

doi:10.11733/j.issn.1007-0435.2026.05.025

引用格式:杨明力,刘彬,李新国,等. 巩乃斯亚高山草甸植物群落多样性海拔梯度分布格局及其驱动因子[J]. 草地学报, 2026, 34(5):1841—1851

YANG Ming-li, LIU Bin, LI Xin-guo, et al. Elevation Gradient Distribution Pattern of Plant Community Diversity in Gongnaisi Subalpine Meadow and its Driving Factors[J]. Acta Agrestia Sinica, 2026, 34(5):1841—1851

巩乃斯亚高山草甸植物群落多样性海拔梯度 分布格局及其驱动因子

杨明力^{1,3,4}, 刘彬^{1,3,4*}, 李新国², 王恩召^{1,3,4}, 樊晓玲^{1,3,4}, 孙庆振^{1,3,4}

(1. 新疆师范大学生命科学学院, 新疆 乌鲁木齐 830017; 2. 新疆师范大学地理科学与旅游学院, 新疆 乌鲁木齐 830017; 3. 新疆特殊环境物种保护与调控生物学实验室, 新疆 乌鲁木齐 830017; 4. 新疆特殊环境物种多样性应用与调控重点实验室, 新疆 乌鲁木齐 830017)

摘要:研究亚高山草甸植物群落多样性海拔分布格局及其驱动因子,有助于揭示沿海拔梯度背景下植物群落物种共存及多样性维持机制。本研究以巩乃斯山区植物群落为研究对象,探讨植物群落多样性沿海拔梯度分布规律及环境影响因子,揭示该区植物群落构建机制。结果表明:(1)随海拔的升高,Pielou指数、Simpson指数、Shannon-Wiener指数、功能均匀度指数(Functional evenness, FEve)、功能离散度指数(Functional divergence, FDis)和Rao二次熵指数均呈单峰变化格局,系统发育结构由发散转为聚集状态;(2)系统发育多样性指数与物种丰富度及Margalef指数均呈极显著的正相关,与Pielou指数、Rao二次熵指数之间呈显著正相关。此外,除FDis,物种丰富度指数与功能多样性指数之间均具有正相关关系;(3)群落多样性主要受土壤有机质、全氮、pH、年均温、年均降水和土壤含水等环境因素影响。巩乃斯亚高山草甸植物群落多样性沿海拔梯度呈现规律性变化,其群落多样性的分布格局主要受土壤有机质、全氮、pH、年均温、土壤含水率和年均降水等环境因子的驱动。

关键词:功能多样性;系统发育多样性;系统发育结构;环境因子;亚高山草甸

中图分类号:S812

文献标识码:A

文章编号:1007-0435(2026)05-1841-11

Elevation Gradient Distribution Pattern of Plant Community Diversity in Gongnaisi Subalpine Meadow and its Driving Factors

YANG Ming-li^{1,3,4}, LIU Bin^{1,3,4*}, LI Xin-guo², WANG En-zhao^{1,3,4}, FAN Xiao-ling^{1,3,4}, SUN Qing-zhen^{1,3,4}

(1. College of Life Sciences, Xinjiang Normal University, Urumqi, Xinjiang 830017, China; 2. College of Geographic Sciences and Tourism, Xinjiang Normal University, Urumqi, Xinjiang 830017, China; 3. Xinjiang Laboratory of Special Environmental Species Conservation and Regulatory Biology, Urumqi, Xinjiang 830017, China; 4. Xinjiang Key Laboratory of Application and Regulation of Special Environmental Biodiversity, Urumqi, Xinjiang 830017, China)

Abstract: Studying the altitude distribution pattern and driving factors of plant community diversity in subalpine meadow is helpful to reveal the mechanism of plant community species coexistence and diversity maintenance under the background of coastal elevation gradient. In this study, the plant community in Gongnaisi mountain area was taken as the research object, and the distribution law of plant community diversity along the elevation gradient and environmental influencing factors were discussed to reveal the plant community construction mechanism in this area. The results showed that: (1) With increasing the altitude, Pielou index, Simpson index, Shannon-Wiener index, Functional Evenness Index (FEVE), Functional Divergence Index (FDIS) and Rao's second entropy index all showed a single-peak change pattern, and the system development structure changed from divergence to aggregation; (2) PD index was significantly positively correlated with species richness and Margalef index, and positively

收稿日期:2025-07-15;修回日期:2025-09-25

基金项目:新疆维吾尔自治区自然科学基金(2022D01A230);国家自然科学基金地区基金项目(32160271)资助

作者简介:杨明力(2001-),男,汉族,湖南邵阳人,硕士研究生,主要从事植物群落构建研究,E-mail:a13579884772@163.com;*通信作者 Author for correspondence, E-mail:online1b@163.com

correlated with Pielou index and Rao second entropy index. In addition, except FDis, there was a positive correlation between species richness index and functional diversity index; (3) Community diversity was mainly affected by environmental factors such as soil organic matter, total nitrogen, pH, average annual temperature, average annual precipitation and soil moisture. The plant community diversity in Gongnaisi subalpine meadow changed regularly along the elevation gradient, and its distribution pattern was mainly driven by environmental factors such as soil organic matter, total nitrogen, pH, annual average temperature, soil moisture content and annual average precipitation.

Key words: Functional diversity; Phylogenetic diversity; Phylogenetic structure; Environmental factors; Subalpine meadow

物种多样性作为生物多样性的重要组成部分,主要反映了生物资源的丰富性^[1];物种多样性的增加可以提高群落和生态系统的稳定性和生产力^[2]。van der Plas^[3]认为物种多样性对推动群落稳定性发挥着极为关键的作用。功能多样性是物种与生境共同作用的产物,其不仅可预测生态系统功能的变化,还能提供有关群落结构、功能和资源利用状态等信息^[4]。无论是功能多样性,还是物种多样性,都是生态系统功能预测中必不可少的重要因素^[5]。系统发育多样性能将不同生物体间的系统发育关联及其漫长进化历程的信息进行整合,可以从进化视角更为清晰地展现群落内物种多样性的格局,从而深入分析和揭示物种的多样性得以维系的内在机制,且谱系分布格局的变化对于理解群落维持机制、生态过程演变及环境适应性具有重要意义^[6-8]。

海拔是一个综合生态变量,包含不同的环境因子,其梯度变化驱动着温度、降水和土壤性质等环境因素的改变,进而对物种的多样性、系统发育结构多样性,以及功能多样性产生决定性影响^[9]。沿着海拔梯度变化的环境因子中,温度、湿度、土壤质地等变化趋势更加显著,使得环境筛选机制的作用强度得以凸显。因此,利用海拔梯度研究环境因素对物种多样性的影响具有独特的优势和价值^[10]。阐明海拔梯度与群落多样性之间的复杂关系,对于理解生物多样性的形成、维持机制以及生态系统的稳定运行具有至关重要的理论和实践意义,也为生物多样性保护策略的制定提供了重要的科学依据。目前,关于植物群落多样性模式和驱动力的主要理论包括生态位理论和中性理论^[11-12]。生态位理论认为,物种之间的生态差异是它们共存的基础,物种相互作用和非生物环境过滤在塑造群落多样性模式方面起着决定性作用^[13-14]。相比之下,中性理论假设物种在生存、繁殖和竞争中具有相同的生态功能,强调扩散限制在群落多样性模式形成中的作用^[15]。

