

分类号: Q958.1

单位代码: 10335

密 级: 无

学 号: 11007060

# 浙江大学

## 博士学位论文



中文论文题目: 片段化生境中繁殖鸟类群落的  
物种周转与  $\beta$  多样性

英文论文题目: Species Turnover and Beta Diversity of Breeding  
Bird Communities in Fragmented Habitats

申请人姓名: 斯幸峰

指导教师: 丁平 教授

专业名称: 生态学

研究方向: 动物生态学

所在学院: 生命科学学院

论文提交日期 2014 年 6 月 27 日



片段化生境中繁殖鸟类群落的  
物种周转与  $\beta$  多样性



论文作者签名: \_\_\_\_\_

指导教师签名: \_\_\_\_\_

论文评阅人 1: \_\_\_\_\_ 匿名

评阅人 2: \_\_\_\_\_ 匿名

评阅人 3: \_\_\_\_\_ 匿名

评阅人 4: \_\_\_\_\_ 匿名

评阅人 5: \_\_\_\_\_ 匿名

答辩委员会主席: 孙悦华 研究员 中国科学院动物研究所

委员 1: 陈水华 研究员 浙江自然博物馆

委员 2: 计翔 教授 南京师范大学生命科学学院

委员 3: 杜卫国 研究员 中国科学院动物研究所

委员 4: 于明坚 教授 浙江大学生命科学学院

委员 5: 丁平 教授 浙江大学生命科学学院

答辩日期: 2014 年 9 月 20 日



# Species Turnover and Beta Diversity of Breeding Bird Communities in Fragmented Habitats



**Author's signature:** \_\_\_\_\_

**Supervisor's signature:** \_\_\_\_\_

External Reviewers: \_\_\_\_\_  
Anonymous  
\_\_\_\_\_  
Anonymous  
\_\_\_\_\_  
Anonymous  
\_\_\_\_\_  
Anonymous  
\_\_\_\_\_  
Anonymous

Examining Committee Chair:

Yuehua Sun Professor. Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences

Examining Committee Members:

Shuihua Chen Professor. Zhejiang Museum of Natural History

Xiang Ji Professor. College of Life Sciences, Nanjing Normal University

Weiguo Du Professor. Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences

Mingjian Yu Professor. College of Life Sciences, Zhejiang University

Ping Ding Professor. College of Life Sciences, Zhejiang University

Date of Oral Defence: September 20, 2014



# 浙江大学研究生学位论文独创性声明

本人声明所呈交的学位论文是本人在导师指导下进行的研究工作及取得的研究成果。除了文中特别加以标注和致谢的地方外，论文中不包含其他人已经发表或撰写过的研究成果，也不包含为获得 浙江大学 或其他教育机构的学位或证书而使用过的材料。与我一同工作的同志对本研究所做的任何贡献均已在论文中作了明确的说明并表示谢意。

学位论文作者签名：

签字日期： 2014 年 9 月 21 日

## 学位论文版权使用授权书

本学位论文作者完全了解 浙江大学 有权保留并向国家有关部门或机构送交本论文的复印件和磁盘，允许论文被查阅和借阅。本人授权浙江大学可以将学位论文的全部或部分内容编入有关数据库进行检索和传播，可以采用影印、缩印或扫描等复制手段保存、汇编学位论文。

（保密的学位论文在解密后适用本授权书）

学位论文作者签名：

导师签名：

签字日期： 2014 年 9 月 21 日

签字日期： 2014 年 9 月 21 日





## 勘 误 表

勘误表仅出现在本论文的个人版本<sup>1</sup>中，是对中国知网数据库中的本论文进行校对，以及对所发现的一些错误进行更正<sup>2</sup>。

1. 第 58 页：对第 4.4.2 小节第一段中的参考文献“Baselga, 2012”和“Wang *et al.*, 2012”按照出版时间排序；
2. 第 67 页：对原文中“但千岛湖湖区相对较小的空间尺度 (约 580 km<sup>2</sup>) 以及生境的嵌套特性，导致不同岛屿间繁殖鸟类具有较高的  $\beta$  多样性，并主要由空间周转组分组成”修改为“以及千岛湖湖区相对较小的空间尺度 (约 580 km<sup>2</sup>)，导致不同岛屿间繁殖鸟类的  $\beta$  多样性主要由空间周转组分组成”；
3. 第 69 页：对原文中当时在线刊出还未曾有页码的文献添加了卷号和页码；
4. 第 95 页：更正附表《千岛湖鸟类名录》中苍鹭的居留型为冬候鸟 (Winter)，海南鸚的居留型为夏候鸟 (Summer)，并增加《千岛湖鸟类名录》的中英文对照和脚注；
5. 第 98 页：更正灰喉山椒鸟的英文名。

---

<sup>1</sup>本论文的个人版本发布于本人的个人主页 (<http://sixf.org>)，全文下载链接为：<http://sixf.org/files/articles/Si2014.pdf>

<sup>2</sup>最近更新于 2015 年 7 月 12 日



## 致 谢

首先感谢祖国感谢党，感谢国家基金委和国家科技部等对千岛湖研究的资金资助(基金号：31170397、31210103908 等)和国家留学基金委对我在美国期间的奖学金资助(基金号：201206320021)。

感谢导师丁平教授六年前把我招入麾下，“一入鸟门深似海”，让我领略了美妙绝伦的鸟类生态学世界。丁老师严格的培养、细心的指导、平等的交流以及积极鼓励我的新想法，使我在科研之路上完成了破茧的蜕变。难忘的野外经历更是在研究生生涯中留下了浓厚的一笔。记得在繁星灿烂的夜晚，师生们一起数月亮看星星，聆听着丁老师讲述课堂之外生动有趣的故事。如今每当想起，仍记忆犹新。“经济问题不用担心”，丁老师的一句话，保证了我在最后一年学习期间能够安心撰写论文，并顺利完成学业。

感谢于明坚教授在科研上的大力帮助和支持，让我耳濡目染地学到了许多植物分类学和植被生态学的宝贵知识，帮我拓展了知识面。更有那每每信手拈来的渊博学识和妙语连珠的高谈阔论，使我深深地体会到了不少人生哲理。

感谢王彦平博士的言传身教，由衷敬佩“十年如一日”的那份坚持。自从 2008 年 4 月在千岛湖教我认识第一种鸟(红嘴蓝鹊)开始，王师兄在我的学业上倾注了大量的心血。在生活中，亦师亦友的王师兄总是帮我指点迷津。

感谢美国杜克大学 Stuart L. Pimm 教授于 2011 年 12 月接受我的联合培养博士研究生生的访问申请。作为外方合作导师，Stuart 帮我领略了欧美的科研氛围，让我大开眼界，并随后邀请美国新泽西理工学院的 Gareth J. Russell 博士共同参与了我的博士研究课题。特别感谢两年来 Stuart 和 Gareth 的耐心教导和激励，允许并容忍我时不时对你们的各种催促，而且依旧不管在科学问题的构思以及学术论文的写作上，都事无巨细地点拨我，促使我迅速地提升了我的学术科研能力。同时特别感谢合作者美国北卡州立大学 Roland W. Kays 教授、佛罗里达大学 Scott K. Robinson 教授、佛罗里达国际大学 Kenneth J. Feeley 博士、杜克大学 John W. Terborgh 教授、西班牙圣地亚哥联合大学 Andrés Baselga 博士以及在论文

写作当中提供建议的美国科罗拉多州立大学 David R. Anderson 教授、葡萄牙亚速尔群岛大学 Simone Fattorini 博士等国际学者们。

感谢“丁氏同门”中的徐肖江、蒋科毅、李鹏、张竞成、林芳君、张蒙、蒋萍萍、张亮、张建新、沈国春、王宇、丁志锋、陆洪良和徐爱春等众师兄师姐；你们之前的已有研究或多或少给予我“钱江后浪推前浪”的机会。感谢同级的孙吉吉，以及赵波、宋琥、吴玲兵、曾頔、陈传武、王思宇、吴强、刘超、葛大鹏和吴奕如等众师弟师妹；当从你们对我的称呼中发现时不时附带“师兄”两字时，我猛然意识到我已经“媳妇熬成婆”了。

感谢同实验室的胡广、赵谷风、骆争荣、王祖华、张磊、陈攀、金毅、袁金凤、谭珊珊、苏晓飞、卢品、刘金亮、丁文勇、田云、潘林、仲磊、余晶晶、王月霞、兰思思、张琴、黄杰灵、Lauren Barry 等，成为我学习和生活中的良师益友。感谢生科院张建华老师和研究生院培养处房刚老师，每次向您咨询各种学籍上的问题，都能得到爽快利索的解答。

感谢北京师范大学、浙江自然博物馆、中科院植物所、中科院动物所、中科院华南植物园、广州华南濒危动物研究所、中山大学、北京大学、复旦大学、华东师范大学、浙江师范大学、杭州师范大学、中国计量学院、四川大学、兰州大学、西北大学、首都医科大学、济南军区总医院、上海第六人民医院、北京航空航天大学、贵州省人民医院、北京大学第三医院、浙江大学等高校或科研院所的国内同行、朋友和老师，谢谢你们有意或无意中给予我的帮助和启迪。

感谢古田山国家级自然保护区、千岛湖国家森林公园、百山祖-凤阳山国家级自然保护区、天目山国家级自然保护区等单位为本团队提供了野外研究点，并感谢其中许多当地职员和师傅在野外调查过程中陪伴我度过许许多多难忘的时光。

衷心感谢我的家人和亲朋好友，信任并鼓励我一路向前、向前、向前进！

最后感谢脑门上争气的黑发至今依然健在，并向长期为我跑 R 代码而献身的惠普笔记本电脑致哀！是为谢。

斯幸峰

2014 年 6 月于浙大紫金港

## 序 言

满纸荒唐言，一把辛酸泪！都云作者痴，谁解其中味？

——曹雪芹

2008年9月至2014年9月前后六年的研究生学习，真如“蜕去一层皮”，是我当时踏入浙大校门时始料未及的。曾经预想我何时才有机会开始敲打输入博士论文的序言部分，也曾经感觉这一刻是多么地遥远。但是自从得知发表论文被接收的那时起，诸事都有了日程表。此时此刻，回想起过去的六年，真是弹指一挥间。

依稀记得2008年4月5日，是我来到淳安县许源乡塔山村开始学习野外鸟类识别的第一天，参与了有关大山雀人工鸟箱的招引工作。随后，在师兄们的带领下，我从红嘴蓝鹊、大山雀和白头鹎(bēi)等常见鸟开始，逐渐熟悉了千岛湖地区的鸟类物种，之后便是持续一整年的千岛湖常规鸟类群落调查。2009年2月23日，在完成千岛湖鸟类生活史硕士论文开题报告后的第二周，我匆匆告别了千岛湖划船看鸟的岁月，奔赴古田山巡山看鸟，即在古田山国家级自然保护区24公顷永久固定监测样地中用标图法和红外相机调查鸟兽。

一巡就是三年，直到2012年8月机缘凑巧，我获得国家留学基金委公派研究生项目的资助，赴美国杜克大学开展联合培养博士研究生的学习。2012年10月前后，在合作导师Stuart Pimm教授的指导下，我从零开始钻研有关繁殖鸟类的周转率研究，并撰写完成了本学位论文中第三章的主要内容。2013年6月，预计的五年硕博连读学习期限戛然而止。待于2013年8月归国并延长学习期限后，在导师丁平教授的指导下，讨论并增设了有关 $\beta$ 多样性的研究内容，使本学位论文的最终框架渐趋成型，并臻于完善。我试想，直到2014年9月，待我结束博士学位论文的答辩后，方才能为我的研究生生涯郑重地画上句号。

本论文主要探讨了千岛湖繁殖鸟类群落不同岛屿间的物种组成变化，包括时间尺度上的物种周转和空间尺度上的 $\beta$ 多样性。第一章介绍了物种周转与 $\beta$ 多样性的研究历史与现状，包括物种周转与 $\beta$ 多样性的概念起源和度量方法、分布格局和形成机制，以及在生

物多样性保护中的应用。第二章介绍本文的研究背景和研究方法, 包括千岛湖的成湖历史、研究岛屿的概况、已开展的研究, 以及鸟类群落和生境类型的调查方法。第三章的重点是研究繁殖鸟类群落的物种周转, 验证经典岛屿生物地理学理论中的面积效应和距离效应, 以及目标效应和营救效应, 并分析迁入率、灭绝率和物种周转率等生物地理学参数的决定因子。第四章分析了不同岛屿间繁殖鸟类的物种  $\beta$  多样性, 并把  $\beta$  多样性分解为因物种替换而导致的空间周转组分和因物种丧失或增加而导致的嵌套组分, 以此通过验证不同组分在总体  $\beta$  多样性中的占有比例以对路桥岛屿生境提供保护建议。第五章展望在本文基础上可能继续开展的研究工作, 包括基于缓冲区带的隔离度计算方法, 物种、功能和谱系  $\beta$  多样性的总体分析, 以及多种生物类群间的  $\beta$  多样性比较。

## 摘 要

**研究目的** 物种的周转具有时空格局，即时间尺度上的周转和空间尺度上的周转。前者指时间尺度上的物种组成变化，正是 MacArthur-Wilson 岛屿生物地理学理论所表示的年际间物种迁入灭绝动态。岛屿生物地理学理论认为岛屿上的物种迁入率由岛屿的隔离度决定(距离效应)，而物种的灭绝率由岛屿面积决定(面积效应)。同时其他假说认为岛屿面积同时能影响迁入率(目标效应)，以及隔离度亦能影响灭绝率(营救效应)，而且目标效应和营救效应甚至有可能占据主导地位。空间尺度上的周转是指特定空间环境梯度上的物种组成变化，又称  $\beta$  多样性。本文将对岛屿上长期调查的繁殖鸟类群落开展研究，以期探讨岛屿生物地理学理论所预测的迁入灭绝动态，以及物种周转率和发生率，然后对不同岛屿繁殖鸟类群落的  $\beta$  多样性分解为因物种替换而导致的空间周转组分和因物种丧失或增加而导致的嵌套组分，并通过验证不同组分在总体  $\beta$  多样性中的占有比例对路桥岛屿生境提供保护建议。

**研究地点** 浙江淳安千岛湖(东经  $118^{\circ}34'$ – $119^{\circ}15'$ ，北纬  $29^{\circ}22'$ – $29^{\circ}50'$ )。

**研究方法** 本研究在 2007 年至 2012 年对千岛湖 37 个岛屿开展了繁殖鸟类调查，记录繁殖鸟类的物种、数量及繁殖行为信息，并运用多重变量逻辑斯蒂回归模型(multivariate logistic regression)和最大似然法(maximum likelihood)估计每个岛屿的物种迁入率、灭绝率，然后进一步得到物种周转率和发生率，并分别探讨与岛屿面积和隔离度的关系。本研究同时利用加合分解法把不同岛屿繁殖鸟类群落的  $\beta$  多样性分解为物种周转和嵌套组分，并分析不同组分对总体  $\beta$  多样性的贡献及其各自与岛屿参数的关系。

**研究结果** 分解结果表明：(1) 灭绝率随着岛屿面积的增大而减小；(2) 迁入率亦随着岛屿面积的增大而增大；(3) 总体上，所有研究岛屿都具有较高的物种周转率，并且物种周转率随着面积的增大而减小，随着隔离度的增大而增大；(4) 物种库周转由于受研究区域物种库的数量所控制(分母为固定的物种库物种数)，随着岛屿面积增大而增大，即表明物种



周转的事件数随岛屿面积的增大而增加; (5) 发生率 (类似于物种丰富度) 亦随着岛屿面积的增大而增大。本研究验证了面积效应和目标效应, 但不支持距离效应和营救效应。分解繁殖鸟类群落的  $\beta$  多样性后表明: 空间周转组分的占有比例远大于嵌套组分。岛屿隔离度的差异对总体  $\beta$  多样性和各组分均没有显著性关系。不过, 嵌套组分分别随着岛屿面积和生境丰富度差异的增大而增大, 空间周转组分则分别随着岛屿面积和生境丰富度差异的增大而减小。

**主要结论** 本研究中, 岛屿面积是决定迁入率和灭绝率的主要环境因子, 而隔离度在预测迁入率、灭绝率、物种周转率和发生率中均相对不重要。这可能跟千岛湖相对较小的面积尺度 (约  $580 \text{ km}^2$ )、较为单一的植被生境和鸟类较强的扩散能力有关。因此我们认为本研究的实际观察结果与预测结果之间的迁入率和灭绝率差异, 或者与其他类似研究的结果差异可能与研究岛屿的特定生物地理特征有关。对于  $\beta$  多样性的分解结果, 由于空间周转是总体  $\beta$  多样性的主要组成组分, 表明所有岛屿都有潜在的保护价值而需要保护。此外, 我们建议在实施保护政策前, 应该对组成  $\beta$  多样性的空间周转和嵌套组分同时进行评估, 以免在开展生物多样性保护时制定具有偏差的保护策略。

**关键词:** 加合分解、繁殖鸟类、生物多样性、迁入率、连接度、灭绝率、保护、岛屿生物地理学、隔离度、路桥岛屿、模型选择、嵌套、零模型、营救效应、空间周转、目标效应、千岛湖



## Abstract

**Aim** Species turnover broadly contains two facets: temporal and spatial turnovers. Temporal turnover is the pattern of species turnover over time, which is a result of colonization and extinction as proposed by MacArthur and Wilson's theory of island biogeography (IBT). As expected by IBT, the rate at which species colonize an island depends on the island's isolation (distance effect), whereas the local extinction rate depends on its area (area effect). Alternative hypotheses recognize that area can affect the colonization rate (target effect) and that isolation can affect the extinction rate (rescue effect) and, moreover, that these relationships may dominate. Spatial turnover describes the extent of species replacement along a spatial gradient, also known as beta diversity. Here, we used long-term counts of breeding bird communities on islands in an inundated lake to quantify the colonization-extinction dynamics of IBT associated with species turnover rates and incidence, and partition beta diversity of bird communities into the components of turnover (due to species replacement) and nestedness (due to species loss or gain) to provide conservation strategies on land-bridge island system.

**Location** Thousand Island Lake (118°34'–119°15' E, 29°22'–29°50' N), China.

**Methods** We assessed the occupancy and behaviour of breeding birds on 37 islands from 2007 to 2012. We estimated the effects of area, isolation and other biogeographical parameters on the frequencies of colonization and extinction events using multivariate logistic regression and maximum likelihood estimates. We then extended these results to derived properties such as species turnover rates and incidence. Additionally, we decomposed beta diversity of bird communities into turnover and nestedness-resultant components using the additive partitioning method to explore which component mainly contributed to regional diversity, and their relationships with differences in island attributes.

**Results** Extinction rates decreased and colonization rates increased on larger islands. Isolation had no significant effect on colonization or extinction rates. Islands had high species turnover overall, and turnover rates followed the same pattern as extinction rates with different areas and isolations. Pool turnover, which controls for the number of species in the pool, was higher on large islands. Species richness also increased with area. Our study of bird communities supported area and target effects, but not distance and rescue effects. We found turnover component contributed more than nestedness-resultant component to beta diversity. Isolation dissimilarity had no effects on these components. The nestedness-resultant component increased with larger differences in island area and habitat richness, respectively, while turnover component decreased with them.

**Main conclusions** Island area was a better predictor of colonization and extinction than isolation, probably because of the relatively small scale (*c.* 580 km<sup>2</sup>) and homogeneous vegetation structure of our research system, and the strong dispersal ability of birds. We conclude that the differences between our observations and theoretical predictions, or results from other studies that measured colonization and extinction directly, are consistent with the particular biogeography of these islands. Our results also indicated that all islands contributed more equally to regional diversity due to the dominance of spatial turnover component that are all potential targets to be protected. We suggested that when considering management policies, both mechanisms underlying nestedness and turnover should be evaluated to prevent misleading actions on biodiversity conservation.

**Keywords:** additive partitioning, breeding bird, biodiversity, colonization, connectivity, extinction, conservation, island biogeography, isolation, land bridge, model selection, nestedness, null model, rescue effect, spatial turnover, target effect, Thousand Island Lake.

插图

1.1 岛屿生物地理学理论示意图 ..... 6

1.2 千岛湖鸟类群落的种－面积曲线 ..... 8

2.1 千岛湖景观 ..... 14

2.2 千岛湖研究岛屿分布图 ..... 16

2.3 千岛湖最大岛屿的年际物种累积曲线 ..... 19

3.1 千岛湖不同繁殖鸟类物种库对迁入率和灭绝率的比较 ..... 26

3.2 灭绝率与观察到的灭绝率之间的关系图 ..... 28

3.3 岛屿参数与生物地理学参数之间的关系 ..... 38

3.4 千岛湖鸟类群落研究结果与岛屿生物地理学理论预测结果的比较 ..... 39

4.1  $\beta$  多样性分解成空间周转和嵌套组分的示意图 ..... 48

4.2 两个研究岛屿间物种组成示意图 ..... 49

4.3 观察到的群落与随机群落之间的  $\beta$  多样性及其组分的关系 ..... 55

4.4  $\beta$  多样性及其空间周转和嵌套组分与岛屿参数的关系 ..... 57

5.1 基于直线距离和缓冲区带的隔离度算法示意图 ..... 63

5.2 基于直线距离和缓冲区带隔离度计算方法的结果比较 ..... 64



表 格

2.1 千岛湖研究岛屿的地理参数 ..... 17

3.1 岛屿生物地理学参数 ..... 30

3.2 千岛湖研究岛屿地理参数的相关性分析 ..... 31

3.3 计算迁入率和灭绝率的备选模型与模型选择的结果 ..... 35

3.4 岛屿地理参数的相对重要值与模型平均后的迁入率和灭绝率的系数估计 ..... 36

3.5 生物地理学参数的计算结果 ..... 37

4.1 成对相异性指数及其分解组分的表达式汇总 ..... 51

4.2 Baselga 法和 Carvalho 法的  $\beta$  多样性分解法对比 ..... 54



术语表、缩写、符号清单

术语表

术语	英文	术语释义
物种丰富度	species richness	特定区域的所有物种数目
$\alpha$ 多样性	alpha diversity	特定群落或区域的物种多样性
$\gamma$ 多样性	gamma diversity	多个群落或区域的总体物种多样性
$\beta$ 多样性	beta diversity	不同群落或区域间的组成差异
物种周转	species turnover	时间尺度上的物种组成差异
空间周转	spatial turnover	空间尺度上的组成差异 ( $\beta$ 多样性)
种 - 面积关系	species-area relationship	越大的面积具有越多的物种
迁入率	colonization rate	第一年繁殖而次年不繁殖的概率
灭绝率	extinction rate	第一年繁殖而次年不繁殖的概率
局部灭绝	local extinction	某一岛屿上的物种在下一年时不繁殖
观察到的灭绝率	observed extinction rate	第一年繁殖而次年不繁殖的概率
发生率	incident	某一年某一繁殖鸟类在某岛繁殖的概率
物种库	species pool	可能在某一区域繁殖的所有物种数目
距离效应	distance effect	迁入率随着隔离度的增大而减小的效应
面积效应	area effect	灭绝率随岛屿面积增大而减小的效应
目标效应	target effect	迁入率随岛屿面积的增大而增大的效应
营救效应	rescue effect	灭绝率随隔离度增大而增大的效应
留鸟	resident	常年栖居繁殖地区而不迁徙的鸟类
成对相异性指数	pairwise dissimilarity	两个研究点的物种组成差异指数
多点相异性指数	multiple-site dissimilarity	多个研究点的物种组成差异指数
FF 零模型	fixed-fixed null model	物种丰富度和频度与原群落保持一致

缩写

缩写	缩写释义
AIC	赤池信息准则 (Akaike's Information Criteria)
IBT	岛屿生物地理学理论 (island biogeography theory)
SAR	种 - 面积曲线
TIL	千岛湖 (Thousand Island Lake)

## 符号清单

符号	符号释义
$A$	岛屿面积 (island area)
$I$	隔离度 (isolation)
$C$	连接度 (connectivity)
$T$	物种周转 (species turnover)
$S$	物种数, 即物种丰富度 (species richness)
$C$	某岛屿第一次调查至第二次调查的迁入事件数 (colonization events)
$E$	某岛屿第一次调查至第二次调查的局部灭绝事件数 (local extinction events)
$P$	物种库的物种数目
$\lambda$	迁入率
$\mu$	灭绝率
$\delta$	观察到的灭绝率
$j$	发生率
$\tau$	物种库周转率 (pool turnover rate)
$w$	模型权重 (model weight)
$\beta_{\text{sor}}$	Sørensen 成对相异性指数
$\beta_{\text{sim}}$	Sørensen 成对相异性指数的空间周转组分 (turnover component)
$\beta_{\text{sne}}$	Sørensen 成对相异性指数的嵌套组分 (nestedness-resultant component)
$\beta_{\text{jac}}$	Jaccard 成对相异性指数
$\beta_{\text{jtu}}$	Jaccard 成对相异性指数的空间周转组分
$\beta_{\text{jne}}$	Jaccard 成对相异性指数的嵌套组分
$\beta_{\text{cc}}$	Jaccard 成对相异性指数
$\beta_{\text{-3}}$	Jaccard 成对相异性指数的物种物种替换组分 (species replacement)
$\beta_{\text{rich}}$	Jaccard 成对相异性指数的物种丰富度差异组分 (species richness difference)
$\beta_{\text{SOR}}$	Sørensen 多点相异性指数
$\beta_{\text{SIM}}$	Sørensen 多点相异性指数的空间周转组分
$\beta_{\text{SNE}}$	Sørensen 多点相异性指数的嵌套组分
$\beta_{\text{JAC}}$	Jaccard 多点相异性指数
$\beta_{\text{JTU}}$	Jaccard 多点相异性指数的空间周转组分
$\beta_{\text{JNE}}$	Jaccard 多点相异性指数的嵌套组分
$\beta_{\text{ratio}}$	嵌套组分与总 $\beta$ 多样性的比值, 即 $\beta_{\text{SNE}}/\beta_{\text{SOR}}$ 或 $\beta_{\text{JNE}}/\beta_{\text{JAC}}$
$\beta_{\text{sor-null}}$	随机群落的 $\beta$ 多样性平均值
$\beta_{\text{sor-SES}}$	标准化的有效大小 (standardized effect size)

有关更为详细的术语、缩写和符号释义请见正文。



## 目 次

勘误表.....	I
致谢.....	III
序言.....	V
摘要.....	VII
Abstract.....	IX
插图.....	XI
表格.....	XIII
术语表、缩写、符号清单.....	XV
目次.....	
1 物种周转与 $\beta$ 多样性的研究历史与现状.....	1
1.1 物种周转与 $\beta$ 多样性的研究概况.....	1
1.1.1 概念起源.....	1
1.1.2 中文译名.....	2
1.1.3 计算方法.....	3
1.2 物种周转和 $\beta$ 多样性的格局与形成机制.....	5
1.2.1 时空格局.....	5
1.2.2 形成机制.....	8
1.3 物种周转和 $\beta$ 多样性在生态学中的应用.....	10
1.3.1 划分生物地理区域.....	10
1.3.2 保护生物学应用.....	10
1.4 本文的研究目的与意义.....	11
2 研究地概况和研究方法.....	13
2.1 千岛湖概况.....	13
2.2 研究岛屿概况.....	15

2.3	野外调查和取样方法 .....	16
2.3.1	生境类型调查 .....	18
2.3.2	鸟类群落调查 .....	18
2.4	千岛湖已开展的研究 .....	19
3	繁殖鸟类群落的物种周转 .....	23
3.1	引言 .....	23
3.2	研究方法 .....	25
3.2.1	选择物种库 .....	25
3.2.2	计算岛屿生物地理学参数 .....	26
3.2.3	数据分析 .....	29
3.3	研究结果 .....	33
3.3.1	置信模型集和参数的相对重要值 .....	34
3.3.2	生物地理学参数 .....	34
3.3.3	系数估计 .....	34
3.4	讨论 .....	36
3.4.1	为什么隔离度相对不重要 .....	36
3.4.2	物种周转 .....	40
3.4.3	目标效应 .....	41
4	繁殖鸟类群落的 $\beta$ 多样性及其分解 .....	43
4.1	引言 .....	43
4.2	研究方法 .....	46
4.2.1	鸟类调查 .....	46
4.2.2	岛屿参数 .....	46
4.2.3	$\beta$ 多样性分解 .....	47
4.2.4	数据分析 .....	51
4.3	研究结果 .....	53
4.3.1	不同分解方法的结果对比 .....	53
4.3.2	零模型分析 .....	53
4.3.3	空间周转及嵌套组分的所占比例 .....	55
4.3.4	$\beta$ 多样性及组分与岛屿参数的关系 .....	56

4.4 讨论 .....	56
4.4.1 多点相异性指数 .....	57
4.4.2 成对相异性指数 .....	58
4.4.3 保护生物学中的应用 .....	59
5 展望 .....	61
5.1 基于缓冲区带的隔离度计算方法 .....	61
5.2 物种、功能和谱系 $\beta$ 多样性 .....	65
5.3 多类群间的 $\beta$ 多样性比较 .....	66
参考文献 .....	69
附录：千岛湖鸟类名录 .....	95
索引 .....	101
作者简介 .....	105



# 1 物种周转与 $\beta$ 多样性的研究历史与现状

## 1.1 物种周转与 $\beta$ 多样性的研究概况

### 1.1.1 概念起源

上世纪六十年代，美国生态学家 Robert H. Whittaker 提出了三种不同水平的物种多样性： $\alpha$  多样性、 $\beta$  多样性和  $\gamma$  多样性 (Whittaker, 1960)。 $\alpha$  多样性 (alpha diversity) 是指特定区域或群落的物种丰富度 (species richness)； $\gamma$  多样性 (gamma diversity) 表示多个群落的总体物种丰富度； $\beta$  多样性 (beta diversity) 则表示不同群落间的组成变化程度，即“与环境的复杂梯度或环境格局相联系的群落组成变化的幅度或群落分化的程度” (Chen *et al.*, 2010)。虽然在此之后，Whittaker 多次提及  $\beta$  多样性，但直到 1972 年，才发表有关专门论述  $\beta$  多样性的概念与度量方法的论文 (Whittaker, 1972)。

同时代的美国生态学家 Robert H. MacArthur 提出把物种多样性分为生境内多样性 (within-habitat diversity) 和生境间多样性 (between-habitat diversity) (MacArthur, 1965)。MacArthur (1965) 提出的“生境间多样性”，表示两个地点多样性间的差异，其实正是 Whittaker (1972) 提出的  $\beta$  多样性，而且度量方法在实质上也是一致的 (Chen *et al.*, 2010)。

虽然  $\beta$  多样性概念早已提出 (Whittaker, 1960)，但直到上世纪七十年代，Cody (1970) 从空间尺度及其决定因素方面扩展了  $\beta$  多样性研究的视野，将其从群落尺度延伸到地理尺度，并提出了“turnover”这个新名词表示生境间的多样性 (Chen *et al.*, 2010)。“turnover”的概念亦是 MacArthur-Wilson 岛屿生物地理学理论 (the Island Biogeography Theory of MacArthur & Wilson, IBT) 的核心 (MacArthur & Wilson, 1963, 1967)，即当一个岛屿上的物种处于动态平衡状态 (dynamic equilibrium) 时，不同年份间总物种数会保持相对稳定，但物种组成会发生年际变化 (Wu & Vankat, 1995)。

上世纪七十年代中期，Cody (1975) 重新定义了 Whittaker (1972) 提出的  $\beta$  多样性和  $\gamma$  多样性，强调  $\gamma$  多样性的尺度比  $\beta$  多样性更大，即  $\beta$  多样性是在一个地理区域内沿着生境

梯度物种周转的速度, 而  $\gamma$  多样性是同一生境内随地理距离的物种周转速率 (Chen *et al.*, 2010)。直到上世纪七十年代末期, 生态学家们方才对  $\beta$  多样性的概念逐渐达成共识, 认为  $\beta$  多样性可以在任意尺度上度量不同地点间的物种组成差异 (Chen *et al.*, 2010)。

上世纪九十年代之后,  $\beta$  多样性的研究迅速增加, 并进一步扩展了  $\beta$  多样性在生态学和保护生物学中的应用 (Chen *et al.*, 2010)。诸如把  $\beta$  多样性定义为种-面积曲线 (species-area relationship) 的斜率 ( $z$ -value) 或表示区域与局部物种丰富度间的差异 (Rosenzweig, 1995; Ricotta *et al.*, 2002; Qian *et al.*, 2013)、进行生物地理区域划分 (Williams, 1996; Kreft & Jetz, 2010; Baselga *et al.*, 2012a; Mouillot *et al.*, 2013) 以及用于保护区选址和保护区网络设置 (Pimm & Gittleman, 1992; Pressey *et al.*, 1993; Wiersma & Urban, 2005; McKnight *et al.*, 2007; Fattorini, 2011) 等等。

### 1.1.2 中文译名

由于  $\beta$  多样性的研究具有时空格局 (Gaston & Blackburn, 2000; Magurran *et al.*, 2010; Soininen, 2010; Tisseuil *et al.*, 2012; Chapman & McEwan, 2013; Burns, 2014; Dornelas *et al.*, 2014), 在英文文献中可以用 “species turnover” 统一表述。相对应于中文术语, 各种文献中曾将 “turnover” 翻译为 “周转” (Han, 1994; Wang *et al.*, 2013)、“转换” (Chen *et al.*, 2010) 以及诸如 “更替”、“更迭”、“更换”、“替换”、“替代” 等其他相似类型, 至今未曾有统一的译名。自 Whittaker 提出  $\beta$  多样性的概念后, 许多生态学家已对 “beta diversity” 和 “species turnover” 等同对待, 均表示某一梯度下物种组成的变化 (Veech *et al.*, 2002), 但也有生态学家对此提出异议 (Vellend, 2001)。在经济学领域的研究中, 亦有类似 “annual turnover” 的概念 (Blanchard *et al.*, 2010), 表示每年离职人数与就业人数的比率, 翻为 “年周转率” (Liu, 2010)。

按照岛屿生物地理学理论的预测, 当一个群落处于动态平衡状态时, 不同年份的物种组成会在某一平衡点附近来回波动, 从而物种之间具有转换与替代 (MacArthur & Wilson, 1963, 1967)。因此, 为了区分时空格局, 本文把基于时间尺度上的 “turnover” (González-Megías *et al.*, 2008; Burns & Neufeld, 2009; Magurran & Henderson, 2010; Legendre & Gauthier, 2014) 统一译为 **周转** (Han, 1994) 或 **物种周转**, 而把基于空间尺度上的 “turnover” (Lennon *et al.*, 2001; Gaston *et al.*, 2007b; Baselga, 2010; Carvalho *et al.*, 2013) 直接译为  **$\beta$  多样性** 或 **空间周转**。

### 1.1.3 计算方法

#### 1.1.3.1 物种周转的计算方法

Williamson (1978) 总结了在计算物种周转率时需要注意相对周转率 (relative turnover) 和绝对周转率 (absolute turnover) 的区别, 并提议绝对周转率的计算方法为  $(C + E)/2$ , 相对周转率的计算方法为  $(C + E)/(2S)$ , 其中  $C$  为某岛屿第一次调查至第二次调查的物种迁入事件数 (colonization events),  $E$  为物种局部灭绝事件数 (local extinction events),  $S$  为前后两次调查的物种丰富度平均值。周转率的单位为 %/年 ( $\% \text{ year}^{-1}$ )。

后续的研究对相对周转率的计算方法进行了拓展 (Diamond, 1969; Jones & Diamond, 1976; Schoener, 1983; Morrison, 1998, 2010a,b), 其公式如式 1.1 所示:

$$T = \frac{C + E}{\Delta t \times (S_1 + S_2)} \times 100 \quad (1.1)$$

其中  $T$  为周转率,  $S_1$  和  $S_2$  分别为某岛屿第一次调查和第二次调查的物种数,  $\Delta t$  为两次调查的时间间隔。

相对周转率可以分为每个岛屿的相对周转率 (relative turnover per island) 和每个物种的相对周转率 (relative turnover per species) (Morrison, 2010b)。式 1.1 中只须把  $S_1$  和  $S_2$  分别替换成某一物种第一次调查和第二次调查所出现的岛屿数量, 即为每个物种的相对周转率。

绝对周转率表示某岛屿前后两次调查所记录的迁入和灭绝时间的总数与物种库中总物种数的比值 (Russell *et al.*, 2006), 故又称为物种库周转率 (pool turnover), 其计算公式如式 1.2 所示:

$$T = \frac{C + E}{\Delta t \times P} \times 100 \quad (1.2)$$

其中  $P$  为调查区域物种库 (species pool) 的物种数目。

#### 1.1.3.2 $\beta$ 多样性的计算方法

由于  $\alpha$  多样性和  $\gamma$  多样性都是表示物种丰富度, 具有相似的特征, 只是应用尺度有所不同, 因此 Jurasinski *et al.* (2009) 将两者统称为编目多样性 (inventory diversity), 而把  $\beta$  多样性按照概念的不同分为两种类型: 一类是分化多样性 (differentiation diversity), 即考虑

物种的具体组成, 比较不同区域的相似性, 如相似性指数、相似性随距离衰减斜率、排序空间的梯度长度和群落组成数据表的总方差; 另一类是比例多样性 (proportional diversity), 即比较不同尺度上物种丰富度的差异, 如加合分解 (additive partitioning, 即  $\beta = \gamma - \alpha$ ) 和倍性分解 (multiplicative partitioning, 即  $\beta = \gamma/\bar{\alpha}$ ) (Chen *et al.*, 2010)。

按照 Jurasinski *et al.* (2009) 的物种多样性度量方法分类体系, 除了比例多样性度量方法, 分化多样性度量方法包括:

- 相似性。采用相似性指数或相异性指数计算生物群落的  $\beta$  多样性, 是目前应用最为普遍的方法, 其指数种类也是各异 (Koleff *et al.*, 2003a; Tuomisto, 2010a,b)。根据数据的结构, 有基于二元数据的 Sørensen 指数、Jaccard 指数和 Simpson 指数, 和基于数量数据的 Bray-Curtis 指数, 以及它们的各种变型和其他指数等等。
- 相似性随距离减小的斜率。由于相似性会随空间距离的增加而减小, 如果随距离增加而减小得越快, 即斜率的绝对值越大, 则代表  $\beta$  多样性越高 (Nekola & White, 1999)。
- 群落组成数据表的总方差。Legendre *et al.* (2005) 提出以群落组成数据表的总方差作为  $\beta$  多样性的度量方法, 并将可解释的总方差分解为环境和空间因子的独立作用和交互作用, 以此检验生态位过程和扩散过程的相对重要性 (Condit *et al.*, 2002; Duivenvoorden *et al.*, 2002; Tuomisto *et al.*, 2003)。
- 排序空间的梯度长度。诸如 DCA (detrended correspondence analysis) 分析中的梯度长度 (Økland, 1986)、逐步 CCA (stepwise canonical correspondence analysis) 中的总方差 (Ohmann & Spies, 1998) 和排序空间内的多元离散变量 (Anderson *et al.*, 2006) 都可以作为  $\beta$  多样性的度量方法。

Chen *et al.* (2010) 曾对 ISI Web of Science 数据库中有关  $\beta$  多样性和物种周转的 158 篇论文 (截止于 2010 年 6 月 24 日) 进行总结分析, 结果表明相似性方法使用频率最高, 而且在相似性方法中, Jaccard 指数应用次数最多 (37.6%), 其次为 Sørensen 指数 (25.9%)、Simpson 指数 (21.2%) 和 Bray-Curtis 指数 (15.3%)。Koleff *et al.* (2003a) 曾对  $\beta$  多样性指数进行系统地对比和总结, 但是至今仍旧没有一个指数能够完美地解释  $\beta$  多样性与其他生态过程的关系或机理 (Ricotta, 2010; Podani & Schmera, 2011)。



## 1.2 物种周转和 $\beta$ 多样性的格局与形成机制

### 1.2.1 时空格局

理解物种多样性的地理分布格局, 以及不同生物群落在时间和空间尺度上的组成变化是生态学、生物地理学和进化生物学研究中的一个长期受关注的科学问题 (Harrison *et al.*, 1992)。在时间尺度上, 大至物种进化历史 (几百万年), 小至一个生态过程 (数年); 在空间尺度上, 大至全球范围, 小至数  $\text{m}^2$  的草地, 群落组成变化均能在这些不同的尺度上发生, 并能反应不同的分布格局和形成机制。因此更加深入地理解和研究物种周转和  $\beta$  多样性的格局和形成机制, 将能更为精确地描述和分析物种群落的组成变化, 同时为保护生物学提供更为有效的保护策略。

#### 1.2.1.1 时间尺度上的物种周转

随着时间的推移, 自然环境和人为因素的变化, 将影响种群动态、种间关系以及物种的进化, 从而导致一定区域内的物种群落组成在时间序列上发生变化 (Chen *et al.*, 2010)。在进化历史中, 自然因素中比如冰川效应导致了欧洲甲虫群落的分布 (Baselga, 2010; Hortal *et al.*, 2011) 和新世界的动物分布 (Dobrovolski *et al.*, 2012), 而人为因素中比如人类活动导致了第四纪 (Quaternary) 大型动物的灭绝 (Sandom *et al.*, 2014)。在生态尺度的年际变化中, 气候变化导致了英国 51 个蝴蝶群落的  $\beta$  多样性随着时间推移而逐渐增加 (González-Megías *et al.*, 2008) 和对全球淡水鱼类的影响 (Leprieur *et al.*, 2011), 人类活动同时也影响着全球的生物多样性 (Novacek & Cleland, 2001; Ellis & Ramankutty, 2008; Gutiérrez-Cánovas *et al.*, 2013)。

片段化生境中的岛屿由于具有清晰的地理边界和较为简单的物种组成, 其年际间的物种组成变化成为研究物种周转的理想实验平台 (Wu *et al.*, 2003; Fattorini, 2010; Benchimol & Venticinque, 2014)。MacArthur-Wilson 岛屿生物地理学理论 (MacArthur & Wilson, 1963, 1967) 的提出, 正是为了解释岛屿上不同年份间的物种分布格局和机理。该理论认为岛屿上的物种组成是由于岛屿上物种迁入灭绝的动态平衡而导致的 (如图 1.1 所示)。岛屿上物种的迁入率 (colonization rate) 随物种数增加而减小, 灭绝率 (extinction rate) 随物种数增加而增大。而且, 当所处岛屿为类似因建造水库大坝的生境时, 在水库刚建成早期, 由于原先水域面积的急剧增大而减小岛屿面积, 导致物种具有较高的灭绝率, 即从图 1.1 右侧开始到达平衡, 类似于物种释放过程 (relaxation process) (Si *et al.*, 2014)。当迁入率等于

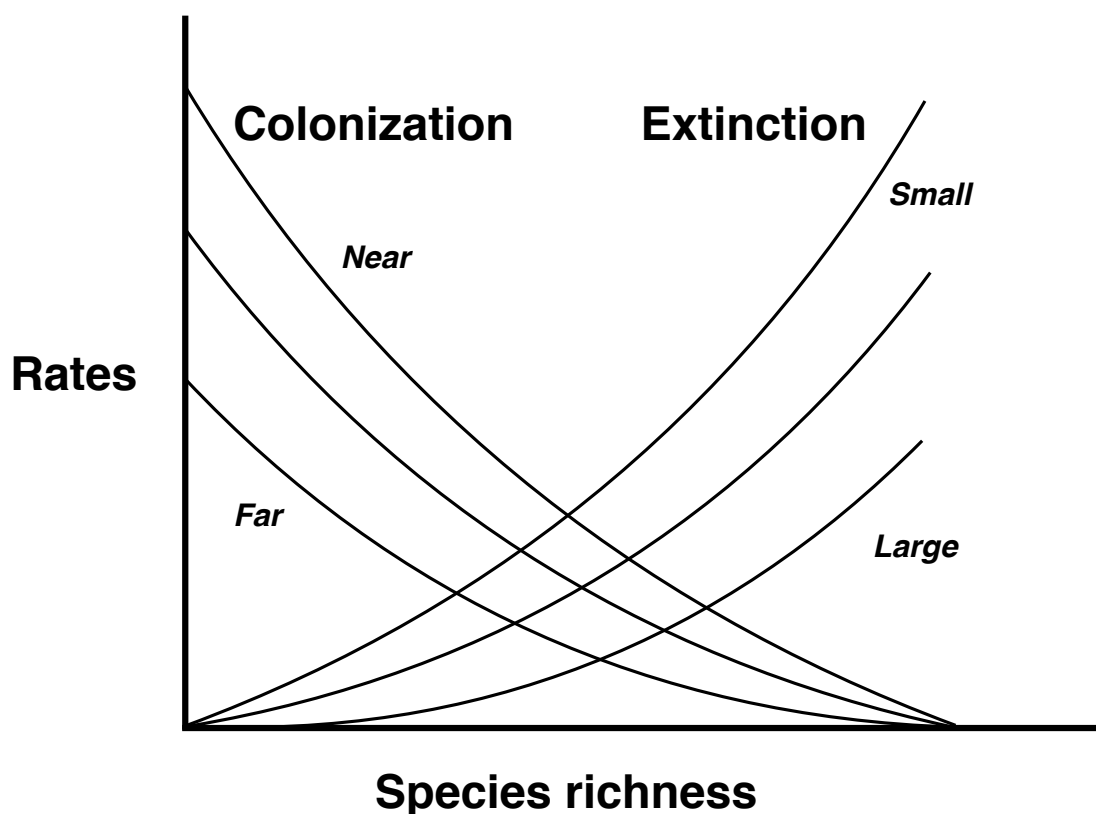


图 1.1 MacArthur-Wilson 岛屿生物地理学理论的示意图 (MacArthur & Wilson, 1967). 岛屿上的物种丰富度由迁入和灭绝两个过程决定. 当岛屿上物种数 (species richness) 增加时, 迁入率 (colonization) 减小, 灭绝率 (extinction) 增加. 当迁入率等于灭绝率时, 岛屿上的物种数量处于动态平衡状态.

