

DOI: 10.5846/stxb201603050390

赵鸣飞, 邢开雄, 王宇航, 王国义, 薛峰, 左婉怡, 康慕谊. 芦芽山寒温性针叶林冠层下植被 beta 多样性格局及其成因. 生态学报, 2017, 37(10):

Zhao M F, Xing K X, Wang Y H, Wang G Y, Xue F, Zuo W Y, Kang M Y. Patterns and determinants of beta diversity in the understory vegetation layers of montane boreal conifer forest in Luya Mountain. Acta Ecologica Sinica, 2017, 37(10):

芦芽山寒温性针叶林冠层下植被 beta 多样性格局及其成因

赵鸣飞^{1,2}, 邢开雄^{1,2}, 王宇航^{1,2}, 王国义^{1,2}, 薛峰^{1,2}, 左婉怡^{1,2}, 康慕谊^{1,2,*}

1 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

2 北京师范大学资源学院, 北京 100875

摘要:群落构建机制是生态学的中心议题之一。对山地植被 beta 多样性格局及其成因的探究有助于加深对此问题的认识。以芦芽山寒温性针叶林群落冠层下植被为研究对象, 结合野外调查与室内实验获取的详细数据, 运用 Mantel 检验、普通最小二乘回归和典范对应分析(CCA)等统计方法, 探讨了林下植被的 beta 多样性格局及其成因, 结果显示: (1) 沿海拔梯度相邻群落间草本层物种周转率呈现递减格局, 而灌木层变化规律不明显; (2) 灌、草层 beta 多样性与海拔差异、地理距离呈显著正相关关系, 而与局地环境异质性关系不显著。控制海拔作用后发现, 灌、草层 beta 多样性与地理距离关系依然显著, 而当消除地理距离的线性影响后, beta 多样性与海拔关系也变得不显著 (3) CCA 模型中, 环境因子共解释了物种组成变异的 74.4%, 其中, 海拔、坡度、凋落物厚度、乔木密度与总干面积对林下灌、草植被物种组成具有显著影响, 但土壤因子的作用未见显著。综上, 生境筛选与扩散限制共同主导了芦芽山寒温性针叶林冠层下群落构建过程, 但扩散限制的影响强于生境筛选作用。

关键词:海拔梯度; 物种周转率; 群落构建; 扩散限制; 生境筛选

Patterns and determinants of beta diversity in the understory vegetation layers of montane boreal conifer forest in Luya Mountain

ZHAO Mingfei^{1,2}, XING Kaixiong^{1,2}, WANG Yuhang^{1,2}, WANG Guoyi^{1,2}, XUE Feng^{1,2}, ZUO Wanyi^{1,2} and KANG muyi^{1,2,*}

1 State Key Laboratory of Earth Surface Processes and Resource Ecology, Beijing Normal University, Beijing 100875, China

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

Abstract: Ecologists have long been enthusiastic about alpha diversity in montane regions; however, the elevational patterns of beta diversity and underlying crucial processes are still rarely studied. Niche and neutral processes are known to be two key factors in shaping species composition in a community. Although it could be difficult to test independently because of covariability, these two factors could produce competing predictions concerning the pattern of beta diversity between communities with environmental divergence and geographic distance. Our goal was to discover the patterns of species turnover among sites in temperate montane forests, and determine to what extent environmental filtering and limitation of dispersal affect the processes of species assembly. Additionally, we tried to pinpoint the main factors associated with niche filtering, which dominantly control the local floristic composition of the understory. We investigated the coniferous forest communities along the elevational gradient of Luya Mountain, documenting all species encountered and

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

收稿日期:2016-03-05; **网络出版日期:**2016-00-00

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: kangmy@bnu.edu.cn

environmental conditions in 17 20 m × 30 m plots. For all pairwise sites, we calculated the Simpson's beta dissimilarity (beta-sim) of species composition and the Euclidean distances of independent variables (elevational, geographical, and environmental) for shrubs and herbs. The Mantel test and its partial version were adopted to analyze data, respectively. Linear trends of beta-sim against all 'distances' were obtained by ordinary least square regression. Furthermore, we employed canonical correspondence analysis (CCA) to demonstrate the relationship between species composition and the significant habitat descriptors selected through the Monte Carlo permutation test. The results showed that the turnover of herbaceous species between adjacent sampling sites exhibited a decreasing pattern along the elevational gradient, whereas the pattern of shrubs was irregular. For both shrubs and herbs, beta-sim increased significantly with both elevational and geographical distances, except the environmental distance. After controlling the influence of elevation by the partial Mantel test, the significant correlation between beta-sim and geographic distance was still maintained, but not vice versa. Results of CCA suggested that environmental factors together explained 74.4% of variance in understory species composition, and more specifically, litter thickness, slope, stem density, and basal area were indicated as key factors at the local scale. Nevertheless, there was no significant correlation between community structure and edaphic variables. We therefore concluded that environmental filtering and limitation of dispersal might jointly regulate the patterns of species beta diversity in the understory of boreal coniferous forest within Luya Mountain, with dispersal limitation playing a more important role in community assembly.

