

• 研究报告 •

秦岭西部森林群落相似性递减格局及其影响因素

赵鸣飞^{1,2} 王国义^{1,2} 邢开雄³ 王宇航^{1,2} 薛峰^{1,2} 康慕谊^{1,2*} 罗开⁴¹ (北京师范大学资源学院, 北京 100875)² (北京师范大学地表过程与资源生态国家重点实验室, 北京 100875)³ (中国科学院地理科学与资源研究所, 北京 100101)⁴ (宝鸡市马头滩林业局, 陕西宝鸡 721006)

摘要: 群落间物种组成的相似性递减格局与生境过滤、空间过程密切相关, 探索其成因涉及到群落构建机制等生态学核心问题。本研究以秦岭西部森林群落为研究对象, 运用Mantel检验和基于距离矩阵的多元回归方法, 探究了不同生态因子对群落相似性变异的贡献, 并通过置换检验比较不同生活型之间相似性的空间递减率差异。结果显示: (1) 3种生活型物种组成相似性与地理距离、海拔距离、局地生境异质性差异均呈显著递减趋势; (2) 地理距离与生境差异作为主导因子, 分别共同解释乔木、灌木和草本群落相似性变异的41.1%、59.0%和47.4%, 且地理距离的单独解释率均大于生境过滤的单独解释率; (3) 不同生活型相似性在空间上的递减率大小关系为: 乔木 > 灌木 > 草本, 表明物种因扩散能力的不同而对空间阻隔效应的响应存在差异。本研究初步确定扩散限制与生境过滤共同主导了秦岭西部森林群落的构建过程, 且扩散限制所起作用更为显著。

关键词: 扩散限制; 生境过滤; 生境异质性; 海拔梯度; 群落构建; 物种周转率

Patterns and determinants of species similarity decay of forest communities in the western Qinling Mountains

Mingfei Zhao^{1,2}, Guoyi Wang^{1,2}, Kaixiong Xing³, Yuhang Wang^{1,2}, Feng Xue^{1,2}, Muyi Kang^{1,2*}, Kai Luo⁴¹ College of Resources Science & Technology, Beijing Normal University, Beijing 100875² State Key Laboratory of Earth Surface Processes and Resource Ecology, Beijing Normal University, Beijing 100875³ Institute of Geographic Sciences and Natural Resources Research, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101⁴ Baoji Matoutan Forestry Bureau, Baoji, Shaanxi 721006

Abstract: Although much research has focused on biodiversity in mountain regions, elevational patterns of community similarity (i.e. species turnover) and the underlying processes are still rarely discussed. In this study, based on field investigations of 28 forest communities in the western Qinling Mountains, we evaluated the combined effects of habitat divergence and geographical distance on patterns of similarity in species composition using Mantel tests and multiple regressions on distance matrices (MRM). We also compared the rates of similarity decay of different life forms with geographical distance using permutation tests. Results indicated that, for all three life forms, community similarity decreased significantly with elevational, geographical, and habitat distances. Geographical distance and habitat heterogeneity together explained 41.1%, 59.0% and 47.4% of variance in species composition of trees, shrubs and herbs, respectively, with geographical distance uniformly explaining more variance than habitat heterogeneity. Woody plants showed a faster decay in similarity with geographical distance than herbaceous species. These results suggest that, at the scale of our study, dispersal limitations and habitat filtering influence species composition together, and highlighted that dispersal limitation may play a more important role in structuring the forest communities of the western Qinling Mountains.

Key words: dispersal limitation; habitat filtering; habitat heterogeneity; elevational gradient; community assembly; species turnover

收稿日期: 2016-08-11; 接受日期: 2016-10-19

基金项目: 国家自然科学基金(41271059)和科技部科技基础性工作专项(2011FY110300)

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: kangmy@bnu.edu.cn

理解生境因子与空间过程如何影响生物多样性格局的形成是生态学和生物地理学的共同目标之一(Gilbert & Lechowicz, 2004; Ricklefs, 2004; Capinha et al, 2015)。一般来说, 群落之间成员构成的相似度会随着空间距离的增加而逐渐降低, 此现象既可以看作地理学第一定律——“空间自相关性”在生态学上的表现(Tobler, 1970; Nekola & White, 1999), 同时也可代表群落间的物种周转率, 亦即 β 多样性(Legendre & Legendre, 1998; Qian, 2009)。