巩乃斯亚高山草甸位于天山中部南麓,是众多珍稀动植物的栖息地,对于亚高山地区应对全球气

候变化、物质循环与能量流动以及生物多样性保护等方面具有极为重要的价值。当前,该区域在生态学方面的研究,主要聚焦于人为保护措施与物种多样性层面^[16],而对系统发育多样性和功能多样性的研究则相对不足。深入探究海拔梯度变化下生态与进化因子的交互作用机制,是理解环境驱动植物群落构建和物种分布规律的关键。因此,本文以巩乃斯亚高山草甸为研究对象,结合海拔和环境因子,以期解决以下科学问题:(1)巩乃斯亚高山草甸植物群落多样性沿海拔梯度的分布有怎样的规律?(2)植物群落多样性(物种多样性、功能多样性和系统发育多样性)间有怎样的相互关系?(3)影响植物群落多样性的关键环境因子有哪些?期望通过解决这些科学问题为维护亚高山草甸生物多样性和生态恢复等方面提供理论支撑。

1 材料与方法

1.1 研究区域

巩乃斯位于新疆维吾尔自治区天山中部(84°12'~84°53'E, 43°06'~43°26'N),研究区海拔范围为1600~2600 m,靠近巴音布鲁克艾什克孜山^[17-18]。该区域气候特征显著,昼夜温差较大。年均气温为-2℃、最低气温为-36.9℃、最高气温为26.8℃。年降水量为336.4 mm、日最大降水量为18.5 mm^[19],年蒸发量在1000~1500 mm之间。由于受到西伯利亚寒流的影响,巩乃斯地区冬季寒冷漫长,夏季温暖短促^[19]。该研究区域的植被类型为草甸植被,生态系统结构相对简单,植被以新疆假龙胆(*Gentianella turkestanorum*)、老鹳草(*Geranium wilfordii*)、早熟禾(*Poa annua*)和地榆(*Sanguisorba officinalis*)等耐寒的草本为主。

1.2 研究方法

1.2.1 样品采集 在对巩乃斯地区植被进行调查的基础上,于2024年8月中旬,自海拔2100 m起,对巩乃斯地区样地植物群落采用样带和样方相结合的

方法进行实地调查^[20];调查区域坡向大多由南向北。在此区域内,每升高 100 m 设置 1 个面积为 20 m×20 m 的样地。在每块大样地中,使用对角线法设置 5 个 1 m×1 m 草本样方,分别记录 and 测定草本样方中草本植物的种类、数量、高度和盖度等多样性指标,总共建立了 25 个样方;用 GPS 记录仪记录大样地的经度、纬度和海拔。

1.2.2 土壤理化性质测定 土壤样品采集于各样方中心点,通过环刀法获取 0~20 cm 土层的样本。土壤样品经自然风干后,参照《土壤农化分析》中的标准方法测定其理化性质^[21]。土壤含水率(Soil moisture content, SWC)运用烘干法进行测定;速效钾(Available potassium, AK)使用赛默飞 S 系列原子吸收光谱仪进行测定;铵态氮(Available nitrogen, AN)采用 2 mol·L⁻¹ KCl 浸提-靛酚蓝比色法进行测定;土壤有机质(Soil organic matter, SOM)通过重铬酸钾氧化-外加热法测定;全氮(Total nitrogen, TN)采用高氯酸-硫酸消解法分析;硝态氮(Nitrate nitrogen, NN)使用离子色谱仪检测;全磷(Total phosphorus, TP)经酸溶处理后,采用钼锑抗比色法测定;有效磷(Available phosphorus, AP)通过 0.5 mol·L⁻¹ NaHCO₃ 浸提后,同样以钼锑抗比色法分析;全钾(Total potassium, TK)经酸消解后,利用原子吸收光谱法测定;土壤 pH 使用 pH 计(PHSJ-6L, 上海仪电科技, 上海)测定;全盐(Total soil, TS)的测定采用离子总和计算法,其中 K⁺、Na⁺ 的测定使用原子吸收光谱法进行,其余离子含量则通过常规化学滴定方法进行分析^[22]。

1.2.3 气候数据 从 WorldClim 网站(<https://worldclim.org/data/index.html>)获得该区 2020—2024 年气候数据,并使用采样点的纬度和经度进行线性内插法提取,以获得每个采样点的年平均降水量和年平均温度。

1.2.4 生物多样性计算 物种多样性分为:物种丰富度,用 R 表示;Margalef 指数,用 D_M 表示;Simpson 指数,用 D 表示;Shannon-Wiener 指数,用 H 表示;Pielou 指数,用 J 表示。计算公式分别为:

$$R = S$$

$$D_M = \frac{S-1}{\ln N}$$

$$D = \ln \left[\sum_{i=1}^s \left(\frac{N_i}{N} \right)^2 \right]$$

$$J = \sum_{i=1}^s \frac{N_i(N_i-1)}{N(N-1)} (i=1, 2, \dots, S)$$

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

式中, N 为群落中所有个体的总数, S 为群落中不同物种的总数目, N_i 为第 i 个物种的个体数, P_i 表示第 i 个物种的相对频率。

系统发育多样性: 基于 APG III 被子植物分类系统构建完整的植物名录,并利用 R 语言中的 picante 程序包计算系统发育多样性。系统发育多样性包括系统发育多样性指数(Phylogenetic diversity, PD)、净谱系亲缘关系指数(Net relatedness index, NRI)、净最近种间亲缘关系指数(Net nearest taxon index, NTI)、平均最近类群距离(Mean nearest taxon distance, MNTD)和平均成对距离(Average pairwise distance, MPD)。计算公式分别为:

$$I_{PD} = \sum_{i=1}^N l_i$$

$$I_{NR} = -1 \times \frac{D_s - D_{mds}}{\sigma(D_{mds})}$$

$$I_{NT} = -1 \times \frac{m - \mu(D_{mds})}{\sigma(D_{mds})}$$

$$D_{MNT} = \frac{1}{S(S-1)} \sum_{i=1}^{S-1} \sum_{j=i+1}^S d_{ij}$$

$$D_{MP} = \frac{1}{N} \sum_{i=1}^{N-1} \sum_{j=i+1}^N d_{ij}$$

式中, I_{PD} 为系统发育多样性指数, I_{NR} 为净谱系亲缘关系指数, I_{NT} 为净最近种间亲缘关系指数, D_{MNT} 为平均最近类群距离, D_{MP} 为平均成对距离, N 是群落中物种的数量, l_i 是第 i 个物种在系统发育树上的分支长度, D_s 表示平均谱系距离观测值, D_{mds} 表示通过软件随机模拟所产生的平均谱系距离的平均值, m 表示最近相邻谱系距离平均观测值, μ 为均值, σ 为标准差, S 是群落中物种的总数, d_{ij} 是物种 i 和物种 j 在系统发育树上的距离(通常用分支长度表示)。

