



•研究报告•

太行山北段地区荆条灌丛和三裂绣线菊灌丛群落谱系结构

董雷¹, 王静^{1,4}, 刘永刚², 赵志平³, 米湘成¹, 郭柯^{1,4*}

1. 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; 2. 中国科学院植物研究所系统与进化植物学国家重点实验室, 北京 100093; 3. 中国环境科学研究院生物多样性研究中心, 北京 100012; 4. 中国科学院大学, 北京 100049

摘要: 灌丛是太行山地区最重要的生态系统类型之一, 灌丛群落生物多样性的维持及其生态系统服务功能对京津冀地区的生态安全具有重要作用。本研究选择太行山最具代表性的两种灌木群落——荆条(*Vitex negundo* var. *heterophylla*)灌丛和三裂绣线菊(*Spiraea trilobata*)灌丛为研究对象, 利用净亲缘关系指数(net relatedness index, NRI)和多元回归等方法探究了两种灌丛群落构建机制的异同及主要的环境影响因子, 同时还利用谱系结构主坐标分析(principal coordinates of phylogenetic structure, PCPS)对决定群落谱系结构的关键系统发育节点进行了探究。结果表明: 两种灌丛群落内灌木植物的物种多样性没有显著差异, 但谱系结构差异显著。三裂绣线菊群落表现出显著的谱系发散趋势, 而荆条群落谱系聚集程度高于三裂绣线菊群落, 但未表现出显著的谱系结构。三裂绣线菊灌丛群落构建的驱动机制是生态位分化, 荆条灌丛中生境过滤作用有所增加, 与生态位分化共同驱动其群落构建过程。与干旱胁迫相关的生境过滤因素增加是荆条灌丛群落谱系聚集程度增加的重要原因。PCPS二维排序结果表明: 荆条灌丛群落谱系趋向聚集与其群落内缺乏蔷薇目、壳斗目等亲缘关系较远的类群有关, 而三裂绣线菊灌丛群落内物种则包含较多的演化分支。总体而言, 环境过滤不是决定太行山地区灌丛群落构建的主要驱动因素, 但水分条件仍然是影响区域群落谱系结构的重要因素。

关键词: 群落构建; 生态位分化; 生境过滤; 主坐标分析; 水分限制

董雷, 王静, 刘永刚, 赵志平, 米湘成, 郭柯 (2021) 太行山北段地区荆条灌丛和三裂绣线菊灌丛群落谱系结构. 生物多样性, 29, 21–31. doi: 10.17520/biods.2020192.

Dong L, Wang J, Liu YG, Zhao ZP, Mi XC, Guo K (2021) Phylogenetic structure of *Vitex negundo* var. *heterophylla* shrub communities and *Spiraea trilobata* shrub communities in the North Taihang Mountains. Biodiversity Science, 29, 21–31. doi: 10.17520/biods.2020192.

Phylogenetic structure of *Vitex negundo* var. *heterophylla* shrub communities and *Spiraea trilobata* shrub communities in the North Taihang Mountains

Lei Dong¹, Jing Wang^{1,4}, Yonggang Liu², Zhiping Zhao³, Xiangcheng Mi¹, Ke Guo^{1,4*}

1 State Key Laboratory of Vegetation and Environmental Change, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093

2 State Key Laboratory of Systematic and Evolutionary Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093

3 Research Center for Biodiversity, Chinese Research Academy of Environmental Sciences, Beijing 100012

4 University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049

ABSTRACT

Aims: Shrublands are one of the most important ecosystems in Taihang Mountains region of China. Shrub communities play an important role in maintaining biodiversity, providing ecosystem services, and promoting ecological security in the Beijing-Tianjin-Hebei region.

Methods: We explored differences in community assembly and associated environmental factors for two of the most representative shrub communities in the region, *Vitex negundo* var. *heterophylla* and *Spiraea trilobata*, by assessing their net relatedness index (NRI) and using multiple regression. We further used principal coordinates of phylogenetic structure (PCPS) to determine the key phylogenetic nodes giving rise to the community phylogenetic structure.

收稿日期: 2020-05-07; 接受日期: 2020-07-16

基金项目: 生态环境部生物多样性调查评估项目(2019HJ2096001006)

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: guoke@ibcas.ac.cn

<http://www.biodiversity-science.net>

Results: We found that the phylogenetic structures of these two shrub communities were significantly different despite no detectable difference in their species diversity. The *S. trilobata* community showed significant phylogenetic overdispersion, whereas the *V. negundo* var. *heterophylla* community showed no significant phylogenetic structure, despite exhibiting a greater degree of clustering degree than *S. trilobata* community. Community assembly of *S. trilobata* shrubs was driven by niche differentiation. By contrast, habitat filtering together with niche differentiation drove community assembly of *V. negundo* var. *heterophylla* shrubs. Habitat filtering related to drought stress was the main reason for the increase in phylogenetic clustering of *V. negundo* var. *heterophylla* shrubs. The PCPS two-dimensional ranking results showed that the phylogenetic clustering trend of the *V. negundo* var. *heterophylla* shrub community was mainly attributed to the lack of distantly related groups, such as Rosales and Fagales, while the species comprising the *S. trilobata* shrub community contained more phylogenetic clades.

Conclusion: Our results suggest that habitat filtering was not a major driver of shrub community assembly in the Taihang Mountains region and that water limitation was an important factor in determining regional community phylogenetic structure of shrubland ecosystems.

Key words: community assembly; niche differentiation; habitat filtering; principal coordinates analysis; water limitation

群落内的物种共存和生物多样性维持机制一直是生态学家关注的重点(Cavender-Bares et al, 2009)。山地生态系统由于水热梯度变化较大,并在较小的空间尺度内拥有较高的空间异质性(Gaston, 2000),从而为众多物种提供了生存环境和栖息地。因此山地一直是生物多样性研究的热点地区(Jump et al, 2009)。太行山生态涵养区是京津冀地区的重要生态屏障,也是华北平原重要的水源涵养地(迟妍妍等, 2018)。其中位于北京、河北境内的太行山北段地区由于靠近京津冀城市群,经济社会活动频繁,承担着极大的人口和生态压力。其生态安全对京津冀地区人民的生命财产安全、社会经济发展以及生态系统稳定具有举足轻重的地位(杨永辉等, 2002)。

灌丛是太行山地区最重要的生态系统类型之一,其面积约占本地区山地植被总面积的1/3(中国科学院中国植被图编辑委员会, 2001)。其中,荆条(*Vitex negundo* var. *heterophylla*)灌丛和三裂绣线菊(*Spiraea trilobata*)灌丛是本地区分布最广泛的灌丛类型(刘濂, 1996; 崔国发等, 2008; 余新晓等, 2008)。作为太行山地区地带性分布的灌丛,这两种群落对京津冀地区的生态安全、水土保持以及经济社会的可持续发展有着极其重要的作用。对这两种群落内的物种共存机制和群落稳定性进行研究,有助于区域尺度上的生态系统稳定以及生物多样性的保护。

