

南岭国家级自然保护区森林群落 β 多样性随海拔梯度的变化

张璐, 苏志尧*, 李镇魁

(华南农业大学林学院, 广州 510642)

摘要: 在广东南岭国家级自然保护区海拔 300–1 900 m 的范围内, 海拔每升高 100 m 设置一条水平样带, 共计调查了 17 条样带, 样地面积 20 400 m²。运用相关分析、回归分析和方差分析研究森林群落 β 多样性随海拔梯度的变化。结果表明: 无论是相邻样带还是基准样带, Cody 指数以及物种周转速率 β_c 与海拔均呈显著的线性负相关 ($P < 0.05$); 森林群落各层的共有种数随物种周转速率 β_c 的增加而减少 ($P < 0.05$); 单因素方差分析及多重比较揭示, Cody 指数能较好地反映各层之间物种沿海拔梯度的变化差异。与相异性系数 (community dissimilarity)、Bray-Curtis 指数和 Morisita-Horn 指数、以及物种周转速率 S_p 和物种周转速率 t 相比, Cody 指数和物种周转速率 β_c 能较好地反映南岭国家级自然保护区森林群落 β 多样性的海拔梯度格局。

关键词: β 多样性指数; 物种周转速率; 海拔梯度; 森林群落; 南岭国家级自然保护区

中图分类号: Q948.155

文献标识码: A

文章编号: 1005-3395(2007)06-0506-07

Variations in β Diversity of Forest Communities along Altitudinal Gradient in Nanling National Nature Reserve, China

ZHANG Lu, SU Zhi-yao*, LI Zhen-kui

(College of Forestry, South China Agricultural University, Guangzhou 510642, China)

Abstract: Variations in β diversity of forest communities along an altitudinal gradient were studied in Nanling National Nature Reserve, China. A horizontal transect (10 m \times 120 m) was established at each 100-m altitudinal interval from an elevation of 300 m up to 1 900 m a.s.l. Correlation analysis, regression analysis and ANOVA were used to determine altitudinal patterns of β diversity and its relationship with environmental factors. Results were as follows: the Cody index and species turnover rate β_c showed linearly and significantly negative correlations with altitude ($P < 0.05$) in base and adjacent belt transects. Shared species of community, canopy stratum, understory stratum decreased with increasing species turnover rate β_c ($P < 0.05$). The Cody index could better reveal the species differences along altitude among communities, canopy stratum and understory stratum, based on analysis of one-way ANOVA, Fish's LSD and Tukey's HSD. Compared with community dissimilarity, the Bray-Curtis index, the Morisita-Horn index, species turnover rate S_p and species turnover rate t , the Cody index and species turnover rate β_c were useful to characterize the β diversity of forest communities along an altitudinal gradient in Nanling National Nature Reserve.

Key words: β diversity indexes; Species turnover rate; Altitudinal gradient; Forest community; Nanling National Nature Reserve

收稿日期: 2007-01-30 接受日期: 2007-04-24

基金项目: 香港嘉道理农场暨植物园项目(4400-G06005); 广东省科技计划项目(2002C20703)资助

* 通讯作者 Corresponding author

β 多样性是指沿着环境梯度不同群落之间物种替代的程度^[1]以及物种组成的差异^[2-3], 也称为物种周转速率(Species turnover rate)、物种替代速率(Species replacement rate)和生物转化速率(Rate of biotic change)^[4]。 β 多样性测度指标可分为二元属性数据指标和数量数据指标两大类。二元属性数据测度的结果反映植物群落沿某一环境梯度其物种组成的差异或分化的总和, 而数量数据测度结果反映物种变化的速率^[5]。在不同的气候条件地区, 不同研究者对 β 多样性随海拔梯度变化的现象和机理认识不一^[6-11]。南岭国家级自然保护区曾被《世界自然资源保护大纲》列为“优先建立保护区的陆生生物地理区域”^[12], 自 20 世纪 80 年代我国学者开展南岭山地森林群落实地调查研究以来, 有关南岭国家级自然保护区森林物种组成、群落结构、树种多样性等方面的资料已有一定积累, 但多为描述性的。针对南岭国家级自然保护区森林群落 β 多样性海拔梯度格局的综合量化分析尚未见报道。研究该区森林群落 β 多样性的海拔梯度格局, 有助于认识群落尺度上 β 多样性沿环境梯度的变化格局, 揭示出生境被物种分隔的程度或不同地段的生境多样性, 对制定合理的生物多样性管理和保护策略有重要的理论和实践意义。