Key Words: elevational gradient; species turnover; community assembly; dispersal limitations; niche filtering

理解并阐释群落构建机制一直是生态学的核心问题之一^[1-3]。在当前由人类活动所主导的全球气候变化、生物第六次大灭绝背景下,对该问题的研究显得尤为紧迫^[4-5]。探索群落间物种多样性的空间变化格局,也即 beta 多样性的成因,是解决该问题的关键所在。“生态位理论”和“群落中性理论”已成为解释物种共存机制的两种主流观点。前者认为“生境筛滤”(environmental filtering)以及种间相互作用等确定性因素决定群落的构建^[2],而后者则强调与随机因素有关的空间过程,“扩散限制”(dispersal limitation)同样能够刻画群落物种组成与时空动态^[6]。目前,学界倾向于将二者整合起来,共同对 beta 多样性成因给予定量解释^[7-10]。然而,环境因子自身往往具有地理结构^[11],这种天然的空间自相关属性使得分离上述两类作用存在困难^[8,10,2]。因此,在不同的研究尺度下区分二者的“作用力”大小已成为当今生态学界的研究热点^[8-9,13]。

山地系统在相对有限的空间内通常具有宽广的水热梯度和较大的生境异质性^[14-15]。海拔梯度能够表征温度、湿度、光照和土壤等诸多生境要素。例如,垂直方向上的气温变率约比在纬向上快一千倍^[16]。因此,山地是探索物种形成、群落建构以及多样性渐变等关键机制的理想之地^[14,17]。总体而言,以往有关山地多样性的经验研究更多聚焦于物种丰富度格局^[18],而对于山地 beta 多样性格局及其形成机制的探讨相对不足^[10,17-18]。

山西芦芽山具有较大相对垂直高差,并保存有大面积完好典型的寒温性针叶林,这些森林属于演替后期相对稳定的顶级群落,其建群种组成简单,因此为冠层下物种创造了同质性较高的生境条件^[19]。本文以芦芽山针叶林群落林冠下各层植物的 beta 多样性为研究对象,基于详细的野外调查和室内实验数据,尝试回答以下科学问题:(1)冠层下物种 beta 多样性所呈现的海拔周转格局;(2)海拔差异、地理距离以及局地生境异质性差异对 beta 多样性的影响;(3)物种组成与环境因子的定量关系。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

研究区位于山西省西北部吕梁山脉北端芦芽山(38°36'—39°02'N, 111°46'—112°54'E),其主峰荷叶坪海拔 2783 m。该地域属暖温带半湿润区,气候的大陆性特征显著,夏季凉爽多雨,冬季寒冷干燥。年平均气

温 5—8℃, 1 月平均气温 -12—-8℃, 7 月平温 20—25℃, 无霜期 130—170 d; 年降水量 350—500 mm, 主要集中在 6—8 月。芦芽山植被具有明显的垂直地带性, 低中山以暖温带落叶阔叶林和灌草丛为主; 海拔 1750—2600 m 一带覆盖着茂密的寒温性针叶林, 其建群种由青杆 (*Picea wilsonii*)、白杆 (*Picea meyeri*) 和华北落叶松 (*Larix principis-rupprechtii*) 组成; 2450 m 以上开始出现亚高山灌丛草甸, 直至峰顶^[20]。对应植被带变化, 土壤亦呈垂直地带性分布, 从低海拔起依次为: 山地褐土、山地淋溶褐土、棕色森林土和亚高山草甸土^[19]。

1.2 样地设置及取样方法

野外样地布设于海拔 1800—2650 m 的典型针叶林带, 从下至上, 海拔每升高 50 m 设置 20 m×30 m 样地一个(进一步划分为 6 个 10 m×10 m 样格), 共计 17 个。对样方内胸径大于 3 cm 的乔木进行每木调查, 记录其树名、胸径、高度和枝下高等特征。选择两个对角位置的 10 m×10 m 样格作为灌木样方, 调查其内灌木种类、高度和盖度(注: 最高处两个样地未发现灌木种)。于每样格中间位置设置 1 m×1 m 草本样方(共 6 个), 统计其种类、盖度与高度。同时利用 GPS 记录样地经纬度、海拔高度, 并利用罗盘记录其坡度、坡向等信息。分析时依余弦公式^[21]将坡向转换为 0—1 之间的数据, 以反映生境的干湿程度。在进行植被调查的同时, 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。利用环刀收集 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。调查记录到维管植物 166 种, 其中乔木 15 种、灌木 24 种、草本 127 种。

