



•研究报告•

# 小兴安岭凉水国家级自然保护区植物beta多样性及其影响因素

余丹琦<sup>1</sup>, 张喜亭<sup>1</sup>, 肖路<sup>2</sup>, 仲召亮<sup>1</sup>, 王慧梅<sup>1</sup>, 王文杰<sup>1,2\*</sup>

1. 东北林业大学森林植物生态学教育部重点实验室, 哈尔滨 150040; 2. 中国科学院东北地理与农业生态研究所湿地生态与环境重点实验室, 长春 130102

**摘要:** 自然保护区如何设置才能够最大程度保护生物多样性, 是保护生物学的研究热点; 阐明beta多样性特征、组分格局及其影响因素是保护生物学的重要基础。本研究选取小兴安岭凉水国家级自然保护区不同功能区(核心区、缓冲区、实验区)及毗邻地区(保护区外)共80块样方作为研究对象, 调查每块样方的保护位置(经纬度、海拔、坡位、坡度、坡向)和群落结构(郁闭度、林龄、乔木树高、胸径、灌木树高、地径), 并采集0–20 cm土壤样品, 测定土壤理化性质(有机碳、全氮、pH值、电导率、含水量、容重)。将样方间的beta多样性分解为物种周转和物种多度差异两种组分, 通过Mantel分析、冗余分析和方差分解分析解析非生物因子(地理地形、保护强度、土壤因子)和生物因子(群落结构)对beta多样性及其组分的影响。结果表明: (1)乔、灌、草3层中, 物种周转组分对于beta多样性的贡献均占主导地位(65%–73%), 物种多度差异贡献较小。(2) Mantel检验结果表明, 乔、灌、草3层beta多样性及其组分与地理地形指标显著相关的因子最多; 土壤因子只对乔木层和灌木层beta多样性及组分有影响, 对草本层影响不大。其中坡位、坡度、乔木树高和保护强度均与保护区乔、灌、草3层beta多样性显著正相关( $P < 0.05$ )。 (3)植物整体beta多样性受地理地形影响最大, 但存在乔、灌、草差异。乔木层beta多样性受生物因子影响最大; 灌木层的土壤因子解释力分别为地理地形和生物因子的2倍; 而草本层主要受地理地形的影响, 其解释力分别是土壤和生物因子的26倍和3倍。乔木胸径对植物beta多样性差异具有最大的解释作用。本研究结果表明, 未来保护区设置需要根据保护植物的类型, 选择适当的林分结构、土壤和地理地形等, 以增强保护区植物多样性保护的效果。

**关键词:** beta多样性; 物种周转; 多度差异; 保护强度; 东北森林带

余丹琦, 张喜亭, 肖路, 仲召亮, 王慧梅, 王文杰 (2022) 小兴安岭凉水国家级自然保护区植物beta多样性及其影响因素. 生物多样性, 30, 21274. doi: 10.17520/biods.2021274.

She DQ, Zhang XT, Xiao L, Zhong ZL, Wang HM, Wang WJ (2022) Plant beta diversity and its influence factors in the Liangshui National Nature Reserve in the central region of the Xiaoxing'an Mountains. Biodiversity Science, 30, 21274. doi: 10.17520/biods.2021274.

## Plant beta diversity and its influence factors in the Liangshui National Nature Reserve in the central region of the Xiaoxing'an Mountains

Danqi She<sup>1</sup>, Xiting Zhang<sup>1</sup>, Lu Xiao<sup>2</sup>, Zhaoliang Zhong<sup>1</sup>, Huimei Wang<sup>1</sup>, Wenjie Wang<sup>1,2\*</sup>

1 Key Laboratory of Forest Plant Ecology, Ministry of Education, Northeast Forestry University, Harbin 150040

2 Key Laboratory of Wetland Ecology and Environment, Northeast Institute of Geography and Agroecology, Chinese Academy of Sciences, Changchun 130102

### ABSTRACT

**Aims:** In biological conservation sciences, implementing nature reserves to protect biological diversity is a hot topic. Specifying plant beta diversity, structural components, and influence factors is the critical basis for creating nature reserves.

**Methods:** In this paper, a national nature reserve named Liangshui, located in the central region of the Xiaoxing'an Mountains, was used to survey 80 quadrats in the size of 20 m × 20 m in the core zone, buffer zone, experimental zone,

收稿日期: 2021-07-11; 接受日期: 2021-11-15

基金项目: 国家自然科学基金(41730641; 31670699)、中央高校基本科研业务费专项资金(2572018AA19; 2572021DT03)和黑龙江省头雁计划支持项目

\* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: wwj225@nefu.edu.cn

<https://www.biodiversity-science.net>

and outside the reserve. We recorded topographic information (Longitude and latitude, altitude, slope, slope aspect, and slope position), community structure (canopy density, tree age, tree height, tree diameter at breast height (DBH), shrub height, and shrub ground diameter), and species name for each tree, shrub, and herb. We also sampled 0–20 cm soils for soil property determination (soil organic carbon, total nitrogen, pH, electroconductibility, soil water content, and bulk density). Abundance data was used for beta diversity calculation as well as computing species abundance differences and species turnover. The Mantel test, redundancy ordination, and variation partitioning were used to examine the effects of abiotic factors (geography and terrain, protection intensity, soil matrix) and biological factors (community structure) on beta diversity and its partitioning components.

**Results:** (1) Species turnover contributed most to the overall beta diversity (Sørensen dissimilarity) for all layers with a range from 65% (for shrub) to 73% (for herb). (2) Mantel correlation analysis indicated that beta diversity, their two components of abundance differences and species turnover, had close associations with the geography and terrain in the arbor, shrub, and herb layer. In contrast, soil properties expressed more association with beta diversity from the arbor and shrub layer. The slope position, slope degree, tree height, and protection intensity were significantly associated with beta diversity in 3 layers ( $P < 0.05$ ). (3) Variation partitioning and redundancy analysis ordination indicated that geography and terrain affected the beta diversity of whole forests of the reserve significantly, but differences existed between arbor, shrub and herb layers. The arbor beta diversity was most influenced by biological factors. In contrast, the shrub layer was mainly affected by soil factors, twice more than the geography and terrain and biological factors. In the herb layer, the geography and terrain contributed the most to variation, at a rate of respectively 26-fold and 3-fold higher than that from soil factors and biological factors. Tree DBH had the most significant explanatory effect on the beta diversity variations in the reserve.

**Conclusion:** Our findings highlights that nature reserve settlements in the future should consider combining assemblage of the proper community structure of the arbor, shrub, and herb layers, and soil factors, rather than only emphasis on protection intensity. Such steps will improve the conservation efficiency for plant diversity protection.

**Key words:** beta diversity; species turnover; species abundance difference; protection intensity; Northeast China forest belt

Beta多样性是指区域环境梯度下生物群落物种组成的差异, 通常用于评估群落地带分布及其环境关联性(Whittaker, 1972; Condit et al, 2002)。物种周转表示不同群落间的物种替换, 而物种得失会导致群落间物种丰富度产生差异。物种周转的产生多源于环境过滤、空间和历史事件等, 而物种丰富度差异是由于物种稀疏或其他生态过程, 如人为干扰或物理屏障导致的物种贫乏地区生物群落物种丰富度的不同(Socolar et al, 2016; 斯幸峰等, 2017)。将传统的beta多样性分解为周转和丰富度差异两个组分, 可以更好地阐明造成群落差异的潜在模式(Harrison et al, 1992; Williams, 1996; Lennon, 2001), 更好地理解保护区的群落构建机制, 并使生物多样性保护战略更加有效。当物种周转组分占比较大时, 需要保护多个地点, 而当物种丰富度差异组分占比较大时则可以优先保护物种多样性较高的地点(Gutiérrez-Cánovas et al, 2013)。

