

鼎湖山季风常绿阔叶林物种多样性 指数空间分布特征

王志高^{1,2,3} 叶万辉^{1*} 曹洪麟¹ 练瑞愉¹

1(中国科学院华南植物园, 广州 510650)

2(中国科学院研究生院, 北京 100049)

3(安庆师范学院生命科学系, 安庆 246011)

摘要: 生态学模式和生态学过程都具有尺度效应, 研究取样尺度与物种多样性之间的关系, 探索物种多样性空间分布的内在机制有助于更好地理解植物群落结构及其组织方式。作者研究了鼎湖山季风常绿阔叶林20 ha样地中 Simpson指数、Shannon-Weiner指数和Pielou均匀度指数在空间上的分布特征及其与取样尺度的关系, 并采用方差和变异系数描述它们的空间变异特征。结果表明, 这3种指数均表现出较强的区域性分布特征, 且这种区域性特征与取样尺度有关。它们的方差随尺度的增加都表现出单峰分布的特征, 在80 m×100 m尺度上达到最大值; 而变异系数则随尺度的增加而减小, 其中Shannon-Weiner指数和Pielou均匀度指数在<20 m×25 m尺度上, 其变异系数急剧减小, 之后则较为平缓。本研究结果表明在分析鼎湖山季风常绿阔叶林20 ha样地物种多样性时应考虑尺度效应和取样区域。

关键词: 取样尺度, 物种多样性指数, 空间变异, 鼎湖山

Spatial distribution of species diversity indices in a monsoon evergreen broadleaved forest at Dinghushan Mountain

Zhigao Wang^{1,2,3}, Wanhui Ye^{1*}, Honglin Cao¹, Juyu Lian¹

1 South China Botany Garden, Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510650

2 Graduate School of the Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049

3 Department of Life Science, Anqing Teachers College, Anqing 246011

Abstract: Sampling scale is important in exploring the structure and dynamics of plant communities. Spatial patterns and formation mechanisms of species diversity are fundamental issues in community ecology. The effect of scale on species diversity patterns and their interpretation has attracted particular attention. In this paper, we studied spatial distribution patterns of Simpson, Shannon-Weiner, and Pielou's evenness indices within a 20-ha plot as well as relationships of these indices with sampling size in a monsoon evergreen broadleaved forest at Dinghushan Mountain, Guangdong Province. The three indices all strongly depended on region of the study area, and such a regional pattern was scale dependent. Spatial distribution patterns also differed depending on which of two measures of diversity variation, *viz.* variance and coefficient of variation, we used. Variance of the three indices was unimodal with increasing scale, and was maximum at the 80 m×100 m scale, while the coefficient of variation decreased with increasing scale. For the Shannon-Weiner and Pielou's evenness indices, coefficient of variation dramatically reduced when the scale size was less than 20 m×25 m, and then followed by a more gentle change. Our results showed that sampling scale and region should be taken into account when studying species diversity in this 20 ha monsoon evergreen broadleaved forest.

Key words: sampling scale, species diversity index, spatial distribution, Dinghushan Mountain

收稿日期: 2008-06-03; 接受日期: 2008-09-03

基金项目: 中国科学院知识创新工程重大项目(KACX2-YW-430)和中国森林生物多样性监测网络

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: why@scib.ac.cn

生态学模式和生态学过程与取样尺度密切相关(Wiens, 1989), 尺度研究对于了解影响群落结构和动态的生态学机制具有重要意义(Bellehumeur *et al.*, 1997)。生态学研究过程中涉及的生物多样性“热点”的确定、取样面积的设置以及研究方法的选择等都离不开尺度的研究(Whittaker, 1972; Condit *et al.*, 1996; He & Legendre, 1996; Fortin *et al.*, 1999; Crawley & Harral, 2001; Willis & Whittaker, 2002)。生态学研究中, 研究区域的大小或范围, 取样单元面积的大小(grain size)和范围(extent), 及取样单元之间的距离(lag)等是常用的尺度度量方法(Weins, 1989)。取样尺度的变化导致生态学变量空间变异程度的变化, 是尺度效应的一个方面(Dungan *et al.*, 2002)。

物种多样性是群落结构的重要特征, 物种多样性的空间格局及其成因是研究物种多样性的基础和重要内容。研究取样尺度与物种多样性之间的关系, 探索物种多样性空间分布的内在机制, 有助于更好地理解群落结构及其组织方式。在群落物种多样性研究中, 通常采用的测度指标如丰富度、多度、Simpson多样性指数和Shannon-Weiner指数等随着尺度的变化表现出不同的变化趋势。尺度变化对Shannon-Weiner指数具有明显的影响(He *et al.*, 1994; 叶万辉等, 1998a; 朱锦懋和姜志林, 1999), 其空间变异随取样尺度的增大而减弱(叶万辉等, 1998a); 多度和丰富度不仅具有尺度依赖性, 而且与取样区域有关(He *et al.*, 2002; Wang *et al.*, 2008)。单一取样尺度下的物种多样性测度只是反映一个特定尺度的群落多样性特征, 难以全面客观地描述整个群落的组成结构特征(Whittaker, 1972; 叶万辉等, 1998a; 周红章, 2000; Cushman & McGarigal, 2004), 而且某一尺度上的研究结果很难应用到其他尺度的研究中去。这就使得物种多样性的估测面临极大的困难, 尽管目前在这方面已经做了大量工作, 但是对于生态学家来说依然是个重点和难点问题(He *et al.*, 2002)。

