北京林业大学学报
JOURNAL OF BEIJING FORESTRY UNIVERSITY

九连山不同林层β多样性尺度效应及其影响因素

曾施绮 陈敏萱 张当胜 黄钦秀 王佳骏 张彤 张参参 卜文圣

Scale effect of temporal β-diversity and its influencing factors in different forest layers in Jiulian Mountain

Zeng Shiqi, Chen Minxuan, Zhang Dangsheng, Huang Qinxiu, Wang Jiajun, Zhang Tong, Zhang Cancan, Bu Wensheng

引用本文:
曾施绮, 陈敏萱, 张当胜, 黄钦秀, 王佳骏, 张彤, 张参参, 卜文圣. 九连山不同林层β多样性尺度效应及其影响因素[J]. 北京林业大学学报, 2026, 48(4):103–115. doi: 10.12171/j.1000–1522.20250019
Zeng Shiqi, Chen Minxuan, Zhang Dangsheng, Huang Qinxiu, Wang Jiajun, Zhang Tong, Zhang Cancan, Bu Wensheng. Scale effect of temporal β–diversity and its influencing factors in different forest layers in Jiulian Mountain[J]. Journal of Beijing Forestry University, 2026, 48(4):103–115. doi: 10.12171/j.1000–1522.20250019

在线阅读 View online: https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20250019

您可能感兴趣的其他文章

Articles you may be interested in

长白山阔叶红松林不同林层物种与结构多样性对群落生长的影响

Effects of species and structural diversity in different forest layers on community growth in broadleaved Korean pine forests in Changbai Mountain, northeastern China

北京林业大学学报, 2025, 47(8): 64–76. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20240368

海南热带天然林木本植物多样性对地上生物量的影响及其尺度效应

Effects of woody plant diversity on aboveground biomass and its scale dependence in tropical natural forest in Hainan Island of southern China

北京林业大学学报, 2024, 46(12): 1–10. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20240237

庐山常绿阔叶林不同生长阶段林木空间结构特征及其评价

Spatial structure characteristics and its evaluation of evergreen broadleaved forest at different growth stages in Lushan Mountain, Jiangxi Province of eastern China

北京林业大学学报, 2022, 44(12): 32–40. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20210450

福建省牛姆林常绿阔叶林木本植物组成与结构特征

Composition and structural characteristics of evergreen broadleaved forest in Niumulin, Fujian Province of eastern China

北京林业大学学报, 2024, 46(12): 11–20. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20230240

晋西黄土区典型人工林与天然林林下植被物种多样性差异及其影响因素

Differences and influencing factors of understory vegetation species diversity between typical plantations and natural forests in the loess area of western Shanxi Province, northern China

北京林业大学学报, 2025, 47(4): 103–116. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20240228

小陇山林区不同类型锐齿槲栎次生林乔木层多样性与碳储量研究

Arboreal layer diversity and carbon storage in secondary forests of *Quercus aliena* var. *acuteserrata* across different types in Xiaolongshan Mountain forest area, Gansu Province of northwestern China

北京林业大学学报, 2025, 47(9): 14–23. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20250096

DOI:10.12171/j.1000−1522.20250019

九连山不同林层 β 多样性尺度效应及其影响因素

曾施绮[1,2]　陈敏萱[1]　张当胜[1]　黄钦秀[1]　王佳骏[1]
张　彤[1]　张参参[1,2]　卜文圣[1,2,3]
（1. 江西农业大学林学院，江西 南昌 330045；2. 国家林业与草原局鄱阳湖流域森林生态系统保护与修复重点实验室，江西 南昌 330045；3. 江西九连山森林生态系统国家定位观测研究站，江西 南昌 330045）

摘要:【目的】南方雪灾后亚热带原始常绿阔叶林群落长期恢复动态研究相对匮乏。本研究旨在揭示雪灾干扰后，亚热带常绿阔叶林的时间 β 多样性特征、组分格局及其影响因素，为森林生态系统灾后恢复与管理提供科学依据。**【方法】**基于 2008 年雪灾后在江西省龙南市九连山建立的 4 hm^2 固定样地，于 2022 年对样地内的树种名称、胸径、树高等进行复查，分别计算不同林层（主林层、次林层和林下层）和空间尺度（20 m × 20 m 和 40 m × 40 m）在两次调查期间的时间 β 多样性及其物种周转和嵌套组分。结合样方地形数据和土壤理化性质数据，采用双因素方差分析（ANOVA）和基于混合效应的层次分割方法，解析非生物因素（地形因子、土壤物理因子和化学因子）对不同林层和尺度的时间 β 多样性的影响机制。**【结果】**（1）林层对所有 β 多样性指标均具有显著影响，尺度对物种周转和嵌套组分影响显著，二者交互作用仅对物种周转组分具有显著影响。在 20 m 和 40 m 尺度下，物种周转对所有林层的时间 β 多样性的贡献均占主导地位，嵌套组分贡献较小。在 20 m 尺度下，主林层、次林层和林下层的时间 β 多样性和物种周转组分依次升高，嵌套组分依次降低。（2）在地形因子中，海拔对 40 m 尺度主林层时间 β 多样性影响显著；在土壤物理因子中，土壤容重对 20 m 尺度下各林层时间 β 多样性影响显著；在土壤化学因子中，磷、钾对 20 m 尺度主林层时间 β 多样性影响显著。（3）在 20 m 尺度下，土壤化学因子对主林层时间 β 多样性的贡献较大，土壤物理因子对次林层的时间 β 多样性贡献较大；在 40 m 尺度下，地形因子对各林层时间 β 多样性和物种周转的贡献均高于 20 m 尺度；土壤物理因子在两个尺度下对林下层时间 β 多样性的贡献均较大。**【结论】**重大雪灾干扰后，九连山原始常绿阔叶林各林层群落的物种组成变化主要源于次林层和林下层在时间上的物种替换，而非物种嵌套过程。土壤化学和物理因子分别对小尺度主林层和次林层时间 β 多样性影响较大，地形因子对大尺度下植物群落时间 β 多样性的影响更显著，而土壤物理因子对林下层时间 β 多样性具有持续性的重要影响。本研究可为亚热带原始常绿阔叶林灾后恢复与生态系统管理提供科学依据。

关键词：时间 β 多样性；林层；尺度效应；原始常绿阔叶林；雪灾
中图分类号：S718.5　**文献标志码：**A　**文章编号：**1000−1522(2026)04−0103−13
引文格式：曾施绮，陈敏萱，张当胜，等. 九连山不同林层 β 多样性尺度效应及其影响因素［J］. 北京林业大学学报，2026，48(4)：103−115. Zeng Shiqi, Chen Minxuan, Zhang Dangsheng, et al. Scale effect of temporal β-diversity and its influencing factors in different forest layers in Jiulian Mountain［J］. Journal of Beijing Forestry University, 2026, 48(4): 103−115.

Scale effect of temporal β-diversity and its influencing factors in different forest layers in Jiulian Mountain

Zeng Shiqi[1,2]　Chen Minxuan[1]　Zhang Dangsheng[1]　Huang Qinxiu[1]　Wang Jiajun[1]
Zhang Tong[1]　Zhang Cancan[1,2]　Bu Wensheng[1,2,3]
(1. College of Forestry, Jiangxi Agricultural University, Nanchang 330045, Jiangxi, China;
2. Key Laboratory of National Forestry and Grassland Administration on Forest Ecosystem Protection and Restoration of Poyang Lake Watershed, Nanchang 330045, Jiangxi, China;
3. Jiulianshan National Observation and Research Station of Chinese Forest Ecosystem, Nanchang 330045, Jiangxi, China)

收稿日期: 2025−01−19　**修回日期:** 2026−01−26
基金项目: 国家自然科学基金项目 (32360382)，江西省教育厅项目（GJJ2500308）。
第一作者: 曾施绮。主要研究方向：群落结构和动态。Email：zsq12262024@163.com　地址：330045 江西省南昌市经济技术开发区志敏大道 1101 号江西农业大学林学院。
责任作者: 卜文圣，副研究员。主要研究方向：群落结构和动态。Email：bws2007@163.com　地址：同上。张参参，实验师。主要研究方向：植被恢复。Email：brightzcc@163.com　地址：同上。
本刊网址: https://j.bjfu.edu.cn；https://journal.bjfu.edu.cn