**Figure 1.1** The island biogeography theory of MacArthur & Wilson (MacArthur & Wilson, 1967). As proposed by the theory, species richness of an island is determined by colonization and extinction processes. When more species living on an island, colonization rates will decrease and extinction rates will increase. The island system will finally reach a dynamic equilibrium when colonization equals extinction.

灭绝率时, 岛屿上的物种数量会处于动态平衡状态 (dynamic equilibrium)。该理论同时认为隔离度 (isolation) 决定迁入率, 面积决定灭绝率, 其核心内容为物种周转 (Gilbert, 1980; Whittaker, 2000; Burns & Neufeld, 2009)。

按照岛屿生物地理学理论的预测, 较大较远岛屿具有较高的物种周转率。一些有关岛屿鸟类的研究证实了该理论的预测 (Diamond, 1969; Jones & Diamond, 1976; Russell *et al.*, 1995; Schoereder *et al.*, 2004b; Husté & Boulinier, 2007), 但是 Hinsley *et al.* (1995) 对英国东部生境斑块中的鸟类群落进行研究, 发现周转率跟岛屿面积没有关系。Mayer & Chipley (1992) 甚至报道他们在英属维京群岛 (British Virgin Islands) 长达 36 年的森林鸟类研究

中, 根本没有出现物种周转。至今, 有关物种组成在时间尺度上的变化仍然不是很清晰 (Diamond, 1969; Brown & Kodric-Brown, 1977; Hinsley *et al.*, 1995; Panitsa *et al.*, 2008), 而且有关岛屿生物地理学理论的周转率格局依然充满争议 (Schoener, 2010)。

#### 1.2.1.2 空间尺度上的 $\beta$ 多样性

不同的空间尺度上,  $\beta$  多样性表现出不同的空间格局。在大尺度宏生态学 (macroecology) 的研究中, 纬度梯度格局可能是最著名和最广为研究的科学问题之一 (Pianka, 1966; Rohde, 1992; Willig *et al.*, 2003; Karanth *et al.*, 2014), 即生物类群的物种丰富度有从热带到两极递减的趋势。由于热带地区拥有较多的特有种, 而寒带和温带的特有种比较少, 因此  $\beta$  多样性也具有纬度梯度 (Rapoport, 1982; Blackburn & Gaston, 1996; Koleff & Gaston, 2001; Stevens & Willig, 2002; Leprieur *et al.*, 2011; Dobrovolski *et al.*, 2012)。虽然目前对  $\beta$  多样性与纬度关系的结果仍然非常不一致 (Koleff *et al.*, 2003b; Gaston *et al.*, 2007a; McKnight *et al.*, 2007; Melo *et al.*, 2009; Qian, 2009a), 但是一些  $\beta$  多样性较高的区域却是公认的 (Chen *et al.*, 2010), 比如安第斯山脉 (The Andes)、洛基山脉 (Rocky Mt.)、中美洲山区 (Sierra Madre)、喜马拉雅山脉 (Himalayas)、阿尔卑斯山脉 (The Alps) 和巴尔干半岛 (Balkan Peninsula) 等 (McKnight *et al.*, 2007; Melo *et al.*, 2009; Gaston *et al.*, 2007a; Krefl & Jetz, 2007)。

在局域尺度上,  $\beta$  多样性与物种丰富度都是决定物种多样性的关键指数 (Harrison *et al.*, 1992)。不过, 相较于物种丰富度的研究,  $\beta$  多样性的研究受到的关注相对偏少, 而后者正是研究种-面积曲线 (species-area relationship, SAR) 的关键所在 (Gaston *et al.*, 2007b)。SAR 是指越大的面积具有越多的物种, 使物种数随着取样面积的增加而增加 (Arrhenius, 1921; He & Legendre, 1996; Scheiner, 2003)。SAR 模型一般以对数转化后的幂函数模型 ( $S = cA^z$ ) 表示物种丰富度 (species richness,  $S$ ) 与面积 (area,  $A$ ) 之间的关系, 即  $\log(S) = \log(c) + z\log(A)$ , 其中  $z$  和  $c$  为常数 (Connor & McCoy, 1979), 如图 1.2 所示千岛湖鸟类群落的种-面积曲线。在具有不同面积的区域 (岛屿), SAR 的  $z$  值大小表示不同群落间物种组成的差异, 即  $\beta$  多样性 (Connor & McCoy, 1979; Rosenzweig, 1995; Harte & Kinzig, 1997; Lennon *et al.*, 2001)。

物种的  $\beta$  多样性由两种不同甚至对立的生态过程决定 (Gaston & Blackburn, 2000; Baselga *et al.*, 2012a), 即物种替换 (species substitution) 及物种的丧失或增加 (species loss or gain) (Lennon *et al.*, 2001; Baselga, 2010; Carvalho *et al.*, 2012)。当不同区域的物种组成差异较为相似时, 其中一种可能的原因是组成  $\beta$  多样性的两个生态学过程相互抵消, 以致总体

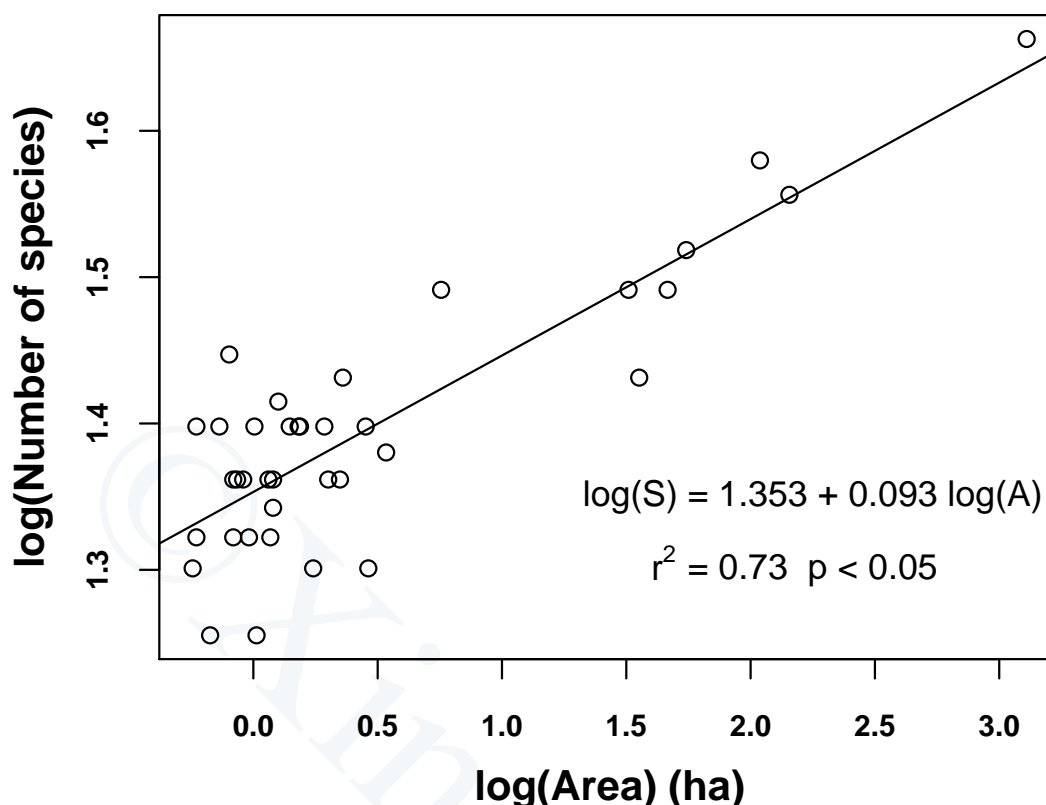


图 1.2 千岛湖鸟类群落的种 – 面积曲线 (species-area relationship). 缩略名: 物种数目 (number of species),  $S$ ; 岛屿面积 (area),  $A$ .

Figure 1.2 The species-area relationship of bird communities in Thousand Island Lake, China. Abbreviations: number of species,  $S$ ; island area,  $A$ .

$\beta$  多样性难以反映物种组成的差别 (Baselga *et al.*, 2012a; Angeler, 2013; Mouillot *et al.*, 2013)。因此, 理解物种替换和物种丧失或增加这两种生态过程将有助于进一步探讨空间尺度上的  $\beta$  多样性格局 (Williams, 1996; Baselga, 2007, 2012)。

### 1.2.2 形成机制

$\beta$  多样性的形成可能受到生态位过程或扩散过程的作用, 或者是两个生态学过程综合效应的结果 (Harrison *et al.*, 1992; Duivenvoorden *et al.*, 2002; Gaston *et al.*, 2007b; Soininen *et al.*, 2007; Legendre *et al.*, 2009)。早期的  $\beta$  多样性 (Whittaker, 1960; MacArthur, 1965) 是描述物种组成变化在不同环境梯度下的差异程度, 即距离越远, 生物组成的差异程度越大, 此乃生态位过程。但后续的研究发现物种的组成并不一定随着距离的增加而增大差异程度 (Cody, 1970; Shmida & Wilson, 1985), 反而可能跟物种的扩散能力有关 (Hubbell, 2001)。不

过, 对于总体  $\beta$  多样性, 究竟是生态位过程还是扩散过程起作用? 目前并未有一致的结论 (Shen *et al.*, 2009)。至今普遍认为, 生态位过程和扩散过程均会对  $\beta$  多样性产生影响, 而且两个过程的重要性依尺度、地理区域和物种种群的不同而不同 (Steinitz *et al.*, 2006; Qian & Ricklefs, 2007; Buckley & Jetz, 2008; Qian *et al.*, 2009)。换言之, 在自然界, 几乎没有完全受扩散或生态位限制的物种种群, 大部分类群都处于一个从完全受扩散限制到完全受生态位限制的谱带上 (Chen *et al.*, 2010)。

$\beta$  多样性在环境梯度上具有不同的格局, 其分解的空间周转和嵌套组分同样受到类似生态位过程和扩散过程的影响, 主要的假说为选择性迁入 (selective colonization)、选择性灭绝 (selective extinction) 和生境嵌套 (habitat nestedness) (Wang *et al.*, 2010)。选择性迁入的假说认为由于物种的扩散能力不同, 扩散能力较弱的物种则难以到达较远的岛屿, 易于产生嵌套格局 (Patterson, 1987), 从而具有较高的嵌套组分; 选择性灭绝假说是指对于一些对面积较为敏感的物种, 随着片段化或栖息地丧失, 导致这些物种在面积较小的岛屿上首先消失 (Wright *et al.*, 1997), 从而导致较高的嵌套组分。反之, 物种能够在不同面积梯度的岛屿上生存, 则会降低  $\beta$  多样性中的嵌套组分; 生境嵌套假说是指物种对特定生境具有一定程度的专一性 (Wright *et al.*, 1997; Fischer & Lindenmayer, 2002; Azeria, 2004)。由于生境自身的嵌套格局, 从而决定了对该生境具有较强专一性的动物类群的嵌套格局 (Hylander *et al.*, 2005)。

对于 SAR 格局, 其解释的主要假说分为两类 (Russell *et al.*, 2006): 其一为取样效应或几何效应 (Rosenzweig, 1995; Storch *et al.*, 2003), 即若物种在均质的生境中随机分布, 物种数随着取样面积的增加而增加, 其次假设较大的面积具有较多的生境类型, 从而增加物种数 (Lack, 1969; Williamson, 1981); 其二为种群的动态变化, 即物种的扩散限制 (Shen *et al.*, 2009) 和岛屿生物地理学理论 (MacArthur & Wilson, 1967)。不过, 哪一种假说更能反映潜在的机制依旧没有明确的结论 (Hu, 2011)。

至今, 有关物种周转和  $\beta$  多样性的研究已经涉及各个研究类群, 包括植物 (Condit *et al.*, 2002; Qian *et al.*, 2005; Burns, 2014)、脊椎动物 (Lennon *et al.*, 2001; Gaston *et al.*, 2007b; McKnight *et al.*, 2007; Tisseuil *et al.*, 2012) 和无脊椎动物 (Baselga, 2010; Suurkuukka *et al.*, 2012) 等等。对于不同的生物类群, 物种周转和  $\beta$  多样性由诸多复杂的因素决定, 诸如物种特征之间的关联 (如扩散能力和所占生态位等) 和景观斑块的地理特征 (如地形、隔离度以及生境差异等), 以致其潜在的维持机理也有所不同 (Harrison *et al.*, 1992; Shmida & Wilson, 1985; Cody, 1986; Nekola & White, 1999; McKnight *et al.*, 2007; Bellier *et al.*, 2014)。



### 1.3 物种周转和 $\beta$ 多样性在生态学中的应用

#### 1.3.1 划分生物地理区域

一百多年来, 全球生物地理区域的划分一直引起博物学家的强烈兴趣 (Sclater, 1858; Wallace, 1876; Mayr, 1942, 1944; Darlington, 1957; Ruggiero *et al.*, 1998; Cox, 2001; Jetz & Rahbek, 2002; Lomolino *et al.*, 2006; Orme *et al.*, 2006; Rueda *et al.*, 2013)。至今, 在区域尺度的研究中, 确定生物地理边界仍然是建立保护区或者评估保护等级的第一步 (Whiting *et al.*, 2000; Olson *et al.*, 2001; Jenkins & Joppa, 2009), 而建议设立保护的区域主要是由于具有非常多的本地特有物种 (Williams, 1996; Williams *et al.*, 1999; Pompa *et al.*, 2011; Jenkins *et al.*, 2013)。虽然生物地理区域的划分对保护生物学有重要的意义, 但是之前基于聚类分析 (cluster analysis) 的划分方法仍然缺少可靠性和准确性 (Koleff *et al.*, 2003a; Kreft & Jetz, 2010; Mouillot *et al.*, 2013)。在物种组成相异性指数中 ( $\beta$  多样性), Sørensen 和 Jaccard 指数已被广泛应用于划分生物地理区域 (Kreft & Jetz, 2010), 而近期提出的基于  $\beta$  多样性分解 (Baselga, 2010) 可以区分物种种数增加 (减少) 以及物种的周转 (Koleff *et al.*, 2003a; Baselga *et al.*, 2007; Baselga, 2012)。

Baselga *et al.* (2012a) 利用  $\beta$  多样性的空间周转和嵌套组分分解方法分析了全球两栖类的分布格局, 结果发现在南北纬度  $37^\circ$  线以内的区域具有较高的空间周转组分, 而高于  $37^\circ$  线则以嵌套组分占优势, 于是按照  $37^\circ$  线把全球纬度梯度格局划分为两个生物地理分布区域 (Baselga *et al.*, 2012a)。Mouillot *et al.* (2013) 在对印度洋 – 太平洋珊瑚礁鱼类划分生物地理区域时, 利用  $\beta$  多样性分解方法评估具有不同物种丰富度的地点受物种嵌套的影响程度。其中主要的结果表明: 当使用总体 Sørensen 相异性指数时, 相较于印度尼西亚 (Indonesia), 马尔代夫 (Maldives) 与马达加斯加 (Madagascar) 的珊瑚礁鱼类物种组成更为接近, 这可能主要由于物种丰富度的差异所导致。当使用 Sørensen 相异性指数的空间周转组分 (turnover component) 时, 马尔代夫与印度尼西亚的鱼类物种比马达加斯加更为接近, 这可能由于马尔代夫与印度尼西亚的共有物种比较多。因此, Mouillot *et al.* (2013) 的研究认为使用不同的相异性指数进行地理区域划分仍然会产生不同的划分结果。

#### 1.3.2 保护生物学应用

在区域尺度上, 物种周转与当地物种丰富度同样能够决定特定区域的物种多样性, 并能直接应用于有关保护区设计、片段化效应以及全球物种多样性的保护 (Cody, 1986;

Thomas, 1990; Harrison *et al.*, 1992; Myers *et al.*, 2000; Wu *et al.*, 2014)。 $\beta$  多样性同时为保护区设计提供了重要的信息 (Williams *et al.*, 1996; Reid, 1998; Ricketts *et al.*, 2005; Gaston *et al.*, 2007a), 即当某一区域具有较高  $\beta$  多样性时, 该地区的生物多样性互补性越高, 保护价值越大 (Pressey *et al.*, 1993; Margules & Pressey, 2000; Tuomisto *et al.*, 2003), 以此在该地区增加保护区的面积或数量以包括物种组成的变化梯度 (Kattan *et al.*, 2006; Felinks *et al.*, 2011)。然而, 由于类群间  $\beta$  多样性的差异 (Tuomisto *et al.*, 2003; McKnight *et al.*, 2007), 根据特定类群制定的保护规划可能难以有效地保护其他类群的生物多样性 (Vasudevan *et al.*, 2006), 此时建议使用目标物种 (Lambeck, 1997) 或旗舰物种 (Chen *et al.*, 2010) 代替其他类群进行保护区的规划布局。总之, 利用  $\beta$  多样性的分布格局, 可以对保护区域的保护策略制定提供更多有效的信息, 并合理地选择保护区域以保护更多的物种 (Pimm & Gittleman, 1992; Nekola & White, 1999; Wu *et al.*, 2010; Fattorini, 2011)。

在通过  $\beta$  多样性的信息选择设计保护区域时, 同时需要考虑组成  $\beta$  多样性的两个生态过程: 空间周转和物种嵌套 (Baselga, 2010)。因为空间周转和嵌套格局共同组成  $\beta$  多样性, 而且这两个过程甚至是对立的 (Gaston & Blackburn, 2000; Baselga *et al.*, 2012a), 因此在制定保护策略时, 只考虑总体  $\beta$  多样性而忽略各自的组成有可能在保护策略制定时产生偏差 (Angeler, 2013)。所以, Podani & Schmera (2011) 建议生境管理 (Lindenmayer *et al.*, 2006) 或者保护区选址 (Church *et al.*, 1996; Csuti *et al.*, 1997; Wiersma & Urban, 2005) 时应该考虑物种多样性中的不同组分, 以此采用不同的保护策略, 即当嵌套格局占优势时, 只需保护较大或者物种丰富度比较高的区域; 而当空间周转占优势时, 则需要保护所有潜在的区域; 当两者所占比重相似时, 则在当下难以制定保护策略, 需要后续的观察和研究 (Wright *et al.*, 1997; Baselga, 2012; Angeler, 2013)。因此, 分解  $\beta$  多样性为空间周转和嵌套组分为保护生物学中的决策管理提供了一种有效的途径。

## 1.4 本文的研究目的与意义

与陆地上的生境斑块相比, 岛屿的地理界限比较明确, 而且岛屿上的物种组成也相对比大陆上的物种组成更为简单, 因此众多生态学家对岛屿的研究产生了极大的兴趣 (Williamson, 1981; Vitousek *et al.*, 1995; Spellerberg & Sawyer, 1999)。由于岛屿具有比较清晰的地理边界, 相对比较明了的地质形成过程, 因此成为开展物种多样性及迁入灭绝动态研究的理想平台 (Diamond, 2001; Wu *et al.*, 2003; Whittaker & Fernández-Palacios, 2007)。至今,

已有许多研究探讨了岛屿上物种丰富度与其地理参数或生态因子的关系, 比如岛屿面积、岛屿隔离度、形成历史以及岛屿上的生境多样性等等 (MacArthur & Wilson, 1967; Losos & Ricklefs, 2010; Whittaker *et al.*, 2010)。不同研究岛屿之间的物种组成差异也受到了众多生态学家和保护生物学家的关注 (McKnight *et al.*, 2007; Morlon *et al.*, 2008; Fattorini, 2010)。

本研究以千岛湖人工路桥岛屿为野外实验平台, 分别在时空尺度对繁殖鸟类群落的物种多样性及不同岛屿间群落组成差异进行研究, 探讨鸟类群落组成的格局和形成机制, 以及在保护生物学中的应用。在时间尺度上, 我们利用繁殖鸟类调查数据分析物种的迁入灭绝的动态过程, 并对岛屿生物地理学理论的预测进行验证, 并尝试回答以下科学问题: (1) 每个岛屿上繁殖鸟类的迁入率、灭绝率、周转率以及发生率为多大? (2) 物种组成是静态的, 还是处于动态平衡状态? (3) 迁入率、灭绝率和周转率是否分别随岛屿面积和隔离度的变化而变化? (4) 以及这些变化趋势是否符合岛屿生物地理学理论的预测? 在空间尺度上, 利用  $\beta$  多样性分解方法分析片段化岛屿上繁殖鸟类群落的组成变化, 并验证以下科学问题: (1) 利用千岛湖繁殖鸟类群落分别检验不同的  $\beta$  多样性分解法; (2) 千岛湖鸟类群落的  $\beta$  多样性是嵌套还是周转组分占优势? (3)  $\beta$  多样性跟岛屿面积、隔离度和生境丰富度各有什么关系, 及其各自的形成机制是什么? (4) 通过分析千岛湖繁殖鸟类群落的  $\beta$  多样性及其组分, 那么如何对千岛湖片段化岛屿上的鸟类群落制定相对应的保护策略?

本研究利用特殊的千岛湖路桥岛屿生境, 按照不同的岛屿面积大小和隔离度选取一系列的研究岛屿, 进行长期的野外鸟类调查收集鸟类的物种、数量和繁殖信息等数据, 分析不同岛屿间繁殖鸟类群落的时空动态。首先, 通过繁殖鸟类在研究岛屿上的年际分布信息计算各个岛屿的迁入率、灭绝率和物种周转率等生物地理学参数, 验证经典的 MacArthur-Wilson 岛屿生物地理学理论与目标效应 (target effect) 和营救效应 (rescue effect)。其次, 把各个岛屿的繁殖鸟类  $\beta$  多样性分解为空间周转和嵌套组分, 分别检验岛屿地理参数对  $\beta$  多样性和组分的影响, 以及分析各自的形成机制, 从而为研究岛屿上的生物多样性保护提供保护建议。



## 2 研究地概况和研究方法

### 2.1 千岛湖概况<sup>1</sup>

千岛湖 (Thousand Island Lake), 又名新安江水库, 位于浙江省西部, 地处东经 118°34′–119°15′, 北纬 29°22′–29°50′, 于 1959 年因修建新安江大坝而形成的大型人工湖泊 (图 2.1)。水库区域横跨浙江省淳安、建德二县和安徽省歙县, 总面积 982 km<sup>2</sup>, 山地岛屿面积为 409 km<sup>2</sup>。达到最高水位 108 m 时, 水域面积为 573 km<sup>2</sup>, 蓄水量为 178.4 亿 m<sup>3</sup>, 平均水深 30.44 m, 库区岸线长达 900 km。在最高水位时, 湖中面积大于 0.25 ha 的岛屿为 1078 个, 均为蓄水前山峰露出水面而形成, 故名千岛湖。最大岛屿为西南湖区的界首岛, 面积为 1320 ha。最高峰为东南湖区姥山岛的王字尖, 海拔 405.2 m。一般岛屿最高海拔位于 110–250 m 之间。

千岛湖位于中亚热带季风气候区北缘, 气候温暖湿润、四季分明。年均气温为 17 °C。一月气温最低, 月均温为 1.9 °C, 极端最低温为零下 7.6 °C; 七月最高, 月均温为 34.1 °C, 极端最高温为 41.8 °C。年均降水量为 1430 mm。雨量季节分布不均, 6 月最多, 11 月最少。年均无霜期 263 天。由于新安江水库建成, 对当地气候有明显的“湖泊效应”, 年均温较建库前升高 0.3 °C。降雪期较短, 建库前平均降雪天数为 15 天, 建库后为 10 天左右。平均结冰日数为 23.4 天。湖区年平均日照时数为 1951 小时, 年均蒸发量为 1381.5 mm。湖区风向随季节变化, 夏季盛行东南风, 冬季多为东北风, 年平均风速为每秒 2.1 m。由于湖面上阻隔物较少, 时有大风发生, 记录最大风速为每秒 20 m, 瞬时最大风速达每秒 34 m。受季风气候和复杂地形影响, 当地主要灾害性天气为冰雹、大风、洪涝、干旱和春季低温连阴雨等 (Hu, 2011)。

千岛湖库区周边水系呈羽状分布, 流向复杂, 主要水源为新安江、遂安港和东源港三条主要河流。其径流量受地理位置、地势和地面物影响, 变化较大。年均径流量为每秒 2.59 m<sup>3</sup>, 主要集中在 4、5、6 三个月, 可占全年总流量的 50–56%。千岛湖库区的地带性

<sup>1</sup>本节数据主要参考自《新安江开发志》(2009), 浙江人民出版社, 杭州



图 2.1 千岛湖景观. 摄影: 于明坚

Figure 2.1 Landscape of the Thousand Island Lake, China. Photography: Mingjian Yu

植被为中亚热带常绿阔叶林, 但目前库区内的自然植被以马尾松林的面积最大, 多为大坝建成前后原有植被被基本砍光后次生演替形成。根据 2007–2008 年植物的生长季节 (4–11 月) 对 154 个岛屿进行植被调查, 共记录 456 种野生维管植物, 隶属 298 属 107 科, 其中有乔木 120 种, 灌木 61 种, 草本 232 种和 43 种藤本植物 (Hu, 2011)。岛屿间植被类型比较一致, 其中乔木以马尾松 (*Pinus massoniana*), 伴随少量苦槠 (*Castanopsis sclerophylla*)、枫香 (*Liquidambar formosana*)、柏木 (*Cupressus funebris*)、黄檀 (*Dalbergia hupeana*) 和石栎 (*Lithocarpus glabra*); 灌木层主要为满山红 (*Rhododendron farrerae*)、短柄枹 (*Quercus serrata*)、乌药 (*Lindera aggregata*)、盐肤木 (*Rhus chinensis*)、短尾越桔 (*Vaccinium carlesii*)、檫木 (*Loropetalum chinense*)、枸骨 (*Ilex cornuta*) 和毛花莲蕊茶 (*Camellia fraterna*); 草本主要为芒萁 (*Dicranopteris dichotoma*), 种间夹杂少许矮竹丛 (Ding, 2012; Yu *et al.*, 2012b)。

千岛湖是在人工干预下形成的人工路桥岛屿 (land-bridge island), 是传统的岛屿生物地理学理论 (MacArthur & Wilson, 1963, 1967) 的理想实验平台 (Diamond, 2001; Terborgh & Feeley, 2008; Benchimol & Venticinque, 2014)。千岛湖由于建造水库大坝而形成的片段化岛

屿栖息地, 拥有以下特点: 首先, 水库大坝建成后, 在较短时间内迅速形成所有岛屿, 因此具有相同的形成历史及清晰的岛屿边界 (Zhang *et al.*, 2008; Fattorini, 2010); 其次, 与陆地生境斑块 (habitat islands) 相比, 水库岛屿具有单一的隔离介质 (matrix) —— 水, 而与海洋岛屿 (ocean islands) 相比, 虽然介质同为水, 但是海洋岛屿形成的时间和空间尺度上都存在极大差异 (Ding, 2012)。由于千岛湖库区的植被相对单一 (Hu *et al.*, 2011), 并因为建库时间相对较短 (约 60 年), 因此所有岛屿仍然共享同一个生物物种库 (Wang *et al.*, 2011)。千岛湖库区长期的动植物调查提供了翔实的基础数据 (Ding *et al.*, 2012; Yu *et al.*, 2012a), 及相对较小面积的岛屿均为野外调查提供了保障 (Si *et al.*, 2014)。

## 2.2 研究岛屿概况

本研究根据不同面积和隔离度梯度、人为干扰少、植被相对一致以及便于进行野外调查为选岛前提, 在千岛湖湖区选取 37 个研究岛屿 (图 2.2), 主要分布在界首岛 (图 2.2 中的岛 1) 周围的中心湖区 (Si *et al.*, 2014)。岛屿基本景观参数通过 1:10000 地形图和 GPS 定位数据, 并结合 ArcView3.2 软件计算得出 (Zhang *et al.*, 2008)。

由于库区内水位随季节变化, 岛屿边缘受水位干扰较大, 形成一条明显的消落带。本研究的岛屿参数在 100 m 水位时界定 (最高水位 108 m)。按照此标准, 最大岛屿为全湖区最大岛界首岛 (约 1300 ha), 最小岛屿面积为 0.57 ha, 大部分岛屿面积在 1–5 ha 范围之内 (表 2.1)。除了测量每个岛屿的面积 (area,  $A$ ; 单位: ha), 同时测量隔离度 (isolation,  $I$ ; 单位: m)、周长 (perimeter,  $Pe$ ; 单位: m) 和最高海拔 (elevation,  $E$ ; 单位: m), 并进一步计算岛屿形状指数 (shape index,  $SI$ ) 和周长面积比 (perimeter to area ratio,  $PAR$ )。隔离度有三种计算方法: 距最近大陆距离 (distance to nearby mainland)、距最近邻近斑块距离 (distance to nearby nearest landmass)<sup>2</sup>和距最近较大斑块距离 (distance to nearby larger landmass)。由于三种距离计算方法均得到相同的格局 (详见第 5.1 节), 本研究直接采用距最近大陆距离法, 即目标岛屿距最近大陆边缘的直线距离 (Wang *et al.*, 2010)。形状指数计算公式为:  $SI = Pe / [(\pi A)^{0.5}]$ , 其中  $Pe$  为岛屿周长、 $A$  为岛屿面积。形状指数 ( $SI$ ) 表示岛屿的形状复杂性 (Laurance & Yensen, 1991; Ewers & Didham, 2006) —— 当形状指数为 1 时, 岛屿为规则的圆形; 随着形状指数增大, 岛屿形状则越不规则。周长面积比表示岛屿的边缘效应程度 (Yu *et al.*, 2012b)。

不同于天然形成的海洋性岛屿, 其大多为较规则圆形。水库蓄水后高于水面山峰形成

<sup>2</sup>此斑块可以是岛屿, 也可以是大陆, 计算时取距两者距离的较小值, 下同

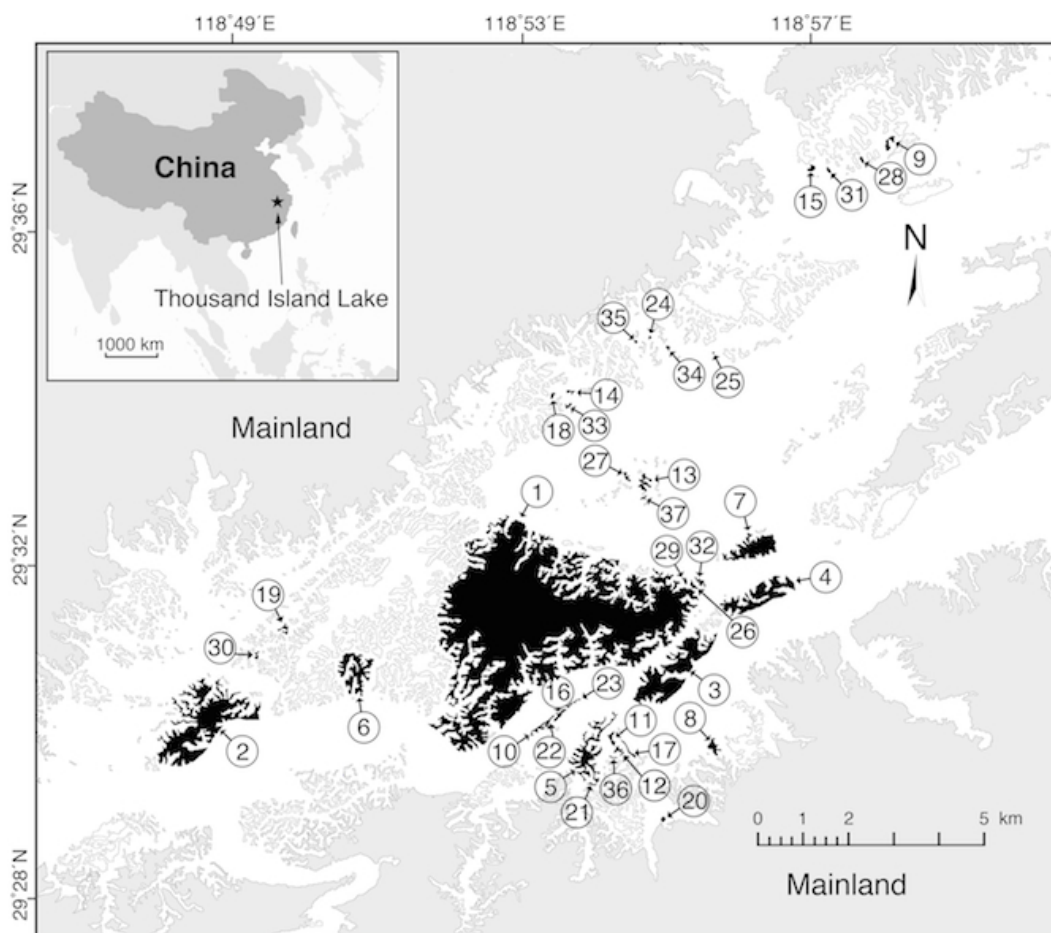


图 2.2 千岛湖研究岛屿分布图. 其中 37 个研究岛屿的面积按照从大到小编号.

Figure 2.2 The 37 study islands numbered in order of decreasing area in the Thousand Island Lake.

的路桥岛屿形状多由原有山脉形状和走势决定, 形状相对比较复杂 (Si *et al.*, 2014)。千岛湖各岛屿间距较小, 大部分岛屿隔离度在 1 km 左右 (表 2.1)。中小型岛屿上的植被均为马尾松林, 大岛上则以马尾松林为主。灌木层以榲桲和越桔属 (*Vaccinium*) 植物为主。大部分岛屿上鲜有草本植物, 一般为芒萁和禾本科 (*Poaceae*) 植物; 部分大型岛屿上有较为丰富的草本植物, 如一些常见的菊科 (*Asteraceae*)、禾本科、豆科 (*Fabaceae*) 和茜草科 (*Rubiaceae*) 植物 (Hu, 2011)。

## 2.3 野外调查和取样方法

各个岛屿上样线的数量和长度调与岛屿面积的对数值成正比, 每条调查样线长度为 400 m<sup>3</sup>。研究人员发现 (Schoereder *et al.*, 2004a), 这种调查方法可以有效地记录随面积递增

<sup>3</sup>部分岛屿由于面积较小且形状不规则, 其样线长度将小于 400 m



表 2.1 千岛湖研究岛屿的地理参数. 研究岛屿的编号与图 2.2 对应. 缩略名: 岛屿面积 (ha), *A*; 隔离度 (m), *I*; 岛屿周长 (m), *Pe*; 周长面积比, *PAR*; 形状指数, *SI*; 生境丰富度, *Hr*; 海拔 (m), *E*; 样线数 (*n*), *Tr*, 样线总长度 (m), *Tlt*.

Table 2.1 Characteristics of the 37 study islands in the Thousand Island Lake, China. Each island is numbered as in Fig. 2.2. Abbreviations: area (ha), *A*; isolation (m), *I*; perimeter (m), *Pe*; perimeter to area ratio, *PAR*; shape index, *SI*; habitat richness, *Hr*; elevation (m), *E*; Transects (*n*), *Tr* and total length of transects (m), *Tlt*.

岛屿 Island	面积 <i>A</i>	隔离度 <i>I</i>	周长 <i>Pe</i>	周长面积比 <i>PAR</i>	形状指数 <i>SI</i>	生境数 <i>Hr</i>	海拔 <i>E</i>	样线数 <i>Tr</i>	样线总长 <i>Tlt</i>
1	1289.23	897	105965	82	832	7	298.5	8	3200
2	143.19	1415	17465	122	412	6	251.1	4	1600
3	109.03	965	12022	110	325	6	226.9	4	1600
4	55.08	954	7570	137	288	5	198.0	2	800
5	46.37	730	10444	225	433	5	174.0	2	800
6	35.64	2110	7318	205	346	5	175.2	2	800
7	32.29	1937	5892	182	292	5	196.7	2	800
8	5.69	22	1489	262	176	3	109.0	1	375
9	3.42	583	1164	340	178	4	131.1	1	300
10	2.90	1785	1242	428	206	3	126.3	1	275
11	2.83	1238	901	318	151	4	125.5	1	150
12	2.29	974	957	418	178	4	130.5	1	300
13	2.23	3262	1341	601	253	3	113.5	1	400
14	2.00	1042	795	397	158	3	126.0	1	300
15	1.93	888	658	341	134	4	125.3	1	250
16	1.74	2293	604	347	129	3	126.2	1	300
17	1.54	711	706	459	161	3	125.5	1	375
18	1.52	850	604	398	138	3	123.5	1	250
19	1.40	1760	723	516	172	3	115.9	1	375
20	1.26	55	427	339	107	3	138.5	1	200
21	1.20	658	506	421	130	3	125.1	1	225
22	1.20	2129	552	460	142	3	116.7	1	225
23	1.17	2453	609	520	159	3	116.6	1	250
24	1.15	847	503	437	132	3	121.0	1	275
25	1.03	1459	488	474	136	3	115.6	1	250
26	1.01	2104	492	487	138	3	124.0	1	250
27	0.96	3134	595	620	171	3	115.0	1	250
28	0.91	1340	412	453	122	4	122.2	1	275
29	0.86	2322	429	498	130	3	119.5	1	225
30	0.83	2299	432	521	134	3	123.0	1	275
31	0.83	1099	398	479	123	4	120.7	1	250
32	0.80	2098	451	563	142	2	117.8	1	300
33	0.73	1320	527	722	174	3	106.7	1	300
34	0.67	1140	420	626	145	3	109.8	1	325
35	0.59	641	314	532	115	3	113.0	1	225
36	0.59	1018	408	691	150	3	110.0	1	250
37	0.57	3712	346	607	129	3	113.0	1	200

而增加的物种数目。因此, 在最大岛上 (图 2.2 中岛 1; 岛屿面积大于 1000 ha) 布置 8 条样

线、岛 2 和岛 3 (岛屿面积大于 100 ha) 分别布置 4 条样线、岛 4–7 ( $10 \text{ ha} < \text{岛屿面积} < 100 \text{ ha}$ ) 各布置 2 条样线, 以及其余小型岛屿 (岛屿面积约 1 ha) 各布置一条样线 (Wang *et al.*, 2009, 2011)。利用全球定位系统 (Global Positioning System, GPS) 记录各个岛屿上每条样线的长度 (表 2.1)。样线统一设置在岛屿山脊部, 并在山脊砍出一条窄道 (宽度约 20 cm) 以便进行野外调查 (Terborgh *et al.*, 1997; Wang *et al.*, 2011)。由于调查的大型岛屿拥有多种生境类型及多条样线, 样线的地点选择则按照不同的生境类型进行分层随机布置 (stratified random placement) (Si *et al.*, 2014)。

### 2.3.1 生境类型调查

生境丰富度 (habitat richness) 为各个岛屿上生境的种数。在 2007 年 4–11 月期间对研究岛屿进行全岛生境及植物物种调查。按照岛屿上的植被共划分为 7 种生境类型: 针叶林 (conifer forest)、阔叶林 (broadleaf forest)、针阔混交林 (coniferous-broad mixed forest)、竹林 (bamboo groves)、灌木 (shrubs)、草地 (grasses) 和农田 (farmlands) (Wang *et al.*, 2010)。各岛屿的生境丰富度详见表 2.1。

### 2.3.2 鸟类群落调查

在 2007 年至 2010 年鸟类繁殖季节 (4、5、6 月) 和冬季 (11、12、翌年 1 月) 各进行 15 次的调查; 在 2011 年至 2012 年, 每年每个季节各进行 9 次调查<sup>4</sup>。鸟类调查采用样线法 (line transect), 按照样线两侧不同距离带 (0–50 m;  $> 50 \text{ m}$ ) 记录鸟类种类和数量等参数 (Bibby *et al.*, 2000)。调查人员沿着样线以恒定速度行走记录 (约  $2 \text{ km}^{-1}$ ), 记录两侧听到和看到的鸟类, 不记录飞过样线但未在样线内停留的物种。在繁殖季节, 调查人员记录与鸟类繁殖相关的直接证据, 如鸟巢和雏鸟, 并同时记录观察到的与繁殖相关的间接鸟类行为特征, 诸如衔着巢材飞行和强烈的领域行为 (对入侵者的警告和其他个体的繁殖打斗行为) 等 (Bibby *et al.*, 2000)。

每次调查均在日出前半小时开始, 至中午 11:00 结束; 下午 15:00 开始, 至日落前半小时结束。由于中午时段鸟类的活跃性不高, 故此段时间不予调查。野外调查仅在晴好天气下进行, 避免下雨刮风或高温天气。为了减小系统误差, 每个研究岛屿由不同的调查者完成, 并每次调换样线的调查方向 (Mac Nally *et al.*, 2002; Wang *et al.*, 2010)。

<sup>4</sup>由于野外调查人员不足, 难以维持 2010 年之前的高调查强度 (每年每条样线重复调查 30 遍)

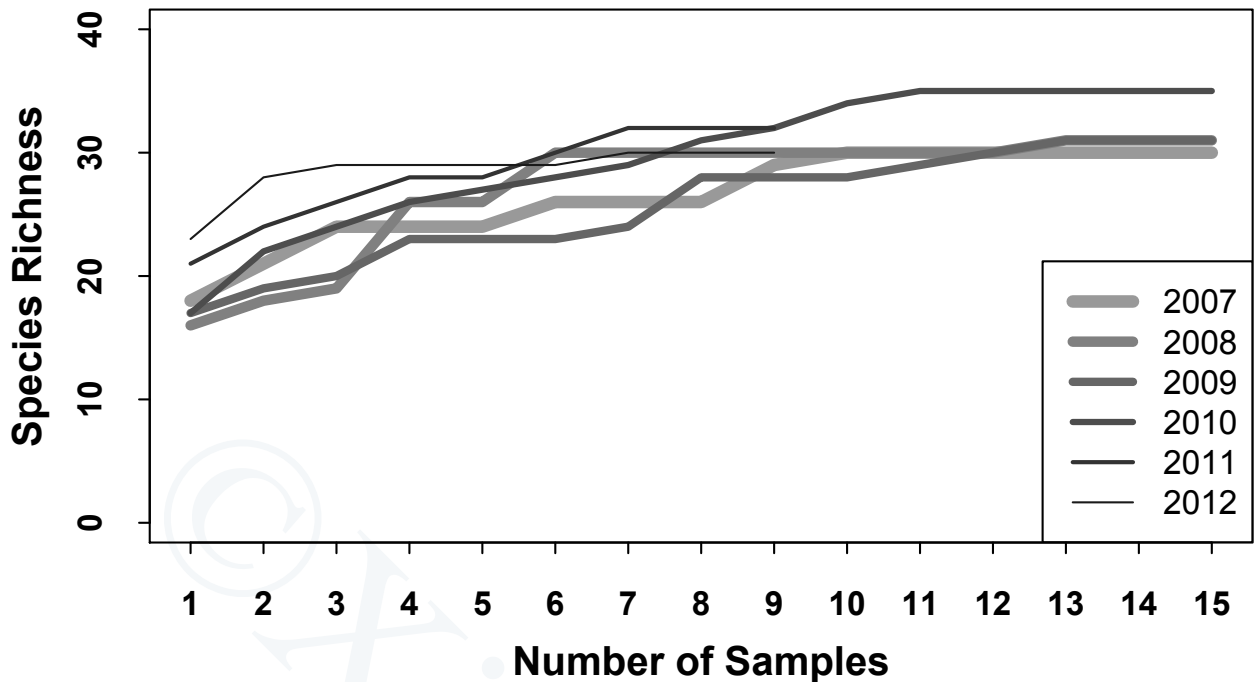


图 2.3 千岛湖最大岛屿 (图 2.2 中的岛 1) 的年际物种累积曲线. 每条曲线表示每年记录到的鸟类物种数随调查次数增加, 并最终趋于平缓.

