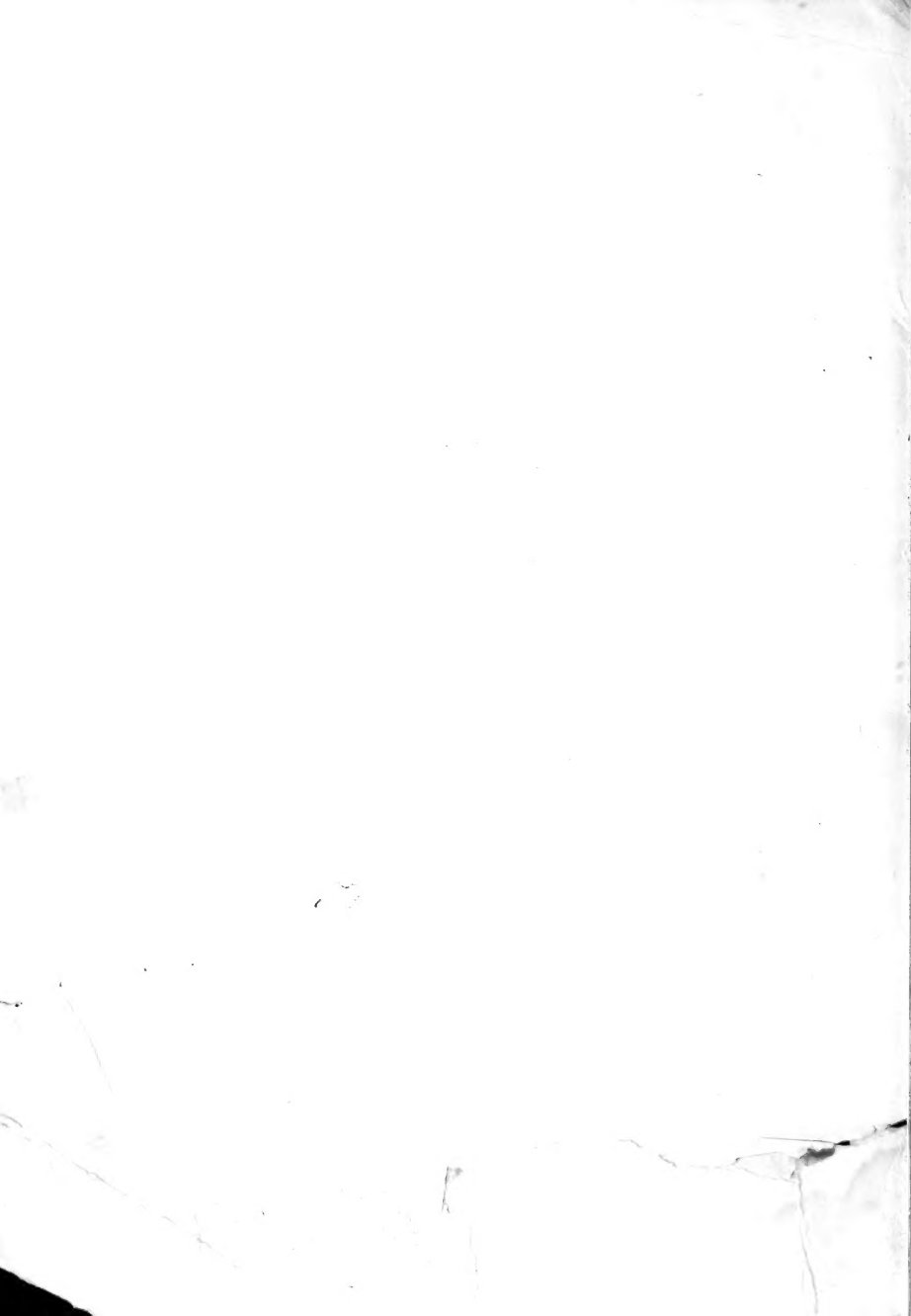


# 数学生态学

(第二版)

(加拿大) E. C. 皮洛 著

科学出版社



中科院植物所图书馆



S0014807



58.181  
181

# 内 容 简 介

本书是作者多年从事生态学研究的经验总结，也是作者多年从事生态学研究的经验总结。本书共分八章，第一章介绍生态学的基本概念，第二章介绍生态学的发展历史，第三章介绍生态学的研究方法，第四章介绍生态学的应用，第五章介绍生态学在农业中的应用，第六章介绍生态学在林业中的应用，第七章介绍生态学在牧业中的应用，第八章介绍生态学在渔业中的应用。本书可作为生态学专业的教材，也可供从事生态学工作的同志参考。

## 数 学 生 态 学

### (第二版)

(加拿大) E. C. 皮洛 著

卢泽愚 译

阳含熙 洪加威 校

(第二版)



科 学 出 版 社

1988

24696

## 内 容 简 介

本书对数学生态学的几个问题：种群动态，一个种的空间格局，多个种的空间关系，以及多种群落的组成、多样性、分类和排序等内容，系统地介绍了现状及其发展进程。本书着重讨论能求出明确数学解的简单模型，最后，第四章也介绍了分析野外生态数据的统计方法。

由于生态学的迅速发展，作者对第一版修订的较多，扩充了近年来的新内容。第五、六两节重新编写，并在第六节加上了对生态学中数学模型构造方面的讨论。另外增加了十七节带状群落的格局等。

本书论述的内容非常清楚，对考虑生态问题引进数学工具很自然，数学推理很详细、严格，便于懂得微积分、线性代数、概率论等基础数学知识的人自学。论述中兼顾了动物和植物两个方面。这对了解数学生态学这一学科的发展进程、现状及进一步研究，都是一本有益的参考书。

本书可供生态学工作者、应用数学工作者以及大专院校有关专业师生参考。

E. C. Pielou

### MATHEMATICAL ECOLOGY

Wiley-Interscience, 1985

## 数 学 生 态 学

(第二版)

[加拿大] E. C. 皮洛 著

卢泽愚 译

阳含熙 洪加威 校

责任编辑 于 拔

科学出版社出版

北京朝阳门内大街 137 号

中国科学院印刷厂印刷

新华书店北京发行所发行 各地新华书店经售

\*

1978 年 8 月第 一 版 开本：787×1092 1/32

1988 年 4 月第 二 版 印张：13

1988 年 4 月第二次印刷 字数：296,000

印数：21,101—24,060

ISBN 7-03-000253-9/Q·49

定 价：4.40 元

## 第一版前言

生态学本质上是一门数学,这一事实正日益得到公认.各地的生态学家们都在设法应用他们从大学课程里或者自学中得到的数学知识,用数学的推理去描述并解决他们的问题.本书的目的是为这些研究者提供一本教材,并指出范围广泛的一系列可以引起继续研究的生态学问题.

在写这样篇幅的一本书的时候(其实写多长都如此),作者总是面临这样的问题:是肤浅地包罗万象呢,还是深入地研究几个课题.我所采取的折衷方案,是从整个数学生态学的领域中挑选出一些课题,然后详细地讨论那些看来对进一步研究能提供良好开端的方面.目录中各章的标题就是挑选出来的课题.它们的选择及介绍的方面,当然是我个人主观的判断,怀有同一宗旨的别的生态学家就未必完全会选同样的课题.

这本书决不是一个总评,已省去了很多有趣味有价值的工作,初看这个书目的任何数学生态学家一定会对这种似乎没有道理的省略感到惊奇.决定舍去一篇有趣味的文章,通常是困难的,但是为了有足够的篇幅对涉及的问题作相当充分的说明,这种省略就是必要的了.我的目的是对所考虑的课题提供充分详细的发展情况,以便读者能够查阅现代文献,同时能够了解该课题的渊源,尽可能地不做缺乏证明的论断.我对每个课题都设法给出有关的基本理论.为使读者不致失去讨论的线索,所以,书中没有提供估计参数的方法和类似的实际细节.但这些方面的资料和数值上的例子都能在引证的

文献中找到。

为了适于自学，许多数学推导都详尽地写出来了。我尽量避免使用数学家的叫人生畏的字眼：“显然……”、“清楚地……”，因为它往往代替了一长串的数学推理，对不熟悉数学的人来说既不显然，也不清楚。书中凡是用到这些词的地方，最多只需要读者补充一两行代数的演算。

1968年春天，我在罗利的北卡罗来纳州大学任实验统计系生物数学课程的访问教授时，讲了一学期的数学生态学，本书是根据该教材写的。我高兴地感谢课程负责人 H. L. 鲁卡斯博士的热心招待。

特别要感谢我的丈夫 D. P. 皮洛对我经常的鼓励和帮助。

E. C. 皮洛

1969年7月于安大略康士顿



## 第二版前言

由于近年来生态学的迅猛发展，修订《数学生态学引论》就需要对原版做很大的变动。现在更加不可能包罗所有的课题，我仍限于与前版相同的题目，但对它们多数的论述都扩充了近年来的内容。

除了两处变动外，所有课题都分成与第一版一样的章节。第五、六两节的内容已重新编排，同时第六节的最后一段加上对生态学中数学模型构造方面的一个评论性的讨论。另外增加了第十七节。这一节描述新的工作，我认为提供了解决生态问题最可能得到满意结果的途径的例证：它揭示并解释关于直接观察实际生态系统所提出的生态过程的许多线索。在我的专著《生态多样性》(Pielou, 1975a) 中详细讨论过的许多材料本书没有接触。我尽量使本书与那本专著少重复，并且仅限书中的十七、十八和十九节的某些部分。

我希望本书扩充了近代化的内容后，将在某些方面有利于弥合狭义数学生态学(纯假设系统模型的构造及研究)与广义的统计生态学(解释实际生态系统观察的方法之建立与研究)的差异。虽然任何研究人员对两方面都同样有兴趣是不大可能的，但是所有认真的理论生态学家都需要熟悉这两个方面。

承蒙许多人给我提出了有益的批评和建议，特别是 W. J. Ewens, N. Keyfitz, L. Tummala 和 K. L. Weldon 几位博士。

E. C. 皮洛

于新斯科舍哈利法克斯，1976年7月

张厚  
 卷二  
 二五  
 庚戌  
 辛酉  
 壬戌

名 稱 二 覽

庚子年丁酉  
 庚子年庚申  
 庚子年辛酉  
 庚子年壬戌  
 庚子年癸亥  
 庚子年甲子  
 庚子年乙丑  
 庚子年丙寅  
 庚子年丁卯  
 庚子年戊辰  
 庚子年己巳  
 庚子年庚午  
 庚子年辛未  
 庚子年壬申  
 庚子年癸酉  
 庚子年甲戌  
 庚子年乙亥  
 庚子年丙子  
 庚子年丁丑  
 庚子年戊寅  
 庚子年己卯  
 庚子年庚辰  
 庚子年辛巳  
 庚子年壬午  
 庚子年癸未  
 庚子年甲申  
 庚子年乙酉  
 庚子年丙戌  
 庚子年丁亥  
 庚子年戊子  
 庚子年己丑  
 庚子年庚寅  
 庚子年辛卯  
 庚子年壬辰  
 庚子年癸巳  
 庚子年甲午  
 庚子年乙未  
 庚子年丙申  
 庚子年丁酉  
 庚子年戊戌  
 庚子年己亥  
 庚子年庚子  
 庚子年辛丑  
 庚子年壬寅  
 庚子年癸卯  
 庚子年甲辰  
 庚子年乙巳  
 庚子年丙午  
 庚子年丁未  
 庚子年戊申  
 庚子年己酉  
 庚子年庚戌  
 庚子年辛亥  
 庚子年壬子  
 庚子年癸丑  
 庚子年甲寅  
 庚子年乙卯  
 庚子年丙辰  
 庚子年丁巳  
 庚子年戊午  
 庚子年己未  
 庚子年庚申  
 庚子年辛酉  
 庚子年壬戌  
 庚子年癸亥

庚子年

# 目 录

绪论.....	1
第一章 种群动态.....	6
第一节 生死过程 .....	6
第二节 密度相关的种群增长 .....	19
第三节 生殖率和死亡率与年龄有关的种群增长 .....	42
I. 离散时间模型 .....	42
第四节 生殖率和死亡率与年龄有关的种群增长 .....	61
II. 连续时间模型 .....	61
第五节 竞争种的动态 .....	77
I. 两种竞争 .....	77
第六节 竞争种的动态 .....	106
II. $k$ 种竞争 .....	106
第二章 单种种群的空间格局.....	119
第七节 空间格局及其用离散分布的表示 .....	119
第八节 集聚的测度 .....	131
第九节 连续带中个体的格局 .....	142
第十节 用距离抽样研究格局 .....	156
第十一节 由扩散引起的格局 .....	175
第十二节 生态图的格局: 两相镶嵌 .....	193
第三章 两个以上种的空间关系.....	214
第十三节 种对的联结 .....	214
I. 离散生境单位中的个体 .....	214
第十四节 种对的联结 .....	230
II. 连续带中的个体 .....	230
第十五节 两种间的分离 .....	237

第十六节 多种间的分离: "相镶嵌".....	255
第十七节 分带群落的格局 .....	263
第四章 多种种群.....	284
第十八节 种-多度的关系 .....	284
第十九节 生态多样性及其测度 .....	308
第二十节 群落的分类 .....	331
第二十一节 连续变化群落的排序 .....	352
第二十二节 典范变量分析和多重判别分析 .....	373
参考文献.....	387
内容索引.....	399

## 绪 论

几乎所有的生态群落都由大量的生物组成。例如，在一英亩\*的森林中，存在着从树木到土壤微生物大量的物种。不仅种间互不相同，而且每个种内的个体也是独特的。每个个体都是不断变化着的复杂的有机体，它在任一瞬间的行为依赖于它的遗传组成，它的年龄，直至当时它的生命的起伏变化，以及当时当地占优势的条件。多得无法枚举的因素不断地影响它的生理过程。可以断言，群落中没有两个个体是一样的，而且每个个体在整个一生中都以自己特有的方式不断地变化着。除此之外，一个群落作为一个整体来说，总是要因生殖和死亡而增减，又因经常的迁进和迁出而使个体不断地周转。因此，在任何两个相继的瞬间，群落的成份决不是相同的。

但是，尽管有着这些无止境的变化，经验表明，在没有外界干扰的情况下，大多数的群落或者在长期内保持稳定状态，或者经过一个包括许多相继阶段的有秩序的进展而最终达到稳定状态。当然，稳定状态的概念是一种主观的概念。但是，如果群落总的性质在数倍于其中大多数物种的寿命的时间内保持不变，就说稳定状态存在，这似乎是合理的。这个小心的定义考虑了群落中寿命最长的物种可能不会达到种群的稳定性，并且如果表面的稳定出现了，也仅仅是由于人类观察者的寿命比较短促的缘故（参看 Frank, 1968）。经历着周期性变

---

\* 英亩 (acre) [=4.046856 × 10<sup>3</sup>m<sup>2</sup>]. ——译者注

化的群落也是处于稳定状态,当然必须假定周期是规则的,且无强加于它的某种倾向。

当我们考虑群落中不断进行着的内部变化时,如果稳定状态恰如我们所看到的那样稳定,演替是那样井然有序,在任何情况下都是值得注意的。如果说大多数的群落中几乎所有的物种都要世代代保持下去,这实在是一种多余的说法。因为若不如此,就不存在被称为群落的那种可认识的实体了。虽然,一个生物的集合体到什么程度才可以认为是自主的和自包含的,也许没有两个生物学家会有相同的观点,但是我们并不强求具有这些性质的集合体才能称之为群落。任何一个人,只要他承认诸如森林、草原和沼泽这样一些明显的景观特色的存在,那他就会理解,这些事物的特殊性和持久性是应该得到解释的。

和上面强调的稳定性相反的,是偶然出现的惊人的种群暴发。一个种,它可能是群落中本来的一员或者是一个偶然的人侵者,在数量上急速地增长,以致对它周围的环境引起了深刻的,有时是不可挽回的变化。如果从人类的观点来看,这种变化是有害的,那末按照定义,这个暴发的物种就是一种害虫。害虫控制就在于防止任何种的种群上升到会造成可观的经济损失的水平,它是应用生态学的最重要的分支之一。如果受到损失的是一个自然群落(相反于耕作的庄稼,贮存的产物或者人工制造品),则害虫控制就在于保证群落保持在被认为是它的自然的稳定状态上。

于是,很一般地说,摆在生态学家面前的有两类问题:第一,在‘健康’的没有破坏的群落中,允许停留在稳定状态,或者逐渐的有秩序的状态演替,其过程如何?第二,突然背离了稳定状态,其原因和后果如何?

广义说来, 解决这些问题有三种显著不同的途径: (1)

生态模型构造；(2) 种群和群落的统计研究；(3) 数量描述生态学。它们分别是一至六节，七至十八节及十九至二十二节的课题，其不同的特点分述如下。

1. 生态模型构造因目的不同而有多种形式。所谓“解释性”模型或者系统模型是一种情况，想用此模型的行为去重现，至少近似地重现被模拟种群的真实行为。这类模型常常是联立微分方程组，它们表现了群落中每个种(或种群)的增长率与所有彼此有关的其它种(或种群)的大小之间的关系。微分方程组的性质，特别是与不同稳定性形式有关的那些性质，在应用数学中是相当时兴的研究范围(Sanchez, 1968)，并且数学家已借用生态学的题材作为说明材料。这样做对生态学家来说已做了有价值的服务，但其结果并不是生态学本身的部分。他们的结论无疑对生态学家是有意义有启发的，但也仅仅如此；例如像 Oster (1975) 已强调的，它们只涉及到简单的数学模型，并没有关系到复杂的生态系统。如果这些模型符合实际的观察就说“有用”，不大符合就说“没用”，这是不对的。这种看法误解了理论模型的目的。一个不好的拟合往往比好的拟合更为有益。一个好的拟合，可以仅仅意味着观察以及重现观察的模型对生态系统起作用的各种不同理论之间没有识别的能力。不好的拟合，通常容许拒绝一个站不住脚的理论，至少在这方面得到了知识上的收获，即使一点点收获总比没有强。

与仅仅设计来解释种群行为的模型相反的，是设计来预测种群未来行为的模型。这种模型在应用生态学的所有分支中的重要性是显见的。它们力图回答这样的问题：一个指定的生态系统如果任其自然它将如何继续发展？如果受到干扰其反应如何？纯预测的模型有两类：回归类模型和时间序列模型。回归类模型以联立方程组的形式概括了生态系统组

成部分间观察的相依关系,它们没有考虑时间的改变,只表现了进行观察时刻各成分间的相互关系。但是时间序列模型没有这种缺陷,它们是动态的而非静止的。这种模型在生态学中的应用只在近年才开始(例如参看 Poolc, 1976a, 1976b),有可能使环境管理人员,可再生资源控制人员的预测能力带来巨大的进步。因为这些模型的作用全在应用生态学方面毫无涉及理论生态学,本书不讨论它们。

2. 理论生态学家力求了解其结构与功能的生态系统类型,在大小及复杂性方面都包括非常广泛的范围。一个极端是实验的小环境:这里几种小的、寿命短繁殖快的好动动物(如甲虫、果蝇、绿头蝇、金鱼虫、草履虫),许多代在一个容器的控制条件下生活并相互影响。另一方面是极其复杂的大自然系统:这里成千上万个种聚居在条件不断变化并且空间上异质的环境中。生态学家研究相当复杂的生态系统,用来帮助了解的简单的解释性“系统模型”用处不多,而“统计”方法较为有用。

值得考察这样的对比:“模型制造者”的推测是抽象的,他着眼于少数理想的种(或种群)之间可能的相互影响,并推演它们之后的行为;只有在这时才是与现实比较的智力结构。“统计学家”的推测是具体的可观察的事物,要考察最先只有一些非结构的纷乱印象的实际生态系统,他力求选出一些可观察现象来做为基本过程的线索。这是检测性的工作,在不可能考察所有事物的情况下,需要判别哪些事物切合于特定问题的解答,而问题本身往往是由观察提出的。

值得注意的是,需要用“统计”方法去了解的生态系统比那些适于“模型制造”方法的系统对生态学家更为有关。实验室的小环境通常被当做外部世界群落的“模型”来研究(实际与概念相反)。但是,在实验室里不可能再现这样的群落:它



的成员种在诸如大小、寿命、表型适应性、代的时间、增殖力、发病率、死亡率以及机动性等性质上有着非常大的变化范围。构成大多数生物界的那些群落，应该引起生态学家更多的注意。

3. 第三种数学加统计生态学的方法与第二种密切相关。它在于通过处理大量观察数据去揭示至今还未发现的有意义的规律。这些规律可能促使假设的建立，并且可以再借助另外的数据去检验这个假设。因此方法 2 和 3 都是统计的，它们都需要从考察和解释实际生态系统来证实。差别在于方法 2 是由原始数据而方法 3 是由处理后的数据去推导待检验的假设。有许多方式进行处理。处理多元统计数据的方法随着计算机日趋完善而不断地改进；一旦建立了新的方法就立即在生态方面得到检验。所有情况下，目的是简化并澄清大量不能使用的有干扰的数据，以便揭示出它们的基本结构。也许只有这样才能解释它。

# 第一章 种群动态

## 第一节 生死过程

### 一、引言

所有生物的种群其大小是变动的，不会保持常数。对种群的增长和下降的研究，在历史上是数学生态学的最古老的分支。已经发现，一种有效的处理方法是，给定一个说明种群变化的简单模型，然后用数学的推理去考察该假设的结果。因此，我们开始考虑所有系统中最简单的所谓纯生过程，然后讨论简单的生死过程。

但是，在讨论之前有必要说明这种方法是正当的。可以理解，从那些过份简单，以致明显地不合情理的假设出发而进行推理，野外生态学家往往是没有耐心的。但是，有更多的理由来为简单的抽象模型辩护。显然，在我们要把原先最简单的假设修改得复杂一点之前，必经研究简单模型的性态，它提供了进一步精确化的基础。而且，自然种群与这些简单模型之间在性态上差异的方式，可以提示我们过于简单的假设有什么不足，应该如何去修改它们。最后，尤其是要求模型达到特定的预测的目的，那末简单模型往往是能胜任的，即使我们并不能确信这个基础的模型给了所描述的自然种群以真实的解释。在我们考虑一个相当短的时期内发生的种群变化时，尤其是如此。此时自然种群与简单模型两者的近似程度可以非常密切。

## 二、纯生过程

对纯生过程做如下假设：生物是不死的，每个个体的生殖率相同并且不随时间变化，还假设个体之间互不影响。因为没有死亡，以这样的方式生长的种群只能增加或者保持不变，而不能减少。尽管这些假设是极其简单的，但至少可以近似地用到在一个短的时间区间内，靠分裂繁殖的单细胞生物的种群增长中去。也许春天在富营养湖中的藻类繁殖就以这种方式增加。

令  $N_t$ ——在时刻  $t$  时的种群大小， $\lambda$ ——每个个体的增加率，显然有

$$\frac{dN_t}{dt} = \lambda N_t,$$

所以  $\ln N_t = \lambda t + C$ ，其中  $C$  是积分常数。假设在  $t = 0$  时，种群的初始大小为  $i$ 。因为在  $t = 0$  时， $\ln i = C$ ，就可算出  $C$ ，因此

$$\ln \frac{N_t}{i} = \lambda t \quad \text{或} \quad N_t = i e^{\lambda t}.$$

这是种群增长的 Malthusian 方程，它表明在所假定的简单情况下，这种增长是指数的。

当然，刚才描述的过程是确定性的。它不是假设一个生物可能繁殖，而是假设在事实上它绝对准确地一定要繁殖。但是，种群增长显然是一个随机过程。例如，靠分裂增长的酵母细胞种群，我们只能说，某个细胞在给定的时间区间内将要分裂有一确定的概率。因此，必须研究随机形式的纯生过程。

假设在任一短的时间区间  $\Delta t$  内，一个细胞要分裂的概率是  $\lambda \Delta t + o(\Delta t)$ ，这里  $o(\Delta t)$  表示比  $\Delta t$  低级的量。因此，在大小为  $N$  的种群中有一次生殖的概率等于  $\lambda N \Delta t$  加上比  $\Delta t$

低级的项。所以，在时刻  $t + \Delta t$  时，种群的大小为  $N$  的概率是

$$p_N(t + \Delta t) = p_{N-1}(t)\lambda(N-1)\Delta t + p_N(t)(1 - \lambda N\Delta t);$$

即，要末在时刻  $t$  时，种群大小为  $N-1$ ，（其概率为  $p_{N-1}(t)$ ），而在  $\Delta t$  内发生了一次分裂；要末在  $t$  时种群大小为  $N$ ，在  $\Delta t$  内没有发生分裂。于是，

$$\frac{p_N(t + \Delta t) - p_N(t)}{\Delta t} = -\lambda N p_N(t) + \lambda(N-1)p_{N-1}(t).$$

让  $\Delta t$  趋于 0，并令

$$\lim_{\Delta t \rightarrow 0} \frac{p_N(t + \Delta t) - p_N(t)}{\Delta t} = \frac{dp_N(t)}{dt},$$

得到

$$\frac{dp_N(t)}{dt} = -\lambda N p_N(t) + \lambda(N-1)p_{N-1}(t). \quad (1.1)$$

现在我们从这个微分差分方程出发，希望求出用  $N, \lambda, t$  和在时刻  $t = 0$  时的初始种群大小  $i$  来表达的  $p_N(t)$ 。有  $p_i(0) = 1, p_N(0) = 0 (N \neq i)$ 。显然，因为没有死亡，种群大小不会小于初始值，因此必有  $p_{i-1}(t) = 0$ 。由这些条件，从 (1.1) 就得出

$$\frac{dp_i(t)}{dt} = -\lambda i p_i(t). \quad (1.2)$$

我们现在从 (1.2) 中解出  $p_i(t)$ ，把结果代入 (1.1) 去解出  $p_{i+1}(t)$ ，以此类推就能对所有的  $N > i$  求出  $p_N(t)$ 。由 (1.2) 可看到

$$\ln p_i(t) = -\lambda i t + \text{常数}.$$

因为在  $t = 0$  时， $p_i(t) = 1, \ln p_i(t) = 0$ ，所以常数也为 0，因此

$$p_i(t) = e^{-\lambda i t}.$$

这是在时间  $t$  之内没有发生繁殖的概率。现在为求  $p_{i+1}(t)$ ，把 (1.1) 改写成

$$\frac{dp_{i+1}(t)}{dt} + \lambda(i+1)p_{i+1}(t) = \lambda ip_i(t) = \lambda ie^{-\lambda t}.$$

两端同乘以  $e^{\lambda(i+1)t}$ ，使左端可积，得

$$e^{\lambda(i+1)t} \left\{ \frac{dp_{i+1}(t)}{dt} + \lambda(i+1)p_{i+1}(t) \right\} = \lambda ie^{\lambda t}.$$

则

$$e^{\lambda(i+1)t} p_{i+1}(t) = ie^{\lambda t} + \text{常数}.$$

因为  $p_{i+1}(0) = 0$ ，常数等于  $-i$ ，所以

$$p_{i+1}(t) = ie^{-\lambda t}(1 - e^{-\lambda t}).$$

把这个结果代入 (1.1)，就有能够解出  $p_{i+2}(t)$  的方程：

$$\begin{aligned} \frac{dp_{i+2}(t)}{dt} + \lambda(i+2)p_{i+2}(t) \\ = \lambda(i+1)ie^{-\lambda t}(1 - e^{-\lambda t}). \end{aligned}$$

两端同乘以  $e^{\lambda(i+2)t}$  并积分得到

$$\begin{aligned} e^{\lambda(i+2)t} p_{i+2}(t) &= (i+1)i \int \lambda e^{2\lambda t}(1 - e^{-\lambda t}) dt \\ &= (i+1)i \frac{(e^{2\lambda t} - 1)^2}{2} + \text{常数}. \end{aligned}$$

因为  $p_{i+2}(0) = 0$ ，常数 = 0，所以

$$p_{i+2}(t) = \frac{(i+1)i}{2} e^{-\lambda t}(1 - e^{-\lambda t})^2.$$

显然，通解的形式是

$$p_N(t) = \binom{N-1}{i-1} e^{-\lambda t}(1 - e^{-\lambda t})^{N-i}, \quad (1.3)$$

可以用归纳法来证明它。假设 (1.3) 是正确的，解如下方程可求出  $p_{N+1}(t)$ ：

$$\frac{dp_{N+1}(t)}{dt} + \lambda(N+1)p_{N+1}(t)$$

$$= \lambda N \binom{N-1}{i-1} e^{-\lambda i t} (1 - e^{-\lambda t})^{N-i}$$

或者

$$\begin{aligned} e^{\lambda(N+1)t} p_{N+1}(t) &= N \binom{N-1}{i-1} \int \lambda e^{\lambda t} (e^{\lambda t} - 1)^{N-i} dt \\ &= N \binom{N-1}{i-1} \frac{(e^{\lambda t} - 1)^{N-i+1}}{N-i+1} + \text{常数}. \end{aligned}$$

因为  $p_{N+1}(0) = 0$ , 常数为 0, 因此

$$\begin{aligned} p_{N+1}(t) &= \frac{N}{N-i+1} \binom{N-1}{i-1} e^{-\lambda(N+1)t} (e^{\lambda t} - 1)^{N-i+1} \\ &= \binom{N}{i-1} e^{-\lambda i t} (1 - e^{-\lambda t})^{N-i+1}, \end{aligned}$$

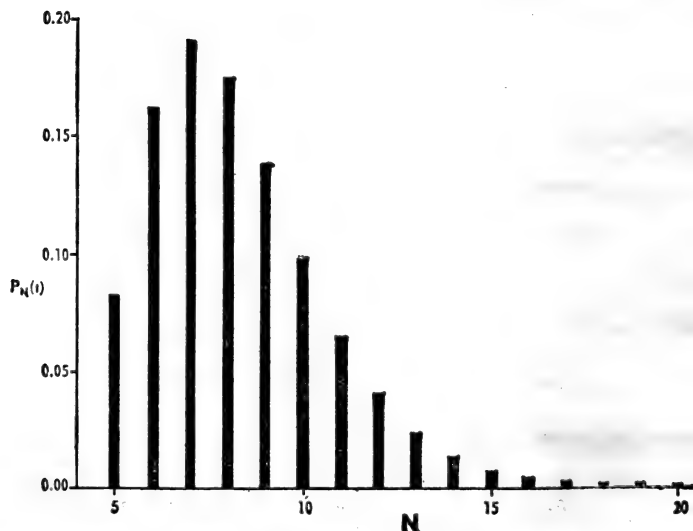


图 1.1 一个经历纯生过程的种群在时刻  $t$  时大小的概率分布

$$p_N(t) = \binom{N-1}{i-1} e^{-\lambda i t} (1 - e^{-\lambda t})^{N-i}, (\lambda t = 0.5, i = 5).$$

$$\text{均值 } M(N|t) = i e^{\lambda t} = 8.24.$$

$$\text{方差 } \text{var}(N|t) = i e^{\lambda t} (e^{\lambda t} - 1) = 5.35.$$

与(1.3)有相同的形式。

注意在  $p_N(t)$  的公式中,  $\lambda$  和  $t$  不能分开, 仅仅以乘积  $\lambda t$  的形式出现。可见当  $i$  为已知时,  $N$  的概率分布只取决于  $\lambda t$ , 所以一个高的生殖率进行较短的时间, 与一个低的生殖率进行较长的时间, 只要两者的  $\lambda t$  相等, 就会得到相同的结果。图 1.1 给出这种分布的一个例子, 其中  $\lambda t = 0.5, i = 5$ 。此分布的均值和方差推导如下。

令  $M(N|t)$  是在时刻  $t$  时种群的期望大小, 有

$$\begin{aligned} M(N|t) &= \sum_{i=0}^{\infty} i p_i(t) \\ &= e^{-\lambda t} \sum_{k=0}^{\infty} (i+k) \binom{i+k-1}{k} (1-e^{-\lambda t})^k \\ &= i e^{-\lambda t} \sum_{k=0}^{\infty} \binom{i+k}{k} (1-e^{-\lambda t})^k \\ &= i e^{-\lambda t} (e^{-\lambda t})^{-(i+1)} = i e^{\lambda t}. \end{aligned}$$

因此, 在随机情况下期望的种群大小, 等于在确定性情况下确切预计的种群大小。

现在令  $M_2(N|t)$  是二阶原点矩, 有

$$\begin{aligned} M_2(N|t) &= \sum_{i=0}^{\infty} i^2 p_i(t) \\ &= e^{-\lambda t} \sum_{k=0}^{\infty} (i+k)^2 \binom{i+k-1}{k} (1-e^{-\lambda t})^k \\ &= i^2 e^{-\lambda t} \sum_{k=0}^{\infty} \binom{i+k}{k} (1-e^{-\lambda t})^k \\ &\quad + i e^{-\lambda t} \sum_{k=0}^{\infty} k \binom{i+k}{k} (1-e^{-\lambda t})^k \\ &= i^2 e^{\lambda t} + (i+1) i e^{-\lambda t} (1-e^{-\lambda t}) \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} & \times \sum_{k=0}^{\infty} \binom{i+k+1}{k} (1-e^{-\mu t})^k \\ & = i^2 e^{\mu t} + (i+1)i(e^{\mu t} - 1)e^{\mu t}. \end{aligned}$$

因此, 给出方差

$$\text{var}(N|t) = M_2(N|t) - [M(N|t)]^2 = i e^{\mu t} (e^{\mu t} - 1).$$

正如我们所料, 方差随时间增加, 这等于说, 对越远的将来所作的预计越不准确。

由 (1.1) 描述的过程称为 Yule 过程, 是他 (1924) 在描述同一属中的新种进化率时首先提出的。由于它非常苛刻, 并且在大多数情况下是根据不合理的假设, 因此, 在生态学中的用处有限。

相反的过程——纯死过程, 可能有较广的用处。这个过程中假定不发生生殖, 同时, 种群的每个个体在  $\Delta t$  的时间区间内死亡的概率是常数, 等于  $\mu \Delta t + o(\Delta t)$ 。因此, 种群的下降率给为与 (1.1) 类似的方程, 即

$$\frac{dp_N(t)}{dt} = \mu(N+1)p_{N+1}(t) - N\mu p_N(t)$$

用相类似于已对纯生过程所做的推理, 我们可以求出  $p_N(t)$ , 它是已知种群的初始大小为  $i$ , 在时刻  $t$  时的大小为  $N (N < i)$  的概率。

可求出

$$p_N(t) = \binom{i}{N} e^{-\mu i t} (e^{\mu t} - 1)^{i-N}. \quad (1.4)$$

此分布的均值和方差是

$$\begin{aligned} M(N|t) &= i e^{-\mu t} \\ \text{var}(N|t) &= i e^{-\mu t} (1 - e^{-\mu t}). \end{aligned}$$

下面是推导  $p_N(t)$  的另一种方法。因为一个个体在任一区间  $\Delta t$  内死亡的概率是  $\mu \Delta t + o(\Delta t)$ , 所以它在时刻  $t$  时还



活着的概率是  $e^{-\mu t}$ ，而在  $t$  以前或在  $t$  时死亡的概率是  $1 - e^{-\mu t}$ 。在  $t = 0$  时存在的  $i$  个个体的命运可以看成是  $i$  个 Bernoulli 事件的结果，其中“成功”（=活着）的概率是  $e^{-\mu t}$ ，“失败”（=死亡）的概率是  $1 - e^{-\mu t}$ 。 $p_N(t)$  是这些事件中有  $N$  次成功的概率，因此

$$p_N(t) = \binom{i}{N} (e^{-\mu t})^N (1 - e^{-\mu t})^{i-N},$$

它与 (1.4) 是相同的。均值和方差照样直接算出。

我们还可以求出绝种的期望时间。再考虑  $t = 0$  时初始大小为  $i$  的种群。随机变量  $T_i$  是大小为  $i$  的种群中到第一次死亡的时间，具有给为  $Pr\{T_i \leq t\}$  的累积分布函数，由 (1.4) 它为

$$Pr\{T_i \leq t\} = 1 - p_i(t) = 1 - e^{-\mu i t}, \quad 0 \leq t < \infty.$$

于是  $T_i$  的期望为

$$E(T_i) = \int_0^{\infty} i t e^{-\mu i t} dt = \frac{1}{\mu i}.$$

在发生第一次死亡时种群大小降为  $i - 1$ ，到下一次死亡的期望时间变成  $E(T_{i-1}) = 1/\mu(i - 1)$ 。继续推论下去，可见整个初始种群绝种（它需要一系列  $i$  次独立的死亡）的期望时间是

$$\sum_{j=1}^i E(T_j) = \sum_{j=1}^i \frac{1}{\mu j}.$$

在自然环境中，纯死过程似乎完全有可能出现。例如，一个隔离种群的环境因污染而变得不能繁殖，如果种群成员的死亡率又与它们的年龄无关的话，那就发生了一个纯死过程。Deevy (1947) 已发现许多鸟类一旦成年其死亡率几乎与年龄无关，许多鱼类大致也是如此。

### 三、简单的生死过程

到目前为止,我们都假设只出现生殖或者只出现死亡,现在假设生殖和死亡都发生. 与以前一样,假设一个个体要生殖或死亡的概率与它的年龄及种群的大小都无关. 我们还假设所有的种群成员都有生殖能力,或者生物是无性的,或者是两性的,那我们就只考虑雌性,同时假定不会缺少雄性.

令  $\lambda$  为每个个体的生殖率,  $\mu$  为死亡率,我们得到种群增长的确定性方程:

$$N_t = i e^{(\lambda - \mu)t}.$$

在形状上它与纯生过程的确定形式的方程是一样的(看第7页),但此处的增加率  $\lambda - \mu$  是生殖率与死亡率之差,它可以是正的也可以是负的.

大体上,只要种群的个体数目相当小,以致成员间的竞争不会影响增加率,这时自然种群可能按指数形式增长. 这样的种群增长可以当作简单的生死过程来处理,甚至在生殖率与死亡率并非与年龄无关的情况下,只要种群有一个稳定的年龄分布(看第三节和第四节)也是如此. 这时,虽然个体之间的生殖率与死亡率有所不同,但是因为每个年龄等级的种群的比例并不改变,所以每个个体的平均率保持常数.

现在考虑随机形式的简单生死过程. 在大小为  $N$  的种群中,长为  $\Delta t$  的区间内有一次生殖的概率,令为  $N\lambda\Delta t + o(\Delta t)$ ; 有一次死亡的概率令为  $N\mu\Delta t + o(\Delta t)$ . 在  $\Delta t$  内发生两次以上事件(生殖或死亡)的概率认为是可忽略的. 因此,如果在  $t + \Delta t$  时种群的大小为  $N$ ,那么在  $t$  时的大小必须是  $N-1$ ,  $N$  或  $N+1$ , 我们有

$$p_N(t + \Delta t) = p_{N-1}(t)\lambda(N-1)\Delta t \\ + p_N(t)[1 - N\lambda\Delta t - N\mu\Delta t]$$

$$+ p_{N+1}(t)\mu(N+1)\Delta t.$$

所以

$$\begin{aligned} \frac{dp_N(t)}{dt} = & -N(\lambda + \mu)p_N(t) + \lambda(N-1)p_{N-1}(t) \\ & + \mu(N+1)p_{N+1}(t). \end{aligned} \quad (1.5)$$

现在我们直接由这个方程来决定在  $t$  时种群大小的均值和方差，而不用首先推出分布的通项  $p_N(t)$ 。（对于纯生过程也可采用同样的方法）。

同前，令  $M(N|t)$  为在时刻  $t$  时种群的期望大小，即

$$M(N|t) = \sum_{j=1}^{\infty} j p_j(t).$$

于是

$$\frac{dM(N|t)}{dt} = \sum_{j=1}^{\infty} j \frac{dp_j(t)}{dt}.$$

为简便起见，令  $p_j$  代替  $p_j(t)$ ，并代入 (1.5)，得

$$\begin{aligned} \frac{dM(N|t)}{dt} = & \sum_{j=1}^{\infty} [-(\lambda + \mu)j^2 p_j + \lambda j(j-1)p_{j-1} \\ & + \mu j(j+1)p_{j+1}] = \lambda \sum_{j=1}^{\infty} (-j^2 p_j + j^2 p_{j-1} - j p_{j-1}) \\ & - \mu \sum_{j=1}^{\infty} (j^2 p_j - j^2 p_{j+1} - j p_{j+1}) \\ = & \lambda \sum_{k=0}^{\infty} p_k [-k^2 + (k+1)^2 - (k+1)] \\ & - \mu \sum_{k=0}^{\infty} p_k [k^2 - (k-1)^2 - (k-1)] \\ = & \lambda \sum_{k=0}^{\infty} k p_k - \mu \sum_{k=1}^{\infty} k p_k = (\lambda - \mu)M(N|t). \end{aligned}$$

现在有了一个关于  $M(N|t)$  的容易求解的微分方程

$$\frac{dM(N|t)}{M(N|t)} = (\lambda - \mu)dt,$$

所以,  $M(N|t) = e^{(\lambda-\mu)t} \times \text{常数}$ . 因为  $t = 0$  时, 种群大小为  $i$ , 即  $M(N|0) = i$ , 就得到

$$M(N|t) = ie^{(\lambda-\mu)t}.$$

又与纯生过程一样, 在时刻  $t$  时种群的期望大小和确定性过程的预计大小是相同的. 令  $M_2(N|t)$  为二阶原点矩,

$$M_2(N|t) = \sum_{j=1}^{\infty} j^2 p_j(t),$$

$$\frac{dM_2(N|t)}{dt} = \sum_{j=1}^{\infty} j^2 \frac{dp_j(t)}{dt}.$$

从 (1.5) 得

$$\frac{dM_2(N|t)}{dt} = \lambda \sum_{j=1}^{\infty} (-j^3 p_j + j^3 p_{j-1} - j^2 p_{j-1})$$

$$- \mu \sum_{j=1}^{\infty} (j^3 p_j - j^3 p_{j+1} - j^2 p_{j+1})$$

$$= \lambda \sum_{k=0}^{\infty} p_k (2k^2 + k) - \mu \sum_{k=1}^{\infty} p_k (2k^2 - k)$$

$$= 2(\lambda - \mu) \sum_{k=1}^{\infty} k^2 p_k + (\lambda + \mu) \sum_{k=1}^{\infty} k p_k$$

$$= 2(\lambda - \mu)M_2(N|t) + (\lambda + \mu)M(N|t).$$

为简便起见, 令  $M_2$  代替  $M_2(N|t)$ , 并代入  $M(N|t)$ , 就有关于  $M_2$  的微分方程

$$\frac{dM_2}{dt} + 2(\mu - \lambda)M_2 = (\lambda + \mu)ie^{(\lambda-\mu)t},$$

得到

$$e^{2(\mu-\lambda)t} M_2 = i(\lambda + \mu) \int e^{(\lambda-\mu)t} e^{2(\mu-\lambda)t} dt$$

$$= -\frac{i(\lambda + \mu)}{\lambda - \mu} e^{(\mu - \lambda)t} + C_1,$$

其中  $C_1$  是积分常数。如果算出这个常数, 就得到了在时刻  $t$  时  $N$  分布的二阶原点矩的一个表达式。但是我们需要决定的是方差  $\text{var}(N|t)$ , 而不是  $M_2(N|t)$ 。可以不必先计算  $M_2(N|t)$  而直接去求方差, 因为它们之间的不同之处仅仅是一个常数——均值的平方。因此可写出

$$e^{2(\lambda - \mu)t} \text{var}(N|t) = \frac{-i(\lambda + \mu)}{\lambda - \mu} e^{(\mu - \lambda)t} + C_2,$$

其中  $C_2$  是不同的常数。注意在  $t = 0$  时,  $\text{var}(N|0) = 0$ , 所以就算出  $C_2 = i(\lambda + \mu)|(\lambda - \mu)$ , 因此

$$\begin{aligned} \text{var}(N|t) &= e^{2(\lambda - \mu)t} \frac{i(\lambda + \mu)}{\lambda - \mu} (1 - e^{(\mu - \lambda)t}) \\ &= \frac{i(\lambda + \mu)}{\lambda - \mu} e^{2(\lambda - \mu)t} (e^{(\lambda - \mu)t} - 1). \end{aligned}$$

显然, 这个方差不仅依赖于生殖率与死亡率之差  $\lambda - \mu$ ——所谓自然增加的固有率 (intrinsic rate), 而且还依赖于它们的绝对数量。这一点是应当料到的, 对于给定的增加率, 预计种群未来的大小, 在频繁地出现生殖和死亡的情况下比偶尔才出现的情况总是要更不准确一些。

如果令  $\lambda - \mu = r$ ,  $\lambda + \mu = r + 2\mu$ , 就得到方差的另一种写法

$$\text{var}(N|t) = \frac{i(r + 2\mu)}{r} e^{rt} (e^{rt} - 1).$$

现在假设生殖率等于死亡率, 即  $r = 0$ , 并且对所有的  $t$ ,  $M(N|t) = i$ 。在时刻  $t$  时的方差给为  $\lim_{r \rightarrow 0} \text{var}(N|t)$ , 可用罗比大 (l'Hôpital) 法则计算: 将分子和分母都对  $r$  求导数, 再令  $r = 0$ , 就可看出当  $\lambda = \mu$  时,

$$\begin{aligned} \text{var}(N/t) &= \lim_{r \rightarrow 0} \frac{i[(r + 2\mu)(2te^{2rt} - te^{rt}) + e^{2rt} - e^{rt}]}{1} \\ &= 2i\mu t. \end{aligned}$$

有时讲自然界不可能出现指数的种群增长，因为它终将导致种群会大到实际上不可能存在。当然这种说法是错误的 (Pielou, 1974c)。确实，对任何  $r$  总存在着这样的  $t$ ，使得  $N_t = ie^{rt}$  超过实际的界限。同时对任何  $t$ ，也存在着充分小的  $r > 0$ ，使得  $N_t$  是容易实现的。

这就出现了一个很少得到应有注意的问题：生态预测到多远的未来是可行的？答案必然是主观判断的事情，要得到合理的判断必须考虑上面给出的  $\text{var}(N|t)$ ；同时还必须考虑在多长的时间范围内，生殖率与死亡率可望明显地保持不变或者按预定的形式变化。很明显，可行地预测未来的时间可能叫人失望地短促，同时，要描述其表现有长期延误的缓慢作用机制的种群增长模型实质上是不可检验的。

#### 四、灭种的可能性

现在我们考虑受简单生死过程所支配的一个种群将全部死光的概率。已知种群开始只有一个个体，在某一时刻  $t$  其大小将为 0 的概率是

$$p_0(t | i = 1) = \frac{\mu e^{(\lambda - \mu)t} - \mu}{\lambda e^{(\lambda - \mu)t} - \mu}.$$

(其证明参看 Bailey, 1964)

如果初始大小为  $i$  的种群变到灭种，可见  $i$  个独立的家系 (Lines of descent) 都已死光，这种事件的概率是，对任意的  $i$ ，

$$p_0(t) = [p_0(t | i = 1)]^i = \left( \frac{\mu e^{(\lambda - \mu)t} - \mu}{\lambda e^{(\lambda - \mu)t} - \mu} \right)^i. \quad (1.6)$$

要求出种群最终灭种的概率，必须让  $t$  趋于无穷。

显然, 如果  $\lambda < \mu$ , 指数项随  $t \rightarrow \infty$  而变为 0, 因此,  $\lim_{t \rightarrow \infty} p_0(t) = 1$ , 灭种是肯定的, 显然这种种群不可能无限地延续下去。

如果  $\lambda > \mu$ , 则  $t \rightarrow \infty$  有

$$p_0(t) \rightarrow \left[ \frac{\mu e^{(\lambda-\mu)t}}{\lambda e^{(\lambda-\mu)t}} \right]^i = \left( \frac{\mu}{\lambda} \right)^i.$$

继续存在下去是不保险的, 因为灭种仍有一定的概率。但是正如所料, 生殖率超过死亡率越多, 种群的初始大小越大, 这个概率就会越小。

还需考虑  $\lambda = \mu$  时出现的情况, 此时可将 (1.6) 中的指数项展成级数形式, 并令  $\lambda - \mu = r$ , 来求  $\lim_{t \rightarrow \infty} p_0(t)$ 。因此

$$p_0(t) = \left[ \frac{\mu(rt + r^2t^2/2! + \dots)}{\lambda(1 + rt + r^2t^2/2! + \dots) - \mu} \right]^i.$$

当  $r \rightarrow 0$ ,  $r^2$  项可忽略, 并且因为  $\lambda - \mu = r$ ,  $\mu \rightarrow \lambda$ , 所以

$$p_0(t) \rightarrow \left[ \frac{\mu r t}{(\lambda - \mu) + \lambda r t} \right]^i \rightarrow \left( \frac{\lambda t}{1 + \lambda t} \right)^i.$$

显然,

$$\lim_{t \rightarrow \infty} \left( \frac{\lambda t}{1 + \lambda t} \right)^i = 1.$$

由此可见, 即使生殖率等于死亡率, 最终灭种也是肯定的。虽然种群的期望大小是常数, 但是围绕这个期望大小的随机波动, 经过了充分长的时间后也必然会导致灭种。仅仅当  $\lambda > \mu$  时, 即种群有一个正的增加率的情况下, 种群才有可能(并非必然)无限地保持下去。

## 第二节 密度相关的种群增长

### 一、阻滞的种群增长

在简单的生死过程中, 假设生物繁殖或者死亡的概率保

持不变，并与该种群的大小无关。显然，这只有种群相当小，以致它的成员之间没有干扰的情况下，才可能是真确的。在有限的环境里，任何种群的增长终究要受到缺少资源的限制，因此会达到这样的阶段，当生存的种群对资源的要求阻碍进一步增长时，这个种群就处于它的“饱和水平”，其数值决定于环境的“负担能力”。

现在假设每个个体的增长率是种群大小  $N$  (对所有的  $N$  值)的函数，即

$$\frac{dN}{dt} = Nf(N).$$

显然  $df(N)/dN$  必为负的，因为种群越大，对进一步增长的抑制作用也越大。最简单的假设是令  $f(N)$  为线性的，即

$$f(N) = r - sN \quad (r, s > 0; N > 0)$$

所以

$$\frac{dN}{dt} = N(r - sN), \quad (2.1)$$

这是著名的 Verhulst-Pearl 阻滞方程。

由于阻滞方程在种群动态中的基本重要性，值得提出另外两种推导方法。

1. 令  $rN$  是大小为  $N$  的种群增加的潜在率 (potential rate)，即，如果资源不受限制而且个体之间互不影响，那末种群就按这个潜在率增长。这里的  $r$  是自然增加的固有率。现在假设实际的增长率是这个潜在率乘上一个比例——最大可能的种群大小  $K$  中还未实现部分的比例。当种群大小为  $N$  时，未实现部分的比例是  $(K - N)/K$ ，因此

$$\frac{dN}{dt} = rN \left(1 - \frac{N}{K}\right) = N(r - sN)$$

这里  $s = r/K$ 。

2. Lotka(1925) 提出的推导如下：我们要求在任一时刻



的增长率应当是该时刻种群大小的函数，所以必有  $dN/dt = F(N)$ 。现在假设应用 Taylor 定理， $F(N)$  能展成  $N$  的幂级数，因此

$$\frac{dN}{dt} = C_0 + C_1N + C_2N^2 + \dots$$

显然，种群要增长至少总得有一个个体，所以  $N = 0$  时，增加率为 0，于是  $C_0 = 0$ 。

如果令  $dN/dt = C_1N$  (简单生死过程的方程) 就仅在  $N = 0$  时， $dN/dt = 0$ ，而对所有其它的种群大小，均有  $dN/dt > 0$ 。现在我们要求  $F(N) = 0$  应当有两个根，即是，不仅在  $N = 0$  时，而且在  $N$  达到它的饱和水平时， $dN/dt$  都应当为 0，满足这个条件的  $F(N)$  的最简单的公式是上述级数止于  $N^2$  项，即

$$F(N) = \frac{dN}{dt} = C_1N + C_2N^2$$

$F(N)$  的根就是  $N = 0$  和  $-C_1/C_2$ 。令  $C_1 = r$ ， $C_2 = -s$ ，就得到如前的方程： $dN/dt = N(r - sN)$ 。

下面来解这个微分形式的阻滞方程：把 (2.1) 改写成部分分式的形式

$$\frac{dN}{N} + \frac{sN}{r - sN} = r dt.$$

积分就得

$$\frac{N_t}{r - sN_t} = Ce^{rt},$$

其中  $C$  是积分常数。令  $N_0 = i$ ，得  $C = i/(r - si)$ ，因此

$$N_t = \frac{K}{1 + \frac{K-i}{i} e^{-rt}} \quad (2.2)$$

这里与以前一样,  $K = r/s$ .

令  $Cs = e^{-rt_0}$  还可得到另一种形式, 这里  $t_0$  是选得使  $N_0 = i$ , 则

$$N_t = \frac{K}{1 + e^{-r(t-t_0)}} \quad (2.3)$$

$N_t$  的渐近值,  $\lim_{t \rightarrow \infty} N_t = r/s$ , 就是因环境限制而不能超过的种群的饱和水平。

图 2.1 给出了阻滞曲线的形状。文献中有许多例子, 实际的实验室的种群增长与理论曲线非常一致。例如, Gause (1934) 描述的培育草履虫 (*Paramecium caudatum*) 的增长; Lotka (1925) 对果蝇 (*Drosophia*) 和细菌群的试验种群, 以及 Odum (1959) 培养的酵母增长。正如我们将要看到的, 理论曲线表面上与试验结果很好地吻合, 往往可能是假的。但

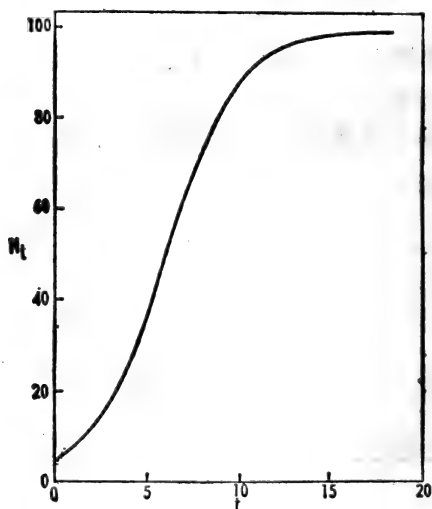


图 2.1 阻滞曲线  $N_t = K / \{1 + \exp[-r(t - t_0)]\}$ ,  
其中  $r = 0.5$ ,  $K = 100$ ,  $i = 5$ ,  $t_0 = 5.89$

是，简单的阻滞增长值得首先较详细地研究。

## 二、离散时间的种群增长

方程(2.2)和(2.3)将 $N_t$ 表成 $t$ 的连续函数。有时候用把 $N_{t+1}$ 表为 $N_t$ 的函数的差分方程去代替它们是方便的。

令 $e' = \lambda_1$ ，自然增长的有限率，并令 $(K - i)/i = C'$ 。再由(2.2)

$$N_t = \frac{K}{1 + C'e^{-rt}} \quad \text{且} \quad N_{t+1} = \frac{K\lambda_1}{\lambda_1 + C'e^{-rt}}$$

但是

$$C'e^{-rt} = \frac{(K - N_t)}{N_t}$$

所以

$$N_{t+1} = \frac{\lambda_1 N_t}{1 + N_t(\lambda_1 - 1)/K} \quad (2.4)$$

这个表达式完全符合于(2.2)和(2.3)，并且给出相同的数值结果。它可看成是(2.2)和(2.3)的一种替代形式，用来在一系列离散时刻， $t = 0, 1, 2, \dots$ ，预测不断增长的种群大小；分开这些时刻的时间间隔的长度，亦即时间单位，是可以随意选择的。换句话说，在间断增长的种群中，可以认为(2.4)是考虑了种群成员间竞争的 $N_{t+1}$ 与 $N_t$ 关系的一种可能的模型。注意，如果没有因环境负担能力而设置的增长上限，则应有

$$\lim_{t \rightarrow \infty} N_{t+1} = \lambda_1 N_t = N_t e',$$

这是指数的增长。

自然界的种群增长很少像经典阻滞曲线显示的那样光滑连续。具有短的一年一度繁殖季节的种中，其成员可活到几个繁殖季节并可在一年中任何时候死亡，此时连续记载种群的大小无疑要显出季节性的波动。但是不管这些波动，则阻

滞曲线或者它的一些精细修正(见第五段)至少可以给出对实际情况的合理近似。

但是,对许多生物种来说,种群增长是明显间断的。有些种其成员在一生中只有一次繁殖,并且在它们的后代开始生活以前就死去,也就是说,每一代在形成下一代的卵未孵化或者种子未发芽以前就死去。这时,像(2.2)那样的连续时间模型就不适合表述这种种群增长。只有差分方程才是适用的模型,(2.4)指出的是一种可能。

对于密度相关的种群增长还有两个别的著名差分方程模型。下面的考虑可引出它们。回忆指数的种群增长按差分方程形式给为

$$N_{i+1} = N_i e^r, \quad (2.5)$$

其中  $r$  是增长的固有率,假定为常数。考虑到种群内部的竞争,我们用  $N$  的一个减函数去代替这个常指数,并写成

$$N_{i+1} = N_i \exp[r - sN]. \quad (2.6)$$

显然,(2.6)与(2.1)是平行的。如果假定  $r$  充分小,(2.5)就近似于  $N_{i+1} = N_i(1 + r)$ ,同时与(2.6)一样,用  $r - sN$  代替  $r$ ,那末可以得到一个更为简单的模型,其结果是

$$N_{i+1} = N_i(1 + r - sN). \quad (2.7)$$

注意,(2.7)只能认为在  $r$  很小时是(2.6)的一个近似。如果时间单位的长度,从而  $r$  的数值(单位时间内种群大小对每个个体的变化),可以随意选择,那末让时间单位充分短总可以使(2.7)尽量与(2.6)吻合。但是,只有在用离散时间模型去近似一个连续时间过程时,才能随便选取时间单位的长度。当过程本身是间断的时候,时间单位是由过程确定的。因此(2.7)只能用在特殊情况下,这里不作进一步的考虑。

May (1975)已经研究了(2.6)的性质。他指出此模型的性态是由  $r$  之量值决定的,并且在  $r$  的临界值处有着剧烈

的变化。假设种群的初始大小低于饱和水平，亦即在每种情况下，都是  $N_0 < K$ ，模型的不同性态概述如下：

如果  $0 < r \leq 1$ ，则对所有的  $t$  均有  $N_{t+1} - N_t > 0$ ，并且  $N_t < K$ ；也就是说，种群的大小稳定地接近于  $K$  而不能超过它。

如果  $1 < r \leq 2$ ，此时或者  $N_t < K$ ， $N_{t+1} > K$ ；或者  $N_t > K$ ， $N_{t+1} < K$ 。另外  $|N_{t+1} - N_t| > |N_{t+2} - N_{t+1}|$ 。这就是说，种群以阻尼振动的形式趋近于它的饱和水平。

如果  $2 < r \leq 2.526$ ，则种群固定在稳定的两点间循环。也就是说，对所有偶数  $t$ ， $N_t = N^* > K$ ，而对所有奇数  $t$ ， $N_t = N_* < K$ （或者相反）。 $N^*$  与  $N_*$  两者的关系与 (2.6) 给出的一样，它们是  $N^* = N_* \exp[r - sN_*]$  和  $N_* = N^* \exp[r - sN^*]$ 。

如果  $2.526 < r \leq 2.692$ ，则种群达到有  $2^n (n > 1)$  个点的稳定循环； $n$  的数值取决于  $r$  之值并随  $r$  增大而增大。

如果  $r > 2.692$ ，正如 May 恰当地描述的，其结果是紊乱的。种群大小以完全不可预料的方式非周期性地变化，对不同的初值  $N_0$  得到不同的结果。仅能做出的预测是，种群大小在其间变化的上下界，令为  $N^*$  和  $N_*$ ，是有限的，其比例为  $N^*/N_* = \exp[\exp(r-1) - r]$ （参看 May, 1975）。

图 2.2 对选取的  $r$  值表出了种群动态的例子。当  $r$  大时所预想的紊乱现象确实是明显的。我们有了一个完全确定性的模型（因为没考虑随机性），而得到了全然任意的结果。假若自然界的实际种群符合此模型，当然它的动态就根本是不可预测的。

正如上面讨论所述，在间断增长的种群中可能出现波动或者完全不稳定，只有低的  $r$  才可望单调地趋于饱和。相反，其行为符合于阻滞方程 [(2.1) 或 (2.4)] 的连续增长种群，倘

若它对拥挤的反应没有延迟的话，则无论什么  $r$  值都单调地趋于饱和。如果假设有延迟反应，正如下面将说明的，就会产生波动现象。首先值得讨论间断增长和有延迟影响的密度相关种群增长这两方面的相似性。

离散时刻增长的种群在每个短的繁殖季节中，生产一批后代以代替当前种群，结果是数量上的急剧变化可以使种群大小从远低于饱和的水平一下子达到远超过饱和的水平（或

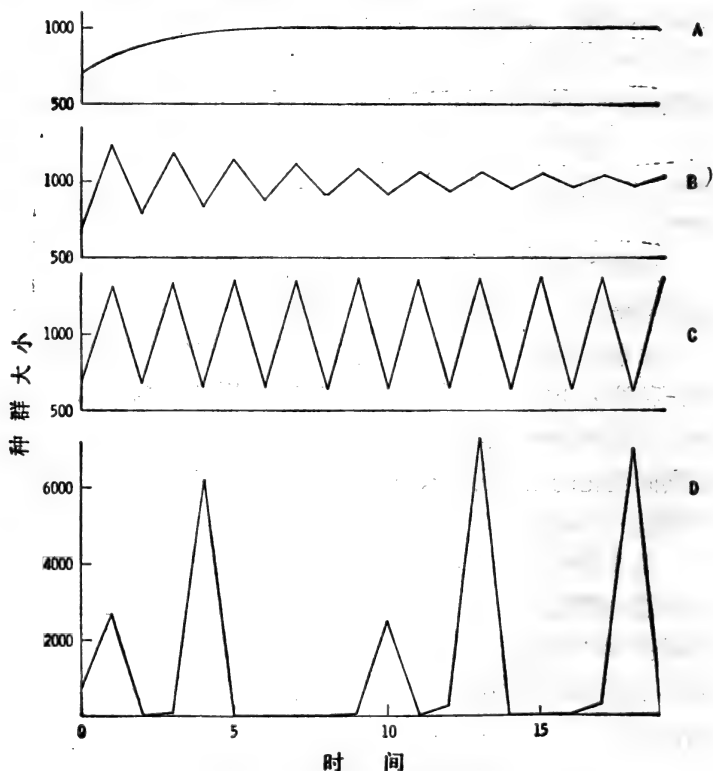


图 2.2 遵从 (2.6) 的种群增长  
 四种情况中  $K = r/s = 1000$ ,  $N_0 = 700$ . (A)  $r = 0.5$ ;  
 (B)  $r = 1.9$ ; (C)  $r = 2.1$ ; (D)  $r = 4.5$ .

者相反)。对拥挤有延迟反应的连续增长种群也同样,它在任一时刻的增长率是由某一较早时间的种群大小决定的。因此,一个种群即使在处于饱和或者超过饱和的情况下,只要其大小在适当的较早时间相当低于饱和,它仍可以在数量上急剧增加,反之也如此。在图 2.3 中给出了一个例子,它表示了有延迟反应阻滞增长的最简单的可能变型;这个模型是在 (2.4) 中加进一个延迟项  $L$  而得到的,它变成

$$N_{t+1} = \frac{\lambda_1 N_t}{1 + N_{t-L}(\lambda_1 - 1)/K} \quad (2.8)$$

正如早先说明的,(2.4) 是连续阻滞增长准确的差分方程变型。在 (2.8) 中作了非常简单的假设: 在区间  $(t, t+1)$  中种群内部竞争对增长的影响只取决于种群在时刻  $t-L$  时的大小。

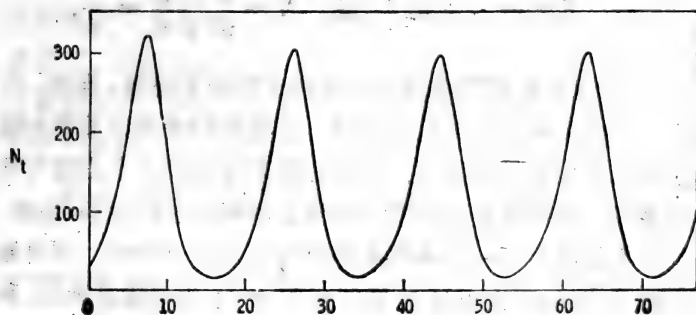


图 2.3 遵从 (2.8) 的种群增长  
其中  $\lambda_1 = 1.65$ ,  $K = 100$ ,  $L = 4$ 。

### 三、随机形式的阻滞种群增长

现在我们回头来考虑没有时间延迟的阻滞种群增长。更加仔细地考虑 (2.1), 应当了解它给出的增长率是生殖率与死

亡率的纯差额。一般说来，生殖率与死亡率都是种群大小的函数，分别记为  $\lambda(N)$  和  $\mu(N)$ 。显然随  $N$  增加， $\lambda(N)$  必须减小而  $\mu(N)$  必须增加，所以令  $\lambda(N) = a_1 - b_1N$ ， $\mu(N) = a_2 + b_2N$  其中  $a_1, a_2 > 0$ ， $b_1, b_2 \geq 0$ 。现在方程 (2.1) 就变成

$$\begin{aligned} \frac{dN}{dt} &= N[\lambda(N) - \mu(N)] \\ &= N[(a_1 - a_2) - (b_1 + b_2)N]. \end{aligned}$$

这样一来 (2.1) 中的常数  $r$  和  $s$ ，每一个都有两个成份，显然，对给定的值  $r$  和  $s$ ， $(a_1, b_1)$  和  $(a_2, b_2)$  有许多可能的数值。阻滞曲线的形状只依赖于  $\lambda(N)$  和  $\mu(N)$  之差，而与它们各自的数值无关。当种群在饱和水平上达到平衡时，生殖率等于死亡率，因此，

$$a_1 - b_1N = a_2 + b_2N \quad \text{或} \quad N = \frac{a_1 - a_2}{b_1 + b_2} = \frac{r}{s}.$$

至今，我们是把阻滞增长当作确定性的来处理，当然，在事实上生殖和死亡都凭机会出现。现在我们考虑该过程的随机提法以及如何去模拟它。所关心的事件构成一个生殖与死亡的序列。我们暂且不管两次事件之间所经过的时间，显然，无论什么时候对下一次事件总是恰好有两种可能性：它可能是生殖，此时种群大小从  $N$  增加到  $N + 1$ ；也可能是死亡，种群大小就从  $N$  降到  $N - 1$ 。如果已经知道所有的常数  $a_1, a_2, b_1$  和  $b_2$ ，我们就可以算出这些事件的概率：

$$\begin{aligned} \text{pr}(N \rightarrow N + 1) &\propto N\lambda(N) = a_1N - b_1N^2 \\ \text{pr}(N \rightarrow N - 1) &\propto N\mu(N) = a_2N + b_2N^2. \end{aligned}$$

因为下一次出现的不是生殖就是死亡，二者必居其一，所以

$$\text{pr}(N \rightarrow N + 1) = \frac{a_1N - b_1N^2}{(a_1 + a_2)N - (b_1 - b_2)N^2};$$



$$\text{pr}(N \rightarrow N - 1) = \frac{a_2 N + b_2 N^2}{(a_1 + a_2)N - (b_1 - b_2)N^2}$$

考虑一个数值例子, 设常数为

$$\begin{aligned} a_1 &= 0.7, & a_2 &= 0.2 \\ b_1 &= 0.0045 & b_2 &= 0.0005 \end{aligned}$$

其确定性方程是

$$\frac{dN}{dt} = (a_1 - a_2)N - (b_1 + b_2)N^2 = 0.5N - 0.005N^2$$

种群的平衡大小是  $r/s = 100$  (图 2.1 表出了它的曲线)。

现在我们来模拟随机的增长, 就是根据这些假定的常数值和初始种群大小  $N = 70$  来产生一个生殖与死亡的序列。首先计算概率  $\text{pr}(N \rightarrow N + 1)$  和  $\text{pr}(N \rightarrow N - 1)$ , 并分别记为  $\alpha$  和  $1 - \alpha$ , 然后再查随机数表, 在  $(0, 1]$  范围内选出一个数来: 如果这个随机数  $\leq \alpha$ , 就令下一次事件是生殖, 从而种群的大小增加到 71; 如果这个数  $> \alpha$ , 就令下一次事件是死亡, 使种群减小到 69。一旦事件已经发生并据此调整好了种群大小, 就可以计算关于下一次事件的新的概率(它依赖于新的种群大小), 并同前进行下去。

表 2.1 列出了按此方式产生的一个短的事件序列。第一

表 2.1

N	$\text{pr}(N \rightarrow N + 1)$	$\text{pr}(N \rightarrow N - 1)$	事件(由选出的随机数决定)
70	0.621	0.379	B
71	0.618	0.382	D
70	0.621	0.379	B
71	0.618	0.382	B
72	0.614	0.386	B
73	0.611	0.389	B
74	0.608	0.392	D
73	.....		

