



• 研究报告 •

亚热带常绿阔叶林林分结构对物种组成变异的驱动作用：从局域到区域尺度

杨欣^{1,2}, 姚志良^{2,3}, 王彬^{2,4}, 温韩东^{2,5}, 邓云^{2,6}, 曹敏^{2,5}, 张志明⁴, 谭正洪^{1,4*}, 林露湘^{2,6*}

1. 海南大学生态与环境学院, 海口 570228; 2. 中国科学院西双版纳热带植物园热带森林生态学重点实验室, 昆明 650223; 3. 中国科学院大学, 北京 100049; 4. 云南大学生态与环境学院暨云南省高原山地生态与退化环境修复重点实验室, 昆明 650091; 5. 云南哀牢山森林生态系统国家野外科学观测研究站, 云南景东 676209; 6. 云南西双版纳森林生态系统国家野外科学观测研究站, 云南勐腊 666303

摘要: 林分结构可以表征森林群落光的可利用性和光环境的异质性, 对群落物种组成的变异具有重要驱动作用。然而, 目前还鲜有研究将林分结构用于解释群落物种组成的变异。本研究以哀牢山亚热带中山湿性常绿阔叶林20 ha森林动态监测样地及其周边区域按公里网格设置的19个1 ha森林动态样地为研究对象, 将林分结构参数、环境因子和空间结构变量共同作为解释变量, 采用基于冗余分析的变差分解和层次分割方法, 在局域和区域尺度上同时解析群落物种组成变异的驱动因素。结果表明, 在局域和区域尺度上, 纳入林分结构后均提高了对物种组成变异的解释率。在局域尺度上, 加入林分结构作为解释变量后, 单纯的空间结构的解释率明显下降, 林分结构与环境因子累计贡献了41.0%的解释率。在区域尺度上, 林分结构与环境因子累计贡献了23.0%的解释率。从局域到区域尺度, 环境过滤的相对作用明显增强。林分结构指示的光的可利用性对林冠下方的树种组成具有较强的塑造作用, 今后的研究应进一步探讨林分结构对亚热带常绿阔叶林物种组成变异的驱动机制。

关键词: 林分结构; 尺度效应; 激光雷达; 光的可利用性; 哀牢山

杨欣, 姚志良, 王彬, 温韩东, 邓云, 曹敏, 张志明, 谭正洪, 林露湘 (2023) 亚热带常绿阔叶林林分结构对物种组成变异的驱动作用: 从局域到区域尺度. 生物多样性, 31, 22139. doi: 10.17520/biods.2022139.

Yang X, Yao ZL, Wang B, Wen HD, Deng Y, Cao M, Zhang ZM, Tan ZH, Lin LX (2023) Driving effects of forest stand structure of a subtropical evergreen broad-leaved forest on species composition variation: From local to regional scales. Biodiversity Science, 31, 22139. doi: 10.17520/biods.2022139.

Driving effects of forest stand structure of a subtropical evergreen broad-leaved forest on species composition variation: From local to regional scales

Xin Yang^{1,2}, Zhiliang Yao^{2,3}, Bin Wang^{2,4}, Handong Wen^{2,5}, Yun Deng^{2,6}, Min Cao^{2,5}, Zhiming Zhang⁴, Zhenghong Tan^{1,4*}, Luxiang Lin^{2,6*}

1 School of Ecology and Environment, Hainan University, Haikou 570228

2 CAS Key Laboratory of Tropical Forest Ecology, Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Kunming 650223

3 University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049

4 School of Ecology and Environmental Sciences & Yunnan Key Laboratory for Plateau Mountain Ecology and Restoration of Degraded Environments, Yunnan University, Kunming 650091

5 National Forest Ecosystem Research Station at Ailaoshan, Jingdong, Yunnan 676209

6 National Forest Ecosystem Research Station at Xishuangbanna, Mengla, Yunnan 666303

ABSTRACT

Aim: The variation of species composition can be partitioned into two components which are explained by environment and space, and can be used to further explore the niche process and neutral process of community assembly. Forest

收稿日期: 2022-03-29; 接受日期: 2022-05-25

基金项目: 中国科学院战略性先导科技专项(B类) (XDB31030201)

* 共同通讯作者 Co-authors for correspondences. E-mail: tan@ynu.edu.cn; linluxa@xtbg.ac.cn

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

stand structure characterizes the light availability and heterogeneity under forest canopies, and it is a major driving factor in the variation of species composition for forest communities. However, few studies have applied forest stand structure to explain the variation of species composition within forest communities. In this study, we sampled 19 separate 1-ha forest dynamics plots established among grids of 1 km² (regional scale) near the 20 ha subtropical mid-mountain moist evergreen broad-leaved forest dynamics plot (local scale, less than 1 km²) in Ailao Mountains as a research platform. Using forest stand structure, environmental factors, and spatial structure variables as the explanatory variables for the species composition variation. We resolved the driving forces of species composition variation at local and regional scales, with an emphasis on the role of forest stand structure in driving the variation of species composition.

Methods: Based on a long-term community survey and airborne LiDAR data, we used redundancy analysis (RDA) and variance partitioning to analyze how environment, spatial structure, and forest stand structure were related to species composition variation in a subtropical evergreen broad-leaved forest at both local and regional scales. To explore the main factors driving the variation of species composition, we analyzed the relative importance of individual explanatory variables using commonality analysis and hierarchical partitioning method.

Results: Inclusion of forest stand structure as an explanatory variable increased the response rate of the variation of species composition at both local and regional scales. However, inclusion of forest stand structure as an explanatory variable resulted in a significant decrease in the rate of spatial structure at the local level. The cumulative contribution of forest stand structure and environment to the variation in species composition was 41.0% at the local level. At the regional scale, forest stand structure and environment contributed a cumulative explanatory rate in species composition was 23.0%.

Conclusions: This study confirms that, for subtropical broad-leaved evergreen forests, forest stand structure characterizing the light environment is an important driver of the variation in species composition, which deepens our understanding of the role of environmental filtering in driving the variation in species composition and remedies the traditional under-consideration of environmental factors. From local to regional scales, the role of purely spatial structure declines sharply to negligible levels. However, the relative importance of environmental filtering is significantly enhanced from the local to the regional scale. Light availability may have a strong effect shaping species composition below the forest canopies. This new relationship between forest stand structure on species composition warrants future studies to explore the causal mechanisms of how forest stand structure drives species composition variation in subtropical broad-leaved evergreen forests.

