•研究报告•

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

姚志良^{1,2} 温韩东^{1,3} 邓云^{1,2,4} 曹敏¹ 林露湘^{1,4*}

1 (中国科学院西双版纳热带植物园热带森林生态学重点实验室, 昆明 650223)

2 (中国科学院大学, 北京 100049)

3 (中国科学院哀牢山亚热带森林生态系统研究站, 云南景东 676209)

4 (中国科学院西双版纳热带雨林生态系统研究站, 云南勐腊 666303)

摘要: Beta多样性通常指群落在时间和空间上物种组成的差异, 包括物种周转组分和物种丰富度差异组分。驱动beta多样性格局形成的生态过程决定了群落的时空动态, 然而关于beta多样性及其两个组分格局形成的驱动力还存在较多争议。以往研究表明, beta多样性的格局存在取样尺度的依赖性, 驱动其形成的生态过程在不同取样尺度下的相对重要性也随之改变。本研究以哀牢山亚热带中山湿性常绿阔叶林20 ha动态监测样地为研究对象, 在不同取样尺度上, 将样方间的Bray-Curtis指数分解为物种周转组分和物种丰富度差异组分, 通过典范冗余分析和方差分解的方法揭示环境过滤和扩散限制对于beta多样性及其两个组分格局形成的相对重要性及其尺度依赖性。结果表明: (1) beta多样性、物种周转组分和物种丰富度差异组分均随取样尺度的增大而减小。在不同取样尺度下, 物种周转组分对于beta多样性的贡献始终占主导地位。(2)随着取样尺度的增大, 环境过滤驱动beta多样性格局形成的相对重要性逐渐增加, 而扩散限制的相对重要性逐渐降低。本研究进一步证实了取样尺度在beta多样性格局形成及其驱动力定量评价中的重要性, 今后的研究需要进一步解析上述尺度效应的形成机制。

关键词: 群落组成; beta多样性组分; 方差分解; 环境过滤; 扩散限制; 哀牢山

Driving forces underlying the beta diversity of tree species in subtropical mid-mountain moist evergreen broad-leaved forests in Ailao Mountains

Zhiliang Yao^{1,2}, Handong Wen^{1,3}, Yun Deng^{1,2,4}, Min Cao¹, Luxiang Lin^{1,4*}

1 CAS Key Laboratory of Tropical Forest Ecology, Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Kunming 650223

2 University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049

3 Ailaoshan Station for Subtropical Forest Ecosystem Studies, Chinese Academy of Sciences, Jingdong, Yunnan 676209

4 Xishuangbanna Station for Tropical Rainforest Ecosystem Studies, Chinese Academy of Sciences, Mengla, Yunnan 666303

Abstract: Beta diversity refers to species composition variation among communities across temporal and spatial scales. Beta diversity includes species turnover and species richness differences between communities. The ecological processes that drive beta diversity patterns are determined by spatio-temporal dynamics of communities. However, the driving forces that form beta diversity and its components patterns are still controversial. Previous studies have shown that beta diversity patterns are scale-dependent as are the relative importance of underlying ecological processes. In this study, the beta diversity of tree species in the 20 ha subtropical mid-mountain moist evergreen broad-leaved forest dynamics plot in Ailao Mountains was studied. Across different spatial scales, the Bray-Curtis indices among quadrat pairs were partitioned into species turnover components and species richness components. The relative importance of scale dependent environmental filtering and dispersal limitation on beta diversity were analyzed by using a redundancy

收稿日期: 2019-11-07; 接受日期: 2019-12-03

基金项目: 中国科学院西双版纳热带植物园“一三五”专项重大突破项目(2017XTBG-T01)

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: linluxa@xtbg.ac.cn

analysis and variation partitioning analysis. Our results showed that: (1) Beta diversity and its components decreased with increasing scale. The pairwise difference in species composition between quadrats was dominated by species turnover components at all scales. (2) With increasing scale, the relative importance of environment filtering on beta diversity gradually increased, while the relative importance of dispersal limitation gradually decreased. This study confirmed the importance of spatial scale on beta diversity pattern and the quantitative assessment of its driving forces. Future research should focus more on examining the mechanism of the scale effects on beta diversity and its underlying driving forces.

Key words: community composition; beta-diversity component; variation partitioning; environment filtering; dispersal limitation; Ailao Mountains

Whittaker (1960)最早提出了beta多样性的概念,将其定义为群落间物种组成的差异。半个多世纪以来, beta多样性一直是生态学的研究热点(Anderson et al, 2010; 陈圣宾等, 2010; Legendre & De Cáceres, 2013)。Beta多样性是连接alpha多样性和gamma多样性的桥梁(Lande, 1996; Jost, 2006), 通过解析驱动beta多样性格局形成的生态过程可以为探讨群落构建机制提供新的视角, 但目前对于beta多样性格局的形成机制依然存在争议(Hubbell, 2001; Condit et al, 2002)。