1 研究区域概况与研究方法

1.1 研究区域概况

本研究地点位于广东南岭国家级自然保护区内(24°37'–24°57' N, 112°30'–113°04' E)。该区总面积 58 368.4 hm², 是广东省目前陆地森林面积最大的国家级自然保护区。该区属于亚热带季风气候区, 南岭国家级自然保护区(原乳阳林业局)本部(海拔 500 m)年平均气温 17.4 °C, 最冷月(1 月)平均气温 7.1 °C, 最热月(7 月)平均气温 26.2 °C, 年均降水量 2 108.4 mm^[13]。南岭国家级自然保护区在地质构造上属华南褶皱带的一部分, 地貌以中山山地为主, 山脉多为西北-东南走向, 主要由花岗岩、变质岩和砂岩组成。水平地带性土壤为红壤, 分布的土壤类型随海拔高度的不同而异^[14]。该区森林覆盖率达 97%, 至今仍保存着大面积的原生林和原生性较强的天然常绿阔叶林^[15], 地带性植被为常绿阔叶林, 从山脚到山顶, 植被类型依次为常绿阔叶林、常绿

落叶阔叶混交林、针阔叶混交林、山顶矮林和山顶灌草丛。

1.2 取样方法

在海拔 300–1 900 m 范围内, 海拔每升高 100 m 设置一条水平样带, 共 17 条样带。样带长 120 m, 宽 10 m, 分为 12 个 10 m × 10 m 的样方单元, 共计调查了 20 400 m²。在每个 10 m × 10 m 样方单元内进行每木调查, 测定胸径 DBH ≥ 3 cm 的所有立木的种名、胸径、树高、冠幅和枝下高, 并记录样方内所有维管束植物。另外, 在每个样方单元的四角和中心布设 5 个 2 m × 2 m 小样方, 在每个小样方中进行: ① 林下植物调查, 记录植物种名、株数和盖度; ② 更新频度调查, 记录乔木树种在主林层、演替层和更新层的株数和高度。

1.3 数据分析方法

1.3.1 垂直结构划分

将 DBH ≥ 3 cm 的立木归为乔木层, DBH < 3 cm 的所有维管束植物划为林下植物层, 林下植物层又分为高灌亚层, 低灌亚层和草本亚层^[16-17]。

1.3.2 β 多样性指数测度方法

依据二元属性数据测度方法和数量数据测度方法, 分别计算出海拔 300–1900 m 的森林群落各层的相邻样带 β 多样性指数。然后, 以海拔 300 m 的森林群落为基准样带, 计算海拔 300 m 的森林群落与其他 16 个样带的森林群落的 β 多样性指数, 即基准样带 β 多样性指数。

二元属性数据测度方法 Cody 指数^[18]:

$$Cody = (g(H) + l(H)) / 2 = (a + b - 2c) / 2 \quad (1)$$

相异性系数(community dissimilarity)^[19]:

$$CD = 1 - 2c / (a + b) \quad (2)$$

式中, $g(H)$ 为沿生境梯度 H 增加的物种数, $l(H)$ 为沿生境梯度 H 丢失的物种数, a 和 b 分别为两群落各自的物种数, c 为两群落的共有物种数。

数量数据的测度方法 Bray-Curtis 指数^[20]:

$$C_N = 2jN / (N_a + N_b) \quad (3)$$

Morisita-Horn 指数^[21]:

$$C_{MH} = 2 \sum (a_i b_i) / (d_a + d_b) N_a N_b \quad (4)$$

其中, N_a 为样地 A 的物种数目, N_b 为样地 B 的物种数目, jN 为样地 A (jN_a) 和 B (jN_b) 共有种中个体数目较小者之和; a_i 和 b_i 为 A 和 B 样地中第 i 种的