造就上述这种普适格局的原因十分复杂, 其基础性假说可归纳为生态位理论与群落中性理论(Soininen et al, 2007)。生态位理论认为生态位分化是物种共存的前提, 物种间的性状差异为生境过滤作用以及种间竞争排斥创造了条件, 进而决定着群落的构建过程。因此, 群落物种组成的相似性与生境差异之间往往显示出负关联。由于生境因子本身通常具有空间自相关性(Smith & Lundholm, 2010), 往往导致物种组成相似性随之呈现为空间递减格局(Tuomisto et al, 2003; Gilbert & Lechowicz, 2004)。而群落中性理论则强调, 即便忽略生境过滤作用, 传播体拓殖到新斑块的概率也会随着距离的增加而减少, 而空间属性(如粒度、范围和基底等)对扩散的限制作用、数量效应(mass effect)以及物种本身的扩散能力等因素则具体影响到拓殖速率(Nekola & White, 1999)。也就是说, 物种的扩散过程本身亦可视为空间距离的递减函数, 同样能够解释相似格局(Hubbell, 2001; Götzenberger et al, 2012)。上述两类对立假说为检验、量化群落构建机制提供了较为完备的理论框架。

在限定研究范围之后, 空间或生境差异相对容易控制和测量(Gilbert & Lechowicz, 2004; Steinitz et al, 2006), 但群落成员的生境偏好与扩散能力不尽相同, 很难按种做到精准估计。因此, 宏观上可依据生态功能将物种划分到不同群组, 然后借由比较群组间递减速率的差异来揭示关键过程(Qian, 2009; 陈圣宾等, 2010; Lenoir et al, 2012)。例如, Tuomisto等(2003)通过比较亚马逊西部森林群落蕨类与野牡丹科植物的物种集聚情况, 发现后者所受扩散限制作用要强于前者。Liu等(2015)通过比较中国阔叶林3类生活型相似性沿地理距离和生境差异的递减情况, 同样得出生境过滤主导群落构建的结

论。Qian (2009)比较了北美孢子植物和种子植物相似性递减率, 发现扩散能力差异显著影响不同类群的大尺度 β 多样性。

近年来, 国内学者开始在相关领域开展有益尝试(谭珊珊等, 2013; 王丹等, 2013; 彭思羿等, 2014), 但总体而言, 研究者对于 β 多样性格局及其形成机制的关注仍显不足(Tang et al, 2012a), 对关键过程的相对重要性尚未达成统一认识(陈圣宾等, 2010; Capinha et al, 2015)。基于上述原因, 本文拟以秦岭西部嘉陵江源头马头滩林场内的森林群落为研究对象, 通过系统取样, 综合分析比较不同生活型的物种相似性及其更替情况, 尝试回答以下科学问题: (1)群落间物种组成相似性在空间距离和生境梯度上呈现出怎样的格局? (2)空间、生境因子对其格局的相对重要性如何? (3)随空间距离与生境差异的变化, 不同生活型之间的递减率是否具有显著差异?

1 材料与方法

1.1 研究区概况

研究区位于秦岭西部主梁两侧的马头滩林场(34°04'–34°35' N, 106°54'–107°11' E), 总面积34,668 ha, 海拔1,500–2,650 m。该区地处北亚热带与暖温带交汇处, 气候温暖湿润, 垂直变化明显。年均温约11°C, 年降水量600–900 mm, 主要集中于7–9月。土壤类型主要为棕壤, 其次为暗棕壤及褐土等, 土层厚度30–60 cm, 且腐殖质层较厚。马头滩地区森林植被垂直地带性显著, 海拔由低到高天然分布有暖温性落叶阔叶林、温性针阔混交林和寒温性针叶林。建群种主要有巴山冷杉(*Abies fargesii*)、华山松(*Pinus armandii*)、红桦(*Betula albosinensis*)、辽东栎(*Quercus wutaishanica*)和锐齿槲栎(*Q. aliena* var. *acuteserrata*)等(韩星海等, 2011; 王棣等, 2014)。

1.2 样地设置及取样方法

于2014年7–8月植物生长季进行野外调查。从海拔1,500–2,500 m, 每升高100 m选取一个典型森林群落样地, 并设置20 m × 30 m大样方2–3个(进一步划分为6个10 m × 10 m样格), 共计28个。调查样方内所有胸径(DBH) > 3 cm的乔木, 记录其种名、胸径、高度和枝下高等指标。将对角位置的两个10 m × 10 m样格作为灌木子样方, 记录物种名称、基径、高度和盖度等属性信息。草本子样方设置于每

样格中间位置,共6个,大小为1 m×1 m,统计其种类、盖度与高度。将大样方内出现但子样方没有统计到的物种均作为样方外植物记录在案。同时,利用GPS读取样地经纬度、海拔高度信息,并利用罗盘测量其坡度、坡向。分析时依余弦公式将坡向转换为0–1之间的数值(刘秋锋等, 2006),以反映生境的干湿状况。在植被调查的同时,于每一样格随机选取3个点(共18个重复),使用钢尺测量凋落物厚度。每样地挖取一个土壤剖面,评估其特征并测量土壤深度。收集0–20 cm层土壤样品,带回实验室经风干、研磨过筛后,分别采用湿燃烧法、凯氏定氮法和钼锑抗比色法测定土壤有机碳、全氮与全磷含量(Rayment & Higginson, 1992)。