目前对beta多样性的度量方法主要包括倍性分配(multiplicative partitioning) (Whittaker, 1960)、加性分配(additive partitioning) (Lande, 1996)和相似性(或非相似性)指数(Magurran, 1988)。广义的beta多样性是指不同群落间的物种组成差异, 常用非相似性指数度量(如Jaccard或Sørensen指数), 但这些指数都会受到不同群落间物种丰富度的影响(Ellison, 2010)。实际上, beta多样性格局来源于物种的替换和物种的丧失或增加这两个不同的方面(Harrison et al, 1992; Williams, 1996; Lennon et al, 2001)。物种的替换会导致不同群落间共有物种数量的下降, 导致各自独有的物种数量上升; 物种的丧失或增加会导致不同群落间的物种丰富度产生差异。这两个方面共同导致了群落间的物种组成差异(Baselga, 2010; Podani & Schmera, 2011)。因此, 可以将beta多样性分解为物种周转组分和物种丰富度差异组分的加和形式(例如 Baselga, 2010, 2017; Podani et al, 2013)。这两个不同的组分均可能由多个生态过程共同驱动产生, 并可能存在某个生态过程作为主要驱动力, 两个组分对于beta多样性形成的相对贡献通常也不一样(Tonkin et al, 2016; 斯幸峰等, 2017)。将beta多样性分解为上述两个组分并解析其背后的驱动力可以帮助我们更深入地探讨群落构建机制, 同

时还可以指导生物多样性保护策略的制定。例如, 当物种丰富度差异组分主导beta多样性时, 重点要保护物种丰富度较高的区域, 而以物种周转组分为主时, 则需要保护更广泛的区域(Gianuca et al, 2017)。

已有的研究普遍认为, 环境过滤和扩散限制共同驱动beta多样性的形成, 只是这两类过程的相对重要性在不同研究尺度或研究对象上存在着差异(陈圣宾等, 2010; Myers et al, 2013)。在区域尺度上, 由于地质历史、进化历史和环境变迁的不同, 不同区域之间的物种库大小存在差异, 从而造成区域间物种组成的差异(Zobel, 1997; 方精云等, 2009)。另外, 区域尺度上的环境因子(尤其是气候变量)在塑造区域物种丰富度上有着重要作用, 从而影响着区域间的物种组成差异(Tuomisto et al, 2003; Toledo et al, 2011)。在局域尺度上, 土壤养分和地形等环境因子的异质性塑造了物种环境生态位空间, 决定了物种在局域群落中的配置, 进而驱动了局域尺度上群落物种组成的空间变化(Chase & Myers, 2011)。扩散限制在局域尺度上对于群落的物种组成也有普遍的影响, 不同物种扩散能力的强弱会影响物种的空间分布格局, 进而影响群落的物种组成(Levine & Murrell, 2003; Seidler & Plotkin, 2006)。驱动局域尺度beta多样性格局形成的生态过程具有显著的取样尺度依赖性, 即随着取样尺度的增加, 环境过滤的作用逐渐增强, 而扩散限制的作用逐渐降低(Tuomisto et al, 2003; Legendre, 2009; Bin et al, 2010)。然而, 环境过滤和扩散限制的相对重要性在不同生态系统中可能存在较大差异。例如, Myers等(2013)发现热带森林的物种组成差异很大程度上是扩散限制驱动的, 而在温带森林中, 环境过滤是最重要的驱动力。

驱动beta多样性两个组分格局形成的作用力鲜

有研究报道。研究表明,在区域尺度上,由于物种的长期进化过程,地理隔离是导致物种周转的主要原因(McKnight et al, 2007; Leprieur et al, 2011)。选择性灭绝、地质历史事件则是物种丰富度差异组分的主要驱动力(Ulrich et al, 2009; Ponisio et al, 2016)。在局域尺度上,群落间的物种周转通常是由于扩散限制和环境过滤等生态过程共同驱动的。群落间的物种丰富度差异一般是由区域环境梯度上的生境过滤所驱动,例如在同一区域中,环境条件较恶劣时的群落物种组成可能是环境条件较优越时的群落物种组成的嵌套子集(Greve et al, 2005; Chase, 2007; Wang et al, 2018)。将beta多样性分解为物种周转组分和物种丰富度差异组分并探寻其形成机制的研究主要集中在较大的区域尺度上(例如 Svenning et al, 2011; Dobrovolski et al, 2012)。然而,对于在较小的局域尺度上驱动物种周转组分和物种丰富度差异组分格局形成的生态过程及其相对重要性还知之甚少(Wang et al, 2018)。

本研究以云南哀牢山亚热带中山湿性常绿阔叶林20 ha动态监测样地(以下简称哀牢山大样地)为研究平台,在不同取样尺度上,探究驱动beta多样性及其两个组分格局形成的驱动力,通过典范冗余分析和方差分解的方法揭示环境过滤和扩散限制在驱动群落间的物种组成差异、物种周转组分和物种丰富度差异组分格局形成中的相对重要性,从而探究亚热带常绿阔叶林的群落构建机制。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

哀牢山大样地位于云南省中部哀牢山北段徐家坝地区,属于哀牢山国家级自然保护区范围。由于青藏高原的隆起阻挡了干热的环流西风,同时加强了东亚季风对这一地区的影响,特别是东南季风和西南季风在这里交汇,使得该地区降雨充沛,发育了湿润性的常绿阔叶林(邱学忠和谢寿昌, 1998)。该区属于西南季风气候,旱季(11月至翌年4月)、雨季(5–10月)分明。年平均气温11.3℃。该区亚热带中山湿性常绿阔叶林保存完好,乔木层的主要优势种为壳斗科的硬斗柯(*Lithocarpus hancei*)、木果柯(*Lithocarpus xylocarpus*),山茶科的南洋木荷(*Schima noronhae*)、舟柄茶(*Hartia sinensis*)、蒙自连蕊茶(*Camellia forrestii*),樟科的黄心树(*Machilus*

bombycina)、黄丹木姜子(*Litsea elongata*),木兰科的红花木莲(*Manglietia insignis*)、多花含笑(*Michelia floribunda*)等(邱学忠和谢寿昌, 1998)。