功能多样性 是指植物群落中物种功能性状的变异范围、分布格局及其对资源利用的多样性;为探讨功能多样性沿海拔梯度与物种多样性和系统发育多样性之间的关系,常采用以下几种功能多样性指数:如选取功能离散度指数(Functional divergence, FDis)衡量物种功能性状在多维空间中的分散程度,用 I_{FDis} 表示;功能分歧度指数(Functional divergence, FDiv)评估群落中物种功能性状分布的偏差程度,用 I_{FDiv} 表示;功能均匀度指数(Functional evenness, FEve)衡量物种功能性状在多维空间中分

布的均匀程度,用 I_{FEve} 表示;Rao 二次熵指数(Rao's quadratic entropy, Rao'Q)同时整合物种多度差异和功能性状距离,用 Q 表示;功能丰富度指数(Functional richness, FRic)衡量物种功能性状在多维空间中所占据的范围大小,用 I_{FRic} 表示。计算公式分别为:

$$I_{\text{FDis}} = \frac{\sum_{j=1}^S a_i z_j}{\sum_{j=1}^S a_j}$$

$$I_{\text{FEve}} = \frac{\sum_{i=1}^{S-1} \min \left(E_i \times \frac{1}{S-1} \right) - \frac{1}{S-1}}{1 - \frac{1}{S-1}}$$

$$I_{\text{FRic}} = S_{ce} / R_c$$

$$I_{\text{FDiv}} = \frac{\sum_{i=1}^{S-1} \sum_{j=i+1}^S w_{ij} d_{ij}}{\sum_{i=1}^{S-1} \sum_{j=i+1}^S w_{ij}}$$

$$Q = \sum_{i=1}^S \sum_{j=1}^S d_{ij} P_i P_j$$

式中, S 为物种丰富度, a_i 为物种 j 的多度, z_j 为物种 j 到加权质心的距离, E_i 为物种 i 的加权均匀度, S_{ce} 为群落 e 内性状 c 所占据的生态位空间, R_c 为性状 c 的绝对值, w_{ij} 是物种 i 和物种 j 之间的权重, d_{ij} 为物种 i 和物种 j 的功能性状差异程度, P_i 和 P_j 为物种 i 和 j 的相对多度。

1.2.5 数据分析 通过 Excel 2021 对实验数据进行整理与分析。优势种的重要值通过相对盖度、相对多度和相对高度计算;在进行数据正态检验后,采用单因素方差分析(One-way ANOVA)分析不同海拔梯度下植物群落的多样性指数。采用皮尔森(Pearson)双尾检验法检验植物群落多样性指数之间以及环境因子与植物群落多样性指数之间的相关性。在利用 R 语言“car”软件包中的 vif 函数进行共线性诊断,若 $VIF > 10$,则剔除 VIF 较大的变量。在消除变量间的共线性影响后,运用“vegan”软件包进行冗余分析(Redundancy analysis, RDA),探究环境因子与植物群落多样性指数间的关系。在去除共线性后,采用逐步回归分析,以 AIC 准则为依据,构建具有最佳拟合优度的响应模型。所有数据分析均使用 R 4.3.1 完成。

2 结果与分析

2.1 植物群落多样性的海拔梯度分布

由图 1 可知: J 指数、 D 指数、 H 指数、FEve 指

数、FDis 指数和 Rao'Q 指数随海拔升高呈现先上升后下降的趋势;PD 指数、 R 指数、DM 指数和 FRic 指数随海拔升高呈单调升高的趋势;随着海拔的逐渐升高, MNTD 和 MPD 均呈下降趋势;群落系统发育结构呈现明显的动态演变特征,其谱系分布格局从分散型逐渐向聚集型转变。

2.2 植物群落多样性指数之间的相关性分析

植物群落多样性指数之间的相关性如图 2 所示:除 FDiv 指数外,功能多样性指数与物种多样性指数各指标间存在显著的正相关关系($P < 0.05$),其中部分指标间达到极显著水平($P < 0.01$);PD 指数与 FRic 指数、 R 指数和 DM 指数均呈极显著正相关($P < 0.01$),与 Rao'Q 指数和 H 指数均呈显著正相关($P < 0.05$);NRI 与 Rao'Q 指数和 FDis 指数均呈极显著负相关($P < 0.01$);MPD 与 FEve 指数呈极显著负相关($P < 0.01$),与 DM 指数显著负相关($P < 0.05$);MNTD 与 FEve 指数、 R 指数、DM 指数、Rao'Q 指数和 FDis 指数均呈极显著负相关($P < 0.01$),与 D 指数和 FRic 指数呈显著负相关($P < 0.05$)。

2.3 影响植物群落多样性变化的驱动因子分析

基于 RDA 的结果可知,物种多样性的 RDA 排序中,第一主轴(RDA1)解释率达 86.7%,第二主轴(RDA2)解释率达 12.01%(图 3(a));系统发育多样性的 RDA 排序中,第一主轴(RDA1)解释率达 64.21%,第二主轴(RDA2)解释率达 19.96%(图 3(b));功能多样性的 RDA 排序中,第一主轴(RDA1)解释率达 77.55%,第二主轴(RDA2)解释率达 15.20%(图 3(c))。SOM 和 NN 是影响物种多样性的主要因素(表 2);SWC、MAT 和 pH 是影响系统发育多样性的主要因素(表 3);MAP 和 SOM 是影响功能多样性的主要因素(表 4)。对显著环境因子进行逐步回归分析可知(表 5),MAP、AN 和 NN 是影响 R 指数的主要环境因子;MAT、AN 和 NN 是影响 DM 指数的主要因子;MAP、AP、NN 和 pH 是影响 J 指数的主要因子; H 指数主要受 MAT、TP、NN 和 pH 影响;SWC 对 PD 指数和 NRI 指数有显著影响;NTI 指数主要受 NN、SOM 和 SWC 影响;MNTD 主要受 MAP、TN、NN、SOM 和 pH 影响;MAP 是影响 FRic 指数的主要环境因子;MAT 是影响 Rao'Q 指数的主要环境因子。