行的种群大小是 70, 以后各行的  $N$  值是由上一行的数值, 根据上次事件是碰上生殖 ( $B$ ) 还是死亡 ( $D$ ) 而修改得来的。

这样我们就有了一个事件的序列。注意随  $N$  增加, 死亡的概率也增加, 而生殖的概率减小。当达到平衡值,  $N = 100$  时, 两个概率相等。

下面假设从时刻 0 开始模拟, 我们考虑事件在什么时刻发生。我们要求出到下一次事件的时间  $t$  的概率密度函数 (pdf)。当种群大小为  $N$  时, 在长为  $\Delta t$  的区间内有一次事件 (不管哪类事件) 的概率是  $N[\lambda(N) + \mu(N)] + o(\Delta t)$ , 或者  $[(a_1 + a_2)N - (b_1 - b_2)N^2]\Delta t + o(\Delta t) \equiv \rho_N \Delta t + o(\Delta t)$ , 就是说  $\rho_N$  是种群中的事件发生率。当然, 它是  $N$  的函数, 因为在一个大的种群中要比在小的种群中会以更短的间隔出现另一次事件。但是, 我们假设每个个体生殖或者死亡的概率与它的年龄无关, 因此, 只要种群的大小保持为  $N$ , 在任一时间区间内有一次事件的概率与前一个区间的概率无关。如果我们令  $p_0(t)$  表示在长为  $t$  的区间内没有发生事件的概率, 则有

$$p_0(t + \Delta t) = p_0(t)p_0(\Delta t) = p_0(t)(1 - \rho_N \Delta t)$$

因此,

$$\frac{p_0(t + \Delta t) - p_0(t)}{\Delta t} = -\rho_N p_0(t).$$

令  $\Delta t \rightarrow 0$ , 有

$$\frac{dp_0(t)}{dt} = -\rho_N p_0(t),$$

所以  $p_0(t) = Ke^{-\rho_N t}$  ( $K$ ——常数)。因为  $p_0(0) = 1, K = 1$ , 因此

$$p_0(t) = e^{-\rho_N t}.$$

这是在时刻  $t$  以前没有发生事件的概率。因此, 下次事件以前所经过时间的累积分布函数就为

$$F(t) = \text{pr}(\text{到下次事件的时间} \leq t)$$

$$= 1 - p_0(t) = 1 - e^{-\rho_N t},$$

其概率密度函数是  $f(t) = F'(t) = \rho_N e^{-\rho_N t}$ .

为了模拟这个过程, 需要根据这个 pdf, 去随机地选出  $t$  的值. 为此, 在随机数表的  $[0, 1)$  范围内选出一个数, 比如说  $R$ , 令它等于  $F(t)$ , 再解出  $t$ , 得  $t = -(1/\rho_N) \ln(1 - R)$ , 就决定了  $t$  的随机数值. 现在我们在表 2.2 中模拟由表 2.1 指出的事件之间的时间间隔.

表 2.2

$N$	$\rho_N$	$t$ 的随机数值	累计时间	事件
70	43.40	0.0005	0.0005	B
71	43.74	0.0761	0.0766	D
70	43.40	0.0033	0.0799	B
71	43.74	0.0025	0.0824	B
72	44.06	0.0176	0.1000	B
73	44.38	0.0036	0.1036	B
74	44.70	0.0400	0.1436	D
73	.....			

图 2.4 表示用事件及其发生的时刻两方面描述的模拟过程, 直到  $t = 0.72$  的最终结果. 它与确定性曲线形成对照, 这里只是图 2.1 中的曲线放大的一个短的片断.

在大小为  $N$  的种群中, 到下次事件的期望时间是

$$E(t|N) = \int_0^{\infty} t f(t) dt = \frac{1}{\rho_N}.$$

现在的例子中, 有

$$E(t|N = 70) = \frac{1}{\rho_{70}} = 0.023 \text{ 时间单位}$$

和

$$E(t|N = 100) = \frac{1}{\rho_{100}} = 0.020 \text{ 时间单位,}$$

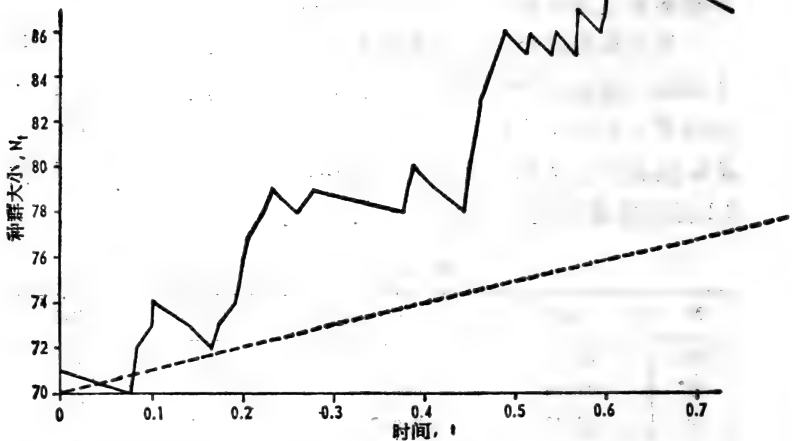


图 2.4 阻滞种群增长的一个随机实现, 给出了原资料的一部分事件(生殖或死亡)及其发生时间. 虚线表示相应的确定性曲线, 由于只表出了很短的一个片断好像是直线. 常数  $a_1 = 0.7$ ,  $a_2 = 0.2$ ,  $b_1 = 0.0045$ ,  $b_2 = 0.0005$ ,  $N_0 = 70$

看来似乎在  $N$  值的整个范围内, 随着种群的增加, 事件的加快是非常缓慢的, 因此, 事件之间的间隔不会随着种群的增长而变得显著地短.

#### 四、平衡时的随机波动

如果允许这种形式的种群增长的随机实现继续下去, 种群终究会达到一个准平衡状态, 种群的大小将无限地徘徊于渐近平衡值的附近. 因为绝种总是可能的, 所以这个状态是准平衡的, 并非真是一个最终的平衡状态. 由于我们已假设没有迁进, 有  $\lambda(0) = 0$ , 这意味着万一偏离平衡值  $N$  相当大, 以致种群大小下降到 0, 那就无可挽回了. 但是, 这种事件的概率确实是非常小的.

如果该过程的一些随机实现都允许长时间继续下去而全

部达到统计平衡,我们也不能希望种群会有完全相同的大小.换言之,平衡时的种群大小也是一个随机变数,现在我们要求出它的分布.

显然,在达到了平衡时,  $N\mu(N)p(N) = (N-1)\lambda(N-1)p(N-1)$ , 即是说,在平衡时,大小为  $N$  的种群中有一次死亡的概率,与大小为  $N-1$  的种群中有一次生殖的概率是相等的.

令  $N$  表示种群的平衡大小,我们希望决定这些概率…… $p(N-2), p(N-1), p(N), p(N+1), p(N+2), \dots$ , 一直到它们可忽略为止.下面将指出  $p(N-i) \neq p(N+i)$ , 也就是说,这个分布是不对称的,虽然偏斜度很小.我们可以递推地求出  $p(N \pm i)$  的数值.首先选取一个合适的数值  $Kp(N)$  (以后再计算常数  $K$ ),则由如下公式可以计算  $p(N+1)$ :

$$\begin{aligned} Kp(N+1) &= Kp(N) \frac{N\lambda(N)}{(N+1)\mu(N+1)} \\ &= Kp(N) \frac{N(a_1 - b_1N)}{(N+1)[a_2 + b_2(N+1)]}. \end{aligned}$$

按同样的方法可以逐一求出  $Kp(N+2), Kp(N+3), \dots$ . 类似地,有

$$Kp(N-1) = Kp(N) \frac{N(a_2 + b_2N)}{(N-1)[a_1 - b_1(N-1)]}.$$

也可计算  $Kp(N-2), Kp(N-3), \dots$ . 每一个系列都可延续下去直到数值小到可忽略为止.所计算的值之和有  $K\sum_i p(N \pm i) \sim K$ , 用  $K$  去遍除各项就得到了所求的概率.图 2.5 给出了一个例子,其参数与上例相同.

下面考虑这个分布的性质. 首先需把确定性方程

$$dN = (rN - sN^2)dt,$$

代替为随机的方程



图 2.5 达到随机平衡时种群大小的概率分布  $p(N)$  常数与图 2.4 相同, 分布的理论矩是:  $\text{var}(N) = \alpha\gamma/2\beta^2 = 50$ ,  $\hat{m} = 99.50$ ; 实验矩是:  $S^2 = 49.13$ ,  $\hat{N} = 99.55$

$$dN = (rN - sN^2)dt + dz \quad (2.9)$$

其中右端第一项代表改变量  $dN$  的确定性部分, 而  $dz$  是波动部分或者随机部分(参看 Bartlett, 1960)。

下面我们需要知道随机位移  $dz$  的均值和方差。在任一小的时间区间  $\Delta t$  内, 种群的大小可因如下情况移开平衡大小: 要末出现一次死亡, 其概率为  $N\mu(N)\Delta t + o(\Delta t)$ ; 要末出现一次生殖, 其概率为  $N\lambda(N)\Delta t + o(\Delta t)$ 。它们分别是位移  $\Delta z$  等于  $-1$  和  $+1$  的概率。因为在平衡时,  $\mu(N) = \lambda(N)$ , 可见  $E(\Delta z) = 0$ , 并且

$$\text{var}(\Delta z) = (-1)^2 N\mu(N)\Delta t + (+1)^2 N\lambda(N)\Delta t.$$

因此, 在极限的情况下, 有

$$E(dz) = 0$$

$$\begin{aligned}\text{var}(dx) &= N[\lambda(N) + \mu(N)]dt \\ &= [(a_1 + a_2)N - (b_1 - b_2)N^2]dt.\end{aligned}$$

我们将指出,由于  $N$  的分布不对称,它的均值稍低于平衡值  $r/s$ . 假设真正的均值为  $m$ ,在时刻  $t$  时种群大小  $N$  偏离它的数值为  $X_t$ , 即是说,  $X_t = N - m$ . 则在时刻  $t + dt$  时, 有

$$X_{t+dt} = X_t + (rN - sN^2)dt + dx$$

取期望: 因为所有离差的非条件期望均为 0, 所以有

$$E(X_{t+dt}) = E(X_t) = E(dx) = 0$$

因此, 还有  $E[(rN - sN^2)dt] = 0$ . 又因  $E(N) = m$ , 同时  $E(N^2) = m^2 + \text{var}(N)$ , 所以

$$E[(rN - sN^2)dt] = \{rm - s[m^2 + \text{var}(N)]\}dt = 0,$$

则

$$rm = sm^2 + s\text{var}(N),$$

或

$$m = \frac{r}{s} - \frac{\text{var}(N)}{m}.$$

因为  $m \approx r/s$ , 可以取  $\hat{m} = r/s - [(s/r) \cdot \text{var}(N)]$  作为  $m$  的一个估计量.

其次, 考虑  $\text{var}(N)$ . 假设  $N$  仅仅稍微偏离它的平衡值  $r/s$ , 则可写成  $N = (r/s)(1 + u)$  ( $u$  是小的数). 于是  $dN = (r/s)du$ , 随机的方程 (2.9) 就变成

$$\frac{r}{s} du = \left[ \frac{r^2}{s} (1 + u) - \frac{r^2}{s^2} (1 + u)^2 \right] dt + dx,$$

或

$$du = -ru(1 + u)dt + \frac{s}{r} dx \approx -rudt + \frac{s}{r} dx.$$

(因为  $1 + u \sim 1$ ), 于是

$$(u + du)^2 = u^2(1 - r dt)^2 + 2u \frac{s}{r}(1 - r dt) dz + \left(\frac{r}{s} dz\right)^2.$$

取期望,并记住(1)  $E(dz) = 0$ ,  $E[(dz)^2] = \text{var}(dz)$ , (2) 因为考虑的随机平衡状态,量  $u$  在时刻  $t$  和在时刻  $t + dt$  有相同的性质,亦即  $E(u + du)^2 = E(u^2) = \text{var}(u)$ .

因此,略去  $(dt)^2$  项,得

$$\begin{aligned} \text{var}(u) &= (1 - 2r dt) \text{var}(u) + \frac{s^2}{r^2} \text{var}(dz) \\ &= (1 - 2r dt) \text{var}(u) + r dt, \end{aligned}$$

其中,

$$\begin{aligned} r &= \frac{s^2}{r^2} [(a_1 + a_2)N - (b_1 - b_2)N^2] \\ &\simeq \frac{s}{r} (a_1 + a_2) - (b_1 - b_2), \end{aligned}$$

(因为  $N \simeq \frac{r}{s}$ ). 解出  $\text{var}(u)$ , 得  $\text{var}(u) = r/2r$ , 所以

$$\text{var}(N) \simeq \text{var}\left(\frac{r}{s} u\right) = \frac{r^2}{s^2} \frac{r}{2r} = \frac{r\gamma}{2s^2}.$$

在已讲的例中,这些矩为

$$\text{var}(N) = \frac{r\gamma}{2s^2} = 50,$$

$$\bar{m} = \frac{r}{s} - \frac{s}{r} \text{var}(N) = 99.50.$$

从图 2.5 表示的计算分布中算出的矩给为

$$\bar{N} = 99.55, \quad \text{var}(N) = 49.13.$$

两者非常一致。



## 五、阻滞方程的修正

虽然阻滞曲线往往与观察的自然界和实验室种群的增长曲线相吻合，并且有时似乎吻合得很好，但是对它所做的过于简单的假设是值得留心的。有如下六个假设往往是不真实的。

1. 自然的环境因素充分恒定，不影响生殖率和死亡率。
2. 拥挤对所有的种群成员的影响相同。如果个体成群出现，并不是在整个可利用的空间中均匀分布的，这个假设不大可能成立。
3. 密度的变化不延误地立即影响生殖率和死亡率。
4. 种群增长率是密度相关的，甚至在很低的密度下也如此。要是假设有一个开端密度，在它以下个体之间互不干扰，可能更合理一些。
5. 种群具有并且保持一个稳定的年龄分布。
6. 在性繁殖的种群中，雌性总是能找到配偶，甚至在低密度的情况下也如此。

如果假设(4)和(6)都是不对的，则它们的综合偏差将趋向于彼此抵销，但是，很难说它们的影响总是相等的。在任何情况下，容易修正此模型以避免这两个不现实的假设。让我们放弃像(2.1)那样的假设：每个体增长率  $(1/N)dN/dt$  与  $N$  的关系在  $0 < N < K$  范围内是线性的；而代以这样的假设：此关系具有图 2.6A 中曲线所示的形式。也就是说，我们假设对非常低的  $N$ ，由于种群小到不能保存自己而有负的增长率；每个体增长率开始随  $N$  增加，在某个中等大小的  $N$  处达到顶峰；此后因为早期种群增长带来的成功繁殖的增加不足以补偿种群成员间竞争的增加，而再次下降。我们对曲线的形状不做特别的假设，但是用符合要求的若干条短的线段去

代替它(图 2.6B 中用虚线表示线段, 此例中用了 4 条), 每条线段有如同 (2.1) 的形式, 容易得到积分.

于是, 若有  $z$  条线段就有如下形式的  $z$  个微分方程

$$\frac{1}{N} \frac{dN}{dt} = a_i + b_i N \quad (N_i < N < N_{i+1}; i = 0, 1, \dots, z-1)$$

其中  $a_i$  和  $b_i$  的符号没有限制.

令  $a_i / |b_i| = \kappa_i$ , 则对于

$$N_i < N \leq N_{i+1} \quad \text{和} \quad t_i < t \leq t_{i+1},$$

若  $b_i > 0$ , 有

$$N_{T_i+t} = \frac{\kappa_i}{c'_i \exp[-a_i t] - 1} \quad \text{其中} \quad c'_i = \frac{\kappa_i + N_i}{N_i};$$

若  $b_i < 0$ , 有

$$N_{T_i+t} = \frac{\kappa_i}{c''_i \exp[-a_i t] + 1} \quad \text{其中} \quad c''_i = \frac{\kappa_i - N_i}{N_i}.$$

这里  $T_i = \sum_{j=0}^i t_j$  是种群大小从  $N_0$  增到  $N_i$  所花费的总时间.

我们先令  $t_0 = 0$ , 并选择  $N_0$  之值. 然后对  $j = 1, 2, \dots, i$ , 让相应方程的右端等于  $N_j$  并解出  $t_j$ , 这样就得一系列  $t_j$  值.

表 2.3 对图 2.6 的例子, 给出了选取的常数  $a_i, b_i, N_i$  和一系列  $t_i, T_i$  之值.

图 2.6C 表示结果的增长曲线, 不出所料它是 S 形的. 确实种群增长曲线几乎总是 S 形的, 有可能观察到的增长曲线经常很好地符合阻滞曲线, 这只是表面的而不是真实的. 如果对种群的观察仅仅是确定它在一系列时刻的大小, 同时又用这些数据去估计阻滞方程的参数  $r$  和  $s$ , 那么几乎不可避免地至少要得到很好的吻合. 因此, 在做出某一特定种群的增长是不是阻滞的结论之前, 除了那些只记录不受干扰的种群增长的数据外, 还需要别的数据.

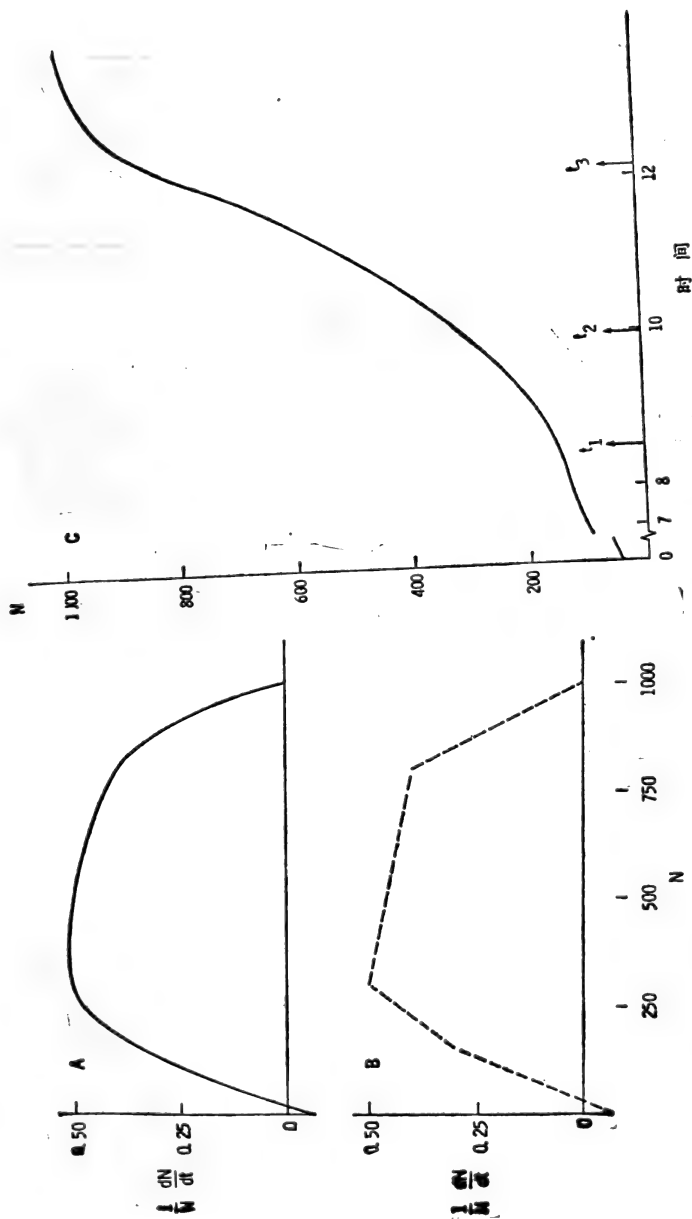


图 2.6 S 形种群增长模型 (A) 每个体增长率与种群大小间的曲线关系. (B) 近似于 A 中曲线的四条线段. (C) 结果的增长曲线 (注意时间坐标轴上的间隙)

表 2.3

$i$	$a_i$	$b_i$	$N_i$	$t_i$	$T_i$
0	-0.06	0.0024	50	0.0	0.0
1	0.20	0.0013	150	8.51	8.51
2	0.56	-0.0002	300	1.44	9.95
3	2.00	-0.0020	800	2.15	12.10

### 六、个体增长率的直接测量

作为一个详细研究的例子,考虑 Smith (1963) 在实验室里对大型蚤 (*Daphnia magna*) 种群的研究。在种群增长时采用了“扩充培养”的方法使种群无限期地保持在给定的拥挤水平。对一系列由实验者选定的密度水平决定了种群的增长率。

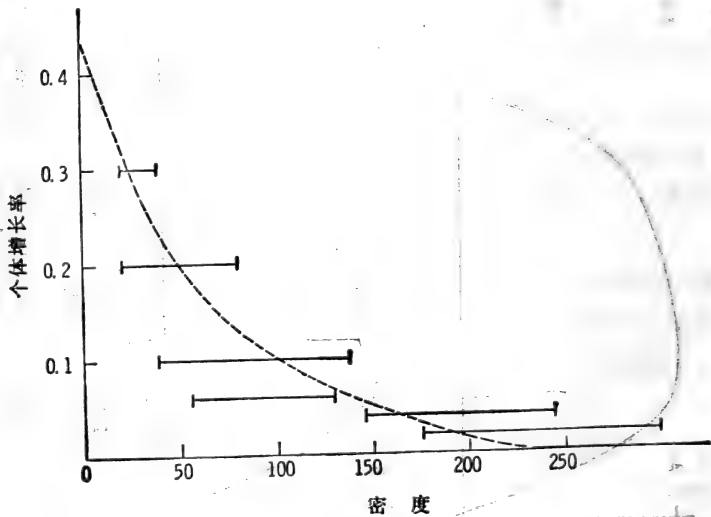


图 2.7 不同密度大型蚤 (*Daphnia magna*) 的个体增长率。横线表示与不同增长率相应的观察密度范围, 曲线是独立推导的 (引自 Smith, 1963. 的图8.)

考虑如下形式的阻滞方程

$$\frac{1}{N} \frac{dN}{dt} = r \left( \frac{K-N}{K} \right) \quad (2.10)$$

显然,如果这个方程是描述种群增长的话,那么每个个体的增长率  $(1/N)dN/dt$  随  $N$  增加而线性地减小。但是,Smith 在他的实验中发现这些量之间的关系并非直线而是一条凹的曲线,如图 2.7 所示。

于是他认为:在一般形式的阻滞方程 (2.10) 中包含了增长率与  $(K-N)/K$  成比例的假设,其中  $(K-N)/K$  是最大可能的种群大小中还未实现部分的比例(参看 20 页)。但是,可以更确切地说增加率依赖于某个限制性因素还未利用的比例。对于食物限制的种群,  $(K-N)/K$  这一项应当换为表示“没有及时被种群利用的食物供应率”的比例。(参看 Smith, 1963)。注意考虑的食物供应率并不是食物的总量。于是我们可以写出

$$\frac{1}{N} \frac{dN}{dt} = r \left( \frac{T-F}{T} \right) \quad (2.11)$$

其中  $F$  是大小为  $N$  的种群的食物需用率,  $T$  是相应于达到饱和水平的种群的食物需用率。比例  $F/T$  并不等于  $N/K$ , 因为增长着的种群需用食物要快于饱和的种群。种群增长的时候,食物用于维持生活和增长两方面,然而,一旦达到饱和水平就不再增长了,食物仅用于维持生活。因此,必有  $F/T > N/K$ 。现在  $F$  一定依赖于  $N$  (当时保持的种群大小) 和  $dN/dt$  (种群的增长率),因此,对  $F$  所作的最简单的假设是

$$F = c_1 N + c_2 \frac{dN}{dt} \quad (c_1, c_2 > 0)$$

在达到饱和时,  $dN/dt = 0$ , 并由定义  $N = K, F = T$ , 所以得到  $T = c_1 K$ 。

现在,方程 (2.11) 可改写成

$$\frac{1}{N} \cdot \frac{dN}{dt} = r \left( \frac{c_1 K - c_1 N - c_2 dN/dt}{c_1 K} \right)$$

令  $c_1/c_2 = c$ , 得

$$\frac{1}{N} \cdot \frac{dN}{dt} = r \left[ \frac{K - N}{K + (r/c)N} \right], \quad (2.12)$$

它可以与 (2.10) 对照, 可以看出, 如果 (2.12) 成立, 则当  $N$  较小时, 每个个体的增长率随  $N$  增加而较快地下降; 当  $N$  变得较大时, 就下降得较慢。这正是 Smith 在大型蚤 (*Daphnia magna*) 种群的研究中真实地观察到的那种现象。

如果按本节第五段叙述的方式去推导表示种群增长从小的  $N$  直到近于饱和的曲线, 可以预料它是  $S$  形的。但是, 现实的大型蚤种群不一定表现稳定的  $S$  形增长, 因为可能出现增长率对拥挤的反应是延迟的; 这就可能发生波动的曲线。采用扩充培养办法能够在保持不变密度种群中观察的增长率, 足以使延迟不致影响最后观察的结果。

### 第三节 生殖率和死亡率与年龄有关的种群增长

#### 1. 离散时间模型

##### 一、引言

至此, 我们不是假设生殖率和死亡率与年龄无关, 就是假设种群的变化是在年龄分布保持不变的状况下发生的。但是, 在得到阻滞方程时, 还考虑了密度相关, 即随着种群变大, 生殖率减小而死亡率增加。

现在我们改换一下: 假设个体的生殖和死亡的机会都是其年龄的函数, 但是不受种群大小的影响, 这也许是由于种群

的个体数目不会升高到使密度相关性开始发挥作用。我们所关心的,不仅是已知初始的种群大小,要找出经过一段时间以后的种群大小;而且已知种群的初始年龄分布,还要找出经过一段时间以后的年龄分布。这样描述的过程是会在自然界出现的,例如,一小群具有任意年龄分布的移居种群突然迁到了一个新的地域。这里考虑的模型是确定性的。Sykes (1969b) 和 Pollard (1966, 1973) 已经讲到了它的随机变型。

为简化讨论,只考虑两性种群中的雌性。如果计算两种性别的成员,只要雌雄间的比例保持不变,而且各种年龄的死亡率对两个性别都相同,那末同样的论证也是适用的。在本节中,根据 Lewis (1942) 和 Leslie (1945, 1948) 的工作,我们考虑具有离散年龄等级的离散时间模型,并且假设生殖率和死亡率在同一年龄间隔之内保持不变,对不同的年龄间隔才不相同。因此,这种判断是不精确的。但是,如果时间间隔短,近似的程度就好。在第四节我们再讨论具有连续年龄等级的连续时间模型。

本节介绍的离散时间方法已用来模拟各种不同的生态种群。其中涉及到的生物有淡水鳟鱼 (Béland, 1974)、兔 (Darwin 和 Williams, 1964)、虱 (Murray 和 Gordon, 1969)、甲虫 (Lefkovitch, 1965)、大山雀 (Pennycuick, 1969)、松树 (Usher, 1972 及其中的参考文献) 和金凤花 (Sarukhan 和 Godgil, 1974)。这个模型已由人口统计学的研究者们作了重大的改进与扩充 (Keyfitz, 1968; Goodman, 1969, Poollard, 1973), 他们发现此模型对预测未来人口状况有不可少的帮助。

## 二、射影矩阵

考虑在  $t = 0$  时,种群可表示为列向量

$$\mathbf{n}_0 = \begin{pmatrix} n_{00} \\ n_{10} \\ n_{20} \\ \vdots \\ n_{m0} \end{pmatrix}.$$

向量中有  $m+1$  个元素, 即  $m+1$  个不同的年龄组. 每个元素的第一个脚标表示年龄, 第二个脚标表示时间. 因此,  $n_{x,t}$  就表示在时刻  $t$  时, 年龄在  $x$  到  $x+1$  时间单位的个体 (雌性) 数目, 这样的雌性称为  $x$  岁的 (相当于实足年龄). 假设没有活到超过  $m$  岁的. 每一个时间间隔相当于一岁.

现在令  $F_x$  表示由  $x$  岁的雌性在一年 (时间单位) 内生殖的并且能活到下一个年头的的女儿数, 她们在第一年过去以前都是 0 岁. 再令  $P_x$  表示在时刻  $t$  时  $x$  岁的一个雌性将要活到时刻  $t+1$  (那时她将是  $x+1$  岁) 的概率. 因此,  $P_x n_{x,t} = n_{x+1,t+1}$ .

开初是由上述向量描述的种群, 我们要问在一年以后的  $t=1$  时, 它的组成如何. 显然, 在矩阵的记号下, 一年以后的变化可表示如下:

$$\begin{pmatrix} F_0 & F_1 & \cdots & F_{m-1} & F_m \\ P_0 & 0 & \cdots & 0 & 0 \\ 0 & P_1 & \cdots & 0 & 0 \\ \cdots & \cdots & \cdots & \cdots & \cdots \\ 0 & 0 & \cdots & P_{m-1} & 0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} n_{00} \\ n_{10} \\ n_{20} \\ \vdots \\ n_{m0} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} F_0 n_{00} + \cdots + F_m n_{m0} \\ P_0 n_{00} \\ P_1 n_{10} \\ \vdots \\ P_{m-1} n_{m-1,0} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} n_{01} \\ n_{11} \\ n_{21} \\ \vdots \\ n_{m1} \end{pmatrix}, \quad (3.1)$$



或者

$$Mn_0 = n_1;$$

$M$  可称为“射影矩阵”。类似地

$$n_2 = Mn_1 = M^2n_0; \dots, n_t = M^t n_0,$$

其中  $n_t$  表示经过  $t$  年以后的种群结构。注意  $M$  是一个  $(m+1) \times (m+1)$  方阵。如果雌性不是在整个一生中都能生殖，那末矩阵  $M$  第一行的某些元素(在她们的生殖阶段为止的右边)可以为 0。因此， $|M| = 0$ ，矩阵是退化的。假设雌性在最后  $m-k$  年没有生殖能力，则  $M$  可以写成

$$\begin{aligned}
 & \begin{pmatrix} F_0 & F_1 & \dots & F_{k-1} & F_k & | & 0 & \dots & 0 & 0 \\ P_0 & 0 & \dots & 0 & 0 & | & 0 & \dots & 0 & 0 \\ 0 & P_1 & \dots & 0 & 0 & | & 0 & \dots & 0 & 0 \\ & \dots & \dots & \dots & \dots & | & \dots & \dots & \dots & \dots \\ 0 & 0 & \dots & P_{k-1} & 0 & | & 0 & \dots & 0 & 0 \\ \hline & \dots & \dots & \dots & \dots & | & \dots & \dots & \dots & \dots \\ 0 & 0 & \dots & 0 & 0 & | & 0 & \dots & P_{m-1} & 0 \end{pmatrix} \\
 & \equiv \begin{pmatrix} \mathbf{A} & \mathbf{0} \\ \mathbf{B} & \mathbf{C} \end{pmatrix} \quad (3.2) \\
 & \begin{matrix} (k+1) \times (k+1) & (k+1) \times (m-k) \\ (m-k) \times (k+1) & (m-k) \times (m-k) \end{matrix}
 \end{aligned}$$

于是

$$M^t = \begin{pmatrix} \mathbf{A}^t & \mathbf{0} \\ f(\mathbf{ABC}) & \mathbf{C}^t \end{pmatrix}.$$

$\mathbf{C}$  是严格三角形的，仅在次对角线上有非 0 元素  $P_{k+1}, P_{k+2}, \dots, P_{m-1}$ 。因此，当  $t \geq m-k$  时， $\mathbf{C}^t = \mathbf{0}$ ，并且  $M^t$  中最后  $m-k$  列全为 0。这符合于如下明显的事实：在超过生殖年龄后进入种群的雌性，对较年轻的年龄等级没有贡献，而且最

多经过  $m - k$  年它们自己都已死去。

下面的研究中我们只把总种群中处在生殖年龄内的那一部分当做种群,亦即只考虑  $\mathbf{A}$ 。反复地用  $\mathbf{A}$  去左乘有  $k + 1$  个元素的列向量  $\mathbf{n}_0 = (n_{00}n_{10}\cdots n_{k0})'$ , 就可以对种群中年龄在  $k$  以下的那部分雌性,预测未来的增长及年龄分布。因此,让我们考虑  $\mathbf{A}$  的性质。它只有次对角线上的元素(诸  $P$ )和第一行的部分或全部元素(诸  $F$ )是非零的。我们必须有  $F_k > 0$ , 而对  $i < k$ , 只需要  $F_i \geq 0$ 。

首先注意  $\mathbf{A}$  是方阵且是非退化的;另外它是非负的(即所有元素均  $\geq 0$ ),同时是不可约的。所谓不可约矩阵是说,从  $\mathbf{A}$  中无论怎样做行间交换和列间交换,都不可能得到这样的矩阵:它可分出一个二阶以上的  $\mathbf{0}$  子方阵。

具有这些性质,表明  $\mathbf{A}$  满足应用 Perron-Frobenius 定理的必要条件。根据该定理:一个非负的不可约矩阵至少有一个正的实特征根,最大的这种根,令为  $\lambda_1$ , 是单根(即重数为 1),并且其值大于或等于该矩阵任何复根之模(即,对任何  $i \neq 1, \lambda_1 \geq |\lambda_i|$ , 这里诸  $\lambda$  都是特征根)。根  $\lambda_1$  叫做  $\mathbf{A}$  的最大根或者 Perron 根。进而,  $\mathbf{A}$  的相应于  $\lambda_1$  的特征向量有相同符号的元素(可取为正),并且只有一个这样的特征向量(Sykes, 1969a)。

现在考虑  $\mathbf{A}$  的特征方程

$$|\mathbf{A} - \lambda \mathbf{I}| = 0$$

的系数。我们令  $P_0 P_1 \cdots P_r = P_{(r)}$ , 并展开此行列式,给出

$$\begin{aligned} \lambda^{k+1} - F_0 \lambda^k - P_{(0)} F_1 \lambda^{k-1} - \dots - P_{(r-1)} F_r \lambda^{k-r} \\ - \dots - P_{(k-1)} F_k = 0, \end{aligned} \quad (3.3)$$

左端只改变一次符号,由 Descartes 的符号规则此方程最多有一个正实根。结合 Perron-Frobenius 定理与 Descartes 规则,可见除了最大根以外,  $\mathbf{A}$  的所有根都是负的或者复的。

现在回忆,由 Perron-Frobenius 定理,对所有  $i \neq 1$ ,必有  $\lambda_1 \geq |\lambda_i|$ . 让我们考虑在什么情况下,对某个  $i$  有  $\lambda_1 = |\lambda_i|$ ; 在什么情况下,严格的不等式  $\lambda_1 > |\lambda_i|$  成立. Sykes (1969a) 已经证明,除了  $\mathbf{A}$  的第一行元素构成一种特别的布局以外,都有  $\lambda_1 > |\lambda_i|$ . 特别地,只有当某些  $F$  为 0, 并且  $F_j > 0$  的脚标  $j$  有大于 1 的最大公约数时,才可能对某个  $i$ , 有  $|\lambda_i| = \lambda_1$ . 换句话说,只有在某些年龄等级不繁殖并且生殖年龄的最大公约数大于 1 时,对某  $i$ , 才有  $|\lambda_i| = \lambda_1$  [当然年龄的测量单位是区间  $(t, t + 1)$ ].

有一个例外,除此在自然界不大可能出现这样的生殖布局(除非繁殖是季节性的,并且此时间区间是季节反覆的一个约数). 例外情况是这样一些种的生殖布局: 其个体只在临死时一个短期内生产. 某些蝗虫种就是例子. 假设所有存活者临死前的生产出现在年龄  $k$ , 故  $F_k > 0$ , 而对所有  $j < k$ ,  $F_j = 0$ . 于是,从 (3.1) 容易看出无论初始年龄分布  $\mathbf{n}_0$  的元素如何,它都会以长为  $k+1$  的周期循环地与自身重复. 在每一循环的末尾,种群的大小是循环开始时大小的  $P_{(k-1)}F_k$  倍.

生殖布局不是上述特别类型的射影矩阵规定为素阵(参看 Sykes, 1969a). 一个射影矩阵是素阵,当其  $F_j > 0$  的诸  $j$  中至少有两个互素, 此时使  $F_j > 0$  的所有  $j$  之最大公约数为 1. 当  $\mathbf{A}$  为素阵, 则对所有  $i$  有  $\lambda_1 > |\lambda_i|$ , 亦即  $\mathbf{A}$  的最大根超过任何复根之模. 进而, 其增长遵从这种矩阵的种群之相对年龄分布, 无论初始形式如何, 都随  $t$  增大而趋于一个极限分布, 称之为稳定年龄分布, 并且它与相应于  $\mathbf{A}$  的最大根  $\lambda_1$  的特征向量成比例. 现在我们讨论如何推导此向量, 从而稳定年龄分布. (根  $\lambda_1$  是种群自然增长的有限率. 如果种群的总大小不变, 即  $\lambda_1 = 1$ , 并且其年龄分布也是稳定的, 则称此种群是定常的.)

### 三、稳定年龄分布

如上所述, 我们可写出

$$\lim_{t \rightarrow \infty} \mathbf{A}^t \mathbf{n}_0 \propto \mathbf{n}_s.$$

当年龄分布稳定时,  $\mathbf{n}_s$  的元素与年龄等级的大小成比例. 同时, 一旦达到了年龄分布的稳定, 就可写成

$$\mathbf{n}_{s+1} = \mathbf{A} \mathbf{n}_s = \lambda \mathbf{n}_s, \quad (3.4)$$

其中  $\lambda$  是某种标度常数. 现在我们对已知的  $\mathbf{A}$  求解 (3.4). 为了明确地解出它, 将矩阵从原来的坐标系变换到一个新的标架是方便的. 方程  $\mathbf{A} \mathbf{n}_s = \lambda \mathbf{n}_s$  可能难于求解, 但是, 如果能写出一个转换变量的等价方程, 比如说  $\mathbf{v}_{s+1} = \mathbf{B} \mathbf{v}_s = \lambda \mathbf{v}_s$ , 同时  $\mathbf{B}$  又有简单的形式, 那么这个方程就可能变得容易求解. 此地, 在新标架中  $\mathbf{B}$  作用于  $\mathbf{v}_s$  等价于在旧标架中  $\mathbf{A}$  作用于  $\mathbf{n}_s$ . 所需要的变换可如下得到: 同前, 令  $P_0 P_1 \cdots P_t = P_{(t)}$ . 现在让  $\mathbf{v}_s = \mathbf{H} \mathbf{n}_s$ , 其中  $\mathbf{H}$  是对角线矩阵, 它的第  $(i, i)$  个元素是  $P_{(k-1)} / P_{(i-2)}$ . (当  $i=1$  时, 令  $P_{(-1)}=1$ ——译者注.) 所以  $\mathbf{v}_{s+1} = \mathbf{H} \mathbf{n}_{s+1} = (\mathbf{H} \mathbf{A} \mathbf{H}^{-1}) \mathbf{v}_s \equiv \mathbf{B} \mathbf{v}_s$ , 其中令  $\mathbf{B} = \mathbf{H} \mathbf{A} \mathbf{H}^{-1}$ . 因此,

$$\mathbf{B} = \begin{pmatrix} F_0 & P_{(0)} F_1 & P_{(1)} F_2 & \cdots & P_{(k-2)} F_{k-1} & P_{(k-1)} F_k \\ 1 & 0 & 0 & \cdots & 0 & 0 \\ 0 & 1 & 0 & \cdots & 0 & 0 \\ & & & \cdots & & \\ 0 & 0 & 0 & \cdots & 1 & 0 \end{pmatrix}.$$

下面来求  $\lambda$ , 注意, 因为由定义,  $\mathbf{B} \mathbf{v}_s = \lambda \mathbf{v}_s$ , 或者  $(\mathbf{B} - \lambda \mathbf{I}) \mathbf{v}_s = \mathbf{0}$ , 所以  $\lambda$  是  $\mathbf{B}$  的特征方程  $|\mathbf{B} - \lambda \mathbf{I}| = 0$  的解. 展开这个行列式得到与  $\mathbf{A}$  的特征方程 (3.3) 相同的方程, 它是

$$\lambda^{k+1} - F_0 \lambda^k - P_{(0)} F_1 \lambda^{k-1} - \cdots - P_{(k-1)} F_k = 0 \quad (3.3)$$

注意  $\lambda^k, \lambda^{k-1}, \dots$  的系数是  $\mathbf{B}$  的第一行元素加上负号. 正

如已讲过的,此方程只有一个正实根,最大根  $\lambda_1$ .

现在来求相应的特征向量,就是要解出  $\mathbf{B}\nu_s = \lambda_1\nu_s$  来得到数值  $\nu_{rs}(r = 0, 1, \dots, k)$ , 它是在新标架下稳定向量的元素. 事实上,因为  $\mathbf{B}$  的次对角线上是 1, 并且除第一行以外其余全为 0, 有

$$\begin{pmatrix} b_{00} & b_{01} & \cdots & b_{0k-i} & b_{0k} \\ 1 & 0 & \cdots & 0 & 0 \\ 0 & 1 & \cdots & 0 & 0 \\ & & \cdots & & \\ 0 & 0 & \cdots & 1 & 0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} \nu_{0s} \\ \nu_{1s} \\ \nu_{2s} \\ \vdots \\ \nu_{ks} \end{pmatrix} = \lambda_1 \begin{pmatrix} \nu_{0s} \\ \nu_{1s} \\ \nu_{2s} \\ \vdots \\ \nu_{ks} \end{pmatrix}$$

(其中已令  $b_{0i}(i = 0, 1, \dots, k)$  表示  $\mathbf{B}$  的第一行元素), 所以

$$\nu_{0s} = \lambda_1\nu_{1s}, \nu_{1s} = \lambda_1\nu_{2s}, \dots, \nu_{k-1,s} = \lambda_1\nu_{ks}.$$

于是在新标架下,稳定向量为

$$\nu_s \propto \begin{pmatrix} \lambda_1^k \\ \lambda_1^{k-1} \\ \vdots \\ \lambda_1 \\ 1 \end{pmatrix}$$

为了得到原标架中的稳定向量,只需要注意到

$$\mathbf{n}_s = \mathbf{H}^{-1}\nu_s = \frac{1}{P_{(k-1)}} \begin{pmatrix} \lambda_1^k \\ \lambda_1^{k-1}P_{(0)} \\ \vdots \\ \lambda_1^{k-r}P_{(k-r-1)} \\ \vdots \\ \lambda_1 P_{(k-2)} \\ P_{(k-1)} \end{pmatrix}$$

$$= \begin{pmatrix} 1 \\ \frac{P_{(0)}}{\lambda_1} \\ \vdots \\ \frac{P_{(r-1)}}{\lambda_1^r} \\ \vdots \\ \frac{P_{(k-2)}}{\lambda_1^{k-1}} \\ \frac{P_{(k-1)}}{\lambda_1^k} \end{pmatrix} \quad (3.5)$$

右端的两个向量均与稳定年龄分布成比例。第一个向量中第 0, 1, ..., k-1 年龄等级的个体数表为最高年龄个体数的倍数; 第二个向量中, 第 1, 2, ..., k 年龄等级的个体数表为最小年龄个体数的倍数。

上述方法概括如下: 用  $\mathbf{A}$  的元素建立方程 (3.3) 求解  $\lambda_1$ ——已达到稳定时每年的增加率, 然后用  $\lambda_1$  从方程 (3.5) 中得到稳定年龄分布, 其中  $\mathbf{n}_s$  的元素都是用  $\lambda_1$  和  $\mathbf{A}$  的元素表示的。

举个假造的数值例子来说明这个方法。(例中数字选得使计算简单。)

$$\mathbf{A} = \begin{pmatrix} 1 & 3 & 4 & 12 \\ \frac{1}{2} & 0 & 0 & 0 \\ 0 & \frac{1}{2} & 0 & 0 \\ 0 & 0 & \frac{2}{3} & 0 \end{pmatrix}$$

于是

$$\mathbf{H} = \begin{pmatrix} \frac{1}{12} & 0 & 0 & 0 \\ 0 & \frac{1}{6} & 0 & 0 \\ 0 & 0 & \frac{2}{3} & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 1 \end{pmatrix} \quad \mathbf{B} = \begin{pmatrix} 1 & \frac{3}{2} & \frac{1}{2} & 1 \\ 1 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 1 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 1 & 0 \end{pmatrix}$$

所以

$$|\mathbf{B} - \lambda\mathbf{I}| = \begin{vmatrix} 1 - \lambda & \frac{3}{2} & \frac{1}{2} & 1 \\ 1 & -\lambda & 0 & 0 \\ 0 & 1 & -\lambda & 0 \\ 0 & 0 & 0 & -\lambda \end{vmatrix} = 0$$

或  $\lambda^4 - \lambda^3 - \frac{3}{2}\lambda^2 - \frac{1}{2}\lambda - 1 = 0$ , 唯一的正实根  $\lambda_1 = 2$ .

现在由  $\mathbf{B}\nu_s = \lambda_1\nu_s$  和  $\lambda_1 = 2$ , 得

$$\begin{pmatrix} 1 & \frac{3}{2} & \frac{1}{2} & 1 \\ 1 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 1 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 1 & 0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} \nu_{0s} \\ \nu_{1s} \\ \nu_{2s} \\ \nu_{3s} \end{pmatrix} = 2 \begin{pmatrix} \nu_{0s} \\ \nu_{1s} \\ \nu_{2s} \\ \nu_{3s} \end{pmatrix},$$

所以

$$\nu_{0s} = 2\nu_{1s}; \quad \nu_{1s} = 2\nu_{2s}; \quad \nu_{2s} = \nu_{3s}.$$

令  $\nu_{3s} = 1$ , 有  $\nu_{2s} = 2$ ,  $\nu_{1s} = 4$ ,  $\nu_{0s} = 8$ . 因此, 按变换的坐标, 稳定向量为

$$\nu_s \propto \begin{pmatrix} 8 \\ 4 \\ 2 \\ 1 \end{pmatrix}.$$

回到原标架给出

或

$$\mathbf{n}_s = \mathbf{H}^{-1} \nu_s,$$

$$\mathbf{n}_s = \begin{pmatrix} n_{0s} \\ n_{1s} \\ n_{2s} \\ n_{3s} \end{pmatrix} \propto \begin{pmatrix} 12 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 6 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & \frac{3}{2} & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 1 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} 8 \\ 4 \\ 2 \\ 1 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 96 \\ 24 \\ 3 \\ 1 \end{pmatrix}.$$

可以看出,正如所要求的,  $\mathbf{A}\mathbf{n}_s = \lambda_1 \mathbf{n}_s$  或  $2\mathbf{n}_s$ . 还可看到将  $\lambda_1$  和  $\mathbf{A}$  中给出的  $P_i$  代入 (3.5) 中给出了相同的结果.

现在应当注意,一个给定的  $\lambda_1$  值 (它是种群在年龄分布已稳定后的自然增长有限率), 和给定的稳定年龄分布, 并不能唯一确定种群的射影矩阵. 因此, 两个射影矩阵即使某些非零元素不相同也可能有相同的  $\lambda_1$  和相同的稳定向量. 但是, 如果它们不同到其余特征根  $\lambda_2, \dots, \lambda_k$  也不相同时, 这些根之值会影响具有已知初始年龄分布的种群趋于稳定的方式. 为说明起见, 这里只能给出一个  $k=2$  的简单例子.

考虑两个射影矩阵  $\mathbf{x}$  和  $\mathbf{y}$ :

$$\mathbf{x} = \begin{pmatrix} 0.3 & 1.6 & 6.0 \\ 0.5 & 0 & 0 \\ 0 & 0.5 & 0 \end{pmatrix}, \quad \mathbf{y} = \begin{pmatrix} 0.7 & 1.9 & 1.5 \\ 0.5 & 0 & 0 \\ 0 & 0.5 & 0 \end{pmatrix}.$$

两者有相同的最大根  $\lambda_1 = 1.5$ , 和相同的稳定向量  $\mathbf{n}_s \propto (9 \ 3 \ 1)'$ . 但是它们次级的特征根不一样.

对  $\mathbf{X}$  而言, 我们有

$$\lambda_2(\mathbf{X}) = -0.6 + 0.8i,$$

$$\lambda_3(\mathbf{X}) = \lambda_2^*(\mathbf{X}) = -0.6 - 0.8i;$$

这里  $\lambda^*$  代表  $\lambda$  的复共轭. 两个根之模为  $\sqrt{\lambda\lambda^*} = 1.0$ .

对  $\mathbf{y}$  而言, 我们有

$$\lambda_2(\mathbf{y}) = -0.4 + 0.3i, \quad \lambda_3(\mathbf{y}) = \lambda_2^*(\mathbf{y}) = -0.4 - 0.3i;$$



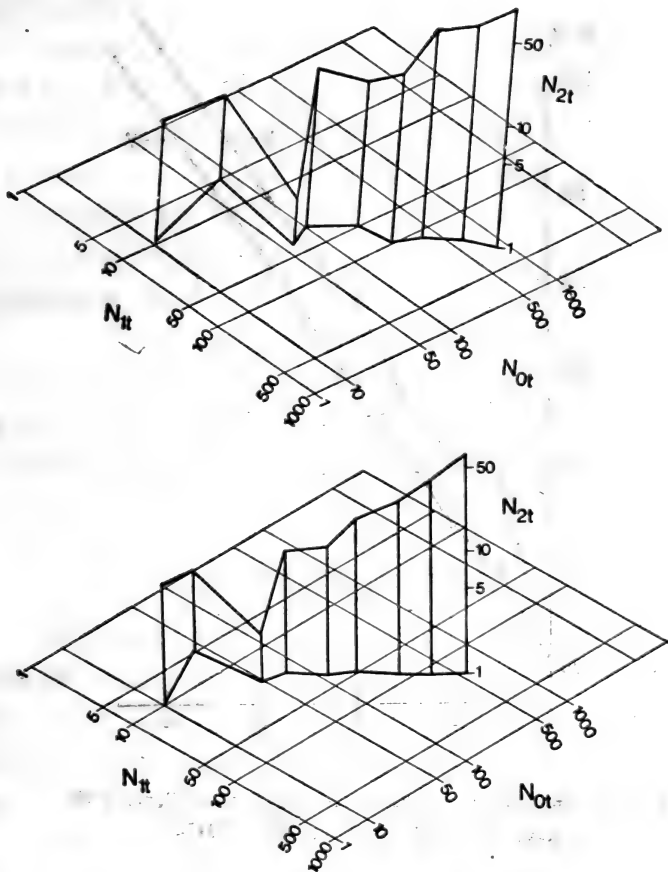


图 3.1.2 射影矩阵为  $x$  (上图) 和  $y$  (下图) 的种群增长两种情况的  $n_0 = (10 \ 10 \ 10)$ . 每个种群的轨迹是在“墙角”顶部的点列, 这些点的坐标是三个年龄组的个体数(坐标是对数标度的)

并且它们的模为 0.5.

现在想象两个种群, 一个按  $x$  增长, 一个按  $y$  增长, 并且令两个种群有相同的初始大小 ( $\sum n_{x_0} = 30$ ) 和相同的初始年

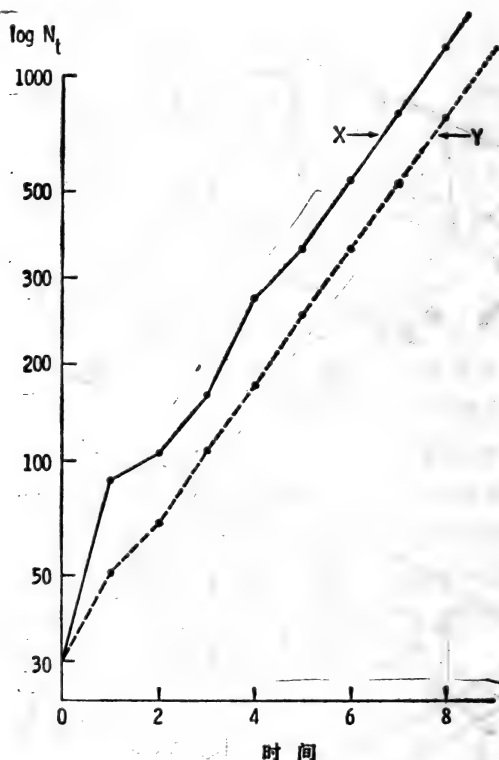


图 3.1.b 两个种群在  $t = 0, 1, \dots, 8$  时的总大小:  $\sum_x n_{xt} = N_t$ .  
 实线: 遵照  $\mathbf{x}$  的种群; 虚线: 遵照  $\mathbf{y}$  的种群

龄分布  $\mathbf{n}_0 = (10 \ 10 \ 10)'$ . 种群在  $t = 1, 2, \dots, 8$  的组成由图 3.1 表出. 可以看到射影矩阵 ( $\mathbf{y}$ ) 有较小模复根的种群比另一种群较快地达到稳定.

进一步, 由于两个种群不同的增长状况, 即使两者开始都有  $N_0 = \sum n_{x0} = 30$  个个体, 但是  $t$  无论变到多大, 它们在  $t$  时的总大小是不相同的. 换言之, 一个种群领先于另一个而

决不会衰败下来。

Goodman (1969) 已给出了估计这种初始不利条件的一种方法。考虑初始年龄分布为  $\mathbf{n}_0$  的种群，并假设  $t$  个时间单位以后其年龄分布已“达到稳定”（也就是说，对所有  $x$ ,  $C - \varepsilon < n_{xt}/n_{x,t} < C + \varepsilon$ ，其中  $C$  是常数， $|\varepsilon|$  可任意小， $n_{xt}$  是稳定向量的元素）。然后我们可以令  $n_{0,t} = \omega n_{00}$ ，这里  $\omega$  是常数，它依赖于初始种群的年龄组成和射影矩阵的元素。在较后的时间里，比如  $t + T$ ，我们有

$$n_{0,t+T} = \lambda_1^T n_{0,t} = \lambda_1^T \omega n_{00} \equiv \nu \lambda_1^{t+T},$$

已令  $\lambda_1^t \omega n_{00} = \nu$ 。Goodman 称  $\nu$  为初始种群对 0 岁的期望繁殖值，并且讲了如何从  $\mathbf{n}_0$  和  $\mathbf{A}$  的元素去计算它。显然，如果种群的年龄分布一开始就与稳定向量成比例，则  $\omega = \lambda_1^{-1}$ ， $\nu = \mathbf{n}_{00}$ 。

#### 四、射影矩阵的其它应用

因为 Leslie (1945, 1948) 首次应用射影矩阵建立了坚实的基础，已经证明它在生态学和人口统计学中是非常有价值的。研究它们在许多方面的扩充应用一直继续进行着，这里只提及少数几方面的进展。由于方面不同分成好几段介绍。

1. 首先应当注意，如果模拟一个种群增长并按某种选定的时间单位（即选定的离散时间区间的长度）求出了射影矩阵，则严格地讲它不能调整来用于某种其它时间单位。从理论上讲，由合并或者分开年龄等级去改变年龄分组是不容许的，因为如按某一特定的时间间隔，过程是马尔柯夫型的，而在另外的间隔下一般就是非马尔柯夫型的。但是，Pollard (1966) 指出根据此模型做出的预测并不明显地受离散时间间隔的长度变化的影响。他对比了对澳大利亚妇女每年增加率

所作的两种估计,无论是按一年分组还是五年分组,其估计都很接近。由时间间隔改变所引起的误差显得是小的。

2. 在应用射影矩阵时,通常都假设年龄的间隔是等长的,并且在判断一个实际种群与该模型符合的程度时,只要一看就知道任何个体属于哪个年龄组。在生态工作中,往往不可能判断个体的年龄,但是许多动物(例如昆虫)要经过一系列容易识别的阶段,每阶段有不相等的期间。Lefkovitch (1965) 推广了 Leslie 的模型,考虑用不相等的阶段分组去代替相等的年龄分组;进一步,对不同个体的阶段期间可能有所不同也不加限制。Lefkovitch 在研究烟草甲虫 (*Lasioderma serri-corne*) 的实验种群的增长中,证实了这个模型是有效的。

3. Skellam (1967) 已探讨了在模拟种群周期性的季节改变而不是生活在恒温的不变条件下的射影矩阵。

4. 在具有 1:1 的性别比例,同时两种性别有相同年龄分布的两性种群中,在模拟种群增长时不必分别处理性别。但当这些假设不成立时,可以应用保持性别差异的一种修正的射影矩阵 (Williamson, 1959)。令  $F_x$  和  $f_x$  分别是  $x$  岁的母亲在单位时间内出生的并能活到下一时间单位的女儿数和儿子数;  $P_x$  和  $p_x$  分别是  $x$  岁的雌性和雄性的成活概率;并且令  $f_{x,t}$  和  $m_{x,t}$  分别是时刻  $t$  时  $x$  岁的雌性数和雄性数。于是我们有代替 (3.1) 的

$$\begin{pmatrix} F_0 & 0 & F_1 & 0 & \cdots & F_{k-1} & 0 & F_k & 0 \\ f_0 & 0 & f_1 & 0 & \cdots & f_{k-1} & 0 & f_k & 0 \\ P_0 & 0 & 0 & 0 & \cdots & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & p_0 & 0 & 0 & \cdots & 0 & 0 & 0 & 0 \\ \cdots & \cdots & \cdots & \cdots & \cdots & \cdots & \cdots & \cdots & \cdots \\ 0 & 0 & 0 & 0 & \cdots & P_{k-1} & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & \cdots & 0 & p_{k-1} & 0 & 0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} f_{00} \\ m_{00} \\ f_{10} \\ m_{10} \\ \vdots \\ f_{k0} \\ m_{k0} \end{pmatrix}$$

$$= \begin{pmatrix} f_{01} \\ m_{01} \\ f_{11} \\ m_{11} \\ \vdots \\ f_{k1} \\ m_{k1} \end{pmatrix}.$$

5. 在确定商业上有价值的植物和动物种群的增长受收割影响的方式时，射影矩阵是有用的。通常不是对所有年龄组成比例地分摊产量，而主要取自某个年龄子组。这种收割对未来种群结构的影响可以由适当调整有关年龄组的成活概率来模拟（参看 Williamson, 1967; Usher, 1972）。

6. 有时候兴趣在于预测某一特定年龄组（比如说在  $t = 0$  时为  $j$  岁的一组）对种群在某一未来时刻  $t$  所做的贡献。这可以如下进行。令种群的射影矩阵为  $\mathbf{A}$ ，并令  $\mathbf{A}' = \{\phi_{ij}\}$ ， $(i, j = 0, 1, 2, \dots, k)$ 。则  $\mathbf{A}'\mathbf{n}_0$  就变成

$$\begin{pmatrix} \phi_{00} & \phi_{01} & \dots & \phi_{0k} \\ \phi_{10} & \phi_{11} & \dots & \phi_{1k} \\ \dots & \dots & \dots & \dots \\ \phi_{k0} & \phi_{k1} & \dots & \phi_{kk} \end{pmatrix} \begin{pmatrix} n_{00} \\ n_{10} \\ \vdots \\ n_{k0} \end{pmatrix} \\ = \begin{pmatrix} \dots + \phi_{0j}n_{j0} + \dots \\ \dots + \phi_{1j}n_{j0} + \dots \\ \dots \\ \dots + \phi_{kj}n_{j0} + \dots \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} n_{0t} \\ n_{1t} \\ \vdots \\ n_{kt} \end{pmatrix},$$

这里，只对  $\mathbf{n}_t$  中的元素写出了来自  $\mathbf{n}_0$  的元素  $n_{j0}$  所做的贡献。假若  $t > k$ ，则在时刻  $t$  时， $\mathbf{n}_t$  中的每一元素都有由原先是  $j$  岁的  $n_{j0}$  个个体所做的贡献。在时刻  $t$  时，这个初始年龄组中还活着的本身及其后代的总数给为

$$n_{j0} \sum_{i=0}^k \phi_{ij};$$

它是  $n_{j0}$ ——开初考虑的年龄组的大小——与  $\mathbf{A}'$  中第  $j+1$  列元素之和的乘积。

7. 探究“向后射影”的结果以便揭示在开始观察的时刻  $t$  以前种群的年龄组成，这时常是有意义的。假若我们只限于考虑种群的繁殖部分，具有 (3.2) 中形如  $\mathbf{A}$  的射影矩阵，那就没有什么困难。这是因为  $\mathbf{A}$  是非退化的，所以有逆矩阵给为

$$\mathbf{A}^{-1} = \begin{pmatrix} 0 & P_0^{-1} & 0 & 0 & \cdots & 0 \\ 0 & 0 & P_1^{-1} & 0 & \cdots & 0 \\ 0 & 0 & 0 & P_2^{-1} & \cdots & 0 \\ \dots & \dots & \dots & \dots & \dots & \dots \\ 1 & -F_0 & -F_1 & -F_2 & \cdots & -F_{k-1} \\ \frac{1}{F_k} & \frac{-F_0}{P_0 F_k} & \frac{-F_1}{P_1 F_k} & \frac{-F_2}{P_2 F_k} & \cdots & \frac{-F_{k-1}}{P_{k-1} F_k} \end{pmatrix}$$

显然只要  $T$  不太大，我们可以写出  $\mathbf{n}_{t-1} = \mathbf{A}^{-1} \mathbf{n}_t$ ,  $\mathbf{n}_{t-2} = \mathbf{A}^{-2} \mathbf{n}_t$ ,  $\dots$ ,  $\mathbf{n}_{t-T} = \mathbf{A}^{-T} \mathbf{n}_t$ 。但是反覆地用最后一行有  $k$  个负元素的  $\mathbf{A}^{-1}$  去左乘，最终可能在  $t$  以前的某一时刻  $t'$ ，最后一个元素  $n_{kt'}$  给出一个负值。在某个早先的时刻，最大生殖年龄的组中会包含负数个雌性，这显然是不可能的。

因此，虽然这个前推的序列能够无限地产生到将来，而向后的运算只能进行到使  $n_{kt}$  变成负值以前。这个事实的解释如下：如果我们所有的假设都成立，同时也如所设，过程是确定性的，那么我们能够确定任何一个初始年龄分布的未来命运，想向前多久就多久，初始分布可以随便选取。但是，这同一个任意分布就可能不是一个长继续过程的结果，也就是说，可能没有这样的初始分布，对它反复地应用前推的运算，在某一时刻会得到我们的任意分布。

除了繁殖期外还考虑超过繁殖期的年龄组时，种群组成

的向后射影更加困难。若射影矩阵有 (3.1) 的  $\mathbf{M}$  形式, 对  $i > k$  ( $k$  是能生殖的最大年龄), 有  $F_i = 0$ , 则  $\mathbf{M}$  是退化的没有逆矩阵。因此虽然向前的射影无管其矩阵退化与否都是简单的, 但向后的射影并不如此。诚如 Greville 和 Keyfitz (1974) 所说: “过去比未来更不容易了解, 是单纯理论种群动态的一个矛盾。”但是他们指出, 在某些情况下用  $\mathbf{M}$  的广义逆矩阵可进行向后的射影。

### 五、密度相关对 Leslie 模型的影响

经典形式的射影矩阵没有考虑密度相关的, 即种群内部竞争的种群增长。Leslie (1959) 考虑到其它的种群成员的存在对种群增长的影响, 而提出了一种修正形式的射影矩阵。仍然考虑上述的非退化矩阵  $\mathbf{A}$ 。同样令  $\lambda_1$  是它的主根。因此, 如果  $\mathbf{n}_s$  是一个与稳定年龄分布成比例的向量, 则  $\mathbf{A}\mathbf{n}_s = \lambda_1\mathbf{n}_s$ 。注意  $\mathbf{A}$  中的第  $i + 1$  列给出了  $i$  岁组的生殖率和成活率, 现在让该列的每个元素都除以  $q_{it}$  ( $i = 0, 1 \dots k$ ), 其中

$$q_{it} = 1 + aN_{t-i-1} + bN_t.$$

这里,  $a, b > 0$ , 是对所有的年龄等级都相同的常数, 因此  $q_{it} > 1$ 。现在的射影矩阵就成了时间的函数, 是

$$\mathbf{A}_t = \mathbf{A}\mathbf{Q}_t^{-1},$$

其中

$$\mathbf{Q}_t = \begin{pmatrix} q_{0t} & 0 & \dots & 0 \\ 0 & q_{1t} & \dots & 0 \\ & & \dots & \\ 0 & 0 & \dots & q_{kt} \end{pmatrix}.$$

所以  $\mathbf{A}_t\mathbf{n}_t = \mathbf{A}\mathbf{Q}_t^{-1}\mathbf{n}_t = \mathbf{n}_{t+1}$ 。

可以看出, 在定义的  $\mathbf{A}_t$  中, 活着幼儿的生产率 ( $\mathbf{A}$  中的元素  $F_i$ ) 以及每个年龄组的成活率 ( $\mathbf{A}$  中的元素  $P_i$ ), 都已经

减小了。A 中的元素都被这样一个总数去遍除：它一方面依赖于时刻  $t$  时眼前的种群大小，同时又依赖于时刻  $t - i - 1$  时——即现在是  $i$  岁的所有个体的最早出生时刻——的种群大小。因此，我们假设了所有种群成员的生殖率和死亡率受两方面的影响：一是现在的拥挤程度，一是他们生命开初时所经历的拥挤程度，后者可能会对他们将来的生殖和成活的机会有一个后作用。

当在某一时刻  $\tau$  以后，对所有的  $i$  都有  $q_{i\tau} = \lambda_1$  时，这种种群将变为稳定的，也就是说，不仅它的年龄分布是稳定的，而且它总的大小也将保持不变。用  $K$  表示种群的平衡大小，则

$$N_\tau = N_{\tau+1} = \dots = N_{\tau+k+1} = K.$$

又因

$$\begin{aligned} q_{i,\tau+k+1} &= \lambda_1 = 1 + aN_{\tau+k-i} + bN_{\tau+k+1} \\ &= 1 + (a + b)K \quad (i = 0, 1, \dots, k) \end{aligned}$$

由此得到

$$K = \frac{\lambda_1 - 1}{a + b}.$$

在这个阶段

$$\mathbf{A}_\tau = \mathbf{A}Q_\tau^{-1} = \lambda_1^{-1}\mathbf{A}.$$

因此，当种群变成稳定以后，其射影矩阵为

$$\mathbf{A} = \begin{pmatrix} \frac{F_0}{\lambda_1} & \frac{F_1}{\lambda_1} & \dots & \frac{F_{k-1}}{\lambda_1} & \frac{F_k}{\lambda_1} \\ \frac{P_0}{\lambda_1} & 0 & \dots & 0 & 0 \\ 0 & \frac{P_1}{\lambda_1} & \dots & 0 & 0 \\ \dots & \dots & \dots & \dots & \dots \\ 0 & 0 & \dots & \frac{P_{k-1}}{\lambda_1} & 0 \end{pmatrix}$$



可见这种密度相关种群的稳定年龄分布,与把原矩阵  $A$  当成其射影矩阵的种群是相同的,但是这种种群总的大小也保持稳定。

Leslie (1959) 给出了这种形式种群增长的一个数值例子,其结果如图 3.2 所示。种群显得像阻尼振荡那样逐渐接近于稳定状态。

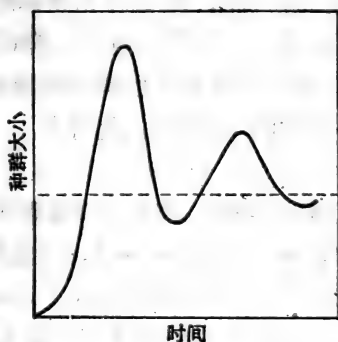


图 3.2 个体的生殖率与成活率依赖于它现在及其出生时种群大小的种群增长。虚线表示达到稳定状态时的种群大小(引自 Leslie, 1959)

## 第四节 生殖率和死亡率与年龄有关的种群增长

### II. 连续时间模型

#### 一、Lotka 方程

我们已经指出,对于简单的生死过程(其生殖率和死亡率既不受种群大小的影响,也不受个体年龄的影响),种群的增長可描述为方程  $N_t = N_0 e^{rt}$ 。这里  $N_t$  是在时刻  $t$  时的种群

大小,  $r$ ——自然增长的固有率, 是种群中每个个体的瞬时生殖率与死亡率之差. 为符合已有的习惯, 本节中不用  $\lambda$  和  $\mu$ , 而分别记为  $b$  和  $d$ . 瞬时生殖率定义为  $b = B_t/N_t$ , 其中  $B_t$  是大小为  $N_t$  的整个种群在时刻  $t$  时每单位时间发生的生殖数. 必须强调,  $B_t$  和  $b$  都是速率, 因此需要一个合适的时间单位来定义它们; 但它们是连续变化的, 所以仅对某一时刻也可以有特定的数值. 进一步,  $B_t$  是作为整体的种群的比率, 而  $b$  是每个个体的比率. 可以同样地定义瞬时死亡率  $d$ .

