

• 研究报告 •

# 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

李新辉<sup>1,2</sup> 刘延虹<sup>1,2</sup> 刘 晔<sup>3</sup> 许 玥<sup>4</sup> 杨 阳<sup>4</sup> 沈泽昊<sup>4\*</sup><sup>1</sup> (西南林业大学环境科学与工程学院, 昆明 650224)<sup>2</sup> (云南玉溪森林生态系统国家定位观测研究站, 云南玉溪 653400)<sup>3</sup> (北京大学深圳研究生院城市规划与设计学院, 广东深圳 518055)<sup>4</sup> (北京大学城市与环境学院生态学系, 地表过程分析与模拟教育部重点实验室, 北京 100871)

**摘要:** beta多样性反映了群落间物种组成的差异, 是生物多样性研究的热点之一。本研究通过对云南元江干热河谷41个植物群落样方进行调查, 用Jaccard相异系数表征物种beta多样性, 用样方之间的最近谱系距离(mean nearest taxon distance, MNTD)及平均谱系距离(mean pairwise distance, MPD)表征谱系beta多样性, 采用基于距离矩阵的多元回归和方差分解方法, 探讨了该区域干热河谷典型植物群落的物种beta多样性和谱系beta多样性与样方间环境差异(主要是气候)及地理距离之间的关系。结果表明: (1)群落间的地理距离和年平均温度差异对干热河谷植物群落的物种beta多样性和谱系beta多样性有显著影响; (2)地理距离对物种beta多样性和MNTD的影响最大; 地理距离和年平均温度差异对MPD的影响均较大; (3)样方间年平均温度与年平均降水量的差异和地理距离能够解释群落间beta多样性及谱系beta多样性11–13%的变异。以上结果表明, 生态位分化和扩散限制对该地区植物群落的beta多样性均有显著影响, 其中扩散限制的影响可能更大。此外, 人类活动等其他因素也很可能对元江干热河谷的群落组成具有非常重要的影响。

**关键词:** 群落构建; 谱系beta多样性; 生态位; 扩散限制; 人类干扰

## Impacts of geographical distances and environmental differences on the beta diversity of plant communities in the dry-hot valley of the Yuanjiang River

Xinhui Li<sup>1,2</sup>, Yanhong Liu<sup>1,2</sup>, Ye Liu<sup>3</sup>, Yue Xu<sup>4</sup>, Yang Yang<sup>4</sup>, Zehao Shen<sup>4\*</sup><sup>1</sup> College of Environmental Science and Technology, Southwest China Forestry University, Kunming 650224<sup>2</sup> National Station for Forest Ecosystem in Yuxi, Yuxi, Yunnan 653400<sup>3</sup> School of Urban Planning and Design, Shenzhen Graduate School, Peking University, Shenzhen, Guangdong 518055<sup>4</sup> Department of Ecology, College of Urban and Environmental Sciences, Key Laboratory for Earth Surface Processes of the Ministry of Education, Peking University, Beijing 100871

**Abstract:** Beta diversity is the difference in species composition between locations. Recently, much of the published biodiversity research has focused on the assessment of beta diversity because it can be used to investigate community assembly and maintenance of species diversity. In this study, we investigated the impacts of dispersal limitation and habitat on the beta diversity of communities by sampling 41 plots throughout the dry-hot valley of Yuanjiang River. Taxonomic beta diversity and phylogenetic beta diversity were quantified using Jaccard dissimilarity, mean nearest taxon distance (MNTD), and mean pairwise distance (MPD). These indices were then related to the differences in environmental characteristics between sample plots and the geographical distances separating sample plots using multiple regression on distance matrices (MRM) and variance partitioning. The results showed that taxonomic and phylogenetic beta diversity indices significantly increased with the spatial distance and difference in mean annual temperature between communities;

收稿日期: 2015-09-14; 接受日期: 2016-03-12

基金项目: 国家自然科学基金(41371190)、交通运输部西部计划项目(2008 318 799 17)和云南省高校优势特色重点学科(生态学)建设项目

\* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: shzh@urban.pku.edu.cn

that taxonomic beta diversity and MNTD were most strongly influenced by spatial distance, whereas MPD was equally influenced by spatial distance and mean annual temperature difference between communities; and that only 11–13% of the variance in beta diversity was explained by the spatial distance and mean annual temperature difference between communities. These results highlight the effects of niche and dispersal limitations on beta diversity, and suggest that dispersal limitation may play a greater role than habitat differences between plant community locations. Additionally, human disturbances may greatly impact species composition along the dry-hot valley of the Yuanjiang River.