自然保护区的科学设置及保护强度有效区划的目的是通过最小的保护面积和投入, 获得最大的生物多样性的整体保护, 其中植物beta多样性是一

个重要方面。地理位置与空间距离对植物beta多样性的形成具有决定作用, 这主要由生态位理论的环境过滤和中性理论的扩散限制所驱动(陈圣宾等, 2010)。土壤基质差异越大伴随物种组成差异就越大, 这反映了土壤基质的环境过滤作用(Tuomisto et al, 2003; Kraft et al, 2008; Fernandez-Going et al, 2013)。假设群落内的物种具有相同的竞争能力、出生率和死亡率, 那么由森林复杂垂直结构导致不同植物的扩散限制能够直接影响beta多样性(Hubbell, 2001; Condit et al, 2002; 李新辉等, 2016)。针对保护区设置而言, 合理区分保护位置选择、保护强度设置、土壤基质与林分结构特征对乔、灌、草多层beta多样性的影响, 将有助于最大化保护效果和更加科学地制定保护策略(Socolar et al, 2016; Wang et al, 2021)。

选择典型保护区, 系统开展相关研究是基于植物beta多样性提升保护成效的重要基础。凉水国家级自然保护区(以下简称凉水保护区)位于小兴安岭核心区域, 是本区域建立较早的国家级自然保护区。该区域已经开展了较多的相关研究, 如森林特

征(朱良军等, 2016)、真菌资源及植物组成(陈秀波等, 2019; 王文杰等, 2019)、土壤养分变化(刘宏伟等, 2010; 甄贞等, 2016)等。但这些研究大多是对乔木层、灌木层、草本层的单一研究(姚志良等, 2020; 王世雄等, 2021)。对凉水保护区beta多样性及其分解组分的系统研究还未见报道。

本研究以凉水保护区为研究对象, 分析了保护区植物beta多样性及其分解组分特征, 量化了群落结构、土壤因子、保护强度、地理地形对植物beta多样性及其分解组分的影响。主要探讨以下科学问题: (1)凉水地区乔、灌、草3层的beta多样性及其分解组分的特征如何? 哪种组分对beta多样性起主要作用? (2)凉水地区森林beta多样性及其分解组分的主要驱动因子是什么?

## 1 材料与方法

### 1.1 研究区域概况、野外调查与实验设置

凉水保护区(128°47'–128°57' E, 47°6'–47°16' N)位于黑龙江省伊春市, 小兴安岭南部达里带岭支脉东坡, 面积12,133 ha。全境为山地, 平均海拔400 m, 坡度10°–15°。温带大陆性气候, 年均降水量676 mm, 年均温–0.3℃。土壤类型主要为暗棕壤, 森林覆被率为98%。主要树种有白桦(*Betula platyphylla*)、黑桦(*B. dahurica*)、椴树(*Tilia tuan*)、红松(*Pinus koraiensis*)、蒙古栎(*Quercus mongolica*)、红皮云杉(*Picea koraiensis*)等。

2015年7月, 按保护强度由低到高在保护区外、实验区、缓冲区、核心区各设置20个20 m × 20 m的乔木样方(总计80个)进行调查。在每个乔木样方内, 利用网格法将样方均匀划分为16个5 m × 5 m的小样方, 随机选取2个进行灌木调查, 在每个灌木样方中随机选取1个1 m × 1 m的小样方进行草本调查。乔木层调查所有胸径 ≥ 2.5 cm的个体, 记录种类、树高、枝下高、胸径、林分郁闭度; 灌木层记录灌木的种类、株丛、株高、冠幅及地径; 草本层记录植物种名, 同时记录每个种的盖度(样方中该种覆盖面积占样方面积的比)、多度、高度。物种多度测量方法: 分别统计乔、灌、草3层的物种个体数; 对于乔木及多数灌木和草本, 直接计数总株数。对于某些匍匐茎丛生灌木, 如笃斯越桔(*Vaccinium uliginosum*)和越桔(*V. vitis-idaea*), 以其直立分株数

量代表株数; 对于丛生草本, 如藁草属(*Carex*), 统计其丛数, 计数每丛草本株数, 通过丛数和株数的乘积估算该种植物总株数。保护强度用赋值法, 按保护区外、实验区、缓冲区、核心区顺序转为数值变量, 分别用1–4表示。

同时记录每个样方的经纬度、海拔、坡度、坡向和坡位等信息。坡向用0°–360°表示(0°表示正北方向), 分析时经过正弦转化; 样地坡位分为6个等级, 分别为平地、下坡、中下坡、中坡、中上坡、上坡, 并按此顺序转变为数值变量, 分别用1–6表示; 样地空间位置信息用每一样地中心位置的经纬度表示。林龄采用生长锥法测定(陆兆苏等, 1993)。在每个乔木样方内按五点取样法, 用锹挖0–20 cm土层土壤, 用100 cm<sup>3</sup>标准环刀取4环刀, 装袋带回实验室用于土壤理化指标测定。

附录1显示了研究地点的基本信息, 其中坡度最大可达31°, 平均8.44°, 经纬度均值分别为128.88° E、47.17° N, 范围都在0.2°左右。平均林龄115年, 树高14.25 m, 胸径18.11 cm, 灌木高为1.50 m。

### 1.2 Beta多样性计算与组分分解

本文采用基于多度的Sørensen相异性指数作为配对样方之间beta多样性(即群落间的物种组成差异,  $B_{total}$ )的度量, 基于Podani和Schmera (2011)、Carvalho (2012)等提出的beta多样性分解方法, 结合Legendre (2014)对该方法的改进, 将beta多样性分解为物种周转组分( $R_{epi}$ )和物种多度差异组分( $Ab_{Diff}$ )。具体计算公式如下:

$$B_{total} = (B + C)/(2A + B + C) \quad (1)$$

$$R_{epi} = 2\min(B, C)/(2A + B + C) \quad (2)$$

$$Ab_{Diff} = |B - C|/(2A + B + C) \quad (3)$$

其中, A表示两个配对样方中每个物种在两个样方间的最小多度的总和; B表示两个配对样方中样方1的总多度与A的差值; C表示样方2的总多度与A的差值。当数据类型为0, 1 (存在与否)时: A表示两个配对样方中共有物种的数量; B表示两个配对样方中样方1独有的物种数; C表示样方2独有的物种数。物种多度差异组分和物种周转组分所占比例分别为 $Ab_{Diff}/B_{total}$ 和 $R_{epi}/B_{total}$ 。beta多样性的分解通过R软件adespatial程序包中的beta.div.comp函数实现(Dray et al, 2017)。



### 1.3 地理地形、群落结构与土壤理化性质相关指标的获得

(1)地理地形。运用ArcGIS将80个样方的地理坐标转换为笛卡尔坐标,并采用欧氏距离计算各样点之间的地理距离。基于各样方的笛卡尔坐标,运用R语言中的主轴邻距法(PCNM)引入空间变量,选择相关的PCNM特征值作为空间因子指标。在地理地形相关指标的选择上,我们还同时测定并记录了每个样方的海拔、坡度、坡向、坡位等。

(2)土壤理化性质。共测定了有机碳、全氮、碳氮比、pH值、电导率、容重和含水量等7个指标。将所取土样风干至恒重,粉碎,先过2 mm筛,再过0.25 mm的筛,分别装瓶待用。土壤含水量和土壤容重按照鲍士旦(2000)进行测定;用重铬酸钾-外加热法测定土壤有机碳含量;用半微量凯氏定氮法测定土壤全氮含量;pH值、电导率分别用酸度计(Sartorius PB-10)和电导率仪(DDs-307型)测定(鲍士旦, 2000)。

(3)林分特征差异。主要包括乔木层(郁闭度、林龄、乔木树高、乔木胸径)和灌木层(灌木树高、灌木地径)。其中郁闭度按照一步一抬头的方法测定:沿样地对角线每步抬头观察上方垂直空间有无树叶或枝条遮挡,分别计数总步数和有树冠遮挡数,林分总郁闭度 = 遮挡数/总步数。详细方法可参考相关文献(张建宇等, 2018; 王文杰等, 2019; 张喜亭等, 2021)。