调查共记录到维管植物414种,其中乔木70种、灌木100种、草本244种。

1.3 数据分析

1.3.1 物种相似性与生境距离计算

基于物种有/无的二元数据,通过计算样地间的Simpson相似性指数来度量乔木、灌木、草本3种生活型的物种相似性(Tang et al, 2012b):

$$S_{sim} = a/[a + \min(b,c)] \tag{1}$$

式中, *a*为两个样地共有种, *b*和*c*分别为两个样地独有种。该指数在样地物种数不均衡的情况下仍可保持稳定,因而被广泛应用于生态学及生物地理学领域(Lennon et al, 2001; Kreft & Jetz, 2010)。

基于样地经纬度计算得到群落间地理距离矩阵;基于样地间海拔差异计算得到海拔距离矩阵。为度量群落间局地生境的异质性大小,首先对坡度、坡向、土壤深度、土壤元素含量、凋落物厚度、冠层厚度(平均树高和平均枝下高之差)、总胸高断面面积(由胸径计算得到)和立木密度等生境因子与生物因子进行标准化以消除量纲影响,然后将每个变量单独转换为欧氏距离矩阵。利用Mantel检验分别计算并检验3种生活型物种相似性与各因子之间的Spearman秩相关系数。为兼顾可比性与简约性,将与3种生活型物种相似性矩阵之间均无显著相关关系的变量予以舍弃(包括冠层厚度、立木密度和土壤深度,表1)。最后,利用保留下来的因子统一计算,得到除海拔以外的生境差异矩阵。

1.3.2 回归分析

首先使用普通最小二乘回归分别考察群落间不同生活型物种相似性与各距离矩阵之间的相关

表1 基于Mantel检验的群落物种相似性与地理距离、海拔距离、生境差异之间的相关关系

Table 1 Mantel tests for the correlation between the community similarity and geographic distance, elevational distance and habitat divergence

解释变量 Explanatory variable	乔木 Tree	灌木 Shrub	草本 Herb
地理距离 Geographic distance	0.640***	0.787***	0.656***
海拔距离 Elevational distance	0.674***	0.647***	0.586***
坡向 Aspect	0.067	0.057	0.216***
坡度 Slope	0.035	0.071	0.151*
冠层厚度 Canopy thickness	0.060	−0.026	0.090
总胸高断面面积 Total basal area	0.184**	0.122	0.226**
乔木密度 Tree density	−0.101	−0.197	−0.028
土壤深度 Soil depth	0.003	−0.080	0.024
凋落层厚度 Litter thickness	0.319***	0.107	0.295***
土壤有机碳 Soil organic C	0.355***	0.300***	0.440***
土壤全氮 Soil total N	0.395***	0.306***	0.441***
土壤全磷 Soil total P	0.214**	0.210***	0.265***

P* < 0.05; *P* < 0.01; ****P* < 0.001。

关系。由于点对数据之间并不独立,故本文使用基于距离矩阵的多元回归(multiple regressions on distance matrices, MRM)作为统计检验方法。该方法是Mantel检验思想在回归分析领域的拓展,它通过置换检验来获得相关统计量的经验分布,尤其适合于非独立距离矩阵之间的析因分析(Legendre & Legendre, 1998; Lichstein, 2007)。

利用MRM进行偏回归分析来进一步比较生境过滤与扩散限制影响的相对大小。群落相似性矩阵总变异可分解为:生境单独解释、地理空间单独解释、二者共同解释以及残差等4部分。在此,我们将标准化后的海拔数据也加入生境距离矩阵,这样既能在一定程度上降低海拔距离与地理距离之间的共线性问题,又能将海拔所代表的热量梯度影响纳入模型。

1.3.3 回归系数比较

当空间距离作为自变量时,群落相似性的距离递减速率等价于群落间的物种周转率,一般可由线性回归模型的斜率绝对值来表征(Nekola & White, 1999; Steinbauer et al, 2012)。通过比较其大小,可反映物种的扩散能力或空间受限程度,进而捕捉到相关生态过程的信号。本文比较了不同生活型的回归模型斜率,其两两比较的统计显著性参照Nekola和White (1999)提出的随机化方法。

以上统计分析均在R软件中完成,其中样方间

地理距离计算、Mantel检验、MRM模型和斜率比较分别使用了fossil、vegan、ecodist和simba等软件包(Goslee & Urban, 2007; Jurasinski, 2007; Vavrek, 2011; Oksanen et al, 2013)。