1.2 样地概述

哀牢山大样地原点的地理位置为101°01'35" E, 24°32'20" N。样地面积为20 ha, X轴长500 m, Y轴长400 m, X轴指向为南偏东6.37° (图1)。样地内20 m桩的最低海拔为2,472 m, 最高海拔为2,628 m, 海拔高差156 m。土壤类型为山地黄棕壤, 土壤有机质含量高, 含氮量丰富, 土壤偏酸性(温韩东等, 2018)。哀牢山大样地的建设参照了美国史密森热带研究所热带森林科学中心(Center for Tropical Forest Science, CTFS)的样地建设标准(Condit, 1998)。用全站仪将整个样地划分为500个20 m × 20 m的样方, 每个样方又分为16个5 m × 5 m的小样方。对样方中所有胸径(DBH) ≥ 1 cm的木本植物个体及其分枝进行胸径测量、挂牌标记、定位和鉴定等。样地内共有44,168株DBH ≥ 1 cm的木本植物个体, 隶属于36科63属104种, 其中未鉴定到种水平的个体有7个(包括1个未鉴定个体)(温韩东等, 2018)。样地内物种数最多的前5个科依次是蔷薇科、樟科、杜鹃花科、

图1 哀牢山亚热带中山湿性常绿阔叶林20 ha动态监测样地示意图

Fig. 1 Diagrammatic of the 20 ha subtropical mid-mountain moist evergreen broad-leaved forest dynamics plot in Ailao Mountains

壳斗科和冬青科。

1.3 环境因子与空间结构变量

将哀牢山大样地分别划分为2,000个10 m × 10 m, 500个20 m × 20 m, 80个50 m × 50 m和20个100 m × 100 m的样方。本研究的环境因子包括土壤因子和地形因子, 分别获取上述不同取样尺度样方的各土壤因子和地形因子的取值。

土壤因子在哀牢山大样地内采用标准的地统计学方法采集。共在756个取样点取样, 将新鲜土样装入自封袋内带回实验室进行土壤理化性质测定。共测定21个理化性质指标: 土壤容重、含水量、pH值、全碳、全氮、有机碳、全磷、全钾、水解性氮、有效磷、速效钾、交换性钾、交换性钠、交换性钙、交换性镁、交换性铝、有效铁、有效铜、有效锌、有效锰、有效硼。各取样尺度样方的土壤理化性质指标的取值采用基于半变异函数的普通Kriging法进行插值得到(Cressie, 1990; Diggle et al, 1998)。采用球形模型和加权最小二乘法拟合出最佳半变异函数曲线, 进而得到每个样方内的各土壤因子的预测值。该方法采用R软件并结合gstat程序包(Pebesma, 2004)实现。

地形因子包括海拔、坡度、坡向和凹凸度。在每个样方中, 用样方4个顶点处海拔的平均值作为该样方的海拔; 以目标样方的任意三个角构成的平面与水平面夹角的平均值作为该样方的坡度; 目标样方的海拔减去其周围8个样方的平均海拔作为该样方的凹凸度, 位于样地边缘或四角的样方, 其凹凸度值则由该样方的海拔减去与其邻接的若干个样方的平均海拔获得(Harms et al, 2001; Valencia et al, 2004)。坡向(Asspect)采用如下公式计算:

$$\text{Aspect} = 180 - \arctan(fy/fx) \times (180/3.14) + 90 \times (fx/|fx|) \quad (1)$$

式中, f_x 和 f_y 分别是该样方从东到西和从北到南的海拔差。坡向是范围为 $[0, 2\pi]$ 的环形变量, 因此需要对它做正弦和余弦转化, 变成线性变量纳入后续分析中。

为了降低土壤因子和地形因子之间的共线性关系, 将土壤因子和地形因子标准化之后进行主成分分析(principal components analysis, PCA)。根据Kaiser-Guttman准则来选择进入后续分析的主成分, 即先计算所有轴的特征根平均值, 然后选择特征根超过平均值的主成分作为进入后续分析的主成分

(Jackson, 1993)。

空间结构在群落生态学研究中有至关重要的作用, 它可以由多个生态过程共同决定。一般有两个来源: 其一是群落环境条件自身的空间结构性和物种的生境关联特征共同导致了群落物种组成的空间结构; 其二是群落物种本身的空间结构性, 特别是扩散限制产生的物种分布格局常具有显著的空间结构(Hubbell, 2001)。本文中的空间结构变量使用基于距离的莫兰特征向量图(distance-based Moran's eigenvector maps, dbMEM)表示, 该方法之前被称为邻体矩阵主坐标分析(principal coordinate of neighbour matrix, PCNM) (Borcard & Legendre, 2002)。它可以有效地获得不同取样尺度下样方间的空间结构, 常用于分析群落空间变化的解释变量(Borcard et al, 2004; Dray et al, 2006; Smith & Lundholm, 2010)。在每个取样尺度下, 以各样方的中心坐标作为样方位置计算欧式距离矩阵, 最后计算得到每个取样尺度下的空间结构变量(Legendre et al, 2009; De Cáceres et al, 2012)。

