



华北区域环境梯度上阔叶林构建模式及分布成因

许金石¹ 柴永福¹ 刘 晓¹ 岳 明^{1*} 郭垚鑫¹ 康慕谊^{2,3} 刘全儒⁴ 郑成洋⁵
吉成均⁵ 闫 明⁶ 张 峰⁷ 高贤明⁸ 王仁卿⁹ 石福臣¹⁰ 张钦弟⁶ 王 茂^{1,11}

¹西北大学西部资源生物与现代生物技术教育部重点实验室, 西安 710069; ²北京师范大学地表过程与资源生态国家重点实验室, 北京 100875; ³北京师范大学地理科学学部自然资源学院, 北京 100875; ⁴北京师范大学生命科学学院, 北京 100875; ⁵北京大学城市与环境学院, 北京大学生态研究中心, 地表过程分析与模拟教育部重点实验室, 北京 100871; ⁶山西师范大学生命科学学院, 山西临汾 041000; ⁷山西大学黄土高原研究所, 太原 030006; ⁸中国科学院植物研究所植被与环境变化国家重点实验室, 北京 100093; ⁹山东大学生命科学学院, 济南 250100; ¹⁰南开大学生命科学学院, 天津 300071; ¹¹新疆农业大学草业与环境科学学院, 乌鲁木齐 830091

摘 要 森林群落的构建即多样性维持机制是当今生态研究的热点问题。然而, 当前群落构建和群落多样性的研究多在间接梯度上进行, 而在水、热等影响物种在区域内定植的关键且直接的环境梯度上研究群落构建和多样性模式则鲜有报道。结合环境因子, 基于物种组成和谱系方法探讨不同群落的分布成因, 有助于解释群落构建过程中的关键问题。该研究基于华北森林群落调查数据和环境数据, 涉及7个省市区的29个以壳斗科、桦木科为优势种的群落, 探讨了直接环境梯度上的群落构建和多样性模式, 同时用典范对应分析研究了不同群落分布的环境解释。结果发现, 相似的群落具有相似的生境偏好, 相似的生境条件会形成物种组成相同或相似的群落。环境热量主导了本区域的谱系关系, 在年平均气温较低的地区, 群落构建主要表现为生境过滤的模式。此外, 随着年降水量的增加, 生境过滤作用逐渐增加。在温度梯度上, 谱系多样性表现为钟形模式, 而降水量的增加能导致谱系多样性的增加。

关键词 群落构建; 谱系多样性; 水热条件; 物种组成

许金石, 柴永福, 刘晓, 岳明, 郭垚鑫, 康慕谊, 刘全儒, 郑成洋, 吉成均, 闫明, 张峰, 高贤明, 王仁卿, 石福臣, 张钦弟, 王茂 (2019). 华北区域环境梯度上阔叶林构建模式及分布成因. 植物生态学报, 43, 732–741. DOI: 10.17521/cjpe.2018.0183

Community assembly, diversity patterns and distributions of broad-leaved forests in North China

XU Jin-Shi¹, CHAI Yong-Fu¹, LIU Xiao¹, YUE Ming^{1*}, GUO Yao-Xin¹, KANG Mu-Yi^{2,3}, LIU Quan-Ru⁴, ZHENG Cheng-Yang⁵, JI Cheng-Jun⁵, YAN Ming⁶, ZHANG Feng⁷, GAO Xian-Ming⁸, WANG Ren-Qing⁹, SHI Fu-Chen¹⁰, ZHANG Qin-Di⁶, and WANG Mao^{1,11}

¹Key Laboratory of Resource Biology and Biotechnology in Western China, Ministry of Education, Northwest University, Xi'an 710069, China; ²State Key Laboratory of Earth Surface Processes and Resource Ecology, Beijing Normal University, Beijing 100875, China; ³College of Resources Science & Technology, Faculty of Geographical Science, Beijing Normal University, Beijing 100875, China; ⁴College of Life Sciences, Beijing Normal University, Beijing 100875, China; ⁵Institute of Ecology, College of Urban and Environmental Sciences, Laboratory for Earth Surface Processes of the Ministry of Education, Peking University, Beijing 100871, China; ⁶College of Life Sciences, Shanxi Normal University, Linfen, Shanxi 041000, China; ⁷Institute of Loess Plateau, Shanxi University, Taiyuan 030006, China; ⁸State Key Laboratory of Vegetation and Environmental Change, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China; ⁹School of Life Sciences, Shandong University, Jinan 250100, China; ¹⁰College of Life Sciences, Nankai University, Tianjin 300071, China; and ¹¹College of Grass Industry and Environmental Science, Xinjiang Agricultural University, Ürümqi 830091, China

Abstract

Aims To understand the key processes driving the community assembly and diversity patterns in North China.

Methods We investigated species composition of 87 plots from 29 sites. We applied phylogenetic approach, combined with community distribution information, to assess the community structure and diversity along environmental gradients. We then performed a variance partition to explore the relative importance of each environmental factor that influencing the patterns of community assembly and diversity process and a canonical correspondence analysis to analyze reason of community distributions.

Important findings Similar communities showed similar habitat preferences, demonstrating that environments may shape species composition of the communities. The phylogenetic diversity showed a uni-modal pattern with the mean annual temperature (MAT), but increased with the mean annual precipitation (MAP), partly because of the strong disturbance in high-MAT regions. Temperature dominated the phylogenetic structure of the broad-leaved forests in North China. Environmental filtering dominate the community assembly processes in the areas

收稿日期Received: 2018-07-30 接受日期Accepted: 2018-11-17

基金项目: 国家科技基础性工作专项(2011FY110300)、中国博士后科学基金(2018M643715)和国家自然科学基金(31700348)。Supported by the National Basic Work of Science and Technology of China (2011FY110300), the China Postdoctoral Science Foundation (2018M643715), and the Natural Science Foundation of China (31700348).

* 通信作者Corresponding author (yueming@nwu.edu.cn)

with relatively low *MAT*. In addition, the effect of environment filtering increased with *MAP*.

Key words community assembly; phylogenetic diversity; hydrothermal condition; species composition

Xu JS, Chai YF, Liu X, Yue M, Guo YX, Kang MY, Liu QR, Zheng CY, Ji CJ, Yan M, Zhang F, Gao XM, Wang RQ, Shi FC, Zhang QD, Wang M (2019). Community assembly, diversity patterns and distributions of broad-leaved forests in North China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 43, 732–741. DOI: 10.17521/cjpe.2018.0183

群落构建即群落物种多样性的维持机制, 一直是群落生态学的研究热点(Chase, 2003)。然而, 群落构建的形式尚存在争论(宫贵权等, 2011)。目前, 基于确定性过程的生态位理论和基于随机过程的中性理论是最常用来检验群落构建模式的两个假说(Kelly *et al.*, 2008; Kylafis & Loreau, 2011)。由于群落构建过程中往往受到多种因子控制, 基于生态位理论的环境过滤、竞争排除(Webb *et al.*, 2002)与基于中性理论的扩散限制(Wehncke *et al.*, 2010)等作用可能同时影响着群落构建。

群落内物种的多度反映了该物种在群落中的相对重要性, 代表了该物种占有资源的能力(Grime, 1998; 曹科等, 2013)。基于物种组成数据, 可以探究相似物种组成的群落的分布模式。群落内的生物多样性则与多种环境因子有关(Qian *et al.*, 2014; 车应弟等, 2017)。通过多样性分析, 可以探究群落内物种形成、共存及时空变化规律(Swenson *et al.*, 2012)。因此, 研究环境因子与群落物种组成及多样性之间的关系, 有助于预测多样性的动态(Yang & Da, 2006; 周晓果等, 2014), 进而理解群落构建的过程。

群落内的物种组成是进化过程与生态过程共同作用的结果(黄建雄等, 2010), 以群落内物种的亲缘关系即谱系为载体进行群落构建研究, 能够较好地反映群落构建过程中的生态学机制(Park & Potter, 2015)。基于系统发育的谱系多样性考虑了不同生物类群间的谱系关系及进化历史等信息, 能够较好地反映群落的多样性模式(Cavender-Bares *et al.*, 2009; 杨洁等, 2014), 并揭示多样性维持机制(即群落构建过程)(Purschke *et al.*, 2013; 贾鹏和杜国祯, 2014)。群落内物种可能因环境过滤或竞争排除而使谱系聚集或发散, 从而表现出特定的谱系结构(Webb, 2000; Swenson *et al.*, 2012)。例如, 环境过滤作用主导群落构建时, 筛选出的群落内物种亲缘关系可能较近, 从而适应当前生境(卢孟孟等, 2014), 其谱系结构表现为聚集; 竞争排除作用主导群落构建时, 亲缘关系较近的物种无法占用相似的生态位(Wiens & Graham, 2005), 从

