

DOI: 10.5846/stxb201212031738

彭思羿, 胡广, 于明坚. 千岛湖岛屿维管植物  $\beta$  多样性及其影响因素. 生态学报, 2014, 34(14): 3866-3872.

Peng S Y, Hu G, Yu M J. Beta diversity of vascular plants and its influencing factors on islands in the Thousand Island Lake. Acta Ecologica Sinica, 2014, 34(14): 3866-3872.

## 千岛湖岛屿维管植物 $\beta$ 多样性及其影响因素

彭思羿, 胡 广, 于明坚\*

(浙江大学生命科学学院濒危动植物保护生物学教育部重点实验室, 杭州 310058)

**摘要:** 通过样地调查方法、Jaccard 相异性指数、Spearman 回归分析和非度量多维标度 (NMDS) 排序分析, 研究了千岛湖 154 个岛屿上不同植物群落  $\beta$  多样性及其主要影响因素。结果表明不同的景观参数对不同植物生长型有不同程度的影响, 其中 (1) 藤本、灌木的  $\beta$  多样性形成的主导因素是面积, 即面积差越大的区域间的  $\beta$  多样性越高; (2) 乔木的  $\beta$  多样性主要受到岛屿间距离的限制, 岛屿间距离越远,  $\beta$  多样性越高; (3) 草本植物的  $\beta$  多样性分布与岛屿面积差及岛屿间距离并未呈现出显著相关, 即其分布不受这两种因素限制; (4) NMDS 分析结果显示岛屿面积、形状、边缘面积比和岛屿到大陆最小距离等特征对千岛湖岛屿上植物  $\beta$  多样性起决定性的作用。千岛湖陆桥岛屿组成的片段化生境中植物  $\beta$  多样性受扩散限制和生态位假说的共同影响。

**关键词:** 维管植物;  $\beta$  多样性; 陆桥岛屿; Jaccard 指数; 非度量多维标度

## Beta diversity of vascular plants and its influencing factors on islands in the Thousand Island Lake

PENG Siyi, HU Guang, YU Mingjian\*

Key Laboratory of Protecting Endangered Animals and Plants under the Ministry of Education, College of Life Sciences, Zhejiang University, Hangzhou 310058, China

**Abstract:** Beta diversity reflects the variation of species composition across different sites, within a region of interest or along environmental gradients. It is a key concept of the understanding of ecosystem function, the conservation of biodiversity and the design of natural reserves. There are two main current hypotheses about the forming and maintaining mechanisms of beta diversity: dispersal limitation and niche differentiation. The dispersal hypothesis addressed that the differences of species distribution are created through spatially limited dispersal. The niche hypothesis emphasizes the variations of environmental condition among sites, which can offer suitable habitats for different species to settle. These two processes differently affect the respective patterns of plant groups (e.g. including tree, shrub, herb and liana) and drive them playing different roles in the formation of beta diversity. However, most current studies primarily focus on improving the analytical approaches of beta diversity and calculating various indices of beta diversity in different sites. Thousand Island Lake (TIL) is a large man-made hydroelectric reservoir with over 1078 land-bridge islands in western Zhejiang province, China, which is an ideal fragmented landscape for researching beta diversity and its drivers.

We studied the pattern of beta diversity of vascular plants on 154 islands in the TIL and its major causes by using quadrat method, Jaccard dissimilarity, Spearman correlation analysis and Non-metric Multidimensional Scaling (NMDS) ordination analysis. The results showed that the impacts on beta diversity from different environmental characteristics varied with different plant groups. The beta diversity of liana and shrubs is significantly correlated with island area, which means

**基金项目:** 国家自然科学基金 (30770371); 浙江省自然科学基金 (Z51000053)

**收稿日期:** 2012-12-03; **网络出版日期:** 2014-02-27

\* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: fishmj202@hotmail.com

their beta diversity mainly due to the area differences among islands. The more the area lost, the higher the beta diversity of these two plant groups. The beta diversity of trees, in contrast, was mainly influenced by the distance between islands. With the increase of the distance between island pairs, the beta diversity of trees in these islands also raised. The beta diversity of herb on these 154 islands showed no significant correlation with the shortest distance to the mainland or with the nearest-neighbor island. NMDS ordination analysis also showed that island area, shape index, perimeter to area ratio and the shortest distance to the mainland are four important environmental characteristics to determine the distribution pattern of beta diversity of vascular plants on the islands of TIL. We conclude that the beta diversity of vascular plants on the 154 land-bridge islands in the TIL is both governed by dispersal limitation and niche differentiation.

