

浙江天童常绿阔叶林林冠结构与群落物种组成的关系

余秋伍^{1,2} 杨菁^{1,2} 沈国春^{1,2,3*}

¹华东师范大学生态与环境科学学院, 上海 200241; ²浙江天童森林生态系统国家野外科学观测研究站, 浙江宁波 315114; ³上海污染控制与生态安全研究院, 上海 200092

摘要 森林林冠结构能改变林下微气候条件, 可能会形成独立于地面生境的空间结构, 进而影响群落物种组成差异。该研究利用机载激光雷达获取浙江天童20 hm²常绿阔叶林样地的高精度林冠结构信息, 初步探讨了林冠结构与群落物种组成差异的关系, 结果表明: (1)未考虑林冠结构时, 独立于地面生境的空间结构是天童样地群落物种组成差异的重要影响因子, 在100 m²、400 m²、2 500 m²样方尺度上, 其对群落物种组成差异的解释率分别为25.2%、28.1%、8.0%。(2)考虑林冠结构后, 林冠结构使独立于地面生境的空间结构对群落物种组成差异的解释率降低了约1/3 (26.2%–36.0%)。(3)林冠结构因子中, 林冠高度对群落物种组成差异影响最大, 其次为林冠内部结构; 随样方尺度增大, 林冠高度对群落物种组成差异的影响降低, 林冠内部结构的影响逐渐增加。该研究结果证明了林冠结构是独立于地面生境的空间结构的主要驱动因子, 对天童植物群落物种组成差异具有不可忽视的重要作用。这些结果明晰了林冠结构因子中林冠高度和内部结构的重要性。

关键词 林冠结构; 物种组成差异; 地面生境; 空间结构; 方差分解

余秋伍, 杨菁, 沈国春 (2022). 浙江天童常绿阔叶林林冠结构与群落物种组成的关系. 植物生态学报, 46, 529-538. DOI: 10.17521/cjpe.2022.0047

Relationship between canopy structure and species composition of an evergreen broadleaf forest in Tiantong region, Zhejiang, China

YU Qiu-Wu^{1,2}, YANG Jing^{1,2}, and SHEN Guo-Chun^{1,2,3*}

¹School of Ecological and Environmental Sciences, East China Normal University, Shanghai 200241, China; ²Tiantong National Forest Ecosystem Observation and Research Station, Ningbo, Zhejiang 315114, China; and ³Shanghai Institute of Pollution Control and Ecological Security, Shanghai 200092, China

Abstract

Aims The ecological mechanisms underlying species compositional differences among communities are crucial to understanding and predicting biodiversity changes. One of such mechanisms is the spatial structure independent of ground-level habitat (e.g., soil nutrients and topographic parameters). However, the primary drivers of this spatial structure are still unclear. Forest canopy structure can alter understory microclimates, which in turn influences the spatial structure and species compositional differences. We know little so far about such influence of the forest canopy structure. This gap has hindered our understanding of the ecological mechanisms underlying species compositional difference.

Methods The study was conducted in a 20 hm² evergreen broadleaf forest plot in the Tiantong region, Zhejiang Province, Eastern China. UVA-based LiDAR was used to estimate the high-precision forest canopy structure of the Tiantong plot. The redundancy analysis and the variance decomposition method were used to explore the relative importance of forest canopy structure and other potential factors on community species composition.

Important findings Our research showed that: (1) In the case of excluding the effect of canopy structure, the spatial structure independent of the ground-level habitat was one of the main contributors to the species compositional differences in the Tiantong plot. It explained 25.2%, 28.1%, and 8.0% of the variation in species composition at the scales of 100 m², 400 m², and 2 500 m², respectively. (2) Including the effect of forest canopy structure significantly reduced the explanation power of the spatial structure by about 1/3 (26.2%–36.0%). (3) Among canopy structure factors, canopy height had the most significant influence on species composition,

收稿日期Received: 2022-01-29 接受日期Accepted: 2022-04-10

基金项目: 国家自然科学基金(31870404)。Supported by the National Natural Science Foundation of China (31870404)。

* 通信作者Corresponding author (gcshen@des.ecnu.edu.cn)

followed by internal canopy structure. With the increase of the plot scale, the effects of canopy height decreased while the impacts of internal canopy structure increased. In conclusion, our study demonstrated that canopy structure is one of the main drivers of spatial structure independent of ground-level habitat. Our results also clarify the relative importance of canopy height and internal canopy structure on species composition and provide new perspectives to understand the ecological mechanisms underlying species compositional differences among forest plant communities.

Key words canopy structure; species composition differences; ground-level habitat; spatial structure; variance partitioning analysis

Yu QW, Yang J, Shen GC (2022). Relationship between canopy structure and species composition of an evergreen broadleaf forest in Tiantong region, Zhejiang, China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 46, 529-538. DOI: 10.17521/cjpe.2022.0047

在一定区域范围内的不同植物群落间物种组成往往存在差异(即物种 β 多样性)(Legendre *et al.*, 2005)。理解这种差异的成因是群落构建理论研究的主要目的(Gross *et al.*, 2021),也是气候变化背景下准确预测群落物种组成变化的基础(Mori *et al.*, 2018)。群落间物种组成差异异常被认为由群落的生境和独立于生境的空间结构共同决定(Legendre *et al.*, 2005, 2009; Chang *et al.*, 2013)。其中,生境指一定区域内物种定居所需要的所有环境因子(如坡向和海拔等)总和(Grinnell, 1917)。环境因子作用于种群的繁殖与扩散,进而影响不同生境条件下的物种组成(Kraft *et al.*, 2015)。影响物种组成的另一重要因素——独立于生境的空间结构(为便于叙述,以下简称空间结构)则较为抽象,其直接表现形式类似正弦函数曲线,是具有特定方向和变化周期的纯空间变量(Legendre & Fortin, 1989; Borcard & Legendre, 1994)。尽管Legendre等(2009)猜测空间结构可能是扩散限制等生态过程对森林群落结构产生的影响,但空间结构的内在生态机制至今尚未完全明晰。由于现有研究中空间结构对森林群落物种组成有很大影响,探索空间结构背后的生态机制对于深入理解森林群落 β 多样性具有重要意义。