关于群落构建的机制目前主要有三大理论,即生境过滤、生态位分化以及中性理论(Webb et al, 2002)。近年来,利用群落谱系结构探究群落构建和

物种共存机制获得越来越多学者的关注(Swenson et al, 2007; Verdú et al, 2009; 黄建雄等, 2010; Qian & Sandel, 2017)。群落谱系结构研究由于结合了共存物种间的谱系关系,因此能比仅基于物种多样性层面的研究提供更多的信息(Webb et al, 2002)。由于亲缘关系较近的物种往往有更相似的生态位,对资源的竞争也更加激烈(Webb, 2000),因此可通过分析群落内物种间的谱系关系来揭示群落的构建机制。如果生态位分化在群落构建中起主要作用,则群落内种间生态位相差较大,共存物种间的亲缘关系比较远,表现为谱系发散(phylogenetic over-dispersion);反之,如果生境过滤占主导作用,则会筛选出具有相似生态位的物种,群落内种间关系较近,表现为谱系聚集(phylogenetic clustering)(Webb et al, 2002)。

已有诸多学者对太行山及其邻近地区的群落结构进行了研究(李军玲和张金屯, 2006; 刘红霞等, 2009; 张维康等, 2013; 赵方莹等, 2016),但群落谱系层面的研究近年来才开始获得关注。如:赵鸣飞等(2017)对山西芦芽山地区林下草本层的群落谱系结构进行研究,发现海拔因素对群落谱系结构有明显的影响,高海拔地区的群落表现出谱系聚集的趋势;柴永福等(2019)对华北地区主要灌丛群落谱系结构进行研究,发现区域尺度上的气温和降水等生境过滤作用是导致华北地区灌丛群落谱系聚集的主要原因;秦浩等(2019)对山西关帝山森林群落的谱系结构进行研究,发现环境过滤作用对该地区木本植物谱系 β 多样性具有较强的作用。但总体而言,目前对京津冀地区灌丛群落谱系结构的研究还比

<http://www.biodiversity-science.net>

较缺乏,且决定该区域灌丛群落谱系结构的关键类群尚不明确。

本研究通过对太行山北段地区分布最为广泛的荆条和三裂绣线菊灌丛群落的谱系结构进行研究,拟探讨如下科学问题:(1)太行山北段地区主要灌丛群落的构建机制及其与环境因子的关系;(2)决定本区域群落谱系结构的关键系统发育节点。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

太行山地处我国中纬度的温带、暖温带地区,气候温和,属典型的大陆性半湿润-半干旱山地气候(杨永辉等,2002),年均温约7.3°C(Zhang et al,2006)。本研究所指太行山北段地区行政区划上大体包括北京及河北境内的太行山生物多样性保护优先区域(太行山片区),地理范围介于113°42′-116°14′ E,38°33′-40°27′ N,年均降水量约400-800 mm(吕国旭等,2017)。本区域地势北高南低,地貌多为低山丘陵,土壤类型以褐土为主(谭莉梅等,2010)。太行山植被类型丰富,主要为温带阔叶林和温带落叶灌丛(刘濂,1996)。

1.2 调查方法

群落调查于2019年6-9月进行。在对研究区植被进行整体普查的基础上,选定典型样地进行样方调查。样地布设尽量选择地势相对开阔、干扰较少且群落灌木层中荆条或三裂绣线菊占优势的群落。参照方精云等(2009)的群落调查方法,在每个样地设定若干5 m × 5 m的样方(对部分灌丛植株过大或生境不均匀的样方可扩大至10 m × 10 m)。记录每个样方内每种灌木物种(含灌木状的乔木和半灌木)的平均高度、盖度和个体数。用GPS记录样方所处的经纬度及海拔高度。

本研究共调查16个样地39个样方,其中荆条灌丛16个样方,三裂绣线菊灌丛23个样方(图1)。

1.3 环境数据

本研究使用的气候数据包括年均温、年均降水量、最热月最高温、最冷月最低温、最干月降水量及最湿月降水量。以上气候数据均是从CHELSA(Climatologies at high resolution for the earth's land surface areas, <http://chelsa-climate.org/>)下载的基于1979-2013年平均值的全球气候数据集获取(Karger et al,2017)。潜在蒸散量和干旱度(aridity

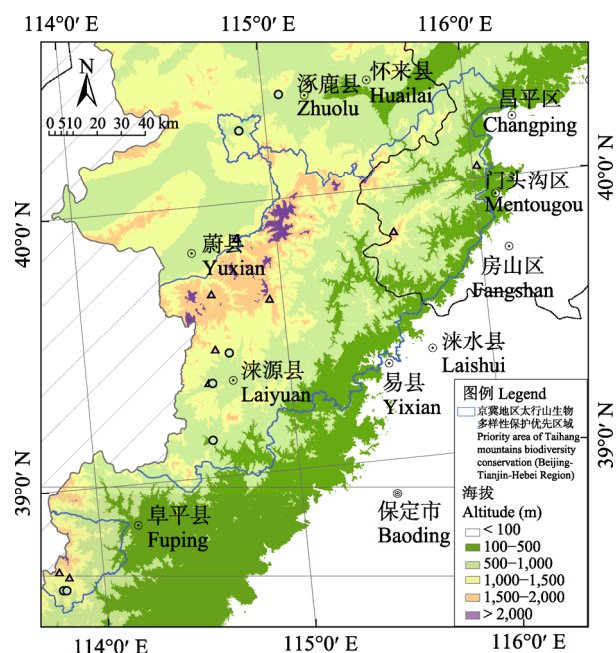


图1 太行山北段地区荆条灌丛(圆圈)和三裂绣线菊灌丛(三角)样地分布示意图

Fig. 1 Location of *Vitex negundo* var. *heterophylla* shrub (circle) and *Spiraea trilobata* shrub (triangle) sample sites in the North Taihang Mountains

index, AD)数据来源于CGIAR-CSI (<http://www.cgiar-csi.org>),是基于1970-2000年30年间的气象数据计算得到的平均值(Zomer et al,2008)。以上因子分辨率均为30'。使用Esri公司的ArcGIS 10.2将以上气象资料按经纬度提取到各样点。海拔、坡度及坡向使用30 m分辨率数字高程模型DEM计算。各样点的基本环境信息见图2及附录1。

1.4 谱系数据及计算

本研究涉及的所有物种系统发育树使用V.PhylMaker软件包构建(Jin & Qian,2019)。V.PhylMaker包以APG IV系统(Angiosperm Phylogeny Group,2016)为基础,参照Smith和Brown(2018)建立的GBOTB系统发育树确定分化时间。对于系统中不存在的物种则将其绑定在该属节点的基部(即设定"scenarios = S1")(Jin & Qian,2019)。利用净亲缘关系指数(net relatedness index, NRI)分析群落的谱系结构。该指数首先计算出小样方中所有物种对的平均谱系距离(mean phylogenetic distance, MPD),然后与零模型进行比较。群落谱系关系的零模型假定群落内物种间的谱系关系是随机的,因此可以保持小样方内的物种数量及物种个体数不变,随机交换群落间的物种名999次,每次计算随机零