### 1.4 数据分析

分析乔、灌、草3层的beta多样性及其分解组分的频率分布,并生成箱线图,比较平均值、中位数和分布范围等。

采用Mantel检验回答群落中地理地形、土壤因子、保护强度和生物因子(群落结构)是否对植物beta多样性及其分解组分有显著影响。将地理地形、土壤因子、生物因子和保护强度中的所有因子转变为距离矩阵,分析每个矩阵与植物beta多样性距离矩阵的显著性(显著性水平设定为0.05)。通过R语言中的Vegan程序包完成。

采用Canoco 5.0软件进行冗余分析(redundancy analysis, RDA)和方差分解分析。冗余分析以图示的方式显示地理地形、群落结构、土壤因子和保护强度对凉水保护区植物beta多样性影响的强弱。箭头

长度代表某个指标对beta多样性影响程度的高低。箭头连线和beta多样性指标的夹角代表了该指标与多样性的相关性高低,夹角越小,相关性越高。方差分解分析中,响应变量是beta多样性的4个不同的距离矩阵,解释变量先分为两部分,第一部分是生物因子(保护强度、土壤因子、地理地形)变量,第二部分是生物因子(群落结构)变量。非生物因子可分为三部分,第一部分是地理地形(空间距离、海拔、坡位、坡度、坡向)变量,第二部分是土壤因子(有机碳、全氮、碳氮比、pH值、电导率、容重、含水量)变量,第三部分是保护强度变量;生物因子分为两部分,第一部分是乔木层群落结构(郁闭度、林龄、乔木树高、乔木胸径)变量,第二部分为灌木层(灌木树高、灌木地径)变量。

## 2 结果

### 2.1 Beta多样性及其组分特征

由图1可知,乔木层beta多样性介于0.10–1之间,均值为0.72,物种周转组分和物种多度差异组分均介于0–1之间,其均值分别为0.50和0.22;灌木层beta多样性介于0.10–1之间,均值为0.77,物种周转组分介于0–1之间,均值为0.49,物种多度组分介于0–0.94之间,均值为0.27;草本层beta多样性介于0.31–1.00之间,均值为0.81,物种周转组分介于0.07–0.99之间,均值为0.59,物种多度差异组分介于0–0.84之间,均值为0.22。

### 2.2 Beta多样性及其分解组分的相对贡献

结果表明,在乔、灌、草中对beta多样性的贡献均是物种周转组分占主导地位(图2):乔木层beta多样性中物种周转组分( $R_{\text{epi}} = 0.50$ )占比为69.6%;灌木层( $R_{\text{epi}} = 0.49$ )占比为64.4%;草本层( $R_{\text{epi}} = 0.59$ )占比为72.9%。

我们也计算了基于物种组成0, 1数据的beta多样性及其分解组分。乔、灌、草的物种多度差异分别为0.191、0.204和0.126,物种周转组分分别是0.307、0.460和0.597(附录2)。据此计算得到的乔、灌、草的物种周转组分贡献分别为64%、69%和83%。与基于多度的趋势基本一致,即凉水保护区乔木层、灌木层、草本层beta多样性的两个组分中都是物种周转组分占比较大。

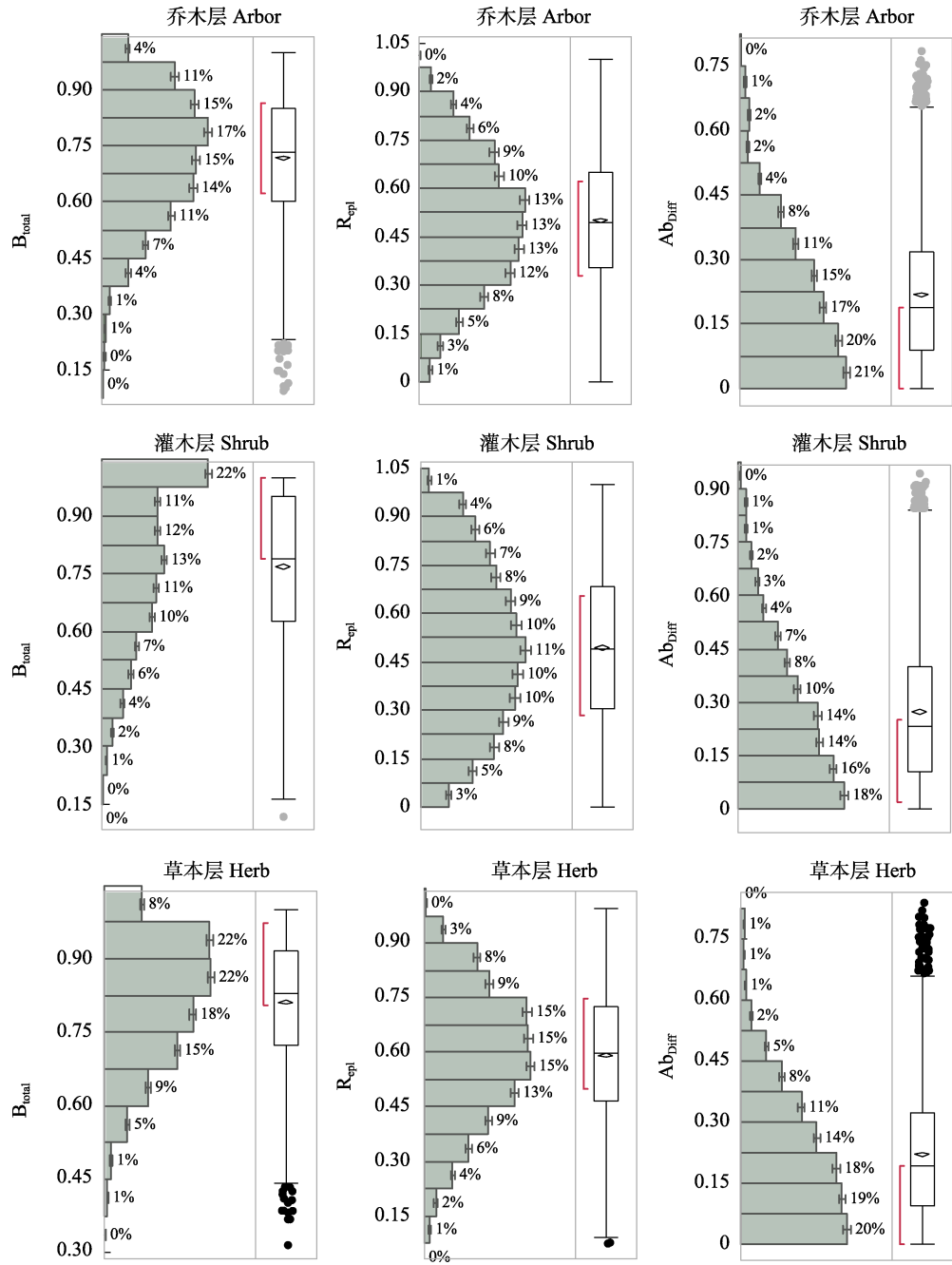


图1 Beta多样性( $B_{total}$ )及其物种周转组分( $R_{epi}$ )和物种多度差异组分( $Ab_{Diff}$ )特征频率分布箱线图  
Fig. 1 Box-plots for plant beta diversity ( $B_{total}$ ) and its components of species turnover ( $R_{epi}$ ) and species abundance difference ( $Ab_{Diff}$ )

### 2.3 Beta多样性特征影响因素分析

由Mantel检验结果可知, 乔木层beta多样性与海拔、坡度、坡位、含水量、保护强度、郁闭度、林龄、乔木树高和胸径呈显著正相关( $P < 0.05$ , 表1), 即两块样地间乔木组成差异随样地间海拔、坡度、坡位、含水量、保护强度、郁闭度、林龄、乔

木树高和胸径的差异增大而增大。两个分解组分间存在差异, 物种周转组分与坡度、坡位、乔木树高呈显著正相关( $P < 0.05$ ), 而物种多度差异组分与海拔、坡位、保护强度、林龄和胸径呈显著正相关( $P < 0.05$ , 表1)。