**Key Words:** vascular plants;  $\beta$  diversity; land-bridge islands; jaccard dissimilarity; non-metric multidimensional scaling

自半个世纪前生态学家 Whittaker 提出  $\alpha$ 、 $\beta$ 、 $\gamma$  多样性的概念以来,对不同层次物种多样性的分析一直是生态学研究的热点。其中, $\beta$  多样性反映了物种组成在一定时空尺度或环境梯度上的变化<sup>[1]</sup>,较为直观的反应了环境和物种多样性形成的相互作用。基于 Whittaker 提出的  $\beta$  多样性计算方法,不少学者提出了很多的改进算法<sup>[2-11]</sup>,但应用最为广泛的是采用相异性(相似性)指数作为度量  $\beta$  多样性的指标<sup>[12-15]</sup>,并且以 Jaccard 指数使用频率最高。一般认为  $\beta$  多样性主要由两种机制共同作用形成:物种扩散过程和生态位过程<sup>[16-18]</sup>。生态位理论假设物种组成会因环境的变化而发生改变,所以两个区域的物种差异即  $\beta$  多样性反应了它们之间环境的差异;扩散理论则认为物种的分布格局完全由其扩散能力确定,扩散能力强则分布广,反之则越集中。但是针对不同的研究对象,这两种作用的影响力大小有所不同,例如扩散能力较弱的类群的  $\beta$  多样性受限于空间距离,所以能较好的被扩散理论解释;而对于扩散能力相对强的类群,其  $\beta$  多样性更多地由生态位理论解释<sup>[19]</sup>。由于  $\beta$  多样性对环境变化的响应的研究结果有助于确定合适的保护区大小及生境异质程度<sup>[20-21]</sup>,因而进一步研究扩散过程和生态位过程对不同类群植物  $\beta$  多样性形成的影响差异,对区域植物多样性保护具有重要意义。

虽然对植物  $\beta$  多样性的研究已不鲜见,但是国内外的研究更多的是对度量  $\beta$  多样性的指标进行改良,对不同地区和植物生长型的  $\beta$  多样性的计算,多地区间同一植被类型  $\beta$  多样性的横向比较,以及环境梯度下  $\beta$  多样性的变化规律等等<sup>[22-27]</sup>,近几年才逐渐有学者开始从  $\beta$  多样性形成机制的角度进行研

究<sup>[28-30]</sup>。此外,已有的研究一般以陆地生物群落作为研究对象,很少有人将岛屿生境作为  $\beta$  多样性的研究场地,对人工形成的陆桥岛屿上的生物群落作为研究对象更是屈指可数。本文的研究地点千岛湖岛屿群属于陆桥岛屿,是由于水位上升而导致部分陆地与大陆隔离而形成的若干岛屿<sup>[31-32]</sup>。在千岛湖片段化景观中,岛屿周边基质均一,岛屿间其他环境因子如温度、降雨量、光照强度等差异不大,因而能便于分析面积和隔离度等景观参数对  $\beta$  多样性的影响。本文以千岛湖岛屿上的维管植物为研究对象,并进一步细分为乔木、灌木、草本、藤本 4 个主要生长型。通过分析不同岛屿植物生长型的  $\beta$  多样性与岛屿面积、空间距离以及隔离度等之间的关系,探讨千岛湖陆桥岛屿维管植物  $\beta$  多样性形成机制。

## 1 材料与方法

### 1.1 研究地点

千岛湖是新安江水电站蓄水形成的人工湖泊(位于北纬 29° 22'—22° 50', 东经 118° 34'—119° 15'),东西跨度 60km,南北 59km,最高水位线为海拔 108m,最深处达 97m。水库库容量为 178.4 亿  $m^3$ ;水域面积约 583 $km^2$ ;在最高水位时拥有 1078 座大于 0.25 $hm^2$  的陆桥岛屿,并以 2 $hm^2$  以下的小岛为主,岛屿面积共 409 $km^2$ 。千岛湖位于中亚热带季风气候区,年均气温 17 $^{\circ}C$ ,1 月份达到最低气温 -7.6 $^{\circ}C$ ,而最高温 41.8 $^{\circ}C$  在 7 月份出现;年平均降雨量是 1430mm,主要集中在 3—6 月份;年日照时数 1951h,年辐射总量 4475 $MJ/m^2$ ,年蒸发量 1381.5mm。土壤主要有红壤和岩性土两大类。土层较薄,保水保肥能力较差。目前,湖中岛屿森林覆盖率为 88.5%,以

天然马尾松林为主,仅有 10 多个岛屿(如密山岛、猴岛和五龙岛等)被开发为旅游景点<sup>[33]</sup>。

研究地点位于千岛湖中心湖区,包括面积最大的界首岛在内的 154 个面积不同的岛屿,岛屿面积和数量分布如图 1。岛屿的选择原则如下:体现了面积和隔离度差异,最小的人类活动干扰程度,全部或

