

生物群落多样性的测度方法

I α 多样性的测度方法(上)

马克平

(中国科学院植物研究所, 北京 100044)

1 引言

生物群落是在一定地理区域内,生活在同一环境下的不同种群的集合体,其内部存在着极为复杂的相互联系。由于功能整合原理,即系统的加合性或突生性(emergent properties),使得该集合体或生态单元具有与组成它的种群不同的静态和动态特征。群落多样性就是指生物群落在组成、结构、功能和动态方面表现出的丰富多彩的差异。在一定的景观或区域内,我们首先感知的是景观的异质性,而景观的异质性格局是由生物群落的多样性决定的。

群落多样性是生物多样性的各个层次中研究最早的层次。不论从概念上还是测度方法上都相对比较成熟。其研究内容主要侧重于群落的组成和结构多样性,而对于功能和动态多样性的研究则甚为少见^[1]。后二者在理论上的重要意义是毋庸置疑的,但实践上难度较大,限制了这方面工作的开展。以往的群落多样性研究除旨在揭示群落客观存在的物种(丰富度和相对多度)和结构多样性特征外,还试图通过结构与功能间相关关系来间接地揭示群落的功能多样性。

群落多样性研究的理论意义在于认识群落的结构和功能。群落多样性研究的实践意义主要包括保护与监测两个方面。在生物多样性保护实践中,人们常以多样性指数为依据评价群落或生态系统的状况,从而采取相应的保护措施。其理论根据是群落的多样性指数越高,该群落的意义越大。从遗传资源或基因多样性的保护角度考虑是有一定道理的,但从生态学角度考虑并不尽然。如地带性顶极群落往往比其前几个演替阶段的物种多样性指数低,但它却是稳定的,与当地环境适应的群落,是生态意义的“好”群落。因此,要具体问题具体分析,依据不同的目的去合理地利用多样性指数。在环境监测,特别是水域监测方面,多样性指数和物种多度分布格局具有较大的应用价值。已取得了一些成功的实例^[2]。

我国在节肢动物群落多样性^[3~6],植物群落多样性^[7~10]等方面的研究已取得了一些成果,在方法上也有人作过介绍^[11~13],但比较系统地阐述生物群落多样性测度方法的文献则未见报导。有鉴于此,我们将从群落内的多样性(α 多样性)、群落间的多样性(β 多样性)、结构多样性等方面对生物群落多样性的测度方法予以系统的评述。

2 α 多样性的测度方法

α 多样性的测度又可分成四类:①物种丰富度指数(species richness index);②物种相对多度模

型;③物种丰富度与相对多度综合形成的指数,即物种多样性指数或生态多样性指数;④物种均匀度指数。本文首先介绍前两种 α 多样性的测度方法。

2.1 物种丰富度指数

物种丰富度即物种的数目,是最简单、最古老的物种多样性测度方法。直至目前,仍有许多生态学家,特别是植物生态学家使用^[1,2,14]。如果研究地区或样地面积在时间和空间上是确定的或可控制的,则物种丰富度会提供很有用的信息。否则,物种丰富度几乎是没有意义的。因为物种丰富度与样方大小有关,换言之,二者不独立,但二者之间又没有确定的函数关系。

为了解决这个问题,一般采用两种方式:第一,用单位面积的物种数目,即物种密度^[15]来测度物种的丰富程度。这种方法多用于植物多样性研究,一般用每平方米的物种数目表示^[2];第二,用一定数量的个体或生物量中的物种数目,即数量丰度(numerical species richness)。这种方法多用于水域物种多样性研究,如1000条鱼中的物种数目^[16]。

实践中,样方大小往往是不同的,即可能是1000个个体,500个个体,也可能是100个个体。此时,物种丰富度的计算就出现了问题。因为样方的大小对物种丰富度有很大的影响。据此,Sanders在研究海洋底栖生物多样性时提出了稀疏标准化方法(rarefaction technique)^[17]。该方法又由Hurlbert予以改进^[15],其形式如下:

$$E(S) = \sum \{1 - [(N - N_i)! / n!(N - N_i - n)!] / [N! / n_i(N - n)!]\} \quad (1)$$

式中: $E(S)$ 为稀疏标准化样方物种数目的预期值; n 为稀疏标准化的样方大小; N 为拟稀疏标准化的样方中记录的个体总数; N_i 为拟稀疏标准化的样方中第*i*物种的个体数目。