已有部分研究初步探究了空间结构的生态学内涵。Chang等(2013)证明,空间结构中包含各类土壤养分含量对群落物种组成的影响,表明未被考虑的生境因子很可能是空间结构中的重要组成部分。若将影响群落物种组成的其他重要生境因子纳入考虑,将很可能降低空间结构对森林群落物种组成的解释率,进而本质上提升我们对于群落物种组成差异的理解。然而,Myers等(2013)发现排除地形和土壤养分等绝大多数地面生境因子后,空间结构对森林群落物种组成的影响仍然较大,甚至大于生境因素

(Shi *et al.*, 2019)。这表明空间结构中可能仍存在其他重要的环境因子未被纳入研究。

除地形和土壤养分等地面生境因子之外,森林群落的物种组成还受群落林冠结构的影响。林冠结构是森林地面以上各类植物形成的复杂空间三维结构(图1),一定程度上被看作是森林地上生境异质性的潜在来源(de Frenne *et al.*, 2021)。森林冠层是森林与外界环境相互作用最直接和最活跃的界面层(Lowman & Moffett, 1993),其结构能驱动森林群落形成地面以上独特的微气候。这些微气候条件(如林下光照强度、空气湿度等)能随距离地面的距离而发生变化(Nakamura *et al.*, 2017)。群落间不同的林冠结构能产生微气候的差异,进而影响树木死亡、幼苗更新和幼树生长(Tang & Dubayah, 2017),调节不同林冠结构下群落的种群动态,最终促进群落间物种组成的差异(Scheffers *et al.*, 2014)。如林窗的形成会改变林下光照环境,促进大量喜阳植物迅速在林窗内更新生长,形成区别于非林窗位置的物种组成(Chambers *et al.*, 2009; Jin *et al.*, 2015)。基于林冠结

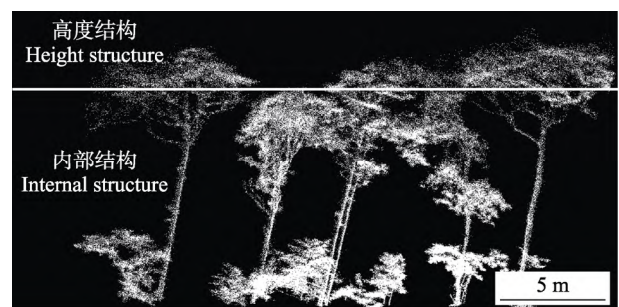


图1 浙江天童常绿阔叶林林冠结构示意图。由激光雷达获取的森林三维点云数据,分别划分为高度结构和内部结构类型(详见表1)。

Fig. 1 Schematic illustration of canopy structure of evergreen broadleaf forest in Tiantong, Zhejiang Province. The 3D point cloud data of the forest acquired by LiDAR was classified as the height structure and internal structure (see Table 1 for details).

构相关变量(叶面积指数)的研究表明,林冠结构能改变林下光照分布,进而改变林下物种多样性(Rüger *et al.*, 2009)。在景观尺度上,林冠结构对森林物种 β 多样性有较大贡献(Zellweger *et al.*, 2019),同样表明林冠结构具有改变群落间物种组成差异的能力。既然如此,在局域尺度上(如小于2 500 m²的区域内),林冠结构是否为以往相关研究中空间结构部分影响群落物种组成的内在驱动因子?

在此背景下,本研究利用机载激光雷达详细衡量了浙江天童20 hm²亚热带森林样地的林冠结构,通过冗余分析(RDA)及方差分解(VPA)等方法,着重回答以下3个问题:(1)在仅包含地形因子和土壤养分含量的地面生境模型中,空间结构对群落物种组成差异的解释是否占主要比例?(2)在上述模型中加入地上高精度林冠结构信息后,能否降低空间结构对群落物种组成差异的解释比例?(3)若林冠结构影响较大,主要是哪类林冠结构类型对群落物种组成差异造成影响?这些问题的答案将进一步加深对空间结构背后生态过程的理解,进而更好地理解和预测不同群落的动态。

1 材料和方法

1.1 研究区域概况

浙江天童20 hm²常绿阔叶林动态监测样地(29.80° N, 121.78° E)位于浙江省宁波市天童国家森林公园,年平均气温16.2 °C,年降水量1 374.7 mm,降水多集中于6–8月,属中国亚热带东部浙闽山地常绿阔叶林生态区。以米槠(*Castanopsis carlesii*)、云山青冈(*Cyclobalanopsis sessilifolia*)、栲(*Castanopsis fargesii*)和木荷(*Schima superba*)等为优势种。

天童20 hm²动态监测样地处天童国家森林公园的核心保护区,样地东西长500 m,南北宽400 m。平均海拔为421.49 m,海拔落差较大(最高572.93 m,最低270.05 m)。整体地势北高南低,地形极为复杂,两条南北走向的山脊纵贯其中。样地内物种组成丰富,群落成熟稳定,属于典型的亚热带植被类型。常绿种在样地内占绝对优势,同时也存在相当数量的落叶种。其中在沟谷以及海拔较高的局部地区,落叶种组分增加,且多占据林冠高层,形成外貌明显的常绿与落叶阔叶混交林。

1.2 植被数据

天童样地始建于2009年,2010年依照美国史密

森热带森林研究中心(CTFS)国际样地建设规程完成第一次样地普查,后每5年复查一次,至今已有3次普查数据。使用全站仪将整个天童样地划分为500个20 m × 20 m样方,每个样方又分为16个5 m × 5 m的小样方,对小样方中所有胸径(DBH) ≥ 1 cm的木本植物个体进行胸径测量、挂牌标记、定位和鉴定等(杨庆松等, 2011)。根据2020年样地复查数据,共有106 551株(DBH ≥ 1 cm)的木本植物个体,隶属于51科94属154种。重要值最大的3个科依次是山茶科、樟科和壳斗科。

