



•研究报告• 纪念中国森林生物多样性监测网络建立20周年专辑

西双版纳热带季节雨林木本植物的beta多样性：空间、环境与林分结构的作用

施国杉¹, 刘峰², 曹光宏³, 陈典³, 夏尚文¹, 邓云^{1,4}, 王彬⁵, 杨效东¹, 林露湘^{1,4*}

1. 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; 2. 云南省林业和草原科学院, 昆明 650204; 3. 纳板河流域国家级自然保护区管理局, 云南景洪 666100; 4. 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; 5. 云南大学生态与环境学院, 昆明 650504

摘要: Beta多样性能够度量物种组成的时空变化格局, 其驱动因子(例如空间与环境)一直是生态研究的热点之一。然而, 林分结构作为森林群落重要的特征参数, 其对木本植物beta多样性的驱动作用还知之甚少。本研究以云南纳板河热带季节雨林 20 ha动态样地的木本植物为研究对象, 在不同取样尺度将beta多样性分解为物种周转组分和物种丰富度差异组分, 通过基于距离矩阵的多元回归分析和方差分解, 解析空间、环境和林分结构在beta多样性及其两个组分格局形成中的相对作用。结果表明: (1) Beta多样性、物种周转组分和物种丰富度差异组分随取样尺度的增大而减小, 物种周转组分始终在beta多样性构成中占主导部分。(2)环境距离对beta多样性和物种周转组分具有相对较高的解释率, 随着取样尺度增大, 单纯的环境距离对beta多样性的解释率从8.8%增长到23.9%, 对物种周转组分的解释率从5.1%增长到26.5%; 而环境距离对物种丰富度差异组分几乎没有作用。(3)不同取样尺度林分结构距离对beta多样性均具有相对较高的解释率(11.3%–25.1%), 并且对物种周转组分和物种丰富度差异组分始终保持一定的解释率。同时, 无论是否包含林分结构距离作为解释变量, 单纯的空间距离对beta多样性及其两个组分的解释率都很低。本研究支持环境过滤对beta多样性和物种周转组分的相对重要性随着取样尺度的增大而增大的观点, 同时发现扩散限制在局域尺度beta多样性格局形成中的作用却十分有限。本研究进一步揭示了能够指示光的可利用性和异质性的林分结构, 与地形、土壤等其他环境因子一样, 也是beta多样性格局形成的重要驱动力, 建议未来深入研究林分结构在木本植物多样性格局形成中的作用机制。

关键词: 物种周转组分; 物种丰富度差异组分; 环境过滤; 扩散限制; 方差分解; 取样尺度

施国杉, 刘峰, 曹光宏, 陈典, 夏尚文, 邓云, 王彬, 杨效东, 林露湘 (2024) 西双版纳热带季节雨林木本植物的beta多样性: 空间、环境与林分结构的作用. 生物多样性, 32, 24285. doi: 10.17520/biods.2024285; cstr: 32101.14.biods.2024285.

Shi GS, Liu F, Cao GH, Chen D, Xia SW, Deng Y, Wang B, Yang XD, Lin LX (2024) Beta diversity of woody plants in a tropical seasonal rainforest at Xishuangbanna: Roles of space, environment, and forest stand structure. Biodiversity Science, 32, 24285. doi: 10.17520/biods.2024285; cstr: 32101.14.biods.2024285.

Beta diversity of woody plants in a tropical seasonal rainforest at Xishuangbanna: Roles of space, environment, and forest stand structure

Guoshan Shi¹, Feng Liu², Guanghong Cao³, Dian Chen³, Shangwen Xia¹, Yun Deng^{1,4}, Bin Wang⁵, Xiaodong Yang¹, Luxiang Lin^{1,4*}

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

2 Yunnan Academy of Forestry and Grassland, Kunming 650204, China

3 Administration Bureau of Naban River Watershed National Nature Reserve, Jinghong, Yunnan 666100, China

收稿日期 Received: 2024-07-01; 接受日期 Accepted: 2024-10-15

基金项目: 国家自然科学基金云南省联合基金(U1902203)、中国科学院战略性先导科技专项(B类) (XDB31030000)和国家自然科学基金委员会与联合国环境规划署合作研究项目(42061144005) Supported by the National Science Foundation of China-Yunnan Province (U1902203), the Strategic Priority Research Program of Chinese Academy of Sciences (XDB31030000), and NSFC China-UNEP Grant (42061144005)

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: linluxa@xtbg.ac.cn

ABSTRACT

Aims: Beta diversity measures the pattern of spatial and temporal changes in species composition. The factors driving beta diversity, such as spatial distance and environment conditions, are key topics in ecological research. However, as an important characteristic parameter of forest community, the driving effect of forest stand structure in shaping woody plants beta diversity remains largely unexplored. This study aims to address the contribution of forest stand structure, alongside space and environment, to beta diversity and its components.

Methods: Focusing on woody plants in the 20 ha tropical seasonal rainforest dynamics plot in Nabanhe, Yunnan, this study decomposed beta diversity into two components: Species turnover and species richness difference, across different sampling scales. By using multivariate regression based on distance matrices and variance partitioning, we revealed the relative contributions of spatial, environmental, and forest stand structure factors in shaping beta diversity and its two components.

Results: The results showed that: (1) beta diversity and its species turnover component and species richness difference component decreased with the increase increasing sampling scale, with species turnover consistently dominating beta diversity. (2) Environmental distance had a relatively high explanatory power for beta diversity and its species turnover component, with its influence increasing from 8.8% to 23.9% for beta diversity and from 5.1% to 26.5% for species turnover as the sampling scale expanded. However, environmental distance had little effect on species richness difference component. (3) Forest stand structure demonstrated relatively high explanatory power for beta diversity (11.3%–25.1%) and maintained a certain degree of explanatory power for both species turnover component and species richness difference component across all scales. At the same time, pure spatial distance, whether or not stand structure was included, had a low explanatory power for beta diversity and its components.

Conclusion: This study supports the viewpoint that the relative importance of environmental filtering in beta diversity, particularly the species turnover component, increases with sampling scale. In contrast, dispersal limitation plays a limited role at local scales. This study further reveals that forest stand structure indicating the light availability and heterogeneity is also an important driving force for beta diversity, similar to environmental factors such as topography and soil. Future research should focus on elucidating the mechanisms by which stand structure influence woody plant beta diversity in the future.

Key words: species turnover component; species richness difference component; environmental filtering; dispersal limitation; variation partitioning; sampling scales

Beta多样性表征某个区域内不同群落间的物种组成变化(Whittaker, 1960), 其格局成因一直是生态研究的热点之一(Anderson et al, 2011)。探究beta多样性格局的方法主要通过典范分析(canonical analysis)和方差分解(variation partitioning)或基于距离矩阵的多元回归分析(multivariate regression based on distance matrix, MRM)和方差分解, 将beta多样性(相异性或相似性)划分为环境变量和空间变量解释的部分, 由各个变量对物种组成变化的解释力度来反映环境过滤和扩散限制的作用大小(Legendre et al, 2005; Chang et al, 2013), 并进一步探究环境过滤和扩散限制对beta多样性格局形成的驱动机制(Duivenvoorden et al, 2002; Legendre et al, 2009; 姚志良等, 2020)。

目前, 生态学家们普遍形成一个共识, 即群落物种组成变化是由环境过滤、生物相互作用和扩散

限制等多种生态过程共同决定的(Whittaker et al, 2001; Jones et al, 2008; Legendre et al, 2009; 陈圣宾等, 2010; Catano et al, 2017)。局域尺度上, 环境异质性塑造了群落中物种的环境生态位空间, 并筛选适合的物种进入群落中(HilleRisLambers et al, 2012)。物种的扩散能力则受到空间距离和物种本身传播方式的影响, 因此群落间物种组成的差异也会受到群落间空间距离远近的影响(Levine & Murrell, 2003; Qian, 2009)。生物间相互作用, 如竞争或捕食, 将进一步淘汰竞争劣势种, 从而影响群落间的物种组成变化(Mouquet & Loreau, 2003)。另外, 不同生态过程的相对作用不仅受到研究区域空间尺度大小的影响(Tuomisto et al, 2003; Bin et al, 2010; 姚志良等, 2020), 驱动beta多样性格局形成的生态过程对于不同的生态系统也可能存在较大差异。例如, Myers等(2013)发现扩散限制是驱动热带森林物种

