中国北方典型灌丛的分布特征及气候限制

郭焱培¹, 艾尤尔·亥热提¹, 刘同彦¹, 张艺伟¹, 康慕谊², 安尼瓦尔·买买提³,
刘鸿雁¹, 马文红⁴, 王仁卿⁵, 于顺利⁶, 岳明⁷, 张峰⁸, 唐志尧^{1*}

1. 北京大学城市与环境学院生态学系, 北京 100871;
2. 北京师范大学地理科学学部自然资源学院, 北京 100875;
3. 中国科学院新疆生态与地理研究所, 乌鲁木齐 830011;
4. 内蒙古大学生态与环境学院, 呼和浩特 010021;
5. 山东大学生命科学院, 济南 250100;
6. 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;
7. 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;
8. 山西大学黄土高原研究所, 太原 030006

* 联系人 E-mail: zytang@urban.pku.edu.cn

收稿日期: 2020-07-26; 接受日期: 2020-09-08; 网络版发表日期: 2020-11-23

国家科技基础性工作专项(批准号: 2015FY110303)资助

摘要 灌丛是中国北方常见的植被类型, 随着全球变化进程加剧, 全球和中国灌丛面积正逐年上升, 成为陆地生态系统碳循环中愈加重要的组分. 研究灌丛的分布规律及其驱动因子有助于了解植物对自然胁迫的适应机制以及环境变化对植被动态的影响. 本研究基于2400个灌丛群落的野外调查数据, 利用 k 均值聚类以及典范对应分析(canonical correspondence analysis, CCA)排序研究了中国北方灌丛类型与分布及其与气候的关系. 结果表明, 中国北方灌丛可以划分为分布区间、生境和结构差异显著的29种典型的灌丛群系, 各群系平均物种丰富度、盖度随其分布区的平均年降水量增加而增加; CCA排序显示, 第一、第二排序轴分别对应水分和热量因子, 中国北方灌丛的分布体现了两个更替梯度: 沿湿冷-干热梯度以及在较湿润条件下沿冷-热梯度的变化. 水分可利用性调控了灌木的叶属性权衡, 随水分可利用性增加, 各灌丛类型指示种的叶厚度减小, 而比叶面积增加. 上述结果表明, 相比于热量, 水分条件在决定中国北方灌丛分布格局中具有更重要的作用, 它不但影响灌丛群落结构, 还通过筛选位于叶经济谱上的不同灌木来决定灌丛群系. 本研究揭示了气候对中国北方灌丛的塑造过程, 对中国北方灌丛的分类结果可以成为更广泛、全面的灌丛分类体系的基础.

关键词 群落分类, 群落排序, 地理分布格局, 水分, 热量, 叶经济谱

灌丛是灌木生活型植物占优势的植被类型, 是胁迫生境下的典型植被, 能生长在森林和草地难以发育的生境中. 不同土地分类体系对灌丛形态的定义在细

节上有差异, 但都强调了灌丛的冠层高度上限较低, 盖度下限较低. 例如, 国际地圈-生物圈计划(International Geosphere-Biosphere Programme, IGBP)定义灌

引用格式: 郭焱培, 艾尤尔·亥热提, 刘同彦, 等. 中国北方典型灌丛的分布特征及气候限制. 中国科学: 生命科学, 2021, 51: 346–361
Guo Y P, Gheyret G, Liu T Y, et al. Distribution patterns and climate limitations of typical shrublands in northern China (in Chinese). Sci Sin Vitae, 2021, 51: 346–361, doi: [10.1360/SSV-2020-0186](https://doi.org/10.1360/SSV-2020-0186)

丛是盖度超过10%, 冠层高度小于2 m的植被类型^[1]; 《中华人民共和国植被图(1:1000000)》^[2](下文简称中国植被图)则定义灌丛盖度大于30%, 群落高度在5 m以下. 灌丛生态系统是我国陆地生态系统的重要组成部分, 总面积约为74.3万平方千米(包含中国土地覆被图集定义的稀疏灌木林), 其中位于温带的中国北方灌丛面积为28.8万平方千米^[3].

相较于森林和草地, 灌丛在中国和世界的分布面积较小, 生产力和生物多样性较低. 因此, 它只获得了较少的科研关注. 然而, 随着近年来的气候变化和人类活动加剧, 全球灌丛的分布范围呈现出扩张的趋势. 例如, 全球变暖导致的半干旱地区的草地荒漠化, 促进了耐旱灌木的入侵以及荒漠灌丛的形成^[4,5]; 极地气候变暖降低了寒冷胁迫的强度, 为灌木群落的建立和扩张创造了条件^[6,7]; 火烧或人类干扰在破坏原有优势群落之后, 生长快、抗干扰的灌木能迅速占据空白生态位, 形成灌丛群落, 而且持续性或周期性的干扰会阻止灌丛向其他植被类型演替, 使得灌丛成为稳定的植被类型^[8~10]. 就中国而言, 灌丛面积的扩张一方面是因为上述原因导致的原生植被退化^[11,12], 另一方面也因为近年来植被保护工程促进了原生灌丛重建和恢复^[13~15]. 因此, 随着灌丛分布面积的增加, 在全国乃至世界范围内, 灌丛植被在陆地生态系统功能和碳循环中将会扮演愈加重要的角色^[16]. 对现有灌丛分布规律和分布动态的研究不仅能探索植物对自然胁迫的适应机制, 同时还有助于预测未来植被变化和碳库变化.

植被在大空间尺度的分布格局受到气候影响^[17~19]. 灌丛常常出现在气候限制的生境中, 能适应较强的干旱和寒冷胁迫^[2]. 因此, 在相同的区域内, 相对于森林和草地, 灌丛可能会表现出更宽的气候梯度, 更适合用于研究气候对植被类型的塑造作用. 以往的植被分类研究常常强调不同植被类型的生境差异和群落结构差异^[17,20,21], 但较少关注驱动植被类型在空间中更替的具体生态过程. 例如, 气候筛选可能导致在胁迫条件下, 耐受能力较强的物种在群落中更容易占优势, 然而在适宜条件下, 生长快速、竞争能力较强的物种更容易成为优势种^[22~24]. 植物功能属性反映了植物的生活策略^[25~27], 并且在一定程度上决定了群落中的物种优势度^[28,29]. 功能属性沿气候梯度的变化反映出植物的适应性响应以及物种更迭^[30~32]. 因此, 通过比较不同群落的优势种或指示种的功能属性, 可能

会反映出空间上的气候变化对群落的筛选作用.

中国北方包括了东部季风气候区和西部大陆性气候区, 较强的水分限制和人类活动导致灌丛广布. 而且中国北方地域广阔, 气候在空间上变化显著, 灌丛的物种组成差异巨大, 因此适合于研究灌丛的分类和分布规律. 为了研究灌丛的分布格局及其控制因素, 本研究收集了大量来自中国北方的灌丛样方数据, 期望回答以下3个科学问题: (i) 中国北方有哪些典型的灌丛类型? (ii) 它们的分布受到哪些气候因子的影响? 表现出什么样的规律? (iii) 指示种功能属性在气候筛选灌丛类型中扮演了什么角色? 哪些属性与灌丛类型更替有关?

1 材料与方法

1.1 研究区概况

本研究的灌丛定义是IGBP和中国植被图灌丛定义的并集, 即灌木生活型占优势, 盖度大于10%, 高度小于5 m的植被类型. 这一定义可以尽可能全面地包括灌木占优势的植物群落, 以充分表现气候梯度和灌木群落差异. 因此, 本研究定义的灌丛包括了图1中的典型灌丛和灌木占优势的荒漠植被.

本研究所指的中国北方包括14个省、自治区、直辖市, 它们是黑龙江、吉林、辽宁、内蒙古、河北、北京、天津、河南、山东、山西、陕西、宁夏、甘肃、新疆. 本研究一共收集了2011~2018年间进行的多次灌丛调查的群落数据, 总计2400个样地. 这些样地纬度跨越31.4°N~52.4°N, 经度跨越76.6°E~132.8°E, 海拔跨越-219.8~3690 m, 呈现出较大的温度(-3.6~16.9℃)和降水(14~1319 mm)梯度.