1.3 地面生境

本研究采用的地面生境因子包括土壤因子与地形因子,其中土壤因子数据为实地采集,具体采集方法为:以每个20 m × 20 m样方的西南点为采样基点,随机从每个采样基点的东、西、南、北、东南、东北、西南、西北等8个方向中选取一个方向,根据选定方向,从距采样基点2、5、8 m处随机选择2个采样点进行采样,据此共设采样点1 310个。共测定10个理化性质指标:土深、腐殖质深、土壤密度、质量含水率、体积含水率、pH、全碳(TC)、全氮(TN)、全磷(TP)、土壤有机碳(SOC)含量。首先测定腐殖质层深度,然后去除腐殖质层后采集土样,采样深度为0–10 cm,使用1 m长的钢钻杆测量每个采样点土层深度,并在采样点周围用环刀取土样一次,测定土壤体积含水率、质量含水率以及土壤密度。去除土壤样品里的细根及小石块等杂物,风干后研磨。将过10目筛网的土壤与蒸馏水混合后(土与水的体积比为1:5),采用Mettler Toledo pH计测定土壤样品pH。另外,将过60目筛网的土壤样品分为3个亚样品,分别采用元素分析仪(vario MICRO cube, Elementar, Hanau, Germany)测定TC和TN含量,流动注射自动分析仪(SAN++, Skalar, Breda, Netherlands)测定TP含量,采用重铬酸钾氧化-外加加热法进行SOC含量的测定(张娜等, 2012)。天童样地全局1 m × 1 m水平土壤理化性质数据使用普通Kriging法插值得到,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各土壤因子的预测值(Diggle *et al.*, 1998)。以上分析基于R 4.0.5软件中“gstat”包实现。

地形因子包括海拔、坡度、坡向、凹凸度。利用天童样地区域的高精度激光点云数据(平均高程误差≤5 cm)计算得到。于2021年4月选取晴朗无云

天气, 根据样地所在位置及大小等实际情况, 规划无人机飞行航线, 主要参数为相对飞行高度71 m、旁向重叠度85%、测区平均点密度为440 points·m⁻², 利用无人机(D200, 飞马机器人科技有限公司, 深圳)搭载激光雷达(riegl miniVUX-1UAV, Riegl, Horn, Austria)航飞, 获取天童样地的点云数据。采用基于不规则三角网(TIN)的渐进加密滤波算法提取地面点(Zhao *et al.*, 2016), 基于地面点云数据采用R软件中“gstat”包普通Kriging方法进行地统计插值, 生成天童样地1 m × 1 m栅格化数字高程模型(DEM)。使用ArcGIS 10.3软件中Spatial Analyst Tools的表面分析功能, 由样地DEM计算得到地形因子。海拔是根据DEM计算得到样方内全部高程值的平均; 坡度坡向是DEM中目标样方像元高程值到与其相邻的像元高程值的变化率, 详细计算方法参见毕华兴等(2005); 凹凸度是目标样方的平均海拔与此样方相邻的8个样方平均海拔的差值的均值, 对于样地边缘的目标样方, 其凹凸度为该样方平均海拔减去与其相邻的若干样方的平均海拔的平均值。

1.4 空间结构

本研究中的空间结构因子由基于距离的莫兰特征向量图(dbMEM)表示, dbMEM常被用于解释物种分布的空间变化(Borcard *et al.*, 2004; Yu *et al.*, 2021)。根据不同样方大小, 取每个样方中心点为样方坐标, 拟合得到天童样地的空间结构特征向量, 以衡量空间结构在驱动群落物种组成差异上的影响(Legendre *et al.*, 2009)。以上计算利用R软件中“adespatial”包dbmem函数实现。

1.5 林冠结构

利用1.3中DEM将样地整体激光点云数据进行归一化处理, 以消除地形的影响。将归一化后的点云数据减去DEM对应的高程值, 得到林冠层点云数据相对样地地面的高度值集合, 即消除地形影响的归一化林冠层点云数据。利用消除地形影响的林冠层归一化点云数据计算得到天童样地的7个林冠结构参数(表1)。以上计算基于R软件中的“lidR”包实现。

1.6 数据分析

本研究采用Legendre等(2005)提出的方法, 使用2020年样地植被复查数据中全部木本植物个体(DBH ≥ 1 cm)整理得到不同样方尺度下的物种多度矩阵, 其表现形式为: 每一行代表样方(对象), 每一列代表一个物种(变量), 矩阵中的值代表个体数(多度值), 矩阵元素间差异表示样方间物种组成的差异, 群落(样方)总方差作为天童样地的物种β多样性。该方法是对感兴趣区域内各样点间物种组成差异的直接测度, 能较全面表示一定区域范围内物种β多样性格局(Legendre *et al.*, 2009)。

将地面生境因子、空间结构特征向量和林冠结构因子作解释变量, 物种多度矩阵为响应变量, 以比较加入林冠结构因子前后方差分解模型中空间结构的解释率。RDA中, 为削弱解释变量中因子数量对响应变量的影响, 选用调整后的R²作为最终解释率。为保证解释因子对响应变量的显著性, 分别对3类解释变量用forward.sel函数进行变量筛选, 以保留其中显著的解释因子, 再根据RDA模型中方差

表1 基于激光雷达提取的浙江天童常绿阔叶林林冠层结构参数

Table 1 Forest canopy structure parameters of LiDAR-derived in Tiantong evergreen broadleaf forest, Zhejiang Province

