

生物群落多样性的测度方法

II β 多样性的测度方法

马克平 刘灿然

(中国科学院植物研究所, 北京 100044)

刘玉明

(北京市教育学院, 北京 100044)

β 多样性可以定义为沿着环境梯度的变化物种替代的程度^[1],亦有人称为物种周转速率(species turnover rate)、物种替代速率(species replacement rate)和生物变化速率(rate of biotic change)^[2]。很多学者^[3-10]都对此进行过深入的研究。 β 多样性还包括不同群落间物种组成的差异。不同群落或某环境梯度上不同点之间的共有种越少, β 多样性越大^[10]。精确地测度 β 多样性具有重要的意义。这是因为:①它可以指示生境被物种分隔的程度;② β 多样性的测定值可以用来比较不同地段的生境多样性;③ β 多样性与 α 多样性一起构成了总体多样性(overall diversity)或一定地段的生物异质性(biotic heterogeneity)。根据调查数据的属性不同, β 多样性的测度方法可以分成两类:即二元属性数据测度法和数量数据测度法。

1 二元属性数据的 β 多样性测度

二元属性的数据又称0、1数据或有、无数据。在群落调查中只考虑某个物种的存在与否,而不管其个体数目。Wilson和Shmida对于此类调查数据的6种主要的 β 多样性测定方法进行了较好的评价^[9]。

1.1 Whittaker指数(β_w)

该指数由Whittaker于1960年提出,是第一个 β 多样性指数,其表达式为:

$$\beta_w = S/ma - 1 \quad \text{式 1}$$

式中: S 为所研究系统中记录的物种总数; ma 为各样方或样本的平均物种数。

类似地,还有三种表达方式^[1]:

$$\beta_{WH} = \exp H'c / \exp mH' - 1 \quad \text{式 2}$$

$$\beta_{wc} = Ecc/Ec - 1 \quad \text{式 3}$$

$$\beta_{WM} = Mn/Ms - 1 \quad \text{式 4}$$

式中: $H'c$ 和 mH' 分别是所研究系统中的Shannon-Wiener指数和各样方法Shannon-Wiener指数的平均值;

Ecc 是所研究系统的物种总数(S)与最重要(n_1)和最不重要物种(n_s)重要值对数差的比率,即 $S/(\lg n_1 - \lg n_s)$; Ec 是各样方 $S/(\lg n_1 - \lg n_s)$ 的平均值; Mn 是所研究系统中样方总数; Ms 是各个种出现的样方数的平均值。很明显,式4将得到与式1相同的结果。

物种组成完全相同的样方的 β_w 指数等于1;两个完全不同的样方的 β_w 指数等于2。物种组成

完全相同的样方应该没有物种组成的分化,也就是说其分化值应为零。为此,Whittaker 在 β_w 指数的表达式中都减去 1。

β_{ws} 指数计算简便,而且直观地反映了 β 多样性与物种丰富度(S)之间的关系。若以物种丰富度作为多样性的测度指标,则式 1 反映了 α 多样性、 β 多样性与总体多样性 S 即 γ 多样性之间的关系。 β_{ws} 是一种应用较为广泛的 β 多样性指数。

1.2 Cody 指数(β_c)

Cody 在关于三大洲鸟类物种分布的讨论中,把 β 多样性定为“调查中,物种在生境梯度的每个点上被替代的速率”^[11]。Cody 和 Pielou 提出的测度物种在环境梯度上变化或周转速率的方法可以用来定义群落间的交错区^[3]。Wilson 等认为,作为现存生境范围的测度以及总体多样性的一个有用的组分, β 多样性应视为分化的总和(Amount of differentiation)而不是变化的速率^[9]。因此,他们用 Cody 的速率测度对生境梯度的积分来定义 β 多样性指数,并将其表示为:

$$\beta_c = [g(H) + l(H)/2] \quad \text{式 5}$$

式中: $g(H)$ 是沿生境梯度 H 增加的物种数目; $l(H)$ 是沿生境梯度 H 失去的物种数目,即在上一个梯度中存在而在下一个梯度中没有的物种数目。

β_c 指数通过对新增加和失去的物种数目进行比较,使人们能获得十分直观的物种更替概念,对于沿生境梯度变化排列的样本,它清楚地表明了 β 多样性的含义。

1.3 Routledge 指数($\beta_R, \beta_I, \beta_E$)

Routledge 对如何把多样性区分为 α 多样性和 β 多样性问题十分关注^[12]。经过对 Whittaker 的 β_w 多样性指数进行认真的比较研究后,提出了三个新的 β 多样性指数:

$$\beta_R = [S^2 / (2r + S)] - 1 \quad \text{式 6}$$

式中: S 为所研究系统中的物种总数; r 为分布重叠的物种对数(species pairs)。

$$\beta_I = \log(I) - [(1/T) \sum e_i \log(e_i)] - [(1/T) \sum a_j \log(a_j)] \quad \text{式 7}$$

式中: e_i 为种 i 出现的样方数; a_j 为样方 j 的物种数目。

$$T = \sum e_i = \sum a_j$$

$$\beta_E = \exp(\beta_I) - 1 \quad \text{式 8}$$

1.4 Wilson 和 Shmida 指数(β_T)

Wilson 和 Shmida 在野外研究物种沿环境梯度分布时提出了另一个 β 多样性指数 β_T (beta turnover), 其表达式为^[9]:

$$\beta_T = [g(H) + l(H)] / 2a \quad \text{式 9}$$

很显然,式 9 是把 Cody 指数(β_c)与 Whittaker 指数(β_w)结合形成的。式中变量的含义与式 1 和式 5 的相应变量相同。

1.5 对 6 种多样性指数的评价

许多学者^[1-3,8-10]都从不同角度对 β 多样性指数进行不同程度的评价,其中以 Wilson 等的评价较为全面^[9]。

1.5.1 与群落更替的直观概念一致

β 多样性测度的效果,在一定程度上依赖于准确反映群落更替程度(degree of community turnover)的能力。为了检验这个特性,可考虑两种极端的情况:①系统由同一单元组成,即系统中每个物种在所有的梯度中都出现;②系统由 C 个完全不同的单元组成,即每个单元的物种仅分布于该单元而不与其他单元的物种相重叠。在第一种情况下无群落更替;在第二种情况下则有 $C-1$ 个

完全的群落更替。满足这条标准的 β 多样性指数具有下列性质:对于一个给定的研究系统,测得的 β 多样性指数在数值上相当于一个具有 β 个群落变化的系统中获得的值,或具有 $\beta+1$ 个完全不同群落单元所获得的值。

前述 6 种 β 多样性指数中,有 4 种满足或部分地满足这一标准。 β_w 精确地反映了在所有条件下群落更替的概念; β_T 只有在端点的平均物种数等于所有样本的平均物种数时才是如此; β_R 和 β_E 在更有限条件下,即每个群落样本包含相等的物种数时才适合。其余两种 β 多样性指数(β_C 和 β_I) 不能反映群落更替的概念。

1.5.2 可加性

如果沿环境梯度有三个抽样位置 a、b、c,那么从 a 到 c 的 β 多样性等于从 a 到 b 和从 b 到 c 的 β 多样性之和,即: $\beta_{(a,c)} = \beta_{(a,b)} + \beta_{(b,c)}$ 这就是可加性。如果不具可加性,则 β 将依赖于不同环境梯度的特定位置,而不是沿环境梯度群落更替的唯一反映。

在 6 种 β 多样性测度中,只有 β_C 在所有条件下都具有可加性, β_w 和 β_T 仅在沿环境梯度的每个样本包含相等的物种数时才是如此,而 β_R 、 β_I 和 β_E 都不具备这个特征。

1.5.3 独立于 α 多样性

就一个群落来说, β 多样性是群落环境异质性的表征。一个物种丰富、均匀度高的群落(α 多样性高),不一定 β 多样性就高;反之,一个 α 多样性较低的群落,未必 β 多样性一定就低。这是因为 α 和 β 多样性两者的内涵是有差别的,所以对于一个给定的系统, β 多样性应该独立于 α 多样性。