主要由马尾松林覆盖,野外调查较便利<sup>[34]</sup>。154 个岛屿中,面积最大为 1153.88hm<sup>2</sup>,最小为 0.02hm<sup>2</sup>,平均值为 17.74hm<sup>2</sup>。所有被调查的岛屿均未进行旅游开发,仅个别大岛的部分地段有森林经营活动,人为干扰程度很低。

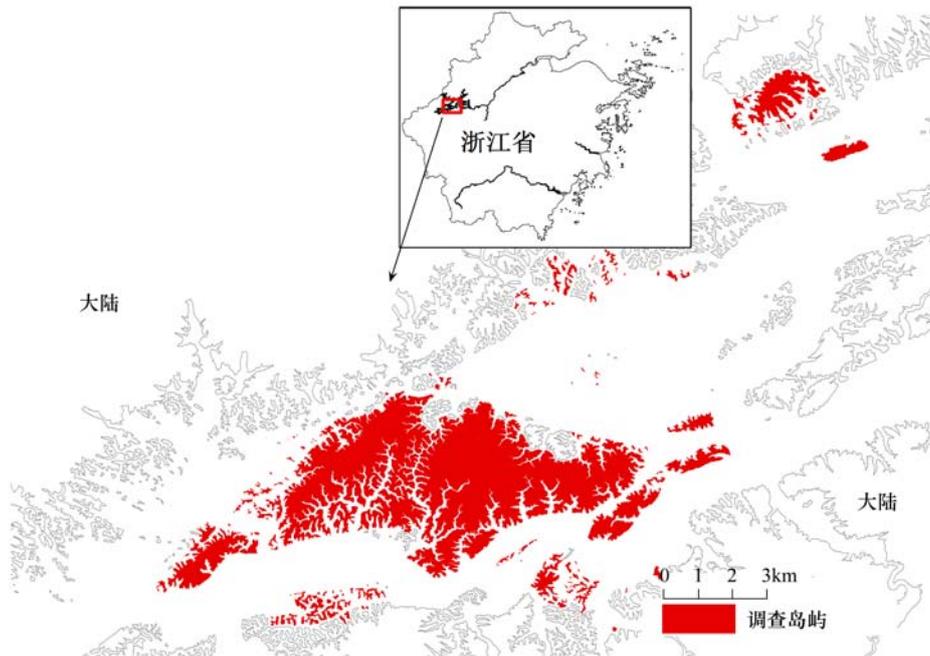


图 1 千岛湖研究岛屿分布图

Fig.1 The distribution of study islands in the Thousand Island Lake

## 1.2 数据搜集

岛屿物种数据来自 2007 及 2008 年对 154 个岛屿上全部维管植物的野外调查结果。对于 149 个小于 50hm<sup>2</sup> 的小岛,进行了全面调查并分别建立了 4 至 16 条样带,其中样带的长度和大小依据岛的大小和形状而定,每条样带都由训练有序的调查员进行了至少 3 次调查。面积大于 100hm<sup>2</sup> 的 5 个较大岛的调查方法如前,但调查以岛屿主要山峰为中心进行<sup>[35]</sup>。通过实地调查,记录岛屿中出现的所有维管植物种类,以此获得每个岛屿可能出现的最多物种数。所有的植物种类都是当场进行鉴定并记录在册,不能当场鉴定出的植物会被带回实验室由分类学专家或参考《浙江种子植物检索鉴定手册》<sup>[36]</sup> 和《浙江植物志》<sup>[37]</sup> 进行鉴定。

## 1.3 数据处理

根据调查结果,若某种植物出现在一个岛上则记为“1”,未出现则记为“0”。通过这样的处理,就

得到了 154 个岛屿上植物物种存在或缺失的数据矩阵。本文选用 Jaccard 相异性指数来衡量  $\beta$  多样性,其测度方法为:  $C_j = 1 - a / (a + b + c)$ 。式中,  $a$  是两个岛屿内共有的物种数目;  $b$  是仅存在于第 1 个岛屿中的物种数目;  $c$  是仅存在于第 2 个岛屿中物种数目。  $a + b + c$  即两个岛屿拥有的总的重复的物种数。本文中 Jaccard 相异性指数数字越大,表示两个群落间的物种组成差异越大。

文中使用到了岛屿面积 ( $A$ ), 边缘面积 ( $PAR$ ) 比形状指数 ( $SI$ ), 岛屿到大陆最小距离 ( $DM$ ) 和岛屿间最小距离 ( $NND$ ) 来描述岛屿特征。周长面积比 ( $PAR$ ) 用以表示边缘生境占岛屿面积的相对比值。岛屿的面积 ( $A$ ) 和边长 ( $P$ ) 均是通过 ArcGIS 9.3 以及千岛湖地图计算得出。形状指数 ( $SI$ ) 用以表示岛屿形状的复杂度,其测度方法为:  $SI = P / [2 \times (\pi \times A)^{0.5}]$ 。岛屿形状为圆形时其  $SI$  指数为 1,随着形状越来越复杂和不规则,  $SI$  指数也会随之升高。岛屿