Abstract: [**Objective**] Long-term research on the impact of snow disasters in southern China on temporal β-diversity in subtropical primary evergreen broad-leaved forests remains limited. This study aimed to investigate the effects of snow disasters on the characteristics, compositional patterns, and underlying drivers of temporal β-diversity in subtropical evergreen broad-leaved forests, thereby providing a scientific basis for post-disaster forest recovery and ecosystem management. [**Method**] A 4-ha permanent plot was established in Jiulian Mountain, Longnan City, Jiangxi Province, following the 2008 snow disaster. A re-survey of tree species composition, diameter at breast height (DBH), and tree height was conducted in 2022. Temporal β-diversity (including species turnover and species nestedness components) was calculated for different forest layers (dominant, sub-dominant, and understory) and spatial scales (20 m × 20 m and 40 m × 40 m) between the two surveys. Combined with topographic data and soil physicochemical properties, two-way ANOVA and mixed-effects-based hierarchical partitioning were employed to analyze the mechanisms by which abiotic factors (topography, soil physical properties and soil chemical properties) influence temporal β-diversity across forest layers and spatial scales. [**Result**] (1) Forest layer significantly affected all β-diversity indices, while spatial scale significantly influenced both species turnover and nestedness components. Only the interaction between layer and scale significantly affected species turnover. At both 20 m and 40 m scales, species turnover dominated temporal β-diversity across all layers, with minimal contributions from nestedness. At the 20 m scale, temporal β-diversity and turnover increased sequentially from the dominant to the understory layer, whereas the nestedness component showed a successive decrease. (2) Among topographic factors, altitude significantly influenced the temporal β-diversity of the dominant layer at the 40 m scale. Among soil physical factors, bulk density significantly affected temporal β-diversity across all forest layers at the 20 m scale. Among soil chemical factors, phosphorus (P) and potassium (K) significantly impacted on the temporal β-diversity of the dominant layer at the 20 m scale. (3) At the 20 m scale, soil chemical factors contributed more to the temporal β-diversity of the dominant layer, while soil physical factors contributed more to that of the sub-dominant layer. At the 40 m scale, topographic factors contributed more to the temporal β-diversity and turnover across all layers compared to the 20 m scale. Soil physical factors significantly influenced the temporal β-diversity of the understory layer at both scales. [**Conclusion**] Following the severe snow disaster, temporal changes in species composition in Jiulian Mountain's primary evergreen broad-leaved forest were primarily driven by species turnover in the sub-dominant and understory layers, rather than by nestedness. Soil chemical and physical factors impacts respectively on the temporal β-diversity of the dominant and sub-dominant layers, respectively, while topographic factors played a more critical role at larger scales. Soil physical factors consistently impacted the temporal β-diversity of the understory layer. This study provides critical insights for post-disaster forest conservation and ecosystem management in subtropical primary evergreen broad-leaved forests.

Key words: temporal β-diversity; forest layer; scale; primary evergreen broad-leaved forest; snow disaster

β 多样性是群落生态学的核心研究内容，对于理解物种共存、群落构建机制以及生物多样性维持至关重要，它表征了物种在时间或空间尺度上的变化规律[1]。其中，在同一地点物种组成随时间发生的变化称为时间 β 多样性[2−3]。近年来，大量研究表明，即使在局域尺度的 α 多样性保持稳定、增加或减少的情况下，物种组成也可能持续发生变化[3−4]，因此时间 β 多样性可以作为生物多样性动态的关键互补性指标。时间 β 多样性揭示了同一地点物种组成随时间更替的速率与模式，能够更直观地反映生物多样性的时间动态[1]。通过量化时间 β 多样性，并将其与具体的生态问题及合适的空间尺度相结合，可更可靠地揭示群落动态规律，从而为森林保护实践提供科学依据[5]。

将时间 β 多样性分解为物种周转（turnover）与嵌套（nestedness）两个组分，有助于深入解析其内在机制。物种周转指物种被替代的过程，通常与环境变化或历史扩散限制有关；而物种嵌套反映了物种丰富度较低位点的物种组成是丰富度较高位点的子集[6]。这两个组分分别与不同的群落构建理论相关：生态位理论强调环境过滤对物种周转的作用，而中性理论则更多地与扩散限制相关的嵌套过程相联

系[7]。例如 Jiang 等[8]在中国亚热带森林中发现，环境过滤在较大尺度上主导了群落构建，驱动了物种周转的上升。这些生态学过程的相对重要性往往与研究尺度密切相关，环境过滤常在较大空间尺度上起主导作用，而竞争排斥等限制性作用则在较小尺度上更为显著[7, 9]。因此，有效区分 β 多样性中的周转和嵌套两个组分的贡献，对于准确解读多样性格局背后的驱动机制至关重要[10]。

在森林生态系统中，垂直分层是森林群落结构的基本特征之一。生态位分化塑造了垂直分层多样性特征，并促进了森林群落的物种共存[11−12]。已有研究表明，分层结构改变了林层内部的光照、温度和湿度等微环境，从而影响下层植物的种类、数量和分布[13]。这种垂直分层结构不仅受微环境驱动，其本身也通过凋落物输入、根系空间分异等途径反作用于土壤环境，形成了“林层–环境因子”的双向反馈。因此，探究群落动态必须将垂直分层这一核心结构特征纳入考量。

环境因素是驱动群落 β 多样性格局的重要外力。目前，关于土壤因素影响的研究多集中于土壤养分。例如，有研究发现土壤养分是长白山阔叶红松（*Pinus koraiensis*）林植物 β 多样性重要的驱动因子[14]；土壤理化性质（全钾、全氮和速效氮）会影响针阔混交林物种多样性[15]。相比之下，土壤物理因素（如容重、孔隙度）对植物 β 多样性的研究较少。然而，土壤孔隙网络结构调节着水、空气和生物的运移，直接影响根系发育和养分循环[16−17]，进而可能对群落 β 多样性产生重要影响。地形因素（如海拔、坡度、坡向等）通过塑造光照、小气候和土壤养分的空间异质性，影响植物生长、生存和分布[18]，从而驱动 β 多样性格局。例如，在长白山北坡，草本 β 多样性及其周转组分随海拔的升高而增大[19]，这与海拔梯度上的水热条件变化密切相关[20]。然而，这些环境因子如何通过影响物种周转与嵌套过程，进而驱动不同林层的时间 β 多样性，以及它们的相对重要性，仍是当前研究的知识空白。

2008 年，中国南方遭遇了历史上罕见的特大冰雪灾害。此次灾害对森林生态系统产生了严重的干扰，对树冠宽阔、四季常绿的亚热带常绿阔叶林可能造成严重的长期损伤[21−22]。主要表现为林木的物理性损伤、林分密度下降、群落结构改变。特别是大量冠层树木断梢形成了众多林隙，为喜光树种和林冠下层树种创造了生长空间[23]。尽管有研究表明，冰灾后大多数树种具有一定的自然恢复能力[24]，但关于灾后十余年间，从时间 β 多样性及其组分角度来解析群落构建过程的响应，以及不同尺度下不同林层在此过程中的分异规律，尚缺乏基于长期定位监测的系统证据。

本研究以位于中亚热带与南亚热带过渡地带的江西九连山国家级自然保护区的原始常绿阔叶林为研究对象。该区域保存有典型的原始阔叶林，生物多样性极为丰富。本研究利用 2008 年雪灾后建立的 4 hm^2 固定监测样地和 2022 年的复查数据，试图回答以下几个问题：（1）雪灾恢复期后，不同空间尺度下各林层时间 β 多样性及其周转与嵌套组分的格局与差异；（2）影响不同尺度、不同林层时间 β 多样性及其组分的关键土壤与地形驱动因子；（3）环境因素对不同尺度、不同林层时间 β 多样性及其组分格局的相对贡献。本研究旨在深化对干扰后森林群落恢复机制的理解，并为亚热带原始阔叶林的保护与生态系统管理提供科学依据。

1　研究区概况与研究方法

1.1　研究区域

研究区位于江西省龙南市九连山国家级自然保护区内（24°29′18″ ~ 24°38′55″N，114°22′50″ ~ 114°31′32″E）。保护区总面积约 13 411.6 hm^2，属中亚热带湿润季风气候，年平均气温 16.4 ℃，年降水量约 2 156 mm，年平均蒸发量约 790 mm。研究区属于中亚热带湿润常绿阔叶林与南亚热带季风常绿阔叶林的过渡地带，地带性植被为常绿阔叶林，生物多样性丰富。土壤类型以山地黄壤、山地黄红壤、山地红壤及山地草甸土为主。样地内优势树种主要有罗浮柿（*Diospyros morrisiana*）、米槠（*Castanopsis carlesii*）、细枝柃（*Eurya loquaiana*）、鸭公树（*Neolitsea chuii*）、罗浮锥（*Castanopsis faberi*）和黄丹木姜子（*Litsea elongata*）等[25]。

1.2　调查样方布设与植被调查

于 2008 年雪灾后，在九连山保护区内典型的亚热带常绿阔叶林区域，参照 ForestGEO 监测样地的建设标准，建立了 1 块 4 hm^2（200 m × 200 m）的永久固定样地（图 1）。利用全站仪将样地分为 100 个连续的 20 m × 20 m 样方（即 20 m 尺度），每个样方的 4 角用 PVC 管作标记[25]。在设置过程中，记录各样方块 4 角高程和地形因素。根据 Harms 等[26]以及 Valencia 等[27]的方法计算海拔；坡度是通过相邻点的高程差和水平距离估算平均坡度；根据 Yamakura 等[28]的方法计算凹凸度（表 1）。

为进一步分析更大空间尺度上的格局，后将整个 4 hm^2 样地划分为 25 个 40 m × 40 m（即 40 m 尺度）的连续样方，计算方法同上。对样地内所有 DBH ≥ 1 cm 的木本植物个体进行挂牌、调查和记录，调查

