

•研究报告•

地理距离、海拔和气候差异对独龙江流域 维管植物群落物种空间相异性的影响

蒙 洋^{1,2} 邱 月^{1,2} 张 亮^{1,3} 王翠玲^{1,2} 臧振华^{1,4}
张学耀^{1,2} 申国珍¹ 闫彩凤¹ 陈全胜^{1,3*}

1 (中国科学院植物研究所植被与环境变化国家重点实验室, 北京 100093)

2 (中国科学院大学, 北京 100049)

3 (辽宁工程技术大学环境科学与工程学院, 辽宁阜新 123000)

4 (北京林业大学林学院, 北京 100083)

摘要: 物种相异性(species dissimilarity)主要反映了群落物种组成的时空变化, 其与随机和确定性因素之间的关系能揭示群落构建及生物多样性形成和维持的机理。本文以独龙江流域植物群落为研究对象, 以群落间Jaccard物种相异性指数为指标, 分析它同地理距离、气候和海拔差异之间的关系及各类因子影响的权重。结果表明, 群落间Jaccard物种相异性指数变化范围为0.42–1, 且随自然对数转换的地理距离、海拔和气候差异(多年日平均温度, 年平均降水量)的增大而呈显著的线性增加趋势; 地理距离、气候差异和海拔差异可以解释独龙江流域群落物种相异性指数将近30%的变异。地理距离单独解释度为18.80%, 气候差异和海拔差异分别可以解释3.47%和0.10%。研究表明, 独龙江流域群落物种在空间上的更替是环境限制和扩散限制综合作用的结果。群落间物种相异性较大, 且影响物种更替的因素中地理距离占有较大的权重, 说明在对该地区进行生物多样性保护时, 在综合考虑环境因素影响的基础上, 还应充分考虑地形的阻隔作用和繁殖体扩散能力的大小。

关键词: 生物多样性; 群落构建; 扩散限制; 环境筛选; beta多样性; 物种更替

Effects of geographical distance and differences in climate and altitude on species dissimilarity of vascular plant communities in the Dulongjiang River Watershed Area

Yang Meng^{1,2}, Yue Qiu^{1,2}, Liang Zhang^{1,3}, Cuiling Wang^{1,2}, Zhenhua Zang^{1,4}, Xueyao Zhang^{1,2}, Guozhen Shen¹, Caifeng Yan¹, Quansheng Chen^{1,3*}

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

2 University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049

3 College of Environmental Sciences and Engineering, Liaoning Technical University, Fuxin, Liaoning 123000

4 College of Forestry, Beijing Forestry University, Beijing 100083

Abstract: Species dissimilarity mainly reflects temporal and spatial variation in community composition. Its relationship with random and deterministic factors reveals community assembly, biodiversity formation, and maintenance mechanisms. In this study, we analyzed relationships between species dissimilarity of plant communities and influencing factors in the Dulongjiang River Watershed Area. Jaccard species dissimilarity, geographic distance, difference in climate (Mean Annual Temperature and Mean Annual Precipitation), and altitude between any two communities were calculated. Results showed that the species turnover rate varied from 0.42 to 1. Species turnover significantly linearly increased with Ln-transformed geographic distance and differences in climate and altitude. Results from partial regression analysis showed that these three kinds of factors together can explain nearly 30% of species differences of vascular plant communities in the Du-

收稿日期: 2017-11-23; 接受日期: 2017-11-26

基金项目: 科技部基础专项(2014FY210300-03)、国家自然科学基金(41373080)和国家重点基础研究发展计划(2015CB150800)

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: cqs@ibcas.ac.cn

longjiang River Watershed Area; independent effects of geographical distance, elevation difference, and climatic differences were 18.80%, 3.47%, and 0.10%, respectively. Species dissimilarity in the Dulongjiang Watershed Area results from the combination of environmental and dispersal limitations, which plays an important role in the conservation of plant biodiversity in the Dulongjiang Watershed Area. When biodiversity conservation is undertaken in the area, on the basis of considering the impact of environmental factors, the effects of topographical barriers and dispersal abilities of propagules should be fully considered.

Key words: biological diversity; community assembly; dispersal limitation; environmental filtering; beta diversity; species turnover

作为生态系统各种功能和服务的主要载体,生物多样性是人类赖以生存的重要物质基础之一(马克平等, 1995)。一个多世纪以来,这方面的研究始终为生态学家所关注(Whittaker, 1960; 李新辉等, 2016; Murphy et al, 2016; Marion et al, 2017)。生物多样性分为alpha、beta和gamma多样性(Whittaker, 1960)。其中, beta多样性表示群落组分在空间或时间上的变化(Whittaker, 1960; McCain & Beck, 2016; 李新辉等, 2016; Ulrich et al, 2017), 并能在一定程度上解释群落的构建过程, 因此, beta多样性是生物多样性研究的焦点之一(陈圣宾等, 2010; Pandit & Kolasa, 2012)。陈圣宾等(2010)总结了大量的文献, 发现度量beta多样性的指标有40多个。这些指标中, 基于物种相似性或相异性指数来计算的物种更替(species turnover)(McGlinn & Palmer, 2011; Jones et al, 2016)反映了物种组成的时空变化, 影响和决定着全球不同尺度上的生物多样性格局(Qian & Ricklefs, 2012), 所以这方面的研究在宏观生态学和保护生物学中处于重要地位。