2 结果

2.1 群落相似性与海拔距离、地理距离及生境差异的相关性

不同生活型的物种相似性随地理距离、海拔距离及生境差异的增大均呈显著递减格局(图1, $P < 0.001$), 且前二者对各生活型相似性变异的线性解

释率较生境因子高(表1)。具体来说, 地理距离对灌木物种相似性的解释率最高(调整后决定系数为0.572, 下同), 草本物种相似性次之(0.407), 乔木物种相似性最小(0.377); 海拔差异对乔木物种相似性的解释率最高(0.426), 其次为灌木(0.399)和草本(0.338); 群落间局地生境差异总体上与草本层物种相似性关系最为密切(0.124), 并且大部分生境因子均与其显著相关, 其相关系数绝对值普遍大于木本植物物种相似性(表1), 而生境差异对乔木(0.047)和灌木(0.041)物种相似性解释率则不及总变异的5%。

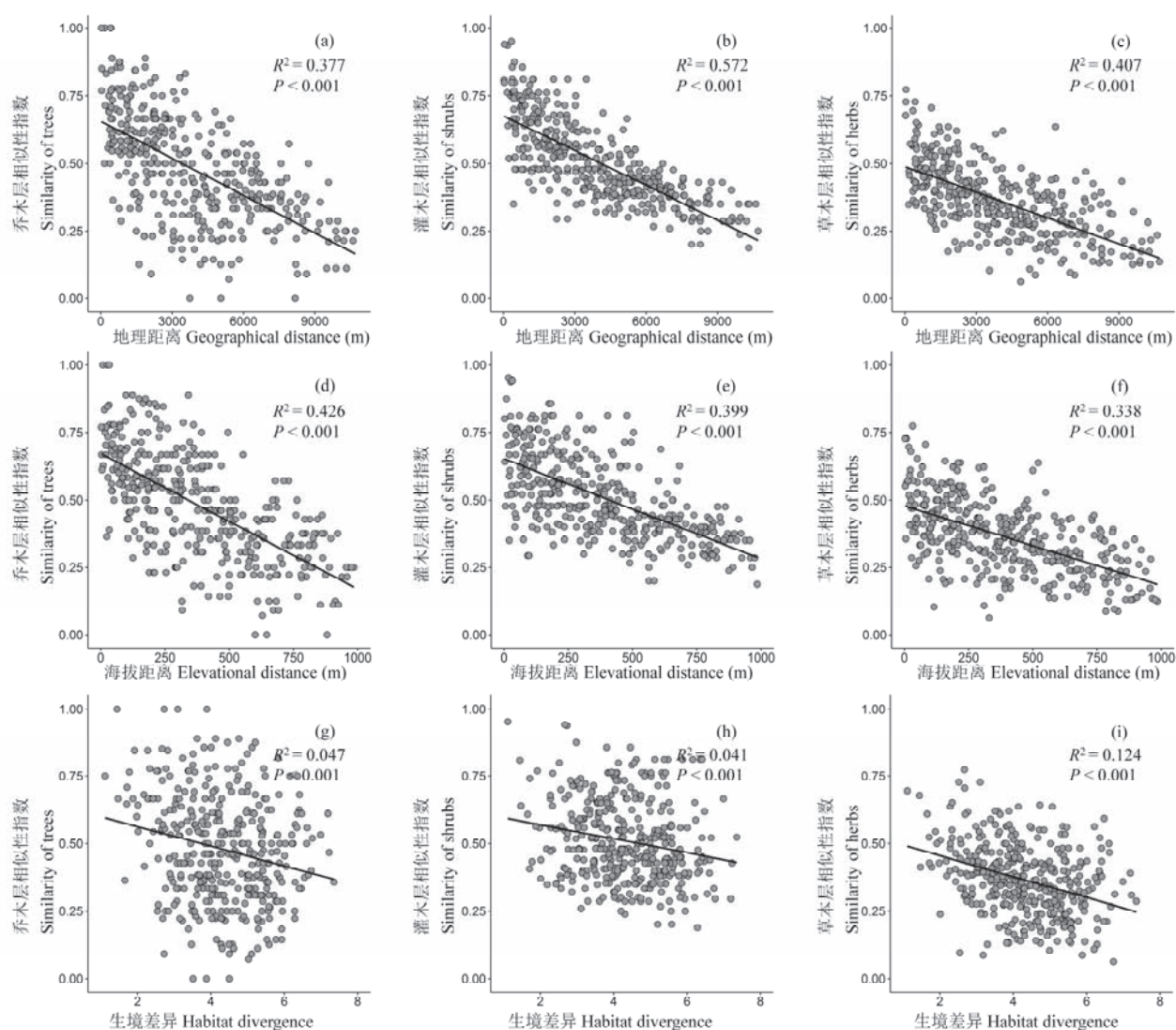


图1 群落物种相似性指数与地理距离(a, b, c)、海拔距离(d, e, f)、生境差异(g, h, i)之间的关系。图中直线为线性回归拟合线。
Fig. 1 Scatter plots of species similarity against geographical distance (a, b, c), elevational distance (d, e, f) and habitat divergence (g, h, i). Lines in the plots are fitted by ordinary least square regression.