1.3 统计分析

1.3.1 物种周转率与环境距离

本研究利用物种“有-无”的二元数据, 通过计算样地间 Simpson 相异性指数(beta-sim) 来度量物种周转率^[22], 也即 beta 多样性。其计算公式如下:

$$\text{beta-sim} = \min(b, c) / [a + \min(b, c)]$$

其中 a 为两样地共有种, b 和 c 分别为两样地独有种。该指数在样地物种数不均衡的情况下仍旧表现稳健, 因而被广泛应用于生态学以及生物地理学领域^[22-23]。基于样地间海拔差异计算得到“海拔距离矩阵”; 基于经纬度数据计算得到样地之间水平“地理距离矩阵”; 类似的, 以坡度、坡向、土壤深度、土壤元素、凋落物厚度、平均冠层高(平均树高与平均枝下高之差)、总干面积(由胸径计算得到)和立木密度等 10 个指标作为环境异质性因子, 经标准化消除量纲影响后, 按欧氏距离综合计算获得样地间“环境距离矩阵”。

为探究灌草群落沿海拔方向的物种周转率格局, 笔者计算了空间上相邻样地之间的 beta-sim 指数, 并进一步通过 Kruskal-Wallis 秩和检验来比较灌、草层之间 beta 多样性大小。

1.3.2 回归分析与 Mantel 检验

首先使用普通最小二乘回归分别考察灌木层和草本层 beta 多样性与海拔差异、地理距离及环境距离之间的相互关系。由于点对数据之间并不独立, 使用基于置换检验的 Mantel-test 作为补充, 并利用 Partial Mantel-test 来分析各距离矩阵对 beta 多样性的独立影响(9999 次置换)。相关性由标准化 Mantel 系数(基于 Pearson 相关系数)度量^[24]。

1.3.3 排序

利用典范对应分析(Canonical Correspondence Analysis, CCA)综合分析了冠层群落物种组成与环境因子的关系。参与计算的植物种仅包括样方内详细记录有属性数据的 95 个物种。排序之前, 首先依据“膨胀因子”来评估自变量之间可能存在的“多重共线性”。经计算, 所有变量的“膨胀因子”均小于 10, 也即该问题不会显著影响分析结果。定量物种数据矩阵由重要值组成, 本文对各灌、草植物种重要值采用统一计算公式如下:

$$\text{重要值} = (\text{相对高度} + \text{相对盖度}) / 2$$

以上统计分析由 R 软件完成, 并涉及 vegan 软件包。

2 结果

2.1 Beta 多样性沿海拔方向上的分布格局

随着海拔的升高,灌木层物种的 beta-sim 并无明显趋势(图 1);而草本层物种则呈现显著的递减格局。平均来看,相邻样地间灌木 beta-sim 多样性指数为 0.393 ± 0.152 ,草本为 0.358 ± 0.103 ,二者之间周转率相当,并无显著差异(KW-test, $P=0.287$)。