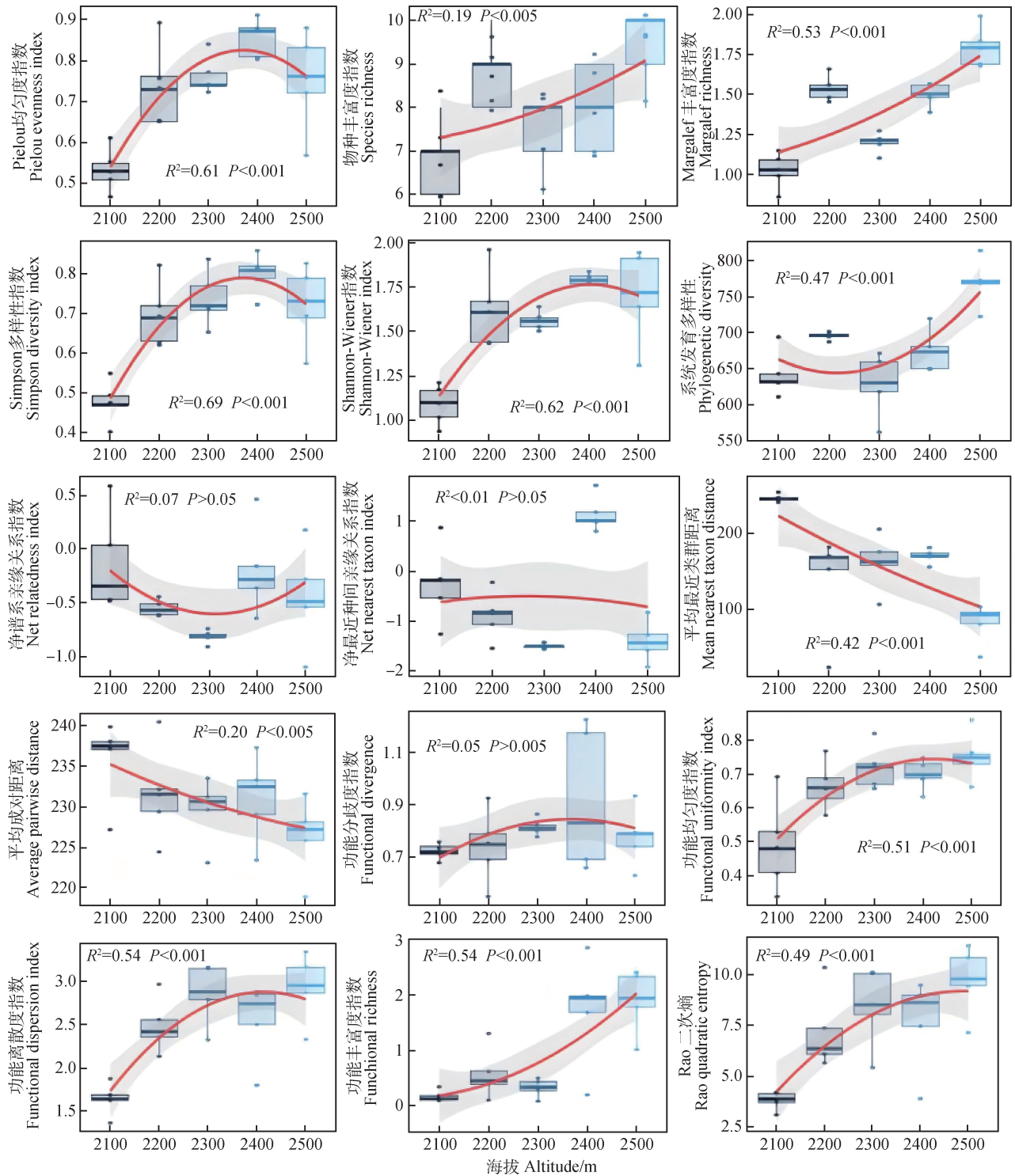


图1 群落多样性指数的海拔分布格局

Fig. 1 Altitudinal distribution patterns of community diversity indices

表 1 不同海拔环境因子分布特征

Table 1 Distribution characteristics of environmental factors at different altitudes

环境因子 Environmental variable	2100 m	2200 m	2300 m	2400 m	2500 m
AK/(mg·kg ⁻¹)	378.6±64.16	366.62±38.06	383.42±83.62	100.77±27.16	124.82±35.93
TK/(g·kg ⁻¹)	9.39±1.60	9.18±0.90	9.54±2.11	2.53±0.68	3.13±0.89
AN(mg·kg ⁻¹)	37.47±1.35	34.48±1.19	36.35±3.57	41.31±6.22	41.94±4.80
TN(g·kg ⁻¹)	0.87±0.13	0.80±0.06	0.84±0.11	0.95±0.11	1.01±0.12
AP/(mg·kg ⁻¹)	58.67±18.75	66.67±16.17	75.2±18.45	119.82±51.90	180±131.15
TP/(g·kg ⁻¹)	1.28±0.26	2.22±0.36	1.69±0.31	3.52±1.74	6.13±4.71
NN/(mg·kg ⁻¹)	70.85±7.07	159.6±33.63	79.76±38.59	152.87±62.30	202.42±64.75
SOM/(g·kg ⁻¹)	172.04±64.36	140.15±22.41	100.61±8.80	153.24±0.47	151.81±3.23
SWC/(g·kg ⁻¹)	9.87±2.70	14.97±2.05	9.83±1.71	11.93±1.23	20.23±1.33
pH	7.57±0.15	7.73±0.12	7.33±0.12	7.63±0.12	8.13±0.21
TS/(g·kg ⁻¹)	126.33±3.06	174.33±44.6	179.67±65.92	125.00±13.53	153.33±45.35
MAT/°C	1.45±0.29	0.81±0.29	0.67±0.28	0.00±0.28	-1.06±0.27
MAP/mm	278.01±83.52	272.14±82.15	280.29±78.68	289.38±80.55	303.8±85.53

注:SWC为土壤含水率、SOM为土壤有机质、AK为速效钾、NN为硝态氮、AN为铵态氮、TN为全氮、TP为全磷、AP为有效磷、TK为全钾、pH为土壤酸碱度、TS为全盐、MAT为年均温、MAP为年均降水。下同

Note: SWC, Soil moisture content, SOM, Soil organic matter, AK, Available potassium, NN, Nitrate nitrogen, AN, Available nitrogen, TN, Total nitrogen, TP, Total phosphorus, AP, Available phosphorus, TK, Total potassium, TS, Total salts, MAT, Annual mean temperature, MAP, Annual mean precipitation. The same as below

3 讨论

3.1 植物群落多样性的海拔梯度变化规律

研究发现,物种丰富度和Margalef指数随海拔梯度升高表现出单调递增的趋势,这与巩乃斯地区的气候条件和人类活动状况密切相关。随着海拔梯度的升高,人类活动逐渐减少,对生态系统的干扰和破坏程度逐渐降低,降雨量逐渐增多,导致物种丰富度和Margalef指数随着海拔梯度的升高处于单调递增状态^[23]。Simpson指数、Shannon-Wiener指数、Pielou指数、功能离散度指数和功能均匀度指数随海拔梯度升高呈单峰状的分布格局。这是由于随着海拔的升高,人为干扰逐渐减少,资源分配越发合理,竞争排斥与生境过滤逐渐趋于动态平衡,生态位分化逐渐增多,能为不同功能策略的物种提供共存空间,导致Simpson指数、Shannon-Wiener指数、Pielou指数、功能离散度指数和功能均匀度指数逐渐增加。而在海拔2500 m处可能存在特定的生境,仅允许适应其条件的物种生存,物种功能倾向于趋同,功能离散度与功能均匀度指数降低。PD指数随着海拔梯度的升高呈单调递增的趋势,表明中海拔地区可能为来自不同进化谱系的广泛物种提供合适的条件,使得这些物种能够在该地区存续并兴盛。群落的系统发育结构指数是物种与周围环境间复杂的相互作用,物种对特定条件的适应性选择过程,以及物种在其漫长的进化历史中