物种在空间上的更替在很大程度上受环境异质性和扩散限制的控制(Freestone & Inouye, 2006; Qian & Ricklefs, 2012; Blundo et al, 2016)。前者涉及生态位过程, 而后者则事关中性过程。按照生态位理论, 在特定的生态系统中, 历史过程决定了区域的物种库, 环境因素决定着物种在群落中的共存(Blundo et al, 2016)。也就是说, 所有物种都有各自适应的环境, 那么, 在环境相似的地方应该有着相近或相似的物种组成; 并且随着环境差异的增大, 物种组成在空间上也会发生相应的变化(Tuomisto et al, 2003; 牛克昌等, 2009)。作为重要的环境因子, 气候对不同物种空间更替的影响一直为研究者所重视(Jones et al, 2016; Liu et al, 2016)。在不同尺度上, 许多研究者验证了气候对物种空间更替, 特别是植物物种空间更替的作用(Jones et al, 2016; Liu

et al, 2016)。中性理论是基于生态位等价和零假设的群落构建理论(Hubbell, 2001; Chave et al, 2002)。按照该理论, 物种的随机扩散过程是植物群落构建的重要机制之一(Hubbell, 2001)。在这种机制的作用之下, 随地理距离增加, 物种的扩散能力会呈现衰减的趋势, 即物种在空间上存在着扩散限制。一般认为, 地理距离是物种扩散限制最重要的度量指标(Blundo et al, 2016; Jones et al, 2016)。由于扩散限制的存在, 群落物种组成的相似程度应该随着地理距离的增加而减小(牛克昌等, 2009)。不少研究表明, 地理距离对不同尺度上的植物物种空间更替的影响都占有相当的权重(Qian & Shimono, 2012; Chen et al, 2016; Jones et al, 2016; Liu et al, 2016)。另外, 地形是个比较复杂的环境因素, 特别是其中的海拔高度, 它既可能增加包括气候在内的环境要素的异质性, 又可能增加物种的空间隔离度, 进而降低区域或群落间的相似性(Qian & Ricklefs, 2012), 所以也有研究者将其单独作为一类因子考虑, 并且发现, 在区域尺度上, 随着海拔高度差异的增大, 群落间植物物种相似性指数呈现出减小的趋势(Blundo et al, 2016; 赵鸣飞等, 2017)。

在不同尺度上, 物种具有不同的分布和替代特征(马克平等, 1997)。为了更好地探索区域尺度上生物多样性的格局、起源和变化及其驱动因素(马克平, 2016), 提供完善的生物多样性保育和保护方案, 有必要针对不同特点的完整的地域单元进行研究。在中国, 地处西南部的独龙江流域的植被不同于其他同纬度的亚热带区域。在西南季风带来的印度洋暖湿气流和复杂地形影响下(田宏, 1994), 独龙江流域植被类型众多, 植物物种非常丰富(王崇云等, 2013), 其中特有种多达169种(李恒, 1996), 是我国具有全球意义的生物资源和生物多样性关键地区之一, 具有很高的保护和科研价值。目前, 对该区域植物物种多样性的调查和地理区系分析已经比较充分, 也

有少量文献涉及植物物种多样性随海拔和温度的变化情况, 并得出了随着海拔的升高, 物种丰富度呈线性下降的趋势, 且海拔升高和温度下降导致了物种分布幅度的增大和物种密度的下降等结论(冯建孟等, 2006)。所有这些工作虽然对于了解中国植物区系的起源和演化具有特殊意义, 然而, 对独龙江流域物种多样性形成过程中确定性和随机性机制的揭示不足, 使得该区域的生物多样性保护工作仍存在一定的局限性。本文以独龙江流域的植物群落为对象, 研究气候、海拔差异和空间距离对其物种空间更替的影响, 并将这些因素各自作用的权重进行区分, 深入揭示亚热带植物群落构建机制, 以期为该流域生物多样性保护策略的制定提供科学依据。

1 方法

1.1 研究区概况

独龙江流域地处横断山区的腹心地带, 东起云南省维西县, 西至缅甸北部克钦邦, 南北方向从福贡县至西藏自治区察隅地区。地理范围为 98°06'18"-98°54'12" E, 27°24'54"-28°18' N, 总面积达 43,977.93 km², 大部分位于高黎贡山国家级自然保护区内。独龙江流域是典型的高山峡谷地貌, 地形起伏较大, 海拔最低为 1,390 m, 最高为 3,420 m, 整体呈北高南低的趋势。独龙江河谷向南印度洋开口并且距离相对较近(直线距离约 900 km), 成为印度洋暖湿气流的天然通道。北部的青藏高原阻挡了冬季寒潮南侵, 而南支槽的槽前西南季风时常将印度洋孟加拉湾暖湿气流引入怒江河谷和独龙江河谷, 使得南部河谷地区冬季较为温暖。气温年较差较小, 冬暖夏凉, 呈明显的海洋性气候。独龙江流域从南到北, 随着海拔的升高, 气温随之降低。受西南季风和地形影响, 独龙江流域是中国著名的多雨中心之一(田宏, 1994)。