第三节还指出, 在生殖率与死亡率是年龄相关的种群中, 最终可以达到一个稳定的年龄分布, 此时有

$$N_{t+1} = \lambda N_t,$$

其中  $\lambda$  是种群有稳定的年龄分布时, 每单位时间的增长率, 或者叫自然增加的有限率. 写成  $e^r = \lambda$ , 可见恒等于  $N_{t+1} = N_t e^r$ , 它是  $N_t = N_0 e^{rt}$  的离散时间等价式. 正如已经提到的, 这些公式或者假设了生殖率和死亡率与年龄无关, 或者更现实地假设种群已达到了它的稳定年龄分布. 显然, 在年龄分布是稳定的情况下, 作为一个整体的种群每个个体的生殖率和死亡率保持不变, 因为, 虽然每个年龄等级都有它自己与年龄有关的生殖率和死亡率, 但此时各年龄等级的比例保持不变. 于是在这些情况下, 两种描述种群增长的方程是等价的, 因此

$$e^r = \lambda, \text{ 或者 } \ln \lambda = r.$$

现在我们考虑 Lotka 研究种群增长原来的处理方法. 时间被看做连续的, 不使用矩阵的方法. 我们希望从可观察的量去估计  $b$  和  $d$  (从而  $r = b - d$ ). 因为要推导两个未知数, 所以需要有可观察量来描述  $b$  和  $d$  的两个方程. 我们取  $l_x$  和  $m_x$  作为可观察的量, 其定义如下:

$l_x$ ——所有在时刻 0 时同时出生的个体的原始区组中,

在时刻  $t = x$  时还活着的比例。

$m_x$ ——年龄在  $(x, x + dx)$  范围的一个个体单位时间内生殖后代的平均数。

应当注意  $l_x$  是一个比例,  $m_x$  是一个真正的数。另外,  $m_x$  仅仅与一个无限小的年龄等级中的那些个体有关。

还需要两个在得到的最终方程中被消去了的量, 它们是:

$c_x dx$ ——在年龄分布稳定时, 整个种群中年龄在  $(x, x + dx)$  范围内的比例。因此, 函数  $c_x$  定义为稳定的年龄分布。

$B_t dx$ ——在时刻  $t$  时, 在长为  $dx$  的区间内整个种群生殖的个体数。

假设年龄分布是稳定的, 可见  $N_t c_x dx$  是在时刻  $t$  时, 年龄在  $(x, x + dx)$  范围内的个体数。显然, 这些个体是在时刻  $t - x$  时, 长为  $dx$  的区间内所出生的  $B_{t-x} dx$  个个体中的活着者, 因此,

$$N_t c_x dx = l_x B_{t-x} dx. \quad (4.1)$$

现在, 因为年龄分布是稳定的, 每个个体的瞬时生殖率  $b$  是常数, 并等于  $B_t/N_t$  (对所有的  $t$ )。因此

$$B_{t-x} = b N_{t-x} = b N_t e^{-rx},$$

(因为  $N_t = N_{t-x} e^{rx}$ )。于是, 从 (4.1) 得

$$c_x = \frac{l_x B_{t-x}}{N_t} = l_x b e^{-rx}. \quad (4.2)$$

但是

$$\int_0^{\infty} c_x dx = 1 \quad (4.3)$$

所以

$$\frac{1}{b} = \int_0^{\infty} l_x e^{-rx} dx. \quad (4.3a)$$

这里关于  $b$  和  $d (= b - r)$  的两个方程中的第一个。

其次, 假设年龄在  $(x, x + dx)$  范围内, 并在时刻  $t$  时还

活着的  $N_t c_x dx$  个个体，每一个在单位时间内产生了  $m_x$  个后代。于是，对种群的所有年龄组求和就得到单位时间内生产的总数：

$$B_t = \int_0^{\infty} N_t c_x m_x dx = \int_0^{\infty} b N_t l_x m_x e^{-rx} dx \quad (4.4)$$

因此，

$$\frac{1}{b} \frac{B_t}{N_t} = \int_0^{\infty} l_x m_x e^{-rx} dx$$

但是  $b = B_t/N_t$ ，从而

$$\int_0^{\infty} l_x m_x e^{-rx} dx = 1 \quad (4.5)$$

这是第二个所要求的方程。当  $l_x$  和  $m_x$  的数值已由实验得到，可以解方程 (4.3a) 和 (4.5) 而求出  $b$ 、 $d$  和  $r$ 。不幸，这些方程不能以显式解出，在实用时需要以求和代替积分得到近似解。也就是说，把连续过程处理成离散时间过程的近似。但是，这样做只是为了简化计算，并未假设此过程真是离散的。时间单位的长度要与得到  $l_x$  和  $m_x$  值的逐次观察的间隔时间一致，它是由观察者选择的，没有生物学的意义。显然，间隔愈短结果愈准确。

于是 (4.5) 代替为

$$\sum_x l_x m_x e^{-rx} = 1, \quad (4.6)$$

再由逐次近似得到  $r$ 。Laughlin (1965) 给出了  $r$  的适于进行逐次近似的近似值：

$$r \approx \frac{\sum l_x m_x \ln (\sum l_x m_x)}{\sum x l_x m_x}$$

我们还能得到稳定年龄分布  $c_x$  之值，从 (4.2) 可知

$$c_x \propto l_x e^{-rx};$$

并由 (4.3) 得

$$\sum c_x = 1.$$

(正如已提到的,选用的时间单位可短到符合要求.)

这样

$$c_x = \frac{l_x e^{-rx}}{\sum l_x e^{-rx}}$$

给出了整个种群中年龄在  $x$  岁的比例.

在 Leslie (1945), Birch (1948), Leslie 和 Park (1949) 以及 Pielou (1974) 的文章中可以找到这些计算和例子的详细说明.

## 二、代平均时间、纯生殖率和毛生殖率

自然增长的固有率  $r$  和有限率  $\lambda$ , 两者均测量种群的每个个体关于某一选定时间单位的增长率. 对于代不重迭的离散跳跃式增长的种群而言, 明显的时间单位是选为跳跃间的自然间隔: 例如一化昆虫和一年生植物选为一年, 17 年周期的蝉选为 17 年. 这是一代的时间  $T$ .

对代重迭的种群来说, 一代的时间不大明确. 如果生殖是季节性的, 则生殖季节间的间隔提供了测量种群增长率的一个自然间隔, 但显然它短于一代的时间. 无论如何, 即使代有重迭, 代平均时间的概念是有直观意义的, 虽然不很精确. 为使人接受这一概念已导出了三种不同的定义. Leslie (1966) 和 Caughley (1967) 已充分讨论了它们, 下面分段介绍.

1. 首先注意, 对任何种群, 一个雌性在其一生中平均生产的女儿数是  $\int_0^{\infty} l_x m_x dx$ . 进一步倘若代不重迭, 则此数就是一代的生殖数与上一代生殖数之比; 称它为纯生殖率  $R_0$ . 仍假定代不重迭, 并用  $T$  表示一代的时间, 则可以看到

$$R_0 = \frac{N_{t+T}}{N_t} = e^{rT}. \quad (4.7)$$

因此

$$T = \frac{\ln R_0}{r} = \frac{\ln \left( \int_0^{\infty} l_x m_x dx \right)}{r}. \quad (4.8)$$

这样一来, 如果已知  $l_x$  和  $m_x$  之值, 由 (4.6) 可决定  $r$ , 并由 (4.8) 计算  $T$ . 这样定义的  $T$  是代平均时间的经典度量 (参见 Leslie, 1966), 并且对于任何种群无论其代是否重迭都是可计算的. 不过对于代重迭的种群而言,  $T$  和以下讲的  $T_c$  与  $\bar{T}$  一样, 并不表示任何明显具体的时间间隔, 所以很少推荐给生态学家. 另外, 如果  $r = 0$  以及  $R_0 = 1$ ,  $T$  是不确定的.

2. 在所有情况下都有实在意义的代时间是区组的代时间, 定义为

$$T_c = \frac{\int_0^{\infty} x l_x m_x dx}{\int_0^{\infty} l_x m_x dx} = \frac{1}{R_0} \int_0^{\infty} x l_x m_x dx. \quad (4.9)$$

从下面的讨论中可以看到, 这是母亲在其女儿出生时的平均年龄. 一个母亲一生中出生女儿的期望总数是  $\int_0^{\infty} l_x m_x dx = R_0$ , 而她在  $x$  岁时出生的期望数为  $l_x m_x$ . 如果我们认为比值  $(l_x m_x)/R_0$  是一个雌性在  $x$  岁时有一个女儿的概率, 则显然此母亲在其女儿出生时的平均年龄给为 (4.9).

如果  $r$  是小的, 则如下所述  $T$  和  $T_c$  近似相等. 回忆 (4.5), 将它展成幂级数, 同时令  $\int_0^{\infty} x l_x m_x dx = R_1$ , 则可得到

$$\sum_{j=0}^{\infty} (-1)^j \frac{r^j}{j!} R_j = 1.$$

如果  $r$  充分小, 使  $r^2$  及更高阶的项可以忽略, 则有

$$\frac{1}{R_0} \simeq 1 - r \frac{R_1}{R_0}.$$

对于充分小的  $r$ , 我们还有

$$\exp\left[-r \frac{R_1}{R_0}\right] \approx 1 - r \frac{R_1}{R_0},$$

因此

$$\frac{1}{R_0} \approx \exp\left[-r \frac{R_1}{R_0}\right].$$

但是由 (4.7),  $1/R_0 = e^{-rT}$ , 所以

$$T \approx \frac{R_1}{R_0} = T_c.$$

Laughlin (1965) 已详细讨论了  $T_c$  做为平均代时间度量的应用.

3. Leslie (1966) 和 Caughley (1967) 认为在数学和生物学两方面最好的度量是

$$\bar{T} = \int_0^{\infty} x l_x m_x e^{-rx} dx.$$

这是一区组新生女儿的母亲的平均年龄. 因为从 (4.4) 可以看到由整个种群母亲单位时间内生产的新生儿数  $B_t$ , 与  $\int_0^{\infty} l_x m_x e^{-rx} dx$  成比例. 因此, 考虑到 (4.5), 此总出生数中由  $x$  岁母亲出生的比例为

$$\frac{l_x m_x e^{-rx}}{\int_0^{\infty} l_x m_x e^{-rx} dx} = l_x m_x e^{-rx}.$$

于是, 这些母亲的平均年龄为  $\int_0^{\infty} x l_x m_x e^{-rx} dx$ , 它就是  $\bar{T}$ .

需要反复讲明  $T$ ,  $T_c$  和  $\bar{T}$  之间的差别.  $T$  仅仅是比率  $(\ln R_0)/r$ .  $T_c$  和  $\bar{T}$  两个都是在女儿出生时母亲的平均年龄, 但是  $T_c$  是从母亲角度的平均, 而  $\bar{T}$  是从女儿的角度平均的.

现在我们回到种群增长率的度量上来. 纯生殖率  $R_0$  严格说来不是一个比率, 因为在其定义中没引进时间的度量. 为使定义循环, 我们定义 (4.8) 中不能引进时间单位  $T$ . 因

此,只对于代不重迭的种,  $R_0$  才是种群增长率的一个适当度量,此时可写成  $R_0 = N_{i+1}/N_i$ , 这里的脚标  $i$  和  $i+1$  都表示代。

作为种群增长——更确切地说“可能的”增长——的最后一个度量是毛生殖率:  $G = \int_0^{\infty} m_x dx$ , 它是一个在整个生殖期间活着的母亲,应当生产后代的期望数。

### 三、与年龄有关的生殖能力表

前两段已指出如何用  $l_x$  和  $m_x$  之值去决定种群的增长率。现在必须强调,像 (4.5) 和 (4.6) 那样的方程只有在环境充分稳定使  $l_x$  和  $m_x$  的数值不随时间变化时才成立。因此,严格说来,  $l_x$  和  $m_x$  的数值表只应该从控制整个环境条件保持不变的试验结果中去收集。从这种表推导出来的  $r$  也只能用于在上述条件下生活的种群。

此外,前面还假设了种群中的所有个体都有生殖能力,即只考虑两性种群中的雌性。只要在每个年龄等级之内雄性比率保持不变,这个结果容易推广到包含整个种群(两性都在内)。

数值  $m_x$  有不同的叫法:“与年龄有关的生产率”(fertility rates),“与年龄有关的产子率”(fecundity rates)或“做母亲的频率”。“生产”一词常用于胎生的种,“产子”用于卵生的种,此时被计算的是不同年龄雌性的产卵数目,这种情况下,一当卵生下来就算是活着了。

虽然  $m_x$  已定义为年龄在  $(x, x + dx)$  范围内的一个母体 (parent) 单位时间内生殖后代的平均数,但在事实上,母体的年龄可能完全是粗略地分类的。因此,可以让  $m_x$  等于年龄在  $(x, x + h)$  范围的一个母体单位时间内生殖的后代数,



只要  $h$  充分小,这种近似是满意的。这相当于把  $m_x$  当做阶梯函数而不当做连续的变量。

应当注意  $m_x$  不同于第三节射影矩阵  $\mathbf{M}$  的元素  $F_x$ 。它们由等式  $F_x = \lambda m_x = c' m_x$  联系着。这就保证了用关于连续增长种群的(4.4)所做的预测,等价于在用射影矩阵描述同一种群的增长(假定有稳定的年龄分布)时所做的预测,如果为方便起见,我们把时间看做是离散的话。可以看出,  $F_x = \lambda m_x$  是和  $n_{0,t+1} = \lambda n_0$  [看(3.4)] 相同的形式。事实上,在应用射影矩阵时,我们把最年轻的年龄组(其年龄跨越一有限间隔)当做黑箱里的增长。我们不限制箱内在单位时间内所发生的情况,而只关心下一时间单位开始时已替换了的内容。这个“替换”组与此年龄组中代替的组必须有相同的年龄结构,并且有总大小的  $\lambda$  倍。

$l_x$  与  $\mathbf{M}$  中元素  $P_x$  的关系在下段中讨论。

#### 四、寿命表

**寿命表函数**  $l_x$  (有时称为“与年龄有关的存活率”)定义为所有在时刻 0 时同时出生的个体区组中,在时刻  $x$  时还活着的比例,(此时它们  $x$  岁)。通常把  $l_x$  的数值列在一个**寿命表**中,表中除了数值  $l_x$  本身一列以外,还往往有其它几列推导的统计量。

任何物种的寿命表本身就是很有意义的,即使我们并不希望估计种群的增长率和稳定的年龄分布。从寿命表中我们可以判断什么年龄的死亡危险最大。如果我们知道了影响不同年龄等级死亡的主要原因,那末我们就能断定大多数的死亡是因为什么,也就是说,一个物种所面临的使它数目下降的许多危险中最重要的是什么危险。实用昆虫学家更多地研究寿命表。一些昆虫种没有重叠的代,并且所有的卵大致在同一

时间孵化,自然种群本身就是一个区组,我们可以从一系列时刻得到的种群大小的样本估计来直接估算  $l_x$  的数值。成活曲线 ( $l_x$  对  $x$  的图形)的形状可以提示我们,在什么时候对一种害虫最便于控制以及在什么时候最需要控制。对于在其未成熟期造成损失的害虫(如毛虫),希望及早扑灭,就值得去了解多数的自然死亡出现得早还是迟。对于在成熟期才有害的种(如蚊子、黑蝇、萃萃蝇),只要在未成熟阶段的控制措施是有效的,早晚都没什么关系,那末进行控制的时间就可以选择在根据寿命表判断的该物种最易受损的时候。

编制寿命表的数据可按两种方法收集,采用那种方法决定于所涉及种的寿命。因此需要考虑两种不同类型的寿命表。对于短命的生物可以跟踪一区组个体的命运,在一系列时刻(即一系列年龄)记录存活数直到区组成员全部死去为止。这样的数据能够制定区组寿命表(有时称为水平寿命表)。

对于长寿的生物(其寿命是人寿命的相当部分或者更长),追索一区组的命运是不现实的。可代替为编制现时寿命表(有时称为垂直寿命表)。它依据的是在全部年龄的种群中,通过一个时间间隔观察每个年龄组的成活比例。如果存活率是稳定的,亦即一个个体从  $x$  岁活到  $x + 1$  岁的概率(令为)  $p_x$  与时间无关,则两类寿命表是可互换的;但是,如果与年龄有关的成活率有随时间变化的任何趋势,则它们不可互换。

我们开始假设条件是稳定的,并讨论如何编制区组的和现时的两种寿命表以及它们间有什么关系。显然,在生态工作中两类表都是需要的,因为不同生物种的寿命分布在从细菌的几小时到大水杉的上千年不等。在已制定了寿命表的种中,不太极端的例子有寿命为 9 到 10 周的桡脚类动物(Gehrs 和 Robertson, 1975);一年的针枞醉鱼草(budworm)(Miller,

1963) 和大约 11 年的喜马拉雅山羚羊 (有蹄类动物, 见 Caughley, 1967)。

### 区组寿命表

区组寿命表制定如下: 假设种群在开始时有  $l_0$  个新生的个体, 称之为基数。可令它为 1, 但为避免小数常令它等于 1000, 在一系列相隔相同时间的时刻去数出还活着的个体数。将结果列表如下:

年龄间隔	$x$ 岁时活着的数目	在 $(x, x+1)$ 内死亡的数目	在 $(x, x+1)$ 内死亡的比例	生活在 $(x, x+1)$ 内的时间单位总数	$x$ 岁个体的剩余寿命	观察的 $x$ 岁个体的期望寿命
⋮	⋮	⋮	⋮	⋮	⋮	⋮
$(x, x+1)$	$l_x$	$d_x$	$q_x$	$L_x$	$T_x$	$e_x$
⋮	⋮	⋮	⋮	⋮	⋮	⋮

表中各列的关系如下。显然

$$d_x = l_x - l_{x+1}$$

并且

$$q_x = \frac{d_x}{l_x} = 1 - \frac{l_{x+1}}{l_x}$$

在区间  $(x, x+1)$  中生活的时间长度是对所有个体求和

$$L_x = \int_x^{x+1} l_x dx$$

度量  $L_x$  的单位是个体  $\times$  时间 (类似于人-小时)。每一个在时刻  $x$  时活着的个体, 如果在  $(x, x+1)$  之内死去, 就给出不足一个单位; 如果在整个区间以及时刻  $x+1$  时都活着, 就给出一个单位。如果成活曲线在  $(x, x+1)$  内能够近似地当成直线对待, 那末可写出

$$L_x \doteq \frac{1}{2} (l_x + l_{x+1})$$

种群中活到  $x$  岁的所有成员的剩余总寿命是这些个体的剩余寿命之和, 亦即

$$T_x = \sum_{j=x}^w L_j,$$

其中  $w$  是它们全死光的年龄。因此, 令  $L_x \doteq \frac{1}{2}(l_x + l_{x+1})$ , 有

$$T_x \doteq \frac{l_x}{2} + \sum_{j=x+1}^w l_j.$$

在把时间看成离散的时候, 用来预计种群增长的矩阵  $\mathbf{M}$  中的元素  $P_x$  (看 44 页) 就是

$$P_x = \frac{L_{x+1}}{L_x} \doteq \frac{l_{x+1} + l_{x+2}}{l_x + l_{x+1}} \quad (\text{参看 Leslie 1945}).$$

最后, 对一个  $x$  岁的个体观察的期望寿命  $e_x$  给为

$$e_x = \frac{T_x}{l_x}$$

就是说,  $e_x$  是在时刻  $x$  时整个活着种群的剩余总寿命去除以当时有份的个体数目  $l_x$ 。

基于实际观察的区组寿命表是由随机变量的观察值组成的一批实验数据。因此表中各项都只是基本种群量的带有抽样误差的估计。Chiang (1968) 已非常全面地讨论了这些变量的概率分布。做为一个例子, 这里我们推导区组中最后存活者死亡年龄  $W$  的概率分布及期望。

变量  $W$  有链式二项分布, 这可由如下球罐方案类比的机制得出。想象有一排无限多个混有黑球、白球的罐子, 第  $x$  罐中白球的比例是  $p_x$ 。假若从第 0 罐中随机地抽取  $l_0$  个球, 令其中有  $l_1$  个白球; 由此结果从第一罐中抽取  $l_1$  个球, 其中  $l_2$  个白球; 于是从第二罐中抽取  $l_2$  个球, ……等等。显然  $l_{x+1} = l_x p_x$ 。利用这个球罐方案, 变量  $W$  是只抽得黑球的罐序号(从

0号开始),因此也是最后一次抽取。

再想象从第  $x$  罐取出的每一个白球(代表存活者)各自联系到从第  $x+1$  罐抽取的一个球(它可以是白的或者黑的)。于是一系列联系的球代表了一个生物的一生。可见某一给定个体活到  $i-1$  岁的概率,记为  $p_i$ , 给为  $p_i = p_0 p_1 p_2 \cdots p_{i-1}$ ; 还可看到, 给定  $k$  个个体, 它们全活到  $i-1$  岁的概率是  $p_i^k$ 。

现在我们可以得到  $W = w$  的概率:

$$p_r\{W = w\} = \sum_{k=1}^{l_0} [p_r(\text{从第 } w \text{ 罐抽取 } k \text{ 个球})$$

$$\times p_r(\text{这 } k \text{ 个球全为黑球})]$$

$$= \sum_{k=1}^{l_0} \binom{l_0}{k} p_w^k (1-p_w)^{l_0-k} (1-p_w)^k,$$

$$w = 0, 1, \dots$$

$$= \left( \sum_{k=0}^{l_0} \binom{l_0}{k} [p_w(1-p_w)]^k (1-p_w)^{l_0-k} \right)$$

$$- (1-p_w)^{l_0} = [p_w(1-p_w) + 1$$

$$- p_w]^{l_0} - (1-p_w)^{l_0};$$

最后, 因为  $p_w p_w = p_{w+1}$ , 所以  $w$  的概率分布为

$$p_r\{W = w\} = (1-p_{w+1})^{l_0} - (1-p_w)^{l_0},$$

$$w = 0, 1, \dots$$

它的期望是

$$E(W) = \sum_{w=0}^{\infty} w [(1-p_{w+1})^{l_0} - (1-p_w)^{l_0}].$$

为简化起见, 令  $(1-p_x)^{l_0} = Q_x$ , 则

$$E(W) = \lim_{v \rightarrow \infty} \sum_{w=0}^v w (Q_{w+1} - Q_w)$$

$$= \lim_{v \rightarrow \infty} \left[ v Q_{v+1} - \sum_{i=1}^v Q_i \right].$$

随  $v \rightarrow \infty$  令  $p_{v+1} = 0$ , 因此  $Q_{v+1} \rightarrow 1$ . (这相当于假设任何个体不可能无限期地活下去).

于是

$$E(W) = \sum_{w=0}^{\infty} (1 - Q_w) = \sum_{w=0}^{\infty} [1 - (1 - p_w)^w].$$

特别当  $l_0 = 1$ , 有

$$E(W) = \sum_{w=0}^{\infty} p_w.$$

更详细的内容参看 Chiang (1968).

### 现时寿命表

前面已讲了区组寿命表与现时寿命表之间的基本差别。回忆, 区组表中的原始数据是寿命表函数  $l_x$  的值, 而现时表中的原始数据是不同年龄组的个体数以及它们在一单位时间内的死亡数。

实际上, 除了实验室培养的种群外, 取得观察的区组表的  $l_x$  值往往是困难的。在野外不仅必须保证存在真正的自然区组, 而且还必须能识别它的成员。要是不符合这些要求, 就需要间接地推导  $l_x$  值。Caughley (1966, 1967) 已讲到了对野生哺乳动物种群求得此值的各种方法。

除了在普查人口国家里人口统计外, 收集现时寿命表的数据也是困难的。表中的原始数据包括  $y_x$  值和  $D_x$  值,  $y_x$  是在该表涉及的时间间隔 (单位长度) 之中点, 在年龄组  $(x, x+1)$  中活着的个体数, 而  $D_x$  是此时间间隔内该年龄组死亡的个数。在生态方面观察这些数值的困难是不言自明的。比率  $M_x = D_x/y_x$  是与年龄有关的死亡率。

现时寿命表<sup>D</sup>的构成如下:

年 龄 组	在时间间隔中点 该年龄组的总数	该 年 龄 组 的 死 亡 数	与年龄有关的 死亡率
⋮	⋮	⋮	⋮
(x, x + 1)	$y_x$	$D_x$	$M_x = \frac{D_x}{y_x}$
⋮	⋮	⋮	⋮

如果种群是稳定的,亦即种群总数不变并且其年龄分布是稳定的,那么  $D_x$  与区组寿命表中的  $d_x$  是相同的,亦即

$$D_x = l_x - l_{x+1}.$$

另外

$$y_x = L_x = \int_x^{x+1} l_x dx \doteq \frac{1}{2} (l_x + l_{x+1}),$$

倘若使用的时间间隔充分短,这个近似是满意的.

因此,与年龄有关的死亡率是

$$M_x = \frac{D_x}{y_x} = \frac{l_x - l_{x+1}}{L_x} \doteq \frac{2(l_x - l_{x+1})}{l_x + l_{x+1}}.$$

让我们来找出  $M_x$  (与年龄有关的死亡率) 与  $q_x$  (在年龄组  $(x, x + 1)$  中死亡的比例) 之间的关系. 根据定义

$$q_x = 1 - \frac{l_{x+1}}{l_x},$$

因此,

$$M_x = \frac{2q_x}{2 - q_x},$$

或者

- 1) 这里列出的是 Chiang (1968) 称为简缩寿命表那类表,虽然这里应用的年龄单位与时间单位是相同的. 另外,我们省去了表示在每时间间隔的活着者中在该间隔内死去的个数比例这一列,这个比例最好取为 0.5,但在生态工作中做此改进的观察往往是不可行的.

$$q_x = \frac{M_x}{1 + \frac{1}{2} M_x}$$

注意,  $q_x$  是一个个体在其年龄范围  $(x, x+1)$  内死亡的概率的估计值, 是直接由区组寿命表得到的, 但是这个区组表只能从现时的寿命表间接得到。可以看出, 因为  $l_{x+1} < l_x$ , 于是

$$y_x = \frac{1}{2} (l_x + l_{x+1}) < l_x, \text{ 所以与年龄有关的死亡率 } M_x =$$

$D_x/y_x$  必然大于  $q_x = D_x/l_x$ 。  $q_x$  值可以加进现时寿命表作为最后一列。

为最后说明区组表与现时表的差别, 值得考虑 Gani (1973) 的描述。他把成活概率  $p_x = 1 - q_x = l_{x+1}/l_x$  表为马尔柯夫矩阵  $\mathbf{P}$  的元素, 此矩阵的状态是年龄组。假设没有个体活到超过  $k$  岁, 并把死亡当成第  $k+1$  个状态, 我们有

$$\mathbf{P} = \begin{array}{c|ccccccc} & 0 & 1 & 2 & \cdots & k-1 & k & k+1 \\ \hline 0 & 0 & p_0 & 0 & \cdots & 0 & 0 & q_0 \\ 1 & 0 & 0 & p_1 & \cdots & 0 & 0 & q_1 \\ 2 & 0 & 0 & 0 & \cdots & 0 & 0 & q_2 \\ \vdots & & & & & & & \\ k-1 & 0 & 0 & 0 & \cdots & 0 & 0 & q_{k-1} \\ k & 0 & 0 & 0 & \cdots & 0 & 0 & 1 \\ k+1 & 0 & 0 & 0 & \cdots & 0 & 0 & 1 \end{array}$$

这里第  $(i, j)$  元素是个体在一步中由  $i$  状态进到  $j$  状态的概率。因此, 对  $i < k$  第  $(i, i+1)$  元素是个体从  $i$  岁活到  $i+1$  岁的概率; 同时第  $(i, k+1)$  元素是互补的概率  $q_i = 1 - p_i$ , 它是不需要单独测量的。

现在考虑  $\mathbf{P}$  的元素与两种寿命表的项目之间的关系。当且仅当种群是稳定的时候,  $\mathbf{P}$  的元素与时间无关, 并且  $\mathbf{P}$  的



最后一列给出了区组寿命表中出现的  $q_x$  值, 如果需要的话这些值也可放在现时寿命表中。

但是如果种群不是稳定的, 则每个时间间隔都有不同的马尔柯夫矩阵, 比如  $\mathbf{P}(t)$ 。  $\mathbf{P}(t)$  中的第  $(i, i+1)$  元素是  $p_i(t)$ ——在间隔  $(t-1, t)$  之末为  $i$  岁的一个个体活到间隔  $(t, t+1)$  (此时它将进入  $i+1$  岁) 的概率。 这个个体属于在时间间隔  $(t-i-1, t-i)$  中出生的区组。 由于种群是不稳定的, 每个区组都有其自身特定的区组寿命表, 所以要汇集  $\mathbf{P}(t)$  的项目就需要查看在  $k+1$  个相邻时间间隔构成的  $k+1$  个不同的区组表。 反之, 从马尔柯夫矩阵重构一个区组表, 也要求  $k+1$  个相邻矩阵的元素。 但是, 如果现时寿命表中加上一列  $q_x$  值, 则它们就是对应于同一时间间隔的  $\mathbf{P}(t)$  的最后一列元素。

总之, 矩阵  $\mathbf{P}(t)$  与现时寿命表描述在时间间隔  $(t, t+1)$  时作用于所有年龄个体的事件; 而区组寿命表描述同一年龄的个体从出生直到最后一个存活者死亡所遇到的事件。

## 第五节 竞争种的动态

### I. 两种竞争

#### 一、引言

五、六两节我们考虑两个或多个种(或种群)生活在一起并相互影响的系统的动态。这一课题面广而且近来已有权威的专著 (May, 1973; Maynard Smith, 1974), 我们这里的讲述将不是一般的。我将集中讨论特别值得注意的或者将来特别可能发展的方面。我尽力协调枯燥的论述不适用的数学通

性与罗列狭窄限制的研究情况这两个方面，如果不好协调就都提一点。在讲下去前，读者先应好好看一下各段的标题。

关于理论和实用生态学中数学模型构造的某些一般评论在第六节末给出；而在此之前我们将不论及这样的事实：数学模型总是建立在若干个（但是大量的）其合理性有争议的、简化假设的基础上的。

有关分析一个特定模型（当然认为它是值得分析的）的目的和方法，如下的初步综述可能是有用的。

为描述两个以上种（或种群）相互影响而设计的数学模型，通常是一组微分方程，并且此模型往往是确定性的（有一些例外：本节第三和五段讲到差分方程模型；第四段讲到随机模拟模型）。在分析它们时，首要的目的是判断其稳定性。

稳定性问题的真正意义取决于模型的微分方程是线性的还是非线性的；这些方程把每个种（或种群）的增长率（不是个体的而是整个种群的增长率）确定为各竞争种群大小的函数。此问题的意义是取决于假定方程适用于种群大小的所有可能的组合呢？还是只限于在所有增长率都同时为0的平衡点的邻域。前种情况下，我们的研究涉及到全局稳定性，而后者是邻域稳定性或者局部稳定性。

如果差分方程是全局（或局部）线性的，则可用 Routh-Hurwitz 准则去检验其全局（或局部）稳定性。本节二、五两段对两个种情况说明了此准则的应用；第六节第一段对  $k$  个种情况再全面讲述。它的应用须先假定方程系数的数值是已知的。在生态范围内，往往不能得到竞争种系统的详细资料，只能决定系数的符号而不是量值。于是，我们只能检验定性的稳定性，第六章第二段有这方面的内容。

如果微分方程是全局非线性的，我们也可以在平衡点（如

果有的话)的一个充分小的邻域把它当做近似线性的,再用 Routh-Hurwitz 准则判断其在该邻域的局部稳定性。当然这个结果对全局来说不一定是真的。在其平衡点邻域不稳定的一个非线性模型可以是广义稳定的:它显出稳定的有界循环。本节第五段用一个例子讲述这方面的内容。判断一个模型是稳定的,还是在不稳定平衡点周围得到稳定有界循环的准则,可以方便地叫做 Kolmogorov 准则,在第五段讲到它;虽然它的讲述超出了本书的范围,但仍给出了可找到全面讨论它的参考文献。

局部和全局稳定性,定性稳定性,线性和非线性模型以及各种诊断准则,都是现时(1976年)非常活跃的研究中进展很快的核心课题。但是我们对两个相互影响种的讨论,仍然从两竞争种的经典描述方法(本节第二、三段)开始,按此方法差分方程可代替经典的微分方程,而且还可以模拟随机性的作用。

## 二、两种间的竞争: Gause 模型

考虑两个一块出现的种(或种群),假设每个种的增长率受到本种和另一种两者成员的抑制。用  $N_i (i = 1, 2)$  表示第  $i$  种的个体数,假定它们的行为可以描述为如下一对微分方程<sup>1)</sup>:

$$\frac{1}{N_i} \frac{dN_i}{dt} = r_i - a_{ii}N_i - a_{ij}N_j \quad (5.1)$$

这里第一个方程中  $i = 1, j = 2$ ; 第二个方程中  $i = 2, j = 1$ 。

这样,我们假设了在任一时刻每个种群中的每个体的增长

1) 这组方程可方便地称为 Gause 竞争方程,虽然此方程不是他提出的,但他在 (Gause, 1934) 中深入地研究了方程的生物结果。

率是两竞争种在同一时刻大小的线性函数。每个种群如果单独存在应该阻滞地增长,对种  $i$  来说有阻滞参数  $r_i$  和  $a_{ii}$ ;  $a_{ij}$  衡量种  $j$  的存在影响种  $i$  增长的程度。

一般, 这组联立微分方程 (5.1) 不能以显式解出。我们首先考虑能够求解的一种特殊情况, 然后再回头考虑较一般的情况, 容许解出此方程的简化情况, 在于假设任一种的一个个体对所有其它(两种的)个体的抑制作用相同。因此, 两种中的每个个体的行为就如同在大小为  $N = N_1 + pN_2$  的一个种群中的竞争。系数  $p$  是考虑两种的成员可能抑制作用不相同。如果第二种的个体对资源的占用小于第一种, 则  $p < 1$ ; 反之, 如果第一种比对方的要求少, 则  $p > 1$ 。在任何情况下, “有效抑制种群”的大小  $N$  对两个种都是相同的。

作了这个假设, (5.1) 可以换为

$$\begin{aligned} \frac{dN_1}{dt} &= r_1 N_1 - (a_1 N) N_1, \\ \frac{dN_2}{dt} &= r_2 N_2 - (a_2 N) N_2. \end{aligned} \quad (5.2)$$

于是得到

$$\begin{aligned} a_{11} N_1 + a_{12} N_2 &= a_1 N = a_1 (N_1 + p N_2), \\ a_{21} N_1 + a_{22} N_2 &= a_2 N = a_2 (N_1 + p N_2). \end{aligned}$$

因此,

$$\begin{aligned} (a_{11} - a_1) N_1 + (a_{12} - a_1 p) N_2 &= 0, \\ (a_{21} - a_2) N_1 + (a_{22} - a_2 p) N_2 &= 0, \end{aligned}$$

所以

$$\begin{aligned} a_1 &= a_{11}; & \frac{a_{12}}{a_{11}} &= p, \\ a_2 &= a_{21}; & \frac{a_{22}}{a_{21}} &= p, \end{aligned}$$

或者

$$a_{12}a_{21} = a_{11}a_{22}.$$

这个关系等价于已作的假设：即有效抑制种群的大小对两个种是相同的。现在方程 (5.2) 可以改写成

$$\frac{1}{N_1} \frac{dN_1}{dt} = \frac{d}{dt} \ln N_1 = r_1 - a_{11}N_1,$$

$$\frac{1}{N_2} \frac{dN_2}{dt} = \frac{d}{dt} \ln N_2 = r_2 - a_{22}N_2.$$

消去  $N$ , 得

$$\frac{d}{dt} (a_{21} \ln N_1 - a_{11} \ln N_2) = \frac{d}{dt} \ln \left( \frac{N_1^{a_{21}}}{N_2^{a_{11}}} \right) = r_1 a_{21} - r_2 a_{11},$$

所以

$$\frac{N_1^{a_{21}}}{N_2^{a_{11}}} = \frac{[N_1(0)]^{a_{21}}}{[N_2(0)]^{a_{11}}} \exp[(r_1 a_{21} - r_2 a_{11})t],$$

其中  $N_i(0) (i = 1, 2)$  是  $t = 0$  时两个种群的初始大小。

显然, 如果这个混合种群保持充分长久, 就只有一个种存在而另一种会死光。这个结果只取决于  $r_1 a_{21}$  是大于还是小于  $r_2 a_{11}$ , 并不受初始种的大小影响。如果  $r_1 a_{21} > r_2 a_{11}$ , 则最后第一种‘胜利’, 第二种死光; 如果  $r_1 a_{21} < r_2 a_{11}$ , 则情况相反。一旦失败的种已经死光, 胜利者将遵照一个种的阻滞过程继续增长。

现在我们去掉每个种受到相同的有效种群抑制这个简化的假设, 即假设  $a_{12}a_{21} \neq a_{11}a_{22}$ 。要考虑四种可能的情况, 图 5.1 中用图形很清楚地表出了它们。在这里状态空间的图中可以把混合种群在任一时刻的组成表示成点, 其坐标是在该时刻  $N_1$  和  $N_2$  的数值。

现在考虑使  $dN_1/dt = 0$  的点的轨迹, 它是一条直线(图中表为实线), 称为  $N_1$ -等倾线:

$$r_1 - a_{11}N_1 - a_{12}N_2 = 0 \quad \text{或} \quad N_1 = \frac{r_1 - a_{12}N_2}{a_{11}}.$$

它与  $N_1$ -轴交于  $N_1 = r_1/a_{11}$ , 与  $N_2$ -轴交于  $N_2 = r_1/a_{12}$ . 如果在任一时刻表示混合种群的点落在这条直线以下, 也就是说, 如果

$$N_1 < \frac{r_1 - a_{12}N_2}{a_{11}},$$

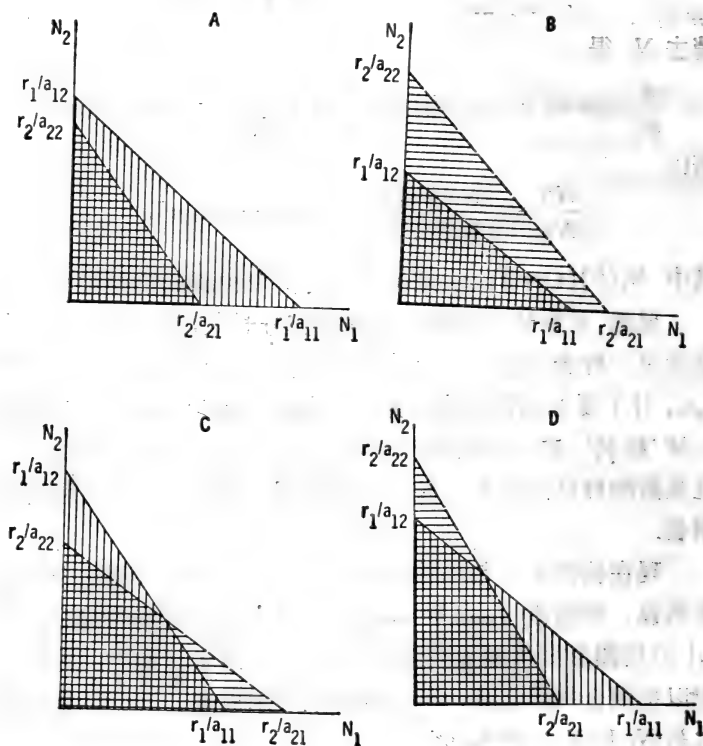


图 5.1  $N_1$ -等倾线  $N_1 = (r_1 - a_{12}N_2)/a_{11}$  (实线) 与  $N_2$ -等倾线  $N_2 = (r_2 - a_{21}N_1)/a_{22}$  (虚线) 之间的四种可能关系. 竖影线区域内第一种增加; 横影线区域内, 第二种增加.

- (A) 第一种‘胜利’, (B) 第二种‘胜利’,  
(C) 稳定平衡 (D) 不稳定平衡

那末

$$\begin{aligned} \frac{dN_1}{dt} &= N_1(r_1 - a_{11}N_1 - a_{12}N_2) \\ &> N_1 \left[ r_1 - a_{11} \frac{(r_1 - a_{12}N_2)}{a_{11}} - a_{12}N_2 \right] = 0 \end{aligned}$$

所以第一种种群大小增加。相反,如果

$$N_1 > \frac{r_1 - a_{12}N_2}{a_{11}}, \quad \text{则} \quad \frac{dN_1}{dt} < 0$$

所以第一种种群大小下降。在图中用竖影线表示第一种要增加的区域;没有竖影线的区域,它要下降。

类似的论证指出,直线(图中的虚线)

$$r_2 - a_{21}N_1 - a_{22}N_2 = 0$$

表示  $dN_2/dt = 0$  的  $N_2$ -等倾线,它与  $N_1$ -轴交于  $N_1 = r_2/a_{21}$ , 与  $N_2$ -轴交于  $N_2 = r_2/a_{22}$ 。一旦表示混合种群的点落在这条直线以下(有横影线的区域),则  $dN_2/dt > 0$ , 第二种的种群要增加;相反,在这条直线以上(没有横影线),第二种必下降。

开始混合种群的  $N_1$  和  $N_2$  都是小的,因此,在任一个图中表示初始物种组成的点都落在交叉影线的范围内。现在可以看出图中的四种可能情况取决于等倾线的相对位置,因而取决于参数的数值。比如在图 5.1A 中  $N_1$ -等倾线完全在  $N_2$ -等倾线的上面,亦即  $r_1a_{22} > r_2a_{12}$ ,  $r_1a_{21} > r_2a_{11}$ 。虽然在第二种是稳定的或者下降的时候,第一种有时还能增加,但是,决不会发生相反的情况,由此可见,第一种最终必然完全取代第二种。

图 5.1B 表出相反的情况:  $r_2a_{12} > r_1a_{22}$ ,  $r_2a_{11} > r_1a_{21}$ , 此时第二种要‘胜利’,第一种要死光。

在这两种情况下,不存在同为正数的数对  $(N_1, N_2)$ , 满

足联立方程  $dN_1/dt = dN_2/dt = 0$ , 因此, 使两个种群的大小保持不变的平衡条件不可能成立。

现在考虑图 5.1C 和 5.1D, 其中两条等倾线彼此相交, 其交点  $(N_1^*, N_2^*)$  为

$$N_1^* = \frac{r_1 a_{22} - r_2 a_{12}}{a_{11} a_{22} - a_{12} a_{21}}, \quad N_2^* = \frac{r_2 a_{11} - r_1 a_{21}}{a_{11} a_{22} - a_{21} a_{12}}.$$

理论上讲, 严格地具有这个组成的混合种群应当永远保持不变, 但是, 注意有一种情况平衡是稳定的, 而另一种情况是不稳定的。

图 5.1C 中,  $r_1 a_{22} > r_2 a_{12}$ ,  $r_2 a_{11} > r_1 a_{21}$  表示稳定平衡的条件。不管两个种的初始数目是多少, 随着时间的推移, 第一种将稳定地接近于  $N_1^*$ , 第二种将稳定地接近于  $N_2^*$ 。这是因为, 在  $dN_1/dt \geq 0$  和  $dN_2/dt \leq 0$  的竖影线区域内, 同时有  $N_1 \leq N_1^*$  和  $N_2 \geq N_2^*$ ; 相应的, 在  $dN_1/dt \leq 0$  和  $dN_2/dt \geq 0$  的横影线区域内, 同时有  $N_1 \geq N_1^*$  和  $N_2 \leq N_2^*$ 。这都是负反馈的情况。

在图 5.1D 中表示了不稳定平衡的条件, 即  $r_2 a_{12} > r_1 a_{22}$ ,  $r_1 a_{21} > r_2 a_{11}$ 。此时我们有

$$\left. \begin{array}{l} \frac{dN_1}{dt} \leq 0 \\ \frac{dN_2}{dt} \geq 0 \end{array} \right\} \text{(横影线区域), 此时} \left\{ \begin{array}{l} N_1 \leq N_1^* \\ N_2 \geq N_2^* \end{array} \right.$$

相反,

$$\left. \begin{array}{l} \frac{dN_1}{dt} \geq 0 \\ \frac{dN_2}{dt} \leq 0 \end{array} \right\} \text{(竖影线区域), 此时} \left\{ \begin{array}{l} N_1 \geq N_1^* \\ N_2 \leq N_2^* \end{array} \right.$$

因此, 任何的混合种群必然达到这种状态: 第一种死光, 第二种独占资源而生存; 或者相反。出现了正反馈, 所以平衡



状态是不稳定的。到底是那一个种胜利，不仅依赖于参数的数值，而且还依赖于两个种的初始种群大小；要决定任何特定情况的结果，必须随着时间的推移去追踪该混合种群的组成所发生的变化。在第三段描述这种做法。

现在回忆 (5.1)，即

$$\frac{1}{N_i} \frac{dN_i}{dt} = r_i - a_{ii}N_i - a_{ij}N_j, \quad (5.1)$$

这一对方程中第一个方程有  $i=1, j=2$ ；第二个方程有  $i=2, j=1$ 。可见  $r_i/a_{ii} = K_i$  是种  $i$  在没有种  $j$  时能够达到的饱和水平；而且还可以令  $a_{ij}/a_{ii} = \alpha_{ij}$  去衡量种  $i$  经受的种间竞争与它经受的种内竞争的比例。用这些系数，(5.1) 可改写如下：

$$\frac{1}{N_i} \frac{dN_i}{dt} = \frac{r_i}{K_i} (K_i - N_i - \alpha_{ij} N_j). \quad (5.2)$$

用  $r$  和  $a$  时种的稳定平衡条件是

$$r_i a_{ij} > r_j a_{ji}$$

现在变成

$$K_i > K_j \alpha_{ij}.$$

Vandermeer (1975) 还提出了描述稳定性条件其它方式。我们令  $a_{ij}/a_{jj} = \beta_{ij}$ ，则它衡量了种  $j$  对种  $i$  发挥的种间竞争与它发挥的种内竞争之比。（注意， $\alpha_{ij}$  与  $\beta_{ij}$  间的差别： $\alpha_{ij}$  是种  $i$  经受竞争的相对度量，而  $\beta_{ij}$  是种  $j$  发挥竞争的相对度量）。现在稳定平衡的条件变成  $r_i > r_j \beta_{ij}$ 。

将两个种(受此模型支配的)稳定共存所必须满足的三种写法的条件对集中在一起是有意义的。它们是

$$r_i a_{jj} > r_j a_{ji} \quad (5.3a)$$

或者

$$K_i > K_j \alpha_{ij} \quad (5.3b)$$

或者

$$r_i > r_j \beta_{ij} \quad (5.3c)$$

这里，每一对不等式中第一个有  $i = 1, j = 2$ ；第二个有  $i = 2, j = 1$ 。

正如 Vandermeer 指出的，我们可以随便选出三对不等式之一种，用来表示容许稳定共存的条件。若选用 (5.3a) 或 (5.3c)，则我们可以说，竞争的结局不取决于这些种群在没有种间竞争时所能达到的饱和水平，而是取决于种的固有增长率  $r_i$ ；若选用 (5.3b) 做为共存条件，则适合于相反的说法。显然，选择是主观的。

如图 5.2 所示，条件 (5.3b) 和 (5.3c) 可以形象地描绘出来。与图 5.1 一样，种 1 增长的条件描述是竖影线，种 2 增长是横影线。因此，交叉影线表示了容许两个种共存于稳定平衡中的条件。

Gause 方程 (5.1) 是非线性的；考察受此模型支配的两个种群在其平衡点的邻域的性态是有启发的，这个邻域充分小以使增长率可以近似于线性的微分方程。为得到这种近似方程，我们将 (5.1) 式右端展成 Taylor 级数。首先令

$$\frac{dN_i}{dt} = \dot{N}_i, \quad N_i(r_i - a_{ii}N_i - a_{ij}N_j) = F_i(N);$$

又用  $(\mathbf{N}^*)$  代表平衡点  $(N_1^*, N_2^*)$ ，并且注意

$$F_i(\mathbf{N}^*) = F_j(\mathbf{N}^*) = 0.$$

则 (5.1) 可写成

$$\begin{aligned} \dot{N}_i &= F_i(\mathbf{N}), \\ \dot{N}_j &= F_j(\mathbf{N}). \end{aligned} \quad (5.4)$$

这些方程，比如第一个方程在  $\mathbf{N}^*$  周围的 Taylor 级数是

$$\begin{aligned} \dot{N} &= F_i(N^*) + (N_i - N_i^*) \left. \frac{\partial \dot{N}_i}{\partial N_i} \right|_{\mathbf{N}^*} \\ &+ (N_j - N_j^*) \left. \frac{\partial \dot{N}_i}{\partial N_j} \right|_{\mathbf{N}^*} + \dots \dots \dots (\text{高阶项}) \end{aligned} \quad (5.5)$$

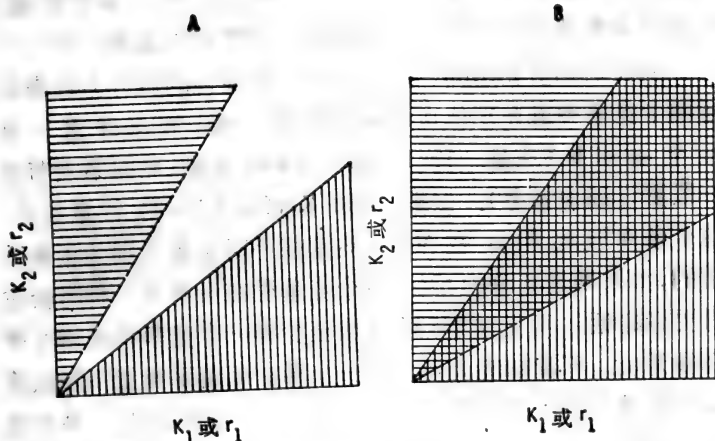


图 5.2 在 A 和 B 两图中，实线  $K_1 = K_2\alpha_{12}$  (或  $r_1 = r_2\beta_{12}$ ) 以下的竖影线区域表示种 1 增加的条件。虚线  $K_2 = K_1\alpha_{21}$  (或  $r_2 = r_1\beta_{21}$ ) 以上的横影线区域表示种 2 增加的条件。只有当区域重叠时，如图 B 的交叉影线区域，两个种才能稳定共存；在图 A 条件下是不可能的

现在

$$\frac{\partial \dot{N}_i}{\partial N_i} = (r_i - a_{ii}N_i - a_{ij}N_j) - a_{ii}N_i,$$

因为在  $N^*$  点括号内的项为 0，所以有

$$\left. \frac{\partial \dot{N}_j}{\partial N_j} \right|_{N^*} = -a_{jj}N_j^*;$$

还有

$$\left. \frac{\partial \dot{N}_j}{\partial N_j} \right|_{N^*} = -a_{ij}N_i^*.$$

下面再令  $N_i - N_i^* = n_i$  和  $N_j - N_j^* = n_j$ ，这样测量的种群大小是与其平衡值的差额。另外，我们在平衡点的一个使得 (5.5) 中  $n_i^2, n_j^2, \dots$  项均可忽略的充分小的邻域内考虑系统的行为。于是 (5.4) 变成

$$\dot{n}_i = (-N_i^*)(a_{ii}n_i + a_{ij}n_j), \quad (5.6)$$

与每次一样, 有  $i=1, j=2$  及  $i=2, j=1$  两个方程. 若适当调整其它的系数, 则常数因子  $-N_i^*$  可以去掉.

现在正如所要求的, 我们已用一对线性的微分方程来表示两个竞争种群在平衡点邻域的行为. 稳定的条件之一是  $a_{11} + a_{22} < 0$  (这是一种 Routh-Hurwitz 准则, 后面第六节第一段更详细地考虑). 但是, 正如 Keyfitz (1968) 注意到的, 这个条件与  $a_{11}$  和  $a_{22}$  在  $N_1$  和  $N_2$  都很小时必须分别为正是矛盾的, 如果种是竞争的, 因而每个竞争种在没有另一种时会过得更好的话. 可见在  $N^*$  的邻域至少有一个竞争种的增长率必须为负. 不管初值为何, 某一个种在朝着平衡值下降以前必须超过该值. 在图 5.3 中形象地表明确实是如此. 等价地说, 在图 5.1C 中, 系统的轨迹从状态空间的交叉影线区域的一点, 要是不先越出此区域的话就不能达到  $(N_1^*, N_2^*)$ .

Rescigno 和 Richardson (1967) 用完全不同的论述得到了相同的结果. 他们还指出, 在图 5.1c 中, 平衡点也不能从无影线区域直接达到, 而只能从某一单影线区域达到.

### 三、Gause 竞争模型的离散时间变型

已经提到联立微分方程 (5.1) 一般不能明确地解出. 因此, 为确定受这组方程支配的两个种群的事件动向, 必须寻求这样的差分方程, 它可以从已知的两个种群在时刻  $t$  时的大小, 去预测时刻  $t+1$  时的大小, 也就是说, 我们要求如下形式的表达式:

$$N_i(t+1) = f_i[N_1(t), N_2(t)] \quad (i=1, 2)$$

于是, 给出了  $N_1(0)$  和  $N_2(0)$ , 就能够逐次地计算  $N_1(1)$ ,  $N_2(1)$ ,  $N_1(2)$ ,  $N_2(2)$ ,  $\dots$ . 在不稳定平衡的条件下, 用这个方法可以发现两个竞争种对于已知的数值  $N_1(0)$  和  $N_2(0)$ , 究竟谁将是胜利者.

在 23 页已经指出：单种种群的简单阻滞增长既可以描述为微分方程  $dN/dt = N(a - bN)$ ，也可以描述为差分方程：

$$N(t+1) = \frac{\lambda N(t)}{1 + \alpha N(t)},$$

其中  $\lambda = e^r$ ， $\alpha = (\lambda - 1)/K = s(\lambda - 1)/r$ ；（现在只包括一个种时对  $\lambda$  没加上脚标）。

这就指示我们，微分方程(5.1)可以代替为一对差分方程：

$$N_i(t+1) = \frac{\lambda_i N_i(t)}{1 + \alpha_i N_i(t) + \gamma_i N_j(t)}; \quad (5.7)$$

（参看 Leslie, 1958）。同前，这对方程的第一个  $i = 1, j = 2$ ；

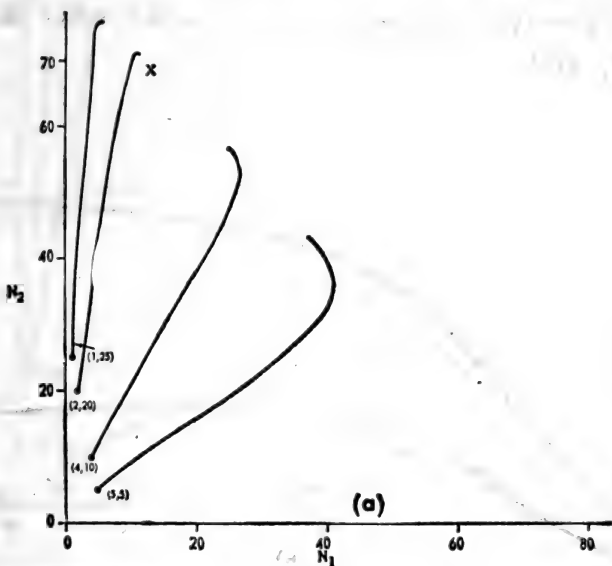


图 5.3a 曲线族  $dN_1/dt = N_1(0.1 - 0.0014N_1 - 0.0012N_2)$  与  $dN_2/dt = N_2(0.08 - 0.0009N_1 - 0.001N_2)$  中的四条曲线，其端点标有初始种群大小  $[N_1(0), N_2(0)]$ ，每条曲线表示到  $t = 100$ 。稳定平衡点为  $N_1 = 12.5, N_2 = 68.75$

第二个  $i = 2, j = 1$ .

现在我们要指出, 假若  $\alpha_i$  和  $\gamma_i$  都与  $(\lambda_i - 1)$  成比例, 则 (5.7) 与 (5.1) 是等价的. 同时还要用微分方程的参数去求出差分方程的参数.

首先注意, 如果种  $i$  完全不受种内和种间竞争的影响, 我们应有

$$N_i(t+1) = \lambda_i N_i(t); \quad N_i(t+2) = \lambda_i^2 N_i(t); \cdots, \\ N_i(t+h) = \lambda_i^h N_i(t).$$

这样  $\lambda_i$  是自然增加的有限率. 因此, 它是考虑的时间间隔的函数. 在写出符合 (5.7) 的  $N_i(t+h)$  的表达式时, 就必须在  $\lambda_i$  出现的地方换上  $\lambda_i^h$ .

令  $\alpha_i = c(\lambda_i - 1)$ ,  $\gamma_i = c'(\lambda_i - 1)$ , 其中  $c$  和  $c'$  是比例常数. 可见

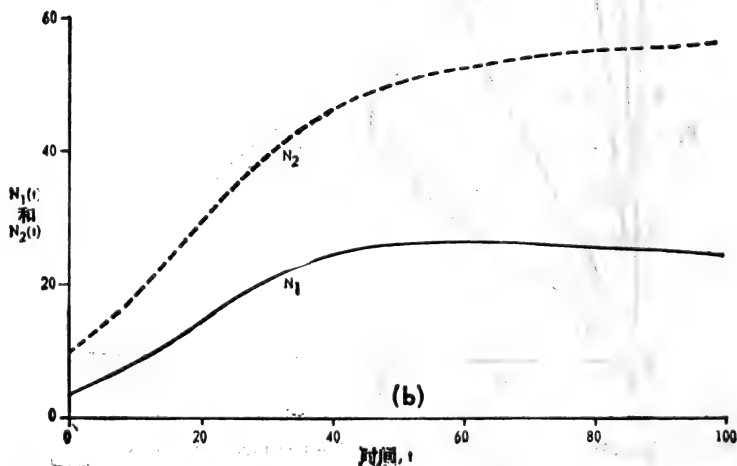


图 5.3b 已知  $N_1(0) = 4$ ,  $N_2(0) = 10$ ,  $N_1$  和  $N_2$  随时间的变化, 直到  $t = 100$ . 最终他们将与  $N_1 = 12.5$ ,  $N_2 = 68.75$  相平

$$N_i(t+h) = \frac{\lambda_i^h N_i(t)}{1 + c(\lambda_i^h - 1)N_i(t) + c'(\lambda_i^h - 1)N_j(t)}$$

所以

$$\frac{N_i(t+h) - N_i(t)}{h} = N_i(t) \frac{(\lambda_i^h - 1)}{h} \times \left[ \frac{1 - cN_i(t) - c'N_j(t)}{1 + c(\lambda_i^h - 1)N_i(t) + c'(\lambda_i^h - 1)N_j(t)} \right]$$

当  $h \rightarrow 0$  时, 左端趋于  $dN_i/dt$ .

另外,

$$\lim_{h \rightarrow 0} \frac{\lambda_i^h - 1}{h} = \lim_{h \rightarrow 0} \frac{\lambda_i^h \ln \lambda_i}{1} = \ln \lambda_i;$$

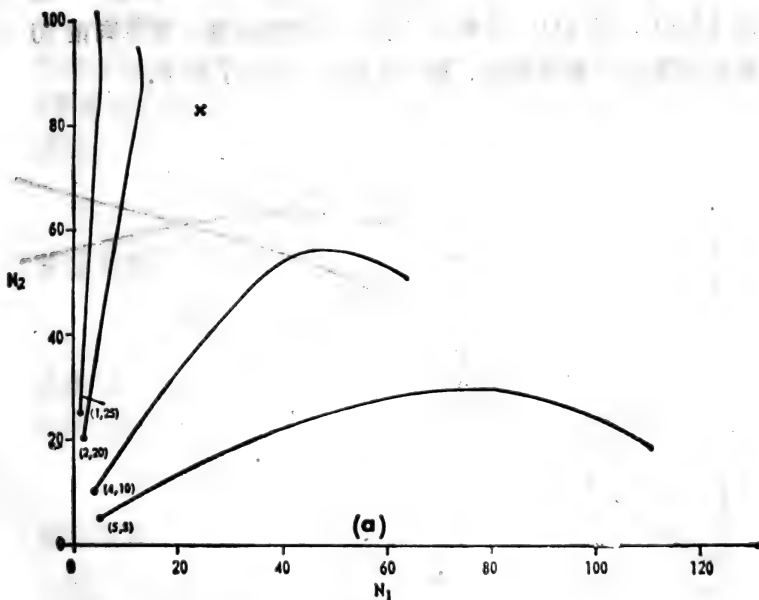


图 5.4a 曲线族  $\begin{cases} dN_1/dt = N_1(0.1 - 0.0007N_1 - 0.001N_2) \\ dN_2/dt = N_2(0.075 - 0.0007N_1 - 0.0007N_2) \end{cases}$  的四条曲线, 端点标有初始种群大小  $[N_1(0), N_2(0)]$ , 每曲线表到  $t = 100$ , 不稳定平衡点为  $N_1 = 23.8, N_2 = 83.3$

并且,随  $h \rightarrow 0$ , 方括号中表达式的分母趋于1. 所以

$$\frac{dN_i}{dt} = N_i(t) \ln \lambda_i [1 - cN_i(t) - c'N_j(t)].$$

如果 (1)  $\ln \lambda_i = r_i$ , 则  $\lambda_i = \exp[r_i]$ ,

$$(2) c \ln \lambda_i = a_{ii}, \text{ 则 } \alpha_i = \frac{a_{ii}(\lambda_i - 1)}{r_i},$$

$$(3) c' \ln \lambda_i = a_{ij}, \text{ 则 } \gamma_i = \frac{a_{ij}(\lambda_i - 1)}{r_i},$$

那末这个方程就等价于 (5.1). 因此, 如果已知 (5.1) 的常数, 就可得到 (5.7) 的常数. 于是, 对于任何预先给定的初始种群组成, 比如  $[N_1(0), N_2(0)]$ , 可以对  $i = 1, 2, \dots$  算出  $[N_1(t), N_2(t)]$ , 就画出了混合种群的轨迹, 用不同的初始点可导出一整族轨迹. 图 5.3 和 5.4 给出了例子.

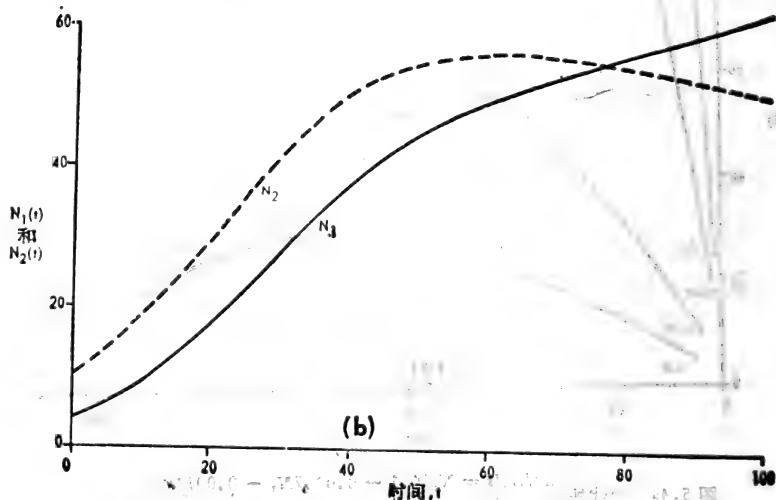


图 5.4b 已知  $N_1(0) = 4$ ,  $N_2(0) = 10$ , 直到  $t = 100$ ,  $N_1$  和  $N_2$  随时间的变化. 最终第 2 种要死光.



#### 四、两个竞争种群增长的随机模拟

上述确定性情况只需要知道(5.1)的参数,如果它们给出了不稳定的平衡,那末由每个种的初始数目就能够预言竞争的确切结果。对于生殖和死亡都是有点凭机会的自然种群来说,那就不是如此。一个可望继续存在的种(不管是单独存在还是与竞争者一起存在),总会有由于不幸在一个有限时期中死亡超过了生殖而绝了种的危险。

因此,对竞争过程进行随机模拟是有意义的,从中可以经验地估计出在已知条件下确实实现了理论上预期结果的概率。在模拟此过程以前必须更详细地写出(5.1),记住它们仅仅表示生殖和死亡的纯差额。与模拟单种的阻滞增长一样(参看 28 页),在这里也需要分别处理生殖率和死亡率。因为方程

$$\frac{dN_i}{dt} = (r_i - a_{ii}N_i - a_{ij}N_j)N_i$$

表示生殖和死亡的纯结果,我们把它写成更完全的形式

$$\frac{dN_i}{dt} = N_i[\lambda_i(N_i|N_j) - \mu_i(N_i|N_j)]$$

其中  $\lambda_i(N_i|N_j)$  是在本种有  $N_i$  个成员,另一种有  $N_j$  个成员时,种  $i$  的生殖率;  $\mu_i(N_i|N_j)$  是同样情况的死亡率。如果

$$\lambda_i(N_i|N_j) = r'_i - a'_{ii}N_i - a'_{ij}N_j,$$

$$\mu_i(N_i|N_j) = r''_i + a''_{ii}N_i + a''_{ij}N_j,$$

我们就有

$$\frac{dN_i}{dt} = N_i[(r'_i - r''_i) - (a'_{ii} - a''_{ii})N_i - (a'_{ij} - a''_{ij})N_j].$$

(5.8)

方程(5.8)考虑到这个事实: 每个种在任一时刻的生殖率和死亡率都要受到当时存在的本种成员数目和竞争种成员

数目的影响。

表 5.1 给出了种群中的可能事件及其概率,其中  $C$  是使这些概率之和等于 1 的常数。

表 5.1

事 件	概 率	
第一种生殖:	$N_1 \rightarrow N_1 + 1; N_2 \rightarrow N_2$	$CN_1\lambda_1(N_1 N_2)$
第一种死亡:	$N_1 \rightarrow N_1 - 1; N_2 \rightarrow N_2$	$CN_1\mu_1(N_1 N_2)$
第二种生殖:	$N_1 \rightarrow N_1; N_2 \rightarrow N_2 + 1$	$CN_2\lambda_2(N_1 N_2)$
第二种死亡:	$N_1 \rightarrow N_1; N_2 \rightarrow N_2 - 1$	$CN_2\mu_2(N_1 N_2)$

如果愿意的话,用 30 页描述的方法也能够对相继两次事件的间隔做出模拟。但一般只需要做出  $N_2$  对  $N_1$  的图形,而对时间间隔很少兴趣。Barnett (1962) 对两个竞争种的命运给出了许多用计算机模拟的例子,除了画出  $N_2$  对  $N_1$  的图形外,他还对每个例子指出了在某个种绝种以前所出现的步数(即出现的生殖和死亡的次数)。

### 五、寄主-寄生物和捕食者-被食者的相互影响

至此,我们只考虑了这样的两个种系统,其中两个种群对它们都要求的同一有限资源有相似的行为。现在考虑的两个种系统是,虽然第一种在没有第二种时过得更好,但第二种要活着必须依赖于第一种。就是说,我们涉及到两个种的寄主-寄生物(或被食者-捕食者)系统,这里的寄生物(或捕食者)的生存依靠寄主(或被食者)这一个种,而不能靠其它的食物资源。

由于种的行为不同,所以采用不同符号  $H$  和  $P$  来代表它们的个体数。对寄主-寄生物 (host-parasite) 而言,这些符号正好是开头的字母;而对被食者-捕食者 (prey-predator) 系统,借用替代说法“食草者-肉食者” (herbivore-predator) 就配成

了开头的字母。但是，脚标采用数字而不用字母：1 代表寄主（或食草者），2 代表寄生物（或肉食者）。为简便起见，在下面我们只说寄主和寄生物。

### Lotka-Volterra 模型

所有寄主-寄生物模型中最早的是由 Lotka (1925) 和 Volterra (参看 Scudo, 1971) 单独推导的。这个所谓 Lotka-Volterra 模型概括为如下两个二次微分方程：

$$\begin{aligned}\frac{dH}{dt} &= (a_1 - b_1P)H, \\ \frac{dP}{dt} &= (-a_2 + b_2H)P,\end{aligned}\tag{5.9}$$

其中  $a_1, a_2, b_1, b_2$  均大于 0。当然，这些方程完全是确定性的，并没有考虑随机的波动。参数  $a_1$  是寄主种在没有寄生物的情况下，每个个体的纯增长率，有  $P$  个寄生物时，它要减去  $b_1P$ 。另一方面，在没有寄主时，寄生物种群由于不能繁殖而减小到 0，它的增加与现有的寄主数目成正比。

求解这一对方程，注意

$$\frac{dH}{dP} = \frac{(a_1 - b_1P)H}{(-a_2 + b_2H)P},$$

或者

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

积分即得

$$a_2 \ln H - b_2 H + a_1 \ln P - b_1 P = \text{常数}.\tag{5.10}$$

方程 (5.10) 表示一族封闭曲线，其中每条曲线相应于不同的常数值。起始点（即  $H$  和  $P$  的初始值）的选择决定常数。图 5.5 表出了具有相同参数值的三条曲线。任一个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:  $H^* = a_2/b_2$ ,  $P^* = a_1/b_1$ , 在此处  $dH/dt = dP/dt = 0$ .  $H$ 或 $P$ 对时间的图形将显出无限延伸的定常振幅的振动, 其振幅取决于初始种群大小  $H(0)$  和  $P(0)$  的选择. 一句话, 该系统具有中间稳定性.