边缘到大陆边缘的最短距离 ( $DM$ ) 以及岛屿间最小距离 ( $NND$ ) 用以指示岛屿的隔离度, 距离越大隔离度越高。

通过非度量多维标度 ( $NMDS$ ) 方法分析各岛间植物组成的相似关系, 并用 Spearman 相关性分析检验排序轴和环境因子之间的相关性, 从而直观的表现出植物群落对非生物环境变化的响应。胁强系数 ( $Stress$ ) 用以度量二维  $NMDS$  的拟合优度。例如  $Stress < 0.05$  为拟合程度极高;  $Stress < 0.1$  为拟合程度较高;  $Stress < 0.2$  为拟合程度一般;  $Stress > 0.3$  为拟合程度较差<sup>[38]</sup>。

本文的数据分析和图形输出均使用 R 2.10.1 (<http://www.r-project.org/>) 完成。

## 2 结果与分析

### 2.1 Jaccard 相异性指数与距离和面积差的关系

154 个岛屿中共记录有 456 种维管植物, 其中乔木 120 种, 灌木 61 种, 草本 232 种, 藤本 43 种。乔木以马尾松和壳斗科植物为主; 灌木多见于杜鹃花科、蔷薇科、金缕梅科、冬青科和山矾科; 草本以菊科和禾本科为主。随着岛屿面积的增大, 并且随着岛屿面积的增大, 岛上的植物种类也逐渐增多, 存在一定的“面积效应”<sup>[39]</sup>。将千岛湖 154 个调查岛屿上的所有植物、乔木、灌木、草本及藤本的 Jaccard 指数与两两岛屿间距离和面积差进行 Spearman 相关分析得到结果见表 1。

结果显示仅乔木的 Jaccard 相异性指数与距离呈极显著相关, 即岛屿间距离梯度越大, 乔木的  $\beta$  多样性越高; 灌木和藤本的 Jaccard 相异性指数与面积呈极显著相关, 即岛屿面积差越大, 这两种生长型的  $\beta$  多样性越高; 所有植物和草本植物的 Jaccard 指数却与两岛屿间距离和面积梯度差均无显著相关性, 即植物生长型整体和草本的  $\beta$  多样性不随着距离和面积的梯度变化而有明显改变。

### 2.2 NMDS 排序结果及岛屿特征对 $\beta$ 多样性的影响

图 2 显示所调查的 154 个岛屿的二维  $NMDS$  排序结果, 胁强系数为 0.19, 说明该二维  $NMDS$  分析具有一定的拟合效果。图中圆圈代表调查的各个岛屿, 圆圈的大小表示岛屿的面积大小, 圆圈间距离表示其物种相似程度, 距离越近则物种组成越相似,  $\beta$  多样性越低, 若出现重叠则说明物种组成极为相似。

结果显示, 几个面积较大的岛屿与周围的圆圈相距较远, 说明这些大岛与其他岛屿相似性弱; 大部分面积小的岛屿在中心处集中, 表明这些小岛的植物种类组成更加相似。

表 1 不同植物生长型 Jaccard 相异性指数与两两岛屿间距离和面积差关系的相关分析

Table 1 The Spearman correlation analysis of Jaccard dissimilarity of different plant groups with spatial distance and area difference between islands

类群 Plant groups	岛屿间距离 Spatial distance between islands	面积差 Area difference between islands
所有植物 All plants	0.009	0.014
乔木 Tree	0.028 **	0.002
灌木 Shrub	-0.004	0.107 ***
草本 Herb	0	-0.002
藤本 Liana	0.004	0.04 ***

\* 表示  $P < 0.05$ , \*\* 表示  $P < 0.01$ , \*\*\* 表示  $P < 0.001$

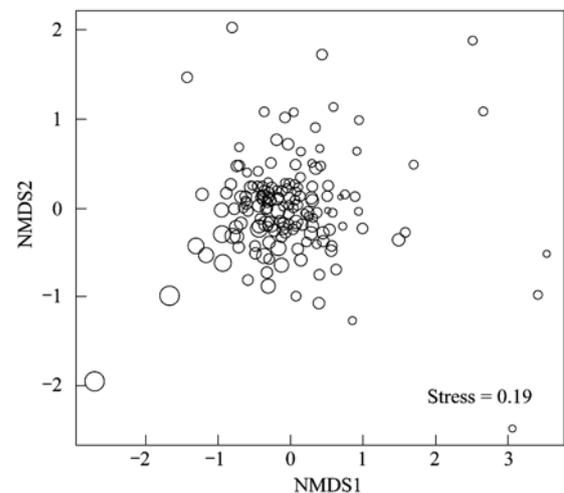


图 2 154 个岛屿物种组成的二维非度量多维标度 ( $NMDS$ ) 排序图

Fig.2 Two dimensional Non-metric Multidimensional Scaling ( $NMDS$ ) ordination diagram of 154 study islands

