•研究报告•

林冠结构是局域尺度木本植物功能性状beta多样性形成的重要驱动力

周昌艳^{1,2} 王彬^{1,3} 邓云^{1,2,4} 乌俊杰⁵ 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 (云南大学生态学与环境学院暨云南省高原山地生态与退化环境修复重点实验室, 昆明 650091)

4 (云南西双版纳森林生态系统国家野外科学观测研究站, 云南勐腊 666303)

5 (大理大学农学与生物科学学院, 云南大理 671003)

摘要: 功能性状beta多样性反映了群落间功能性状组成的差异, 解析其形成机制是群落生态学研究的核心内容之一。本研究以云南西双版纳热带季节雨林20 ha动态监测样地为研究对象, 测定木本植物11个重要的功能性状, 采用多度加权的平均最近邻体性状距离度量不同取样尺度的功能性状beta多样性, 基于距离矩阵的多元回归方法解析林冠结构差异、环境异质性、空间距离在功能性状beta多样性格局形成中的相对作用。结果表明, 对于所有木本植物个体(DBH ≥ 1 cm)而言, 同时考虑林冠结构、环境和空间距离的模型为解释功能性状beta多样性格局的最优模型; 在3个不同取样尺度上, 林冠结构差异和环境距离都对功能性状beta多样性具有较大的解释力, 且随着取样尺度的增大而上升, 空间距离的作用基本可以忽略。本研究证实了林冠结构是局域尺度木本植物功能性状beta多样性格局形成的重要驱动力, 这一发现更新了环境异质性和空间距离是驱动功能性状beta多样性格局形成的主要因素的传统认知, 为将来研究功能性状beta多样性形成机制提供新的视角, 并证实了取样尺度在解析木本植物功能性状beta多样性格局形成机制中的重要性。

关键词: 环境异质性; 空间距离; 热带季节雨林; 森林动态监测样地; 西双版纳

Canopy structure is an important factor driving local-scale woody plant functional beta diversity

Changyan Zhou^{1,2}, Bin Wang^{1,3}, Yun Deng^{1,2,4}, Junjie Wu⁵, Min Cao^{1*}, 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 School of Ecology and Environmental Sciences & Yunnan Key Laboratory for Plateau Mountain Ecology and Restoration of Degraded Environments, Yunnan University, Kunming 650091

4 National Forest Ecosystem Research Station at Xishuangbanna, Mengla, Yunnan 666303

5 College of Agriculture and Biology, Dali University, Dali, Yunnan 671003

Abstract: Functional beta diversity refers to the variation of functional composition between communities. Exploring the mechanisms underlying functional beta diversity is a central theme in community ecology. We measured 11 important functional traits of woody plants in 20 ha forest dynamics plot in Xishuangbanna tropical seasonal rainforest and used abundance-weighted mean nearest neighbor trait distance to quantify the functional beta diversity at different sampling scales. We revealed the relative importance of canopy structure, environmental heterogeneity, and spatial distance on functional beta diversity using multiple regressions on distance matrices. Our results showed that, for all woody plant individuals with DBH ≥ 1 cm, the best model to explain the functional beta diversity was one including canopy structure, environment, and spatial distance. At each of the three sampling scales, canopy structure and environment had relatively large

收稿日期: 2020-03-09; 接受日期: 2020-06-09

基金项目: 国家重点研发计划(2016YFC0500202)

* 共同通讯作者 Co-authors for correspondence. E-mail: caom@xtbg.ac.cn; linluxa@xtbg.ac.cn

explanatory power and increased with increasing sampling scale, while the relative importance of spatial distance was negligible. Our findings corroborate that environmental heterogeneity and spatial distance are the two main factors driving functional beta diversity, and we provide new mechanistic insights by including the effects of canopy cover at local scales.

Key words: environmental heterogeneity; spatial distance; tropical seasonal rainforest; forest dynamics plot; Xishuangbanna

Beta多样性是指物种组成在不同时空尺度上的差异, 作为连接alpha多样性和gamma多样性的纽带, 是生态学研究的核心内容之一(Whittaker, 1960; Lande, 1996)。目前, beta多样性格局的形成和维持机制是生态学理论研究的重点内容(陈圣宾等, 2010; Xing & He, 2018)。

通常认为 beta 多样性格局的形成主要由环境过滤和扩散限制这两个生态过程驱动(Legendre et al, 2009; Liu et al, 2015; Qiao et al, 2015; Page et al, 2018)。环境过滤指非生物环境对该环境中的生物进行适应性筛选的过程(Kraft et al, 2015), 环境条件差异越大, 群落间物种组成的差异就越大, 此时环境因子能够很好地解释 beta 多样性格局(Valencia et al, 2004; Fernandez-Gongoinget al, 2013)。扩散限制指物种未能将种子扩散到适合其萌发、存活和生长的地点(Hubbell, 2006), 扩散限制的存在使得群落间物种组成的相似性随着空间距离的增加而下降, 空间距离能够很好地解释 beta 多样性格局(Hubbell, 2001; 牛克昌等, 2009)。大量研究表明, beta 多样性格局的形成并不是单一过程的作用, 往往是环境过滤和扩散限制共同作用的结果, 只是在不同森林类型或不同取样尺度它们的相对重要性不同(Bin et al, 2010; Myers et al, 2013; Yang et al, 2015; Page et al, 2018)。

以往对beta多样性的研究主要基于物种维度(Condit et al, 2002; Legendre et al, 2009; 李新辉等, 2016; Page et al, 2018), 然而物种之间并不是相互独立的, 例如, 功能性状在物种间的差异程度是不同的(Swenson et al, 2011; Siefert et al, 2013; Swenson, 2013)。例如, Qian和Ricklefs (2000)研究发现, 对于欧洲、亚洲以及美洲的温带植物来说, 在物种beta多样性较高的情况下功能性状beta多样性却仍然较低。因此, 基于物种维度研究beta多样性格局的形成机制具有一定的局限性, 并不能很好地揭示驱动beta多样性格局形成的作用力。于是, 基于功

能性状维度对beta多样性的研究开始不断增多(Swenson et al, 2012; Wang et al, 2015, 2019; Asefa et al, 2019), 为群落生态学研究提供了新的视角。

各种自然扰动导致的林窗形成将触发森林群落的生长循环, 当森林群落处于不同的生长循环阶段时, 林冠结构具有很大的差异, 例如林冠高度在林窗形成后不断增高直至森林成熟期, 群落中的物种组成和多样性也随之不断发生变化(曹敏等, 2000)。林冠结构的变异导致的森林光环境的空间异质性是更新生态位分化的重要前提条件, 并进一步导致群落物种组成和多样性发生空间变异(Grubb, 1977; Gómez-Aparicio et al, 2006; Philipson et al, 2012; 杨建宇等, 2015)。因此我们认为, 林冠结构差异同样是森林木本植物beta多样性格局形成的驱动力之一。林冠结构特征可以由平均林冠高度、最大林冠高度、林冠高度的标准差等指标来反映。因此, 定量化林冠结构差异对beta多样性的作用是可行的。

以往的研究已经认识到森林结构能够影响物种多样性, 且森林结构参数与树种多样性指数之间存在显著的相关性和因果关系(Hakkenberg et al, 2016; Zhang et al, 2016; Chu et al, 2019)。然而, 物种多样性相似的群落的物种组成也可能存在巨大差异, 森林结构与物种多样性的关系研究并不能解决影响物种组成空间变异的机制问题。我们假设, 林冠结构差异和环境异质性与空间距离一样, 是森林群落间功能性状beta多样性格局形成的重要驱动力。本研究以西双版纳热带季节雨林20 ha动态监测样地中DBH ≥ 1 cm的所有木本植物个体为研究对象, 结合树种功能性状、环境因子(土壤和地形)和林冠结构参数, 采用基于距离矩阵的多元回归(multiple regressions on distance matrices, MRM)方法解析林冠结构差异、环境异质性和空间距离在局域尺度木本植物功能性状beta多样性格局形成中的相对作用。