该流域自然植被类型共有 9 种, 即常绿阔叶林、落叶阔叶林、温性针阔混交林、暖性针叶林、温性针叶林、竹林、稀树灌木草丛、灌丛和草甸。研究区域的生态背景较为复杂, 生物多样性丰富, 共有蕨类 42 科 117 属 418 种, 裸子植物 6 科 14 属 20 种, 被子植物 143 科 662 属 2,365 种(王崇云等, 2013)。

1.2 数据来源

本研究 44 个群落采用的经度、纬度、海拔高度以及物种组成等数据(附录 1)均源自《独龙江流域及

邻近区域植被与植物研究》(王崇云等, 2013)一书。该书编著者对独龙江流域及其临近区域的植被进行了全面调查。

气候数据从 WorldClim 全球数据库(version 1.4, www.worldclim.org)(McGlinn & Palmer, 2011; Hardy et al, 2012)获得。该数据库的空间分辨率为 1 km。读取的数据为 1-12 月的平均气温和降水量。多年平均气温和降水量根据读取的每月气温和降水量计算。

1.3 数据分析

采用 Jaccard 相异性指数(J_d)来测量群落间物种相异性, 公式如下:

$$J_d = 1 - \frac{a}{a + b + c} \quad (1)$$

式中, a 为两群落共有的物种数, b , c 分别是各群落特有的物种数。

两群落间的地理距离(D)采用如下 2 个公式确定:

$$C = \sin(90\text{LatA}) \times \sin(90 - \text{LatB}) \times \cos(\text{LonA} - \text{LonB}) + \cos(90 - \text{LatA}) \times \cos(90 - \text{LatB}) \quad (2)$$

$$D = R \times \arccos(C) \times \pi / 180 \quad (3)$$

式中, R 为地球半径(6,371.004 km), LonA 和 LonB 分别代表 A、B 群落的经度, LatA 和 LatB 分别代表 A、B 群落的纬度, π 为圆周率。

两群落间气候、海拔的差异采用如下公式计算:

$$V_d = |V_A - V_B| \quad (4)$$

式中, V_d 为两群落气温、降水或海拔等变量的差异, V_A 和 V_B 为两群落所在地的气温、降水或海拔值。

对于上述每两个群落间物种相异性指数、空间距离、气温差异、降水差异和海拔差异等变量, 各得到 946 个数据。在以往的研究中, 物种组成的相似性随着地理距离的增加而呈对数形式降低(Ruokolainen & Tuomisto, 2002), 因此在分析空间距离和物种更替的关系时对地理距离进行自然对数转换。采用多年日平均温度(mean annual temperature, MAT, °C)和多年平均降水量(mean annual temperature, MAP, mm)作为气候的代表性因子。由于研究区域内地形较为陡峭, 地理距离相差不大的样点之间, 由于海拔变化, 温度相差较大。使用 ArcGIS 软件, 结合研究区的 DEM 来将大尺度的气候数据降维到 100 m 的尺度, 从而达到提高数据灵

敏感度的目的(Dodson & Marks, 1997)。本研究中, 采用线性回归对物种相异性指数同地理距离、MAT、MAP和海拔差异之间的关系进行分析。

鉴于偏回归的方法被广泛应用于物种更替中各影响因素的区分(Ruokolainen & Tuomisto, 2002; Leps et al, 2011), 我们采用该方法区分地理距离、气候和海拔差异对独龙江流域植物群落物种空间更替各自或共同的影响(Oksanen et al, 2007)。以上所有分析都在R软件中完成。

2 结果

2.1 地理距离与植物物种空间更替的关系

独龙江流域植物群落间Jaccard物种相异性指数变化范围为0.42–1。将物种更替与自然对数转换后的地理距离进行回归分析发现, 群落物种相异性指数随着地理距离增加而显著增大, 且线性模型能较好地模拟二者之间的关系($R^2_{\text{adj}} = 0.224$, $P < 0.0001$)(图1)。这说明对于独龙江流域植物群落的物种组成而言, 扩散限制是个重要的影响因素。

2.2 海拔差异与植物物种空间更替的关系

随着海拔差异增加, 独龙江流域植物群落之间的物种差异相应线性增长。二者之间的线性关系达到极显著水平($P < 0.0001$)(图2)。

2.3 气候差异与植物物种空间更替的关系

以年平均温度(MAT)和年平均降水量(MAP)为例分析发现, 气候因素的差异对独龙江流域植物群落间的物种相异性指数也有着显著影响($P < 0.0001$), 二者的解释度分别为4.89%和6.39% (图3)。这一结果表明, 气候差异越明显, 群落之间的物种差异也越大。