Key words: forest stand structure; scale effect; LiDAR; light availability; Ailao Mountains

驱动群落物种组成空间变化的生态过程是生态研究的热点之一(Hubbell, 2001; Vellend, 2010; Page & Shanker, 2018)。生态学家通常将群落物种组成的变异划分为由环境和空间结构变量所解释的两个组分, 并进一步探讨环境过滤等生态过程在群落构建中的相对作用(Gilbert & Lechowicz, 2004; Chang et al, 2013)。环境对物种分布的调控, 即环境过滤, 反映在物种组成变化中由环境变量解释的组分(Whittaker, 1956; Gentry, 1988; Legendre et al, 2005; Chang et al, 2013), 而扩散限制等是塑造群落物种组成空间结构的生态过程, 其影响反映在物种组成变化中由空间变量解释的组分(Chave & Leigh, 2002; Condit et al, 2002; Gilbert & Lechowicz, 2004; Legendre et al, 2009)。解析群落物种组成变异驱动因素的相对作用有助于理解驱动群落构建的生态位与中性机制(Dray et al, 2012)。

已有研究普遍认为, 群落物种组成是由环境过滤和扩散限制等生态过程共同驱动的(Gilbert & Lechowicz, 2004; Gravel et al, 2006; Qian & Ricklefs, 2007; Legendre et al, 2009)。近年来的研究重点是解析环境过滤与扩散限制之间的相对重要性(Page & Shanker, 2018), 而这两类生态过程的相对重要性在不同生态系统或研究尺度上具有很大的差异(Qian & Ricklefs, 2007; 陈圣宾等, 2010; Myers et al, 2013)。例如, Myers等(2013)发现热带森林的物种组成差异主要受扩散限制驱动, 而在温带森林中, 环境过滤是最重要的驱动力。局域植物群落组成既取决于环境因子的异质性(如气候、土壤和地形条件等), 又受群落内生物间的相互作用及不同物种扩散能力强弱的影响(Levine & Murrell, 2003; Seidler & Plotkin, 2006; 牛克昌等, 2009; Chase & Myers, 2011)。在区域尺度上, 受地史过程和区域过程的影

响, 不同区域之间的物种库存在差异, 会导致区域间物种组成的差异(方精云等, 2009), 并且区域间物种组成还受环境因子(特别是气候变化)的显著影响(Tuomisto et al, 2003; Toledo et al, 2011)。已有研究发现, 在局域尺度上, 物种组成相似性与地理距离之间存在较强的相关性, 表明物种分布受到扩散限制的影响; 而随着空间尺度的增大, 生态位分化可能是物种组成变化更重要的驱动因素(Page & Shanker, 2018)。局域群落物种共存格局的形成和维持不仅受局域生态过程的驱动, 同样也受区域生态过程(如种群扩散)的驱动(Ricklefs, 1987; Laliberté et al, 2009), 局域和区域过程共同作用于群落的结构和物种组成, 并且二者的相对作用大小随着群落和环境条件的不同而有差异(方精云等, 2009)。然而, 局域与区域尺度上, 不同生态过程相对重要性是否具有差异以及差异性如何, 还有待进一步研究和探讨。目前仍鲜有研究针对同一生态系统, 同时从局域和区域两个尺度上去解析不同生态过程在驱动群落物种组成变异中的相对作用, 这也进一步制约了对不同生态过程在局域和区域尺度上差异性的认知。

林冠结构的三维特征决定了森林群落中光的空间分布, 并进一步影响森林群落的生物多样性(Ishii et al, 2004)。林分结构在生物多样性格局形成中的作用已经得到越来越多的证实(周昌艳等, 2020; Thom et al, 2021; Zhang et al, 2022)。传统地面调查数据获取的林分结构主要是与胸径和个体数相关的参数, 难以直接反映林冠结构, 而激光雷达(light detection and ranging, LiDAR)遥感已被证明是量化各类森林林冠结构的有效工具(Lefsky et al, 2002; Drake et al, 2003; 郭庆华等, 2020; Zhang et al, 2022)。基于激光雷达获取的林冠结构参数是一种对传统林分结构参数的重要补充, 并在解释生物多样性格局形成机制中发挥着重要作用(周昌艳等, 2020)。相较以往基于地面调查数据计算的相关林分结构参数, 通过激光雷达采集的点云数据计算的基于林冠结构的关键林分结构参数, 能够更好地反映群落中光的可利用性和光环境的异质性, 在解释物种组成变异中具有很大潜力。

以往对局域与区域尺度上不同生态过程相对重要性的认识, 通常是基于来自不同生态系统类型

的研究, 同一生态过程对物种组成变异的驱动作用在局域与区域尺度上的差异, 需要针对同一生态系统来比较才能得到客观的认知。我们预测, 从局域尺度到区域尺度, 环境过滤的相对作用明显增强, 表征光环境的林分结构将进一步提高环境过滤的解释率。本研究以哀牢山亚热带常绿阔叶林为研究对象, 基于局域尺度的哀牢山亚热带中山湿性常绿阔叶林20 ha动态样地, 以及其周边区域尺度上按公里网格布设的19个1 ha森林动态样地, 同时从局域与区域两个尺度对物种组成变化的驱动因素进行解析, 将林分结构参数、环境因子、空间结构变量共同作为物种组成变异的解释变量, 通过冗余分析和变差分解的方法, 解析不同生态过程的相对作用及其在局域和区域尺度上的差异。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

研究区域位于云南省哀牢山国家级自然保护区, 保护区内分布着大片连续的亚热带常绿阔叶林。亚热带常绿阔叶林为云南的优势植被类型之一, 中山湿性常绿阔叶林是云南亚热带常绿阔叶林植被型下的一种植被亚型(朱华, 2021)。

哀牢山位于云南省中部, 处在云贵高原、横断山区和青藏高原三大自然地理区域的交界处, 多种生物区系在此东西交汇、南北过渡, 具有较高的生物多样性(邱学忠和谢寿昌, 1998; 温韩东等, 2018)。哀牢山国家级自然保护区位于哀牢山脉北段的徐家坝地区, 该保护区是中国亚热带地区分布面积较大, 保存相对完好的山地常绿阔叶林区域, 这主要得益于该区属西南季风气候, 降水丰沛, 年降水量可达1,778 mm(温韩东等, 2018)。

1.2 样地设置

本研究以中国科学院亚热带森林生态系统研究站建立和管理的哀牢山中山湿性常绿阔叶林20 ha动态样地(简称哀牢山大样地)及其周边按公里网格设置的19个1 ha森林动态样地为研究平台。

哀牢山大样地位于哀牢山国家级自然保护区内(101°01' E, 24°32' N), 于2014年建成。样地投影面积为20 ha (500 m × 400 m), X轴指向为南偏东6.37°(温韩东等, 2018; 姚志良等, 2020)。样地内平均海拔为2,523 m, 10 m桩的最低海拔为2,472 m, 最

高海拔为2,628 m, 海拔高差156 m。哀牢山大样地的建设参照Center for Tropical Forest Science (CTFS)的建设标准(Condit et al, 1998)。用全站仪将样地划分为500个20 m × 20 m的样方和8,000个5 m × 5 m的小样方, 对其中所有胸径(diameter at breast height, DBH) ≥ 1 cm的木本植物(不包括藤本和竹类植物)个体及其分枝进行挂牌标记、物种鉴定, 并测量胸径及空间坐标, 记录生长状态等。

于2018年在哀牢山大样地周边区域按公里网格布设了19个1 ha森林动态样地(简称公里网格样地), 每个1 ha样地的森林群落类型是该公里网格内的主体森林群落类型。哀牢山公里网格样地分布范围为101°00′–101°02′ E, 24°30′–24°34′ N。公里网格样地同样遵循CTFS的标准, 用全站仪将每个样地划分为25个20 m × 20 m的样方和100个10 m × 10 m的小样方。对小样方内所有DBH ≥ 10 cm的木本植物(不包括藤本和竹类植物)个体及其分枝进行挂牌标记、物种鉴定, 并测量胸径及空间坐标, 记录生长状态等。

本研究以哀牢山大样地及公里网格样地的树种(DBH ≥ 10 cm)为研究对象, 以1 ha样地为分析单元, 分别以局域尺度上的哀牢山大样地(划分成20个1 ha样地)和区域尺度上的公里网格样地(19个1 ha样地)为分析尺度。