积累的历史影响等多方面因素共同作用而形成的结果。平均最近类群距离和平均成对距离随海拔梯度升高呈逐渐降低的趋势,群落系统发育结构随海拔梯度的升高逐渐由分散结构转变为聚集结构。这是因为随着海拔升高,土壤保肥能力下降并逐渐贫瘠化,温度持续降低和风力增强,导致栖息地条件趋于恶劣。在此背景下,植物群落的构建机制以环境过滤为主导,而环境过滤作为“过滤器”,可以优先淘汰无法适应环境变化的物种,而能够耐受不良环境的、在亲缘关系上较为接近的物种,则逐步汇聚在一起,构建出具有聚集性的系统发育结构^[24]。Rao二次熵指数和功能丰富度指数随着海拔梯度的升高呈单调递增的趋势。这可能是因为中海拔区域内,物种为了适应不同的环境条件,生态位分化加剧。每个物种都占据着独特的生态位,利用不同的资源,使得功能性状在群落中分布更加均匀和分散,群落中的功能性状更加丰富,从而导致Rao二次熵指数和功能丰富度指数随海拔梯度的升高而持续增加。

本研究中,随着海拔梯度的升高,物种丰富度、系统发育多样性指数和功能多样性总体上上升,群落系统发育结构由发散转变为聚集,人为干扰逐渐减少。因而,在落实该地域生物多样性保护举措,开展生态系统重建工作时,需通过减少人为干扰、引入适生物种并采取系统性措施维持物种多样性,加强对生物多样性的保护力度,以渐进方式促进生态系统的恢复与重建。

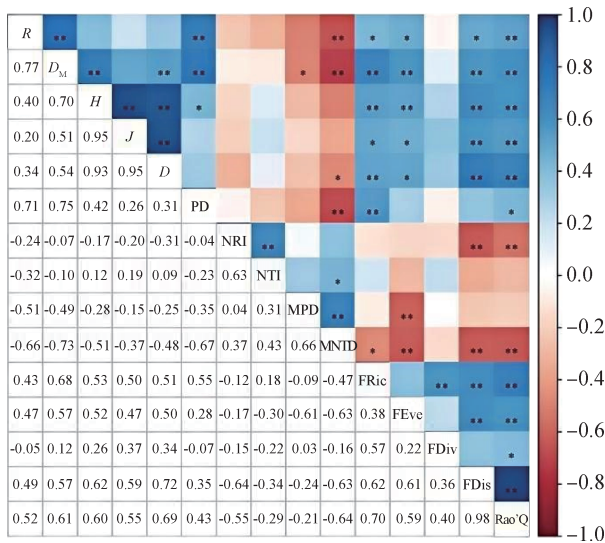


图2 群落多样性指数间的相关性

Fig. 2 Correlation among community diversity index

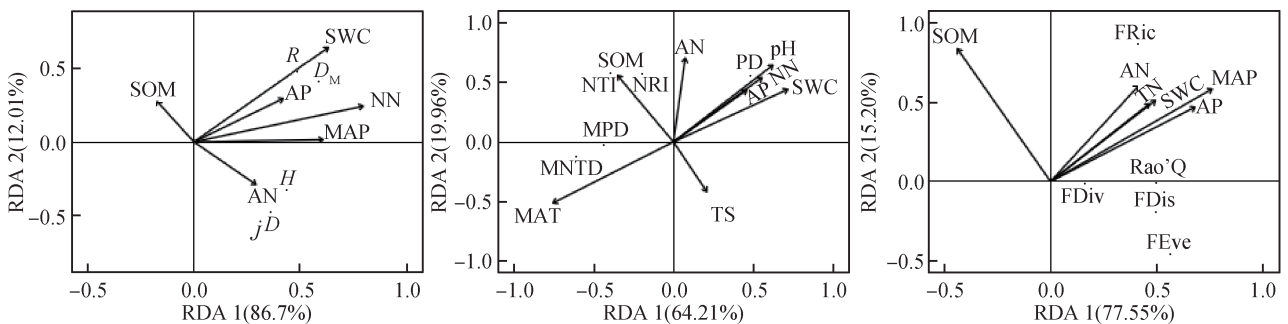
注: *表示 $P < 0.05$; **表示 $P < 0.01$ 。PD 为系统发育多样性指数; R 为物种丰富度指数; D_M 为 Margalef 指数; H 为 Shannon-Wiener 指数; J 为 Pielou 指数; D 为 Simpson 指数; PD 为系统发育多样性指数; NRI 为净谱系亲缘关系指数; NTI 为净最近种间亲缘关系指数; MPD 为平均成对距离; MNTD 为平均最近类群距离; FRic 为功能丰富度; FEve 为功能均匀度; FDiv 为功能分歧度; FDis 为功能离散度; Rao'Q 为 Rao 二次熵。下同

Note: * indicates $P < 0.05$; ** indicates $P < 0.01$. R, Species richness index; D_M , Margalef index; H, Shannon-Wiener index; J, Pielou index; D, Simpson index; PD, Phylogenetic diversity index; NRI, Net relatedness index; NTI, Nearest taxon index; MPD, Mean pairwise distance; MNTD, Mean nearest taxon distance; FRic, Functional richness; FEve, Functional evenness; FDiv, Functional divergence; FDis, Functional dispersion; Rao'Q, Rao's quadratic entropy. The same as below

3.2 植物群落多样性指数之间的相关性分析

研究发现, PD 指数与物种丰富度和 Margalef 指数呈极显著正相关 ($P < 0.01$), 与 Shannon-Wiener 指数呈显著正相关, 而与其它物种多样性指数之间的相关性不显著。这表明巩乃斯亚高山

草甸群落中物种的进化关联较为均衡, 并没有呈现出某些特定物种仅仅分布于特定小范围区域的情况^[25-26]。平均最近类群距离与物种丰富度和 Margalef 指数均极显著负相关 ($P < 0.01$), 与 Simpson 指数显著负相关, 这可能是因为物种丰富度较高的群落里, 环境条件更为丰富多变, 物种间竞争更加激烈, 生态位分化更明显, 亲缘关系较近的物种在空间分布上更为分散, 从而使得平均最近类群距离减小。功能丰富度指数、功能离散度指数和 Rao 二次熵与物种多样性显著正相关, 这与以往的研究结果相同^[27-31]。这是因为, 当群落物种多样性增加时, 功能性状的分布范围会扩大, 生态位分化更加显著, 功能生态位空间得到更充分的利用, 各物种在功能空间中分布得更均匀、更分散, 有助于维持更完整的性状空间的维度, 避免因物种减少而可能引发的功能缺失, 从而使得功能丰富度指数、功能离散度指数和 Rao 二次熵增加。系统发育多样性指数与功能丰富度指数极显著正相关 ($P < 0.01$), 与 Rao 二次熵指数显著正相关。这是因为系统发育多样性高的群落中, 物种之间的进化差异较为广泛, 使得它们在功能特征上存在差异, 从而可以占据更广泛的功能空间, 导致功能丰富度和 Rao 二次熵指数增加。净谱系亲缘关系指数和平均最近类群距离与功能离散度指数和 Rao 二次熵指数均呈极显著负相关 ($P < 0.01$)。这可能是因为环境过滤和竞争排斥作用导致物种的亲缘关系较为聚集^[32], 而亲缘关系较近的物种在功能特征上较为相似, 从而导致功能离散度和 Rao 二次熵指数降低。平均最近类群距离与功能均匀度指数和功能丰富度指数均呈显著负相关; 这可能是因为亲缘关系较近的物种在功能特征上较为相似, 导致它们在功能空间中的分布更加集中, 从而降低了功能均匀度和功能丰富度。