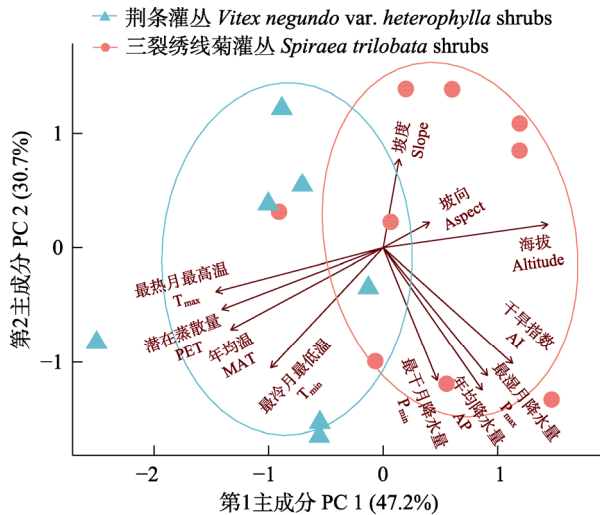


图2 11项环境因子在主成分分析(PCA)前两轴上的分布
 Fig. 2 Distribution of 11 environmental factors on the first two axes of the principal components analysis (PCA). AI, Aridity index; P_{max} , Precipitation of wettest month; AP, Annual precipitation; P_{min} , Precipitation of driest month; T_{max} , Max. temperature of warmest month; T_{min} , Min. temperature of coldest month; MAT, Mean annual temperature; PET, Potential evapotranspiration.

模型下群落的平均谱系距离值。最后利用随机分布结果将观测值标准化,从而获得NRI值(Webb et al, 2002)。其计算公式为:

$$NRI = -1 \times (MPD_{obs} - MPD_{rand}) / SD(MPD_{rand}) \quad (1)$$

式中, MPD_{obs} 表示样方内物种间的平均谱系距离, MPD_{rand} 表示在谱系树上通过零模型随机化后获得的平均谱系距离, SD 表示标准偏差。若 $NRI > 0$,则表示样方内物种间的平均谱系距离低于随机零模型,即群落谱系聚集;若 $NRI < 0$,说明样方中物种间的平均谱系距离高于随机零模型,则群落谱系结构发散;若 $NRI \approx 0$,则表明样地群落谱系随机,或未检测出明显的谱系结构(Webb et al, 2002; Swenson et al, 2007)。本研究使用物种重要值加权后的NRI。

1.5 其他数据处理

物种丰富度(species richness, SR)以样方内出现的所有灌木物种(含灌木状的乔木)数表示。生物多样性和重要值计算参照赵淑清等(2004)。

Shannon-Wiener指数(H'):

$$H' = -\sum P_i \times \ln P_i \quad (2)$$

式中, $P_i = N_i/N$, 其中 N 表示样方内出现的灌木植物总物种数, N_i 表示第 i 个物种的个体数。

Pielou均匀度指数(E):

$$E = H' / \log(SR) \quad (3)$$

重要值(IV, %):

$$IV = (\text{相对多度} + \text{相对高度} + \text{相对盖度}) / 3 \quad (4)$$

为了消除环境因子间的多重共线性,将方差膨胀因子(variance inflation factor, VIF) > 10的变量剔除(Marcoulides & Raykov, 2019),最终保留最冷月最低温、最湿月降水量、最干月降水量、海拔、坡度和坡向(以其余弦值表示,即值越大则越接近阴坡)共6项环境因子进行多元回归分析。

使用谱系结构主坐标分析(principal coordinates of phylogenetic structure, PCPS)分析影响群落谱系结构的主要类群所属分支节点。PCPS利用谱系信息加权的物种组成矩阵进行主坐标分析(Debastiani & Duarte, 2014),每一个PCPS主坐标轴对应一个正交的系统发育梯度并指出哪些进化分支与其相关。因此可以对包含不同物种组成的群落进行相似性比较和排序,从而评估群落谱系结构与不同进化分支之间的关系(Duarte, 2011)。详细原理和计算方法可参见Duarte (2011)和赵鸣飞等(2017)。

使用 t 检验比较不同群落类型间的生物多样性、NRI等的差异,用单尾 t 检验比较群落NRI平均值与0的差异。使用Blomberg's K指数检验物种株高的系统发育信号(Blomberg et al, 2003)。以上所有数据分析均在R version 3.5.3 (R Core Team, 2019)中完成,使用到的扩展包主要有vegan、picante、PCPS等(Oksanen et al, 2007; Kembel et al, 2010; Debastiani & Duarte, 2014) (R代码见附录2)

2 结果

2.1 群落物种组成

本研究共记录到灌木植物39种,按APG IV系统分属17科28属。39种灌木植物在谱系树上分为两个主要的分支,即:超菊类分支(Superasterids)和超蔷薇分支(Superrosids) (Angiosperm Phylogeny Group, 2016)。其中荆条所属的超菊类分支下包含物种较多的科有菊科、忍冬科、绣球科、唇形科、木樨科等;三裂绣线菊所属的超蔷薇分支下包含物种较多的科有豆科、蔷薇科、鼠李科、壳斗科、桦木科、锦葵科、瑞香科等(图3,附录3)。

荆条灌丛样方内的灌木植物物种丰富度为2-8种,均值为 4.6 ± 0.4 种;三裂绣线菊灌丛样方为

2–13种, 均值为 4.9 ± 0.5 种。荆条灌丛和三裂绣线菊灌丛群落内灌木植物的物种多样性、Shannon-Wiener指数以及Pielou均匀度指数均没有显著差异($P > 0.05$, 图4A–C)。

2.2 群落谱系结构

Blomberg's K检验结果表明研究所包含的39种植物具有显著的谱系信号($K = 0.28$, $P < 0.05$), 系统发育接近的物种具有相似的株高。荆条灌丛群落NRI介于 -0.66 至 1.13 之间, 均值为 0.20 ± 0.13 。16个

样方中 $NRI > 0$ 的有9个(56.25%), 但未表现出明显的谱系结构($P > 0.05$); 三裂绣线菊灌丛群落NRI介于 -0.87 至 0.62 之间, 均值为 -0.39 ± 0.09 。23个样方中 $NRI < 0$ 的有17个(73.91%), 表现为显著的谱系发散($P < 0.05$, 图4D)。此外由图4D还可发现, 三裂绣线菊灌丛NRI显著低于荆条灌丛($P < 0.05$)。

