

杨欢,王寅,王健铭,等.环境过滤和扩散限制对库姆塔格沙漠南缘植物群落 $\beta$ -多样性的影响[J].中国沙漠,2021,41(3): 147-154.

## 环境过滤和扩散限制对库姆塔格沙漠南缘植物群落 $\beta$ -多样性的影响

杨欢<sup>1</sup>,王寅<sup>1</sup>,王健铭<sup>1,3</sup>,夏延国<sup>1</sup>,李景文<sup>1</sup>,贾晓红<sup>2</sup>,吴波<sup>2</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院重点实验室,北京100101)

**摘要:**  $\beta$ -多样性反映群落之间的物种组成差异,群落 $\beta$ -多样性的形成和维持一直是生态学研究的核心问题。通过对库姆塔格沙漠南缘60个植物群落的调查,结合环境因素和空间距离,通过Mantel分析以及基于距离的多元回归(MRM),分析了环境过滤和扩散限制对研究区植物群落 $\beta$ -多样性及组分的影响。结果表明:库姆塔格沙漠南缘植物群落存在明显的地理衰减格局,群落之间物种组成差异较大, $\beta$ -多样性高且大部分来自物种更替;环境差异和空间距离对群落 $\beta$ -多样性及更替组分均有显著影响,物种更替对二者的响应与 $\beta$ -多样性保持一致;MRM分析表明,在研究区 $\beta$ -多样性的形成中环境过滤和扩散限制的相对作用存在差异,环境过滤作用对 $\beta$ -多样性及组分的影响超过扩散作用。通过本次研究可以初步确定在库姆塔格沙漠南缘植物群落 $\beta$ -多样性主要由生态位过程与中性过程以及其他未知过程共同控制,其中气候、海拔等生态位因素扮演着比中性过程更为重要的角色。此外,研究区群落 $\beta$ -多样性可能主要由物种更替导致,不同生态过程对群落 $\beta$ -多样性的影响可能主要通过调控群落物种更替来实现。

**关键词:** 环境过滤; 扩散限制;  $\beta$ -多样性; 更替; 嵌套; 库姆塔格沙漠南缘

文章编号: 1000-694X(2021)03-147-08

DOI: 10.7522/j.issn.1000-694X.2020.00129

中图分类号: Q948.15

文献标志码: A

### 0 引言

群落 $\beta$ -多样性是生物多样性的基本组成,可以反映不同地点之间物种组成的差异<sup>[1]</sup>。通过 $\beta$ -多样性的研究可以衡量群落物种组成的变化进而反映群落的构建过程,因此, $\beta$ -多样性是研究群落结构以及影响群落组成的重要指标<sup>[2-3]</sup>。关于群落 $\beta$ -多样性的研究,不仅有利于理解植物群落 $\beta$ -多样性的分布格局,更好地认识物种与环境的关系,还能够了解不同生态过程在植物群落形成和维持中的相对作用,对群落构建过程进行深入理解。

目前,关于群落 $\beta$ -多样性形成和维持机制受到广泛关注<sup>[4-6]</sup>。生态位理论认为植物群落 $\beta$ -多样性的差异是环境差异造成的<sup>[7]</sup>,随着环境差异的增加,群落之间物种组成相似性会降低, $\beta$ -多样性则升高<sup>[8-10]</sup>。中性理论则认为扩散限制对群落结构具有

决定性的作用<sup>[11-12]</sup>。由于扩散限制的存在,群落物种组成的相似性随着空间距离的增加而逐渐降低,使群落之间 $\beta$ -多样性升高<sup>[2,13]</sup>。随着对植物群落 $\beta$ -多样性研究的不断深入,越来越多的研究表明应当将生态位与中性两大理论进行系统性的整合<sup>[10,14-15]</sup>,认为在 $\beta$ -多样性的形成过程中,环境过滤和扩散限制并不是单独地起作用,而是在两者的共同作用下促进了 $\beta$ -多样性格局的形成<sup>[6,16]</sup>,环境过滤和扩散限制对群落 $\beta$ -多样性的形成至关重要。

环境过滤和扩散限制在群落 $\beta$ -多样性形成过程中同时存在,但二者的影响程度不同<sup>[5,17-18]</sup>。Legendre等<sup>[16]</sup>研究发现,在群落构建过程中中性过程和生态位作用相当。但是在不同的研究区 $\beta$ -多样性形成的主导因素可能是环境过滤<sup>[8]</sup>,也可能是扩散限制<sup>[19]</sup>。而为了更好地理解群落 $\beta$ -多样性的形成

收稿日期:2020-06-06; 改回日期:2020-12-30

资助项目:科技部科技基础资源调查专项(2017FY100205);科技部科技基础性工作专项(2012FY111700);国家自然科学基金项目(31971538)

作者简介:杨欢(1996—),男,内蒙古人,硕士研究生,研究方向为恢复生态学与生物多样性保护。E-mail: 1797068056@qq.com

通信作者:李景文(E-mail: lijingwenhy@bjfu.edu.cn)

和维持机制, Baselga<sup>[20]</sup>提出将群落 $\beta$ -多样性分解为物种更替(replacement)和物种嵌套(nestedness)两部分,其中,物种更替反映了植物群落在空间的更替程度,嵌套则代表在不同地点物种的增加或减少<sup>[20]</sup>。通过对 $\beta$ -多样性进行分解并探究不同影响因素对其组分的作用的研究<sup>[20-21]</sup>,有助于我们更好地理解群落 $\beta$ -多样性,为 $\beta$ -多样性的研究提供新的见解。