1.2 灌木层群落调查

每个样地设有3个(5×5) m²的重复样方, 调查了群落经纬度、海拔和地形信息. 在每个样方中, 记录所有出现的木本和草本植物和灌木层中各个物种的盖度(每个物种覆盖的样方面积), 调查所得植物名录的中文名以《中国植物志》为准, 拉丁名命名法以The Plant List数据库(<http://theplantlist.org>)为准. 3个重复样方中, 各灌木层物种的盖度取平均即为该样地中各物种的盖度, 据此可以计算出每个样地中各个物种的相对盖度百分比(各个物种的相对盖度百分比相加等

于100%)。本研究使用相对盖度百分比指代灌木层各物种的相对多度。

在调查同时, 采集样地中的优势灌木的叶片以备属性测定。对要采集的灌木, 选择至少5个成熟健康个体, 收集冠层的健康、完整、成熟的平生叶, 合计至少10片。

1.3 气候数据

本研究的气候数据来自WorldClim数据库^[33] (<https://www.worldclim.org/>), 空间分辨率为30"。基于各个样地的经纬度, 本研究提取了与水热条件密切相关的8个因子, 分别为年均温(Bio 1, °C)、温度季节性(月均温标准差 $\times 100$, Bio 4)、最冷季均温(Bio 11, °C)、年降水量(Bio 12, mm)、降水季节性(月降水量变异系数, Bio 15)、最早季降水量(Bio 17, mm)、年均太阳辐射(mean annual solar radiation, MSR, (kJ/(m²·d)))和年均水汽压(mean annual vapor pressure, MVP, kPa)。

1.4 功能属性数据

本文获取了常被关注的5个叶功能属性: 叶厚度、叶干物质含量、比叶面积、叶氮含量和叶磷含量。叶厚度和叶干物质含量与抗旱能力、叶寿命正相关^[31,34,35]; 比叶面积、叶氮、磷含量则一般与生长速率、光合能力正相关^[25,36]。叶功能属性数据有3个来源。

首先是通过野外采样, 实验室测定获取的属性。测定方式如下: 叶厚度(mm)是新鲜叶片的厚度。在测量时, 将10片叶重叠, 用螺旋测微仪测量叶中部最宽处, 且避开叶中脉, 获得总厚度后取平均即得到每片叶的平均厚度。比叶面积(mm²/mg)是单位叶干重的新鲜叶面积。测量时先扫描鲜叶, 计算出鲜叶面积, 然后将叶片放入65℃烘箱中, 经过72 h再称取叶干重, 两者比值即得到比叶面积。叶干物质(g/g)是叶鲜重和干重的比值。叶氮含量和磷含量(mg/g)分别是单位叶干重的全氮和全磷质量。前者是将烘干后的叶磨碎再放入C/N元素分析仪(2400 II CHNS/O; PerkinElmer, 美国)测定, 后者是将烘干后的叶磨碎再利用酸溶-钼锑抗比色法测定。

样品缺失或没有测定的属性主要来源于其他已发表文献。本文优先从Wang等人^[37]的中国植物叶属性数

据库中提取对应物种的叶属性。对于依旧缺失的物种和属性, 再从TRY数据库^[38] (<https://www.try-db.org/>)提取其他已发表文献记录的相应物种的相应属性。

最后, 对于既没有测定又无法从文献中获取的属性, 使用属性插值填补空缺。本文采用了贝叶斯分层概率矩阵分解(Bayesian hierarchical probabilistic matrix factorization, BHPMF)的插值算法^[39]。BHPMF是用于分层数据(例如植物科、属、种的分类等级)填补缺失值的机器学习方法, 它在补全无法获得的功能属性时有良好的表现^[40,41]。在插值前, 首先将已有属性数据对数变换以满足正态分布, 然后再标准化使其均值为0, 标准差为1。插值完成后, 只保留插值标准差小于1.5的属性值。由于BHPMF要求用于插值的物种至少有一条已有的属性记录, 所以既没有测定样品也无法从文献获得数据的头花杜鹃和甘蒙柃柳被排除在外。

1.5 群落分类

本文采用 k 均值聚类(k -means clustering)对群落组成矩阵进行分类。 k 均值聚类一次性将数据分割成 k 组, 并使得组内总误差平方和最小, 即分组中各群落物种组成差异最小。本文旨在最大化不同分类之间的差异和同一分类中各样地的物种组成相似性, 而不关注分类的层次关系, 所以采用 k 均值聚类。

在2400个样地中, 2034个样地的灌木层有多种灌木共存, 需要进行分类。在数量分类之前, 首先将2034个样地的灌木物种相对多度的群落组成矩阵进行hellinger变换, 各样地之间的物种组成差异用欧氏距离表示。因为 k 均值聚类的分类数(k 值)必须提前确定, 所以在正式分类之前先通过预实验比较取不同 k 值时的分类效果。在每一次预实验中, 根据不同 k 值的分类结果, 计算出样地分组的二元矩阵, 即通过1和0表示各个样地不同分组的归属。基于此二元矩阵计算出样地之间的距离矩阵。通过比较该距离矩阵和基于物种组成差异的距离矩阵的Mantel相关关系可以确定最佳 k 值。两个距离矩阵中数值的Pearson相关系数越高, 代表分类结果能更好地反映群落之间的原始差异, 其对应的 k 值就是最优的分类组数^[42]。本文在预实验中比较了 k 等于2~100时的Pearson相关系数。在每次预实验的 k 均值聚类中时, 都随机选择初始聚类中心重复100次, 取平均结果。在确定最优 k 值之后, 再以此设置分类组数, 进行正式分类, 此时随机选择初始聚类中心重复1000次,

取平均结果.

对最终分类结果的评价标准和命名基于各分组的物种指示值(species indicator values)^[43]和各分组的物种出现频率. 物种指示值是综合考虑了物种平均多度与其在分类中出现频率的指标. 如果某一物种在某一分类中表现出较高的物种指示值, 则表示该物种在该分类中比在其他分类中有更高的多度, 而且它在该分类的绝大多数样地都出现. 因此, 物种指示值可以成为定义群落类型的充分必要条件, 即该分类中指示值较高的物种是这一分类的标志, 同时这一分类的群落中总是(或极大概率)包含这一物种. 物种指示值的统计检验是通过置换检验(permutation test)计算在完全随机的状况下出现该指示值的概率. 本研究将某一群落类型中指示值最高而且显著($P < 0.05$)的物种称为群落指示种.

本研究对分类结果的接受标准是: 在最多只有一组杂灌木的情况下, (I) 每一类群落都要有不同于其他分类的指示种; (II) 每一类群落中的指示种在该分类中的出现频率需要超过95%. 对于第一次 k 均值聚类后, 若存在不满足上述条件的分组, 可能有两种情况: (a) 该分组没有出现频率超过95%的物种或出现频率最高的物种不是具有最高显著指示值的物种, 则将这些分组标记为不合格, 这种情况说明, 分类结果中出现了没有明确指示种的杂灌木, 或者是分类不够彻底, 不同的类型依然混在一起; (b) 该分组有出现频率超过95%的物种, 但该物种与其他分类中指示值最高的指示种相同, 则将这些分组与相应的其他(即使符合要求的)分组标记为不合格, 这种情况说明分组太多, 可能将本应属于同一类型的群落过度细分. 最后将所有不合格分类中的样地合并, 再重新进行一轮 k 均值聚类分类.

通过对灌木物种组成的数量分类, 本研究以群系(alliance, 即指示种相同的植物群落组合)为基本单位来区分中国北方灌木. 符合要求的灌木群系按其指示种命名.

对于剩余的366个只包含一个灌木物种的样地, 直接以该种灌木命名灌木群系, 然后并入已分好的群系或者单列为一种新群系. 最终的典型灌木群系的要求是样地重复数不低于5. 之后再将灌木群系按照相同的指示种生活型外貌、生境特征合并为灌木植被型(vegetation formation).

1.6 群落排序

对群落分类得出的典型灌木类型采用典范对应分析(canonical correspondence analysis, CCA)进行排序. 作为响应变量的矩阵包含了所有典型灌木类型样地的物种组成和相对多度信息. 环境矩阵中包含了上述8个气候因子, 并分别将它们标准化, 使其均值为0, 标准差为1.

通过CCA排序, 可获得各个样地分别在CCA的前两个主轴(CCA1和CCA2)的得分, 即各样地在CCA排序空间中的坐标, 表示降维后的群落气候特征. 然后, 可计算出各类灌木的平均CCA1和CCA2得分, 分别计算它们与各对应指示种的5个叶功能属性的相关关系, 可以判断环境因子通过筛选哪些属性来驱使群落更替. 功能属性在分析之前先进行对数变换以达到正态分布.

所有数据分析在R 3.6.0^[44]中进行, 物种指示值使用labdsv数据包^[45]计算, CCA排序使用vegan数据包^[46]计算, BHPMF插值使用BHPMF数据包^[47]计算.