灌木层beta多样性与坡度、坡位、土壤全氮、

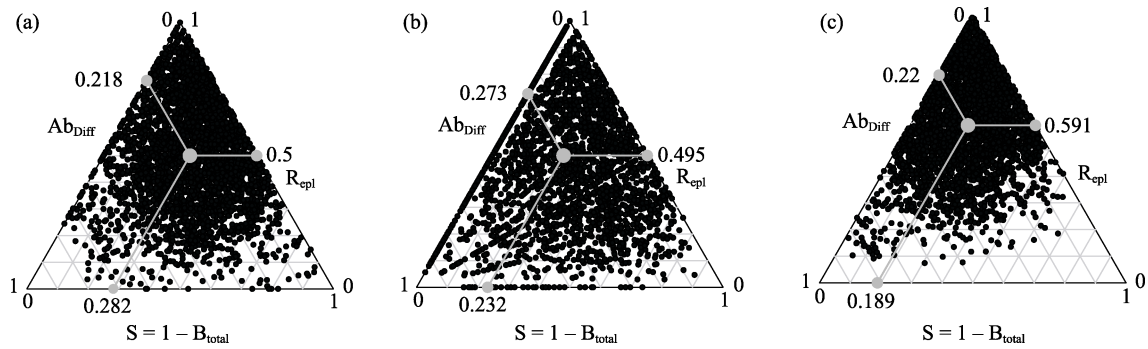


图2 乔木层(a)、灌木层(b)、草本层(c) beta多样性( $B_{total}$ )及其物种周转组分( $R_{epl}$ )和物种多度差异组分( $Ab_{Diff}$ )三角图。图中每个黑点表示一个样方对, 其位置由物种组成相似性( $S = 1 - B_{total}$ )、 $R_{epl}$ 和 $Ab_{Diff}$ 决定, 三者之和等于1。灰色大点表示平均值。  
Fig. 2 Triangle figures for arbor (a), shrub (b), and herb (c) of plant beta diversity ( $B_{total}$ ), and its components of species turnover ( $R_{epl}$ ) and abundance differences ( $Ab_{Diff}$ ). Each black dot represents a pair of sites. Their positions were determined by a triplet of values from the species composition similarity ( $S = 1 - B_{total}$ ),  $R_{epl}$ , and  $Ab_{Diff}$ ; each triplet sums to 1. The larger grey dots represent the mean values.

表1 Beta多样性( $B_{total}$ )及其物种周转组分( $R_{epl}$ )和物种多度差异组分( $Ab_{Diff}$ )与地理地形、保护强度、土壤因子、生物因子相关性的Mantel检验  
Table 1 Mantel correlations analysis between beta diversity ( $B_{total}$ ), its components of species turnover ( $R_{epl}$ ) and abundance differences ( $Ab_{Diff}$ ) and geography and terrain, protection intensity, soil factors and biological factors

			乔木层 Arbor layer			灌木层 Shrub layer			草本层 Herb layer		
			Sørensen index	$Ab_{Diff}$	$R_{epl}$	Sørensen index	$Ab_{Diff}$	$R_{epl}$	Sørensen index	$Ab_{Diff}$	$R_{epl}$
地理地形 Geography and terrain	经纬度 Longitude and latitude		0.079**	0.01	0.06	0.05	0.02	0.02	0.06	-0.06	0.1**
	海拔 Altitude		0.21***	0.21*	0.01	0.07	0.07	<0.001	0.18***	0.06	0.07
	坡度 Slope		0.2***	-0.01	0.174**	0.18**	0.03	0.12*	0.3***	0.05	0.16***
	坡位 Slope position		0.35***	0.14***	0.182***	0.18***	0.09*	0.08**	0.13***	0.05	0.05*
	坡向 Aspect		-0.08	0.02	-0.08	-0.07	-0.08	0.01	-0.01	-0.04	0.03
保护强度	Protection intensity		0.14***	0.12***	0.02	0.1**	0.06	0.03	0.08**	-0.01	0.07**
土壤因子 Soil factors	有机碳 Soil organic carbon		0.03	-0.04	0.06	0.05	0.09	-0.03	-0.01	-0.01	<0.001
	全氮 Total nitrogen		0.08	0.04	0.04	0.16**	0.06	0.08	0.06	0.02	0.03
	C : N		-0.06	0.004	-0.05	0.01	-0.06	0.06	-0.02	<0.001	-0.01
	pH		0.05	0.13*	-0.06	0.09	0.03	0.05	-0.04	<0.001	-0.03
	电导率 Electroconductibility		0.05	-0.08	0.02	-0.003	0.11	-0.09	-0.01	-0.01	<0.001
	容重 Soil bulk density		0.04	0.04	0.003	0.13*	0.11	0.02	-0.003	-0.01	0.01
	含水量 Soil water content		0.09*	0.07	0.16	0.21**	-0.01	0.18*	0.07	0.02	0.03
生物因子 Biological factors	郁闭度 Canopy density		0.06*	0.01	0.05	0.008	-0.04	0.04	0.06	0.03	0.01
	林龄 Forest age		0.28***	0.42***	-0.1	0.08	0.07	0.004	0.08	0.02	0.03
	乔木树高 Tree height		0.24***	-0.01	0.21***	0.14**	0.07	0.05	0.11*	-0.06	0.13***
	乔木胸径 Tree DBH		0.18***	0.45***	-0.21	0.05	0.02	0.03	0.09*	0.03	0.03
	灌木树高 Shrub height		0.05	0.04	-0.01	0.12*	0.14*	-0.02	-0.03	0.01	-0.03
	灌木地径 Shrub ground diameter		0.02	-0.02	0.03	0.16**	0.17*	0.01	-0.08	<0.001	-0.06

\*  $P < 0.05$ ; \*\*  $P < 0.01$ ; \*\*\*  $P < 0.001$ .

土壤容重、土壤含水量、保护强度、乔木树高、灌木树高和地径呈显著正相关( $P < 0.05$ , 表1), 即两块样地间灌木组成差异随样地间坡度、坡位、土壤全氮、土壤容重、土壤含水量、保护强度、乔木树

高、灌木树高和地径的差异增大而增大。物种周转组分与坡度、坡位和含水量呈显著正相关( $P < 0.05$ ), 物种多度差异组分与坡位、灌木树高和地径显著正相关( $P < 0.05$ , 表1)。

草本层beta多样性及其物种周转组分与坡度、坡位、保护强度和乔木树高呈显著正相关( $P < 0.05$ ), 即两块样地间草本组成差异随样地间坡度、坡位、保护强度和乔木树高的差异增大而增大, 物种周转组分随空间距离的增加而增加( $P < 0.05$ ); 而草本物种多度差异组分与保护相关因子、群落结构和土壤因子均未达到显著水平(表1)。

## 2.4 Beta多样性特征影响因素的冗余分析排序与方差分解分析

方差分解分析结果反映了生物因子(乔木层和灌木层)、土壤因子、地理地形、保护强度对于beta多样性的解释作用。保护区整体beta多样性的变异大部分可以由地理地形解释, 达到9.2%, 其次是乔木层(7.2%)和保护强度(1.7%)。乔、灌、草3层间存在明显差异, 其中乔木层由生物因子解释的部分最大(13.1%), 约是土壤因子(1.4%)的9倍、地理地形(8.6%)的1.5倍; 灌木层由土壤因子解释的部分最大

(5%), 约是地理地形的2倍; 对于草本层来说, 地理地形具有最大解释力(5.2%), 约是生物因子(1.4%)的3倍(图3)。

冗余分析排序结果表明, 地理地形、群落结构、土壤因子和保护强度对植物beta多样性的总解释量为14.8%, 第一轴和第二轴分别解释了多样性变化的7.35%和4.11%。在没有去除共线性的时候(简单效应, simple term effects), 乔木胸径是影响beta多样性变化的最主要因子, 解释量为3.2%, 其次是林龄, 解释量为3.1%, 而坡位和坡度的解释量分别为2.7%和2.6%。以上指标解释量均达到显著( $P < 0.05$ ); 当去除共线性影响后(条件效应, conditional term effects), 乔木胸径依然是最大解释因子, 解释量与单独作用相等; 其次是坡度, 解释量为2.5%, 乔木树高和坡位的解释量均为1.6%; 以上指标解释量均达到显著( $P < 0.05$ )但解释量均不高(图4)。