在 β 多样性的 6 种测度方法中,有 5 种(β_w 、 β_R 、 β_I 、 β_E 和 β_T) 都是与 α 多样性独立的,而 β_C 却随着 α 多样性的增加而增加,因而它的 α 多样性是不独立的。

1.5.4 独立于样本的大小

除了非常小的样本外, β 多样性应该独立于样本的大小。该准则的一个简单的检验方法是在抽样数量增加而其他信息无变化时,测定 β 值的稳定性。

β_w 、 β_R 、 β_C 和 β_T 独立于样本的大小,而 β_I 和 β_E 在增加不包含物种分布的更多信息的样本量时,其值也发生改变。这是因为 β_I 和 β_E 是由 Pielou 研究离散寄主植物上昆虫的生态位宽度和重叠测度时得出来的^[2,13]。在这种情况下,样本(即生境)数本身包含了信息。因此在分析一个连续梯度物种分布数据时,因其生境常常并非离散结构,所以 β_I 和 β_E 的使用受到限制。

下面以表的形式(表 1)列出用上述 4 条准则,对 6 种 β 多样性测度的评价^[9]。评价表明, β_w 和 β_T 满足或至少部分满足上述 4 条准则, β_R 除可加性外也满足或部分满足其余 3 条准则。 β_w 和 β_T 比较, β_T 对沿环境梯度的群落更替更有直观的含义,因而当样本数据是沿着单一环境梯度变化时,使用 β_T 较为恰当;而 β_w 并没有假设一个环境结构,因此当样本不能沿一个单向梯度排列时可供使用,所以 β_w 是应用更为广泛的 β 多样性测度方法。

1.6 相似性系数测度

β 多样性沿着环境梯度的变化可由上面介绍的 6 个指数进行测度。但 β 多样性的另一方面即不同群落间的(可能不出现在明显的环境梯度上或暂不清楚环境梯度的) β 多样性的测度也是不容忽视的。目前,比较成熟的群落分类和排序技术是解决这一问题的较好方法^[10]。

最简便的方法是运用相似性系数测度群落或生境间的 β 多样性。在众多的相似性指数中,应用最广、效果最好的是早期提出的 Jaccard 指数和 Sorenson 指数^[1,14]。

$$\text{Jaccard 指数 } C_J = j / (a + b - j) \quad \text{式 10}$$

$$\text{Sorenson 指数 } C_S = 2j / (a + b) \quad \text{式 11}$$

式中: j 为两个群落或样地共有种数; a 和 b 分别为样地 A 和样地 B 的物种数。

此外, Whittaker 等还推荐 Bray-Curtis 指数, Orloci 的欧氏距离等作为 β 多样性的测度方法^[1,15,16]。大量的指数和群落分类与排序技术在有关的植被数量分析技术的专著中都有详细介绍^[17-20], 此不赘述。

表 1 6 种 β 多样性测度方法的评价

Table 1 Six measures of beta diversity rated by four ecological criteria of "good" performance.

评价准则 Criterion	β_w	β_c	β_R	β_I	β_E	β_T
群落更替的直观性 Conformity with the notion of community turnover	Y	N	Y*	N	Y*	Y**
可加性 Additivity	Y*	Y	N	N	N	Y*
独立于 α 多样性 Independence from alpha diversity	Y	N	Y	Y	Y	Y
独立于样本大小 Independence from excessive sampling	Y	Y	Y	N	N	Y

Y: 满足准则; N: 不满足准则; Y: Criterion fulfilled; N: criterion not fulfilled;

Y*: 当对所有的样本(j), $(\alpha_j) = \bar{\alpha}$ 时满足准则; Y*: If $\alpha_j = \bar{\alpha}$ for all Samples j , criterion fulfilled;

Y*: 当 $(\alpha_i + \alpha_n)/2 = \bar{\alpha}$ 时满足准则; Y**: If $(\alpha_i + \alpha_n)/2 = \bar{\alpha}$, criterion fulfilled.