物种多样性空间分布的内在机制较为复杂, 不同尺度下起作用的生态学过程(如栖息地异质性、扩散限制、竞争、Janzen-Connell空间过程等)可能不同, 而且特定尺度下生态学过程在不同研究区域可能也不完全相同(MacArthur & Wilson, 1967; Janzen, 1970; Connell, 1971; He *et al.*, 2002; Wang *et al.*, 2008)。

本文采用方差和变异系数描述物种多样性指数(Simpson多样性指数、Shannon-Weiner多样性指数和Pielou均匀度指数)的空间变异特征, 研究了鼎湖山季风常绿阔叶林20 ha样地物种多样性指数的空间分布及其随取样面积的变化特征, 并对其形成原因作了分析, 为进一步研究该区域群落物种多样性维持机制提供借鉴。

1 样地概况

研究样地由中国科学院生物多样性委员会和中国科学院华南植物园于2005年在鼎湖山自然保护区建立, 为研究南亚热带季风常绿阔叶林提供了一个很好的研究平台, 在该样地中有关物种多样性及其维持机制的研究将会陆续开展。整个样地南北长500 m, 东西长400 m, 共划分了50个20 m×20 m样方, 每个样方四个角均用全站仪精确测定了其在样方中的坐标位置, 并用水泥桩作了永久标记。在植物调查时又将每个20 m×20 m划分为16个5 m×5 m的样方, 记录了其中所有胸径1 cm以上(≥ 1 cm)的木本植物种名、胸径和坐标值。首次调查结果表明, 群落内共有木本植物210 种, 71,617株活的个体, 分属于56科119属。其南亚热带的区系成分占绝对优势, 并呈现出由亚热带向热带过渡的趋势。整个样地地形多变, 群落结构复杂, 不同地段的物种组成差异较大。有关该样地更为详细的介绍参见叶万辉等(2008)。

2 研究方法

首先将整个20 ha样地按以下7个尺度进行划分: 200 m×250 m (4个样方), 100 m×125 m (16个样方), 80 m×100 m (25个样方), 40 m×50 m (100个样方), 20 m×25 m (400个样方), 8 m×10 m (2,500个样方), 4 m×5 m (10,000个样方)。分别计算每个尺度下各样方内的物种多样性指数, 计算公式如下(Simpson, 1949; Pielou, 1975):

Simpson指数:

$$D = \sum_{i=1}^s P_i^2 \quad (1)$$

Shannon-Weiner指数:

$$H = -\sum_{i=1}^s (P_i \ln P_i) \quad (2)$$

Pielou 均匀度指数:

$$E = \frac{H}{\ln(S)} \quad (3)$$

式中, P_i 为第 i 个物种的多度占所有物种多度之和的比例, S 为物种总数。

用方差和变异系数来度量物种多样性指数的空间变异, 其计算方法如下:

$$\text{方差 } \delta^2 = \frac{\sum(x_i - \mu)^2}{n-1} \quad (4)$$

$$\text{变异系数 } CV = \frac{sd}{\mu} \times 100\% \quad (5)$$

式中 x_i 为某一尺度上第 i 个变量的数值, μ 为平均值, sd 为标准差。

根据各尺度上的每个小样方的物种多样性指数及其空间变异系数和方差, 以取样尺度为横坐标, 每个尺度下的物种多样性指数为纵坐标作图, 分析物种多样性指数在整个样地中的分布特点和不同尺度下的空间变化; 利用空间变异系数和方差对尺度(面积)作图, 探讨尺度变化对物种多样性指数的影响。

3 结果

3.1 物种多样性指数的空间分布特征

100 m×125 m 至 20 m×25 m 尺度上, 3 个物种多样性指数均表现出了较高的空间异质性, 但在不同尺度上的具体分布表现出不同的趋势。

Simpson 指数和 Shannon-Weiner 指数随着取样尺度的变化表现出相似的趋势(图 1, 2)。在 200 m×250 m 尺度上样地西南部的物种多样性最高; 东半部明显高于西半部; 中等尺度上(100 m×125 m 至 40 m×50 m)则表现为样地中部大于东西两边地区; 小尺度上(≤ 20 m×25 m)与大尺度上相似, 即样地西侧区域的多样性高于东边。随着尺度的增大, 样地小尺度上物种多样性的差异被掩盖。