**Key words:** community assembly; phylogenetic beta diversity; niche; dispersal limitation; human disturbances

beta多样性主要用来量度群落物种组成的变化(Whittaker, 1960); 同时, 它还可以反映群落的构建过程, 是生物多样性研究的焦点之一。beta多样性的形成和维持机制是生态学家关心的问题之一(陈圣宾等, 2010; Qian et al, 2013)。

对beta多样性形成和维持机制认识的分歧主要集中在生态位理论和中性理论。生态位理论认为物种都有各自适应的环境, 即生态位, 在不同的环境里分别存在适应的物种, 环境差异越大, 物种组成的差异就越大, 也就是说环境因子能较好地解释beta多样性格局, 这一理论得到很多研究支持(Tuomisto et al, 1995; Valencia et al, 2004; Fernandez-Going et al, 2013)。中性理论认为群落内的物种具有相同的竞争能力、出生率和死亡率, 由扩散限制能产生相似度随地理距离增加而减小的格局, 即地理距离能很好地解释beta多样性, 这一理论同样也得到了许多研究的支持(Qian, 2009; de Cáceres et al, 2012)。也有研究认为, beta多样性的形成和维持可能不是单一过程的作用, 而是生态位和扩散限制共同作用的结果, 只是在不同类群或者尺度上其相对重要性可能有所不同(Harrison et al, 1992; Tuomisto et al, 2003; Bin et al, 2010; Bellier et al, 2014)。

经典的群落beta多样性指标并不考虑物种间的亲缘关系。随着分子生物学的发展, 使用DNA序列构建进化关系来研究群落结构变化成为可能, 而且这种方法可以更准确地反映物种间的亲缘关系及群落之间物种组成亲缘关系的变化(Graham & Fine, 2008; Swenson, 2011)。从亲缘关系上讲, 两个物种组成完全不同的区域, 却可能会在谱系beta多样性上相近。比如东亚和北美温带树木区系中共有种很少, 物种beta多样性非常高, 但很多树种都是近缘种(Qian, 2001), 故谱系beta多样性可更确切地反映这两个地区温带树木区系之间实际较近的区系联

系。不同对象(如区域种库、植物群落)之间的谱系beta多样性研究有助于揭示群落构建的主导因素和物种多样性的形成与维持机制(Graham & Fine, 2008)。

元江干热河谷地区的植被被称为“稀树草原植被”(吴征镒, 1980), 也可称之为“半萨王纳植被”(金振洲, 1999)。“半萨王纳植被”是萨王纳植被在干热河谷中的残存, 是我国一类珍稀濒危植被类型(金振洲, 2002)。目前该区域的研究主要集中在植被调查和区系分析等方面, 对河谷植物群落尤其是群落结构形成和维持机制方面的研究还比较缺乏, 而利用谱系多样性研究干热河谷群落结构也未见报道。

本研究通过分析元江干热河谷地区植物群落beta多样性和谱系beta多样性的格局及其影响因素, 定量评价样方之间年平均降水量及年平均温度的差异和地理距离与植物群落beta多样性的关系, 探讨该区域典型植物群落构建的主导因素, 以期深入理解这一特殊生境下植物对环境的适应及生物多样性的维持机制。

## 1 方法

### 1.1 研究区概况

元江河谷位于横断山区东南缘、云南高原中南部, 属高山峡谷地貌。元江干热河谷起点曼耗镇的海拔为200 m左右, 在上游可达到1,000 m以上(金振洲, 2002)。本区西南侧有与元江平行的哀牢山脉和无量山脉, 山脉屏障峰线在海拔3,000 m左右, 有效地阻挡了来自印度洋的西南暖湿气流; 东北侧有云贵高原, 对来自太平洋的东南暖湿气流也有较大阻挡。河谷内盛行下沉气流, 气流在坡后下沉过程中升温快, 导致同一海拔的坡后温度较高, 而降水较少, 形成干热或者干暖河谷。据统计, 本区域的蒸

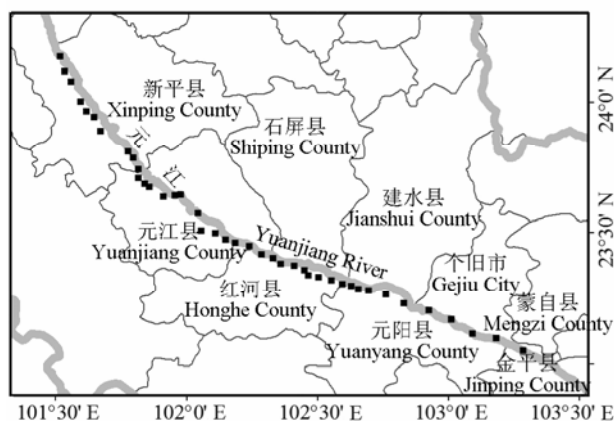


图1 云南元江干热河谷41个样方的地理分布

Fig. 1 Distribution of 41 sample sites along the dry-hot valley of the Yuanjiang River in Yunnan Province

发量往往是降水量的3倍以上, 年平均温度接近24℃(金振洲, 2002)。

本区近代植物区系以及植被的形成与河谷地史变迁过程中古植物和古植被的演变有关, 而且该地开发早, 人为干扰也有较大影响(金振洲, 2002)。本区植被在外貌和结构上为“稀树灌木草丛”状3层或“灌木草丛”状2层; 种类组成上多为热带性质耐干旱的种类, 比如草本以黄茅(*Heteropogon contortus*)、双花草(*Dichanthium annulatum*)等为主, 乔灌木如豆腐果(*Buchanania latifolia*)、三叶漆(*Terminthia paniculata*)等常见(金振洲, 2002)。

## 1.2 样地设置与取样

根据环境和植被状况等特征, 从曼耗镇开始, 沿元江流域干热河谷设置41个10 m × 10 m的样方(图1), 样方涵盖了元江流域干热河谷的典型地段(元阳县、红河县和元江县等)。为了尽量减少公路和人为因素的影响, 设置样方时尽量远离公路50 m以外。在每个样方内详细记录观察到的所有维管植物物种, 同时测定每个样方的海拔、经纬度和植被盖度等。据统计, 41个样方中共出现维管植物171种, 属于50科137属。