2 数量数据的 β 多样性测度

上述二元属性数据 β 多样性测度方法的优点在于计算简便, 易于使用。然而, 不足也源于此。不考虑每一物种的个体数量或相对多度, 势必过高估计稀疏种的作用, 而导致不合理的结论。为此, 生态学家试图利用数量数据测度 β 多样性^[14]。

2.1 Bray-Curtis 指数

该指数是在 Sorenson 指数(式 11)的基础上形成的, 是一个应用非常广泛的指数。其表达式为^[15]:

$$C_N = 2jN / (aN + bN) \quad \text{式 12}$$

式中: aN 为样地 A 的物种数目; bN 为样地 B 的物种数目; jN 为样地 A (jNa) 和 B (jNb) 共有种中个体数目较小者之和, 即 $jN = \sum \min(jNa + jNb)$

2.2 Morisita-Horn 指数

Wolda 比较了大量的定量的相似性系数, 发现只有 Morisita-Horn 指数强烈受到物种丰富度和样方大小的影响。因此, 该指数的不足在于它对最富集种的多度非常敏感^[21]。Wolda 将 Morisita-Horn 指数进行适当的改进, 并应用于热带螳螂群落的 β 多样性测定, 取得了满意的结果^[22]。Wol-

da 改进公式为:

$$C_{MH} = 2 \sum (a_{ni} \cdot b_{ni}) / (da + db) aN \cdot bN \quad \text{式 13}$$

式中: aN 、 bN 与式 12 相同; a_{ni} 和 b_{ni} 为 A 和 B 样地中第 i 种的个体数目;

$$da = \sum a_{ni}^2 / aN^2 \quad db = \sum b_{ni}^2 / bN^2$$

Smith 近来对相似性测度方法进行了较为全面的比较和分析, 并利用 Rothamsted 昆虫调查数据对定量和定性的测度技术进行检验^[14]。她的结论是: 定性数据的 β 多样性测度方法不尽如人意, 但其中效果相对较好的是 Sorenson 指数(式 11)。定量方法中, 改进的 Morisita-Horn 指数(式 13)效果最好^[10]。对于具体的研究, 指数的选择应根据具体的数据类型与结构和研究的目的决定。

2.3 Whittaker 的以半变(half-change)为单位的 β 多样性测度

Whittaker 把半变定义为两个具有 50% 的物种相似性的样本间的生态距离^[3], 其表达式为:

$$H_c = (\log CCo - \log CCn) / \log 2 \quad \text{式 14}$$

式中: CCo 为群落的“内部结合值”(Internal association), 即重复样方的相似性, 一般为 60%~90%。Whittaker 等以生态学上有意义的梯度距离为横坐标(X 轴), 以样本平均相似性为纵坐标(Y 轴), 表明随着梯度距离增加群落相似性逐渐减小。当用最小二乘法拟合这条直线时, 则直线在 Y 轴上的截距可定义为两个重复样本的期望相似性。一般来说, 这个值在 75% 左右^[3]。CCn 为群落梯度或环境梯度中两个端点样方的相似性。相似性可以由 Bray-Curtis 指数(式 12)求得, 亦可由下式求得

$$PS = 2 \sum \min(n_{ij}, n_{ik}) / (N_j + N_k)$$

式中: n_{ij} 和 n_{ik} 为样方 j 和 k 的共有种 i 的个体数或重要值; N_j 和 N_k 分别为样方 j 和 k 的个体总数。用式 11 分别计算同一组群落或样地不同层次, 如乔木层、草本层等的 H_c 时, 结果往往不同。这一事实反映了群落的不同层次或不同分类群间相对独立的多样性关系^[1]。式 14 对于演替的讨论具有十分重要的意义^[18]。

3 结 语

β 多样性测度是以环境梯度的生态学长度为基础的, 物种替代的测度多在一定的环境梯度上进行。然而, β 多样性的测度不应局限于此, 可以与竞争^[9]、不同的空间^[23-26]和时间尺度(演替和季相变化的生态学长度)^[27, 26]相结合, 以认识生物群落的时空结构与功能过程。 β 多样性的测度还有助于对物种稀有(rarity)和濒危机制的了解^[29]。虽然 β 多样性的测度工作较之 α 多样性要少得多, 但其重要意义是不容忽视的。