Pielou 均匀度指数的分布则与上述两个指数不完全相同。在 200 m×250 m 尺度上, 样地的西北部最大, 东南部最小; 样地北半部高于南半部; 中等尺度上(100 m×125 m 至 40 m×50 m), 物种多样性的区域性分布不明显; 小尺度上(≤ 20 m×25 m)样地西侧区域高于东侧(图 3)。尺度的增大同样也导致了小尺度上物种多样性信息的丢失。

3.2 尺度变化对物种多样性指数的影响

从 Simpson 指数、Shannon-Weiner 指数和 Pielou 均匀度指数的方差变化来看, 3 个指数的方差都随着取样尺度的增加而表现出单峰型的变化特征, 且均在 80 m×100 m 尺度上达到最大值。而 3 个指数的变异系数则随着取样尺度的增加而单调下降, 其中 Simpson 指数的变异系数随着尺度的增加表现出线性减小的趋势; 而另两个指数在小于 20 m×25 m 尺度上急剧减小, 之后则较为平缓(图 4)。

4 讨论

物种多样性的空间分布格局及其与尺度的关系研究对于了解群落物种多样性形成机制具有重要意义。当取样面积较小时, 由于空间容纳的样本量有限, 物种多样性的空间分布差异不大; 随着取样面积的增加, 空间异质性增大, 导致群落的 α 多样性增大, 其空间分布的差异也逐渐增加; 当取样面积增加到一个阈值(如本文中的 80 m×100 m 尺度)后, 种一面积曲线在一定范围内逐渐趋于稳定, 物种多样性空间差异反而变小。本研究结果表明鼎湖山季风常绿阔叶林 20 ha 样地中物种多样性的空间分布具有尺度依赖性特征, 随着取样尺度的增加, 小尺度上的物种多样性信息被掩盖。

物种多样性的空间分布格局与面积、栖息地异质性、人为干扰以及生物区系有关(周红章, 2000)。在鼎湖山季风常绿阔叶林中, 植被类型、海拔高度、人为干扰、演替阶段、生境条件差异均对物种多样性指数及均匀度指数产生一定的影响(黄忠良等, 2000; 彭闪江等, 2003; 李林等, 2006)。在这一区域 1 ha 季风常绿阔叶林固定样地的研究也表明, 群落结构具有明显的小尺度差异(叶万辉等, 1998b)。但尺度对物种多样性的影响是非线性的, 随着取样尺度的增加, 空间异质性增大, 小尺度上的物种多样性信息也会丢失(He et al., 1994)。鼎湖山季风常绿阔叶林 20 ha 样地的海拔为 230–470 m, 坡度为 30–50°, 地形起伏较大, 生境复杂(叶万辉等, 2008), 其物种多样性在空间分布上的差异较大。Janzen-Connell 空间过程、扩散限制和栖息地异质性导致鼎湖山季风常绿阔叶林样地中的绝大多数物种呈聚集分布(Li et al., 待发表)。由于扩散限制的存在, 种子不能扩散到适合其分布的地区, 使得群