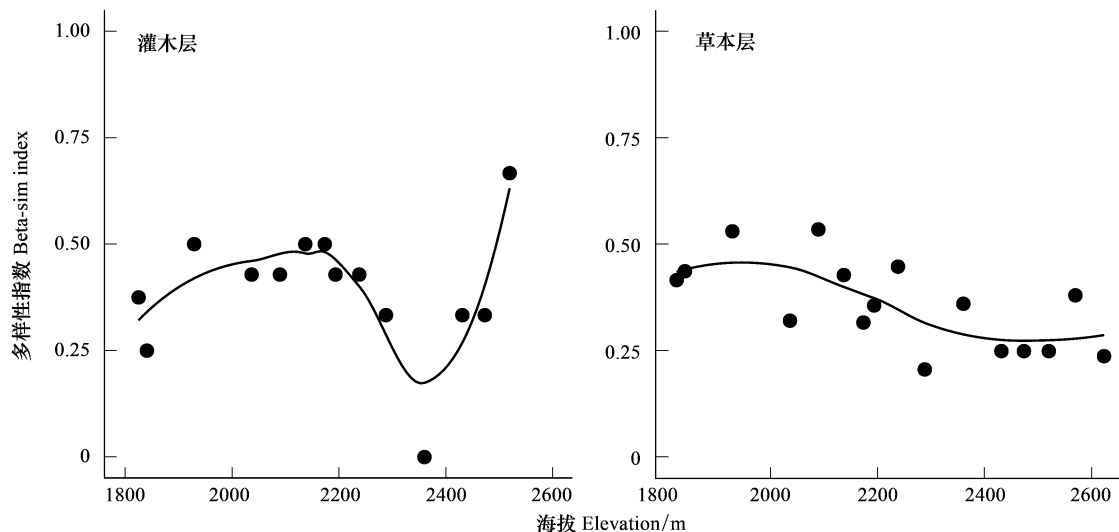


图 1 相邻样地灌木层和草本层 beta 多样性沿海拔梯度的分布格局

Fig.1 Beta-sim variation between paired-adjacent sampling sites along the elevational gradient for shrubs and herbs

图中曲线为 Loess 拟合趋势线(span = 0.75)

2.2 Beta 多样性与海拔差异、水平距离及环境距离的相关性

总体而言,冠层下植被两两样地间 beta 多样性均随海拔差异、地理距离的增大而具有增加趋势(图 2a, b, d, e, $P < 0.001$),地理距离对冠层下植被 beta 变异的线性解释率尤为突出。具体来说,海拔差异对灌木的解释率为 0.265(调整后决定系数 R^2 -adj,下同),草本为 0.623;而地理距离则分别达 0.342 和 0.758。而群落局地生境异质性差异与灌、草的 beta 虽然也呈正相关趋势,但并不显著(图 2c, f, $P > 0.05$)。

Mantel 检验与回归分析结果相一致(表 1),灌、草 beta 多样性均与海拔变化、地理距离以及环境距离呈正相关关系,前二者同样达极显著水平($P < 0.001$),而与环境距离则并不显著($P = 0.071$)。然而,当通过 Partial-Mantel 检验控制水平距离影响仅考虑海拔的净效应时,其关系也变得不显著;相反情况,水平距离与灌、草 beta 多样性则依然呈显著正相关(表 1, $P < 0.001$)。

2.3 群落物种组成与环境因子的关系

CCA 模型全局 F 检验达到显著水平(F -pseudo = 1.320, $P = 0.004$, 9999 次置换),共解释灌、草层物种组成变异的 74.4%(总惯量为 3.695)。前两轴(特征值分别为 0.609 和 0.251)累积解释总变异的 23.3%。环境因子中的海拔、凋落物厚度、坡度、乔木密度与总干面积对林下灌、草植被构成具有显著影响(图 3,表 2),而土壤因子的作用却均不显著。排序第一轴主要代表了海拔(相关系数:0.998,下同)、总干面积(0.892)和坡度(-0.996);第二轴主要同乔木密度(0.843)和凋落物厚度(-0.970)有关。