1.3 环境因子

在样地内10 m桩位置利用全站仪测得相对高差, 再根据实时差分定位(real-time kinematic, RTK)实测的四角坐标的海拔值进行校正, 得到所有10 m桩的海拔值。基于10 m桩海拔数据计算海拔范围(Yu et al, 2015)、平均海拔、海拔标准差(Brown et al, 2013)、海拔峰度、海拔偏度、坡度范围、坡度标准差(Yu et al, 2015)、坡向正弦值标准差、坡向余弦值标准差、凹凸度标准差、地形起伏度(Yu et al, 2015)和太阳辐射值共12个环境因子, 其中, 太阳辐射通过数字高程模型(digital elevation models, DEM)的结果利用ArcGIS 10.3中的“空间分析”工具计算。

1.4 空间结构

空间结构采用基于距离的Moran特征向量图(distance-based Moran's eigenvector maps, dbMEM)表示, 可以对任何类型的空间结构建模, 获得不同取样尺度下样方间的空间结构变量(Borcard & Legendre,

2002; Borcard et al, 2004)。通过R 4.1.1 (R Core Team, 2021)软件中adespatial程序包的dbmem函数(Dray et al, 2021)可以得到空间结构变量。

1.5 林分结构

以往基于清查数据获取的林分结构主要是与胸径相关的胸径变异系数、胸高断面积和等, 所反映的森林整体结构有限, 特别是不能直接反映垂直层面上的林分结构, 对光的可利用性和异质性的反映也十分有限。本研究于2018年10月至2019年2月, 使用DJI M600 Pro六旋翼电动无人机搭载Velodyne LiDAR PUCK-16激光雷达传感器, 采集三维点云数据。为避免边缘畸变, 采集点云数据过程中, 均在样地边缘适当扩飞。设置无人机飞行高度为距冠层70 m, 以3.6 m/s的速度飞行, 旁向重叠率大于70%, 点云剖面见附录1。

本研究的林分结构参数包括了传统的基于清查数据计算的胸径变异系数和胸高断面积和, 同时增加基于机载激光雷达获取的林分结构参数。激光雷达获取的林分结构数据的提取主要基于LiDAR360 version 3.0软件, 通过无人机载激光雷达获取的三维点云数据计算与林冠相关的林分结构参数, 各个参数的具体描述参见附录2。

1.6 局域和区域尺度上物种组成相似性的距离衰减

本研究采用距离衰减曲线来描述两个尺度上样方间的物种组成相似性(用Bray-Curtis指数度量)随样方间距离的衰减格局, 并采用幂律函数形式拟合两者间的关系(Soininen et al, 2007; Steinbauer et al, 2012; Nekola & McGill, 2014; Gómez-Rodríguez & Baselga, 2018)。以上分析基于R软件betapart包中的decay.model函数实现(Baselga & Orme, 2012)。

1.7 基于冗余分析的变差分解

冗余分析(redundancy analysis, RDA)方法是一种结合了物种数据和解释变量的多元多重线性回归。基于RDA的变差分解可以探究不同类别的解释变量(通常考虑了环境因子与空间结构变量)对物种组成的相对贡献(Legendre et al, 2005, 2009; Dray et al, 2012)。

对环境因子和林分结构分别进行主成分分析(principal components analysis, PCA), 以减少解释变量的数量, 并将环境因子的前3个主成分(承载了至少67.6%的方差)和林分结构参数的前2个主成分

(承载了至少77.1%的方差)(附录3, 附录4)分别作为环境因子和林分结构的综合测度。PCA基于R软件中FactoMineR包完成(Francois et al, 2020)。空间结构变量的前向选择采用双终止准则的方法(Blanchet et al, 2008), 基于R软件中vegan程序包的ordiR2step函数实现(Oksanen et al, 2020)。

以环境因子的前3个主成分、林分结构参数的前2个主成分和前向选择后的空间结构变量为解释变量。为避免林分结构解释变量包含冠层个体(林分结构的主要塑造者)的物种组成变异, 去除了胸径在90%分位数以上的冠层个体, 以经Hellinger转化的样地 × 物种的多度矩阵为响应变量, 通过R软件中的vegan包进行冗余分析和变差分解(Oksanen et al, 2020)。为揭示林分结构在驱动物种组成变异中的作用, 本研究在局域和区域两个尺度上分别进行两次变差分解, 第一次只纳入环境因子和空间结构变量, 第二次纳入环境因子、空间结构变量和林分结构变量。

1.8 通过层次分割解析单个解释变量的相对重要性

在约束排序分析中, 可以获得全模型(即包含所有环境因子)的解释率, 即响应变量总变差(total variation)能够被所有解释变量解释的比例, 但对于共线性的解释变量的相对重要性就缺乏定量的评估指标。而通过将层次分割理论引入冗余分析, 可获取RDA单个解释变量的相对贡献, 进一步揭示在解析群落物种组成变异时单个解释变量的相对重要性(Lai et al, 2022)。在本研究中, 通过层次分割能更好地比较林分结构、环境因子和空间结构中各解释变量的相对重要性, 该分析通过R软件的rdacca.hp包实现(Lai et al, 2022)。

2 结果

2.1 物种组成

哀牢山大样地于2019年完成第一次复查工作。基于复查数据, 胸径在10 cm以上的个体属于74个物种(包括1个未知物种), 已鉴定的73个物种属于23科43属(附录5)。哀牢山公里网格样地胸径在10 cm以上的个体属于83个物种(包括2个未知物种), 已鉴定的81个物种属于24科48属(附录6)。其中, 仅在大样地出现的物种有13个, 仅在公里网格样地出现的物种有21个。

构成哀牢山大样地的20个1 ha样地, 其物种丰富度变化范围为30–44个树种, 多度为472–1,339个个体(附录7)。19个1 ha公里网格样地的物种丰富度为28–44个树种, 多度为384–1,073个个体(附录8)。在局域和区域两个尺度上, 样地间的物种组成相似性均表现出随样地间距离增大而降低的趋势(图1)。基于公里网格样地可见光近地面遥感正射影像识别了19个1 ha样地的冠层个体(附录8), 其相对多度仅为6.0%–13.1%, 群落组成的变化主要为林冠以下的个体所贡献。

2.2 环境因子和空间结构在局域和区域尺度上对群落物种组成变异的相对贡献

变差分解结果表明, 哀牢山大样地单纯的空间结构和单纯的环境因子分别解释了群落物种组成变异的47.2%和7.1%, 二者共同解释了8.3%, 未解释部分为37.5%, 即单纯的空间结构解释了哀牢山大样地群落物种组成47.2%的变异, 而单纯的环境因子与环境的空间结构的联合效应仅解释了群落物种组成15.4%的变异(图2a)。相比之下, 哀牢山公里网格样地单纯的空间结构解释率为1.4%, 单纯的环境因子解释了4.2%, 二者共同解释了7.1%, 未解释部分为87.3%, 即单纯的空间结构仅能解释哀牢山公里网格样地物种组成变异的1.4%, 单纯的环境因子与环境的空间结构的联合效应可解释11.3%(图2b)。