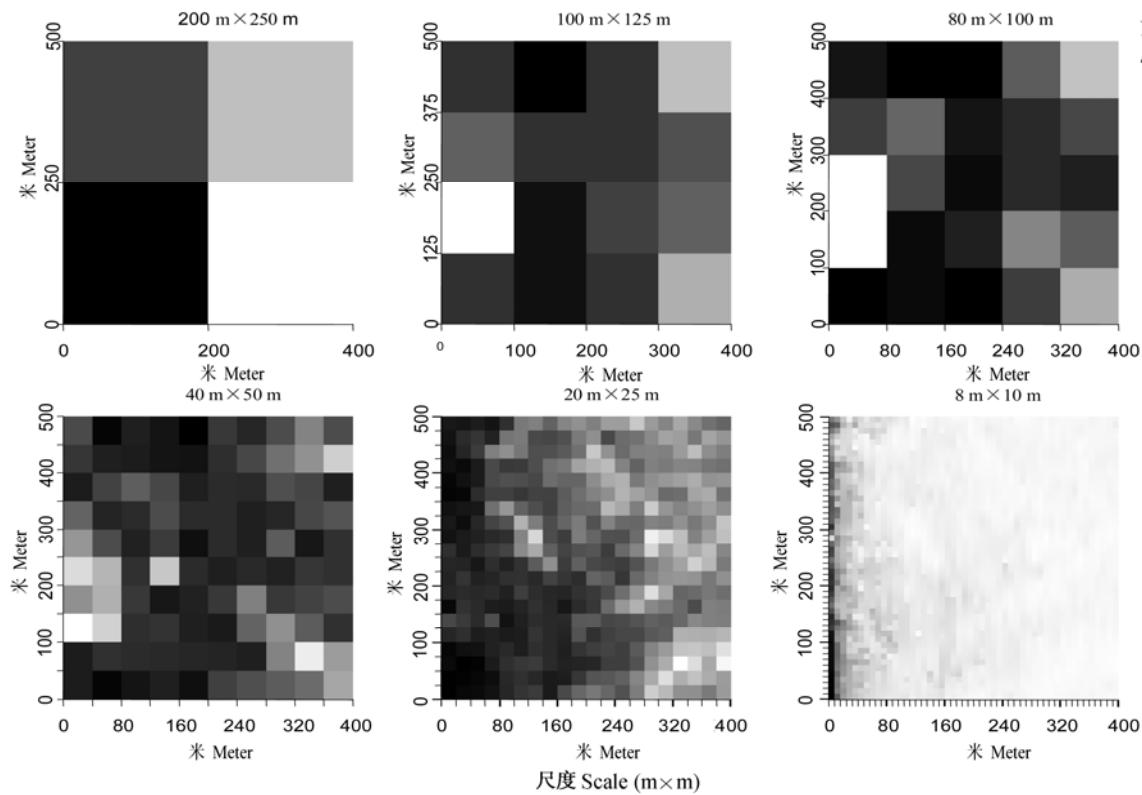


图1 Simpson指数在6种取样尺度下的空间分布特征。颜色越深表示数值越大。

Fig. 1 Spatial distribution of Simpson index at six sampling scales. The darker, the bigger value.

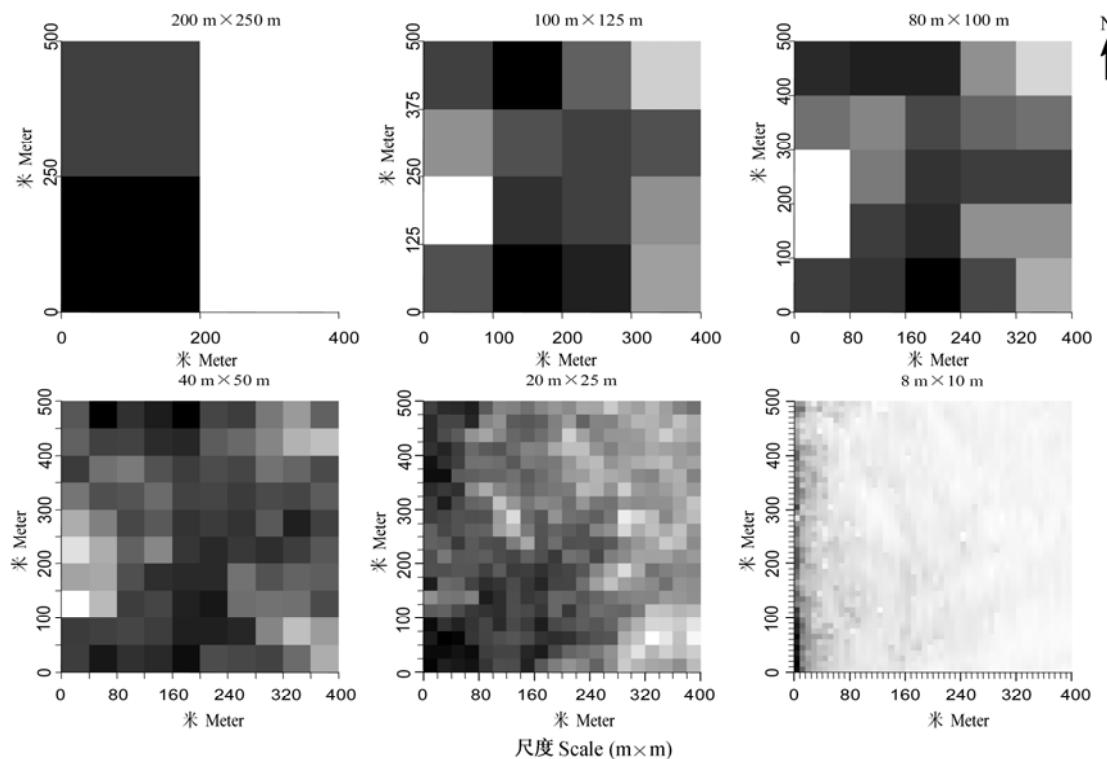


图2 Shannon-Weiner指数在6种取样尺度下的空间分布特征。颜色越深表示数值越大。

Fig. 2 Spatial distribution of Shannon-Weiner index at six scales. The darker, the bigger value.