结构类别 Structure type	冠层结构指数 Canopy structure index	描述 Description	文献 Reference
高度结构 Height structure	最大树高 Maximum tree height	群落中树冠高度的最大值 The maximum value of canopy height in a community	Cazzolla-Gatti <i>et al.</i> , 2017
	95%分位数高度 95% quantile height	近似于森林冠层峰值高度, 由首次回波统计获得 Approximates the peak height of the forest canopy, obtained from the point cloud of the first echo	Riaño <i>et al.</i> , 2004
	标准差(首次回波) Standard deviation (first echo)	反映单木树高的离散程度 Describe the dispersion of each individual tree	Nelson <i>et al.</i> , 1988
内部结构 Internal structure	叶高度多样性 Foliage height diversity	描述植被剖面的叶密度和高度分布 Describe the density and height distribution of foliage in a vegetation profile	Clawges <i>et al.</i> , 2008
	植被穿透率 Vegetation permeability	植被首次回波在二次回波中的比例, 由首次回波和所有二次回波计算所得 Ratio of the first echo of vegetation to the second echo, calculated from the first echo and all the second echoes	Moffiet <i>et al.</i> , 2005
	偏度(首次回波) Skewness (first echo)	与峰态(首次回波)高度相关 Highly correlated with kurtosis (first echo)	Antonarakis <i>et al.</i> , 2008
	郁闭度 Closure	冠层的郁闭度 Closure of the canopy	Korhonen <i>et al.</i> , 2011

膨胀因子(VIF)值, 剔除共线性较强的因子。最后, 将显著空间结构特征向量和显著的地面生境因子对天童样地的物种多度矩阵做方差分解, 再基于上述模型加入显著的林冠结构因子, 得到两模型的各方差分量: (a)单纯的生境; (b)具空间结构的生境; (c)空间结构; (d)未解释部分。其中, 单纯的生境和具空间结构的生境(a + b)被认为由生境过滤贡献, 而空间结构(c)由扩散限制与其他未知生态过程贡献(Legendre *et al.*, 2009)(附录I)。考虑到不同样方尺度上, 生境和空间结构对 β 多样性相对作用大小可能存在差异, 本研究参考Legendre等(2009)将样地划分为 $10\text{ m} \times 10\text{ m}$ (100 m^2)、 $20\text{ m} \times 20\text{ m}$ (400 m^2)、 $50\text{ m} \times 50\text{ m}$ ($2\,500\text{ m}^2$)样方尺度。以上分析使用R软件中“vegan”和“adespatial”包进行。

采用R软件中“rdacca.hp”包rdacca.hp函数得到7个林冠结构因子的相对重要性(附录II)(Lai *et al.*, 2022), 依据定义将两种林冠结构类型分为林冠高度结构和林冠内部结构, 以比较两种结构类型对群落物种组成的相对重要性(表1; 图3)。

2 结果

2.1 地面生境模型对群落物种组成差异的解释率

方差分解结果显示, 当模型中仅考虑地面生境与空间结构特征向量, 在不同样方尺度上, 地面生境因子对天童样地的群落物种组成差异解释率始终大于空间结构(图2A)。地面生境对群落物种组成差异的解释率在不同样方尺度上表现不同, 在 100 m^2

样方尺度上解释率为26.8%, 400 m^2 尺度下解释率为39.0%, 在 $2\,500\text{ m}^2$ 尺度下解释率则为53.6%, 随着样方尺度增大, 地面生境对群落物种组成差异的解释率增加。

空间结构对天童样地群落物种组成差异的解释率仍占有一定比例, 并随着样方尺度的增大表现为先增加后降低(图2A)。在 100 m^2 、 400 m^2 和 $2\,500\text{ m}^2$ 样方尺度上, 空间结构对群落物种组成差异的解释率分别为25.2%、28.1%和8.0%。

2.2 加入林冠结构后, 空间结构对群落物种组成差异的解释率

基于加入林冠结构信息的生境模型, 空间结构对群落物种组成差异的解释率明显降低(图2B)。加入林冠结构信息, 使 100 m^2 、 400 m^2 、 $2\,500\text{ m}^2$ 样方尺度上, 空间结构对群落物种组成差异的解释率分别降低6.6%、10.1%、2.8%, 占未加入林冠结构时空间结构对群落物种组成差异解释率的26.2%–36.0%。其中, 在 400 m^2 样方尺度上, 空间结构对群落物种组成差异的解释部分中, 有36.0%由林冠结构贡献(图2C)。

2.3 林冠结构因子对群落物种组成差异的重要性

在不同样方尺度上, 两类林冠结构对群落物种组成差异具有重要影响。随样方尺度的增加, 林冠高度结构对群落物种组成差异的影响呈现降低趋势, 林冠内部结构的影响则显示增强趋势(图3)。在3个样方尺度水平上, 林冠高度结构对群落物种组成差异的影响始终大于林冠内部结构。林冠高度结

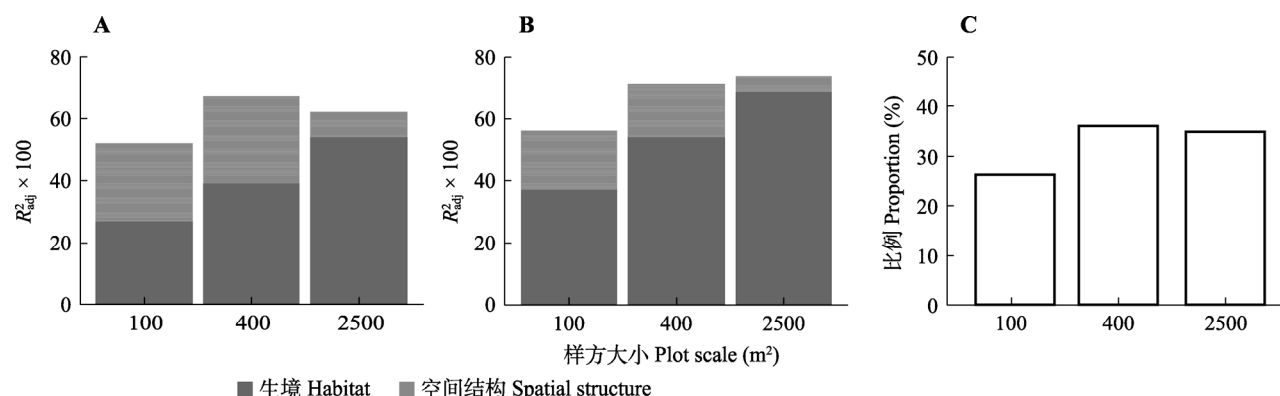


图2 不同样方尺度上各变量对天童森林群落物种组成差异的解释率。A, 基于地面生境的方差分解分析, 生境和空间结构对群落物种组成的解释率。B, 加入林冠结构后, 不同样方尺度上, 生境和空间结构对群落物种组成的解释率。C, 加入林冠结构后, 不同样方尺度上, 空间结构中由林冠结构解释的比例。 R^2_{adj} , 调整后的 R^2 。