2.3 林分结构、环境和空间结构在局域和区域尺度上对群落物种组成变化的相对贡献

加入林分结构后, 哀牢山大样地和公里网格样地变差分解结果的未解释部分均有所下降, 哀牢山大样地未解释部分由37.5%下降到31.6%(图2c); 公里网格样地未解释部分则由87.3%下降到76.5%(图2d)。由于纳入分析的林分结构为主要反映光的可利用性的相关参数, 因此林分结构所解释的部分与环境因子同属于环境部分, 所以哀牢山大样地物种组成变异由单纯的空间结构解释了30.3%, 由单纯的环境与环境的空间结构共同解释了41.0%(图2c)。哀牢山公里网格样地物种组成的变异可由单纯的空间结构解释2.3%, 由单纯的环境与环境的空间结构共同解释23.0%(图2d)。

利用层次分割的方法获取单个解释变量的相对贡献率, 结果表明, 哀牢山大样地和公里网格样

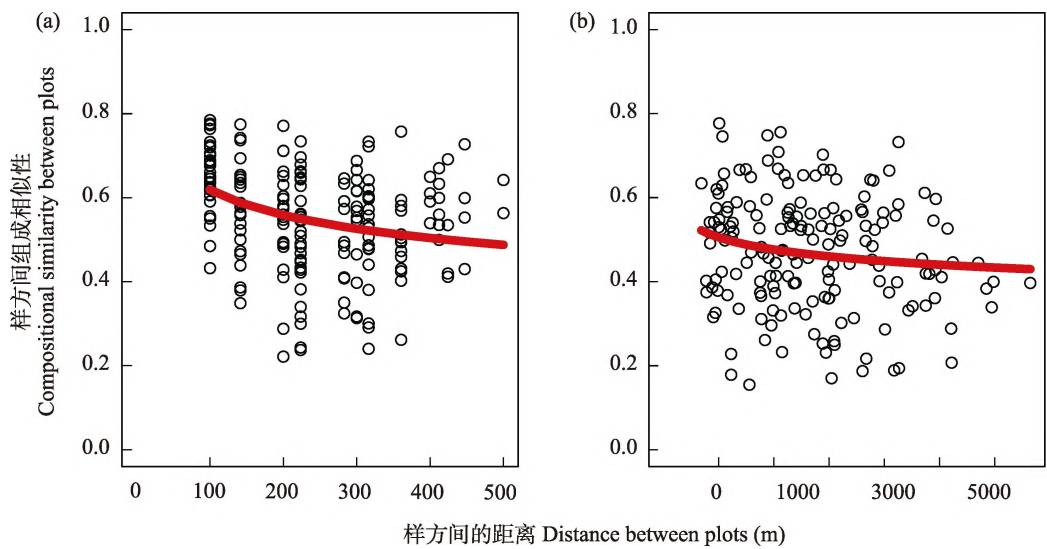


图1 样地间物种组成相似性的距离衰减图。(a)由哀牢山亚热带中山湿性常绿阔叶林20 ha森林动态样地划分成的20个1 ha样地; (b)哀牢山20 ha样地周围按公里网格设置的19个1 ha森林动态样地。
Fig. 1 Distance decay of species compositional similarity between plots. (a) 20 1-ha plots divided by the 20 ha subtropical mid-mountain moist evergreen broad-leaved forest dynamics plot in Ailao Mountains; (b) 19 1-ha forest dynamics plots established among grids of 1 km² near the 20 ha forest dynamics plot in Ailao Mountains.

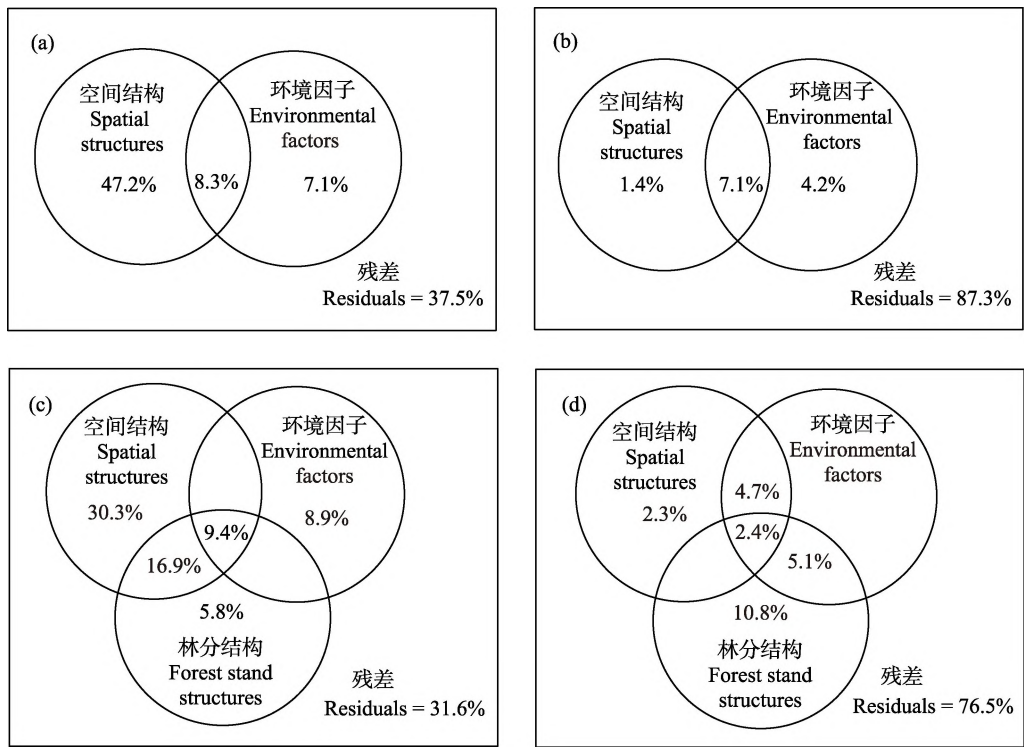


图2 由哀牢山亚热带中山湿性常绿阔叶林20 ha森林动态样地划分成的20个1 ha样地和哀牢山20 ha样地周围按公里网格设置的19个1 ha森林动态样地的空间结构、环境因子变差分解(a、b)及空间结构、环境因子和林分结构变差分解(c、d) Venn图(< 0的部分不显示)
Fig. 2 The Venn diagram of variation partitioning explained by spatial structures and environmental factors (a, b) and by spatial structures, environmental factors and forest stand structures (c, d) of 20 1-ha plots divided by the 20 ha subtropical mid-mountain moist evergreen broad-leaved forest dynamics plot in Ailao Mountains and 19 1-ha forest dynamics plots established among grids of 1 km² near the 20 ha forest dynamics plot in Ailao Mountains (values < 0 not shown)