这种方法虽然提高了不同大小的样方间物种丰富度的可比性,但也存在两点不足:①由于利用期望值进行计算损失大量的信息;②计算复杂,涉及多次阶乘运算^[2]。因此,在可能的情况下尽量采用同样大小的样方,以提高比较的精度。

物种丰富度除用一定大小的样方内物种的数目表示外,还可以用物种数目与样方大小或个体总数之间的关系(d)来测度。 d 是物种数目随样方增大而增大的速率^[1]。已有多种此等指数提出,其中比较重要的有:

$$d_{GL} = S / \ln A \quad (\text{Gleason, 1992}) \quad (2)$$

$$d_{Ma} = (S - 1) / \ln N \quad (\text{Margalef, 1958}) \quad (3)$$

$$d_{Me} = S / N^{1/2} \quad (\text{Menhinick, 1964}) \quad (4)$$

$$d_{Mo} = S / N \quad (\text{Monk, 1966}) \quad (5)$$

式中:

S 为物种数目; N 为所有物种的个体数之和; A 为样方面积。

2.2 物种的相对多度模型

物种的绝对多度可以以个体数量、生物量、植物盖度、频度、基面积以及生产力等为测度指标^[1]。物种的相对多度则是指物种对群落总多度的贡献大小。为了讨论方便,多以物种个体数量作为多度的测度指标。

物种丰富度是指一定大小的样方中的物种数目,不考虑种间个体数量(也可以用生物量、盖度等表示)的差异。换言之,忽略富集种(common species)和稀疏种(rare species)对群落多样性贡献的差异。这显然是不合理的,至少对于信息的利用是不充分的。

事实上,大多数生物群落都由许多物种组成,而且这些种在其多度方面可以从非常普遍到极为罕见而有很大的变化^[18]。那么这种变化亦即物种的多度分布是否遵从一定的规律?如果答案是肯

定的,那么这种规律是怎样的?其普遍性如何?要回答这些问题,最有效的途径就是建立“种—多度”曲线。如果能借此产生一个只有少数参数(如二、三个)的唯一的理论分布形式,符合来自大多数观察群落的数据,那么就可能揭示出参数值与其描述的群落类型之间的有意义的相互关系。某些参数或分布曲线的形状即可作为群落多样性的度量指标^[2,16,19]。常常由物种相对多度模型反映的群落多样性的变化是单一的物种多样性指数无法揭示的^[20]。

物种相对多度分布模型也是某些物种多样性指数应用的基础。在对群落中物种多度分布格局不了解的情况下,某些多样性指数是不能盲目应用的,否则会导致错误的结论。例如,Fisher等(1943)的多样性指数就要求物种多度服从对数级数分布。当物种多度服从对数正态分布时,Tett(1973)建议用估计的总体中的种数 n^* 和标准差 $1/\delta$ 作为多样性指数的两个分量。Edden(1971)则建议用 n_0/δ 和 $\log_2 n^* - 0.3466\delta^2$ 作为多样性的测度指标,其中 n_0 是通过抽样得到的分布众数处的种数^[11]。

生态学家通常用两种不同的方法研究物种多度分布,即物种重要性顺序—多度表(rank-abundance list)和物种多度分布表(species-abundance distribution)。采用哪种方法则依样方中物种数目多少而定。只有少数几个种时,则按照个体数从多到少的顺序列出所有的物种,即形成重要性顺序—多度表。反之,样方中含有大量物种,且个体数多的富集种很少,个体数少的稀疏种很多时(自然界的生物群落多属此类),最常用的方法是列出由 r 个个体组成的物种的数目 f_x ($r=1,2,\dots$)。显然, f_x 是频率的频率。这样做的结果即可形成物种—多度分布表^[21]。

通过大量的研究发现,物种多度的分布可以由若干理论分布拟合。在众多的理论分布中^[21~23]有4个理论分布模型效果较好,为大多数学者采用^[2,4,21,23,24]。这4个模型是:对数正态分布、几何级数分布、对数级数分布和分割线段模型(broken stick model)。

2.2.1 几何级数分布(geometric series distribution)

Motomura(元村勋)于1932年发表了他关于海底动物物种多度分布的调查材料,并对这些材料进行了统计处理。首次用几何级数(亦称等比级数)分布对其拟合,收到了极好的效果^[25]。