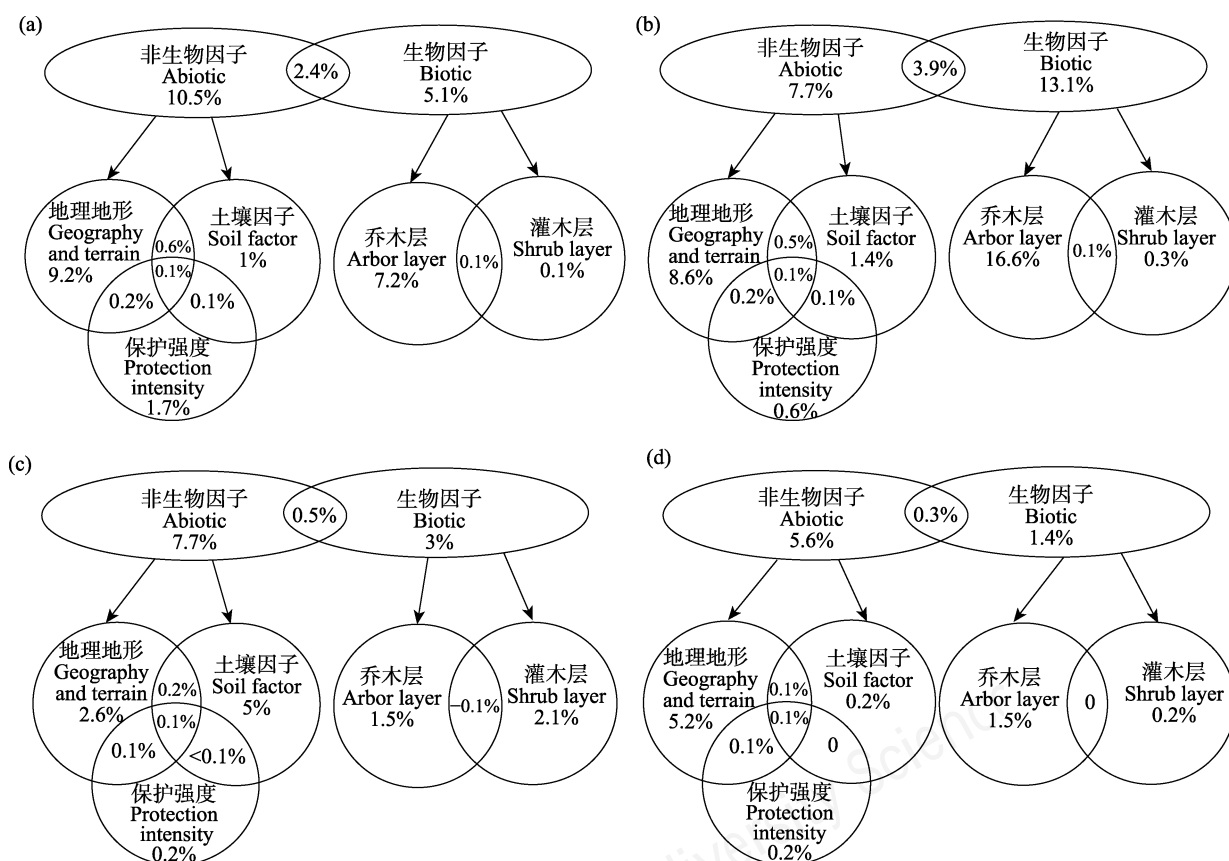


图3 地理地形、保护强度、群落结构与土壤因子对beta多样性特征解释力的方差分解分析。(a)乔、灌、草整体;(b)乔木;(c)灌木;(d)草本。

Fig. 3 Using variation partitioning to analysis the effect of geography and terrain, protection intensity, community characteristics and soil factor on beta diversity characteristics. (a) Arbor-shrub-herb; (b) Arbor; (c) Shrub; (d) Herb.



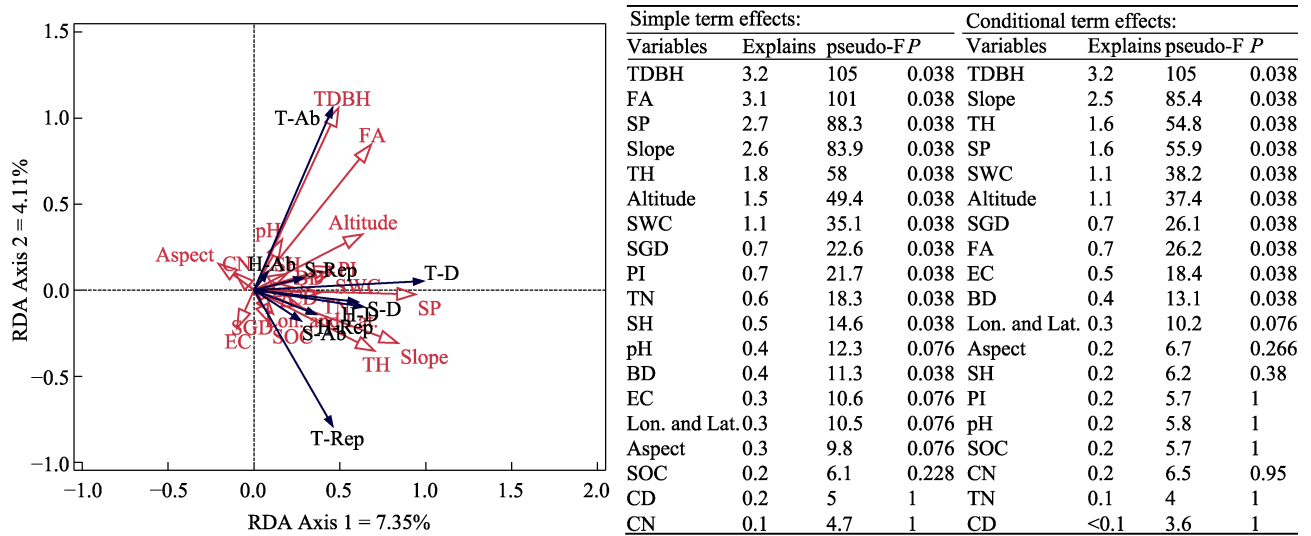


图4 地理地形、保护强度、土壤因子、群落结构与beta多样性复杂关系的冗余分析(RDA)排序分析(左)和最显著解释因子筛选(右)。T-D: 乔木层beta多样性; T-Ab: 乔木层物种多度差异组分; T-Rep: 乔木层物种周转组分; S-D: 灌木层beta多样性; S-Ab: 灌木层物种多度差异组分; S-Rep: 灌木层物种周转组分; H-D: 草本层beta多样性; H-Ab: 草本层物种多度差异组分; H-Rep: 草本层物种周转组分; Lon. and Lat.: 经纬度; Altitude: 海拔; Slope: 坡度; SP: 坡位; Aspect: 坡向; PI: 保护强度; CD: 郁闭度; FA: 林龄; TDBH: 乔木胸径; TH: 乔木树高; SH: 灌木树高; SGD: 灌木地径; SOC: 土壤有机碳; TN: 全氮; CN: 碳氮比; EC: 电导率; BD: 土壤容重; SWC: 土壤含水量。

Fig. 4 Redundancy analysis (RDA) ordination between geography and terrain, protection intensity, soil matrix, and community characteristics and beta diversity indices (left) and the most significant explaining factors (right).  $B_{total}$ , Beta diversity;  $Ab_{Diff}$ , component of abundance differences;  $R_{epi}$ , component of species turnover; T-D, Arbor  $B_{total}$ ; T-Ab, Arbor  $Ab_{Diff}$ ; T-Rep, Arbor  $R_{epi}$ ; S-D, Shrub  $B_{total}$ ; S-Ab, Shrub  $Ab_{Diff}$ ; S-Rep, Shrub  $R_{epi}$ ; H-D, Herb  $B_{total}$ ; H-Ab, Herb  $Ab_{Diff}$ ; H-Rep, Herb  $R_{epi}$ ; Lon. And Lat., Longitude and Latitude; SP, Slope position; PI, Protection intensity; CD, Crown density; FA, Forest age; TDBH, Tree diameter; TH, Tree height; SH, Shrub height; SGD, Shrub ground diameter; SOC, Soil organic carbon; TN, Total nitrogen; CN, C : N; EC, Electroconductibility; BD, Soil bulk density; SWC, Soil water content.