中国西北大部分地区为荒漠区,占全国陆地面积的30%以上<sup>[22]</sup>,荒漠植被的生存和分布受到自然环境的影响<sup>[22-23]</sup>。通过对荒漠植被的研究有利于更好地保护荒漠生态系统的稳定,而以往关于荒漠植被的研究主要在植被类型特征、物种组成和物种分布格局上<sup>[24-27]</sup>,关于荒漠植物群落 $\beta$ -多样性及影响因素的研究很少,尤其在库姆塔格沙漠地区相关的研究更少。因此,本文通过对库姆塔格沙漠南缘的植被进行调查,目的是了解该区域植物群落的 $\beta$ -多样性及其组分,并探究环境过滤和扩散限制如何影响群落 $\beta$ -多样性及其组分的变化,进而分析二者对研究区植物群落构建过程中的相对作用,以期对库姆塔格沙漠南缘植物群落对特殊环境的适应以及群落的维持机制有所了解。

## 1 研究区概况

库姆塔格沙漠处于新疆维吾尔自治区若羌县、甘肃省敦煌市以及阿克塞哈萨克族自治县之间,东

西跨度接近380 km,南北约100 km,面积约2.28万 $\text{km}^2$ ,气候干旱,干燥度指数超过90,植物群落结构简单<sup>[27-28]</sup>。本次调查在阿尔金山山前洪积扇进行,位于新疆东南部,库姆塔格沙漠南部。该区域为极端干旱大陆性气候,最高平均气温可达30℃,降水稀少,集中于6—8月并且存在很大的地域差异性<sup>[29]</sup>,年平均降水量不足30 mm,年蒸发量接近3 000 mm。海拔差异较大,最低不足1 000 m,最高超过2 700 m,随海拔变化,物种的分布也存在较大差异。研究区植被组成简单、结构单一,植被大多为戈壁荒漠植物,植物生活型以灌木、一年生及多年生草本为主<sup>[30]</sup>,优势植物主要有合头藜(*Sympegma regelii*)、红砂(*Reaumuria soongarica*)、膜果麻黄(*Ephedra przewalskii*)、裸果木(*Gymnocarpus przewalskii*)、驼绒藜(*Krascheninnikovia ceratoides*)等。

## 2 方法

### 2.1 样地设置与植被调查

本次调查于2013年生长季进行。在之前库姆塔格沙漠综合考察一期的研究基础之上,结合遥感图像,设计调查路线,针对库姆塔格沙漠南缘主要植物分布区布设调查样点。按照植物群落组成的变化来设置样方,共布设了60个10 m×10 m样方(图1)对研究区主要植物群落进行调查。在每一个样点中记录生境信息,包括调查时间、地点、调查地

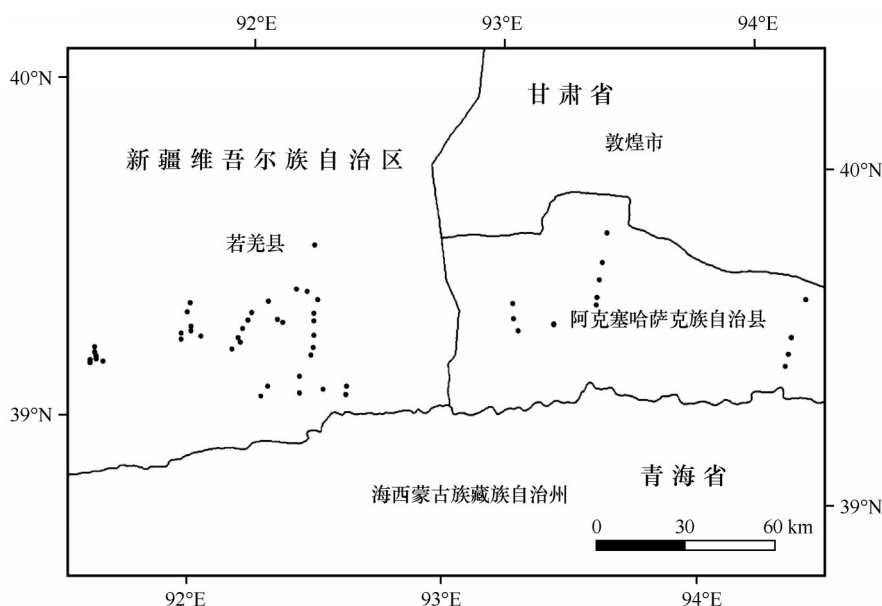


图1 库姆塔格沙漠南缘调查样点分布

Fig.1 Distribution of sample points in the south fringe of the Kumtag Desert

经纬度、海拔以及植被类型和物种组成。对样方中植物的种类、组成、生活型进行记录,并统计植株高度、多度等指标。根据野外调查记录和标本鉴定的结果,整理得出库姆塔格沙漠南缘的植物群落物种组成数据。