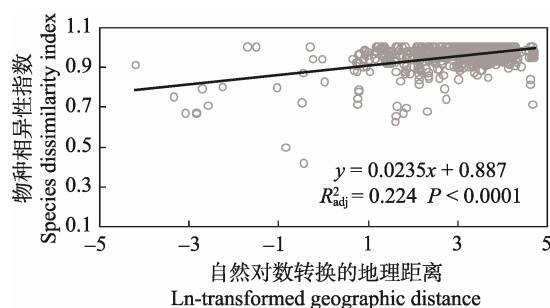


图1 植物物种更替与自然对数转换的地理距离的关系
Fig. 1 Relationship between species turnover of plants and Ln-transformed geographic distance

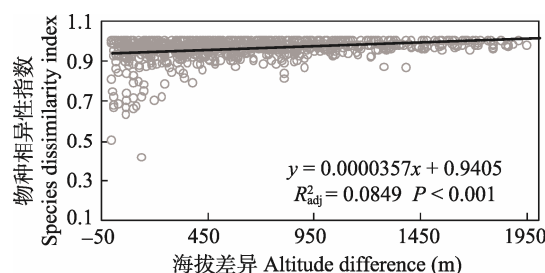


图2 植物物种更替与海拔差异的关系
Fig. 2 Relationship between species turnover of plants and altitude difference

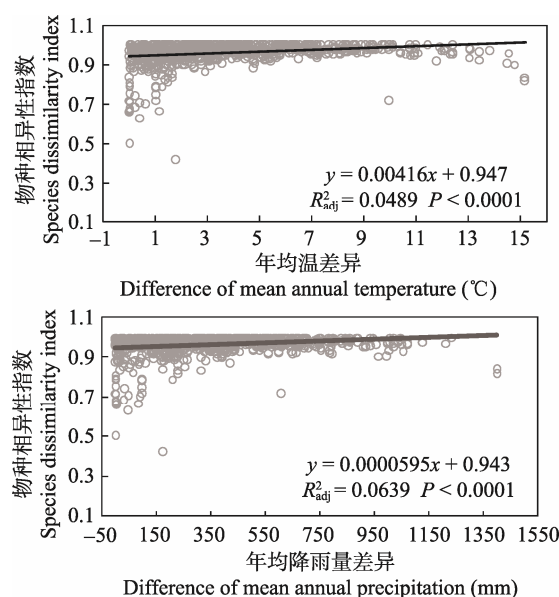


图3 植物物种更替与气候差异的关系
Fig. 3 Relationship between species turnover of plants and climate differences

2.4 地理距离、海拔和气候差异对物种空间更替的影响

采用偏回归分析对地理距离、海拔及气候差异的效应进行区分, 结果表明, 三者对独龙江流域植物群落物种相异性指数共有将近30%的解释度。其中, 这三类因素的解释度分别为22.42%, 8.40%和6.48%; 而各自独立的解释度分别为18.80%, 3.47%和0.10%; 未能解释部分约占70%。这一结果说明, 三类变量中, 以地理距离的解释度最大, 而海拔的独立解释度居中, 气候的独立解释度最小, 另两两之间或三者之间的解释度也占有一定的比重。较大的未能解释部分说明, 对于独龙江流域植物群落空间上的物种更替而言, 可能还有其他的影响因子(图4)。

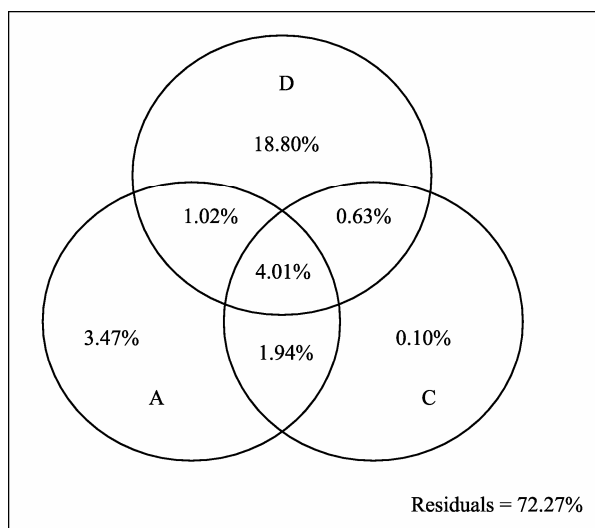


图4 群落之间地理距离(D)、海拔差异(A)以及气候差异(C)对物种更替的解释。

Fig. 4 Partitioned effects of Ln-transformed geographic distance (D), altitude difference (A) and climatic difference (C) on species turnover of plants.