### 3 讨论

#### 3.1 凉水保护区beta多样性及其分解组分特征

目前对植物beta多样性的研究报道较多,但对小兴安岭地区的研究还很少,本研究是一个重要补充。在凉水保护区乔、灌、草3层beta多样性(0.72–0.81)的两个组分( $R_{epi}$ : 0.50–0.59;  $Ab_{Diff}$ : 0.22–0.27)中,物种周转组分始终占比较大(65%–73%),这表明该区域乔、灌、草beta多样性均由物种周转组分主导,物种组成差异主要来源于样方间的物种替换,而物种多度差异的贡献均较低。以往很多研究也得到过类似的结果(Tisseuil et al, 2012; Soininen et al, 2018; Wang et al, 2018),如姚志良等(2020)发现,在不同取样尺度下,哀牢山常绿阔叶林树种beta多样性(0.43–0.75)的两个组分( $R_{epi}$ : 0.30–0.47;  $Ab_{Diff}$ : 0.13–0.27)中,物种周转组分均占主导地位(> 60%)。

群落间物种周转通常由环境限制和环境过滤

等生态过程共同驱动,导致物种周转组分较高的因素较多,如环境异质性、竞争和优先效应等(Leprieur et al, 2011)。凉水保护区针叶林、针阔叶混交林与阔叶林3种林型有乔木28–30种,灌木22–25种,草本78–90种;林分多样性的差异主要由草本层控制,并受乔木层结构和土壤理化性质的调节(王文杰等, 2019)。凉水保护区土壤理化性质存在较大的林型间差异以及季节变化(刘宏伟等, 2010);保护区内天然形成的林隙变化对林分树种更新及物种多样性也有显著影响(刘少冲等, 2011),这些都是影响beta多样性变化的潜在环境筛。相比于前人的研究,本研究系统探讨了小兴安岭地区乔、灌、草3层的beta多样性及其分解组分。相关数据为小兴安岭地区天然林保护提供了数据支撑。

#### 3.2 保护区beta多样性驱动分析及保护建议

就保护区乔、灌、草整体beta多样性而言,地理地形对beta多样性变化的贡献最大,其解释率约是生物因子乔木层的1.2倍。基于保护区乔、灌、草



整体beta多样性的保护应该首先着重于地理地形的选择,同时兼顾群落结构的影响。地形因子对于植物多样性的影响主要是通过影响降水、温度、湿度等环境条件间接实现的,么旭阳等(2014)发现,在长白山阔叶红松林中海拔对植物群落的物种多样性影响最大。以往很多研究表明,群落结构对植物 $\alpha$ 多样性具有重要影响,如王文杰等(2019)研究发现灌木地径、乔木胸径是导致该区域针阔混交林多样性特征差异显著的因子。本研究针对群落结构对beta多样性的影响做出了重要补充,结果表明坡度、坡位、乔木大小、土壤含水量、保护强度与乔、灌、草beta多样性具有显著正相关关系。从本研究结果来看,对寒温带保护区的整体保护首先要选择地理位置差异较大的区域,其次兼顾考虑选择树木大小和土壤含水量差异较大的不同生境类型。综合比较保护强度与其他因子的作用可以发现,保护强度对beta多样性差异的贡献仅排在所测试指标的第9–14位,解释力远低于林分结构、土壤与某些地形特征指标(图4)。

就乔木层而言,群落结构对乔木层beta多样性的贡献最大。基于乔木层beta多样性的保护,在保护区位置选择上应该着重于生物因子(群落结构)差异性选择。关于群落结构影响 $\alpha$ 多样性的研究已有诸多报道,如从非林隙到林隙中心,植物多样性均逐渐升高(刘少冲等, 2011);在华北落叶松林中,郁闭度、枝下高、胸径、树高、冠幅对多样性的影响程度逐渐减小(孔令伟等, 2014)。这些研究表明,郁闭度对多样性的影响主要是通过改变森林光照环境的方式改变物种 $\alpha$ 多样性。这可能是因为群落郁闭度和乔木树高等因子影响群落下层光照和其他生境因子分布,郁闭度大的森林群落中光线较暗、直射到地面的阳光较少,使得幼树的成活率低,不利于林分更新,增加了群落间物种组成的不确定性。因此,对于乔木层beta多样性的保护选择郁闭度和乔木大小差异较大的区域。

就灌木层而言,其beta多样性主要受土壤因子影响,其解释率分别约是地理地形、生物因子的2倍。如果保护区设置主要以灌木保护为主,应优先选择土壤理化性质差异较大的异质性区域。土壤可以提供植物生长发育所需的水分和养分,而土壤水分可以通过影响养分的可利用性来影响植物分布

(Hájek et al, 2012),进而影响植物的beta多样性。本研究表明,土壤含水量、容重、全氮含量与灌木层beta多样性显著正相关。提升保护区内的灌木层beta多样性,应优先考虑具有较大水分生境及土壤全氮含量差异的区域。本研究结果显示坡位、保护强度、灌木大小均与灌木层beta多样性显著正相关,这说明保护强度的设置对保护区植物多样性起到积极的作用。对于灌木层beta多样性的保护不仅要选择土壤理化性质差异较大的区域,还要选择坡位差异较大(如山脊和平地)和灌木大小差异较大的区域。

就草本层而言,其beta多样性受地理地形影响最大(5.2%)。如果保护区以保护草本植物为主,要提高草本层beta多样性应着重考虑保护位置的选择。以往许多研究也表明,海拔、坡度、坡位对于物种组成是一个重要的影响因素(唐志尧等, 2004; 朱彪等, 2004)。通常认为海拔、坡度、坡位对植物群落产生的作用是间接的,它们主要通过气候、土壤、光照等因素对群落产生影响,一般情况下气温会随着海拔的升高而逐渐下降,而降水量和相对湿度会随着海拔的升高而增加(谭珊珊等, 2013)。光照影响各生境中植被的生长发育,而不同坡向与坡位上的光照强弱以及受光时间存在差异。本研究结果表明,海拔、坡位、坡度、保护强度这些地理位置和保护强度指标均与草本层beta多样性显著正相关。保护强度是人为对保护区的划分,在不同保护强度的区域,人为因素对植物群落的影响程度不同,从而产生了植物多样性的差异。陈晨等(2020)研究表明,放牧等人为干扰对科尔沁草原植物beta多样性具有重要影响。因此,对于草本层beta多样性的保护应首先在不同的保护强度中选择海拔、坡度、坡位差异较大的区域进行。其次,乔木大小也与草本层beta多样性显著正相关,在考虑保护相关因子的基础上,可以考虑乔木大小差异较大的样地进行保护。

综合来看,林分结构、保护强度、地理地形与土壤因素对于乔、灌、草beta多样性的提升往往存在不同的影响;这为天然林分类的经营管理提供了一个数据基础。我国实施天然林保护工程已20多年,从本研究结果来看,天然林保护工程对于植物beta多样性的提升起到了积极的作用。我国现已设置2,750处保护区(<http://www.mee.gov.cn/searchnew/?s>

earchword=自然保护区名录), 提升植物多样性的保护往往是其他生物多样性保护的一个基础。相比前人的研究, 本研究探讨保护强度对beta多样性影响, 是对该区域天然林保护和物种多样性协同提升理论研究的重要补充。