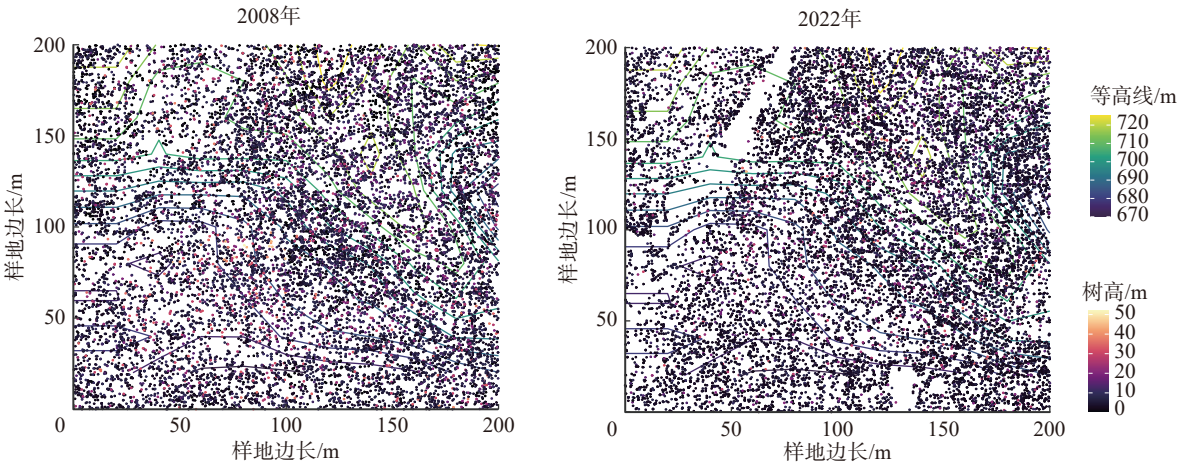


图 1 九连山 4 hm² 样地植物分布散点图

Fig. 1 Scatter plots of plants distribution in the 4 ha sample plot in Jiulian Mountain

内容包括树种名、胸径、树高、枝下高、冠幅、坐标、生存状态等。于 2022 年进行复查，并对原有和新增的 DBH ⩾1 cm 个体记录树种名称、胸径、树高、枝下高、冠幅、坐标、生活状况等。

1.3 土壤样品采集

在每个 20 m × 20 m 样方取 3 份重复样品，每个 40 m × 40 m 样方取 12 份重复样品。取样方法为：在每个 20 m × 20 m 样方内，采用土钻法获取 3 份 0 ~ 20 cm 深度的土壤样品，采样布局采用“固定中心 + 两方向随机”策略，即第 1 份样品位于样地中心点，第 2 份样品位于中心点东南西北 4 个方向中随机选取的一个方向、距离 2 m 处，第 3 份样品位于中心点东南西北某一方向、距离 5 m 处[29]。对所获取的土壤样品进行编号（如 Aa-1-20 m），并标注采样样方、采样深度和采样时间。

1.4 土壤样品测定

对所有采集的土壤样品进行系统的理化性质分析。测定指标包括土壤容重、含水量、最大持水量、田间持水量、非毛管孔隙度、毛管孔隙度、pH 值、有机碳（SOC）、全氮（TN）、全磷（TP）、全钾（TK）、速效磷（AP）、速效钾（AK）和碱解氮（表 1）。具体测定方法如下：土壤水分和物理性质采用环刀法；pH 值采用电位法（土壤与去离子水混合震荡后使用 pH 计测定）；SOC 采用重铬酸钾氧化−外加热法（即重铬酸钾氧化土壤有机碳−外部加热（180 ℃）−硫酸亚铁滴定）；TN 采用浓硫酸−催化剂消解后用苯酚− 次氯酸比色法测定；TP 采用钼锑抗比色法（经浓硫酸−催化剂消解后，使用钼锑抗比色法测定）；TK 采用氢氧化钠熔融−火焰光度法；AP 采用碳酸氢钠提取−钼锑抗显色剂比色法；AK 采用乙酸铵提取−火焰光度法；碱解氮采用碱解扩散法。所有测定指标均遵循国内通行的标准方法[30]。

表 1 九连山 4 hm² 样地环境变量描述性统计

Tab. 1 Descriptive statistics of environmental variables in the 4 ha sample plot of Jiulian Mountain

变量	范围	平均值	标准差
海拔/m	668.900 ~ 728.725	697.762	16.595
坡度/(°)	7.627 ~ 53.085	22.192	10.378
凹凸度/m	−9.109 ~ 10.763	0.181	3.455
土壤容重/(g·cm^{-3})	0.460 ~ 1.597	0.934	0.185
土壤含水量/%	0.075 ~ 0.659	0.346	0.094
最大持水量/%	0.257 ~ 1.314	0.675	0.186
田间持水量/%	0.178 ~ 1.101	0.553	0.150
土壤非毛管孔隙度/%	0.003 ~ 0.232	0.051	0.037
土壤毛管孔隙度/%	0.255 ~ 0.794	0.548	0.069
土壤全氮/(mg·g^{-1})	0.579 ~ 6.537	2.969	1.022
土壤全磷/(mg·g^{-1})	0.415 ~ 0.990	0.689	0.133
土壤全钾/(mg·g^{-1})	1.118 ~ 6.360	3.488	0.968
土壤pH值	3.800 ~ 5.880	4.391	0.324
土壤有机碳/(mg·g^{-1})	14.850 ~ 118.800	62.029	19.703
碱解氮/(μg·g^{-1})	79.800 ~ 509.461	335.892	79.645
速效钾/(μg·g^{-1})	3.000 ~ 186.000	63.033	36.184
速效磷/(μg·g^{-1})	0.350 ~ 14.200	4.553	2.607

1.5 数据统计与分析

本研究采用基于物种有无数据的 Sørensen 相异性指数来表征植物群落的时间 β 多样性，并利用“betapart”包[6, 31]将时间 β 多样性（β_{sor}）分解为物种周转组分（β_{sim}）与嵌套组分（β_{nes}）。分解公式[6]如下所示。

$$\beta_{sor} = (b+c)/(2a+b+c) \quad (1)$$

$$\beta_{sim} = \min(b, c)/(a+\min(b, c)) \quad (2)$$

$$\beta_{nes} = \beta_{sor} - \beta_{sim} \quad (3)$$

式中：a 为 2008 年和 2022 年两次调查中的共有物种数，b 和 c 分别为 2008 年和 2022 年两次调查中的独有物种数。

为探究不同林层时间 β 多样性的尺度效应，首先依据树高（h）将群落划分为 3 个垂直林分：林下层（0.5 m≤h<4 m）、次林层（4 m≤h<9 m）、主林层（h≥9 m）[32]。然后，分别计算 20 m 和 40 m 两个尺度下各林层的时间 β 多样性及其组分。采用双因素方差分析（因子为林层和尺度）检验各指标差异的显著性，并利用 LSD 法进行事后多重比较[33]。上述分析在 R4.3.3 软件中完成，主要使用 betapart、vegan、agricolae 等程序包[6, 31]，柱状图绘制采用 Origin2024 完成。

为解析环境因子对各林层时间 β 多样性及其组分的影响，采用基于混合效应模型的层次分割分析[34–35]。以各林层（主林层、次林层和林下层）的时间 β 多样性、周转组分以及嵌套组分为因变量，以地形因子（如海拔、坡度和凹凸度）和土壤理化性质（分为物理和化学两组）作为固定效应，以样方空间位置作为随机效应，构建线性混合模型。在对所有数据标准化处理后，通过层次分割量化每个固定因子对因变量变异的独立解释贡献率。同时，估算模型的边际决定系数（R_m^2，仅固定效应解释的方差）和条件决定系数（R_c^2，固定与随机效应共同解释的方差）[36]。分析在 R4.3.3 软件中的 lme4、vegan、lmerTest、glmm.hp 包完成。

2　结果与分析

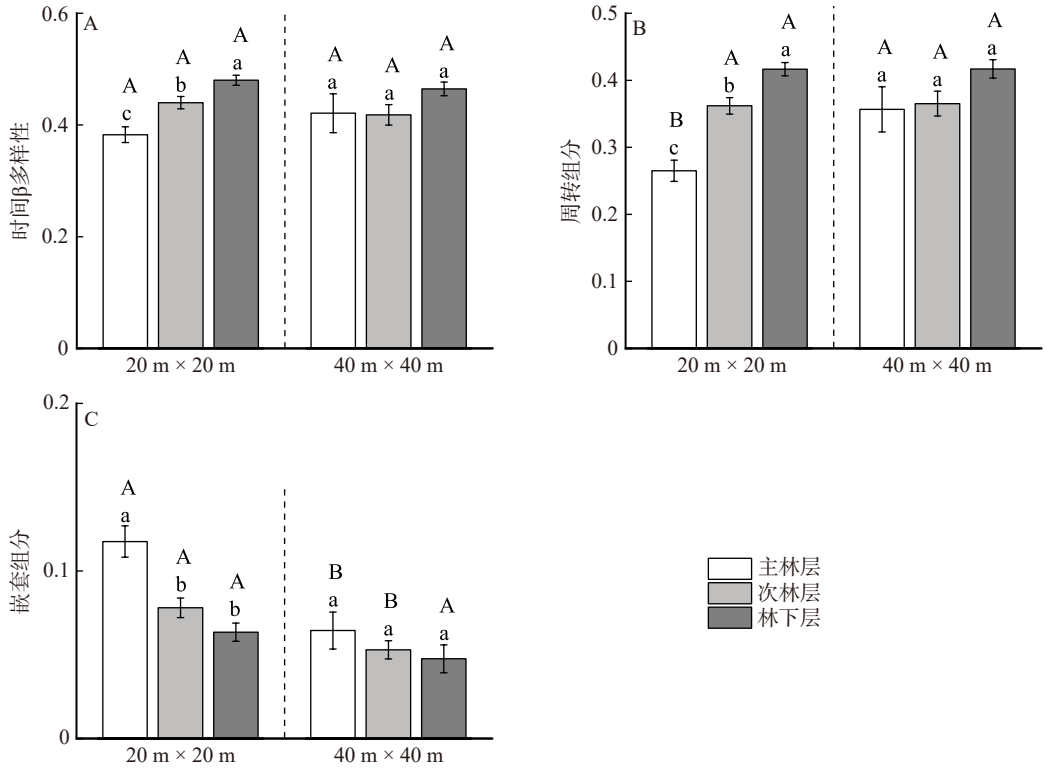
2.1　不同林层时间 β 多样性的尺度效应

双因素方差分析（ANOVA）结果表明（表 2），林层对时间 β 多样性及其组分（周转和嵌套）均具有显著影响（P < 0.05），尺度对周转组分和嵌套组分亦有显著影响（P < 0.05），而林层与尺度的交互作用仅对周转组分具有显著影响（P < 0.05）。如图 2 所示，在