## 2.2 数据获取

为研究气候对研究区植物群落的影响,根据样地经纬度坐标,从世界气候共享网站(<http://www.worldclim.org/>)中获取了常见的气候指标,主要可划分为温度和降水。温度有年平均温度(MAT)、最热月最高温(MTWM)、最冷月最低温(MTCM)、最温暖季均温(MTWQ)、最寒冷季均温(MTCQ)、气温年较差(ART)、气温日较差(MDR);降水包括年平均降水量(MAP)、最湿润月降水量(PWM)、最干旱月降水量(PDM)、最湿润季降水量(PWQ)、最干旱季降水量(PDQ)。空间距离则使用GPS记录样地的经纬度,之后通过计算得出。

## 2.3 数据分析

本文利用Bray-Curtis距离指数来表征研究区植物群落的 $\beta$ -多样性。Bray-Curtis距离指数( $\beta_{BC}$ )是衡量不同样地之间物种组成差异的测度,在计算时不仅仅考虑样方中物种是否存在,同时还考虑物种多度<sup>[31]</sup>,Bray-Curtis距离指数越大说明植物群落之间的差异越大(最大距离为1), $\beta$ -多样性越高。根据调查的60个样方,最终获得一个60×60的Bray-Curtis距离矩阵,之后利用“betapart”工具包将 $\beta$ -多样性分解为“更替”( $\beta_{sim}$ )和“嵌套”( $\beta_{nes}$ )两个组分<sup>[20]</sup>。通过距离衰减曲线对群落之间物种组成的差异进行定量分析,其中距离衰减斜率可以反映物种周转率<sup>[32]</sup>,因此利用对数转换的群落相似性(1-Bray-Curtis距离指数)与对数转换的地理距离(空间距离)的最小二乘回归斜率来表示植物群落物种周转的距离衰减率。

Bray-Curtis距离指数:

$$\beta_{BC} = (B + C) / (2A + B + C) \quad (1)$$

$$\beta_{sim} = \min(B, C) / (A + \min(B, C)) \quad (2)$$

$$\beta_{nes} = \beta_{BC} - \beta_{sim} \quad (3)$$

式中: $A$ 为群落 $B$ 和群落 $C$ 的共有物种个体数量; $B$ 和 $C$ 分别为群落 $B$ 和群落 $C$ 独有的物种个体数。

为了研究每一个环境因子(主要为气候和海拔)与植物群落 $\beta$ -多样性及其组分之间的关系,对

分别获得的气候、海拔数据进行标准化,然后转化为欧式距离矩阵,构建单个环境因子的距离矩阵。另外还可以对所有环境因子标准化之后获得一个综合环境距离矩阵,通过GPS获取的经纬度坐标,计算不同植物群落之间的空间距离矩阵<sup>[33-34]</sup>。采用Mantel分析来检验环境因子矩阵(温度、降水、海拔)和空间距离矩阵是否对研究地植物群落 $\beta$ -多样性及其组分具有显著性影响<sup>[34]</sup>,并用Spearman相关性分析检验两个矩阵之间的相关性。

最后,利用ecodist程序包中基于距离矩阵的多元回归(MRM)的方法来分析环境因子的距离矩阵和空间距离矩阵对植物群落 $\beta$ -多样性及组分的影响。该方法属于mantel检验的一种延伸,可以用来研究独立因子的解释能力<sup>[5]</sup>。此外,可以通过MRM进行偏回归分析,进一步确定环境过滤和扩散限制在 $\beta$ -多样性及其组分形成过程中的相对重要性。群落 $\beta$ -多样性及其组分的总变异可以分为环境过滤、扩散限制的单独解释,二者的共同解释以及残差4部分,通过对综合环境距离矩阵和空间距离矩阵进行MRM分析,分别可以确定环境过滤和扩散限制对群落 $\beta$ -多样性及组分的相对贡献大小。为了避免环境因子之间的共线性,使用Hmisc程序包中varclus函数来对环境变量进行筛选,使用筛选之后的环境因子进行MRM分析<sup>[35]</sup>。以上统计分析均在R3.4.4内完成。

## 3 结果与分析

### 3.1 库姆塔格沙漠南缘植物群落 $\beta$ -多样性及组分

通过对60个植物群落的实地调查,共发现并记录物种39种,分别属于31属,生活型以灌木和多年生草本为主。对群落相似性与空间距离进行对数转换,分析群落相似性与空间距离的关系。研究区植物群落之间的相似性指数随着空间距离的增加呈现显著降低( $P < 0.0001$ ,图2),表明在库姆塔格沙漠南缘植物群落相似性存在明显的地理衰减格局,且距离衰减曲线的斜率为0.086(斜率绝对值),显著大于0值(图2),说明研究区植物群落存在明显的物种更替。

通过计算可以看出植物群落之间Bray-Curtis距离指数较大,基本维持在0.78左右(图3),说明在调查地植物群落之间的相似性较低,表明研究区植物群落之间物种组成表现出较大的差异。将 $\beta$ -多



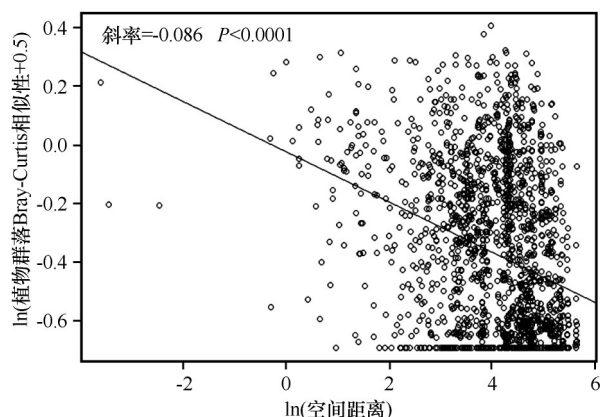


图2 库姆塔格沙漠南缘植物群落 $\beta$ -多样性距离衰减关系

Fig.2 The distance-decay curves of plant community  $\beta$ -diversity in the south fringe of the Kumtag Desert

