

群落生态学原理与方法

赵志模 郭依泉 编著

科学技术文献出版社重庆分社

1. ...
2. ...
3. ...

4. ...
5. ...

6. ...
7. ...

8. ...
9. ...

10. ...
11. ...

12. ...
13. ...

14. ...
15. ...

16. ...
17. ...

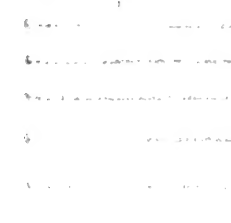
18. ...
19. ...

20. ...
21. ...

22. ...
23. ...

24. ...
25. ...

26. ...
27. ...



1. ...
2. ...
3. ...
4. ...
5. ...
6. ...
7. ...
8. ...
9. ...
10. ...
11. ...
12. ...
13. ...
14. ...
15. ...
16. ...
17. ...
18. ...
19. ...
20. ...
21. ...
22. ...
23. ...
24. ...
25. ...
26. ...
27. ...

58.184
776

群落生态学原理与方法

Principle and Methods of
Community Ecology

赵志模 郭依泉 编著

by Zhao Zhimo and Guo Yiquan

科学技术文献出版社重庆分社

Publishing House of Scientific and Technical
Documentation, Chongqing Branch

中科院植物所图书馆



S0013680

内容提要

本书是一本系统的、理论和方法兼顾的群落生态学专著。全书分八章：群落生态学的基本原理，群落食物网随机理论，群落内的生物种间关系，群落丰富度及种-面积、种-多度关系，群落的多样性与稳定性，群落相似性测定，群落聚类分析和群落排序。本书是《生态学引论》（赵志模、周新远编著）一书的姊妹篇，可供大专院校有关专业的本科生及研究生作为教材使用，并可供从事生物、生态、环保、植保等专业的科技工作者参考。

Shao Zhi-mo & Zhou Xin-yuan

科学出版社出版
Shao Zhi-mo & Zhou Xin-yuan
Department of Ecology, Beijing Normal University
Beijing, China

序

群落生态学是现代生态学理论中重要的部分，是较个体生态学、种群生态学更高级的组织层次(levels of organization)，是联结种群生态学和生态系统之间的桥梁。它是集中研究生态系统中有生命的部分——生物群落的科学，其目的在于了解群落的起源、发展、各种静态和动态特征以及群落内及群落间的相互关系，从而深化对自然界特别是对生态系统的认识，为人类充分而合理地利用自然资源，提高生态系统生产力，推动生物群落向特定方向发展，保持生态系统的相对稳定与平衡提供理论依据。因此，群落生态学在生态科学和人们的社会实践中都具有突出的理论价值和实践意义。

遗憾的是，至今国内还没有一本系统的、理论和方法兼顾的群落生态学专著。近年来，在生物、生态、环保、植保等学科领域，涉及群落的研究纷纷立项，本书作者在国家自然科学基金资助课题、国家“七五”攻关课题、四川省科委重点课题的研究中，在群落生态学方面作了大量研究工作，特别在昆虫群落的结构和演替、时间和空间格局、生态位、竞争群、多样性指标等方面有不少创见，探索出不少新的研究方法，先后发表了10余篇有关群落研究的学术论文，在国内外都引起了较大反响。近年来，由于科研、教学工作的需要以及不少科学工作者纷纷来函索要资料，促使本书作者在参阅国内外大量文献资料的基础上，结合本身的一系列科研成果，编写了这本《群落生态学原理与方法》。利用该书的初稿，曾为农业部委托西南农业大学举办的助教进修班和该校研究生连续开了三年“群落生态学基本原理”课程。

此次出版在内容上作了许多增添和补充，在形式和编排上也作了修改。本书内容分八章，系统阐述了群落生态学的基本原理，群落食物网随机理论，群落中的种间关系，群落丰富度及种面积、种多度关系，群落的多样性及稳定性，群落排序及分类等。其中介绍的群落食物网随机理论，属于80年代后期才出现的全新的内容，国内至今还没有一本教科书和文章作过介绍。本书特点是系统地阐述了群落生态学的原理和方法，反映了群落生态学发展的过去、现在和未来，同时本书的实用性较强，有关群落调查数据的处理、计算及分析多以实例作了较详细的介绍。

本书是作者之一与周新远副教授1984年合作编写出版的《生态学引论——害虫综合治理的理论及应用》一书的姊妹篇。前一本书着重论述种群生态学原理，而这本书着重论述群落生态学理论，二者在内容上显著不同，但又连为一体，相得益彰，使读者对生态学中两个有联系的重要部分的理论和方法有全面的了解，可供大专院校有关专业的本科生和研究生作为教材使用，也可供从事生物、生态、环保、植保等专业的工作人员参考。

李隆术

1989年10月于重庆

四、群落演替的一般特征	(44)
五、顶极群落	(46)
第二章 群落食物网随机理论	(49)
第一节 引言	(49)
一、食物网与营养物种	(49)
二、食物网中的链节	(50)
三、食物网映射矩阵	(51)
第二节 群落食物网的统计规律	(51)
一、物种度量律	(52)
二、链节度量律	(54)
三、链节-物种度量律	(54)
四、食物网的非环性	(55)
第三节 群落食物网随机理论数学模型及评价	(56)
一、无序模型	(56)
二、有限k-非环模型	(57)
三、非环模型	(58)
四、级联模型	(59)
五、级联模型的灵敏度分析及验证	(62)
第四节 食物链长度理论	(64)
一、有限食物链长度的频次分布	(64)
二、食物链平均长度与物种数的关系	(66)
三、食物链长度的制约因素及其与环境的关系	(67)
第三章 群落内的生物种间关系	(73)
第一节 引言	(73)
一、种间关系的基本形式	(73)
二、不同种间关系对种群增长作用的一般数学表达方法	(75)
三、种间关系中的食物因子	(76)
第二节 种间竞争	(78)
一、竞争排斥原理	(78)
二、竞争的结局及其影响因素	(79)
三、生态位理论	(81)
四、种间竞争的数学模型及其竞争结果的理论分析	(89)
第三节 捕食者与猎物的相互关系	(94)
一、捕食作用的类型及意义	(94)
二、Lotka-Volterra经典的捕食者-猎物微分方程	(95)
三、捕食者-猎物关系微分方程的其他形式	(100)
四、对Lotka-Volterra方程的实验论证	(101)
五、捕食者对猎物密度的功能反应、数值反应和联合作用	(103)

(831)	六、用差分方程表示的寄生物-寄主关系模型	(107)
(832)	第四节 群落内的物种共生	(119)
(831)	第四章 群落丰富度及种-面积、种-多度关系	(123)
(831)	第一节 群落丰富度及其影响因素	(123)
(871)	一、影响群落丰富度的历史因素	(124)
(871)	二、物种库的大小及距离对群落丰富度的影响	(124)
(871)	三、生境中资源状况对群落丰富度的影响	(127)
(871)	第二节 群落的物种-面积关系	(129)
(871)	一、种-面积关系的概念及一般形式	(129)
(871)	二、Arrhenius的模式	(129)
(871)	三、Romell和Gleason的模式	(131)
(871)	四、Kylin的模式	(131)
(871)	五、Fisher等的模式	(132)
(871)	六、种-面积关系4个模式的性质	(133)
(871)	七、物种-面积关系在群落抽样上的应用	(133)
(871)	第三节 群落中的种-多度关系	(134)
(881)	一、种-多度关系的概念及其标记方法	(134)
(881)	二、随机生态位假说——分割线段模型	(136)
(881)	三、生态位优先占领假说——等比级数和对数级数法则	(137)
(881)	四、对数正态分布假说——对数正态分布和截尾负二项分布模式	(143)
(881)	五、三种假说及其模型的适应范围、相互关系	(145)
(881)	第五章 群落的多样性与稳定性	(147)
(881)	第一节 群落多样性的基本概念和主要类型	(147)
(881)	第二节 α 多样性的测度方法	(148)
(881)	一、Simpson多样性指数	(148)
(881)	二、种间相遇机率(PIE)	(149)
(881)	三、Shannon信息多样性指数	(150)
(881)	四、McIntosh多样性指标	(152)
(881)	五、群落的丰富度与均匀度	(153)
(881)	第三节 广义信息多样性指数及其应用	(154)
(881)	一、广义信息多样性指数的概念及公式	(154)
(881)	二、广义信息多样性指数的灵敏度分析	(156)
(881)	三、广义信息多样性指数的应用	(157)
(881)	第四节 β 多样性的测度方法	(158)
(881)	一、二元属性数据的 β 多样性测度	(158)
(881)	二、数量数据的 β 多样性测度	(162)
(881)	第五节 群落多样性梯度等级及其决定因素	(163)
(881)	一、多样性梯度等级的实例	(163)
(881)	二、决定多样性等级的因素	(164)

第六节 群落的稳定性	(165)
一、群落稳定性的基本概念	(165)
二、群落稳定性的机制	(167)
三、群落稳定性与多样性的关系	(168)
第七节 农业生态系统多样化与害虫防治	(170)
一、农业生态系统多样化的概念及其对植食性昆虫丰富度的影响	(170)
二、植食性昆虫对系统多样化反应的机制	(170)
三、几点结论	(172)
第六章 群落相似性测定	(173)
第一节 引言	(173)
第二节 数据的基本类型及处理	(174)
一、数据的基本类型	(174)
二、数据类型的转化	(175)
三、数据矩阵和相似矩阵	(177)
第三节 相似性系数	(178)
一、匹配系数	(179)
二、内积系数及原始数据的标准化	(183)
三、概率系数	(185)
第四节 相异性系数	(187)
一、欧氏距离	(188)
二、广义距离	(189)
三、绝对值距离	(191)
四、由相似性系数转化成的相异性指标	(192)
第七章 群落聚类分析	(194)
第一节 引言	(194)
第二节 系统聚类法	(196)
一、最近邻体法	(196)
二、最远邻体法	(199)
三、平均聚类法	(200)
四、系统聚类法的统一模型	(203)
第三节 模糊聚类分析	(205)
一、模糊集的概念及模糊等价关系	(206)
二、模糊聚类分析的步骤与方法	(207)
三、一个计算实例	(208)
四、群落模糊聚类分析实例	(209)
第四节 信息聚类法	(210)
一、信息聚类的基本原理	(210)
二、二元数据的信息聚类	(210)

三、多状态数据及数量数据信息量及信息增量的计算	(214)
四、信息聚类在生态学研究中的适用性	(216)
第五节 有序样本的最优分割	(217)
一、最优分割法的基本原理	(217)
二、最优分割的方法及计算公式	(219)
三、最优分割的具体计算步骤	(221)
第六节 其他聚类方法	(223)
一、动态聚类	(223)
二、关联分析	(224)
三、图论聚类	(225)
四、概率聚类	(226)
第七节 分类结果的图形表示及结果分析	(228)
一、分类结果的图形表示	(228)
二、分类结果的比较	(229)
三、两种分类结果比较的一个实例	(231)
第八章 群落排序	(233)
第一节 引言	(233)
第二节 极点排序	(234)
一、极点排序的原理、步骤及方法	(234)
二、极点排序在生态学中的应用	(237)
第三节 主分量分析	(237)
一、主分量分析的基本原理	(237)
二、主分量分析的步骤及方法	(240)
三、主分量分析的不同方式	(245)
四、主分量分析的应用实例	(246)
第四节 主坐标分析	(248)
一、主坐标分析的步骤与方法	(249)
二、主坐标分析的应用实例	(253)
第五节 对应分析及相互平均法	(254)
一、对应分析	(254)
二、相互平均技术	(258)
三、对应分析与相互平均法的关系	(261)
四、应用实例	(263)
第六节 判别分析	(263)
一、判别分析的步骤与方法	(264)
二、应用实例	(268)
第七节 典范分析	(269)
一、典范分析的基本原理	(270)
二、典范分析的步骤与方法	(271)

三、典范分析在生态学中的应用.....	(276)
第八节 群落数据分析方案.....	(276)
一、模式分析中应注意的几个问题.....	(277)
二、排序与聚类的统一图示.....	(278)
三、群落数据分析方案的几个实例.....	(279)

参考文献..... (281)

1. 李博, 1980. 生态学中的典范分析. 生态学杂志, 1(1): 1-10.

2. 李博, 1981. 生态学中的典范分析. 生态学杂志, 2(1): 1-10.

3. 李博, 1982. 生态学中的典范分析. 生态学杂志, 3(1): 1-10.

4. 李博, 1983. 生态学中的典范分析. 生态学杂志, 4(1): 1-10.

5. 李博, 1984. 生态学中的典范分析. 生态学杂志, 5(1): 1-10.

6. 李博, 1985. 生态学中的典范分析. 生态学杂志, 6(1): 1-10.

7. 李博, 1986. 生态学中的典范分析. 生态学杂志, 7(1): 1-10.

8. 李博, 1987. 生态学中的典范分析. 生态学杂志, 8(1): 1-10.

9. 李博, 1988. 生态学中的典范分析. 生态学杂志, 9(1): 1-10.

10. 李博, 1989. 生态学中的典范分析. 生态学杂志, 10(1): 1-10.

11. 李博, 1990. 生态学中的典范分析. 生态学杂志, 11(1): 1-10.

12. 李博, 1991. 生态学中的典范分析. 生态学杂志, 12(1): 1-10.

13. 李博, 1992. 生态学中的典范分析. 生态学杂志, 13(1): 1-10.

14. 李博, 1993. 生态学中的典范分析. 生态学杂志, 14(1): 1-10.

15. 李博, 1994. 生态学中的典范分析. 生态学杂志, 15(1): 1-10.

16. 李博, 1995. 生态学中的典范分析. 生态学杂志, 16(1): 1-10.

17. 李博, 1996. 生态学中的典范分析. 生态学杂志, 17(1): 1-10.

18. 李博, 1997. 生态学中的典范分析. 生态学杂志, 18(1): 1-10.

19. 李博, 1998. 生态学中的典范分析. 生态学杂志, 19(1): 1-10.

20. 李博, 1999. 生态学中的典范分析. 生态学杂志, 20(1): 1-10.

21. 李博, 2000. 生态学中的典范分析. 生态学杂志, 21(1): 1-10.

22. 李博, 2001. 生态学中的典范分析. 生态学杂志, 22(1): 1-10.

23. 李博, 2002. 生态学中的典范分析. 生态学杂志, 23(1): 1-10.

24. 李博, 2003. 生态学中的典范分析. 生态学杂志, 24(1): 1-10.

25. 李博, 2004. 生态学中的典范分析. 生态学杂志, 25(1): 1-10.

26. 李博, 2005. 生态学中的典范分析. 生态学杂志, 26(1): 1-10.

27. 李博, 2006. 生态学中的典范分析. 生态学杂志, 27(1): 1-10.

28. 李博, 2007. 生态学中的典范分析. 生态学杂志, 28(1): 1-10.

29. 李博, 2008. 生态学中的典范分析. 生态学杂志, 29(1): 1-10.

30. 李博, 2009. 生态学中的典范分析. 生态学杂志, 30(1): 1-10.

31. 李博, 2010. 生态学中的典范分析. 生态学杂志, 31(1): 1-10.

32. 李博, 2011. 生态学中的典范分析. 生态学杂志, 32(1): 1-10.

33. 李博, 2012. 生态学中的典范分析. 生态学杂志, 33(1): 1-10.

34. 李博, 2013. 生态学中的典范分析. 生态学杂志, 34(1): 1-10.

35. 李博, 2014. 生态学中的典范分析. 生态学杂志, 35(1): 1-10.

36. 李博, 2015. 生态学中的典范分析. 生态学杂志, 36(1): 1-10.

37. 李博, 2016. 生态学中的典范分析. 生态学杂志, 37(1): 1-10.

38. 李博, 2017. 生态学中的典范分析. 生态学杂志, 38(1): 1-10.

39. 李博, 2018. 生态学中的典范分析. 生态学杂志, 39(1): 1-10.

40. 李博, 2019. 生态学中的典范分析. 生态学杂志, 40(1): 1-10.

41. 李博, 2020. 生态学中的典范分析. 生态学杂志, 41(1): 1-10.

42. 李博, 2021. 生态学中的典范分析. 生态学杂志, 42(1): 1-10.

43. 李博, 2022. 生态学中的典范分析. 生态学杂志, 43(1): 1-10.

44. 李博, 2023. 生态学中的典范分析. 生态学杂志, 44(1): 1-10.

45. 李博, 2024. 生态学中的典范分析. 生态学杂志, 45(1): 1-10.

46. 李博, 2025. 生态学中的典范分析. 生态学杂志, 46(1): 1-10.

第一章 群落生态学的基本原理

第一节 引言

一、生物群落的基本概念

生物群落 (biotic community) 是指一定地段或生境里各种生物种群构成的结构单元。在自然景观中, 无论是原始的还是经过人们改造过的生境内, 有多种多样的植物、动物和微生物生活在一起, 虽然它们在分类地位上, 亦即在系统发育或亲缘关系上或许相差甚远, 但是它们作为生境中各种生物种群松散结合的结构单元, 在其内部却存在着极为复杂的相互联系, 并由于功能整合原理, 即随结构的复杂化而赋予新的性质, 使得这个结构单元具有与组成它们种群所不同的静态和动态的特征。

生物群落的这个概念, 最初由德国生物学家K. Möbius于1880年开始使用。他在研究海底的牡蛎种群时, 注意到这种动物只能在一定温度、盐度下生活, 并且与其他的鱼类、甲壳类、环节动物和棘皮动物类密切相关, 构成了一个相互联系、相互制约的有机的统一体, 他把这个统一体称为biocoenosis。这个术语与biotic community基本上是同义的。一般德、俄学者习惯于使用前者, 而英、美学者则更习惯于使用后者。

群落与种群是两个显然不同的概念。种群是种的存在形式, 是遗传因子交换及以同一生活方式为基础而成立的一个实体; 而群落则是多种生物种群的集合体, 是一个境界松散结合的概念。正因为如此, 生物群落生态学的先驱者V. E. Shelford(1929)给群落下了定义, 称之为“分类系统上的缀合单元, 并且有相对统一的外观”。但是, 群落内共同生活在一起的式样繁多的生物有机体, 并不是偶然散布在地球上的一些孤立的东西, 群落内生物之间的物质循环和能量流动使它呈现出一定的组成和结构的外观, 正因为如此, 著名生态学家E. P. Odum(1983)在Shelford所下群落定义的基础上又附加了一点, 即群落还“具有绝对明显的营养组织和代谢类型”。此外, 在时间过程中, 生物群落虽然有如变形虫一样, 不断改变着它们的外观, 但是这种变化却具有一定的顺序状态, 亦即具有发展和演替的动态特征。〔显然, 群落特征决不是其组成物种种群特征的简单总和, 一方面结构的变化使得一些性质变得更加复杂而不稳定, 另一方面, 其他的一些性质又由于稳态的机理, 如控制与平衡、作用与反作用的机制, 使得群落在绝对的变动过程中保持了相对的稳定性。当然, 由于群落终究是一个松散的结合单元, 因而各物种在空间和时间上是可以置换的, 这就是功能大致相同的群落可能由不同的物种组成的原因。〕

群落概念在生态学上应用的重要性是因为“由于群落的发展而导致生物的发展”, 因此, 对某种特定生物进行控制的最好方法, 不论我们是想促进或抑制, 就是改变群落, 而不是“攻

击”生物本身。例如，在控制蚊子上，更为有效和便宜的方法是改变整个水生群落，包括变动水平面、养殖鱼类等，这要比企图直接毒杀蚊子好得多；由于杂草最容易生长在土壤不断遭受翻动的条件下，因此，控制路旁杂草最有效的办法是停止在路旁犁翻土壤，以及促进一个稳定的、人们所期望的植被发育，使杂草无法与之竞争，我国几千年来的蝗患得以基本控制，一条基本经验就是对黄、淮、海河及内涝湖泊开展围湖造田，消灭杂草，兴修水利，开垦荒地，种植作物，进行彻底治理，从而改变了自然面貌，引起了生物群落的剧烈变化，消除了飞蝗的产卵基地和生活场所。

生态学

二、群落的组成及优势种

群落的组成是指群落由哪些生物所构成，亦即组成群落的有机体的种类。群落组成是影响群落特征的一个明显的因素。在一个群落中，物种是多种多样的，生物的个体数量也是极丰富的。Williams (1941) 曾估计一英亩的森林群落面积中，除原生动物和其他微生物外，就有400多个物种，4000多万生物个体。由于生物群落是一个泛指的名词，它可以用来指明各种不同大小及不同自然特征的有机体的集合；从一块土壤，一片草地，一块农田，一个果园甚至一根树干到广大的森林、海域，所以一个群落中包括的物种有很大的变化。在群落的组成上，还有所谓主要群落 (major community) 和次要群落 (minor community)，自养 (autotrophic) 群落和异养 (heterotrophic) 群落之分。主要群落是指那些具有充分大小范围，其结构有一定的完善性，能相对独立区别于邻近地区的群落，因为这种群落只要有阳光供给能量就能茂盛存在，所以也称为自养群落；次要群落是指那些多少要依赖于邻近集团的、不能独立存在的生物群体，因为这种群落，其生物有机体依赖于邻近生物已经固定的能量和物质，所以也称为异养群落。

对于群落组成的研究，一开始就涉及所有的生物成分，这不仅是困难的，甚至几乎是不可能的。为了特定的目的，并考虑到人们认识能力的局限性，应当建立相应的群落隔离界限。一般说来，最好的途径是以生态学家做为一个实体的类型——这往往是生物分类学家所熟悉的纲、目、科或生态学家自己所熟悉的若干具有共同生态特点类群作为研究的对象。这样，根据人们研究的不同类型，就有植物群落、动物群落及微生物群落之分；在动物群落中更有森林鸟类群落、农田昆虫群落等等。

在确定了一个研究的群落以后，就群落的组成而言，有两个方面的工作是必须进行的：一是确定收集的空间（区域、栖境等）和时间；二是对收集到的生物个体进行分类鉴定。所谓昆虫区系调查、害虫普查、天敌资源调查等，实质上都是指了解特定群落中昆虫、害虫及天敌的组成成分，这是研究生物群落的基础。如果在了解群落组成成分的同时，注意观察各生物成分之间的营养关系，并采用适当的抽样方法，了解各成分的分布状况，那么这样的调查将可以获得更多的有关群落特征的信息，为群落生态学研究提供深入的条件。

群落组成中的每一个成分，在决定整个群落的性质和功能上并不具有完全相同的地位和作用。一般说来，群落中常常只有一个或几个生物种群的数量和大小以及在食物链中的地位，深刻地影响甚至决定着群落的性质，这样的生物种称为群落中的优势种 (dominant)。优势种通常在群落中不仅占有较广泛的生境范围，利用较多的资源，具有较高的生产力，而且还具有较大容量的能量，即生物量大，个体数量多等方面的特点。如果把群落中的优势种

去除，必然导致群落发生重要变化，而把非优势种去除，群落只会发生较小的变化。

在陆地群落中，植物常常是优势种类，这不仅因为它们接收阳光，转换能量，是食物生产者，而且还由于它们为群落中的其他生物有机体提供食物、给以掩蔽，同时又以多种不同形式改变着群落的物理环境。当然有时动物也对群落起控制作用，例如草原上啮齿类动物能以各种形式改变草原群落；过度放牧也会损害群落的结构和外貌。因此仅仅从“控制群落”的角度来确定其优势种，有时就会出现偏误。Clements和Shelford (1939) 对群落中生态学上的优势种曾经作过如下归纳：

1. 优势种接受全部气候压力，即它们不需要其他有机体的保护和影响；
2. 它们应该是一个调节气候及生态环境的种类，从其密度或重量方面来说是最大量的；
3. 对气候起直接反作用，改变陆地上的水分及光线或海中的气体或盐分。

群落中优势种的多少，主要受物理因素的制约和种间竞争的影响。一般说，能划定为优势种的种类，在北方的群落中总是比南方的要少。例如北方的森林，可能只有一、二种树，即可组成森林的90%以上，而在热带森林，则可能有不少种类在同样标准下成为优势种。可以这样说，在自然条件极端或严酷的地区，优势种的种类就少，亦即群落的支配因素是由少数物种所分担的，因此在生态学上，群落中的优势种以及种间竞争等关系，在沙漠、苔原或其他极端环境中就十分简单明瞭，以其作为典型的研究也比较容易。

除优势种外，群落中的其他物种称为从属种 (Subordinate)。R. Daubermir (1968) 把植物群落中的从属种区分为两个类群。一个类群是依赖性从属种 (dependent subordinates)，它紧密地依赖于优势种所提供的条件，如果优势种被排除，则迟早导致它在生境中绝灭，如附生性植物、寄生生物、专性菌根真菌和专性阴地植物等，显然，这些有机体只有在优势种定居于一个地区后才能进入生境。从属种的另一个类群是指那些不论优势种存在与否，都能在该群落生境中存在的物种。这些物种多是一些耐阴性的，但却不需要那些由优势种加诸于生境的特殊条件。因此，可以这样说，耐阴性从属种连同优势种一道，相对地依赖于环境固有的自然特性；与此相反，依赖性从属种的繁茂生长则依优势种所产生的外界条件为转移。

对于动物群落优势种的确定，虽然也可以遵循以上原则，但一般说来，动物特别是高等动物，活动性较大，一、两种动物常常不可能长期形成优势。至于在昆虫（包括天敌昆虫）群落中，人们常常使用优势种群这个术语，专指那些对农林作物造成危害，对产量、品质影响最大的害虫，就群落生态学的观点看，这未必是妥当的。的确，有的害虫种群因其数量多、取食量大，分布生境广造成了产量严重损失，但有的害虫种群主要影响产品品质，而并不具备群落优势种的特征，因此，为了避免名词术语上的混乱，就某种特定环境的害虫群落来讲，也许使用“主要害虫”或“关键害虫”这样的术语更为恰当。此外，对于害虫天敌群落，有的把生境中数量较多，或其寄生率较高，捕食量较大的天敌称为优势种，而有的学者提出划分优势天敌应该依据其能否把害虫控制在允许危害水平之下来决定。总之，对优势种这一术语的具体应用上，由于人们的立足点不同还存在着一些争论。

三、群落的界限、分类和命名

群落之间的界限，或者说群落的分布区有多种不同的情况。常有一些群落能够表现出明显的差别，可以被划分开；而另一些群落常彼此混合在一起，以至不存在明显的界限，或

者形成所谓“群落交错区”(ecotone)。对于如何确定沿环境梯度变化的群落组成上,曾经有过两个对立的学派。两派争论的焦点在于明确的群落类型是否是生物学的真实体。“有机体”学派认为,沿环境梯度或连续环境的群落组成,是一种不连续的、离散的变化,因而明确的群落类型是间断而鲜明分开的,是生物学的真实情况;“个体”学派则认为,在连续环境条件下的群落组成是逐渐变化的,因而不同群落类型只能是任意认定的。

正是由于在群落是真实的抑或是抽象的,是人为的抑或是自然的单位这样的问题上,长期以来存在着激烈的争论,因此在群落的分类和命名上,至今还没有形成一个象动物、植物、微生物有机体分类、命名上那样精确的统一规则。当然,许多学者都曾建立和发展了不同的分类系统,以适应不同群落的景观类型和他们各自的研究兴趣,为群落分类作出了贡献。

R.H.Whittaker (1978)曾总结各学派的分类,提出了群落分类的12条途径,即:(1)外貌及结构的(群系、群系型);(2)环境的(生境类型);(3)多因子或景观(景观类型、微景观类型,或生物地理群落类型);(4)生物分布区(植被带);(5)群落梯度分段(生物区、生物系列);(6)优势种(优势度类型);(7)植被动态(植被型、演替群丛和植被发育类型);(8)层或生活型的划分(层、群);(9)层的归并(基群丛);(10)森林生境型(林型、生境型);(11)数码的比较(节点);(12)植物区系单位(群丛及其他各级分类单位)。显然,由于不同学派各自强调以不同的特征作为分类的基础,所以群落分类的途径可能有不同的选择,这也意味着同一群落可能有不同的分类及名称。

关于群落的命名,因其在分类方法或途径上的混乱,自然也还没有一个统一的规则。但是群落的名称,似乎应使人们一见其名即可一目了然,并容易与其他不同的群落类型区别为好。这样,群落的命名,目前多根据三方面的特征,即:

1.根据群落中的主要优势种定名,例如红杉林群落、云杉林群落、鼠尾草群落、毛榉-枫树群落等。这种命名方法,对于一些种类较少,并在任何时期都表现为明显优势种的群落是较为适用而简单明瞭的;

2.根据优势种群的生活型定名,如热带雨林群落、草甸沼泽群落等。这种方法,对于优势种群的种类较多,而群落的生活型有突出特点的群落较为适合;

3.根据群落占有的自然生境定名,如山泉激流群落,砂质海滩群落等。这种方法对水生群落较为适用。

至于人们日常提到的昆虫群落、蜘蛛群落等等,并不属于群落分类命名的范畴,它是完全根据人们所研究的对象属于何种类群而使用的术语。但是,如果我们指出特定的生态系统,那么这样的术语就被赋予了明确的含义,例如稻田昆虫群落,桔园蜘蛛群落等。

四、群落生态学的研究内容及其在现代生态学中的地位

群落生态学是集中研究生态系统中有生命的部分——生物群落的科学。群落生态学研究的内容主要包括:

- 1.群落的组成及结构;
- 2.群落的性质与功能;
- 3.群落内的种间关系;

4. 群落的发展及演替；
5. 群落的丰富度、多样性与稳定性；
6. 群落的分类和排序。

研究群落生态学的目的在于了解群落的起源、发展，各种静态的和动态的特征以及群落间的相互关系，从而深化对自然界，特别是对生态系统的认识，为人类充分而合理地利用自然资源，提高生态系统生产力，推动生物群落向特定的方向发展，或保持生态系统的稳定与平衡提供理论依据。因此群落生态学在生态科学和生产实践中具有突出的理论意义和实用价值。

群落生态学是现代生态学划分中，较之个体生态学、种群生态学更高级的组织层次，是连接种群生态学和生态系统之间的桥梁，而不是独立于化学生态学、数学生态学等的一个学科分支。

生物层次按其等级由小到大排列，可区分为基因、细胞、器官、有机体、种群和群落（图1-1）。每个层次和自然环境的相互关系（能量和物质）产生了具有不同特征的功能系统。系统包括的有生命成分可以容纳在以上等级的任何一个层次中，或者在某两个层次的中间位置上，前者如基因系统、器官系统、种群系统等，后者如寄主-寄生物系统则可看成是居于种群和群落之间的中间层次。

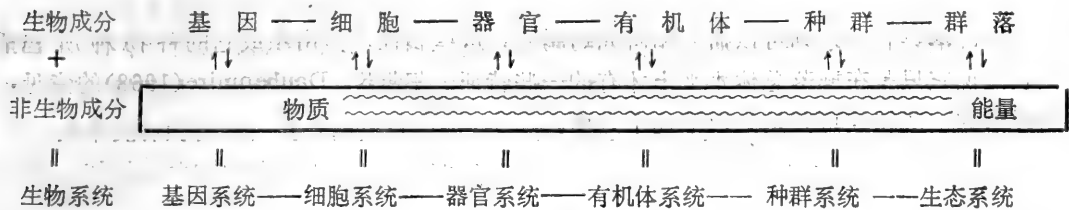


图1-1 现代生态学组织层次的谱

值得注意的是，如图1-1表示的这些层次，从相互依存、相互作用和生存的观点来看，沿着这个谱的任何地方都不可能明显的断裂。例如单个的生物有机体不可能没有它的种群而长期生存，就如同器官不能够没有它的有机体而作为一个自持单元（self perpetuating unit）长期生存一样。同样，生物群落不能够离开生态系统中的物质循环和能源而存在。但是当层次由低级向高级发展时，一方面有些性质变得更加复杂而不稳定，另一方面，也是经常易被人们忽视的方面，当由小单元向大单元进展时，其他的一些性质却变得不那么复杂而不易于变化了。这是由于稳态（homeostatic）的机理，即控制与平衡、作用力与反作用力，始终影响着这个谱，并且当较小的单元在较大的单元内发挥功能作用时，就产生一定的整合作用（integration）。例如，一个森林群落的光合作用速率要比群落内个别树木或叶片的光合作用速率变化小，因为在群落中，当一部分植物的光合作用缓慢下降时，另一部分能以补偿作用而加快光合作用的速度。此外，每一个层次都形成自己的特征，虽然在任何一个层次上的发现都有助于对另一个层次的研究，但是却不能完全解释在那个层次发生的现象。这一点是甚为重要的，因为有人主张，在较小的单位未充分了解前，不要徒劳无益地试图研究复杂的群落，如果这种观点发展成为逻辑推断，那么所有的生物学家、生态学家都将集中注意一个层次，例如细胞层次，直到这个层次的一切问题都解决了，然后再研究组织和器官的问题。过去，这个哲学观点曾广为流传，直到生物学家们发现每个层次都有自己的特点，而下一个较低层次的知识只能部分地说明上一层级的特点时才基本抛弃了那种观点。在这里正如我们

知道氢和氧的性质而不能推测水的性质一样，也不能从分离的、单个的种群知识来推测群落和生态系统的性质，Feibleman (1954) 把这个法则称为整合层次理论 (theory of integrative levels)。

群落生态学是现代生态学理论中极为重要的部分。如前所述，群落和非生命的自然环境一起，通过物质循环和能量流动构成了具有特定功能的生态系统。一方面人类持续地依赖许多生态系统的正常功能，另一方面人类任意变更或破坏生态系统达到了前所未有的能力。这种矛盾以及由此而派生出来的后果不能不使人们感到特别忧虑。从Paul Sears (1935) 所著的《荒漠在前进》到Rachel Carson (1962) 著的《寂静的春天》和S. L. Udall (1965) 著的《宁静的危机》等一系列给人深刻印象的书籍，对发展普遍理解“群落生态学对于保障人类生活于一个适宜的环境”作出了有意义的贡献。因此，从长远的观点看，群落生态学是一门至关重要的学科。

第二节 生物群落的一般特征

生物群落具有一系列可以描述和研究的属性，这些属性不是由组成它的各物种所包括的，就是说它只是在群落总体水平上才有的一些特征。根据R. Daubenmire (1968) 的意见，生物群落的一般特征可归纳为以下几个方面。

一、群落是植物与动物的复杂聚合

19世纪中叶以前，文献中所论述的植物群落，几乎全不涉及同它们交织在一起的动物的生活。直到上个世纪，由于详细的野外研究的兴起，给群落实质上是生物现象这一事实带来了曙光。

在一个群落中，植物的种类组成通常是大量的、较为连续的，以及在一年之中表现有规律性的。但是动物的组成不甚明显，如果明显则种的数量也较少，并且倾向于从一个群落类型向另一个群落类型自由移动。然而动物与植物有许多重要的相互关系。我们只要想起蚯蚓与掘土的啮齿动物对植物根际的影响，昆虫取食植物或它们的残体对土壤腐殖质化的贡献，动物传粉、大型哺乳动物的啃食和践踏等等的关系，就足以认识动物与植物之间的这种极为重要的相互关系。

生物群落概念之所以必要，不仅因为植物和动物种群到处都交织在一起，而且也因为它们景观上的分布具有一定的吻合性。当涉及那些移动性较小的动物时，尤其是如此。植物的分布主要被环境的物理因子所制约。然而，动物的分布往往更多地取决于植被类型所提供的食物与栖息场所的类型，而较少地受物理因子所决定。因此它们的分布趋向于与植物群落的模式相一致。但是较大动物的活动性使此种关系复杂化，这是因为一种动物往往在一天或一年的不同时期里，可以利用不同的植物群落。

由于研究群落中多种植物、动物微生物的方法彼此截然不同，也由于一个生物学家在分类

学、生态学等方面知识的限制，对于群落中全部动植物作为整体进行全面研究，几乎是无法胜任的。因此，为了调查的目的，应当建立起与人类能力局限性相称的隔离界限。在此基础上，对于组成群落的物种数量，一般我们用群落的物种丰富度 (richness) 来表征；对不同物种个体数量的相对丰盛度 (relative abundance) 用均匀度 (evenness) 来表示，由这两个统计量所描述的群落特点，一般用多样性指数 (diversity indices) 来概括。关于这部分内容，将在第四、五章中专门阐述。

二、群落与其环境的不可分割性

生物与环境的相互关系是生态学的核心思想。生境特征在决定群落类别上起着基本的作用；反过来，群落也肯定地决定着生境的许多特性。群落与其环境不可分割的关系构成了复杂的生态系统。生态系统成分的相互依赖关系，可用数学形式表明：

生态系统 = f(土壤, 气候, 动物, 植物……)

事实上，生态系统代表着一种动态的交错平衡，不仅系统中的每个成分影响着整个系统的特征，而且在各成分之间也存在极为错综复杂的依赖和制约关系。人类必然要干预生态系统，但是应当认识到，当这样做时，在安全方面是有限度的。因为，当这种干预或受到诱发的条件越出了群落有机体习惯了的、波动的自然条件范围时就十分危险了。例如由于下列干预方式：过度地火烧群落；迁移的生物种超越了它们的自然界限；使群落简化至一个经济植物种或单纯林的程度；或者强烈地改变土壤等，都必须进行昂贵的纠偏才能恢复生态系统的面貌。对于这种原理的洞察，是群落生态学对人类知识宝库所能提供的最重要的贡献之一。

三、群落内不同有机体类群的叠置

在一个群落中各种生物类群因它们在大小、高低，以及其他宏观形态方面的差异，表现出在空间上的叠置现象。对于植物群落，植物学家用层 (layer) 和层片 (synusia) 两个概念来表示。层是一片植被中基于植物的高度而划分的部分。例如对于一个森林群落的叠置，常可以划分为乔木层、灌木层、草本层、苔藓地衣层等。虽然这种划分是毋庸置疑的，然而它毕竟是一个粗放的描述。例如它既未将乔木及其所支持的同等高度的藤本植物分开，而将两者归属于同一类别层次；也未能将一群专性阳生植物与一群在森林砍伐后仍存活下来，并同专性阳生植物暂时混杂在一起的兼性阳生植物区分开。“层”这个术语在描述植被特定单位的大形态方面具有实际的价值，但却缺乏基本的涵义，因为体高对于植物的生态要求只有有限的关系。层片或称层聚，是人们利用形态学特征描述群落中植物组合的另一种形式或方法。例如将群落内的植物类群区分为鳞茎的草本植物、一年生草本植物、多年生草本禾草植物等等。它比层的概念具有明显的优越性。例如，它既能分辨一个木质藤本植物的层片和一个支持它们的乔木的层片，又可以把附生植物与支持它们的乔木，以及同等高度的草本植物和灌木等等区分开。

就群落中的动物有机体类群或就动物群落来看，动物学家则通常采用生态位 (niche) 的概念，并赋予它以生活方式或小生境的含义。其实，生态位这一术语对于群落中植物组分也

是同样适用的。这样生态位的宽度及生态位重叠就反映了群落内各生物有机体类群的叠置。

虽然在目前还没有一种满意的、以形态学为基础的方法将群落中的有机体类群加以区分,但没有人怀疑存在着对环境有特殊要求的生物群。就植物来说,这些类群通常从土壤的不同深度中吸收水分;它们对光的需求不同;它们往往在不同季节对生境提出最迫切的要求。表面上这些植物群居于相同的环境,但实际上,它们生活于该环境中明确规定的区域,分界线是时间上的,或是空间上的,或是两者兼而有之。混淆这些类群,就会混淆作为一个整体的群落之内大量的基本生态学上的差别。在群落内,这种生态上的差别在生物学上具有十分重要的意义。体高与发育季节不同的植物,在利用环境方面,至少部分地是互相补充的。因此竞争最大量地存在于相同生态型的个体之间。例如,当人类铲除掉一个复杂的天然生态系统,连同它的控制与平衡以及各种需求和耐力,而代之以象一块小麦田或水稻田之类的简单生态系统时,不仅使得每个植株于同一季节对相同的生境提出同一要求而增强了植株间的竞争,而且还必须经常地与那些失去了天然控制的真菌、害虫作斗争。同时,为使此种单一栽培作物保持一个满意的生产率水平,还需要有与技术相联系的高的能量输入(耕耘、栽培、施肥、病虫害防治、收获等)。利用这个生态学原理,农业生产实践在许多方面有可能取得实质性的进展。

四、群落中有机体之间的能量和物质联系

群落中的全部生物种及其全部的物理成分,通过物质的不断循环和能量的不断流动而相互联系起来,这是群落功能的具体体现。建立和保持生态系统所必需的太阳能,只有借助叶绿素才能被摄取和变成可加以利用的,因此,绿色植物以及少数化能细菌被称为生物群落的生产者(producer)。所有那些直接从植物或食草动物获得能量的动物或寄生性真菌、细菌及寄生性植物(如独脚金属*Striga*,列当属*Orobanche*),被归属为消费者(consumer)。还有一些有机体,例如那些对生产者和消费者的排泄物和尸体进行分解的腐生性细菌、真菌、原生动物等,被归属于分解者(decomposer)。这些分解者完成贮能的释放,并使养分重新为生产者利用。这样,从植物体中原始食物的合成开始,养分的依赖关系通过生物群落的其余组分,以性质十分不同的序列,即食物链(food chain)而展开,在这些不同序列的每个水平上,通过交错的途径而相互连结,从而形成了一个多相的食物网(food net)结构。关于这部分内容将在本章第四节及第二章中详细论述。

五、群落中各种有机体的群落学重要性不同

对一位分类学家而言,一个群落是由一定数量的分类单位(taxa)组成的,而他对分类单位中所有的种同等重视,或者还更重视罕见的种。反之,一个群落生态学家则较少地关注一个群落中的植物或动物名单,而是极其重视群落中每个分类单位功能上重要性的突出差别,因此他倾向于不太重视那些较罕见的有机体。当群落被看作是复杂和动态的主生态系统中有生命的成分时,大量物种存在或不存在,就其相对意义而言,是无关紧要的;相反,在另一个板

端上，一个或几个种可能决定着生态系统的主要特征。这就是说，优势种的存在常常是群落的一个重要特征，这反映了各种有机体在群落中并不具有同等的群落重要性。关于这一点，在本章的第一节中已经作了较详细的论述。

六、群落的空间界限及群落交错区

群落的概念，必然要假定其在结构与种类组成上具有一定的生物学一致性。这种一致性是与具有边界的地区，亦即空间界限相联系的。当两个群落相接触时，它们相连接的带，不论其宽窄如何，被称为群落交错区(ecotone)。就植物群落而言，在毗邻群落之间主要有两种类型的群落交错区。一种是由于环境的突然中断，或者植物的相互作用，特别是竞争，过渡可能是突然的，尽管在后者的情况下，其内在的某些因子仍显示出一种连续的梯度；第二种可能是两个植被类型逐渐混合或呈指状的镶嵌状态，这种群落交错区反映出两类明显因子复合体逐步的混合。一个群落交错的位置，如果是处于相对稳定的环境间断中，也许在相当长的期间是固定不变的。但是如果群落交错区位于受气候或地下水深度明显影响的地方，则其位置会朝着一个方向，并以直接控制因子复合体变化的速度移动。在巨大环境异质性的地区，植被可能完全由群落交错区组成，因为环境梯度频繁地交替着它们的方向，不容给同质群落(homogeneity community)以发展的空间。就动物群落而言，由群落空间界限造成的群落交错区，从理论上讲也是成立的，只是由于动物，特别是高等动物的活动性更强，对环境有更快的自主选择能力，所以它们的踪迹所至使群落交错区的地带更宽，但是它们真正栖居的地方却可能更窄。在研究昆虫群落时，发现这种交错区也是同样存在的。一般地说，在群落交错区物种的数目增多，一些种群的密度增大，这种趋势被称为群落的边缘效应(edge effect)。

七、群落的时间界限及群落演替

除了极端干燥或极端寒冷的地表以外，在所有的土地上，最早出现的、零星分布的植物，在以后长远的过程中，要为其他植物所替代，而且，从一个完全暴露于阳光、雨水、风的生境，变成抵御这些因素并为植物生长提供十分不同条件的生境，随着这个已定居植物的生境的出现，动物也逐渐移居其中。一个群落，往往必须等早期群落创造了特殊条件之后才出现。群落的这种随时间而变化的动态特征，被称为群落演替(succession)。但是群落演替并不是没有尽头的，因为，生境终于不再按一定的方向变化，而且，在此情况下，最后的群落将控制这个地区。

群落演替常常是这样的顺序，即最初出现的生物，主要是植物，往往是很稀疏的，它们之间很少存在着相互关系，决定生存的只是那些固有的生境因子。但以后，种群的压力发展着，而相互之间的干扰、竞争使得那些竞争力弱的物种不能繁殖，并且由于外在和内在的因子变得更加严峻，终于使一些有机体被消灭，而保存下来的有机体则彼此相互适应。这种在本质上取得对生境永久性占领的群落，便是顶极群落(climax)。

群落演替的速度，在有些情形下是十分迅速的，以致人们在几年之内就可以看出群落在

种类成分上显然的不同；然而，在其他场合下，则需要数十年，乃至数百年的时间才能实现同等程度的变化。

任何科学的目的是实现预见和控制。既然群落是动态的，那末，只有通过**对演替过程的精心研究**，人类才能取得预见自然发展的趋势的能力，并在改造它们的过程中，取得发展这种可以实现的目标的能力。这两者对于群落的管理都是重要的。关于群落的演替还将在本章第六节详细论述。

第三节 群落的营养结构

营养关系是群落内各生物成员之间最重要的联系，是群落赖以生存的基础，也是了解生态系统中能量流动的核心。

食物是生态学中的一个重要的甚至中心的问题。在食物这一基本因素影响之前，如没有其他因素阻碍种群的增长，那么食物缺乏就将限制种群的增长。所以在研究群落时，首先把注意力集中到食物的消耗和生产上是十分自然的。群落的营养关系就是指生物有机体以什么作为食物，以什么方式获取营养来维持自己的生长和繁衍。用通俗的话讲，就是生物有机体吃什么，以什么东西及又吃这些生物有机体。正是这种营养关系以及由此得出的能流途径形成了群落的营养结构(trophic structure)。营养关系及营养结构可以用食物链(或食物网)及金字塔的形式来表征。前者着重于表明各种生物种之间的定性关系，后者则主要表明不同营养级别之间，能量、个体数量或生物量的定量关系。

一、食物链及食物网

Elton (1927) 首创了“食物链”这个术语。它表示食物从植物转入植食动物，又从植食动物转入到肉食动物，或者再转入到更高一级肉食动物之间的取食关系。因而食物链可以定义为：生物有机体之间外在通过取食与被取食的关系，其实质是通过物质循环和能量流动的关系而形成的链锁状结构。例如在稻田生态系统中，水稻—稻苞虫—弄蝶绒茧蜂；在菜园生态系统中，莲白—菜青虫—蜘蛛等等都是由三个环节组成的最简单的食物链，我们称为三步链。然而小的肉食动物如弄蝶绒茧蜂、蜘蛛等还能被其他的天敌所捕食或寄生，这样便会有由四、五个环节形成的四步链或五步链。大多数昆虫都处于食物链的第二、三个环节上，起着承先启后的作用，因此是食物链极重要的组成成分。所谓害虫生物防治正是研究和利用害虫—天敌这样的食物链关系。

是什么东西提供了在群落里穿流不息的能量来源呢？根据热力学第一定律，必定有一个巨大的能量库可供生物圈使用，这个能量库就是太阳。包含在绿色植物体中的叶绿体利用太阳的辐射能进行光合作用，把氧气和二氧化碳转变成碳水化合物。所以，太阳在任何食物链中都应占有显著的地位。由于能量沿着食物链流动时，每经一级都伴随着极大的能量损失，所以自然界很少有超过五、六个环节的食物链。关于生态系统能量流动的规律，将在本章

第四节中较详细地说明。

食物链根据其始端的情况有两种基本类型，即食草食物链 (grazing food chain) 和残渣食物链 (detritus food chain)。前者是以活着的绿色植物为始端，通过动物取食与被取食的关系而形成的植物—食草动物—食肉动物……的食物链；后者是以死的有机体（动物尸体和排泄物等）为始端，经过腐生动物或逐级分解者所构成的食物链。在陆生群落中，这些腐生动物包括土壤螨类、多足虫、多种昆虫及原生动动物等；在水生群落中包括多种蠕形虫、软体动物等。这种食物链把能量转移到其他生物有机体要比前者缓慢得多，其过程也要复杂得多。两种类型的食物链可以独立存在，也可能相互联系，其重要性因其群落所在生态系统的类型而有不同。

虽然简单的食物链能够在某些群落中发现，但是群落内各生物种之间的营养关系是十分复杂的。就以昆虫来说，一种害虫可能取食多种植物，或者说一种植物有多种害虫，各种害虫又有多种天敌，这样，在群落中就会形成许多条食物链，这些链或者以共同的植物，或者以共同的害虫、天敌相联系，从而形成了一个错综复杂的网状结构，把群落中的各种生物都包括进去，这种网状结构称为食物网。显然，没有脱离食物链、食物网而独立存在的生物，从这个意义上讲，食物链、食物网也是一切群落赖以存在的基础。

二、营养级别或营养水平

群落中各种生物有机体在食物链或食物网中所处的位置，亦即贮存于有机体内的物质和能量，在作为其他有机体的营养和能量而沿着食物链移动的过程中，这些移动的物质和能量在食物链中暂时停留的位置，叫做营养级别或营养水平。营养级别的概念实际上是把食物网错综复杂的取食关系简化为物质和能量移动的级别关系。就是说，我们可以根据群落内各种生物的营养方式归纳为不同的营养级别。显然，这种营养级别的分类是机能的分类，而不是物种的分类。

所有的绿色植物都处于最低的营养级别，它们是其后各营养级别动物最初的也是唯一的能量来源；构成第二个营养级别的完全是以植物为食的动物或寄生性真菌、细菌，大约一半以上的昆虫物种都处于这个营养级别中，它们靠取食植物而生存，在生理上对于消化植物纤维具有特殊的适应性；构成第三个营养级别的主要是一些较小的肉食动物，所谓天敌昆虫，无论是捕食者还是寄生者都属于这个营养级别；第四个营养级别的动物常常是以其他肉食动物为食的一些体形较大的肉食动物，一般处于最高营养级别的是那些不再被其他动物所捕食的动物，这些动物又称为顶位肉食动物 (top-carnivores)。Elton (1927) 和 Price (1975) 总结从植食动物到顶位肉食动物一般有如下趋势：

(1) 种类减少；(2) 种群水平渐低；(3) 繁殖速率渐慢；(4) 体型增大；(5) 觅食范围增大，可利用的不同生境增加；(6) 更高的扩散能力；(7) 更大的寻找能力；(8) 更高的维持成本 (能量)；(9) 食物利用率提高；(10) 更高卡值的食物；(11) 取食的专一性降低；(12) 更复杂的行为；(13) 更长的寿命期。

随着营养级别的提高，种类减少、取食专一性降低的趋势和昆虫科的大小是一致的。许多植食性昆虫如叶蝉科、蚜虫科、叶甲科、象甲科、天牛科等种类都很多，而捕食性昆虫的科通常是较小的如猎蝽科、草蛉科、瓢虫科、虎甲科、食虫虻科等。步甲科也是一个大科，

其中有许多成员是捕食者，这似乎是这种趋势的例外，然而它的许多种类是杂食的或有时是腐食性的。

社会性猎取行为使小型捕食者能猎取大型的植食动物，这是上述某些趋势的一种例外，但是如果把协同作战的集团看作为一个共同体的话，那么结论仍然是成立的。例如蚂蚁能把巨大的食物送至它们的巢内，这种例外确实说明了通过社会组织而产生的智慧和协作是一种真正有价值的适应。

另外一组值得注意的趋势是随着动物体型增大，取食对策相应改变。一般说来，肉食动物大于它所捕食的植食动物。当肉食动物再继续增大时，食物的满足则越来越困难，尤其是减低了它的运动速度和灵活性，于是采取的唯一对策，就是变为杂食性；最后由于生物有机体体型大，行动慢，不可能猎取动物性食物，于是又被迫去取食最丰富的食物资源——植物。昆虫类群的情况似乎能特别说明这种趋势，因为体型增大使氧气扩散到细胞缓慢，体重急剧增加，则行动迟钝成为不可避免。所以最重的和最大的昆虫都是植食性的，小型昆虫通常是肉食性的。但小型昆虫可以是捕食者，而极大型的昆虫则很少是捕食者。

在生物群落中，除了绿色植物总是处于最低的营养级别外，其余多种生物的营养级别有时并不是固定不变的。许多动物都是杂食性的，它们至少在两个或两个以上的营养水平上取食。例如一种狐狸，冬天是腐食性的，取食海豹的遗物及熊的粪便，而在夏天，它们则以鸟、昆虫和植物为食，更加混乱的是，夏天它们是陆生食物链的一部分，而冬天，当它们被迫在冰上寻找食物时，就成了水生食物链的一部分。昆虫也许是杂食性的最好例子。许多全变态的昆虫，幼虫取食一个营养级别，而成虫又取食另一个营养级别。由于取食供应不足，所以全变态昆虫以此避免了种内为食物而产生的竞争。这种适应显然有利于这些种类数量的兴盛。全变态昆虫占了整个昆虫的85%，不仅亲代和子代的竞争减少了，而且幼虫可以特化为取食者，而成虫特化为扩散者或配子产生者。在昆虫中，还有一些种类因性别而食性不同，这是杂食性的另一种类型。例如几种叮人的双翅目昆虫（蚋、蚊等）就只有雌虫吸取动物的血液。还有一些寄生性天敌昆虫，它们在某一食物链中是初寄生的，而在另一条食物链中又是重寄生的。至于捕食性天敌昆虫这种情况更见普遍。正由于有些昆虫在食物链中的营养级别并非固定不变，即使是植食性昆虫除了一部分是有害的外，有的种类却是植物的授粉者，或者一些昆虫还充作寄生性天敌昆虫的中间寄主，因此昆虫对于人类的利害关系也不是一成不变的。我们对生物群落应该有一个整体的动态的观点。在农作物生长过程中，群落内的各种生物都在不断运动、发展和变化，在一个时期一种害虫与作物之间的矛盾激化，害虫对农作物造成了损害；过些时候，这个矛盾缓和了，另一种矛盾又激化起来。开展害虫综合治理就必须了解和掌握群落内作物—害虫—天敌三者之间的变动规律。

群落中不同生物区分为不同的营养级别，实际上反映了生态系统的层次结构。这种层次结构和物质的层次结构是一脉相通的。因此物质层次结构的三大定律也适用于生态系统。这三大定律是：

第一定律：在自然界，特定的物质层次与特定的能量状态相适应，只有当传递给系统的能量超过一定的阈值时，系统的层次才发生突变。

第二定律：特定层次的物质系统的尺度与其结合能成反比。

第三定律：在物质层次结构中，低层次产生出高层次，低层次是高层次的基础和载体。高层次出现后，低层次并不因此而消灭，而是作为高层次的一个组成元素而包含于其中。

从哲学的观点来分析生态系统的层次结构和不同营养级别的关系，显然有利于人们加深对生态系统的认识。

三、生态金字塔或生态锥体

营养结构可以用相继营养级别上的生物个体数量，或单位面积的现存量，或单位面积单位时间所吸收的能量来进行定量的描述和测定。如果按由低到高的顺序排列为一个图形，则第一层为生产者，一般形成较宽的塔基，而相继以后各层形成逐渐缩小的塔身和塔顶，由此而构成的图形称为生态金字塔或生态锥体(ecological pyramids)。由上所述，生态金字塔有三种基本类型(图1-2)：

- 1.数量金字塔(pyramid of number)，用以描述各相继营养级别生物的个体数量；
- 2.生物量金字塔(pyramid of biomass)，建立在总干重或其他生命物质总量测定的基础上；
- 3.能量金字塔(pyramid of enegy)，用相继各营养级别上通过的能流和(或)“生产力”来表示。

数量金字塔最早由Elton提出，因此又名爱尔顿金字塔(Eltonia pyramid)。Elton认为，在食物链的各个环节上，生物的个体数量存在巨大差异。在食物链的始端，生物数量最多，其后的环节肉食动物的数量迅速减少，位于顶位的肉食动物，数量极少，因此数量金字塔一般呈正金字塔形。但是，数量金字塔实际上是三个因素同时起作用的结果。因素之一是习见的几何学事实，即不管单位是有机体或是建筑方块，必须要有很多小的单位才能等于一个大的单位的重量，因而即使大生物体的重量等于较小生物体的重量，较小生物体的数量也要比大生物体的数量大得多。因素之二是食物链中流动的有效能量总是在每一营养级别的转化中，以热的形式消失掉一部分，因此除非有另外的有机物质输入，在较高的营养级别上有效能量很少。因素之三是生物体个体的大小与其代谢率成反比，即生物越小，每克(或每卡)生物量的代谢量越大，因而在特定营养级别上能够维持的生物量就越小；相反，生物的个体越大，每克(或每卡)生物量的代谢量越小，而其生物现存量就越大。

以图解形式表现的数量金字塔并非是最基本的或具有指导性的，其原因是它没有指明是“几何学的”、“食物链的”还是“个体大小的”因素或几种因素的相对影响。数量金字塔的形式因群落不同而大不相同，这取决于生产者个体是小(如浮游植物、草)还是大(如橡树)而定。如果生产者个体大，而消费者个体小，如树木与植食昆虫的关系，则昆虫的个体数就多于树木。同样，对寄生者和宿主来说，是寄生者的数量多于宿主。这样数量金字塔的这些环节就会成为倒置状态。由于数量金字塔既不能表明所传递的能量，也不能表明有关类群对能量的利用，并且由于生物数量的变化和差异甚大，所以用同一数字尺度(即多少个体)来表示整个群落是困难的。

生物量金字塔具有更大的重要性，一方面因为“几何的因素”已经排除，现存量的数量关系充分表现出来；另一方面它对群落的生态类群提供了粗略的食物链关系的总结果。生物量金字塔以活物质的干重来表示每一营养级别中生物的总量。一般说，绿色植物的生物量要大于它们所支持的植食动物的生物量，而植食动物的生物量又要大于肉食动物的生物量，因此生物量金字塔多表现为正锥形的形式，尤其是在陆生群落和浅水群落当其有机体的大小没有

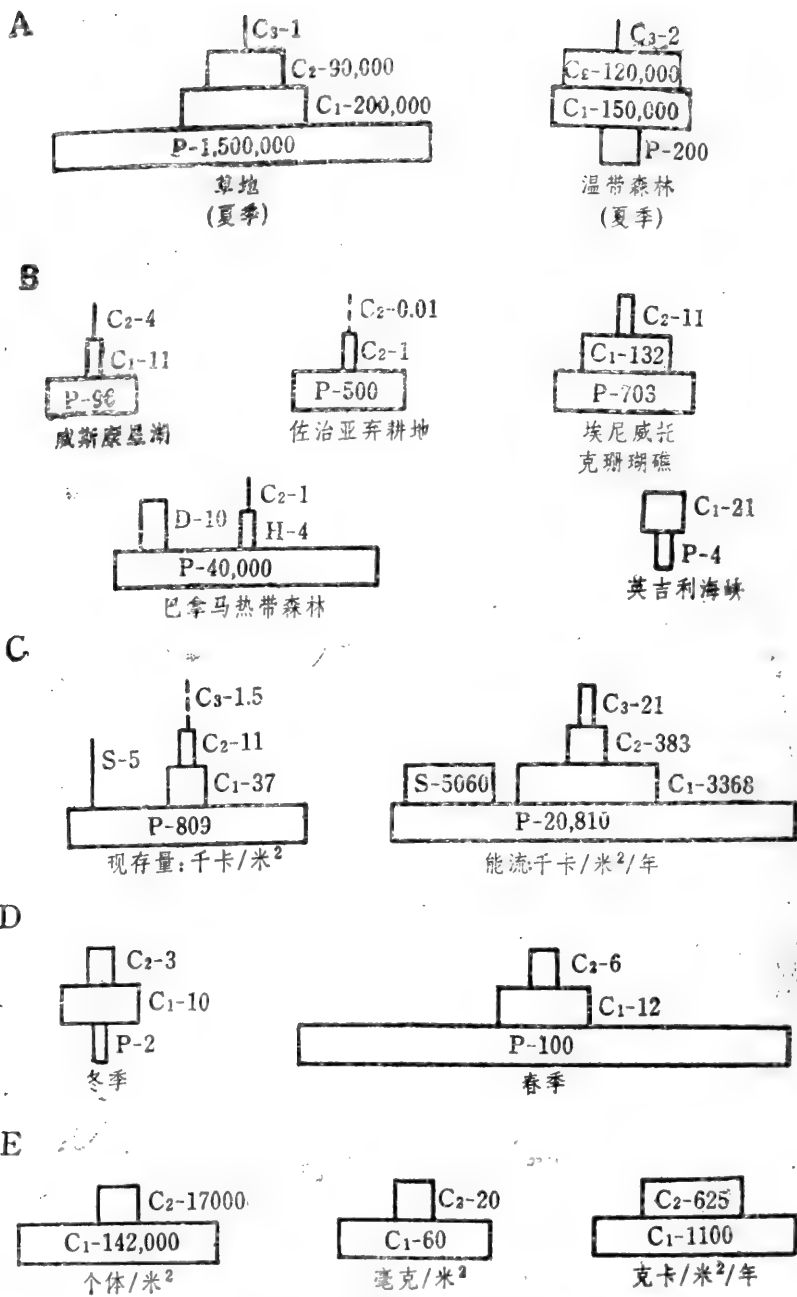


图1-2 在不同生态系统中的数量、生物量和能量金字塔

- A—数量金字塔，每0.1公顷的个体(微生物与土壤动物除外)；
 - B—生物量锥体，每平方米克干重；
 - C—佛罗里达银泉现存生物量与能量锥体的比较；
 - D—意大利湖泊水柱(只有浮游生物)里生物量锥体的季节变化，每立方米毫克干重；
 - E—在密执安弃耕地里土壤节肢动物的数据、生物量、及呼吸能量的“亚锥体”；
- P—生产者；C₁—初级消费者；C₂—次级消费者；C₃—第三级消费者；S—腐食者(细菌、真菌)；
D—“分解者”(细菌、真菌+食腐屑动物)

太大差别时，情况更是如此。然而，在像湖泊和开阔海洋这样的水域生态系统中，十分微小的藻类是主要的初级生产者，它们生活周期短，繁殖快，只能积累很少的有机物质，相反浮游动物取食强度大，形体亦大，因此就现存量来说，就会表现出倒置生物量金字塔的图象。

在生态金字塔的三种基本类型中，能量金字塔提供了群落机能性质的最好的全面图象。它不仅可以表明流经每一个营养级别的总的能量值，而且更重要的是可以表明各营养级别的生物在能量转化中所起的实际作用。构成能量金字塔的依据是单位时间内单位面积上产生的生物量，或者说是作为食物的物质流经食物链的速率。尽管有些生物很小，但它们同化和传递的总能量却可能多于那些生物量比它们大得多的生物。就是说，它的规律不受个体大小的差异和代谢速度的影响，仅仅由于热力学第二定律的制约，每个营养级别流出的能量总是小于流入这个营养级别的能量，所以能量金字塔毫无例外地总成正锥形的图象。

总结对三种类型金字塔的分析，可以指出一种“生态规律”：数量过分强调小生物体的重要性，生物量则过分强调大生物体的重要性，而能流（即生产+呼吸作用）对比较生态系统任何甚至全部成分，提供了更加合适的指标。

四、研究营养关系的主要方法

要了解群落内各种生物取食与被取食的关系，并非一件十分容易的事。下面介绍研究营养关系的主要方法，其着重点是涉及昆虫方面的。

1. 直接观察法：如观察者躲在隐蔽处观察鸟取食的情况，或者利用巢箱进行直接观察。Royama(1970)为了从大量的巢箱同时取得正确的记录，设计了一种装有自动摄影装置的巢箱，曾经在森林里摄影鉴定了大山雀的食饵达41000头。对于某些大型哺乳类捕食动物也能够通过直接观察并计数，获知捕食的种类和数量。直接观察法对于确定捕食性天敌昆虫的捕食种类和数量也常常是有效而又简便易行的。例如在田间仔细观察瓢虫、草蛉、步甲以及蜘蛛等的捕食情况。采取这种方法需要观察者的极大耐心和毅力。为了估算全部捕食的数量，可采用下式：

$$Z = \frac{Y_1}{Y} \cdot \frac{1}{sh/24} \cdot Y = 24Y_1/sh \quad (1-1)$$

式中Z为单位面积上捕食者一天捕食的食饵个体数；Y是捕食者的数量（并假设在调查期间没有增减）；Y₁是啣食饵的捕食者数；h是啣食饵的平均时间(小时)；s是抽查率。

例如一种蜘蛛活动一天，在捕食叶蝉时，平均啣食饵的时间为30分钟，调查一块田内1/10的总株数，发现100头蜘蛛，如果其中有5头啣有食饵，则：

$$\hat{Z} = \frac{24 \times 5}{0.1 \times 0.5} = 2400$$

这说明在这块田中，一天100只蜘蛛可捕食叶蝉2400头。

2. 人为供饵法：无论是植食者或捕食者，可将其放入室内或室外特制的设备内饲养，人为提供各种不同饵料，观察它们是否取食以及取食的数量，并注意观察记载取食后能否正常生长发育产生后代。人为供饵是研究植食性、捕食性昆虫和蜘蛛、螨类等经常采用的方法。由于这种方法常带有某种强迫取食的性质，因此观察取食后能否正常生长发育以及产生后代

是至关重要的。与此类似，在研究寄生性天敌昆虫的营养关系时，人工饲养各种害虫的卵、幼虫、蛹或成虫，接入经过交配的寄生性昆虫的雌成虫，观察是否有寄生行为发生以及能否产生后代。采用这种方法成功与否，除了所提供的寄主是否合适外，还取决于操作者对该种寄生性天敌昆虫生物学、生态学特性的了解，以及试验设备条件是否完善、操作技巧是否熟练等因素。

3. 田间采集，室内饲养法：在田间采集各种昆虫的卵、幼虫、蛹或成虫，在室内分虫种、虫态饲养于适宜条件下，观察记载这些虫体能否育出什么寄生性天敌昆虫。如果能直接鉴定寄生昆虫的幼虫和蛹，也可通过直接观察、解剖寄主，确定它们的寄生者种类，这样可以大大减轻室内饲养的工作量。田间采集，室内饲养对于了解寄生性天敌昆虫的营养关系是普遍适用而行之有效的。如果采集、饲养量大，这种方法还能提供某种寄生昆虫对寄主寄生率的估计。

4. 肠胃解剖法：直接解剖较大型动物的肠胃，观察和分析所取食的种类。对哺乳类、鸟类、两栖类、鱼类等动物多采用这种方法。即使对昆虫这样小的动物，有时也适用。例如 Bernays 和 Chapman (1970) 曾从田间搜集蝗虫 (*Chorthippus parallelus*) 的成虫和四龄若虫，提取前肠中的食物，同田间所有的野草制片比较，这样就能够计算出蝗虫食物中各类杂草的比例，其辨认精确度可达 80% 以上，对于某些杂草可达 100%。

5. 捕食痕迹观察法：一些动物在捕食猎物后总要留下痕迹，通过对捕食痕迹的观察，往往可以判断捕食者和猎物的种类。例如对一些大型动物的尸体可以从死亡的样子判断捕食者的种类。对结网性蜘蛛可以从网上残留的食物残渣判断猎物的种类。猫头鹰把食饵——鼠类和小鸟等整个吞下，消化后吐出团块状物，依其吐出物可以判断其食饵。狐狸和狼虽不吐出团块，但在粪便中含有未消化的食饵的毛；具有坚硬甲壳的昆虫等从鸟的粪便中发现其碎片，也可由此判断。

6. 血清学方法：采用血清学方法研究动物的营养关系已有很久的历史。在用于研究捕食性昆虫的取食范围上也有许多著名的例子。在加拿大，Loughton 和 West (1962) 广泛使用血清学方法判断蜘蛛对云杉卷叶蛾的捕食效果；Dempster (1967) 用血清反应首次搞清了菜粉蝶 (*Pieris rapae rapa*) 因盲蛛和拟步甲类的捕食而死亡；Rothchild (1971) 采用血清学的沉降反应，证明了向来被认为是植食性害虫的草螽等，却意外地是三化螟、二化螟卵块的捕食者。

血清学方法的基本原理是从食饵体内提取抗原，把它注射到健康的兔的耳静脉或大腿肌肉内，使之产生一种特殊的抗体，然后用这种抗体来测定有可能取食的捕食者的肠内物质。存在营养关系的一种极为敏感的指标是沉降反应(抗原抗体反应)。虽然这种方法的使用受到多种因素和条件的限制，但是，它的敏感性极强的特点是很有价值的。

血清学方法除能定性研究捕食性昆虫的食饵种类外，利用下式也可求得总的捕食量：

$$N = P \cdot \frac{m}{t} \cdot T_E \quad (1-2)$$

式中 N 为捕食食饵的总量； P 为捕食昆虫的密度； m 为捕食昆虫中产生沉淀反应的个体的百分率， t 为捕食昆虫胃中食饵动物的蛋白质作为抗原发生作用的天数； T_E 为食饵动物被捕食的期间。

此外，也有用纸上层析法代替抗原抗体反应，以及从捕食性昆虫体液分析被捕食的食饵动物的色素等方法来确定其营养关系的。

7.放射性同位素或非放射性稀有元素示踪分析法：在许多昆虫和节肢动物中，要鉴定食物的碎片似乎不大可能，这是因为食物碎片太小或因昆虫取食液体食物或不定形的食物。这时同位素示踪分析法就具有了实用价值。对植物采用同位素标记，其方法是在植物根基部的周围挖坑，并灌满水，在坑底基部划许多裂缝，接着加入同位素(如 ^{32}P)水溶液，然后把坑封闭。这样，同位素通过负的蒸发压被吸入植物体，并随时间的进展，同位素移到并遍及植物体的各部分。显然从周围收集到的、含有此种同位素的生物有机体就一定是吃了这种植物。对昆虫或其他动物进行标记，一般采取先在它的食料中加入标记物质。例如伊腾等(1972)用含铕(^{151}Eu)的人工饲料饲养斜纹夜蛾幼虫，然后将其释放在苗圃里，第二天捉回全部找到的可能捕食该虫的动物，经过分析，发现有三种螻蛄、四种拟步甲、两种蟋蟀、一种T纹狼蛛和雨蛙对斜纹夜蛾幼虫有捕食作用，其中特别表明螻蛄是重要的捕食者。

用来作为标记的物质应具备以下两个特点：(1)必须较长期停留在食饵动物或植物体内，如可能的话，最好成为食饵动物或植物身体的组成部分；(2)容易对其进行微量分析。因此标记物质最好是使用内科上用的色素、放射性同位素、容易作分析的非放射性稀有元素。利用这种方法研究营养关系在技术上有许多困难，并且法律上是否允许在野外使用放射性同位素还是一个問題。

第四节 生物群落的功能

当把某一地区栖息的生物群落与其周围各环境因素作为一个整体来考虑时，就产生了生态系统(ecosystem)的概念。生态系统作为一个功能单位，它所强调的物质循环和能量流动正是生物群落最本质的特征。

一、群落营养结构和群落功能的关系

群落中的各种生物，按其功能可区分为生产者、消费者和分解者三大功能类群，这种区分与前述营养级别划分的概念是一致的。

生物区别于非生物的显著特征在于它们具有新陈代谢的特性。就是说生物必须从它们周围的环境中不断地取得营养和能量进行同化作用，同时又通过呼吸作用，将同化的有机物质分解并释放出能量，供自身生长发育的需要并完成其生命过程。因此生命的本质就是生长、自我繁殖和物质合成等变化过程的连续。没有伴随着这些所有变化过程的能量转化，就不可能有生命和生态系统。按照生物取得营养和能量的不同来源，可以把生物分为两大类：一类是自养生物(autotrophs)，又称食物生产者，主要是绿色植物，还有能进行光合作用的细菌和藻类。绿色植物利用太阳辐射通过叶绿体这个加工厂，把从外界环境吸收的简单的无机物质，加工制造成有机物质，并且把部分太阳能作为潜能固定在有机物的分子键内，这不仅为其本身的生命活动提供了能源，而且也是其他生物(消费者、分解者)唯一的能源。太阳能只有通过食物生产者的光合作用才能源源不断地输入生态系统，然后再被其他生物所利

用。因此生产者是生态系统的基石和关键成分，没有生产者，也就不会有消费者和分解者。另一类生物是异养生物(heterotrophs)，又叫食物消费者，例如害虫、天敌及其他各种动物。它们以自养生物或其他异养生物为食，从而取得营养与能量。一切生物都要死亡，细菌、真菌等把动物、植物残体中复杂的有机物逐步分解为较简单的化合物，最终则分解为水、二氧化碳等无机化合物，并被释放到环境中再被生产者利用，所以称这类生物为食物分解者。显然分解者也属于异养生物一类。分解者在生态系统中具有极重要的作用，如果没有它们，动植物的尸体将会堆积成灾，物质不能循环，生态系统将会被毁灭。由于分解过程是一个复杂的降解过程，它包括碎裂、混合、物理结构改变、摄食、排出和酶作用等一系列过程，因此除了细菌、真菌在最终分解产物的释放中发挥主要作用外，其他大大小小的以动植物残体和腐殖质为食的动物、尤其是某些昆虫，在分解的总过程中，都在不同程度上发挥着作用。

生物群落中的三大功能类群，通过物质循环和能量流动而彼此联结，形成了群落的营养结构，并使生态系统成为一个功能单位。

食物生产者、消费者和分解者在生态系统的物质循环和能量流动中的地位和作用如图 1-3。

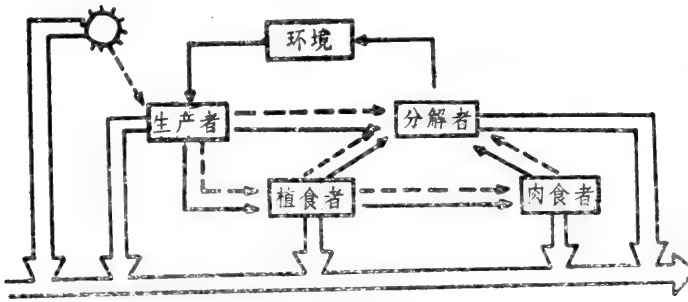


图1-3 生态系统的物质循环和能量流动

→物质循环 ····→能量被利用 ⇒→能量以热的形式散失

由图 1-3 看出，环境中的营养物质不断被生产者吸收，在阳光照射下合成各种有机化合物，这些营养物质通过取食关系，沿着食物链在生物之间传递，但最终被分解者分解为简单的无机化合物而重返环境，并被生产者再利用，因此物质流动是循环式的。与此同时，通

过生产者的光合作用将太阳能转化为潜能不断输入生态系统，这些能量一部分在生物之间传递，另一部分，包括传递的那部分能量，最终由于生物的呼吸作用而以热的形式消散，因此能量的流动是单向的，生态系统必须不断地从外界获取能量才能维持正常的运转和功能。生态系统的这两种基本功能虽然有以上不同的性质，但两者又紧密联系而不可分割。这是因为能量流动和物质循环都是通过取食过程，沿着食物链而进行的，并且能量是储存在有机物的分子键内，当这种能量通过呼吸过程被释放出来用以做功时，该有机物就被分解并以简单的物质形式重返环境。

二、群落的生产、呼吸和分解过程

生态系统的物质循环和能量流动的功能，可以用群落的生产、呼吸和分解三大作用来概括。

生产是绿色植物通过光合作用制造有机物和积累能量的过程，而呼吸过程和光合作用相反，正是分解有机物和消耗能量的过程。因此群落中生产和呼吸过程强度之间的比值，可以说明生物群落发展的状况。如果群落的生产量超过呼吸量，那么这个群落是发展的，有机

物和能量积累得越来越多，例如正处于生长期的作物或苗圃。相反，如果呼吸量超过生产量，则说明群落中有生命的物质越来越少。如果群落的生产量和呼吸量大致相等，那么这个群落就处于稳定状态。所以研究群落生产及呼吸的定量关系，是估计群落“健康”和稳定性的重要手段。

这里所指的生产虽然不包括异养生物的同化过程，但是对于一个动物群落，或人类所经营的渔业、畜牧业及其他养殖业来说，也同样存在着异养生物的同化作用（次级生产）和呼吸过程之间的上述关系。

由于生产过程主要是指生物群落的光合作用，而光合作用要吸收二氧化碳和释放出氧；呼吸作用与此相反，要吸收氧而释放出二氧化碳，所以测定群落中氧和二氧化碳的变化，是研究生物群落生产和呼吸过程的主要手段。

分解作用十分复杂。例如当植物体落到地面或地里变成碎屑以前，就已经开始了分解过程。当动物取食植物时，不仅从植物吸取营养，而且也将部分已初步分解的物质（如粪便）和破碎的植物体放入生态系统中，供微生物分解。从这个意义上讲，所有的动物既是消费者，又是分解者。

通常分解过程可划分为三个阶段：（1）由于物理或生物的作用，把动植物尸体分解为碎屑；（2）由于腐生生物的作用，形成腐殖酸和可溶性有机物；（3）腐殖酸缓慢地矿化。在自然界，这三个阶段是交叉进行的。

三、生态系统中的能量流动

（一）能量和热力学定律

能量是生态系统的动力，是一切生命活动的基础。一切生命活动都需要能量，并且伴随着能量的转化，舍此便没有生命，没有生态系统。太阳能是生态系统中能量的最终来源。能量有两种存在形式：动能和势能。动能是生物及其环境之间以传导和对流的形式相互传递的一种能量，包括热和辐射；势能是处于暂时静态的能量，代表着一种作功的能力或作功的可能性。太阳能通过植物的光合作用而转化为势能，是储存在有机物分子键里的。

群落或生态系统的重要功能之一就是能量流动。在物理学上，研究能量流动亦即能量形式变换的规律是热力学的范畴。热力学的两个定律也同样地完全制约着能量在生态系统内的转移和转换规律。

热力学第一定律又称为能量守恒定律。它可以表达为“在自然界发生的所有现象中，能量既不能消灭也不能凭空产生，它只能以严格的当量比例由一种形式转变为另一种形式”。这一定律再次阐明了生态系统能量最终的来源是太阳能。同时也说明在生态系统中高营养级别的生物的能量增加总是伴随着低营养级别的生物的能量减少。

热力学第一定律说明了自然界各种过程中的能量变化关系，肯定了能量守恒的现象。但是，它对于和能量转变有关的某一给定条件下的过程，是否能自动进行，向什么方向进行以及进行到何种程度的问题，并未提出任何启示。例如，具有不同温度的两个物体相接触，我们可以将其视为一个系统，在这个系统内，热是否可以自由传递，它的方向如何，传递到何种程度？这些问题热力学第一定律是无法回答的，因为热力学第一定律只是原则上告诉我们甲物体所放出的热量必定等于乙物体吸收的热量。显然，凡涉及一个系统在给定条件下的某一过

程自发进行的可能性、方向及程度，必须由其他定律来解决。热力学第二定律就是要解决上述问题。

在非生命自然界发生的许多变化，都不必借助于外力的帮助而自动实现，热力学把这样的过程称为自发过程或自动过程。例如，热自发地从高温物体传到低温物体，直到两者的温度相同为止；气体自发地从压力大的方向往压力小的方向移动，直到压力均衡为止；电自发地从高电位流向低电位，直到两电位相等为止；水从高处流向低处，直到达同一水平为止等等。但是与上述例子相反的过程都不能自发进行。由此可见，一切自发过程的共同规律在于单向趋于平衡状态，决不可能自动逆向进行。或者说任何自发过程都是热力学的不可逆过程。值得注意的是，不应把某个自发过程理解为不可能逆向发生，问题的关键在于该过程是自发、自动的还是借助于外功的；借助于外功，或者说对系统输入能量就能实现。例如，生态系统中复杂的有机物质分解为简单的无机物质是一种自发过程，但无机物质决不可能自发地合成有机物质，如果借助于外功太阳能，则可以实现，这就是光合作用，不过这不是自发或自动的。

既然任何自发过程总是单向趋于平衡状态，决不可能自动逆向进行，由此可以推测，系统必定有一种性质，它只因系统的状态而定，而与过程的途径或进行方式无关。这可以大致打一个比喻：假定有水位差存在，水自动地从高水位流向低水位的倾向必定存在，至于水流是快是慢，是飞泻而下还是迂回曲折，显然都不能改变水往低处流的自发倾向。这就是说，要研究给定的始态和终态条件下自发过程的方向和限度，可以不考虑过程的细节或进行方式。为判断自发过程的方向和限度，就必须找出能用来表示各自发过程共同特征的状态函数。熵 (entropy) 和自由能就是热力学中两个最重要的状态函数，它们只与过程的始态和终态有关，而与过程的途径无关。

1. 自由能：是指系统总能量中具有作功本领的那部分能量，是一切自发过程的动力。因为任何自发过程都是热力学的不可逆过程，所以自发过程都是向系统自由能减少的方向进行，而系统的自由能决无自动增加的可能。如果系统进入平衡状态，则自发过程也就停止，此时系统的自由能达到最小值。可见，与自由能最小值相应的状态，就是系统在一定条件下的平衡状态，这也就是自发过程进行的限度。

如果用 F 表示自由能，用 ΔF 表示自由能的变化，根据自由能最小原理，则有

$$\begin{aligned} \Delta F < 0 & \quad \text{自发过程} \\ \Delta F = 0 & \quad \text{系统处于平衡状态} \\ \Delta F > 0 & \quad \text{非自发过程} \end{aligned}$$

根据以上关系，就可以判断某一过程发生的可能性、方向及限度。

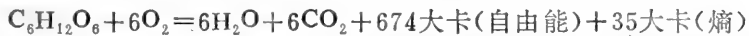
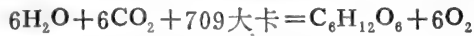
2. 熵：是与系统内部不能对外作功的能量有关的一种热力学系数。在任何封闭系统内发生不可逆的自发过程时，系统的熵增大；当系统达到平衡状态时，熵最大而自由能最小。这就是说，封闭系统内发生的任何自发过程都是向熵增加的方向进行。可见，与熵最大值相应的状态，就是系统在一定条件下的平衡状态，这也就是自发过程进行的限度。

如果用 S 表示熵，用 ΔS 表示熵的变化，那么根据 $\Delta S > 0$ ， $\Delta S = 0$ 和 $\Delta S < 0$ ，也能判断一个封闭系统内某一过程是否能自发进行以及进行的方向和限度。

还应指出，熵也是和系统的无序程度有关的变量，因为无序性最大的状态就是或然率最大的状态，也是系统熵最大的状态。所以，熵的大小也可作为系统混乱程度和或然性的量度。

热力学第二定律有很多的表达方式。例如从自发过程能做功的角度来表述，热力学第二定律即“凡自发进行的过程都能做功，要使这个过程逆向进行，必须由外界做功”；从熵的概念来表述，热力学第二定律即“在天然过程中，一个封闭系统的熵有增无减”。热力学第二定律是对系统中能量传递和转化的一个重要概括，因此更通俗地讲就是：在封闭系统中，一切过程都伴随着能量的改变，在能量的传递和转化过程中，除了一部分可以继续传递和做功的能量（自由能）外，总有部分不能继续传递和做功而以热的形式消散的能量，这部分能量使系统的熵亦即无序性增加。

在生态系统的能量流动中，自由能和熵可以用下列化学反应式来说明。



开放系统(同外界有物质和能量交换的系统)与封闭系统在性质上有所不同。开放系统例如生命系统、生态系统，由于不断有物质和能量的输入，从而它不断地排除熵而倾向于保持较高的自由能。

总之，生态系统与其能源太阳能的关系，群落内生产者与消费者、分解者的关系都受着热力学基本定律的制约和控制。关于能量在生态系统中传递的效率，虽然说法不一，但最大的观察值也不过只有30%，一般从供体到受体的一次能量传递，只有5—20%的可利用能量被利用，这就使得能量的传递次数受到限制，从而使食物链的环节或营养级别一般不多于五个，以及能量金字塔必定呈正锥体形。然而物质的传递并不受热力学定律的限制，因此有时生物量金字塔或数量金字塔可以表现为倒置的金字塔形。

(二) 群落生产力

群落生产力研究既是生态系统理论中具有重要意义的研究方向之一，又是研究生态系统能量学的重要定量指标。

群落生产力包括初级生产力和次级生产力两个概念。前者是指生产者生物（主要是绿色植物）通过光合作用，把太阳辐射能以可用为食物的有机物形式储存起来的速率。后者是指消费者生物（包括一切异养生物）通过同化作用积累能量的速率。

初级生产力可分为三个水平：

1. 总初级生产力 P_g ，是包括在呼吸作用中被消耗掉的有机物质在内的光合作用的总速率，所以也称为“光合作用总和”；

2. 净初级生产力 P_n ，即植物组织内超过植物呼吸消耗掉的有机物的储藏率，显然 $P_n = P_g - R_p$ ，其中 R_p 表示植物本身的呼吸消耗；

3. 群落净生产力 P_{nc} ，指净初级生产未被异养生物消耗的有机物储藏率，即 $P_{nc} = P_n - R_h$ ，其中 R_h 表示自养生物以外的全部生物异养呼吸的消耗。

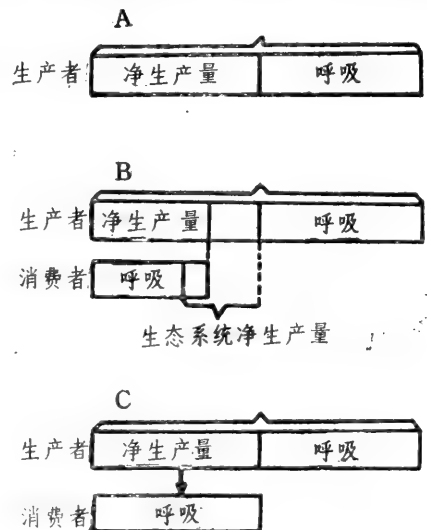


图1-4 总初级生产力、净初级生产力、群落净生产力和次级生产力之间的关系
A—演替中的单一植物群落总生产量；B—演替中的动物群落总生产量；C—顶级群落总生产量

至于次级生产力，因为是消费者利用已经生产出来的食物，除去呼吸损失外，被一个完整的过程转化为不同组织，所以一般不再分为“总”和“净”的量。

P_g 、 P_n 、 P_{nc} 以及次级生产力之间的关系如图1-4。

在定量研究群落生产力时，常常用到生产量、生物量、生态效率以及周转等概念。这些概念使我们进一步深入到自然现象的经济学过程中，由于它们易于混淆，下面简要加以说明。

生产量 (production) 是指一定时间或阶段中，群落 (或某种群) 生产出的有机物质的总量 (能量或干物质重)。当使用这个术语时，必须把时间的因素包括进去。群落的生产力一般用生产量来表示。它的单位当其用能量表示时为千卡/平方米/天 (或年)；当其用干物质重表示时为千克/平方米/天 (或年)。克干重和卡的换算关系依动植物组织而不同。植物组织平均每千克干重换算为4.25千卡的热量；动物组织平均每千克干重换算为5千卡的热量。

生物量 (biomass) 是指某一特定时刻 (例如测定的时候) 某一空间范围内现存的有机物质总量。由于它没有时间因素或者说没有速率的概念，所以生物量又称现存量 (standing crop)。

显然生物量与生产量的概念不相同。当有机体众多且生活物质经过一个阶段未被利用而累积的情况下，虽然从现存量资料上可以得出净初级生产力 (即净初级生产量) 的良好估计，但是通过某一特定时刻简单的计数或称重碰巧出现的有机体，往往不能确定该群落的初级生产力。另一方面，因为小的生物体很快地“周转”，并且因为所有大小的有机体当其“产生”时往往被消耗，所以现存量的大小可能与生产力的直接关系不大。例如当测定被牲畜放牧过的肥沃草场时，其青草的现存量比低产且未放牧过的草场还少得多。这是因为“放牧的草场”已经有异养者进行活动取食，从而在生产的同时已发生了或多或少的“消费”。虽然生物量和生产量之间存在着一定的关系，生物量的大小对生产量有某种影响，但是生物量高的系统不一定生产力就高，反之，生物量低的系统也未见得生产力就低。

关于周转，Odum把它分为周转率 (turnover rate) 和周转期 (turnover time)。在某一时间过程中，新加入的生物量占总生物量的比率称为周转率。比如现有200个个体，每天加进10个个体，那么周转率为 $10/200 = 0.05$ ，即5%，表示每天周转的个体数为现存个体数的5%。周转率的倒数则是周转期，它表示现存总量完全周转或改变一次的时间。如上例周转期为 $1/0.05 = 20$ ，即表示20天现存总量被全部周转一次。图1-5表示两个现存量相等而周转率不同的系统。

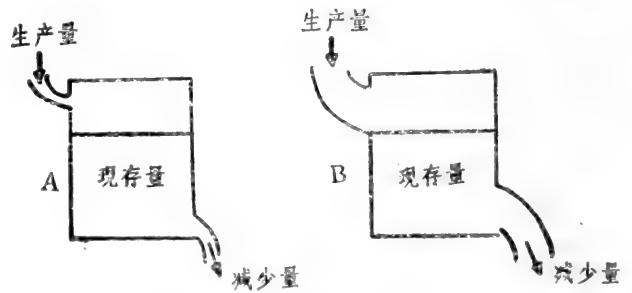


图1-5 两个生物群落 (输入=输出) 的模式图

- A—输入、输出都较低，周转慢；
- B—输入、输出都较高，周转快

生态效率 (ecological efficiency) 指生产的物质质量 (或能量) 与生产这些物质 (或能量)

所消耗的物质质量 (或能量) 的比值，一般用百分比表示。生态效率的表示方法很多，常用的如：

$$\text{光合作用效率} = \frac{\text{净生产量}}{\text{可见日光能}} \times 100\%$$

$$\text{同化效率} = \frac{\text{同化量}}{\text{取食量}} \times 100\%$$

$$\text{生产效率} = \frac{\text{生产量}}{\text{同化量}} \times 100\%$$

这些效率可以应用于生物个体、种群和营养阶层的不同水平。不同的植物光合作用效率不同；不同的动物其同化效率和生产效率也不同。例如昆虫和哺乳动物的生态效率有明显的差异。昆虫的同化效率较低，一般只有30%，而哺乳动物较高，一般为70%；但昆虫的生产效率却比哺乳动物和鸟类高得多，如蝗虫约为36%，鳞翅目昆虫约为42%，而哺乳动物中的一种鼠为1.79%，非洲象为1.46%，麻雀只有1%。由此可见，在把初级生产量转化为次级生产量方面，昆虫是更为有效的一类动物。

一般说来，从一个营养级别到另一个营养级别的能量转换效率为10%，即能量经过一个营养级的传递有90%损失掉，如前所述，这正是营养级别一般不超过五个和能量金字塔总呈正锥形的原因。营养级别逐级损失的规律称为Linderman“百分之十定律”。

生态系统中群落生物生产力的高低，首先要看初级生产力，它是系统中一切消耗和能量的总来源。

地球上各种生态系统的初级生产力有很大差异，但总的说来，生态系统对太阳能的利用都是极不经济的。Loomis和Williams (1963) 根据太阳光中可被利用的光能对植物的潜在生产力进行估算，太阳辐射能的55.8%不能为植物色素所吸收（包括波长0.4微米以下的紫外光和0.7微米以上的红外光能）；在余下的44.2%中，有32.5%消耗于水分的蒸腾作用，4.4%用于非活性的吸收（不足以引起光合作用机理中电子的传递），3.7%被植物表面反射，余下的3.6%才能构成总初级生产量，而植物本身呼吸要消耗1.2%，仅有2.4%才贮存在有机物质内为其后各营养级别生物（包括人类）所利用。

初级生产量是由光、二氧化碳、水、营养物质、氧气和温度六个因素决定的。前面四个因素是属于构成物因素，后两种因素是环境调节因素。六种不同因素各种不同的组合可以产生不同等级的初级生产量，但在一定条件下，单一的因素可能成为限制这个过程的最重要的因子。这个因子的变化对初级生产量影响的程度取决于该因素偏离最适值有多远，以及它同其他限制因子的平衡。如果全部因子都是过量的，生产力最终将受到光合作用生物量自身数量的限制。

初级生产力都有垂直变化的规律，无论是水体生态系统还是陆地生态系统都是如此。例如水体生态系统，生产力最高的不是在阳光直接照射的水面，而是在数米深的水层；森林生态系统，净光合作用最高的也不是森林之顶，而是在离顶略低的位置。

初级生产力还随着生态系统的发育年龄而改变。如果以叶表面积与土壤表面积的比例——叶面积指数（LAI）表示，就森林来说，当LAI达8—10时，表示该森林已趋成熟。总初级生产力随森林年龄逐渐增加，直到100%，但净初级生产力则在LAI为4时最高。如果LAI再增高，支持叶的组织比例相应增大，叶自身的呼吸和维持消耗也大，因而净初级生产力不再增加。图1-6表示的是一个特定的例子，但它有一定的代表性。根据这一点，如果人们经营的农田生态系统是想收获植物整体的生物量（如某些蔬菜），那么，最合适的不是要等待总初级生产量达到最大（100%），即生态系统的成熟阶段，而是净初级生产量达到最大的、稍为年轻的时期。

这里，实际上涉及到能量的分配问题，亦即总初级生产量（ P_g ）分配于维持消耗（ R_g ）

和净初级生产量 (P_n) 的比例问题。人类最关心的自然是 P_n 达到最大。例如养鱼业, 最经济合算的不是把鱼养得最大、鱼池总生物量最大, 而是要力求鱼的增长最迅速, 净生产量增加最快, 当然鱼类的产量是属于次级生产力问题, 但在能量分配问题上却有共同之处。

次级生产力中, 同化量 (A) = 生产量 (P) + 呼吸量 (R)。在鱼生长最迅速的时期, 同化量 A 分配给生产量的比例最大即: $P/A > R/A$, 维持消耗较小; 而过大的鱼龄即过老的鱼, 维持消耗的比例很大, 即 R/A 大, 或 R/A 趋近于1, 这时虽然鱼的体重也能增加, 但是从经济上看并不合算。

对于粮食作物 (例如水稻) 来说, 谷粒重量增加最快不是在净生产量 (秸秆、谷粒等干物质总重) 最高的时期, 而是在相对比较早的时期。这里不仅涉及总初级生产量分配给净初级生产量和维持消耗的问题, 而且还涉及净初级生产量分配给秸秆和谷粒的比例问题。人工选择的品种, 不仅要使净初级生产量大, 而且要使谷粒分配的能量多, 另外还要选择使叶面积指数迅速达到4, 然后保留在此水平上并达到最大食物储藏量合适的时间。这种观点是目前世界上提出的绿色革命的重要依据之一。

净初级生产量是对于生产者以上各营养阶层的生物, 即异养生物能量的唯一来源, 就是说次级生产力是异养生物利用净初级生产量进行同化作用所积累的能量。从理论上讲, 似乎净初级生产量可以全部被动物和人所利用, 但实际上在构成次级生产量的过程中, 通过各种渠道损失的能量是很大的。从图1-7看出, 能量的损失至少包括了不可利用的 (不可取食或取食不到)、可利用但未被利用的 (消费者种群密度低等原因)、已被猎取但未被吃下的 (如吃剩下的植物或动物的皮、毛、骨、内脏等)、虽然吃下但未被同化的 (以粪便等形式排出)、虽同化但未构成次级生产量的 (基础代谢呼吸和肌肉运动呼吸消耗)。除去这些以外, 剩下的能量才转化为次级生产量, 表现为动物的生长、繁殖和营养物质的储存。

关于群落生产力的测定方法, 常用的有收获量测定法、氧气测定法、二氧化碳法、酸碱度测定法、原材料消耗测定法、用放射性物质测定法以及叶绿素测定法等。但是这些方法大多是建立在间接数量的基础上, 例如物质产生量、原材料利用的量或副产品释放的量等。从理论上讲, 测定生产力理想的方法, 应当是直接测定通过系统的能流, 然而, 这个方法迄今已证明难以做到。

有一点需要说明, 当其用物质产生量或副产品释放量来间接测定生产力时, 应当考虑

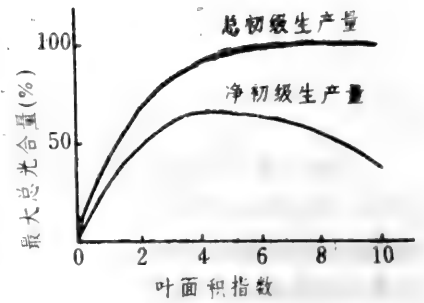


图1-6 森林生态系统发展过程中总初级生产力、净初级生产力和叶面积指数的关系

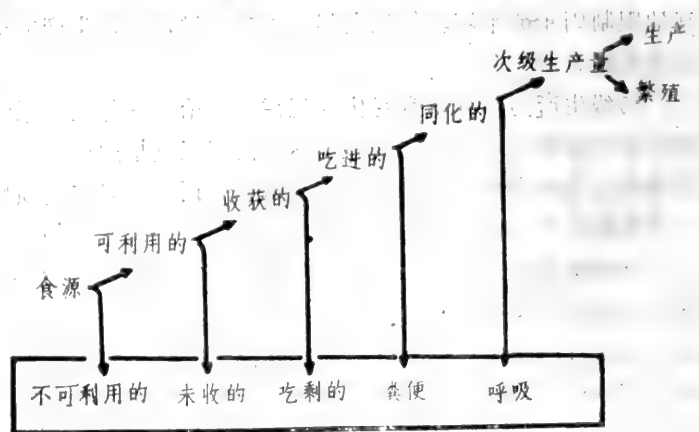
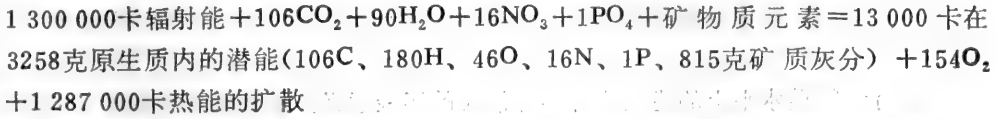


图1-7 构成次级生产量过程中的能量损失

比光合作用简化反应更为复杂的形式。因为在自然界中多数的生产不只形成碳水化合物，而且还形成新的原生质，所以包括生产力在内的光合作用反应式应为：



这个反应式是建立在原生质内元素和含有能量的比率基础上的。像这样的反应式可以用来转换能量单位、二氧化碳、氮或磷的利用、原生质重量（或食物中的含碳量）及耗氧量等单位之间生产力的指标。当然，这只是理论上的，而在实际测定群落生产力时却存在很多困难。

(三) 能量流动的分析

能量流动可以在单个种群、特定食物链和生态系统三种水平上进行分析。这三种水平的分析各有长处和短处，所获资料可以互相补充，从而有助于分析生态系统的功能。

1. 分析单个种群的能量收支：其目的是通过测定种群能量收支中的各种量，如摄食量C，同化量A，呼吸量R，生产量P（包括生殖后代的生产量 P_g 和个体生长或增长的生产量 P_r ）以及粪尿量FU等，以比较动物的各种生态效率如 A/C ， P/A ， P/R ， P_r/P_g 。这种比较有利于了解动物的生态位，从一个新的角度说明进化中的适应性问题。单种种群的能量分析还可以用来研究种群不同年龄组（及虫态）对能量的同化和分配情况，例如赤拟谷盗 (*Tribolium castaneum*) 在29℃和70%的相对湿度下用面粉饲养，成虫的同化量和次级生产量都是最高的，但生物量以末龄幼虫和前蛹期最大，昆虫脱下的皮是能量的一种损失。

2. 食物链水平的能流分析：食物链的能流分析就是测定沿着食物链在每个环节上的能量值，它提供了生态系统内一系列

特定点上能流的详细和精确的资料。例如Golley, 1960年对密执安州荒地一个食物链的分析（图1-8）。这是一个三步链，也是弃耕地中主要的食物链。从图1-8看出：（1）食物链中每个营养级别的初级生产量只有很少一部分被利用，例如99.7%的植物未被取食或取食后未被消化，田鼠有62.8%未被取食或未被消化；（2）绿色植物本身消耗在呼吸上的能量较少，仅占总初级生产量的15%，而田鼠和鼯却占自身同化量的97%和98%。因为这两种动物都是恒温动物，其同化量的大部分消耗于维持体温和其他生命活动，只有2—3%的同化量才构成身体的生长和繁殖后代

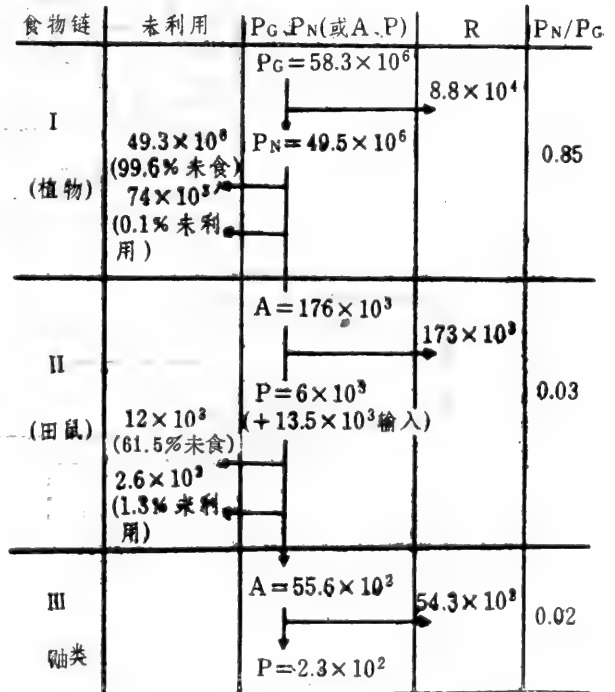


图1-8 密执安一个荒地中的食物链能流（大卡/公顷/年）

上，这种能量分配特点几乎是一切恒温动物共有的特点；(3) 由于通过食物链的各级，有效能量损失很大，因此鼬科动物需要猎食的面积是相当大的。如果还有更高一级的动物（如食鼬的猫头鹰），即使能够存在的话，也要远远超出食物链以外的大范围内捕食才能维持其种群。

进行食物链水平上的能流分析具有很大的实践意义。例如就下一营养级别对上一营养级别而言，我们关心的是被食者种群对捕食者种群能提供多大的生产量，如牧场能为牲畜提供多少牧草，这时最有用的生态效率是考虑 P_t/C_{t+1} (P_t 为 t 时刻的次级生产量， C_{t+1} 为 $t+1$ 时刻的摄食量)；就上一营养级别对下一营养级别而言，我们关心的是捕食者对被捕食者的生态压力问题，如农作物的害虫问题，害虫的天敌问题等。

3. 生态系统整体水平上的能流分析：要完整地表明一个哪怕是极简单的生态系统的全部能流关系都是较为困难的。进行这方面的工作常常要作许多假定，同时也存在着较大的误差。这种分析首先需要把每个物种都分到一定的营养阶层中，并且考虑食草植物链和残渣食物链两者的关系，然后测定每一营养级别的能量输入值和输出值。图1-9关于捕食和残渣食物链的联合分析，可以看成是一个简单的生态系统整体水平上能流分析的模型。

目前在生态系统水平进行的能流分析还基本上限于水体生态系统。一个著名的例子是 Odum (1957) 对美国佛罗里达州一个银泉 (Silver Spring) 的能流分析 (图1-10)。

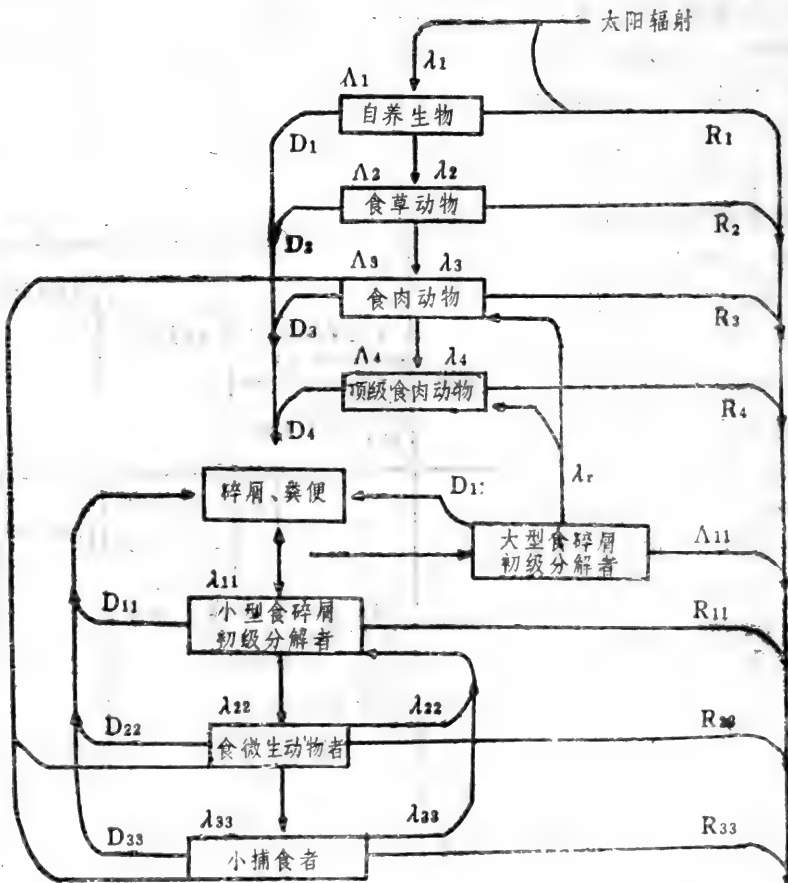


图1-9 一个包括捕食和残渣食物链的能流分析模型

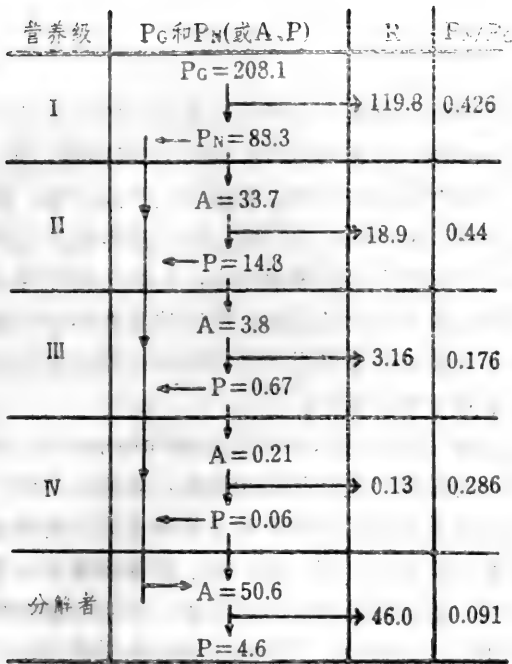


图1-10 英国佛罗里达州一个银泉的能量流动模式 (10^3 大卡/米²/年)

四、生态系统中的物质循环

无论是生命系统还是生态系统，不仅需要能量，而且还必须有各种物质，其中包括植物生长和发育必需的30—40种元素。从对生命的意义来说，可以把这些元素分为三种类型。氧、碳、氮、氢是能量元素 (energy elements)，也是构成蛋白质的基本元素，是生物大量需要的；钙、镁、磷、钾、硫、钠等被称为大量营养元素 (macronutrients)，生物需要的量较多，铜、锌、硼、锰、钼、钴、铁等被称为微量营养元素 (micronutrients)，生物一般只需要微量，但如果缺乏这些元素，常会引起发育异常。讨论这些物质在生态系统

中移动的规律——物质循环，是研究生态系统功能的又一个重要方面。

物质循环又称为生物地化循环 (biogeochemical cycle)。在前面已经提到，生态系统中物质的流动是从周围的环境到生物体，再从生物体回到周围环境的循环趋势。物质循环的这个特点与能量流动显然不同。

物质循环可以用“库” (pools)、流通率 (flow rate)、周转率 (turnover rate) 和周转时间 (turnover time) 几个概念加以描述。

所谓库，是由存在于生态系统某些生物或非生物成分中一定数量的某种化学物质构成的。例如在一个水体生态系统中，磷在水体中的含量可以看成是一个库，磷在浮游植物中的含量是又一个库。这些库借助于有关物质在库之间的转移而彼此相互连结。在物质循环中，库分为两种，一种叫储存库 (reservoir pool)，它的容积大而活动缓慢，一般为非生物的成分，另一种叫交换库或循环库 (exchange pool)，是生物体和它们周围环境之间进行迅速交换的较小而更活跃的部分。

营养物质在各个库之间以及出入生态系统进行流通可以用流通量、周转率、周转时间来表示。

流通量有时又称流通率，通常用单位时间单位面积 (或体积) 内通过的营养物质的绝对数量来表达，

周转率是出入一个库的流通量与该库中营养物质总量之比，即：

$$\text{周转率} = \frac{\text{流通量}}{\text{库中营养物质总量}}$$

周转时间是周转率的倒数，亦即库中全部营养物质更换一次需要的时间，即：

$$\text{周转时间} = \frac{\text{库中营养物质总量}}{\text{流通量}}$$

(一) 生物地化循环的主要类型

根据物质在其环境储存库中是否有气相(或蒸气相)存在,可将生物地化循环分为两大类:气相循环(gaseous cycles)和沉积循环(sedimentary cycles)。氧、二氧化碳、氮、水、硫、氯、溴、氟等属于气相循环类型,因为这些物质的储存库主要在大气圈或水圈,其物质循环密切地与大气、海洋相联系;而磷、钙、钾、钠、锰、镁、铁、铜、硅等属于沉积型循环,这些物质的储存库毫无例外地是在土壤、沉积物、岩石等地壳中,其物质循环与大气无关,这些物质被生物利用主要是通过岩石的风化和沉积物的分解。所以这类循环的全球性和循环性常常不如气相循环表现得那么明显。两种类型的循环虽然各有特点,但都涉及到生物和非生物的动因,都被能流所驱动,并且都依赖于水的循环。

生物地化循环的研究主要在两个水平上进行,即生态系统水平和生物圈(biosphere)水平。近年来对许多大量营养物质在整个生态系统中的循环已进行了不少研究,其重点是研究这些营养物质在整个生态系统中的输入、输出以及在该系统主要生物和非生物成分之间的交换过程。生物圈水平上的生物地化循环研究,主要是研究水、碳、氧、氮、磷等物质或元素的全球性循环。Hutchinson(1948)指出,人是唯一不仅需要40种基本元素,而且在他的复杂的文化生活中,几乎用了所有其他的元素和所组成的化合物。人加速了许多物质的运动,使得循环变得不完全或过程变得“不循环”(acyclic)。因此,从广义上说,保护自然资源的目的是使无循环的过程产生更多的循环。再循环的概念应当成为社会的主要目标。使水再循环是个良好的开端,因为如果我们能够维持并补偿水文的循环(hydrological cycle),我们就能更好地控制那些随水流动的营养物质。

(二) 生物地化循环举例

1. 碳循环:碳是一切有机物的基本成分,也是光合作用固定能量的主要因素。由于碳始终和能流密切结合在一起,因此碳的固定量是群落生产力的一个重要指标。

地球上最大的两个碳库一是岩石圈,一是化石燃料(石油、煤等),约占地球碳总量的99.9%,这两个库容量大,活动缓慢,实际上起着贮存库的作用。此外还有三个碳库,即大气圈、水圈和生物圈(包括未分解的有机物质)。这三个碳库因其在生物学上的积极作用,亦即碳在生物和环境之间迅速交换,容量小而活跃,实际上起着交换库的作用(图1-11)。其他许多物质都和碳类似存在着这两类库,而且从生物圈的碳循环可以看到物质循环的一般性质。

物质的化学结构常随所在库而不同。碳在岩石圈中主要以碳酸盐的形式存在;在大气圈中以 CO_2 和CO的形式存在;在水圈中存在的形式较多,而生物库中则存在于几百种被生物合成的有机物质中。图1-12简要地表明了碳循环的过程。在有光的条件下,植物把来自大气的 CO_2 转化为单糖的成分,每形成一公斤葡萄糖等于储存3.7大卡能量,固定1.47公斤 CO_2 。同时植物不断呼吸,产生 CO_2 和水,并释放能量。植物将 CO_2 固定在有机物中,还包括多糖、脂肪、蛋白质等。植食性动物取食后,经过消化、合成,以及通过一个个营养级生物再消化、再合成。在这个过程中,一些碳通过生物的呼吸作用,以 CO_2 的形式回返大气。动物的排泄物、尸体以及植物未被利用部分中的碳,经分解者的作用,最终仍回到周围环境。而储藏在岩石圈和化石燃料中的碳,通过风化或燃烧进入大气圈和水圈。碳在水圈中的循环和上述类似。

在陆地和大气之间,碳的交换几乎是平衡的。陆地植物的光合作用每年约吸收 1.5×10^{10}

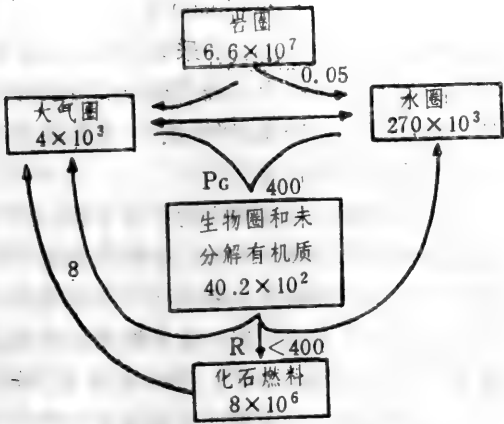


图1-11 碳的全球性循环

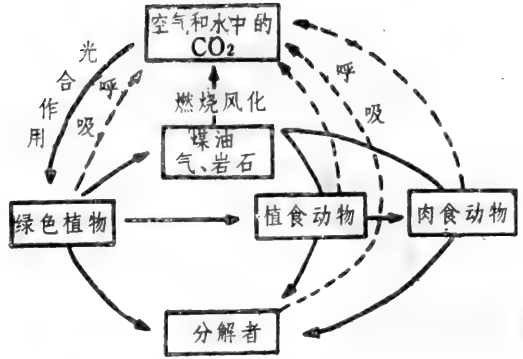


图1-12 碳的循环过程

库大小单位：克/米²；流通量单位：克/米²/年

吨碳，而植物腐烂后约释放 1.7×10^{10} 吨碳。森林是碳的主要吸收者，它固定的碳相当于其他类型植被的二倍。森林又是生物碳库的储存者，储存量约为 482×10^9 吨碳，这相当于目前大气含碳量的三分之二。

大气中 CO_2 含量的变化已引起人们的关注。据估计，1970年一年，由于人类工农业活动，向大气输入的 CO_2 约为80亿吨，其中主要来自化石燃料的燃烧，约占60亿吨，还有20亿吨则是由于土地反复耕作加速腐殖质的分解速率而释放的。人类的活动显然使陆地、大气、海洋之间 CO_2 交换的平衡受到干扰。 CO_2 使阳光畅通无阻地通过，而阻止着地球热量的散发，这就是所谓的“温室效应”。大气中 CO_2 含量变化可能带来的后果，虽然意见尚不统一，但是它和地球气候变化的关系以及可能引起的严重后果，已使科学家们十分关注和忧虑。

2.磷的循环：磷没有任何气态或蒸气态的化合物，因此是典型的沉积型循环。磷的储存库是岩石和磷酸盐沉积，通过风化、侵蚀、淋溶以及人类开采而被释放出来，一部分溶解在水里，经由土壤进入溪、河、湖、海并沉积海底，有的长期留在海底，有的形成新的地壳，风化进入循环；另一部分被植物吸收，合成原生质，通过食物链关系，特别是磷酸盐化细菌的作用，在水体和陆地生态系统中循环（图1-13）

磷随水的循环，由陆地到海洋，但磷从海洋返回陆地则是比较困难的。在没有人为干预的情况下，磷的供应往往不足。

磷只能在酸性溶液中和还原情况下才能溶解。在土壤中磷与铁、与钙等形成不能为植物吸收的磷酸盐类；成为不活动状态。在作物地上，即使施用过磷酸钙，也将迅速转变成植物不能利用的无机物。在水体生态系统中，虽然深层常为磷饱和，但因为大部分磷以钙盐的形式沉积也长期沉淀起来，从而离开了循环。由此可见磷的循环是不完全的。虽然人

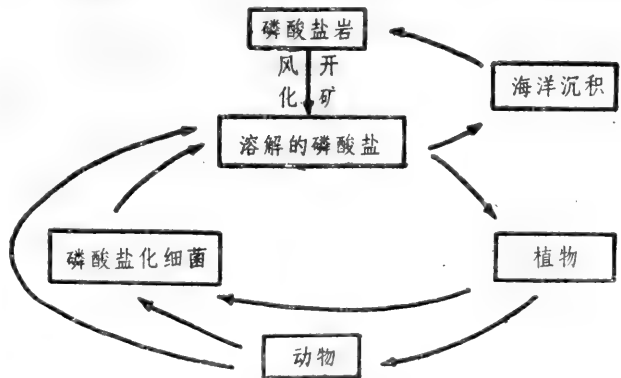


图1-13 磷的循环过程

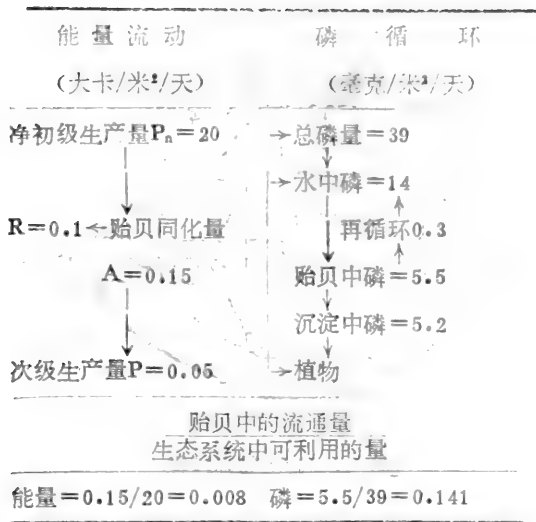


图1-14 海生软体动物贻贝中能流和磷流的比较

例子说明贻贝在该生态系统中的地位，作为生物地化循环因子比作为能量转化者更为重要。因此，一个生物种群在生态系统中的重要性不能完全以它在能量流动中的功能而衡量，有些物种种群在物质循环中所起的作用远远超过其在能量流动方面对生态系统的影响。

(三) 化学农药和其他物质对环境的污染

化学农药本来是针对害虫、植物病害、鼠类、杂草等有害生物而施用的，但一经施放到环境中，必然会与其他物质一起按照生物地化循环的规律移动和转移，不可避免地对其他非防治生物（包括人和家畜）及整个生态系统发生影响。公害和环境污染已经引起人们的重视，近十多年才发展起来的环境毒理学，就是专门研究杀虫药剂在整个环境中的作用，研究它们在整个生态系统中的分布、转移、消失、积累的规律以及对野生动植物及人、畜影响的一门新兴学科。世界上已有许多国家制定了预防化学农药污染环境的措施，如监测农药污染情况，禁止某些农药的生产和使用等。

化学农药造成环境污染和公害主要有以下几方面的原因：

1. 化学农药特别是有有机氯杀虫药剂本身具有的特点。这些特点有：(1) 化学稳定性。如 DDT 在环境中消失一半，估计约需 10—15 年的时间。DDT 虽然能分解转化为 DDE 和 DDD，但后者仍保留相当的毒性和生物活性。由此可见，DDT 本身的消失并不意味着有机氯化物的消失；(2) 一般在水中的溶解度较低，但脂溶性强。因此当它们在环境中移动时，便倾向于在活生物的脂肪组织中积累，从而造成它们在生态系统中由非生物成分向生物成分转移；(3) 扩散机制。化学农药在生物圈中有许多散布途径，除了大量的溶解态、蒸气态被空气和水所散布外，有的能为颗粒物质吸附，进一步扩大了它们在空气和水中以悬浮物散布的可能。现在杀虫剂分布全球，虽然 75% 的杀虫剂仅施用在 2% 的耕地上，可是在北极地区也测出了像 DDT 这样的杀虫剂；(4) 广谱毒性和生物活性。化学农药尤其是有有机氯杀虫剂，对多种生物产生毒害，这是它成为重要环境污染物质的一个重要原因。

2. 生物浓缩现象 (bioconcentration)。化学农药及其他有害物质只要普遍污染，即使数量不多，也可以通过食物链在动植物（主要是动物）体内积累起来，这种现象称为生物浓缩。也就是有机体通过取食把环境中的化学农药残留或其他有害物质吸收到生物体内并积聚为高

类捕捞海鱼，按 Hutchinson 估计，每年有 6 万吨磷返回陆地，人类开采磷矿有 1—2 百万吨，但是这些磷大多最后被冲洗或被淋溶掉。因此人类要避免磷“饥饿”，就必须使这个不完全循环变成完全。

一个磷循环定量研究的有效实例，是对海产动物贻贝 (*Modiolus*) 种群在能流和物质循环中作用的研究。贻贝在生态系统的能量流动中并不重要，流经该种群的能量仅占净初级生产量的 0.08%；但是从磷循环来看，这种软体动物中磷的流通量占总磷量的 14.1%，每天大约有三分之一的海水中的磷是由这种贻贝吸收，就是说每 2.5 天就使海水悬浮颗粒中的磷周转一次 (图 1-14)。这个

浓度。有机体内有害物质的含量与环境中原有含量的比率称为生物浓缩比，食物链相邻两级的浓缩比低的为2—3倍，高的可达1000倍，在一些动物中甚至可达几万至几十万倍。越是在食物链上部的动物，体内有害物质的含量越高。例如大气中DDT的浓度只有0.000003ppm时，海洋浮游生物体内可达0.04ppm，而吃浮游生物的小鱼为0.5ppm，以小鱼为食的大鱼为2.0ppm，到捕食鱼类的水鸟体内含DDT可达25ppm，为原来大气DDT浓度的833万倍。因此生物浓缩现象大大增加了化学农药和其他有害物质污染环境的严重性。

3. 化学农药还杀死许多非防治对象生物。杀虫剂造成鸟类大量死亡已是众所周知的事实，但在长期环境污染情况下所引起的鸟类或其他生物在生理、生化上的变化，以前却很少有人注意。在毒理学上，这种不造成中毒死亡，只引起生物生理、生化变化的现象称为细微效应(subtle effects)。另外，使用杀虫药剂还大量杀伤害虫天敌，造成害虫再增猖獗，次要害虫上升和害虫抗药性增加等严重后果。

总之，公害和环境污染是当前世界上生态学的一个重大问题。生态学家在研究生物地化循环中，几乎必须关心一切物质的循环。除了化学农药外，即使是一种非常稀有的元素，如果以一种高度的有毒金属化合物或放射性同位素的形式存在（例如因原子试验而释放的铯 ^{137}Cs 和锶 ^{90}Sr ），就会变得和生物有利害关系，因为小量的物质从生物地化的观点看，也具有显著的生物效果。

第五节 群落的空间格局和时间格局

生物在环境中分布及其与周围环境之间的相互关系所形成的结构，称为群落的格局(Hutchinson 1953)。Odum把群落格局区分为以下型式：

1. 分层格局 (stratification pattern)，即群落的垂直分层现象；
2. 带状格局 (zonation pattern)，即群落的水平离散状态；
3. 活动性格局 (activity pattern)，又称时间格局，即群落的周期性现象；
4. 食物网格局 (food-web pattern)，即群落中食物链的网络状组织；
5. 生殖格局 (reproductive pattern)，即群落中物种的亲代—子代组合及植物的无性系等；
6. 社会格局 (social pattern)，即群落中动物如鸟群、畜群及某些昆虫的社会性行为；
7. 协同活动格局 (coactive pattern)，即群落中物种的竞争、抗生、互利、捕食者—猎物关系；
8. 随机格局 (stochastic pattern)，即任意或不可知力量影响的结果。

在本节里，我们将对前面三种格局，即群落内各物种及其数量在空间和时间两个方面定性的分布规律作较详细的说明。了解这些规律不仅可以加深对群落与环境相互关系的认识，而且在进行群落分类上也具有重要意义。

一、群落的垂直分层格局

群落的垂直分布格局包括不同类型群落的垂直分化和同一群落的垂直分层两个概念。前者主要是指陆生群落不同海拔高度，水体群落不同水域深度上分布的物种和数量不同，其群落的类型也不同；后者是指不同的物种及其数量构成了群落内部的不同层次。这两个概念常常容易混淆，其主要原因在于至今对群落如何划定的问题一直存在着争论。Whittaker的观察就充分说明了这一点。

Whittaker (1967) 在美国大烟山国家公园 (Great Smoky Mountain National Park) 里，从谷底到山脊随高度的梯度变化，观察到秋天五种不同颜色的地带：(1) 多色彩的小湾森林带；(2) 深绿色的铁杉林带；(3) 深红色的栎树林带；(4) 红褐色的栎-石南植被；(5) 山脊上的淡绿色松树林带。这种不同植被状况的变化，显然是由于不同高度梯度上土壤、阳光、温度、湿度等因子所决定的。如果我们把这五个植被带作为一个连续的统一体看待，即是说鉴于所有森林是以交换营养和能量与动物联系在一起，从谷底到山脊的整个山坡视为一个大的群落，那么，这就相当于一个群落内部的垂直分层结构；但是，如果我们把这五个地带因其反映不同的特点，如优势种、环境条件等而视为各自离散的，那么这就相当于不同类型群落的垂直分化。后一种观点，对于管理人员是有好处的。例如由于每个群落类型在林木生长率、林木质量、恢复值 (recreational value) 以及对自然灾害 (如火灾、病虫害等) 的抗性上均有差异，所以管理人员就可以采取不同的相应措施。

对于昆虫群落也是如此。仍然以Whittaker在大烟山的调查为例，他在不同高度设点取样，研究食叶性昆虫的分布，发现从山谷到山脊每种昆虫的数量分布，可用沿着高度梯度而变化的钟形曲线来表示 (图1-15)。出现这种垂直分化或分层的原因，除了不同高度梯度上气候的差异外，主要还是由于植被不同，从而为食叶性昆虫提供了不同的食料而造成的。

群落的垂直分层现象十分普遍，并且成为群落外貌的一个重要特征。

森林群落的分层比较复杂，典型的情况可以分为五个层次，即地下层、林底层、草木层、灌木层、乔木层。有时，每层还可再分为亚层。相应地，森林中动物的分层，主要取决于它们对生境和食物的选择。各种鸟类在地面、林间灌木和树冠等不同高度上寻食作巢；食叶性鳞翅目、同翅目昆虫大多危害树冠；而蛀茎的鞘翅目、膜翅目等昆虫危害树干；蚂蚁、跳虫、步甲、螨类等则主要出现在阴湿的地表。蛀食松树的鞘翅目蠹虫类，随树干高度的差别和树皮厚度由基部逐渐向顶部变薄的梯度所出现的垂直分布，是一个十分有趣的例子：红松脂小蠹 (*Dendroctonus valens*) 体型较大，栖居于树干基部，数量极少；松小蠹 (*Ips pini*) 体中型，危害中部的树干，数量较多；而另一种蠹虫 *Pityogenes hapkinsi* 体较小，只在树冠和小枝上危害，数量最多。Dowdy (1947) 在美国密苏里州的栎-山楂桃林的五个主要层次中，采集节肢动物标本整整一年。他发现在240种昆虫、蜘蛛及多足类动物中，有181种仅在一个层次中收集到；32种从两个层次中收集到；19种从三个层次中收集到；而在四个或五个层次中都有发现的仅3—5种。

农田生物群落，也因作物的种类、栽培条件等差异，形成不同的层次结构。以稻田昆虫群落为例，稻田上层光照强、通风好，叶片茂绿，主要是稻苞虫、稻纵卷叶螟等食叶性害虫栖居和危害；稻田中下层，光照较弱、湿度大，为水稻茎秆层，主要是飞虱、叶蝉及螟虫栖

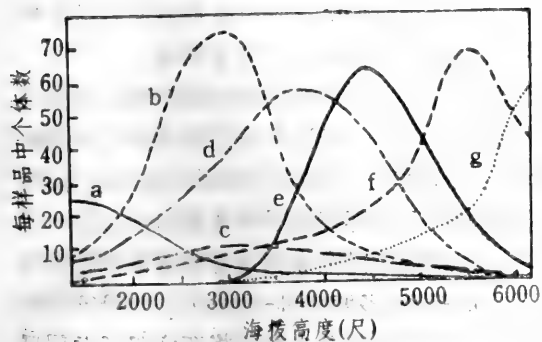


图1-15 在中湿性 (mesic) 生境中, 沿着海拔高度的七种昆虫的分布

a—叶蝉 (*Graphocephala coccinea*);
 b—啮虫 (*Caecilius* sp.); c—叶蝉 (*Agalli-
 obpsis novella*); d—啮虫 (*Polypsocus corru-
 ptus*); e—花蚤 (*Anaspis rufa*); f—叶蝉
 (*Cicadella flavoscuta*); g—宽头叶蝉 (*On-
 copsis* sp.)