1 材料与方法

1.1 研究区域

云南西双版纳热带季节雨林20 ha动态监测样地(简称版纳大样地, 坐标21°36' N, 101°34' E)位于西双版纳傣族自治州勐腊县补蚌村南贡山东部斑马山山脚, 东西长500 m, 南北宽400 m, 整个样地向西偏斜19°。该区属于热带季风气候, 雨季和旱季交替明显, 每年5–10月属于雨季, 11月到次年4月属于旱季, 年均降水量1,193–2,491 mm, 年平均气温21.4℃。西双版纳的地带性植被主要是热带雨林, 土壤是由白垩纪系砂岩发育而成的砖红壤, 呈酸性(Cao et al, 2006; 兰国玉等, 2008)。样地包含3条沟谷, 每条沟谷的底部较平缓, 但两侧山坡的坡度比较陡, 沟谷底部以及两侧坡面是望天树(*Parashorea chinensis*)占优势的热带季节雨林(Zhu et al, 2006)。林冠上层高达50–60 m, 中下层乔木主要有假海桐(*Pittosporopsis kerrii*)、云树(*Garcinia cowa*)、蚁花(*Mezzettiopsis creaghii*)、染木树(*Saprosma ternata*)、红光树(*Knema furfuracea*)和木奶果(*Baccaurea ramiflora*)等。在样地的山脊部分是大约50–60年前刀耕火种弃耕后发展起来的次生林, 其优势种为短刺锥(*Castanopsis echidnocarpa*)。版纳大样地于2012年完成第二次清查, 此次调查共记录DBH ≥ 1 cm的木本植物共91,222株, 隶属于76科221属397种。本研究所使用的木本植物组成数据来自于2012年的清查数据。

1.2 植物功能性状测定

本研究共测定了木本植物11个重要功能性状, 以反映叶片、木质和种子的功能权衡(Cornelissen et al, 2003; Pérez-Harguindeguy et al, 2013), 包括叶面积(LA, cm²)、叶片厚度(LT, mm)、比叶面积(SLA, cm²/g)、叶干物质含量(LDMC, mg/g)、叶片碳含量(LCC, mg/g)、叶片氮含量(LNC, mg/g)、叶片磷含量(LPC, mg/g)、叶片钾含量(LKC, mg/g)、种子重量(SA, g)、最大树高(MH, m)和木质密度(WD, g/cm³)。于2013年9–10月进行叶片采样, 2014年完成化学元素和木质密度的测定, 共完成397种木本植物2,530个个体的叶片样品采集, 并测定其功能性状。

测定过程如下: (1)在版纳大样地中, 选取长势良好的成年个体作为取样个体, 样地中大于5个个体的树种选取5株, 而小于5个个体的树种, 则在样

地周边进行补采, 每个树种采集的个体数不少于3株。(2)在每个植株冠层外围向阳面采集3片以上健康完好叶片, 采集的叶片均包含完整的叶柄, 叶片采集后将其放入自封袋中带回实验室。(3)每个个体选取3片叶子, 在千分之一精度电子天平称出叶片鲜重, 随后将叶片放在扫描仪上扫描, 使用imageJ图像处理软件计算叶面积(Abramoff et al, 2004)。(4)采用游标卡尺测量每个叶片的近叶柄处、叶片中部和近叶尾处的叶片厚度。(5)随后将叶片样品放入信封, 置于70℃烘箱中烘72 h至恒重, 称量叶片干重, 使用叶面积除以叶片干重计算比叶面积; 将叶片干重除以叶片鲜重计算叶干物含量。(6)去掉叶柄后, 将叶片磨碎, 测定叶片碳、氮、磷、钾含量(乌俊杰, 2016)。(7)种子重量数据来自样地种子雨实测和《中国木本植物种子》(国家林业局国有林场和林木种苗工作总站, 2001), 树种最大高度通过查询《中国植物志》获取(中国科学院中国植物志编辑委员会, 1959–2004)。(8)木质密度测量方法如下: 使用生长锥钻取树芯, 通过水替代法测量出树芯的体积, 随后将树芯放入70℃烘箱中烘72 h至恒重后称重, 将树芯的干重除以体积即为木质密度(Chave et al, 2006)。对于没有实测木质密度的树种, 采用样地同属平均木质密度; 如果同属具有木质密度数据的树种少于3个, 则使用样地同科平均木质密度, 如果同科具有木质密度数据的树种少于3个, 则使用样地所有树种的平均木质密度。

1.3 环境因子测定

本研究将版纳大样地分别划分为500个20 m × 20 m、80个50 m × 50 m和20个100 m × 100 m的小样方, 测定上述不同取样尺度单元的土壤因子和地形因子。

土壤因子包括全碳(TC)、全氮(TN)、全磷(TP)、全钾(TK)、有效氮(AN)、有效磷(AP)、有效钾(AK)、土壤容量(SB)和pH值。以版纳大样地400 m × 500 m平面坐标系为基础, 将其划分为30 m × 30 m的规则网格, 以这些网格的252个节点为基本点, 在每个基本点上随机选取坐标系8个方向中的1个方向进行延伸取样, 在选定方向上随机选取距离基本点2 m、5 m或者2 m、15 m或者5 m、15 m三个组合中的一个分别取样, 共756个取样点(John et al, 2007; 胡跃华, 2010)。进行土壤取样之前, 先去除表凋落物和腐殖质层, 取样深度为矿质土层0–10 cm处。

用10 cm高的环刀取3~5次, 共计500 g左右, 将新鲜土样装入自封袋内带回实验室。选取部分样品采用烘干法测定土壤容重, 剩余的土壤样品与相同对应点的土壤样品混合, 用于土壤元素分析。全氮含量用凯氏定氮法测定; 全钾和全磷含量分别采用ICP-AES测定和HClO₄-HF消解; 有效氮含量的测定采用碱解扩散法; 有效磷含量采用0.03 mol/L NH₄F-0.025 mol/L HCl浸提, 钼锑抗比色法测定; 有效钾含量采用1 mol/L CH₃COONH₄浸提和ICP-AES测定; pH值采用电位计法(胡跃华, 2010)。采用基于半变异函数的普通Kriging法进行插值, 以得到不同取样尺度单元的土壤变量(Cressie, 1990; Diggle et al, 1998), 通过球型模型和加权最小二乘法拟合出最佳半变异函数曲线, 从而获得每个样方中的各个土壤因子的预测值, 使用R软件的gstat程序包实现(Pebesma, 2004)。

地形因子包括海拔、凹凸度、坡度和坡向。每个样方的海拔是该样方4个顶点处海拔的平均值; 凹凸度是由目标样方的海拔减去与该样方相邻的8个样方的平均海拔, 而处于样地边缘或四角的样方, 其凹凸度为该样方的平均海拔减去与其相邻的若干样方的平均海拔; 坡度为目标样方任意三个角构成的平面与水平面夹角的平均值(Harms et al, 2001; Valencia et al, 2004)。坡向采取如下公式进行计算: $Aspect = 180 - \arctan(f_y/f_x) \times (180/\pi) + 90 \times f_y/|f_x|$ (1) 式中, f_y 和 f_x 分别是该样方从北到南和从东到西的海拔差。坡向是取值范围为[0, 2 π]的环形变量, 将其进行正弦和余弦转化后再纳入后续分析。

1.4 林冠结构参数的测定和关键林冠结构参数的筛选

本研究中, 林冠结构参数的获取方法为: 首先, 基于无人机获取版纳大样地的高密度激光雷达点云数据, 采用IPTD (improved progressive TIN densification; Zhao et al, 2016)方法提取地面点, 基于该点云数据采用Kriging方法进行地统计插值, 生成数字高程模型(digital elevation model, DEM), 并利用DEM实现对整体点云数据的地形归一化, 以消除地形的影响。其次, 确定版纳大样地坐标系的起始点、X轴和Y轴方向, 使用ArcMap的“创建鱼网”工具创建一个初始网络, 使用版纳大样地坐标系统作为参考, 将行和列分别设置为400和500, 通过空间转化形成符合样地系统的1 m $\times$ 1 m网格, 按网格

统计匹配到相应网格中的归一化点云, 统计其高度变量的95%分位值并将其赋值给对应网格。最后, 使用低通滤波器和八邻近均值算法实现异常值的削弱和空洞填补, 最终得到分辨率为1 m $\times$ 1 m且匹配版纳大样地坐标系统的林冠高度栅格数据集。在此基础上进一步计算各取样尺度样方的林冠结构参数(附录1)。由于相关林冠结构参数较多且基本可以分为两类, 即反映森林群落的发展阶段和反映光环境的异质性, 本研究对10个林冠结构参数进行模型比较(附录1), 并筛选出表现最佳的两个林冠结构参数(附录2)进入后续模型分析, 分别是反映群落发展阶段的林冠高度和反映光环境异质性的林冠高度标准差。

1.5 功能性状beta多样性及其标准效应值的度量

本文采用多度加权的平均最近邻体性状距离(abundance-weighted mean nearest neighbor trait distance, D_{nn})指数来度量样方间的功能性状beta多样性(Swenson et al, 2012), 计算公式如下:

$$D_{nn} = \frac{\sum_{i=1}^{n_{k_1}} f_i \min \delta_{ik_2} + \sum_{j=1}^{n_{k_2}} f_j \min \delta_{jk_1}}{2} \quad (2)$$