3 讨论

物种周转率描述了群落沿生境梯度上的物种替代速率^[25]。随着海拔的升高,相邻群落草本层 beta 呈现

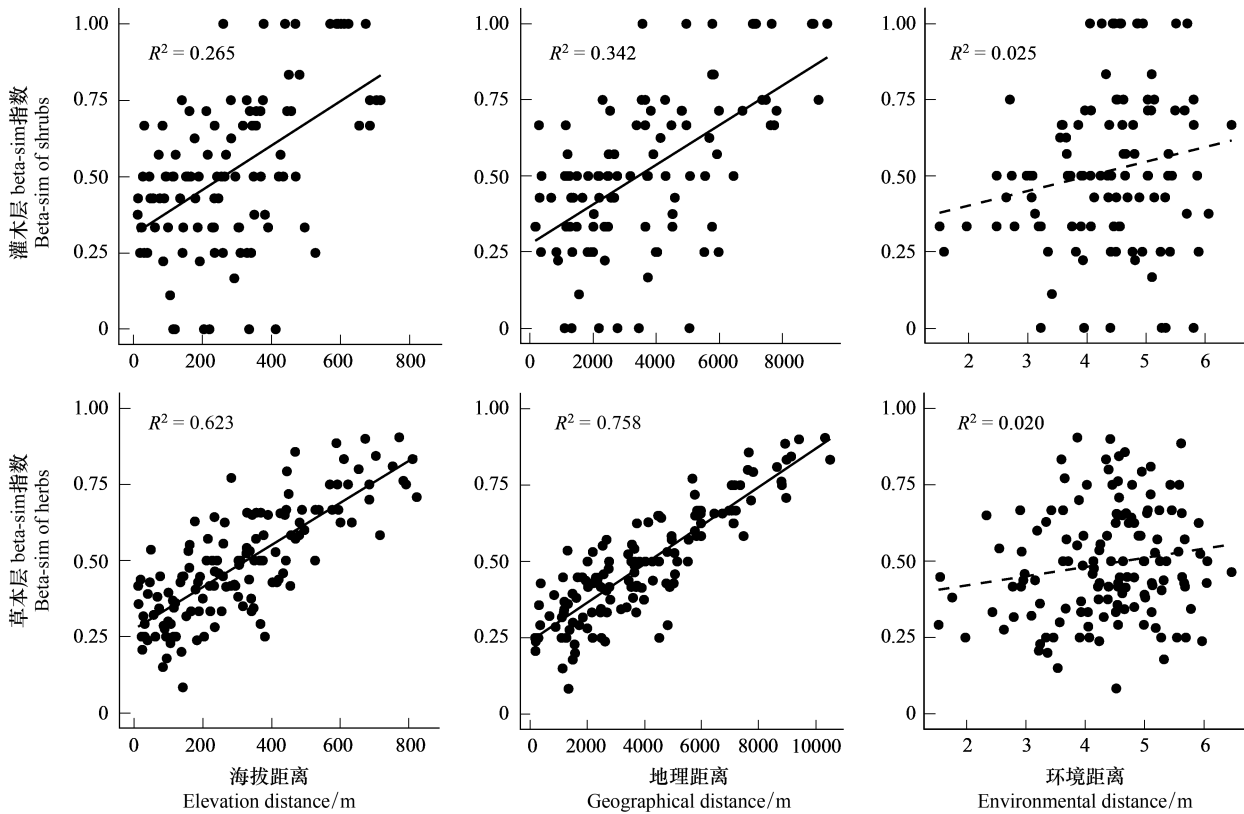


图 2 Beta 多样性与海拔差异、地理距离、环境距离之间的关系

Fig.2 Scatter plots of species dissimilarity against elevational distance, geographical distance and environmental distance

图中直线为线性回归拟合线(虚线表示关系不显著)

表 1 Beta 多样性与海拔差异、地理距离及环境距离之间的相关性

Table 1 Results of Mantel correlations between Beta diversity, elevational distance, geographical distance and environmental distance

解释变量 Explanatory factors	灌木 Shrub		草本 Herb		
	Mantel <i>r</i>	<i>P</i>	Mantel <i>r</i>	<i>P</i>	
(a) Mantel 检验 Simple Mantel test					
海拔差异	0.485	<0.001	0.775	<0.001	
地理距离	0.543	<0.001	0.845	<0.001	
环境距离	0.181	0.053	0.154	0.071	
(b) 偏 Mantel 检验 Partial Mantel test					
海拔差异	地理距离	0.293	0.003	0.553	<0.001
Elevational distance	环境距离	0.004	0.458	-0.156	0.917
地理距离	海拔差异	-0.088	0.758	-0.179	0.918
Geographical distance	环境距离	-0.027	0.572	-0.228	0.985
环境距离	海拔差异	0.457	<0.001	0.775	<0.001
Environmental distance	地理距离	0.521	<0.001	0.849	<0.001

表 2 环境因子与 CCA 前两排序轴的关系

Table 2 Correlations of environmental factors with the first two constrained ordination axes (CCA1, CCA2) based on CCA

环境因子 Environmental variables	第 1 轴 CCA 1	第 2 轴 CCA 2	<i>R</i> ²	<i>P</i>
海拔 Elevation	0.998	-0.055	0.9671	<0.001
坡向 Aspect	0.515	0.857	0.1965	0.196
坡度 Slope	-0.996	0.093	0.4334	0.019
冠层高 Delta height	-0.379	-0.925	0.1424	0.309

续表

环境因子 Environmental variables	第 1 轴 CCA 1	第 2 轴 CCA 2	R^2	P
总干面积 Basal area	0.892	-0.452	0.6847	<0.001
立木密度 Stem density	-0.537	0.843	0.4627	0.011
土壤深度 Soil depth	0.403	-0.915	0.0556	0.668
凋落物厚度 Litter thickness	0.241	-0.970	0.745	<0.001
土壤有机碳 Soil organic carbon	0.637	-0.771	0.0778	0.573
土壤总氮 Total nitrogen	-0.178	-0.984	0.0378	0.775
土壤总磷 Total phosphorus	0.938	0.345	0.2066	0.201

环境因子与排序轴之间相关关系的显著性基于 9999 次置换检验

单调递减格局(图 1),这与多数经验案例相符合^[26-28]。一方面低海拔地区有着相对良好的水热条件,可容纳更多物种共存;另一方面,低海拔地区易受到更大强度的人为干扰,生境异质性更高,从而导致 beta 多样性增加。当然,递减格局也可以由“Rapoport”法则解释,能够分布在高海拔地区的物种其生态幅较为宽广,因此相邻海拔段的群落物种组成趋同,进而 beta 多样性降低^[29]。