为了考虑系统在平衡点  $(H^*, P^*)$  的邻域的行为, 可以用 (5.9) 式的 Taylor 级数近似来代替它. 这样, 把 (5.9) 改写成:

$$\dot{H} = a_1H - b_1PH \quad \text{和} \quad \dot{P} = -a_2P + b_2PH,$$

可见

$$\begin{aligned} \left. \frac{\partial \dot{H}}{\partial H} \right|_{H^*, P^*} &= a_1 - b_1P^* = 0; & \left. \frac{\partial \dot{H}}{\partial P} \right|_{H^*, P^*} &= \frac{-b_1a_2}{b_2}; \\ \left. \frac{\partial \dot{P}}{\partial H} \right|_{H^*, P^*} &= \frac{a_1b_2}{b_1}; & \left. \frac{\partial \dot{P}}{\partial P} \right|_{H^*, P^*} &= -a_2 + b_2H^* = 0. \end{aligned}$$

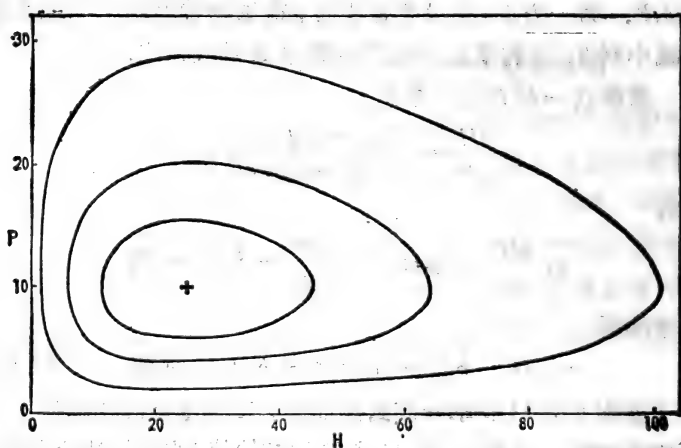


图 5.5 曲线族  $dH/dt = (a_1 - b_1P)H$ ;  $dP/dt = (-a_2 + b_2H)P$  的三条曲线, 其中  $a_1 = 1.00$ ,  $b_1 = 0.10$ ,  $a_2 = 0.50$ ,  $b_2 = 0.02$   
平衡点是  $H^* = 25, P^* = 10$

然后令  $h$  和  $p$  为  $H$  和  $P$  与平衡值之差, 并且只保存线性项, 则我们有[参看 (5.6) 的类似推导]

$$\begin{aligned} \dot{h} &= 0 \cdot h - \frac{b_1 a_2}{b_2} \cdot p = x_{11}h + x_{12}p, \quad (\text{令}) \\ \dot{p} &= \frac{a_1 b_1}{b_1} \cdot h + 0 \cdot p = x_{21}h + x_{22}p. \quad (\text{令}) \end{aligned} \quad (5.11)$$

在两个种的线性系统中, 稳定的 Routh-Hurwitz 准则之一是  $x_{11} + x_{22} < 0$ ; 相反, 不稳定的准则是  $x_{11} + x_{22} > 0$ . 因在 (5.11) 中,  $x_{11} + x_{22} = 0$ , 意味着中间稳定性, 即轨迹既不收敛也不发散而无休止地定常循环. 解这对方程确实导出了在  $(H^*, P^*)$  的邻域轨迹变成椭圆的结论(例如参看 Chiang, 1954). 线性模型 (5.11) 的这种突出性质在于它的假设体现了每个种的增长只依赖于另一种群的大小, 即没有哪个种受它自身的限制. 此模型行为的显著特点是它的中间稳定性. 正如已经提到的, 在受此模型支配的系统中, 寄主与寄生物种群两者都经历恒定的振动, 其振幅与这两个种的生物性质毫无关系而取决于可以完全任意的种群初值大小.

此模型的这种“不自然”的行为大概不值得作进一步的研究. 因此, 我们转而考虑较为现实的模型.

### Leslie 和 Gower 模型

Leslie 和 Gower (1960) 提出了两个寄主-寄生物模型, 都引起两个种群趋向于稳定平衡水平的阻尼振动. 第一个模型概括为方程:

$$\frac{dH}{dt} = (a_1 - c_1 P)H; \quad \frac{dP}{dt} = \left( a_2 - c_2 \frac{P}{H} \right) P. \quad (5.12)$$

第二个模型是

$$\frac{dH}{dt} = (a_1 - b_1 H - c_1 P)H; \quad \frac{dP}{dt} = \left(a_2 - c_2 \frac{P}{H}\right)P. \quad (5.13)$$

这些方程中的所有系数都为正值。

可以看到，两个模型都考虑了两个种相对大小对寄生物每个体增长率的可能影响。于是，比率  $P/H$  较大（即每个寄生物的寄主数较少），从而寄生物种群的增长较慢。这是两个模型中  $dP/dt$  的方程都有  $P/H$  一项的理由。

两个模型的差别在于，(5.12) 没有考虑而 (5.13) 考虑了寄主种群中的密度相关的限制。(5.12) 是 (5.13) 的一种局限形式，它假定对寄主种群的增长因寄生物发挥了压倒的控制作用而种内竞争的影响可忽略。两个模型有相似的结果，其状态空间的轨迹以螺线形式收敛于平衡点。所以，每个种（或种群）随时间推移有着衰减的振动而趋向于它的平衡水平。

一个由 (5.12) 得到的状态空间轨迹的例子表现在图 5.6 A 中。螺线收敛于平衡点，它是寄主等倾线  $dH/dt = 0$  与寄生物等倾线  $dP/dt = 0$  的交点。这两根等倾线分别是直线  $P = a_1/c_1$  和  $H = c_2 P/a_2$ ，于是两个种群在平衡时的大小是  $P^* = a_1/c_1$  和  $H^* = a_1 c_2/a_2 c_1$ 。在轨迹交于  $H$  等倾线的任一点，按定义  $dH/dt = 0$ ，因此轨迹的切线与  $H$ -轴正交；同样，在轨迹交于  $P$  等倾线的点上其切线与  $P$ -轴正交。

Leslie 和 Gower (1960) 还给出了他们模型的差分方程形式。相应于 (5.12) 的一对差分方程是

$$\begin{aligned} H(t+1) &= \frac{\lambda_1 H(t)}{1 + \gamma_1 P(t)}; \\ P(t+1) &= \frac{\lambda_2 P(t)}{1 + \gamma_2 P(t)/H(t)}. \end{aligned} \quad (5.14)$$

其中  $\lambda_i = \exp[a_i]$ ， $\gamma_i = c_i(\lambda_i - 1)/a_i$  ( $i = 1, 2$ )。 (5.14) 与 (5.12) 的等价性可以用前面第三段说明 (5.7) 与 (5.1) 等

价的完全同样方法来说明。

### Holling-Tanner 模型

这个模型只比 Leslie 和 Gower 的模型 (5.13) 稍微精细一点。它的不同点仅在于 (5.13) 中常数  $c_1$  的地方代替为  $H$  的一个函数:  $w/(D+H)$ 。于是模型变成:

$$\begin{aligned} \frac{dH}{dt} &= \left( a_1 - b_1 H - \frac{wP}{D+H} \right) H; \\ \frac{dP}{dt} &= \left( a_2 - c_2 \frac{P}{H} \right) P. \end{aligned} \quad (5.15)$$

[这里使用的符号是为强调与 (5.13) 密切相似, 而不同于 May (1973) 和 Tanner (1975) 详细讨论此模型时所用的符号。]

现在考虑这对方程的第一个方程, 它假定在没有寄生物时, 寄主种群将阻滞地增长; 而有它时寄主的增长率要减小。但是, 现在由寄生物引起的寄主每个体增长率的减小不单纯是  $P$  的常数倍数。系数  $w/(D+H)$  的取得是考虑了寄主种群的密度对寄生物的侵害率有可能的影响。Holling (1965) 提出, 寄生物对寄主(或食肉者对食草者)的侵害率是由每个寄生物单位时间内侵害的寄主数(比如  $y$ ) 来测量的, 常取的形式是  $y = wH/(D+H)$ 。这一关系考虑了这样的事实: 每个寄生物的侵害率在寄主的密度无论变得多大时, 必然存在着一个不能超过的上限  $w$ ; 因此  $H \gg D$  时,  $y \simeq w$ 。常数  $D$  的量值直接随寄主的免害能力而异: 免害的寄主越多,  $D$  值就越大。

此模型的  $H$ -等倾线  $dH/dt = 0$  是抛物线  $P = (D+H) \times (a_1 - b_1 H)/w$ ;  $P$ -等倾线  $dP/dt = 0$  是直线  $H = c_2 P/a_2$ 。它们的交点给出平衡点  $(H^*, P^*)$ 。在该点的邻域,

如果代替为近似它们的线性微分方程，再用 Routh-Hurwitz 准则检验此近似线性系统的局部稳定性，则发现此模型是非局部稳定的[这一检验虽然代数演算麻烦，但是简单的；May (1973) 和 Tanner (1975) 给出了资料]。但是由

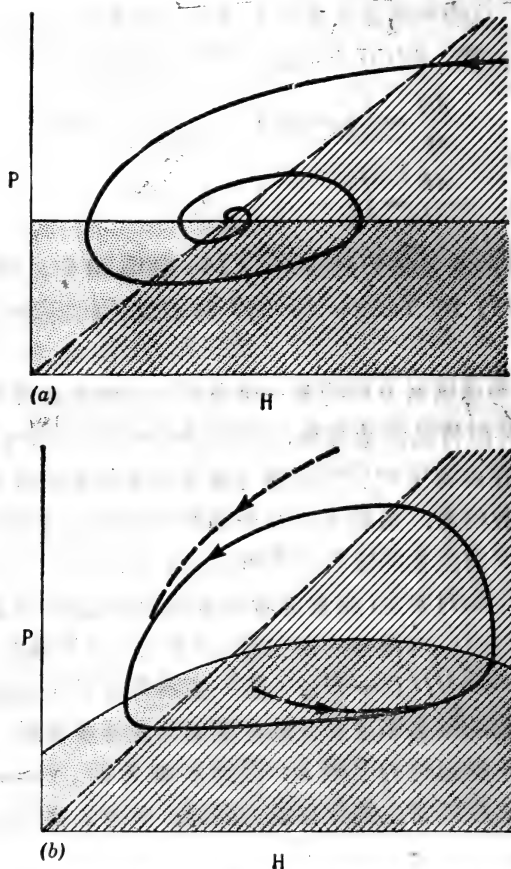


图 5.6 (a) 遵从模型(5.12)的  $H$ - $P$  系统的一个典型轨迹。(b) 遵从模型 (5.15) 的  $H$ - $P$  系统的稳定有界循环。在两个状态空间图中， $H$  等倾线 (实线) 以下的带点的区域是  $H$  增加的区域； $P$  等倾线 (虚线) 以下的影线区域是  $P$  增加的区域



(5.15) 给出的全局模型是非线性的，没有理由认为在  $(H^*, P^*)$  邻域的非稳定性到处都适用。相反，此模型显示出稳定的有界循环。也就是说，系统在状态空间中的轨迹全都收敛于单一的封闭曲线，其形状及位置只决定于(5.15)的系数；轨迹的形状最终与其初始点无关。

图5.6b 给出一个例子，其中的实线是稳定的有界循环；开始像破折线的两条轨迹显示其初始组成是由状态空间中有界循环内部或者外部的点表示时系统如何行为。前者的轨迹向外后者向内而合并到有界循环。因此两个种群的大小对时间而言不断地振动，其振幅和周期很快趋于与它们初始大小无关而只取决于模型参数(即方程系数)的极限值。这种连续的寄主-寄生物(或食草者-肉食者)的循环已被认为非常相似于自然界中许多这类两个种系统的观察行为。例如，Tanner (1975) 已将此模型与如下自然的食草者与肉食者系统的行为作过比较：欧洲的家雀与食雀鹰；北美中部的麝香鼠与貂类；加拿大北部的雪鞋野兔与山猫；落基山的黑尾鹿与美洲豹；安大略的黑尾鹿和狼；苏必利尔湖罗亚尔岛上麋和狼；以及阿拉斯加的野羊和狼。

Holling-Tanner 模型是许多产生稳定有界循环的非线性模型的一个代表。确实如 May (1973) 所证，稳定平衡点或稳定有界循环实际上是由所有合理的这类模型产生的，它们体现了如下四个性质：(1) 寄生物种群大小增加会减小它自身和寄主两者的每个体增长率；(2) 寄主种群大小的增加会减小它自身的每个体增长率，但会增加寄生物种群的增长率；(3) 两个种群都存在着最小值，在此时无论什么情况都有正增长率；(4) 每个种群都有最大值，此时其增长率下降为 0，该界值或者是由种间相互影响，或者是由种内相互影响决定的。

这些条件的形式化以及它们导致稳定性(点稳定或者稳定有界循环)的证明最先是由 Kolmogorov 于 1936 年给出的。近来,例如 Rescigno 和 Richardson (1967), Scudo (1971) 和 May (1973) 已回顾了这一定理。事实是可以构成许多符合这些条件的模型,它们在生态方面都是基本可靠的,就造成从中进行精细判别的问题。第六节第三段再回头讨论这一点。

## 六、被捕获的种群

现在考虑这样的两个种相互影响:其中一个种以一常数比率捕获另一种,此比率与两个种的密度都无关。这种描述归纳了人类种群与某种资源之间最简单的相互关系,例如渔人与他们捕捞的鱼群的关系。此模型假设捕获率保持不变,并且被捕获种群阻滞地增长。尽管它不甚合理,但是描述为资源利用模型最简单的可能例子是有价值的;它是本书中这类问题的唯一的一例。

遵从阻滞公式 (2.1) 的被捕获种群的增长率令为  $\dot{N} = dN/dt$ , 也就是令  $\dot{N} = N(r - sN)$ 。因此  $\dot{N}$  与  $N$  的关系是图 5.7 所示的抛物线。容易看出,当  $N = r/2s$  时,  $\dot{N}$  有最大值,其值为  $\dot{N} = r^2/4s$ 。

现在假设这个种群以常比率  $E$  被捕获,其效果是对所有  $N$  值,种群的增长都减小常数量  $E$ 。于是,为了对不同  $N$  值描述种群的行为,我们必须考虑函数  $\dot{N} - E = y$  (令);在图形上这等价于将  $N$ -轴(横坐标)从  $\dot{N} = 0$  移到  $\dot{N} = E$  (看图 5.7)。抛物线  $\dot{N} = N(r - sN)$  与此新轴的交点用符号  $N_*$  和  $N^*$  表示,有  $N_* < N^*$ 。显然,如果  $E > r^2/4s (= E_c)$  (令),则对所有  $N$  都有  $y < 0$ 。也就是说,如果捕获率大于临界水平  $E_c$  (种群最大可能的增长率),则被捕获种群不可能增长,

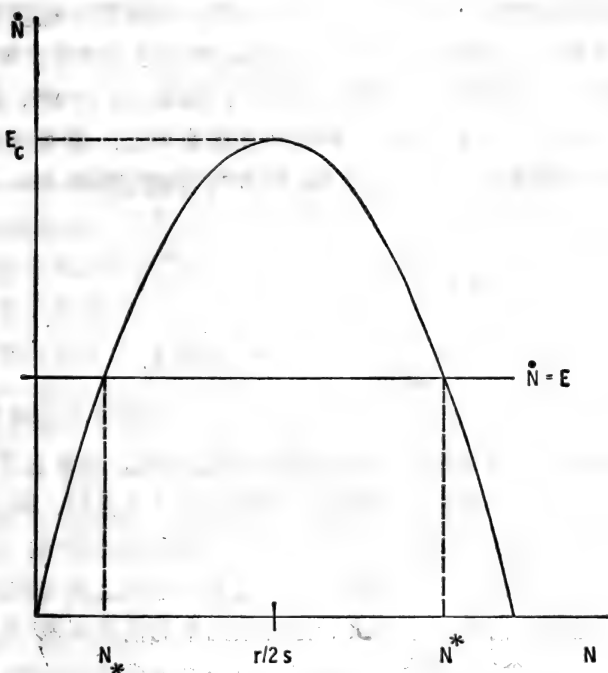


图 5.7 抛物线  $\dot{N} = N(r - sN)$  表示阻滞增长种群的种群增长率对种群大小的关系。种群以常比率  $E$  被捕获。如果  $N \leq N_*$  总成立, 则种群要死光; 反之将稳定在  $N = N^*$

它的绝种是必然的。

现在考虑捕获率满足  $0 < E < E_c$ 。可见

$$y \leq 0 \quad \text{当 } N \leq N_* \text{ 或者 } N \geq N^*;$$

$$y > 0 \quad \text{当 } N_* < N < N^*.$$

假设  $E$  值和  $\dot{N}$  对  $N$  的函数关系不改变, 并且完全不考虑随机影响(即假定理想的简化情况), 我们就能预测被捕获种群对已知的初始大小  $N_0$  和选定的  $E$  值(从而  $N_*$  和  $N^*$  值)将出现什么情况。

显然,如果  $N_0 < N_*$ , 则从开始捕获的时刻起种群就会衰减, 必将会绝种. 如果  $N_* < N_0 < N^*$ , 则种群在捕获下将阻滞地增至它的饱和水平  $N^*$ , 并永远保持这一水平;  $N^*$  小于种群在未被捕获时的饱和水平  $r/s$ . 如果  $N_0 > N^*$ , 则种群开始将下降到水平  $N^*$ , 再保持在此水平上. 要用  $E$  和种群的阻滞参数  $r$  与  $s$  去求出  $N_*$  和  $N^*$ , 注意它们是  $y = 0$  的根. 因此,

$$N_* = \frac{r}{2s} (1 - \sqrt{1 - E/E_c}),$$

$$N^* = \frac{r}{2s} (1 + \sqrt{1 - E/E_c}).$$

Brauer 和 Sanchez (1975) 已讨论了这个非常简单的模型在预测打猎对沙丘鹤影响方面的用处, 并且发现, 尽管它简单, 但它的预测与那些更精细模型的预测没有多大差别. 他们还扩充这个简单模型以考虑种群反应有时间延误的影响, 并考虑当被捕获种群有一个竞争种以及有另一个与之争夺的开发种时所出现的情况. 这里我们把常数比率的捕获叫做“开发”以区别于“捕食”, 捕食率总是假定受一反馈机制控制的. 确实, 在一个种的行动降低另一种增长方面, 开发和捕食可认为是有限制的极端.

## 七、两个种模型的改进

种群相互影响的研究处于迅猛发展的状态, 许多不同的方向上正在急速地单独发展, 但它们在在一个总的理论中仍适于各自的地位. 下面编号的各项列出正在进行研究的某些有意义的线索, 当然并不全面, 并且是按随机的次序随便安排的.

1. 虽然描述种相互关系的老的简单模型假定了均匀的环

境,但显然现实的模型必须考虑空间的异质性.在这方面已作过工作的人中有 Horn 和 MacArthur (1972), Levin (1974), May (1974) 和 Pielou (1974a, b).

2. Smith 和 Mead (1974) 已讨论了涉及相互作用种群年龄分布的食草者-肉食者模型.

3. 当一种食肉动物种群与供给它基本食物的食草动物种群,两者以同一周期循环变化时,不能自动地说明其波动是由于它们之间的相互作用.加拿大北部森林中山猫与雪鞋野兔的著名十年循环,大概是受野兔与植被间相互作用的控制,而连带着山猫种群(其食物靠野兔)显出被迫的波动. Bulmer (1975) 已研究过这种循环(从一个推及到另一个)间的状态关系.

4. 所有的种相互影响的理论都认为需要考虑每个种对另一种反应的延迟. 近来所有的模型构者都注重了这种复杂性.

5. 许多研究者,如 Macdonald 和 Cheng (1970), Nurdie 和 Hassell (1973) 等已研究这样的寄主-寄生物和食草者-肉食者模型:它容许寄生物和捕食者在寻求其受害对象的成功性上有所变化.

6. Leòn 和 Tumpson (1975) 在研究竞争时,已强调两类资源的差别. 有些是两种资源都是生存必须同时具备的(例如,鱼必需氧气与食物,缺一不可);但是另一类资源是可替换的,因为某种缺乏可代用另一种(例如,猫头鹰可用另一种啮齿动物代替原来种做为食物).

7. Gallopin (1971) 已讨论了非自发的模型,也就是带有外在控制的输入.

8. 种相互影响的非线性模型可以在多个平衡点的邻域显出局部稳定性,而在别处不稳定, 给出一个复杂的模型,

如果它有一个平衡状态，没有理由假定此状态必是唯一的。Holling (1973) 已讨论有几个平衡状态的系统，以及它们在自然界出现的经验证据。

9. 虽然本节只限两类型的两个种相互影响：竞争关系和寄主-寄生物关系，但是其它关系也是可能的。计有：(a) 共生关系，其中每个种的存在都有利于另一种。(b) 共栖关系，其中第一种受益于第二种，但第二种不受第一种影响。Williamson (1972) 论证许多所谓的捕食者-被食者关系更准确地应描述为共栖关系，因为捕食往往并不减小作为整体的被食种群的增长率，而只减小其个别成员的增长率。(c) 偏害共生 (amensalism)，其中第一种受第二种抑制，但第二种不受第一种影响。这样，那些只有一个“竞争”种与对手竞争而有减少危险的所谓“单面竞争”情况，描述为偏害共生要比竞争更确切一些 (Williamson, 1972)。

上述三种过程及其结果的形式研究，只需对(5.1)的相互作用系数  $a_{ij}$  的符号做出适当判断就行了。

## 第六节 竞争种的动态

### II $k$ 种 竞争

#### 一、Routh-Hurwitz 准则

第五节我们讲到只有两个种的相互关系，就有可能单独考虑竞争系统和寄主-寄生物系统。一旦系统中的种数超过两个，当然两类型的关系就很可能同时存在。在  $k$  个种的系统中，每个种可以与自己处于同一营养水平上的其它种竞争，可以捕食较低水平的若干种，也可以被较高水平的若干种捕食。因此，我们需要有一种方法去分析同时进行着许多对相互关

系的大系统的行为。

对于  $k$  个种关系可以想见的最简单模型，是假设每个种在任一时刻都有其种群增长率，它是所有  $k$  个种的种群大小的线性函数。令  $dN_i/dt = \dot{N}_i$ ，我们就有

$$\dot{N}_i = \sum_{j=1}^k a_{ij} N_j, \quad (i = 1, 2, \dots, k). \quad (6.1)$$

如此简单的关系除了在平衡点（如有的话） $N^* = (N_1^*, N_2^*, \dots, N_k^*)$  的邻域以外，不大可能成立。但是，它可以对各种更现实的模型在此邻域构成适当的近似。特别地，它近似于  $k$  个种的类似 Gause 竞争方程 (5.1)，这里我们写成<sup>1)</sup>

$$\dot{N}_i = N_i \left( r_i - \sum_{j=1}^k a'_{ij} N_j \right). \quad (6.2)$$

注意，(6.1) 中我们假设种的种群增长率是  $N_i$  值的线性函数；而在 (6.2) 中假设每个个体增长率是  $N_i$  的线性函数，从而种群增长率是它们的二次函数。

在研究 (6.1) 的性质以前，需要指出如何从 (6.2) 推出 (6.1)：首先在平衡点周围将 (6.2) 近似地表成 Taylor 展式，再去掉在平衡点邻域变得可忽略地小的项（这种方法是在 86 页讲的两个种推导法对  $k$  个种的推广）。

形式上重写 (6.2) 成

$$\dot{N} = F_i(\mathbf{N}),$$

右端对  $\mathbf{n} = \mathbf{N} - \mathbf{N}^*$  的 Taylor 展式是

$$\dot{N} = F_i(\mathbf{N}^*) + \sum_{j=1}^k n_j \left. \frac{\partial \dot{N}_i}{\partial N_j} \right|_{\mathbf{N}^*} + (n_j^2, n_i n_j \text{ 等等高阶项}).$$

1) (6.1) 和 (6.2) 通称 Lotka-Volterra 方程。应避免过多引用符号  $a$  引起意义混淆。为符合习惯，在两个方程中用了  $a$  的适当脚标，但它们并不是相同的；在 (6.2) 的系数加上一撇以示区别。还要注意没有假定  $a_{ii} = 1$  或者  $a'_{ii} = 1$ 。

现在

$$\left. \frac{\partial \dot{N}_i}{\partial N_i} \right|_{\mathbf{N}^*} = -a'_{ii} N_i^*, \quad (i = 1, 2, \dots, k)$$

并且,按定义  $\mathbf{N}^*$  是平衡点,此时所有种都有 0 增长,所以  $F_i(\mathbf{N}^*) = 0$ . 因此,假设  $n_i$  充分小,使得它们平方和乘积可忽略不计,我们有

$$\dot{\mathbf{N}} = (-N_i^*) \sum_{j=1}^k a'_{ij} n_j, \quad (i = 1, 2, \dots, k) \quad (6.3)$$

或者,合并全部  $k$  个方程成一个矩阵方程,并令  $\dot{\mathbf{n}}$  代替  $\dot{\mathbf{N}}$ , 则

$$\dot{\mathbf{n}} = \mathbf{D}\mathbf{A}'\mathbf{n}, \quad (6.4)$$

其中  $\mathbf{D}$  是对角线矩阵  $\mathbf{D} = \text{diag}(-N_i^*)$ ;  $\mathbf{A}'$  是  $k \times k$  的矩阵  $\mathbf{A}' = \{a'_{ij}\}$  [注意  $\mathbf{D}\mathbf{A}$  是 (6.2) 的雅可比].

现在在 (6.3) 中令  $-N_i^* a'_{ij} = a_{ij}$  而去掉负常数,则 (6.4) 变为

$$\dot{\mathbf{n}} = \mathbf{A}\mathbf{n} \quad (6.5)$$

其中  $\mathbf{A} = \{a_{ij}\}$ .

可见,如果种群大小是按与平衡值的差额度量的,也就是让  $n_i$  代替 (6.1) 中的  $N_i$ , 则 (6.1) 与 (6.5) 是一样的.

现在回忆 (6.5) [或 (6.1)] 构成了  $k$ -种系统在其平衡状态邻域之行为的一个简单模型,不管我们能否把它当做是 (6.2) 模型,或者某个更为貌似合理模型的近似. 因此,即使我们认为 (6.2) 太简单而无生态用处,而 (6.5) 的性质是值得研究的. 矩阵  $\mathbf{A}$  已被恰当地称为群落矩阵,与 Levins (1968) 的用语一致.

在平衡点邻域其行为遵从于 (6.5) 的  $k$ -种系统的命运取决于系数  $a_{ij}$ , 亦即群落矩阵的元素之值. 因为  $\dot{\mathbf{n}}$  表示对时间的比率, 方程 (6.5) 的解当然是时间的函数, 因此, 解向量可写成  $\mathbf{n}(t) = [n_1(t), \dots, n_k(t)]$ . 如果所有  $k$  个种共存在



稳定平衡中，其种群大小给为向量  $\lim_{t \rightarrow \infty} \mathbf{N}(t) = \mathbf{N}^*(t) [N_1^*(t), \dots, N_k^*(t)]$ ，那末，我们就要求与此平衡点差值的向量  $\mathbf{n}^*(t)$  随  $t \rightarrow \infty$  而趋于  $\mathbf{0}$ 。当且仅当矩阵  $\mathbf{A}$  的所有特征根都有负的实部时，就确实出现这种情况。具有这一性质的矩阵定义为稳定矩阵。我们现在要求一种辨别稳定矩阵的方法，亦即判断一已知矩阵是不是稳定矩阵的方法。

借助 Routh-Hurwitz 准则就可作到这一点。为了适用，我们先将矩阵的特征方程  $\det(\mathbf{A} - \lambda \mathbf{I}) = 0$ ，展开成  $\lambda$  的多项式方程，令为

$$f(\lambda) = \lambda^k + c_1 \lambda^{k-1} + c_2 \lambda^{k-2} + \dots + c_k = 0. \quad (6.6)$$

[(6.6) 中的系数常写成  $a_i$ ，为避免与用做  $\mathbf{A}$  的元素  $a_{ij}$  相混淆而采用另一字母。]

下面我们写出被称为 Hurwitz 矩阵的  $k$  个矩阵，其中第  $j$  个矩阵定义为

$$\mathbf{H}_j = \begin{pmatrix} c_1 & 1 & 0 & 0 & \dots & 0 \\ c_3 & c_2 & c_1 & 1 & \dots & 0 \\ c_5 & c_4 & c_3 & c_2 & \dots & 0 \\ \dots & \dots & \dots & \dots & \dots & \dots \\ c_{2j-1} & c_{2j-2} & c_{2j-3} & c_{2j-4} & \dots & c_j \end{pmatrix}.$$

这个矩阵的通项，比如第  $(p, q)$  项，可看成是  $c_{2p-q}$ 。若  $2p - q = 0$ ，则令  $c_{2p-q} = c_0 = 1$ ；若  $2p - q < 0$  或者  $2p - q > k$ ，则令  $c_{2p-q} = 0$ 。

可以证明， $f(\lambda)$  的全部  $0$  点（即  $\mathbf{A}$  的全部特征根）有负实部的充分必要条件是所有  $k$  个关于  $\mathbf{A}$  的 Hurwitz 矩阵之行列式均为正。或者更简明地说： $\mathbf{A}$  是稳定的充分必要条件是对所有  $j = 1, 2, \dots, k$ ，都有  $\det \mathbf{H}_j > 0$ 。该定理的证明可以在例如 Lancaster (1969) 中找到。为了说明它在判

断  $k$ -种系统的稳定性方面的应用, 我们只考虑  $k=2$  和  $3$  的情况。这足以表明定理的应用是简单的, 对大的  $k$  值只是计算上麻烦而已。

假设  $k=2$ , 因此

$$\mathbf{A} = \begin{pmatrix} a_{11} & a_{12} \\ a_{21} & a_{22} \end{pmatrix}.$$

$\mathbf{A}$  的特征多项式  $f(\lambda)$  为

$$f(\lambda) = \det(\mathbf{A} - \lambda \mathbf{I}) = \lambda^2 - (a_{11} + a_{22})\lambda + (a_{11}a_{22} - a_{12}a_{21}),$$

所以

$$c_1 = -(a_{11} + a_{22}); \quad c_2 = a_{11}a_{22} - a_{12}a_{21}.$$

当  $k=2$  时, Hurwitz 矩阵是

$$\mathbf{H}_1 = (c_1) \quad \text{和} \quad \mathbf{H}_2 = \begin{pmatrix} c_1 & 1 \\ 0 & c_2 \end{pmatrix}.$$

因此稳定性条件是

$$\det \mathbf{H}_1 = c_1 = -(a_{11} + a_{22}) > 0, \quad \text{即} \quad a_{11} + a_{22} > 0;$$

和

$$\det \mathbf{H}_2 = c_1 c_2 = -(a_{11} + a_{22})(a_{11}a_{22} - a_{12}a_{21}) > 0.$$

假若第一个条件成立, 第二个条件还要求具有  $a_{11}a_{22} > a_{12}a_{21}$ .

下面, 令  $k=3$ , 写出  $f(\lambda) = \lambda^3 + c_1\lambda^2 + c_2\lambda + c_3$  (这里我们费力去用  $\mathbf{A}$  的元素表出系数  $c_i$ ; 由展开  $\det(\mathbf{A} - \lambda \mathbf{I})$  成  $\lambda$  的幂级数总是可以求出的)。对于  $k=3$ , 其 Hurwitz 矩阵是:

$$\mathbf{H}_1 = (c_1), \quad \mathbf{H}_2 = \begin{pmatrix} c_1 & 1 \\ c_3 & c_2 \end{pmatrix}, \quad \text{和} \quad \mathbf{H}_3 = \begin{pmatrix} c_1 & 1 & 0 \\ c_2 & c_2 & c_1 \\ 0 & 0 & c_3 \end{pmatrix}.$$

因此, 稳定性条件是

$$\det \mathbf{H}_1 = c_1 > 0,$$

$$\det \mathbf{H}_2 = c_1 c_2 - c_3 > 0,$$

以及

$$\det H_3 = c_3(c_1c_2 - c_3) > 0.$$

假若前两个条件满足,第三个条件显然简化为  $c_3 > 0$ .

May (1973) 对直到 5 的  $k$  值都给出了稳定性条件. Strobeck (1973) 讨论了 Routh-Hurwitz 准则在判断  $k$  个竞争种系统行为时的应用,并指出这类系统要稳定共存,群落矩阵的元素必须满足  $2(k-1)$  个不等式[因为 Strobeck 是考虑二次模型 (6.2) 的稳定性,而不是线性模型 (6.5) 的稳定性,所以此时条件个数超过  $k$ ]. Volterra (1931) 发现,如果  $A$  是反对称的(即对所有  $i, j$ , 有  $a_{ij} = -a_{ji}$ ), 则模型 (6.5) 显出中间稳定性: 所有的  $n_i$  值均以决定于初始条件的不变振幅而永远振动下去.

Rescigno (1968) 考查了三个竞争种系统种群接近于它们可能的平衡点时行动的方式. 他证实,在一定的条件下,即使每个种群对系统变化的反应都没有时间延迟,这三个种群也都可能振动. 这与两个种模型不同,那里不引进时间延迟就不能出现振动.

## 二、 $k$ -种系统的定性稳定性

应用 Routh-Hurwitz 准则去决定一组  $k$  个相互作用种是否能够稳定地共存时,当然要求知道群落矩阵中全部  $k^2$  个元素的数值. 这一严格的要求,在生态范围内如能达到的话也是极为少见的. 但是,我们往往知道(或者推断)这些元素(相互作用系数)哪些是正的,哪些是负的以及哪些是 0. 我们就有了一个其元素只为 +, - 或 0 的定性矩阵来代替有数值元素的群落矩阵.

即使只有这样非常有限的信息,对系统行为的某些判断还是可能的. 已经推出了稳定性条件,并将满足此条件的系

统称为稳定的。事实上，满足这些条件对稳定性来说是更为充分的，因为它们保证无论  $a_{ij}$  的量值如何都稳定；这就是说，不满足此条件的群落矩阵，倘若  $a_{ij}$  的值适当限制的话，有时也能是稳定的。

下列条件中任何一个对定性的非稳定性来说都是充分的（这里不给出证明，可参看 Quirk 和 Ruppert, 1965）。

1.  $\det \mathbf{A} = 0$ .
2. 对所有  $i$ ,  $a_{ii} \geq 0$ .
3. 至少有一对  $(i, j)$ ,  $i \neq j$ , 使  $a_{ij}a_{ji} > 0$ .
4. 存在三个以上的一系列不同脚标，比如  $u, v, w, \dots, y, z$ , 使得循环乘积  $a_{uv}a_{vw} \cdots a_{yz}a_{zu} \neq 0$ .

考虑这些条件的意义。因为我们不知道  $a_{ij}$  的量值，所以条件 (1) 意味着定性矩阵中至少有一行全是 0 元素。这相当于断言至少一个种既非自节制的，也不受其它种的节制。显然，具有这样种的系统不能是稳定的。

条件 (2) 意味着每个种都不是自节制的。

条件 (3) 表明，如果两个种，比如  $i$  和  $j$ ，它们的相互作用系数有相同的符号，则稳定是不可能的。假若种是共生的（即  $a_{ij}$  和  $a_{ji}$  均大于 0），则此结果没有疑问。大概感到奇怪的是，两个种的竞争（ $a_{ij}$  和  $a_{ji}$  均小于 0）也不能稳定地共存；但是应当回忆（参看 88 页），这个结果只适用于平衡点的邻域，并且只影响到轨迹从哪个方向能到达平衡。

条件 (4) 是最有意义的。用带符号的有向图代替定性矩阵容易做图形检查。带符号的有向图构造如下（参看 Jeffries, 1974）。画出  $k$  点并将它们标记为  $1, 2, \dots, k$ （任何次序都行）。如果  $a_{ij} \neq 0$ ，就画出联结点  $i$  和点  $j$  的线，带一个指向  $i$  的箭头以表示种  $i$  的增长受种  $j$  的影响。再根据  $a_{ij} > 0$  或于  $< 0$  而在箭头边上写上 + 或 -。对所有  $a_{ij} \neq 0$

的有序对  $(i, j)$  都这样做; 当  $a_{ij} = 0$  时就不画线。注意如  $a_{ii} \neq 0$ , 则要求一条单独的有方向和符号的线, 带有指向  $i$  的箭头。如果  $a_{ii} \neq 0$ , 就画出一条从点  $i$  直接返回自身的环线。图 6.1 指出一个  $5 \times 5$  定性矩阵及其相应的符号有向图的例子(显然从已知的有向图构成矩阵也是容易的)。

现在把联结  $p$  个不同点的任一闭合曲线定义为一个  $p$ -循环, 这些点在图中沿着同一方向的连线出现。图 6.1 中有一个 4-循环, 它联结点 1—3—5—4—1 (按反箭头方向移动的次序列出点是方便的, 因为用符号表示此循环时, 这是脚标按要求次序的自动排列)。但是, 点 1, 4 和 5 虽然有连线联结, 不构成一个 3-循环, 因为连线并不全在同一方向上。现在参照图形可以对不稳定性的条件 (4) 做如下说明: 在有向图中存在任何  $p > 2$  的  $p$ -循环, 意味着此系统不稳定。因此, 在图 6.1 中循环 1—3—5—4—1 的存在, 相当于

$$a_{13}a_{35}a_{54}a_{41} = (-) \times (+) \times (-) \times (-) \neq 0,$$

因为乘积中的因子都不为 0。这符合不稳定性的条件 (4), 可断定用这种定性矩阵和图 6.1 的有向图所描述的系统是不稳定的。

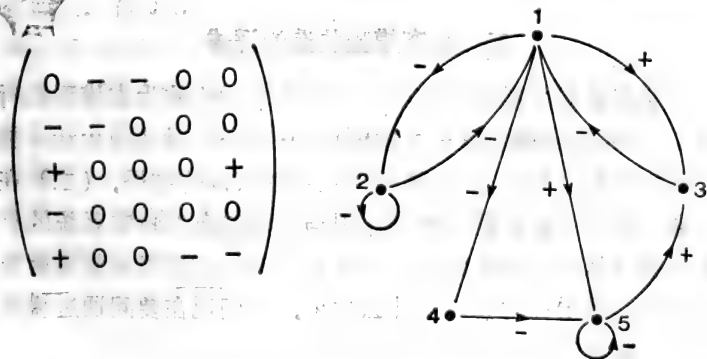


图 6.1 定性矩阵及其符号有向图(参看正文的讨论)

注意，只靠有向图联线的方向而不用符号就能决定循环的存在，因此，对于检验条件(4)无符号的有向图与有符号的图用处一样。但是联线上加上符号就使有向图包括了定性矩阵的全部信息。例如在图 6.1 的例子中， $a_{13} < 0$  和  $a_{31} > 0$  的事实意味着  $a_{13}a_{31} < 0$  (等于说种 3 捕食种 1)，没出现不稳定性的条件 3。但是遇到了两个竞争种 1 和 2，符号有向图表明  $a_{12} < 0$ ， $a_{21} < 0$ ，因此， $a_{12}a_{21} > 0$ ，由条件 3 表明了不稳定性。

要进一步讨论定性稳定性，可参看 Levins (1974)，DeAngelis, Goldstein 和 O'Neill (1975)。

Rapport 和 Turner (1975) 已提出图形地研究  $k$ -种系统定性行为的另一种方法。它在于逐个地考查其命运特别有意义的那些种的行为。对于每个这样的种，分别对其生产能力(表示没有吃它的捕食者时的行为)和收获能力(表示有捕食者时因捕食的死亡率)制定模型。这样共同出现的种被分为两组：对所考虑的种处于或低于其营养水平的那些种，和高于此营养水平的那些种。在研究有经济价值的种的繁殖情况时，这可能是一种有用的方法。

### 三、生态模型构造的评述

现在是非常需要注意五、六两节中讨论的生态模型的时候了。研究生态模型有三个主要目的：(一)对共同生活并相互影响种的增长率，探索各种大致合理假设的结果。(二)在理论上推导什么过程和相互作用与观察的自然特定系统的行为一致(从而也得知哪些不一致)。(三)预测当自然群落受到各种形式干扰时会产生什么后果。我们现在要问通过模型的研究能否达到上述任何一个目的。

所有生态学家都不安地知道，绝大多数模型的基础是许

多简化的假设。需要列出最常用的并最容易使人轻信一些简化假设(当然不是全部)的名目。它们是:

1. 研究的系统占用着空间上同质的环境, 并且条件不随时间变化。

2. 系统是封闭的, 因此相互影响的种群不因迁进或迁出而有所增减。

3. 每个种群对它自己或其它种大小的改变无延迟地立即反应。

4. 种群的年龄结构没有变化, 或者说可以不考虑。

5. (在群落矩阵模型中)每对种间的相互作用系数不受群落中其它种组成变化的影响(参看 Neill, 1974)。

6. 种群的遗传性质, 从而竞争能力与种群大小无关; 换言之  $a_{ij}$  与  $N_i$  和  $N_j$  无关。

7. 随机影响可以忽略不计。虽然考虑随机事件的模型的平均预测, 往往与相应的确定性模型的预测是一致的, 但是由随机性本身的方式所确定的加于预测的方差是模型的一个指标(参看 Sykes, 1969b)。

重复一面, 上面列出的生态模型中经常用到的一部分简化假设。很明显, 许多模型至少对几个这些因子要考虑得复杂一点, 虽然决定哪些简化假设“太简单”, 哪些还可以, 这通常是凭猜测的事情。显然, 没有模型能够考虑到所有可能想象的复杂性; 因为若能如此, 则(按定义)它就不是模型了。改善模型现实性的进一步努力是放宽那些认为太简单的假设, 用更大量的别的假设去代替它们; 但是这方面的任一假设都只是猜测, 或许是不恰当的猜测。如果只是精细组织的一些猜想去代替过分简单的模型, 那就没有多得到什么东西。

数学模型的研究受模型数学方面的兴趣和追求数学上漂亮的刺激, 似乎往往超过了在模型生态含意方面的兴趣。比

如一组联立微分方程的稳定性质的研究，即使以关于狼与麋或者山猫与野兔的一些初步评论稍加装扮(并提得逼真)，但它仍然是数学研究的项目，应该由数学家而不是生物学家去作出判断。只有在其后证明有真正的生态学用处时，它才属于生态学的内容。

生态模型是容易设计的；虽然构成它们的假设可能难于证实其合理性，但被“让我们假定……”之类的虚幻言词暂时掩盖了缺陷。于是，我们面临一项更难的工作：如何检验一个模型？模型预测与观察事件之间的一致有时候是很吻合的，但这并不意味着此模型的简化假设是合理的，而只意指忽略的复杂性在其效果上确实是可忽略的。显然，要检验一个模型要求对自然野生状态的动植物种群进行充分的抽样。这往往是困难的，而且得到的精度可能太低而不能在待选的模型中做出判别(参看 Pielou, 1974c)。

用种群本身的随机事件去进行模型间的判别也是困难的。例如第五节介绍的两个食草者-肉食者模型 (Leslie-Gower 模型和 Holling-Tanner 模型) 作为确定性模型来说是截然不同的。第一个模型得到阻尼振动，两种群的大小趋向于稳定的平衡值；而第二个模型得到稳定有界循环。但是在自然界要区分它们也许是不可能的。在第一个模型中，随机的“摇摆”不时地引起以远离平衡点的方式移动此系统，并且阻尼过程必将从此处再重新开始 (Utida, 1957 已给出了一个可能的例子)。在第二个模型中，随机性将一再损坏确定性模型的准确规律；在这种情况下，两个种的振幅量值上随机摇摆可能使某些振动暂时减少，而使另一些振动暂时增加；但是明显的作用应该是非常类似的：不能预测相继两次最大和最小量值的浮动。

理论工作者倾向于考查模型在平衡状态邻域的行为，或



者说它对平衡点附近的小干扰的反应，这也引起实验的野外生态学家的怀疑。大的干扰或者是普遍的；同时以几种不同速率进行波动的环境改变趋势使得理论的平衡状态本身是不稳定的。

不合理的“模型制造”可能引起的某些误解上面已经提出来了。它们是危险的，危险一词并不只是形容的意义（科学著作中这很普遍），即一个生态学家面临的危险仅在于他做出的判断出现惊人的错误而显得荒唐可笑。现在人类的人口如此之多，改造环境的能力（有意或无意两方面）如此之强，以致生态灾难的威胁总是存在的，迫切需要生态学负责地行动。特别重要的是，对不断产生的模型不要不公正地迷信那些最新最迷人的理论模型。大多数理论模型是结构稳定的，也就是说，它们的参数值的小改变只引起结果的小改变。如果某个结构稳定的模型与某实际生态系统之间的表面吻合，致使错误地认为这个实际系统也必是结构稳定的，那么据此采取的行动显然是灾难性的。理论模型是理论生态学的部分。我认为危险在于无鉴别地将它们转移到实用生态学中去。

现在，我们考虑模型在理论生态学中的应用。按我的看法，它们有大用处，但不在于回答问题而在于提出问题。模型可用来促进野外研究，与新的推测相比这才是新知识的唯一源泉。最好用几个例子来说明这一点。

1. 定性稳定性的研究（见 111 页）已指出，具有过多非零元素的群落矩阵是不稳定的。或许相对应的是，在稳定的自然系统中有可观量值的相互作用种对比想象的要少。

2. 理论上已表明一个多种系统可能有许多平衡点或许多可能的有界循环。自然的例子值得去发掘（见 Holling, 1973; Sutherland, 1974）。

3. 理论上还已指出（May, 1971）在有若干营养水平的

系统中，整体的稳定性可能与某一水平的不稳定性共存；反之，甚至在整个系统不稳定时，某一水平可以是稳定的。但在自然界整个系统与其一部分的稳定性之间的这种不协调，我们还不知道普遍性如何。

4. 好像 Heatwole 和 Levins (1972) 已经说明，在营养结构上同构但具有不同种组成的系统可以自然出现，其意义值得进一步探索。

列出的这些模型促进的推测可以无限地扩充下去。当然，从模型促进的野外研究得到的知识导致对模型的校正，并指出进一步野外研究的范围。同时，应用生态学家必须根据不完全的信息给出他们所能提出的最好意见，以保证对环境的行动决策是当时条件下尽可能合理的。每次这种行动大致总要产生广泛的影响，无论如何必须避免盲目信任没充分检验的模型。或许最保险的办法是坚持以小步骤去执行不知其效果的行动，并不断地留心监视执行情况。

## 第二章 单种种群的空间格局

### 第七节 空间格局及其用离散分布的表示

#### 一、引言

本章一开始必须说明，它在描述的研究风格上和所用的数学论述上都有着急剧的改变。这可能是，或许真是令人遗憾的。无论如何，从半个世纪以来生态学发展的道路来看这是不可避免的。关于这门学科是否应该或者可能有不同历史的问题不须去讨论。但是值得用尽可能简洁的陈述，去集中比较现代生态学中两个截然不同部分的目的和方法；或者更确切地说比较两者的方法，因为它们的目的是相同的，都是在最高的组织水平上论述生物圈（生命世界）的科学知识进展。这两部分可以称为“种群动态”（本书第一章的课题）和“种群的空间格局及相互关系”（第二、三、四章的课题）。

正如已经看到的，在研究种群动态时，常规的做法是考查非常具体的模型（它能解释自我节制的或者相互影响的种群大小随时间的观察变化），然后推导这些模型的数学结果。任何一篇这类研究的正式说明中，几乎一开始就会发现有这样的词句：“我们假设……（以下是一系列假设）”。然后呆板地进行论证（假若没有错误），直到得出预定的确实重复的结果；如果读者不满意这些假设，那是他自己的事情。假若研究局限于小的活动的寿命短的生物，其种群也是小的，封闭的，遗传和表现型都是一致的，那么就没有什么问题。但是，一旦研究的种群没有这些性质，也就是说一旦我们关心“混杂”的群落

(由于它们普遍性和实际重要性,必然引起大多数生态学家的注意),纸上谈兵的过程与它们在现实生物界的对应物之间的差距就扩大了;认为给定的模型切合于他们关心的野外研究的生态学家很快减少,并且数学理论与生态学本身(再重复一面,指的生物圈的研究)的联系也就全然消失了.因此第一章讲的那类论述,至今在多数生态学中只有非常有限的应用.需要有一个突破;如果种群动态建立的推导方法能使我们比现在前进一步的话,必须设计出至今还未想到过的处理方法.

第二、三和四章的内容,即自然环境中的生物种群的空间格局及空间的相互关系,有着与种群动态非常不同的历史.通常,从生物范围本身的考虑和数据收集开始工作;生态学家力图从观察的结果归纳地返回去论述隐含的原因.所用的数学是统计.例如,对森林中个体树到邻近树距离的统计研究,可能导出树有成群出现趋势的结论.这种论证可以没有错误,其结论也是正确的不意外的,但它是呆板的,不能推到别处去.树的成群确实可以认为是所测距离的观察统计分布的近因,但是,这个近因本身是不满意的,我们要的是最终原因.同样需要有一个突破;如果“空间统计”建立的归纳方法能使我们比现在更进一步追溯到最终原因,也必须设计出至今还未想到过的处理方法.

在结束概论和讨论第二章主题以前,需要注意这样一个事实:就大多数而言,种群动态与时间格局有关,而统计生态学与空间格局有关.这一方面是由于生态学历史的偶然性,另一方面也似乎由于生态学家所研究生物的寿命和活动性比人们自己有更广泛的范围.寿命范围可从不到一小时(某些细菌)到上千年(某些北美红杉);活动性来说可以从不动的藤壶到绕地球移栖的北极燕鸥.在我看来上面两次提到的需要突破,很可能来自有意跳出已有框框的工作.自然,开端已经

有了,但是如本书这样一般讨论的著作中,要挑选出它们来可能是会引起争议的。

现在我们讨论“统计生态学”的内容。

## 二、空间格局与泊松分布

在研究整个确定空间范围内定居和座生生物的空间格局时,首先需要区分取决于空间和生物自然性质的三种完全不同的结构:

1. 生物限制在离散的生境位置(或“单位”)内。例如,一种害虫的幼虫侵害树木的嫩枝,每个嫩枝就构成一个生境位置,并且是天然的样本单位。嫩枝以外的地方不会找到幼虫,因此,它们可利用的空间是离散的。甚至如果可能的话,还假设从一个嫩枝到另一个嫩枝的移栖也稀少到足以忽略不计。因此,如果对一个大的样本数出每单位的生物数(例如每个嫩枝上的幼虫),这样的观察显然对该种的空间格局提供了某些知识。

2. 生物可占据一个连续的地域,例如森林中的树木。现在就没有像上例中嫩枝那样的天然的样本单位。如果我们希望数出每个单位的个体数,就不得不人为地确定单位(例如,一个小范围的样地,即样方)。

3. 除了没有天然的样本单位以外,还不能明确地划分出能够计数的个体。这是植物生态工作者经常遇到的情况,不仅植物确实占据一个不能自然地细分的连续带,而且由于无性繁殖,大量的植物种都不是像离散个体那样能计数的。

第2、3种情况提出的问题后几节考虑;第七、八两节讨论第1种情况,并且对于从一个范围广阔的总体中随机地选取的样本单位,我们一开始就假设有一个可利用的每单位个体数的观察频率分布。被观察的频率分布是什么样的,又如

何去解释它们呢?

我们首先拟定这样一个简单机理,它可以解释某种观察频率分布,并推导它的结果(这不是从一个“终极”模型推导性地论述,现在这类论证仅仅是对观察现象揭示其最接近的原因,因此它们可做归纳的基础)。如果个体是独立地、随机地分配到可利用的单位中去,则称它们的格局(或散布)是随机的,并且会发现每单位的个体数是一个泊松(Poisson)变量。一个单位中确有 $r$ 个个体的概率为

$$p_r = \frac{\lambda^r e^{-\lambda}}{r!}, \quad r = 0, 1, \dots,$$

其中 $\lambda$ 是每单位的平均个体数。

为了证实这一点,假设每个单位中含有很多( $n$ 个)的位置,每个位置可为一个个体占用。每单位中的每一位置被占用的概率都相等,令为 $p$ 。于是,任一单位正好有 $r$ 个位置被占用的概率为

$$\binom{n}{r} p^r (1-p)^{n-r}, \quad r = 0, 1, \dots, n.$$

现在假设 $n$ 非常大, $p$ 非常小,而此分布的均值 $np$ 有适中的大小。令 $np = \lambda$ ,又设 $r/n$ 可忽略地小,则

$$\begin{aligned} p_r &= \binom{n}{r} p^r (1-p)^{n-r} \sim \frac{(np)^r}{r!} (1-p)^n \\ &= \frac{\lambda^r (1-\lambda/n)^n}{r!} \rightarrow \frac{\lambda^r e^{-\lambda}}{r!} \quad (n \rightarrow \infty). \end{aligned}$$

这就是说,当生物的个体数相对于所有单位集合能够容纳的个数来说是很少的,而且一个单位内每个可能位置被占用的概率又是相同的,那末,每单位的个体数就是一个泊松变量。

这个论证假设了一个单位能够容纳的最大个体数对所有

单位来说是相同的,都等于  $n$ , 而且每个单位的期望数也是相同的,都等于  $np = \lambda$ . 这是很受限制的假设,几乎很难成立. 因此,泊松分布很少符合观察的每单位个体数的频率分布是不足为奇的.

泊松分布的概率母函数给为

$$\begin{aligned} g(z) &= p_0 + p_1z + p_2z^2 + \dots \\ &= e^{-\lambda} + \lambda e^{-\lambda}z + \frac{\lambda^2 e^{-\lambda}}{2!} z^2 + \dots \\ &= e^{\lambda(z-1)}. \end{aligned}$$

因此,均值为

$$\left. \frac{dg(z)}{dz} \right|_{z=1} = g'(1) = \lambda$$

方差为

$$g''(1) + g'(1)[1 - g'(1)] = \lambda,$$

其中  $g''(1)$  表示  $d^2g(z)/dz^2$  在  $z = 1$  时的值. 因此,泊松分布的均值与方差相等. 但是,对于观察的每单位生物数的频率分布,当我们比较其样本均值和方差时,通常会发现方差大大地超过均值. 这种情况下,此格局称为“群集的”、“丛生的”、“成群的”或者“小块式的”,并且这种频率分布本身被叫做“集中的”(contagious). 现在我们要寻求更现实的假设来解释实际上发现的分布. 它们分为两种类型: 广义分布,复合分布.

在讲它们之前,需要对有关术语作一些注释. 在生态学文献中,由于“分布”一词有它俗语的和统计学的两方面意义,这就存在着许多的混乱,有时甚至用在同一个句子中,又没有对所指意义的任何解释. 在俗语上,“分布”是“布置”或者“格局”的同义语. 在统计上,它是指随机变量的数值以不同的频率分配到许多可能的等级中的方式. 在这个意义上不包含与

空间布置有关的意思,例如,我们可以说诸如树木高度这个变量的分布,并没有树木位置的任何意思。因此,谈及一个昆虫种群,如说“具有大方差的成群分布”是胡扯的话,它指昆虫本身是成批的,或者说有成群的格局,而大方差是与变量(每个样本单位的昆虫数)相配合的。为了避免含糊,在统计生态学中最好把“分布”一词仅用于统计意义。因此,变量有一个分布,而生物集合有一个格局。

### 三、广义分布

如果假设个体的组或群(不是一个个体)构成的实体,有特定的格局,而每一组的个体数又是具有它自己的概率分布的随机变数,那末就出现了广义分布。

首先让我们用每单位中群数的均值和方差( $m_1$ 和 $v_1$ )以及每群中个体数的均值和方差( $m_2$ 和 $v_2$ ),去推导广义分布的均值和方差,令为 $M$ 和 $V$ 。可以看出无论两个基本分布形式如何, $M$ 和 $V$ 是 $m_1, m_2, v_1$ 和 $v_2$ 的不变函数。

设每单位群数分布的概率母函数为 $G(z)$ ,每群个体数的概率母函数为 $g(z)$ 。再令广义分布的概率母函数为 $H(z)$ ,则它是每单位的个体数分布的概率母函数,为

$$H(z) = G(g(z)).$$

广义分布的均值和方差给为

$$M = H'(1) \text{ 和 } V = H''(1) + H'(1)[1 - H'(1)].$$

现在令 $P_i$ 为每单位包含 $i$ 群( $i = 0, 1, \dots$ )的概率, $\pi_j$ 为一群包含 $j$ 个个体( $j = 1, 2, \dots$ )的概率。

于是,

$$G(z) = \sum_i P_i z^i, \quad g(z) = \sum_j \pi_j z^j,$$

并且



$$H(x) = G(g(x)) = \sum_i P_i \left[ \sum_j \pi_j x^j \right]^i.$$

现在来求  $M$  和  $V$ 。首先

$$H'(x) = \sum_i i P_i [g(x)]^{i-1} g'(x).$$

因为  $g(1) = 1$  和  $g'(1) = m_2$ , 可见

$$H'(1) = M = m_1 m_2. \quad (7.1)$$

其次,

$$H''(x) = \sum_i i P_i \{ (i-1) [g(x)]^{i-2} [g'(x)]^2 + [g(x)]^{i-1} g''(x) \}.$$

根据  $g''(1) = v_2 - m_2 + m_2^2$ , 可以得到

$$\begin{aligned} H''(1) &= V - M + M^2 = \sum_i i(i-1) P_i m_2^2 \\ &\quad + \sum_i i P_i (v_2 - m_2 + m_2^2) \\ &= (v_1 - m_1 + m_1^2) m_2^2 + m_1 (v_2 - m_2 + m_2^2). \end{aligned}$$

因此,用  $m_1 m_2$  代替  $M$ , 得

$$V = m_1 v_2 + m_2^2 v_1. \quad (7.2)$$

现在考虑一个例子。假设雌昆虫产的卵群随机地分散在可利用的单位(比如嫩松枝)中。每个嫩枝上的平均卵群数记为  $\lambda_1$ 。进而,假设从每群中孵化出的幼虫数本身是均值为  $\lambda_2$  的泊松变量。利用泊松分布的均值和方差相等的性质,所以

$$m_1 = v_1 = \lambda_1, \text{ 且 } m_2 = v_2 = \lambda_2,$$

则此广义分布的前两阶矩为

$$M = \lambda_1 \lambda_2, \quad V = \lambda_1 \lambda_2 (1 + \lambda_2).$$

这个分布称为奈曼 (Neyman) A 型分布, 或者泊松-泊松分布。随机地选出一个单位将含有  $r$  个个体的概率  $p_r$ , 由  $H(x)$  的展开式中  $x^r$  的系数给出,

作为广义分布的第二个例子,我们同前一样,假设每单位卵群数是泊松变量,因此有概率母函数

$$G(x) = e^{\lambda(x-1)}$$

现在,不假设每个卵群的幼虫数有泊松分布,而让它有参数为 $\alpha$ 的对数分布,也就是说,一个卵群包含 $x$ 个幼虫的概率 $P(x)$ 与 $\alpha^x/x$  ( $0 < \alpha < 1$ )成比例.与 $x$ 是泊松变量时一样,这里假设 $x$ 取值为 $1, 2, \dots$ ,并且没有不含幼虫的“空”卵群.

因为

$$\sum_{x=1}^{\infty} P(x) = 1$$

并且

$$\sum_{x=1}^{\infty} P(x) \propto \alpha + \frac{\alpha^2}{2} + \frac{\alpha^3}{3} + \dots = -\ln(1-\alpha),$$

可见

$$P(x) = \frac{-1}{\ln(1-\alpha)} \frac{\alpha^x}{x}, \quad x = 1, 2, \dots$$

于是对数分布的概率母函数为

$$\begin{aligned} g(z) &= \frac{-1}{\ln(1-\alpha)} \left[ \alpha z + \frac{(\alpha z)^2}{2} + \frac{(\alpha z)^3}{3} + \dots \right] \\ &= \frac{\ln(1-\alpha z)}{\ln(1-\alpha)}. \end{aligned}$$

因此,对于广义分布,我们得到概率母函数 $H(z)$ ,写成

$$H(z) = G(g(z)) = \exp \left\{ \lambda \cdot \left[ \frac{\ln(1-\alpha z)}{\ln(1-\alpha)} - 1 \right] \right\}.$$

这个公式很容易简化,我们重新定义两个参数 $\lambda$ 和 $\alpha$ 如下:令 $\lambda = k \ln Q$ ,  $\alpha = P/Q$ , 其中 $Q = 1 + P$ . 现在用另外两个参数 $k$ 和 $Q$  (或者 $P = Q - 1$ )去代替 $\lambda$ 和 $\alpha$ , 因为

$$\ln(1 - \alpha) = \ln \frac{Q - P}{Q} = \ln \frac{1}{Q},$$

所以

$$\begin{aligned} H(z) &= \exp \left[ -k \ln \left( 1 - \frac{Pz}{Q} \right) \right] \cdot \exp[-k \ln Q] \\ &= \left( 1 - \frac{Pz}{Q} \right)^{-k} Q^{-k} = (Q - Pz)^{-k}. \end{aligned}$$

这是负二项分布的概率母函数。它可以对照原来的正二项分布的概率母函数，那里  $q, p < 1, p + q = 1, k$  是正的；相反，对负二项分布来说，指数是负的，且  $Q - P = 1$ 。

在这种情况下，从广义分布的概率母函数很容易直接求出均值和方差。如前，我们来求此分布的均值、方差和通项  $p_r$ 。均值是  $H'(1) = kP$ ，方差是

$$H''(1) + H'(1)[1 - H'(1)] = kP(1 + P),$$

即  $kPQ$ 。不取  $P$  和  $k$  为此分布的参数，而取均值  $m = kP$  作为一个参数，往往更好一些。这样，方差是  $V = m + m^2/k$ ，显然  $k$  值越小，方差越大；但是若  $k \rightarrow \infty$ ，则  $V \rightarrow m$ ，可以看到与泊松分布一样，均值和方差相等。事实上，正如下面证明的，随  $k \rightarrow \infty$ ，有  $p_r \rightarrow m^r e^{-m} / r!$ 。

一个单位中确有  $r$  个个体的概率  $p_r$  是  $H(z)$  的级数展开式中  $z^r$  的系数。我们现在来推导它。

回忆，

$$\begin{aligned} H(z) &= Q^{-k} \left( 1 - \frac{Pz}{Q} \right)^{-k} \\ &= Q^{-k} \left[ 1 + \frac{kP}{Q} z + \frac{k(k+1)}{2!} \left( \frac{P}{Q} \right)^2 z^2 + \dots \right]. \end{aligned}$$

因此  $z^r$  的系数为

$$p_r = Q^{-k} \frac{k(k+1) \cdots (k+r-1) P^r}{r! Q^r}$$

$$= \frac{\Gamma(k+r)}{r! \Gamma(k)} \cdot \frac{P^r}{Q^{k+r}}$$

因为均值是  $m = kP$ ，可以改写成

$$\begin{aligned} p_r &= \frac{\Gamma(k+r)}{r! \Gamma(k)} \cdot \left(\frac{m}{k}\right)^r \left(\frac{k}{k+m}\right)^{k+r} \\ &= \frac{\Gamma(k+r)}{\Gamma(k) k^r} \cdot \frac{m^r}{r!} \left(1 + \frac{m}{k}\right)^{-(k+r)}, \quad r = 0, 1, \dots \end{aligned}$$

随  $k \rightarrow \infty$ ， $r$  与  $k$  相比变得可忽略不计，因此， $p_r \rightarrow m^r e^{-m} / r!$ ，这就是泊松级数的通项。

现在我们已经考虑了广义分布的两个例子：奈曼 A 型分布（或泊松-泊松分布）和负二项分布（或泊松-对数分布）。广义分布的这些双重名称，第一个表示每单位中群数的分布，第二个表示每群中个体数的分布。

作为这两个分布如何符合野外观察的一个例子，考虑 Bliss 和 Fisher (1953) 提供的资料，两个理论分布都符合在盐性沼泽里每样方中生长的直盐角草 (*Salicornia stricta*) 植物数的观察分布。虽然，此时的样本单位不是离散的自然实体而是人为的样方，但是这个资料可用来作为说明，这里没有讨论到在 Bliss 和 Fisher 原来的文章中讲述的由观察值去估计两个理论分布的参数的方法，但是，正如从图 7.1 中可以看出的，两个理论分布很好地符合于资料。用  $\chi^2$  检验来判断适合度，发现负二项分布是  $P(\chi^2) = 0.48$ ，奈曼 A 型分布是  $P(\chi^2) = 0.17$ 。虽然负二项分布拟合得好些，但是两个假设都是可以接受的。换句话说，如果我们欣然承认个体是按随机分散的群或组出现的，那末，每群的个体数同样可以当做泊松变量或者对数变量，谁好谁坏不能得到明确的结论。但是，完全有可能这些解释都不能说明所观察的格局。我们马上要指出怎样从一种完全不同的假设可以导出负二项分布。

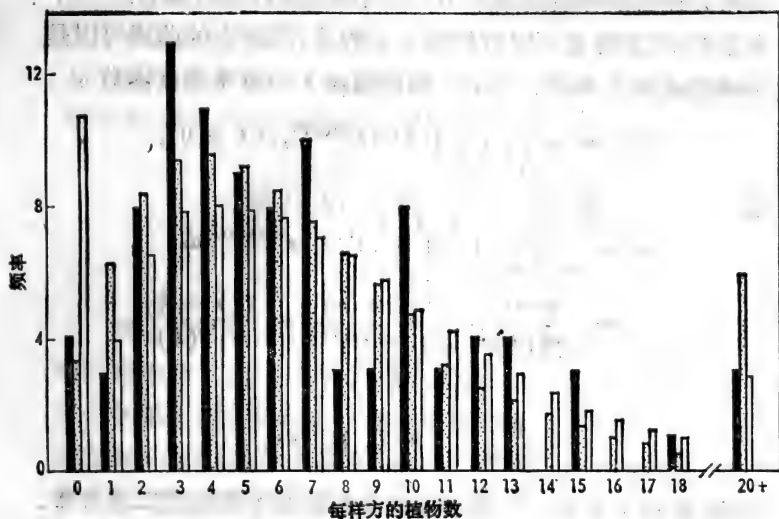


图 7.1 直盐角草 (*Salicornia stricta*) 的每样方中植物数目的分布  
 实线: 观察值, 点线: 拟合的负二项分布, 如  $P(x^2) = 0.48$ ,  
 空线: 拟合的奈曼 A 型分布, 其  $P(x^2) = 0.17$   
 (资料引自 Bliss 和 Fisher, 1953)

#### 四、复合分布

假设生物是彼此无关的(即不成群的), 并且如果所有的适居单位都是等同的, 则生物的格局将是随机的。因此, 若平均密度是  $\lambda$ , 则任一单位包含  $r$  个个体的概率将是泊松项  $\lambda^r e^{-\lambda} / r!$ 。

现在假设单位是不同的, 某些单位比另外单位提供了更有利的环境, 因此每单位的期望个体数——参数  $\lambda$ , 随单位而易, 也就是说,  $\lambda$  本身是一个随机变量。假设它有皮尔逊 (Pearson) III 型分布 (一般称为  $\Gamma$  分布。——译者注)。选择这个标准曲线来表示  $\lambda$  的分布, 是因为对无论什么样的  $\lambda$  的真实

分布大致都能够找到某个 III 型曲线来很好地近似它。一个真正的 III 型变量可以有任何非负的值,同时它的曲线可以是单峰的或者 J-状的。因此,我们假设  $\lambda$  的概率密度函数为

$$f(\lambda) = \frac{1}{\Gamma(k)} \left(\frac{1}{P}\right)^k \lambda^{k-1} e^{-\lambda(1/P)}, (\lambda \geq 0).$$

则

$$\begin{aligned} p_r &= \frac{1}{r! \Gamma(k)} \left(\frac{1}{P}\right)^k \int_0^{\infty} \lambda^{r+k-1} e^{-\lambda(1/P)} d\lambda \\ &= \frac{P^{-k}}{r! \Gamma(k)} \cdot \frac{\Gamma(r+k)}{\left(\frac{1+P}{P}\right)^{r+k}} = \frac{\Gamma(r+k)}{r! \Gamma(k)} \\ &\quad \cdot \frac{P^r}{Q^{k+r}}, \quad r = 0, 1, \dots, \end{aligned}$$

其中  $Q = 1 + P$ 。注意这正是我们前面考虑的负二项分布。

一般地,确有如下事实:每一个复合泊松分布相应于一个广义泊松分布,反之亦然。在 Feller (1968) 的文章中发表了它的一个证明。这里我们仅仅给出了一个著名的例子。Skellam (1952) 讲到了其他的情况。因此,单靠考查每个单位个体数的观察分布,就想对构成某一特定观察格局的基础的机理做出结论是不行的。甚至在只有一种理论的集中 (contagious) 分布符合于观察的时候,还有两种解释可供选择。另外,许多理论的分布彼此非常相似,往往会找到两个以上的分布都足以适合同一观察集。

因为每一个广义分布,以及复合分布都建立在至少两个假设之上,所以一个观察集不足以确定两个独立的假设是不足为奇的。只靠考查一个观察频率分布,就想做出接受两个独立假设的结论,这是不自量的要求。例如,上述导出奈曼 A 型分布的机理,包含两个假设:(1) 每单位的群数是泊松变量,(2) 每群的个体数也是泊松变量,仅当根据单独的证据

承认了其中某一个假设的时候，才真正能够由拟合的奈曼 A 型分布及得到的符合程度去判定接受另一个假设。

必然的结论是：理论频率分布符合于观察资料决不能以此完全“解释”自然种群的格局。

## 第八节 集聚的测度

### 一、引言

第七节已经指出，既使一个理论的集中分布密切符合观察的频率分布，也不能对产生它的机理做出任何结论。但是，我们如果不要求解释它，仍可希望测量一个种群的空间格局的集聚（丛生、群集或蔓延）程度。这样就有可能比较一个种在不同时间或不同地方所显现的集聚，或者可能比较两个不同种在同时同地所出现的集聚。这种观察是有明显生态学意义的，并且已经设计了测量集聚的各种方法。应当强调：我们所考虑的生物仍是仅出现于离散的生境单位中（121 页的第 1 种情况）。

通常，被比较的两个种群在平均密度上以及在集聚程度上是不同的。我们已力图规定种群空间格局的这样一种可测的性质：可以认为它在某种意义上与集聚等价而与平均密度无关。事实上，如果不同时考虑到所集聚的是哪些事物，而只是考虑它们的数目的话，当然就不可能真正想象出集聚的含义。的确“集聚程度”一词是一个笼统的不确切的概念，它有几种解释的余地。如要测量集聚，首先需从许多可能中选出空间格局的某一可测性质（称为此格局的集聚），而且在选择定义中就隐含着测度的方法。因此，几种现行的测量集聚的方法并不是测量同一事物的不同方法，它们测量了不同的事物。所有度量都要利用每单位个体数的观察频率分布。

## 二、方差与均值之比率

离散集中分布的定义性质是：它的方差都大于均值，而泊松分布的方差与均值相等。这就直接启示我们应用方差与均值的比率  $V/m$  作为集聚的一个度量。该比率的样本值

是  $(1/n\bar{x}) \sum_{j=1}^n (x_j - \bar{x})^2$ ，其中  $x_j$  是抽样的  $n$  个单位中第  $j$

个单位的个体数， $\bar{x} = (\sum x_j)/n$ 。当个体是随机地分散时，对于大的  $n$  值，比率的期望值  $E(V/m) \sim 1$ 。如果某个种群得到的  $V/m$  值仅稍稍大于 1，就促使我们要去追究它是显著地大于 1 呢，还是大致相等于由随机分散的种群所得到的值。这是容易检验的，可根据  $\sum (x_j - \bar{x})^2/\bar{x}$ （称为分散性指标）是  $n$  个形如  $(O - E)^2/E$  的项之和这个事实，其中  $O$  和  $E$  是每单位个体数的观察频率和期望频率。因此，这个和近似于有  $n - 1$  个自由度的  $\chi^2$  变量的分布。自由度的个数是变量观察值的个数减 1，因为它们满足约束  $\sum x_j = n\bar{x}$  而其它都是独立的。令格局是随机的作为零假设，于是查  $\chi^2$  分布的百分数表就可找出分散性指标的任何值所得到的概率，只要指标的观察值不是显著地高，就可接受零假设。

但是，假设格局是随机的，往往并不合理，即使不是绝对不合理，至少是没有特别理由要偏向于随机性的假设而不做任何其他可能格局的假设。因此，不应当把比率  $V/m$  当做检验的准则，只能看做是种群格局的一个样本的统计描述。这一点是重要的：要辨别  $V/m$ （分散的指标）是用做检验准则，还是在没有提出假设时，用它作为一个集聚的度量。后种情况下， $V/m$  仅仅是一个总体参数的估计，它是与平均密度之类的估计等同的。如果遇到  $V/m$  接近于 1，也不应得出格局就准是随机的结论，随机格局的意义是个体是独立的，并且每



个单位的期望数对所有单位来说是相同的。这后一个结论，只有当存在既定的理由假设它是正确的，并通过检验也没有理由否定它的时候，才能得到证实。

David 和 Moore (1954) 曾建议用  $I = (V/m) - 1$  来做为集聚的度量。他们称  $I$  为“丛生指标”，并且讲述了比较来自两个不同种群的  $I$  值 (比如  $I_1$  和  $I_2$ ) 的方法。不管均值是否不同都可以进行这种比较。假设从两个种群中收集了大小同样为  $n$  的样本，令  $m_1$  和  $m_2$  是两个观察集的均值， $V_1$  和  $V_2$  是它们的方差，则  $I_j = (V_j/m_j) - 1 (j = 1, 2)$ 。现在计算

$$w = -\frac{1}{2} \ln \left( \frac{V_1/m_1}{V_2/m_2} \right).$$

David 和 Moore 讲，如果  $w$  在  $-2.5/\sqrt{n-1}$  和  $+2.5/\sqrt{n-1}$  的范围之外，那末按 5% 的水平  $I_1$  与  $I_2$  显著不同。因此，如果我们选取  $I$  作为集聚的度量，那就提供了比较两个种群集聚程度的方法；但是，正如我们已经解释过的，还可以用另外的方式来定义集聚。我们可以更确切地说，David 和 Moore 的检验是判断均值和方差的一个确定的函数  $I$  的两个值是否有显著的差异。当且仅当我们选取这个函数作为采用的集聚度量时，我们才能把  $I_1$  与  $I_2$  的差异解释为是与两个种群在集聚方面的差异等价。

在考查  $I$  作为一个集聚度量的合适性时，有意义的是要去揣想在一个已知种群中，如果随机选出来杀死或者迁走比例为  $(1 - \theta)$  的个体，将会出现什么情况。现在考虑活着者的格局。它与原先的种群比较应当有同样的集聚程度呢，还是有较低的集聚程度？无论哪一种答案都是合理的。

由于在原先最稠密的单位中会发生最多的死亡数，因而这些单位的稠密要低于以前，我们可以断定死亡降低了集

聚。另一方面，活着者仍在它们原来的位置，而且在种群中仅有的改变是除去了随机地选出的个体，这个事实导出了这样的论点：应当采用的集聚度量不受随机死亡的影响。可以说随机死亡仅仅改变了种群的平均密度；而它的格局的其它方面并不改变。这表明我们可以自由地选择集聚的定义，而且任何一种度量的性质都取决于定义。

下段我们讲一种度量，当种群成员中的死亡是随机地出现时，它保持不变。首先我们将证明 David 和 Moore 的  $I$  随种群密度的降低(设死亡是随机的)而线性地下降，并且对无论什么样的初始频率分布都如此。

假设初始分布的概率母函数是  $G_0(z)$ ，死亡以后最终分布的母函数是  $G_1(z)$ 。因为  $\theta$  是一个个体还活着的概率，并且对所有个体都是相同的，我们有

$$G_1(z) = G_0(\theta z + 1 - \theta).$$

现在我们希望求出  $G_0(z)$  和  $G_1(z)$  的第一、二阶矩，并决定它们的关系。首先导出因子矩最容易做到这一点。用  $\phi(u)$  表示因子矩的母函数，易知它等于  $G(1+u)$ ，即

$$\phi(u) = \sum_{i=0}^{\infty} \frac{u^i}{i!} \mu'_{(i)} = G(1+u),$$

其中  $\mu'_{(i)}$  是第  $i$  阶因子的原点矩。

这样，分别用  $\phi_0(u)$  和  $\phi_1(u)$  记初始分布和最终分布的因子矩母函数，有

$$\phi_0(u) = G_0(1+u),$$

$$\phi_1(u) = G_1(1+u) = G_0[\theta(1+u) + 1 - \theta]$$

$$= G_0(1+\theta u) = \phi_0(\theta u).$$

现在令  $\mu'_{(i),0}$  和  $\mu'_{(i),1}$  代表初始分布和最终分布的第  $i$  阶因子矩。因为  $\phi_1(u) = \phi_0(\theta u)$ ，所以

$$\sum_0^{\infty} \mu'_{(i),1} \frac{u^i}{i!} = \sum_0^{\infty} \mu'_{(i),0} \frac{(\theta u)^i}{i!}.$$

让  $u^i/i!$  ( $i = 1, 2$ ) 的系数相等, 得到

$$\mu'_{(1),1} = \theta \mu'_{(1),0}, \quad \mu'_{(2),1} = \theta^2 \mu'_{(2),0}.$$

分布的一阶因子矩就等于均值  $m$ ; 同时方差  $V$  给为

$$V = \mu'_{(2)} + \mu'_{(1)} - \mu'^2_{(1)} \text{ 或 } \mu'_{(2)} + m - m^2$$

因此,

$$I = \left(\frac{V}{m}\right) - 1 = \left(\frac{\mu'_{(2)}}{m}\right) - m,$$

对于初始的和最终的种群, 丛生指标给为

$$I_0 = \left(\frac{\mu'_{(2),0}}{m_0}\right) - m_0, \quad I_1 = \left(\frac{\theta^2 \mu'_{(2),0}}{\theta m_0}\right) - \theta m_0 = \theta I_0.$$

由此可见, 随着种群密度因随机死亡而减小, 其丛生指标也减少并等于原来值的  $\theta$  倍, 其中  $\theta$  是原种群保留下来的比例。

倘若我们可以确认从一个单位到另一单位没有迁移的话, 这就提供了一个方法, 可确定在定居生物的一个区组中的死亡是不是密度相关的。假设我们要追踪一个同龄生物种群 (即一个区组) 的命运, 例如它们是在树木嫩枝上的害虫幼虫。种群的大小将因某些成员的死亡随着时间的推移而逐渐减小。如果在一系列的时期, 从生境单位的种群中抽取样本, 我们就可确定  $I$  随  $m$  变化的情况。若没有密度相关性, 它们的关系将是通过原点的直线; 处于稠密集聚的个体大致要比较少拥挤的个体有更多的死亡, 那末  $I$  会减小得更快一些; 反之, 如有相反的密度相关性, 即稠密群中生存的个体有利于成活, 那末  $I$  会减小得慢一些。Iwao (1970) 已用此方法研究不同死亡原因对 *Malacosoma californicum* 幼虫群体命运的影响。他发现因寄生黄蜂侵害的死亡趋向于密度无关, 然而因病的死亡是密度相关的。

### 三、负二项参数: $k$

每单位的生物数有负二项分布时, 我们可以用分布的参数  $k$  作为一个集聚的度量 (Waters, 1959). 因为负二项分布的方差为  $V = m + m^2/k$  (看 127 页), 根据 David 和 Moore 的指标  $I$ , 有  $k = m/I$ ; 也就是说, 低的  $k$  值表示显著的丛生, 而高的  $k$  值表示轻微的丛生. 为了得到一个随丛生增加而增加的集聚指标, 有的作者利用  $k$  的函数, 比如它的倒数.