## 参考文献

- Bao SD (2000) Soil Agro-chemistry Analysis, 3rd edn. China Agriculture Press, Beijing. (in Chinese) [鲍士旦 (2000) 土壤农化分析(第3版). 中国农业出版社, 北京.]
- 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.
- Chen C, Wang Y, Wang JM, Yang H, Wang YC, Xu C, Li JW, Chu JM (2020) Species diversity of plant communities and its main influencing factors in Horqin Sandy Land, Inner Mongolia of northern China. *Journal of Beijing Forestry University*, 42(5), 106–114. (in Chinese with English abstract) [陈晨, 王寅, 王健铭, 杨欢, 王雨辰, 徐超, 李景文, 褚建民 (2020) 科尔沁沙地植物群落物种多样性及其主要影响因素. 北京林业大学学报, 42(5), 106–114.]
- 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 XB, Zhu DQ, Zhao CC, Zhang LL, Chen LX, Duan WB (2019) Community composition and diversity of fungi in soils under different types of *Pinus koraiensis* forests. *Acta Pedologica Sinica*, 56, 1221–1234. (in Chinese with English abstract) [陈秀波, 朱德全, 赵晨晨, 张路路, 陈立新, 段文标 (2019) 不同林型红松林土壤真菌群落组成和多样性. 土壤学报, 56, 1221–1234.]
- Condit R, Pitman N, Leigh EG Jr, 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.
- Dray S, Blanchet FG, Legendre P, Madi N, Wagner H (2017) adespatial: Multivariate Multiscale Spatial Analysis. R package version 0.2-0. <https://cran.r-project.org/web/packages/adespatial/>. (accessed on 2018-05-23)
- Fernandez-Goñig BM, Harrison SP, Anacker BL, Safford HD (2013) Climate interacts with soil to produce beta diversity in Californian plant communities. *Ecology*, 94, 2007–2018.
- Gutiérrez-Cánovas C, Millán A, Velasco J, Vaughan IP, Ormerod SJ (2013) Contrasting effects of natural and anthropogenic stressors on beta diversity in river organisms. *Global Ecology and Biogeography*, 22, 796–805.
- Hájek M, Hájková P, Kočí M, Jiroušek M, Mikulášková E, Kintrová K (2012) Do we need soil moisture measurements in the vegetation–environment studies in wetlands? *Journal of Vegetation Science*, 24, 127–137.
- Harrison S, Ross SJ, Lawton JH (1992) Beta diversity on geographic gradients in Britain. *Journal of Animal Ecology*, 61, 151–158.
- Hubbell SP (2001) *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*. Princeton University Press, Princeton.
- Kong LW, Chen XW, Lu SW, Li SN, Chen B, Gao C, Shi Y, Yang XY (2014) Relationships among growth of *Larix principis-rupprechtii*, herbaceous plants diversity and landform. *Bulletin of Soil and Water Conservation*, 34(5), 60–66. (in Chinese with English abstract) [孔令伟, 陈祥伟, 鲁绍伟, 李少宁, 陈波, 高琛, 石媛, 杨小燕 (2014) 华北落叶松林木生长、草本植物多样性及地形因子之间的关系. 水土保持通报, 34(5), 60–66.]
- Kraft NJB, Valencia R, Ackerly DD (2008) Functional traits and niche-based tree community assembly in an Amazonian forest. *Science*, 322, 580–582.
- Legendre P (2014) Interpreting the replacement and richness difference components of beta diversity. *Global Ecology and Biogeography*, 23, 1324–1334.
- 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.
- Leprieux F, Tedesco PA, Huguency B, Beauchard O, Dürr HH, Brosse S, Oberdorff T (2011) Partitioning global patterns of freshwater fish beta diversity reveals contrasting signatures of past climate changes. *Ecology Letters*, 14, 325–334.
- 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.]
- Liu HW, Chen LX, Ma HJ, Qiao L, Zhang J (2010) Seasonal dynamics of soil phosphorus for main forest types in Liangshui Nature Reserve and its availability. *Journal of Northeast Forestry University*, 38(4), 62–65. (in Chinese with English abstract) [刘宏伟, 陈立新, 马海娟, 乔璐, 张杰 (2010) 凉水自然保护区主要森林类型土壤磷季节动态及有效性. 东北林业大学学报, 38(4), 62–65.]
- Liu SC, Duan WB, Feng J, Han SZ (2011) Effects of forest gap on tree species regeneration and diversity of mixed broadleaved Korean pine forest in Xiaoxing'an Mountains. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 22, 1381–1388. (in Chinese with English abstract) [刘少冲, 段文标, 冯静, 韩生忠 (2011) 林隙对小兴安岭阔叶红松林树种更新及物种多样性的影响. 应用生态学报, 22, 1381–1388.]
- Lu ZS, Guo JP, Hu SC (1993) Use the growth cone-like wood

- method to determine the number of stands at maturity. East China Forest Management, 7(2), 29–33. (in Chinese) [陆兆苏, 郭晋平, 胡世才 (1993) 用生长锥样木法确定林分数量成熟龄. 华东森林经理, 7(2), 29–33.]
- Podani J, Schmera D (2011) A new conceptual and methodological framework for exploring and explaining pattern in presence-absence data. Oikos, 120, 1625–1638.
- 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, 曾頔, 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.]
- Socolar JB, Gilroy JJ, Kunin WE, Edwards DP (2016) How should beta-diversity inform biodiversity conservation? Trends in Ecology and Evolution, 31, 67–80.
- 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.
- 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beta多样性. 生态学报, 33, 6944–6956.]
- Tang ZY, Fang JY, Zhang L (2004) Patterns of woody plant species diversity along environmental gradients on Mt. Taibai, Qinling Mountains. Biodiversity Science, 12, 115–122. (in Chinese with English abstract) [唐志尧, 方精云, 张玲 (2004) 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, 12, 115–122.]
- Tisseuil C, Leprieur F, Grenouillet G, Vrac M, Lek S (2012) Projected impacts of climate change on spatio-temporal patterns of freshwater fish beta diversity: A deconstructing approach. Global Ecology and Biogeography, 21, 1213–1222.
- Tuomisto H, Ruokolainen K, Yli-Halla M (2003) Dispersal, environment, and floristic variation of western Amazonian forests. Science, 299, 241–244.
- Wang SX, Xia TT, Wang XA (2021) Understory  $\beta$  diversity differences and influential factors between *Pinus tabulaeformis* plantation and natural *Quercus wutaishanica* forest on the Loess Plateau. Guilhaia, 41, 362–371. (in Chinese with English abstract) [王世雄, 夏婷婷, 王孝安 (2021) 黄土高原油松和辽东栎林下植物 $\beta$ 多样性差异及影响因素. 广西植物, 41, 362–371.]
- Wang WJ, Du HJ, Xiao L, Zhang JY, Zhong ZL, Zhou W, Zhang B, Wang HY (2019) Differences in plant composition and forest structure among of 3 forest types in Liangshui National Nature Reserve. Scientia Silvae Sinicae, 55, 166–176. (in Chinese with English abstract) [王文杰, 杜红居, 肖路, 张建宇, 仲召亮, 周伟, 张波, 王洪元 (2019) 凉水自然保护区3种森林类型的植物组成和林分结构特征. 林业科学, 55, 166–176.]
- Wang WJ, Sun JX, Zhong ZL, Xiao L, Wang YY, Wang HM (2021) Relating macrofungal diversity and forest characteristics in boreal forests in China: Conservation effects, inter-forest-type variations, and association decoupling. Ecology and Evolution, 11, 13268–13282.
- Wang XG, Wiegand T, Anderson-Teixeira KJ, Bourg NA, Myers JA (2018) Ecological drivers of spatial community dissimilarity, species replacement and species nestedness across temperate forests. Global Ecology and Biogeography, 27, 581–592.
- Whittaker RH (1972) Evolution and measurement of species diversity. Taxon, 21, 213–251.
- 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.
- Yao XY, Hu YS, Liu YH (2014) Functional diversity of typical broad-leaved Korean pine forest communities in Changbai Mountains and its relationship with topographical factors. Journal of Northwest A&F University (Natural Science Edition), 42(10), 95–102. (in Chinese with English abstract) [么旭阳, 胡耀升, 刘艳红 (2014) 长白山阔叶红松林典型森林群落功能多样性及其与地形因子的关系. 西北农林科技大学学报(自然科学版), 42(10), 95–102.]
- 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.]
- Zhang JY, Wang WJ, Du HJ, Zhong ZL, Xiao L, Zhou W, Zhang B, Wang HY (2018) Differences in community characteristics, species diversity, and their coupling associations among three forest types in the Huzhong area, Daxinganling Mountains. Acta Ecologica Sinica, 38, 4684–4693. (in Chinese with English abstract) [张建宇, 王文杰, 杜红居, 仲召亮, 肖路, 周伟, 张波, 王洪元 (2018) 大兴安岭呼中地区3种林分的群落特征、物种多样性差异及其耦合关系. 生态学报, 38, 4684–4693.]
- Zhang XT, Zhang JY, Li SW, Zhong ZL, Hu XG, Wang WJ (2021) Characteristics of plant diversity and community structure in Shuanghe Nature Reserve in Daxing'anling area of northeastern China. Journal of Beijing Forestry University, 43(7), 79–87. (in Chinese with English abstract) [张喜亭, 张建宇, 李斯雯, 仲召亮, 胡晓光, 王文杰 (2021) 大兴安岭双河保护区植物多样性和群落结构特征分析. 北京林业大学学报, 43(7), 79–87.]
- Zhen Z, Guo ZY, Zhao YH, Li FR, Wei QB (2016) Spatial distribution of soil total nitrogen in Liangshui National