**Figure 2.3** Species accumulation curves for the largest, and proportionally least-sampled, island (Island 1 in Fig. 2.2). Each curve represented the number of species recorded against the number of samples in each year from 2007 to 2012. All curves leveled off before the completion of all surveys.

由于调查强度无法与岛屿面积严格地成正比, 导致岛 1 (图 2.2) 的调查范围虽然最大, 但相对于其岛屿面积, 调查面积比仍为最小 (Si *et al.*, 2014)。为了保证我们的调查方法能有效记录岛屿上的所有鸟类物种, 本研究利用物种累积曲线 (species accumulation curve) 对每年的鸟类记录进行检验 (Heck *et al.*, 1975; James & Rathbun, 1981; Colwell & Coddington, 1994)。结果显示每年的物种累积曲线均已趋于平缓 (图 2.3), 表明即使在调查面积比最小的岛屿上 (图 2.2 中的岛 1), 其调查强度依然能够有效记录该岛上的所有鸟类 (Gotelli & Colwell, 2001)。因此对于其他岛屿 (调查面积比远大于最大岛), 其调查强度也能有效记录各个岛屿上的所有鸟类 (Wang *et al.*, 2010; Yu *et al.*, 2012b; Si *et al.*, 2014)。

## 2.4 千岛湖已开展的研究

千岛湖众多的人工路桥岛屿以及超过 50 年的生境片段化历史, 成为研究岛屿生物地理学和栖息地片段化的理想野外实验平台 (Diamond, 2001; Terborgh & Feeley, 2008; Si *et al.*,

2014)。国内外众多院校及科研院所自 2003 年开始在千岛湖进行鸟类和植物群落的长期监测和其他生物多样性研究, 并于 2012 年出版了《千岛湖鸟类》(Ding *et al.*, 2012) 和《千岛湖植物》(Yu *et al.*, 2012b)。按照不同的研究类群, 这些研究主要包括:

- 鸟类学研究

千岛湖早期的鸟类学研究 (2003–2006 年) 主要为数据积累, 持续至今, 已经连续监测鸟类群落十余年。所开展的研究工作主要包括: 海南鵙 (*Gorsachius magnificus*) 繁殖生态学的研究 (Li *et al.*, 2007), 雀形目鸟类群落嵌套结构分析 (Zhang *et al.*, 2008), 鸟类嵌套原因分析 (Wang *et al.*, 2010), 栖息地片段化对大山雀 (*Parus major*) 营巢资源利用的影响 (Zhang *et al.*, 2010), 鸟类群落聚群规律的研究 (Wang *et al.*, 2011), 栖息地片段化对鸟类巢捕食风险的影响 (Sun *et al.*, 2011), 岛屿参数对鸟类丰富度和物种组成的影响 (Yu *et al.*, 2012b), 片段化生境中鸟类谱系多样性与谱系结构 (Wang, 2012), 小岛屿效应的研究 (Wang *et al.*, 2012d), 路桥岛屿生境中鸟类功能多样性的研究 (Ding *et al.*, 2013), 繁殖鸟类群落的物种周转率研究 (Si *et al.*, 2014) 等;

- 兽类、两栖爬行类等其他动物类群的研究

除鸟类研究之外的其他动物类群研究从 2007 年前后开始, 至今已经开展: 蜥蜴生活史特征与灭绝敏感性的研究 (Wang *et al.*, 2009), 栖息地片段化对社鼠 (*Niviventer confucians*) 种群的研究 (Sun *et al.*, 2009; Liu *et al.*, 2012; Zhang *et al.*, 2013a; Liu *et al.*, 2013), 小型兽类群落分布格局及其影响因素 (Zhao *et al.*, 2009), 蜥蜴和小型兽类的嵌套原因分析 (Wang *et al.*, 2010), 花臭蛙 (*Odorrana schmackeri*) 的偏向扩散研究 (Wang *et al.*, 2012a), 蛇类的嵌套分析 (Wang *et al.*, 2012c), 两栖爬行类动物群落结构嵌套分析 (Wang *et al.*, 2012b), 片段化景观中土壤节肢动物的研究 (Huang, 2012; Luo *et al.*, 2013) 等;

- 植物学研究

千岛湖植物学研究在 2008 年后按照美国史密森研究院热带森林科学中心 (Center for Tropical Forest Science of the Smithsonian Tropical Research Institute, CTFS) 设定的标准, 对 1.3 m 处胸径大于 1 cm 的树木进行每木物种鉴定、挂牌, 并建立永久固定监测样地。有关植物类群的研究主要包括: 片段化对植物多样性的影响及灌木层的边缘效应 (Ding *et al.*, 2006), 苦槠种群的维持机制 (Zhang *et al.*, 2007), 岛屿面积对植物分



布的影响及植物多样性保护的研究 (Sun *et al.*, 2008), 千岛湖库区种子植物区系研究 (Tan *et al.*, 2011), 植物群落结构的决定性因素研究 (Lu *et al.*, 2011), 景观片段化对雌雄异体植物性比的研究 (Yu & Lu, 2011), 植物物种组成和嵌套格局及其影响因素 (Hu *et al.*, 2011), 岛屿参数对植物物种组成的影响 (Yu *et al.*, 2012b), 千岛湖陆桥岛屿植物群落结构的边缘效应 (Su *et al.*, 2014) 等。



### 3 繁殖鸟类群落的物种周转

#### 3.1 引言

MacArthur-Wilson 的岛屿生物地理学理论 (IBT) (MacArthur & Wilson, 1963, 1967) 认为一个岛屿上的物种数由迁入率和灭绝率决定, 并处于一个动态平衡状态。其中迁入率随着隔离度的增大而减小 (距离效应, distance effect), 灭绝率随着岛屿面积的增大而减小 (面积效应, area effect) (Manne *et al.*, 1998; Krauss *et al.*, 2003; Husté & Boulinier, 2007)。因此, 较大较近的岛屿会比较小较远的岛屿具有更多的物种数 (Diamond, 1975; Diamond & Marshall, 1977; Rosenzweig, 1995; Spengler *et al.*, 2011)。岛屿生物地理学理论的关键点是每个岛屿上的物种组成是年际变动周转的 (Jones & Diamond, 1976)。这表明在不同年份, 一些物种会丧失, 而另外一些会替代这些丧失的物种 (Whittaker & Fernández-Palacios, 2007)。而且, 如果距离效应和面积效应占主要地位, 那么依照岛屿生物地理学理论的预测, 较之于较小较近的岛屿, 较大较远的岛屿具有较低的周转率 (Wright, 1985; Laurance, 2008)。分析物种周转是岛屿生物地理学理论的核心科学问题 (Gilbert, 1980; Whittaker, 2000; Burns & Neufeld, 2009), 并且吸引了众多的研究 (Diamond, 1969; Terborgh & Faaborg, 1973; Hunt & Hunt, 1974; Reed, 1980; Russell *et al.*, 1995; Foufopoulos & Mayer, 2007; Morrison, 2010a; Dornelas *et al.*, 2013)

这些科学问题可以进行三个层次的验证: 首先是检验岛屿上物种丰富度分别与岛屿面积和隔离度的关系; 其次是关于对应岛屿的物种周转率; 最后是各自有关迁入率和灭绝率的预测。验证这三种类型的预测需要连续长期的数据积累。而且, 有些能够验证第一层假设的研究结果并不一定证实其他层次的预测。例如, 较大岛屿会比较小岛屿具有更多的物种数, 但是这些物种的组成可能并不随着时间的变化而变化——我们定义这种物种组成方式是静态的 (static), 而不是动态平衡 (dynamic equilibrium)。由于很多因素会影响物种周转, 有些环境因子甚至会在不同的时间尺度上影响物种周转率 (Russell *et al.*, 1995)。Russell *et al.* (2006) 曾对英国和爱尔兰沿海岛屿的鸟类数据进行分析, 结果发现最大的统计

效应居然是距离决定灭绝率, 跟岛屿生物地理学理论的预测截然相反。

除了由岛屿生物地理学理论直接提出的上述格局之外, 迁入率还可能受到目标效应 (target effect) 的影响, 即随着岛屿面积增大而增大——较大岛屿更容易被发现 (Johnson, 1980; Lomolino, 1990; Russell *et al.*, 2006; Whittaker & Fernández-Palacios, 2007)。然而, Schoereder *et al.* (2004b) 通过对蚂蚁开展研究, 他们并没有发现目标效应。除此之外, Brown & Kodric-Brown (1977) 对于隔离度的大小, 提出了营救效应 (rescue effect), 即由于较近岛屿具有较高的迁入率, 从而降低局部灭绝率 (local extinction), 以致增加了次年调查时本来已经发生的局部灭绝事件被再迁入事件 (re-colonization) 所掩盖的可能性。由于营救效应的存在, 较之于较远的岛屿, 邻近岛屿上观察到的灭绝率 (observed extinction) 可能会比较低 (Whittaker & Fernández-Palacios, 2007)。Foufopoulos & Mayer (2007) 有关希腊沿海海岛所做的研究表明, 通过营救效应, 每年的来回迁徙降低了鸟类的灭绝率。但是 Russell *et al.* (2006) 通过研究英国和爱尔兰沿海海岛的鸟类不仅没有检测到营救效应, 反而发现与营救效应相反的结果: 越远的岛屿灭绝率越低。Russell *et al.* (2006) 的解释是假如当前栖息岛屿的资源不充足时, 鸟类可能会主动离开靠近大陆的岛屿而飞向大陆, 但对于一些远离大陆的岛屿, 由于鸟类需要面临长途迁徙的风险, 反而可能会选择继续留下来。综上所述, 在岛屿生境中, 对于决定物种迁入和灭绝的机制, 目前仍然极具争议, 包括以上研究的结果也并不一致 (Whittaker & Fernández-Palacios, 2007)。

尽管物种周转是决定迁入和灭绝的关键过程, 但是至今对周转率进行直接验证的研究还是相对较少 (Schoener, 1983; Vidal *et al.*, 2000; Morrison, 2002a)。一些有关岛屿鸟类的研究表明: 面积较大的岛屿具有较低的周转率, 正如岛屿生物地理学理论所预测 (Diamond, 1969; Jones & Diamond, 1976; Russell *et al.*, 1995; Schoereder *et al.*, 2004b; Husté & Boulinier, 2007), 但是 Hinsley *et al.* (1995) 对英国东部生境斑块中的鸟类群落进行研究, 发现周转率跟岛屿面积没有关系。Mayer & Chipley (1992) 甚至报道他们在英属维京群岛 (British Virgin Islands) 长达 36 年的森林鸟类研究中, 根本没有出现物种周转。至今, 有关周转率和隔离度之间的关系仍然不是很清晰 (Diamond, 1969; Brown & Kodric-Brown, 1977; Nilsson & Nilsson, 1982; Hinsley *et al.*, 1995; Panitsa *et al.*, 2008), 以及有关周转率的格局依然充满争议 (Schoener, 2010)。

本研究自 2007 年至 2012 年共调查了千岛湖的 37 个岛屿, 利用这些鸟类调查数据分析迁入—灭绝的动态过程<sup>1</sup>。本研究的目标是基于这些数据对岛屿生物地理学理论的预测

<sup>1</sup>此处的“迁入率”, 更为严谨的翻译应是“拓殖率”, 即指个体迁入到一个岛屿后并在该岛屿上繁殖。此处为了通用,

进行验证,并同时检验目标效应和营救效应。本文准备回答以下科学问题:(1)每个岛屿上繁殖鸟类的迁入率、灭绝率、周转率以及发生率为多大?(2)物种组成是静态的,还是处于动态平衡状态?(3)迁入率、灭绝率和周转率是否分别随岛屿面积和隔离度的变化而变化?(4)以及这些变化趋势是否符合岛屿生物地理学理论的预测?

## 3.2 研究方法

### 3.2.1 选择物种库

物种库 (species pool) 是指在特定区域繁殖的潜在鸟类物种数 (Manne *et al.*, 1998; Russell *et al.*, 2006)。本研究我们选取林鸟作为研究对象,因此去除诸如潜鸟 (diving birds)、鸭子 (ducks)、海鸥 (gulls) 和涉禽 (shorebirds) 等水鸟。由于时间尺度上的周转率研究要求为繁殖鸟类,否则会因为繁殖记录不充分而导致过多的“假周转事件” (pseudoturnover) (Whittaker & Fernández-Palacios, 2007),因此本研究仅选取 2007 年至 2012 年繁殖季节的鸟类调查结果 (具体鸟类调查方法详见第 2.3.2 节)。在千岛湖库区,繁殖季节调查结果中的留鸟和夏候鸟均可能是潜在的繁殖鸟类,因此在 2011 年繁殖季节 (4 月至 7 月),我们对所有研究岛屿进行全岛式的自然巢搜寻调查,并保证每个岛屿重复搜寻三遍。结果表明,所有找到的自然巢,经鉴定,都是留鸟。为了确保所分析的鸟类为繁殖鸟类,本研究所分析的调查数据只包括已有明确繁殖行为记录的留鸟 (详见第 2.3.2 节)。

在千岛湖库区,由于空间尺度相对较小 (湖区总面积约 580 km<sup>2</sup>),目前我们假设所有研究岛屿的鸟类仍然共享相同的物种库 (Wang *et al.*, 2011),因此组成该物种库的鸟类有两种可能性:其一是只包括在研究岛屿上记录到的所有繁殖留鸟 (71 种);其次是包括研究岛屿及邻近大陆上记录到的所有繁殖留鸟 (93 种)。我们发现无论选择哪一种物种库 (71 种或 93 种鸟类),除了后者的迁入率整体小于前者外<sup>2</sup>,研究结果的格局仍然一致 (图 3.1)。由于在邻近大陆繁殖的鸟类,也可能在岛屿上繁殖,因此,根据“大陆法则” (mainland approach) (Manne *et al.*, 1998),本研究选择较大的物种库,即包括研究岛屿及邻近大陆上所记录的繁殖留鸟。

本文简单地译之为“迁入率”。“灭绝率”是指局部灭绝,即指繁殖个体从一个岛屿上迁出。下同

<sup>2</sup>由于在计算迁入率时,计算公式的分母包括物种库大小,故随着分母增大,迁入率会减小 (计算公式详见表 3.1)

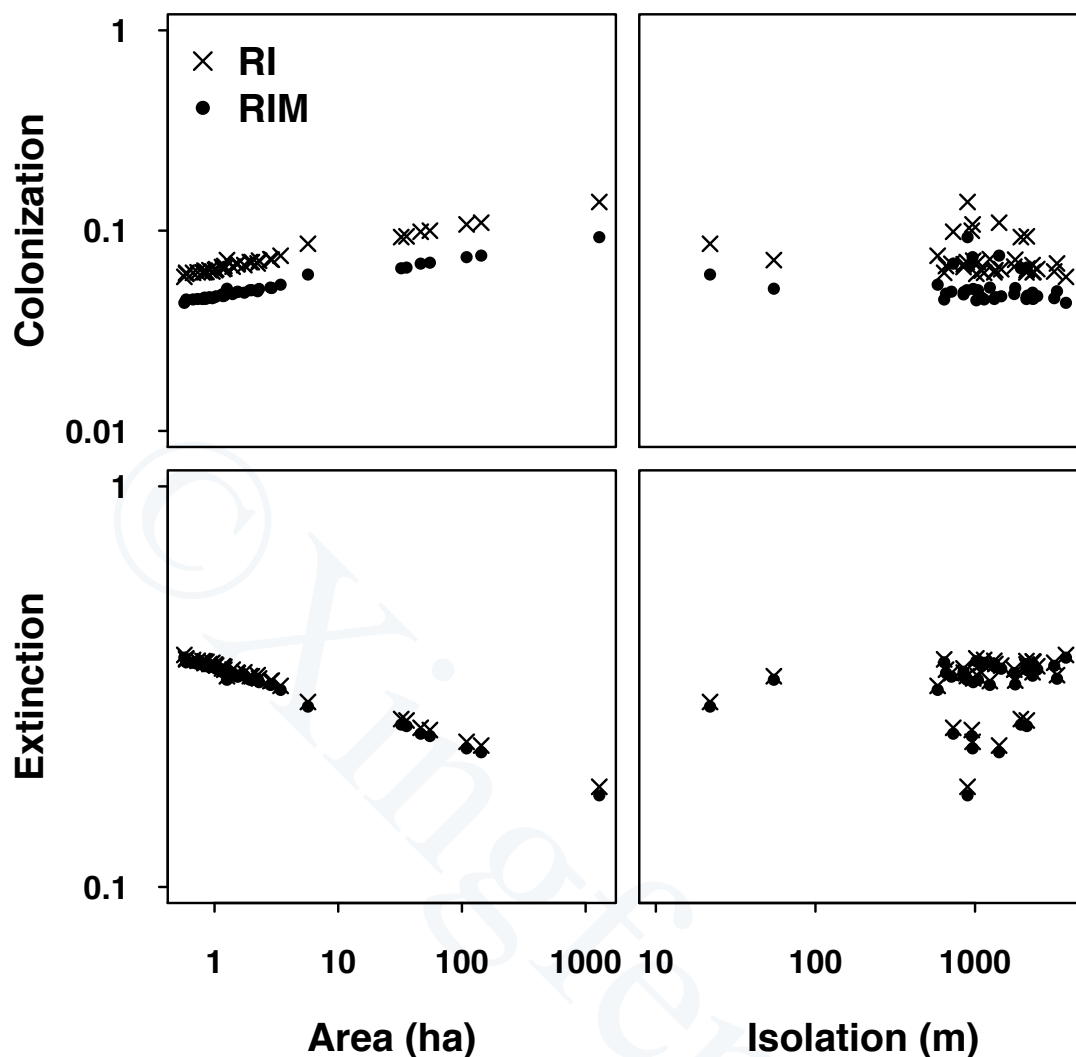


图 3.1 千岛湖不同繁殖鸟类物种库对迁入率和灭绝率与岛屿面积和隔离度关系的比较. 缩略名: 只在研究岛屿上记录到的繁殖留鸟 (RI; 71 种) 和在研究岛屿和邻近大陆上记录到的繁殖留鸟 (RIM; 93 种).

Figure 3.1 Comparing the colonization and extinction rates between two species pools across areas and isolations. Abbreviations: residents with evidence of breeding recorded only on islands (71 species), RI; residents with evidence of breeding recorded on both islands and the nearby mainland (93 species), RIM.

### 3.2.2 计算岛屿生物地理学参数

按照 MacArthur-Wilson 的岛屿生物地理学理论模型, 一个岛屿上的物种丰富度取决于物种的迁入灭绝动态平衡。对于一些参数, 诸如物种丰富度, 只能应用于群落水平, 然而另外一些参数, 如迁入率和灭绝率, 不但可以应用于整体群落水平, 而且适用于种群水平 (Russell *et al.*, 2006)。本研究, 出现 (presence) 是指某个个体在一个岛屿上繁殖, 而不出

现 (absence) 是指一个岛屿上没有该物种的繁殖记录。因此本研究所指的不出现并不是指该物种没有在该岛上活动, 而是指没有在该岛屿上繁殖。

### 3.2.2.1 基本参数

根据 Russell *et al.* (2006), 本研究采用以下基本生物地理学参数:

- 物种库大小 (species pool size,  $P$ )

物种库大小是指物种库中所有的物种数量。有关物种库的定义详见之前第 3.2.1 节。

- 迁入率 (colonization rate,  $\lambda$ )

迁入率是指一个物种在  $t$  年不在一个岛屿上出现, 而在  $t+1$  年在该岛屿上进行繁殖的概率。

- 灭绝率 (extinction rate,  $\mu$ )

灭绝率是指一个物种在  $t$  年在一个岛屿上繁殖, 但在  $t+1$  年, 没有一个该物种种群的个体出现在该岛屿上的概率。此处的灭绝仅表示局部灭绝, 即之前在该岛屿上繁殖的个体, 并于下一年在该岛上消失, 但仍有可能因为营救效应的存在而被其他迁入的个体所替代。

### 3.2.2.2 高级参数

基于以上的基本参数, 可以导出以下更高级的生物地理学参数 (higher-order parameters) (Russell *et al.*, 2006):

- 观察到的灭绝率 (observed extinction rate,  $\delta$ )

观察到的灭绝率是指一个物种在  $t$  年在一个岛屿上繁殖, 但在  $t+1$  年没在该岛屿上繁殖的概率。观察到的灭绝事件只有在该种所有个体消失后, 没有被同种其他迁入个体所营救时才发生 (图 3.2), 故  $\delta = \mu \times (1 - \lambda)$ 。

- 发生率 (incidence,  $j$ )

发生率是指在任何一年, 某一种繁殖鸟类出现在一个岛屿上的概率。在群落水平, 发生率可以通过  $S/P$  求得, 其中  $S$  为物种丰富度。故  $j = \lambda/(\lambda + \delta)$ 。



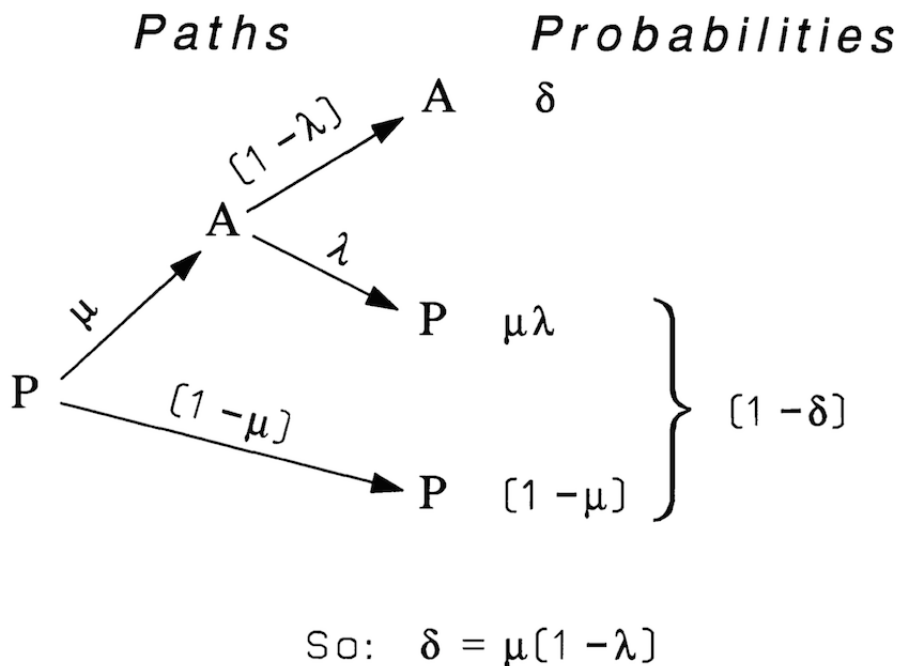


图 3.2 灭绝率与观察到的灭绝率之间的关系 (Rosenzweig & Clark, 1994). 假设调查时在第一年某一个物种在一个岛屿上繁殖, 次年复查时再次得到繁殖记录. 由于存在营救效应的可能性, 次年的部分繁殖记录可能跟物种的再迁入有关. 缩略名: 灭绝率,  $\mu$ ; 观察到的灭绝率,  $\delta$ ; 迁入率,  $\lambda$ ; 出现 (presence), P; 不出现 (absence), A.

Figure 3.2 Extinction and observed extinction rates (Rosenzweig & Clark, 1994). The repeated pretence may or may not hide an extinction due to the rescue effect. Abbreviations: extinction,  $\mu$ ; observed extinction,  $\delta$ ; colonization,  $\lambda$ ; presence, P; absence, A.

- 物种丰富度 (species richness,  $S$ )

物种丰富度是指在某一年份一个岛屿上的物种数。若从原始记录数据直接计算, 物种丰富度便等于一个岛屿上调查到的所有物种的总数。按照岛屿生物地理学理论, 物种丰富度每年会随机波动, 但是从群落水平上看, 却处于一个动态平衡状态。因此, 一个岛屿上的物种丰富度为该岛屿历年发生率的平均值乘以物种库大小, 故  $S = P \times j = P \times \lambda / (\lambda + \delta)$ 。

- 岛屿周转率 (island turnover,  $T$ )

岛屿周转率, 即物种周转率 (species turnover), 是指一个岛屿上, 从  $t$  年至  $t+1$  年, 迁入和观察到的灭绝的物种数除以这两年出现的所有物种数。因此在群落水平上, 岛屿周转率可以通过  $(C_{t,t+1} + E_{t,t+1}) / (S_t + S_{t+1})$  求得, 其中  $C_{t,t+1}$  和  $E_{t,t+1}$  分别为从  $t$  年至  $t+1$  年的迁入和观察到的灭绝事件数。由于该式子的分母等于一个岛屿上前



后年份物种数之和, 故该周转率又称相对周转率 (relative turnover) (Jones & Diamond, 1976)。当一个群落处于动态平衡状态时, Russell *et al.* (1995) 的研究表明岛屿周转率等于观察到的灭绝率, 即  $T = \delta$ 。

- 物种库周转率 (pool turnover,  $\tau$ )

物种库周转率指一个岛屿上, 从  $t$  年至  $t+1$  年, 迁入和观察到的灭绝的物种数除以该地区的物种库大小。因此在群落水平上, 物种库周转率可以通过  $(C_{t,t+1} + E_{t,t+1})/P$  求得, 其中  $C_{t,t+1}$  和  $E_{t,t+1}$  分别为从  $t$  年至  $t+1$  年的迁入和观察到的灭绝事件数。由于该式子中的分母为物种库大小, 不会随着岛屿变化而变化, 故该周转率又称绝对周转率 (absolute turnover) (Jones & Diamond, 1976)。该式子分子中的迁入事件数, 可以由一个岛屿上未出现的物种数乘以迁入率得到。其中未出现的物种数为  $(1-j) \times P = \delta \times P/(\lambda + \delta)$ , 因此  $C_{t,t+1} = \lambda \times \delta \times P/(\lambda + \delta)$ 。同理, 一个岛屿上的观察到的灭绝事件数为  $E_{t,t+1} = \delta \times \lambda \times P/(\lambda + \delta)$ 。对迁入和观察到的灭绝事件相加并除以物种库大小, 得到  $\tau = 2 \times \lambda \times \delta/(\lambda + \delta)$ 。

表 3.1 罗列了本研究中用到的基本和高级生物地理学参数。

### 3.2.3 数据分析

#### 3.2.3.1 选择岛屿参数

本研究共测量了 5 个岛屿参数: 岛屿面积 ( $A$ )、隔离度 ( $I$ )、岛屿周长 ( $Pe$ )、岛屿最高海拔 ( $E$ ) 和生境丰富度 ( $Hr$ ), 以及计算了另外两个参数: 周长面积比 ( $PAR$ ) 和岛屿形状指数 ( $SI$ ) (表 2.1; 具体测量计算过程详见第 2.2 节), 并对所有岛屿利用对数转化 (log-transformed) 进行标准化 (Morrison, 2002b)。通过对岛屿参数的相关性分析 (correlation analysis) 表明 (表 3.2),  $A$ 、 $Pe$ 、 $E$ 、 $Hr$ 、 $PAR$  和  $SI$  之间分别呈显著性相关 (Pearson 相关参数为 0.79–0.99)。基于该结果, 本研究仅选取  $A$  和  $I$  作为备选岛屿参数。

#### 3.2.3.2 模型构建

在连续两年的调查期间, 从第一年至次年共有 4 种可能的周转事件: AA、AP、PA 和 PP, 其中 A 表示在某一年调查时未在某岛屿上繁殖 (absence, A), P 表示在该岛屿上繁殖 (presence, P) (亦见第 3.2.2 节)。在 6 年的调查期间 (2007–2012 年), 一个岛屿上一个物

表 3.1 岛屿生物地理学参数 (Russell *et al.*, 2006). 基本参数直接从调查数据求得, 高级参数通过基本参数求得, 具体计算方法详见第 3.2.2 节. 缩略名: 迁入事件数,  $C$ ; 观察到的灭绝事件数,  $E$ .

**Table 3.1 Fundamental and higher-order island biogeographical parameters (Russell *et al.*, 2006). Fundamental parameters were estimated from the data, and higher-order parameters calculated from these, as detail in the Subsection 3.2.2. The calculation formulas refer either to a single year or pair of sequential years. Abbreviations: colonizations,  $C$ ; observed extinctions,  $E$ .**

生物地理学参数 Biogeographical parameters	间接导出的参数 Derivation	直接计算得到的参数 Calculations
物种库大小 Species pool size, $P$	—	—
迁入率 Colonization rate, $\lambda$	—	$\frac{C_{t,t+1}}{P - S_t}$
灭绝率 Extinction rate, $\mu$	—	$\frac{E_{t,t+1}}{S_t} / \left(1 - \frac{C_{t,t+1}}{P - S_t}\right)$
观察到的灭绝率 Observed extinction rate, $\delta$	$\mu(1 - \lambda)$	$\frac{E_{t,t+1}}{S_t}$
发生率 Incidence, $j$	$\frac{\lambda}{\lambda + \mu(1 - \lambda)}$	$\frac{S_t}{P}$
物种数 Species richness, $S$	$\frac{P\lambda}{\lambda + \mu(1 - \lambda)}$	$S_t$
岛屿周转率 Island turnover, $T$	$\mu(1 - \lambda)$	$\frac{C_{t,t+1} + E_{t,t+1}}{S_t + S_{t+1}}$
物种库周转率 Pool turnover, $\tau$	$\frac{2\lambda\mu(1 - \lambda)}{\lambda + \mu(1 - \lambda)}$	$\frac{C_{t,t+1} + E_{t,t+1}}{P}$

种理论上最多有 5 次周转事件, 即 APAPAP 和 PAPAPA。每种周转事件 (AA、AP、PA 和 PP) 的概率分别为  $1 - \lambda$ 、 $\lambda$ 、 $\delta$  和  $1 - \delta$ 。其中由于营救效应,  $\delta = \mu \times (1 - \lambda)$  (Rosenzweig & Clark, 1994)。由于营救效应的存在导致各个周转事件之间并非完全独立, 因此需要对所有周转事件同时进行模型拟合。我们利用多变量逻辑斯蒂回归模型 (multivariate logistic regression model) 同时拟合两个岛屿参数 ( $A$  和  $I$ ) 和 6 个系数 ( $\alpha_0$ 、 $\alpha_1$ 、 $\alpha_2$  和  $\beta_0$ 、 $\beta_1$ 、 $\beta_2$ )。对于岛屿  $i$ , 4 种周转事件的概率 (probabilities,  $Pr$ ) 分别为:

$$Pr(AP) = \lambda_i = \frac{1}{1 + e^{-(\alpha_0 + \alpha_1 A_i + \alpha_2 I_i)}} \quad (3.1)$$

$$Pr(AA) = 1 - \lambda_i \quad (3.2)$$

表 3.2 千岛湖研究岛屿地理参数的相关性分析. 缩略名: 岛屿面积 (ha),  $A$ ; 隔离度 (m),  $I$ ; 岛屿周长 (m),  $Pe$ ; 周长面积比,  $PAR$ ; 形状指数,  $SI$ ; 生境丰富度,  $Hr$ ; 海拔 (m),  $E$ .

Table 3.2 The Pearson correlation matrix for the island attributes of the 37 islands. Abbreviations: area (ha),  $A$ ; isolation (m),  $I$ ; perimeter (m),  $Pe$ ; perimeter to area ratio,  $PAR$ ; shape index,  $SI$ ; habitat richness,  $Hr$ ; elevation (m),  $E$ .

	岛屿面积 $A$	隔离度 $I$	周长 $Pe$	周长面积比 $PAR$	形状指数 $SI$	生境丰富度 $Hr$
隔离度, $I$	-0.11 ns					
周长, $Pe$	0.99***	-0.05 ns				
周长面积比, $PAR$	-0.96***	0.23 ns	-0.91***			
形状指数, $SI$	0.94***	0.06 ns	0.97***	-0.79***		
生境丰富度, $Hr$	0.88***	-0.03 ns	0.86***	-0.87***	0.79***	
海拔, $E$	0.95***	-0.02 ns	0.94***	-0.94***	0.86***	0.88***

显著性 (Significance): \*  $p < 0.05$ ; \*\*  $p < 0.01$ ; \*\*\*  $p < 0.001$ ; ns  $p > 0.05$

$$Pr(\text{PA}) = \delta_i = \mu_i \times (1 - \lambda_i) = \frac{1}{1 + e^{-(\beta_0 + \beta_1 A_i + \beta_2 I_i)}} \times (1 - \lambda_i) \quad (3.3)$$

$$Pr(\text{PP}) = 1 - \delta_i \quad (3.4)$$

假设岛屿  $i$  中所有鸟类的 4 种周转率事件数 (AA、AP、PA 和 PP) 分别为  $a_i$ 、 $b_i$ 、 $c_i$  和  $d_i$ , 那么对于整体调查数据而言, 该似然函数 (likelihood function,  $L$ ) 为:

$$L = \prod_{i=1}^n (1 - \lambda_i)^{a_i} \lambda_i^{b_i} \delta_i^{c_i} (1 - \delta_i)^{d_i} \quad (3.5)$$

我们利用最大似然法 (maximum likelihood) 对所有调查岛屿的繁殖鸟类数据进行拟合, 进而求得模型的各个参数<sup>3</sup>。

### 3.2.3.3 模型选择和多模型推断 (model selection and multimodel inference)

由于似然函数 (式 3.5) 有 4 个回归参数 ( $\alpha_1$ 、 $\alpha_2$  和  $\beta_1$ 、 $\beta_2$ )<sup>4</sup>, 因此共有 16 个备选模型 (candidate model)。我们利用赤池信息准则 (Akaike's Information Criterion, AIC) 进行模型选择 (model selection), 并用模型权重 (model weighting,  $w$ ) 和模型平均 (model averaging) 校对

<sup>3</sup>使用 R 语言 *maxLik* 包中的 *maxLik* 命令

<sup>4</sup>还有另外两个常系数 (constant parameter):  $\alpha_0$  和  $\beta_0$ , 但常参数不影响备选模型的数量

模型选择的不确定性 (model uncertainty)<sup>5</sup>。我们利用模型权重 ( $w_i$ ) 计算模型  $i$  为真实模型的可能性 (Anderson, 2008)。模型权重 ( $w_i$ ) 的计算公式为:

$$w_i = \frac{e^{-0.5\Delta_i}}{\sum_{r=1}^R e^{-0.5\Delta_r}} \quad (3.6)$$

其中  $\Delta_i$  为模型  $i$  的 AIC 值,  $AIC_{min}$  为所有备选模型中的最小 AIC 值, 那么  $\Delta_i = AIC_i - AIC_{min}$ 。由于简单地选择“最优模型”而忽略其他同样具有相似权重的模型, 最终会对模型估计产生偏差 (Burnham & Anderson, 2002), 因此我们利用模型平均法<sup>6</sup>进行以下 4 个步骤的模型推断 (model inference):

### 1. 置信模型集 (confidence set of models)

确定置信模型集有两种方法: 一是对所有备选模型按照 AIC 值从小到大排列, 并对模型权重  $w_i$  累积相加, 直到  $w_i$  刚好超过 0.95 为止; 其二是包括  $\Delta AIC < 2$  的所有备选模型, 因为这些模型都具有相似模型权重 (Anderson, 2008)。

### 2. 岛屿参数的相对重要值 (relative importance of predictors)

岛屿参数的相对重要值是指对含有该参数的所有模型的权重值进行相加 (Burnham & Anderson, 2002)。本研究中, 模型的岛屿参数为  $A$  和  $I$ , 即分别对出现  $A$  和  $I$  的模型的权重值相加, 既为各自的相对重要值。

### 3. 生物地理学参数估计

本研究的生物地理学参数为各个岛屿的迁入率和观察到的灭绝率, 可以分别对包含该参数的所有模型以  $w_i$  进行加权平均, 如式 3.7 所示:

$$\hat{Y} = \sum_{i=1}^R w_i \hat{Y}_i \quad (3.7)$$

<sup>5</sup>本研究直接采用 AIC, 而不是使用校正的小样本 AIC 指数 (corrected Akaike's Information Criterion,  $AIC_c$ ), 是因为我们的观察值是各个岛屿上所有鸟类的周转事件数。在本研究中, 总周转事件数为 17020。由于这些周转事件相互之间并非完全独立 (比如文中第 3.2.3.2 节提到的营救效应), 实际的样本数将会小于 17020。类似本研究, 确切的样本量有时很难计算 (Anderson, 2008)。不过, 由于本研究的全局模型 (global model) 中有 6 个系数, 即  $K = 6$  (见第 3.2.3.2 节和表 3.3)。对于  $AIC_c$  的限制条件 ( $n/K < 40$ ), 本研究的独立样本数 ( $n$ ) 应该远大于 240, 因此可以直接利用 AIC 进行模型选择。下文中的“最优模型”是指所有备选模型中 AIC 值为最小的模型

<sup>6</sup>即利用模型权重对所有备选模型进行校正。主要使用 R 语言 *MuMIn* 包中 `MuMIn` 和 `model.avg` 命令

其中  $\hat{Y}$  为加权平均的预测值,  $\hat{Y}_i$  为模型  $i$  的预测值,  $w_i$  为模型  $i$  的模型权重。求得加权平均的基本生物地理学参数 ( $\lambda$  和  $\delta$ ) 后, 可以进一步计算岛屿周转率、物种库周转率和发生率等高级参数 (计算方法详见表 3.1)。

#### 4. 模型平均后的预测回归系数 (model-averaged predictors)

模型平均后的预测回归系数是指对包含该系数的所有模型以  $w_i$  进行加权平均, 如式 3.8 所示:

$$\hat{\theta} = \sum_{i=1}^R w_i \hat{\theta}_i \quad (3.8)$$

其中  $\hat{\theta}$  为加权平均的预测值,  $\hat{\theta}_i$  为模型  $i$  的预测值,  $w_i$  为模型  $i$  的模型权重。同时求得该系数的非条件系数估计 (unconditional variance estimate), 如式 3.9 所示:

$$\text{var}(\hat{\theta}) = \sum_{i=1}^R w_i \left[ \text{var}(\hat{\theta}_i | g_i) + (\hat{\theta}_i - \hat{\theta})^2 \right] \quad (3.9)$$

其中  $\hat{\theta}$  为加权平均的预测值,  $w_i$  为模型  $i$  的模型权重,  $g_i$  为第  $i$  个模型。式 3.9 同时考虑了模型自身的取样误差 [ $\text{var}(\hat{\theta}_i | g_i)$ ] 和因模型选择而产生的不确定性  $[(\hat{\theta}_i - \hat{\theta})^2]$  (Anderson, 2008)。当然, 当样本量足够大时, 回归系数置信区间 (confidence interval;  $\alpha = 0.05$ ) 为:

$$\hat{\theta} \pm 1.96 \times \sqrt{\text{var}(\hat{\theta})} \quad (3.10)$$

所有数据分析均在 R 语言 (R Development Core Team, 2014), 及其相应的 *maxLik* 包 (Toomet & Henningsen, 2012)、*MuMIn* 包 (Bartoń, 2013) 和 *vegan* 包 (Oksanen *et al.*, 2014) 中完成。

### 3.3 研究结果

千岛湖的所有岛屿平均物种周转率为每年 30.4%, 即表示每年超过 30% 的鸟类发生了周转, 说明千岛湖鸟类群落组成是动态变化的, 并非固定不变的。该结果符合岛屿生物地理学理论的预测。

### 3.3.1 置信模型集和参数的相对重要值

按照累积模型权重  $\geq 0.95$  或者  $\Delta AIC < 2$  的准则, 在同时预测迁入率和灭绝率时, 本研究结果的置信模型集包含 4 个模型 (表 3.3)。这 4 个模型都含有迁入率和灭绝率的参数——面积, 以及所有跟隔离度所能形成的各种模型组合。最优模型不包含隔离度。除了这 4 个在置信模型集内的模型, 其他模型的权重几乎为零, 表明这些模型为真实模型的概率亦接近于零。

无论对于迁入率或灭绝率, 面积的相对重要值均为 1。对于迁入率, 隔离度的相对重要值为 0.45, 而对于灭绝率, 隔离度的相对重要值为 0.41 (表 3.4)。在置信模型集中, 对于灭绝率, 隔离度没有出现在前两个最优的模型中, 而对于迁入率, 隔离度仅出现在第二和第四个最优模型中 (表 3.3)。

### 3.3.2 生物地理学参数

通过对备选模型进行模型平均<sup>7</sup>, 表 3.5 显示了研究岛屿所预测的基本生物地理学参数和高级参数。按照岛屿面积从大到小排列, 各种生物地理学参数与面积的关系相当清晰。

### 3.3.3 系数估计

图 3.3 表明岛屿参数 (面积和隔离度) 与模型平均后得到的基本生物地理学参数 (表 3.5)。表 3.4 显示有关迁入率和灭绝率的相对重要值, 及其对应的系数估计和非条件标准误。结果显示:

1. 如岛屿生物地理学理论所预测, 灭绝率随着岛屿面积增大而减小。迁入率随着岛屿面积增大而增大 (目标效应)。因此, 在其他条件相似的前提下, 较大的岛屿会有更多的物种数——增加三倍的岛屿面积, 将会增加大约两倍的物种数。
2. 不管对于迁入率还是灭绝率, 隔离度的相对重要值明显小于面积的相对重要值, 而且隔离度的非条件系数估计置信区间均包括零 (表 3.4)。正如之前预测, 迁入率随着隔离度增大而减小, 灭绝率随着隔离度增大而增大, 但是这些关系都不明显。

图 3.3 同时表明岛屿参数与高级生物地理学参数的关系。由于迁入率 (也就是营救效应) 比较低 ( $< 0.1$ ), 观察到的灭绝率 (也就是岛屿周转率) 与实际的灭绝率的格局是一致的,

<sup>7</sup>具体方法详见第 3.2.3.3 节: 模型选择与多模型推断



表 3.3 计算迁入率和灭绝率的备选模型与模型选择的结果。模型选择结果按照  $\Delta AIC$  值从小到大排列。缩略名: 赤池信息准则 (Akaike's Information Criterion, AIC); 对数似然函数 [likelihood,  $\log(L)$ ]; 模型中的参数个数 (the number of parameters in the model,  $K$ ); 模型权重 (model weight,  $w$ ); 岛屿面积 (area (ha),  $A$ ); 隔离度 [isolation (m),  $I$ ]; 逻辑斯蒂回归的迁入率系数 ( $\alpha_0, \alpha_1, \alpha_2$ ) 和灭绝率系数 ( $\beta_0, \beta_1, \beta_2$ ); 各个系数的标准误差 [standard error of each parameter,  $se()$ ]. 第一列中的下标  $c$  和  $e$  分别表示迁入率和灭绝率参数。

Table 3.3 All candidate models for predicting colonization and extinction rates simultaneously according to  $\Delta AIC$  on 37 islands surveyed from 2007 to 2012. Abbreviations: Akaike's Information Criterion, AIC; likelihood,  $\log(L)$ ; the number of parameters in the model,  $K$ ; model weight,  $w$ ; area (ha),  $A$ ; isolation (m),  $I$ ; logistic regression parameters for colonization ( $\alpha_0, \alpha_1, \alpha_2$ ) and extinction ( $\beta_0, \beta_1, \beta_2$ ); standard error of each parameter,  $se()$ . The subscripts  $c$  and  $e$  after the predictor variables in column 1 represent the predictors of colonization and extinction rate, respectively.