$k$  的一个有趣的性质是在种群的大小由于随机死亡而减小时, 它保持不变. 这是我们前面提到的集聚度量所需要的性质: 可认为这种度量表示了空间格局的某种内在的性质, 而与密度无关.

为了证实这一点, 考虑概率母函数为  $(Q - Pz)^{-k}$  的一个负二项分布, 有均值  $m = kP$  和方差  $V = m(1 + m/k)$ . 因此

$$p_r = \binom{k+r-1}{r} \frac{P^r}{(1+P)^{k+r}},$$

其中为方便起见已用  $\binom{k+r-1}{r}$  代替  $[\Gamma(k+r)]/r!\Gamma(k)$ . 现在令随机地淘汰和破坏的个体比例为  $1-\theta$ , 因此最终种群中活着的比例为  $\theta$ .

令  $p'_r$  为最终种群中一个单位确有  $r$  个个体的概率, 我们列出初始概率和最终概率的表格 (见表 8.1). 显然,

$$p'_r = \theta^r \sum_{i=r}^{\infty} \binom{i}{r} (1-\theta)^{i-r} p_i.$$

用负二项分布的项代替  $p_i$  得

$$p'_r = \theta^r \sum_{i=r}^{\infty} \binom{i}{r} (1-\theta)^{i-r} \binom{k+i-1}{i} \frac{P^i}{(1+P)^{k+i}}$$

表 8.1

每单位的 个体数 $i$	初始概率 $p_i$	最 终 概 率 $p_i$
0	$p_0$	$p'_0 = p_0 + (1 - \theta)p_1 + (1 - \theta)^2 p_2 + \dots$
1	$p_1$	$p'_1 = \theta p_1 + \binom{2}{1} \theta(1 - \theta)p_2 + \binom{3}{1} \theta(1 - \theta)^2 p_3 + \dots$
2	$p_2$	$p'_2 = \theta^2 p_2 + \binom{3}{2} \theta^2(1 - \theta)p_3 + \binom{4}{2} \theta^2(1 - \theta)^2 p_4 + \dots$
...	...	.....
$r$	$p_r$	$p'_r = \theta^r p_r + \binom{r+1}{r} \theta^r(1 - \theta)p_{r+1}$ $+ \binom{r+2}{r} \theta^r(1 - \theta)^2 p_{r+2} + \dots$

$$\begin{aligned}
&= \theta^r \left\{ \binom{k+r-1}{r} \frac{P^r}{(1+P)^{k+r}} + \binom{r+1}{r} (1-\theta) \right. \\
&\quad \left. \times \binom{k+r}{r+1} \frac{P^{r+1}}{(1+P)^{k+r+1}} + \dots \right\} \\
&= \frac{(\theta P)^r}{(1+P)^{k+r}} \binom{k+r-1}{r} \left\{ 1 + \binom{k+r}{1} \right. \\
&\quad \left. \times \left( \frac{P(1-\theta)}{1+P} \right) + \binom{k+r+1}{2} \right. \\
&\quad \left. \times \left( \frac{P(1-\theta)}{1+P} \right)^2 + \dots \right\} \\
&= \binom{k+r+1}{r} (\theta P)^r \frac{1}{(1+P)^{k+r}} \\
&\quad \times \left[ 1 - \frac{P(1-\theta)}{1+P} \right]^{-(k+r)} \\
&= \binom{k+r+1}{r} \frac{(\theta P)^r}{(1+\theta P)^{k+r}},
\end{aligned}$$

这是具有参数  $\theta P$  和  $k$  的负二项分布的第  $r$  项。原来的均值是  $m_0 = kP$ ，现在的均值是  $m_1 = \theta kP$ ，指数  $k$  的值不改变。

这就是当我们在抽样时得到负二项分布的格局中，选取  $k$  或者它的函数（比如  $k^{-1}$ ）作为一个集聚度量的理由。但是，这些论证只对负二项分布的种群才成立。如果我们把函数  $k'$ ——定义为  $k' = m^2/(V - m) = m/I$ ，当做一个（逆的）集聚度量，那末当种群中随机出现死亡时， $k'$  就会保持不变。不论母体分布如何这一点都是对的，事实上， $k'_1 = m_1/I_1 = \theta m_0/\theta I_0 = k'_0$ ，与以前一样，这里的脚标 0 和 1 表示初始值和最终值。进一步，如母体分布是负二项的，那末  $k'$  就是参数  $k$  的一个估计量。但是，当母体分布不是负二项的，说有参数  $k$  是没意义的，并且，如果我们假设分布是负二项的，但并非事实，同时用最大似然的方法估计“ $k$ ”，那末这个估计  $\hat{k}$  在随机出现死亡时并不保持不变。

用一个数值例子来说明这一点。表 8.2 中给出了随意选择的初始频率，它并不表示任何理论的集中分布。假设种群随机地去掉一半就得最终频率。在表 8.2 中：

表 8.2

	初 始 频 率	最 终 频 率
$i$	$np_i$	$np'_i$
0	40	63.59
1	30	44.06
2	10	40.78
3	20	31.88
4	30	15.16
5	40	4.06
6	30	0.47
	$n = 200$	200.00

$$m_0 = 3.05, \quad m_1 = 1.525,$$

$$V_0 = 4.7475, \quad V_1 = 1.9494,$$

$$I_0 = \frac{V_0}{m_0} - 1 = 0.557, \quad I_1 = \frac{V_1}{m_1} - 1 = 0.278 \left( = \frac{1}{2} I_0 \right),$$

$$\hat{k}_0 = \hat{k}_1 = 5.480,$$

$$\hat{k}_0 < 3.0, \quad \hat{k}_1 > 4.0.$$

最大似然估计  $\hat{k}_0$  和  $\hat{k}_1$  是用 Bliss Fisher (1953) 所讲的方法计算出来的, 可以看到  $\hat{k}_1 > \hat{k}_0$ . 因此, 如果我们错误地假设母体分布是负二项的, 那末就会导致集聚因死亡而下降的结论, 而这本身又表示死亡是密度相关的。

#### 四、Lloyd 的指标: 平均拥挤和聚块性 (Mean crowding and patchiness)

在 133 页中我们提出的论点, 赞成所用的集聚度量在随机地除去了一些种群的成员时, (1) 它会改变, (2) 不会改变. 显然, 我们注视的是两件不同的事情, 并且应当单独测量它们. Lloyd (1967) 指出了“平均拥挤指标”和“聚块性指标”大体可满足这个要求. 他把平均拥挤定义为平均每个个体有多少个在同单位的其它个体, 可以认为这些其它个体是与第一个个体共占此单位. “平均拥挤”  $\bar{m}$  是对所有个体而不是对所有单位的平均. 它的计算要靠对整个种群 ( $N$  个个体) 的每一个个体, 算出与它共占单位的个体数目  $x_i (i = 1, 2, \dots, N)$ . 因此, 平均拥挤是

$$\bar{m} = \frac{1}{N} \sum_{i=1}^N x_i \quad (i = 1, 2, \dots, N)$$

如果总共有  $n$  个单位, 令  $x_j (j = 1, 2, \dots, n)$  表示第  $j$  单位的个体数, 则

$$\sum_{i=1}^N x_i = \sum_{j=1}^n x_j(x_j - 1), \quad \text{又} \quad \sum_{j=1}^n x_j = N.$$

因此

$$\bar{m} = \frac{\sum x_j^2}{\sum x_j} - 1.$$

应用  $x$  的均值和方差, 令为  $m$  和  $V$ , 因为

$$\frac{\sum x_j^2}{\sum x_j} = \frac{V + m^2}{m},$$

所以

$$\bar{m} = m + \left( \frac{V}{m} - 1 \right) \text{ 或 } m + I.$$

因此, 平均拥挤在数值上等于平均密度和 David 与 Moore 的丛生指标  $I$  之和. 与  $I$  本身一样,  $\bar{m}$  仍然必与因随机死亡而减小了的种群密度成比例. 同前, 用脚标 0 和 1 代表缩减种群中的初始值和最终值, 我们有

$$\bar{m}_0 = m_0 + I_0, \quad \bar{m}_1 = m_1 + I_1.$$

仅当初始种群活着的比例为  $\theta$  时, 我们知道

$$m_1 = \theta m_0, \quad I_1 = \theta I_0,$$

所以

$$\bar{m}_1 = \theta \bar{m}_0.$$

聚块性定义为  $\bar{m}/m$ , 即平均拥挤与平均密度的比率. 因为  $\bar{m}_0/m_0 = \bar{m}_1/m_1$ , 随机死亡保留了不改变的聚块性; 无论母体分布的形式如何都是如此. 我们还要注意:

$$\frac{\bar{m}}{m} = 1 + \frac{I}{m} = 1 + \frac{1}{k'}.$$

这样, 平均拥挤是每个个体所经历的某种事情, 它依赖于现有的种群个体数. 另一方面, 聚块性考虑了空间格局本身的性质, 并不涉及到密度, 两个种群虽然密度不同, 但是显出同样的聚块性.

138 页已给出的数值例子中, 当种群除掉一半时, 平均拥挤从  $\bar{m} = 3.607$  降到  $\bar{m}_1 = 1.803$ , 聚块性保持不变, 都等于



1.182.

Iwao 和 Kuni (1971) 指出, 单个种的几个无关种群的 Lloyd 指标的知识, 能使我们对该种典型空间格局的基本机理得出结论. 其论证如下.

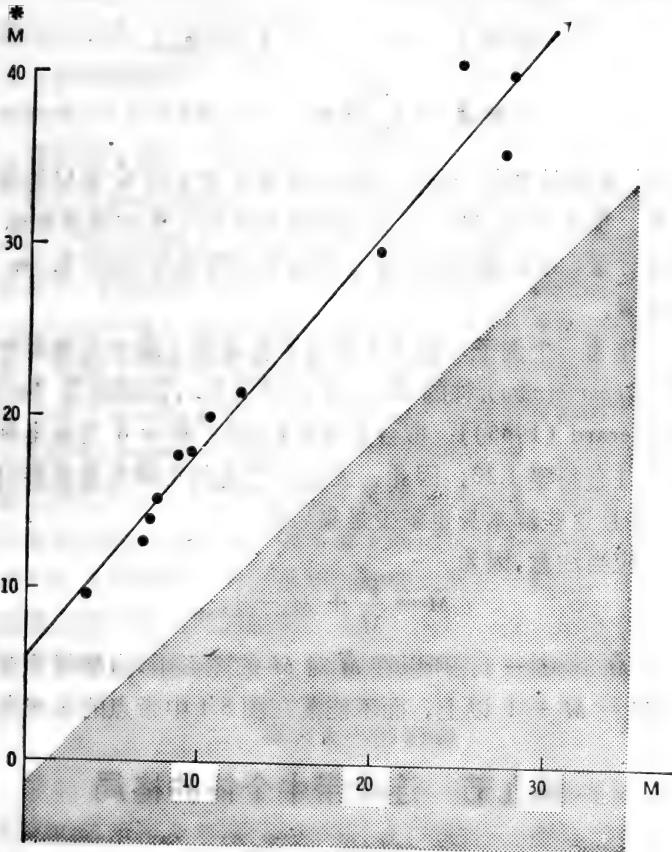


图 8.1 蜱 (*Oppia ornata*) 12 个种群的关系拟合直线为  $\bar{M}=5.96+1.22M$ . 点不能落在  $\bar{M} < M - 1$  的带点区域内 (复制自 Iwao 和 Kuni, 1971)

回忆在 125 页指出的, 如果个体趋向于成群(或成组)地出现, 则不管每单位的群数及每群的个体数各自有什么分布(前者的均值和方差为  $m_1$  和  $v_1$ ; 后者为  $m_2$  和  $v_2$ ), 每单位的个体数都有均值  $M = m_1 m_2$  和方差  $V = m_1 v_2 + m_2^2 v_1$ . 于是, 个体的平均拥挤指标  $\dot{M}$  为

$$\begin{aligned}\dot{M} &= \frac{V}{M} + M - 1 = \dot{m}_2 + \dot{m}_1 m_2 \\ &= \dot{m}_2 + \left(\frac{\dot{m}_1}{m_1}\right) M.\end{aligned}$$

可见, 如果从对某个种几个种群观察中发现  $\dot{M}$  是  $M$  的线性函数, 那么  $\dot{M}$  在  $M = 0$  时的值是群内部个体的拥挤指标  $\dot{m}_2$  的估计量; 并且直线的斜率是群格局的聚块性指标  $\dot{m}_1/m_1$  的估计量.

作为一个例子, 图 8.1 表出了在森林土壤中发现奥甲螨类 (*Oppia ornata*) 种的  $\dot{M}$  与  $M$  间的关系 [数据来自 Berthét 和 Gérard (1965)]. 拟合直线近似地在  $\dot{M} = 6$  与纵坐标相交, 并有斜率 1.22; 因此, 大致合理地判定螨类是成群出现的, 并且这些群本身也多少是集聚的.

应当注意, 因为

$$\dot{M} = \frac{V}{M} + M - 1,$$

必有  $\dot{M} \geq M - 1$ . 所以在  $\dot{M}$  对  $M$  的图形中, 点都限于在直线  $\dot{M} = M - 1$  以上, 而不能落在图 8.1 中带点的区域内.

## 第九节 连续带中个体的格局

### 一、引言

至今, 我们只考虑了占据小孤立单位的生物的空间格局, 生物可利用的空间是离散的. 现在我们转向 121 页的第二种

情况：在一个连续带中（不论是面积还是体积）生物都可利用，在整个带内的任何地方都可能找到它们，例如在一定区域内散生的个体植物，或者在一定体积土壤里分散的细小节足动物。现在我们就没有诸如离散生境单位那样的自然样本单位，而必须人为地规定它。为了明确概念，我们假设研究的种群是生长在一个显然同质的平坦区域内的所有植物。进而假设这些植物相对于它们所利用的空间是小的，它们的大小大致相等，并且它们全靠种子繁殖而非无性繁殖，因此，不难认出确切的个体。

研究这种种群格局的最普遍的方法，是以随机间隔的样方——它是小的样本区域，一般是，但不一定是正方形的——去抽样它；然后数出每样方中个体植物的数目，制做表示含有 0, 1, 2... 个个体的样方观察数的频率表，并且考察这个观察分布。这种方法有两个大缺陷：一方面，得到的结果较大地受所用样方大小的影响；另一方面，合并来自所有样方的观察值去制做频率表时，没有保留样方位置的记录。即使是表面地研究空间格局，也往往抹煞了稀疏占用的样方与稠密占用的样方之间的空间关系。通常留下的记录并不能说明，例如，稀疏的样方和稠密的样方是随机地彼此混在一起呢，还是在此区域内有成串出现的趋向。

现在我们考虑样方的大小怎样影响着样方抽样的结果。

## 二、样方大小的影响

我们说在某范围内的植物有随机的格局，或者是随机分散的，就等于说此范围（研究的区域）内的任一点与其它任何点同样可能为某个植物的位置。这种格局按随机取出的样方抽样时，每样方植物数的期望分布是参数为  $\lambda$  的泊松分布，其中  $\lambda$  是每样方中植物的平均数，样方大小的变化仅仅改变

了  $\lambda$  的量值(与样方的大小成比例),而对所有的样方大小,分布总是泊松的. 现在假设植物是从生的: 在某些小块区域密度高,而另一些又低. 抽样这种格局时,一般地,得到的结果会受样方大小的影响,一个大的样方往往会包含整个稠密占据的小块,甚至几个这样的小块;而一个小的样方可能只包含一个稠密小块的一部分. 因此,以样方资料为基础的集聚度量一般是不一样的,不同的样方大小会得到不同的值.

但是,有两种较为特别的格局形式并不如此,此时,若所用的集聚度量是适当选择的话,那它不会随样方大小变化.

1. 先考虑这样的种群. 它以相当紧密的丛生形式出现,每丛之间距离很宽,以致样方的边缘不太可能穿过这些丛. 如果所用的集聚度量仅仅依赖于每丛个体数分布的参数(或一些参数),那末,这个度量就不受样方大小变化的影响. 例如,假设每样方的丛数是具有参数  $\lambda_1$  的泊松变量,并且每一丛的植物个体数是参数为  $\lambda_2$  的泊松变量,那末,每样方植物数的分布将是参数为  $\lambda_1$  和  $\lambda_2$  的泊松-泊松分布(看第 125 页). 此分布的均值和方差分别是  $\lambda_1\lambda_2$  和  $\lambda_1\lambda_2(1 + \lambda_2)$ , 因此,比率  $V/m$  为  $1 + \lambda_2$ . 这等于说, David 和 Moore 的丛生指标  $I$  有值  $\lambda_2$ . 在这种情况下,  $I$  就等于每丛的平均植物数. 显然,样方大小的改变只影响  $\lambda_1$ , 而  $\lambda_2$  不变, 可见应用  $I$  (或者比率  $V/m$ ), 就有了一个不依赖样方大小的集聚度量. 当然,这个论证只适用于假设被样方边缘分开的丛的频率是可忽略地小的情况. 无论如何,如果这些丛足够紧密使假设能成立的话,它们大体上就充分清楚而容易辨认出来. 因此,我们可以研究丛的空间格局,并单独研究每丛植物数的分布. 把每样方的植物数当做研究的变量来处理是无益的,并且不必去想得到以这种观察为依据的间接推论.

2. 其次,考虑由几相的镶嵌(或外缀)组成的格局,假设

格局非常粗糙，就是说镶块相对样方大小来说是大的。在一相内部，可用许多个别的镶块来表示，其格局是随机的；但是不同的相有不同的密度，即不同的泊松参数。现在令样方抽取的面积充分小，以致可以假设几乎所有的样方都整个地处于某个镶块之内，而不越过镶块的边界。显然，每样方的植物的合成分布是由泊松分布混合而成。假设有  $k$  个不同的相，第  $j$  相占用整个样方面积的比例为  $\pi_j$ ，其泊松参数为  $\lambda_j (j = 1, 2, \dots, k)$ 。于是一个样方将包含  $n$  个植物的概率为

$$P_n = \frac{\pi_1 \lambda_1^n e^{-\lambda_1}}{n!} + \frac{\pi_2 \lambda_2^n e^{-\lambda_2}}{n!} + \dots + \frac{\pi_k \lambda_k^n e^{-\lambda_k}}{n!},$$

或者为方便起见，令  $\lambda_j^n e^{-\lambda_j} / n! = p_{jn}$ ，有

$$P_n = \pi_1 p_{1n} + \pi_2 p_{2n} + \dots + \pi_k p_{kn}. \quad (9.1)$$

显然，如果改变样方的大小（但总要保持相当小，使样方越过镶块边界的机会可忽略地小），那末合成分布所发生的变化仅仅是每个泊松参数乘上一个常数因子。因此，可能找出某种集聚的指标不受这种变化的影响。正如我们就要指出的，Lloyd (1967) 的聚块性指标满足此要求。

考虑由 (9.1) 给出的通项分布，它的均值和方差可如下求出：均值是

$$m = \sum_{j=1}^k \left( \pi_j \sum_{n=1}^{\infty} n p_{jn} \right) = \sum_{j=1}^k \pi_j \lambda_j.$$

同样，二阶原点矩为

$$\sum_{j=1}^k \left( \pi_j \sum_{n=1}^{\infty} n^2 p_{jn} \right) = \sum_{j=1}^k \pi_j (\lambda_j + \lambda_j^2),$$

因此，方差  $V$  为

$$V = \sum_{j=1}^k \pi_j (\lambda_j + \lambda_j^2) - \left( \sum_{j=1}^k \pi_j \lambda_j \right)^2.$$

回忆 140 页的聚块性，这里用  $C$  表示，它为

$$C = 1 + \frac{V - m}{m^2},$$

我们有

$$C = 1 + \frac{\sum \pi_j \lambda_j^2 - (\sum \pi_j \lambda_j)^2}{(\sum \pi_j \lambda_j)^2} = \frac{\sum \pi_j \lambda_j^2}{(\sum \pi_j \lambda_j)^2}.$$

如果再以原用样方大小  $r$  倍的样方抽样种群, 那末第  $j$  相的泊松参数将变成  $r\lambda_j$  (对所有的  $j$ ). 令  $C_r$  表示用  $r$  个面积单位的新样方观察的聚块性, 可见

$$C_r = \frac{\sum \pi_j (r\lambda_j)^2}{(\sum \pi_j r\lambda_j)^2} = C,$$

与以前的聚块性是一样的.

要是用丛生指标  $I$  来代替聚块性作为集聚的度量, 它就要乘上因子  $r$ . 用  $I$  和  $I_r$  分别表示用 1 个和  $r$  个面积单位的样方所得到的丛生指标, 可以看出

$$I = \frac{V - m}{m} = \frac{\sum \pi_j \lambda_j^2 - (\sum \pi_j \lambda_j)^2}{\sum \pi_j \lambda_j}.$$

如果每个  $\lambda_j$  都乘以  $r$ , 此指标变成

$$I_r = \frac{\sum \pi_j (r\lambda_j)^2 - (\sum \pi_j r\lambda_j)^2}{\sum \pi_j r\lambda_j} = rI.$$

同样, Lloyd 的平均拥挤指标  $\bar{m}$  也要乘以因子  $r$ . 对单位面积的样方, 拥挤为  $\bar{m} = m + I$ , 而对  $r$  个面积单元的样方, 其  $\bar{m}_r = r(m + I) = r\bar{m}$ .

有趣的是, 注意到 Lloyd 的“聚块性”几乎与 Morisita (1959) 的“分散指标”  $I_s$  是一致的. 从同样的前提出发: 研究的种群由大的镶块 (相对于样方) 镶嵌而成, 镶块内部格局是随机的, Morisita 也是找出受样方大小影响的指标. 但是, 他从完全不同的考虑中推出了指标  $I_s$ . 为了解释他的推导, 首先需要讲述“多样性” (diversity) 的概念和测量它的 Simp-

son (1949) 方法。

假设我们有  $s$  个不同类的  $N$  件物品的集合，第一类有  $n_1$  件物品，第二类有  $n_2$  件……第  $s$  类有  $n_s$  件， $\sum n_i = N$ 。如果从整个集合中随机地挑出两件物品，并且不再放回，显然两者同类的概率是

$$\frac{\sum_{i=1}^s n_i(n_i - 1)}{N(N - 1)}$$

可以合理地认为，如果此概率小，就说集合有大的多样性，如果概率大就说有小的多样性。现在假设我们在种群中抽取  $s$  个样方，并且对遇到的  $N$  个个体的每一个都附上标签，以表示它来自哪一个样方。假设这些样方没有重叠。令来自第  $i$  个样方的个体有  $x_i$  个 ( $i = 1, 2, \dots, s$ , 有  $\sum x_i = N$ )。因为这  $x_i$  个个体都属于第  $i$  个样方，就把它们分为第  $i$  类。因此，从总的  $N$  个个体中随机地选取任意两个个体属于同一样方的概率为

$$\delta = \frac{\sum_i x_i(x_i - 1)}{N(N - 1)}$$

如果个体集中在比较少的样方中，也就是说，它们是集聚的，则  $\delta$  就大；反之，如果个体是非常均匀地排列的，以致近于把它们平均分摊在  $s$  个样方中，则  $\delta$  就小。

现在考虑抽样随机格局的种群时， $\delta$  的期望值。此时，随机选出一个个体是来自某给定样方的概率，对所有样方来说是相同的，因此为  $1/s$ 。因为个体是彼此独立的，对第二个个体也同样如此。所以随机选取的两个个体都来自同一给定样方的概率是  $1/s^2$ 。对所有样方求和，可见对于一个随机的格局， $\delta$  的期望值是  $\delta_{ran} = \sum(1/s^2) = 1/s$ 。Morisita 的  $I_s$  定义为  $\delta/\delta_{ran} = I_s$ ，因此，在随机格局中，它的值为 1。在集聚的格

局中,有更大比例的个体只集中在少数样方中,所以  $I_s > 1$ 。

因为  $C = \bar{m}/m$ ,  $sm = N$ , 可以推出

$$I_s = \frac{s}{N-1} \frac{\sum_{i=1}^s n_i(n_i - 1)}{N} = \frac{s}{N-1} \bar{m} = \frac{N}{N-1} \cdot C.$$

由此可见,如果我们知道格局是由不同密度的镶块镶嵌而成,每镶块内的个体是随机分散的,那末无论是  $C$  还是  $I_s$  都可以用来做为集聚的度量,而且假若样方足够小的话,它们的值将与样方大小无关。但是,要没有证据就假设格局是镶嵌的形式,往往不成立,然而可以这样来检验假设的确实性:用几种大小的样方去反复抽样种群,并且判断对几种最小的样方,  $C$  (或者  $I_s$ ) 是否保持常数。

从考查某个集聚度量随样方大小变化的方式,还可以知道关于一个格局的不少东西。除了指出对于有大镶块的镶嵌格局,当样方较小时,  $I_s$  对样方大小的曲线是水平线以外, Morisita (1959) 对于其他形式的镶嵌格局,也讨论这个曲线所取的形状,它依赖于镶块的大小和镶块内个体的格局。

这里我们不去探究进一步的内容,但将转去考虑 Greig-Smith 的格局分析方法。

### 三、相邻样方的格子

Greig-Smith (1952、1964) 的格局分析方法也是基于这一事实,一个集聚度量随样方大小而变化的方式提供了有关格局的信息。

以逐次加大的样方去一次又一次地抽样一个区域是非常化费时间的,更不用说因工作进程中植被受到更多的践踏。因此, Greig-Smith 提出应用小的单位方格的格子,它们完全覆盖了所研究的区域。事实上,格子单位是相邻的样方。首先



数出每个格子单位的个体数，然后合并连接的两个格子单位给出长方形的双单位组，它是原单位大小的两倍，而数量只有一半。再合并连接的双单位组给出正方形的四单位组；又合并它们给出长方形的八单位组，等等。这样，从该区域的一次考察中得到了一系列的“样方”大小，其面积每一步加一倍。选择单位的大小要使得该区域的总数是2的倍数。

对于单格(或一个单位的组)均值的总平方和，可以像方差分析那样进行分配。我们可以由双单位组中两个单格之间的差异，从四单位组中两个双单位组之间的差异，……以至从 $2^{j+1}$ 单位组中两 $2^j$ 单位组之间的差异，等等，得到一系列平方和。于是，在 $2r = 2^{j+1}$ 单位的组内， $r = 2^j$ 单位组的平方和为

$$(SS)_r = \frac{1}{r} \sum_{i=1}^{n/r} x_i^2(r) - \frac{1}{2r} \sum_{i=1}^{n/2r} x_i^2(2r),$$

其中 $x_i(r)$ 是在第 $i$ 个 $r$ 单位组中的个体数， $n$ 是格子单位的总数。现在这些组内平方和可除以它们的自由度而给出均方，它相当于 $V/m$ 的比率。 $r$ 单位组的均方是 $(MS)_r = 2r(SS)_r/n$ 。

可以期望均方对组大小(即 $(MS)_r$ 对 $r$ )的图形，能表明组在多大时得到最显著的集聚。当每个组相对于格局的镶块一直很小时，每组内相连的两个半-组大致在同一镶块的内部，其均方是小的。以后，随着组的大小的增加，均方也会增加，一直到组的大小达到等于镶块的面积为止。如果组的大小仍继续增加，那末若镶块本身是随机的或者集聚的，则均方会保持在此高水平上；但是若镶块有一个规则的排列，则均方会再次下降。阶梯状的丛生将使均方对组大小的图形产生一系列的峰值。

虽然这种研究格局的方法已为许多植物生态学家支持

[例如: Phillips (1953)、Kershaw (1960)、Cooper (1961)], 但是它有一些缺陷,值得列举于后:

(1) 这个方法只能用于面积相当小足以全部考察的情况。研究的整个面积都必须包括在格子中。

(2) 因为每组内的两个半组总是相邻的, 所以它们间从中心到中心的距离, 在它们的大小的每两次加倍时增加一倍。如果种群是不均匀的话, 单凭这一点就可望引起比率  $V/m$  增加, 并且不能判别这种影响与镶块大小对均方值的影响哪个更重要 (Goodall, 1963)。

3. 图形有时呈锯齿状, 因为长方形组给出的均方, 经常地要比处于无论哪一方的两个正方形组小。

4. 因为组的大小每一步加一倍, 所以对于中间大小的组, 没有办法知道图形将会有什么形状。比如在 16 单位组有一个峰值, 这只能解释为平均的镶块面积在 8 单元和 32 单元中间的某处。另外, 如果镶块大小变化非常大, 期望的图形样子就不清楚。

5. 考虑由许多分散着个体的镶块(或丛)——块外全是空地——所构成的种群; 再摹想一个相反的同样格局: 在第一个种群中丛生的地方现在是空地; 而原来的空地现在为随机分散的个体所占用, 其密度与以前占据的镶块相同(看图 9.1)。可以称这两个格局的“纹理”是相同的, 因此, 用 Greig-Smith 的方法分析时, 它们有非常相似的均方-组大小的图形。分析图中所示的两个人为种群的图, 给出了分析的结果; 可以看到在组小于 128 单位时图形是相似的, 虽然在图 B 中按通常意义并不存在丛。在最大的组大小时就出现不同的结果, 因为等分面积的左边与右边的个体数目之差, 图 B 要大于图 A。

6. 在每一步每次方差估计所依据的自由度都减少一半, 直到最后一对组(最大的)时为 1 止, 因此随组的增大不可避

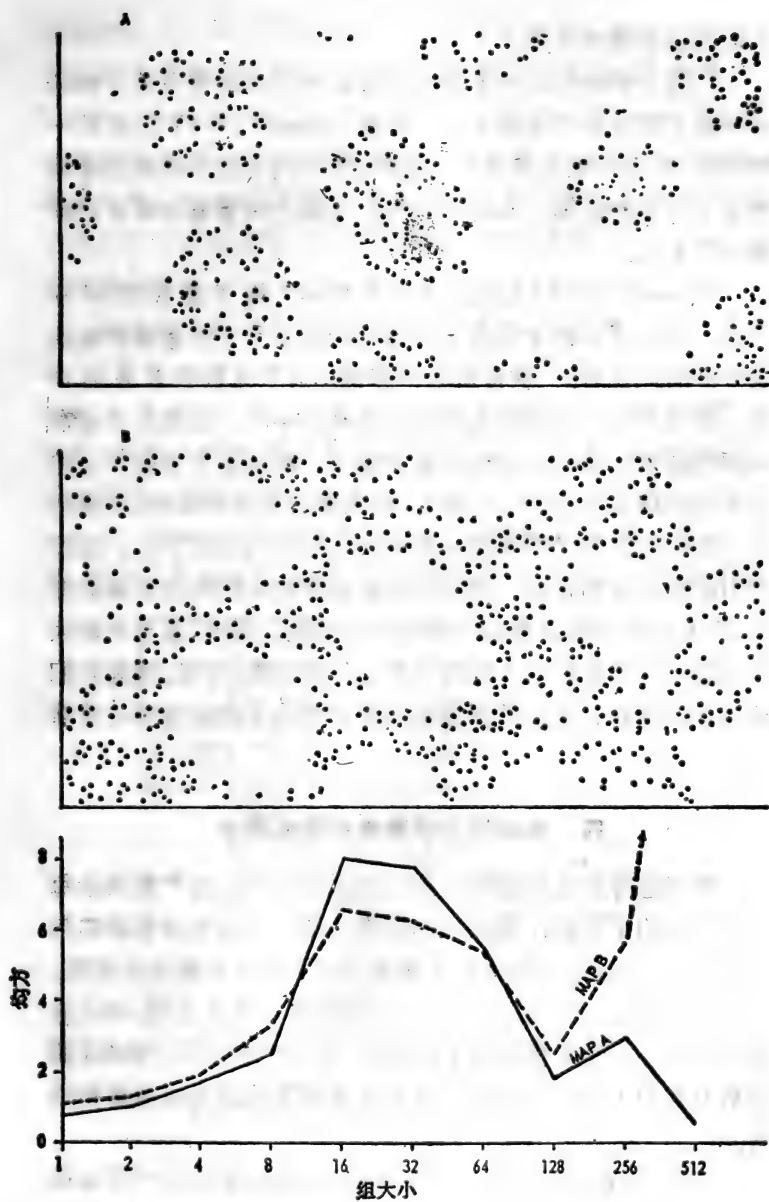


图 9.1 两个人为的格局：它们的均方对组大小的图形非常相似

免地伴随着精度下降。

7. 因为相继的均方不是独立的，所以不能用方差比检验去判断不同值是否显著不同。但是，Mead (1974) 已设计一种检验，在每对组合成较大组时，它可判定是否确实显著地增加了集聚的证据。Zahl (1974) 还提出用重叠的组去估计镶块的大小。

Goodall (1974) 已提出分析相邻样方格子数据的另外方法。它在于从格子中按每种不同的指定分开距离随机地选取分开的样方对。从每对中计算每样方个体数的方差估计量；然后将每一间隔距离的估计量求出平均。结果是方差对间隔的图形。这个方法有明显的优点：特别是它克服了上述老方法的缺点 2、3、4、6 和 7。因为样方不合并成组，不会使中心到中心距离（即间隔）和组大小的影响互相干扰，也没有引起组形状的歪曲。我们可随意地研究不同样方距离的变化，而不必强制地只准每一步加一倍间隔。另外，甚至对较大的间隔也可能根据较大的自由度去估计方差；而且，因为它们相互独立的，可以采用标准的统计方法去检验差异的显著性。

#### 四、稀疏格与稠密格的随机混合

再考虑种群格局的格子图。与以前一样，这个图表示每个格子中的个体数。现在我们把格子再分为比如说稀疏的与稠密的两类，并分别染成白色和黑色。如果许多格子是空的，可以分成空格与占用格；如果几乎所有格子都被占用，可以分成含有少于  $x$  个个体的格（稀疏格）和  $x$  个个体以上的格（稠密格），其中  $x$  是指定的值以保证非常均等地划分成白格和黑格。

显然，不管每格个体数的频率分布如何，即使它很好地符

合泊松分布，除非黑白格子是随机地混合的，否则，不能把此格局当成是随机的。因此值得考虑怎样检验随机混合。Krishna Iyer (1949) 已提出进行这项工作的方法。为了例证他的检验方法的应用，他考虑在一个规则的人工林里，病态植物与健康植物的混合，其中所有植物都在格点上。但是，此方法同样可以确定格子图中的稠密(黑)格和稀疏(白)格是不是随机地混合。

假设格子图是矩形的，有  $m$  行， $n$  列，因而有  $mn = b$  个格子；又令  $m + n = a$ 。假设  $r_1$  个格子是黑的， $r_2$  个是白的，因此  $r_1 + r_2 = b$ 。这种检验在于比较黑-黑结的期望数和观察数，出现一次黑-黑结是指两个黑格在一行或列或对角线上彼此连接。因此在图 9.2 所示的例中， $m = 5$ ， $n = 6$ ，所以  $a = 11$ ， $b = 30$ ；黑格数  $r_1 = 15$ ，白格数  $r_2 = 15$ ；有 21 个黑-黑结\*(用箭头符号所示)。要确定黑-黑结的观察数是否

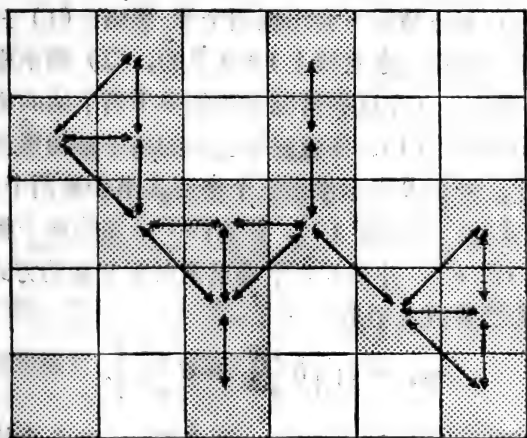


图 9.2 某区域的格子图，其中格子为稠密的(点格)和稀疏的(白格)箭头表示相邻稠密格的联结

\* 原书误为 19 个，图上少画了两个箭头。——译者注

显著地超过期望数，我们首先必须在黑白格是随机混合的零假设下，求出黑-黑结数目分布的均值和方差。

我们一开始注意到，此分布的  $k$  阶因子矩是在格子图中以不同方式得到  $k$  个黑-黑结的概率之和乘上  $k!$  [它的证明参看 Krishna Iyer (1952)]。

任意给定两个格都为黑色的概率显然是  $r_1(r_1 - 1)/[b(b - 1)]$ 。因此，令  $A$  表示选出两个格子使其相邻的方式个数，则黑-黑结数目的 1 阶因子矩为

$$\mu'_{(1)} = \frac{1! A r_1^{(2)}}{b^{(2)}},$$

其中  $r_1^{(x)} = r_1(r_1 - 1)\cdots(r_1 - x + 1)$ ， $b^{(x)} = b(b - 1)\cdots(b - x + 1)$ 。这是因为对于选出两个相邻格的  $A$  种可能中的每一种方式，两个格子都为黑色的概率是相同的，即  $r_1^{(2)}/b^{(2)}$ 。

同样，在如下情况下会出现两个黑-黑结：(1) 三个相邻的格子(不一定在一条直线上)全是黑的，(2) 两个相邻对形式的四个黑格。(在这些情况下可能多于两个结的事实没有关系)。对情况 (1)，任意三个已知的格子都为黑色的概率是  $r_1^{(3)}/b^{(3)}$ ，并用  $B$  表示选出三个格使其至少被两个结联系起来的方式数。对情况 (2)，任意四个已知的格子都为黑色的概率是  $r_1^{(4)}/b^{(4)}$ ，并用  $C$  表示选出两对相邻格的方式数。于是，分布的二阶原点矩是

$$\mu'_{(2)} = 2! \left[ B \frac{r_1^{(3)}}{b^{(3)}} + C \frac{r_1^{(4)}}{b^{(4)}} \right].$$

现在需要确定  $A$ ， $B$  和  $C$ 。再考虑  $mn = b$  个格子的格子图，它有四个角格，有  $2(m + n - 4)$  个边格(但不在角上)，还有  $(m - 2)(n - 2)$  个内格。

为了确定  $A$ ，注意如果任一角格是黑的，则有三种方式

使选出一个相邻的格也是黑的；如果任一边格是黑的，则有五种相邻的格也可能是黑的；又如某一内格是黑的，则八种相邻的格也能为黑的。因此， $2A = 4 \times 3 + 2(m+n-4) \times 5 + (m-2)(n-2) \times 8$ （左端出现的因子2是因为所有的结算了两次）。因此

$$A = 2 - 3(m+n) + 4mn,$$

或者

$$A = 2 - 3a + 4b.$$

要求 B。如果一个角格与两个其它格子由结联系着，则选出另外两格有  $\binom{3}{2}$  种方式；如果一个边格与另外两格相结，则有  $\binom{5}{2}$  种方式选出两个相邻的格；对于一个内格，有  $\binom{8}{2}$  种方式选出两个相邻的格。于是

$$B = 4 \binom{3}{2} + 2(m+n-4) \binom{5}{2}$$

$$+ (m-2)(n-2) \binom{8}{2}$$

$$= 44 - 36a + 28b.$$

要求 C，我们注意有 A 种方式得到一个相邻的格对，因此有  $\binom{A}{2}$  种方式得到两个这种格对，但这包含了已讨论过的三个格的组，它有 B 种可能。因此有  $\binom{A}{2} - B$  种方式得到两个不同的格对（即一共四个格）。

因此

$$C = \binom{A}{2} - B.$$

现在可见在黑白格随机混合的零假设下，黑-黑结数目的均值和方差为

$$m = \mu'_{(2)} = \frac{Ar_1^{(2)}}{b^{(2)}}$$

又因为  $V = \mu'_{(2)} + m - m^2$ , 所以

$$V = 2B \frac{r_1^{(3)}}{b^{(3)}} + 2C \frac{r_1^{(4)}}{b^{(4)}} + m - m^2$$

这个分布是渐近正态的, 虽然似乎不知道需要多大的  $m$  和  $n$ , 才对正态的假设给出好的近似. Krishna Iyer 对  $m=15$ ,  $n=20$  的点阵用了这种检验. 因此, 如果有足够数目的格子, 那末就容易检验黑格和白格 (或稠密的和稀疏的样方) 是不是随机地混合的.

如果格子非常小而且格局是集聚的, 那末可望有过量的黑-黑结, 因为任意两个相邻的格子大体上都同时在稠密镶块之内或者以外. 另一方面, 对于大的格子来说, 即使格局不是随机的, 也可能它相当粗糙以致任一格的个体数与相邻格的数目是无关的. 因此, 稀疏格与稠密格是随机地混合的.

我们用愈来愈粗的格子反复地抽样同一区域, 以图发现一种格子的大小, 此时集聚的证据就会消除, 这是不允许的 (因为结果之间的相关性). 但是, 如果我们希望检验关于植被区域纹理的一个预先认定的假设, 那末这种检验是有用的. 至今为止生态学家们还没有应用到这方面.

## 第十节 用距离抽样研究格局

### 一、引言

研究分散在连续带中的生物种群的空间格局, 样方抽样只是可用的一种方法. 正如我们已讲过的, 样方不是天然的样本单位必是人为的, 这就遇到严重的不便. 但是, 有完全不同的方法研究平面上点的格局, 这就是所谓的“无样地抽样”.



所考查的是个体间的间隔，并且有两种进行方法。我们可以在整个区域内随机地设置一些样点，并测量从每个点到离它最近个体的距离；或者用另一种方法：从整个种群中随机地选出一些个体，并测量从每个这种个体到它最邻近个体的距离。随便哪种情况下，其数据组成一个连续变量——距离的经验频率分布。但是，如果种群的格局是随机的，那末用做测量起点的无论是随机点还是随机个体，其结果不受影响。

## 二、随机分散的种群中邻体距离的分布

考虑从一个随机点(或者一个随机选出的个体)到它最近的邻体的距离。我们已知种群的格局是随机的，希望求出这种距离的分布。

依定义，要求的分布函数(累计分布函数)为

$$F(r) = \text{pr}(\text{到最近邻体的距离} \leq r).$$

它是以此点为中心半径为  $r$  的圆内至少有一个个体的概率，或者等价地说，这个圆不空的概率。因此

$$F(r) = 1 - e^{-\lambda r^2},$$

其中泊松参数  $\lambda$  表示每个单位半径的圆内的平均个体数。当然， $e^{-\lambda r^2}$  是泊松变量取值为 0 的概率。

此分布的概率密度函数(或频率函数)，及其均值和方差可直接推出。概率密度函数是

$$f(r) = F'(r) = 2\lambda r e^{-\lambda r^2}.$$

均值是

$$E(r) = \int_0^{\infty} 2\lambda r^2 e^{-\lambda r^2} dr.$$

用代换  $r^2 = x$ ，因此  $dr = dx/2\sqrt{x}$ ，给出

$$E(r) = \lambda \int_0^{\infty} \sqrt{x} e^{-\lambda x} dx = \frac{1}{2} \left( \frac{\pi}{\lambda} \right)^{1/2}. \quad (10.1)$$

二阶原点矩是

$$E(r^2) = \int_0^{\infty} 2\lambda r^3 e^{-\lambda r^2} dr = \frac{1}{\lambda},$$

因此,方差为

$$\text{var}(r) = E(r^2) - [E(r)]^2 = \frac{4 - \pi}{4\lambda}. \quad (10.2)$$

用距离的平方而不用距离本身作为变量,会更简单更方便.

令  $\omega = r^2$ , 于是距离平方的分布函数为

$$F(\omega) = 1 - e^{-\lambda\omega},$$

概率密度函数为

$$f(\omega) = \lambda e^{-\lambda\omega}.$$

容易求出  $\omega$  的均值和方差:

$$E(\omega) = \frac{1}{\lambda}, \quad \text{var}(\omega) = \frac{1}{\lambda^2}.$$

下面我们探究  $\omega$  的  $n$  个随机样值之平均  $\bar{\omega}$  的样本分布.

因为  $\omega$  的分布函数是

$$F(\omega) = 1 - e^{-\lambda\omega},$$

如令  $y = 2\lambda\omega$ , 则  $y$  的分布函数和密度函数分别为

$$G(y) = 1 - e^{-y/2}, \quad g(y) = \frac{1}{2} e^{-y/2}.$$

现在我们得到  $y$  的矩母函数,即

$$E(e^{ty}) = \frac{1}{2} \int_0^{\infty} e^{-y/2} e^{ty} dy = (1 - 2t)^{-1}.$$

可以看出这是自由度为 2 的  $\chi^2$  分布的矩母函数(例如, Hoel, 1954).

现在能得出  $n$  个独立  $y$  值之和  $n\bar{y}$  的矩母函数,因为它给为

$$[E(e^{ty})]^n = (1 - 2t)^{-n},$$

它是自由度为  $2n$  的  $\chi^2$  分布的矩母函数,所以,这就是  $n\bar{y} = 2n\lambda\bar{\omega}$  所具有的分布,即是说,令  $z = 2n\lambda\bar{\omega}$ , 有密度函数

$$h(z) = \frac{1}{2^n \Gamma(n)} z^{n-1} e^{-z/2},$$

它是  $2n$  个自由度的  $\chi^2$  分布的密度函数。因此， $\omega = z/2n\lambda$  有密度函数

$$\begin{aligned} f(\omega) &= 2n\lambda \frac{1}{2^n \Gamma(n)} (2n\lambda\omega)^{n-1} e^{-2n\lambda\omega} \\ &= \frac{(n\lambda)^n \omega^{n-1} e^{-n\lambda\omega}}{\Gamma(n)}, \end{aligned} \quad (10.3)$$

这就是我们提出要确定的分布。

因为  $2n\lambda\omega$  有  $2n$  个自由度的  $\chi^2$  分布，又因  $\chi^2$  分布的期望等于自由度的数目。可见

$$E(2n\lambda\omega) = 2n \text{ 或者 } E(\omega) = 1/\lambda. \quad (10.4)$$

这启示我们可用  $1/\omega$  作为  $\lambda$ ——每单位半径圆内的平均个体数——的一个估计量，但是正如 Moore (1954) 指出的，它是一个有偏的估计量。

因为

$$\begin{aligned} E\left(\frac{1}{\omega}\right) &= \int_0^{\infty} \frac{1}{\omega} \frac{(n\lambda)^n \omega^{n-1} e^{-n\lambda\omega}}{\Gamma(n)} d\omega \\ &= \frac{(n\lambda)^n}{\Gamma(n)} \int_0^{\infty} \omega^{n-2} e^{-n\lambda\omega} d\omega \\ &= \frac{n}{n-1} \cdot \lambda. \end{aligned}$$

所以，要由  $\omega$  的  $n$  个观察值的平均  $\bar{\omega}$  得到一个无偏估计量  $\hat{\lambda}$ ，我们需要令

$$\hat{\lambda} = \frac{n-1}{n} \cdot \frac{1}{\bar{\omega}}. \quad (10.5)$$

不幸，在 (10.5) 中代入  $\bar{\omega}$  的一个观察值去估计一个自然的生物种群的密度，事实上是不可能的。公式  $(n-1)/n\bar{\omega}$  又

当种群有随机格局时,才是密度的估计量.因此,只有当我们能够确切地假设,或者预先知道格局确是随机的,才能应用这个公式.无论如何,我们决不能没有证据地假设随机性;这个假设总是必须检验的.结果是只用  $\omega$  的样本观察值没有办法进行这种检验.甚至当  $\omega$  值的经验分布显得很好地符合于理论分布  $f(\omega) = \lambda e^{-\lambda\omega}$  时,也不能断定这个格局是随机的,因为来自非随机格局的经验分布往往不是显著地不同于这种负指数形式.因此,如果没有以别的观察为依据的检验,我们不能假设随机性,同时这些观察还需用来估计或者确定密度;也就是说,单独的距离测量是不够的,我们还必须进行样方抽样或者全部清点总体.因此,在能够做到随机性的检验之前必须得到密度的估计量,而后对密度估计不再有任何必要应用距离测量了.

Batcheler (1971) 围绕这一困难提出了一种办法.他考查了许多人为构成的种群,其格局从规则直到非常集聚不等,并对每个种群测量成对距离的样本.这对距离是从一随机点到其最近邻体的距离  $r_p$ , 以及从这一个体到它的最近邻体的距离  $r_i$ . 当然,统计量  $\sum r_p / \sum r_i = B$  (令) 依赖于总体的格局: 规则的格局得到低的  $B$ , 而集聚的格局有高的  $B$ . 现在令  $\lambda$  是种群的真实密度; 并令  $d$  是只根据测度  $r_p$  的一个有偏估计<sup>1)</sup>, 其偏差只当格局是随机的时候才为 0. Batcheler 经验地发现,在他所试验的所有种群中,  $\log(d/\lambda)$  是  $B$  的线性函数, 令  $\log(d/\lambda) = c_1 B + c_2$  ( $c_1 < 0$ ). 因此,用实验值作为常数, 我们有  $\log \lambda = \log d - c_1 B - c_2$  作为  $\log \lambda$  的一个估计量. 可惜此估计量的标准差还未推导出来.

---

1)  $d$  的估计是根据测量的一部分  $r_p$  值,而非全部值. Batcheler (1971) 给出了资料.

### 三、以距离测量为依据的随机性检验

距离测量与密度估计相结合，已有各种方式用来构成对随机性和集聚指标的检验。这里我们讲述三种随机性的检验，为简单起见假设个体是植物。

1. 归于 Hopkins 和 Skellam (1954) 的检验是依如下事实规定的：当且仅当一个格局是随机的，从随机点到其最近植物与从随机植物到其最近邻体两者的距离分布才会相同。

令  $\omega_1$  代表点到植物的平方距离， $\omega_2$  代表植物到邻体的平方距离，并假设每一类距离都得到了  $n$  个样本。如果格局是随机的，那末统计量  $A = \sum \omega_1 / \sum \omega_2$  的期望值为 1，同时也可以把  $A$  用来作为非随机性的度量。显然，如果植物是集聚的，则有  $A > 1$ ；相反，如果它们比随机分散的种群排列得更均匀，则有  $A < 1$ 。

为了确定  $A$  是否显著地不同于它的期望值 1，我们要确定

$$x = \frac{A}{1+A} = \frac{\sum \omega_1}{\sum \omega_1 + \sum \omega_2}$$

的样本分布。

要求出所需要的样本分布，令

$$x = \frac{\sum \omega_1}{\sum \omega_1 + \sum \omega_2} = \frac{a}{a+b}$$

为简单起见，我们可以令  $x = 1$ ；因为我们总是可以通过使每单位半径圆内的平均植物数为 1 的办法去随意选择距离单位，所以这种限定不失一般性。于是，应用 (10.3) 可见

$$\sum \omega_1 = n\bar{\omega}_1 = a$$

有概率密度函数

$$f(a) = \frac{a^{n-1} e^{-a}}{\Gamma(n)};$$

同样,  $\sum \omega_2 = n\omega_2 = b$  有相同形式的概率密度函数. 现在考虑  $a = bx/(1-x)$ . 对于固定的  $b$ ,  $a$  处于区间  $da$  内——因而  $x$  在区间  $dx$  内——的概率为

$$f(a)da = \frac{a^{n-1}e^{-a}}{\Gamma(n)} da,$$

因为

$$da = \frac{b}{(1-x)^2} dx,$$

所以, 它等价于

$$g(x)dx = \frac{1}{\Gamma(n)} \left(\frac{bx}{1-x}\right)^{n-1} \exp\left(\frac{-bx}{1-x}\right) \frac{b}{(1-x)^2} dx.$$

因此, 对于固定的  $b$ ,

$$g(x|b)dx = \frac{1}{\Gamma(n)} \frac{b^n x^{n-1}}{(1-x)^{n+1}} \exp\left(\frac{-bx}{1-x}\right) dx.$$

现在让  $b$  变化, 它处于区间  $db$  内的概率为

$$f(b)db = \frac{b^{n-1}e^{-b}}{\Gamma(n)} db.$$

因此,  $b$  处于区间  $db$  内, 同时  $x$  在  $dx$  内的概率为

$$\begin{aligned} f(b)db \cdot g(x)dx &= \frac{1}{[\Gamma(n)]^2} \frac{x^{n-1}}{(1-x)^{n+1}} \left[ \int_0^\infty b^{2n-1} \exp\left(\frac{-b}{1-x}\right) db \right] dx \\ &= \frac{1}{[\Gamma(n)]^2} \frac{x^{n-1}}{(1-x)^{n+1}} \frac{\Gamma(2n)}{(1-x)^{-2n}} dx. \end{aligned}$$

于是

$$\begin{aligned} g(x) &= \frac{\Gamma(2n)}{[\Gamma(n)]^2} x^{n-1} (1-x)^{n-1} \\ &= \frac{x^{n-1} (1-x)^{n-1}}{B(n, n)}, \quad (0 \leq x \leq 1) \end{aligned}$$

可见  $x$  是  $\beta$  变量. 因为

$$E(x) = \frac{B(n+1, n)}{B(n, n)}, \quad E(x^2) = \frac{B(n+2, n)}{B(n, n)},$$

所以均值和方差是

$$E(x) = \frac{1}{2}, \quad \text{var}(x) = [4(2n+1)]^{-1}.$$

这个分布随  $n$  增加迅速地趋于正态分布, 对于  $n > 50$ , 我们可以把

$$\frac{x - E(x)}{\sqrt{\text{var}(x)}} = 2 \left( x - \frac{1}{2} \right) \sqrt{(2n+1)}$$

当成标准化的正态变量。

初看起来似乎这种检验只取决于距离测量, 并不涉及到先有种群密度的知识。但是并非如此。为了选出随机的个体以测量从它到其最近邻体的距离, 仅有一个满意的方法, 就是对种群的所有植物都贴上计数的标签, 然后查随机数表来决定哪些标记的植物是包含在样本中。在做这样的工作中, 不管愿意不愿意我们已得到种群的完全计数, 从中自然就推出了密度。其它的选取随机植物的方法, 不过也需要知道总的种群大小。如果要从大小为  $N$  的种群中选出大小为  $n$  的样本, 则种群中任一给定植物将属于样本的概率为  $p = n/N$ 。因此, 我们必须依次取种群的每一个成员, 并按“成功”概率为  $p$  的一个随机过程来决定它是否准予做为样本。即使我们满足于直观地估计  $N$  的大小并指定一个  $p$  值, 来给出要求大小的一个近似样本, 我们仍然需要使种群的每个成员受到“试验”, 以便决定它是否应当包含在样本内; 随着这一系列“试验”的进行, 自然得到了对种群的全面调查。

必须强调, 将最接近于随机点的植物取做“随机选出”的种群成员是不允许的。这会给出有偏的样本, 我们将回头讨论这一事实。

2. Clark 和 Evans (1954) 提出的一种检验, 需要种群密度的知识和  $n$  个  $r$ ——从随机的植物到其最近邻体的距离——的值, 这些距离不取平方。

令  $\rho$  是每单位面积的植物数, 即  $\rho = \lambda/\pi$ , 其中  $\lambda$  是我们已用的密度的度量——每单位半径圆内的植物数。

从 (10.1) 可知, 在随机分散的种群中,

$$E(r) = (2\sqrt{\rho})^{-1},$$

又从 (10.2) 知,  $\text{var}(r) = (4 - \pi)/4\pi\rho$ 。

记  $\bar{r}$  表示平均观察距离。因此, 如果样本大小  $n$  充分大, 那末我们假设  $\bar{r}$  是正态分布的, 其均值为  $(2\sqrt{\rho})^{-1}$ , 标准差为  $\sqrt{(4 - \pi)/4n\pi\rho}$ 。假若准确地知道了  $\rho$ , 我们就能够检验随机性。对  $\rho$  的估计值的样本方差没有考虑。

我们可以用观察的平均距离与期望平均距离之比

$$R = \frac{\bar{r}}{E(r)} = 2\bar{r}\sqrt{\rho},$$

做为一个非随机性的指标。于是, 在随机的种群中,  $E(R) = 1$ ; 对于集聚的种群,  $R < 1$ , 因为  $\bar{r}$  是植物到邻体的平均距离。

3. 第三种检验是 Pielou (1959) 和 Mountford (1961) 描述的。假设我们有测量从随机点到其最近植物的  $n$  个距离值的样本, 而且取距离的平方  $\omega = r^2$  做为变量。设种群的密度(按单位面积的植物)为  $\rho$ 。我们取  $\alpha = \bar{\omega}\pi\rho$  做为非随机性的指标, 从 (10.4) 可见在随机格局的种群中,  $E(\alpha) = 1$ 。现在假设  $\rho$  是估计的而非准确知道的, 令  $\hat{\rho}$  表示从  $m$  个随机放置的单位面积样方的样本中得到的估计。因此  $\hat{\rho}$  和  $\bar{\omega}$  都有着抽样误差。Mountford 已指出

$$E(\alpha) = E(\pi\hat{\rho}\bar{\omega}) = 1$$

而且



$$\text{var}(\alpha) = \frac{1}{n} \left( 1 + \frac{n+1}{m\rho} \right).$$

为了得到  $\text{var}(\alpha)$  的估计, 我们必须将后一个公式的种群值  $\rho$  代替为估计量  $\hat{\rho}$ .

#### 四、各种集聚指标的比较

我们已经考虑的每一种集聚指标都只是一个统计量, 因此只能描述格局的一个方面. 应当认为每一个指标仅仅提供了格局不同于随机性的程度的一个度量, 并没有更多的东西.

连续带中的一个空间格局显然有两个完全不同的方面: 可以称它们为强度 (intensity) 和纹理 (grain). 我们用格局的强度来表示密度因地制宜的程度. 在高强度的格局中, 差别是显著的, 稠密的丛与非常稀疏的地带互相交错; 在强度低的时候, 密度的差别则比较轻微. 格局的纹理与它的强度是无关的. 如果密度相对高的丛或镶块是大的并且相隔较远, 我们可以说这个格局有粗糙的纹理; 相反, 如果不同密度的整个区域被小的空间所包围, 则这格局有细密的纹理.

从抽样一定大小的样方所得到数据而计算出来的集聚指标全是格局强度的度量. Lloyd 的聚块性指标  $C$  和 Morisita 的分散指标  $I_0$  依赖于 (1) 不同密度的镶块所占用的相对面积 (但是不依赖于这些面积破碎的程度, 它是纹理的问题), 及 (2) 不同密度彼此的比值. 比率  $V/m$ , David 和 Moore 的丛生指标  $I$ , 以及 Lloyd 的“平均拥挤”  $\bar{m}$ , 除了依赖于 (1) 和 (2) 以外, 还依赖于平均密度的绝对量 (它不影响  $C$  和  $I_0$ ). 我们再强调指出所有这些指标都只测量了格局的强度, 并没测量纹理. 用样方抽样的方法研究纹理, 正如第九节说明的需要用不同的样方大小.