2.3 群落谱系结构与环境因子间的关系

多元回归结果表明: 模型对群落NRI的总解释率为60.11%, 其中最湿月降水量、坡向和海拔对模

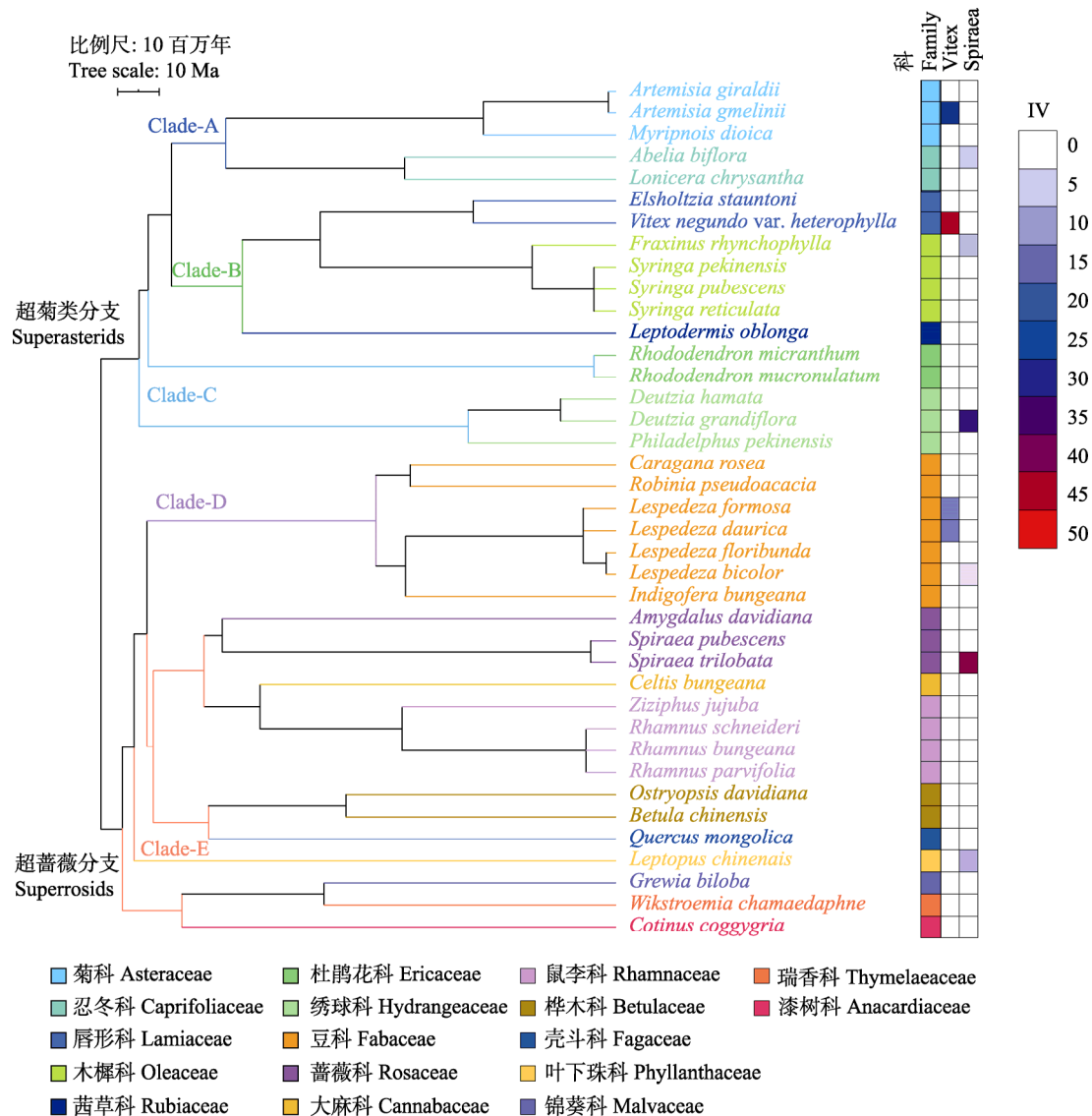


图3 本研究涉及的所有物种谱系树。Vitex和Spiraea分别表示一个典型的荆条灌丛($NRI = 0.05$)和三裂绣线菊灌丛($NRI = -0.87$)的群落组成。IV: 群落中对应物种的重要值(%)。节点A: 桔梗分支; 节点B: 唇形分支; 节点C: 超菊类分支下的其他分支; 节点D: 豆科; 节点E: 超蔷薇分支下的其他分支。

Fig. 3 Phylogenetic tree of all species involved in this study. Vitex and Spiraea represent the communities' composition of a typical *Vitex negundo* var. *heterophylla* shrub ($NRI = 0.05$) and *Spiraea trilobata* shrub ($NRI = -0.87$), respectively. IV, Importance value (%) of the corresponding species in the communities. Clade-A, Campanulids; Clade-B, Lamiids; Clade-C, Other clades in Superasterids; Clade-D, Fabaceae; Clade-E, Other clades in Superrosids.

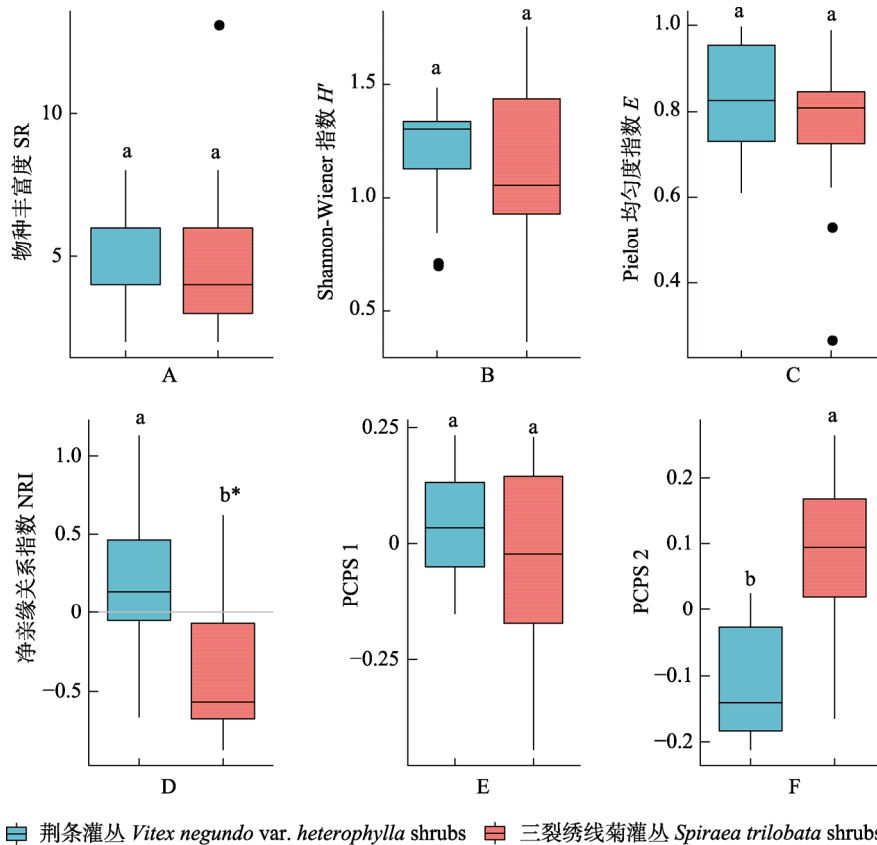


图4 荆条灌丛和三裂绣线菊灌丛群落内物种丰富度(A)、Shannon-Wiener指数(B)、Pielou均匀度指数(C)、净亲缘关系指数(D)以及谱系结构主坐标分析(PCPS)第一轴(E)和第二轴(F)分布。不同字母表示群落间差异显著($P < 0.05$)。* 均值小于0 ($P < 0.05$)。

Fig. 4 Species richness (SR) (A), Shannon-Wiener index (H') (B), Pielou's evenness index (E) (C), net relatedness index (NRI) (D), and first (E) and second (F) principal coordinates of phylogenetic structure (PCPS) axis of *Vitex negundo* var. *heterophylla* and *Spiraea trilobata* shrub communities. Different letters indicate significant difference between communities. * indicates mean is significantly less than 0.