其中, n_{k_1} 表示群落 k_1 中的物种数; n_{k_2} 表示群落 k_2 中的物种数; $\min \delta_{jk_1}$ 表示群落 k_2 中的物种 j 和群落 k_1 中所有物种的最近性状距离; $\min \delta_{ik_2}$ 表示群落 k_1 中的物种 i 和群落 k_2 中所有物种的最近性状距离; f_i 表示物种 i 在群落 k_1 中的相对多度; f_j 表示 j 在群落 k_2 中的相对多度。

为了度量功能性状beta多样性偏离随机零模型的程度, 采用独立交换算法(Gotelli & Entsminger, 2001)随机置换性状距离矩阵上的物种999次构建零模型, 计算标准效应值(standardized effect size, SES)(Swenson, 2014), 公式如下:

$$SES = \frac{X_{obs} - \text{mean}(X_{null})}{sd(X_{null})} \quad (3)$$

式中, X_{obs} 表示观察值, $\text{mean}(X_{null})$ 表示零模型的平均值, $sd(X_{null})$ 表示零模型的标准差。

1.6 物种beta多样性的度量

本文采用Jaccard相异性指数(Jaccard, 1912)来度量不同取样尺度群落间的物种beta多样性, 计算公式如下:

$$Jaccard \text{ 相异性指数} = (A + B - 2 \times C) / (A + B - C) \quad (4)$$

其中, A 指样方 a 中的物种数, B 指样方 b 中的物种数, C 指样方 a 和样方 b 中共同拥有的物种数。使用R软件中vegan程序包实现(Oksanen et al, 2019)

1.7 解析环境距离、空间距离和林冠结构差异对beta多样性的解释率

为了消除各变量间共变异对模型分析的影响, 分别对上述变量进行主成分分析(principle component analysis, PCA), 根据Kaiser-Guttman准则计算所有轴的特征根平均值, 选择保留特征根超过平均值的主成分进入后续分析(Jackson, 1993)。本研究选择前3个主成分(附录3)作为功能性状的综合因子, 选取前4个主成分(附录4)作为环境因子的综合因子, 基于上述综合因子采用欧式距离计算并生成各取样尺度样方间的功能距离矩阵和环境距离矩阵。对最大林冠高度和林冠高度的标准差进行自然对数转化并标准化, 再采用欧氏距离计算并生成各取样尺度样方间林冠结构差异的距离矩阵。基于样方中心点的坐标采用欧式距离计算并生成各取样尺度样方间的空间距离矩阵。上述计算均采用R软件(R Core Team, 2018)中的dist函数完成。

本研究采用基于距离矩阵的多元回归(Lichstein, 2007)来评估不同取样尺度林冠结构差异、环境距离和空间距离对功能性状beta多样性和物种beta多样性的解释率(Swenson, 2014)。基于距离矩阵的多元回归分析采用R软件中的ecodist程序包实现(Goslee & Urban, 2007)。

对3个不同取样尺度(20 m × 20 m、50 m × 50 m 和100 m × 100 m)分别进行基于距离矩阵的多元回归模型建模, 根据赤池信息准则(Akaike's informa-

tion criteria, AIC)筛选出最优模型(其AIC值最小)。AIC考虑了模型的统计拟合度以及用来拟合的参数个数, 其判断标准结合了模型的准确性和简洁性, AIC值越小, 代表模型越优(Burnham & Anderson 2002; 宋喜芳等, 2009; 饶米德等, 2013), 计算公式如下(Webster & Mcbratney, 1989):

$$AIC = n \ln(R) + 2k \quad (5)$$

式中, n 为检验模型的样本数, R 为残差平方和, k 为模型中参数个数。

采用多重比较的最小显著差数法(least significant difference, LSD法)比较不同取样尺度之间单纯林冠结构差异、单纯的环境距离和单纯的空间距离对11个功能性状beta多样性解释率的差异, 使用R软件中的agricolae程序包实现(Mendiburu, 2020)。

2 结果

2.1 功能性状beta多样性的标准效应值

总体而言, 对于所有木本植物个体(DBH ≥ 1 cm)来说, 在3个取样尺度上, 样方间的平均最近邻体性状距离的标准效应值大于零和小于零的比例相差无几, 换句话说, 群落间功能性状beta多样性的观察值大于随机零模型期望值的情况和小于随机零模型的情况基本相当(图1)。

2.2 不同取样尺度林冠结构、环境和空间对所有木本植物个体11个功能性状beta多样性的解释率

对所有木本植物个体(DBH ≥ 1 cm)而言, 同时包含环境、空间和林冠结构作为功能性状beta多样性预测变量的基于距离矩阵的多元回归模型, 在3个不同取样尺度上均为最优模型(表1)。单纯的环境

图1 西双版纳热带季节雨林20 ha动态监测样地不同取样尺度群落间的平均最近邻体性状距离的标准效应值的频率分布

Fig. 1 The frequency distribution of standard effective sizes for mean nearest neighbor trait distance across different sampling scales in the 20 ha forest dynamics plot in the Xishuangbanna tropical seasonal rainforest

距离在较大取样尺度(50 m $\times$ 50 m和100 m $\times$ 100 m)上的解释率显著大于较小取样尺度(20 m $\times$ 20 m)。单纯的林冠结构差异解释率随着取样尺度的增加而增加,大取样尺度(100 m $\times$ 100 m)与中小取样尺度(20 m $\times$ 20 m和50 m $\times$ 50 m)之间具有显著的差异,而在中小取样尺度之间的解释率无显著差异。无论在哪个取样尺度上,单纯的空间距离解释率均无显著差异(图2)。随着取样尺度的增加,单纯的林冠结构差异、单纯的环境距离和单纯的空间距离对功能性状 β 多样性的解释率均不断上升。在较小的取样尺度(20 m $\times$ 20 m)上,单纯的林冠结构差异的解释率小于单纯的环境距离,而在较大的取样尺度(50 m $\times$ 50 m和100 m $\times$ 100 m)上,单纯的林冠结构差异对功能性状 β 多样性的解释率均大于单纯的环境距离(附录5),且无论哪个取样尺度,空间距离对功能性状 β 多样性的解释率均最小,基本可以忽略不计(附录5, 附录6)。对较小个体(1 cm $\leq$ DBH

表1 西双版纳热带季节雨林20 ha动态监测样地所有DBH $\geq$ 1cm的个体在不同取样尺度上7个基于距离矩阵的多元回归模型(MRM)的赤池信息准则(AIC)值

Table 1 Akaike information criterion (AIC) values of seven models for multiple regressions on distance matrices (MRM) at each of the three sampling sizes for all individuals with DBH $\geq$ 1cm in the 20 ha forest dynamics plot in the Xishuangbanna tropical seasonal rainforest

模型编号 Model number	20 m $\times$ 20 m	50 m $\times$ 50 m	100 m $\times$ 100 m
F1	425,305.6	975.589	-561.571
F2	445,234.4	1,814.149	-483.077
F3	432,546.1	1,106.623	-538.012
F4	424,768.4	952.598	-563.919
F5	416,299.5	453.418	-614.899
F6	429,732.5	913.658	-576.829
F7	415,512.5	398.450	-624.922

F1: 仅以环境距离为解释变量的MRM模型; F2: 仅以空间距离为解释变量的MRM模型; F3: 仅以林冠结构差异为解释变量的MRM模型; F4: 以环境距离和空间距离为解释变量的MRM模型; F5: 以环境距离和林冠结构差异为解释变量的MRM模型; F6: 由空间距离和林冠结构差异为解释变量的MRM模型; F7: 由林冠结构差异、环境距离和空间距离为解释变量的MRM模型。粗体表示AIC值最小。F1, The MRM models only include environmental distance as the explained variable; F2, The MRM models only include spatial distance as the explained variable; F3, The MRM models only include canopy structure difference as the explained variable; F4, The MRM models include environmental distance and spatial distance as the explained variables; F5, The MRM models include environmental distance and canopy structure difference as the explained variables; F6, The MRM models include spatial distance and canopy structure difference as the explained variables; F7, The MRM models include canopy structure difference, environmental distance and spatial distance as the explained variables. Bold AIC values is the smallest ones.

图2 西双版纳热带季节雨林20 ha动态监测样地不同取样尺度单纯的林冠结构差异、单纯的环境距离和单纯的空间距离对所有木本植物(DBH $\geq$ 1 cm) 11个功能性状 β 多样性的解释率(平均值 $\pm$ 标准差)。不同字母表示差异显著($P < 0.05$)。

Fig. 2 The proportion of variation explained (mean $\pm$ SD) by pure canopy structure difference, pure environmental distance, and pure spatial distance at each of three sampling scales for all woody plant individuals (DBH $\geq$ 1 cm) on β diversity based on each of 11 functional traits in the 20 ha forest dynamics plot in the Xishuangbanna tropical seasonal rainforest. Different letters indicate significantly difference at $P < 0.05$.