(a) 环境因子与物种多样性指数的回归分析 (b) 环境因子与系统发育多样性指数的回归分析 (c) 环境因子与功能多样性指数的回归分析

图3 环境因子与群落多样性指数的回归分析

Fig. 3 Regression analysis of environmental factors and community diversity indices

表 2 环境因子对群落物种多样性变化的解释力

Table 2 Explanatory power of environmental factors on species diversity changes of community

环境影响因子 Environmental impact factor	R^2	P 值 P value	第一主轴得分 RDA1	第二主轴得分 RDA2
年均降水 MAP	0.176	0.032*	0.606	0.015
AN	-0.091	0.833	0.292	-0.287
NN	0.388	0.001***	0.796	0.241
SOM	0.343	0.001***	-0.175	0.276
SWC	0.231	0.015*	0.633	0.637

表 3 环境因子对群落系统发育多样性变化的解释力

Table 3 Explanatory power of environmental factors for changes of community phylogenetic diversity

环境影响因子 Environmental impact factor	R^2	P 值 P value	第一主轴得分 RDA1	第二主轴得分 RDA2
年均温 MAT	0.622	0.001***	-0.756	-0.515
有效磷 AP	0.260	0.045*	0.459	0.436
硝态氮 NN	0.314	0.002**	0.556	0.543
土壤含水率 SWC	0.597	0.001***	0.717	0.443
土壤酸碱度 pH	0.524	0.001***	0.624	0.649
全盐 TS	0.015	0.828	0.209	-0.419

表 4 环境因子对群落功能多样性变化的解释力

Table 4 Explanatory power of environmental factors for changes of community functional diversity

环境影响因子 Environmental impact factor	R^2	P 值 P value	第一主轴得分 RDA1	第二主轴得分 RDA2
年均降水 MAP	0.146	0.030*	0.760	0.585
铵态氮 AN	0.001	0.689	0.412	0.601
有效磷 AP	0.071	0.204	0.680	0.470
土壤有机质 SOM	0.188	0.027*	-0.438	0.838
土壤含水率 SWC	0.055	0.187	0.494	0.512

本研究中,植物群落多样性之间具有相关性,且其对理解生态系统的运行机制和稳定性,以及开展生物多样性保护,都具有重要意义。因此,在该区域植物群落进行多样性保护和生态恢复制定策略时,应该同时考虑物种多样性、系统发育多样性和功能多样性间的协同变化。

3.3 影响植物群落多样性的环境因子分析

植物群落与环境要素间存在着错综复杂的相互作用关系,生物因素和非生物因素均会对植物群落的空间分布格局产生影响^[33]。本研究发现,巩乃斯亚高山草甸植物群落多样性指数与环境因子存在显著的相关性。作为植物从土壤中吸收的主要无机氮素,硝态氮含量在一定程度上是影响植物生长的关键因素,且与物种多样性指数和 NTI 显著正相关,与 MNTD 呈显著负相关。这是因为土壤中氮元素的匮乏会影响草本植物的光合作用效率,进而对植物的生长和发育产生连锁效应^[34],且其会使植物群落内物种的生态位分化程度降低,促使物种性状趋向相似,功能多样性与系统发育多样性相应下降,最终对物种多样性的变化产生影响^[35]。土壤含

水率与 Simpson 指数、NRI 和 NTI 均呈显著负相关,与 PD 显著正相关。这可能是因为随着生境中土壤含水率的增加,生态位分化增多,环境筛选和物种竞争关系发生改变,不同生态位的植物可以共存,从而导致 PD 增加。铵态氮与物种丰富度指数和 Margalef 指数均呈极显著负相关^[36]。这可能是由于铵态氮的积累导致了土壤酸化或其他不利的土壤条件,从而影响了植物的多样性和均匀分布,进而降低了物种丰富度。全氮与 MNTD 极显著正相关。这可能是因为较高的全氮含量支持更多种类的植物生长,导致植物群落中物种的亲缘关系更加聚集^[37],从而使得 MNTD 值增加。有效磷与 Pielou 指数和 Simpson 指数显著负相关^[38-39],全磷与 Shannon-Wiener 指数极显著负相关。这是因为当土壤中有效磷含量较高时,可能促进少数优势物种的生长,导致群落中其他物种的生长和土壤微生物多样性受到抑制,使得 Shannon-Wiener 指数、物种的均匀度和丰富度降低。

土壤 pH 与 Shannon-Wiener 指数、Pielou 指数和 MNTD 均显著负相关。这是因为较高的 pH 值可能通过改变土壤化学性质和生态位条件,使土壤

表 5 主要环境因子的逐步回归分析

Table 5 Stepwise regression analysis of the main environmental factors

指数 Index	AIC	R^2	影响因素 Impact factor	预估值 Estimate	标准误差 Std. error	t 值 t -value
物种丰富度指数 (Species richness index, R)	-7.42	0.643	MAP*	0.045	0.021	2.197
			AN**	-0.202	0.061	-3.336
			NN***	0.017	0.003	4.935
Margalef 指数 (Margalef richness index, D_M)	-110.38	0.875	MAT***	-0.239	0.036	-6.646
			AN***	-0.032	0.007	-4.695
			NN***	0.002	0.001	4.794
Pielou 指数 (Pielou uniformity index, J)	-104.78	0.368	MAP*	0.011	0.004	2.693
			AP*	-0.002	0.001	-2.592
			NN*	0.002	0.001	2.820
			pH*	-0.291	0.138	-2.109
Shannon-Wiener 指数 (Shannon-Wiener index, H)	-85.36	0.748	MAT***	-0.462	0.084	-5.508
			TP***	-0.130	0.027	-4.753
			SOM	0.002	0.001	1.390
			NN**	0.003	0.001	3.354
			pH*	-0.643	0.236	-2.724
Simpson 丰富度指数 (Simpson richness index, D)	-117.99	0.668	MAT***	-0.168	0.034	-4.999
			AP**	-0.001	0.001	-3.133
			NN	0.001	0.001	1.915
			SWC*	-0.600	0.219	-2.743
			SWC***	356.883	52.678	6.775
系统发育多样性指数 (Phylogenetic diversity index, PD)	178.58	0.666	SWC***	356.883	52.678	6.775
			TN	1.578	0.805	1.962
			SWC*	-2.726	1.246	-2.188
净谱系亲缘关系指数 (Net relatedness index, NRI)	-45.94	0.262	pH	1.097	0.579	1.895
			NN**	0.014	0.005	3.045
			SOM***	0.023	0.005	4.141
净最近种间亲缘关系指数 (Net nearest taxa index, NTI)	-7.76	0.527	SWC***	-8.550	2.129	-4.016
			SWC***	-8.550	2.129	-4.016
			SWC***	-8.550	2.129	-4.016
平均最近类群距离 (Mean nearest taxon distance, MNTD)	177.2	0.810	MAP*	-2.917	1.119	-2.606
			TN**	392.068	113.181	3.464
			NN*	-0.501	0.177	-2.829
			SOM***	1.077	0.231	4.658
			pH*	-96.768	44.196	-2.190
功能丰富度指数 (Functional richness index, FRic)	-19.93	0.509	MAP***	0.057	0.012	4.887
Rao 二次熵 (Rao's quadratic entropy, Rao'Q)	35.43	0.439	MAT***	-1.943	0.458	-4.424