生态位理论认为,生境差异主导了 beta 多样性格局^[30]。而中性理论主张,群落建构主要取决于物种的扩散能力,所以,空间距离可以看做 beta 多样性的关键成因^[31]。本研究结果显示,灌木、草本层的 beta 多样性均与水平方向上的地理距离、垂直方向上的海拔差异极显著相关。然而,海拔本身代表空间的一个维度,同时又与环境因子之间存在很强的协变关系,特别是与温度,二者之间几乎完全共线。因此,海拔距离本身虽然对 beta 多样性存在较高解释量(图 2a, d),但却难以厘清生态位过程或中性过程的相对贡献。而上述问题对于群落之间的水平地理距离并不明显。通过偏 Mantel 检验排除海拔的线性影响后,地理距离对 beta 的“纯作用”依然显著(表 1)。这意味着山地系统自身的特殊性可能对空间作用具有“放大效应”。

一方面,从宏生态观点来看,山地系统作为可见天然屏障对物种长距离扩散起着十分显著的阻隔作用^[32]。即便对于山地生态系统内部而言,由于地形崎岖复杂,使其较之其他相对连通的地理单元(如平原、河岸带等)对繁殖体短距离迁移阻力要大得多。扩散受阻意味着不同斑块内种群之间的基因流强度减弱,加之复杂地形增加了生境异质性,有利于提高物种形成速率。因此,山地系统特有种丰富^[33-34],加之局地斑块孤立性较高进而提高了群落间的 beta 多样性。另一方面,生态位过程与扩散限制对群落间 beta 多样性影响力大小具有尺度依赖特性^[35]。研究尺度越小,生态漂变、空间自相关等中性过程的作用将被凸显;而随着尺度增大,环境梯度作用才逐渐凸显出来^[35-36]。在本研究中,样地间最远距离仅为 10km,属于小尺度案例^[37],这有利于观测到空间因子对物种聚集的影响。另外,我们还发现,以土壤、地形和生物因子为代表的局地生境异质性与 beta 多样性之间并无显著关系。这可能由于芦芽山寒温性针叶林多处于演替后期,乔木层物种组成相对单一,从而创造了一致性程度较高的林下生境,因此,对物种的筛选作用趋同。综上,我们认为,扩散限制可能是芦芽山冠层下植被 beta 多样性形成的主要机制。

然而,局地尺度生境异质性与 beta 多样性变异关系不显著并非意味其对群落物种组成没有贡献。由

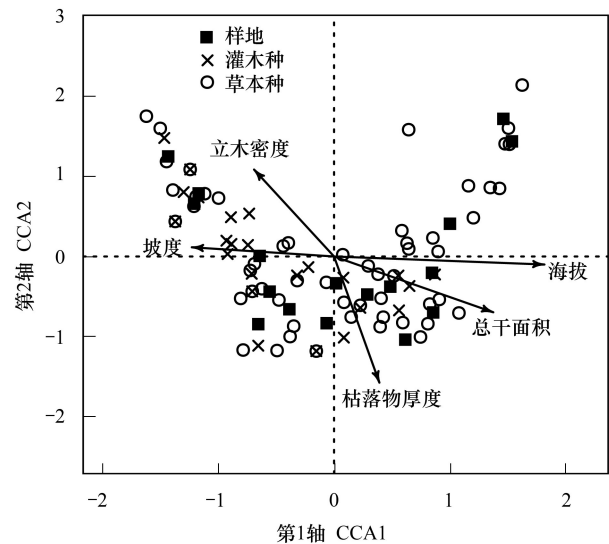


图 3 针叶林群落冠层下植被与环境因子关系的 CCA 排序图
Fig. 3 CCA triplot of the understory of boreal coniferous communities related to environmental covariates

CCA 分析可以看出,除海拔(间接代表了水热梯度)外,来自林冠层优势种(乔木层密度,总干面积,凋落物厚度)以及地形因子(坡度)的影响与灌、草层植被均有显著的定量关系(图 3,表 2)。由此表明,局地异质性因子对该区下层植被结构、物种组成以及 alpha 多样性同样具有重要影响。特别是来自林冠的调节作用,其结构能够改变冠层下的光照条件^[38],同时作为地表凋落物的主要来源也会间接影响到下层物种多样性^[39]。例如,林下环境生长的木本植物对光线需求一般高于草本植物。通过调查发现,芦芽山云杉林具有非常高的郁闭度,导致灌木层物种普遍受到光资源胁迫,进而增加了物种组成的不确定性(样地灌木物种丰富度变异系数为 37.4%,高于草本的 28.1%)。这在一定程度上解释了本文所涉及的统计分析中,灌木模型的残差为何均高于草本。