Whittaker在研究植物群落演替的过程中,提出了生态位优先占领假说(niche pre-emption hypothesis)。他认为,群落中物种对资源的占有作如下分配:第一位优势种优先占领有限资源的一定部分;第二位的优势种又占领余下资源的一定部分。依此类推,直到剩下的资源不能再维持一个物种生存为止。同时假设每个物种的个体数量与它所占领资源的多少成比例,则经常是第一位优势种的个体数量(或生物量、盖度及重要值等)是第二位优势种的若干倍,而第二位物种的个体数量又是第三位物种的同样倍数,……。这样就形成了一个几何级数^[1,26]。第 r 个物种的多度可由下式求得:

$$A_r = E[p(1-p)^{r-1}] \quad (6)$$

式中: E 为总资源量; p 为最重要物种占有资源的比例。也就是说,如果第一个物种利用总资源量的 $1/3$,那么第二个物种所利用的资源量将是 $1/3(1-1/3)=2/9$,第三个物种利用的资源量是 $1/3(1-1/3-2/9)=4/27$,其余类推^[24]。

野外资料分析表明,物种多度的几何级数分布多出现在物种贫乏的环境或群落演替的早期阶段,随着演替的进展或环境条件的改善,物种多度分布则可能转变为对数级数分布^[2]。

2.2.2 对数级数分布(log series distribution)

Fisher等(1943)在研究鳞翅目昆虫的物种多度分布时应用了对数级数分布。首次从数学上描述了物种数目与个体数目之间的关系,并提出了多样性指数的概念^[19]。Fisher等工作引起了人们对对数级数分布的重视,使其在动物物种分布特别是在昆虫学研究中得到了广泛的应用。而且,对

于这一理论分布的性质的研究更加深入。许多学者都明确地提出它与几何级数分布的区别^[2,27]。但正如 May(1975)指出的那样,此二者紧密相关。Thomas 等(1986)发现对数级数和几何级数分布都能很好地拟合黑麦草(*Lolium perenne*)上丝状真菌(filamentous fungi)的物种多度格局^[28]。

在一个或少数几个环境因子占主导地位的群落中,物种多度分布往往服从对数级数分布,形成富集种很少,稀疏种很多的格局。Magurran(1981)发现,光为主导因子的一块爱尔兰人工针叶林中的林下植被的物种多度分布服从对数级数分布^[2]。

对数级数的形式为:

$$\alpha x, \alpha x^2/2, \alpha x^3/3, \alpha x^n/n \quad (7)$$

式中: αx 为预期只有 1 个个体的物种数目; $\alpha x^2/2$ 为预期具有 2 个个体的物种数目; $\alpha x^n/n$ 为预期具有 n 个个体的物种数目。

很显然,物种总数(S)是上述各项之和。可由下式求得:

$$S = \alpha[-\ln(1-x)] \quad (8)$$

且

$$N = \alpha x/(1-x) \quad (9)$$

合并式 8 和式 9 得到物种总数与个体总数(N)之间关系:

$$S = \alpha \ln(1 + N/\alpha) \quad (10)$$

式中的 α 为 Fisher 等(1943)首倡的多样性指数。它与群落中物种数目(式 8)和个体总数(式 9)成正比,而且不受样方大小的影响。大量的研究表明^[2], α 是一个很好的多样性指数,即使对数级数模型不是最好的理论分布的时候,也是如此。

2.2.3 对数正态分布(log normal distribution)

生态学家们研究发现,大多数群落中物种多度分布都服从对数正态分布^[28]。对数正态分布本身是随机过程的产物,当每一个物种在取样中的个体数量是随机决定而不依赖于其它物种时,其物种多度常表现为对数正态分布^[29]。

Preston(1948)在研究美国纽约的 Quaker Run 山谷鸟类群落相对多度分布时发现^[30]:很稀疏的种类似乎并不多于富集的种类,最多的物种属于那些个体数量中等状态的物种。这一点与 Fisher 等(1943)用对数级数分布描述的情况不同。为此,它提出了用对数正态分布模型来拟合所得数据,以克服对数级数的缺点,并取得了良好的效果,同时也启发后人对此进行更广泛的研究^[2,21,23]。

$$S(R) = S_0 \exp[-a^2(R - R_0)^2] \quad (11)$$

式中: $S(R)$ 为第 R 个倍程(*Oclave*)的物种数; S_0 为对数正态分布的众数倍程的物种数; R 为倍程序号; R_0 为众数的倍程数; a 为常数,它是分布宽度的倒数。

preston(1948)按照倍程分组的办法绘制了图 1^[30]。倍程分组即每一组的中点是前一组中点的两倍,即 R_i 的个体数是 R_{i-1} 倍程中个体数的 2 倍。他取 1, 2, 4, 8, …… 作为组的边界,因此组的中点是 3/2, 3, 6, 12, ……。落在组边界上的物种,则一半个体属于左侧倍程,另一半个体属于右侧倍程。按此方式对观察的数据(当时他引用的 Birks(1937)的数据)分组并绘图(相当于用以 2 为底的对数在半对数坐标纸上画图),得到图 1。这个直方图看起来好象很符合一个左边截断的对称正态曲线。