Models	$\log(L)$	$K$	$\Delta AIC$	$w$	$\alpha_0$	$se(\alpha_0)$	$\alpha_1$	$se(\alpha_1)$	$\alpha_2$	$se(\alpha_2)$	$\beta_0$	$se(\beta_0)$	$\beta_1$	$se(\beta_1)$	$\beta_2$	$se(\beta_2)$
$A_c, A_e$	-4504.61	4	0.00	0.32	-3.007	0.044	0.102	0.019	.	.	-0.619	0.054	-0.136	0.022	.	.
$A_c, I_c, A_e$	-4503.78	5	0.35	0.27	-2.667	0.263	0.099	0.019	-0.048	0.037	-0.619	0.054	-0.136	0.023	.	.
$A_c, A_e, I_e$	-4503.92	5	0.63	0.23	-3.007	0.044	0.102	0.019	.	.	-0.990	0.307	-0.134	0.022	0.053	0.043
$A_c, I_c, A_e, I_e$	-4503.19	6	1.17	0.18	-2.687	0.273	0.100	0.019	-0.045	0.038	-0.965	0.336	-0.134	0.023	0.050	0.047
$I_c, A_e$	-4516.49	4	23.77	0.00	-2.432	0.256	.	.	-0.066	0.036	-0.610	0.054	-0.144	0.022	.	.
$I_c, A_e, I_e$	-4515.94	5	24.67	0.00	-2.451	0.256	.	.	-0.063	0.036	-0.945	0.334	-0.142	0.022	0.048	0.047
$A_e$	-4518.1	3	24.98	0.00	-2.895	0.037	.	.	.	.	-0.611	0.054	-0.144	0.022	.	.
$A_e, I_e$	-4517.41	4	25.62	0.00	-2.895	0.037	.	.	.	.	-0.980	0.330	-0.142	0.022	0.053	0.047
$A_c, I_e$	-4522.91	4	36.61	0.00	-3.018	0.044	0.113	0.019	.	.	-1.320	0.325	.	.	0.073	0.046
$A_c$	-4524.17	3	37.13	0.00	-3.018	0.044	0.113	0.019	.	.	-0.815	0.045	.	.	.	.
$A_c, I_c, I_e$	-4522.24	5	37.28	0.00	-2.712	0.266	0.111	0.019	-0.043	0.037	-1.299	0.327	.	.	0.070	0.047
$A_c, I_c$	-4523.39	4	37.57	0.00	-2.686	0.257	0.111	0.019	-0.047	0.036	-0.814	0.045	.	.	.	.
$I_c, I_e$	-4537.9	4	66.60	0.00	-2.454	0.245	.	.	-0.063	0.035	-1.304	0.311	.	.	0.069	0.044
$I_c$	-4539.03	3	66.84	0.00	-2.428	0.256	.	.	-0.067	0.036	-0.823	0.045	.	.	.	.
$I_e$	-4539.37	3	67.53	0.00	-2.895	0.037	.	.	.	.	-1.337	0.325	.	.	0.074	0.046
.	-4540.67	2	68.13	0.00	-2.895	0.037	.	.	.	.	-0.824	0.045	.	.	.	.

表 3.4 岛屿地理参数 (面积和隔离度) 的相对重要值 (importance) 与模型平均后的迁入率和灭绝率的系数估计 (分别为  $\alpha$  和  $\beta$ ).

Table 3.4 Relative importance and weighted average parameter estimates for area and isolation as predictors of colonization ( $\alpha$ ) and extinction rates ( $\beta$ ) across 37 islands from 2007 to 2012 in the study.

岛屿参数 Parameter	迁入率, colonization rate		灭绝率, extinction rate	
	Importance	$\alpha$	Importance	$\beta$
面积, area	1.00	0.101 $\pm$ 0.037*	1.00	-0.135 $\pm$ 0.044*
隔离度, isolation	0.45	-0.047 $\pm$ 0.073	0.41	0.052 $\pm$ 0.088

\* 表示模型平均后的系数估计的置信区间不包括零

即随着岛屿面积增大而减小。发生率 (类似于物种丰富度)<sup>8</sup>则随着岛屿面积增大而明显增大, 表明在较大岛屿上有较高的迁入率及较小的灭绝率。物种库周转率, 不同于岛屿周转率, 随着岛屿面积增大而增大<sup>9</sup>。隔离度与所有生物地理学参数的关系都非常弱, 甚至没有关系。

### 3.4 讨论

本研究以千岛湖繁殖鸟类群落为研究对象, 对 MacArthur-Wilson 的经典岛屿生物地理学理论进行验证, 并同时检验了目标效应和营救效应, 以及决定迁入率和灭绝率的决定因子。基于岛屿生物地理学理论的迁入灭绝基本动态过程, 我们亦考虑了物种丰富度和物种周转的格局。本研究的结果部分验证了岛屿生物地理学理论: 较大岛屿分别拥有较低的灭绝率 (面积效应) 和周转率, 以及较高的迁入率 (目标效应) 和物种丰富度。对于其他格局, 则不支持: 较之于岛屿面积, 隔离度的重要性相对较低。本研究不仅没有检测岛到距离效应, 也没检测到营救效应 (图 3.4)。

#### 3.4.1 为什么隔离度相对不重要

岛屿生物地理学理论预测较大较近的岛屿具有更多的物种。本研究的结果表明繁殖鸟类的物种丰富度随岛屿面积增大而明显增大。在千岛湖开展的之前有关鸟类和植物的研究也发现了类似的格局 (Wang *et al.*, 2010, 2011; Hu *et al.*, 2011; Yu *et al.*, 2012b)。因为对于具

<sup>8</sup>一个岛屿上的发生率等于该岛的物种数除以物种库大小, 即  $j = S/P$ 。由于千岛湖库区的鸟类共享同一个物种库 (Wang *et al.*, 2011), 因此发生率跟物种丰富度是呈线性正相关

<sup>9</sup>由表 3.1 可知, 物种库周转率的公式中, 分母含有物种库, 即对于所有研究岛屿, 这是一个固定值。而对于岛屿周转率, 分母为前后年份的物种数, 这随着岛屿的不同而不同



表 3.5 生物地理学参数的计算结果. 基本生物地理学参数直接从调查数据求得, 高级参数通过基本参数求得, 具体计算方法详见第 3.2.2 节. 研究岛屿的编号与图 2.2 对应. 缩略名: 迁入率 (colonization rate,  $\lambda$ ); 灭绝率 (extinction rate,  $\mu$ ); 观察到的灭绝率 (observed extinction rate,  $\delta$ ); 岛屿周转率 (islands turnover,  $T$ ); 发生率 (incidence,  $j$ ); 物种丰富度 (species richness,  $S$ ); 物种库周转率 (pool turnover,  $\tau$ ).

**Table 3.5 Predicted biogeographical parameters for 37 islands surveyed from 2007 to 2012. Fundamental parameters were estimated from the data, and higher-order parameters calculated from these, as detailed in the Subsection 3.2.2. Each island is numbered as in Fig. 2.2.**

岛屿编号 Island	基本参数, fundamental parameters		高级参数, higher-order parameters			
	$\lambda$	$\mu$	$\delta, T$	$j$	$S$	$\tau$
1	0.0927	0.1693	0.154	0.376	35.01	0.116
2	0.0751	0.2169	0.201	0.272	25.32	0.109
3	0.0737	0.2218	0.205	0.264	24.56	0.109
4	0.0692	0.2381	0.222	0.238	22.12	0.105
5	0.0684	0.2413	0.225	0.233	21.70	0.105
6	0.0654	0.2521	0.236	0.217	20.20	0.102
7	0.0649	0.2543	0.238	0.214	19.94	0.102
8	0.0604	0.2820	0.265	0.186	17.26	0.098
9	0.0537	0.3104	0.294	0.155	14.38	0.091
10	0.0517	0.3204	0.304	0.145	13.53	0.088
11	0.0520	0.3194	0.303	0.146	13.62	0.089
12	0.0512	0.3245	0.308	0.142	13.25	0.088
13	0.0498	0.3310	0.314	0.137	12.72	0.086
14	0.0504	0.3288	0.312	0.139	12.93	0.087
15	0.0504	0.3292	0.313	0.139	12.92	0.087
16	0.0490	0.3368	0.320	0.133	12.34	0.085
17	0.0496	0.3349	0.318	0.135	12.53	0.086
18	0.0493	0.3361	0.320	0.134	12.44	0.085
19	0.0482	0.3421	0.326	0.129	12.00	0.084
20	0.0513	0.3290	0.312	0.141	13.13	0.088
21	0.0485	0.3421	0.325	0.130	12.06	0.084
22	0.0474	0.3477	0.331	0.125	11.63	0.083
23	0.0471	0.3492	0.333	0.124	11.53	0.083
24	0.0480	0.3446	0.328	0.128	11.88	0.084
25	0.0470	0.3506	0.334	0.123	11.47	0.082
26	0.0466	0.3529	0.336	0.122	11.31	0.082
27	0.0460	0.3565	0.340	0.119	11.08	0.081
28	0.0465	0.3540	0.337	0.121	11.27	0.082
29	0.0458	0.3584	0.342	0.118	10.98	0.081
30	0.0456	0.3595	0.343	0.117	10.92	0.081
31	0.0463	0.3558	0.339	0.120	11.17	0.082
32	0.0456	0.3601	0.344	0.117	10.88	0.080
33	0.0456	0.3607	0.344	0.117	10.87	0.080
34	0.0453	0.3627	0.346	0.116	10.77	0.080
35	0.0453	0.3638	0.347	0.115	10.73	0.080
36	0.0449	0.3661	0.350	0.114	10.58	0.080
37	0.0436	0.3736	0.357	0.109	10.11	0.078

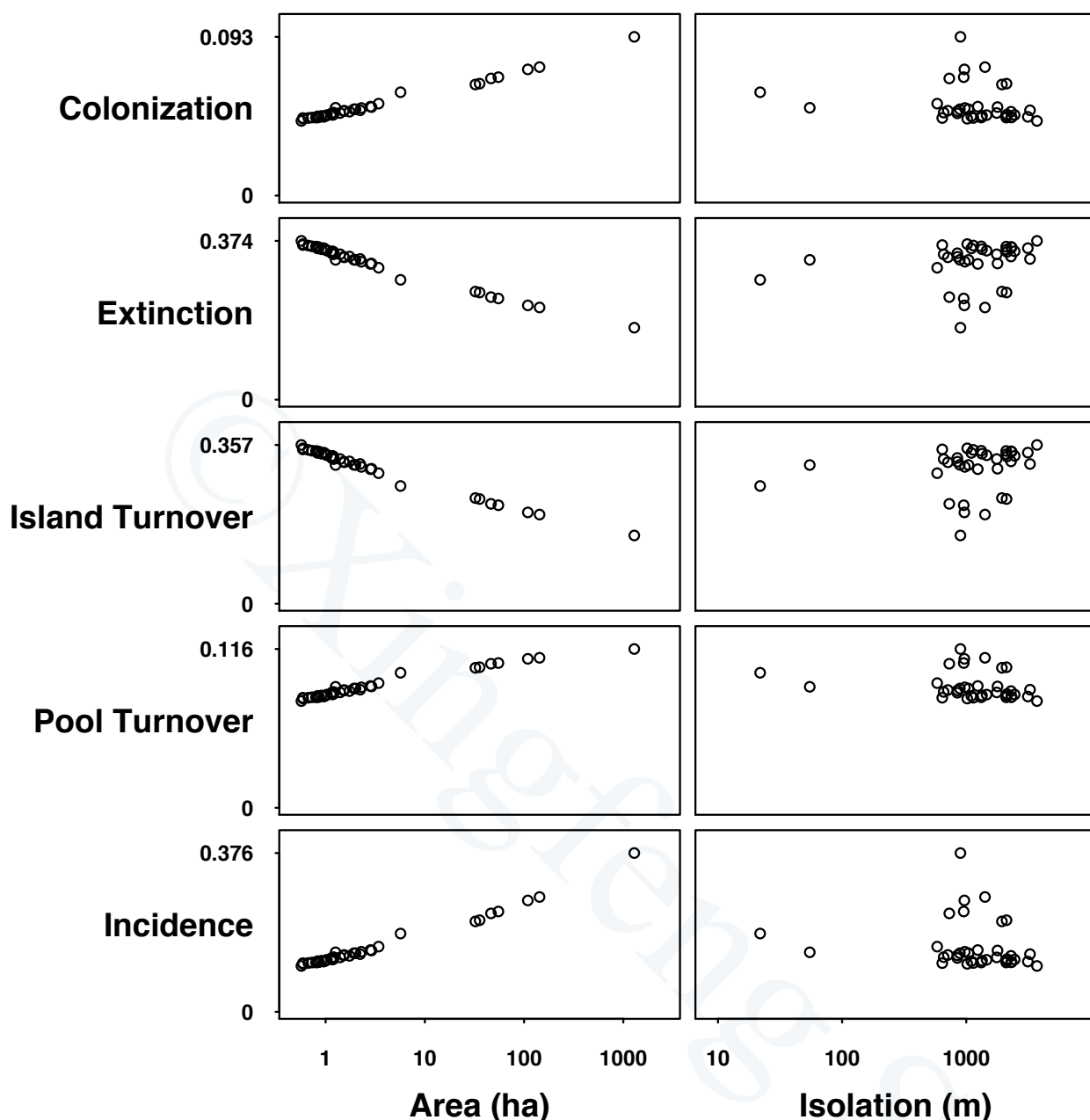


图 3.3 岛屿参数与生物地理学参数之间的关系. 基本生物地理学参数直接从调查数据求得, 高级参数通过基本参数求得, 具体计算方法详见第 3.2.2 节. 缩略名: 面积, **area (ha)**; 隔离度, **isolation (m)**; 迁入率, **colonization**; 灭绝率, **extinction**; 岛屿周转率, **island turnover**; 物种库周转率, **pool turnover**; 发生率, **incidence**.

**Figure 3.3** The relationship between island variables and predicted biogeographical parameters for all breeding species on 37 islands surveyed from 2007 to 2012. The colonization and extinction rates were model-weighted averages, and the higher-order parameters were derived from these, as detailed in the Subsection 3.2.2.

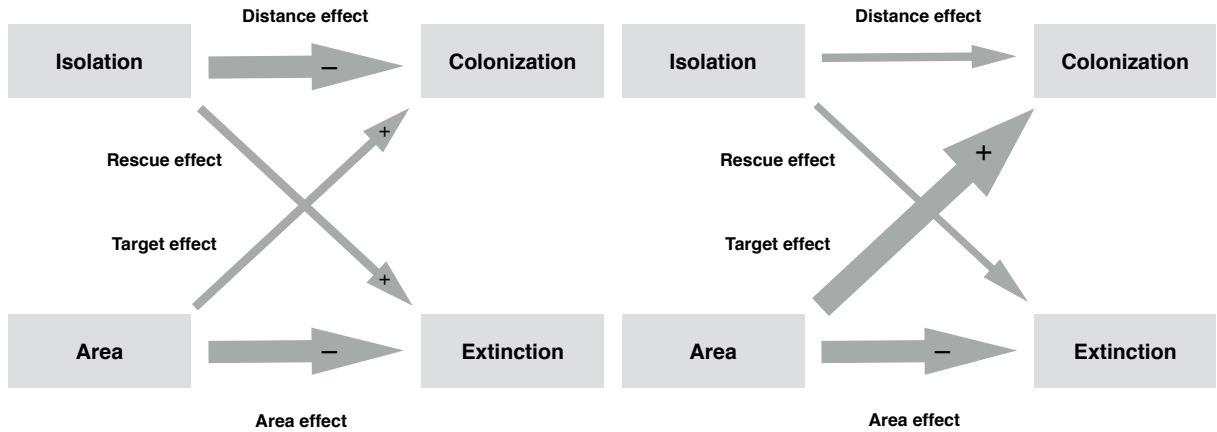


图 3.4 千岛湖鸟类群落研究结果 (右图) 与 MacArthur-Wilson 岛屿生物地理学理论预测结果 (左图) 的比较. 正负号表示各种效应的正负相关性. 箭头的粗细代表各种效应的相对强弱. 缩略名: 面积, area (ha); 隔离度, isolation (m); 迁入率, colonization; 灭绝率, extinction; 面积效应, area effect; 距离效应, distance effect; 营救效应, rescue effect; 目标效应, target effect.

**Figure 3.4** Comparing the results expected from the MacArthur-Wilson's theory of island biogeography (left) and observed breeding bird communities (right) in the Thousand Island Lake. The plus and minus symbols indicate the signs of the relationships between colonization or extinction and the islands attributes. The thickness of the line indicates the relative strength of its effect.

有较高扩散能力的鸟类而言, 千岛湖岛与岛之间的水域距离并不能产生实质性的地理隔离。比如本研究中隔离度最大的岛屿距大陆亦且不到 4 km; 作为对比, 在 Russell *et al.* (2006) 的海洋岛屿研究中, 其隔离度跨度为 0.2–119.5 km。而且亦有其他研究表明 (e.g. Van Houtan *et al.*, 2007), 一些扩散能力相对较弱的动物类群, 长距离迁徙的情形也并不少见。本研究中较小的隔离度可能无法显著地限制鸟类的移动, 导致隔离度的相对不重要性。

其次, 可能还跟千岛湖的建湖历史有关。由于千岛湖是路桥岛屿结构, 在未被水淹之前, 是一片完整的大陆生境。大坝建成后, 水位迅速抬升。当水库形成后, 随着时间推移, 物种会逐渐丧失, 即所谓的“物种释放过程” (relaxation process)。因此, 该释放过程会逐渐驱使千岛湖鸟类群落处于 MacArthur-Wilson 动态平衡理论的平衡点。建湖初始, 由于生境的迅速丧失, 导致较高的灭绝率, 以致在动态平衡中, 灭绝率占据主导地位。在经典的岛屿生物地理学理论中, 灭绝率不受隔离度的影响。那么, 此处的问题是: 这些研究岛屿目前已经达到动态平衡状态了吗, 还是仍然处于物种释放的早期过程? 本研究的首次调查始于 2007 年, 即建湖 48 年之后。Ferraz *et al.* (2003) 的研究发现, 面积为 100 ha 的片段化斑块丧失 50% 的鸟类物种, 大约需要 10 年时间。在本研究中, 除了几个较大岛屿, 其

他岛屿面积都比较小 (约 1 ha) (Wang *et al.*, 2011), 因此对于千岛湖繁殖鸟类群落, 48 年可能已经有足够长的时间使鸟类群落在建湖后形成一个新的动态平衡。而且, 如果千岛湖岛屿上的物种稀释过程仍然存在, 我们可以预测灭绝率会随着时间推移而减小, 迁入率会随着时间推移而增大。但是, 本研究的时间跨度为 6 年, 可能无法检测到物种释放随时间变化的趋势。最后, 我们仍对研究岛屿的鸟类数据进行检验, 结果并没有检测到繁殖鸟类的迁入率或灭绝率随时间变化的趋势。

另外一种可能的解释是跟隔离度的测量方法有关。找到能够合理解释生物学意义的隔离度测量方法并非易事 (Lomolino, 1996)。本研究使用的隔离度测量方法是传统的直线距离法, 即两两岛屿 (大陆) 最接近的边缘直线距离。但是由于千岛湖的现有岛屿是建湖前的各个山峰, 从图 2.2 表明这些岛屿的形状十分复杂, 意味着使用直线距离可能难以最大程度地反应隔离度的生物学意义。因此, 计算千岛湖岛屿的隔离度, 若使用更为复杂的计算方法, 或许能有更好的解释——比如基于缓冲区带的计算方法 (buffer-based measure) (有关各种隔离度计算方法的比较, 详见第 5.1 节)。

### 3.4.2 物种周转

本研究的一个主要目的是验证千岛湖繁殖鸟类群落的物种周转格局。本研究的结果表明较小岛屿具有较高的岛屿周转率——正如岛屿生物地理学理论所预测。同时, 这些小岛屿具有较小的物种库周转率。换言之, 较大岛屿上迁入和观察的灭绝事件的绝对数量多于较小岛屿。但是, 由于随着岛屿面积增大, 各自岛屿的物种数增加速度 (分母) 大于迁入和灭绝事件的绝对数量 (分子), 因此, 较大岛屿的物种周转率仍然小于面积较小的岛屿 (如式 1.1 和表 3.1 所示)。

所有研究岛屿的平均物种周转率为每年 30.4%。对于大部分陆生脊椎动物和维管植物而言, 其周转率一般在 1–10% 之间 (Diamond & May, 1977; Schoener, 1983; Mayer & Chipley, 1992; Panitsa *et al.*, 2008), 远远小于本研究的周转率。对比其他研究 (e.g. Russell *et al.*, 2006), 千岛湖繁殖鸟类群落的迁入率和灭绝率明显偏高。对于该结果, 有多种可能性解释来探讨不同研究间周转率的差异。

- 研究表明 (Mayer & Chipley, 1992), 多数热带地区的鸟类具有较低的周转率, 因为这些鸟类惯于在同一地点活动 (sedentary), 并容易成为常年居住的留鸟, 以及热带地区成年个体的死亡率相对较低。但是, 千岛湖属于亚热带地区, 因此可能具有较高的

周转率。

- 另外一个可能的原因是千岛湖鸟类群落目前仍然处于建湖后期的物种释放阶段，从而具有较高的灭绝率，以至有较大的周转率。但是如之前所讨论，本研究并没有发现物种释放现象。
- 千岛湖湖区植被由于在建湖前已被砍伐，目前研究岛屿上的植被为原始次生林，未曾达到顶级植被群落，仍然处于演替阶段。千岛湖繁殖鸟类所处生境的不稳定性，可能使鸟类群落具有较高的周转率。
- 较为可能的解释是由于千岛湖的大多数岛屿面积都比较小 (约 1 ha) (Wang *et al.*, 2012d)。对于这些小岛，所能承载的各个鸟类种群的个体数会相对较少，因此一个种群中少数个体的偶然迁出或者死亡，便容易导致该鸟类种群的局部灭绝 (Gaston & Blackburn, 2000)。本研究的大多数周转事件可能正是由于这种随机灭绝过程导致的 (Rosenzweig, 1995; Gotelli & Graves, 1996; Boulinier *et al.*, 2001)，从而产生较高的物种周转率。
- Russell *et al.* (2006) 的研究表明当隔离度非常小时，将会提高灭绝率——这也可能是导致本研究高周转率的原因之一。因为对于不是很理想的岛屿，比如不能提供足够的食物 (觅食假说, optimal foraging hypothesis)、缺乏隐蔽所、高被捕食风险等，鸟类由于具有较高的扩散飞翔能力，可以选择立即飞离该岛屿。本研究中，绝大部分岛屿的隔离度都是相当小，因此可能导致相当多鸟类个体选择主动飞离，导致局部灭绝事件的发生，从而提高了物种周转率。而且我们注意到，千岛湖研究岛屿生境的优势物种为马尾松 (*Pinus massoniani*)，总体生境丰富度比较低，因此对于一些鸟类而言，一些岛屿并不是它们理想的觅食地点，可能导致更多鸟类个体选择主动离弃目前的岛屿。

### 3.4.3 目标效应

岛屿生物地理学理论主要预测 (1) 岛屿面积决定灭绝率 (面积效应)，以及 (2) 隔离度决定迁入率 (距离效应)。本研究证实了面积效应，亦证实了具有明显的目标效应，即迁入率随着岛屿面积的增大而增大 (Johnson, 1980; Lomolino, 1990; Russell *et al.*, 2006)。我们认为目标效应由于岛屿之间隔离度普遍较小而被放大——一个岛屿越接近“资源岛屿” (source

island), 那么越容易被鸟类发现, 因此有可能主动飞离该岛而奔赴资源岛屿。但是, 对于在浩瀚的海面上飞行的鸟类, 发现一个资源岛屿, 很多时候并不依赖于岛屿的面积, 而可能是由于偶然的因素 (风向、暴雨、天敌等) 导致的。该假说的验证仍然需要依赖传播过程 (diffusion process) 的隔离度计算方法, 并对当前模型进行优化。但是, 在片段化生境中验证该假说, 需要收集更为翔实的数据, 诸如鸟类个体的移动轨迹以及实时的跟踪数据等等。



## 4 繁殖鸟类群落的 $\beta$ 多样性及其分解

### 4.1 引言

相较于大陆, 岛屿上的生态系统相对比较简单 (MacArthur & Wilson, 1963; Spellerberg & Sawyer, 1999), 并且拥有清晰的地理界限和边界 (MacArthur & Wilson, 1967; Williamson, 1981; Whittaker & Fernández-Palacios, 2007; Whittaker *et al.*, 2010)。因此有关岛屿之间群落组成变化的研究引起众多生态学家和保护生物学家们的关注 (Fischer & Lindenmayer, 2007; McKnight *et al.*, 2007; Morlon *et al.*, 2008; Podani & Schmera, 2011), 并成为保护生物学的核心科学问题之一 (Simberloff & Abele, 1976; Wilcox & Murphy, 1985; Pimm *et al.*, 1988, 1993; Simberloff, 1988; Ferraz *et al.*, 2003; Gibson *et al.*, 2013; Hanski *et al.*, 2013; Pimm & Brooks, 2013; Pimm *et al.*, 2014)。 $\beta$  多样性正是分析物种群落组成的结构变化 (Whittaker, 1972), 是研究生物多样性保护和生态系统管理的关键点 (Harrison *et al.*, 1992; McKnight *et al.*, 2007; Calderón-Patrón *et al.*, 2013; Kubota *et al.*, 2014)。至今, 众多  $\beta$  多样性的计算方法已被提出 (Koleff *et al.*, 2003a; Tuomisto, 2010a,b), 其主要机理是表示不同研究地点的物种组成差异 (Anderson *et al.*, 2011; Carvalho *et al.*, 2012)。但是, 当不同群落间的  $\beta$  多样性较为相似时, 便难以揭示其生态学机理 (Legendre & De Cáceres, 2013) 以及制定相对应的保护策略 (Baselga, 2010; Fattorini, 2010; Angeler, 2013)。

前期的研究表明群落物种组成差异 ( $\beta$  多样性) 由两种不同甚至对立的生态过程决定 (Harrison *et al.*, 1992; Gaston & Blackburn, 2000), 即物种替换 (species replacement, or species substitution) 及物种的丧失或增加 (species loss or gain) (Lennon *et al.*, 2001; Baselga, 2010; Svenning *et al.*, 2011; Baselga, 2012; Carvalho *et al.*, 2012; Legendre, 2014)。理解各个生态过程如何决定  $\beta$  多样性格局在生物地理学和保护生物学的研究中至为关键 (Williams, 1996; Williams *et al.*, 1999; Baselga, 2007), 因为混淆组成  $\beta$  多样性的两个过程将难以揭示生态机理, 也因此难以制定特定的保护策略 (Baselga, 2010)。由此, Baselga (2010) 提出把 Sørensen (Sørensen, 1948) 表示的  $\beta$  多样性指数分解为加合的两部分 (additive components):

表示物种替换的空间周转组分 (turnover component), 和表示物种减少或增加的嵌套组分 (nestedness-resultant component)。周转组分由传统的 Simpson 多样性指数 (Simpson, 1943; Lennon *et al.*, 2001) 计算, 表示不同地点间的物种替换, 其中决定该部分的可能原因包括生境过滤 (habitat filtering)、地理隔离和扩散限制等 (Angeler, 2013; Gutiérrez-Cánovas *et al.*, 2013)。较之于空间周转组分, 嵌套组分表示嵌套子集中物种的丧失或增加, 其可能机理为选择性灭绝 (selective extinction)、选择性迁入 (selective colonization) 和生境嵌套 (habitat nestedness) 等 (Ulrich *et al.*, 2009)。Baselga (2012) 亦类似分解 Jaccard 相异性指数 (Jaccard, 1912) 为类似于 Sørensen 相异性指数的空间周转和嵌套组分。

$\beta$  多样性的各自组分均能反映不同的保护学策略 (Gutiérrez-Cánovas *et al.*, 2013)。如果嵌套组分占优势, 那么表明该研究区域, 具有较多物种的岛屿拥有较高的保护等级, 而如果是空间周转组分占主导, 那么意味着所有研究岛屿对  $\beta$  多样性的贡献都相似, 即所有岛屿都需要保护, 没有优先等级之分 (Angeler, 2013)。Baselga *et al.* (2012a) 研究全球的两栖类动物后表明在全球范围内, 两栖类的  $\beta$  多样性并不随纬度变化而变化。但是使用该分解方法后, 可以清晰地发现低纬度地区具有很高的空间周转组分, 而高纬度地区则主要是嵌套组分占优势。最近不少研究已经利用加合分解法 (additive partitioning method) 对  $\beta$  多样性的各自组分进行研究, 并从中考虑保护学上的策略 (Azeria *et al.*, 2011b; Calderón-Patrón *et al.*, 2013; Mouillot *et al.*, 2013; Dapporto *et al.*, 2014)。

自 Baselga (2010, 2012) 提出  $\beta$  多样性的加合分解方法 (以下简称“Baselga 法”), 对该方法的质疑也随即出现 (Ensing, 2013; Leprieur & Oikonomou, 2014)。Podani & Schmera (2011) 认为 Baselga 法中提到的嵌套只是物种丰富度差异 (richness difference) 的一种特殊情况, 因此建议把  $\beta$  多样性分解为物种替换和物种丰富度差异。随后, Carvalho *et al.* (2012) 同样质疑 Baselga (2010) 的分解方法, 认为 Baselga 法中的嵌套仅仅是物种丰富度差异的一个特殊情况, 从而提出把  $\beta$  多样性分解为物种替换和物种丰富度差异两部分。此后, Almeida-Neto *et al.* (2012) 指出由于 Baselga 法不能计算物种丧失或增加的程度 (ordered species loss or gain), 因此 Baselga 法的嵌套组分并不能准确计算严格意义上的嵌套格局, 而应该用诸如 NODF (the Nestedness metric based on Overlap and Decreasing Fill) (Almeida-Neto *et al.*, 2008) 等指数计算真正的嵌套格局 (Atmar & Patterson, 1995), 而且 Baselga (2010) 法中的多点相异性指数在共有物种 ( $a$ ) 为零时, 某些特殊情况下多点相异性指数的嵌套组分仍然得到非零的结果。

对于上述提出的问题 (Podani & Schmera, 2011; Carvalho *et al.*, 2012; Almeida-Neto *et al.*,



2012), Baselga (2012) 分别进行了一一回复: (1) Podani & Schmera (2011) 和 Carvalho *et al.* (2012) 提出的分解方法实际是相同的; (2) Carvalho *et al.* (2012) 法中的  $\beta_3$  指数并不能合理地描述生态学的意义, 因此不予推荐; (3) Almeida-Neto *et al.* (2012) 建议的 NODF 等指数的确是真正计算嵌套格局, 但 Baselga (2010) 中的  $\beta_{sne}$  组分并不是为了精确地计算如 Almeida-Neto *et al.* (2012) 所提到的真正的嵌套格局 (*nestedness per se*), 而仅是为了计算因嵌套格局而导致的那部分  $\beta$  多样性, 并因此为了避免术语上的重复, Baselga (2012) 把之前的嵌套组分 (*nestedness component*) 重新命名为 “*nestedness-resultant component*”<sup>1</sup>。不过, 对于 Almeida-Neto *et al.* (2012) 提到的多点相异性指数非零情况, Baselga (2012) 承认这是该指数的一个缺点, 不过在实际群落中很少出现共有种为零的特殊情形, 所以在实际数据运算过程中, 几乎不会受到该弊端的影响, 何况目前只有 Baselga 法的多点相异性指数分解方法, 更无其他类似替代方法可选。之后, Carvalho *et al.* (2013) 继续指出 Baselga 的分解法在达到最大物种丧失时, 嵌套组分会比物种中等程度丧失时低, 导致随着物种丧失增大, 形成一个单峰格局。因此, 一种基于 Jaccard 相异性指数的  $\beta$  多样性分解方法被提出, 即把  $\beta$  多样性分解为物种替换和物种丰富度的差异两部分 (以下简称 “Carvalho 法”), 分别表示物种替换以及物种的丧失或增加 (Podani & Schmera, 2011; Carvalho *et al.*, 2012, 2013)。但是, 最近 Leprieur & Oikonomou (2014) 通过理论数据模拟和实际数据验证表明: Cardoso *et al.* (2009) 和 Carvalho *et al.* (2012) 中表示物种替换的  $\beta_3$  指数 (1) 在物种丰富度差异变大时, 会低估  $\beta$  多样性, 并不是如其所言该指数对物种丰富度变化不敏感, 而且 (2)  $\beta_3$  指数不符合研究  $\beta$  多样性的前提条件, 即 “互补属性” (“*complementarity property*”) (Legendre & De Cáceres, 2013)。因此, Leprieur & Oikonomou (2014) 不建议使用 Cardoso *et al.* (2009) 和 Carvalho *et al.* (2012) 提出的  $\beta_3$  指数计算  $\beta$  多样性, 也不建议使用该指数划分全球生物地理区域 (Kreft & Jetz, 2010; Baselga *et al.*, 2012a; Mouillot *et al.*, 2013)。

研究因人类活动而导致的生境片段化是保护生物学的重要组成部分 (Primack, 1993)。由于生境的丧失, 片段化斑块中的生物多样性会迅速丧失, 以及物种易于面临更大的灭绝风险, 因此导致较小斑块中的动物群落具有更高的灭绝风险 (Halley & Iwasa, 2011; Rybicki & Hanski, 2013; Pimm *et al.*, 2014)。由此普遍认为较小的斑块一般具有较小的保护优先等级而受到较小的关注 (Pimm *et al.*, 1993; Ferraz *et al.*, 2003; Gibson *et al.*, 2013)。同时, 生境被片段化后可能会增加物种  $\beta$  多样性, 因为不同片段化斑块中的物种将发生局部灭绝

<sup>1</sup>本文后续部分, 依旧采用较为简单的中文翻译, 即 “嵌套组分”, 而不是把 “*nestedness-resultant component*” 译为 “因嵌套而产生的部分”

(Guadagnin *et al.*, 2005)。所以, 当较小斑块可能难以承载一个种群, 却仍然对局部物种多样性有所贡献的时, 保护生物学框架下的片段化研究则面临着挑战 (Kattan *et al.*, 2006)。因此, 一些残存的小斑块可能依旧拥有潜在的保护学价值而不能被忽略 (Benedick *et al.*, 2006)。尽管截止目前对生境片段化效应已经开展了大量的研究 (e.g. Kattan *et al.*, 1994; Lens *et al.*, 2002; Wang *et al.*, 2009; Korfanta *et al.*, 2012; Bregman *et al.*, 2014), 利用  $\beta$  多样性分解方法分析片段化效应对不同岛屿上动物群落组成变化所开展的研究未曾开展。

基于此, 本文将对千岛湖研究岛屿上的繁殖鸟类群落分别按照 Baselga 法和 Carvalho 法对  $\beta$  多样性进行加合分解, 并验证以下科学问题: (1) 利用千岛湖繁殖鸟类群落分别检验 Baselga 法和 Carvalho 法的  $\beta$  分解法; (2) 千岛湖鸟类群落的  $\beta$  多样性是嵌套还是周转组分占优势? (3)  $\beta$  多样性跟岛屿面积、隔离度和生境丰富度各有什么关系, 及其各自的形成机制是什么? (4) 通过分析千岛湖繁殖鸟类群落的  $\beta$  多样性及其组分, 那么如何对千岛湖片段化岛屿上的鸟类群落制定相对应的保护策略?

## 4.2 研究方法

### 4.2.1 鸟类调查

本研究选取 2007 年至 2012 年繁殖季节 (4、5、6 月) 在 37 个研究岛屿上的鸟类群落调查结果 (具体鸟类调查方法详见第 2.3.2 节)。本研究以岛屿上的森林鸟类 (land birds) 作为研究对象, 因此去除诸如潜鸟 (diving birds)、鸭子 (ducks)、海鸥 (gulls) 和涉禽 (shorebirds) 等水鸟和非繁殖鸟类后, 共包括繁殖林鸟 66 种<sup>2</sup>。

### 4.2.2 岛屿参数

岛屿面积 (area)、隔离度 (isolation) 和生境丰富度 (habitat richness) 被认为是决定诸如选择性灭绝、选择性迁入、生境嵌套、地理隔离和扩散限制等生态机理的主要环境因子 (Wang *et al.*, 2010; Baselga, 2012; Angeler, 2013; Gutiérrez-Cánovas *et al.*, 2013), 亦是决定  $\beta$  多样性和各自组分的关键因素 (Gaston *et al.*, 2007b)。因此本文直接采用岛屿面积、隔离度和生境丰富度作为检验  $\beta$  多样性及其组分的岛屿地理参数。调查岛屿的地理参数如表 2.1 所示。

<sup>2</sup>37 个研究岛屿上的繁殖林鸟物种库为 71 种 (详见第 3.2.1 小节), 其中除去 2004 年至 2006 年记录的 5 种繁殖林鸟后, 从 2007 年至 2012 年在研究岛屿上记录到的繁殖林鸟共为 66 种

### 4.2.3 $\beta$ 多样性分解

为了避免因为  $\beta$  多样性分解方法的不同而产生不同的结果, 因此本文分解  $\beta$  多样性 (beta diversity partitioning) 时同时采用 Baselga (2010, 2012) 和 Carvalho *et al.* (2012, 2013) 的分解方法, 并对各自的结果进行对比分析。

#### 4.2.3.1 Baselga 分解法

Baselga (2010) 的加合分解法把两两岛屿间的 Sørensen 成对相异性指数 (pairwise Sørensen dissimilarity) ( $\beta_{\text{sor}}$ ; 式 4.1) 分解为空间周转组分 ( $\beta_{\text{sim}}$ ; 式 4.2) 和嵌套组分 ( $\beta_{\text{sne}}$ ; 式 4.3) (如图 4.1 所示)。由于 Simpson 成对相异性指数 (Simpson dissimilarity index) ( $\beta_{\text{sim}}$ ; 式 4.2) 是描述完全没有物种嵌套格局时的物种空间周转 (Koleff *et al.*, 2003a; Gaston *et al.*, 2007a; McKnight *et al.*, 2007; Mouillot *et al.*, 2013), 因此当两个岛屿上的鸟类群落完全不嵌套时,  $\beta_{\text{sor}}$  将等于  $\beta_{\text{sim}}$ 。对于两个不同的群落,  $\beta_{\text{sor}}$  和  $\beta_{\text{sim}}$  两者之间的差异 ( $\beta_{\text{sne}}$ ) 则可以表示  $\beta$  多样性中嵌套格局的组分 (Baselga, 2010)。因此, 各成对相异性指数的公式如下所示:

$$\beta_{\text{sor}} = \frac{b + c}{2a + b + c} \quad (4.1)$$

$$\beta_{\text{sim}} = \frac{\min(b, c)}{a + \min(b, c)} \quad (4.2)$$

$$\beta_{\text{sne}} = \beta_{\text{sor}} - \beta_{\text{sim}} = \frac{|b - c|}{2a + b + c} \times \frac{a}{a + \min(b, c)} \quad (4.3)$$

其中  $a$  表示两两岛屿间共有的物种数,  $b$  表示在第一个岛屿拥有而第二个岛屿所没有的物种数, 以及  $c$  在第二个岛屿拥有而第一个岛屿所没有的物种数 (如图 4.2 所示)。式 4.3 中的前部分,  $\frac{|b - c|}{2a + b + c}$ , 跟  $\beta_{\text{gl}}$  指数,  $\frac{2|b - c|}{2a + \max(b, c) + \min(b, c)}$ , 十分相近 (Lennon *et al.*, 2001; Koleff *et al.*, 2003a) —— 均是计算物种丰富度的差异 (differences of richness)。 $\beta_{\text{sne}}$  指数的后部分,  $\frac{a}{a + \min(b, c)}$ , 是 Simpson 相似性指数, 即  $1 - \beta_{\text{sim}}$ , 能够计算物种丰富度差异中因嵌套格局产生的那部分。因此,  $\beta_{\text{sne}}$  可以计算  $\beta$  多样性中真正因嵌套而产生的部分 (Baselga, 2010)。

对于计算千岛湖繁殖鸟类的总体  $\beta$  多样性及其组分, 一种可能的算法就是计算所有调查岛屿的所有成对相异性指数的平均值 (Carvalho *et al.*, 2012), 但是多个岛屿之间共

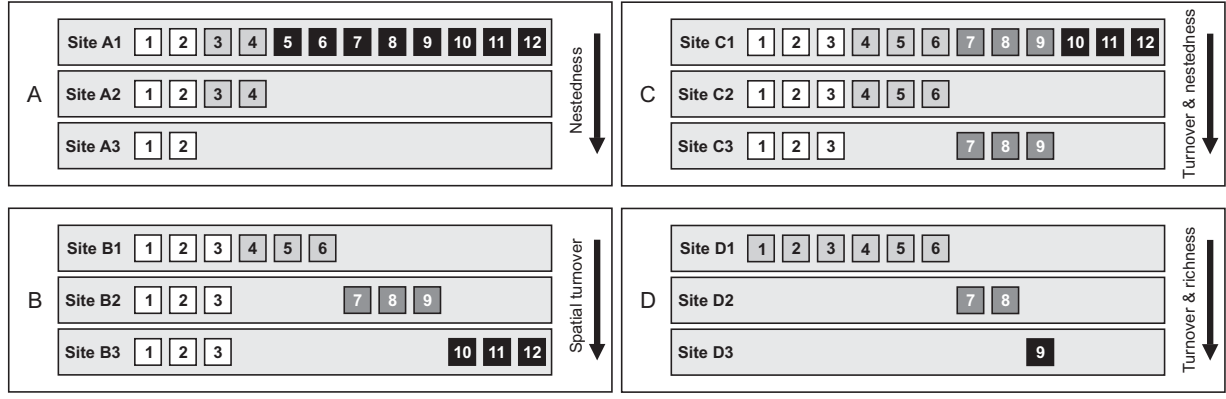


图 4.1  $\beta$  多样性分解成空间周转 (spatial turnover) 和嵌套 (nestedness) 组分的示意图 (Baselga, 2010). 假设有 4 个湖 (A–D) 以及每个湖有 3 个调查岛屿. 每个数字代表一个物种 (最多为 12 个物种, 如岛 A1 和 C1). 岛 A1–A3 的物种分布为完全的嵌套格局, 因为物种少的岛屿的物种组成是物种较为丰富的岛屿的一个子集. 岛 B1–B3 都有相同的物种丰富度 (6 个物种), 而且含有 3 个共同物种, 以及各自 3 个特有种 (空间周转的特征). 岛 C1–C3 则同时含有嵌套和空间周转的成分, 因为岛 C2 和 C3 是岛 C1 的子集 (嵌套), 但是岛 C2 和 C3 之间则有 3 个物种产生了替换. 岛 D1–D3 表示空间周转, 但是各个岛屿的物种数均不相同.