## 1.3 数据分析

基于Zanne等(2014)的进化树, 利用Phyloomatic软件(Webb & Donoghue, 2005)直接生成有支长的进化树(图2)。利用picante程序包(Kembel et al, 2010)计算样地之间的谱系beta多样性指数, 即最近谱系距离(mean nearest taxon distance, MNTD)及平均谱

系距离(mean pairwise distance, MPD) (Webb et al, 2008)。物种beta多样性(Jaccard相异性指数)用vegan程序包(Oksanen et al, 2013)计算。计算公式如下:

$$\text{MNTD} = \frac{1}{2} \left( \sum_{i=1}^{n_a} f_i \text{mind}_{ib} + \sum_{j=1}^{n_b} f_j \text{mind}_{ja} \right) \quad (1)$$

$$\text{MPD} = \frac{1}{2} \left( \sum_{i=1}^{n_a} f_i \overline{d}_{ib} + \sum_{j=1}^{n_b} f_j \overline{d}_{ja} \right) \quad (2)$$

$$\text{Jaccard相异性指数} = (A + B - 2 \times C) / (A + B - C) \quad (3)$$

式中, A为样方a的物种数; B为样方b的物种数; C为样方a和b的共有种数目; 物种*i* ≠ 物种*j*, 其中 $\overline{d}_{ib}$ 表示样方a中物种*i*与样方b中所有物种的平均成对系统发育距离;  $n_a$ 表示样方a中的物种数目;  $f_i$ 表示在样方a中物种*i*的相对多度;  $\text{mind}_{ib}$ 表示样方a中的物种*i*与样方b中所有物种的最近系统发育距离; 其他符号意义类推。MPD反映不同类群在系统发育树上靠近根结点的聚集程度, MNTD则表示不同类群在靠近末端分支上的汇聚程度(Webb, 2000)。

为了探讨植物群落与环境因子(以年平均温度和降水量为代表)之间的关系, 从WorldClim v1.4 (Hijmans et al, 2005)数据库中获得各个点的年平均温度和年平均降水量。环境因子之间的差异基于各样方年平均温度、年平均降水量数据分别获得, 并运用R软件的fossil软件包(Vavrek, 2011)通过GPS坐标点计算各样方之间的地理距离。将各样方之间的地理距离、年平均温度差异和年平均降水量差异作为解释变量对beta多样性进行多元回归分析。

在分析beta多样性与地理距离和环境因子差异的关系时, 首先进行空间自相关检验, 发现本研究数据没有显著的空间自相关关系(Moran's  $I = 0.013$ ,  $P = 0.326$ ), 故直接采用基于距离矩阵的多元回归分析方法(multiple regression on distance matrices, MRM, Lichstein, 2007)。该方法实际上是Mantel检验的一种延伸, 可用来研究独立因子间的解释能力, 而且已被广泛应用于beta多样性研究(Kubota et al, 2011; Burrascano et al, 2013; Olivier & van Aarde, 2014)。MRM分析用R软件中的ecodist软件包(Goslee & Urban, 2007)实现。