而排除部分近缘种, 其谱系结构表现为发散; 扩散限制作用主导群落构建时, 群落的形成与环境因子及生物间相互作用无关(Hubbell, 2001), 其谱系结构表现为随机(柴永福和岳明, 2016)。先前的许多研究通过构建零模型来判断谱系结构的聚集与发散(牛红玉等, 2011), 从而证明环境过滤、竞争排除或扩散限制的存在, 阐明不同作用在群落构建过程中的相对重要性(Foster *et al.*, 2004; Cavender-Bares *et al.*, 2009; Mayfield & Levine, 2010; 姜晓燕等, 2016)。基于此方法, 先前的研究认为, 环境因子造成的环境过滤往往主导了构建过程(Huang *et al.*, 2014), 尤其在生境条件比较苛刻的地区, 如高海拔区域(Mori *et al.*, 2013; Xu *et al.*, 2017; 赵鸣飞等, 2017)。然而, 海拔毕竟是一个间接化的生境因子, 其与温度、降水、紫外辐射强度、风速、土壤养分等诸多因子相关(Xu *et al.*, 2018)。探讨单一的水热梯度上群落构建的变化模式, 能够更清晰地阐明群落与水热因子的关系, 从而明确区域尺度上群落的构建模式。然而, 这方面的研究却鲜有报道。

在较大的空间尺度上基于水热梯度进行物种组成、构建机制的研究, 有助于分析区域尺度内的物种多样性及其分布规律, 理解本区域内水热条件与森林类型间的耦合关系。本研究基于华北群落调查数据及环境数据构建本区域的生境梯度, 拟通过分析群落内物种组成及系统发育结构等手段, 分析华北区域环境梯度上温带典型落叶阔叶林在水热梯度上物种组成、谱系多样性和谱系结构的变化规律, 试图回答以下问题: 1)相似的环境条件是否会发育相似的森林群落? 2)在本区域内水/热是否驱动物种组成或群落构建模式变化? 如何变化? 通过研究及解释这些问题, 可为相似生态区域内植被恢复、森林保护和林业生产提供有效的理论支持。

1 材料和方法

1.1 研究地点

本研究的研究地点全部位于广义华北区域, 涉及河北、河南、山西、陕西、天津、山东、宁夏等7

个省市自治区。研究区域内有太行山脉、秦岭山脉、燕山山脉及华北平原、黄土高原等地理单元,地形复杂多样,海拔范围350–2 500 m。受调查地点海拔和经纬度的影响,研究区域内样方年平均气温和年降水量变化很大,具体样方及环境信息见表1。从以下研究地点中,选择了优势种属于壳斗科和桦木科的森林群落作为本研究的研究对象,这些森林群落的优势种有辽东栎(*Quercus wutaishanica*)、栓皮栎(*Q. variabilis*)、麻栎(*Q. acutissima*)、锐齿槲栎(*Q. aliena* var. *acuteserrata*)、蒙栎(*Q. mongolica*)、白桦(*Betula platyphylla*)、红桦(*B. albosinensis*)、糙皮桦(*B. utilis*)、鹅耳枥(*Carpinus turczaninowii*)、千金榆

(*C. cordata*)等。

1.2 野外调查方法

2011–2015年,在29个样地展开群落调查,每个样地按优势种群落布置3个30 m × 20 m的森林样方,共计布置87个样方。记录样方内胸径(DBH) ≥ 3 cm的木本植物的种名、多度、盖度、胸径、高度。此外,记录每个样方的经纬度、海拔、坡度、坡位、坡向等地理因子。共调查物种234个,详见附录I。

1.3 环境数据

除野外调查记录的地理因子数据外,根据样方经纬度,在WorldClim数据库(<http://www.worldclim.org/>)中提取了5 km × 5 km网格化地图的其他环境

表1 华北区域阔叶林样地信息

Table 1 Information of study sites of broad-leaved forests in North China

样地 Site	群落类型 Community type	地点 Site	平均海拔 Mean elevation (m)	年平均气温 MAT (°C)	年降水量 MAP (mm)
JLQ	蒙栎林 <i>Quercus mongolica</i> forest	河北隆化 Longhua, Hebei	1 085	5.5	466
JWA	红桦林 <i>Betula albosinensis</i> forest	河北涿鹿 Zhuolu, Hebei	2 302	−0.8	624
JFL	辽东栎林 <i>Quercus wutaishanica</i> forest	河北阜平 Fuping, Hebei	1 550	4.4	513
JFE	鹅耳枥林 <i>Carpinus turczaninowii</i> forest	河北阜平 Fuping, Hebei	1 517	4.4	513
JLB	白桦林 <i>Betula platyphylla</i> forest	河北涿源 Laiyuan, Hebei	1 819	7.1	491
JSC	糙皮桦林 <i>Betula utilis</i> forest	河北灵寿 Lingshou, Hebei	1 693	4.1	527
YWS	栓皮栎林 <i>Quercus variabilis</i> forest	河南卫辉 Weihui, Henan	371	13.8	593
NGB	白桦林 <i>Betula platyphylla</i> forest	宁夏固原 Guyuan, Ningxia	2 370	4.2	591
QFL	辽东栎林 <i>Quercus wutaishanica</i> forest	陕西富县 Fu Xian, Shaanxi	1 166	9.4	527
LTM	麻栎林 <i>Quercus acutissima</i> forest	山东泰安 Tai'an, Shandong	516	10.1	833
LPS	栓皮栎林 <i>Quercus variabilis</i> forest	山东平邑 Pingyi, Shandong	557	12.3	805
SZL	辽东栎林 <i>Quercus wutaishanica</i> forest	山西左权 Zuoquan, Shanxi	1 896	5.0	636
SCL	辽东栎林 <i>Quercus wutaishanica</i> forest	山西陵川 Lingchuan, Shanxi	1 093	9.0	703
SQA	红桦林 <i>Betula albosinensis</i> forest	山西沁水 Qinshui, Shanxi	2 170	5.4	731
SLE	鹅耳枥林 <i>Carpinus turczaninowii</i> forest	山西临县 Lin Xian, Shanxi	1 038	8.3	595
SLS	栓皮栎林 <i>Quercus variabilis</i> forest	山西临县 Lin Xian, Shanxi	1 077	8.3	595
SQE	鹅耳枥林 <i>Carpinus turczaninowii</i> forest	山西沁水 Qinshui, Shanxi	1 344	9.2	635
SQB	白桦林 <i>Betula platyphylla</i> forest	山西沁水 Qinshui, Shanxi	1 638	7.7	673
SYS	栓皮栎林 <i>Quercus variabilis</i> forest	山西垣曲 Yuanqu, Shanxi	872	11.1	584
SSJ	千金榆林 <i>Carpinus cordata</i> forest	山西灵石 Lingshi, Shanxi	1 288	6.7	578
SJL	辽东栎林 <i>Quercus wutaishanica</i> forest	山西交城 Jiaocheng, Shanxi	1 731	4.9	518
SQL	辽东栎林 <i>Quercus wutaishanica</i> forest	山西沁水 Qinshui, Shanxi	1 140	9.8	623
YSS	栓皮栎林 <i>Quercus variabilis</i> forest	河南嵩县 Song Xian, Henan	1 099	9.4	778
YTR	锐齿槲栎林 <i>Quercus aliena</i> var. <i>acuteserrata</i> forest	河南桐柏 Tongbai, Henan	817	12.9	1 011
YXS	栓皮栎林 <i>Quercus variabilis</i> forest	河南信阳 Xinyang, Henan	155	15.4	1 077
YGS	栓皮栎林 <i>Quercus variabilis</i> forest	河南舞钢 Wugang, Henan	132	14.8	784
YYM	麻栎林 <i>Quercus acutissima</i> forest	河南驻马店 Zhumadian, Henan	124	14.8	840
YNR	锐齿槲栎林 <i>Quercus aliena</i> var. <i>acuteserrata</i> forest	河南内乡 Neixiang, Henan	1 369	8.9	917
TJS	栓皮栎林 <i>Quercus variabilis</i> forest	天津蓟县 Ji Xian, Tianjin	193	10.1	590

MAT, mean annual temperature; MAP, mean annual precipitation.