< 5 cm)而言,其基本格局本质上和所有个体的一致,即林冠结构差异和环境距离均具有较大的解释率,且不相上下,而空间距离的效应则相对微弱(附录7)。从物种维度来看,在较大取样尺度(50 m $\times$ 50 m和100 m $\times$ 100 m)上,单纯的林冠结构差异对物种 β 多样性的解释率要远大于环境距离(附录9)。

3 讨论

已有很多研究表明,环境异质性和空间距离是森林木本植物功能性状 β 多样性格局形成的主要驱动力(Siefert et al, 2013; Arnan et al, 2015; Wang et al, 2015; 王均伟等, 2016)。然而,森林总是由处于不同生长循环阶段的斑块镶嵌组成的(曹敏等, 2000)。驱动森林生长循环的林窗干扰通常是独立于环境异质性发生的,即在不同环境条件下都会发生林窗干扰,并触发森林生长循环。而处于不同生长循环阶段的森林斑块通常具有不同的林冠结构,林冠结构一方面可以指示群落的发展阶段,一方面可以指示群落光环境的异质性,这两个方面都可以导致群落斑块间物种组成的差异,因此,林冠结构成

为潜在的**解释beta多样性格局**的重要变量,而以往的研究基本上忽视了这一潜在的**解释变量**。

本研究发现,包含林冠结构的基于距离矩阵的多元回归模型在不同取样尺度上都是**解释功能性状beta多样性的最优模型**,即比仅包含环境和/或空间距离的模型都更好(表1)。说明林冠结构是**解释功能性状beta多样性不可或缺的重要解释变量**。单纯的林冠结构差异与单纯的环境距离一样,对**功能性状beta多样性**都具有较高的解释率,且均远大于空间距离的解释率(附录5),很显然,林冠结构差异是**木本植物功能性状beta多样性形成的重要驱动力**。热带雨林中林窗的产生相对于其他森林类型可能更为频繁,群落从林窗期、建群期到成熟期可能表现出更为明显的物种周转,导致其物种组成在空间上发生更显著的改变(Cao, 1998; 曹敏等, 2000)。本研究中作为关键林冠结构参数的最大林冠高度,可作为森林群落不同发展阶段的指示,其在空间上的差异对**功能性状beta多样性格局**形成具有较大的解释率也就不难理解。

本研究发现林冠结构差异、环境异质性和空间距离对较小木本植物个体($1\text{ cm} \leq \text{DBH} \leq 5\text{ cm}$)的**功能性状beta多样性**的相对重要性和所有个体的并没有本质上的区别(附录7)。在版纳大样地, $1\text{ cm} \leq \text{DBH} \leq 5\text{ cm}$ 的木本植物个体占有所有个体的69.2%,可见,对所有个体的分析结果在很大程度上是较小个体贡献的。由于更新生态位的存在(Grubb, 1977),林冠结构差异导致的光环境异质性的对冠层高度以下的较小个体具有较强的过滤作用,将来应该深入研究不同林冠结构参数与林下光的可利用性的关系,以及上述关系对林下较小个体光生态位分化的促进作用,并最终揭示林冠结构差异驱动**beta多样性格局**形成的机制。对于冠层个体而言,由于已经到达冠层高度,并不受林冠结构差异导致的林下光环境差异的影响,林冠结构差异对冠层个体**beta多样性**的影响更多地是由其指示的群落发展阶段导致的。本研究中作为关键林冠结构参数的林冠高度标准差可以指示群落光环境的异质性,而最大林冠高度指示的群落发展阶段实际上同样反映了不同发展阶段林下光环境的变化,即处于林窗期和更新期的群落斑块具有比成熟期更大的林下光的可利用性(曹敏等, 2000)。本研究同时将林冠结构差异作为**beta多样性**的解释变量,弥补了传统环境异质性

度量中通常只考虑地形和土壤环境的不足。大量研究表明,不同生活史阶段的树种群落具有不同的构建机制(Swenson et al, 2007; Spasojevic et al, 2014),在不同生活史阶段,驱动**功能性状beta多样性**的生态学过程也不同(Yang et al, 2015; Asefa et al, 2019)。因此,将来的研究应该对不同生活史阶段**beta多样性**各驱动过程相对重要性进行更深入的剖析。

林下光环境、土壤和地形的空间异质性均可在较小的空间尺度上发生显著变化。林冠结构差异和环境异质性的对**功能性状beta多样性**的解释率均随着取样尺度的增大而上升,这说明取样尺度越大,环境距离中包含的土壤和地形因子以及林冠结构所反映的光环境异质性的对参与群落构建的物种的过滤作用也越大。本研究证实了取样尺度对**功能性状beta多样性**研究的重要性,尺度效应是群落生态学研究方法论中不可忽视的重要因素。

群落**功能性状**组成的周转可能更多是由于群落组成物种间功能权衡的变化,而不是单纯的每个性状的变化,因此本研究同时考虑了多个经常被使用的代表木本植物间功能权衡关系的性状,考虑到性状间潜在的共变异性,选取其贡献率较大的前3个主成分来分析**功能性状beta多样性**。本研究同样对单个**功能性状**的**beta多样性**进行了分析(附录8),发现林冠结构差异和环境距离对种子重量、比叶面积、叶片碳、氮、磷、钾含量等性状的**beta多样性**解释率仅在 $100\text{ m} \times 100\text{ m}$ 尺度上较大,而在较小尺度($20\text{ m} \times 20\text{ m}$ 和 $50\text{ m} \times 50\text{ m}$)上的解释率均较小,而最大高度、木质密度、叶片厚度、叶面积、叶片干物质含量这5个**功能性状**的**beta多样性**的解释率在各个取样尺度上均较小。单纯的林冠结构差异和单纯的环境距离对11个**功能性状beta多样性**的解释率在不同取样尺度上均有显著差异,而空间距离的解释率均无显著性差异(图2)。然而,无论是多个性状还是单个性状的**beta多样性**,都有很大一部分变异未被本研究所用的林冠结构参数、环境变量和空间距离所解释(附录5-8),这可能是因为除了林冠结构、环境、空间距离外,仍有其他未被本研究考虑的因素同样在驱动**功能性状beta多样性格局**的形成中发挥作用,例如土壤生物、昆虫等对木本植物的跨营养级作用;也有可能是本研究所采用的**功能性状**并不能完全反映木本植物间的功能权衡差异,即在生态策略形成中具有重要作用的功能性状并没

有被考虑进来。将来的研究应该考虑更多其他类别的功能性状, 例如树种的耐荫性和耐旱性、次生代谢产物等(Valladares & Niinemets, 2008; Bartlett et al, 2016; Swenson et al, 2017; Vleminckx et al, 2018), 并进一步结合转录组学, 考虑树种的功能基因差异(Swenson et al, 2017; Zambrano et al, 2017; Yang et al, 2018)。

林冠结构差异和空间距离基本上没有重复解释的部分, 因此传统上对空间距离作用力的认识很可能存在较大的偏颇, 即原本以为是空间距离解释的部分很可能是林冠结构应该解释的部分, 这也是为什么无论在哪个取样尺度, 空间距离的解释率都小到基本上可以忽略(附录6–8)的原因。可以说, 传统上认为对beta多样性形成起重要作用的空间距离, 在本研究中对功能性状beta多样性的相对贡献始终较小, 基本上可以忽略不计, 进一步说明传统上忽视林冠结构的作用会导致对beta多样性驱动力认识不足。总体而言, 在局域尺度上, 林冠结构差异和环境异质性一样是木本植物功能性状beta多样性格局形成的重要驱动力, 而空间距离可能并没有传统上认为的那么重要。

致谢: 感谢张文富工程师负责种子重量的测定工作; 感谢杨洁研究员和李月颖女士负责木质密度的测定; 感谢沙丽清研究员负责土壤理化性质的测定; 感谢所有参与云南西双版纳热带季节雨林20 ha动态监测样地建设的工作人员; 感谢云南西双版纳森林生态系统国家野外科学观测研究站提供的平台支撑服务。