为了探讨地理距离、年平均降水量和年平均温度差异对beta多样性的解释程度, 采用vegan软件包

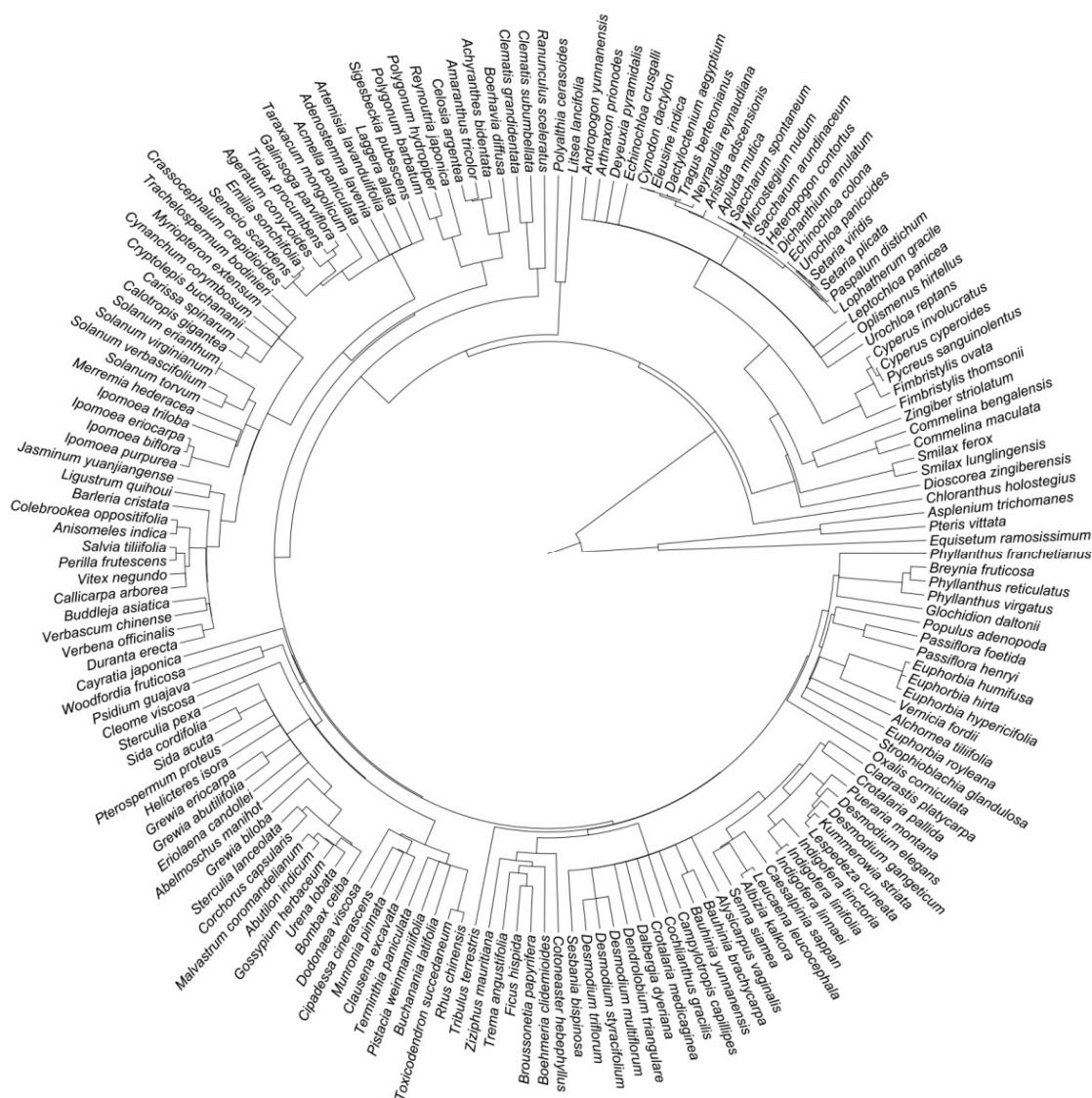


图2 元江干热河谷样方内有支长的植物系统进化树。基于Zanne等(2014)系统树作图。

Fig. 2 Phylogenetic tree with branch lengths for the sample plants in the dry-hot valley of the Yuanjiang River. Based on the phylogenetic tree of Zanne et al (2014).

中的varpart函数分析这些因素对beta多样性的相对解释量。各因素的相对解释量用RDA分析的校正 $R^2$ 衡量(Peres-Neto et al, 2006; Oksanen et al, 2013)。

## 2 结果

元江干热河谷维管植物的物种beta多样性与年平均温度差异、年平均降水量差异以及样方之间的地理距离均呈显著线性关系, 这3个因子差异越大, 样方之间的物种差异也越大(图3)。其中, 物种差异与样方之间地理距离的线性关系最强(图3C), 而与

年平均降水量差异的线性关系最弱(图3B)。谱系beta多样性(MNTD、MPD)与年平均温度差异和样方之间地理距离呈显著的线性关系, 随着年平均温度差异和样方之间地理距离的增加, 样方之间植物的谱系距离也增加, 即亲缘关系越来越远(图3D, F, G, I); 而与年平均降水量差异没有显著的线性关系(图3E, H)。