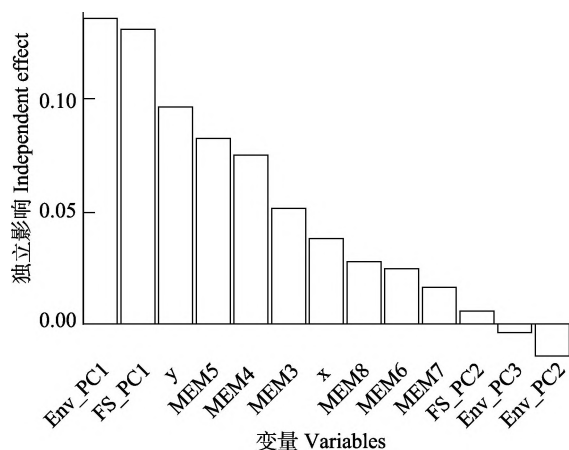


图3 通过 *rdacca.hp* 解析由哀牢山亚热带中山湿性常绿阔叶林 20 ha 森林动态样地划分成的 20 个 1 ha 样地空间结构、环境因子和林分结构各变量的相对重要性。FS_PC1、FS_PC2 分别代表林分结构的第一主成分和第二主成分; Env_PC1、Env_PC2、Env_PC3 分别代表地形环境因子的第一至第三主成分; MEM3、MEM4、MEM5、MEM6、MEM8、x、y 代表空间结构, 其中, x 和 y 为空间结构的线性趋势。

Fig. 3 The relative importance of individual variables of spatial structures, environmental factors and forest stand structures in 20 1-ha plots divided by the 20 ha subtropical mid-mountain moist evergreen broad-leaved forest dynamics plot in Ailao Mountains by *rdacca.hp*. FS_PC1 and FS_PC2 represent the first and the second principal components of forest stand structures, respectively. Env_PC1, Env_PC2 and Env_PC3 represent the first, the second and the third principal components of topographic environmental factors, respectively. MEM3, MEM4, MEM5, MEM6, MEM8, x and y represent the spatial structures, where, x and y are linear trends of spatial structures.

地林分结构第一主成分(FS_PC1)排在前两位。对哀牢山大样地而言, 解释率最高的是环境因子的第一主成分(Env_PC1), 为20.4%, 其次是FS_PC1, 为19.7% (图3)。而公里网格样地单个解释变量贡献率最高的是FS_PC1, 为53.1%; 其次为环境因子的第三主成分(Env_PC3), 为22.7% (图4)。

3 讨论

未加入林分结构时, 局域尺度上物种组成的绝大部分变异由单纯的空间结构(解释率为47.2%)驱动, 这可能是由于扩散限制产生了独立于环境变化的空间自相关结构(De Cáceres et al, 2012)。单纯的空间结构除了能在一定程度上反映中性过程外, 还可能包含一些未测量环境变量的空间结构 (Legendre et al, 2009; Dray et al, 2012)。而区域尺度上, 物种组成的绝大部分变异来自环境因子及环境

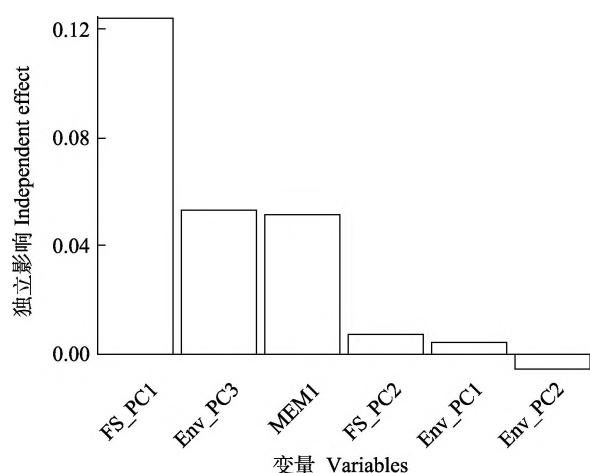


图4 通过 *rdacca.hp* 解析哀牢山 20 ha 森林动态样地周围按公里网格设置的 19 个 1 ha 森林动态样地空间结构、环境因子和林分结构各变量的相对重要性。FS_PC1、FS_PC2 分别代表林分结构的第一主成分和第二主成分; Env_PC1、Env_PC2、Env_PC3 分别代表地形环境因子的第一至第三主成分; MEM1 代表空间结构。

Fig. 4 The relative importance of individual variables of spatial structures, environmental factors and forest stand structures in 19 1-ha forest dynamics plots established among grids of 1 km² near the 20 ha forest dynamics plot in Ailao Mountains by *rdacca.hp*. FS_PC1 and FS_PC2 represent the first and the second principal components of forest stand structures, respectively. Env_PC1, Env_PC2 and Env_PC3 represent the first, the second and the third principal components of environmental factors, respectively. MEM1 represents the spatial structures.

因子的空间结构(解释率为11.3%), 支持生态位理论的环境控制假说, 即物种通过环境过滤这一确定性过程而被选择进入群落(Page & Shanker, 2018)。未考虑林分结构作为解释变量之前, 局域和区域尺度上的结果与之前的研究结果类似(Page & Shanker, 2018)。然而, 环境过滤的存在并不与中性过程发生矛盾(Legendre et al, 2005), 重点在于检验这两个过程在驱动不同群落物种组成变异中的相对重要性(陈圣宾等, 2010; Page & Shanker, 2018)。

对于环境因子, 与很多基于大型森林动态样地的研究相同, 本研究采用的主要是易于获得的地形数据 (Legendre et al, 2009; De Cáceres et al, 2012), 但地形不是光或温度等直接的环境变量(De Cáceres et al, 2012), 而是代表土壤湿度和小气候条件的一个间接变量, 综合表征了生境的整体质量(Legendre et al, 2009; Dray et al, 2012)。与环境因子有关的部分空间结构可以通过地形变量反映出来, 但不一定全部反映出来, 一些未观测的具有空间结构的环境

变量和群落动态的空间结构效应都可能影响单纯的空间结构部分(Jones et al, 2008; Legendre et al, 2009)。而已有研究指出, 增加土壤数据作为环境因子将可能改变生态位过程和中性过程对群落物种组成变异的相对重要性(Chang et al, 2013)。因此, 在之后的研究中可以考虑测量土壤变量, 将其纳入环境因子进行分析。值得注意的是, 本研究针对的是胸径在10 cm以上的树种, 而中性过程对于小径级树种作用更大(Asefa et al, 2019), 如果考虑更多小径级树种, 环境过滤和中性过程的相对重要性结果也可能不同。

加入表征光环境的林分结构后, 将进一步加强对环境过滤的解析。在局域尺度上, 林分结构与环境因子累计贡献了41.0%的解释率, 在区域尺度上, 林分结构与环境因子累计贡献了23.0%的解释率, 局域和区域尺度均表现为环境过滤占主导。从局域到区域尺度, 单纯的空间结构解释率急剧下降至可以忽略的程度, 环境过滤作用也有明显下降, 这主要是因为局域尺度更容易受随机过程的影响, 而区域尺度则是确定性过程占主导(Ruokolainen et al, 2009; Page & Shanker, 2018)。然而, 从局域到区域尺度, 相对于空间结构, 环境过滤的重要性则明显增强, 这表明加入表征光环境的林分结构参数可以更好地解析环境过滤的相对重要性。采用层次分割法可以有效解析出具共线性的解释变量的相对重要性, 在局域和区域尺度, 指示光的可利用性的林分结构第一主成分对物种组成变异的解释率排名在前两位, 进一步说明林分结构在群落物种组成变异中具有重要作用。

林分结构的加入进一步填补了空间结构和环境因子中未解释的部分, 并且将原本被认为是环境或是空间单独解释的部分, 解析为与林分结构共同解释的部分, 这反映了林分结构所表征的光环境具有明显的过滤作用, 并且林分结构仍然是一种具有空间结构的环境因子。冠层可以截取进入森林群落的光(Binkley et al, 2010; Ali, 2019), 不同的冠层结构调控着林下光的可利用性, 通过不同的遮阴效应影响着冠层以下个体的物种组成(Matsuo et al, 2021), 进而驱动群落物种组成的变异。以往的研究也发现林分结构与物种组成具有较强的相关性(Hardiman et al, 2011; Fotis et al, 2018; Zhang et al,