个体数目, $d_a = \sum a_i^2 / N_a^2$, $d_b = \sum b_i^2 / N_b^2$ 。

1.3.3 物种周转速率的计算

物种周转速率 β 依据 β 多样性指数计算。

以海拔 300 m 为起点, 垂直高度每隔 100 m, 按照调查样方所处的海拔高度对调查数据进行分组, 共划分出 16 个海拔段。将位于某一海拔段的森林群落与其他 15 个海拔段群落组之间的 β 多样性指数值相加, 并用该和值除以 15, 所得的平均值即表示某一海拔段森林群落与其它海拔段森林群落之间的物种周转速率^[10]。依据 Cody 指数、相异性系数、Bray-Curtis 指数以及 Morisita-Horn 指数等 β 多样性指数值计算的物种周转速率分别以 β_C 、 β_{CD} 、 β_B 、 β_M 表示。

物种周转速率 S_β 依据物种数计算:

$$S_\beta = S_1 / S_2^{[22]} \quad (5)$$

分别针对相邻样带和基准样带的群落、乔木层、高灌亚层、低灌亚层和草本亚层, 以海拔梯度上的两个样带森林群落物种数的比值为样带间的物种周转速率 S_β 。式中, S_1 和 S_2 分别为样带 1 和样带 2 的物种数。

物种周转速率 t 依据特有种数计算:

$$t = (b+c) / (S_1+S_2)^{[23]} \quad (6)$$

式中, b 为样带 1 的特有种数, c 为样带 2 的特有种数, S_1 和 S_2 分别为样带 1 和样带 2 的物种数。此处的特有种指该物种只出现在某一特定样带, 在其他 16 条样带未出现。分别统计各样带出现的特有种, 即为样带 1-17 的特有种数。

1.3.4 数据处理

相关分析、回归分析和方差分析均在软件

Statistica^[24]中完成。

2 结果和分析

2.1 森林群落 β 多样性指数沿海拔梯度的变化

相关分析表明, 4 个 β 多样性指数沿海拔梯度的变化表现不一(表 1)。相邻样带和基准样带各层的 Cody 指数皆与海拔呈显著的线性负相关关系 ($P < 0.05$), 而各层的相异性系数、Morisita-Horn 指数和 Bray-Curtis 指数均与海拔梯度相关性不显著 ($P > 0.05$)。

2.2 森林群落 β 多样性指数的方差分析

南岭国家级自然保护区相邻样带群落、乔木层和林下植物各层的 4 个 β 多样性指数的单因素方差分析(One-way ANOVA)结果存在较大差异(图 1)。Fisher's LSD 多重比较进一步显示, 各层的相异性系数(community dissimilarity)两两之间没有差异, Morisita-Horn 指数各层之间也没有差异。但 Cody 指数和 Bray-Curtis 指数各层之间的差异显著。群落和草本亚层的 Cody 指数和 Bray-Curtis 指数与乔木层、高灌亚层以及低灌亚层的差异尤为显著。

基准样带群落、乔木层和林下植物各层的 4 个 β 多样性指数的单因素方差分析(One-way ANOVA)结果与相邻样带的相比, 差异更为明显(图 2)。Turkey's HSD 多重比较进一步显示, 在相邻样带没差异的相异性系数(community dissimilarity)和 Morisita-Horn 指数, 在基准样带也与 Cody 指数和 Bray-Curtis 指数一样, 表现出群落、草本亚层与乔木层、高灌亚层以及低灌亚层差异显著的趋势。