年平均温度差异、年平均降水量差异以及样方之间的地理距离这3个因子对各个beta多样性指数的解释能力不同。对物种beta多样性和MNTD来讲,

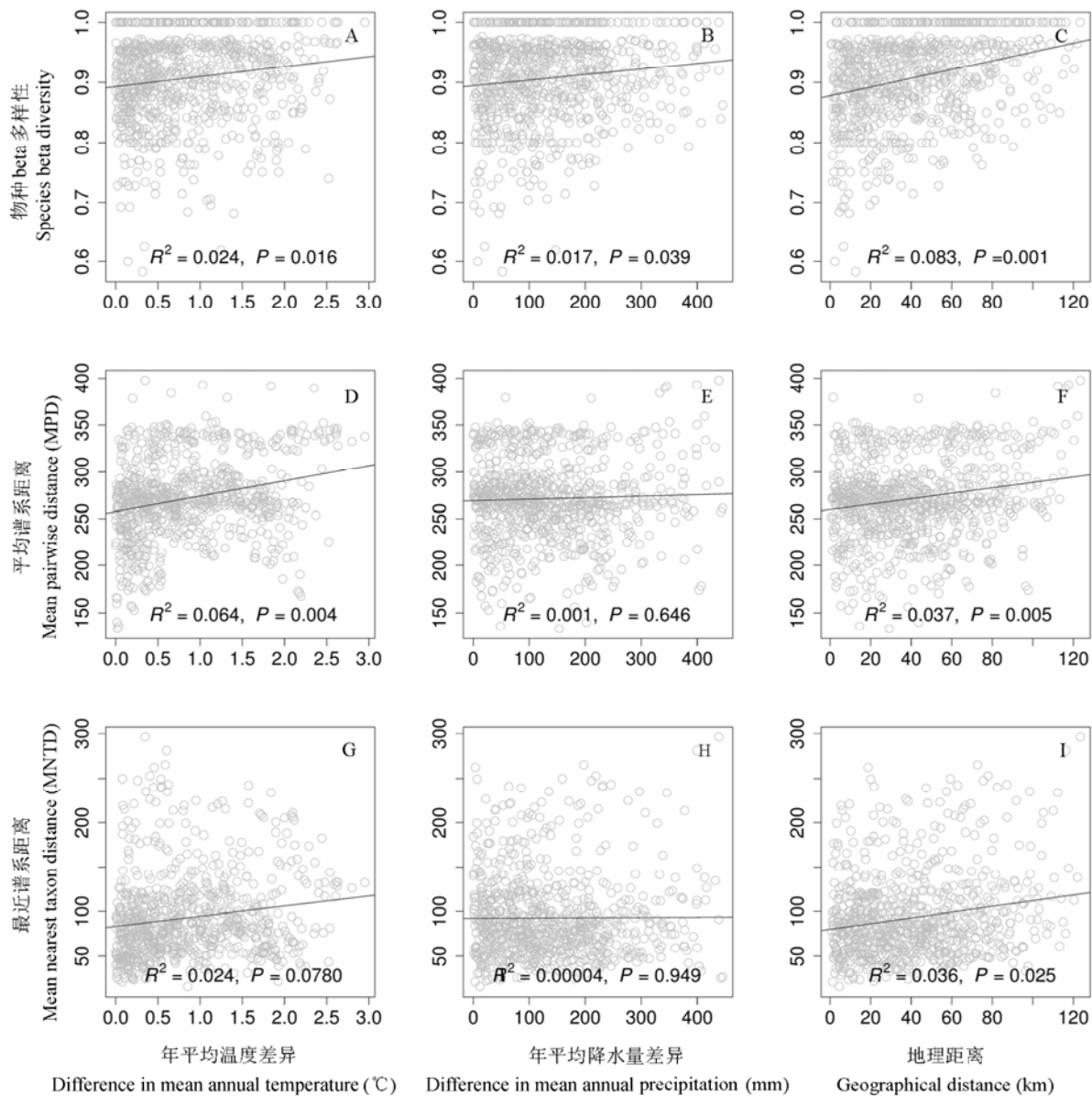


图3 beta多样性与年平均温度差异、年平均降水量差异及样方之间地理距离的关系  
Fig. 3 Relationships between beta diversity and the differences in mean annual temperature, mean annual precipitation and geographical distance in sample sites

最重要的因子是样方之间的地理距离, 其他因子的重要性较小; 而对于MPD来说, 年平均温度差异和样方之间地理距离的作用都比较重要(图4)。

年平均温度差异、年平均降水量差异和样方之间地理距离对各beta多样性指数总的解释量均较小, 在11-13%之间(图4)。

### 3 讨论

物种beta多样性可度量不同时间或地理区域之

间物种组成的变化, 是研究群落结构以及影响物种组成变化因子的重要指标(Condit et al, 2002; Swenson et al, 2006; Kraft et al, 2008; Svenning et al, 2011)。本文运用元江干热河谷的41个植被样方调查数据, 从物种和谱系beta多样性的角度, 结合影响因子的方差分解分析研究了温度差异、降水差异及地理距离对元江干热河谷群落构建的影响。因为谱系结构会受到物种库大小的影响(Swenson et al, 2006), 为此在研究群落的谱系关系时, 至少要包括

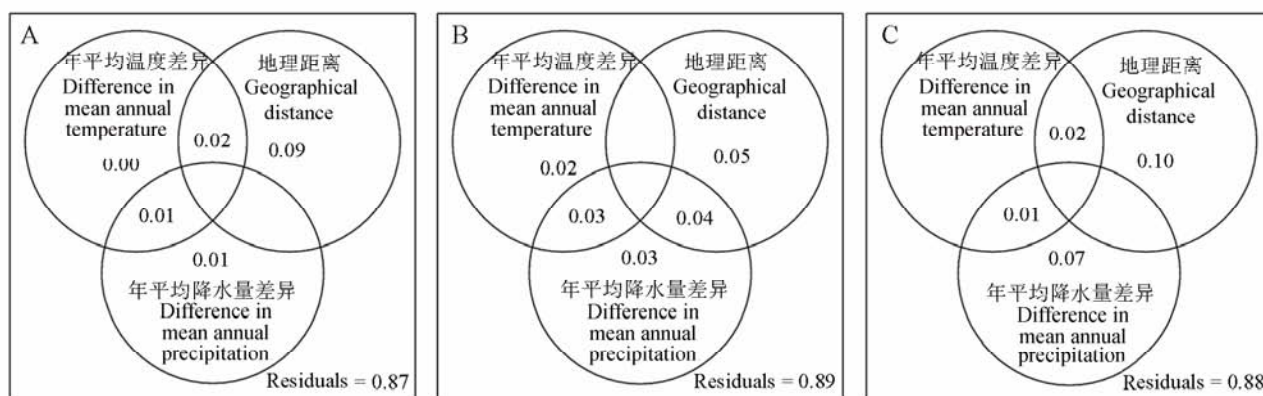


图4 年平均温度差异、年平均降水量差异和样方之间地理距离对beta多样性的解释比例(< 0的值未显示)。A: 物种beta多样性; B: 平均谱系距离; C: 最近谱系距离。

Fig. 4 Percentage of variance of beta diversity across 41 plots explained by the differences in mean annual temperature, mean annual precipitation, and geographical distance in sample sites (Values < 0 not shown). A, Jaccard dissimilarity; B, Mean pairwise distance; C, Mean nearest taxon distance.

