

北京东灵山辽东栎林植物物种多样性的多尺度分析

张育新, 马克明*, 祁建, 冯云, 张洁瑜

(中国科学院生态环境研究中心城市与区域生态国家重点实验室, 北京 100085)

摘要: 多尺度分析物种多样性格局能够为有效保护生物多样性提供重要信息。利用物种多样性的加法分配法则分析了样方-坡位-坡面等级尺度系统辽东栎林植物物种多样性(γ 多样性)的 α 多样性和 β 多样性在各尺度上的分配关系。结果表明以物种丰富度为指标的区域物种多样性的最大贡献来自坡面尺度, 表明坡面尺度是维持辽东栎林物种多样性的有效尺度; 而对 Simpson 多样性和 Shannon 多样性的最大贡献则来自样方内, 这决定于群落物种优势度和稀有度格局; 各尺度间 β 多样性组分随尺度的增大而增大可能是环境异质性和扩散作用的综合结果。各尺度间 Shannon 多样性对总体多样性的贡献大于 Simpson 多样性的贡献是偶见种在各尺度间分配的结果。物种多样性分配的加法法则为物种多样性格局的多尺度分析提供了理论框架, 是检验物种多样性格局形成机制的有效方法。

关键词: α 多样性; β 多样性; γ 多样性; 尺度; 多样性加法分配

文章编号: 1000-0933(2009)05-2179-07 中图分类号: Q145, Q16, Q948, S7185, X176 文献标识码: A

Multi-scale analysis of plant species diversity of Oak (*Quercus liaotungensis*) forest at Dongling Mountain, Beijing

ZHANG Yu-Xin, MA Ke-Ming*, QI Jian, FENG Yun, ZHANG Jie-Yu

State Key Laboratory of Urban and Regional Ecology, Research Center for Eco-Environmental Sciences, Chinese Academy of Sciences

Acta Ecologica Sinica, 2009, 29(5): 2179 ~ 2185.

Abstract: Multi-scale analysis of species diversity pattern can provide important information to biodiversity conservation. Additive partition of diversity approach is used to analyzing the relative contribution of α diversity and β diversity to γ diversity of plant species in oak (*Quercus liaotungensis*) forest in a quadrat, slope position, slope three scales hierarchical sampling system. The results shows that slope scale has the most contribution to the total species richness imply that the best scale for maintain species diversity in oak forest; While the most contribution of diversity for Shannon diversity index and Simpson diversity index is the quadrat scale, the difference is due to the dominance and rarity pattern of species in community; β diversity components increase with scale which may reflect the synthesis of environmental heterogeneity and dispersal effects; In each scale, the contribution of β diversity by Shannon diversity is higher than by Simpson diversity, which is due to the rare species distribution in the community. The paper argued that additive partition of diversity is an valuable analytical framework for multi-scale analysis of species diversity pattern and is an effective approach for the forming mechanism of species pattern.

Key Words: α diversity; β diversity; γ diversity; scale; additive partition of diversity

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(30870459); 国家自然科学基金委创新研究群体基金项目(40621601); 中国科学院野外台站基金资助项目

收稿日期: 2008-04-09; 修订日期: 2008-04-29

致谢: 在野外调查中, 得到了天津师范大学刘新成老师, 北京林业大学夏兵、周亮、金明、唐厚军、庄建磊、黄莎、中国环境科学研究院王海华的帮助, 特此致谢。

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: mkm@rcees.ac.cn

尺度在生态研究中具有重要的作用,因为它能够将格局与过程相连^[1]。生物多样性格局与所观测的尺度紧密相关^[2],因此在物种多样性格局分析中引入尺度对于理解其背后的形成机制,进而更有效地制定物种多样性保护策略具有重要的意义。实际上,Whittaker^[3]很早就明确了尺度与多样性的关系,于是提出了著名的 alpha 多样性、beta 多样性、gamma 多样性概念,并得到了广泛认可^[4~7]。Whittaker^[3]认为一个地区的总体多样性(区域多样性或 gamma 多样性, γ)可以分成两个部分:Alpha 多样性(α),某一局域或群落内的多样性;Beta 多样性(β),局地间或群落间多样性组成的差异。因此,可以看出 alpha 多样性与局域尺度相对应, gamma 多样性则与区域尺度相对应,而 beta 多样性则连接局域和区域尺度。