表 1 β 多样性指数与海拔的相关性

Table 1 Correlation between β diversity index and elevation

	相邻样带 Adjacent transects					基准样带 Baseline transects			
	Cody	CD	C_N	C_{MH}		Cody	CD	C_N	C_{MH}
群落 Community	-0.839**	-0.258	0.577*	0.584*	群落 Community	-0.922**	0.329	-0.028	-0.290
乔木层 Tree layer	-0.803**	-0.381	0.655*	0.257	乔木层 Tree layer	-0.739**	0.591*	-0.462	-0.170
高灌亚层 High shrub substratum	-0.532*	-0.340	-0.198	0.088	高灌亚层 High shrub substratum	-0.511*	0.239	-0.198	-0.108
低灌亚层 Low shrub substratum	-0.510*	-0.131	-0.382	0.012	低灌亚层 Low shrub substratum	-0.555*	0.394	-0.382	-0.096
草本层 Herb layer	-0.743**	0.087	-0.462	0.489	草本层 Herb layer	-0.591*	-0.170	0.655*	0.257

*, ** 分别表示在 0.05 和 0.01 水平上显著差异。* and ** indicate significant difference at 0.05 and 0.01 levels, respectively. 下表同。The same for following tables.

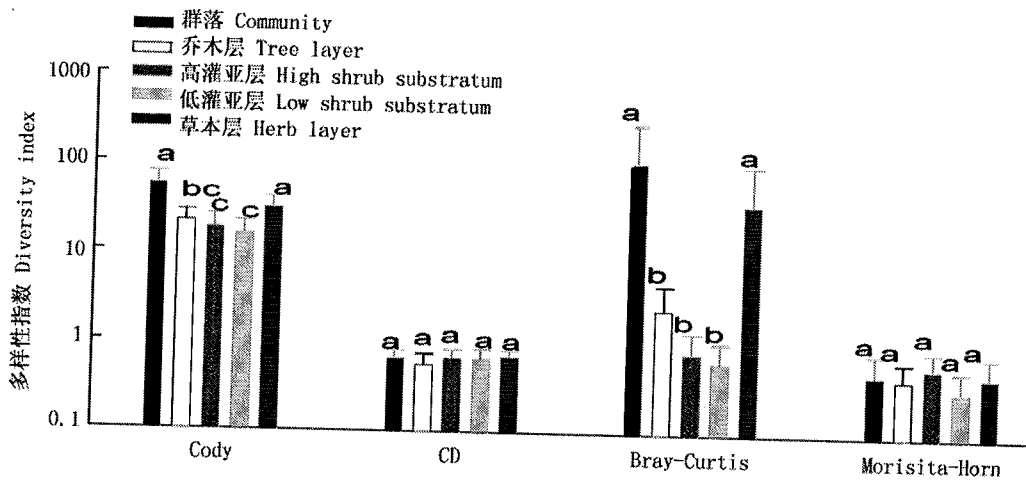


图 1 相邻样带 β 多样性指数的多重比较

Fig. 1 Fisher's LSD of β diversity in adjacent transects

相同字母表示差异不显著。The same letter on the bars indicate not significantly different at $\alpha=0.05$.

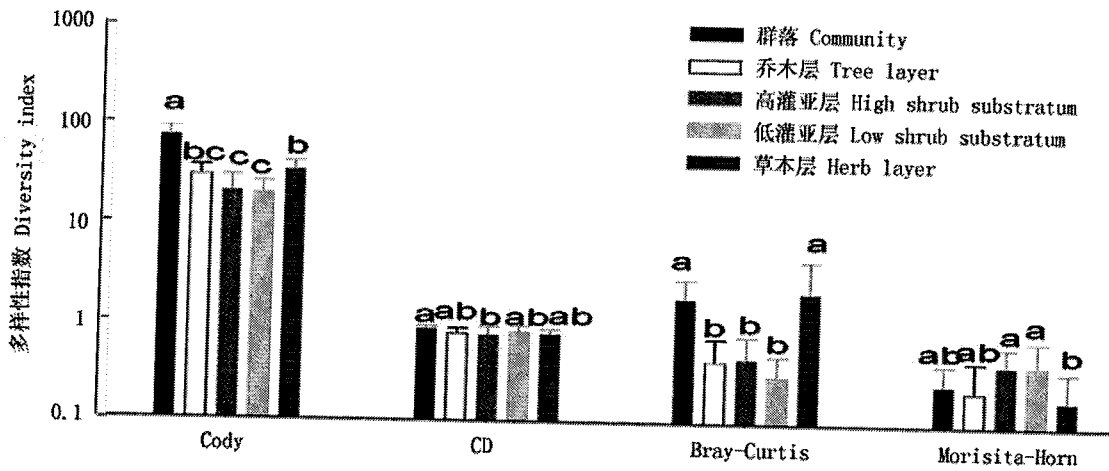


图 2 基准样带森林群落 β 多样性指数的多重比较

Fig. 2 Turkey's HSD of β diversity in baseline transects

相同字母表示差异不显著。The same letter on the bars indicate not significantly different at $\alpha=0.05$.