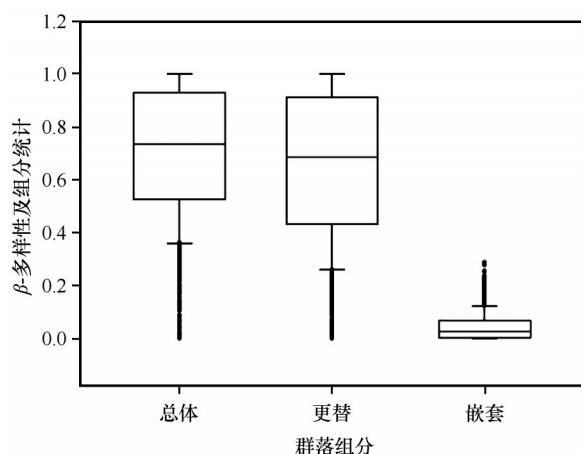


图3 库姆塔格沙漠南缘植物群落 $\beta$ -多样性及组分统计

Fig.3 Summary statistics of the plant  $\beta$ -diversity and components in the south fringe of the Kumtag Desert

样性分解为物种更替和嵌套之后,发现更替组分占据了很大的比例(图3),而嵌套仅仅占据很小一部分比例,同样证明研究区具有明显的物种更替,且在研究区 $\beta$ -多样性的两个组分之中,相比于嵌套,物种的更替更为重要,在库姆塔格沙漠南缘植物群落 $\beta$ -多样性可能主要来自物种更替成分。

利用 Mantel 检验来确定气候(温度和降水)、海拔和空间距离对 $\beta$ -多样性及其组分是否存在显著性影响,结果表明:无论是环境差异,包括气候差异和海拔差异,还是空间距离,对研究区植物群落 $\beta$ -多样性表现出显著正相关(表1),随着环境差异、空间距离的增加,群落之间的物种组成也会发生改变,导致群落之间的差异增大,植物群落 $\beta$ -多样性升高。当 $\beta$ -多样性分解为更替和嵌套两个组分之后,发现环境差异和空间距离仅仅对群落间物种更替存在影响,而对于嵌套则表现为没有显著影响

表1  $\beta$ -多样性及组分与环境差异和空间距离的 Mantel 检验

Table 1 The relationship between  $\beta$ -diversity or components and the environmental differences or spatial distance using Mantel tests

环境、空间	影响因素	总体	更替组分	嵌套组分
环境	温度	0.176**	0.155**	-0.125 <sup>NS</sup>
	降水	0.227**	0.207**	-0.201 <sup>NS</sup>
	海拔	0.438***	0.369***	-0.247 <sup>NS</sup>
空间	空间距离	0.342***	0.347***	-0.281 <sup>NS</sup>

\*\*\*,  $P < 0.001$ ; \*\*,  $P < 0.01$ ; \*,  $P < 0.05$ ; <sup>NS</sup>,  $P > 0.05$ 。

(表1),并且 $\beta$ -多样性的更替组分对于环境差异的增大和空间距离增加的响应与 $\beta$ -多样性的响应保持一致。环境条件改变和空间距离的增加对于库姆塔格沙漠南缘的植物群落 $\beta$ -多样性的影响主要是来自对群落间物种更替的影响。

### 3.2 环境差异和空间距离对 $\beta$ -多样性及组分的影响

使用基于距离的多元回归(MRM)来分析环境因子和空间距离对 $\beta$ -多样性及组分的影响。首先对所有环境因子进行筛选,筛选之后的环境因子包括最冷月最低温(MTCM)、气温年较差(ART)、气温日较差(MDR)、最干旱季降水量(PDQ)、最干旱月降水量(PDM)以及海拔(Elc)。分析每一个环境因子对植物群落 $\beta$ -多样性的影响,综合的环境差异对于植物群落 $\beta$ -多样性的形成具有主导作用(表2)。气候和海拔因子对研究区植物群落的 $\beta$ -多样性的单独影响最大,而单独的温度因子和降水因子的影响低于海拔(表2)。除此之外,在库姆塔格沙漠南缘地区,扩散限制对植物群落 $\beta$ -多样性也具有重要作用,空间距离的变化也会对 $\beta$ -多样性产生影响。同样的,环境差异和空间距离对物种更替具有显著作用。整体而言,综合气候、海拔等环境因素的影响较大,而空间距离的影响相对较低(表2)。

### 3.3 环境差异和空间距离对 $\beta$ -多样性及组分的相对作用

通过MRM进一步分析在植物群落 $\beta$ -多样性及更替组分中综合环境因素和空间距离的相对作用,结果表明环境差异和空间距离共同解释了植物群落 $\beta$ -多样性的36.4%(图4),其中环境差异单独解释

表 2 环境因子和空间距离对库姆塔格沙漠南缘植物群落β-多样性及组分的影响

Table 2 The effects of environmental factors and spatial distance on β-diversity and components of community in the south fringe of the Kumtag Desert