**Figure 4.1** Hypothetical examples involving four lakes (A–D) and three sampling islands in each (Baselga, 2010). The numbers indicate species (maximum 12 species as on island A1 or C1). Biotas of islands A1–A3 are completely nested, because poorer biotas are subsets of richer biotas. Islands B1–B3 have the same richness (six species each) with three species common to all three islands and three species exclusive to each site, e.g. displaying a pattern of spatial turnover, Island C1–C3 present both patterns, because C2 and C3 are subsets of C1 (nestedness), but some species are replaced between C2 and C3, which are not subsets of each other. Islands D1–D3 present spatial turnover and area obviously not nested, but present differences in richness.

有物种的成对相异性指数具有自相关 (Diserud & Ødegaard, 2007), 所以只能使用多点相异性指数 (multiple-site dissimilarity) 计算总体  $\beta$  多样性及其各自组分 (Baselga *et al.*, 2007; Baselga, 2013)。通过借鉴 Sørensen 成对相异性指数的分解方法, 把 Sørensen 多点相异性指数 (multiple-site Sørensen dissimilarity) ( $\beta_{\text{SOR}}$ ; 式 4.4) 分解为空间周转组分 ( $\beta_{\text{SIM}}$ ; 式 4.5) 和嵌套组分 ( $\beta_{\text{SNE}}$ ; 式 4.6) (Baselga, 2010):

$$\beta_{\text{SOR}} = \frac{\left[ \sum_{i < j} \min(b_{ij}, b_{ji}) \right] + \left[ \sum_{i < j} \max(b_{ij}, b_{ji}) \right]}{2 \left[ \sum_i S_i - S_T \right] + \left[ \sum_{i < j} \min(b_{ij}, b_{ji}) \right] + \left[ \sum_{i < j} \max(b_{ij}, b_{ji}) \right]} \quad (4.4)$$

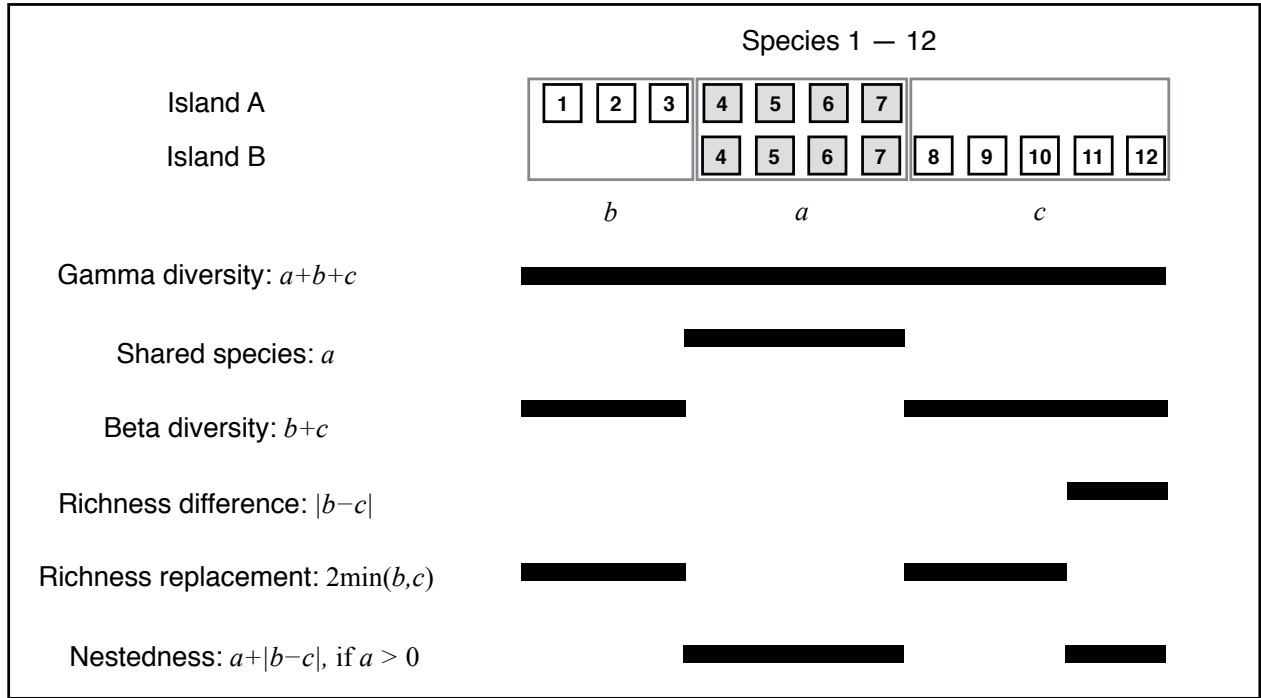


图 4.2 两个研究岛屿间物种组成示意图.  $a$  为共有物种数,  $b$  和  $c$  分别是两个岛屿各自特有的物种数. 所有物种数 ( $\gamma$  多样性) 为  $a+b+c$ . 两个岛屿间物种组成的差异 ( $\beta$  多样性) 为  $b+c$ . 物种替换数为  $2\min(b,c)$ , 以及物种丰富度的差异为  $|b-c|$ . 当  $a > 0$  时, 嵌套数为  $a+|b-c|$ , 否则为零 (Koleff *et al.*, 2003a; Podani & Schmera, 2011; Carvalho *et al.*, 2012).

**Figure 4.2 Demonstration of components between two islands.**  $a$  is the number of shared species,  $b$  and  $c$  are the species exclusive to each island. The total number of this system ( $\gamma$  diversity) is  $a+b+c$ . The number of compositional differences between two islands (beta diversity) is  $b+c$ . Species replacement is given by  $2\min(b,c)$ , and richness difference is  $|b-c|$ . Nestedness is  $a+|b-c|$  if  $a > 0$ , or else equals zero (Koleff *et al.*, 2003a; Podani & Schmera, 2011; Carvalho *et al.*, 2012).

$$\beta_{\text{SIM}} = \frac{\left[ \sum_{i < j} \min(b_{ij}, b_{ji}) \right]}{\left[ \sum_i S_i - S_T \right] + \left[ \sum_{i < j} \min(b_{ij}, b_{ji}) \right]} \quad (4.5)$$

$$\beta_{\text{SNE}} = \frac{\left[ \sum_{i < j} \max(b_{ij}, b_{ji}) \right] - \left[ \sum_{i < j} \min(b_{ij}, b_{ji}) \right]}{2 \left[ \sum_i S_i - S_T \right] + \left[ \sum_{i < j} \min(b_{ij}, b_{ji}) \right] + \left[ \sum_{i < j} \max(b_{ij}, b_{ji}) \right]} \times \frac{\left[ \sum_i S_i - S_T \right]}{\left[ \sum_i S_i - S_T \right] + \left[ \sum_{i < j} \min(b_{ij}, b_{ji}) \right]} \quad (4.6)$$

其中  $S_i$  为岛  $i$  上的所有物种数,  $S_T$  为所有调查岛屿上的物种数 ( $\gamma$  多样性), 以及  $b_{ij}$  和



$b_{ji}$  分别为岛  $i$  和岛  $j$  各自所特有的物种数。因此, 多点相异性指数中的  $\sum_{i < j} \min(b_{ij}, b_{ji})$  和  $\sum_{i < j} \max(b_{ij}, b_{ji})$  分别等同于成对相异性指数中的  $b$  和  $c$  成分, 而  $\sum_i S_i - S_T$  则等同于成对指数中两者共有的  $a$  成分。

之后, Baselga (2012) 亦对 Jaccard 成对相异性指数进行了类似的分解。按照 Baselga (2012) 的加合分解法, 可以把 Jaccard 成对相异性指数 (pairwise Jaccard dissimilarity) ( $\beta_{jac}$ ) 分解为类似的空间周转组分 ( $\beta_{jtu}$ ) 和嵌套组分 ( $\beta_{jne}$ ) (表 4.1)。因此同理, Jaccard 多点相异性指数 (multiple-site Jaccard dissimilarity) ( $\beta_{JAC}$ ) 可以被分解为空间周转组分 ( $\beta_{JTU}$ ) 和嵌套组分 ( $\beta_{JNE}$ ) (Baselga, 2012)。此处, Baselga 法所指的嵌套组分, 并不是真正计算嵌套本身, 而是计算  $\beta$  多样性由于嵌套格局而产生的那部分, 因此“嵌套”和“因嵌套而产生”是两个不同的概念, 虽然它们之间有一定的联系 (Baselga, 2012)。

#### 4.2.3.2 Carvalho 分解法

在成对相异性指数中, 一个替换事件 (replacement) 表示一个物种被另外一个物种替换 (Carvalho & Cardoso, 2014)。物种丰富度的差异则表示各个研究岛屿上特有物种的物种数差值的绝对值——这跟物种组成是否嵌套无关 (Carvalho *et al.*, 2012)。因此, 总体  $\beta$  多样性 ( $\beta_{cc}$ ) 可以分解为物种替换 ( $\beta_{-3}$ ) 和物种丰富度的差异 ( $\beta_{rich}$ ) (Carvalho *et al.*, 2013)。由于总的不同物种组成数目为  $b + c$  (如图 4.2 所示), 那么  $b + c$  在所有物种中所占的比例即是 Jaccard 相异性指数 (Colwell & Coddington, 1994), 表示为  $\beta_{cc}$  (该表达式与 Baselga 法的 Jaccard 成对相异性指数相同)。由于两两岛屿不同群落发生物种替换, 因此两岛之间替换的物种数将为两两岛屿特有物种数差值的绝对值  $\min(b, c)$ , 故  $\min(b, c)$  在所有物种中所占的比例则为  $\beta_{-3}$  (Williams, 1996; Cardoso *et al.*, 2009)。物种丰富度差异等于一个岛的物种数  $(b + a)$  和另外一个岛屿物种数  $(c + a)$  差值的绝对值  $|(b + a) - (c + a)|$ , 故  $|(b + a) - (c + a)|$  在所有物种数中的比例为  $\beta_{rich}$  (Schmera & Podani, 2011; Carvalho *et al.*, 2012)。因此, Carvalho 法的表达式为:  $\beta_{cc} = \beta_{-3} + \beta_{rich}$ , 其中  $\beta_{-3} = 2\min(b, c)/(a + b + c)$ ;  $\beta_{rich} = \beta_{cc} - \beta_{-3} = \frac{|(b + a) - (c + a)|}{a + b + c} = \frac{|b - c|}{a + b + c}$ 。

#### 4.2.3.3 Baselga 法和 Carvalho 法的分解组分对照

表 4.1 罗列了 Baselga 法和 Carvalho 法中使用的成对相异性指数。虽然 Carvalho *et al.* (2012, 2013) 未曾提出基于 Sørensen 成对相异性指数的分解方法, 但在分解组分对比时,

表 4.1 成对相异性指数 (pairwise dissimilarity) 及其各自分解组分的表达式汇总 (Baselga, 2010, 2012; Carvalho *et al.*, 2012, 2013).  $a$  为共有物种数,  $b$  和  $c$  分别是两个岛屿各自特有的物种数.

**Table 4.1 Pairwise dissimilarities and their components (Baselga, 2010, 2012; Carvalho *et al.*, 2012, 2013).  $a$  is the number of shared species between two islands,  $b$  and  $c$  are the numbers of exclusive species of either site.**

	Baselga 法 Baselga's method	Carvalho 法 Carvalho's method
Sørensen dissimilarity	$\beta_{\text{sor}} = \frac{b+c}{2a+b+c}$	—
Turnover/Replacement	$\beta_{\text{sim}} = \frac{\min(b,c)}{a+\min(b,c)}$	—
Nestedness/Richness difference	$\beta_{\text{sne}} = \frac{ b-c }{2a+b+c} \times \frac{a}{a+\min(b,c)}$	—
Jaccard dissimilarity	$\beta_{\text{jac}} = \frac{b+c}{a+b+c}$	$\beta_{\text{cc}} = \frac{b+c}{a+b+c}$
Turnover/Replacement	$\beta_{\text{jt}} = \frac{2\min(b,c)}{a+2\min(b,c)}$	$\beta_{\text{.3}} = \frac{2\min(b,c)}{a+b+c}$
Nestedness/Richness difference	$\beta_{\text{jne}} = \frac{ b-c }{a+b+c} \times \frac{a}{a+2\min(b,c)}$	$\beta_{\text{rich}} = \frac{ b-c }{a+b+c}$

可以直接对  $\beta_{\text{sim}}$ 、 $\beta_{\text{jt}}$  和  $\beta_{\text{.3}}$  比较, 以及对  $\beta_{\text{sne}}$ 、 $\beta_{\text{jne}}$  和  $\beta_{\text{rich}}$  比较 (Carvalho *et al.*, 2013)。其中,  $\beta_{\text{jne}}$  的前部分,  $|b-c|/(a+b+c)$ , 等于  $\beta_{\text{rich}}$ 。Baselga 法和 Carvalho 法的 Jaccard 成对相异性指数 ( $\beta_{\text{jac}}$  和  $\beta_{\text{cc}}$ ) 具有相同的表达式 (表 4.1)。

#### 4.2.4 数据分析

##### 4.2.4.1 零模型分析

由于零模型 (null model) 可以通过观察到的群落 (observed community) 与随机群落 (null communities) 进行对比, 以此区分观察到的格局是否随机 (Gotelli & Graves, 1996; Gotelli, 2001; Gotelli & McCabe, 2002)。零模型分析在生态学和生物地理学领域中已被广泛使用 (Connor & Simberloff, 1983; Manly, 2006; Birand & Howard, 2008), 并且也逐渐应用于  $\beta$  多样性的研究之中 (Sfenthourakis *et al.*, 2006; Chase, 2007, 2010; Chase *et al.*, 2011; Myers *et al.*, 2013; Stegen *et al.*, 2013)。其中, 零模型分析  $\beta$  多样性的首要步骤为利用  $\beta$  多样性相异性指



数 ( $\beta_{\text{sor}}$ )<sup>3</sup> 计算观察到的群落的  $\beta$  多样性, 并对  $\beta$  多样性分解为空间周转 ( $\beta_{\text{sim}}$ ) 和嵌套组分 ( $\beta_{\text{sne}}$ )。其次, 利用零模型对观察到的群落数据随机化 ( $n = 1000$ ), 以产生随机群落, 然后计算随机群落的  $\beta$  多样性, 并以此比较观察值与随机值的大小, 以及检验成对相异性指数的显著性 (Sanderson, 2004; Azeria *et al.*, 2009, 2011a)。

零模型分析时, 我们按照鸟类群落调查得到的数据结构, 使用 FF 零模型 (fixed-fixed null model), 即保持各个岛屿上的物种丰富度及各个物种的出现频次 (species frequency) 与观察到的群落结构相一致, 然后进行物种替换 (quasi swap)<sup>4</sup> 以产生 1000 个随机群落 (Miklós & Podani, 2004)。FF 零模型可以有效避免统计学上的一类 and 二类错误 (Type I and II errors) (Gotelli, 2000)。其中 1000 个随机群落的  $\beta$  多样性值利用 Sørensen 相异性指数计算, 并同时计算该 1000 个  $\beta$  多样性值的平均值 ( $\beta_{\text{sor-null}}$ ) 和标准差 ( $\beta_{\text{sor-null.sd}}$ ) (Azeria *et al.*, 2011b)。之后, 我们计算标准化的有效大小 (standardized effect sizes, SES), 以  $\beta_{\text{sor-SES}}$  表示, 即:  $\beta_{\text{sor-SES}} = (\beta_{\text{sor}} - \beta_{\text{sor-null}}) / \beta_{\text{sor-null.sd}}$ 。假设标准差符合正态分布, 95% 的  $\beta_{\text{sor-SES}}$  值会处于  $-1.96$  和  $+1.96$  之间 (Gotelli & Rohde, 2002; Wittman *et al.*, 2010)。若  $\beta_{\text{sor-SES}}$  值处于该置信区间外, 则在统计上认为是显著的 ( $p < 0.05$ ) (Swenson *et al.*, 2011; Ding *et al.*, 2013; Siefert *et al.*, 2013)。两两岛屿间, 当观察到的群落比预测群落的相异性更大时,  $\beta_{\text{sor-SES}}$  将为正值, 反之为负值 (观察到的群落比随机群落更为相似) (Azeria *et al.*, 2011b)。当显著的正值和负值数目超过总数目的 5% 时, 表明观察到的群落跟随机群落是具有显著差别的, 即实际群落的格局并非随机分布 (Azeria *et al.*, 2011a)。

#### 4.2.4.2 空间周转及嵌套组分的占有比例

本文使用各个组分的所占比例表示对  $\beta$  多样性的贡献, 即  $\beta_{\text{ratio}} = \beta_{\text{SNE}} / \beta_{\text{SOR}}$  或  $\beta_{\text{ratio}} = \beta_{\text{JNE}} / \beta_{\text{JAC}}$ 。如果  $\beta_{\text{ratio}} < 0.5$ , 则表示  $\beta$  多样性主要由物种空间周转决定; 若  $\beta_{\text{ratio}} > 0.5$ , 则表示  $\beta$  多样性主要由嵌套组分贡献 (Svenning *et al.*, 2011; Dobrovolski *et al.*, 2012)。

#### 4.2.4.3 分析岛屿参数与 $\beta$ 多样性组分的关系

在分析  $\beta$  多样性及其各自组分与岛屿参数 (面积、隔离度和生境丰富度) 是否有显著关系时, 由于两两岛屿间成对的观察并非完全独立 (lack of independence), 因此需要使用自

<sup>3</sup> 本小节以 Sørensen 相异性指数为例说明零模型在  $\beta$  多样性中的分析方法。若使用其他相异性指数, 按照表 4.1 中各表达式对其组分进行相对应更换即可

<sup>4</sup> 使用 R 语言 *vegan* 包中的 `permatfull` 命令计算, 且在选项中选择 `fixedmar="both"`

变量基于距离矩阵的多重回归模型 (multiple regression model, MRM), 即首先计算岛屿参数的欧几里德距离矩阵 (Euclidean distance matrix), 然后使用 MRM 模型分别对岛屿参数距离矩阵进行回归 (Legendre & Legendre, 1998; Lichstein, 2007; Gutiérrez-Cánovas *et al.*, 2013)。我们通过 MRM 获得回归斜率 (regression slope,  $a$ ) 和截距 (intercept,  $b$ )。考虑到岛屿间观察值可能受空间自相关的影响, 我们使用 Mantel 替代检验法 (Mantel permutation test) 校对统计推断时产生的偏差 (Legendre & Legendre, 1998), 并分别获得 Pearson 相关系数 (Pearson correlation coefficient,  $r$ ) 和  $p$  值。所有  $p$  值通过 999 次 Mantel 替代后得到。

有关  $\beta$  多样性的统计分析均在 R 语言 (R Development Core Team, 2014), 及相应的 *betapart* 包 (Baselga & Orme, 2012)、*ecodist* 包 (Goslee & Urban, 2007)、*simba* 包 (Jurasinski, 2012) 和 *vegan* 包 (Oksanen *et al.*, 2014) 中完成。

### 4.3 研究结果

#### 4.3.1 不同分解方法的结果对比

按照 Baselga 法 (Baselga, 2010, 2012) 和 Carvalho 法 (Carvalho *et al.*, 2012, 2013) 分别对 37 个调查岛屿的繁殖鸟类进行  $\beta$  多样性分析及其组分分解, 并对岛屿参数进行各自 MRM 回归和 Mantel 检验。结果如表 4.2 所示, 不管是总体  $\beta$  多样性还是其各自组分, 使用三种分解方法 (Baselga 法 Jaccard 成对相异性指数、Baselga 法 Sørensen 成对相异性指数和 Carvalho 法 Jaccard 成对相异性指数) 得到的结果虽然在数值上有所差别, 但是格局依然保持一致。目前, Carvalho 法至今还未曾提出多点相异性指数和 Sørensen 成对相异性指数的分解方法 (Carvalho *et al.*, 2012, 2013)。因此, 本文后续的分析直接采用 Baselga 法 Sørensen 相异性指数及其对应的空间周转和嵌套组分 (e.g. Azeria *et al.*, 2011b; Hortal *et al.*, 2011; Svenning *et al.*, 2011; Dobrovolski *et al.*, 2012)。

#### 4.3.2 零模型分析

在 FF 零模型中, 总体的  $\beta$  多样性值 ( $\beta_{\text{sor}}$ ) 与随机的预测值 ( $\beta_{\text{sor-null}}$ ) 呈显著性正相关 (图 4.3a), 其空间周转 ( $\beta_{\text{sim}}$ ) 和嵌套组分 ( $\beta_{\text{sne}}$ ) 与随机群落的  $\beta$  多样性值具有相反的趋势, 即  $\beta_{\text{sim}}$  与  $\beta_{\text{sor-null}}$  呈显著性负相关 (图 4.3c), 而  $\beta_{\text{sne}}$  与  $\beta_{\text{sor-null}}$  呈显著性正相关 (图 4.3e)。如图 4.3b、4.3d 和 4.3f 所示, 在总共 666 对随机成对相异性指数中<sup>5</sup>, 有 67 对为显著 (大于

<sup>5</sup>共 37 个岛屿, 两两成对数为  $(37 \times 37 - 37)/2 = 666$ , 即距离矩阵中除对角线外的下半部或上半部分

表 4.2 Baselga 法 (Baselga, 2010, 2012) 和 Carvalho 法 (Carvalho *et al.*, 2012, 2013) 对千岛湖 37 个调查岛屿的繁殖鸟类分别进行  $\beta$  多样性及组分分解的结果对比. 具体表达公式详见表 4.1.

Table 4.2 Comparing beta diversity and its components of breeding bird communities on 37 islands in the Thousand Island Lake based on Baselga's (Baselga, 2010, 2012) and Carvalho's (Carvalho *et al.*, 2012, 2013) partitioning methods. See detailed for notations in Table 4.1.

岛屿参数	表达式	回归斜率	回归截距	相关系数	$p$ 值
Island variables	Notations	$a$	$b$	$r$	$p$ -value
岛屿面积 (area)	$\beta_{sor}$	0.000084	0.2303	0.3968	<0.001***
	$\beta_{jac}$	0.000102	0.3713	0.3736	<0.001***
	$\beta_{cc}$	0.000102	0.3713	0.3736	<0.001***
	$\beta_{sim}$	-0.000100	0.1492	-0.3897	<0.001***
	$\beta_{jtu}$	-0.000164	0.2533	-0.4085	<0.001***
	$\beta_{-3}$	-0.000164	0.2533	-0.4085	<0.001***
	$\beta_{sne}$	0.000184	0.0811	0.6141	<0.001***
	$\beta_{jne}$	0.000266	0.1180	0.6009	<0.001***
	$\beta_{rich}$	0.000267	0.1476	0.5717	<0.001***
隔离度 (isolation)	$\beta_{sor}$	0.000004	0.2338	0.0522	0.259
	$\beta_{jac}$	0.000006	0.3749	0.0547	0.235
	$\beta_{cc}$	0.000006	0.3749	0.0547	0.235
	$\beta_{sim}$	0.000010	0.1309	0.0992	0.132
	$\beta_{jtu}$	0.000015	0.2237	0.1011	0.127
	$\beta_{-3}$	0.000014	0.1959	0.0892	0.146
	$\beta_{sne}$	-0.000006	0.1029	-0.0482	0.351
	$\beta_{jne}$	-0.000010	0.1512	-0.0578	0.291
	$\beta_{rich}$	-0.000008	0.1790	-0.0443	0.364
生境丰富度 (habitat richness)	$\beta_{sor}$	0.019232	0.2177	0.3590	<0.001***
	$\beta_{jac}$	0.024076	0.3553	0.3483	<0.001***
	$\beta_{cc}$	0.024076	0.3553	0.3483	<0.001***
	$\beta_{sim}$	-0.034607	0.1764	-0.5313	<0.001***
	$\beta_{jtu}$	-0.055191	0.2963	-0.5440	<0.001***
	$\beta_{-3}$	-0.057379	0.2690	-0.5678	<0.001***
	$\beta_{sne}$	0.053838	0.0413	0.7089	<0.001***
	$\beta_{jne}$	0.079268	0.0590	0.7081	<0.001***
	$\beta_{rich}$	0.081456	0.0863	0.6899	<0.001***

显著性 (Significance): \*  $p < 0.05$ , \*\*  $p < 0.01$ , \*\*\*  $p < 0.001$

+1.96 或小于 -1.96), 约占总对数的 10%, 已大于随机群落的预期值 (5%)。在显著的成对相异性指数中, 正值数目所占比例稍多于负值 (分别为 55% 和 45%)。该结果表明千岛湖繁殖鸟类群落的组成由某些特定机理决定, 并非为随机分布, 而且空间周转和嵌套组分对  $\beta$  多样性形成具有不同甚至对立的生态学机理或者生态过程 (Gaston & Blackburn, 2000; Baselga, 2010)。

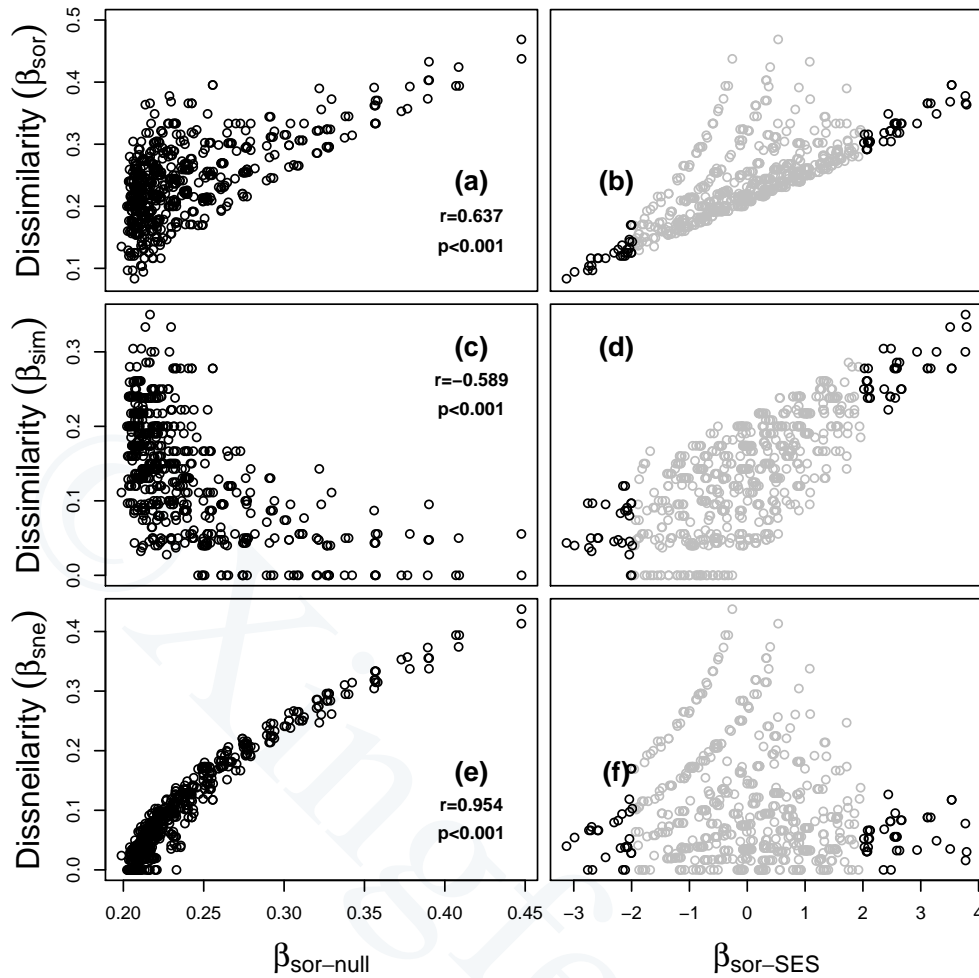


图 4.3 千岛湖繁殖鸟类观察到的总体群落  $\beta$  多样性 ( $\beta_{\text{sor}}$ ) 及其空间周转 ( $\beta_{\text{sim}}$ ) 和嵌套组分 ( $\beta_{\text{sne}}$ ) 与随机群落的  $\beta$  多样性平均值 ( $\beta_{\text{sor-null}}$ ) 及标准化后的有效大小 ( $\beta_{\text{sor-SES}}$ ) 之间的关系. 图中灰色圆圈表示  $\beta_{\text{sor-SES}}$  值处于  $-1.96$  至  $+1.96$  之间. 缩略名:  $r$  为 Pearson 相关系数,  $p$  为 Mantel 检验的  $p$  值.

**Figure 4.3** The relationship of observed beta diversity ( $\beta_{\text{sor}}$ ), and its turnover ( $\beta_{\text{sim}}$ ) and nestedness ( $\beta_{\text{sne}}$ ), with expected beta diversity under null distributions ( $\beta_{\text{sor-null}}$ ) and standardized effect size ( $\beta_{\text{sor-SES}}$ ) of breeding bird communities in the Thousand Island Lake. The grey circles indicate  $\beta_{\text{sor-SES}}$  values fall between  $-1.96$  and  $+1.96$ . Abbreviations: Pearson correlation coefficient,  $r$ ;  $p$ -value of Mantel permutation test,  $p$ .

#### 4.3.3 空间周转及嵌套组分的所占比例

本文按照 Sørensen 多点相异性指数, 计算得到千岛湖所有调查岛屿的繁殖鸟类群落  $\beta$  多样性 ( $\beta_{\text{SOR}}$ ) 为 0.822, 其空间周转组分 ( $\beta_{\text{SIM}}$ ) 为 0.705, 嵌套组分 ( $\beta_{\text{SNE}}$ ) 为 0.117,  $\beta_{\text{ratio}}$  为 0.143。结果表明千岛湖繁殖鸟类群落的  $\beta$  多样性主要由物种空间周转决定, 即  $\beta_{\text{ratio}} < 0.5$ 。

#### 4.3.4 $\beta$ 多样性及组分与岛屿参数的关系

隔离度差异 (difference in isolation) 与  $\beta$  多样性及其组分均没有显著性关系 (图 4.4b、4.4e 和 4.4h, 及表 4.2)。总体  $\beta$  多样性 ( $\beta_{\text{sor}}$ ) 与岛屿面积差异 (difference in area) 呈显著性正相关 ( $r = 0.3968$ ,  $p < 0.05$ ; 图 4.4a), 与生境丰富度差异 (difference in habitat richness) 亦呈显著性正相关 ( $r = 0.3590$ ,  $p < 0.05$ ; 图 4.4c)。空间周转组分 ( $\beta_{\text{sim}}$ ) 与面积差异呈显著性负相关 ( $r = -0.3897$ ,  $p < 0.05$ ; 图 4.4d), 与生境丰富度差异亦呈显著性负相关 ( $r = -0.5313$ ,  $p < 0.05$ ; 图 4.4f)。嵌套组分 ( $\beta_{\text{sne}}$ ) 与面积差异呈显著性正相关 ( $r = 0.6141$ ,  $p < 0.05$ ; 图 4.4g), 与生境丰富度差异亦呈显著性正相关 ( $r = 0.7089$ ,  $p < 0.05$ ; 图 4.4i), 且后者的相关系数为所有相关系数中的最大值 ( $r = 0.7089$ )。其中, 由于本文采用的是  $\beta$  多样性的加合分解法, 因此对于同一岛屿参数,  $\beta_{\text{sor}}$  的回归斜率 ( $a$ ) 和截距 ( $b$ ), 分别等于  $\beta_{\text{sim}}$  和  $\beta_{\text{sne}}$  的和。比如  $\beta$  多样性与面积的关系中, 图 4.4a 中的  $a$  值等于图 4.4d 和图 4.4g 中的  $a$  值之和,  $b$  值亦然 (Baselga, 2010, 2012; Carvalho *et al.*, 2012, 2013)。

## 4.4 讨论

本研究分解  $\beta$  多样性为空间周转和嵌套组分, 以期探讨千岛湖片段化生境中繁殖鸟类群落的组成机制及相对应的保护策略。本文首先对比 Baselga 法 Sørensen 和 Jaccard 成对相异性指数、Carvalho 法 Jaccard 成对相异性指数的分解方法, 结果表明三种方法具有一致的格局。因此后续分析基于 Sørensen 成对相异性指数的分解方法, 并与零模型产生的随机群落对比分析后发现千岛湖繁殖鸟类群落的物种组成并非随机分布。进一步与岛屿参数的距离矩阵回归分析后表明:  $\beta$  多样性及其组分与隔离度差异没有显著关系, 而与面积差异和生境丰富度差异均有显著关系。千岛湖繁殖鸟类的总体  $\beta$  多样性, 随面积差异和生境丰富度差异的增加而增加, 并且主要由空间周转组成, 因此表明在开展繁殖鸟类生物多样性保护时, 除了考虑较大岛屿或者生境较为丰富的岛屿之外, 同时应该包括其他所有岛屿。需要注意的是, 只能在同一研究系统中相同数据结构时进行多点相异性指数的大小比较, 不同的研究系统间其数值大小没有可比性。在本研究中, 成对相异性指数的结果表明千岛湖繁殖鸟类群落的结构相异性值并非很高 ( $0.238 \pm 0.061$  SD) (图 4.4)。



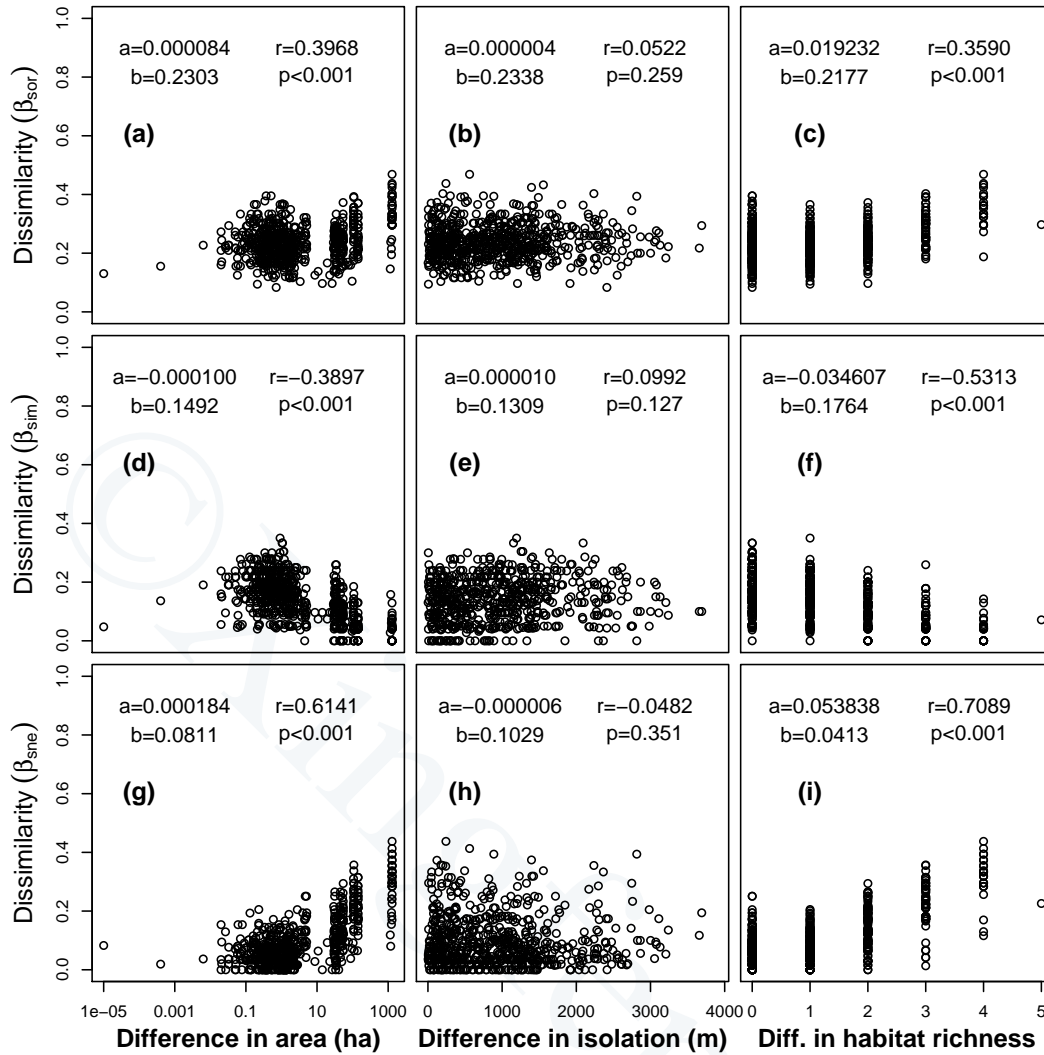


图 4.4 千岛湖鸟类群落的  $\beta$  多样性 ( $\beta_{sor}$ ) 及其空间周转 ( $\beta_{sim}$ ) 和嵌套 ( $\beta_{sne}$ ) 组分与岛屿面积 (area), 隔离度 (isolation) 和物种丰富度 (habitat richness) 距离矩阵的关系. 缩略名:  $a$  为回归斜率,  $b$  为回归截距,  $r$  为 Pearson 相关系数,  $p$  为 Mantel 检验的  $p$  值.

Figure 4.4 The relationship of overall beta diversity ( $\beta_{sor}$ ), and its turnover ( $\beta_{sim}$ ) and nestedness ( $\beta_{sne}$ ), with difference in island area, isolation and habitat richness of breeding bird communities in the Thousand Island Lake. Abbreviations: slope of multiple regression model,  $a$ ; intercept of multiple regression model,  $b$ ; Pearson correlation coefficient,  $r$ ;  $p$ -value of Mantel permutation test,  $p$ .