参考文献

- Abramoff MD, Magelhaes PJ, Ram SJ (2004) Image processing with ImageJ. *Biophotonics International*, 11, 36–43.
- Arnan X, Cerdá X, Retana J (2015) Partitioning the impact of environment and spatial structure on alpha and beta components of taxonomic, functional, and phylogenetic diversity in European ants. *PeerJ*, 3, e1241.
- Asefa M, Brown C, Cao M, Zhang GC, Ci XQ, Sha LQ, Li J, Lin LX, Yang J (2019) Contrasting effects of space and environment on functional and phylogenetic dissimilarity in a tropical forest. *Journal of Plant Ecology*, 12, 314–326.
- Bartlett MK, Zhang Y, Yang J, Kreidler N, Sun SW, Lin L, Hu YH, Cao KF, Sack L (2016) Drought tolerance as a driver of tropical forest assembly: Resolving spatial signatures for multiple processes. *Ecology*, 97, 503–514.
- 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.
- Burnham KP, Anderson DR (2002) *Model Selection and Multimodel Inference: A Practical Information-theoretic Approach*, 2nd edn. Springer, New York.
- Cao M (1998) Canopy gap, soil seed bank and tropical forest dynamics. In: *Biodiversity Conservation and Sustainable Development in the Biosphere Reserves* (eds Jiang HQ, Ou XK), pp. 220–229. Yunnan University Press, Kunming.
- Cao M, Fu XH, Yang YG, Tang Y, He YT (2000) Patch dynamics in tropical forests and the maintenance of tree species diversity. *Chinese Biodiversity*, 8, 172–179. (in Chinese with English abstract) [曹敏, 付先惠, 杨一光, 唐勇, 何永涛 (2000) 热带森林中的斑块动态与物种多样性维持. *生物多样性*, 8, 172–179.]
- Cao M, Zou XM, Warren M, Zhu H (2006) Tropical forests of Xishuangbanna, China. *Biotropica*, 38, 306–309.
- Chave J, Muller-Landau HC, Baker TR, Easdale TA, Steege H, Webb CO (2006) Regional and phylogenetic variation of wood density across 2,456 neotropical tree species. *Ecological Applications*, 16, 2356–2367.
- 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, 肖焱 (2010) Beta多样性研究进展. *生物多样性*, 18, 323–335.]
- Chu CJ, Lutz JA, Král K, Vrška T, Yin X, Myers JA, Abiem I, Alonso A, Bourg N, Burslem DFRP, Cao M, Chapman H, Condit R, Fang SQ, Fischer GA, Gao LM, Hao ZQ, Hau BCH, He Q, Hector A, Hubbell SP, Jiang MX, Jin GZ, Kenfack D, Lai JS, Li BH, Li XK, Li YD, Lian JY, Lin LX, Liu YK, Liu YK, Luo YH, Ma KP, McShea W, Memiaghe H, Mi XC, Ni M, O'Brien MJ, de Oliveira AA, Orwig DA, Parker GG, Qiao XJ, Ren HB, Reynolds G, Sang WG, Shen GC, Su ZY, Sui XH, Sun IF, Tian SY, Wang B, Wang XH, Wang XG, Wang YS, Weiblen GD, Wen SJ, Xi NX, Xiang WS, Xu H, Xu K, Ye WH, Zhang BW, Zhang JX, Zhang XT, Zhang YM, Zhu K, Zimmerman J, Storch D, Baltzer JL, Anderson-Teixeira KJ, Mittelbach GG, He FL (2019) Direct and indirect effects of climate on richness drive the latitudinal diversity gradient in forest trees. *Ecology Letters*, 22, 245–255.
- 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.
- Cornelissen JHC, Lavorel S, Garnier E, Díaz S, Buchmann N, Gurvich DE, Reich PB, Steege H, Morgan HD, van der Heijden MGA, Pausas JG, Poorter H (2003) A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant

functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 51, 335–380.

- Cressie N (1990) The origins of Kriging. *Mathematical Geology*, 22, 239–252.
- Delecti Florae Reipublicae Popularis Sinicae Agendae Academiae Sinicae (1959–2004) *Flora Reipublicae Popularis Sinicae*. Science Press, Beijing. (in Chinese) [中国科学院中国植物志编辑委员会 (1959–2004) 中国植物志. 科学出版社, 北京.]
- Diggle PJ, Tawn JA, Moyeed RA (1998) Model-based geostatistics. *Journal of the Royal Statistical Society Series C: Applied Statistics*, 47, 299–350.
- 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.
- Gómez-Aparicio L, Valladares F, Zamora R (2006) Differential light responses of Mediterranean tree saplings: Linking eco-physiology with regeneration niche in four co-occurring species. *Tree Physiology*, 26, 947–958.
- Goslee SC, Urban DL (2007) The ecodist package for dissimilarity-based analysis of ecological data. *Journal of Statistical Software*, 22, 1–19.
- Gotelli NJ, Entsminger GL (2001) Swap and fill algorithms in null model analysis: Rethinking the knight's tour. *Oecologia*, 129, 281–291.
- Grubb PJ (1977) The maintenance of species-richness in plant communities: The importance of the regeneration niche. *Biological Reviews*, 52, 107–145.
- Hakkenberg CR, Song CH, Peet RK, White PS (2016) Forest structure as a predictor of tree species diversity in the North Carolina Piedmont. *Journal of Vegetation Science*, 27, 1151–1163.
- 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.
- Hu YH (2010) A Study on the Habitat Variation and Distribution Patterns of Tree Species in a 20-ha Forest Dynamics Plot at Bubeng, Xishuangbanna, SW China. PhD dissertation, Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Mengla. (in Chinese with English abstract) [胡跃华 (2010) 补蚌20公顷森林动态样地的生境分异与树种分布格局研究. 博士学位论文, 中国科学院西双版纳热带植物园, 勐腊.]
- Hubbell SP (2001) *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*. Princeton University Press, Princeton.
- Hubbell SP (2006) Neutral theory and the evolution of ecological equivalence. *Ecology*, 87, 1387–1398.
- Jaccard P (1912) The distribution of the flora in the alpine zone. *New Phytologist*, 11, 37–50.
- Jackson DA (1993) Stopping rules in principal components analysis: A comparison of heuristic and statistical approaches. *Ecology*, 74, 2204–2214.
- John R, Dalling JW, Harms KE, Yavitt JB, Stallard RF, Mirabello M, Hubbell SP, Valencia R, Navarrete H, Vallejo M (2007) Soil nutrients influence spatial distributions of tropical tree species. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 104, 864–869.
- Kraft NJB, Adler PB, Godoy O, James EC, Fuller S, Levine JM (2015) Community assembly, coexistence and the environmental filtering metaphor. *Functional Ecology*, 29, 592–599.
- Lande R (1996) Statistics and partitioning of species diversity, and similarity among multiple communities. *Oikos*, 76, 5–13.
- Lan GY, Hu YH, Cao M, Zhu H, Wang H, Zhou SH, Deng XB, Cui JY, Huang JG, Liu LY, Xu HL, Song JP, He YC (2008) Establishment of Xishuangbanna tropical forest dynamics plot: Species compositions and spatial distribution patterns. *Journal of Plant Ecology (Chinese Version)*, 32, 287–298. (in Chinese with English abstract) [兰国玉, 胡跃华, 曹敏, 朱华, 王洪, 周仕顺, 邓晓保, 崔景云, 黄建国, 刘林云, 许海龙, 宋军平, 何有才 (2008) 西双版纳热带森林动态监测样地——树种组成与空间分布格局. 植物生态学报, 32, 287–298.]
- 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.
- 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.]
- Lichstein JW (2007) Multiple regression on distance matrices: A multivariate spatial analysis tool. *Plant Ecology*, 188, 117–131.
- Liu YN, Tang ZY, Fang JY (2015) Contribution of environmental filtering and dispersal limitation to species turnover of temperate deciduous broad-leaved forests in China. *Applied Vegetation Science*, 18, 34–42.
- Mendiburu FD (2020) *agricolae: Statistical Procedures for Agricultural Research*. R package version 1.3-2. <https://CRAN.R-project.org/package=agricolae>. (accessed on 2019-12-15).
- Myers JA, Chase JM, Jiménez I, Jørgensen 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.
- 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, Blanchet FG, Friendly M, Kindt R, Legendre P, McGlinn D, Minchin PR, O'Hara RB, Simpson GL, Solymos P, Stevens MHH, Szoecs E, Wagner H (2019) *vegan: Community Ecology Package*. R package version 2.5-4. <https://cran.r-project.org/web/packages/vegan/>. (accessed on 2019-12-15)
- Page NV, Shanker K, Ward D (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.
- Pérez-Harguindeguy N, Díaz S, Garnier E, Lavorel S, Poorter H, Jaureguiberry P, Bret-Harte MS, Cornwell WK, Craine JM, Gurvich DE, Urcelay C, Veneklaas EJ, Reich PB, Poorter L, Wright IJ, Ray P, Enrico L, Pausas JG, de Vos AC, Buchmann N, Funes G, Quétier F, Hodgson JG, Thompson K, Morgan HD, ter Steege H, Sack L, Blonder B, Poschlod P, Vaieretti MV, Conti G, Staver AC, Aquino S, Cornelissen JHC (2013) New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 61, 167–234.
- Philipson CD, Saner P, Marthews TR, Nilus R, Reynolds G, Turnbull LA, Hector A (2012) Light-based regeneration niches: Evidence from 21 Dipterocarp species using size-specific RGRs. *Biotropica*, 44, 627–636.
- Qiao XJ, Li QX, Jiang QH, Lu JM, Franklin S, Tang ZY, Wang QG, Zhang JX, Lu ZJ, Bao DC, Guo YL, Liu HB, Xu YZ, Jiang MX (2015) Beta diversity determinants in Badagongshan, a subtropical forest in Central China. *Scientific Reports*, 5, 17043.
- Qian H, Ricklefs RE (2000) Large-scale processes and the Asian bias in species diversity of temperate plants. *Nature*, 407, 180–182.
- R Core Team (2018) *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/>. (accessed on 2019-12-15)
- Rao MD, Feng G, Zhang JL, Mi XC, Chen JH (2013) Effects of environmental filtering and dispersal limitation on species and phylogenetic β diversity in Gutianshan National Nature Reserve. *Chinese Science Bulletin*, 58, 44–52. (in Chinese with English abstract) [饶米德, 冯刚, 张金龙, 米湘成, 陈建华 (2013) 生境过滤和扩散限制作用对古田山森林物种和系统发育 β 多样性的影响. *科学通报*, 58, 44–52.]
- Siefert A, Ravenscroft C, Weiser MD, Swenson NG (2013) Functional β -diversity patterns reveal deterministic community assembly processes in eastern North American trees. *Global Ecology and Biogeography*, 22, 682–691.
- Song XF, Li JP, Hu XY (2009) Model selection criterion AIC and its application in ANOVA. *Journal of Northwest A & F University (Natural Science Edition)*, 37, 88–92. (in Chinese with English abstract) [宋喜芳, 李建平, 胡希远 (2009) 模型选择信息量准则AIC及其在方差分析中的应用. *西北农林科技大学学报(自然科学版)*, 37, 88–92.]
- Spasojevic MJ, Yablon EA, Oberle B, Myers JA (2014) Ontogenetic trait variation influences tree community assembly across environmental gradients. *Ecosphere*, 5, 1–20.
- State-owned Forest Farm and Tree Seedling Work Station of State Forestry Administration (2001) *Seeds of Woody Plants in China*. China Forestry Publishing House, Beijing. (in Chinese) [国家林业局国有林场和林木种苗工作总站 (2001) *中国木本植物种子*. 中国林业出版社, 北京.]
- Swenson NG, Enquist BJ, Thompson J, Zimmerman JK (2007) The influence of spatial and size scale on phylogenetic relatedness in tropical forest communities. *Ecology*, 88, 1770–1780.
- Swenson NG, Anglada-Cordero P, Barone JA (2011) Deterministic tropical tree community turnover: Evidence from patterns of functional β diversity along an elevational gradient. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 278, 877–884.
- Swenson NG, Erickson DL, Mi XC, Bourg NA, Forero-Montaña J, Ge XJ, Howe R, Lake JK, Liu XJ, Ma KP, Pei NC, Thompson J, Uriarte M, Wolf A, Wright SJ, Ye WH, Zhang JL, Zimmerman JK, Kress WJ (2012) Phylogenetic and functional α and β diversity in temperate and tropical tree communities. *Ecology*, 93, S112–S125.
- Swenson NG (2013) The assembly of tropical tree communities—The advances and shortcomings of phylogenetic and functional trait analyses. *Ecography*, 36, 264–276.
- Swenson NG (2014) *Functional and Phylogenetic Ecology in R*. Springer, New York.
- Swenson NG, Iida Y, Howe R, Wolf A, Umaña MN, Petprakob K, Turner BL, Ma KP (2017) Tree co-occurrence and transcriptomic response to drought. *Nature Communications*, 8, 1996.
- 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.
- Valladares F, Niinemets Ü (2008) Shade tolerance, a key plant feature of complex nature and consequences. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 39, 237–257.
- Vleminckx J, Salazar D, Fortunel C, Mesones I, Dávila N, Lokvam J, Beckley K, Baraloto C, Fine PV (2018) Divergent secondary metabolites and habitat filtering both contribute to tree species coexistence in the Peruvian Amazon. *Frontiers in Plant Science*, 9, 836.
- Wang JM, Chen C, Li JW, Feng YM, Lu Q (2019) Different ecological processes determined the α and β components of taxonomic, functional, and phylogenetic diversity for plant communities in dryland regions of Northwest Chi-