影响因子	影响因素	总体		更替	
		R <sup>2</sup>	P	R <sup>2</sup>	P
环境	最冷月最低温	0.049	<0.001	0.046	<0.001
	气温年较差	0.004	>0.05	0.002	>0.05
	气温日较差	0.003	>0.05	0.003	>0.05
	最干旱月降水量	0.094	<0.001	0.100	<0.001
	最干旱季降水量	0.130	<0.001	0.138	<0.001
	海拔	0.189	<0.001	0.190	<0.001
空间	空间距离	0.147	<0.001	0.156	<0.001

20.5%，空间距离单独解释 5.1%，两者共同作用为 10.8%，未解释率为 63.6%。而环境差异的单独解释率几乎是空间距离的两倍多，说明在库姆塔格沙漠南缘植物群落β-多样性的形成以环境过滤作为主导作用，而扩散限制对研究区β-多样性的作用也不可小视，两者的共同作用促进了研究区植物群落构建过程。而对于更替组分，环境差异和空间距离共同解释了 41.9%，其中环境差异单独解释了 23.6%，空间距离单独解释率为 6.1%，二者共同作用达到了 12.2%（图 4）。群落间物种更替作为其组分之一，相比较群落β-多样性，无论是环境过滤作用，还是在地理空间的扩散，二者对更替的解释率更高，说明物种在群落之间的更替受到的环境过滤和空间距

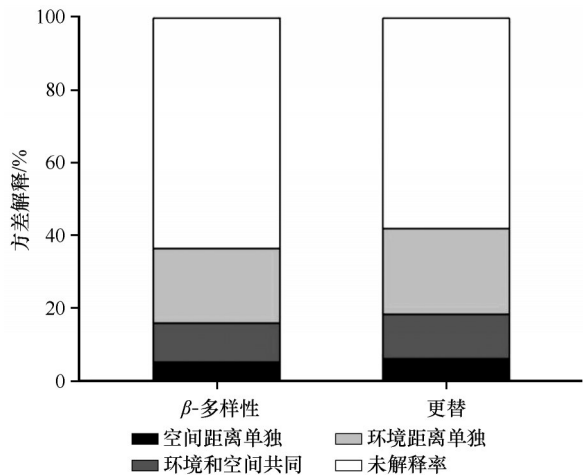


图 4 环境差异及空间距离对植物群落β-多样性及更替组分的影响

Fig.4 The effects of environmental differences and spatial distance on β-diversity and replacement component of plant communities

离的作用更大。这进一步说明在库姆塔格沙漠南缘植物群落β-多样性主要受到环境过滤的影响，尤其是对于物种更替的影响。

4 讨论

4.1 库姆塔格沙漠南缘植物群落β-多样性及其组分

植物群落β-多样性的研究越来越受到学者的重视，通过对β-多样性的研究可以更好地理解群落构建机制，对植物群落多样性的保护和维持提供见解<sup>[4,18]</sup>。通过对库姆塔格沙漠南缘植物群落的研究，利用相异性距离指数来表征群落β-多样性，结果发现该研究区群落之间相异性指数较大（平均值为 0.78），表明在研究区植物群落之间物种组成往往表现出较大的差异<sup>[6,36-37]</sup>。β-多样性分解一般指的是将β-多样性分为物种更替和物种嵌套，进而区分这两种过程对总体β-多样性的作用，单独对β-多样性的组分进行分析有助于更好地理解群落β-多样性的形成机制<sup>[20,38]</sup>，通过将β-多样性分解为物种更替和物种嵌套，揭示了研究区物种更替和嵌套对植物群落β-多样性的相对贡献，物种更替占据了很大比例，而不是嵌套，这与之前的研究的结果一致<sup>[21,39-40]</sup>。说明在库姆塔格沙漠南缘植物群落β-多样性可能主要是由植物群落物种在空间上或群落间发生更替产生的。此外，植物群落的相似性随着距离的增加而呈现出下降的趋势在很多研究中得到证实<sup>[21,39-40]</sup>。本文研究发现，植物群落相似性同样存在随地理距离增加而显著递减的距离衰减格局，植物群落的β-多样性与空间距离存在显著的正相关，进一步说明在库姆塔格沙漠南缘植物群落之间相似性存在显著的地理衰减格局，植物β-多样性可能受到扩散限制等过程的影响。

4.2 环境差异和空间距离对β-多样性及其组分的影响

环境差异一直被认为是导致植物群落组成差异的重要因素<sup>[6,8]</sup>。其中气候因素被认为是决定植物物种多样性空间格局最重要的因素<sup>[4,41]</sup>。通过分析，最终筛选出影响群落β-多样性的主要气候因子，其中最低温度、最干旱月降水量对群落β-多样性及物种更替的影响较大，说明这些气候因子是决定植物群落分布最重要的气候变量，之前的研究也证实了这些气候因子对解释多样性模式的重要性<sup>[8,42]</sup>。除此之外，气候作为群落构建机制中最关

键的环境过滤器,在物种更替和群落 $\beta$ -多样性中占有很大的独立解释率<sup>[4]</sup>。尤其在库姆塔格沙漠南缘,气候的差异是影响本地区 $\beta$ -多样性模式最主要的因子。水资源的可利用性是影响荒漠植物的主要因素,水热因子对荒漠植物的分布具有主导作用<sup>[23-24]</sup>。我们调查发现,水热条件对荒漠植物的分布有重要的影响,随着群落之间气候差异的增加,群落之间相似性不断降低,群落 $\beta$ -多样性和物种更替组分则表现为升高。