#### 4.4.1 多点相异性指数

本研究中繁殖鸟类的  $\beta_{ratio}$  指数较小 (0.143), 表明空间周转是繁殖鸟类群落  $\beta$  多样性的主要组成成分。该结果可能与千岛湖特定的岛屿地理特征有关。由于千岛湖大多数的岛屿为小岛屿 ( $\approx 1$  ha) (Wang *et al.*, 2010; Si *et al.*, 2014), 因此这些面积相似的小岛屿可能拥有一些各自的“特有种”, 从而导致了面积相似的岛屿之间具有较多的物种替换事件。换

言之, 各个岛屿间繁殖鸟类群落的组成差异可能主要由于物种替换所导致 (适度的物种周转), 而不是物种丰富度差异 (较小的嵌套组分)。

#### 4.4.2 成对相异性指数

决定  $\beta$  多样性空间周转的可能原因包括生境过滤、地理隔离和扩散限制等 (Angeler, 2013; Gutiérrez-Cánovas *et al.*, 2013), 而决定嵌套组分的可能原因则为选择性灭绝、选择性迁入和生境嵌套等 (Wang *et al.*, 2010; Baselga, 2012)。本研究结果表明千岛湖繁殖鸟类的空间周转和嵌套组分与隔离度差异均没有显著性关系, 而与岛屿面积差异和生境丰富度差异均有显著性关系。

对于岛屿隔离度, 距离效应主要出现在扩散能力较弱的物种中, 因此能够在所有岛屿之间轻易扩散的物种对嵌套组分的贡献将会很小 (Gaston & Blackburn, 2000)。对比海洋岛屿, 千岛湖的空间尺度相对较小, 以及鸟类具有相对较强的飞翔能力, 都可能稀释了隔离度的重要性 (Jazen, 1967; Stevens, 1989; Harrison *et al.*, 1992; Si *et al.*, 2014)。从而, 岛与岛之间的水面隔离, 对于鸟类而言, 难以成为地理障碍, 因此没有扩散限制的存在, 也因此选择性迁入对千岛湖繁殖鸟类群落不起作用 (Wang *et al.*, 2010, 2011)。另外一种可能与距离有关的原因是被认为生物地理学中公认规律之一的距离衰减效应 (distance-decay effect) (Nekola & White, 1999; Baselga, 2007; Morlon *et al.*, 2008; Bellier *et al.*, 2014), 即随着地理距离的增加, 物种组成的相似性会降低, 从而增加  $\beta$  多样性, 并且认为距离衰减效应主要由基于生态位过程 (niche-based process) 和扩散过程 (dispersal-based process) 决定。千岛湖岛屿上相对单一的植被类型将降低生态位过程的可能性, 从而能够直接验证跟扩散过程相关的环境因子。但是, 由于千岛湖的地理尺度相对较小, 扩散过程难以成为限制因子, 因此我们也没有在千岛湖繁殖鸟类群落中检测到距离衰减效应。

对于岛屿面积, 主要影响群落组成的机理是选择性灭绝 (Wang *et al.*, 2011; Angeler, 2013)。在千岛湖成湖之前, 各个山头 (如今的岛屿) 的生境具有连续性。由于建造大坝, 导致水位迅速上升, 原先相互连接的山头隔离成孤立的岛屿。水库形成后, 部分对生境或者面积比较敏感的物种, 在面积较小的岛屿上首先消失 (局部灭绝), 而在较大的岛屿上则保留了该物种种群。所以, 小岛屿上的物种组成可能成为大岛的一个子集, 从而形成嵌套格局 (Cutler, 1991; Wright & Reeves, 1992; Ulrich *et al.*, 2009; Wang *et al.*, 2010; Miyazono & Taylor, 2013)。本研究的结果表明, 当岛屿间面积的差异增加时,  $\beta$  多样性中的嵌套组分会增加, 空间周转部分则会降低 (图 4.4d 和图 4.4g)。同理, 当调查岛屿面积相似时, 空间周



转组分会增加,意味着各个岛屿均具有各自的特有物种。千岛湖繁殖鸟类群落的格局验证了选择性灭绝的假说,且跟之前的研究结果一致 (Wang *et al.*, 2010, 2011)。

对于生境丰富度,  $\beta$  多样性的空间周转和嵌套组分跟面积有相似的关系: 空间周转组分随着生境丰富度差异的增加而减小, 嵌套组分随着生境丰富度的增加而增加。决定该格局的主要原因可能是在生境更为相似的岛屿之间, 物种的空间周转组分越高 (图 4.4i), 而随着生境异质性增加, 嵌套组分逐渐增加 (图 4.4i)。值得注意的是, 虽然千岛湖调查岛屿的生境丰富度与面积具有显著的正相关, 繁殖鸟类  $\beta$  多样性的嵌套组分与生境异质性具有最大的相关关系 (图 4.4i 中的 Pearson 相关系数,  $r = 0.7089$ ), 表明生境丰富度在对繁殖鸟类群落的影响可能大于面积。这可能是繁殖期鸟类需要特定生境中的食物, 或者隐蔽所等原因导致鸟类对生境的较强依赖性。对于有关鸟类对生境及食物需求的假说, 还需后续更为翔实的繁殖鸟类觅食及繁殖行为等数据进行验证。

#### 4.4.3 保护生物学中的应用

$\beta$  多样性指数可以确定具有最大物种周转的区域 (Wiersma & Urban, 2005; Benedick *et al.*, 2006), 因此在这些具有较高物种周转的区域设置为保护区, 可以使生物多样性的保护达到最大化 (Veech *et al.*, 2002; Kattan *et al.*, 2006)。如上所述, 若在制定保护策略时, 只考虑总体  $\beta$  多样性, 或者其中的某一组分, 则可能产生偏差 (Angeler, 2013)。比如, 假设某一类群的群落组成是嵌套格局, 如果直接分析嵌套格局, 而忽略与嵌套组分相对立的空间周转组分, 那么在制定保护建议的时候, 容易优先保护较大岛屿或者生境丰富的区域 (Wright & Reeves, 1992)。如果考虑物种空间周转和嵌套组分, 则需要同时分析两者在总体  $\beta$  多样性中所占的比例。因此, 当两者均考虑时, 当空间周转明显占优势时 ( $\beta_{\text{ratio}}$  接近于 0), 则应该尽可能保护所有研究岛屿; 当嵌套组分占优势时 ( $\beta_{\text{ratio}}$  接近于 1), 则可以优先保护面积较大或生境更为丰富的岛屿; 而当两者均等时 ( $\beta_{\text{ratio}} \approx 0.5$ ), 则难以暂时制定保护策略 (Angeler, 2013)。在此情况下, 我们建议采用综合策略, 即保护较大或者生境比较丰富的岛屿的同时, 至少再保护一些物种周转组分差别较大的岛屿 (即使是小岛), 直到在后续的监测中发现空间周转还是嵌套组分占据了明显的优势。在本研究中, 繁殖鸟类的空间周转是  $\beta$  多样性的主要组成组分, 表明千岛湖所有岛屿都具有潜在的保护价值, 因为我们建议所有岛屿均需要保护。不过当实际可行性欠缺时, 我们建议保护较大岛屿的同时至少需要保护一系列具有较高物种周转的小岛屿。



## 5 展望

不管是对于时间尺度上的物种周转研究，还是在空间尺度上对  $\beta$  多样性的分解，本文结果表明隔离度对千岛湖繁殖鸟类群落均没有显著性关系 (详见第 3.4.1 小节和第 4.4.2 小节)。其中可能的原因有：

1. 隔离度的计算方法。由于千岛湖岛屿的形状相当复杂 (见图 2.2)，两两岛屿 (大陆) 的直线距离难以准确表示岛屿的隔离程度，所以导致在对繁殖鸟类群落的组成中隔离度相对不重要。因此，结合更详尽的地理特征或生物数据的隔离度计算方法可能更能体现千岛湖岛屿的隔离程度 (Si *et al.*, 2014)；
2. 物种的功能或谱系特征。由于本文研究仅使用物种多样性或物种  $\beta$  多样性，即认为所有物种在功能上或进化历史上是等同的，但实际往往并非如此 (Webb *et al.*, 2002; Belmaker & Jetz, 2013)。因此，从功能或谱系角度对千岛湖繁殖鸟类群落进行重新分析其物种周转和  $\beta$  多样性的格局和机理将能进一步理解片段化生境中的鸟类群落组成；
3. 多种生物类群的比较。相对于其他生物类群，鸟类由于能飞行，具有较强的扩散能力 (Diamond, 1987; Cook & Quinn, 1995)，所以千岛湖岛屿之间的水域隔离可能难以成为实质性的隔离，从而降低了隔离度的重要性 (Si *et al.*, 2014)。因此，在千岛湖后续的研究中开展其他扩散能力相对较弱的生物类群，比如两栖类、爬行类和小型兽类等，以分析千岛湖岛屿隔离度对不同扩散能力的物种类群的组成影响。

本章节则对上述提及的可能原因对千岛湖的后续研究工作展开展望。

### 5.1 基于缓冲区带的隔离度计算方法

隔离度 (isolation) 的计算方法众多，但是其中许多方法难以合理反映研究类群的生物学意义 (Lomolino, 1996)。随着全球生境破碎化的加剧 (Fischer & Lindenmayer, 2007;

Wilcove *et al.*, 2013; Newbold *et al.*, 2014), 更多物种生存于片段化的斑块中, 从而增加了物种灭绝的风险 (Wilcove *et al.*, 1998; Li & Wilcove, 2005; Sodhi *et al.*, 2010)。如何合理地度量片段化程度成为保护生物学面临的一个挑战 (Noss, 1991; Worboys *et al.*, 2010)。

连接度 (connectivity) 概念的提出, 为测量生境斑块或者岛屿的隔离度提供了可行的方法 (Hanski & Ovaskainen, 2000; Crooks & Sanjayan, 2006a; Worboys *et al.*, 2010; Marini *et al.*, 2014)。一般而言, 连接度是指生物个体或过程能够发生移动 (movement) 的程度 (Crooks & Sanjayan, 2006b)。换言之, 在特定生境中, 能移动的可能性越小, 连接度就越小。因此, 对比连接度和隔离度两个概念, 其描述的性质是相似的, 但数字结果是相反的, 即如果一个岛屿的隔离度越大, 连接度则越小, 反之亦然 (Moilanen & Nieminen, 2002; Ewers *et al.*, 2011; Rijsdijk *et al.*, 2014)。

广义而言, 连接度可以分为两种类型, 即结构类型 (structural components), 以及功能类型 (functional components) (Bennett, 1999; Tischendorf & Fahrig, 2000; Taylor *et al.*, 2006; Rayfield *et al.*, 2011)。结构类型的连接度是指基于生境的空间特性和景观结构, 而功能类型不仅基于空间地理特征, 还结合景观尺度中生物类群的扩散行为或过程参数 (Crooks & Sanjayan, 2006a; Moilanen & Hanski, 2006; Palmer *et al.*, 2014)。由于目前千岛湖的研究还未曾获得各种鸟类的扩散数据 (需要使用雾网法和标记重捕法获得), 因此只能基于岛屿的地理参数计算结构类型的连接度, 即缓冲区带算法 (buffer-based measures) (Moilanen & Nieminen, 2002; Calabrese & Fagan, 2004; Ranius *et al.*, 2010; Fahrig, 2013; Benchimol & Venticinque, 2014)。

本文计算两种缓冲区带的连接度, 即目标岛屿边缘外 2 km 内所有岛屿面积 (不含大陆) (BUF1), 和目标岛屿边缘外 2 km 内所有斑块的面积 (包含岛屿) (BUF2) (Si *et al.*, 2014) (如示意图 5.1 所示)。由于大岛拥有较大的周长, 特定缓冲区带内所包含的岛屿面积也会相对应地增加。为了获得更为独立的岛屿参数, 我们对各个岛屿的连接度除以缓冲区带的所有面积, 以此得到独立于岛屿面积的“连接度比值” (connectivity fraction)。同时为了便于与传统的隔离度比较, 本文对连接度比值进行转换, 即以缓冲区带中水域面积的占有比例 (buffer water fraction) 作为新的隔离度指数:

$$I_i = 1 - S_i = 1 - \frac{\sum_{j=1}^n A_j}{BUFA_i}$$

对于目标岛屿  $i$ , 包括所有岛屿  $j \neq i$  以及  $d_{ij} < r$ 。其中  $I_i$  为隔离度、 $S_i$  为连接度、 $BUFA_i$

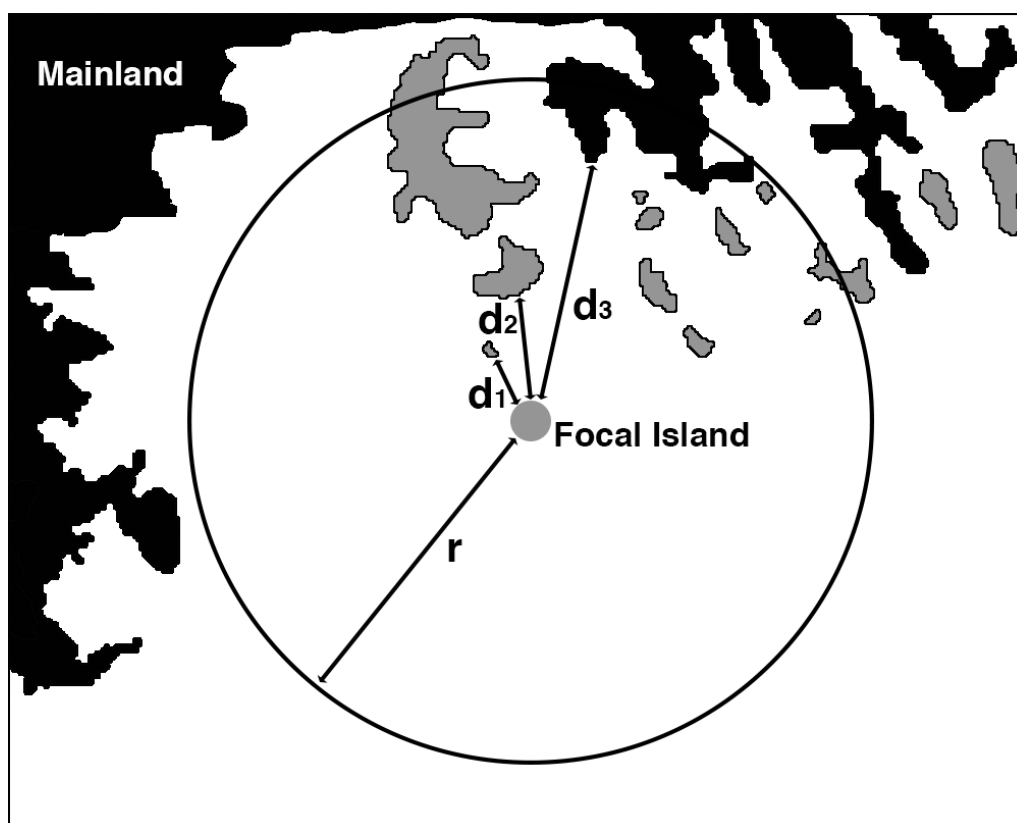


图 5.1 基于直线距离和缓冲区带的隔离度算法示意图。图中黑色区域为大陆, 灰色斑块为岛屿, 白色区域为水域, 目标岛屿为灰色圆圈。  $d_1$  表示目标岛屿距最近附近斑块的直线距离,  $d_2$  为距最近较大岛屿的距离,  $d_3$  为距最近大陆的距离。  $r$  为缓冲区带的半径。

**Figure 5.1** Hypothetical example for distance- and buffer-based measures of isolation. The black area indicates the mainland, the grey landmasses are islands, and the white area is the water surface. The grey-circled landmass is the focal island.  $d_1$  is the straight-line distance to nearby nearest landmass,  $d_2$  is to nearby larger landmass, and  $d_3$  is to nearby mainland.  $r$  is the radius of the buffer zone.

为岛屿  $i$  在缓冲区带宽度为  $r$  下的缓冲区面积 (buffer area)、 $A_j$  为岛屿  $j$  在缓冲区带内的面积、 $d_{ij}$  为岛屿  $i$  与岛屿  $j$  之间的直线距离 (Si *et al.*, 2014)。隔离度的缓冲区带法计算过程在 Mathematica 9.0 (Wolfram Research Inc, 2012) 中完成。

结合第 2.2 节中使用的三种直线距离算法 (distance-based measures), 即距最近附近斑块距离 (DIS1)、距最近较大斑块距离 (DIS2) 和距大陆最近距离 (DIS3) (如示意图 5.1 所示), 对该五种隔离度计算方法分别进行比较 (计算方法详见第 3.2 节以及 Si *et al.* (2014) 的附录 S1), 结果如图 5.2 所示。相对于其他四种计算方法, 虽然 BUF2 法是较为合适的计算方法, 但五种计算方法得到的结果仍然相似: 面积比隔离度重要, 且有明显的目标效应和面积效应, 但是没有营救效应和距离效应 (Si *et al.*, 2014)。基于该结果, 本文之前的隔离度

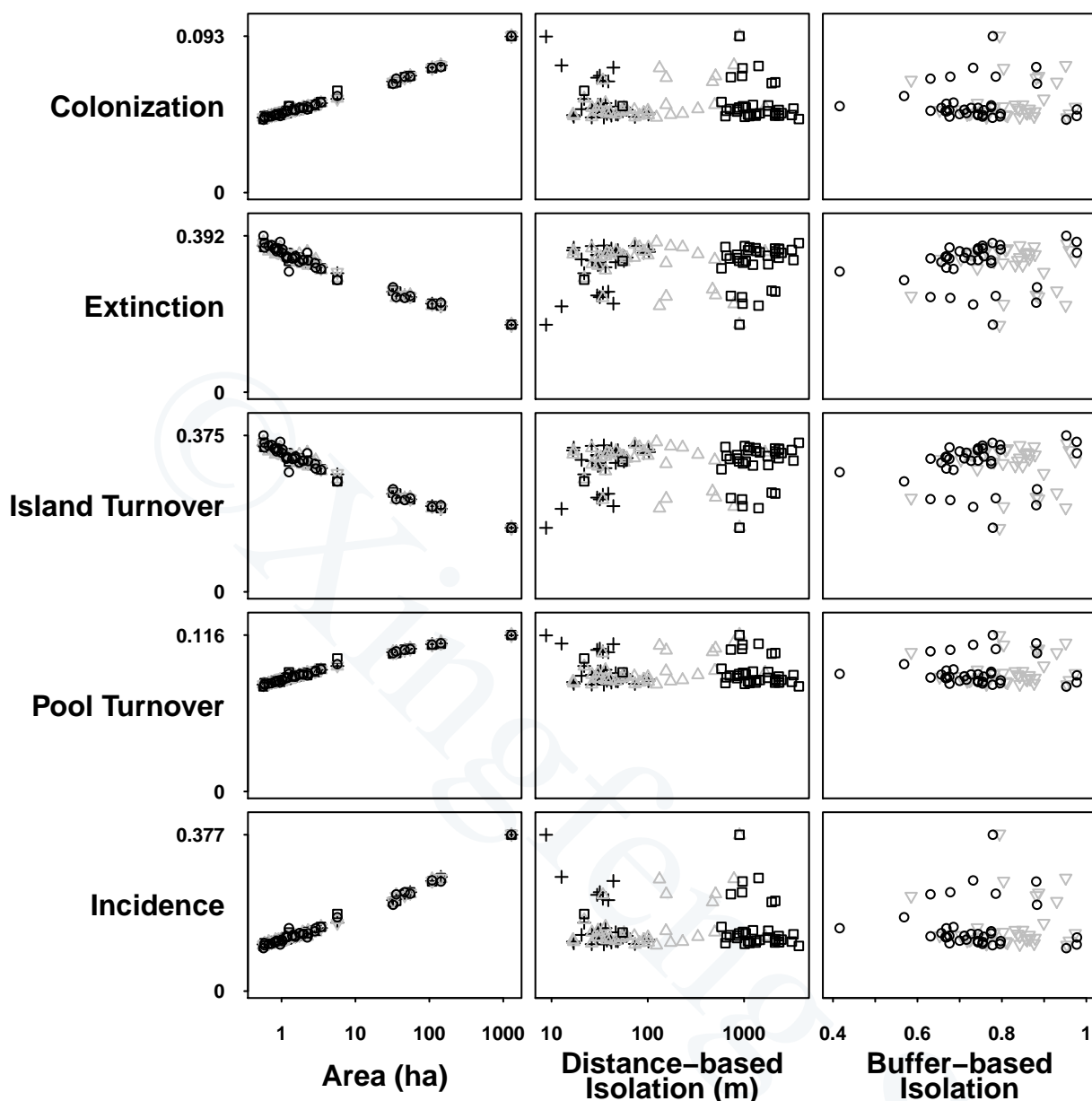


图 5.2 基于直线距离和缓冲区带隔离度计算方法的岛屿参数与生物地理学参数之间的关系。直线距离算法 (distance-based measures) 包括距最近附近斑块距离 (DIS1, 黑色十字), 距最近较大斑块距离 (DIS2, 灰色上三角形) 和距大陆最近距离 (DIS3, 黑色长方形); 缓冲区带法 (buffer-based measures) 包括缓冲区带中水域面积的比例 (不含岛屿) (BUF1, 灰色倒三角形) 和缓冲区带中水域面积的比例 (包括岛屿) (BUF2, 黑色圆圈)。

Figure 5.2 The relationships between island variables and predicted biogeographical parameters based on distance-based and buffer-based measures of isolation. The distance-based measures are the straight-line distance in metres to the nearest nearby landmass (DIS1; black-cross), to the nearest larger landmass (DIS2; grey-up-triangle) and to the nearest mainland (DIS3; black-rectangle). The buffer-based measures was the buffer water fraction of the total area of all islands intersecting the buffer excluded the mainland (BUF1; grey-down-triangle) and the buffer water fraction included the mainland (BUF2; black-circle).



算法便直接采用较简单也较为普遍的直线距离法 (距大陆的最近距离) (Wang *et al.*, 2011; Ding *et al.*, 2013)。不过, 虽然在本文繁殖鸟类的研究中, 不同的隔离度差别不明显, 但对于其他扩散能力较弱的生物类群, 如小型兽类、蜥蜴和昆虫等, 不同隔离度得测量方法或许会出现完全不同的格局, 因此可以成为下一步在千岛湖开展的研究内容。

## 5.2 物种、功能和谱系 $\beta$ 多样性

虽然  $\beta$  多样性概念早在 20 世纪 60 年代由美国生态学家 Robert H. Whittaker 提出 (Whittaker, 1960, 1972), 用以表示不同研究地点之间生物群落的组成差异 (Kraft *et al.*, 2008; Anderson *et al.*, 2011; Carvalho *et al.*, 2012; Qian & Shimon, 2012), 但是传统的物种  $\beta$  多样性 (species beta diversity) 分析难以确定不同群落间物种在功能上的组成差异 (Petchey & Gaston, 2002; Stegen & Hurlbert, 2011; Villéger *et al.*, 2012)。因此, 基于功能多样性 (functional diversity) (Tilman, 2001; Petchey & Gaston, 2006; Villéger *et al.*, 2008; Laliberté & Legendre, 2010; Ding *et al.*, 2013), 最近提出了功能  $\beta$  多样性的概念 (functional beta diversity), 以期描述不同群落之间功能多样性的组成变化 (Swenson *et al.*, 2011; Belmaker & Jetz, 2013)。目前, 有关功能  $\beta$  多样性的研究才刚刚开始起步, 其研究方法也多是直接参照物种  $\beta$  多样性 (Anderson *et al.*, 2011; Tuomisto, 2010a,b; Cardoso *et al.*, 2014b) 或谱系  $\beta$  多样性 (phylogenetic beta diversity) (Graham & Fine, 2008; Hardy & Jost, 2008; Swenson, 2011; Chiu *et al.*, 2013; Zhang *et al.*, 2013b; Chi *et al.*, 2014)。

在测量不同群落间的物种多样性组成变化时, 对所有物种在进化历史上均等同对待, 这意味着物种在进化上以及生态学上都是独立的, 但实际往往并非如此 (Webb *et al.*, 2002; Losos & Glor, 2003), 因此提出了采用谱系  $\beta$  多样性来探讨群落的组成机理 (Swenson, 2011; Cardoso *et al.*, 2014b)。物种  $\beta$  多样性除了不考虑群落的进化历史之外, 亦不考虑物种的功能特征 (Qian & Ricklefs, 2000; Fukami *et al.*, 2005; Siefert *et al.*, 2013)。由于物种编目组成非常相似的两个群落, 可能会具有非常相异的功能特征, 比如不同的营养级、不同的形态特征以及谱系区系等等 (Losos, 2008; Swenson *et al.*, 2012b; Villéger *et al.*, 2012)。换言之, 当不同岛屿之间鸟类群落的物种  $\beta$  多样性较低时, 并不一定意味着较低的功能  $\beta$  多样性或者谱系  $\beta$  多样性, 因为物种的功能特征或进化历史在时空尺度上同样是形成群落结构的生态机理 (Webb *et al.*, 2002; McGill *et al.*, 2006; Cornwell *et al.*, 2006; Ackerly & Cornwell, 2007)。比如, 比较物种  $\beta$  多样性和功能  $\beta$  多样性可以区分不同的聚群规律 (assembly rules) (Sokol



*et al.*, 2011; Stegen & Hurlbert, 2011), 即某一环境梯度上的生态位过滤 (niche filtering) 过程会导致非常高的物种异质性, 而当主要的功能特征也是处于该环境梯度上时, 则同时会导致非常高的功能异质性 (Sokol *et al.*, 2011; Stegen & Hurlbert, 2011; Swenson *et al.*, 2011)。反之, 如果中性过程 (neutral processes) 占主导, 物种  $\beta$  多样性和功能  $\beta$  多样性的各自物种多度及功能特征与随机群落则不存在显著性差别 (Villéger *et al.*, 2012; Siefert *et al.*, 2013)。对于物种  $\beta$  多样性与谱系  $\beta$  多样性, 两者之间亦反应各自不同的维持机理 (Losos, 1996; Webb, 2000; Graham & Fine, 2008; Coyle *et al.*, 2014)。

因此, 对于不同的群落, 分别基于分类、功能和谱系多样性 (Devictor *et al.*, 2010; Meynard *et al.*, 2011; Swenson *et al.*, 2012a; Stevens & Tello, 2014), 对分类、谱系和功能  $\beta$  多样性进行综合分析, 将能更为深入地理解不同群落间的组成变化等生态学机理 (Stegen & Hurlbert, 2011; Cardoso *et al.*, 2014a,b; Swenson, 2014), 所以本文的后续研究可以基于分类、功能和谱系  $\beta$  多样性 (在时间尺度上则为物种周转), 进一步分析千岛湖繁殖鸟类群落的分布格局和维持机理。

### 5.3 多类群间的 $\beta$ 多样性比较

不同的生物类群具有不同进化历史和生物学特征, 因此会有不同的物种周转或  $\beta$  多样性格局。在相同的环境梯度或者地理区域中研究对比不同生物类群, 将能反应不同群落的组成变化 (Dobrovolski *et al.*, 2012; Calderón-Patrón *et al.*, 2013)。其中扩散能力是影响物种分布的重要因素, 因此具有较高扩散能力的陆栖脊椎动物能够较为容易地度过地理障碍, 导致较低的  $\beta$  多样性 (Steinitz *et al.*, 2006; Qian, 2009a,b) 和较高的空间周转组分 (Baselga *et al.*, 2012b)。比如, 在陆生脊椎动物类群当中, 鸟类由于相对具有最高的扩散能力 (飞行能力), 因此其  $\beta$  多样性也相对比兽类或爬行类低。而两栖类更容易受到扩散限制的影响, 导致出现较高的  $\beta$  多样性。Harrison *et al.* (1992) 对英国的植物、无脊椎动物和脊椎动物按照地理距离梯度分析后亦表明扩散能力较弱的物种具有更高的  $\beta$  多样性。

在大尺度格局的研究中, 地理进化或环境因素同样影响物种的分布格局 (Qian & Ricklefs, 2007, 2012; Jetz *et al.*, 2012, 2014), 比如冰川效应对欧洲生物地理分布的影响 (Svenning *et al.*, 2011)。由于变温动物对低温更为敏感 (Buckley & Jetz, 2008), 因此相较于恒温的鸟类和兽类, 两栖类动物会由于冰川效应而快速消失。同时, 由于较低的扩散能力, 在后冰川时期, 两栖类的物种迁入率 (拓殖率) 也比较低 (Baselga, 2010)。Dobrovolski *et al.*

(2012) 通过研究新世界 (New World) 的冰川效应后也发现类似的格局：鸟类具有最大的空间周转组分，而两栖类的空间周转组分为最低。类似在千岛湖的研究中，具有较强扩散能力的物种对水的隔离影响较小，因此  $\beta$  多样性也会比较低。比如，蜥蜴由于较弱的扩散能力，它的  $\beta$  多样性可能会比鸟类高，并且其嵌套组分也可能高于鸟类。

本文目前只针对千岛湖繁殖鸟类进行物种周转和  $\beta$  多样性分析。由于鸟类具有相对较高的扩散能力，以及千岛湖湖区相对较小的空间尺度 (约 580 km<sup>2</sup>)，导致不同岛屿间繁殖鸟类的  $\beta$  多样性主要由空间周转组分组成 (见本文第 4.3.3 小节)。对于扩散能力相对较弱的物种，比如两栖爬行类 (Wang *et al.*, 2010, 2012a)、昆虫 (Huang, 2012) 等，距离效应可能会比鸟类更明显 (类似距离衰减效应，distance-decay effect)。目前，千岛湖不同生物类群的研究均已开展，诸如鸟类、兽类、两栖爬行类、蛛形目、土壤节肢动物、蝴蝶科以及植物群落等 (详见本文第 2.4 节)，因此在后续的研究中可以结合多种生物类型进行综合比较分析，以探讨不同岛屿间不同生物群落在相似环境梯度下的时空组成变化。



## 参考文献

- Ackerly, D.D. & Cornwell, W.K. (2007) A trait-based approach to community assembly: partitioning of species trait values into within- and among-community components. *Ecology Letters*, **10**: 135–145.
- Almeida-Neto, M., Guimaraes, P., Guimarães, P.R., Loyola, R.D. & Ulrich, W. (2008) A consistent metric for nestedness analysis in ecological systems: reconciling concept and measurement. *Oikos*, **117**: 1227–1239.
- Almeida-Neto, M., Frensel, D. & Ulrich, W. (2012) Rethinking the relationship between nestedness and beta diversity: a comment on Baselga (2010). *Global Ecology and Biogeography*, **21**: 772–777.
- Anderson, D.R. (2008) *Model Based Inference in the Life Sciences: A Primer on Evidence*. Springer, New York, NY.
- Anderson, M.J., Ellingsen, K.E. & McArdle, B.H. (2006) Multivariate dispersion as a measure of beta diversity. *Ecology Letters*, **9**: 683–693.
- Anderson, M.J., Crist, T.O., Chase, J.M., Vellend, M., Inouye, B.D., Freestone, A.L., Sanders, N.J., Cornell, H.V., Comita, L.S. & Davies, K.F. (2011) Navigating the multiple meanings of  $\beta$  diversity: a roadmap for the practicing ecologist. *Ecology Letters*, **14**: 19–28.
- Angeler, D.G. (2013) Revealing a conservation challenge through partitioned long-term beta diversity: increasing turnover and decreasing nestedness of boreal lake metacommunities. *Diversity and Distributions*, **19**: 772–781.
- Arrhenius, O. (1921) Species and area. *Journal of Ecology*, **9**: 95–99.
- Atmar, W. & Patterson, B.D. (1995) The nestedness temperature calculator: a visual basic program, including 294 presence-absence matrices. AICS Research, University Park, NM and The Field Museum, Chicago, URL <http://aics-research.com/nestedness/tempcalc.html>.
- Azeria, E.T. (2004) Terrestrial bird community patterns on the coralline islands of the Dahlak Archipelago, Red Sea, Eritrea. *Global Ecology and Biogeography*, **13**: 177–187.
- Azeria, E.T., Fortin, D., Hébert, C., Peres-Neto, P., Pothier, D. & Ruel, J.C. (2009) Using null model analysis of species co-occurrences to deconstruct biodiversity patterns and select indicator species. *Diversity and Distributions*, **15**: 958–971.
- Azeria, E.T., Bouchard, M., Pothier, D., Fortin, D. & Hébert, C. (2011a) Using biodiversity deconstruction to

- disentangle assembly and diversity dynamics of understorey plants along post-fire succession in boreal forest. *Global Ecology and Biogeography*, **20**: 119–133.
- Azeria, E.T., Ibarzabal, J., Boucher, J. & Hébert, C. (2011b) Towards a better understanding of beta diversity: deconstructing composition patterns of saproxylic beetles breeding in recently burnt boreal forests. In: *Research in Biodiversity: Models and Applications*, (ed. by I.Y. Pavinov), pp. 75–94, InTech Open Access Publisher, Rijeka, Croatia.
- Bartoń, K. (2013) MuMIn: multi-model inference. URL <http://CRAN.R-project.org/package=MuMIn>.
- Baselga, A. (2007) Disentangling distance decay of similarity from richness gradients: response to Soininen et al. 2007. *Ecography*, **30**: 838–841.
- Baselga, A. (2010) Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. *Global Ecology and Biogeography*, **19**: 134–143.
- Baselga, A. (2012) The relationship between species replacement, dissimilarity derived from nestedness, and nestedness. *Global Ecology and Biogeography*, **21**: 1223–1232.
- Baselga, A. (2013) Multiple site dissimilarity quantifies compositional heterogeneity among several sites, while average pairwise dissimilarity may be misleading. *Ecography*, **36**: 124–128.
- Baselga, A. & Orme, C.D.L. (2012) betapart: an R package for the study of beta diversity. *Methods in Ecology and Evolution*, **3**: 808–812.
- Baselga, A., Jiménez-Valverde, A. & Niccolini, G. (2007) A multiple-site similarity measure independent of richness. *Biology Letters*, **3**: 642–645.
- Baselga, A., Gómez-Rodríguez, C. & Lobo, J.M. (2012a) Historical legacies in world amphibian diversity revealed by the turnover and nestedness components of beta diversity. *PLoS ONE*, **7**: e32341.
- Baselga, A., Lobo, J.M., Svenning, J.C., Aragón, P. & Araújo, M.B. (2012b) Dispersal ability modulates the strength of the latitudinal richness gradient in European beetles. *Global Ecology and Biogeography*, **21**: 1106–1113.
- Bellier, E., Grøtan, V., Engen, S., Schartau, A.K., Herfindal, I. & Finstad, A.G. (2014) Distance decay of similarity, effects of environmental noise and ecological heterogeneity among species in the spatio-temporal dynamics of a dispersal-limited community. *Ecography*, **37**: 172–182.
- Belmaker, J. & Jetz, W. (2013) Spatial scaling of functional structure in bird and mammal assemblages. *American Naturalist*, **181**: 464–478.
- Benchimol, M. & Venticinque, E.M. (2014) Responses of primates to landscape change in Amazonian land-bridge islands: a multi-scale analysis. *Biotropica*, **46**: 470–478.
- Benedick, S., Hill, J., Mustaffa, N., Chey, V., Maryati, M., Searle, J., Schilthuizen, M. & Hamer, K. (2006)

- Impacts of rain forest fragmentation on butterflies in northern Borneo: species richness, turnover and the value of small fragments. *Journal of Applied Ecology*, **43**: 967–977.
- Bennett, A.F. (1999) *Linkages in the Landscape: The Role of Corridors and Connectivity in Wildlife Conservation*. IUCN, Cambridge, UK.
- Bibby, C.J., Burgess, N.D., Hill, D.A. & Mustoe, S. (2000) *Bird Census Techniques*. 2nd edn., Academic Press, London.
- Birand, A. & Howard, D. (2008) The relationship between proportion of endemics and species diversity on islands: expectations from a null model. *Ecography*, **31**: 286–288.
- Blackburn, T.M. & Gaston, K.J. (1996) The distribution of bird species in the New World: patterns in species turnover. *Oikos*, **77**: 146–152.
- Blanchard, O., Amighini, A. & Giavazzi, F. (2010) *Macroeconomics: A European Perspective*. 5th edn., Prentice Hall, Harlow, UK.
- Boulinier, T., Nichols, J.D., Hines, J.E., Sauer, J.R., Flather, C.H. & Pollock, K.H. (2001) Forest fragmentation and bird community dynamics: inference at regional scales. *Ecology*, **82**: 1159–1169.
- Bregman, T.P., Sekercioglu, C.H. & Tobias, J.A. (2014) Global patterns and predictors of bird species responses to forest fragmentation: Implications for ecosystem function and conservation. *Biological Conservation*, **169**: 372–383.
- Brown, J.H. & Kodric-Brown, A. (1977) Turnover rates in insular biogeography: effect of immigration on extinction. *Ecology*, **58**: 445–449.
- Buckley, L.B. & Jetz, W. (2008) Linking global turnover of species and environments. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **105**: 17836–17841.
- Burnham, K.P. & Anderson, D.R. (2002) *Model Selection and Multi-model Inference: A Practical Information-theoretic Approach*. 2nd edn., Springer Verlag, New York, NY.
- Burns, K.C. (2014) Pitfalls in quantifying species turnover: the residency effect. *Frontiers of Biogeography*, **6**: 1–8.
- Burns, K.C. & Neufeld, C.J. (2009) Plant extinction dynamics in an insular metacommunity. *Oikos*, **118**: 191–198.
- Calabrese, J.M. & Fagan, W.F. (2004) A comparison-shopper's guide to connectivity metrics. *Frontiers in Ecology and the Environment*, **2**: 529–536.
- Calderón-Patrón, J.M., Moreno, C.E., Pineda-López, R., Sánchez-Rojas, G. & Zuria, I. (2013) Vertebrate dissimilarity due to turnover and richness differences in a highly beta-diverse region: the role of spatial grain size, dispersal ability and distance. *PLoS ONE*, **8**: e82905.
- Cardoso, P., Borges, P.A. & Veech, J.A. (2009) Testing the performance of beta diversity measures based on

- incidence data: the robustness to undersampling. *Diversity and Distributions*, **15**: 1081–1090.
- Cardoso, P., Rigal, F., Borges, P.A.V. & Carvalho, J.C. (2014a) A new frontier in biodiversity inventory: a proposal for estimators of phylogenetic and functional diversity. *Methods in Ecology and Evolution*, **5**: 452–461.
- Cardoso, P., Rigal, F., Carvalho, J.C., Fortelius, M., Borges, P.A.V., Podani, J. & Schmera, D. (2014b) Partitioning taxon, phylogenetic and functional beta diversity into replacement and richness difference components. *Journal of Biogeography*, **41**: 749–761.
- Carvalho, J.C. & Cardoso, P. (2014) Drivers of beta diversity in Macaronesian spiders in relation to dispersal ability. *Journal of Biogeography*, **41**: 1859–1870.
- Carvalho, J.C., Cardoso, P. & Gomes, P. (2012) Determining the relative roles of species replacement and species richness differences in generating beta-diversity patterns. *Global Ecology and Biogeography*, **21**: 760–771.
- Carvalho, J.C., Cardoso, P., Borges, P.A., Schmera, D. & Podani, J. (2013) Measuring fractions of beta diversity and their relationships to nestedness: a theoretical and empirical comparison of novel approaches. *Oikos*, **122**: 825–834.
- Chapman, J.I. & McEwan, R.W. (2013) Spatiotemporal dynamics of  $\alpha$ - and  $\beta$ -diversity across topographic gradients in the herbaceous layer of an old-growth deciduous forest. *Oikos*, **122**: 1679–1686.
- Chase, J.M. (2007) Drought mediates the importance of stochastic community assembly. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **104**: 17430–17434.
- Chase, J.M. (2010) Stochastic community assembly causes higher biodiversity in more productive environments. *Science*, **328**: 1388–1391.
- Chase, J.M., Kraft, N.J., Smith, K.G., Vellend, M. & Inouye, B.D. (2011) Using null models to disentangle variation in community dissimilarity from variation in  $\alpha$ -diversity. *Ecosphere*, **2**: 19–28.
- Chen, S., Ouyang, Z., Xu, W. & Xiao, Y. (2010) A review of beta diversity studies. *Biodiversity Science*, **18**: 323–335. (in Chinese with English abstract).
- Chi, X., Tang, Z. & Fang, J. (2014) Patterns of phylogenetic beta diversity in China's grasslands in relation to geographical and environmental distance. *Basic and Applied Ecology*, **15**: 416–425.
- Chiu, C.H., Jost, L. & Chao, A. (2013) Phylogenetic beta diversity, similarity, and differentiation measures based on Hill numbers. *Ecological Monographs*, **84**: 21–44.
- Church, R.L., Stoms, D.M. & Davis, F.W. (1996) Reserve selection as a maximal covering location problem. *Biological Conservation*, **76**: 105–112.
- Cody, M.L. (1970) Chilean bird distribution. *Ecology*, **51**: 455–464.
- Cody, M.L. (1975) Towards a theory of continental species diversities: bird distributions over Mediterranean



- habitat gradients. In: *Ecology and Evolution of Communities*, (ed. by M.L. Cody & J.M. Diamond), pp. 214–257, Harvard University Press, Cambridge, MA.
- Cody, M.L. (1986) Diversity, rarity and conservation in Mediterranean-climate regions. In: *Conservation Biology: The Science of Scarcity and Diversity*, (ed. by M.E. Soulé), pp. 122–152, Sinauer Associates, Sunderland, MA.
- Colwell, R.K. & Coddington, J.A. (1994) Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, **345**: 101–118.
- Condit, R., Pitman, N., Leigh, E.G., Chave, J., Terborgh, J., Foster, R.B., Núñez, P., Aguilar, S., Valencia, R., Villa, G., Muller-Landau, H.C., Losos, E. & Hubbell, S.P. (2002) Beta-diversity in tropical forest trees. *Science*, **295**: 666–669.
- Connor, E.F. & McCoy, E.D. (1979) The statistics and biology of the species-area relationship. *American Naturalist*, **113**: 791–833.
- Connor, E.F. & Simberloff, D. (1983) Interspecific competition and species co-occurrence patterns on islands: null models and the evaluation of evidence. *Oikos*, **41**: 455–465.
- Cook, R. & Quinn, J. (1995) The influence of colonization in nested species subsets. *Oecologia*, **102**: 413–424.
- Cornwell, W.K., Schwilk, D.W. & Ackerly, D.D. (2006) A trait-based test for habitat filtering: convex hull volume. *Ecology*, **87**: 1465–1471.
- Cox, C.B. (2001) The biogeographic regions reconsidered. *Journal of Biogeography*, **28**: 511–523.
- Coyle, J.R., Halliday, F.W., Lopez, B.E., Palmquist, K.A., Wilfahrt, P.A. & Hurlbert, A.H. (2014) Using trait and phylogenetic diversity to evaluate the generality of the stress-dominance hypothesis in eastern North American tree communities. *Ecography*, **37**: 814–826.
- Crooks, K.R. & Sanjayan, M. (2006a) *Connectivity Conservation*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Crooks, K.R. & Sanjayan, M. (2006b) Connectivity conservation: maintaining connections for nature. In: *Connectivity Conservation*, (ed. by K.R. Crooks & M. Sanjayan), pp. 1–19, Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Csuti, B., Polasky, S., Williams, P.H., Pressey, R.L., Camm, J.D., Kershaw, M., Kiester, A.R., Downs, B., Hamilton, R., Huso, M. & Sahr, K. (1997) A comparison of reserve selection algorithms using data on terrestrial vertebrates in Oregon. *Biological Conservation*, **80**: 83–97.
- Cutler, A. (1991) Nested faunas and extinction in fragmented habitats. *Conservation Biology*, **5**: 496–504.
- Dapporto, L., Fattorini, S., Vodă, R., Dincă, V. & Vila, R. (2014) Biogeography of western Mediterranean butterflies: combining turnover and nestedness components of faunal dissimilarity. *Journal of Biogeography*, **41**: 1639–1650.

- Darlington, P.J. (1957) *Zoogeography: The Geographical Distribution of Animals*. John Wiley & Sons, New York, NY.
- Devictor, V., Mouillot, D., Meynard, C., Jiguet, F., Thuiller, W. & Mouquet, N. (2010) Spatial mismatch and congruence between taxonomic, phylogenetic and functional diversity: the need for integrative conservation strategies in a changing world. *Ecology Letters*, **13**: 1030–1040.
- Diamond, J.M. (1969) Avifaunal equilibria and species turnover rates on the Channel Islands of California. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **64**: 57–63.
- Diamond, J.M. (1975) The island dilemma: lessons of modern biogeographic studies for the design of natural reserves. *Biological Conservation*, **7**: 129–146.
- Diamond, J.M. (1987) How do flightless mammals colonize oceanic islands? *Nature*, **327**: 374.
- Diamond, J.M. (2001) Dammed experiments! *Science*, **294**: 1847–1848.
- Diamond, J.M. & Marshall, A.G. (1977) Distributional ecology of New Hebridean birds: a species kaleidoscope. *Journal of Animal Ecology*, **46**: 703–727.
- Diamond, J.M. & May, R.M. (1977) Species turnover rates on islands: dependence on census interval. *Science*, **197**: 266–270.
- Ding, Z. (2012) *Bird Community Structure and Functional Diversity Pattern on Subtropical Land-bridge Islands*. Ph.D. thesis, Zhejiang University, Hangzhou. (in Chinese with English abstract).
- Ding, L., Lu, J., Zhao, Y. & Liu, B. (2006) Edge effects of landscape fragmentation on the shrub-layer vegetation in the One-Thousand Island Lake. *Journal of Zhejiang University (Agriculture and Life Sciences)*, **32**: 563–568. (in Chinese with English abstract).
- Ding, P., Fang, Z. & Chen, S. (2012) *Birds of the Thousand Island Lake*. Higher Education Press, Beijing. (in Chinese).
- Ding, Z., Feeley, K.J., Wang, Y., Pakeman, R.J. & Ding, P. (2013) Patterns of bird functional diversity on land-bridge island fragments. *Journal of Animal Ecology*, **82**: 781–790.
- Diserud, O.H. & Ødegaard, F. (2007) A multiple-site similarity measure. *Biology Letters*, **3**: 20–22.
- Dobrovolski, R., Melo, A.S., Cassemiro, F.A.S. & Diniz-Filho, J.A.F. (2012) Climatic history and dispersal ability explain the relative importance of turnover and nestedness components of beta diversity. *Global Ecology and Biogeography*, **21**: 191–197.
- Dornelas, M., Magurran, A.E., Buckland, S.T., Chao, A., Chazdon, R.L., Colwell, R.K., Curtis, T., Gaston, K.J., Gotelli, N.J., Kosnik, M.A., McGill, B.J., McCune, J.L., Morlon, H., Mumby, P.J., Øvres, L., Stoeny, A. & Vellend, M. (2013) Quantifying temporal change in biodiversity: challenges and opportunities. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **280**: 20121931.

- Dornelas, M., Gotelli, N.J., McGill, B., Shimadzu, H., Moyes, F., Sievers, C. & Magurran, A.E. (2014) Assemblage time series reveal biodiversity change but not systematic loss. *Science*, **344**: 296–299.
- Duivenvoorden, J.F., Svenning, J.C. & Wright, S.J. (2002) Ecology: beta diversity in tropical forests. *Science*, **295**: 636–637.
- Ellis, E.C. & Ramankutty, N. (2008) Putting people in the map: anthropogenic biomes of the world. *Frontiers in Ecology and the Environment*, **6**: 439–447.
- Ensing, D.J. (2013) *Novel Approaches to Evaluating Compositional Heterogeneity: A Case Study Using Grazing Exclosures in Alpine Meadow Communities*. Master's thesis, University of British Columbia, Okanagan, BC.
- Ewers, R. & Didham, R. (2006) Confounding factors in the detection of species responses to habitat fragmentation. *Biological Reviews*, **81**: 117–142.
- Ewers, R.M., Didham, R.K., Fahrig, L., Ferraz, G., Hector, A., Holt, R.D., Kapos, V., Reynolds, G., Sinun, W., Snaddon, J.L. & Turner, E.C. (2011) A large-scale forest fragmentation experiment: the Stability of Altered Forest Ecosystems Project. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, **366**: 3292–3302.
- Fahrig, L. (2013) Rethinking patch size and isolation effects: the habitat amount hypothesis. *Journal of Biogeography*, **40**: 1649–1663.
- Fattorini, S. (2010) The influence of geographical and ecological factors on island beta diversity patterns. *Journal of Biogeography*, **37**: 1061–1070.
- Fattorini, S. (2011) Insect rarity, extinction and conservation in urban Rome (Italy): a 120-year-long study of tenebrionid beetles. *Insect Conservation and Diversity*, **4**: 307–315.
- Felinks, B., Pardini, R., Dixo, M., Follner, K., Metzger, J.P. & Henle, K. (2011) Effects of species turnover on reserve site selection in a fragmented landscape. *Biodiversity and Conservation*, **20**: 1057–1072.
- Ferraz, G., Russell, G.J., Stouffer, P.C., Bierregaard, R.O., Pimm, S.L. & Lovejoy, T.E. (2003) Rates of species loss from Amazonian forest fragments. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **100**: 14069–14073.
- Fischer, J. & Lindenmayer, D.B. (2002) Treating the nestedness temperature calculator as a “black box” can lead to false conclusions. *Oikos*, **99**: 193–199.
- Fischer, J. & Lindenmayer, D.B. (2007) Landscape modification and habitat fragmentation: a synthesis. *Global Ecology and Biogeography*, **16**: 265–280.
- Foufopoulos, J. & Mayer, G.C. (2007) Turnover of passerine birds on islands in the Aegean Sea (Greece). *Journal of Biogeography*, **34**: 1113–1123.