表 2　林层和尺度对时间 β 多样性及组分的影响

Tab. 2　Effects of forest layer and scale on temporal β-diversity and its components

项目	因素	F值	P值
时间β多样性	林层	17.362	<0.05
	尺度	0.001	≥0.05
	林层 × 尺度	1.621	≥0.05
周转组分	林层	35.169	<0.05
	尺度	3.787	<0.05
	林层 × 尺度	3.362	<0.05
嵌套组分	林层	16.428	<0.05
	尺度	13.351	<0.05
	林层 × 尺度	1.702	≥0.05



不同大写字母表示不同尺度之间差异显著（P < 0.05），不同小写字母表示同一尺度下不同林层之间差异显著（P < 0.05）。

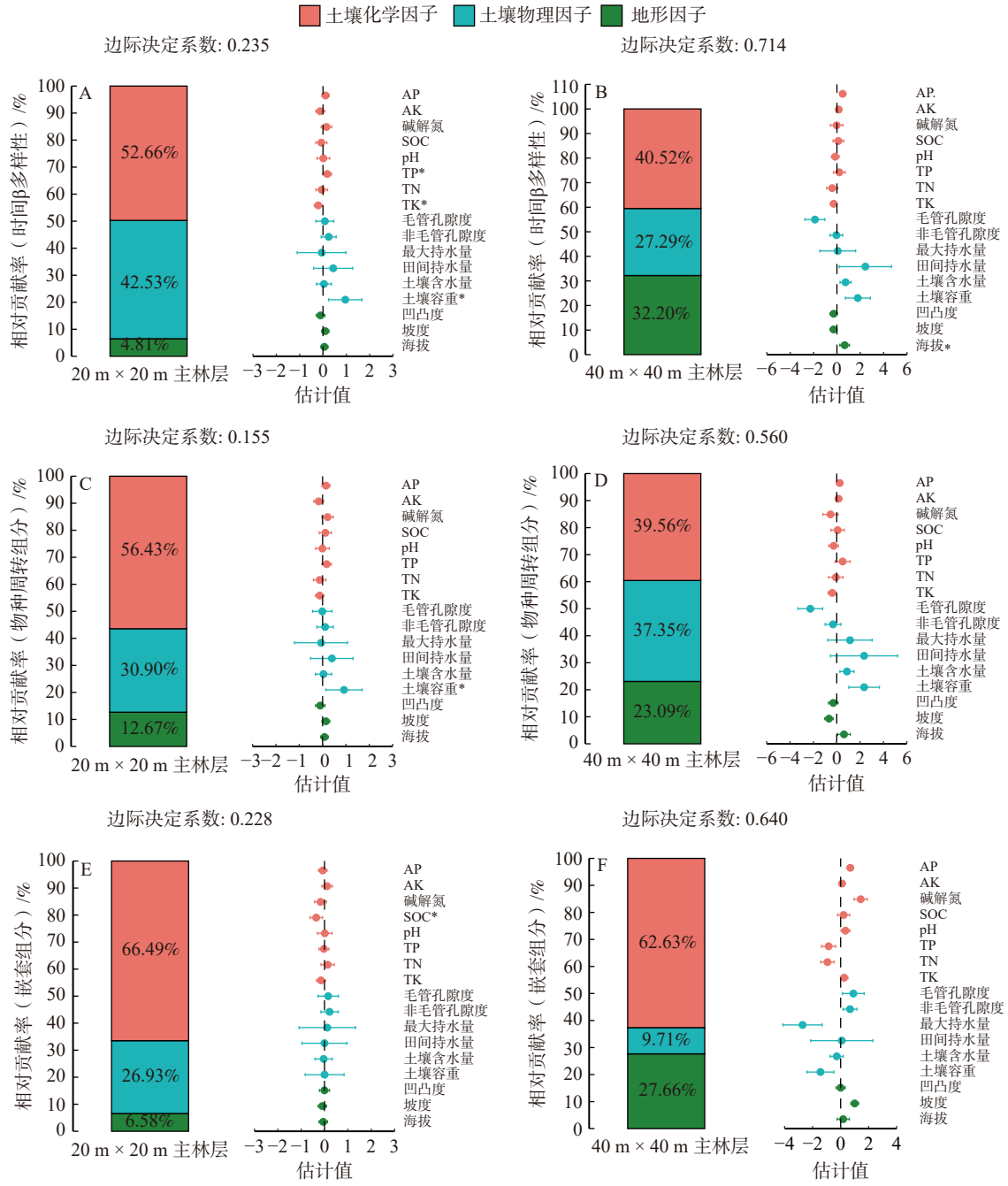
图 2　不同尺度下不同林层的时间 β 多样性及其组分差异

Fig. 2　The difference of temporal β-diversity and its components in different forest layers at different scales

两个尺度下，所有林层（主林层、次林层和林下层）的物种周转组分均高于嵌套组分，表明物种周转是驱动该森林群落时间 β 多样性变化的主导过程。随着林层自上而下（从主林层至林下层），物种周转组分呈递增趋势，而嵌套组分则呈递减趋势。具体而言，在 20 m 尺度下，林下层的时间 β 多样性和周转组分均显著高于次林层和主林层（图 2A、B），且主林层的嵌套组分显著大于次林层和林下层（图 2C）。此外，主林层的周转组分在 40 m 尺度下显著高于 20 m 尺度（图 2B），而主林层和次林层的嵌套组分在 20 m 尺度下显著大于 40 m 尺度（图 2C）。

2.2 不同尺度下环境因素对主林层时间 β 多样性的影响

环境因子对不同尺度下主林层时间 β 多样性及其组分的影响存在差异（图 3）。层次分割分析表明，土壤化学因子是驱动主林层时间 β 多样性及其组分（周转和嵌套）在 20 m 和 40 m 尺度上变化的主要环境因子。然而，环境因子的相对重要性存在显著的尺度效应，其中地形因子的影响力在 40 m 尺度上显著增强。具体来看，在 20 m 尺度下，土壤全磷（TP）



A、C、E 为环境因素对 20 m 尺度下主林层时间 β 多样性及其组分（周转和嵌套）的贡献率和估计值；B、D、F 为环境因素对 40 m 尺度下主林层时间 β 多样性及其组分的贡献率和估计值。*表示在 $P < 0.05$ 水平显著。

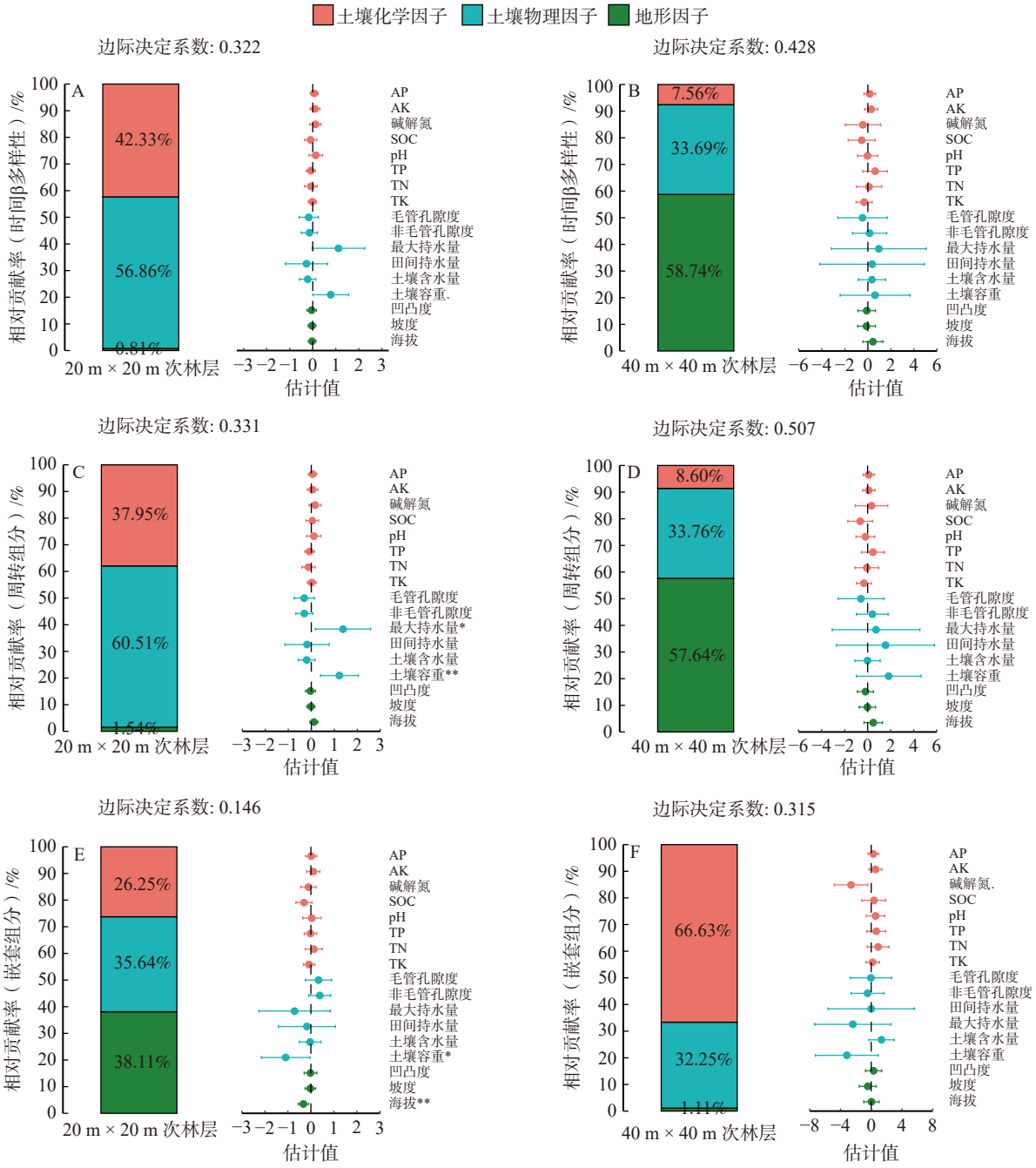
图 3 20 m 尺度和 40 m 尺度下环境因素对主林层时间 β 多样性及其组分的影响

