



•研究报告•

# 青藏高原北部戈壁植物群落物种、功能与系统发育β多样性分布格局及其影响因素

王健铭<sup>1,3</sup>, 曲梦君<sup>1</sup>, 王寅<sup>1</sup>, 冯益明<sup>2</sup>, 吴波<sup>2</sup>, 卢琦<sup>2</sup>, 何念鹏<sup>3</sup>, 李景文<sup>1\*</sup>

1. 北京林业大学生态与自然保护学院, 北京 100083; 2. 中国林业科学研究院荒漠化研究所, 北京 100091; 3. 中国科学院地理科学与资源研究所生态系统网络观测与模拟重点实验室, 北京 100101

**摘要:** 戈壁荒漠广泛分布于全球干旱和极旱区域, 是我国陆地生态系统的重要组成部分。由于自然环境恶劣和交通条件限制, 目前有关戈壁植物群落物种、功能和系统发育等多维度β多样性形成机制的系统研究还很缺乏, 严重制约着对戈壁植物多样性维持机制的认知。本文以青藏高原北部61个典型戈壁生境植物群落为研究对象, 通过构建系统发育树和测量8个关键功能性状, 获取戈壁生境的物种、功能和系统发育β多样性, 比较3个维度β多样性格局与零模型的差异, 同时量化环境距离和地理距离对其的相对影响, 以探讨戈壁植物多样性的形成机制。结果显示: (1)戈壁植物的物种、功能和系统发育β多样性均表现出显著的距离衰减效应; (2)戈壁植物的物种、功能和系统发育β多样性均表现为非随机的格局; (3)由于功能性状趋同进化, 植物功能和系统发育β多样性变化趋势并不一致; (4)环境差异对植物3个维度β多样性均有着比空间距离更为重要的影响, 且土壤含水量、地表砾石盖度等局域生境因素的影响比气候更为强烈。以上结果表明, 戈壁植物的β多样性可能主要由局域生境过滤作用控制, 且不同维度的β多样性分布格局并不一致。

**关键词:** 青藏高原; 戈壁; 物种多样性; 功能性状; 系统发育; β多样性

王健铭, 曲梦君, 王寅, 冯益明, 吴波, 卢琦, 何念鹏, 李景文 (2022) 青藏高原北部戈壁植物群落物种、功能与系统发育β多样性分布格局及其影响因素. 生物多样性, 30, 21503. doi: 10.17520/biods.2021503.

Wang JM, Qu MJ, Wang Y, Feng YM, Wu B, Lu Q, He NP, Li JW (2022) The drivers of plant taxonomic, functional, and phylogenetic β-diversity in the gobi desert of northern Qinghai-Tibet Plateau. Biodiversity Science, 30, 21503. doi: 10.17520/biods.2021503.

## The drivers of plant taxonomic, functional, and phylogenetic β-diversity in the gobi desert of northern Qinghai-Tibet Plateau

Jianming Wang<sup>1,3</sup>, Mengjun Qu<sup>1</sup>, Yin Wang<sup>1</sup>, Yiming Feng<sup>2</sup>, Bo Wu<sup>2</sup>, Qi Lu<sup>2</sup>, Nianpeng He<sup>3</sup>, Jingwen Li<sup>1\*</sup>

1 School of Ecology and Nature Conservation, Beijing Forestry University, Beijing 100083

2 Institute of Desertification Studies, Chinese Academy of Forestry, Beijing 100091

3 Key Laboratory of Ecosystem Network Observation and Modeling, Institute of Geographic Sciences and Natural Resources Research, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101

### ABSTRACT

**Aims:** Uncovering the assembly mechanism that shapes the large-scale biodiversity patterns is a key challenge in ecology. Numerous previous studies have demonstrated that multiple ecological processes can simultaneously regulate plant community assembly. However, how they shape the plant taxonomic, functional, and phylogenetic β-diversity of gobi deserts remains unclear, hindering the understanding of gobi plant assembly processes and diversity maintenance.

**Methods:** We selected 61 sites from major gobi desert habitat types across northern Qinghai-Tibet Plateau. Plant species abundance, molecular phylogeny, as well as eight functional traits including: leaf nitrogen concentrations (LNC), leaf phosphorus concentrations (LPC), leaf area (LA), specific leaf area (SLA), fine root nitrogen concentrations (RNC), fine root phosphorus concentrations (RPC), root length (RL), specific root length (SRL), and associated environmental variables were measured. We then tested the relative effects of different assembly processes on

收稿日期: 2021-12-07; 接受日期: 2022-02-11

基金项目: 国家自然科学基金(32001186)、林业行业公益项目(201404304)和科技部科技基础性工作专项(2012FY111700)

\* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: lijingwenhy@bjfu.edu.cn

taxonomic, functional and phylogenetic diversity using null model and variation partitioning analyses.

**Results:** Plant taxonomic, functional, and phylogenetic  $\beta$ -diversity all significantly increased with geographic distance, whereas taxonomic and functional  $\beta$ -diversity were more strongly related to geographic distance. Null model analysis revealed that three facets of plant  $\beta$ -diversity exhibited a non-random pattern, indicating niche processes may dominate the gobi desert plant community assembly. Plant functional  $\beta$ -diversity exhibited clustering patterns, while phylogenetic  $\beta$ -diversity displayed dispersion patterns. Among eight traits, only LA and RL demonstrated significant but weak phylogenetic signals, suggesting gobi plant functional traits were not conserved throughout evolution. Variation partitioning analysis further indicated that compared with geographic distance, environmental distance could better explain the variation in all three facets of plant  $\beta$ -diversity. More importantly, local habitat factors, such as soil moisture content and gravel coverage, drove the variation in both three facets of plant  $\beta$ -diversity rather than climatic factors.

**Conclusions:** These results demonstrated that niche processes, such as habitat filtering, may determine the different facets of plant  $\beta$ -diversity in the gobi desert, and the distribution patterns of plant functional and phylogenetic  $\beta$ -diversity were significantly different. In addition, the mismatch between functional and phylogenetic  $\beta$ -diversity patterns may be partly caused by functional traits that were not conserved along the phylogeny. Taken together, our findings provide new understanding for plant assembly mechanism in extremely harsh environment regime.

**Key words:** Qinghai-Tibet Plateau; gobi; taxonomic diversity; functional trait; phylogeny;  $\beta$ -diversity

揭示宏观尺度生物多样性的维持机制长期以来一直是生态学和生物地理学的核心研究内容(Gaston, 2000; Anderson et al, 2011)。作为生物多样性的重要组分,  $\beta$ 多样性度量的植物群落物种组成的时空变化(Whittaker, 1960), 可以为揭示生物多样性维持机制提供重要依据(陈圣宾等, 2010)。过去几十年来, 生态学家已经就植物 $\beta$ 多样性的地理分布格局及其形成机制开展了大量卓有成效的研究, 并先后提出大量理论(Qian & Ricklefs, 2012; Tang et al, 2012; Chen et al, 2016; Page & Shanker, 2018), 这些理论大致可以归纳为生态位理论和中性理论两类。生态位理论主要强调气候、土壤等非生物因素的过滤作用、生物间相互作用(如竞争、互惠等)等生态位过程决定着植物 $\beta$ 多样性格局(Chase & Leibold, 2003; Kraft et al, 2015; Long et al, 2015)。然而, 中性理论却认为扩散限制、生态漂变等中性过程影响着植物群落 $\beta$ 多样性格局的形成(Hubbell, 2006)。目前, 大量研究证实生态位过程和中性过程共同控制着植物 $\beta$ 多样性, 但是两者的相对重要性在不同生态系统类型、研究尺度、植物类群间存在显著差异(Steinitz et al, 2006; Legendre et al, 2009; Wang et al, 2021)。

传统植物多样性研究大多从物种多样性的角度开展, 然而物种多样性可能无法完全反映物种间进化、功能特征等的差异, 从而难以准确揭示植物群落构建的成因(Swenson et al, 2012; Purschke et al, 2013)。过去十几年来, 越来越多的研究开始选择系统发育与功能多样性这两个指标来探索植物多样

性的维持机制(王均伟等, 2016; Hao et al, 2019; 秦浩等, 2019)。具体而言, 功能多样性可以反映物种自身生理生态过程及其对外部环境的适应策略的差异, 而系统发育多样性反映了物种的亲缘关系和进化历史(Webb et al, 2002; Petchey & Gaston, 2006)。有研究认为功能多样性和系统发育多样性与物种多样性存在高度相关(Losos, 2008)。然而近期的研究表明, 植物物种、功能与系统发育 $\beta$ 多样性有着不同的地理分布格局, 并受到不同生态过程的调控(Bernard-Verdier et al, 2013; Wang et al, 2019)。与此同时, 植物物种、功能与系统发育 $\beta$ 多样性的关系在不同生态系统类型、研究尺度和植物类群间存在显著差异。因此, 比较植物群落3个维度 $\beta$ 多样性的地理分布格局及其调控机制的差异, 将有助于提升我们对植物多样性维持机制的认识(Cavender-Bares et al, 2009)。

青藏高原北部地区分布着大面积的戈壁荒漠, 这些戈壁荒漠生态系统正在遭受气候变化与人类活动的双重影响(Yao, 2019)。相较于我国其他荒漠生态系统, 青藏高原戈壁具有温度相对低、紫外辐射胁迫强、氧分压低、积温少等环境特征(蒋志刚, 2018), 境内植物可能形成了特殊的适应策略和物种共存机制。因此探讨青藏高原北部戈壁植物群落构建机制对预测荒漠生态系统对未来全球变化的响应有着重要意义。目前, 国内生态学家已经就该区域植物区系和物种组成、灌丛谱系结构、植物生理特性等开展了一系列卓有成效的研究(钟泽兵等,