- Nature Reserve based on local model. Chinese Journal of Applied Ecology, 27, 549–558. (in Chinese with English abstract) [甄贞, 郭志英, 赵颖慧, 李凤日, 魏庆彬 (2016) 基于局域模型的凉水国家自然保护区土壤全氮空间分布. 应用生态学报, 27, 549–558.]
- Zhu B, Chen AP, Liu ZL, Fang JY (2004) Plant community composition and tree species diversity on eastern and western Nanling Mountains, China. Biodiversity Science, 12, 53–62. (in Chinese with English abstract) [朱彪, 陈安平, 刘增力, 方精云 (2004) 南岭东西段植物群落物种组成及其树种多样性垂直格局的比较. 生物多样性, 12, 53–62.]
- Zhu LJ, Jin GZ, Du WX, Wang XC (2016) Characteristics of canopy disturbance for a typical broadleaf-Korean pine mixed forest in Xiaoxing'an Mountains, Liangshui, northeastern China. Journal of Beijing Forestry University, 38(6), 17–27. (in Chinese with English abstract) [朱良军, 金光泽, 杜文先, 王晓春 (2016) 小兴安岭凉水典型阔叶红松林林冠干扰特征分析. 北京林业大学学报, 38(6), 17–27.]
- (责任编辑: 陈圣宾 责任编辑: 黄祥忠)

## 附录 Supplementary Material

### 附录1 样方调查区域的地理位置、土壤理化性质和林分群落结构特征

Appendix 1 The geographical information related to protection, soil properties and forest characteristics of studied plots  
<https://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2021274-1.pdf>

### 附录2 乔木层、灌木层、草本层beta多样性( $B_{total}$ )及其物种周转组分( $R_{epi}$ )和物种丰富度差异组分( $Rich_{Diff}$ )三角图

Appendix 2 Triangle figures for arbor, shrub, and herb of plant beta diversity ( $B_{total}$ ), and its components of species turnover ( $R_{epi}$ ) and richness differences ( $Rich_{Diff}$ )  
<https://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2021274-2.pdf>



附录1 样方调查区域的地理位置、土壤理化性质和林分群落结构特征

Appendix 1 The geographical information related to protection, soil properties and forest characteristics of studied plots

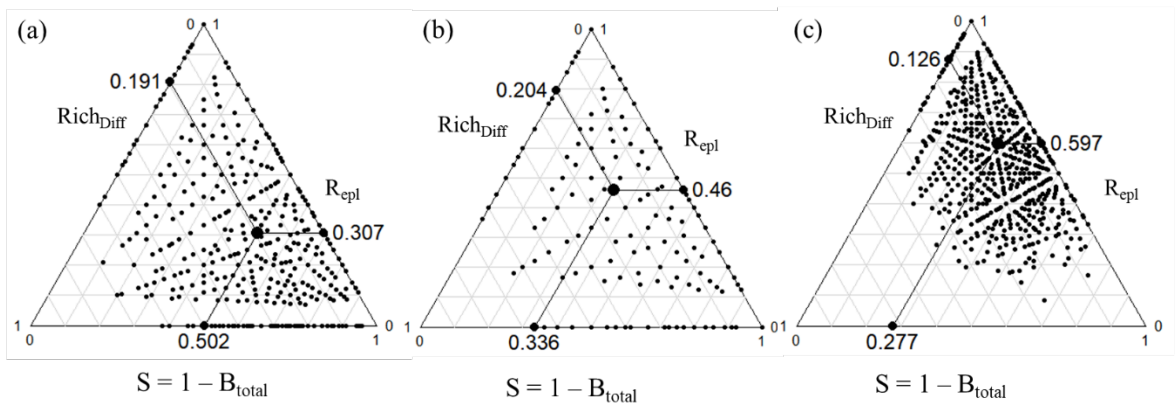
	均值 Mean	中位数 Median	标准差 SD	最大值 Max.	最小值 Min.
<b>地理和地形指标 Geography and terrain index</b>					
纬度 Latitude	47.17° N	47.16° N	0.03° N	47.31° N	47.12° N
经度 Longitude	128.88° E	128.91° E	0.04° E	128.96° E	128.79° E
海拔 Altitude (m)	338.31	334.75	51.17	449	35
坡度 Slope	8.44°	8°	6.72°	31°	0°
坡向 Aspect	-0.18	0	0.6	1	-1
<b>土壤理化性质指标 Soil property index</b>					
有机碳 Soil organic carbon (g/kg)	39.81	37.26	26.82	117.68	0.75
全氮 Total nitrogen (g/kg)	33.76	3.24	1.96	11.35	0.63
C/N	13.49	12.86	11.92	70.46	0.07
pH	5.21	5.15	0.35	6.3	4.35
电导率 Electroconductibility (μS/cm)	60.2	51.4	37.43	306	5.37
容重 Soil bulk density (g/cm <sup>3</sup> )	0.84	0.85	0.17	1.55	0.33
含水量 Soil water content (%)	36	30	9	49	13
<b>林分特征指标 Community structure index</b>					
郁闭度 Crown density	0.77	0.80	0.06	0.85	0.65
林龄 Forest age (year)	115.81	80	84.46	350	30
乔木树高 Tree height (m)	14.25	13.92	2.36	20.49	9.14
乔木胸径 Tree DBH (cm)	18.11	17.13	4.32	31.95	11.19
灌木树高 Shrub height (m)	1.46	1.43	0.47	2.88	0.72
灌木地径 Shrub ground diameter (cm)	1.29	1.27	0.41	2.31	0.48

4

6

8

10



附录2 乔木层(a)、灌木层(b)、草本层(c) beta多样性( $B_{total}$ )及其物种周转组分( $R_{epl}$ )和物种丰富度差异组分( $RichDiff$ )三角图。图中每个黑点表示一个样方对, 其位置由物种组成相似性( $S = 1 - B_{total}$ )、 $R_{epl}$ 和 $RichDiff$ 决定, 三者之和等于1。黑色大点表示平均值。

Appendix 2 Triangle figures for arbor (a), shrub (b), and herb (c) of plant beta diversity ( $B_{total}$ ), and its components of species turnover ( $R_{epl}$ ) and richness differences ( $RichDiff$ ). Each black dot represents a pair of sites. Their positions were determined by a triplet of values from the species composition similarity ( $S = 1 - B_{total}$ ),  $R_{epl}$  and  $RichDiff$ ; each triplet sums to 1. The larger black dots represent the mean values.