2.3 海拔梯度上的物种周转速率

2.3.1 物种周转速率 β

物种周转速率 β_C 、 β_{CD} 、 β_B 和 β_M 与海拔的相关分析表明(表 2), 相邻样带和基准样带各层的 β_C 均与海拔呈显著线性负相关关系。无论是相邻样带还是基准样带, 各层的 β_{CD} 、 β_B 和 β_M 多与海拔梯度相关性不显著($P > 0.05$)。

回归分析表明, 无论是相邻样带还是基准样带, 各层的共有种都与依据 Cody 指数计算的物种周转速率 β_C 存在显著线性关系($P < 0.05$), 符合不同群落或环境梯度上不同点之间的共有种越少, β 多样性越大的假说。这可能与气象条件, 如光照、温

度以及强度不等的人类干扰有关。同时也表明, β 多样性可以用来指示群落内的生境异质性, 比较不同群落地段的生境多样性。群落的环境与资源空间分布的异质性程度越高, 则该群落不仅具有较高的物种丰富度, 而且具有较高的物种更替速率。

2.3.2 物种周转速率 S_β

依据物种数计算的物种周转速率 S_β 与海拔梯度的关系在各层的表现不一。相邻样带各层的物种周转速率 S_β 沿海拔梯度变化规律不显著($P > 0.05$)。基准样带群落和草本亚层的物种周转速率 S_β 与海拔正相关($r > 0.64$, $P < 0.01$), 同时, 基准样带乔木层、高灌亚层和低灌亚层表现出与海拔无关的趋势

表 2 物种周转速率 β 与海拔的相关性Table 2 Correlationship between species turnover rate β and elevation

	相邻样带 Adjacent transects					基准样带 Baseline transects			
	β_C	β_{CD}	β_B	β_M		β_C	β_{CD}	β_B	β_M
群落 Community	0.839**	-0.257	0.577*	0.587*	群落 Community	-0.922**	0.313	0.029	0.295
乔木层 Tree layer	0.803**	-0.384	0.655*	0.258	乔木层 Tree layer	-0.739**	0.589*	-0.462	-0.169
高灌亚层 High shrub substratum	-0.532*	-0.335	0.527*	0.094	高灌亚层 High shrub substratum	-0.510*	0.241	-0.202	-0.178
低灌亚层 Low shrub substratum	-0.510*	-0.139	-0.330	0.110	低灌亚层 Low shrub substratum	-0.554*	0.393	-0.385	-0.097
草本层 Herb layer	-0.743**	0.091	0.540*	0.488	草本层 Herb layer	-0.739**	0.590*	-0.462	-0.169

表 3 物种周转速率 β 与森林群落共有种的回归分析Table 3 Regression analysis of species turnover β and shared species of forest communities