2014; 龙婷等, 2017; 钟悦鸣等, 2017; 吴玉虎和史惠兰, 2018; 肖元明等, 2018)。然而, 受恶劣自然环境与交通条件等限制, 目前还没有专门针对青藏高原北部戈壁植物群落物种、功能与系统发育 $\beta$ 多样性大尺度地理分布格局及其调控因素的研究, 特别是不同维度 $\beta$ 多样性间的差异。

本研究在中国戈壁综合科学考察、中国黑戈壁生态本底调查等前期研究基础上, 对青藏高原北部主要戈壁植被分布区开展了系统的野外调查和室内分析工作, 获取了61个典型戈壁生境植物群落的物种、功能与系统发育多样性, 以及与之耦合的环境和空间变量数据, 以期探讨以下3个问题: (1)青藏高原北部戈壁植物群落的物种、功能和系统发育 $\beta$ 多样性的空间分布格局; (2)各功能性状是否具有系统发育保守性; (3)生态位过程和中性过程对植物群落物种、功能和系统发育 $\beta$ 多样性的影响。

## 1 材料与方法

### 1.1 研究区域

青藏高原北部戈壁区西起昆仑山、东至甘肃祁连山、南到青海都兰县、北抵阿尔金山, 主要包括柴达木盆地戈壁区、昆仑山-羌塘高原戈壁区等区域。该区为典型的大陆性气候, 极端干旱, 绝大多数

地方年降水量不足200 mm, 气温变化剧烈, 境内平均温度 $2.2^{\circ}\text{C}$ , 最高温 $15.3^{\circ}\text{C}$ , 最低温 $-12.6^{\circ}\text{C}$ 。植被主要是以红砂(*Reaumuria songarica*)、膜果麻黄(*Ephedra przewalskii*)、梭梭(*Haloxylon ammodendron*)等旱生、超旱生的灌木、半灌木及小乔木为建群种构成的稀疏植被, 植物群落物种贫乏、组成单一(龙婷等, 2017; 钟悦鸣等, 2017)。

### 1.2 调查样点布设与植被调查

依据青藏高原北部戈壁区植被地理分布特征, 基于2014年中国戈壁生态系统定位观测项目开展的第一次生态本底调查资料设置调查线路, 调查线路尽可能覆盖研究区主要地形地貌和植被类型。于2015–2016年生长季对研究区的昆仑山山麓、阿尔金山山麓、柴达木盆地、花土沟、大柴旦等典型戈壁区进行系统的植被本底调查, 共设置调查样点61个(图1)。在每个调查点, 针对植被组成与生境水土分布情况, 设置3个 $10\text{ m} \times 10\text{ m}$ 的调查样方, 共计调查183个样方。依据方精云等(2009)群落调查技术规范, 调查和记录样方内所有植物种类、多度、盖度、平均高度等指标, 并记录样点地理坐标、地形特征以及地表砾石盖度等。本次调查包括了红砂、膜果麻黄、梭梭、合头草(*Sympegma regelii*)、沙拐枣(*Calligonum mongolicum*)、白刺(*Nitraria*

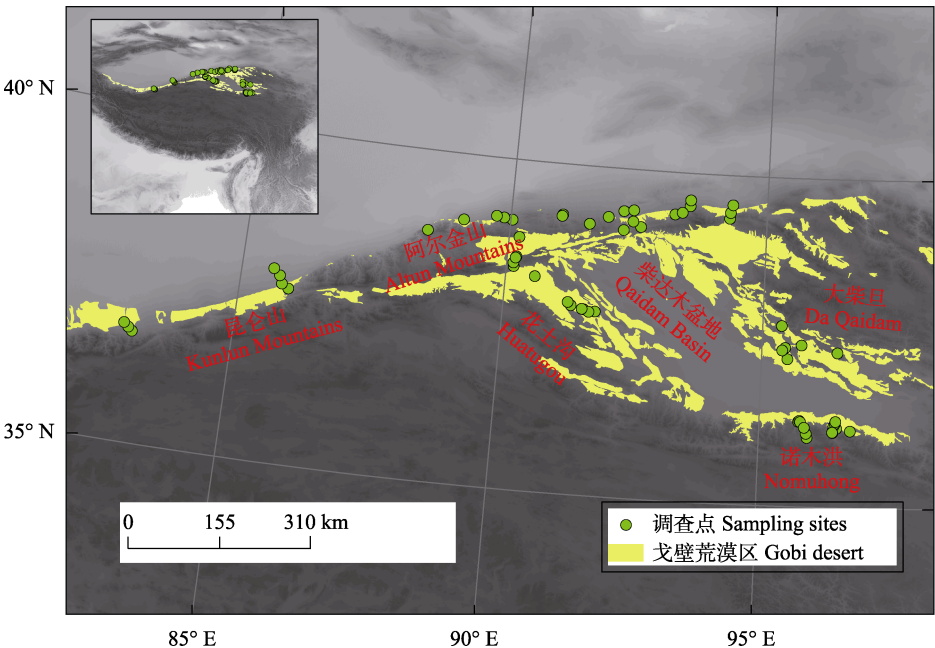


图1 青藏高原北部戈壁荒漠区植被调查样点分布图。戈壁荒漠分布区底图数据来源于冯益明和卢琦(2017)。

Fig. 1 Distribution of survey sites in gobi deserts of northern Qinghai-Tibet Plateau. The gobi deserts map dataset was provided by Feng and Lu (2017).



*tangutorum*)、紫菀木(*Asterothamnus alyssoides*)等研究区的主要地带性优势群落类型,共调查到植物44种,分属15科35属(附录1),其中小乔木1种,灌木18种,半灌木/小灌木10种,一年生草本5种,多年生草本10种。

### 1.3 植物功能性状测定

依据能够反映物种对环境胁迫响应策略和对外界干扰的适应,体现物种资源获取和竞争能力的要求(Cornelissen et al, 2003; Pérez-Harguindeguy et al, 2013),选取了叶面积、比叶面积、叶氮含量、叶磷含量、细根长、细根比根长、细根氮含量和细根磷含量等8个功能性状指标。

针对叶片,每个物种至少选择10株生长良好的个体,采集30片健康成熟的叶片样品。采集样品的当天,通过扫描仪(Epson V800)扫描叶片,利用ImageJ 1.52a软件(Schneider et al, 2012)计算叶面积,并测定鲜重。将叶片样品烘干至恒重后测定干重,通过计算叶面积与叶干重的比值获得比叶面积。针对细根,本研究通过逐渐移除木本植物茎(直径 $\leq 2$  mm)干附近土壤的方式,来寻找细根并采集样品;同时,整体采集草地植物样品,通过分割法来获取细根。由于荒漠植物细根数量较少,每个物种至少采集20个个体。使用蒸馏水将细根清洗干净,利用根系分析系统(WinRhizo Pro STD4800)扫描得到根长数据,再将根系样品烘干至恒重后测定干重,通过计算根长和根系干重的比值获得细根比根长。将烘干的样品磨碎,利用钼锑抗比色法测定叶片和细根磷含量,使用元素分析仪(FLASH2000 CHNS/O, Thermo, American)测定叶片和细根氮含量。

为了减少功能性状指标间的共线性对功能多样性的影响,我们对选择的8个功能性状进行主成分分析(principle component analysis, PCA),并利用主成分变量来计算群落功能 $\beta$ 多样性。同时,本研究还基于单个功能性状计算了功能 $\beta$ 多样性,以更好地推断戈壁植物群落的构建机制。

### 1.4 环境变量

依据研究区气候特征,本研究选择与植物多样性可能密切相关的5个气候变量来测度生境气候条件(Wang et al, 2012): 太阳辐射强度(solar radiation, SRAD)、年均温(mean annual temperature, MAT)、温度季节性(temperature seasonality, TS)、年降水量

(mean annual precipitation, MAP)、降水季节性(precipitation seasonality, PS)。利用经纬度坐标,从Worldclim网站(<https://www.worldclim.org/data/index.html>)获取研究区多年平均的太阳辐射强度、年降水量、年均温、温度季节性、降水季节性等数据(分辨率 $1\text{ km} \times 1\text{ km}$ )。

本研究选择土壤含水量(soil moisture content, SMC)、有机碳含量(soil organic carbon content, SOC)、全氮含量(soil total nitrogen content, TN)、pH值以及地表砾石盖度(gravel coverage, GC)来表征戈壁的局域生境特征。在每个调查样方内,根据土壤异质性情况使用土钻随机采集15–30份0–10 cm土层土壤样品,混合后剔除石子、根系及杂质,过2 mm土壤筛。一部分样品测定鲜重后烘干,以测定土壤含水量。土壤有机碳含量利用重铬酸钾法测定,土壤全氮含量利用凯氏定氮法测定,土壤pH值利用pH计测定。

### 1.5 系统发育树的构建

在Jin和Qian (2019)开发的V.PhyloMaker软件包中,基于183个调查样方记录的物种数据,使用phylo.maker函数构建本研究的系统发育树。phylo.maker函数运算后会输出以不同方式添加物种的3种系统发育树(即Scenario1, Scenario2, Scenario3)。本研究选择第3种(Scenario3),将系统中没有的物种以多分支形态添加到其相应的分类单元下(Jin & Qian, 2019)。