组成变化的主要生态过程，而在温带森林中环境过滤则是主要生态过程。局域群落物种组成的空间变化格局是由多种生态过程作用的结果。目前，不同生态过程在驱动beta多样性格局形成中的相对重要性仍未有普适性的结论(Condit et al, 2002)。

Harrison等(1992)、Williams (1996)和Lennon等(2001)提出群落间物种组成变化实际上来源于物种替换(species replacement)或周转(turnover)和丰富度差异(richness difference)或嵌套(nestedness)两个组分。其中，物种替换组分会影响群落间共有物种和独有物种的数量(Lennon et al, 2001)，物种丰富度差异组分会导致群落间物种的减少或增加，并影响群落中物种的相对多度(Wang et al, 2010; Staniczenko et al, 2013; Yao et al, 2023)。将beta多样性分解为物种周转组分和物种丰富度差异组分，探究两个组分对beta多样性的贡献和驱动两个组分格局形成背后的主要生态过程，有助于更加全面地揭示beta多样性格局形成的潜在驱动力(斯幸峰等, 2017; Page & Shanker, 2018)。

林分结构能够表征森林群落的光环境，特别是光的可利用性和异质性(Ali et al, 2016; Fang et al, 2018; Almeida et al, 2019)，并能同时反映小气候、森林干扰历史等群落内部的环境特征(Ehbrecht et al, 2017; Zhang et al, 2022)。可以说，林分结构涵盖了很多地形因子和土壤因子等无法反映的重要群落特征信息(Fahey et al, 2019)。不少研究发现林分结构与森林生态系统的许多特征存在很强的相关性(Ali et al, 2016)，例如，地上生物量、生产力、森林发展阶段等(McElhinny et al, 2005; Zhang et al, 2016a; Bohn & Huth, 2017)。研究还发现林分结构与物种组成具有较强的相关性(Fotis et al, 2018; Zhang et al, 2022)，如森林郁闭度(canopy closes)和林冠高度偏差(skewness canopy index)对物种丰富度具有显著影响(Zhang et al, 2016b)。周昌艳等(2020)研究发现林冠结构是木本植物功能beta多样性形成的重要驱动力，更新了环境异质性和空间距离是驱动功能性状beta多样性格局形成的主要因素的认知。在局域尺度和区域尺度beta多样性研究中，也证明了林分结构是驱动物种beta多样性格局形成的重要因素之一(杨欣等, 2023)。储诚进等(2018)基于35个大型森林动态样地的研究也发现局域尺度上的物种

丰富度受到林分结构的影响。林分结构指示的光的可利用性和异质性是决定林下树木多样性的重要因素(Aponte et al, 2020; Matsuo et al, 2021)。林下光的异质性通过提供更多的“光生态位”以容纳更多的物种共存(Kumar et al, 2018)，进而影响森林物种多样性和生物量(Nielsen et al, 2004)。较多的研究揭示了林分结构和物种alpha多样性之间的关系(Zhang et al, 2016b; 储诚进等, 2018)，但林分结构对物种beta多样性及其两个组分格局形成的影响还知之甚少。因此量化林分结构驱动物种beta多样性及其两个组分格局形成的作用，有助于进一步理解森林群落物种多样性的维持机制。

本研究以云南纳板河热带季节雨林20 ha动态样地(以下简称纳板河样地)为研究平台，通过量化不同取样尺度下木本植物的beta多样性及物种周转组分和物种丰富度差异组分，结合基于距离矩阵的多元回归分析和方差分解，旨在回答如下两个科学问题：(1)环境过滤和扩散限制在热带季节雨林木本植物beta多样性及两个组分格局形成中的相对贡献。(2)林分结构指示的光的可利用性和异质性如何驱动beta多样性及其两个组分的空间格局演变。

1 材料和方法

1.1 研究区概况

纳板河流域国家级自然保护区地处云南西双版纳傣族自治州中北部(22°04'–22°17' N, 100°32'–100°44' E)，气候类型以热带季风气候为主，年降雨量1,200–1,900 mm，干、湿季节分明，在长达半年的干季中因气温低、雾浓露重形成了一个“雾凉季”；年均温度18–22℃；年日照时数为1,800–2,100 h，日照辐射充足(刘峰和杨树华, 2015)。整个保护区的地形复杂多变，海拔跨度达1,702 m，呈西北高东南低走向，形成山体环绕的宽阔盆地(西双版纳纳板河流域国家级自然保护区管理机构和云南省环境保护局, 2006)。保护区内发育的自然土壤有砖红壤、赤红壤、红壤、黄壤和棕壤等，植被类型丰富，涵盖了热带雨林、热带季节雨林和常绿阔叶林等8个植被类型(刘峰和杨树华, 2015)。

1.2 样地概况

纳板河样地位于纳板河流域国家级自然保护

区缓冲区内(原点桩位于22°14' N, 100°36' E), 面积为400 m × 500 m, 海拔范围为821.4–1,043.0 m, 样地内有两条河流从高到低汇入低处的主沟, 地形呈山脊和沟谷交错分布(图1)。优势种主要为无患子科的番龙眼(*Pometia pinnata*)和假山萝(*Harpullia cupanioides*)、樟科的普文楠(*Phoebe puwenensis*)和大戟科的粗糠柴(*Machilus philippensis*)等, 植物区系具有热带北缘的特点, 以热带成分为主, 温带成分较少(施国杉等, 2021)。纳板河样地的建设参照美国史密森热带研究所热带森林科学中心(Center for Tropical Forest Science, CTFs)大型动态样地的建设标准, 用全站仪将整个样地划分成20 m × 20 m的小样方, 再将20 m × 20 m的小样方划分成5 m × 5 m的测量单元, 对样方中DBH ≥ 1 cm的木本植物进行胸径测量、挂牌标记、定位和物种鉴定等(Condit, 1998)。

1.3 环境因子和林分结构参数的测定

本研究以20 m × 20 m、50 m × 50 m和100 m × 100 m 3个取样尺度来度量群落环境因子和林分结构。群落生境包括了地形因子和土壤因子, 地形因子主要包括海拔(elevation)、凹凸度(convexity)、坡度(slope)、坡向(aspect)和地形湿度指数(topographic wetness index, TWI)。地形因子基于10 m桩海拔数据

计算, TWI参考Tarboron (1997)和Sørensen等(2006)提出的上坡贡献面积与坡度之比得到; 海拔为该样方4个顶点海拔的平均值; 凹凸度是该样方海拔减去与该样方周围8个相邻样方的平均海拔, 处在边缘样方的凹凸度则为该样方的平均海拔减去该样方周围若干相邻样方的平均海拔; 坡度计算为样方任意3个角所构成的平面与样方投影水平面夹角的平均值(Harms et al, 2001; Valencia et al, 2004)。坡向采用以下公式进行计算:

$$\text{Aspect} = 180 - \arctan\left(\frac{f_y}{f_x}\right) \times \left(\frac{180}{\pi}\right) + 90 \times (f_y / |f_x|) \quad (1)$$

式中, f_y 和 f_x 分别代表该样方从北到南和从东到西的海拔差。坡向的取值范围是 $[0, 2\pi]$ 的环形变量, 进行正余弦转化后纳入后续计算。地形因子计算在R 4.0.5软件CTFS程序包和RSAGA程序包中完成(Hall, 2006; Brenning et al, 2018; R Core Team, 2021)。

以纳板河样地400 m × 500 m的样地布局为基础, 划分成40 m × 40 m的网格。在每个40 m × 40 m网格的(10 m, 10 m)位置处设置一个基本采样点, 随机选择基本采样点X轴、Y轴和XY轴对角线中的一个方向, 并随机匹配5 m、10 m和20 m中的一个距离作为随机采样点, 最终得到260个采样点。在每个