二、群落的水平分布格局

群落水平分布格局的形成取决于一系列内外因素的综合。一般说陆地群落的水平格局呈均匀型分布的比较少见, 人工林可能作为一个例外, 生长在沙漠里的灌木, 由于植株间不可能太靠近, 所以也可能比较均匀, 但是在多数情况下群落内各物种常常形成局部范围相当高密度集团的片状分布或斑块状镶嵌。造成这种分布型式的原因主要有四个方面:

1. 物种亲代的散布习性: 例如植物种子的分散和传播形式就很重要, 种子若直接落在母株周围, 就会产生成簇的幼小植物; 靠风力传播的或靠鸟兽传播的就可能散布很远, 而那些以地下根、地下茎蔓延繁殖的植物, 其分布区域就基本上限于母株的周围。至于昆虫群落内各物种的分布, 显然与该种群亲代的散布习性有关。例如昆虫的产卵习性, 有的昆虫常产成卵块, 由卵块孵化出来的幼体, 经常集中在一定范围的生境内, 从而形成了该昆虫种群的片状分布。在一个昆虫群落内, 不同物种就形成了复杂交错的小片状分布。

2. 对环境的选择: 群落所处的环境, 在土壤、温度、湿度、阳光以及植被等方面的分布是不均匀的, 群落内不同物种种群因其自身的生物学适应范围, 随着栖境的布局而有其相应的分布格局。例如喜光性植物和耐阴性植物、喜湿性植物和喜干性植物的片状分布; 动物的选择性取食, 掘土挖洞, 践踏形成的片状分布等。在昆虫群落中, 大螟常发生在田边地角或稻苗嫩绿郁闭的部分, 而曾经堆过肥料的玉米地块玉米螟更多。

3. 种间相互关系的作用: 由于群落中各物种存在着相互依存、相互制约的复杂种间关系, 使得有许多物种经常趋于在一起出现, 呈正相组合 (association) 状态, 而另一些物种则呈现负相组合状态而趋于分隔出现。可以预想, 以某种植物为食的、迁移性较小的动物, 或以某种昆虫为寄主的天敌等之间一定呈正相组合关系。正相组合意味着一个物种依赖于另一物种而存在, 或者它们在群落内对小生境的变异有相同的反应; 负相组合则表示群落中的一个

居和危害; 而地下层处于淹水条件, 为水稻根层, 则主要是食根性害虫如稻叶甲幼虫、双翅目幼虫等活动危害的层次。

群落的垂直结构, 无论是陆地或水体群落, 如按光合作用的情况, 都可将其分为较上面的自养层和较下面的异养层两个大层次。群落的初级生产过程主要在自养层 (autotrophic layer) 中进行, 在陆地群落中的林冠或草被层, 或在水体群落中的水体上层, 都能得到充分的阳光, 从而为植物把无机物制造成有机物提供了条件。异养层 (heterotrophic layer) 主要利用自养层已经制造、储存的食物, 这个层次还是进行分解作用的主要场所。自养层又称为绿色层, 异养层又称为褐色层。

物种通过另一个物种的某些影响而有相互排斥的作用，或者是这两个物种对环境中的差异起着不同的反应。总之，群落中每一物种都有自己的种群分布型式，这种分布型式又以错综复杂的关系与环境和其他物种的分布型式相关联，从而形成了群落的水平分布格局。

以上关于群落垂直分层格局和水平分布格局都统属于群落空间分布格局的范围。目前在生态学上对于单种种群空间分布格局的定量研究已经较为深入。无论是采用离散分布 (discrete distribution) 的理论拟合、聚集强度 (intensity) 的测度还是纹理 (grain) 格局的分析，它们都在一定程度上揭示了种群个体某一时刻的行为习性和诸环境因子的迭加影响，反映了环境空间结构的异质性和物种选择栖境的内禀特性；但遗憾的是迄今为止对群落内多物种共同构成的空间分布格局的定量研究却几乎未见报道。群落种-多度、种-面积关系的研究虽然可以在一定程度上反映群落空间分布格局的定量关系（关于这部分内容，将在第四章专门阐述），但是它研究的立足点及其结论是与此不同的。从理论上讲，群落所处的空间是客观存在的实体，是一个环境因子与多个物种相互作用的多维结构，群落中每个物种既有其独特的空间位置，同时又受到不同种间关系的影响。因此群落空间分布格局的研究应该成为群落生态学中的一个重要内容，它不仅可以使人们加深对群落结构的认识，而且在群落的抽样调查上也将提供充分的理论依据。

三、研究昆虫群落空间分布格局的一个实例

1985年我们以重庆北碚一个桔园的调查资料，分析了昆虫群落在桔园树冠内的空间分布格局。

采用Hill (1973) 提出的相互平均法对柑桔树冠的东、南、西、北、上、中、下、内、外共24个位点及17个昆虫物种（或类）进行排序（图1-16、17）。树冠位点排序的信息量占总

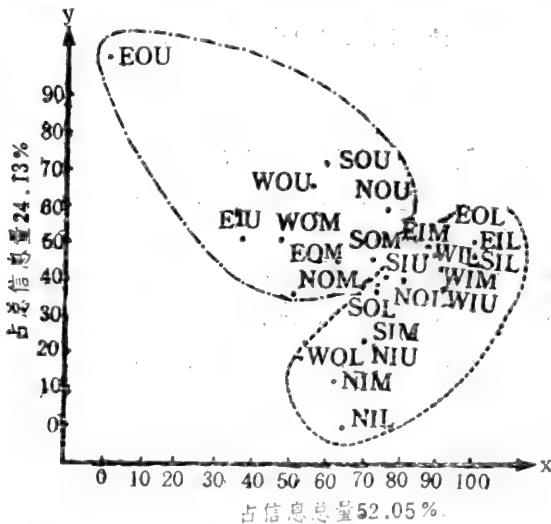


图1-16 桔园昆虫群落树冠位点排序

E、S、W、N分别表示东、南、西、北方；I、O分别表示内、外；U、M、L分别表示上、中、下

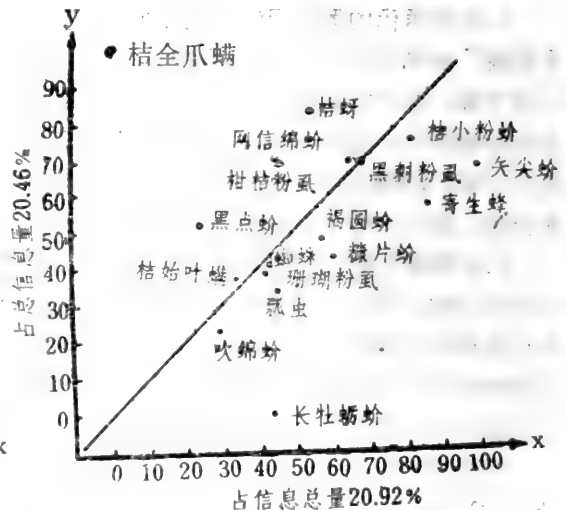


图1-17 桔园昆虫群落物种排序

信息量的76.18%，其中x轴占52.05%，以树冠内下层的变差最大，y轴占24.13%，以树冠外上层的变差最大；树冠物种排序的信息量占总信息量的41.35%，其中x轴占20.92%，以矢尖蚱变差最大，y轴占20.43%，以桔全爪螨变差最大。将树冠方位和物种两种排序的结果对照分析可以看出，矢尖蚱及其天敌由树冠外上层到内下层有逐渐增多的趋势，而桔全爪螨和桔蚜则有由外上层到内下层逐渐减少的相反趋势。树冠不同部位的昆虫群落组成（包括物种及其数量），在上、中、下及内、外的位点上差异较大，而在东、南、西、北位点上差异相对较小。这样昆虫群落在桔园树冠上的空间分布格局可以分为上层和内下层两个区域，这两个区域表明了柑桔树冠存在着包括温度、光照、湿度、营养条件等环境条件及其相应物种分布在内的差异。在树冠的外上层，光照好、温度较高、湿度较小，新梢抽发多，以喜光、喜嫩梢的昆虫为主，包括桔全爪螨、桔蚜、粉虱类、网纹绵蚧等，以桔全爪螨为代表物种；在树冠的内下层，光线较暗，湿度较大，新梢抽发少，以喜阴的昆虫为主，包括矢尖蚱、糠片蚧及寄生蜂类，以矢尖蚱为代表种（图1-18）。群落内物种结构在空间上的分化，减轻了各物种之间的竞争压力，有利于物种对资源的充分利用。关于相互平均法的计算见第七章。

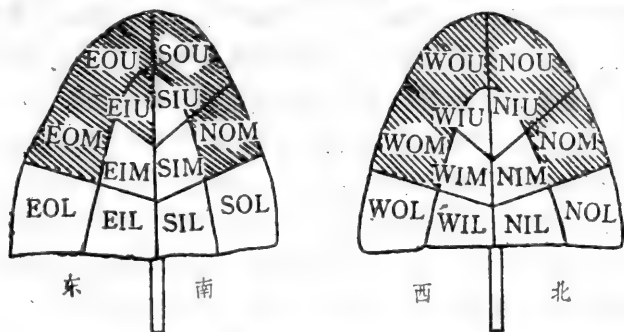


图1-18 柑桔树冠不同方位昆虫亚群落划分示意图

四、群落的时间格局

群落的时间格局是群落动态特征之一，它实际上包括了两个方面的内容：一是由自然环境因素的时间节律所引起的群落各物种在时间结构上相应的周期变化；二是群落在长期历史发展过程中，由一种类型转变成另一种类型的顺序过程，亦即群落的发展演替。关于后一方面的内容将在下节专门讨论。

群落的周期性变动是一个极普遍的自然现象，特别是动物群落表现最为明显，这是因为自然环境中的许多因素，本身就存在着强烈的时间节律。一年中的寒来暑往，一天中的日月升降正好表现了自然界的年周期、日周期变化。群落中有机体在长期的进化过程中，其生理、生态上与这种规律相适应，构成了群落的周期性变动，进而引起了群落中物种组成和数量上的更迭升降。

在自然界，动物在昼夜24小时内的周期性活动行为，是动物种群直接依赖于外界条件刺激产生感应而出现的生理机制的平衡。这种活动行为因物种种类、发育阶段等而有不同，但光和温度是决定动物种群昼夜活动规律的最重要的因素。例如森林中的鸟类，有的白天离巢觅食，晚间栖居巢中，有的则恰好相反。至于昆虫，不同物种昼夜活动行为更是显著不同。例如粘虫在华北春秋两季(气温19°—21℃)，成虫于傍晚7时左右开始活动，此时光的亮度逐渐降低直至2勒克司(lux)以下，到黎明前，亮度超过91勒克司时，田间则很少有粘虫活动。不少鳞翅目蛾类昆虫都有类似特性。在半翅目昆虫中，大多数种类全日活动亦随光照强弱而变

化。如稻黑螳在稻田内从晚间到翌日清晨活动于稻叶顶端，日出后即栖息于稻丛下；棉田内盲螳在上午12时到下午2时活动最盛，其余时间多隐伏于暗处。正由于群落中各种动物活动习性的差异，使群落结构在白天和晚上有所不同。当然，由于一日内遇到环境条件如光照、温度等的突然变化，也将改变动物日周期变化的正常秩序。

群落的年周期变化，即季节性变动，无论在动物群落还是植物群落都比较明显。在温带地区，群落变化主要受周年日照、温度条件的影响；在亚热带地区主要受周年内干季、湿季交替的影响。温带的落叶阔叶林，到了冬季树木光秃、草被枯黄，很多迁徙性候鸟飞去南方越冬，留居的只有留鸟和迁来的冬候鸟，大多数变温动物进入休眠状态。总之与春、夏相比，秋冬季节的群落面貌与之截然不同。就昆虫群落来说，因各种昆虫的迁移、扩散、滞育、休眠、世代更替、多型现象等而形成了一年内的季节性变动。

研究昆虫群落季节变化规律有两种方法：

1. 着眼于群落中单种昆虫种群，特别是优势种群的季节消长。例如中尾舜一（1964）在研究柑桔害虫相的季节变动时，分别对桔全爪螨、矢尖蚧、蚜虫、潜叶蛾、桔粉虱等主要害虫的周年发生消长进行调查。结果表明，矢尖蚧是当地桔园的优势种群，年发生三代，以一、二代数量最多，第三代密度甚低；桔全爪螨自4月起数量激增，6月下旬后逐渐下降，全年种群密度于5月和9月出现两个高峰，但由于捕食性天敌的控制作用，第二次高峰不甚突出；桔蚜、棉蚜等以春季和初夏数量较多，管粉蚜全年保持一定密度，仅在雨季稍减；桔粉虱自7月下旬至11月初数量较多，雨季急剧下降；潜叶蛾则主要在9月发生危害。全年桔园昆虫种类以6、7、8三个月最为复杂，且数量较多。用这种方法研究群落季节性变动能直观地了解主要害虫种群的消长情况，也是一项基础性的工作，但是这种方法基本上仍然属于种群生态学的范畴。研究群落季节性变动的另一种方法，是把昆虫群落作为一个整体，以物种数及各物种的个体数量作为指标，按时间序列进行分析，从而将群落季节变化客观地划为几个能相互区分的阶段。这种方法虽然直观性不甚明显，但它包含了群落物种间及种群内复杂的关系及物候、环境条件对群落的影响。

我们曾经采用最优分割法（该方法的原理及步骤在第七章讨论）对桔园昆虫群落季节变动格局作过分析（1987）。结果表明，重庆北碚桔园昆虫群落季节性变化可分为四个既有区别又有联系的阶段，即4—6月，7—9月，10—11月和12月—次年3月。这四个阶段虽然是根据群落的物种组成及各物种个体数量提供的信息划分的，但结合周年气候条件的变化及主要害虫、天敌的消长，却可以看出每一阶段桔园昆虫群落的特点，进而为害虫综合治理提供依据。

第一阶段4—6月，气温回升到20℃以上，柑桔新梢抽发，嫩叶伸展，开花，多种害虫都在这一阶段出现第一次高峰，并且有一些害虫种类，如花蓟马、花蕾蛆等几乎只在这一阶段出现，多数天敌通过越冬，在时间和数量上均跟不上害虫的发展，数量较少。因此在害虫防治上，这个阶段是必须注意控制的时期。防治的对象主要是桔全爪螨、桔始叶螨、桔蚜、花蕾蛆和矢尖蚧，抓好第一阶段的防治可以直接控制多种害虫的第一次高峰，同时对压低某些害虫如桔潜叶蛾等亦具有积极作用。

第二阶段7—9月，气温高、日照强、降雨量和降水强度大，一些害虫已处于夏伏状态，除潜叶蛾危害秋梢和桔锈螨上果危害外，其余多数害虫增殖缓慢，数量下降，同时，这个阶段天敌种类增多，数量上升。若前段防治工作抓得扎实，则应以保护天敌为主，依靠天敌发挥自然控制作用，对潜叶蛾应在加强栽培管理、采取抹芽控梢等措施的基础上，适期进行

化学防治。

第三阶段10—11月，气温开始降低，这时虽然有些害虫的数量可能回升，但由于果实采收在即，同时多种天敌如捕食螨、瓢虫、草蛉、寄生蜂等数量较多，对害虫有明显的控制作用。因此这个时期应加强保护天敌，尽量减少农药的使用。

第四阶段12月至次年3月，气温明显降低，许多昆虫进入越冬阶段，停止取食或繁殖，整个昆虫群落也处于衰退阶段。在害虫防治上，应采取冬季修剪、清园、增施有机肥等措施恢复树势，为下季柑桔高产奠定基础。在开春后气温回升快的年分，可在3月中下旬采取挑治的办法，控制桔全爪螨、桔始叶螨中心虫株。

从群落水平上研究其季节变化格局，除了采用最优分割法外，从理论上讲，也可以采用其他的聚类或排序方法。但以最优分割法最好，它最大的优点是不破坏时间序列的顺序，并且能从多种分割中找出一种方式，使得它所区分的各段，在其段内变差最小，而段间的变差最大，这也正是最优分割法的基本原则。

五、群落的生境梯度及物种分布

群落的生境梯度一般包括海拔、温度、湿度、土壤、风与光等因素，就动物群落来讲还包括植被梯度因素，特别是昆虫受栖息地与食物来源的植被分布的影响更大。在某一群落中，可以用两个主要环境因子梯度分别作为横座标与纵座标，以某物种的等数量线制成群落物种分布图（图1-19），在此图中，每一物种都有一个数量较集中的分布中心，随着生境梯度逐渐向不适合于生存的方向延伸，物种的个体数量便相应减少，图中的等数量线则表示各物种种群密度的分布情况，实际上也反映了该种生物在生境梯度上的分布情况。

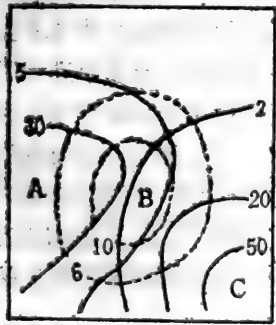


图1-19 在大烟山三种昆虫沿着湿度梯度和高度梯度的分布
A—啮虫 (*Polypsocus corruptus*);
B—牛虻 (*Leptozeza compta*); C—长蟻 (*Kleidocerys resedae*)

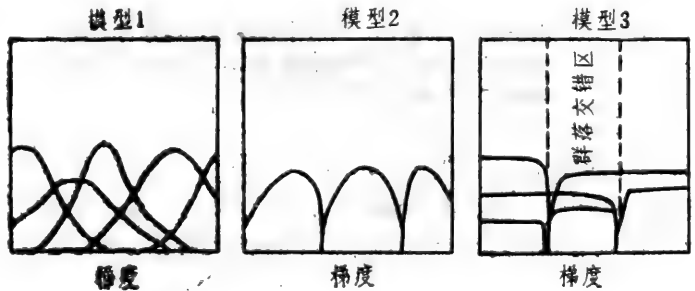


图1-20 Terborgh 提出的三个模型

Terborgh (1971) 在探求是什么真正规定了生境梯度上一个物种的分布极限时，建立了物种种群在生境梯度上分布的三个基本模型（图1-20）。第一个模型预示了在生境梯度上的物种数量和生态幅度（亦即在梯度上取的距离）彼此是独立的，它们是由环境、生物的条件以及动物的整套适应性来决定的，这种类型表现了群落中许多物种的交错重叠；第二个模型预

示了竞争性的排斥，或者物种对环境条件要求的差别十分明显而限制了分布，因而使物种间产生了明确的分界线，相互不发生交错关系；第三个模型预示了环境的非连续性，一些适应性广的物种在中央的群落交错区相互重叠，并且由于边际效应 (edge effect)，这里的物种往往种类多、数量大、发展快，并且在各物种内个体之间的竞争中，表现出更多的变异倾向，常是进化上新种形成的地方。

当一个物种偶然地迁入到另一个原来并不存在该物种的新区时，群落中则因其一个适应性较强的种嵌入，将使该群落中在生境梯度上有共同资源要求的相邻种，不得不在生境梯度较不适合的方位扩展。对资源的共同要求越相似，向外扩展的趋势越明显(图1-21)，侵入种的优势越强，其近邻种向外偏移亦越显著，如果侵入种很弱，则它就不能定居下来。这是因为在特定环境中，空间、食物等资源是有限的，只有原来的物种被挤了出去，腾出一定的生活区，新嵌入的种才能定居下来。在图1-21中，介于上下两曲线图中间的横线，上列表示新种4未侵入时各物种种群适生区的生境梯度范围，下列表示新种4侵入定居后，各邻近物种相应向外调整的情况。

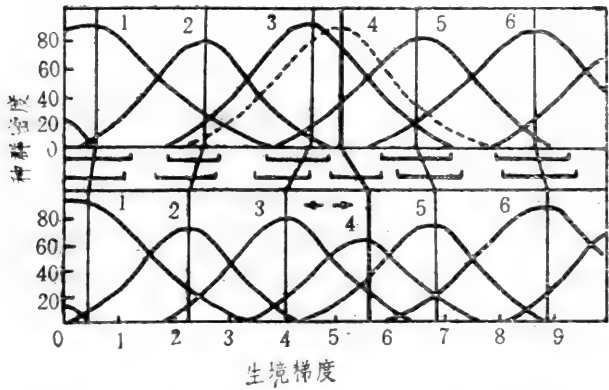


图1-21 由于新种4的嵌入，群落中有相似生境要求的近邻种向外移位(生境要求越相似，邻近种向外偏移越大，种群密度也越低)

从以上看出，物种对环境资源的竞争是影响它们在生境梯度上分布的一个重要原因。下面以两种捕食性天敌A和B为例来讨论它们在猎物体型大小这个生境梯度中竞争的结果。从图1-22的上图看出，A种比B种的个体数量多，在假设两者捕食效果相同的情况下，则A种稍占优势。A、B两个种有一个较宽的生境梯度重叠区处于猎物大小为3.0左右的梯度范围内。当竞争进行了一定时间后，这个重叠区中，大小为3.0左右的猎物数量将逐渐减少，这时就会出现如图1-22下图的状况，即B种和A种都相互向外排斥偏移，而弱种B的外移较强势种A更大一些。曾经重叠的、猎物大小为3.0左右的生境梯度区缩小了，这表明生态重叠区中的竞争加剧，捕食者和猎物的数量都会减少。在这个过程中，自然选择起了明显的作用。

上面讨论了由于生境梯度的差异影响了群落中物种的分布，反过来，也可以从群落中物种结构的不同来比较生境的相似或差异程度。当然这两者的性质是有所不同的。前者反映了生境影响物种分布，或物种分布适应生境梯度的因果关系；而后者，从局部范围来说，不是物种左右生境梯度或生境梯度适应于物种。但是，通过群落内物种结构的不同来比较生境的相似或差异程度，却可以作为划分自然环境的生物指标。下面以Kontkannen(1950)在芬兰的研究资料为例，说明分析的具体方法。

Kontkannen将草地按不同湿度梯度等级连续地分为8个样区，第1样区最湿，而第8样区最干。然后在8个样区分别抽样，采用扫网收集叶蝉，鉴定种类。鉴定结果从图1-23中可看出，可以把36种叶蝉依其对湿度的适应范围划为6个生态群体。例如第一群体为喜湿性，有5

个物种，适应范围为第1—3样区；第四群体为偏干性，有7个物种，适应范围为第6—8样区等等(表1-1)，为了表明这8个样区两两之间在物种组成上的相似性，Kontkanen采用Sørensen's的物种相似商QS表示：

$$QS = \frac{2c}{a+b} \times 100$$

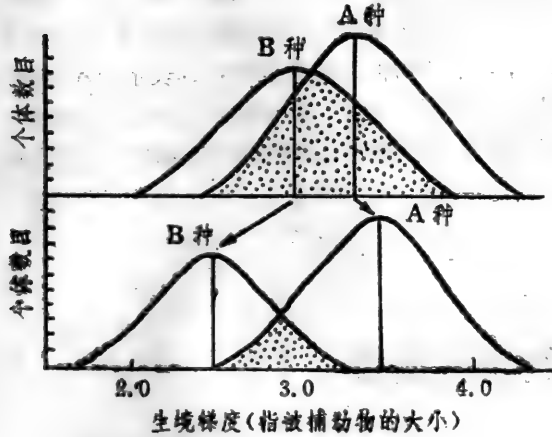


图1-22 两个种群在选择生境梯度上的趋异现象

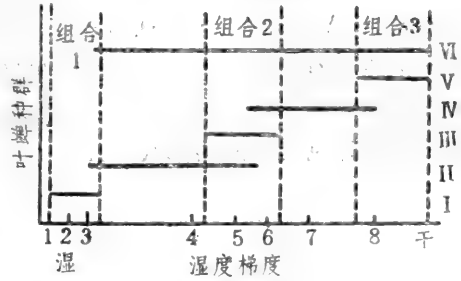


图1-23 芬兰Karelia北部草原中，不同湿度梯度上叶蝉类物种的分布

- I—第一群体5个物种(喜湿性)；
- II—第二群体5个物种(偏湿性)；
- III—第三群体5个物种(中性)；
- IV—第四群体7个物种(偏干性)；
- V—第五群体13个物种(喜干性)；
- VI—第六群体1个物种(广湿性)

式中a代表A样区中的物种数，b代表B样区的物种数，c代表A与B两个样区中共有的物种数。按上式计算的结果列入表1-2。显然，QS的值域在两个样区完全没有相同的物种时为0到两个样区的物种完全相同时为100之间。从表1-2看出，要在所有不同组合内都划出一个截然的边界是不可能的。例如在第1样区和第4样区之间有一明显边界(即 $QS_{1,4}=0$)，但在1和3或3和4样区之间($QS_{1,3}=62$ ； $QS_{3,4}=70$)

表1-2 8个不同湿度梯度样区A与B抽样的物种参数a、b、c以及两样区之间的QS

抽样样区		QS公式中的参数			
A	B	a	b	c	QS
1	2	5	5	5	100
1	3	5	11	5	62
1	4	5	6	0	0
3	4	11	6	6	70
3	5	11	11	6	55
3	6	11	13	1	8
4	5	6	11	6	70
4	6	6	13	1	10
5	6	11	13	6	50
5	7	11	8	1	10
6	7	13	8	8	76
6	8	13	21	8	47

表1-1 由图1-23得出的不同湿度梯度样区的叶蝉物种数

样区	该样区包含的群体	这些群体中的物种数
1	—	5
2	—	5
3	一、二、六	5+5+1=11
4	二、六	5+1=6
5	二、三、六	5+5+1=11
6	三、四、六	5+7+1=13
7	四、六	7+1=8
8	四、五、六	7+13+1=21

却没有边界。同样在4和6样区之间，因其 $QS_{4,6}$ 很小，可以看作有边界，但4和5及5和6样区之间（ $QS_{4,5}=70$ ； $QS_{5,6}=50$ ）则没有边界。为此可以人为地确定一个相似性标准，例如50%及50%以上，来对样区加以归类，从而将这个草原分成1、2、3三个物种组合区(图1-23)，这实际上是以叶蝉作为指示动物将该草原分为三个不同的干湿区域。

在上述分析中，两个样区之间的相似商 QS 只考虑了物种的数目，而没有包含每个物种的个体数量（本例中没有提供这个信息）。如果资料中有物种的个体数量，则可将 QS 公式中的 a 表示为A样区各物种个体数之和， b 表示为B样区中各物种个体数之和， $2c$ 表示为A与B两个样区中共有种个体数之和。在判断样区的组合时，为了避免边界不清和过多的人为因素，可先求出各种组合的 QS 相似矩阵，然后用适当的方法进行排序和分类（关于排序和数量分类的方法，详见第七章和第八章）。

第六节 群落的演替

演替一词来自拉丁语succession，意指“继承”、“向前推进”。群落演替（community succession）的概念首先在植物生态学中产生，瓦尔明（1896）在研究密执安湖边的沙丘演变为森林时提出了演替学说，以后Clements对此加以完善，并进一步提出单项极学说（monoclimax hypothesis）。从上一个世纪以来，生态学的这个领域已成为最引人注目的一段历程，不少生态学家曾对此进行过卓越的研究和热烈的争论。遗憾的是，这些研究和讨论几乎完全遗漏了动物，特别是昆虫方面。人们可以选出大量有关植物群落方面的文章，然而却很少发现一篇昆虫群落和演替的文章。

群落的演替是群落组合的一个重要的动态特征。群落的组合动态是必然的，而静止状态是相对的。研究群落演替不仅可以判明群落动态的机理，而且与人类社会的经济生活密切相关。我国西北或有沙漠的地区，由于沙丘移动常影响群落的演替，而采取治沙措施，则是以人造的植物群落去替代沙丘。此外垦殖荒原、围湖造田、森林砍伐、过度放牧等，都是人们介入群落演替的过程。人类为了发展生产，不断地改变天然生物群落而代之以栽培的植物群落，因此在农业生产上，人们对于栽培植物群落内各物种组成间的联系、变化和发展了解越多，就越能加强对其实物条件（旱、涝、风等）和生物条件（病、虫、杂草等）的控制而有利于生产的发展。

一、群落演替的基本概念

群落演替又称为生态演替，它是指群落经过一定历史发展时期，由一种类型转变为另一种类型的顺序过程，或者说是在一定区域内群落的替代过程。仔细剖析上述定义，群落演替的概念应该包括以下几个基本观点：

1. 演替是群落组成向着一定方向、具有一定规律、随时间而变化的有序过程，因而它往往是能预见的或可测的；

2. 演替是生物和环境反复相互作用, 发生在时间和空间上的不可逆变化, 虽然物理环境在一定程度上决定着演替的类型、方向和速度, 但演替是群落本身所控制的, 并且正是群落的演替极大地改变着物理环境;

3. 演替以其稳定的生态系统, 亦即由顶极群落所形成的系统为其发展的顶点。

在特定地区中, 群落由一种类型转变为另一种类型的整个取代顺序, 称为演替系列 (seres); 在系列内的改变, 称为系列更替 (seral change); 在群落演替过程中的不同阶段, 多少是过渡性的群落, 称为系列期 (seral stage); 系列期依其发展程度, 在演替初期的称为先锋期 (pioneer stage), 在演替中期的称为发展期 (developmental stage), 而发展到最后的稳定系统称为系列顶极 (seral climax) 或顶极群落 (climax community)。在演替系列中, 生物与非生物因素达到动态平衡以前, 群落内的物种组成一直发生着变化, 这种变化包括着群落内某些不适应新环境的旧种死亡, 某些适生的新种取而代之。

二、群落演替的分类

根据不同的立足点, 群落演替可分为不同的类型。

1. 按演替出现的起始地, 可将其分为原生演替 (primary succession) 和次生演替 (secondary succession) 两类。原生演替是在未被生物占领过的区域, 从没有种子或孢子的状态出发的演替, 因此又叫初级演替。它的基本模式如岩石露头 (rock outcrop)、沙丘 (dune)、河成阶地 (river terrace)、岩屑堆 (talus)、冰川泥 (glacial till) 上的演替等。次生演替是在生物曾经占领过或原来曾有群落的地方, 在有大量孢子或种子存在情况下开始的演替, 因此又叫次级演替。它的基本模式如火烧 (following fire) 演替、弃耕地 (abandoned fields) 演替、放牧 (grazing) 演替等。

这两种演替之间, 在起始点上区别的重要性基于如下事实: 即在次生演替中, 尤其是早期的演替系列群落, 从原先曾被植物占领过的土壤上获得了巨大好处。在这样的土壤中, 已积累了含氮素的有机物质, 维持着一个活跃的微生物群; 它的矿物质已为酸性分泌物所改变; 它蕴藏着一个休眠种子与孢子的供应库; 它为根系或蚯蚓等所造成的孔隙所渗透, 这些孔隙提高了土壤的通气性并容许水分迅速地渗入; 它一般具有原来群落腐烂的根系或枯枝落叶层, 因此养分比较丰富, 环境潜力也随时间的推移而增大。由于以上原因, 次生演替的出现和进展较快。相反, 在原生演替中, 早期阶段往往处于未经风化的母质, 因其从未生长过植被, 土壤几乎是贫瘠和无结构的, 某些养分可能严重不足, 或者某些溶质对植物的生理可能是不平衡的。在原生演替过程中, 那些先锋群落通常为地衣与苔藓所征服 (其中还有一些藻类和自养细菌, 它们可能定居更早); 随后维管束植物经历着一个由一年生草本至多年生草本植物, 再发展到灌木至乔木的群落系列; 最后, 如果母质、土壤和气候适合的话, 以乔木为主的植被才完全占领这块领地。显然原生演替的出现和进展是极其缓慢的。

2. 按引起群落演替的原因, 可将其分为内因性演替 (endogenetic succession) 和外因性演替 (exogenetic succession)。如由于海岸的升降、河流的冲积、沙丘的移动、冰川的影响等原因所引起的演替可认为是外因性演替。但是许多群落的演替往往发生在气候条件和其他条件相当稳定的情况下, 演替的原因主要在于群落内部不同物种的竞争、抑制或者群落成员的生命活动, 改变了环境条件, 而这种条件又不利于原来的成员, 于是它们就被新的成员所

取代。把演替区分为内因性和外因性两种类型，是相对的，从某种意义上讲是人为的。因为任何群落的演替都在外界条件的影响下进行，而外因启动的群落演替的各个阶段，也都包括着群落内部成员的活动在内。

3.按演替过程时间的长短，可将其分为地质演替 (geological succession) 和生态演替 (ecological succession)。我们一般讲的群落演替多是针对生态演替而言的。生态演替的时间长的可延续至几十年、几百年，短的仅几年到十几年。而地质演替则是以地质年代来计算的。近代发展起来的古生态学 (paleo-ecology) 已成为生态学中一门独立的分支学科。它着重研究古代生物与环境的相互关系及其发展，根据化石、地质学和现代生物学来确定古代生物如何组成群落，在地质史上，这些群落又如何改变，它与地质年代中的外界环境条件的相互关系怎样等等。有两个近代的方法促进了古生态学的发展。一个是利用放射性元素蜕变的半衰期 (主要是 C^{14}) 来推断化石的年龄；二是对地层中的花粉进行分析，用以确定古代群落中的优势植物及其组成情况。另外，对古代贝类化石的群落分析，也有助于确定地质年代上海洋或其他水生群落的地质演替情形。

4.按群落代谢的特征，可将其分为自养性演替 (autotrophic succession) 和异养性演替 (heterotrophic succession) 两类。群落中各种生物在其生命活动中，进行着积累生物量的光合作用或同化作用过程，也进行着消耗生物量的异化过程或呼吸过程，这两个过程在积累能量和消耗能量上的比例代表了群落能量学的特征。以P代表群落的总生产量 (光合作用所固定的总能量或同化作用积累的有机物总量)，以R代表群落的总呼吸量的情况下，

当其 $P/R > 1$ 时，说明群落中能量或有机物质增加，这时的群落演替属于自养性演替；

当其 $P/R < 1$ 时，说明群落中能量或有机物质减少，这时的群落演替属于异养性演替；

当其 P/R 接近或等于1时，说明群落中的能量或有机物质其收支相平衡，这是处于相对稳定的顶极群落的特征。

在大多数自然群落演替过程中，在其演替系列的初期和发展期，有机物质是逐渐增加的，例如前述的由裸岩→地衣→苔藓→草木植物→灌木→森林的过程就是这样，这属于自养性演替。异养性演替的例子可见于受污染的水体，在那里细菌和真菌的分解作用特别强，从而使有机物的量由于腐败分解而逐渐减少。因此 P/R 比率是表示群落演替方向的一个优良指标，在应用生态学领域中，它也是表示生态系统被污染程度的一个指标。

三、群落演替的一般过程

早在1916年Clements就制定了有关群落演替过程的纲要。虽然这个过程是针对植物群落提出的，但对理解生物群落演替的一般过程具有重要意义。

(一) 裸地形成

1.原始裸地的产生：主要包括侵蚀 (由水、风、重力或冰川所引起)、沉积 (由上述的作用力加上钙华、泉华的硬化与沉淀)、陆地上升 (产生贫瘠的地面)、陆地下沉 (产生贫瘠的水面) 和解冻作用 (产生不稳定的粉砂或石质基质以及解冻的池塘) 等过程。

2.由气候现象产生大多数次生裸地：例如干旱使定居植物中多数对其敏感的植物孱弱死亡，从而形成开阔地；暴风推倒个别的或成群的林木；闪电、雷击产生毁灭性的火灾等。

3.生物作用力形成次生裸地：例如人类耕作、伐木、挖掘、露天开采，工厂释放出有毒气体，火烧植被，过度放牧以及昆虫、真菌、细菌等毁灭植被等。

实际上，地球表面的所有部分，都可以用上述情况中的一种来予以鉴定。

(二) 生物侵移、定居及繁殖

1.侵移：是指生物有机体的繁殖结构进入栖境或裸地的过程。如果繁殖结构是借助于空气或水进入分离单位，则称这些繁殖结构为传播体(*disseminule*)，如果繁殖结构是穿过一层基质或越过表面延伸，而仍然与母体连接在一起，则称为繁殖体(*propagule*)。一般传播体的侵移，导致在栖境上星散分布的个体外貌；繁殖体的侵移则导致裸地或栖境边缘的集群侵占。

2.定居：是指侵移体生长发育至个体成熟阶段的过程。在最初阶段，虽然可能有大量的繁殖结构到达栖境，然而只有少数强有力的先驱物种能够成功定居，这是因为这些物种在其生活周期的任何时刻，死亡是不可避免的。

3.繁殖：是指侵移进来的物种增加其个体数量。这种初步建立起来的种群对以后环境的改造和其后相继侵入定居的同种或异种个体起着极其重要的奠基作用。

(三) 环境变化

它应该成为群落演替的一个重要过程。在演替中生境内非生命成分是同动植物的变化并行的。环境变化主要受两方面的影响：一是自发的影响(*autogenic influences*)，即有机体本身活动的结果；二是异发的影响(*allogenic influences*)，即与植被覆盖无关的环境自身变化的结果。在正常情况下，这两种影响力量同时发挥作用。

(四) 物种竞争

它是多种生物有机体对环境资源提出同样要求，或是一种有机体对另一种有机体直接或间接地造成危害的现象。竞争的结果形成和造就了群落中各物种成分的比例和优势种群，通过竞争趋于平衡，并使得各物种的分布区或适合的生态幅(*ecological amplitude*)缩小，而呈现出物种沿环境而变化的梯度。

(五) 群落水平上的相对稳定和平衡

各物种通过竞争平衡而进入协同进化，使自然资源的利用更为有效，群落结构更趋完善，整个群落及其与环境之间保持相对的稳定和平衡。

从以上群落演替的一般过程看出，演替中物种的相互关系经历了以下四个阶段：

互不干扰(*non-interactive*)阶段：这是群落演替中物种从无到有的最初阶段，这时候物种数目少、种群密度低，在对自然资源的利用上没有什么竞争，对捕食性或寄生动物来说，也还不存在开发利用这些猎物或寄主的问题。

相互干扰(*interactive*)阶段：这主要是指物种间的竞争。在竞争中有的物种侵入并定居下来进行繁殖，而另一些物种则被排斥而趋于灭绝。

共摊(*assortative*)阶段：在这个阶段那些能很好利用自然资源而又能在物种互相作用中共存下来的物种得到发展。它们从不同的角度利用自然资源，共摊自然资源。

进化(*evolutionary*)阶段：物种的协同进化使自然资源的利用更加合理和有效，群落结构更趋合理，物种组成及数量维持一定比例。

四、群落演替的一般特征

群落演替的特征是指反映于演替过程中的带共通性的规律，这主要包括以下三个方面：

(一) 演替的方向性

演替的方向性是指群落由发育的青壮年时期到相继成熟，最后发展到顶极群落的总趋势。Margalev(1968)曾提出以生物量、食物网、生物组成结构和食物的利用效率四个方面作为衡量群落成熟的指标；Odum(1969)则用群落能量学、群落结构、生活史、营养物质循环、选择压力和群落稳定性六个方面的24项指标，全面总结了生态演替中的总趋势(表1-3)。

表1-3 生态演替可能期望的趋势

生态系统的属性	发展期	成熟期	续表	
一、群落能量学：			三、生活史：	
1. 总生产量/群落呼吸 P_g/R	大于或小于1	趋近于1	12. 生态位的特化	宽 窄
2. 总生产量/现存量 P_g/B	高	低	13. 有机体的大小	小 大
3. 维持生物量/单位能流 B/E	低	高	14. 生活史	短、简单 长、复杂
4. 净群落生产量	高	低	四、营养物质循环：	
5. 食物链	线形、食草优势	网状、腐食优势	15. 矿质循环	开放 封闭
二、群落结构：			16. 有机体、环境间营养物质交换率	快 慢
6. 有机物质总量	少	多	17. 营养物质再生中腐屑的作用	不重要 重要
7. 无机营养物质	外生的 (extrabiotic)	内生的 (intrabiotic)	五、选择压力：	
8. 物种多样性—变异成分	低	高	18. 生长型	快速生长 (r-选择) 反馈控制 (k-选择)
9. 物种多样性—均匀性	低	高	19. 生产量	量 质
10. 生化多样性	低	高	六、群落稳定性：	
11. 分层现象和空间异质性	组合差	组合好	20. 内共生	不发育 发育
			21. 营养物的保存	劣 优
			22. 稳定性 (对外界干扰的抗力)	劣 优
			23. 熵	高 低
			24. 信息	低 高

下面就表列的趋势作简单说明：

从群落能量学的特征看，群落发育的早期总生产量 P_g 一般超过呼吸量 R ，生物量逐渐积累，然而有时也有 R 超过 P_g 的情况，使演替出现小的逆转；但是在群落成熟期，固着的能量总与自身消耗的能量趋于平衡。在 P_g 超过 R 时，由于生物量 B 的积累，结果使 P_g/B 值随群落的成熟逐渐变低，相反， B/P_g 、 B/R 或 B/E 值 (在此 $E = P_g + R$) 将随群落成熟而逐渐增高。从理论上讲，在群落成熟期，受可用能流量 E 维持的现存生物量达到最大，结果在发展期每年的净

群落生产量较大，而到成熟期就变得很少或等于零。

从群落结构与营养物质的循环看，有机物质的总量由少到多。而无机营养物质开始时参加生物外的风化、腐蚀与淋溶，后来逐渐被生物体吸收，形成了生物体自身的物质，这样无机矿物营养就由外生性向内生性转化，矿质营养循环也由开放式逐渐转化到相对封闭的系统内进行循环，也因为如此，在群落物质循环过程中，有机腐屑的作用，亦即残渣食物链的地位由不重要变得极为重要。

从群落中生物的生活习性看，随着群落的发展，各生物的生境越来越特化，反映在生态位幅度上则由宽变窄。同时群落中的有机体由简单的小型生物向高等的大型生物发展，由生活史短的生物，逐渐向生活史长的方向演化。在演替的初期和发展期，生产力主要反应在生物的个体数量上，其后个体数量减少，不必要的能量消耗降低，而在质的方面有了很大提高。另外，随着物种多样性的提高，群落的分层结构和空间异质性也从没有一定组合发展到有较好的、完善的组合，从而对自然资源的利用更加充分。

从选择压力的角度看，演替初期的植物主要以r-选择作为生态对策，它们快速生长和繁殖，产生大量的、扩散力强的种子，在竞争中以这种大量消耗能量的繁殖数量来维持种群的延续是十分拙劣的。但是在演替的成熟期，植物主要以k-选择为其生态对策，它们具有大型的种子，并且不少植物的种子含有较高的油脂等营养物质。这些植物繁殖能力虽低，生长速度虽慢，但在种间竞争中却表现出优势。同时，在演替的成熟阶段，群落中物种多，生活类型也多，环境与生物之间的关系更加复杂，生物与生物之间的反馈控制系统逐渐形成，从而使群落的稳定性大大提高。从理论上讲，这是因为气候或生物的任何变化，似乎只损害群落中的某些物种，而不受损害的物种则削弱了这些变化对整个生态系统所发生的影响，并且群落的生产力越高，植物直接遭受损害的比率就越低。

3. 演替的生态学

(二) 演替速度

演替速度是指群落从裸地上开始发育，经过一系列演替阶段达到顶极群落所需要的时间。如前所述，原生演替的速度极为缓慢，因为先驱物种要在一片原生裸地上形成一个种群，再从它的基础上发展成为一个先驱群落，仅仅在这个最初阶段，就可能是一个艰难而漫长的自然选择过程。而在先驱群落建立之后，每个定居下来的物种还面临着繁殖、扩散、巩固的问题，物种间开始了为有限资源，如食物、空间等的激烈竞争，在严酷的生存竞争中，群落组成是不稳定的，经常在数年、数十年甚至数百年的时间中才会更换一系列的新种。相反，次生演替的速度一般比较迅速，这是因为早期的演替系列从原先曾被植物占领过的土壤上获得了极大好处，加之在次生裸地上常常蕴藏了一个休眠种子或孢子的供应库，这样就大大缩短了演替系列的时间。例如火烧地演替中，火灾可能焚毁乔木的林冠，但其根部或落入地中的种子却可能萌发，同时林下植物也可能未遭伤害，因而在一般情况下，火烧地演替在物种关系上，就会立即开始调整，并朝向重建先期平衡的方向发展。

(三) 演替效应

演替效应是指群落内的物种，在其自身发展过程中，经常对生境产生一些对自己生存、发展不利，而对其他物种生存、发展有利的因素，从而在演替过程中主动地创造了物种替代的环境条件。例如在实验种群中，拟谷盗种群在发展过程中产生大量的代谢废物，或甚至是一些对自身存活不利的有毒物质，这往往成为抑制自身种群增长，甚而使种群灭亡的重要因

素。但同时，这些产物却使某些微生物的数量繁盛起来，最后排斥并替代了拟谷盗；又如有许多植食性害虫，由于对植物的危害而经常破坏了它自身生活的适宜环境，甚至毁灭了作为其生境或食物的寄生植物，但同时，却又为另外一些相继营养级别的物种造成了繁盛的条件，从而导致了群落演替过程中物种组成成分的更替。当然演替的原因常常是多因素的，不能完全归结于演替效应。

五、顶极群落

演替系列中发展到最后稳定的、不存在物种更替证据的群落就是顶极群落。它是一个与物理环境取得相对平衡的自我维持系统。

关于顶极群落的特征及其与演替初期、发展期群落的区别，我们已在前述关于群落演替的方向性中作了叙述。这里需要强调的是，顶极群落肯定不是一种永恒不变的状态，虽然我们在提到顶极群落时，经常使用了诸如“稳定”、“平衡”、“持久”这样的词语。事实上，顶极群落的特征和性质取决于在那里起作用的物理诸因子的总和，以及它们同群落中生物有机体的遗传特性相互作用的状况。从理论上讲，不论是外在环境因子还是内在生物的任何变化都势必影响顶极群落的性质。

首先是气候的急剧变化，从质和量上都可能破坏顶极群落的平衡，使群落中物种的相对优势度发生变化，并且有的物种因丧失繁殖能力以致不仅在其分布的生态幅内，而且也在与它们直接相邻的生境上绝灭。

其次是侵移(*immigration*)现象的发生。除了自然出现的侵移现象外，在过去几个世纪里，人类有意无意地向新的区域引进数以千计的植物和动物，特别是昆虫。在引进区域，它们虽然难以取得顶极群落中优势种的地位，但是它们却成功地定居下来，在同一生活型的层次中觅得了—个次要的地位，并且它们似乎有能力同原来的本地种进行竞争而无限地占有这些区域。还有一些侵移者是属于寄生性生物，它们对于顶极群落的结构具有巨大的间接影响，就象栗疫菌(*Endothia parasitica*)实际上毁灭了一度在阿帕拉契山脉地区森林中的主要优势种群锐齿栗(*Castanea dentata*)—样。

最后，进化可能是改变顶极群落结构的一个重要原因。在进化过程中，常常出现新的生态型或新种，它们能够维持较高的优势度，或者象那些恶性的寄生物那样，贬低了早先优势种的重要性。近几十年来，生物学家们曾因某些病虫、鼠害的猖獗减少了一些优势植物种群而感到震惊。这些病虫、鼠害可能出现了某些遗传变异，或者也可能正好是与有利于它们的某些气候条件的偶然结合。但是，不管怎样，它们具有使最敏感的生物型遭到灭绝的危险效果，同时以这种方式，通过剔除那些控制感受性的基因而引起植物生态幅的变化。

关于顶极群落的生态学分类，目前还没有—种分类系统赢得人们的普遍接受。然而Tansley(1935)所提出的分类系统至少可以同其他任何一个系统相媲美。在Tansley提出的系统中，他根据模造顶极群落主要特征的关键因素，将顶极群落分为以下类型：

1. 气候顶极群落(*the climatic climax community*)：任何具有正常地形与土壤特性(—般指徐缓起伏的地形，并为深厚的土壤所覆盖)，而且其特征不为晚近所出现的外力所干扰的顶极群落称为气候顶极群落或正常顶极(*normal climax*)群落，或地带性顶极(*zonal climax*)群落。

气候顶极的概念，其关键在于把注意力集中在正常地形与土壤的范围内，同时植被是处在不受小气候、不正常地形、土壤、火灾或其他干扰影响的条件下。因此气候顶极群落最能将大气候的特点反映出来；即使相隔很远的地区，大气候越是近乎相同，则这些地区顶极群落的植被结构与物候学就越相似。在一定的自然景观中，大气候虽然影响着所有的群落类型，但是在支配气候顶极群落优势度力量的总和中，气候的影响作出了最大的贡献。

2. 土壤顶极群落 (the edaphic climax community)。通常可遇到与上面指出的正常特征相偏离的土壤，其偏离程度足以使生长的植被在演替系列和顶极群落中都发生特化，则称这类终极的群落为土壤顶极群落。在肥力很低，特别干燥或溶质不平衡的土壤上演替的土壤顶极群落，往往表现低的生产力；相反，如果土壤有丰富的热、水、营养物质供应，加之有温暖的气候，则可能形成世界上最富生产力的顶极群落。

3. 地形顶极群落 (the topographic climax community)。无论什么地方，经常通过小气候而起作用的局部地形(例如温带地区的阳坡和阴坡，位于猛烈暴风风道的热带山脊等)产生一种具有特色的植被，在这种特定地形下形成了地形顶极群落。通常，特定的地形、地貌特征形成特殊的土壤条件，并伴随着特殊的小气候影响，因而地形、土壤在决定顶极群落特征中都有重要作用。就这一点而言，地形-土壤 (topo-edaphic) 顶极群落这个组合词是富有意义的。

气候、地形和土壤顶极群落的概念，并非根据它们之间明确的不同性质而提供的一个完善的分类系统，它的重要价值在于把兴趣引向在决定群落类型时理解环境诸因素所起的作用。

4. 动物顶极群落 (the zootic climax community)。任何一个生态系统，都含有一定数量的传粉者(pollinator)、使叶片脱落者(defoliator)、钻孔者(borer)、啃食者(grazer)、吮液者(sapsucker)以及其他直接或间接依靠植物作为食料或栖息场所的动物种群，这是正常的情况。但是有时一个植物群落的结构和组成，在很大程度上为某一种动物经常的、强有力的活动所制约，这样就可使原先的群落朝着最终同起强有力作用动物所施加压力相平衡的方向发展。如此起源的群落——在这种群落中，某种占优势的动物改变了植被——构成一个动态的和动物活动密切联系的系统，这个系统称为动物顶极群落。

随着群落的演替最终出现一个稳定的顶极群落，这个事实已由深入的观察与合理的理论而获得普遍承认。但是，关于顶极群落的性质或者在解释这个事实上，却有三种不同的学说，即单顶极学说 (monoclimax theory)、多顶极学说 (polyclimax theory) 和顶极群落-格局学说 (climaxpattern theory)。

单顶极学说是美国生态学家 Clements (1916、1936)所提倡的。他认为在任何一个特定气候区，只有一种顶极群落，其他一切群落类型都朝着这唯一的一种顶极群落发展。并且各地区顶极群落是什么类型，这只决定于那里的气候条件。

多顶极学说是英国生态学家 Tansley (1939) 提倡的。他认为某一气候区域的物理环境远不是同一的，因此设想所有群落演替都终止于同一种顶极群落，这是很不现实的。事实上任何一个地区的顶极群落都不止一种，它们都明显处于相当平衡的状态下。按单顶极学说的看法，这些多种多样的群落只是处于演替过程中，它们或迟或早都要演变为该地区特殊的、唯一的顶极群落。于是单顶极学说和多顶极学说两个学派实质上的不同，就变成了对于测定群落相对稳定性的时间标准了：即以地质时间或是以生态时间为标准。但是无论以什么时间为标准，气候都是变化的，无非按前者，气候的变化更为剧烈（如地质时间上冰河期的出

现)。因为演替是一个连续的变化过程，并且生物群落的变化是在气候变化的基础上进行的，所以一个气候区仅只有一种单极群落，就成为一个十分抽象的概念了。

顶极群落-格局学说是Whittaker (1953)根据多顶极学说提出的。他同样认为，自然群落是由多种环境因素决定的，除气候外，土壤、生物、火、风等因素都有影响。顶极群落-格局学说认为，在逐步改变的环境梯度中，顶极群落类型也是连续逐渐变化的，它们彼此之间难以截然划分。由此可见Whittaker学说还是“群落是一个连续体”思想的扩展，也是梯度分析方法的一个扩展。

第二章 群落食物网随机理论

收集大量的群落食物网资料进行统计分析，可以发现群落内各营养级别物种数之间、食物网内各类型食物链节数之间，以及群落食物链节数与物种数之间，存在着某种一定的比例关系。对此，Cohen等（1984）提出了群落食物网随机理论和一系列的数学模型，以解释食物网这些潜在规律的机制。

第一节 引言

本节在分析群落食物网结构的基础上，介绍一些在讨论群落食物网随机理论时常用的概念和术语。

一、食物网与营养物种

食物网是多种生物及其取食关系的集合。把特定生境中收集到的一群生物，按其取食关系联系起来，就可以得到群落食物网的结构图。为了分析方便，同时也为了简化食物网结构，一般把营养级别不同的不同物种或相同物种的不同发育阶段归并作为一个物种对待，在这种意义上的物种称为营养物种（*trophic species*）。显然，营养物种不同于纯生物学意义上的种，它是由取食同样猎物，和被相同捕食者猎食的、在营养级别上完全相同的一类生物所组成。在上述定义中，所谓捕食者是指食物网中至少取食一种生物的物种，猎物是指食物网中至少被另一种生物取食的物种。

营养物种根据在食物网中所处的位置可区分为以下三种基本类型：

1. 顶位物种（*top species*）。它是食物网中不被任何其他生物所取食的物种。在食物网有向图（如图2-1所示）中，顶位物种由称为收点（*sink*）的顶点（*vertex*）来表示（Robinson和Foulds 1980）。

2. 中位物种（*intermediate species*）。它是指至少具有一个捕食者和猎物的物种。

3. 基位物种（*basal species*）。它是指不取食任何其他生物的物种。在食物网有向图中，基位物种由称为发点（*source*）的顶点来表示。

另外，在顶位物种和基位物种中，各可区分出一个特殊的子集，分别称为真顶位物种（*proper top species*）和真基位物种（*proper basal species*）。真顶位物种是指作为捕食者的顶

位物种，即是说，它不被食物网中任何其他生物取食，但至少取食一种其他生物。在食物网有向图中，真顶位物种由称为真收点 (proper sink) 的顶点表示。真基位物种是指同时又是猎物的基位物种，即是说它不取食食物网中其他任何生物，但至少被一种生物所取食。在食物网有向图中，由称为真发点 (proper source) 的顶点来表示。上面的这种区分都是针对孤立种而言的，所谓孤立种 (isolated species) 是指在食物网中既不取食其他任何生物，又不被任何生物取食的物种。显然，按照前述顶位物种和基位物种的定义，孤立种同时又是基位物种和顶位物种。

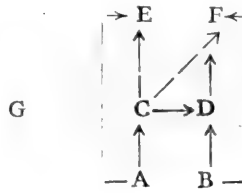


图2-1 一个简单的食物网有向图

用一个简单的食物网有向图可以说明上述概念。图2-1中，A、B、G、H为四个基位物种 (箭头方向表示被取食)，其中A、B为真基位物种，A点和B点称为真发点，G、H为孤立种；C、D为中位物种；E、F、G、H为顶位物种。其中E、F为真顶位物种，E点和F点称为真收点，G、H为孤立种。显然孤立种G、H既是基位物种又是顶位物种。

二、食物网中的链节

食物网中的物种是由链节 (link) 联系在一起的。链节具有方向性，它表明食物网中两个物种间取食和被取食的关系。任何食物网中的链节，均从属以下四种类型中的一种，即：

1. 基-中链节 (basal-intermediate link)。它是连结真基位物种与中位物种的链节，图2-1中的A→C、B→D链属基-中链节。

2. 基-顶链节 (basal-top link)。它是直接连结真基位物种与真顶位物种的链节，如图2-1中的A→E和B→F链节。

3. 中-中链节 (intermediate-intermediate link)。它是指中位物种与另一个中位物种的链节，如图2-1中的C→D链节。

4. 中-顶链节 (intermediate-top link)。它是中位物种与顶位物种的链节，如图2-1中的C→E、C→F和D→F链节。

如果用S表示食物网中总的营养物种数，T表示顶位物种数，I表示中位物种数，B表示基位物种数，当食物网中剔除了孤立种的情况下，则：

$$\text{物种数 } S = T + I + B \quad (2-1)$$

$$\text{猎物种数 } Y = I + B \quad (2-2)$$

$$\text{捕食者种数 } R = T + I \quad (2-3)$$

用L表示食物网中的链节总数， L_{BI} 、 L_{BT} 、 L_{II} 和 L_{IT} 分别表示基-中、基-顶、中-中和中-顶链节，则：

$$L = L_{BI} + L_{BT} + L_{II} + L_{IT} \quad (2-4)$$

三、食物网映射矩阵 (adjacency matrix)

食物网映射矩阵 A 是一个 $S \times S$ 的矩阵。如果物种 j 取食物种 i , 则第 i 行第 j 列的元素 $a_{ij}=1$, 如果物种 j 不取食物种 i , 则 $a_{ij}=0$ 。如图2-1的食物网中, 把A到H8个物种按字母顺序编号, 则该食物网映射矩阵 A 为:

	A	B	C	D	E	F	G	H
A	0	0	1	0	1	0	0	0
B	0	0	0	1	0	1	0	0
C	0	0	0	1	1	1	0	0
D	0	0	0	0	0	1	0	0
E	0	0	0	0	0	0	0	0
F	0	0	0	0	0	0	0	0
G	0	0	0	0	0	0	0	0
H	0	0	0	0	0	0	0	0

由矩阵 A 可知:

1. 当且仅当矩阵中第 j 列全为0时, 物种 j 为基位物种, 例如矩阵 A 中, A、B、G、H列全为0, 则A、B、G、H均为基位物种; 而当第 j 列全为0, 而第 j 行不全为0时, 则物种 j 为真基位物种, 如矩阵 A 中, 第A列和B列全为0, 而A行和B行不全为0, 所以A和B属真基位物种。
2. 当且仅当第 i 行全为0时, 物种 i 为顶位物种, 例如矩阵 A 中E、F、G、H行均为0, 则E、F、G、H均为顶位物种; 而当第 i 行全为0, 而第 i 列不全为0时, 则物种 i 为真顶位物种, 如矩阵 A 中, 第E行和F行全为0, 而第E列和F列不全为0, 所以E、F为真顶位物种。
3. 当且仅当第 i 行和第 i 列均为0时, 物种 i 为孤立物种。例如矩阵 A 中, 第G行、第G列和第H行、第H列均为0, 所以G、H为孤立种。
4. 当且仅当第 i 行和第 i 列都不全为0时, 则物种 i 为中位物种。例如矩阵 A 中, 第C行、第C列和第D行、第D列都不全为0, 所以C和D为中位物种。

从以上分析看出, 一个群落食物网有向图可以用一个元素为0、1的映射矩阵充分表示。如果主对角线上的元素 $a_{ii}=0$, 则表示第 i 物种无自残现象, 若 $a_{ii}=1$, 则表示 i 物种有自残现象。

第二节 群落食物网的统计规律

Briand和Cohen (1984) 从已发表的文献资料中收集了62个食物网的有关资料, 经分析发现, 群落食物网中各种类型物种数之间, 各种类型链节数之间, 以及链节数与物种数之间, 存在着某种一定的比例关系, 他们把这种关系分别称为物种度量律 (species scaling law)、链节度量律 (link scaling law) 和链节-物种度量律 (link-species scaling law)。每种度量律由两部分组成, 一是定性地表明这种关系的大体形成; 二是定量估计其参数。

一、物种度量律

(一) 猎物种数与捕食者种数的关系

1977年Cohen曾分析过14个食物网资料，得出猎物与捕食者种数的比例为3:4的结论。但是这个结论受到了两个方面的挑战。首先，这个结论所依据的食物网资料较少；其次，生态学家对营养层次高的物种可能比对营养层次低的物种更感兴趣，因而分类也更精细一些。这样，食物网中营养层次高的物种的数量估计得更准确，而营养层次低的物种数可能偏低。

1984年Briand收集了62个食物网资料，这些食物网中，物种数在3—33的范围内。他用食物网中捕食者和猎物种数作图如2-2A。发现猎物种数与捕食者种数约成直线关系，其斜率略低于1。图2-2A的情况既适合于波动环境 (fluctuating environment)，也适合于稳定环境 (constant environment) 下的食物网。所谓波动环境是指该食物网资料报道中，表明环境内的温度、湿度、盐分或其他主要物理指标存在大幅度的季节变化，反之则称为稳定环境。

为了消除研究者对不同营养层次物种分类精细程度不同的影响，Briand按营养物种的概念进行归并，然后考察猎物与捕食者种数的关系 (图2-2B)。按这种方法处理后，坐标点更为集中，43个波动环境下的食物网，其猎物与捕食者种数的直线相关系数从合并前的0.83上升到0.92；19个稳定环境下的食物网，猎物与捕食者种数的相关系数从0.58上升到0.64。由此可见，按营养物种合并后，猎物和捕食者种数的相关性可大大提高。

如果拟合的回归直接通过原点，则斜率的估计值表示食物网内猎物平均种数与捕食者平均种数之比。按营养物种归并后的62个食物网资料得到如下结果：

$$Y=0.8819R$$

式中Y表示猎物种数，R表示捕食者种数。0.8819为斜率，用 α 表示，则 $\alpha=Y/R$ 。

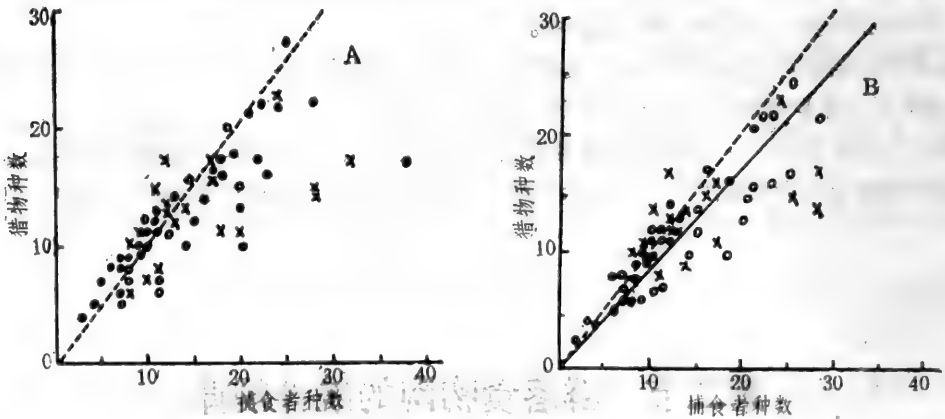


图2-2 62个群落食物网中猎物种数与捕食者种数的关系

(○—波动环境；×—稳定环境)；A—原始资料图；B—按营养物种归并后的图

经典的生态学理论认为，捕食者通常受资源的限制，其物种的多样性是由猎物的多样性所决定的。根据这种观点，显然应该以猎物作为自变量，捕食者作为因变量，这和前述的图2-2正好相反，如果这样做，通过原点的直线的估计标准误 (standard error of estimate) 从3.1增加到3.5。因此，该研究认为，用捕食者种数预测猎物种数反而比用猎物种数预测捕食

者种数效果好，这也说明了捕食者种数在控制猎物种数方面比其反过来的效果更好。

(二) 顶位、中位、基位物种数间的关系

在考察的62个食物网中，顶位、中位和基位物种数占食物网总物种数的比例是与总物种数独立的。平均而言，这三个比例分别相当于图2-3中水平线的高度。

设 p 、 q 、 r 分别为顶位、中位、基位物种数占总物种数的比例，即：

$$p = T/S \quad \text{或} \quad T = pS \quad (2-5)$$

$$q = I/S \quad \text{或} \quad I = qS \quad (2-6)$$

$$r = B/S \quad \text{或} \quad B = rS \quad (2-7)$$

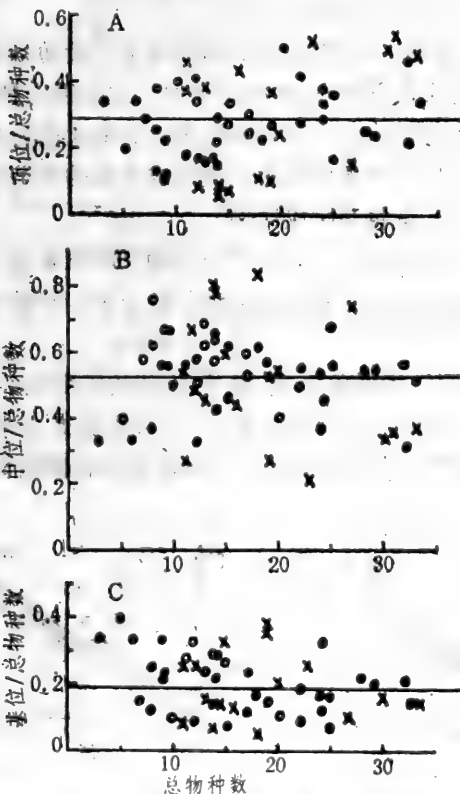
由图2-3A、B、C看出 $\hat{p} = 0.2853$, $\hat{q} = 0.5251$, $\hat{r} = 0.1896$ 。

将方程2-6加方程2-7，再除以方程2-6加方程2-5得：

$$\frac{B+I}{T+I} = \frac{q+r}{q+p}$$

$$\text{而} \quad \frac{B+I}{T+I} = \frac{Y}{R} = \alpha$$

$$\text{所以} \quad \alpha = \frac{q+r}{q+p} \quad (2-8)$$



根据图2-3中 q 、 p 、 r 的估计值 ($\hat{p} + \hat{r}$) / ($\hat{q} + \hat{p}$) = 0.8819，这个结果与前面物种度量律猎物与捕食者种数的关系 $Y = 0.8819 R$ 中的 α 值是一致的。其详细结果见表2-1。

综上所述，物种度量律可表述为：群落食物网物种总数 S 在3—33个营养物种的范围内变化时，平均猎物种数 \bar{Y} 与捕食者种数 \bar{R} ；平均基位物种数 \bar{B} 、平均中位物种数 \bar{I} 、平均顶位物种数 \bar{T} 与食物网物种总数 S 大体呈比例，而且这几个比例值各自大体维持一定，即：

表2-1 62个食物网中各类型物种数之间的关系

	稳定环境		波动环境		所有食物网	
	数量	比例	数量	比例	数量	比例
食物网	19		43		62	
总物种	351	1.000	683	1.000	1034	1.000
基位物种	66	0.188	130	0.190	196	0.190
中位物种	177	0.504	366	0.536	543	0.525
顶位物种	108	0.308	187	0.274	295	0.285

图2-3 顶位、中位、基位物种数占总物种数的比例 (p 、 q 、 r) 与总物种数 S 的关系
A— p 与 S 的关系； B— q 与 S 的关系；
C— r 与 S 的关系

$$\bar{Y} = 0.8819R, \quad \bar{B} = 0.190S,$$

$$\bar{I} = 0.525S, \quad \bar{T} = 0.285S.$$

二、链节度量律

与物种度量律相近似，链节度量律可表述为：群落食物网物种总数 S 在3—33个营养物种的范围内变化时，基-中、基-顶、中-中、中-顶链节的平均数 \bar{L}_{BI} 、 \bar{L}_{BT} 、 \bar{L}_{II} 、 \bar{L}_{IT} 大体与食物网内链节总数 L 成比例，并且这几个比例值各自大体维持一定（表2-2），即：

$$\bar{L}_{BI} = 0.274L, \quad \bar{L}_{BT} = 0.077L$$

$$\bar{L}_{II} = 0.301L, \quad \bar{L}_{IT} = 0.348L$$

表2-2 62个食物网中各类型链节数之间的关系

	稳定环境		波动环境		所有食物网	
	数量	比例	数量	比例	数量	比例
总链节数	811	1.000	1108	1.000	1919	1.000
基-中链节	198	0.244	327	0.295	525	0.274
基-顶链节	92	0.113	56	0.051	148	0.077
中-中链节	260	0.321	318	0.287	578	0.301
中-顶链节	261	0.322	407	0.367	668	0.348

三、链节-物种度量律

随着群落食物网内物种数 S 的增加，链节总数 L 如何变化？这里至少有三种假设似乎是有道理的。

第一，潜在食物网的链节总数随物种总数的平方(S^2)增加而增加，这是因为具有 S 个顶点食物网有向图边数的最大值为 $S(S-1)$ ，如果任何潜在链节成为真的链节的概率是恒定不变的，那么链节总数 L 的平均期望 $E(L)$ 就将与 S^2 成比例。

第二，如果任何一个物种取食其他物种的数目是有限的，或者一个物种只能被有限个物种所取食，那么，一个物种取食其他物种的种数与群落食物网内的物种总数无关，则链节总数 L 的平均期望 $E(L)$ 将与 S 成正比。

第三，前述两个假设可能适合于 S 值的不同范围，当群落食物网内物种数量少时， L 可能受潜在链有效性的影响，即随 S^2 而变化；当群落食物网内物种数多时， L 可能受每个物种相互关系的潜在影响，即随 S 的变化而变化。也或许 L 与 S 间的关系，不论群落食物网内物种

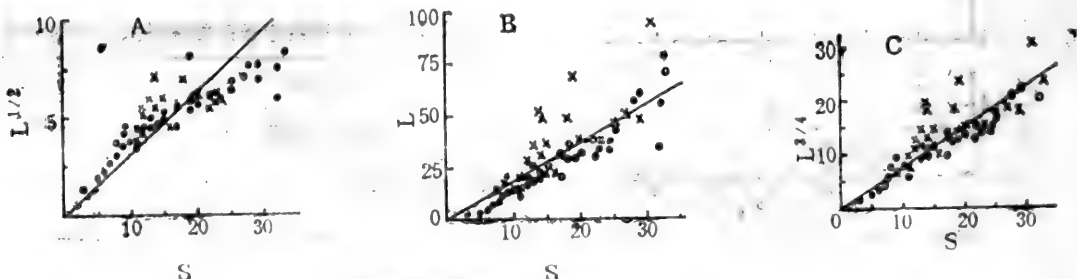


图2-4 食物网链节数 L 与物种数 S 的关系

A— $L^{1/2}$ 与 S 的关系

B— L 与 S 的关系

C— $L^{3/4}$ 与 S 的关系

是多还是少都是相同的，只是当物种数量较少时，野外生态学家记载的链节数更全面，而当物种数多时，遗漏的链节数就会成比例地增加。

为了验证上述三种假设在解释食物网资料中链节数 L 与物种数 S 之间关系的有效性，以 S 作横坐标，分别以 $L^{1/2}$ 、 L 和 $L^{3/4}$ 为纵坐标作图如图2-4 A、B、C。

图2-4A中，点集呈凸形，图2-4C中，在 S 的低值部分，点集接近拟合直线，但在 S 的高值部分，大多数点落在直线以下。由此看来，可以接受图2-4B即 $E(L)$ 与 S 成比例的假设。

令 $E(L) = cS$ ，则 c 的估计值为1.8559，它是62个食物网总链节数1919与总物种数1034之比（见表2-1，2-2）。

既然链节数与物种数存在比例关系，那么，随着物种 S 的变化，各类型链节数占总链节数的比例有无变化呢？用 L_{BI}/L 、 L_{BT}/L 、 L_{II}/L 、 L_{IT}/L 对 S 作图(图2-5)可以看出，这些比例与物种数的关系是独立的，亦即它们随 S 的变化而增大或减少的倾向不明显。

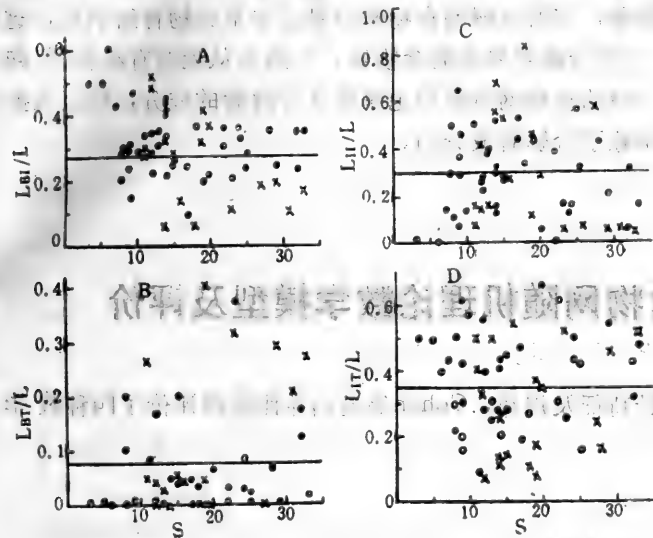


图2-5 食物网中各类型链节数占总链节数的比例与物种数的关系

A— L_{BI}/L 与 S 的关系； B— L_{BT}/L 与 S 的关系
C— L_{II}/L 与 S 的关系； D— L_{IT}/L 与 S 的关系

出预测，并表明它们在更大的 S 情况下仍然是适合的。

综上所述，链节-物种度量律可表述为：当食物网内物种数在3-33变化时，链节总数与物种总数大体维持一定的比例，62个食物网的资料表明：

$$\bar{L} = 1.8559S$$

即 $d = 1.8559$ ， d 的生态意义表现为平均每个物种具有的链节数，称为物种链节密度。

各类型链节数占总链节数的比例随 S 的变化没有明显减少或增加的趋势。

在论述上面三个群落食物网统计规律时，再三提到营养物种数在3—33个的范围内。这种规律性在相当大的 S 的情况下是否继续起作用？第三节的理论将会作出预测，并表明它们在更大的 S 情况下仍然是适合的。

四、食物网的非环性

在群落食物网有向图中，由角和边交替组成的通道称为路径 (walk)。如图2-1中， $A \rightarrow E$ ， $A \rightarrow C \rightarrow E$ ， $A \rightarrow C \rightarrow F$ ， $A \rightarrow C \rightarrow D \rightarrow F$ 就是由 A 为起点的4条路径。路径的长度 (length of a walk) 是指路径所含边的数目，如上述四条路径的长度分别为1，2，2，3。如果某一路径的起点和终点相同，则该路径成封闭状态，称这种路径为闭径 (closed walk) 或环 (cycle)， k -环是指路径长度为 k 的环，例如一个物种自相残杀构成1-环，两个物种相互取食构成2-环等等 (图2-6)。如果一个食物网有向图中不含 k -环路径 ($k = 1, 2, 3, \dots$)，则称该食物网是非环的。



图2-6 k-环路径示意图
(○—物种)

GallopIn (1972) 观察过许多群落食物网, 发现绝大多数都是非环的。Briand收集的62个食物网资料中, 很少报道自相残杀现象(1-环), 仅有两个食物网含有2-环(两个物种相互取食), 至

于含3-环, 甚至4-环、5-环的食物网几乎没有见到。这就是群落随机理论总结出的第四条经验规律——食物网的非环性。

需要特别指出的是, 在自然界的确存在自相残杀的现象。但是, 一则这种现象一般仅仅发生在某个物种种群密度过大而环境资源又十分枯竭的情况下, 二则许多研究者常常都忽略了这种现象, 所以在食物网有向图中一般也都剔除了1-环的路径。此外, 几乎可以肯定, 分解者取食(广义的)各种营养级别的物种, 它所分解的食物和自身又被基位物种所利用, 这样就必然存在长度大于2的环, 但是, 一则分解者参加的食物链, 一般是从死的有机体为起端, 属于残渣食物链的范畴, 二则在一般的食物网资料中也排除了分解者的成分; 所以在提到群落食物网的非环性规律时, 也是剔除了分解者成分的。

第三节 群落食物网随机理论数学模型及评价

为了解释上节介绍的食物网的统计特征及规律, Cohen等提出并比较和评价了四种数学模型。

一、无序模型(anarchy model)

一个随机变量Y服从参数为P的伯努利分布 (Bernoulli distribution), 记为 $Y \sim B(p)$, $0 \leq p \leq 1$ 。令 $Y=1$ 的概率为p, 则 $Y=0$ 的概率为 $q=1-p$ 。如果一个随机矩阵X的每个元素 x_{ij} 都服从 $B(p)$, 且X的每个元素是独立的、同质的, 则称该随机矩阵X独立地、同质地服从参数为p的伯努利分布, 记为:

$$X \sim i.i.d.B(p)$$

假定一个模式食物网的 $S \times S$ 映射矩阵为A, 并且 $A \sim i.i.d.B(p)$, 那么

$$E(L) = pS^2 \quad (2-9)$$

根据链节-物种度量律, 有 $\bar{L} = dS$, 令 $E(L) = \bar{L}$, 那么 $p = d/S$ 。为了避免模型参数 d/S 和物种链节密度估计值的混淆, 将p记为 c/S , 在不同模型中, 参数c和d的关系是不同的, 就无序模型来说 $d=c$ 。

如果在S个物种的食物网中, 每一个物种取食其他物种(包括取食自己)的概率是相同的、独立的, 其值为p, 那么, 随着物种数S的增加, 概率 $p = c/S$ 值下降, 因此 $A \sim i.i.p.B(c/S)$, 且 $S \gg c$ 。这种假定一个物种可取食其他物种, 并且概率是相同和独立的模型称为无序模型。

在一个 $S \times S$ 的食物网映射矩阵中, 当且仅当矩阵的第 i 行全为0时, 物种 i 为顶位物种; 当且仅当 j 列全为0时, 物种 j 为基位物种, 矩阵中任一元素 $a_{ij}=0$ 的概率为 q , 那么一个物种为顶位物种的概率为 q^S , 同理, 这也是一个物种为基位物种的概率。因而:

$$E(T)/S = E(B)/S = q^S = (1 - c/S)^S \quad (2-10)$$

式中 $E(T)/S$ 和 $E(B)/S$ 是一个具 S 个物种的食物网中, 顶位物种和基位物种占总物种数比例的期望值。显然, 用无序模型预测, 这两个比例期望是相等的。

如果 i 顶位物种是真顶位物种, 除满足第 i 行全为0外, 还需满足第 i 列不全为0。而当 i 行全为0后, 第 i 列就仅有 $S-1$ 个元素, 那么第 i 列不全为0的概率为 $(1 - q^{S-1})$, 因而, 一个物种是真顶位物种的概率为 $q^S(1 - q^{S-1})$, 同理, 这也是一个物种是真基位物种的概率, 即:

$$E(T)/S = E(B)/S = q^S(1 - q^{S-1})$$

式中 $q = 1 - c/S$, 显然, 用无序模型预测, 真顶位物种和真基位物种占总物种数比例的期望值也是相等的。

无序模型的预测与上节中的结果不符。根据Cohen等对62个群落食物网资料的统计, 基位物种占总物种数的比例为0.19, 低于顶位物种占的比例0.29。这种情况一方面可能是由于获取这些食物网的生态学家, 对食物链顶端的物种比对基部的物种更感兴趣, 另一方面在于无序模型所依据的假设, 即每个物种取食其他物种的概率相等不一定是合理的。

现在进一步分析无序模型对顶位和基位物种所占比例期望值的预测。

根据无序模型(2-10式), 随着 S 的增加, 顶位和基位物种所占比例的期望值亦单调增加, 且趋近于一个极限值 e^{-c} , 即:

$$\lim_{S \rightarrow \infty} E(T)/S = \lim_{S \rightarrow \infty} E(B)/S = e^{-c} \quad (2-11)$$

如上所述, 在无序模型中 $c=d$ 并且 $d=1.86$, 则 $e^{-c}=0.16$ 。

即使食物网仅具中等大小的 S , 例如 $S=10$ 或 $S=20$ 时, $(1 - c/S)^S$ 分别为0.13和0.14, 这与 $e^{-c}=0.16$ 的差异也不大。这说明无序模型预测的顶位、中位、基位物种数占食物网总物种数的期望比例, 几乎是与物种数 S 相独立的。

二、有限 k -非环模型 (finitely k -acyclic model)

k -非环是指一个食物网中不含 k 环和小于 k 的环。 k -非环与非环的区别在于前者可能含有长度大于 k 的环, 而后者是指食物网中不含任何环。例如2-非环食物网是指该食物网不含1环和2环, 但并不排除它可能含有3环或4环等等。

按无序模型条件概率预测, 大约有84%(即 $1 - e^{-c}$)的食物网有自相残杀现象。一方面这种预测与前述观察的统计结果不符, 另一方面无序模型也无法预测无2环、3环……的概率。

为了解决这些问题, 最捷径的方法是通过如下假设:

设一有限正整数 k 和一有限正实数 c , $S \geq c$ 。具 S 个物种的食物网矩阵 $A \sim i \cdot d \cdot B(c/S)$, 并满足条件 A 为 k -非环。

在生物学意义上, 该模型假设一物种取食任一物种的概率为 c/S , 但得到的取食关系中, 物种 x 绝不取食 x (即无自相残杀的1环), 也不存在 x 取食 y , y 取食 x 的情况(无2环), 也不存在 x 取食 y , y 取食 z , z 取食 x 的情况(无3环)……, 也不存在更长的 k 环。

为了建造这样的模型，方法之一是先根据无序模型产生伯努利矩阵 A ，并满足 $A + A^2 + \dots + A^k$ 的迹等于 0。因为，如果上式的迹超过 0 而为某个正整数，则说明该食物网可能存在 k 和 / 或 k 以下的环。

在考虑一般情形的 k -非环之前，先分析 1-非环的特殊情况。

产生一个无自相残杀现象 (1-非环)、参数为 c/S 的 $S \times S$ 的伯努利矩阵 A ，使 A 的主对角线元素 $a_{ii} = 1$ 的概率为 0， A 的非主对角线元素为如前所述的独立随机变量，服从于 $B(c/S)$ ，那么

$$E(L) = (c/S) \cdot S(S-1)$$

链节-物种度量律给出 $\bar{L} = dS$ ，令 $E(L) = \bar{L}$ ，则可用 $c = dS / (S-1)$ 来估计 c 值。当 S 相当大时， c 接近 d ，但对一确定的 S 值， c 比 d 大。

一物种属顶位物种的概率为 q^{s-1} ， $q = 1 - c/S$ ，显然 q^{s-1} 也是一物种属于基位物种的概率，即

$$E(T)/S = E(B)/S = q^{s-1} = [1 - d/(S-1)]^{s-1} \quad (2-12)$$

这是一个具 S 个物种的食物网中顶位物种和基位物种占总物种数的期望比例。该模型预测基位物种和顶位物种的期望比例相等，其极限值与无序模型 2-10 式的预测值相等，约为 0.16。

根据 1-非环结构假设，若存在两个物种 i 和 j ， $j \neq i$ ， $a_{ij} = 1$ ，且 $a_{ji} = 1$ ，则食物网中通过 i 和 j 而存在 2 环的概率为 p^2 ，通过 i 和 j 不存 2 环的概率为 $1 - p^2$ ，那么整个食物网中无 2 环的概率为

$$(1 - p^2)^{s(s-1)/2} = [1 - (\frac{d}{s-1})^2]^{s(s-1)/2} \rightarrow e^{-d^2/2} \quad (2-13)$$

如果 $c = d = 1.86$ ，则 $e^{-d^2/2} = 0.18$ ，这就是说，按 1-非环模型的条件概率，大约有 82% (即 $1 - e^{-d^2/2}$) 的模型食物网至少具有 1 个 2 环。

由无序模型计算出无 1 环的极限比例为 e^{-c} ，再由 1-非环模型计算出的无 2 环的极限比例为 $e^{-c^2/2}$ ，那么在无序模型基础上，既无 1 环，又无 2 环 (即 2-非环) 模型预测的极限比例为 $e^{-c - c^2/2}$ 。

根据无序模型和 1-非环模型预测，其顶位物种和基位物种占物种总数的期望比例的极限值相等，为 e^{-c} 。可以推出，对有限 k -非环模型情况也是一样。并且当食物网中物种数 S 相当大时，其比例极限值与 S 独立。

三、非环模型 (acyclic model)

非环模型要求构造的模拟食物网矩阵不含任何长度的环。严格地说，它是假定存在一个有限正实数 c ， $S \geq c$ ，一个具 S 个物种的食物网映射矩阵 $A \sim i \cdot i \cdot d \cdot B(c/S)$ ，条件是 A 为非环。

该模型假定的生物学意义是，食物网中任一物种可以同等概率 c/S 取食任何物种，但食物网中绝不存在 x 吃 x (无 1 环)， x 吃 y ， y 吃 x (无 2 环)，……，直到排除 S 在内的所有长度的环。

下面分别讨论 $0 \leq c < 1$ 和 $c \geq 1$ 两种情况。

第一， $0 \leq c < 1$ 。因为观察密度 d 的期望值不可能大于模型参数 c ，在上面列举的资料中

$d > 1$ ，因此这第一种情况无实际意义。

第二， $c \geq 1$ 。迄今为止，还无法直接用数学模型得到当 $c \geq 1$ 时非环模型中顶位物种和基位物种占物种总数的极限比例。根据对称性，这个比例应是相等的。假定这个比例为 e^{-d} (d 是大 S 情况下链的极限有效密度)，现在的问题是，我们既无法从 d 计算模型参数 c ，也无法从 c 计算 d 。

为了根据非环模型估计顶位物种 (0行) 和基位物种 (0列) 的比例，只好采取模拟方法。物种数 S 取 10 和 20 两种， c 值由 0.5 到 4 变化，每次递增 0.5。例如 S 取 10， c 取 2，根据无序模型产生一个模拟食物网矩阵，看有环还是无环，如果有环，再产生一个矩阵，直到产生 100 个 $S=10$ 、 $c=2$ 的非环食物网矩阵，并统计其 0 行、0 列所占的比例。当 S 和 c 取另外的值时，按相似的办法处理。

表 2-3 比较了 S 等于 10 和 20， c 等于 0.5 到 4 时各 100 个无环食物网矩阵的 0 行 0 列 (即顶位物种和基位物种) 的平均比例与推测值的极限比例 e^{-c} 的差异。

在 c 的低值部分，0 行 0 列的模拟比例与极限比例相当一致，当 c 值较大时，极限比例 e^{-c} 比 0 行 0 列的模拟比例下降更快，并且当 c 较大时， S 为 20 的 0 行 0 列模拟比例较 S 为 10 时的略小。

表 2-3 100 个模拟非环 $S \times S$ 矩阵 0 行 0 列的平均比例与极限比例 e^{-c} 的比较

c	S=10		S=20		e^{-c}
	0 行	0 列	0 行	0 列	
0.5	0.5854	0.5974	0.5959	0.5962	0.6065
1.0	0.3500	0.3494	0.3644	0.3600	0.3679
1.5	0.2313	0.2445	0.2341	0.2470	0.2231
2.0	0.1669	0.1769	0.1585	0.1642	0.1353
2.5	0.1620	0.1232	0.1522	0.1332	0.0821
3.0	0.1318	0.1042	0.1121	0.1142	0.0498
3.5	0.1147	0.1056	0.0959	0.1133	0.0302
4.0	0.1032	0.1000	0.0850	0.0820	0.0183

$$\lim_{S \rightarrow \infty} E(T)/S = \lim_{S \rightarrow \infty} E(B)/S = e^{-d} \quad (2-14)$$

是真实存在的话，象无序模型和有限非环模型一样，非环模型也可大体解释观察到的顶位物种、中位物种和基位物种之比例随 S 变化的度量不变性，以及顶位物种和基位物种的数量相似性。但是，根据 2-14 式的预测和模拟结果，非环模型所预测的顶位物种和基位物种占物种总数的比例仍然低于实际观察值，由表 2-3 可知，当 $S=10$ ， $c=2$ 时，0 行 0 列的比例约为 0.17，而统计实际观察的资料，该值约为 0.26。

(d8) (-S)

四、级联模型 (cascade model)

许多生态学家都可能注意到，前面三个模型所依据的假设，在生物学上是不现实的。因为这些模型假定任何一个物种总的说来都可以吃任何其他物种，而草不吃牛、羊或其他动物，仅仅是属于概率问题。

为此，级联模型完全放弃一个物种具有取食任一物种的潜在可能性的假设。这样，在一个 $S \times S$ 的食物网矩阵中，当 $i \geq j$ 时， $a_{ij} = 0$ ，我们称这样的矩阵为严格的上三角矩阵 (strictly upper triangular matrix)。这意味着矩阵中主对角线及其以下的元素均为 0，若矩阵中有非 0 元素存在，都严格地在主对角线以上，为了简便起见，下面我们统称这种矩阵为三角阵。

如果一个具 S 个物种的食物网映射矩阵是三角阵，那么标记为 1 的物种就具有被任何物种

取食的潜在可能性，但它却不能取食任何物种；标记为2的物种有被标记为3-S的物种取食的潜在可能性，但它仅可取食标记为1的物种。按此类推，标记为S的物种具有取食任何其他物种的潜在可能性，但它却不被任何物种所取食。显然，这样一个三角阵描述了食物网中严格的营养等级关系。

当且仅当有向图的顶点可用映射矩阵为三角阵的方式编号时，有向图是非环的。那么，一个食物网映射矩阵A，当且仅当对其行和列作置换处理而可变为三角阵时，矩阵A是非环的。当食物网的营养链确定之后，级联模型中物种的顺序也就确定了，当然，这种顺序并不是唯一的。

假定存在一有限正实数c, $S \geq c$ ，具S个物种的食物网映射矩阵A的主对角线以上元素服从 $i \cdot i \cdot d \cdot B(c/S)$ ，即主对角线以上元素取1的概率为p, $p = c/S$ ，取0的概率为q, $q = 1 - p$ 。而主对角线及其以下的元素为一定值，取0的概率为1。

根据级联模型的以上假设，食物网中物种i是基位物种的概率为 q^{i-1} ，是顶位物种的概率为 q^{s-i} ，是真基位物种的概率为 $q^{i-1} - q^{s-1}$ ，是中位物种的概率为 $1 - q^{i-1} - q^{s-i} + q^{s-1}$ ，是非独立种的概率为 $1 - q^{s-1}$ 。若以T和B代表顶位物种和基位物种的数量，那么：

$$E(T) = E(B) = (1 - q^s) / p \quad (2-15a)$$

$$\text{Var}(T) = \text{Var}(B) = (1 - q^s) / p - (1 - q^{2s}) / (1 - q^2) \quad (2-15b)$$

取极限

$$\lim_{S \rightarrow \infty} E(T)/S = \lim_{S \rightarrow \infty} E(B)/S = (1/c)(1 - e^{-c}) \quad (2-16a)$$

$$\lim_{S \rightarrow \infty} \text{Var}(T/S) = \lim_{S \rightarrow \infty} \text{Var}(B/S) = 0 \quad (2-16b)$$

若用 T_p 表示真顶位物种的数量, B_p 表示真基位物种的数量, N 表示非独立物种的数量, I 为中位物种的数量, 那么有:

$$E(T_p) = E(B_p) = S[(1 - q^s) / c - q^{s-1}] \quad (2-17a)$$

$$E(I) = S[1 - 2(1 - q^s) / c + q^{s-1}] \quad (2-17b)$$

$$E(N) = S(1 - q^{s-1}) \quad (2-17c)$$

取极限

$$\lim_{S \rightarrow \infty} E(T_p)/E(N) = \lim_{S \rightarrow \infty} E(B_p)/E(N) = [(1 - e^{-c}) / c - e^{-c}] / (1 - e^{-c}) \quad (2-18a)$$

$$\lim_{S \rightarrow \infty} E(I)/E(N) = [1 - 2(1 - e^{-c}) / c + e^{-c}] / (1 - e^{-c}) \quad (2-18b)$$

当c相当大时, $e^{-c} \rightarrow 0$, 那么, 此时顶位物种、真顶位物种、基位物种、真基位物种占总物种数比例的极限都为 $1/c$ 。

食物网营养链节总数L服从二项分布, 其均值和方差为:

$$E(L) = pS(S-1)/2 = c(S-1)/2 \quad (2-19a)$$

$$\text{Var}(L) = pqS(S-1)/2 = c(S-c)(S-1)/2S \quad (2-19b)$$

每种类型链节数的平均值为:

$$\begin{aligned} E(L_{BI}) &= p \sum_{i=1}^s \sum_{j=1}^{i-1} q^{i-1} (1 - q^{s-j}) \\ &= (S-1)(1 + q^{s-1}) - (1+q)(1 - q^{s-1}) / p \end{aligned} \quad (2-20a)$$

$$E(L_{IT}) = p \sum_{i=1}^s \sum_{j=1}^{i-1} (1 - q^{i-1}) q^{s-j}$$

$$= (S-1)(1+q^{s-1}) - (1+q)(1-q^{s-1})/p \quad (2-20b)$$

$$E(L_{BT}) = p \sum_{i=1}^s \sum_{j=1}^{i-1} q^{i-1} q^{s-j} \\ = (1-q^{s-1})/p - (S-1)q^{s-1} \quad (2-20c)$$

$$E(L_{IT}) = p \sum_{i=1}^s \sum_{j=1}^{i-1} (1-q^{i-1})(1-q^{s-j}) \\ = pS(S-1)/2 - (S-1)(2+q^{s-1}) + (1-q^{s-1})(1+2q)/p \quad (2-20d)$$

取极限

$$E(L_{BT})/E(L), E(L_{IT})/E(L) \rightarrow 2[c(1+e^{-c}) - 2(1-e^{-c})]/c^2 \quad (2-21a)$$

$$E(L_{BT})/E(L) \rightarrow 2(1-e^{-c} - ce^{-c})/c^2 \quad (2-21b)$$

$$E(L_{IT})/E(L) \rightarrow 1 - 2[c(2+e^{-c}) - 3(1-e^{-c})]/c^2 \quad (2-21c)$$

$$\text{由2-19式得: } c = 2E(L)/(S-1) \quad (2-22)$$

对有限值 S , 用链节总数代替 $E(L)$, 用2倍链节总数除以 $(S-1)$ 估计 c 。而对所有食物网的共通 c 值, 可以用极限的方法估计。根据链节度量律有 $\bar{L} = dS$, 当 $S \rightarrow \infty$ 时, $S/(S-1) \rightarrow 1$, 因此

$$c = 2\bar{L}/(S-1) = 2dS/(S-1) \rightarrow 2d$$

$$d = 1.86, \text{ 则 } c = 2d = 3.72$$

下面以模型参数 $c = 3.72$ 讨论食物网的一些度量规律:

1. 物种度量律

把 $c = 3.72$ 代入2-15式作图如图2-7, 该图表明的是作为 S 函数的顶位物种的平均比例及2倍标准差的置信区间。图中给出了Briand和Cohen收集的食物网中顶位物种所占的比例, 以便进行比较。

与图2-7相似, 图2-8给出了根据级联模型预测的作为 S 函数的基位物种的平均比例及2倍

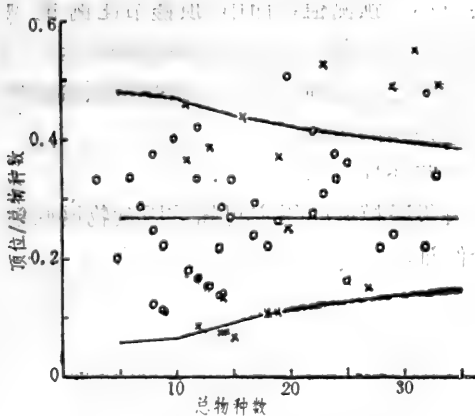


图2-7 根据级联模型预测的顶位物种平均比例及±2倍标准差的置信区间 (○和×分别表示Briand等收集的食物网是波动环境还是稳定环境下的)

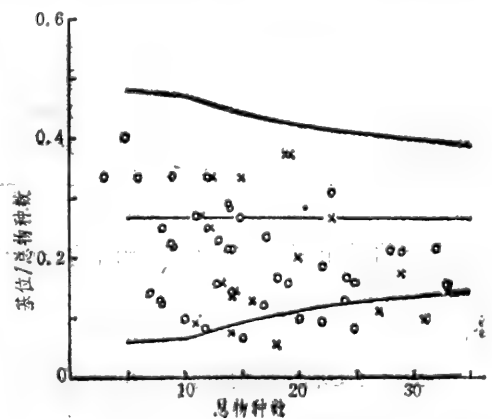


图2-8 级联模型预测的基位物种平均比例及±2倍标准差的置信区间 (○和×含意同图2-7)

标准差的置信区间。

由图2-7和图2-8看出，当 $c=3.72$ 时，级联模型预测顶位物种和基位物种的比例，在可以观察的 S 范围内变化甚微(表2-4)。从定量上看，基位、中位和顶位物种的比例极限分别为0.26、0.48和0.26，而实际观察到的比例分别为0.19、0.53和0.29。如前所述，如果有偏观察降低了基位物种所占的比例，那么顶位和基位物种合理的比例约为0.26，这恰好是级联模型的预测值。由此可以看出，级联模型预测各类物种的极限比例与实际观察值拟合很好。

2. 链节度量律

图2-9是根据2-19、2-20式 c 取3.72时得到的各类型链节期望数与期望链节总数之比。由该图看出，当 $S > 10$ 时，各类链节数占总链节数的比例基本上是恒定的。当 $S \leq 10$ 时，基-中、中-顶和基-顶链节数的比例随物种数的增加稍有下降的趋势，而中-中链节稍有上升的趋势。然而，真正的食物网极少只有10个或10个以下的物种，因此总的说来，级联模型对各类链节所占比例的预测与链节度量律基本上是一致的。

表2-4 级联模型预测的顶位物种比例的平均值与方差

S	$E(T)/S$	$[\text{Var}(T/S)]^{1/2}$
5	0.269	0.104
15	0.265	0.086
25	0.264	0.069
35	0.264	0.059
∞	0.262	0

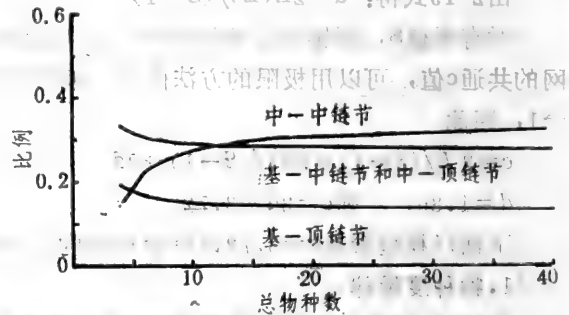


图2-9 级联模型预测的各类型链节数所占比例与总物种数的关系

表2-5 各类型链节数比值的观察值与级联模型预测值的比较

链节类型	观察值	预测值
基-中链节	0.27	0.27
基-顶链节	0.08	0.13
中-中链节	0.30	0.33
中-顶链节	0.35	0.27

级联模型预测出的各类链节数极限比例与观察值相比(表2-5)，基-顶链节比例的观察值小于预测值，而中-顶链节比例的观察值大于预测值，出现这种情况的原因，可能是前面已经提到的人们对食物网顶端的物种更感兴趣的缘故。

3. 非环性

由级联模型的假定可知，因食物网映射矩阵为严格的上三角阵而使食物网的非环性得到充分保证。

五、级联模型的灵敏度分析及验证

如土所述，级联模型所作的各项预测与第二节介绍的食物网的几个基本统计规律基本上是一致的。然而，人们会怀疑物种数和链节数观察的完整性。一般说来，人们在观察时常常会忽略掉一些物种及链节，特别是涉及基位物种的链节，因此，级联模型是否是在物种及有效链节密度刚好较低时才是正确的呢？进行灵敏度分析正可以考察模型参数因物种链节密度而

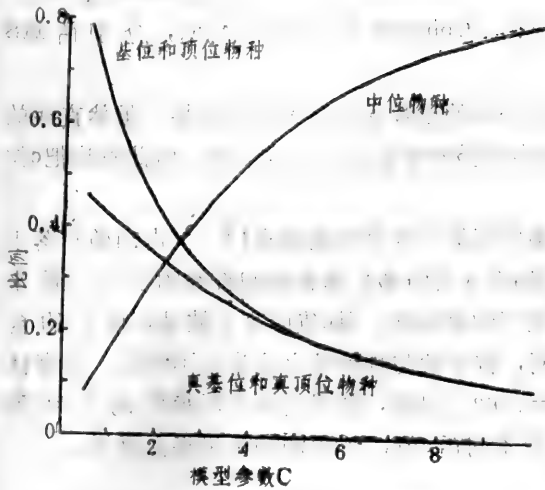


图2-10 各类物种数所占比例因模型参数c而变化的情况

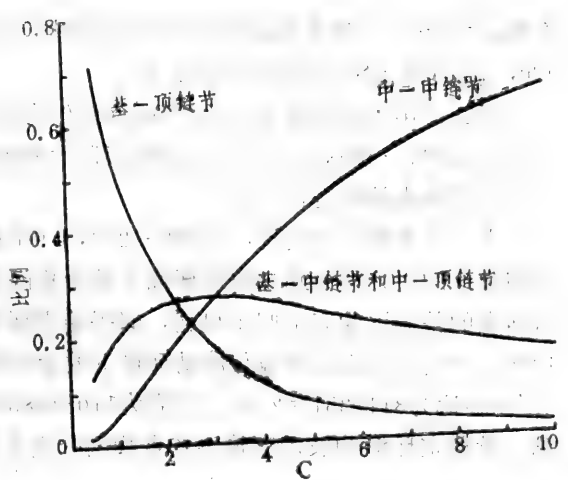


图2-11 各类型链节数占总链节数的比例随模型参数c值而变化的情况

变化时，各种类型链节和物种极限比例的变化。

根据2-16和2-18式，以模型参数c值为横坐标，以计算得到的基位、真基位、顶位、真顶位占非独立物种数的比例为纵坐标作图如2-10，当c值从3.5增加到4.5时，真基位和真顶位物种占的比例极限由0.25下降到0.21，而中位物种占的比例从0.49增加到0.58，其变化范围与资料是相容的。

根据2-21式，以模型参数c值为横坐标，以各类型链节数占总链节数的极限比例为纵坐标作图如2-11，当c值从3.5增加到4.5时，基-中链节、中-顶链节的极限比例从0.27降低到0.25，基-顶链节的极限比例从0.14降低到0.09，中-中链节的极限比例由0.31增加到0.4。这种变化使基-顶链节极限比例的预测值与观察值吻合更好，而其他类型链节极限比例的预测值与观察值吻合度稍有降低。但无论何种情况，预测的各类链节极限比例的变化都不剧烈。特别是在 $c=3.72$ 左右时，基-中链节、中-顶链节极限比例曲线都呈现最为平坦。从以上灵敏度分析表明，各类物种、各类链节数的预测极限比例对模型参数c的变化都不敏感，而c值是由链节与物种之比决定的。即是说，当食物网中发现更多的链节时，级联模型也是适用的。

级联模型的所有数量预测，取决于模型的两个参数c和S，这两个参数实际上又取决于食物网中的链节数与物种数的观察值。在Cohen等收集的众多食物网中，观察到的物种并非食物网中的总物种数S，而是食物网中的非独立物种数，因此食物网中真正的物种数S（即包括独立和非独立物种）未能计数，但是我们却可以由2-17和2-19式计算。

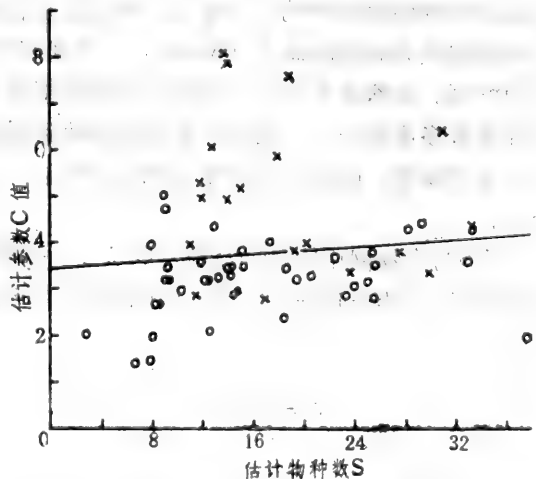


图2-12 估计物种数S与估计模型参数c之间的关系
○和×分别表示波动环境下和稳定环境下的食物网

级联模型所用参数 c ，对所有食物网采取一个不变的定值。因此，要检验级联模型就只需检验参数 c 是否随食物网中物种数 S 的增加而变化。Cohen等对收集的食物网，分别估算 S 和 c ，并以 c 作为 S 的函数作图如2-12。

图2-12中的回归直线表明，估计 c 值作为估计 S 值的函数并无显著的倾向性，虽然直线的斜率为0.017，但这个值不足以说明实际食物网中 c 随 S 的增加而上升或下降。由此看出把 c 作为一个定值来处理是恰当的。

进一步观察就会发现，在图2-12中，19个稳定环境下的食物网就有14个（占74%）落于回归直线的上方，而43个波动环境下的食物网仅9个（占21%）落在回归直线的上方，看来这两者的差异不能完全归于机遇，似乎稳定环境下的食物网，其 c 值应高于波动环境下的食物网。事实上在稳定环境与波动环境下的食物网，链节数与物种数之比也是不同的，前者链节/物种比为 $811/351=2.31$ ，后者为 $1108/683=1.62$ 。显然，如果前面级联模型的各种预测，就稳定环境和波动环境下的食物网分别采取不同的 c 值，其预测的效果将会更好。

第四节 食物链长度理论

Cohen (1978) 从收集的许多食物网资料中，第一次给出了食物网中食物链长度频次分布的数量数据，并强调了建立食物链长度理论的必要性。本节主要介绍级联模型对食物链长度频次分布的预测，比较预测结果与观察值的差异，讨论有关食物链长度的现代理论，最后分析环境与食物链长度的关系。

一、有限食物链长度的频次分布

在表示一个食物网的有向图中，有向图的每个角代表一个营养物种，从角 a 到角 b 的边(ab)表示物种 a 到物种 b 的一个链节，链节总是有向的， ab 链节意味着物种 b 取食物种 a 。由角和边交替组成有向图的通径(walk)，一个通径的长度是指通径中边的数量，长度为 n 的通径记为 n -径。由级联模型产生的任何食物网都是非环的，所以这种食物网中的任一物种在一个通径中最多出现一次。我们把从基位物种到顶位物种，无论是否通过中位物种的一个通径称为一个食物链。 n -链是指长度为 n 的食物链，意即食物链中的链节数为 n ，它与 n -径具有同一含义。

令 S 为食物网中物种的总数， C_n 为一个非环食物网中长度为 n ($n=1, 2, \dots, S-1$)的食物链数量，比 $S-1$ 更长的食物链在非环的食物网中是不存在的。那么食物网中食物链的总数 C 为

$$C = \sum_{n=1}^{S-1} C_n \quad (2-23)$$

根据级联模型，两个物种 i 和 j ($i < j$) 间存在链节的概率为 p ，具 S 个物种的食物网中 n -链的期望值 $E(C_n)$ 为

$$E(C_n) = p^n q^{s-1} \sum_{k=n}^{s-1} (s-k) \binom{k-1}{n-1} q^{-k} \quad (2-24)$$

这是因为，当且仅当以下条件同时存立，食物网有向图中角*i*到角*j* (*j*取食*i*，用顺序表示*1<j*) 存在一个*n*-链。

(1) $1 \leq i \leq s-n$;

(2) $i+n \leq j \leq s$;

(3) 从*i*到*j*长度为*n*的潜在通路数量为 $\binom{j-i-1}{n-1}$ ，其中有一个*n*-径是存在的。

(4) 如*i*为基位物种，则物种*i*与*i*之下的*i-1*物种无链节存在；

(5) 如*j*为顶位物种，则物种*j*到*j*之上的*s-j*个物种无链节存在。

那么， $E(C_n) = \sum_{i=1}^{s-n} \sum_{j=i+n}^s \binom{j-i-1}{n-1} p^n q^{i-1} q^{s-j}$

令 $k=j-i$

则 $\sum_{i=1}^{s-n} \sum_{j=i+n}^s = \sum_{k=n}^{s-1} \sum_{i=1}^{s-k}$

因此 $E(C_n) = p^n q^{s-1} \sum_{k=n}^{s-1} \sum_{i=1}^{s-k} \binom{k-1}{n-1} q^{-k}$
 $= p^n q^{s-1} \sum_{k=n}^{s-1} (s-k) \binom{k-1}{n-1} q^{-k}$

假定一个典型食物网，物种数*S*=17，模型参数*c*=3.75 (以前述62个食物网为例，一个食物网的平均物种数为16.7。*c*的观察估计值为3.71)，将其代入2-24式，求得各种长度食物链的期望数量，并由级联模型产生100个模拟食物网，记载各种长度食物链的平均数，计算其标准差作图如图2-13。