### 1.6 系统发育信号检验

本文采用基于布朗运动(Brownian Motion)进化模型的Blomberg's K法(Blomberg et al, 2003),并结合系统发育树来衡量功能性状的系统发育信号。Blomberg's  $K > 1$ 表示功能性状表现出比布朗运动进化模型更强的系统发育信号;Blomberg's  $K < 1$ 表示较弱的信号。此处使用R语言的“phytools”软件包完成(Revell, 2012)。

### 1.7 $\beta$ 多样性计算与零模型分析

本研究使用Bray-Curtis相异性指数(Anderson et al, 2011)来测度物种 $\beta$ 多样性(T $\beta$ ),并利用R语言“betapart”包(Baselga & Orme, 2012)中的“beta.pair.abund”函数计算:

$$T\beta = (b + c)/(2a + b + c) \quad (1)$$

其中, a为群落B与群落C的共有种的个体数量, b与c

分别为群落B与群落C的独有物种个体数

利用R语言“picante”包(Kembel et al, 2010)中的comdistnt和comdist函数, 通过计算多度加权的平均最近邻体距离(MNTD)以及平均成对距离(MPD)指数来测度系统发育和功能β多样性, 具体计算公式如下:

$$\text{MNTD} = \frac{\sum_{i=1}^{n_{k1}} f_i \min \delta_{ik2} + \sum_{j=1}^{n_{k2}} f_j \min \delta_{jk1}}{2} \quad (2)$$

其中,  $n_{k1}$ 表示群落 $k_1$ 物种数,  $f_i$ 表示在群落 $k_1$ 中物种 $i$ 的相对多度,  $\min \delta_{ik2}$ 表示群落 $k_1$ 中的物种 $i$ 和群落 $k_2$ 中最近邻体性状距离或亲缘关系最近物种间的系统发育距离;  $n_{k2}$ 表示群落 $k_2$ 物种数,  $f_j$ 表示在群落 $k_2$ 中物种 $j$ 的相对多度,  $\min \delta_{jk1}$ 表示群落 $k_2$ 中的物种 $j$ 和群落 $k_1$ 中最近邻体性状距离或亲缘关系最近物种间的系统发育距离。

$$\text{MPD} = \frac{\sum_{i=1}^{n_{k1}} f_i \overline{\delta_{ik2}} + \sum_{j=1}^{n_{k2}} f_j \overline{\delta_{jk1}}}{2} \quad (3)$$

其中,  $\overline{\delta_{ik2}}$ 表示群落 $k_1$ 中物种 $i$ 与群落 $k_2$ 中所有物种的平均成对性状距离或平均成对系统发育距离;  $\overline{\delta_{jk1}}$ 表示群落 $k_2$ 中物种 $j$ 与群落 $k_1$ 中所有物种的平均成对性状距离或平均成对系统发育距离。

为了进一步分析生态位过程和中性过程在戈壁植物群落构建中的相对重要性, 我们通过零模型分析方法计算了植物群落物种、功能和系统发育β多样性的标准效应(Gotelli & Graves, 1996)。针对物种β多样性, 本研究以区域物种库为基础, 在保证物种丰富度和物种个体数量不变的前提下, 通过随机置换物种多度999次, 得到随机物种多度矩阵, 进而计算物种β多样性期望值。针对功能与系统发育β多样性, 在确定物种丰富度和物种个体数量不变的前提下, 通过随机置换功能性状和系统发育距离矩阵物种999次构建零模型, 从而得到功能和系统发育β多样性期望值。最后通过以下公式计算得到物种、功能和系统发育β多样性的标准效应(standardized effect size, SES):

$$\text{SES} = \frac{X_{\text{obs}} - \text{mean}(X_{\text{null}})}{\text{sd}(X_{\text{null}})} \quad (4)$$

其中,  $X_{\text{obs}}$ 为β多样性观测值,  $X_{\text{null}}$ 为999次零模型β多

样性期望值,  $\text{sd}(X_{\text{null}})$ 为999次零模型β多样性标准差。当SES显著大于或小于零值时, 表示植物群落构建中β多样性呈现非随机的结构, 生态位过程可能占主导; 当SES与零值在统计学上不存在显著差异时, 中性过程在群落构建中可能占据主导地位。最后, 本研究利用Wilcoxon test检验物种、功能和系统发育β多样性标准效应与零值的差异性。

## 1.8 数据统计与分析

本研究首先对局域生境变量(地表砾石盖度、土壤pH值、有机碳含量、全氮含量)、气候变量(太阳辐射强度、年均温、温度季节性、降水季节性)进行标准化(平均值为0, 标准差为1), 以消除各个变量间量纲差异的影响; 然后计算每个环境变量的欧式距离矩阵和地理距离矩阵。使用Mantel检验分析空间变量以及各个环境变量欧式距离与植物群落物种、功能与系统发育β多样性的相关性。本研究利用地理距离-β多样性回归曲线来反映植物群落物种、功能和系统发育相似性随着距离增加而衰减的格局。

最后, 利用基于距离矩阵的多元回归模型(multiple regressions on distance matrices, MRM)来明确植物群落物种、功能与系统发育β多样性的主要影响变量(Goslee & Urban, 2007)。同时, 利用MRM进行偏回归分析来进一步明确地理距离、环境差异对3个维度植物β多样性的相对影响。具体将植物β多样性变异分解为4部分: 地理距离和环境差异各自的单独及共同解释部分、未解释部分。

## 2 结果

### 2.1 系统发育信号

除了叶面积和根长检测到显著的系统发育信号(表1;  $P < 0.05$ )外, 比根长等其余6个功能性状均没有检测到显著的系统发育信号( $P > 0.05$ )。此外, 8个功能性状的K值均小于1 (0.07–0.43)。

### 2.2 戈壁植物群落物种、功能和系统发育β多样性距离衰减格局

除了平均系统发育距离外, 戈壁植物群落的物种、功能和系统发育β多样性均呈现出随着地理距离的增加而增大的变化趋势(图2a–c, 附录2a–b;  $P < 0.05$ ), 表明青藏高原戈壁植物群落3个维度的β多样性均存在显著的距离衰减效应。不同维度的β多样

表1 8个功能性状的系统发育信号  
Table 1 Phylogenetic signal for eight functional traits

功能性状 Functional trait	Blomberg's K	P
叶片氮含量 Leaf nitrogen concentrations (LNC)	0.10	0.29
叶片磷含量 Leaf phosphorus concentrations (LPC)	0.10	0.32
叶面积 Leaf area (LA)	0.43	0.03
比叶面积 Specific leaf area (SLA)	0.08	0.52
细根氮含量 Fine root nitrogen concentrations (RNC)	0.17	0.09
细根磷含量 Fine root phosphorus concentrations (RPC)	0.07	0.66
根长 Root length (RL)	0.41	0.02
比根长 Specific root length (SRL)	0.19	0.10

性与地理距离的关系存在一定差异: 地理距离与植物群落功能β多样性的相关性最为密切, β多样性次之, 与系统发育β多样性的相关性最弱。

此外, 研究结果显示戈壁植物群落的物种和功能β多样性的标准效应与地理距离存在显著的正相关关系(图2d-e, 附录2c;  $P < 0.05$ ), 而系统发育β多

样性与地理距离间则没有显著的相关性(图2f, 附录2d;  $P > 0.05$ )。

2.3 戈壁植物群落物种、功能和系统发育β多样性与环境差异的关系

戈壁植物群落的物种β多样性与太阳辐射强度、年均温、温度季节性、地表砾石盖度、土壤含水量和pH值的差异存在显著的相关性(表2, 图3a-c, 附录3, 附录4a-b;  $P < 0.05$ ); 功能β多样性与年均温、地表砾石盖度、土壤含水量、pH值的差异存在显著相关性( $P < 0.05$ ); 系统发育β多样性与地表砾石盖度、土壤含水量和pH值的差异存在显著相关性( $P < 0.05$ )。此外, 3个维度的β多样性的标准效应与环境因子差异间也存在着类似的相关性(表2, 图3d-f, 附录3, 附录4c-d)。