3 讨论

环境梯度和随机过程是形成不同尺度上群落空间结构的两个重要因素(Freestone & Inouye, 2006; Blundo et al, 2016; Liu et al, 2016)。作为主要随机过程之一, 物种扩散与群落间距离相关。近些年来, 以地理距离作为度量扩散限制的指标被广泛应用于物种空间更替方面的研究(Blundo et al, 2016; Jones et al, 2016)。我们发现, 独龙江流域任意两个植物群落的物种相异性指数随着地理距离的增大而上升; 偏回归的结果显示, 在所有分析的因素中, 地理距离独立解释度最高, 为18.80%, 与其他因子的共同解释度为5.66%, 说明该区域物种的扩散能力很小, 扩散限制在物种空间更替中有着显著的作用。我们的这一结果同绝大多数关于植物物种更替与地理距离之间关系的研究结果相近。例如Blundo等(2016)对阿根廷的亚热带季节性雨林、Gueze等(2013)对南亚马逊热带雨林和Qian和Shimono (2012)对青藏高原草甸草原的研究中都发现了物种相似性指数随着地理距离的增大而减小, 或者物种相异性指数随着地理空间距离的增大而增大的现象。然而, 也有少量的研究发现地理距离对物种更替的影响甚微。例如Jones等(2006)对热带雨林蕨类植物物种空间更替的研究中发现, 地理距离及其同环境因子的混合作用的解释度仅有0.7–1.1%。之所以出现

这些不同的结果, 是因为决定群落格局的生态学过程随空间尺度的变化而不同(程佳佳等, 2011)。Qian和Shimono (2012)认为, 作为重要的生态学过程之一, 扩散对物种更替的作用要受到所在研究区域的空间尺度制约。他们推测, Jones等(2006)的结果中地理距离对热带雨林蕨类植物物种空间上更替影响很小, 主要是由研究区域的尺度过小(不到2,000 m)所致。本研究中, 任意两个群落之间最大距离为112.7 km, 虽然低于Qian和Shimono (2012)在青藏高原的研究尺度, 但远大于Jones等(2006)的研究尺度。独龙江流域地理距离对物种更替的解释度介于二者之间, 这一结果基本上验证了Qian和Shimono (2012)的观点。

作为关键的环境因素, 气候对植物群落物种组成空间变化的影响已被许多研究所证实(Gueze et al, 2013; Aiello-Lammens et al, 2016; Liu et al, 2016)。本项研究中, 独龙江流域年平均降水量和年均温的差异同植物群落物种相异性指数均呈显著的正向线性关系, 且二者对独龙江流域总共有6.48%的解释度。许多研究表明, 度量群落物种空间更替的指标一般会随着气候差异的增大而增大。例如, Wang等(2013)的研究表明气候因素在中国黄土高原橡树林植物群落物种组成中发挥着作用。我们的结果与这些研究一致。然而, 方差分解的结果表明, 气候独立的解释度仅占0.10%。该结果可能更多地反映了温度和降水在水平和垂直方向上的空间分异规律。独龙江流域由南部到北部, 随着海拔的升高, 气温降低, 年降水量递减(田宏, 1994; 王崇云等, 2013), 因此, 气候因素的影响更多地表现为它与地理距离和海拔的共同影响。

地形和地势, 特别是海拔高度, 一直被当作一类特殊的环境因素, 因为它是包括温度、水分和光照条件等因素在内的综合反映(冯建孟等, 2006)。有研究表明, 海拔对包括啮齿类动物在内的类群空间上的物种更替和物种组成中的影响方面都占有相当的分量(Mena & Vazquez-Dominguez, 2005; Qian et al, 2009; McCain & Beck, 2016)。在对植物群落物种空间更替的研究方面, 海拔高度也常常被纳入影响因素之中(Jones et al, 2006; Qian & Shimono, 2012)。Qian和Shimono发现, 青藏高原草甸草原植物群落的物种空间更替随海拔高度的增加而呈线性增加趋势, 且海拔高度差异具有26.9%的解释度。

本项研究的44个群落海拔最大差值为2,030 m。对于独龙江流域植物群落物种组成而言,海拔高度差异的增加加大了其在空间上的更替速率。它与空间距离约5%的共同解释度,以及同气候差异之间将近6%的共同解释度,极有可能更多地反映了独龙江流域北高南低的地势,以及气候随海拔升高导致的垂直方向上的分异。此外,我们的研究中,群落间物种相异性指数从0.42到1,偏高的群落间物种相异性指数固然与扩散限制以及气候差异有关,地形造成物种在空间上的隔离也应起到了重要作用。这是因为独龙江流域地形极其复杂,作为横断山脉向青藏高原的过渡地带,残存高原面、高耸的断块山地、深邃的峡谷、狭长的山间河谷盆地等大的地貌单元在平面上呈相间分布格局(李先之, 1996)。