4 结论

本研究揭示了芦芽山寒温性针叶林群落冠层下植被的 beta 多样性沿海拔、空间以及环境梯度的变化格局,发现以扩散限制为代表的中性过程可能比生境筛选等生态位过程对研究区的群落构建更为重要。同时作为补充,CCA 模型展示了局地生境异质性因子对冠下层物种组成的显著影响。基于对 beta 多样性变异来源的剖析,有助于加深我们对于群落物种集聚过程的理解,这对于全球气候变化背景下的生物多样性保育与维持具有重要的理论意义和应用价值。由于 beta 多样性格局具有尺度依赖的特点,导致本研究存在一定程度的局限性。因此,今后的研究可以尝试不同的取样方法(例如大样地监测)和更多的理论视角(如谱系、功能属性等),将有助于有关群落构建机制问题深入阐释。

致谢:野外工作得到了北京师范大学生命科学院闫瑞亚、郝加琛、何毅等同学的大力支持,特此致谢。

参考文献 (References):

- [1] Gaston K J, Davies R G, Orme C D L, Olson V A, Thomas G H, Ding T S, Rasmussen P C, Lennon J J, Bennett P M, Owens I P F, Blackburn T M. Spatial turnover in the global avifauna. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2007, 274(1618): 1567-1574.
- [2] Gilbert B, Lechowicz M J. Neutrality, niches, and dispersal in a temperate forest understory. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2004, 101(20): 7651-7656.
- [3] Koleff P, Lennon J J, Gaston K J. Are there latitudinal gradients in species turnover? *Global Ecology and Biogeography*, 2003, 12(6): 483-498.
- [4] Pimm S L, Russell G J, Gittleman J L, Brooks T M. The future of biodiversity. *Science*, 1995, 269(5222): 347-350.
- [5] Thomas C D, Cameron A, Green R E, Bakkenes M, Beaumont L J, Collingham Y C, Erasmus B F N, de Siqueira M F, Grainger A, Hannah L, Hughes L, Huntley B, van Jaarsveld A S, Midgley G F, Miles L, Ortega-Huerta M A, Townsend P A, Phillips O L, Williams S E. Extinction risk from climate change. *Nature*, 2004, 427(6970): 145-148.
- [6] Hubbell S P. *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*. Princeton: Princeton University Press, 2001: 157-158.
- [7] Soininen J, McDonald R, Hillebrand H. The distance decay of similarity in ecological communities. *Ecography*, 2007, 30(1): 3-12.
- [8] Tang Z Y, Fang J Y, Chi X L, Yang Y H, Ma W H, Mohamot A, Guo Z D, Liu Y N, Gaston K J. Geography, environment, and spatial turnover of species in China's grasslands. *Ecography*, 2012, 35(12): 1103-1109.
- [9] Myers J A, Chase J M, Jiménez I, Jørgensen P M, Araujo-Murakami A, Paniagua-Zambrana N, Seidel R. Beta-diversity in temperate and tropical forests reflects dissimilar mechanisms of community assembly. *Ecology Letters*, 2013, 16(2): 151-157.
- [10] 陈圣宾, 欧阳志云, 徐卫华, 肖焱. Beta 多样性研究进展. *生物多样性*, 2010, 18(4): 323-335 2010.
- [11] Legendre P, Borcard D, Peres-Neto P R. Analyzing beta diversity: partitioning the spatial variation of community composition data. *Ecological Monographs*, 2005, 75(75): 435-450.
- [12] Tuomisto H, Ruokolainen K. Analyzing or explaining beta diversity? Understanding the targets of different methods of analysis. *Ecology*, 2006, 87(11): 2697-2708.
- [13] Capinha C, Essl F, Seebens H, Moser D, Pereira H M. The dispersal of alien species redefines biogeography in the Anthropocene. *Science*, 2015, 348(6240): 1248-1251.
- [14] Sheldon K S, Yang S, Tewksbury J J. Climate change and community disassembly: impacts of warming on tropical and temperate montane community structure. *Ecology Letters*, 2011, 14(12): 1191-1200.