Preston(1948)拟合的曲线是 $n(R) = 48 \exp[-0.207(R - R_0)^2]$, 其中 $n(R)$ 是第 R 个倍程中的种数, $R_0 = 3$ 是众数倍程的数目(仿 Pielou, 1985)。

曲线左边的截断[Preston 称为隐线(veil line)]是不可避免的。因为这些种很稀疏,以致于在现在大小的样本中期望个体数小于 1,不能在样本中发现它。因此,这些没有出现的种的相对多度就无法观察到。如果样本大小增加一倍,则每个种的期望个体数也增加一倍。于是整个曲线就可能向右移动一个倍程。换言之,隐点(或切断点)将向左移动一个倍程;以前未发现的一些种就可能出现在集合中。因此,如果某一群落的种多度曲线服从对数正态分布,则就有可能估计总体中(整个群

落)包括未收集到的种在内的总的物种数。即,如果拟合数据的截断对数正态曲线以下的面积等于 S (样本的物种数),则完整的未截断曲线以下的面积就给出了总体物种数的估计值^[18]。

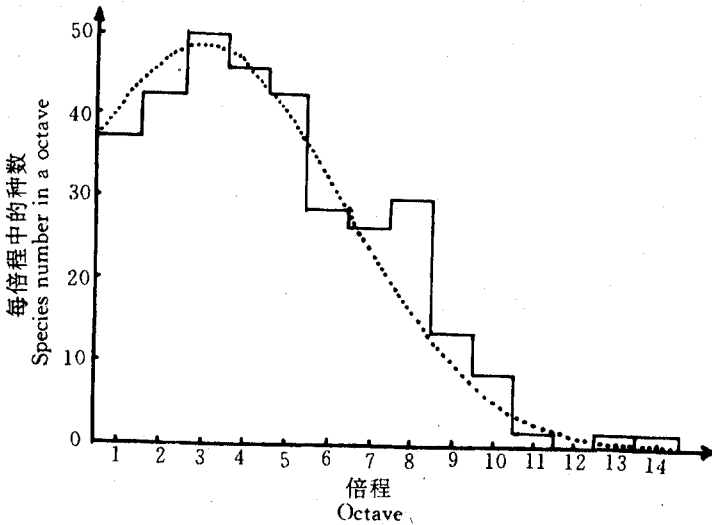


图1 在灯光诱虫器捕获的蛾子集合中种的多度

Fig.1 Species abundance in a moth sample collected with light inductor.

May(1975)给出了估计总体物种数(S^*)的公式: $S^* = s_0(\pi/a)^{1/2}$ (18)

式中: π 为圆周率等于 3.14159, 其它各项与式 11 相同。大多数情况下 a 约等于 $0.2^{[31]}$ 。

Preston(1962)指出,对数正态分布中的 3 个基本参数即 S_0 , a 和曲线在 x 轴上的位置(与物种的相对多度有关)是相关的。如果某群落的物种—多度分布服从对数正态,则可根据这种相关关系给出总体的分布模型。这意味着,物种多样性可以通过计数群落中的物种数目予以测度^[31]。同时,也说明了物种丰富度在物种多样性测度中的重要意义。

尽管对数正态分布在实际应用中还存在不同的意见,甚至有人对其作用予以否定,认为从来就没有发现真正符合对数正态分布的原始的生态学数据^[32]。但大多数生态学家对于对数正态分布的应用价值和前景都持肯定态度^[2]。

2.2.4 分割线段模型

物种多度的对数正态分布显然在自然界中比较普遍,但是在某些范围较窄的比较均匀的群落中,特别是在亲缘关系较为密切的动物小样本中(例如森林中一定地段作巢的鸟),物种的相对多度往往取决于物种间的竞争、捕食和互惠共生关系。在这种情况下,物种的相对多度常常表现为分割线段模型。