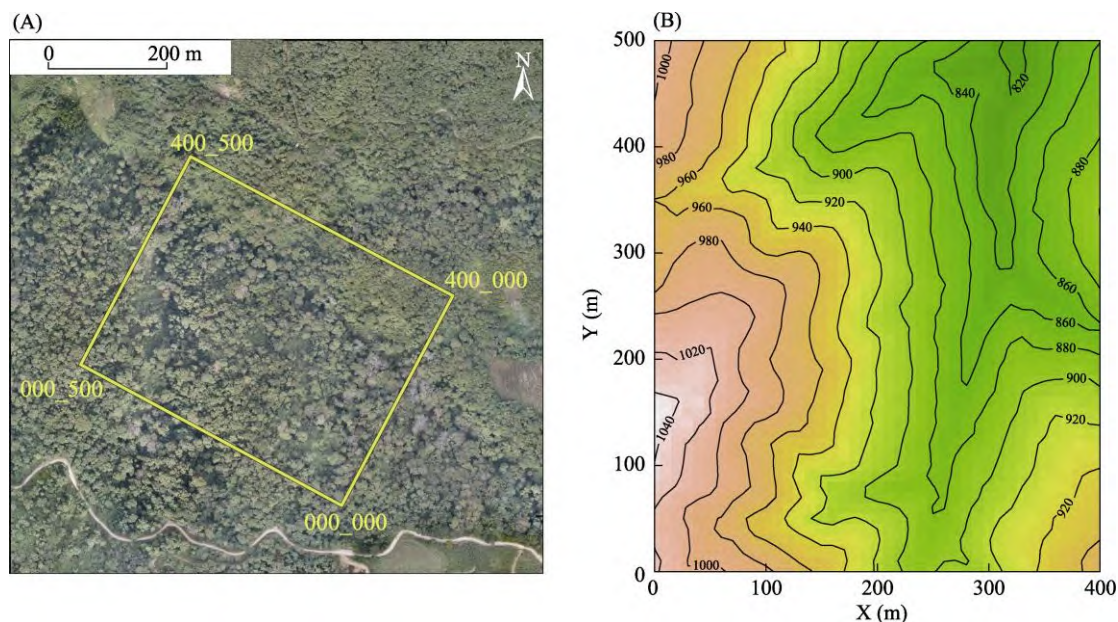


图1 云南纳板河热带季节雨林20 ha动态样地示意图(A)和地形图(B)。A图中000_000、400_000、000_500、400_500分别表示样方4个顶点的坐标。B图中曲线表示等高线, X和Y分别表示样方投影距离。

Fig. 1 Diagrammatic (A) and topographic map (B) of the 20 ha tropical seasonal rainforest dynamics plot in Nabanhe, Yunnan. In figure A, 000_000, 400_000, 000_500 and 400_500 represent the coordinates of the four vertices of the sample, and in figure B, the curves represent the contour lines, and X and Y represent the projection distance of the sample, respectively.

取样点取样时, 清除地上凋落物和腐殖质层, 用土壤环刀取3个土芯(5 cm直径和10 cm深度)混合为一个土壤样品。将取样后的新鲜土样装入自封袋内, 将所有土样带回实验室测定土壤理化性质。共测定12个土壤理化指标: pH值、全氮(TN)、全碳(TC)、全磷(TP)、有效铁(AFe)、有效铝(AAl)、有效钾(AK)、有效钙(ACa)、有效锰(AMn)、有效镁(AMg)、有效硫(AS)和有效磷(AP)。pH值的测定使用pH计在1:2.5(w/v)悬浮液中测量。TN和TC使用元素分析仪(Vario MAX CN)进行分析。TP使用硝酸-高氯酸-氢氟酸消解并用元素分析仪(iCAP 7400 ICP-OES)测定。AFe、AAl、AK、ACa、AMn、AMg、AS和AP采用Mehlich 3 (M3)法测定(Ziadi & Tran, 2007)。不同大小分析单元的土壤因子采用基于半变异函数的普通Kriging法(ordinary Kriging)进行插值计算得到, 上述计算在R 4.0.5软件gstat程序包中完成(Pebesma & Graeler, 2020; R Core Team, 2021)。

本研究将地形因子和土壤因子共同作为表征各取样尺度的环境因子, 为了降低环境因子间的共线性, 对合并后的环境因子进行主成分分析(principal components analysis, PCA)。在进行PCA分析之前, 需要对环境因子进行数据转化和标准化处理以消除量纲等的影响, 再根据Kaiser-Guttman准则选择前5个主成分轴作为度量不同取样尺度的环境因子(Jackson, 1993)。

本研究基于无人机机载激光雷达(light detection and ranging, LiDAR)获取的点云数据和样地的物种清查数据, 计算胸径变异系数(coefficient of variation of tree DBH)、最大林冠高度(maximum canopy height)、林冠高度标准差(standard deviation of canopy height)等11个林分结构参数(附录1)。对于激光雷达获取的点云数据进行去噪、滤波和归一化等预处理, 得到所需的栅格数据; 确定纳板河样地的坐标系的起始点, 使用ArcMap的“创建渔网”工具创建初始网络, 通过空间转化形成符合样地系统的1 m × 1 m网格并进行匹配、处理和填补等一系列处理, 最终得到分辨率1 m × 1 m且匹配到纳板河样地坐标系统的林冠高度栅格数据(Zhao et al, 2016), 以上分析主要在LiDAR360 3.1和ArcGIS 10.2中完成。

本研究对林分结构参数进行PCA分析, 并根据

Kaiser-Guttman准则选择前2个主成分轴作为林分结构参数进入下一步分析(Jackson, 1993), 并得到各个林分结构参数的载荷以判断主成分指示的生态意义(附录2)。PCA分析在R 4.0.5软件中完成(R Core Team, 2021)。

1.4 Beta多样性及其两个组分的度量

为避免林分结构参数用于解释包含冠层个体(林分结构的主要塑造者)的物种组成变异, 度量beta多样性及其两个组分时剔除了DBH在90%分位数以上的冠层个体。本研究采用基于多度的Sørensen指数(又称Bray-Curtis指数)度量配对样方之间的beta多样性, 通过Podani和Schmera (2011)、Carvalho等(2012)提出的beta多样性分解方法(POD法, 总体beta多样性分解为物种周转组分和丰富度差异组分), 并结合Legendre (2014)对该方法的改进, 将beta多样性(用 B_{total} 表示)分解为物种周转组分(用 $Repl$ 表示)和物种丰富度差异组分(用 $AbDiff$ 表示), 具体计算公式如下:

$$B_{total} = \frac{B + C}{2A + B + C} \quad (2)$$

$$Repl = \frac{2\min(B, C)}{2A + B + C} \quad (3)$$

$$AbDiff = \frac{|B - C|}{2A + B + C} \quad (4)$$

式中, A 表示的是两个配对样方中每个物种的最小多度的总和; B 表示的是样方1的总多度减去 A 的差, C 表示的是样方2的总多度减去 A 的差。Beta多样性分解用R 4.0.5软件的adespatial程序包的beta.div.comp函数来计算(Dray et al, 2018)。

1.5 数据分析

本研究采用基于距离矩阵的多元回归分析和方差分解来解析beta多样性及两个组分的相对作用。将环境距离、空间距离、林分结构距离作为解释变量, beta多样性、物种周转组分、物种丰富度差异组分作为响应变量, 并比较加入林分结构前后MRM模型中各个解释变量对beta多样性、物种周转组分、物种丰富度差异组分解释率的差异。以上分析在R 4.0.5软件vegan程序包和ecodist程序包中完成(Goslee & Urban, 2020; Oksanen et al, 2020; R Core Team, 2021)。