2 结果

2.1 灌木分类

第一次预实验发现, 当 $k=28$ 时, 原始距离矩阵和二元距离矩阵具有最高的Pearson相关系数(图1A), 所以设定第一次 k 均值聚类的分组数为28. 结果表明28个分组中, 有18个合格的灌木群落类型, 即马桑(*Coriaria nepalensis*)灌木、蚂蚱腿子(*Myrica dioica*)灌木、黄栌(*Cotinus coggygria*)灌木、山杏(*Prunus sibirica*)灌木、三裂绣线菊(*Spiraea trilobata*)灌木、头花杜鹃(*Rhododendron capitatum*)灌木、绣线菊(*Spiraea salicifolia*)灌木、榛(*Corylus heterophylla*)灌木、白刺(*Nitraria tangutorum*)灌木、柠条锦鸡儿(*Caragana korshinskii*)灌木、白刺槐(*Sophora davidii*)灌木、胡枝子(*Lespedeza bicolor*)灌木、红砂(*Reaumuria soongarica*)灌木、黑沙蒿(*Artemisia ordosica*)灌木、沙棘(*Elaeagnus rhamnoides*)灌木、黄刺玫(*Rosa xanthina*)灌木、小叶锦鸡儿(*Caragana microphylla*)灌木、野皂荚(*Gleditsia microphylla*)灌木, 包括915个样地.

对剩余10个不合格的灌木群落类型的1119个样地进一步进行 k 均值聚类. 经过第二次预实验发现, 当 $k=3$

图 1 预实验中原始距离矩阵与二元距离矩阵的Pearson相关系数随分类组数的变化。A: 对2034个灌丛样地第一次分类预实验的结果, 虚线表示最高值出现的分组数量; B: 对1119个灌丛样地第二次分类预实验的结果, 虚线表示前三个峰值出现的分组数量

Figure 1 The variations in Pearson correlation coefficients between the original distance matrix of the species composition and the binary matrix of k -means clustering with different numbers of clusters (k) in pre-experiments. A: The results of the first pre-experiment based on 2,034 shrubland communities. The vertical dashed line indicates the number of clusters with the highest value of correlation coefficients. B: The results of the second pre-experiment based on 1,119 shrubland communities. The vertical dashed lines denote the numbers of clusters with the first three peak values

时, 有最大的Pearson相关系数(图1B)。但是第一次聚类结果表明, 土庄绣线菊(*Spiraea pubescens*)、虎榛子(*Ostryopsis davidiana*)、荆条(*Vitex negundo*)和酸枣(*Ziziphus jujuba* var. *spinosa*)这4种典型灌丛常见种, 分别至少在两个不合格分组中出现频率为100%, 3个分组显然不能完全体现出这些物种分别占优势的代表性群落。因此尝试选择 $k=3$ 之后第二大的Pearson相关系数对应的 k 值, 即 $k=5$ 。将余下的1119个灌丛分为5组的分类结果较好地体现了由这4种灌木分别占优势, 且满足要求(I)和(II)的群落, 另外还有306个灌丛属于杂类灌丛。然后再尝试距 $k=5$ 最近的下一个峰值, 即 $k=9$ 时的分类情况。分组增加后, 杂类灌丛分组的样地减少了50个, 却再度出现过度细分的情况(情况b)。所以最终确定的第二轮 k 均值聚类的分组数为5, 划分出了土庄绣线菊灌丛、虎榛子灌丛、荆条灌丛、酸枣灌丛和一组杂灌丛。

经两次 k 均值聚类, 加入366个灌木物种丰富度为1的灌丛后, 所有样地数 ≥ 5 的典型灌丛群系共有29种(不含杂灌丛), 分属于4种灌丛植被型(表1): 骆驼刺(*Alhagi sparsifolia*)灌丛、盐穗木(*Halostachys belangeriana*)灌丛、盐节木(*Halocnemum strobilaceum*)灌丛、白刺灌丛、红砂灌丛、甘蒙怪柳(*Tamarix austromongolica*)灌丛、黄柳(*Salix gordejewii*)灌丛、黑沙蒿灌丛、柠条锦鸡儿灌丛、北沙柳(*Salix psammophila*)灌丛、小叶锦鸡儿灌丛属于温带荒漠灌丛植被型; 榛灌丛、黄榆灌丛、沙棘灌丛、野皂荚灌丛、胡枝子灌丛、蚂蚱腿

子灌丛、虎榛子灌丛、山杏灌丛、黄刺玫灌丛、白刺槐灌丛、土庄绣线菊灌丛、绣线菊灌丛、三裂绣线菊灌丛、怪柳灌丛、荆条灌丛、酸枣灌丛属于温带落叶阔叶灌丛; 马桑灌丛属于亚热带落叶阔叶灌丛; 头花杜鹃灌丛属于亚高山常绿阔叶灌丛。

除29种典型灌丛群系以及杂灌丛之外, 野外调查中还包括了多种样地数 < 5 的灌丛类型, 如膜果麻黄(*Ephedra przewalskii*)灌丛、梭梭(*Haloxylon ammodendron*)灌丛、枸杞(*Lycium chinense*)灌丛、猫头刺(*Oxytropis aciphylla*)灌丛、长穗怪柳(*Tamarix elongata*)灌丛等。但是这些类型的样地数量较少, 因此并未进一步分析和讨论。

这些典型灌丛群系在中国北方的分布情况如图2所示。自东向西, 不同的灌丛群系表现出一定的空间聚集性。例如, 榛灌丛主要集中在东北三省, 荆条灌丛和酸枣灌丛在华北山区广泛分布, 黑沙蒿灌丛和柠条锦鸡儿灌丛主要出现在内蒙古中部和陕西北部地区, 新疆和内蒙古西部则是各类荒漠灌丛的主要分布区。不同灌丛类型表现出极大的生境、外观和结构差异(表2, 图3)。例如, 头花杜鹃灌丛是分布海拔最高的灌丛, 怪柳灌丛、甘蒙怪柳灌丛以及各类荒漠灌丛的生境坡度相对平缓。各种荒漠灌丛物种丰富度较低, 黄榆灌丛和蚂蚱腿子灌丛的灌木物种丰富度较高, 土庄绣线菊灌丛和榛灌丛的草本物种丰富度较高。不同灌丛类型的平均年降水量与它们的平均丰富度和平均盖度呈显著的正相关关系(图3, $P < 0.05$)。