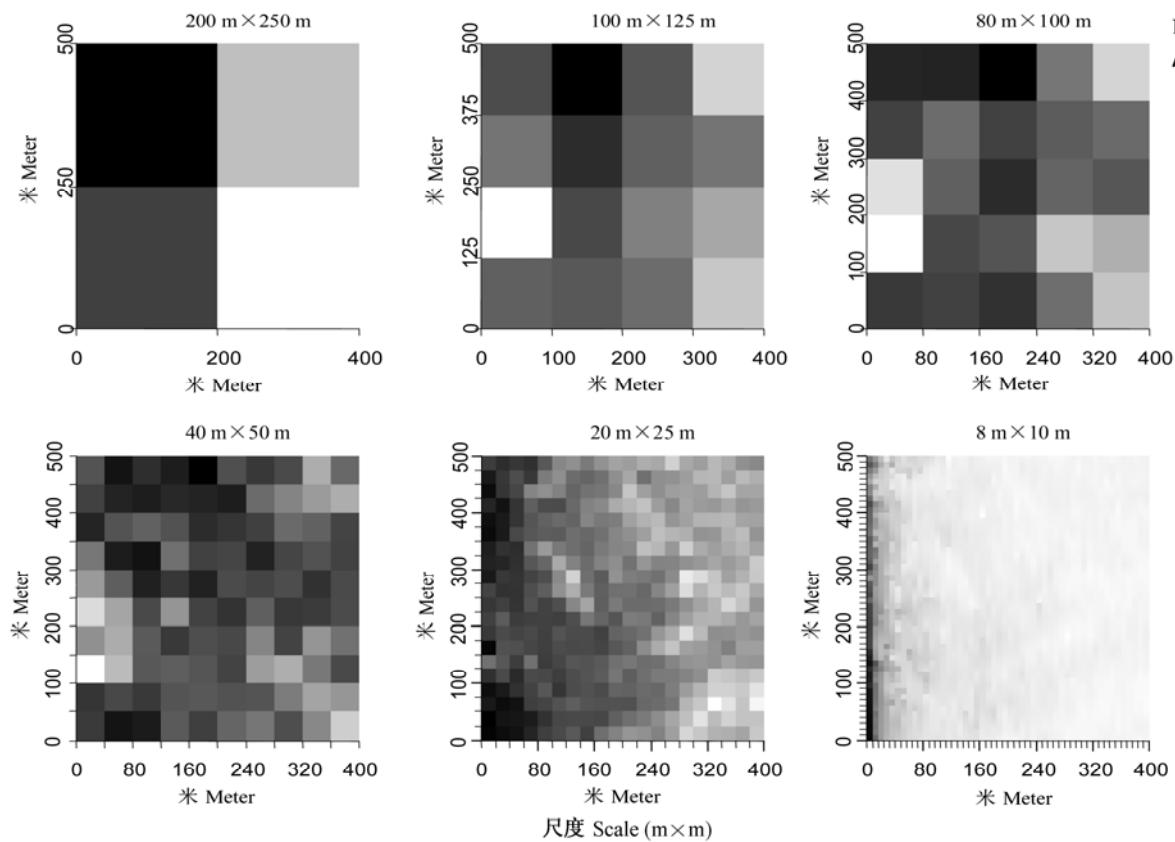


图3 Pielou均匀度指数在6种取样尺度下的空间分布特征。颜色越深表示数值越大。
Fig. 3 Spatial distribution of Pielou evenness index at six scales. The darker, the bigger value.

落中的物种分布呈斑块状分布(Harms *et al.*, 2001)。随着取样尺度的增大，空间自相关的强度逐渐减小(Bellehumeur *et al.*, 1997)，物种的聚集分布强度由大变小，其空间变异也应存在这种趋势。但是鼎湖山季风常绿阔叶林20 ha样地中有关空间自相关以及扩散限制的作用范围有待于进一步的研究证实。

Janzen-Connell假说认为种子的萌发率和幼苗成活率在距母树特定的距离上最高，群落中的物种呈规则分布，其物种多样性在某个特定尺度上的变异将会达到最大(单峰型)(He *et al.*, 2002)。杜彦军等(2007)对鼎湖山针阔混交林的研究也表明被病原体侵染的锥栗(*Castanopsis chinensis*)种子的命运受距离制约，支持了Janzen-Connell假说。但对鼎湖山季风常绿阔叶林20 ha样地中的研究却表明大多数的物种都呈聚集分布(Li *et al.*, 待发表)。这与Hubbell(1979)在热带干旱森林的研究结果一致。Hubbell(1979)认为在热带干旱森林中，幼苗密度

与距母树的距离呈指数下降，且所有的物种都呈聚集或随机分布，从而否定了Janzen-Connell空间过程在维持热带雨林物种多样性中的作用。He和Legendre(1996)以及Condit等(2000)的研究也表明热带雨林中大多数的物种都呈聚集分布。但Hyatt等(2003)指出生育率随着离开母树的距离而升高的现象在种群生物学中具有重要的意义，可能只有一些特定的物种才会出现这种现象，在群落水平上并不是一种普遍的规律。本文结果表明物种多样性的变异具有尺度依赖性，但有关Janzen-Connell空间过程在鼎湖山季风常绿阔叶林中群落结构构建中是否起作用还需要进一步的研究证实。