但是,应用生物多样性组成部分的概念框架来分析不同尺度上物种多样性的格局是如何产生的研究还很少^[6]。这主要是因为 Whittaker 使用了多样性相乘的方法来把 alpha 多样性和 beta 多样性与 gamma 多样性联系起来($\gamma = \alpha \times \beta$),即物种多样性的乘法分配法则(multiplicative partition of diversity)。在这个关系中,beta 多样性是通过 gamma 多样性与 alpha 多样性的比值得出的($\beta = \gamma / \alpha$)^[3],因此导致了 beta 多样性与 alpha 多样性和 gamma 多样性间量纲的不一致,如对于物种丰富度而言 alpha 多样性和 gamma 多样性的单位为物种,但 beta 多样性则没有量纲^[6]。

多样性加法分配(additive partition of diversity)可以避免出现 beta 多样性组分无量纲的缺点。这一理论框架最早由 MacArthur 等^[4]提出,他们认为 gamma 多样性是 alpha 多样性和 beta 多样性的加和($\gamma = \alpha + \beta$)。它将 gamma 多样性分解成具有相同单位的 alpha 多样性和 beta 多样性。在任意尺度上,所有样方总体物种多样性(γ)可以分成样方内部多样性(α)的均值和在样方内缺失物种(β)的均值^[7],因而可以跨尺度比较 alpha 多样性和 beta 多样性对 gamma 多样性的贡献^[6~14]。这一点非常重要,这是因为物种多样性在不同尺度上受不同的生态过程控制^[15],因而能更好地理解控制生物多样性时空分布格局的影响因子,有助于制定保护指标和管理自然生态系统,防止生物多样性的丧失^[12,16]。因此,物种多样性加法分配法则得到越来越多的关注,物种多样性的加法分配法则已经用于分析昆虫^[13,17]、农田植物^[9,11,18]、景观中植物^[12,14,19,20]、森林公园树木^[21]等物种多样性的多尺度格局。

辽东栎林是北京东灵山地区的优势群落类型,对辽东栎林开展物种多样性的多尺度分析对保护该地区物种多样性有重要意义。因此,本研究的目的是通过物种多样性加法分配法则分析辽东栎林中植物群落物种多样性在样方、坡位、坡面的三等级尺度内的分配关系,进而揭示辽东栎林区域物种多样性格局在多尺度下分配的影响因素。

1 研究方法

1.1 研究区概况

北京东灵山(40°00′~40°03′N,115°26′~15°30′E)位于北京市西郊的门头沟区,与河北省毗邻,距市区约 100km。东灵山为小五台山余脉,属太行山系。海拔高度多在 1000m 以上,最高峰为 2303m。地质构造上位于华北陆台中部燕山沉降带,地貌以山地侵蚀结构类型为主,地势陡峭,河流下切严重。地带性土壤类型为肥沃褐色土和棕色森林土^[22]。该区域属于暖温带半湿润大陆季风气候,寒冷期长,积温低,冻土期长,生长季短,年均温 5~10℃,无霜期约 195d,年降雨量 500~650mm,多集中于夏季,春旱严重。植被为暖温带落叶阔叶林区,辽东栎林为该区的地带性植被,主要分布在海拔 800~1700m 范围内,但由于人类活动的影响,辽东栎林在海拔 1000m 以下已不多见。本区植物区系丰富,共计 127 科、476 属、997 种(包括亚种、变种、变型等种以下单位),其主要来源是第三纪植物区系后裔,温带性成分最为突出^[23]。

1.2 取样设计和群落调查

为了对辽东栎林物种多样性进行多尺度分析,设计了样方-坡位-坡面 3 种尺度的等级取样设计(图 1),即沿海拔梯度选择了 8 个有辽东栎林分布的西向坡面进行群落学调查,每个坡面分为上、中、下 3 种坡位,每个坡位连续调查 3 个 10m×10m 的样方。这样就形成了 8 个坡面、24 个坡位、72 个样方组成的 3 尺度等级取样系统。