2 结果

2.1 Beta多样性及其两个组分的贡献

在不同取样尺度, beta多样性及其两个组分均随着取样尺度的增大而减小(图2)。物种周转组分是beta多样性的主要部分, 在不同取样尺度对beta多样性的贡献率均达到70%以上。例如, 在20 m × 20 m尺度上, 配对样方间的物种周转组分(*Repl*, mean = 0.514, SD = 0.173)在beta多样性(B_{total} , mean = 0.728, SD = 0.123)中贡献率为70.7%, 物种丰富度差异组分(*AbDiff*, mean = 0.214, SD = 0.163)贡献率为29.3% (图2A, 图3)。同时, 物种周转组分对beta多样性的贡献随着取样尺度的增加呈现逐渐增加的趋势, 而物种丰富度差异组分的贡献则随着取样尺度的增加呈现逐渐减小的趋势(图3)。

2.2 环境距离和空间距离对beta多样性及其两个组分的驱动力

在未考虑林分结构的情况下, 单纯的环境距离对beta多样性的解释率随取样尺度增加而增加(10.5%–27.2%), 对物种周转组分的解释率也随着取样尺度的增加而增加(5.3%–28.3%)。单纯的空间距离随取样尺度的增加无明显变化, 在不同取样尺度上仅能解释beta多样性的1.3%–1.5%。单纯的空间距离对物种周转组分和物种丰富度差异组分的解释率几乎可以忽略不计(图4)。

2.3 环境距离、空间距离和林分结构距离对beta多样性及其两个组分的驱动力

在纳板河样地中, 单纯的环境距离对beta多样性的解释率随取样尺度的增大而逐渐增加(8.8%–23.9%) (图5A–C), 对物种周转组分的解释率也随着取样尺度的增大而逐渐增加(5.1%–26.5%) (图5D–F), 单纯的环境距离对物种丰富度差异组分的解释率几乎为零 (图5G–I)。随着取样尺度的增大, 单纯的林分结构距离对beta多样性及其物种周转组分的解释率均呈现先增加后减小的趋势 (图5A–F)。在50 m × 50 m尺度, 单纯的林分结构距离对beta多样性和物种周转组分的解释率最大, 分别为25.1%和12.0% (图5B, E)。单纯的林分结构距离对物种丰富度差异组分的解释率随取样尺度增大呈现先减小后增大的趋势, 100 m × 100 m尺度的解释率最大(7.7%) (图5G–I)。在不同取样尺度, 单纯的空间距离对beta多样性、物种周转组分和物种丰富度差异组分的解释率均较低, 几乎可以忽略不计 (图5)。

3 讨论

本研究发现纳板河样地木本植物的beta多样性及其两个组分具有尺度依赖性(图2), 然而, 不论哪个取样尺度, 物种周转组分都贡献了beta多样性的绝大部分(图3), 表明纳板河样地物种组成的空间变

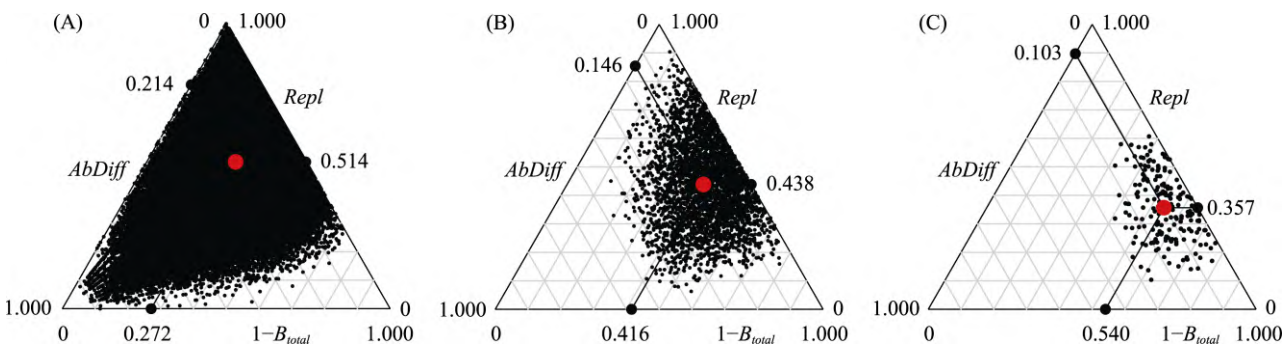


图2 不同取样尺度的beta多样性及其两个组分的三元图。黑色小点表示一个样方对, 由物种组成相似性($1-B_{total}$)、物种周转组分(*Repl*)、物种丰富度差异组分(*AbDiff*) 3个值决定, 其和等于1; 红色圆点表示所有黑色小点的质心, 较大的黑点表示3个组分的均值。A, B, C分别为20 m × 20 m、50 m × 50 m、100 m × 100 m的取样尺度。
Fig. 2 Triangular plots of beta diversity and its two components at different sampling scales. Each small black dot represents a pair of sites. Their positions were determined by a triplet of values from the species composition similarity ($1-B_{total}$), species turnover component (*Repl*), species richness difference component (*AbDiff*). Each triplet sums to 1. The large red dot in each graph is the centroid of all the black points. The larger black dots represent the mean values of the $1-B_{total}$, *Repl*, and *AbDiff* components. A, B, and C represent 20 m × 20 m, 50 m × 50 m, and 100 m × 100 m sampling scales, respectively.

化主要是来源于群落间的物种替换。在局域尺度上，群落间的物种丰富度组分差异较小，与以往其他森林生态系统的研究结果一致(Soininen et al, 2018; 姚志良等, 2020; 曲梦君等, 2022)。同时，随着取样尺度增大，物种周转组分对beta多样性的贡献进一步增加，物种丰富度差异组分的贡献进一步减小。较大的取样尺度意味着群落间的生境差异大(Heino et al, 2015)，进而强化了群落间的物种周转格局，最终对beta多样性产生较大的贡献(Legendre et al, 2009)。

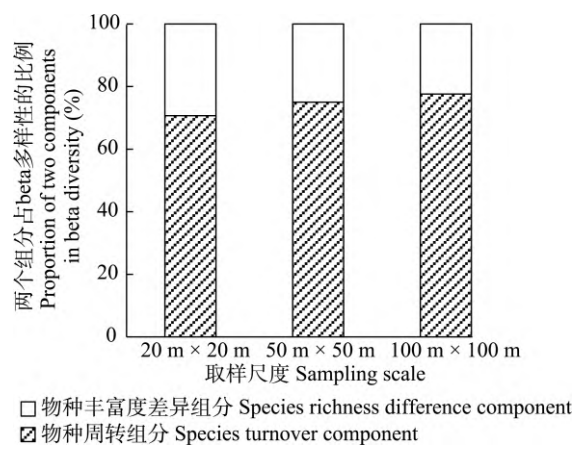


图3 不同取样尺度下物种丰富度差异组分和物种周转组分在beta多样性中占比
Fig. 3 The proportion of two components in beta diversity at different sampling scales

本研究将纳板河样地的beta多样性分解为物种周转组分和物种丰富度差异组分两个来源，探讨驱动beta多样性及其两个组分格局形成背后的生态过程，能更加全面揭示beta多样性格局的形成机制(斯幸峰等, 2017; Soininen et al, 2018)。本研究发现，只考虑环境距离和空间距离作为解释变量时，beta多样性和物种周转组分的大部分变异主要是由环境距离贡献(图4)，即环境过滤是beta多样性格局形成的主要驱动力。将林分结构距离作为解释变量纳入分析后发现，和环境距离一样，林分结构距离同样是beta多样性的重要贡献者，特别是在中小取样尺度上，解释率甚至超过了环境距离(图5A-C)。并且，林分结构解释的部分和环境距离解释的部分存在的重叠部分很小。由于我们采用的林分结构参数主要指示了光的可利用性和异质性，对环境距离反映的地形和土壤异质性是一个重要的补充，说明光环境和其他环境因子一样，同样是驱动beta多样性格局形成的重要驱动力。本研究结果进一步强化了环境过滤是驱动热带季节雨林群落木本植物beta多样性和物种周转组分格局形成的主要生态过程之一的认知。同时发现，环境过滤的相对作用大小具有很强的尺度依赖性，即随着取样尺度的增大，群落间的生境异质性增加，环境过滤的作用随之增强(Legendre et al, 2009; Yao et al, 2023; Liang et al, 2024)，这与纳板河样地呈现山脊和沟谷交错分布