1.4 beta多样性及其两个组分的计算

为探究beta多样性及其两个组分格局形成的驱动力, 需要选取合适的beta多样性并将其分解为两个组分的加和形式。本文采用基于多度的Sørensen指数(又称Bray-Curtis指数)作为配对样方之间beta多样性的度量, 通过Podani和Schmera (2011)、Carvalho等(2012)提出的beta多样性分解方法, 并结合Legendre (2014)对该方法的改进, 将beta多样性(即群落间的物种组成非相似性, 用Btotal表示)分解为物种周转组分(用Repl表示)和物种丰富度差异组分(用AbDiff表示), 具体计算公式如下:

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

$$Repl = 2\min(B, C)/(2A + B + C) \quad (3)$$

$$AbDiff = |B - C|/(2A + B + C) \quad (4)$$

式中, 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的总多度减去 A 的差; C 表示样方2的总多度减去 A 的差。本文采用R软件的adespatial程序包(Dray et al, 2017)中的beta.div.comp函数来实现beta多样性分解。

1.5 beta多样性及其两个组分的冗余分析和方差分解

本文采用基于距离的冗余分析(distance-based redundancy analysis, dbRDA)来探究beta多样性及其

组分的影响因素,并通过方差分解分析其相对重要性。dbRDA方法的优点在于它可以用方差分析的方式分析广义形式的距离矩阵,但对不具有欧式属性的距离矩阵进行分析时,该方法存在缺陷(Legendre & Anderson, 1999)。McArdle和Anderson (2001)改进了该方法,使其适用于非欧氏距离矩阵。本研究中的物种丰富度差异组分是具有欧式属性的距离矩阵,而beta多样性和物种周转组分是非欧式属性的距离矩阵,故采用改进后的dbRDA方法进行方差分解分析。dbRDA方法通过R软件的vegan程序包(Oksanen et al, 2017)中的dbrda函数实现。在进行方差分解之前,需要对得到的模型进行变量筛选,消除冗余性以得到简约的模型,dbRDA分析的变量筛选操作可以通过vegan程序包(Oksanen et al, 2017)的ordistep函数实现。筛选后对响应变量有显著影响的环境因子和空间结构变量即可纳入模型进行方差分解分析。

方差分解分析中,响应变量是beta多样性、物种周转组分、物种丰富度差异组分三个不同的距离矩阵,解释变量分为两部分,一部分是显著的环境因子变量,另一部分是显著的空间结构变量。方差分解分别将beta多样性及其两个组分的总变异分为4个部分:(a)单纯的环境变异;(b)环境的空间结构;(c)单纯的空间结构;(d)未明确的部分。其中,单纯的环境变异和环境的空间结构(a + b)与环境过滤有关;单纯的空间结构(c)与扩散限制有关。值得注意的是,一些未观测到的具有空间结构的环境变量和群落动态的空间结构效应对单纯的空间结构部分有一定的贡献(Jones et al, 2008; Legendre et al, 2009)。为探讨不同取样尺度下环境因子与空间结构变量对于beta多样性及其两个组分的相对作用,在每个取样尺度都分别对beta多样性及其两个组分进行方差分解。方差分解分析可以通过vegan程序包(Oksanen et al, 2017)的varpart函数实现。

2 结果

2.1 beta多样性及其两个组分的贡献

随着取样尺度的增大,配对样方间的物种相似性(1减去样方间的物种组成非相似性,即 $1 - B_{total}$)均值也随之增大,即beta多样性随着取样尺度的增大而减小;同样地,物种周转组分和物种丰富度差

异组分也都随着取样尺度的增大而减小(图2)。不同取样尺度的物种周转组分和物种丰富度差异组分对于beta多样性的贡献,都是物种周转组分占主导地位。以20 m取样尺度为例,总共有124,750对配对样方,配对样方间的beta多样性(B_{total} , mean = 0.632, SD = 0.133)主要由物种周转组分(Repl, mean = 0.408, SD = 0.156)贡献,占比达64.6%,相比之下,物种丰富度差异组分(AbDiff, mean = 0.224, SD = 0.168)对beta多样性的占比为35.4% (图2B)。物种周转组分在beta多样性中的占比随着取样尺度的增加而逐渐增加;相反,物种丰富度差异组分在beta多样性中的占比随取样尺度的增加而逐渐减小(图3)。

2.2 beta多样性及其两个组分的驱动力

方差分解的结果反映了环境因子和空间结构对于beta多样性、物种周转组分和物种丰富度差异组分的相对作用(图4)。对于beta多样性,环境的空间结构和单纯的空间结构解释了大部分变异,而单纯的环境变异对于beta多样性的解释率不高,仅在较大的取样尺度上解释了小部分。各部分变异对于beta多样性的解释率与取样尺度有明显的关系,环境的空间结构部分对于beta多样性的解释率随着取样尺度的增大而增大,而单纯的空间结构对于beta多样性的解释率随着取样尺度的增大而呈现减小的趋势(图4A)。同样地,对于物种周转组分,环境的空间结构和单纯的空间结构解释了大部分变异,而单纯的环境变异仅在50 m取样尺度上解释了小部分变异,环境的空间结构和单纯的空间结构的解释率也与取样尺度有明显的关系(图4B)。对于物种丰富度差异组分,主要能解释该组分的是单纯的空间结构,且该解释率随着取样尺度的增大而减小。单纯的环境变异在50 m取样尺度上有一定解释率,而环境的空间结构在其余取样尺度上有一定的解释率(图4C)。