Fig. 3 Effect of environmental factors to temporal β-diversity and its components in the dominant forest layer at 20 m and 40 m scales

与主林层时间 β 多样性呈显著正相关，土壤全钾（TK）则与其显著负相关（图 3A）；土壤容重与主林层时间 β 多样性及其周转组分均呈显著正相关（图 3A、C）；而土壤有机碳（SOC）对主林层嵌套组分呈显著负相关（图 3E）。在 40 m 尺度下，海拔与主林层时间 β 多样性呈显著正相关（图 3B），成为该尺度下的关键驱动因子。

2.3　不同尺度下环境因素对次林层时间 β 多样性的影响

环境因子对次林层时间 β 多样性及其组分的影响同样表现出明显的尺度依赖性（图 4）。在 20 m 尺度下，土壤物理因子是驱动次林层时间 β 多样性及周转组分变化的主要因素（图 4A、C）。其中，土壤容重和最大持水量对 20 m 尺度下次林层周转组分呈显著正相关（图 4C）。同时，地形因子（海拔）和土壤物理因子（土壤容重）共同驱动嵌套组分的变化，两者均与其呈显著负相关（图 4E）。在 40 m 尺度下，地形因子取代土壤物理因子，成为影响次林层时间 β 多样性及周转组分的主要因子（图 4B、D），而土壤化学因子则对次林层嵌套组分的贡献更为突出（图 4F）。



A、C、E 分别为环境因素对 20 m 尺度下次林层的时间 β 多样性及其组分（周转和嵌套）的贡献率和估计值；B、D、F 分别为环境因素对 40 m 尺度下次林层的时间 β 多样性及其组分的贡献率和估计值。**表示 $P < 0.01$ 水平上显著。下同。

图 4　20 m 和 40 m 尺度下环境因素对次林层时间 β 多样性及其组分的影响

Fig. 4　Effect of environmental factors to temporal β-diversity and its components in the sub-dominant forest layer at 20 m and 40 m scales

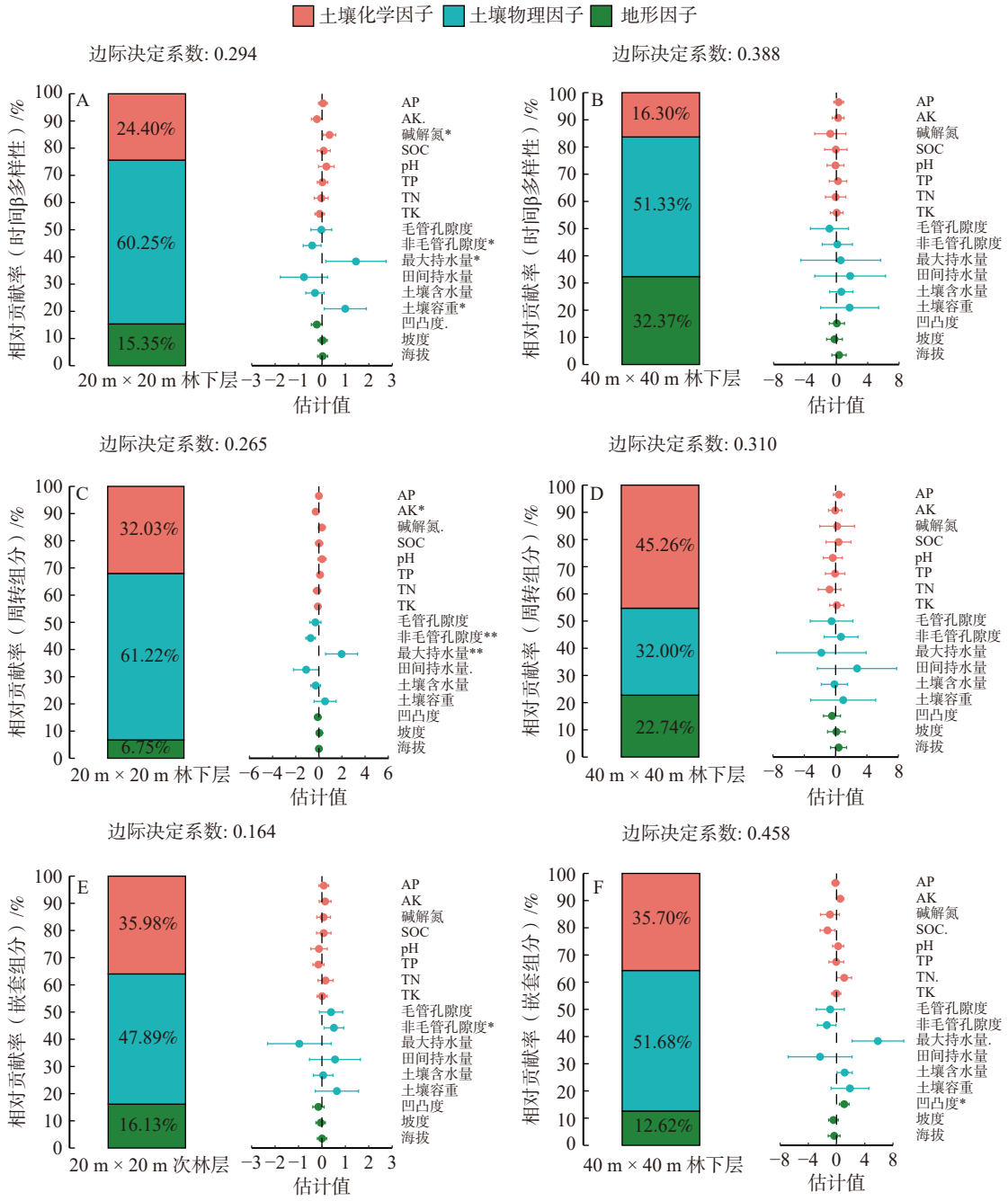
2.4 不同尺度下环境因素对林下层时间 β 多样性的影响

对于林下层，土壤物理因子在 20 m 和 40 m 尺度下均对其时间 β 多样性及其组分(周转和嵌套组分)有重要影响(图 5)。在 20 m 尺度下，土壤容重、最大持水量和碱解氮含量与时间 β 多样性呈显著正相关，而非毛管孔隙度与其呈显著负相关(图 5A)。最大持水量与周转组分有显著正相关，而非毛管孔隙度和速效钾(AK)与其呈显著负相关(图 5C)。非毛管孔隙度与嵌套组分呈显著正相关(图 5E)。在 40 m 尺度下，土壤化学因子对周转组分的影响更为突出(图 5D)，而凹凸度与嵌套组分呈显著正相关(图 5F)。

3 讨 论

3.1 不同林层时间 β 多样性的尺度效应

林层对时间 β 多样性、周转组分和嵌套组分均具有显著影响，表明在灾后 14 年的恢复过程中，森林垂直结构的完整性促进了时间 β 多样性的多模式分化。这种分化既包含以物种周转为主的替换型变



A、C、E 为环境因素分别对 20 m 尺度下林下层的时间 β 多样性及其组分的贡献率和估计值；B、D、F 为环境因素对 40 m 尺度下林下层的时间 β 多样性及其组分的贡献率和估计值。

图 5 20 m 和 40 m 尺度下环境因素对林下层时间 β 多样性及其组分的影响

Fig. 5 Effect of environmental factors to temporal β-diversity and its components in the understory layer at 20 m and 40 m scales