在我们的研究中,地理距离、海拔和气候差异一起可以解释近30%的独龙江流域植物群落物种空间更替,另有约70%不能从这些变量中得到解释。我们推测,更多的未能解释部分可能主要源自于包括土壤在内的其他环境因素和小生境的作用。已有不少研究发现,土壤的理化性质对植物物种组成在空间上的变化有着一定的影响(Jones et al, 2006; Hager, 2010; McGlinn & Palmer, 2011; Gueze et al, 2013; Zemunik et al, 2016)。同时,小生境在植物群落生物多样性形成中的作用也被许多研究所证实(Michel & Winter, 2009; Fahrig et al, 2011; Loke et al, 2017)。可以预见,如果将这些环境变量和小生境纳入进来,所有因素对独龙江流域植物群落物种空间更替的解释度肯定会得到显著提高。因此,在将来的研究中,为了更深入地揭示物种在空间上更替的内在机制,有必要考虑更多的影响因素。

综上所述,本研究结果证实了环境因素和扩散限制在植物物种空间更替中的作用。随着空间距离、气候和海拔高度差异的增大,独龙江流域植物群落物种相异性指数都相应上升;这三类因素中,以地理距离单独解释度最高,它们两两之间和三者共同作用也占了一定比例,气候和海拔高度的单独作用相对较弱。这些结果说明,独龙江流域群落物种在空间上的更替是环境限制和扩散限制综合作用的结果。群落间较大的相异性指数以及影响物种更替因素中地理距离占有较大的权重,说明地形的阻隔和较弱的繁殖体扩散能力是该区域物种扩散的重要限制性因素,因此,在对该地区进行生物多

样性保护时,在综合考虑环境因素影响的基础上,还应该充分考虑地形的阻隔作用和繁殖体扩散能力。

参考文献

- Aiello-Lammens ME, Slingsby JA, Merow C, Mollmann HK, Euston-Brown D, Jones CS, Silander JA (2016) Processes of community assembly in an environmentally heterogeneous, high biodiversity region. *Ecography*, 39, 1–16.
- Blundo C, Gonzalez-Espinosa M, Malizia LR (2016) Relative contribution of niche and neutral processes on tree species turnover across scales in seasonal forests of NW Argentina. *Plant Ecology*, 217, 359–368.
- Chave J, Muller-Landau HC, Levin SA (2002) Comparing classical community models: theoretical consequences for patterns of diversity. *The American Naturalist*, 159, 1–23.
- 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 Y, Yuan ZL, Li PK, Cao RF, Jia HR, Ye YZ (2016) Effects of environment and space on species turnover of woody plants across multiple forest dynamic plots in East Asia. *Frontiers in Plant Science*, 7, 1–11.
- Cheng JJ, Mi XC, Ma KP, Zhang JT (2011) Responses of species–abundance distribution to varying sampling scales in a subtropical broad-leaved forest. *Biodiversity Science*, 19, 168–177. (in Chinese with English abstract) [程佳佳, 米湘成, 马克平, 张金屯 (2011) 亚热带常绿阔叶林群落物种多度分布格局对取样尺度的响应. 生物多样性, 19, 168–177.]
- Dodson R, Marks D (1997) Daily air temperature interpolated at high spatial resolution over a large mountainous region. *Climate Research*, 8, 1–20.
- Fahrig L, Baudry J, Brotons L, Burel FG, Crist TO, Fuller RJ, Sirami C, Siriwardena GM, Martin JL (2011) Functional landscape heterogeneity and animal biodiversity in agricultural landscapes. *Ecology Letters*, 14, 101–112.
- Feng JM, Wang XP, Fang JY (2006) Altitudinal pattern of species richness and test of the Rapoport's rules in the Drung River Area, Southwest China. *Acta Scientiarum Naturalium Universitatis Pekinensis*, 42, 515–520. (in Chinese with English abstract) [冯建孟, 王襄平, 方精云 (2006) 云南独龙江地区种子植物物种多样性垂直分布格局和Rapoport法则的验证. 北京大学学报(自然科学版), 42, 515–520.]
- Freestone AL, Inouye BD (2006) Dispersal limitation and environmental heterogeneity shape scale-dependent diversity patterns in plant communities. *Ecology*, 87, 2425–2432.
- Gueze M, Paneque-Galvez J, Luz AC, Pino J, Orta-Martinez M, Reyes-Garcia V, Macia MJ (2013) Determinants of tree