因子, 包含年平均气温、月平均气温极差、等温性、气温季节变化率、最暖月最高气温、最冷月最低气温、年气温变化值、最湿季平均气温、最干季平均气温、最暖季平均气温、最冷季平均气温、年降水量、最湿月降水量、最干月降水量、降水季节变化量、最湿季降水量、最干季降水量、最暖季降水量、最冷季降水量等19个水热因子。以上数据通过R 3.1.1软件的“raster”程序包获得。

1.4 数据分析

为探讨物种组成相同(或相似)群落是否具有生境选择的一致性偏好, 采用典范对应分析(CCA)对环境因子进行进一步降维, 并对环境-物种关系进行解析。CCA及制图在Canoco 4.5软件中进行。

为分析样方的谱系结构和谱系多样性, 需要构建谱系树。将附录I中的物种作为骨架, 基于APGIII系统, 使用在线工具PhyloMatic构建研究区域的超级谱系树(Webb & Donohue, 2005)。在Phylocom 3.0软件中, 将所构建的超级谱系树用BLADJ方法拟合物种的进化枝长(Wikström *et al.*, 2001)。带有进化枝长的超级谱系树即为构建零模型所用的本底数据。在Phylocom 3.0软件中运用COMSTRUCT模块计算净种间亲缘关系指数(*NRI*)和净最近种间亲缘关系指数(*NTI*)代表谱系结构, 计算运行999次。*NRI*和*NTI*的具体计算方法如下:

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

$$NTI_s = -1 \times \frac{MNTD_s - MNTD_{mds}}{SD(MPD_{mds})} \quad (2)$$

式中, *MPD*与*MNTD*为样方物种平均谱系距离和平均最近相邻谱系距离(Kraft *et al.*, 2007), 下角标*S*代表实际观察值, *mds*代表软件的随机模拟值, *SD*为其标准偏差。*NRI/NTI* > 0, 谱系聚集; *NRI/NTI* < 0, 谱系发散; *NRI/NTI* = 0, 谱系随机(Kraft *et al.*, 2007)。

谱系多样性用Faith's PD (Faith, 1992)描述。Faith's PD用Phylocom 3.0中的PD模块计算。Faith's PD计算的是群落内所有物种的进化枝总长。

为探究环境尤其是水热梯度是否影响群落谱系结构、谱系多样性和物种组成, 用方差分解法计算环境因子对群落*MPD*变化的解释程度。为避免多重共线性的影响, 在进行方差分解前, 用SPSS 19.0软件对参与分析的环境因子进行了多重共线性检验, 最终选取了年平均气温、年降水量、月平均气温极

差、降水季节变化量、坡度和坡向作为参与分析的环境因子。根据方差分解的结果, 即可得出影响研究区域内样方谱系关系的主要环境因子, 并将主要环境因子与群落的谱系结构、谱系多样性指标做了拟合。在拟合过程中, 我们也区分了不同森林类型(表1), 拟探讨不同森林类型的群落谱系变化。但由于桦木科为主的森林群落样本数较少, 其涉及的梯度区间也有限, 在分析过程中与壳斗科为主的群落相比并未表现出明显的、有统计学意义的差异, 结果中未予显示。方差分解在R 3.1.1软件下基于“hier.part”程序包完成, 拟合与ANOVA分析在Origin 8.0软件中完成。

2 结果

2.1 群落类型与环境的关系

CCA 1轴能解释环境和物种总变化的27.3%, CCA 2轴能解释环境和物种总变化的20.5%, CCA前两轴能解释环境和物种总变化的47.8%。CCA的1轴与2轴均与年降水量(*MAP*)、月平均气温极差(*MMTD*)、平均气温(*MAT*)及降水季节变化量(*SVP*)有关, 但坡度(*Slope*)只与CCA 2轴有关(附录II)。因此, CCA的1轴和2轴可以看作综合的环境变量。在进行群落分析时, 我们选择了样方数较多的辽东栎、栓皮栎群落作为壳斗科物种为优势种森林的代表群落; 选择了白桦和鹅耳枥群落作为桦木科物种为优势种森林的代表群落。群落的CCA结果见图1。对于壳斗科物种为优势种的群落, 辽东栎林基本落在CCA 1轴的负半轴上, 栓皮栎林基本落在CCA 1轴的正半轴上。壳斗科物种为优势种的群落在4个象限均有分布。对于桦木科物种为优势种的群落, 白桦与鹅耳枥林均基本落在CCA 1轴的负半轴上, 且其在几个象限中的分布比栎林局限。其他的桦木科物种为优势种的群落全部分布在第二象限(图1)。

2.2 影响区域内样方内谱系关系的主要环境因子

基于方差分解结果(表2), *MAT*能够解释*MPD*变化的48.04%, 是影响区域内样方内谱系关系的最主要环境因子。*MMTD*能够解释*MPD*变化的16.43%。此外, 坡向和*MAP*也在一定程度上影响了样方内物种的谱系关系。由于*MMTD*与*MAP*相关性较强(Pearson系数= 0.801, *p* < 0.01), 因此, 接下来的分析中, 重点讨论*MAT*和*MAP*梯度, 即水热梯度。

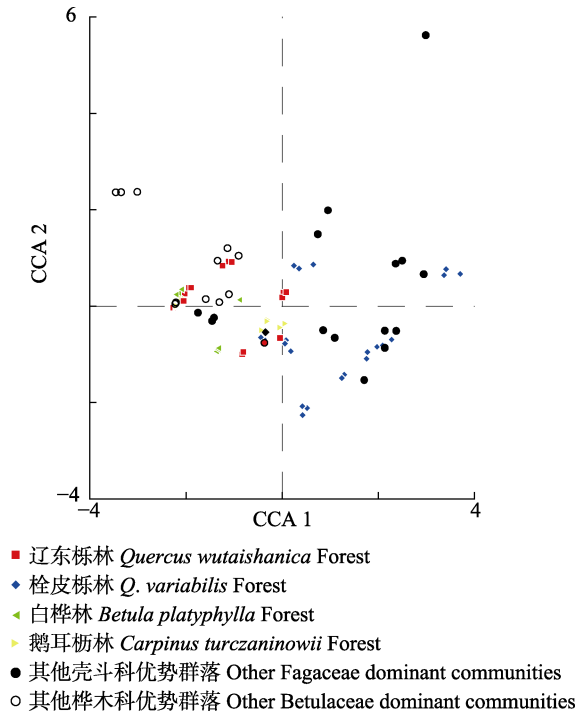


图1 华北地区阔叶林样方物种组成变化的典范对应分析(CCA)结果。
Fig. 1 Result of canonical correspondence analysis (CCA) of species composition among plots of broad-leaved forests in North China.

表2 华北地区阔叶林环境因子对样方平均谱系距离(MPD)的方差分解结果
Table 2 Result of variance decomposition of environment factors to mean phylogenetic distance (MPD) of broad-leaved forests in North China

环境因子 Factor	解释程度 Explanation (%)
坡度 Slope	3.200 3
坡向 Aspect	15.643 7
年平均气温 MAT	48.043 8
月平均气温极差 MMTD	16.433 6
年降水量 MAP	15.065 3
降水季节变化量 SVP	1.613 2

MAP, mean annual precipitation; MAT, mean annual temperature; MMTD, mean month temperature difference; SVP, seasonal variation of precipitation.

2.3 水热梯度上群落谱系结构模式

通过回归分析,明确了在MAT和MAP梯度上NRI和NTI的变化。结果见图2、图3。

由图2可知,NRI与NTI在MAT梯度上表现相似。在整个研究区域内,大多数的样方表现出了谱系聚集的模式。随MAT的升高,NRI和NTI都基本表现出由聚集到随机的趋势,且NRI的趋势更加明显。然而,在MAP梯度上,NTI和NRI的表现模式有所差异。随MAP的增加,NTI表现出逐渐聚集的模式,而NRI的变化不大(图3)。

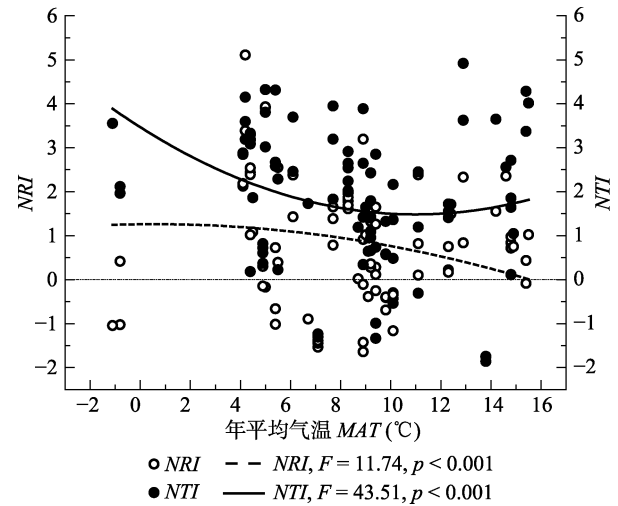


图2 华北地区阔叶林谱系结构与年平均气温的关系。NRI, 净种间亲缘关系指数; NTI, 净最近种间亲缘关系指数。0值上的点状线为0预期的谱系结构。
Fig. 2 Pattern of the relationship between phylogenetic structure and mean annual temperature (MAT) of broad-leaved forests in North China. NRI, net relatedness index; NTI, nearest taxon index. The dotted line on 0 represented null expectation of phylogenetic structure.