- Fukami, T., Bezemer, T.M., Mortimer, S.R. & van der Putten, W.H. (2005) Species divergence and trait convergence in experimental plant community assembly. *Ecology Letters*, **8**: 1283–1290.
- Gaston, K.J. & Blackburn, T.M. (2000) *Pattern and Process in Macroecology*. Blackwell Science, Oxford.
- Gaston, K.J., Davies, R.G., Orme, C.D.L., Olson, V.A., Thomas, G.H., Ding, T.S., Rasmussen, P.C., Lennon, J.J., Bennett, P.M. & Owens, I.P. (2007a) Spatial turnover in the global avifauna. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **274**: 1567–1574.
- Gaston, K.J., Evans, K.L. & Lennon, J.J. (2007b) The scaling of spatial turnover: pruning the thicket. In: *Scaling Biodiversity*, (ed. by D. Storch, P.A. Marquet & J.H. Brown), pp. 181–222, Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Gibson, L., Lynam, A.J., Bradshaw, C.J.A., He, F., Bickford, D.P., Woodruff, D.S., Bumrungsri, S. & Laurance, W.F. (2013) Near-complete extinction of native small mammal fauna 25 years after forest fragmentation. *Science*, **341**: 1508–1510.
- Gilbert, F.S. (1980) The equilibrium theory of island biogeography: fact or fiction? *Journal of Biogeography*, **7**: 209–235.
- González-Megías, A., Menéndez, R., Roy, D., Brereton, T. & Thomas, C.D. (2008) Changes in the composition of British butterfly assemblages over two decades. *Global Change Biology*, **14**: 1464–1474.
- Goslee, S.C. & Urban, D.L. (2007) The ecodist package for dissimilarity-based analysis of ecological data. *Journal of Statistical Software*, **22**: 1–19.
- Gotelli, N.J. (2000) Null model analysis of species co-occurrence patterns. *Ecology*, **81**: 2606–2621.
- Gotelli, N.J. (2001) Research frontiers in null model analysis. *Global Ecology and Biogeography*, **10**: 337–343.
- Gotelli, N.J. & Colwell, R.K. (2001) Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. *Ecology Letters*, **4**: 379–391.
- Gotelli, N.J. & Graves, G.R. (1996) *Null models in ecology*. Smithsonian Institution Press, Washington, DC.
- Gotelli, N.J. & McCabe, D.J. (2002) Species co-occurrence: a meta-analysis of J.M. Diamond's assembly rules model. *Ecology*, **83**: 2091–2096.
- Gotelli, N.J. & Rohde, K. (2002) Co-occurrence of ectoparasites of marine fishes: a null model analysis. *Ecology Letters*, **5**: 86–94.
- Graham, C.H. & Fine, P.V.A. (2008) Phylogenetic beta diversity: linking ecological and evolutionary processes across space and time. *Ecology Letters*, **11**: 1265–1277.
- Guadagnin, D.L., Peter, Â.S., Perello, L.F.C. & Maltchik, L. (2005) Spatial and temporal patterns of waterbird assemblages in fragmented wetlands of southern Brazil. *Waterbirds*, **28**: 261–272.
- Gutiérrez-Cánovas, C., Millán, A., Velasco, J., Vaughan, I.P. & Ormerod, S.J. (2013) Contrasting effects of natural

- and anthropogenic stressors on beta diversity in river organisms. *Global Ecology and Biogeography*, **22**: 796–805.
- Halley, J.M. & Iwasa, Y. (2011) Neutral theory as a predictor of avifaunal extinctions after habitat loss. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **108**: 2316–2321.
- Han, X. (1994) The island biogeography theory and biodiversity conservation. In: *Principles and Methodologies of Biodiversity Studies*, (ed. by Y. Qian & K. Ma), pp. 83–103, China Science and Technology Press, Beijing. (in Chinese).
- Hanski, I. & Ovaskainen, O. (2000) The metapopulation capacity of a fragmented landscape. *Nature*, **404**: 755–758.
- Hanski, I., Zurita, G.A., Bellocq, M.I. & Rybicki, J. (2013) Species-fragmented area relationship. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **110**: 12715–12720.
- Hardy, O.J. & Jost, L. (2008) Interpreting and estimating measures of community phylogenetic structuring. *Journal of Ecology*, **96**: 849–852.
- Harrison, S., Ross, S.J. & Lawton, J.H. (1992) Beta diversity on geographic gradients in Britain. *Journal of Animal Ecology*, **61**: 151–158.
- Harte, J. & Kinzig, A.P. (1997) On the implications of species-area relationships for endemism, spatial turnover, and food web patterns. *Oikos*, **80**: 417–427.
- He, F. & Legendre, P. (1996) On species-area relations. *American Naturalist*, **148**: 719–737.
- Heck, K.L., van Belle, G. & Simberloff, D. (1975) Explicit calculation of the rarefaction diversity measurement and the determination of sufficient sample size. *Ecology*, **56**: 1459–1461.
- Hinsley, S.A., Bellamy, P.E. & Newton, I. (1995) Bird species turnover and stochastic extinction in woodland fragments. *Ecography*, **18**: 41–50.
- Hortal, J., Diniz-Filho, J.A.F., Bini, L.M., Rodríguez, M.Á., Baselga, A., Nogués-Bravo, D., Rangel, T.F., Hawkins, B.A. & Lobo, J.M. (2011) Ice age climate, evolutionary constraints and diversity patterns of European dung beetles. *Ecology Letters*, **14**: 741–748.
- Hu, G. (2011) *Multi-scale Effects of Habitat Loss and Fragmentation on Plant Species Diversity: A Case Study in the Thousand Island Lake*. Ph.D. thesis, Zhejiang University, Hangzhou. (in Chinese with English abstract).
- Hu, G., Feeley, K., Wu, J., Xu, G. & Yu, M. (2011) Determinants of plant species richness and patterns of nestedness in fragmented landscapes: evidence from land-bridge islands. *Landscape Ecology*, **26**: 1405–1417.
- Huang, J. (2012) *Study on Soil Arthropods Diversity in the Fragmented Landscape of the Thousand Island Lake Region*. Master's thesis, China Jiliang University, Hangzhou. (in Chinese with English abstract).

- Hubbell, S.P. (2001) *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- Hunt, G.L. & Hunt, M.W. (1974) Trophic levels and turnover rates: the avifauna of Santa Barbara Island, California. *Condor*, **76**: 363–369.
- Husté, A. & Boulinier, T. (2007) Determinants of local extinction and turnover rates in urban bird communities. *Ecological Applications*, **17**: 168–180.
- Hylander, K., Nilsson, C., Jonsson, B.G. & Göthner, T. (2005) Differences in habitat quality explain nestedness in a land snail meta-community. *Oikos*, **108**: 351–361.
- Jaccard, P. (1912) The distribution of the flora in the alpine zone. *New Phytologist*, **11**: 37–50.
- James, F.C. & Rathbun, S. (1981) Rarefaction, relative abundance, and diversity of avian communities. *Auk*, **98**: 785–800.
- Jazen, D.H. (1967) Why mountain passes are higher in the tropics. *American Naturalist*, **101**: 233–249.
- Jenkins, C.N. & Joppa, L.N. (2009) Expansion of the global terrestrial protected area system. *Biological Conservation*, **142**: 2166–2174.
- Jenkins, C.N., Pimm, S.L. & Joppa, L.N. (2013) Global patterns of terrestrial vertebrate diversity and conservation. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **110**: E2602–E2610.
- Jetz, W. & Rahbek, C. (2002) Geographic range size and determinants of avian species richness. *Science*, **297**: 1548–1551.
- Jetz, W., Thomas, G., Joy, J., Hartmann, K. & Mooers, A. (2012) The global diversity of birds in space and time. *Nature*, **491**: 444–448.
- Jetz, W., Thomas, G.H., Joy, J.B., Redding, D.W., Hartmann, K. & Mooers, A.O. (2014) Global distribution and conservation of evolutionary distinctness in birds. *Current Biology*, **24**: 919–930.
- Johnson, D.L. (1980) Problems in the land vertebrate zoogeography of certain islands and the swimming powers of elephants. *Journal of Biogeography*, **7**: 383–398.
- Jones, H.L. & Diamond, J.M. (1976) Short-time-base studies of turnover in breeding bird populations on the California Channel Islands. *Condor*, **78**: 526–549.
- Jurasinski, G. (2012) simba: a collection of functions for similarity analysis of vegetation data. R package version 0.3-5. URL <http://cran.r-project.org/web/packages/simba/>.
- Jurasinski, G., Retzer, V. & Beierkuhnlein, C. (2009) Inventory, differentiation, and proportional diversity: a consistent terminology for quantifying species diversity. *Oecologia*, **159**: 15–26.
- Karanth, K.K., Nichols, J.D., Sauer, J.R., Hines, J.E. & Yackulic, C.B. (2014) Latitudinal gradients in North American avian species richness, turnover rates and extinction probabilities. *Ecography*, **37**: 626–636.



- Kattan, G.H., Alvarez-López, H. & Giraldo, M. (1994) Forest fragmentation and bird extinctions: San Antonio eighty years later. *Conservation Biology*, **8**: 138–146.
- Kattan, G.H., Franco, P., Saavedra-Rodríguez, C.A., Valderrama, C., Rojas, V., Osorio, D. & Martinez, J. (2006) Spatial components of bird diversity in the Andes of Colombia: implications for designing a regional reserve system. *Conservation Biology*, **20**: 1203–1211.
- Koleff, P. & Gaston, K.J. (2001) Latitudinal gradients in diversity: real patterns and random models. *Ecography*, **24**: 341–351.
- Koleff, P., Gaston, K.J. & Lennon, J.J. (2003a) Measuring beta diversity for presence–absence data. *Journal of Animal Ecology*, **72**: 367–382.
- Koleff, P., Lennon, J.J. & Gaston, K.J. (2003b) Are there latitudinal gradients in species turnover? *Global Ecology and Biogeography*, **12**: 483–498.
- Korfanta, N.M., Newmark, W.D. & Kauffman, M.J. (2012) Long-term demographic consequences of habitat fragmentation to a tropical understory bird community. *Ecology*, **93**: 2548–2559.
- Kraft, N.J.B., Valencia, R. & Ackerly, D.D. (2008) Functional traits and niche-based tree community assembly in an Amazonian forest. *Science*, **322**: 580–582.
- Krauss, J., Steffan-Dewenter, I. & Tschamtker, T. (2003) Local species immigration, extinction, and turnover of butterflies in relation to habitat area and habitat isolation. *Oecologia*, **137**: 591–602.
- Kreft, H. & Jetz, W. (2007) Global patterns and determinants of vascular plant diversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **104**: 5925–5930.
- Kreft, H. & Jetz, W. (2010) A framework for delineating biogeographical regions based on species distributions. *Journal of Biogeography*, **37**: 2029–2053.
- Kubota, Y., Hirao, T., Fujii, S.j., Shiono, T. & Kusumoto, B. (2014) Beta diversity of woody plants in the Japanese archipelago: the roles of geohistorical and ecological processes. *Journal of Biogeography*, **41**: 1267–1276.
- Lack, D. (1969) The numbers of bird species on islands. *Bird Study*, **16**: 193–209.
- Laliberté, E. & Legendre, P. (2010) A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology*, **91**: 299–305.
- Lambeck, R.J. (1997) Focal species: a multi-species umbrella for nature conservation. *Conservation Biology*, **11**: 849–856.
- Laurance, W. (2008) Theory meets reality: how habitat fragmentation research has transcended island biogeographic theory. *Biological Conservation*, **141**: 1731–1744.
- Laurance, W.F. & Yensen, E. (1991) Predicting the impacts of edge effects in fragmented habitats. *Biological Conservation*, **55**: 77–92.

- Legendre, P. (2014) Interpreting the replacement and richness difference components of beta diversity. *Global Ecology and Biogeography*, **23**: 1324–1334.
- Legendre, P. & De Cáceres, M. (2013) Beta diversity as the variance of community data: dissimilarity coefficients and partitioning. *Ecology Letters*, **16**: 951–963.
- Legendre, P. & Gauthier, O. (2014) Statistical methods for temporal and space–time analysis of community composition data. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **281**: 20132728.
- Legendre, P. & Legendre, L.F. (1998) *Numerical Ecology*. 2nd edn., Elsevier, Amsterdam.
- Legendre, P., Borcard, D. & Peres-Neto, P.R. (2005) Analyzing beta diversity: partitioning the spatial variation of community composition data. *Ecological Monographs*, **75**: 435–450.
- Legendre, P., Mi, X., Ren, H., Ma, K., Yu, M., Sun, I.F. & He, F. (2009) Partitioning beta diversity in a subtropical broad-leaved forest of China. *Ecology*, **90**: 663–674.
- Lennon, J.J., Koleff, P., Greenwood, J.J.D. & Gaston, K.J. (2001) The geographical structure of British bird distributions: diversity, spatial turnover and scale. *Journal of Animal Ecology*, **70**: 966–979.
- Lens, L., Van Dongen, S., Norris, K., Githiru, M. & Matthysen, E. (2002) Avian persistence in fragmented rain-forest. *Science*, **298**: 1236–1238.
- Leprieur, F. & Oikonomou, A. (2014) The need for richness-independent measures of turnover when delineating biogeographical regions. *Journal of Biogeography*, **41**: 417–420.
- Leprieur, F., Tedesco, P.A., Hugueny, B., Beauchard, O., Dürr, H.H., Brosse, S. & Oberdorff, T. (2011) Partitioning global patterns of freshwater fish beta diversity reveals contrasting signatures of past climate changes. *Ecology Letters*, **14**: 325–334.
- Li, Y. & Wilcove, D.S. (2005) Threats to vertebrate species in China and the United States. *BioScience*, **55**: 147–153.
- Li, B., Jiang, P. & Ding, P. (2007) First breeding observations and a new locality record of white-eared night-heron *Gorsachius magnificus* in southeast China. *Waterbirds*, **30**: 301–304.
- Lichstein, J.W. (2007) Multiple regression on distance matrices: a multivariate spatial analysis tool. *Plant Ecology*, **188**: 117–131.
- Lindenmayer, D.B., Franklin, J.F. & Fischer, J. (2006) General management principles and a checklist of strategies to guide forest biodiversity conservation. *Biological Conservation*, **131**: 433–445.
- Liu, X. (2010) *Macroeconomics*. Tsinghua University Press, Beijing. (in Chinese).
- Liu, J., Bao, Y., Zhang, X., Lin, J., Ye, B. & Wang, Y. (2012) Population genetics of *Niviventer confucianus* and its relationships with habitat area in Thousand Island Lake region. *Acta Oecologica Sinica*, **32**: 758–766. (in Chinese with English abstract).

- Liu, J., Bao, Y., Wang, Y., Sun, B. & Ye, B. (2013) Effects of islanding on the genetics of *Niviventer confucianus* (Mamalia: Rodentia: Muridae) populations in the Thousand Island Lake region. *Journal of Natural History*, **47**: 2583–2598.
- Lomolino, M.V. (1990) The target area hypothesis: the influence of island area on immigration rates of non-volant mammals. *Oikos*, **57**: 297–300.
- Lomolino, M.V. (1996) Investigating causality of nestedness of insular communities: selective immigrations or extinctions? *Journal of Biogeography*, **23**: 699–703.
- Lomolino, M.V., Riddle, B.R. & Brown, J.H. (2006) *Biogeography*. 3rd edn., Sinauer Associates, Sunderland, MA.
- Losos, J.B. (1996) Phylogenetic perspectives on community ecology. *Ecology*, **77**: 1344–1354.
- Losos, J.B. (2008) Phylogenetic niche conservatism, phylogenetic signal and the relationship between phylogenetic relatedness and ecological similarity among species. *Ecology Letters*, **11**: 995–1007.
- Losos, J.B. & Glor, R.E. (2003) Phylogenetic comparative methods and the geography of speciation. *Trends in Ecology and Evolution*, **18**: 220–227.
- Losos, J.B. & Ricklefs, R.E. (2010) *The Theory of Island Biogeography Revisited*. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- Lu, J., Jiang, L., Yu, L. & Sun, Q. (2011) Local factors determine plant community structure on closely neighbored islands. *PLoS ONE*, **6**: e19762.
- Luo, Y., Liu, J., Huang, J. & Bao, H. (2013) Effects of habitat fragmentation on the genetic diversity of *Pachycondyla luteipes* on islands in the Thousand Island Lake, East China. *Acta Oecologica Sinica*, **33**: 6041–6048. (in Chinese with English abstract).
- Mac Nally, R., Horrocks, G. & Bennett, A.F. (2002) Nestedness in fragmented landscapes: birds of the box-ironbark forests of south-eastern Australia. *Ecography*, **25**: 651–660.
- MacArthur, R.H. (1965) Patterns of species diversity. *Biological Reviews*, **40**: 510–533.
- MacArthur, R.H. & Wilson, E.O. (1963) An equilibrium theory of insular zoogeography. *Evolution*, **17**: 373–387.
- MacArthur, R.H. & Wilson, E.O. (1967) *The Theory of Island Biogeography*. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- Magurran, A.E. & Henderson, P.A. (2010) Temporal turnover and the maintenance of diversity in ecological assemblages. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, **365**: 3611–3620.
- Magurran, A.E., Baillie, S.R., Buckland, S.T., Dick, J.M., Elston, D.A., Scott, E.M., Smith, R.I., Somerfield, P.J. & Watt, A.D. (2010) Long-term datasets in biodiversity research and monitoring: assessing change in ecological communities through time. *Trends in Ecology and Evolution*, **25**: 574–582.

- Manly, B.F. (2006) *Randomization, Bootstrap and Monte Carlo Methods in Biology*. Chapman and Hall/CRC Press, London.
- Manne, L.L., Pimm, S.L., Diamond, J.M. & Reed, T.M. (1998) The form of the curves: a direct evaluation of MacArthur & Wilson's classic theory. *Journal of Animal Ecology*, **67**: 784–794.
- Margules, C.R. & Pressey, R.L. (2000) Systematic conservation planning. *Nature*, **405**: 243–253.
- Marini, L., Öckinger, E., Bergman, K.O., Jauker, B., Krauss, J., Kuussaari, M., Pöyry, J., Smith, H.G., Steffan-Dewenter, I. & Bommarco, R. (2014) Contrasting effects of habitat area and connectivity on evenness of pollinator communities. *Ecography*, **37**: 544–551.
- Mayer, G.C. & Chipley, R.M. (1992) Turnover in the avifauna of Guana Island, British Virgin Islands. *Journal of Animal Ecology*, **61**: 561–566.
- Mayr, E. (1942) *Systematics and the Origin of Species, from the Viewpoint of a Zoologist*. Harvard University Press, Cambridge, MA.
- Mayr, E. (1944) Wallace's Line in the light of recent zoogeographic studies. *Quarterly Review of Biology*, **19**: 1–14.
- McGill, B.J., Enquist, B.J., Weiher, E. & Westoby, M. (2006) Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology and Evolution*, **21**: 178 – 185.
- McKnight, M.W., White, P.S., McDonald, R.I., Lamoreux, J.F., Sechrest, W., Ridgely, R.S. & Stuart, S.N. (2007) Putting beta-diversity on the map: broad-scale congruence and coincidence in the extremes. *PLoS Biology*, **5**: e272.
- Melo, A.S., Rangel, T.F.L.V.B. & Diniz-Filho, J.A.F. (2009) Environmental drivers of beta-diversity patterns in New-World birds and mammals. *Ecography*, **32**: 226–236.
- Meynard, C.N., Devictor, V., Mouillot, D., Thuiller, W., Jiguet, F. & Mouquet, N. (2011) Beyond taxonomic diversity patterns: how do  $\alpha$ ,  $\beta$  and  $\gamma$  components of bird functional and phylogenetic diversity respond to environmental gradients across France? *Global Ecology and Biogeography*, **20**: 893–903.
- Miklós, I. & Podani, J. (2004) Randomization of presence-absence matrices: comments and new algorithms. *Ecology*, **85**: 86–92.
- Miyazono, S. & Taylor, C.M. (2013) Effects of habitat size and isolation on species immigration-extinction dynamics and community nestedness in a desert river system. *Freshwater Biology*, **58**: 1303–1312.
- Moilanen, A. & Hanski, I. (2006) Connectivity and metapopulation dynamics in highly fragmented landscapes. In: *Connectivity Conservation*, (ed. by K.R. Crooks & M. Sanjayan), pp. 44–71, Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Moilanen, A. & Nieminen, M. (2002) Simple connectivity measures in spatial ecology. *Ecology*, **83**: 1131–1145.

- Morlon, H., Chuyong, G., Condit, R., Hubbell, S., Kenfack, D., Thomas, D., Valencia, R. & Green, J.L. (2008) A general framework for the distance-decay of similarity in ecological communities. *Ecology Letters*, **11**: 904–917.
- Morrison, L.W. (1998) The spatiotemporal dynamics of insular ant metapopulations. *Ecology*, **79**: 1135–1146.
- Morrison, L.W. (2002a) Determinants of plant species richness on small Bahamian islands. *Journal of Biogeography*, **29**: 931–941.
- Morrison, L.W. (2002b) Island biogeography and metapopulation dynamics of Bahamian ants. *Journal of Biogeography*, **29**: 387–394.
- Morrison, L.W. (2010a) Disequilibrium island turnover dynamics: a 17-year record of Bahamian ants. *Journal of Biogeography*, **37**: 2148–2157.
- Morrison, L.W. (2010b) Long-term non-equilibrium dynamics of insular floras: a 17-year record. *Global Ecology and Biogeography*, **19**: 663–672.
- Mouillot, D., De Bortoli, J., Leprieur, F., Parravicini, V., Kulbicki, M. & Bellwood, D.R. (2013) The challenge of delineating biogeographical regions: nestedness matters for Indo-Pacific coral reef fishes. *Journal of Biogeography*, **40**: 2228–2237.
- Myers, N., Mittermeier, R.A., Mittermeier, C.G., Da Fonseca, G.A. & Kent, J. (2000) Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, **403**: 853–858.
- Myers, J.A., Chase, J.M., Jiménez, I., Jørgensen, P.M., 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.
- Nekola, J.C. & White, P.S. (1999) The distance decay of similarity in biogeography and ecology. *Journal of Biogeography*, **26**: 867–878.
- Newbold, T., Scharlemann, J.P., Butchart, S.H., Şekercioğlu, Ç.H., Joppa, L., Alkamade, R. & Purves, D.W. (2014) Functional traits, land-use change and the structure of present and future bird communities in tropical forests. *Global Ecology and Biogeography*, **23**: 1073–1084.
- Nilsson, I.N. & Nilsson, S.G. (1982) Turnover of vascular plant species on small islands in Lake Möckeln, South Sweden 1976–1980. *Oecologia*, **53**: 128–133.
- Noss, R.F. (1991) Landscape connectivity: different functions at different scales. In: *Landscape Linkages and Biodiversity*, (ed. by W.E. Hudson), pp. 27–39, Island Press, Washington, DC.
- Novacek, M.J. & Cleland, E.E. (2001) The current biodiversity extinction event: scenarios for mitigation and recovery. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **98**: 5466–5470.

- Ohmann, J.L. & Spies, T.A. (1998) Regional gradient analysis and spatial pattern of woody plant communities of Oregon forests. *Ecological Monographs*, **68**: 151–182.
- Økland, R.H. (1986) Rescaling of ecological gradients. I. Calculation of ecological distance between vegetation stands by means of their floristic composition. *Nordic Journal of Botany*, **6**: 651–660.
- Oksanen, J., Blanchet, F.G., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P.R., O'Hara, R.B., Simpson, G.L., Solymos, P., Stevens, M.H.H. & Wagner, H. (2014) vegan: community ecology package. URL <http://CRAN.R-project.org/package=vegan>.
- Olson, D.M., Dinerstein, E., Wikramanayake, E.D., Burgess, N.D., Powell, G.V., Underwood, E.C., D'Amico, J.A., Itoua, I., Strand, H.E., Morrison, J.C., Loucks, C.J., Allnutt, T.F., Ricketts, T.H., Kura, Y., Lamoreux, J.F., Wettengel, W.W., Hedao, P. & Kassem, K.R. (2001) Terrestrial ecoregions of the world: a new map of life on Earth. *BioScience*, **51**: 933–938.
- Orme, C.D.L., Davies, R.G., Olson, V.A., Thomas, G.H., Ding, T.S., Rasmussen, P.C., Ridgely, R.S., Stattersfield, A.J., Bennett, P.M., Owens, I.P.F., Blackburn, T.M. & Gaston, K.J. (2006) Global patterns of geographic range size in birds. *PLoS Biology*, **4**: e208.
- Palmer, S.C.F., Coulon, A. & Travis, J.M.J. (2014) Inter-individual variability in dispersal behaviours impacts connectivity estimates. *Oikos*, **123**: 923–932.
- Panitsa, M., Tzanoudakis, D. & Sfenthourakis, S. (2008) Turnover of plants on small islets of the eastern Aegean Sea within two decades. *Journal of Biogeography*, **35**: 1049–1061.
- Patterson, B.D. (1987) The principle of nested subsets and its implications for biological conservation. *Conservation Biology*, **1**: 323–334.
- Petchey, O.L. & Gaston, K.J. (2002) Functional diversity (FD), species richness and community composition. *Ecology Letters*, **5**: 402–411.
- Petchey, O.L. & Gaston, K.J. (2006) Functional diversity: back to basics and looking forward. *Ecology Letters*, **9**: 741–758.
- Pianka, E.R. (1966) Latitudinal gradients in species diversity: a review of concepts. *American Naturalist*, **100**: 33–46.
- Pimm, S.L. & Brooks, T. (2013) Conservation: forest fragments, facts, and fallacies. *Current Biology*, **23**: R1098–R1101.
- Pimm, S.L. & Gittleman, J.L. (1992) Biological diversity: where is it? *Science*, **255**: 940.
- Pimm, S.L., Jones, H.L. & Diamond, J. (1988) On the risk of extinction. *American Naturalist*, **132**: 757–785.
- Pimm, S.L., Diamond, J., Reed, T.M., Russell, G.J. & Verner, J. (1993) Times to extinction for small populations of large birds. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **90**: 10871–



- 10875.
- Pimm, S.L., Jenkins, C.N., Abell, R., Brooks, T.M., Gittleman, J.L., Joppa, L.N., Raven, P.H., Roberts, C.M. & Sexton, J.O. (2014) The biodiversity of species and their rates of extinction, distribution, and protection. *Science*, **344**: 987–997.
- Podani, J. & Schmera, D. (2011) A new conceptual and methodological framework for exploring and explaining pattern in presence–absence data. *Oikos*, **120**: 1625–1638.
- Pompa, S., Ehrlich, P.R. & Ceballos, G. (2011) Global distribution and conservation of marine mammals. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **108**: 13600–13605.
- Pressey, R.L., Humphries, C.J., Margules, C.R., Vane-Wright, R.I. & Williams, P.H. (1993) Beyond opportunism: key principles for systematic reserve selection. *Trends in Ecology and Evolution*, **8**: 124–128.
- Primack, R.B. (1993) *Essentials of Conservation Biology*. Sinauer Associates Sunderland, Massachusetts.
- Qian, H. (2009a) Beta diversity in relation to dispersal ability for vascular plants in North America. *Global Ecology and Biogeography*, **18**: 327–332.
- Qian, H. (2009b) Global comparisons of beta diversity among mammals, birds, reptiles, and amphibians across spatial scales and taxonomic ranks. *Journal of Systematics and Evolution*, **47**: 509–514.
- Qian, H. & Ricklefs, R.E. (2000) Large-scale processes and the Asian bias in species diversity of temperate plants. *Nature*, **407**: 180–182.
- Qian, H. & Ricklefs, R.E. (2007) A latitudinal gradient in large-scale beta diversity for vascular plants in North America. *Ecology Letters*, **10**: 737–744.
- Qian, H. & Ricklefs, R.E. (2012) Disentangling the effects of geographic distance and environmental dissimilarity on global patterns of species turnover. *Global Ecology and Biogeography*, **21**: 341–351.
- Qian, H. & Shimono, A. (2012) Effects of geographic distance and climatic dissimilarity on species turnover in alpine meadow communities across a broad spatial extent on the Tibetan Plateau. *Plant Ecology*, **213**: 1357–1364.
- Qian, H., Ricklefs, R.E. & White, P.S. (2005) Beta diversity of angiosperms in temperate floras of eastern Asia and eastern North America. *Ecology Letters*, **8**: 15–22.
- Qian, H., Badgley, C. & Fox, D.L. (2009) The latitudinal gradient of beta diversity in relation to climate and topography for mammals in North America. *Global Ecology and Biogeography*, **18**: 112–122.
- Qian, H., Chen, S., Mao, L. & Ouyang, Z. (2013) Drivers of  $\beta$ -diversity along latitudinal gradients revisited. *Global Ecology and Biogeography*, **22**: 659–670.
- R Development Core Team, . (2014) R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria, URL <http://www.r-project.org>.

- Ranius, T., Johansson, V. & Fahrig, L. (2010) A comparison of patch connectivity measures using data on invertebrates in hollow oaks. *Ecography*, **33**: 971–978.
- Rapoport, E.H. (1982) *Areography: Geographical Strategies of Species*. Pergamon Press, Oxford.
- Rayfield, B., Fortin, M.J. & Fall, A. (2011) Connectivity for conservation: a framework to classify network measures. *Ecology*, **92**: 847–858.
- Reed, T.M. (1980) Turnover frequency in island birds. *Journal of Biogeography*, **7**: 329–335.
- Reid, W.V. (1998) Biodiversity hotspots. *Trends in Ecology and Evolution*, **13**: 275–280.
- Ricketts, T.H., Dinerstein, E., Boucher, T., Brooks, T.M., Butchart, S.H., Hoffmann, M., Lamoreux, J.F., Morrison, J., Parr, M., Pilgrim, J.D., Rodrigues, A.S.L., Sechrest, W., Wallace, G.E., Berlin, K., Bielby, J., Burgess, N.D., Church, D.R., Cox, N., Knox, D., Loucks, C., Luck, G.W., Master, L.L., Moore, R., Naidoo, R., Ridgely, R.S., Schatz, G.E., Shire, G., Strand, H., Wettengel, W. & Wikramanayake, E. (2005) Pinpointing and preventing imminent extinctions. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **102**: 18497–18501.
- Ricotta, C. (2010) On beta diversity decomposition: trouble shared is not trouble halved. *Ecology*, **91**: 1981–1983.
- Ricotta, C., Carranza, M.L. & Avena, G. (2002) Computing  $\beta$ -diversity from species-area curves. *Basic and Applied Ecology*, **3**: 15–18.
- Rijsdijk, K.F., Hengl, T., Norder, S.J., Otto, R., Emerson, B.C., Ávila, S.P., López, H., van Loon, E.E., Tjörve, E. & Fernández-Palacios, J.M. (2014) Quantifying surface-area changes of volcanic islands driven by Pleistocene sea-level cycles: biogeographical implications for the Macaronesian archipelagos. *Journal of Biogeography*, **41**: 1242–1254.
- Rohde, K. (1992) Latitudinal gradients in species diversity: the search for the primary cause. *Oikos*, **65**: 514–527.
- Rosenzweig, M.L. (1995) *Species Diversity in Space and Time*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Rosenzweig, M.L. & Clark, C.W. (1994) Island extinction rates from regular censuses. *Conservation Biology*, **8**: 491–494.
- Rueda, M., Rodríguez, M.Á. & Hawkins, B.A. (2013) Identifying global zoogeographical regions: lessons from Wallace. *Journal of Biogeography*, **40**: 2215–2225.
- Ruggiero, A., Lawton, J.H. & Blackburn, T.M. (1998) The geographic ranges of mammalian species in South America: spatial patterns in environmental resistance and anisotropy. *Journal of Biogeography*, **25**: 1093–1103.
- Russell, G.J., Diamond, J.M., Pimm, S.L. & Reed, T.M. (1995) A century of turnover: community dynamics at three timescales. *Journal of Animal Ecology*, **64**: 628–641.
- Russell, G.J., Diamond, J.M., Reed, T.M. & Pimm, S.L. (2006) Breeding birds on small islands: island biogeog-

- raphy or optimal foraging? *Journal of Animal Ecology*, **75**: 324–339.
- Rybicki, J. & Hanski, I. (2013) Species-area relationships and extinctions caused by habitat loss and fragmentation. *Ecology Letters*, **16**: 27–38.
- Sanderson, J.G. (2004) Null model analysis of communities on gradients. *Journal of Biogeography*, **31**: 879–883.
- Sandom, C., Faurby, S., Sandel, B. & Svenning, J.C. (2014) Global late Quaternary megafauna extinctions linked to humans, not climate change. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **281**: 20133254.
- Scheiner, S.M. (2003) Six types of species-area curves. *Global Ecology and Biogeography*, **12**: 441–447.
- Schmera, D. & Podani, J. (2011) Comments on separating components of beta diversity. *Community Ecology*, **12**: 153–160.
- Schoener, T.W. (1983) Rate of species turnover decreases from lower to higher organisms: a review of the data. *Oikos*, **41**: 372–377.
- Schoener, T.W. (2010) The MacArthur-Wilson Equilibrium Model: a chronicle of what it said and how it was tested. In: *The Theory of Island Biogeography Revisited*, (ed. by J.B. Losos & R.E. Ricklefs), pp. 52–87, Princeton University Press, Princeton, NJ.
- Schoereder, J.H., Galbiati, C., Ribas, C.R., Sobrinho, T.G., Sperber, C.F., DeSouza, O. & Lopes-Andrade, C. (2004a) Should we use proportional sampling for species–area studies? *Journal of Biogeography*, **31**: 1219–1226.
- Schoereder, J.H., Sobrinho, T.G., Ribas, C.R. & Campos, R.B.F. (2004b) Colonization and extinction of ant communities in a fragmented landscape. *Austral Ecology*, **29**: 391–398.
- Sclater, P.L. (1858) On the general geographical distribution of the members of the class Aves. *Journal of the Proceedings of the Linnean Society of London: Zoology*, **2**: 130–136.
- Sfenthourakis, S., Tzanatos, E. & Giokas, S. (2006) Species co-occurrence: the case of congeneric species and a causal approach to patterns of species association. *Global Ecology and Biogeography*, **15**: 39–49.
- Shen, G., Yu, M., Hu, X., Mi, X., Ren, H., Sun, I.F. & Ma, K. (2009) Species-area relationships explained by the joint effects of dispersal limitation and habitat heterogeneity. *Ecology*, **90**: 3033–3041.
- Shmida, A. & Wilson, M.V. (1985) Biological determinants of species diversity. *Journal of Biogeography*, **12**: 1–20.
- Si, X., Pimm, S.L., Russell, G.J. & Ding, P. (2014) Turnover of breeding bird communities on islands in an inundated lake. *Journal of Biogeography*, **41**: 2283–2292.
- Siefert, A., Ravenscroft, C., Weiser, M.D. & Swenson, N.G. (2013) Functional beta-diversity patterns reveal deterministic community assembly processes in eastern North American trees. *Global Ecology and Biogeography*, **22**: 682–691.

- Simberloff, D.S. (1988) The contribution of population and community biology to conservation science. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **19**: 473–511.
- Simberloff, D.S. & Abele, L.G. (1976) Island biogeography theory and conservation practice. *Science*, **191**: 285–286.
- Simpson, G.G. (1943) Mammals and the nature of continents. *American Journal of Science*, **241**: 1–31.
- Sodhi, N.S., Wilcove, D.S., Lee, T.M., Şekercioglu, Ç.H., Subaraj, R., Bernard, H., Yong, D.L., Lim, S.L., Prawiradilaga, D.M. & Brook, B.W. (2010) Deforestation and avian extinction on tropical landbridge islands. *Conservation Biology*, **24**: 1290–1298.
- Soininen, J. (2010) Species turnover along abiotic and biotic gradients: patterns in space equal patterns in time? *BioScience*, **60**: 433–439.
- Soininen, J., Lennon, J.J. & Hillebrand, H. (2007) A multivariate analysis of beta diversity across organisms and environments. *Ecology*, **88**: 2830–2838.
- Sokol, E.R., Benfield, E.F., Belden, L.K. & Valett, H.M. (2011) The assembly of ecological communities inferred from taxonomic and functional composition. *American Naturalist*, **177**: 630–644.
- Sørensen, T. (1948) A method of establishing groups of equal amplitude in plant sociology based on similarity of species and its application to analyses of the vegetation on Danish commons. *Biological Skrifter*, **5**: 1–34.
- Spellerberg, I.F. & Sawyer, J.W.D. (1999) *An Introduction to Applied Biogeography*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Spengler, A., Hartmann, P., Buchori, D. & Schulze, C.H. (2011) How island size and isolation affect bee and wasp ensembles on small tropical islands: a case study from Kepulauan Seribu, Indonesia. *Journal of Biogeography*, **38**: 247–258.
- Stegen, J.C. & Hurlbert, A.H. (2011) Inferring ecological processes from taxonomic, phylogenetic and functional trait  $\beta$ -diversity. *PLoS ONE*, **6**: e20906.
- Stegen, J.C., Freestone, A.L., Crist, T.O., Anderson, M.J., Chase, J.M., Comita, L.S., Cornell, H.V., Davies, K.F., Harrison, S.P. & Hurlbert, A.H. (2013) Stochastic and deterministic drivers of spatial and temporal turnover in breeding bird communities. *Global Ecology and Biogeography*, **22**: 202–212.
- Steinitz, O., Heller, J., Tsoar, A., Rotem, D. & Kadmon, R. (2006) Environment, dispersal and patterns of species similarity. *Journal of Biogeography*, **33**: 1044–1054.
- Stevens, G.C. (1989) The latitudinal gradient in geographical range: how so many species coexist in the tropics. *American Naturalist*, **133**: 240–256.
- Stevens, R.D. & Tello, J.S. (2014) On the measurement of dimensionality of biodiversity. *Global Ecology and Biogeography*, **23**: 1115–1125.

- Stevens, R.D. & Willig, M.R. (2002) Geographical ecology at the community level: perspectives on the diversity of New World bats. *Ecology*, **83**: 545–560.
- Storch, D., Šizling, A.L. & Gaston, K.J. (2003) Geometry of the species-area relationship in central European birds: testing the mechanism. *Journal of Animal Ecology*, **72**: 509–519.
- Su, X., Yuan, J., Hu, G., Xu, G. & Yu, M. (2014) Edge effect of the plant community structure on land-bridge islands in the Thousand Island Lake. *Chinese Journal of Applied Ecology*, **25**: 77–84. (in Chinese with English abstract).
- Sun, Q., Lu, J., Wu, J. & Zhang, F. (2008) Effects of island area on plant species distribution and conservation implications in the Thousand Island Lake region. *Biodiversity Science*, **16**: 1–7. (in Chinese with English abstract).
- Sun, B., Bao, Y., Zhang, L., Zhao, Q. & Hu, Z. (2009) Preliminary study on relative fatness of *Niviventer confucianus* on island of Qiandao Lake region. *Zoological Research*, **30**: 545–552. (in Chinese with English abstract).
- Sun, J., Wang, S., Wang, Y., Shao, D. & Ding, P. (2011) Effects of habitat fragmentation on avian nest predation risk in Thousand Island Lake, Zhejiang Province. *Biodiversity Science*, **19**: 528–534. (in Chinese with English abstract).
- Suurkuukka, H., Meissner, K.K. & Muotka, T. (2012) Species turnover in lake littorals: spatial and temporal variation of benthic macroinvertebrate diversity and community composition. *Diversity and Distributions*, **18**: 931–941.
- Svenning, J.C., Fløjgaard, C. & Baselga, A. (2011) Climate, history and neutrality as drivers of mammal beta diversity in Europe: insights from multiscale deconstruction. *Journal of Animal Ecology*, **80**: 393–402.
- Swenson, N.G. (2011) Phylogenetic beta diversity metrics, trait evolution and inferring the functional beta diversity of communities. *PLoS ONE*, **6**: e21264.
- Swenson, N.G. (2014) *Functional and Phylogenetic Ecology in R*. Springer, New York, NY.
- Swenson, N.G., Anglada-Cordero, P. & Barone, J.A. (2011) Deterministic tropical tree community turnover: evidence from patterns of functional beta diversity along an elevational gradient. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **278**: 877–884.
- Swenson, N.G., Erickson, D.L., Mi, X., Bourg, N.A., Forero-Montaña, J., Ge, X., Howe, R., Lake, J.K., Liu, X. & Ma, K. (2012a) Phylogenetic and functional alpha and beta diversity in temperate and tropical tree communities. *Ecology*, **93**: S112–S125.
- Swenson, N.G., Stegen, J.C., Davies, S.J., Erickson, D.L., Forero-Montaña, J., Hurlbert, A.H., Kress, W.J., Thompson, J., Uriarte, M., Wright, S.J. & Zimmerman, J.K. (2012b) Temporal turnover in the composition

- of tropical tree communities: functional determinism and phylogenetic stochasticity. *Ecology*, **93**: 490–499.
- Tan, S., Hu, G., Shao, D., Hu, R., Xu, G. & Yu, M. (2011) Floristic analysis of seed plants in the Thousand Island Lake region. *Guihaia*, **30**: 770–775. (in Chinese with English abstract).
- Taylor, P.D., Fahrig, L. & With, K. (2006) Landscape connectivity: a return to the basics. In: *Connectivity Conservation*, (ed. by K.R. Crooks & M. Sanjayan), pp. 29–43, Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Terborgh, J.W. & Faaborg, J. (1973) Turnover and ecological release in the avifauna of Mona Island, Puerto Rico. *Auk*, **90**: 759–779.
- Terborgh, J.W. & Feeley, K.J. (2008) Ecosystem decay in closed forest fragments. In: *Tropical Forest Community Ecology*, (ed. by W.P. Carson & S.A. Schnitzer), pp. 308–321, Wiley-Blackwell, Hoboken, NJ.
- Terborgh, J.W., Lopez, L. & Tello, S.J. (1997) Bird communities in transition: the Lago Guri islands. *Ecology*, **78**: 1494–1501.
- Thomas, C.D. (1990) Fewer species. *Nature*, **347**: 237.
- Tilman, D. (2001) Functional diversity. In: *Encyclopedia of Biodiversity*, (ed. by S.A. Levin), pp. 109–120, Academic Press, San Diego, CA.
- Tischendorf, L. & Fahrig, L. (2000) On the usage and measurement of landscape connectivity. *Oikos*, **90**: 7–19.
- Tisseuil, C., Leprieux, F., Grenouillet, G., Vrac, M. & Lek, S. (2012) Projected impacts of climate change on spatio-temporal patterns of freshwater fish beta diversity: a deconstructing approach. *Global Ecology and Biogeography*, **21**: 1213–1222.
- Toomet, O. & Henningsen, A. (2012) maxLik: maximum likelihood estimation. URL <http://CRAN.R-project.org/package=maxLik>.
- Tuomisto, H. (2010a) A diversity of beta diversities: straightening up a concept gone awry. Part 1. Defining beta diversity as a function of alpha and gamma diversity. *Ecography*, **33**: 2–22.
- Tuomisto, H. (2010b) A diversity of beta diversities: straightening up a concept gone awry. Part 2. Quantifying beta diversity and related phenomena. *Ecography*, **33**: 23–45.
- Tuomisto, H., Ruokolainen, K. & Yli-Halla, M. (2003) Dispersal, environment, and floristic variation of western Amazonian forests. *Science*, **299**: 241–244.
- Ulrich, W., Almeida-Neto, M. & Gotelli, N.J. (2009) A consumer's guide to nestedness analysis. *Oikos*, **118**: 3–17.
- Van Houtan, K.S., Pimm, S.L., Halley, J.M., Bierregaard Jr, R.O. & Lovejoy, T.E. (2007) Dispersal of Amazonian birds in continuous and fragmented forest. *Ecology Letters*, **10**: 219–229.
- Vasudevan, K., Kumar, A. & Chellam, R. (2006) Species turnover: the case of stream amphibians of rainforests in the Western Ghats, southern India. *Biodiversity and Conservation*, **15**: 3515–3525.