描述生态学变量空间变异的方法很多，如变异函数(variograms)(Rossi *et al.*, 1992)、谱分析(spectral analysis)(Kenkel, 1988)、分形分析(fractal analysis)(Palmer, 1988)、聚集指数(aggregation indices)(Taylor *et al.*, 1988)等。利用传统的统计学方法如变

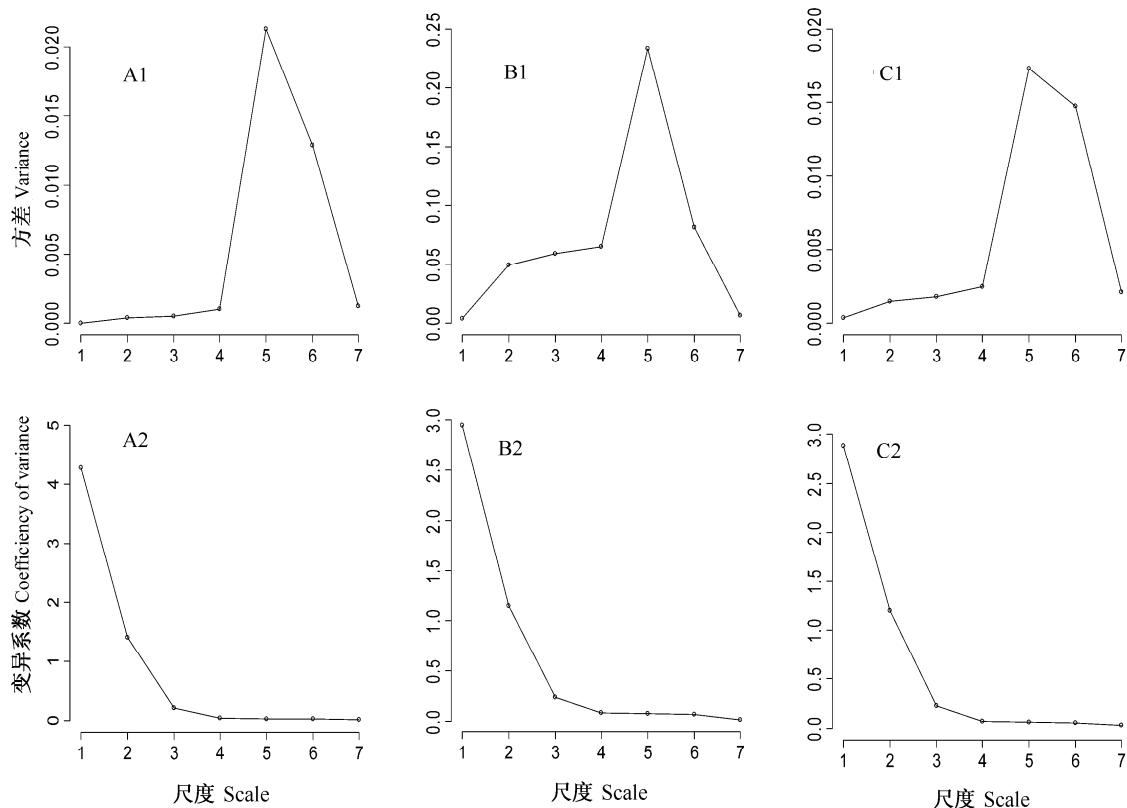


图4 Simpson指数, Shannon-Weiner指数和Pielou均匀度指数的空间变异。A1, B1, C1分别表示Simpson指数, Shannon-Weiner指数和Pielou均匀度指数的方差; A2, B2, C2分别表示Simpson指数, Shannon-Weiner指数和Pielou均匀度指数的变异系数。纵坐标的7个尺度从左至右依次为4 m×5 m, 8 m×10 m, 20 m×25 m, 40 m×50 m, 80 m×100 m, 100 m×125 m 和200 m×250 m。
Fig. 4 Spatial variation of Simpson, Shannon-Weiner and Pielou evenness indices at seven scales. A1, B1 and C1 represent the variance of Simpson index, Shannon-Weiner index and Pielou's evenness index respectively; A2, B2, C2 represent the coefficient of variance of Simpson index, Shannon-Weiner index and Pielou's evenness index respectively. The seven scales of Y-axis represent 4 m×5 m, 8 m×10 m, 20 m×25 m, 40 m×50 m, 80 m×100 m, 100 m×125 m and 200 m×250 m from left to right.