化，也包含以物种嵌套为主的丰富度波动型变化，体现了森林生态系统抵抗外界干扰、维持长期稳定性的复杂机制。尺度对周转和嵌套组分具有显著影响，且林层和尺度的交互作用显著影响周转组分，说明森林群落物种更替与嵌套模式的表达具有明确的尺度依赖性，同时反映了林层对群落动态的调控作用随观测尺度的变化而改变。

在 20 m 和 40 m 尺度下，所有林层的时间 β 多样性均以物种周转组分为主导，嵌套组分的贡献较小。这一结果表明，2008 年雪灾干扰后，九连山森林群落物种组成随时间的动态变化主要源于物种更替，而嵌套化过程对群落组成变化的贡献则相对有限。该发现与 Wang 等[37]在温带森林中的研究结论相似，共同验证了森林群落的 β 多样性构建以物种周转过程为主导的普遍性规律。从主林层到林下层，物种周转组分呈逐级递增趋势，而物种嵌套组分则表现出逐级递减的特征。这一垂直格局表明，在灾后恢复期，次林层与林下层物种更替进程更为活跃；相比之下，主林层的嵌套化过程对群落组成变化的贡献占比显著高于次林层与林下层。这可能归因于不同林层物种生物学特性及其干扰响应机制的分化：主林层由高大的乔木（$h \geqslant 9$ m）组成，此类树种生命周期长、抗干扰能力强，在 14 年的研究周期内被其他物种替代的概率相对较低，因此其群落组成变化更多表现为由物种丰富度差异驱动的嵌套化过程；而次林层与林下层的中小树木受雪灾直接冲击更大，且在恢复过程中，原处于林下层的树种不断向次林层乃至主林层生长填充空间，加之该类树种多为幼龄个体，具有更强的种间竞争与更替潜力，从而驱动了物种周转[38]。例如，小树在资源有限的环境中，随着时间的推移，可通过高竞争能力（如光竞争与垂直分层）或者资源分配策略，实现物种的替代[39−40]。在 20 m 尺度下，林下层的时间 β 多样性显著高于次林层和主林层，表明该尺度下林下层在 2008—2022 年的 14 年演替周期内，物种组成的时间动态变化幅度显著大于其他两个林层。这种变化可能是因为，首先乔木（尤其是主林层）恢复周期长，群落重组速度慢，存在“恢复滞后性”[41]；其次，林下层微生境（光照、温湿度、土壤）异质性高，且受上层结构调控强烈[42]，易导致不同样方在小尺度上经历差异化的演替路径（如先锋种定殖、竞争排斥、耐阴种入侵），从而增大了物种组成在时间维度上的分异[41]；此外，林下小树间强烈的竞争排斥作用也可能加剧物种周转[38]。

在 40 m 尺度下，主林层的物种周转组分高于 20 m 尺度，而 20 m 尺度下主林层和次林层的嵌套组分显著高于 40 m 尺度。这揭示了一种尺度转换效应：在小尺度下，局部微环境的细微变化即可驱动群落呈现嵌套式演变；而在大尺度下，宏观生态过程（如扩散限制、环境过滤）的主导作用增强，促使群落发生物种替换[43]。这与 Jiang 等[8]在戴云山的研究发现一致，即环境过滤在大尺度下驱动物种周转组分上升。

3.2　环境因素对时间 β 多样性的影响机制

就主林层而言，本研究发现，土壤化学因子是驱动主林层时间 β 多样性及其组分（周转和嵌套）在 20 m 和 40 m 尺度上变化的主要环境因子，而地形因子在 40 m 尺度上的影响力显著增强。这说明主林层时间 β 多样性变化更多受局部土壤异质性的驱动，而地形因子对大尺度下群落多样性变化的影响逐渐增强。例如，古田山样地研究显示，小尺度的群落相似性更易受局部环境的影响，但随尺度增大，海拔和凹凸度等地形因素对 β 多样性的解释力逐渐凸显[44]。具体而言，土壤全磷（TP）对 20 m 尺度下的主林层时间 β 多样性有显著正相关。南方酸性红壤区土壤 P 极易矿化，有效性富集程度低[45]，土壤中全磷质量分数在各土层变化复杂[46]；恢复过程中，土壤 P 动态变化与微生物群落相互作用[47]，间接调控主林层物种更新。土壤全钾（TK）对主林层时间 β 多样性有显著负相关，钾的长期富集可导致土壤养分均质化，抑制生态位分化；有研究发现，在高 TK 区域，因钾对氮、磷吸收的竞争抑制，导致群落内生态功能趋于相似，周转组分下降[48]。也可能与土壤和地形交互作用有关，有研究发现小尺度平坦区域土壤全钾的均匀分布可能与坡向或海拔的微小变化产生协同作用，导致局部生境过滤效应增强，从而抑制物种周转[49]。有机碳（SOC）对 20 m 尺度下主林层嵌套组分有显著负相关，与周转组分有正相关。可能原因是 SOC 分布的微异质性会通过微生物活动的差异（如真菌与细菌比例变化）形成局部养分热点与冷点，进而影响其嵌套组分。例如，在亚热带森林中，SOC 含量高的区域，外生菌根真菌与腐生真菌的竞争加剧，导致不同斑块间植物可利用磷的差异扩大，促进物种替换[50]。海拔与 40 m 尺度下主林层时间 β 多样性呈显著正相关；在大尺度下，不同海拔带的群落在雪灾后可能呈现差异化的恢复轨迹[51]，且不同海拔带的植物的生态位存在显著分化，其生存策略的差异会加剧各海拔带主林层时间 β 多样性的变化[42]。

就次林层而言，土壤物理因子是驱动 20 m 尺度下次林层时间 β 多样性及周转组分变化的主要因素，而地形因子在 40 m 尺度下取代土壤物理因子成为影响次林层时间 β 多样性及周转组分的主要因子。在小尺度下，土壤物理因子通过水分、质地等维度，

直接作用于次林层植物的生长、分布和竞争[52]；而在大尺度下，地形因子通过塑造宏观环境异质性主导群落变化[18]。具体而言，最大持水量与 20 m 尺度下次林层周转组分呈显著正相关。最大持水量反映土壤对水分的保持能力，其受植被恢复模式调控[53]，且其空间异质性可形成稳定的微生境梯度，促进功能型植物的共存与替代。例如，长白山暗针叶林苔藓（*Bryophyta*）枯落物层的持水量可达 4.8 mm，其季节性的水分调节能力增强了地表微气候的稳定性，从而减缓短期干扰（如雪灾）对种子库的异质化影响[54]。土壤容重与 20 m 尺度下次林层周转组分呈显著正相关，而与嵌套组分呈显著负相关。高土壤容重会降低孔隙度，导致水分和气体分布不均，形成局部干旱或厌氧微生境[55]，促进耐旱与避旱物种的替换，加剧群落物种更替过程[17]；而土壤容重升高引发的生境胁迫会导致部分物种因生存阈值不达标而退出群落，难以形成由物种丰富度差异驱动的嵌套化分布模式。地形因子（海拔）与嵌套组分呈显著负相关。高海拔区域地形起伏较大，微环境异质性增强，使得物种分布更加分散，难以形成明显的嵌套格局，群落间的物种差异更多表现为物种替换[56]。

就林下层而言，土壤物理因子在两个尺度下均对其时间 β 多样性及其组分（周转和嵌套组分）具有重要影响。林下层多为幼年树种，土壤物理因子（如水分、孔隙度）直接影响其生存和分布，且其与土壤微生物群落的相互作用可间接影响林下层植物多样性[57]，可能在不同尺度上的作用机制不同。具体而言，非毛管孔隙度与 20 m 尺度下林下层时间 β 多样性和周转组分呈显著负相关，而与嵌套组分呈显著正相关。非毛管孔隙度与土壤水分关系密切；非毛管孔隙度越大，其储存水分的能力越小，可能创造一些特殊的微环境，对某些广布种具有较高的适应性，而对环境要求更严格的物种则可能局限于特定的微生境[58]，在此情况下可能降低物种更替，形成嵌套结构。速效钾（AK）与物种周转组分呈显著负相关；若速效钾含量过高或过低，可能形成特定的环境筛选条件，使适应该钾含量的物种占据优势，减少物种间的替代（即周转）[59]。凹凸度与 40 m 尺度下嵌套组分呈显著正相关，凹凸度可改变微环境，形成多样化的微生境斑块[60]，不同生境差异可为具有相似生存策略的植物提供适宜的生存空间，促使该类物种在相应微生境中集中分布，进而增强林下层群落的嵌套化特征。碱解氮与 20 m 尺度下林下层时间 β 多样性呈显著正相关；碱解氮短期富集可提升群落生产力，但长期过量可能引发竞争排斥，导致群落中植物组合在时间维度上随机性更高[61]，赵蔓等[62]的研究亦表明碱解氮显著影响灌木物种多样性，与本研究结果一致。

4 结　　论

本研究探讨了重大雪灾后历经 14 年恢复的南方原始常绿阔叶林主林层、次林层和林下层的时间 β 多样性及其组分（周转和嵌套）的尺度效应及其影响因素。研究结果表明，重大雪灾干扰后的九连山原始常绿阔叶林各林层的群落物种组成变化主要源于次林层和林下层在时间上的物种更替，而非物种嵌套过程。土壤化学和物理因子分别对小尺度下主林层和次林层时间 β 多样性影响较大，地形因子对大尺度下植物群落时间 β 多样性的影响更显著，而土壤物理因子对林下层时间 β 多样性具有持续重要影响。在全球气候变化背景下，极端气候事件频发，未来南方原始常绿阔叶林在重大雪灾后的长期恢复状况仍值得持续跟踪研究，以期为森林可持续经营和生态系统管理提供数据支撑与实践指导。

参 考 文 献

[1] Legendre P, Gauthier O. Statistical methods for temporal and space-time analysis of community composition data [J]. Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences, 2014, 281: 20132728.