2022)。因此, 冠层下方光的可利用性和光环境的异质性调控着除冠层个体以外的群落物种组成变异格局(Tateno & Takeda, 2003; Meyer et al, 2019; Yi et al, 2022)。另外, 林分结构会受地形因子的影响, 从而产生林分结构与环境因子的共同解释部分。而且林分结构除了表征林下光环境, 也可能表征土壤水分和其他营养物质(Zhang et al, 2015)。

区域尺度物种组成的未解释部分比较高, 可能是公里网格样地涉及部分山顶苔藓矮林, 物种组成相对大样地更为复杂, 环境异质性也更高。纳入林分结构参数后, 区域尺度物种组成解释率提高了10.8%, 但仍有相当一部分的变异未被解释(76.5%), 这可能是由于本研究纳入分析的环境因子和林分结构参数未能成功解析群落组成背后的生态过程, 推测可能一些本研究未考虑的生态学过程(如物种间的相互作用、生态漂变等)是导致群落物种组成差异的潜在驱动力(牛克昌等, 2009), 这部分也可能包含了随机过程, 或是一些本研究中未观测到的非空间结构属性的生物与非生物因子未纳入考虑(De Cáceres et al, 2012; Chang et al, 2013)。

不论是否考虑林分结构作为解释变量, 单纯的空间结构对区域尺度物种组成变异的解释率都较低, 但这并不代表区域尺度不存在扩散限制, 可能是我们采用的空间结构变量无法解释区域尺度扩散限制所产生的空间结构。本研究中区域尺度上的样地之间相距较远, 最近为430 m, 最远为6,647 m, 群落物种组成的空间自相关较弱, 因此本研究所采用的主要解释空间自相关的空间结构变量对区域尺度物种组成变异的解释率较低。物种组成相似性的距离衰减曲线可以证明区域尺度也存在扩散限制, 从而导致物种组成相似性随空间距离增加而降低的趋势。由于扩散限制和环境过滤之间的相互作用过于复杂, 而变差分解的方法存在一定缺陷, 可能无法完全解析二者的相对重要性(Smith & Lundholm, 2010)。

本研究针对同一类森林生态系统, 即亚热带中山湿性常绿阔叶林, 分别从局域和区域尺度解析环境、空间和林分结构对物种组成变异的驱动效应, 发现表征光的可利用性的林分结构对调控物种组成具有重要作用, 今后的研究应进一步探讨林分结构通过调控光环境进而驱动物种组成变异

的机制。

ORCID

姚志良  <https://orcid.org/0000-0002-8627-674X>

王彬  <https://orcid.org/0000-0002-3888-859X>

邓云  <https://orcid.org/0000-0001-9781-143X>

张志明  <https://orcid.org/0000-0002-8037-0559>

林露湘  <https://orcid.org/0000-0003-2727-0871>

参考文献

- Ali A (2019) Forest stand structure and functioning: Current knowledge and future challenges. *Ecological Indicators*, 98, 665–677.
- Asefa M, Brown C, Cao M, Zhang GC, Ci XQ, Sha LQ, Li J, Lin LX, Yang J (2019) Contrasting effects of space and environment on functional and phylogenetic dissimilarity in a tropical forest. *Journal of Plant Ecology*, 12, 314–326.
- Baselga A, Orme CDL (2012) betapart: An R package for the study of beta diversity. *Methods in Ecology and Evolution*, 3, 808–812.
- Binkley D, Stape JL, Bauerle WL, Ryan MG (2010) Explaining growth of individual trees: Light interception and efficiency of light use by *Eucalyptus* at four sites in Brazil. *Forest Ecology and Management*, 259, 1704–1713.
- Blanchet FG, Legendre P, Borcard D (2008) Forward selection of explanatory variables. *Ecology*, 89, 2623–2632.
- Borcard D, Legendre P (2002) All-scale spatial analysis of ecological data by means of principal coordinates of neighbour matrices. *Ecological Modelling*, 153, 51–68.
- Borcard D, Legendre P, Avois-Jacquet C, Tuomisto H (2004) Dissecting the spatial structure of ecological data at multiple scales. *Ecology*, 85, 1826–1832.
- Brown C, Burslem DF, Illian JB, Bao L, Brockelman W, Cao M, Chang LW, Dattaraja HS, Davies S, Gunatilleke CV, Gunatilleke IA, Huang J, Kassim AR, Lafrankie JV, Lian J, Lin L, Ma K, Mi X, Nathalang A, Noor S, Ong P, Sukumar R, Su SH, Sun IF, Suresh HS, Tan S, Thompson J, Uriarte M, Valencia R, Yap SL, Ye W, Law R (2013) Multispecies coexistence of trees in tropical forests: Spatial signals of topographic niche differentiation increase with environmental heterogeneity. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 280, 20130502.
- Chang LW, Zeleny D, Li CF, Chiu ST, Hsieh CF (2013) Better environmental data may reverse conclusions about niche- and dispersal-based processes in community assembly. *Ecology*, 94, 2145–2151.
- Chase JM, Myers JA (2011) Disentangling the importance of ecological niches from stochastic processes across scales. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 366, 2351–2363.
- Chave J, Leigh EG Jr (2002) A spatially explicit neutral model of beta-diversity in tropical forests. *Theoretical Population Biology*, 62, 153–168.
- Chen SB, Ouyang ZY, Xu WH, Xiao Y (2010) A review of beta diversity studies. *Biodiversity Science*, 18, 323–335. (in Chinese with English abstract) [陈圣宾, 欧阳志云, 徐卫华, 肖隰 (2010) Beta多样性研究进展. *生物多样性*, 18, 323–335.]
- Condit R, Hubbel SP, Forster FB (1998) *Tropical Forest Census Plots: Methods and Results from Barro Colorado Island, Panama and a Comparison with Other Plots*. Springer, New York.
- Condit R, Pitman N, Leigh EG Jr, Chave J, Terborgh J, Foster RB, Núñez P, Aguilar S, Valencia R, Villa G, Muller-Landau HC, Losos E, Hubbell SP (2002) Beta-diversity in tropical forest trees. *Science*, 295, 666–669.
- De Cáceres M, Legendre P, Valencia R, Cao M, Chang LW, Chuyong G, Condit R, Hao Z, Hsieh CF, Hubbell S, Kenfack D, Ma K, Mi X, Supardi Noor MN, Kassim AR, Ren H, Su SH, Sun IF, Thomas D, Ye W, He F (2012) The variation of tree beta diversity across a global network of forest plots. *Global Ecology and Biogeography*, 21, 1191–1202.
- Drake JB, Knox RG, Dubayah RO, Clark DB, Condit R, Blair JB, Hofton M (2003) Above-ground biomass estimation in closed canopy neotropical forests using lidar remote sensing: Factors affecting the generality of relationships. *Global Ecology & Biogeography*, 12, 147–159.
- Dray S, Blanchet FG, Borcard D, Clappe S, Guénard G, Jombart T, Larocque G, Legendre P, Madi N, Wagner H (2021) adespatial: Multivariate Multiscale Spatial Analysis. R package version 0.3–14. <https://CRAN.R-project.org/package=adespatial/>. (accessed on 2021-04-07)
- Dray S, Péliissier R, Couteron P, Fortin MJ, Legendre P, Peres-Neto PR, Bellier E, Bivand R, Blanchet FG, De Cáceres M, Dufour AB, Heegaard E, Jombart T, Munoz F, Oksanen J, Thioulouse J, Wagner HH (2012) Community ecology in the age of multivariate multiscale spatial analysis. *Ecological Monographs*, 82, 257–275.
- Fang JY, Wang XP, Tang ZY (2009) Local and regional processes control species richness of plant communities: The species pool hypothesis. *Biodiversity Science*, 17, 605–612. (in Chinese with English abstract) [方精云, 王襄平, 唐志尧 (2009) 局域和区域过程共同控制着群落的物种多样性: 种库假说. *生物多样性*, 17, 605–612.]
- Fotis AT, Morin TH, Fahey RT, Hardiman BS, Bohrer G, Curtis PS (2018) Forest structure in space and time: Biotic and abiotic determinants of canopy complexity and their effects on net primary productivity. *Agricultural and Forest Meteorology*, 250/251, 181–191.
- Francois H, Julie J, Sebastien L, Jeremy M (2020) FactoMineR: Multivariate Exploratory Data Analysis and Data Mining. R package version 2.4. <https://CRAN.R-project.org/package=FactoMineR/>. (accessed on 2020-12-11)