分割线段模型有时称为随机生态位边界假说(random niche boundary hypothesis)是 MacArthur(1957)在研究鸟类物种多度分布时提出的。他认为群落中生活在一起的物种必然分享生境资源,而且其中至少有一种资源是有限制的。假定全部物种的个体数加在一起是个常数,那么某个物种个体数多了,其它物种的个体数就会相应地减少,亦即生态位不能重叠。可以设想资源为一棒状物(或一条线段),各个物种生态位的边界随机地标记在这根棒状物上。从而该棒状物被分割成若干段,每一段代表一个物种的生态位大小。其表达式为:

$$N_i = N/S \sum [1/(S+1-i)] \quad (13)$$

式中: N_j 为第 j 个物种(按优势程度从小到大顺序排列)的个体数; N 为各物种的个体数之和; S 为调查到的物种总数。

许多生态学家用分割线段模型去拟合自然群落的物种相对多度分布,结果大多不甚满意。一般说来,该模型倾向于低估富集种多度,而过高估计稀疏种的多度^[24]。该模型只有在物种多度近于相等的群落中拟合效果较好^[25]。就连 MacArthur (1966) 本人都对该模型的生态学真实性信心不足^[33]。当然,分割线段模型也有应用的较为成功的实例^[2]。

3 结束语

物种丰富度是物种多样性测度中较为简单且生物学意义明显的指数。实践中,关键的环节是样方大小的控制。目前已有很多成功的应用实例^[1,2,34]。当然,这种方法也存在着很多不足之处,如没有利用物种相对多度的信息,不能全面地反映群落的多样性水平。影响物种丰富度的因素主要有历史因素^[35]、潜在定居者的数量(物种库的大小)、距离定居者来源地远近(物种库距离)、群落面积的大小和群落内物种间的相互作用等^[12]。

自然界的生物群落是十分复杂多样的,其各个方面的特征都不可能用少数的几种模式予以描述或刻画。不同的模式只适用于某些特定的群落类型,因此很难断定哪些模式是好的,正确的;哪些是不好的,错误的。上述 4 个物种——相对多度分布模型也是各有特点,分别适用于不同的群落类型(有时也有几个模型都能较好地拟合某一群落的情况)。一般说来,分线段模型适用于比较均质的群落。在这些群落中,因个体数量上的优势没有得到足够的发展,使得各物种的数量虽有差别,但并不显著。反映在物种相对重要性方面的差异也不大。如一个森林局部地段中筑巢的鸟类群落以及具有较为稳定的种群和较长生活周期的高等陆生动物群落。几何级数和对数级数分布多适用于环境条件较为严酷,物种少而生境又不相互重叠的群落。通常该群落的少数优势种得到大力发展,个体数量很多,而且每一个物种的个体数量都比下一级物种的数量更为丰富。往往该类群落中稀疏种的数目远远大于富集种的数目。对数正态分布较为普遍,多适用于生境条件较好,物种丰富的群落。在这样的群落中,十分富集的物种和十分稀疏的物种都较少,而重要性处于中间状态的物种都很多^[2,12,21,29]。

各种理论分布模型拟合效果的评价和比较是一个难度较大的问题。Pielou (1975) 和 Wilson (1991) 都对此进行了深入的讨论^[21,23]。但一般情况下,通过 X^2 检验(好适度检验)和物种重要性顺序——相对多度曲线的比较相结合的方法是可以对拟合效果进行评价和比较的^[2]。当然这种比较要严格遵照有关程序进行^[21,36]。Wilson (1991) 还提出了运用 MLD(平均对数偏差)、Duncan 的新多范围检验(New Multiple Range Test)、方差分析和 Hotelling T^2 检验评价模型拟合效果的方法^[23]。当然,在具体的评价过程中,还有许多细节问题需要克服。但有一条是肯定的,即不同模型的拟合效果在以规范方法获得足够重复取样的前提下是可以进行评价和比较的。

参 考 文 献

- 1 Whittaker R H, Evolution and measurement of species diversity. *Taxon*, 1972, 21:213~251
- 2 Magurran A E, Ecological diversity and its Measurement New Jersey. Princeton University Press, 1988
- 3 罗志义, 上海佘山地区棉田节肢动物群落多样性分析及杀虫剂对多样性的影响. *生态学报*, 1982, 2(3): 255~266
- 4 万方浩, 陈常铭, 综防区和化防区稻田害虫——天敌群落组成及多样性的研究. *生态学报*, 1986, 6(2): 159~170