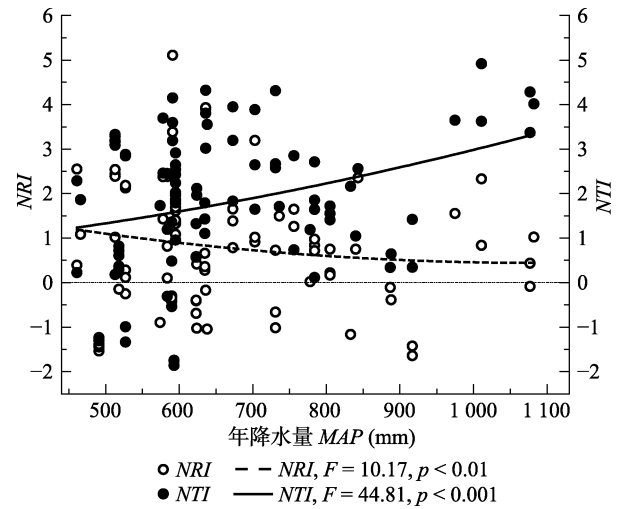


图3 华北地区阔叶林谱系结构与年降水量的关系。虚线为NRI的拟合线,实线为NTI的拟合线。0值上的点状线为0预期的谱系结构。
Fig. 3 Pattern of the relationship between phylogenetic structure and mean annual precipitation (MAP) of broad-leaved forests in North China. The dotted line on 0 represented null expectation of phylogenetic structure.

2.4 水热梯度上的谱系多样性模式

Faith's PD随MAT的上升,表现出开口向下的抛物线模式,其顶点在10 °C左右。即在年平均气温较低和较高的区域,群落谱系多样性较低,而MAT在7–11 °C时,群落谱系多样性较高(图4)。Faith's PD在MAP梯度上表现出单调上升的趋势(图5),即随着MAP的增加,群落的谱系多样性也增加。

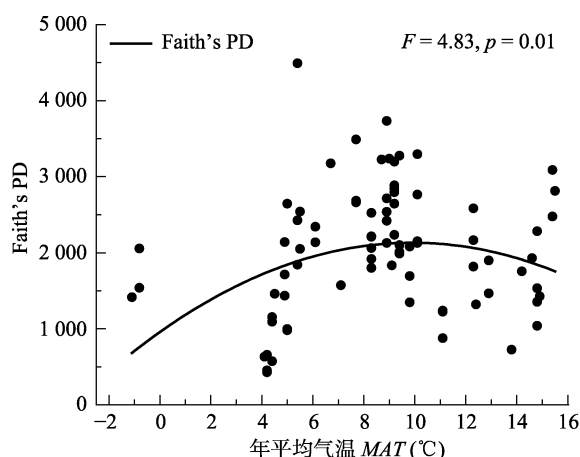


图4 华北地区阔叶林谱系多样性指数(Faith's PD)与年平均气温的关系。图中的黑点为样方的Faith's PD值, 实线为谱系多样性的拟合线。

Fig. 4 Pattern of the relationship between phylogenetic diversity (Faith's PD) and mean annual temperature (MAT). Solid circles represent the value of Faith's PD. The solid curve represent regression curve of phylogenetic diversity.

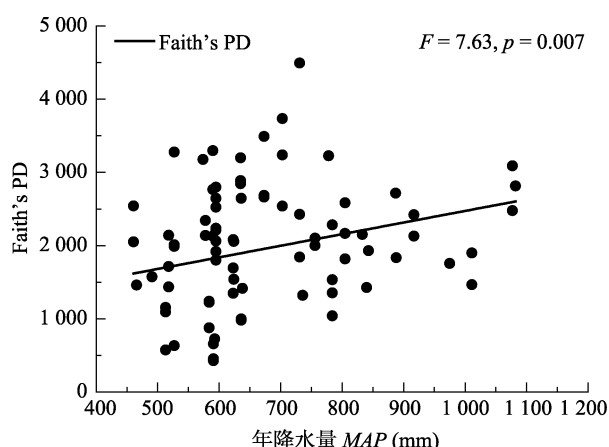


图5 华北地区阔叶林谱系多样性指数(Faith's PD)与年降水量的关系。图中的黑点为样方的Faith's PD值, 实线为谱系多样性的拟合线。

Fig. 5 Pattern of the relationship between phylogenetic diversity (Faith's PD) and mean annual precipitation (MAP). Solid circles represent the value of Faith's PD. The solid line represent regression curve of phylogenetic diversity.

3 讨论

3.1 华北区域内相似的阔叶林群落具有相似的生态条件

群落构建研究的主要目的之一就是要回答是否在相似的生境条件下会形成相似的群落。Chase (2003)认为, 即使在相似的环境下, 由于优先效应的存在, 其物种组成也是不一致的。因此, 探究相似的群落物种组成是否具有相似的生境条件, 也是当今生态学研究的主要焦点之一。在本研究中, 基于

CCA, 可以探索相同或相似的群落是否具有相似的环境条件。例如, 在较大的层面上, 以壳斗科物种为优势种的森林群落比以桦木科为优势种的森林群落的生态幅更宽(图1), 可以适应更宽范围的生境条件, 而以桦木科物种为优势种的森林群落局限于第二、三象限。其中, 红桦、糙皮桦和千金榆(图1中的白色圆圈)等物种仅局限于第二象限, 而第二象限与低温、低降水量、高温差、大坡度等生境条件有关, 这些条件正是较高的山地中具有生态条件。因此, 以桦木科为优势种的群落的生态幅是较窄的, 只能出现在特定的生境中。

在较小的层面上, 以同一科属下不同物种为优势种的森林群落的分布范围也有差别。例如, 辽东栎和栓皮栎也有各自的生态偏好。在图1中, 辽东栎与栓皮栎的分布范围重叠非常小, 说明二者具有比较明显的分布生态界限, 占用着不同的生态位(袁秀等, 2011)。而同一优势种的森林群落之间则具有明显的环境聚集模式。因此, 相同或相似物种组成的群落, 其分布地的生态条件是相似的。

3.2 热量是影响华北区域阔叶林群落构建的主要因素

热量与水分条件是驱动群落构建的最主要、最直接的因素(Xu *et al.*, 2018)。前人对于群落构建的研究发现, 海拔和纬度能够驱动群落构建(Qiao *et al.*, 2015; Xu *et al.*, 2017), 是因为海拔与纬度同热量条件呈明显的负相关关系(唐志尧等, 2004)。在本研究区域内, 由于纬度跨度大, MAT也有很大差异。因此, 海拔和纬度同时影响了研究样地的MAT。本研究发现, 造成华北区域内阔叶林群落谱系关系变化的主要因子是MAT, 且还与MMTD有关(表2)。对NRI、NTI及PD与MAT的显著拟合回归结果也证明了这一点(图2, 图4)。另外, 谱系变化还与坡向有关(表2), 而坡向的差异正是导致群落热量差异的因素之一。因此, 热量是影响华北区域阔叶林群落构建的最主要因素。除此之外, 水分(如本研究中的MAP)也在较大程度上影响着群落构建的过程(表2)。

3.3 华北区域阔叶林群落水热梯度上的群落构建模式

单纯从水热梯度上进行群落构建研究的报道较少, 然而, 有大量的基于经纬度、海拔等地理因子梯度研究群落构建模式的报道。由于海拔与经纬度等

信息中均包含了水热因素,因此本研究可与这些研究做类比。例如,大部分研究发现,高海拔(意味着较低的温度,由于凝冻,也有较低的水分可用性)区域主要受到环境过滤的作用,而低海拔(意味着较高的温度)区域则可以表现出中性或竞争排除的作用(Hulshof *et al.*, 2013; Mori *et al.*, 2013; Pottier *et al.*, 2013; Xu *et al.*, 2017);而高纬度(意味着较低的温度、较少的降水)区域的构建模式应该是聚集的(Hodkinson *et al.*, 2003)。然而,也有部分研究得出了不一致的结论,例如,Zhang等(2013)发现,亚高山草甸的群落构建模式与海拔等非生物因素无关,而卢孟孟等(2014)发现,哀牢山干热河谷的群落的谱系结构在高海拔区域趋于发散,即在温度较低、水分可用性也较低的区域并未受到环境过滤的作用。

本研究发现,在MAT梯度上,群落的谱系结构逐渐由聚集转向随机,表明受到的环境过滤作用随MAT的增加而逐渐降低。这说明,温度是主导华北区域内温度较低地区群落构建过程的主要生境因子。在这些地区,由于MAT较低,有效积温不足,严酷的环境只能筛选出适应该低温条件的物种,从而表现出环境过滤作用。值得注意的是,在MAT较高的地区,倾向于随机的构建模式并不一定是由扩散限制等中性作用导致的,也可能是由与之相反的非中性作用叠加的结果(Mayfield & Levine, 2010; 房帅等, 2014)。