对于每个 10m × 10m 的样方,采取分层取样的方式进行群落调查,乔木层记录样方内每株乔木的高度、冠幅、胸径;灌木层记录样方内每个物种的高度、盖度、多度(个体数);对于草本层,随机选择 3 个 1m × 1m 的小样方,记录每个物种的高度、相对盖度、多度。

1.3 数据分析

根据取样设计(图 1),按照物种多样性加法法则计算框架^[9, 13, 14], alpha 多样性、beta 多样性、gamma 多样性在样方、坡位、坡面各尺度之内和之间的分配关系为 $\gamma = \alpha_1 + \beta_1 + \beta_2 + \beta_3$ (图 2)。据此,按照群落调查资料,对乔木层、灌木层、草本层、及木本物种(乔木层和灌木层物种合并)分别统计和计算物种丰富度、Shannon 多样性、Simpson 多样性(其中 Shannon 多样性和 Simpson 多样性指数分别用各个层物种的重要值(IV)计算,木本、乔木、灌木重要值计算公式为: $IV = (\text{相对优势度} + \text{相对盖度} + \text{相对多度})/3$;草本重要值计算公式为: $IV = (\text{相对高度} + \text{相对盖度} + \text{相对多度})/3$) 在各尺度内和尺度间的分配关系。利用软件 PARTITION^[24] 来计算各个尺度上的 alpha 多样性 ($\alpha_1, \alpha_2, \alpha_3$)、区域多样性 (γ), (其中 $\alpha_1, \alpha_2, \alpha_3$ 分别代表样方内、坡位内、坡面内(图 1)多样性, (分别用物种丰富度、Simpson 多样性、Shannon 多样性指数计算)和 beta 多样性 ($\beta_1, \beta_2, \beta_3$)。在该软件中,还可以利用 bootstrapping 随机取样的方法(选择的随机取样次数为 10000 次)计算出各尺度上 alpha 多样性和 beta 多样性的期望值,另外能够对各观

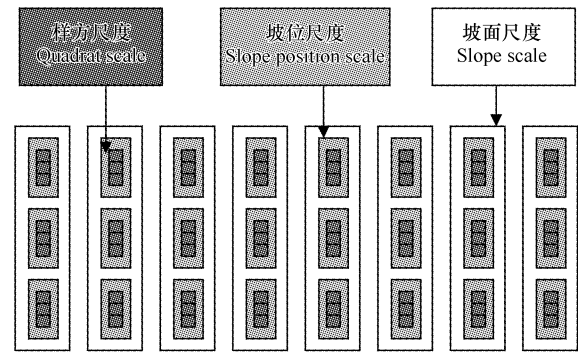


图 1 用于分析植物物种多样性的等级尺度取样设计
Fig. 1 Hierarchical scale sampling design for analysis of plant species diversity

共采用 3 种尺度:样方尺度, 72 个单元,每个单元为 10m × 10m 样方,面积 100m²;坡位尺度:24 个单元,每个单元包含 3 个 10m × 10m 样方,取样面积为 300m²;坡面尺度:8 个单元,每个坡面单元包括 3 个坡位单元,9 个 10m × 10m 样方,取样面积为 900m²
3 scales are used: quadrat scale, 72 unit, each unit is a 10m × 10m quadrat, sampling area 100m²; slope position scale: 24 unit, each have 3 10m × 10m quadrats, sampling area 300m²; slope scale: 9 units, each have 3 slope position scale units, 9 10m × 10m quadrats, sampling area 900m²