异系数和方差也可以体现生态学变量的尺度变化特征(叶万辉等, 1998a; He *et al.*, 2002; Wang *et al.*, 2008), 这两种描述方法的选取应取决于研究目的(叶万辉等, 1998a; He *et al.*, 2002; Wang *et al.*, 2008)。在描述变量的变异时, 变异系数虽然不如方差更常用(He *et al.*, 2002), 但更能反应出变量的变异程度(Taylor, 1977)。变异系数由于是方差和均值的比值, 故而随尺度的增加而逐渐减小。本文中用方差和变异系数来描述物种多样性指数的空间变异, 尽管表现形式有所不同, 但均较好地描述了本研究区域的物种多样性空间分布特征。其中Shannon-Weiner指数由于考虑了群落中种群个体数量上的绝对差异, 因此其变异系数随着尺度增加的变化趋势与Simpson指数有所不同(图4), 从这个意

义上说Shannon-Weiner指数更适用于本研究。

本研究所采用的3个物种多样性指数是生物多样性研究中最常用的几个指数。这3个指数并没有叠加的特性, 在本研究中随着尺度的变化均表现出不连续的变化。这一结果意味着在生物多样性保护和管理时所谓的生物多样性“热点”地区的评估需要谨慎, 需要在多个尺度上进行评估(He *et al.*, 2002)。另外, 在使用物种多样性指数时, 人们往往选择所谓最常用的指数(比如本文所采用的3个指数), 但目前的各种物种多样性指数都不能完全客观地反映群落生物多样性的现状(Tóthmérész, 1995)。正如本研究结果所显示, 不同的物种多样性指数得出的结果不完全相同。所以物种多样性指数的选择也应当慎重。利用多维分形(multifractal)的方法来选择合适

的物种多样性指数是一种有效的方法(Borda-de-Água *et al.*, 2002), 但是同样需要考虑尺度问题。

需要指出的是, 不同的研究目的所需的尺度也是不同的, 比如对于研究种群竞争来说, 小尺度上研究结果可能更为可靠, 而研究气候变化对植被的影响则需要考虑大尺度的研究(Buckland & Elston, 1993)。

参考文献

- Bellehumeur C, Legendre P, Marcotte D (1997) Variance and spatial scales in a tropical rain forest: changing the size of sampling units. *Vegetatio*, **130**, 89–98.
- Borda-de-Água L, Hubbell SP, McAllister M (2002) Species area curves, diversity indices, and species abundance distributions: a multifractal analysis. *The American Naturalist*, **159**, 138–155.
- Buckland ST, Elston DA (1993) Empirical models for the spatial distribution of wildlife. *Journal of Applied Ecology*, **30**, 478–495.
- Condit R, Ashton PS, Baker P, Bunyavejchewin S, Gunatilleke S, Gunatilleke N, Hubbell SP, Foster RB, Itoh A, LaFrankie JV, Lee HS, Losos E, Manokaran N, Sukumar R, Yamakura T (2000) Spatial patterns in the distribution of tropical tree species. *Science*, **288**, 1414–1418.
- Condit R, Hubbell SP, LaFrankie JV, Sukumar R, Manokaran N, Foster RB, Ashton PS (1996) Species-area and species-individual relationships for tropical trees: a comparison of three 50-ha plots. *Journal of Ecology*, **84**, 549–562.
- Connell JH (1971) On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees. In: *Dynamics of Populations* (eds den Bore PJ, Gradwell GR), pp. 298–310. The University of Chicago Press, Chicago.
- Crawley MJ, Harral JE (2001) Scale dependence in plant biodiversity. *Science*, **291**, 864–868.
- Cushman SA, McGarigal K (2004) Patterns in the species-environment relationship depend on both scale and choice of response variables. *Oikos*, **105**, 117–124.
- Du YJ (杜彦军), Peng SJ (彭闪江), Xu GL (徐国良), Huang ZL (黄忠良), Huang YJ (黄玉佳) (2007) Study of distance-dependence on *Castanopsis chinensis* seed in coniferous and broad-leaved mixed forest of Dinghushan, China. *Journal of Plant Ecology* (Chinese version) (植物生态学报), **31**, 998–1006. (in Chinese with English abstract)
- Dungan JL, Perry JN, Dale MRT, Legendre P, Citron-Pousty S, Fortin MJ, Jakomulska A, Miriti M, Rosenberg MS (2002) A balanced view of scale in spatial statistical analysis. *EcoGraphy*, **25**, 626–640.
- Fortin MJ, Payette S, Marineau K (1999) Spatial vegetation diversity index along a postfire successional gradient in the northern boreal forest. *Ecoscience*, **6**, 204–213.
- Harms KE, Condit R, Hubbell SP, Foster RB (2001) Habitat associations of trees and shrubs in a 50-ha neotropical forest plot. *Journal of Ecology*, **89**, 947–959.
- He F, LaFrankie JV, Song B (2002) Scale dependence of tree abundance and richness in a tropical rain forest, Malaysia. *Landscape Ecology*, **17**, 559–568.
- He F, Legendre P (1996) On species-area relations. *The American Naturalist*, **148**, 719–737.
- He F, Legendre P, Bellehumeur C, LaFrankie JV (1994) Diversity pattern and spatial scale: a study of a tropical rain forest of Malaysia. *Environmental and Ecological Statistics*, **1**, 265–286.
- Huang ZL (黄忠良), Kong GH (孔国辉), He DQ (何道全) (2000) Plant community diversity in Dinghushan Nature Reserve. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), **20**, 193–198. (in Chinese with English abstract)
- Hubbell SP (1979) Tree dispersion, abundance, and diversity in a tropical dry forest. *Science*, **203**, 1299.
- Hyatt LA, Rosenberg MS, Howard TG, Bole G, Fang W, Anastasia J, Brown K, Grella R, Hinman K, Kurdziel JP (2003) The distance dependence prediction of the Janzen-Connell hypothesis: a meta-analysis. *Oikos*, **103**, 590–602.
- Janzen DH (1970) Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *The American Naturalist*, **104**, 501–528.
- Kenkel NC (1988) Spectral analysis of hummock-hollow pattern in a weakly minerotrophic mire. *Vegetatio*, **78**, 45–52.
- Li L (李林), Zhou XY (周小勇), Huang ZL (黄忠良), Wei SG (魏识广), Shi JH (史军辉) (2006) Study on the relationship between diversity of plant community and environment on Dinghushan. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), **19**, 2301–2307. (in Chinese with English abstract)
- Li L, He FL, Huang ZL, Ye WH, Cao HL (2008) Spatial patterns of tree species in a subtropical forest of China. *Oikos*, **117**. (in press)
- MacArthur RH, Wilson EO (1967) *The Theory of Island Biogeography*. Princeton University Press, Princeton.
- Palmer MW (1988) Fractal geometry: a tool for describing spatial patterns of plant communities. *Vegetatio*, **75**, 91–102.
- Peng SJ (彭闪江), Huang ZL (黄忠良), Xu GL (徐国良), Ouyang XJ (欧阳学军), Zhang C (张驰) (2003) Effects of habitat heterogeneity on forest community diversity in Dinghushan Biosphere Reserve. *Guizhou Botany* (广西植物), **23**, 391–398. (in Chinese with English abstract)
- Pielou EC (1975) *Ecological Diversity*. Wiley, New York.
- Rossi RE, Mulla DJ, Journel AG, Franz EH (1992) Geostatistical tools for modeling and interpreting ecological spatial dependence. *Ecological Monographs*, **62**, 277–314.
- Simpson EH (1949) Measure of diversity. *Nature*, **163**, 668.
- Taylor LR, Perry JN, Woiwod IP, Taylor RA (1988) Specificity of the spatial power-law exponent in ecology and agriculture. *Nature*, **332**, 721–722.
- Taylor PJ (1977) *Quantitative Methods in Geography: An Introduction to Spatial Analysis*. Houghton Mifflin Company, Boston.