然而,在MAP梯度上,NRI和NTI所表现出的变化模式不同,这与前人得出的NRI与NTI表现模式不符(Swenson *et al.*, 2007),但也说明了二者的适用范围和敏感程度不一致,有必要分别进行研究(Tucker *et al.*, 2017)。由于NRI的取值均未达到与零模型有显著差异的水平,NRI在MAP梯度上并未表现出明显的变化趋势;而NTI则随MAP的增加表现出聚集的趋势,表明受到了环境过滤的作用。一般而言,MAP较高的区域,纬度更低,更接近海岸,且可能有较低的海拔。就本研究而言,MAP最高的几个样地位于河南、山东等省海拔较低的地区(表1),而海拔较低的区域往往有更严重的人为扰动(Xu *et al.*, 2018),从而导致这些样地内的环境条件较差(Lessard *et al.*, 2009),使群落受到环境过滤的作用。

3.4 华北区域阔叶林群落谱系多样性的水热格局

在本研究中,谱系多样性在水热梯度上表现出

了不一致的模式。一般而言,在温度梯度上,随着样方可用热量的上升,谱系多样性一般表现为上升的模式(Qiao *et al.*, 2015)。然而,本研究中谱系多样性最高的点落在MAT $\approx 10^\circ\text{C}$ 的区域,之后随着MAT的上升,谱系多样性又呈现下降的趋势(图3)。参照表1,本研究中MAT $> 10^\circ\text{C}$ 的样地中的群落无一例外是本区域的顶极群落栎林,而之前的研究已经发现,随着演替向顶极群落的进行,群落中的多样性水平逐渐降低(Chai *et al.*, 2016),因此,本区域内MAT较高地区多样性水平的下降也可由此解释。在本研究中,谱系多样性随MAP升高,表明在华北区域,水分仍是导致群落内多样性水平变化的重要因子。

4 结论

本研究基于环境梯度上物种组成、谱系结构和谱系多样性的变化,探究了华北区域直接环境梯度上群落构建的模式及群落的形成原因。研究发现,相似的生境条件可以形成相似的群落。MAT与MAP是导致华北区域群落谱系变化的主要因子。在水热梯度上的研究发现,在华北区域内,生境过滤是木本植物群落构建的主要驱动过程。此外,MAT和MAP均能影响华北区域的群落谱系多样性。在环境梯度上基于物种、谱系进行群落构建和多样性变化研究,有助于为华北区域植被恢复和人工林营造提供理论依据。

致谢 感谢北京师范大学赵鸣飞、薛峰、杨容、王国义、闫瑞亚,西北大学陈煜、党晗、万鹏程,山东大学苗艳明、卫晶、白聪、秦浩、邓永利、黄种乾、苏智娇、王烨、秦晓娟、毛空、丁彬、董刚、刘莹、刘海强,山东大学张文馨、陈贻海、谭向峰、朱连鑫、袁义福、罗玉洁、蔡云飞、卢鹏林、张月强,中国科学院植物研究所王玉兰、李连昌、赵国明、王柄炎,北京大学程绍颐、许丙青、姚贺帮,南开大学丛明旻、陈国平、赵瑞瑞、宫乐等的艰辛劳动。

参考文献

- Cao K, Rao MD, Yu JP, Liu XJ, Mi XC, Chen JH (2013). The phylogenetic signal of functional traits and their effects on community structure in an evergreen broad-leaved forest. *Biodiversity Science*, 21, 564–571. [曹科, 饶米德, 余建平, 刘晓娟, 米湘成, 陈建华 (2013). 古田山木本植物

- 功能性状的系统发育信号及其对群落结构的影响. 生物多样性, 21, 564–571.]
- Cavender-Bares J, Kozak KH, Fine PVA, Kembel SW (2009). The merging of community ecology and phylogenetic biology. *Ecology Letters*, 12, 693–715.
- Chai YF, Yue M, Liu X, Guo YX, Wang M, Xu JS, Zhang CG, Chen Y, Zhang LX, Zhang RC (2016). Patterns of taxonomic, phylogenetic diversity during a long-term succession of forest on the Loess Plateau, China: Insights into assembly process. *Scientific Reports*, 6, 27087. DOI: 10.1038/srep27087.
- Chai YF, Yue M (2016). Research advances in plant community assembly mechanisms. *Acta Ecologica Sinica*, 36, 4557–4572. [柴永福, 岳明 (2016). 植物群落构建机制研究进展. 生态学报, 36, 4557–4572.]
- Chase JM (2003). Community assembly: When should history matter? *Oecologia*, 136, 489–498.
- Che YD, Liu MX, Li LR, Jiao J, Xiao W (2017). Exploring the community assembly of subalpine meadow communities based on functional traits and community phylogeny. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 41, 1157–1167. [车应弟, 刘旻霞, 李俐蓉, 焦骄, 肖卫 (2017). 基于功能性状及系统发育的亚高寒草甸群落构建. 植物生态学报, 41, 1157–1167.]
- Faith DP (1992). Conservation evaluation and phylogenetic diversity. *Biological Conservation*, 61, 1–10.
- 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. [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.]
- Foster BL, Dickson TL, Murphy CA, Karel IS, Smith VH (2004). Propagule pools mediate community assembly and diversity—Ecosystem regulation along a grassland productivity gradient. *Journal of Ecology*, 92, 435–449.
- Gong GQ, Huang ZL, Huang JX, Ye WH, Cao HL, Lian JY, Lin GJ (2011). How individual species structure the community in Dinghushan 20 ha forest plot? *Ecology and Environmental Sciences*, 20, 991–995. [宫贵权, 黄忠良, 黄建雄, 叶万辉, 曹洪麟, 练琚愉, 林国俊 (2011). 鼎湖山20公顷森林样地单个物种对群落的构建. 生态环境学报, 20, 991–995.]
- Grime JP (1998). Benefits of plant diversity to ecosystems: Immediate, filter and founder effects. *Journal of Ecology*, 86, 902–910.
- Hodkinson ID, Coulson SJ, Webb NR (2003). Community assembly along proglacial chronosequences in the high Arctic: Vegetation and soil development in north-west Svalbard. *Journal of Ecology*, 91, 651–663.
- Huang JX, Zhang J, Shen Y, Lian JY, Cao HL, Ye WH, Wu LF, Bin Y (2014). Different relationships between temporal phylogenetic turnover and phylogenetic similarity and in two forests were detected by a new null model. *PLOS ONE*, 9, e95703. DOI: 10.1371/journal.pone.0095703.
- Huang JX, Zheng FY, Mi XC (2010). Influence of environmental factors on phylogenetic structure at multiple spatial scales in an evergreen broad-leaved forest of China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 34, 309–315. [黄建雄, 郑凤英, 米湘成 (2010). 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. 植物生态学报, 34, 309–315.]
- Hubbell SP (2001). *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*. Princeton University Press, Princeton. 340–348.
- Hulshof CM, Violle C, Spasojevic MJ, McGill B, Damschen E, Harrison S, Enquist BJ (2013). Intra-specific and inter-specific variation in specific leaf area reveal the importance of abiotic and biotic drivers of species diversity across elevation and latitude. *Journal of Vegetation Science*, 24, 921–931.
- Jia P, Du GZ (2014). Measuring functional and phylogenetic diversity in community ecology. *Chinese Bulletin of Life Sciences*, 26, 153–157. [贾鹏, 杜国祯 (2014). 生态学的多样性指数: 功能与系统发育. 生命科学, 26, 153–157.]
- Jiang XY, Liang LF, Bi RC, Yan M (2016). Spatial pattern of phylogenetic structure of plant community in Shanxi Hushan mountain. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 36, 2505–2512. [姜晓燕, 梁林峰, 毕润成, 闫明 (2016). 山西霍山植物群落谱系结构的格局. 西北植物学报, 36, 2505–2512.]
- Kelly CK, Bowler MG, Pybus O, Harvey PH (2008). Phylogeny, niches, and relative abundance in natural communities. *Ecology*, 89, 962–970.
- Kraft NB, Cornwell WK, Webb CO, Ackerly DD (2007). Trait evolution, community assembly, and the phylogenetic structure of ecological communities. *The American Naturalist*, 170, 271–283.
- Kylafis G, Loreau M (2011). Niche construction in the light of niche theory. *Ecology Letters*, 14, 82–90.
- Lessard JP, Fordyce JA, Gotelli NJ, Sanders NJ (2009). Invasive ants alter the phylogenetic structure of ant communities. *Ecology*, 90, 2664–2669.
- Lu MM, Huang XC, Ci XQ, Yang GP, Li J (2014). Phylogenetic community structure of subtropical forests along elevational gradients in Ailao Mountains of southwest China. *Biodiversity Science*, 22, 438–448. [卢孟孟, 黄小翠, 慈秀芹, 杨国平, 李捷 (2014). 沿海拔梯度变化的哀牢山亚热带森林群落系统发育结构. 生物多样性, 22, 438–448.]
- Mayfield MM, Levine JM (2010). Opposing effects of competitive exclusion on the phylogenetic structure of communities. *Ecology Letters*, 13, 1085–1093.