物种周转速率 β Species turnover β	相邻样带 Adjacent transects				基准样带 Baseline transects		
	回归方程 Regression equation	r^2	P	回归方程 Regression equation	r^2	P	
群落 Community	β_C	$Y_{\beta_C}=1.5615-0.0085X_{\text{species}}$	0.737	<0.001	$Y_{\beta_C}=1.8239-0.0083X_{\text{species}}$	0.847	<0.001
	β_{CD}	-	0.073	0.313	$Y_{\beta_{CD}}=125.7305+1.4737X_{\text{species}}$	0.310	0.025
	β_B	-	0.049	0.409	$Y_{\beta_B}=2.6376+0.0835X_{\text{species}}$	0.288	0.032
	β_M	-	0.106	0.219	-	0.737	0.499
乔木层 Tree layer	β_C	$Y_{\beta_C}=1.4111-0.0153X_{\text{species}}$	0.736	<0.001	$Y_{\beta_C}=1.6556-0.0114X_{\text{species}}$	0.489	0.003
	β_{CD}	-	0.006	0.772	-	0.006	0.784
	β_B	-	0.244	0.052	$Y_{\beta_B}=1.6245+0.2859X_{\text{species}}$	0.461	0.004
	β_M	$Y_{\beta_M}=0.6250+0.0155X_{\text{species}}$	0.376	0.012	-	0.002	0.860
高灌亚层 High shrub substratum	β_C	$Y_{\beta_C}=1.5343-0.0183X_{\text{species}}$	0.765	<0.001	$Y_{\beta_C}=1.6777-0.0259X_{\text{species}}$	0.721	<0.001
	β_{CD}	-	<0.001	0.971	-	0.003	0.835
	β_B	$Y_{\beta_B}=1.1287+0.0497X_{\text{species}}$	0.447	0.005	$Y_{\beta_B}=0.5530+0.0495X_{\text{species}}$	0.723	<0.001
	β_M	-	0.140	0.154	-	0.003	0.839
低灌亚层 Low shrub substratum	β_C	$Y_{\beta_C}=1.5813-0.0290X_{\text{species}}$	0.837	<0.001	$Y_{\beta_C}=1.7911-0.0362X_{\text{species}}$	0.788	<0.001
	β_{CD}	-	0.028	0.534	-	0.01	0.716
	β_B	$Y_{\beta_B}=0.8214+0.0579X_{\text{species}}$	0.537	0.001	$Y_{\beta_B}=0.3884+0.0511X_{\text{species}}$	0.566	<0.001
	β_M	-	0.104	0.224	-	<0.001	0.991
草本层 Herb layer	β_C	$Y_{\beta_C}=1.6166-0.0148X_{\text{species}}$	0.757	<0.001	$Y_{\beta_C}=1.6867-0.0135X_{\text{species}}$	0.794	<0.001
	β_{CD}	-	0.006	0.768	-	0.134	0.164
	β_B	-	0.097	0.241	$Y_{\beta_B}=1.8871+0.2384X_{\text{species}}$	0.372	0.012
	β_M	-	0.211	0.074	-	0.004	0.823

($P > 0.05$)。

2.3.3 物种周转速率 t

依据特有种数计算的物种周转速率沿海拔梯度的表现也不一致。除了相邻样带高灌亚层的物种周转速率 t 表现出与海拔负相关的趋势外($r = -0.524$, $P = 0.004$), 相邻样带和基准样带其它各层的物种周转速率 t 沿海拔梯度的变化缺乏规律可循($P > 0.05$)。

3 结论和讨论

3.1 不同属性数据测度的效应

本文分析了 4 个 β 多样性指数以及分别依据 β 多样性指数、物种数和特有种数计算的 3 种物种周转速率随海拔梯度的变化。由于 β 多样性指数以及物种周转速率都是一个相对的数值, 不同属性数据所测度的数值之间没有可比性, 故本文不比较不同

属性数据所测度数值的大小,而仅对其随海拔梯度的变化趋势进行分析。本研究结果反映出二元属性数据测度结果Cody指数及由Cody指数计算的物种周转速率 β_c 较能反映 β 多样性沿海拔梯度的变化。究其原因,主要在于二元属性数据仅对物种的存在与否进行测度,其测度结果对反映群落变化,尤其是人为干扰所引起的变化不敏感。因此,二元属性数据的测度结果与海拔梯度的变化比较一致。而数量属性数据不仅对物种的存在与否,而且还对物种水平的有关数量特征进行测度。所以对环境,特别是由于人类活动所引起的群落变化以及对优势种的多度相当敏感^[25]。两种属性数据所测度的 β 多样性变化趋势的差异,应该是对生境破碎化的一种反映。本研究依据物种数计算的物种周转速率 S_p 和依据特有种数计算的物种周转速率 t 与海拔梯度的关系在南岭国家级自然保护区森林群落各层的表现不一致。综合而言,Cody指数及由Cody指数计算的物种周转速率 β_c 适合在南岭山地使用。