na. PeerJ, 6, e6220.

Wang JW, Hou MM, Huang LY, Zhang J, Zhou HC, Cheng YX (2016) Phylogenetic and functional beta diversity in a broadleaved Korean pine mixed forest in Changbai Mountains, Northeastern China. *Journal of Beijing Forestry University*, 38(10), 21–27. (in Chinese with English abstract) [王均伟, 侯嫚嫚, 黄利亚, 张君, 周海城, 程艳霞 (2016) 长白山阔叶红松林系统发育和功能性状beta多样性. *北京林业大学学报*, 38(10), 21–27.]

Wang XG, Wiegand T, Swenson NG, Wolf AT, Howe RW, Hao ZQ, Lin F, Ye J, Yuan ZQ (2015) Mechanisms underlying local functional and phylogenetic beta diversity in two temperate forests. *Ecology*, 96, 1062–1073.

Webster R, McBratney AB (1989) On the Akaike information criterion for choosing models for variograms of soil properties. *Journal of Soil Science*, 40, 493–496.

Whittaker RH (1960) Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California. *Ecological Monographs*, 30, 279–338.

Wu JJ (2016) Phylogenetic and Functional Neighbourhood Effect on the Survival and Growth of Woody Species in a Chinese Tropical Rain Forest. PhD dissertation, Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Mengla. (in Chinese with English abstract) [乌俊杰 (2016) 系统发育和功能维度的热带雨林树种个体生长和存活的邻体效应. 博士学位论文, 中国科学院西双版纳热带植物园, 勐腊.]

Xing DL, He FL (2018) Environmental filtering explains a U-shape latitudinal pattern in regional β -diversity for eastern North American trees. *Ecology Letters*, 22, 284–291.

Yang JY, Liu XJ, Yang XJ (2015) Forest canopy structure,

light environment and their effects on the vegetation pattern and growth of understory in forests. *Journal of Science of Teachers' College and University*, 35(7), 57–62. (in Chinese with English abstract) [杨建宇, 刘晓娟, 杨晓杰 (2015) 森林冠层结构与光环境及其对林下植被生长和格局的影响. *高师理科学刊*, 35(7), 57–62.]

Yang J, Swenson NG, Zhang GC, Ci XQ, Cao M, Sha LQ, Li J, Ferry Slik JW, Lin LX (2015) Local-scale partitioning of functional and phylogenetic beta diversity in a tropical tree assemblage. *Scientific Reports*, 5, 12731.

Yang J, Cao M, Swenson NG (2018) Why functional traits do not predict tree demographic rates. *Trends in Ecology & Evolution*, 33, 326–336.

Zambrano J, Iida Y, Howe R, Lin LX, Umana MN, Wolf A, Worthy SJ, Swenson NG (2017) Neighborhood defence gene similarity effects on tree performance: A community transcriptomic approach. *Journal of Ecology*, 105, 616–626.

Zhang J, Hu JB, Lian JY, Fan ZJ, Ouyang XJ, Ye WH (2016) Seeing the forest from drones: Testing the potential of light-weight drones as a tool for long-term forest monitoring. *Biological Conservation*, 198, 60–69.

Zhao XQ, Guo QH, Su YJ, Xue BL (2016) Improved progressive TIN densification filtering algorithm for airborne LiDAR data in forested areas. *ISPRS Journal of Photogrammetry and Remote Sensing*, 117, 79–91.

Zhu H, Cao M, Hu HB (2006) Geological history, flora, and vegetation of Xishuangbanna, Southern Yunnan, China. *Biotropica*, 38, 310–317.