群落内所有物种作为小空间尺度物种库(牛红玉等, 2011), 故本文将出现在样方内的所有维管植物作为该研究的物种库。

研究发现, 对物种beta多样性和MNTD来说, 样方之间地理距离的解释能力最强; 而对MPD来说, 样方之间地理距离和年平均温度差异都比较大。物种beta多样性与距离因素往往具有显著的关系, 这在其他研究中已得到验证(Qian, 2009; de Cáceres et al, 2012)。在本研究中, 植物的聚集分布是造成物种beta多样性和谱系beta多样性与地理距离呈现显著线性关系的重要原因(几种典型植物分布见附录1)。

此外, 距离因素对MNTD的影响比对MPD的影响更强, 这一点已得到一些研究的验证和支持(Zhang et al, 2013)。这是因为MPD主要表现的是物种间在靠近根结点分支的差异, 反映了群落对生境利用的不同, 而MNTD主要表现了物种间最近谱系距离即物种间在谱系树末端分支的差异, 反映了群落物种资源利用方面的微小分异。尽管本文的研究区均在干热河谷中, 生境较为一致, 但各个样方之间可能还存在资源等方面的较大不同, 这导致了距离差异对MNTD的影响较大。

另外, 人为干扰、地形、土壤等未知因素也会对beta多样性产生影响。当同时考虑这些因素时, 不论是对物种beta多样性还是谱系beta多样性来说, 地理距离、年平均温度以及年平均降水量差异这3

个指标都只能解释不超过13%的方差(图4)。说明除了这3种因素之外, 其他因素的影响比较大。比如研究区域具有高度相似的植被, 平均温度和降水量差异本身就很小, 都会导致其解释力比较有限; 另一方面, 元江干热河谷段开发时间较早, 受人为干扰较强(吴征镒, 1980; 金振洲, 1999; 何永彬等, 2000), 物种的引进和交流较为频繁, 造成这一河谷段物种相互传播较快, 削弱了距离因素、年平均温度和年平均降水量对群落组成的影响。由于在人为干扰强烈的区域, 人们可以通过水利设施来改变原本的降水时空分布, 进而使原来的自然降水格局产生变化, 尽管大尺度上的自然植被不会有明显的改变, 但具体到小样方, 其物种组成会发生一定的变化, 导致天然降水格局的影响减弱, 这很可能也是导致降水的影响不如其他因子显著的原因。有研究表明, 人类活动会导致群落的均质化(陈国奇和强胜, 2011; Dornelas et al, 2014)和降低自然气候因子对群落格局的影响程度, 这与我们的研究结果较一致。我们的样方主要分布在沿河公路旁边, 尽管已尽量地远离公路, 但公路和其他人为因素的影响很可能还是比较大。

本研究采用的是基于Zanne等(2014)的进化树, 利用PhyloMatic软件(Webb & Donoghue, 2005)直接生成的具有支长的系统进化树。Zanne等(2014)的进化树整合了该文章发表之前GeneBank上的DNA标记序列, 比Wikström等(2001)基于APG III结合分化



时间生成的进化树更准确。同时元江干热河谷样方中出现的科下或属下单位较少, 所以基于我们所采用的系统树在科下单位不会有太多的多分支结构, 对结果的影响不会太大。

我们的研究表明, 以距离表征的扩散因素和以环境因子表征的生态位因素共同对群落物种组成起作用, 并且距离因素的作用更强; 但由于距离也可能代表了没有测量的生境因子(Smith & Lundholm, 2010), 故仅能推测扩散因素对群落的物种组成和维持可能更重要。研究尺度以及类群等也会与研究结果有一定影响(Cavender-Bares et al, 2006; 陈圣宾等, 2010; Qian & Kissling, 2010; Zhang et al, 2013), 我们的调查样方仅限于元江干热河谷, 是否其他干热河谷也表现出如此的 $\beta$ 多样性格局? 还需要更进一步的研究。