3 讨论

3.1 beta多样性及其两个组分的取样尺度依赖性

本研究发现,在不同取样尺度下,哀牢山中山湿性常绿阔叶林树种beta多样性的两个组分中,物种周转组分都占据大部分比例,这表明该区域树种beta多样性是由物种周转组分所主导的,即样方之

图2 不同取样尺度下的beta多样性及其两个组分的三元图。每一个黑点表示一个样方对，它们的位置由物种组成相似性(1-Btotal)、物种周转组分(Repl)、物种丰富度差异组分(AbDiff)三个值决定，三个值之和等于1；大圆点表示这些黑点的质心，较大的黑点表示三个组分的平均值；A, B, C, D分别表示10 m、20 m、50 m、100 m取样尺度下的组分关系。

Fig. 2 Triangular plots of beta diversity and its two components at different cell sizes. Each black dot represents a pair of sites. Their positions were determined by a triplet of values from the species composition similarity (1-Btotal), species turnover component (Repl), species richness difference component (AbDiff); each triplet sums to 1. The large circular dot in each graph is the centroid of the points; the larger black dots represent the mean values of the 1-Btotal, Repl, and AbDiff components; A, B, C, and D represent the relationships of three components at 10 m, 20 m, 50 m, 100 m cell sizes, respectively.

图3 不同取样尺度下两个组分占beta多样性的比例

Fig. 3 The proportion of two components in beta diversity at different cell sizes. AbDiff, Species richness difference component; Repl, Species turnover component.

间的物种组成差异主要来源于样方之间的物种替换，且样方之间没有很大程度的物种丢失或增加，样方之间的物种丰富度变化相对较小。以往的很多研究也得到过类似的结果(Tisseuil et al, 2012; Viana et al, 2016; Guo et al, 2018; Soininen et al, 2018; Wang et al, 2018)。Soininen等(2018)通过整合从细菌到哺乳动物的不同生物类群关于beta多样性的研究案例，并采用meta分析得出，在不同生态系统，不同生物类群的物种周转组分通常是beta多样性的最大组分。哀牢山中山湿性常绿阔叶林树种beta多样性及其两个组分的大小表现出取样尺度依赖性，取样尺度越大，beta多样性及其组分的均值就越小。这与之前的很多研究结果相似，即在特定的研究范围内，beta多样性会随着取样尺度的增大而单调减少。

图4 beta多样性及其组分在不同取样尺度下的方差分解结果。A、B、C分别表示beta多样性、物种周转组分、物种丰富度差异组分在不同取样尺度下的方差分解结果; [a]单纯的环境变异; [b]环境的空间结构; [c]单纯的空间结构; [d]未明确的部分。

Fig. 4 Variation partitioning results of beta diversity and its components at different cell sizes. A, B, and C represent the variation partitioning results of total beta diversity, species replacement component, richness difference component at different cell sizes, respectively; [a] Pure environment variation; [b] Spatially structured of environment; [c] Pure spatially structured variation; [d] Unexplained variation.

(De Cáceres et al, 2012; Barton et al, 2013; Guo et al, 2018)。上述现象的可能原因是不同的取样尺度具有不同的环境异质性和扩散限制格局, 从而影响着群落物种组成(Nekola & White, 1999; Steinbauer et al, 2012)。这说明环境异质性和扩散限制对群落物种组成的相对作用具有取样尺度依赖性。

另一方面, 两个组分对于beta多样性的相对贡献也具有取样尺度依赖性: 物种周转组分的相对贡献随着取样尺度的增大而增大; 物种丰富度差异组分则相反, 但变化的幅度不是很明显(图3)。这可能是由于尺度的增大产生了更长的扩散距离和更大差异的环境梯度(Heino et al, 2015)。但由于本研究只是在局域范围上对两个组分的相对大小进行比较, 取样尺度所产生的变化还不足以推广到更大的尺度, 两个组分对于beta多样性的相对贡献的尺度依赖性还需要更进一步探讨其背后的机制。

3.2 驱动beta多样性及其两个组分形成的生态过程及其尺度依赖性

以往的很多关于beta多样性格局形成的驱动力分析都只聚焦于beta多样性本身, 而不区分形成beta多样性的两个来源。本研究将形成beta多样性的两个来源进行分解, 并且探讨环境过滤和扩散限制对它们的作用, 更加全面地揭示群落间物种组成差异格局形成的潜在机制。方差分解的结果表明, beta多样性、物种周转组分、物种丰富度差异组分的绝大部分变异都由环境的空间结构和单纯的空间结构解释(图4)。在较小的取样尺度上, 单纯的空间结

构的解释率在已知的因子中总是最高的(图4)。因此在较小取样尺度上, 单纯的空间结构是塑造哀牢山亚热带常绿阔叶林树种beta多样性格局的主要动因, 这可能是由扩散限制等中性过程和一些未观测到的具有空间结构的环境因子造成的(Jones et al, 2008; Legendre et al, 2009)。扩散限制可能在较小取样尺度下对beta多样性格局形成有着重要的驱动作用。