DOI: 10.17521/cjpe.2018.0183

- Mori AS, Shiono T, Koide D, Kitagawa R, Ota AT, Mizumachi E (2013). Community assembly processes shape an altitudinal gradient of forest biodiversity. *Global Ecology and Biogeography*, 22, 878–888.
- Niu HY, Wang ZF, Lian JY, Ye WH, Shen H (2011). New progress in community assembly: Community phylogenetic structure combining evolution and ecology. *Biodiversity Science*, 19, 275–283. [牛红玉, 王峥嵘, 练琚愉, 叶万辉, 沈浩 (2011). 群落构建研究的新进展: 进化和生态相结合的群落谱系结构研究. 生物多样性, 19, 275–283.]
- Park DS, Potter D (2015). Why close relatives make bad neighbours: Phylogenetic conservatism in niche preferences and dispersal disproves Darwin's naturalization hypothesis in the thistle tribe. *Molecular Ecology*, 24, 3181–3193.
- Pottier J, Dubuis A, Pellissier L, Maiorano L, Rossier L, Randin CF, Vittoz P, Guisan A (2013). The accuracy of plant assemblage prediction from species distribution models varies along environmental gradients. *Global Ecology and Biogeography*, 22, 52–63.
- 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, Hao ZQ, Zhang J (2014). Phylogenetic structure and phylogenetic diversity of angiosperm assemblages in forests along an elevational gradient in Changbaishan, China. *Journal of Plant Ecology*, 7, 154–165.
- Qiao XJ, Jabot F, Tang ZY, Jiang MX, Fang JY (2015). A latitudinal gradient in tree community assembly processes evidenced in Chinese forests. *Global Ecology and Biogeography*, 24, 314–323.
- Swenson NG, Enquist BJ, Thompson J, Zimmerman JK (2007). The influence of spatial and size scale on phylogenetic relatedness in tropical forest communities. *Ecology*, 88, 1770–1780.
- 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(Suppl.), S112–S125.
- Tang ZY, Fang JY, Zhang L (2004). Patterns of woody plant species diversity along environmental gradients on Mt. Taibai, Qinling Mountains. *Biodiversity Science*, 12, 115–122. [唐志尧, 方精云, 张玲 (2004). 秦岭太白山木本植物物种多样性的梯度格局及环境解释. 生物多样性, 12, 115–122.]
- Tucker CM, Cadotte MW, Carvalho SB, Davies TJ, Ferrier S, Fritz SA, Grenyer R, Helmus MR, Jin LS, Mooers AO, Pavoine S, Purschke O, Redding DW, Rosauer DF, Winter M, Mazel F (2017). A guide to phylogenetic metrics for conservation, community ecology and macroecology. *Biological Reviews*, 92, 698–715.
- Webb CO (2000). Exploring the phylogenetic structure of ecological communities: An example for rain forest trees. *The American Naturalist*, 156, 145–155.
- Webb CO, Ackerly DD, McPeck MA, Donoghue MJ (2002). Phylogenies and community ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 33, 475–505.
- Webb CO, Donoghue MJ (2005). Phylomatic: Tree assembly for applied phylogenetics. *Molecular Ecology Notes*, 5, 181–183.
- Wehcnke EV, Hubbell SP, Foster RB, Dalling JW (2003). Seed dispersal patterns produced by white-faced monkeys: Implications for the dispersal limitation of neotropical tree species. *Journal of Ecology*, 91, 677–685.
- Wiens JJ, Graham CH (2005). Niche conservatism: Integrating evolution, ecology, and conservation biology. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*, 36, 519–539.
- Wikström N, Savolainen V, Chase MW (2001). Evolution of the angiosperms: Calibrating the family tree. *The Proceedings of the Royal Society B*, 268, 2211–2220.
- Xu JS, Chai YF, Wang M, Dang H, Guo YX, Chen Y, Zhang CG, Li T, Zhang LX, Yue M (2018). Shifts in plant community assembly processes across growth forms along a habitat severity gradient: A Test of the plant functional trait approach. *Frontiers in Plant Science*, 9, 180. DOI: 10.3389/fpls.2018.00180.
- Xu JS, Chen Y, Zhang LX, Chai YF, Wang M, Guo YX, Li T, Yue M (2017). Using phylogeny and functional traits for assessing community assembly along environmental gradients: A deterministic process driven by elevation. *Ecology and Evolution*, 7, 5056–5069.
- Yang J, Lu MM, Cao M, Li J, Lin LX (2014). Phylogenetic and functional alpha and beta diversity in mid-mountain humid evergreen broad-leaved forest. *Chinese Science Bulletin*, 59, 2349–2358. [杨洁, 卢孟孟, 曹敏, 李捷, 林露湘 (2014). 中山湿性常绿阔叶林系统发育和功能性的 α 及 β 多样性. 科学通报, 59, 2349–2358.]
- Yang YC, Da LJ (2006). A brief review of studies on differentiation of vegetation pattern along a topographic gradient in hilly regions. *Journal of Plant Ecology (Chinese Version)*, 30, 504–513. [杨永川, 达良俊 (2006). 丘陵地区地形梯度上植被格局的分异研究概述. 植物生态学报, 30, 504–513.]
- Yuan X, Ma KM, Wang D (2011). Explaining the abundance-distribution relationship of plant species with niche breadth and position in the Yellow River Delta. *Acta Ecologica Sinica*, 31, 1955–1961. [袁秀, 马克明, 王德 (2011). 黄河三角洲植物生态位和生态幅对物种分布-多度关系的解释. 生态学报, 31, 1955–1961.]
- Zhang H, Gilbert B, Zhang XX, Zhou SR (2013). Community

assembly along a successional gradient in sub-alpine meadows of the Qinghai-Tibetan Plateau, China. *Oikos*, 122, 952–960.

Zhao MF, Xue F, Wang YH, Wang GY, Xing KX, Kang MY, Wang JL (2017). Phylogenetic structure and diversity of herbaceous communities in the conifer forests along an elevational gradient in Luya Mountain, Shanxi, China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 41, 707–715. [赵鸣飞, 薛峰, 王宇航, 王国义, 邢开雄, 康慕谊, 王菁兰

(2017). 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. *植物生态学报*, 41, 707–715.]

Zhou XG, Lu WK, Ye D, Wen YG. (2014). Assembly mechanism of forest community based on phylogeny and functional traits. *Guangxi Sciences*, 21, 525–533. [周晓果, 卢文科, 叶铎, 温远光 (2014). 基于系统发育和功能性的森林群落构建机制. *广西科学*, 21, 525–533.]

责任编辑: 唐志尧 责任编辑: 李 敏 实习编辑: 赵 航

附录I 华北森林群落各样方中出现的物种及其所属科

Supplement I The species and its family in plots of forest community in North China

<http://www.plant-ecology.com/fileup/1005-264X/PDF/cjpe.2018.0183-S1.pdf>

附录II 华北森林群落样方环境因子的典范对应分析(CCA)结果

Supplement II The result of canonical correspondence analysis (CCA) of environment factors of forest community in North China

<http://www.plant-ecology.com/fileup/1005-264X/PDF/cjpe.2018.0183-S2.pdf>

许金石, 柴永福, 刘晓, 岳明, 郭垚鑫, 康慕谊, 刘全儒, 郑成洋, 吉成均, 闫明, 张峰, 高贤明, 王仁卿, 石福臣, 张钦弟, 王茂 (2019). 华北区域环境梯度上阔叶林构建模式及分布成因. 植物生态学报, 43, 732–741. DOI: 10.17521/cjpe.2018.0183

Xu JS, Chai YF, Liu X, Yue M, Guo YX, Kang MY, Liu QR, Zheng CY, Ji CJ, Yan M, Zhang F, Gao XM, Wang RQ, Shi FC, Zhang QD, Wang M (2019). Community assembly, diversity patterns and distributions of broad-leaved forests in North China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 43, 732–741. DOI: 10.17521/cjpe.2018.0183

<http://www.plant-ecology.com/CN/10.17521/cjpe.2018.0183>

附录I 华北森林群落各样方中出现的物种及其所属科

Supplement I The species and its family in plots of forest community in North China