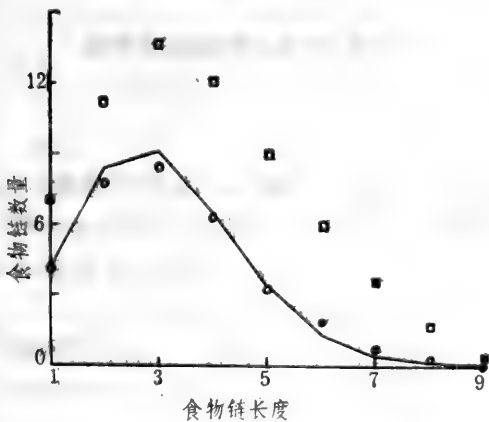


图2-13 食物链长度分布的理论预测与模拟结果
S=17, *c*=3.75; ○—由级联模型模拟100个食物网各种长度食物链的样本平均数;
 □—样本平均数加1个样本标准差

由图2-13可以看出，上述典型食物网的期望食物链数为30，这恰好接近于62个食物网中食物链的观察平均值30.95，并且由级联模型模拟产生的100个食物网的链长度分布与理论预测值是十分吻合的。

Cohen 等还采用统计观察的链长频次与理论预测的链长频次的差异平方和，在95%概率保证下进行了理论链长频次的适合性检验。对113个观察食物网检验的结果表明，有76个(占67.3%)食物网的链长分布预测准确，有21个(占18.6%)基本准确，仅有16个(占14.1%)不能用级联模型准确预测其链长的频次分布。这最后一种情况的食物网，主要属于下面三种类型：①食物链数太少；②观察到的食物链其链长多数都较预测

的为短；③观察到的食物链其链长多数都较预测的为长。显然，这几种类型一般都是特殊的情况。

二、食物链平均长度与物种数的关系

在图2-13中，表明了长度为2—4的食物链分布频次最高，但这仅仅是在假定物种数 $S=17$ 的情况下出现的。Newman等（1986）由有限食物网链长频次分布期望公式2-24导出了食物网链长平均值、方差与物种数的关系。在这里略去详细的数学推导和公式，而用图2-14和2-15予以说明。

由图2-14看出，当 $S < 30$ 时，食物链长度平均值随着物种数增加有较明显的上升趋势，当 $S \geq 30$ 时，食物链长度平均值基本上维持在略大于3的区域内，并且这时食物链平均长度的方差亦趋于稳定。

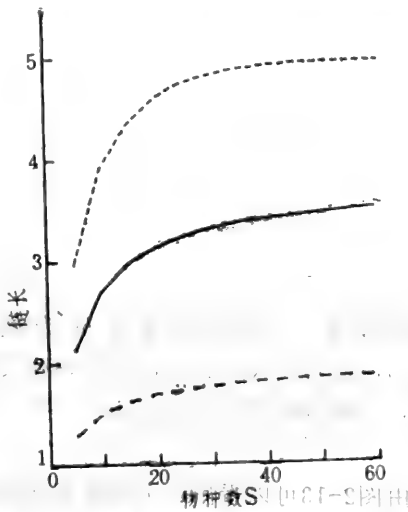


图2-14 食物链平均长度与物种数的关系

$c=3.71$; ————链长平均值; - - - - -链长平均值±1个标准差

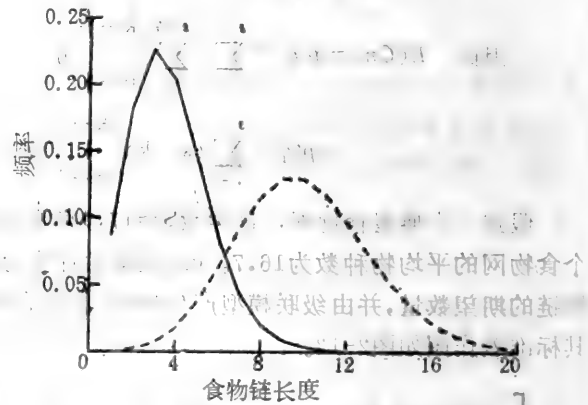


图2-15 食物链平均长度的相对分布频率

——— $r=3.71$; - - - - - $r=10$

随着物种数 S 的无限增大，食物链长度的频次分布状态取决于Newman模型的参数 r ，当 $p(S)=c/S$ 时， r 就恰好等于级联模型参数 c 。图2-15表明，在相当大的 S 情况下，当 $r=c=3.71$ 时，食物链长度分布频次曲线近于图2-13情况，并且仍然以长度为略大于3处频次最高；而当 $r \geq 10$ 时，食物链长度的频次分布则为一正态曲线，其最高点在 r 值整数减1附近。

食物网中最长食物链的长度称为食物网的高度。食物链长度理论表明，随着食物网中物种数的增加，平均高度的增加是十分缓慢的。例如，当物种数增加到100万时，食物网的平均高度也在17以下。这个理论第一次从数学上证明了食物链长度相对于食物网中的物种数是非常短的。严格的数学推导表明，当物种数 S 极大时，食物网的高度等于两个临近整数 m^* 、 m^*-1 的概率为1，随着 S 的增加，这两个整数趋近于 $\ln S / \ln(\ln S)$ 。可以看出，食物链长度随物种数增加而增长的速度是极为缓慢的。

三、食物链长度的制约因素及其与环境的关系

食物链长度的制约因素及其与环境的关系，是食物链长度理论研究中的一个重要内容。对此，群落生态学家从不同角度提出了假设，并通过大量食物网资料的分析，得出了以下经验性结论。

第一，能量假设(energetic hypothesis)。该假设认为，食物链的长度由于受到能量在食物链中传递的损耗和捕食者的最低能量要求所限制而不能无限制地增长。太少的能量也许不可能支持远离基位物种的那些营养物种有足够的个体维持种群，或者那些物种的个体不能找到足够的猎物而存活。该假设预测，具有较高初级生产力的系统，食物链应当更长。但是，较小范围内的人工生态系统的实验否定了这一假设，尽管这一点还有待于进一步验证。另外，Pimm也曾评述了从能量贫乏系统到高生产力系统有关食物网的9项研究，其结论是无明显证据表明系统的生产力越高，食物链就越长。

第二，动态稳定性假说(dynamical stability hypothesis)。该假设基于生态系统的特定数学模型发现，食物链越长，为维持系统平衡或稳定而对模型参数的限制就越严格。就实际情况来看，具有较长食物链的生态系统，一旦受到内外因素的干扰，不仅易于遭到破坏，而且恢复原状的时间也长，因此具长食物链的食物网，或者说食物网的长食物链在自然界难于长期存在。该假设预测，在没有大的干扰的系统，其食物链应该更长，但现在还没有更多的证据支持或者否定这个假设。

第三，一些经验性的结论。Briand等仔细分析了34个食物网的环境系统后得出结论，认为三维生态系统的食物链比二维生态系统的食物链长。所谓二维生态系统是指系统环境基本上是扁平的(flat)，例如草原、冻原、海底、湖底、河床等；如果系统环境是立体的(solid)，则认为它是三维生态系统，例如深水海洋、林冠等；如果一个食物网来自既包含扁平又包含立体环境的栖境，则认为它是混维生态系统。

为了评价初级生产力、环境变异性 and 生态系统维度与食物网特征(如食物链平均长度、最大长度、物种数、链节数等)的关系，Briand和Cohen收集了113个食物网资料(表2-6)，其中有55个资料属大陆环境(23个陆上，32个水生)，45个属海岸环境，13个属海洋环境，其地理位置涉及从北极到南极的广大地域。

表2-6中生产力按每年每平方米的净初级生产力计，凡低于100克碳的为低，记为1；高于100克碳的为高，记为2。在113个食物网中低生产力的有23个，高生产力的有10个，其余80个因资料缺乏这方面的信息而未予分类，记为0；环境的变异性是指波动或稳定(分别记为1和2)；如果资料表明食物网所处环境明显存在着温度、盐分、水分有效性或其他主要物理参数随时间的大幅度变化，则认为该环境是波动的，相反则认为是稳定的，这种区分的标准是物理因素变化的幅度而不是变化的可预测性。在113个食物网中，处于波动环境的有64个，处于稳定环境的有17个，其余32个因资料信息缺乏而未分类，记为0；关于二维、三维和混维生态系统(分别记为2、3、0)的区分已如上所述。在113个食物网中，二维生态系统有40个，三维28个，混维45个。

表2-6

113个食物网的特征及来源

食物网 编号	平均 链长	最大 链长	营养 物种数	链节数	生产力	环境 变异性	维度	栖息及资料来源
1	3.13	4	8	14	0	0	0	Cochin Backwater, India
2	2.71	3	14	22	0	1	0	Knysna Estuary, South Africa
3	2.30	3	24	34	0	1	2	Salt marsh, Long Island, USA
4	2.74	4	13	26	0	1	0	Salt marsh, California
5	2.00	2	6	5	2	0	0	Salt marsh, Georgia
6	3.82	6	25	43	0	1	0	Tidal flat, California
7	2.79	4	18	30	0	0	0	Narragansett Bay, Rhode Island
8	2.44	4	15	25	2	1	0	Salt marsh, Rhode Island
9	2.86	3	9	13	0	0	0	Lough Ine Rapids, Ireland
10	2.00	2	3	2	0	1	2	Exposed rocky shore, New England, USA
11	2.00	2	5	4	0	1	2	Protected rocky shore, New England, USA
12	2.25	3	9	13	0	1	2	Exposed rocky shore, Washington
13	2.50	3	9	14	0	1	2	Protected rocky shore, Washington
14	2.40	3	8	10	0	0	0	Mangrove swamp 1, Hawaii
15	2.33	3	7	7	0	1	0	Mangrove swamp 3, Hawaii
16	2.14	3	14	20	2	1	0	Pamlico Estuary, North Carolina
17	3.56	5	14	23	0	0	3	Coral reefs, Marshall Island
18	2.00	4	23	35	0	0	0	Kapingamarangi Atoll, Polynesia
19	3.00	4	17	32	1	1	3	Moosehead Lake, Maine
20	4.61	7	9	20	0	0	3	Ross Sea
21	3.26	5	19	30	1	0	3	Antarctic Pack Ice Zone
22	3.69	7	28	58	0	1	0	Bear Island, Spitsbergen
23	2.40	4	15	27	0	1	2	Prairie, Manitoba
24	2.70	4	12	18	0	1	3	Willow forest, Manitoba
25	2.16	4	24	37	0	1	3	Aspen Communities, Manitoba
26	2.93	6	32	56	0	1	0	Aspen forest, Manitoba
27	2.89	4	22	39	2	1	3	Wythan Wood, England
28	1.96	3	32	35	0	1	0	Salt meadow, New Zealand
29	3.14	5	16	22	1	0	3	Arctic Seas
30	5.02	7	14	32	1	0	3	Antarctic Seas
31	3.90	6	14	51	0	0	3	Etoplankton communities, Black Sea
32	3.86	6	14	52	0	2	3	Bathoplankton Communities, Black Sea
33	1.93	4	29	48	0	2	0	Crocodile Creek, Malawi
34	2.56	4	12	27	0	2	2	River Clydach, Wales
35	2.72	4	13	36	0	0	2	Morgans Creek, Kentucky
36	2.07	4	19	35	0	0	0	Mangrove swamp 6, Hawaii
37	2.75	4	24	46	0	2	0	Maine sublittoral, southern California
38	2.13	3	31	95	0	2	0	Lake Nyasa, rocky shore, Malawi
39	1.80	3	33	70	0	2	0	Lake Nyasa, sandy shore, Malawi
40	1.88	3	11	15	0	2	3	Rain forest, Malaysia
41	5.92	8	18	49	1	2	3	Tropical seas, epipelagic zone

(续表)

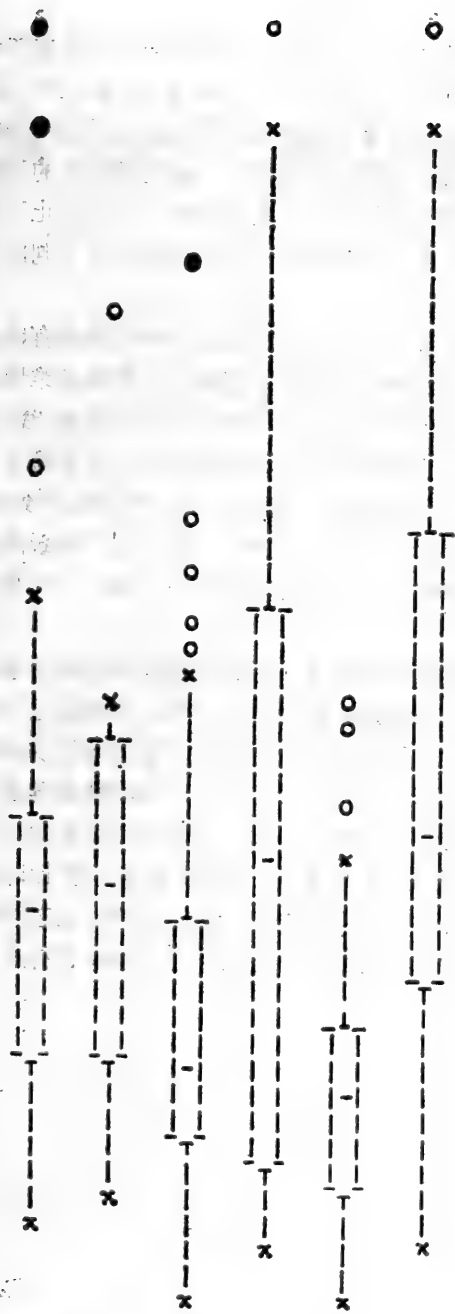
42	4.95	8	15	36	2	2	3	Upwilling areas, Pacific Ocean
43	3.13	5	20	38	0	2	3	Kelp bed community, South California
44	3.63	5	12	29	2	2	0	Marine coastal lagoons, Guerrero, Mexico
45	2.14	3	11	20	0	2	2	Cone Spring, Iowa
46	4.43	8	19	68	1	0	3	Lake Texoma, Texas
47	4.22	5	27	50	0	2	0	Swamps, south Florida
48	3.53	5	13	20	0	1	0	Nearshore marine 1, Aleutian Islands
49	2.56	4	12	20	0	1	0	Nearshore marine 2, Aleutian Islands
50	2.44	3	14	23	0	1	2	Sand beach, California
51	3.28	5	25	46	0	0	0	Shallow sublittoral, Cape Ann, Massachusetts
52	2.08	3	20	32	0	1	2	Rocky shore, Torch Bay, Alaska
53	1.95	2	22	31	0	1	2	Rocky shore, Cape Flattery, Washington
54	2.58	4	14	20	0	0	0	Western rocky shore, Barbados
55	2.46	3	12	18	2	1	2	Mudflat, Ythen Estuary, Scotland
56	2.22	3	10	14	0	1	2	Mussel bed Ythen Estuary, Scotland
57	3.29	3	9	19	2	0	0	Brackish lagoons, Guerrero, Mexico
58	4.28	7	17	21	0	1	0	Sphagnum bog, Russia, USSR
59	2.37	4	29	61	0	1	3	Trelease woods, Illinois
60	2.36	3	33	69	0	1	3	Montane forest, Arizona
61	2.00	3	8	10	1	1	2	Barren regions, Spitsbergen
62	3.00	4	11	12	1	1	2	Reindeer Pasture, Spitsbergen
63	3.16	4	18	75	0	0	2	River Rheidol, Wales
64	1.67	2	19	28	0	0	2	Linesville Creek, Pennsylvania
65	1.85	2	13	25	0	0	2	Yoshino River Rapids, Japan
66	2.93	4	10	18	0	0	2	River Thames, England
67	3.94	6	21	62	0	0	0	Mudflats, Mississippi River, Iowa
68	2.63	4	22	32	0	1	3	Loch leven, Scotland
69	3.62	6	29	73	0	1	0	Tagus Estuary, Portugal
70	2.49	3	14	28	0	1	0	Crystal River, Estuary, Florida
71	5.15	7	16	32	0	1	3	Lake Rybinsk Russia, USSR
72	3.95	5	17	32	0	1	3	Henry Lake, pelagic zone, Quebec
73	2.38	3	10	15	0	1	3	Hafner Lake Austria
74	2.38	4	21	36	0	1	2	Sand beach, South Africa
75	2.75	4	9	14	0	1	3	Vorderer Finstertater Lake, Austria
76	2.67	4	14	17	1	1	0	Neusiedler Lake, Austria
77	3.63	5	13	24	0	2	0	Lake Abava Ethiopia
78	3.15	5	16	27	2	2	0	Lake George, Uganda
79	3.41	5	21	29	0	1	0	Lake Paajarvi, offshore, Finland
80	3.35	5	27	70	0	1	0	Lake Paajarvi, littoral zone, Finland
81	2.73	4	12	19	1	0	0	Sendai Bay, mesopelagic zone, Japan
82	3.71	5	10	14	0	1	0	Permanent freshwater rockpool, France
83	2.45	4	25	67	1	1	0	Lake Pyhajarvi, littoral zone, Finland

(续表)

84	3.61	5	12	23	0	1	0	Temporary pond, Michigan
85	3.61	5	27	49	2	1	0	Tasek Bera Swamp, Malaysia
86	4.09	6	16	37	0	1	3	Suruga Bay epipelagic zone, Japan
87	2.91	4	11	17	1	0	0	Ice edge community, High Arctic, Canada
88	1.95	2	16	42	0	0	2	Lestijoki River Rapids, Finland
89	2.89	4	18	32	0	0	3	River Cam, England
90	1.84	2	22	30	0	0	2	Old field, New Jersey
91	3.00	4	10	13	0	0	3	Shigavama coniferous forest, Japan
92	2.00	3	13	18	0	0	2	High Himalayas community, Tibet
93	2.12	3	26	20	0	1	2	Alpine tundra, Montana
94	3.35	5	12	19	0	1	2	Wet coastal tundra, Barrow, Alaska
95	2.50	4	10	12	0	1	2	Tundra, prudhoe, Alaska
96	1.92	2	9	16	1	1	2	Tundra, Yamal Peninsula, Siberia
97	2.00	3	11	17	0	1	2	Tundra, South Yamal, Siberia
98	3.54	5	17	39	0	0	2	Sand dunes, Namib Desert, Namibia
99	2.51	4	14	13	0	0	2	Sonora Desert, Arizona
100	3.34	6	22	59	1	0	2	Rajasthan Desert, India
101	1.87	2	6	5	0	1	0	Temporary freshwater rockpool, France
102	3.97	7	19	27	0	2	3	Plankton, Oligotrophic Tropical Pacific
103	5.59	10	23	133	0	2	3	Tropical plankton community, Pacific
104	3.16	5	27	62	0	0	2	Rocky shore, Bay of Panama
105	3.67	5	10	22	0	1	2	Rocky shore, Gulf of Waine, USA
106	2.41	5	35	73	0	1	2	Rocky shore, Monterey Bay, California
107	2.50	3	14	4	0	1	2	Bay pilings community, New Jersey
108	2.27	3	14	20	0	1	2	Rocky shore, Cabrillo Point, California
109	2.88	4	21	57	0	1	2	Rocky shore, central Chile
110	2.13	3	13	23	0	1	2	Rocke shore, Cape Ann, Massachusetts
111	2.44	3	19	36	0	1	2	Mudflat, Cape Ann, Massachusetts
112	1.83	3	14	17	0	1	0	Low salt marsh, Cape Ann, Massachusetts
113	2.11	3	11	12	0	1	0	High salt marsh, Cape Ann Massachusetts

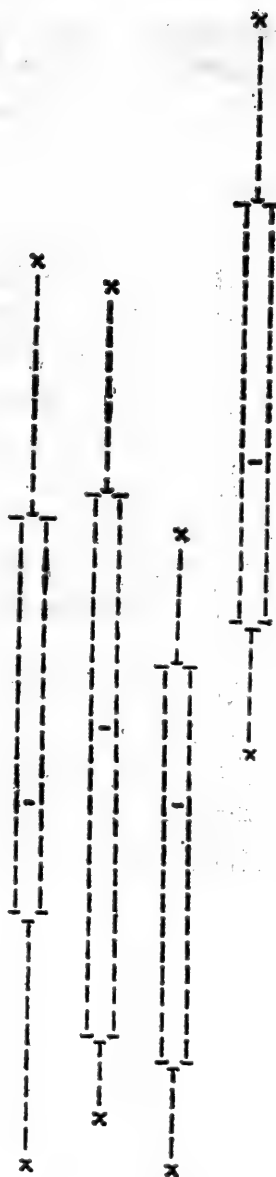
对所有食物网计算平均食物链长、最大链长、营养物种数及链节总数，并按照生产力的
高低,环境变异性的波动和稳定,生态系统的二维和三维归类,用描述性的箱图(box Plots)
方法表示该类食物网的平均食物链长度。由于收集的食物网并非一个很好定义的大食物网的
随机样本,因而难于对它们分布间的差异作严格的统计检验,但是它仍然可以表明不同生产
力、环境变异性和生态系统维度对食物链平均长度影响的一些趋势。

图2-16比较了生产力、环境变异性和生态系统维度对食物链平均长度的影响。每一个
箱,其上端的边表示平均食物链长分布的上四分线(即占75%,箱图上的边记为 Q_3),下端
的边表示下四分线(即占25%,记为 Q_1),箱中的横线表示中位线(占50%,记为 Q_2),箱下
表中所列 Q_1 , Q_2 , Q_3 的数据,表示纵坐标相当于平均链长下四分线、中位线和上四分线的位置。
箱上的“×”号表示食物网平均链长大于 Q_3 而又小于 $Q_3 + (Q_3 - Q_1)$ 的最大观察值,比“×”
值大的用“○”或“●”着重表示,“●”表示其值大于 $1.5(Q_3 - Q_1)$ 的特殊食物网。箱下的“×”号



	生产力		变异性		维数	
	低	高	波	稳	2	3
Q3	3.3	3.6	3.0	4.0	2.6	4.3
Q2	3.0	3.0	2.5	3.2	2.4	3.2
Q1	2.5	2.4	2.2	2.1	2.0	2.7
n	22	10	64	17	40	28

图2-16 按生产力、环境变异性 and 维度归类的食物网平均链长分布箱图
(n—食物网个数, 其余符号详见正文)



	混维		中等变异	
	波动	稳定	2维	3维
Q3	3.6	3.6	3.2	4.5
Q2	2.7	3.0	2.7	3.7
Q1	2.4	2.0	2.0	3.2
n	24	8	11	8

图2-17 生态系统维度和环境变异性对食物网平均链长分布影响的相对重要性比较

表示平均链长小于 Q_1 而大于 $Q_1 - (Q_3 - Q_1)$ 的最小观察值。

图2-16表明,就生产力水平来讲,虽然高生产力的上四分线平均链长水平略高于低生产力的,但却具有实质上一致的中位线值。这说明生产力水平不是影响平均链长的主要因素,这一点与能量假设的预测不相一致,即高能系统与能量贫乏的系统比,平均链长或最大食物链长并非显著增长。当然仅从这一点并不能否定系统的能量影响食物链长度的可能性。另一方面也可能由于高生产力系统吸引了更多的能量利用效率差的物种,从而阻止了形成更长的食物链。总之,由于还缺乏食物网中物种能量利用效率的信息,目前还难于判断生产力对食物链长度的确切影响。

在波动和稳定环境中,食物链平均长度的分布,无论是上四分线和中位线都有明显的差异,并且表明在稳定环境下,平均链长更大。而就生态系统的维度讲,二维和三维情况下平均链长的分布差异最为明显,甚至二维条件的上四分线还比三维条件下的下四分线水平更低。但由表2-6看出,二维生态系统的食物网中,有27个处于波动环境,2个处于稳定环境,在三维生态系统中有13个处于波动环境,7个处于稳定环境,那么,由维度不同导致的平均链长的显著差异,是单由维度的作用呢,还是包含了环境变异性的因素?为了判断两者的相对作用,图2-17比较了混维情况下波动环境和稳定环境两类食物网的平均链长,以及中性环境下二维和三维系统两类食物网的平均链长。

如果环境变异性是最显著的影响食物链平均长度的因素,那么图2-17中,波动和稳定两类食物网平均链长的分布箱图就应该显著不同,但由图看出两者的差异并不十分显著,如果把它们看成是同一大类食物网取出的随机样本,也只能说在稳定环境下平均链长分布的方差更大一些。从这一点看来和动态假设的预测也不太一致。相反,在环境中等变异或变异大致相同的环境下,二维的上四分线仍低于三维的下四分线。由此,可以得出大致的结论:生态系统的维度对平均链长及最大链长(这两者变化的趋势是一致的)的影响要比环境变异性的影响大。生态系统维度是自然群落中影响食物链的主要决定因素。显然,生态系统维度直接影响捕食者和猎物在单位时间和特定空间里的相遇率,但有关详细的机理还待进一步研究。

第三章 群落内的生物种间关系

群落内各生物种之间的相互关系，应该成为群落生态学研究中的一个重要内容。在以往的生态学专著或教科书中，种间关系一般划归在种群生态学的范畴，这是因为考虑到任何生物种群在自然界都不是单独存在，而总是同其他生物相互联系和制约的。但是种群生态学对种间关系的研究，其立足点是把一种生物作为另一种生物的环境因素，其目的在于加深对一个生物种群动态的认识。而对群落生态学来说，种间关系应视为群落赖以生存的基础。生态系统内的能量流动与物质循环是群落的主要功能，这种功能归根到底是物种间取食与被取食的关系在起作用；群落的分布格局、发展演替，在很大程度上也是受着种间关系，特别是种间竞争的影响。显然，只有把群落内的生物种间关系弄清楚了，甚至可以定量地描述了，才能更深刻地认识群落的营养结构和整体功能，为群落的动态预测和科学管理奠定扎实的基础。当然，要全面地、定量地研究群落网络结构中各生物种之间的关系是困难的，为此，我们仍然不得不采用传统的种群生态学的方法，只是在阐述有关理论时，尽可能说明种间关系对整个群落的影响和作用。

第一节 引言

一、种间关系的基本形式

这里讲的种间关系虽然是群落中物种两两之间的相互关系，但它却是群落中多物种之间关系的基本形式。

一个物种对另一个物种的作用，可以简单地分为有利（+），表示对存活或其他种群特征有益；不利（-），表示对种群增长或其他特征有抑制；无影响（0），表示两个种群之间的关系无关紧要。虽然这种表达方法过于简单，但概念明确，并可定义不同种间关系的本质特征。种间关系的基本形式，从理论上讲相当于+、-、0三种情况的可能组合，因此共有六种：

1. 0, 0——中性作用 (neutralism)：即两个种群间的关系很不密切，两个种群的存在对各自的增长没有什么影响，例如群落中处于相隔很远营养级别的两个物种种群之间的关系。

2. -，-——竞争作用 (competition)：即两个种群的存在对各自的增长都有抑制作用。这里可区分为两种情况，一种是两个种群彼此主动地抑制另一种群，称为相互抑制竞争型

(mutual inhibition competition type);另一种是在共同资源缺乏时的间接抑制,称为资源竞争型 (resource competition type)。

3. +, +——互利作用:即两个种群的存在对各自的增长都有促进作用。这里也有两种情况,一种是原始合作 (protocooperation),虽然相互作用对两个种群都有利,但这种协作并不是必需的,即使离开协作,双方仍能独立生存;另一种是互利共生 (mutualism),相互作用对两个种群必然有利,并且发展到两个种彼此不能离开而独立生存的程度。

4. -, 0——偏害作用 (amensalism):即两个物种存在时,A物种对B物种的增长有抑制作用,而B物种对A物种的增长没有影响。例如异种抑制作用 (allelopathy),指某些植物分泌一种能抑制其他植物生长的化学物质;抗生素作用 (antibiosis),指一种微生物产生某种化学物质来抑制另一种微生物的过程。

5. +, 0——偏利作用 (commensalism):即两个物种存在时,A物种对B物种的增长有促进作用,而B物种对A物种的增长没有影响。

6. +, -——捕食或寄生作用 (predation或parasitism):即一个种是捕食或寄生者,对另一个种(食饵种或寄主种)的增长有抑制作用,食饵种(猎物种)或寄主种对捕食者或寄生者的增长有促进作用。

当我们提及种间关系的基本形式并理解它们的含意时,有以下几点是需要特别指出的:

1. 在两个种的相互作用中,所谓抑制增长,应理解为或者死亡率增加,或者出生率降低;所谓促进增长,应理解为降低死亡率、提高出生率。一般我们对两个物种的相互作用不使用“有害”这个词。竞争、捕食或寄生的确降低了被作用物种种群的增长率,但这些作用从物种长期进化和存活的观点来看,并不意味着必然是有害的。实际上“抑制作用”常常是一种进化的动力,能增加自然选择率,使物种产生新的适应,促进物种与环境、物种与物种的协同进化。我们可以看到,捕食和寄生作用,对于缺乏自我调节的生物种群常常是有利的,因为它能防止种群过密而遭到自我毁灭。

2. 种间关系的几种基本形式,在普通的群落中都能见到,有许多种形式已经确认和进行了研究,至少是定性的研究,甚至包括复杂的群落。但是就群落中两个具体的物种来说,相互作用的形式可能在不同条件下有所变化,或者在其生活史的不同阶段有不同的形式。例如两个物种在某一时间是寄生关系,而在另一时间成为偏利作用,到后来甚至可能成为完全的中性作用。又如一个物种在某个食物链中是捕食者,而在另一食物链中却成为被捕食者。研究简化了的群落,或进行室内实验,可以帮助我们分离出各种不同的相互关系类型,并可能进行定量研究,从这些定量研究中演绎出数学模型,有利于分析一些难以彼此分离的因素。

3. 就生物群落的一般面貌而言,种间关系的6种基本形式可以归纳为两类:一类是负相互作用 (negative interaction),包括:竞争作用、偏害作用、捕食和寄生作用;另一类是正的相互作用 (positive interaction),包括偏利作用和互利共生。按照这种区分,在群落生态学中有两个基本原理值得特别强调:(1)在生态系统的发育和进化中,负相互作用趋于减少,而正的相互作用趋向于增加,从而加强了两个种的存活;(2)不久前形成的或新的物种联合,发生严酷的负相互作用的可能性比较老的物种联合为大。

二、不同种间关系对种群增长作用的一般数学表达方法

如上所述，两个物种种群相互作用的结果，无论是抑制或是促进都立足于对种群增长的作用。如果说，一个种群的增长可以用一个方程来描述，那么另一个种群对该种群的影响就可以用一个修正它增长的“项”来表示。根据种间关系的不同形式，可以设置不同的项。

下面我们从一个无限增长种群到存在密度制约效应，再到存在种间竞争，看该种群的增长如何用一个修正的项来表示。

假设一个种群处于无限的环境中，不受资源、空间和其他物种的限制，则该种群的增长可用指数增长方程表示：

$$\frac{dN}{dt} = rN \quad (3-1)$$

式中 r 表示种群的内禀增长率， N 表示种群数量。

当考虑该种群存在密度效应，亦即受自我拥挤的影响时，则种群的增长可用逻辑斯蒂方程来刻画：

$$\frac{dN}{dt} = rN \left(\frac{K-N}{K} \right) \quad (3-2)$$

$$\text{或} \quad \frac{dN}{dt} = rN - \frac{rN^2}{K} \quad (3-3)$$

式中 K 表示环境容量， r 、 N 和 3-1 式中的定义同。

比较 3-1 和 3-3 式可以看出，逻辑斯蒂方程较之指数方程，恰好是减去了一个“自我拥挤”的项 rN^2/K 。

当该物种同另外一个物种竞争时，则应在 3-2 式中的 $(K-N)$ 中，再减去 N' ，这里 N' 表示另一个竞争种的种群数量。但是由于两个物种利用资源的情况很少是相同的，就是说，个体数量相等的两个物种，它们所消耗的资源量并不相同，因此必须把另一个物种的数量按一定的当量转化为该物种的数量，即假设：

$$N = \beta N' \quad (3-4)$$

所以该物种当其与另一物种竞争时，其增长方程为：

$$\frac{dN}{dt} = rN \left(\frac{K-N-\beta N'}{K} \right) \quad (3-5)$$

$$\text{或} \quad \frac{dN}{dt} = rN - \frac{rN^2}{K} - \frac{r\beta NN'}{K} \quad (3-6)$$

令 3-6 式的常数 $\frac{r\beta}{K} = C$ 则

$$\frac{dN}{dt} = rN - \frac{rN^2}{K} - CNN' \quad (3-7)$$

现在比较 3-3 式和 3-7 式，说明在有竞争的情况下，该物种的增长率是在逻辑斯蒂方程中减去另一个物种的竞争效应项 CNN' 。

3-7 式所反映的种间竞争下的种群增长率可表示为：

(增长率) = (无限增长率) - (自我拥挤效应) - (另一物种的竞争效应)

这种竞争作用对于该物种的种群可能有若干种结果。假设C对于两个物种都很小，那么种间的竞争效应就比种内的密度效应影响小，两个物种的增长率，或者还包括种群的最后密度，可能被稍稍压低，但两种可能共存；但是如果C很大，那么，影响作用最大的物种就可能消灭其另一个竞争的物种，或者把它排斥出去。从理论上讲，具有相同资源需要的物种，由于发生强烈的竞争，其中一个种被消灭的可能性很大，而共存的可能性很小，除非它们尽可能利用不同的资源。这个观点正是我们在有关群落演替一节中讨论过的，在这里无非是用数学的形式作出表达。关于上述模型能指出的某些可能结果，我们还将在本章第二节中详细讨论。

用增长方程式来讨论物种种间关系，可以避免单独讨论种间关系各种形式时，在术语或定义方面时常产生的那种混淆。例如，共生作用 (symbiosis) 这个术语，有时当作互利共生 (mutualism) 的同义语用，有时又包括了偏利作用 (commensalism)，甚至有的还包括寄生作用。就定义上讲，共生这个词是共同生活的意思，那么把寄生作用也作为共生似乎也是无可非议的。应用数学模式来表达这些种间关系，就避免了上述混淆，而只表现这些作用的机制和后果。即使还不能将方程式完全应用于实际情况，但“数学模型”仍然很有用处，因为它能帮助我们澄清思想，打开定量表达的途径，测定在复杂自然情况下各种因素的作用，进一步理解种间关系的实质。

三、种间关系中的食物因子

种间关系的一切形式，无论是捕食、寄生、竞争、共生或是偏利都直接或间接、或多或少和食物有联系。食物是生命物质和能量的来源，是动物赖以生存的根本条件。食物联系是生物界种间关系的基本联系，是构成生物群落结构和生态系统功能的基础。整个生物界的进化与种间的食物联系密切相关。

动物取食食物的习性称为食性。动物食性的基本类型，按食物的性质可分为草食性 (herbivores)、肉食性 (carnivores)、腐食性 (saprovores)、尸食性 (scavengers) 和杂食性 (omnivores)；按取食的方式有滤食性 (filter-feeder)、牧食性 (grazer)、捕食性 (predator) 和寄生性 (parasites)；按取食范围的大小有单食性 (monophagous)、寡食性 (stenophagous) 和广食性 (enryphagous)。应该指出，上述划分往往是相对的，因为它们之间的界限并不绝对。对于生态学研究来说，为了阐明物种间的关系和种群动态，把动物的食物划分为：

1. 基本食物：经常取食的、在消化道内含物中占主要部分的食物，并且它在胃中出现的频率高；
2. 次要食物：较常食用的食物，但在消化道内含物中较少；
3. 偶食食物：只偶然在胃中发现的食物；
4. 替代性食物：在基本食物很少时被迫用来替代的食物。这是种群在不利环境条件下被迫采取的行为，取食替代食物仅仅能维持生命，使种群能够延续下去。

动物食性上的分化，一般可朝两个相反的方向发展。一个是向广食性发展，一个是向寡食性发展，甚至特化为单食性。从进化的角度看，这两个方面都是生物对生活条件的适应，并且各具优越性和局限性。决定动物食性分化的因素主要是：

1. 食物的丰富度和稳定性。当自然界中某种或某类食物很丰富时,可能形成寡食性和单食性。同时这些食物还必须在不同季节或年份是稳定的,否则寡食性和单食性动物的食物就不能保证;一般地说在纬度较低的地区,例如热带森林,气候的季节性变化不大,食物丰富而稳定,因此寡食性和单食性动物较多;相反在食物贫乏而环境条件变化较大的地区,广食性动物能较好地适应环境。由此可见,食性类型的分布是具有一定地带性的。

2. 种间竞争,特别是亲缘关系相近的种类之间对食物的竞争。在同一地区中,动物种类越多,种间竞争一般也越剧烈。在进化过程中,这种剧烈的种间竞争可以通过食性上的分化而取食不同的食物来解决。

狭食性动物(包括寡食性和单食性)一般在种间竞争比较激烈,而外界食物又比较丰富和稳定的条件下产生。这种食性特化的优越性在于:(1)缓和了物种间对食物的竞争;(2)食物单一,使动物不需要一套为猎取和消化多种不同食物的复杂器官和生理机能;(3)提高了对食物的利用效率。狭食性也有其缺点,如:(1)只能适应在自然食物丰富而稳定的地方生活,故分布范围较小;(2)一旦自然条件发生较大变化,就会难以迅速改变食性而被淘汰。

广食性是对食物贫乏而又不稳定的一种适应。其优越性在于:(1)可以充分利用自然界多种可供利用的食物;(2)能较好地适应食物条件的变化。但它也有一些局限性,如:(1)要获取和消化多种食物,就需要有复杂的相应的器官和生理机能;(2)需要扩大在自然界的活动区域。

动物的食性并非一成不变,食性的变异有以下几种情况:

1. 食性在年龄和性别上的变异:在动物生长、发育的不同阶段,其新陈代谢的特点和强度是有改变的,这种改变与食性的变异有联系。昆虫中的蝶蛾类和寄生性种类,其幼虫与成虫阶段取食的食物不同,这是众所周知的。在鱼类、两栖类、鸟类甚至哺乳类动物中,也有不少种类因其年龄不同,取食食物也不一样。至于动物中雌雄个体之间食性不同的现象也屡见不鲜。例如蚊、蚋只有雌性才吸其他动物的血液;多种介壳虫类,雄成虫不取食或只吃蜜露或水,而雌成虫则以植物的汁液为食。食性的年龄变异和性别差异,不仅保证了它们不同发育阶段对营养的不同需要,而且扩大了该动物与环境的食物联系,这对于扩大种的分布范围和增加它们的个体数量有重要意义。

2. 食性的季节变异:动物食性的季节性变异,主要反映在取食强度和食物组成上。冬眠动物在休眠期取食很少甚至不取食。即使全年活动的动物,其食物组成也有季节的变化,这是动物对自然界食物资源季节性改变的一种适应,实质上,这反映了广食性的价值。

3. 食性的地理变异:北半球北方的恒温动物,更多地取食含有较高热卡值的食物,所以从南到北,同类动物的肉食性程度增加。例如在苏联北方的鸭类都是肉食性的;往南,到巴拉宾斯克,肉食性鸭类占总数的50%,占个体总数的32%;到更南的中哈萨克斯坦,又下降为各占43%和23%。动物性食物含有更高的热卡值,这种变异是动物对寒冷天气的一种适应。另外由南向北,动物的广食性程度也有增加,例如普遍田鼠在苏联图拉省的森林草原地带,大约吃70—80种植物,而往北到雅罗斯拉夫省就增加到100种。

最后,食物因子对动物的生长发育、繁殖和寿命都有明显的影响。由此引起的动物在种群数量上的变化,是影响群落结构和功能的一个重要因素。

第二节 种间竞争

种间竞争一般是指发生在群落中同一营养级别内的两个或多个生物种群的负相互作用。如前所述，竞争包括直接干扰和资源利用两种类型。前者的竞争或是两个物种相互残杀，或是各自的代谢产物甚或产生有毒物质而相互抑制；后者则是两个物种对相同环境资源如食物、空间等的竞争。从理论上讲，这两种竞争类型并无本质上的差别，因为它们竞争的结果都同样反映在死亡率增加、出生率降低或其他的种群特征受到损害。为了叙述方便，同时我们研究竞争的出发点主要是了解环境资源对种间关系的影响，因此，下面主要针对资源利用型竞争进行讨论。

一、竞争排斥原理

在自然界或实验室里，我们常常看到这样的现象：具有相似环境要求的两个物种，为了争取有限的食物、空间等环境资源，大多不能长期共存，除非环境改变了竞争的平衡，或是两个物种发生生态分离 (ecological separation)，否则两者之间的生存竞争迟早会导致竞争能力差的物种灭亡而被取代。这种现象被称为竞争排斥原理 (principle of competitive exclusion)

关于这个原理，从不同的角度出发还有如下一些提法：Grinnell (1904) 说：“每种动物都倾向于以几何级数增长，并只受到有限食物的控制。若几个物种占有同一区域，则必须适应于取食不同种类的食物和不同的取食方式。”后来他又写道：“当然，这是肯定的，在同一区域内，没有两个物种具有完全一样的生态关系。”Hutchinson和Deevey (1949) 在描述这一现象时说：“具有同样生态位 (niche) 需求的两个物种，在同一区域内不能形成稳定的种群”。Hardin (1960) 更概括地以“完全竞争者不能共存”来定义这个原理；Odum (1953) 则给这个原理下了这样的定义，即“竞争使亲缘关系密切或其他方面相似的物种之间产生生态分离”。列举不同学者的这些提法，有助于更好地理解竞争排斥原理的含义。

竞争排斥原理首先由Gause (1934) 用实验方法证明，所以又称为高斯假说 (Gause's hypothesis)。Gause用两种分类上和生态上都相近的草履虫，即双核草履虫 (*Paramecium aurelia*) 和大草履虫 (*P. caudatum*)，以一种杆菌 (*Bacillus pyocyaneus*) 作为饲料进行实验。当单独培养时，两种草履虫都表现为“S”型增长曲线，但当把两种草履虫放在一起培养时，开始两种都有增长，但双核草履虫增长较快，并且在16天后只有它生存，而大草履虫完全死亡 (图3-1)。这两种草履虫都没有分泌有害物质，主要是一种增长快，一种增长慢，由于竞争共同的食物而排斥了其中的一种。

下面可以举出一个在自然情况下竞争排斥的例子。据DeBach和Sundby (1965) 研究，红圆蚧 (*Aonidiella aurantii*) 是美国加州的一种普通的柑桔害虫。大约在1900年，纯属偶然，一种寄生性天敌蔷薇轮蚧小蜂 (*Aphytis chrysomphali*) 从地中海地区输入，这个物种在加

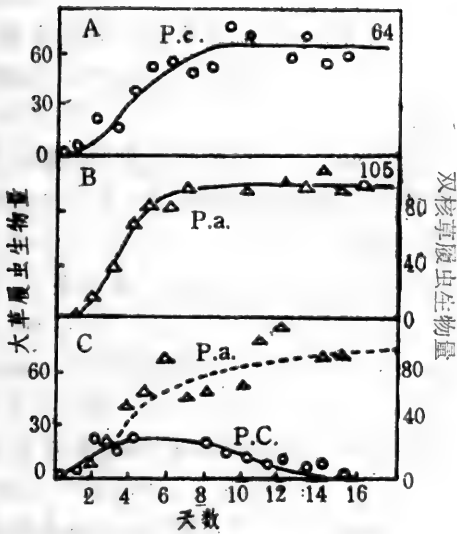


图3-1 具有大致相同要求的两种草履虫的竞争
 A—单独饲养大草履虫 (P.c.); B—单独饲养双核草履虫 (P.a.); C—两种草履虫一起饲养

是一个有限的因素，但是竞争排斥原理对此仍然实用，因为它显然包含着为有限总资源而进行的竞争

有关在自然条件下植物种之间的竞争也有许多研究，通常都认为植物种间竞争是群落演替的一个重要因素。Keever (1955) 记述了一个有趣的例子：在一块弃耕地上，第一年几乎纯粹为一种高杆杂草所占据，而以后逐渐地被以前没有的另一种杂草所取代。这两种杂草，虽然在分类地位上归属于不同的属，但生活史非常相似，如同时开花、结实，生活型也极相似，因此彼此间的竞争十分激烈。

通过上述实验室或自然界的例子，说明了两个为共同资源而竞争的物种，其中一个被替代或排斥，那么，两个物种中究竟哪一个会取胜，是不是得胜者在任何条件下总是胜者，以及会不会出现两个物种共存的情况，下面将通过一些实验的例子予以讨论。

二、竞争的结局及其影响因素

一个种被另一个种完全排斥的情况，是竞争结局的一个极端。究竟谁胜谁负的问题，在前述高斯实验中已作了提示，即双核草履虫获胜，而大草履虫被排斥是由于前者的增长速率比后者快。下面介绍另一个有趣的实验来说明不同条件对竞争结局的影响。

美国芝加哥大学的Park (1962) 以拟谷盗 (*Tribolium*属) 为对象，进行了为时最长也最为详细的种间竞争的研究。这些小型甲虫是人类食用谷物贮存期的主要害虫，它们能在非常简单而同质的环境中 (例如一瓶面粉或麦麸) 完成生活史。这种培养基质既是食物又是环境。假如定期加入新鲜的培养基，拟谷盗种群就能长久维持。从能量学的观点看，这个试验设置可以看作作为一个稳态的异养生态系统，虽然它是高度的人工系统，但具有实践意义。

Park的试验有以下几个结果：

州定居、扩散，成为红圆蚧的有效寄生天敌；1948年，美国从我国广东引入了一个新种岭南蚜小蜂 (*Aphytis lingnanensis*)，并在该区繁殖定居。这种蜂比前一种蜂更为繁盛，到1958年，岭南蚜小蜂就几乎在整个区域完全取代了蔷薇轮蚧小蜂。1956和1957年，该属的另一个种 *Aphytis melinus* 从印度和西巴基斯坦引入加州，并在南加州所有柑桔产区释放，很快这个种又替代了岭南蚜小蜂。在最初的释放地，这种竞争替代过程，发生在一年内，或经历8—9个世代，到1961年在大部分地区 *A. melinus* 就占有 *Aphytis* 属种类总数的94—99%。自然界出现的这个明显例子，仍然说明了在自然情况下，生态要求相似的物种无法共存，结果是一个物种对另一个物种的竞争排除。DeBach和Suudby认为，虽然这些寄生性昆虫天敌的食物并不是

1. 用面粉作为培养基质饲养栗色拟谷盗 (*T. castaneum*) 和杂拟谷盗 (*T. confusum*), 结果发现空间大小 (面粉容量) 以及开始放入培养基中两种拟谷盗数量之比 (即放养量), 对于种群增长的形式和竞争的结局没有影响, 或影响不大, 通常栗色拟谷盗取胜 (74次中有66次), 因为它在上述试验条件下增长率较另一种大。

2. 在培养基中有无另外一种寄生性孢子虫 (*Adelina*) 对竞争的结局有很大影响。这种孢子虫能杀死两种拟谷盗, 但在联合培养时, 它对于栗色拟谷盗的负影响却大于对杂拟谷盗的负影响, 这样使得竞争的结局恰好同不存在孢子虫时的结局相反。

3. 该试验生态系统中的“气候”因素对竞争结局有重大影响。在高温、潮湿条件下, 栗色拟谷盗完全取胜; 而在低温、干燥条件下, 杂拟谷盗完全取胜; 对于居中的条件, 如干热、湿-温、干-温、湿-冷, 竞争的结局并非固定不变, 而是各有一定取胜的概率 (表3-1)。

4. Park还研究了四种栗色拟谷盗品系和四种杂拟谷盗品系的竞争结局。他分别进行了16组试验, 每组重复10次, 结果发现遗传品系不同对竞争的结局有很大影响。例如栗色拟谷盗品系C I始终取胜, 而品系C III总是失败。

表3-1 拟谷盗种群竞争排斥的实例*

“气候”	温度℃	相对湿度 %	种间竞争的结果 %	
			栗色拟谷盗取胜	杂拟谷盗取胜
湿-热	34	70	100	0
干-热	34	30	10	90
湿-温	29	70	84	16
干-温	29	30	13	87
湿-冷	24	70	31	69
干-冷	24	30	0	100

*六种条件下, 每种重复20—30次, 当单独培养时, 每一种在各种条件下都能无限制地生活, 但两种联合培养时, 只有一个种能存活。百分比表示在全部重复中, 每种在被另一种消灭以后继续存活的情况占的百分数。

种的个体, 以相同的速率迁出, 这相当于好象被捕食者消灭, 那么竞争的强度可能降低, 两种就可能共存。Park的这个试验说明环境条件的变化, 可能是物种共存的一个重要原因。

物种共存的另外一个重要原因即生态分离是更加显而易见的。Crombie (1947) 描述了一个实例说明栖息地的分离降低竞争强度而使物种共存。他发现, 当拟谷盗和锯谷盗 (*Oryzaephilus*) 共同生活在面粉中时, 由于拟谷盗积极杀死未成熟的锯谷盗而消灭它。但是如果在面粉上放上一些小形的管子, 则体形较小的锯谷盗就能进入管中免受拟谷盗的攻击, 两个种群就能共同生活。这样, 环境由“单生态位”改变为“双生态位”, 栖境的分离使竞争减弱。这个例子也是“直接干扰型”竞争的一个实例。

在自然界, 人们似乎可以举出不少的实例说明不同物种能够利用相同的资源而共存, 这好象是竞争排斥原理的例外或否定。实际上, 只要我们仔细观察和分析, 就会发现不同物种在利用资源上, 虽然只有细微的, 然而却是极为重要的差别。例如对于危害某种作物的多种

Park的试验都表明了一个种排斥掉另外一个种的竞争结局, 但是谁战胜谁并不是固定不变的, 而是受到“气候”、有无其他寄生物等外部条件和种群遗传特性等内部因素的影响。这些结果对于我们观察实验种群的竞争和自然界的竞争现象将会有所启迪。

下面讨论竞争的另一种可能的结局, 即竞争物种的共存问题。

在Park的拟谷盗试验中, 很容易造成一种条件, 使结局不是排斥而是共存。例如使培养条件不是恒定的湿-热或干-冷, 而是让湿-热和干-冷两个不同条件交替出现, 这相当于模拟天气的季节变化。在这种情况下, 有利于某个种的条件不再长期保持不变, 因此也就不足以消灭另一个种。另外又假如培养的系统是“开放性”的, 占支配地位的那个

害虫,他们的共存事实好象是不可辩驳的,但是我们却可以从它们的取食部位、取食方式、取食时间,甚至从取食叶背或叶面,是粗茎或是细茎,是高的部位或是低的部位等等方面找出某些差异。关于这一点,在我们讨论了生态位的概念后将会加深理解。

生态分离不仅是降低竞争的临时行为,而且也是物种在进化和群落演替中对竞争作出的回答。这种回答主要包括:(1)性状替换(Character displacement),即物种产生在形态、行为、生态、生理等特征上的差异;(2)栖境选择,即选择不同的生境;(3)时间上的差异,即不同的活动时间和取食时间;(4)食性变异,如取食食物的范围等。

三、生态位理论

关于竞争排斥原理或高斯假说,在近代生态学上仍然是一个争论十分热烈的问题。例如Hutchinson和Deevey (1948)认为它是“理论生态学最重要的发展”,而Cole (1960)却认为高斯假说是“陈腐的格言”。这种对立的见解,在很大程度上是因为对生态位的不同理解。

(一) 生态位的概念

种间的明显差异要求给予物种不同的名称,这是物种分类学的任务,同样对生物居住的栖居地也应予以生态上的分类。所以Grinnell在1917年首先应用了“生态位”(niche)一词来表示对栖息地再划分的空间单位,他当时所强调的是生态位的空间概念,因而有的生态学家把niche一词译为小生境;Elton(1927)强调生物有机体在群落中的功能作用,他认为:“一个动物的生态位表明它在生物环境中的地位及其与食物和天敌的关系”。这以后,生态位的概念越来越和种间竞争的概念相联系,而根据竞争排斥原理,生态上类似的种很少能共存于一个生态位中,因而生活在一起的各个物种都必须有它们自己独特的生态位。正是在这种情况下,Hutchinson (1958)才从空间、资源利用等多方面考虑,提出了比较现代的生态位概念。

Hutchinson对生态位的概念重新予以定义,即:考虑有两个独立的环境变量 x_1 和 x_2 ,并可以在直角坐标上测定和表达。设允许物种 S_1 存活和繁殖的极限值对 x_1 和 x_2 分别是 x_1' 、 x_1'' 和 x_2' 、 x_2'' 。这样就确定了一个区域(面积),此面积中的各点为允许物种长期存在的环境状态(图3-2)。若引入另一个环境变量 x_3 ,则同样可以确定一个三维空间中的体积。再加入 x_4 、 x_5 …… x_n 直至与 S_1 有关的所有生态因子,这时就限定了一个n-维的超体积(n-dimensional hypervolume),这个超体积中的各点就是允许物种无限生存的环境状态组合。

Hutchinson就上面的阐述举例说,如果研究一个物种对温度的需要,那么就可能确定这个物种在温度方面的忍受幅度,或者说确定该物种在温度这个维度上所占据的生态位,即一维生态位(图3-3中A);如果这个物种以种子为食,并且只能取食栖息地中一定大小的种子,那么就构成了一个“温度-种子大小”的二维生态位(图3-3中B);又如果这个种只在一定宽度的茎上产卵,则构成了一个“温度-种子大小-茎宽”的三维生态位(图3-3中C);如果对这个物种增加更多的、必需的资源,那么就可以构成一个n-维的超体积生态位,在这个生态位的外围所限定的区域内,任何一点所构成的环境资源状态组合,该物种均可以生存和不断繁殖。

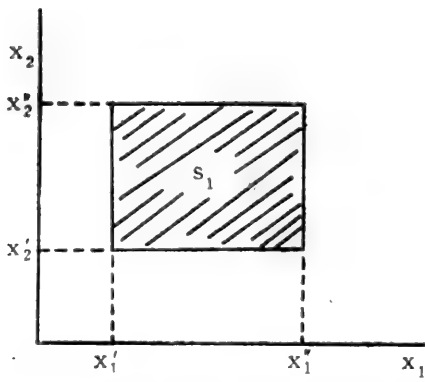


图3-2 物种 S_1 在两维平面上的生态位

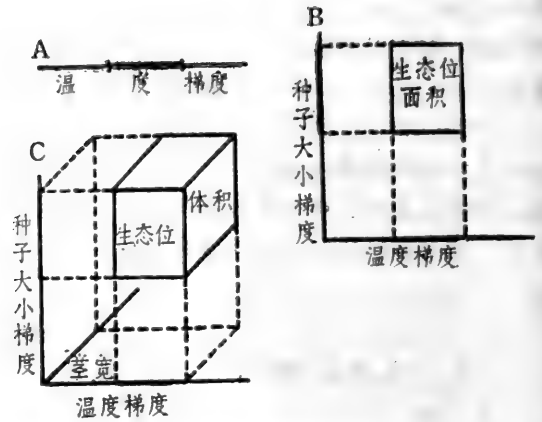


图3-3 生态位图解

粗实线代表一个物种能够利用的每种资源的幅度；
A—一维生态位；B—二维生态位；C—三维生态位

Hutchinson把生物群落中能够为某一物种所栖息或利用的最大空间(广义空间)称为基础生态位(fundamental niche),而把由于竞争者的存在,物种实际占有的生态位称为实际生态位(realized niche)。他认为很少有一个物种能全部占领基础生态位,由于竞争种类增多,可能使某一物种的实际生态位越来越小。这个观点在一定程度上说明了群落演替中物种的生境越来越特化的原因。

值得注意的是,如图3-3中B、C表示的那种规则的面积(二维生态位)和体积(三维生态位),只有在各个环境变量完全独立时才会出现。但是某些环境变量之间并不是独立的,这样生态位的图形就会有变化。例如,在一个两维平面上的两个轴分别代表温度和湿度,显然,在接近极端温度和极端湿度的条件下,两者会有综合反应。那么,在图形上就不会是一个直角而可能是一条曲线。图3-4表达了在两维情况下,物种A和B对资源利用的不同情况。

上面的图形都只考虑了物种对资源利用的幅度而没有涉及物种对资源在这个幅度内所利用的量。为此,我们让坐标图的纵轴代表物种利用的资源量,这样,往往可以用钟形曲线来刻画物种对资源量的利用情况。在一

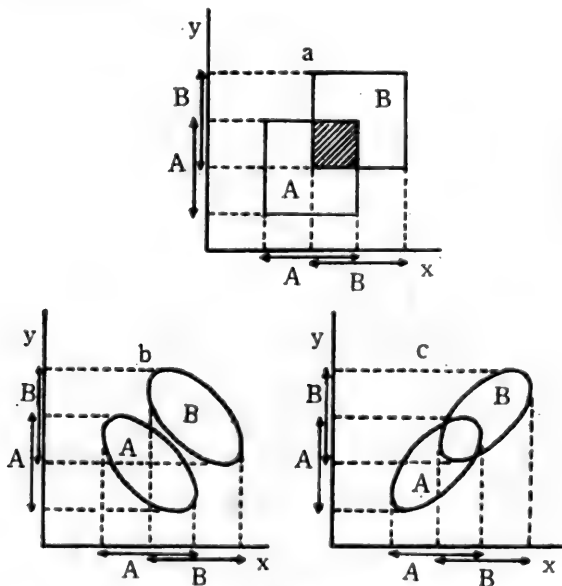


图3-4 在两维情况下两个物种对资源利用的不同情况

a—资源x和y相互独立；b—资源x和y不独立,但物种A和B没有生态位重叠；c—资源x和y独立,A和B两物种生态位重叠

维生态位的情况下,可由图3-5的二维图形来表示;在二维情况下,并且两个资源量的量度相同,则可由图3-6的三维图形来表示。

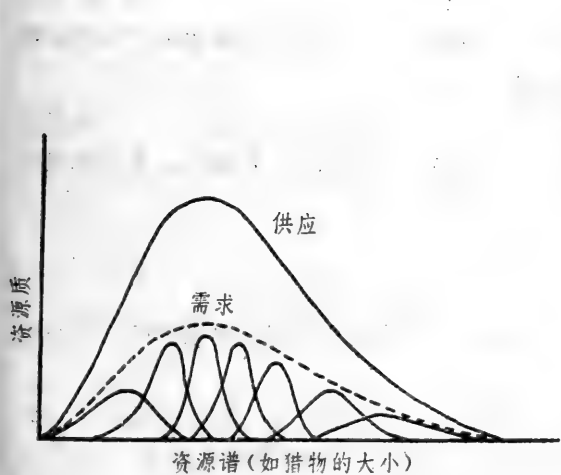


图3-5 7个物种对同一资源在量上的利用情况

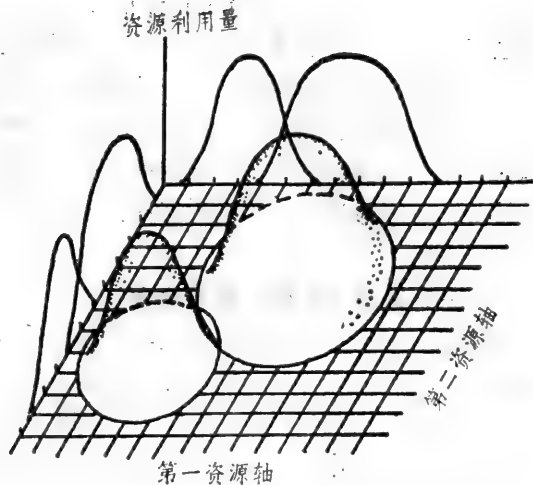


图3-6 两个物种对两种资源在量上利用的情况

从以上讨论看出, Hutchinson关于多维生态位或超体积生态位的概念, 第一次给生态位以数学的抽象, 它不仅解释了自然界中众多物种竞争而共存的生态分离现象, 而且开辟了生态位定量研究的途径。但是Hutchinson的生态位理论在实际应用上也有一定困难和局限。首先, 环境变量可以有太多, 这样 n -维空间成为极多维, 在实际测定上就十分困难了。为了避免这种困难, MacArthur (1968) 建议只局限在一、二维上, 而回避讨论整个基础生态位的难以测量的特征; 其次, 并不是一切环境变量都可以线性排列和可以测定的, 因此资源轴上刻度就难以确定; 第三, 这仅仅反映了生态位的静态状况, 尚不能反应竞争过程中生态位变化的动态状况。

(二) 生态位、生活小区、栖息地和生态区

上述几个术语的定义和用法经常容易混淆, 从而影响到对许多群落现象的解释。为此Price对其重新作了定义: 生态位 (niche) 一词仅指群落内一个物种的资源利用; 生活小区 (biotope) 一词指的是群落生存的环境; 栖息地 (habitat) 一词用于物种生存的非生物环境。因此, 一个物种的生存和分布决定于它的生态位和栖息地这两个可变因素, 而物种所利用的总资源的所在地被认为是生态区。

Odum (1952) 对栖息地和生态位曾作过一个十分生动的比喻。他说栖息地是生物的“住址”, 而生态位是生物的“职业”。好比人类社会, 如果我们要相识某个人, 首先要知道他的地址, 才能在那里找到他。但是, 若要真正了解他, 就必须知道他的职业、兴趣、社会关系及在社会中起的作用等。我们研究生物也是一样, 了解生物的栖息地只不过是个开始, 要确定某种生物在群落中的状态, 还必须了解它的活动性, 它的营养和能量来源, 甚至它的代谢率、生长率, 其他生物对它的影响以及它在生态系统中对群落功能所起的作用等。

根据以上对几个术语的解释, 同时也使Hutchinson生态位的概念得到扩大和改进, Whittaker、Levin和Root曾提出如下建议:

1. 在一个景观或地区内构成了空间梯度的物理和化学环境的变量, 被定义为是一个栖息地多维空间的轴。一个特定物种所占有的该多维空间的一部分, 就是这个物种栖息地的多维体积。该多维体积描绘了物种种群对栖息地变量的反应。

2. 在一个特定的群落中, 物种在适应性上与其相关的变量, 被定义为是一个生态位多维空间的轴。物种在其中生存的那部分多维空间, 就是该物种的生态位多维体积。物种种群在它的生态位多维体积内的反应, 描绘出它的生态位。

3. 栖息地变量和生态位变量相结合, 被定义为一个生态区多维空间的轴。一个特定物种对其发生适应的那部分多维空间, 就是这个物种的生态区多维体积。种群在该多维体积内的反应, 规定着这个物种的生态区。

(三) 一维生态位特征的测度

生态位特征常用生态位宽度、生态位重叠、生态位相似比例和生态分离来测度。生态位特征的定量化有利于进行群落中物种间的比较。

1. 生态位宽度(niche breadth)是指物种对资源开发利用的程度。在现有资源谱(resource spectrum)中, 仅能利用一小部分的生物被称为狭生态位的, 而能利用其大部分的生物, 则被称为广生态位的。

对生态位宽度定量的方法很多。首先要把资源分为若干等级, 划分等级的方法因资源的性质而定。例如把一个物种能利用的温度范围当成是从 -10°C 到 40°C 的资源序列, 则在这个序列里可按每 10°C 作为一个等级; 又如不同种类的猎物作为捕食者的资源, 则可按每种猎物作为一个等级, 构成猎物资源系列, 然后调查记录物种利用各资源等级的数值。这个数值可以是该物种自身的数量或所占比例(如物种对温度资源的利用), 也可以是该物种所捕食的猎物的数量或它所占的比例(如捕食者利用猎物资源)。在此基础上可用下面的公式计算生态位宽度。

(1) 基于香农-威纳(shannon-Wiener)多样性指数的生态位宽度指数

$$B = \frac{\lg \sum_{i=1}^S N_i - (1 / \sum_{i=1}^S N_i) (\sum_{i=1}^S N_i \lg N_i)}{\lg S} \quad (3-8)$$

式中B=物种的生态位宽度

N_i = 物种利用第i资源等级的数值

S = 资源系列的等级数

当物种利用资源系列的全部等级, 并且在每个等级上利用的资源相等(即 $N_1 = N_2 = \dots = N_s$), 则该物种生态位宽度最大, 并且 $B_{max} = 1$; 如果物种仅利用资源序列中的一个等级, 则该物种的生态位宽度最小, 并且 $B_{min} = 0$ 。

(2) 莱文斯(Levins 1968)的生态位宽度指数

$$B = \frac{1}{S \sum_{i=1}^S P_i^2} \quad (3-9)$$

式中 P_i = 物种利用第i等级资源占利用总的源资的比例; B、S同3-8式。

用3-9式所求得的生态位宽度, 其变动范围从 $1/S$ 到1, $1/S$ 表示物种仅仅利用资源序列中的一个等级; 1表示物种以完全相同的比例利用每一个等级。

有时莱文斯的生态位宽度指数用下式计算:

$$B' = \frac{\left(\sum_{i=1}^S N_i\right)^2}{\sum_{i=1}^S N_i^2} \quad (3-10)$$

式中 N_i 同(3-8)式。

在3-10式的情况下， B' 的变动范围是从1到 S ，1表示物种仅仅利用资源序列中的一个等级； S 表示物种以完全相同的比例利用 S 个资源等级。

显然3-9式和3-10式有如下关系：

$$B = \frac{B'}{S}$$

2. 生态位相似性比例 (Proportional similarity)是指在一个资源序列中，两个物种利用资源的相似程度。一般可用Cowll and Futuyma (1971) 的公式求得：

$$C_{ij} = 1 - \frac{1}{2} \sum_{h=1}^S |P_{ih} - P_{jh}| \quad (3-11)$$

$$\text{或者 } C_{ij} = \sum_{h=1}^S P_{\min(i,j)h} \quad (3-12)$$

上两式中 C_{ij} 为*i*物种与*j*物种的比例相似性，并且 $C_{ij} = C_{ji}$ ； P_{ih} 为*i*物种在第*h*资源等级中利用资源占的比例； P_{jh} 为*j*物种在第*h*资源等级中利用资源占的比例； $P_{\min(i,j)h}$ 为第*h*资源等级中，*i*和*j*两个物种中利用该等级资源比例较小的那个物种占的比例，当两个物种利用资源的比例相同，则加入该比例。

3-11式中 $|P_{ih} - P_{jh}|$ 是绝对值，所以它所反映的是两个物种利用资源比例之差。

上述比例相似性表明，当两个物种完全不共享某一资源序列时，相似性比例最小，并且 $C_{ij(\min)} = 0$ ；当两个物种利用的资源单位及其比例相同，则两个物种的生态位完全相似，且 $C_{ij(\max)} = 1$ 。

3. 生态位重叠 (niche overlap) 是指在一个资源序列上，两个物种利用相同等级资源而相互重叠的情况。有的学者也有用生态位相似性比例来表示生态位重叠的。下面介绍几种定量生态位重叠的公式。

(1) 基于莱文斯生态位宽度的生态位重叠指数

$$L_{ij} = B_i \sum_{h=1}^S P_{ih} P_{jh} \quad (3-13)$$

$$L_{ji} = B_j \sum_{h=1}^S P_{ih} P_{jh} \quad (3-14)$$

式中 L_{ij} 和 L_{ji} 分别为*i*物种重叠*j*物种和*j*物种重叠*i*物种的生态位重叠指数； B_i 和 B_j 分别为用莱文斯公式所求得的*i*种和*j*种的生态位宽度； P_{ih} 和 P_{jh} 同3-11公式的定义。

根据3-13和3-14式，当两个物种在资源序列的任何一个等级上都不重叠时，则 L_{ij} 和 L_{ji} 都为0；当两个物种利用的资源等级完全重叠时，则*i*种对*j*种的生态位重叠值正好等于*i*种的生态位宽度 ($L_{ij} = B_i$)；*j*种对*i*种的生态位重叠值正好等于*j*种的生态位宽度 ($L_{ji} = B_j$)。由3-13、3-14式也可看出，当 $B_i > B_j$ 时，虽然两个物种重叠部分的绝对值一样大，但是*i*种对*j*

种的重叠就大于j种对i种的重叠。

(2) Hurlbert (1978) 的生态位重叠指数

Hurlbert的生态位重叠指数, 考虑了在资源序列中各资源等级不等价的情况, 这对于某些性质的资源是十分重要的。例如以某种猎物为资源, 按其个体大小0—10mm, 11—20mm……依次划为4个等级, 以上介绍的生态位特征值的量, 只根据捕食者对不同等级猎物的捕食数量或比例, 但是却没有考虑各个等级的猎物数量是否相等。在这种情况下, 如果把各等级猎物数量占可利用的总猎物数量的比例考虑进去是有好处的。Hurlbert的公式如下:

$$L_{ij} = L_{ji} = \sum_{h=1}^s P_{ih} P_{jh} / P_h \quad (3-15)$$

式中 L_{ij} 、 L_{ji} 、 P_{ih} 、 P_{jh} 与3-14式相同; P_h 为资源序列第h等级的资源占所有可利用资源的比例。在各个资源等价的情况下, 则 $P_h = 1/S$, 于是3-15式成为

$$L_{ij} = L_{ji} = S \sum_{h=1}^s P_{ih} P_{jh} \quad (3-16)$$

3-16式即为Lloyd (1967) 的“种间聚集性指标” (interspecies patchiness index)。

4. 生态位分离 (niche separation) 是指两个物种在资源序列上利用资源的分离程度。

假设两个物种各自在连续资源序列上的资源利用曲线为一钟形曲线 (图3-7), 则它们的平均分离度以 d 表示, 它们各自的变异度 (利用标准差, 均数一侧的68%) 以 w 表示, 则生态位分离的程度 N_p 为

$$N_p = \frac{d}{w} \quad (3-17)$$

当生态位充分分离时, d/w 大; 当生态位高度重叠时, d/w 小。

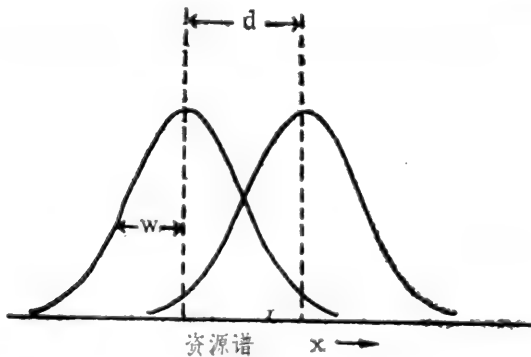


图3-7 两个资源利用曲线为钟形曲线的竞争种
(平均分离度为 d , 变异度为 w)

上述生态位特征的测度, 虽然过于简单, 但它们已被普遍用于群落种间关系的分析中。在应用这些测度时, 必须注意它们的生态学含义及其变动范围, 并且在比较落群中不同物种之间的生态位特征时, 应选择同一种计算方法, 以保证测度值的可比性。

下面, 举一实例说明一维生态位特征的计算结果。

表3-2是Kiritani等 (1972) 在日本研究稻田4种蜘蛛捕食不同猎物的

结果。在此, 把猎物作为离散的资源序列, 将其划分为6个资源等级。表中的数据是4种蜘蛛捕食6种猎物所占的比例。

对表3-2的资料, 分别用3-9式计算生态位宽度 B , 用3-12式计算相似性比例 C_{ij} , 用3-13和3-14式计算生态位重叠 L_{ij} 和 L_{ji} , 其结果如表3-3。在这4种蜘蛛中, 第一种 *Lycosa pseudoannulata* 是一种典型的狩猎蛛, 由于它不局限于在网中捕食, 活动范围较大, 所以生态位宽度最宽, 为0.8418; 三四种 *Tetragnatha* sp. 是一种典型的结网蛛, 它的取食一般局限在网

表3-2 各种食物在4种蜘蛛食性中所占的比例

表3-3 4种蜘蛛在食物资源上的生态宽度B_i、比例相似性C_{ij}和生态位重叠L_{ij}和L_{ji}

猎物资源	捕食者 (蜘蛛属名)			
	<i>Lycosa</i>	<i>Oedothorax</i>	<i>Enoplognatha</i>	<i>Tetragnatha</i>
	1	2	3	4
青叶蝉	成虫 0.26	0.04	0.12	0.16
	若虫 0.27	0.35	0.28	0.10
褐飞虱	成虫 0.10	0.05	0.12	0.12
	若虫 0.15	0.19	0.12	0.06
蜘蛛	0.09	0.16	0.03	0.02
其他节肢动物	0.13	0.21	0.33	0.54
合计	1.00	1.00	1.00	1.00

蜘蛛种类	<i>Lycosa</i>	<i>Oedothorax</i>	<i>Enoplognatha</i>	<i>Tetragnatha</i>	C _{ij}
	1	2	3	4	
B _i	0.8418	0.7172	0.7203	0.4823	
L _{ij}	j=1	—	0.73	0.77	0.57
	2	0.1516 0.1292	—	0.73	0.48
L _{ji}	3	0.1575 0.1348	0.1475 0.1482	—	0.75
	4	0.1131 0.0648	0.1258 0.0846	0.1783 0.1194	—

中，活动范围较小，因此生态位宽度也最窄，为0.4823；第二种*Oedothorax insecticeps*和第三种*Enoplognatha japonica*是结网蛛，但偶尔行猎，因此它们的生态位宽度居中，分别为0.7172和0.7203。

就资源利用的相似性比例看，这4种蛛蜘有48—77%的食物是相似的，物种之间没有截然的食物分离。但是这几种蜘蛛的活动时间和结网高度有所不同，例如*Oedothorax*在中午前后最活跃，并取食这个时间活动的昆虫，而其他几个种的活动时间更接近傍晚。这样，即使它们有相同的食物，但它们在利用食物的时间、地点上存在着生态位分离。

从生态位重叠值看，一般两个种之间的食物相似性比例越高，则两者的生态位重叠值越大，这种相关性是很好理解的。但是由于各种蜘蛛的生态位宽度有差别，所以L_{ij}是大于或小于L_{ji}，则完全依赖于 i 种和 j 种蜘蛛的生态位宽度。

(四) 多维生态位特征的测度

上面讨论的一维生态位特征的测度方法，对于多维生态位虽然在原则上也是适用的，但是由于资源维度多，这不仅使计算量成倍增加，而且在生态学上对于不同资源及其等级组合的取舍和解释出现很大困难。例如在一个资源维度上有10个资源等级，在另一个资源维度上有15个资源等级，则仅仅这两个维度上就有10×15个资源等级组合。同时，要在野外按照一维生态位测度中提出的方法去获取数据和进行计算也是十分困难的。因此Cody (1974) 和May (1975) 提出了两个原则来估计在多维资源轴上的生态位特征：

1. 当物种利用的各个资源序列是完全独立时，则物种的多维生态位特征值可用各维生态位特征值的乘积来表示。
2. 当物种利用的资源序列完全相关时，则可以用任何一个资源维度上的生态位特征值或它们任何适当的加权的线性组合来估计。

王开洪等 (1985) 对柑桔园 6 种叶螨及天敌的时间-空间二维生态位进行了分析，他们把时间资源系列分为12个等级，把空间资源系列分为24个等级，采用3-9式计算生态宽度 B，用3-16式计算生态位重叠L_{ij} (因为以抽样样方和时间间隔作为资源等级，所以全部资源等

级上的丰富度可似为相等, 即 $P_h = 1/S$ 。当对空间和时间资源分别按一维生态位进行计算时, 其结果如表3-4。

表3-4 6种叶螨及天敌在空间维度和时间维度上的一维生态位宽度B和生态位重叠 L_{ij}

物种种类	桔始叶螨	桔全爪螨	钝绥螨	长须螨	食螨瓢甲	六点蓟马
桔始叶螨	0.75991 0.86743	0.63264	1.38903	1.21456	1.12572	1.38201
桔全爪螨	1.04396	0.50856 0.51351	0.56980	0.75723	0.90210	0.31603
钝绥螨	0.99350	0.56856	0.49775 0.44740	1.28454	1.18060	1.31714
长须螨	0.95068	0.78381	1.58675	0.56285 0.58824	1.16245	1.15069
食螨瓢虫	1.03935	0.98849	1.17682	1.25819	0.56780 0.54720	1.12217
六点蓟马	0.96813	1.16808	1.15786	1.10983	1.06630	0.34581 0.76377

*对角线右上方 L_{ij} 是空间维度上的生态位重叠; 对角线左下方 L_{ij} 是时间生态位重叠; 对角线上的数值, 上一个为空间生态位宽度, 下一个为时间生态位宽度。

当考虑时间-空间二维生态位时, 采用了两种方法, 一种是根据各个物种在288个资源等级(24个空间等级×12个时间等级)内的个体分布, 按一维生态位的计算原理在计算机上实现, 另一种是考虑物种在时间维度上的分布与其在空间维度上的分布基本上是独立的, 因此用物种在空间上的生态位参数与时间上的生态位参数的乘积来表示。两种方法计算的二维生态位参数如表3-5。

表3-5 6种叶螨及天敌在时间-空间上的二维生态位宽度和重叠值

物种种类	桔始叶螨	桔全爪螨	钝绥螨	长须螨	食螨瓢甲	六点蓟马
桔始叶螨	0.10520 0.65917	0.61015	1.42450	1.25354	1.07994	1.26411
桔全爪螨	0.66045	0.41423 0.26115	0.36501	0.63790	0.95423	0.36497
钝绥螨	1.37999	0.32294	0.22988 0.20032	1.92290	1.75441	2.02468
长须螨	1.15466	0.59353	2.03824	0.17648 0.33169	1.51147	2.27494
食螨瓢甲	1.17002	0.38851	1.38935	1.46258	0.18410 0.31070	1.43817
六点蓟马	1.33797	0.36915	1.52506	1.67238	1.19657	0.12933 0.26412

*对角线右上方 L_{ij} 是利用时间-空间二维数据在计算机上直接计算的; 对角线左下方 L_{ij} 是时间生态位系数与空间生态位系数的乘积; 对角线上的数值为各物种的生态位宽度。

从表3-5看出, 当物种在两个资源维度上的分布是独立的, 则它们的二维生态位参数可通过单个的一维生态位参数得到较好的近似估计。但事实上, 在生境中常常是各资源既不

全独立，也不完全相关，在这种情况下为了进行多维生态位分析，并使它具有明确的生态学意义，MacArthur (1968) 提出，可以把多维降低到较少的维数（二、三维）上去讨论，只要它们能表示出足够的信息。用主分量分析把多维降到较低维的方法，我们将在第七章中讨论。

四、种间竞争的数学模型及其竞争结果的理论分析

(一) Lotka-Volterra 竞争模型的生态学含义

Lotka (1925、1932) 和 Volterra (1926、1931) 最早把种群增长的逻辑斯蒂方程应用于两个竞争着的种群的动态。

当物种1和物种2单独存在时，这两个种群的增长过程用逻辑斯蒂方程表示为：

$$\frac{dN_1}{dt} = r_1 N_1 \left(\frac{K_1 - N_1}{K_1} \right) \quad (3-18)$$

$$\frac{dN_2}{dt} = r_2 N_2 \left(\frac{K_2 - N_2}{K_2} \right) \quad (3-19)$$

式中 dN_1/dt 和 dN_2/dt 分别为物种1和2的增长率（瞬时增量）； r_1 和 r_2 为内禀增长率； K_1 和 K_2 为环境负载量， N_1 和 N_2 为种群数量。

现在假设这两个物种为共同资源而竞争。对物种1来说， N_1 的饱和水平是 K_1 ，即它的环境承载力（在这里可考虑为资源量）仅能维持 K_1 个个体的存在，但是由于有物种2的个体 N_2 也在利用同一资源，所以初看起来，应该在3-18式的 $K_1 - N_1$ 中再减去 N_2 。然而，两种生物利用环境资源的情况很少是相同的，就是说个体数相等的物种1和物种2，它们所消耗的食物，所占据的空间等等并不相同。为此必须将物种2的个体数折算为物种1的数量，同样，对于3-19式来说，也应把物种1的数量折算为物种2的数量，即假设：

$$N_1 = \alpha N_2, \quad N_2 = \beta N_1$$

这样，这两个物种在相互竞争时的种群增长率为：

$$\frac{dN_1}{dt} = r_1 N_1 \left(\frac{K_1 - N_1 - \alpha N_2}{K_1} \right) \quad (3-20)$$

$$\frac{dN_2}{dt} = r_2 N_2 \left(\frac{K_2 - N_2 - \beta N_1}{K_2} \right) \quad (3-21)$$

3-20、3-21式就是著名的 Lotka-Volterra 竞争方程。式中 α 和 β 称为转换系数，或者称 α 为物种2的竞争系数 (competitive coefficient)， β 为物种1的竞争系数。它表明一个物种对另一个物种影响的程度或竞争力的强弱。如果两个物种并没有不可调和的利害关系，它们占有独立的生态位，那么 α 和 β 都为零，两个物种将按各自的逻辑斯蒂方程参数 (K 和 r) 所规定的增长率而增长；如果两个物种要求同样的生态位，那么 α 和 β 都接近于1；另一方面，如果一个物种，譬如说物种2利用环境非常浪费（食物消耗量大，占据空间大或排泄毒性废物等），那么物种2的一个成员就会占据物种1许多成员的位置，这样物种2的竞争系数 α 将是很大的。

(二) 竞争结局分析

从理论上讲，两个物种的竞争，可能产生的结局有3种：(1) 物种1被排挤掉，物种2生存下来；(2) 物种2被排挤掉，物种1生存下来；(3) 物种1和2共存。

下面用直观的图解法，分析在什么条件下出现什么样的结局。

图3-8A中横座标表示物种1的密度，纵座标表示物种2的密度但折算为与物种1等价的个体数，即 N_2/α 。同理在图3-8B中，以纵座标表示物种2的密度，横座标表示物种1的密度但折算为与物种2等价的个体数，即 N_1/β 。显然图3-8A、B中的斜线就分别表示了物种1和物种2平衡时的条件，即 $\frac{dN_1}{dt} = 0$ 和 $\frac{dN_2}{dt} = 0$ 。例如就物种1来说，最极端的两种情况是：

1. 物种1的全部生态位都被自己的 K_1 个个体所利用，而没有物种2的个体，即 $N_1 = K_1$ ， $N_2 = 0$ ；

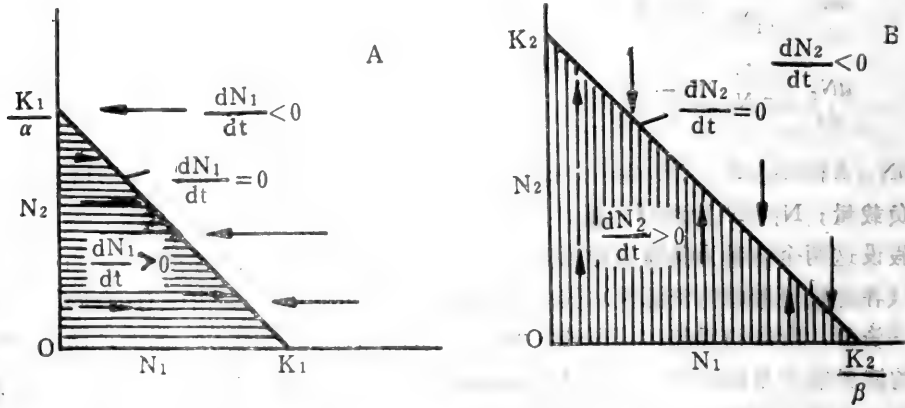


图3-8 物种1(A图)和物种2(B图)的平衡线

2. 物种1的全部生态位都被物种2的 K_1/α 个个体所利用，没有物种2的个体，即 $N_1 = 0$ ， $N_2 = K_1/\alpha$ 。

这两种极端的情况正如图3-8A中斜线的两个端点所表示。连接这两个端点的斜线就代表了所有的平衡条件，因此物种1的种群，如果在斜线内侧（即在 $K_1 O \frac{K_1}{\alpha}$ 三角形内）就会增大，即 $\frac{dN_1}{dt} > 0$ ；如果在斜线外侧就减少，即 $\frac{dN_1}{dt} < 0$ 。对于物种2，应用图3-8B也可以作同样的分析。

但是，这两个彼此竞争着的物种的系统并没有明确的平衡水平。竞争的可能结局将取决于 K_1 、 K_2 、 $\frac{k_1}{\alpha}$ 、 $\frac{k_2}{\beta}$ 4个值的大小。为了表示上述4个参数对竞争结局的影响，可将图3-8中的A图和B图叠合起来（图3-9），这样将出现4种情况：

- 第一种情况： $K_1 > \frac{k_2}{\beta}$ ， $K_2 < \frac{k_1}{\alpha}$ ，见图3-9A。

在以 N_1 为横轴， N_2 为纵轴的相平面上，可以看到两个区域。如果两个初始种群居于 $K_2 -$

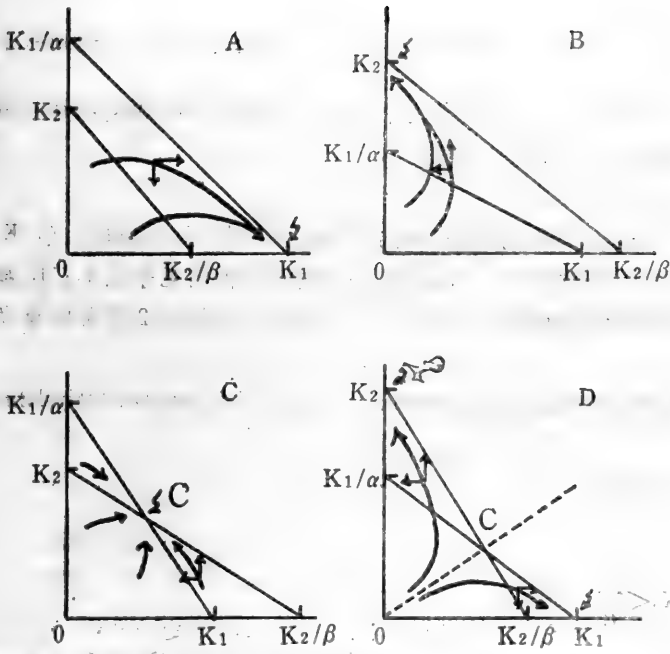


图3-9 两个竞争物种由于参数值不同而可能出现的4种结局
 A—物种1取胜； B—物种2取胜； C—两种共存；
 D—其中一种取胜，取决于初始条件

$0 - \frac{k_2}{\beta}$ 的三角形区域内，由于它们未达到饱和水平，所以两个种群均能增长，种群增长的轨迹(方向)在向上和向右两个分力的作用下，按合力的方向朝右上方运动。

一旦超过 $K_2 - \frac{k_1}{\alpha}$ 斜线，物种1仍可以继续增长(轨迹向右运动)，而物种2只能下降(轨迹向下运动)，于是种群增长的轨迹又在向下和向右两个分力的作用下向右下方运动，直至 K_1 点。这样物种1取胜，且 $N_1 = K_1$ ，物种2绝灭，即 $N_2 = 0$ 。可以看出上述条件下， K_1 为竞争系统的稳定平衡点。

第二种情况： $K_2 > \frac{k_1}{\alpha}$ ， $K_1 < \frac{k_2}{\beta}$ ，见图3-9B。

这和第一种情况正好相反，当两个种群的初始状态居于 $\frac{k_1}{\alpha} - 0 - k_1$ 三角区内，两个种群均能增长，种群增长的轨迹在向上和向右两个分力的作用下，仍然朝右上方运动，但一超出 $\frac{k_1}{\alpha} - K_1$ 斜线，物种2继续上升，物种1只能下降(朝左)，因此种群轨迹向左上方运动，直至 K_2 ，这样物种2取胜，且 $N_2 = K_2$ ，物种1绝灭，即 $N_1 = 0$ 。该系统只有一个稳定平衡点 K_2 。

第三种情况： $K_1 < \frac{k_2}{\beta}$ ， $K_2 < \frac{k_1}{\alpha}$ ，见图3-9C。

在这种情况下， $K_2 - \frac{k_2}{\beta}$ 与 $K_1 - \frac{k_1}{\alpha}$ 两条斜线相交于C点。在 $K_2 - 0 - K_1 - C$ 区域内两个种群均增长；在 $\frac{k_1}{\alpha} - C - K_2$ 三角区域内种群轨迹向右下方运动，直至C点；在 $K_1 - C - \frac{k_2}{\beta}$ 区域内种群轨迹向左上方运动，直至C点。因此，系统仅有一个平衡点C，两个物种可以长期共存。

第四种情况： $K_2 > \frac{k_1}{\alpha}$ ， $K_1 > \frac{k_2}{\beta}$ ，见图3-9D。

在这种情况下，虽然两条斜线也相交于C点，但在 $K_2 - C - \frac{k_1}{\alpha}$ 三角区内，种群轨迹向左上

方运动直至 K_2 ，即物种2取胜，物种1绝灭；如果在 $K_1 - C - \frac{K_2}{\beta}$ 三角区内，种群轨迹向右下方运动，直至 K_1 ，即物种1取胜，物种2绝灭，故系统有两个可能的平衡点： K_1 或 K_2 ，并且取决于系统的初始状态是处于 $0-C$ 连接的右下方或是左下方。

现在来看看上述4种情况的生态学意义。

$1/K_1$ 和 $1/K_2$ 这两个值，可以看作物种1和物种2的种内竞争强度的指标， K_1 越大（ $1/K_1$ 越小）说明资源可以容纳更多的物种1的个体生存，这就反映了物种1的种内竞争较小； K_2 越大（ $1/K_2$ 越小），说明资源可以容纳更多的物种2的个体生存，这就反映了物种2的种内竞争较小。

同理， β/K_2 可视为物种2对物种1的种间竞争强度指标，而 α/K_1 可视为物种1对物种2的种间竞争强度指标。

按照这4个参数来观察竞争的4种结局：

在上面第一种情况下：

$$K_1 > \frac{K_2}{\beta}, \quad K_2 < \frac{K_1}{\alpha}$$

取其倒数： $\frac{1}{K_1} < \frac{\beta}{K_2}$ ， $\frac{1}{K_2} > \frac{\alpha}{K_1}$ ，这表示物种1的种内竞争小于它对物种2的种间竞争强度，

而物种2的种内竞争却大于它对物种1的种间竞争，因此结局是物种1取胜。

第二种情况正好相反：

$$\frac{1}{K_1} > \frac{\beta}{K_2}, \quad \frac{1}{K_2} < \frac{\alpha}{K_1}$$

结局是物种2取胜。

第三种情况：

$$\frac{1}{K_1} > \frac{\beta}{K_2}, \quad \frac{1}{K_2} > \frac{\alpha}{K_1}$$

即两个物种都是种内竞争强度大于种间竞争强度，因而出现稳定的共存局面。

第四种情况：

$$\frac{1}{K_1} < \frac{\beta}{K_2}, \quad \frac{1}{K_2} < \frac{\alpha}{K_1}$$

即两个物种都是种内竞争强度小于种间竞争强度，因而谁胜的问题取决于两个种群的初始状态对谁更有利。

(三) Lotka-Volterra竞争方程中参数的计算方法

对于Lotka-Volterra竞争方程3-20、3-21式可采用以下两个方法求出参数 r_1 、 r_2 、 K_1 、 K_2 和 α 、 β ：

1. 按正规方程解法：

以3-20式为例，令 dt 为时间增量 Δt ，并且使 $\Delta t=1$ ，令 dN_1 为物种1经历 Δt 后的增量 ΔN_1 ，且 $\Delta N_1=y_1$

则3-20式成为

$$y_1 = r_1 N_1 - \frac{r_1}{K_1} N_1^2 - \frac{\alpha r_1}{K_1} N_1 N_2 \quad (3-22)$$

设常数项

$$r_1 = a, \quad \frac{r_1}{K_1} = -b, \quad \frac{\alpha r_1}{K_1} = -c$$

$$\text{且 } N_1 = x_1, \quad N_1^2 = x_2, \quad N_1 N_2 = x_3$$

将其代入3-22式，即可得正规方程

$$y_1 = ax_1 + bx_2 + cx_3 \quad (3-23)$$

3-23式由下方程组即可解出a、b、c。

$$\begin{cases} a \sum x_1^2 + b \sum x_1 x_2 + c \sum x_1 x_3 = \sum x_1 y_1 \\ a \sum x_1 x_2 + b \sum x_2^2 + c \sum x_2 x_3 = \sum x_2 y_1 \\ a \sum x_1 x_3 + b \sum x_2 x_3 + c \sum x_3^2 = \sum x_3 y_1 \end{cases}$$

这样即可求出 r_1 、 K_1 和 α 。

同理，对于3-21式，也可求出 r_2 、 K_2 和 β 。

2. 单独饲养两个物种，当其呈S形增长时，通过拟合逻辑斯蒂方程，求出参数 r_1 、 K_1 和 r_2 、 K_2 ，再根据下两式估计 α 和 β 值：

$$\alpha = \frac{K_1 - \frac{dN_1}{dt} \times K_1 - N_1}{\frac{r_1 N_1}{N_2}} \quad (3-24)$$

$$\beta = \frac{K_2 - \frac{dN_2}{dt} \times K_2 - N_2}{\frac{r_2 N_2}{N_1}} \quad (3-25)$$

α 和 β 可以取三次或三次以上试验的平均值。

Gause (1932) 曾对酿酒酵母 (*Saccharomyces cerevisiae*) 和裂殖酵母 (*Schizosaccharomyces kephir*) 在以啤酒酵母的提取液、水和糖为培养基里进行单独培养和混合培养。从单独培养中，按逻辑斯蒂方程估计了两个种的K值和r值：

$$\text{酿酒酵母 } K_1 = 13.0, \quad r_1 = 0.22$$

$$\text{裂殖酵母 } K_2 = 5.8, \quad r_2 = 0.06$$

然后按两个种混合饲养的结果，用3-24和3-25式求得：

$$\alpha = 3.15, \quad \beta = 0.44$$

这样，可得到 $K_1/\alpha = 4.13$, $K_2/\beta = 13.2$

由上看出， $K_2 > \frac{K_1}{\alpha}$, $K_1 < \frac{K_2}{\beta}$ ，属于前述竞争结局的第二种情况，所以裂殖酵母取胜，不

过由于酿酒酵母的种内竞争强度 ($1/K_1$) 比种间竞争的强度 (β/K_2) 大得不多，而裂殖酵母的种间竞争强度 (α/K_1) 比它的种内竞争强度 ($1/K_2$) 也大得不多，所以裂殖酵母的取胜结局也不是很容易的。从 Gause 实验的实际结果看，大约在培养60小时以后，两个物种都有灭亡的趋势。

第三节 捕食者与猎物的相互关系

一、捕食作用的类型及意义

竞争关系是指发生在同一营养级别内，两个物种为争取共同资源而发生的关系；捕食者与猎物关系则是指处于相继营养级别的两个物种，吃与被吃发生的直接关系。

在生态学文献中应用捕食者 (predator) 和猎物 (prey 也有译为被食者的) 的概念，有广义和狭义两种情况。广义的捕食一般包括 4 种类型：(1) 肉食动物吃食草动物或其他的肉食动物，所谓狭义的捕食者-猎物关系就是指这种典型的捕食作用。(2) 昆虫中的寄生者 (parasitoids)，例如寄生蜂，在寄主 (host，或译为宿主) 昆虫的体内或体外产卵，其幼虫在生长、发育过程中取食寄主。这里所指的“寄生”与真正的、典型的寄生不同。典型的寄生 (parasite)，例如寄生性原虫、细菌、真菌、病毒、线虫等，它们一般只使其寄主罹病，不一定使寄主立即死亡，至少这些寄生物在造成寄主死亡以前要繁殖若干世代；而寄生昆虫的寄生现象，则是以寄主的死亡作为自己繁殖一次的代价，就是说，由于它们的成功寄生，寄主必然死亡。从这个意义上讲，寄生昆虫的寄生现象更类似于捕食性昆虫的捕食现象。事实上寄生与捕食这两个现象，有时也难以严格区分，所以在日语中也把寄生昆虫称为捕食性寄生者。(3) 食草动物取食绿色植物的根、茎、枝、叶、果实、种子，通常植物并未被杀死，而仅仅是部分地受到损伤。(4) 同类相食 (cannibalism) 是捕食现象中的一种特殊情况，指捕食者与猎物属同一物种。

本节关于捕食者与猎物的关系，集中讨论 (1)、(2) 两种类型。有关这两类捕食作用的研究，无论是理论上或是实践上，国外已较为深入，近年来国内有关学者介绍了不少有关捕食作用的理论，并已着手进行这方面的工作。考虑到种间关系是联系种群和群落的桥梁，因此把这部分内容纳入群落生态学范畴，进行简略讨论。

捕食作用的意义可以归纳为 4 个主要方面：

1. 在生物群落中，就营养关系来讲，在绿色植物之后，其他的全部成员不是捕食者就是寄生者，通过对捕食作用的研究，能够了解能量和物质是如何在食物链中流动的，这就是说，每一营养级别之间的联系都只有通过捕食作用而实现的。
2. 捕食者和寄生者是它所取食的那个动物种群的重要调节者。虽然捕食者的密度能否决定被食者的密度这一问题还存在争论，但是从实践上看，害虫生物防治却正是依据这一观点进行的。
3. 捕食者在维持被食者种群的适合度中起着作用。所谓适合度是指被食者维持一个健康的、有生气的种群的能力。一般说来，捕食者吃掉的有机体多是不适者，而那些最能自我保护或逃避捕食的有机体就得以生存。就猎物种群讲，被捕食的常常偏向于老者、衰弱者以及有病、畸形的个体，和那些双亲都是不适的、对其子代的生存不能适当安排的个体。
4. 捕食者在猎物的进化过程中起着选择性因素的作用。因为任何严重的死亡因素都可能持久地改变着种群，影响着群落中物种的更替。无疑，捕食作用也是如此，也许捕食压力

在整个动物界中是最易见到的进化动力之一。

以上几方面也说明了捕食者与猎物的相互关系是在生物群落长期进化过程中形成的复杂关系，往往捕食者依赖猎物的单方面关系发展成双方的依赖性关系，甚至形成彼此难以分离的相对稳定的系统，作为天敌的捕食者变成了猎物不可缺少的生存条件。这种观点，就是所谓捕食者和猎物的协同进化。

二、Lotka-Volterra(1925)经典的捕食者-猎物微分方程

捕食者-猎物关系的数学模型，传统的有微分方程和差分方程两种形式。微分方程应用于世代完全重叠，假设出生和死亡都是连续的情况；而差分方程则应用于处理世代分隔清楚，假设种群变化在时间上是离散的情况。虽然对多数的捕食者-猎物关系来讲，应用差分方程是恰当的，但是为了阐明捕食者和猎物相互变动系统的几个有趣的特点，仍然需要从微分方程谈起。

(一) 模型的生态学解释和假设

Lotka-Volterra捕食者-猎物微分方程，是假定种群在单独存在的情况下，猎物成指数增长，而捕食者按指数减少的世代相连续的数学模型。

对于猎物，假设没有捕食者时，种群在无限的空间里成几何级数增长，即：

$$\frac{dH}{dt} = a_1 H \quad (3-26)$$

式中 a_1 为猎物种群单独存在时的内禀增长能力， H 为猎物种群密度， t 为时间。

如果有捕食者存在，每增加一个捕食者都使猎物种群受到一个压力，使它的增长率下降一个常量 b_1 ，当捕食者种群为 P 时，猎物种群的实际增长率就成为 $a_1 - b_1 P$ ，将其代入3-26式，得：

$$\frac{dH}{dt} = H(a_1 - b_1 P) \quad (3-27)$$

同理，如果没有猎物存在，捕食者将因饥饿而死亡，因此捕食者种群的增长率为负，即

$$\frac{dP}{dt} = -a_2 P \quad (3-28)$$

式中 $-a_2$ 为捕食者种群单独存在时的增长率， P 为捕食者种群密度。

当有猎物存在时，每增加一个猎物，就使捕食者增加一个增长的机会，即增加一个常量 b_2 ，如果有 H 个猎物，则捕食者的实际增长率将成为 $-a_2 + b_2 H$ ，将其代入3-28式，得：

$$\frac{dP}{dt} = P(-a_2 + b_2 H) \quad (3-29)$$

3-27、3-29式构成的微分方程组

$$\begin{cases} \frac{dH}{dt} = H(a_1 - b_1 P) \\ \frac{dP}{dt} = P(-a_2 + b_2 H) \end{cases} \quad (3-30)$$

就是著名的Lotka-Volterra捕食者-猎物关系方程。方程中的 b_1 称为捕食压力常数，它意味着捕食者捕杀猎物的能力。可以设想，如果 $b_1=0$ ，那么 $-b_1H$ 项等于零，那就表示猎物完全地逃脱了捕食者的捕食；如果 b_1 这个值越大，就表示捕食者对猎物的压力也越大。方程中 b_2 称为捕食效率常数，它意味着捕食者利用猎物而转变为更多捕食者的能力，这个值越大，捕食的效率越高，则对于捕食者种群增长的效应也就越大。

Lotka-Volterra方程具有如下几个假设：

1. 猎物只受到捕食者的限制，在没有捕食者的情况下，猎物种群将会无限制地呈指数增长。就是说，该模型所表述的对猎物种群的限制因素仅仅是捕食作用，而未包括猎物种内的竞争。
2. 单位时间内被捕杀的猎物数量同捕食者与猎物个体随机相遇的次数成正比，这是捕食者对猎物密度的非真实的功能反应，因为它意味着捕食者有足够的食量来捕杀它所遇见的猎物，或寄生物有足够的卵量来寄生它所遇见的寄主。
3. 捕食者仅仅争夺猎物，不存在其他的资源限制和捕食者种内的竞争。
4. 种群所有的反应都是瞬时的，模型不允许时滞，即不考虑捕食者用于处理、摄取猎物的时间。
5. 最后，像其他简单的生态学模型一样，它忽略了种群的年龄结构和其他关系。

虽然这个模型有如此苛刻的假设，以致于模型的行为与自然条件下出现的捕食者-猎物系统大相径庭，但是它仍然不失为捕食者-猎物关系的一个基本模式，因为不少描述捕食作用的微分方程都是在它的基础上建立起来的。

(二) 模型的行为

Lotka-Volterra方程3-30式有两个平衡解，即：

$$\begin{aligned} \frac{dH}{dt} &= H(a_1 - b_1P) = 0 \\ \text{当} \quad \frac{dP}{dt} &= P(-a_2 + b_2H) = 0 \quad \text{时,} \end{aligned}$$

$$\begin{cases} H=0 \\ P=0 \end{cases}, \quad \begin{cases} H = \frac{a_2}{b_2} \\ P = \frac{a_1}{b_1} \end{cases}$$

显然，一组解 $H=0, P=0$ 对我们来说没有意义，而另一组解则表明两个种群维持平衡，各自都不再增长。

另外，方程3-30式还有一族非平衡解，在求解这对方程时注意：

$$\begin{aligned} \frac{dH}{dt} &= H(a_1 - b_1P) \\ \frac{dP}{dt} &= P(-a_2 + b_2H) \end{aligned}$$

或

$$a_2 \frac{dH}{H} - b_2 dH + a_1 \frac{dP}{P} - b_1 dP = 0$$

$$\text{积分得} \quad a_2 \ln H - b_2 H + a_1 \ln P - b_1 P = \text{常数} \quad (3-31)$$

因此方程3-30式的轨线是由方程3-31定义的曲线族。下面我们将证明这些曲线是封闭的，

靠近平衡点的曲线呈椭圆形，其中每条曲线相应于不同的常数值，而起始点的选择（即H和P的初始值）决定常数，并且任一种群都将沿着它出发的那条循环路线，按反时针方向永远继续下去，无阻尼地朝着在曲线中心的平衡点： $H=a_2/b_2$ ， $P=a_1/b_1$ 。

图3-10是方程3-31式定义的曲线族中三条曲线。每条曲线上的任一点都是相应于某一时刻捕食者P和猎物H的数量。现在，我们可以把图3-10的坐标原点移到平衡点 $(a_2/b_2, a_1/b_1)$ ，并在新标架中分别令h和p为猎物、捕食者的数量，则

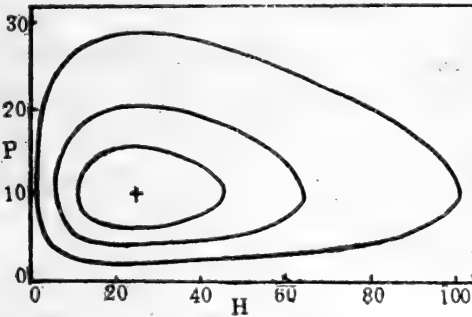


图3-10 方程3-11曲线族中的三条曲线

其参数为 $a_1=1.00$ ， $b_1=0.10$

$a_2=0.5$ ， $b_2=0.02$

平衡点 $H=25$ ， $P=10$

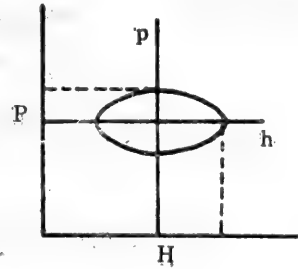


图3-11 将图3-10的坐标原点移到平衡点

$$h = H - \frac{a_2}{b_2}, \quad p = P - \frac{a_1}{b_1}$$

于是3-30式变成：

$$\frac{dh}{dt} = \frac{-b_1 a_2}{b_2} p - b_1 p h \quad (3-32a)$$

$$\frac{dp}{dt} = \frac{a_1 b_2}{b_1} h + b_2 p h \quad (3-32b)$$

当循环的振幅非常小时，在平衡点附近（即图3-11新坐标原点附近）乘积ph变得可忽略的小，因此可以略去3-32a、b式中包含ph的项，并求解这对方程得：

$$\frac{dh}{dp} = -\frac{p}{h} \cdot \frac{b_1^2 a_2}{b_2^2 a_1}$$

或 $b_2^2 a_1 h dh + b_1^2 a_2 p dp = 0$

积分： $b_2^2 a_1 h^2 + b_1^2 a_2 p^2 = c$ (3-33)

3-33式中c为常数，

令 $c = b_2^2 a_1 \cdot b_1^2 a_2$ 并代入3-33式

则 $\frac{h^2}{b_1^2 a_2} + \frac{p^2}{b_2^2 a_1} = 1$ (3-34)

3-34式是以 $\sqrt{b_1^2 a_2}$ 为长半轴， $\sqrt{b_2^2 a_1}$ 为短半轴的椭圆方程。这样，就证明了曲线族中靠近平衡点的曲线是呈椭圆形的封闭曲线（关于曲线的封闭性，下面还将进一步证明）。

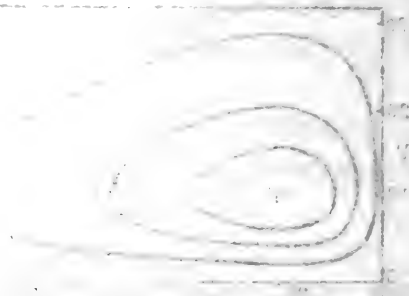
现在我们希望求出作为时间的函数的p和h

将3-32a式改写，并略去ph项：

$$\frac{dt}{dh} = \frac{-b_2}{b_1 a_2} \cdot \frac{1}{p}$$

将3-33式中的 $p = \sqrt{c - b_2^2 a_1 h^2}$ 代入上式:

$$\begin{aligned} \frac{dt}{dh} &= \frac{-b_2}{b_1 a_2} \cdot \sqrt{\frac{b_1^2 a_2}{c - b_2^2 a_1 h^2}} \\ &= \frac{-b_2}{b_1 a_2} \cdot \frac{b_1 \sqrt{a_2}}{b_2 \sqrt{a_1}} \cdot \sqrt{\frac{1}{c/b_2^2 a_1 - h^2}} \\ &= -\frac{1}{\sqrt{a_1 a_2}} \cdot \sqrt{\frac{1}{c/b_2^2 a_1 - h^2}} \\ \sqrt{a_1 a_2} dt &= \frac{-dh}{\sqrt{c/b_2^2 a_1 - h^2}} \end{aligned}$$



积分:

$$\begin{aligned} \int \sqrt{a_1 a_2} dt &= \int \frac{-\frac{\sqrt{c}}{b_2 \sqrt{a_1}} d\left(\sqrt{\frac{h}{c/b_2^2 a_1}}\right)}{\sqrt{1 - \left(\frac{h}{\sqrt{c/b_2^2 a_1}}\right)^2}} \times \frac{\sqrt{c_1}}{b_2 \sqrt{a_1}} \\ \sqrt{a_1 a_2} t + \beta &= \cos^{-1}\left(\frac{h}{\sqrt{c/b_2^2 a_1}}\right) \end{aligned}$$

(c) 两端取cos的函数

$$\cos(\sqrt{a_1 a_2} t + \beta) = \frac{h}{\sqrt{c/b_2^2 a_1}}$$

$$h = \frac{\sqrt{c}}{b_2 \sqrt{a_1}} \cdot \cos(\sqrt{a_1 a_2} t + \beta)$$

积分常数 β 在 $[0, 2\pi]$ 的范围内取值。

现今 $\sqrt{c} = \sqrt{a_1} \cdot a_2 \cdot \alpha$,

则

$$h = \frac{a_2}{b_2} \cdot \alpha \cos(\sqrt{a_1 a_2} t + \beta)$$

最后, 回到原标架:

$$H = \frac{a_2}{b_2} + \frac{a_2}{b_2} \alpha \cos(\sqrt{a_1 a_2} t + \beta) \quad (3-35a)$$

同样, 我们可由3-32b式得到:

$$P = \frac{a_1}{b_1} + \frac{a_1}{b_1} \cdot \sqrt{\frac{a_2}{a_1}} \cdot \alpha \sin(\sqrt{a_1 a_2} t + \beta) \quad (3-35b)$$

从3-35a、b式这对方程可得出如下4个有趣的性质, 它们对于小的循环(在平衡点附近)

是正确的。

1. 捕食者、猎物两个种群的大小，是按周期 $T=2\pi/\sqrt{a_1 a_2}$ 的正弦曲线而变化的，两个种群变化的周期相同，且仅依赖于参数 a_1 和 a_2 。

2. 两个种群的周相总是相离 $1/4$ 个循环。因此，猎物种群在捕食者种群得到最快增长的时候，从它的最大值开始下降， $1/4$ 循环后，当猎物种群下降得最快时，捕食者种群达到它的最大值并开始下降。积分常数 β 的大小仅仅依赖于 $t=0$ 的时刻如何选择，如令 $t=0$ 时 H 最大，则 $\beta=0$ 。

3. 猎物种群的振幅是 $a a_2 / b_2 = (1/b_2)(\sqrt{c/a_1})$ ，捕食者种群的振幅是 $(a a_1 / b_1)(\sqrt{a_2/a_1}) = (1/b_1)(\sqrt{c/a_2})$ 。它们依赖于3-33式中引入的积分常数 c 和参数 a_1 、 b_2 和 a_2 、 b_1 ；就是说，振幅不同于周期，它依赖于种群的初始大小。

4. 在整个周期 T 中，猎物种群的平均大小是：

$$\frac{1}{T} \int_{t_0}^{t_0+T} H dt = \frac{1}{T} \left\{ \frac{a_2 t}{b_2} \right\}_{t_0}^{t_0+T} = \frac{a_2}{b_2}$$

相应的捕食者种群的平均大小是

$$(70-8) \quad \frac{1}{T} \int_{t_0}^{t_0+T} p dp = \frac{a_1}{b_1}$$

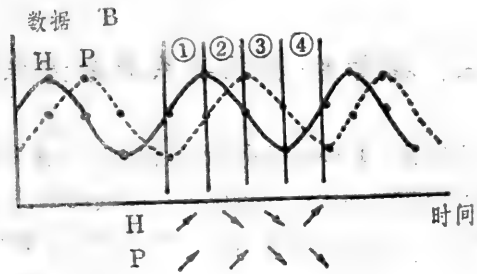
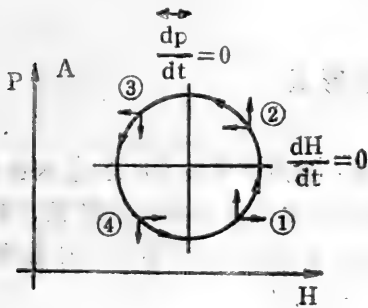


图3-12 根据Lotka-Volterra方程

$$dH/dt = H(a_1 - b_1 P); \quad dP/dt = P(-a_2 + b_2 H); \quad A - \text{中心解}; \quad B - \text{种群曲线}$$

显然两个种群的平均大小，正好等于它们的平衡点，这说明两个种群是以曲线中心的平衡点作无阻尼振荡的。

由图3-12看出，根据Lotka-Volterra方程，无论捕食者或猎物都作周期性振荡，即随着时间的进展，猎物的种群数量逐渐增加，捕食者也追随它而增加，但在时间上落后一步，由于捕食者密度增加，必将降低猎物密度，而由于猎物密度降低，捕食者也将减少，这样又造成了寄主增加的条件。如此往复，循环不息，所以Volterra将捕食者-猎物系统的这种变动规律称为周期循环法则 (law of the periodic cycle)。

(三) Lotka-Volterra方程中参数值的计算

根据3-27式

$$\frac{dH}{dt} = a_1 H - b_1 P H$$

令 $\Delta t = dt = 1$ (即假设时间间隔为1)

$\Delta H = dH = y$ (ΔH 表示在 Δt 时间内 H 的增量)

并令 $H = x_1, PH = x_2, -b_1 = b_1'$

则 $y = a_1 x_1 + b_1' x_2$

系数 a_1, b_1' 可用下面的正规方程求出

$$\begin{cases} a_1 \sum x_1^2 + b_1' \sum x_1 x_2 = \sum x_1 y \\ a_1 \sum x_1 x_2 + b_1' \sum x_2^2 = \sum x_2 y \end{cases} \quad (3-36)$$

同理, 根据3-29式

$$\frac{dP}{dt} = b_2 PH - a_2 P$$

令 $\Delta t = dt = 1, \Delta P = dP = y,$

并 $PH = x_1, P = x_2, -a_2 = a_2'$

则 $y = b_2 x_1 + a_2' x_2$

系数 b_2 和 a_2' 用下列方程求出

$$\begin{cases} b_2 \sum x_1^2 + a_2' \sum x_1 x_2 = \sum x_1 y \\ b_2 \sum x_1 x_2 + a_2' \sum x_2^2 = \sum x_2 y \end{cases} \quad (3-37)$$

三、捕食者-猎物关系微分方程的其他形式

如上所述, Lotka-Volterra方程由于几条苛刻的假设, 显然有许多不足之处。因此不少学者在原方程的基础上, 通过改进一项或两项使之更符合生物学意义, 再进行定性、定量分析。例如, 考虑在无捕食者时, 猎物的种群服从于逻辑斯蒂方程, 其他不变, 则方程形式为:

$$\frac{dH}{dt} = H(a_1 - b_1 P - cH) \quad (3-38)$$

$$\frac{dP}{dt} = P(-a_2 + b_2 H)$$

式中 a_1, b_1 同3-30式, c 为猎物种内的干扰系数, 将3-38和3-30式比较, 则3-38式导出了猎物种内个体之间干扰的 H^2 项。这个方程的行为如图3-13所示。

如果在3-38式的基础上, 还假定捕食者能依靠另外的食物生存下去, 这就可用下式表示:

$$\frac{dH}{dt} = (a_1 - b_1 P - c_1 H) H$$

$$\frac{dP}{dt} = (-a_2 + b_2 H + c_2 P) P \quad (3-39)$$

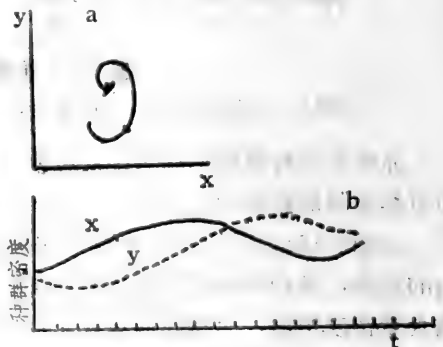


图3-13 在典型的Lotka-Volterra方程中加入猎物密度制约作用后种群的稳定点(a图)和相应的种群动态(b图), 方程为3-38式

此外, Leslie和Gower (1960) 还描述了另外一种情况, 并提出如下方程:

$$\begin{aligned} \frac{dH}{dt} &= (a_1 - c_1 P)H \\ \frac{dP}{dt} &= (a_2 - c_2 P/H)P \end{aligned} \quad (3-40)$$

在3-40式第二个方程中的 P/H 项, 是由于该比值要影响捕食者种群的增长, 当捕食者多而猎物不足时, P/H 就大, 捕食者种群增长就减慢; 相反, 为捕食者提供的猎物充分, P/H 就小, 对捕食者的增长就只有很小的限制。

3-40方程所表明的两个种群的轨迹与Lotka-Volterra方程不同。在Lotka-Volterra方程的情况下, H 对 P 的图形给出了一条近似椭圆形的无限重复的封闭曲线, 而 H 和 P 对于时间的变化, 永远以常数作振幅振动。而在Leslie-Gower方程情况下, H 对 P 的曲线成一条终止于平衡点的螺旋线, H 和 P 对时间的变化, 则为阻尼振荡, 振幅不断减小, 最终达到平衡点 $H=a_1 c_2 / a_2 c_1$, $P=a_1 / c_1$, 此时 $dH/dt=dP/dt=0$ (图3-14)。

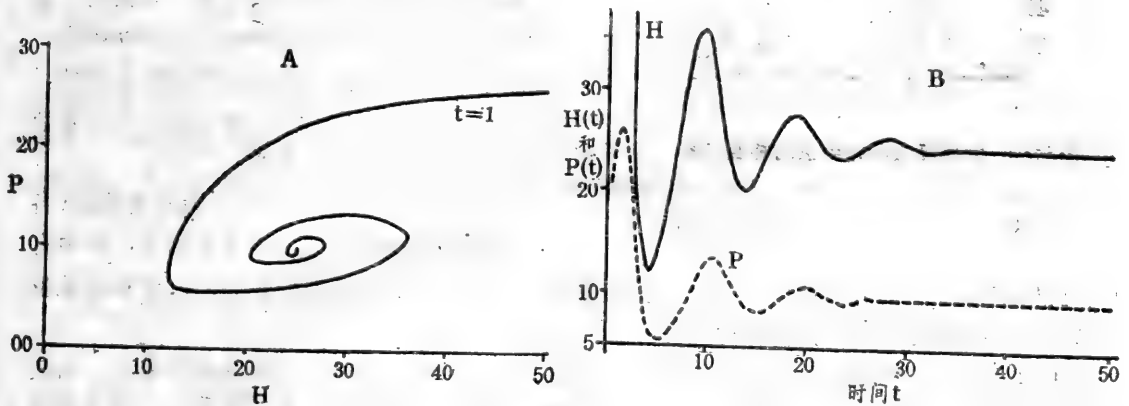


图3-14 Leslie-Gower方程的一个例子

$a_1=0.1, c_1=0.01, a_2=1, c_2=2.5, H_0=80, P_0=20$;

平衡点, $H=25, P=10$

A— P 对 H 的曲线;

B— P 和 H 对时间的曲线

四、对Lotka-Volterra方程的实验论证

Gause (1934) 首先用试验来测定Lotka-Volterra模型的捕食者-猎物关系。

他以草履虫 (*Paramecium caudatum*) 作为猎物, 以栉毛虫 (*Didinium nasutum*) 作为捕食者在燕麦培养液中进行培养。开始是均匀的液体介质作培养环境, 其结果总是草履虫种群先增长, 随后栉毛虫种群上升, 并将草履虫捕食殆尽, 随之栉毛虫也因饥饿而死亡 (图3-15A), 试验结果没有出现Lotka-Volterra模型所预测的那种周期性振荡。