2.2 地理距离与生境差异的相对重要性

全局模型分别解释了乔木、灌木和草本种类组成变异的41.1%、59.0%和47.4%，地理距离和生境差异联合解释了18.0%、22.2%和22.5% (图2)。其中，地理距离的单独解释率均大于生境差异的单独解释率。而生境差异对草本物种相似性的决定程度相对最高，其单独解释率为6.5%，生境差异对乔木和灌木物种相似性的解释率分别为3.2%和1.7%。

2.3 不同生活型物种相似性的距离递减率比较

沿地理距离，群落间不同生活型物种相似性的递减率大小依次为乔木 > 灌木 > 草本(图1a, b, c)，其中乔木和灌木物种相似性递减率分别是草本植物的1.69和1.25倍，但乔木与灌木之间差异并不显著。同样，沿海拔距离，物种相似性递减率大小同样有乔木 > 灌木 > 草本(图1d, e, f)，其中乔木和灌木物种相似性递减率分别是草本物种相似性的1.45和1.36倍，其两两比较结果均为极显著(表2, $P < 0.001$)。

3 讨论

海拔本身虽然代表了空间上的一个维度，但在本研究中，一方面它比地理距离要小一个数量级，对物种扩散的阻碍作用十分有限，另一方面，山地条件下水热梯度(特别是热量)与海拔通常存在非常显著的相关关系。所以海拔距离本身实际上更多代表了气候差异，特别是地形、光照条件等局地生境异质性往往与海拔相互独立(Körner, 2007)，这为分离各组主要变量的独立作用提供了可能性。正是上述特点，使得山地生态系统成为多样性研究的理想之地(Tang et al, 2012a; Qian et al, 2014)。

本研究结果显示，与局地生境差异相比，群落间不同生活型物种相似性变异均更多地被地理距离所解释(图2)。这可能是因为生态位过程与中性过程相对作用力大小具有尺度依赖(Legendre et al, 2009; Chase, 2014)。尺度越大，气候条件对物种的筛选作用越强烈；反之，则更容易观测到中性过程的作用(Chase, 2014)。如Liu等(2015)关于中国温带阔叶林、Tang等(2012b)关于中国草地的大尺度研究均得出生境过滤主导群落构建的结论。而本研究涉及范围属于局地小尺度(最远样地间距约10 km)，因此，以扩散限制为代表的中性过程对马头滩地区森林群落构建所起作用更为突出。

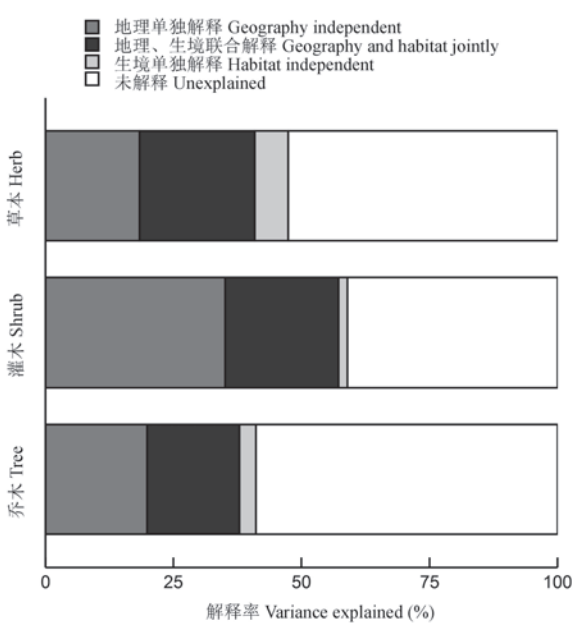


图2 偏MRM (距离矩阵多元回归)模型中地理距离、生境差异对乔木、灌木、草本3种生活型物种相似性的解释率
Fig. 2 Variances in species similarity of life forms of trees, shrubs and herbs explained by geographic distance and habitat divergence according to partial MRM (multiple regressions on distance matrices)

表2 不同生活型物种相似性沿空间距离递减率差异比较
Table 2 Differences in the rate of distance decay in species composition of trees, shrubs and herbs

空间变量 Spatial variables	生活型 Life form	灌木 Shrubs	草本 Herbs
海拔距离 Elevational distance	乔木 Tree	$P < 0.001$	$P < 0.001$
	灌木 Shrub	–	$P = 0.006$
地理距离 Geographical distance	乔木 Tree	$P = 0.182$	$P < 0.001$
	灌木 Shrub	–	$P < 0.001$