海拔是独特的地形因子,海拔的改变往往涉及到小生境的水热差异<sup>[37,43]</sup>,最终对群落的 $\beta$ -多样性及物种更替造成影响。本次研究结果表明海拔拥有最大的单独解释率,它的变化对群落 $\beta$ -多样性及物种更替存在显著影响,对物种嵌套的影响则不显著,这与其他研究结果相同<sup>[17,36]</sup>,表明海拔作为重要的影响因子,在植物群落的形成中具有很大作用。

中性理论认为,扩散限制对群落结构具有决定性作用<sup>[11-12]</sup>,但研究表明,在不同的研究地区,空间距离对植物群落 $\beta$ -多样性的影响存在差异,例如空间距离对于热带森林和海岛植物群落 $\beta$ -多样性的形成具有主导作用<sup>[6,19]</sup>,但在其他的研究中影响不显著<sup>[17]</sup>。本研究结果显示,空间距离的改变对群落 $\beta$ -多样性存在显著作用,随着空间距离的增大,会导致群落之间物种组成差异变大。但是进一步的分析表明,空间距离对群落 $\beta$ -多样性和物种更替的影响始终低于环境因子的影响,说明在库姆塔格沙漠南缘空间距离的改变虽然对群落结构存在影响,但不是影响群落构建主导因素,以往关于荒漠区的研究中也证实荒漠植物群落主要受到环境条件的影响<sup>[22,24-25]</sup>。

### 4.3 环境过滤和扩散限制对植物群落 $\beta$ -多样性的相对作用

环境过滤和扩散限制被认为是影响物种分布与群落构建的两个主要过程<sup>[13]</sup>,但两者的相对作用在不同生态系统类型以及研究尺度中尚未得到有效共识<sup>[4-5,16,36]</sup>。本文的研究表明环境差异和空间距离对库姆塔格沙漠南缘的植物群落 $\beta$ -多样性和更替组分均具有显著的单独解释率(分别为20.5%, 5.1%; 23.6%, 6.1%),说明气候等环境因素表征的生态位过程与以距离表征的中性过程是群落 $\beta$ -多样性及其更替组分的两个重要的驱动过程,这与之前的研究结果一致<sup>[4-5,16,36]</sup>。这些研究进一步表明无论是环境过滤作用,还是扩散限制作用均会在一定尺

度上对植物群落的分布和群落结构的相似性产生影响,二者共同作用于群落 $\beta$ -多样性的形成过程中<sup>[5-6,18,43-44]</sup>。但是二者对于研究区植物群落 $\beta$ -多样性及更替组分的相对贡献存在差异,环境过滤作用单独解释分别为20.5%、23.6%,而扩散限制的单独解释率仅为5.1%、6.1%,环境筛选作用远大于扩散限制,在之前关于荒漠区植物多样性的研究中也得到类似的结果<sup>[22,24]</sup>。这进一步说明在环境贫瘠、物种组成简单的库姆塔格沙漠地区,相对于扩散限制,环境过滤作用对于群落 $\beta$ -多样性的贡献更大。值得注意的是,物种更替对环境变量的响应与 $\beta$ -多样性的响应保持一致。因此本研究认为在库姆塔格沙漠地区环境过滤和扩散限制等生态过程可能是通过控制植物物种在空间上的更替,来调控植物群落 $\beta$ -多样性。

本次研究虽然发现环境过滤和扩散限制是影响群落 $\beta$ -多样性和物种更替的主要过程,但始终存在一些未解释比率,表明存在一些未测量的环境因素或者生物因素也有着重要作用<sup>[16]</sup>。例如;土壤的理化性质<sup>[4,33]</sup>和植物群落自身的特性<sup>[17,34]</sup>都会在不同程度上对植物群落 $\beta$ -多样性及其组分产生影响。因此在今后的研究中,应当在此基础上结合生物与非生物因素,更加全面地对库姆塔格沙漠南缘植物群落 $\beta$ -多样性及影响因素进行探究。

## 5 结论

本文通过对库姆塔格沙漠南部植物群落进行调查,分析了环境过滤(主要为气候、海拔)和扩散限制对植物群落 $\beta$ -多样性及其组分的影响,为该区植物群落构建和维持机制提供了见解。库姆塔格沙漠南缘植物群落相似性存在明显的地理衰减格局,并且植物群落 $\beta$ -多样性主要来自于物种更替,而不是嵌套。环境筛选和扩散限制对研究区植物群落 $\beta$ -多样性及更替组分均有显著影响,且物种更替对环境差异和空间距离的响应与 $\beta$ -多样性的响应一致,但对物种嵌套没有显著影响。在群落 $\beta$ -多样性形成中环境过滤和扩散限制均起到了一定作用,其中气候、海拔等环境因素比空间距离有更重要的作用。通过研究可以得出在库姆塔格沙漠南缘植物群落 $\beta$ -多样性由生态位过程与中性过程以及其他未知过程共同控制,不同生态过程对群落 $\beta$ -多样性的影响可能主要是通过调控群落物种更替来实现。