接着, Gause 考虑了一个较为复杂的系统, 他在培养管的底部放进一些沉渣, 使草履虫能隐蔽起来, 栉毛虫只能捕食液相中的草履虫, 这相当于在简单的系统中加进了草履虫的“避

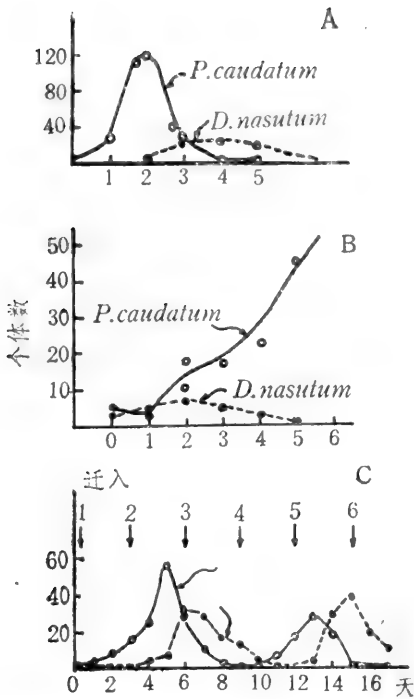


图3-15 大草履虫和栉毛虫的相互关系

A—均匀介质；B—有沉积物作草履虫的“避难所”；C—每三天迁入一个草履虫和栉毛虫

两个柑桔取食区。在引入猎物之后11天引入捕食者。这样寻找猎物十分容易，以致猎物数量下降，捕食者饿死，而后猎物种群上升。

Huffaker进一步增加了环境的复杂性，即减小食物单位的大小，稀释食物的密度。结果甚至在取食单位为1/10个柑桔大小，20个柑桔分布区总共有两个柑桔取食面积时，两个种群也不能共存。

最后，Huffaker使环境更加复杂。他总共用了120个柑桔，在120个柑桔分布区内，以1/20柑桔面积为单位，组成6个柑桔取食面积，并在柑桔周围设置石蜡或纸盖的阻断，以减少有效摄食面积和增加扩散的困难，另外还加进一些小柱子，可使猎物通过吐丝扩散，又用电扇来造成小的气流。他在每120个柑桔的分布区内放一个六点始叶螨，5天后均匀地引入27个雌性捕食者。在这些条件下，捕食者与猎物才形成了3次振荡（图3-16），最终因猎物稀少而使捕食者绝灭。

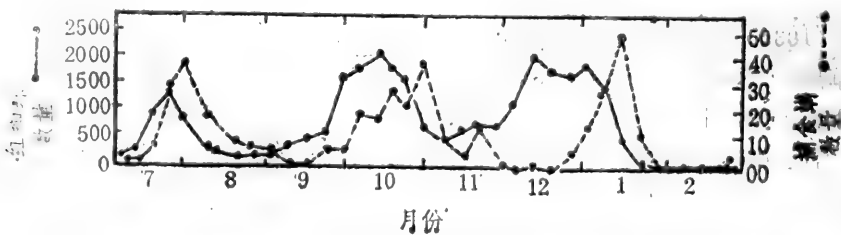


图3-16 在复杂环境下，西方盲走螨-六点始叶螨种群出现了3次振荡

难所”。试验结果是栉毛虫消灭了液相中的草履虫，然后由于饥饿而死亡，但隐藏在沉渣中的草履虫增殖，最后猎物很多，而没有捕食者。这样 Gause 又未能证明周期性振荡（图3-15B）。

最后，Gause在实验系统中每三天加入一个草履虫和栉毛虫，这相当于人为地造成“迁入”，结果出现了两个种群的周期性振荡，但维持的时间不长（图3-15C）。即使如此，这种振荡看来也不是捕食者-猎物自身相互作用的结果，而是由于外来的干扰。就是说，Gause的试验并没有证明 Lotka-Volterra的结论。

Huffaker (1958) 认为 Gause 的系统还是过于简单。他用危害柑桔的六点始叶螨 (*Eotetranychus sexmaculatus*) 为猎物，以西方盲走螨 (*Typhlodromus occidentalis*) 为捕食者进行试验。猎物螨的食物为柑桔。通过在方盘上安放柑桔和橡皮球，可以调节食物的绝对数量和分散度。

最简单的情况是设置4个大的食物区(各区占1/2个柑桔大小)，相互紧相连，其中有

Huffaker认为, 由于试验“采用了较大而且较复杂的环境, 以致使捕食者不可能在任何场所均立即与猎物相遇, ……从而有可能在捕食者与猎物的密度上产生3个波浪或波动。显然这些波浪代表了在捕食者与猎物间的某种直接的相互制约关系。”但是即使在这个复杂条件的实验中, 两个物种也未能长期共存, 这说明还有其他的因素影响捕食者-猎物关系。

Price (1975) 认为, 下面4个主要因子将影响捕食者-猎物相互作用的稳定性:

1. 环境的异质性;
2. 捕食者与猎物的空间关系;
3. 捕食者与猎物的相对扩散率;
4. 猎物的食物的质量变化 (如Huffaker试验中, 随着六点始叶螨的增长, 它的食物, 即柑桔的质量下降, 也起着一定制约作用)。

此外, Pimentel等在研究家蝇 (*Musca domestica*) 及其寄生蜂——丽蝇蛹金小蜂 (*Nasonia vitripennis*) 系统时, 发现在20代中, 宿主对寄生蜂具有加大的抗性, 而寄生蜂对宿主的致死力降低。这说明, 甚至在短暂的试验中, 种群也可能出现进化的变化。

总之, 即使在实验条件下, 捕食者-猎物间的相互作用也远非 Lotka-Volterra模型所描述的那么简单。在自然界中, 两者之间的关系就更复杂了。当然, 无论在实验室或是自然界, 都可以找到周期性振荡的现象, 但一方面这很难以仅仅归因于捕食者-猎物的相互作用, 另一方面, 正如Pielou指出的那样, 发现真实种群的行为非常类似于并没有考虑复杂因素的简单模型, 可能是在有些情况下, 忽略的因素互相抵销, 或者的确无关紧要, 同时模型与打算表示的真实生命过程之间的貌似, 可能不像看起来那样接近。

五、捕食者对猎物密度的功能反应、数值反应和联合作用

功能反应 (functional response) 和数值反应 (numerical response) 是捕食者-猎物相互关系研究中的一项基本内容, 也是害虫生物防治中最重要的基础工作之一, 它对于寄生物-宿主系统也是同样适用的。

(一) 功能反应

功能反应是指每个捕食者的捕食率随猎物密度而变化的反应。由此, 可以估价在猎物密度变化时, 捕食者作用的强度及其对猎物的控制效果。

Holling (1959) 将捕食者的功能反应分成3种类型 (图3-17)。

I型反应, 又称线性型 (linear type)。功能反应曲线先成直线上升 (即捕食量与猎物数量成正比), 最后到达上部平坦的部分, 表示捕食者已经充分饱享 (图3-17A)。滤食性的捕食者可能属于这种类型, 它们的食物随机地分布于水体中, 水中猎物密度增加, 每个滤食性捕食者捕获的食物也按比例而增加。

II型反应, 又称无脊椎动物型 (invertebrate type) 或负加速型。曲线凸起, 直至饱和水平 (图3-17B)。在猎物密度增加的初期, 被捕食的数量上升很快, 但随着猎物密度的进一步增加, 捕食者的饥饿程度降低了, 用于非搜索的时间 (例如处理、消化猎物) 增大了, 所以捕食的速率变慢, 直到充分饱食不再上升。无脊椎动物, 特别是大多数昆虫属于这种类型。

III型反应, 又称脊椎动物型 (vertebrate type) 或S-型。随着猎物密度上升, 被捕食的

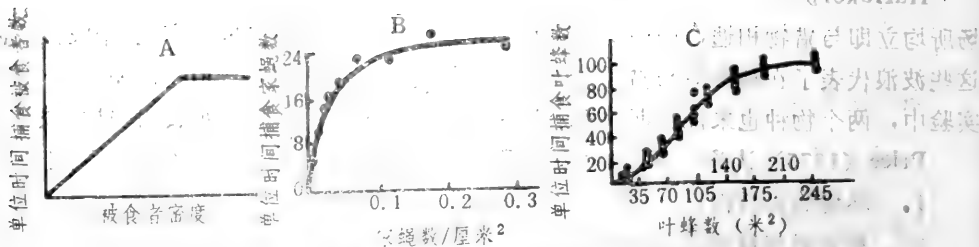


图3-17 捕食者功能反应的3种基本类型

A—I型; B—II型; C—III型

数量逐渐增加，然后呈“S”型曲线，最后达到充分饱享不再上升（图3-17C）。这种形式的功能反应是较高等的脊椎动物捕食的特点。因为在猎物密度很低时，捕食者与猎物接触太少，它们还不能建立条件反射以很快地发现和识别猎物，就是说，捕食者还存在着一个“学习”过程，随着猎物密度上升，频繁的接触使捕食者通过学习而反应加快。

现在来考虑Holling的II型和III型功能反应对种群调节的效应，以找出哪一类的捕食作用似乎可能产生最大的猎物种群稳定性。

从种群调节的观点出发，为了稳定猎物种群就必须要有与其密度相关的死亡率。其死亡率曲线相当于使种群繁殖成功的繁殖潜力曲线（NEC），这条曲线的性质可以考虑为当猎物密度很低时，由于交配者相距很远而交配率不高，因而增殖率很低，相应地，为了维持种群稳定的死亡率也低；在猎物中等密度下，由于交配率提高，环境资源也较丰富，所以有最高的繁殖率，相应地，为了维持种群稳定的死亡率也最高；随后，随着资源缺乏程度的增加，繁殖率逐步下降，因而维持种群稳定的死亡率也逐渐下降。这样，该曲线的形状可考虑为图3-18中的NEC。可以想像，如果捕食作用的功能反应曲线用被捕食的百分率表示，一旦与NEC完全一致，则该种捕食作用就起着种群调节的作用，亦即能完全稳定猎物种群。但事实上，Holling的II型和III型功能反应所表现的捕食百分率曲线与NEC不同，而是呈现如图3-18中ACT曲线的形式。为什么II、III型功能反应曲线用捕食百分比表示时呈现那样的形式，可从图3-19和3-20明显看出。

现在将NEC和ACT两条曲线叠值起来，分析II、III型功能反应的种群调节效应。

就II型功能反应来说（图3-18A），当猎物种群低于EX时，捕食率常远大于与维持种群稳定的死亡率，因此种群趋于绝灭；当猎物密度高于EX时，捕食率又常小于维持种群稳定的死亡率，即是说种群得以逃逸捕食作用的控制，而可能形成猎物种群的大发生。由于EX和ES几乎重叠，所以只能形成某种不稳定的平衡，或称逃逸性平衡（escape equilibrium, ES），在这里似乎不存在能使种群稳定下来的反馈机制。然而，如果捕食者有多种猎物存在，而且其他的猎物成群分布，这样，由于猎物种群的相对数量发生变化，捕食者可能转向另外一种猎物，从而可能带来某种短的时滞效应使捕食者-猎物间的相互作用出现潜在的稳定效应。

就III型功能反应来说（图3-18B），情况和II型就有所不同。当猎物种群低于EX时，也由于高的捕食率大于使该种群稳定所需要的死亡率而使猎物种群绝灭；当猎物种群高于ES时，则由于实际捕食率太低，不足以使种群稳定，所以猎物得以逃逸捕食作用的影响而爆发成大发生。然而，在猎物种群高于EX时，由于捕食压力低于所需的死亡率，猎物种群仍将上升，但它只能上升到EQ处，此时捕食作用即成为一个起控制作用的因素，而在猎物种群低

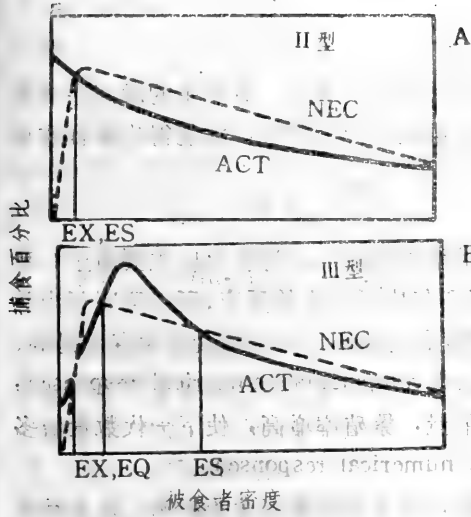


图3-18 Holling II型(A)及III型(B)功能反应的种群调节效应

NEC—为使种群稳定所必须的死亡率;

ACT—实际捕食的百分率;

EX—种群绝灭的临界密度; EQ—平衡密度;

ES—种群躲开捕食者的临界密度

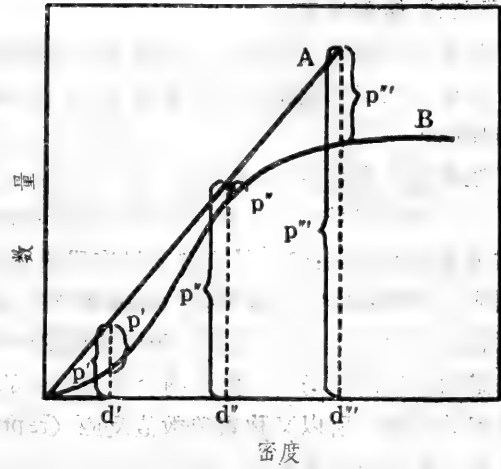


图3-19 由II型功能反应导致捕食百分率下降

在低猎物密度下(d')捕食百分率高,而在高猎物密度下(d'')捕食百分率低; A—可利用的猎物数量; B—被吃掉的猎物数量

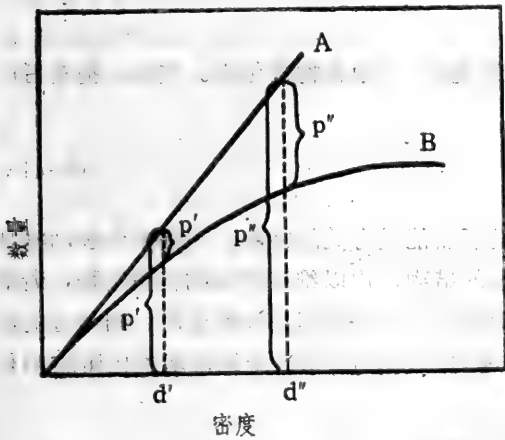


图3-20 由III型功能反应导致的捕食百分率变化

在低密度下(d')捕食百分率低,在中等密度下(d^*)捕食百分率最高,在高密度下(d'')捕食百分率降低;

A和B同图3-19

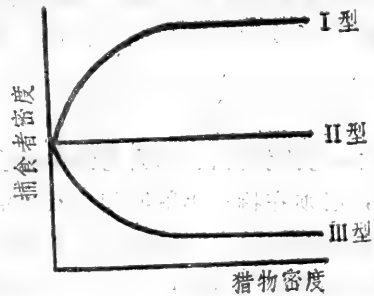


图3-21 捕食者数值反应的3种基本型式

I型—正密度反应; II型—无密度反应;

III型—负密度反应

于ES时,因捕食率高于维持稳定所需要的死亡率,种群下降,但也只能降低到EQ点。所以EQ点代表了某种稳定的平衡点。猎物种群低于此值,捕食率低于所需要的死亡率,种群上升;高于此值,捕食率高于所需要的死亡率,种群下降。这样,种群的变动将收敛于EQ点。由上所述,III型功能反应似乎比II型功能反应更能改善猎物种群的稳定性。

(二) 数值反应

捕食者的数值反应描述了捕食者数量与猎物密度变化之间的关系。就发生的时间序列来说,数值反应似乎发生在功能反应之后。而功能反应和数值反应的结合,才能得出捕食作用的总反应。

数值反应也有3种基本型式(图3-21):

第一种为正密度反应,即捕食者密度随猎物密度的增加而增加。这种反应主要通过3种方式或途径而实现:(1)捕食者通过向猎物密度高的场所集中所产生的反应,所以又叫行为数值反应(*behavioral numerical response*);(2)猎物密度高的场所,由于捕食者生存率提高,或生长发育加速所引起的反应,所以又称发育数值反应(*developmental numerical response*);(3)猎物密度高的场所,由于捕食者有充分的食物和能量,繁殖率增高,使下一代数量增多所引起的反应,所以又称繁殖数值反应(*reproductive numerical response*)。

第二种为无密度反应,即捕食者密度没有什么变化,也不受猎物密度的影响。这常常是因为捕食者种群在猎物密度低时,转而去捕食其他的猎物种群,因而似乎不存在自身的数值反应。

第三种是负密度反应。即捕食者在猎物密度增加时,反而通过与其他捕食者的竞争而使种群有所下降。

由于数值反应主要是由于猎物作为食物消耗而对捕食者的生长发育、生殖、死亡等方面产生影响,因此Beddington等(1976)首先提出了猎物密度对捕食者发育速率和生殖力影响的模型:

1. 猎物密度对捕食者发育速率影响的模型。

设 D 为捕食者发育的天数, $1/D$ 为捕食者的发育速率, I 为食物消化率。这样,捕食者的发育速率与食物消化率之间存在着如下关系:

$$\frac{1}{D} = \alpha(I - \beta) \quad (3-41)$$

式中 α 为比例常数, β 为与维持捕食者正常活动所需能量有关的常数。在许多节肢动物捕食者中,必须在特定年龄期间捕获并消化一定数量的猎物,用以维持基本的代谢过程,若取食低于某一个阈值,则捕食者生长停止,只有当取食和消化的量超过该阈值时,则超过的部分才用于生长。在这里, $(I - \beta)$ 可考虑为上述超过的部分,而 β 相当于维持基本代谢的消化阈值。

现在设食物消化率(I)与捕食的猎物数(Na)成正比,则

$$I = kNa \quad (3-42)$$

将3-42代入3-41式:

$$\frac{1}{D} = \alpha(kNa - \beta) \quad (3-43)$$

2. 猎物密度对捕食者生殖力影响的模型。

设 F 为捕食者的生殖率, I 为食物消化率,则

$$F = \frac{\lambda}{e} (I - c) \quad (3-44)$$

式中 e 为平均每卵(子代)的生物量, λ 为常数, c 是与维持捕食者基本代谢能量有关的

常数，即是说，被同化的能量只有超过 c 值才能用于捕食者的繁殖。

(3) 同样，又假设消化率 (I) 和捕食的猎物数量成正比，即 $I = kNa$ ，则 (3-44) 式变为：

$$F = \frac{\lambda}{e} (kNa - c) \quad (3-45)$$

捕食者的数值反应和功能反应不一定有直接关系，一般两者的联合作用可用两者的乘积来表示。例如一种鼯鼠捕食叶蜂茧，在猎物密度为60万茧/英亩时，每头鼯鼠捕食100个茧，此为功能反应；在猎物此种密度下，每英亩的鼯鼠增加到18头，此为数值反应。叶蜂茧在土壤中生活100天，则在此期间内鼯鼠共要吃掉 $100 \times 18 \times 100 = 18$ 万茧/英亩，其捕食率为 $18 \text{万} / 60 \text{万} = 30\%$ ，这就是捕食者功能反应和数值反应的总反应或联合作用 (图3-22)。

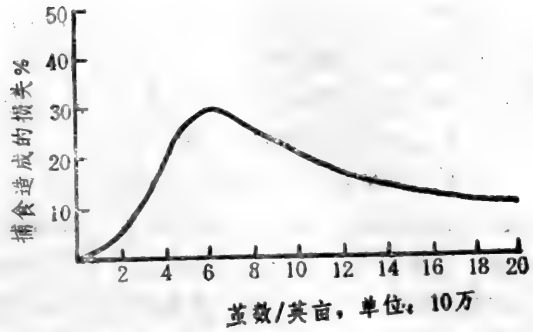


图3-22 鼯鼠捕食叶蜂茧的功能反应和数值反应的联合作用 (在猎物密度为60万茧/英亩时捕食造成的损失率为30%)

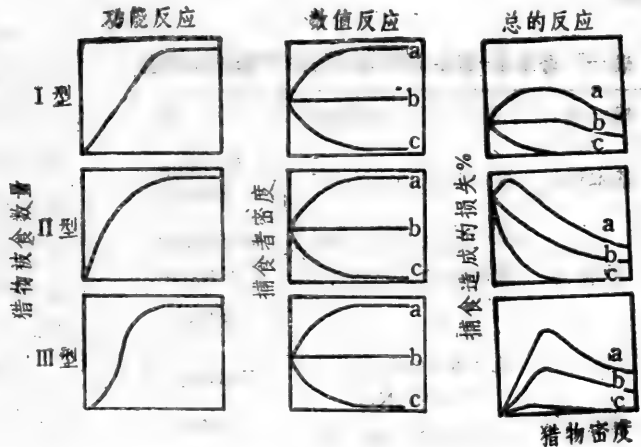


图3-23 3种功能反应与3种数值反应的联合作用

考虑3种功能反应与3种数值反应的联合作用，则有9种形式 (图3-23)。

从图3-22和3-23看出，多数的联合反应曲线可以区分出上升段和下降段。在上升段内，捕食率随猎物密度的增加而上升，此时总的捕食作用可能减缓甚至停止猎物种群的增长；而在下降段里，猎物密度越高，捕食者造成的损失率越低，说明当猎物达到某一高密度时，捕食者对猎物几乎没有什么控制作用，或者说猎物完全“脱逃”了捕食者的控制。在上例中，一旦叶蜂茧多于60—80万个/英亩，则那种小型哺乳类动物——鼯鼠就已经不能阻止其增长了。

六、用差分方程表示的寄生物-寄主关系模型

在生态学文献中，描述昆虫寄生作用的差分方程很多。Royama (1971) 曾对其中许多模型作过考察，它们都具有相同的基本形式：

$$N_s = N_i f(P_i, N_i) \quad (3-46)$$

$$P_{i+1} = N_i - N_s \quad (3-47)$$

上两式中， N_s 表示 P_i 个寄生物寻找 N_i 个寄主，通过寄生作用得到 P_{i+1} 个后代的寄主残存数。

在这里，所有有关寄主残存数的大小，都是寄主、寄生物种群大小未规定的函数 $f(P_t, N_t)$ 。如果我们考虑最简单的情况，即寄生物只能寄生一种寄主，每个寄主只能产生一个寄生物，且残存的每个寄主的增长率 F 相等，则寄生物-寄主关系的差分方程可概括为：

$$N_{t+1} = F \cdot N_t = F \cdot N_t f(P_t, N_t) \quad (3-48)$$

$$P_{t+1} = N_t - N_s = N_t - N_{t+1}/F \quad (3-49)$$

影响函数 $f(P_t, N_t)$ 的因素很多，Holling (1966) 曾以图例的形式列出寄生昆虫的寻找速率、处理寄主的时间、饥饿状态、“学习”后的判断、相互干扰、寄主暴露时间、抗御机制、可利用性、社会性行为、躲避机制等10个方面，并指出这些成分的32种可能的组合。但是，迄今还没有一个模式包含所有这些成分或成分的组合。事实上，引入大量的成分，增加模式的变量和参数，不仅在进行数学模拟时总是比较困难，而且在实际应用上也受到阻碍。

Hassell和Rogers (1972) 讨论了影响寄生昆虫效果的3个基本反应，即寄生昆虫对寄主密度的功能反应，寄生昆虫自身密度的相互干扰，寄生昆虫对寄主分布的反应。在讨论这几种反应的数学模式时，我们首先考虑每种反应单独存在时的情况，然后再考虑这些反应如何综合为较为复杂的模式(表3-6)。

现将各模式分别讨论，但着重于模式A、B、C。

表3-5 寄生物-寄主关系模式的形式概述和作者

模式编号	模式的形式及概述	作者
基本形式	$N_t = N_t f(P_t, N_t)$	Royama (1971)
模式 A	$N_t = N_t \exp(-aP_t)$ 随机寻找，寻找效率不变	Nicholson and Bailey (1935)
模式 B	$N_t = N_t \exp(-a' TP_t / (1 + a' T_h N_t))$ 随机寻找，寻找效率与寄主密度有关	Holling (1959)
模式 C	$N_t = N_t \exp(-QP_t^{1-m})$ 随机寻找，寻找效率与寄生昆虫自身密度有关	Hassell and Varley (1969)
模式 B, C	$N_t = N_t \exp(-a' TC P_t^{1-m} / (1 + a' T_h N_t))$ 随机寻找，寻找效率与寄主密度和自身密度有关	Hassell and Rogers (1972)
模式 D	$N_t = N_t \Sigma [a_i \exp(-a_i P_t)]$ 非随机寻找，寻找效率不变	Hassell and May (1972)
	$N_t = N_t \Sigma [a_i \exp(-QC\beta_i P_t)^{1-m}]$ 非随机寻找，寻找效率与自身密度有关	Hassell and May (1973)

(一) 模式A Nicholson-Bailey模式

作为寄生物-寄主模型基础的 Nicholson-Bailey模型，实际上是把 Lotka-volterra 的捕食者-猎物模型应用于具有离散世代、用差分方程表达的一个例子。这个方程有如下

表3-7 纵卷叶螟幼虫的寄生率和发现面积

日期	寄生蜂密度	寄生率 %	序列	发现面积	序列
7.28	267	28.59	6	0.001261	7
8.9	186	36.47	3	0.002439	4
23	107	33.13	4	0.003761	3
9.4	346	48.05	2	0.001893	5
13	186	29.42	5	0.001873	6
25	53	20.29	7	0.004278	2
10.5	133	50.60	1	0.005303	1

几个基本假设:

1. 以昆虫寄生蜂和寄主为背景,各世代分离且同步,寄生蜂营自由生活并寻找寄主,产卵在寄主体内或体外,对每一个寄主只产一卵;
2. 寄生昆虫寻找寄主是完全随机的;
3. 寄生昆虫有足够的卵来寄生所遇见的寄主,即寄生效果不受其产卵量的影响,而只受它们寻找寄主的能力所限制;
4. 一个寄生昆虫在生活期中的有效寻找面积是一个常数,并且可以作为该种的特征。

Nicholson将其称为发现面积 (area of discovery), 用 a 表示。发现面积的生物学意义可以理解为: 当寄生蜂在一个平面上找寻寄主时, 其轨迹为它一生寻找寄主而运动的长度, 其宽度为寄生蜂在其运动时两侧能找到寄主的距离。那么它搜寻的总面积就定义为发现面积 a 。

显然, 具有以上特征的寄生昆虫, 其相遇的寄主数与寄主的密度成正比:

$$(3-46) \quad \frac{N_a}{P_i} = aN_j \quad (3-50)$$

式中 N_a 为寄生昆虫相遇或搜寻到的寄主数; P_i 和 N_j 分别为寄生昆虫和寄主的密度; a 为比例常数, 并定义为寄生昆虫的发现面积。

当考虑寄生昆虫寄生效果变化率时, 则与未被发现的寄主数成正比:

$$(3-48) \quad \frac{dN_a}{dP_i} = a(N_j - N_a) \quad (3-51)$$

积分得:

$$N_a = N_j [1 - \exp(-aP_i)] \quad (3-52)$$

由(3-50)式 $aP_i = \frac{N_a}{N_j}$ 代入(3-52)式得,

$$N_a = N_j \left[1 - \exp\left(-\frac{N_a}{N_j}\right) \right] \quad (3-53)$$

由方程3-52式可以推导出以下亚模式和寄生物-寄主系统的相互变动模式:

第一, 寄生昆虫的发现面积

$$a = \frac{1}{P_i} \ln \frac{N_j}{N_j - N_a} \quad (3-54)$$

$$\text{或} \quad a = \frac{2.3}{P_i} \lg \frac{N_j}{N_j - N_a} \quad (N_j = N_i - N_a) \quad (3-55)$$

Nicholson-Bailey模式是假设发现面积 a 为一个常数, 不同的寄生昆虫受自身寻找能力的制约而有不同的 a 值。尽管这个假设不太合理, 但是利用 a 值作为测度寄生昆虫效果的一个指标仍然是合适的。这不仅因为它应用于自然种群具有十分方便的特点, 而且还可以对影响这个指标的因素进行分析和定量, 从而有利于对寄生昆虫的效果作出评价。

例如1980年作者在重庆北碚晚稻田, 系统调查稻纵卷叶螟幼虫密度和纵卷叶螟绒茧蜂成虫密度, 并采集稻纵卷叶螟幼虫于室内饲养, 计算不同时间绒茧蜂的寄生率和发现面积(表3-7)。结果表明, 不同时间绒茧蜂对寄主的寄生率, 其高低顺序和发现面积大小的顺序并不一致。这是因为寄生率仅仅考虑了寄主数量和被寄生数量之间的比例, 而没有考虑是多少寄生蜂造成了这个比例, 而发现面积恰好考虑了这两方面的信息。因此在评价自然种群中寄生

昆虫的效果，特别是比较不同种之间或同种寄生昆虫在不同条件下的寄生效果时，应用发现面积作为一个指标，比应用寄生率作为指标，也许更为恰当。

此外，3-55式还可导出寄生作用的k值，这对于生命表资料和寄生物-寄主系统相互变动关系的分析提供了方便。

$$\text{寄生作用的 } k = \lg \frac{N_t}{N_0} = \frac{aP_t}{2.3} \quad (3-56)$$

第二，寄生物-寄主系统的相互变动关系模式

由3-52式得

$$N_t = N_0 - N_t \exp(-aP_t) \quad (3-57)$$

3-57式表明，被寄生的寄主数量 (N_0) 等于寄主的初始数量 (N_t) 和残存寄主数量 (N_t) 之差。因此

$$N_0 = N_t \exp(-aP_t) \quad (3-58)$$

将3-58式和3-46式比较，显然函数

$$f(P_t, N_t) = \exp(-aP_t) \quad (3-59)$$

将3-59代入3-48和3-49式则得到寄生物-寄主系统相互变动关系模型：

$$N_{t+1} = FN_t \exp(-aP_t) \quad (3-60)$$

$$P_{t+1} = N_t [1 - \exp(-aP_t)] \quad (3-61)$$

由3-60式取对数：

$$\lg N_{t+1} = \lg N_t + \lg F - \frac{aP_t}{2.3}$$

又由3-56式 $k = \frac{aP_t}{2.3}$ ，所以

$$\lg N_{t+1} = \lg N_t + \lg F - k \quad (3-62)$$

同样3-61式可写为：

$$P_{t+1} = N_t - \text{anti } \lg (\lg N_t - k) \quad (3-63)$$

下面以一个假设的例子来说明Nicholson-Balley模式的行为：

设寄主数量 $N_0 = 100$ ，寄生物数量 $P_0 = 80$ ，未被寄生的残存寄主数 $N_1 = 20$ 。

则据3-54式，发现面积

$$a = \frac{1}{P_0} \ln \frac{N_0}{N_1} = \frac{1}{80} \ln \frac{100}{20} = 0.02$$

现假定寄主的增殖率 $F = 5$ ，初始种群 $N_0 = 100$ ， $P_0 = 80$ ，根据 Nicholson-Balley 模式3-60、3-61式，两个种群的变动作如下计算：

$$N_1 = F \cdot N_0 \cdot \exp(-aP_0) = 5 \times 100 \times \exp(-0.02 \times 80) = 100.948$$

$$P_1 = N_0 [1 - \exp(-aP_0)] = 100 \times [1 - \exp(-0.02 \times 80)] = 79.81$$

$$N_2 = FN_1 \exp(-aP_1) = 102.293$$

$$P_2 = N_1 [1 - \exp(-aP_1)] = 80.489$$

.....

图3-24是按以上计算结果（取对数）作出的。可以看出，在最初几个世代里，寄生物、寄主的种群密度比较稳定，但随之出现偏离，两个种群产生振荡，而且振幅加大。

Burnet (1958) 以他的关于温室粉虱 (*Trialeurodes vaporariorum*) 及其寄生蜂 (*Encarsia formosa*) 的实验结果, 检验了 Nicholson-Bailey 模型。其实验结果与计算结果大致是符合的。

第三, 寄生物-寄主系统中两个种群的平衡密度

根据3-60、3-61式, 当两个种群维持平衡时, 应满足:

$$N_{t+1} = N_t, \quad P_{t+1} = P_t$$

令 N^* 和 P^* 分别为寄主和寄生物的平衡密度, 则

由3-60式

$$N^* = F \cdot N^* \cdot \exp(-aP^*)$$

$$F \cdot \exp(-aP^*) = 1$$

$$P^* = \frac{\ln F}{a}$$

由3-61式

$$P^* = N^* [1 - \exp(-aP^*)]$$

将3-64式代入上式

$$\frac{\ln F}{a} = N^* [1 - \exp(-\ln F)]$$

$$\frac{\ln F}{aN^*} = 1 - \frac{1}{F}$$

$$N^* = \frac{F \ln F}{a(F-1)} \quad (3-65)$$

3-64和3-65式就是两个种群的平衡密度。

Nicholson-Bailey模型只有一个平衡点 (即寄主、寄生物的密度恰好等于平衡密度 N^* 和 P^* 时), 当寄主、寄生物的密度与平衡密度稍有偏离, 就会导致两个种群增加振幅的波动 (参看图3-24)。虽然在极严格的实验室条件下有时观察到这种情况, 但是, 根据在复杂的种间关系中, 波动振幅随时间而减小, 故在一恒定环境中种群密度将趋于稳定的理论, 对这个模式是不符合的。而且, 模式与自然条件下, 成对的寄生物、寄主相互作用长久存在的事实也不相符合。然而, 不能因此而完全否定 Nicholson-Bailey 模型, 因为通过引入适当的、作用于寄主或寄生物种群的某种资源因素或密度制约因素, 这个模型就可以趋于稳定了。真正的问题在于这个模型所根据的假设——随机寻找和寻找效果不变——在生物学上是否恰当。丰富的生物学资料表明, 一般说来, 这两个假设没有一个是真实的, 也许某些寄生昆虫在生活期中的某一条件下是随机寻找, 但绝大多数寄生昆虫却并非如此; 寻找效果也不是固定不变, 而是与许多因素有关。下面我们就考虑寄生效果与寄主密度的关系。

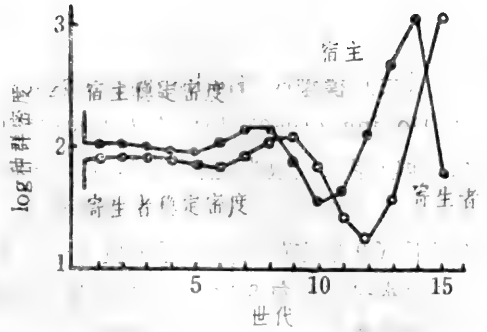


图3-24 按Nicholson-Bailey模型, 一个假设的寄生物-寄主系统的种群变动 ($a=0.02$; $F=5$; $N_0=100$; $P_0=80$)

种群密度 (3-64)

(二) 模型B Holling圆盘方程

Holling (1959) 用一个人为的试验阐明了寄生(捕食)效果与寄主(猎物)密度的关系。他以蒙眼人做为“捕食者”，以4厘米直径的沙纸圆盘为“猎物”，让捕食者在3英尺见方的桌子上搜寻猎物。找到一个，拿走放在一边，再继续搜寻。以一分钟为周期，探索在不同猎物密度下(9平方英尺的桌子上放4个、8个、16个……直到256个沙纸圆盘)捕食的数量(每一密度水平，重复8次)，结果如图3-25所示。

在想像中，似乎应该是随着沙盘数量的增加，检出来的沙盘数也应按一定的比例(即一定的发现面积)增加。然而事实并非如此，因为捡起沙盘，放在别处，然后再开始寻找沙盘，这需要一段“处理时间”(handling time, T_h)，在猎物密度高时，固然搜寻到的猎物较多，但同时用于处理猎物的总时间增长，而用于搜寻的有效时间缩短，这样，捕食者的寻找率也就降低。在这里，处理时间相当于捕食者用于制服、杀死和取食猎物的时间，也就是捕食者在遇见一个猎物后又重新寻找猎物的间隔时间。

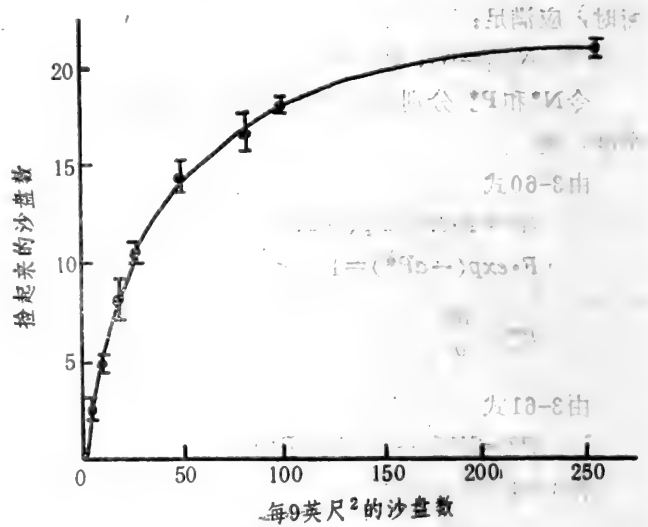


图3-25 Holling的沙盘试验

(捕食数量与猎物密度的关系，平均数±2S.E, 8次重复)

Holling 沙盘试验的结果可以定量地描述如下：

- ① 设 N_a 为移去的沙盘数 (相当于寄生数)
- ② N_i 为沙盘的密度 (相当于寄主的密度)
- ③ T_s 为有效寻找时间
- ④ a' 为常数，发现率 (它不同于发现面积 a)

则应有如下关系：

$$N_a = a' T_s N_i \quad (3-66)$$

又设 T_h 为处理时间， T 为总的的时间，则：

$$T_s = T - T_h \cdot N_a \quad (3-67)$$

将3-67代入3-66式，则

$$N_a = a(T - T_h N_a) N_i$$

$$\text{变形为: } N_a = \frac{a' T N_i}{1 + a' T_h N_i} \quad (3-68)$$

3-68式即为著名的Holling圆盘方程。值得注意的是，3-68方程中的 N_a 是一个寄生昆虫寄生的寄主数量， N_i 相当于一个寄生昆虫所分摊的寄主密度，因而当考虑有 P_i 个寄生昆虫时，

的寄生数量则为:

$$N_a = \frac{a' T N_t}{1 + a' T_h N_t} \cdot P_t$$

移项:

$$\frac{N_a}{N_t} = \frac{a' T P_t}{1 + a' T_h N_t} \quad (3-69)$$

如果考虑寄生昆虫的寻找是随机的, 则可将3-69代入3-53式

$$N_a = N_t \left[1 - \exp\left(-\frac{a' T P_t}{1 + a' T_h N_t}\right) \right] \quad (3-70)$$

显然当考虑寄生物-寄主系统相互变动时, 有:

$$N_{t+1} = F \cdot N_t = F N_t \exp\left(-\frac{a' T P_t}{1 + a' T_h N_t}\right) \quad (3-71)$$

$$P_{t+1} = N_t - N_{t+1} = N_t \left[1 - \exp\left(-\frac{a' T P_t}{1 + a' T_h N_t}\right) \right] \quad (3-72)$$

比较Nicholson-Bailey模型和Holling方程可以看出, 当处理时间 $T_h=0$ 时, 模式B就成为了模式A, 只是这时发现面积 $a=a'T$, 因此可以说模式A是模式B在 $T_h=0$ 时的一个特例。显然Holling方程为寄生物-寄主关系模型提供了一个更好的亚模式, 这就回避了人们对Nicholson-Bailey模式的批评, 因为该方程容许寄生效果随寄主密度而变化, 而且具有寄生数量的上限或饱和能力。

应用Holling方程来分析实验室条件下或自然条件下寄生物-寄主关系, 不仅十分方便, 而且具有一定的实用意义。

当用观察数据直接拟合Holling方程时, 先将3-68式作如下变换:

$$\frac{1}{N_a} = \frac{1}{a'T} \cdot \frac{1}{N_t} + \frac{T_h}{T}$$

$$\text{令 } \frac{1}{a'T} = A, \quad \frac{T_h}{T} = B$$

$$\text{则 } \frac{1}{N_a} = A \frac{1}{N_t} + B \quad (3-73)$$

根据3-73式, 则可用最小二乘法求出参数A和B。

注意, 在3-73式中

$$\text{当 } N_t \rightarrow \infty, \text{ 则 } \frac{1}{N_t} \rightarrow 0$$

$$\text{这时 } N_{a(max)} = \frac{1}{B} \quad (3-74)$$

这就是寄生昆虫的寄生上限或饱和能力。

仍以表3-7纵卷叶螟绒茧蜂寄生稻纵卷叶为例, 并假设寄主和寄生物的分布是一致的, 则可将表3-7的数据换算为每头寄生蜂的寄生数和寄主密度(图3-26), 按3-73式用最小二乘法计算, 得:

$$\frac{1}{N_a} = 1.7303 \frac{1}{N_i} + 0.1778 \quad (r=0.9, P<0.05)$$

$$N_a = \frac{0.5779N_i}{1+0.1028N_i}$$

$$N_{a(max)} = \frac{1}{0.1778} \approx 6$$

在以上计算中 N_a 表示一头寄生蜂寄生的寄主数， N_i 表示相应于一头寄生蜂的平均寄主密度。如果设一定面积内寄生蜂的数量为 P ，寄主种群数量为 N ，则被寄生的总头数 N_A 为：

$$N_A = \frac{0.5779NP}{P+0.1028N}$$

根据上式，就有可能将用田间调查的寄主、寄生昆虫自然种群的数量直接代入，从而估计出被寄生的总数和寄生率。

拟合Holling圆盘方程，还可以根据参数的生物学意义和方程的假设，直接由实验观察数据求出 T_h 和 a' ，其方法如下：

首先确定饱和捕食量 K ：有这样一种情况，当猎物密度足够大时，以致捕食者不用搜索便可抓到猎物，在这种情况下得到的捕食量，可以近似地表示为捕食者的饱和捕食量。一般选择实验数据中，在高的猎物密度下几个相邻的变动不大的捕食量平均值作为 K 。

其次确定处理时间 T_h ：当捕食量为 K 时，由于捕食者几乎不用搜索，这可以假设为它所有的时间 T （一般换算为一天）都用来处理猎物，所以 $T_h = T/K$ 。

第三是确定有效搜寻时间 T_s ：圆盘方程是假设处理时间 T_h 不变的，因此在不同猎物密度下的有效搜索时间 $T_s = T - T_h N_a$ ，其中 N_a 为某猎物密度下一个捕食者所捕食的数量；

最后确定攻击速率 a' ，根据3-66式， $a' = \frac{N_a}{T_s N_i}$

下面以关于尼氏钝绥螨 (*Amblyseius nicholsi*) 雌成螨对桔全爪螨成螨的功能反应实验数据为例，用上述方法来拟合Holling圆盘方程 (表3-8)。

将表3-8中的 T_h ， a' 和 T 代入圆盘方程得：

$$N_a = \frac{0.38N_i}{1+0.144N_i}$$

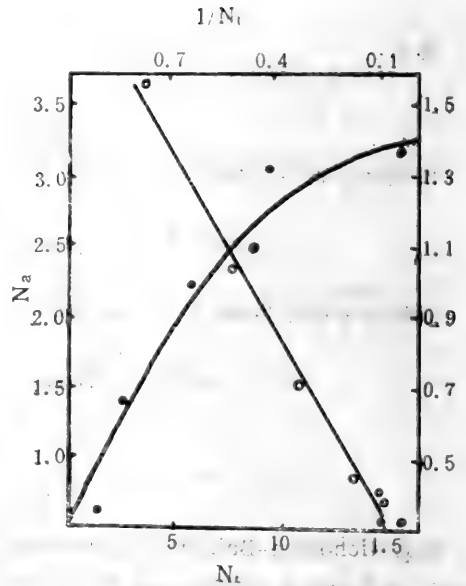


图3-26 纵卷叶蛾纵卷叶蛾对寄生蜂纵卷叶蛾的功能反应 (自然种群)

(三) 模式C Hassell-Varley模式

在生态学文献中，不少学者报道了寄生昆虫的寄生效果还受到自身密度的影响。例如Hassell (1971) 在研究一种姬蜂 (*Nemeritis canescens*) 寄生粉斑螟 (*Ephestia cantella*) 幼虫的行为特点时发现，如果寄生时有两头寄生蜂相遇，则两头或其中的一头就有离开这个寄主的趋势。当这种寄生蜂雌虫发现其寄主已被寄生，也有同样的趋向。这就是所谓寄生物

表3-8 根据尼氏钝蜂对桔全爪螨功能反应实验的数据拟合 Holling 圆盘方程

N_i	3	6	9	12	15	18	21	24	30	39	51
N_a	0.96	1.25	1.54	1.61	1.68	1.68	2.07	2.54	2.79	2.71	2.54
K	$K = (2.54 + 2.79 + 2.71 + 2.54) / 4 = 2.645$										
T_h	$T_h = T / K = 1 / 2.645 = 0.378$										
$T_h N_a$	0.383	0.472	0.582	0.609	0.635	0.635	0.782				
T_i	0.637	0.528	0.418	0.391	0.365	0.365	0.218				
$N_i T_i$	1.911	3.168	3.762	4.692	5.475	6.570	4.578				
a'	0.502	0.395	0.409	0.343	0.307	0.255	0.452	$a' = 0.380$			

之间的相互干扰 (mutual interference)。Hassell 和 Varley (1969) 曾对 Nicholson-Bailey 模型提出改进：认为发现面积 a 不是常数，而是随寄生昆虫的种群密度而变化的 (图3-27)，由此，他们提出了一个经验公式来描述这种关系：

$$\lg a = \lg Q - m \lg P_i \quad (3-75)$$

$$\text{或 } a = Q \cdot P_i^{-m} \quad (3-76)$$

式中 Q 为搜索常数 (quest constant)，从3-75式它可定义为当 $P_i = 1$ 时的发现面积； m 为相互干扰常数，它是回归直线的斜率。

Hassell-Varley 模式是描述寄生作用的一个极为重要的亚模式。它的一个主要优点在于测定参数比较简单，例如以表3-7的绒茧蜂密度和发现面积的对数作图如图3-28，它表明寄

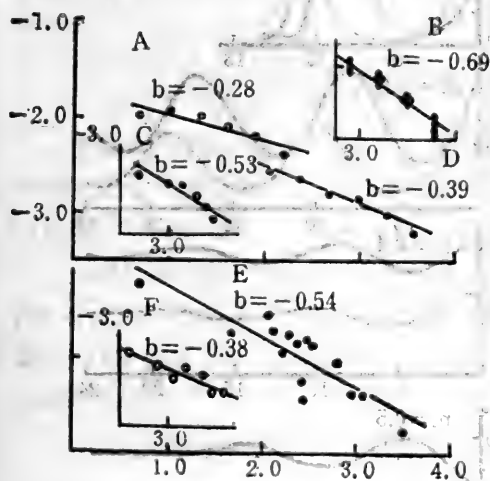


图3-27 发现面积 (对数值) 与寄生物密度 (对数值) 的关系

- A—小蜂 (*Dahlbominus fuscipennis*)
- B—小蜂 (*Pseudeucoila bachei*)
- C—甲腹茧蜂 (*Chelonus texanus*)
- D—丽蚜小蜂 (*Encarsia formosa*)
- E—圆柄姬蜂 (*Nemeritis canescens*)
- F—拉美姬蜂 (*Cryptus inornatus*)

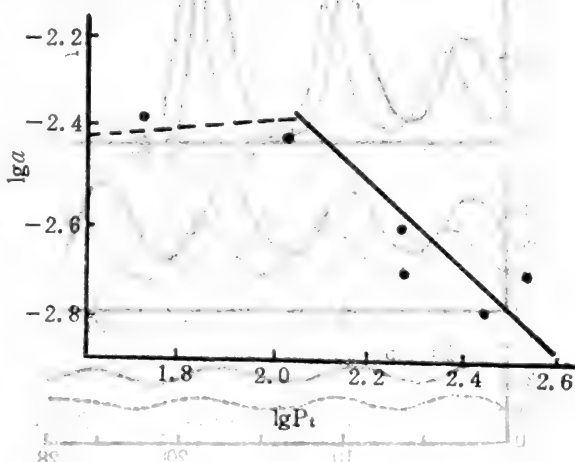


图3-28 纵卷叶蛾绒茧蜂发现面积与自身密度 (均取对数值) 之间的关系

生蜂的寄生效果 (发现面积) 随自身密度的增加而降低，其回归方程为：

$$\lg a = -0.9978 - 0.7281 \lg P_i$$

$$\text{或 } a = 0.1005 P_i^{-0.7281}$$

上述结果表明, $Q=0.1005$, 这表示如果 $P_t=1$ 时的发现面积 $a=0.1005$, 而当 $P_t > 1$ 时, 寄生蜂的相互干扰系数为 $m=0.7281$ 。

Hassell和May (1979)认为, 只有当寄生昆虫的密度超过某一特定水平时, 它对寄生效果的影响才是显著的。Podoler和Mendel (1979) 在实验条件下研究金小蜂 (*Muscidifurax raptor*) 和寄主地中海实蝇 (*Ceratitis capitata*) 蛹之间的关系也得出了类似的结论。从图3-28也可以看出, 似乎当 $\lg P_t$ 小于 2.2 时, 纵卷叶螟绒茧蜂的密度对寄生效果影响不显著, 而当大于 2.2 时, 其影响才是显著的。在自然条件下, 由于估计寄生昆虫密度上存在的误差, 常常会使 m 值增高, 但是, 除了种内的干扰外在自然条件下还存在着种间的干扰, 这样也许会起着一定的抵销作用。

对于Hassell-Varley模式的评价, 更主要的还在于把它引入到寄生物-寄主种群变动模式中去, 对于改善模式的稳定性具有很大的作用。

将Hassell-Varley方程3-76代入3-52式, 则

$$N_t = N_{t-1} [1 - \exp(QP_{t-1}^{1-m})] \quad (3-77)$$

显然:

$$N_{t+1} = F \cdot N_t \exp(-QP_t^{1-m}) \quad (3-78)$$

$$P_{t+1} = N_t [1 - \exp(-QP_t^{1-m})] \quad (3-79)$$

将Hassell-Varley模式和Nicholson-Bailey模式比较, 可以看出, Nicholson-Bailey 模式

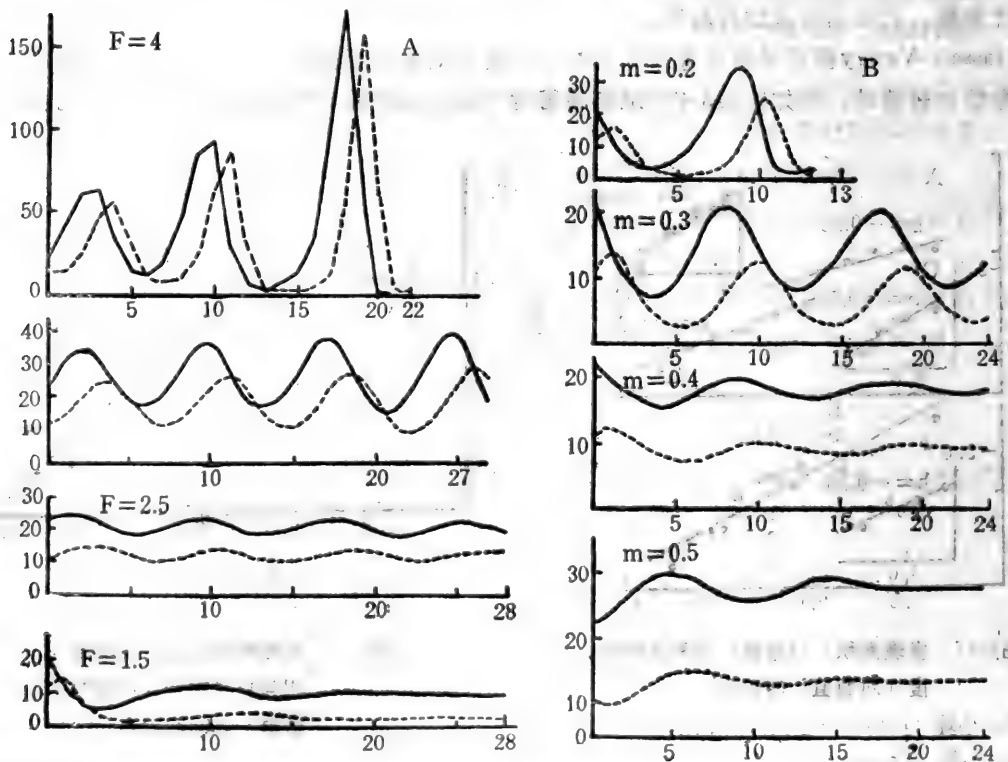


图3-29 Hassell-Varley模型的计算机模拟结果

A—当 m 固定时系统的行为决定于 F 值, 其中:

$N_0=22, P_0=11, Q=0.1868, m=0.37$

B—当 F 固定时系统的行为决定于 m 值

正是 Hassell-Varley 模式在 $m=0$ 时的一个特例。

在 Hassell-Varley 模式情况下，系统的稳定性取决于 m 值和 F 值。徐汝梅(1987)在计算机上模拟表明，当 m 值固定时系统的行为决定于 F 值，而当 F 值固定时，系统的行为决定于 m 值 (图3-29)。

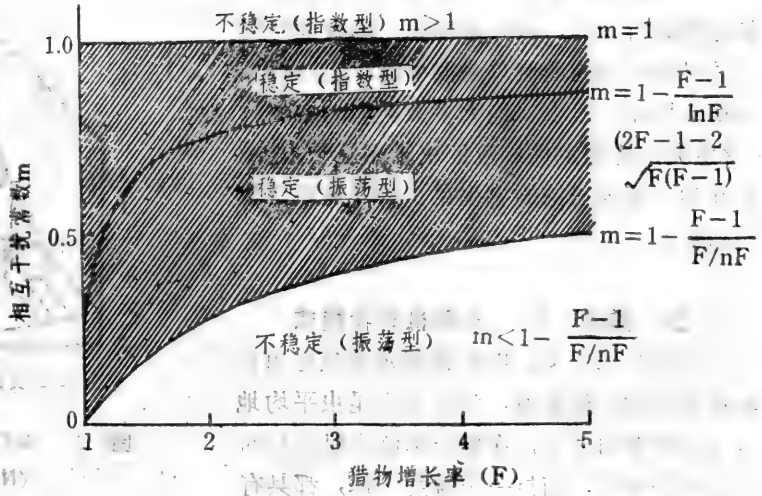


图3-30 Hassell-Varley模型稳定性的参数 (m, F) 边界

Hassell 和 May (1973) 分析了 Hassell-Varley 模式的稳定性，并求得了稳定性界线 (图3-30)，它表明了该模式的稳定性完全随 F 值和 m 值而转移，而参数只影响种群的平衡水平，而不影响系统的稳定性。

(四) 模式B/C Hassell-Rogers模式

上述几个模式都是单独考虑寄生效果与寄主密度或寄生昆虫自身密度的反应。Hassell和 Rogers (1972) 根据 Holling 方程把寄生效果与寄主密度和寄生昆虫密度两方面的反应都包括进去：

$$N_0 = \frac{a' T_c P_i^{1-m} N_i}{1 + a' T_h N_i} \quad (3-80)$$

式中 c 为常数，其余 m, T, T_h, a 与 Holling 方程和 Hassell-Varley 模式中的参数同义。这个模式在寄生蜂没有干扰时 ($m=0$) 就成了 Holling 方程，在假设没有处理时间时 ($T_h=0$) 就成了 Hassell-Varley 模型，而在 $m=0, T_h=0$ 时，则成了 Nicholson-Bailey 模型。

Hassell 和 May (1973) 以图3-31的三维曲面十分成功地表明这个模式中，寄生效果 (以 $N_0/N_i \cdot P_i$ 表示) 如何随着寄主和寄生昆虫的密度而变化。当寄主密度很高时，由于总的处理时间长 ($T_h N_0$ 值大)，寄生效果不高；而在寄生昆虫密度太大时，又由于相互干扰增加，寄生效果也要降低。

根据寄生昆虫寻找寄主是随机的假设，并令 Q' 等于 3-80 式中的 $a' T_c$ ，则：

$$N_0 = N_i \left[1 - \exp\left(-\frac{Q' P_i^{1-m}}{1 + a' T_h N_i}\right) \right] \quad (3-81)$$

而寄生物-寄主系统相互变动模型为：

$$N_{i+1} = F N_i \exp\left(-\frac{Q' P_i^{1-m}}{1 + a' T_h N_i}\right) \quad (3-82)$$

$$P_{i+1} = N_i \left[1 - \exp\left(-\frac{Q' P_i^{1-m}}{1 + a' T_h N_i}\right) \right] \quad (3-83)$$

Hassell和May还对上述种群变动模式的稳定性进行分析,认为寄生昆虫的处理时间占总寻找时间的比值总是很小的,它对模式的稳定性作用很小。绝大多数类型的寄生物-寄主关系的稳定性,应取决于相互干扰系数 m 和下面要讨论的寄生昆虫的非随机寻找的趋势。

(五) 模式D.E. 非随机寻找模式

模式A、B、C、B/C都假定寄生昆虫是随机寻找的,就是说,每个寄生昆虫平均地占有同样多的寄主,在每个单位上以同样的时间进行寻找,而每一个寄主个体,都具有同样的被发现的概率。虽然这种假设在数学上是合理而便于处理的,但是一般几乎没有证据说明它是真实的。

许多寄生昆虫(也包括捕食者)都不是随机寻找,而是对寄主的分布表现出明显的反应。就是说,对于寄主不同密度的区域,寄生昆虫在其上度过的时间并不相同。一般寄生昆虫要花费更多的时间集聚在寄主密度大的地方,并且与低密度区域相比,会引起寄主较大的死亡率。

寄生昆虫的这种非随机寻找行为,导致它的聚集,从而在促进寄生物-寄主相互关系的稳定性上具有重要作用。

寄生昆虫非随机寻找的模式同样是在模式A、B、C的基础上发展起来的,因而它仍然包含有相应的那些模式的参数,只是在新的模式中还考虑了寄生昆虫和寄主的分布而已。

模式D:

Hassell和May (1973) 从一个最普通的方程开始讨论,他们假设某个世代的寄主和寄生昆虫种群分布在 n 个小区上(所谓小区,可以是一张叶片、一株植物或一个样方),并令第 i 个小区内寄主种群占总寄主数的比例为 α_i ,相应地,在第 i 小区内寄生昆虫占寄生昆虫总数的比例为 β_i ,显然:

$$\sum_{i=1}^n \alpha_i = 1, \quad \sum_{i=1}^n \beta_i = 1$$

这样,模式A寄生作用的函数 $f(P_i, N_i) = \exp(-aP_i)$ 就成了:

$$f(P_i, N_i) = \sum_{i=1}^n [\alpha_i \exp(-a\beta_i P_i)] \quad (3-84)$$

这个模式按照 α_i 和 β_i 所指定的比例,把寄主 N_i 和寄生昆虫 P_i 分配在 n 个小区里(在每个小区内,仍假设寄生昆虫是随机寻找的)。如果在每个小区内进行寻找的寄生昆虫和被寻找的寄主分布是均匀的,即 $\alpha_1 = \alpha_2 = \dots = \alpha_n$; $\beta_1 = \beta_2 = \dots = \beta_n$,那么模式D就回到了模式A。这种非随机寻找的稳定性程度将取决于 $\{\alpha_i\}$ 集和 $\{\beta_i\}$ 集。

模式E:

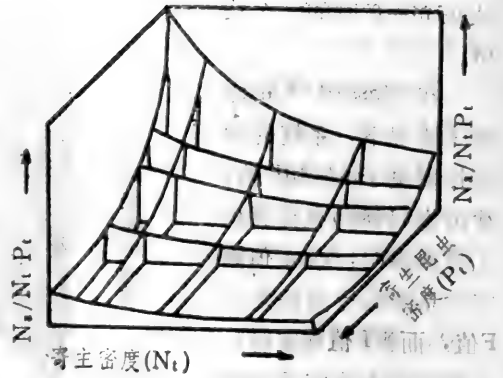


图3-31 以三维曲面表示的寄生效果 $(N_i/N_i P_i)$ 与寄生昆虫密度 (P_i) 和寄主密度 (N_i) 的关系

模式E是建立在模式B/C基础上而又考虑了非随机寻找的寄生物-寄主关系模型。按照模式D的同样假设,将 $\{\alpha_i\}$ 集和 $\{\beta_i\}$ 集引入B/C模式,则函数

$$f(P_i, N_i) = \sum_{i=1}^n \left\{ \alpha_i \exp \left[-\frac{a' T_c (\beta_i P_i)^{1-m}}{1 + a' T_h N_i} \right] \right\} \quad (3-85)$$

由于在多数情况下,处理时间 T_h 对寄生物-寄主关系的稳定性影响较小,同时也为了回避模式E稳定性上的复曲线族,因此略去处理时间对功能反应的作用,将(3-85)式改为:

$$f(P_i, N_i) = \sum_{i=1}^n \left[\alpha_i \exp (-Q' (\beta_i P_i)^{1-m}) \right] \quad (3-86)$$

(3-86)式中 $Q' = a' T_c$ 。

综上所述,寄生昆虫的行为是决定其寄生效果的一个重要因子,它通过3个基本反应影响寄生物-寄主种群的相互关系,即(1)对寄主密度的功能反应,(2)对寄生昆虫密度的反应,(3)对寄主分布的反应。上面以Nicholson-Bailey模式(A)为基础,用Holling方程(B)讨论了第一种反应,用Hassell-Varley模式(B)讨论了第二种反应,用Hassell-Rogers模式(B/C)讨论了第一、二两种反应同时存在的情况,而用模式D和E讨论了第三种反应。

在害虫生物防治中,利用寄生性天敌昆虫的成功,依赖于寄生昆虫降低害虫种群的数量,并使其在一个新的低水平附近保持稳定状态。从寄生物-寄主关系来考虑,这主要受两个因素的制约:一是寄主的有效增长率 F ,它的大小取决于寄主的生殖力、性比以及各种因素造成的死亡率;二是被寄生的数量,它主要依赖于寄生昆虫的寻找效果及影响寻找效果的各种因素。当然,利用寄生性天敌昆虫的生物防治是否成功还首先与它的生物学、生态学特性有关,例如寄生昆虫的食性范围、对环境的适应能力、有无重寄生等。但是,研究寄生昆虫对寄主密度、对自身密度、对寄主分布的反应和行为特点,并测定其几个参数值,这对生物防治的实践,无疑是十分重要的。

在上面讨论的几个模式中,具有下列寻找特征的寄生昆虫,对于稳定其寄主种群在一个低的水平附近,从而在生物防治上是较为适宜的(表3-9)。

表3-9 几个参数对种群稳定性和平均水平的影响

参数	在生物防治上的最适状况	对种群的影响
a a' Q	高	降低种群平均水平
T	高	降低种群平均水平
T_h	低	对种群稳定性的作用不显著,种群平均水平稍有增加
m	m在0-1值域内的最适值为 $m = 1 - \left(\frac{F-1}{\ln F} \right) \left[\frac{2F-1}{-2\sqrt{F(F-1)}} \right]$	种群稳定性增加,种群平均水平有些增加
$\{\alpha_i\}$	寄主分布不均匀	增进系统的稳定性
$\{\beta_i\}$	寄生物聚集度大	增进系统的稳定性

第四节 群落内的物种共生

在理论生态学的专著中,对于两个物种间的正相互作用:偏利作用、原始合作和互惠共

生这些特殊的种间关系研讨不多。达尔文提出的“适者生存”的思想是自然选择的重要机制，但是它也许使研究者的注意力集中在自然界的各种竞争及捕食关系上，而对种间合作的重要性往往低估。在定量研究上，像Lotka和Volterra这样的著名数学生态学家，也只研究了竞争和猎物-捕食者的数学模型，而未研究有关共生作用的模型。事实上，共生现象在自然界是普遍存在的。Odum认为，在达到某种平衡的生态系统中，种群之间的负相互作用和正相互作用，能像方程式一样，最后达到平衡。

偏利作用是最简单的正相互作用类型，可能是向互利关系发展的第一步。它在固着生活的植物和动物之间，或在能动的生物之间都很普遍。海洋是产生偏利作用的特别良好的场所，每一个虫穴、甲壳动物或海绵，几乎都有一些其他的生物作为其隐蔽所，但对宿主却既无害也无利。例如在牡蛎的外套腔内会发现体弱的小蟹，这就是所谓“共栖蟹”。Dales (1957) 在综述海洋生物的偏利时，曾记述了生活在海洋的大形蠕虫 (*Erechis*) 和穴居小蟹 (*Callinassa* 和 *Upogebia*) 穴道中的共栖之客。其中包括共栖的鱼、蛤、多毛类和蟹，它们吞食宿主的残食或排泄废物，多数共栖者没有特异性的宿主，只有少数明显地只与一种宿主结合。

从偏利作用到原始合作，即两种生物都有收益的情况，相差并不很远。W. C. Allee (1938, 1951) 对此作过许多研究。他认为种间合作的萌芽，在自然界随处可见。仍以海洋生态系统为例，蟹与腔肠动物以互利联合，腔肠动物着生于蟹背，作为蟹的伪装或保护（因为腔肠动物具刺细胞）；而腔肠动物以蟹作为运输工具，并且得到蟹捕捉或取食其他动物时残留下来的食物颗粒。在昆虫中，蚜虫和蚂蚁的关系是著名的互利关系。蚂蚁取食蚜虫排泄的蜜露，而蚜虫则受到蚂蚁的保护，减少被捕食或寄生的机会。

在上述例子中，蟹并非必然地依赖于腔肠动物，腔肠动物也非必然地依存于蟹；蚁和蚜虫的关系也是如此。所以如上所述的互利关系仅仅是生物间的一种“原始合作”。合作关系的进一步发展，就是两个物种种群成为彼此完全地相互依赖，这就称为互惠共生或专性共生 (*obligate symbiosis*)。共生生物的种类往往是很不相同的。实际上，互惠共生最可能出现在对资源需要极不相同的生物之间，如前所述，对资源需要相似的生物最可能产生负的作用，如竞争。互惠共生最重要的实例是发生在自养生物和异养生物之间。这一点并不奇怪，因为生态系统中的这两个组成成分最后总是要得到某种平衡的。群落中的一般相互依赖性必须达到这样的程度，即一种异养生物完全依赖于另一种自养生物获得营养和能量，而后者又依赖于前者而得到保护，并促进其系统的矿质循环或提供其他生命必需的功能，这样才能称为真正的互惠共生。

微生物和植物的共生能加强矿物质循环和食物生产。除了固氮细菌和豆科植物之间共生关系这一著名实例外，菌根 (*mycorrhizae*) 是又一个明显的例证。

菌根是真菌菌丝体与植物活根的互利共生组织，像固氮细菌与豆科植物的情况一样，真菌与植物根组织形成了“有机体”，能增加植物从土壤中吸取矿质的能力，当然植物也给真菌提供了光合作用的某些产物。菌根的主要形式有三种，一是外营养 (*ectotrophic*) 菌根，主要由担子菌呈根状伸张，生长于植物根的表皮层。这种菌根虽然很明显，但在矿质缺乏的土壤中并不是最有效和占优势的类型。二是内营养 (*endotrophic*) 菌根，主要是藻状菌的菌丝伸入植物根的细胞内，这种菌根在树根中很常见，但难以培养。三是周边营养 (*peritrophic* 或 *extramatrical*) 菌根，菌丝在植物根的周围形成套膜或呈簇状，但不伸入根表皮内，这种菌根创造了有利的“根周环境”，把不能利用的非溶性矿物质转变为根能够吸收的状态，这类菌根被认为是最重要的类型。如果没有根菌，许多树木就不能生长。

地衣是某些真菌和藻类的联合，两者的密切程度已达到机能上相互依存，形态上统一，并成为一种特别的、既不象真菌又不象藻类的生物。地衣虽然是由两类独立的物种组成，但因其机能的依存、形态的统一而被分类为一个单独的类群。在地衣这个类群中，能观察到从寄生到互惠共生的进化证据，所以受到了生态学家的特别重视。

能消化纤维素的微生物与动物之间的互惠共生，以白蚁-肠道鞭毛虫类研究最为透彻。许多种白蚁，如果肠道中没有专门的鞭毛虫类共生，就不能消化吞入的木质。实验证明，人工去除鞭毛虫类，白蚁就会因饥饿而死亡。白蚁和肠道鞭毛虫类的共生，十分协调，当白蚁蜕皮换去肠内上皮时，鞭毛虫类能对蜕皮激素产生反应并引起囊泡，白蚁则再吞食囊泡而保证传递和再共生。

互惠共生在生态学上是如此重要，以致于Odum (1971) 认为，直至今今，人类还象寄生者一样，依赖于他们的自养环境，拿取他们的需要，而很少关怀他们宿主的状况。大城市不断地增加和扩大，却从不考虑这样的事实，即城市是寄生于农村的，农村必须提供食物、水、空气和分散大量的废物。显然，在人类与自然的关系上，已经应该进化到互利共生期的时候了；人类是依赖于自然的异养者，人类的文明更依赖于它。假如人类不能学会与自然互利地共生，那么，他们将象“愚蠢的”或“不适应”的寄生物一样，对他们的宿主利用过渡，以致达到破坏人类本身的程度。

关于互惠共生的数学模型，按前面讨论猎物-捕食者关系和竞争现象同样的情况进行处理，即考虑两个物种的互惠共生时，其中每一个种仍能独立生活。在这种情况下May(1976)假设两个种群都遵从逻辑斯蒂方程增长，但方程中的饱和量K将因另一个共生种的存在而增加，令 K_1 和 K_2 分别为两个种群单独存在时的饱和量， α 和 β 分别为共生的物种2对物种1的“促进”系数和物种1对物种2的“促进”系数，这时，在互惠共生情况下的饱和量 $K_1' \rightarrow K + \alpha N_2$ ； $K_2' \rightarrow K_2 + \beta N_1$ ，由此得出两个种群互惠共生的数学模式为：

$$\frac{dN_1}{dt} = r_1 N_1 \left(\frac{K_1 + \alpha N_2 - N_1}{K_1 + \alpha N_2} \right) = r_1 N_1 \left(1 - \frac{N_1}{K_1 + \alpha N_2} \right) \quad (3-87)$$

$$\frac{dN_2}{dt} = r_2 N_2 \left(\frac{K_2 + \beta N_1 - N_2}{K_2 + \beta N_1} \right) = r_2 N_2 \left(1 - \frac{N_2}{K_2 + \beta N_1} \right) \quad (3-88)$$

上述模型事实上没有任何饱和的影响，因而必须要求 $\alpha\beta < 1$ 来限制互惠共生相互作用的总量，否则两个种群将会无限制地增大。为使问题进一步简化，假定两个种群具有相等的内禀增长率 r ，则在该模型中，互惠共生的影响使平衡种群变得更大，即：

$$N_1^* = (K_1 + \alpha K_2) / (1 - \alpha\beta) > K_1 \quad (3-89)$$

$$N_2^* = (K_2 + \beta K_1) / (1 - \alpha\beta) > K_2 \quad (3-90)$$

另外，如果系统受到扰动，那么在扰动后系统返回原来平衡状态的时间 T_R 为：

$$T_R = 1 / r(1 - \sqrt{\alpha\beta}) \quad (3-91)$$

此式可与每个种群在没有相互作用时，即 $T_R = 1/r$ 相比较。互惠共生的程度越大（ $\alpha\beta$ 越大），这两个效应也越明显。

Christiansen(1977) 提出一个与3-87、3-88大致相同的关于互惠共生的线性模型：

$$\frac{dN_i}{dt} = r_i N_i (K_i - N_i + \beta_{ij} N_j) / K_i \quad i, j=1, 2, \text{且} i \neq j \quad (3-92)$$

这个模型实际上也没有任何饱和的影响，因而在此模式中应加上某些抑制因子，就象用

$\alpha\beta < 1$ 的限制一样, 因为一个种群从其共生者获得的利益决不可能大于该共有者所具有的能量, 也不可能大于两个种群从环境资源所获取的能量, 因此模型应设计为常变的。按种群增长的通式, dN_i/dt 应该是两个共生种群 N_1 和 N_2 的函数, 即

$$\frac{dN_i}{dt} = N_i G_i(N_1, N_2) \quad (3-93)$$

根据上述的说明, 该函数 G_i 就应有如下的限制:

1. 若两个种群都小, 它们都可能增殖, 亦即 $G_i(0, 0) > 0$;
2. 对于单独生存的每一个种, 都存在一个临界种群量(饱和水平容纳量), 超过此量, 种群不能增长, 即 $G_1(A_1, 0) = G_2(0, A_2) = 0$, 这里的A值(即饱和水平容纳量)为一正值;
3. 两个种群互惠共生时, 任一种种群的增长都将引起另一种群的增加, 也就是说 $\partial G_i / \partial N_j > 0, i \neq j$;
4. 当种群上升时, 以 N_1/N_2 的比率降低各种群的增长速度, 即 $N_1(\partial G_1 / \partial N_1) + N_2(\partial G_2 / \partial N_2) < -c$, 且 $c > 0$, 此条保证系统不是常变的。

在上述限制条件下, 模式3-92始终具有一个全局稳定的共存平衡点。

关于互惠共生数学模型方面的研究, 无论在理论方面还是经验方面都还十分欠缺。当前一些国家正在进行的许多有远见的调查, 例如关于植物-传粉者的关系或植物-种子传播者的关系等, 都将会为互惠共生现象的研究提供基础。

第四章 群落丰富度及种-面积、种-多度关系

群落由许多物种所组成。群落的性质除取决于各组成成员质的特征外，还依赖于它们量的特征。量的特征主要包括物种的数目和各物种的个体数量两个方面。在抽样调查一个群落时，我们所得到的数据也恰好是每个样本中存在有多少物种（在这里，它们是什么物种也许无关紧要），以及每个物种有多少个体，这对于我们研究群落的丰富度及种-面积、种-多度关系带来了极大的方便。

第一节 群落丰富度及其影响因素

群落丰富度 (richness) 是表征群落中包含多少个物种的量度。虽然在有的生态学文献中，应用物种多样性 (species diversity) 这个术语来表达物种多少的概念，但是，为了避免同群落多样性 (community diversity) 相混淆，宁肯使用群落丰富度这个术语。

不同群落给人们的直观印象之一，就是有的群落物种特别丰富，而有些群落物种稀少。在地球上群落丰富度最高的也许是热带雨林。伊藤嘉昭(1975)说，当你在亚寒带针叶林中笔直地走100米距离，碰到的高树种类不过2—3种，而在热带雨林每前进100米，同种的树却很少出现。接 Richards (1974) 的资料，马来半岛的低地原始森林，在2公顷的面积中记录了200种以上的树种，反之，构成美国田纳西州和南卡罗来纳州的森林树种，在同一面积约有25种，而在英格兰的森林大概仅有10种左右。在动物中，对鸟的种类了解得最为清楚，在欧洲和北美等地，鸟的种类几乎已全被记录，因而用鸟的种类来说明这一事实，可靠性是很高的。MacArthur和Wilson (1967) 列举了美洲北部约300英里范围 (23万平方公里) 面积中所繁殖的大陆鸟类：在加拿大的冻土地带鸟类约30—50种，在加拿大南部的塔伊加有120—130种，到加利福尼亚南部和墨西哥北部的浓密常绿阔叶灌丛中有160—170种，而到墨西哥南端的热带雨林多达500—600种。

对于任何一个群落，譬如对一个孤立的海岛上的群落来说，决定其群落丰富度的因素，经常有5个。首先是历史的因素；其次是两个重要的外因，即潜在定居者的数量（物种库的大小）和距定居者来源地的远近（离物种库的距离）；最后是两个有关的内因，即生活小区的大小（它影响着生活小区的结构）以及群落内物种间的相互作用（它导致了某些种的灭亡，而其他种生存）。

一、影响群落丰富度的历史因素

所谓历史因素是指整个群落演替的过程和需要的时间。Wilson (1969) 提出的群落发展的四个时期，即无相互作用、有相互作用、共摊与进化，都需要经历一定的历史过程。有效的时间越长，则有更多的物种适应资源 (图4-1)，因此一般说，群落随着时间而趋向于丰富度提高，老的群落也就比新的群落物种多一些。例如温带区由于近期冰川的作用就比热带区具有更年轻的群落。温带区的动物和植物种类较为贫乏是由于：(1)能够生活在温带区的物种还未能从未受冰川侵袭的地区迁回来；(2)物种还没有足够的时间去发展和开拓温带区。Southwood (1961) 关于在欧洲不同树种上昆虫种类数的资料，提供了历史因素对群落丰富度影响的很好例证 (图4-2)。这个例子表明在英国的岛上，一个树种的历史越久，数量越繁茂，则有更多的物种在那种树上生存。

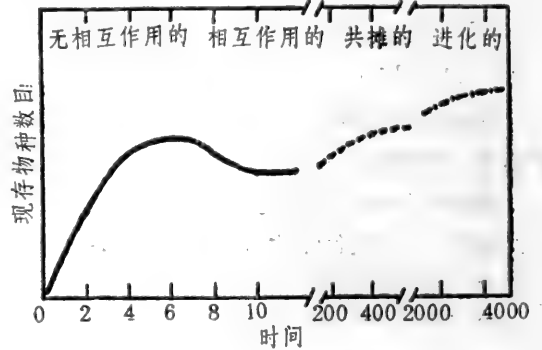


图4-1 随时间变化群落中物种数量平衡理论上的次序
(时间尺度代表可能达到各种平衡状态相对周期的时间)

二、物种库的大小及距离对群落丰富度的影响

在群落形成发展过程中，群落内定居物种的多少依赖于为该群落提供物种的物种库大小，亦即潜在定居者的数量，以及物种库离定居地的距离，这是显而易见的。Wilson 和 Simberloff 曾进行过十分成功的试验。他们于1966年底和1967年初，在远离佛罗里达西海岸、生长着美洲红树林的一些岛屿上，用帐幕罩起来用溴甲烷进行熏蒸。所有的节肢动物除极少数的蛀木昆虫外，都被杀死，此后，他们监视这个生境中节肢动物（主要是昆虫和蜘蛛）的再定居过程。一些定居曲线如图4-3所示。这个试验的结果表明，除了离物种库大陆最远的岛 (E₁) 外，其余的定居曲线似乎全都都很典型。开始时，定居进行得很快，物种的数目超过区系被破坏前的平衡

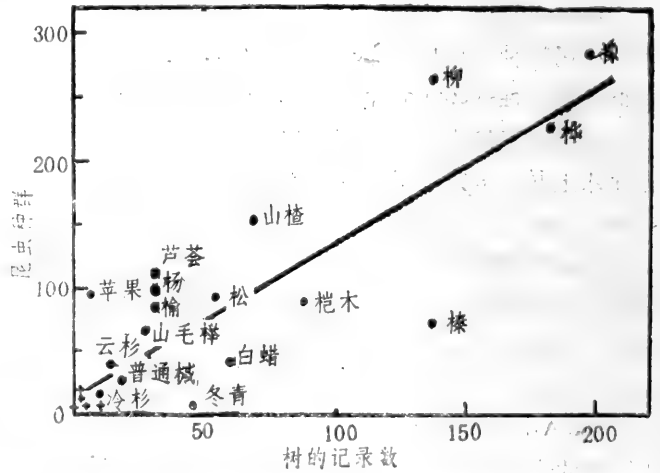


图4-2 英国的树木数量和有效历史时间（根据第四纪留下来的资料）与昆虫定居和现存植食性昆虫数量间的关系
(+ 指示树种引进时的昆虫数量)

定居曲线如图4-3所示。这个试验的结果表明，除了离物种库大陆最远的岛 (E₁) 外，其余的定居曲线似乎全都都很典型。开始时，定居进行得很快，物种的数目超过区系被破坏前的平衡

数值，然而接着就下降到某个平衡状态。越远离潜在定居者（物种库大陆）的岛屿（如 E_1 ）物种数目越少，定居速度也越缓慢，相反，越近物种库的岛屿（如 E_2 ）其物种数目最多，定居速度也最快，而距离居中的岛屿（ ST_2 和 E_3 ），物种数目和定居速度也居中。

MacArthur和Wilson(1963, 1967)在提出的海岛生物地理理论中，当暂时不考虑海岛到大陆的距离或它的面积时，一个海岛上的物种数量取决于两个因素的共同作用：一个是海岛上单位时间到达该岛的动植物物种的迁入率；另一个是由于迁入的物种并非都能存活下来，所以还同时存在着一个物种的消亡率（图4-4）。Preston(1962)及MacArthur和Wilson(1963, 1967)指出，岛屿上物种的数目正是消亡和迁入之间动态平衡的结果。图4-4中 S^* 就是消亡率与迁入率相等时的物种平衡数目。

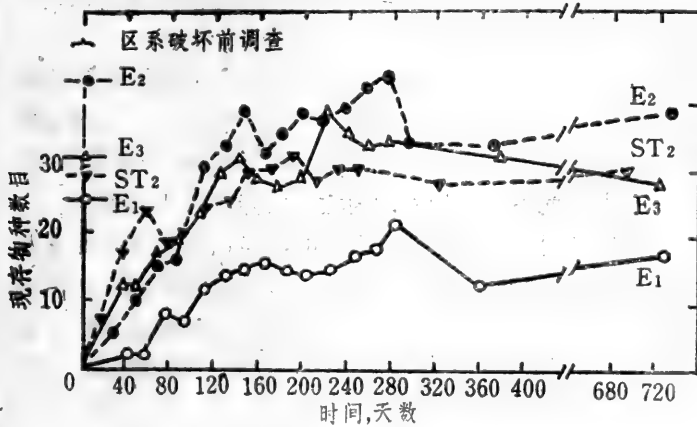


图4-3 节肢动物在佛罗里达珊瑚区4个小红树岛上的再定居曲线
(纵坐标上是区系破坏以前每个岛上存在的物种数目)

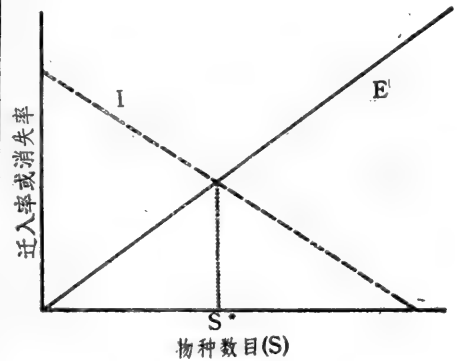


图4-4 作为岛屿上物种数目 S 函数的消亡曲线(E)和迁入曲线(I)

(本图假定每个物种都具有同样的消亡率和同样的迁入率，曲线的相交点 S^* 是岛屿的物种平衡数目)

为了对图4-4加以定量的描述，下面讨论一下简单的、但不现实的情形，即所有物种具有同样不变的迁入率 μ 和消亡率 λ 的情况。

当全部物种都有同样消亡率 λ 时，那么在单位时间中消亡物种的数目(E)为

$$E = \lambda S \quad (4-1)$$

同样，在单位时间中新迁入的物种数目(I)为

$$I = \mu(S_T - S) \quad (4-2)$$

其中， S_T 是大陆物种库中潜在迁入者的总数， S 是岛上已经有的物种数，因此 $(S_T - S)$ 就是还可能迁入岛屿的后备物种数。图4-4正是方程4-1和4-2所形成的曲线。在 $E = I$ 的平衡点上，就能得到物种的平衡数目，即

$$\lambda S^* = \mu(S_T - S^*)$$

$$S^* = \left(\frac{\mu}{\lambda + \mu} \right) S_T \quad (4-3)$$

假如岛屿尚未处于平衡状态，那么迁入和消亡之间的差数，就提供了单位时间内物种数目的变化率：

$$\frac{ds}{dt} = I - E \quad (4-4)$$

这就是说，从方程4-1和4-2得到，

$$\frac{ds}{dt} = \mu S_T - (\lambda + \mu)S \quad (4-5)$$

对方程4-5求积分，并设 $t=0$ 时，岛屿上的初始物种数目为 S_0 ，那么

$$S_t = S^* + [S_0 - S^*]e^{-(\lambda + \mu)t} \quad (4-6)$$

如果忽略原来假定的过于简单性（每个物种的迁入率和消亡率相等），则可以用4-6式去拟合实际观察数据，从而求得参数 λ 、 μ 和 S^* 的估计值。

然而上述假设，使得消亡数与迁入数均随 S 而线性变化（方程4-1和4-2），这是很不现实的。事实上，由于各个物种的 λ 值和 μ 值区别很大，并且对每一个物种来说，竞争会引起 μ 值随 S 而减小，而 λ 值随 S 而增加，所以净消亡数 E 的增加应该比随 S 作线性增加的变化更快；同样，净迁入数 I 的下降也必然比随 S 作线性下降的变化更快。

如果像Lack某些著作(1973, 1976)中含蓄着一种极端的情况，即物种数目中 S^* 是某些岛屿上永久性常居者，而任何别的迁入者将是不能繁殖的，即有特定的 S^* 个物种，在生态上才适合于这个岛屿，那么，岛屿的迁入曲线和消亡曲线将与图4-4不同，而呈现图4-5的形状。在这种情况下， S^* 个物种的消亡率实际上等于零，而另一些物种的消亡率实际上等于无限大。

在现实情况中，更多的是处于图4-4和4-5两种情况之间（图4-6）。当已有较多的物种迁入定居下来，则再迁入并成为新的物种的数量将减少。这样物种迁入率作为物种数目 S 的函数将下降，开始时，许多能很快定居的物种先定居下来，这时迁入率曲线比较陡直，后来逐步扩散的迁入者拉长了迁入的时间，而且当到达 P 点时，使曲线很缓慢地向下倾斜。 P 表示可

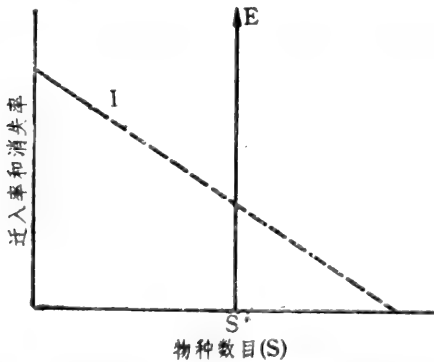


图4-5 岛屿的迁入曲线(I)和消亡曲线(E) (它们仍然是 S 的函数，但 S^* 个物种具有实际上等于零的消亡率，而其他物种不能在岛上繁育)

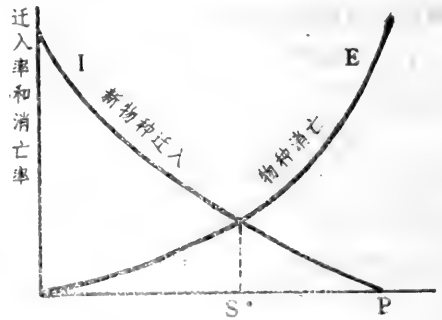


图4-6 在一海岛上使得物种数量达到平衡状态 S^* 的迁入率和消亡率之间的关系 I—起始时的迁入率；P—迁入种来源地的物种总数

能到达该岛的总的物种数，亦即大陆物种库能供应的物种总数。消亡曲线为一指数曲线，具有为正值斜率，因迁入的物种越多，某些物种被排斥消亡的机会也越大，物种间的竞争增加，从而加速了消亡率。

显然，物种库的大小、海岛离物种库的距离以及海岛本身面积的大小，对迁入率和消亡率的相互关系有极大的影响。如果物种库大，潜在可定居的物种多，并且岛屿离迁入种来源地近，则单位时间内的迁入者多，其平衡状态的物种数目 S^* 与来源地物种总数量 P 就比较接近（图4-7）。另外如果海岛本身的面积大，空间异质性复杂，则对物种就有更大的收容能力，

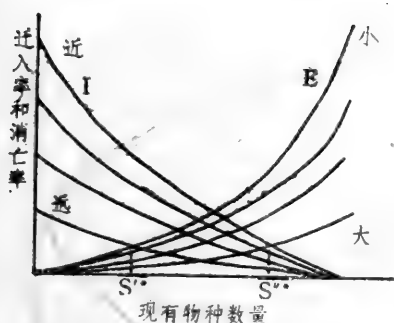


图4-7 岛屿的大小和与迁入者来源地的距离对物种数量平衡的影响
(大而近的岛屿有更多的物种数量 S'' , 小而远的岛屿的物种数较少 S')

因为更大的栖息地和更复杂的环境使迁入的物种在竞争中得到更好的庇护而生存下来。因此增大海岛的面积或空间异质性，可以得到减低消亡率的结果。

以上关于海岛生物地理学的理论，不仅在解释群落物种丰富度上，而且在整个生态学研究中都具有重要意义。因为这些理论提供了考查生态学岛屿的新方法。例如，我们可以把以某种农作物构成的农业生态系统看成一个生态学岛屿，这样就存在着害虫、天敌的迁入和消亡问题。是否农作物的状况允许迁入和消亡发展到平衡状态，或是否由于农作物的收获而使移居曲线 (colonization curve) 将出现断截现象？这个理论将有助于对农作物上昆虫群落组成的理解，从生态学上找到害虫管理最完善的方法。

从生态学上找到害虫管理最完善的方法。

三、生境中资源状况对群落丰富度的影响

生境中的资源状况是群落内调节现有物种数目的最重要的因素。群落中任何一种有机体，为了生存和繁殖都需要一定数量和质量的资源。从更广的意义上讲，资源应当包含 5 种成分：物质（主要是食物）、能量、空间、时间和信息量。

任何一个特定的生态系统，其群落中物种的数目似乎都有一个饱和量，从而使各物种对资源的利用达到最适的程度，如果对某种资源的利用高于或低于最适水平，那么，通过相应的自然选择就会得以调整。例如，当资源不足或资源供应状况变得低劣时，生存竞争将被强化；当资源充足，供应改善时，生存竞争得到缓和。当然，资源的 5 种成分对于群落中的各个物种不是等价的，有时是不可置换的。物质、能量、空间既是种内，更是种间竞争的直接对象，它对于调节和维持物种的数目以及种群密度，具有本质性的决定作用。而时间虽然不是物种竞争的直接对象，但它却是竞争得以进行的必要的外部条件。物种对于时间的种种适应表现，是物种对最有利的环境保持其调节作用的一种适应机制。至于信息量，除了以能量形式出现的负熵(entropy)可以作为竞争的对象外，物种多少、环境在结构、时间、空间上的多样性以及由此引起的“风险的分散”均对物种的抗逆能力产生影响，从而作用于物种数的稳定。

总的说来，资源量越大，能够保存的物种越多。但是，有时大量的资源只有利于一个或两个物种，而不利于其他物种，因此群落的优势种发展了而丰富度却降低了。Terborgh (1973) 论证在北美沙漠见到的大量物种，是由于植物瓜分供给不足的水分而出现的。Stephensen (1973) 已证明，老的农田群落中增加施肥量会降低物种丰富度和均匀度。Yoda 等 (1963) 发现不太肥沃的土壤比肥沃的土壤能维持更多的小型植物。在昆虫群落中 Bey-Bienko 和 Price 的两个例子说明了这一情况。

Bey-Blenko (1961) 列出了处女草原和由此开发的小麦地上昆虫的种类数和个体数 (表 4-1)，在未开垦的草原上栖息了 340 种昆虫，每平方米的总个体数是 199 头，但将其垦为小麦地后，则种数减少到 142 种，两个体数反而增加到了每平方米 351 头。这个例子也说明了资源

表4-1 处女草原和已开垦的小麦作物地昆虫种类及个体数（每平方米）的比较

昆 虫	处女草原	小麦地
种数: 同翅目 (叶蝉、蚜虫类等)	35	12
半翅目 (蜡科)	38	19
鞘翅目	93	39
膜翅目	37	18
其他	137	54
全部种数:	340	142
全部种的个体数/米 ²	199	351
优势种和常见种数	41	19
个体数/米 ²	111.2	331.6
占总个体数的百分比	54.5	94.2

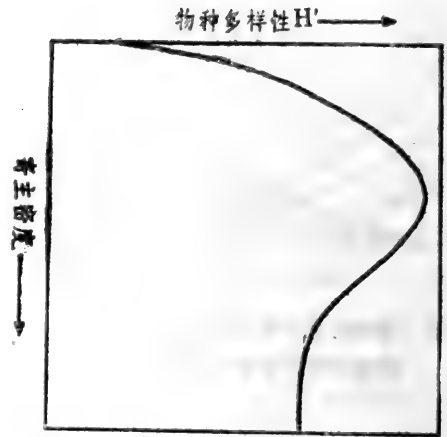


图4-8 食物资源更丰富时寄生物区系中物种丰富度的趋势

的种类（主要是食物）和某一资源量两个因素对群落丰富度的影响。

Price (1970) 的例子是关于加拿大原始森林中寄生物区系的研究。他发现当寄主密度增加时，姬蜂 (*Pleolophus basizonus*) 成为优势种，而其他几种茧蜂数量减少甚至灭亡(图4-8)。这说明当食物资源（寄主的茧）丰富时，寄生物区系中物种丰富度反而有所下降，其下降的原因是由于姬蜂上升为优势种。

从上面的叙述看出，生境中资源的数量和质量的数量和质量的幅度，对于物种的多少似乎有一个组合的影响。结论是，当资源的数量影响每个种的种群大小的同时，资源的质量却影响着维持的物种数量。图4-9表明了生境中资源的数量、质量对现存物种数目和种群大小的作用。其中质量的幅度，例如对食谷动物来说是种子的大小等，对授粉昆虫来说是花蜜在花内的深度等，对小蠹虫来说是树皮的有效厚度等，在资源分布的两极具有相等的有效能量。图4-10表明一个生境中资源的数量和质量的关系和群落中可以共存的物种数量。

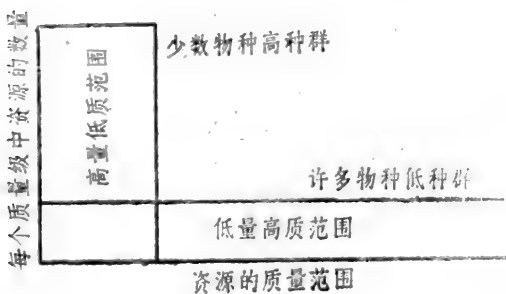


图4-9 群落中资源的数量和质量之间的关系及它们对现存物种数目和种群大小的影响

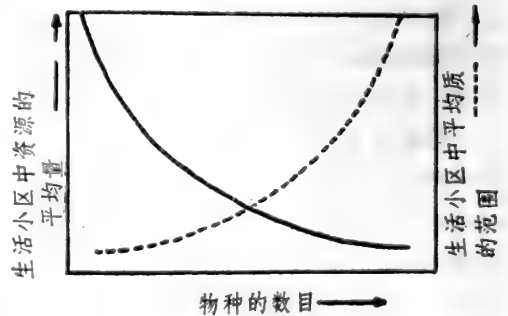


图4-10 一个群落中资源的数量和质量之间的关系以及在该群落中可以共存的物种数量

第二节 群落的物种-面积关系

一、种-面积关系的概念及一般形式

广义上讲,所谓种-面积(species-area)关系是指一个生活小区,乃至一个大的地理区域的物种数量,作为小区或地域面积的函数而变化的规律;从狭义上讲,则是指物种数量与抽样样方的大小或样方数量的关系。这后一种情况与种群生态学中对种群空间格局的研究有某些相似之处。当研究一个种群的空间格局时,它要表明的是样方中出现 $0, 1, 2, \dots, n$ 个个体的频率分布究竟属于什么样的理论概率分布,而群落研究中,种-面积关系则是表示样方中出现 $1, 2, 3, \dots, n$ 个物种的频率。当然这两者所反映的规律和所要阐明的生态学原理是有区别的。

正如上节所述,一般说某个群落占据的地理区域越大,它所包括的物种越多。昆虫种类在植物上的分布,情况也是如此,例如在地理上分布广泛的植物比分布狭窄的植物,在其上取食的昆虫种类要多,就一个小的生活区甚至一个小的生境来说,一般某种植物连片越大,其上的昆虫种类也越多。在早期 Gleason(1922, 1925)和 Cain(1938)曾用作图的方法来表示每单位面积上出现的物种数量。例如在同一群落中重复取样,当样本面积或样本数增加时,那么采集到的物种数目也随之增加,在开始时物种数急剧增加,然后增加的速度逐渐变慢,如果是均一的群落占有极其广阔的面积,那么就增加到接近于一定的种数(图4-11)。当然,样本数或样本面积继续增加或扩大时,碰到具有不同种类相的群落,则出现的物种数(累计种数)又急剧增加,从而使曲线成为台阶状上升。以捕虫网扫捕昆虫进行昆虫群落调查时(如果忽视由扫捕引起扰乱的结果),也可能见到随捕虫网扫动的次数而得到同样的关系。当然,在这种情况下物种增加的方式,与每个物种个体数的分布型有关。

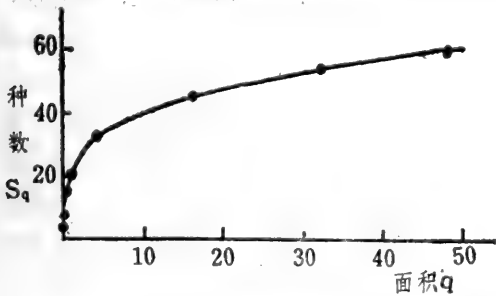


图4-11 在苦竹林里植物的种数和面积曲线

像图4-11那样表明物种数作为面积的函数而变化的曲线称为种-面积曲线。在群落调查中,种-面积曲线既是决定必要的调查单位的基础,又能阐明群落中物种分布的规律,因此,它的数学表达方式,一直是群落生态学上研究的一项重要内容。

下面着重讨论几种表达种-面积关系的数学模型。

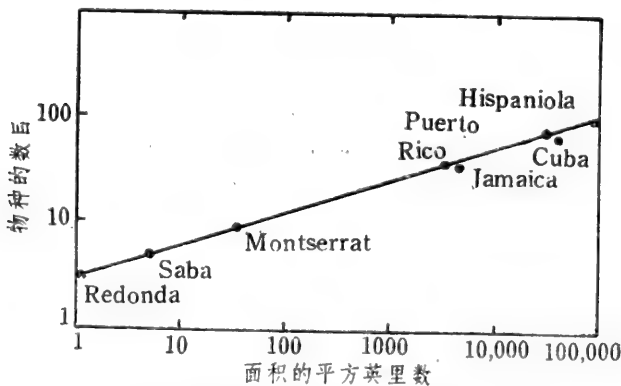
二、Arrhenius(1921)的模式

Arrhenius以双对数曲线很好地表达了最普遍和常见的种-面积关系。他设 q 为调查面积

表4-2

物种-面积指数 m

生物类群	地点	m 值	文献来源
甲虫	西印度群岛	0.34	Darlington
爬行、两栖类	西印度群岛	0.30	Darlington
鸟类	西印度群岛	0.24	Hamilton, Barth, Rubinoft
鸟类	东印度群岛	0.28	Hamilton, Barth, Rubinoft
鸟类	太平洋东、中部	0.30	Hamilton, Barth, Rubinoft
蚁类	美拉尼西亚	0.30	MacArthur and Wilson
陆生脊椎类	密执安湖群岛	0.24	Preston
鸟类	新几内亚群岛	0.22	Diamond
鸟类	新不列颠群岛	0.18	Diamond
鸟类	所罗门群岛	0.09	Diamond and Maye
鸟类	新赫布里底群岛	0.05	Diamond and Marshall
陆生植物	加拉帕戈斯群岛	0.32	Preston
陆生植物	加拉帕戈斯群岛	0.33	Hamilton, Barth, Rubinoft
陆生植物	加拉帕戈斯群岛	0.31	Johson and Raven
陆生植物	全世界	0.22	Preston
陆生植物	不列颠岛	0.21	Johson and Raven
陆生植物	约克郡自然保护区	0.21	Usher
陆生植物	加利福尼亚群岛	0.37	Johson, Mason, Raven

图4-12 西印度群岛的两栖类和爬行类动物的物种-面积关系($m=0.30$)

时,有物种7个;100平方英里时,有物种14个,100000平方英里时,有物种112个(图4-12)。按照这个法则,似乎就能回答在考察全球热带雨林的命运时,人们可能提出这样的问题,即如果只能保护住1%的亚马逊(Amazonian)雨林,能有多少种亚马逊动植物将会存活?虽然,用这个数量关系作出的回答是粗糙而忽视细节的,但是它能为保护区面积与可能最后被保存在保护区中的物种数目之间的关系,提供了一个正式的估计。另外,从这里还可以看出,似乎每一生活小区物种数极限的概念能外推而进入包括着许多群落的广大区域中去。这样,我们就从群落生态学领域自然而然地进入到生物地理学的范畴。

或同面积方形样方的个数, S_q 为到 q 为止出现过的物种数(累计物种数),则:

$$S_q = cq^m \quad (4-7)$$

$$\text{或 } \lg S_q = \lg c + m \lg q \quad (4-8)$$

式中 c 是比例常数,它主要取决于被测面积 q 的大小和被研究的分类类群, m 是一个无维参数,它是用 $\lg S$ 对 $\lg q$ 作图的曲线的斜率,在 $1 > m > 0$ 时,曲线的形状就大致如图4-11所示。

曾经有不少的研究,比较了同一群岛、同类栖息地不同面积上的物种数目,这些物种包括植物和动物,其结果都导致了4-7式的关系式(表4-2)。

总结表4-2中这些典型的物种-面积关系,发现 m 值大体都在0.18—0.35之间,这样就导出了一个普遍的一般性法则,即似乎面积以10的因素增加,则物种的数目成倍数增加,或者说,面积减少10倍,相当于物种数目减少一半。以表4-2中Darlington(1957)对两栖类和爬行类动物的种数与西印度群岛面积关系的调查为例,当面积为10平方英里

三、Romell(1920)和 Gleason(1922)的模式

Romell和Gleason根据等比级数法则和调和级数法则提出了以下模式:

$$S_q = a \lg q + b \quad (4-9)$$

式中 q 和 S_q 同4-7式, a 为物种数目 S_q 对面积的对数 $\lg q$ 作图时的斜率, b 为截距。对于一些观察数据, 用4-9式比用4-7式拟合更好。

四、Kylin(1926)的模式

Kylin模式有两条基本假设:

1. 各个物种的密度 P_i 都相等, 亦即各物种具有相同的个体数, 但显然, 群落中包含所有种的密度 P 与某个种, 特别是优势种的密度 P_i 不同;
2. 每个种的个体都是随机分布的。

在上述假设的群落内, 设总的物种数为 S_{∞} , 随机抽 N 个个体, 如果得到 S 种, 则从二项式分布得到:

$$S = S_{\infty} \left[1 - \left(1 - \frac{1}{S_{\infty}} \right)^N \right] \quad (4-10)$$

如果 $N, S_{\infty} \gg 1$, 就看作波阿松分布, 故得:

$$S = S_{\infty} (1 - e^{-N/S_{\infty}}) \quad (4-11)$$

根据假设1, 如果把个体数换为物种密度和面积的关系, 即 $N = pq$, 则:

$$S_q = S_{\infty} (1 - e^{-pq/S_{\infty}}) \quad (4-12)$$

4-12式中, $P/S_{\infty} = P_i$, 并令 $P_i = m$, 则

$$S_q = S_{\infty} (1 - e^{-mq}) \quad (4-13)$$

4-13式即为Kylin的物种-面积关系模式。

该模式以群落中每个种的个体数相等并随机分布作为基础。因此, 如果按照这个模式作反复多次抽样, 即使每次取相同的 N 个个体, 所得物种数 S 都以4-11式的值为中心而波动, 其波动平均值的方差 σ_s^2 , 在 $S_{\infty} \gg 1$ 时为:

$$\sigma_s^2 \approx \frac{N(N-1)}{2S_{\infty}} \quad (4-14)$$

显然, 方差 σ_s^2 是随抽取个体数 N 的增加而急剧增加的。

Kylin模式的上述两个假设都与自然界的的情况不相符合, 这正是该模式的主要缺点。但是这个模式在决定调查的方形区域数时是很方便的。

为了估计调查群落中物种总数 S_{∞} , 最好使用定差法, 即假设个体数从 N 增加到 $N + \Delta N$ (ΔN 为一定) 时, 物种数 S 也增加到 $S + \Delta S$, 由(4-11)式得:

$$\Delta S = S_{\infty} \left(1 - e^{-\frac{N+\Delta N}{S_{\infty}}} \right) - S_{\infty} \left(1 - e^{-\frac{N}{S_{\infty}}} \right)$$

$$=(S_{\infty}-S)(1-e^{-\frac{y}{S_{\infty}}}) \quad (4-15)$$

从(4-15)式看出,当 ΔN 一定时,那么 ΔS 和 S 呈直线关系,直线与 S 轴相交的点,就给出了 S_{∞} 的估计值。

例如,根据图4-11的资料,当 P_i 一定时,让各 q 值均增加5平方米,在图4-11上读取对应于此的 S 值和 ΔS 值,则可得图4-13的直线。当然在图4-11这个例子中, ΔS 和 S 的关系,因为不是直线,所以用图4-13读取的 S_{∞} 成为过于小的估计值。

S_{∞} 的估计值,在像图4-11的情况下,当种-面积曲线到达坪的状态,或观察数据表中的物种数达饱和时,也可由图或表直接目测得出。

Kylin 模式中的参数 m , 可由下列关系用最小自乘法估计:

由Kylin模式(4-13式)得:

$$\frac{S_q}{S_{\infty}} - 1 = -e^{-mq}$$

取自然对数得:

$$\ln\left(\frac{S_q}{S_{\infty}} - 1\right) = -mq \quad (4-16)$$

应用4-16式,用实测的 S_q 和上述方法求得的 S_{∞} 计算该式的左端,将此对 q 通过原点作回归直线,则直线的斜率就是 m 的估计值。

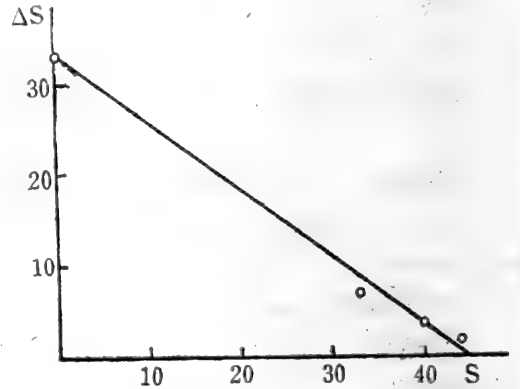


图4-13 应用图4-11资料作出的定差图
(P_i 作为一定,让 q 各增加5平方米,在图4-11的曲线上读取对应于此的 S 和 ΔS 值,直线与 S 轴的交点即为 S_{∞} 的估计值)

五、Fisher等(1934)的模式

Fisher等假设群落的种-多度关系(即物种和个体数关系)符合于对数级数法则(参看下节),并且单位面积的个体密度 d 为一定(包括一切种),则可将个体数换为密度与面积的乘积,即 $N=dq$ 。这样就得了Fisher的种-面积关系的模式:

$$S_q = a \ln\left(1 + \frac{dq}{a}\right) \quad (4-17)$$

q 如果充分大时,得:

$$S_q \approx a \ln \frac{dq}{a} = a \ln \frac{d}{a} + a \ln q \quad (4-18)$$

由4-18式看出,当调查单位大于某个值时,则调查单位的物种数将随调查面积的对数成比例增加,因此可根据回归直线求出 a 的值(a 值的求法参考下节等比级数法则)。当然,在这种情况下,群落中的物种数达不到饱和,Fisher模式的缺点,就在于群落中物种数不饱和的假设以及把所有的种换算为密度 d 。

六、种-面积关系4个模式的性质

种-面积关系的数学模式除了它能否很好地配合种-面积曲线外，还要看它能否满足以下两个条件：

1. 当 $q=0$ 时，必定 $S_0=0$ ；
2. 当 $q \rightarrow \infty$ 时， ds/dq 为一有限值，这个条件表明的生态学意义是，在一个限定的群落里，物种数随面积的增大而趋向于坪的状态，亦即达到某个饱和水平。

在上述的4个种-面积关系模式中，对于第一个条件，除Romell和Gleason的模式(4-9式)不合符外，其余3个模式都是满足的。对于第二个条件，则Romell和Gleason模式(4-9式)、Arrhenius模式(4-7式)都不符合，只有Kylin模式(4-13式)和Fisher模式(4-17式)是满足这个条件的，因此4-9、4-7式两个模式与另两个模式(4-13式、4-17式)相比，其近似度就差些。

总的看来，上述模式都可给出近似于图4-11的曲线，但为了比较各自的特征，篠崎(1959)用物种数对面积的对数作图(图4-14)，结果发现， S 对 $\lg q$ 的关系分别为：

- Arrhenius模式(4-7)为指数曲线；
- Romell和Gleason模式(4-9)为直线；
- Kylin模式(4-13)为近S型曲线；
- Fisher模式(4-17)为左边弯曲的直线。

七、物种-面积关系在群落抽样上的应用

在种群生态学中，有关种群抽样在理论和实践上都曾作过大量的研究。一般说来，当采取简单的随机抽样时，种群调查的理论抽样数由允许误差和个体数的方差或负二项分布的 K 值来确定。但是在群落水平上的抽样理论研究几乎还是空白。在群落调查中，如何确定样本的面积或数量是经常面临的一个实际问题，其解决的途径似乎可从以下两个方面考虑。

1. 首先研究群落中各个物种或优势物种的空间分布格局，确定每个物种在一定精度保证

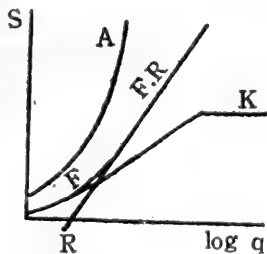


图4-14 各种物种-面积曲线的 $S: \lg q$ 的表现

(A—4-7式；R—4-9式；K—4-13式；
F—4-17式)

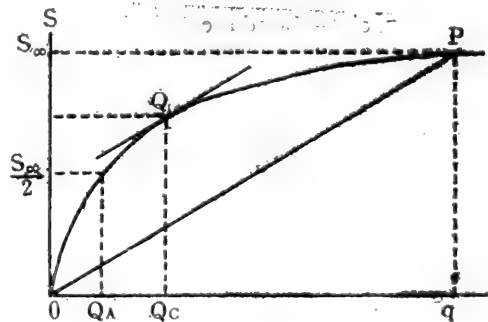


图4-15 由种-面积曲线求最小面积 Q_C (Cain的方法) 和 Q_A (Archibald的方法)

下所需要的理论抽样数，然后，以物种中抽样量最大的作为群落抽样的依据（在抽样单位相同的情况下）。这种方法沿用种群生态学的路子，当所调查的群落中物种较多，特别是各物种抽样单位不不同时，存在较大困难。

2.应用群落物种-面积关系确定群落调查的最小面积（minimal area 或 representative area）。群落调查的抽样精度应考虑两个方面，一是物种对群落的代表程度，即调查到的种占群落实有種的比例；二是一些优势物种种群调查所需要的精度。

由种-面积关系可知，调查面积（或样方数）越小，被遗漏的种就越多，但调查面积太大或样方数过多，单位面积的信息量就小，而且花工费时。这样，在进行群落调查时，就存在着一个如何确定最小抽样面积的问题。

Cain (1943) 和 Archibald (1949) 提出了由种-面积曲线方便地确定群落调查中抽样最小面积的方法。如果是均一群落，当调查面积增加到某一数值时，即使再增加调查面积或样方数量，仍然不能发现新的物种（图4-15的P，但4-7、4-9、4-17式成立的情况除外）。Cain确定最小调查面积的方法，是把种-面积曲线的P点和座标原点O用直线连结，然后作一平行于OP，且与种-面积曲线相切于Q点的直线，其相应于Q的 Q_0 点作为群落调查的最小面积。而Archibald的方法，是把相应于 $S_{\frac{1}{2}}$ 的调查面积 Q_A 作为最小面积。

在Kylin模式的情况下，当面积 q 增大时，个体数 N 也随之增加，由4-14式可知，在此情况下，物种数 S 的方差(σ_s^2)必然增大，所以实测所得曲线其右边部分仍有很大的波动。因此，采用Cain提出的方法，直接依靠物种停止增加时的P点来估计最小面积是不稳定的。相形之下，Archibald的方法反倒是稳定的。但是不论哪种方法， Q_0 和 Q_A 作为最小面积都缺乏生态学依据，只是计算和使用比较方便，它们并不具有所谓在“百分之几的差异显著性，就出现百分之几的种”这样的依据。总之迄今还没有一个合理的确定最小面积的方法。为了解决这个问题，还必须进一步探讨物种数和个体数的关系。

第三节 群落中的种-多度关系

一、种-多度关系的概念及其标记方法

种-多度(species-abundance)关系与种-面积关系不同，它所阐明的是群落中各个物种个体数量的分布规律。众所周知，群落中各物种的个体数量十分不同，有的物种数量很多，极为普遍和常见；有的物种数量稀少而罕见。因此在定量研究群落结构时，首先遇到的问题就是不同物种的数量是如何分布的？如果一个群落中有 S 个物种，共有 N 个个体，各个物种的个体数是 N_1, N_2, \dots, N_s ，那么任何 N_i ，不管它来自什么群落，是否存在某种一致的关系呢？试图回答这个问题必将导致建立种-多度曲线，这就同研究种群空间格局时首先要整理出一个频次分布表一样，无非前者是每个物种出现的频率，而后者是样方出现的频率而已。如果种-多度曲线能拟合某个只有少数参数的唯一概率分布形式或其他数学模式，并符合来自某些群落的观察数据，那么就可能揭示出参数值和所描述的群落之间某些有趣的相互关系。

根据群落调查收集到的个体进行分类计数后, 标记种-多度曲线的方法, 最简单和最基本的是直接列出种1, 种2, ……的个体数 N_1, N_2, \dots , 这实际上是把所有的样方作为一个集合, 统计出每个种出现的频率。

在许多集合中, 发现大量的往往占绝大多数的仅仅只有一个或几个个体的物种, 依次是具有较多个体的物种逐步减少。就是说, 在群落调查中, 往往发现许多个体不多的罕见种和几个个体甚多的富集种。当然, 少数富集种的个体数常常超过罕见种的个体数。这种常见的现象使我们在习惯上用来标记种-多度曲线的方法, 不是如上所述直接列出种1, 种2, ……的个体数, 而是列出由 r 个个体代表的物种数 n_r , 例如 $r=5, n_r=10$, 这意味着在所有样方的集合中, 有10个物种的个体数都是5个, 或者说有5个个体的物种为10个。显然 n_r 是频率的频率, 图4-16是用这种标记方法的一个例子。

用上述1, 2, 3, ……分组 r 值的办法, 其种-多度直方图多数呈明显的倒J形, 即对低的 r 值有少数几个高的频率, 同时有表示少数富集种的一个长尾巴(如图4-16所示), 为此Preston (1948)提出了用“倍频程”(octaves)分组 r 值的办法, 即按自然数列, 让每一倍程的中点值恰好等于前一倍程中点值的2倍, 它取 $r=2^x(x=0, 1, 2, \dots)$ 依次作为组的边界, 即 $r=1, 2, 4, 8, 32, \dots$, 这样各组的中点值依次为1.5, 3, 6, 12, 24, ……; 如果某个种的个体数恰好落在边界上, 即将它的一半(0.5个种)分布在倍程 $(2^{x-1}, 2^x)$ 内, 另一半分布在倍程 $(2^x, 2^{x+1})$ 内。例如, 调查中发现有2个个体的种为6个, 则在第一倍程为3个种, 第二倍程也为3个种, 这样就可以保证各倍程物种数之和等于调查中得到的总种数。上述分组 r 值的方法, 实际上是对各个种的个体数取以2为底的对数。图4-17是用倍程分组 r 值标记种-多度关系的一个例子。

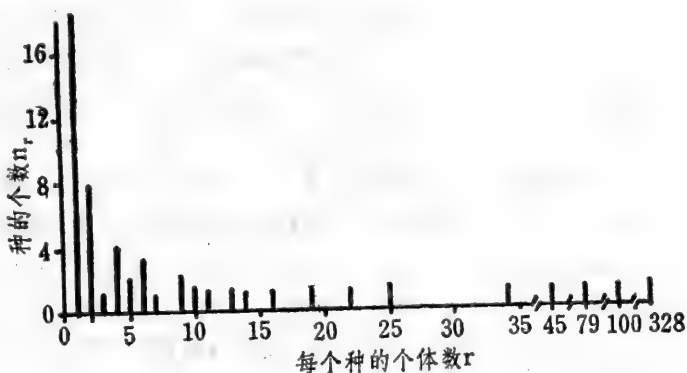


图4-16 822个个体(52个物种)甲虫和小鼠的集合中具有1, 2, 3, ……个个体的种数

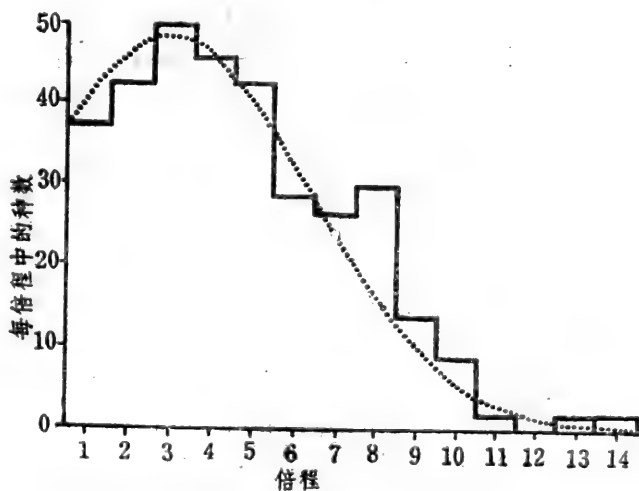


图4-17 在灯光诱虫器捕获的蛾子集合中的种-多度关系 (Preston拟合的曲线是 $n(R) = 48 \exp[-0.207(R - R_0)^2]$, 其中 $n(R)$ 是 R 个倍程中的种数, $R_0 = 3$ 是众数倍程)

用以上方法标记的种-多度曲线, 一般总有一个数学模式可能拟合, 当然它并不意味着是最好的和唯一的模式。但通过某几种曲线和数学模式的拟合, 却可以观察到群落中各物种分

享可利用资源的方式，比较各物种的相对重要性，并可以根据简单的生物学假设来预测群落中物种的相对数量。下面介绍几种由种-多度关系导出的假说和数学模型。

二、随机生态位假说——分割线段模型

MacArthur (1957) 根据一个简单的生物学假设来预测物种的相对数量，同时将这些预测与实际观察的结果相比较，从而提出了随机生态位假说 (random niche boundary hypothesis)。他认为群落中生活在一起的物种，必然分享生境中的一批资源，其中至少有一种资源是有限制的。MacArthur提出这个有限制的资源在物种间被分割(利用)的两种可能方法。一种情况是假设不同物种的数量确实是无相互影响的，它们的生态位可以重叠，而且重叠的量并不影响有关的物种。因为MacArthur没有找到符合这种情况的资料，也因为群落中，全部证据都证明物种是相互依赖的，所以他没有沿着这个思路发展下去。