表 1 中国北方典型灌丛群系

Table 1 Typical shrubland alliances in northern China

群系名称	植被型	中国植被图 ^[2] 群系	中国植被图植被型	指示种拉丁名	缩写	样地数
骆驼刺灌丛	温带荒漠灌丛	疏叶骆驼刺盐生草甸	温带禾草、杂类草盐生草甸	<i>Alhagi sparsifolia</i>	AS	14
黑沙蒿灌丛	温带荒漠灌丛	黑沙蒿荒漠	温带半灌木、矮半灌木荒漠	<i>Artemisia ordosica</i>	AO	66
柠条锦鸡儿灌丛	温带荒漠灌丛	锦鸡儿灌丛	温带落叶阔叶灌丛	<i>Caragana korshinskii</i>	CK	123
小叶锦鸡儿灌丛	温带荒漠灌丛	锦鸡儿灌丛	温带落叶阔叶灌丛	<i>Caragana microphylla</i>	CM	28
马桑灌丛	亚热带落叶阔叶灌丛	马桑灌丛	亚热带、热带常绿阔叶、 落叶阔叶灌丛	<i>Coriaria nepalensis</i>	CN	12
榛灌丛	温带落叶阔叶灌丛	榛子灌丛	温带落叶阔叶灌丛	<i>Corylus heterophylla</i>	CH	61
黄栌灌丛	温带落叶阔叶灌丛	黄栌灌丛	温带落叶阔叶灌丛	<i>Cotinus coggygia</i>	CC	39
沙棘灌丛	温带落叶阔叶灌丛	沙棘灌丛	温带落叶阔叶灌丛	<i>Elaeagnus rhamnoides</i>	ER	170
野皂荚灌丛	温带落叶阔叶灌丛	野皂荚灌丛	温带落叶阔叶灌丛	<i>Gleditsia microphylla</i>	GM	23
盐节木灌丛	温带荒漠灌丛	盐节木荒漠	温带多汁盐生矮半灌木荒漠	<i>Halocnemum strobilaceum</i>	HS	6
盐穗木灌丛	温带荒漠灌丛	盐穗木荒漠	温带多汁盐生矮半灌木荒漠	<i>Halostachys belangeriana</i>	HB	5
胡枝子灌丛	温带落叶阔叶灌丛	二色胡枝子灌丛	温带落叶阔叶灌丛	<i>Lespedeza bicolor</i>	LB	34
蚂蚱腿子灌丛	温带落叶阔叶灌丛	无	无	<i>Myrica dioica</i>	MD	31
白刺灌丛	温带荒漠灌丛	唐古特白刺荒漠	温带灌木荒漠	<i>Nitraria tangutorum</i>	NT	30
虎榛子灌丛	温带落叶阔叶灌丛	虎榛子灌丛	温带落叶阔叶灌丛	<i>Ostryopsis davidiana</i>	OD	177
山杏灌丛	温带落叶阔叶灌丛	山杏灌丛	温带落叶阔叶灌丛	<i>Prunus sibirica</i>	PS	89
红砂灌丛	温带荒漠灌丛	红砂荒漠	温带半灌木、矮半灌木荒漠	<i>Reaumuria soongarica</i>	RS	60
头花杜鹃灌丛	亚高山常绿阔叶灌丛	头花杜鹃、百里香杜鹃灌丛	亚高山硬叶常绿阔叶灌丛	<i>Rhododendron capitatum</i>	RC	14
黄刺玫灌丛	温带落叶阔叶灌丛	蔷薇、栒子灌丛	温带落叶阔叶灌丛	<i>Rosa xanthina</i>	RX	100
黄柳灌丛	温带荒漠灌丛	柳灌丛	温带落叶阔叶灌丛	<i>Salix gordejvii</i>	SG	7
北沙柳灌丛	温带荒漠灌丛	柳灌丛	温带落叶阔叶灌丛	<i>Salix psammophila</i>	SP	10
白刺槐灌丛	温带落叶阔叶灌丛	白刺槐灌丛	温带落叶阔叶灌丛	<i>Sophora davidii</i>	SD	57
土庄绣线菊灌丛	温带落叶阔叶灌丛	绣线菊灌丛	温带落叶阔叶灌丛	<i>Spiraea pubescens</i>	SPU	42
绣线菊灌丛	温带落叶阔叶灌丛	绣线菊灌丛	温带落叶阔叶灌丛	<i>Spiraea salicifolia</i>	SS	119
三裂绣线菊灌丛	温带落叶阔叶灌丛	绣线菊灌丛	温带落叶阔叶灌丛	<i>Spiraea trilobata</i>	ST	44
甘蒙怪柳灌丛	温带荒漠灌丛	无	无	<i>Tamarix austromongolica</i>	TA	6
怪柳灌丛	温带落叶阔叶灌丛	怪柳灌丛	温带落叶阔叶灌丛	<i>Tamarix chinensis</i>	TC	21
荆条灌丛	温带落叶阔叶灌丛	荆条、酸枣灌丛	温带落叶阔叶灌丛	<i>Vitex negundo</i>	VN	449
酸枣灌丛	温带落叶阔叶灌丛	荆条、酸枣灌丛	温带落叶阔叶灌丛	<i>Ziziphus jujuba</i> var. <i>spinosa</i>	ZJ	175

2.2 灌丛排序与指示种功能属性

对灌木群落的CCA排序显示, 第一和第二排序轴(CCA1和CCA2)总共解释了47%的气候变异, 其中CCA1与年降水量正相关, 而CCA2与年均温负相关(表3), 说明水分比热量的作用更大。

不同的灌丛群系在CCA排序空间中表现出明显的水热差异(图4A)。例如, 怪柳灌丛和头花杜鹃灌丛分

别分布在热量条件最高和最低的生境, 且后者分布区水分更高。骆驼刺灌丛、盐穗木灌丛和盐节木灌丛分布在最干旱炎热的生境; 黄栌灌丛、胡枝子灌丛、荆条灌丛等分布在水热条件相对适中的生境中。排序结果体现了灌丛类型沿两个气候梯度更替, 即沿着湿冷-干热梯度的变化, 在图4A中表现为自右上到左下, 灌丛类型从沙棘灌丛等到骆驼刺灌丛等的更替; 以及在

图2 典型灌丛群系在中国北方的分布

Figure 2 Geographic distribution of typical shrubland alliances in northern China

相对湿润的条件下沿着冷-热梯度的变化,在图4A中表现为基本平行于CCA2轴的,灌丛类型从沙棘灌丛等到马桑灌丛等的更替。

本研究共获得了除头花杜鹃和甘蒙柽柳以外的27个灌丛指示种的5个属性,共计135条属性记录,其中,97条来自采样测定,20条来自文献[37,48~52],18条来自BHPMF插值。各指示种的叶属性和对应灌丛类型的平均主轴得分的相关分析显示,平均CCA1得分与叶厚度显著负相关($P<0.001$),而与比叶面积显著正相关($P<0.001$);平均CCA2得分只与比叶面积正相关($P<0.05$)(表4,图5),说明水分条件越高,当地灌丛指示种的比叶面积越大,而叶厚度越低。

3 讨论

3.1 中国北方灌丛的分类

现有的灌丛分类研究一般在小空间尺度关注特定类型的灌丛[53~57],缺少区域尺度的研究。本研究通过对中国北方灌丛群落进行数量分类,划分出了29种典型灌丛,其可成为系统的灌丛分类体系的基础。分类结果显示,群落指示种在一定程度上能与群落优势种划等号(表1)。指示种中只有黄栌和绣线菊分别在黄栌灌丛和绣线菊灌丛的平均相对盖度低于40%。对黄栌灌丛而言,除黄栌外,最常见的物种有细梗胡枝子(*Lespedeza virgate*)和荆条,它们的出现频率分别仅为36%

图 3 中国北方典型灌丛群系的生境特征与群落结构的关系。图中不同符号对应的灌丛群系见图2。误差线表示标准误差 (standard error)。实线表示相关关系显著 ($P < 0.05$)

Figure 3 Relationships between habitat conditions and community structures of typical shrubland alliances in northern China (See Figure 2 for the corresponding shrubland alliances represented by different symbols). The error bar denotes standard error. The solid lines imply significant relationships ($P < 0.05$)

和33%，而且它们的平均相对盖度也很低，分别仅为6%和12%。因此本文划分的黄栌灌丛依然是以黄栌为典型优势种的灌丛类型。然而绣线菊灌丛较为特殊，在这一类型中，虎榛子的出现频率达到91%，而且优势度也较高，甚至超过了绣线菊。在两者同时出现的样地中，绣线菊与虎榛子平均盖度比为0.8，两者的盖度相差较小，因此也可将它命名为绣线菊-虎榛子灌丛。

本研究的灌丛分类结果与中国植被图相比有差异。首先，除了将灌木荒漠改称为荒漠灌丛之外，本研究的植被型划分基本上沿用了中国植被图的体系。较大的差异表现在荒漠灌丛所涵盖的范围。骆驼刺是半灌木生活型，中国植被图将它占优势的群落归为草甸，但本研究将其视作灌丛。此外，中国植被图将柠条锦鸡儿灌丛、小叶锦鸡儿灌丛(两者在中国植被图中同属

表 2 中国北方典型灌丛群系的物种组成、生境和外貌特征

Table 2 Species composition, habitat conditions, and physiognomic characteristics of typical shrubland alliances in northern China