2.4 地理距离和环境差异对戈壁植物群落物种、功能和系统发育β多样性的相对影响

零模型和Wilcoxon test分析显示戈壁植物群落的物种、功能和系统发育β多样性标准效应均与零

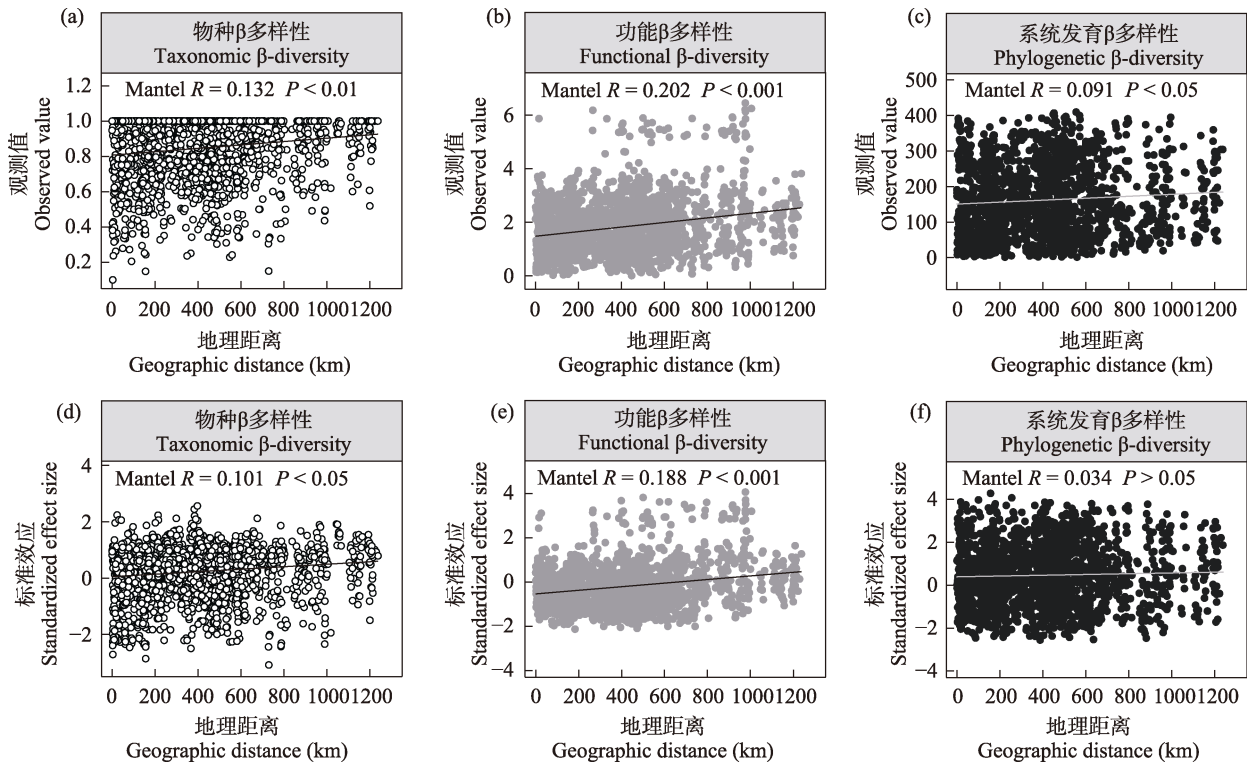


图2 青藏高原北部戈壁植物群落物种、功能(平均最近邻体性状距离)和系统发育(平均最近邻体系统发育距离) β多样性观测值(a-c)及其标准效应(d-e)随地理距离的变化趋势  
Fig. 2 Variation in plant taxonomic, functional (mean nearest neighbor trait distance), and phylogenetic (mean nearest neighbor phylogenetic distance) β-diversity observed values (a-c) and their standardized effect sizes (d-e) along geographic distance in the gobi deserts of northern Qinghai-Tibet Plateau

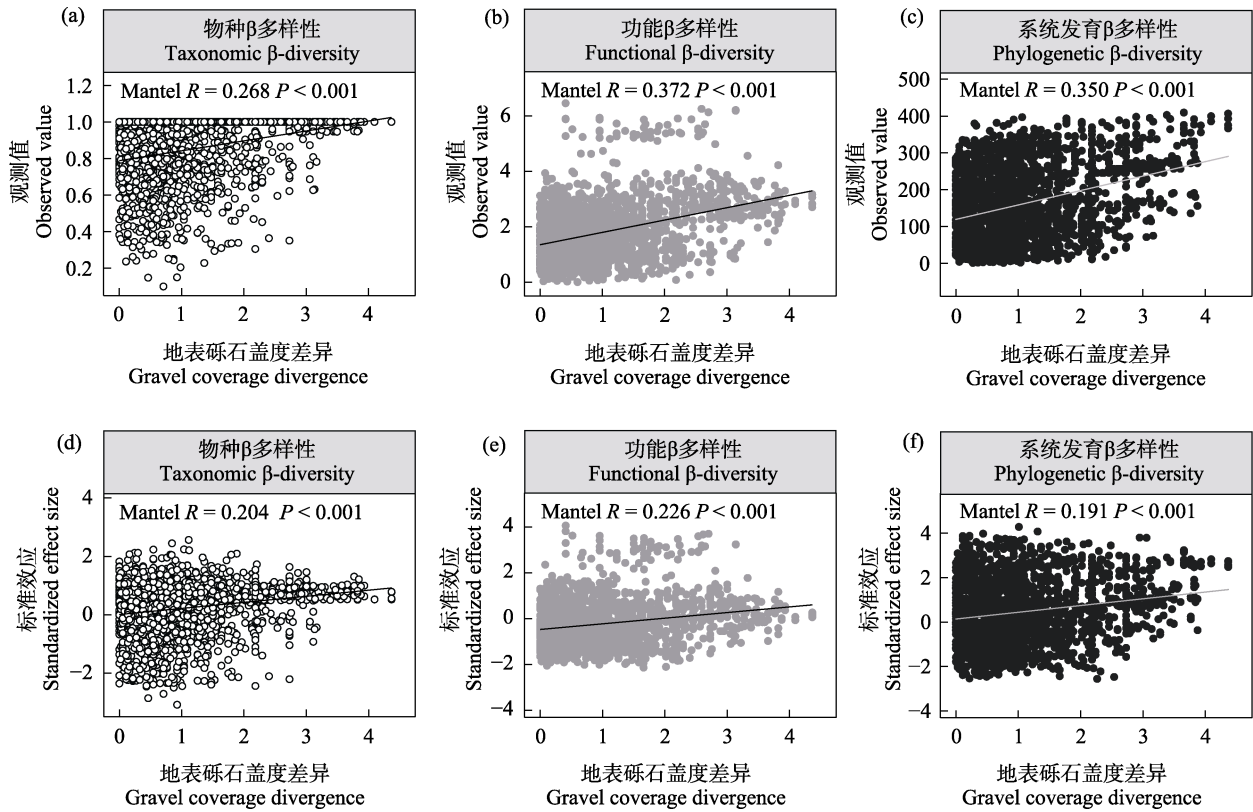


**表2** 青藏高原北部戈壁植物群落物种、功能(平均最近邻体性状距离)和系统发育(平均最近邻体系统发育距离) β多样性观测值及其标准效应与不同环境因素差异间的相关性

Table 2 Mantel tests for the relationships of plant taxonomic, functional (mean nearest neighbor trait distance), and phylogenetic (mean nearest neighbor phylogenetic distance) β-diversity observed values (OV) and their standard effect size (SES) of with different environmental factors in the gobi deserts of northern Qinghai-Tibet Plateau

环境差异 Environmental difference	物种β多样性 Taxonomic β-diversity		功能β多样性 Functional β-diversity		系统发育β多样性 Phylogenetic β-diversity	
	观测值 OV	标准效应 SES	观测值 OV	标准效应 SES	观测值 OV	标准效应 SES
太阳辐射强度 Solar radiation	0.140**	0.167**	0.102	0.104	0.021	-0.0002
年均温 Annual mean temperature	0.144**	0.117**	0.146*	0.105	-0.004	-0.091
温度季节性 Temperature seasonality	0.112*	0.065	0.117	0.039	0.091	0.026
年降水量 Annual precipitation	0.012	0.02	-0.056	-0.118	-0.081	-0.116
降水季节性 Precipitation seasonality	0.055	0.105	-0.071	-0.098	-0.02	0.003
地表砾石盖度 Gravel coverage	0.268***	0.204***	0.372***	0.226***	0.35***	0.191***
土壤含水量 Soil moisture content	0.295***	0.270***	0.431***	0.335***	0.27***	0.116
土壤氮含量 Soil total nitrogen content	0.017	0.089	-0.021	0.031	0.014	0.071
土壤有机碳含量 Soil organic carbon content	0.104	0.123*	0.199**	0.175**	0.013	-0.056
土壤pH值 Soil pH	0.323***	0.328***	0.353***	0.216**	0.325***	0.183*

\*  $P < 0.05$ ; \*\*  $P < 0.01$ ; \*\*\*  $P < 0.001$ .



**图3** 青藏高原北部戈壁植物群落物种、功能(平均最近邻体性状距离)和系统发育(平均最近邻体系统发育距离) β多样性(a-c)及其标准效应(d-e)与地表砾石盖度差异的关系

Fig. 3 The relationships of plant taxonomic, functional (mean nearest neighbor trait distance), and phylogenetic (mean nearest neighbor phylogenetic distance) β-diversity observed value (a-c) and their standardized effect size (d-e) with gravel coverage divergence in the gobi deserts of northern Qinghai-Tibet Plateau

值存在极显著差异(图4;  $P < 0.001$ )。研究结果还显示功能β多样性标准效应显著低于零值, 而系统发育β多样性标准效应显著高于零值。此外, 除了叶氮含量外, 其余各个功能性状的β多样性标准效应整体上显著低于零值(图5;  $P < 0.001$ )。

环境差异对戈壁植物群落的物种、功能和系统发育β多样性及其标准效应均有显著的解释力(图6, 附录5)。地理距离对戈壁植物群落的物种和功能β

多样性及其标准效应都有显著影响, 但对系统发育β多样性及其标准效应均没有显著影响。更为重要的是, 环境差异对戈壁植物群落物种和功能β多样性及其标准效应的影响比地理距离更重要。此外, 环境差异对各个功能性状β多样性及其标准效应也存在着更强的影响, 但地理距离仅对比叶面积、细根磷含量、根长β多样性及其标准效应有显著影响(附录6, 附录7)。