- Veech, J.A., Summerville, K.S., Crist, T.O. & Gering, J.C. (2002) The additive partitioning of species diversity: recent revival of an old idea. *Oikos*, **99**: 3–9.
- Vellend, M. (2001) Do commonly used indices of  $\beta$ -diversity measure species turnover? *Journal of Vegetation Science*, **12**: 545–552.
- Vidal, E., Médail, F., Taton, T. & Bonnet, V. (2000) Seabirds drive plant species turnover on small Mediterranean islands at the expense of native taxa. *Oecologia*, **122**: 427–434.
- Villéger, S., Mason, N.W. & Mouillot, D. (2008) New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology*, **89**: 2290–2301.
- Villéger, S., Miranda, J.R., Hernandez, D.F. & Mouillot, D. (2012) Low functional  $\beta$ -diversity despite high taxonomic  $\beta$ -diversity among tropical estuarine fish communities. *PLoS ONE*, **7**: e40679.
- Vitousek, P.M., Loope, L.L. & Adersen, H. (1995) *Islands: Biological Diversity and Ecosystem Function*. Springer, Berlin.
- Wallace, A.R. (1876) *The Geographical Distribution of Animals, with a Study of the Relations of Living and Extinct Faunas as Elucidating the Past Changes of the Earth's Surface*. Macmillan, London.
- Wang, S. (2012) *Phylogenetic Diversity and Structure of Avian Communities in Fragmented Habitats in Thousand Island Lake*. Master's thesis, Zhejiang University, Hangzhou. (in Chinese with English abstract).
- Wang, Y., Zhang, J., Feeley, K.J., Jiang, P. & Ding, P. (2009) Life-history traits associated with fragmentation vulnerability of lizards in the Thousand Island Lake, China. *Animal Conservation*, **12**: 329–337.
- Wang, Y., Bao, Y., Yu, M., Xu, G. & Ding, P. (2010) Nestedness for different reasons: the distributions of birds, lizards and small mammals on islands of an inundated lake. *Diversity and Distributions*, **16**: 862–873.
- Wang, Y., Chen, S. & Ding, P. (2011) Testing multiple assembly rule models in avian communities on islands of an inundated lake, Zhejiang Province, China. *Journal of Biogeography*, **38**: 1330–1344.
- Wang, Y., Lane, A. & Ding, P. (2012a) Sex-biased dispersal of a frog (*Odorrana schmackeri*) is affected by patch isolation and resource limitation in a fragmented landscape. *PLoS ONE*, **7**: e47683.
- Wang, X., Wang, Y. & Ding, P. (2012b) Nested species subsets of amphibians and reptiles in Thousand Island Lake. *Zoological Research*, **33**: 439–446. (in Chinese with English abstract).
- Wang, Y., Wang, X. & Ding, P. (2012c) Nestedness of snake assemblages on islands of an inundated lake. *Current Zoology*, **58**: 828–836.
- Wang, Y., Zhang, M., Wang, S., Ding, Z., Zhang, J., Sun, J., Li, P. & Ding, P. (2012d) No evidence for the small-island effect in avian communities on islands of an inundated lake. *Oikos*, **121**: 1945–1952.
- Wang, S., Wang, X. & Guo, H. (2013) Change patterns of  $\beta$ -diversity in the succession process of plant communities on Loess Plateau of Northwest China. *Chinese Journal of Ecology*, **32**: 1135–1140. (in Chinese with English abstract).

English abstract).

- Webb, C.O. (2000) Exploring the phylogenetic structure of ecological communities: an example for rain forest trees. *American Naturalist*, **156**: 145–155.
- Webb, C.O., Ackerly, D.D., McPeck, M.A. & Donoghue, M.J. (2002) Phylogenies and community ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **33**: 475–505.
- Whiting, A.S., Lawler, S.H., Horwitz, P. & Crandall, K.A. (2000) Biogeographic regionalization of Australia: assigning conservation priorities based on endemic freshwater crayfish phylogenetics. *Animal Conservation*, **3**: 155–163.
- Whittaker, R.H. (1960) Vegetation of the Siskiyou mountains, Oregon and California. *Ecological Monographs*, **30**: 279–338.
- Whittaker, R.H. (1972) Evolution and measurement of species diversity. *Taxon*, **21**: 213–251.
- Whittaker, R.J. (2000) Scale, succession and complexity in island biogeography: are we asking the right questions? *Global Ecology and Biogeography*, **9**: 75–85.
- Whittaker, R.J. & Fernández-Palacios, J.M. (2007) *Island Biogeography: Ecology, Evolution, and Conservation*. 2nd edn., Oxford University Press, Oxford.
- Whittaker, R.J., Triantis, K.A. & Ladle, R.J. (2010) A general dynamic theory of oceanic island biogeography: extending the MacArthur-Wilson theory to accommodate the rise and fall of volcanic islands. In: *The Theory of Island Biogeography Revisited*, (ed. by J.B. Losos & R.E. Ricklefs), pp. 88–115, Princeton University Press, Princeton, NJ.
- Wiersma, Y.F. & Urban, D.L. (2005) Beta diversity and nature reserve system design in the Yukon, Canada. *Conservation Biology*, **19**: 1262–1272.
- Wilcove, D.S., Rothstein, D., Jason, D., Phillips, A. & Losos, E. (1998) Quantifying threats to imperiled species in the United States. *BioScience*, **48**: 607–615.
- Wilcove, D.S., Giam, X., Edwards, D.P., Fisher, B. & Koh, L.P. (2013) Navjot's nightmare revisited: logging, agriculture, and biodiversity in Southeast Asia. *Trends in Ecology and Evolution*, **28**: 531–540.
- Wilcox, B.A. & Murphy, D.D. (1985) Conservation strategy: the effects of fragmentation on extinction. *American Naturalist*, **124**: 879–887.
- Williams, P.H. (1996) Mapping variations in the strength and breadth of biogeographic transition zones using species turnover. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **263**: 579–588.
- Williams, P.H., Gibbons, D., Margules, C.R., Rebelo, A., Humphries, C. & Pressey, R. (1996) A comparison of richness hotspots, rarity hotspots, and complementary areas for conserving diversity of British birds. *Conservation Biology*, **10**: 155–174.

- Williams, P.H., Klerk, H.M. & Crowe, T.M. (1999) Interpreting biogeographical boundaries among Afrotropical birds: spatial patterns in richness gradients and species replacement. *Journal of Biogeography*, **26**: 459–474.
- Williamson, G.B. (1978) A comment on equilibrium turnover rates for islands. *American Naturalist*, **112**: 241–243.
- Williamson, M.H. (1981) *Island Populations*. Oxford University Press, Oxford.
- Willig, M.R., Kaufman, D.M. & Stevens, R.D. (2003) Latitudinal gradients of biodiversity: pattern, process, scale, and synthesis. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, **34**: 273–309.
- Wittman, S.E., Sanders, N.J., Ellison, A.M., Jules, E.S., Ratchford, J.S. & Gotelli, N.J. (2010) Species interactions and thermal constraints on ant community structure. *Oikos*, **119**: 551–559.
- Wolfram Research Inc, . (2012) Mathematica version 9.0. Wolfram Research Inc., Champaign, IL, URL <http://www.wolfram.com>.
- Worboys, G., Francis, W.L. & Lockwood, M. (2010) *Connectivity Conservation Management: A Global Guide*. Earthscan, London.
- Wright, S.J. (1985) How isolation affects rates of turnover of species on islands. *Oikos*, **44**: 331–340.
- Wright, D.H. & Reeves, J.H. (1992) On the meaning and measurement of nestedness of species assemblages. *Oecologia*, **92**: 416–428.
- Wright, D.H., Patterson, B.D., Mikkelsen, G.M., Cutler, A. & Atmar, W. (1997) A comparative analysis of nested subset patterns of species composition. *Oecologia*, **113**: 1–20.
- Wu, J. & Vankat, J.L. (1995) Island biogeography: theory and applications. In: *Encyclopedia of Environmental Biology*, (ed. by W.A. Nierenberg), pp. 371–379, Academic Press, San Diego, CA.
- Wu, J., Huang, J., Han, X., Xie, Z. & Gao, X. (2003) Three-Gorges Dam experiment in habitat fragmentation? *Science*, **300**: 1239–1240.
- Wu, F., Yang, X. & Yang, J. (2010) Additive diversity partitioning as a guide to regional montane reserve design in Asia: an example from Yunnan Province, China. *Diversity and Distributions*, **16**: 1022–1033.
- Wu, Y., Colwell, R.K., Han, N., Zhang, R., Wang, W., Quan, Q., Zhang, C., Song, G., Qu, Y. & Lei, F. (2014) Understanding historical and current patterns of species richness of babblers along a 5000-m subtropical elevational gradient. *Global Ecology and Biogeography*, **23**: 1167–1176.
- Yu, L. & Lu, J. (2011) Does landscape fragmentation influence sex ratio of dioecious plants? A case study of *Pistacia chinensis* in the Thousand-Island Lake region of China. *PLoS ONE*, **6**: e22903.
- Yu, M., Fang, Z. & Jin, X. (2012a) *Plants of the Thousand Island Lake*. Higher Education Press, Beijing. (in Chinese).

- Yu, M., Hu, G., Feeley, K.J., Wu, J. & Ding, P. (2012b) Richness and composition of plants and birds on land-bridge islands: effects of island attributes and differential responses of species groups. *Journal of Biogeography*, **39**: 1124–1133.
- Zhang, X., Xu, G., Shen, D., Gu, Y., Gao, H., Luo, X. & Chen, X. (2007) Maintenance and natural regeneration of *Castanopsis sclerophylla* populations on islands of Qiandao Lake region. *Acta Oecologica Sinica*, **27**: 424–431. (in Chinese with English abstract).
- Zhang, J., Wang, Y., Jiang, P., Li, P., Yu, M. & Ding, P. (2008) Nested analysis of passeriform bird assemblages in the Thousand Island Lake region. *Biodiversity Science*, **16**: 321–331. (in Chinese with English abstract).
- Zhang, M., Sun, J., Wang, Y., Jiang, P., Ding, P. & Xu, G. (2010) Effects of habitat fragmentation on the use of nest site resources by great tits in Thousand Island Lake, Zhejiang Province. *Biodiversity Science*, **18**: 383–389. (in Chinese with English abstract).
- Zhang, X., Bao, Y., Liu, J., Shen, L., Zhang, S. & Fang, P. (2013a) Population dynamics of *Niviventer confucians* in Thousand Island Lake. *Acta Oecologica Sinica*, **33**: 4665–4673. (in Chinese with English abstract).
- Zhang, J., Swenson, N.G., Chen, S., LIU, X.J., Li, Z., Huang, J., Mi, X. & Ma, K. (2013b) Phylogenetic beta diversity in tropical forests: implications for the roles of geographical and environmental distance. *Journal of Systematics and Evolution*, **51**: 71–85.
- Zhao, Q., Bao, Y., Sun, B., Zhang, L. & Hu, Z. (2009) Community distribution pattern and the affecting factors of small mammals in Qiandao Lake, Zhejiang. *Zoological Research*, **30**: 671–678. (in Chinese with English abstract).

## 附录：千岛湖鸟类名录

### Appendix: List of Birds of the Thousand Island Lake

中文名 Chinese name	拉丁名 Latin name	英文名 English name	居留型 <sup>†</sup> Residential type
一、鸬鹚目	PODICIPEDIFORMES		
I. 鸬鹚科	Podicipedidae		
1. 小鸬鹚	<i>Tachybaptus ruficollis</i>	Little Grebe	Resident
2. 凤头鸬鹚	<i>Podiceps cristatus</i>	Great Crested Grebe	Winter
3. 角鸬鹚	<i>Podiceps auritus</i>	Horned Grebe	Winter
4. 黑颈鸬鹚	<i>Podiceps nigricollis</i>	Black-necked Grebe	Winter
二、鸬鹚形目	PELECANIFORMES		
II. 鸬鹚科	Phalacrocoracidae		
5. 普通鸬鹚	<i>Phalacrocorax carbo</i>	Great Cormorant	Winter
三、鸬鹚形目	CICONIIFORMES		
III. 鹭科	Ardeidae		
6. 苍鹭	<i>Ardea cinerea</i>	Grey Heron	Winter
7. 牛背鹭	<i>Bubulcus ibis</i>	Cattle Egret	Summer
8. 池鹭	<i>Ardeola bacchus</i>	Chinese Pond Heron	Summer
9. 夜鹭	<i>Nycticorax nycticorax</i>	Black-crowned Night Heron	Resident
10. 海南鸬鹚	<i>Gorsachius magnificus</i>	White-eared Night Heron	Summer
四、雁形目	ANSERIFORMES		
IV. 鸭科	Anatidae		
11. 赤麻鸭	<i>Tadorna ferruginea</i>	Ruddy Shelduck	Winter
12. 鸳鸯	<i>Aix galericulata</i>	Mandarin Duck	Winter
13. 赤颈鸭	<i>Anas penelope</i>	Eurasian Wigeon	Winter
14. 绿翅鸭	<i>Anas crecca</i>	Green-winged Teal	Winter
15. 绿头鸭	<i>Anas platyrhynchos</i>	Mallard	Winter
16. 斑嘴鸭	<i>Anas poecilorhyncha</i>	Spot-billed Duck	Winter
17. 凤头潜鸭	<i>Aythya fuligula</i>	Tufted Duck	Winter
18. 斑背潜鸭	<i>Aythya marila</i>	Greater Scaup	Winter
19. 鹊鸭	<i>Bucephala clangula</i>	Common Goldeneye	Winter
20. 斑头秋沙鸭	<i>Mergellus albellus</i>	Smew	Winter
21. 普通秋沙鸭	<i>Mergus merganser</i>	Common Merganser	Winter
五、隼形目	FALCONIFORMES		
V. 鸢科	Pandionidae		
22. 鸢	<i>Pandion haliaetus</i>	Osprey	Migrant
VI. 鹰科	Accipitridae		
23. 黑鸢	<i>Milvus migrans</i>	Black Kite	Resident
24. 白腹鸢	<i>Circus spilonotus</i>	Eastern Marsh Harrier	Winter

接下页 Next page...

接上页 Previous page

中文名 Chinese name	拉丁名 Latin name	英文名 English name	居留型 <sup>†</sup> Residential type
25. 鹊鵒	<i>Circus melanoleucos</i>	Pied Harrier	Winter
26. 赤腹鹰	<i>Accipiter soloensis</i>	Chinese Goshawk	Summer
27. 日本松雀鹰	<i>Accipiter gularis</i>	Japanese Sparrow Hawk	Winter
28. 松雀鹰	<i>Accipiter virgatus</i>	Besra Sparrow Hawk	Resident
29. 雀鹰	<i>Accipiter nisus</i>	Eurasian Sparrow Hawk	Winter
30. 苍鹰	<i>Accipiter gentilis</i>	Northern Goshawk	Winter
31. 普通鵟	<i>Buteo buteo</i>	Common Buzzard	Winter
<b>VII. 隼科</b>	Falconidae		
32. 红隼	<i>Falco tinnunculus</i>	Common Kestrel	Resident
33. 燕隼	<i>Falco subbuteo</i>	Eurasian Hobby	Summer
34. 游隼	<i>Falco peregrinus</i>	Peregrine Falcon	Winter
六、鸡形目	GALLIFORMES		
<b>VIII. 雉科</b>	Phasianidae		
35. 日本鹌鹑	<i>Coturnix japonica</i>	Japanese Quail	Winter
36. 灰胸竹鸡	<i>Bambusicola thoracicus</i>	Chinese Bamboo Partridge	Resident
37. 白鹇	<i>Lophura nycthemera</i>	Silver Pheasant	Resident
38. 白颈长尾雉	<i>Syrmaticus ellioti</i>	Elliot's Pheasant	Resident
39. 环颈雉	<i>Phasianus colchicus</i>	Common Pheasant	Resident
七、鹤形目	GRUIFORMES		
<b>IV. 鹤科</b>	Gruidae		
40. 白鹤	<i>Grus leucogeranus</i>	Siberian White Crane	Migrant
<b>X. 秧鸡科</b>	Rallidae		
41. 红脚苦恶鸟	<i>Amaurornis akool</i>	Brown Crake	Resident
42. 白胸苦恶鸟	<i>Amaurornis phoenicurus</i>	White-breasted Waterhen	Resident
八、鸻形目	CHARADRIIFORMES		
<b>XI. 水雉科</b>	Jacanidae		
43. 水雉	<i>Hydrophasianus chirurgus</i>	Pheasant-tailed Jacana	Summer
<b>XII. 鸻科</b>	Charadriidae		
44. 长嘴剑鸻	<i>Charadrius placidus</i>	Long-billed Ringed Plover	Winter
<b>XIII. 鹬科</b>	Scolopacidae		
45. 青脚鹬	<i>Tringa nebularia</i>	Common Greenshank	Winter
46. 白腰草鹬	<i>Tringa ochropus</i>	Green Sandpiper	Winter
47. 矶鹬	<i>Actitis hypoleucos</i>	Common Sandpiper	Winter
48. 黑腹滨鹬	<i>Calidris alpina</i>	Dunlin	Winter
<b>XIV. 鸥科</b>	Laridae		
49. 普通海鸥	<i>Larus canus</i>	Mew Gull	Winter
50. 红嘴鸥	<i>Larus ridibundus</i>	Black-headed Gull	Winter
九、鸽形目	COLUMBIFORMES		
<b>XV. 鸠鸽科</b>	Columbidae		
51. 山斑鸠	<i>Streptopelia orientalis</i>	Oriental Turtle Dove	Resident
52. 珠颈斑鸠	<i>Streptopelia chinensis</i>	Spotted Dove	Resident
十、鹃形目	CUCULIFORMES		
<b>XVI. 杜鹃科</b>	Cuculidae		
53. 大鹰鹃	<i>Cuculus sparveroides</i>	Large Hawk-cuckoo	Summer
54. 四声杜鹃	<i>Cuculus micropterus</i>	Indian Cuckoo	Summer
55. 大杜鹃	<i>Cuculus canorus</i>	Eurasian Cuckoo	Summer

接下页 Next page...



接上页 Previous page

中文名 Chinese name	拉丁名 Latin name	英文名 English name	居留型 <sup>†</sup> Residential type
56. 中杜鹃	<i>Cuculus saturatus</i>	Himalayan Cuckoo	Summer
57. 小杜鹃	<i>Cuculus poliocephalus</i>	Lesser Cuckoo	Summer
58. 噪鹛	<i>Eudynamis scolopacea</i>	Common Koel	Summer
59. 小鸦鹛	<i>Centropus bengalensis</i>	Lesser Coucal	Summer
十一、鸱形目	STRIGIFORMES		
<b>XVII. 鸱鸃科</b>	Strigidae		
60. 领角鸱	<i>Otus lettia</i>	Collared Scops Owl	Resident
61. 黄腿渔鸱	<i>Ketupa flavipes</i>	Tawny Fish Owl	Resident
62. 斑头鸺鹠	<i>Glaucidium cuculoides</i>	Asian Barred Owlet	Resident
十二、夜鹰目	CAPRIMULGIFORMES		
<b>XVIII. 夜鹰科</b>	Caprimulgidae		
63. 普通夜鹰	<i>Caprimulgus indicus</i>	Indian Jungle Nightjar	Summer
十三、佛法僧目	CORACIIFORMES		
<b>XIX. 翠鸟科</b>	Alcedinidae		
64. 普通翠鸟	<i>Alcedo atthis</i>	Common Kingfisher	Resident
65. 白胸翡翠	<i>Halcyon smyrnensis</i>	White-throated Kingfisher	Resident
66. 蓝翡翠	<i>Halcyon pileata</i>	Black-capped Kingfisher	Summer
67. 冠鱼狗	<i>Megaceryle lugubris</i>	Crested Kingfisher	Resident
68. 斑鱼狗	<i>Ceryle rudis</i>	Lesser Pied Kingfisher	Resident
十四、戴胜目	UPUPIFORMES		
<b>XX. 戴胜科</b>	Upupidae		
69. 戴胜	<i>Upupa epops</i>	Eurasian Hoopoe	Resident
十五、翼形目	PICIFORMES		
<b>XXI. 拟翼科</b>	Capitonidae		
70. 大拟啄木鸟	<i>Megalaima virens</i>	Great Barbet	Resident
<b>XXII. 啄木鸟科</b>	Picidae		
71. 蚁鴲	<i>Jynx torquilla</i>	Eurasian Wryneck	Migrant
72. 斑姬啄木鸟	<i>Picumnus innominatus</i>	Speckled Piculet	Resident
73. 星头啄木鸟	<i>Dendrocopos canicapillus</i>	Grey-capped Woodpecker	Resident
74. 大斑啄木鸟	<i>Dendrocopos major</i>	Great Spotted Woodpecker	Resident
75. 灰头绿啄木鸟	<i>Picus canus</i>	Grey-headed Woodpecker	Resident
十六、雀形目	PASSERIFORMES		
<b>XXIII. 百灵科</b>	Alaudidae		
76. 云雀	<i>Alauda arvensis</i>	Eurasian Skylark	Winter
77. 小云雀	<i>Alauda gulgula</i>	Oriental Skylark	Resident
<b>XXIV. 燕科</b>	Hirundinidae		
78. 家燕	<i>Hirundo rustica</i>	Barn Swallow	Summer
79. 金腰燕	<i>Cecropis daurica</i>	Red-rumped Swallow	Summer
<b>XXV. 鹡鸰科</b>	Motacillidae		
80. 山鹡鸰	<i>Dendronanthus indicus</i>	Forest Wagtail	Summer
81. 白鹡鸰	<i>Motacilla alba</i>	White Wagtail	Resident
82. 黄鹡鸰	<i>Motacilla flava</i>	Yellow Wagtail	Migrant
83. 灰鹡鸰	<i>Motacilla cinerea</i>	Gray Wagtail	Winter
84. 树鹨	<i>Anthus hodgsoni</i>	Olive-backed Pipit	Winter
85. 黄腹鹨	<i>Anthus rubescens</i>	Buff-bellied Pipit	Winter
<b>XXVI. 山椒鸟科</b>	Campephagidae		

接下页 Next page...

接上页 Previous page

中文名 Chinese name	拉丁名 Latin name	英文名 English name	居留型 <sup>†</sup> Residential type
85. 暗灰鹃鵙	<i>Coracina melaschistos</i>	Black-winged Cuckoo-shrike	Summer
86. 小灰山椒鸟	<i>Pericrocotus cantonensis</i>	Swinhoe's Minivet	Summer
87. 灰山椒鸟	<i>Pericrocotus divaricatus</i>	Ashy Minivet	Migrant
88. 灰喉山椒鸟	<i>Pericrocotus solaris</i>	Grey-chinned Minivet	Resident
<b>XXVII. 鹎科</b>	<b>Pycnonotidae</b>		
90. 领雀嘴鹎	<i>Spizixos semitorques</i>	Collared Finchbill	Resident
91. 黄臀鹎	<i>Pycnonotus xanthorrhous</i>	Brown-breasted Bulbul	Resident
92. 白头鹎	<i>Pycnonotus sinensis</i>	Light-vented Bulbul	Resident
93. 栗背短脚鹎	<i>Hemixos castanonotus</i>	Chestnut Bulbul	Resident
94. 绿翅短脚鹎	<i>Hypsipetes mcclllandii</i>	Mountain Bulbul	Resident
95. 黑短脚鹎	<i>Hypsipetes leucocephalus</i>	Black Bulbul	Resident
<b>XXVIII. 伯劳科</b>	<b>Laniidae</b>		
96. 红尾伯劳	<i>Lanius cristatus</i>	Brown Shrike	Summer
97. 棕背伯劳	<i>Lanius schach</i>	Long-tailed Shrike	Resident
98. 楔尾伯劳	<i>Lanius sphenocercus</i>	Chinese Gray Shrike	Winter
<b>XXIX. 黄鹂科</b>	<b>Oriolidae</b>		
99. 黑枕黄鹂	<i>Oriolus chinensis</i>	Black-naped Oriole	Summer
<b>XXX. 卷尾科</b>	<b>Dicruridae</b>		
100. 黑卷尾	<i>Dicrurus macrocercus</i>	Black Drongo	Summer
101. 灰卷尾	<i>Dicrurus leucophaeus</i>	Ashy Drongo	Summer
<b>XXXI. 椋鸟科</b>	<b>Sturnidae</b>		
102. 八哥	<i>Acridotheres cristatellus</i>	Crested Myna	Resident
103. 黑领椋鸟	<i>Sturnus nigricollis</i>	Black-collared Starling	Resident
104. 丝光椋鸟	<i>Sturnus sericeus</i>	Silky Starling	Resident
105. 灰椋鸟	<i>Sturnus cineraceus</i>	White-cheeked Starling	Winter
<b>XXXII. 鸦科</b>	<b>Corvidae</b>		
106. 松鸦	<i>Garrulus glandarius</i>	Eurasian Jay	Resident
107. 红嘴蓝鹊	<i>Urocissa erythrorhyncha</i>	Red-billed Blue Magpie	Resident
108. 灰树鹊	<i>Dendrocitta formosae</i>	Gray Treepie	Resident
109. 喜鹊	<i>Pica pica</i>	Common Magpie	Resident
110. 大嘴乌鸦	<i>Corvus macrorhynchos</i>	Large-billed Crow	Resident
<b>XXXIII. 鹎科</b>	<b>Turdidae</b>		
111. 红胁蓝尾鸲	<i>Tarsiger cyanurus</i>	Red-flanked Bush Robin	Winter
112. 鹊鸲	<i>Copsychus saularis</i>	Oriental Magpie Robin	Resident
113. 北红尾鸲	<i>Phoenicurus aureus</i>	Daurian Redstart	Winter
114. 红尾水鸲	<i>Rhyacornis fuliginosa</i>	Plumbeous Water Redstart	Resident
115. 白额燕尾	<i>Enicurus leschenaulti</i>	White-crowned Forktail	Resident
116. 黑喉石鵒	<i>Saxicola torquata</i>	Common Stonechat	Migrant
117. 栗腹矶鸲	<i>Monticola rufiventris</i>	Chestnut-bellied Rock Thrush	Resident
118. 紫啸鸫	<i>Myophonus caeruleus</i>	Blue Whistling Thrush	Summer
119. 虎斑地鸫	<i>Zoothera dauma</i>	Golden Mountain Thrush	Winter
120. 灰背鸫	<i>Turdus hortulorum</i>	Grey-backed Thrush	Winter
121. 乌鸫	<i>Turdus merula</i>	Eurasian Blackbird	Resident
122. 白腹鸫	<i>Turdus pallidus</i>	Pale Thrush	Winter
<b>XXXIV. 鹟科</b>	<b>Muscicapidae</b>		
123. 灰纹鹟	<i>Muscicapa griseisticta</i>	Grey-streaked Flycatcher	Migrant

接下页 Next page...

接上页 Previous page

中文名 Chinese name	拉丁名 Latin name	英文名 English name	居留型 <sup>†</sup> Residential type
124. 北灰鹇	<i>Muscicapa dauurica</i>	Asian Brown Flycatcher	Migrant
125. 白腹蓝姬鹇	<i>Cyanoptila cyanomelana</i>	Blue-and-white Flycatcher	Migrant
<b>XXXV. 画眉科</b>	Timaliidae		
126. 黑脸噪鹛	<i>Garrulax perspicillatus</i>	Masked Laughingthrush	Resident
127. 小黑领噪鹛	<i>Garrulax monileger</i>	Lesser Necklaced Laughingthrush	Resident
128. 黑领噪鹛	<i>Garrulax pectoralis</i>	Greater Necklaced Laughingthrush	Resident
129. 灰翅噪鹛	<i>Garrulax cineraceus</i>	Ashy Laughingthrush	Resident
130. 画眉	<i>Garrulax canorus</i>	Hwamei	Resident
131. 白颊噪鹛	<i>Garrulax sannio</i>	White-browed Laughingthrush	Resident
132. 斑胸钩嘴鹛	<i>Pomatorhinus erythrocnemis</i>	Spot-breasted Scimitar Babbler	Resident
133. 棕颈钩嘴鹛	<i>Pomatorhinus ruficollis</i>	Rufous-necked Scimitar Babbler	Resident
134. 红头穗鹛	<i>Stachyris ruficeps</i>	Rufous-capped Babbler	Resident
135. 红嘴相思鸟	<i>Leiothrix lutea</i>	Red-billed Leiothrix	Resident
136. 灰眶雀鹛	<i>Alcippe morrisonia</i>	Grey-cheeked Fulvetta	Resident
137. 栗耳凤鹛	<i>Yuhina castaniceps</i>	Striated Yuhina	Resident
<b>XXXVI. 鸦雀科</b>	Paradoxornithidae		
138. 灰头鸦雀	<i>Paradoxornis gularis</i>	Grey-headed Parrotbill	Resident
139. 棕头鸦雀	<i>Paradoxornis webbianus</i>	Vinous-throated Parrotbill	Resident
<b>XXXVII. 扇尾莺科</b>	Cisticolidae		
140. 棕扇尾莺	<i>Cisticola juncidis</i>	Zitting Cisticola	Resident
141. 黄腹山鹪莺	<i>Prinia flaviventris</i>	Yellow-bellied Prinia	Resident
142. 纯色山鹪莺	<i>Prinia inornata</i>	Plain Prinia	Resident
<b>XXXVIII. 莺科</b>	Sylviidae		
143. 远东树莺	<i>Cettia canturians</i>	Manchurian Bush Warbler	Migrant
144. 强脚树莺	<i>Cettia fortipes</i>	Brownish-flanked Bush Warbler	Resident
145. 棕褐短翅莺	<i>Bradypterus luteoventris</i>	Brown Bush Warbler	Resident
146. 褐柳莺	<i>Phylloscopus fuscatus</i>	Dusky Warbler	Migrant
147. 巨嘴柳莺	<i>Phylloscopus schwarzi</i>	Radde's Warbler	Migrant
148. 黄腰柳莺	<i>Phylloscopus proregulus</i>	Pallas's Leaf Warbler	Winter
149. 黄眉柳莺	<i>Phylloscopus inornatus</i>	Yellow-browed Warbler	Winter
150. 极北柳莺	<i>Phylloscopus borealis</i>	Arctic Warbler	Migrant
151. 栗头鹪莺	<i>Seicercus castaniceps</i>	Chestnut-crowned Warbler	Summer
152. 棕脸鹪莺	<i>Abroscopus albogularis</i>	Rufous-faced Warbler	Resident
<b>XXXIX. 绣眼鸟科</b>	Zosteropidae		
153. 暗绿绣眼鸟	<i>Zosterops japonicus</i>	Japanese White-eye	Resident
<b>XL. 长尾山雀科</b>	Aegithalidae		
154. 红头山雀	<i>Aegithalos concinnus</i>	Black-throated Tit	Resident
<b>XLI. 山雀科</b>	Paridae		
155. 黄腹山雀	<i>Parus venustulus</i>	Yellow-bellied Tit	Resident
156. 大山雀	<i>Parus major</i>	Great Tit	Resident
<b>XLII. 雀科</b>	Passeridae		
157. 山麻雀	<i>Passer rutilans</i>	Russet Sparrow	Resident
158. 麻雀	<i>Passer montanus</i>	Eurasian Tree Sparrow	Resident
<b>XLIII. 梅花雀科</b>	Estrildidae		
159. 白腰文鸟	<i>Lonchura striata</i>	White-rumped Munia	Resident
160. 斑文鸟	<i>Lonchura punctulata</i>	Scaly-breasted Munia	Resident

接下页 Next page...

接上页 Previous page

中文名 Chinese name	拉丁名 Latin name	英文名 English name	居留型 <sup>†</sup> Residential type
<b>XLIV. 燕雀科</b>	<b>Fringillidae</b>		
161. 燕雀	<i>Fringilla montifringilla</i>	Brambling	Winter
162. 黄雀	<i>Carduelis spinus</i>	Eurasian Siskin	Winter
163. 金翅雀	<i>Carduelis sinica</i>	Oriental Greenfinch	Resident
164. 黑尾蜡嘴雀	<i>Eophona migratoria</i>	Yellow-billed Grosbeak	Winter
165. 黑头蜡嘴雀	<i>Eophona personata</i>	Japanese Grosbeak	Winter
<b>XLV. 鹀科</b>	<b>Emberizidae</b>		
166. 凤头鹀	<i>Melophus lathami</i>	Crested Bunting	Resident
167. 三道眉草鹀	<i>Emberiza cioides</i>	Meadow Bunting	Resident
168. 白眉鹀	<i>Emberiza tristrami</i>	Tristram's Bunting	Winter
169. 栗耳鹀	<i>Emberiza fucata</i>	Chestnut-eared Bunting	Winter
170. 小鹀	<i>Emberiza pusilla</i>	Little Bunting	Winter
171. 黄眉鹀	<i>Emberiza chrysophrys</i>	Yellow-browed Bunting	Winter
172. 田鹀	<i>Emberiza rustica</i>	Rustic Bunting	Winter
173. 黄喉鹀	<i>Emberiza elegans</i>	Yellow-throated Bunting	Winter
174. 黄胸鹀	<i>Emberiza aureola</i>	Yellow-breasted Bunting	Migrant
175. 灰头鹀	<i>Emberiza spodocephala</i>	Black-faced Bunting	Winter
176. 苇鹀	<i>Emberiza pallasi</i>	Pallas's Bunting	Migrant
177. 芦鹀	<i>Emberiza schoeniclus</i>	Reed Bunting	Winter

<sup>†</sup> 居留型 (Residential type): 留鸟, Resident; 旅鸟, Migrant; 冬候鸟: Winter; 夏候鸟: Summer.

## 索引

### A

AIC, 31

AICc, 32

$\alpha$  多样性, 1

### B

Baselga 法, 44, 53

不出现, 27

$\beta$  多样性, 1, 7, 8, 43, 65

$\beta$  多样性分解, 10, 47

保护策略, 43

保护生物学, 43, 59

冰期, 5

标准化的有效大小, 52

### C

Carvalho 法, 45, 50, 53

出现, 26

### D

多变量逻辑斯蒂回归, 30

多重回归模型, 53

多点相异性指数, 44, 48, 50

地理隔离, 44

动态平衡, 6, 23, 40

岛屿参数, 12, 15, 29, 46, 52

岛屿面积, 7, 15

岛屿生物地理学理论, 1, 5, 9, 12, 23, 36, 39

岛屿周转率, 28, 34, 40

### F

FF 零模型, 52, 53

发生率, 27, 36

非条件系数估计, 33

### G

$\gamma$  多样性, 1, 49

观察到的灭绝率, 27

隔离度, 6, 15, 40, 61

功能  $\beta$  多样性, 65

### H

互补属性, 45

缓冲区带法, 40, 62

### J

Jaccard 成对相异性指数, 50

Jaccard 相异性指数, 4, 44

Jaccard 多点相异性指数, 50

局部灭绝, 45

绝对周转率, 3

加合分解, 4, 44, 56

距离衰减效应, 58

距离效应, 23, 36

## K

空间自相关, 53

空间周转, 2, 52

空间周转组分, 9, 10, 44, 47, 48, 50, 56

扩散过程, 8, 58

扩散能力, 39, 66

扩散限制, 9, 44, 58

## L

连接度, 62

零模型, 51

留鸟, 25

## M

Mantel 检验法, 53

目标效应, 24, 34, 36, 41

灭绝率, 5, 23, 27

面积效应, 23, 36

觅食假说, 41

模型平均, 31

模型权重, 31

模型选择, 31

## N

NODE, 44

## P

片段化, 5, 10, 14, 39, 42, 46, 56, 62

谱系  $\beta$  多样性, 65

## Q

千岛湖, 12, 13, 39

聚群规律, 65

迁入率, 5, 23, 27, 66

嵌套格局, 9, 45, 58

嵌套组分, 9, 10, 44, 47, 48, 50, 52, 56

取样效应, 9

## R

人工路桥岛屿, 14

## S

Simpson 成对相异性指数, 47

Simpson 多样性指数, 44

Simpson 相似性指数, 47

生境丰富度, 18, 59

生境过滤, 44

随机群落, 51

生境嵌套, 9, 44

时空尺度, 2, 12

森林鸟类, 25, 46

Sørensen 成对相异性指数, 47

Sørensen 多点相异性指数, 48

Sørensen 相异性指数, 10, 44

生态位过程, 8, 58

生态位过滤, 66

生物地理区域, 2, 5, 10, 45

生物多样性保护, 10, 56

## W

纬度梯度, 7

物种的丧失或增加, 7, 43

物种多样性, 1

物种丰富度, 1, 3, 7, 28, 36



物种丰富度差异, 44, 47, 50

物种释放过程, 39

物种库, 3, 25, 36

物种库大小, 27

物种库周转率, 3, 29, 36

物种累积曲线, 19

物种释放过程, 5

物种替换, 7, 43, 44, 50

物种周转, 2, 5, 6, 9, 33, 67

物种周转率, 28, 40

## X

相对周转率, 3

选择性灭绝, 9, 44, 58

选择性迁入, 9, 44

## Y

营救效应, 24, 36

样线法, 18

## Z

最大似然法, 31

相对重要值, 32

种 - 面积曲线, 2, 7

置信区间, 33



## 作者简介

### 1. 基本信息

姓名: 斯幸峰

性别: 男

籍贯: 浙江义乌

民族: 汉

个人网站: <http://sixf.org>

电子邮件: [xingfengsi@gmail.com](mailto:xingfengsi@gmail.com)

### 2. 教育背景

2010–至今: 硕博连读博士阶段, 生态学. 浙江大学

2012–2013: 联合培养博士研究生, 生态学. 杜克大学 (美国)

2008–2010: 硕博连读硕士阶段, 动物学. 浙江大学

2004–2008: 理学学士, 生物学. 浙江师范大学

### 3. 荣誉奖项

2013: 第九届翠鸟论坛金翠鸟奖. 中国鸟类学会

2012: 国家建设高水平大学公派研究生项目奖学金. 国家留学基金委

2011: 2010–2011 学年三好学生. 浙江大学

2011: 2010–2011 学年一等奖学金荣誉. 浙江大学

2011: 第七届翠鸟论坛金翠鸟奖. 中国鸟类学会

2009: 第五届翠鸟论坛银翠鸟奖. 中国鸟类学会

### 4. 科研经历

(a) 亚热带片段化生境中食物网结构及其对鸟类和植物群落的影响 —— 以千岛湖陆桥岛屿研究为例. 国家自然科学基金国际重大合作项目, 2013–2017. (参与者, 4/8)

(b) 千岛湖片段化栖息地中森林鸟类群落的动态与稳定性. 国家自然科学基金面上项目, 2012–2015. (参与者, 6/10)

- (c) 千岛湖鸟类和两栖类对栖息地片段化的敏感特征研究. 国家自然科学基金青年科学基金项目, 2012–2014. (参与者, 5/8)
- (d) 北草蜥岛屿种群个体大小进化与生活史反应模变异. 国家自然科学基金青年科学基金项目, 2012–2014. (参与者, 3/7)
- (e) 千岛湖栖息地片段化对鸟类生活史特征的影响. 国家自然科学基金面上项目, 2009–2011. (参与者)
- (f) 森林鸟类物种资源监测技术与示范. 国家环保部 “十一五” 国家科技支撑计划专题, 2008–2011. (参与者, 3/5)
- (g) 千岛湖栖息地片段化对鸟类多样性和群落聚群格局的影响. 国家自然科学基金面上项目, 2007–2009. (参与者)
- (h) 鼠类繁殖行为的观察和研究. 浙江师范大学实验室开放项目, 2006–2007. (项目主持人, 1/3)

## 5. 攻读学位期间的学术成果

### — 期刊论文

- (a) Si X., Pimm S.L., Russell G.J. & Ding P. (2014) Turnover of breeding bird communities on islands in an inundated lake. *Journal of Biogeography*, doi: 10.1111/jbi.12379.
- (b) Si X., Kays R. & Ding P. (2014) How long is enough to detect terrestrial animals? Estimating the minimum trapping effort on camera traps. *PeerJ*, 2: e374.
- (c) 斯幸峰 & 丁平. (2011) 欧美陆地鸟类监测的历史、现状与我国的对策. *生物多样性*, 19: 303–310.

### — 会议论文

- (a) Si X., Pimm S.L., Russell G.J. & Ding P. (2014) Turnover of breeding bird communities on land-bridge islands: testing MacArthur & Wilson's theory. *Proceedings of the 26th International Ornithological Congress*, 2014.08.18–24, pp. 842, Tokyo, Japan.
- (b) Si X. & Ding P. (2014) Species turnover of bird communities on land-bridge islands in Thousand Island Lake, eastern China. *Proceedings of the 6th EAFES International Congress*, 2014.04.09–11, pp. 187, Haikou, China.

- (c) **Si X.** (2012) A case study of minimum trapping effort using camera traps in eastern China. *Talks and Posters of the 13th Student Conference on Conservation Science*, 2012.03.20–22, pp. 49, Cambridge, UK.
- (d) **斯幸峰**, Pimm S.L., Russell G.J. & 丁平. (2013) 陆桥岛屿生境中繁殖鸟类群落的周转率研究. 第十二届中国鸟类学会和中国鸟类学家研讨会暨第十届海峡两岸鸟类学术研讨会论文摘要集, 2013.11.7–10, pp. 13, 杭州.
- (e) **斯幸峰** & 丁平. (2011) 利用红外相机捕获技术确定地栖动物的最小监测时长: 以古田山为例. 第七届全国野生动物生态与资源保护学术研讨会论文摘要集, 2011.10.28–31, pp. 132, 金华.
- (f) **斯幸峰** & 丁平. (2010) 利用红外自动触发相机监测古田山 24 公顷样地内的地栖鸟类. 第九届全国生物多样性保护与持续利用研讨会论文摘要集, 2010.11.04–06, pp. 99–100, 厦门.
- (g) **斯幸峰** & 丁平. (2010) 古田山 24 公顷大样地的鸟类监测: 以标图法和相机拍摄法为例. 国际生物多样性监测论坛论文摘要集, 2010.06.20–22, pp. 96, 南京.
- (h) 张蒙, 丁平, 王彦平, **斯幸峰**, 丁志锋 & 孙吉吉. (2009) 千岛湖地区大山雀对人工巢箱的利用及其影响因素. 浙江省动物学会第十一届会员代表大会暨学术讨论会, 2009.10.30–11.01, pp. 513, 金华.

## — 科普文章

- (a) **斯幸峰**. (2014) 美国干龟群岛 —— 鸟燕鸥的家园. *大自然*, *in press*.

## 6. 学术任职

2014–至今: 国际生物地理学会 (IBS) 会员

2013–至今: 国际保护生物学会 (SCB) 会员

2013–至今: 浙江省生态学会会员

2009–至今: 中国鸟类学会会员

2008–至今: 浙江省动物学会会员