(责任编辑: 唐志尧 责任编辑: 黄祥忠)

附录 Supplementary Material

附录1 西双版纳热带季节雨林20 ha动态样地不同取样尺度关键林冠结构参数的筛选: 基于单个林冠结构参数与平均最近邻体性状距离的模型比较

Appendix 1 Selection of key canopy structure parameter at each of the three sampling scales in the 20 ha forest dynamics plot in the Xishuangbanna tropical seasonal rainforest: Model comparison based on single canopy structure parameter and mean nearest neighbor trait distance

<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2020092-1.pdf>

附录2 不同取样尺度样方的两个关键林冠结构参数的频度分布

Appendix 2 The frequency distribution of two key canopy structure parameters at each of the three sampling scales

<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2020092-2.pdf>

附录3 西双版纳20 ha热带季节雨林动态样地11个木本植物功能性状在前3个主成分的载荷

Appendix 3 The loading of 11 functional traits of woody plants on the first three principal components in the 20 ha forest dynamics plot in the Xishuangbanna tropical seasonal rainforest

<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2020092-3.pdf>

附录4 西双版纳20 ha热带季节雨林动态样地不同取样尺度环境变量在前4个主成分中的载荷

Appendix 4 The loading of environmental variables on the first four principal components at each of the three sampling scales in the 20 ha forest dynamics plot in the Xishuangbanna tropical seasonal rainforest

<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2020092-4.pdf>

附录5 西双版纳热带季节雨林20 ha动态样地不同取样尺度上单纯的林冠结构差异、单纯的环境距离和单纯的空间距离对所有木本植物($DBH \geq 1$ cm)的功能性状 β 多样性的解释率

Appendix 5 The proportion of variation explained by pure canopy structure difference, pure environmental distance and pure spatial distance at each of three sampling scales for all woody plant individuals ($DBH \geq 1$ cm) for functional β diversity in the 20 ha forest dynamics plot in the Xishuangbanna tropical seasonal rainforest

<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2020092-5.pdf>

附录6 西双版纳热带季节雨林20 ha动态样地不同取样尺度林冠结构差异、环境距离和空间距离对所有木本植物个体($DBH \geq 1$ cm)功能性状 β 多样性的解释率

Appendix 6 The variation explained by canopy structure difference, environmental distance and spatial distance at each of three sampling scales for all woody plant individuals ($DBH \geq 1$ cm) on functional β diversity in the 20 ha forest dynamics plot in the Xishuangbanna tropical seasonal rainforest

<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2020092-6.pdf>

附录7 西双版纳热带季节雨林20 ha动态样地不同取样尺度林冠结构差异、环境距离和空间距离和对较小木本植物个体($1\text{ cm} \leq DBH \leq 5\text{ cm}$)功能性状 β 多样性的解释率

Appendix 7 The variation explained by canopy structure difference, environmental distance and spatial distance at each of the three sampling sizes for woody plant individuals with $1\text{ cm} \leq DBH \leq 5\text{ cm}$ on functional β diversity in the 20 ha forest dynamics plot in the Xishuangbanna tropical seasonal rainforest

<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2020092-7.pdf>

附录8 西双版纳热带季节雨林20 ha动态样地不同取样尺度林冠结构差异、环境距离和空间距离对所有木本植物个体($DBH \geq 1$ cm)单个功能性状的 β 多样性的解释率

Appendix 8 The variation explained by canopy structure difference, environmental distance and spatial distance at each of three sampling sizes for all woody plant individuals with $DBH \geq 1$ cm on functional β diversity based on each of 11 functional trait in the 20 ha forest dynamics plot in the Xishuangbanna tropical seasonal rainforest

<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2020092-8.pdf>

附录9 西双版纳热带季节雨林20 ha动态样地不同取样尺度单纯的林冠结构差异、单纯的环境距离和空间距离对所有木本植物个体物种 β 多样性的解释率

Appendix 9 The variation explained by pure canopy structure difference, pure environmental distance and spatial distance at each of the three sampling scales for all woody plant individuals ($DBH \geq 1$ cm) on species β diversity in the 20 ha forest dynamics plot in the Xishuangbanna tropical seasonal rainforest

<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2020092-9.pdf>

周昌艳, 王彬, 邓云, 乌俊杰, 曹敏, 林露湘 (2020) 林冠结构是局域尺度木本植物功能性状 beta 多样性形成的重要驱动力. 生物多样性, 28, 1546–1557. <http://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2020092>

附录1 西双版纳热带季节雨林20 ha动态样地不同取样尺度关键林冠结构参数的筛选：基于单个林冠结构参数与平均最近邻体性状距离的模型比较

Appendix 1 Selection of key canopy structure parameter at each of the three sampling scales in the 20 ha forest dynamics plot in the Xishuangbanna tropical seasonal rainforest: Model comparison based on single canopy structure parameter and mean nearest neighbor trait distance

模型 Model	AIC		
	20 m × 20 m	50 m × 50 m	100 m × 100 m
$D_{nn} \sim SA$	438,401.3	1,844.294	-465.1344
$D_{nn} \sim BA$	447,489.3	1,974.073	-453.3296
$D_{nn} \sim TSV$	445,808.3	1,954.000	-452.5474
$D_{nn} \sim cvHT$	444,466.6	1,697.213	-497.2618
$D_{nn} \sim VDR$	446,196.7	1,860.165	-469.1504
$D_{nn} \sim CRR$	446,162.9	1,944.851	-458.0247
$D_{nn} \sim sdHT$	436,912.6	1,216.353	-524.7166
$D_{nn} \sim 95\%HT$	440,049.7	1,455.181	-479.3074
$D_{nn} \sim maxHT$	435,637.7	1,302.144	-523.3561
$D_{nn} \sim meanHT$	447,003.0	1,938.013	-455.9664

AIC: 赤池信息准则; D_{nn} : 多度加权的平均最近邻体性状距离; SA: 茎干多度; BA: 胸高断面积; TSV: 树木大小变异; cvHT: 林冠高度的变异系数; VDR: 垂直分配率; CRR: 冠层起伏率; sdHT: 林冠高度标准差; 95%HT: 林冠高度 95%分位值; maxHT: 最大林冠高度; meanHT: 平均林冠高度。粗体表示各取样尺度最小的两个 AIC 值。

茎干多度、胸高断面积和树木大小变异来源于 2012 年版纳大样地的所有木本植物清查数据，茎干多度是样方中所有个体主干和分枝数量的总和；胸高断面积指的是样方中所有个体主干和分枝胸高断面积的总和；树木大小变异是样方内所有个体主干和分枝胸径的标准差与平均胸径的比值。

胸高断面积计算公式如下：

$$BA = \sum_{i=1}^N \frac{\pi \times DBH_i^2}{4} \quad (1)$$

式中，N 表示目标样方中所有个体主干和分枝的数量， DBH_i 表示样方中个体 i 的胸径。

而林冠高度的标准差、林冠高度的 95%分位值、林冠高度的变异系数、最大林冠高度、平均林冠高度、林冠垂直分配率和冠层起伏率来源于无人机获取的版纳大样地高密度激光雷达点云数据。

林冠高度垂直分配率的计算公式如下(Goetz et al, 2007):

$$VDR = (HT_{max} - HT_{med}) / HT_{max} \quad (2)$$

式中， HT_{med} 和 HT_{max} 分别代表每个样方中林冠高度的最大值和中位数。

冠层起伏率的计算公式如下(Parker & Russ, 2004; Chirici et al, 2016):

$$CRR = \frac{HT_{mean} - HT_{min}}{HT_{max} - HT_{min}} \quad (3)$$

式中， HT_{mean} 、 HT_{max} 和 HT_{min} 分别代表每个样方中林冠高度的平均值、最大值和最小值。

参考文献

- Chirici G, McRoberts RE, Fattorini L, Mura M, Marchetti M (2016) Comparing echo-based and canopy height model-based metrics for enhancing estimation of forest aboveground biomass in a model-assisted framework. Remote Sensing of Environment, 174, 1–9.
- Goetz S, Steinberg D, Dubayah R, Blair B (2007) Laser remote sensing of canopy habitat heterogeneity as a predictor of bird species richness in an eastern temperate forest, USA. Remote Sensing of Environment, 108, 254–263.
- Parker GG, Russ ME (2004) The canopy surface and stand development: Assessing forest canopy structure and complexity with near-surface altimetry. Forest Ecology and Management, 189, 307–315.

周昌艳, 王彬, 邓云, 乌俊杰, 曹敏, 林露湘 (2020) 林冠结构是局域尺度木本植物功能性状 beta 多样性形成的重要驱动力. 生物多样性, 28, 1546–1557. <http://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2020092>

20 m × 20 m

50 m × 50 m

100 m × 100 m

附录2 不同取样尺度样方的两个关键林冠结构参数的频度分布

Appendix 2 The frequency distribution of two key canopy structure parameters at each of the three sampling scales

周昌艳, 王彬, 邓云, 乌俊杰, 曹敏, 林露湘 (2020) 林冠结构是局域尺度木本植物功能性状 beta 多样性形成的重要驱动力. 生物多样性, 28, 1546–1557. <http://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2020092>

附录3 西双版纳20 ha热带季节雨林动态样地11个木本植物功能性状在前3个主成分的载荷
Appendix 3 The loading of 11 functional traits of woody plants on the first three principal components in the 20 ha forest dynamics plot in the Xishuangbanna tropical seasonal rainforest

功能性状 Functional traits	第一主成分 PCA1	第二主成分 PCA2	第三主成分 PCA3
叶面积 Leaf area	-0.008	-0.553	0.181
种子重量 Seed mass	0.273	0.174	0.267
叶片厚度 Leaf thickness	0.228	-0.488	-0.175
木质密度 Wood density	0.237	0.442	-0.159
最大高度 Maximum height	0.305	-0.156	0.509
比叶面积 Specific leaf area	-0.411	0.297	0.034
叶片碳含量 Leaf carbon content	0.210	0.119	0.524
叶片氮含量 Leaf nitrogen content	-0.360	0.164	0.354
叶片磷含量 Leaf phosphorus content	-0.349	-0.089	0.386
叶片钾含量 Leaf potassium content	-0.334	-0.105	0.110
叶干物质含量 Leaf dry matter content	0.385	0.240	0.139
方差解释率 Explained variance proportion	0.374	0.176	0.105
累积解释率 Cumulative proportion	0.374	0.551	0.656