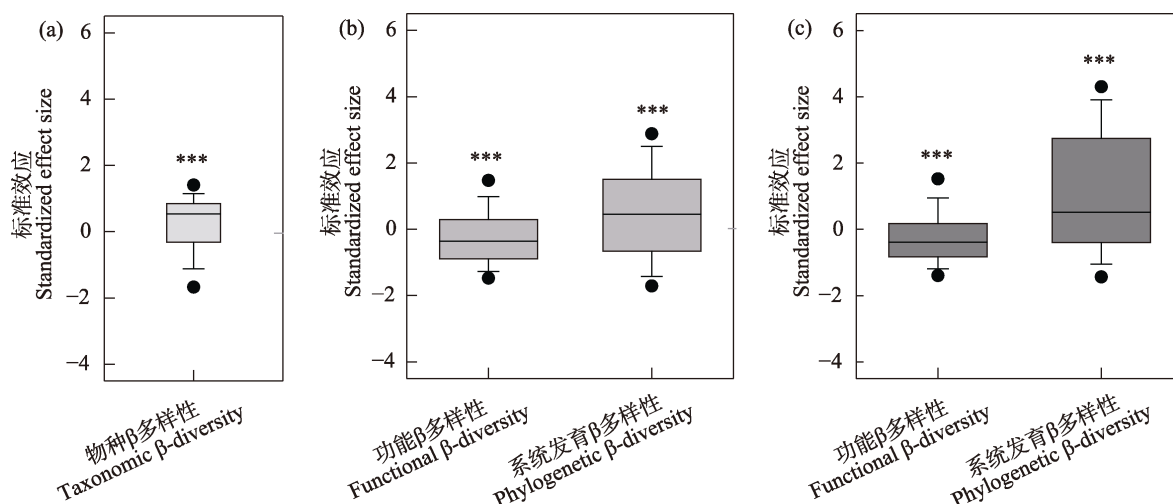


图4 青藏高原北部戈壁植物群落物种(a)、功能和系统发育β多样性(b-c)标准效应与零值的比较。(b)平均最近邻体性状距离和平均最近邻体系统发育距离; (c)平均成对性状距离和平均成对系统发育距离。\*\*\*  $P < 0.001$ 。

Fig. 4 Comparison of the standardized effect size for plant taxonomic (a), functional, and phylogenetic β-diversity (b-c) with zero value across the gobi deserts of northern Qinghai-Tibet Plateau. (b) Mean nearest neighbor trait distance and mean nearest neighbor phylogenetic distance; (c) Mean pairwise trait distance and mean pairwise phylogenetic distance. \*\*\*  $P < 0.001$ .

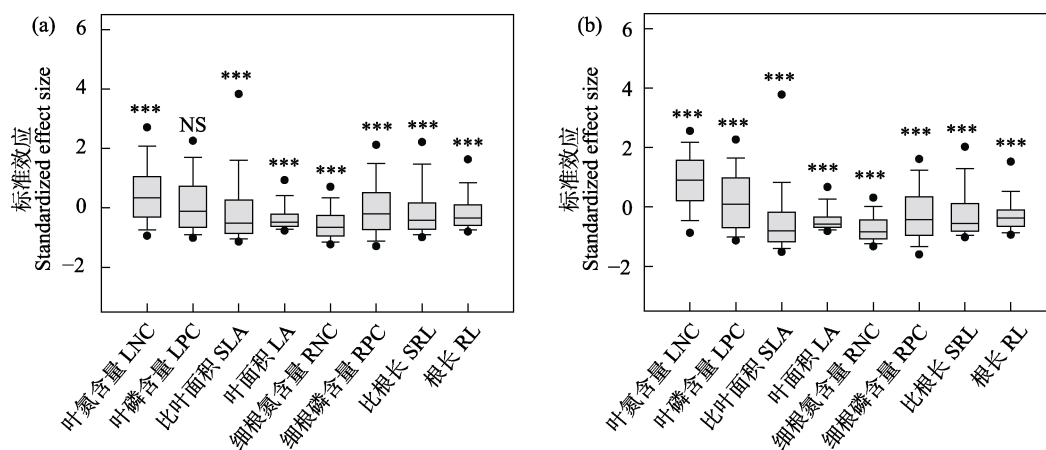


图5 单个功能性状β多样性标准效应与零值的比较。(a)平均最近邻体性状距离; (b)平均成对性状距离。NS,  $P > 0.05$ ; \*\*\*,  $P < 0.001$ 。

Fig. 5 Comparison of the standardized effect size for single functional trait β-diversity with zero value across the gobi deserts of northern Qinghai-Tibet Plateau. (a) Mean nearest neighbor trait distance; (b) Mean pairwise trait distance. LNC, Leaf nitrogen concentrations; LPC, Leaf phosphorus concentrations; SLA, Specific leaf area; LA, Leaf area; RNC, Fine root nitrogen concentrations; RPC, Fine root phosphorus concentrations; SRL, Specific root length; RL, Root length. NS,  $P > 0.05$ ; \*\*\*,  $P < 0.001$ .



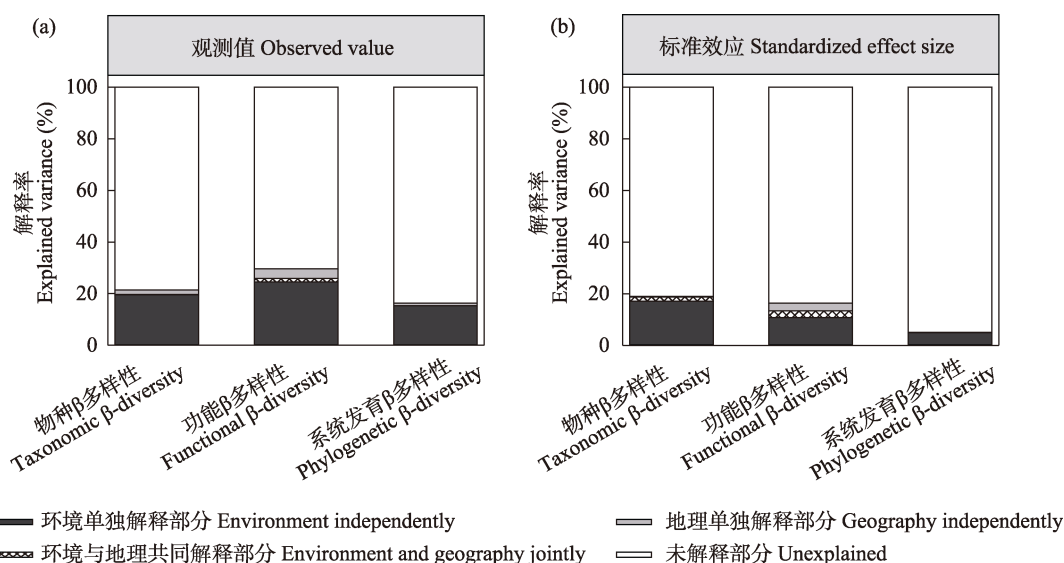


图6 青藏高原北部戈壁区环境差异与地理距离对植物群落物种、功能(平均最近邻体性状距离)和系统发育(平均最近邻体系发育距离)  $\beta$ 多样性观测值(a)及其标准效应(b)的解释

Fig. 6 The relative contribution of environmental and geographic distance in driving the variation in plant taxonomic, functional (mean nearest neighbor trait distance), and phylogenetic (mean nearest neighbor phylogenetic distance)  $\beta$ -diversity observed values (a) and their standardized effect sizes (b) across the gobi deserts of northern Qinghai-Tibet Plateau

### 3 讨论

#### 3.1 生态位过程与中性过程对戈壁植物群落 $\beta$ 多样性的相对影响

尽管生态位过程和中性过程被认为共同主导着植物群落构建,但大量研究表明两个过程的相对重要性在不同生态系统类型、研究尺度和植物功能类群间存在显著差异(Legendre et al, 2009; Liu et al, 2015; Wang et al, 2021)。已有研究发现中性过程对热带雨林 $\beta$ 多样性有着更强的影响,而生态位过程在温带草地和森林中起主导作用(Tang et al, 2012; Myers et al, 2013)。与多数研究结果一致(Tuomisto et al, 2003; 秦浩等, 2019; Wang et al, 2019),本研究中戈壁植物群落的物种、功能和系统发育 $\beta$ 多样性均存在着显著的随距离衰减效应,而扩散限制和生境过滤都会导致这种结果(王均伟等, 2016)。本研究中植物群落物种、功能和系统发育 $\beta$ 多样性的标准效应与零值均存在显著差异,说明生态位过程可能主导着戈壁植物群落的构建。方差分解结果进一步证实生境过滤可能对植物群落物种、功能和系统发育 $\beta$ 多样性均有着比扩散限制更重要的影响。而且相较于温带森林和草地等生态系统(Myers et al, 2013; Wang et al, 2019; 周昌艳等, 2020),生境过滤在戈

壁荒漠植物群落 $\beta$ 多样性格局形成过程中有着更为强烈的影响。这可能是由于戈壁荒漠中极端干旱和养分限制等环境胁迫对群落中的物种产生极强的过滤作用,从而加强了生境过滤作用的重要性。