显著性通过9,999次置换检验获得
The significance of parameters is obtained by permutaion test (9,999 times)

事实上，物种的不同生活型对解释变量的响应也不尽相同。对于乔木而言，海拔差异的解释率大于地理距离(图1a, d)，暗示了乔木物种更大程度上受到生境过滤作用的影响(主要体现为垂直方向上热量梯度的急剧递减)。乔木个体通常较灌木和草本高大，并且其最关键更新组织——顶芽直接暴露于空气中，因此更容易遭受冬季低温的伤害(Wang et al, 2010; Hawkins et al, 2011)，导致海拔越高，能适应低温生境的乔木种类越少。此结果符合大尺度多样性格局理论中寒冷-忍耐假说的预测(Wiens & Donoghue, 2004; Wang et al, 2010)。

与乔木相比,处于林冠之下的种类组成变异则更多被地理距离所解释(图1b, c, e, f)。这说明水热等气候条件对灌木和草本物种聚集的筛选作用相对较弱,其中又以草本植物最为典型。由于草本物种植株矮小,其芽组织离地表更近而不易受到冷害;较短生活史周期提高了时间维度上的机动性,当气候条件不利其生存时,草本植物多以种子或地下组织等休眠方式灵活应对,故对气候的依赖性相对较低(Latham & Ricklefs, 1993; Donoghue, 2008)。但是,草本植物相对更依赖于光照、土壤、地形等局地微生境条件(Brad et al, 2009; Reich et al, 2012)。本研究结果也显示,局地生境差异与草本植物物种相似性的关系比木本植物密切。

我们发现木本植物物种相似性递减率总是显著大于草本植物,这与其他相似研究结果基本一致(Nekola & White, 1999; Tuomisto et al, 2003; Lenoir et al, 2010)。这可能是由于木本物种的生活史策略更多为 K 选择,更倾向于产生质量较大的种子(Navarro et al, 2009),如栎属(*Quercus*)植物,其传播方式上也以效率较低的自助扩散(autochory)和动物扩散(zoochory)为主(动物扩散虽然传播距离可以很远,但偶然性较大,不易形成规模效应)(肖治术等, 2001)。相反,草本植物则更多采取机会主义生活史策略,其种子质量普遍微小,因而能够利用风作为高效传播媒介的物种比例更高,如多数草本菊科、兰科植物。这有利于多数草本物种迅速占领适宜生境斑块,导致草本层种类组成的同质化,从而降低了物种周转率。

总的来说,本研究揭示了秦岭西部森林群落物种相似性沿地理距离及生境差异的递减格局,发现以扩散限制为代表的中性过程与以生境过滤等为代表的生态位过程共同主导了该地区森林植物群落的构建,中性过程在小尺度上重要性更加凸显。此外,其他因素也有可能对研究结果产生影响。例如,空间对物种扩散的阻隔往往具有异向性(anisotropic),使得传播媒介的扩散作用在不同尺度上表现不一(Eiserhardt et al, 2011);生境解释率容易受限于测量手段和取样粒度的选择等(John et al, 2007; 卢品等, 2013)。另外,需要强调的是,由于生境因子同样具有空间自相关性,致使地理距离所代表的生态过程除了包含扩散限制以外,还可能混杂了其他未被测量的重要生境因子。上述问题有待