现在考虑以距离测量为依据的集聚指标. 它们当中 Cla-

rk 和 Evans 的指标  $R$  显然只测量格局的强度。因为从植物到植物测量的距离，绝大多数将是丛内距离：丛越稠密测量的距离越短， $R$  有越小的值。因此，如果特别希望测量格局的强度，这个指标或许是最好的。但是它有两个缺点：在随机地选取距离测量起点个体时，牵涉到非常麻烦的野外工作，同时，当从样方资料估计种群的平均密度  $\rho$  时， $\bar{r}$  的样本性质还没有算出来。

依据距离的另外两个指标：Hopkins 和 Skellam 的  $A$  以及 Pielou 和 Mountford 的  $\alpha$  应用了点到植物的距离。因此，它们受强度和纹理两方面的影响。这是因为某些随机点将落在高密度丛之内，这种点的最近邻体也是丛成员；而另外一些点将落在植物密度低的地方，它的最近的植物可以在同样稀疏的镶块范围内，或者在最近的稠密丛之内。

还需要设计出用距离测量的手段分别研究强度和纹理的方法。尚未探讨过的一种可能是，不仅考虑所测距离及其平方的均值， $\bar{r}$  和  $\bar{\omega}$ ，而且还考虑它们的方差  $\text{var}(r)$  和  $\text{var}(\omega)$ 。

Morisita (1954) 和 Thompson (1956) 已探讨过了另一种可能，他们提议测量从随机点(或者植物)到最近的，次近的，第三近的……各个邻体的距离，从而能得到关于种群格局的更详细的信息。或许由于野外工作特别困难，这个方法很少应用。例如在森林中总是非常容易决定到一个给定点哪颗树是最近的和次近的；甚至是第三、第四近的也可迅速地识别，但是第  $n$  个邻体，对于大的  $n$  值往往难于决定。那么多的树与该点是近似等距离的，以致几乎不可能去排列它们，或要求那样仔细的测量以致很不划算。

但是，在直观上是明显的；一个依据  $\omega_n (= r_n^2, r_n$  是到第  $n$  近的植物的距离) 的集聚指标随  $n$  值的增加而减少。在丛生的种群中，若每丛是小面积、密间隔的，并且只有少数成员，

此时它下降得最快。在任何情况下，都还待去发现我们考查集聚指标对于邻体顺序(计算中所用的)的曲线，能够对于格局弄清什么问题。

格局是随机的时候，容易推出  $\omega_n$  的分布。同前，令每单位半径圆内的平均个体数为  $\lambda$ 。用类似于 157 页的论证，可以看到  $\omega_n$  的分布函数是以随机点为中心面积为  $\pi\omega_n$  的圆内至少包括  $n$  个个体的概率；也就是说

$$F(\omega_n) = 1 - e^{-\lambda\omega_n} - \frac{\lambda\omega_n e^{-\lambda\omega_n}}{1!} - \dots - \frac{(\lambda\omega_n)^{n-1} e^{-\lambda\omega_n}}{(n-1)!},$$

因而概率密度函数为

$$f(\omega_n) = F'(\omega_n) = \frac{\lambda^n \omega_n^{n-1} e^{-\lambda\omega_n}}{\Gamma(n)}.$$

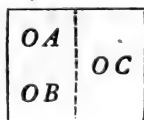
此分布的均值和方差是

$$E(\omega_n) = \frac{n}{\lambda}, \quad \text{var}(\omega_n) = \frac{n^2}{\lambda^2}.$$

这是符合我们直观希望的。将此结果与 (10.4) 比较，可见在密度为  $\lambda$  的种群中  $\omega_n$  的期望值，与在密度为  $\lambda/n$  的种群中  $\omega_1$  (它是到最近邻体的距离的平方) 的期望值是相同的。

### 五、抽样孤立的个体

前面已经指出 (163 页)，我们不能选取那些到随机点最近的个体来得到种群的随机个体样本。这样处理得到一个有偏的样本，其中相对孤立的个体被过多地选出来。为了看出这一点，考虑刚好三个个体的种群，排列如下：



处于此区域内的随机点落在点线分开的左半或者右半的概率是相同的，因此，孤立个体  $C$  成为最近于随机点的个体，比  $A$  或者  $B$  有两倍的可能。

如果我们要求偏重于孤立个体的有偏样本的话，这一事实是有用的。假设我们需要比较孤立个体和拥挤个体，以便决定它们在某种属性上，诸如大小、年龄或对疫病的敏感性等，是否不同。把属性分为两类(例如大-小，老-幼，有病-健康)，我们将整个种群中与偏重于孤立个体的有偏样本中，有此属性的比例两者进行比较。这种有偏样本是由取每一随机点的最近个体得到的。如果比例显著不同，我们可以断定该属性的据有与个体的孤立程度有关。这个方法确实比较粗糙，但是它不必去建立一个个体的“孤立程度”的某种定义，也不必为了对大量个体的每一个决定它是否孤立而设计一种测度并且实行测量(作为一个应用的例子，参看 Pielou 和 Foster 1962)。

## 六、最近邻体关系的相互性

分散在某一平面上的个体的种群，无论什么情况下总有这样一些个体对，它们互为最近的邻体，也就是说，这两个个体都比任何第三者彼此接近一些。这种最近邻体对的关系是相互的或者反身的 (Clark 和 Evans, 1955)。给出一个随机格局，我们可以计算属于相互对成员的期望个体数。

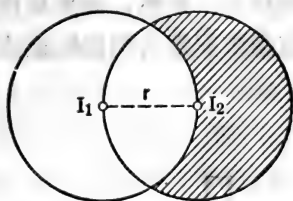
在下面的图形中，令  $I_1$  和  $I_2$  是相距  $r$  的两个个体。则  $I_2$  是  $I_1$  的最近邻体的概率等于  $I_1$  的最近邻体将在距离范围  $(r, r + dr)$  之内的概率，为

$$2\pi \rho r e^{-\pi \rho r^2} dr = p_i, \text{ (令)}$$

其中  $\rho$  是用每单位面积(并非每单位半径的圆)的个体数来表示的种群密度。由下图中可见， $I_1$  做为  $I_2$  的最近邻体的概

率,就是面积等于  $r^2(\sqrt{3}/2 + \pi/3)$  的阴影新月为空的概率。  
即

$$p_1 = \exp \left[ -\rho r^2 \left( \frac{\sqrt{3}}{2} + \frac{\pi}{3} \right) \right].$$



$I_1$  与  $I_2$  (相距  $r$ ) 构成相互对的概率就为  $p_1 p_2$ 。对所有可能的  $r$  值积分就给出了任一个体将为相互对之成员的概率  $p$ 。因此,

$$p = \int_0^{\infty} 2\pi r \rho \exp \left[ -\rho r^2 \left( \frac{\sqrt{3}}{2} + \frac{4\pi}{3} \right) \right] dr$$

$$= \frac{6\pi}{3\sqrt{3} + 8\pi} \text{ 或者 } 0.6215.$$

于是,在随机格局的种群中,属于相互对个体的期望比例是 0.6215。有过高比例的相互对,应当接受个体趋向于独立地成对出现的假设(如果是检验的话)。除了这种明显的推断而外,可以怎样去解释偏离于期望值的观察是不清楚的。这样一种假设是有价值并且需要检验的情况是很难想象的。

## 七、整齐间隔的揭示

至今我们假设的非随机性格局总是在集聚方面不同于随机性。“整齐的”格局——其个体比随机分散种群的个体有更均匀的间隔——是容易想象的,但在自然界中非常罕见。群集筑巢鸟的鸟窝格局有时候是规则的;图 10.1 给出一个引自

Bartleff (1974) 的例子。(图中变量是距离  $r$ , 不是距离的平方  $\omega$ )。

规则格局在植物群落中极其难得, 既使可以料想, 例如, 在一片稠密的同龄林中, 由于树之间的竞争使得在幼苗阶段的成活者有整齐的格局。显然, 如果是这样也是罕见的。已经从样方抽样和应用依据距离测量的检验两方面去寻求整齐

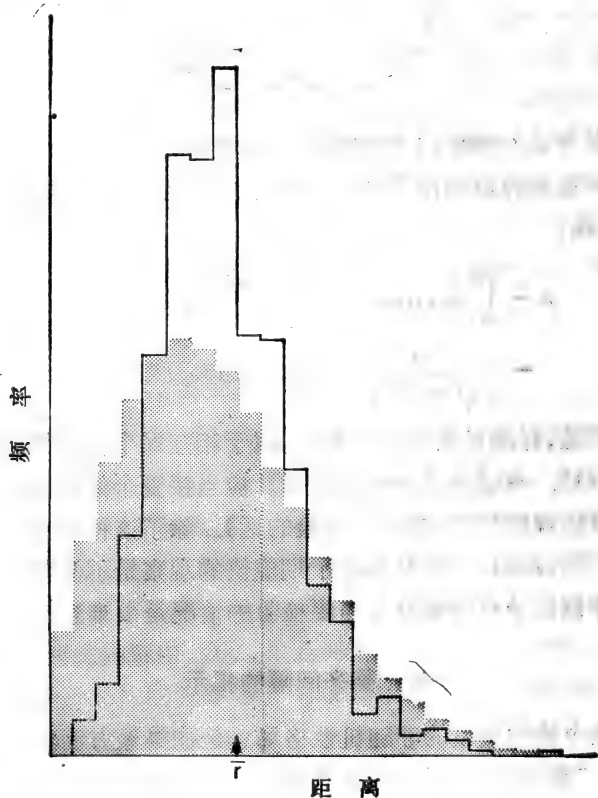


图 10.1 从黑背鸥的窝到最近邻窝距离的分布, 期望的直方图是带点图形 (据 Bartleff, 1974, 重画)

性的证据；这些考查的结果几乎总是否定的。

可能的解释是，虽然在森林的非常稠密的部分，也很少有树到邻体的短距离，（此距离显然不能短于树的直径，因为我们假设距离是从个体的中心到中心测量的），但是如果森林作为一个整体有集聚的或者随机的格局，也可能没有发现缺乏短的距离。在用 $\chi^2$ 检验的方法比较 $r$ 或 $\omega$ 的观察值和期望值时，总是需要将观察数值细分为组。如果我们规定包含最小的变量值的组，不仅包括了非常低的值（它是不可能或者很难得的）；而且还包括了中等低的（大量的）值，那末前者的罕见也就显得模糊了。图 10.2a 表示  $A$  和  $B$  两个理论概率分布，两者都可用图 10.2b 所示的同一直方图表示。从这个直方图的考查中，我们不能决定  $\omega$  的分布是适合于  $A$  还是  $B$ 。曲线  $B$  是指数的，是当树的间隔是随机的并且不受竞争影响时所希望的曲线。曲线  $A$  是因竞争妨碍了出现非常短的树间距离的结果。如果一个经验分布描画为适合于图 10.2b 的直方图，我们将没有理由假设母体分布就适于  $A$ 。

如果是观察所有树到邻体距离（既有长的也有短的）而得的资料，那末往往不能区分这两类曲线。树间的竞争大概仅在树的密度特别高的局部镶块中影响间隔。因此，要发现它，最好选取某个允许作为样本的人为的距离上限，只取短的树对邻体距离的样本。然后比较两个截头的观察分布和理论分布，以期判断在此样本中非常短的距离的相对频率是否显著地低于期望的频率。

为了做拟合优度检验，现在我们需要把观察分成组。当然分组必须以不影响结果的方式进行；组的界限必须客观地确定，并且很难知道界限设置后有多少个观察变量值分到每个组去。

解决此困难的最好办法是这样设置组的界限，使得所有

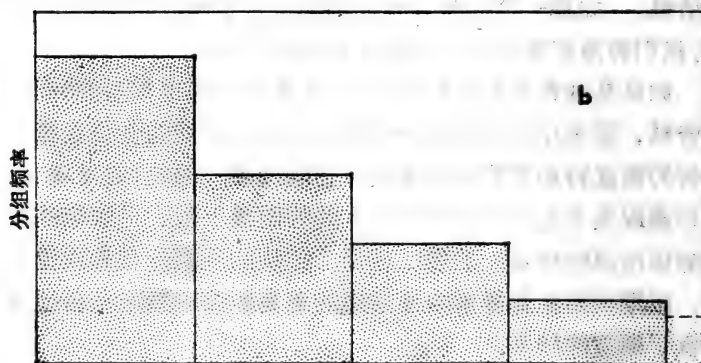
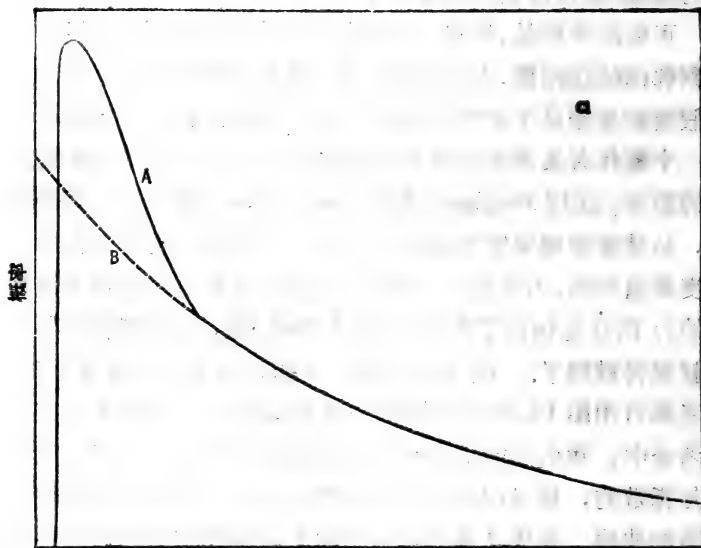


图 10.2a 植物到其最近邻体的平方距离 $\omega$ 的两种可能分布。曲线B是指数的。除了最短的距离以外,对所有的距离两条曲线是一样的。

图 10.2b 相应于图 10.2a 的两条曲线的直方图。作为说明数据仅是粗略地分组



组都给出等期望的频率。例如可以选择 10 个组, 每组期望落入 10% 的观察变量值。这样, 如果在第一个区间(相应于最小的  $\omega$  值)中观察频率显著地小于期望, 则可断言树均匀地隔开超过很短的距离。

组界限的数值可以如下得到。令样方中测量距离的上界是  $\sqrt{c}$ , 使得  $0 \leq \omega \leq c$ 。在不截断的  $\omega$  总体有分布函数

$$F(\omega) = 1 - e^{-\lambda\omega}, \quad (0 \leq \omega)$$

的零假设下, 截断形式的分布为

$$F(\omega | 0 \leq \omega \leq c) = \frac{1 - e^{-\lambda\omega}}{1 - e^{-\lambda c}},$$

其期望为

$$E(\omega) = \frac{1}{\lambda} - \frac{c e^{-\lambda c}}{1 - e^{-\lambda c}}. \quad (10.6)$$

现在假定我们要将变量的范围这样地再分成  $i$  个区间, 使得随机选出的  $\omega$  值将落入它们中任一区间的概率相同, 都等于  $1/i$ 。令第  $r$  个区间 ( $r = 1, 2, \dots, i$ ) 的上界为  $\omega_r$ , 则可看出

$$\frac{F(\omega_r) - F(0)}{F(c) - F(0)} = \frac{1 - \exp[-\lambda\omega_r]}{1 - \exp[-\lambda c]} = \frac{r}{i}. \quad (10.7)$$

现在解  $\omega_r$ , 给出要求的组界限, 即

$$\omega_r = \begin{cases} -\frac{1}{\lambda} \ln \left[ 1 - \frac{r}{i} (1 - e^{-\lambda c}) \right] & (r=1, 2, \dots, i-1) \\ c & (r=i). \end{cases} \quad (10.8)$$

实际上 (10.8) 中的  $\lambda$  必须代替为种群真正密度的一个估计量, 比如  $\hat{\lambda}$ 。为了从手头的的数据求出这个估计量, 我们可用观察平均  $\bar{\omega}$  去代替 (10.6) 中的理论期望  $E(\omega)$  并从中解出<sup>1)</sup>

1) 为了容易求解 (10.6), Piou (1974) 已对  $k = 0.1, 0.2, \dots, 5.0$ , 给出了  $(1/k) - [e^{-k}/(1 - e^{-k})]$  之值的表格。

$\lambda = \hat{\lambda}$  [依据样本的  $\lambda$  估计量的应用使得 (10.8) 是近似的而不是准确的, 但对  $n \geq 50$ , 其误差可忽略不计, 参看 David 和 Johnson (1948)].

检验格局规则性的最后一步是将组  $[0, \omega_1]$  中  $\omega$  值的观察频率, 令为  $f_1$ , 与其期望频率  $n/i$  相比较.

在零假设下,

$$\frac{\left(\frac{n}{i} - f_1\right)}{\sqrt{\left\{n \frac{1}{i} \left(1 - \frac{1}{i}\right)\right\}}} = \frac{n - if_1}{\sqrt{n(i-1)}}$$

是标准正态变量. 因为有意义的选择是  $f_1 < n/i$ , 所以应当做单侧检验.

图 10.3 表出一个例子. 在偏僻乡村两种针叶树园地里测量树到最近邻体距离, 得到 228 个  $\omega$  值的一个不截断的样本. 其中 104 个数据小于选定的截断水平  $c = 0.90$ . 图中表出了  $\omega$  的不截断(上图)和截断(下图)分布的观察及期望直方图. 组区间的界限是由 (10.8) 对  $i = 10$  求出的; 每种情况下期望分布都是矩形的, 所有 10 个组具有等期望频率. 从图中显见, 不截断数据的观察分布与期望分布相比较显不出规则的间隔, 相反意味着强集聚的格局: 最小  $\omega$  值的观察频率远远超过期望频率. 另一方面考查截断的数据, 得到了树到邻体很短距离的频率低于期望的明显证据, 其差异在 1% 水平下是显著的.

这种检验规则间隔的方法, 提供了一个可用于“选择的”(即截断的)数据的客观检验. 因此, 它克服了经常遇到的困难: 成群的种群中, 由于整体的集聚而掩盖了种群内部规则性的证据.

定居生物种群或者活动生物的窝的规则间隔, 是有明显

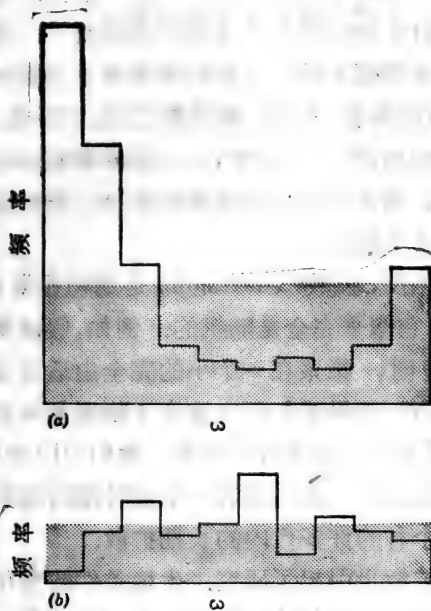


图 10.3 开放针叶林地的  $\omega$  值的分布。实线直方图表观察频率，点线直方图表期望频率。横标度转变来做期望分布的矩形。(a) 未截断数据  $n = 228$ 。(b) 在  $c = 0.90$  截断的数据， $n = 104$  [由 *Pielou, 1962a*, 重画]

生态意义的。植物种群格局的规则性可能说明个体间对某种不够供应的资源(比如水)的竞争,或者植物是互斥的,亦即每个个体藏有毒的分泌物以阻止别的个体靠近它。在动物种群中,区划性显然导致规则的间隔。

## 第十一节 由扩散引起的格局

### 一、引言

前几节关于空间格局的讨论都是把格局当作静止的,还

没有考虑到任何格局都必有其历史这个事实。在到达观察的境地时，种群生物已经主动或被动地移动了。动物种群的移动分两类：迁移和扩散。迁移的著名例子，如许多鸟类、美洲驯鹿群、繁殖的海豹、蝗群、蝴蝶的迁移，以及鱼类诸如鳕鱼、鲑鱼的产卵洄游，等等。虽然，在这些成群的活动大概有某种随机因素，但大体上可以合理地假设，是由决定性的或者“有意的”因素支配的。

与迁移相反，扩散<sup>1)</sup> (diffusion) 是动物显然无目的的，非直线的活动，它似乎完全是随机的。例如，假设某种生物群在某时刻  $t = 0$  时，集聚在一个小的完全由适合该种的地带所包围的区域内，如果我们研究这个生物群如何扩大到占据较大的面积，那末我们就在研究扩散。我们可以考虑短期扩散，也就是原来生物的一生内或者一个短时期内发生的情况；或者考虑占某个种的许多代内的长期扩散。

植物的扩散也引起了研究。生境条件的变化连续地改变着该地区对不同植物种的适合性。任一地方在一系列相继的阶段中，将变得适合于一系列从周围地区侵入的不同的移植种。更显著的变化，例如由于火灾，湖泊干涸或者冰面融化所造成的变化，留下的处女地域容易被邻近地区的植物移入。

简言之，动物和植物的位置不仅取决于它们最初是如何来的，也取决于以后它们是怎样成长和存活下来的。下面，我们将考虑完全因随机移动而引起的那些种群的变化，先讨论“随机走动”和扩散过程。

---

1) 例如 Odum (1959) 采用的另一个词是“dispersal” (散布)。“dispersal”是对应于 dispersion 这个词的，而在生态学范围里，dispersion 是与 pattern (格局) 有相同的意义。由于词 dispersal 和 dispersion 类似，在表示移动的时候，使用 diffusion 这个词看来更可取一些。

## 二、一维的随机走动和扩散

考虑一个质点在离散的时刻沿着一条直线移动离散的步伐。假设在  $t = 0$  时，质点在原点  $x = 0$ 。原点向左  $x$  取值  $-1, -2, \dots$ ，向右取  $+1, +2, \dots$ 。在每一个时刻  $t = 1, 2, \dots$ ，质点走一步，向右的概率为  $p$ ，也就是向左的概率为  $q = 1 - p$ 。

令  $v_{r,n}$  是  $n$  步后质点将在  $x = r$  处的概率。要到达那里，它必须有  $j$  步向右，有  $n - j$  步向左，并满足  $r = j - (n - j) = 2j - n$ ；因此  $j = (n + r)/2$ ， $n - j = (n - r)/2$ 。每步的次序是无关紧要的。显然， $n + r$  必为偶数，否则  $v_{r,n} = 0$ 。

可见  $v_{r,n}$  是二项概率，即

$$v_{r,n} = \binom{n}{j} p^j q^{n-j} = \binom{n}{\frac{n+r}{2}} p^{(n+r)/2} q^{(n-r)/2}.$$

其中  $\binom{n}{j}$  是质点经  $n$  步后能够达到  $x = r$  的方式数。

现在我们让步长和时间间隔变得无限小而取极限。首先，令每步的步长为  $\Delta x$ 。现在我们能求出每步位移的均值和方差。如果纯位移是向原点的右边，则平均位移是正的；如果向左边是负的。我们以表 11.1 的形式写出两个可能事件及其概率，并按通常的方式确定它们的均值和方差。

均值为  $m = (p - q) \cdot \Delta x$ ，方差为

$$\begin{aligned} \sigma^2 &= (p + q)(\Delta x)^2 - (p - q)^2(\Delta x)^2 \\ &= 4pq(\Delta x)^2. \end{aligned}$$

现在假设步间的时间间隔长为  $\Delta t$ 。在长为  $t$  的时间内将近似走  $t/\Delta t$  步(如  $t$  为  $\Delta t$  的倍数就严格地算作  $t/\Delta t$  步)。于

表 11.1

位 移	概 率		
	$\pi$	$\pi i$	$\pi i^2$
$+\Delta x$	$p$	$p\Delta x$	$p(\Delta x)^2$
$-\Delta x$	$q$	$-q\Delta x$	$q(\Delta x)^2$

是在时间  $t$  之内总位移的均值和方差给出非常好的近似值:

$$m_t = \frac{t}{\Delta t} (p - q) \Delta x, \quad \sigma_t^2 = \frac{t}{\Delta t} \cdot 4pq(\Delta x)^2.$$

现让  $\Delta x \rightarrow 0$ ,  $\Delta t \rightarrow 0$ . 同时  $\Delta x/\Delta t$  及  $(\Delta x)^2/\Delta t$  必须容许取适当选择的值, 否则会得到无意义的结果. 注意因为步子向右或向左的概率  $p$  和  $q$  不随时间改变, 并且步子以等间隔出现, 所以期望位移必与经过的时间成比例. 这样, 我们可以令  $m_t = 2ct$ , 其中  $2c$  是比例常数. 同样, 因为步子是独立的, 所以在时刻  $t$  时位移的方差  $\sigma_t^2$  是相应于每步方差之和, 因此  $\sigma_t^2$  也与  $t$  成比例, 可记为  $\sigma_t^2 = 2Dt$ , 其中  $2D$  是另外的比例常数, 这等价于令

$$2c = (p - q) \frac{\Delta x}{\Delta t}, \quad 2D = \frac{4pq(\Delta x)^2}{\Delta t}.$$

因此, 我们必须按这样的方式让  $\Delta x$  和  $\Delta t$  趋于 0, 以使  $c$  和  $D$  (因而位移的均值和方差) 保持有限. 这等于要求  $x$  和  $t$  的标度彼此有适当的比例. 为让均值保持有限, 还必须要  $p - q$  是与  $\Delta x$  的量值同阶的一个小的量, 也就是, 必须  $p - q = O(\Delta x)$ .

因此

$$4pq = 1 - (p - q)^2 = 1 - [O(\Delta x)]^2 \rightarrow 1 (\Delta x \rightarrow 0),$$

所以

$$\frac{(\Delta x)^2}{\Delta t} = 2D.$$

又  $p - q = c\Delta x/D$  和  $p + q = 1$ , 我们有

$$p = \frac{1}{2} + \frac{c}{2D} \Delta x, \quad q = \frac{1}{2} - \frac{c}{2D} \Delta x.$$

引入的两个常数, 即  $c$  和  $D$ , 分别称为偏移系数和扩散系数.

回忆质点在  $n$  步以后处于正的  $r$  的概率  $v_{rn}$  是二项概率. 因此, 随着步子变得短而多, 这个概率将与均值为  $2ct$ , 方差为  $2Dt$  的正态概率函数接近, 也就是说

$$\phi(x, t) dx = \frac{1}{\sqrt{4\pi Dt}} \exp\left[-\frac{1}{4Dt} (x - 2ct)^2\right] dx$$

是在时刻  $t$  时, 质点位于区间  $\left(x - \frac{1}{2} dx, x + \frac{1}{2} dx\right)$  内的概率. 如果没有偏移, 即如果  $c = 0$ , 则

$$\phi(x, t) = \frac{1}{\sqrt{4\pi Dt}} \exp\left(-\frac{x^2}{4Dt}\right). \quad (11.1)$$

从同一前提出发, 现在我们来推导描述有偏移扩散的偏微分方程 (物理学上的 Fokker-Planck 方程), 并指出 (11.1) 是这个方程偏移为 0 时的解.

记  $\phi(x, t)$  表示在时刻  $t$  时质点位于  $x$  处的概率. 我们能直接写出差分方程

$$\phi(x, t + \Delta t) = p\phi(x - \Delta x, t) + q\phi(x + \Delta x, t).$$

因为要质点在时刻  $t + \Delta t$  时位于  $x$ , 必须是在时刻  $t$  时, 质点位于  $x - \Delta x$ , 或  $x + \Delta x$  处.

按戴劳定理展开两端, 并以  $\phi$  表示  $\phi(x, t)$ , 得

$$\begin{aligned} \phi + \frac{\partial \phi}{\partial t} \Delta t + \frac{1}{2!} \frac{\partial^2 \phi}{\partial t^2} (\Delta t)^2 + \dots \\ = \phi + (q - p) \frac{\partial \phi}{\partial x} \Delta x + \frac{1}{2!} \frac{\partial^2 \phi}{\partial x^2} (\Delta x)^2 + \dots \end{aligned}$$

两端除以  $\Delta t$ , 得

$$\begin{aligned} \frac{\partial \phi}{\partial t} + \frac{1}{2!} \frac{\partial^2 \phi}{\partial x^2} \Delta x^2 + \dots \\ = (q - p) \frac{\partial \phi}{\partial x} \cdot \frac{\Delta x}{\Delta t} + \frac{1}{2!} \frac{\partial^2 \phi}{\partial x^2} \cdot \frac{(\Delta x)^2}{\Delta t} + \dots \end{aligned}$$

与以前一样, 让  $\Delta x$  和  $\Delta t$  按这样的方式趋于 0, 以使

$$(p - q) \times \Delta x / \Delta t \rightarrow 2c, \quad (\Delta x)^2 / \Delta t \rightarrow 2D,$$

然而  $\Delta t$  及其乘幂(左边的), 以及  $(\Delta x)^2 / \Delta t$  和比它更高的项(右边的)都趋于 0, 于是

$$\frac{\partial \phi}{\partial t} = -2c \frac{\partial \phi}{\partial x} + D \frac{\partial^2 \phi}{\partial x^2}.$$

这是一维的有偏移扩散的 Fokker-Planck 方程.

如果没有偏移, 即  $c = 0$ , 有

$$\frac{\partial \phi}{\partial t} = D \frac{\partial^2 \phi}{\partial x^2}. \quad (11.2)$$

现在我们指出如 (11.1) 给出的均值为 0 的正态概率函数, 是 (11.2) 的解. 从 (11.1) 有

$$\frac{\partial \phi}{\partial t} = \frac{e^{-x^2/4Dt}}{4\sqrt{\pi Dt^3}} \left( \frac{x^2}{2Dt} - 1 \right),$$

以及

$$\frac{\partial^2 \phi}{\partial x^2} = \frac{e^{-x^2/4Dt}}{4\sqrt{\pi Dt^3}} \left( \frac{x^2}{2Dt} - 1 \right).$$

因此, 正如所求  $\partial \phi / \partial t = D(\partial^2 \phi / \partial x^2)$ .

至此我们只考虑了一维的扩散; 在平面扩散的情况下, 扩散方程是

$$\frac{\partial \phi}{\partial t} = D \nabla^2 \phi,$$

其中

$$\nabla^2 = \frac{\partial^2}{\partial x^2} + \frac{\partial^2}{\partial y^2}.$$



要求的解是联合正态分布

$$\phi(x, y, t) = \frac{1}{4\pi D t} \exp \left[ \frac{-(x^2 + y^2)}{4 D t} \right]. \quad (11.3)$$

与以前一样,有  $\text{var}(x) = \text{var}(y) = 2 D t$ .  $\odot$

### 三、二维扩散方程的另一种推导

在生态范围内我们涉及到二维的情况远比一维多得多。因此,例如,按 Skellam (1951) 指出的方法去推导二维的扩散方程是值得的。

设想一个能在平面上任何方向移动的质点,在时刻  $t$ ,  $t + \Delta t$ ,  $t + 2\Delta t$ ,  $\dots$  都转移了一个距离  $\varepsilon$ 。于是,在任一时刻  $t + \Delta t$  时,此质点必须处于以时刻  $t$  时它占据的位置为圆心,半径为  $\varepsilon$  的圆上某处。因此,质点在时刻  $t + \Delta t$  时在点  $(x, y)$  处的概率密度  $\phi(x, y, t + \Delta t)$ , 是  $\phi(\xi, \eta, t)$  对所有以  $(x, y)$  为圆心,  $\varepsilon$  为半径的圆上所有的点  $(\xi, \eta)$  求平均。所以,

$$\phi(x, y, t + \Delta t) = \frac{1}{2\pi} \int_0^{2\pi} \phi(\xi, \eta, t) d\theta.$$

令  $\xi = x + \varepsilon \cos \theta$ ,  $\eta = y + \varepsilon \sin \theta$ , 可见

$$\begin{aligned} & \phi(x, y, t + \Delta t) \\ &= \frac{1}{2\pi} \int_0^{2\pi} \phi(x + \varepsilon \cos \theta, y + \varepsilon \sin \theta, t) d\theta. \end{aligned} \quad (11.4)$$

将左端展成戴劳级数的形式并令  $\phi$  代表  $\phi(x, y, t)$ , 得到

$$\phi(x, y, t + \Delta t) = \phi + \frac{\partial \phi}{\partial t} \cdot \Delta t + \frac{1}{2!} \frac{\partial^2 \phi}{\partial t^2} (\Delta t)^2 + \dots$$

同样,展开右端得到

$$\frac{1}{2\pi} \int_0^{2\pi} \left[ \phi + \varepsilon \left( \cos \theta \frac{\partial \phi}{\partial x} + \sin \theta \cdot \frac{\partial \phi}{\partial y} \right) \right]$$

$$+ \frac{\varepsilon^2}{2!} \left( \cos^2 \theta \frac{\partial^2 \phi}{\partial x^2} + 2 \cos \theta \sin \theta \frac{\partial^2 \phi}{\partial x \partial y} + \sin^2 \theta \frac{\partial^2 \phi}{\partial y^2} \right) + \dots \Big] d\theta,$$

但是, 因为

$$\int_0^{2\pi} \cos \theta d\theta = \int_0^{2\pi} \sin \theta d\theta = \int_0^{2\pi} \cos \theta \sin \theta d\theta = 0,$$

且

$$\int_0^{2\pi} \cos^2 \theta d\theta = \int_0^{2\pi} \sin^2 \theta d\theta = \pi,$$

就推出

$$\phi + \frac{\varepsilon^2}{2!} \cdot \frac{1}{2\pi} \left( \pi \frac{\partial^2 \phi}{\partial x^2} + \pi \frac{\partial^2 \phi}{\partial y^2} \right).$$

现在方程 (11.4) 可写成

$$\begin{aligned} \frac{\partial \phi}{\partial t} + \frac{1}{2!} \frac{\partial^2 \phi}{\partial t^2} \cdot \Delta t + \dots \\ = \frac{\varepsilon^2}{4\Delta t} \left( \frac{\partial^2 \phi}{\partial x^2} + \frac{\partial^2 \phi}{\partial y^2} \right) + \text{可忽略的 } \varepsilon^3/\Delta t \text{ 项.} \end{aligned}$$

因此,

$$\frac{\partial \phi}{\partial t} = D \nabla^2 \phi, \quad (11.5)$$

其中  $D = \varepsilon^2/4\Delta t$ .

这里的  $\varepsilon$  是质点一个无穷小的步子在平面上所通过的距离, 因此  $\varepsilon^2 = (\Delta x)^2 + (\Delta y)^2$ . 如果与以前一样, 我们令  $(\Delta x)^2/\Delta t = 2D$ , 则类似地我们有  $\varepsilon^2/\Delta t = 4D$ . 由对称性指出  $\text{var}(x) = \text{var}(y) = 2Dt$ . 因此, 质点在时刻  $t$  时的坐标  $x$  和  $y$  的联合分布有概率密度函数

$$\phi(x, y, t) = \frac{1}{4\pi Dt} \exp \left[ \frac{-(x^2 + y^2)}{4Dt} \right]$$

可看出这就是 (11.5) 的解.

现在我们考虑扩散理论在生态问题中的三种应用。每个例子中都假设扩散没有偏移。

#### 四、平面上种群的扩布速率

至此我们考虑的用  $\phi(x, y, t)dxdy$  给出的概率,是一个特定的质点在时刻  $t = 0$  时开始在原点,而在时刻  $t$  时它处在坐标为  $x \pm \frac{1}{2} dx, y \pm \frac{1}{2} dy$  范围内的面积单元中的概率。如果不考虑一个质点,而假设在  $t = 0$  时,整个质点的种群都集中在原点,那末  $\phi(x, y, t)dxdy$  表示在时刻  $t$  时可望处于此面积单元内的种群的比例。这分布是围绕靶心的弹体分布。

因为我们感兴趣的,是密度随着距扩散中心的距离而减小的方式,所以转换为极坐标是方便的。于是

$$x = r \cos \theta; y = r \sin \theta; dxdy = r dr d\theta,$$

并且

$$\phi(x, \theta, t) dr d\theta = \frac{r}{4\pi D t} \exp\left(\frac{-r^2}{4Dt}\right) dr d\theta.$$

按照 Skellam (1951), 我们记  $4D = a^2$ , 因此  $a^2$  是单位时间内的均方位移。则

$$\phi(r, \theta, t) dr d\theta = \frac{r}{\pi a^2 t} \exp\left(\frac{-r^2}{a^2 t}\right) dr d\theta.$$

对  $\theta$  求积分给出  $\phi(r, t) dr$ , 它是质点到原点的距离处于  $r \pm \frac{1}{2} dr$  范围内种群的期望比例。因此

$$\phi(r, t) = \int_0^{2\pi} \frac{r}{\pi a^2 t} \exp\left(\frac{-r^2}{a^2 t}\right) d\theta = \frac{2r}{a^2 t} \exp\left(\frac{-r^2}{a^2 t}\right). \quad (11.6)$$

现在我们希望确定扩散种群的扩布速率。显然, 如果没

有偏移，等密度的轮廓会象水池的波纹那样以不断扩展的圆移动着。为找出在时刻  $t$  时包含着整个种群的边界圆的期望大小，我们来计算  $p_t$ ——在时刻  $t$  时离扩散中心的距离远于  $R_t$  的期望种群比例。显然，

$$p_t = \int_{R_t}^{\infty} \frac{2r}{a^2 t} \exp\left(\frac{-r^2}{a^2 t}\right) dr = \exp\left(\frac{-R_t^2}{a^2 t}\right).$$

令种群中质点的数目为  $N$ ，并令  $p_t = 1/N$ 。这相当于选择一个  $p_t$  值（因而也  $R_t$  值），使得种群中只有一个成员可望离原点远于  $R_t$ ，也就是说，整个种群除了一个成员外都包含在半径为  $R_t$  的圆内。于是

$$\frac{1}{N} = \exp\left(\frac{-R_t^2}{a^2 t}\right),$$

或者

$$R_t^2 = a^2 t \ln N.$$

因此，包含着扩展种群的圆面积与从扩散开始经历的时间成比例。假设  $N$  保持不变；因此，种群的密度不得不随时间的推移而减小。

上面假设了在扩散时生物既不繁殖也不死亡，因而  $N$  不随时间变化。下面我们探讨如果质点是繁殖的生物并且连续观察许多代会出现什么情况。假设开始由  $N_0$  个个体组成的种群，由于简单的生死过程而指数地增长。那么，在时刻  $t$  时，种群的大小就是  $N_t = N_0 e^{ct}$ ，其中  $c$  是自然增加的固有率（参看第一节）。

因此， $\ln N_t = ct + \text{常数}$ ，对于充分小的  $N_0$  可以取  $\ln N_t = ct$ 。于是，在时刻  $t$  时包含着在数量上和空间上都在扩展的种群的圆半径为

$$R_t^2 = a^2 t \ln N_t = a^2 t^2 c.$$

我们看到在这种情况下包含种群的圆的半径（不是面积）与  $t$

成比例。

Skellam (1951) 考察了在 1905 年引入中欧的麝香鼠的扩布速率。在连续 23 年中的五个时候画出了增长种群所占用的面积图,因此,画出的轮廓线能够表示种群在五个不同时间的扩展。正如我们所料,轮廓线虽不是圆的,但没有偏移存在的证据。而且看来,把每个轮廓线之内的面积当作  $\pi R^2$  的一个估计量是合理的。如果我们进一步假设麝香鼠种群在数量上依指数地增加(正如一个移入的种群扩布到没有被可能的竞争者所占据的区域那样完全可能发生)。那么我们可以希望每个轮廓线之内的面积的平方根线性地与时间相关。事实上 Skellam 发现这种关系的确存在,在画出的面积平方根与时间关系的图象中,五个点非常接近地排列在通过原点的一条直线上。

Skellam 还考虑了在大不列颠最近一次冰河期冰层溶化之后,橡树向北扩布的速率。非常粗略地假定在二万年内栎树推进了大约六百英里\*,他主张这个推断的推进速率与如下两方面有关系:(1) 猜想的栎树种群数量增长的速率,(2) 由亲橡传播的栎子离它的距离。他断定栎树反复侵入的速度只能由动物运送栎子引起(除非某些栎树活在冰地中未封冻的地方);因为如果栎子落在靠近他们亲树的周围并原地发芽,这种推进决不会这么快。

后一个结果是数学模型在生态学中有一个卓越证据。虽然我们很难料到象那些导出的扩散方程那样高度抽象的论证可被直接用于活着生物的复杂性态,但是,它们确实能够得出关于在不同情况下扩布速率的令人信服的结论。对于许多至今还在侵入未占有区域的植物和动物种来说,了解它

\* 1 英里 (mile) [ = 1609.33 m ]. ——译者注

们的扩散纯粹是被动的还是因某种外界作用而加速，这是有意义的。

### 五、一种由扩散过程引起的空间格局

假设一种昆虫产生一个密集的卵群，在孵出幼虫后向外扩散。于是如(11.6)已给出的，在时刻  $t$  时它们处在  $r \pm \frac{1}{2} dr$  的范围内的概率为

$$\phi(r, t)dr = \frac{2r}{a^2t} \exp\left(-\frac{r^2}{a^2t}\right) dr.$$

下面假设移动(平面上进行的随机走动)之后某一时间幼虫停下来并且保留在所到的地方。对每一条幼虫来说，在任一短的时间间隔  $\Delta t$  内停下来的概率是  $\lambda \Delta t$ ， $\lambda$  是常数。因此，幼虫的行走时间是独立的随机变数，其概率密度函数为  $\pi(t) = \lambda e^{-\lambda t}$  (它是每单位时间以平均率  $\lambda$  出现的两个独立事件之间隔的概率密度函数，30 页上有它的推导)。

于是，在所有的移动停止之后，幼虫离扩散中心的距离的分布给为

$$\begin{aligned} g(r)dr &= \left[ \int_0^{\infty} \phi(r, t)\pi(t)dt \right] dr \\ &= \left[ \int_0^{\infty} \frac{2r}{a^2t} \lambda \exp\left(-\lambda t - \frac{r^2}{a^2t}\right) dt \right] dr. \end{aligned}$$

这个积分可以简化。令  $\rho = 2r\sqrt{\lambda}/a$ ，因此  $d\rho = 2\sqrt{\lambda}dr/a$ 。则因

$$\begin{aligned} g(r)dr &= \left[ \frac{1}{2} \int_0^{\infty} \frac{2r\sqrt{\lambda}}{a} \exp\left(-\lambda t - \frac{r^2}{a^2t}\right) \right. \\ &\quad \left. \times \frac{dt}{t} \right] \frac{2\sqrt{\lambda}}{a} dr, \end{aligned}$$

我们有

$$h(\rho)d\rho = \rho \left[ \frac{1}{2} \int_0^{\infty} \exp\left(-\lambda t - \frac{\rho^2}{4\lambda t}\right) \frac{dt}{t} \right] d\rho,$$

其中  $h(\rho)$  是  $\rho$  的概率密度函数。再令  $\lambda t = \tau$ , 则有  $\lambda dt = d\tau$ ,  $dt/t = d\tau/\tau$ . 因此,

$$h(\rho)d\rho = \rho \left[ \frac{1}{2} \int_0^{\infty} \exp\left(-\tau - \frac{\rho^2}{4\tau}\right) \frac{d\tau}{\tau} \right] d\rho.$$

方括号中的积分是第二类修正贝塞耳 (Bessel) 函数  $K_0(\rho)$ , 已列出表格, 例如在 Watson (1944) 的书中就可找到它的表, 因此,

$$h(\rho) = \rho K_0(\rho) = \frac{2r\sqrt{\lambda}}{a} K_0\left(\frac{2r\sqrt{\lambda}}{a}\right);$$

即是说, 在半径  $\rho$  和  $\rho + d\rho$  的两圆所成的环中幼虫的期望数与  $\rho K_0(\rho)$  成比例. 环的面积为  $2\pi\rho d\rho$ , 因此, 距扩散中心距离为  $\rho$  的单位面积内幼虫的期望数与  $K_0(\rho)$  成比例. 幼虫的格局是径向对称的, 其密度随距离下降的方式如图 11.1 所示. 这只是  $K_0(\rho)$  对  $\rho$  是曲线[例如, 参看 Wylie (1951)]. 这种形式的不同曲线, 它们之间仅在纵坐标和横坐标的标度上不同, 或者等价地说, 只是在标度因子  $2\sqrt{\lambda}/a$  上不相同. 因此, 分布的性状仅依赖于比率  $2\sqrt{\lambda}/a$ , 而不依赖于个别成分  $\sqrt{\lambda}$  和  $a$  的量值;  $\lambda$  是幼虫的期望行走时间的倒数, 而  $a^2$  是已知没停下来以前, 单位时间的均方位移 (参看 183 页). 因此, 我们看到: 两个遵从此模型的种, 如果其中一个散开得慢而有较长的平均行走时间, 而另一个散开得快而有较短的平均行走时间, 那么, 它们可能有相同的格局.

Broadbent 和 Kendall (1953) 考虑了这个分布对于寄生在羊和兔子身上的肠虫幼虫格局的适用性. 卵是分批地出现在寄主的排泄物中, 孵化后经牧场的牧草向外散开. 一个间隔  $t$  [假设分布为  $\pi(t)$ ] 之后, 每个幼虫爬上一片草叶并停

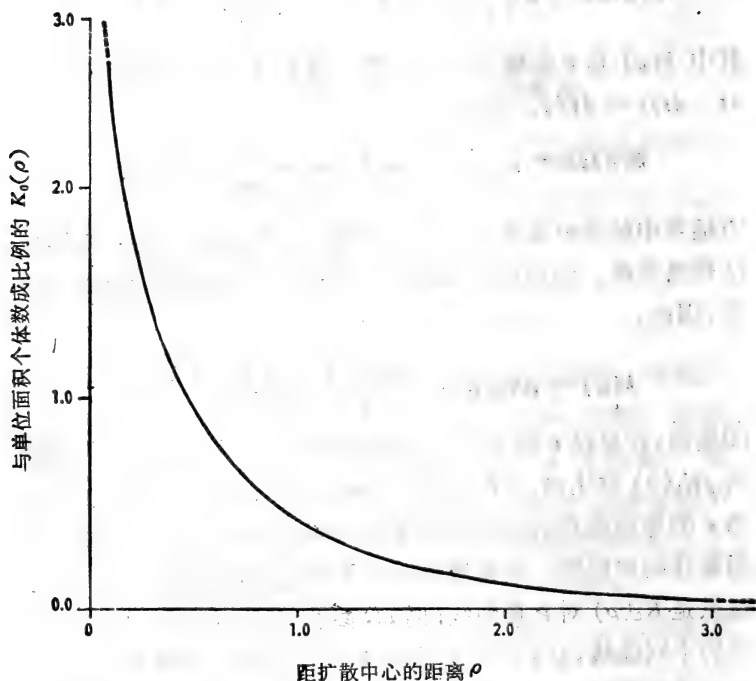


图 11.1 生物从中心散开并在随机时刻停下来，其密度与距扩散点距离之间的关系

下来直到被食草动物咽下去，此时又开始循环。

Williams (1961) 讨论用 Bessel 函数分布去描述苹果园中鳕蛾 (Codling moth) 幼虫格局的适应性，其中在中心点已放出了大量的成蛾。他给出了一种估计分布的参数——标度因子  $2\sqrt{\lambda/a}$  的方法。

## 六、到达指定目的地的概率及所花的时间

为了简单起见，我们在本节中只考虑一维的扩散。在生态范围中可以应用一维理论的例子，如海岸上栖息动物的



移动,或者在狭窄水道中的水栖动物的移动(假设水是不流动的,因此可忽略偏移)。

假设生物群从距目的地(称为“窝”)距离为  $x$  的出发点散开,若到达了“窝”就停下来。我们可以提出(如果我们的假设成立的话,也可以回答)两个问题:(1) 假若扩散在时刻  $t = 0$  时开始,在时刻  $t_0$  时,初始种群有多大比例到达了窝?(2) 已到达窝的个体的平均返回速度是多少?

首先考虑随机走动模型(参看 177 页),其中假设质点取等长的离散步子。为简单起见,我们还假设没有偏移,或者换句话说,步子向右和向左是等可能的,现在我们问:质点在第  $n$  步第一次到达“窝”——它在出发点右边  $r$  步的地方——的概率是多少?令这个概率是  $u_{rn}$ ,现在我们要证明

$$u_{rn} = \frac{r}{n} \binom{n}{\frac{n+r}{2}} \cdot \frac{1}{2^n}, \quad (11.7)$$

当  $n+r$  为奇数时,  $u_{rn} = 0$ 。

图 11.2 图解地表示出它的构造:出发点在原点  $A$ ,坐标为  $(0,0)$ 。在每一步质点沿着时间轴向上移动一个单位,同时朝着“窝”的右边或者远离“窝”的左边移动一个单位。因此,质点走的任一系列步子可以画做一条途径,像图中所示的那样。如果质点在第  $n$  步到达窝,那么此途径必须经过  $B$ ,其坐标为  $(r,n)$ 。为了在第  $n$  步上第一次到达该点,整个途径必须处于过  $B$  的竖线之左边(不与此线相遇或相交)。这样一种途径称为一个“容许途径”,可见

$$u_{rn} = \frac{\text{容许途径的数目}}{\text{走 } n \text{ 步的可能途径总数}}$$

现在,因为质点每一步有两种可能性(可向左或向右),所以可能途径的总数是  $2^n$ 。还需确定容许途径的数目,令为

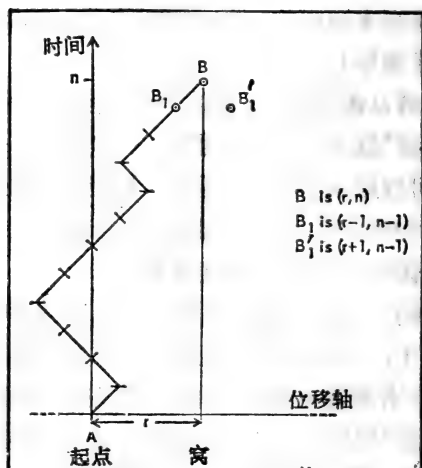


图 11.2  $u_{r,n}$  来源的解释,  $u_{r,n}$  是一个质点从 0 出发在第  $n$  步时第一次到达距离为  $r$  的“窝”的概率

$N_{AB}^*$ . 这可如下进行.

首先注意所有的容许途径必须通过  $B_1$ , 其坐标为  $(r-1, n-1)$ .

令  $N(AB_1)$  = 从  $A$  到  $B_1$  的途径总数.

$N_L(AB_1)$  = 从  $A$  到  $B_1$  的途径全在过  $B$  的竖线之左边 (注意是  $B$  不是  $B_1$ ) 的数目, 这些途径是“容许的”.

$N_R(AB_1)$  = 从  $A$  到  $B_1$  的途径中与过  $B$  的竖线相遇或相交的数目, 这些途径是“不容许的”.

因此,

$$N(AB_1) = N_L(AB_1) + N_R(AB_1),$$

而且

$$N_{AB}^* = N_L(AB_1).$$

其次考虑点  $B_1'(r+1, n-1)$ , 它是  $B_1$  对过  $B$  竖线的反射点. 注意图形可看出

$$N_R(AB_1) = N(AB_1'),$$

即从  $A$  到  $B_1$  的不容许途径的数目等于无论按什么路线从  $A$  到达  $B_1$  的途径数目。这是因为到  $B_1$  的不容许途径必须到达过  $B$  竖线上之某一点, 比如说  $(r, m)$ , 有  $m \leq n-2$ 。据此, 由对称性, 到  $B_1$  的途径数与到  $B_1'$  的途径数是相同的。因此,

$$\begin{aligned} N_{AB}^* &= N_L(AB_1) = N(AB_1) - N_R(AB_1) \\ &= N(AB_1) - N(AB_1'). \end{aligned}$$

考虑到从原点到点  $(r, n)$  的途径总数是  $\binom{n}{\frac{n+r}{2}}$ , 所以

$$N(AB_1) = \binom{n-1}{\frac{n+r-2}{2}}, \quad N(AB_1') = \binom{n-1}{\frac{n+r}{2}},$$

最后得到

$$N_{AB}^* = \binom{n-1}{\frac{n+r}{2}-1} - \binom{n-1}{\frac{n+r}{2}} = \frac{r}{n} \binom{n}{\frac{n+r}{2}},$$

所以, 与 (11.7) 一样,

$$u_{r,n} = \frac{N_{AB}^*}{2^n} = \frac{r}{n} \binom{n}{\frac{n+r}{2}} \cdot \frac{1}{2^n}.$$

这里, 若  $n+r$  为奇数, 则

$$\binom{n}{\frac{n+r}{2}} = 0.$$

Bailey (1964) 找到一个完全不同的证明。它是概率论中著名的赌徒输光问题的解: 如果一个有本钱  $r$  元的赌徒与一个无限富裕的对手比赛, 在一系列掷钱中, 每次出现正面的赌注为 1 元, 则  $u_{r,n}$  是它在第  $n$  次掷钱时输光的概率。

现在我们取极限。用  $\Delta x$  表示步长， $\Delta t$  表示时间间隔，并让  $\Delta x$  与  $\Delta t$  趋于 0，回忆当  $p = q = 1/2$  时，

$$v_{rn} = \binom{n}{n+r} \cdot \frac{1}{2^n}$$

的极限形式为

$$\phi(x, t) = \frac{1}{2\sqrt{\pi Dt}} e^{-x^2/4Dt} \quad [\text{参看 (11.1)}]$$

以此类推，可知  $u_{rn} = (r/n)v_{rn}$  的极限形式是

$$\phi(x, t) = \frac{x}{t} \cdot \frac{1}{2\sqrt{\pi Dt}} e^{-x^2/4Dt}.$$

[它的严格证明参看 Feller (1968)]. 即是说，质点在区间  $t \pm \frac{1}{2} dt$  之内从出发点第一次到达距它  $r$  远的窝的概率是  $\phi(x, t) dt$ .

现在我们回到本节开始提出的生态问题。从上述论证中可以断定：如果生物群在时刻  $t = 0$  时从距窝  $x$  远的地方放出，然后在直线上散开，那末在时刻  $t_0$  或  $t_0$  以前到达窝的生物群的期望比例是

$$Q(t_0, x) = \int_0^{t_0} \phi(x, t) dt.$$

我们也能推出已到达窝的物的平均速度。一个生物在时间  $t$  内行走了距离  $x$ ，其平均行走速度为  $x/t$ 。因此，所有到达窝的生物（即除去时刻  $t_0$  时还未到达者）的平均速度是

$$\bar{s}(t_0, x) = \frac{\int_0^{t_0} (x/t) \phi(x, t) dt}{Q(t_0, x)}.$$

这些结果应归于 Wilkinson (1952)，他把它用到海鸟归窝能力的实验研究方面。把鸟带到沿海岸离窝  $x$  远的地方，

然后放它们回去。观察的结果记录上(1)经过给定的时间以前成功地回了窝的百分比,(2)在此时间内已回窝的鸟的平均速度。Wilkinson 发现这个观察与我们在假设鸟的归窝活动相当于一维的(即沿海岸)随机扩散下所期望的结果很好地相符。我们可以断定(虽然 Wilkinson 没有这样做),归鸟没有识航的能力,它的移动纯属随机性的。Wilkinson 做了这样的结论:如果鸟有识航能力,那末还必须比现在的处理有更详细的观察来证实它。

## 第十二节 生态图的格局: 两相镶嵌

### 一、引言

本节中我们回到从静止的观点考虑生态格局,讨论第121页中讲到的第3种情况。“情况3”的格局是揭示无性繁殖的植物,它一般是以广泛的苗丛形式出现的。不管丛中苗的个体是稠密丛生的还是完全分开的,研究它的格局时,自然宁可按丛处理而不把苗作为一个实体。一个丛不必是清晰可分的单位,也不必是通常意义下的个体。

当一个丛生种的格局可以做出图形时,——只有当丛的边界可以识别时才能做到——其结果只有镶块-相(有植物的地方)和间隙-相(没有植物的地方)的两相镶嵌。这些镶块没有确定的大小和样式,也没有可确定的中心。它们不一定在间隙相中构成“岛”,在一区域内的某些部分,镶块相可以形成连续带而间隙相以空白出现。图9.1的两个图形表示了两相镶嵌。其中镶块相表现为分离的但很密集的植物所占据的地方。许多的植物种,例如由长的匍枝蔓延或者从地下茎中以宽的间隔长出的地面苗,就不存在这种容易辨别的镶块相和间隙相。但是我们留在207页去讨论这种植物,现在仅注意其

格局容易画出镶嵌图的种。本节中仅考虑画一个植物种的图形而得到的两相镶嵌。第十六节考虑多相镶嵌。注意除了表示植被区内不同种的镶嵌以外，生态工作者还往往研究其它类型的镶嵌。例如表示土地对水或者森林对牧场的地图或航空照片，以及土壤、地文和地质图。因此，镶嵌图的性质是有广泛意义的，值得详细考虑。

显然两相镶嵌图完全不同于“圆点图”，(圆点图可满意地用来描述离散的，较宽地分散的个体植物种的格局)。并且值得探讨这种镶嵌必须有什么样的性质才能认为是“随机的”。这一点不象圆点图的情况那样，存在唯一的回答。一个圆点图是随机的，当且仅当圆点的位置(看成没有大小)构成平面上的一个泊松点过程的实现；也就是说，区域中的每一点与其它任何点一样可以是一个圆点的位置，而且圆点是彼此独立的。因此，在一个小的样本区域(或样方)中的圆点数是泊松变量。另一方面，对两相镶嵌来说，不可能有这样明确的随机性定义。有不同的方式可以构成随机镶嵌，而且如果不严格地指定企图表现的随机性是什么样式，我们也不能规定一个镶嵌作为随机的。现在我们讨论两类随机镶嵌，为简便起见，这里叫做  $L$ -镶嵌和  $S$ -镶嵌。

## 二、随机线镶嵌 ( $L$ -镶嵌)

假设镶嵌图中，镶块相染上黑色而间隙相保留白色。一种构成随机镶嵌的方法是画出一个“随机直线”的集合，将一地区分成凸多边形(或称“格子”)的网络。再以确定的概率独立地指定每个格子的颜色，比如黑格的概率为  $b$ ，白格的概率为  $w$ ，有  $b + w = 1$ 。当相邻的格子得到同一颜色时，如果是黑的，它们就形成一个多格的镶块；如果是白的，就是多格的间隙。在下面的论证中，重要的是明确一个格子与镶块或

间隙之间的差别。格子总是凸的，是由画出的随机直线交叉而成的一个小面积，它是组成镶块或间隙的单位。一个镶块是由任意多个相邻的碰巧被染成黑色的格子组成的；同样，任意多个相邻的白格也构成一个间隙。

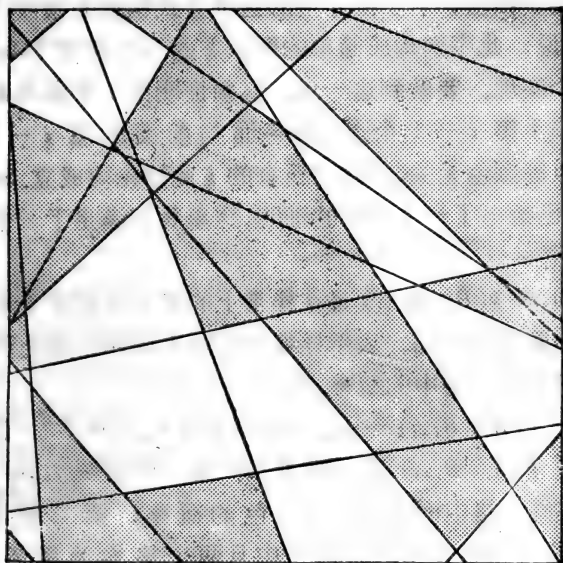


图 12.1 一个随机直线镶嵌(L-镶嵌)

画随机直线的一个方法如下：假设要画随机直线的区域限定为半径为  $r$  的圆内。取此圆的圆心为极坐标系的极点，并通过它画出一条初始直线。现在从随机数表中取一对随机的极坐标，令为  $(p, \theta)$ ， $p \in (0, r)$ ， $\theta \in [0, 2\pi)$ 。对每一对这样的坐标，例如  $(p_1, \theta_1)$ ，可以通过它作一条直线垂直于该点与极点的连线，这是一条随机直线。即使有少数直线越出图形之外，但大多数直线将穿过此区域，这样它们便将区域分成了凸多边形格子的网络，这些格子被染上黑色或白色。图 12.1 表示按这种方式作出的一个镶嵌。简便地称它为随机直线镶

嵌,或者简称为  $L$ -镶嵌.

现在假设沿一条样带按等距离的点抽样这种镶嵌,并且记录在每个点的颜色:  $B$ (黑色)或者  $W$ (白色).这种观察将得到这样一个序列,例如,  $BBBWWBBWWWBWWWBB\dots$ . 现在我们要指出,对于刚才讲的这种方式构造的镶嵌(即  $L$ -镶嵌)来说,此序列构成简单的两状态的马尔柯夫 (Markov) 链的一个实现.要做到这一点,必须证明第  $i$  个点为  $B$  的概率仅依赖于第  $i-1$  个点的颜色而与前面的第  $i-2$  点,  $i-3$  点等颜色无关,并且对所有的  $i$  此结论均成立. Switzer (1965) 已给出了一个严格的证明,这里我们满足于一个启发性的说明.

例如,令  $p(B_i, B_{i+1})$  是在样带上的第  $i$  点和第  $i+1$  点均为  $B$  的概率,用  $\pi_{i,i+1}$  表示样带上这两个相邻的点处于随机直线网络的同一格中的概率,则

$$p(B_i, B_{i+1}) = \pi_{i,i+1}b + (1 - \pi_{i,i+1})b^2; \quad (12.1)$$

也就是说  $p(B_i, B_{i+1})$  是两项之和: 第一项为  $\pi_{i,i+1}b$ , 是两个点都在同一格中而此格又为黑色的概率; 第二项  $(1 - \pi_{i,i+1})b^2$  是两个点处在不同格子中且两个格均为黑色的概率. 显然,因为格子是独立染色的,每一个为黑色的概率为  $b$ ,所以任何两格均为黑色的概率为  $b^2$ . 因此,我们看到  $p(B_i, B_{i+1})$  仅仅是  $\pi_{i,i+1}$  和  $b$  的函数,还需指出  $\pi_{i,i+1}$  对于所有可能的样带上相邻的点都是相同的. 因为第  $i$  点和第  $i+1$  点处于同一格内的概率,即  $\pi_{i,i+1}$ , 仅仅是这两点间的样带不被随机直线穿过的概率,又因为这些网络直线的位置是随机的,显然  $\pi_{i,i+1} = \pi$ , 对所有的  $i$  是常数;也就是说,两个相邻样本点之间的样带之每一段不为网络的随机直线切开的概率是相同的. 因此,  $p(B_i, B_{i+1})$  并不依赖于  $i$ , 我们可以令

$$p(B_i, B_{i+1}) \equiv bp_{BB},$$



其中  $p_{BB}$  是已知任一点为  $B$ ，而它后一点也是  $B$  的条件概率。换句话说，两点中第二点是黑色的概率仅仅依赖于第一个点是不是黑的；同样，对其余三种次序的颜色对： $BW$ ， $WB$  和  $BB$  可作适当的变动。因此，序列的转移概率可写成马尔柯夫矩阵：

$$P = \begin{pmatrix} p_{BB} & p_{BW} \\ p_{WB} & p_{WW} \end{pmatrix} \begin{matrix} \text{黑} \\ \text{白} \end{matrix} \left. \begin{matrix} \text{第二点} \\ \text{黑} \quad \text{白} \end{matrix} \right\} \text{第一点} \quad (12.2)$$

对于一个已知的镶嵌，这些概率的量值只依赖于沿样带的样本点之距离：显然，随距离减小， $p_{BB}$  和  $p_{WW}$  必增加。确实地，沿样带的状态序列——黑镶块与白间隙的交替——表现为一个连续的马尔柯夫过程，我们现在不在分离的等距离的点做相的观察并把观察序列当作离散的马尔柯夫链，而代之以测量出在样带上镶块与间隙交替切割的长度，这就构成了连续的两态马尔柯夫过程的一个实现。

$L$ -镶嵌具有马尔柯夫性质这一事实，使它特别便于研究。在概念上，估计这种形式的任何给定镶嵌的参数，以及推出它的其它性质是简单的事情。我们在第五段进行这种研究，在此以前我们将讲述另一种类型的随机镶嵌并把它与  $L$ -镶嵌对比。

### 三、随机集合镶嵌 ( $S$ -镶嵌)

Matérn (1960) 已详细地描述了他称为“随机集合”镶嵌——简称为  $S$ -镶嵌——的性质。它的构成如下：首先在作图区域内画出随机圆点的格局。然后，将区域内到每个指定圆点近于到其它圆点的所有点组成一个与该圆点有关的格子。因此，一个格子的每一段边界都是与两个最近圆点等距

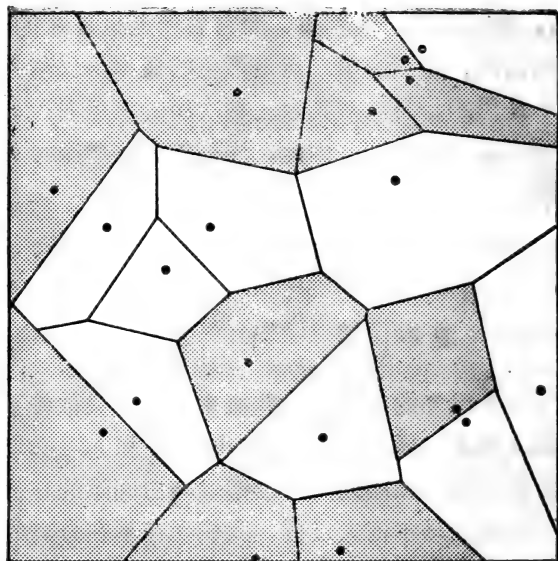


图 12.2 一个随机集合镶嵌 ( $S$ -镶嵌)

离的点之轨迹. 再与  $L$ -镶嵌一样, 独立地给格子颜色, 黑色的概率是  $b$ , 白色的概率为  $w$ , 这些概率对所有的格子来说都是相等的, 图 12.2 是一个例子.

#### 四、 $L$ -镶嵌和 $S$ -镶嵌的比较

对比两类镶嵌的一种方法, 是比较它们的理论的自相关函数. 不幸, 对  $S$ -镶嵌来说, 该函数只有在一维情况才能表示成初等的形式. 因此在这里我们仅对一维形式的镶嵌去推导并比较自相关函数.

我们开始讲述对任意维的两类镶嵌都正确的一些结果. 假设我们随意指定两个不同相的记号, 例如黑相(镶块)为 1, 白相(间隙)为 0. 如果在许多有序的点——点之间的距离为常数  $v$ ——抽样这个镶嵌, 则得到了“记号对”的样本. 其期

望结果可建立如下  $2 \times 2$  的相关表:

		第二点		
		黑	白	
第 点		黑 (1)	$a_{11}$ (1) $a_{12}$ (0)	$a_1$
		白 (0)	$a_{21}$ (0) $a_{22}$ (0)	$a_2$
		$a_1$	$a_2$	1

这里  $a_{ij}$  ( $i, j = 1, 2$ ) 是分成四组的观察的期望比例, 它们是点间距离  $v$  的函数. 下面括号内的数字是乘积记号. 相应行及列的总和由对称性的考虑显然是相等的, 因此  $a_{12} = a_{21}$ .