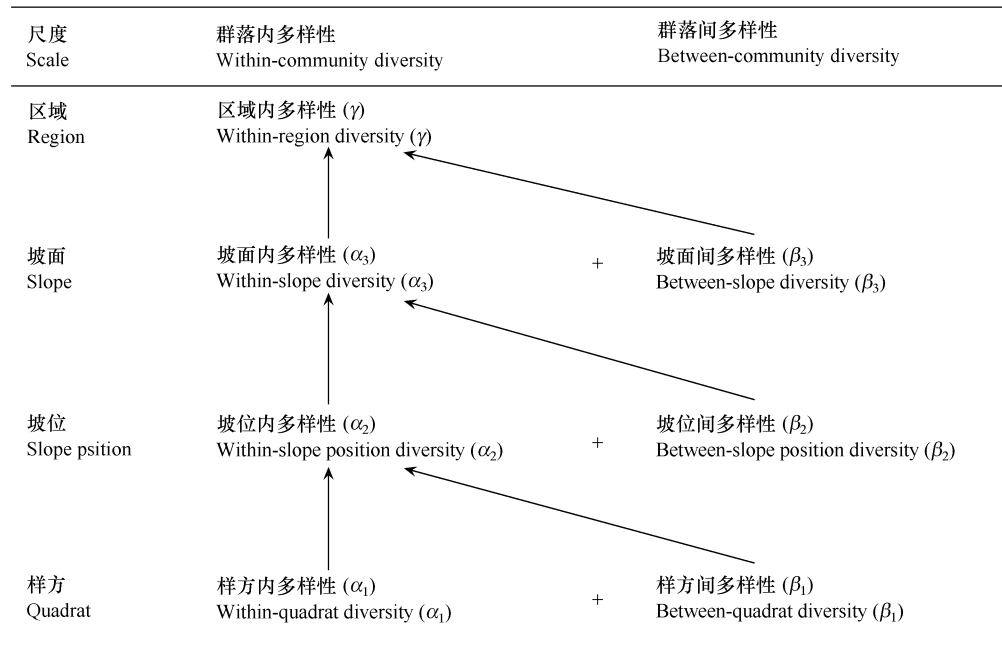


图 2 按照物种多样性加法分配法则划分的不同尺度不同物种多样性组分的关系^[9, 13, 14]

Fig. 2 Relationship between different species diversity components at different spatial scale under additive partition approach of diversity^[9, 13, 14]

测值和期望值进行统计显著性检验,给出相应显著性水平 P 值。

2 研究结果

2.1 物种丰富度

图 3 和表 1 是物种丰富度在样方、坡位、坡面各尺度之内和之间的分配关系。物种丰富度在区域内的最大贡献来自坡面间(β_3)。在坡面间、坡位间、样方间对 Gamma 多样性的贡献大小的顺序为: $\beta_3 > \beta_2 > \beta_1$ 。

表 1 以物种丰富度为指标时木本物种、乔木物种、灌木物种和草本物种在样方、坡位和坡面 3 个尺度上 alpha、beta 和 gamma 多样性的观测值和期望值组成情况

Table 1 Observed value and expected value total speices richness in the region of woody species, tree species, shrub species, and herb species explained by alpha, beta, and gamma diversity components of diversity on three spatial scales: quadrat scale, slope position scale, and slope scale

多样性 Diversity	木本物种 Woody species		乔木物种 Tree species		灌木物种 Shrub species		草本物种 Herb species	
	OBS	EXP	OBS	EXP	OBS	EXP	OBS	EXP
α_1	7.1	15.6	2.4	4.9	6.6	14.8	17.9	33.1
$+ \beta_1$	2.3	1.8	1	2	2.5	4.3	11.4	8.8
$+ \beta_2$	4.3	3.3	2	2.3	5	6	19.6	31.9
$+ \beta_3$	20.3	11.8	11.6	4	21.9	9.7	124.1	88.4
$= \gamma$	34	32.5	17	13.2	36	34.8	173	162.2

表内所有值都通过了显著性检验($P < 0.001$);OBS:观测值;EXP:期望值 all value is statistic significant ($P < 0.001$); OBS:observed value; EXP:expected value

2.2 Simpson 多样性

木本植物、乔木层、灌木层、草本层的 Simpson 多样性在样方、坡位、坡面各尺度之内和之间的分配关系见图 4 和表 2。与物种丰富在各尺度的分配不同,Simpson 多样性的最大贡献来自样方内(α_1)。同物种丰富度趋势相同,Simpson 多样性在坡面间、坡位间、样方间贡献的大小也为: $\beta_3 > \beta_2 > \beta_1$ 。