群系名称	指示种出现频率	指示种平均相对盖度	常见种(频率≥60%)	较常见种(60%>频率≥30%)	海拔 ^{a)} (m)	坡度(°)	坡向 ^{b)} (°)	灌木层高度(m)	灌木层盖度(%)	草本层高度(m)	草本层盖度(%)
骆驼刺灌丛	100%	100%			-208~1111	0~0	—	0.4~0.7	22~63	0.3~0.5	5~9
黑沙蒿灌丛	96%	58%			1083~1459	0~31	0~317	0.3~2.5	17~90	0.0~1.1	1~60
柠条锦鸡儿灌丛	100%	78%			514~1748	0~40	0~332	0.3~2.0	15~80	0.0~0.7	2~80
小叶锦鸡儿灌丛	100%	70%			698~1908	0~35	3~274	0.2~1.8	10~68	0.0~0.6	3~82
马桑灌丛	100%	61%		胡枝子, 盐肤木(<i>Rhus chinensis</i>), 荆条, 栓皮栎(<i>Quercus variabilis</i>)	273~1150	8~42	3~287	1.3~2.7	75~95	0.3~0.9	15~89
榛灌丛	100%	72%		胡枝子, 蒙古栎(<i>Quercus mongolica</i>), 鼠李(<i>Rhamnus davurica</i>), 山刺玫(<i>Rosa davurica</i>)	108~1266	0~40	7~352	0.8~2.0	30~100	0.2~0.9	5~88
黄榆灌丛	100%	36%		细梗胡枝子(<i>Lespedeza virgata</i>), 荆条	422~2330	2~48	15~331	0.9~3.8	50~100	0.1~0.9	5~90
沙棘灌丛	100%	78%		黄刺玫	1062~2342	0~38	0~351	0.8~2.5	26~100	0.0~0.7	10~95
野皂荚灌丛	100%	63%	荆条	酸枣	178~986	2~57	16~333	1.0~3.3	46~99	0.1~1.7	1~84
盐节木灌丛	100%	100%			-169~1204	0~0	—	0.3~0.6	16~44	—	—
盐穗木灌丛	100%	100%			498~1357	0~0	—	0.6~0.9	46~64	0.1~0.4	6~42
胡枝子灌丛	100%	44%		牛叠肚(<i>Rubus crataegifolius</i>)	98~1496	0~35	4~333	0.5~1.8	14~83	0.2~1.0	17~99
蚂蚱腿子灌丛	100%	42%		三裂绣线菊, 荆条, 绣线菊	255~1405	11~43	17~307	0.5~1.7	29~96	0.1~0.7	8~73
白刺灌丛	100%	52%		红砂	838~1451	0~15	0~298	0.3~2.1	10~49	0.0~0.6	0~30
虎榛子灌丛	100%	62%		土庄绣线菊, 三裂绣线菊	748~1841	5~35	0~353	0.5~1.8	30~100	0.1~0.6	5~85
山杏灌丛	100%	54%		多花胡枝子(<i>Lespedeza floribunda</i>)	314~1750	0~42	27~350	0.3~2.8	16~80	0.2~1.0	10~80
红砂灌丛	100%	46%		珍珠猪毛菜(<i>Salsola passerina</i>)	653~1691	0~25	17~352	0.1~0.6	10~48	0.0~1.2	0~55
头花杜鹃灌丛	100%	43%	高山绣线菊(<i>Spiraea alpine</i>), 杯腺柳(<i>Salix cupularis</i>)		3368~3689	14~40	70~324	0.1~0.5	30~83	0.1~0.3	10~49
黄刺玫灌丛	100%	68%			928~2281	2~48	0~334	0.8~2.9	30~98	0.0~0.5	10~90
黄柳灌丛	100%	100%			1046~1460	0~30	68~299	1.8~2.3	15~58	0.4~0.9	1~85
北沙柳灌丛	100%	100%			1177~1680	0~5	0~284	1.5~2.2	26~68	0.1~1.4	20~88
白刺槐灌丛	100%	44%		黄刺玫, 酸枣, 荆条	164~1492	0~40	40~329	0.7~2.2	20~93	0.1~0.8	5~88
土庄绣线菊灌丛	100%	52%			535~2350	2~38	0~354	0.5~2.0	20~95	0.1~0.5	15~80
绣线菊灌丛	100%	26%	虎榛子	蚂蚱腿子, 芫花(<i>Daphne genkwa</i>), 雀儿舌头(<i>Leptopus chinensis</i>), 鼠李	719~1590	9~45	0~345	0.5~1.7	30~95	0.2~0.5	7~64
三裂绣线菊灌丛	100%	54%		荆条	335~2178	2~69	0~320	0.5~3.4	20~95	0.1~0.5	5~90
甘蒙柽柳灌丛	100%	100%			1260~1528	0~0	—	0.8~2.0	20~49	0.4~0.8	21~49
柽柳灌丛	100%	100%			-2~22	0~0	—	0.7~2.1	30~82	0.4~1.4	17~56
荆条灌丛	100%	62%		酸枣	115~1170	0~46	11~340	0.5~2.5	20~100	0.1~0.9	5~91
酸枣灌丛	100%	40%	荆条	扁担杆(<i>Grewia biloba</i>)	101~1307	0~51	10~340	0.5~3.0	15~95	0.1~0.8	5~86

a) 表中所有范围均为原始数据的第2.5个百分位数至97.5个百分位数; b) 正北方坡向为0°, 沿顺时针方向增加。坡度为0°时没有坡向。

表 3 原始气候因子与第一以及第二排序轴(CCA1和CCA2)的相关系数**Table 3** Correlation coefficients between climate variables and CCA1 and CCA2

	CCA1	CCA2
年均温(Bio 1)	-0.03	-0.92
温度季节性(Bio 4)	-0.41	0.06
最冷季均温(Bio 11)	0.16	-0.72
年降水量(Bio 12)	0.86	-0.28
降水季节性(Bio 15)	0.23	-0.13
最早季降水量(Bio 17)	0.45	-0.29
年均太阳辐射(MSR)	-0.60	0.04
年均水汽压(MVP)	0.43	-0.79

表 4 指示种的5个叶功能属性与相应样地类型第一和第二排序轴(CCA1和CCA2)平均得分的关系^{a)}**Table 4** Correlation coefficients between leaf functional traits and average CCA1 and CCA2 scores of indicator species^{a)}

	CCA1	CCA2
log叶厚度	-0.63***	-0.32
log比叶面积	0.71***	0.44*
log叶干物质含量	0.19	0.05
log叶氮含量	0.24	0.29
log叶磷含量	-0.14	0.13

a) *, $P < 0.05$; ***, $P < 0.001$

锦鸡儿灌丛群系)、黄柳灌丛和北沙柳灌丛(两者在中国植被图中同属柳灌丛群系)划分为温带落叶阔叶灌丛;但从图4B和C可以发现,它们分布区间的水分条件更接近于其他荒漠灌丛.考虑到这4种指示灌木的耐旱能力强,常常分布在沙地、荒漠或荒漠化草原,是典型的人工固沙物种,而且这些灌丛群系的群落结构单一,故将其划分为温带荒漠灌丛.其次,本研究划分的灌丛群系基本上能与中国植被图的群系一一对应,但还包括了两种中国植被图未记录的灌丛类型:蚂蚱腿子灌丛和甘蒙怪柳灌丛.中国植被图以属为单位定义了某些灌丛的指示植物,例如锦鸡儿灌丛、柳灌丛和绣线菊灌丛,但本研究群系的指示植物具体到了物种水平.此外,荆条和酸枣常常伴生形成灌丛群落,中国植被图称其为荆条、酸枣灌丛.本研究将荆条、酸枣区分成两个不同的群落指示种.在本文划分的荆条灌丛中,酸枣的出现频率较低(48%)而且优势度也较低;在两

者同时出现的样地中,荆条与酸枣的平均盖度比为18,因此本文认为,荆条灌丛是以荆条为单独优势种的灌丛类型,而将传统意义上的荆条、酸枣灌丛纳入到酸枣灌丛中.荆条是这一类型中的常见种(出现频率为79%),但优势度明显小于酸枣.在包含荆条的酸枣灌丛中,酸枣与荆条的平均盖度比值的平均值为2.9.

本研究定义的29类典型灌丛群系所包含的野外样地大部分是典型的温带落叶阔叶灌丛,然而由于荒漠地区和高海拔地区的调查采样强度相对较弱,本研究还缺少中国北方的荒漠灌丛和亚高山灌丛的描述.但分析中也发现,部分灌丛类型因为样地重复数不足而未被列入典型灌丛名录,如盐爪爪(*Kalidium foliatum*)灌丛、刚毛怪柳(*Tamarix hispida*)灌丛与沙拐枣(*Calligonum mongolicum*)灌丛等荒漠灌丛类型,以及银露梅(*Potentilla glabra*)灌丛与毛刺锦鸡儿(*Caragana tibetica*)灌丛等亚高山灌丛类型.此外,与中国植被图以及其他局域尺度的研究^[13,58-60]相比,本研究的野外调查数据尚缺少部分典型灌丛类型,如紫丁香(*Syringa oblata*)灌丛、牛奶子(*Elaeagnus umbellata*)灌丛、霸王(*Zygophyllum xanthoxylon*)灌丛、金露梅(*Dasiphora fruticosa*)灌丛等.因此,为了建立系统、全面的中国北方灌丛分类体系,还需要进一步有针对性的野外调查.

3.2 水分条件对中国北方灌丛的筛选作用

本文的分类结果和排序结果比较吻合,为灌丛划分提供了支持,并且揭示了气候对中国北方灌丛群落的强烈塑造作用,与以往有关中国北方植被生产力和生物多样性因子的结果一致^[61-63].CCA排序结果表明,水分可利用性对中国北方灌丛群落组成和分布的影响比温度更重要.中国北方灌丛沿水分梯度的分布具有明显的规律,各群系在CCA1的平均得分或样地平均年降水量能较好地地区分不同的灌丛植被型(图4B和C).温带荒漠灌丛与温带落叶阔叶灌丛两种植被型具有较大的水分条件或年降水量差异,400 mm左右的年降水量可以被视为两种植被型的分界线.