利用各岛植物群落  $NMDS$  排序轴与其岛屿面积 ( $A$ ), 边缘面积 ( $PAR$ ) 比形状指数 ( $SI$ ), 岛屿到大陆最小距离 ( $DM$ ), 岛屿间最小距离 ( $NND$ ) 等 5 个环境因子进行 Spearman 相关分析得到结果见表 2。其中岛屿面积、边缘面积比和岛屿的形状指数与  $NMDS1$  呈显著相关, 而岛屿到大陆的最小距离和岛屿间最小距离则与其相关性不显著; 面积、边缘面积比、岛屿的形状指数和岛屿到大陆最小距离与  $NMDS2$  呈现显著相关性。

表 2 岛屿特征与 NMDS 两条轴 Spearman 相关分析结果

Table 2 Spearman's correlations between NMDS axes and island attributes

岛屿特征 Island attributes	NMDS 排序轴 Axis	
	Axis1	Axis2
面积 Island area	-0.458 ***	-0.408 ***
边缘面积比 Perimeter to area ratio	0.44 ***	0.466 ***
形状指数 Shape index	-0.362 ***	-0.164 *
岛屿到大陆最小距离 Shortest distance to the mainland	-0.091	0.171 *
岛屿间最小距离 Shortest distance to the nearest-neighbor island	0.04	0.047

\* 表示  $P < 0.05$ , \*\* 表示  $P < 0.01$ , \*\*\* 表示  $P < 0.001$

### 3 讨论

#### 3.1 扩散过程及生态位过程对不同植物生长型 $\beta$ 多样性格局的解释度

本文研究结果显示千岛湖岛屿上维管植物整体的  $\beta$  多样性与岛屿间距离以及面积差变化均无显著相关性,但是对各个植物生长型具体分析后发现,不同植物生长型的  $\beta$  多样性成因并不能应用某个特定理论一一进行合理解释。相反,若考虑不同的  $\beta$  多样性形成机制,例如扩散过程和生态位过程对单个植物生长型的影响程度,则可以发现由于植物种类特征及其所适应的环境的不同,其  $\beta$  多样性主要形成机制也会有所不同。

扩散理论认为物种的分布完全由其扩散能力决定,因此距离将会成为物种  $\beta$  多样性形成的主要限制因素。本文结果表明乔木的  $\beta$  多样性与岛屿间距离相关,可以用  $\beta$  多样性形成的扩散理论对该结果可以进行合理解释:千岛湖岛屿上的乔木种类主要为马尾松和壳斗科植物,由于种子(或果实)重而无法完全借助风力传播,主要的传播者是动物(以小型哺乳动物为主)。当岛屿间距离增加,动物的扩散范围和方向都受到了限制,一个岛上的某种乔木传播到另一个岛屿的可能性就降低了,于是两个岛屿的 Jaccard 相异性指数就越高, $\beta$  多样性就越高。此结果与不少研究结果相吻合:随着水平距离的增大,样地间共有物种数必定会逐渐下降<sup>[40]</sup>。

而生态位理论认为两个区域间物种组成的差异与他们之间的环境差异呈正相关性,即生境异质性越高及岛屿面积越大,则  $\beta$  多样性越高。一定面积的生境只能提供有限的生态位,因此一般认为面积

越大生态位越多, $\beta$  多样性也会随之增加。但生境异质性不完全由面积决定,还与生境的形状以及边缘面积比相关。形状的不同可能造成同一面积的两个岛屿的生境由于边缘效应产生极大差异,例如一个足够大的近圆形岛屿会存在中央和边缘的生境差异,而同一面积的一个狭长型岛屿则一般不会存在这样的明显的区别,因为后者的所有植物都可能处在边缘效应影响的范围内,从而没有中央、过渡带和边缘带等的区别;但是也有部分岛屿其复杂边缘也会产生较高的生境异质性,能容纳更多的物种。因此,面积、形状以及边缘面积比都是检验生态位理论的主要指标。本文研究表明灌木和藤本的多样性与岛屿面积紧密相关,却与岛屿间距离无显著相关性,这就说明灌木和藤本两种生长型的  $\beta$  多样性形成机制主要是生态位过程而不是扩散过程。千岛湖上的灌木、藤本主要是杜鹃花科、蔷薇科、金缕梅科、冬青科和山矾科种类,这两种生长型及其繁殖体的携带者(以鸟类为主)扩散能力较强,虽然岛屿间有水的阻隔,但距离对其的隔离作用有限。但随着岛屿面积的增大,从岛屿边缘到岛屿中心的湿度、光照等环境因素的差异增大,即生境异质性增加,能够提供的生态位上也越多,最终能够容纳更多的物种量<sup>[41]</sup>。千岛湖的众多岛屿对于扩散能力强的物种并不是一个个孤岛,相反岛屿间形成的网络使原本不能逾越的水域中有了一连串踏脚石,使之能够传播到更远的距离,从而其物种分布也就不受距离的限制了<sup>[42]</sup>。