物种名	拉丁名	所属科
Species	Latin name	Family
老鸱铃	<i>Styrax hemsleyanus</i>	安息香科 Styracaceae
野茉莉	<i>Styrax japonicus</i>	
瓜木	<i>Alangium platanifolium</i>	八角枫科 Alangiaceae
短梗菝葜	<i>Smilax scobinicaulis</i>	百合科 Liliaceae
鞘柄菝葜	<i>Smilax stans</i>	
托柄菝葜	<i>Smilax discotis</i>	
侧柏	<i>Platycladus orientalis</i>	柏科 Cupressaceae
白背叶	<i>Mallotus apelta</i>	大戟科 Euphorbiaceae
雀儿舌头	<i>Leptopus chinensis</i>	
白刺花	<i>Sophora davidii</i>	豆科 Leguminosae
刺槐	<i>Robinia pseudoacacia</i>	
多花胡枝子	<i>Lespedeza floribunda</i>	
杭子梢	<i>Campylotropis macrocarpa</i>	
合欢	<i>Albizia julibrissin</i>	
红花锦鸡儿	<i>Caragana rosea</i>	
胡枝子	<i>Lespedeza bicolor</i>	
黄檀	<i>Dalbergia hupeana</i>	
绿叶胡枝子	<i>Lespedeza buergeri</i>	
美丽胡枝子	<i>Lespedeza formosa</i>	
山槐	<i>Albizia kalkora</i>	
细梗胡枝子	<i>Lespedeza virgata</i>	
长叶胡枝子	<i>Lespedeza caraganae</i>	
杜鹃	<i>Rhododendron simsii</i>	杜鹃花科 Ericaceae
迎红杜鹃	<i>Rhododendron mucronulatum</i>	
照山白	<i>Rhododendron micranthum</i>	
扁担杆	<i>Grewia biloba</i>	椴树科 Tiliaceae
椴树	<i>Tilia tuan</i>	
蒙椴	<i>Tilia mongolica</i>	
小花扁担杆	<i>Grewia biloba</i> var. <i>parviflora</i>	
小叶椴	<i>Tilia mongolica</i>	
核桃	<i>Juglans regia</i>	胡桃科 Juglandaceae
核桃楸	<i>Juglans mandshurica</i>	

物种名	拉丁名	所属科
Species	Latin name	Family
化香树	<i>Platycarya strobilacea</i>	
牛奶子	<i>Elaeagnus umbellata</i>	胡颓子科 laeagnaceae
沙棘	<i>Hippophae rhamnoides</i>	
大枝绣球	<i>Hydrangea gracilis</i>	虎耳草科 Saxifragaceae
东北茶藨子	<i>Ribes mandshuricum</i>	
东陵绣球	<i>Hydrangea bretschneideri</i>	
钩齿溲疏	<i>Deutzia hamata</i>	
瘤糖茶藨子	<i>Ribes himalense</i> var. <i>verruculosum</i>	
山梅花	<i>Philadelphus incanus</i>	
太平花	<i>Philadelphus pekinensis</i>	
小果茶藨子	<i>Ribes vilmorinii</i>	
小花溲疏	<i>Deutzia crassifolia</i> var. <i>pauciflora</i>	
白桦	<i>Betula platyphylla</i>	桦木科 Betulaceae
糙皮桦	<i>Betula utilis</i>	
鹅耳枥	<i>Carpinus turczaninowii</i>	
红桦	<i>Betula albosinensis</i>	
毛榛	<i>Corylus mandshurica</i>	
千金榆	<i>Carpinus cordata</i>	
榛	<i>Corylus heterophylla</i>	
牛鼻栓	<i>Fortunearia sinensis</i>	金缕梅科 Hamamelidaceae
华帚菊	<i>Pertya sinensis</i>	菊科 Compositae
蚂蚱腿子	<i>Myrica dioica</i>	
白栎	<i>Quercus fabri</i>	壳斗科 Fagaceae
板栗	<i>Castanea mollissima</i>	
短柄枹栎	<i>Quercus serrata</i> var. <i>brevipetiolata</i>	
槲栎	<i>Quercus aliena</i>	
槲树	<i>Quercus dentata</i>	
辽东栎	<i>Quercus wutaishanica</i>	
麻栎	<i>Quercus acutissima</i>	
锐齿槲栎	<i>Quercus aliena</i> var. <i>acuteserrata</i>	
栓皮栎	<i>Quercus variabilis</i>	
臭椿	<i>Ailanthus altissima</i>	苦木科 Simaroubaceae
楝树	<i>Melia azedarach</i>	楝科 Meliaceae
杠柳	<i>Periploca sepium</i>	萝藦科 Asclepiadaceae
荆条	<i>Vitex negundo</i> var. <i>heterophylla</i>	马鞭草科 Verbenaceae
粗齿铁线莲	<i>Clematis argentea</i>	毛茛科 Ranunculaceae
多花木兰	<i>Magnolia multiflora</i>	木兰科 Magnoliaceae
白蜡	<i>Fraxinus chinensis</i>	木犀科 Oleaceae
暴马丁香	<i>Syringa reticulata</i> var. <i>amurensis</i>	
北京丁香	<i>Syringa pekinensis</i>	
丁香	<i>Syringa oblata</i>	
花曲柳	<i>Fraxinus rhynchophylla</i>	

物种名	拉丁名	所属科
Species	Latin name	Family
连翘	<i>Forsythia suspensa</i>	
毛丁香	<i>Syringa tomentella</i>	
小叶白蜡	<i>Fraxinus bungeana</i>	
葎叶蛇葡萄	<i>Ampelopsis humulifolia</i>	葡萄科 Vitaceae
掌叶蛇葡萄	<i>Ampelopsis delavayana</i>	
黄连木	<i>Pistacia chinensis</i>	漆树科 Anacardiaceae
黄栌	<i>Cotinus coggygria</i>	
漆	<i>Toxicodendron vernicifluum</i>	
青麸杨	<i>Rhus potaninii</i>	
盐肤木	<i>Rhus chinensis</i>	
茶条槭	<i>Acer ginnala</i> subsp. <i>ginnala</i>	槭树科 Aceraceae
葛萝槭	<i>Acer grosseri</i> var. <i>grosseri</i>	
鸡爪槭	<i>Acer palmatum</i> var. <i>palmatum</i>	
青榨槭	<i>Acer davidii</i>	
色木槭	<i>Acer mono</i>	
细裂槭	<i>Acer stenolobum</i>	
细叶槭	<i>Acer leptophyllum</i>	
元宝槭	<i>Acer truncatum</i>	
六月雪	<i>Serissa japonica</i>	茜草科 Rubiaceae
香果树	<i>Emmenopterys henryi</i>	
白鹃梅	<i>Exochorda racemosa</i>	蔷薇科 Rosaceae
白叶莓	<i>Rubus innominatus</i>	
北京花楸	<i>Sorbus discolor</i>	
稠李	<i>Padus racemosa</i>	
刺梨	<i>Rosa roxburghii</i>	
豆梨	<i>Pyrus calleryana</i>	
杜梨	<i>Pyrus betulaefolia</i>	
复盆子	<i>Rubus idaeus</i>	
甘肃山楂	<i>Crataegus kansuensis</i>	
高粱泡	<i>Rubus lambertianus</i>	
河南海棠	<i>Malus honanensis</i>	
褐梨	<i>Pyrus phaeocarpa</i>	
湖北山楂	<i>Crataegus hupehensis</i>	
花楸	<i>Sorbus pohuashanensis</i>	
华北绣线菊	<i>Spiraea fritschiana</i> var. <i>angulata</i>	
华中山楂	<i>Crataegus wilsonii</i>	
黄刺玫	<i>Rosa xanthina</i>	
灰栒子	<i>Cotoneaster acutifolius</i> var. <i>villosulus</i>	
麦李	<i>Cerasus glandulosa</i>	
毛叶绣线菊	<i>Spiraea mollifolia</i>	
茅莓	<i>Rubus parvifolius</i>	
美蔷薇	<i>Rosa bella</i>	