另一种情况是，假设全部物种的个体数加在一起是个常数，因此某个物种的个体增加了，另外的物种其个体数就会减少，也就是说生态位不能重叠。这样就可以设想，资源为一长棒状物(或一长的线段)，各物种生态位的边界随机地标记在这棒状物上，对是被分割的每一段就代表生态位的大小。例如群落中有 S 个物种，每个种按它的相对优势随机分割资源，亦即各物种占有互不重叠的生态位，这样，被分割的资源如果比拟为单位长度的一条线段，则它被分成 S 段。按照各段的长度从最小到最大排列起来，以表示从最罕见的种到最富集的种的次序。

假设线段从最小到最大的排列为 L_1, L_2, \dots, L_s ，并令

$$L_2 - L_1 = d_1, L_3 - L_2 = d_2, \dots, L_s - L_{s-1} = d_{s-1};$$

考虑原线段的长度为一个单位长的情况，则：

$$SL_1 + (S-1)d_1 + (S-2)d_2 + \dots + d_{s-1} = 1$$

因为等式左端所有项都遵从的唯一条件是它们的和等于1，所以 S 项中的每一项都有相等的期望。因此：

$$E(SL_1) = E[(S-1)d_1] = E[(S-2)d_2] = \dots = E(d_{s-1}) = \frac{1}{S},$$

这样

$$E(L_1) = \frac{1}{S^2}, \quad E(d_1) = \frac{1}{S(S-1)}, \quad E(d_2) = \frac{1}{S(S-2)},$$

一般地

$$E(d_i) = \frac{1}{S(S-i)}$$

于是：

$$E(L_2) = E(L_1) + E(d_1) = \frac{1}{S^2} + \frac{1}{S(S-1)}$$

$$E(L_3) = E(L_2) + E(d_2) = \frac{1}{S^2} + \frac{1}{S(S-1)} + \frac{1}{S(S-2)}$$

.....

$$E(L_j) = E(L_1) + \sum_{i=1}^{j-1} E(d_i) = \frac{1}{S} \sum_{i=1}^j \frac{1}{S+1-i} \quad (4-19)$$

显然，上式的 $E(L_j)$ 为第 j 种个体数的期望比例。

现今：

$$E(L_j) = \frac{N_j}{N} ,$$

则

$$N_j = \frac{N}{S} \sum_{i=1}^j \frac{1}{S+1-i} \quad (4-20)$$

4-20式就是根据随机生态位假说导出的分割线段模型。式中 N_j 为第 j 位物种的个体数， N 为各物种个体数总和； S 为调查到的物种数。

例如，群落中有5个种(S)，各种个体总和为100(N)，按(4-20)式，这5个种的个体数依次为：

$$N_1 = \frac{100}{5} \left(\frac{1}{5+1-1} \right) = 4$$

$$N_2 = \frac{100}{5} \left(\frac{1}{5+1-1} + \frac{1}{5+1-2} \right) = 9$$

$$N_3 = 15.6 , N_4 = 25.7 , N_5 = 45.7$$

并且 $N = \sum_{i=1}^5 N_i = 4 + 9 + 15.6 + 25.7 + 45.7 = 100$

三、生态位优先占领假说——等比级数和对数级数法则

Whittaker(1970, 1972)提出了生态位优先占领假说(niche pre-emption hypothesis)。按照这个假说，群落中物种对资源的占有作如下分配：第一位的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所余下来的资源的一定部分，余此类推。仍然假设每个物种的个体数量与它所占领的资源多少成比例，则经常第一位物种的个体数量是第二位物种个体数量的若干倍，而第二位物种的个体数量也是第三位物种个体数量的同样倍数，……。这样就得到一个数量的等比级数。

元村勋(1932)关于海底动物的调查材料，极好地符合等比级数法则。他把物种的个体数由多到少按次序排列，以各个种个体数的对数为座标，则在物种顺序和个体数之间存在着以下关系：

$$\lg N_x = b - ax, \quad (x=1, 2, \dots) \quad (4-21)$$

式中， N_x 为按个体数由多到少的次序第 x 位物种的个体数。4-21式就是等比级数法则的数学模式。

值得注意的是，在等比级数法则的计算中，一般不使用最小自乘法的回归直线，这是因为在通常的群落调查中，只有1个个体、2个个体，甚至3个、4个个体的物种也有好几个，如果将它们包含在最小自乘法的整个计算过程中，拟合的变差就会增大。也就是说，本来直

线性不是很好的观察数据当作完全的直线来对待是没有道理的。为此，元村(1947)提出了等比级数法则中公比 r 和初项 a_1 的估计方法：

$$r = \frac{N - N_1}{N - N_{min}} \quad (4-22)$$

$$a_1 = \frac{N(1-r)}{1-r^S} \quad (4-23)$$

式中 N 是各物种个体的总数，即 $N = \sum_{x=1}^S N_x$ ， N_1 为调查到的第一位物种（数量最多的物种）的个体数； N_{min} 是最末一位物种（即数量最少的物种）的个体数（通常 $N_{min}=1$ ）， S 为调查到的物种总数。

表4-3 杂草群落的种数和个体数——一个符合等比级数法则的实例

种名	等级	个体数量	计算值
一种艾	1	117	117.4
一种芝	2	101	96.4
藜	3	76	79.2
狗尾草	4	63	65.0
加拿大蓬	5	54	53.4
一年蓬	6	46	43.8
山萸苣	7	43	36.0
沙草	8	32	29.5
一种豨莶	9	20	24.2
覆草	10	20	19.9
马蓼	11	16	16.3
三叶草	12	14	13.4
苈草	13	9	11.0
酢酱草	14	8	9.0
白茅	15	6	7.4
大野塘蒿	16	5	6.1
鸭跖草	17	5	5.0
石芥苧	18	5	4.1
艾	19	3	3.4
一种卷耳草	20	2	2.8
稗	21	2	2.3
独行菜	22	1	1.9
地锦草	23	1	1.5

$N_1 = 117$

$N_{min} = 1$

$S = 23, N = 649$

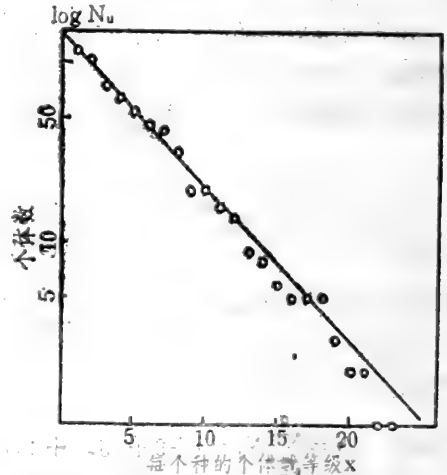


图4-18 杂草群落中单种个体数与个体数等级之关系
(根据表4-3及4-21式，直线为等比级数法则的期望值)

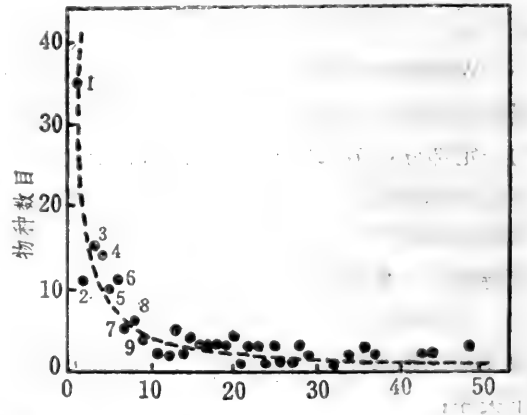


图4-19 Williams用诱捕灯捕获的蛾子中各物种个体数的频率分布 (图只表示了最多到50个个体的频率)

表4-3是沼田和井(1955)调查的一个杂草群落中物种数和个体数的数据，这是一个最适合于等比级数法则的例子。由表看出：

$$N = 649, N_1 = 117, N_{min} = 1, S = 23$$

这样可按(4-22)和(4-23)式计算公比 r 和 a_1 :

$$r = \frac{649 - 117}{649 - 1} = 0.82099$$

$$a_1 = \frac{649(1 - 0.82099)}{1 - 0.82099^{23}} = 117.44$$

在等比级数数列中已知公比 r 和初项 a_1 的情况下, 则:

$$N_1 = a_1$$

$$N_2 = a_1 r$$

$$N_3 = a_1 r^2$$

.....

$$N_s = a_1 r^{s-1}$$

用表4-3资料计算的结果, 列入该表“计算值”一栏, 并以个体数的对数为纵座标, 以等级次序为横座标, 表示在图4-18中。

从表4-3的计算值栏可以看出前述等比级数法则情况下, 各物种个体数的分布情况。

现在回到4-21式, 式中的常数 a , 在物种间的个体数差异显著时变大, 物种间的个体数差异小时变小, 因此 a 被认为和群落的复杂程度成反比, 并可以把它作为比较群落复杂程度的指标。事实上, 在日本已很好地利用 a 值进行群落调查分析。但是, 这里有两个问题: 第一, a 因样本大小不同是变化的; 第二, 多数生物群落的资料, 特别是昆虫群落, 都不显示等比级数的关系。因而, 不加选择地使用 a 值是危险的。

例如Williams(1943)用所谓随机取样的方法, 在Rothamsted实验站, 对诱捕灯捕获的大鳞翅亚目(Macrolepidoptera)蛾子进行鉴定, 共得到240个种, 共15609个个体。每个种个体数的频率分布如图4-19, 例如仅一个个体的物种有35个, 10个或更少个体的物种115个, 100个或更少个体的物种205个, 而100个个体以上的物种仅35个, 其中有一种包括了2349个个体。这个分布, 即使改为对数也不符合等比级数法则, 但是这个频率分布却似乎可用双曲线来予以表示。

如用 n_1 表示仅一个个体的物种数, n_x 表示有 x 个个体的物种数, 则该双曲线的数学模式为:

$$x \cdot n_x = n_1 \quad (4-24)$$

该式即为调和级数法则, 其数列为:

$$n_1, \frac{n_1}{2}, \frac{n_1}{3}, \dots$$

但是, 一个双曲线永远不能达到坐标轴, 这意味着样本中必须是无穷数的物种, 而且每个种的个体数目必须低于1。这些要求在实际资料中明显达不到。因而Fisher(1943)提出了一个更现实的、更符合资料的级数, 这就是对数级数法则。

首先, 假设不同物种包含的个体数的概率 P_r 是负二项分布变量, 当考虑略去0类的条件下, 则一个物种包含的个体数的概率 P_r' 是截尾负二项分布的项。另外由负二项分布的参数 k 值可以知道, 当不同种的密度彼此只有轻微的差别时, 可望 k 有大的值, 而各物种的密度显著不同时, k 可望有小的值。在自然群落中, 往往发现种间个体数的差别是很大的, 这一点使Fisher提出在 P_r' 的公式中令 $k \rightarrow 0$, 这样, 就可得到一近似的种-多度比例, 即一个种由 r 个

个体代表的期望频率为：

$$n_r = \alpha \frac{x^r}{r} \quad (4-25)$$

4-25式，正是对数级数的数学模式。这个式子可从如下的推导得到：

当一个种包含 r 个个体的概率 P_r ，为负二项变量时，

$$P_r = \frac{(k+r-1)!}{r!(r-1)!} \cdot q^{-k-r} p^r, \quad (q=1+p)$$

用 Γ 函数表示，并变形为：

$$P_r = \frac{\Gamma(k+r)}{r! \Gamma(k)} \cdot \left(\frac{P}{1+P}\right)^r \cdot \left(\frac{1}{1+P}\right)^k$$

令 $\frac{P}{1+P} = x$ ，则

$$P_r = \frac{\Gamma(k+r)}{r! \Gamma(k)} \cdot (1-x)^k \cdot x^r, \quad (0 < x < 1)$$

当考虑略去0类的条件，一个物种将包含 r 个个体的概率 P_r' ，则是不完全（或截尾的）负二项分布的项。

因为 $P_0 = (1-x)^k$ 。这时

$$P_r' = \frac{P_r}{1-P_0} = \frac{\Gamma(k+r)}{r! \Gamma(k)} \cdot \frac{(1-x)^k \cdot x^r}{1-(1-x)^k}$$

令上式中，与 r 无关的项为 c ，即：

$$c = \frac{(1-x)^k}{1-(1-x)^k} \cdot \frac{1}{\Gamma(k)},$$

$$\text{则 } P_r' = c \cdot \frac{\Gamma(k+r)}{r!} \cdot x^r$$

现在，按Fisher的假设： $k \rightarrow 0$ ，则 P_r' 的极值形式为：

$$\pi_r = \lim_{k \rightarrow 0} P_r' = r \frac{\Gamma(r)}{r!} x^r = r \frac{x^r}{r}, \quad (r=1, 2, 3, \dots)$$

显然上式中 $r = \lim_{k \rightarrow 0} c$ 。

值得注意的是 $\pi_r = r \frac{x^r}{r}$ 是一个种将由 r 个个体代表的概率，因此，具有 r 个个体的种数，亦

即它的期望频率为：

$$n_r = S \cdot r \frac{x^r}{r}$$

式中 S 为集合中总的物种数，如令 $Sr = \alpha$ ，则

$$n_r = \alpha \frac{x^r}{r},$$

这就是4-25式给出的对数级数法则的数学形式，并且该级数的数列为：

$$\alpha x, \frac{\alpha x^2}{2}, \frac{\alpha x^3}{3}, \dots$$

显然，在这里 αx 为仅1个个体的物种数，如令 $\alpha x = n_1$ ，则对数级数的数列为：

$$n_1, \frac{n_1 x}{2}, \frac{n_1 x^2}{3}, \dots$$

根据对数级数4-25式，现在可以用参数 α 和 x 来表示集合中观察到的种数 S 和集合中所有物种的个体总数 N 。

从4-25式

$$S = \sum_{r=1}^{\infty} n_r = \alpha \sum_{r=1}^{\infty} \frac{x^r}{r} = -\alpha \ln(1-x) \quad (4-26)$$

注意： $x + \frac{x^2}{2} + \frac{x^3}{3} + \dots = -\ln(1-x)$, ($-1 \leq x < 1$)

$$N = \sum_{r=1}^{\infty} r n_r = \sum_{r=1}^{\infty} \frac{r \alpha x^r}{r} = \frac{\alpha x}{1-x} \quad (4-27)$$

表4-4 根据给定的 S 和 N 解 $S = \alpha \ln(1 + \frac{N}{\alpha})$ ，由 $\lg \frac{N}{S}$ 求 $\lg \frac{N}{\alpha}$ 的表 (Fisher等1943)

$\lg_{10} \frac{N}{S}$	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9
0.4	0.611211	63084	65023	66939	68832	70701	72551	74382	76195	77990
0.5	0.79766	81526	83271	85002	86717	88417	90105	91779	93442	95092
0.6	0.96730	98356	99973	1.01579	03174	04759	06335	07902	09460	11010
0.7	1.12550	14083	15607	17124	18634	20136	21631	23120	24602	26077
0.8	1.27546	29008	30465	31916	33361	34801	36234	37663	39087	40506
0.9	1.41920	43329	44733	46133	47528	48919	50305	51688	53066	54440
1.0	1.55810	57177	58539	59898	61254	62605	63954	65299	66640	67979
1.1	1.69314	70646	71975	73301	74623	75943	77261	78575	79886	81195
1.2	1.82501	83805	85106	86404	87700	88994	90285	91574	92860	94144
1.3	1.95426	96706	97984	99259	2.00532	01804	03073	04340	05605	06869
1.4	2.08130	09389	10647	11902	13156	14409	15659	16908	18155	19400
1.5	2.20644	21886	23126	24365	25602	26838	28072	29305	30536	31766
1.6	2.32994	34221	35446	36670	37893	39114	40334	41553	42770	43986
1.7	2.45201	46414	47627	48838	50048	51256	52464	53670	54875	56079
1.8	2.57282	58484	59684	60884	62083	63280	64476	65672	66866	68059
1.9	2.69252	70443	71633	72822	74011	75198	76385	77570	78755	79939
2.0	2.81121	82303	83484	84664	85843	87022	88199	89376	90552	91727
2.1	2.92901	94075	95247	96419	97590	98760	99930	3.01099	02267	03434
2.2	3.04600	05766	06931	08095	09259	10422	11584	12745	13906	15066
2.3	3.16225	17384	18542	19699	20856	22012	23168	24323	25477	26630
2.4	3.27783	28936	30087	31238	32389	33539	34688	35837	30985	38133
2.5	3.39280	40426	41572	42717	43862	45006	46150	47293	48438	49578
2.6	3.50719	51860	53001	54141	55280	56419	57558	58696	59833	60970
2.7	3.62106	63242	64378	65513	66648	67782	68915	70048	71181	72313
2.8	3.73445	74577	75707	76838	77968	79097	80227	81355	82484	83611
2.9	3.84739	85866	86992	88119	89244	90370	91495	92619	93743	94867
3.0	3.95991	97114	98236	99358	4.00480	01602	02723	03843	04964	06084
3.1	4.07203	08322	09441	10560	11678	12795	13913	15030	16147	17263
3.2	4.18379	19494	20610	21725	22839	23954	25068	26181	27295	28408
3.3	4.29520	30632	31744	32856	33967	35079	36189	37300	38410	39520
3.4	4.40629	41738	42847	43956	45064	46172	47280	48387	49494	50601
3.5	4.51707	52814	53920	55025	56131	57236	58340	59445	60549	61653

注意 $x+x^2+x^3+\dots=\frac{x}{1-x}$, ($|x|<1$)

对于一个特定的集合,当S和N为已知时,则可解4-26和4-27两个方程得到总体真值的估计量 $\hat{\alpha}$ 和 \hat{x} ,但是要解出这对方程,计算是十分复杂的,为此Fisher (1943)由4-25式设计了计算 α 的表(表4-4)和计算 x 的公式。

采用4-4表,即使在不知道每个种个体数的情况下,只要知道N和S,求 α 是十分方便的。下面以吉良的资料(表4-5),利用表4-4来计算 α 值。

由表4-5可知N=1174, S=276

表4-5 对数级数法则对于马来半岛巴苏热带雨林内种数和个体数关系的应用

个体数r	种数n _r	x ^r	$\alpha x^r/r$	计算S和N
1	113	0.9117	103.7	$\alpha=113.7$
2	49	0.8312	47.3	$x=0.9117$
3	27	0.7578	28.7	$S=-\alpha \ln(1-x)$
4	18	0.6909	19.6	$=275.95$
5	14	0.6298	14.3	$N=\alpha x/(1-x)$
6	6			1173.95
7	8			
8	8			
9	6			
10	4	0.3967	4.5	
11	3			
12	2			
13	3			
15	5	0.2499	1.89	
17	2			
18	1			
21	1			
25	1			
36	1			
40	2			
45	1			
60	1			

$N=nr, S=\sum n_r$
 $=1174 \quad =276$

则 $\lg \frac{N}{S} = \lg \frac{1174}{276} = 0.6288,$

在表4-4中只能查得 $\lg \frac{N}{S}$ 为0.62和

0.63, 它们相对应的 $\lg \frac{N}{\alpha}$ 分别为0.9997和

1.0158, 这两者的差为 $1.0158 - 0.9997 =$

0.0161, 按实际值 $\lg \frac{N}{S} = 0.6288$ 和查表值

$\lg \frac{N}{S} = 0.62$ 相差的比例插值, 则:

$\lg \frac{1174}{\alpha} = 0.9997 + (0.0161 \times \frac{88}{100})$

$= 1.0139$

$\lg \alpha = \lg 1174 - 1.0139 = 2.0558,$

$\alpha = 113.7$

又因为 $x = \frac{N}{\alpha + N}$

所以

$x = \frac{1174}{113.7 + 1174} = 0.9117$

将上面求得的 α 和 x 代入4-25式即求得具有r个个体的物种数 n_r ; 代入4-26和4-27式, 即求得该集合物种数S和个体总数N的估计值, 这些计算结果都表示在表4-5中。

现在回到4-25式, 式中 x 的量值仅取决于从集合中取样的大小, 如果增加样本的面积, 那么, 倘若样本来自相同的集合, 则只影响 x 值的变化。而式中另一个参数 α , 不受样本大小的影响, 它是集合总体的一个固有的性质, 它和元村4-21式中的 α 值一样, 可以表示群落的复杂程度, 但不同的是 α 越大, 则群落越复杂。因此, Fisher等也把 α 称为多样性指数(关于多样性指数将在下一章作详细讨论)。

从对数级数的数列看出, 对于已知的 n_1 值, α 与 $1/x$ 成比例, 如果 α 大, 则 x 必小, 并且期

望频率 n_2, n_3, n_4, \dots ，必将迅速减小，这相当于稀疏的物种比富集的物种要普遍得多，亦即群落由大量仅有少数个体的物种组成，反之，如果 α 小，则 x 必大，相继的频率 n_2, n_3, n_4, \dots 将呈缓慢减少，这表示富集物种相对地较为普遍。

值得注意的是，用对数级数表示的种-多度关系，不可能估计出总体中总的物种数 S^* ，因为在推导出 $n_r = \alpha x^r / r!$ 时，Fisher让负二项分布中的参数 $k \rightarrow 0$ ，而如果 $k=0$ ，则表明集中没有收集到个体的物种数 n_0 是无限的。虽然Fisher仅仅假设 $k \rightarrow 0$ ，但在推导对数级数模式中是取 $k \rightarrow 0$ 时的极限，这仍然表明，剩下未收集到的物种是无限的。

四、对数正态分布假说——对数正态分布和截尾负二项分布模式

Preston (1948)提出了一个可以表示上述同样数据的不同方法。如前所述，在Fisher对数级数的情况下存在两个明显的矛盾。第一，个体数为0的种数变为无限大；第二，只采集到1个个体的种数通常比采集2个个体以上的种数多。第一点的不合理性是显而易见的，就第二点来说，因为动物不是只有1个个体栖居，所以当扩大调查面积、进行较仔细的采集时，只采集到一个个体的种数反而可能变少。Preston认为，很稀有的种类似乎并不多于富集的种类，最多的物种看来属于那些个体数居中等状态的种类。为此，他提出了用对数正态分布模型来克服对数级数的缺点。

严格的数学推导表明，在对数正态分布的模型中，一个种由 r 个个体代表的概率是一个很复杂的积分：

$$P_r = \frac{1}{r! \sigma \sqrt{2\pi}} \int_0^\infty \exp \left[-\lambda + r \ln \lambda - \frac{1}{2\sigma^2} (\ln \lambda - \ln m)^2 \right] \frac{d\lambda}{\lambda} \quad (4-28)$$

式中 $r=0, 1, 2, \dots$ ，这个概率取决于两个参数，即 σ^2 和 m 。其中 σ^2 与样本的大小无关，而 m ——中位多度是样本大小的函数。

4-28式的积分，没有简明的表达式，也没有为求参数值而可供查阅的计算表。虽然Grundy设计了一种准确计算 P_r 的方法，但是更简便的却是Preston按倍程分组 r 值的办法，得了如图4-17那样的左边截断的对数正态分布曲线。根据Bliss(1965)的看法，这样的近似完全足够了。

Preston用倍程表示的对数正态分布的模式为：

$$n_{(R)} = S_0 \exp[-a^2(R-R_0)^2] \quad (4-29)$$

式中 $n_{(R)}$ 是第 R 个倍程的物种数， S_0 是对数正态分布的众数倍程的物种数， R_0 是众数的倍程数， a 为常数，它是分布宽度的倒数，其中两个参数 S_0 和 a 唯一地规定分布。

图4-17的曲线，其左边截断是不可避免的。因为这些种很稀疏，以致在现在大小的样本中期望的个体数小于1，我们不能在样本中发现它。如果曲线向右移动，这就意味着增加取样会发现更多稀有的种类，并且我们能够预测有多少物种在样本中丢失了。例如，样本大小增加一倍，则每个物种的期望个体数也增加一倍，于是整个曲线可能向右移动一个倍程。那些稀有的物种，将作为每个物种的单个个体从曲线下出现。当然，这条曲线仅仅表示可能作为样本的全部个体分布的极限。

对数正态分布的特点在于，当物种数分组为倍程时，观察直方图往往在右边某一倍程第一次出现最大值，即是说，观察的倍程频率先略有增加，而后减小。相反，如果种-多度曲

线遵从于对数级数，就不会出现这种情况，而是在逐次的倍程中，频率单调减小。为了说明这一点，可假设对数级数形式 $n_r = \alpha x^r / r$ 中， $x=1$ ，则对数级数的数列： $\alpha, \alpha/2, \alpha/3, \dots$ ，按此数列如用倍程分组 r 值，并记 $n_{(R)}$ 为第 R 个倍程中的种数，则：

$$n_{(1)} = \frac{n_1}{2} + \frac{n_2}{2} = \frac{\alpha}{2} + \frac{\alpha}{4} = \alpha \left(\frac{1}{2} + \frac{1}{4} \right) = 0.75\alpha$$

$$n_{(2)} = \frac{n_2}{2} + n_3 + \frac{n_4}{4} = \alpha \left(\frac{1}{4} + \frac{1}{3} + \frac{1}{8} \right) = 0.708\alpha$$

$$n_{(3)} = \frac{n_4}{2} + \sum_{i=5}^9 n_i + \frac{n_8}{2} = \alpha \left(\frac{1}{8} + \frac{1}{5} + \frac{1}{6} + \frac{1}{7} + \frac{1}{16} \right) = 0.697\alpha$$

$$n_{(4)} = \frac{n_8}{2} + \sum_{i=9}^{15} n_i + \frac{n_{16}}{2} = \alpha \left(\frac{1}{16} + \frac{1}{9} + \frac{1}{10} + \dots + \frac{1}{15} + \frac{1}{32} \right) = 0.694\alpha$$

.....

上面是假设 $x=1$ 的情况，而当 $x < 1$ 时，倍程的频率将更加单调减小，因此像图4-20中A，在隐线的右边不可能有极大。这样，在种-多度曲线符合对数正态分布的情况下，就可能估计总体中包括未收集到的物种在内的总的种数 S^* ，令截断的对数正态曲线下的面积等于 S ，表示样本中已经收集到的种数，那么，完整的、未截断的对数正态曲线下的面积就给出了 S^* 的估计。

此外，Brian(1953)提出用截尾负二项分布来拟合观察的种-多度数据，它与 Fisher 对数级数的区别在于它不假设 $k \rightarrow 0$ ，在这种情况下，即使 $n_1 > n_2 > \dots > n_r > \dots$ ，种的频率对倍程作图仍然可以表示为一个有峰的分佈，只是这条曲线是倾斜的（图4-20中C），而不像对数正态分布的曲线那样是对称的（图4-20中B）。

仍然假设由 r 个个体表示的种的概率 P_r 是负二项变量，即：

$$P_r = \frac{\Gamma(k+r)}{r! \Gamma(k)} \cdot \left(\frac{1}{1+p} \right)^k \cdot \left(\frac{p}{1+p} \right)^r$$

令 $\frac{1}{1+p} = \omega$ ，则

$$P_r = \frac{\Gamma(k+r)}{r! \Gamma(k)} \cdot \omega^{k+r} \cdot p^r$$

仍然假设略去0类的条件，则得 P_r'

因为 $P_0 = \omega^k$ ，

$$P_r' = \frac{P_r}{1-P_0} = \frac{\Gamma(k+r)}{r! \Gamma(k)} \cdot \frac{\omega^k}{1-\omega^k} (1-\omega)^r \quad (4-30)$$

Brass(1958)提出了估计截尾负二项分布参数 $\hat{\omega}$ 和 \hat{k} 的简便方法；

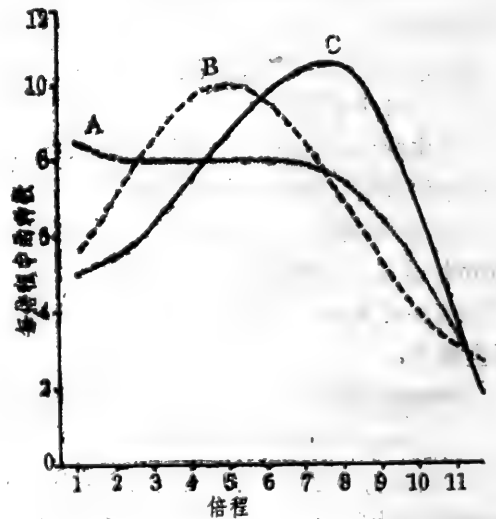


图4-20 三种理论的种-多度曲线

A— $\alpha=11.18$ 的对数级数分佈；
 B— $n(R)=10 \exp[-0.194(R-R_0)^2]$ 的对数正态分佈；
 C— $k=0.20, P=642$ 的负二项分佈；
 这些曲线是拟合同词养鸟总体的资料

$$\hat{\omega} = \frac{\bar{x}}{S^2} \left(1 - \frac{Q_1}{Q}\right), \quad (1 > \hat{\omega} > 0) \quad (4-31)$$

$$\hat{k} = (\hat{\omega} \bar{x} - \frac{Q_1}{Q}) / (1 - \hat{\omega}), \quad (\hat{k} > 0) \quad (4-32)$$

式中, \bar{x} 和 S^2 分别为截尾负二项分布的均值和方差, Q_1 为仅一个个体的种数; Q 为观察的总种数。

如果种-多度数据是用 $k > 1$ 的截尾负二项分布拟合, 那么, 可以得到中等多度的种较罕见种普遍的结论; 如果 $k \leq 1$, 可以断定罕见的种较多, 并且按 r 值标记的种-多度的频率将按 $n_1 > n_2 > \dots > n_r > \dots$ 的方式单调减小, 然而, 对这样的数据如按倍程分组, 其曲线在隐线的右边某一倍程第一次有一个众数。

当 $k > 0$ 的截尾负二项分布符合于观察数据时, 能从样本观察到的种数 S 去估计集合中包括未收集到的物种在内的总种数 S^* 。

因为 $S^* - S = n_0$

$$S^* = n_0 + S$$

而 $n_0 = P_0 S^*$

所以 $S^* = P_0 S^* + S$

$$S^* = \frac{S}{1 - P_0}$$

又 $P_0 = \omega^k = (1 + P)^{-k}$,

$$\text{所以 } S^* = \frac{S}{1 - \omega^k} \quad (4-33)$$

$$\text{或 } S^* = \frac{S}{1 - (1 + P)^{-k}} \quad (4-34)$$

五、三种假说及其模型的适应范围、相互关系

Whittaker (1970, 1972) 指出, 在已有的许多群落调查资料中, 有的符合于随机生态位假说 (模型A), 有的符合于生态位优先占领假说 (模型B), 有的符合对数正态分布假说 (模型C)。因此, 问题不在于某种模型是正确的, 而另外的模型是错误的, 重要的是要了解群落处于什么样的状况, 才可能更加符合于某个特定的模型。

模型A似乎适用于来自范围比较窄的匀质群落中那些在分类上近缘的动物小样本, 如一个森林中局部地区筑巢的鸟类; 也似乎适合具有较稳定种群和较长生活周期的高等陆生动物, 由于它们的争夺性竞争而引起的物种组成结构。在这些群落里, 因其个体数量上的优势没有得到足够的发展, 因而各物种的数量虽有差别, 但并不显著, 反映在物

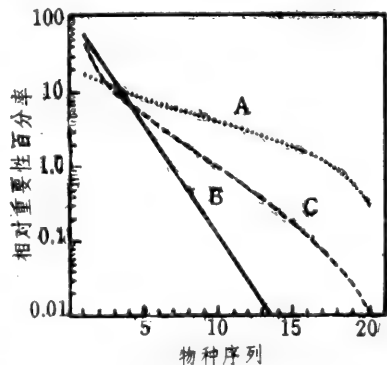


图4-21 从三种不同假说引出的物种相对重要性曲线

A—随机生态位假说的分割线段模型;

B—生态位优先占领假说的对数级数模型;

C—对数正态分布模型;

表示重要性的数值可以是个体数、生物量或能量

种相对重要性方面的差异也不大。用物种在群落中相对重要性的百分比对物种的排列次序作图，只得到一条较为平坦的曲线（图4-21中A）。

模型B³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，其中优势种得到强有力的发展，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。例如枞树群落，经常优势种数目不多，但优势种的个体数量或相对重要性表现十分突出。这样的群落其物种分布成为一个几何级数，各物种的相对重要性对物种次序作图如图4-21中的B。

模型C在自然界常见群落中包括昆虫群落，由于复杂的生境分化与重叠，物种丰富并经常大多处于相似的营养级别。这样，物种的相对重要性由许多分别影响各物种的独立变量所决定，也就是说，物种所占生境的范围或利用资源的情况，在超维生态值空间中是由种间竞争取得优势的大量因素所决定的。在这样的群落里，十分富集的物种和很稀有的物种都较少，而重要性处于中间状态的物种却很多（图4-21中C）。这些群落大多属于环境条件较好、物种丰富而分布又比较均匀的群落。热带雨林或海湾森林群落，以及多数昆虫群落属于这种对数正态分布类型。

从以上关于群落种-多度的讨论，似乎可得出如下的结论：第一，资料符合得很好的模型，增强了这样的概念，即群落中的物种基本上分享了有关的生态位空间，从而减小或缓和了物种间的竞争；第二，空间分割或资源分享的方法，依其所涉及的物种和它们所生活的栖息环境而变化；第三，群落中物种的相对数量及其在群落中的优势度表现，就群落的发展来看，似乎由一个几何分布的排列（模型B）经过对数正态分布（模型C），到随机生态位假说（模型A），而其中以模型B表现出物种的最高优势。

第五章 群落的多样性与稳定性

群落的多样性和稳定性是群落生态组织水平独特的、反映群落功能的重要特征。它是群落生态学研究中的一个极为活跃的领域。在本章里，将介绍多样性、稳定性的基本概念和主要类型；群落多样性和稳定性的测度方法；多样性和稳定性的关系。

第一节 群落多样性的基本概念和主要类型

正如在第四章种-多度关系中讲的那样，描述群落至少需要两个统计量：一是群落包含的物种数；二是各个物种的相对多度。现在假定某个群落由 S 个物种、每个物种的个体数为 $N_1, N_2, N_3, \dots, N_s$ 所组成。如以直方图表示这两个统计量，则 S 是群落数据的范围，或者说是该直方图的宽度。作为描述直方图形状的第二个统计量，如果 $N_j (j=1, 2, 3, \dots, s)$ 是某个离散的定量变数的频率，则它相当于方差。但是现在考虑的是一个无序的定性变数，即个体是根据它们所属的物种来分类的，因此，没有预定的理由按任何特定的次序去排列它们。这样，直方图的样式最好用“均匀度”来描述。例如，如果所有的种个体数相等($N_1=N_2=N_3=\dots=N_s$)，则种多度的分布就具有最大的均匀度。不同物种的多度相差愈大，均匀度就愈小。所以E.C.Pielou (1969)认为“不论怎样定义多样性，它都是把物种数和均匀度混淆起来的一个单一的统计量”。一个群落如果有许多物种，而且它们的多度非常均匀，则说该群落有高的多样性；反之，如群落中物种少，并且它们的多度不均匀，则说该群落有低的多样性。由此可见，多样性取决于群落中两个独立的性质，其含糊性有时是不可避免的。例如一个物种少而均匀度高的群落，其多样性可能与另一个物种较多而均匀度较低的群落相似。

关于群落多样性的基本类型，有人将其分为 α 多样性和 β 多样性。前者的概念和上述群落多样性的概念一致，即它是反映群落内部物种和种相对多度的一个统一的指标，是一个仅具数量而无方向的特征。后者则是物种，或物种与种多度沿着群落内或群落间，从一个生境到另一个生境变化的速率或范围。因此 α 多样性主要在于表明群落自身物种及种多度的特征，而 β 多样性则主要表明群落内或群落间环境异质性的影响及其对物种、种多度的影响。

第二节 α 多样性的测度方法

用什么指标来表示群落的多样性，一般说，当观察到的种-多度数据能很好地拟合某个理论分布时（参见第四章），则拟合分布的参数是可以作为一个多样性指标来描述种-多度曲线性质的。例如，当拟合了对数级数时，它有两个参数 a 和 x ，其中 x 是样本大小的函数，而另一个参数 a 不受样本大小的影响，它是群落的一个固有的性质，因此Williams (1943)称它为“多样性指标”。又如，当数据拟合对数正态分布时，则适合的统计量是用曲线下的面积对总体中物种总数 S^* 所作的估计量以及对数正态曲线的方差 S^2 ；又如果数据拟合了 $K \neq 0$ 的负二项分布，则适当的统计量是总体中物种总数 S^* 的估计量和负二项分布参数 K 值。

但是上述统计量都不能充分广泛地适应于不同的群落。我们所期望的是找到一种多样性指数，它可以适用于任何群落，而不管其种-多度曲线的形式如何，甚至在尚不清楚或不能找到符合数据的理论级数时也能应用。

由于多样性涉及群落的稳定性和生产力，与人类的生存发展紧密相关，因而它成为现代生态学研究的核心课题之一。有关群落多样性的资料在国外生态学文献中俯拾皆是，测定多样性的方法也应运而生，从概率论到信息论的各种计算公式都不断渗透到生态学领域中来。目前国内也开始了这方面的研究。

下面介绍几种 α 多样性指数的公式。

一、Simpson多样性指数

在生态学上首先使用的、包括物种数和均匀度两个含义的多样性指数，是由Simpson (1949)提出来的。他假设从包含 N 个个体的 S 个种的集合中（其中属第 i 种的有 N_i 个个体， $i=1, 2, \dots, S$ ；并且 $\sum N_i = N$ ）随机抽取两个个体并且不再放回。如果这两个个体属于相同种的概率大，我们就可以说集合的多样性低。此概率为：

$$\lambda = \sum \frac{N_i(N_i-1)}{N(N-1)} \quad (5-1)$$

显然此概率与多样性成反比。为了避免此种困难，Greenberg (1956)提出用

$$D = 1 - \sum \frac{N_i(N_i-1)}{N(N-1)} \quad (5-2)$$

作为多样性的一个量度。当把集合当做一个完全的总体时，这样得出的 D 是一个严格的总体参数，它是集合多样性的一个无偏估计量，没有抽样的误差。

现在假设集合只是一个随机样本，它来自具有同样多种的某个无限大的母体。令 P_i 表示整个总体中第 i 种个体的比例。因为此总体不能全面调查，所以 P_i 的真值是未知的，它的最大似然估计量是

$$\hat{P}_i = \frac{N_i}{N}$$

那么随机采集同种两个个体，其联合的概率为

$$\lambda = \sum \left(\frac{N_i}{N} \right)^2 = \sum P_i^2 \quad (5-3)$$

同理以D表示多样性的一个量度，则

$$D = 1 - \sum P_i^2 \quad (5-4)$$

显然这个量是有偏的。

Simpson 多样性指数对稀有种起作用较小，而对普遍的种作用较大。其值域由最低

多样性为0到最高多样性为 $1 - \frac{1}{S}$ 。

下面以一个简单的例子说明 Simpson 多样性指数的含义及计算方法。设有 A、B、

C 三个群落，抽样调查每个群落的物种数及个体数如表5-1所示：

表5-1 三个群落具有两个物种不同个体数的一个简单例子

	物种甲	物种乙
群落 A	100	0
群落 B	50	50
群落 C	99	1

按5-4式，群落A、B、C的多样性指数为：

$$\text{群落A: } D = 1 - \left[\left(\frac{100}{100} \right)^2 + \left(\frac{0}{100} \right)^2 \right] = 0$$

$$\text{群落B: } D = 1 - \left[\left(\frac{50}{100} \right)^2 + \left(\frac{50}{100} \right)^2 \right] = 0.5$$

$$\text{群落C: } D = 1 - \left[\left(\frac{99}{100} \right)^2 + \left(\frac{1}{100} \right)^2 \right] = 0.0198$$

二、种间相遇机率(PIE)

Hurburt(1971) 评述了各种多样性指数及应用特点，提出用种间相遇机率表示群落的多样性：

$$PIE = \sum \left(\frac{N_i}{N} \right) \left(\frac{N - N_i}{N - 1} \right) \quad (5-5)$$

该指数表示不同种的个体在随机活动情况下相遇的概率。可以证明 $PIE = D$

$$\begin{aligned} \text{因为 } PIE &= \sum \frac{N_i(N - N_i)}{N(N - 1)} \\ &= \frac{N \sum N_i - \sum N_i^2}{N(N - 1)} \\ &= \frac{N^2 - \sum N_i^2}{N(N - 1)} \end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
 &= \frac{N(N-1) - (\sum N_i^2 - N)}{N(N-1)} \\
 &= 1 - \frac{\sum N_i^2 - \sum N_i}{N(N-1)} \\
 &= 1 - \frac{\sum N_i(N_i - 1)}{N(N-1)}
 \end{aligned}$$

所以, $PIE = D$

将表5-1的数据代入5-5式, 得

$$\text{群落A: } PIE = \frac{100}{100} \times \frac{100-100}{99} + \frac{0}{100} \times \frac{100-0}{99} = 0$$

$$\text{群落B: } PIE = \frac{50}{100} \times \frac{100-50}{99} + \frac{50}{100} \times \frac{100-50}{99} = 0.505$$

$$\text{群落C: } PIE = \frac{99}{100} \times \frac{1}{99} + \frac{1}{100} \times \frac{99}{99} = 0.02$$

三、Shannon信息多样性指数

Shannon信息多样性指数在群落生态学中应用最多。该指数表征在信息通讯中的某一瞬间, 一定符号出现的不定度以及它传递的信息总和。例如, 对于aaaaaa这样的信息流, 它们属于同一个字母, 要预测下一个字母是什么, 这没有任何不定性, 即信息的不定性含量等于0。但如果是abcdefg这样的信息流, 它们的每个字母都不同, 那么其信息的不定性含量就大。在群落多样性的测度上, 就借用了信息论中这种不定性的测量方法。Pielou(1966)在解释信息多样性指数时, 认为多样性应该“等于从一个群落中随机抽取一个个体的种的不定量”。显然, 群落的多样性越高, 其不定性也就越大。

对于群落的多样性指数, 首先假设可以把一个个体无限的总体分成S类, 即 A_1, A_2, \dots, A_s , 每个个体属于且仅属于一个类。随机抽取一个个体属于 A_i 类的概率为 P_i , 因此 $\sum P_i = 1$ 。现在我们希望找出 P_i 的一个函数, 比如 $H'(P_1, P_2, \dots, P_s)$ 作为总体多样性的一个量度, 并且它满足如下条件:

1. 对于已知的S, 当对所有的 $i, P_i = \frac{1}{S}$ 时, 此函数取其最大值。令 $L(S)$ 表示这个最大值, 则

$$L(S) = H' \left(\frac{1}{S}, \frac{1}{S}, \dots, \frac{1}{S} \right)$$

2. 如果假定存在着不含个体的S+1类, S+2类, …… , 总体的多样性并不改变, 即:

$$H'(P_1, P_2, \dots, P_s, 0, \dots, 0) = H'(P_1, P_2, \dots, P_s)$$

3. 假设总体经受另一个分类过程, 当其分类是独立的情况下, 则:

$$H'(AB) = H'(A) + H'(B)$$

当其是在A分类的内部进行B分类时, 则

$$H'(AB) = H'(A) + H'_A(B)$$

可以证明，满足上述性质的唯一函数是：

$$H'(P_1, P_2, \dots, P_n) = -C \sum P_i \log P_i \quad (5-6)$$

式中 P_i 是一个个体属于 A_i 类的概率，我们用 $P_i = \frac{N_i}{N}$ (N_i 为属于 A_i 类的个体数) 来近似

地予以表示，并且通常置 $C=1$ ，这样，Shannon 的信息多样性指数就表示为：

$$H' = -\sum P_i \log P_i \quad (5-7)$$

式5-7中对数的底可以是2、e和10。从事信息论研究的人用以2为底的对数，并称此信息单位为“二进制数”或者“位”。在用自然对数时，此单位叫做“自然bel”或者“nat”；用以10为底的对数，此单位就成为一个“bel”，或“十进位数”或者“deci”。在生态学上，所用的单位及其相应的名称都还没有标准化。

现在来指出5-6式所满足的三个条件在生态学上的意义。

第一个条件是对于已知种类数的一个总体，当所有的种，其个体数以相同比例存在时，其总体的多样性最高。

第二个条件是对于两个完全均匀的种分布的总体，有较多种的，其多样性较高。

第三个条件是当考虑生物分类的等级特征时，能够把多样性分离为几个不同的组成部分。例如我们比较两个总体，如果两者按相同的相对比例具有同样数目的种，则不管我们用这些比例的什么函数作为多样性量度，两个总体的多样性必然相等。但是，如果一个总体中所有的种都是同一个属的，而另一个总体中每个种都属于不同的属，在这种情况下，则应该认为后一个总体存在着较大的差异。

一般生物可依次属于某个科 (F)、某个属 (G) 和某个种 (S)，按这第三个条件，则总体多样性为：

$$H'(FGS) = H'(F) + H'_F(G) + H'_G(S) \quad (5-8)$$

式中 $H'(F)$ 是以科分类的多样性； $H'_F(G)$ 是科内属的多样性对各科的加权平均； $H'_G(S)$ 是属内种的多样性对各属的加权平均。

下面用一个简单的群落 (图5-1) 为例，说明信息多样性及其组成部分的计算方法。

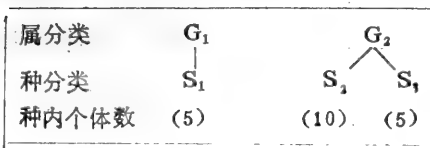


图5-1 一个假想的简单的群落

如图5-1所示，在这个总体中，有两个属 (G_1 和 G_2)， G_1 中仅包含一个种 (S_1) 共5个个体， G_2 中则包含2个种 (S_2 和 S_3)，分别为10个个体和5个个体。

如果我们只考虑种分类下的多样性，则按5-7式有：

$$\begin{aligned} H'(S) &= -\sum P_i \log P_i \\ &= -\left[\frac{5}{20} \lg \frac{5}{20} + \frac{10}{20} \lg \frac{10}{20} + \frac{5}{20} \lg \frac{5}{20} \right] \\ &= 0.45155 \end{aligned}$$

如果我们考虑属的分类及属以下种的分类，则按5-8式有：

$$H'(GS) = H'(G) + H'_G(S)$$

$$\text{其中 } H'(G) = - \left[\frac{15}{20} \lg \frac{15}{20} + \frac{5}{20} \lg \frac{5}{20} \right]$$

$$= 0.24422$$

$$H'_G(S) = - \frac{15}{20} \left[\frac{10}{15} \lg \frac{10}{15} + \frac{5}{15} \lg \frac{5}{15} \right] + \left[- \frac{5}{20} \left(\frac{5}{5} \lg \frac{5}{5} \right) \right]$$

$$= 0.20733$$

$$\text{则 } H'(GS) = 0.24422 + 0.20733 = 0.45155$$

$$\text{显然 } H'(GS) = H'(S)$$

四、McIntosh的多样性指标

McIntosh(1967)认为,一个群落(集合)可以被看成是S维空间的一个点,每一维的坐标由一个物种的丰盛度(即个体数)表示。这样由点到S维坐标系原点的距离,可由欧氏距离表示为:

$$U = \sqrt{\sum (N_i - 0)^2} = \sqrt{\sum N_i^2} \quad (5-9)$$

显然,对已知的N($N = \sum N_i$),种数愈多,U将愈小。因此U是集合一致性的一个量度。当集合只含一个种时,达到它的最大值,并且 $U_{max} = N$;当每个个体都属于不同的种时,达到其最小值,并且 $U_{min} = \sqrt{N}$ 。因为多样性是一致性之补,所以McIntosh取U对N之补,即 $N - U$ 来作为多样性的绝对度量。而作为一个与N独立的多样性度量,则为:

$$D_{mc} = \frac{N - U}{\text{Max}(N - U)} = \frac{N - \sqrt{\sum N_i^2}}{N - \sqrt{N}} \quad (5-10)$$

D_{mc} 在0—1之间取值。当集合中只含有一个种时, D_{mc} 取最小值0;当集合中每一个个体都属于不同的种时, D_{mc} 取最大值1。

D_{mc} 是根据在S维坐标系中表示集合的点的位置。Pielou(1969)认为,用点(其坐标为每样本中每个种的量)来表示集合是特别有意义的,因为它是群落生态分类和排序的一些方法(见第七、八章)的基础。

仍以表5-1的数据为例, D_{mc} 的计算方法如下:

$$\text{群落 A: } D_{mc} = \frac{100 - \sqrt{100^2 + 0^2}}{100 - \sqrt{100}} = 0$$

$$\text{群落 B: } D_{mc} = \frac{100 - \sqrt{50^2 + 50^2}}{100 - \sqrt{100}} = 0.325$$

$$\text{群落 C: } D_{mc} = \frac{100 - \sqrt{99^2 + 1^2}}{100 - \sqrt{100}} = 0.011$$

五、群落的丰富度与均匀度

群落多样性的高低，除了受取样大小、数量的影响（在假设集合是一个来自无限大的母体的一个随机样本时）外，主要依赖于群落中物种数的多少以及个体数在各个种中的分布是否均匀。换句话说，多样性是群落丰富度和均匀度的函数。

在本节前面所讨论的多样性指数，无论它来自概率论，信息论还是多维空间的概念，都有两个共同的特性：一是对给定的种类数 S ，当每个种的个体数相等时（ $N_1=N_2=\dots=N_s=N_i=N/S$ ），多样性最高，对这样的群落称为完全均匀群落；二是在两个完全均匀群落里，具有较多物种的群落多样性较高。

关于群落的丰富度，我们在第四章中已作了详细介绍，它一般用群落中包含的物种数 S 来表示。而群落的均匀度可以从群落的种-多度关系（见第四章）理解为群落中不同种的多度的分布。Pielou (1969) 把群落均匀度定义为实测多样性和最大多样性（即在给定物种数 S 下的完全均匀群落的多样性）之比。用这个比率作为均匀度的量度是方便的，因为均匀度的最大值1，正好是个体完全均匀分布在每个物种时得到。

显然采用的多样性量度不同，测定均匀度的方法也有不同。

例如，在多样性的信息量度中，当物种数给定为 S 时，其最大多样性

$$H'_{max} = - \sum \frac{1}{S} \log \frac{1}{S} = \log S$$

这样，群落的均匀度

$$R = \frac{H'_{(实测)}}{H'_{max}} = \frac{-\sum P_i \log P_i}{\log S} \quad (5-11)$$

同样，对于McIntosh多样性量度也可以给出一个均匀度的量度。在这种情况下，对给定的物种数 S 和个体总数 N 时，其最大多样性

$$\begin{aligned} D_{mc \ max} &= \frac{N - \sqrt{S \cdot \left(\frac{N}{S}\right)^2}}{N - \sqrt{N}} \\ &= \frac{N - N/\sqrt{S}}{N - \sqrt{N}} \end{aligned}$$

这样，群落的均匀度

$$R = \frac{D_{mc \ (实测)}}{D_{mc \ max}} = \frac{N - \sqrt{\sum N_i^2}}{N - N/\sqrt{S}} \quad (5-12)$$

另外，Hurlbert (1971) 提出了一种新的均匀度的量度方法。这种方法不仅考虑了多样性的最大值（完全均匀群落的多样性），而且也考虑了多样性的最小值。Hurlbert考虑，当集合中的一个种有 $(N-S+1)$ 个个体，而其余的 $(S-1)$ 个物种都仅有一个个体时，该集合的多样性达到最小。这样Hurlbert提出了独立于 S 的均匀度量度

$$R = \frac{D_{\text{实测}} - D_{\text{min}}}{D_{\text{max}} - D_{\text{min}}} \quad (5-13)$$

$$\text{或 } R = \frac{D_{\text{max}} - D_{\text{实测}}}{D_{\text{max}} - D_{\text{min}}} \quad (5-14)$$

第三节 广义信息多样性指数及其应用

一、广义信息多样性指数的概念及公式

第二节中介绍的测定群落多样性的公式，最初多用于对植物群落的研究。但是，植物群落与包括动物在内的生物群落，特别是昆虫群落相比存在着很大的差异。植物群落中的各个物种，多处于同一营养级别，物种之间只存在着对光照、营养、空间等资源的竞争，而昆虫群落内在营养级别上可能处于不同的层次，有的是植食性昆虫，它们是初级消费者，有的是肉食性昆虫，它们是次级或三级消费者。而且昆虫群落中各物种营养联系的渠道数也不相同，例如，一个物种可以被一个或多个天敌捕食或寄生，一种天敌也可以捕食或寄生一个或多个物种。如图5-2有甲、乙、丙三个群落，虽然群落的物种数及均匀度相同，但其营养层次、网络复杂程度有很大的差别。如果按Shannon信息多样性指数计算，则

$$H'(\text{甲}) = H'(\text{乙}) = H'(\text{丙}) = 0.7354$$

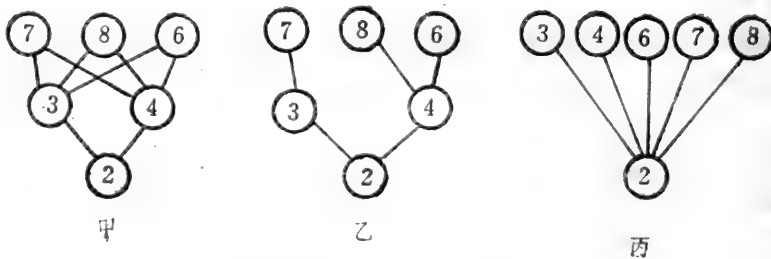


图5-2 物种数及均匀度相同而结构不同的三个群落

(——表示吃和被吃的关系；圆圈表示物种；圆圈内的数字表示该物种的个体数)

作为反映群落稳定性和生产力的多样性指标，应该包括群落内营养层次和营养渠道等方面的差异。因此，我们在Shannon信息多样性指数的基础上提出广义信息多样性的概念和测度的方法。

广义信息多样性是基于Shannon信息多样性指数的、可以表示生物群落特别是昆虫群落结构复杂程度的多样性量度。即：

$$H(G) = - \sum_{i=1}^N \sum_{j=1}^F \sum_{k=1}^H W_{ijk} \log W_{ijk} \quad (5-15)$$

$$W_{ijk} = \frac{N_{ij}F_{ij}R_{ijk}}{\sum_{ijk} N_{ij}F_{ij}R_{ijk}}$$

式中: N_{ij} 为第*i*层第*j*物种的数量;

F_{ij} 为第*i*层第*j*物种的营养渠道数;

R_{ijk} 为第*i*层第*j*物种第*k*渠道的重要值,可用食性的偏好来表示。

我们把 W_{ijk} 定义为第*i*层第*j*物种第*k*渠道的转化势率。若各渠道的重要值相等,并令 $R_{ijk}=1$,则:

$$W_{ijk} = \frac{N_{ij}F_{ij}}{\sum_{ij} N_{ij}F_{ij}}$$

又令: L_i 为第*i*层占整个群落的转化势率, $L_i = \frac{\sum_{jk} N_{ij}F_{ij}R_{ijk}}{\sum_{ijk} N_{ij}F_{ij}R_{ijk}}$

S_{ij} 为第*i*层第*j*物种占该层的转化势率, $S_{ij} = \frac{\sum_k N_{ij}F_{ij}R_{ijk}}{\sum_{ij} N_{ij}F_{ij}R_{ijk}}$

T_{ijk} 为第*i*层第*j*物种第*k*渠道占*j*物种的的转化势率, $T_{ijk} = \frac{N_{ij}F_{ij}R_{ijk}}{\sum_k N_{ij}F_{ij}R_{ijk}}$

则: $W_{ijk} = L_i S_{ij} T_{ijk}$

将上式代入5-15式

$$\begin{aligned} H(G) &= - \sum_{ijk} L_i S_{ij} T_{ijk} \log L_i S_{ij} T_{ijk} \\ &= - \sum_{ijk} L_i S_{ij} T_{ijk} \log L_i - \sum_{ijk} L_i S_{ij} T_{ijk} \log S_{ij} \\ &\quad - \sum_{ijk} L_i S_{ij} T_{ijk} \log T_{ijk} \\ &= - \sum_i L_i \log L_i - \sum_i L_i \sum_j S_{ij} \log S_{ij} - \sum_i L_i \sum_j S_{ij} \sum_k T_{ijk} \log T_{ijk} \end{aligned}$$

$$H(G) = H(L) + H(S) + H(T) \quad (5-16)$$

由此可见,群落结构多样性可以分解为三个组分,即 $H(L)$ 为层次多样性, $H(S)$ 为各层物种多样性之平均, $H(T)$ 为各物种渠道多样性之平均。

这样,对于前述图5-2的甲、乙、丙三个群落,如果各渠道的重要值相等,即令 $R_{ijk}=1$,则:

甲群落 $H(G)=1.1641$, $H(L)=0.3678$, $H(S)=0.3813$, $H(T)=0.4149$

乙群落 $H(G)=0.9567$, $H(L)=0.4063$, $H(S)=0.3478$, $H(T)=0.2032$

丙群落 $H(G)=0.9309$, $H(L)=0.2503$, $H(S)=0.4966$, $H(T)=0.1839$

三个群落比较：

结构多样性 $H(G)$ ：群落甲>群落乙>群落丙

层次多样性 $H(L)$ ：群落乙>群落甲>群落丙

物种多样性 $H(S)$ ：群落丙>群落乙>群落甲

渠道多样性 $H(T)$ ：群落甲>群落乙>群落丙

上述结果与直观的实感是基本一致的。

二、广义信息多样性指数的灵敏度分析

群落结构可分解为四个部分，即营养层次、物种数、均匀度和网络的复杂度（营养渠道数）。为了探明这几种因素变化对群落多样性的影响，可采取灵敏度分析的方法，先将广义信息多样性指数的计算公式编制成BASIC程序，然后在计算机上以一个假想的标准群落为基础，在变动一个参数而其他参数不变的情况下，观察群落结构多样性及各组分的变动状况。假定标准群落由20个物种组成，分为四个层次，每层5个物种，每个物种有5个个体，各通过两个渠道与其他物种相连系。令每个渠道的重要值相等，即 $R_{ijk}=1$ 。当然，这样的群落实际上是不存在的，但这并不妨碍对影响群落多样性各组分的灵敏度分析。

（一）群落营养层次对多样性的影响

保持物种数、各物种的个体数及营养渠道数不变，而群落营养层次由2层变至5层，每层物种数随层次的增加而减少，即由每层10个物种变至每层4个物种。其灵敏度分析结果如图5-3。

结果表明，层次多样性随层次的增加而增加，而每层物种多样性之平均，即物种多样性则随层次的增加而减小，这是因为当物种总数一定时，每层的物种数是随层次数的增加而减少的。网络（渠道）多样性和结构多样性与层次数的变动无关，但如果当层次数增加时，相应地物种总数也增加，即每层的物种数保持不变，则结构多样性随层次的增加而增加，而物种多样性不变。

（二）物种数对群落多样性的影响

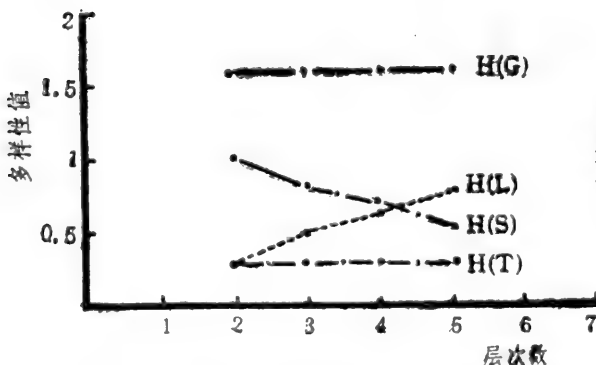


图5-3 营养层次数对多样性的影响

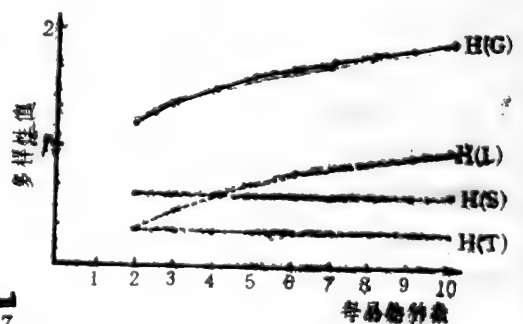


图5-4 每层物种数对多样性的影响

当层次数为4，每层物种个体数为5，营养渠道为2，并保持不变，而每层的物种数由2—10变化时，其灵敏度分析结果如图5-4。

结果表明，当每层的物种数增加时，物种多样性及结构多样性也随之增加，但层次多样性和渠道多样性保持不变。

(三) 网络复杂度对群落多样性的影响

当层次数为4，每层物种数为5，每种个体数为5，并保持不变，而平均每个种的营养渠道由1—5变化时，对物种多样性无影响，对层次多样性影响甚微，但渠道多样性和结构多样性则随渠道数的增加而增加（图5-5）。

(四) 均匀度对群落多样性的影响

群落中部分物种的个体数变化，即均匀度发生变化，而其他参数与假想的标准群落相同，并保持不变，其灵敏度分析结果如图5-6。

结果表明，层次多样性、物种多样性及结构多样性都随均匀度的增加而增加，而渠道多样性与均匀度无关。

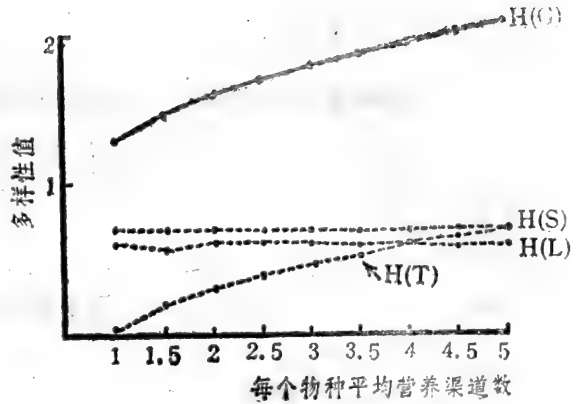


图5-5 网络复杂度对多样性的影响

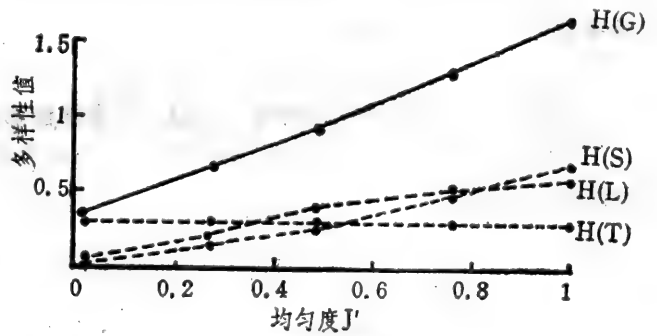


图5-6 均匀度对多样性的影响
(均匀度的量为 $R = H' / \log S$)

三、广义信息多样性指数的应用

该指数可用于测定不同研究水平的生物群落的多样性。对于群落食物网结构的研究，一般可划分为四个水平，该指数在各个研究水平上的应用方法如下：

(一) 仅知群落的组成物种及各物种的个体数

令层次数 $L=1$ ，各物种与其他物种的营养渠道也为1，即令 $i=1$ ， $k=1$ ，则：

$$W_{i,k} = W_j = \frac{N_j}{\sum_{i=1}^S N_i} = P_j$$

$$H'(G) = - \sum_{j=1}^S P_j \log P_j$$

在这种情况下，它与一般使用的Shannon信息多样性指数完全相同。或者说Shannon信息多样性指数是广义信息多样性指数在 $L=1, i=1, k=1$ 时的一个特例。

(二) 已知群落的组成物种、各物种的个体数及物种的食性

在这种情况下，知道各物种所属的营养级别，如昆虫群落中弄清了哪些是植食者，哪些是植食者的天敌，哪些又是天敌的天敌(如重寄生等)，但对食物网络结构尚不清楚。

令 $F_{ij}=1$ ，则：

$$W_{ijk}=W_{ij}=L_i S_{ij}$$

那么， $H(G)=H(L)+H(S)$ ，即把群落结构多样性分为层次多样性和物种多样性。

(三) 已知食物网结构

在这种情况下，可画出食物网图，但每条网线(渠道)的重要值尚不清楚。

令 $R_{ijk}=1$ ，那么 $H(G)=H(L)+H(S)+H(T)$ 即把群落结构多样性分为层次多样性、物种多样性和初级网络多样性。

(四) 食物网结构及各网线(渠道)的重要值都已清楚

则 $H(G)=H(L)+H(S)+H(T)$ ，即把群落多样性分为层次多样性、物种多样性和网络多样性。

第四节 β 多样性的测度方法

β 多样性是物种沿着某一梯度从一生境到另一生境的变化速率和差异范围的测度。它还可以比较不同群落的数量和质量构成。 β 多样性已广泛用于植物群落生态学的研究，并且发展了许多测定的方法(Whittaker 1972, Greig-Smith 1978, Goodall 1973, Mueller-Dombois等1974, Pielou 1975和Goldsmith等1976)。在动物群落特别是昆虫群落生态学上 β 多样性的应用还不多。鸟类区系 β 多样性研究的重要例子是Bullock (1971)和Cody (1974, 1975)的工作。

根据调查的资料是二元属性数据还是数量数据， β 多样性的测定方法不同。

1.5

一、二元属性数据的 β 多样性测度

二元属性数据又称0、1数据或有、无数据，在群落调查中只考虑某个物种的有无，而不管其物种个体数的多少。

(一) 测度方法

方法1: β_w 指数

Whittaker(1960)提出了一个 β 多样性的直接测度方法,即:

$$\beta_w = \frac{S}{\bar{a}} - 1 \quad (5-17)$$

式中: S 是所研究系统中记录到的物种总数;

\bar{a} 为群落环境梯度上发现物种的平均数。

β_w 的计算方法简便,它直观地表明了 β 多样性与物种丰富度 S 的关系。

方法2: β_c 指数

Cody (1975) 在关于三大洲鸟的物种分布的讨论中,把 β 多样性定义为“调查中,栖境梯度的每一个点上物种被更替的速率。Cody的测度方法可以用来定义两类群落的交错区(Whittaker 1960, Beals 1969)。Wilson (1983) 认为,作为现存生境范围的一种测度和多样性整体的一个有用成分, β 多样性应该是微分的总和而不是变化的速率,因此Wilson采用Cody的栖境变化率的积分来定义一个生物变化量的测度方法:

$$\beta_c = [g(H) + l(H)]/2 \quad (5-18)$$

式中: $g(H)$ 是沿环境梯度 H 而增加的物种数,即沿着环境梯度新调查到的物种数;

$l(H)$ 是沿环境梯度 H 失去的物种数,即在上一个梯度中存在而在下一个梯度中没有的物种数。

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

方法3: β_R 指数

Routledge (1977) 在考查如何把多样性区分为 α 和 β 多样性时,给出了两种适合于0,1数据的 β 多样性测度方法,其第一种方法即 β_R 指数:

$$\beta_R = \frac{S^2}{(2r+S)} - 1 \quad (5-19)$$

式中: S 为研究系统中记录到的物种总数;

r 为分布重叠的物种对数(有多少对物种重叠)。

方法4与5: β_I 和 β_E 指数

Routledge (1977) 给出的另一种测度方法为 β_I 。Wilson对Routledge原来提出的 β_I 进行简化以适合有、无数据:

$$\beta_I = \log(T) - \left(\frac{1}{T} \sum_i e_i \log e_i \right) - \left(\frac{1}{T} \sum_j a_j \log a_j \right) \quad (5-20)$$

式中: e_i 是沿环境梯度发现有 i 物种的样方数;

a_j 是沿环境梯度 j 样方的物种丰富度。

$$\text{其中 } T = \sum_i c_i = \sum_j a_j$$

β_I 指数以信息论为基础,它具有对称性的优点。

对 β_I 取幂,可导出另一个与之相关的 β 多样性指数,即 β_E ,并且

$$\beta_E = \exp(\beta_I) - 1 \quad (5-21)$$

方法6: β_T 指数

Wilson等(1983)根据在田间研究物种沿环境梯度分布的状况,把 β_c 中反映沿环境梯度物种增加和减少的物种更替概念与 β_w 中反映不同环境梯度平均物种丰富度的 \bar{a} 结合起来,提

出了 β_T 指数:

$$\beta_T = [g(H) + l(H)] / (2\bar{a}) \quad (5-22)$$

式中: $g(H)$ 、 $l(H)$ 和 \bar{a} 与 β_c 和 β_n 指数中的参数同义。

(二) 二元属性数据 β 多样性指数的计算实例

下面用一个简单的例子说明6种 β 多样性指数的计算方法。图5-7是9个物种 ($S_1—S_9$) 沿着一个假想的环境梯度的分布图式。黑线表示每个物种在13个群落样本 ($C_1—C_{13}$) 中的分布情况, 例如在第一个群落样本 (C_1) 中有 S_1, S_2, S_3 和 S_4 四个物种, 在第九个群落样本 (C_9) 中有 S_5, S_6, S_7 三个物种等。根据这些物种在每个群落样方中是否存在, 可以计算6种 β 多样性指数。

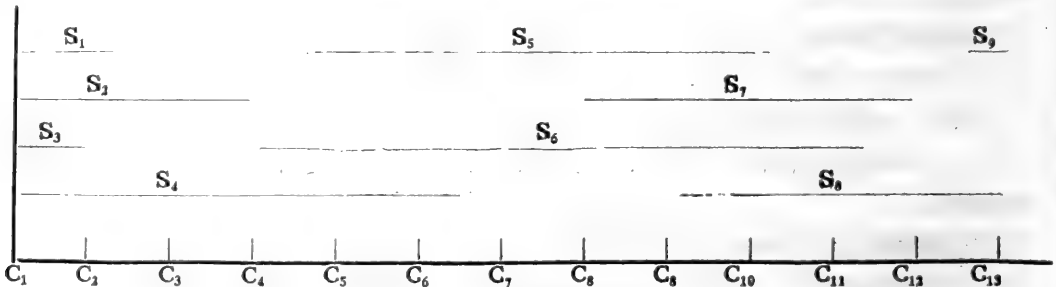


图5-7 9个物种 (S_1, S_2, \dots, S_9) 沿假想环境梯度 (C_1, C_2, \dots, C_{13}) 的分布

6种 β 多样性指数中的参数如下:

S 是所研究系统中的物种总数, $S=9$;

a_j 是第 j 样方的物种数, $j=1, 2, \dots, 13$, a_j 依次为: 4, 4, 3, 3, 3, 3, 3, 3, 3, 4, 3, 3, 2;

$\sum a_j$ 是所有样方内物种数的总和, $\sum a_j = 41$;

\bar{a} 是群落样方的平均物种数, $\bar{a} = 41/13 = 3.15$;

e_i 是第 i 物种分布的样方数, $i=1, 2, \dots, 9$, e_i 依次为: 3, 4, 2, 7, 6, 9, 5, 4, 1;

$\sum e_i$ 是所有物种分布的样方数之和, 并且

$$\sum e_i = \sum a_j = T = 41;$$

$g(H)$ 是第1个样方后, 沿环境梯度新增加的物种数, $g(H)=5$, 即在 C_4 新增 S_5 , 在 C_6 新增 S_6 , 在 C_7 新增 S_7 , 在 C_{10} 新增 S_8 , 在 C_{13} 新增 S_9 , 共5个物种;

$L(H)$ 是第1个样方后, 沿环境梯度失去的物种数, $L(H)=7$, 即在 C_3 失去 S_3 , 在 C_4 失去 S_1 , 在 C_6 失去 S_2 , 在 C_8 失去 S_4 , 在 C_{11} 失去 S_6 , 在 C_{13} 失去 S_6, S_7 , 共7个物种;

r 是分布重叠的物种数, 在9个物种的系统中, 当每个物种都分布于所有样方中时, 则最大的 $r_{max} = C_1^2 = 9 \times 8/2 = 36$, 而当每个物种分布于完全不同的样方时, 最小的 $r_{min} = 0$, 从图5-7可知分布重叠的物种对为。

$(S_1, S_2), (S_1, S_3), (S_1, S_4), (S_1, S_5), (S_2, S_4)$

$(S_2, S_6), (S_3, S_2), (S_4, S_2), (S_4, S_6), (S_5, S_6)$

$(S_5, S_7), (S_5, S_8), (S_6, S_7), (S_6, S_8), (S_7, S_8)$

(S_8, S_9) 共16对, 所以 $r=16$ 。

按以上求得的参数，则6种 β 多样性指数如下：

$$(1) \beta_w = \frac{S}{a} - 1 = \frac{9}{3.15} - 1 = 1.86$$

$$(2) \beta_c = [g(H) + L(H)]/2 = (5+7)/2 = 6$$

$$(3) \beta_R = \frac{S^2}{2r+S} - 1 = \frac{81}{32+9} - 1 = 0.98$$

$$(4) \beta_R = \ln T - \left(\frac{1}{T} \sum e_i \ln e_i \right) - \left(\frac{1}{T} \sum a_j \ln a_j \right) \\ = 3.71 - 1.66 - 1.16 = 0.89$$

$$(5) \beta_E = \exp(B_I) - 1 = \exp(0.89) - 1 = 1.44$$

$$(6) \beta_T = [g(H) + L(H)] / (2\bar{a}) = (5+7) / (2 \times 3.15) = 1.9$$

(三) 对6种二元数据 β 多样性指数的评价

对任何一个 β 多样性指数，一方面应当具有明确的生态学意义，另一方面还应当合乎人们直观的感觉。在评价 β 多样性指数时，一般以下面4个标准加以检验：

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：第一，系统由同一单元组成，即系统中每个物种在所有梯度中都出现；第二，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。满足于这条标准的 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确实具有 β 个完全群落变化系统中获得的值，或确实具有 $\beta+1$ 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 在更有限的条件下，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。

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 都不具这个特征。

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，因而它与 α 多样性是不独立的。

4. 独立于样本的大小：除了非常小的样本外， β 多样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 是独立于样本大小的，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 (1972, 1975) 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，在这种情况下，样本（即栖境）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，因其栖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5-2）列出用上述4条准则对6种 β 多样性测度的评价。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线路的环境梯度而变化时，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。

表5-2 6种 β 多样性测度方法的评价

评价准则	β_w	β_C	β_R	β_I	β_B	β_T
1. 群落更替的直观性	y	n	y*	n	y*	y**
2. 可加性	y*	y	n	n	n	y*
3. 独立于 α 多样性	y	n	y	y	y	y
4. 独立于样本大小	y	y	y	n	n	y

y—满足准则 n—不满足准则

y*—当对所有的样本(j) $a_j = a$ 时满足准则

y**—当 $(a_1 + a_n) / 2 = a$ 时满足准则

二、数量数据的 β 多样性测度

上述0, 1数据的 β 多样性测度只反映了群落的物种更替，当既考虑群落沿环境梯度的物种更替，又考虑物种个体数量的变化时，则应采用数量数据的 β 多样性测度方法。

(一) 以半变(Half-changes)为单位的 β 多样性测度

Whittaker (1960) 把半变定义为两个具有50%的物种相似性的样本的生态距离。其测定方法是

$$H_{c(a,b)} = [\log(IA) - \log P_{c(a,b)}] / \log 2 \quad (5-23)$$

式中： $H_{c(a,b)}$ 为从a到b梯度段的、以半变为单位的 β 多样性； $P_{c(a,b)}$ 为样本a, b的相似性百分率；IA为重复样本的期望相似性。

这样，当两个样本的物种组成相似性是两个重复样本相似性的50%时，则这两个样本的生态距离即 β 多样性就恰好等于一个半变。

半变的概念与放射性元素的半衰期相类似。粗略地说，具有一个半变的群落渐变，其两个端点具50%的相似性；具有两个半变的群落渐变，其两个端点和中点比较，各具50%的相似性。

相似性百分率的表示方法很多，使用较为广泛的是群落系数c，即：

$$c = \frac{2w}{a+b} \quad (5-24)$$

式中, w 为两个群落共有种中个体数低值的总和; a 和 b 分别为 a 群落与 b 群落的个体总数。

Whittaker(1960)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座标(y 轴)作图,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。一般说来,这个值在75%左右。

(二) Gleasons方法

Gleasons方法是从环境梯度的一点到另一点群落中所有物种变化量的测定,以此测得的变化单位称为Gleasons,以表示对H. A. Gleason最先提出沿着环境梯度群落物种组成连续变化这一重要生态学原理的纪念。

在整个梯度段上以Gleason为单位的 β 多样性 β_G 为:

$$\beta_G = \sum_{j=1}^{n-1} G(j, j+1) = 2 \sum_{j=1}^{n-1} [IA - P_S(j, j+1)] \quad (5-25)$$

式中: IA, P_S 与 (5-23) 式中相同的参数同义。

$G(j, j+1)$ 为梯度 j 点到 $j+1$ 点的 β 多样性,即:

$$G(j, j+1) = 2[IA - P_S(j, j+1)]$$

显然,在梯度某一段上的 β 多样性为:

$$\beta_G(i) = \begin{cases} G(1, 2)/2 & j=1 \\ [G(j-1, j) + G(j, j+1)]/2, & j=2, 3, \dots, n-1 \\ G(n-1, n)/2 & j=n \end{cases}$$

第五节 群落多样性梯度等级及其决定因素

一、多样性梯度等级的实例

低纬度热带生境的动植物种类很多,其群落多样性明显高于温带和北极地区,其中有不少例子可说明全球性群落多样性梯度等级的变化。例如,马来西亚的热带雨林中,在一个2公顷面积的样方上就有227种乔木,而在密执安的落叶林中,同样大小样方上只有10—15种乔木。以蛇类来说,墨西哥有293种,美国有126种,而加拿大只有22种。在热带的江河湖泊中,淡水鱼的种类也特别丰富。在南美的亚马逊河中,已发现的淡水鱼就有1000种以上,而在中美有456种,到北美的大湖中则只有172种。多样性等级随纬度变化的这种趋势也出现在昆虫、软体动物及其他生物类群中。

张荣祖等(1979)用1:180万的地图将我国及邻近地区划分为532个方格,格的每边相当于180公里,然后统计每一方格区域内哺乳类各目(除翼手目外)的种类数。他们联系各地区主要地理环境因素的变化趋势,发现有以下几条规律:

1. 种数与纬度的关系：在北纬40—45°之间，平均种数最低，由40°N往南向低纬度区，种数随纬度的降低而增加，并且这种变化十分明显 ($r = -0.821$, $P < 0.01$)。

2. 种数与年平均温度的关系：在年均温为0°—8℃的地区，平均种数最少，从8°—20℃，种数随年均温的上升而增加。

3. 种数与内陆干旱地区年降水量的关系：随着年降水量由50毫米上升到500毫米，平均种数随之增加。

4. 青藏喜马拉雅横断山脉地区的种数与海拔高度的关系：随着海拔高度由850米上升到4750米，平均种数随海拔的升高而降低，其变化趋势十分明显 ($r = 0.949$, $P < 0.05$)。

上述规律表明，我国哺乳类动物的多样性等级，由寒带到热带，由干旱地区到潮湿地区，由高海拔到低海拔的垂直分布都具有增高的趋势。

二、决定多样性等级的因素

全球性群落多样性梯度等级的趋势曾长期吸引过生物地理学家和生态学家的关注。为什么热带地区生物群落的物种多样性高于温带地区和极地？决定不同多样性等级的关键因素是什么？自然选择是如何影响群落组成的？围绕这些问题，不同的学者提出了不少的学说，下面作一简单介绍。

1. 进化时间学说 (evolutionary time theory)：该学说认为多样性的高低与群落进化时间有关。热带群落比较古老，进化时间长，群落的发展演替程度较高，所以具有高的多样性。相反，温带和极地群落从地质史上讲是比较年轻的，还没有足够的时间发展到种类十分多样化的程度。

2. 生态时间学说 (ecological time theory)：该学说从较短的时间范围内来考虑，认为物种把分布区扩大到尚未占有的地区需要一定的时间。根据这个学说，温带地区的群落是尚未饱和的，热带地区物种要扩大到温带地区不仅要有足够的时间，而且有的物种可能还被某些障碍所阻挡。

3. 空间异质性学说 (spatial heterogeneity theory)：该学说认为物理环境越复杂越不均质，依赖于环境的那些动植物群落也就越复杂多样。一般说来，越接近热带的纬度梯度，环境的复杂性，包括地形的变化、植被的垂直结构、温度范围、温度梯度等均趋于逐渐增加，因而热带的群落多样性亦增高。

4. 气候稳定性学说 (climatic stability theory)：该学说认为气候稳定的地区比气候变化较大的地区允许有更好的特化方面的进化和适应条件，自然资源在气候稳定的地区亦显得稳定，因而动植物的种类较多。在长期进化过程中，地球上唯有热带的气候可能是最稳定的，所以通过自然选择，那里出现了大量狭生态位的特化种类。

5. 竞争学说 (competition theory)：该学说认为温带和极地的自然选择主要是受物理因素所控制，而在热带地区，生物之间的竞争在进化中显得更为重要。因为在热带地区，食物类型与栖息地的需求受到更大限制，因此某一栖息地中有更多的物种共存，也就是说热带地区群落中的物种比温带地区群落中的物种具有更狭的生态位，从而减轻了竞争压力而共存下来。

6. 捕食学说 (predation theory)：该学说认为，热带区群落内有更多的捕食者和寄生者，

他们压低了被食者种群的数量，从而减少了被食者之间的竞争。竞争的减少又允许有更多的被食者物种共存，这又转而支持了新的捕食者。这个假说从表面上看似乎和竞争假说相对立，但其实质都是减轻种间竞争而使更多的物种能够共存。

7. 生产力学说 (**productivity theory**): 该学说认为更大的生产力导致更大的多样性。因为能量金字塔的基础越宽，亦即净生产力越大，则能容纳更多的物种存在于这个金字塔中，并且高的生产力与增加新种是相互联系的。

除了以上7种学说外，还有一些其他的学说，都提供了自己的论点和证据来解释全球性群落多样性梯度等级变化的趋势。看来，上述学说包括的6种因素，即时间、空间、气候、竞争、捕食、生产力对群落多样性等级的影响，并不是对立或截然分离的。P.W. Price认为，在我们能够决定哪一个学说或这些学说的综合是最可靠的之前，还需做更大量的野外工作。但这里有许多困难需要克服，其中主要的一个是在相当大的纬度梯度范围内，很难寻找相同或相似的栖息地，以便在低纬度和高纬度栖息地之间对群落的多样性等级作直接比较。

第六节 群落的稳定性

一、群落稳定性的基本概念

群落稳定性是指群落在一段时间过程中维持物种间相互组合及各物种数量关系的能力，以及在受到来自外部或内部扰动的情況下恢复到原来平衡状态的能力。它包含了现状的稳定和时间过程的稳定。

群落稳定性和生态系统的稳定性具有同一概念，主要包括两个方面，即抵抗力和恢复力。

抵抗力 (**resistance**) 亦即抗变能力，表示群落抵抗扰动和维持系统的结构和功能保持其原状的能力。以森林生态系统和杂草生态系统比较，森林更能忍耐温度的剧烈变动，也较能抵抗干旱和病虫害的危害。一次严重的春寒即使可能把乔木的新叶杀死，但通过动用贮藏于树木中的物质和能量，新叶还可以再次长出，因此可以说森林群落的抵抗能力较高。相反，杂草生态系统就显得较为脆弱，在受到干旱、低温、病虫害等的严重扰动时，系统就会濒于毁灭，其结构和功能被破坏。

恢复力 (**resilience**) 表示生态系统在遭受到扰动以后恢复到原状的能力。恢复得越快，系统也越稳定。从这一点出发，似乎杂草生态系统的恢复力又比森林生态系统为高。

森林群落和杂草群落的比较以及其他许多证据表明，群落稳定性的这两个方面是互相排斥的，它们之间存在着相反的关系，即具有高抵抗力稳定性的群落，其恢复力稳定性较低，反之亦然。以水生生态系统为例，该系统群落生物量一般缺乏长期贮存的营养物质和能量，所以它对环境扰动的抵抗力是低下的。污染物质进入水生生态系统，使其结构和功能均有巨大变化，但这种系统的恢复力却很高，只要控制向水体排放污染物质，利用水生生态系统基本结构的四个基本因素——生产者（藻类、水草等）、消费者（动物）、分解者（细菌等）和非生物因素（太阳能、水及其他成分）相互协调的关系，调动水体的自净能力，一个结构和功能已遭破坏的水生生态系统就会很快得到恢复。相反如果是森林生态系统一旦遭到破坏，

例如树木被砍光、水土流失、土地沙漠化，则长期难以恢复。

图5-8形象地表示了这两种稳定性的关系。两条虚线之间代表生态系统功能正常的作用范围，当受到某种扰动使系统功能偏离此正常范围时，其偏离的大小可作为抵抗力稳定性的定量指标，而恢复到正常范围所需的时间可作为恢复力稳定性的定量指标，曲线与正常范围之间所夹的面积可看作总稳定性的定量指标 (TS)。

如果采用物理学上关于相空间对稳定点的描述方法，可以把群落稳定性的特征分为7个方面。

1. 一致性 (consistency)：指系统参数，诸如群落中的物种数、分类组成、生活型特征、物理环境等保持原状不发生变化 (图5-9A)。

2. 持久性 (persistence)：指系统或系统中组分生存或存在的时间。在群落中如果甲种群比乙种群在受到扰动的情况下，其绝灭所需的时间更长，则说甲种群比乙种群更具持久性，对不同群落之间的关系也是如此。

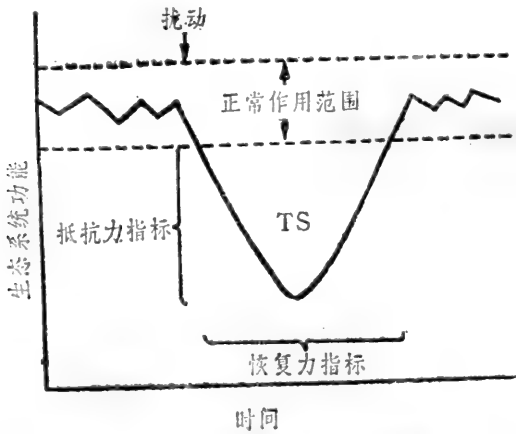


图5-8 生态系统抵抗力稳定性和恢复力稳定性的关系

3. 惯性 (inertia)：指系统抵抗外界干扰的能力，亦即系统在受到干扰之后所处的状态。在受到相同干扰力的情况下，系统的惯性越大，其偏离系统原来状态越小，相反，系统的惯性愈小，则偏离原状就愈大 (图5-9B)。

4. 弹性 (elasticity)：指系统受到扰动后恢复到原来状况的速度。显然弹性愈大的系统，恢复力愈强，恢复的速度也愈快 (图5-9C)。弹性概念和图5-8中恢复力稳定性的概念是完全一致的。

5. 振幅 (amplitude)：指系统保持稳定性的区域，亦即系统在该区域内变动，有恢复到原状的能力。该区域越大，即振幅大，稳定性也越强 (图5-9D)，从这个意义上讲，

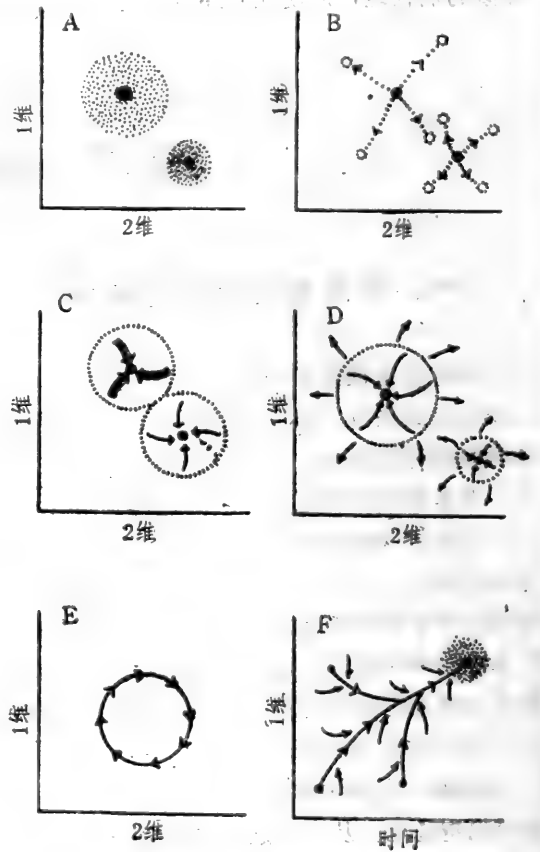


图5-9 有关稳定性概念图示

- A——一致性：系统状态出现频率用点的密度表示；
- B——持久性：虚线环表示受箭头所示干扰后系统的状态；
- C——弹性：恢复原状的速度与箭头所示的厚度成正比；
- D——振幅：虚线环内的区域指系统受干扰后可回到原状的区域；
- E——循环稳定性：稳定极限环以圆圈形式表示；
- F——流迹稳定性：系统从不同起始点转变为一定状态。

振幅相当于图5-8中的总体稳定性TS。

6. 循环稳定性 (cyclic stability): 指一个系统围绕一个中心点或区域循环或振动 (图5-9E)。循环稳定性是一种重要的生态学过程, 例如许多捕食者-猎物系统就具有这种特性, 其模式称为稳定极限环 (stable limit cycle)。

7. 轨迹稳定性 (trajectory stability): 指一个系统不管其起点如何, 总是向着某一终点或终极区域移动的特性 (图5-9F)。例如在植物群落演替中, 单极状态可以由许多不同的起始点达到。

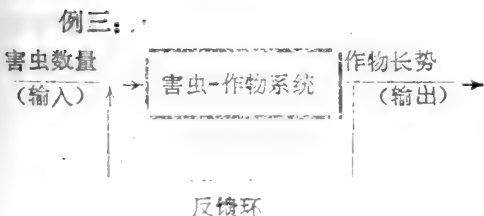
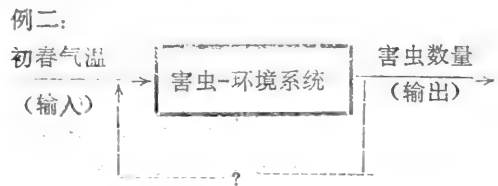
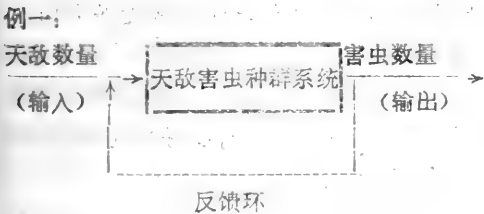
二、群落稳定性的机制

从控制论的观点看, 任例一个具有使自身内部保持稳定的系统, 都具有某种反馈机制。群落也象种群或有机体个体一样是一个具有反馈机制的能在一定程度上保持自身稳定的系统。

所谓反馈 (feedback), 简单地说就是构成系统的某一成分的输出与输入之间的关系, 或说是输出变成了决定系统未来功能的输入。

反馈分为正反馈和负反馈两种情况。前者指输出导致输入增加, 这就象计算复利那样, 利滚利, 本利越来越大。在生物生长过程中, 个体越来越大, 在种群持续增长过程中, 种群数量不断上升, 都属于正反馈的范畴。后者指输出导致输入减少, 如象种群的密度制约, 恒温箱的温度控制等属于负反馈的范畴。正反馈和负反馈对系统未来功能的作用迥然不同, 为了加深对这一概念的理解, 下面剖析几个实例。

这是一个天敌-害虫种群系统。由于天敌对其猎物害虫在时间、数量和空间上的跟随现象, 在系统刚开始运行的一段时间, 天敌对害虫的自然控制能力一般较差, 常常不足以抑制害虫数量的增长。害虫种群数量增加这一信息经过反馈环返回来, 意味着给天敌提供了更为丰富的食料, 使天敌数量增加, 亦即输出导致输入增加, 这是正反馈。当天敌数量增加到某一阈值 (即系统的置位点), 天敌对害虫的自然控制能力将超过害虫种群的繁殖能力, 从而导致害虫数量下降。害虫数量下降这一信息返回来刺激天敌数量下降, 亦即输出导致输入减少, 这是负反馈。可见, 在天敌-害虫种群系统中, 正负反馈相互交替。



阳春三月, 大地回春, 害虫种群迅速增殖其个体。然而害虫数量增加这一信息返回来通常不会影响气温的改变。因此在害虫-气温这一系统中, 一般不存在反馈机制。

在害虫-作物系统中, 当害虫密度较低, 不足以影响作物的正常生长发育时, 甚至因

害虫的疏苗、间苗作用等，反而促进了作物的生长发育，这时输出(即作物长势)为“好”。作物长势好这一信息若恰好为害虫提供了充足的养料、适宜的侵入或危害生育期，则势必导致害虫数量增加，亦即输出导致输入增加，这是正反馈。随着害虫数量增加，对作物的危害日渐加重。当害虫密度达到某个阈值时，作物的补偿能力将无法抵销害虫所造成的损害，这时输出(作物长势)为“差”。作物长势差这一信息若对害虫意味着环境恶化的话，则害虫种群的出生率下降，死亡率增加，发育延滞，数量减少，亦即输出导致输入减少，这是负反馈。这说明在害虫-作物这一系统中，正负反馈仍然是交替发生的。

由上面的例子可以看出，正反馈能使系统状态的偏离加剧，而负反馈才能使系统保持稳定。负反馈要能起到控制作用使系统稳定，系统应具有某个特定的状态或置位点，系统就围绕置位点进行调节。在例一中，系统的置位点就是天敌的某个数量阈值；在例三中则是害虫的某个阈值密度。

不加控制的系统不可能成为稳定的系统。人类已进化为生物圈中最强大的生物，在改变生物圈和生态系统功能方面，人类的威力是巨大的。然而倘若人类的智慧和威力无限制地沿着正反馈发展下去，也就必将威胁环境的质量和人类自生的生活。因而人类应当自觉地应用负反馈的控制、调节原理来管理生物圈及其资源、人口，使生物圈成为能持久地为人类谋福利的系统。

三、群落稳定性与多样性的关系

群落对于环境变化或扰动的反应，是通过组成群落的生物种群而实现的。因此群落的稳定性起始于种群和种群中的个体对于环境变化或扰动的反应能力。就有机体个体来说，其保持稳定状态的成败，可以反映在他们能否存活和产生后代上，反映在形成后代的能力上，而对种群来说，保持稳定状态的成败，则反映在种群的出生率、死亡率和迁移率上，它是种群中个体稳态能力的综合表现。

当一个群落包含了更多的生物种类，而且每个种的个体数比较均匀地分布时，它们之间就容易形成一个较为复杂的相互关系。这样，群落对于环境的变化、干扰或来自群落内某些种群的波动，由于有一个较强大的反馈系统，而使群落得到较大的缓冲。从群落能量学的观点来看，多样性高的群落，食物链和食物网更趋复杂，群落中的各成员既可以接受多个输入，同时又对其他成员有多个输出，这就是说群落内部的能流途径更多。如果其中的某一条途径受到干扰或被堵塞不通，群落的后备能力就可能提供其他的线路予以补偿。例如在种间捕食关系上，一个公认的事实是由多种捕食者和多种猎物构成的系统，能使捕食者数量保持比较稳定，而猎物种群也不致遭受过度捕食而趋于灭亡。

群落多样性的高低，正如第五节所讲，受到一系列因素的影响，例如群落经历的进化时间和生态时间，群落所处环境的异质性和气候条件，群落内种间竞争和捕食现象以及群落的生产力等。许多学者都认为群落的结构越复杂，多样性越高，群落也越为稳定，并且把群落多样性作为其稳定性的一个重要尺度。

MacArthur (1955) 用信息多样性 (H') 的公式来计算一个系统的稳定性，再次表明了多样性与稳定性从传统理解上就是两个密切相关的概念。他假设有4个不同的营养结构(图5-10)，其中的捕食者与被捕食者的关系很不相同。图5-10中A、B、C、D代表被捕食者，E、F、

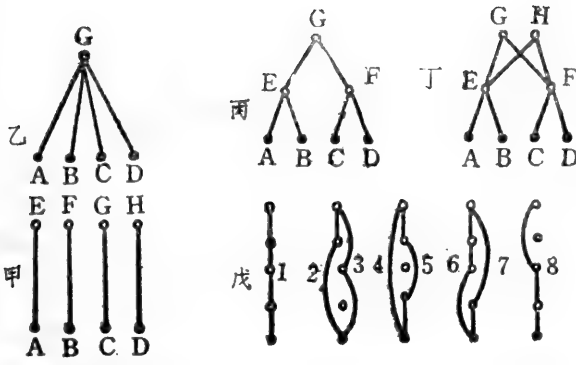


图5-10 群落中捕食者 (○) 与被食者 (●) 的几种食物联系 (假设每一联系中通过等量的能量)

G、H 代表捕食者，每条线表示捕食联系，也就是能流途径。甲图中捕食者与被捕食者的关系十分单一，只是单种间的联系；乙图中捕食者 G 可以捕食 A、B、C、D 的任何一种作为食物；丙图是两个营养阶层捕食的关系，G 只能捕食 E 或 F，而 E 和 F 可以分别捕食 A、B 和 C、D；丁图也是两个营养阶层捕食的关系，但较复杂，即

G、H 均可捕食 E 和 F，而 E、F 可分别捕食 A、B 和 C、D。假如每条能流途径的量是相同的话，则甲、乙、丙的能流途径都是 4 条，甲为 AE、BF、CG 和 DH，乙为 AG、BG、CG 和 DG，丙为 AEG、BEG、CFG 和 DFG，每条能流的量各占 1/4，丁的能流途径有 8 条，即 AEG、AEH、BEG、BFH、CFG、CFH、DFG 和 DFH，每条能流的量为 1/8。这样可用信息多样性指标表示其稳定性。

甲、乙、丙食物链的稳定性 = $-\sum P_i \ln P_i = -(4 \times 0.25 \times \ln 0.25) = 1.38$

丁型食物链的稳定性 = $-(8 \times 0.125 \times \ln 0.125) = 2.08$

通过上面假设的例子可以看到食物链结构与稳定性关系的一些特点：

1. 当食物链锁的数目增加时，稳定性增加。
2. 假如每一种捕食者的被食者种的数目不变，群落中增加物种的数目能增加稳定性。
3. 要达到一定的稳定性，可以用大量的物种，而它们每一种的食性十分狭窄；或用少量的物种，它们中的每一物种能够取食许多种的物种。
4. 当有 m 个营养阶层，每一阶层都有一个物种取食它下面的所有物种时，则对 m 物种的最大可能的稳定性将上升。例如 m=5 时，有 8 条能量可以流通的途径 (图 5-10 戊)。
5. 最小的稳定性出现在一个物种可取食所有同一营养阶层的其他物种。例如在一个有 5 个物种的系统中，只有 4 条能量可以流通的途径 (图 5-10 乙)。

直到近 20 年前，多样性导致稳定性一直都被当成生态学的定论，但到本世纪 70 年代，有几位学者 (May 1973, Goodman 等 1975) 在关于该问题的批评性论述中，对这一论断提出了质疑。他们认为，从理论上讲，在更多样化的系统中，一个生态关系复杂的网络，可以导致种群的急剧波动，而不是使种群更加稳定。而且，从减少种群暴发的意义上来讲，他们也认为多样性和稳定性之间并无一般的相关关系。此外，随着自然系统的发展，多样性不是呈直线上升，经常表现波动或呈一条拱形曲线，而群落稳定性在群落向顶极变化的过程中几乎是稳步上升的。总之，对于群落多样性和稳定性的相互关系问题，目前尚有不少争论。

第七节 农业生态系统多样化与害虫防治

一、农业生态系统多样化的概念及其对植食性昆虫丰富度的影响

农业生态系统的多样化亦即系统中物种或结构的多样性，可以通过在单一作物结构内增加不同的植物种而达到。众所周知，大规模的单一栽培，无疑会使群落结构及物种单纯化，容易诱发特定害虫的猖獗。为此不少人提倡有条件地留存作物下的部分杂草，实行作物间作、混作、或在田地四周设置篱笆或停耕地，在营造和管理人工林上培育混交林等，所有这些都力求提高群落结构和物种的多样性。但是，使农业生态系统多样化是否能把害虫控制或维持在经济阈值以下的较低水平，其机制是什么？这些问题还需通过实践和研究才能进一步阐明。

Risch等(1983)考察了150项关于增加农业生态系统多样性对植食性昆虫数量影响的研究报告。这些研究从方法到研究质量上都有差异，小区规模从几平方米到几公顷不等，增加多样性的方法从实行轮作、间作、混作到培植杂草系统。如果报告的作者的确表明在增加多样化的系统中，植食性昆虫的数量在统计学的意义上有所减少，或作者虽然没有给出统计学证明，但他们的资料明确认为植食性昆虫是减少了，则把这样的例子和植食性昆虫记载为“数量更少”；对于植食性昆虫增加，也以类似的方法处理，记载为“数量更多”；另外还记载了“反应不一”（即结果不确定）和“无差异”（增多或减少没有明显的或统计学意义上的差异）两个项目。

统计150项研究报告的结果表明，与单作制比较，在增加农业生态系多样化的792个例子中，有496个（占62.6%）数量更少，89个（占11.2%）数量更多，207个（占26.1%）无差异。这些例子共涉及198种植食性昆虫，其中有105种（占53.0%）数量更少，36种（占18.2%）数量更多，18种（占9.1%）无差异，39种（占19.7%）反应不一。上述结果和“增加多样性害虫种群数量趋于降低”的论点基本上是一致的。然而，增加多样性使害虫种群趋于降低的机制是什么？为什么在多样化系统中有18%的植食性昆虫数量增加，20%的反应不一致，以及观察到植食性昆虫丰富度降低后能否导致作物产量增加？这些问题还需要进一步探讨。

二、植食性昆虫对系统多样化反应的机制

揭示植食性昆虫数量上差异的基本生态学机制，对于建立多样化如何作用于害虫种群的理论，解释例外情况出现的原因都是十分重要的。

植食性昆虫对多样化反应的机制目前强调两个主要假说：

第一是捕食假说（predation hypothesis）。它认为，在多样化系统中将更有利于植食性昆虫天敌的发展，而这些天敌能更有效地控制害虫。这种情况除可能是由于与食物有效性和天敌相互作用之间有关的一系列原因造成外（Root 1973），还可能存在着植物与天敌之间的

直接联系。Altieri等(1981)证实,在大豆、棉花、豌豆和马铃薯上,喷洒一种杂草(*Amaranthus sp.*)的提取物,可以显著增加赤眼蜂对棉铃虫卵的寄生率。

第二是食物资源浓度假说(food source concentration hypothesis)。它认为,有的植物会直接对害虫寻找和利用寄主植物的能力产生影响。这些植物可以模糊植食性昆虫寻找寄主的刺激,使其在寄主植物上的定殖减少,或者由于它们细微地改变了小栖境,从而改变了植食性昆虫在栖境内的运动行为,使其从寄主植物上的迁出量增加。无论哪种作用,都可以降低植食性昆虫的定殖率,使寄主植物上的害虫数量减少。

结合实验和理论的研究,可以确定这两种假说的相对重要性。对于多样性如何影响单食性害虫与多食性害虫,多样性又如何影响高度扰动的与轻度扰动的作物系统(前者如一年生作物系统,后者如多年生作物系统)中的植食性害虫,上述两种假说会作出不同的预测。

对单食性害虫而言,不论两种假设的相对重要性如何,在增加多样性的情况下,其种群数量大都降低,而多食性害虫,如果天敌对其控制的作用更重要,则种群数量降低,如果与食物资源有关的植食性昆虫的运动行为更为重要,则对种群数量影响不大,或者其数量还会增加。Stephen考察150个研究报告的结果(表5-3)表明,在多样化系统中,种群数量增加的多食性害虫(占43.8%),比种群数量增加的单食性害虫(占10.0%)更多($\chi^2=67.58, P<0.0001$),这表明资源有效性格局对多食性昆虫的影响更大。

许多研究者认为,天敌在干扰小的环境中比干扰大的环境中,对植食性害虫的控制作用更为显著。这一点已经得到害虫生物防治实践的证实。在果园、森林,外来天敌的引进、定殖的成功率较高,本地天敌保护利用的可能性亦较大;而在一年生作物系统中,不仅天敌引进、定殖率低,而且由于耕作过程的经常干扰,使天敌种群降低,从而使生物防治更为困难。

表5-3 和一年生、多年生单作系统相比,在多样化农业生态系统中单食性和多食性害虫种群的数量变化

系 统	数量更多	无差异	数量更少	反应不一	合计	
一 年 生	单食性害虫	3	15	58	23	99
	多食性害虫	16	2	11	12	41
	小 计	19(13.6)	17(12.1)	69(49.3)	35(25.0)	140
多 年 生	单食性害虫	12	1	34	4	51
	多食性害虫	5	0	2	0	7
	小 计	17(29.3)	1(1.7)	36(62.1)	4(6.9)	58
单食性害虫合计	15(10.0)	16(10.7)	92(61.3)	27(18.0)	150	
多食性害虫合计	21(43.8)	2(4.2)	13(27.1)	12(25.0)	48	

注:括弧内的数字表示百分率

对原先的群落无疑是一种干扰,根据竞争排斥原理,这种新的或释放的天敌就会受到排斥。特别是一些有悠久历史的生态系统,本地害虫和本地天敌占绝对优势,移植和引进天敌定居成功的比率会更小一些。当然移植、引进天敌是否成功,与许多因素有关,但被引进群落的多样性应当成为一个考虑的因素。

这里还可以举出其他的例子。在稻田、棉田、蔗田、玉米地等释放赤眼蜂,一般都要求

在引进、移植、释放天敌上应当考虑系统和群落的多样性。因为从理论上讲,当群落多样性高时,要引进、移植一种新的天敌在群落中定居,或者在某一生态系统中天敌群落已发展到稳定的时期才释放天敌,其成功的可能性较低。多样性作为群落稳定性的一个重要尺度,当稳定性高时,意味着群落抵抗外界干扰的能力较强,而一种新的天敌或人工繁殖的天敌引入群落,实际上它仍然是一种外加的成分,

适当早放。这除了适时早放可以补充早期赤眼蜂种群数量不足的考虑外，也还考虑到早期释放，天敌群落尚处于年幼的发展阶段，多样性较低，稳定性不足，在这时释放赤眼蜂，对其定居和发挥它的作用将更为有利。

三、几点结论

Stephen通过对150个研究报告的考察，对于增加农业生态系统的多样性及其与植食性昆虫的关系得出以下几点有价值的结论。

1.大量的实验研究表明，农业环境中植物的多样化可以降低害虫种群。而更重要的是了解在这些系统中对害虫变化起作用的机制，以便建立农业多样化对害虫影响的一般理论。另外，当发现在多样性提高而害虫减少时，还需要作更多的工作，以确定其经济和生态效益，例如产量是否提高，成本（包括防治费用）是否降低，天敌是否增加，能否改良土壤等。事实证明，一些农户利用多样化栽培，在抵御作物损失风险、增加收入、保持特定作物高产上都起到了好的作用。

2.实验和理论的研究都表明，在解释一年生多样化系统中单食性害虫种群数量为什么降低时，植食性害虫的运动形式比天敌的活动性更为重要。在这种情况下，在农业生态系统中如果应用扩散技术(diffusion techniques)或马尔柯夫过程(Markovian processes)来建造植食性昆虫的运动模型(Kareiva等1982),则有可能预测未经检验的多样化系统中害虫的数量。

3.在组成系统的植物物种间竞争弱时，降低害虫种群数量对提高作物产量的作用较大，但在植物物种间竞争强烈的情况下，竞争的负作用将超过降低害虫数量危害的有益效果。因此在增加农业系统的多样性时，对物种的组成，应采取十分谨慎的人为措施。

4.农业多样化措施更适合于资金短缺、劳力充足、管理精细的生产系统。即是在一些农业机械化程度高的发达国家，多样化的农业生态系统比单一栽培也具有更多长远利益，例如保护利用土壤、减少农药污染、延缓害虫对杀虫剂产生抗性的时间、增多天敌等。这些长远利益可以补偿许多短期的经济损失，因而农业多样化也可能给这些国家或地区带来好处。

第六章 群落相似性测定

第一节 引言

在群落生态学研究,中,往往涉及大量有关生物物种和环境因素的观察数据。对这些繁杂的数据,要想直观地看出其内部的关系,即使有丰富的经验也很难做到。数量分类方法提出了一系列完整的处理数据的计算规则,并最终给出简化形式的数据结构,这就大大提高了人们分析数据的能力,从而揭示出一些不易发现的有意义的规律。例如对群落和环境因素进行客观的分类,就有可能导出生物之间、生物与环境之间的某些相互关系。

数量分类主要包括两类处理大量数据的多元分析方法,即聚类与排序。聚类是根据群落(或实体)的多种变量(亦即属性,如种的存在与否,种的多度、个体数量、生物量以及群落所处环境的指标),定量地确定群落相互间的亲疏关系,用聚类分析(或称群分析cluster analysis)的方法,逐步地把它们归组成群。在群落生态学研究上,这种方法的依据是认为群落是明确的、离散的、整体化的单位构成,群落的组成是一种不连续的变化;排序(ordination)则是根据群落(或实体)相互间的亲疏关系,在某一座标系中标位群落,并常常以较低的维数直观地表示它们之间的关系。在群落生态学研究上,这种方法的依据是认为群落的组成是连续环境条件下逐渐变化的。

群落相似性的测定是一切数量分类的基础。在数量分类过程中,首先需要对全部群落,或者群落的全部属性,比较其中任何两部分之间的相似程度。群落的相似性(similarity)和群落多样性显然是两个不同的概念。前者是群落之间或群落属性之间两两比较而存在的,它是群落组成上(包括物种种类、个体数量以及其他可以作为统计量的属性特征)相似程度的定量指标,在一定程度上反映了群落的演替变化和相互关系;而后者则是表现群落自身功能或组织水平而独立存在的定量指标,它在一定程度上反映了群落的复杂性和稳定性。

表征群落相似性的指标实际上有两类:一类是真正的相似性指标,它的数值大小直接反映两实体间的相似程度,即当两个实体完全相同时取最大值,而完全不同时取最小值;另一类指标应该称为相异性指标,它的数值大小是反映两个实体之间的相异程度,即其值越大相似性越小,其值越小,相似性越大。但是,从数学上讲,相似和相异是互补的概念,两个指标都同样衡量相似性,所以一般无须严格区分这两类指标而统称为相似性指标。如果某个相异(或相似)性指标取值范围在 $[0, U]$,则用上界 U 减去原指标,就得到相应的相似(或相异)性指标。

相似性测定方法,因数据类型而有不同,为此,先简要介绍数据的类型及处理方法。

第二节 数据的基本类型及处理

一、数据的基本类型

为了描述或比较群落（或实体），需要测出若干属性的数据。由于属性的性质多种多样，反映属性的数据也就有不同的类型。属性的性质，以及与其相应的数据可分为三种基本类型。

（一）名称属性（nominal attributes）

诸如昆虫或者土壤的颜色（属性）可分为红、黄、黑等，植被可分为森林、草原、灌木、苔原等，岩石可分为页岩、沙岩、玄武岩等，所有这些属性都被描述为若干不同的状态，每个实体仅具有其中的一种状态。由于各个状态可用不同的名称表示，所以称这种属性为名称属性。名称属性的基本特点是在作为数据处理时，各个状态的地位是等同的，状态之间也没有一定的顺序。因其状态的数目，又可分为两类：

1. 二元属性（binary attributes）：是名称属性中的一种重要的特殊情况，即属性仅具两个对立的状态。例如某物种存在或不存在，某昆虫有翅或无翅，某动物是雄性或是雌性，某植物有刺或无刺等。这种二元属性往往是确定某种性质的有无，所以也称为定性属性（Qualitative attributes）。

对二元属性的两个状态常用0和1来表示。当属性是指某种性质的有无时，一般用0表示不具有该性质，用1表示具有该性质，如用0表示某物种不存，用1表示存在。当属性是指两种对立的状态时，0和1表示哪个状态可以任意指定，如0表示雌性，1表示雄性，或者反之。

二元数据还有对称与非对称之分，如果把两个属性完全等同看待，则认为是对称的，而如果偏重于某一方，则认为是不对称的。二元数据的对称性在数据处理、相似性指标的计算方式上常常有所不同。

2. 无序多状态属性（disordered multistate attributes）：具有3个或3个以上状态，并且每个状态是独立的无一定顺序的名称属性称为无序多状态属性。假如某属性有n种状态，则可以用1, 2, 3, ……n代表各个状态。显然这些数据其数值间的差异不能反映各状态间的差异，它们仅仅是一个名称的代号，就犹如使用A, B, C, ……或者甲, 乙, 丙……来代表不同的状态一样。

对于无序多状态属性，还没有理想的数据表示方法，也很少有数量分类的方法适用于这种属性的数据。从目前情况看，似乎只有一种信息的相似系数及相应的信息分类方法可适用于这种数据（见第七章第四节）。

（二）顺序属性（ordinal attributes）

顺序属性也是将属性的性质描述为多个状态，但它与无序多状态属性不同，它所描述的状态具有确定的顺序关系，因此它又被称为有序多状态属性。例如某植物或动物种的多度可

分为大量、常见、普遍、罕见和不出现5种状态；土壤的酸碱度分为强酸性、弱酸性、中性、弱碱性、强碱性等状态。在病虫害预测预报中，将病虫害发生危害分为无、轻、中、重、严重几个等级，这也是一种顺序属性。

对顺序属性虽然可以用0, 1, 2, 3……的次序，顺序地表示各个状态，但是这种数据表达方式也并非理想，因为数字的大小虽然反映了状态的顺序位置，但却不能充分和正确地表达状态之间的真实差异。

可以看出，顺序属性往往是根据某种定量的属性在所有实体的可能取值范围内划分等级的，这说明顺序属性与定量的数据属性密切相关。等级的划分常常带有任意性，例如划分多少个等级，等级的界线取在何处等，因此在采用这种顺序属性时，应事先有所定义，尽量避免人为因素造成的影响和误差。

(三) 数量属性 (quantitative attributes)

在生态学研究上，数量属性应用最为广泛。这种属性直接用数值表示，如群落中的物种数，各物种的个体数量，某植物种的频度、覆盖度和重量；土壤的深度、含水量。各营养成分的含量等。描述这种属性的数值可以直接用于通常数学上的各种运算，大多数的相似系数计算及数量分类方法都适合于数量数据。

数量数据可分为离散数据 (discrete data) 和连续数据 (continuous data) 两类。前者的数值只能取间隔的值；如样方中某植物的株数或某昆虫的头数，只能取0, 1, 2……整数而不能带小数。后者的数值是连续变化的，如植物的高度、重量，土壤的含水量，有翅昆虫的翅长、翅展等。但是，在数量分类上这两类数量数据并无本质上的差异。

二、数据类型的转化

在对一组实体记录若干属性的原始数据中，往往有属性类型不一致的情况，例如有的属性是二元的，有的属性是无序或有序多状态的，有的属性是数量的。对于这种混合属性的情况，虽然也有处理混合数据的方法，但一般都宁愿数据的类型保持一致，并且大多数计算相似指标的方法和数量分类的方法都是根据二元数据和数量数据设计的，能处理无序或有序多状态数据的目前还只有信息分析一种方法。因此有必要考虑数据类型的转化问题，并且最好都转化为二元的或数量的数据。

(一) 二元数据的转化

二元数据不仅用得普遍，而且适应性强。当少数的二元数据混在多数多状态数据或数量数据中时，二元数据可很方便地转化为其他类型。

1. 转化为多状态数据。二元属性仅仅是多状态属性的一个特例。当我们处理多状态属性时，并没有要求属性的状态数一定相等，所以二元数据完全可以当成多状态数据予以处理。唯一要注意的是，此时二元数据的0和1不能当成数值，它仅仅是代表两种状态的符号，最好与其他多状态属性的标记符号统一，如都用1, 2, ……表示，或用A, B, ……来表示。

另外多个二元属性的组合，也可合并成一个非排它性的多状态属性。例如考虑的植物种有10种不同类型的毛，每个植物种仅具其中一种毛。显然，如果按每种毛存在或不存在，就

有10个二元属性来处理这种情况，这种处理似乎加重了毛的作用，对此，可以把毛这种属性合并起来，看成具有10种状态的多状态属性。

2. 转化为数量数据。二元数据的0和1可当成数值对待时，就可以直接与别的数量数据参加运算，不必做任何转化工作。如果0、1数据与别的数量数据在大小上相差悬殊，因而会影响分析效果的话，则可以通过数据标准化的方法解决。

在一些研究中，常允许将几个实体(或样方)合并为较大的实体，例如在调查柑桔昆虫群落时，常把一株柑桔树不同方位调查的各虫种的二元数据累加，以代表一株树的情况，这样将原实体(或样方)中的0、1数据累加，所得到的新数据就较为接近离散的数量数据。虽然这样作会损失一些信息，但对于把二元数据转化为数量数据仍不失为一个可用的方法。举个简单的例子，比如某二元属性在三个实体中的数据，可能有(0, 0, 0), (0, 0, 1), (0, 1, 1), ……，(1, 1, 1)等八种可能情况，三个实体合并为一个实体后其数据可能为0, 1, 2或3四种情况。这样，合并后的数值就更接近于离散的数量数据了。当然，在实体合并时，其他数量属性的数值也必须做相应的累加。

(二) 多状态数据的转化

1. 转化为二元数据。具有 n 个($n \geq 3$)状态的一个无序多状态属性可以很方便地转化为 n 个二元属性。例如土壤颜色这个属性分红、黑、黄三个状态，则可转化为三个二元属性即：红与非红，黑与非黑，黄与非黄。这样原来多状态属性的三个状态就可表示为三个二元属性的数据1(表示呈某种颜色)或0(表示不呈该种颜色)。

有序多状态数据同样可以转化为多个二元数据。由于各状态具有顺序的特点， n 个有序状态的属性只需转化为 $n-1$ 个二元属性。例如土壤分强酸性、弱酸性、弱碱性和强碱性四个有序状态，则可转化为 $4-1=3$ 个二元属性，即酸性与碱性，强酸性与非强酸性，强碱性与非强碱性。

2. 转化为数量数据。多状态数据转化为数量数据相当麻烦。对于无序多状态数据，为了反映状态之间的差异，几乎还没有找到一种有效的方法将其转变为数量数据。对于顺序数据(即有序多状态数据)，因为它的取值往往是根据某一数量属性的取值范围分等级而来，所以，如果原调查时对顺序属性多状态等级的划分已经定义，则可取某等级的中值或适当的值进行转换。例如调查某种害虫的密度，定义0为无虫，1为每叶有虫1—10头，(表示轻发生)，2为每叶有虫11—20头(中发生)，3为每叶有虫21—30头(重发生)，4为每叶有虫31头以上(特重发生)。显然，对这种已定义的顺序属性可近似地将原属性的0级转化为0，将1级转化为5头，将2级转化为15头，将3级转化为25头，将4级转化为35头或某个大于31的适当数值。如果原来属性的顺序状态没有定量地进行定义，在迫不得已的情况下，依标记状态的序号1、2、3…，也可勉强充作数值应用，因为它总还表现了状态之间的顺序关系。