研究同时发现,叶厚度与比叶面积沿水分梯度的变化规律相反(表4,图5),符合叶经济谱^[25]的理论.正如图5C所示,叶厚度和比叶面积的负相关关系表现出灌木生活策略的权衡,负相关关系的两端分别代表了竞争和耐受胁迫的生活策略;高比叶面积的植物往往

图 4 29种中国北方典型灌丛的排序结果. A: CCA排序, 各红色箭头对应的气候变量见表3, 不同符号的点表示样地, 缩写字母的位置代表该群系在排序空间中的平均位置, 误差线表示标准差(standard deviation); B: 各群系在CCA1轴上的排序; C: 各群系在年降水量轴上的排序. 各符号对应的灌丛群系见表2, 各缩写对应的灌丛群系见表1. 部分温带落叶阔叶灌丛群系重叠较多, 未显示对应的缩写. (B)和(C)中虚线位置表示不同灌丛植被型在水分梯度上的大致分界点. TDS, 温带荒漠灌丛; TDBS, 温带落叶阔叶灌丛; StDBS, 亚热带落叶阔叶灌丛; SaEBS, 亚高山常绿阔叶灌丛

Figure 4 Ordinations of 29 typical shrubland alliances in northern China. A: CCA results. Table 3 shows the corresponding variables represented by red arrows. Points with different symbols denote sites, and the coordinates of the abbreviations signify the average locations in the two-dimensional space formed by CCA1 and CCA2. Error bar means standard deviation. B: Ordination of alliances along the first axis of CCA (CCA1). C: Ordination of alliances along annual precipitation (Figure 2 shows the corresponding shrubland alliances represented by different symbols, and Table 1 shows the corresponding alliance names represented by different abbreviations. Some abbreviations are not shown due to overlap). The dashed lines in (B) and (C) denote the approximate dividing points for the gradients of water availability. TDS, temperate desert shrublands; TDBS, temperate deciduous broadleaf shrublands; StDBS, subtropical deciduous broadleaf shrublands; SaEBS, subalpine evergreen broadleaf shrublands

图 5 各灌丛类型指示种的CCA排序第一主轴(CCA1)平均得分与叶厚度(A)、CCA1平均得分与比叶面积(B)、比叶面积与叶厚度(C)之间的关系. 实线表示关系显著($P<0.001$). 不同符号对应的灌丛群系见图2

Figure 5 Relationships between the average CCA1 score and leaf thickness (A), the average CCA1 score and specific leaf area (B), and the specific leaf area and leaf thickness (C) for indicator species of different shrubland alliances. The solid lines denote significant correlations ($P<0.001$) (Figure 2 shows the corresponding shrubland alliances represented by different symbols)

有更高的光合效率和生长速率, 而高叶厚度代表了更高的耐旱能力^[64,65]. 水分条件则是驱动这一权衡关系的重要因子. 群落指示种的变化体现了优势种生存策略的变化, 表明了水分对物种的生态位筛选^[24]. 充裕的水分可以弥补相对不耐旱的短板, 有利于比叶面积较高的植物, 如荆条、酸枣等, 它们通过快速生长, 竞争排斥其他物种成为优势种; 叶片较厚的物种, 例如骆驼刺、白刺等, 具有更强的耐旱能力, 从而更容易在干旱环境中占据优势. 对中国北方灌丛而言, 水分条件是灌丛指示种或优势种面临的重要筛选压力. 不同水分利用策略的灌木根据其在叶经济谱中的位置, 占据不同的水分生态位, 所以空间上水分条件的差异筛选出具有适宜功能属性的优势灌木, 塑造了不同灌丛类型的空间分布格局. 另一方面, 不同灌丛群系的生境年降水量与它们的物种丰富度和盖度有正相关关系(图3), 表明水分条件差异在反映指示种的生态位差异的同时, 也造成了不同群系之间的群落结构差异.

虽然本研究并未发现热量条件通过叶经济谱来影响灌木的属性权衡, 但它与比叶面积的正相关关系(表4)可能反映了灌丛指示种沿热量梯度更替的过程, 即更高的环境能量有利于生长更迅速、光合能力更强的高比叶面积灌木在群落中获得优势^[65,66]. 相对于水分条件而言, 热量条件与灌丛结构和指示种属性的较弱相关关系(图3, 表4), 以及它在CCA分析中作为第二主轴(图4), 表明了它对中国北方灌丛分布格局的塑造作

用相对较弱. 这一方面可能是因为调查样地之间的温度差异相对较小; 另一方面, 热量条件可能对其他器官的属性影响更明显, 如植物高度、种子质量、树皮厚度等^[67~69]. 如果能增加更多高海拔灌丛样地, 考虑更多功能属性, 热量条件对灌丛分布格局的决定作用可能更加显著.

以往研究表明, 群系分布和更替在大空间尺度主要受气候等地带性因素的影响^[17~19], 而在局域尺度常常受到土壤、地形等因子的影响^[58,60,70~72]. 除了上述环境因子以外, 人类干扰也在一定程度上决定了原生植被退化后出现的次生灌丛(如荆条灌丛、酸枣灌丛等)的分布格局^[73,74], 而且它还可能通过改变土壤条件来影响灌丛的盖度和物种组成等群落特征^[10,75,76]. 然而本研究没有考虑地形、土壤和人类活动等, 无法深入挖掘这些因素对灌丛类型的影响.

4 结论

本研究通过对中国北方灌丛群落进行数量分类, 划分出了29类典型灌丛, 它们表现出了明显的空间分布和生物多样性差异. CCA排序分析表明, 中国北方灌丛的空间更替表现出明显的气候梯度, 水分和热量条件是决定群落更替的两个主要环境因子; 水分增加有利于比叶面积较高的灌木获得优势, 反之则有利于叶片较厚的灌木获得优势. 研究结果为中国北方灌丛分类体系提供了基础, 可用于进一步的半监督分类^[77,78].

参考文献

- 1 Hansen M C, Defries R S, Townshend J R G, et al. Global land cover classification at 1 km spatial resolution using a classification tree approach. *Int J Remote Sens*, 2000, 21: 1331–1364
- 2 Editorial Committee of Vegetation Map of China. Vegetation Map of the People's Republic of China (1:1000000) (in Chinese). Beijing: Science Press, 2007 [中国植被图编委会. 中华人民共和国植被图(1:1000000). 北京: 科学出版社, 2007]
- 3 Editorial Committee of Land Cover Atlas of the People's Republic of China. Land Cover Atlas of the People's Republic of China (1:1000000) (in Chinese). Beijing: China Map Publishing House, 2017 [中国土地覆被图集编委会. 中华人民共和国土地覆被地图集(1:1000000). 北京: 中国地图出版社, 2017]
- 4 Archer S, Boutton T W, Hibbard K A. Trees in grasslands: biogeochemical consequences of woody plant expansion. In: Schulze E D, Heimann M, Harrison S, et al., eds. Global Biogeochemical Cycles in the Climate System. San Diego: Academic Press, 2001: 115–137
- 5 Pacala S W, Hurtt G C, Baker D, et al. Consistent land- and atmosphere-based U.S. carbon sink estimates. *Science*, 2001, 292: 2316–2320
- 6 Frost G V, Epstein H E, Walker D A, et al. Patterned-ground facilitates shrub expansion in Low Arctic tundra. *Environ Res Lett*, 2013, 8: 015035
- 7 Tape K, Sturm M, Racine C. The evidence for shrub expansion in Northern Alaska and the Pan-Arctic. *Glob Change Biol*, 2006, 12: 686–702
- 8 Ratajczak Z, Nippert J B, Ocheltree T W. Abrupt transition of mesic grassland to shrubland: evidence for thresholds, alternative attractors, and regime shifts. *Ecology*, 2014, 95: 2633–2645
- 9 Paritsis J, Veblen T T, Holz A. Positive fire feedbacks contribute to shifts from *Nothofagus pumilio* forests to fire-prone shrublands in Patagonia. *J Veg Sci*, 2015, 26: 89–101
- 10 You Y J, Wang Y X, Zhang H F, et al. Effects of different human disturbances on soil water conservation and fertility of natural secondary shrub (in Chinese). *Acta Ecol Sin*, 2018, 38: 1097–1105 [尤誉杰, 王懿祥, 张华锋, 等. 不同人为干扰措施对天然次生灌丛土壤肥力及蓄水能力的影响. *生态学报*, 2018, 38: 1097–1105]
- 11 Peng H Y, Li X Y, Li G Y, et al. Shrub encroachment with increasing anthropogenic disturbance in the semiarid Inner Mongolian grasslands of China. *Catena*, 2013, 109: 39–48
- 12 Brandt J S, Haynes M A, Kuemmerle T, et al. Regime shift on the roof of the world: Alpine meadows converting to shrublands in the southern Himalayas. *Biol Conserv*, 2013, 158: 116–127
- 13 Liu X, Zhang W, Liu Z, et al. Changes in species diversity and above-ground biomass of shrubland over long-term natural restoration process in the Taihang Mountain in North China. *Plant Soil Environ*, 2011, 57: 505–512
- 14 Zhang C, Xue S, Liu G B, et al. A comparison of soil qualities of different revegetation types in the Loess Plateau, China. *Plant Soil*, 2011, 347: 163–178
- 15 Xie Z Q, Tang Z Y. Studies on carbon storage of shrubland ecosystems in China (in Chinese). *Chin J Plant Ecol*, 2017, 41: 5–10 [谢宗强, 唐志尧. 中国灌丛生态系统碳储量的研究. *植物生态学报*, 2017, 41: 5–10]
- 16 Wang Y, Gao Q, Liu T, et al. The greenness of major shrublands in China increased from 2001 to 2013. *Remote Sens*, 2016, 8: 121
- 17 Illyés E, Chytrý M, Botta-Dukát Z, et al. Semi-dry grasslands along a climatic gradient across Central Europe: Vegetation classification with validation. *J Veg Sci*, 2007, 18: 835–846
- 18 Zhao H, Guo K, Yang Y, et al. Stipa steppes in scantily explored regions of the Tibetan Plateau: classification, community characteristics and climatic distribution patterns. *J Plant Ecol*, 2018, 11: 585–594
- 19 Li C F, Chytrý M, Zelený D, et al. Classification of Taiwan forest vegetation. *Appl Veg Sci*, 2013, 16: 698–719
- 20 Eliáš Jr P, Sopotlieva D, Dítě D, et al. Vegetation diversity of salt-rich grasslands in Southeast Europe. *Appl Veg Sci*, 2013, 16: 521–537
- 21 Douda J, Boulb K, Doudova J. Vegetation classification and biogeography of European floodplain forests and alder carrs. *Appl Veg Sci*, 2015, 19: 147–163
- 22 Ni J. Plant functional types and climate along a precipitation gradient in temperate grasslands, north-east China and south-east Mongolia. *J Arid Environ*, 2003, 53: 501–516
- 23 Lancaster L T, Morrison G, Fitt R N. Life history trade-offs, the intensity of competition, and coexistence in novel and evolving communities under climate change. *Phil Trans R Soc B*, 2017, 372: 20160046
- 24 Grime J P. Plant Strategies, Vegetation Processes, and Ecosystem Properties. Chichester: John Wiley & Sons, 2001
- 25 Wright I J, Reich P B, Westoby M, et al. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, 2004, 428: 821–827