- Tóthmérész B (1995) Comparison of different methods for diversity ordering. *Journal of Vegetation Science*, **6**, 282–290.
- Wang XG, Hao ZQ, Ye J, Zhang J, Li BH, Yao XL (2008) Spatial variation of species diversity across scales in an old-growth temperate forest of China. *Ecological Research*, **23**, 709–717.
- Whittaker RH (1972) Evolution and measurement of species diversity. *Taxon*, **21**, 213–251.
- Wiens JA (1989) Spatial scaling in ecology. *Functional Ecology*, **3**, 385–397.
- Willis KJ, Whittaker RJ (2002) Species diversity—scale matters. *Science*, **295**, 1245–1248.
- Ye WH (叶万辉), Cao HL (曹洪麟), Huang ZL (黄忠良), Lian JY (练琚渝), Wang ZG (王志高), Li L (李林), Wei SG (魏识广), Wang ZM (王章明) (2008) Community structure of a 20 hm² lower subtropical evergreen broadleaved forest plot in Dinghushan, China. *Journal of Plant Ecology* (植物生态学报) (Chinese version), **32**, 274–286. (in Chinese with English abstract)
- Ye WH (叶万辉), Huang ZL (黄忠良), Kong GH (孔国辉), Wen DZ (温达志), Zhang QM (张倩媚) (1998b) Long-term monitoring of the lower subtropical evergreen broad-leaved forest in Dinghushan Biosphere Reserve. IV. The small-scale difference of community structure in *Castanopsis chinensis*, *Cryptocarya concinna* community. *Tropical and Subtropical Forest Ecosystem* (热带亚热带生态系统研究). China Meteorological Press, Beijing, **8**, 24–31. (in Chinese with English abstract)
- Ye WH (叶万辉), Ma KP (马克平), Ma KM (马克明) (1998a) Studies on plant community diversity in Donglingshan Mountain, Beijing, China. IX. The influence of scale on α diversity. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), **18**, 10–14. (in Chinese with English abstract)
- Zhou HZ (周红章) (2000) Species and species diversity. *Chinese Biodiversity* (生物多样性), **8**, 215–226. (in Chinese with English abstract)
- Zhu JM (朱锦懋), Jiang ZL (姜志林) (1999) The modifiable area unit problem of species diversity in the forest community of northern Fujian Province. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), **19**, 304–311. (in Chinese with English abstract)

(责任编辑: 马克平 责任编辑: 周玉荣)