## 参考文献:

- [1] Whittaker R H. Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California[J]. *Ecological Monographs*, 1960, 30(4): 407.
- [2] Condit R, Pitman N, Leigh E G, et al. Beta-diversity in tropical forest trees[J]. *Science*, 2002, 295(5555): 666–669.
- [3] Svenning J, Fløjgaard C, Baselga A. Climate, history and neutrality as drivers of mammal beta diversity in Europe: insights from multiscale deconstruction[J]. *Journal of Animal Ecology*, 2011, 80(2): 393–402.
- [4] Zellweger F, Roth T, Bugmann H, et al. Beta diversity of plants, birds and butterflies is closely associated with climate and habitat structure[J]. *Global Ecology and Biogeography*, 2017, 26(8): 898–906.
- [5] 李新辉, 刘延虹, 刘晔, 等. 地理距离及环境差异对云南元江干热河谷植物群落 $\beta$ -多样性的影响[J]. *生物多样性*, 2016, 24(4): 399–406.
- [6] Myers J A, Chase J M, Jiménez I, et al. Beta-diversity in temperate and tropical forests reflects dissimilar mechanisms of community assembly[J]. *Ecology Letters*, 2013, 16(2): 151–157.
- [7] Tuomisto H. Dispersal, environment, and floristic variation of Western Amazonian Forests[J]. *Science*, 2003, 299(5604): 241–244.
- [8] Xing D, He F. Environmental filtering explains a U-shape latitudinal pattern in regional  $\beta$ -deviation for eastern North American trees[J]. *Ecology Letters*, 2019, 22(2): 284–291.
- [9] 王均伟, 侯嫚嫚, 黄利亚, 等. 长白山阔叶红松林系统发育和功能性状 $\beta$ -多样性[J]. *北京林业大学学报*, 2016, 38(10): 21–27.
- [10] Leibold M A, Mcpeck M A. Coexistence of the niche and neutral perspectives in community ecology[J]. *Ecology*, 2006, 87(6): 1399–1410.
- [11] Chave J. Neutral theory and community ecology[J]. *Ecology Letters*, 2004, 7(3): 241–253.
- [12] Hubbell S P. The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography [M]. Princeton, USA: Princeton University Press, 2001.
- [13] 牛克昌, 刘烽宁, 沈泽昊, 等. 群落构建的中性理论和生态位理论[J]. *生物多样性*, 2009, 17(6): 579–593.
- [14] Wennekes P L, Rosindell J, Etienne R S. The neutral-niche debate: a philosophical perspective[J]. *Acta Biotheoretica*, 2012, 60(3): 257–271.
- [15] Chase J M. Towards a really unified theory for metacommunities[J]. *Functional Ecology*, 2005, 19(1): 182–186.
- [16] Legendre P, Mi X, Ren H, et al. Partitioning beta diversity in a subtropical broad-leaved forest of China[J]. *Ecology*, 2009, 90(3): 663–674.
- [17] 翁昌露, 张田田, 巫东豪, 等. 古田山10种主要森林群落类型的 $\alpha$ 和 $\beta$ 多样性格局及影响因素[J]. *生物多样性*, 2019, 27(1): 33–41.
- [18] Wang S, Wang X, Guo H, et al. Distinguishing the importance between habitat specialization and dispersal limitation on species turnover[J]. *Ecology and Evolution*, 2013, 3(10): 3545–3553.
- [19] 刘翔宇, 赵慈良, 许沼山, 等. 中国东部海岛维管植物的 $\beta$ -多样性及其驱动因素[J]. *生物多样性*, 2019, 27(4): 380–387.
- [20] Baselga A. Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity[J]. *Global Ecology and Biogeography*, 2010, 19(1): 134–143.
- [21] Si X, Baselga A, Ding P. Revealing beta-diversity patterns of breeding bird and lizard communities on inundated land-bridge islands by separating the turnover and nestedness components[J]. *PLoS One*, 2015, 10(5): e127692.
- [22] Wang J, Chen C, Li J, et al. Different ecological processes determined the alpha and beta components of taxonomic, functional, and phylogenetic diversity for plant communities in dryland regions of Northwest China[J]. *Peer J*, 2019, 6: e6220.
- [23] Li L, Wang Z, Zerbe S, et al. Species richness patterns and water-energy dynamics in the drylands of Northwest China[J]. *PLoS One*, 2013, 8(6): e66450.
- [24] 王健铭, 王文娟, 李景文, 等. 中国西北荒漠区植物物种丰富度分布格局及其环境解释[J]. *生物多样性*, 2017, 25(11): 1192–1201.
- [25] 罗宁, 刘尊驰, 于航, 等. 古尔班通古特沙漠南部植物多样性的区域差异[J]. *生态学报*, 2016, 36(12): 3572–3581.
- [26] 刘淑娟, 袁宏波, 张锦春, 等. 库姆塔格沙漠典型植物种群特征与自然环境要素的因子分析[J]. *西北植物学报*, 2012, 32(9): 1874–1881.
- [27] 张锦春, 王继和, 廖空太, 等. 库姆塔格沙漠植被特征分析[J]. *西北植物学报*, 2008(11): 2332–2338.
- [28] 吴波, 李秀梅, 苏志珠, 等. 库姆塔格沙漠地区景观格局与动态研究[J]. *中国沙漠*, 2013, 33(1): 1–8.
- [29] 胡钰玲, 宁贵财, 康彩燕, 等. 库姆塔格沙漠周边地区极端降水的时空变化特征[J]. *中国沙漠*, 2017, 37(3): 536–545.
- [30] 张天汉, 王健铭, 夏延国, 等. 库姆塔格沙漠不同区域种子植物物种组成与区系特征研究[J]. *植物科学学报*, 2016, 34(1): 78–88.
- [31] 陈圣宾, 欧阳志云, 徐卫华, 等.  $\beta$ 多样性研究进展[J]. *生物多样性*, 2010, 18(4): 323–335.
- [32] Anderson M J, Crist T O, Chase J M, et al. Navigating the multiple meanings of  $\beta$  diversity: a roadmap for the practicing ecologist[J]. *Ecology Letters*, 2011, 14(1): 19–28.
- [33] 王丹, 王孝安, 郭华, 等. 环境和扩散对草地群落构建的影响[J]. *生态学报*, 2013, 33(14): 4409–4415.
- [34] 谭珊珊, 叶珍林, 袁留斌, 等. 百山祖自然保护区植物群落 $\beta$ -多样性[J]. *生态学报*, 2013, 33(21): 6944–6956.
- [35] Wang X, Lü X, Yao J, et al. Habitat-specific patterns and drivers of bacterial  $\beta$ -diversity in China's drylands[J]. *The ISME Journal*, 2017, 11(6): 1345–1358.
- [36] 蒙洋, 邱月, 张亮, 等. 地理距离、海拔和气候差异对独龙江流域维管植物群落物种空间相异性的影响[J]. *生物多样性*, 2017, 25(12): 1313–1320.
- [37] Tang Z, Fang J, Chi X, et al. Patterns of plant beta-diversity along elevational and latitudinal gradients in mountain forests of China[J]. *Ecography*, 2012, 35(12): 1083–1091.
- [38] Legendre P. Interpreting the replacement and richness difference components of beta diversity[J]. *Global Ecology and Biogeography*