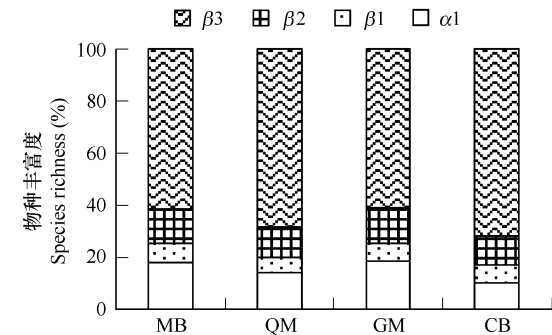


图 3 木本物种,乔木物种,灌木物种,草本物种在样方,坡位,和坡面 3 个尺度上 alpha 和 beta 多样性组分构成的物种丰富度的百分比组成
Fig. 3 Percentage of total species richniess of woody species, tree species, shrub species, and herb species explained by alpha and beta components of diversity on three spatial scales: quadrat scale, slope position scale, and slope scale
MB:木本物种;QM:乔木物种;GM:灌木物种;CB:草本物种 MB: woody species; QM:tree species; GM:shrub species; CB:herb species

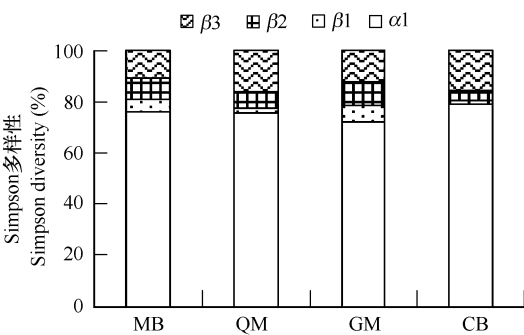


图 4 以 Simpson 多样性为指标时木本物种、乔木物种、灌木物种和草本物种在样方、坡位和坡面 3 个尺度上 alpha 和 beta 多样性组分的百分比组成
Fig. 4 Percentage of total Simpson diversity of woody species, tree species, shrub species, and herb species explained by alpha and beta components of diversity on three spatial scales: quadrat scale, slope position scale, and slope scale
MB: 木本物种;QM: 乔木物种;GM: 灌木物种;CB: 草本物种 MB: woody species; QM: tree species; GM: shrub species; CB: herb species

2.3 Shannon 多样性

Shannon 多样性在木层、灌木层、草本层、木本植物中样方、坡位、坡面各尺度之内和之间的分配关系见图 5 和表 3。与 Simpson 多样性相同,Shannon 多样性的最大贡献也来自样方内(α_1)。Shannon 多样性在坡面间、坡位间、样方间贡献的大小顺序也为: $\beta_3 > \beta_2 > \beta_1$ 。

与 Simpson 不同的是 Shannon 多样性在样方间、坡位间、坡面间的多样性对 gamma 多样性的贡献百分比都比相对应的 Simpson 多样性贡献高。

表 2 以 Simpson 多样性为指标时木本物种、乔木物种、灌木物种和草本物种在样方、坡位和坡面 3 个尺度上 alpha、beta 和 gamma 多样性的观测值和期望值组成情况

Table 2 Observed value and expected value total Simpson diversity in the region of woody species, tree species, shrub species, and herb species explained by alpha, beta, and gamma diversity components of diversity on three spatial scales: quadrat scale, slope position scale, and slope scale

多样性 Diversity	木本物种 Woody species		乔木物种 Tree species		灌木物种 Shrub species		草本物种 Herb species	
	OBS	EXP	OBS	EXP	OBS	EXP	OBS	EXP
$\alpha 1$	0.64	0.68	0.37	0.41	0.60	0.56	0.60	0.63
+ $\beta 1$	0.04	0.03	0.01	0.01	0.05	0.03	0.01	0.01
+ $\beta 2$	0.07	0.05	0.03	0.02	0.08	0.07	0.03	0.04
+ $\beta 3$	0.09	0.07	0.08	0.04	0.10	0.13	0.12	0.09
= γ	0.84	0.83	0.49	0.48	0.83	0.79	0.76	0.77

表内所有值都通过了显著性检验 ($P < 0.001$) ; OBS: 观测值; EXP: 期望值 all value is statistic significant ($P < 0.001$) ; OBS: observed value; EXP: expected value