物种名	拉丁名	所属科
Species	Latin name	Family
木梨	<i>Pyrus xerophila</i>	
牛叠肚	<i>Rubus crataegifolius</i>	
三裂绣线菊	<i>Spiraea trilobata</i>	
山荆子	<i>Malus baccata</i>	
山莓	<i>Rubus corchorifolius</i>	
山桃	<i>Amygdalus davidiana</i>	
山杏	<i>Armeniaca sibirica</i>	
山楂	<i>Crataegus pinnatifida</i>	
水栒子	<i>Cotoneaster submultiflorus</i>	
土庄绣线菊	<i>Spiraea pubescens</i>	
托叶樱桃	<i>Cerasus stipulacea</i>	
微毛樱桃	<i>Cerasus clarifolia</i>	
尾叶樱	<i>Cerasus dielsiana</i>	
西北栒子	<i>Cotoneaster zabelii</i>	
毛杏	<i>Armeniaca sibirica</i>	
野蔷薇	<i>Rosa multiflora</i> var. <i>multiflora</i>	
野山楂	<i>Crataegus cuneata</i>	
华空木	<i>Stephanandra chinensis</i>	
银露梅	<i>Potentilla glabra</i>	
郁李	<i>Cerasus japonica</i>	
长腺樱桃	<i>Cerasus claviculata</i>	
北京忍冬	<i>Lonicera elisae</i>	忍冬科 Caprifoliaceae
刚毛忍冬	<i>Lonicera hispida</i>	
黑果荚蒾	<i>Viburnum melanocarpum</i>	
桦叶荚蒾	<i>Viburnum betulifolium</i>	
鸡树条荚蒾	<i>Viburnum opulus</i> var. <i>calvescens</i>	
接骨木	<i>Sambucus williamsii</i>	
金花忍冬	<i>Lonicera chrysantha</i>	
金银忍冬	<i>Lonicera maackii</i>	
蓝靛果忍冬	<i>Lonicera caerulea</i> var. <i>edulis</i>	
六道木	<i>Abelia biflora</i>	
蒙古荚蒾	<i>Viburnum mongolicum</i>	
盘叶忍冬	<i>Lonicera tragophylla</i>	
忍冬	<i>Lonicera japonica</i>	
陕西荚蒾	<i>Viburnum schensianum</i>	
唐古特忍冬	<i>Lonicera tangutica</i>	
五台忍冬	<i>Lonicera Kungana</i>	
苦糖果	<i>Lonicera fragrantissima</i> subsp. <i>standishii</i>	
粘毛忍冬	<i>Lonicera fargesii</i>	
粗榧	<i>Cephalotaxus sinensis</i>	三尖杉科 Cephalotaxaceae
构树	<i>Broussonetia papyifera</i>	桑科 Moraceae
华桑	<i>Morus cathayana</i>	

物种名	拉丁名	所属科
Species	Latin name	Family
鸡桑	<i>Morus australis</i>	
蒙桑	<i>Morus mongolica</i>	
桑	<i>Morus alba</i>	
白檀	<i>Symplocos paniculata</i>	山矾科 Symplocaceae
黑棕子	<i>Swida hemsleyi</i>	山茱萸科 Cornaceae
红瑞木	<i>Swida alba</i>	
株木	<i>Swida macrophla</i>	
毛株	<i>Swida walteri</i>	
四照花	<i>Dendrobenthamia japonica</i> var. <i>chinensis</i>	
沙株	<i>Swida bretschnideri</i>	
君迁子	<i>Diospyros lotus</i>	柿树科 Ebenaceae
油柿	<i>Diospyros oleifera</i>	
大绿鼠李	<i>Rhamnus utilis</i>	鼠李科 Rhamnaceae
刺鼠李	<i>Rhamnus dumetorum</i>	
鼠李	<i>Rhamnus davurica</i>	
酸枣	<i>Ziziphus jujuba</i> var. <i>spinosa</i>	
小叶鼠李	<i>Rhamnus parvifolia</i>	
白皮松	<i>Pinus bungeana</i>	松科 Pinaceae
赤松	<i>Pinus densiflora</i>	
臭冷杉	<i>Abies nephrolepis</i>	
黑松	<i>Pinus thunbergii</i>	
华北落叶松	<i>Larix principisrupprechtii</i>	
华山松	<i>Pinus armandi</i>	
马尾松	<i>Pinus massoniana</i>	
青扦	<i>Picea wilsonii</i>	
油松	<i>Pinus tabulaeformis</i> var. <i>mukdensis</i>	
黄心子	<i>Euonymus macropterus</i>	卫矛科 Celastraceae
南蛇藤	<i>Celastrus orbiculatus</i>	
栓翅卫矛	<i>Euonymus phellomanus</i>	
卫矛	<i>Euonymus alatus</i>	
栾树	<i>Koelreuteria paniculata</i>	无患子科 Sapindaceae
梧桐	<i>Firmiana platanifolia</i>	梧桐科 Sterculiaceae
刺楸	<i>Kalopanax septemlobus</i>	五加科 Araliaceae
黄芦木	<i>Berberis amurensis</i>	小檗科 Berberidaceae
齿叶黄花柳	<i>Salix sinica</i> var. <i>dentata</i>	
黄花柳	<i>Salix caprea</i>	
秦岭柳	<i>Salix alfredi</i>	
山柳	<i>Salix pseudotangii</i>	
山杨	<i>Populus davidiana</i>	
大果榆	<i>Ulmus macrocarpa</i>	榆科 Ulmaceae
大叶朴	<i>Celtis koraiensis</i>	
黄果朴	<i>Celtis labilis</i>	

物种名	拉丁名	所属科
Species	Latin name	Family
旱榆	<i>Ulmus glaucescens</i>	
朴	<i>Celtis sinensis</i>	
脱皮榆	<i>Ulmus lamellosa</i>	
小果朴	<i>Celtis cerasifera</i>	
小叶朴	<i>Celtis bungeana</i>	
榆树	<i>Ulmus pumila</i>	
臭檀	<i>Evodia daniellii</i>	芸香科 Rutaceae
吴茱萸	<i>Evodia rutaecarpa</i>	
野花椒	<i>Zanthoxylum simulans</i>	
绿叶甘僵	<i>Lindera fruticosa</i> var. <i>fruticosa</i>	樟科 Lauraceae
三桠乌药	<i>Lindera obtusiloba</i>	
山胡椒	<i>Lindera glauca</i>	
棕榈	<i>Trachycarpus fortunei</i>	棕榈科Palmae

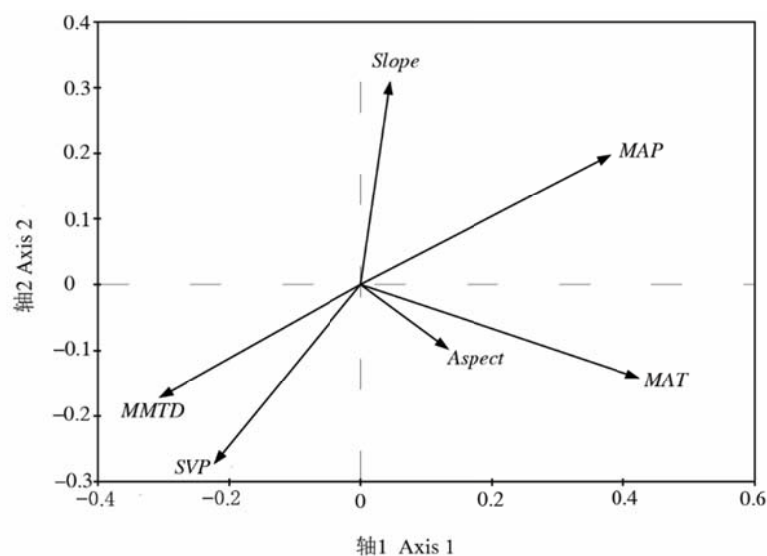
许金石, 柴永福, 刘晓, 岳明, 郭垚鑫, 康慕谊, 刘全儒, 郑成洋, 吉成均, 闫明, 张峰, 高贤明, 王仁卿, 石福臣, 张钦弟, 王茂 (2019). 华北区域环境梯度上阔叶林构建模式及分布成因. 植物生态学报, 43, 732–741. DOI: 10.17521/cjpe.2018.0183

Xu JS, Chai YF, Liu X, Yue M, Guo YX, Kang MY, Liu QR, Zheng CY, Ji CJ, Yan M, Zhang F, Gao XM, Wang RQ, Shi FC, Zhang QD, Wang M (2019). Community assembly, diversity patterns and distributions of broad-leaved forests in North China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 43, 732–741. DOI: 10.17521/cjpe.2018.0183

<http://www.plant-ecology.com/CN/10.17521/cjpe.2018.0183>

附录II 华北森林群落样方环境因子的典范对应分析(CCA)结果

Supplement II The result of canonical correspondence analysis (CCA) of environment factors of forest community in North China



图中箭头的长度代表该因子对典范轴的解释程度, 箭头间的夹角代表因子间的相关性。Aspect, 坡向; MAP, 年降水量; MAT, 年平均气温; MMTD, 月平均气温极差; Slope, 坡度; SVP, 降水季节变化量。

The length of the arrows represents the degree of explanation of the factor to the canonical axis, and the angle between the arrows represents the correlation among the factors. Aspect, aspect of plot; MAP, annual average precipitation; MAT, annual average temperature; MMTD, monthly mean temperature difference; Slope, slope of plot; SVP, seasonal precipitation variation.