## 参考文献

- Bellier E, Grotan V, Engen S, Schartau AK, Herfindal I, Finstad AG (2014) Distance decay of similarity, effects of environmental noise and ecological heterogeneity among species in the spatio-temporal dynamics of a dispersal-limited community. *Ecography*, 37, 172–182.
- 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.
- Burrascano S, Anzellotti I, Carli E, del Vico E, Facioni L, Pretto F, Sabatini FM, Tilia A, Blasi C (2013) Drivers of  $\beta$ -diversity variation in *Bromus erectus* semi-natural dry grasslands. *Applied Vegetation Science*, 16, 404–416.
- Cavender-Bares J, Keen A, Miles B (2006) Phylogenetic structure of Floridian plant communities depends on taxonomic and spatial scale. *Ecology*, 87, S109–S122.
- Chen GQ, Qiang S (2011) Human activities are the principle cause of biotic homogenization. *Acta Ecologica Sinica*, 31, 4107–4116. (in Chinese with English abstract) [陈国奇, 强胜 (2011) 人类活动是导致生物均质化的主要因素. 生态学报, 31, 4107–4116.]
- 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.]
- Condit R, Pitman N, Leigh EG, Chave J, Terborgh J, Foster RB, Nunez 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, Noor MNS, Kassim AR, Ren HB, Su SH, Sun IF, Thomas DC, 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.
- Dornelas M, Gotelli NJ, McGill B, Shimadzu H, Moyes F, Sievers C, Magurran AE (2014) Assemblage time series reveal biodiversity change but not systematic loss. *Science*, 344, 296–299.
- Fernandez-Goñi BM, Harrison SP, Anacker BL, Safford HD (2013) Climate interacts with soil to produce  $\beta$  diversity in Californian plant communities. *Ecology*, 94, 2007–2018.
- Goslee SC, Urban DL (2007) The ecodist package for dissimilarity-based analysis of ecological data. *Journal of Statistical Software*, 22, 1–19.
- Graham CH, Fine PVA (2008) Phylogenetic  $\beta$  diversity: linking ecological and evolutionary processes across space in time. *Ecology Letters*, 11, 1265–1277.
- Harrison S, Ross SJ, Lawton JH (1992)  $\beta$  diversity on geographic gradients in Britain. *Journal of Animal Ecology*, 61, 151–158.
- He YB, Lu PZ, Zhu T (2000) Causes for the formation of dry-hot valleys in Hengduan Mountain-Yunnan Plateau. *Resources Science*, 22(5), 69–72. (in Chinese with English abstract) [何永彬, 卢培泽, 朱彤 (2000) 横断山-云南高原干热河谷形成原因研究. 资源科学, 22(5), 69–72.]
- Hijmans RJ, Cameron SE, Parra JL, Jones PG, Jarvis A (2005) Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, 25, 1965–1978.
- Jin ZZ (1999) A phytosociological study on the semi-savanna vegetation in the dry-hot valleys of Yuanjiang River, Yunnan. *Guihaia*, 19, 289–302. (in Chinese with English abstract) [金振洲 (1999) 云南元江干热河谷半萨王纳植被的植物群落学研究. 广西植物, 19, 289–302.]
- Jin ZZ (2002) Floristic Features of Dry-hot and Dry-warm Valleys, Yunnan and Sichuan. Yunnan Science and Technology Press, Kunming. (in Chinese) [金振洲 (2002) 滇川干热河谷与干暖河谷植物区系特征. 云南科技出版社, 昆明.]
- Kembel SW, Cowan PD, Helmus MR, Cornwell WK, Morlon H, Ackerly DD, Blomberg SP, Webb CO (2010) Picante: R tools for integrating phylogenies and ecology. *Bioinformatics*, 26, 1463–1464.
- Kraft NJB, Valencia R, Ackerly DD (2008) Functional traits and niche-based tree community assembly in an Amazonian forest. *Science*, 322, 580–582.
- Kubota Y, Hirao T, Fujii SJ, Murakami M (2011) Phylogenetic  $\beta$  diversity reveals historical effects in the assemblage of the tree floras of the Ryukyu Archipelago. *Journal of Biogeography*, 38, 1006–1008.
- Lichstein JW (2007) Multiple regression on distance matrices: a multivariate spatial analysis tool. *Plant Ecology*, 188, 117–131.
- Niu HY, Wang ZF, Lian JY, Ye WH, Shen H (2011) New progress in community assembly: community phylogenetic