- Gentry AH (1988) Changes in plant community diversity and floristic composition on environmental and geographical gradients. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 75, 1–34.
- Gilbert B, Lechowicz MJ (2004) Neutrality, niches, and dispersal in a temperate forest understory. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 101, 7651–7656.
- Gómez-Rodríguez C, Baselga A (2018) Variation among European beetle taxa in patterns of distance decay of similarity suggests a major role of dispersal processes. *Ecography*, 41, 1825–1834.
- Gravel D, Canham CD, Beaudet M, Messier C (2006) Reconciling niche and neutrality: The continuum hypothesis. *Ecology Letters*, 9, 399–409.
- Guo QH, Hu TY, Ma Q, Xu KX, Yang QL, Sun QH, Li YM, Su YJ (2020) Advances for the new remote sensing technology in ecosystem ecology research. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 44, 418–435. (in Chinese with English abstract) [郭庆华, 胡天宇, 马勤, 徐可心, 杨秋丽, 孙千惠, 李玉美, 苏艳军 (2020) 新一代遥感技术助力生态系统生态学研究. *植物生态学报*, 44, 418–435.]
- Hardiman BS, Bohrer G, Gough CM, Vogel CS, Curtis PS (2011) The role of canopy structural complexity in wood net primary production of a maturing northern deciduous forest. *Ecology*, 92, 1818–1827.
- Hubbell SP (2001) *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*. Princeton University Press, Princeton.
- Ishii HT, Tanabe S, Hiura T (2004) Exploring the relationships among canopy structure, stand productivity, and biodiversity of temperate forest ecosystems. *Forest Science*, 50, 342–355.
- Jones MM, Tuomisto H, Borcard D, Legendre P, Clark DB, Olivas PC (2008) Explaining variation in tropical plant community composition: Influence of environmental and spatial data quality. *Oecologia*, 155, 593–604.
- Lai JS, Zou Y, Zhang JL, Peres-Neto PR (2022) Generalizing hierarchical and variation partitioning in multiple regression and canonical analyses using the *rdacca.hp* R package. *Methods in Ecology and Evolution*, 13, 782–788.
- Laliberté E, Paquette A, Legendre P, Bouchard A (2009) Assessing the scale-specific importance of niches and other spatial processes on beta diversity: A case study from a temperate forest. *Oecologia*, 159, 377–388.
- Lefsky MA, Cohen WB, Parker GG, Harding DJ (2002) Lidar remote sensing for ecosystem studies. *BioScience*, 52, 19–30.
- Legendre P, Borcard D, Peres-Neto PR (2005) Analyzing beta diversity: Partitioning the spatial variation of community composition data. *Ecological Monographs*, 75, 435–450.
- Legendre P, Mi XC, Ren HB, Ma KP, Yu MJ, Sun IF, He FL (2009) Partitioning beta diversity in a subtropical broad-leaved forest of China. *Ecology*, 90, 663–674.
- Levine JM, Murrell DJ (2003) The community-level consequences of seed dispersal patterns. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 34, 549–574.
- Matsuo T, Martínez-Ramos M, Bongers F, van der Sande MT, Poorter L (2021) Forest structure drives changes in light heterogeneity during tropical secondary forest succession. *Journal of Ecology*, 109, 2871–2884.
- Meyer L, Diniz - Filho JAF, Lohmann LG, Hortal J, Barreto E, Rangel T, Kissling WD, Pither J (2019) Canopy height explains species richness in the largest clade of neotropical lianas. *Global Ecology and Biogeography*, 29, 26–37.
- Myers JA, Chase JM, Jiménez I, Jørgensen PM, Araujo-Murakami A, Paniagua-Zambrana N, Seidel R (2013) Beta-diversity in temperate and tropical forests reflects dissimilar mechanisms of community assembly. *Ecology Letters*, 16, 151–157.
- Nekola JC, McGill BJ (2014) Scale dependency in the functional form of the distance decay relationship. *Ecography*, 37, 309–320.
- Niu KC, Liu YN, Shen ZH, He FL, Fang JY (2009) Community assembly: The relative importance of neutral theory and niche theory. *Biodiversity Science*, 17, 579–593. (in Chinese with English abstract) [牛克昌, 刘泽宁, 沈泽昊, 何芳良, 方精云 (2009) 群落构建的中性理论和生态位理论. *生物多样性*, 17, 579–593.]
- Oksanen J, Blanchet FG, Friendly M, Kindt R, Legendre P, McGlinn D, Minchin PR, O'Hara RB, Simpson GL, Solymos P, Stevens MHH, Szoecs E, Wagner H (2020) *vegan: Community Ecology Package*. R packages version 2.5–7. <https://CRAN.R-project.org/package=vegan/>. (accessed on 2020-11-28)
- Page NV, Shanker K (2018) Environment and dispersal influence changes in species composition at different scales in woody plants of the Western Ghats, India. *Journal of Vegetation Science*, 29, 74–83.
- Qian H, Ricklefs RE (2007) A latitudinal gradient in large-scale beta diversity for vascular plants in North America. *Ecology Letters*, 10, 737–744.
- Qiu XZ, Xie SC (1998) *Study on the Forest Ecosystem in Ailao Mountains, Yunnan, China*. Yunnan Science and Technology Press, Kunming. (in Chinese) [邱学忠, 谢寿昌 (1998) 哀牢山森林生态系统研究. 云南科技出版社, 昆明.]
- R Core Team (2021) *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna. <https://www.R-project.org/>. (accessed on 2021-08-10)
- Ricklefs RE (1987) Community diversity: Relative roles of local and regional processes. *Science*, 235, 167–171.
- Ruokolainen L, Ranta E, Kaitala V, Fowler MS (2009) When can we distinguish between neutral and non-neutral processes in community dynamics under ecological drift? *Ecology Letters*, 12, 909–919.
- Seidler TG, Plotkin JB (2006) Seed dispersal and spatial pattern in tropical trees. *PLoS Biology*, 4, e344.