千岛湖上草本的常见种主要为禾本科和菊科等科的种类,草本的  $\beta$  多样性与面积、距离均未呈现出显著相关性的原因很可能是因其较强的环境适应力和扩散能力,不受岛屿面积与隔离度的限制:一方面,草本植物个体较小,即使是小岛屿也为其提供了足够大的面积,所调查的 154 个岛屿上面积对其无明显的限制作用;另一方面,草本类型的植物的扩散能力(风力传播为主)均很强,故其分布也不受到岛屿隔离度的限制。

#### 3.2 千岛湖岛屿上整体植物群落 $\beta$ 多样性的形成机制分析

二维 NMDS 排序结果显示大部分小岛间具有较高的植物物种组成相似度,大岛与其他岛屿相似度不高。其原因估计是:首先,在一定程度内,随着面

积的增大,斑块内能容纳的物种数也增加;其次,面积大的岛屿一般纵深较长,存在林缘和林内的生境差异,复杂的岛屿边缘更是为先锋物种提供了丰富的小生境,这些因素就使得大岛上物种多样性丰富且组成各异,导致大岛与其他岛屿的群落相似性低。而大部分小岛间物种的相似性高,可能是物种频繁交流扩散与生境选择压力两种过程综合作用的结果:一方面可能是由于这些小岛屿上一些物种传播能力较强,可以传播到附近岛屿定殖,经过多年的动态交流导致岛屿间物种组成相似;另一方面可以用生态位理论解释,即这些小岛生境比较单一,对物种的选择压力强,能在岛上出现的均是适应性较强的物种,所以最终这些小岛上生存的物种种类也相似。此外,由于岛屿间最小距离与 NMDS 的两轴均未呈现相关性,表明所调查的千岛湖各岛的生态隔离度较低,千岛湖岛屿到大陆最小距离仅与 NMDS2 相关,说明岛屿到大陆之间只存在一定程度的隔离,进一步证实了上述观点<sup>[34]</sup>。

相关分析显示各岛的植物  $\beta$  多样性格局主要决定于岛屿面积、边缘面积比、形状指数。由于前文已提到以上 3 个指标是检验生态位过程的主要指标,因而整体而言千岛湖岛屿上植物  $\beta$  多样性形成可以由生态位理论解释。 $\beta$  多样性还与岛屿到大陆最小距离有一定关系,说明扩散过程也在起作用,但不是主要影响因素。千岛湖岛屿上植物  $\beta$  多样性的整体影响因子与乔木、灌木、草本及藤本各类群  $\beta$  多样性的主要影响因子上一部分的分析结果是相吻合的,这是因为千岛湖上藤、灌、草植物类群的比例较大(约占总物种数的 74%),这 3 种类群对生境要求特异性较高<sup>[43]</sup>,使得岛屿面积、边缘面积比、形状指数处于主要影响因子的地位;而乔木也占近 1/4 的物种比例,使得岛屿到大陆最小距离也对整体植物群落的  $\beta$  多样性格局有一定的影响力。

#### 4 结论

通过利用千岛湖岛屿上植物物种的存在-缺失数据矩阵,计算出 154 个岛屿两两之间的 Jaccard 相异性指数,并以此来指示  $\beta$  多样性。经过 Spearman 相关分析 4 种植物生长型(乔木、灌木、草本和藤本)植物与岛屿间距离和面积差的关系得出(1)乔木的  $\beta$  多样性与岛屿间距离显著相关,其主要形成机制

为扩散过程;(2)灌木和藤本的  $\beta$  多样性与岛屿面积显著相关,可以很好地用生态位过程解释;(3)草本植物的  $\beta$  多样性与岛屿面积差及岛屿间距离并未呈现出显著相关,即其分布不受这两种因素限制。同时利用 NMDS 排序图和不同环境因子与 NMDS 排序轴的 Spearman 相关分析,我们得出生境异质性是大岛间物种组成差异大的主要原因,而岛屿间的物种频繁交流扩散与生境选择压力是造成了小岛植物物种组成相似甚至相同的主因。