环境的空间结构相比于单纯的环境变异解释率更高, 表明土壤因子和地形因子具有一定的空间结构特性, 这与哀牢山大样地复杂的地形和土壤因子的空间异质性紧密关联, 尤其是在较小的取样尺度上更为明显。另外, 在beta多样性和物种周转组分的方差分解中, 各取样尺度下, 有相当一部分的变异未被已知的因子解释([d]部分, 约为26%–59%), 该部分可能包含了一些未在本研究中观测到的非空间结构属性的生物与非生物因子。本研究还发现, 在100 m取样尺度上, 对于beta多样性和物种周转组分, 单纯的环境变异和环境的空间结构的解释率之和已经超过了单纯的空间结构的解释率, 这说明了环境过滤在较大取样尺度上的重要性。Beta多样性和物种周转组分的方差分解结果有着高度的一致性, 这表明环境过滤和扩散限制共同驱动着beta多样性和物种周转组分的格局形成, 且表现出类似的驱动效应和尺度依赖性, 即随着取样尺度的增大, 环境过滤的相对重要性逐渐增加, 扩散限制的相对重要性逐渐降低。可以推测, 随着取样尺度的增大, 生境异质性越来越大, 这是导致环境过滤相对重要

性不断上升的主要原因。这与之之前关于植物群落beta多样性格局形成机制的研究得到的结论一致(Laliberté et al, 2009; Legendre et al, 2009; Page & Shanker, 2018)。

对于物种丰富度差异组分的方差进行分解发现,在较小的取样尺度上,单纯的空间结构解释了该组分的大部分变异,而在100 m取样尺度上,各部分对该组分的总解释率仅为18%,有82%的变异未能被解释。这表明,在小尺度上,扩散限制是物种丰富度差异组分格局形成的重要驱动力,而在100 m尺度上,本研究未能成功解析驱动该组分格局形成的生态过程,推测本研究未考虑的一些生态学过程(如物种间的相互作用、生态漂变等)可能是该组分格局形成的潜在驱动力,也有可能是因为某些未纳入分析的环境因子比纳入分析的更加重要。之前的一些关于物种丰富度差异组分的研究表明,物种丰富度差异组分格局形成机制可能比物种周转组分要更加复杂(Gianuca et al, 2017; Hill et al, 2017; Wang et al, 2018),物种丰富度差异组分格局形成的驱动力有待进一步研究。

综上所述,在局域尺度上,环境过滤与扩散限制共同驱动着哀牢山亚热带中山湿性常绿阔叶林的物种周转和物种丰富度差异,群落间的物种周转是树种beta多样性的主要组分。随着取样尺度的增大,环境过滤的相对重要性逐渐增加,扩散限制的相对重要性逐渐降低。Beta多样性两个组分的分解为深入理解局域尺度上beta多样性格局形成的驱动力提供了新的视角。本研究进一步证实了取样尺度在beta多样性格局形成及其驱动力定量评价中的重要性,今后的研究需要进一步解析上述尺度效应的形成机制。

致谢: 感谢马郎、马玖、沈永振等参与哀牢山大样地的建设;感谢纪金华参与植物鉴定工作;感谢中国科学院哀牢山亚热带森林生态系统研究站在样地建设期间的后勤保障工作。

参考文献

- Anderson MJ, Crist TO, Chase JM, Vellend M, Inouye BD, Freestone AL, Sanders NJ, Cornell HV, Comita LS, Davies KF, Harrison SP, Kraft NJB, Stegen JC, Swenson NG (2010) Navigating the multiple meanings of β diversity: A roadmap for the practicing ecologist. *Ecology Letters*, 14, 19–28.
- Barton PS, Cunningham SA, Manning AD, Gibb H, Lindenmayer DB, Didham RK (2013) The spatial scaling of beta diversity. *Global Ecology and Biogeography*, 22, 639–647.
- Baselga A (2010) Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. *Global Ecology and Biogeography*, 19, 134–143.
- Baselga A (2017) Partitioning abundance-based multiple-site dissimilarity into components: Balanced variation in abundance and abundance gradients. *Methods in Ecology and Evolution*, 8, 799–808.
- Borcard D, Legendre P (2002) All-scale spatial analysis of ecological data by means of principal coordinates of neighbour matrices. *Ecological Modelling*, 153, 51–68.
- Borcard D, Legendre P, Avois-Jacquet C, Tuomisto H (2004) Dissecting the spatial structure of ecological data at multiple scales. *Ecology*, 85, 1826–1832.
- 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.
- 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 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, 肖纛 (2010) Beta多样性研究进展. *生物多样性*, 18, 323–335.]
- Chase JM (2007) Drought mediates the importance of stochastic community assembly. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 104, 17430–17434.
- Chase JM, Myers JA (2011) Disentangling the importance of ecological niches from stochastic processes across scales. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 366, 2351–2363.
- Condit R (1998) Tropical Forest Census Plots: Methods and Results from Barro Colorado Island, Panama and a Comparison with Other Plots. Springer-Verlag, Berlin.
- 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.
- Cressie N (1990) The origins of Kriging. *Mathematical Geology*, 22, 239–252.
- 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 D, 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.
- Diggle PJ, Tawn JA, Moyeed RA (1998) Model-based geostatistics. *Journal of the Royal Statistical Society Series C: Applied Statistics*, 47, 299–326.