3.2 森林群落 β 多样性的海拔梯度格局

研究表明,相邻样带以及基准样带各层的Cody指数以及依据Cody指数计算的物种周转速率 β_c 多随着海拔的增高而单调减少,表现出与海拔梯度负相关的趋势($P < 0.05$)。物种周转速率 β 与森林群落共有种的回归分析进一步揭示,物种周转速率 β_c 与海拔存在显著线性关系($P < 0.05$)。说明随着海拔的增加,相邻样带群落、乔木层和林下植物各层以及基准样带群落、乔木层和草本亚层增加或丢失的物种减少,物种多样性的空间均质性变大。这也许是由于低海拔的人为干扰增加了生境的异质性。Vazquez等^[26]、Wang^[9]以及唐志尧等^[27]对 β 多样性的研究也得出类似的结果,并指出由于分布在低海拔地区的物种具有较小的生态位,所以较小的生境梯度就能引起较多的物种更替。

3.3 β 多样性与环境因子的关系

影响森林群落 β 多样性的因子有土壤、地质以及干扰等^[28]。土壤是植物群落的主要环境因子之一,土壤的理化性质影响着植被的发生、发育和演替的速度,与植物群落的组成结构和植物的多样性有着密切关系。研究指出,较高的 β 多样性有时与温暖、干燥和富营养的生境有关^[26],而且 β 多样性随人为干扰的减少和空间异质性的降低沿海拔梯度存在

显著的相关性^[9]。事实上,几乎没有哪一个物种能自始至终贯穿于整个环境梯度^[23,29],南岭国家级自然保护区森林群落也没有一个物种连续出现在从海拔300–1900 m海拔梯度中,表明有着海拔条件限制的物种通常相互取代或重叠^[23]。不同样带物种组成的相异性也许正反映了不同植物功能型生态特点的深刻影响。

参考文献

- [1] Whittaker R H. Evolution of species diversity in land communities [J]. *Evolut Biol*, 1977, 10:1–67.
- [2] Whittaker R H. Evolution and measurement of species diversity [J]. *Taxon*, 1972, 21:213–252.
- [3] Koleff P, Gaston K J, Lennon J J. Measuring beta diversity for presence-absence data [J]. *J Anim Ecol*, 2003, 72:367–382.
- [4] Pielou E C. *Ecological Diversity* [M]. New York: John Wiley & Sons, Inc., 1975:1–165.
- [5] Wilson B J. Plant community structure and its relation to the vertical complexity of communities: dominance/ diversity and spatial rank consistency [J]. *Oikos*, 1994, 70(1):91–98.
- [6] Zimmerman J C, Wald L E De, Rowlands P G. Vegetation diversity in an interconnected ephemeral riparian system of north central Arizona, USA [J]. *Biol Conserv*, 1999, 90:217–228.
- [7] Ojeda F, Maranon T, Arroyo J. Plant diversity patterns in the Aljibe Mountains (S. Spain): a comprehensive account [J]. *Biodiv Conserv*, 2000, 9:1323–1343.
- [8] Tilman D. Causes, consequences and ethics of biodiversity [J]. *Nature*, 2000, 405:208–211.
- [9] Wang G H, Zhou G S, Yang L M, et al. Distribution, species diversity and life-form spectra of plant communities along an altitudinal gradient in the northern slopes of Qilianshan Mountains, Gansu, China [J]. *Plant Ecol*, 2002, 165:169–181.
- [10] Guan W B(关文彬), Ye M S(冶民生), Ma K M(马克明), et al. The relationships between plant community species turnover rates and environmental factors in the arid valley of Minjiang River [J]. *Acta Ecol Sin(生态学报)*, 2004, 24(11):2367–2373.(in Chinese)
- [11] Tang Z Y(唐志尧), Ke J H(柯金虎). Altitudinal patterns of plant species diversity in Mt. Niubeiliang, Qinling Mountains [J]. *Biodiv Sci(生物多样性)*, 2004, 12(1):108–114.(in Chinese)
- [12] Pang X F(庞雄飞), Zhuang X Y(庄雪影), Tian M Y(田明义), et al. Nanling mountains and Lingnan basins: A megabiodiversity locality [M]// Pang X F(庞雄飞). *Studies on the Biodiversity in Guangdong Nanling National Nature Reserve*, Guangdong. Guangzhou: Guangdong Science and Technology Publishing House, 2003:28–62.(in Chinese)
- [13] Huang S M(黄少敏), Long Z Q(龙志强), Zhang J Q(张金泉). Geomorphology of Guangdong Nanling National Nature Reserve [M]// Pang X F(庞雄飞). *Studies on the Biodiversity in Guangdong Nanling National Nature Reserve*, Guangdong. Guangzhou:

- Guangdong Science and Technology Publishing House, 2003:14–27.(in Chinese)
- [14] Zhang J Q(张金泉). Guangdong Nature Reserve [M]. Guangzhou: Guangdong Tourism Press, 1997:255–258.(in Chinese)
- [15] Forest Ecology Delegation of Guangdong Scientists(广东省科学家南岭森林生态考察团). The report of forest ecology delegation in Nanling, Guangdong [J]. *Ecol Sci(生态科学)*, 1993, 1:3–13.(in Chinese)
- [16] Bailey J D, Mayrsohn C, Doescher P S, et al. Understory vegetation in old and young Douglas-fir forests of western Oregon [J]. *For Ecol Manag*, 1998, 112:289–302.
- [17] Hanley T A. Potential management of young-growth stands for understory vegetation and wildlife habitat in southeastern Alaska [J]. *Landscape Urban Plan*, 2005, 72:95–112.
- [18] Cody M L. Towards a theory of continental species diversity bird distributions over Mediterranean habitat gradients [C]// Cody M L, Diamond J M. *Ecology and Evolution of Communities*. Cambridge: Harvard University Press, 1975:241–257.
- [19] Gao X M(高贤明), Ma K P(马克平), Huang J H(黄建辉), et al. Studies on plant community diversity in Donglingshan Mountain, Beijing, China: XI. The β diversity of mountain meadow [J]. *Acta Ecol Sin(生态学报)*, 1998, 18(1):24–32.(in Chinese).
- [20] Bray J R, Curtis J D. An ordination of the upland forest communities of southern Wisconsin [J]. *Ecol Monogr*, 1957, 27: 325–349.
- [21] Wolda H. Diversity, diversity indices and tropical cockroaches [J]. *Oecologia*, 1983, 58:290–298.
- [22] Beatrijs B, Martin H. Species turnover at small scales in dune slack plant communities [J]. *Basic Appl Ecol*, 2004, 5:321–329.
- [23] Brown J H, Kodric-Brown A. Turnover rates in insular biogeography: effect of immigration on extinction [J]. *Ecology*, 1997, 58: 445–449.
- [24] Statsoft, Inc. *Statistica for Windows (Computer Program Manual) [CP/DK]*. Tulsa: Statsoft, Inc. 1997.
- [25] Magurran A E. *Measuring Biological Diversity [M]*. Bodmin, Cornwall: Blackwell, 2003:1–248.
- [26] Vazquez J A, Givnish T J. Altitudinal gradients in tropical forest composition, structure, and diversity in the Sierra de Manantlan [J]. *J Ecol*, 1998, 86:999–1020.
- [27] Tang Z Y(唐志尧), Fan J Y(方精云), Zhang L(张玲). Patterns of woody plant species diversity along environmental gradients on Mt. Taibai, Qinling Mountains [J]. *Biodiv Sci(生物多样性)*, 2004, 12(1):115–122.(in Chinese).
- [28] Whittaker R J, Willis K J, Field R. Scale and species richness: towards a general, hierarchical theory of species diversity [J]. *J Biogeog*, 2001, 28:453–470.
- [29] Pausas J G, Austin M.K. Patterns of plant species richness in relation to different environments: An appraisal [J]. *J Veget Sci*, 2001, 12:153–166.