- raphy, 2014, 23(11):1324–1334.
- [39] Naghmeh Piroozi A K M J, Farizhendi A T A G. Plant alpha and beta diversity in relation to spatial distribution patterns in different plant community types [J]. *Pakistan Journal of Botany*, 2018, 50(6):2317–2323.
- [40] Kouba Y, Martínez-García F, de Frutos Á, et al. Plant  $\beta$ -diversity in human-altered forest ecosystems: the importance of the structural, spatial, and topographical characteristics of stands in patterning plant species assemblages [J]. *European Journal of Forest Research*, 2014, 133(6):1057–1072.
- [41] Tang C Q, Matsui T, Ohashi H, et al. Identifying long-term stable refugia for relict plant species in East Asia [J]. *Nature Communications*, 2018, 9(1):4414–4488.
- [42] Ficetola G F, Mazel F, Thuiller W. Global determinants of zoogeographical boundaries [J]. *Nature Ecology & Evolution*, 2017, 1(4):356–374.
- [43] 赵鸣飞, 王国义, 邢开雄, 等. 秦岭西部森林群落相似性递减格局及其影响因素 [J]. *生物多样性*, 2017, 25(1):3–10.
- [44] Blundo C, González-Espinosa M, Malizia L R. Relative contribution of niche and neutral processes on tree species turnover across scales in seasonal forests of NW Argentina [J]. *Plant Ecology*, 2016, 217(4):359–368.

## Effects of environmental filtering and dispersal limitation on the $\beta$ -diversity of plant communities in the south fringe of Kumtag Desert

Yang Huan<sup>1</sup>, Wang Yin<sup>1</sup>, Wang Jianming<sup>1,3</sup>, Xia Yanguo<sup>1</sup>, Li Jingwen<sup>1</sup>, Jia Xiaohong<sup>2</sup>, Wu Bo<sup>2</sup>

(1. School of Ecology and Nature Conservation, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China; 2. Institute of Desertification Studies, Chinese Academy of Forestry, Beijing 100091, China; 3. Key Laboratory of Ecosystem Network Observation and Modeling, Institute of Geographic Sciences and Natural Resources Research, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China)

**Abstract:** Beta diversity reflects the difference in species composition between communities. The formation and maintenance mechanism of community beta diversity has been a core issue in ecology. In this study, we investigated 60 plant communities in the south fringe of the Kumtag Desert, and combined with environmental factors and spatial distance. To analyze the impact of environmental filtering and dispersal limitation on beta diversity and components in the study area through mantel analysis and multiple regression on distance matrices (MRM). The results showed that the plant community similarity in the south fringe of the Kumtag Desert had a significant geographical decay pattern. The species composition between the communities was quite different, and the beta diversity was high, which mainly came from the replacement. Environmental differences and spatial distance had significant effects on community beta diversity and replacement, and the response of species replacement is consistent with beta diversity. MRM analysis shows that the relative effects of environmental filtering and dispersal limitation in the formation of beta diversity are different. and the influence of environmental filtering on beta diversity and components exceeded that of diffusion. Through this study, it can be concluded that the beta diversity of plant community in the south fringe of the Kumtag Desert is mainly controlled by niche process, neutral process and other unknown processes, among which niche factors such as climate and altitude play a more important role than neutral process. In addition, the community beta diversity in the study area may be mainly caused by species replacement, and the impact of different ecological processes on the community beta diversity may be mainly achieved by regulating the community species replacement.

**Key words:** environmental filtering; dispersal limitation; beta diversity; replacement; nestedness; the south fringe of the Kumtag Desert