今后通过进一步补充完善实验设计,以期进一步揭示群落构建机制的全貌。

参考文献

- Brad O, Grace JB, Chase JM (2009) Beneath the veil: plant growth form influences the strength of species richness-productivity relationships in forests. *Global Ecology and Biogeography*, 18, 416–425.
- Capinha C, Essl F, Seebens H, Moser D, Pereira HM (2015) The dispersal of alien species redefines biogeography in the Anthropocene. *Science*, 348, 1248–1251.
- Chase JM (2014) Spatial scale resolves the niche versus neutral theory debate. *Journal of Vegetation Science*, 25, 319–322.
- 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, 肖隸 (2010) Beta多样性研究进展. 生物多样性, 18, 323–335.]
- Donoghue MJ (2008) Phylogenetic perspective on the distribution of plant diversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 105, 11549–11555.
- Eiserhardt WL, Svenning JC, Kissling WD, Balslev H (2011) Geographical ecology of the palms (Arecaceae): determinants of diversity and distributions across spatial scales. *Annals of Botany*, 108, 1391–1416.
- 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.
- Goslee SC, Urban DL (2007) The ecodist package for dissimilarity-based analysis of ecological data. *Journal of Statistical Software*, 22, 1–19.
- Götzenberger L, Bello F, Bräthen KA, Davison J, Dubuis A, Guisan A, Lepš J, Lindborg R, Moora M, Pärtel M (2012) Ecological assembly rules in plant communities—approaches, patterns and prospects. *Biological Reviews*, 87, 111–127.
- Han XH, Wen LF, Liu Y, Wang Z (2010) Current situation of forest resources and management measures for Matoutan Forestry Bureau. *Shaanxi Forest Science and Technology*, (4), 59–61. (in Chinese with English abstract) [韩星海, 汶录凤, 刘勇, 王周 (2010) 马头滩林业局森林资源现状分析. 陕西林业科技, (4), 59–61.]
- Hawkins BA, Rodríguez MÁ, Weller SG (2011) Global angiosperm family richness revisited: linking ecology and evolution to climate. *Journal of Biogeography*, 38, 1253–1266.
- Hubbell SP (2001) *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*. Princeton University Press, Princeton.
- John R, Dalling JW, Harms KE, Yavitt JB, Stallard RF, Mirabello M, Hubbell SP, Valencia R, Navarrete H, Vallejo M (2007) Soil nutrients influence spatial distributions of tropical tree species. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 104, 864–869.
- Jurasinski G (2007) Simba: a collection of functions for similarity calculation of binary data R package Version 0.2–5.

- <http://www.r-project.org/>. (accessed on 2016-07-20)
- Körner C (2007) The use of "altitude" in ecological research. *Trends in Ecology & Evolution*, 22, 569–574.
- Kreft H, Jetz W (2010) A framework for delineating biogeographical regions based on species distributions. *Journal of Biogeography*, 37, 2029–2053.
- Latham RE, Ricklefs RE (1993) Global patterns of tree species richness in moist forests: energy-diversity theory does not account for variation in species richness. *Oikos*, 67, 325–333.
- Legendre P, Legendre LFJ (1998) *Numerical Ecology*. Elsevier, Amsterdam.
- 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 J, Gaston KJ (2001) The geographical structure of British bird distributions: diversity, spatial turnover and scale. *Journal of Animal Ecology*, 70, 966–979.
- Lenoir J, Gégout JC, Guisan A, Vittoz P, Wohlgemuth T, Zimmermann NE, Dullinger S, Pauli H, Willner W, Grytnes JA (2010) Cross-scale analysis of the region effect on vascular plant species diversity in southern and northern European mountain ranges. *PLoS ONE*, 5, e15734.
- Lenoir J, Virtanen R, Oksanen J, Oksanen L, Luoto M, Grytnes JA, Svenning JC (2012) Dispersal ability links to cross-scale species diversity patterns across the Eurasian Arctic tundra. *Global Ecology and Biogeography*, 21, 851–860.
- Lichstein JW (2007) Multiple regression on distance matrices: a multivariate spatial analysis tool. *Plant Ecology*, 188, 117–131.
- Liu QF, Kang MY, Liu QR (2006) Quantitative classification and environmental interpretation of forest tree species in Hungou, Zhongtiao Mountain. *Journal of Plant Ecology (Chinese Version)*, 30, 383–391. (in Chinese with English abstract) [刘秋锋, 康慕谊, 刘全儒 (2006) 中条山混沟地区森林乔木种的数量分类与环境解释. *植物生态学报*, 30, 383–391.]
- Liu Y, Tang ZY, Fang JY (2015) Contribution of environmental filtering and dispersal limitation to species turnover of temperate deciduous broad-leaved forests in China. *Applied Vegetation Science*, 18, 34–42.
- Lu P, Jin Y, Chen JH, Li MH, Yu MJ (2013) Influence of geographical distance and topographic difference on β diversity in two large-scale forest dynamics plots. *Biodiversity Science*, 21, 554–563. (in Chinese with English abstract) [卢品, 金毅, 陈建华, 李铭红, 于明坚 (2013) 地理距离和地形差异对两个大型森林动态样地 β 多样性的影响. *生物多样性*, 21, 554–563.]
- Navarro T, Oualidi JE, Taleb MS, Pascual V, Cabezudo B (2009) Dispersal traits and dispersal patterns in an oro-Mediterranean thorn cushion plant formation of the eastern High Atlas, Morocco. *Flora*, 204, 658–672.
- Nekola JC, White PS (1999) The distance decay of similarity in biogeography and ecology. *Journal of Biogeography*, 26, 867–878.
- Oksanen J, Blanchet FG, Kindt R, Legendre P, Minchin PR, O'Hara RB, Simpson GL, Solymos P, Henry M, Stevens H, Wagner H (2013) *vegan: community ecology package*. R package version 2.0–10. <http://cran.r-project.org/>. (accessed on 2016-07-20)
- Peng SY, Hu G, Yu MJ (2014) Beta diversity of vascular and its influencing factors on islands in the Thousand Island Lake. *Acta Ecologica Sinica*, 34, 3866–3872. (in Chinese with English abstract) [彭思羿, 胡广, 于明坚 (2014) 千岛湖岛屿维管植物 β 多样性及其影响因素. *生态学报*, 34, 3866–3872.]
- Qian H (2009) Beta diversity in relation to dispersal ability for vascular plants in North America. *Global Ecology and Biogeography*, 18, 327–332.
- Qian H, Hao ZJ, Zhang J (2014) Phylogenetic structure and phylogenetic diversity of angiosperm assemblages in forests along an elevational gradient in Changbaishan, China. *Journal of Plant Ecology*, 7, 154–165.
- Rayment GE, Higginson FR (1992) *Australian Laboratory Handbook of Soil and Water Chemical Methods*. Inkata Press, Melbourne.
- Reich PB, Frelich LE, Voldseth RA, Bakken P, Adair EC (2012) Understorey diversity in southern boreal forests is regulated by productivity and its indirect impacts on resource availability and heterogeneity. *Journal of Ecology*, 100, 539–545.
- Ricklefs RE (2004) A comprehensive framework for global patterns in biodiversity. *Ecology Letters*, 7, 1–15.
- 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.
- Steinitz O, Heller J, Tsoar A, Rotem D, Kadmon R (2006) Environment, dispersal and patterns of species similarity. *Journal of Biogeography*, 33, 1044–1054.
- Tan SS, Ye ZL, Yuan LB, Zhou RF, Hu G, Jin XF, Yu MJ (2013) Beta diversity of plant communities in Baishanzu Nature Reserve. *Acta Ecologica Sinica*, 33, 6944–6956. (in Chinese with English abstract) [谭珊珊, 叶珍林, 袁留斌, 周荣飞, 胡广, 金孝锋, 于明坚 (2013) 百山祖自然保护区植物群落 β 多样性. *生态学报*, 33, 6944–6956.]
- Tang ZY, Fang JY, Chi XL, Feng JM, Liu YN, Shen ZH, Wang XP, Wang ZH, Wu XP, Zheng CY (2012a) Patterns of plant beta-diversity along elevational and latitudinal gradients in mountain forests of China. *Ecography*, 35, 1083–1091.
- Tang ZY, Fang JY, Chi XL, Yang YY, Ma WH, Mohamot A, Guo ZD, Liu YN, Gaston KJ (2012b) *Geography, environ-*