- Dobrovolski R, Melo AS, Cassemiro FAS, Diniz-Filho JAF (2012) Climatic history and dispersal ability explain the relative importance of turnover and nestedness components of beta diversity. *Global Ecology and Biogeography*, 21, 191–197.
- Dray S, Blanchet FG, Borcard D, Clappe S, Guénard G, Jombart T, Larocque G, Legendre P, Madi N, Wagner H (2018) *adespatial: Multivariate Multiscale Spatial Analysis*. R package version 0.2-0. <https://cran.r-project.org/web/packages/adespatial/>. (accessed on 2018-05-23)
- Dray S, Legendre P, Peres-Neto PR (2006) Spatial modelling: A comprehensive framework for principal coordinate analysis of neighbour matrices (PCNM). *Ecological Modelling*, 196, 483–493.
- Ellison AM (2010) Partitioning diversity. *Ecology*, 91, 1962–1963.
- Fang JY, Wang XP, Tang ZY (2009) Local and regional processes control species richness of plant communities: The species pool hypothesis. *Biodiversity Science*, 17, 605–612. (in Chinese with English abstract) [方精云, 王襄平, 唐志尧 (2009) 局域和区域过程共同控制着群落的物种多样性: 种库假说. *生物多样性*, 17, 605–612.]
- Gianuca AT, Declerck SAJ, Lemmens P, De Meester L (2017) Effects of dispersal and environmental heterogeneity on the replacement and nestedness components of beta-diversity. *Ecology*, 98, 525–533.
- Greve M, Gremmen NJM, Gaston KJ, Chown SL (2005) Nestedness of southern ocean island biotas: Ecological perspectives on a biogeographical conundrum. *Journal of Biogeography*, 32, 155–168.
- Guo YL, Xiang WS, Wang B, Li DX, Mallik AU, Chen HYH, Huang FZ, Ding T, Wen SJ, Lu SH, Li XK (2018) Partitioning beta diversity in a tropical karst seasonal rainforest in Southern China. *Scientific Reports*, 8, 17408.
- Harms KE, Condit R, Hubbell SP, Foster RB (2001) Habitat associations of trees and shrubs in a 50-ha neotropical forest plot. *Journal of Ecology*, 89, 947–959.
- Harrison S, Ross SJ, Lawton JH (1992) Beta-diversity on geographic gradients in Britain. *Journal of Animal Ecology*, 61, 151–158.
- Heino J, Nokela T, Soininen J, Tolkinen M, Virtanen L, Virtanen R (2015) Elements of metacommunity structure and community-environment relationships in stream organisms. *Freshwater Biology*, 60, 973–988.
- Hill MJ, Heino J, Thornhill I, Ryves DB, Wood PJ (2017) Effects of dispersal mode on the environmental and spatial correlates of nestedness and species turnover in pond communities. *Oikos*, 126, 1575–1585.
- Hubbell SP (2001) *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography* (MPB-32). Princeton University Press, Princeton.
- Jackson DA (1993) Stopping rules in principal components analysis: A comparison of heuristical and statistical approaches. *Ecology*, 74, 2204–2214.
- Jones MM, Tuomisto H, Borcard D, Legendre P, Clark DB, Olivas PC (2008) Explaining variation in tropical plant community composition: Influence of environmental and spatial data quality. *Oecologia*, 155, 593–604.
- Jost L (2006) Entropy and diversity. *Oikos*, 113, 363–375.
- Laliberté E, Paquette A, Legendre P, Bouchard A (2009) Assessing the scale-specific importance of niches and other spatial processes on beta diversity: A case study from a temperate forest. *Oecologia*, 159, 377–388.
- Lande R (1996) Statistics and partitioning of species diversity, and similarity among multiple communities. *Oikos*, 76, 5–13.
- Legendre P, Anderson MJ (1999) Distance-based redundancy analysis: Testing multispecies responses in multifactorial ecological experiments. *Ecological Monographs*, 69, 1–24.
- Legendre P, De Cáceres M (2013) Beta diversity as the variance of community data: Dissimilarity coefficients and partitioning. *Ecology Letters*, 16, 951–963.
- Legendre P (2014) Interpreting the replacement and richness difference components of beta diversity. *Global Ecology and Biogeography*, 23, 1324–1334.
- Legendre P, Mi XC, Ren HB, Ma KP, Yu MJ, Sun IF, He FL (2009) Partitioning beta diversity in a subtropical broad-leaved forest of China. *Ecology*, 90, 663–674.
- Lennon JJ, Koleff P, Greenwood 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, Huguény B, Beauchard O, Durr 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.
- Levine JM, Murrell DJ (2003) The community-level consequences of seed dispersal patterns. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 34, 549–574.
- Magurran AE (1988) *Ecological Diversity and Its Measurement*. Croom-Helm, London.
- McArdle BH, Anderson MJ (2001) Fitting multivariate models to community data: A comment on distance-based redundancy analysis. *Ecology*, 82, 290–297.
- McKnight MW, White PS, McDonald RI, Lamoreux JF, Sechrest W, Ridgely RS, Stuart SN (2007) Putting beta-diversity on the map: Broad-scale congruence and coincidence in the extremes. *PLoS Biology*, 5, e272.
- Myers JA, Chase JM, Jiménez I, Jorgensen PM, Araujo-Murakami A, Paniagua-Zambrana N, Seidel R (2013) Beta-diversity in temperate and tropical forests reflects dissimilar mechanisms of community assembly. *Ecology Letters*, 16, 151–157.
- Nekola JC, White PS (1999) The distance decay of similarity in biogeography and ecology. *Journal of Biogeography*, 26, 867–878.
- Oksanen J, Blanchet FG, Friendly M, Kindt R, Legendre P, McGlinn D, Minchin PR, O'Hara RB, Simpson GL, Solyomos P, Stevens MHH, Szoecs E, Wagner H (2018) *vegan: Community Ecology Package*. R package version 2.5-2. <https://cran.r-project.org/web/packages/vegan/>. (accessed on 2018-05-17)