型的影响显著($P < 0.05$), 分别解释了总变异的29.01%、20.05%和5.93% (表1)。坡度、最干月降水量和最冷月最低温对群落NRI的影响不显著。对两种群落分别回归的结果表明, 最湿月降水量和坡向均是对群落谱系结构贡献最高的环境因子, 但只有最湿月降水量对荆条灌丛群落谱系结构的影响显著(表2, 表3)。

2.4 谱系结构主坐标分析

PCPS 分析结果表明, 前两轴主成分累计解释了总变异的40.18%。根据PCPS分析, 可将所有物种分为5个分支。其中节点A代表超菊类分支下的桔梗分支(Campanulids, 含菊科和忍冬科); 节点B代表超菊类分支下的唇形分支(Lamiids, 含唇形科、木樨科等); 节点C代表超菊类分支下的其他分支

(杜鹃花科、绣球科); 节点D代表超蔷薇分支下的豆科; 节点E代表超蔷薇分支下的其他分支(含蔷薇目下的蔷薇科、鼠李科等及壳斗目下的壳斗科、桦木科等。图3)。由图5可知, 第一主坐标轴(PCPS 1)对菊类分支和桔梗分支有较好的区分度, 而群落谱系结构差异主要在第二轴上(PCPS 2)显著分离(附录4)。此外荆条灌丛在PCPS 2上的载荷显著低于三裂绣线菊灌丛(图4F)。节点A和D在第二轴上有较低的载荷值, 而节点B在第二轴上有最高的载荷值(图5)。与荆条所属的唇形科关系较近的菊科和忍冬科(节点A)对群落谱系趋向聚集贡献较大, 但蔷薇目、壳斗目等亲缘关系较远的类群(节点E)缺乏。而三裂绣线菊灌丛群落中除三裂绣线菊所属的节点E外, 在节点B和节点D处也有广泛分布。

表1 太行山北段地区荆条灌丛和三裂绣线菊灌丛净亲缘关系指数(NRI)与环境因子的多元回归(仅展示影响显著的因子)

Table 1 Multiple regression between *Vitex negundo* var. *heterophylla* shrubs' and *Spiraea trilobata* shrubs' net relatedness index (NRI) and environmental factors in the North Taihang Mountains (Only significant factors were listed)

变量 Variable	自由度 df	标准化回归系数 Standardized regression coefficient	均方差 Mean Sq	方差贡献率 Contribution rate of variance (%)
最湿月降水量 Precipitation of wettest month (P_{max})	1	-0.68	11.02	29.01**
坡向 Aspect	1	-0.50	7.62	20.05**
海拔 Altitude	1	-0.13	2.25	5.93*
残差 Residuals	32	-	0.47	39.89

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

表2 太行山北段地区荆条灌丛净亲缘关系指数(NRI)与环境因子的多元回归

Table 2 Multiple regression between *Vitex negundo* var. *heterophylla* shrubs' net relatedness index (NRI) and environmental factors in the North Taihang Mountains

变量 Variable	自由度 df	标准化回归系数 Standardized regression coefficient	均方差 Mean Sq	方差贡献率 Contribution rate of variance (%)
最湿月降水量 Precipitation of wettest month (P_{max})	1	-1.35	4.69	31.25*
最干月降水量 Precipitation of driest month (P_{min})	1	0.20	0.19	1.25
坡向 Aspect	1	-0.46	2.77	18.45
海拔 Altitude	1	0.39	1.12	7.47
坡度 Slope	1	-0.61	0.61	4.04
最冷月最低温 Min. temperature of coldest month	1	0.11	0.01	0.04
残差 Residuals	9	-	0.63	37.50

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

表3 太行山北段地区三裂绣线菊灌丛净亲缘关系指数(NRI)与环境因子的多元回归

Table 3 Multiple regression between *Spiraea trilobata* shrubs' net relatedness index (NRI) and environmental factors in the North Taihang Mountains

变量 Variable	自由度 df	标准化回归系数 Standardized regression coefficient	均方差 Mean Sq	方差贡献率 Contribution rate of variance (%)
最湿月降水量 Precipitation of wettest month (P_{max})	1	-0.73	2.09	9.50
最干月降水量 Precipitation of driest month (P_{min})	1	0.45	0.27	1.24
坡向 Aspect	1	-0.52	3.36	15.28
海拔 Altitude	1	-0.78	0.76	3.43
坡度 Slope	1	-0.41	1.59	7.20
最冷月最低温 Min. temperature of coldest month	1	-0.69	0.93	4.25
残差 Residuals	16	-	0.81	59.10

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

3 讨论

3.1 荆条灌丛和三裂绣线菊灌丛群落谱系结构

灌木层是太行山生态系统的重要组成部分之一(胡实等, 2018)。本研究发现: 尽管荆条灌丛和三裂绣线菊灌丛群落中的物种多样性差别不显著(图4A-C), 但二者的群落谱系结构(NRI)却有显著差别(图4D)。这表明谱系分析方法可能提供比物种多样性更多的信息, 从而更深入地揭示群落内物种间的关系及群落构建的机制(Swenson et al, 2007)。此外, 本研究所包含的39种植物的性状(株高)检测出了显著的谱系信号($P < 0.05$), 表明性状具有系统发育保守性,

即亲缘关系接近的物种有更相似的功能性状(Blomberg et al, 2003)。三裂绣线菊灌丛群落表现出显著的发散趋势, 但荆条灌丛则没有表现出显著的谱系结构。这表明生态位分化在三裂绣线菊灌丛的群落构建中占主导作用, 而荆条灌丛的群落构建可能是生境过滤和生态位分化共同作用的结果(Webb et al, 2002; Swenson et al, 2007)。此外, 通过对比两种群落的谱系结构可以发现: 荆条灌丛NRI显著高于三裂绣线菊灌丛(图4D), 也表明荆条灌丛中生境过滤对群落构建的作用明显大于三裂绣线菊灌丛。这可能是因为荆条灌丛往往是落叶阔叶林破坏后的次生群落(唐丽丽等, 2019), 本身经过了砍伐、樵采