假若对各状态之间的差异有相当好的数值估计，则最为理想的转化方法是以此为原始数据，应用主座标分析或位置向量排序的方法去求出各状态的数据。显然，这样作是十分费事的。

(三) 数量数据的转化

1. 转化为二元数据。将数量数据转化为二元数据十分方便，只要在数量数据的取值中选一个认为合适的分界线，在此线以下的全记为0，在此线以上的全记为1，并使两种取值的个

数相差不多就行了。但是这种“一刀切”的转化显然损失了大量信息，模糊了原数据间的差异，特别是原数据的分布接近于正态分布时，多数数据都位于平均值的附近，当选定平均值作为分界线时，则平均值附近的大量数据本来差异很小，经转化为二元数据后就变成了截然不同的两个数值。

2. 转化为多状态数据。在数量数据的取值范围内，适当地划分为若干等级就可将数量数据转化为有序多状态数据。转化后状态的数目以及分界线的选取多少是人为的。一般分级的数目应根据属性的性质和原数量数据的分布状况而定，分级太少损失信息太多；分级太多则计算繁冗。

三、数据矩阵和相似矩阵

为了便于计算和分析，需要将调查一组实体中若干属性的原始数据排列成规定的表格形式。这种表称为原始数据表。

一般情况下，假定有 n 个实体， p 个属性。表上方从左到右列出实体序号 1、2、 \dots 、 n ，表左方从上到下列出属性序号 1、2、 \dots 、 p 。表体中的数据用 x_{ij} 表示， $i=1, 2, \dots, p$ 表示属性序号， $j=1, 2, \dots, n$ 表示实体序号。对于 n 个实体记录 p 个属性的原始数据表具有以下形式：

属性	实体					
	1	2	3	n	
1	x_{11}	x_{12}	x_{13}	x_{1n}	
2	x_{21}	x_{22}	x_{23}	x_{2n}	
3	x_{31}	x_{32}	x_{33}	x_{3n}	
...	
p	x_{p1}	x_{p2}	x_{p3}	x_{pn}	

在进行数量分类的分析计算中，人们关心的只是数据本身，而不在于实体和属性的表头。将表中数据单独列出并用一个大的括号括起来，这个形式即称为原始数据矩阵，一般简称数据矩阵：

$$\begin{pmatrix} x_{11} & x_{12} & x_{13} & \dots & x_{1n} \\ x_{21} & x_{22} & x_{23} & \dots & x_{2n} \\ x_{31} & x_{32} & x_{33} & \dots & x_{3n} \\ \dots & \dots & \dots & \dots & \dots \\ x_{p1} & x_{p2} & x_{p3} & \dots & x_{pn} \end{pmatrix}$$

在数据矩阵中，每一行是同一属性在 n 个实体中的数据，称为行向量或属性向量；每一列是同一实体对 p 个属性的数据，称列向量或实体向量。

在有了数据矩阵后，数量分类紧接着的步骤是建立一个相似矩阵。相似矩阵是由计算出的相似（或相异）性指标排列成的矩阵形式。关于相似指标的计算方法以及选用什么类型的相似指标，将在本章第三、四节详细介绍。这里值得提出的是，对于象前面提出的数量矩阵，是以实体间的相似性指标还是用属性间的相似性指标去建立相似矩阵的问题。

对于实体间的相似指标，显然可以建立一个 $n \times n$ 的矩阵：

$$C_n = (C_{jk}) = \begin{pmatrix} c_{11} & c_{12} & \dots & c_{1n} \\ c_{21} & c_{22} & \dots & c_{2n} \\ \dots & \dots & \dots & \dots \\ c_{n1} & c_{n2} & \dots & c_{nn} \end{pmatrix}$$

其中行和列的序号都表示实体（从1到n），元素 C_{jk} 表示实体j和k间的相似性系数， $j, k=1, 2, \dots, n$ 。

因为相似系数 $C_{jk}=C_{ki}$ ，所以这种矩阵称为对称矩阵，其主对角线上下部和下部的元素对应地两两相等，一般只列出上半部或下半部的元素就可以代表。另外主对角线上的元素 C_{jj} （ $j=1, 2, \dots, n$ ），即实体j与它自身的相似系数，往往也无需计算，一般对相似性指标取其最大值（多数为1），对相异性指标应为最小值0。所以为了列出 C_n 中 $n \times n$ 个元素通常只需要计算 $n(n-1)/2$ 个数值就够了。

对于属性间的相似指标，显然可以建立一个 $p \times p$ 的矩阵：

$$C_p = (C_{hi}) = \begin{pmatrix} C_{11} & C_{12} & \dots & C_{1p} \\ C_{21} & C_{22} & \dots & C_{2p} \\ \dots & \dots & \dots & \dots \\ C_{p1} & C_{p2} & \dots & C_{pp} \end{pmatrix}$$

其中行和列的序号表示属性（从1到p），元素 C_{hi} 表示属性h和i间的相似性指标，同样 C_p 也是对称的。

有些作者将实体间的 $n \times n$ 矩阵 C_n 称为Q矩阵，将属性间的 $p \times p$ 矩阵 C_p 称为R矩阵，并将用Q矩阵去进行数量分类的方法称为Q分析，用R矩阵去进行数量分类的方法称为R分析。

Cattell (1966) 根据生态学研究上实体、属性和时间三个方向上的数据，定义了包括Q分析和R分析在内的6种分析方法（图6-1），即：

Q分析——以不同属性的值研究实体两两之间的关系（同一时间）；

R分析——以不同实体的值研究属性两两之间的关系（同一时间）；

S分析——以不同时间的值研究实体两两之间的关系（同一属性）；

T分析——以不同实体的值研究时间序列两两之间的关系（同一属性）；

P分析——以不同时间的值研究属性两两之间的关系（同一实体）；

O分析——以不同属性的值研究时间序列两两之间的关系（同一实体）。

以上6种分析方法可归纳为两类：一类称为正分析（normal analysis），包括Q、S和P分析，即按属性或时间去分类或排序实体，或者按时间去分析属性；另一类称为逆分析（inveres analysis），包括R、T和O分析，即以实体去分类或排序属性或时间，或者以属性去分析时间。两类6种分析方法之间的关系如图6-1。

本章中关于相似性的测定主要限于Q分析，其他方法其基本运算大体相同，只是它的立足点，或者要解决的生态学问题有差异。

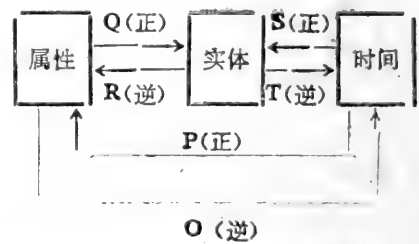


图6-1 生态学研究上实体、属性和时间三个方向上的数量分类方法

第三节 相似性系数

如上所述，在数量分类过程中需要对全部实体，或者全部属性，比较其中任何两部分的

相似程度。衡量相似程度的数量指标一类是真正的相似性指标，称为相似性系数，它主要包括匹配系数 (matching coefficients) 或关联系数 (association coefficients)、内积 (inner product) 系数、概率系数；另一类是相异性指标，称为相异性系数，它主要包括距离系数和信息系数。

一、匹配系数

匹配系数是根据两个实体 (或样方) 出现或不出现某种属性特征的匹配关系而设计的相似性系数，因此它比较适用于二元数据的运算。为了定量表示两个实体的匹配关系，必须先列出两实体的 2×2 列联表。例如调查两个样方 10 个种 (属性) 的二元数据为：

	物种	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
样方 1		1	0	1	0	1	0	1	0	0	1
2		1	1	0	1	1	0	0	1	1	1

根据以上二元数据，可构成这两个样方的 2×2 列联表，如果把各种匹配关系分别用 a、b、c、d 四个字母表示，则可得到 2×2 列联表的一般形式：

		样方 2		
		1	0	
样方 1	1	a (3)	b (2)	a+b
	0	c (4)	d (1)	c+d
		a+c	b+d	a+b+c+d (=p)

由上表看出：

- a 为 (1, 1) 匹配，即样方中同时出现的种有 3 个；
- b 为 (1, 0) 匹配，即样方 1 中出现而样方 2 中不出现的种有 2 个；
- c 为 (0, 1) 匹配，即样方 1 中不出现而样方 2 中出现的种有 4 个；
- d 为 (0, 0) 匹配，即样方 1 和 2 都不出现的种有 1 个。

值得注意的是匹配数 d，它表示两个样方中某物种 (或属性性质) 同时不出现的情况，这就是所谓双 0 匹配。双 0 的情况十分复杂，不能简单地认为是相似的特点。就某物种在两样方均不出现的情况为例，它有可能是其中一个样方或者虽然存在某物种的生态位，但却被其他物种暂时占领；或者受到某物种分布格局的影响；或者受不同生态条件或自身生理状况的制约而出现的巧合。为了不使测定的相似系数值偏高，下面介绍的有些测定匹配系数的方法，有意排除了双 0 提供的信息。凡匹配系数考虑了双 0 (即 d 值) 作用的，则相当于对称的二元数据；反之，如果没有考虑双 0 作用的，则是非对称的情况。

(一) 包括双 0 的二元数据匹配系数

1. Sokal 和 Michener (1958) 系数 (S_1)

$$S_1 = (a+d)/(a+b+c+d) \quad (6-1)$$

该系数把两个实体某属性同时出现 (匹配数 a) 与同时不出现 (匹配数 d) 视为同等重要，因此该系数又称简匹配系数。

2. Rogers 和 Tonimoto (1960) 系数 (S_2)

$$S_2 = (a+d)/(a+2b+2c+d) \quad (6-2)$$

该系数对相异的匹配 (b和c) 较为强调, 因而加重了匹配数b和c的权重。

3. Sokal和Sneath(1963)还提出了包括双0的另外三种匹配系数 (S_3, S_4, S_5)

$$S_3 = (2a+2d)/(2a+b+c+2d) \quad (6-3)$$

该系数认为相似的匹配 (a和d) 其重要性相当于相异匹配的两倍。

$$S_4 = \frac{1}{4} \left(\frac{a}{a+b} + \frac{a}{a+c} + \frac{d}{b+d} + \frac{d}{c+d} \right) \quad (6-4)$$

$$S_5 = \frac{a}{\sqrt{(a+b)(a+c)}} \cdot \frac{d}{\sqrt{(b+d)(c+d)}} \quad (6-5)$$

上述5个系数以 S_1 、 S_2 和 S_3 应用比较普遍。

(二) 排除双0的二元数据匹配系数

Jaccard等提出的排除双0的匹配系数与上述包括双0的匹配系数一一对应。

1. Jaccard (1900) 系数 S_6 , 与 S_1 相对应;

$$S_6 = a/(a+b+c) \quad (6-6)$$

2. Sokal和Sneath (1963) 系数 S_7 , 与 S_2 相对应。

$$S_7 = a/(a+2b+2c) \quad (6-7)$$

3. Sørensen (1948) 系数 S_8 , 与 S_3 相对应。

$$S_8 = 2a/(2a+b+c) \quad (6-8)$$

4. Sokal和Sneath (1963) 系数 S_9 , 与 S_4 相对应。

$$S_9 = \frac{1}{2} \left(\frac{a}{a+b} + \frac{a}{a+c} \right) \quad (6-9)$$

5. Ochiai (1957) 系数 S_{10} , 与 S_5 相对应。

$$S_{10} = \frac{a}{\sqrt{(a+b)(a+c)}} \quad (6-10)$$

以上 S_1 到 S_{10} 匹配系数, 其取值均在 $[0, 1]$ 范围内。当 $a=0$ (在包括双0的匹配系数还兼 $d=0$), 表示两样方中没有同时出现的种, 这时系数取值为0, 意味着两个样方完全相异; 而当 $a=p$, 即两样方同时出现所有的种时, 系数取值为1, 表示两样方完全相似。因此用最大值1减去各系数, 就得到它们相应的相异性指标。

(三) 二元数据的关联系数

匹配系数一般用于以属性分析实体 (样方), 而这里的关联系数一般用于以实体分析属性, 显然前者属于Q分析, 而后者属于R分析。用于计算关联系数的列联表, 其基本形式与上面介绍的相同, 但其表头是不同的:

		物种2		
		1	0	
物种1	1	a	b	a+b
	0	c	d	c+d
		a+c	b+d	a+b+c+d=n

其中a为两个种同时出现的样方数；

b为物种1出现而物种2未出现的样方数；

c为物种2出现而物种1未出现的样方数；

d为两个种都不出现的样方数。

下面介绍的两个关联系数都包括双0。

1. Yule (1912) 系数 (Y)

$$Y = (ad - bc) / (ad + bc) \quad (6-11)$$

2. Dagnelie (1962) 系数 (V)

$$V = (ad - bc) / \sqrt{(a+b)(c+d)(a+c)(b+d)} \quad (6-12)$$

这两个系数的取值都在 $[-1, +1]$ 之间。0值表示列联表中的a、b、c、d彼此独立，-1表示最大的负关联，+1表示最大的正关联。

从数学上讲，无论是匹配系数还是关联系数都是利用列联表提供的匹配值，只是在于Q分析还是R分析上有所侧重。如前所述，匹配系数一般用于Q分析，而关联系数一般用于R分析，但两者有时也可以通用。

另外，与Dagnelie系数V很接近的还有如下两个指标：

3. χ^2 系数

$$\chi^2 = n \cdot V^2 = \frac{(ad - bc)^2 (a + b + c + d)}{(a + b)(c + d)(a + c)(b + d)} \quad (6-13)$$

其中 $n = a + b + c + d$

由于卡方分布是连续的，用离散量a、b、c、d进行连续量 χ^2 的计算就会产生偏差，为此可以对离散的 χ^2 进行Yates的连续性修正，而代用为：

$$\chi_c^2 = \frac{(|ad - bc| - n/2)^2 \cdot n}{(a + b)(c + d)(a + c)(b + d)} \quad (6-14)$$

χ^2 (或 χ_c^2) 近似地遵从自由度为 $4 - 3 = 1$ 的 χ^2 分布，可用来检验两样方是否显著关联。

下面举例说明显著性检验方法：

		物种 2		
		1	0	
物种 1	1	8	75	83
	0	47	20	67
		55	95	150

根据上列联表，由公式 (6-14)

$$\chi_c^2 = \frac{(|160 - 3532| - 150/2)^2 \times 150}{83 \times 67 \times 95 \times 55} = 55.83$$

在 $ad \ll bc$ 时是负关联，由 χ^2 表，显著水平 $P = 0.01$ ，自由度为1的 χ^2 是6.64。显然 $\chi_c^2 > \chi^2(P = 0.01)$ ，即说明这个负关联是极显著的。

4. 均方关联系数 (V^2)

$$V^2 = \frac{\chi^2}{n} = \frac{(ad - bc)^2}{(a + b)(c + d)(a + c)(b + d)} \quad (6-15)$$

或用修正公式：

$$V_c^2 = \frac{\chi_c^2}{n} = \frac{(|ad-bc| - n/2)^2}{(a+b)(c+d)(a+c)(b+d)} \quad (6-16)$$

可以验证, Dagnelie 系数 V 和 V^2 相当于数量数据中通常的相关系数 r 和 r^2 , 只要将二元数据的 0, 1, 当成普通的数值看待去求 r 和 r^2 , 就立即可以看出这一点。

另外值得注意的是, 3、4 两种关联系数由于是 nV^2 和 V^2 , 所以它们不再取负值, 其取值范围在 $[0, 1]$ 之间。

(四) 多状态数据的匹配系数

下面以一个假想的例子说明多状态数据匹配系数的计算方法。

假设调查两个实体的 10 个属性, 每个属性具有各自的多个状态 0, 1, 2, …… p_i (每个属性的状态数可以相等即 $p_1 = p_2 = \dots = p_{10}$, 也可以不相等, 即 $p_1 \neq p_2 \neq \dots \neq p_{10}$), 其结果如右表:

	属 性									
实体 1	9	3	7	3	4	9	5	4	0	6
实体 2	2	3	2	1	2	9	3	2	0	6
一致性	0	1	0	0	0	1	0	0	1	1

上表中第一、二行数据分别表示实体 1 和 2 各属性的代号(无序多状态数据)或顺序号(有序多状态数据, 在此情况下, 顺序号 0 仍表示不存在或不具有)。表第三行数据是用 0, 1 表示的一致性, 凡对某属性两实体居同一状态的用 1 表示, 不居同一状态的用 0 表示。这样多状态数据的匹配系数可用下两式(包括双 0 和排除双 0) 计算:

1. 在包括双 0 的情况下

$$S_{11} = \frac{\text{一致数}}{p} \quad (6-17)$$

p 为属性个数, 一致数为居于同一状态的属性数, 如上表 $p=10$, 一致数=4, 则

$$S_{11} = 4/10 = 0.4$$

包括双 0 的多状态数据匹配系数对于有序或无序多状态数据都是适用的。

2. 在排除双 0 的情况下

$$S_{12} = \frac{\text{排除双 0 的一致数}}{p - \text{双 0 数}} \quad (6-18)$$

S_{12} 仅适合于有序多状态数据, 因为只有有序的情况下, 0 才表示无或不存在, 正如前面所述, 把两个实体(样方)没有或不存在放入匹配系数公式中计算, 就会使系数偏高, 而双 0 的情况却是十分复杂的。

就上面举的例子讲, 双 0 数为 1, 排除双 0 的一致数为 3, 则:

$$S_{12} = \frac{3}{10-1} = 3/9 = 0.33$$

(五) 排除双 0 的数量数据匹配系数

在群落生态学研究上普遍使用群落系数 (coefficient of community), 可以认为是排除双 0 的数量数据匹配系数。

$$\text{群落系数 } C = \frac{2w}{A+B} \quad (6-19)$$

式中 w 为两个群落（或实体）样本中所有物种中两个多度值的低值的总和， A 、 B 分别表示两个群落样本中所有物种多度之和，即每个群落样本中的个体总数。例如群落 A 、 B 中各物种的个体数如下表：

物种	1	2	3	4	5	6	7	合计
群落A	7	3	4	5	1	5	8	33
群落B	2	3	6	1	2	4	5	23

$$w=2+3+4+1+1+4+5=20$$

根据(6-19)式

$$C=2 \times 20 / (33+23)=0.714$$

二、内积系数及原始数据的标准化

内积系数是普遍应用于数量数据的相似性指标。一个实体的数据可以认为是 p 维向量，同样属性的数据可认为是 n 维向量。两个同维向量的各分量依次相乘相加得到一个数值，称为两向量的内积。例如第 h 和 i 两个属性的数据分别为 $(x_{h1}, x_{h2}, \dots, x_{hn})$ 和 $(x_{i1}, x_{i2}, \dots, x_{in})$ ，它们是两个 n 维向量，其内积为：

$$Q_{hi} = \sum_{j=1}^n x_{hj} x_{ij} \quad (6-20)$$

内积的数值可以作为一种反映两向量（实体或属性）相似程度的指标，称为内积系数。

例如一个 3×5 的数据矩阵为：

$$\begin{pmatrix} 2 & 5 & 2 & 1 & 0 \\ 0 & 1 & 4 & 3 & 1 \\ 3 & 4 & 1 & 0 & 0 \end{pmatrix}$$

根据行向量，按公式(6-20)，其内积系数分别为

$$Q_{12} = 2 \times 0 + 5 \times 1 + 2 \times 4 + 1 \times 3 + 0 \times 1 = 16$$

$$Q_{13} = 2 \times 3 + 5 \times 4 + 2 \times 1 + 1 \times 0 + 0 \times 0 = 28$$

$$Q_{23} = 0 \times 3 + 1 \times 4 + 4 \times 1 + 3 \times 0 + 1 \times 0 = 8$$

原始数据矩阵中各属性的取值，常常由于量纲不同，大小悬殊，影响计算实体间（或逆分析的属性间）的相似系数，所以往往需要对原始数据进行标准化处理。经过用模的标准化处理后的内积就正好是两个属性向量在原点处夹角 θ_{hi} 的余弦；经中心化和用离差标准化后的内积，正好是两个向量方差-协方差的倍数和相关系数。它们不仅作为相似系数具有明显的意义，而且内积适合于矩阵计算，因而在不少分类和排序方法中起着重要的作用。

（一）模标准化后的内积——夹角余弦

以上述 3×5 的数据矩阵为例，模（norm）的标准化是首先对每一行（下面均对行进行标准化）求出各数据的平方和的平方根：

$$Q_1 = \sqrt{2^2 + 5^2 + 2^2 + 1^2 + 0^2} = 5.83$$

$$Q_2 = 5.20, \quad Q_3 = 5.10$$

如果将每行数据认为是以它们为坐标的点，则该点到坐标原点形成一个向量，此向量的长度（模）就是上面计算出的Q值。

用模的标准化就是用各行的数据除以本行的模（Q值）所得到的新数据。该例子用模标准化后为：

$$\begin{pmatrix} 0.343 & 0.858 & 0.343 & 0.172 & 0 \\ 0 & 0.192 & 0.769 & 0.577 & 0.192 \\ 0.588 & 0.784 & 0.196 & 0 & 0 \end{pmatrix}$$

显然，这样标准化后，每行各数据之平方和均为1，也就是说，用模标准化后的点与坐标原点构成的向量长度恒为1。

内积系数夹角余弦，就是用模标准化后的内积：

$$\cos\theta_{12}=0.528; \cos\theta_{13}=0.942; \cos\theta_{23}=0.301$$

很明显这种系数的数值在[0, 1]之间。

（二）数据中心化后的内积——方差-协方差

中心化也是一种标准化。它的计算方法是首先对每行的数值求平均值，然后以每行的数值减该行的平均值。例子的数据计算如下：

$$\bar{X}_1=2, \bar{X}_2=1.8, \bar{X}_3=1.6$$

经中心化后的矩阵为

$$\begin{pmatrix} 0 & 3 & 0 & -1 & -2 \\ -1.8 & -0.8 & 2.2 & 1.2 & -0.8 \\ 1.4 & 2.4 & -0.6 & -1.6 & -1.6 \end{pmatrix}$$

显然，中心化的结果使每行数据之和为0，而且按照方差的定义，每行数据的平方和正是该行原数据方差的(n-1)倍；同时任何不同两行数据之交叉积（内积）是这两行协方差的(n-1)倍。

因此方差-协方差内积系数为中心化后数据内积的1/(n-1)。该例子的方差-协方差系数为：

$$\begin{aligned} \delta_{12}^2 &= \frac{1}{5-1} [0 \times (-1.8) + 3 \times (-0.8) + 0 \times 2.2 + (-1) \times 1.2 + (-2) \times (-0.8)] \\ &= -0.5 \end{aligned}$$

$$\delta_{13}^2=3.0, \delta_{23}^2=-1.6$$

（三）离差标准化后的内积——相关系数

离差标准化的方法可以分成两步计算，首先将原始数据对行中心化，然后进行模的标准化。如例子已中心化的矩阵，再用模标准化后为：

$$\begin{pmatrix} 0 & 0.802 & 0 & -0.267 & -0.534 \\ -0.549 & -0.243 & 0.670 & 0.365 & -0.243 \\ 0.385 & 0.661 & -0.165 & -0.44 & -0.44 \end{pmatrix}$$

这就是离差标准化后的矩阵，其内积系数亦即相关系数为：

$$r_{12}=-0.163, r_{13}=0.883, r_{23}=-0.536$$

三、概率系数

前面介绍的衡量实体（或属性）的相似性指标，都只取决于被比较实体（或属性）的数据，而与整个数据矩阵中的其他数据无关。Goodall (1966) 提出了一种依据概率的相似系数，对任何两个实体的计算都要比较全部实体中所有可能的实体对的数据。因此，它的数值与整个数据矩阵有关，因而计算也十分繁复。

下面以一个简单的例子说明概率系数计算的步骤及基本方法。

计算概率系数的步骤如下：

1. 计算第 i ($i=1, 2, \dots, 8$) 物种所有样方对 ($j-k, k>j, j=1, 2, \dots, 4, k=2, 3, \dots, 5$) 的偏相似系数 S_i ，若有 n 个样方，则每个物种需计算 $n(n-1)/2$ 个 S_i ，计算公式为：

$$S_{i(j-k)} = 1 - \left(\frac{|x_{ij} - x_{ik}|}{R_i} \right) \quad (6-21)$$

例如：

$$S_{1(1-2)} = 1 - \left(\frac{|3-3|}{3} \right) = 1$$

$$S_{3(1-5)} = 1 - \left(\frac{|0-2|}{3} \right) = 0.33$$

将计算出的数据列入下表：

	样 方 对									
	1-2	1-3	1-4	1-5	2-3	2-4	2-5	3-4	3-5	4-5
物种1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
2	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
3	0.33	0	0	0.33	0.67	0.33	1	0	0.67	0.33
4	0	0	0.25	0.25	0	0.25	0.25	0.75	0.75	1
5	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
6	0.33	0	0	0	0.33	0.67	0.67	0	0	1
7	0	0	0.50	0	0	0.50	0	0.50	0	0.50
8	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0

5个群落样本中调查8个物种的数量如下表：

	样 方					R_i
	1	2	3	4	5	
物种1	3	3	0	0	0	3
2	0	0	2	2	0	2
3	0	2	3	0	2	3
4	0	0	4	3	3	4
5	4	4	0	0	0	4
6	0	2	0	3	3	3
7	0	0	0	1	2	2
8	3	3	0	0	0	3

R_i 为各样方物种数量最大值与最小值之差

2. 在第 i 物种的所有样方对的偏相似系数 $S_{i(j-k)}$ 中，求出大于或等于所考虑的样方对的偏相似系数的个数占整个第 i 种成对数的比例。显然，每个种（行）也要计算 $n(n-1)/2$ 个比值 $P_{i(j-k)}$ 。

例如第1个物种的1-2样方对有偏相似系数为1，则在该行中等于和大于1的

仅一对，每行总成对数为10，则 $P_{1(1-2)} = 1/10 = 0.1$ 。又如第三个物种的1-5样方对，偏相似系数为0.33，则等于和大于0.33的样方对有7对，所以 $P_{3(1-5)} = 7/10 = 0.7$ 。

计算结果 $P_{i(j-k)}$ 的值如下表:

	样 方 对									
	1-2	1-3	1-4	1-5	2-3	2-4	2-5	3-4	3-5	4-5
物种1	0.1	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0
2	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	0.1	1.0	1.0
3	0.7	1.0	1.0	0.7	0.3	0.7	0.1	1.0	0.3	0.7
4	1.0	1.0	0.7	0.7	1.0	0.7	0.7	0.3	0.3	0.1
5	0.1	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0
6	0.5	1.0	1.0	1.0	0.5	0.3	0.3	1.0	1.0	0.1
7	1.0	1.0	0.4	1.0	1.0	0.4	1.0	0.4	1.0	0.4
8	0.1	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0

显然, 两样方的差异愈小, 指标P值也愈小, 其最小值为1/10, 最大值为1.

3. 计算每对样方间的 π 值, 建立样方 \times 样方相似矩阵, π 的计算公式为:

$$\pi_{(i-k)} = \prod_{i=1}^n P_{i(i-k)}$$

例如1-2对样方和1-5对样方:

$$\pi_{(1-2)} = 0.1 \times 1.0 \times 0.7 \times 1.0 \times 0.1 \times 0.5 \times 1.0 \times 0.1 = 0.00035$$

$$\pi_{(1-5)} = 1.0 \times 1.0 \times 0.7 \times 0.7 \times 1.0 \times 1.0 \times 1.0 \times 1.0 = 0.49000$$

计算结果如下表:

样方	1	2	3	4	5
1	—				
2	0.00035	—			
3	1.00000	0.15000	—		
4	0.28000	0.05880	0.01200	—	
5	0.49000	0.02100	0.09000	0.00280	—

要注意, 这样的相乘必须在种间无关的假设下才是合理的.

4. 有两种方法定义Goodall提出的样方间的概率系数:

第一种方法: 在全部样方对中, 大于或等于所考虑的样方对的 π 值的个数占总样方

对的比例, $S_{(i-k)}$, 即为所考虑的样方对的概率系数:

$$S_{(i-k)} = \frac{\sum_{i=1}^{n(n-1)/2} d_i}{n(n-1)/2}, \text{ 对所有 } \pi, \text{ 如果 } \begin{cases} \pi \geq \pi_{(i-k)}, d_i = 1 \\ \pi < \pi_{(i-k)}, d_i = 0 \end{cases} \quad (6-22)$$

例如第一和第二样方对 $\pi_{(1-2)} = 0.00035$, 在总的10个样方对中全部等于或大于0.00035, 因此1-2样方对的概率系数:

$$S_{(1-2)} = \frac{1+1+1+1+1+1+1+1+1+1}{10} = 1.0$$

$$\text{又如 } S_{(1-4)} = \frac{0+1+1+1+0+0+0+0+0+0}{10} = 0.3$$

将计算结果表示为概率系数相似矩阵:

样方	1	2	3	4	5
1	—				
2	1.0	—			
3	0.1	0.4	—		
4	0.3	0.6	0.8	—	
5	0.2	0.7	0.5	0.9	—

$$S_{(j-k)} = 1 - P[X^2 \geq X^2_{(j-k)}] \quad (6-24)$$

例如由第三步计算已知 $\pi_{(1-2)} = 0.00035$, 自由度 $2P = 16$, 则

$$X^2_{(1-2)} = -2 \ln 0.00035 = 15.9152$$

由查表可知

$$P(X^2 \geq 15.9125) \approx 0.4589$$

这说明大约有 45.89% 的样方对, 均有 $X^2_{(j-k)} \geq X^2_{(1-2)}$, 因为 X^2 愈大, 要求 $\pi_{(j-k)}$ 的值愈小, 所以有 45.89% 的样方对的差异性小于 1 与 2 样方的差异。显然 0.4548 这一数值实际上是一个相异性指标。因此概率系数作为一个真正的相似性指标应为

$$S_{(1-2)} = 1 - P[X^2 \geq X^2_{(1-2)}] = 1 - 0.4589 = 0.5411$$

按以上计算, 其概率系数相似矩阵如下表:

样方	1	2	3	4	5
1	—				
2	0.54110	—			
3	0.00000	0.00079	—		
4	0.00006	0.00869	0.08037	—	
5	0.00000	0.04340	0.00340	0.23942	—

这种方法必须假定属性间的数据是彼此无关的, 而且它的计算显得过于复杂, 一般都需借助计算机才能完成。

第二种方法: 如果 $p_{i(j-k)}$ 对不同种 i 是彼此无关而独立的, 则采用以下公式:

$$X^2_{(j-k)} = -2 \ln \pi_{(j-k)} \quad (6-23)$$

(6-23) 式遵从自由度为 $2p$ 的 X^2 分布其概率系数定义为 1 减去随机 X^2 值超过观察 X^2 值的概率, 即

计算概率系数的两种方法, 其系数都取值在 $[0, 1]$ 之间, 而且它们都是与所有各对样方相比较而得到的相对相似性。这两种方法虽然计算的数值不同, 但其趋势是一致的。

概率系数的算法是根据对各个不同种(属性)分别计算的结果, 它也可以处理多状态的、二元的甚至是混合的数据。但是这

第四节 相异性系数

相似和相异是同一现象的两个侧面, 在数学上是互补的概念。因此相异性指标同样可以衡量两个实体或属性的相似性。本节将重点介绍距离系数。

距离系数 (distance coefficient) 的种类很多, 但有一个共同的特征: 当两个实体的属性完全相同时取最小值, 当两个实体的属性完全不同时取最大值。

距离系数因其满足的条件可分为三类。

一类称为可度量 (metric) 距离系数, 它满足以下 4 条公理:

1. 一个点到它自身的距离为 0, 即

如果 $a=b$, 那么 $D_{ab}=0$ 。

2. 任意两个不同点间距离必为正数, 即

如果 $a \neq b$, 那么 $D_{ab} > 0$ 。

3. 任意两点间的距离与点到点的方向无关, 即

$$D_{ab} = D_{ba}$$

4. 三角不等式公理: 三角形任意两边之和大于或等于第三边, 即

$$D_{ab} \leq D_{ac} + D_{bc}$$

第二类距离系数, 它们满足如前述的前3条公理, 仅不满足第4条三角不等式公理, 称这类距离系数为半度量 (semi-metric) 距离系数。

第三类距离系数则有更多的公理不能满足, 称为非度量 (non-metric) 距离系数。

实践证明, 生态学数据往往是非线性的, 有时半度量的甚至非度量的系数反而更能符合实际情况。因此在应用距离系数时, 不应拘泥于可度量的性质。

下面介绍各种距离系数的公式时, 都采用 n 个样方 (实体), p 个属性 (例如物种) 的数据矩阵 $X = (x_{ij})$, ($i=1, 2, \dots, p$; $j=1, 2, \dots, n$), x_{ij} 表示第 j 个样方第 i 个属性的数据。

一、欧氏距离

欧氏距离 (Euclidean distance) 是最普通的、应用最广的距离系数 (D_1)。

$$D_1(j, k) = \sqrt{\sum_{i=1}^p (x_{ij} - x_{ik})^2} \quad (6-25)$$

当描述实体的属性只有两个, 即 $p=2$ 时, 欧氏距离就成为我们熟悉的平面座标中两点之间的距离。

作为衡量实体 j 与 k 之间的相异指标, 也可以用欧氏距离的平方 $D_1^2(j, k)$, 这可以保证对属性数据的可加性更好。

欧氏距离没有确定的上界, 其值受属性多少及数据的影响很大。如果采用物种多度数据测定两个样方之间的欧氏距离, 可能出现这样的矛盾: 两个不含任何共同种的样方, 比另外两个含有共同种的样方具有更小的距离, 也显然有悖常理。例如右边三个样方、三个物种的例子, 不含任何共同种的两个样方1和2其欧氏距离

物种	样方		
	1	2	3
1	0	1	0
2	1	0	4
3	1	0	4

$$D_1(1, 2) = \sqrt{(0-1)^2 + (1-0)^2 + (1-0)^2} = 1.732$$

而样方1和3具有共同种, 其欧氏距离

$$D_1(1, 3) = \sqrt{0+9+9} = 4.243$$

显然, $D_1(1, 3) > D_1(1, 2)$ 是不合理的。

为了克服欧氏距离的这些弊病, 可以采用平均欧氏距离 (D_2) 来清除属性多少的影响。

$$D_2^2(j, k) = \frac{1}{p} \sum_{i=1}^p (x_{ij} - x_{ik})^2 \quad (6-26)$$

另外，可以对数据进行极差、离差、标准差以及用模的标准化处理，然后再计算实体间的欧氏距离，以消除数据大小悬殊或属性量纲不同的影响。特别是当先对样方进行模的标准化处理后再求欧氏距离，即是所谓的弦距离 (chord distance)。

二、广义距离

广义距离 (generalized distance) (D_3) 是欧氏距离的推广。

$$D_3(j, k) = [(x_j - x_k)^T S^{-1} (x_j - x_k)]^{\frac{1}{2}} \quad (6-27)$$

式中 x_j 和 x_k 分别表示数据矩阵中样方 j 和 k 的列向量, $(x_j - x_k)^T$ 是列向量 $(x_j - x_k)$ 转置而成的行向量, S^{-1} 是 p 个种 (属性) 间的协方差矩阵 S 的逆矩阵。这种距离克服了欧氏距离受种间相关的影响。当种间完全不相关, 并且每个种数据的方差均为 1 时, S 和 S^{-1} 都是单位矩阵, 这时广义距离 (6-27) 式就简化为普通的欧氏距离 (6-25) 式。

例如 5 个样方 3 个物种的 3×5 矩阵为:

$$X = \begin{pmatrix} 2 & 5 & 2 & 1 & 0 \\ 0 & 1 & 4 & 3 & 1 \\ 3 & 4 & 1 & 0 & 0 \end{pmatrix}$$

其种间协方差矩阵及其逆矩阵为:

$$S = \begin{pmatrix} 3.5 & -0.5 & 3.0 \\ -0.5 & 2.7 & -1.6 \\ 3.0 & -1.6 & 3.3 \end{pmatrix}$$

$$S^{-1} = \begin{pmatrix} 3.342 & -1.658 & -3.842 \\ -1.658 & 1.342 & 2.158 \\ -3.842 & 2.158 & 4.842 \end{pmatrix}$$

按公式 (6-27), 样方 1 和 2 的广义距离的平方为

$$D_3^2(1, 2) = (2-5 \quad 0-1 \quad 3-4) S^{-1} \begin{pmatrix} 2-5 \\ 0-1 \\ 3-4 \end{pmatrix} \approx 7.578$$

所以广义距离 $D_3(1, 2) = \sqrt{7.578} \approx 2.753$ 。同样的算法可求出其他样方之间的广义距离。由这个例子看出, 广义距离也没有确定的上界。

广义距离除克服了欧氏距离受种间相关的影响外, 还可用来测定座标轴不正交的空间中两点之间的距离。另外广义距离这个概念更多地用于比较两组样方之间的差异。如果两组样方 w_1 和 w_2 , 分别有 n_1 和 n_2 个样方, 都由 p 个变量描述, 那么两个样方组间的广义距离 (D_4) 的平方采用下式:

$$D_4^2(w_1, w_2) = \bar{d}_{12}^T S^{-1} \bar{d}_{12} \quad (6-28)$$

式中 \bar{d}_{12} 为第一样方组与第二样方组 p 个变量均值向量之差, \bar{d}_{12}^T 为 \bar{d}_{12} 的倒置矩阵, S^{-1} 为联合协方差矩阵 S 的逆矩阵, 并且

$$S = [1/(n_1 + n_2 - 2)][(n_1 - 1)S_1 + (n_2 - 1)S_2] \quad (6-29)$$

式中 S_1 和 S_2 分别为两个样方组的种间的协方差矩阵。

实际上此种意义的广义距离相当于多维空间中样本组平均值点之间的距离。

在前面测定广义距离的数据矩阵中,假定前三个样方为第一样方组 w_1 ,后两个样方为第二样方组 w_2 ,即 $n_1=3$, $n_2=2$,并且 $p=3$,这时

$$W_1 = \begin{pmatrix} 2 & 5 & 2 \\ 0 & 1 & 4 \\ 3 & 4 & 1 \end{pmatrix}, \quad W_2 = \begin{pmatrix} 1 & 0 \\ 3 & 1 \\ 0 & 0 \end{pmatrix}$$

其均值向量分别为:

$$\begin{pmatrix} 3 \\ 1.667 \\ 2.667 \end{pmatrix} \text{ 和 } \begin{pmatrix} 0.5 \\ 2 \\ 0 \end{pmatrix} \text{ 那么}$$

$$\bar{d}_{12} = \begin{pmatrix} 3 & -0.5 & 2.5 \\ 1.667-2 & & \\ 2.667-0 & & 2.667 \end{pmatrix} = -0.333$$

两个样方组各自种间的协方差矩阵分别为

$$S_1 = \begin{pmatrix} 3 & -1 & 2 \\ -1 & 4.333 & -2.666 \\ 2 & -2.666 & 2.333 \end{pmatrix} \text{ 和 } S_2 = \begin{pmatrix} 0.5 & 1 & 0 \\ 1 & 2 & 0 \\ 0 & 0 & 0 \end{pmatrix}$$

由公式(6-29)得

$$S = \frac{1}{3} \begin{pmatrix} 3 & -1 & 2 & 0.5 & 1 & 0 \\ 2 & -1 & 4.333 & -2.666 & 1 & 2 & 0 \\ 2 & -2.666 & 2.333 & 0 & 0 & 0 \end{pmatrix} \\ = \begin{pmatrix} 2.167 & -0.333 & 1.333 \\ -0.333 & 3.555 & -1.777 \\ 1.333 & -1.777 & 1.555 \end{pmatrix}$$

S 的逆矩阵

$$S^{-1} = \begin{pmatrix} 10.535 & -8.226 & -18.431 \\ -8.226 & 7.08 & 15.142 \\ -18.431 & 15.142 & 33.745 \end{pmatrix}$$

这样即可按6-28式求出第一样方组和第二样方组的广义距离的平方。

$$D_1^2(w_1, w_2) = (2.5 \quad -0.333 \quad 2.667) S^{-1} \begin{pmatrix} 2.5 \\ -0.333 \\ 2.667 \end{pmatrix} \approx 47.676$$

对于两个样方组之间的广义距离可以作F检验,为此先转化为Hotelling的 T^2

$$T^2 = \frac{n_1 n_2}{n_1 + n_2} D_1^2 \quad (6-30)$$

$$F = \frac{n_1 + n_2 - p - 1}{(n_1 + n_2 - 2)p} T^2 \quad (6-31)$$

自由度为 p , $(n_1 + n_2 - p - 1)$

根据上例

$$T^2 = \frac{3 \times 2}{3+2} \times 47.676 = 57.2112$$

$$F = \frac{3+2-3-1}{(3+2-2) \times 3} \cdot 57.2112^2 = 363.68$$

自由度为3, 1, 查表 $F_{0.05} = 216$

$$F = 363.68 > F_{0.05} = 216$$

F检验结果说明样方组1和样方组2的差异是显著的。

三、绝对值距离

绝对值距离 (D_5) 是样方j和k各属性差异绝对值之和。

$$D_5(j, k) = \sum_{i=1}^p |x_{ij} - x_{ik}| \quad (6-32)$$

实际上绝对值距离是明氏 (Minkowski) 距离

$$D_r(j, k) = \left[\sum_{i=1}^p |x_{ij} - x_{ik}|^r \right]^{\frac{1}{r}} \quad (6-33)$$

在 $r=1$ 时的特例, 而欧氏距离则是明氏距离在 $r=2$ 时的特例。当 $r>2$ 时, 由于过分强调了 $|x_{ij} - x_{ik}|$ 值较大的属性的重要性, 所以明氏距离在生态学上的应用受到了限制。

绝对值距离也没有明确的上界, 并且显然受到突出数据和属性多少的影响。

Czekanowski (1909) 提出的平均特征差异 (mean character difference) 公式

$$D_7(j, k) = \frac{1}{p} \sum_{i=1}^p |x_{ij} - x_{ik}| \quad (6-34)$$

可以消除属性多少对距离值产生的影响。而Gower距离

$$D_8(j, k) = \frac{1}{p} \sum_{i=1}^p \frac{|x_{ij} - x_{ik}|}{R_i} \quad (6-35)$$

可以同时克服属性多少和突出数据对距离值的影响。(6-35) 式中的 R_i 是第 i 属性对所有样方的极差。这种距离实际上是将数据先对属性用极差标准化后计算绝对值距离, 然后对属性数取平均。Gower距离的取值范围在 $[0, 1]$ 之间。

另外, Lance和Williams (1967) 还给出了几种与绝对值距离有关的距离系数, 包括Canberra距离 (D_9) 和Bray-Curtis距离 (D_{10}):

$$D_9(j, k) = \frac{1}{p-r} \sum_{i=1}^p \frac{|x_{ij} - x_{ik}|}{x_{ij} + x_{ik}} \quad (6-36)$$

6-36式中的 r 是两个相减数据同时为0的个数。例如某一个属性的两数据均为0, 则和式中的此项为 $0/0$ 不定式, 为此, 令此值为0, 并在最后对属数求平均时减去1 (即 $p-1$)。这种距离实际上是将两样方的数据分别用每属性的和去标准化后计算绝对值距离, 然后求平均。

$$D_{10}(j, k) = \frac{\sum_{i=1}^p |x_{ij} - x_{ik}|}{\sum_{i=1}^p (x_{ij} + x_{ik})} \quad (6-37)$$

6-37式的取值范围也在[0, 1]之间, 它实际上是用两样方全部数据之和去标准化后再计算的绝对值距离。

四、由相似性系数转化成的相异性指标

如前所述, 从数学上讲, 相似和相异是互补的概念, 由相似性系数的上界减去求出的相似性系数, 即可得到相应的相异性指标。这种指标也可以当成一种距离系数对待。

例如, 在相似性指标一节讲到的群落系数C (6-19式), 当其转变为相异性指标 (D_{11}) 时, 它恰好就是Bray-Curtis距离 D_{10} 。

$$D_{11}(j, k) = 1 - \frac{2w}{A+B} \quad (6-38)$$

可以证明 $D_{11} = D_{10}$, 即

$$1 - \frac{2w}{A+B} = \frac{\sum_{i=1}^p |x_{ij} - x_{ik}|}{\sum_{i=1}^p (x_{ij} + x_{ik})}$$

又如二元数据的Sørensen系数 S_0 (6-8式), 当转换为相异指标 (D_{12}) 时, 则为

$$D_{12}(j, k) = 1 - \frac{2a}{2a+b+c} = \frac{b+c}{2a+b+c} \quad (6-39)$$

值得注意的是, D_{11} 和 D_{12} 作为由相似系数转换成的距离系数, 它们都是半度量的距离系数, 即不满足三角不等式公理。

以右边3个样方5个物种的数据为例:

假设上述数据是一个数量数据, 则按 D_{11} 公式各样方间的距离系数 (即Bray-Curtis距离) 为:

物种	样方		
	1	2	3
1	1	0	1
2	1	0	1
3	1	0	1
4	0	1	1
5	0	1	1

$$D_{11}(1, 2) = 1 - \frac{2 \times 0}{5} = 1$$

$$D_{11}(1, 3) = 1 - \frac{2 \times 3}{8} = 0.25$$

$$D_{11}(2, 3) = 1 - \frac{2 \times 2}{7} = 0.4286$$

显然 $D_{11}(1,2) > D_{11}(1,3) + D_{11}(2,3)$ ，说明 D_{11} 不满足三角不等式公理。

假设上述 3×5 数据是二元数据，按 D_{12} 公式，各样方面的距离系数为：

$$D_{12}(1,2) = \frac{3+2}{0+3+2} = 1.0$$

$$D_{12}(1,3) = \frac{0+2}{2 \times 3 + 0 + 2} = 0.25$$

$$D_{12}(2,3) = \frac{0+3}{2 \times 2 + 0 + 3} = 0.4286$$

由上看出， $D_{12}(1,2) > D_{12}(1,3) + D_{12}(2,3)$ ，仍然不满足三角不等式公理。另外上述计算还表明，当把二元数据的0, 1当成数量数据对待时，其计算值 $D_{11} = D_{12}$ 。

上面介绍了多种相似和相异性系数。在进行数量分类时，只选用其中的一种，选用不同的系数肯定会影响分类的结果。如何选择适合的系数是一个较复杂而又带主观性的问题。总的讲选择系数应根据研究对象、研究目的、系数本身的优点和局限性，以及拟采用的聚类方法等进行具体分析。在选择时一般应注意系数的数学和生态意义，考虑数据的性质和是否进行数据的标准化处理。在其他基本条件相同的情况下，也要考虑计算工作量的大小。如可能，还可试用多种系数进行比较，最后决定取舍。

第七章 群落聚类分析

第一节 引言

分类是人们认识自然的一种重要方法。任何一门学科几乎都包括分类的内容。过去的分类主要靠人们的专业知识和经验，但随着科学和技术的发展，分类的对象越来越庞大，单凭专业知识和经验就很难对复杂的事物进行客观的分类，特别是人们对事物的认识已逐步由定性提高到定量的程度，由大量数据反映的事物的属性或特点也就必须用数学的方法去进行处理。近几十年来，由于电子计算机技术和多元分析方法的迅速发展，数量分类已逐渐成为一门新的学科。在本章虽然讲的是群落生态学的数量分类方法，实际上它们都普遍适用于生物学中的其他学科。作为对若干繁杂数据进行处理和寻找科学的客观的分类方法，它们已被广泛地应用于农业、工业、医学、气象等领域。

在第六章的引言中已经提到，“数量分类”方法是个总称，它包括两类处理大量数据的多元分析方法，即聚类和排序。本章则主要介绍有关群落聚类分析的概念、方法和实例，在下一章则着重介绍群落的排序。

聚类分析就是根据各实体（或属性）间的相似（或相异）关系，将实体（或属性）归纳为若干组，使组内的实体（或属性）尽量相似，而组间的实体（或属性）尽量相异，从而实现其客观分类的目的。不同的聚类方法，都只是进行此项工作的不同实现过程。

在聚类分析中，一般把实体作为分类的基本单位。就群落生态学研究来说，实体可以是样方、标地、地段甚至整个群落，描述实体特征的各个信息项目，诸如某物种的存在与否，种的频度、物种的个体数量以及环境因素中的雨量、雨日、日照、温度、土壤坡度、含水量等等都称为属性。当以群落作为实体时，一些群落水平指标如物种丰富度、均匀度、多样性等也可直接作为属性对待。

从数学的角度讲，各种聚类方法是施于原始数据集合的一套处理规则，方法的本身一般并不依赖于对实体和属性具体内容的解释，但聚类的结果却能揭示出各类实体之间或实体与环境之间的某些不易为人们直接感受到的关系。

在群落生态学研究，有时具有明确的目的，比如事先已有一定的假说，而要从野

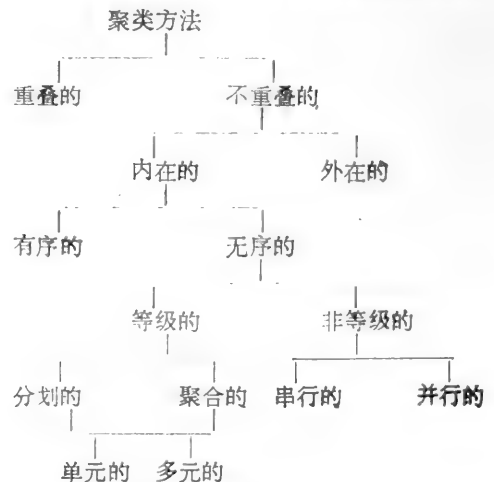


图7-1 聚类方法的类型

外收集大量的观察数据或通过大量的实验来加以验证。但是也有另外一种情况，即事先并无假说，而是要从大量的数据分析中揭示出某种规律，在这种情况下，整个数据处理过程就必须在每一步都认真考虑实体和属性的具体内容，并且注意每一个环节的选择，因为不同的分类方法，常常会产生不同的分类结果。

聚类分析的方法很多，根据其分类的特点可划分为不同的类型，以便进行聚类分析时选择。(图7-1)

下面对各种类型的聚类方法作简要说明：

1. 重叠的与不重叠的 (overlapping or non-overlapping)

所谓不重叠分类，是指每个被分类的成员（实体或属性）只能属于最后分成的某一个组，而不能同时属于两个或两个以上的组。而重叠分类是指有些成员在最后的分类结果可能属于两个或两个以上的组，从生态学意义上讲，因为在自然界中存在许多中间的或过度的类型，这些类型只能说在多大程度上属于这一组，而在多大程度上又属于另外一组，亦此亦彼，界限是模糊的。迄今为止，在群落分类上几乎都采用不重叠的方法。也许在数学上的模糊数学 (fuzzy mathematics) 的发展，可能会在重叠分类上得到应用。

2. 内在的与外在的 (intrinsic or extrinsic)

所谓内在的分类，是指将所有属性的数据等同对待，只用这些属性数据进行分类。目前所有的分类方法几乎都是内在的。外在分类是指我们事先知道某种外在因素，将它们与内在属性一并考虑，而在按内在属性分类的过程中，有目的地让分类的结果尽量反映外在因素的影响，这当然是一种较好的分类方法，但可惜目前这类方法还很少见。

3. 有序的和无序的 (ordering or non-ordering)

所谓有序的分类，是指在分类过程中和最后的分类结果，不破坏分类成员固有的顺序性，归类的各个组中的成员是由原顺序邻近的几个成员所组成。例如属于时间序列的成员（一年12个月），沿垂直高度分布的植被，群落演替系列等。无序的分类是指分类过程中和最终的分类结果不存在样本原有的顺序关系。目前使用的聚类方法中，除最优分割法适合于有序样本的分类外，大都不考虑样本的顺序。

4. 等级的与非等级的 (hierarchical or non-hierarchical)

在等级分类中，任何水平下的组都是较高一级水平组的再分组，从而形成一个等级的树枝状分类。按生物学上目、科、属、种这些水平的分类，是等级分类的一个最好的例子。这种分类方法目前在生态上应用也较广泛。非等级分类，由于最终得到的分组不是由上级组逐次分划而来，所以组间的联系不是树枝状而是呈网状。目前，非等级分类的发展远落后于等级分类，因此本章也只介绍等级分类的方法。

5. 串行的或并行的 (serial or simultaneous)

串行或并行的方法都属于非等级分类方法。所谓串行，是先从样方集合中找出一个组，并把它从集合中分离出去；然后再从其余样方中找出第二个组，又将它分离出去；……如此继续，直到最后所有样方都归于某个组时为止。这种方法最后的分组是逐个形成的，分组形成后虽可进行若干调整，但基本上还是最先形成的。所谓并行的方法，是首先用某种方式将样方集合预分组，再用迭代过程的办法进行调整，调整完毕就同时得到最后的分组。

6. 聚合的或分划的 (agglomerative or divisive)

等级分类方法可分为聚合与分划两种形式。聚合方法是从单个样方开始，通过逐次两者合并而最后得到包含整个样方的集合，即从底向上聚合。而分划方法则相反，是从顶向下分

划, 即从整个样方集合开始, 通过逐次二分, 最后分成单个样方或一定水平的样方组。

等级分类的聚合和分划方法, 是当前分类方法中最主要的两种类型, 均已设计大量方法, 用得最为普遍, 特别是分划方法较之聚合还有两大方便之处: 一是计算较快, 因为再分的过程通常不会再分到把单个样方当成组的地步, 而采用聚合方法时, 则必须从单个样方开始; 二是聚合方法的合并过程是从最小的单位(样方本身)开始, 若遇某种偶然的、不正常状态, 很可能模糊了其真实的相关性, 从而在聚合过程中造成不适当的合并影响其后和最终的分划结果。但是分划的方法就可以避免这种情况。

7. 单元的或多元的 (monothetic or polythetic)

无论是聚合的还是分划的等级分类都有单元与多元之分。所谓单元的分类是根据某一属性的有无将样方组进行一次划分, 这种划分显然是简单明确的。多元的分类是根据全部属性或多个属性的相似性来决定样方组的划分或合并, 显然它依据的信息较多, 分类的结果亦较为稳定。看来, 多元的方法有明显的优越性, 一方面它可以考虑群落的许多性质, 二来它克服了单元方法在信息利用上不经济和可能由于选取的属性在生态上并非重要而导致无价值细分的缺点。

很清楚, 生态工作者在决定采用何种分类前, 必须对图7-1的各种分类方法逐步地作出决策。遗憾的是, 至今还没有一个客观选择的标准。目前使用较多的大多属于不重叠的、内在的、无序的等级分类方法。以下各节将分别予以介绍。

第二节 系统聚类法

系统聚类法是属于等级聚合方法的类型, 是目前应用最多的聚类方法。这种聚类方法的基本思想是: 首先将每个样本看成一类, 计算它们之间的相似性系数或相异性系数, 选择最为相似(亦即相异最小)的两个样本归为一个新类, 然后计算新类与其余样本之间的相似或相异系数, 再选择最相似的两个样本(或新类)归为一个新类, 直到所有相似样本都划为一类为止。这种逐步并类的方法统称系统聚类法。系统聚类的具体方法很多, 其差异在于类与类之间采用何种相似(或相异)系数以及如何进行并类。下面以最近邻体法为例, 详细讨论它的计算步骤与方法, 然后同其他几种系统聚类进行比较。

一、最近邻体法

最近邻体 (nearest neighbour) 法也称单联 (single linkage) 法, 它是以两类中相距最近的两个样方之间的距离作为两个类间的距离 (图7-2)。

以 D_{jk} 表示样本 j 和样本 k 的距离, D_{pq} 表示 p 类和 q 类样本的距离, 那么根据最近邻体距离度量 (图7-2)

$$D_{pq} = \min_{j \in p, k \in q} D_{jk} \quad (7-1)$$

式中 $j \in p$ 表示样方 j 属于 p 类; $k \in q$ 表示样本 k 属于 q 类; D_{pq} 为 p 类与 q 类之间的最小距离。

(一) 步骤及计算方法

第一步: 选取聚类统计量, 可以是欧氏距离、绝对值距离或其他相异性系数, 也可以直接采用相似性系数。

第二步: 计算各样本两两之间的相异性系数。例如赵志模 (1984) 调查重庆北碚区 5 种不同稻型下的寄生蜂类群, 用 $0.85 - C_{jk}$ 作为相异指标 (C_{jk} 为群落系数, 鉴于同一群落的重复杂本通常只表现为 0.85 的相似系数, 所以本例采用 $D_{jk} = 0.85 - C_{jk}$, 而未采用 $1 - C_{jk}$), 得表 7-1 [D(0)]。

第三步: 选择 D(0) 表中的最小相异系数, 表中 G_2 和 G_3 的相异性最小 $D_{23} = 0.0328$, 故合并为一类 G_6 , 即 $G_6 = \{G_2, G_3\}$ 。

第四步: 计算新类 G_6 与其余各类之间的最小相异系数, 按最近邻体法有:

$$D_{61} = \min\{D_{21}, D_{31}\} = \min\{0.2783, 0.2917\} = 0.2783$$

$$D_{64} = \min\{D_{24}, D_{34}\} = \min\{0.1973, 0.3702\} = 0.1973$$

$$D_{65} = \min\{D_{25}, D_{35}\} = \min\{0.4108, 0.3717\} = 0.3717$$

按以上计算结果和 D(0) 表中的数据作 D(1) 表。

第五步: 对 D(1) 表重复第三步和第四步, 选取最小相异系数 $D_{64} = 0.1973$, 故将 G_6 和 G_4 合并为一类 G_7 , 即 $G_7 = \{G_6, G_4\} = \{G_2, G_3, G_4\}$, 并重新计算 G_7 和其余各类之间的最小相异系数:

$$D_{71} = \min\{D_{61}, D_{41}\} = \min\{0.2783, 0.4321\} = 0.2783$$

$$D_{75} = \min\{D_{65}, D_{45}\} = \min\{0.3717, 0.3506\} = 0.3506$$

按以上计算结果和 D(1) 表中的数据作 D(2) 表。

第六步: 根据 D(2) 表, 选取最小的相异系数 $D_{17} = 0.2783$, 将 G_1 和 G_7 合并为 G_8 , 即 $G_8 = \{G_1, G_7\} = \{G_1, G_2, G_3, G_4\}$, 并计算 G_8 和其余类的最小相异系数:

$$D_{85} = \min\{D_{75}, D_{15}\} = \min\{0.3506, 0.5119\} = 0.3506$$

至此已将所有 5 种不同稻型下的寄生蜂群落归并为一组。

任何属于等级分类的方法, 其分类结果都可以用树枝图来表示 (关于分类结果的表示方

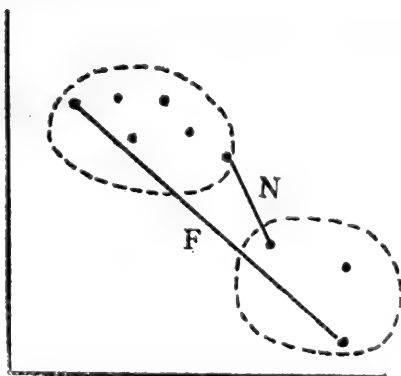


图 7-2 最近邻体法及最远邻体法类间距离的度量

N—最近邻体法; F—最远邻体法

表 7-1 D(0)

稻型	G_1	G_2	G_3	G_4	G_5
G_1	—				
G_2	0.2783	—			
G_3	0.2917	0.0328	—		
G_4	0.4321	0.1973	0.3702	—	
G_5	0.5119	0.4108	0.3717	0.3506	—

法详见本章第七节)。例如以上 5 种稻型的寄生蜂群落分类结果可按计算步骤绘图 (图 7-3)。

稻型	G ₁	G ₆	G ₄	G ₅
G ₁	—			
G ₆	0.2783	—		
G ₄	0.4321	0.1973	—	
G ₅	0.5119	0.3717	0.3506	—

稻型	G ₁	G ₇	G ₅
G ₁	—		
G ₇	0.2783	—	
G ₅	0.5119	0.3506	—

在图7-3中，树的每个分枝点称为节点 (node)，节点所对应的纵坐标，表示两个下一级群落合并为上一级组时的相异性水平，整个分枝结构表现了分类的全过程。

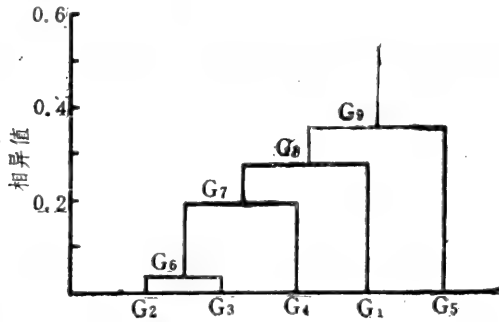


图7-3 5种稻田寄生蜂群落最近邻体法聚类结果的树枝状图

表7-2 五个池塘浮游生物的相似系数

池塘	G ₁	G ₂	G ₃	G ₄	G ₅
G ₁	—				
G ₂	0.600	—			
G ₃	0.000	0.071	—		
G ₄	0.000	0.063	0.300	—	
G ₅	0.000	0.214	0.200	0.500	—

(二) 又一个应用实例及分析

Legendre和Chodorowski (1977) 调查了5个池塘浮游生物种的相对丰盛度 (relative abundances)。这5个池塘中有两个属于周期性池塘 (G₁, G₂)，其余3个为永久性池塘 (G₃, G₄, G₅)。在对池塘进行分类时，作者直接以相似系数S作为聚类统计量，计算的相似系数表见表7-2。

在以相似系数作为聚类统计量的情况下，如用S_{jk}表示样方j和样方k (在本例中为池塘和池塘k) 的相似性，S_{pq}表示p类与q类样本的相似性，那么最近邻体法计算类间相似性的公式不同于公式7-1，而变为

$$S_{pq} = \max_{j \in p, k \in q} S_{jk} \quad (7-2)$$

最近邻体法聚类的步骤实际上可简化为两步。

第一步：将相似系数由大到小 (如果是相异系数，则由小到大) 依次排列，则本例为：

相似系数	合并对
0.600	G ₁ —G ₂
0.500	G ₄ —G ₅
0.300	G ₃ —G ₄
0.214	G ₂ —G ₅
0.200	G ₃ —G ₅
0.071	G ₂ —G ₃
0.063	G ₂ —G ₄

第二步：并类和绘制树枝图。按 S_{jk} 由大到小的顺序， $S_{12}=0.6$ ，将池塘 G_1 和 G_2 合并为一类 (G_6)；依次 $S_{45}=0.5$ ，将 G_4 和 G_5 合并为一类 (G_7)；依次 $S_{34}=0.3$ ，由于 G_4 已归入 G_7 中，所以实际上是将 G_3 和 G_7 合并为 G_8 类；最后 $S_{25}=0.214$ ，由于 G_2 已归入 G_6 ，而 G_5 已归入 G_8 ，所以实际上是将 G_6 和 G_8 合并为 G_9 ，这时 G_9 已包括完所有的池塘，聚类则告结束。这个聚类的结果可以用联结有向图 (connected subgraph) 和树枝状图表示 (图7-4)。

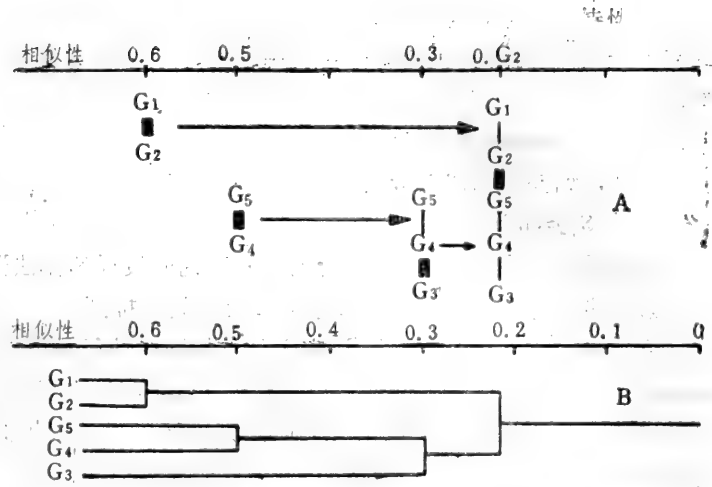


图7-4 5个池塘的最近邻体聚类结果
A—联结有向图；B—树枝状图

上述聚类结果与池塘的性质吻合，周期性池塘 (G_1 和 G_2) 在较高的相似水平上归为一类，而永久性池塘 (G_3 , G_4 和 G_5) 在其次的相似水平上归并为一类。

(三) 对最近邻体法的评价

最近邻体法虽然较早地由Florek (1951) 和Sneath (1957) 等人引入使用，并且计算方法也颇为简易，但是在实践上并不常用。这是由于它存在两个明显的缺点：一是当两个样方组合并后，它与另外样方组的距离是原两组样方与另组样方距离最小者，这就使得合并后的组与其余组有更加接近的趋势，从而促使它更容易再去合并别的组。这好比画在橡皮上的若干样方点，一旦某些点合并成组，就把组的边缘压缩一点，从而缩小了合并组与其他样方的距离。这种性质称为空间压缩性 (space-contraction)；二是由于最近邻体法空间压缩性相当强，使得样方有链接 (chaining) 聚合的趋势。链接的过程是在先形成的并组上逐次添加一个个的单个节点 (图7-3)，而事实上，两类间的一个或几个中间类型的样方是足以构成一个新类的。正由于这两个缺点，这一早期的分类方法已显得过时而现在的实际工作中很少使用。

二、最远邻体法

最远邻体 (furthest-neighbour) 法也称全联 (complete linking) 法。两个类 G_p 和 G_q 间的距离定义为类间相距最远点之间的距离 (图7-2)。

$$D_{pq} = \max_{j \in p, k \in q} D_{jk} \quad (7-3)$$

如果采用相似系数作为聚类统计量，则

$$S_{pq} = \min_{j \in p, k \in q} S_{jk} \quad (7-4)$$

其合并原则与最近邻体法一样，首先选取距离最小的两类（或两样方）合并，比如 G_p 和 G_q 两类距离 D_{pq} 最小，则两类合并为一新类 G ，这时 G_r 类与其他类 G_k 的距离由最远距离 D_{rk} 确定。

$$D_{rk} = \max\{D_{pk}, D_{qk}\} \quad (7-5)$$

同理，如采用相似系数则

$$S_{rk} = \min\{S_{pk}, S_{qk}\} \quad (7-6)$$

仍以前述5个池塘浮游生物研究为例，说明最远邻体法聚类步骤的简易方法。

第一步：将各池塘间的相似系数按由大到小排列；

第二步：并类和绘图。按 S_{jk} 由大到小的顺序进行并类，寻找并类相似水平和同时绘图。 $S_{12}=0.6$ ，将 G_1 和 G_2 合并为 G_6 ；依次 $S_{45}=0.5$ ，将 G_4 和 G_5 合并为 G_7 ；依次 $S_{34}=0.3$ 。由于 G_4 已并入 G_7 ，所以应将 G_3 与 G_4 所在的 G_7 合并为 G_8 ，合并的相似水平按公式7-6为 $S_{37}=\min\{S_{34}, S_{35}\}=0.2$ ；依次 $S_{25}=0.214$ ，由 G_2 已并入 G_6 ，而 G_5 已并入 G_8 ，所以应将 G_6 和 G_8 合并为 G_9 ，合并的相似水平，按公式7-6为 $S_{68}=\min\{S_{13}, S_{14}, S_{15}, S_{23}, S_{24}, S_{25}\}=0.0$ 。至此所有池塘已归为一类即 G_9 ，合并的相似水平为0.0，聚类即告结束。

用最远邻体法聚类的结果见图7-5。

由上看出最远邻体法与最近邻体法的聚合策略相反，最远邻体法使两个样方合并后，并组与其他样方组的距离是原来距离的最大者，这就加大了并组与其他组的距离，从而起着阻碍进一步合并的作用，所以它是空间扩张的（space-expansion）。由于这个性质，最远邻体法有一个优点，它能产生一些大小近于相等的类群。这是因为在两个有很多样方点的相邻类群中，虽然从整体看，它们可能是非常相似，但它们之间的最远距离常常是很大的。因而很有可能在适当距离上的一个孤立的无所依附的样方点，同以上两个相似类群中的一个合并，而不是这两个相似类群相互联合。因此，一个异常的样方在聚合过程中，可以很早就成为一个类群的成员，并将忽略它是一个异常样方这个事实。

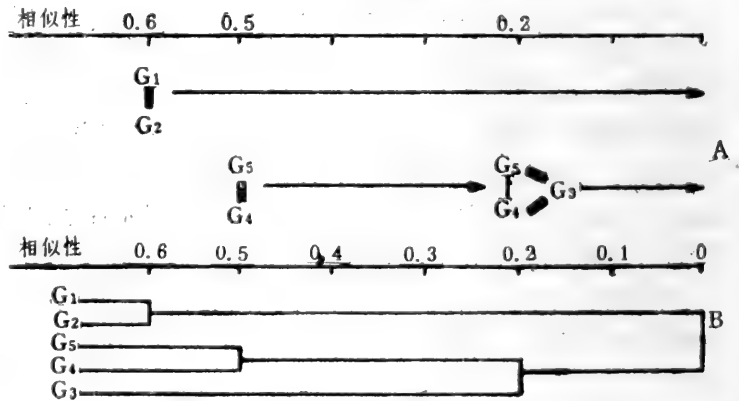


图7-5 5个池塘的最远邻体聚类结果

A—联结有向图；B—树枝状图

三、平均聚类法

前述的最近和最远邻体聚类，其任何一步所合并的两个类都仅仅是由两个样方点（每类一个样方点）间的距离所决定，各类中的这个“代表点”是它所代表类群的极端值而不是“典型值”。因此最近邻体法具有空间压缩性，最远邻体法具有空间扩张性。对生态学者来说，寻

找一种具空间保持性 (space-preservation) 的聚类方法是有意义的。所谓空间保持性是指一些样方合并后不影响它与其他组的距离拉长或缩短。下面介绍四种平均聚类法，它们可以克服最近邻体法和最远邻体法在空间性质上的局限性。

平均聚类法，其类间距离不取决于两类中各某一样方点间的极端距离，而是取决于两类中各自的平均距离或平均相似性。

平均聚类法依据其是算术平均还是各属性坐标点的平均 (形心)，是加权还是非加权而区分为四种，现分述如下。

(一) 非加权的算术平均聚类

非加权算术平均聚类 (unweighted arithmetic average clustering) 又称组平均 (group-average) 法。该方法这样定义两类之间的距离：设样方组 p 和 q 各含 n_p 和 n_q 个样方， p 组中任一样方 j 与 q 组中任一样方 k 之间的距离为 D_{jk} ，显然这样的样方对共有 $n_p \cdot n_q$ 个，则两样方组之间的平均距离定义为：

$$D_{pq} = \frac{1}{n_p n_q} \sum_{\substack{j \in p \\ k \in q}} D_{jk} \quad (7-7)$$

如以相似系数作为聚类统计量，则：

$$S_{pq} = \frac{1}{n_p n_q} \sum_{\substack{j \in p \\ k \in q}} S_{jk} \quad (7-8)$$

仍以前述5个池塘浮游生物的研究为例，依相似系数由大到小排列的顺序， $S_{12}=0.6$ 时， G_1 和 G_2 并为 G_6 ； $S_{45}=0.5$ 时， G_4 和 G_5 并为 G_7 ；当 $S_{34}=0.3$ 时，应将 G_3 和 G_4 所在的 G_7 并为 G_8 ，但合并的相似水平应为0.25，因为 $S_{34}=0.3$ ， $S_{35}=0.2$ ，其平均相似性为 $(0.3+0.2)/2=0.25$ ；当 $S_{25}=0.214$ 时，应将 G_6 和 G_8 合并为 G_9 。(见最远邻体法聚类步骤)，其合并的相似水平为0.058，这是因为 $D_{68} = \frac{1}{6} (0+0+0+0.071+0.063+0.214) = 0.058$ ，至此聚类结束。

其聚类结果如图7-6。

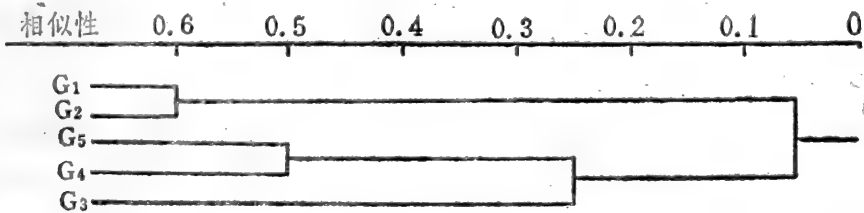


图7-6 5个池塘浮游生物组平均法聚类结果

(二) 加权的算术平均聚类 (Weighted arithmetic average clustering)

前述非加权的算术平均法对每个样方点以相等的权，因此它实际上是把一个类群的权看成是与该类群所含样方点的总数成比例的。然而在群落生态学上常出现这样的情况：代表不同区域的样点数不等，去掉一些点使其点数相等又必然损失信息；如果不去掉，则由于某一类的样点过多而使平均聚类法出现偏差。Sokal和Michener (1958) 提出了加权算术平均法

可以解决这个矛盾。该方法赋予每一类群的权相等,而给予单个样方点的权不等。其平均距离的计算公式是在公式7-7和7-8的基础上进行改进,让每个距离 D_{jk} 乘上两个系数 W_j 和 W_k ,即:

$$D_{pq} = \sum_{\substack{j=1 \\ k=1}}^p D_{jk} W_j W_k \quad (7-9)$$

$$\text{或 } S_{pq} = \sum_{\substack{j=1 \\ k=1}}^p S_{jk} W_j W_k \quad (7-10)$$

式中 $W_j = (\frac{1}{2})^{C_j}$, $W_k = (\frac{1}{2})^{C_k}$

C_j 和 C_k 分别表示 j 和 k 两个样方已并类的次数。

以5个池塘浮游生物的研究为例,在聚类的最后一步(前几步略), G_1 、 G_2 与 G_3 、 G_4 、 G_5 两类合并为一类,其合并的相似性水平应为6个加权相似性之和,即0.053(详见表7-3)。

例如 G_2-G_5 对 $S_{25}=0.214$,其中 G_2 已合并1次,即 $C_2=1$,因此 $W_2=\frac{1}{2}$; G_5 已合并两次,即

$C_5=2$,则 $W_5 = (\frac{1}{2})^2 = \frac{1}{4}$ 。这样, G_2-G_5 对的加权相似性为 $S_{25} \cdot W_2 \cdot W_5 = 0.214 \times \frac{1}{2} \times$

$\frac{1}{4} = 0.027$ 。

表7-3 加权平均相似性的计算

样方对	S_{jk}	$\times W_j$	$\times W_k$	=加权相似性
G_1-G_3	0.000	1/2	1/4	0.000
G_1-G_4	0.000	1/2	1/4	0.000
G_1-G_5	0.000	1/2	1/4	0.000
G_2-G_3	0.071	1/2	1/2	0.018
G_2-G_4	0.063	1/2	1/4	0.008
G_2-G_5	0.214	1/2	1/4	0.027

加权算术平均法与非加权算术平均法相比,它可以增加主要类群的分离,从而给出明显的分类类群。

(三) 非加权的形心聚类

非加权的形心聚类(unweighted centroid clustering)简称形心法。此法类间的距离

定义为类形心的距离,而 G_p 和 G_q 两类的形心定义为 \bar{X}_p 和 \bar{X}_q ,即一个类的形心为该 类所有样本属性坐标点的平均值,这样 G_p 和 G_q 两类的距离为:

$$D_{pq} = D_{\bar{x}_p, \bar{x}_q}$$

随着组的合并,类形心不断改变,一般我们不需要逐次求出新的形心坐标再去计算形心间的距离,而是应用统一模型(后面将详细介绍)去计算。比如 G_p 和 G_q 两类距离最近,则可以合并为一个新类 G_r ,那么 G_r 与另一类 G_k 的距离为:

$$D_{rk} = \frac{n_p}{n_r} D_{pk} + \frac{n_q}{n_r} D_{qk} - \frac{n_p n_q}{n_r n_r} D_{pq} \quad (7-11)$$

$$\text{或 } S_{rk} = \frac{n_p}{n_r} S_{pk} + \frac{n_q}{n_r} S_{qk} + \frac{n_p n_q}{n_r n_r} (1 - S_{pq}) \quad (7-12)$$

式中 n_p 和 n_q 分别表示 G_p 类和 G_q 类的样本数,而 $n_r = n_p + n_q$ 。

形心法的聚类步骤与最近邻体法相同。

(四) 加权的形心聚类

加权形心聚类 (weighted centroid clustering) 又称中线法。该方法由 Gower (1967) 提出, 与加权算术平均法有类似之处。当一个类中包括了许多样本, 而另一类只包括较少的样本, 这样形心的位置就会偏于样本多的组而影响聚类, 为此采用加权形心聚类可以校正。加权形心聚类对准备合并的类给以相等的权, 而与类中样本数独立, 因此7-11和7-12式变为:

$$D_{rk} = \frac{1}{2} D_{pk} + \frac{1}{2} D_{qk} - \frac{1}{4} D_{pq} \quad (7-13)$$

$$\text{或 } S_{rk} = \frac{1}{2} S_{pk} + \frac{1}{2} S_{qk} + \frac{1}{4} (1 - S_{pq}) \quad (7-14)$$

前述5个池塘浮游生物的例子中, 用加权形心聚类时, 根据表7-2的相似系数, 其计算步骤的全过程见表7-4。例如第二次并类求 G_3 与 $\{G_4, G_5\}$ 的相似系数:

$$S = \frac{1}{2} \times 0.3 + \frac{1}{2} \times 0.2 + \frac{1}{4} (1 - 0.5) = 0.375$$

由于该值在第二步并类后的相似矩阵中最大, 所以它可以作为第三步并类的相似性水平。

用加权形心法聚类5个池塘浮游生物的结果如图7-7。

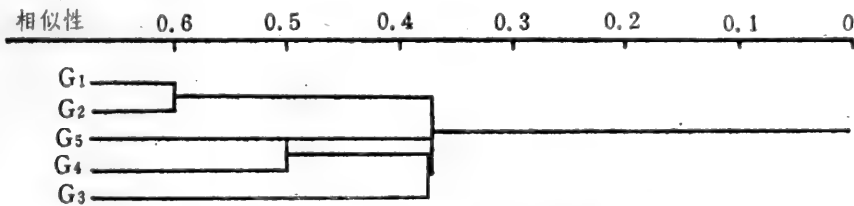


图7-7 5个池塘浮游生物加权形心聚类结果

形心聚类的优点是, 每一个类群随着它的形成就有一个代表点, 即形心, 两类间的距离就是形心的距离, 因而它具有几何学上的实在性。但形心聚类, 不论是加权的还是不加权的, 在聚合过程中可能出现非单调性 (non-monotonicity)。就聚合过程的树枝状图来看, 如果后一级并类时的距离指标都大于或等于前一级并类时的指标, 即聚合高度是单调的, 则树枝图是正常的等级树枝图 (如图7-3, 7-4)。但是, 如果不具单调性, 后一级并类时的距离指标反而小于前一级并类时的指标, 则图形就会出现逆转 (reversals)。尽管逆转出现的机会不多, 但出现逆转就不是严格意义上的分类。由于形心聚类法的这一严重缺点, 目前这两种方法 (加权和不加权) 几乎已被淘汰 (阳含照等1981)。

四、系统聚类法的统一模型

Lance和Williams (1966a, 1967c) 提出了一个包括至今为止的大多数系统聚类方法的统一模型。假设两个样方或样方组 p 和 q 合并为一个样方组 r , r 与另一样方或样方组 k 的距离 D_{rk} 是另外三个距离 D_{pk} , D_{qk} , D_{pq} 的函数:

$$D_{rk} = \alpha_p D_{pk} + \alpha_q D_{qk} + \beta D_{pq} + \gamma |D_{pk} - D_{qk}| \quad (7-15)$$

表7-4 五个池塘浮游生物加权形心聚类过程

步骤	S=1.00	G ₁	G ₂	G ₃	G ₄	G ₅
原相似系数	G ₁	---				
	G ₂	0.600	---			
	G ₃	0.000	0.071	---		
	G ₄	0.000	0.063	0.300	---	
	G ₅	0.000	0.214	0.200	-0.500	---
第一次并类后 计算新类和 其余样方的 相似系数	S=0.60	G ₁ ,G ₂	G ₃	G ₄	G ₅	
	G ₁ , G ₂	---				
	G ₃	0.136	---			
	G ₄	0.132	0.30	---		
	G ₅	0.207	0.20	0.500	---	
第二次并类后 计算新类和 其余类(样方) 的相似系数	S=0.50	G ₁ ,G ₂	G ₃	G ₄ ,G ₅		
	G ₁ , G ₂	---				
	G ₃	0.136	---			
	G ₄ , G ₅	0.295	0.375	---		
第三次并类后 计算新类和其 余类的相似系 数	S=0.375	G ₁ ,G ₂	G ₃ ,G ₄ ,G ₅			
	G ₁ , G ₂	---				
	G ₃ ,G ₄ ,G ₅	0.371	---			

$$S_{r,h} = (1 - \alpha_p - \alpha_q - \beta) + \alpha_p S_{ph} + \alpha_q S_{qh} + \beta S_{pq} - \gamma |S_{ph} - S_{qh}| \quad (7-16)$$

本章介绍的几种系统聚类方法都可以用上述统一模型表示，不同的方法仅仅是 α_p 、 α_q 、 β 和 γ 四个参数的取值不同而已（见表7-5）。例如最近邻体法的四个参数值为： $\alpha_p=1/2$ ， $\alpha_q=1/2$ ， $\beta=0$ ， $\gamma=-1/2$ ，将其代入7-16式得：

$$S_{r,h} = \frac{1}{2} [S_{ph} + S_{qh} +$$

$|S_{ph} - S_{qh}|] = \max[S_{ph}, S_{qh}]$
显然 $S_{r,h} = \max[S_{ph}, S_{qh}]$ 正是最近邻体法聚类时r和k类的距离。

值得注意的是7-15和7-16式两个公式都属于递推公式的范畴，在聚合过程中每

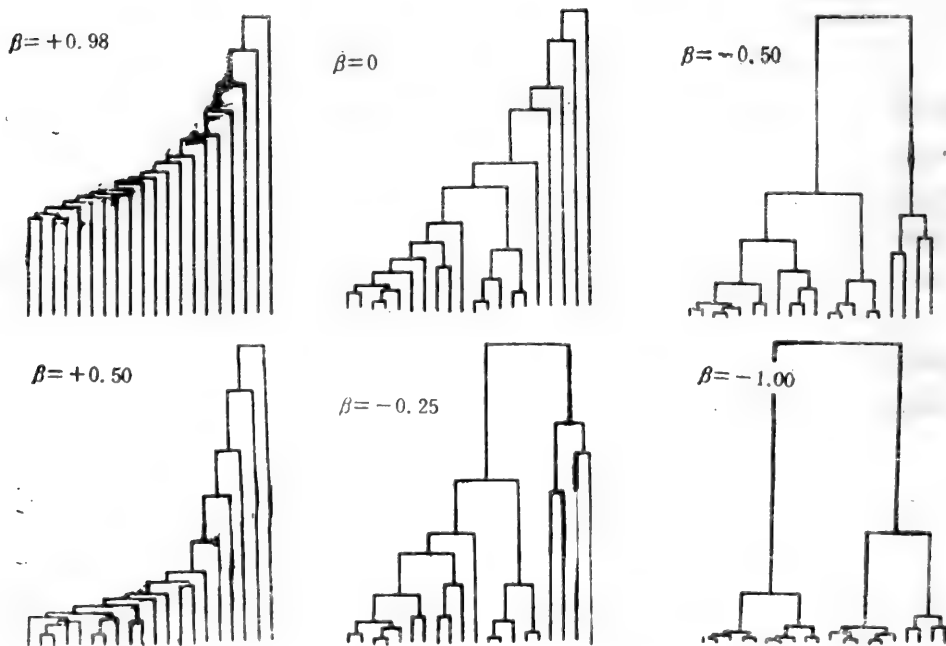


图7-8 20个实体，6个β值的可变聚类
(相异指标为欧氏距离的平方)

一步的距离或相似系数的计算都是由前一步组合而成，因此在计算了第一个相似性（或相异性）矩阵之后，不必再保留原始数据矩阵。这类聚类方法称为组合聚类（combinatorial clustering），而上述统一模型又称为组合模型。组合模型的应用不仅只限于组合聚类，而且由于某些相似或相异系数在聚合过程中不具组合性质，因而也只有在进行某种改变后才能使用组合模型。例如当采用非加权形心法时，欧氏距

离、相关系数等指标由于不具组合性质而不能应用组合模型，但如果把指标变为欧氏距离的平方或方差、协方差系数却可以应用组合模型。

另外Lance和Williams还提出了如下的组合策略，以获得介于最近邻体法和最远邻体法之间的各种中间类型的聚类方法，这些方法称为可变（Flexible）聚类法，其参数为：

$$\alpha_p + \alpha_q + \beta = 1, \quad -1 \leq \beta < 1$$

$$\alpha_p = \alpha_q, \quad \gamma = 0$$

图7-8给出了在不同 β 值情况下20个实体的聚类结果。由图7-8看出，当 β 近于1时，表现为强烈的链接性，当 β 降低为负数时，变为空间扩张，当 β 在-0.25邻域内时，具空间保持性。

表7-5 Lance和Williams 组合模型参数及性质

聚类方法	D_{rk} 和 S_{rk} 的参数				空间性质	单调性
	α_p	α_q	β	γ		
最近邻体法	1/2	1/2	0	-1/2	压缩	单调
最远邻体法	1/2	1/2	0	1/2	扩张	单调
平均聚类：						
非加权算术平均法	n_p/n_r	n_q/n_r	0	0	保持	有逆转
加权算术平均法	1/2	1/2	0	0	保持	有逆转
非加权形心法	n_p/n_r	n_q/n_r	$-\alpha_p\alpha_q$	0	保持或压缩	单调
加权形心法	1/2	1/2	-1/4	0	保持或压缩	单调
可变聚类法	$\alpha_p + \alpha_q = 1 - \beta$		0		$\beta = 1$ 压缩	单调
			$-1 \leq \beta < 1$		$\beta \approx -0.25$ 保持	
	$\alpha_p = \alpha_q$				$\beta = -1$ 扩张	

注：各符号的说明见正文。

第三节 模糊聚类分析

在群落生态学研究，我们往往会面临一些非确定性的属性或实体。例如，由于生境梯度和时间序列的连续性，同一类型的生物群落，无论是空间格局还是时间分化，不同群落实体间往往没有明确的“分界”线。通常说的某一群落的物种数目多少或多样性指数高低，其“多与少”，“高与低”之间也很难有明确的界限，如果有，也多少是带有经验或主观性的。在用某一次或某几次的调查数据进行数量分类或排序时，这些数据显然受到调查方法和时空条件的影响。在一次调查中不可做到依不同的物种及其在自然界的分布方式，采用不同的调查方法，而用同一种方法调查不同的物种，所得的数据亦不能完全反映自然界的真实情况。再则，如果是进行多次调查，由于前后调查的时间、条件不一致，所获数据也会有差别。另外，在群落调查中属性指标的选择是人为的，选什么样的指标以及选几个指标，都可能因人而异。以上事实表明，有许多事物都具有边界不清的“模糊性”，人为地、生硬地将它们分成不同的组群，不仅存在困难而且也欠妥当。

1965年,美国控制论专家L.A.Zadeh首次提出了“模糊集合”的概念,标志着模糊数学的诞生。应用模糊数学的方法处理带模糊性质的事物,把绝对的“是”“非”变为更加灵活,在适当的界限上去相对地划分,这在理论和实践上都完全适合于群落的聚类分析。模糊数学近十几年来有很大的发展,在图象识别、自动控制、计算机应用以及社会科学上都有广泛的应用。在这一节里主要介绍模糊聚类。

一、模糊集的概念及模糊等价关系

模糊聚类分析是根据模糊集理论,在模糊分类关系基础上进行聚类。

所谓模糊集是指这样的集合:对于任一元素(事物),并不要求明确作出“属于此集合”或“不属于此集合”的两个判断之一,而仅要求指出它以多大的可能性作为此集的成员。

设 X 为全域,对于分明集有:

$$f_x(A) = \begin{cases} 1 & A \in X \\ 0 & A \notin X \end{cases}$$

这就是说当 A 属于 X 的子集就定为1; A 不属于 X 的子集就定为0。

对于模糊集有:

$$0 \leq f_A(X) \leq 1$$

这就是说,若 f_A 为 X 上在 $[0, 1]$ 范围内取值的一个函数,则称 A 为一个模糊集。

若有一矩阵 R ,其元素取值于 $[0, 1]$ 范围内,则称该矩阵为模糊矩阵。

模糊矩阵 R 如果满足以下3个条件,则称该模糊矩阵具有模糊等价关系:

1. 反身性: $r_{ii} = 1$ ($i = 1, 2, 3, \dots, n$)

2. 对称性: $r_{ij} = r_{ji}$ ($i, j = 1, 2, 3, \dots, n$)

3. 传递性: $R \cdot R \subseteq R$

可以证明,若 R 是 X 上满足反身性、对称性的模糊关系(n 阶方阵),则必存在 $k \leq n$ 使

$$\underbrace{R \cdot R \cdot \dots \cdot R}_K = R^k \quad (R \cdot R \text{ 表示 } R \text{ 的褶积})$$

是一个模糊等价关系。

还可以证明,若 R 是 X 上的一个模糊等价关系,则对任意 $0 \leq \lambda \leq 1$, R_λ 都是 X 上的一个普遍等价关系。根据这些等价关系 X 中的元素便可分类,且当 λ 由1下降到0时,所分的类由细变粗,形成一个等级的聚类图。

模糊数学有特有的运算法则:

设 A 和 B 都是 X 上的两个模糊子集,则它们的并集 $A \vee B$ 、交集 $A \wedge B$ 及 A 的余集 \bar{A} 仍然是模糊子集,它们的隶属函数分别定义为:

1. 并: 记为 \vee ,

$$f_{A \vee B}(X) = \max[f_A(X), f_B(X)] \quad (7-17)$$

2. 交: 记为 \wedge ,

$$f_{A \wedge B}(X) = \min[f_A(X), f_B(X)] \quad (7-18)$$

3. 余或补, 记为 \bar{A}

$$f_{\bar{A}}(X) = 1 - f_A(X) \quad (7-19)$$

二、模糊聚类分析的步骤与方法

模糊聚类分析的过程一般分为以下几步：

1. 计算相似系数或相异系数：这一步与第一节介绍的聚类方法相同。一般说来，进行模糊聚类分析既可以直接采用相似系数如夹角余弦、相关系数等标定，也可以采用相异系数如欧氏距离等标定，但是两者在建立模糊相似矩阵时有所不同，后者实质上是相异性矩阵，按照模糊聚类分析的基本原理，应将相异性指标转换为相似性指标（具体方法见第二步）。

2. 建立模糊相似矩阵R：对于用相似系数标定模糊相似矩阵，这里主要有3种情况：

(1) 系数取值范围在 $[0, 1]$ 之间（如夹角余弦），则该相似矩阵为一模糊相似矩阵，可直接进入下一步的计算。

(2) 系数取值范围在 $[-1, +1]$ 之间（如相关系数），则该相似矩阵应通过下式转换才能成为模糊相似矩阵：

$$r_{ij} = (1 + S_{ij}) / 2 \quad (7-20)$$

式中 r_{ij} 为模糊矩阵中的元素， S_{ij} 为原相似矩阵中的元素。

(3) 系数没有确定的上界和下界（如方差-协方差），则该矩阵可通过下式改造成模糊相似矩阵：

$$r_{ij} = (m + S_{ij}) / 2m \quad (7-21)$$

式中 m 为一适当选定的正常数，以保证 $0 \leq r_{ij} \leq 1$ 。一般我们可以选定原矩阵中绝对值最大的元素的值或略大的正整数值作为 m ，在这种情况下建立的模糊相似矩阵，其各元素 r_{ij} 是相对比较意义下的相似性指标。

对于用相异系数（主要是多种距离系数）标定的矩阵，实质上是一个相异矩阵，当将其改造为模糊相似矩阵，应依据原矩阵元素的取值范围进行改造。这里主要有两种情况：

(1) 系数取值范围在 $[0, 1]$ 之间（如Gower距离，Bray-Curtis距离，Canberra距离），则根据数学上互补的原理采用下式进行改造：

$$r_{ij} = 1 - D_{ij} \quad (7-22)$$

(2) 系数有确定的下界为0，但没有明确的上界（如欧氏距离、广义距离），则该矩阵可用下式改造成模糊相似矩阵：

$$r_{ij} = 1 - \frac{D_{ij}}{m} \quad (7-23)$$

式中 m 为一适当选定的正常数，以保证 $0 \leq r_{ij} \leq 1$ 。一般我们可以选取原矩阵元素中最大的值作为 m 。与7-21式的情况相似，用7-23式改造成的模糊相似矩阵，其各元素 r_{ij} 也是比较意义下的相对相似性指标。

3. 建立模糊等价关系：一个模糊相似矩阵一般只满足反身性和对称性，而不一定（在大多数情况下是如此）满足传递性。为此可通过模糊相似矩阵褶积将其改造为具有模糊等价关系的矩阵。矩阵的褶积和矩阵的乘法相似，只不过将数的运算中加与乘改为并 \vee 与交 \wedge 。

$$r_{ij} = (r_{i1} \wedge r_{1j}) \vee (r_{i2} \wedge r_{2j}) \vee \cdots \vee (r_{im} \wedge r_{mj}) \quad (7-24)$$

其矩阵R的褶积 R^2, R^4, R^8, \dots 。当在某一步有

$$R^k = R^{2k} = R^* \quad (7-25)$$

时，这时的矩阵 R^* 便是一个具有模糊等价关系的矩阵。

4. 进行聚类：将模糊等价矩阵中的 r_{ij} 依大小次序排列，从1开始，沿着 r_{ij} 自大到小依次取 λ 值（也可以选取适当水平的 λ 值），并定义：

$$r_{ij} = \begin{cases} 1 & r_{ij} \geq \lambda \\ 0 & r_{ij} < \lambda \end{cases} \quad (7-26)$$

这样依次可得到若干个元素为0,1的矩阵，其中为1的元素则表示这两个样本并为一类。这样的聚类结果，同样可以用树枝状图来表示。

三、一个计算实例

下面我们应用张金屯（1985）的一个假想例子说明模型聚类分析的具体方法。

假设有5个样方、4个属性（物种），聚类的第一步是计算相似系数建立相似矩阵，这一步与其他的聚类方法相同，故省去原始数据矩阵和相似系数计算，直接列出：

$$R = \begin{pmatrix} 1 & 0.1 & 0.8 & 0.5 & 0.3 \\ 0.1 & 1 & 0.1 & 0.2 & 0.4 \\ 0.8 & 0.1 & 1 & 0.3 & 0.1 \\ 0.5 & 0.2 & 0.3 & 1 & 0.6 \\ 0.3 & 0.4 & 0.1 & 0.6 & 1 \end{pmatrix}$$

不难看出， R 的各元素 r_{ij} 的值域为 $[0,1]$ ，并且满足反身性和对称性，但不满足传递性，所以要对其进行改造。为此依次取 R 的褶积 R^2, R^4, R^8, \dots 。

以 R^2 为例，在矩阵 R^2 中的

$$\begin{aligned} r_{11} &= (1 \wedge 1) \vee (0.1 \wedge 0.1) \vee (0.8 \wedge 0.8) \vee (0.5 \wedge 0.5) \vee (0.3 \wedge 0.3) \\ &= 1 \vee 0.1 \vee 0.8 \vee 0.5 \vee 0.3 \\ &= 1 \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} r_{12} &= (1 \wedge 0.1) \vee (0.1 \wedge 1) \vee (0.1 \wedge 0.1) \vee (0.5 \wedge 0.2) \vee (0.3 \wedge 0.4) \\ &= 0.1 \vee 0.1 \vee 0.1 \vee 0.2 \vee 0.3 \\ &= 0.3 \end{aligned}$$

.....

经依次计算得 $R^4 = R^8 \subseteq R^*$

$$R^* = \begin{pmatrix} 1 & 0.4 & 0.8 & 0.5 & 0.5 \\ 0.4 & 1 & 0.4 & 0.4 & 0.4 \\ 0.8 & 0.4 & 1 & 0.5 & 0.5 \\ 0.5 & 0.4 & 0.5 & 1 & 0.6 \\ 0.5 & 0.4 & 0.5 & 0.6 & 1 \end{pmatrix}$$

显然， R^* 已是一个模糊等价矩阵。

按 r_{ij} 大小排列有 $0.8 > 0.6 > 0.5 > 0.4$

当 $\lambda = 0.8$ 时，根据（7-26）式得

$$R_{0.8} = \begin{matrix} & 1 & 0 & 1 & 0 & 0 \\ & 0 & 1 & 0 & 0 & 0 \\ & 1 & 0 & 1 & 0 & 0 \\ & 0 & 0 & 0 & 1 & 0 \\ & 0 & 0 & 0 & 0 & 1 \end{matrix}$$

即第1个和第3个样本并为一类，共分4类为：{1, 3}、{2}、{4}、{5}。

同理，当 $\lambda=0.6$ 时，将第4和第5样本并为一类共分三类为：{1, 3}、{2}、{4, 5}。

当 $\lambda=0.5$ 时，将样本1、3、4、5并为一类，共分二类，为{1, 3, 4, 5}、{2}。

当 $\lambda=0.4$ 时，全部样方归为一类。至此聚类结束，并可按聚类过程作如树枝状图（图7-9）。

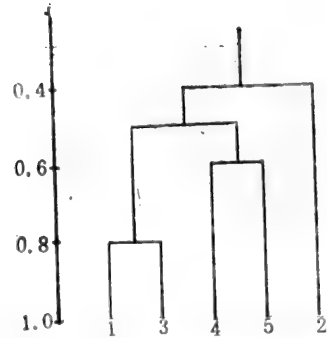


图7-9 5个样方4个物种的模糊聚类结果

四、群落模糊聚类分析实例

模糊聚类分析在群落生态学研究上具有广阔的应用前景，目前已有越来越多的生态学工作者采用这种方法进行群落数量分类。下面介绍几个应用模糊聚类分析研究群落的实例。

1. 模糊聚类在荆条灌丛 (*scrub, Vitex negundo var. heterophylla*) 分类中的应用

张金屯 (1985) 在山西南部的低山丘陵区 (属中条山系)，采取样方取样调查荆条灌丛的类型。调查共抽取41个样方，每样方面积为 $4 \times 5m^2$ ，在样方内记录种类成分及灌木半灌木的数量性状，并在样方内选有代表性的小样方 ($1 \times 1m^2$) 记录草本植物的数量性状。模糊聚类分析的结果，当取定 $0.8 \geq \lambda > 0.75$ 时，将41个样方分成了11个荆条灌丛类型，其中有3个灌丛过渡性质较为明显。聚类结果表明了不同灌丛类型的优势植物种群和占据的海拔高度范围，明确了水分是制约灌丛的重要因素，海拔高度对灌丛分布有重要影响。对41个样方30个物种的模糊聚类结果，与传统的以群落结构为主要依据的定性分类结果是一致的。

张金屯还对同样的数据资料采用组平均法 (见本章第二节) 和图论聚类法 (见本章第六节) 进行聚类，其结果均与模糊聚类法的结果基本一致。但张氏认为模糊聚类是一种有效的植被分类方法，它适合于植被低级单元的聚类分析，它的分辨能力较强，在荆条灌丛的聚类中，把三个过渡性质明显的灌丛都区分得很清楚。

2. 稻田昆虫群落的模糊聚类分析

尤民生等 (1985) 对福州市郊区11种稻型田的昆虫群落，在水稻生长期每7—9天调查一次，每田以五点取样法肉眼观察50丛，记载丛中所有昆虫种类及数量。同时在附近随机网捕300网，于室内鉴定种类，分别记载个体数量，统计出各型稻田昆虫群落的物种数、个体数量、种间相遇机率 (PIE)、多样性指数 (H') 和均匀性指数 (E) 等5个群落水平特征数值指标作为属性数据，对不同稻型田昆虫群落进行模糊聚类分析，大致把11种稻型田区分为洋面田、高海拔双季稻田和高海拔单季稻田3种群落类型。聚类结果反映了不同海拔高度、同一海拔高度不同生境以及不同稻季之间昆虫群落的差异性。

3. 应用模糊聚类分析研究桔园昆虫群落内的竞争群

作者于1986年在重庆北碚调查了11个柑桔叶片吸汁性害虫一年内不同树冠部位及不同叶龄叶片的数量,计算了各个物种的三维(时间、空间、营养)生态位及两两间的生态位重叠值。以生态位重叠值作为相似性指标,建立11个物种的相似性矩阵,该矩阵不仅反映了物种间的生态相似性,而且还反映了物种相互间的竞争关系。通过模糊聚类分析,把11个物种分成了3个竞争群,其结果表现了物种在时间和空间上的分离以及取食叶片的选择性。以生态位重叠值度量物种间的竞争强度并以此作为相似性指标进行模糊聚类,是划分群落内竞争群的有效途径。

第四节 信息聚类法

信息聚类分析(information clustering analysis)是Williams等(1966)为生态学需要而设计的方法。一般聚类方法,其程序是先计算相似性矩阵,然后再聚类,而信息聚类分析则是基于信息度量的直接聚类方法。

一、信息聚类的基本原理

在第四章已经介绍过应用Shannon的信息指数公式作为测度群落多样性的指标,这个公式是:

$$H' = - \sum_{i=1}^n P_i \log P_i$$

同样,也可以用Shannon公式测定样方或样方组的信息量。每个样方组有一定信息量,而且如果合并两个组,则所构成的并组一般比它单独的成员组含有更多的信息量。但是,两个组越相似,它们合并时的信息增量(information gain)就越小。因此每一步要合并的两个组,其信息增量在所有可能合并组中应该是最小的。如有N个样方,先计算出每个样方的信息量,然后计算各样方对 $[N(N-1)/2]$ 的信息增量,这个信息增量实际上是一个相异性指标,然后将信息增量最小的对合并成一个组。现在集合中有(N-1)个组,其中有(N-2)个是单个样方,这时再比较这(N-1)个组各组对之间的信息增量(共有 $(N-1)(N-2)/2$ 个组对),再合并信息增量最小的对。继续这个过程,直到所有的样方合并为一组。

由上看出,信息聚类的整个过程与系统聚类基本上是相似的,其不同之处,也是信息聚类的关键之处在于计算样方(或样方组)的信息量以及两个样方(或样方组)合并时的信息增量。

二、二元数据的信息聚类

我们先介绍二元数据的信息聚类方法,因为它既具简单的形式而又是多状态和数量数据

信息聚类的基础。

先考虑在一个样方组A内，如何计算各样方间的多样性，即该组包含的信息量。假设A组包含n个样方（如n=1，则是单个样方），显然n最多不会超过考查的样方总数N。我们对p个种的每一个种分别计算各样方的多样性（信息量）。对种i而言，假设n个样方中有a_i个样方包含它，其余n-a_i个样方不包含它。若以a_i/n和(n-a_i)/n分别作为包含种i和不包含种i的概率，则根据Shannon公式，样方组A内对种i的信息量为：

$$\begin{aligned}
 I_i(A) &= -n\left(\frac{a_i}{n} \ln \frac{a_i}{n} + \frac{n-a_i}{n} \ln \frac{n-a_i}{n}\right) \\
 &= a_i(\ln n - \ln a_i) + (n-a_i)[\ln n - \ln(n-a_i)] \\
 &= n \ln n - a_i \ln a_i - (n-a_i) \ln(n-a_i) \\
 &\quad (i=1, 2, \dots, p)
 \end{aligned}$$

对p个种的信息量求和，就得到组A的信息量：

$$I(A) = \sum_{i=1}^p I_i(A) = pn \ln n - \sum_{i=1}^p [a_i \ln a_i + (n-a_i) \ln(n-a_i)] \quad (7-27)$$

假若A中仅有一个样方，即n=1，对于二元数据来说a_i只能是0或1，且(n-a_i)就为1或0，因为1ln1=0；0ln0=0 所以当A只含1个样方时，I(A)=0。

另外，假若A中n个样方的种的组成完全相同，即n个样方中同时包含一些种，同时不包含另一些种，因为此时有a_i=n，n-a_i=0，或a_i=0，n-a_i=n，代入7-27式，也有I(A)=0。

现在假设样方组A有n_A个样方，样方组B有n_B个样方，由7-27式分别计算出I(A)和I(B)以及I(A+B)，则我们定义A与B组合后的信息增量为：

$$\Delta I(A, B) = I(A+B) - I(A) - I(B) \quad (7-28)$$

这就是样方组A与样方组B的信息系数。如前所述，信息系数是一个相异性指标，信息系数愈小，表示A与B愈相似。信息系数的下界为0，但没有确定的上界。

上述已解决了二元数据两个样方间、一样方与一样方组间以及两个样方组间信息增量的计算问题，下面介绍如何根据信息增量进行聚类。

以本章第二节中五个池塘8种浮游生物丰盛度为例，现转化为二元数据（表7-5）。

聚类的每一步，必须计算三类值：

表7-5 5个池塘8种浮游生物的二元数据

物种 (属性)	池塘(样方)				
	G ₁	G ₂	G ₃	G ₄	G ₅
1	1	1	0	0	0
2	0	0	1	1	0
3	0	1	1	0	1
4	0	0	1	1	1
5	1	1	0	0	0
6	0	1	0	1	1
7	0	0	0	1	1
8	1	1	0	0	0

(I) 每一类的信息总量 I，聚类开始时每类的 I=0，这是因为一类只有一个样本；

(II) 一次取两类的所有可能组合的信息量 I，即并类的信息量；

(III) 每一可能合并产生的信息增量 ΔI。

将计算出的上述三类值放入一个矩阵中：(I)类的值放在主对角线上；(II)类的值放在主对角线之下；(III)类的值放在主对角线之上。开始时该矩阵为n×n维，

随着类与类的合并，维数逐渐降低。

根据以上二元数据表，信息聚类的步骤如下：

第一步：计算第1个I值矩阵。

$$\begin{array}{ccccc}
 & G_1 & G_2 & G_3 & G_4 & G_5 \\
 & 0 & 2.773 & 8.318 & 9.704 & 9.704 \\
 & 2.773 & 0 & 8.318 & 9.704 & 6.931 \\
 I^{(1)} = & 8.318 & 8.318 & 0 & 4.159 & 4.159 \\
 & 9.704 & 9.704 & 4.159 & 0 & 2.773 \\
 & 9.704 & 6.931 & 4.159 & 2.773 & 0
 \end{array}$$

(I) 类值的计算：因为每类只有一个样本，所以每类的信息量为0，放入 $I^{(1)}$ 矩阵的主对角线上；

(II) 类值的计算：两样本间信息量可用一个简单的公式计算：

$$I(j+k) = 2(b+c)\ln 2 \quad (7-29)$$

式中 $(b+c)$ 与第六章所述的列联表中的符号相同，即为两个样方间不同的物种数。

公式7-29和7-27是等价的，可证明如下：

因为此时 $n=2$ ，对于两个样方同时存在 a 个种，有 $a_i=2$ ， $n-a_i=0$ ；对于只在某一个样方中存在 $(b+c)$ 个种，有 $a_i=1$ ， $n-a_i=1$ ；对于两个样方都不存在 d 个种，有 $a_i=0$ ， $n-a_i=2$ （这里的 a, b, c, d 都同于列联表中的符号），于是按7-27式样方 j 和 k 的信息量为：

$$\begin{aligned}
 I(j+k) &= P \cdot 2\ln 2 - a(2\ln 2) - (b+c) \times 0 - d(2\ln 2) \\
 &= (p-a-d) \cdot 2\ln 2 \\
 &= 2(b+c)\ln 2
 \end{aligned}$$

如是，则：

$$I(G_1+G_2) = 2 \times 2\ln 2 = 2.773$$

$$I(G_1+G_3) = 2 \times 6\ln 2 = 8.318$$

.....