因此, 期望的自相关为

$$\rho(v) = \frac{a_{11} - a_1^2}{a_1 a_2},$$

现在我们需要计算作为  $v$  的函数的右端. 同前, 假设以比例  $b$  和  $w$  出现黑相和白相; 即  $a_1 = b$ ,  $a_2 = w$ . 用  $\pi(v)$  表示相距为  $v$  的两个点均落在构成镶嵌的网络的同一格子内的概率. 假若  $\pi(v)$  在镶嵌的各处是不变的, 则从 (12.1) 可见

$$a_{11} = b\pi(v) + b^2[1 - \pi(v)].$$

由类似的论证, 可得

$$a_{12} = a_{21} = bw[1 - \pi(v)],$$

$$a_{22} = w\pi(v) + w^2[1 - \pi(v)],$$

因此

$$\rho(v) = \pi(v).$$

$\pi(v)$  不变的要求, 等于说每一个格子不管其位置如何, 都有相同的期望大小 (格子的大小在二维镶嵌时是它们的面积, 一维时是长度). 这一点并不等于说相邻格子的大小是彼

此无关的。此断语只对  $L$ -镶嵌才是真确的。确实这个断语是我们在 196 页已证明的，它考虑了  $L$ -镶嵌具有马尔柯夫性质这个事实。对于  $S$ -镶嵌，容易看出邻格的大小是相关的。但是，因为格子大小的非条件期望对所有的格子来说是常数，所以在一个  $S$ -镶嵌的各处  $\pi(v)$  是常数，并且上述公式成立。

至此给出的结果都是非常一般的。它们可用于无论多少维的  $L$ -镶嵌和  $S$ -镶嵌两类。这样，我们已证明了这两类镶嵌有自相关函数  $\rho(v) = \pi(v)$ ；也就是说，在相距已知距离的点，相之间相关等于这两点在网络中同一格的概率。换句话说，它只取决于网络格子的大小而不依赖于  $b$  和  $w = 1 - b$ ——镶嵌中黑相和白相的面积比例。如果格子小，则相关就低，此镶嵌可称为是“细密纹理”的；相反，在一个“粗糙纹理”的镶嵌中，格子较大，且相关就高。这等于说在格子是独立地指定其颜色的镶嵌中，镶嵌的“纹理”仅取决于格子网络的纹理。现在还需对一维的两类镶嵌决定  $\pi(v)$ 。

首先考虑  $L$ -镶嵌。一维的  $L$ -镶嵌仅由一排相邻的不重叠的线性格子(即直线段)组成，格子的边界(点)是一维泊松点过程的一个实现。因此，格子长度有概率密度函数  $f(x) = \lambda e^{-\lambda x}$ ，其中  $\lambda$  是过程的参数并且它是每单位长度直线上的期望点数。

现在设一个长为  $v$  的样本段(以后简称为段)随机地摆在直线上，它将完全落在一个格子内的概率是  $\pi(v)$ ，可以如下确定它。

显然，如果段的中点落在一个格长  $x < v$  的格子中，则概率为 0。假设它落在长度  $x \geq v$  的格子中，则整段在此格子内部的概率，容易看到等于  $(x - v)/x$ 。因此，记  $p_x$  为段的中点落在一个长为  $x$  的格子中的概率，可见对于  $x \geq v$ ，有

$$\pi(v) = \frac{x-v}{x} \cdot p_x.$$

应当注意  $p_x \neq f(x)$ ；也就是说在一维镶嵌中随机地选取一点并不等价于从所有格子的种群中随机地选出一个格子。显然在镶嵌中随机摆上的点落在一个长的格子中比落在短的格子中更可能，因此任一已知格子将包含段的中点的概率与格子的长度成比例，即  $p_x = Cxf(x)$  其中  $C$  是比例常数。因为必有  $\int_0^{\infty} p_x dx = 1$ ，就推得，

$$C = \frac{1}{\int_0^{\infty} xf(x) dx} = \frac{1}{E(x)} = \lambda.$$

因此，

$$p_x = \frac{xf(x)}{E(x)} = \lambda^2 x e^{-\lambda x}. \quad (12.3)$$

于是，对于固定的  $x \geq v$ ，有

$$\pi(v|x) = \frac{x-v}{x} \lambda^2 x e^{-\lambda x}.$$

对所有的  $x \geq v$  积分，给出

$$\pi(v) = \int_v^{\infty} \lambda^2 (x-v) e^{-\lambda x} dx = e^{-\lambda v}.$$

现在我们对一维  $L$ -镶嵌证明了它的自相关函数为

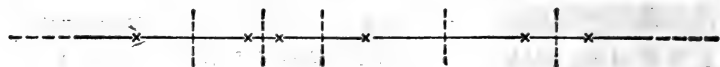
$$\rho(v) = \pi(v) = e^{-\lambda v}.$$

对二维的  $L$ -镶嵌， $\rho(v)$  有相同的形式。这是因为穿过二维  $L$ -镶嵌的样带本身是一维的  $L$ -镶嵌。两者都是连续马尔柯夫过程的实现。

其次我们对一维  $S$ -镶嵌决定  $\pi(v)$  (因而  $\rho(v)$ )。下面表示线性  $S$ -镶嵌的图形。直线上的  $\times$  点是由密度为  $\lambda$  的泊松点过程产生的；平分  $\times$  点间隔的虚线是格子的边界。与以前一样， $\times$  点间隔的长度有概率密度函数  $f(x) = \lambda e^{-\lambda x}$ 。因此，

格子的长度, 令为  $y$ , 是两个独立的  $x$  值之平均值有概率密度函数

$$g(y) = (2\lambda)^2 y \cdot e^{-2\lambda y}$$



[参看 (12.3)] 有

$$E(y) = \frac{1}{\lambda}.$$

现在我们得到  $p_y$ ——随机安排的样本段之中点落在长为  $y$  的一个格子内的概率。由导出 (12.3) 相同的议论, 可见,  $p_y = yg(y)/E(y)$ , 因此, 在这种情况下

$$p_y = 4\lambda^3 y^2 e^{-2\lambda y}.$$

另外, 长为  $v$  的一个样本段完全落在给定长度为  $y$  的格子之内的概率, 对  $y > v$ , 为  $(y - v)/y$ ; 否则为 0. 因此,

$$\begin{aligned} \pi(v) &= \int_v^{\infty} \frac{y - v}{y} \cdot p_y dy \\ &= \int_v^{\infty} 4\lambda^3 (y^2 - vy) e^{-2\lambda y} dy \\ &= (1 + \lambda v) e^{-2\lambda v}. \end{aligned}$$

同时, 因为  $\rho(v) = \pi(v)$ , 它就是线性  $S$ -镶嵌的自相关函数。

我们记  $L$ -镶嵌和  $S$ -镶嵌的自相关函数为  $\rho_L(v)$  和  $\rho_S(v)$ , 可以看出对所有的  $v$  和  $\lambda$ , 都有  $\rho_L(v) > \rho_S(v)$ . 这是因为

$$\begin{aligned} \rho_L(v) - \rho_S(v) &= e^{-\lambda v} - (1 + \lambda v) e^{-2\lambda v} \\ &= e^{-2\lambda v} (e^{\lambda v} - 1 - \lambda v) \\ &= e^{-2\lambda v} \sum_{j=2}^{\infty} \frac{(\lambda v)^j}{j!} > 0. \end{aligned}$$

因此, 对于已知的  $\lambda$ , 在选定的固定距离处的相之间的相关, 在线性  $L$ -镶嵌时要大于线性的  $S$ -镶嵌, 另外, 给出相同平

均格长的每类镶嵌， $L$ -镶嵌时格长的方差等于  $S$ -镶嵌时的两倍；这是因为  $S$ -镶嵌的每个格子是  $L$ -镶嵌的两个相邻的半格构成的。

可以直观地看到：在具有同等平均格面积的二维镶嵌中， $L$ -镶嵌比  $S$ -镶嵌具有较大的自相关系数，其格面积也具有较大的方差。

### 五、做为随机性标准的 $L$ -镶嵌

由于  $L$ -镶嵌更易于数学处理，它提供了一个比  $S$ -镶嵌较好的随机性标准。虽然，假设生态图中镶嵌的边界由于存在的随机直线引起是不合理的，但在实际上出现的镶嵌往往可能有这样的格局：它们的许多(即使不是全部)性质与两相的二维  $L$ -镶嵌难以区别。显然，我们不能认为在一个植被图中的镶嵌边界，会像  $L$ -镶嵌的几何构造那样，例如有尖尖的边角和直直的边缘(参看图 12.1)。但是，在一个镶嵌中镶嵌的大小及间隙大小的均值和方差却完全有可能紧密地近似  $L$ -镶嵌的这些数值。如果我们选定把这样的镶嵌规定为随机的，那末就有了一个适用的随机性定义。一个精确定义的随机性概念，对镶嵌格局来说正如对圆点格局一样是我们所希望的，它提供了一个可用以比较自然镶嵌的标准，而且应该可能(虽然还未做到)设计出一些适当的方法以测量自然镶嵌所表现的背离随机性的程度。没有这样一个标准是困难的。这说明生态学家们为什么一般都首先要研究随机格局。

圆点图和镶嵌图之间的差别在于：真正随机的圆点格局虽然很少见，但确实可能自然出现，例如在同质的区域中独立地播种的一年生小植物的稀疏种群就是这样的格局。相反，真正的  $L$ -镶嵌确实是不存在的，很难想象任何一个自然过程

会得到具有  $L$ -镶嵌所有几何性质的镶块和间隙的格局。但是,这并不损于用  $L$ -镶嵌的数值作为对比标准或基础。

要完全确定随机的圆点格局只需一个参数,即每单位面积的期望圆点数,也就是说,产生这个格局的平面上泊松点过程的强度。另一方面,需要两个参数才能完全决定镶嵌。因此,假设已选取了一个长度单位,要确定一个指定的两相  $L$ -镶嵌所需要的两个参数可以按如下的两种方式用此单位表示出来。

1. 如果沿相离单位长度的一排等距离的点抽样镶嵌,则如已述,遇到的相序列( $B$  和  $W$ )是具有如 (12.2) 所给矩阵  $\mathbf{P}$  的两状态马氏链的一个实现。当任意两个独立的转移概率,比如  $p_{BW}$  和  $p_{WB}$  为已知时,镶嵌的格局能完全确定。

2. 任何穿过镶嵌的样带将交替地切过黑的镶块和白的间隙。用  $E(l_B)$  和  $E(l_W)$  表示沿样带的镶块和间隙截断的平均长度。因此,如  $E(l_B)$  和  $E(l_W)$  已知,则镶嵌的格局就完全确定。

现在我们考虑  $\mathbf{P}$  的转移概率与镶块及间隙的线性尺度有什么关系。

首先考虑变量  $l_B$ ——沿样带测量一个黑镶块的长度——的分布。回想每个镶块是由一个或多个相邻的偶然染上黑色的网络格子组成的。因此,任何镶块的长度是一个或多个相邻网络黑格的长度之和。这些格子的长度是独立的。令  $x$  为一个格子的长度,它有概率密度函数为  $f(x) = \lambda e^{-\lambda x}$ , 其中  $\lambda$  是切过单位长度样带的网络直线的期望数。现在我们希望推出镶块长度  $l_B$  的概率密度函数。

如果镶块由  $j$  个相邻格子(沿抽样的样带)组成,它的长度是  $j$  个独立的  $x$  值之和,因此  $l_B$  对已知  $j$  的条件概率密度函数为



$$g(l_B | j) = \frac{\lambda^j l_B^{j-1} e^{-\lambda l_B}}{(j-1)!}.$$

(参看 159 页). 现在, 沿一样带遇到连接  $j$  个黑格的序列(或者串)的概率是  $b^{j-1} \omega$ . 因为, 假设已加入了一个黑格, 如果随后  $j-1$  个格子都是黑色, 再后一个白格而中断了这一串列, 则就出现了  $j$  个黑格的串. 显然发生这种情况的概率是  $b^{j-1} \omega$ .

因此, 当  $j$  变化时,  $l_B$  的非条件概率密度函数是

$$\begin{aligned} g(l_B) &= \sum_{j=1}^{\infty} g(l_B | j) b^{j-1} \omega \\ &= \lambda \omega e^{-\lambda l_B} \sum_{j=1}^{\infty} \frac{(\lambda b l_B)^{j-1}}{(j-1)!} \\ &= \lambda \omega e^{-\lambda \omega l_B}, \end{aligned}$$

因为  $b + \omega = 1$ , 令  $\lambda \omega = \lambda_B$ , 即有

$$g(l_B) = \lambda_B e^{-\lambda_B l_B}.$$

因此, 镶块长度的概率密度函数与单个格子长度的函数有相同的形式. 期望镶块长度为  $E(l_B) = 1/\lambda_B$ . 相应地, 间隙长度  $l_w$  的概率密度函数为

$$g(l_w) = \lambda_w e^{-\lambda_w l_w},$$

其中  $\lambda_w = b\lambda$  且  $E(l_w) = \frac{1}{\lambda_w}$ .

进一步

$$\lambda_B + \lambda_w = \lambda(b + \omega) = \lambda,$$

是网络直线的密度.

现在我们已经证明了镶块长度和间隙长度两者都是按指数地分布的, 其均值分别为  $1/\lambda_B$  和  $1/\lambda_w$ . 讲述同一结果的另一种方法是, 认为交替的镶块长度和间隙长度构成连续的两态马氏过程的一个实现. 参数  $\lambda_B$  和  $\lambda_w$  就是过程的转移率,

转移率矩阵定义为矩阵  $\mathbf{R}$ :

$$\mathbf{R} = \begin{pmatrix} -\lambda_B & \lambda_B \\ \lambda_w & -\lambda_w \end{pmatrix}.$$

现在可以证明(例如可参看 Howard 1960):

$$\mathbf{P} = \mathbf{I} + \mathbf{R} + \frac{\mathbf{R}^2}{2!} + \frac{\mathbf{R}^3}{3!} + \dots \quad (12.4)$$

令(12.4)两端相应的元素相等,则转移概率( $\mathbf{P}$ 的元素)可以用转移率表出,反之也一样.同前,记  $\lambda_B + \lambda_w = \lambda$ ,可见  $\mathbf{R}^2 = -\lambda \mathbf{R}$ ,因此  $\mathbf{R}^{j+1} = (-1)^j \lambda^j \mathbf{R}$ .

所以(12.4)可改写成

$$\begin{aligned} \mathbf{P} &= \mathbf{I} + \mathbf{R} - \frac{\lambda}{2!} \mathbf{R} + \frac{\lambda^2}{3!} \mathbf{R} - \frac{\lambda^3}{4!} \mathbf{R} + \dots \\ &= \mathbf{I} - \frac{(e^{-\lambda} - 1)}{\lambda} \mathbf{R}. \end{aligned}$$

现在可得到

$$p_{Bw} = \frac{1 - e^{-\lambda}}{\lambda} \cdot \lambda_B, \quad p_{wB} = \frac{1 - e^{-\lambda}}{\lambda} \cdot \lambda_w.$$

另外  $p_{Bw} + p_{wB} = 1 - e^{-\lambda}$ ,因而  $\lambda = -\ln(1 - p_{Bw} - p_{wB})$ .

所以

$$\lambda_B = \frac{-p_{Bw}}{p_{Bw} + p_{wB}} \ln(1 - p_{Bw} - p_{wB}),$$

$$\lambda_w = \frac{-p_{wB}}{p_{Bw} + p_{wB}} \ln(1 - p_{Bw} - p_{wB}).$$

回想  $\lambda = \lambda_B + \lambda_w$  是构成镶嵌的网络直线的密度.它是镶嵌纹理的一个度量(参看 200 页),与镶块相和间隙相(或黑相和白相)的面积比例无关.当  $\lambda$  大时,则镶块或间隙(或两者)尺度是小的,此镶嵌有细密纹理;当  $\lambda$  小时,则镶嵌和间隙是大的,此镶嵌有粗糙的纹理.

## 六、抽样镶嵌的实践问题

要检验一个自然镶嵌是否可以看作是随机的，我们必须要求，(1) 得到  $l_B$  和  $l_w$  的样本值，并判断它们的分布是否合于  $g(l_B)$  和  $g(l_w)$  的概率密度函数；要求 (2) 沿一串等间隔的点抽样镶嵌，并判断观察的相序列是不是马氏链的一个实现。虽然方法 (1) 在概念上是简单的，但方法 (2) 在实践上更好一些，因为自然镶嵌极少有明确分开的相的边界。在野外抽样一个植被镶嵌时，总是难于严格确定一个镶块在什么地方结束，下一个间隙从哪儿开始，因此，样本值  $l_B$  和  $l_w$  的测量难于做到；即使画出了镶嵌图，容易做测量，但其结果大致不可靠，表面的准确是虚构的。因此，应用方法 (2) 总是要好一些。在 Pielou (1964) 的文章中给出了估计转移概率及将马氏假设拟合于数据的方法。

我们在某一地区抽样自然植被时，往往遇到这样的困难：植物种形成非常广阔的丛；一种靠无性繁殖植物的地上苗可以有很宽的间隔，把它们之间的空隙当作间隙相部分是不合理的。处理这个问题最好的方法是沿着一排非常小的圆形样地(而不是真正的点)去抽样镶嵌；当任何植物的部分落在此样地内时，就认为此样地的中心在一个镶块中。样地半径的选择必须是适当的。用此方法总是导致高估了镶块相的面积，样地越大则高估越多。用圆形样地代替点实际上是模糊了格局，它好比用一低分辨能力的光学仪器去考查镶嵌。但是这并不一定是有害的。慎重地利用低的分辨，可以防止格局的细则模糊了它的主要特点。

## 七、非随机镶嵌和各向异性的镶嵌

按我们已规定的定义，一个镶嵌是随机的，必须要镶块长

度和间隙长度两者都是指数分布的。因此，一个镶嵌可能某一相是随机的而另一相是非随机的；例如，虽然镶嵌的长度有指数的分布，但间隙长度可能比期望值有较小的或较大的方差。于是，可以说这种镶嵌相对于间隙来说是规则间开的或者集聚的。也可能相反，不管间隙长度的分布如何，镶嵌长度的变化可能比期望范围要小或者要大。事实上，任一镶嵌可以认为有两个格局：镶嵌对于间隙的格局以及间隙对于镶嵌的格局。我们不能象对于圆点格局那样，仅仅说一个镶嵌是规则的，随机的或者集聚的。镶嵌和间隙两者均有确定的格局，而且可以观察到九种组合。

我们还应注意一个镶嵌有可能不是各向同性的。如果镶嵌或者间隙(或两者同时)在某一方向上的平均长度大于其它方向，那末此镶嵌是各向异性的。在植被镶嵌中有许多产生各向异性的原因，例如，延伸的山脊和洼地，各向异性的土壤格局，或者暴露环境下受强风影响都可以产生不是同径的植被镶嵌。于是，用样带抽样得出的数据将随样带的方向变化。

## 八、镶嵌的纹理

不管镶嵌在任何意义下是不是随机的，我们希望有其纹理的某种客观度量。对给定区域的镶嵌，任何合理的纹理度量显然应当依赖于该区域中相间边界的总长度：细密纹理的镶嵌，边界总长度大，而粗糙纹理的总长就小。为了估计一个与边界长度有关的参数，我们可以用一短的样杆去抽样镶嵌(在图上或地面上)，此样杆的长度用做度量的单位。在镶嵌上若干次随机地投下样杆，并纪录它与边界相交次数的比例，称为 $\hat{p}$ 。假定样杆相当短，使得它无论怎样下落与相间边界多次相交的概率可忽略不计，正如我们要指出的， $\hat{d} = 2/\pi\hat{p}$

就提供了直观上明确的镶嵌纹理的度量。

这个论证涉及到经典概率论的一个著名问题：Buffon 的指针问题。设想一个“镶嵌”是这样产生的：在平面上画出相距为  $d(d > 1)$  的平行直线，并将线间的长条交替地涂上黑色和白色。现在在平面上随机地投下单位长的“指针”。问题在于确定此指针将交于黑白边界的概率  $P$ ；因为长条的宽度大于指针的长度，显然它不能与边界多次相交。

考虑图 12.3a，它给出了长条镶嵌的一部分和随机投下的指针。我们希望求出指针将与唯一一条黑-白边界(与指针中点最近者)相交的概率。

令指针中点与最近边界线的垂直距离为  $y$ ； $y$  的所有值在  $[0, d/2]$  范围内是等可能的。令指针与平行边界线间的夹角为  $\theta$ ； $\theta$  的所有值在  $[0, \pi]$  范围内(假定指针两端没有区

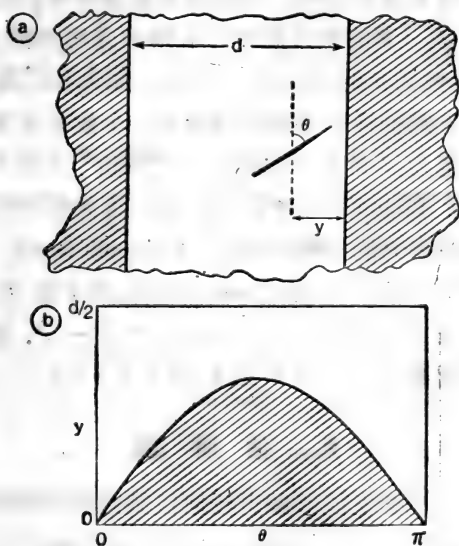


图 12.3 Buffon 指针问题的说明(参看正文)

别)也是等可能的。这样,观察的二元值  $(\theta, y)$  完全描述了指针的任何投掷结果;并且  $(\theta, y)$  的所有可能值都是等可能的。显然,仅当  $y < \frac{1}{2} \sin \theta$  时,指针才会与最近边界相交。图 12.3b 表明所求的概率应如何推导。边长为  $d/2$  和  $\pi$  的矩形面积(它为  $\pi d/2$ ),代表投下指针的所有可能结果之集合。曲线  $y = \frac{1}{2} \sin \theta$  以下的影线面积是所有“成功”(即指针与边界相交)结果的集合,它等于

$$\int_0^{\pi} \frac{1}{2} \sin \theta d\theta = 1.$$

因此,

$$P = \frac{\text{影线面积}}{\text{矩形面积}} = \frac{2}{\pi d}.$$

现在假设  $d$  是未知的,并由在长带镶嵌中随机投掷  $n$  次指针来估计它。  $P$  的估计应给为观察的成功比例  $\hat{p}$ ,我们就取  $\hat{d} = 2/\pi\hat{p}$  做为  $d$  的估计量。因此,如果我们用  $2/\pi\hat{p} = \hat{d}$  做为以同样方式抽样的不规则镶嵌的一个纹理度量,那么我们可以把带宽为  $\hat{d}$  的长条镶嵌认为“等价”于此不规则的镶嵌;例如参看 Pielou (1974)。进一步,因为指针的每次投掷是具有成功概率  $P$  的伯努利试验 (Bernoulli trial), 所以如果  $n$  次投掷指针 ( $n \geq 60$ ) 给出  $n\hat{p}$  次成功,则  $P$  的 95% 置信区间近似为  $\hat{p} \pm 2\sqrt{(\hat{p}\hat{q}/n)}$ , 其中  $\hat{q} = 1 - \hat{p}$ 。因此,  $d$  相应的置信区间近似于  $2\{\pi[\hat{p} \pm 2\sqrt{(\hat{p}\hat{q}/n)}]\}^{-1}$ 。

## 九、估计图

显然,在概念上能够做出任何自然镶嵌格局的图形。如果要绘制图形的东西是可见的,并且在俯视照片中清楚地拍摄出来,那么按照片便很容易地作出图形;如果我们希望作出

表示诸如地下水高度，植被落叶厚度或者土壤结构之类不可见特征的图形，那末通常采用的方法是在该地区的许多点抽样，在图纸对应的点记下观察的结果，再设法由这些点构造成格局。Switzer (1967) 已研究过这种估计格局的精度并且探讨了样本点的不同排列和间隙对精度的影响。

假设我们要作出两种颜色的图形，或者换句话说要区分两相。这些相可以区分为有没有某种属性，或者在变量为连

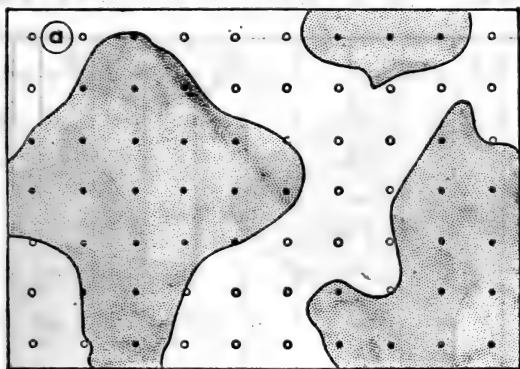


图 12.4a 按正方形点阵抽样的两相镶嵌格局。这些点表为黑的或白的圆点是依据它们处在黑相或白相

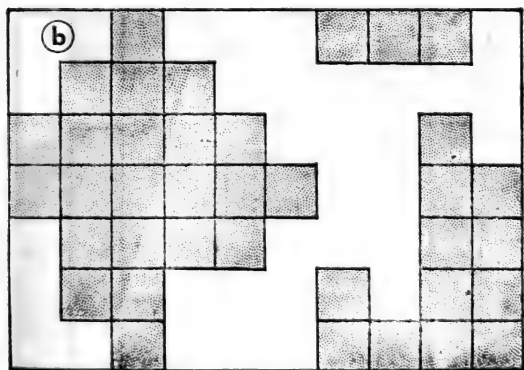


图 12.4b 估计图

续时，区分为高值或者低值时。两色估计图的精度可以用一个损失函数  $L$  来测量，它定义为图中错分类的总面积的比例。错分类面积是由那些应为白色而描成黑色或相反情况所组成的。Switzer 对于各种抽样方法画出不同类型的镶嵌图，推出了期望损失函数  $EL$ ，但在这里我们只能不加证明地引用他的两个结果。

1. 假设要作图的区域是长方形，把它分成  $n$  个面积均为

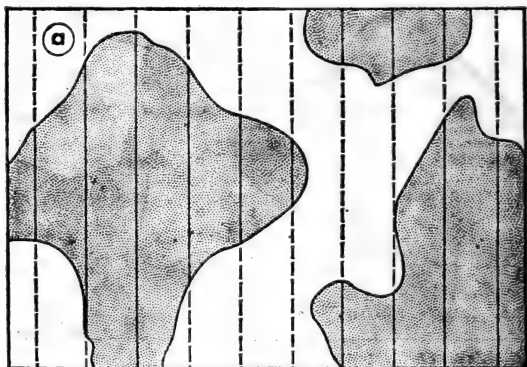


图 12.5a 沿标出的横切直线抽样的两相镶嵌格局

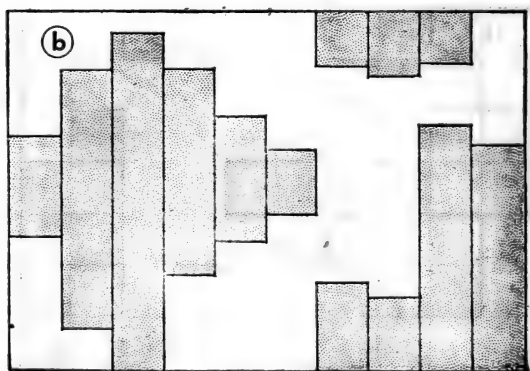


图 12.5b 估计图



$1/n$  的正方形。在每个正方形的中心进行抽样，并在图上相应的正方形按样本点观察的相而染上黑色或者白色（参看图 12.4）。如果格局是一个  $L$ -镶嵌，并且该范围内黑相和白相的比例是  $b$  和  $w = 1 - b$ ，则有

$$\frac{EL}{2bw} = 1 - 8 \int_0^{\frac{1}{2}} \int_0^y \exp \left[ -\lambda \left( \frac{x^2 + y^2}{n} \right)^{1/2} \right] dx dy.$$

2. 再假设作图的格局是  $L$ -镶嵌，但是现在假设沿着相隔距离为  $h$  的平行线连续地抽样（并非在一系列的点抽样），这称为间隔为  $h$  的直线抽样。可以在图中画出这些直线，并按它们在范围内出现的情况标出表示黑相或者白相的截断，然后以每条样带为中心将它扩展而成宽为  $h$  的细长条（看图 12.5）。对于这样得来的估计图，可以指出

$$\frac{EL}{2bw} = 1 - \frac{2(1 - e^{-\lambda h^2})}{\lambda h}.$$

Switzer 还得到更详细的和另外的结果，从他的文章中可以找到。它对于生态工作者可能的用处是明显的。

## 第三章 两个以上种的空间关系

### 第十三节 种对的联结

#### I. 离散生境单位中的个体

##### 一、引言

在有限区域内,单个种显示的空间格局,其本身往往是值得考查的。但是,控制和决定格局的因子并非只影响一个种,看来会影响多个种,探讨这些种彼此联结的方式可以得到更多的东西。如果两个共同出现的种受相同的环境因子的影响,或者它们彼此之间有某种有利或无利的影响,那末,它们的格局将不是独立的,这两个种会有正的或负的联结。因此,一对种和一组种之间有没有联结是有明显的生态学意义的。正象研究单种种群格局那样,我们需要分别考虑占有离散生境单位的种(例如,果实的害虫,老鼠的体外寄生虫),以及在其空间范围或某连续带中随处可以出现的种(例如,一片水中的浮游生物,一片牧场中的植物)。

本节我们集中考虑在离散生境单位中的生物,首先讨论种对的联结。而研究更多种的联结这一困难得多的问题,只在第 6、7 两段中简略地提及。

##### 二、检验两个种的联结

检验两个种联结的标准方法如下。假设我们考查从大量可能单位的种群中随机地收集  $N$  个离散单位的样本,令研究

的两个种标记为种  $A$  和种  $B$ ; 对每个单位记下它是只含种  $A$ , 还是只含种  $B$ , 或者两个种都有, 或者都没有. 我们不管每单位中每个种的量而只记存在或者不存在. 这样, 观察的频率可以构成一个  $2 \times 2$  形式的表:

	种	B	
	有	无	
种 { A {	a	b	$m = a + b$
	c	d	$n = c + d$
$r = a + c$		$s = b + d$	$N = m + n = r + s.$

生态工作者对  $2 \times 2$  表一般的方法是进行  $\chi^2$  检验, 假设已作了这一点. 这是一种粗略的办法, 重要的是要了解我们对于遇到的这种表可以提出两个完全不同的问题 (看 Pearson, 1947).

问题 1. 在考查的  $N$  个单位中, 种  $A$  和种  $B$  是否相互独立地出现?

问题 2. 在整个种群中, 两个种是否相互独立?

假设先提第一个问题. 我们已知  $N$  个单位中有  $m$  个包含种  $A$ ,  $r$  个包含种  $B$ , 因此表的边和是固定的. 于是问题变成: 对于给定的边和, 不同可能的方格频率组 (或  $N$  的分划) 的概率是多少? 我们所观察的一组特殊的方格频率是否与独立性的假设一致? 对于给定的  $N$ ,  $m$  和  $r$ , 将有  $a$  个单位包含两个种的概率是

$$\text{pr}(a|N, m, r) = \frac{m!n!r!s!}{a!b!c!d!N!};$$

也就是说,  $a$  有超几何分布. 为了证实它, 我们注意从  $N$  个单位中选出  $m$  个包含种  $A$  的方式数是  $\binom{N}{m}$ ; 同样选出  $r$  个包含

种  $B$  的方式是  $\binom{N}{r}$ 。因此，能导致观察边和的排列数是

$$\binom{N}{m} \binom{N}{r}.$$

将  $N$  划分成产生观察方格频率  $a, b, c$  和  $d$  的不同方式数是  $N!/(a!b!c!d!)$ 。因此，

$$\text{pr}(a|N, m, r) = \frac{N!/(a!b!c!d!)}{\binom{N}{m} \binom{N}{r}} = \frac{m!n!r!s!}{a!b!c!d!N!}. \quad (13.1)$$

用这种方法可以计算所有能导致观察边和的不同方格频率组的概率。

我们在考虑了第二种情况（问题 2）与它的区别之后，再回头来讨论这种情况。问题 2 中，不再假设边和是固定的。从大量单位的种群中随机地取出  $N$  个单位的样本时，不仅方格频率可以自由地变化，而且它们成对的和（即边和）也可变化。为了确定得到任一特定的  $2 \times 2$  表的概率，我们需做如下讨论。

令  $p(A)$  表示一个单位将包含种  $A$  的概率，而  $p(\bar{A}) = 1 - p(A)$  表示它没有种  $A$  的概率。对于种  $B$  同样定义概率  $p(B)$  和  $p(\bar{B}) = 1 - p(B)$ 。任何单位必属于四组 ( $AB, A\bar{B}, \bar{A}B$  或  $\bar{A}\bar{B}$ ) 之一，并且在种是独立的零假设下，我们必有

$$\begin{aligned} p(AB) &= p(A) \cdot p(B), & p(A\bar{B}) &= p(A) \cdot p(\bar{B}), \\ p(\bar{A}B) &= p(\bar{A}) \cdot p(B), & p(\bar{A}\bar{B}) &= p(\bar{A}) \cdot p(\bar{B}). \end{aligned}$$

因此，在  $N$  个单位的样本中得到观察方格频率  $a, b, c$  和  $d$  的概率  $\text{pr}(a, b, c, d)$ ，是一个多项式分布的项；它给为概率母函数

$$[p(AB)z_1 + p(A\bar{B})z_2 + p(\bar{A}B)z_3 + p(\bar{A}\bar{B})z_4]^N$$

的展开式中  $z_1^a z_2^b z_3^c z_4^d$  的系数；也就是说，

$$\begin{aligned}
 \text{pr}(a, b, c, d) &= \frac{N!}{a!b!c!d!} [p(AB)]^a [p(A\bar{B})]^b \\
 &\quad \times [p(\bar{A}B)]^c [p(\bar{A}\bar{B})]^d \\
 &= \frac{N!}{a!b!c!d!} [p(A)]^{a+b} [p(B)]^{a+c} [p(\bar{A})]^{c+d} [p(\bar{B})]^{b+d} \\
 &= \frac{N!}{m!n!} [p(A)]^m [1-p(A)]^n \\
 &\quad \times \frac{N!}{r!s!} [p(B)]^r [1-p(B)]^s \cdot \frac{m!n!r!s!}{a!b!c!d!N!} \\
 &\equiv b(m|p(A), N) \times b(r|p(B), N) \\
 &\quad \times \text{pr}(a|N, m, r). \tag{13.2}
 \end{aligned}$$

这里二项式项  $b(m|p(A), N)$  表示在  $N$  次试验中，一个概率为  $p(A)$  的事件将出现  $m$  次的概率；同样， $b(r|p(B), N)$  是在  $N$  次试验中，概率为  $p(B)$  的事件出现  $r$  次的概率；同时  $\text{pr}(a|N, m, r)$  是回答问题 1 时求出的条件概率：即在已知  $a+b=m$ ， $a+c=r$  的条件下，观察到  $N$  分划为  $a, b, c$  和  $d$  的概率。

因此，得到一个观察的  $2 \times 2$  表的概率依赖于是否假设此表有预定的边和；有预定边和的情况相当于 Barnard (1947) 所称的双重约束的两次二分，这是在提出问题 1 时所做的假设。若把边和以及方格频率都当做随机变量，就给出一个无约束的两次二分，这是在提出问题 2 时所做的假设。

### 三、检验样本的联结 (问题 1)

若把经验表看成是一个双重约束的两次二分，那末可以对满足固定边和约束的，所有可能产生的  $a$  值算出  $\text{pr}(a|N, m, r)$ 。我们用  $a(\min)$  和  $a(\max)$  表示最小和最大可能的  $a$

值。

现在假设事件  $AB$  的观察频率  $a$  (即种  $A$  和种  $B$  一起出现的观察数目) 大于它的期望值  $E(a)$ , 即:  $E(a) < a \leq a(\max)$ 。这就使我们相信种间可能存在显著的正联结。于是, 观察的对期望值的离差, 在同一方向上等于或大于  $a - E(a)$  的概率为

$$P_{\pm} = \sum_{i=a}^{a(\max)} \text{pr}(i|N, m, r).$$

因此,  $P_{\pm}$  是关于正联结的单端检验的适当概率。它是在独立性的零假设下, 得到正联结的证据等同于观察或者更强的概率。

同样, 如果  $a(\min) \leq a < E(a)$ , 因而数据提示了负联结, 则要求的单端检验概率是

$$P_{\mp} = \sum_{i=a(\min)}^a \text{pr}(i|N, m, r).$$

要进行两端检验, 我们必须求出得到的离差在任一方向上等于或大于观察的概率之和。因此, 如果观察值  $a$  对期望值的离差  $|E(a) - a|$  是  $x$ , 则两端检验的概率为

$$\left\{ \sum_{i=a(\min)}^{E(a)-x} + \sum_{i=E(a)+x}^{a(\max)} \right\} \text{pr}(i|N, m, r).$$

假若两个列和(或两个行和)都  $\leq 50$ , 借助于诸如 Finney 等人 (1963), Bennett 和 Horst (1966) 的那些表格, 容易进行准确检验。超过这些表的范围, 可以利用  $a$  的分布趋于正态分布的事实。正如已讲过的,  $a$  是超几何变量, 其均值和方差为

$$E(a) = \frac{rm}{N}, \quad \text{var}(a) = \frac{mnr s}{N^2(N-1)}.$$

所以可以把

$$X = \frac{a - E(a)}{\sqrt{\text{var}(a)}}$$

当做标准化的正态变量，并引用正态表来判断显著性。不管是单端检验还是双端检验都可以进行。

对于大的  $N$ ，在  $\text{var}(a)$  的分母中可允许用  $N$  代替  $N-1$ ，于是  $X$  变成

$$X = \frac{\sqrt{N}(ad - bc)}{\sqrt{mnr s}}, \text{ 且 } X^2 = \frac{N(ad - bc)^2}{mnr s}. \quad (13.3)$$

我们看到  $X^2$  是标准正态变量的平方，有一个自由度的  $\chi^2$  分布。

因为用连续的  $\chi^2$  分布去近似离散分布，需要做连续性的修正。在计算  $X^2$  时，可这样进行修正：从两个超过期望值的观察频率中减去  $1/2$ ，并对低于期望值的两个频率加上  $1/2$ 。于是

$$X^2_{(\text{修正值})} = \frac{(|ad - bc| - N/2)^2 N}{mnr s}.$$

这保证了  $X^2$  的积分更好地近似于  $X^2$  的真实离散分布的尾项之和。

将要看到，这里用  $X^2$  代表的表达式经常被描述为  $\chi^2$ 。但是，对于观察方格频率的函数（即样本统计量）来说，用不明确的记号  $X^2$  更好一些。记号  $\chi^2$  应当留给用于  $\chi^2$  分布的理论变量（参看 Cochran, 1954）。

上述论证说明我们为什么可以用  $\chi^2$  检验做为一个近似的用于双重约束两次二分的准确检验。但是应用这种检验的生态工作者决不可忽视了  $\chi^2$  检验必然是两端检验这一事实。因此，如果我们有时用  $\chi^2$  检验而在其它时候又用准确检验（由于低的观察频率），那末应当采用两端形式的准确检验；否则结果不能对比。

#### 四、检验种群的联结(问题 2)

刚才讲的检验,不管是准确的还是近似的,严格地讲都只适用于双重约束的两次二分;它回答了问题 1。现在假设要回答问题 2,也就是说,我们希望知道由一个样本得到的数据是不是来自两个种是独立的种群。要求的概率是(13.2)中  $pr(a, b, c, d)$  形状的项之和,式中的超几何概率被加上了二项概率的权。 $\chi^2$  检验没有考虑到二项式的项;虽然它是最好的检验,但是计算的尾数概率都大于它们的真值(这一点的证明可参看 Kendall 和 Stuart, 1967)。这可能使我们在独立性的零假设应该拒绝时而接受了它——第二类错误。同时它们在它们不联结(即独立性假设成立)时,减少了判断为联结——第一类错误——的危险。

对充分大的样本来说,引进的错误往往可以忽略。但是,有两方面的原因要强调这两种情况之间在概念上的差异。首先,当从样本中得到的某些方格频率非常低时,生态工作者往往设法应用准确检验。当我们探究在考查的给定样本之内两个种是不是独立的时候,这种检验是满意的。但是,要求回答问题 2 时,不能应用准确检验,对某个问题的准确回答可能是对不同问题的非常不准确的回答。

其次,植被分类的某些方法(二十节中讲述),要求对常有很低  $N$  值的  $2 \times 2$  表反复应用通常的  $\chi^2$  检验。在只有一次或几次检验时可以合理地忽略的错误危险,此时可能变成可观的了。

#### 五、联结的测度

除了检验  $2 \times 2$  表以判断独立性的零假设是该接受或者拒绝以外,我们还想测量两种联结的强度。有许多测量联结



的方法：有的是统计工作者为了用于任何  $2 \times 2$  表而设计的，有的是生态学者用来找寻专门适于测量生态联结系数的。与其罗列许多方法，不如详细地考虑几个方法更有用处。为了清楚起见，我们将只提正联结，当种是负联结时，论证中需做的修正是明显的。

用来测量联结的系数有两个要求的性质：(1) 观察的方格频率等于其期望值时，它应为 0；(2) 它的范围从  $-1$  到  $+1$ ，当负联结尽可能大时，它取值  $-1$ ；当正联结尽可能大时，它取值  $+1$ 。这第二个性质是不确切的，“尽可能大”的意义何在？

这个词可以有两种意义。假设出现种  $B$  的单位多于种  $A$ ，虽然不得不在某些单位中只有  $B$  而没有  $A$ ，只要在没有  $B$  的单位中也绝无  $A$  的话，这样的正联结应是“尽可能大的”。这种联结程度可以叫做完全的（参看 Kendall 和 Stuart, 1967）。但是我们可以选定，仅当两个种必须同时出现时，才说这个联结是“尽可能大的”，称它为绝对联结。根据  $2 \times 2$  表中的方格频率，完全正联结要求  $b$  或者  $c$ （不一定两者）为 0；而绝对联结，必须  $b = 0$  且  $c = 0$ ，因而  $m = r = a$ ， $n = s = d$ 。如果我们希望完全联结时联结系数等于 1，则用如下定义的系数  $Q$ ；如果希望绝对联结时联结系数为 1，则选用系数  $V$  (Yule, 1912)：

$$Q = \frac{ad - bc}{ad + bc};$$

当  $b = 0$  或者  $c = 0$  时，就有  $Q = 1$ 。

$$V = \frac{ad - bc}{+(mnr s)^{1/2}}$$

只有当  $mnr s - (ad - bc)^2 = 0$  时，才有  $V = \pm 1$ 。但因

$$mnr s - (ad - bc)^2 = 4abcd + a^2(bc + bd + cd)$$

$$+ b^2(ac + ad + cd) + c^2(ab + ad + bd) \\ + d^2(ab + ac + bc),$$

只有当两个方格频率都为 0 时，表达式的右端才成 0。我们可以不考虑同一行或者同一列有两个 0 的情况，此时无可检验。这就余下两种情况：要末  $b = 0, c = 0$ ，则  $V = +1$ ；要末  $a = 0, d = 0$ ，则  $V = -1$ 。

在不存在联结的时候，即观察频率等于期望频率时，两个系数均为 0，此时  $a - E(a) = (ad - bc)/N = 0$ ，

$Q$  的样本方差为

$$\text{var}(Q) = \frac{(1 - Q^2)^2}{4} \left\{ \frac{1}{a} + \frac{1}{b} + \frac{1}{c} + \frac{1}{d} \right\}.$$

在 Kendall 和 Stuart (1967) 的文章中给出了它的推导，这里我们对  $Q$  不做进一步的考虑。由于它的应用排除了完全联结与绝对联结的任何差别，所以不宜做为生态联结的度量。为此，考虑两个表

		种 B				种 B			
		+ -				+ -			
种 A	+	80	80	160	种 A	+	80	0	80
	-	0	15	15		-	0	15	15
		80	95	175			80	15	95

它们是明显不同的。在左表的种群中，虽然所有包含 B 的 80 个单位也都包含 A，但另外有 80 个单位只包含 A。比较右边的种群，没有任何种单独出现。这两个表都有  $Q = 1$ ，但是只对右表才有  $V = 1$ ，左表有  $V = 0.281$ 。任何生态工作者都能断定右表显示的联结要大得多，因此，在生态学的角度上  $V$  比  $Q$  要好一些。

对  $V$  要注意如下另外两点：(a)  $V^2 = X^2/N$ ，其中  $X^2$  是

由(13.3)定义的检验统计量;  $V^2$  被称为  $2 \times 2$  表的均方关联性。(b)  $V$  是相关系数。我们指给每个单位一对数值  $(x, y)$ , 此处

$$x = \begin{cases} 1 & \text{(有种 } A) \\ 0 & \text{(没有种 } A), \end{cases} \quad y = \begin{cases} 1 & \text{(有种 } B) \\ 0 & \text{(没有种 } B). \end{cases}$$

则

$$\text{cov}(x, y) = \frac{a}{N} - \frac{mr}{N^2} = \frac{ad - bc}{N^2},$$

$$\text{var}(x) = \frac{mn}{N^2} \quad \text{和} \quad \text{var}(y) = \frac{rs}{N^2},$$

因此,

$$V = \frac{ad - bc}{\sqrt{mnrs}} = \frac{\text{cov}(x, y)}{[\text{var}(x)\text{var}(y)]^{1/2}}.$$

换句话说,  $V$  是  $x$  和  $y$  之间的相关系数。Yule (1912) 推出了它的样本方差的一个估计, 给为

$$\begin{aligned} \text{var}(V) = V^2 \left\{ -\frac{4}{N} + \frac{ad(a+d) + bc(b+c)}{(ad-bc)^2} \right. \\ \left. - \frac{3}{4} \left[ \frac{(m-n)^2}{Nmn} + \frac{(r-s)^2}{Nrs} \right] \right. \\ \left. + \frac{(ad-bc)(m-n)(r-s)}{2Nmnrs} \right\}. \end{aligned}$$

应该注意, 虽然  $V$  是一个相关系数, 但是我们不能应用对于相关系数  $r$  的样本方差通常的公式:  $\text{var}(r) = (1-r^2)^2/N$ , 因为这个公式只适用于  $x$  和  $y$  的母体分布是二元正态分布。现在的情况下每个变量都是离散的, 并且只能取值 0 和 1。

我们举出一个特别为了生态应用而设计的联结系数的例子, 它是 Cole (1949) 提出来了, 并且他已用来测量 (以毒饵装置捕捉的) 鼠身上两种寄生虫之间的联结。他规定测量两个种联结程度的一个可取系数应有如下的性质:

1. 当观察频率等于在独立性零假设下的期望频率时, 即  $a = E(a)$  时, 它应等于 0.
2. 当  $a - E(a)$  达到它符合观察边和的最大可能正值 (或负值) 时, 它应为 +1 (或 -1).
3. 此系数应随  $a$  线性地变化.

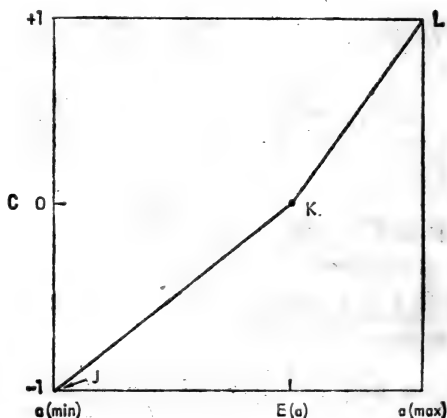


图 13.1 说明 Cole 种间联结系数的不同公式的推导

条件 3 等于要求系数  $C$  对  $a$  画出的图形 (看图 13.1) 应当是通过点  $[a(\min), -1]$ ,  $[E(a), 0]$  和  $[a(\max), +1]$  的一条直线, 其中  $a(\min)$  和  $a(\max)$  是  $a$  可能的最小值和最大值. 显然, 除非这三点共线不能满足这个要求, 这只有在  $E(a) = 1/2 [a(\min) + a(\max)]$  时才行. 因此, Cole 提出在不同情况下用  $C$  的不同公式. 现在我们要求  $C$  的正值应在  $[E(a), 0]$  和  $[a(\max), +1]$  的联线上; 而且  $C$  的负值应在  $[a(\min), -1]$  和  $[E(a), 0]$  的联线上.

首先假设联结是正的, 亦即  $ad > bc$ , 即  $C$  必落在图中直线  $KL$  上, 且

$$C = \frac{a - E(a)}{a(\max) - E(a)}$$

令两个种是这样标记的:  $A$  是较少见的种, 即  $m < r$ . 则

$$a(\max) = m, \quad C = \frac{a - mr/N}{m - mr/N} = \frac{ad - bc}{ms}$$

其次假设存在负联结, 或者  $ad < bc$ . 则  $C$  必落在直线  $JK$  上, 有

$$C = \frac{a - E(a)}{E(a) - a(\min)}$$

$a(\min)$  的值取决于是  $a \leq d$  还是  $a > d$ . 如果  $a \leq d$ , 则  $a(\min) = 0$ . 令这种情况下的系数为  $C_1$ , 有

$$C_1 = \frac{a - mr/N}{mr/N} = \frac{ad - bc}{mr}$$

如果  $a > d$ ; 则  $a(\min) = a - d$ , 令其系数为  $C_2$ , 有

$$C_2 = \frac{a - mr/N}{mr/N - (a - d)} = \frac{ad - bc}{ms}$$

Cole 还对这三种形式的系数求出了样本方差.

系数的性质 2 (看 224 页) 要求

$$C = \begin{cases} +1 & (a = a(\max)) \\ -1 & (a = a(\min)) \end{cases}$$

因此, 它与 Yule 的  $Q$  一样有着同样的缺点: 没有考虑完全联结和绝对联结之间的差别.

## 六、 $k$ 种间的联结

至此我们讨论了两种间的联结. 现在假设我们想研究几个种, 比如  $k$  个种一起出现的情况. 假设对  $N$  个单位的样本中的每一个都已记下它是否包含种  $i$  ( $i = 1, 2, \dots, k$ ). 于是每个单位将属于  $2^k$  个不同类之一, 并且对观察频率和期望

频率要做  $2^k$  个比较。在能够检验拟合优度以前，几乎总是需要并组方格频率，并且要求客观地并组，亦即根据调查观察数据以前就规定的办法进行。一种自然的并组方法是，对  $r = 0, 1, \dots, k$ ，合并恰好包含  $r$  个种（不管是什么种）的  $\binom{k}{r}$  类。这样得到每单位种数  $s$  的分布， $s$  是有明显意义的变量。

为了推导  $s$  的分布，首先考虑  $k = 1$ ，即只有一个种的情况。令  $p$  为一已知单位包含该种的概率，并假设对所有单位而言  $p$  是常数。再考查任一单位，发现它是否包含该种等价于实现一次其成功概率为  $p$  的伯努利试验。根据试验是失败或者成功，变量  $s$ （每单位的种数）取值为 0 或者 1，并且  $s$  的概率母函数为  $g(z) = q + pz$ ，其中  $q = 1 - p$ 。

现在假设有  $k$  个独立的种。考查一个单位等价于实现  $k$  次独立的伯努利试验，其成功的概率分别为  $p_1, \dots, p_k$ ；变量  $s$  取值为  $0, 1, \dots, k$ 。因为事件的结果是独立的，所以  $s$  的概率母函数为

$$G(z) = \prod_{i=1}^k g_i(z) = \prod_{i=1}^k (q_i + p_i z).$$

这说明  $G(z)$  是  $k$  个独立二项分布的概率母函数之积。

这个分布实际上是难处理的，但是 Barton 和 David (1959) 指出，除了  $p_i$  值变化范围很大而外，它可以近似于具有相同均值及方差的一个二项分布。

我们令

$$H(z) = (Q + Pz)^K$$

为这一近似二项分布的概率母函数，因此它的均值和方差分别是  $KP$  和  $KPQ$ 。

容易看出准确分布的均值是

$$E(s) = \sum_{j=1}^k p_j = KE(p), \quad (13.4)$$

其中  $E(p)$  是  $p_j$  值的期望; 方差是

$$\text{var}(s) = \sum_{j=1}^k p_j q_j = KE(p)[1 - E(p)] - K \text{var}(p), \quad (13.5)$$

其中

$$\text{var}(p) = \left(\frac{1}{k}\right) \sum_j [p_j - E(p)]^2$$

是  $p_j$  值的方差.

$p_j (j = 1, 2, \dots, k)$  是由数据估计的, 它的一种估计量给为发现其中有第  $j$  种的单位的观察比例. 用这些估计量的均值和方差, 比如  $\bar{p}$  和  $v(p)$ , 去代替 (13.4) 和 (13.5) 中的总体值, 就给出了  $E(s)$  和  $\text{var}(s)$  的估计. 再让最后的估计等于  $s$  的近似(二项)分布的相应矩, 我们有

$$K\bar{p} = KP \text{ 和 } Kp(1 - \bar{p}) - Kv(p) = KPQ.$$

解  $P$  和  $K$ , 给出

$$P = \bar{p} + \frac{v(p)}{\bar{p}} \text{ 和 } K = \frac{K}{1 + v(p)/\bar{p}^2}$$

做为近似二项分布要求的参数. 现在我们可用判断近似二项分布与  $s$  的观察分布的拟合度, 去检验种是相互独立的零假设. Pielou (1971, 1974c) 给出了例子.

如果有大量的“罕见”种, 亦即对许多  $j$  值  $p_j$  非常小, 则这种检验是不满意的; 在这种情况下, 对概率  $p_j$  真值的样本估计不可靠. 因此我们必须做这样的检验: 种出现的观察频率被认是固定的而不是随机变数. 这些频率是一个  $2^k$  表的边和, 换句话说, 我们是在实际考察样本之内检验联结的显

著性(如 215 页的问题 1), 并不打算推断这个结论是否适用于从中抽取样本的母体。要求一种准确检验, 同时为了避免  $k$  大时的过多计算, 需要进行并组而限于只区分两组: 没有种 ( $s = 0$ ) 的空单位和至少有一个种 ( $s > 0$ ) 的单位。然后进行对  $2 \times 2$  表准确检验的  $k$  组类比; 换句话说, 我们把  $2^k$  表看成  $k$  重约束的多分(参看 215 页), 再合并表中方格成两组: 一组是相应于所有  $k$  个种都没有的单个格子; 另一组合并全部其它格子, 这样检验是麻烦的, Barton 和 David (1959) 给出了要求概率的推导, D. P. Pielou 和 E. C. Pielou (1967) 给出了应用这种检验于野外数据的例子。

在进行这种检验时(进行生态联结的任何检验也如此), 重要的是要注意检验只能导出接受或者拒绝一个统计的假设, 并不是生态的假设。例如, 假若由于样本中空单位“过多”而导出拒绝  $k$  个种独立的零假设, 还可能提出几种可能的结论: 某些单位对所有种都不宜居; 所有  $k$  个种彼此有较强的吸引; 或者种间成对的联结有些为正, 有些为负, 但正关联占优势。这种检验本身不能区别是那一种可能, 但不应认为它是无用的。从实地观察到得出理论结论需要许多步骤, 一次统计检验往往只能涉及其中一步的问题。生态学家中的一个通病是对一次统计检验要求过多, 而当不能达到要求时就感到懊恼。

## 七、分离的和不分离的联结

假设已发现两个种是正联结的, 但是怀疑它仅仅是因样本中某些单位本质上不适于某个种而引起的。假若确系如此, 则空单位数 ( $2 \times 2$  表中的频率  $d$ ) 必定不会太大, 并必然导致正联结。有些生态工作者认为这种联结是表面的而不是真实的, 而且在某种意义上说, 高的  $d$  值是虚假的。这个结论



似乎不可接受(参看 234 页),但目前暂且承认它的合理性。现在我们可以追问这些种在能够包含它们的单位中,是不是独立分布的。当只考虑两个种时,仅依据统计检验不能做出判断,因为我们只需假设  $d$  个空单位是由两个部分组成的,有  $d - bc/a$  个“不能占用”的单位,有  $bc/a$  个虽“能占用”但因随机性而未占用的空单位。用  $bc/a$  代替观察的  $d$  值,则立即得到一个观察频率与期望频率相同的  $2 \times 2$  表。(如果  $bc/a$  并非全部数目,自然必有矛盾的判断)。

但是,在观察多于两个种时,要问这些种只在可占用单位中是否彼此独立就成为合法的了。这是因为在已知的一个观察空单位数超过期望数的  $2^k$  表中,有可能或者不可能找出这样一个数,用它代替观察的空单位数后,将得到一个不会显著异于在种是独立的零假设下期望数的表。

如果能找到这样的数,就没有理由拒绝种是独立的假设,因为可以把联结仅仅解释成因存在某些不可占用单位而引起的。这类型的联结可称为不分离的。反之,如果不存在这样的数,也就是说,如果观察频率与期望频率的矛盾,不能仅仅归因于存在某个未知的不可占用的单位数,那末这种联结可称为分离的。分离联结的出现,意味着不同的种对单位间的差异有不同的反应,或者这些种以不同方式相互影响。有些生态工作者认为只有分离的联结才是“真实的”,不分离的联结则是“虚假的”。

D. P. Pielou 和 E. C. Pielou (1968) 已讲述了判断几个种之间联结是分离的还是不分离的一种检验方法。设计这种检验是用于不常出现的种,并且当单位是按照它们包含的种来分组时,需要比较所遇到的不同单位组的观察数和期望数。每一组中的单位数是不顾及的。

## 第十四节 种对的联结

### II. 连续带中的个体

#### 一、引言

研究占有离散单位的种间联结时，一般没有考虑单位的空间排列。比如判断侵害哺乳动物种群的两个寄生种之间联结所用的数学方法，与检验例如双亲和孩子眼睛颜色之间联结的方法是相同的。除了研究的种群是按它占有的地理面积来规定的情况之外，都不管样本单位的空间排列。

为了抽样分散在整个连续带中的个体，需要人为地划分连续带的小块来做为样本单位；在第九节讨论一个种的空间格局时已经提出遇到的某些困难。

在研究定居或座生的生物，诸如(地面或水中)植物和(咸水或淡水中)底栖生物时，需要连续带的抽样。样方通常是抽样单位，同时在检验两种间的联结时，习惯上是把每个样方当作一个离散样本单位似的来处理，并且应用第十三节讲的那些同样的方法。

大多数植物生态学家(例如，Greig-Smith, 1964)都意识到由于把一个人造的样方当成离散的天然实体而可能引起问题，但是有许多作者似乎混淆了两种完全不同的应当分别对待的困难方面。它们是(1)样方间隔和(2)样方大小，对于结论的影响，本节讨论这些问题。在15节第五段介绍一个不需用样方的检验联结的方法。

#### 二、样方的间隔

本节中我们只讨论正联结。作明显的修正后，相同的论

证一样适用于负联结。

当发现两个种是正联结的时候，得到的结论通常是如下两种情况之一或者全部：(1) 某个种对另一种或者有直接的有利影响，或者按有利于它的方式改变了环境而产生有利的影响；(2) 某些独立的环境因子因地而易，由于两个种对这些因子有相同的或者重合的允许范围，因而迫使它们占有相同的或者重合的地域。

一个统计检验给出的两个种是正联结的证据，当然不能直接导出这两种机理中必有一种在起作用的结论。检验本身只提示我们应当拒绝这样的零假设：一个样方包含种  $A$  的概率与它是否包含  $B$  无关，反之亦然。拒绝这个假设，从而接受对立的假设：即这些概率不是无关的，这并不自动地表示这两个种是有关的，它仅仅意味着样方是有关的。

因此，有过多的样方一起出现两个种，容易因如下原因引起。假设两个种仅仅由于它们繁殖方式而有镶嵌式的空间格局。那么，对两个种来说，如果它们的镶嵌相对于所研究的区域是大的，则种  $A$  的一个大镶嵌与种  $B$  的另一个大镶嵌的广泛重合，将引起在大的重合范围内两个种同时出现。所有这一切都完全是偶然的事情，并不需要我们假设这些种彼此有任何有利的影响，或者环境是不同质的。

为具体起见，我们想象每个格局有随机的  $L$ -镶嵌或者  $S$ -镶嵌的形式(参看第十二节)。于是，如果两个种是独立的，它们的联合格局将是两个随机镶嵌偶然地迭合。此联合格局将是四相镶嵌，每一相可标记为  $(AB)$ ， $(A\bar{B})$ ， $(\bar{A}B)$  和  $(\bar{A}\bar{B})$ 。现在，如果镶嵌是粗纹理的，也就是说，它的镶嵌相对于抽样的整个区域来说是大的，那么安排在它上面的许多样方不会是相互独立的。例如一个样方证明是一个  $(AB)$ ，将意味着近邻的样方也有较大的概率是  $(AB)$ 。只有当样方离

得相当远使它们的共同的依赖关系可以忽略时，我们才能确实断定任何观察的联结不是偶然重合的结果。

当我们以密间隔的样方去抽样一个粗糙纹理的镶嵌时，可观察到的联结并非在任何意义上都是“不真实的”，但它仅仅由偶然性引起的并不是由于生物学的原因在起作用。因此，为了检验有真正生物学原因的联结的存在，必须把样本样方分离得相当远以保证任意两个样方占据某个种的同一镶块的概率只有可忽略地小。如果不这样做，就可能把偶然联结误认为是生物学的联结。应当强调由镶块重合引起的联结被认为是偶然的，只有当镶块本身是偶然的的结果之时。如果此镶块的存在是靠它周围特别有利的镶块的作用，那末由镶块重合造成的联结，就有生物学的原因。

显然，偶然的重合也同样容易产生  $(A\bar{B})$ ,  $(\bar{A}B)$  或  $(AB)$  样方过高的比例。如果抽样的区域充分大，并且种间没有生物的联结，那么某类样方的局部过量会趋向于相互抵消。这些局部的过量引起小面积内的偶然联结。如果在大区域内我们仍能找到正联结的证据，就可见两个单种镶嵌的格局不是偶然地重迭。因此，此联结必有生物的原因，并且重合也不完全出于偶然。

当然，在研究小区域的种群时，我们可以选用密间隔的样方，但是，只有当我们的目的是研究由两个重迭的单种格局构成的空间格局时才应当这样做。虽然到今天似乎还未试用过，但这是一种正当的努力。为了想知道两个种是有原因的联结，促使用更经常的联结检验。必须要避免的是在任何一个镶块中有几种样方的间隔。

已经强调在检验有原因的联结时必须用宽间隔的样方，现在出现的问题是：怎样才能告诉我们某一特定的间隔是不是够宽？假设我们用正方格角点上的样方，规则地进行抽样

(看图 14.1)。现在设已画好一个使用这种抽样方式的样方形势图,并让  $(AB)$  样方做上标记,其余的样方不作标记。如果在几个大的镶块重合范围内有许多  $(AB)$  样方,那么它们趋向于成群,换句话说,它们在可用的格点中不是随机地分散的。反之,如果  $(AB)$  样方是在不同的重合范围内,它们将不成群,而是随机地、无关地与其它样方混合。因此,如果取  $(AB)$  样方是彼此独立的作为零假设,那么借助 Krishna Iyer 的检验方法(看 153 页)容易检验这个假设,现在我们用的分离样方的点阵而不是相邻样方的格子。这种检验的能力或许不大,但至少能用它来发现  $(AB)$  样方之间显著的联结性,在这一点上,凭直观判断多半是不可靠的。

如果我们希望考查一个宽间隔样方的大样本,显然研究的区域本身也必须是大的。大家知道,进行抽样区域的大小对联结的判断有较大的影响。因此,假设我们研究的种群限定为小的区域,两个种在整个区域内都是一样的,而且没有发现它们联结的证据。如果再规定这个种群加上很大的两个种



图 14.1a 一个粗糙纹理镶嵌的规则抽样。其中样方之间相关;  
 $(AB)$  样方(表为 ●)相对于其它样方(表为 ○)来说是成群的

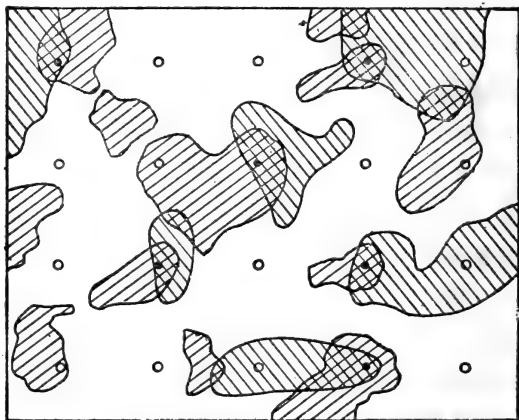


图 14.1b 一个细致纹理镶嵌的抽样;样方是独立的,而且  
(AB)样方与其它样方随机地混在一起

都不存在的周围区域,并且抽样扩大后的区域,那么它们会显出强的正联结。显然这必然发生,因为在大的区域中(AB)样方的比例会大大超过小区域内的比例(看 229 页)。往往应当相信,在样本中加上很多因未知的因素不会含有任何一个种的样方,会使某种联结检验失效。这样说似乎是靠骗取得到的正联结证据,这并非如此。如果大的区域不包含任一种,那么有理由合理断定两个种不容许的条件是类似的。这本身就表明在它们的允许范围内存在相当重合的这种意义下,它们是联结的。探求这种类型的联结显然不应当局限于小的同质的区域。如果我们希望了解两个种对环境条件是否有相似的反应,那么硬要限制在各处条件不变的同质区域内去抽样是荒唐的。这样做就不可能发现对不同条件的不同反应。

在十三节考虑的诸如  $V$ ,  $Q$  和  $C$  之类的联结系数都免不了要受偶然加到研究区域内的不适于两个种的范围大小的影响。我们只能说,总必须把联结的度量认为是两个种以及

所考虑区域的共同性质。在克服普通联结系数这个缺点的努力中,有些著作(例如: Dice, 1945; Bray, 1956)已提出考虑一个重迭系数,但是不同作者对这个系数用了不同的意义和定义。将 $(AB)$ ,  $(A\bar{B})$ ,  $(\bar{A}B)$ 和 $(\bar{A}\bar{B})$ 样方的观察频率,象 $2 \times 2$ 表那样分别表示为 $a$ ,  $b$ ,  $c$ , 和 $d$ (看215页),所有这些重迭系数都只是 $a$ ,  $b$ 和 $c$ 的函数, $d$ 是没有考虑的。例如 Bray (1956)的“分布幅度对应系数”是 $2a/(2a+b+c)$ ,也就是说,它是两个种共同出现时, $A$ 和 $B$ 出现的样方数,与两个种出现的总数之比。

但是用了重迭系数,也没有解决刚才提到的困难:联结系数受空样方数 $d$ 很大的影响。重迭系数没有包含新的信息:不考虑 $d$ ,我们不能判定它是否显著地不同于在种是独立的零假设下的期望值。

### 三、样方大小的影响

现在我们回头来考虑样方大小对联结指标的影响,假设样方的间隔足够宽不会出现那一方面的问题。

显然,只能允许有限范围的大小。样方必不可太小,以致不能包含较大种的至少两个个体;也必不可太大,以致某个种在每个单位中都出现,这是因为 $2 \times 2$ 表中一个边和为0就不能进行检验。在实用上,可行的样方大小范围往往完全在理论的允许范围之内。

假设研究的两个种的关系是联结的,也就是说,它们不是独立的。还假设这种联结是因每个种对环境同一控制因子的反应而引起的。为了具体起见,可假想此因子是土壤的湿度。至少在理论上我们可以按湿度值的线性标度标出每个种的允许范围。可能有各种关系:某一种的范围可以完全在另一种的范围之内;两个种的范围可以等同;可以有多少不等的

重迭；或者是分离的但是相邻。最后，它们还可以隔开一个间隙，以表示某个种要求土壤很干燥，而另一种要很潮湿。

当两个种是按这种方式受同一因子控制时，它们对某些样方大小将确实显出联结，但是观察联结的量值乃至符号都必取决于样方大小。如果允许范围是一致的或者有显著的重迭，即使小的样方也会显示正联结；但是如果容许范围是分离的或者仅稍稍重迭，那末小的样方可能证实负联结，而大的样方证实正联结。因此，联结随样方大小变化的方式依赖于两个种对因子的容许范围之间的相互关系，而且还依赖于因子在该地区的增减率；即依赖于因子的空间变化是急剧的还是渐进的。这样，在因子只是渐近变化的区域内，如果两个种对给定的样方大小显示出负联结，那末同样两个种，在相同样方大小的条件下，在控制因子急剧变化的区域内就可能发现是正联结的。

显然，任何观察的联结与样方大小之间的关系可能有各种各样的解释。这一点并不意味着联结检验是无用的，例如，我们对三个种  $A$ 、 $B$  和  $C$  感兴趣，并且对给定的样方大小发现  $A$  和  $B$ ，以及  $B$  和  $C$  显出明显的正联结，但是  $A$  和  $C$  只是轻微的正联结或者负联结。于是，我们可断定  $B$  对某个因子的容许范围是在  $A$  和  $C$  的范围之间。

在任何情况下，无论是检验或者测量两个种的联结，总是要讲到用来抽样的样方大小。这仅是定义样本单位的事情，不管单位是离散的自然实体或者是连续带中人为的一个片断都要做这件工作。

必然再强调一下，如果两个种的容许范围重迭，那末将有一个区域，其中植物镶块的实际重迭可能只出于偶然。这是因为在适宜于它的区域内，种的格局或许由于繁殖的方式而是成块的。观察的不是适宜区域的镶块而是适宜区域镶块内



部的平凡镶块（由于两个种的环境要求的平均总的一致可能给出联结系数显著地低于某一个）。因此，只有当样方离得相当宽，足以含有不适宜的以及适宜的区域，而且可观察到每一个的扩充面积，联结才能是由生物原因引起的。

用 Greig-Smith (1964) 和 Kershaw (1960) 提出的相邻样方格子的方法来研究联结，只能引起样方间隔和样方大小的两种影响混淆在一起。为了研究联结，象研究格局一样，这些作者用到连接的样方格子，而且成对地合并样方以逐次构成大的样块（看 148 页）。因此样方间的距离和  $\sqrt{\text{样方面积}}$  成正比，其结果变得不可能解释。

## 第十五节 两种间的分离

### 一、引言

第十四节已指出，在考查两种植物联结的时候，其结果受样方的间隔及其大小的影响很大。这是因为我们研究的，与其说是种间关系的本身，还不如说是研究两个种联合的格局。除了种间的关系以外，还有另外的因子影响这些联合的格局。这就启示我们值得设法去研究每个种相对于另一种的格局，而不考虑任一种相对于地面的格局。

我们假设植物是以离散的，遗传各异的个体形式出现的，靠种子繁殖，因此，不会因它们现在或者过去是由无性繁殖苗从有机地联接起来的而分辨不清。现在我们要追问：两个种是否形成“相对的丛”？例如在一植物群中，种 *A* 的比例大于它们在整个种群中的比例，就出现了种 *A* 的相对丛；对种 *B* 也是一样。一个相对丛可以是一个空间丛，也可以不是。下面考虑图 15.1。在图 15.1a 中，虽然整个植物有随机的空间格局，但是有明显的相对丛生的形迹。相反，在图 15.1b 中，

虽然整个种群明显成丛，然而两个种相互说来不是成丛的。因为在每丛中种 *A* 和种 *B* 以相同比例存在，而且是随机混合的。

现在的目的，是研究两个种的相对格局，而无关于它们的空间格局。第一个问题是，两个种是随机混合的，还是相对成丛的？如果是随机混合的，可认为它们是不分离的；否则，它们在某种程度上是彼此分离的。