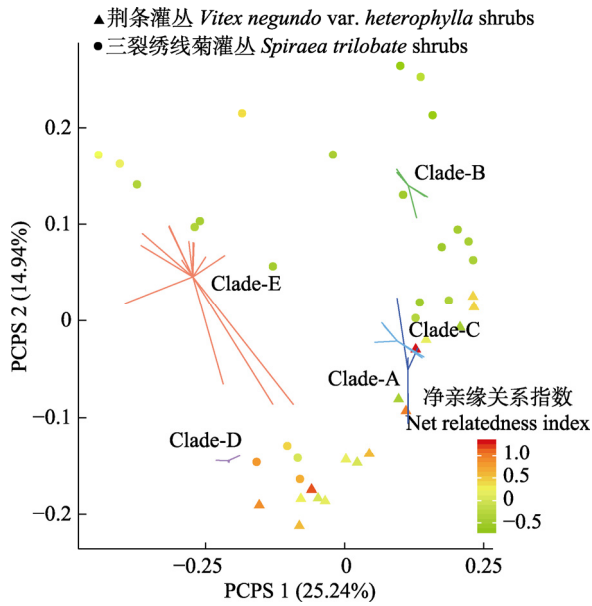


图5 荆条灌丛(圆圈)和三裂绣线菊灌丛(三角)在PCPS前两个主坐标轴上的分布。分支A-E包含物种见图3。

Fig. 5 Scatter diagram between the first two axes of the principal coordinates of phylogenetic structure (PCPS) for *Vitex negundo* var. *heterophylla* (circle) and *Spiraea trilobata* (triangle) shrub communities. Species included in Clade A-E were shown in Fig. 3.

等人为干扰的过滤作用,因此谱系发散程度降低。值得指出的是,谱系发散的群落由于其物种占有更多不同的生态位,因此对资源的利用更加充分,同时也有更强的群落稳定性和抵抗力(Cadotte et al, 2012)。因此可以认为三裂绣线菊灌丛比荆条灌丛有更高的群落稳定性。

柴永福等(2019)对华北地区主要灌丛群落谱系结构的研究结果表明,区域落叶灌丛表现出谱系聚集的趋势,作者认为这是大尺度下的气候、土壤等环境过滤作用导致的。尽管本研究中有部分群落的NRI表现为正值,但整体而言群落谱系没有明显的聚集趋势。可能的原因是本研究关注的区域尺度相对较小,而在较大尺度范围下,生境过滤往往是影响群落构建的首要因素(Swenson et al, 2006)。这是因为在大的空间尺度下,必然会包含更多适应不同环境的物种,物种库内也会包含更多亲缘关系较远的类群。考虑到本研究所使用的物种库较小,我们尝试把在太行山地区调查的其他群落样方中出现的木本植物纳入到谱系树中进行分析。当物种库扩大到148种后,计算的NRI与只有39种时没有显著差异($P = 0.60$, 结果未展示)。因此我们认为在当前

研究尺度下,生境过滤作用不构成区域灌丛群落构建的主要驱动力。

综上,本研究认为,种间竞争导致的生态位分化是主导太行山北段地区地带性灌丛群落构建的主要驱动力,而生境过滤在部分荆条灌丛中与生态位分化共同决定了其群落的构建过程。

3.2 环境因素对荆条灌丛和三裂绣线菊灌丛群落谱系结构的影响

多元回归结果表明:与水分条件相关的降水量、坡向等因素对荆条灌丛和三裂绣线菊灌丛群落的谱系结构有较大的影响。其中最湿月降水量和坡向对NRI的影响达到了极显著($P < 0.01$, 表1),分别解释了NRI总变异的29.01%和20.05%。环境因子对两种灌丛分别回归的结果也得出了类似的结论(表2, 表3)。这表明最湿月降水量增加以及阴坡有利于群落谱系趋向发散。本研究与柴永福等(2019)对华北地区主要灌丛群落谱系结构的研究结果相符,即:最热季降水量增加会导致灌木层物种谱系结构趋向发散。肖元明等(2018)对柴达木盆地荒漠群落的研究也发现:水分条件对群落谱系结构有重要影响,其中水分条件较好的河谷地区灌丛群落谱系发散;而在较干旱的荒漠生境中,灌丛群落则呈谱系聚集趋势。

有研究指出,在山地生态系统中群落谱系结构常随着海拔升高而趋向聚集(Qian et al, 2014; 赵鸣飞等, 2017),因为高海拔往往是物种生存重要的生境过滤因素(Li et al, 2014)。随着海拔升高,低温是导致木本植物群落谱系聚集的重要因素(Qian et al, 2014)。本研究发现海拔是影响荆条灌丛和三裂绣线菊灌丛分布的重要因素(图2),但海拔对群落谱系结构的影响较小(仅解释了总变异的5.93%, 表1),群落谱系的聚集程度并没有随着海拔增加而增加。相反,处于更高海拔地区的三裂绣线菊灌丛反而呈现明显的谱系发散趋势(图2, 图4D)。可能的原因是本研究调查的区域海拔本身相对较低,海拔增加的幅度并没有达到形成生境过滤的临界点;另一方面,处于低海拔地区的荆条灌丛可能受人为干扰更严重,人类干扰作为一种可能的生境过滤因素使荆条灌丛发散程度降低(董雷, 2019)。

3.3 影响荆条和三裂灌丛群落谱系结构的关键节点


由图5可知,PCPS 2是决定两种群落谱系结构差异的关键因素。与荆条所属的唇形科关系较近的节点A对荆条灌丛群落谱系趋向聚集贡献较大。但

由于亲缘关系较远的节点E缺乏, 因此有一半以上(56.25%)的荆条灌丛表现出谱系聚集的趋势。而三裂绣线菊灌丛群落中除三裂绣线菊所属的节点E外, 在节点B和节点D处也有广泛分布。这表明群落内物种所属多样化的谱系分支是三裂绣线菊灌丛表现出谱系发散的重要原因。但不同节点对群落谱系结构的贡献不同, 其中节点B和节点E对三裂绣线菊灌丛群落谱系发散有重要贡献, 而节点D则有利于谱系聚集。

赵鸣飞等(2017)发现, 低海拔地区多样化的演化分支是芦芽山地区林下草本群落谱系结构表现出谱系发散趋势的主要原因。Aldana等(2017)研究发现, 季节性洪水对单子叶和木兰亚纲类植物的过滤作用是南美地区热带雨林谱系聚集的重要原因。其他一些研究也发现了单子叶植物及其他较远类群节点的缺失对群落谱系聚集有重要贡献(Duarte et al, 2012; Carlucci et al, 2017)。由于本研究不涉及单子叶植物, 因此在更深层次分支下对影响群落谱系结构的节点进行了研究。本研究证明: 与节点B和节点E相关的类群对群落谱系发散有较大的贡献(图5), 而这两个节点的缺失会导致群落谱系离散程度降低, 进而影响群落稳定性。其中以蒙古栎(*Quercus mongolica*)为代表的节点E为本区域地带性植被的演替顶级群落之一(崔国发等, 2008), 在未来的恢复演替中具有重要的作用。此外, 豆科植物对谱系聚集贡献最大, 可能指示了太行山地区土壤氮缺乏的生境过滤作用, 但仍需进一步分析研究。因此, 对这些类群的保护和建植也是未来本区域生态恢复应当重点关注的。