3 讨论

物种多样性的加法分配方法允许对物种多样性不同组分在多个空间或等级尺度上进行分析,进而可以揭示在哪个尺度或等级上多样性最大^[14]。在本研究中,当以物种丰富度作为度量指标时,木本植物、乔木层、灌木层、草本层的物种丰富度的最大的贡献来自坡面间 ($\beta 3$),说明坡面尺度对物种丰富度的格局起决定作用,是度量辽东栎林植物物种多样性的合适尺度。而以 Shannon 多样性和 Simpson 多样性为指标时对多样性的最大贡献则来自样方内尺度 ($\alpha 1$),这是因为许多种,如辽东栎,其局域的优势度和均匀度给样方尺度的指数值提供了很多的信息。以往的研究^[9~14, 16~21]也表明物种丰富度与 Shannon 多样性及 Simpson 多样性作为多样性指标是在不同尺度上对 gamma 多样性最大贡献量会不一致,这反映了物种优势度或稀有度在群落中的格局^[17]。东灵山辽东栎林中多数物种是局域分布的,少数物种是区域分布的^[25],在多数样方内都是少数相同的常见种组成,而绝大多数偶见种都仅仅在少数样方中

出现。因而,物种丰富度的加法分配法则产生的最大贡献率会出自 beta 多样性组分,而 Shannon 多样性和 Simpson 多样性的加法分配法则会产生较高的 alpha 多样性组分^[17]。

通过比较不同尺度上物种丰富度、Simpson 多样性、Shannon 多样性的 beta 多样性组分,表明随尺度增大 beta 多样性也增大(表 2 和表 3)。这在一定程度上反映了每个尺度上环境异质性对 beta 多样性影响,异质性越高 beta 多样性越大^[26]。在本研究的等级尺度取样框架中,从样方到坡面环境异质性都会存在,在样方尺度会有土壤特征、微地形和微气象的差异;而坡位尺度则会增加光照、土壤水分的差异;到了坡面尺度则会增加大尺度环境因子的差异,因而尺度越大环境异质性越高。另外,它在一定程度上也反映出扩散作用对植物群落的 beta 多样性的影响,由于扩散作用使群落组成趋于同质进而减小 beta 多样性^[26, 27]。然而,扩散作用会随尺度的增大而减弱^[28],因此尺度越大扩散作用越小,进而形成较大的 beta 多样性。

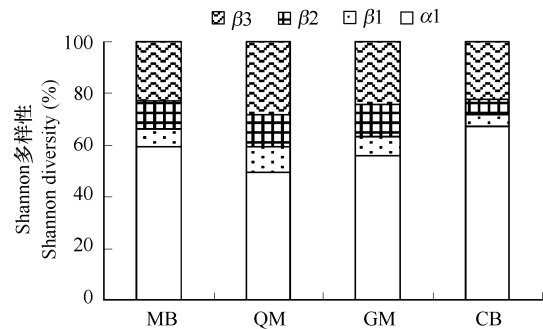


图 5 以 Shannon 多样性为指标时木本物种、乔木物种、灌木物种和草本物种在样方、坡位和坡面 3 个尺度上 alpha 和 beta 多样性组分的百分比组成

Fig. 5 Percentage of total Shannon diversity of woody species, tree species, shrub species, and herb species explained by alpha and beta components of diversity on three spatial scales: quadrat scale, slope position scale, and slope scale

MB: 木本物种; QM: 乔木物种; GM: 灌木物种; CB: 草本物种
MB: woody species; QM: tree species; GM: shrub species; CB: herb species

表3 以 Shannon 多样性为指标时木本物种、乔木物种、灌木物种和草本物种在样方、坡位和坡面 3 个尺度上 α 、 β 和 γ 多样性的观测值和期望值组成情况

Table 3 Observed value and expected value total Shannon diversity in the region of woody species, tree species, shrub species, and herb species explained by α , β , and γ diversity components of diversity on three spatial scales: quadrat scale, slope position scale, and slope scale