[2] Legendre P. A temporal beta-diversity index to identify sites that have changed in exceptional ways in space-time surveys [J]. Ecology and Evolution, 2019, 9(6): 3500−3514.

[3] Lindholm M, Alahuhta J, Heino J, et al. Temporal beta diversity of lake plants is determined by concomitant changes in environmental factors across decades [J]. Journal of Ecology, 2021, 109(2): 819−832.

[4] Hendershot J N, Smith J. R, Anderson C B, et al. Intensive farming drives long-term shifts in avian community composition [J]. Nature, 2020, 579: 393-396.

[5] Socolar J B, Gilroy J J, Kunin W E, et al. How should beta-diversity inform biodiversity conservation? [J]. Trends in Ecology & Evolution, 2016, 31(1): 67−80.

[6] Baselga A. Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity [J]. Global Ecology and Biogeography, 2010, 19(1): 134−143.

[7] Baldeck C A, Harms K E, Yavitt J B, et al. Soil resources and topography shape local tree community structure in tropical forests [J]. Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences, 2013, 280: 20122532.

[8] Jiang L, Zhang X, Zhu J, et al. Environmental heterogeneity determines beta diversity and species turnover for woody plants along an elevation gradient in subtropical forests of China [J]. Forestry Research, 2023, 3(1): 26.

[9] Fontana V, Guariento E, Hilpold A, et al. Species richness and beta diversity patterns of multiple taxa along an elevational

gradient in pastured grasslands in the European Alps [J]. Scientific Reports, 2020, 10: 12516.

[10] Hirao T, Kubota Y, Murakami M. Geographical patterns of butterfly species diversity in the subtropical Ryukyu Islands: the importance of a unidirectional filter between two source islands [J]. Journal of Biogeography, 2015, 42(8): 1418−1430.

[11] 桂旭君, 练琚愉, 张入匀, 等. 鼎湖山南亚热带常绿阔叶林群落垂直结构及其物种多样性特征 [J]. 生物多样性, 2019, 27(6): 619−629.
Gui X J, Lian J Y, Zhang R Y, et al. Vertical structure and its biodiversity in a subtropical evergreen broad-leaved forest at Dinghushan in Guangdong Province, China [J]. Biodiversity Science, 2019, 27(6): 619−629.

[12] 李杰, 李远发, 陆道调, 等. 南盘江流域松栎混交林的分层多样性特征 [J]. 生态学杂志, 2023, 42(3): 524−533.
Li J, Li Y F, Lu D D, et al. The characteristics of stratification diversity of pine-oak mixed forests in the Nanpan River Basin [J]. Chinese Journal of Ecology, 2023, 42(3): 524−533.

[13] Li Y, He J a, Yu S, et al. Spatial structure of the vertical layers in a subtropical secondary forest 57 years after clear-cutting [J]. IForest-Biogeosciences and Forestry, 2019, 12: 442−450.

[14] 葛静茹, 张荣霞, 杨济萍, 等. 长白山阔叶红松林植物 β 多样性组分分解及其驱动机制 [J]. 干旱区资源与环境, 2025, 39(12): 145−154.
Ge J R, Zhang R X, Yang J P, et al. Decomposing of plant β diversity and its driving mechanisms in broad-leaved Korean pine forests of Changbai Mountain [J]. Journal of Arid Land Resources and Environment, 2025, 39(12): 145−154.

[15] 邓雯文, 代莹, 赵秀海, 等. 吉林蛟河针阔混交林不同尺度下生物量稳定性及影响因子 [J]. 北京林业大学学报, 2024, 46(7): 55−66.
Deng W W, Dai Y, Zhao X H, et al. Biomass stability and influencing factors of mixed coniferous and broadleaved forests at different scales in Jiaohe, Jilin Province of northeastern China [J]. Journal of Beijing Forestry University, 2024, 46(7): 55−66.

[16] Kravchenko A, Guber A, Gunina A, et al. Pore-scale view of microbial turnover: Combining ^{14}C imaging, $_{\mu}CT$ and zymography after adding soluble carbon to soil pores of specific sizes [J]. European Journal of Soil Science, 2021, 72(2): 593−607.

[17] Carson J K, Gonzalez-Quinones V, Murphy D V, et al. Low pore connectivity increases bacterial diversity in soil [J]. Applied and Environmental Microbiology, 2010, 76(12): 3936−3942.

[18] Chadwick K D, Asner G P. Tropical soil nutrient distributions determined by biotic and hillslope processes [J]. Biogeochemistry, 2016, 127(2−3): 273−289.

[19] 丛明珠, 刘琪璟, 孙震, 等. 长白山北坡植物群落 β 多样性及其组分驱动因素分析 [J]. 南京林业大学学报 (自然科学版), 2025, 49(2): 99−106.
Cong M Z, Liu Q J, Sun Z, et al. Interpretation of environmental factors affecting β diversity and its components in plant communities on the northern slope of Changbai Mountain [J]. Journal of Nanjing Forestry University (Natural Sciences Edition), 2025, 49(2): 99−106.

[20] Pepin N, Bradley R S, Diaz H F, et al. Elevation-dependent warming in mountain regions of the world [J]. Nature Climate Change, 2015, 5(5): 424−430.

[21] 何俊. 九连山亚热带常绿阔叶林群落特征和冰雪干扰受损研究 [D]. 北京: 北京林业大学, 2011.
He J. Studies on community characteristics and ice-snow damage of subtropical evergreen broad-leaved forest in Jiulianshan Mountain [D]. Beijing: Beijing Forestry University, 2011.

[22] 肖文发. 由亚热带常绿阔叶林雨雪冰冻灾情引发的思考 [J]. 林业科学, 2008, 44(4): 2−3.
Xiao W F. Reflections on the impact of rain, snow, and ice disaster on subtropical evergreen broadleaf forests [J]. Scientia Silvae Sinicae, 2008, 44(4): 2−3.

[23] Rhoads A G, Hamburg S P, Fahey T J, et al. Effects of an intense ice storm on the structure of a northern hardwood forest [J]. Canadian Journal of Forest Research-Revue Canadienne De Recherche Forestiere, 2002, 32(10): 1763−1775.

[24] 黄川腾, 庄雪影, 李荣喜, 等. 冰灾后南岭五指山森林树种的受损与早期恢复 [J]. 生态学杂志, 2012, 31(6): 1390−1396.
Huang C T, Zhuang X Y, Li R X, et al. Damaged status and early recovery of tree species in Wuzhishan of Nanling Mountains, South China after the ice storm in 2008 [J]. Chinese Journal of Ecology, 2012, 31(6): 1390−1396.

[25] 何俊, 赵秀海, 范娟, 等. 九连山亚热带常绿阔叶林群落特征研究 [J]. 西北植物学报, 2010, 30(10): 2093−2102.
He J, Zhao X H, Fan J, et al. Characteristics of a subtropical evergreen broad-leaved forest community in Jiulianshan [J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 2010, 30(10): 2093−2102.

[26] Harms K E, Condit R, Hubbell S P, et al. Habitat associations of trees and shrubs in a 50-ha neotropical forest plot [J]. Journal of Ecology, 2001, 89(6): 947−959.

[27] Valencia R, Foster R B, Villa G, et al. Tree species distributions and local habitat variation in the Amazon: large forest plot in eastern Ecuador [J]. Journal of Ecology, 2004, 92(2): 214−229.

[28] Yamakura T, Kanzaki M, Itoh A, et al. Topography of a large-scale research plot established within a tropical rain forest at Lambir, Sarawak [J]. Tropics, 1995, 5(1+2): 41−56.

[29] 何迅, 巩细民. 土壤样品的采集与制备技术 [J]. 湖北农业科学, 2003, 42(3): 47−48.
He X, Gong X M. Soil sampling and sample preparation [J]. Hubei Agricultural Sciences, 2003, 42(3): 47−48.

[30] 中国科学院南京土壤研究所. 土壤理化分析 [M]. 上海: 上海科学技术出版社, 1978.
Institute of Soil Science, Chinese Academy of Sciences. Soil physical and chemical analysis [M]. Shanghai: Shanghai Scientific and Technical Publishers, 1978.

[31] Baselga A, Orme C D L. betapart: an R package for the study of beta diversity [J]. Methods in Ecology and Evolution, 2012, 3(5): 808−812.

[32] 陈灵芝. 暖温带森林生态系统结构与功能的研究 [M]. 北京: 科学出版社, 1997: 56−75.

Chen L Z. Study on the structure and function of warm temperate forest ecosystems [M]. Beijing: Science Press, 1997: 56−75.

[33] Wang C, Li T, Dippold M A, et al. Alternate wetting-drying had no preferences for rice P uptake but increased microbial P allocation to phospholipids: evidence from dual ^{32}P and ^{33}P labeling [J]. Soil Biology & Biochemistry, 2024, 191: 109359.