有研究指出,功能和系统发育多样性格局是否一致主要取决于功能性状的系统发育保守程度(Webb et al, 2002)。若性状保守,功能和系统发育多样性格局将保持一致,反之则可能两者存在不同的格局(房帅等, 2014; 王均伟等, 2016)。本研究也发现植物功能 $\beta$ 多样性整体表现为聚集,而系统发育 $\beta$ 多样性表现为离散。本文选择的8个功能性状整体上并未表现出系统发育保守性,且除了叶氮含量外,其余功能性状 $\beta$ 多样性均表现为聚集,说明戈壁植物群落的功能性状是趋同进化而来。极端干旱和养分限制等引起的生境过滤作用导致各个群落中物种功能性状整体趋同,因此植物功能 $\beta$ 多样性整体上表现为聚集。已有研究发现绝大多数戈壁植物属于寡种科及寡种属(夏延国等, 2013)。本文所调查的44个物种分属15科35属,寡种科和寡种属物种占比分别为53.3%和82.9% (附录1),表明研究区植物亲缘关系可能相对比较疏远。此外,戈壁荒漠物种丰富度水平较低,多数群落物种丰富度仅2-3。因此,经生境过滤筛选进入到各个群落的物种尽管功能

性状比较相似, 但亲缘关系并不相近, 如生境条件相似的膜果麻黄群落和梭梭群落间却有着非常大的系统发育距离。最终导致研究区植物功能和系统发育 $\beta$ 多样性格局并不一致(Webb et al, 2002; Arnan et al, 2015)。

已有研究表明环境差异与地理距离未解释的部分可能反映了未考虑的变量, 尤其是生物相互作用等其他生态过程的影响(Gilbert & Lechowicz, 2004)。本研究中, 植物3个维度的 $\beta$ 多样性, 尤其是系统发育 $\beta$ 多样性未被环境和空间变量解释的比例大, 这说明生物相互作用等其他生态过程可能也会对植物多样性尤其是系统发育多样性有重要影响(Myers et al, 2013; Chi et al, 2014)。因此, 在研究区寡种科或寡种属植物物种高占比的影响下, 物种竞争排除、互惠共生等其他生态过程可能会导致功能性状存在一定差异的物种间亲缘关系比较疏远, 从而功能和系统发育多样性格局呈现出相反的趋势。总之, 本研究推测由于戈壁植物群落功能性状趋同进化, 生境过滤、物种竞争排除和互惠等群落构建过程可能对植物的物种、功能和系统发育 $\beta$ 多样性有着不同的影响, 导致其呈现出不同的分布格局。

此外, 本研究还对单个功能性状的 $\beta$ 多样性进行了分析(附录6, 附录7), 发现土壤含水量、地表砾石盖度等环境因子对叶片面积、细根氮含量、细根磷含量、根长、比根长等功能性状 $\beta$ 多样性有着较大的解释率, 但对叶片氮含量、叶片磷含量、比叶面积等功能性状 $\beta$ 多样性解释率较小。这一方面可能是因为除了本文所选择的气候、土壤因子外, 还有其他重要的环境因素也在驱动着植物功能 $\beta$ 多样性格局的形成; 例如, 物种竞争和互惠、地下水位、深层土壤含水量、人为活动干扰等因素的作用(李新荣等, 2009; Zhang et al, 2017)。另一方面可能是本文所选择的功能性状并没有完全反映戈壁植物间的功能权衡差异, 在生态策略形成中具有重要作用的功能性状并没被全部考虑进来(周昌艳等, 2020)。未来的研究应该进一步引进更能准确代表植物对外界环境变化的响应的“硬性状”(刘晓娟和马克平, 2015), 如叶片光合速率、植物耐旱性、耐寒性等(Bartlett et al, 2016; Swenson et al, 2017), 并结合植物间功能基因差异, 综合考虑多重环境变量的影响, 以更好地揭示戈壁植物群落物种共存和群落构建

机制(Swenson et al, 2017; Yang et al, 2018)。

### 3.2 局域生境因素是戈壁植物群落 $\beta$ 多样性形成的主要驱动力

区域气候, 尤其是与水资源可利用性相关的气候变量被认为是决定干旱区植物多样性大尺度地理分布格局的决定性因素(Tang et al, 2012; Ulrich et al, 2014; 刘庆福等, 2015)。然而, 本研究发现地表砾石盖度、土壤含水量、土壤pH值等局域生境因素对植物群落物种、功能和系统发育 $\beta$ 多样性均有着比气候因素更强的影响, 这表明局域生境因素可以通过补充限制(recruitment limitation)、资源竞争(resource competition)等生态过程来对植物 $\beta$ 多样性产生比气候更为重要的影响(Grubb, 1977; Stevens & Carson, 2002)。这可能有以下几种解释: 首先, 局域生境因素和气候往往存在着显著相关性, 从而导致很难精确量化气候和局域生境因素各自的单独影响(Gaston, 2000; Gilbert & Lechowicz, 2004); 其次, 气候因素调节着陆地生态系统养分和化学循环过程(Fernandez-Going et al, 2013), 可以通过调控局域生境水分和养分可利用性来间接影响戈壁植物群落 $\beta$ 多样性(Ruiz-Sinoga & Diaz, 2010); 第三, 干旱区零散起伏的局域地形会引起生境水土资源发生再分配, 从而导致了斑块镶嵌分布的植被分布格局, 这将进一步加剧局域生境水土资源异质性(Tongway & Ludwig, 2005; Reisner et al, 2013); 最后, 戈壁表层砾石覆盖度会影响地表水分下渗和蒸发, 从而可以通过调节生境水分和养分可利用性来影响植物群落多样性(Unger, 1971), 因此地表砾石盖度、土壤含水量等局域生境因素对植物群落有着更强烈的生境过滤作用(Zhang et al, 2017)。尽管本文这些发现与先前温带草地和荒漠生态系统的研究结果一致(Chi et al, 2014; Wang et al, 2019), 但并不支持全球尺度的研究结果(Qian & Ricklefs, 2012; Ulrich et al, 2014), 这可能说明气候和局域生境因素对植物群落的相对影响存在尺度依赖性(Legendre et al, 2009)。此外, 前期研究也发现不同生态过程对植物多样性的相对影响在不同尺度间存在差异(房帅等, 2014; 王均伟等, 2016)。本研究只分析了10 m采样尺度植物 $\beta$ 多样性分布格局及其影响因素, 在其他采样尺度(20 m、50 m、100 m、1,000 m)可能会有不同的发现。因此, 未来研究应综

合比较分析不同空间尺度上植物群落构建机制的差异。

## 参考文献

- Anderson MJ, Crist TO, Chase JM, Vellend M, Inouye BD, Freestone AL, Sanders NJ, Cornell HV, Comita LS, Davies KF, Harrison SP, Kraft NJB, Stegen JC, Swenson NG (2011) Navigating the multiple meanings of  $\beta$  diversity: A roadmap for the practicing ecologist. *Ecology Letters*, 14, 19–28.
- Arnan X, Cerdá X, Retana J (2015) Partitioning the impact of environment and spatial structure on alpha and beta components of taxonomic, functional, and phylogenetic diversity in European ants. *PeerJ*, 3, e1241.
- Bartlett MK, Zhang Y, Yang J, Kreidler N, Sun SW, Lin L, Hu YH, Cao KF, Sack L (2016) Drought tolerance as a driver of tropical forest assembly: Resolving spatial signatures for multiple processes. *Ecology*, 97, 503–514.
- Baselga A, Orme CDL (2012) betapart: An R package for the study of beta diversity. *Methods in Ecology and Evolution*, 3, 808–812.
- Bernard-Verdier M, Flores O, Navas ML, Garnier E (2013) Partitioning phylogenetic and functional diversity into alpha and beta components along an environmental gradient in a Mediterranean rangeland. *Journal of Vegetation Science*, 24, 877–889.
- Blomberg SP, Garland Jr T, Ives AR (2003) Testing for phylogenetic signal in comparative data: Behavioral traits are more labile. *Evolution*, 57, 717–745.
- Cavender-Bares J, Kozak KH, Fine PVA, Kembel SW (2009) The merging of community ecology and phylogenetic biology. *Ecology Letters*, 12, 693–715.
- Chase JM, Leibold MA (2003) *Ecological Niches: Linking Classical and Contemporary Approaches*. University of Chicago Press, Chicago.
- Chen SB, Ouyang ZY, Xu WH, Xiao Y (2010) A review of beta diversity studies. *Biodiversity Science*, 18, 323–335. (in Chinese with English abstract) [陈圣宾, 欧阳志云, 徐卫华, 肖燚 (2010) Beta多样性研究进展. *生物多样性*, 18, 323–335.]
- Chen Y, Yuan ZL, Li PK, Cao RF, Jia HR, Ye YZ (2016) Effects of environment and space on species turnover of woody plants across multiple forest dynamic plots in East Asia. *Frontiers in Plant Science*, 7, e0126594.
- Chi XL, Tang ZY, Fang JY (2014) Patterns of phylogenetic beta diversity in China's grasslands in relation to geographical and environmental distance. *Basic and Applied Ecology*, 15, 416–425.
- Cornelissen JHC, Lavorel S, Garnier E, Díaz S, Buchmann N, Gurvich DE, Reich PB, Ter Steege H, Morgan HD, Van Der Heijden MGA (2003) A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian journal of Botany*, 51, 335–380.
- Fang JY, Wang XP, Shen ZH, Tang ZY, He JS, Yu D, Jiang Y, Wang ZH, Zheng CY, Zhu JL, Guo ZD (2009) Methods and protocols for plant community inventory. *Biodiversity Science*, 17, 533–548. (in Chinese with English abstract) [方精云, 王襄平, 沈泽昊, 唐志尧, 贺金生, 于丹, 江源, 王志恒, 郑成洋, 朱江玲, 郭兆迪 (2009) 植物群落清查的主要内容、方法和技术规范. *生物多样性*, 17, 533–548.]
- 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, Jilin, China. *Chinese Science Bulletin*, 59, 2342–2348. (in Chinese with English abstract) [房帅, 原作强, 藺菲, 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.]
- Feng YM, Lu Q (2017) The map of desert distribution in China. China Cartographic Publishing House, Beijing. (in Chinese with English abstract) [冯益明, 卢琦 (2017) 中国戈壁分布图. 中国地图出版社, 北京.]
- Fernandez-Goñi BM, Harrison SP, Anacker BL, Safford HD (2013) Climate interacts with soil to produce beta diversity in Californian plant communities. *Ecology*, 94, 2007–2018.
- Gaston KJ (2000) Global patterns in biodiversity. *Nature*, 405, 220–227.
- Gilbert B, Lechowicz MJ (2004) Neutrality, niches, and dispersal in a temperate forest understory. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 101, 7651–7656.
- Goslee SC, Urban DL (2007) The ecodist package for dissimilarity-based analysis of ecological data. *Journal of Statistical Software*, 22, 1–19.
- Gotelli N, Graves G (1996) *Neutral Models in Ecology*. Smithsonian Institution Press, Washington.
- Grubb PJ (1977) The maintenance of species-richness in plant communities: The importance of the regeneration niche. *Biological Reviews*, 52, 107–145.
- Hao MH, Ganeshaiah KN, Zhang CY, Zhao XH, von Gadow K (2019) Discriminating among forest communities based on taxonomic, phylogenetic and trait distances. *Forest Ecology and Management*, 440, 40–47.
- Hubbell SP (2006) Neutral theory and the evolution of ecological equivalence. *Ecology*, 87, 1387–1398.
- Jiang ZG (2018) Exploring the distribution patterns and conservation approaches of biodiversity on the Qinghai-Tibetan Plateau. *Biodiversity Science*, 26, 107–110. (in Chinese) [蒋志刚 (2018) 探索青藏高原生物多样性分布格局与保育途径. *生物多样性*, 26, 107–110.]
- Jin Y, Qian H (2019) VPhyloMaker: An R package that can generate very large phylogenies for vascular plants. *Ecography*, 42, 1353–1359.
- Kembel SW, Cowan PD, Helmus MR, Cornwell WK, Morlon H, Ackerly DD, Blomberg SP, Webb CO (2010) Picante: R tools for integrating phylogenies and ecology. *Bioinformatics*,