- structure combining evolution and ecology. *Biodiversity Science*, 19, 275–283. (in Chinese with English abstract) [牛红玉, 王峥峰, 练琚愉, 叶万辉, 沈浩 (2011) 群落构建研究的新进展: 进化和生态相结合的群落谱系结构研究. 生物多样性, 19, 275–283.]
- 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/web/packages/vegan> (accessed 2015-08-15)
- Olivier PI, van Aarde RJ (2014) Multi-scale sampling boosts inferences from beta diversity patterns in coastal forests of South Africa. *Journal of Biogeography*, 41, 1428–1439.
- Peres-Neto PR, Legendre P, Dray S, Borcard D (2006) Variation partitioning of species data matrices, estimation and comparison of fractions. *Ecology*, 87, 2614–2625.
- Qian H (2001) A comparison of generic endemism of vascular plants between East Asia and North America. *International Journal of Plant Sciences*, 162, 191–199.
- 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, Kissling WD (2010) Spatial scale and cross-taxon congruence of terrestrial vertebrate and vascular plant species richness in China. *Ecology*, 91, 1172–1183.
- Qian H, Swenson NG, Zhang J (2013) Phylogenetic beta diversity of angiosperms in North America. *Global Ecology and Biogeography*, 22, 1152–1161.
- Smith TW, Lundholm JT (2010) Variation partitioning as a tool to distinguish between niche and neutral processes. *Ecography*, 33, 648–655.
- Svenning JC, Flojgaard C, Baselga A (2011) Climate, history and neutrality as drivers of mammal beta diversity in Europe: insights from multiscale deconstruction. *Journal of Animal Ecology*, 80, 393–402.
- Swenson NG (2011) Phylogenetic beta diversity metrics, trait evolution and inferring the functional beta diversity of communities. *PLoS ONE*, 6, e21264.
- Swenson NG, Enquist BJ, Pither J, Thompson J, Zimmerman JK (2006) The problem and promise of scale dependency in community phylogenetics. *Ecology*, 87, 2418–2424.
- Tuomisto H, Ruokolainen K, Kalliola R, Linna A, Danjoy W, Rodriguez Z (1995) Dissecting Amazonian biodiversity. *Science*, 269, 63–66.
- 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, Hernandez C, Romoleroux K, Losos E, Magard 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.
- Vavrek MJ (2011) Fossil: palaeoecological and palaeogeographical analysis tools. *Palaeontologia Electronica*, 14, [http://palaeo-electronica.org/2011\\_1/238/index.html](http://palaeo-electronica.org/2011_1/238/index.html).
- Webb CO (2000) Exploring the phylogenetic structure of ecological communities: an example for rain forest trees. *The American Naturalist*, 156, 145–155.
- Webb CO, Ackerly DD, Kembel SW (2008) Phylocom: software for the analysis of phylogenetic community structure and trait evolution. *Bioinformatics*, 24, 2098–2100.
- Webb CO, Donoghue MJ (2005) *Phylocom: tree assembly for applied phylogenetics*. *Molecular Ecology Notes*, 5, 181–183.
- Whittaker RH (1960) Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California. *Ecological Monographs*, 30, 279–338.
- Wikström N, Savolainen V, Chase MW (2001) Evolution of the angiosperms: calibrating the family tree. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 268, 2211–2220.
- WuZY (1980) *Vegetation of China*. Science Press, Beijing. (in Chinese) [吴征镒 (1980) 中国植被. 科学出版社, 北京.]
- Zanne AE, Tank DC, Cornwell WK, Eastman JM, Smith SA, FitzJohn RG, McGlinn DJ, O'Meara BC, Moles AT, Reich PB, Royer DL, Soltis DE, Stevens PF, Westoby M, Wright IJ, Aarssen L, Bertin RI, Calaminus A, Govaerts R, Hemmings F, Leishman MR, Oleksyn J, Soltis PS, Swenson NG, Warman L, Beaulieu JM (2014) Three keys to the radiation of angiosperms into freezing environments. *Nature*, 506, 89–92.
- Zhang JL, Swenson NG, Chen SB, Liu XJ, Li ZS, Huang JH, Mi XC, Ma KP (2013) Phylogenetic beta diversity in tropical forests: implications for the roles of geographical and environmental distance. *Journal of Systematics and Evolution*, 51, 71–85.

(责任编辑: 米湘成 责任编辑: 黄祥忠)

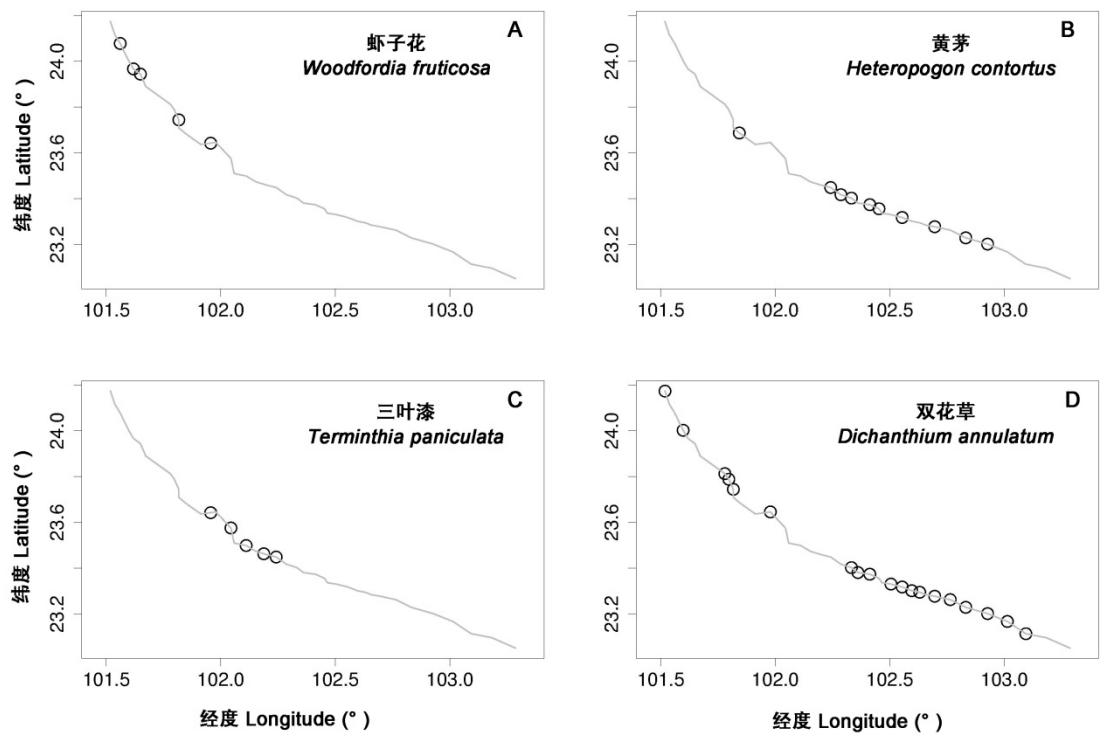
## 附录 Supplementary Material

### 附录1 样方内4种典型植物的分布

Appendix 1 Distribution of four typical plant in the sample sites

<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2015245-1.pdf>





附录1 样方内4种典型植物的分布  
Appendix 1 Distribution of four typical plant species in the sample sites