- species turnover in a southern Amazonian rain forest. *Journal of Vegetation Science*, 24, 284–295.
- Hager A (2010) The effect of climate and soil conditions on tree species turnover in a tropical montane cloud forest in Costa Rica. *Revista De Biologia Tropical*, 58, 1489–1506.
- Hardy OJ, Couteron P, Munoz F, Ramesh BR, Pelissier R (2012) Phylogenetic turnover in tropical tree communities: impact of environmental filtering, biogeography and meso-climatic niche conservatism. *Global Ecology and Biogeography*, 21, 1007–1016.
- Hubbell SP (2001) *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*. Princeton University Press, New Jersey.
- Jones MM, Gibson N, Yates C, Ferrier S, Mokany K, Williams KJ, Manion G, Svenning JC (2016) Underestimated effects of climate on plant species turnover in the Southwest Australian Floristic Region. *Journal of Biogeography*, 43, 289–300.
- Jones MM, Tuomisto H, Clark DB, Olivas P (2006) Effects of mesoscale environmental heterogeneity and dispersal limitation on floristic variation in rain forest ferns. *Journal of Ecology*, 94, 181–195.
- Leps J, de Bello F, Smilauer P, Dolezal J (2011) Community trait response to environment: disentangling species turnover vs. intraspecific trait variability effects. *Ecography*, 34, 856–863.
- Li H (1996) Investigation on the overwintering of Dulongjiang Plant. *Yunnan Geographic Environment Research*, 8, 93–96. (in Chinese with English abstract) [李恒 (1996) 独龙江植物越冬考察记实. 云南地理环境研究, 8, 93–96.]
- Li XH, Liu YH, Liu Y, Xu Y, Yang Y, Shen ZH (2016) Impacts of geographical distances and environmental differences on the beta diversity of plant communities in the dry-hot valley of the Yuanjiang River. *Biodiversity Science*, 24, 399–406. (in Chinese with English abstract) [李新辉, 刘延虹, 刘晔, 许玥, 杨阳, 沈泽昊 (2016) 地理距离及环境差异对云南元江干热河谷植物群落beta多样性的影响. 生物多样性, 24, 399–406.]
- Li XZ (1996) Landforms in Drang River Basin. *Yunnan Geographic Environment Research*, 8, 59–72. (in Chinese with English abstract) [李先之 (1996) 独龙江流域地貌. 云南地理环境研究, 8, 59–72.]
- Liu WL, Yang J, Sun J, Li XZ (2016) Species turnover of wetland vegetation in northeastern China: disentangling the relative effects of geographic distance, climate, and hydro-geomorphology. *Flora*, 220, 1–7.
- Loke LH, Bouma TJ, Todd PA (2017) The effects of manipulating microhabitat size and variability on tropical seawall biodiversity: field and flume experiments. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 492, 113–120.
- Ma KP (2016) Conservation biology, conservation ecology and biodiversity science. *Biodiversity Science*, 24, 125–126. (in Chinese) [马克平 (2016) 保护生物学, 保护生态学与生物多样性科学. 生物多样性, 24, 125–126.]
- Ma KP, Qian YQ, Wang C (1995) Present state and future of biodiversity studies. *Science and Technology Review*, 13, 27–30. (in Chinese) [马克平, 钱迎倩, 王晨 (1995) 生物多样性研究的现状与发展趋势. 科技导报, 13, 27–30.]
- Ma KP, Ye WH, Yu SL, Ma KM, Wang W, Guan WB (1997) Studies on plant community diversity in Dongling Mountain, Beijing, China. *Acta Ecologica Sinica*, 17, 593–600. (in Chinese with English abstract) [马克平, 叶万辉, 于顺利, 马克明, 王巍, 关文彬 (1997) 北京东灵山地区植物群落多样性研究. 生态学报, 17, 593–600.]
- Marion ZH, Fordyce JA, Fitzpatrick BM (2017) Pairwise beta diversity resolves an underappreciated source of confusion in calculating species turnover. *Ecology*, 98, 933–939.
- McCain CM, Beck J (2016) Species turnover in vertebrate communities along elevational gradients is idiosyncratic and unrelated to species richness. *Global Ecology and Biogeography*, 25, 299–310.
- McGlinn DJ, Palmer MW (2011) Quantifying the influence of environmental texture on the rate of species turnover: evidence from two habitats. *Plant Ecology*, 212, 495–506.
- Mena JL, Vazquez-Dominguez E (2005) Species turnover on elevational gradients in small rodents. *Global Ecology and Biogeography*, 14, 539–547.
- Michel AK, Winter S (2009) Tree microhabitat structures as indicators of biodiversity in Douglas-fir forests of different stand ages and management histories in the Pacific Northwest, USA. *Forest Ecology and Management*, 257, 1453–1464.
- Murphy SJ, Salpeter K, Comita LS (2016) Higher beta-diversity observed for herbs over woody plants is driven by stronger habitat filtering in a tropical understory. *Ecology*, 97, 2074–2084.
- 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, 刘怿宁, 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, Kindt R, Legendre P, O'Hara B, Stevens MHH, Oksanen MJ, Suggests M (2007) *The vegan package. Community Ecology Package. R Package version 2.0–4.0.* <http://CRAN.R-project.org/package=vegan> (accessed on 2012-12-10)
- Pandit SN, Kolasa J (2012) Opposite effects of environmental variability and species richness on temporal turnover of species in a complex habitat mosaic. *Hydrobiologia*, 685, 145–154.
- Qian H, Badgley C, Fox DL (2009) The latitudinal gradient of beta diversity in relation to climate and topography for mammals in North America. *Global Ecology and Biogeography*, 18, 111–122.
- Qian H, Ricklefs RE (2012) Disentangling the effects of geographic distance and environmental dissimilarity on global