- Page NV, Shanker K (2018) Environment and dispersal influence changes in species composition at different scales in woody plants of the Western Ghats, India. *Journal of Vegetation Science*, 29, 74–83.
- Pebesma EJ (2004) Multivariable geostatistics in S: The gstat package. *Computers & Geosciences*, 30, 683–691.
- Podani J, Schmera D (2011) A new conceptual and methodological framework for exploring and explaining pattern in presence-absence data. *Oikos*, 120, 1625–1638.
- Podani J, Ricotta C, Schmera D (2013) A general framework for analyzing beta diversity, nestedness and related community-level phenomena based on abundance data. *Ecological Complexity*, 15, 52–61.
- Ponisio LC, M'Gonigle LK, Kremen C (2016) On-farm habitat restoration counters biotic homogenization in intensively managed agriculture. *Global Change Biology*, 22, 704–715.
- Qiu XZ, Xie SC (1998) Study on the Forest Ecosystem in Ailao Mountains, Yunnan, China. Yunnan Science and Technology Press, Kunming. (in Chinese) [邱学忠, 谢寿昌 (1998) 哀牢山森林生态系统研究. 云南科技出版社, 昆明.]
- Seidler TG, Plotkin JB (2006) Seed dispersal and spatial pattern in tropical trees. *PLoS Biology*, 4, e344.
- 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, 曾嶙, 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.]
- Smith TW, Lundholm JT (2010) Variation partitioning as a tool to distinguish between niche and neutral processes. *Ecography*, 33, 648–655.
- 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.
- Steinbauer MJ, Dolos K, Reineking B, Beierkuhnlein C (2012) Current measures for distance decay in similarity of species composition are influenced by study extent and grain size. *Global Ecology and Biogeography*, 21, 1203–1212.
- 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.
- Tisseuil C, Leprieux 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.
- Toledo M, Poorter L, Peña-Claros M, Alarcón A, Balcázar J, Chuviña J, Leão C, Licona JC, Steege H, Bongers F (2011) Patterns and determinants of floristic variation across lowland forests of Bolivia. *Biotropica*, 43, 405–413.
- Tonkin JD, Stoll S, Jähnig SC, Haase P (2016) Contrasting metacommunity structure and beta diversity in an aquatic-floodplain system. *Oikos*, 125, 686–697.
- Tuomisto H, Ruokolainen K, Yli-Halla M (2003) Dispersal, environment, and floristic variation of western Amazonian forests. *Science*, 299, 241–244.
- Ulrich W, Almeida-Neto M, Gotelli NJ (2009) A consumer's guide to nestedness analysis. *Oikos*, 118, 3–17.
- Valencia R, Foster RB, Villa G, Condit R, Svenning JC, Hernández C, Romoleroux K, Losos E, Magård 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.
- Viana DS, Figuerola J, Schwenk K, Manca M, Hobæk A, Mjelde M, Preston CD, Gornall RJ, Croft JM, King RA, Green AJ, Santamaría L (2016) Assembly mechanisms determining high species turnover in aquatic communities over regional and continental scales. *Ecography*, 39, 281–288.
- Wang XG, Wiegand T, Anderson-Teixeira KJ, Bourq NA, Hao ZQ, Howe R, Jin GZ, Orwig DA, Spasojevic MJ, Wang SZ, Wolf A, Myers JA (2018) Ecological drivers of spatial community dissimilarity, species replacement and species nestedness across temperate forests. *Global Ecology and Biogeography*, 27, 581–592.
- Wen HD, Lin LX, Yang J, Hu YH, Cao M, Liu YH, Lu ZY, Xie YN (2018) Species composition and community structure of a 20 hm² plot of mid-mountain moist evergreen broad-leaved forest on the Mts. Ailaoshan, Yunnan Province, China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 42, 419–429. (in Chinese with English abstract) [温韩东, 林露湘, 杨洁, 胡跃华, 曹敏, 刘玉洪, 鲁志云, 谢有能 (2018) 云南哀牢山中山湿性常绿阔叶林20hm²动态样地的物种组成与群落结构. 植物生态学报, 42, 419–429.]
- Whittaker RH (1960) Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California. *Ecological Monographs*, 30, 407–407.
- 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.
- Zobel M (1997) The relative role of species pools in determining plant species richness: An alternative explanation of species coexistence? *Trends in Ecology and Evolution*, 12, 266–269.

(责任编辑: 王绪高 责任编辑: 黄祥忠)

附录 Supplementary Material

附录1 哀牢山亚热带中山湿性常绿阔叶林20 ha动态监测样地各取样尺度下环境变量在前3个主成分中的载荷及其解释率
Appendix 1 The loading and proportion of environmental variables on the top three principal components at different cell sizes in the 20 ha subtropical mid-mountain moist evergreen broad-leaved forest dynamics plot in Ailao Mountains
<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2019356-1.pdf>