注: R^2 为决定系数, AIC 为赤池信息准则, 环境变量的数值为通径系数。* $P < 0.05$; ** $P < 0.01$; *** $P < 0.001$

Note: R^2 is the determinant coefficient, AIC is the Chichi information criterion, and the value of the environmental variable is the diameter coefficient. * $P < 0.05$; ** $P < 0.01$; *** $P < 0.001$

中养分有效性和植物间的竞争关系改变, 从而使得 Shannon-Wiener 指数、Pielou 指数和 MNTD 下降。土壤有机质与 NTI 和 MNTD 显著正相关。这可能是因为土壤有机质能改善土壤环境, 为植物提供适宜物理环境并调节温湿度, 增加了物种的丰富度和多样性, 使得 NTI 和 MNTD 发生改变^[40]。年均降水与物种丰富度指数、Pielou 指数和功能丰富度指数显著正相关, 与 MNTD 显著负相关。这可能是因为降水量的增加可以改善土壤条件和增加资源可用性, 提高植物群落的物种丰富度和均匀性, 同时通过环境过滤和物种竞争作用, 导致群落中物种的亲缘关系更加聚集, 使得 MNTD 下降。年均温与

Margalef 指数、Shannon-Wiener 指数、Simpson 指数和 Rao 二次熵指数显著负相关。这是因为较高的年均温使得环境条件变得恶劣, 影响了植物的生存和繁衍, 导致物种丰富度和多样性降低, 从而使得 Rao 二次熵指数下降。

4 结论

巩乃斯亚高山草甸植物群落多样性随海拔分布规律不同, 在海拔 2000~2500 m 内, 物种多样性呈现出单峰分布格局; 系统发育多样性与功能多样性随海拔升高整体呈上升态势; 群落系统发育结构

由发散状态趋向聚集状态。各群落多样性间显著相关,存在耦合关系。随着海拔梯度的升高,群落构建机制由生态位主导逐渐转为生态位与环境过滤共同主导。全氮和土壤有机质等环境因子是物种多样性的重要影响因子;年均温、土壤含水率和酸碱度等环境因子是系统发育多样性的重要影响因子;年均降水和土壤有机质等环境因子是功能多样性的重要影响因子。本研究仅分析了环境因子对植物群落多样性的影响,未纳入地形、坡度、微生物等因素。因此,在后续的研究中,需统筹分析坡向、土壤微生物等方面对植物构建造成的影响,推动物种共存研究迈向新高度,更准确地掌握影响亚高山草甸地区的影响因子。

参考文献

- JENKINS C N, PIMM S L, JOPPA L N. Global patterns of terrestrial vertebrate diversity and conservation [J]. PNAS, 2013, 110(28): E2602-E2610
- WANG S P, LOREAU M. Biodiversity and ecosystem stability across scales in metacommunities [J]. Ecology Letters, 2016, 19(5): 510-518
- VAN DER PLAS F. Biodiversity and ecosystem functioning in naturally assembled communities [J]. Biological Reviews, 2019, 94(4): 1220-1245
- CADOTTE M W, CAVENDER-BARES J, TILMAN D, et al. Using phylogenetic, functional and trait diversity to understand patterns of plant community productivity [J]. PLoS One, 2009, 4(5): e5695
- HUANG X B, SU J R, LI S F, et al. Functional diversity drives ecosystem multifunctionality in a *Pinus yunnanensis* natural secondary forest [J]. Scientific Reports, 2019, 9: 6979
- SCHWEIGER O, KLOTZ S, DURKA W, et al. A comparative test of phylogenetic diversity indices [J]. Oecologia, 2008, 157(3): 485-495
- PETCHEY O L, GASTON K J. Functional diversity (FD), species richness and community composition [J]. Ecology Letters, 2002, 5(3): 402-411
- SRIVASTAVA D S, CADOTTE M W, MACDONALD A A M, et al. Phylogenetic diversity and the functioning of ecosystems [J]. Ecology Letters, 2012, 15(7): 637-648
- GAIROLA S, GHILDIAL S K, SHARMA C M, et al. Species richness and diversity along an altitudinal gradient in moist temperate forest of Garhwal Himalaya [J]. American Journal of Science, 2009, 5: 119-128
- WILLIS C G, HALINA M, LEHMAN C, et al. Phylogenetic community structure in Minnesota oak savanna is influenced by spatial extent and environmental variation [J]. Ecography, 2010, 33(3): 565-577
- MORENO R A, RIVADENEIRA M M, HERNANDEZ C E, et al. Do Rapoport's rule, the mid-domain effect or the source-sink hypotheses predict bathymetric patterns of polychaete richness on the Pacific coast of South America? [J]. Global Ecology and Biogeography, 2008, 17(3): 415-423
- HUBBELL S P. The unified neutral theory of biodiversity and biogeography [J]. Monographs in population biology, 2001, 32
- CHE J, YE M, HE Q, et al. Elevation gradient effects on grassland species diversity and phylogenetic in the two-river source forest region of the Altai Mountains, Xinjiang, China [J]. Frontiers in Plant Science, 2025, 16: 1487582.
- KRAFT N J B, ADLER P B, GODOY O, et al. Community assembly, coexistence and the environmental filtering metaphor [J]. Functional Ecology, 2015, 29(5): 592-599
- ZHOU S, ZHANG D. Neutral theory in community ecology [J]. Frontiers of Biology in China, 2008, 3(1): 1-8
- LIU B. Vertical patterns in plant diversity and their relations with environmental factors on the southern slope of the Tianshan Mountains (middle section) in Xinjiang (China) [J]. Journal of Mountain Science, 2017, 14(4): 742-757
- 刘娟. 巩乃斯国家森林公园发展生态旅游条件分析 [J]. 安徽农学通报, 2016, 22(6): 151-153
- LIU J. Analysis of ecological tourism development conditions of Gongnaisi national forest park [J]. Anhui Agricultural Science Bulletin, 2016, 22(6): 151-153
- 常静, 方玉平, 马龙, 等. 浅谈天山中部巩乃斯山地草甸类草地自然保护区管护的重要性 [J]. 新疆畜牧业, 2023, 39(5): 44-46
- CHANG J, FANG Y P, MA L, et al. On the importance of management and protection of Gongnaisi mountain meadow grassland nature reserve in the middle of Tianshan Mountain [J]. Xinjiang Animal Husbandry, 2023, 39(5): 44-46
- 程秋连, 刘杰, 杨治伟, 等. 独库高速公路克孜勒一阿勒泰段雪崩易发性评价 [J]. 中国地质灾害与防治学报, 2024, 35(1): 60-71
- CHENG Q L, LIU J, YANG Z W, et al. Avalanche susceptibility evaluation of the Kezhayi to Gongnaisi section of the Duku expressway [J]. The Chinese Journal of Geological Hazard and Control, 2024, 35(1): 60-71
- ALBA C, LEVY R, HUFFT R. Combining botanical collections and ecological data to better describe plant community diversity [J]. PLoS One, 2021, 16(1): e0244982
- 鲍士旦. 土壤农化分析 [M]. 3版. 北京: 中国农业出版社, 2000: 14-110
- BAO S D. Analysis of soil agronomy [M]. 3rd Edition. Beijing: China Agricultural Publishing House, 2000: 14-110
- 张晓嘉, 朱毅, 武倩, 等. 载畜率对荒漠草原植物群落系统发育多样性的影响 [J]. 草地学报, 2024, 32(10): 3289-3296
- ZHANG X J, ZHU Y, WU Q, et al. Effects of stocking rates on phylogenetic diversity of plant communities in desert steppe [J]. Acta Agrestia Sinica, 2024, 32(10): 3289-3296
- ZHANG M T, LIU Z Y, YANG Z H, et al. Altitudinal variation in species diversity, distribution, and regeneration status of a sec-