- 26 Chave J, Coomes D, Jansen S, et al. Towards a worldwide wood economics spectrum. *Ecol Lett*, 2009, 12: 351–366
- 27 Liu X J, Ma K P. Plant functional traits—concepts, applications and future directions (in Chinese). *Sci Sin Vitae*, 2015, 45: 325–339 [刘晓娟, 马克平. 植物功能性状研究进展. 中国科学: 生命科学, 2015, 45: 325–339]
- 28 Shipley B, Laughlin D C, Sonnier G, et al. A strong test of a maximum entropy model of trait-based community assembly. *Ecology*, 2011, 92: 507–517
- 29 Muscarella R, Uriarte M. Do community-weighted mean functional traits reflect optimal strategies? *Proc R Soc B*, 2016, 283: 20152434
- 30 Reich P B, Oleksyn J. Global patterns of plant leaf N and P in relation to temperature and latitude. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2004, 101: 11001–11006
- 31 Wang R L, Yu G R, He N P, et al. Latitudinal patterns and influencing factors of leaf functional traits in Chinese forest ecosystems (in Chinese). *Acta Geogr Sin*, 2015, 70: 1735–1746 [王瑞丽, 于贵瑞, 何念鹏, 等. 中国森林叶片功能属性的纬度格局及其影响因素. 地理学报, 2015, 70: 1735–1746]
- 32 Zhao G S, Liu M, Shi P L, et al. Variation of leaf and root traits and ecological adaptive strategies along a precipitation gradient on Changtang Plateau (in Chinese). *Acta Ecol Sin*, 2020, 40: 295–309 [赵广帅, 刘珉, 石培礼, 等. 羌塘高原降水梯度植物叶片、根系性状变异和生态适应对策. 生态学报, 2020, 40: 295–309]
- 33 Fick S E, Hijmans R J. WorldClim 2: new 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas. *Int J Climatol*, 2017, 37: 4302–4315
- 34 Bacelar E A, Correia C M, Moutinho-Pereira J M, et al. Sclerophylly and leaf anatomical traits of five field-grown olive cultivars growing under drought conditions. *Tree Physiol*, 2004, 24: 233–239
- 35 Mediavilla S, Garcia-Ciudad A, Garcia-Criado B, et al. Testing the correlations between leaf life span and leaf structural reinforcement in 13 species of European Mediterranean woody plants. *Funct Ecol*, 2008, 22: 787–793
- 36 Wright I J, Ackerly D D, Bongers F, et al. Relationships among ecologically important dimensions of plant trait variation in seven Neotropical forests. *Ann Bot*, 2007, 99: 1003–1015
- 37 Wang H, Harrison S P, Prentice I C, et al. The China Plant Trait Database: toward a comprehensive regional compilation of functional traits for land plants. *Ecology*, 2018, 99: 500
- 38 Kattge J, Díaz S, Lavorel S, et al. TRY—a global database of plant traits. *Glob Change Biol*, 2011, 17: 2905–2935
- 39 Schrodtt F, Kattge J, Shan H, et al. BHPMF—a hierarchical Bayesian approach to gap-filling and trait prediction for macroecology and functional biogeography. *Glob Ecol Biogeogr*, 2015, 24: 1510–1521
- 40 Bruehlheide H, Dengler J, Purschke O, et al. Global trait-environment relationships of plant communities. *Nat Ecol Evol*, 2018, 2: 1906–1917
- 41 Díaz S, Kattge J, Cornelissen J H C, et al. The global spectrum of plant form and function. *Nature*, 2016, 529: 167–171
- 42 Borcard D, Gillet F, Legendre P. Numerical ecology with R. New York: Springer Science & Business Media, 2011
- 43 Dufrene M, Legendre P. Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. *Ecol Monogr*, 1997, 67: 345–366
- 44 R core team. R: A language and environment for statistical computing. Vienna: R Foundation for Statistical Computing, 2019
- 45 Roberts D W. labdsv: Ordination and multivariate analysis for ecology. 2019
- 46 Oksanen J, Blanchet F G, Friendly M, et al. vegan: Community ecology package. 2018
- 47 Fazayeli F, Banerjee A, Schrodtt F, et al. Package BHPMF: Uncertainty quantified matrix completion using Bayesian hierarchical matrix factorization. 2017
- 48 Castro-Díez P, Puyravaud J P, Cornelissen J H C. Leaf structure and anatomy as related to leaf mass per area variation in seedlings of a wide range of woody plant species and types. *Oecologia*, 2000, 124: 476–486
- 49 Cornelissen J H C. An experimental comparison of leaf decomposition rates in a wide range of temperate plant species and types. *J Ecol*, 1996, 84: 573–582
- 50 Cornelissen J H C, Cerabolini B, Castro-Díez P, et al. Functional traits of woody plants: correspondence of species rankings between field adults and laboratory-grown seedlings? *J Veg Sci*, 2003, 14: 311–322
- 51 Han W H, Chen Y H, Zhao F J, et al. Floral, climatic and soil pH controls on leaf ash content in China's terrestrial plants. *Glob Ecol Biogeogr*, 2012, 21: 376–382
- 52 Kleyer M, Bekker R M, Knevel I C, et al. The LEDA Traitbase: a database of life-history traits of the Northwest European flora. *J Ecol*, 2008, 96, 1266–1274