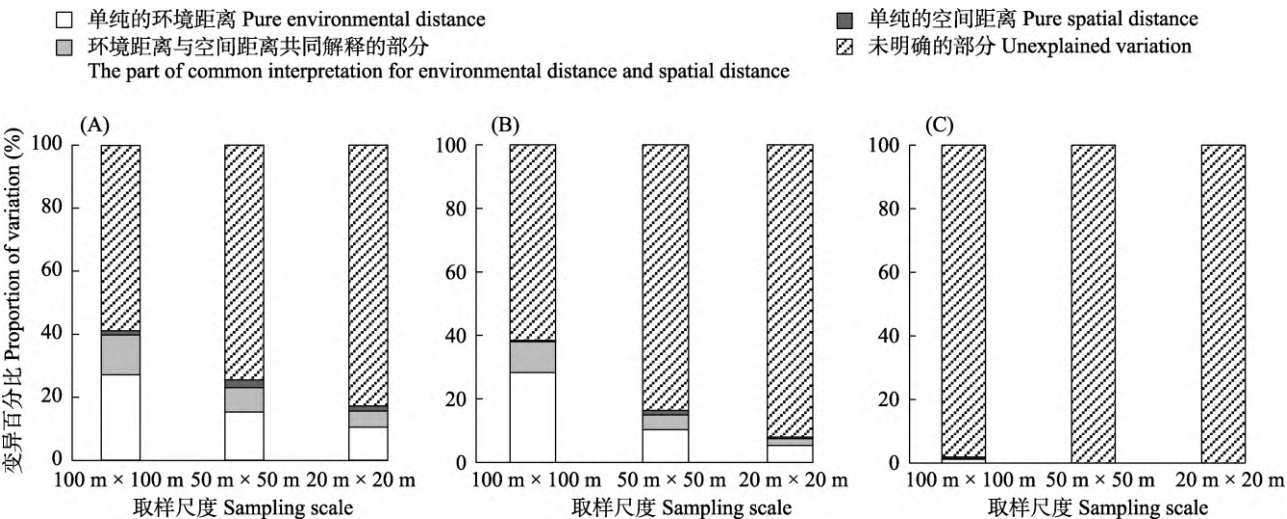


图4 环境距离和空间距离对beta多样性、物种周转组分和物种丰富度差异组分的解释率(结果 < 0的部分未显示)
Fig. 4 The explanation values of environmental distance and spatial distance on the beta diversity, species turnover component, and species richness difference component at different sampling scales (values < 0 are not shown)

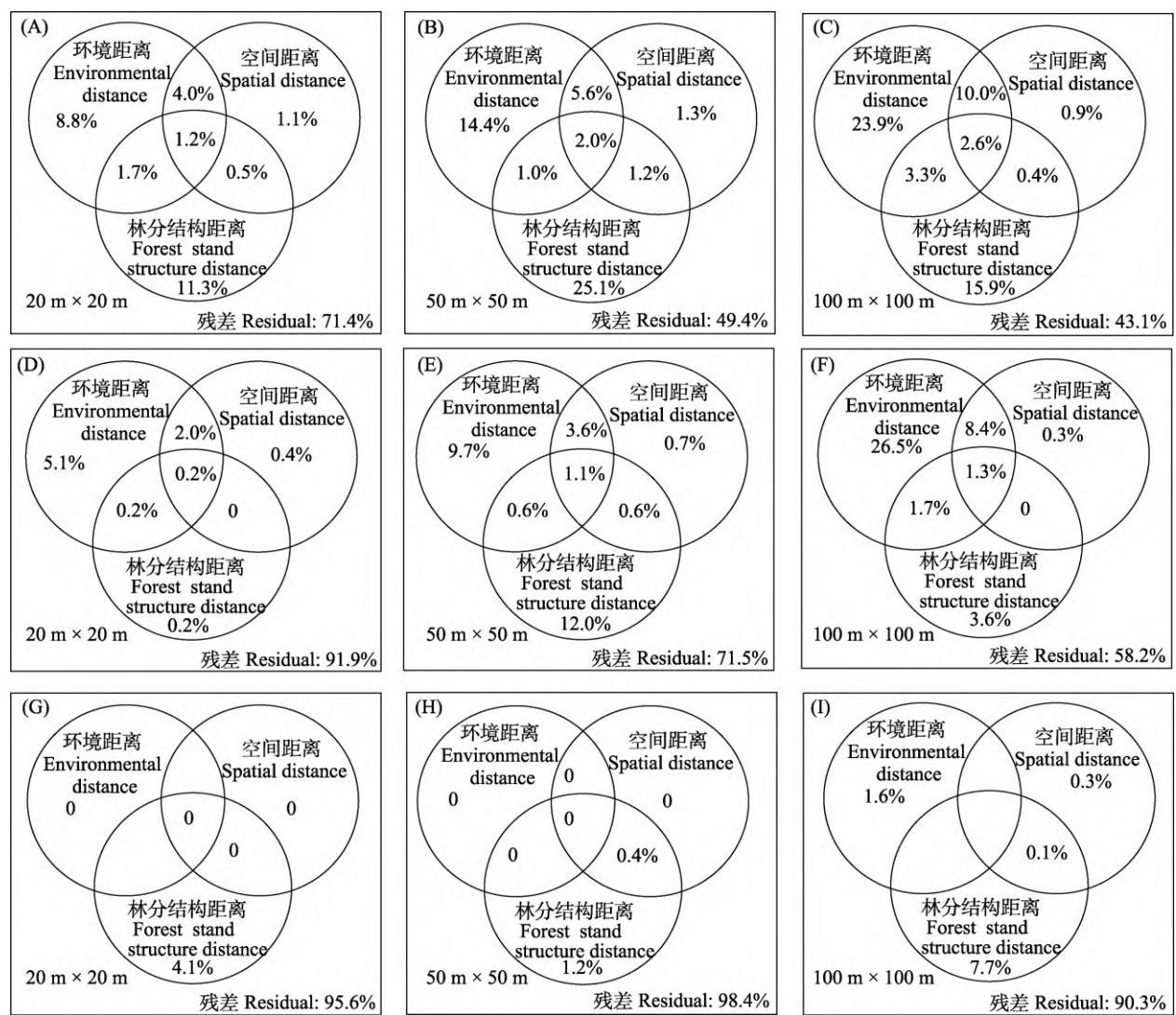


图5 不同取样尺度的环境距离、空间距离和林分结构距离对beta多样性、物种周转组分和物种丰富度差异组分的解释率(未显示的部分为负值)。A–C、D–F、G–I分别表示不同取样尺度的beta多样性、物种周转组分和物种丰富度差异组分的方差分解结果。

Fig. 5 The explanation of environmental distance, spatial distance and forest stand structure distance on the species beta diversity, species turnover component and species richness difference component at different sampling scales (values < 0 not shown). A–C, D–F, and G–I represent the variation partitioning of beta diversity, species turnover component, and species richness difference component at different sampling scales, respectively.