- ondary Picea forest in Guandi Mountain, northern China [J]. *Forests*, 2024, 15(5): 771
- [24] LAI J S, MI X C, REN H B, et al. Species-habitat associations change in a subtropical forest of China [J]. *Journal of Vegetation Science*, 2009, 20(3): 415-423
- [25] HONORIO CORONADO E N, DEXTER K G, PENNINGTON R T, et al. Phylogenetic diversity of Amazonian tree communities [J]. *Diversity and Distributions*, 2015, 21(11): 1295-1307
- [26] MISHLER B D, KNERR N, GONZÁLEZ-OROZCO C E, et al. Phylogenetic measures of biodiversity and neo- and paleo-endemism in Australian Acacia [J]. *Nature Communications*, 2014, 5: 4473
- [27] 刘旻霞, 南笑宁, 张国娟, 等. 高寒草甸不同坡向植物群落物种多样性与功能多样性的关系 [J]. *生态学报*, 2021, 41(13): 5398-5407
- LIU M X, NAN X N, ZHANG G J, et al. Relationship between species diversity and functional diversity of plant communities on different slopes in alpine meadow [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2021, 41(13): 5398-5407
- [28] 吴昊, 肖楠楠, 林婷婷. 秦岭松栎林功能多样性与物种多样性和环境异质性的耦合关系 [J]. *生态环境学报*, 2020, 29(6): 1090-1100
- WU H, XIAO N N, LIN T T. Relationships between functional diversity and species diversity of pine-oak mixed forest in Qinling Mountains and their environmental explanations [J]. *Ecology and Environmental Sciences*, 2020, 29(6): 1090-1100
- [29] BOTTA-DUKÁT Z. Rao's quadratic entropy as a measure of functional diversity based on multiple traits [J]. *Journal of Vegetation Science*, 2005, 16(5): 533-540
- [30] ZHANG S, ZHAN A B, ZHAO J D, et al. Metropolitan pressures: significant biodiversity declines and strong filtering of functional traits in fish assemblages [J]. *Science of the Total Environment*, 2024, 944: 17388
- [31] 薛倩妮, 闫明, 毕润成. 山西五鹿山森林群落木本植物功能多样性 [J]. *生态学报*, 2015, 35(21): 7023-7032
- XUE Q N, YAN M, BI R C. Functional diversity research of tree and shrub layers in forest communities of the Wulu Mountains Nature Reserve in Shanxi, China [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2015, 35(21): 7023-7032
- [32] ZHANG A Y, CADOTTE M W, WU D H, et al. What drives phylogenetic and trait clustering on islands? [J]. *Landscape Ecology*, 2023, 38(5): 1339-135
- [33] ZHU J T, YU J J, WANG P, et al. Interpreting the groundwater attributes influencing the distribution patterns of groundwater-dependent vegetation in northwestern China [J]. *Ecohydrology*, 2012, 5(5): 628-636
- [34] 邢瑶, 马兴华. 氮素形态对植物生长影响的研究进展 [J]. *中国农业科技导报*, 2015, 17(2): 109-117
- XING Y, MA X H. Research progress on effect of nitrogen form on plant growth [J]. *Journal of Agricultural Science and Technology*, 2015, 17(2): 109-117
- [35] 李凯辉, 胡玉昆, 范永刚, 等. 环境因子对高寒草地植物群落分布和物种组成的影响 [J]. *中国农业气象*, 2007, 28(4): 378-382
- LI K H, HU Y K, FAN Y G, et al. Influence of environmental factors on distribution of plant communities and composition of species in alpine grassland [J]. *Chinese Journal of Agrometeorology*, 2007, 28(4): 378-382
- [36] WANG C, HOU Y H, ZHENG R L, et al. Plant diversity and nitrogen addition affect the architecture of plant-soil-microbe stoichiometric networks [J]. *Plant and Soil*, 2023, 490(1): 143-155
- [37] 吕自立, 刘彬, 常凤, 等. 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 [J]. *草业学报*, 2023, 32(7): 12-22
- LYU Z L, LIU B, CHANG F, et al. Species diversity and phylogenetic diversity in Bayinbrook alpine grasslands: elevation gradient distribution patterns and drivers [J]. *Acta Pratacul-turae Sinica*, 2023, 32(7): 12-22
- [38] 朱杰, 吴安驰, 邹顺, 等. 南亚热带常绿阔叶林树木多样性与生物量和生产力的关联及其影响因素 [J]. *生物多样性*, 2021, 29(11): 1435-1446
- ZHU J, WU A C, ZOU S, et al. Relationships between tree diversity and biomass/productivity and their influence factors in a lower subtropical evergreen broad-leaved forest [J]. *Biodiversity Science*, 2021, 29(11): 1435-1446
- [39] 段成伟, 李希来, 柴瑜, 等. 不同修复措施对黄河源退化高寒草甸植物群落与土壤养分的影响 [J]. *生态学报*, 2022, 42(18): 7652-7662
- DUAN C W, LI X L, CHAI Y, et al. Effects of different rehabilitation measures on plant community and soil nutrient of degraded alpine meadow in the Yellow River Source [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2022, 42(18): 7652-7662
- [40] SPOHN M, BAGCHI S, BIEDERMAN L A, et al. The positive effect of plant diversity on soil carbon depends on climate [J]. *Nature Communications*, 2023, 14: 6624

(责任编辑 付 宸)