**致谢:**浙江大学郑朝宗教授和温州大学丁炳扬教授指导植物分类;淳安县新安江开发总公司支持项目实施,特此致谢。

#### References:

- [ 1 ] Whittaker R H. Vegetation of the Siskiyou mountains, Oregon and California. *Ecological Monographs*, 1960, 30(3): 279-338.
- [ 2 ] McKnight M W, White P S, McDonald R I, Lamoreux J F, Sechrest W, Ridgely R S, Stuart S N. Putting beta-diversity on the map: broad-scale congruence and coincidence in the extremes. *PLoS Biology*, 2007, 5(10): 2424-2432.
- [ 3 ] Margules C R, Pressey R L. Systematic conservation planning. *Nature*, 2000, 405(6738): 243-253.
- [ 4 ] Jacquemyn H, Honnay O, Paillet T. Range size variation, nestedness and species turnover of orchid species along an altitudinal gradient on Réunion Island: implications for conservation. *Biological Conservation*, 2007, 136(3): 388-397.
- [ 5 ] Whittaker R H. Evolution and measurement of species diversity. *Taxon*, 1972, 21(2/3): 213-251.
- [ 6 ] MacArthur R H. Patterns of species diversity. *Biological Reviews*, 1965, 40(4): 510-533.
- [ 7 ] Cody M L. Chilean bird distribution. *Ecology*, 1970, 51(3): 455-464.
- [ 8 ] Wilson M V, Shmida A. Measuring beta diversity with presence-absence data. *The Journal of Ecology*, 1984, 72(3): 1055-1064.
- [ 9 ] Rosenzweig M L. *Species Diversity in Space and Time*. London: Cambridge University Press, 1995.
- [ 10 ] Ricotta C, Carranza M L, Avena G. Computing  $\beta$ -diversity from species-area curves. *Basic and Applied Ecology*, 2002, 3(1): 15-18.
- [ 11 ] Legendre P, Borcard D, Peres-Neto P. Analyzing beta diversity: partitioning the spatial variation of community composition data. *Ecological Monographs*, 2005, 75(4): 435-450.
- [ 12 ] Condit R, Pitman N, Leigh E G Jr, Chave J, Terborgh J, Foster R B, Núñez P, Aguilar S, Valencia R, Villa G, Muller-Landau H C, Losos E, Hubbell S P. Beta-diversity in tropical forest trees. *Science*, 2002, 295(5555): 666-669.
- [ 13 ] Qian H, Ricklefs R E, White P S. Beta diversity of angiosperms in temperate floras of eastern Asia and eastern North America. *Ecology Letters*, 2005, 8(1): 15-22.
- [ 14 ] Qian H, Badgley C, Fox D L. The latitudinal gradient of beta diversity in relation to climate and topography for mammals in