Fig. 2 Adjusted R^2 (R^2_{adj}) of different explanatory variables for species compositional differences in Tiantong forest communities. A, R^2_{adj} of habitat and spatial structure on species composition based on the ground-level habitat variance partitioning analysis. B, R^2_{adj} of habitat and spatial structure on species composition with the addition of canopy structure. C, Proportion of spatial structure explained by canopy structure at different plot scales with the addition of canopy structure.

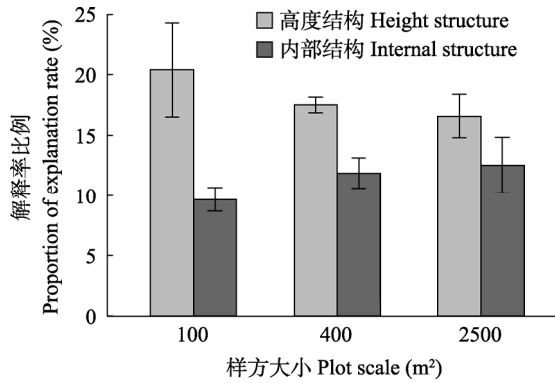


图3 天童森林群落林冠结构总解释率中各结构类型占比(平均值±标准误)。高度结构: 最大树高、95%分位数高度、标准差(首次回波)。内部结构: 叶高度多样性、植被穿透率、偏度(首次回波)、郁闭度(各结构类型的定义参见表1)。

Fig. 3 Contribution of each structure type in the total explanation of canopy structure in Tiantong forest communities (mean ± SE). Height structure included maximum tree height, 95% quantile height and standard deviation (first echo). Internal structure included foliage height diversity, vegetation permeability, skewness (first echo) and closure (see Table 1 for the definition of each structural type).

构对群落物种组成差异的影响, 在100 m²样方尺度上最大, 占全部林冠结构对群落物种组成差异解释比例的20.4% ± 3.9%, 林冠内部结构在2 500 m²样方尺度上影响最大, 占全部林冠结构对群落物种组成差异解释比例的12.5% ± 2.3%。

3 讨论

3.1 地面生境和空间结构对群落物种组成差异的影响

地面生境因子与空间结构特征向量的方差分解结果表明, 天童样地的群落物种组成差异主要受地面生境的作用。空间结构在较小样方尺度100 m²、400 m²上具有较高解释率, 在2 500 m²样方尺度上则较低。地面生境对群落物种组成差异的解释率随样方尺度增大而增大, 而空间结构的解释率则随样方尺度增大而减小, 可见, 地面生境因子和空间结构存在明显的尺度依赖性, 与Legendre等(2009)在浙江古田山亚热带常绿阔叶林样地所得结论基本一致。这可能是由于较小尺度上的统计效力更易受随机因素影响, 同时, 随选样尺度的增大, 尺度效应对干扰的稀释作用增强, 生境异质性对群落物种组成差异的影响愈加明显(Douda *et al.*, 2012)。另外, 天童样地地形上的高度异质性也是导致群落物种组成差异随样方尺度增大受生境影响更加明显的重要因素(Yang *et al.*, 2016)。

www.plant-ecology.com

空间结构在较小尺度上对群落物种组成差异的作用更加明显, 这与空间结构部分由扩散限制主导的期望矛盾。一般认为扩散限制导致的物种组成差异的空间尺度较大(Makoto & Wilson, 2019)。但本研究和相关研究(Legendre *et al.*, 2009; 黄建雄等, 2014)发现, 空间结构对群落物种组成差异的解释率在较小尺度上反而更高。这说明空间结构包含的生态过程中很可能存在一些空间尺度较小的生态过程(如小尺度的异质性生境), 导致随研究尺度增大, 此类生态过程对应的空间结构解释率随之降低。John等(2007)和Chang等(2013)研究表明, 小尺度生境范围内, 土壤变量对群落物种组成差异具有很大的解释率, 一定程度上降低了空间结构的相对重要性, Zellweger等(2019)则肯定了景观尺度上气候因子对β多样性的影响很大部分来源于空间结构, 但都忽略了由林冠结构引发的异质性生境带来的影响, 使空间结构始终具有较大解释率。

3.2 林冠结构对群落物种组成差异的影响

在较小尺度样方内, 植物群落易受到多种生态过程的影响, 但生境因子对群落物种组成差异的作用仍为关键因素(Hewitt *et al.*, 2005)。除土壤养分和地形等地面生境因子外, 仍存在许多其他非均质生境(Conti *et al.*, 2017), 如光照、空气湿度等地上生境因子所构成群落内微气候条件, 在种子萌发及幼苗存活阶段甚至比土壤及地形因子更重要。而群落林冠结构的差异往往决定微气候的状况(Tang & Dubayah, 2017)。本研究考虑林冠结构的影响后, 发现小尺度生境中林冠结构是未被考虑的具有空间结构的生境因子之一, 使空间结构对群落物种组成差异的解释率降低了约1/3。说明以往研究中, 在较小尺度下林冠结构对群落物种组成差异的作用可能很大一部分被误归于空间结构效应, 一定程度上解释了空间结构对群落物种组成差异的解释率随空间尺度的增加而减小的原因。