- Smith TW, Lundholm JT (2010) Variation partitioning as a tool to distinguish between niche and neutral processes. *Ecography*, 33, 648–655.
- Soininen J, McDonald R, Hillebrand H (2007) The distance decay of similarity in ecological communities. *Ecography*, 30, 3–12.
- Steinbauer MJ, Dolos K, Reineking B, Beierkuhnlein C (2012) Current measures for distance decay in similarity of species composition are influenced by study extent and grain size. *Global Ecology and Biogeography*, 21, 1203–1212.
- Tateno R, Takeda H (2003) Forest structure and tree species distribution in relation to topography-mediated heterogeneity of soil nitrogen and light at the forest floor. *Ecological Research*, 18, 559–571.
- Thom D, Taylor AR, Seidl R, Thuiller W, Wang J, Robideau M, Keeton WS (2021) Forest structure, not climate, is the primary driver of functional diversity in northeastern North America. *Science of the Total Environment*, 762, 143070.
- Toledo M, Poorter L, Peña-Claros M, Alarcón A, Balcázar J, Chuvina J, Leño C, Licona JC, ter Steege H, Bongers F (2011) Patterns and determinants of floristic variation across lowland forests of Bolivia. *Biotropica*, 43, 405–413.
- Tuomisto H, Ruokolainen K, Yli-Halla M (2003) Dispersal, environment, and floristic variation of western Amazonian forests. *Science*, 299, 241–244.
- Vellend M (2010) Conceptual synthesis in community ecology. *The Quarterly Review of Biology*, 85, 183–206.
- Wen HD, Lin LX, Yang J, Hu YH, Cao M, Liu YH, Lu ZY, Xie YN (2018) Species composition and community structure of a 20 hm² plot of mid-mountain moist evergreen broad-leaved forest on the Mts. Ailaoshan, Yunnan Province, China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 42, 419–429. (in Chinese with English abstract) [温韩东, 林露湘, 杨洁, 胡跃华, 曹敏, 刘玉洪, 鲁志云, 谢有能 (2018) 云南哀牢山中山湿性常绿阔叶林20 hm²动态样地的物种组成与群落结构. *植物生态学报*, 42, 419–429.]
- Whittaker RH (1956) *Vegetation of the Great Smoky Mountains*. *Ecological Monographs*, 26, 1–69.
- Yao ZL, Wen HD, Deng Y, Cao M, Lin LX (2020) Driving forces underlying the beta diversity of tree species in subtropical mid-mountain moist evergreen broad-leaved forests in Ailao Mountains. *Biodiversity Science*, 28, 445–454. (in Chinese with English abstract) [姚志良, 温韩东, 邓云, 曹敏, 林露湘 (2020) 哀牢山亚热带中山湿性常绿阔叶林树种beta多样性格局形成的驱动力. *生物多样性*, 28, 445–454.]
- Yi X, Wang N, Ren H, Yu J, Hu T, Su Y, Mi X, Guo Q, Ma K (2022) From canopy complementarity to asymmetric competition: The negative relationship between structural diversity and productivity during succession. *Journal of Ecology*, 110, 457–465.
- Yu F, Wang T, Groen TA, Skidmore AK, Yang X, Geng Y, Ma K (2015) Multi-scale comparison of topographic complexity indices in relation to plant species richness. *Ecological Complexity*, 22, 93–101.
- Zhang J, Huang S, He F (2015) Half-century evidence from western Canada shows forest dynamics are primarily driven by competition followed by climate. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 112, 4009–4014.
- Zhang J, Zhang ZC, Lutz JA, Chu CJ, Hu JB, Shen GC, Li BH, Yang QS, Lian JY, Zhang MH, Wang XH, Ye WH, He FL (2022) Drone-acquired data reveal the importance of forest canopy structure in predicting tree diversity. *Forest Ecology and Management*, 505, 119945.
- Zhou CY, Wang B, Deng Y, Wu JJ, Cao M, Lin LX (2020) Canopy structure is an important factor driving local-scale woody plant functional beta diversity. *Biodiversity Science*, 28, 1546–1557. (in Chinese with English abstract) [周昌艳, 王彬, 邓云, 乌俊杰, 曹敏, 林露湘 (2020) 林冠结构是局域尺度木本植物功能性状beta多样性形成的重要驱动力. *生物多样性*, 28, 1546–1557.]
- Zhu H (2021) *Vegetation geography of evergreen broad-leaved forests in Yunnan, southwestern China*. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 45, 224–241. (in Chinese with English abstract) [朱华 (2021) 云南常绿阔叶林的植被地理研究. *植物生态学报*, 45, 224–241.]

(责任编辑: 储诚进 责任编辑: 黄祥忠)

附录 Supplementary Material

附录1 哀牢山样地机载激光雷达点云剖面示意图

Appendix 1 Diagram of airborne lidar point clouds profile in Ailao Mountain plots
<https://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2022139-1.pdf>

附录2 本研究测定的林分结构参数基本信息

Appendix 2 Basic information on the parameters of forest stand structure measured in this study
<https://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2022139-2.pdf>

杨欣等: 亚热带常绿阔叶林林分结构对物种组成变异的驱动作用: 从局域到区域尺度

附录3 由哀牢山亚热带中山湿性常绿阔叶林20 ha森林动态样地划分成的20个1 ha样地林分结构参数在前两个主成分上的载荷

Appendix 3 Loadings of forest stand structural parameters on the first two principal components in the 20 1-ha plots divided by the 20 ha subtropical mid-mountain moist evergreen broad-leaved forest dynamics plot in Ailao Mountains
<https://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2022139-3.pdf>

附录4 哀牢山20 ha动态样地周围按公里网格设置的19个1 ha森林动态样地林分结构参数在前两个主成分上的载荷

Appendix 4 Loadings of forest stand structural parameters on the first two principal components in 19 1-ha forest dynamics plots established among grids of 1 km² near the 20 ha forest dynamics plot in Ailao Mountains
<https://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2022139-4.pdf>

附录5 由哀牢山亚热带中山湿性常绿阔叶林20 ha森林动态样地划分成的20个1 ha样地树种名录

Appendix 5 Tree species list of the 20 1-ha plots divided by the 20 ha subtropical mid-mountain moist evergreen broad-leaved forest dynamics plot in Ailao Mountains
<https://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2022139-5.pdf>

附录6 哀牢山20 ha动态样地周围按公里网格设置的19个1 ha森林动态样地树种名录

Appendix 6 Tree species list of 19 1-ha forest dynamics plots established among grids of 1 km² near the 20 ha forest dynamics plot in Ailao Mountains
<https://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2022139-6.pdf>

附录7 由哀牢山亚热带中山湿性常绿阔叶林20 ha森林动态样地划分成的20个1 ha样地群落组成

Appendix 7 Community composition of 20 1-ha plots divided by the 20 ha subtropical mid-mountain moist evergreen broad-leaved forest dynamics plot in Ailao Mountains
<https://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2022139-7.pdf>

附录8 哀牢山20 ha动态样地周围按公里网格设置的19个1 ha森林动态样地群落组成

Appendix 8 Community composition of 19 1-ha forest dynamics plots established among grids of 1 km² near the 20 ha forest dynamics plot in Ailao Mountains
<https://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2022139-8.pdf>