多样性 Diversity	木本物种 Woody species		乔木物种 Tree species		灌木物种 Shrub species		草本物种 Herb species	
	OBS	EXP	OBS	EXP	OBS	EXP	OBS	EXP
$\alpha 1$	1.33	1.56	0.56	0.45	1.21	1.6	1.42	1.72
$+\beta 1$	0.16	0.09	0.11	0.08	0.17	0.07	0.09	0.03
$+\beta 2$	0.24	0.2	0.14	0.11	0.26	0.15	0.13	0.08
$+\beta 3$	0.51	0.32	0.32	0.34	0.53	0.21	0.47	0.24
$=\gamma$	2.24	2.17	1.13	0.98	2.17	2.03	2.11	2.07

表内所有值都通过了显著性检验($P < 0.001$); OBS: 观测值; EXP: 期望值 all value is statistic significant ($P < 0.001$); OBS: observed value; EXP: expected value

Shannon 多样性在各个尺度间的贡献率都大于 Simpson 多样性在尺度间的贡献,这一点表明是偶见种决定了尺度间物种多样性的差异,既 β 多样性。这是因为, Simpson 多样性表征的是从样方随机选择两个个体是同一种的概率,因此优势种(或常见种)对该指数的贡献大;而偶见种(稀有种)则对 Shannon 多样性指数贡献大^[29]。在同等尺度条件下, Shannon 多样性大于 Simpson 多样性能反映出偶见种贡献大,反之则说明优势种的贡献大。

多尺度研究生物多样性不同组分关系的变化是生态学家面临的一大挑战^[26],生物多样性组分的加法分配法则为此提供一个有效的理论框架^[6]。本研究使用的是空间尺度,它也可以扩展为时间尺度、组织尺度等。实际上,任何分类因子(如生境、寄主、资源利用方式)间多样性分配关系都能够通过物种多样性的加法分配法则来分析,它能够对各种物种多样性格局形成机制的假设进行检验,因而可以使生态学家更清楚地知道是哪些因子控制着地球上生物多样性的时空分布,并帮助提出有效的保护策略^[7]。

Reference:

- [1] Levin S A. The problem of pattern and scale in ecology. *Ecology*, 1992, 73: 1943—1967.
- [2] Zhang Y X, Ma K M, Anand M, *et al.* Do generalized scaling laws exist for species abundance distribution in mountains? *Oikos*, 2006, 115: 81—88.
- [3] Whittaker R H. Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California. *Ecological Monographs*, 1960, 30, 279—338.
- [4] MacArthur R, Recher H, Cody M. On the relation between habitat selection and species diversity. *The American Naturalist*, 1966, 100: 319—332.
- [5] Cody M L. Towards a theory of continental species diversities: bird distributions over Mediterranean habitat gradients. In: Cody M L, Diamond J M eds. *Ecology and evolution of communities*. Harvard University Press, 1975. 214—257.
- [6] Lande R. Statistics and partitioning of species diversity, and similarity among multiple communities. *Oikos*, 1996, 76: 5—13.
- [7] Veech J A, Summerville K S, Crist T O, *et al.* The additive partitioning of species diversity: recent revival of an old idea. *Oikos*, 2002, 99: 3—9.
- [8] Allan J D. Components of diversity. *Oecologia*, 1975, 18: 359—367.
- [9] Wagner H H, Wildi O, Ewald K C. Additive partitioning of plant species diversity in an agricultural mosaic landscape. *Landscape Ecology*, 2000, 15: 219—227.
- [10] DeVries P J, Walla T R. Species diversity and community structure in Neotropical fruit-feeding butterflies. *Biological Journal of the Linnean Society*, 2001, 74: 1—15.
- [11] Fournier E, Loreau M. Respective roles of hedges and forest patch remnants in the maintenance of ground-beetle (Coleoptera: Carabidae) diversity in an agricultural landscape. *Landscape Ecology*, 2001, 16: 17—32.
- [12] Summerville K S, Boulware M, Veech J A, *et al.* Spatial variation in species diversity and composition of forest Lepidoptera: patterns and implications for conservation. *Conservation Biology*, 2003, 17: 1045—1057.