林冠结构驱动森林群落中多种空缺生态位的生成。如林窗和林隙的大小直接影响林下光照与雨水截留的强弱程度, 为喜阳物种提供更新生长条件(Tang & Dubayah, 2017); 林冠郁闭程度为耐阴物种早期生长发育提供蔽护(Augsburger *et al.*, 2005); 林冠树高变化为林下物种(包括各类寄生及攀缘植物)提供生态位空间等(Cazzolla-Gatti *et al.*, 2017)。这些林冠结构主导的生态过程, 在较小尺度作用尤为明

显,其中以林冠高度结构对群落物种组成差异影响最大(图3),与许多研究结果(Chen & Niu, 2020)相似。群落的林冠高度结构一定程度上反映该群落地面生境状况,同时也为林下物种提供更多的生态位空间。在生态学家Whittaker (1972)提出的生态位空间概念基础上,Torresani等(2020)提出高度变异假说,指出森林群落是三维空间结构,群落间具有不同的林冠结构和生态位空间,为群落物种提供相应生态位,认为群落的生态位空间可以由林冠高度衡量(图1)。本研究结果表明,在较小尺度上生态位空间对群落物种组成的筛选作用更明显,说明生态位空间可能同样存在尺度依赖性,树高差异引起的生态位变化相对较精细,更大尺度上的生态位则取决于其他生境因子(如地形和气候)(Zellweger *et al.*, 2019)。随样方尺度的增大,林冠内部结构的重要性逐渐增加(图3)。林冠内部结构代表林下物种对生态位空间的填充度,也是影响林下微气候的重要因素。本研究中林冠内部结构分别为叶高度多样性、植被穿透率、偏度、郁闭度等4个指标,这些结构控制着森林群落内的空气温湿度及辐射状况。林冠内部结构不同的群落存在不同的内辐射系统及小气候,反过来对植物生长发育产生影响,进而又调节植被的几何结构,特别是建立林冠内部结构分布模式,对物种间林冠互补具有重要意义。

值得注意的是,本研究考虑林冠结构对群落物种组成差异的影响后,一方面降低了空间结构对群落物种组成差异的解释率,进一步清晰了空间结构的部分生态学内涵,而另一方面地面生境因子与林冠结构因子同样存在较大共同解释部分,且随样方尺度增大共同解释部分增大(图2B; 附录III)。这可能是影响物种组成的生态过程本身存在尺度效应导致。在较小尺度上,物种组成易受竞争及随机因素的干扰,此时地面生境和林冠结构对群落物种组成差异的解释度相对较低;但随尺度增加,这些干扰可能会相互抵消;较大尺度上环境差异更大,因此地面生境因子的解释度会更高。同时,林冠结构因子与地面生境因子间往往存在较大的相关性,部分的林冠结构甚至是地面生境因子导致(Opedal *et al.*, 2015)。这两种因素的综合作用可能是共同解释部分随尺度增加的主要原因(图2B; 附录III)。这也表明林冠结构对群落物种组成差异的影响可能并非自身直接作用,而是通过两种间接途径:其一,通过改

变其他生境因子间接作用于植物群落,如前文提到的辐射条件以及地面生境中的土壤养分等因子对林下物种更新尤为重要(Finzi *et al.*, 1998; Tang & Dubayah, 2017);其二,诸多生态过程导致林冠结构本身即具一定空间结构特性,如在缓坡和沟壑地形条件下,缓坡处植物群落林冠内部结构较复杂,沟壑处林冠内部结构较单一,进而影响群落中物种的扩散定居(方精云等, 2004)。Zellweger等(2019)在瑞士阿尔卑斯山脉针叶林同样发现景观尺度上,林冠结构和气候、土壤pH对物种 β 多样性有较大共同解释部分。另外,周昌艳等(2020)在云南西双版纳热带季雨林也发现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,并强调林冠结构主导了林下光环境的空间异质性。当然,此研究强调林冠结构在空间结构对群落物种组成影响中占比较高,但不否认空间结构还受其他生态过程的影响。未来研究应考虑补充更适合的林冠结构指标,明确林冠结构通过何种机制影响植物群落的物种组成,同时关注更多小尺度生态过程,以进一步证实本研究结论。

综上所述,本研究发现,天童样地地面生境的高度异质性是天童植物群落物种组成差异的主要驱动力,在较大尺度(2 500 m²)时尤为明显,而空间结构对天童群落物种组成差异的影响在小尺度上更为重要。林冠结构在一定程度上能够降低较小尺度空间结构对群落物种组成差异的解释率。同时发现,林冠高度结构是驱动群落物种组成差异的主要原因,也是降低空间结构解释率的重要因子,林冠内部结构对群落物种组成差异的影响相对较小,但随取样尺度增大而增加。本研究结果能进一步为生物多样性保护区的建立、森林观测样方设置等提供实际应用指导,为林冠结构与生物多样性关系的深入研究提供一定理论基础。

参考文献

- Antonarakis AS, Richards KS, Brasington J (2008). Object-based land cover classification using airborne LiDAR. *Remote Sensing of Environment*, 112, 2988-2998.
- Augspurger CK, Cheeseman JM, Salk CF (2005). Light gains and physiological capacity of understory woody plants during phenological avoidance of canopy shade. *Functional Ecology*, 19, 537-546.
- Bi HX, Tan XY, Li XY (2005). Digital terrain analysis based on DEM. *Journal of Beijing Forestry University*, 27(2),