- [15] Gaston K J. Global patterns in biodiversity. *Nature*, 2000, 405(6783): 220-227.
- [16] Colwell R K, Brehm G, Cardelús C L, Gilman A C, Longino J T. Global warming, elevational range shifts, and lowland biotic attrition in the wet tropics. *Science*, 2008, 322(5899): 258-261.
- [17] Tang Z Y, Fang J Y, Chi X L, Feng J M, Liu Y N, Shen Z H, Wang X P, Wang Z H, Wu X P, Zheng C Y, Gaston H J. Patterns of plant beta-diversity along elevational and latitudinal gradients in mountain forests of China. *Ecography*, 2012, 35(12): 1083-1091.
- [18] Tello J S, Myers J A, Macía M J, Fuentes A F, Cayola L, Arellano G, Loza M I, Torrez V, Cornejo M, Miranda T B, Jørgensen P M. Elevational gradients in β -diversity reflect variation in the strength of local community assembly mechanisms across spatial scales. *PLoS One*, 2015, 10(3): e0121458.
- [19] 张金屯. 山西芦芽山植被垂直带的划分. *地理科学*, 1989, 9(4): 346-353.
- [20] 张文涛, 江源, 王明昌, 张凌楠, 董满宇. 芦芽山阳坡不同海拔华北落叶松径向生长对气候变化的响应. *生态学报*, 2015, 35(19): 1-10.
- [21] Roberts D W, Cooper S V. Concepts and techniques of vegetation mapping // Ferguson D, Morgan P, Johnson F D, eds. *Land Classifications Based on Vegetation: Applications for Resource Management*. Washington, DC: US Department of Agriculture, 1989, 257: 90-96.
- [22] Lennon J J, Koleff P, Greenwood J J D, Gaston K J. The geographical structure of British bird distributions: diversity, spatial turnover and scale. *Journal of Animal Ecology*, 2001, 70(6): 966-979.
- [23] Kreft H, Jetz W. A framework for delineating biogeographical regions based on species distributions. *Journal of Biogeography*, 2010, 37(11): 2029-2053.
- [24] Legendre P, Legendre L. *Numerical Ecology*. 2nd Eng ed. Amsterdam: Elsevier Science, 1998.
- [25] Whittaker R H. Vegetation of the Siskiyou mountains, Oregon and California. *Ecological Monographs*, 1960, 30(3): 279-338.
- [26] Sang W G. Plant diversity patterns and their relationships with soil and climatic factors along an altitudinal gradient in the middle Tianshan Mountain area, Xinjiang, China. *Ecological Research*, 2009, 24(2): 303-314.
- [27] 唐志尧, 方精云, 张玲. 秦岭太白山木本植物物种多样性的梯度格局及环境解释. *生物多样性*, 2004, 12(1): 115-122.
- [28] Vázquez G J A, Givnish T J. Altitudinal gradients in tropical forest composition, structure, and diversity in the Sierra de Manantlán. *Journal of Ecology*, 1998, 86(6): 999-1020.
- [29] 唐志尧, 方精云. 植物物种多样性的垂直分布格局. *生物多样性*, 2004, 12(1): 20-28.
- [30] Chase J M, Myers J A. Disentangling the importance of ecological niches from stochastic processes across scales. *Philosophical Transactions of the Royal B: Biological Sciences*, 2011, 366(1576): 2351-2363.
- [31] Hubbell S P. Neutral theory in community ecology and the hypothesis of functional equivalence. *Functional Ecology*, 2005, 19(1): 166-172.
- [32] Wang Z H, Fang J Y, Tang Z Y, Shi L. Geographical patterns in the beta diversity of China's woody plants: the influence of space, environment and range size. *Ecography*, 2012, 35(12): 1092-1102.
- [33] López-Pujol J, Zhang F M, Sun H Q, Ying T S, Ge S. Centres of plant endemism in China: places for survival or for speciation? *Journal of Biogeography*, 2011, 38(7): 1267-1280.
- [34] Tang Z Y, Wang Z H, Zheng C Y, Fang J Y. Biodiversity in China's mountains. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 2006, 4(7): 347-352.
- [35] Chase J M. Spatial scale resolves the niche versus neutral theory debate. *Journal of Vegetation Science*, 2014, 25(2): 319-322.
- [36] Legendre P, Mi X C, Ren H B, Ma K P, Yu M J, Sun I F, He F L. Partitioning beta diversity in a subtropical broad-leaved forest of China. *Ecology*, 2009, 90(3): 663-674.
- [37] Webb C O, Ackerly D D, McPeck M A, Donoghue M J. Phylogenies and community ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 2002, 33(1): 475-505.
- [38] Hardwick S R, Toumi R, Pfeifer M, Turner E C, Nilus R, Ewers R M. The relationship between leaf area index and microclimate in tropical forest and oil palm plantation: forest disturbance drives changes in microclimate. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2015, 201: 187-195.
- [39] Sayer E J. Using experimental manipulation to assess the roles of leaf litter in the functioning of forest ecosystems. *Biological Reviews*, 2006, 81(1): 1-31.