- 26, 1463–1464.
- Kraft NJB, Adler PB, Godoy O, James EC, Fuller S, Levine JM (2015) Community assembly, coexistence and the environmental filtering metaphor. *Functional Ecology*, 29, 592–599.
- Legendre P, Mi XC, Ren HB, Ma KP, Yu MJ, Sun IF, He FL (2009) Partitioning beta diversity in a subtropical broad-leaved forest of China. *Ecology*, 90, 663–674.
- Li XR, Tan HJ, He MZ, Wang XP, Li XJ (2009) The response of shrub species richness and abundance patterns to environmental change in Alxa Plateau: The premise of shrubs diversity conservation in extremely arid gobi regions. *Science China: Earth Sciences*, 39, 504–515. (in Chinese) [李新荣, 谭会娟, 何明珠, 王新平, 李小军 (2009) 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: 极端干旱戈壁地区灌木多样性保育的前提. *中国科学: 地球科学*, 39, 504–515.]
- Liu QF, Liu Y, Sun XL, Zhang XF, Kang S, Ding Y (2015) The explanation of climatic hypotheses to community species diversity patterns in Inner Mongolia grasslands. *Biodiversity Science*, 23, 463–470. (in Chinese with English abstract) [刘庆福, 刘洋, 孙小丽, 张雪峰, 康萨如拉, 丁勇 (2015) 气候假说对内蒙古草原群落物种多样性格局的解释. *生物多样性*, 23, 463–470.]
- 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.]
- Liu YN, Tang ZY, Fang JY (2015) Contribution of environmental filtering and dispersal limitation to species turnover of temperate deciduous broad-leaved forests in China. *Applied Vegetation Science*, 18, 34–42.
- Long T, Wang JM, Li JW, Feng YM, Wu B, Lu Q (2017) Plant diversity and its environmental explanation in gobi district of northern Qinghai-Tibet Plateau, northwestern China. *Journal of Beijing Forestry University*, 39(12), 17–24. (in Chinese with English abstract) [龙婷, 王健铭, 李景文, 冯益民, 吴波, 卢琦 (2017) 青藏高原北部戈壁区植物多样性及其环境解释. *北京林业大学学报*, 39(12), 17–24.]
- Long WX, Schamp BS, Zang RG, Ding Y, Huang YF, Xiang YZ (2015) Community assembly in a tropical cloud forest related to specific leaf area and maximum species height. *Journal of Vegetation Science*, 26, 513–523.
- Losos JB (2008) Phylogenetic niche conservatism, phylogenetic signal and the relationship between phylogenetic relatedness and ecological similarity among species. *Ecology Letters*, 11, 995–1003.
- Myers JA, Chase JM, Jiménez I, Jørgensen PM, Araujo-Murakami A, Paniagua-Zambrana N, Seidel R (2013) Beta-diversity in temperate and tropical forests reflects dissimilar mechanisms of community assembly. *Ecology Letters*, 16, 151–157.
- Page NV, Shanker K (2018) Environment and dispersal influence changes in species composition at different scales in woody plants of the Western Ghats, India. *Journal of Vegetation Science*, 29, 74–83.
- Pérez-Harguindeguy N, Diaz S, Gamier E, Lavorel S, Poorter H, Jaureguiberry P, Bret-Harte MS, Comwell WK, Craine JM, Gurvich DE (2013) New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 61, 167–234.
- Petchey OL, Gaston KJ (2006) Functional diversity: Back to basics and looking forward. *Ecology Letters*, 9, 741–758.
- Purschke O, Schmid BC, Sykes MT, Poschlod P, Michalski SG, Durka W, Kühn I, Winter M, Prentice HC (2013) Contrasting changes in taxonomic, phylogenetic and functional diversity during a long-term succession: Insights into assembly processes. *Journal of Ecology*, 101, 857–866.
- Qian H, Ricklefs RE (2012) Disentangling the effects of geographic distance and environmental dissimilarity on global patterns of species turnover. *Global Ecology and Biogeography*, 21, 341–351.
- Qin H, Zhang YB, Dong G, Zhang F (2019) Altitudinal patterns of taxonomic, phylogenetic and functional diversity of forest communities in Mount Guandi, Shanxi, China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 43, 762–773. (in Chinese with English abstract) [秦浩, 张殷波, 董刚, 张峰 (2019) 山西关帝山森林群落物种、谱系和功能多样性海拔格局. *植物生态学报*, 43, 762–773.]
- Reisner MD, Grace JB, Pyke DA, Doescher PS (2013) Conditions favouring *Bromus tectorum* dominance of endangered sagebrush steppe ecosystems. *Journal of Applied Ecology*, 50, 1039–1049.
- Revell LJ (2012) phytools: An R package for phylogenetic comparative biology (and other things). *Methods in Ecology and Evolution*, 3, 217–223.
- Ruiz-Sinoga JD, Diaz AR (2010) Soil degradation factors along a Mediterranean pluviometric gradient in Southern Spain. *Geomorphology*, 118, 359–368.
- Schneider CA, Rasband WS, Eliceiri KW (2012) NIH Image to ImageJ: 25 years of image analysis. *Nature Methods*, 9, 671–675.
- Steinitz O, Heller J, Tsoar A, Rotem D, Kadmon R (2006) Environment, dispersal and patterns of species similarity. *Journal of Biogeography*, 33, 1044–1054.
- Stevens MHH, Carson WP (2002) Resource quantity, not resource heterogeneity, maintains plant diversity. *Ecology Letters*, 5, 420–426.
- Swenson NG, Erickson DL, Mi XC, Bourg NA, Forero-Montaña J, Ge XJ, Howe R, Lake JK, Liu XJ, Ma KP, Pei NC, Thompson J, Uriarte M, Wolf A, Wright SJ, Ye WH, Zhang JL, Zimmerman JK, Kress WJ (2012) Phylogenetic and functional alpha and beta diversity in temperate and tropical tree communities. *Ecology*, 93, S112–S125.