DOI: 10.17521/cjpe.2022.0047

- 49-53. [毕华兴, 谭秀英, 李笑吟 (2005). 基于DEM的数字地形分析. 北京林业大学学报, 27(2), 49-53.]
- Borcard D, Legendre P (1994). Environmental control and spatial structure in ecological communities: an example using oribatid mites (Acari, Oribatei). *Environmental and Ecological Statistics*, 1, 37-61.
- Borcard D, Legendre P, Avois-Jacquet C, Tuomisto H (2004). Dissecting the spatial structure of ecological data at multiple scales. *Ecology*, 85, 1826-1832.
- Cazzolla-Gatti R, Di-Paola A, Bombelli A, Noce S, Valentini R (2017). Exploring the relationship between canopy height and terrestrial plant diversity. *Plant Ecology*, 218, 899-908.
- Chambers JQ, Robertson AL, Carneiro VMC, Lima AJN, Smith ML, Plourde LC, Higuchi N (2009). Hyperspectral remote detection of niche partitioning among canopy trees driven by blowdown gap disturbances in the Central Amazon. *Oecologia*, 160, 107-117.
- Chang LW, Zelený D, Li CF, Chiu ST, Hsieh CF (2013). Better environmental data may reverse conclusions about niche- and dispersal-based processes in community assembly. *Ecology*, 94, 2145-2151.
- Chen XW, Niu JZ (2020). Relationships between tree height and tree species richness at small scales. *Acta Oecologica*, 109, 103668. DOI: 10.1016/j.actao.2020.103668.
- Clawges R, Vierling K, Vierling L, Rowell E (2008). The use of airborne lidar to assess avian species diversity, density, and occurrence in a pine/aspen forest. *Remote Sensing of Environment*, 112, 2064-2073.
- Conti L, de Bello F, Lepš J, Acosta ATR, Carboni M (2017). Environmental gradients and micro-heterogeneity shape fine-scale plant community assembly on coastal dunes. *Journal of Vegetation Science*, 28, 762-773.
- de Frenne P, Lenoir J, Luoto M, Scheffers BR, Zellweger F, Aalto J, Ashcroft MB, Christiansen DM, Decocq G, de Pauw K, Govaert S, Greiser C, Gril E, Hampe A, Jucker T, et al. (2021). Forest microclimates and climate change: importance, drivers and future research agenda. *Global Change Biology*, 27, 2279-2297.
- Diggle PJ, Tawn JA, Moyeed RA (1998). Model-based geostatistics. *Journal of the Royal Statistical Society: Series C (Applied Statistics)*, 47, 299-350.
- Douda J, Doudová-Kochánková J, Boublík K, Drašnarová A (2012). Plant species coexistence at local scale in temperate swamp forest: test of habitat heterogeneity hypothesis. *Oecologia*, 169, 523-534.
- Fang JY, Shen ZH, Cui HT (2004). Ecological characteristics of mountains and research issues of mountain ecology. *Biodiversity Science*, 12, 10-19. [方精云, 沈泽昊, 崔海亭 (2004). 试论山地的生态特征及山地生态学的研究内容. 生物多样性, 12, 10-19.]
- Finzi AC, Canham CD, van Breemen N (1998). Canopy tree-soil interactions within temperate forests: species effects on pH and cations. *Ecological Applications*, 8, 447-454.
- Grinnell J (1917). The niche-relationships of the California thrasher. *The Auk*, 34, 427-433.
- Gross N, le Bagousse-Pinguet Y, Liancourt P, Saiz H, Violle C, Munoz F (2021). Unveiling ecological assembly rules from commonalities in trait distributions. *Ecology Letters*, 24, 1668-1680.
- Hewitt JE, Thrush SF, Halliday J, Duffy C (2005). The importance of small-scale habitat structure for maintaining beta diversity. *Ecology*, 86, 1619-1626.
- Huang JX, Ye WH, Lian JY, Cao HL (2014). Detecting the influence of phylogenetic structure, environmental factors and PCNM factors in population dynamics in a subtropical forest community in Guangdong, China. *Chinese Science Bulletin*, 59, 3471-3478. [黄建雄, 叶万辉, 练煜瑜, 曹洪麟 (2014). 谱系结构、环境因子及空间因子对群落动态变化的影响. 科学通报, 59, 3471-3478.]
- Jin Y, Qian H, Yu MJ (2015). Phylogenetic structure of tree species across different life stages from seedlings to canopy trees in a subtropical evergreen broad-leaved forest. *PLOS ONE*, 10, e0131162. DOI: 10.1371/journal.pone.0131162.
- John R, Dalling JW, Harms KE, Yavitt JB, Stallard RF, Mirabello M, Hubbell SP, Valencia R, Navarrete H, Vallejo M, Foster RB (2007). Soil nutrients influence spatial distributions of tropical tree species. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 104, 864-869.
- Korhonen L, Korpela I, Heiskanen J, Maltamo M (2011). Airborne discrete-return LiDAR data in the estimation of vertical canopy cover, angular canopy closure and leaf area index. *Remote Sensing of Environment*, 115, 1065-1080.
- 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.
- Lai JS, Zou Y, Zhang JL, Peres-Neto PR (2022). Generalizing hierarchical and variation partitioning in multiple regression and canonical analyses using the rdacca.hp R package. *Methods in Ecology and Evolution*, 13, 782-788.
- Legendre P, Borcard D, Peres-Neto PR (2005). Analyzing beta diversity: partitioning the spatial variation of community composition data. *Ecological Monographs*, 75, 435-450.
- Legendre P, Fortin MJ (1989). Spatial pattern and ecological analysis. *Vegetatio*, 80, 107-138.
- 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.
- Lowman MD, Moffett M (1993). The ecology of tropical rain forest canopies. *Trends in Ecology & Evolution*, 8,