- ment, and spatial turnover of species in China's grasslands. *Ecography*, 35, 1103–1109.
- Tobler WR (1970) A computer movie simulating urban growth in the Detroit region. *Economic Geography*, 46, 234–240.
- Tuomisto H, Ruokolainen K, Yli-Halla M (2003) Dispersal, environment, and floristic variation of western Amazonian forests. *Science*, 299, 241–244.
- Vavrek MJ (2011) Fossil: palaeoecological and palaeogeographical analysis tools. *Palaeontologia Electronica*, 14, 50–64.
- Wang D, Wang XA, Guo H, Wang SX, Zheng WN, Liu SL (2013) Effect of species dispersal and environmental factors on species assemblages in grassland communities. *Acta Ecologica Sinica*, 33, 4409–4415. (in Chinese with English abstract) [王丹, 王孝安, 郭华, 王世雄, 郑维娜, 刘史力 (2013) 环境和扩散对草地群落构建的影响. *生态学报*, 33, 4409–4415.]
- Wang D, Geng ZC, Yu D, He WX, Hou L (2014) Vertical distribution of soil active carbon and soil organic carbon storage under different forest types in the Qinling Mountains. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 25, 1569–1577. (in Chinese with English abstract) [王棣, 耿增超, 余雕, 和文祥, 侯琳 (2014) 秦岭典型林分土壤活性有机碳及碳储量垂直分布特征. *应用生态学报*, 25, 1569–1577.]
- Wang ZH, Fang JY, Tang ZY, Lin X (2010) Patterns, determinants and models of woody plant diversity in China. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 278, 2122–2132.
- Wiens JJ, Donoghue MJ (2004) Historical biogeography, ecology and species richness. *Trends in Ecology & Evolution*, 19, 639–644.
- Xiao ZS, Wang YS, Zhang ZB (2001) Seed bank and the factors influencing it for three Fagaceae species in Dujiangyan Region, Sichuan. *Biodiversity Science*, 9, 373–381. (in Chinese with English abstract) [肖治术, 王玉山, 张知彬 (2001) 都江堰地区三种壳斗科植物的种子库及其影响因素研究. *生物多样性*, 9, 373–381.]

(责任编辑: 唐志尧 责任编辑: 黄祥忠)