的地形特征紧密相关(施国杉等, 2021), 复杂的地形使得样地内的土壤水分和养分的可利用性在空间分布上具有较高的异质性。本研究进一步支持了环境过滤对beta多样性和物种周转组分的相对重要性随着取样尺度的增大而增大的观点。本研究未发现能显著驱动物种丰富度差异组分的因子(图4, 图5G–I), 可能和本研究未考虑生物相互作用以及其他未知的生态过程有关(Hill et al, 2017; Wang et al, 2018), 物种丰富度差异组分格局的形成机制有待

进一步研究。

林分结构作为森林群落重要的特征因子, 反映了森林群落的光环境特征, 特别是光的可利用性和异质性(Aber et al, 1982; Atkins et al, 2018)。本研究采用的林分结构参数的第一主成分轴和第二主成分轴能够分别指示光的可利用性和光的异质性(附录1–2)。以林分结构的两个不同主成分轴来间接度量森林群落的光环境, 能较好地解释beta多样性及其两个组分形成的驱动机制。在加入林分结构作为

解释变量后发现, beta多样性、物种周转组分和物种丰富度差异组分能被解释的部分明显增加(图4-5), 这表明林分结构是纳板河样地木本植物物种组成空间变化的重要驱动力, 与以往的研究结果一致(杨欣等, 2023; Yao et al, 2023)。在物种丰富度差异组分的解释上, 环境距离几乎没有贡献, 而林分结构距离却具有相对较高的解释率。可能是不同群落间具有不同的光的异质性水平, 从而导致了群落间的物种丰富度差异, 而物种周转组分则主要来自于群落间具有的不同的光的可利用性。热带季节雨林冠层的不连续性特征较为明显, 特别是不同时期由倒木形成的林窗会导致不同发展阶段的群落在空间上镶嵌分布, 对物种组成的空间变化具有重要作用(Gray et al, 2012)。处于不同发展阶段的森林群落具有不同的光环境, 特别是为林下树种提供了不同的更新生态位, 即群落间不同的光环境导致其具有不同的光资源利用方式的物种(Schnitzer & Carson, 2001)。在生物多样性较高的热带雨林中, 光资源往往是很多植物生长的限制因子, 物种间对光资源的竞争十分激烈(Hubbell et al, 1999; Onoda et al, 2014; Ali et al, 2019)。以往的研究主要考虑将易于获得的地形因子和土壤因子用于解析环境过滤在物种组成空间变化中的相对作用(Legendre et al, 2005, 2009; 陈圣宾等, 2011), 而忽略光环境这一重要驱动因子(De Cáceres et al, 2012; Dray et al, 2012)。因此, 林分结构作为传统采用的环境因子的重要补充(附录3-4), 加入分析后能更好地解析了环境过滤在物种组成空间变化中的相对重要性。同时, 本研究还发现林分结构距离与空间距离共同解释的部分较小, 可能是由于林分结构作为指示光环境特征的生态因子, 相对独立于空间距离, 即林分结构的变化和空间距离的相关性较小, 因此二者共同解释的部分几乎可以忽略不计(图5)。

本研究还发现在不同取样尺度上, 随着物种径级的增加, 单纯的林分结构距离对beta多样性的解释率会随之增加(附录5)。可能是由于林分结构指示的光的可利用性和异质性对植物生长的影响具有时间上的累积性。纳板河样地胸径处于1-5 cm的个体数占总个体数的68.9%, 即小径级个体较多, 群落的更新储备充足。小径级个体在生长过程中受到

强烈的光资源限制(Ashton, 2015), 冠层个体截取了大部分的光资源, 并且不同的林分结构导致林下光环境具有很大的差异, 从而调控冠层个体以外的林下个体在空间分布上的变化(Yi et al, 2022)。本研究排除了冠层个体进入beta多样性的分析结果印证了这一点。因此, 研究林分结构对于了解驱动局域尺度上beta多样性格局形成机制具有重要意义。

不论是否考虑林分结构距离作为解释变量, 单纯的空间距离对beta多样性及其两个组分的解释率都远远低于单纯的环境距离和单纯的林分结构距离的解释率, 几乎可以忽略不计(图4-5)。与以往小尺度上单纯的空间距离是物种beta多样性主要的驱动力的研究结果不一致(Legendre et al, 2005, 2009; 姚志良等, 2020; 杨欣等, 2023)。然而, 周昌艳等(2020)在西双版纳热带雨林功能性状beta多样性研究中发现, 扩散限制在不同取样尺度的功能性状beta多样性格局形成中的相对作用较小。本研究采用的基于距离矩阵的多元回归分析局限于通过计算配对样方的空间距离来度量单纯的空间距离对物种组成差异的解释能力, 可能会低估扩散限制在物种beta多样性格局形成中的相对作用(Lichstein, 2007; 附录6)。由于物种的扩散不仅受到空间距离的影响, 还受到种子大小、种子散布方式等的影响(Condit et al, 2000; Cheng et al, 2014), 因此扩散限制在beta多样性格局形成中的作用还有待进一步研究。

综上所述, 群落间的物种周转是纳板河样地木本植物beta多样性的主要组分, 环境过滤是驱动木本植物beta多样性和物种周转组分的主要生态过程, 扩散限制在热带季节雨林木本植物beta多样性及其两个组分格局形成中的重要性还有待进一步探究。本研究发现指示光的可利用性和光的异质性的林分结构参数, 和其他环境因子一样, 是beta多样性和物种周转组分格局形成的重要驱动力, 更新了传统上木本植物beta多样性形成机制的认知。本研究建议未来进一步探究林分结构在木本植物多样性格局形成中的驱动作用, 深入探讨光环境在beta多样性格局形成中的作用机制。

致谢: 感谢所有参与样地建设的野外工作人员、感谢纳板河流域国家级自然保护区管理局给予的大力

支持。感谢中国科学院西双版纳热带植物园谭运洪、周仕顺和张文富在物种鉴定中提供的帮助。感谢李汶霏负责数据录入和校对工作。

ORCID

施国杉  <https://orcid.org/0000-0002-0100-4607>
夏尚文  <https://orcid.org/0000-0002-6109-5088>
邓云  <https://orcid.org/0000-0001-9781-143X>
王彬  <https://orcid.org/0000-0002-3888-859X>
杨效东  <https://orcid.org/0000-0003-3417-7392>
林露湘  <https://orcid.org/0000-0003-2727-0871>

参考文献

- Aber JD, Pastor J, Melillo JM (1982) Changes in forest canopy structure along a site quality gradient in southern Wisconsin. *American Midland Naturalist*, 108, 256–265.
- Administration Bureau of Naban River Watershed National Nature Reserve, Bureau of Environmental Protection of Yunnan (2006) Naban River Watershed National Nature Reserve of Xishuangbanna. Yunnan Science and Technology Press, Kunming. (in Chinese) [西双版纳纳板河流域国家级自然保护区管理所, 云南省环境保护局 (2006) 西双版纳纳板河流域国家级自然保护区. 云南科技出版社, 昆明.]
- Ali A, Lin SL, He JK, Kong FM, Yu JH, Jiang HS (2019) Climate and soils determine aboveground biomass indirectly via species diversity and stand structural complexity in tropical forests. *Forest Ecology and Management*, 432, 823–831.
- Ali A, Yan ER, Chen HYH, Chang SX, Zhao YT, Yang XD, Xu MS (2016) Stand structural diversity rather than species diversity enhances aboveground carbon storage in secondary subtropical forests in Eastern China. *Biogeosciences*, 13, 4627–4635.
- Almeida DRA, Broadbent EN, Zambrano AMA, Wilkinson BE, Ferreira ME, Chazdon R, Meli P, Gorgens EB, Silva CA, Stark SC, Valbuena R, Papa DA, Brancalion PHS (2019) Monitoring the structure of forest restoration plantations with a drone-lidar system. *International Journal of Applied Earth Observation and Geoinformation*, 79, 192–198.
- Anderson MJ, Crist TO, Chase JM, Vellend M, Inouye BD, Freestone AL, Sanders NJ, Cornell HV, Comita LS, Davies KF, Harrison SP, Kraft NJB, Stegen JC, Swenson NG (2011) Navigating the multiple meanings of β diversity: A roadmap for the practicing ecologist. *Ecology Letters*, 14, 19–28.
- Aponte C, Kasel S, Nitschke CR, Tanase MA, Vickers H, Parker L, Fedrigo M, Kohout M, Ruiz-Benito P, Zavala MA, Bennett LT (2020) Structural diversity underpins carbon storage in Australian temperate forests. *Global Ecology and Biogeography*, 29, 789–802.
- Ashton P (2015) *On the Forests of Tropical Asia: Lest the Memory Fade*. Royal Botanic Gardens, Kew, London.
- Atkins JW, Fahey RT, Hardiman BS, Gough CM (2018) Forest canopy structural complexity and light absorption relationships at the subcontinental scale. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, 123, 1387–1405.
- Bin Y, Wang ZG, Wang ZM, Ye WH, Cao HL, Lian JY (2010) The effects of dispersal limitation and topographic heterogeneity on beta diversity and phylobetadiversity in a subtropical forest. *Plant Ecology*, 209, 237–256.
- Bohn FJ, Huth A (2017) The importance of forest structure to biodiversity–productivity relationships. *Royal Society Open Science*, 4, 160521.
- Brenning A, Bangs D, Becker M, Schratz P, Polakowski F (2018) SAGA Geoprocessing and Terrain Analysis. <https://github.com/r-spatial/RSAGA>. (accessed on 2021-11-28)
- Carvalho JC, Cardoso P, Gomes P (2012) Determining the relative roles of species replacement and species richness differences in generating beta-diversity patterns. *Global Ecology and Biogeography*, 21, 760–771.
- Catano CP, Dickson TL, Myers JA (2017) Dispersal and neutral sampling mediate contingent effects of disturbance on plant beta-diversity: A meta-analysis. *Ecology Letters*, 20, 347–356.
- 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.
- 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, 肖燚 (2010) Beta多样性研究进展. 生物多样性, 18, 323–335.]
- Chen SB, Ouyang ZY, Zheng H, Xiao Y, Xu WH (2011) Latitudinal gradient in beta diversity of forest communities in America. *Acta Ecologica Sinica*, 31, 1334–1340. (in Chinese with English abstract) [陈圣宾, 欧阳志云, 郑华, 肖燚, 徐卫华 (2011) 美洲森林群落beta多样性的纬度梯度性. 生态学报, 31, 1334–1340.]
- Cheng XQ, Han HR, Kang FF, Song YL, Liu K (2014) Point pattern analysis of different life stages of *Quercus liaotungensis* in Lingkong Mountain, Shanxi Province, China. *Journal of Plant Interactions*, 9, 233–240.
- Chu CJ, Lutz JA, Král K, Vrška T, Yin X, Myers JA, Abiem I, Alonso A, Bourg N, Burslem DFRP, Cao M, Chapman H, Condit R, Fang SQ, Fischer GA, Gao LM, Hao ZQ, Hau BCH, He Q, Hector A, Hubbell SP, Jiang MX, Jin GZ, Kenfack D, Lai JS, Li BH, Li XK, Li YD, Lian JY, Lin LX, Liu YK, Liu Y, Luo YH, Ma KP, McShea W, Memiaghe H, Mi XC, Ni M, O'Brien MJ, de Oliveira AA, Orwig DA, Parker GG, Qiao XJ, Ren HB, Reynolds G, Sang WG, Shen GC, Su ZY, Sui XH, Sun IF, Tian SY, Wang B, Wang XH,