- 104-107.
- Makoto K, Wilson SD (2019). When and where does dispersal limitation matter in primary succession? *Journal of Ecology*, 107, 559-565.
- Moffiet T, Mengersen K, Witte C, King R, Denham R (2005). Airborne laser scanning: exploratory data analysis indicates potential variables for classification of individual trees or forest stands according to species. *ISPRS Journal of Photogrammetry and Remote Sensing*, 59, 289-309.
- Mori AS, Isbell F, Seidl R (2018). β -diversity, community assembly, and ecosystem functioning. *Trends in Ecology & Evolution*, 33, 549-564.
- 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.
- Nakamura A, Kitching RL, Cao M, Creedy TJ, Fayle TM, Freiberg M, Hewitt CN, Itioka T, Koh LP, Ma KP, Malhi Y, Mitchell A, Novotny V, Ozanne CMP, Song L, Wang H, Ashton LA (2017). Forests and their canopies: achievements and horizons in canopy science. *Trends in Ecology & Evolution*, 32, 438-451.
- Nelson R, Krabill W, Tonelli J (1988). Estimating forest biomass and volume using airborne laser data. *Remote Sensing of Environment*, 24, 247-267.
- Opedal ØH, Armbruster WS, Graae BJ (2015). Linking small-scale topography with microclimate, plant species diversity and intra-specific trait variation in an alpine landscape. *Plant Ecology & Diversity*, 8, 305-315.
- Riaño D, Valladares F, Condés S, Chuvieco E (2004). Estimation of leaf area index and covered ground from airborne laser scanner (Lidar) in two contrasting forests. *Agricultural and Forest Meteorology*, 124, 269-275.
- Rüger N, Huth A, Hubbell SP, Condit R (2009). Response of recruitment to light availability across a tropical lowland rain forest community. *Journal of Ecology*, 97, 1360-1368.
- Scheffers BR, Evans TA, Williams SE, Edwards DP (2014). Microhabitats in the tropics buffer temperature in a globally coherent manner. *Biology Letters*, 10, 20140819. DOI: 10.1098/rsbl.2014.0819.
- Shi H, Xie FL, Zhou Q, Shu X, Zhang KR, Dang CQ, Feng SY, Zhang QF, Dang HS (2019). Effects of topography on tree community structure in a deciduous broad-leaved forest in north-central China. *Forests*, 10, 53. DOI: 10.3390/f10010053.
- Tang H, Dubayah R (2017). Light-driven growth in Amazon evergreen forests explained by seasonal variations of vertical canopy structure. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 114, 2640-2644.
- Torresani M, Rocchini D, Sonnenschein R, Zebisch M, Haufler HC, Heym M, Pretzsch H, Tonon G (2020). Height variation hypothesis: a new approach for estimating forest species diversity with CHM LiDAR data. *Ecological Indicators*, 117, 106520. DOI: 10.1016/j.ecolind.2020.106520.
- Whittaker RH (1972). Evolution and measurement of species diversity. *TAXON*, 21, 213-251.
- Yang QS, Ma ZP, Xie YB, Zhang ZG, Wang ZH, Liu HM, Li P, Zhang N, Wang DL, Yang HB, Fang XF, Yan ER, Wang XH (2011). Community structure and species composition of an evergreen broad-leaved forest in Tiantong's 20 ha dynamic plot, Zhejiang Province, Eastern China. *Biodiversity Science*, 19, 215-223. [杨庆松, 马遵平, 谢玉彬, 张志国, 王樟华, 刘何铭, 李萍, 张娜, 王达力, 杨海波, 方晓峰, 阎恩荣, 王希华 (2011). 浙江天童20 ha常绿阔叶林动态监测样地的群落特征. 生物多样性, 19, 215-223.]
- Yang QS, Shen GC, Liu HM, Wang ZH, Ma ZP, Fang XF, Zhang J, Wang XH (2016). Detangling the effects of environmental filtering and dispersal limitation on aggregated distributions of tree and shrub species: life stage matters. *PLOS ONE*, 11, e0156326. DOI: 10.1371/journal.pone.0156326.
- Yu CT, Fan CY, Zhang CY, Zhao XH, van Gadow K (2021). Decomposing spatial β -diversity in the temperate forests of Northeastern China. *Ecology and Evolution*, 11, 11362-11372.
- Zellweger F, Baltensweiler A, Schleppei P, Huber M, Küchler M, Ginzler C, Jonas T (2019). Estimating below-canopy light regimes using airborne laser scanning: an application to plant community analysis. *Ecology and Evolution*, 9, 9149-9159.
- Zhang N, Wang XH, Zheng ZM, Ma ZP, Yang QS, Fang XF, Xie YB (2012). Spatial heterogeneity of soil properties and its relationships with terrain factors in broadleaved forest in Tiantong of Zhejiang Province, East China. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 23, 2361-2369. [张娜, 王希华, 郑泽梅, 马遵平, 杨庆松, 方晓峰, 谢玉彬 (2012). 浙江天童常绿阔叶林土壤的空间异质性及其与地形的关系. 应用生态学报, 23, 2361-2369.]
- 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.
- Zhou CY, Wang B, Deng Y, Wu JJ, Cao M, Lin LX (2020). Canopy structure is an important factor driving local-scale woody plant functional beta diversity. *Biodiversity Science*, 28, 1546-1557. [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.]

责任编辑: 曹敏 编辑: 乔鲜果

DOI: 10.17521/cjpe.2022.0047

附录I 浙江天童常绿阔叶林生境与空间结构对群落物种组成的方差分解模型(韦恩图)

Supplement I Variance partitioning model of habitat and spatial structure on community species composition of an evergreen broadleaf forest in Tiantong region, Zhejiang Province, China (Venn diagram)

<https://www.plant-ecology.com/fileup/PDF/cjpe.2022.0047-S1.pdf>

附录II 浙江天童常绿阔叶林不同样方尺度下各林冠结构因子占全部林冠结构总解释率的比例

Supplement II Proportion of each canopy structure factor to the total explanation of all canopy structure at different plot scales of an evergreen broadleaf forest in Tiantong region, Zhejiang Province, China

<https://www.plant-ecology.com/fileup/PDF/cjpe.2022.0047-S2.pdf>

附录III 浙江天童常绿阔叶林不同样方尺度下地表生境因子与林冠结构因子对天童常绿阔叶林群落物种组成差异的解释率(韦恩图)

Supplement III Explanation rates of ground-level habitat factors and canopy structure factors on the dissimilarity of community species composition at different plot scales of an evergreen broadleaf forest in Tiantong region, Zhejiang Province, China (Venn diagram)

<https://www.plant-ecology.com/fileup/PDF/cjpe.2022.0047-S3.pdf>