综上, 本文通过对太行山北段地区荆条灌丛和三裂绣线菊灌丛群落谱系结构的研究发现: 两种灌丛群落内的灌木植物物种多样性没有明显差异, 但三裂绣线菊灌丛群落谱系离散程度显著高于荆条灌丛, 表现为谱系发散。生态位分化是决定三裂绣线菊灌丛群落构建的主要因素, 荆条灌丛则是在生境过滤和生态位分化共同作用下形成的。与干旱胁迫相关的生境过滤因素(如: 降水量、坡向等)是荆条灌丛群落谱系发散程度降低的重要原因。PCPS分析表明荆条灌丛群落谱系发散程度较低与其群落内缺乏蔷薇目、壳斗目等亲缘关系较远的类群有关, 而三裂绣线菊灌丛群落物种内则包含较多的演化分支。

ORCID

董雷  <https://orcid.org/0000-0000-0002-2597-988X>

参考文献

- Aldana AM, Carlucci MB, Fine PVA, Stevenson PR (2017) Environmental filtering of eudicot lineages underlies phylogenetic clustering in tropical South American flooded forests. *Oecologia*, 183, 327–335.
- Angiosperm Phylogeny Group (APG) (2016) An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 181, 1–20.
- Blomberg SP, Garland T Jr, Ives AR (2003) Testing for phylogenetic signal in comparative data: Behavioral traits are more labile. *Evolution*, 57, 717–745.
- Cadotte MW, Dinnage R, Tilman D (2012) Phylogenetic diversity promotes ecosystem stability. *Ecology*, 93, S223–S233.
- Carlucci MB, Seger GDS, Sheil D, Amaral IL, Chuyong GB, Ferreira LV, Galatti U, Hurtado J, Kenfack D, Leal DC, Lewis SL, Lovett JC, Marshall AR, Martin E, Mugerwa B, Munishi P, Oliveira ÁCA, Razafimahaimodison JC, Rovero F, Sainge MN, Thomas D, Pillar VD, Duarte LDS (2017) Phylogenetic composition and structure of tree communities shed light on historical processes influencing tropical rainforest diversity. *Ecography*, 40, 521–530.
- 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, Xu JS, Liu HY, Liu QR, Zheng CY, Kang MY, Liang CZ, Wang RQ, Gao XM, Zhang F, Shi FC, Liu X, Yue M (2019) Species composition and phylogenetic structure of major shrublands in North China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 43, 793–805. (in Chinese with English abstract) [柴永福, 许金石, 刘鸿雁, 刘全儒, 郑成洋, 康慕谊, 梁存柱, 王仁卿, 高贤明, 张峰, 石福臣, 刘晓, 岳明 (2019) 华北地区主要灌丛群落物种组成及系统发育结构特征. *植物生态学报*, 43, 793–805.]
- Chi YY, Xu KP, Wang JJ, Zhang LP (2018) Identifying regional ecological space in Beijing, Tianjin, and Hebei. *Acta Ecologica Sinica*, 38, 8555–8563. (in Chinese with English abstract) [迟妍妍, 许开鹏, 王晶晶, 张丽苹 (2018) 京津冀地区生态空间识别研究. *生态学报*, 38, 8555–8563.]
- Cui GF, Xing SH, Zhao B (2008) Study on Protection of Mountain Plants and Vegetation in Beijing. China Forestry Publishing House, Beijing. (in Chinese) [崔国发, 邢邵华, 赵勃 (2008) 北京山地植物和植被保护研究. 中国林业出版社, 北京.]
- Debastiani VJ, Duarte LDS (2014) PCPS—An R-package for exploring phylogenetic eigenvectors across metacommunities. *Frontiers of Biogeography*, 6, 144–148.
- Duarte LDS (2011) Phylogenetic habitat filtering influences forest nucleation in grasslands. *Oikos*, 120, 208–215.
- Duarte LDS, Prieto PV, Pillar VD (2012) Assessing spatial and environmental drivers of phylogenetic structure in Brazilian *Araucaria* forests. *Ecography*, 35, 952–960.
- Dong L (2019) Community Phylogenetic Structure of Grassland and Desert Ecosystem in Arid and Semi-arid: A Case