- Wang XG, Wang YS, Weiblen GD, Wen SJ, Xi NX, Xiang WS, Xu H, Xu K, Ye WH, Zhang BW, Zhang JX, Zhang XT, Zhang YM, Zhu K, Zimmerman J, Storch D, Baltzer JL, Anderson-Teixeira KJ, Mittelbach GG, He FL (2019) Direct and indirect effects of climate on richness drive the latitudinal diversity gradient in forest trees. *Ecology Letters*, 22, 245–255.
- Condit R (1998) *Tropical Forest Census Plots Methods and Results from Barro Colorado Island, Panama and a Comparison with Other Plots*. Springer-Verlag, Berlin.
- Condit R, Ashton PS, Baker P, Bunyavejchewin S, Gunatilleke S, Gunatilleke N, Hubbell SP, Foster RB, Itoh A, LaFrankie JV, Lee HS, Losos E, Manokaran N, Sukumar R, Yamakura T (2000) Spatial patterns in the distribution of tropical tree species. *Science*, 288, 1414–1418.
- Condit R, Pitman N, Leigh E, 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 ZQ, Hsieh CF, Hubbell S, Kenfack D, Ma KP, Mi XC, Supardi Noor MN, Kassim AR, Ren HB, Su SH, Sun IF, Thomas D, Ye WH, He FL (2012) The variation of tree beta diversity across a global network of forest plots. *Global Ecology and Biogeography*, 21, 1191–1202.
- Dray S, Blanchet FG, Borcard D, Clappe S, Guénard G, Jombart T, Larocque G, Legendre P, Madi N, Wagner H (2018) *adespatial: Multivariate multiscale spatial analysis*. <https://cran.r-project.org/web/packages/adespatial/>. (accessed on 2024-08-27)
- Dray S, Páissier 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.
- Duivenvoorden JF, Svenning JC, Wright SJ (2002) Beta diversity in tropical forests. *Science*, 295, 636–637.
- Ehbrecht M, Schall P, Ammer C, Seidel D (2017) Quantifying stand structural complexity and its relationship with forest management, tree species diversity and microclimate. *Agricultural and Forest Meteorology*, 242, 1–9.
- Fahey RT, Atkins JW, Gough CM, Hardiman BS, Nave LE, Tallant JM, Nadehoffer KJ, Vogel C, Scheuermann CM, Stuart-Harris E, Haber LT, Fotis AT, Ricart R, Curtis PS (2019) Defining a spectrum of integrative trait-based vegetation canopy structural types. *Ecology Letters*, 22, 2049–2059.
- Fang JY, Yu GR, Liu LL, Hu SJ, Chapin F (2018) Climate change, human impacts, and carbon sequestration in China. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 115, 4015–4020.
- 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, 181–191.
- Goslee S, Urban D (2020) Dissimilarity-based Functions for Ecological Analysis. <https://CRAN.R-project.org/package=ecodist>. (accessed on 2024-04-14)
- Gray AN, Spies TA, Pabst RJ (2012) Canopy gaps affect long-term patterns of tree growth and mortality in mature and old-growth forests in the Pacific Northwest. *Forest Ecology and Management*, 281, 111–120.
- Hall P (2006) The CTFS Large Plot Forest Dynamics Analyses. <https://github.com/forestgeo/ctfs/>. (accessed on 2021-11-20)
- Harms KE, Condit R, Hubbell SP, Foster RB (2001) Habitat associations of trees and shrubs in a 50-ha neotropical forest plot. *Journal of Ecology*, 89, 947–959.
- Harrison S, Ross SJ, Lawton JH (1992) Beta diversity on geographic gradients in Britain. *The Journal of Animal Ecology*, 61, 151–158.
- Heino J, Nokela T, Soininen J, Tolkkinen M, Virtanen L, Virtanen R (2015) Elements of metacommunity structure and community–environment relationships in stream organisms. *Freshwater Biology*, 60, 973–988.
- HilleRisLambers J, Adler PB, Harpole WS, Levine JM, Mayfield MM (2012) Rethinking community assembly through the lens of coexistence theory. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 43, 227–248.
- Hubbell SP, Foster RB, O'Brien ST, Harms KE, Condit R, Wechsler B, Wright SJ, de Lao SL (1999) Light-gap disturbances, recruitment limitation, and tree diversity in a neotropical forest. *Science*, 283, 554–557.
- Jackson DA (1993) Stopping rules in principal components analysis: A comparison of heuristic and statistical approaches. *Ecology*, 74, 2204–2214.
- 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.
- Kumar P, Chen HYH, Thomas SC, Shahi C (2018) Linking resource availability and heterogeneity to understorey species diversity through succession in boreal forest of Canada. *Journal of Ecology*, 106, 1266–1276.
- Legendre P (2014) Interpreting the replacement and richness difference components of beta diversity. *Global Ecology and Biogeography*, 23, 1324–1334.
- 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.
- Lennon JJ, Koleff P, Greenwood JJD, Gaston KJ (2001) The