- 53 Zerihun W, Backéus I. The shrubland vegetation in western Shewa, Ethiopia and its possible recovery. *J Veg Sci*, 1991, 2: 173–180
- 54 Wu N. The community types and biomass of *Sibiraea angustata* scrub and their relationship with environmental factors in northwestern Sichuan (in Chinese). *Acta Bot Sin*, 1998, 40: 860–870 [吴宁. 川西北窄叶鲜卑花灌丛的类型和生物量及其与环境因子的关系. 植物学报, 1998, 40: 860–870]
- 55 Jiang M, Deng H, Cai Q. Characteristics, classification and ordination of riparian plant communities in the Three-Gorges areas. *J Forry Res*, 2002, 13: 111–114
- 56 Wang Y Q, Nie E B. Quantitative analysis of the *Vitex negundo* var. *heterophylla* communities in Taihang Mountain, Shanxi Province (in Chinese). *Pratacult Sci*, 2009, 26: 32–36 [王煜倩, 聂二保. 山西太行山南段峡谷区荆条灌丛数量分析. 草业科学, 2009, 26: 32–36]
- 57 De Sanctis M, Adeeb A, Farcomeni A, et al. Classification and distribution patterns of plant communities on Socotra Island, Yemen. *Appl Veg Sci*, 2013, 16: 148–165
- 58 Zhao P, Xu X Y, Jin H X, et al. Quantitative classification and ordination analysis on vegetation in the Minqin oasis-desert ecotone (in Chinese). *Acta Bot Boreali-Occident Sin*, 2014, 34: 364–371 [赵鹏, 徐先英, 金红喜, 等. 民勤绿洲荒漠过渡带植物群落数量分类和排序研究. 西北植物学报, 2014, 34: 364–371]
- 59 Zhang J T, Yang H X. Application of self-organizing neural networks to classification of plant communities in Pangquangou Nature Reserve, North China (in Chinese). *Acta Ecol Sin*, 2007, 27: 1005–1010 [张金屯, 杨洪晓. 自组织特征人工神经网络在庞泉沟自然保护区植物群落分类中的应用. 生态学报, 2007, 27: 1005–1010]
- 60 Zhang Y M, Chen Y N, Pan B R. Distribution and floristics of desert plant communities in the lower reaches of Tarim River, southern Xinjiang, People's Republic of China. *J Arid Environ*, 2005, 63: 772–784
- 61 Bai Y, Wu J, Xing Q, et al. Primary production and rain use efficiency across a precipitation gradient on the Mongolia Plateau. *Ecology*, 2008, 89: 2140–2153
- 62 Ma W, He J S, Yang Y, et al. Environmental factors covary with plant diversity-productivity relationships among Chinese grassland sites. *Glob Ecol Biogeogr*, 2010, 19: 233–243
- 63 Zhang L, Zheng Y R. Simulation on the seasonal growth patterns of grassland plant communities in northern China (in Chinese). *Chin J Appl Ecol*, 2008, 19: 2161–2167 [张莉, 郑元润. 中国北方草地植物群落季节生长格局模拟. 应用生态学报, 2008, 19: 2161–2167]
- 64 Westoby M, Wright I J. Land-plant ecology on the basis of functional traits. *Trends Ecol Evol*, 2006, 21: 261–268
- 65 Reich P B. The world-wide 'fast-slow' plant economics spectrum: a traits manifesto. *J Ecol*, 2014, 102: 275–301
- 66 Rosbakh S, Römermann C, Poschold P. Specific leaf area correlates with temperature: new evidence of trait variation at the population, species and community levels. *Alp Bot*, 2015, 125: 79–86
- 67 Paine C E T, Stahl C, Courtois E A, et al. Functional explanations for variation in bark thickness in tropical rain forest trees. *Funct Ecol*, 2010, 24: 1202–1210
- 68 Murray B R, Brown A H D, Dickman C R, et al. Geographical gradients in seed mass in relation to climate. *J Biogeogr*, 2004, 31: 379–388
- 69 Bjorkman A D, Myers-Smith I H, Elmendorf S C, et al. Plant functional trait change across a warming tundra biome. *Nature*, 2018, 562: 57–62
- 70 Shen L, Shi S L, Li J J, et al. Numerical classification, ordination and species diversity along elevation gradients of *Potentilla parvifolia* community in Qomolangma National Nature Reserve (in Chinese). *Acta Bot Boreali-Occident Sin*, 2014, 34: 2092–2100 [沈丽, 石松林, 李景吉, 等. 珠穆朗玛峰自然保护区小叶金露梅灌丛群落数量分类和排序及其多样性垂直格局. 西北植物学报, 2014, 34: 2092–2100]
- 71 Wu X P, Wang Z H, Cui H T, et al. Community structures and species composition of oak forest in mountainous area of Beijing (in Chinese). *Biodivers Sci*, 2004, 12: 155–163 [吴晓蕾, 王志恒, 崔海亭, 等. 北京山区栎林的群落结构与物种组成. 生物多样性, 2004, 12: 155–163]
- 72 Burke A. Classification and ordination of plant communities of the Naukluft Mountains, Namibia. *J Veg Sci*, 2001, 12: 53–60
- 73 Gallego Fernández J B, Rosario García Mora M, García Novo F. Vegetation dynamics of Mediterranean shrublands in former cultural landscape at Grazalema Mountains, South Spain. *Plant Ecol*, 2004, 172: 83–94
- 74 Buffum B, McWilliams S R, August P V. A spatial analysis of forest management and its contribution to maintaining the extent of shrubland habitat in southern New England, United States. *For Ecol Manage*, 2011, 262: 1775–1785
- 75 Rubiano K, Clerici N, Norden N, et al. Secondary forest and shrubland dynamics in a highly transformed landscape in the Northern Andes of Colombia (1985–2015). *Forests*, 2017, 8: 216
- 76 Schulz J J, Cayuela L, Rey-Benayas J M, et al. Factors influencing vegetation cover change in Mediterranean Central Chile (1975–2008). *Appl Veg Sci*, 2011, 14: 571–582

- 77 De Cáceres M, Font X, Oliva F. The management of vegetation classifications with fuzzy clustering. *J Veg Sci*, 2010, 21: 1138–1151
- 78 Tichý L, Chytrý M, Botta-Dukát Z. Semi-supervised classification of vegetation: preserving the good old units and searching for new ones. *J Veg Sci*, 2014, 25: 1504–1512

Distribution patterns and climate limitations of typical shrublands in northern China

GUO YanPei¹, GHEYRET Gheyur¹, LIU TongYan¹, ZHANG YiWei¹, KANG MuYi²,
MOHHAMOT Anwar³, LIU HongYan¹, MA WenHong⁴, WANG RenQing⁵, YU ShunLi⁶,
YUE Ming⁷, ZHANG Feng⁸ & TANG ZhiYao¹

¹ Department of Ecology, College of Urban and Environmental Sciences, Peking University, Beijing 100871, China;

² College of Resources Science & Technology, Faculty of Geographical Science, Beijing Normal University, Beijing 100875, China;

³ Xinjiang Institute of Ecology and Geography, Chinese Academy of Sciences, Urumqi 830011, China;

⁴ School of Ecology and Environment, Inner Mongolia University, Hohhot 010021, China;

⁵ School of Life Sciences, Shandong University, Jinan 250100, China;

⁶ State Key Laboratory of Vegetation and Environmental Change, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China;

⁷ Key Laboratory of Resource Biology and Biotechnology in Western China, Ministry of Education, Northwest University, Xi'an 710069, China;

⁸ Institute of Loess Plateau, Shanxi University, Taiyuan 030006, China

Shrublands are typical vegetation types in northern China. Their areas are continuing to increase each year not only in China but also worldwide owing to the intensification of global change, and they are becoming increasingly important components of terrestrial ecosystem carbon cycle. Exploring the distribution patterns of shrublands and the underlying driving factors is necessary to understand the adaptive mechanisms of plants to habitat stresses as well as the influences of environmental changes on vegetation dynamics. In this study, we classified vegetation types with *k*-means clustering, explored the factors governing their distribution through canonical correspondence analysis (CCA), and analyzed the relationships between climate and functional traits of indicator species, based on the field data of 2,400 shrubland communities across northern China. We classified 29 typical shrubland alliances with considerable differences in geographic distributions, habitat conditions, and community structures. The mean annual precipitation was positively correlated with average species richness and plant coverage of each alliance. The first two CCA ordination axes (CCA1 and CCA2) represented water and energy availabilities, respectively. Shrublands from northern China exhibited two gradients, namely, along the wet-cold to dry-hot gradient and along the cold to hot gradient when water availability was relatively high. The leaf thickness and specific leaf area of indicator species were negatively and positively correlated with water availability, respectively, indicating that water conditions regulated the trade-off between leaf functional traits. These results suggest that water availability is a more important constraint on the distribution pattern of shrublands in northern China than the energy availability. The water availability could not only affect community structures but also select for adaptive dominant shrubs along the leaf economics spectrum to determine shrubland alliances. This study reveals an ecological process that shapes shrubland distribution, and our classification of shrublands could serve as the foundation for a more comprehensive classification system for shrublands in China.

community classification, community ordination, geographic distribution pattern, water availability, energy availability, leaf economics spectrum

doi: 10.1360/SSV-2020-0186