<http://www.biodiversity-science.net>

- Study of the Mongolian Plateau. PhD dissertation, Inner Mongolia University, Hohhot. (in Chinese with English abstract) [董雷 (2019) 干旱-半干旱区草地与灌丛群落谱系结构研究. 博士学位论文, 内蒙古大学, 呼和浩特.]
- Editorial Committee of Vegetation Map of China, Chinese Academy of Sciences (2001) *Vegetation Atlas of China* (1:1000000). Science Press, Beijing. (in Chinese) [中国科学院中国植被图编辑委员会 (2001) 1:1000000中国植被图集. 科学出版社, 北京.]
- 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.]
- Gaston KJ (2000) Global patterns in biodiversity. *Nature*, 405, 220–227.
- Hu S, Zhao RX, Jia YW, Niu CW, Liu LMZ, Zhan CS (2018) The characteristic of vegetation vertical zonation and the influential factors in typical mountains in China. *Chinese Journal of Nature*, 40(1), 12–16. (in Chinese with English abstract) [胡实, 赵茹欣, 贾仰文, 牛存稳, 刘梁美子, 占车生 (2018) 中国典型山地植被垂直地带性特征及其影响要素. 自然杂志, 40(1), 12–16.]
- 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. (in Chinese with English abstract) [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.]
- Jin Y, Qian H (2019) V.PhyloMaker: An R package that can generate very large phylogenies for vascular plants. *Ecography*, 42, 1353–1359.
- Jump AS, Mátyás C, Peñuelas J (2009) The altitude-for-latitude disparity in the range retractions of woody species. *Trends in Ecology & Evolution*, 24, 694–701.
- Karger DN, Conrad O, Böhrer J, Kawohl T, Kreft H, Soria-Auza RW, Zimmermann NE, Peter Linder H, Kessler M (2017) Climatologies at high resolution for the earth's land surface areas. *Scientific Data*, 4, 170122.
- 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.
- Li JL, Zhang JT (2006) Plant species diversity in the middle part of the Taihang Mountain. *Chinese Journal of Applied and Environmental Biology*, 12, 766–771. (in Chinese with English abstract) [李军玲, 张金屯 (2006) 太行山中段植物群落物种多样性与环境的关系. 应用与环境生物学报, 12, 766–771.]
- Li XH, Zhu XX, Niu Y, Sun H (2014) Phylogenetic clustering and overdispersion for alpine plants along elevational gradient in the Hengduan Mountains Region, Southwest China. *Journal of Systematics and Evolution*, 52, 280–288.
- Liu HX, Gu JC, Lu SW, Gu WH, Yu JJ (2009) Study on forest community characters and species diversity of Xiaowutai. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 25, 97–100. (in Chinese with English abstract) [刘红霞, 谷建才, 鲁绍伟, 谷卫华, 于景金 (2009) 小五台森林群落特征及林下物种多样性研究. 中国农学通报, 25, 97–100.]
- Liu L (1996) *Vegetation of Hebei*. Science Press, Beijing. (in Chinese) [刘濂 (1996) 河北植被. 科学出版社, 北京.]
- Lü GX, Chen YM, Zou CX, Feng CY, Hao FF (2017) Spatial pattern and driving factors of vegetation degradation in Beijing-Tianjin-Hebei. *Journal of Ecology and Rural Environment*, 33, 417–425. (in Chinese with English abstract) [吕国旭, 陈艳梅, 邹长新, 冯朝阳, 郝芳芳 (2017) 京津冀植被退化的空间格局及人为驱动因素分析. 生态与农村环境学报, 33, 417–425.]
- Marcoulides KM, Raykov T (2019) Evaluation of variance inflation factors in regression models using latent variable modeling methods. *Educational and Psychological Measurement*, 79, 874–882.
- Oksanen J, Kindt R, Legendre P, O'Hara B, Stevens MHH, Oksanen MJ, Suggests M (2007) The vegan package. *Community Ecology Package*, 10, 631–637.
- 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.
- Qian H, Sandel B (2017) Phylogenetic structure of regional angiosperm assemblages across latitudinal and climatic gradients in North America. *Global Ecology and Biogeography*, 26, 1258–1269.
- 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.]
- R Team Core (2019) R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna. <https://www.R-project.org/>. (accessed on 2019-03-11)
- Smith SA, Brown JW (2018) Constructing a broadly inclusive seed plant phylogeny. *American Journal of Botany*, 105, 302–314.
- 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, Enquist BJ, Pither J, Thompson J, Zimmerman JK (2006) The problem and promise of scale dependency in community phylogenetics. *Ecology*, 87, 2418–2424.
- Tan LM, Li HJ, Liu HT, Liu HJ, Liu JT (2010) Spatial distribution characteristics of arable lands in Taihang Mountain area of Hebei Province. *Chinese Journal of Eco-Agriculture*, 18, 872–875. (in Chinese with English abstract) [谭莉梅, 李红军, 刘慧涛, 刘宏娟, 刘金铜 (2010) 河北省太行山区耕地资源空间分布特征研究. 中国生态农业学报, 18, 872–875.]

- Tang LL, Yang T, Liu HY, Kang MY, Wang RQ, Zhang F, Gao XM, Yue M, Zhang M, Zheng PF, Shi FC (2019) Distribution and species diversity patterns of *Vitex negundo* var. *heterophylla* shrublands in North China. Chinese Journal of Plant Ecology, 43, 825–833. (in Chinese with English abstract) [唐丽丽, 杨彤, 刘鸿雁, 康慕谊, 王仁卿, 张峰, 高贤明, 岳明, 张梅, 郑璞帆, 石福臣 (2019) 华北地区荆条灌丛分布及物种多样性空间分异规律. 植物生态学报, 43, 825–833.]
- Verdú M, Rey PJ, Alcántara JM, Siles G, Valiente-Banuet A (2009) Phylogenetic signatures of facilitation and competition in successional communities. Journal of Ecology, 97, 1171–1180.
- 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.
- 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 YH, Wang ZP, Sakura Y, Tang CY, Shindo S (2002) Effects of global warming on productivity and soil moisture in Taihang Mountain: A transplant study. Chinese Journal of Applied Ecology, 13, 667–671. (in Chinese with English abstract) [杨永辉, 王智平, 佐仓保夫, 唐常源, 新藤静夫 (2002) 全球变暖对太行山植被生产力及土壤水分的影响. 应用生态学报, 13, 667–671.]
- Yu XX, Zhang XM, Wang XB (2008) Vegetation community features and succession law of natural shrubs in Beijing mountainous area. Journal of Beijing Forestry University, 30 (S2), 107–111. (in Chinese with English abstract) [余新晓, 张晓明, 王雄宾 (2008) 北京山区天然灌丛植被群落特征与演替规律. 北京林业大学学报, 30 (S2), 107–111.]
- Zhang JT, Xi Y, Li J (2006) The relationships between environment and plant communities in the middle part of Taihang Mountain Range, North China. Community Ecology, 7, 155–163.
- Zhang WK, Li H, Wang GH (2013) Community characteristics of main vegetation types along two altitudinal transects on mountains of northwestern Beijing, China. Chinese Journal of Plant Ecology, 37, 566–570. (in Chinese) [张维康, 李贺, 王国宏 (2013) 北京西北部山地两个垂直样带内主要植被类型的群落特征. 植物生态学报, 37, 566–570.]
- Zhao FY, Liu F, Cheng J, Tang XF, Shi ZH (2016) Vegetation characteristics of subalpine meadow community in Lingshan Mountain of Beijing City. Bulletin of Soil and Water Conservation, 36(3), 165–171. (in Chinese with English abstract) [赵方莹, 刘飞, 程婕, 唐晓芬, 史振华 (2016) 北京市灵山亚高山草甸植被群落特征. 水土保持通报, 36(3), 165–171.]
- 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. (in Chinese with English abstract) [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.]
- Zhao SQ, Fang JY, Zong ZJ, Zhu B, Shen HH (2004) Composition, structure and species diversity of plant communities along an altitudinal gradient on the northern slope of Mt. Changbai, Northeast China, 12, 164–173. (in Chinese with English abstract) [赵淑清, 方精云, 宗占江, 朱彪, 沈海花 (2004) 长白山北坡植物群落组成、结构及物种多样性的垂直分布. 生物多样性, 12, 164–173.]
- Zomer RJ, Trabucco A, Bossio DA, Verchot LV (2008) Climate change mitigation: A spatial analysis of global land suitability for clean development mechanism afforestation and reforestation. Agriculture, Ecosystems & Environment, 126, 67–80.

(责任编辑: 星耀武 责任编辑: 黄祥忠)

附录 Supplementary Material

附录1 太行山北段地区荆条灌丛和三裂绣线菊灌丛样地基本信息

Appendix 1 Basic information of the plots of *Vitex negundo* var. *heterophylla* shrubs and *Spiraea trilobata* shrubs in the North Taihang Mountains

<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2020192-1.xlsx>

附录2 本研究所使用的R代码

Appendix 2 R codes used in this research

<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2020192-2.pdf>

附录3 本研究涉及所有物种的系统发育树

Appendix 3 Phylogenetic tree of all species in this research

<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2020192-3.pdf>

附录4 本研究物种在谱系结构主坐标分析(PCPS)前两轴上的得分

Appendix 4 The first two principal coordinates scores on the principal coordinates of phylogenetic structure (PCPS) analysis for all species in this research

<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2020192-4.pdf>

<http://www.biodiversity-science.net>