- North America. *Global Ecology and Biogeography*, 2009, 18(1): 111-122.
- [15] Qian H. Global comparisons of beta diversity among mammals, birds, reptiles, and amphibians across spatial scales and taxonomic ranks. *Journal of Systematics and Evolution*, 2009, 47(5): 509-514.
- [16] Harrison S, Ross S J, Lawton J H. Beta-diversity on geographic gradients in Britain. *The Journal of Animal Ecology*, 1992, 61(1): 151-158.
- [17] Sojininen J, McDonald R, Hillebrand H. The distance decay of similarity in ecological communities. *Ecography*, 2007, 30(1): 3-12.
- [18] Legendre P, Mi X C, Ren H B, Ma K P, Yu M J, Sun I F, He F L. Partitioning beta diversity in a subtropical broadleaved forest of China. *Ecology*, 2009, 90(3): 663-674.
- [19] Qian H. Beta diversity in relation to dispersal ability for vascular plants in North America. *Global Ecology and Biogeography*, 2009, 18(3): 327-332.
- [20] Margules C R, Pressey R L. Systematic conservation planning. *Nature*, 2000, 405(6789): 243-253.
- [21] Jacquemyn H, Honnay O, Pailler T. Range size variation, nestedness and species turnover of orchid species along an altitudinal gradient on Réunion Island; implications for conservation. *Biological Conservation*, 2007, 136(3): 388-397.
- [22] Lin G J, Huang Z L, Zhu L, Ouyang X J. Beta diversity of forest community on Dinghushan. *Acta Ecologica Sinica*, 2010, 30(18): 4875-4880.
- [23] Cingolani A M, Vaieretti M V, Gurchich D E, Giorgis M A, Cabido M. Predicting alpha, beta and gamma plant diversity from physiognomic and physical indicators as a tool for ecosystem monitoring. *Biological Conservation*, 2010, 143(11): 2570-2577.
- [24] Han D Y, Li H Y, Yang Y F. Beta-diversity patterns of plant community in fragmented habitat in a degenerated meadow in Songnen Plain, China. *Chinese Geographical Science*, 2009, 19(4): 375-381.
- [25] Kessler M, Abrahamczyk S, Bos M, Buchori D, Dwi Putra D, Gradstein S R, Höhn P, Kluge J, Orend F, Pitopang R, Saleh S, Schulze C H, Sporn S G, Steffan-Dewenter I, Tjitrosoedirdjo S S, Tschamtkte T. Alpha and beta diversity of plants and animals along a tropical land-use gradient. *Ecological Applications*, 2009, 19(8): 2142-2156.
- [26] Qian H. A latitudinal gradient of beta diversity for exotic vascular plant species in North America. *Diversity and Distributions*, 2008, 14(3): 556-560.
- [27] Zhang Z D, Zang R G, Wang L Y, Zhang J. Effects of environmental variation and spatial distance on the Beta diversity of woody plant functional groups in a tropical forest. *Polish Journal of Ecology*, 2012, 60(3): 525-533.
- [28] Steinitz O, Heller J, Tsora A, Rotem D, Kadmon R. Environment, dispersal and patterns of species similarity. *Journal of Biogeography*, 2006, 33(6): 1044-1054.
- [29] Qian H, Ricklefs R E. A latitudinal gradient in large-scale beta diversity for vascular plants in North America. *Ecology Letters*, 2007, 10(8): 737-744.
- [30] Buckley L B, Jetz W. Linking global turnover of species and environments. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States America*, 2008, 105(46): 17836-17841.
- [31] Diamond J. Biogeographic kinetics-estimation of relaxation-times for avifaunas of Southwest Pacific Islands. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States America*, 1972, 69(11): 3199-3203.
- [32] Diamond J. Ecology-dammed experiments! *Science*, 2001, 294(5548): 1847-1848.
- [33] Editorial Committee of Development of Xin'an River. Hangzhou: Zhejiang People Press, 2009.
- [34] Yu M J, Hu G, Kenneth J F, Wu J G, Ding P. Richness and composition of plants and birds on land-bridge islands; effects of island attributes and differential responses of species groups. *Journal of Biogeography*, 2012, 39(6): 1124-1133.
- [35] Hu G, Kenneth J F, Wu J G, Xu G F, Yu M J. Determinants of plant species richness and patterns of nestedness in fragmented landscapes: evidence from land-bridge islands. *Landscape Ecology*, 2011, 26(10): 1405-1417.
- [36] Zheng C. Keys of Seed Plants in Zhejiang. Hangzhou: Zhejiang Science and Technology Press, 2005.
- [37] Editorial Committee of Flora of Zhejiang. Flora of Zhejiang. Hangzhou: Zhejiang Science and Technology Press, 1993.
- [38] Li H M, Cai L Z, Lin L Z, Yao J B. Using Hierarchical Clustering and No-metric MDS to explore spatio-temporal variation of benthic community at intertidal in Shenzhen Bay. *Journal of Xiamen University: Natural Science Edition*, 2001, 40(3): 735-740.
- [39] MacArthur R H, Wilson E O. The Theory of Island Biogeography. Princeton: Princeton University Press, 1967.
- [40] Duivenvoorden J F, Svenning J C, Wright S J. Beta-diversity in tropical forests. *Science*, 2002, 295(5555): 636-637.
- [41] Crawley M J, Harral J E. Scale dependence in plant biodiversity. *Science*, 2001, 291(5505): 864-868.
- [42] Whittaker R J, Fernandez-Palacios J M. Island Biogeography: Ecology, Evolution, and Conservation. 2nd ed. New York: Oxford University Press, 2007.
- [43] Hu G, Wu J, Feeley K J. Landscape attributes affect the area effects on species diversity of the fragmented forests. *PLoS ONE*, 2012, 7(8): e43894.

#### 参考文献:

- [22] 林国俊, 黄忠良, 竺琳, 欧阳学军. 鼎湖山森林群落 $\beta$ 多样性. *生态学报*, 2010, 30(18): 4875-4880.
- [36] 郑朝宗. 浙江种子植物检索鉴定手册. 杭州: 浙江科学技术出版社, 2005.
- [37] 浙江植物志编委会. 浙江省植物志. 杭州: 浙江科学技术出版社, 1993.
- [38] 厉红梅, 蔡立哲, 林丽珠, 姚建彬. 深圳湾潮间带底栖动物群落结构的等级聚类与非度量多维标度排序. *厦门大学学报: 自然科学版*, 2001, 40(3): 735-740.