周昌艳, 王彬, 邓云, 乌俊杰, 曹敏, 林露湘 (2020) 林冠结构是局域尺度木本植物功能性状 beta 多样性形成的重要驱动力. 生物多样性, 28, 1546–1557. <http://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2020092>

附录4 西双版纳20 ha热带季节雨林动态样地不同取样尺度环境变量在前4个主成分中的载荷

Appendix 4 The loading of environmental variables on the first four principal components at each of the three sampling scales in the 20 ha forest dynamics plot in the Xishuangbanna tropical seasonal rainforest

环境变量 Environmental variables	20 m × 20 m				50 m × 50 m				100 m × 100 m			
	PCA 1	PCA 2	PCA 3	PCA 4	PCA 1	PCA 2	PCA 3	PCA 4	PCA 1	PCA 2	PCA 3	PCA 4
全碳含量 Total carbon content	-0.204	0.473	0.109	-0.010	-0.133	0.517	0.034	-0.043	-0.082	0.502	0.142	0.084
全氮含量 Total nitrogen content	-0.313	0.374	0.067	0.104	-0.281	0.392	0.057	0.095	-0.318	0.335	0.082	0.084
全磷含量 Total phosphorus content	-0.425	-0.111	-0.025	0.097	-0.402	-0.041	0.055	0.126	-0.412	-0.035	0.074	-0.013
全钾含量 Total potassium content	-0.163	0.035	-0.577	0.403	-0.180	0.033	-0.546	0.181	-0.229	0.127	-0.327	-0.242
有效氮含量 Available nitrogen content	-0.301	0.375	0.149	0.075	-0.269	0.402	0.128	0.100	-0.290	0.338	0.189	0.040
有效磷含量 Available phosphorus content	-0.381	-0.115	0.282	-0.089	-0.361	-0.045	0.366	-0.078	-0.355	-0.076	0.244	0.157
有效钾含量 Available potassium content	-0.347	-0.124	-0.050	0.048	-0.369	-0.075	-0.019	0.060	-0.380	-0.093	-0.071	0.049
土壤容重 Bulk density	0.054	-0.486	0.104	0.098	0.000	-0.466	0.276	0.272	-0.055	-0.414	0.315	0.027
pH 值	-0.375	-0.258	0.092	-0.056	-0.376	-0.185	0.176	-0.028	-0.368	-0.168	0.171	-0.148
海拔 Elevation	0.283	0.228	0.383	0.060	0.291	0.221	0.393	0.144	0.248	0.215	0.389	0.292
凹凸度 Convexity	0.252	0.287	-0.239	0.126	0.280	0.278	-0.179	0.013	0.200	0.370	-0.288	0.006
坡度 Slope	0.090	-0.089	0.518	0.443	0.224	0.118	0.366	0.582	0.150	0.156	0.499	0.109
坡向余弦值 Con(aspect)	0.035	-0.067	0.009	0.755	-0.043	-0.093	-0.332	0.640	0.021	-0.251	-0.182	0.768
坡向正弦值 Sin(aspect)	-0.031	-0.055	-0.234	-0.048	0.121	-0.078	0.074	-0.277	-0.231	0.140	-0.341	0.435
方差解释率 Explained variance proportion	0.331	0.220	0.096	0.073	0.378	0.210	0.102	0.075	0.403	0.221	0.159	0.073
累积解释率 Cumulative proportion	0.331	0.551	0.647	0.721	0.378	0.588	0.690	0.766	0.403	0.624	0.783	0.856

根据 Kaiser-Guttman 准则, 选取前 4 个主成分作为综合的环境变量。

According to the Kaiser-Guttman criterion, the first four principal components are selected as the comprehensive environment variable.

周昌艳, 王彬, 邓云, 乌俊杰, 曹敏, 林露湘 (2020) 林冠结构是局域尺度木本植物功能性状 beta 多样性形成的重要驱动力. 生物多样性, 28, 1546–1557. <http://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2020092>

附录5 西双版纳热带季节雨林20 ha动态样地不同取样尺度上单纯的林冠结构差异、单纯的环境距离和单纯的空间距离对所有木本植物(DBH ≥ 1 cm)的功能性状beta多样性的解释率

Appendix 5 The proportion of variation explained by pure canopy structure difference, pure environmental distance and pure spatial distance at each of three sampling scales for all woody plant individuals (DBH ≥ 1 cm) for functional beta diversity in the 20 ha forest dynamics plot in the Xishuangbanna tropical seasonal rainforest

周昌艳, 王彬, 邓云, 乌俊杰, 曹敏, 林露湘 (2020) 林冠结构是局域尺度木本植物功能性状 beta 多样性形成的重要驱动力. 生物多样性, 28, 1546–1557. <http://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2020092>

附录6 西双版纳热带季节雨林20 ha动态样地不同取样尺度林冠结构差异、环境距离和空间距离对所有木本植物个体(DBH ≥ 1 cm)功能性状beta多样性的解释率

Appendix 6 The variation explained by canopy structure difference, environmental distance and spatial distance at each of three sampling scales for all woody plant individuals (DBH ≥ 1 cm) on functional beta diversity in the 20 ha forest dynamics plot in the Xishuangbanna tropical seasonal rainforest

周昌艳, 王彬, 邓云, 乌俊杰, 曹敏, 林露湘 (2020) 林冠结构是局域尺度木本植物功能性状 beta 多样性形成的重要驱动力. 生物多样性, 28, 1546–1557. <http://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2020092>

附录7 西双版纳热带季节雨林20 ha动态样地不同取样尺度林冠结构差异、环境距离和空间距离和对较小木本植物个体(1 cm ≤ DBH ≤ 5 cm)功能性状beta多样性的解释率

Appendix 7 The variation explained by canopy structure difference, environmental distance and spatial distance at each of the three sampling sizes for woody plant individuals with 1 cm ≤ DBH ≤ 5 cm on functional beta diversity in the 20 ha forest dynamics plot in the Xishuangbanna tropical seasonal rainforest

周昌艳, 王彬, 邓云, 乌俊杰, 曹敏, 林露湘 (2020) 林冠结构是局域尺度木本植物功能性状 beta 多样性形成的重要驱动力. 生物多样性, 28, 1546–1557. <http://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2020092>

最大高度 Maximum height

木质密度 Wood density

叶面积 Leaf area

叶干物质含量 Leaf dry matter content

周昌艳, 王彬, 邓云, 乌俊杰, 曹敏, 林露湘 (2020) 林冠结构是局域尺度木本植物功能性状 beta 多样性形成的重要驱动力. 生物多样性, 28, 1546–1557. <http://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2020092>

叶片厚度 Leaf thickness

种子重量 Seed mass

比叶面积 Specific leaf area

叶片碳含量 Leaf carbon content

周昌艳, 王彬, 邓云, 乌俊杰, 曹敏, 林露湘 (2020) 林冠结构是局域尺度木本植物功能性状 beta 多样性形成的重要驱动力. 生物多样性, 28, 1546–1557. <http://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2020092>

叶片氮含量 Leaf nitrogen content

叶片磷含量 Leaf phosphorus content

叶片钾含量 Leaf potassium content

附录8 西双版纳热带季节雨林20 ha动态样地不同取样尺度林冠结构差异、环境距离和空间距离对所有木本植物个体(DBH ≥ 1 cm)单个功能性状的beta多样性的解释率

Appendix 8 The variation explained by canopy structure difference, environmental distance and spatial distance at each of three sampling sizes for all woody plant individuals with DBH ≥ 1 cm on functional beta diversity based on each of 11 functional trait in the 20 ha forest dynamics plot in the Xishuangbanna tropical seasonal rainforest

周昌艳, 王彬, 邓云, 乌俊杰, 曹敏, 林露湘 (2020) 林冠结构是局域尺度木本植物功能性状 β 多样性形成的重要驱动力. 生物多样性, 28, 1546–1557. <http://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2020092>

附录9 西双版纳热带季节雨林20 ha动态样地不同取样尺度单纯的林冠结构差异、单纯的环境距离和空间距离对所有木本植物个体物种 β 多样性的解释率

Appendix 9 The variation explained by pure canopy structure difference, pure environmental distance and spatial distance at each of the three sampling scales for all woody plant individuals ($\text{DBH} \geq 1 \text{ cm}$) on species β diversity in the 20 ha forest dynamics plot in the Xishuangbanna tropical seasonal rainforest