- patterns of species turnover. *Global Ecology and Biogeography*, 21, 341–351.
- Qian H, Shimono A (2012) Effects of geographic distance and climatic dissimilarity on species turnover in alpine meadow communities across a broad spatial extent on the Tibetan Plateau. *Plant Ecology*, 213, 1357–1364.
- Ruokolainen K, Tuomisto H (2002) Beta-diversity in tropical forests. *Science*, 297, 1439.
- Tian H (1994) The soil type and distribution regular of Dulongjiang River basin. *Yunnan Geographic Environment Research*, 2, 17–26. (in Chinese with English abstract) [田宏 (1994) 独龙江流域土壤类型及分布规律. 云南地理环境研究, 2, 17–26.]
- Tuomisto H, Ruokolainen K, Yli-Halla M (2003) Dispersal, environment, and floristic variation of western Amazonian forests. *Science*, 299, 241–244.
- Ulrich W, Jabot F, Gotelli NJ (2017) Competitive interactions change the pattern of species co-occurrences under neutral dispersal. *Oikos*, 126, 91–100.
- Wang CY, He ZR, Peng MC (2013) Studies on Vegetation and Plants in Dulongjiang (Upper Irrawaddy River) Watershed and Adjacent Area. Science Press, Beijing. (in Chinese) [王崇云, 和兆荣, 彭明春 (2013) 独龙江流域及邻近区域植被与植物研究. 科学出版社, 北京.]
- Wang S, Wang X, Guo H, Fan W, Lü H, Duan R (2013) Distinguishing the importance between habitat specialization and dispersal limitation on species turnover. *Ecology and Evolution*, 3, 3545–3553.
- Whittaker RH (1960) Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California. *Ecological Monographs*, 30, 280–338.
- Zemunik G, Turner BL, Lambers H, Laliberte E (2016) Increasing plant species diversity and extreme species turnover accompany declining soil fertility along a long-term chronosequence in a biodiversity hotspot. *Journal of Ecology*, 104, 792–805.
- Zhao MF, Wang GY, Xing KX, Wang GY, Wang YH, Xue F, Kang MY, Luo K (2017) Patterns and determinants of species similarity decay of forest communities in the western Qinling Mountains. *Biodiversity Science*, 25, 3–10. (in Chinese with English abstract) [赵鸣飞, 王国义, 邢开雄, 王宇航, 薛峰, 康慕谊, 罗开 (2017) 秦岭西部森林群落相似性递减格局及其影响因素. 生物多样性, 25, 3–10.]

(责任编辑: 沈泽昊 责任编辑: 闫文杰)

附录 Supplementary Material

附录1 独龙江流域样地经纬度

Appendix 1 Distribution of sample sites in Dulongjiang River Watershed Area
<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2017076-1.pdf>

蒙洋, 邱月, 张亮, 王翠玲, 臧振华, 张学耀, 申国珍, 闫彩凤, 陈全胜. 地理距离、海拔和气候差异对独龙江流域维管植物群落物种空间相异性的影响. 生物多样性, 2017, 25 (12): 1313–1320.
<http://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2017076>

附录1 独龙江流域样地经纬度
Appendix 1 Distribution of sample sites in Dulongjiang River Watershed Area

样地编号	Sample ID	经度 Longitude	纬度 Latitude	样地编号	Sample ID	经度 Longitude	纬度 Latitude
1		98.3541°	27.6644°	23		98.3345°	28.2119°
2		98.4066°	27.7299°	24		98.3292°	28.1924°
3		98.3339°	28.2122°	25		98.6220°	27.6319°
4		98.5578°	27.7125°	26		98.3247°	27.9869°
5		98.3492°	27.6922°	27		98.6429°	27.9989°
6		98.5777°	27.7195°	28		98.6538°	27.9540°
7		98.3220°	28.0061°	29		98.6851°	27.8649°
8		98.3497°	27.6699°	30		98.3186°	28.1184°
9		98.3496°	27.6702°	31		98.6117°	27.7816°
10		98.6507°	27.6287°	32		98.3335°	28.2116°
11		98.6677°	28.6227°	33		98.4847°	27.6952°
12		98.3721°	27.6584°	34		98.5863°	27.6209°
13		98.3778°	27.6557°	35		98.6007°	27.6338°
14		98.3120°	27.6583°	36		98.2391°	28.1297°
15		98.3341°	28.2117°	37		98.5761°	27.6220°
16		98.2874°	28.1477°	38		98.3484°	27.6715°
17		98.3336°	28.0621°	39		98.4065°	27.7300°
18		98.3332°	27.9307°	40		98.3157°	28.0281°
19		98.3254°	28.2453°	41		98.3116°	28.0237°
20		98.3266°	28.1007°	42		98.3253°	27.9811°
21		98.3477°	27.7300°	43		98.3651°	28.2299°
22		98.3500°	27.7266°	44		98.3621°	28.2282°