将(II)类计算值放入矩阵 $I^{(1)}$ 的主对角线下方。

(III) 类值的计算：由于单个样方的信息量 $I=0$ ，根据7-8式，则当 j 样方和 k 样方可能合并时的信息增量为：

$$\Delta I(j, k) = I(j+k)$$

将计算出的(III)类值放入矩阵 $I^{(1)}$ ，显而易见，矩阵 $I^{(1)}$ 总是对称的。

由 $I^{(1)}$ 看出 $\Delta I(G_1, G_2) = \Delta I(G_4, G_5) = 2.773$ 为最小，那末将 G_1 与 G_2 ， G_4 ， G_5 分别合并，这时5个样方区分为三个类即 $\{G_1, G_2\}$ ， $\{G_4, G_5\}$ ， $\{G_3\}$ 。

第二步：计算第2个I值矩阵。

$$\begin{array}{ccc}
 G_1, G_2 & G_3 & G_4, G_5 \\
 2.773 & 10.594 & 15.588 \\
 I^{(2)} = & 13.367 & 0 & 4.865 \\
 & 21.134 & 7.638 & 2.773
 \end{array}$$

(I) 类值的计算，并将计算值放入 $I^{(2)}$ 的主对角线上。

$$I(G_1, G_2) = I(G_1+G_2) = 2.773$$

$$I(G_3) = 0$$

$$I(G_4, G_5) = I(G_4 + G_5) = 2.773$$

(II) 类值的计算, 并将计算值放入 $I^{(2)}$ 主对角线之下。

$$I(G_1, G_2 + G_3) = 8 \times 3 \ln 3 - [(2 \ln 2 + 1 \ln 1) + (1 \ln 1 + 2 \ln 2) + (2 \ln 2 + 1 \ln 1) + \dots + (2 \ln 2 + 1 \ln 1)] = 13.367$$

$$I(G_1, G_2 + G_4, G_5) = 8 \times 4 \ln 4 - [(2 \ln 2 + 2 \ln 2) + \dots + (2 \ln 2 + 2 \ln 2)] = 21.134$$

$$I(G_3 + G_4, G_5) = 8 \times 3 \ln 3 - [(0 \ln 0 + 3 \ln 3) + (2 \ln 2 + 1 \ln 1) + \dots + (0 \ln 0 + 3 \ln 3)] = 7.638$$

(III) 类值的计算, 并将计算值放入 $I^{(2)}$ 主对角线之上。

$$\Delta I(G_1, G_2, G_3) = I(G_1, G_2 + G_3) - I(G_1, G_2) - I(G_3) = 13.367 - 2.773 - 0 = 10.594$$

$$\Delta I(G_1, G_2, G_3, G_4) = I(G_1, G_2 + G_3, G_4) - I(G_1, G_2) - I(G_3, G_4) = 21.134 - 2.773 - 2.773 = 15.588$$

$$\Delta I(G_3, G_4, G_5) = I(G_3 + G_4, G_5) - I(G_3) - I(G_4, G_5) = 7.638 - 0 - 2.773 = 4.865$$

比较 $I^{(1)}$ 和 $I^{(2)}$ 看出, 实际上每一步只需计算合并类与其余类的信息量和信息增量。

矩阵 $I^{(2)}$ 中, $\Delta I(G_3, G_4, G_5) = 4.865$ 为最小, 则将其合并为一类, 这时5个样方区分为两类, 即: $\{G_1, G_2\}, \{G_3, G_4, G_5\}$ 。

第三步: 计算第3个I值矩阵。

$$I^{(3)} = \begin{matrix} & G_1, G_2 & G_3, G_4, G_5 \\ \begin{matrix} G_1, G_2 \\ G_3, G_4, G_5 \end{matrix} & \begin{bmatrix} 2.773 & 16.509 \\ 26.920 & 7.638 \end{bmatrix} \end{matrix}$$

这是最后一步的合并, 只需计算:

$$I(G_1, G_2, G_3 + G_4, G_5) = 26.920$$

$$\Delta I(G_1, G_2, G_3, G_4, G_5) = 26.920 - 2.773 - 7.638 = 16.509$$

最后一步合并的I值, 实际上是全部样方的信息量。

第四步: 根据信息聚类的聚合过程绘出树枝状图 (图7-10)。

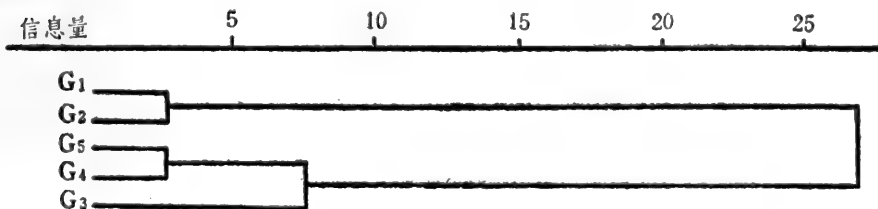


图7-10 5个池塘浮游生物信息聚类结果

在整个聚合过程中, 聚合信息增量的倒数 ($1/\Delta I$) 称为信息聚类的效率系数 (efficiency coefficient)。聚合信息增量 ΔI 值越低, 聚合的样本越大。如果以效率系数 ($1/\Delta I$) 对聚合步作图, 则图中的最低点表示树状图中最重要的分界。

三、多状态数据及数量数据信息量及信息增量的计算

多状态数据及数量数据的信息聚类方法与二元数据的信息聚类方法相似，其不同之处在于信息量和信息增量的计算方法不同。阳含熙介绍的计算方法如下。

(一) 多状态数据

现在假定各属性都是多状态的名称属性或顺序属性，此时用数字1、2、……代表不同的状态。各个属性的状态数可以不相同，其中也许还有二元属性，只是在这种情况下需用1和2代表两个不同的状态，而不用0、1两个数字。

为了方便起见，取p个属性中状态最多的数字，比如t为准，假定所有属性都是t个状态的。先考虑样方组A（有n个样方）对每个种的信息量。对种i而言，假若有 $a_i(1)$ 个样方处于状态1， $a_i(2)$ 个样方处于状态2，…… $a_i(t)$ 个样方处于状态t，显然 $\sum_{k=1}^t a_i(k) = n$ 。如果种i不足t个状态，则相应的 $a_i(k)$ 只能取值为0，这并不影响计算数值。于是，样方组A对种i而言的信息量为

$$I_i(A) = n \ln n - \sum_{k=1}^t a_i(k) \ln a_i(k) \quad (i=1, 2, \dots, p)$$

对p个种求和得到组A的信息量为：

$$\begin{aligned} I(A) &= \sum_{i=1}^p I_i(A) \\ &= pn \ln n - \sum_{i=1}^p \sum_{k=1}^t a_i(k) \ln a_i(k) \end{aligned} \quad (7-30)$$

当 $t=2$ 时，因 $a_i(1) + a_i(2) = n$ ，7-30式就简化为7-27式。

由7-30式同样可以看出，当 $n=1$ （即单个样方）， $I(A)=0$ ；当A中n个样方对所有属性所处的状态都相同，也有 $I(A)=0$ 。

求出样方组A、样方组B及它们的并组A+B的信息量后，仍用7-28式计算信息增量 $\Delta I(A, B)$ 。

对于两个样方j和k间的信息量，同样因为 $I(j)=I(k)=0$ ；并且在j+k的两样方组中，对每个种而言，要求两者状态相同，要求状态不同，不难看出 $I(j+k) = 2(b+c) \ln 2$ 的简便公式仍然成立，其中 $(b+c)$ 表示两样方状态不同的属性数。因此样方j与k间的信息量也可以用公式7-29。

下面以 4×5 的数据来说明上述计算。数据的1、2、……均代表属性的状态号并非数值（表7-6）。

表7-6中属性1是两状态的，属性2和4是四状态的，属性3是三状态的，故以四状态为准（即 $t=4$ ）。

先求单个样方间的信息增量。应用7-29式样方1与2，1与3，1与4都是4个属性处于不同

状态，即 $b+c=4$ ；样方1与5，2与5，3与5有3个属性处于不同状态，即 $b+c=3$ ；样方2与4，3与4，4与5有2个属性处于不同状态，即 $b+c=2$ ；样方2与3所有属性的状态均相同，即 $b+c=0$ 。故有：

$$\Delta I(1, 2) = 5.5452,$$

$$\Delta I(1, 3) = 5.5452, \Delta I(2, 3) = 0,$$

$$\Delta I(1, 4) = 5.5452, \Delta I(2, 4) = 2.7726, \Delta I(3, 4) = 2.7726,$$

$$\Delta I(1, 5) = 4.1589, \Delta I(2, 5) = 4.1589, \Delta I(3, 5) = 4.1589, \Delta I(4, 5) = 2.7726$$

下面再以样方组A（包括1、2、3样方）和B（单个样方4）为例，计算A和B之间的信息增量：

为此需算出 $I(A)$ 、 $I(B)$ 和 $I(A+B)$ ，因B只有一个样方，所以 $I(B)=0$ 。在样方A中，第1个属性状态为1号的有两个样方，即 $a_1(1)=2$ 。同理， $a_1(2)=1$ ， $a_1(3)=a_1(4)=0$ ； $a_2(1)=a_2(4)=0$ ， $a_2(2)=2$ ， $a_2(3)=1$ ； $a_3(1)=1$ ， $a_3(2)=a_3(4)=0$ ， $a_3(3)=2$ ； $a_4(1)=a_4(3)=0$ ， $a_4(2)=1$ ， $a_4(4)=2$ ；将它们代入7-30式，得：

$$I(A) = 4 \times 3 \ln 3 - 4 \times 2 \ln 2 = 7.6382$$

同样可算出：

$$I(A+B) = 4 \times 4 \ln 4 - 2 \times 3 \ln 3 - 2 \times \ln 2 = 12.8164$$

于是样方组A与B的信息增量为：

$$\Delta I(A, B) = 12.8164 - 7.6382 - 0 = 5.1782$$

(二) 数量数据

我们仍然考虑样方组之间的信息增量，但现在不是按多状态数据那样计算组内各样方间的信息量，而是计算组内各种间的信息量。此时每个种的数值影响信息量的大小，不再只当成一个作用等同的状态，所以这种信息增量又称为非对称信息系数，而多状态数据情况下的信息增量称为对称性的信息系数。

下面以 4×3 的数量数据为例介绍计算方法（表7-7）。

表7-6 4×5 多状态数据表

属性	样方				
	1	2	3	4	5
1	3	1	1	1	1
2	3	2	2	1	4
3	1	3	3	2	2
4	2	4	4	4	2

表7-7 4×3 的数量数据表

物种	样方		
	1	2	3
1	5	7	4
2	3	0	5
3	2	2	3
4	0	1	8

先考虑单个样方中各种间的信息量。假定一样方A，对p个种的个体数分别为 a_1, a_2, \dots, a_p ，

合计为 $T = \sum_{i=1}^p a_i$ ，若以 a_i/T 作为第i种出现的概率，则由Shannon公式，该样方A内各种间的信息量为：

$$I(A) = -T \sum_{i=1}^p [(a_i/T) \lg(a_i/T)]$$

$$=T \lg T - \sum_{i=1}^p a_i \lg a_i \quad (7-31)$$

注意，这里用的是常用对数，因为数量数据可能数值较大，如用自然对数，可能有相当大的值。

例中样方1的信息量为：

$$\begin{aligned} I(1) &= 10 \lg 10 - 5 \lg 5 - 3 \lg 3 - 2 \lg 2 - 0 \lg 0 \\ &= 10 - 5.5283 = 4.4717 \end{aligned}$$

同样可算出 $I(2) = 3.4823$ ， $I(3) = 11.4614$ 。

公式7-31对A是样方组也同样适用，只是其中总和T及各品种的数值 a_i 都是相应数据对组中样方求和而得来的。比如样方组A包含1、2两个样方，此时A对各个种的数据 a_i 是(12, 3, 4, 1) 总和T为20。所以由7-31式，有：

$$\begin{aligned} I(A) &= I(1+2) = 20 \lg 20 - 12 \lg 12 - 3 \lg 3 - 4 \lg 4 \\ &= 9.2308 \end{aligned}$$

假设样方组A(含样方1、2)与B(只含样方3)合并成组A+B，则由7-31式计算出三组的信息量 $I(A)$ 、 $I(B)$ 和 $I(A+B)$ 之后，同样用7-29式计算样方组A与B间的信息增量。

例如，样方1与2间的信息增量为：

$$\begin{aligned} \Delta I(1, 2) &= I(1+2) - I(1) - I(2) \\ &= 9.2308 - 4.4717 - 3.4823 = 1.2768 \end{aligned}$$

再如样方组A和B的信息增量，已知 $I(A) = 9.2308$ ， $I(B) = I(3) = 11.4614$ ；还需求出

$$\begin{aligned} I(A+B) &= 40 \lg 40 - 16 \lg 16 - 8 \lg 8 - 7 \lg 7 - 9 \lg 9 \\ &= 23.0879 \end{aligned}$$

于是有

$$\begin{aligned} \Delta I(A, B) &= 23.0879 - 9.2308 - 11.4614 \\ &= 2.3957 \end{aligned}$$

上述处理数量数据的信息增量，计算比较复杂，实际上我们也可以只用样方两两之间的信息增量建立相异性矩阵，然后用其他的聚类方法，如最近邻体法、平均聚类法等进行聚类，这不仅在一定程度上减轻了聚合过程中每一步求信息量、信息增量的计算工作量，而且聚类效果或许会更好。这可以从下面的实例中看到。

四、信息聚类在生态学研究中的适用性

要真正检验一种聚类方法的效果，要看这种聚类方法所得的结果对生态学工作者是否有价值。Williams等(1966)检验了信息聚类等几种聚类方法在生态学研究上的适用性。他们在英国调查了两组明显不同的植物的数据，每组中又包括了几种不同的生态类型。Tumulus heath组有三种生态类型共20个样本，76个物种；Hoveton Great Brod组有六种生态类型，共56个样本，73个物种。Williams等设置了两个检验的标准：(1)一种好的聚类方法必须能够确定出这些基本的生态类型；(2)这些类型大约在同样的分界水平下是可辨的。

对调查数据用相关系数(r)、欧氏距离平方(D_i^2)、数据标准化后的欧氏距离的平方

表7-8 基于5种相似(或相异)系数、两种聚类方法对基本生态类型的判别

聚类方法	相似(异)系数	Tumulus heath			Hoveton					
		1	2	3	1	2	3	4	5	6
最近邻体法	相关系数 r	+	+	-	+	(+)	(+)	(+)	-	+
	欧氏距离 D_1^2	+	+	-	+	-	(+)	(+)	-	(+)
	标准化后的 D_1^2	+	+	-	+	-	-	(+)	-	-
	Sørensen系数 D_{12}	+	+	-	+	+	(+)	+	-	+
	信息系数 ΔI	+	+	-	+	-	(+)	(+)	-	(+)
非加权形心法	相关系数 r	+	+	-	+	(+)	(+)	+	-	+
	欧氏距离 D_1^2	+	+	-	+	-	(+)	(+)	-	(+)
	标准化后的 D_1^2	+	+	-	+	-	-	(+)	-	-
	Sørensen系数 D_{12}	+	+	+	(+)	+	+	+	+	+
	信息系数 ΔI	+	+	+	+	+	+	+	+	+

注: +: 找出了这个类; (+): 虽找出了这个类, 但在较低的相似水平;
-: 没有找出这个类。

所有的生态类型都分了出来; Sørensen 系数效果较好, 只失去了一个类型; 基于信息系数和 Sørensen 系数聚类除了分出基本生态类型外, 还给出了另外一个具生态意义的类(表7-8)。

(D_1^2)、Sørensen(D_{12} 或 S_s)及信息系数(ΔI)五种相似或相异性指标, 分别采用最近邻体法和非加权形心法进行聚类。在相似(或相异)系数和聚类方法的所有10个组合中, 只有基于信息系数和 Sørensen系数的非加权形心法才把野外观察到的所有类型分了出来。按设置的第一个标准: 相关系数、欧氏距离不宜用于对物种丰盛度描述的样本的聚类; 象非加权形心法这样的平均聚类法聚类效果比最近邻体好。按第二个标准, 只有基于信息系数的非加权形心聚类把两组中

第五节 有序样本的最优分割

前面已介绍的聚类方法以及后面还要简单介绍的一些聚类方法, 都没有考虑样本的顺序性, 而且在多数情况下, 用上述方法聚类的样本也是无序的。但是, 在生态学研究, 经常会遇到有序样本及其聚类问题。例如, 研究时间序列上群落的变化, 其调查时间(如年、月、周)有一定的顺序; 研究群落随海拔高度的变化, 其海拔高度亦有由低到高的顺序等。对这类有序样本利用其属性进行聚类时, 其区分的类别不能或不需要破坏原有样本的顺序, 这就是所谓有序样本的聚类或分割问题。有序样本的聚类方法比无序样本的聚类方法少得多, 其中用得较多的是最优分割法。下面介绍最优分割法的基本原理和计算方法。

一、最优分割法的基本原理

设有一批(n 个)按一定顺序排列的样本, 如果每个样本只调查一种属性, 即一维有序样本, 其原始数据矩阵可表示为:

$$X_{1 \times n} = (x_1, x_2, \dots, x_n)$$

如果每个样本有 p 项属性指标, 则原始数据矩阵表示为:

$$X_{p \times n} = \begin{matrix} x_{11} & x_{12} & \cdots & x_{1n} \\ x_{21} & x_{22} & \cdots & x_{2n} \\ \cdots & \cdots & \cdots & \cdots \\ x_{p1} & x_{p2} & \cdots & x_{pn} \end{matrix}$$

式中 x_{ij} 表示第 j 个样本的第 i 个属性指标的观察值。

对 n 个样本进行分割而不破坏其样本固有的顺序，显然可将 n 个样本分为二段、三段、……直至 $n-1$ 段，分别称为二分割、三分割、……直至 k 分割 ($k=n-1$)。每一种分割又有多种方式，例如二分割的分割方式有 C_{n-1}^1 ，三分割的方式有 C_{n-1}^2 ，这样所有可能的分割方式有

$$C_{n-1}^1 + C_{n-1}^2 + \cdots + C_{n-1}^{n-1} = 2^{n-1} - 1$$

现要求在所有分割方法中找出一种分割方式，使得所分割的各段内部样本间差异最小，而各段之间的差异最大。我们称这样一种分割法及分割方式为最优分割法。

所谓各段内部的差异最小，是指各段内的数值变化最小，这可以用段内样本间属性的变差或极差来表示。

假设分割的一个样本段为 $\{x_i, x_{i+1}, \cdots, x_j\}$ ，其变差在一维的情况下为：

$$d_{ij} = \sum_{k=i}^j (x_k - \bar{x}_{ij})^2 \quad (7-32)$$

其中
$$\bar{x}_{ij} = \frac{1}{j-i+1} \sum_{k=i}^j x_k \quad (7-33)$$

为第 i 个样本的属性变量到第 j 个样本的属性变量的平均值。

在 p 维属性的情况下，其变差为：

$$d_{ij} = \sum_{a=1}^p \sum_{k=i}^j [x_{ak} - \bar{x}_a(i, j)]^2 \quad (7-34)$$

其中
$$\bar{x}_a(i, j) = \frac{1}{j-i+1} \sum_{k=i}^j x_{ak} \quad (7-35)$$

为第 a 个属性，第 i 个样方到第 j 个样方变差的平均值。

如果用极差表示段内样本间属性的差异，在一维的情况下为：

$$d_{ij} = \max_{i \leq k \leq j} x_k - \min_{i \leq k \leq j} x_k \quad (7-36)$$

式中 $\max_{i \leq k \leq j} x_k$ 表示 $x_i, x_{i+1}, \cdots, x_j$ 中的最大值。

$\min_{i \leq k \leq j} x_k$ 表示 $x_i, x_{i+1}, \cdots, x_j$ 中的最小值。

在 p 维属性的情况下，其极差为：

$$d_{ij} = \sum_{a=1}^p (\max_{i \leq k \leq j} x_{ak} - \min_{i \leq k \leq j} x_{ak}) \quad (7-37)$$

式中 $\max_{i \leq k \leq j} x_{ak}$ 表示第 i 个样本到第 j 个样本的第 a 个属性的最大值。

$i \leq k \leq j$

$\min_{i \leq k \leq j} x_{ak}$ 表示第 i 个样本到第 j 个样本的第 a 个属性的最小值。

无论是用变差或是极差,也无论是一维或者p维, d_{ij} 都表示段内样本间的差异情况。 d_{ij} 小说明段内各样本之间的属性数值比较接近,反之, d_{ij} 大说明段内各样本间的属性数值差异大。要各个段内部的差异达到最小,才能达到分割的各段间的差异最大,在用变差表示差异的情况下,可以证明,一组样本的总变差可以分解为段间变差和段内变差两部分,有:

$$d_{\text{总}} = d_{\text{段间}} + d_{\text{段内}}$$

对给定的n个样本, $d_{\text{总}}$ 是个固定的量,若使段内离差的平方和为最小,则段间离差平方和必为最大,所以使段内离差平方和(段内总变差)为最小的分割法就是最优分割法。

二、最优分割的方法及计算公式

为了便于介绍,下面以一个属性指标为例来进行最优分割。事实上多维变量的段内总变差和最优分割公式与一维变量的段内总变差和最优分割公式是完全一样的。一维最优分割是多维最优分割在 $p=1$ 时的一个特例。

在一维的情况下,如前所述,其原始数据矩阵为:

$$X = (x_1 \ x_2 \ \dots \ x_n)$$

以下分别讨论对它进行最优二分割、三分割,……,最优k分割。

(一) 最优二分割法

二分割就是把n个样本中间“切一刀”将其划为二段。二分割的方式共有下面n-1种

$$\begin{aligned} & \{x_1\}\{x_2x_3\cdots x_n\} \\ & \{x_1x_2\}\{x_3\cdots x_n\} \\ & \{x_1x_2x_3\}\{x_4\cdots x_n\} \\ & \cdots \\ & \{x_1x_2\cdots x_{n-1}\}\{x_n\} \end{aligned}$$

在上述n-1种分割方式中,何种属于最优?根据最优分割的基本原理,只须分别计算各种分割方式所对应的段内的总变差,然后找出使段内总变差最小的那种分割方式,就是最优分割法。

如果记 $S_n(2; i)$ 为n个样本在第i点进行二分割的段内总变差。其中n表示被分割点的数目;2表示分为两段(即二分割);i表示以第i个样本为分割点,则对于上述n-1种分割方式的段内总变差分割为:

$$S_n(2; 1) = d_{1,1} + d_{2,n}$$

$$S_n(2; 2) = d_{1,2} + d_{3,n}$$

……

$$S_n(2; n-1) = d_{1,n-1} + d_{n,n}$$

显然, $d_{1,1} = d_{2,2} = \dots = d_{n,n} = 0$

用通式表示二分割各种分割方式的段内总变差则为:

$$S_n(2; i) = d_{1,i} + d_{i+1,n} \quad (7-38)$$

最优二分分割为

$$S_n^*(2) = \min_{1 \leq i \leq n-1} S_n(2; i) \quad (7-39)$$

(二) 最优三分割法

与二分分割法相似，我们记三分割各种分割方式的段内总变差为 $S_n(3; i, j)$ ，则三分割各分割方式段内总变差的通式为：

$$\begin{aligned} S_n(3; i, j) &= d_{1,i} + d_{i+1,j} + d_{j+1,n} \\ &= S_j^*(2) + d_{j+1,n} \end{aligned} \quad (7-40)$$

值得注意的是，在7-40式中 $S_j^*(2)$ 是指对前 $j(j=n-1, n-2, \dots, 3, 2)$ 个点进行最优二分分割时的段内总变差。这是因为如果有 $S_n(3; i, j)$ 为最优三分割，则 $S_j^*(2; i)$ 应必为 $\{x_1, x_2, \dots, x_j\}$ 这一段内的最优二分分割。如若不然，必存在另外一个最优二分分割 $S_j(2; i')$ ，使得：

$$S_n(3; i, j) > S_n(3; i', j)$$

这显然与 $S_n(3; i, j)$ 为最优三分割是矛盾的。因此要计算出 n 个样本的最优三分割，必须先求出 j 前个样本的最优二分分割的分割点 $i(j)$ ，从而使 n 个样本被分割为下列三段：

$$\{x_1, x_2, \dots, x_{i(j)}\} \{x_{i(j)+1}, \dots, x_j\} \{x_{j+1}, \dots, x_n\}$$

然后找出一个适当的 j 使得 $S_n(3; i, j)$ 最小，即

$$\begin{aligned} S_n^*(3) &= \min_{1 \leq i \leq n-2} S_n(3; i, j) \\ &\quad i+1 \leq j \leq n-1 \end{aligned} \quad (7-41)$$

对于最优四分割、五分割、……最优 k 分割，可以用以上类似的方法进行计算。

用变差作为统计量进行最优分割，在计算上先要求段内各样本的平均值(7-33和7-35式)，再计算离均差的平方和(7-32和7-34式)，这在用手算的情况下是十分费事的。因此，在进行最优分割时可以用极差代替变差。

二分分割的极差记为 $R_n(2; i)$ ，表示 n 个样本在第 i 点进行二分分割时段内最大极差：

$$R_n(2; i) = \max_{1 \leq i \leq n-1} (d_{1,i}, d_{i+1,n}) \quad (7-42)$$

式中 $d_{1,i}$ 和 $d_{i+1,n}$ 分别表示 $\{x_1, x_2, \dots, x_i\}$ 和 $\{x_{i+1}, \dots, x_n\}$ 中的极差：

最优二分分割的极差记为 $R_n^*(2)$

$$R_n^*(2) = \min_{1 \leq i \leq n-1} R_n(2; i) \quad (7-43)$$

三分分割的极差记为 $R_n(3; i, j)$

$$\begin{aligned} R_n(3; i, j) &= \max_{1 \leq i \leq n-1} (d_{1,i}, d_{i+1,j}, d_{j+1,n}) \\ &\quad i+1 \leq j \leq n-1 \\ &= \max_{2 \leq j \leq n-1} [R_j^*(2), d_{j+1,n}] \end{aligned} \quad (7-44)$$

在7-44式中， $R_j^*(2)$ 是对于前 $j(j=n-1, n-2, \dots, 3, 2)$ 个点进行最优二分分割时的极差。

最优三分割记为 $R_n^*(3)$ ：

$$R_n^*(3) = \min_{\substack{1 \leq i \leq n-2 \\ i+1 \leq j \leq n-1}} R_n(3; i, j) \quad (7-45)$$

用以上相似的方法，同样可进行最优四分割、最优五分割、……最优 k 分割。

值得注意，用上述方法求出的最优二分割、最优三分割……，只是说它在二分割、三分割中是最优的。但究竟采取哪一种最优分割，亦即最终将样本划分为多少段，这个问题并未解决。

对于分割的段数 m ，可以一直做到预先所要求的段数 m 为止，这当然带有某种随意性。另外也可以预先给定一个小正数 δ ，使得 m 分割的段内总变差（或极差）小于 δ ，就不再继续分割了，这样得出的 m 就是最终划分的段数。可以肯定，段内总变差（或极差）是随着 m 的增加而单调减少的。因此，我们似乎可以选取变差由陡直变为缓和的某一个点，它所对应的 m 值就可以作为所分的段数。丁成晟认为，对最优分割的最终结果应进行 F 检验，看它们在统计上是否显著，只有通过 F 检验表明是显著的最优分割，在实际工作上才有价值。

三、最优分割的具体计算步骤

下面以一个假想的 $p=1$ ， $n=5$ 的有序样本 $X=(12 \ 8 \ 4 \ 2 \ 2)$ 为例，用极差作为衡量段内差异的标准，说明最优分割的具体计算步骤：

第一步：计算原始数据（或经过某种方法标准化后的数据）极差矩阵 D 。

$$D = \begin{pmatrix} d_{1,2} & d_{1,3} & d_{1,4} & d_{1,5} \\ & d_{2,3} & d_{2,4} & d_{2,5} \\ & & d_{3,4} & d_{3,5} \\ & & & d_{4,5} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 4 & 8 & 10 & 10 \\ & 4 & 6 & 6 \\ & & 2 & 2 \\ & & & 0 \end{pmatrix}$$

例如： $d_{1,2}=12-8=4$ ； $d_{2,4}=8-2=6$ 。

第二步：计算二分割极差矩阵 $R(2, i)$ 。

$$R(2, i) = \begin{pmatrix} R_5(2; 1) & R_5(2; 2) & R_5(2; 3) & R_5(2; 4) \\ R_4(2; 1) & R_4(2; 2) & R_4(2; 3) & \\ R_3(2; 1) & R_3(2; 2) & & \\ R_2(2; 1) & & & \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 6 & 4 & 8 & 10 \\ 6 & 4 & 8 & \\ 4 & 4 & & \\ 0 & & & \end{pmatrix}$$

例如: $R_5(2; 1) = \max(d_{1,1}, d_{2,5}) = \max(0, 6) = 6$
 $R_4(2; 2) = \max(d_{1,2}, d_{3,4}) = \max(4, 2) = 4$

第三步: 得出最优二分分割向量 $R^*(2)$ 。

$$R^*(2) = \begin{pmatrix} R_5^*(2) \\ R_4^*(2) \\ R_3^*(2) \\ R_2^*(2) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \min R_5(2; i) \\ \min R_4(2; i) \\ \min R_3(2; i) \\ \min R_2(2; i) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} R_5(2; 2) \\ R_4(2; 2) \\ R_3(2; 2) \\ R_2(2; 1) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 4 \\ 4 \\ 4 \\ 0 \end{pmatrix}$$

显然, $R_5^*(2) = R_5(2, 2)$, 则最优二分分割为 $\{12, 8\}\{4, 2, 2\}$ 。

第四步: 计算三分割简化的极差矩阵。所谓简化是指在计算 $R(3; i, j)$ 的值时, 可利用前面最优二分分割向量。这是因为:

$$R_n(3; i, j) = \max[R_i^*(2), d_{j+1,n}]$$

所以三分割简化的极差矩阵 $R(3; i, j)$ 为:

$$R(3; i, j) = \begin{pmatrix} R_5(3; 1, 2) & R_5(3; 2, 3) & R_5(3; 2, 4) \\ R_4(3; 1, 2) & R_4(3; 2, 3) & \\ R_3(3; 1, 2) & & \end{pmatrix}$$

$$= \begin{pmatrix} 2 & 4 & 4 \\ 2 & 4 & \\ 0 & & \end{pmatrix}$$

例如: $R_5(3; 1, 2) = \max[R_2^*(2), d_{3,5}] = \max(0, 2) = 2$

$R_4(3; 1, 3) = \max[R_3^*(2), d_{4,4}] = \max(4, 0) = 4$

第五步: 得出最优三分割向量 $R^*(3)$ 。

$$R^*(3) = \begin{pmatrix} R_5^*(3) \\ R_4^*(3) \\ R_3^*(3) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \min R_5(3; i, j) \\ \min R_4(3; i, j) \\ \min R_3(3; i, j) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} R_5(3; 1, 2) \\ R_4(3; 1, 2) \\ R_3(3; 1, 2) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 2 \\ 2 \\ 0 \end{pmatrix}$$

显然, $R_5^*(3) = R_5(3; 1, 2)$, 则最优三分分割为 $\{12\}\{8\}\{4, 2, 2\}$ 。

第六步: 对于本例来说, 最高分割次数 $k = 5 - 1 = 4$ 。因为如进行五分分割就只有一种分法, 即每个样本为一段, 这是毫无实际意义的。

对于四分分割有:

$$R_5(4; 1, 2, 3) = \max[R_3^*(3), d_{4,5}] = \max(0, 0) = 0$$

$$R_4(4; 1, 2, 4) = \max[R_4^*(3), d_{5,5}] = \max(2, 0) = 2$$

显然 $R_5^*(4) = R_5(4; 1, 2, 3)$, 则最优四分分割为 $\{12\}\{8\}\{4\}\{2, 2\}$ 。

以上用极差作为统计量对5个样本进行分割的结果:

最优二分分割为: $\{12, 8\}\{4, 2, 2\}$

最优三分分割为: $\{12\}\{8\}\{4, 2, 2\}$

最优四分分割为: $\{12\}\{8\}\{4\}\{2, 2\}$

如果用变差作为统计量对同样的5个样本进行分割,其结果完全一样,但工作量要大得多。

关于最优分割法在群落生态学中的具体应用,我们曾在第一章关于昆虫群落的时间格局中作过介绍,在这里就不重复了。

第六节 其他聚类方法

聚类方法除前面已经介绍的外,还有动态聚类法、关联分析法、图论聚类法、概率聚类法等。这些方法或者是由于计算上过于繁杂,或者是由于在生态学上特别是在动物生态学上应用不多,所以这里仅介绍一些基本知识。

一、动态聚类

动态聚类又称逐步聚类,它是一种非系统或非等级的聚类方法。动态聚类根据组内应尽量相似,组间应尽量相异的基本思想,先在样方集合中选取一批凝聚点或中枢点(pivotal point),然后计算样本和凝聚点或凝聚点重心的距离,进行初始分类,在此基础上按初始分类计算其重心,再计算各样本与这些重心的距离,对样本应归于何类进行调整,得到第二次分类,如此下去直到不需再作调整为止。

凝聚点的选择方法,最简单的是根据经验对所有样本进行初始分类,计算每类的重心;或者每一类中选取一个或几个有代表性的样本的重心作为凝聚点。较好的选择方法是采用均差法或密度法。

均差法是以所有样本的平均值作为第一凝聚点,同时人为地确定一个K值(K值一般取0.1到1,如果要分的类多些,K取小,反之K取稍大)。对所有样本依次计算与第一凝聚点的距离,当距离小于 KS (S 为平均数的标准差),就把这个样本归为第一凝聚点的类;如其距离大于 KS 就另作一类,并作为一个新的凝聚点。后进的样本对所有凝聚点依次计算距离,如果和第 i 类距离小于 KS ,则归入此类,如果和所有凝聚点的距离都大于 KS ,则又作为一个新类和一个新的凝聚点。这样依次分下去,就可以得到初始分类和各类的凝聚点。

密度法是先人为地给出两个正数 d_1 和 d_2 ($d_2 > d_1$,一般取 $d_2 = 2d_1$),以每一个样本为球心, d_1 为半径,找出落在该球内的样本数,我们把这个样本数称为该样本的密度。这样,如有 n 个样本则有 n 个密度值。将样方按密度值由大到小排列,先选密度最大的样本作为第一个凝聚点;再取密度次大的样方点,如它与前一个凝聚点的距离大于 d_2 ,就定为第二个凝聚点。一直依次选下去,只有当它与前面已确定的所有凝聚点的距离都大于 d_2 时,才补充为新的凝聚点。待凝聚点确定后,将所有样方分别归入距离最近的凝聚点那一类,这就是初始分类。

调整分类的方法是首先计算每一类的重心(以每类中各样本的平均值作为重心),然后计算每一个样方与各类重心的距离(在多维情况下可用欧氏距离为指标),依其距离是小于(等

于) 或大于KS或 d_1 , 对样本所属类别进行调整, 直到所有样本不再变动类别时, 就得到了聚类的最终结果。

动态聚类的过程可简单表示如下:



本章第二节介绍的各种系统聚类方法, 虽然分类比较准确, 只要聚类统计量和聚类方法确定了, 分类就不受其他因子的影响而较为客观, 并且它排列出的树枝图可直观地反映聚类的全过程。但是, 系统聚类法计算

量大, 特别是样本数目很大时, 计算各次合并后的相似(或相异)矩阵十分费事。再则, 若极端分类过多, 其树枝图的节点也多, 这就难于进行综合。在群落调查中, 由于重复取样获得的大量样本, 在系统聚类中最早的一些合并可能是无信息的, 它仅仅起到归并重复样方的作用。而动态聚类法却是解决这类问题的一个较好的办法, 虽然它不能反映类间逐级树枝状的联系, 但它能更好地考虑组内的同质性。事实上, 用系统聚类方法, 如果对所得到的最终组, 都按组内尽量相似的原则去进行调整, 以改变其中错的分类的样方, 那末这样调整后的分组也就失去了原来简化的组间联系, 而变为非等级的动态聚类了。

二、关联分析

Williams和Lambert (1959) 改进和发展的关联分析 (association analysis) 是一种等级的单元分化方法。一般只适合于二元数据的情况。下面的讨论都假定样方的属性为物种的有无。

关联分析的基本思想是每次分划时, 都是以某一个与其他所有物种关联性最大的物种为依据。这个物种称为临界种 (critical species)。寻找临界种的方法是: 首先根据描述物种有无的 2×2 列联表计算 p 个种两两之间的关联系数。关联系数可以有不同的选择, 一般多采用 X^2 系数 (6-13式)。样本少的也可以采用Yates的 X^2 校正公式(6-14式)。

计算出的关联系数显然可以列成一个 $p \times p$ 的矩阵, 但这个矩阵与一般的相似系数矩阵不同, 因为关联系数可以进行统计检验。我们知道, 用 2×2 列联表算出的 X^2 系数 (X^2) 遵从于自由度为1的 X^2 分布, 因此可用一定的显著性水平, 如0.1, 0.05等去检验。当算出的 X^2 值大于或等于0.1, 0.05水平所对应的值2.706, 3.841时, 才认为在该水平下两个种 j 和 k 是显著关联的, 否则这两个种的关联是不显著的。凡是显著的则记入相应的矩阵元素, 凡不显著的则可记为0。在此基础上对矩阵的行(或列)求和, 即得到种 k 与其他种的总和关联:

$$C_k = \sum_{j=1}^p x_{kj} \quad (k \neq j, k=1, 2, \dots, p)$$

然后在 p 个 C 值中选出最大总和关联的种, 这个种就是第一次划分的临界种。据此查原始数据表, 凡有这个临界种的样本分划为第一类, 没有这个种的样方组成第二类。对第一次划分成的两类样方组分别重复上述过程, 进行第二次分划。这样反复下去, 直到分得的子组内部其种

间关联系数全部在规定的显著性水平以下，即所有系数为0就停止再分下去。此时的每个样方组可以认为是同质的，不能再划分了。

由上看出，对关联系数进行 χ^2 检验，实际上是一种分划过程的终止规划。在计算关联系数时，凡每次已定的临界种，在下次分划时就丢去而不必再予考虑，这是因为根据它而分成的两个子组中，该种的数据或者全为0，或者全为1。

关联分析的分划方法在植物生态学研究上用得比较广泛，曾用以对各种植被，如灌丛、稀树草原、热带雨林、温带草地等群落进行过分类，并与其他分类和排序方法作过比较研究。一般认为，这种方法在野外收集数据简便，宜于作初步概查；可以客观地分成类型，并在野外具体找到而进行植被作图；进一步还可粗略地与生境因素进行比较分析。但是，在应用过程中也发现一些问题。因为每次分划只用一个临界种，在种数太少时可能会夸大一些偶见种的作用，所以一般建议将存在度在95%以上和5%以下的种淘汰，并去掉一些种数过少的样方。

关联分析既有用种分类样方的正分析(Q分析)，也有用样方分类种的逆分析(R分析)，前者可以用来比较不同的群丛，后者可用来和生态种组比较。

三、图论聚类

图论是数学上的一个分支，研究一些点(称为顶点vertex)和点间一些连线(称为边edge)所组成的简单几何图形的性质。如果把n个样方当成p维空间(即p个属性)中的n个点，样方间的相似关系表现为点间的连线，这样就构成了一个图，则以图论作为工具来进行数量分类工作。

目前用于分类的大致有两种图。一种不考虑边的长度，两顶点间有边联结，表示它们在一定标准下相似，没有边联结表示在此标准下不相似，而两点间的相似性数值在图中并不反映；另一种，定义了边的长度，它就是两点间的相异性数量指标。这两种图在数量分类中的应用，就方法上讲还相当粗糙，用得也不太多。下面我们仅简单介绍用第二种图分类的基本原理和方法。

由n个样方的相异系数直接构造一个平面图，但要使得所有点间的边长正好是相异系数的值是十分困难的。好在利用边长图进行分类，并不需要构成原始的图，而只需构成其中的一部分图——最小跨度树(minimum spanning tree)。

最小跨度树又称最小支撑(supporting)树，它是图论分析中最重要的概念之一。n个点之间如果都有边联结，但没有形成任何回路，则称这些点和边组成了一个跨度树。树的所有边长之和叫树的重量，联结n个点的所有可能的跨度树中，重量最小的称为最小跨度树。

如果从最小跨度树中去掉最长的一边(不去掉该边两端的点)，则该树被分成两个互不相连的分离子树，从而将原n个样方分成了两个样方组；若再去掉次长的边，就分成了三个分离子树，即三个样方组，如此下去，当去掉 $k-1$ ($1 \leq k \leq n$)条边时，就将原样方集合分成了k个组。下面以表7-9的10个样方间的相异系数说明最小跨度树的构成及对树划分的方法。

根据Prim的方法，最小跨度的第一条线段与矩阵表中的最短距离相对应。表中最短距离2.2是线段EH的长。下一步在标有E和H的行和列中找出与E或H有最短距离且不形成回路

表7-9

10个样方的欧氏距离矩阵

实体	A	B	C	D	E	F	G	H	I	J
A	0	14.4	16.5	25.0	18.0	5.7	6.1	17.9	27.3	19.4
B		0	11.3	11.5	3.6	20.0	9.2	4.0	20.8	8.1
C			0	27.0	12.5	21.5	15.1	14.4	13.6	19.2
D				0	14.9	29.2	19.1	12.7	40.3	7.8
E					0	23.6	12.7	2.2	25.5	7.2
F						0	11.2	23.3	31.0	24.4
G							0	12.2	27.9	13.3
H								0	27.6	5.0
I									0	32.5
J										0

的第三点，它是 $d(E, B) = 3.6$ ；再下步是在标有E、H、B的行和列中找出距离最短的第四点，它是 $d(H, J) = 5.0$ ，要注意尽管 $d(B, H) = 4.0$ ，短于 $d(H, J)$ ，但BH不能作为最小跨度数的一部分，因为这就形成了BHE的回路，而回路是不允许存在的。按同样的方法继续下去，可以找出 $n-1$ 条边，必须遍布 n 个样方点。按以上顺序找出的点列出最

小跨度树各线段的长度：

1. $d(E, H) = 2.2$
2. $d(E, B) = 3.6$
3. $d(H, J) = 5.0$
4. $d(J, D) = 7.8$
5. $d(B, G) = 9.2$
6. $d(G, A) = 6.1$
7. $d(A, F) = 5.7$
8. $d(B, C) = 11.3$
9. $d(C, I) = 13.6$

根据以上给出的点和线段长度即可作出最小跨度树（图7-11）。最小跨度树上的每一个点就是一个样方，点与点连结的线段上标明的数值就是样方之间的距离。

现在对图7-11作划分，首先截断树中的最长链，再截断第二长链、第三长链……，直到最后一步截割成单个的样方点（图7-12）。

从图7-12看出，从最小跨度树中截断长边的分类法与最近邻体的聚合聚类法，在本质上是一致的，两者可以统一起来。所以这种图论聚类方法又称分割（分划）最近邻体聚类。

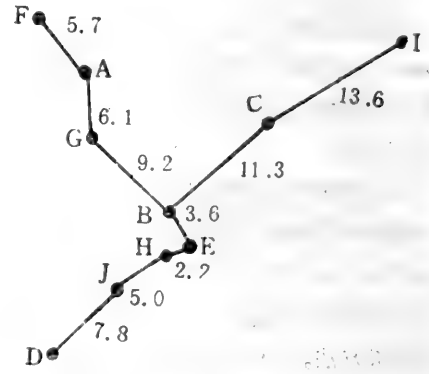


图7-11 10个样方的最小跨度树

四、概率聚类

概率聚类 (probabilistic clustering) 是Clifford和Goodall (1967) 根据概率相似系数提出的一种非等级的分类方法。此方法是串行的，它得到的样方组是一个一个产生的。

概率聚类的基本思想是先从 n 个样方集合中，根据概率相似系数确定出一个子组，按规定的显著性水平归并与子组相似的样方，然后除去已归并的样方，把剩下的样方看作一个新的样方集合，重新计算概率相似系数，重复前面的过程，直到所有的样方都归组为止。

这种分类的过程是简单的，但是概率系数的计算十分繁杂，在分类过程中还要反复重算概率系数，使得计算量很大。因此在可以采用其他方法时，一般都不采用概率聚类方法。不过，由于概率相似系数在计算过程中对任何两个样方的计算都包括了全部样方中所有可能样

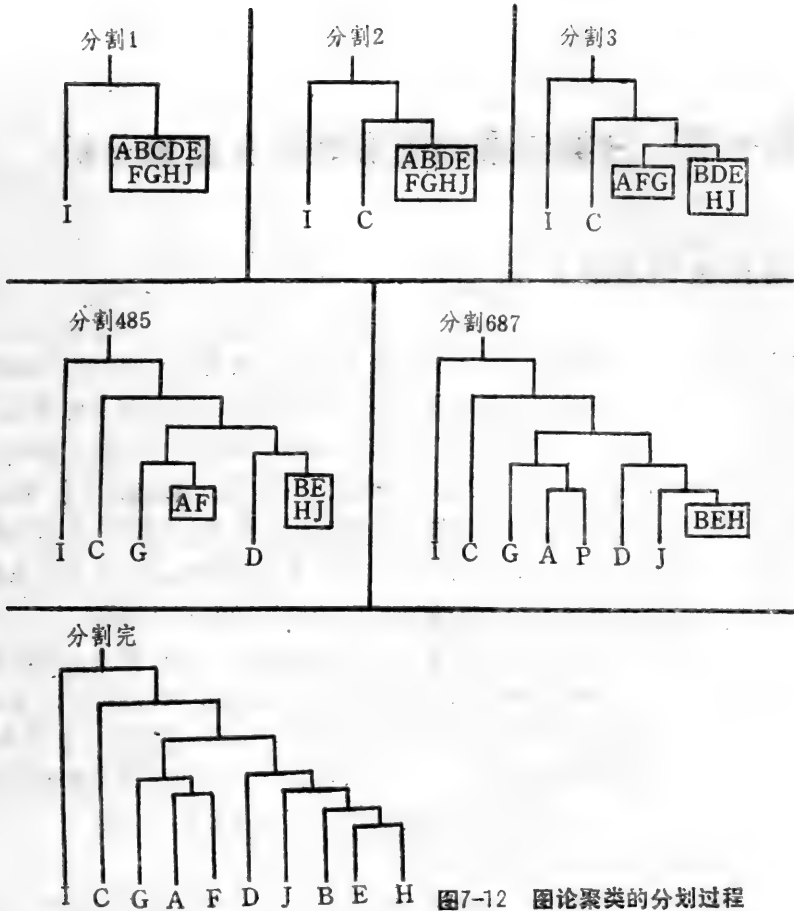


图7-12 图论聚类的分割过程

方对的数据，加之在聚类过程中有一个规定的显著性水平作为归并样方的标准，所以 Lance 和 Williams (1967d) 认为概率聚类方法在理论上是最可靠的。

由第六章 6-24 式，任何两样方 j 和 k 的概率相似系数为 $S_{(j-k)} = 1 - [X^2 \geq X^2_{(j-k)}]$ ，其中 $X^2_{(j-k)}$ 是由原始数据计算出来的 X^2 值，它遵从自由度为 $2p$ (p 为种数) 的 X^2 分布，此值愈大，则概率 $p[X^2 \geq X^2_{(j-k)}]$ 就愈小，概率相似系数 $S_{(j-k)}$ 愈大，即样方 j 与 k 愈相似。所以我们可以事先规定一个显著性水平 α ，比如 0.05，并查出在此水平下自由度为 $2p$ 的 X^2 分布的临界值，如果算出的 $X^2_{(j,k)}$ 大于此临界值，就可以认为样方 j 和 k 应归于同一组，因为它的概率相似系数 $S_{(j-k)} \geq 1 - \alpha$ ，在规定的显著水平下是同质的。

据此，概率聚类的基本步骤为：首先计算样本集合的概率相似性矩阵，如果该矩阵是同质的（即所有的 $X^2_{(j-k)}$ 都大于规定水平下自由度为 $2p$ 的 X^2 分布临界值），就不能用此方法分类；如果矩阵是不同质的，就找出相似最大的两个样方 j_0 和 k_0 作为第一样方组的两个核心样方，然后考查其余样方，凡是与 j_0 和 k_0 的相似系数大于或等于 $1 - \alpha$ 者，都归入该组，这样就构成了以 j_0 和 k_0 为核心的第一样方组 G_1 。假设 G_1 有 n_1 个样方 ($n_1 \geq 2$)，现在从 n 个样方中去掉 G_1 组的 n_1 个样方，把剩下的 $n - n_1$ 个样方看作一个新的样方集合，重复上述的步骤得到 G_2 组，如此进行 m 次，直到所有的样方都已归组则停止此过程。逐步形成的 m 个样方组 G_1, G_2, \dots, G_m 就是最终的分类结果。

概率聚类主要用于 Q 分析，但 Legendre (1971a) 也曾用这种聚类方法研究浮游植物的种间关联，这属于 R 分析的范畴。

第七节 分类结果的图形表示及结果分析

一、分类结果的图形表示

非等级分类（如本章介绍的动态聚类、概率聚类、图论聚类等）所得到的最终组之间的关系，是网状结构的，表示这种分类结果的图形因具体方法的不同而有各种形式。例如动态聚类，当进行Q分析时，如果只是二维属性（例如二个种），我们则可以很方便的以两个属性作为平面直角座标的两个轴，将样方标在它的相应位置上，然后用围线包住同一样方组的样方点。显然，如果在多维的情况下，用这样的图形表示就十分困难而需要寻求另外的表达形式。又例如图论聚类结果的图形可直接应用最小跨度树及其切割线来表示等，在这里就不作介绍了。下面我们只介绍对等级分类结果普遍适用的树枝状图的表示方式。

任何等级分类，无论是聚合的还是分划的，单元的还是多元的，都可以用图7-3那样的树枝状图来表示分类的结果。树枝状图的顶端是树的根，表示整个样方集合，底端的每一树梢（竖线）表示分得的样方组，而最基部则是单个的样方。树枝状图的每个分枝点称为节点，在聚合的情况下代表两个下级样方组归并为一个上级组；在分划的情况下则表示由一个组划分成两个组。节点的高度，表示此次聚合和划分时的相似性或相异性系数。

树枝状图从三个方面反映了分类的本质内容：

1. 各最终组的样方组成，就是分类的最后结果，因此图中一定要以某种方式标出每组内包含的样方号；
2. 从树根到梢枝的分枝结构，加上每最终组的样方号，充分表明整个样方集合从上到下是怎样一步一步分划而得到样方组的；或者各样方从下到上是如何合并而得到整个样方组的，所以分枝结构表现了分类的全过程；
3. 各节点的高度，由纵坐标的刻度表示出来，代表了各次分划或聚合时的等级水平。当用的是相异性指标时，其数值由下到上增加；当用的是相似性指标时，其数值从上向下增加。

树枝状图中的最终组在纵坐标上取什么位置是甚关紧要的，因为它涉及到最终分组的多少亦即分类的结果。最终组的确定多少带有随意性，一般应根据研究对象的生态学特点，所需阐明的原理或假说，以及树枝状图本身的结构来确定。在具体方法上，有的预先确定所要划分的类的数目，然后在树枝状图上找出一个位置恰好能将所有样方划为预定的类数；也可以预先确定分类对象（如样方）分成不同类群所需要的最小距离或相似系数，然后在树枝图上按此区分。当然，如果树枝状图短的节间线（即节点之间的连线）都集中在图的底部，而长的节间线都在顶部，那么，分类的结果是自然地分成了许多类群，不能再随意划分，否则就有违分类的初衷。至于最终组及其最终组的样方，在底线上的次序那是无关紧要的，因为它并不影响分类的结果。但如果样方的排列较好，将会避免图中分枝的一些交叉，使人一目了然。

另外，对于单元分划方法（如本章介绍的关联分析），每次分划所依据的属性是十分重要

的信息，图中应予标出。一般可用+、-号标志由此属性的有无而分划出的两个组。

树枝状图描述分类的结果也有一个不足之处，它不能准确刻划最终组两两之间的相异关系。一个正确的办法是计算出组间的相异性量度，再用主座标分析方法（见第八章）去找出它们的排序座标。

从树枝状图导出的直接描述最终组相异性的方法，较简单明确的有两种：

1. Sokal和Rohlf (1962) 方法。它定义最终组j和k间的相异指标，是这两样方组合或分划时的节点高度 h_{jk} ($j, k=1, 2, \dots, n$)。这种节点高度指标对所有样方 (n) 之间的值可列为一个相异性矩阵，称为节点高度矩阵，用H表示：

$$H = \begin{pmatrix} h_{11} & h_{12} & \dots & h_{1n} \\ h_{21} & h_{22} & \dots & h_{2n} \\ \dots & \dots & \dots & \dots \\ h_{n1} & h_{n2} & \dots & h_{nn} \end{pmatrix}$$

这个矩阵虽然与分类前的相异系数矩阵不一样，但其中的数值（元素）却是原来的相异系数在分划或合并过程中计算出来的。

2. Phipps (1971) 方法。它是用两最终组j与k合并或分划的节点到树梢所通过的节点数 T_{jk} 来作为j和k之间的相异性指标。对聚合过程来说，它是两最终组到合并时所经历的合并次数；对分划过程来说，它是从最终组开始分开算起所经历的分划次数。同样对于所有样方 (n) 的节点个数，可列成一个矩阵，Phipps称它为拓扑矩阵 (topological matrix)，直观地我们称为节点个数矩阵，并且用T来表示。

$$T = \begin{pmatrix} T_{11} & T_{12} & \dots & T_{1n} \\ T_{21} & T_{22} & \dots & T_{2n} \\ \dots & \dots & \dots & \dots \\ T_{n1} & T_{n2} & \dots & T_{nn} \end{pmatrix}$$

可以看出，节点个数矩阵完全是由树枝状图的分枝结构得来的，与分类前原来的相异性指标毫无关系。

二、分类结果的比较

分类结果的比较包括两层意思，一是对同一样方集合，当对同样的属性数据用不同的聚类方法进行分类时，以比较不同聚类方法的效果；另一层意思是对同一样方集合，当对不同的属性数据用同一聚类方法进行分类时，通过比较以发现两类属性之间的关系。无论何种情况，比较不同分类结果都是有意义的，特别是后者，例如对同一样方集合，分别用物种组成的数据和环境因素的数据去分类，其分类结果的比较更有重要的生态学意义。

下面我们介绍阳含熙 (1981) 等基于信息系数的分类结果的比较方法。

假设N个样方按物种的组成被分为m个组 (分类A)： G_1, G_2, \dots, G_m ；每组分别有 $n_1,$

n_2, \dots, n_m 个样方，显然 $\sum_{i=1}^m n_i = N$ 。同样N个样方又按某些环境因素被分成了t个组 (分类B)；

E_1, E_2, \dots, E_t ；每组各有 S_1, S_2, \dots, S_t 个样方，显然 $\sum_{j=1}^t S_j = N$ 。

提出了A和B两种分类结果的比较方法。

首先将A、B两种分类结果列出 $m \times t$ 的列联表 (见左表):

列联表中 n_{ij} ($i=1, 2, \dots, m; j=1, 2, \dots, t$) 表示在按物种的分类A中属于 G_i 组, 同时在按环境因素的分类B中又属于 E_j 组的样方数; 表左方和表下方的边分别是分类A和分类B各最终组的样方数; 总和N是全

分类	分 类 B				合 计
	E_1	E_2	...	E_t	
G_1	n_{11}	n_{12}	...	n_{1t}	$n_1 = \sum_{j=1}^t n_{1j}$
G_2	n_{21}	n_{22}	...	n_{2t}	$n_2 = \sum_{j=1}^t n_{2j}$
...
G_m	n_{m1}	n_{m2}	...	n_{mt}	$n_m = \sum_{j=1}^t n_{mj}$
合计	$S_1 = \sum_{i=1}^m n_{i1}$	$S_2 = \sum_{i=1}^m n_{i2}$...	$S_t = \sum_{i=1}^m n_{it}$	$N = \sum_{i=1}^m \sum_{j=1}^t n_{ij}$

从列联表的数据, 可以定义一些信息度量。分类A和分类B本身的信息量分别为:

$$I(A) = N \ln N - \sum_{i=1}^m n_i \ln n_i \quad (7-46)$$

$$I(B) = N \ln N - \sum_{j=1}^t S_j \ln S_j \quad (7-47)$$

两种分类的联合信息是:

$$I(A, B) = N \ln N - \sum_{i=1}^m \sum_{j=1}^t n_{ij} \ln n_{ij} \quad (7-48)$$

在现在的情况下, 两种分类信息量之和必然大于或等于它们的联合信息, 两者的差值就是两种分类的公共信息:

$$I'(A; B) = I(A) + I(B) - I(A, B) \\ = N \ln N + \sum_{i=1}^m \sum_{j=1}^t n_{ij} \ln n_{ij} - \sum_{i=1}^m n_i \ln n_i - \sum_{j=1}^t S_j \ln S_j \quad (7-49)$$

显然, 两种分类信息量之和也就等于它们的联合信息量与公共信息量之和。

上述四种信息量在量值关系上可由图7-13直观地表示出来。

a图中左、右两圆分别代表两种分类的信息量 $I(A)$ 和 $I(B)$; 合在一起 (重叠部分只算一次) 是联合信息 $I(A, B)$; 带影线的重叠部分是公共信息 $I'(A; B)$ 。

b图中两个圆是分开的, 表示两种分类独立, 此时公共信息 $I'(A; B) = 0$, 联合信息就是两种分类信息之和, 即 $I(A, B) = I(A) + I(B)$ 。

c图中两种分类完全相关, 一个圆包含了另一个圆, 此时公共信息是两种分类自身信息的较小者, 即 $I'(A; B) = \min\{I(A), I(B)\}$, 而联合信息是最大者, 即 $I(A, B) = \max\{I(A), I(B)\}$ 。

d图表示了一种很特别的情况, 即两种分类完全相同, 此时两圆重合, 两种分类信息、两者的联合信息和公共信息都相等, 即 $I(A) = I(B) = I(A, B) = I'(A; B)$ 。

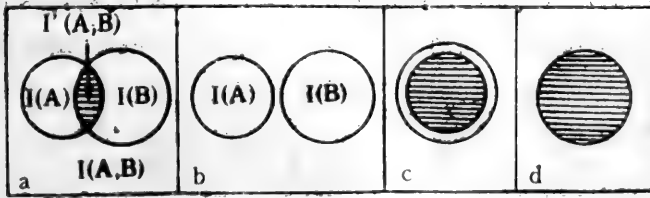


图7-13 两种分类的信息量、联合信息量和公共信息量

息量。

由此可以认为公共信息量是衡量两种分类相依程度的一个指标。特别是在两分类相互独立的零假设下，二倍公息遵从于自由度为 $(m-1)(t-1)$ 的 χ^2 分布，可以进行统计检验。对于给定的显著性水平 α ，可查出临界值 $\chi^2_{\alpha; (m-1)(t-1)}$ ，当算出的二倍公息小于它时，就认为两种分类在 α 水平下是独立的；反之，若二倍公息大于临界值，就认为两种分类是相依的，也就是说由一种分类可以预测另一种分类。或者说按物种的分类也反映了环境因素的分类，反过来也是如此。

上述检验只能说明分类有显著的依赖关系，这还是比较弱的结论。为此可以定义衡量两种分类相依程度的一个更明确的数量指标：结合系数 (coherence coefficient)。

首先定义一个Rajski度量：

$$d(A; B) = 1 - I'(A; B) / I(A, B) \quad (7-50)$$

再定义结合系数为：

$$r(A; B) = \sqrt{1 - d^2} \quad (7-51)$$

$r(A; B)$ 取值在0与1之间。在极端情况下， $r(A; B) = 0$ ，有公息 $I'(A; B) = 0$ ，表示两种分类A和B是完全独立的； $r(A; B) = 1$ ，有公息等于联合信息，即 $I'(A; B) = I(A, B)$ ，表示分类A和B完全相同。

三、两种分类结果比较的一个实例

阳含熙等 (1981) 假设137个样方，按植物种分类 (A) 和按土壤分类 (B) 都分成四个最终的样方组，其结果如以下 4×4 列联表：

	土壤分类 (B)				合计
	E ₁	E ₂	E ₃	E ₄	
植物分类 (A) G ₁	4	5	8	12	29
G ₂	1	27	16	2	46
G ₃	19	3	6	1	29
G ₄	8	4	20	1	33
合计	32	39	50	16	137

根据公式 7-46、7-47、7-48 和 7-49，有：

$$I(A) = 137 \ln 137 - 2 \times 29 \ln 29 - 46 \ln 46 - 33 \ln 33 = 187.2320$$

$$I(B) = 137 \ln 137 - 32 \ln 32 - 39 \ln 39 - 50 \ln 50 - 16 \ln 16 = 180.2926$$

$$I(A, B) = 137 \ln 137 - [2 \times 4 \ln 4 + 5 \ln 5 + 2 \times 8 \ln 8 + 12 \ln 12 + 27 \ln 27 + 16 \ln 16 + 2 \ln 2 + 19 \ln 19 + 3 \ln 3 + 6 \ln 6 + 20 \ln 20] = 327.1692$$

$$I'(A; B) = 187.2320 + 180.2926 - 327.1692 = 40.3552$$

例中，二倍公息为 $2 \times 40.3552 = 80.7104$ ，它遵从自由度为 $(4-1) (4-1) = 9$ 的 χ^2 分布，在 $\alpha = 0.05$ 的显著性水平下，临界值 $\chi^2_{0.05, 9} = 16.919$ ，小于二倍公息。所以可以断定两种分类 A 和 B 是相依的，或者说植物物种的组成与土壤因素是有关的。

根据 7-50 和 7-51 式举例的 Rajsiki 度量值为：

$$d(A, B) = 1 - \frac{40.3552}{327.1692} = 0.8767$$

$$r(A, B) = \sqrt{1 - 0.8767^2} = 0.4810$$

进一步，从 $m \times t$ 的列联表还可考虑每种分类的各最终组分别与另一种分类的关系。对上例按植物分类的 4 个组列出它们与土壤分类关系的计算结果：

按植物分类	与土壤分类的二倍公息	自由度	$\chi^2_{0.05; DF}$	相依显著性	Rajsiki 度量	结合系数
G ₁	16.652	3	7.815	*	0.975	0.222
G ₂	28.834	3		*	0.956	0.293
G ₃	23.868	3		*	0.964	0.266
G ₄	11.352	3		/	0.983	0.184
总和	80.710	9	16.919	*	0.877	0.481

从中可见，G₁、G₂ 和 G₃ 都显著地与土壤分类有关，再由列联表的数据分布可知，只要知道样方属于 G₁、G₂ 或 G₃ 组，则可大致预测该样方按土壤分类分别属于 E₁、E₂ 或 E₃ 组。

比较两种分类最终组的样方组成，还有许多别的方法，读者可参阅 Williams 和 Clifford (1971) 发表的文章。

第八章 群落排序

第一节 引言

如前所述,对于群落调查数据,除可进行分类以外,还有另一类分析处理数据的方法——排序(ordination)。排序是将实体作为点,在以属性或环境为坐标轴的空间中,按其相似关系把它们排列出来,简单地说,排序就是实体的一种空间排列。

50年代前后,植被的连续性质被许多学者所强调,一些排序的方法应运而生。60年代以后,随着电子计算机的普遍应用,排序的方法得到迅速发展。这些方法基本上可分为两类:一是环境排序,即坐标轴由环境数据构成;二是群落排序,即坐标轴由群落数据构成。前者是用环境因素排序,又称为直接(direct)排序或直接梯度分析(direct gradient analysis)、梯度分析;后者用群落本身属性(如种的出现与否,种的频度、盖度等)排序,又称为间接(indirect)排序或间接梯度分析、组成分析(compositional analysis)。

通过排序可显示出实体在属性空间中的位置的相对关系和变化的趋势。如果被排序的实体点构成分离的若干点集,则这种排序又达到了分类的目的。排序的结果结合其他生态学知识,还可以用来研究群落的演替过程,找出演替的客观数量指标和演替的规律。如果我们既用群落物种组成的数据,又用环境因素的数据去排序同一实体集合,那么从两者的变化趋势容易揭示出物种与环境因素的关系,从而提出生态解释的假设。特别是,当用这两类不同性质的属性(物种组成和环境因素)一起去排序实体,更能找出两者的关系。典范分析就是这种排序方法。

排序基本上是一个几何问题。比如说我们把实体作为点,在以属性为坐标轴的 P 维空间中按其相似性把它们排列出来,这就是按属性去排列实体;同样,排序也有逆分析,即按实体去排序属性。无论是正分析或是逆分析,排序的核心内容是降低空间的维数,即减少坐标轴的数目。如果可以用一个轴(一维)的坐标来描述实体,则实体点就排列在一条直线上;用两个轴的坐标描述实体,实体点就排在二维平面上;如果用三个轴(三维)坐标,也还可勉强表现为图形,一旦超过三维就不可能用直观的图形来表达了。因此,我们总是力图用二、三维的图形去表示实体,以便直观地了解实体点的排列。但是,在一般情况下,减少维数往往会损失一些信息,排序的方法应该使得由降维引起的信息损失尽量减少,即发生最小的畸变(distortion)。这种降维的变化,使原来要用 P 个原始数据描述的实体,在尽量保留原数据特征的前提下,简化到用较少数据(即较少的排序坐标)来描述,无疑有利于揭示原始数据所反映的规律。

由上所知,所有的排序方法,基本目的几乎都是希望在较简化的空间中反映实体的位置而且畸变最小。目前这类方法五花八门,并且仍在继续发展新的更为精巧的方法。这些方法

的大部分都要求数据具有可度量性 (metricity)、可加性 (additivity) 和直线性 (linearity)。大致说就是要求各属性具有共同的测度单位、互相独立，特别是要求有线性结构。这些无疑使不少的方法在应用上受到限制。主坐标分析是目前唯一能适用非可加性数据的方法，而且坐标轴代表总信息量的效率高。另外，采用数据标准化可以减小数据非线性的影响。

不同方法的选择没有一个客观的标准，同时又是一个尚有争议的问题。任何一种方法都有自己的优点和缺点，利弊兼有，很难完全理想。具体方法的选择仍需依据具体的问题和研究的目的而定。总之，无论是早期的排序方法，还是新近发展起来的排序方法，对于群落生态学研究来说，它们都只是一种技术而不是目的。最重要的是用生态学的专业知识去进行分析、解剖和判断。

在本章的第二节，介绍50年代中期建立起来的极点排序；第三至七节介绍主分量分析、主坐标分析、交互平均法（对应分析）、判别分析和典范分析五种数学上较严格的现代方法，因其计算上较复杂，一般都需要借助电子计算机才能进行实际问题的分析计算。对这几种方法，我们着重介绍其基本原理、计算方法和步骤以及在生态学上的应用，一般都略去了严格的数学证明，对此有兴趣的读者可以参考有关多元分析方面的书藉。本章最后一节群落数据结构分析，实际上是对本书第四章到第八章从不同角度分析群落数据方法的小结。

第二节 极点排序

极点排序 (polar ordination, 简称PO) 是50年代中期由Wisconsin学派创立的排序方法，又因以其作者姓氏命名而称Bray-Curtis方法。

一、极点排序的原理、步骤及方法

极点排序与聚类方法一样，首先要确定所使用的相似性或相异性指标，并且，如果采用相似性指标，我们一般也要将其转换为相异性指标，这是因为极点排序在选择坐标轴的两个端点时，都是利用实体的相异性数值。下面以北碚5种不同稻型田寄生蜂群落为例（第七章第二节），说明极点排序的原理、步骤及方法，其相异指标如左下表：

表8-1 5种稻型田寄生蜂群落的相异总值
X的偏离值h及在X、Y轴上的坐标

稻型	G ₁	G ₂	G ₃	G ₄	G ₅	相异总值	X坐标	与X的偏离值h	Y坐标
双季早稻 G ₁	—					1.5230	0.5119	0	0.4321
常规中稻 G ₂	0.2783	—				0.9246	0.3402	0.2303	0.1658
杂交中稻 G ₃	0.2917	0.0328	—			1.0664	0.3078	0.0258	0.2762
双季晚稻 G ₄	0.4321	0.1973	0.3702	—		1.3446	0.1936	0.2923	0
杂交制种田 G ₅	0.5119	0.4108	0.3717	0.3506	—	1.6450	0	0	0.0551

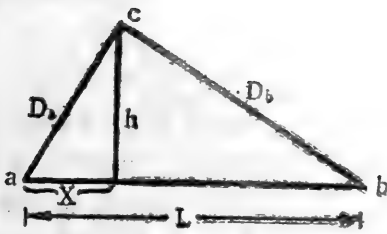


图8-1 极点排序坐标的确定

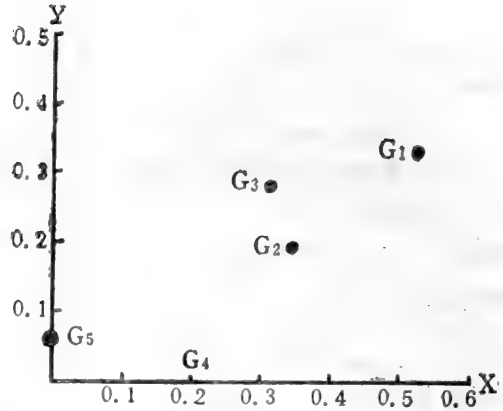


图8-2 北碚5种稻型田寄生蜂群落的极点二维排序图

第一步：选择第一排序轴X

极点排序的最重要的特点就是人为地选择排序轴。一般都是选择相异值最大的两个群落（或样方）作为第一排序轴X的两个端点（a, b），这里有两种可供选择的方法。

1. 直接选择法：即从相异性指标表中直接找出相异值最大的群落对。在本例中，G₅和G₁相异值最大为0.5119，则将G₅定为a群落并标在排序轴X的0位上，将G₁定为b群落并标在X轴的0.5119的位置上。

2. 以具有最大相异总值的群落作为a群落，并在X轴的0位上标出，再找出与群落a相异值最高的群落定为b，以群落a和b的相异值标记坐标。各群落相异总值的求法是对该群落所有组合对的相异值求和，例如G₁的相异总值为0.2783+0.2917+0.4321+0.5119=1.5230。在本例中以G₅的相异总值最大为1.6450（表8-1），定为群落a，与群落a相异最大的群落是G₁（相异值为0.5119）定为群落b。

其余群落在X轴上的位置可以根据它们与两个端点群落a和b的相异值用图8-1所示的方法确定。

图8-1中，a、b是选定的X轴的两个端点，令 $\overline{ab}=L$ 是群落a和b的相异值。今有一群落c，它与群落a的相异值为D_a，与群落b的相异值为D_b，则D_a和D_b的交点就是群落c的位置。而群落c在X轴上的排序坐标就是它在X轴上的投影长度x，由简单的几何关系可知：

$$x = \frac{L^2 + D_b^2 - D_a^2}{2L} \quad (8-1)$$

式中L=群落a与b之间的相异值

D_a=群落a与所求群落间的相异值

D_b=群落b与所求群落间的相异值

根据8-1式，我们可以得出任一群落c在X轴的座标（表8-1）。例如：

G₂在X轴上的坐标

$$x_{(2)} = \frac{0.5119^2 + 0.4108^2 - 0.2783^2}{2 \times 0.5119} = 0.3402$$

第二步：选择第二排序轴Y

从图8-1可知，除两个端点群落a和b外，其他群落到X轴有一段垂直距离，称为群落与X轴的偏离值h。由图8-1可知

$$h = \sqrt{D_0^2 - x^2} \quad (8-2)$$

群落a (即G₅)、b (即G₁) 与X轴的偏离值为0,其余群落的偏离值见表8-1。例如群落G₂的偏离值为:

$$h_{(2)} = \sqrt{0.4108^2 - 0.3402^2} = 0.2303$$

为了使选择的Y轴尽量与X垂直,应选取与X轴的偏离值最大的群落作为Y轴的一个端点,并记该群落为a',令其在Y轴上的坐标为0。本例以G₄的偏离值最大为0.2923,记G₄为群落a',与a'相异最大的群落作为Y轴的另一个端点,并记为b',与b' (即G₁)相异最大的为G₁ (相异值为0.4321),其坐标为0.4321。其余群落在Y轴上的坐标由8-3式求出。

$$y = \frac{(L')^2 + (D_0')^2 - (D_b')^2}{2L'} \quad (8-3)$$

式中L' = 群落a'和b'的相异值

D₀' = 群落a'和所求群落的相异值

D_b' = 群落b'和所求群落的相异值

例如G₂在Y轴上的坐标为

$$y_{(2)} = \frac{0.4321^2 + 0.1973^2 - 0.2783^2}{2 \times 0.4321} = 0.1656$$

第三步:极点排序图形表示

由第一、二两步,全部群落在二维排序坐标X和Y上的全部坐标都已求出(见表8-1),虽然X和Y轴一般并不刚好是正交的,但在图形中我们仍然以直角坐标系表示。本例数据所作极点排序图如图8-2。

排序结果的解释应当根据生态学上实际情况予以说明。在本例中,由图8-2可看出不同稻型下寄生蜂群落沿最大变差(X轴)展开的顺序是:杂交制种田(G₅)—双季晚稻(G₄)—杂交中稻(G₃)—常规中稻(G₂)—双季早稻(G₁),这个序列是和各型稻田占据的时间序列完全一致的。其中杂交中稻和常规中稻(G₃和G₂)变差较小,这一点与最近邻体聚类的结果也完全一致(见第七章第二节)。如果把几种不同稻型作为一个地区稻田生态系统的整体,则排序的结果反映了稻田寄生蜂群落在一年中的发生发展过程,这一点在昆虫群落的科学管理中是十分有用的。

第四步:排序效果的检验

极点排序往往只求出二、三维排序坐标,它是否很好地反映了原来各群落间的相异性,还需要作一定的检验。如果排序效果不好,说明还需求出更多维的坐标才能反映原来的相异性。

检验的办法是用群落间的排序间距和相异值计算它们之间的相关系数r,如果r在0.9以上,就可以认为排序是成功的,说明排序后的群落间距离与原数据反映的相异性吻合较好,否则就认为吻合得不够满意。

计算群落间的排序间距可采用距离系数,使用较多的是欧氏距离。即

$$\text{排序间距 } D' = \sqrt{(dx)^2 + (dy)^2} \quad (8-4)$$

式中dx为两群落在X轴上的坐标差

dy为两群落在Y轴上的坐标差

显然,如果有n个群落,则排序间距有n(n-1)/2个,令N=n(n-1)/2,用求出的D'值

与对应的两群落间的相异值D以8-5式求相关系数r。

$$r = \frac{\sum DD' - \frac{1}{N} \sum D \cdot \sum D'}{\sqrt{\sum D^2 - \frac{1}{N} (\sum D)^2} \sqrt{\sum D'^2 - \frac{1}{N} (\sum D')^2}} \quad (8-5)$$

二、极点排序在生态学中的应用

极点排序在50年代后期曾得到较广泛的应用。Bray和Curtis (1957) 曾应用这种方法对美国整个威斯康星州的森林进行过排序, 并根据排序的点集, 用等高线的形式, 按美洲椴树存在度的高低分成了5种林分类型。这种方法由于它的计算简单、数学上不太严格和人为因素的渗和, 到了60年代而逐渐被在数学上较严格的主分量分析等排序方法所替代。但是最近的研究结果认为, 极点排序不失为一种可供应用的、适应性较强的、相对有效的排序技术。它的计算简单可用于进行试探性的初步排序, 或用于比较和核对其他复杂的排序方法。极点排序在某些情况下可能提供象其他任何技术一样好的效果。特别是极点排序人为地选择坐标轴, 更能适合现实的非线性数据的情况。并且也可以把极点排序用于二元数据, 此时相似系数多采用6-8式, 即sørensen系数 (S_s), 而相异性系数同样可令为 $1 - S_s$ 。

第三节 主分量分析

主分量分析或主成分分析 (Principal components analysis 简称PCA) 是近代排序中用得最多的一种方法。它有严格的数学基础, 每一步都有严格的数学证明。本章将详细地介绍主分量分析的原理、方法及步骤, 但其主要目的在于说明如何去进行分析而不去深究为什么要这样分析, 因此我们一般也略去形式的证明。最后将简单介绍主分量分析在生态学研究上的应用。

一、主分量分析的基本原理

主分量分析, 简单地说, 就是将原来N维空间的n个点投影到低维空间中, 并使点的排列受到最小可能的畸变。取最简单的可想象的情况, 假设希望将平面上的一群点投影到直线上, 以得到线性的排序, 如果按排序的方向以保持点的间隔尽可能远, 则畸变就会最小。

例如6个样方、2个种的多度数据是:

样方	1	2	3	4	5	6
物种 x_1	5	6	4	6	0	3
物种 x_2	11	8	7	6	2	2

我们以两个物种的数据作为二维坐标，则在此二维平面上可以表示出6个样方的位置（图8-3）。为了找出一条直线（一维），把各点到此线上垂直投影的垂足看作是它们的一维排序，则首先需要将原始数据对属性（物种）进行中心化处理，即将坐标原点移到6个样方点的形心（ \bar{x}_1, \bar{x}_2 ）。在本例中

$$\bar{x}_1 = \frac{1}{6} (5+6+4+6+0+3) = 4$$

$$\bar{x}_2 = \frac{1}{6} (11+8+7+6+2+2) = 6$$

这样，中心化的原始数据为：

样方	1	2	3	4	5	6
物种 x_1	1	2	0	2	-4	-1
物种 x_2	5	2	1	0	-4	-4

我们以中心化的两个物种数据作二维坐标，则在二维平面上可以表示出6个样方点的位置（图8-4）。比较图8-3与图8-4，在两个图中各点的分布格局（亦即相对位置）毫无变化，但图8-4的坐标原点已由图8-3的（0，0）点平移到了形心处的（4，6）点。此时各行（属性）数据之和均为0。

上述中心化处理，对图形的几何解释和其后的分析计算都带来了很大方便，它已经成为主分量分析的一个常用步骤。因此当我们着手进行主分量分析时，可以一开始就把中心化后的数据看成原始数据。

在本例中，中心化后的原始数据矩阵为：

$$X = \begin{bmatrix} 1 & 2 & 0 & 2 & -4 & -1 \\ 5 & 2 & 1 & 0 & -4 & -4 \end{bmatrix}$$

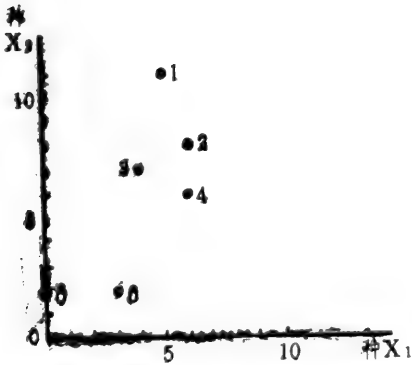


图8-3 6个样方点的二维表示



图8-4 6个样方点属性中心化后的图形和坐标轴的刚性旋转

现在把坐标轴 X_1 、 X_2 刚性地旋转一个角度 θ ，得到图8-4中虚线表示的新坐标轴 Y_1 和 Y_2 ，这样6个样方点在新坐标系中位置的数据为：

$$Y = \begin{bmatrix} y_{11} & y_{12} & \cdots & y_{16} \\ y_{21} & y_{22} & \cdots & y_{26} \end{bmatrix}$$

它与中心化后的原始数据有如下关系：

$$\left. \begin{aligned} y_{1j} &= x_{1j} \cos \theta + x_{2j} \sin \theta \\ y_{2j} &= x_{1j} (-\sin \theta) + x_{2j} \cos \theta \end{aligned} \right\} (j=1, 2, \dots, 6) \quad (8-6)$$

写成矩阵的形式有:

$$\mathbf{Y} = \begin{bmatrix} y_{11} & y_{12} & \dots & y_{16} \\ y_{21} & y_{22} & \dots & y_{26} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} \cos \theta & \sin \theta \\ -\sin \theta & \cos \theta \end{bmatrix} \times \begin{bmatrix} x_{11} & x_{12} & \dots & x_{16} \\ x_{21} & x_{22} & \dots & x_{26} \end{bmatrix} \\ = \mathbf{U} \mathbf{X} \quad (8-7)$$

式中 \mathbf{U} 是坐标旋转的变换矩阵,它是正交矩阵,有 $\mathbf{U}^T = \mathbf{U}^{-1}$,即 $\mathbf{U}\mathbf{U}^T = \mathbf{1}$ ($\mathbf{1}$ 为单位矩阵)。

我们希望 Y_1 轴就是要找的直线:6个点在该线上垂足的离差平方和最大(即畸变最小)。因为原始数据是中心化的,有:

$$\sum_{i=1}^6 x_{1i} = \sum_{i=1}^6 x_{2i} = 0$$

所以,由8-6式可知

$$\sum_{j=1}^6 y_{1j} = \cos \theta \sum_{j=1}^6 x_{1j} + \sin \theta \sum_{j=1}^6 x_{2j} = 0 \\ \sum_{j=1}^6 y_{2j} = -\sin \theta \sum_{j=1}^6 x_{1j} + \cos \theta \sum_{j=1}^6 x_{2j} = 0$$

也就是说,对刚性旋转后的新轴而言,坐标原点仍在形心 (\bar{Y}_1, \bar{Y}_2) 。于是6个点在 Y_1 轴上垂足的离差平方和就是它们在 Y_1 轴上坐标之平方和 $\sum_{j=1}^6 y_{1j}^2$ 。

同样,由8-6式还有:

$$\sum_{i=1}^6 y_{1i}^2 + \sum_{i=1}^6 y_{2i}^2 = \sum_{i=1}^6 x_{1i}^2 + \sum_{i=1}^6 x_{2i}^2$$

由于四个坐标值的均值 $\bar{X}_1, \bar{X}_2, \bar{Y}_1$ 和 \bar{Y}_2 都等于0,上式中每个平方和都是6个点在相应坐标轴上方差的(6-1)倍。所以它等价于:

$$\text{Var}(Y_1) + \text{Var}(Y_2) = \text{Var}(X_1) + \text{Var}(X_2) \quad (8-8)$$

8-8式中等式右端两项已由原始数据给定所以要求 $\text{Var}(Y_1)$ 最大,也就等于要求 $\text{Var}(Y_2)$ 最小。

另外,仍由8-6式可知

$$\sum_{i=1}^6 y_{1i}^2 = \cos^2 \theta \sum_{i=1}^6 x_{1i}^2 + \sin^2 \theta \sum_{i=1}^6 x_{2i}^2 + 2\sin \theta \cos \theta \sum_{i=1}^6 x_{1i} x_{2i}$$

它的取值只依赖于坐标轴旋转角度 θ 一个变量,取极大值的必要条件是对 θ 的导数为0。即

$$\frac{d\left(\sum_{i=1}^6 y_{1i}^2\right)}{d\theta} = 2\cos \theta \sin \theta \left(-\sum_{i=1}^6 x_{1i}^2 + \sum_{i=1}^6 x_{2i}^2\right) \\ + 2\cos 2\theta \sum_{i=1}^6 x_{1i} x_{2i} = 0$$

而由8-6式可知

$$\sum_{i=1}^6 y_{1i}y_{2i} = \cos\theta\sin\theta\left(-\sum_{i=1}^6 x_{1i}^2 + \sum_{i=1}^6 x_{2i}^2\right) + \cos 2\theta \sum_{i=1}^6 x_{1i}x_{2i}$$

所以上述条件等同于:

$$5\text{Cov}(Y_1, Y_2) = \sum_{i=1}^6 y_{1i}y_{2i} = 0$$

因此, 如果原坐标旋转后的 Y_1 轴是我们要求的使 $\text{Var}(Y_1)$ 最大的直线的話, 则必然有 $\text{Var}(Y_2)$ 最小, 且 $\text{Cov}(Y_1, Y_2) = 0$ 。这说明6个样方点对新坐标的离差矩阵应为:

$$\mathbf{YY}^T = 5 \begin{pmatrix} \text{Var}(Y_1) & \text{Cov}(Y_1, Y_2) \\ \text{Cov}(Y_1, Y_2) & \text{Var}(Y_2) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \lambda_1 & 0 \\ 0 & \lambda_2 \end{pmatrix} = \Lambda,$$

Λ 是对角矩阵, 并且 $\lambda_1 \geq \lambda_2$

再由8-7式 $\mathbf{Y} = \mathbf{UX}$, $\mathbf{Y}^T = \mathbf{X}^T \mathbf{U}^T$, 所以

$$\mathbf{YY}^T = \mathbf{UXX}^T \mathbf{U}^T = \Lambda \quad (8-9)$$

其中 \mathbf{XX}^T 是已中心化数据的离差矩阵 \mathbf{S} , 它是对称的。又因 \mathbf{U} 是正交矩阵 $\mathbf{U}^T = \mathbf{U}^{-1}$, 则8-9式可写为:

$$\mathbf{USU}^{-1} = \Lambda$$

$$\mathbf{US} = \Lambda \quad \mathbf{U} = \begin{pmatrix} \lambda_1 & 0 \\ 0 & \lambda_2 \end{pmatrix} \mathbf{U} \quad (8-10)$$

这就正好说明 λ_1 和 λ_2 是对称离差矩阵 \mathbf{S} 的两个特征根 ($\lambda_1 \geq \lambda_2$), 而 \mathbf{U} 的每一行是相应的特征向量。我们要求的直线是由对应 λ_1 的特征向量所决定的轴。

二、主分量分析的步骤及方法

根据上述主分量分析的基本原理, 中心化后的 \mathbf{X} 和坐标刚性旋转后的 \mathbf{Y} 都是 $\mathbf{P} \times \mathbf{N}$ 的数据矩阵, 并且有 $\mathbf{Y} = \mathbf{UX}$, 这里 $\mathbf{U} = (u_{ij})$ 是 \mathbf{P} 阶正交方阵。

上述刚性旋转应具有这样的性质: 新坐标的轴相互正交, 仍构成一个直角坐标系; 变换后的 \mathbf{N} 个样方点在 Y_1 轴上有最大的方差, 在 Y_2 轴上有次大的方差, ... 在 Y_p 轴上有最小的方差, 并分别称这 \mathbf{P} 个轴为第一主分量, 第二主分量, ..., 和第 \mathbf{P} 主分量; 同时 \mathbf{N} 个点对不同的 Y_i 和 Y_j ($i \neq j$) 轴的协方差都为0。也就是说, 要求

$$\mathbf{YY}^T = \mathbf{UXX}^T \mathbf{U}^T = \begin{pmatrix} (N-1)\text{Var}(Y_1) & 0 & \dots & 0 \\ 0 & (N-1)\text{Var}(Y_2) & \dots & 0 \\ \dots & \dots & \dots & \dots \\ 0 & 0 & \dots & (N-1)\text{Var}(Y_p) \end{pmatrix}$$

$$\begin{aligned}
 & \lambda_1 \quad 0 \quad \cdots \quad 0 \\
 & 0 \quad \lambda_2 \quad \cdots \quad 0 \\
 = & \cdots \quad \cdots \quad \cdots \quad \cdots = \Lambda \\
 & 0 \quad 0 \quad \cdots \quad \lambda_p
 \end{aligned}$$

这说明对角矩阵 Λ 的 P 个元素,正好是原始数据的离差矩阵 $S=XX^T$ 的 P 个依大小次序排列的特征根: $\lambda_1, \lambda_2, \dots, \lambda_p$; 而变换矩阵 U 的每一行向量就是相应的特征向量。

由此,可以归纳主分量分析的一般步骤及方法为:

第一步:按属性(行)将数据中心化,使坐标原点位于 N 个点的形心处。数据中心化的方法是各行的每一元素减去同一行元素的平均值。令中心化后的数据矩阵为 $X_{P \times N}$,以上述6个样方2个种的多度数据为例,中心化后的数据矩阵为:

$$X_{6 \times 2} = \begin{bmatrix} 1 & 2 & 0 & 2 & -4 & -1 \\ 5 & 2 & 1 & 0 & -4 & -4 \end{bmatrix}$$

第二步:构成 $P \times P$ 维的内积矩阵 S 。

对上述 $P \times N$ 维的数据矩阵 $X_{P \times N}$,求出属性间的内积矩阵:

$$S = XX^T$$

对本例

$$S = XX^T = \begin{bmatrix} 1 & 2 & 0 & 2 & -4 & -1 \\ 5 & 2 & 1 & 0 & -4 & -4 \end{bmatrix} \begin{vmatrix} 1 & 5 \\ 2 & 2 \\ 0 & 1 \\ 2 & 0 \\ -4 & -4 \\ -1 & -4 \end{vmatrix} = \begin{bmatrix} 26 & 29 \\ 29 & 62 \end{bmatrix}$$

由于数据是经过中心化的,所以内积矩阵 S 是种间协方差矩阵的 $N-1=5$ 倍。

第三步:求 S 的特征根及特征向量。

S 的特征根就是特征多项式

$$|S - \lambda I| = 0$$

的 P 个根,并依大小次序排列成 $\lambda_1 \geq \lambda_2 \geq \dots \geq \lambda_p$ 。然后由 $US = \Lambda U$ 的关系解出 P 个 λ 相应的特征向量,并把它们依次按行排列,就得到变换矩阵 U 。

在本例中 S 矩阵的特征方程为:

$$|S - \lambda I| = \begin{vmatrix} 26 - \lambda & 29 \\ 29 & 62 - \lambda \end{vmatrix} = \lambda^2 - 88\lambda + 771 = 0$$

此方程的两个根依大小排列成 $\lambda_1 = 78.13, \lambda_2 = 9.87$ 。注意:这两个特征根之和必然等于 S 矩阵的迹(即主对角线元素之和)。

现在求特征根 λ_1 和 λ_2 对应的特征向量 $(u_{11} \ u_{12})$ 和 $(u_{21} \ u_{22})$,并以它们作为行向量而得到变换矩阵:

$$U = \begin{bmatrix} u_{11} & u_{12} \\ u_{21} & u_{22} \end{bmatrix}$$

由 $US = \Lambda U$ 有

$$\begin{pmatrix} u_{11} & u_{12} \\ u_{21} & u_{22} \end{pmatrix} \begin{pmatrix} 26 & 29 \\ 29 & 62 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 78.13 & 0 \\ 0 & 9.87 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} u_{11} & u_{12} \\ u_{21} & u_{22} \end{pmatrix}$$

由此得到如下方程组：

$$\begin{aligned} 26u_{11} + 29u_{12} &= 78.13u_{11} \\ 29u_{11} + 62u_{12} &= 78.13u_{12} \\ 26u_{21} + 29u_{22} &= 9.87u_{21} \\ 29u_{21} + 62u_{22} &= 9.87u_{22} \end{aligned}$$

从这些关系中只能知道特征向量的两分量间比例：

$$\frac{u_{11}}{u_{12}} = \frac{29}{52.13}, \quad \frac{u_{21}}{u_{22}} = \frac{-52.13}{29}$$

再由正交矩阵中每行元素的平方和等于1的条件

$$u_{11}^2 + u_{12}^2 = 1, \quad u_{21}^2 + u_{22}^2 = 1$$

可以算出：

$$U = \begin{pmatrix} 0.486 & 0.875 \\ -0.875 & 0.486 \end{pmatrix}$$

其中第一行 (0.486 0.875) 是相应于特征根 $\lambda_1 = 78.13$ 的特征向量，分别是 Y_1 轴与原坐标轴夹角的方向余弦和正弦 ($\cos\theta$ $\sin\theta$)，由此可知坐标旋转的角度 $\theta = \cos^{-1}(0.486) \approx \sin^{-1}(0.875) \approx 61^\circ$ 。同样矩阵第二行 (-0.875 0.486) 是相应于特征根 $\lambda_2 = 9.87$ 的特征向量，分别是 Y_2 轴与原坐标轴的方向的余弦和正弦。

第四步：求 N 个样方的排序坐标。

知道了变换矩阵 U ，由 $Y = UX$ 就可算出 N 个样方点对新坐标系的 P 个主分量的坐标。但一般来说，我们并不需要计算每个主分量上的坐标值，排序的目的总是希望选取较少的主分量个数，在较低维的空间排列 N 个样方。主分量的顺序是依其包含数据信息量的大小排列的，即 $\lambda_1 \geq \lambda_2 \geq \dots \geq \lambda_P$ ，所以总是选取前面的若干个，比如 K ($K < P$) 个主分量，这样我们就只需要算出每个样方点在前 K 个主分量上的坐标值，而忽略后面的 $P - K$ 个主分量。

这 K 个主分量保留原 P 维空间的信息百分比为：

$$\frac{\sum_{i=1}^K \lambda_i}{\sum_{i=1}^P \lambda_i}$$

就本例中，6 个样方点在旋转后的 Y_1 和 Y_2 轴上的坐标为：

$$\begin{aligned} Y = UX &= \begin{pmatrix} 0.486 & 0.875 \\ -0.875 & 0.486 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} 1 & 2 & 0 & 2 & -4 & -1 \\ 5 & 2 & 1 & 0 & -4 & -4 \end{pmatrix} \\ &= \begin{pmatrix} 4.86 & 2.72 & 0.87 & 0.97 & -5.44 & -3.96 \\ 1.55 & -0.78 & 0.49 & -1.75 & 1.56 & -1.07 \end{pmatrix} \end{aligned}$$

它们在新坐标系下的图形 (图8-5) 与数据中心化后的图形 (图8-4) 比较，确实是原样方点相对于旋转后坐标轴 Y_1 和 Y_2 的图形。

这样得到的 Y_1 轴，6 个点在其上的离差平方和最大，从而方差最大，将二维的点用在 Y_1 的一维排序坐标代替，其损失的信息最小，我们称 Y_1 轴为第一主分量。 Y_2 轴与 Y_1 轴垂直，有较小的方差，并且新数据对 Y_1 和 Y_2 的交叉积，亦即协方差为 0，我们称为第二主分量。

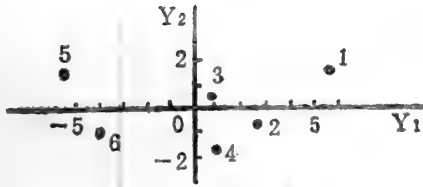


图8-5 6个样方点在主分量坐标系下的图形

将原来二维数据降到一维的主分量上排序时，其保留的信息量为：

$$\lambda_1 / (\lambda_1 + \lambda_2) = 78.13 / 88 = 88.78\%$$

而损失的信息量为 $1 - 88.78\% = 11.22\%$ ，这也是 Y_2 上占有的信息。

保留信息的多少是衡量主分量分析方法降维效果好坏的一个重要指标，它取决于原始数据固有的结构。当然，用主分量分析总是使第一主分量保留尽可能多的信息。

选取的主分量愈多，保留信息的比例愈大，但数据简化的程度就愈小。要以直观的形式在二维平面上或三维立体中画出样方的排序图形，就只能选择前二个或三个主分量。根据经验，人们仅能解释比所有特征根平均值大的特征根所对应的主分量。现在的问题是，从生态学的角度要选择多少个主分量才有意义？Frontier (1976) 提出，可以把递减的特征根序列与断棒模型(见第四章)的数值相比较。他认为，如果把方差看作是由不同主分量轴共享的一个资源，则对资源的分享可用断棒模型来描述，而试图解释那些占有方差的比例小于随机断棒模型给的值的主分量是毫无意义的。用这种检验方法也常常判断出前二、三个主分量是可解释的，这与生态学的经验相符。Frontier 计算了对应于2—20个特征根的断棒值表(表8-2)。

第五步：估计属性对主分量的作用。

由8-6式可知，主分量是原来 P 个属性的线性组合，不能解释成单个属性的作用，然而我们仍然有可能通过考察特征向量中各元素的数值，以说明原来各属性对某主分量作用的大小。在本例特征向量 $(u_{11} \ u_{12})$ 中， u_{11} 、 u_{12} 是主分量与原坐标轴夹角的余弦，其绝对值在 0 与 1 之间，数值愈大，与该轴愈接近，因而这个属性对主分量的作用也愈大。如果某元素的这个数值为 1，说明主分量就等同于该属性的作用；数值为 0，则说明该属性对主分量毫无影响。例中第一主分量的特征向量是 $(0.486 \ 0.875)$ ，可见第二个属性对它的作用较大；第二主分量的特征向量是 $(-0.875 \ 0.486)$ ，说明第一个属性对它的作用较大。特征向量中负号表示两者数值变化的趋向相反。

此外，我们还可采用属性(原坐标轴)对主分量(新坐标轴)的负荷量 (loading) 来反应各属性对主分量的作用。

令属性 i 对第 j 个主分量的负荷量为：

$$l_{ij} = \sqrt{\lambda_j} u_{ji} \quad (i, j = 1, 2, \dots, P)$$

并列出的 $P \times P$ 维的负荷量矩阵：

$$L = (l_{ij}) = \begin{pmatrix} \sqrt{\lambda_1} u_{11} & \sqrt{\lambda_2} u_{21} & \dots & \sqrt{\lambda_P} u_{P1} \\ \sqrt{\lambda_1} u_{12} & \sqrt{\lambda_2} u_{22} & \dots & \sqrt{\lambda_P} u_{P2} \\ \dots & \dots & \dots & \dots \\ \sqrt{\lambda_1} u_{1P} & \sqrt{\lambda_2} u_{2P} & \dots & \sqrt{\lambda_P} u_{PP} \end{pmatrix} = U^T \Lambda^{\frac{1}{2}}$$

负荷量 l_{ij} 表示第 i 属性在第 j 主分量上的投影，其大小反映了第 i 属性对 j 主分量作用的大小，实际上它综合考虑了特征根与特征向量。在本例中负荷量矩阵为：

表8-2

根据标准模型计算的相继特征值占总方差的百分比

n	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
75.00	61.11	52.08	45.67	40.83	37.04	33.97	31.43	29.29	27.45	25.86	24.46	23.23	22.12	21.13	20.23	19.42	18.67	17.99	
25.00	27.78	27.08	25.67	24.17	22.76	21.47	20.32	19.29	18.36	17.53	16.77	16.08	15.45	14.88	14.35	13.86	13.41	12.99	
	11.11	14.58	15.67	15.83	15.61	15.22	14.77	14.29	13.82	13.36	12.92	12.51	12.12	11.75	11.41	11.08	10.78	10.49	
	6.25	9.00	10.68	10.85	11.06	11.06	10.96	10.79	10.58	10.36	10.13	9.90	9.67	9.45	9.23	9.02	8.82		
	4.00	6.11	7.28	7.93	8.28	8.46	8.51	8.50	8.44	8.34	8.23	8.11	7.98	7.84	7.71	7.57			
	2.78	4.42	5.43	6.06	6.46	6.70	6.83	6.90	6.92	6.92	6.90	6.86	6.80	6.73	6.65	6.57			
	3.04	3.35	4.21	4.79	5.18	5.44	5.62	5.73	5.79	5.82	5.82	5.82	5.81	5.78	5.74				
	1.56	2.62	3.36	3.88	4.25	4.52	4.71	4.84	4.92	4.98	5.01	5.03	5.02						
	1.23	2.11	2.75	3.21	3.56	3.81	4.00	4.14	4.25	4.32	4.37	4.40							
	1.00	1.74	2.29	2.70	3.02	3.26	3.45	3.59	3.70	3.78	3.84								
	0.83	1.45	1.93	2.30	2.60	2.82	3.00	3.15	3.26	3.34									
	0.69	1.23	1.65	1.99	2.26	2.47	2.64	2.78	2.89										
	0.59	1.03	1.43	1.73	1.98	2.18	2.34	2.47											
	0.51	0.92	1.25	1.53	1.75	1.93	2.09												
	0.44	0.81	1.11	1.35	1.56	1.73													
	0.39	0.71	0.98	1.21	1.40														
	0.35	0.64	0.88	1.09															
	0.31	0.57	0.79																
	0.28	0.51																	
	0.25																		

$$L = (l_{ij}) = \begin{pmatrix} \sqrt{78.13} \times 0.486 & \sqrt{9.87} \times (-0.875) \\ \sqrt{78.13} \times 0.875 & \sqrt{9.87} \times 0.486 \\ 4.296 & -2.749 \\ 7.734 & 1.527 \end{pmatrix}$$

由L矩阵看出，在第一主分量上，第一个物种的负荷量为4.296，第二个物种的负荷量为7.734。显然第二个物种对第一主分量的贡献（作用）较大；在第二主分量上，第一个物种的负荷量为-2.749，第二个物种的负荷量为1.527，则第一个物种对第二主分量贡献大，但其作用方向与第二主分量方向相反。

由于主分量是各属性的综合效应，所以它往往不能直接给出生物学意义的解释，这就必须从研究问题的专业知识范围内去探索。

三、主分量分析的不同方式

前面介绍的主分量分析的第一、二步，并非严格必要和非如此不可。根据研究的对象和数据结构，可以有不同的方式处理。

（一）原始数据的标准化及其作用

这里说的标准化是指严格意义上的标准差标准化，亦即正规化。它是首先对行（属性）进行中心化后，每行的元素再除以该行的标准差而求得。我们常常把标准化作为防止某一群落中偶见种被常见种或个体数量极多的物种所“淹没”的一种方法，因为不进行标准化，优势种就有可能在分析中占据极大的优势。这种情况的发生，是因为数量多的物种其方差要明显高于偶见种个体数量的方差。

标准化可以在坐标轴旋转（分析本身）进行之前，使所有物种反映的方差相等。显然，如果人们期望次要的物种对最终结果有一定效应，采用标准化后的数据进行分析是一个可取的方法。但是如果人们持这样的观点，认为既然优势种在群落中起举足轻重的作用，那么优势种就应当控制分析的结果，并且为了避免这样一种危险，即标准化有可能使稀有种得到一种不应有的突出，稀有种的存在只是由于机会，而并非变量对环境的一种有意义的反映，在这种情况下标准化就没有必要了。因此决定是否进行标准化，其核心是强调或是忽视稀有种的问题。一种可见的妥协办法是从原始数据中删除那些没有意义的真正的稀有种，然后再对数据进行标准化处理 (Nichos 1977)。

另外，当其属性的量纲或不同物种的度量单位不同时，进行数据的标准化处理就十分必要了。

（二）中心化还是非中心化

绝大多数的生态排序，包括主分量分析都是使用中心化后的数据进行的。但这也并非总是最适合的程序。在某些情况下，非中心化数据的主分量分析所揭示的数据结构，较之中心化后的主分量分析更为清楚。例如不同样方中的常见种不同，则它们在多维空间的某些属性轴上投影为零（或极小），这样就显示出多维空间轴与轴之间的不均一性，这时采用非中心

化的主分量分析就较为恰当。反之，如果样方间物种差异不明显，或者差异的内容只是数量上的而不是物种类别上不同，那么样方点在所有轴上都具有一定量的投影，即数据不表现或很少表现出轴间的不均一性，或者数据的不均一性仅表现在轴内而不表现在轴间，在这种情况下则需要对数据进行中心化后再作主分量分析。

在实践中，我们往往不能直接看出数据在轴间的不均一性是否大于轴内的不均一性或者相反，在这种情况下，如果可能，最好同时进行中心化和非中心化的主分量分析。

(三) 进行 S 或是 $\frac{1}{N-1} S$ 的特征分析

如前所述，如果原始数据矩阵 X 是已中心化的，则属性间的内积矩阵 S 是种间协方差矩阵的 $(N-1)$ 倍，而如果 X 是标准化（正规化）的，则 S 是种间相关矩阵的 $(N-1)$ 倍。因为

$$USU^T = \Lambda$$

可以证明： $U(\frac{1}{N-1}S)U^T = \frac{1}{N-1}\Lambda$ ， $\frac{1}{N-1}\Lambda$ 是 $\frac{1}{N-1}S$ 的非零特征根， Λ 则是 S 的非

零特征根，这就是说 S 的特征根是 $\frac{1}{N-1}S$ 特征根的 $(N-1)$ 倍。因此在进行主分量分析时，是

求 S 还是求 $\frac{1}{N-1}S$ 的特征根和特征向量都是无关紧要的。

四、主分量分析的应用实例

(一) 用主分量分析研究蜘蛛对生态环境的选择性

1953—1960年在荷兰海牙北部的沙丘地带设置了100个陷阱诱捕器，每周取走诱得的全部生物种类，连续365周，共36500个样本，鉴定出大约425种动物，其中约90%属于节肢动物。Aart

(1977)研究了狼蛛科和盗蛛科蜘蛛(共45030个标本)如何共享资源多维空间。他先把每个诱捕器在不同时间捕得的各种蜘蛛分别相加，得到一个100(诱捕器) × 12(蜘蛛种类)的原始数据表，并采用主分量分析方法分析这个

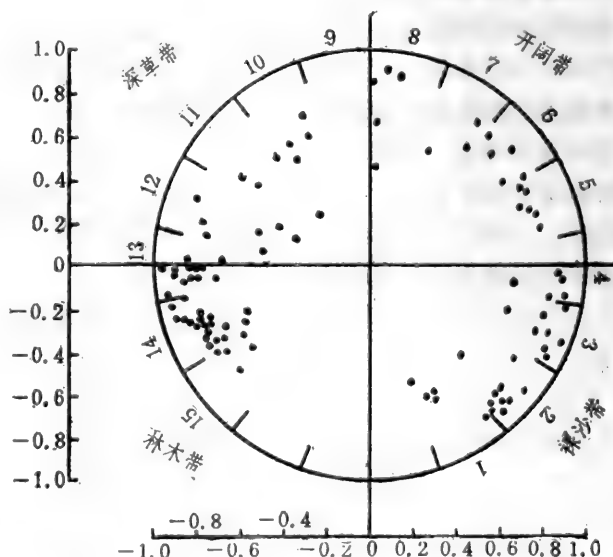


图8-3 100个陷阱诱捕器在第一、二两个主分量构成的降维空间中的排序

含有30%的零的矩阵。分析结果仅前面两个主分量是有意义的。接着Aart在这前面两个主分量构成的空间中标出100个诱捕器陷阱的位置(图8-6),结果可由一个与等高线相似的环形梯度(环上标有1到15的刻度)说明这两科蜘蛛对生境的利用。梯度的划分反映了生境从具有地衣和棒芝草属(*Corynephorus canescens*)的裸沙地,经由地衣与棒芝草和欧州喜沙草(*Ammophila arenaria*)的混合植被带,到具有稀疏柳树、悬钩子和浅草植被的开阔地带,随后是由拂子茅(*Calamagrostis epigejos*)占优势的沙丘草地过渡到具桦木和山渣灌木的公园式风景区,最后以桦木及扬树林结束。15个环形梯度可以代表不同的生态类型,每一生态区内不同蜘蛛种的平均诱捕量与这两科蜘蛛对生态类型的选择性相符合。

(二) 用主分量分析研究柑桔昆虫群落随树龄的演替

赵志模、郭依泉等(1985)用主分量分析研究柑桔昆虫群落随树龄而变化的规律。其调查方法是:在重庆缙云山园艺场,选择10个不同树龄的桔园, I 园为苗圃,尚未定植; II、III 园分别为定植不到三年的处于结果前期的桔园; IV、V、VI 园分别为定植9年、11年和16年处于结果盛期的桔园; VII、VIII、IX、X 园分别为定植24年、31年、36年和50年处于结果末期到衰老期的桔园。各园品种均为甜橙,除树龄差异外,其土壤、地势及管理条件基本一致。在每个园内选有代表性的桔树5株,在每株树的东、南、西、北四个方位上,于内层和外层各取一枝条,每枝记数五片叶及一市尺长枝条上的昆虫(包括蜘蛛和螨类)的种类及数量;对天牛类害虫每园记数20株树的蛀孔数;对潜叶蛾记数调查叶(每株40叶)中的受害叶片数;对卷叶蛾类和凤蝶类幼虫,在取样枝条附近的视野范围内记数可见种类和数量。由此建立起一个15(昆虫种类)×10(不同树龄桔园)的原始数据矩阵,采用离差标准化

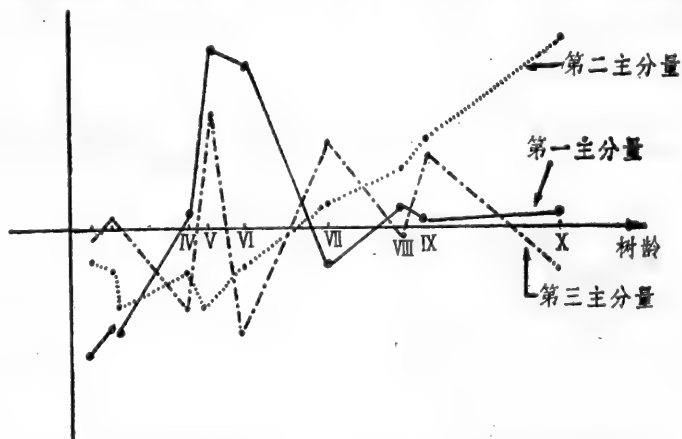


图8-7 不同树龄桔园在第一、二和三主分量上的一维排序图

(参看第六章)处理原始数据,然后进行主分量分析。

分析结果,第一、二、三主分量保留原多维空间信息的百分比分别为33.92%、23.45%和15.82%。各属性(物种)对前三个主分量的作用用负荷量表示。对第一主分量贡献最大的是黑刺粉虱,其次是卷叶蛾类,其负荷量分别为0.9231和0.8338,这两类(种)害虫基本上都是喜食嫩叶的害虫;对第二主分量贡献最大的天牛类,其次为矢尖蚧,负荷量分别为0.9294和0.8304,这两类(种)

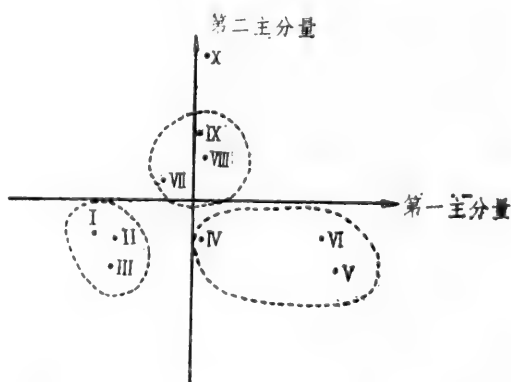


图8-8 不同树龄桔园在第一、二主分量上的二维排序图

害虫一般在老树上为害最重；对第三主分量贡献最大的是桔始叶螨，其次是桔全爪螨，负荷量分别为0.6789和-0.6666，这两种螨负荷量的符号不同反映了它们随树龄变化的不同趋势。根据对它们生物学、生态学特点的了解，桔始叶螨较喜荫蔽环境，在较老的树上为害较重，而桔全爪螨较喜光并且在幼树上为害较重。

如果以纵轴作为前三个主分量的排序坐标，以横轴表示树龄对10个桔园作图（图8-7），可以看出，10个桔园在第一主分量上的排序坐标曲线明显成凸形，这表明主要是黑刺粉虱和卷叶蛾类在苗圃和结果前期最少，在结果盛期最多，而在桔树衰老期数量下降；在第二主分量上，曲线基本上呈一直上升的趋势，这表明主要是矢尖蚧和天牛类的为害随树龄而增加；在第三主分量上，曲线随树龄的增加无明显的变化规律，这表明桔始叶螨、桔全爪螨等的数量变动更多地受到其他因素的影响。

如果以第一主分量作横轴，第二主分量作纵轴对10个不同树龄的果园作图（图8-8），根据点集可分为三类，亦即三个阶段：第一阶段（I、II、III园）柑桔树处于苗圃或结果前期，各种害虫的数量都相对较少；第二阶段（IV、V、VI园）为结果盛期，害虫种类多，数量大，特别是以黑刺粉虱、卷叶蛾类占优势；第三阶段（VII、VIII、IX、X园）柑桔树处于结果末期到衰老期，树势逐渐衰弱，蚧类特别是矢尖蚧以及天牛类为害严重。以上结果在一定程度上反映了柑桔昆虫群落随树龄而演替的规律。

第四节 主坐标分析

主分量分析是用于计算 P 维空间的点群，并将这些点群投影到小于 P 维的空间上去的方法。就是说它要求调查 N 个样方 P 个属性的数据，再从所得到的 $P \times N$ 的原始数据矩阵出发进行排序。在排序过程中，因数据的中心化或标准化，坐标原点可能移动，轴的坐标可能改变。但是在初始时刻，每一样方点在多维空间中的坐标总是由 P 维属性所表示的。两点间的距离或相异性我们可以用欧氏距离、绝对距离或其他合适的指标来表示。现在的问题是，如果我们已经选择了合适的直接测定样方间相异性的方式，能不能按照每一“点对”的距离等于这对点的差异来描绘样方点的位置。就是说，如果我们只得到衡量 N 个样方之间差异（或称距离）的数据，能不能从这个已知的 $N \times N$ 的相异矩阵（或称距离矩阵）出发去进行排序，这一点是甚关紧要的。因为相异矩阵中的差异指标可适用于各式各样的非度量性指标，特别是可用于多状态数据向数量数据的转化，所以如果对上述提出的问题能得到肯定的回答，那末这类排序方法就将具有更广泛的用途。

主坐标分析（Principal axes analysis简称PAA）就是这类从 $N \times N$ 维相异性矩阵出发，而不一定需要 $P \times N$ 维原始数据矩阵的排序方法之一。

从上看出，主坐标分析不同于主分量分析之处就在于它开始时建立样方点群的形式。主分量分析的样方点群是给定在 P 维属性的坐标系中；而主坐标分析样方点的位置是用某种选择好的相异性测度度量每对样方点间的差异，然后将样方点按每对点间的相异性系数尽可能等于它们的差异的方法绘成图。这样，两个样方点可以在一维空间（直线）上标出，三个样方点可以在二维空间（平面）上标出。如果三个样方点偶然是共线的，也可以在一维空间上标

出。可以看出 $N-1$ 维空间足以容纳下 N 个样方点。因此在主坐标分析中,坐标轴及坐标没有内在的含义,它仅仅是保证这些点应具有预期的间隔。然后把研究的点群投影到二维或三维的可见空间中。

主坐标分析建立的排序坐标系与主分量分析旋转后的坐标系一样,主坐标不仅正交,而且第一主坐标,第二主坐标,……,依次按 N 个点在该轴的平方离差的大小顺序排列, N 个点对不同两个轴的交叉积(或协方差)均为0,所以可以取较少的排序坐标去描述样方,而使信息的损失最小。

一、主坐标分析的步骤与方法

第一步:选择某种相异性指标构成样方间的相异性矩阵 D 。一般我们可以简单地取绝对值距离的平方,即

$$D = (d_{jk}^2) \quad (j, k = 1, 2, \dots, N) \quad (8-11)$$

矩阵 D 中的元素取 d_{jk}^2 是因为它正好是最后排序坐标表示的第 j 和 k 两个样方点间的欧氏距离的平方。显然, D 是对称的并且主对角线为0的矩阵。

主坐标分析的特殊用途在于我们可以不知道 $P \times N$ 维的原始数据矩阵 X ,而可根据自己的专业知识和各种不同的情况去决定样方间的差异,特别是可根据 N 个样方处于不同状态,由决定状态间的差异数值来构成 D ,这样可以实现多状态数据的数量化。而如果存在 $P \times N$ 维的原始数据矩阵 X ,则 D 是由样方间的某种相异性指标计算出来的。在这种情况下,主坐标分析的效果基本上等同于主分量分析。

下面,我们假设一个简单的例子,说明主坐标分析的各个步骤和计算方法。

已知三个样方,它们两两间的距离为: $d_{12}=16$, $d_{13}=10$, $d_{23}=14$ 。

按(8-11)式构成三阶矩阵 D ,其元素是距离的平方。

$$D = \begin{pmatrix} 0 & 256 & 100 \\ 256 & 0 & 196 \\ 100 & 196 & 0 \end{pmatrix}$$

第二步:由矩阵 D 构成 N 阶离差矩阵 S 。

$$\text{离差矩阵: } S = (S_{jk}) \quad (j, k = 1, 2, \dots, N) \quad (8-12)$$

为了求得 S 中的每个元素,首先求出 D 矩阵各行之和 $D_{j\cdot}$,以及各列之和 $D_{\cdot k}$,全部元素之和 $D_{\cdot\cdot}$ 。

$$D_{j\cdot} = \sum_{k=1}^N d_{jk}^2 \quad (j=1, 2, \dots, N)$$

$$D_{\cdot k} = \sum_{j=1}^N d_{jk}^2 \quad (k=1, 2, \dots, N)$$

$$D_{\cdot\cdot} = \sum_{j=1}^N \sum_{k=1}^N d_{jk}^2$$

然后令

$$S_{jk} = -\frac{1}{2}d_{jk}^2 + \frac{1}{2N}D_{j.} + \frac{1}{2N}D_{.k} - \frac{1}{2N^2}D_{..} \quad (8-13)$$

这样就求出了S的全部元素。以后可知，S确实是最后求出的N个样方点的排序坐标矩阵的离差矩阵。

由8-13式构成的S有如下三个性质：

1. S是对称的。

$$S_{jk} = S_{kj}, \quad (j, k=1, 2, \dots, N)$$

2. S行的和及列之和均等于0。

$$S_{j.} = \sum_{k=1}^N S_{jk} = 0$$

$$S_{.k} = \sum_{j=1}^N S_{jk} = 0$$

3. S与D间元素的逆关系为：

$$d_{ij}^2 = d_{i_1 j_1}^2 = S_{jj} + S_{kk} - 2S_{jk}$$

本例求出的S矩阵为：

$$S = \frac{4}{3} \begin{pmatrix} 43 & -41 & -2 \\ -41 & 67 & -26 \\ -2 & -26 & 28 \end{pmatrix}$$

例如：

$$S_{11} = 0 + \frac{1}{6} \times 356 + \frac{1}{6} \times 356 - \frac{1}{2 \times 9} \times 1104 = \frac{4}{3} \times 43$$

$$S_{12} = -\frac{1}{2} \times 256 + \frac{1}{6} \times 356 + \frac{1}{6} \times 452 - \frac{1}{2 \times 9} \times 1104 = -\frac{4}{3} \times 41$$

第三步：对S作特征分析。

S是N阶实对称方阵，且有N个非0或等于0的特征根，依特征根绝对值的大小顺序排成 $\lambda_1, \lambda_2, \dots, \lambda_m, \lambda_{m+1}, \dots, \lambda_N$ 。同时因为N个点最多只占N-1维，所以N个特征根中必有为0者，现假定 $\lambda_1, \lambda_2, \dots, \lambda_m$ 均为非0的；而 $\lambda_{m+1}, \dots, \lambda_N$ 均等于0。由于每个特征根对应着一个特征向量，以此向量为行可构成N阶正交方阵U，其中最后面的N-m行是对应于特征根为0的向量，其元素全部为0。

由8-11式知：

$$USU^T = \begin{pmatrix} \lambda_1 & & & & \\ & \lambda_2 & & & \\ & & \ddots & & \\ & & & \lambda_m & \\ & & & & 0 \\ & & & & & \ddots \\ & & & & & & 0 \end{pmatrix} = \Lambda$$

亦即

$$S = U^T \Lambda U = (U^T \Lambda^{\frac{1}{2}}) (\Lambda^{\frac{1}{2}} U) \quad (8-14)$$

在本例中，S矩阵的特征根为：

$$|S - \lambda I| = -\lambda(\lambda^2 - 184\lambda + 6400) = 0$$

解出三个特征根，依大小排列成： $\lambda_1 = 137.4313$ ， $\lambda_2 = 46.5687$ ， $\lambda_3 = 0$ 。根据8-14式可以算出三个特征根相应的特征向量，并作为行排出正交矩阵。

$$U = \begin{pmatrix} 0.53788 & -0.80093 & 0.26305 \\ 0.61429 & 0.15867 & -0.77296 \\ 0 & 0 & 0 \end{pmatrix}$$

第四步：计算N个样方点的排序坐标矩阵Y。

把特征向量与相应的特征根的平方根相乘，即可得到N个样方点的排序坐标。令：

$$C = \Lambda^{\frac{1}{2}} U = \begin{pmatrix} u_{11}\sqrt{\lambda_1} & u_{12}\sqrt{\lambda_1} & \cdots & u_{1N}\sqrt{\lambda_1} \\ u_{21}\sqrt{\lambda_2} & u_{22}\sqrt{\lambda_2} & \cdots & u_{2N}\sqrt{\lambda_2} \\ \dots & \dots & \dots & \dots \\ u_{m1}\sqrt{\lambda_m} & u_{m2}\sqrt{\lambda_m} & \cdots & u_{mN}\sqrt{\lambda_m} \\ 0 & 0 & \cdots & 0 \\ \dots & \dots & \dots & \dots \\ 0 & 0 & \cdots & 0 \end{pmatrix} \quad (8-15)$$

则8-15中非0的前m行元素就是N个样方点的m×N的排序坐标矩阵Y。

$$Y = \begin{pmatrix} y_{11} & y_{12} & \cdots & y_{1N} \\ y_{21} & y_{22} & \cdots & y_{2N} \\ \dots & \dots & \dots & \dots \\ y_{m1} & y_{m2} & \cdots & y_{mN} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} u_{11}\sqrt{\lambda_1} & u_{12}\sqrt{\lambda_1} & \cdots & u_{1N}\sqrt{\lambda_1} \\ u_{21}\sqrt{\lambda_2} & u_{22}\sqrt{\lambda_2} & \cdots & u_{2N}\sqrt{\lambda_2} \\ \dots & \dots & \dots & \dots \\ u_{m1}\sqrt{\lambda_m} & u_{m2}\sqrt{\lambda_m} & \cdots & u_{mN}\sqrt{\lambda_m} \end{pmatrix} \quad (8-16)$$

不难看出，Y矩阵有如下性质：

1. 它的离差矩阵是S，这是因为由8-14式可知 $C^T C = S$ ，而 $C^T C = Y^T Y$ 。
2. 在排序坐标下，样方j与k的欧氏距离的平方正是原来D矩阵给出的 d_{jk}^2 值。证明如下：
样方j和k的排序坐标分别为：

$$(u_{1j}\sqrt{\lambda_1} \quad u_{2j}\sqrt{\lambda_2} \quad \cdots \quad u_{mj}\sqrt{\lambda_m})$$

和

$$(u_{1k}\sqrt{\lambda_1} \quad u_{2k}\sqrt{\lambda_2} \quad \cdots \quad u_{mk}\sqrt{\lambda_m})$$

则两个样方间的欧氏距离平方为：

$$\begin{aligned} \sum_{i=1}^m (u_{ij}\sqrt{\lambda_i} - u_{ik}\sqrt{\lambda_i})^2 &= \sum_{i=1}^m (u_{ij}\sqrt{\lambda_i})^2 + \sum_{i=1}^m (u_{ik}\sqrt{\lambda_i})^2 \\ &\quad - 2 \sum_{i=1}^m (u_{ij}\sqrt{\lambda_i})(u_{ik}\sqrt{\lambda_i}) \end{aligned}$$

由 $Y^T Y = S$ 可知，上式右端三项正好是 $S_{jj} + S_{kk} - 2S_{jk}$ ，根据S矩阵的第三条性质，它正好是原来D矩阵给出的 d_{jk}^2 。

3. 在排序坐标系下，坐标原点正好是N个样方点的形心，即Y中每行之和为0。这可由S矩阵行的和、列的和均为0来验证。

本例由8-15式算出的C矩阵为:

$$C = \begin{pmatrix} 6.306 & -9.389 & 3.084 \\ 4.192 & 1.083 & -5.275 \\ 0 & 0 & 0 \end{pmatrix}$$

C矩阵中前两行非0数据就是三个样方点的排序坐标矩阵:

$$Y = \begin{pmatrix} 6.306 & -9.389 & 3.084 \\ 4.192 & 1.083 & -5.275 \end{pmatrix}$$

其中元素的计算方法如下:

$$y_{11} = u_{11} \sqrt{\lambda_1} = 0.53788 \sqrt{137.4313} = 6.306$$

$$y_{22} = u_{22} \sqrt{\lambda_2} = 0.15867 \sqrt{46.5687} = 1.083$$

第五步: 选择前k个轴绘图和计算保留信息量。

通过前面的步骤, 我们得到了m个主坐标, 这与主分量分析最后得到P个主分量一样, 也可以只选前k (k < m) 个轴来描述样方。而使损失的信息最小, 其保留信息的百分比同样可用下式计算。

$$\sum_{i=1}^k \lambda_i / \sum_{i=1}^m \lambda_i \quad (8-17)$$

当只选前面二、三个主坐标时, 就可绘出样方点在二维或三维空间中的排序图。

本例中如只选取第一主坐标, 则保留的信息百分比为:

$$137.4313 / (137.4313 + 46.5687) = 74.69\%$$

而如果选取第一、二主坐标, 则包含了全部信息。这也说明了N-1维完全可以容纳下N个点。

第六步: 计算主坐标排序效率。

如前所述, 主坐标分析是用使样方点的距离尽可能地等于它们相异性的方法绘图, 那么比较样方点的实际距离 (相异性指标 d_{jk}) 与主坐标排序点间的距离是有意义的。

就本例来说, 在排序坐标下点间的欧氏距离为:

$$d_{12} = \{[6.306 - (-9.389)]^2 + [4.192 - 1.083]^2\}^{\frac{1}{2}} \approx 16$$

$$d_{13} = \{(6.306 - 3.084)^2 + [4.192 - (-5.275)]^2\}^{\frac{1}{2}} \approx 10$$

$$d_{23} = \{(-9.389 - 3.084)^2 + [1.083 - (-5.275)]^2\}^{\frac{1}{2}} \approx 14$$

这正好是本例最早给出的三个样方之间的距离系数。

值得注意的是, 当N较大时样方点之间的实际距离 (相异指标) 和排序距离存在一定的差异, 其原因: 一、在任何真实的空间中, 不论它维数多少, 要精确地按每一对点间的距离描绘各个点几乎是不可能的。矩阵S可能有负的特征根, 这一事实表明样点在空间的位置不可能有期望的形状。二、数据点“最好”的主坐标表示是用与S的正特征值相等的轴获得的, 因此要将“最好”的形状投影到较少维数的空间中, 这就导致样方点实际距离与排序距离的差异。当特征根出现一个或多个负数时, 对应于它(们)的轴不是实的而是虚的, 所以要把所有的点排列在包含这种维的空间中就不可能。当然, 如果负特征值的绝对量小于任何一个排序轴对应的特征值, 那么在降维空间中表示这些点仍然可以接受 (Cailliez 和 Pagés 1976)。不

过，在出现负特征值的情况下，Cailliez和Pagés建议将主坐标排序占总信息量百分比的分式修改为：

$$\frac{\sum_{i=1}^k \lambda_i + k |\lambda_N|}{\sum_{i=1}^N \lambda_i + N |\lambda_N|} \quad (8-18)$$

式中 k 为降维空间的维数， N 为总维数， $|\lambda_N|$ 为由大到小排列的最后一个特征值，即绝对量最大的负特征值。

二、主坐标分析的应用实例

Field和Robb (1970) 研究了南非False海湾多岩石海滩21个样方中的甲壳动物及藤壶。目的在于找出浮现(emergence)和海浪(wave)因子对这些种群的影响。样本1到10受海浪的影响而呈现差异，样本11—20设在与海岸线成直角的一个断面上，分布于大潮的高水位线及低水位线之间。调查到的物种共79个，其中有一个物种在一个样方中就有多达10864个的个体。随海水上升，物种数逐渐减少，个体数却逐渐增加，这表明浮现因子这个环境压力导致多样性降低，也表现少数可忍耐浮现压力的物种，其种间竞争不强烈，因而种群十分昌盛。

Field等在用主坐标排序时，首先用对数转换 $x_{jk}'' = \ln(x_{jk}' + 1)$ ，然后将物种属性中心化 $x_{jk}''' = x_{jk}'' - \bar{x}_j$ 构成供分析用的数据矩阵 X ，并以样方向量的内积测定样方间的相似性，即 $S = XX^T$ 。

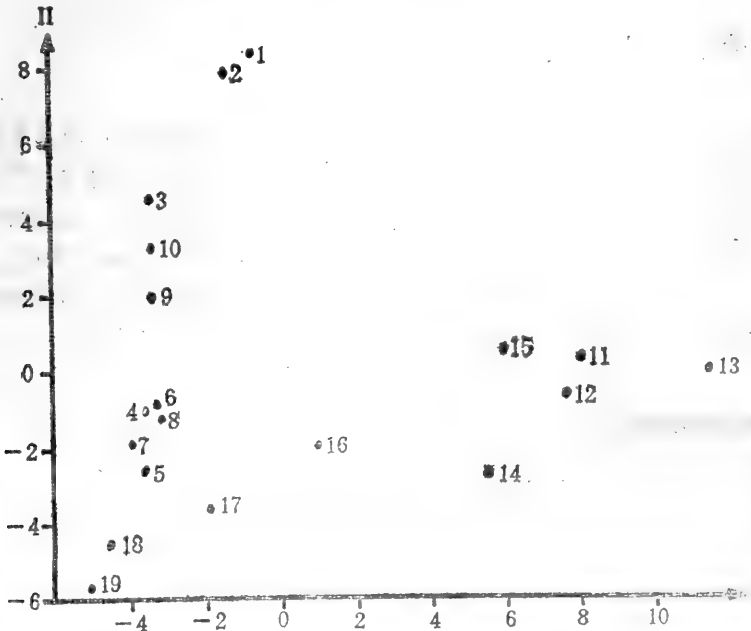


图8-9 19个样方在前两个主坐标降维空间中的排序

图8-9表示样方1到19在第一、二主坐标空间中的排序。样方20和21都是来自海岸的最高部位，由于少数单个物种的个体数量过多，引入了很大差异，为了说明问题，所以仅考虑1-19个样方。Field等计算样本在每一主坐标上的等级与它们对环境因子中的等级的相关系数，以探讨排序结果与浮现和海浪因子之间的关系。结果表明，第一主坐标与海岸的垂直高度（制约浮现因子）明显相关，而第二主坐标与海浪相关。由这个研究实例看出，虽然主坐标本身无明显的生物学意义，但这种方法仍可用于同质样本集合中生态梯度的研究。