- 5 李代芹,赵敬钊,棉田蜘蛛群落及其多样性研究. 生态学报,1993,(13):205~213
- 6 高宝嘉,张执中等,封山育林对昆虫群落结构及多样性稳定性影响的研究. 生态学报,1992,12(1):1~15
- 7 彭少麟,王伯荪,鼎湖山森林群落分析 I. 物种多样性. 生态科学,1983,(1):11~17
- 8 郝占庆,赵士洞等,长白山北坡阔叶红松林及其次生白桦林高等植物物种多样性比较. 应用生态学报,1994,5(1):16~23
- 9 张大勇,王刚等,亚高山草甸弃耕地植物群落演替的数量研究 I. 群落组成分析. 植物生态学与地植物学学报,1988,12(4):283~291
- 10 高宝嘉,张执中等,封山育林对植物群落结构及多样性的影响. 北京林业大学学报,1992,14(2):46~53
- 11 李典谟,生态的多样性度量. 生态学杂志,1987,6(4):49~52
- 12 赵志模,郭依泉,群落生态学原理与方法. 重庆:科学技术文献出版社重庆分社,1990
- 13 金翠霞等,群落多样性的测定及其应用的探讨. 昆虫学报,1981,24(1):28~33
- 14 Beaman J H et al., Diversity and distribution patterns in the flora of Mount Kinabalu Baas P. et al(eds), 1990 *The Plant Diversity of Malesia Netherlands*. Kluwer Academic Publishers, 1990
- 15 Hurlbert S H, The non-concept of species diversity: a critique and alternative parameters. *Ecology*, 1971, **52**: 577~586
- 16 Kempton R A et al., A comparison of three measures of diversity. *Biometrics*, 1978, **34**:25~37
- 17 Sanders H L, Marine benthic diversity: a comparative study. *Amer. Nat.*, 1968, **102**:243~282
- 18 Pielou E C, 卢泽愚译,1985,数学生态学(第二版). 北京:科学出版社,1991
- 19 Fisher R A, et al., The relation between the number of species and the number of individuals in a random sample of an animal population. *J. Anim Ecol.* 1943, **12**:42~58
- 20 May R M, 孙儒泳等译,1976,理论生态学. 北京:科学出版社,1980
- 21 Pielou E C, Ecological diversity. John Wiley & Sons Inc, 1975
- 22 么枕生,丁裕国,气候统计(修订本). 北京:气象出版社,1990
- 23 Wilson J B. Methods for fitting dominance/diversity curves. *Journal of Vegetation Science*, 1991, **2**:35~46
- 24 McNaughton S J et al., General Ecology (2nd ed) New York: Holt, Rinehart and Winston, 1979
- 25 May R, Patterns of species abundance and diversity In: M T Cody, J M Diamond(eds.), *Ecology and Evolution of Community*. Cambridge MA: Harvard University Press, 1975,81~120
- 26 Whittaker R H, Dominance and diversity in land plant communities. *Science*, 1965,**147**:250~260
- 27 Southwood T R. 罗河清等译. 1978,生态学研究方法:适用于昆虫种群的研究. 北京:科学出版社,1984
- 28 Sugihara G. Minimal community structure: an explanation of species abundance patterns. *Amer. Nat.*, 1980, **116**:770~787
- 29 尚玉昌,蔡晓明,普通生态学(上册). 北京:北京大学出版社,1992
- 30 Preston F W. The commonness and rarity of species. *Ecology*, 1948, **29**:254~283
- 31 Krebs C, *Ecology: The Experimental Analysis of Distribution and Abundance* (2nd ed) New York: Harper & Row Publishers, 1978
- 32 Lambshead J et al. Structural patterns of marine benthic assemblages and their relationships with empirical statistical models. In: P E Gibbs(ed). *Proceedings of the 19th European Marine Biology Symposium, Plymouth, Cambridge*; Cambridge University Press, 1985
- 33 MacArthur R H, Notes on Mrs. Pielou's comments. *Ecology*, 1966, **47**:1074
- 34 Connor E F et al., Species number and compositional similarity of the Galapagos flora and avifauna. *Ecol. Mongr*, 1978, **48**: 219~48
- 35 Wilson E O et al., Applied biogeography. In *Ecology and Evolution of communities* M L Cody, J M Diamond (eds), Cambridge:Harvard University Press, 522~534
- 36 北京林学院等,数理统计. 北京:中国林业出版社,1980