参 考 文 献

- 1 Whittaker R H, Evolution and measurement of species diversity. *Taxon*, 1972, 21: 213~251
- 2 Pielou E C, Ecological Diversity. John Wiley & Sons Inc., 1975
- 3 Whittaker R H, Vegetation of the Siskiyou Mountains. *Ecol. Monogr.*, 1960, 30: 279-338
- 4 Whittaker R H, Dominance and diversity in land plant communities. *Science*, 1965, 147: 250~260
- 5 Whittaker R H, Evolution of species diversity in land communities. In: M K Hecht, W C Steere, B Wallace (eds.), *Evolutionary Biology*, Vol. 10, New York: Plenum, 1977, 1~67
- 6 MacArthur R H, Notes on Mrs. Pielou's comments. *Ecology*, 1966, 47: 1074
- 7 MacArthur R H, Geographical Ecology: Patterns in the Distribution of Species. New York: Harper & Row, 1972
- 8 Wilson M V, C L Mohler, Measuring compositional change along gradients. *Vegetatio*, 1983, 54: 129~141
- 9 Wilson M V, A Schmida, Measuring beta diversity with presence-absence data. *J. Ecol.* 1984, 72: 1055~1064

- 10 Magurran A E, *Ecological Diversity and Its Measurement*. New Jersey: Princeton University Press, 1988
- 11 Cody M L, Towards a theory of continental species diversity bird distributions over Mediterranean habitat gradients. In: M L Cody, J M Diamond (eds.), *Ecology and Evolution of Communities*, Cambridge: Harvard University Press, 1975, 214~257
- 12 Routledge R D, On Whittaker's components of diversity. *Ecology*, 1977, 58: 1120~1127
- 13 Pielou E C, Niche width and overlap: a method for measuring them. *Ecology*, 1972, 53: 687~692
- 14 Southwood T R, 1978. 罗河清等译, 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
- 15 Bray J R, J D Curtis, An ordination of the upland forest communities of southern Wisconsin. *Ecol. Monogr.* 1957, 27: 325~349
- 16 Orloci L, Geometric models in ecology I. The theory and application of plant communities. *J. Ecol.* 1966, 55: 193~205
- 17 Mueller-Dombois D, H Ellenberg, 1974. 鲍显城等译, 植被生态学的目的和方法. 北京: 科学出版社, 1986
- 18 Whittaker R H (主编), 1978. 王伯荪译, 植物群落排序. 北京: 科学出版社, 1986
- 19 Gauch H G Jr, 1982. 杨持等译, 群落生态学中的多元分析. 北京: 科学出版社, 1989
- 20 Kent M et al., *Vegetation description and analysis*. Boca Raton: CRC Press, 1992
- 21 Wolda H, Similarity indices, sample size and diversity. *Oecologia*, 1981, 50: 296~302
- 22 Wolda H, Diversity, diversity indices and tropical cockroaches. *Oecologia*, 1983, 58: 290~298
- 23 Whittaker R H et al., Analysis of two-phase pattern in a mesquite grassland. *J. Ecol.* 1979, 67: 935~952
- 24 Whittaker R H et al., Structure, pattern, and diversity of a mallee community in New South Wales. *Vegetatio*, 1979, 39: 65~76
- 25 Cody M L, Bird diversity components within and between habitats in Australia. In: Ricklefs R E, D Schluter (eds.) *Species Diversity in Ecological Communities: historical and geographical perspectives*, Chicago: The University of Chicago Press, 1993, 147~158
- 26 Ricklefs R E, D Schluter, Species diversity: regional and historical influences. In: Ricklefs R E, D Schluter (eds.), *Species diversity in ecological communities: historical and geographical perspectives*, Chicago: The University of Chicago Press, 1993, 350~364
- 27 Shugart H H, J M Hett, Succession: similarities of species turnover rates. *Science*, 1973, 180: 1379~1381
- 28 Jassby A D, C R Goldman, A quantitative measure of succession rate and its application to the phytoplankton of lakes. *Amer. Nat.*, 1974, 108: 688~693
- 29 Cody M L, Diversity, rarity, and conservation in Mediterranean-climate region. In: Soule M E (ed.), *Conservation Biology: The Science of Scarcity and Diversity*, Sunderland: Sinauer Associates Inc., 1986, 123~154