Kempton (1981) 应用主坐标分析的方法研究蛾类，其抽样单元是置放在英国不同地点的14个光诱捕器。Kempton关心的是，依据在一个季节某日收到的蛾类的的数据，找出14个地点的主坐标排序能否保持大致相同。Kempton发现，在连续三年的时间里，所得排序之间具有某种一致性。这是一个根据寿命短的生物群落的组成进行地理位置排序的极好例子。

第五节 对应分析及相互平均法

对应分析 (correspondence analysis) 和相互平均法 (reciprocal averaging) 是两种同时对实体和对属性进行排序的方法。也就是说，在一次分析过程中同时进行正分析(Q分析)和逆分析(R分析)，并且这两种分析统一成为一个不可分割的整体。而其他的一般排序方法，用正分析只能得到实体的排序，即求出各实体在若干轴上的坐标，如果要得到对属性的排序，还必须进行逆分析，两者不能同时进行。正因为如此，对应分析和相互平均法已成为生态数据的主要排序方法，用得愈来愈普遍。

一、对应分析

对应分析实际上是主分量分析的另一种方式。在主分量分析开始时，原始数据可以进行中心化、标准化等处理，其后的计算都是将得到的矩阵右乘其转置矩阵再进行特征分析。每一特征根对应的特征向量组成一系列给物种的“权重”，从而计算出每一样方的“得分”，该“分数”即对物种的加权，也就是各样方点在排序轴上的坐标。而对应分析，在进行数据处理采取了与主分量分析不同的方法，并且在进行特征分析并把特征向量转化为得分时，是同时给样方和物种分配得分，因而对应分析同时产生Q型和R型两种排序。

(一) 对应分析的步骤和方法

下面我们以3个物种5个样方的数据X为例说明对应分析的步骤和方法。

$$X = \begin{pmatrix} 15 & 2 & 0 & 2 & 1 & 20 \\ 9 & 6 & 15 & 0 & 0 & 30 \\ 1 & 7 & 5 & 8 & 29 & 50 \\ 25 & 15 & 20 & 15 & 30 & 100 \end{pmatrix}$$

第一步：将数据矩阵 $X_{p \times n}$ 转换为 $M_{p \times n}$ 矩阵。

$$M_{p \times n} = (m_{ij}) \quad (8-19)$$

$$m_{ij} = x_{ij} / \sqrt{r_i c_j} \quad (8-20)$$

式中 $r_i = \sum_{j=1}^n x_{ij}$ 为 X 矩阵的第 i 行之和。

$c_j = \sum_{i=1}^p x_{ij}$ 为 X 矩阵第 j 列之和。

写成矩阵形式有：

$$M = R^{-\frac{1}{2}} X C^{-\frac{1}{2}} \quad (8-21)$$

式中 $R^{-\frac{1}{2}}$ 和 $C^{-\frac{1}{2}}$ 为对角矩阵，其非零元素分别为行和与列和平方根的倒数。在本例中为：

$$M = R^{-\frac{1}{2}} X C^{-\frac{1}{2}} = \begin{pmatrix} 1/\sqrt{20} & 0 & 0 \\ 0 & 1/\sqrt{30} & 0 \\ 0 & 0 & 1/\sqrt{50} \end{pmatrix} \begin{pmatrix} 15 & 2 & 0 & 2 & 1 \\ 9 & 6 & 15 & 0 & 0 \\ 1 & 7 & 5 & 8 & 29 \end{pmatrix}$$

$$\begin{pmatrix} 1/\sqrt{25} & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 1/\sqrt{15} & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 1/\sqrt{20} & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 1/\sqrt{10} & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 1/\sqrt{30} \end{pmatrix}$$

$$= \begin{pmatrix} 0.67082 & 0.11547 & 0 & 0.14142 & 0.04082 \\ 0.32863 & 0.28284 & 0.61237 & 0 & 0 \\ 0.02828 & 0.25560 & 0.15811 & 0.35777 & 0.74878 \end{pmatrix}$$

第二步：计算 $S_{p \times p}$ 及 $Q_{n \times n}$ 矩阵。

$$S_{p \times p} = M M^T \quad (8-22)$$

$$Q_{n \times n} = M^T M \quad (8-23)$$

例中：

$$S = \begin{pmatrix} 0.48500 & 0.25311 & 0.12965 \\ 0.25311 & 0.56300 & 0.17842 \\ 0.12965 & 0.17842 & 0.77980 \end{pmatrix}$$

$$Q = \begin{pmatrix} 0.55800 & 0.17764 & 0.20572 & 0.10499 & 0.04856 \\ 0.17764 & 0.15867 & 0.21362 & 0.10778 & 0.19610 \\ 0.20572 & 0.21362 & 0.40000 & 0.05657 & 0.11839 \\ 0.10499 & 0.10778 & 0.05657 & 0.14800 & 0.27366 \\ 0.04856 & 0.19610 & 0.11839 & 0.27366 & 0.56233 \end{pmatrix}$$

第三步：对 S 和 Q 作特征分析求 U_1 和 U_0 。

按特征根绝对值大小排列作为主对角线元素得对角矩阵 Λ_1 和 Λ_0 ，其相应的特征向量矩阵分别与 U_1 和 U_0 。

在本例中，**S**和**Q**的前三个特征根相等（ $p < n$ 的情况下，**Q**仅有 p 个非零特征根），为 $\lambda_1 = 1$ ， $\lambda_2 = 0.56056$ ， $\lambda_3 = 0.26715$ 。分别求得的 U_s 和 U_Q 为：

$$U_s = \begin{pmatrix} 0.44721 & 0.54772 & 0.70711 \\ 0.49281 & 0.50885 & -0.70584 \\ 0.74641 & -0.66413 & 0.04236 \end{pmatrix}$$

$$U_Q = \begin{pmatrix} 0.5000 & 0.3873 & 0.4472 & 0.3162 & 0.5477 \\ 0.6382 & 0.0273 & 0.2671 & -0.2442 & -0.6790 \\ -0.5488 & 0.1757 & 0.7739 & -0.2336 & -0.1203 \\ -0.1740 & 0.1113 & 0.0420 & 0.8657 & 0.4539 \\ -0.1061 & 0.8979 & -0.3577 & -0.1906 & -0.1359 \end{pmatrix}$$

在这一步，**S**和**Q**的非零特征根相同，且最大值 $\lambda_1 = 1$ 总是成立的。

第四步：求物种和样方排序坐标（即得分）。

1. 求物种的排序坐标：设**V**为一 $p \times p$ 矩阵，则**V**矩阵的行就给出了各物种的排序坐标：

$$V = \sqrt{N} U_s R^{-\frac{1}{2}} \quad (8-24)$$

式中 N 为原**X**矩阵各元素之和。

列中物种数 $p = 3$ 。其**V**矩阵为：

$$V = \begin{pmatrix} 0.44721 & 0.54772 & 0.70711 \\ 0.49281 & 0.50885 & -0.70584 \\ 0.74641 & -0.66413 & -0.04236 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} \sqrt{100/20} & 0 & 0 \\ 0 & \sqrt{100/30} & 0 \\ 0 & 0 & \sqrt{100/50} \end{pmatrix}$$

$$= \begin{pmatrix} 1 & 1 & 1 \\ 1.102 & 0.929 & -0.998 \\ 1.669 & -1.213 & 0.060 \end{pmatrix}$$

从例中看到，对应于最大的特征根 $\lambda_1 = 1$ 的**V**的第一行是（1 1 1），这个结果一般都成立并是一个不重要的结果。为什么**V**的第一行向量是不变的？这在我们介绍相互平均法用于对同一数据进行排序时就会清楚。

用**V**矩阵中的第二行和第三行向量值作为坐标排序物种如图8-10B。

2. 求样方的排序坐标：设**W**为一 $n \times n$ 矩阵，则**W**的行给出了各样方的排序坐标：

$$W = \sqrt{N} U_Q C^{-\frac{1}{2}} \quad (8-25)$$

例中样方数 $n = 5$ ，其**W**矩阵为：

$$W = \begin{pmatrix} 1 & 1 & 1 & 1 & 1 \\ 1.276 & 0.070 & 0.597 & 0.772 & 1.240 \\ -1.098 & 0.454 & 1.730 & -0.739 & -0.220 \\ -0.348 & 0.287 & 0.094 & 2.738 & -0.829 \\ -0.212 & 2.318 & -0.800 & -0.603 & -0.248 \end{pmatrix}$$

象物种排序一样，**W**矩阵的第一行向量全由1组成，没有意义。而第二行和第三行（如果只选取两个轴构成的二维空间）向量给出了样方的排序坐标，其5个样方的排序由图8-10中B给出。对同一数据在中心化后进行主分量分析，并取第一、二主分量，排序结果见图8-10B中

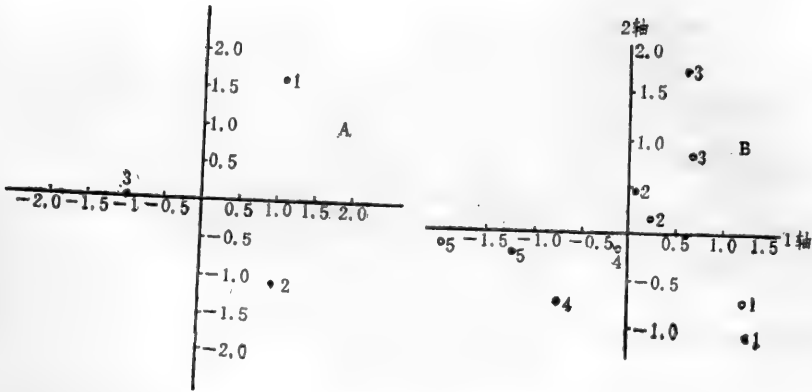


图8-10 3个物种、5个样方的排序

A—物种排序；B—样方排序；图中实点为对应分析结果；圆圈为数据中心化后的主分量分析结果

圆圈，可和对应分析的结果进行比较。

(二) 物种排序与样方排序的关系

对应分析得出了各物种在各坐标轴上的坐标，也同时得出了各样方在各坐标轴上的坐标。如果各物种的坐标选在第 k 轴上(即 V 矩阵的第 k 行)，各样方的坐标也选在第 k 轴上(即 W 矩阵的第 k 行)，则这两组坐标值的相关系数的平方 r_k^2 正好是矩阵 S 和 Q 的第 k 个特征根，即 $r_k^2 = \lambda_k$ ，这在 $k=1, 2, \dots, p$ 时都是成立的。

相关系数 r_k 由下式算出：

$$r_k = \frac{1}{N} \sum_{i=1}^p \sum_{j=1}^n x_{ij} V_{ki} W_{kj} \quad (8-26)$$

式中 x_{ij} 为原始数据矩阵 X 中第 i 行 j 列的元素，它是作为“样方 j 中物种 i 出现的频率或频度”来处理的。在上面我们所举的例子中， x_{ij} 的确是第 i 物种在第 j 样方中出现的频度，但是，即使 x_{ij} 不是频率，如原始数据是记录不同样方的生物量，为了现在的计算，我们仍可把它们当成频率来处理。 V_{ki} 是第 i 个物种在第 k 轴上的坐标； W_{kj} 是第 j 个样方在第 k 轴上的坐标。

下面计算例中的 r_2 。

已知：

$$X = \begin{pmatrix} 15 & 2 & 0 & 2 & 1 \\ 9 & 6 & 15 & 0 & 0 \\ 1 & 7 & 5 & 8 & 29 \end{pmatrix}$$

各物种在第二坐标轴上的坐标(V 矩阵的第二行)分别为：1.102, 0.929, -0.998。

各样方在第二坐标轴上的坐标(W 矩阵的第二行)分别为：1.276, 0.070, 0.597, -0.772, -1.240。

则

$$r_2 = \frac{1}{100} \left[15(1.102)(1.276) + 2(1.102)(0.070) + \dots + 8(-0.998)(-0.772) + 29(-0.998)(-1.240) \right] = 0.7487$$

$$r_2^2 = 0.7487 \times 0.7487 = 0.561 = \lambda_2$$

现在清楚，为什么在进行S和Q的特征分析时总是得到 $\lambda_1=1$ ，并且 $V_1=(1,1,\dots,1)$ 和 $W_1=(1,1,\dots,1)$ 。要证明这一点并不困难，设若全部i和j在各自矩阵第一行均为1，即 $V_{1i}=1, W_{1j}=1$ ，则8-26式右边为：

$$r_1 = \frac{1}{N} \sum_{i=1}^p \sum_{j=1}^n x_{ij}$$

显然总有 $r_1=1$ 。另外，由对应分析得到的第k轴物种排序坐标和第k轴样方排序坐标的相关最大，这一点就不予证明了。

二、相互平均技术

Hill (1973) 提出的相互平均法是一种用迭代法求特征向量的算法，它所得到的样方排序非常接近于不中心化时正规化数据的主分量分析结果，而它同时得到的对属性的排序却显著地比主分量分析得到的属性负荷量更有意义。

(一) 相互平均技术的步骤及方法

第一步：求种的排序Y与样方排序Z间的相互平均关系。

令物种在某一排序轴上的坐标为行向量形式为：

$$Y = (y_1, y_2, \dots, y_p)$$

同样令样方在相应排序轴的坐标为：

$$Z = (z_1, z_2, \dots, z_n)$$

种的排序Y与样方的排序Z有如下相互关系：

$$y_i = \sum_{j=1}^n x_{ij} z_j / r_i \quad (i=1, 2, \dots, p) \quad (8-27a)$$

$$z_j = \sum_{i=1}^p x_{ij} y_i / c_j \quad (j=1, 2, \dots, n) \quad (8-27b)$$

式中 r_i 和 c_j 是原始数据矩阵X的行和与列和。可见每个物种的排序坐标是n个样方的排序坐标对相应行原始数据的加权平均；反之，每个样方的排序坐标又是p个物种排序坐标对相应列原始数据的加权平均；两者的排序是由相互平均而来的。

下面，我们把8-27a、b两式用更简单的矩阵形式表达：

$$Y = ZX^T R^{-1} \quad (8-27a')$$

$$Z = YXC^{-1} \quad (8-27b')$$

式中 R^{-1} 为 $p \times p$ 的对角矩阵，其第i个元素为 $1/r_i$ ； C^{-1} 为 $n \times n$ 的对角矩阵，其第j个元素为 $1/c_j$ 。显然8-27a、b两式分别等价于8-27a'、b'式。

第二步：用迭代法求出第一轴上的Y和Z。

根据8-27a、b或8-27a'、b'式，用迭代法去求出物种的排序坐标 y_1, y_2, \dots, y_p 以及样方的排序坐标 z_1, z_2, \dots, z_n 。

为此，首先可以随意给出一组种排序Y的初始值：

$$Y^{(0)} = (y_1^{(0)} \quad y_2^{(0)} \dots y_p^{(0)})$$

为计算方便, 我们规定p个初始值中最小值为0, 最大值为100。

再将初始 $Y^{(0)}$ 代入8-27b或8-27b'式, 可以求出样方的排序值:

$$Z^{(0')} = (z_1^{(0')} \quad z_2^{(0')} \dots z_n^{(0')})$$

由于 $Y^{(0)}$ 中的p个值在0与100之间, 通过8-27b或b'式的加权平均后得到 $Z^{(0')}$ 的n个值, 也必然在0与100之间。然而 $Z^{(0')}$ 中的最小值不一定恰好等于0, 而可能大于0, 其最大值也不一定恰好等于100, 而可能小于100。为了以后计算的方便, 我们需要对 $Z^{(0')}$ 的值进行调整, 使其中最小值必然为0, 最大值确实为100。

为此, 令

$$z_j^{(0)} = 100 \times \frac{z_j^{(0')} - \min_{1 \leq j \leq n} (z_j^{(0')})}{\max_{1 \leq j \leq n} (z_j^{(0')}) - \min_{1 \leq j \leq n} (z_j^{(0')})} \quad (j=1, 2, \dots, n) \quad (8-28)$$

这样, 我们就得到了一组最小值为0、最大值为100的n个样方的排序坐标:

$$Z^{(0)} = (z_1^{(0)} \quad z_2^{(0)} \dots z_n^{(0)})$$

然后将 $Z^{(0)}$ 代入8-27a或a'式中, 求出种的排序坐标:

$$Y^{(1')} = (y_1^{(1')} \quad y_2^{(1')} \dots y_p^{(1')})$$

同样, 其中p个排序值必然也在0与100之间, 但其最小的值不一定就为0, 最大值也不一定就为100, 所以也用类似于8-28式的分式进行调整, 而得到最小值为0, 最大值为100的物种排序坐标:

$$Y^{(1)} = (y_1^{(1)} \quad y_2^{(1)} \dots y_p^{(1)})$$

重复上述迭代并调整的过程, 从最先任意给出的初始值出发, 可逐次求出:

$$Z^{(0)}, Y^{(1)}; Z^{(1)}, Y^{(2)}, \dots, Y^{(i)}, Z^{(i)}, Y^{(i+1)}, Z^{(i+1)}, \dots$$

在所有这些行向量中, 其最小值均为0, 最大值均为100。

无论初始值给得如何, 上述迭代过程必然是收敛的。因此当进行到若干步, 比如l步之后, 必然有 $Y^{(l)} \approx Y^{(l+1)}$, $Z^{(l)} \approx Z^{(l+1)}$ 。这最后稳定的向量 $Y = Y^{(l)} = (y_1 \quad y_2 \dots y_p)$ 及 $Z = Z^{(l)} = (z_1 \quad z_2 \dots z_n)$ 就是我们要求的在第一排序轴上p个物种的排序坐标及n个样方的排序坐标。

第三步: 求其他轴上的排序坐标。

前述过程只求出了在一个排序轴上物种的排序Y和样方排序Z, 亦即只求出了我们未曾给出的矩阵L的一个特征向量。对于任意初值来说, 除了极特殊的情况外, 用这种迭代并调整的方法得出的特征向量都是对应于最大的特征根的。现在我们要求出在第二轴上的Y'和Z', 也需要给出第二轴的物种排序初值:

$$Y'^{(0)} = (y_1'^{(0)} \quad y_2'^{(0)} \dots y_p'^{(0)})$$

并从它出发再用第二步的迭代并调整的过程去求解。然而, 此时的 $Y'^{(0)}$ 不能任意给出, 否则又会重新求到第一轴的解。

为了保证求出第二轴的Y'和Z'分别是与第一轴的Y和Z呈正交的排序坐标, 我们要用Schmidt的正交化方法去找出第二迭代过程的初始值 $Y'^{(0)}$, 其计算步骤如下:

1. 首先求出

$$YR = (y_1 r_1 \quad y_2 r_2 \dots y_p r_p) \quad (8-29)$$

其中R是原始数据的行和矩阵, Y是上步求出的第一轴上的物种排序。

2. 计算Y中各分量的加权平均值

表8-3

相互平均法计算表格

物 种	原始数据					第一迭代轴					正交化调整					第二迭代轴				
	样 方					合 计	R	Y ⁽⁰⁾	Y ⁽¹⁾	Y ⁽²⁾	Y ⁽³⁾	Y ⁽⁴⁾	Y ⁽⁵⁾	Y ⁽⁶⁾	Y ⁽⁷⁾	Y ⁽⁸⁾	Y ⁽⁹⁾	Y ⁽¹⁰⁾	Y ⁽¹¹⁾	Y ⁽¹²⁾
	1	2	3	4	5															
1	15	2	0	2	1	20	100	81.25	100	82.06	100	2000	950.56	1049.44	100	0.78	100	91.70	100	
2	9	6	15	0	0	30	50	60.92	68.94	76.92	91.76	2752.81	425.84	1326.96	90.42	-0.62	0	39.03	0	
3	1	7	5	8	29	50	0	15.77	0	19.56	0	0	2376.4	-2376.4	0	0	44.16	62.30	44.19	
合计C	25	15	20	10	30	100														
Z ⁽⁰⁾	78.00	33.33	37.50	20.00	3.33															
Z ⁽¹⁾	100	40.18	45.76	72.32	0															
∴																				
Z ⁽¹¹⁾	93.04	50.04	68.82	20.00	3.33															
Z ⁽¹²⁾	100	52.70	73.01	18.58	0															
Z ⁽⁰⁾	61.77	33.94	11.04	55.33	46.02															
Z ⁽¹⁾	100	45.15	0	87.31	68.96															
∴																				
Z ⁽¹⁾	61.77	33.95	11.05	55.35	46.05															
Z ⁽²⁾	100	45.16	0	87.34	69.00															

$Y = 47.528$

$\mu = 0.992$

第一迭代轴

第二迭代轴

从社会文... 次新... 海... 样... 效...

$$\bar{y} = \frac{\sum_{i=1}^p r_i y_i}{\sum_{i=1}^p r_i} \quad (8-30)$$

并以它为p个分量，作出行向量 $\bar{Y} = (\bar{y} \ \bar{y} \ \dots \ \bar{y})$ ，然后计算：

$$\bar{Y}R = (\bar{y}r_1 \ \bar{y}r_2 \ \dots \ \bar{y}r_p) \quad (8-31)$$

3. 计算行向量

$$\begin{aligned} E &= YR - \bar{Y}R = (e_1 \ e_2 \ \dots \ e_p) \\ &= (r_1(y_1 - \bar{y}) \quad r_2(y_2 - \bar{y}) \ \dots \ r_p(y_p - \bar{y})) \end{aligned} \quad (8-32)$$

注意E中的p个分量之和必为0。因为

$$\begin{aligned} \sum_{i=1}^p r_i(y_i - \bar{y}) &= \sum_{i=1}^p r_i y_i - \bar{y} \sum_{i=1}^p r_i \\ &= \sum_{i=1}^p r_i y_i - \sum_{i=1}^p r_i y_i \\ &= 0 \end{aligned}$$

4. 求系数μ

先从求第一轴物种排序Y的迭代过程中，选出接近于得到最终稳定解的前几步(比如第k步，k < l) 时的任一近似解

$$Y^* = Y^{(k)} = (y_1^* \ y_2^* \ \dots \ y_p^*)$$

则系数μ为：

$$\mu = \frac{\sum_{i=1}^p e_i y_i^*}{\sum_{i=1}^p e_i y_i} \quad (8-33)$$

5. 求出第二轴的迭代初始值 $Y'^{(0)}$

我们令

$$Y'^{(0)} = (y_1^* - \mu y_1 \quad y_2^* - \mu y_2 \ \dots \ y_p^* - \mu y_p) \quad (8-34)$$

其中p个元素的最小值和最大值不一定正好为0和100，同样用8-28式调整换算，即得到

$$Y'^{(0)} = (y_1'{}^{(0)} \ y_2'{}^{(0)} \ \dots \ y_p'{}^{(0)})$$

这就是我们要求的第二轴迭代的物种排序初始值，其中最小值为0，最大值为100。

由 $Y'^{(0)}$ 开始，重新用第二步的迭代调整过程，最后可得到第二排序轴的物种排序 Y' 及样方排序 Z' 。

如果还要求第三轴、第四轴的排序坐标，可重复使用正交化方法找出物种排序的初始值，再进行迭代而得其他轴上的物种排序及样方排序。

下面我们仍用对应分析中举的例子，即一个 3×5 的数据矩阵开始，采用相互平均技术进行计算。相互平均技术的计算方法比较繁杂，所以略去每一步的计算过程，而仅列出计算表格(表8-3)。

三、对应分析与相互平均法的关系

根据8-27a'和b'两式，如果不考虑调整，则对Y而言有：

$$Y^{(i+1)} = ZX^T R^{-1} = Y^{(i)} X C^{-1} X^T R^{-1} \quad (8-35)$$

因为 $Y = Y^{(i)} = Y^{(i+1)}$, 所以

$$Y = YXC^{-1}X^T R^{-1}$$

$$YR^{\frac{1}{2}} = YXC^{-1}X^T R^{-\frac{1}{2}}$$

$$= YXC^{-1}X^T R^{-\frac{1}{2}}$$

$$= YR^{\frac{1}{2}} (R^{-\frac{1}{2}}XC^{-1}X^T R^{-\frac{1}{2}}) \quad (8-36)$$

又因为 $S = MM^T = (R^{-\frac{1}{2}}XC^{-\frac{1}{2}})(R^{-\frac{1}{2}}XC^{-\frac{1}{2}})^T$

$$= R^{-\frac{1}{2}}XC^{-1}X^T R^{-\frac{1}{2}}$$

所以 $YR^{\frac{1}{2}} = YR^{\frac{1}{2}}S \quad (8-37)$

这说明 $YR^{\frac{1}{2}}$ 是 S 的特征向量, 并对于所有的 p 个物种向量 (即 Y 的全部 p 行), 这一结论都是成立的。

因此

$$YR^{\frac{1}{2}} = U_S \quad (8-38)$$

$$p \times p \quad p \times p \quad p \times p$$

U_S 是 $p \times p$ 矩阵, 其行为 S 的特征向量, 则有

$$Y = U_S R^{-\frac{1}{2}} \quad (8-39)$$

$$p \times p \quad p \times p \quad p \times p$$

将上式与对应分析给出物种排序坐标的8-24式比较, 除少了一个比例常数 \sqrt{N} 外, 它们是完全相同的。

同理, 我们也可以证明:

$$Z = U_Q C^{-\frac{1}{2}} \quad (8-40)$$

$$n \times n \quad n \times n \quad n \times n$$

它与8-25式, 除了少一个比例常数 \sqrt{N} 外, 也是完全相同的。

以上证明说明了对于相同的数据, 其物种排序和样方排序, 既可由相互平均技术获得, 也可由对应分析进行 S 和 Q 的特征分析求得。两者的排序结果是一致的。

本节在介绍对应分析和相互平均法的步骤及方法时, 采用了同一数据例子。可以看出, 将对应分析的物种排序坐标 V , 用类似8-28式的方法对第二、三行重新标度在0—100之间, 得(100 91.76 0)及(100 0 44.17); 将对应分析的样方排序坐标 W , 也用类似8-28式的方法对第二行重新标度在0—100之间, 得(100 52.07 73.01 18.6 0), 上述坐标与互相平均法的结果是完全一致的 (表8-3)。

至于对应分析中, 样方排序坐标 W 的第三行, 经重新标度后为(0 54.88 100 12.69 31.5), 它与相互平均法得出的结果表面上看起来不同, 但实际上, 如果用100减去 W 重新标度的第三行的值, 或者直接把 W 的第三行全部乘以(-1)后重新标度, 则得(100 45.11 0 87.31 68.95), 这个结果仍然与相互平均法一致。这就是说样方在第二轴(即矩阵第三行)上的排序坐标两种方法仅仅表现了方向上的差异, 而各样方的相对位置并没有变化。

四、应用实例

Binet等(1972)应用对应分析方法比较了由75种海洋桡足类生物描述的64个样方,从而客观地解释了样方与物种两者的排序以及物种与样方分组的结果。

作者(1988)采用相互平均技术研究柑桔害虫在树冠上的空间结构。1985年5—7月(多种害虫的大发生季节)在重庆北碚区25年生的甜橙园内,定树3株,分别在东、南、西、北四个方位上,于内、外层的上、中、下部位各固定24个位点,每点选取一个枝条,每周调查记载5片叶及33厘米长枝条上的昆虫种类及数量,共调查11次,鉴定出17个昆虫种(或类),将每个样点3株树上的71次调查数据累加,构成一个17(物种)×24(样点)的原始数据矩阵,然后采取相互平均技术进行分析,其二维排序图揭示了柑桔主要害虫及天敌在树冠上的分布规律及树冠各部位昆虫群落的差异,从而把树冠昆虫群落划分为外上中层及内下层两个明显的亚群落。这个结果对于桔园害虫及天敌的抽样调查及制定害虫防治措施具有很大的参考价值(详见第一章第五节)。

第六节 判别分析

在本节以前介绍的所有分类和排序方法,对其数据矩阵的处理都是孤立进行的。这是假定研究者手边只有一个未预先分组的数据矩阵需要作出生态学的解释。然而,在生态学研究上,往往需要对预先已分组的实体,亦即 n 个数据矩阵进行联合排序。下面列举几个在研究中可能遇到的情况:

- 1.假设要研究 n 个湖泊中的水面的植被,或湖泊中深水层的无脊椎动物、硅藻植物区系;则全部调查的原始数据将由 n 个湖泊的数据矩阵构成;
- 2.如果在连续 n 年中,每年某一时期对大田中的昆虫区系或其他分类单位集进行抽样调查,这样的原始数据将由 n 个年分的数据矩阵所构成;
- 3.假设要比较 n 个地理上分离的区域内的环境条件,在每个区域中,对若干“样方”的每一个样方测定一定数目的环境变量,这样总的矩阵也将由每一区域环境变量的数据矩阵所构成。

除了以上列举的情况外,还有另外一种情形,就是对某一实体,我们需要判断它应该归入已经分组的哪一类。所有这些都是本节判别分析要解决的问题。

判别分析是多元统计分析中一类很有用处的分类和排序方法。它的基本思想是对研究对象已用某种方法分成了若干类的情况下,通过建立判别或识别函数,确定各类成员的排序位置,这就是所谓“判别”(discrimination);或者确定某个新的实体应该归属于已分组的哪一类中,即所谓“识别”(identification)。

一个简单的例子如图8-11,它反映了6个实体分成A、B两个组的判别情况。当我们采用任一属性 x_1 或 x_2 时,都不能将两个组完全分开。在这种情况下,人们可以寻找一个属性的线

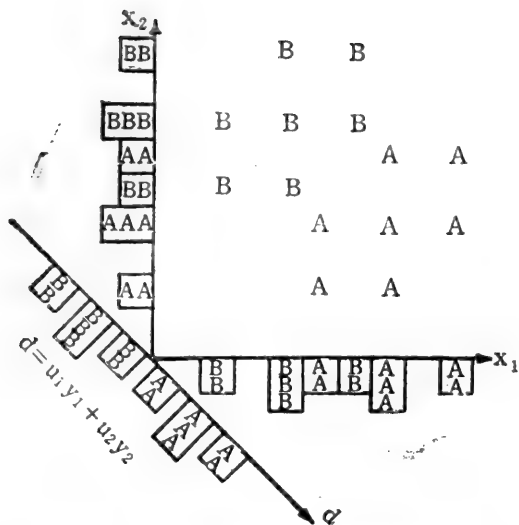


图8-11 6个实体分成A、B两组的判别

对于上述的简单例子，我们可以推广到n组和多个属性的情况。在只有两组的情况，仅需一个判别函数，称为简单判别分析；而在多组的情况下，则需建立多个判别函数，称为多元判别分析。判别分析的关键在于找出判别函数的线性组合，它使组间差异尽可能地大，组内差异尽可能小。由于判别函数是线性组合的，因而要求属性必须是数量化的，而且还要求这些数据已经转换，使其尽可能接近多维正态分布。

一、判别分析的步骤与方法

下面以一个2个属性描述7个样方并已分为3个组的数据为例，说明判别分析的步骤及方法：

$$X = \begin{matrix} & \begin{matrix} 1组 & 2组 & 3组 \end{matrix} \\ \begin{matrix} 1 \\ 2 \end{matrix} & \begin{bmatrix} 1 & 2 & 2 & 8 & 8 & 8 & 9 \\ 2 & 2 & 1 & 7 & 6 & 3 & 3 \end{bmatrix} \end{matrix}$$

第一步：计算总体、组内及组间的变差。这可以采用离差内积矩阵或采用协方差矩阵表示（表8-4）。

总变差矩阵是原始数据矩阵X按属性中心化处理后的内积矩阵，即：

$$T = (X - \bar{X})(X - \bar{X})^T \quad (8-41)$$

将T除以自由度n-1（n为样方数）就是总变差的协方差矩阵S。即：

$$S = T/n-1 \quad (8-42)$$

组内离差矩阵W，为各组离差内积之和。

$$W = \sum_{j=1}^g W_j \quad (8-43)$$

式中W_j是第j组实体进行属性中心化后计算的。

$$W_j = (X_j - \bar{X}_j)(X_j - \bar{X}_j)^T \quad (8-44)$$

性组合，以达到最有效地判别两个组的目的。解决的办法是建立一个新的判别属性d，它是原属性的线性组合。 $d_j = (\cos 45^\circ)x_{1j} - (\cos 45^\circ)x_{2j}$ ，这样在d轴上两组实体就可完全分开了。从图8-11可以看到，判别轴d是沿组间最大变异的方向展开的，这说明判别函数的权重有可能是组间协方差矩阵的特征向量。

表8-4 总体、组内及组间变差的测定

	离差矩阵	协方差矩阵
总变差	T	S=T/n-1
组内变差	W=W ₁ +W ₂ +...+W _g	V=W/n-g
组间变差	B=T-W	A=B/g-1

将 W 除以自由度 $n-g$ (g 为原分组数) 就得到组内协方差矩阵 V 。

$$V = W/n-g \quad (8-45)$$

组间离差矩阵 B 是总离差矩阵 T 和组内离差矩阵之差。

$$B = T - W \quad (8-46)$$

将 B 除以组间自由度 $(n-1)-(n-g)=g-1$, 就得到组内协方差矩阵 A 。

$$A = B/g-1 \quad (8-47)$$

在本例中, 先对 X 以属性作中心化处理。

$$X_{\text{中心化}} = (X - \bar{X}) = \begin{bmatrix} \overbrace{-4.43 \quad -3.43 \quad -3.43}^{1 \text{ 组}} & \overbrace{2.57 \quad 2.57}^{2 \text{ 组}} & \overbrace{2.57 \quad 3.57}^{3 \text{ 组}} \\ -1.43 \quad -1.43 \quad -2.43 & 3.57 \quad 2.57 & -0.43 \quad -0.43 \end{bmatrix}$$

则总体离差矩阵 T 为:

$$T = (X - \bar{X})(X - \bar{X})^T = \begin{bmatrix} 75.714 & 32.714 \\ 32.714 & 29.714 \end{bmatrix}$$

自由度为 $n-1=7-1=6$ 。

为了求出组内离差矩阵 W , 首先要由中心化的 X 矩阵计算出三个组的形心矩阵 E 。

$$E = \begin{bmatrix} -3.76 & 2.57 & 3.07 \\ -1.76 & 3.07 & -0.43 \end{bmatrix}$$

然后再计算三个组内离差内积之和。

$$W = \begin{bmatrix} 0.667 & -0.333 \\ -0.333 & 0.667 \end{bmatrix} + \begin{bmatrix} 0 & 0 \\ 0 & 0.5 \end{bmatrix} + \begin{bmatrix} 0.5 & 0 \\ 0 & 0 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 1.167 & -0.333 \\ -0.333 & 1.167 \end{bmatrix}$$

自由度为 $n-g=7-3=4$ 。

组间离差矩阵:

$$B = T - W = \begin{bmatrix} 74.547 & 33.047 \\ 33.047 & 28.547 \end{bmatrix}$$

自由度为 $g-1=3-1=2$ 。

由此可得总体协方差矩阵 S 、组内协方差矩阵 V 和组间协方差矩阵 A 。

第二步: 求 $V^{-1}A$ 或 $W^{-1}B$ 的特征根和特征向量。

要解决组间差异最大, 而组内差最小的问题, 就要计算组间协方差矩阵 A 与组内协方差矩阵 V 之比 (A/V) 的特征根及特征向量, 将 A/V 表示为 $V^{-1}A$, 则可根据特征方程:

$$(V^{-1}A - \lambda I)U = 0 \quad (8-48)$$

求各行的特征根。为此将等式两端同时左乘 V 得

$$(A - \lambda V)U = 0 \quad (8-49)$$

当然, 也可以直接对 $W^{-1}B$ 进行特征分析, 这时特征方程为:

$$(W^{-1}B - \lambda I)U = 0 \quad (8-50)$$

$$\text{或 } (B - \lambda W)U = 0 \quad (8-51)$$

我们可以证明 $V^{-1}A$ 和 $W^{-1}B$ 的特征向量是一样的, 只是特征根不同, 并且

$$l = \frac{g-1}{n-g} \lambda \quad (8-52)$$

证明如下:

将 $A=B/g-1, V=W/n-g$ 代入 8-49 式

$$(B/g-1-\lambda W/n-g)U=0$$

$$(B-\frac{g-1}{n-g}\lambda W)U=0 \quad (8-53)$$

比较 8-51 和 8-53 式, 显然 8-52 式总是成立的。

例中, 根据 8-51 式求得: $l_1=106.025, l_2=7.817$ 。那么

$$\lambda_1 = \frac{n-g}{g-1} l_1 = \frac{7-3}{3-1} \times 106.025 = 212.05$$

$$\lambda_2 = \frac{n-g}{g-1} l_2 = 15.634$$

将 λ_1 和 λ_2 代入 8-49 式求得相应的特征向量。再将特征向量正规化, 使其为单位长度。以此正规化的特征向量构成 U 矩阵的列, 得:

$$U = \begin{bmatrix} 0.812 & -0.479 \\ 0.584 & 0.878 \end{bmatrix}$$

第三步: 将 U 矩阵转换为 C 矩阵。

由于矩阵 $V^{-1}A$ 或 $W^{-1}B$ 都是非对称矩阵, 因而由它们求出的特征向量是非正交的。如果将这种非正交的特征向量画成直角坐标, 则会拉长原空间及其实体散点椭圆。然而, 若将非正交的特征向量以某种形式的标准化处理, 只要原协方差矩阵是同质的, 则实体组的散点将保持环形 (图 8-12)。这种标准化用 8-54 式处理。

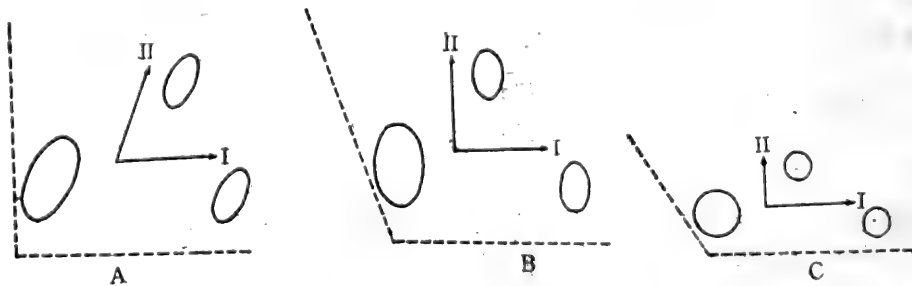


图 8-12 多元判别分析的基本原理

虚线—两个原属性; 实线—典范轴; A—原属性空间中典范轴是非正交的; B—当取正交空间时, 拉长了实体散点椭圆; C—将特征向量矩阵转换为 C 矩阵, 使分布成环形

$$C = U(U^T V U)^{-\frac{1}{2}} \quad (8-54)$$

定义这种标准化的特征向量 C 为判别分析的典范空间 (canonical space)。即使协方差矩阵是不同质的, 经过这种转换后组形心的方差总是最大的。从而可得出结论: 主轴描述了组间变差, 第一主轴代表了组形心变差最大的方向, 相继的主轴代表变异次大的方向。

在本例中 $U_1^T U_2 = (0.812 \quad 0.584) \begin{pmatrix} -0.479 \\ 0.878 \end{pmatrix} = 0.1238$ 这说明特征向量 U 是非正交的, 为

此将 U 转换为 C 。

$$C = \begin{bmatrix} 1.760 & -0.796 \\ 1.266 & 1.460 \end{bmatrix}$$

第四步：求实体在典范空间中的排序坐标 Y 。

$$Y = (X - \bar{X})^T C \quad (8-55)$$

实体在典范空间中的坐标就是原始数据中心化后的转置矩阵乘标准化后的特征向量矩阵。同样，在典范空间中各组形心的位置可以用原形心矩阵的转置矩阵 E^T 乘标准化后的特征向量矩阵得到。

$$F = E^T C \quad (8-56)$$

在本例中：

$$Y = \begin{bmatrix} -9.60 & -7.84 & -9.11 & 9.05 & 7.78 & 3.98 & 5.74 \\ 1.44 & 0.64 & -0.82 & 3.17 & 1.71 & -2.67 & -3.47 \end{bmatrix}^T$$

$$F = \begin{bmatrix} -8.85 & 8.41 & 4.86 \\ 0.42 & 2.44 & -3.07 \end{bmatrix}^T$$

可以验证，在典范空间中，组间协方差矩阵恰好等于特征根，而组内协方差矩阵为一个单位矩阵 I 。

图8-13给出了例中7个实体分3组的判别排序图。

第五步：识别问题。

正如主分量分析一样，式 $Y = (X - \bar{X})^T C$ 可以认为是一系列的函数，用它可以找出实体所对应的每一典范轴的位置。

$$y_{hi} = (x_{1j} - \bar{x}_1)C_{1h} + \dots + (x_{pj} - \bar{x}_p)C_{ph} \quad (8-57)$$

从8-56看出，标准化后的特征向量构成了一系列的权重，用它乘 $(x_{ij} - \bar{x}_i)$ ，就可以得到

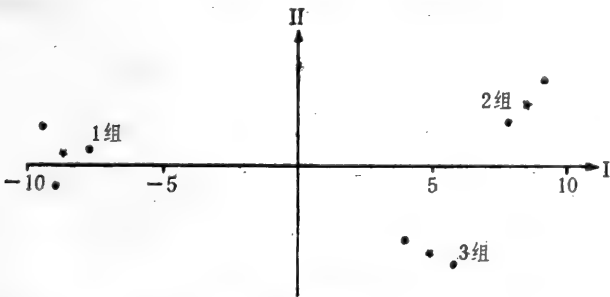


图8-13 7个实体分3组的判别排序
(圆点表示实体；星号表示组形心)

实体相对于新轴的位置。如果在计算之初属性是标准化的，这些典范变量就称为判别函数 (discrimination functions)，它用于确定原属性在组间判别时的相对重要性。如果在计算之前属性是未标准化的，计算得到的典范变量就称为识别函数 (identification functions)，它用于将一个新的实体归属于某一类。对于后一种情况，人们只需要测定出新实体的各种属性，然后将这些值乘以权重 C_{ih} ，就会得到该实体相对于不同典范轴的位置。根据新实体与各组实体的位置关系，就可以判断它应当归属于哪一个组。

例如有一个新的实体，它的两个属性为 $(7, 4)$ ，将这两个属性值用原数据矩阵的属性平均值进行中心化后为 $(1.57, 0.57)$ ，用此中心化的数据矩阵乘权重 C ，得新实体在典范空间的坐标为 $(3.49, -0.418)$ ，将该实体点画在典范空间中并同原有三个组的七个样方点位置比较，可见新的实体介于第二组和第三组之间，而更接近于第二组。

如前所述，只有当协方差矩阵同质性条件满足时，才能获得这些结果，尽管该方法对于违背这个条件并不十分敏感，但最好还是对协方差矩阵的同质性进行检验。下面介绍两种检验方法。

方法一：Kullback函数(1959)，它近似于 χ^2 分布。

$$\chi^2 = \sum_{j=1}^g \frac{n_j - 1}{2} \ln \frac{|V|}{|V_j|} \quad \text{自由度} = \frac{(g-1)p(n+1)}{2} \quad (8-58)$$

式中 n_j 为第 j 组的样方数， $|V|$ 为组内协方差矩阵的行列式， $|V_j|$ 为第 j 组内协方差矩阵的行列式。当求得的 χ^2 值大于规定显著水平的 χ^2 临界值时，则否定同质性假设。

方法二：Wilks的 Λ (1932)。它用于找出每组与其形心的位置是否存在明显的差异， Λ 是组内离差矩阵 W 与总离差矩阵 T 的行列式之比。

$$\Lambda = \frac{|W|}{|T|} \quad (8-59)$$

Λ 取值0（形心协方差最大）到1（组间无差异）之间。

Bartlett (1938) 将其转换为 χ^2 。

$$\chi^2 = -\left\{ (n-1) - \frac{1}{2}(p+g) \right\} \ln \Lambda \quad (8-60)$$

自由度为 $p(g-1)$ 。

对于第 k 个判别函数后的 λ 值，Wilks比率可由下列乘积计算。

$$L = \prod_{i=k+1}^p \frac{1}{1+\lambda_i} \quad (8-61)$$

因此，方法二中8-60式的 χ^2 近似地允许我们估计接受前 k 个判别函数之后，所剩下的 $p-k$ 个函数的判别力的显著性 (Bartlett 1948)。

$$\chi^2 = \left\{ (n-1) - \frac{1}{2}(p+g) \right\} \ln \left[\prod_{i=k+1}^p (1+\lambda_i) \right] \quad (8-62)$$

自由度为 $(p-k)(g-k-1)$ 。如果后面的 $p-k$ 个判别函数一起不能达到选定的临界 χ^2 水平，它说明函数的判别力仅足限于前 k 个函数。

二、应用实例

Hudson (1976) 应用多元判别分析研究了British Columbia东南部洛基山脉草食性哺乳动物利用和共享环境资源的情况。从而Hudson认为，判别分析是用较少维描述多维生态位 (Hutchinson 1957) 的适合模型。

Hudson 将研究区域划分为 250×250 米的 340 个样方，每个样方调查了15个物理及生物参数 (表8-5)。在冬季 (11月到2月) 和早春 (3月到4月) 观察到4种与领地单元有关的最丰盛的哺乳动物 (马鹿、黑尾鹿、白尾鹿和大角羊)，然后用这些单元的属性研究物种的生态位。

起初Hudson试图分别建立冬季和早春每个物种的生态位，对每一物种和每一季节，根据样方中某物种是否出现将样方划分为两个组。由于已经积累了大量研究资料，要解释某一样

表8-5 根据样方的15个属性建立的判别函数

属性		马鹿生态位 (冬季)	资源划分 (早春)		
			I λ_1 : 63.2%	II λ_2 : 35.2%	III λ_3 : 1.6%
物理属性	坡度(%)	0.025	-0.020	-0.012	0.044
	坡度变化	0.031	0.073	-0.139	-0.325
	岩石情况	0.013	0.008	0.000	0.000
	外貌	0.049	0.001	-0.085	0.289
	海拔高度	-0.001	0.000	-0.003	0.000
	雪平均深度	0.097	-----	-----	-----
	雪覆盖%	-----	-----	-----	-----
植被、食草	树冠郁闭%	0.055	-0.112	0.159	0.318
	灌木密度%	-0.024	0.003	0.006	0.002
	异质性	-0.559	0.201	-0.264	0.392
	生物量	0.030	0.039	0.094	-0.051
	叶平均长	-0.015	-0.008	0.013	0.044
	杆平均长	-----	0.004	-0.013	-0.046
	蛋白质含量	-0.000	0.785	0.229	-0.035
土地利用: 前一个夏季牲畜利用水平		0.010	-0.026	0.003	-0.018

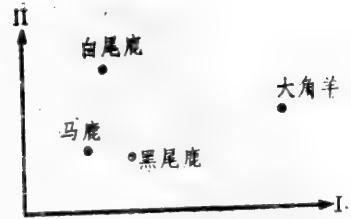


图8-14 每一物种在前两个典范轴上形成的位置(早春)

方中不出现某物种的原因并不困难,因而有可能假定某物种在整个季节不出现的原因是与生态选择有关。Hudson 计算了判别函数及识别函数,建立了与某物种利用或非利用资源有关的样方划分值。在冬季对77—90%的样方作了恰当的归类,而在早春,对85—99%的样方作了恰当归类。结果表明判别函数的预测力及选择性在早春一般都增加。

根据每个物种对属性的利用,属性似乎可以确切解释对样方的划分。Hudson 对每个物种和每个季节计算了两组判别函数,表

8-5的中部给出了冬季马鹿的判别函数。由于在开始分析时,属性数据是已经标准化的,所以这些判别函数的系数表明了每一属性的判别潜力。绝对值最大的系数可以作为描述该物种生态位的基础。可以看出,马鹿的生态位在冬季具有较大的植被异质性,并且在该区域取食的草料,其蛋白质含量较高。判别函数的正负号并不代表相关性,若将符号一起改变,其意义不变。

Hudson第二步是研究生态系统资源在4个物种间的划分,它构成了4个组。表8-5右边表明的3个判别函数,它们是从对应于4个物种在春季的4个样方组的分析计算出来。第一个典范轴代表组间最大方差(63%)的方向,构成该轴的属性按由大到小顺序为:食草的蛋白质含量、植被异质性及树冠郁闭度,该轴在判别大角羊与其他物种时特别有用(图8-14);第二个典范轴(种间差异的35%),除第一轴的三个重要属性外,受坡度变化影响最大。第二个典范轴对于判别白尾鹿与其他两个鹿科成员特别有用。在冬季,其他属性,如外貌、雪平均深度也具重要性。虽然该研究未考虑其他资源,如食料成分等,但判别分析仍表明了这些物种占领生态系的不同部分,在资源利用上各得其所。

第七节 典范分析

一般的排序方法,所有的属性都被等同看待。然而在群落生态学研究,常常涉及性质

不同的几类属性构成不同的观察集。例如不同物种的数据可以构成一个观察集，而环境变量诸如土壤含水量、环境温度、湿度等又可以构成另一个观察集。即使都是观察的物种数量，又有初级生产者、次级生产者等之分。探讨不同性质观察集之间的关系，自然成为群落生态学研究的重要内容之一。本节介绍的典范分析 (canonical analysis) 能同时处理两类不同性质的属性，不仅可以求出样方的排序坐标，简化原始数据，而且能找出两类属性间的关系。如果我们的调查数据只是一个环境因素和一个生物物种的，那么用通常的相关分析就可以量度它们之间的关系；而对于多个环境因素和多个生物种间的关系，则典范分析提供了一种类似的方法，所以典范分析有时也称典范相关分析 (canonical correlation analysis)。这种方法目前在心理学、教育学等方面已有广泛应用，在群落生态学上也开始有所应用。

一、典范分析的基本原理

假设我们对 N 个样方，测得了 p 个环境因素和 q 个物种的数量，此时的原始数据则构成 $(p+q) \times N$ 的矩阵 X 。

$$X = \begin{pmatrix} X_1 \\ X_2 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} x_{11} & x_{12} & \dots & x_{1N} \\ x_{21} & x_{22} & \dots & x_{2N} \\ \dots & \dots & \dots & \dots \\ x_{p1} & x_{p2} & \dots & x_{pN} \\ \dots & \dots & \dots & \dots \\ x_{p+11} & x_{p+12} & \dots & x_{p+1N} \\ x_{p+21} & x_{p+22} & \dots & x_{p+2N} \\ \dots & \dots & \dots & \dots \\ x_{p+q1} & x_{p+q2} & \dots & x_{p+qN} \end{pmatrix}$$

X 的上半部 X_1 表示环境因素的 $p \times N$ 子矩阵，下半部 X_2 表示生物物种的 $q \times N$ 子矩阵。在这里假定 $p \leq q$ ；反之，如果环境因素的个数 p 大于物种数 q ，则需要颠倒这两个数据集的顺序。

先计算出 $p+q$ 个属性间的协方差矩阵 Σ ，如果 X 中的数据是对属性中心化的（即每行数据之和为 0），则有：

$$\begin{aligned} \Sigma &= \frac{1}{N-1} \begin{pmatrix} X_1 \\ X_2 \end{pmatrix} (X_1^T X_2^T) \\ &= \begin{pmatrix} \delta_{11} & \dots & \delta_{1p} & \delta_{1p+1} & \dots & \delta_{1p+q} \\ \dots & \dots & \dots & \dots & \dots & \dots \\ \delta_{p1} & \dots & \delta_{pp} & \delta_{pp+1} & \dots & \delta_{pp+q} \\ \dots & \dots & \dots & \dots & \dots & \dots \\ \delta_{p+11} & \dots & \delta_{p+1p} & \delta_{p+1p+1} & \dots & \delta_{p+1p+q} \\ \dots & \dots & \dots & \dots & \dots & \dots \\ \delta_{p+q1} & \dots & \delta_{p+qp} & \delta_{p+qp+1} & \dots & \delta_{p+qp+q} \end{pmatrix} \\ &= \begin{bmatrix} \Sigma_{11} & \Sigma_{12} \\ \Sigma_{21} & \Sigma_{22} \end{bmatrix} \end{aligned} \tag{8-63}$$

可以看出， Σ 分成四部分： $p \times p$ 的 Σ_{11} 是 p 个环境因素间的协方差矩阵； $q \times q$ 的 Σ_{22} 是 q 个物种

的协方差矩阵； $p \times q$ 的 Σ_{12} 和 $q \times p$ 的 Σ_{21} 是环境因素与物种间的协方差矩阵。由于 Σ 是对称的所以 $\Sigma_{21} = \Sigma_{12}^T$ 。

典型分析的要求是找出诸环境因素的 p 个线性组合：

$$\xi_i = a_{i1}X_1 + a_{i2}X_2 + \dots + a_{ip}X_p, \quad (i=1, 2, \dots, p) \quad (8-64)$$

及诸物种的 q 个线性组合：

$$\eta_h = b_{h1}X_{p+1} + b_{h2}X_{p+2} + \dots + b_{hp}X_{p+q} \quad (h=1, 2, \dots, q) \quad (8-65)$$

其中 X_1, \dots, X_{p+q} 都是 $1 \times N$ 阶向量，那么任一 ξ_i 和 η_h 也都为 $1 \times N$ 阶向量。从而可以导出 ξ 和 η 的 $p+q$ 阶相关矩阵 R 。

$$R = \begin{array}{cccc|cccc|c} 1 & 0 & \dots & 0 & r_1 & 0 & \dots & 0 & \\ 0 & 1 & \dots & 0 & 0 & r_2 & \dots & 0 & \\ \dots & \dots & \dots & \dots & \dots & \dots & \dots & \dots & \mathbf{0}_{p \times (q-p)} \\ 0 & 0 & \dots & 1 & 0 & 0 & \dots & r_p & \\ r_1 & 0 & \dots & 0 & 1 & 0 & \dots & 0 & \\ 0 & r_p & \dots & 0 & 0 & 1 & \dots & 0 & \\ \dots & \dots & \dots & \dots & \dots & \dots & \dots & \dots & \mathbf{0}_{p \times (q-p)} \\ 0 & 0 & \dots & r_p & 0 & 0 & \dots & 1 & \\ \hline & & & & & & & & & 1 & 0 & \dots & 0 \\ & & & & & & & & & 0 & 1 & \dots & 0 \\ & & & & & & & & & \dots & \dots & \dots & \dots \\ & & & & & & & & & 0 & 0 & \dots & 1 \end{array} \quad (8-66)$$

其中零子矩阵的脚标表示它的维数。

变量 $\xi_1, \xi_2, \dots, \xi_p$ 和 $\eta_1, \eta_2, \dots, \eta_q$ 称为典范变量，由它们的相关矩阵 R 可看出有如下性质：

- 1. 所有反映环境因素的变量 $\xi_1, \xi_2, \dots, \xi_p$ 彼此无关；
- 2. 所有反映物种的变量 $\eta_1, \eta_2, \dots, \eta_q$ 也彼此无关；
- 3. 成对的典范变量 ξ_i 与 η_i ($i=1, 2, \dots, p$)有非零的相关系数 r_i ，但所有其他的 ξ 与 η 之间均无关，同时有 $|r_1| \geq |r_2| \geq \dots \geq |r_p|$ 。

这样，两类属性间的关系已简化到最简单的形式：同类变量之间均无关，不同类变量间已使得只有 p 对变量的相关极大化，其余均无关。

综上所述，典范分析是从已知的协方差矩阵 Σ 出发，先求出满足上述条件的两组典范变量 ξ 和 η ，以及它们间的依大小排列的相关系数 r_1, r_2, \dots, r_p 。再由公式8-64、8-65计算出 N 个样方的变量值，这就是样方点在新排序轴上的坐标。与主分量分析等排序方法一样，也可以用较少的典范变量去描述样方，而达到简化数据的目的。特别是这样得到的 ξ_i 与 η_i 间的相关，表明了环境因素与物种之间的关系。

二、典范分析的步骤与方法

下面以一个虚拟的例子来说明从原始的 $(p+q) \times N$ 的数据矩阵 X 出发，如何进行典范分析排序。假设我们调查了10个样方的两个环境因素和两个物种的数据，其原始数据矩阵 X

为:

样方	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	
环境	1	3	4	8	12	14	16	21	24	28	30
	2	2	4	3	6	6	7	8	8	9	11
物种	1	17	14	18	10	12	10	7	9	3	3
	2	19	18	16	18	13	12	11	8	5	2

第一步: 计算p+q个属性间的协方差矩阵 Σ 。

由数据矩阵 X , 用8-63式计算协方差矩阵。

$$\Sigma = \begin{pmatrix} \Sigma_{11} & \Sigma_{12} \\ \Sigma_{21} & \Sigma_{22} \end{pmatrix}$$

例中p=q=2, 我们可以不中心化而直接用公式

$$\text{Cov}(X_h, X_i) = \frac{1}{10} \sum_{j=1}^{10} (X_{hj} - \bar{X}_h)(X_{ij} - \bar{X}_i)$$

(h, i=1, 2, 3, 4)

公式中除以N=10, 而不是N-1=9, 仅仅是为了计算的方便。当我们并不希望去推断更大总体的性质时, 这样做是完全可以的。

于是得到:

$$\Sigma = \begin{pmatrix} \Sigma_{11} & \Sigma_{12} \\ \Sigma_{21} & \Sigma_{22} \end{pmatrix} = \begin{array}{cc|cc} 82.60 & 23.20 & -41.20 & -48.20 \\ 23.20 & 7.04 & -12.52 & -13.38 \\ \hline -41.20 & -12.52 & 24.01 & 23.24 \\ -48.20 & -13.38 & 23.24 & 30.36 \end{array}$$

第二步: 计算矩阵G和H。

由 Σ 的四个子矩阵可计算出:

$$G = \Sigma_{11}^{-1} \Sigma_{12} \Sigma_{22}^{-1} \Sigma_{21}$$

式中 Σ_{11}^{-1} 和 Σ_{22}^{-1} 分别是环境因素的p阶协方差矩阵 Σ_{11} 和物种的q阶协方差矩阵 Σ_{22} 的逆矩阵; 而 $\Sigma_{21}^T = \Sigma_{12}$ 是q×p维的, 所以上式中的G是p阶方阵。

类似地

$$H = \Sigma_{22}^{-1} \Sigma_{21}^T \Sigma_{11}^{-1} \Sigma_{12}$$

它是一个q阶方阵。

在本例中:

$$\Sigma_{11}^{-1} = \frac{1}{|\Sigma_{11}|} \begin{bmatrix} \delta_{22} & -\delta_{21} \\ -\delta_{21} & \delta_{11} \end{bmatrix} = \frac{1}{43.264} \begin{bmatrix} 7.04 & -23.20 \\ -23.20 & 82.60 \end{bmatrix}$$

$$\Sigma_{22}^{-1} = \frac{1}{188.846} \begin{bmatrix} 30.36 & -23.24 \\ -23.24 & 24.01 \end{bmatrix}$$

于是

$$G = \Sigma_{11}^{-1} \Sigma_{12} \Sigma_{22}^{-1} \Sigma_{21}$$

$$= \frac{1}{43.264 \times 188.846} \begin{bmatrix} 7.04 & -23.20 \\ -23.20 & 82.60 \end{bmatrix} \times \begin{bmatrix} -41.20 & -48.20 \\ -12.52 & -13.38 \end{bmatrix}$$

$$\times \begin{bmatrix} 30.36 & -23.24 \\ -23.24 & 24.01 \end{bmatrix} \times \begin{bmatrix} -41.2 & -12.52 \\ -48.20 & -13.38 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 0.7004 & 0.1037 \\ 0.9333 & 0.6145 \end{bmatrix}$$

$$H = \Sigma_2^{-1} \Sigma_{12}^T \Sigma_{11}^{-1} \Sigma_{12}$$

$$= \frac{1}{43.264 \times 188.846} \begin{bmatrix} 30.36 & -23.24 \\ -23.24 & 24.01 \end{bmatrix} \times \begin{bmatrix} -41.20 & -12.52 \\ -48.2 & -13.38 \end{bmatrix} \\ \times \begin{bmatrix} 7.04 & -23.20 \\ -23.20 & 82.60 \end{bmatrix} \times \begin{bmatrix} -41.2 & -48.2 \\ -12.52 & -13.38 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 0.6562 & 0.3519 \\ 0.2802 & 0.6586 \end{bmatrix}$$

第三步：求各对典范变量间的相关系数 r_1, r_2, \dots, r_p 。

首先计算矩阵 G 或 H 的特征根，并按大小顺序排列成 $\lambda_1 \geq \lambda_2 \geq \dots \geq \lambda_p$ ，可以证明 G 和 H 的非零特征根是完全相同的，而且最多只有 p 个。因为 0 根没有意义，所以只需对两个矩阵中任一个求出非零特征根就可以了。

我们要求的 p 对典范变量 ξ_i 和 η_i ($i=1, 2, \dots, p$) 间的典范相关系数 r_i 就是相应的特征根 λ_i 的平方根。

$$r_i = \sqrt{\lambda_i} \quad (8-67)$$

下面我们求例中 G 的特征根。其特征多项式为：

$$|G - \lambda I| = \begin{vmatrix} 0.7004 - \lambda & 0.1037 \\ 0.9333 & 0.6145 - \lambda \end{vmatrix} = 0$$

展开行列式，得 λ 的二次方程：

$$\lambda^2 - 1.3149\lambda + 0.3360 = 0$$

解得 $\lambda_1 = 0.9714$, $\lambda_2 = 0.3434$ ，如用 $|H - \lambda I| = 0$ 来求特征根，其结果是相同的。

由此可以算出第一对典范变量 ξ_1 和 η_1 的相关系数

$$|r_1| = \sqrt{\lambda_1} = \sqrt{0.9714} = 0.9856$$

这是非常高的，两者几乎完全相关。

第二对典范变量 ξ_2 与 η_2 的相关系数为：

$$|r_2| = \sqrt{\lambda_2} = \sqrt{0.3434} = 0.5860$$

第四步：计算样方的排序坐标。

非零特征根 $\lambda_1, \lambda_2, \dots, \lambda_p$ ，都对应于一对典范变量 $\xi_1, \eta_1; \xi_2, \eta_2, \dots, \xi_p, \eta_p$ 。在这里任一对典范变量只相当于主分量分析等其他排序方法中的一维排序，但是典范分析的一维排序都需要两个轴： ξ 表示环境因素的排序轴， η 表示物种的排序轴，所以在典范分析排序的情况下，一个样方的一维排序需要两个坐标值，而不是一个值。

为了求出 N 个样方的第一维排序坐标，要根据公式 8-64 去求出它们在 ξ_1 轴上的坐标值：

$$\xi_{1j} = a_{11}X_{1j} + a_{12}X_{2j} + \dots + a_{1p}X_{pj}, \\ (j=1, 2, \dots, N) \quad (8-68)$$

并据 8-65 式求出它们在 η_1 轴上的坐标值：

$$\eta_{1j} = b_{11}X_{p+1j} + b_{12}X_{p+2j} + \dots + b_{1q}X_{p+qj} \quad (8-69)$$

上两式中 X 值分别是各样方的 p 个环境因素数据和 q 个物种的数据，这都是已知的。为了求出 ξ_{1j} 和 η_{1j} ，还需先求出两式的典范系数：

$$\mathbf{a}_1 = (a_{11} \ a_{12} \ \dots \ a_{1p})^T$$

$$\mathbf{b}_1 = (b_{11} \ b_{12} \ \dots \ b_{1q})^T$$

为此, 可将 λ_1 代入下式

$$(\mathbf{G} - \lambda_1 \mathbf{I}_p) \mathbf{a}_1 = \mathbf{0}_p \quad (8-70)$$

$$(\mathbf{H} - \lambda_1 \mathbf{I}_q) \mathbf{b}_1 = \mathbf{0}_q \quad (8-71)$$

求出 \mathbf{a}_1 和 \mathbf{b}_1 . 其中 \mathbf{I}_p 和 \mathbf{I}_q 分别是 p 阶和 q 阶的单位矩阵; $\mathbf{0}_p$ 和 $\mathbf{0}_q$ 是 p 维和 q 维的0列向量。这就是说, 8-70和8-71式实际上分别是 p 个和 q 个线性联立方程组, 所以能求出 \mathbf{a}_1 和 \mathbf{b}_1 . 再将此系数代入8-68, 和8-69, 就求出了 N 个样方的第一对典范变量值, 即第一维的排序坐标。

要求 N 个样方的第二对、第三对……及第 p 对典范变量, 即 N 个样方的其余维的排序值, 可按上述方法同样处理。例如要求第 i 对典范变量值, 首先将 λ_i (即 \mathbf{G} 或 \mathbf{H} 的第 i 个特征根) 代入8-70和8-71式的 λ_1 处, 求出典范系数 \mathbf{a}_i 和 \mathbf{b}_i ; 再将此系数代入相应改变后的8-68和8-69式, 就可算出第 i 的典范变量值 ξ_{ij} 和 η_{ij} ($j=1, 2, \dots, N$)。

下面为了求出10个样方的第一对典范变量值, 先用 $\lambda_1=0.9714$ 去计算典型系数 \mathbf{a}_{11} , \mathbf{a}_{12} 和 \mathbf{b}_{11} , \mathbf{b}_{12} , 由公式8-70

$$\begin{aligned} (\mathbf{G} - \lambda_1 \mathbf{I}) \mathbf{a}_1 &= \left\{ \begin{bmatrix} 0.7004 & 0.1037 \\ 0.9333 & 0.6145 \end{bmatrix} - \begin{bmatrix} 0.9714 & 0 \\ 0 & 0.9714 \end{bmatrix} \right\} \times \begin{bmatrix} a_{11} \\ a_{12} \end{bmatrix} \\ &= \begin{bmatrix} -0.2710 & 0.1037 \\ 0.9333 & -0.3569 \end{bmatrix} \begin{bmatrix} a_{11} \\ a_{12} \end{bmatrix} = 0 \end{aligned}$$

这是两个齐次线性方程组。

$$\begin{cases} -0.2710a_{11} + 0.1037a_{12} = 0 \\ 0.9333a_{11} - 0.3569a_{12} = 0 \end{cases}$$

其中一个解要人为决定, 我们令 $a_{11}=1$, 则解出 $a_{12}=2.61$ 。

同样, 把 λ_1 代入8-71式。

$$(\mathbf{H} - \lambda_1 \mathbf{I}) \mathbf{b}_1 = \begin{bmatrix} -0.3152 & 0.3519 \\ 0.2802 & -0.3128 \end{bmatrix} \begin{bmatrix} b_{11} \\ b_{12} \end{bmatrix} = 0$$

从中可以解出 $b_{11}=1$, $b_{12}=0.896$ 。

将上述 a_{11} 、 a_{12} 、 b_{11} 、 b_{12} 代入公式8-68和8-69

$$\begin{cases} \xi_{1j} = X_{1j} + 2.61X_{2j} \\ \eta_{1j} = X_{3j} + 0.896X_{4j} \end{cases} \quad (j=1, 2, \dots, 10)$$

再代入原始数据, 就可以求出10个样方第一对典范变量值。此例对样方1, 有

$$\xi_{11} = X_{11} + 2.61X_{21} = 3 + 2.61 \times 2 = 8.22$$

$$\eta_{11} = X_{31} + 0.896X_{41} = 17 + 0.896 \times 19 = 34.02$$

其余样方可以同样计算, 最后得到10个样方的典范变量值。

$$\xi_1 = (8.22 \ 14.44 \ 15.83 \ 27.66 \ 29.66 \ 34.27 \ 41.88 \ 44.88 \ 51.49 \ 58.71)$$

$$\eta_1 = (34.02 \ 30.13 \ 32.34 \ 26.13 \ 23.65 \ 20.75 \ 16.86 \ 16.17 \ 7.48 \ 4.79)$$

为求第二对典范变量, 用 $\lambda_2=0.3434$ 代入8-70和8-71式求典范系数, 得出 $a_{21}=1$, $a_{22}=-3.44$, $b_{21}=1$, $b_{22}=-0.889$ 。再将其代入8-68和8-69式得:

$$\begin{cases} \xi_{2j} = X_{1j} - 3.44X_{2j} \\ \eta_{2j} = X_{3j} - 0.889X_{4j} \end{cases}$$

再根据10个样方的原始数据，就可算出它们的第二对典范变量值。

$$\xi_2 = (-3.88 \quad -9.76 \quad -2.32 \quad -8.64 \quad -6.64 \quad -8.08 \quad -6.52 \quad -3.52 \quad -2.96 \quad -7.84)$$

$$\eta_2 = (0.11 \quad -2.00 \quad 3.78 \quad -6.00 \quad 0.44 \quad -0.67 \quad -2.78 \quad 1.89 \quad -1.45 \quad 1.22)$$

第五步：画排序图形。

典范分析的排序结果和其他排序方法一样可以用图形表示。

表示这种平面排序的图形有几种。比如以 ξ_1 和 ξ_2 为直角坐标系的轴，画出N个样方点，这表示了只用环境因素排序样方的二维图形（图8-15A）；同样，以 η_1 和 η_2 为轴画出N个点，这表示了只用物种排序样方的二维图形（图8-15B）。比较这两种图形可以了解一些环境因素与物种间的关系。此外可以由 ξ_1 和 η_1 这一对变量为轴，去画出N个样方点（图8-15C）。如果 ξ_1 与 η_1 是强相关的，即 $|r_{11}|$ 接近于1，则N个点排列近一直线；如果相关较弱，即 $|r_{11}|$ 值较小，则N个点就较分散。

所以这种图形实际上表示环境因素的第一个典范变量与物种的第一个典范变量间的相关程度；同样也可以用 ξ_2 和 η_2 为轴画出N个点，以表示环境和物种第二对典范量间的相关关系。

与主分量分析一样，现在的 ξ 是p个环境因素的线性组合， η 是q个物种的线性组合，都不能简单地解释为某一个环境因素或某一个物种的作用。这要依据典范系数a和b中各分量的大小去解释不同属性对 ξ 和 η 的贡献。特别是当 ξ_1 与 η_1 有强相关时，说明两类属性密切相关，这究竟是两类属性中的哪些属性起作用，还须进一步研究。至于生态方面的解释，还应从对具体问题的生态意义的考察去得出结论。计算的数字结果只是有利于引导我们从什么方面去考虑，帮助我们作出假设，而不是证实假设。

第六步：排序效果的估计。

典范分析中，我们最多可以求出p对典范变量，它们保留了原始数据的全部信息。但是，我们都是用较少的维数去排序样方，比如只选取前k对变量，此时所保留信息的百分比为：

$$\frac{\sum_{i=1}^k \lambda_i}{\sum_{i=1}^p \lambda_i}$$

例中，用两对典范变量去描述10个样方就保留了原数据的全部信息。如果只选取第一对变量 ξ_1 和 η_1 ，则保留原数据信息的百分比为 $0.9714 / (0.9714 + 0.3434) = 73.88\%$ 。

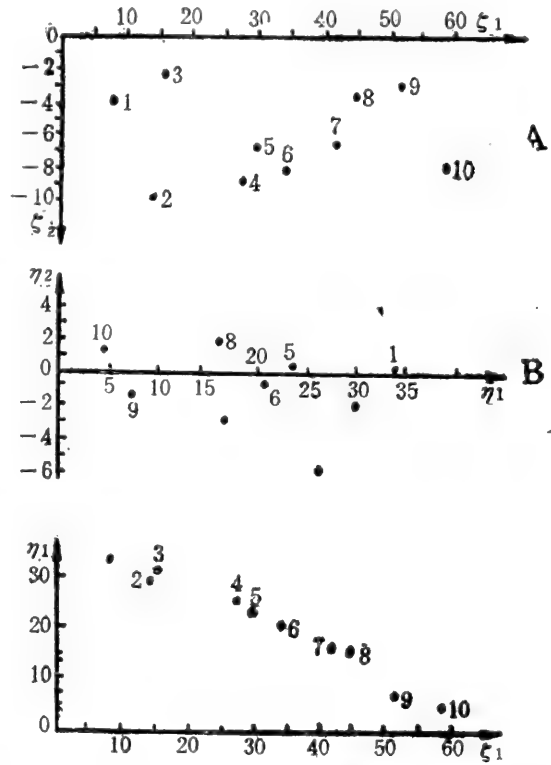


图8-15 10个样方的典范分析排序

A—二维环境变量 ξ_1 和 ξ_2 的排序；

B—二维物种变量 η_1 和 η_2 的排序；

C—第一对变量 ξ_1 和 η_1 的排序： $r_{11} = -0.9856$

三、典范分析在生态学中的应用

典范分析方法目前主要用于心理学、教育学的研究领域，在生态学领域中，人们往往会遇到由两种（或更多）不同观察集组成的数据。已讨论到的显著例子是，一个集合是植被的某个样本区域中列出的不同物种的量，另一个集合是同一区域内对环境因子的测度。另外一种有意义的可能情况，是对来自某动物总体的样本，一个集合是猎物种的个体数，而另一个集合是捕食者的个体数。

一些生态工作者已经从典范分析中得到了十分有趣的结果。Buzas (1967) 用它作为比较从墨西哥湾大陆架上的海湾和开放的大海所收集的沉淀物中有孔虫目 (foraminifera) 种群的方法。McIntire 及 Moore (1977) 应用典范分析研究了硅藻种群间的关系。

Aart 和 Smeenk-Enserink (1975) 从连续10年调查狼蛛和盗蛛的资料中，得出物种特征向量与环境特征向量的高度典范相关。在分析中用了28个样本，由12种蜘蛛丰盛度 (经 $\log(x+1)$ 转换) 及15个涉及光、植被与土壤的环境变量所描述。在这些环境变量中，只选择了那些与物种属性具有线性相关的变量。分析时采用相关系数矩阵而不是协方差矩阵，这相当于在分析之前增加一项对属性的标准差标准化。典范分析的结果表明，控制两类属性的典范轴 (即 ξ_1 和 η_1) 具有极大的相关性，前四个典范相关系数 (即 r_1, \dots, r_4) 都大于0.98。12个物种对前两个典范轴的贡献与物种对主分量分析前两个轴的贡献十分相似。从而得出结论，表示物种变异性的主轴可以由环境属性对于相应的典范轴的贡献来解释。

第八节 群落数据分析方案

在生态学上，应用于群落数据分析的数学方法大致可分为三类：第一类是构造群落或生态系统的数学模型，这就是将客观的物理学的或生物学的现象或概念翻译成一套数学关系，用数学的符号或方程式来表示这些现象和概念，并将由此得到的数学系统进行运算和操作，以作出预测。关于这种数学方法，我们在第三章中作了较多的阐述。第二类是统计分析，它研究的对象是总体，即具有共同性质的若干个体组成的集团，统计分析的关键是从总体中抽取若干个体来研究，从而得到总体的相应参数的估计值。在本书的第二章和第四、五章中较多地涉及了这种方法。第三类就是数量分类，本书的第七、八章就完全是讲数量分类的。这类方法很接近于统计分析，但又有明显的区别。数量分类也处理大量的数据，这些数据往往也是从考察的更大总体中抽取出来的，但它们不是统计意义下的样本，一般并不要求从它们去推断总体的规律。因而通常它不象统计分析那样需要严格的随机取样，也不必了解数据的分布性质，和进行显著性检验。就是说，在数量分类中我们通常是把原始数据当做总体，找寻的规律并不外推，所以数量分类的方法是非概率的。

数量分类方法又称“模式分析” (阳含熙等1981)，它与统计分析是互相补充的。在解决群落生态学的某些具体问题中，有时既可用统计分析的方法，也可用模式分析的方法，甚至两者兼而用之。比如可以先用模式分析将数据分类，然后才便于统计分析：如先通过主分量

分析找出主要的相关因子，再做单因子的回归分析；或者先通过统计分析，然后再借助于模式分析对其结果进行明确的解释。当然，有些分析方法的本身就可以用于两种分析，如数量分类方法中的主分量分析也可以用于纯统计的目的，只不过在本书第八章中仅把它当作一种排序方法而已。

本节只简单阐述模式分析（聚类和排序）中对群落数据进行分析应注意的问题和把聚类、排序结合起来的图式。最后举出几个群落数据分析的实例。

一、模式分析中应注意的几个问题

在对群落数据着手进行聚类或排序前，对以下各点必须进行审慎的考虑。

1. 实体：进行聚类或排序的基本单位称为实体，在生态学研究它可以是样方、标地、地段、群落，也可以是池塘，某特定深度的水域，或是诱集器中获得某些生物的集合等等。但是作为分析的实体必须能够恰当地代表数据结构的变化，尽可能地代表对观察向量（亦即描述实体的属性）的独立认识。如果不是这样，就有可能对实体的分析成为对抽样得到的人为结构的分析。因此，当实体是从更大总体中抽取出来的情况，我们仍然应该注意它的代表性和独立性。

2. 属性：属性是描述实体数量特征的各个信息项目，如有关物种的数据、环境因素的数据等。在聚类和排序中作为生物属性的物种，通常应属于相同的分类阶元，综合性的生物属性，如多样性、均匀度等也应当对应于足够同质的物种组合，这样才能使分析具有明确的生态学意义。对于供分析用的物理环境属性通常应当对应于所研究的生物现象，能够反映出极端样本有意义的可测变化。这是因为多数分析方法对于样方间无变异的属性反应是敏感的。

3. 相似性系数：关于相似性系数的选择，在第六章中我们已经提及。总的看来，这是一个较复杂而又带主观的问题，一般应根据研究对象、研究目的、所选用的分析方法、分析型式（R分析或Q分析）等进行具体的衡量予以确定。同时还要考虑属性数据本身的性质及是否进行某种标准化处理。

4. 选择聚类还是排序，采用聚类或排序中的何种方法：在解决具体生态问题时，应该进行聚类还是进行排序，以及在许多方法中应选用哪种方法，目前尚无客观的选择策略，哪种方法是“最优”的，这既不易回答而且也很有争议。一般来讲，聚类方法的依据是认为群落是明确的、离散的、整体化的单位构成，群落的组成是一种不连续的变化；而排序是以较低维数去表现群落（或实体）间的相互关系，它的依据是认为群落的组成是在连续环境条件下逐渐变化的。然而，对某一具体问题的研究，我们事先并不确知数据所表明性质，因而选用聚类或排序的问题仍然带有主观性质。

至于选用何种方法进行聚类或排序，近年来一些作者有目的地设计了各种性质的人为模拟数据，然后采用不同的方法进行分析，以比较不同方法获得的结果与原设计数据在性质上的吻合程度。这在各种方法都有计算机程序的情况下，无疑是省事而有成效的。

虽然对方法的选择存在争议，但多数学者同意一个好的聚类或排序方法至少应具备以下四个条件：（1）能将大量不均匀的数据简化归纳成数目较少的类型，并且这些类型是现有生态学知识可以解释的；（2）新的实体可以归纳进去，而不需要打乱原来的聚类或排序系统；（3）计算上是可行的，能处理较多的数据；（4）造成错分类的机率小。

5. 结果解释：我们应当记住，群落数据分析，无论是聚类或者排序都是施于原始数据集的一套处理规则，最终给出简化的数据结构，从而提高人们分析数据的能力去揭示一些不易发现的规律。根据这些揭示出来的东西只能提出某种假说，而不能验证或证实假说，因而聚类和排序的结果不能认定它是结论，而应当用其他的证据，尤其是用生态学的知识去验证、解释和判断。

二、排序与聚类的统一图示

排序是将实体作为点在以属性为坐标的降维空间中按其相似关系排列出来。当我们仅仅考虑前二、三维的情况下，实体点可能因为在降维空间中的投影而歪曲了原始数据结构。例如在其后的维度上具有明显差异的两个实体，刚好处于投影的两个端点，则在如此降维空间中的实体排序就反映不出这种差异。另外，就聚类来说，例如最近邻体聚类，其类间的距离是由类间最近的两个实体距离表示的，因此出现明显的链性连接倾向，造成分类的模糊，所以这种方法并不适合独立地研究生态问题。但是，如果将最近邻体聚类与排序结合起来，即在排序图中增加实体之间的连接关系，这样就有可能反映出由于降维排序模糊了的一些实体间的关系。

不少研究者 (Gower和Ross 1969, Rohlf 1970, Schnell 1970, Jackson 和 Crovelle 1971, Legendre 1979) 都曾提出，在同一研究方案中对实体同时进行聚类与排序，以得到同时反映两种方法结果的统一图示，这样就可以取长补短，更有利于作出生态学解释。

与单独进行聚类与排序最初的步骤一样，分析是基于由原始数据矩阵获得的相似性矩阵开始的。例如有一个表示 5 个实体间关系的相似矩阵 S ，其聚类与排序的统一图示按以下步骤进行。

$$S = \begin{pmatrix} 1 & & & & \\ 0.2 & 1 & & & \\ 0.1 & 0.8 & 1 & & \\ 0.1 & 0.5 & 0.6 & 1 & \\ 0.0 & 0.2 & 0.3 & 0.7 & 1 \end{pmatrix}$$

第一步：对实体进行排序。当属性是数量化的情况下，可用主成分分析或对应分析，在其它情况下，应选择适当的相似性度量，采用主坐标分析。本例用主坐标分析的排序结果如图 8-16A。

第二步：根据同一相似矩阵对实体进行聚类。原则上可选用适于这种属性数据的任何一种聚类方法。采用最近邻体法其结果最易于在排序图上表示出来。本例用最近邻体法聚类的结果如图 8-16B。

第三步：在排序图上我们可以采用不同颜色或不同类型的连线，以表示实体间不同相似水平下的连接(即归类)。例如实线表示 $1.0 \geq S > 0.8$ ；虚线表示 $0.8 \geq S > 0.6$ ；点线表示 0.6

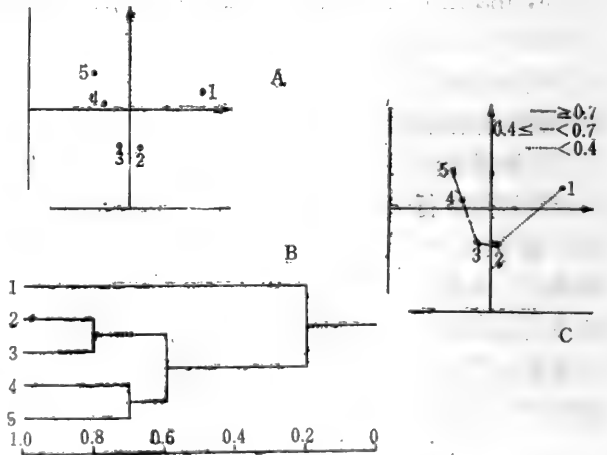


图8-16 5个实体的排序、聚类和统一图示
A—主坐标排序；B—最近邻体聚类；C—聚类与排序的统一图示

$\geq S > 0.4$ 等。当然还可采用其他适合的符号或代码来表示，这样就将排序与聚类统一表示在图中（图8-16C）。

最近邻体聚类是排序聚类统一图示中一个很有用的方法。该法的空间压缩作用可最好地补充排序的不足。用排序获得主要类实体的恰当位置，用最近邻体聚类表示最相似实体间的关系。在排序图中最好只画出主要的连线，连线太多反而使结构不清晰。

Jackson和Crovelil (1971) 还建议，在排序聚类统一图示中，其连线用带箭头的有向线表示（图8-17），这种信息有利于明确类间的联系。在降维空间中，主要链的每一链节有一个箭头，比如 $x_1 \rightarrow x_2$ 表示在原属性空间中的 x_1 与 x_2 最接近；如果反过来 x_2 也以 x_1 为最近邻体，则箭头是双向的 $x_1 \leftrightarrow x_2$ 。但如若 x_2 不是与 x_1 最邻近，而是与 x_3 最邻近，则表示为 $x_1 \rightarrow x_2 \rightarrow x_3$ 。已经属于某一类实体间的连接则不画箭头，它表示不同类的可能连接。

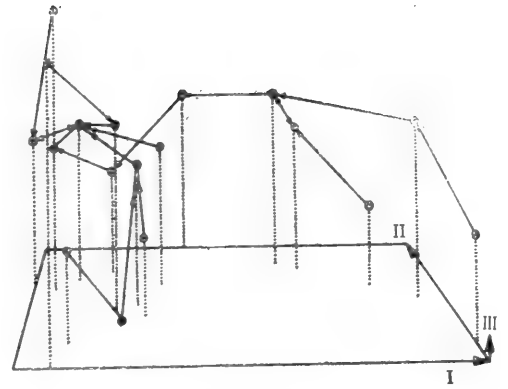


图8-17 三维主坐标排序中最近邻体主要链图示

三、群落数据分析方案的几个实例

实例1. 第七章中使用了池塘浮游生物的研究例子。Legendre和 Chodorowski (1977) 计算了20个池塘浮游生物的相似性系数，在此基础上用主坐标分析排序，再用最近邻体法聚类。图8-18的排序图上附加了主要链结以揭示池塘类间的联系。由图8-18可以首先将池塘划分为周期性和永久性两类。池塘代码的第一个数字表示地区，第二个数字表示岛屿。代码外有圈者为周期性池塘。代码开始的数字相同的池塘（同一地区）倾向于彼此接近，且最先聚类。

实例2. Orlóci (1978) 把排序方法用于解释植被类型与土壤物理化学属性的关系。他首先用聚类分析得出三种植被类型，然后计算样本间的相似矩阵。在相似矩阵中，同一植被类型的样本间相似性记为1；不同植被类型样本间的相似性记为0。在此基础上采用主坐标分析进行排序，其结果样方的得分与该样方土壤物理化学属性（数量化的）呈线性相关。由于在第一主坐标上两者表现了相当高的相关性，

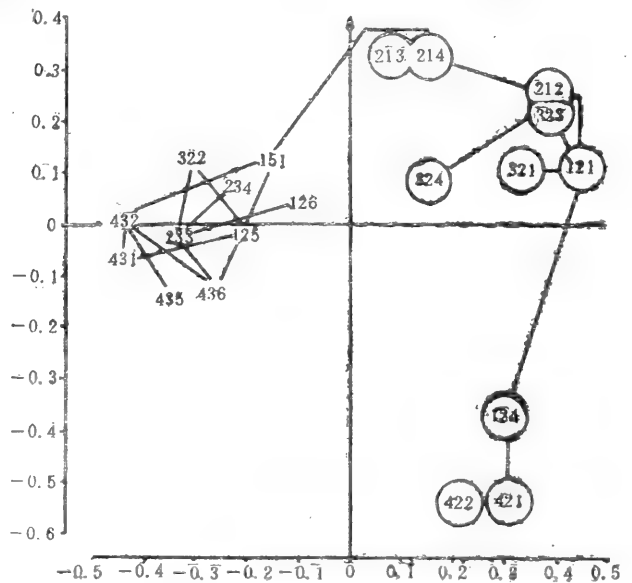


图8-18 20个池塘在二维空间中的排序及最近邻体聚类主链

因而得出结论，植被类型可以作为土壤类型的标志。

实例3. Hinds和Richard (1973) 对美国西部半干旱地区的气象数据进行了主分量分析，然后用回归分析解释陷阱诱捕器获得的拟步甲数据。

1963年到1969年，在同一陷阱诱捕器每年捕获的甲虫数量从1800头降低到60头。这种甲虫的成虫在秋季出现，仅存活数周并产卵繁殖，卵历经1至2周孵化。在分析时以时间年作为样本，由当年及前两年的6个气象因素作为属性，从而得到 18×18 的原始数据矩阵。对数据作标准化处理后进行主分量分析，得出了7个重要的特征向量，它们可以解释98%的总变异。然后以样本年在这七个主分量轴上的位置作自变量，以每年捕获的甲虫数（用平方根转换）作因变量进行逐步多元回归分析。其结果表明，前三个主分量可以解释91%的甲虫数的变异。该项研究回答了幼虫到成虫所需的时间，表明了气象因素对该甲虫种群数量的影响。

实例4. McIntire和Moore (1977) 和应用 Cassie (1972) 推荐的研究硅藻物种分布的一般分析程序，研究了由6个水生环境属性描述的51个样方的物种分布状况。

对物种丰盛度矩阵进行主分量分析，其第一主分量很好地描述了从海水物种经淡盐水物种到淡水物种的梯度。由多元回归分析得知，该分量与环境属性相关 ($r=0.85$)，主要反映含盐量的影响。同样用每一物种的数据与水生环境因素进行多元回归分析，其结果表明海水及淡水物种与水生环境属性高度相关，但淡盐水物种与水生环境属性的相关性较低。Hinds^S等认为，出现这种情况的原因可能是淡盐水物种对环境变异具有较强的耐性。

Hinds等还计算了物种和环境属性两个数据矩阵的典范相关。物种属性的第一典范轴相当于第一主分量，因为它同样建立了从海水经淡盐水到淡水物种的梯度，而环境属性的第一典范轴主要强调了环境的平均含盐量。环境属性的第二典范轴把淡盐水物种与其他物种区别开，它主要由环境因素中的平均含盐量和平均温度解释。因此，典范分析表明，淡盐水物种与环境含盐量的关系不密切，这一点仅由主分量分析是不能阐明的。

最后，Hinds等还对由硅藻物种组成的样本进行聚类，共鉴别出三组样本，即淡水、海水和淡盐水样本。根据样本的物种数据计算多元判别函数，从而表明这些样本组成了一个梯度，但互不重迭。前两个典范轴的判别得分向量与环境属性相关，并表明第一个判别函数主要受含盐量的影响，而第二个判别函数受平均含盐范围的影响。

参 考 文 献

- 丁岩钦, 1983, 天敌-害虫作用系统中的数学模型及其主要参数的估计: 一、捕食者-猎物系统中的捕食作用模型, 昆虫知识20(4): 187—190; 二、捕食者猎物系统的主要数学模型, 昆虫知识20(5): 232—236; 三、捕食者-猎物系统中主要参数的估计, 昆虫知识20(6): 284—286。
- 丁士晟, 1981, 多元分析方法及其应用, 吉林人民出版社。
- 王伯荪, 1987, 植物群落学, 高等教育出版社。
- 王学仁, 1982, 地质数据的多变量统计分析, 科学出版社。
- 王开洪、周新运、李隆术, 1985, 柑桔叶螨及天敌的生态位研究, 西南农学院学报1985(3): 70—84。
- 尤民生、吴中孚, 1985, 稻田昆虫群落排序的研究, 福建农学院学报14: 95—102。
- 史尼斯, P.和R.索卡尔著, 赵铁桥译, 1984, 数值分类学, 科学出版社。
- 元村勳, 1932, 群聚の統計的取報について, 動雜44: 379—383。
- 皮洛, E.C.著, 卢泽愚译(1973), 数学生态学引论, 科学出版社。
- 皮洛, E.C.著, 石绍业、陈华豪等译(1988), 生态数据的解释, 东北林业大学出版社。
- 华东师范大学等, 1982, 动物生态学, 人民教育出版社。
- 孙儒泳, 1987, 动物生态学原理, 北京师范大学出版社。
- 阳含熙、卢泽愚, 1981, 植物生态学的数量分类方法, 科学出版社。
- 李隆术、朱文炳、赵志模、郭依泉, 1988, 桔园昆虫群落研究的现状及进展, 西南农业大学学报34(2): 132—136。
- 李典澳 1987 生态的多样性度量 生态学杂志6(4): 49—52。
- 朱文炳、郭依泉、赵志模、1988, 桔园昆虫群落营养结构研究, 西南农业大学学报34(2): 133—137。
- 伊藤嘉昭著, 邬祥光、张志庆译(1982), 动物生态学(上、下), 科学出版社。
- 伊藤嘉昭、村井实著, 邬祥光 张志庆译(1986), 动物生态学研究方法, 科学出版社。
- 邹钟琳, 1980, 昆虫生态学, 上海科学技术出版社。
- 张金屯, 1985, 模糊聚类在荆条灌丛分类中的应用, 植物生态学与地植物学丛刊 9(4): 306—313。
- 张荣祖、林永烈, 1985, 中国及其邻近地区兽类分布的趋势, 动物学报31: 187—197。
- 张尧庭、方开泰, 1982, 多元统计分析引论, 科学出版社。
- 罗积玉、邢瑛、苏显康、罗昌荣, 1986, 微机用多元统计分析软件, 四川科学技术出版社。
- 沼田真、山井広, 1955, 雜草群落の形成過程——第二次遷移の初期段階の解析: 日生態会誌 4: 166—171。
- 贺仲雄, 1983, 模糊数学及其应用, 天津科学技术出版社。
- 赵志模、周新远, 1984, 生态学引论, 科学技术文献出版社重庆分社。
- 南开大学等, 1980, 昆虫学(下册), 人民教育出版社。
- 赵志模、朱文炳、郭依泉, 1985, 桔园昆虫群落演替的初步研究, 西南农学院学报 1985(3): 135—143。
- 郭依泉、赵志模、朱文炳, 1987, 桔园昆虫群落季节格局研究, 西南农业大学学报 1987(3): 27—32。
- 郭依泉, 1988, 生物群落多样性测定初探, 西南农业大学学报 34(2): 150—158
- 郭依泉、朱文炳、赵志模, 1988, 桔园昆虫群落空间结构研究, 西南农业大学学报 34(2): 144—149。
- 徐汝梅, 1985, 昆虫种群生态学, 北京师范大学出版社。
- 索思伍德, T. R. E. 著, 罗河清等译(1984), 生态学研究方法——适用于昆虫种群的研究, 科学出版社。

深谷昌次、桐谷圭治著，折介元、梁采荣译(1980)，综合防治，上海科学技术出版社。

梅特卡夫，R.L.，勒克曼，W.H.著，中山大学昆虫研究所译(1984)，害虫管理引论，科学出版社。

梅，R.M.著，孙儒泳等译(1982)，理论生态学，科学出版社。

奥德姆，E.P.著，孙儒泳等译(1981)，生态学基础，人民教育出版社。

惠特克，R.H.主编，王伯荪译(1986)，植物群落排序，科学出版社。

惠特克，R.H.主编，王伯荪译(1986)，植物群落分类，科学出版社。

Daubenmire, R.著 陈庆诚等译(1981)，植物群落——植物群落生态学教程，人民教育出版社。

Price, P.W.著，北京大学生物学系昆虫教研组译(1981)，昆虫生态学，人民教育出版社。

- Aart, P. J. M. (van der) 1973. Distribution analysis of wolfspiders (Araneae, Lycosidae) in a dune area by means of principal component analysis. *Neth. J. Zool.* 23: 266—329.
- Aart, P. J. M. (van der) & N. Smeenk-Enserink. 1975. Correlations between distributions of hunting spiders (Lycosidae, Ctenidae) and environmental characteristics in a dune area. *Neth. J. Zool.* 25: 1—45.
- Arrhenius, O. 1921. Species and area. *J. Ecol.* 19: 95—99.
- Bartlett, M. S. 1948. Internal and external factor analysis. *Brit. J. Psychol. Stat. Sect.* 1: 73—81.
- Bender, E. A., T. J. Case & M. E. Gilpin. 1984. Perturbation experiments in community ecology: Theory and practice. *Ecology*: 65: 1—13.
- Bernays, E. A. & R. F. Chapman. 1970. Food selection by *Chorthippus parallelus* in the field. *J. Anim. Ecol.* 39: 383—394.
- Binet, D., M. Gaborit, A. Dessier & M. Roux. 1972. Premières données sur les copépodes pélagiques de la région congolaise. II. Analyse des correspondances. *Cah. O. R. S. T. O. M., sér Océanogr.* 10: 125—137.
- Bliss, L. C. 1956. A comparison of plant development in microenvironments of alpine funderas. *Ecol. Monogr.* 26: 303—337.
- Brass, W. 1958. Simplified methods of fitting the truncated negative binomial distribution. *Biometrika* 45: 59—68.
- Briand, F. & J. E. Cohen. 1984. Community food webs have scale-invariant Nature 307: 264—267.
- Briand, F. & J. E. Cohen. 1987. Environmental correlates of food chain length. *Science* 238: 956—960.
- Bray, J. R. & J. D. Curtis. 1957. An ordination of the upland forest communities of southern Wisconsin. *Ecol. Monogr.* 27: 325—349.
- Brian, M. V. 1953. Species frequencies in random samples from animal populations. *J. Anim. Ecol.* 22: 57—64.
- Burnett, T. 1958. A model of host-parasite interaction. *Proc. Xth Int. Cong. Ent.* (1958), 2: 679—686.
- Cailliez, F. & J. P. Pages. 1976. Introduction a l'analyse des données. *Société de mathématique appliquées et de Sciences humaines*, Paris.
- Cain, S. A. 1938. The species-area. *Amer. Midland Natur.* 19: 573—581.
- Carson, Rachel. 1962. *Silent Spring*. Houghton Mifflin Co., Boston.
- Cattell, R. B. 1966. *Handbook of multivariate experimental psychology*. Rand McNally &

Co., Chicago.

- Clements, F. E. 1916. Plant succession; Analysis of the development of vegetation. Paul. Carnegie. Inst. Wash. 242: 1—512.
- Clements, F. E. & V. E. Shelford. 1939. Biogeology. John Wiley & Sons, Inc., New York.
- Clifford, H. T. & D. W. Goodall. 1967. A numerical contribution to the classification of the Poaceae. Aust. J. Bot. 15: 499—519.
- Cody, M. L. 1974. Competition and structure of bird communities. Princeton University Press.
- Cody, M. L. 1975. Ecology and Evolution of Communities. Harvard University Press.
- Cohen, J. E. 1978. Food webs and niche space. Princeton University Press.
- Cohen, J. E. & F. Briand. 1984. Trophic links of community webs. Proc. Natr. Acad. Sci. U. S. A. 81: 4105—4109.
- Cohen, J. E. & C. M. Newman. 1985. A stochastic theory of community food webs I. Models and aggregated data. Proc. R. Soc. Lond. B 224: 421—448.
- Cohen, J. E., C. M. Newman & F. Briand, 1985. A stochastic theory of community food webs. II. Individual webs. Proc. R. Soc. Lond. B 224: 448—461.
- Cohen, J. E., F. Briand & C. M. Newman. 1986. A stochastic theory of community food webs. I I I. Predicted and observed lengths of food chains. Proc. R. Soc. Lond. B 228: 317—353.
- Cole, L. C. 1960. Competitive exclusion. Sci. 132: 348—349.
- Crombie, A. C. 1947. Interspecific competition. J. Anim. Ecol. 16: 44—73.
- Czekanowski, J. 1909 Zur Differen tialdiagnos der Neandertalgruppe. Korrespondenz-Blatt deutsch. Ges. Anthropol. Ethnol. Urgesch 40: 44—47.
- Dagnelie, P. 1962. Etude Statistique d'une pelouse à *Brachypodium ramosum*. I. Les liaisons interspécifique. première partie. Bull. Serv. Carte phytogéogr. B 7: 89—97.
- Dalington, P. J., Jr. 1957. Zoogeography: The geographical distribution of animals. Wiley, New York.
- Daubenmire, R. F. 1968. Ecology of fire in grasslands. In Advance in Ecological Research (J. B. Cragg, ed), Vol. V. Academic Press, New York. 209—266.
- DeBach, P. & R. A. Sundby. 1963. Competitive displacement between ecological homologues. Hilgardia 34: 105—166.
- Dempster, J. P. 1967 The control of *Pieris rapae* with DDT. I. The natural mortality of the young stage of pieris. J. Appl. Ecol.
- Dowdy, W. W. 1947. An ecological study of the arthropoda of an oak-hickory forest with reference to stratification. Ecology 28: 418—439.
- Fiebleman, J. K. 1954. Theory of integrative levels. Brit. J. Phil. Sci., 5: 59—66.
- Field J. G. & F. T. Robb. 1970. Numerical methods in marine ecology. 2. Gradient analysis of rocky shore sample from False Bay. Zool. Afr. 5: 191—210.
- Fisher, R. A., A. S. Corbet & C. B. Williams. 1943. The relation between the number of species and the number of individuals in a random samples from an animal population. J. Anim. Ecol. 12: 42—58.
- Florek, K. et al. 1951. Sur la liason et la division des points d'unensemble fini. Colloq-

- ium Math. 2: 282—285.
- Frontier, S. 1976. Etude de la décroissance des valeurs propres dans une analyse en composantes principales; comparaison avec le modèle du dâton brisé. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 25: 67—75.
- Gallopin, G. C. 1972. Structural properties of food webs. In *systems analysis and simulation in ecology*. Vol. 2 (ed. B. C. Pattern), PP 241—282. Academic Press, New York.
- Gause, G. F. 1934. *The struggle for Existence*. Hafner, New York.
- Gleason, H A. 1922. On the relation between species and area. *Ecology* 3: 158—162.
- Gleason, H. A. 1925. Species and area. *Ecology* 6: 66—74.
- Golley, F. B. 1960. Energy dynamics of a food chain of an old-field community. *Ecol. Monogr.* 30: 187—206.
- Goodall, D. W. 1966a. A new similarity index based on probability. *Biometrics* 22: 883—907.
- Goodall, D. W. 1966b. Deviant index; a new tool for numerical taxonomy. *Nature* 210: 216.
- Goodall, D. W. 1973. Sample similarity and species correlation. In *Handbook of Vegetation Science V* (ed. R. H. Whittaker), Junk, Hague.
- Goodman, D. 1975. The theory of diversity—stability relationships in ecology. *Q. Rev. Biol.* 50: 237—266.
- Gower, J. C. 1967. A comparison of some methods of cluster analysis. *Biometrics* 23: 623—637.
- Grinnell, J. 1917. The niche—relationship of California thrasher. *Auk*. 34: 427—433.
- Grinnell, J. 1924. Geography and evolution. *Ecology* 5: 225—229.
- Hardin, G. 1960. The competitive exclusion principle. *Science* 131: 1292—1297.
- Hassell, M. P. 1971a. Mutual interference between searching insect parasites. *J. Anim. Ecol.* 40: 473—486.
- Hassell, M. P. 1971b. Parasite behaviour as a factor contributing to the stability of insect host—parasite interactions. *Dynamics of population*. Centre for Agricultural Publishing and Documentation, Wageningen 366—379.
- Hassell, M. P. & D. J. Roger 1972. Insect parasite responses in the development of population models. *J. Anim. Ecol.* 41: 661—676.
- Harsell, M. P. & G. C. Varley. 1969. New inductive population model for insect parasites and its bearing on biological control. *Nature* 223: 1133—1136.
- Hassell, M. P. & R. M. May. 1979. Stability in insect host—parasite models. *J. Anim. Ecol.* 42: 696—726.
- Hill, M. O. 1973a. Reciprocal averaging; an eigenvector methods of ordination. *J. Ecol.* 61: 237—249.
- Hill, M. O. 1973b. Diversity and evenness; a unifying notation and its consequences. *Ecology* 54: 427—432.
- Hill, M. O. 1974. Correspondence analysis; a neglected multivariate method. *Appl. Statist.* 23: 340—354.
- Holling, C. C. 1959. The component of predation as revealed by a study of small mammal predation of European pine sawfly. *Can. Entomol.* 91: 293—320.

- Holling, C. S. 1959. Some characteristics of simple types of predation and parasitism. *Can. Ent.* 91: 385—398.
- Holling, C. S. 1966. The functional response of invertebrate predators to prey density. *Mem. Entomol. Soc. Can.* 48: 1—86.
- Hudson, R. J. 1976. Resource division within a community of large herbivores. *Naturalist. Can.* 103: 153—167.
- Huffaker, C. B. 1958. Experimental studies on predation; dispersion factors and predator-prey oscillations. *Hilgardia* 27: 343—383.
- Hurlbert, S. H. 1971. The nonconcept of species diversity; a critique and alternative parameters. *Ecology* 52: 577—586.
- Hurlbert, S. H. 1978. The measurement of niche overlap and some derivatives. *Ecology* 59: 66—77.
- Hutchinson, G. E. 1948. On living in the biosphere. *Scient. Monthly.* 67: 393—398.
- Hutchinson, G. E. 1953. The concept of pattern in ecology. *Proc. Acad. Nat. Sci.* 105: 1—12.
- Hutchinson, G. E. 1957. Concluding remarks. cold spring Harbor symp. quant. Biol. 22: 415—427.
- Hutchinson, G. E. & E. S. Deevey. 1949. Ecological studies on populations. *Surv. Biol. progr.* 1: 325—359.
- Jaccard, P. 1900. Contribution au problème de l'immigration post-glaciaire de la flore alpine. *Bull. Soc. vaudoise Sci. nat.* 36: 87—130.
- Keever, C. 1955. *Heterotheca latifolia*, a new and aggressive exotic dominant in Piedmont old-field succession. *Ecology* 36: 732—739.
- Kiritani, K. S., T. S. Kawahara & F. Nakasuji. 1972. Quantitative evaluation of predation *Nephotettix cincticeps* Uhler. by a sight-count method. *Res. Pop. Ecol.* 13: 187—200.
- Kontkannen, P. 1950. Quantitative and seasonal studies on the leafhopper fauna of the field stratum on open areas in North Karelia. *Ann. Zool. Soc. Zool. Bot. Fennicae Vanamo, B* 18: 1—91.
- Krebs, C. J. 1978. *Ecology: The experimental analysis of distribution and abundance.* Harper & row. Publishers. New York.
- Kullback, S. 1959. *Information theory and statistics.* John Wiley & Sons., New York.
- Kylin, H. 1926. *Über Begriffsbildung und statistik in der Pflanzensoziologie.* *Bot. Notiser* (1626): 81—180.
- Lance, G. N. & W. T. Williams. 1966a. A generalized sorting strategy for computer classifications. *Nature (Lond.)* 212: 218.
- Lance, G. N. & W. T. Williams. 1967c. A general theory of classificatory sorting strategies. I. Hierarchical systems *Computer J.* 9: 373—380.
- Lance, G. H. & W. T. Williams. 1967d. A general theory of classificatory sorting strages II. clustering system. *Computer J.* 10: 271—277.
- Legendre, L. 1971a. *Phytoplankton structures in Basie des Chaleurs.* Ph. D. dissertation, Institute of Oceanography, Dalhousie University, Halifax, Canada.
- Legendre, L. & P. Legendre. 1983. *Numerical Ecology: Developments in Environmental modelling 3.* Elsevier Scientific Publishing Company, Amsterdam—Oxford—New York.

- Legendre, P. & A. Chodorowski. 1977. A generalization of Jaccard's association coefficient for Q analysis of multi-state ecological data matrices. *Ekol. pol.* 25: 297—308.
- Levins, R. 1968. *Evolution in Changing Environments*. Princeton University Press.
- Loomis, R. S., W. A. Williams & W. G. Duncan. 1967. Community architecture and the productivity of terrestrial plant communities. In: *Harvesting the Sun*. Academic Press. 291—308.
- Lotka, A. J. 1925. *Elements of Physiological Biology*. Williams & Wilkins, Baltimore.
- MacArthur, R. H. 1955. Fluctuation of animal population, and a measure of community stability. *Ecology* 36: 533—536.
- MacArthur, R. H. 1957. On the relative abundance of bird species. *Proc. Nat. Acad. Sci. (Wash.)* 45: 293—295.
- MacArthur, R. 1968. The theory of the niche. In *Population Biology and Evolution*. Syracuse University Press. 159—176.
- MacArthur, R. H. & E. O. Wilson. 1963. An equilibrium theory of insular zoogeography. *Evolution* 17: 373—387.
- MacArthur, R. H. & E. O. Wilson. 1967. *The theory of island biogeography*. Princeton Univ. Press.
- May, R. M. 1975. Some notes on estimating the competition matrix. *Ecology* 56: 737—741.
- May, R. M. 1976. *Theoretical Ecology*. Blackwell, Oxford.
- McIntosh, R. P. 1967. An index of diversity and the relation of certain concepts to diversity. *Ecology* 48: 392—404.
- Newman, C. M. & J. E. Cohen. 1986. Stochastic theory of community food webs IV. Theory of food chain lengths in large webs. *Proc. R. Soc. Lond. B* 228: 355—377.
- Ochiai, A. 1957. Zoogeographic studies on the soleoid fishes found in Japan and its neighbouring regions. *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish* 22: 526—530.
- Odum, E. P. 1945. The ecosystem approach in the teaching of ecology illustrated with sample class data. *Ecology* 38: 531—535.
- Odum, E. P. 1969. The strategy of ecosystem development. *Science* 164: 262—270.
- Odum, E. P. 1971. *Fundamentals of Ecology*. 3rd ed. Saunders College Publishing Philadelphia.
- Odum, E. P. 1983. *Basic Ecology*. Saunders College Publishing. Philadelphia.
- Odum, H. T. 1957. Trophic structure and productivity of Silver Spring, Florida. *Ecol. Monogr.* 27: 55—112.
- Orloci, L. 1975. *Multivariate analysis in vegetation research*. Junk, The Hague.
- Orloci, L. 1978. *Multivariate analysis in vegetation research*. 2nd ed. Junk, The Hague.
- Park, T. 1954. Experimental studies on interspecies competition. II. Temperature, humidity and competition in two species of *Tribolium*. *Physiol. Zool.* 27: 177—238.
- Phipps, J. B. 1971. Dendrogram topology. *Syst. Zool.* 20: 306—308.
- Pielou, E. C. 1966. The measurement of diversity in different types of biological collections. *J. Theor. Biol.* 13: 131—144.
- Pielou, E. C. 1969. *An introduction to mathematical ecology*. John Wiley & Sons. New York.
- Pimental, D. 1961. Species diversity and insect population outbreaks. *Ann. Ent. Soc.*

- Pimental, D., E. H. Feinberg, P. W. Wood & J. H. Hayes. 1965. Selection, spatial distribution and the coexistence of competing fly species. *Amer. Nat.* 99: 97-109.
- Preston, F. W. 1962. The canonical distribution of commonness and rarity. Part I and II. *Ecology* 43: 182-215, 410-432, 154-283.
- Price, P. W. et al. 1983. A new ecology: novel approaches to interactive system. John Wiley Sons, New York.
- Risch, S. J., D. Andow & M. A. Altieri. 1983. Agroecosystem diversity and pest control: data, tentative conclusion, and new research directions. *Environ. Entomol.* 12: 625-629.
- Robinson, D. F. & L. R. Foulds. 1980. Digraph: theory and techniques. Gordon & Breach, New York.
- Rogers, D. J. & T. T. Tanimoto. 1960. A computer program for classing plants. *Science* 132: 1115-1118.
- Romell, L. G. 1920. Sur la règle de distribution des fréquences. *Svenska bot. Tidskr.* 14: 1.
- Routledge, R. D. 1979. Diversity indices: Which ones are admissible? *J. Theor. Biol.* 76: 503-515.
- Royama, T. 1970. Factors governing the hunting behaviour and selection of food by the Great Tit (*Parus major* L.). *J. Anim. Ecol.* 39: 619-668.
- Royana, T. 1971. A comparative study models for predation and parasitism. *Research Popul. Ecol. Kyoto Univ. suppl.* 1: 1-91.
- Sears, Paul. B. 1935. Deserts on march. University of Oklahoma Press, Norman.
- Shelford, V. E. 1911. Physiological animal geography. *J. Morphol.*, 22: 551-618.
- Sheehan, W. Response by specialist and generalist natural enemies to agroecosystem diversification: A selective review. *Envir. Entomol.* 15: 456-461.
- Shelford, V. E. 1929. Laboratory and field ecology. Williams & Wilkins, Co. Baltimore.
- Simpson, E. H. 1949. Measurement of diversity. *Nature (Lond)* 167: 688.
- Tansley, A. G. 1935. The use and abuse of vegetational concepts and terms. *Ecology* 16: 284-307.
- Tansley, A. G. 1939. The British Islands and their vegetation. Cambridge Univ., Cambridge.
- Terborgh, J. 1973. on the notion of favorableness in plant ecology. *Amer. Natur.* 107: 481-501.
- Volterra, V. 1926. Variations and fluctuations of the number of individuals in animal species living together. *J. Cons. Perm. Int. Ent. Mer.* 3: 3-51.
- Volterra, V. 1931. Animal Ecology. McGraw-Hill, New York.
- Whittaker, R. H. 1953. A consideration of climax theory: the climax as a population and pattern. *Ecol. Monogr.* 23: 41-78.
- Williams, W. T. & J. M. Lambert. 1959. Multivariate methods in plant ecology. I. Association-analysis in plant communities. *J. Ecol.* 47: 87-101.
- Whittaker, R. h. 1967. Gradient analysis of Vegetation. *Biol. Rev.* 42: 207-264.
- Whittaker, R. H. 1970. Communities and ecosystems. Macmillan, New York.
- Whittaker, R. H. 1972. Evolution and the measurement of species diversity. *Taxon* 21:

- Wilks, S. S. 1932. Certain generalizations in the analysis of variance. *Biometrika* 24, 447-449.
- Williams, C. B. 1953. The relative abundance of different species in a wild animal population. *J. Anim. Ecol.* 22, 14-31.
- Williams, W. T., J. M. Lambert & G. N. Lance. 1966. Multivariate methods in plant ecology. V. Similarity analyses and information-analysis. *J. Ecol.* 54, 427-445.
- Williams, W. T. & H. T. Clifford. 1971. On the comparison of two classification of the same set of elements. *Taxon*, 20, 519-522.
- Wilson, E. O. & D. S. Simberloff. 1969. Experimental zoogeography of islands. *Defaunation*.
- Wilson, M. V. & A. Shmida. 1984. Measuring beta diversity with presence-absence data. *J. Ecology* 72, 1055-1064.
- Wilson, M. V. & C. L. Mohler. 1983. Measuring compositional change along gradients. *Vegetatio* 54, 129-141.
- Yule, G. U. 1912. On the methods of measuring association between two attributes. *J. R. Stat. Soc.* 75, 579-642.

群落生态学原理与方法

赵志模 郭依泉 编著

科学技术文献出版社重庆分社 出版

重庆市市中区胜利路132号

全国各地新华书店 经销
中国科学技术情报研究所重庆分所印刷厂 印刷

开本：787×1092毫米1/16 印张：18.75字数：46万

1990年12月第1版

1990年12月第1次印刷

科技新书目：225—319

印数：1—3000

ISBN7-5023-1171-8/Q·13 定价：7.00元



S0013680

收到期	年月
来源	
书价	739.20 (464.1)
单据号	298528
开票日期	92.4.21

010900

58.184
776

010900

群落生态学原理与方法

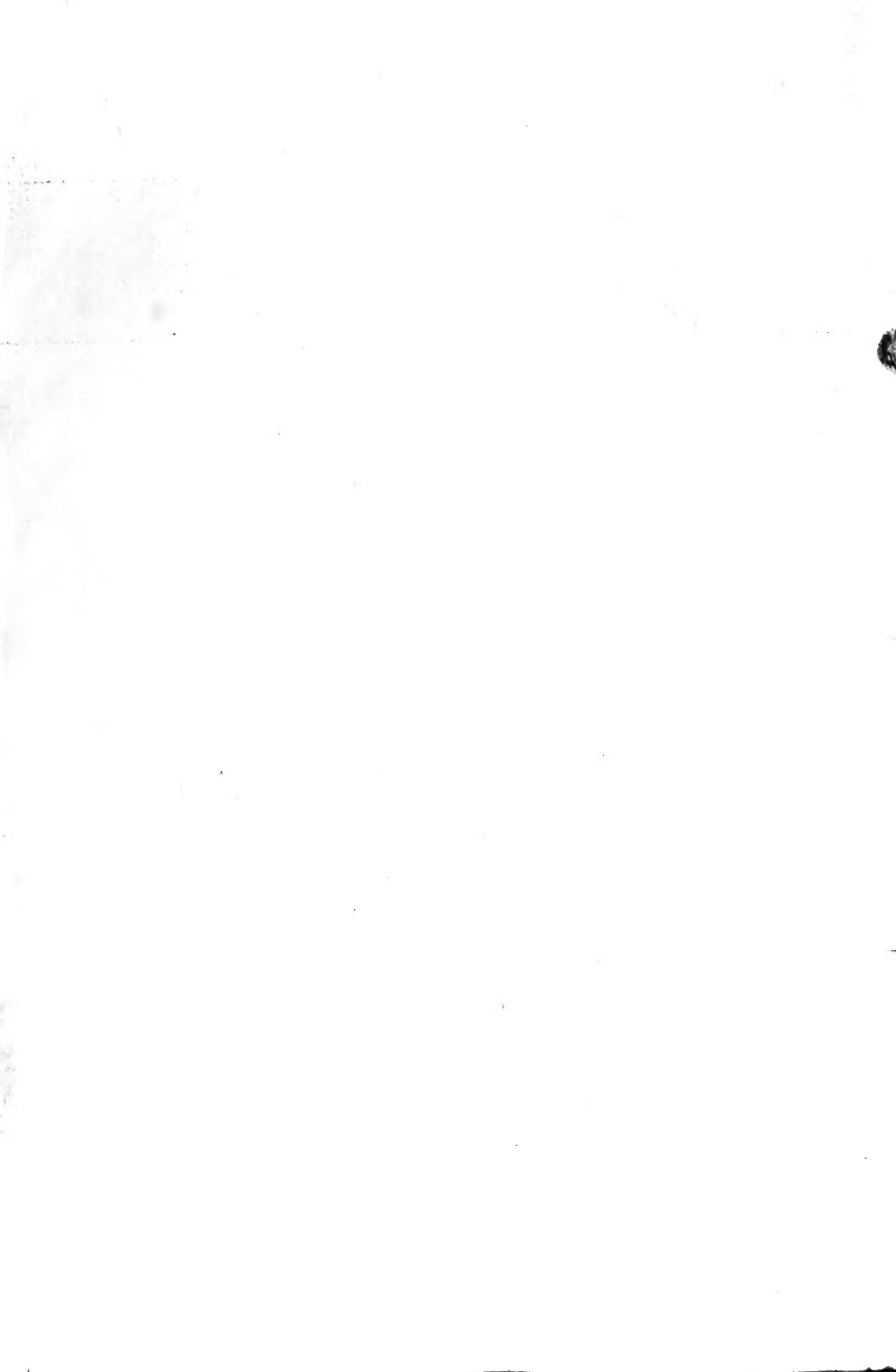
借书单位	借书姓名	借出日期	还书日期

分类编号	58.184 776
登记号	

010900

读者注意

1. 爱护公共图书切勿任意涂折和涂写，损坏或遗失照章赔偿。
2. 请在借书期限前送还以便他人阅读请予以合作。



责任编辑 夏英华

封面设计 徐强华

ISBN7-5023-1171-8/Q·13

科技新书目：225—319

定 价：7.00元