- Swenson NG, Iida Y, Howe R, Wolf A, Umaña MN, Petprakob K, Turner BL, Ma KP (2017) Tree co-occurrence and transcriptomic response to drought. *Nature Communications*, 8, 1996.
- Tang ZY, Fang JY, Chi XL, Yang YH, Ma WH, Mohhamot A, Guo ZD, Liu YN, Gaston KJ (2012) Geography, environment, and spatial turnover of species in China's grasslands. *Ecography*, 35, 1103–1109.
- Tongway DJ, Ludwig JA (2005) Heterogeneity in arid and semiarid lands. In: *Ecosystem Function in Heterogeneous Landscapes* (eds Lovett GM, Turner MG, Jones CG, Weathers KC), pp. 189–205. Springer, New York.
- Tuomisto H, Ruokolainen K, Yli-Halla M (2003) Dispersal, environment, and floristic variation of western Amazonian forests. *Science*, 299, 241–244.
- Ulrich W, Soliveres S, Maestre FT, Gotelli NJ, Quero JL, Delgado-Baquerizo M, Bowker MA, Eldridge DJ, Ochoa V, Gozalo B, Valencia E, Berdugo M, Escolar C, García-Gómez M, Escudero A, Prina A, Alfonso G, Arredondo T, Bran D, Cabrera O, Cea AP, Chaieb M, Contreras J, Derak M, Espinosa CI, Florentino A, Gaitán J, Muro VG, Ghiloufi W, Gómez-González S, Gutiérrez JR, Hernández RM, Huber-Sannwald E, Jankju M, Mau RL, Hughes FM, Miriti M, Monerris J, Muchane M, Naseri K, Pucheta E, Ramírez-Collantes DA, Raveh E, Romão RL, Torres-Díaz C, Val J, Veiga JP, Wang DL, Yuan X, Zaady E (2014) Climate and soil attributes determine plant species turnover in global drylands. *Journal of Biogeography*, 41, 2307–2319.
- Unger PW (1971) Soil profile gravel layers. II. Effect on growth and water use by a hybrid forage sorghum. *Soil Science Society of America Journal*, 35, 980–983.
- Wang JM, Chen C, Li JW, Feng YM, Lu Q (2019) Different ecological processes determined the alpha and beta components of taxonomic, functional, and phylogenetic diversity for plant communities in dryland regions of Northwest China. *PeerJ*, 6, e6220.
- Wang JM, Wang Y, Li MX, He NP, Li JW (2021) Divergent roles of environmental and spatial factors in shaping plant  $\beta$ -diversity of different growth forms in drylands. *Global Ecology and Conservation*, 26, e01487.
- Wang JW, Hou MM, Huang LY, Zhang J, Zhou HC, Cheng YX (2016) Phylogenetic and functional beta diversity in a broad-leaved Korean pine mixed forest in Changbai Mountains, northeastern China. *Journal of Beijing Forestry University*, 38(10), 21–27. (in Chinese with English abstract) [王均伟, 侯嫚嫚, 黄利亚, 张君, 周海城, 程艳霞 (2016) 长白山阔叶红松林系统发育和功能性状 $\beta$ 多样性. *北京林业大学学报*, 38(10), 21–27.]
- Wang ZH, Fang JY, Tang ZY, Lin X (2012) Relative role of contemporary environment versus history in shaping diversity patterns of China's woody plants. *Ecography*, 35, 1124–1133.
- Webb CO, Ackerly DD, McPeck MA, Donoghue MJ (2002) Phylogenies and community ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 33, 475–505.
- Whittaker RH (1960) Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California. *Ecological Monographs*, 30, 279–338.
- Wu YH, Shi HL (2018) The seed plant flora of the Qaidam Basin and its contiguous mountainous region in Qinghai Province. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 38, 1542–1552. (in Chinese with English abstract) [吴玉虎, 史惠兰 (2018) 柴达木盆地及其毗邻山地植物区系研究. *西北植物学报*, 38, 1542–1552.]
- Xia YG, Ning Y, Li JW, Li JQ, Feng YM, Wu B, Lu Q (2013) Plant species diversity and floral characters in the black gobi desert of China. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 33, 1906–1915. (in Chinese with English abstract) [夏延国, 宁宇, 李景文, 李俊清, 冯益民, 吴波, 卢琦 (2013) 中国黑戈壁地区植物区系及其物种多样性研究. *西北植物学报*, 33, 1906–1915.]
- Xiao YM, Yang LC, Nie XQ, Li CB, Xiong F, Zhao XH, Zhou GY (2018) Phylogenetic structure of desert shrub community in Qaidam Basin. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 38, 750–760. (in Chinese with English abstract) [肖元明, 杨路存, 聂秀青, 李长斌, 熊丰, 赵晓辉, 周国英 (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, 750–760.]
- Yang J, Cao M, Swenson NG (2018) Why functional traits do not predict tree demographic rates. *Trends in Ecology & Evolution*, 33, 326–336.
- Yao TD (2019) Tackling on environmental changes in Tibetan Plateau with focus on water, ecosystem and adaptation. *Science Bulletin*, 64, 417–417.
- Zhang PP, Shao MA, Zhang XC (2017) Spatial pattern of plant species diversity and the influencing factors in a gobi desert within the Heihe River basin, Northwest China. *Journal of Arid Land*, 9, 379–393.
- Zhong YM, Wang JM, Zhang TH, Li JW, Feng YM, Lu Q (2017) Composition of seed plant species and floristic features in the gobi area of the northern Qinghai-Tibet Plateau of China. *Plant Science Journal*, 35, 525–533. (in Chinese with English abstract) [钟悦鸣, 王健铭, 张天汉, 李景文, 冯益明, 卢琦 (2017) 中国青藏高原北部戈壁区种子植物物种组成及其区系特征. *植物科学学报*, 35, 525–533.]
- Zhong ZB, Zhou GY, Yang LC, Liu HC, Song WZ (2014) The biomass allocation patterns of desert shrub vegetation in the Qaidam Basin, Qinghai, China. *Journal of Desert Research*, 34, 1042–1048. (in Chinese with English abstract) [钟泽兵, 周国英, 杨路存, 刘何春, 宋文珠 (2014) 柴达木盆地几种荒漠灌丛植被的生物量分配格局. *中国沙漠*, 34, 1042–1048.]
- Zhou CY, Wang B, Deng Y, Wu JJ, Cao M, Lin LX (2020) Canopy structure is an important factor driving local-scale woody plant functional beta diversity. *Biodiversity Science*,

28, 1546–1557. (in Chinese with English abstract) [周昌艳, 王彬, 邓云, 乌俊杰, 曹敏, 林露湘 (2020) 林冠结构是局域尺度木本植物功能性状 $\beta$ 多样性形成的重要驱动

力. 生物多样性, 28, 1546–1557.]

(责任编辑: 陈圣宾 责任编辑: 黄祥忠)

## 附录 Supplementary Material

### 附录1 青藏高原北部61个戈壁植物群落调查点记录物种名录

Appendix 1 Plant species lists recording in 61 plant communities survey sites in the gobi deserts of northern Qinghai-Tibet Plateau

<https://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2021503-1.pdf>

### 附录2 青藏高原北部戈壁植物功能(平均成对性状距离)和系统发育(平均成对系统发育距离) $\beta$ 多样性观测值(a–b)及其标准效应(c–d)随地理距离的变化趋势

Appendix 2 Variation in plant functional (mean pairwise trait distance), and phylogenetic (mean pairwise phylogenetic distance)  $\beta$ -diversity observed value (a–c) and their standardized effect size (d–e) along geographic distance in the gobi deserts of northern Qinghai-Tibet Plateau

<https://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2021503-2.pdf>

### 附录3 青藏高原北部戈壁植物功能(平均成对性状距离)和系统发育(平均成对系统发育距离) $\beta$ 多样性观测值及其标准效应与不同环境因素差异间的相关性

Appendix 3 Mantel tests for the relationships of plant functional (mean pairwise trait distance), and phylogenetic (mean pairwise phylogenetic distance)  $\beta$ -diversity observed value and their standard effect size with different environmental factors in the gobi deserts of northern Qinghai-Tibet Plateau

<https://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2021503-3.pdf>

### 附录4 青藏高原北部戈壁植物功能(平均成对性状距离)和系统发育(平均成对系统发育距离) $\beta$ 多样性观测值(a–b)及其标准效应(c–d)与地表砾石盖度差异的关系

Appendix 4 The relationships of plant functional (mean pairwise trait distance), and phylogenetic (mean pairwise phylogenetic distance)  $\beta$ -diversity observed value (a–b) and their standardized effect size (c–d) with gravel coverage divergence in the gobi deserts of northern Qinghai-Tibet Plateau

<https://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2021503-4.pdf>

### 附录5 青藏高原北部戈壁区环境差异与地理距离对植物功能(平均成对性状距离)和系统发育(平均成对系统发育距离) $\beta$ 多样性观测值(a)及其标准效应(b)的解释

Appendix 5 The relative contribution of environmental and geographic distance in driving the variation in plant functional (mean pairwise trait distance), and phylogenetic (mean pairwise phylogenetic distance)  $\beta$ -diversity observed value (a) and their standardized effect size (b) across the gobi deserts of northern Qinghai-Tibet Plateau

<https://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2021503-5.pdf>

### 附录6 青藏高原北部戈壁区环境差异与地理距离对各个功能性状 $\beta$ 多样性(平均最近邻体性状距离)观测值(a)及其标准效应(b)的解释

Appendix 6 The relative contribution of environmental and geographic distance in driving the variation in each functional trait (mean nearest neighbor trait distance)  $\beta$ -diversity observed value (a) and their standardized effect size (b) across the gobi deserts of northern Qinghai-Tibet Plateau

<https://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2021503-6.pdf>

### 附录7 青藏高原北部戈壁区环境差异与地理距离对各个功能性状 $\beta$ 多样性(平均成对性状距离)观测值(a)及其标准效应(b)的解释

Appendix 7 The relative contribution of environmental and geographic distance in driving the variation in each functional trait (mean pairwise trait distance)  $\beta$ -diversity observed value (a) and their standardized effect size (b) across the gobi deserts of northern Qinghai-Tibet Plateau

<https://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2021503-7.pdf>