- [13] Gering J C, Crist T O, Veech J A. Additive partitioning of species diversity across multiple spatial scales: implications for regional conservation of biodiversity. *Conservation Biology*, 2003, 17: 488—499.
- [14] Chandy S, Gibson D J, Robertson P A. Additive partitioning of diversity across hierarchical spatial scales in a forested landscape. *Journal of Applied Ecology*, 2006, 43: 792—801.
- [15] Crawley M J, Harral J E. Scale dependence in plant biodiversity. *Science*, 2001, 291: 864—868.
- [16] Veech J A, Summerville K S, Crist T O, *et al.* The additive partitioning of species diversity: recent revival of an old idea. *Oikos*, 2002, 99: 3—9.
- [17] Crist T O, Veech J A, Gering J C, *et al.* Partitioning species diversity across landscapes and regions: a hierarchical analysis of α , β , and γ diversity. *The American Naturalist*, 2003, 162: 734—743.
- [18] Gabriel D, Roschewitz I, Tschamtk T, *et al.* Beta diversity at different spatial scales: plant communities in organic and conventional agriculture. *Ecological Applications*, 2006, 16: 2011—2021.
- [19] DeVries P J, Murray D, Lande R. Species diversity in vertical, horizontal, and temporal dimensions of a fruit-feeding butterfly community in an Ecuadorian forest. *Biological Journal of the Linnean Society*, 1997, 62: 343—364.
- [20] DeVries P J, Walla T R, Greeney H F. Species diversity in spatial and temporal dimensions of fruitfeeding butterflies from two Ecuadorian forests. *Biological Journal of the Linnean Society*, 1999, 68: 333—353.
- [21] Chen X Y, Lu H P, Ying X Y, *et al.* Additive partition of tree species diversity in Tiantong National Forest Park. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2006, 17(4): 567—571.
- [22] Sun S Z. The characteristics of the geology, geomorphology and soils in Donglingshan mountain region. In: Chen L Z, Huang J H eds. Study on the structure and function of the forest ecosystem in warm temperate zone. Beijing: Science Press, 1997. 10—27.
- [23] Ma K P, Yu S L, Gao X M. Study on the flora of Dongling Mountain area. In: Chen L Z, Huang J H eds. Researches on structure and function of forest ecosystem in warm-temperate zone. Beijing: Science Press, 1997. 38—55.
- [24] Veech J A, Crist T O. Partition: software for hierarchical additive partition of species diversity, version 2.0, 2007. <http://www.users.muohio.edu/cristto/partition.htm>.
- [25] Feng Y, Ma K M, Zhang Y X, *et al.* DCCA analysis of plant species distributions along altitudinal gradient in different Oak (*Quercus liaotungensis*) forest layers. *Acta Phytocologica Sinica*, 2008, 32(3): 568—573.
- [26] Loreau M. Are communities saturated? On the relationship between α , β and γ diversity. *Ecology Letters*, 2000, 3: 73—76.
- [27] Shmida A, Wilson M V. Biological determinants of species diversity. *Journal of Biogeography*, 1985, 12: 1—20.
- [28] Marshall E J P, Hopkins A. Plant species composition and dispersal in agricultural land. In: Bunce R G H, Howard D C eds. Species dispersal in agricultural habitats. London: Belhaven Press, 1990. 98—116
- [29] Magurran A E. Ecological diversity and its measurement. Princeton: Princeton University Press, 1988.

参考文献:

- [21] 陈小勇, 陆慧萍, 应向阳, 等. 天童国家森林公园树种多样性的加性分配. *应用生态学报*, 2006, 17: 567—571.
- [22] 孙世洲. 东灵山地区的地质、地貌和土壤. 见: 陈灵芝, 黄建辉编. 暖温带森林生态系统结构与功能研究. 北京: 科学出版社, 1997. 10—27.
- [23] 马克平, 于顺利, 高贤明. 北京东灵山地区的植物区系分析. 见: 陈灵芝, 黄建辉编. 暖温带森林生态系统结构与功能的研究. 北京: 科学出版社, 1997. 38—55.
- [25] 冯云, 马克明, 张育新, 等. 辽东栎林不同层植物沿海拔梯度分布的 DCCA 分析. *植物生态学报*, 2008, 32(3): 568—573.