[34] Lai J, Zou Y, Zhang S, et al. glmm. hp: an R package for computing individual effect of predictors in generalized linear mixed models [J]. Journal of Plant Ecology, 2022, 15(6): 1302−1307.

[35] Gao Z, Pan Y, Song K, et al. Response and sensitivity of urban plants with different seed dispersal modes [J]. Nature Cities, 2025, 2(1): 28−37.

[36] 张入匀, 李艳朋, 倪云龙, 等. 鼎湖山南亚热带常绿阔叶林叶功能性状沿群落垂直层次的种内变异 [J]. 生物多样性, 2019, 27(12): 1279−1290.
Zhang R Y, Li Y P, Ni Y L, et al. Intraspecific variation of leaf functional traits along the vertical layer in a subtropical evergreen broad-leaved forest of Dinghushan [J]. Biodiversity Science, 2019, 27(12): 1279−1290.

[37] Wang X, Wiegand T, Anderson-Teixeira K J, et al. Ecological drivers of spatial community dissimilarity, species replacement and species nestedness across temperate forests [J]. Global Ecology and Biogeography, 2018, 27(5): 581−592.

[38] Sanaphre-Villanueva L, Dupuy J, Andrade J, et al. Functional diversity of small and large trees along secondary succession in a tropical dry forest [J]. Forests, 2016, 7(8): 163.

[39] Kikuzawa K, Ackerly D. Significance of leaf longevity in plants [J]. Plant Species Biology, 1999, 14(1): 39−45.

[40] Kitajima K, Poorter L. Tissue-level leaf toughness, but not lamina thickness, predicts sapling leaf lifespan and shade tolerance of tropical tree species [J]. New Phytologist, 2010, 186(3): 708−721.

[41] Turner M G. Disturbance and landscape dynamics in a changing world [J]. Ecology, 2010, 91(10): 2833−2849.

[42] 王耀仪. 雅长保护区老龄林不同林层谱系与功能性状空间结构多样性分析 [D]. 南宁: 广西大学, 2023.
Wang Y Y. Analysis of phylogenetic and functional spatial structure diversity at different forest stratain an old growth forest in Yachang Natural Reserve [D]. Nanning: Guangxi University, 2023.

[43] Leprieur F, Tedesco P A, Hugueny B, et al. Partitioning global patterns of freshwater fish beta diversity reveals contrasting signatures of past climate changes: partitioning global patterns of fish beta diversity [J]. Ecology Letters, 2011, 14(4): 325−334.

[44] 卢品, 金毅, 陈建华, 等. 地理距离和地形差异对两个大型森林动态样地 β 多样性的影响 [J]. 生物多样性, 2013, 21(5): 554−563.
Lu P, Jin Y, Chen J H, et al. Influence of geographical distance and topographic difference on β diversity in two large-scale forest dynamics plots [J]. Biodiversity Science, 2013, 21(5): 554−563.

[45] 李鹏, 零天旺, 杨章旗, 等. 不同林龄马尾松人工林叶片–土壤碳氮磷生态化学计量特征研究 [J]. 西南林业大学学报 (自然科学), 2023, 43(1): 88−98.
Li P, Ling T W, Yang Z Q, et al. Ecological stoichiometric characteristics of leaf-soil carbon, nitrogen and phosphorus in *Pinus massoniana* plantations with different forest ages [J]. Journal of Southwest Forestry University (Natural Science), 2023, 43(1): 88−98.

[46] 詹紫馨, 冯天骄, 梅柏寒, 等. 晋西黄土区典型植被恢复生态系统各层次化学计量与生态因子的关系 [J]. 浙江农林大学学报, 2024, 41(4): 797−809.
Zhan Z X, Feng T J, Mei B H, et al. Relationship between stoichiometry and ecological factors at various levels of typical vegetation restoration ecosystem in the loess area of western Shanxi Province [J]. Journal of Zhejiang A&F University, 2024, 41(4): 797−809.

[47] Philippot L, Chenu C, Kappler A, et al. The interplay between microbial communities and soil properties [J]. Nature Reviews Microbiology, 2024, 22(4): 226−239.

[48] 杜志勇, 丛楠. 植被与土壤特征对青藏高原不同程度退化草地的响应 [J]. 生态学报, 2024, 44(6): 2504−2516.
Du Z Y, Cong N. Responses of vegetation and soil characteristics to degraded grassland under different degrees on the Qinghai-Tibet Plateau [J]. Acta Ecologica Sinica, 2024, 44(6): 2504−2516.

[49] 翁昌露, 张田田, 巫东豪, 等. 古田山 10 种主要森林群落类型的 α 和 β 多样性格局及影响因素 [J]. 生物多样性, 2019, 27(1): 33−41.
Weng C L, Zhang T T, Wu D H, et al. Drivers and patterns of α- and β-diversity in ten main forest community types in Gutianshan, eastern China [J]. Biodiversity Science, 2019, 27(1): 33−41.

[50] Zhang F, Nan Z, Yan F, et al. The important role of arbuscular mycorrhizal fungi in carbon storage in grassland ecosystems [J]. Acta Prataculturae Sinica, 2015, 24(4): 191−200.

[51] 谭珊珊, 叶珍林, 袁留斌, 等. 百山祖自然保护区植物群落 beta 多样性 [J]. 生态学报, 2013, 33(21): 6944−6956.
Tan S S, Ye Z L, Yuan L B, et al. Beta diversity of plant communities in Baishanzu Nature Reserve [J]. Acta Ecologica Sinica, 2013, 33(21): 6944−6956.

[52] Yan Y, Feng X, Liu Z, et al. Biophysical factors and management practices are key to shaping forest resilience [J/OL]. Nature Communications, 2026 [2026−03−10]. https://doi.org/10.1038/s41467-026-69598-4.

[53] 马耀华, 刘虹冰, 李雨欣, 等. 不同恢复模式亚热带森林土壤贮水量和养分储量的差异 [J]. 北京林业大学学报, 2023, 45(5): 97−105.
Ma Y H, Liu H B, Li Y X, et al. Differences in soil water and nutrient storage in subtropical forests under different restoration modes [J]. Journal of Beijing Forestry University, 2023, 45(5): 97−105.

[54] 叶吉, 郝占庆, 姜萍. 长白山暗针叶林苔藓枯落物层的降雨截留过程 [J]. 生态学报, 2004, 24(12): 2859−2862.
Ye J, Hao Z Q, Jiang P. Studies on rainfall holding process of the bryophyte and litter layer in coniferous forest of Changbai Mountain [J]. Acta Ecologica Sinica, 2004, 24(12): 2859−2862.

［55］ Bengough A G, McKenzie B M, Hallett P D, et al. Root elongation, water stress, and mechanical impedance: a review of limiting stresses and beneficial root tip traits [J]. Journal of Experimental Botany, 2011, 62(1): 59−68.

［56］ Hagedorn F, Gavazov K, Alexander J M. Above- and belowground linkages shape responses of mountain vegetation to climate change [J]. Science, 2019, 365: 1119−1123.

［57］ Barberán A, Mcguire K L, Wolf J A, et al. Relating belowground microbial composition to the taxonomic, phylogenetic, and functional trait distributions of trees in a tropical forest [J]. Ecology Letters, 2015, 18(12): 1397−1405.

［58］ 陈玉婷, 王菁华, 张慧, 等. 环境因子对伏牛山南麓栓皮栎群落物种组成及多样性的影响 [J]. 西南林业大学学报, 2023, 43(3): 79−86.
Chen Y T, Wang J H, Zhang H, et al. Effects of environmental factors on species composition and diversity of *Quercus variabilis* community at the Southern Foot of Funiu Mountain [J]. Journal of Southwest Forestry University, 2023, 43(3): 79−86.

［59］ 王彬彬, 林曼妮, 朱琦琦, 等. 东山岛典型森林草本层 β 多样性及其驱动因素 [J]. 东北林业大学学报, 2026, 54(2): 58−67.
Wang B B, Lin M N, Zhu Q Q, et al. β-diversity of herb layers in typical forests of Dongshan Island and its driving factors [J]. Journal of Northeast Forestry University, 2026, 54(2): 58−67.

［60］ 王耀仪, 王宏翔, 王永强, 等. 雅长保护区老龄林不同林层功能性状多样性及其影响因素分析 [J]. 南京林业大学学报 (自然科学版), 2024, 48(5): 28−38.
Wang Y Y, Wang H X, Wang Y Q, et al. Affecting factors analysis of functional diversity at different forest strata in an old growth forest community in Yachang Natural Reserve [J]. Journal of Nanjing Forestry University (Natural Sciences Edition), 2024, 48(5): 28−38.

［61］ Zhao M, Loreau M, Ochoa-Hueso R, et al. Decoupled responses of above- and below-ground beta-diversity to nitrogen enrichment in a typical steppe [J]. Ecology Letters, 2024, 27: e14339.

［62］ 赵蔓, 张晓曼, 杨明洁. 林火干扰对栓皮栎−辽东栎混交林植物多样性与土壤理化性质的影响 [J]. 生态环境学报, 2023, 32(10): 1732−1740.
Zhao M, Zhang X M, Yang M J. Effects of forest fire disturbance on species diversity and soil physicochemical properties of *Quercus variabilis* and *Quercus wutaishansea* mixed forests [J]. Ecology and Environmental Sciences, 2023, 32(10): 1732−1740.

（责任编辑　范　娟
责任编委　臧润国）