- geographical structure of British bird distributions: Diversity, spatial turnover and scale. *Journal of Animal Ecology*, 70, 966–979.
- Levine JM, Murrell DJ (2003) The community-level consequences of seed dispersal patterns. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 34, 549–574.
- Liang JC, Ding ZF, Li CL, Hu YM, Zhou ZX, Lie GW, Niu XN, Huang WB, Hu HJ, Si XF (2024) Patterns and drivers of avian taxonomic and phylogenetic beta diversity in China vary across geographical backgrounds and dispersal abilities. *Zoological Research*, 45, 125–135.
- Lichstein JW (2007) Multiple regression on distance matrices: A multivariate spatial analysis tool. *Plant Ecology*, 188, 117–131.
- Liu F, Yang SH (2015) A Comprehensive Scientific Investigation of the Naban River Watershed National Nature Reserve. Yunnan Science and Technology Press, Kunming. (in Chinese) [刘峰, 杨树华 (2015) 纳板河流域国家级自然保护区综合考察报告. 云南科技出版社, 昆明.]
- 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.
- McElhinny C, Gibbons P, Brack C, Bauhus J (2005) Forest and woodland stand structural complexity: Its definition and measurement. *Forest Ecology and Management*, 218, 1–24.
- Mouquet N, Loreau M (2003) Community patterns in source-sink metacommunities. *The American Naturalist*, 162, 544–557.
- 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.
- Nielsen SE, Munro RHM, Bainbridge EL, Stenhouse GB, Boyce MS (2004) Grizzly bears and forestry: II. Distribution of grizzly bear foods in clearcuts of west-central Alberta, Canada. *Forest Ecology and Management*, 199, 67–82.
- Oksanen J, Blanchet FG, Friendly M, Kindt R, Legendre P, McGinn D, Minchin PR, O'Hara RB, Simpson GL, Solymos P, Stevens MHH, Szoecs E, Wagner H (2020) Community Ecology Package. <https://github.com/vegandevs/vegan>. (accessed on 2024-04-25)
- Onoda Y, Saluřga JB, Akutsu K, Aiba SI, Yahara T, Anten NPR (2014) Trade-off between light interception efficiency and light use efficiency: Implications for species coexistence in one-sided light competition. *Journal of Ecology*, 102, 167–175.
- 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.
- Pebesma E, Graeler B (2020) Spatial and Spatio-temporal Geostatistical Modelling, Prediction and Simulation. <https://github.com/r-spatial/gstat>. (accessed on 2021-11-14)
- Podani J, Schmera D (2011) A new conceptual and methodological framework for exploring and explaining pattern in presence-absence data. *Oikos*, 120, 1625–1638.
- Qian H (2009) Beta diversity in relation to dispersal ability for vascular plants in North America. *Global Ecology and Biogeography*, 18, 327–332.
- Qu MJ, Ababaike NEYL, Zou XG, Zhao H, Zhu WL, Wang JM, Li JW (2022) Influence of geographic distance and environmental factors on beta diversity of plants in the Alxa gobi region in northern China. *Biodiversity Science*, 30, 22029. (in Chinese with English abstract) [曲梦君, 努尔依拉 阿巴拜克, 邹旭阁, 赵航, 朱威霖, 王健铭, 李景文 (2022) 地理距离和环境因子对阿拉善戈壁植物群落 β 多样性的影响. 生物多样性, 30, 22029.]
- R Core Team (2021) R: A Language and Environment for Statistical Computing. <https://www.R-project.org/>. (accessed on 2021-11-09)
- Schnitzer SA, Carson WP (2001) Treefall gaps and the maintenance of species diversity in a tropical forest. *Ecology*, 82, 913–919.
- Shi GS, Liu F, Chen D, Deng Y, Lin LX (2021) Species composition and community classification of the 20-ha tropical seasonal rainforest dynamics monitoring plot in the Naban River, Yunnan. *Biodiversity Science*, 29, 10–20. (in Chinese with English abstract) [施国杉, 刘峰, 陈典, 邓云, 林露湘 (2021) 云南纳板河热带季节雨林20 ha动态监测样地的树种组成与群落分类. 生物多样性, 29, 10–20.]
- Si XF, Zhao YH, Chen CW, Ren P, Zeng D, Wu LB, Ding P (2017) Beta-diversity partitioning: Methods, applications and perspectives. *Biodiversity Science*, 25, 464–480. (in Chinese with English abstract) [斯幸峰, 赵郁豪, 陈传武, 任鹏, 曾嶙, 吴玲兵, 丁平 (2017) Beta多样性分解: 方法、应用与展望. 生物多样性, 25, 464–480.]
- Soininen J, Heino J, Wang JJ (2018) A meta-analysis of nestedness and turnover components of beta diversity across organisms and ecosystems. *Global Ecology and Biogeography*, 27, 96–109.
- Sørensen R, Zinko U, Seibert J (2006) On the calculation of the topographic wetness index: Evaluation of different methods based on field observations. *Hydrology and Earth System Sciences*, 10, 101–112.
- Staniczenko PPA, Kopp JC, Allesina S (2013) The ghost of nestedness in ecological networks. *Nature Communications*, 4, 1391.
- Tarboton DG (1997) A new method for the determination of flow directions and upslope areas in grid digital elevation models. *Water Resources Research*, 33, 309–319.
- Tuomisto H, Ruokolainen K, Yli-Halla M (2003) Dispersal, environment, and floristic variation of western Amazonian forests. *Science*, 299, 241–244.
- Valencia R, Foster RB, Villa G, Condit R, Svenning JC,

- Hernández C, Romoleroux K, Losos E, Magård E, Balslev H (2004) Tree species distributions and local habitat variation in the Amazon: Large forest plot in eastern Ecuador. *Journal of Ecology*, 92, 214–229.
- Wang XG, Wiegand T, Anderson-Teixeira KJ, Bourg NA, Hao ZQ, Howe R, Jin GZ, Orwig DA, Spasojevic MJ, Wang SZ, Wolf A, Myers JA (2018) Ecological drivers of spatial community dissimilarity, species replacement and species nestedness across temperate forests. *Global Ecology and Biogeography*, 27, 581–592.
- Wang YP, Bao YX, Yu MJ, Xu GF, Ding P (2010) Biodiversity research: Nestedness for different reasons: The distributions of birds, lizards and small mammals on islands of an inundated lake. *Diversity and Distributions*, 16, 862–873.
- Whittaker RH (1960) Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California. *Ecological Monographs*, 30, 279–338.
- Whittaker RJ, Willis KJ, Field R (2001) Scale and species richness: Towards a general, hierarchical theory of species diversity. *Journal of Biogeography*, 28, 453–470.
- Williams PH (1996) Mapping variations in the strength and breadth of biogeographic transition zones using species turnover. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 263, 579–588.
- 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. (in Chinese with English abstract) [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.]
- 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.]
- Yao ZL, Yang X, Wang B, Shao XN, Wen HD, Deng Y, Zhang ZM, Cao M, Lin LX (2023) Multidimensional beta-diversity across local and regional scales in a Chinese subtropical forest: The role of forest structure. *Ecology and Evolution*, 13, e10607.
- Yi XX, Wang NN, Ren HB, Yu JP, Hu TY, Su YJ, Mi XC, Guo QH, Ma KP (2022) From canopy complementarity to asymmetric competition: The negative relationship between structural diversity and productivity during succession. *Journal of Ecology*, 110, 457–465.
- Zhang J, Hu JB, Lian JY, Fan ZJ, Ouyang XJ, Ye WH (2016a) Seeing the forest from drones: Testing the potential of lightweight drones as a tool for long-term forest monitoring. *Biological Conservation*, 198, 60–69.
- Zhang J, Nielsen SE, Mao LF, Chen SB, Svenning JC (2016b) Regional and historical factors supplement current climate in shaping global forest canopy height. *Journal of Ecology*, 104, 469–478.
- 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.
- Zhao XQ, Guo QH, Su YJ, Xue BL (2016) Improved progressive TIN densification filtering algorithm for airborne LiDAR data in forested areas. *ISPRS Journal of Photogrammetry and Remote Sensing*, 117, 79–91.
- 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.]
- Ziadi N, Tran TS (2007) Mehlich 3 extractable elements. In: *Soil Sampling and Methods of Analysis*, 2nd edn. (eds Carter MR, Gregorich EG), pp. 81–88. CRC Press, Boca Raton.

(责任编辑: 陈圣宾 责任编辑: 李会丽、张德纯)

附录 Supplementary Material

<https://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2024285>