回答这个问题的一种方法是用样方对种群抽样，并且调整好每个样方的大小，使它恰好含有  $n$  个个体。这样，如果两个种是随机混合的，并且存在的比例为  $P_A$  和  $P_B$  ( $P_A + P_B = 1$ )，那末包含  $r$  个 *A* 和  $n - r$  个 *B* 的样方的期望比例将给为二项概率

$$\binom{n}{r} P_A^r P_B^{n-r}.$$

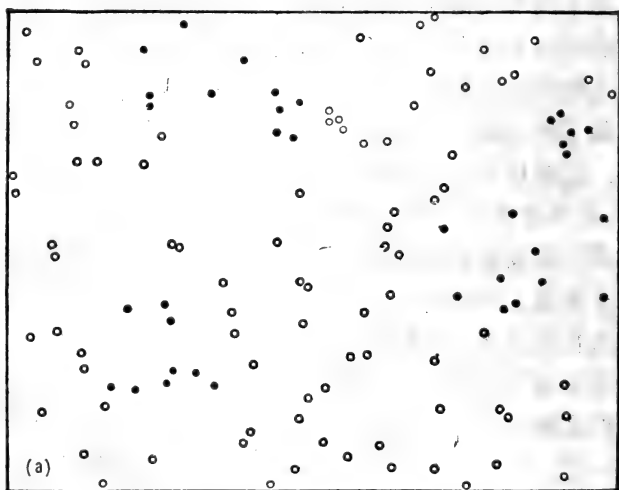


图 15.1a 两个种的种群中，全部植物一起有随机的格局，两个种却是分离的

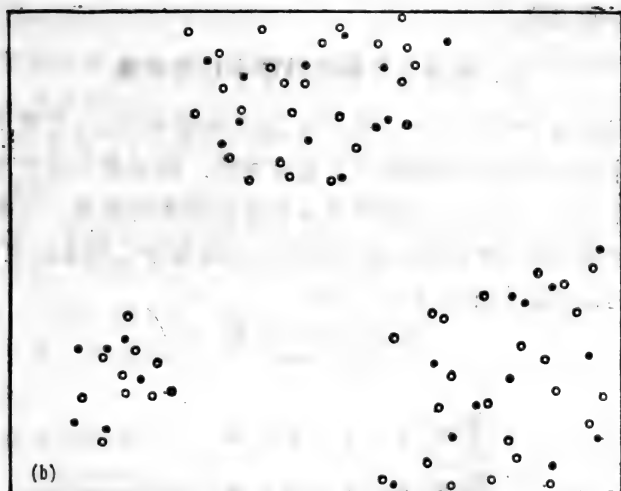


图 15.1b 两个种的种群中,植物有成丛的格局,但两个种却是不分离的

若此二项分布符合于观察,我们就可断定这些种是随机混合的。抽样可以这样进行:取随机设置的点做为圆形样方的中心,并扩大每个圆直到它恰好包含  $n$  个植物。正如在 166 页解释的,在实践中当  $n$  大于 2 或 3 时,这种做法是非常困难的。如果  $n$  值小,则相对孤立的个体较之拥挤的个体将会过多地表现在样本中(看 167 页)。

另一种办法,我们可用相当大的固定大小的样方,使绝大多数的样方至少包含两个植物。如果种是随机混合的,则结果将构成有几种不同  $n$  值(每样方的植物数)的二项分布的混合(例如,参看 Pielou, 1963a)。

这些方法都不是很满意的。确实,样方抽样对研究相对格局来说是不合适的方法。一个样方毕竟是空间的一片样本,在研究空间格局时,它是合适的抽样单位;但在其它方面就未必最好。对研究相对格局而言,似乎更合理的是应用最

近邻体的方法。

## 二、在完全了解的种群中检验分离

我们将详细地考查一种方法，它在种群相当小，又便于考虑两个种的全部个体的情况下是有用的。假设我们依次考查每一个个体，并记下它的种类及其最近邻体的种类。在判断邻体是最近时，我们是从有关植物的中心到中心测量距离。其结果可以构成如下的  $2 \times 2$  表：

		最近邻体的种类			
		A	B		
基本植物	{	A	a	b	m
		B	c	d	n
			r	s	N

可以用  $\chi^2$  检验来判断观察的方格频率是否显著地不同于期望频率。因此，如果  $a$  显著地大于  $mr/N$ ，则  $A$  以另一个  $A$  做为最近邻体格外普遍，这些种是部分分离的。

注意， $m$  和  $n$  是种  $A$  和种  $B$  的种群频率，它们不是估计值，因为，两个种的整个种群中的每个植物都被考查到了。列和  $r$  及  $s$  是种  $A$  和种  $B$  的个体用做另外个体的最近邻体的次数。没有理由期望  $r$  和  $s$  与  $m$  和  $n$  相等。显然，在任何植物种群中，将有这样一些个体，它们不为任何其它个体的最近邻体；而另一些个体又将做为 1、2、...5 个个体的最近邻体（因为是从中心到中心测量距离，任一个体都不可能做为多于 5 个其它个体的最近邻体）。因此，“最近邻体的种群”不同于“基本植物的种群”（即通常意义的种群）。最近邻体的种群不会包含那些不是任何其它植物的最近邻体的基本植物，然而其余的基本植物，根据它们是几个基本植物的最近邻体而构

成最近邻体种群的几个(1, 2, ...5)成员。所以,我们决不能期望恰好发现  $r = m, s = n$ 。如果两个种有随机的格局,那末最近邻体种群的  $A$  和  $B$  的期望比例,将相同于基本种群中的比例;换言之,列和与行和是一致的。但一般说来,这也不是真确的。

为了证实这一点,假设种  $A$  的个体趋向于大一些,或者它比种  $B$  的个体要求更大的空间;也就是说,种  $A$  有更加孤立的趋向。于是,种  $A$  的个体做为最近邻体者相对说来要少于种  $B$  的个体,并且列和与行和就不会一致。这种种群可称为不对称的。

在不对称种群中,与对称种群一样,都可以出现种的随机混合。检验随机混合时,每个植物都认为有两种属性:它本身的种及其最近邻体的种。如果这两种属性是独立的,则两个种是不分离的。

我们可以按许多方式来定义一个分离系数。最早提出来的一种是  $S$  (Pielou, 1961), 它定义为

$$S = 1 - \frac{\text{混合对的观察数}}{\text{混合对的期望数}}$$

其中“混合对”表示某个种的一个个体以另一种的个体为其最近邻体。

于是

$$S = 1 - \frac{N(b+c)}{ms+nr}$$

在不分离的种群中,  $E(S) = 0$ 。在完全分离的种群中,没有某一种的个体以另一种个体为最近邻体,或者  $b = c = 0$ ,  $S = +1$ 。

在理论上,负分离也是可能的,虽然在植物种群中很少见。假想有  $G$  个宽间隔植物丛的一个种群,每一丛由种  $A$  的

一个中心个体与其周围的  $g$  个种  $B$  的个体组成。假设每个  $B$  的个体都以该丛中心的  $A$  的个体为最近邻体，因此，必须  $g \leq 5$ 。  $2 \times 2$  的分离表为

		邻体的种		
		$A$	$B$	
基物 本的 植种	{ $A$	0	$G$	$G$
	{ $B$	$Gg$	0	$Gg$
		$Gg$	$G$	$N$

则

$$S = 1 - \frac{(G + Gg)N}{G^2 + G^2g^2} = 1 - \frac{(1 + g)^2}{1 + g^2} < 0,$$

(因为  $g > 0$ )。变化  $g$  的值，我们发现当  $g = 1$  时， $S$  取它的最小值，也就是说，当整个种群是由孤立的  $A-B$  种对组成时，则  $S = -1$ 。因此， $S$  的范围是从  $-1$  (最大可能的负分离)，经  $0$  (不分离) 而到  $+1$  (最大可能的正分离)。

如果  $S$  是按上述方式——考虑了两个种种群的每一成员——确定的，那末它是种群的一个参数，没有抽样方差。如果对总体的一个随机样本进行观察，那末算出的  $S$  只是种群真值的一个估计量，并将服从于抽样的变化。在一个不分离的总体中， $S$  的样本分布至今还未推导出来。

下面举出一个生态例子用以说明所研究的分离 (Pielou, 1966a)。考虑在一片烧过的土地上，长出的两个种以上的稠密的幼树。开初这些树由于下述两种原因，可能是相对成丛的(或者部分分离的)：(1) 它们赖以生长的种子可能有成丛的格局；(2) 生境可能是异质的，使得某一小块有利于某个种，而另一小块有利于另外的种。随着树的生长，由于成活较差树木的死亡而招致的自然稀疏，使树的数目必定减少。如

果死亡的树木主要来自某个种的成丛种子生长出来的拥挤丛中,那末随着种群年龄的增大,分离将减小。相反,如果死亡的是那些在比较不适宜的地方偶然发芽的树木,那末死亡将对树种进行选择而成为更明显的单种丛,于是分离将增加。上述文章中,对五个稠密幼林在开始和几年后都确定了分离的程度(用的方法与这里讲的不同)。所有的情况下都发现分离是减小的,这提示我们,自然稀疏是稠密单种丛中种内竞争的结果。

### 三、样带中的植物序列

在两个种的种群中,只鉴别植物的最近邻体,显然比鉴别第1,第2...第 $n$ 个最近邻体,对种的相对格局给出了较少的信息。正如已经解释过的(166页),大的 $n$ 值很难进行野外观察。绕开这种困难的一种方法,是沿着一条样带研究植物的序列(包括两类植物);这条样带应当相当窄,使其中植物的次序决无任何疑问。得到的观察构成一个事件的序列,如

*AAABBAABBBBBBABBB...*

假设我们有了这样一个观察序列,现在希望检验 $A$ 和 $B$ 是不是随机混合的。假定有 $a$ 个 $A$ , $b$ 个 $B$ 。对于短的序列( $a, b \leq 20$ ),可以做如下一种准确检验(Feller, 1968):

令每个连接的 $A$ 的序列,或 $B$ 的序列,称为一个游程。如果观察的游程数少,有理由怀疑种是分离的。因此,若观察序列中包含两个种的 $R$ 个游程,我们希望确定在种是随机混合的零假设下,小于或等于 $R$ 个游程的概率。如果此概率为 $\alpha$ ,我们可以断言,这些种在 $100\alpha\%$ 水平下是显著分离的。

现在我们需要确定恰好有 $k$ 个游程的概率 $P(k)$ 。首先注意 $a$ 个 $A$ 和 $b$ 个 $B$ 的明显不同的排列总数是

$$\frac{(a+b)!}{a!b!} = \binom{a+b}{a}$$

这些可辨别的每一个排列都代表相同数目个 [有  $(a!b!)$  个]  $A$  和  $B$  的不同的不能辨别的排列数。因为所有的排列有相同的概率,所以所有可辨别的排列也有相同的概率。

其次,我们必须求到给出  $k$  个游程的  $A$  和  $B$  的排列数。

先假设  $k$  是偶数,令  $k = 2m$ 。于是有  $m$  个  $A$  的游程和  $m$  个  $B$  的游程。将  $a$  个物件分在  $m$  个格子中,使得每个格子至少包含一个物件的方式数为  $\binom{a-1}{m-1}$  (它的证明参看 Feller,

1968)。这就是  $A$  的个体能分为  $m$  个游程的方式数。同样,  $B$  能分成  $m$  个游程有  $\binom{b-1}{m-1}$  种方式。因此,当指定了第一个游程的种时,每个种将产生  $m$  个游程的排列数为

$$\binom{a-1}{m-1} \binom{b-1}{m-1}.$$

于是,因为任一种的游程都同样可能做为序列的开始,所以不考虑序列开始的种,  $A$  和  $B$  都得到  $m$  个游程的方式数为

$$2 \binom{a-1}{m-1} \binom{b-1}{m-1}.$$

为了确定  $P(k)$ , 我们注意

$$P(k) = \frac{a \text{ 个 } A \text{ 和 } b \text{ 个 } B \text{ 给出 } k \text{ 个游程的排列数目}}{a \text{ 个 } A \text{ 和 } b \text{ 个 } B \text{ 的可辨别的排列数目}},$$

因此,当  $k = 2m$  时,有

$$P(2m) = \frac{2 \binom{a-1}{m-1} \binom{b-1}{m-1}}{\binom{a+b}{a}}. \quad (15.1)$$



再假设  $k$  是奇数, 令  $k = 2m + 1$ . 于是, 或者必须有  $A$  的  $m + 1$  个游程和  $B$  的  $m$  个游程, 它有  $\binom{a-1}{m} \binom{b-1}{m-1}$  种方式可以发生; 或者必须有  $A$  的  $m$  个游程和  $B$  的  $m + 1$  个游程, 它有  $\binom{a-1}{m-1} \binom{b-1}{m}$  种方式可以发生. 因此,

$$P(2m + 1) = \frac{\binom{a-1}{m} \binom{b-1}{m-1} + \binom{a-1}{m-1} \binom{b-1}{m}}{\binom{a+b}{a}}. \quad (15.2)$$

最后, 我们希望求出的概率, 即得到小于或等于  $R$  个游程的概率给为  $\sum_{k=2}^R P(k)$ . 因为显然至少必有两个游程, 所以和式从 2 开始. Swed 和 Eisenhart (1943) 对所有  $a, b \leq 20$  已做出了这些概率的表格. 因此, 在应用检验时只要查表而不必去计算各个概率之和.

超过了表的范围, 应用这种准确的组合检验是困难的, 对长的序列需要有不同的检验方法. 从下面的考虑中容易设计出一种方法.

我们沿着样带走动, 每遇到一个植物可认为是一次试验, 其结果必然是  $A$  或  $B$ . 如果种是不分离的, 则这些试验是独立的, 同时两种可能结果的概率沿整个样带都保持不变. 假设这些概率是  $p_A$  和  $p_B = 1 - p_A$ . 因此, 遇到  $r$  个  $A$  的一个游程的概率是  $p_A^r p_B$ ; 同样, 遇到  $s$  个  $B$  的一个游程的概率是  $p_B^s p_A$ ; 这就是说, 对每个种来说, 游程的长度(游程中的个体数)都是几何分布的. 对  $A$  来说, 其期望游程长度是

$$E(l_A) = \sum_{i=1}^{\infty} i p_A^{i-1} p_B = \frac{p_B}{(1 - p_A)^2} = \frac{1}{p_B},$$

而  $B$  的期望游程长度是

$$E(l_B) = \frac{1}{p_A}$$

令  $\bar{l}_A$  和  $\bar{l}_B$  代表这些种观察的平均游程长度, 于是我们令  $\hat{p}_A = 1/\bar{l}_B$  和  $\hat{p}_B = 1/\bar{l}_A$  去推出概率估计量  $\hat{p}_A$  和  $\hat{p}_B$  (事实上, 它们是总体概率的最大似然估计量。) 因此, 我们可以用  $1/L = 1/\bar{l}_A + 1/\bar{l}_B$  做为一个检验统计量, 显然, 在已知的零假设下, 有  $E(1/L) = 1$ 。这里, 我们不去探讨  $1/L$  的样本方差, 在 Pielou (1962b) 的文章中可以找到详细介绍。

#### 四、三种典型种群的游程长度分布

已知在样带中种的一个出现序列, 我们不仅能做种的分离检验。我们还想设计出能够“解释”两个种彼此间相对格局的模型, 并且进行检验以确定这个模型是否与观察一致。一个模型不符合于观察与它符合一样, 在某些方面是有意义的。观察与期望的差异本身就构成一种观察, 有时候它揭露了比原始数据提供的更多的东西。

#### 马尔柯夫链模型

可以做的最简单假设是, 种的出现序列构成一个简单两态马尔柯夫链的一次实现。马尔柯夫矩阵可写成

$$\begin{pmatrix} p_{AA} & p_{AB} \\ p_{BA} & p_{BB} \end{pmatrix},$$

其中, 例如  $p_{AB}$  表示序列中一个  $A$  以后跟着一个  $B$  的概率, 其余三个转移概率可类似地定义。于是, 一个  $A$  的游程其长度为  $r$  的概率是  $p_{AA}^{r-1} p_{AB}$ , 并且  $A$  的平均游程长度是  $E(l_A) = 1/p_{AB}$ 。同样,  $B$  的平均游程长度是  $E(l_B) = 1/p_{BA}$ 。

由此可见, 与假设种是随机混合时一样, 其游程长度再一

次有几何分布,但是,如果此序列是一个马尔柯夫链,我们不再有  $E(1/L) = 1$ 。若种是正分离的,则  $p_{AA} > p_{AB}$ ,  $p_{BB} > p_{BA}$ 。因此,由于  $p_{AA} + p_{AB} + p_{BA} + p_{BB} = 2$ ,故  $p_{AB} + p_{BA} < 1$ ,所以  $E(1/L) = E(1/\bar{l}_A + 1/\bar{l}_B) < 1$ 。

在对两个植物种的相对格局已做过的少数检验中 (Pie-lou, 1962b),发现所有情况下,游程长度之观察分布比拟合的几何分布的方差要大。根据至今存在的不充足的证据,马尔柯夫链的假设似乎不可能经常保持。因此,我们必须寻求一种分布,其方差比具有相同均值的几何分布要大。

### 几何-泊松分布

现在我们假设种群是由两个种的不相重迭的丛组成的,而这些丛是随机混合的(看图 15.2)。于是,在样带中存在着交替的  $A$ -丛游程和  $B$ -丛游程,(注意现在说的是丛的游程)。我们并不要求相邻的丛之间有任何明显的边界。因为假设丛是随机混合的,它们的游程长度必是几何分布的。

其次我们假设,对每个种来说,样带内每丛的个体数都是泊松变数。

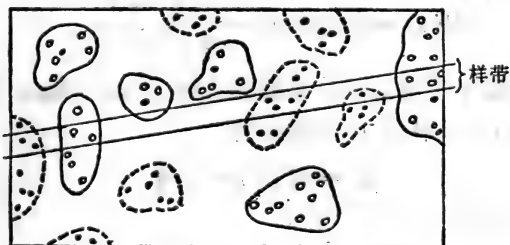


图 15.2 一个典型的种群,其中每个种的个体的游程长度有几何-泊松分布。两个种的丛(分别用实线和虚线的轮廓表示)是随机混合的。样带中每丛的个体数,对每个种都是泊松变数

为了解透彻，我们现在只集中注意某一个种，比如种  $A$  的个体的游程长度。我们最初的目的是找出此分布的均值和方差的关系，因为所要求的分布，是其方差要大于有相同均值的几何分布。如果一个分布有已知的概率母函数，且容易直接确定其均值与方差；勿需去推导遇到一个有  $r$  个  $A$  的游程之概率的准确表达式。

现在，因为  $A$ -丛的游程长度是几何分布的，其概率母函数是

$$G(z) = qz + pqz^2 + p^2qz^3 + \dots \\ + p^r qz^{r+1} + \dots = \frac{qz}{1 - pz}$$

由后一个关系，我们注意这里几何分布的均值  $M$  和方差  $V$  是： $M = 1/q$ ， $V = p/q^2$ ，因此：

$$V = M^2 - M. \quad (15.3)$$

每个  $A$ -丛中  $A$  的个体数是一泊松变数，所以它的概率母函数是（参看 122 页）

$$g(z) = e^{\lambda(z-1)}, \quad (\lambda > 0).$$

所以  $A$  的个体游程长度的概率母函数是

$$H(z) = G[g(z)] = \frac{qe^{\lambda(z-1)}}{1 - pe^{\lambda(z-1)}}.$$

具有这种概率母函数的分布称为几何-泊松分布。它是一种广义分布（看 124 页），其均值为

$$\mu_1 = H'(1) = \lambda/q, \quad (15.4)$$

二阶原点矩为

$$\mu_2 = H''(1) + H'(1) = \frac{\lambda^2}{q^2} (2 - q) + \frac{\lambda}{q}. \quad (15.5)$$

但要注意，有些  $A$ -丛将观察不到（它有 0 个个体）。某些  $A$ -丛的游程可以完全由那些空丛组成，于是整个游程都观察不

到。因此，观察分布将因失掉 0 类而是不完全的。如果空程的比例是  $\pi_0$ ，则不完全分布的第一、二阶原点矩将是  $m'_1$  和  $m'_2$ ，其中

$$m'_1 = \frac{\mu_1}{1 - \pi_0}, \quad m'_2 = \frac{\mu_2}{1 - \pi_0}.$$

现在有

$$\pi_0 = H(0) = \frac{qe^{-\lambda}}{1 - pe^{-\lambda}},$$

和

$$\frac{1}{1 - \pi_0} = 1 + \frac{qe^{-\lambda}}{1 - e^{-\lambda}}.$$

因此，用 (15.4) 和 (15.5)，观察分布 (不完全的) 的前两阶矩是

$$m'_1 = \frac{\lambda}{q} \left( 1 + \frac{qe^{-\lambda}}{1 - q^{-\lambda}} \right), \quad (15.6)$$

$$m'_2 = \frac{\lambda}{q} (2 - q)m'_1 + m'_1. \quad (15.7)$$

下面我们从这些方程中消去  $q$ ，并且要找出  $m'_1$  一方面与  $m'_2$ ，另一方面与  $\lambda$  的关系。从 (15.6) 得到

$$2m'_1 = \frac{2\lambda}{q} + \frac{2\lambda e^{-\lambda}}{1 - e^{-\lambda}},$$

从 (15.7) 得到

$$\frac{m'_2}{m'_1} = \frac{2\lambda}{q} - \lambda + 1,$$

所以

$$2m'_1 - \frac{m'_2}{m'_1} + 1 = \frac{2\lambda e^{-\lambda}}{1 - e^{-\lambda}} + \lambda = \frac{\lambda(1 + e^{-\lambda})}{1 - e^{-\lambda}}. \quad (15.8)$$

回想 (15.3)，我们所要求分布的前两阶矩有如下不等式的关系

$$m_2 = m_1' - m_1'^2 > m_1'^2 - m_1',$$

或者等价地

$$2m_1' - \frac{m_2'}{m_1'} + 1 < 2. \quad (15.9)$$

现在我们要问, 这个要求是否与 (15.8) 一致. 我们考虑函数

$$f(\lambda) = \frac{\lambda(1 + e^{-\lambda})}{1 - e^{-\lambda}}.$$

的性质来得到问题的答案. 用罗必大法则计算  $f(0)$ , 给出

$$f(0) = \lim_{\lambda \rightarrow 0} \frac{\lambda(1 + e^{-\lambda})}{1 - e^{-\lambda}} = \lim_{\lambda \rightarrow 0} \frac{1 + e^{-\lambda} - \lambda e^{-\lambda}}{e^{-\lambda}} = 2.$$

再求  $f(\lambda)$  的导数, 容易看出对  $\lambda > 0$  有  $f'(\lambda) > 0$ , 也就是说, 该函数对  $\lambda > 0$  是单调增加的.

可见几何-泊松分布并不满足 (15.9) 式所讲的要求. 正相反, 几何-泊松分布的方差总是小于有相同均值的简单几何分布的方差. 因此, 它不如简单几何分布那样好地符合于观察的频率分布.

在假设  $A$ -丛的游程长度有几何分布的时候, 我们理所当然地认为此分布的形式不因某些  $B$ -丛 (因而某些  $B$  的个体的游程) 是空的而有所改变.  $A$  的游程前后都有这种  $B$  的空游程, 自然仍显得是一个完整的游程. 这不会影响  $A$ -丛游程长度的分布形式, 它只能改变几何分布的参数. 因此, 如果所有的  $B$ -丛是可观察的, 并且遇到一个  $B$ -丛的概率是  $p_B$ , 那末观察到  $r$  个  $A$ -丛的一个游程的概率将为  $p_A^{-1} p_B$ , 这里  $p_A = 1 - p_B$  (参看 245 页). 现在令每个  $B$ -丛中的个体数目是具有参数为  $\lambda_B$  的泊松变量, 那末遇到一个可观察的  $B$ -丛的概率将为  $p_B(1 - e^{-\lambda_B}) = p_B'$ . 令  $p_A' = 1 - p_B'$ , 现在观察到  $r$  个  $A$ -丛的一个游程的概率将变成  $(p_A')^{-1} p_B'$ , 可见它仍是几何的项.

## 复合的几何分布

我们再考虑两个分离种之一的游程长度。做为第三种可能的模型：我们假设该种的个体有几何分布的游程长度，但几何分布的参数  $p$  本身是一个随机变量。假设  $p$  在任一游程内部保持不变，但对不同的游程有不同的值。因此，得到的分布是复合的（参看 129 页）。

现在我们选择一个标准分布，使它能够给出  $p$  的真实分布（无论其形式如何）的一个近似。范围从 0 到 1 的  $\beta$ -分布是适当的，因为它有伸缩性，它可以是铃形的或者  $U$ -形的，而且可以有任意的偏斜度。因此，我们假设  $p$  的概率密度函数是

$$f(p) = \frac{1}{B(\alpha, \beta)} p^{\alpha-1} (1-p)^{\beta-1}, \quad (\alpha > 0, \beta > 2)$$

为保持 (15.11) 的积分收敛， $\beta > 2$  的限制是必要的。

现在我们希望求出此复合几何分布的均值与方差以检查它们的关系。

对于简单的几何分布，均值为  $1/q$ 。因此，复合几何分布的均值为

$$\begin{aligned} \mu_1 &= \frac{1}{B(\alpha, \beta)} \int_0^1 \frac{1}{q} p^{\alpha-1} (1-p)^{\beta-1} dp \\ &= \frac{\alpha + \beta - 1}{\beta - 1}. \end{aligned} \quad (15.10)$$

另外，对简单几何分布的二阶原点矩是  $(1+p)/q^2$ 。因此，复合几何分布相应的矩是

$$\begin{aligned} \mu_2 &= \frac{1}{B(\alpha, \beta)} \int_0^1 \frac{1+p}{q^2} p^{\alpha-1} (1-p)^{\beta-1} dp \\ &= \frac{(\alpha + \beta - 1)(2\alpha + \beta - 2)}{(\beta - 1)(\beta - 2)}. \end{aligned} \quad (15.11)$$

(注意,如上所述要此分布的方差有限,必须有  $\beta > 2$ .)

于是,复合几何分布的方差是

$$\mu_2 = \mu_2' - \mu_1'^2 = \frac{\alpha\beta(\alpha + \beta - 1)}{(\beta - 1)^2(\beta - 2)}. \quad (15.12)$$

再回忆,我们要求的分布其方差要大于具有相同均值的简单几何分布的方差. 复合几何分布满足了这个要求. 从 (15.10) 和 (15.12) 可看出

$$\begin{aligned} \mu_2 &= \frac{\alpha + \beta - 1}{\beta - 1} \cdot \frac{\alpha\beta}{(\beta - 1)(\beta - 2)} > \frac{\alpha + \beta - 1}{\beta - 1} \\ &\quad \cdot \frac{\alpha}{\beta - 1} \quad (\text{因为 } \beta > 2). \end{aligned}$$

因此,

$$\mu_2 > \frac{\alpha + \beta - 1}{\beta - 1} \left( \frac{\alpha + \beta - 1}{\beta - 1} - 1 \right) = \mu_1'^2 - \mu_1'. \quad (15.13)$$

这是和 (15.3) 中对简单几何分布的矩给出之关系——即  $\mu_2 = \mu_1'^2 - \mu_1'$ ——相比较.

个体游程的长度为  $r$  之概率给为

$$\begin{aligned} \pi_r &= \int_0^1 p^{r-1}(1-p)f(p)dp \\ &= \frac{1}{B(\alpha, \beta)} \int_0^1 p^{\alpha+r-2}(1-p)^\beta dp \\ &= \frac{B(\alpha + r - 1, \beta + 1)}{B(\alpha, \beta)}, \end{aligned}$$

因此,

$$\begin{aligned} \pi_1 &= \frac{\beta}{\alpha + \beta}; \quad \pi_2 = \frac{\alpha}{\alpha + \beta + 1} \pi_1; \dots; \\ \pi_r &= \frac{\alpha + r - 2}{\alpha + \beta + r - 1} \pi_{r-1}; \dots. \end{aligned}$$

正如 (15.13) 所示,要找出一个复合几何分布其均值和



方差与观察的游程长度分布一样,这总是可能的,无论后者的方差可能有多大。当然,并不能保证理论的分布很好符合于观察分布。在用复合几何分布去拟合野外观察的植物游程长度时 (Pielou, 1962b), 发现单位长度的(即由一个个体组成的)游程数目往往超过期望数。这个结果指出,甚至当两个植物种确实是彼此相对成丛的时候,也常有相当的丛重迭。若确是如此,似乎有理由断定,这个种对于微气候因子和土壤因子的容许范围也必将重迭。

### 五、根据样带序列的一种联结检验

不管两个种是不是随机混合的,往往我们希望判断它们彼此一块出现是否有多于与其它种一块出现的趋势。若如此,虽然现在还没考虑它们(在空间上)共存的密切程度,但仍可说它们是正联结的。Knight (1974) 已设计了检验在这种意义下联结的一种方法,它用的是在狭窄样带中个体出现序列的数据,这就避免了常规的利用人为大小样方的联结检验所带来的含混。

此检验方法如下。假设在多种的群落中,要检验其联结的两个种是  $A$  和  $B$ ; 所有别的种都认为是不可分辨的,并只记为  $X$ 。于是观察的出现序列将形如:

$A X X X B A X A A B X X B A A A B B X X A X$

$\cdot B B B B X X X X A A B B \dots$

我们希望判断  $A$  和  $B$  是否格外普通地邻接。

设序列中  $A$  和  $B$  的个数为  $a$  和  $b$ , 所有种的总个数为  $n$ 。因此,除了只存在  $A$  和  $B$  两个种的情况(此时联结检验没有意义)外,都有  $a + b < n$ 。用  $j$  表示  $A$  与  $B$  邻接的次数(上述序列中,  $j = 5$ )。记  $p(j; n, a, b)$  表示当  $A, B$  和  $X$  是随机混合时,有  $j$  次邻接的概率。因为  $n > a + b$ ,  $j$  必为 0,

1, …… 或者  $\min(a, b)$ . 下面可以得到此概率的一个递推公式.

假设在  $a$  个  $A$ ,  $b$  个  $B$  的  $n$  个个体的序列中有  $j$  次邻接, 让一个新的  $X$  随机地嵌入此序列. 因为这个新个体可以加到两个已有个体之间, 也可以加到序列的两端, 所以它有  $n+1$  个等可能的位置. 按定义, 在新的随机序列中有  $j$  个  $AB$  邻接的概率是  $p(j; n+1, a, b)$ . 新加入的  $X$  可能摆在原序列中一个  $AB$  邻接之间, 其概率为  $j/(n+1)$ ; 这将使  $AB$  邻接个数减少到  $j-1$ . 或者, 它可以摆在使  $AB$  邻接个数仍为  $j$  的位置上, 其概率为  $(n+1-j)/(n+1)$ .

因此, 很显然有

$$p(j; n+1, a, b) = \frac{j+1}{n+1} p(j+1; n, a, b) + \frac{n+1-j}{n+1} p(j; n, a, b). \quad (15.14)$$

当  $a+b=n$  时, 即只有  $A$  和  $B$  而无  $X$  的序列中,  $AB$  邻接的次数是两个种游程个数减 1. 于是, 当  $n=a+b$  时,  $p(j; n, a, b)$  是在  $a$  个  $A$  和  $b$  个  $B$  的随机序列中有  $j+1$  个游程的概率, 它是根据  $j$  为奇数或偶数而由 (15.1) 和 (15.2) 给出的. 从这个已知的概率出发, 利用 (15.14) 可以递归地对  $n=a+b+1, a+b+2, \dots$  确定  $p(j; n, a, b)$ .

Knight (1974) 还指出,  $AB$  邻接次数的分布渐近地是正态的, 其均值和方差给为

$$\mu_1 = \frac{2ab}{n} \quad \text{和} \quad \mu_2 = \frac{2ab}{n} \left[ \frac{(n-a)(n-b) + ab - n}{n(n-1)} \right].$$

具有一般连续性修正的这种正态近似, 甚至对较短的序列也是相当好的. Knight 发现准确的与近似正态曲线的尾端概率之差, 在绝对值上决不超过 0.012.

两种间联结的“序列检验”克服了根据样方抽样检验的主要缺点之一，它排除了因样方大小不同给出矛盾结果而必然引起的模糊。但是序列检验受偶然联结的影响大概比样方检验还厉害；所谓偶然联是指两个种的镶嵌没有基本生物原因的偶然重迭（参看第十四节第二段及图 14.1）。

## 第十六节 多种间的分离： $n$ 相镶嵌

### 一、引言

在十五节中讲述的研究两种种群的分离格局的方法，显然可以推广到多种种群。那些方法假定研究的植物是作为分离的容易辨别的个体出现的；因此，它们很可能用来研究混合林中不同树种的相对格局。当没有特别具体的问题需要解决时，我们不鼓励在理论上注视多种的分离格局，在这里我们不打算推广以前的论证。但是，一旦多种树的种群格局提出了某个确切的生态问题时（做为例子可参看 Pielou, 1963b, 1965b），我们就应当考虑相对格局和空间分离的概念。

当植物不是以个别的离散的个体出现，而是以相当面积的丛或块出现时，就需要有完全不同的方法研究多种格局。沼泽、灌木地或者荒地上的植被就是例子。在作这种植被的图形时，不可能再用没有大小的圆点来代替个体的植物，像作森林图那样，每个圆点标志植物的中心；现在的植被必须画成多相的镶嵌，其中的一相可能是空地。

我们开始就应当强调，圆点图与镶嵌图之间有重大的差别。一个圆点图由两类实体组成：一是代表不同种的个体植物的圆点；一是只构成一个连续相的不可区分的背景。（实际上“背景”可以是空地，或者是生态工作者所不关心的任何形式的低级植被）。在镶嵌图中，做图区域内的每一个点都归于

某一相,所有的相都表现为确定范围的镶块。空地,如果存在的话,很容易当做一个额外的相;因此,相的数目比种的数目多 1。回想在考虑的两相镶嵌中(见十二节),我们是考虑一个植物种的格局,两个相是由考虑的种的占用区域和不占用区域组成的。

本节中,我们从理论的观点考虑多种的镶嵌。野外工作中遇到的实际困难只在它们出现时才讨论到。假设植被中没有离散的“无大小”的植物(如有就不管它),并且区域内每一点都归于一相且只归于一相,因此,不同相的镶块没有重迭。简言之,我们假定作植被图的许多固有的困难都已被克服,所研究的对象就是一个已完成了的镶嵌图。

我们发展的论证适用于所有的镶嵌图,不限于在一个小区域内辨别每个各别的种而做出的图形。其它类型的镶嵌图,生态工作者也是感兴趣的,194 页已指出了几个例子。除此以外,还有表示识别不同植物群落轮廓的图形,或者表示相貌上确定的植被类型的图形,或者表示区域本身在物理和化学性质方面差异的图形(例如,参看 Pielou, 1965a)。

## 二、 $n$ 相的 $L$ -镶嵌

关于一个  $n$  相镶嵌图要问的第一个问题是:什么样的图是随机的?正如 194 页已提过的,这个问题不能做固定的回答。因为用于镶嵌的“随机”一词可以有不同的规定,并且直到规定了所关心的随机性的准确类型以前,不能回答这个问题。因此,我们必须重视并且详细说明一个随机的  $n$  相镶嵌。如何能构造一个随机镶嵌呢?

一种明显的方法是用随机线的过程(194 页),或者用随机集合的过程(197 页),去画出一个随机格子的网络。现在假设此镶嵌有  $n$  种颜色(相),其比例为  $a_1, a_2, \dots, a_n$ 。网络

中的格子是独立的，而且它们中的每个格子将是第  $i$  种颜色的概率为  $a_i (i = 1, 2, \dots, n)$ 。格子被涂上适当的颜色后，由此产生的同种颜色的一个或多个相邻的格子组就构成了镶嵌的镶块。

因为  $n$  相随机线镶嵌 ( $L$ -镶嵌) 在数学上容易处理，下面我们只考虑它。推广十二节 (196 页) 的论证，容易看到，沿着穿过这种镶嵌的一样带上等距离的点所遇到的相序列是简单  $n$  态马尔柯夫链的一次实现；但是，如果发现所观察的序列构成一个马尔柯夫链，这并不能表明抽样的镶嵌可以认为是随机的。还必须兼备另一条件。对于考虑为随机的镶嵌，显然必须不同类型的镶块应当是随机地混合的。这就要求马尔柯夫矩阵应当形如：

$$P = \begin{matrix} & \begin{matrix} x_1 & x_2 & \dots & x_n \end{matrix} \\ \begin{matrix} x_1 \\ x_2 \\ \dots \\ x_n \end{matrix} & \begin{pmatrix} p_{11} & p_{12} & \dots & p_{1n} \\ p_{21} & p_{22} & \dots & p_{2n} \\ \dots & \dots & \dots & \dots \\ p_{n1} & p_{n2} & \dots & p_{nn} \end{pmatrix} \end{matrix} \quad (16.1)$$

这里  $x_1, x_2, \dots, x_n$  表示沿着序列出现的不同的相(种或颜色)。

该矩阵中除了主对角线上的元素以外，任何一列全是相等的。换句话说，比如对  $x_1$  而言，任何一个非  $x_1$  相以  $x_1$  为其后继相的概率，对所有非  $x_1$  相是相同的，都为  $p_{1i}$ 。

应当注意，有此形式矩阵的马尔柯夫链的两个性质。

1. 这种链是可逆的，也就是说，如果序列中任意两个相邻点属  $x_j$  相和  $x_k$  相，则两种可能的次序  $x_j x_k$  和  $x_k x_j$  将有相同的概率。用  $\mathbf{a}' = (a_1, a_2, \dots, a_n)$  表示链的极限向量，则可发现可逆性条件为  $a_j p_k = a_k p_j$ ，其证明如下：

因为  $\mathbf{a}' P = \mathbf{a}'$ ，我们可以从如下方程中用  $\mathbf{p}$  的元素求出  $\mathbf{a}'$  的元素。

$$a_j P_j + P_j \sum_{k \neq j} a_k = a_j, \quad (j = 1, 2, \dots, n)$$

或者

$$p_j(1 - a_j) = a_j(1 - P_j),$$

因此,

$$a_j = \frac{p_j}{1 - P_j + p_j}. \quad (16.2)$$

则条件  $a_j p_k = a_k p_j$  就变成

$$\frac{p_j p_k}{1 - P_j + p_j} = \frac{p_k p_j}{1 - P_k + p_k},$$

或者

$$p_j + P_k = p_k + P_j. \quad (16.3)$$

此式的两端都等于  $1 - \sum_{l \neq j, k} p_l$ , 证实了可逆性条件.

容易想见, 植被镶嵌可以得到不可逆的链. 假设镶嵌的相由不同的植物群落组成, 并且它们的排列受主要风向控制, 因此, 一类型的群落往往是顺风的, 而其它群落很少是逆风的. (例如, 参看 Watt, 1947). 沿着平行于风向的点列观察的相序列将取决于观察序列是顺风还是逆风; 即链是不可逆的. 做为另一个例子, 考虑在温带地区沿着一条南北的样带可能观察到的相序列; 如果一些小植物有只能在高大植被丛背阴侧生长的趋势, 而另一些有只能在向阳面生长的趋势, 那末这序列就是不可逆的. 诸如此类的镶嵌显然不是随机的.

2. 具有 (16.1) 形式的  $\mathbf{P}$  的一个链对于相的任何区划都是可群的 (参看 Kemeny 和 Snell, 1960); 也就是说, 如果这些相不管按什么方式合并成组, 给出较少数目的更宽规定的“相组”, 则序列仍然构成一个马尔柯夫链. 为了看到这一点, 我们证明如下: 假设相  $x_1, x_2, \dots, x_n$  被分为集合  $\{X_1, X_2, \dots\}$ , 每个集合是由一相或多相合并成的, 现在考虑分别

有  $s$  个相和  $t$  个相的集合  $X_u$  和  $X_v$ 。令这些相是这样编号的,  $X_u$  由  $x_1, x_2, \dots, x_r$  诸相组成, 而  $X_v$  由  $x_{r+1}, x_{r+2}, \dots, x_{r+t}$  诸相组成。用  $p(x_i, X_v)$  ( $i = 1, 2, \dots, s$ ) 代表从集合  $X_u$  中的相  $x_i$  变到  $X_v$  中任一相的转移概率。则这些相的可群性条件是

$$P(x_1, X_v) = P(x_2, X_v) = \dots = P(x_r, X_v);$$

即是说, 从集合  $X_u$  中的任一相到  $X_v$  中的相的转移概率, 对所有  $X_u$  的相都是相同的。由此可见,

$$P(x_i, X_v) = p_{r+1} + p_{r+2} + \dots + p_{r+t} (i = 1, 2, \dots, s).$$

因此, 这个链对于我们随便做的任何集合的区划都是可群的。

从此可知, 由任何一相及合并其它所有相而成的两相镶嵌是十二节讲的那种随机的两相  $L$ -镶嵌。因此单独考虑的每一相(或种), 在已规定的意义下有一个随机的镶嵌格局。

植被的随机  $n$  相  $L$ -镶嵌在自然界可能是罕见的。大概它们正如多种的“离散”植物种群中, 每个种都有随机的圆点格局那样难得。

比较一下要完全确定下述两种格局所需要的参数个数是有意义的: (1)  $n$  个种的离散植物种群的格局, 其中所有  $n$  个种都是随机的; (2) 随机的  $n$  相  $L$ -镶嵌。显然要完全确定 (1), 需要知道所有种的密度(或泊松参数), 即  $n$  个参数。同样要确定 (2), 也需要  $n$  个参数。我们现在要指出这一点。首先必须知道这些相相对的面积比例, 或者等价的极限向量  $\mathbf{a}'$  的元素; 此向量有  $n$  个元素, 但因其和为 1 只有  $n - 1$  个是独立的。此外还必须知道一个转移概率才能完全确定。这等于说, 如果知道了  $\mathbf{a}'$ , 则  $\mathbf{P}$  的元素只有一个是自由变化的, 现在我们证明这一事实。

已经指出  $a_j$  只是  $p_j$  和  $P_j$  的函数 [见 (16.2)]。因此, 当

$a_j$  已知时,  $p_j$  可由  $P_i$  唯一确定, 反之亦然. (16.3) 还指出  $P_j - p_j = P_k - p_k$ , 或者说  $P_j - p_j$  对所有的  $j$  是常数. 可见如果给出了  $\mathbf{a}'$  的所有元素和  $\mathbf{p}$  的一个元素, 则  $\mathbf{p}$  的其它一切元素也都确定了. 因此, 确定这种随机镶嵌所需的  $n$  个参数中,  $n - 1$  个是由  $n$  相的面积比例决定的, 而第  $n$  个是此镶嵌“纹理”的一个度量. 若  $P_j - p_j$  (它对所有的  $j$  是常数) 大, 镶嵌是粗糙纹理的; 若  $P_j - p_j$  小, 镶嵌有细密的纹理.

### 三、不分离的镶嵌

在研究镶嵌时, 如果我们把它具有随机  $L$ -镶嵌的形式取做零假设, 自然我们是检验一个非常复杂的假设. 我们不仅假设相是随机混合的, 而且考虑的每个种的格局本身也是两相的随机镶嵌. 下面我们考虑不分离镶嵌的性质, 这种镶嵌的相是随机混合的, 但是对各别种的格局不加限制. 现在我们仅仅涉及到不同类镶嵌的相对排列, 而不涉及它们的绝对格局. 在十五节讨论离散“点”植物的格局时, 我们强调了相对格局(每个种相对于另一种的格局)和绝对格局(每个种相对于地面的空间格局)之间的差别. 现在我们对镶嵌图做类似的探讨. 一个随机的  $n$  相  $L$ -镶嵌可以认为是  $n$  个独立的随机圆点格局重迭而成的格局的模拟. 类似地, 一个分离的镶嵌——其中不同类的镶嵌是随机混合的——是图 15.1b (看 238 页) 所示的那类圆点格局的模拟, 其中不同类的圆点是随机混合的, 然而它们的空间格局不必是随机的. 显然, 一个镶嵌中的镶嵌不管其样式和大小如何, 是能随机地混合的(即分离的), 而且, 如果发现植被的镶嵌是不可分离的, 那末我们可以断定, 特定的一组种没有生长得彼此连接的趋向.

为了研究在这样较少限制意义下的一个随机镶嵌的性



质,考虑沿一样带在等距离点处所遇到的相序列是方便的.用字母  $A, B, \dots, N$  标记  $n$  个不同的种,我们得到如下形式的序列:

$AACCCCNAAACBBBCCDDDANNN\dots$

此序列是一系列不同字母的游程.现在对这些游程的长度不感兴趣,此观察可以用一个“退缩的”序列代替,其中每个游程不管其长度如何都代以一个字母.于是相应于上述观察系列的退缩序列是

$ACNACBCDAN\dots$

现在我们将指出,如果种是随机混合的,则此序列构成一个马尔柯夫链,并且将求出用其极限向量的元素表示的转移概率.

我们考察产生所求序列的“球与箱”模型,论证就会清楚了.此模型如下:

取  $n$  只箱子,每箱中提供  $n$  种不同类型的球,标记为  $A, B, \dots, N$ ; 每只箱子中这些球以相同的比例存在,即  $\pi_1, \pi_2, \dots, \pi_n$ . 现在取出第  $j$  只箱子,并从中去掉所有带第  $j$  个字母的球, ( $j = 1, 2, \dots, n$ ). 这样,第  $j$  只箱子将含有除第  $j$  类球以外的所有球,其中带第  $k$  个字母的球之比例就变成  $\pi_k / (1 - \pi_j)$ , ( $k = 1, 2, \dots, (j-1), (j+1), \dots, n$ ). 现在可按如下方式来产生要求的序列: 随机地选取一只箱子,从中随机地取出一球,观察其字母并放回箱内. 如果有了第  $f$  个字母,则再从第  $f$  只箱子中选出下一个球; 观察它的字母并放回箱内. 如果第二个球带有第  $g$  个字母,则从第  $g$  只箱中再取下一球,如此进行下去. 显然得到的字母序列没有两个相邻者可能是相同的. 同样显然,过程的每一步中选出具有特定字母之球的概率仅取决于前一个球的字母,因为这个球确定了下一个球应从那只箱中选取. 因此,该序列是马尔柯夫型的,这个退缩链的马尔柯夫矩阵给为

$$Q = \{q_{jk}\}, \text{ 其中 } q_{jk} = \begin{cases} \pi_k & (j \neq k) \\ 0 & (j = k) \end{cases}$$

用  $\mathbf{b}' = (b_1 b_2 \cdots b_n)$  表示链的极限向量, 则因  $\mathbf{b}'Q = \mathbf{b}'$ ,

$$\sum_{r \neq j} \frac{b_r}{1 - \pi_r} = \frac{b_j}{\pi_j}.$$

因此,

$$\sum_{r \neq j} \frac{b_r}{1 - \pi_r} - \frac{b_j}{\pi_j} = 0 = \sum_{r \neq k} \frac{b_r}{1 - \pi_r} - \frac{b_k}{\pi_k},$$

所以

$$\frac{b_k}{1 - \pi_k} - \frac{b_j}{\pi_j} = \frac{b_j}{1 - \pi_j} - \frac{b_k}{\pi_k},$$

于是

$$\frac{b_j}{b_k} = \frac{\pi_j(1 - \pi_j)}{\pi_k(1 - \pi_k)}.$$

可见,  $b_j = C\pi_j(1 - \pi_j)$ , 其中  $C$  是比例常数.

现在可以求出用诸  $b$  表示的诸  $\pi$ , 其计算详情可从 Pielou (1967b) 中找到. 在退缩链中我们可以把观察的  $A, B, C \cdots$  的比例做为  $b$  的估计量. 注意这些比例不同于镶嵌中不同相的面积比例; 它们是原先不退缩序列中出现不同相游程(不论其长度)的次数的比例.

如果镶嵌中某些种(或相)仅仅出现为偶然的较宽分散的镶块, 则可望把两个以上的这种不常见的种合并为一个混杂组. 可以证明这样的合并不影响链的形式 (Pielou, 1967b). 但是, 这并不同于证明链是可群的(看 258 页), 一般地, 并不如此. 下面假设给出了退缩链

$$ACBAXCABBCXYXCBCAYXA \cdots,$$

希望合并两个不常见的种  $X$  和  $Y$ , 称为“并种” $Z$ . 用  $Z$  代替

所有的  $X$  和  $Y$  得到序列

*ACBAZCABCZZZCBCAZZA...*

但这并不是我们感兴趣的序列，因为它不再有相邻的两个字母总不相同的性质，它含有连接的  $Z$  的游程。

因此，让我们再退缩后一序列，不管出现几个  $Z$  的游程只保留一个  $Z$ 。其结果可称为两次退缩的序列，本例为

*ACBAZCABCZCBCAZA...*

这种两次退缩的序列是马尔柯夫型的，并且它的转移概率矩阵与  $Q$  有相同的形式。此证明需要指出：两次退缩的序列相当于在构成模型的箱中球阶段已做了合并所得到的链，也就是说，我们只用了  $n - 1$  只箱子，并且已将  $X$  和  $Y$  的球代替为  $Z$  的球。

由此可见，如果一个  $n$  相镶嵌有随机混合的镶嵌，那末将某些相合并为较少的更明白规定的“并相”所形成的镶嵌，仍有随机混合的镶嵌。这一事实允许我们在进行随机混合的检验之前，可以按任何方式把罕见的种（或相）合并为较多包含的相，这可能是方便的。

## 第十七节 分带群落的格局

### 一、引言

十六节中讨论的镶嵌格局假定有不规则形状的，但大致等直径的镶嵌。与镶嵌格局完全不同类型的格局表现为在单方向环境梯度上的分带群落。分带格局的几何规则性及其成因都是明显的。研究自然出现的分带群落比研究任何别的群落，可以远为直接地考察和远为明确地回答许多生态问题。分带群落在自然界是常见的：盐性沼泽，丘陵及山地的高度分带群落，岩岸群落和近海岸的海底动植物群落，都是一些明显

的例子。但是,什么样的群落可以称为“带状镶嵌”的,不应当只从那些总在某种程度上明显分带的地方去找寻;由于自然分带(可以认为是自然试验的结果)在生态学上如此重要,在不能自动料到的地方也值得去寻找它。一个环境因子经历着平滑而单向的变化,以致它的等值线(至少粗略地),构成一组平行直线的任何地方,大概都存在某种程度的群落分带。研究它们比研究生态学家惯常认为难以捉摸的“同质群落”(homogeneous community)更为值得。

## 二、分带格局提出的问题

图 17.1 的五幅图形说明统计研究带状格局能够回答的五种问题。自然,这种回答是统计性质的,是对选取的零假设回答接受或者拒绝;从这一统计决定引出的生态结论总要依赖于其它证据。

图 17.1 的环境梯度从左向右下降。前四幅是潜在的带状图,其中带表为从上到下延伸的长条;为清楚起见,假定带的边界是突变的,明显的。最后一幅表示高度(不是地图),它的带向页面里边延伸。每幅图中两个对比的格局说明由分带格局产生的一些特别问题,将用适当的统计检验来回答。图中标列的问题如下:

1. 带的边界是聚集的还是均匀分开的? 这个问题可以对向上梯度(如图中所示)和向下梯度分别提出。(图中每一带都只表出了与上梯度边界相接的一窄条)。

2. 带与相邻带的连接趋向于很少重迭或不重迭呢,还是有广泛的重迭?

3. 对于全部种组的一个选择子集(例如分类上相关的种组),带的相互重迭是大于还是小于它们彼此独立时的重迭。

4. 假定一个真实分带群落内两个空间上分开的具有相似

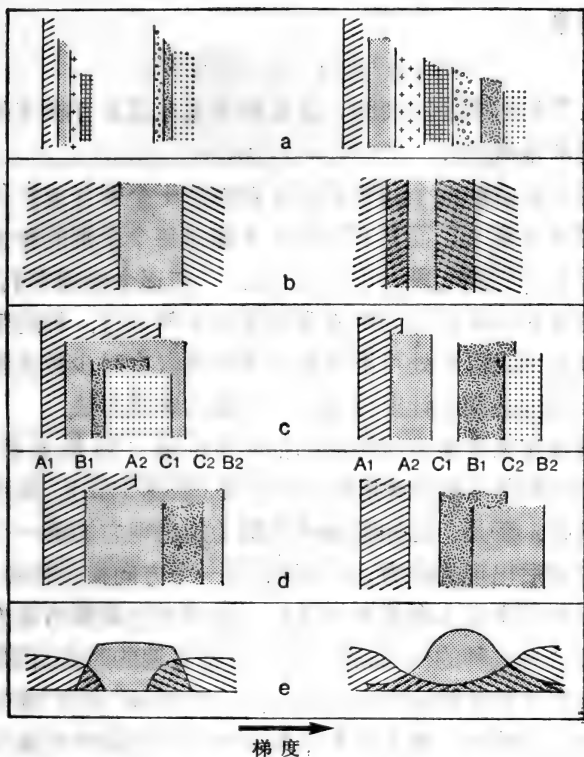


图 17.1 说明要比较的带状格局间的 5 种可检验的差异。梯度从左向右下降。前四图带从上向下延伸（a 中只表出了上梯度边界位置）。最后一图表高度，其中带垂直于页面（进一步解释见正文）

（或相同）种列的样带。在两样带中对任何选择的两方面都具有的部分种来说，带的格局性质上是否全等（或一致）？也就是说，组成格局的那些带的边界（每个种的上梯度和下梯度界限）在两样带中是否以相同的次序出现？在图 17.1d 中就不是：用  $A_1$  和  $A_2$  表示种  $A$  的上、下梯度边界，对种  $B$ 、 $C$ 、 $\dots$  也引进相应记号，可以看到左图的边界序列是

$A_1, B_1, A_2, C_1, C_2, B_2;$

而右图是

$A_1, A_2, C_1, B_1, C_2, B_2.$

5. 带的边界是突变的，还是种多度在其最宜梯度位置的上下逐渐地减小？

应当注意前四个问题只有在考虑若干个带（或它们的边界）时才有意义；而只有问题 5 才能对每个个别的种提出。

下面第三到七段讨论这些问题。在逐个处理它们以前，需要考虑对分带格局的野外观察最好如何进行。种的带边界很少清楚到足以处处可准确地分辨出来（有时少数优势种除外）。因此，必须设计出分辨边界位置的客观方法。

假设用来考察带状格局的抽样单位是一列相连接的样方，它们构成与带成直角的一条样带（看图 17.2）。假设梯度是单调的。于是一已知种的带可取为从出现它的第一个样方延伸到最后出现的样方，因为我们沿一个方向横过样带。（一种修正的带宽定义参看第七段）。这两端之间所有样方并不一定都含有该种的代表，特别是当它不普遍的时候；但是如果其梯度变化是分带原因的因素水平，是该种“成功”或失败的最主要原因的话，那么该种大概可能生活在观察的最早和最晚出现之间的任何地方。因此，在此样带内最早和最晚出现的位置就给出了由此样带得到的种可能出现的边界估计。

这种估计带有方法的误差。一个低密度的种，往往可能在它应该出现的某些高梯度或低梯度样方中偶然不出现，其结果会低估它的带宽。相反，有时偶然的“离群者”会导致高估了带宽。无论如何，充分大的样本（即足够多的样带）将使产生错误的危险保持在容许的范围之内。

估计带边界位置在一样方内什么地方，只得到一个粗略的离散的位置估计。理论上说，有可能准确地测量从梯度顶

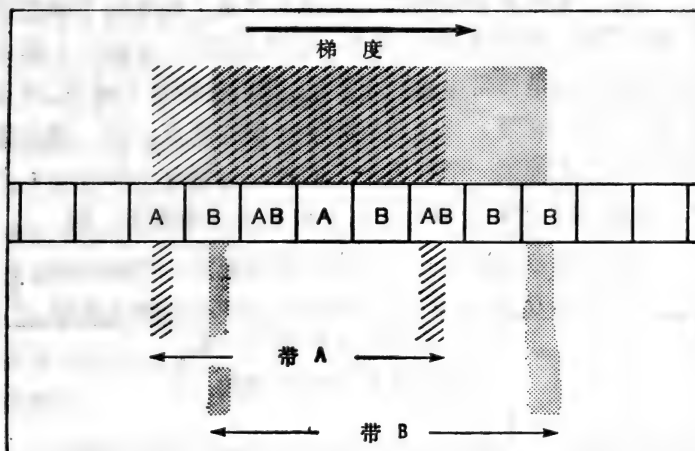


图 17.2 说明带状格局的抽样。水平的“梯子”是一列相邻的样方。字母 A, B 标记包含种 A 和种 B 的样方。它们的上梯度边界 (A1 和 B1) 及下梯度边界 (A2 和 B2) 的位置用竖直的窄条表出。种 A 的带是影线部分, 种 B 的带是有点的部分

点(种第一次出现)到底部(最后出现)的距离,因而,把边界位置及带宽当成连续变量。这种情况偶尔是可行的,但不大可能经常如此。因此,我们下面把带宽和位置当做离散变量;正如有些检验所要求的,当边界必须依出现次序列出时,它们可能出现并能考虑它。

### 三、聚集的和规则的带边界

要考查带边界的格局,零假设取为这些带的边界是随机的。这个假设分别用于上梯度边界和下梯度边界,并分别进行检验。为明确起见,下面的讨论只限于上梯度边界,要将此检验用于下梯度边界需做的修正是明显的。

为判断带的边界是否可以认为是独立而随机地分配到样带的样方中,我们比较被边界穿过的观察样方数和估计的期

望样方数；被边界穿过的样方是指从样带上端开始下降的方向，含有“第一次出现”种的样方。因为按定义，在第一个样方中出现的种都是样带中首次出现的，我们去掉这个样方，并且认为它的种已有带，其上边界处于样带的端点以前。现在假设样带（已去掉第一个样方及它的种）包括  $Q$  个样方和  $s$  个种。令  $p_x$  为  $x$  个样方被一个以上边界穿过的概率。则

$$p_x = \frac{\left\{ \begin{array}{l} Q \text{ 个样方中选出} \\ x \text{ 个的方式数.} \end{array} \right\} \cdot \left\{ \begin{array}{l} s \text{ 个边界分配到 } x \text{ 个样方中,} \\ \text{且每个样方均不空的方式数.} \end{array} \right\}}{\left\{ \begin{array}{l} s \text{ 个边界无约束地分配} \\ \text{到 } Q \text{ 个样方的方式数.} \end{array} \right\}}$$

$$= \frac{\binom{Q}{x} \binom{s-1}{x-1}}{\binom{Q+s-1}{s}}, \quad (x = 1, 2, \dots, \min(s, Q)).$$

这样，若观察的被边界穿过的样方数为  $z$ ，则用适当概率求和的方法，可以计算在零假设下  $s$  个边界穿过  $Q$  个样方中  $z$  个以下样方的概率。这就得到了单侧检验所需要的尾端概率。例如，

$$P = \sum_{x=1}^z p_x < \alpha \quad (17.1)$$

其中  $\alpha$  是选用的显著性水平，就可断定被边界穿过的样方过少，因而边界是聚集的（如图 17.1a 左）。相反，考虑分布的另一端，如果  $P > 1 - \alpha$ ，则可断言被边界穿过的样方过多，因而边界是均匀地或者说规则地分开的（如图 17.1a 右）。

上述讨论假定只考查一条样带。通常过多重视来自一条样带的观察是勉强的，在任何情况下结果都不可能是确切的。一般需要合并若干样带的结论。这可如下进行：对所有样带



用 (17.1) 算出  $P$ , 同时判断是否对过高比例的样带趋向于  $P - 0.5$  有相同的符号。也就是说用符号检验去判定  $P$  与 0.5 之差的显著性。

如果应用这一检验导致接受零假设, 也不一定能断言带边界格局是随机的 (即穿过样带的那些点构成泊松点过程)。例如, 由于宽间隔出现边界组并且组内格局是规则的, 就可能使边界穿过的样方数符合于零假设下的预测数。确实, 研究带边界格局所产生的解释困难类似于点格局引起的那些困难 (参看 236 页)。结果依赖于所用样方的大小; 并且这一事实本身可能是有用的, 如果选用一组适当的零假设及其检验方法的话。

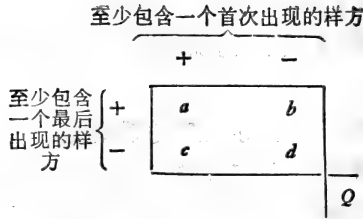
Pielou (1975a, b), Pielou 和 Routledge (1976) 已经给出了用此检验方法于分带盐性沼泽植被格局的例子。

#### 四、检验相邻带中种间的竞争

环境梯度上一个种的种群可以定居在其容许的环境条件范围内的任何地方, 这种情况下, 我们可以说种占用了它的全部“基本带”。否则它的带可在其上端或下端 (或两者) 被竞争种侵入而变窄, 此时它被限制到一个“现实带” (紧靠其它种的现实带)。图 17.1b 形象地给出了对照。

我们不考虑特定种对的成对相互作用, 对于作为整体的分带群落来说, 有意义的是问它的格局是否在某程度上受种间竞争的支配。如果是这样, 那么上梯度和下梯度的带边界不会是独立地配置的; 换句话说, 它们将趋向于密集地出现, 因而在同一样方中发现它们者将格外普遍。

为了用一条样带的数来检验边界是独立配置的零假设, 我们可构成如下的  $2 \times 2$  表: (出于明显的理由, 已去掉了样带中的第一和最后的样方, 假定还余下  $Q$  个样方。)



目前，一个种的上梯度边界取为穿过种第一次出现样方的样带相交处(梯度从顶向下通过);同样，下梯度边界相应于种的最后出现。

被上梯度和下梯度边界两者(每种在一个以上)穿过的观察样方比例是  $a/Q$ ，在零假设下它出现的概率为

$$p_a = \frac{\binom{a+b}{a} \binom{c+d}{c}}{\binom{Q}{a+c}}$$

其中  $a$  取整数值:  $a(\min) = \max(0, |a-d|), \dots, \min(a+b, a+c) = a(\max)$ 。为了对照替代假设 ( $a$  超过期望) 以显著性水平  $\alpha$  来检验零假设, 我们只需算出尾端概率:

$$P = \sum_{x=a}^{a(\max)} p_x.$$

(要求的概率已由 Finney 等人 (1963), Bennett 和 Horst (1966) 制出表格, 参看 218 页)。如果  $P < \alpha$ , 则可拒绝零假设而断定相邻带格外普遍地彼此紧靠 (或许是由于种间竞争)。

与上一段讲的检验一样, 我们往往希望考虑若干个样带的观察。这可由符号检验做到, 判断是否有过高比例的样带  $P < 0.5$ 。

Pielou (1975a, b), Pielou 和 Routledge (1976) 已将这种检验用于分带盐性沼泽植被的观察。

## 五、一组带的重迭记分

一组种的带之重迭量往往是有意义的。在生物地理和进化方面涉及的梯度可以上千公里长,例如纬度梯度;在更局部的纯生态方面,梯度的范围从几米(海岸群落)到几公里(山地群落)。无论考查的空间尺度如何,考虑一组相关的(也许是同属的)种,以及它们在梯度上如何分配。我们可以预料,由于它们的共同祖先,其环境要求是相似的,因而其容许范围将较强地重迭。另外地,它们非常的相似性可能已经引起竞争的绝种,其后的进化分歧使得它们趋向于不在同一地方出现;它们在梯度上的带将很少重迭或者根本不重迭。为了识别在特殊情况下已实现了两种矛盾预料的那一种情况,我们需要定义随机重迭的概念;给定若干个未知宽度的独立设置的带(当然是彼此平行的)穿过梯度,其期望的重迭是多少?回答此问题以前,必须设计一种测量重迭的方法。

图 17.3 说明测量两个带重迭的方法。如带边界的位置可以准确地确定,因而不出现结点,则如图左边所示可以对这种的带重迭记分为 0, 1 或 2;如果带宽是离散的,并出现了结点,则图右边表示的记分法做了不确定性的无偏处理。我们将所有可能的  $\binom{s}{2}$  种成对记分之和,令为  $L$ ,做为  $s$  个带的总重迭记分的一种度量。

现在我们来推导,已知所有  $s$  种的带是独立地配对时,记分  $L$  的概率分布。考虑梯度从左到右下降时,带边界出现的次序。我们用大写字母标记种,字母后分别跟着 1 或 2 标志该种的上梯度边界或下梯度边界。于是,随机的带格局得到随机次序的  $2s$  个带边界,只满足于下梯度边界必须落在相应的上梯度边界右边这一约束。所有符合此约束的带边界排列

无结点		有结点	
格局	记分	格局	记分
	0		$\frac{1}{2}$
	1		$\frac{1}{2}$
	2		$\frac{1}{2}$

图 17.3 两个带格局的可能重迭记分

都是等可能的。

假定有两个种  $B$  和  $C$ ，因此有四个边界  $B_1, B_2, C_1$  和  $C_2$ 。令种是这样标记的，使种  $B$  开始于种  $C$  的左边，或者等价地说， $B_1$  是次序列中的第一位。于是，恰好有三种等可能的边界次序：

$B_1 B_2 C_1 C_2$ ，记分为 0；

$B_1 C_1 B_2 C_2$ ，记分为 1；

$B_1 C_1 C_2 B_2$ ，记分为 2。

令  $f(L|s)$  为  $s$  个种能得到  $L$  分的方式数。则对  $L = 0, 1, 2$ ，都有  $f(L|2) = 1$ 。

下面，假定有三个带  $A, B, C$ ，让它们这样标记，使其上梯度边界按  $A_1, B_1$  和  $C_1$  的次序。这样， $A_1$  完全排在带  $B$  和  $C$  的左边；后两个带必然只有上面列出的三种可能格局之一；同时  $A_2$  必须排五种可能的缝隙之中。新带 ( $A$ ) 的出现将增大带  $B$  和  $C$  的重迭得分 (不管它是多少)，其增量令为  $a$ ，只依赖于  $A_2$  相对于其它边界的位置。

令带  $B$  和  $C$  的边界用不可分辨的星号表示，则五种等可

能的情况,以及出现带  $A$  得到的总分的增量  $a$  表示如下:

$A1 A2 * * * *$  有  $a = 0$ ;

$A1 * A2 * * *$   $a = 1$ ;

$A1 * * A2 * *$   $a = 2$ ;

$A1 * * * A2 *$   $a = 3$ ;

$A1 * * * * A2$   $a = 4$ .

因此,我们可按表 17.1 表示的方法推导  $f(L|3)$  之值.

表中第一行列出总重迭记分  $L$  的可能值,其范围从 0 到  $s(s-1) = 6$ . 以下 5 行分别对  $a = 0, 1, \dots, 4$  给出在条件  $a$  之下的条件频数  $f(L' + a)$ : 它定义为能到  $L = L' + a$  的记分之方式数 (每种情况都是 1);  $L$  的两个成员是  $L'$ ——不管带  $A$  时,只有带  $B$  和  $C$  的记分,和  $a$ ——因出现带  $A$  贡献总分的附加分; 每一行与上述  $A$  及  $*$  的图表表示中的那些行相匹配. 最后,要求的无条件频数  $f(L|3)$  ( $L = 0, 1, \dots, 6$ ), 是由每列的条件频数求和而得; 最后一行表出了它们.

表 17.1  $f(L|3)$  的推导

	$L = L' + a$	0	1	2	3	4	5	6
$f(L' + a)$	<sup>1)</sup> $a = 0$	1	1	1	.	.	.	.
	$a = 1$	.	1	1	1	.	.	.
	$a = 2$	.	.	1	1	1	.	.
	$a = 3$	.	.	.	1	1	1	.
	$a = 4$	.	.	.	.	1	1	1
	$f(L 3)$	1	2	3	3	3	2	1

1) 这五行的  $a$  是带  $A$  贡献的附加分,与正文中  $A$  与  $*$  的图表行相对应.

同样的过程得到  $f(L|4)$ . 频数  $f(L|3)$  这一行被出  $2s - 1$  次,其第  $i$  行在标号为  $L = i - 1$  这一列开始; 然后将得到列求和就给出  $f(L|4)$ .

余者类推.

一般地,将发现用如下递推公式可给出  $f(L|s)$ :

$$f(L|s) = \sum_{j=L-2s+2}^L f(j|s-1);$$

其中如果  $j \leq 0$ , 有

$$f(j|s-1) = 0.$$

另外

$$\sum_{L=0}^{s(s-1)} f(L|s) = \frac{(2s)!}{2^s s!} = T_s \quad (\text{令}).$$

因此,具有“随机”格局的  $s$  个带将有重迭记分  $L$  的概率为

$$p(L|s) = \frac{f(L|s)}{T_s}, \quad (L = 0, 1, \dots, s(s-1)). \quad (17.2)$$

因为分布是对称的,所以已知有  $s$  个带,  $L$  的期望是

$$E(L|s) = \frac{s(s-1)}{2}. \quad (17.3)$$

下面我们推导此分布的方差.

首先,令  $V_x(L|s)$  为  $L$  关于任意起点  $x$  的二阶矩(有已知的  $s$ ). 再利用三个事实: (1)  $\sum_L L^2 p(L|s) = V_0(L|s)$ , 二阶原点矩; (2)  $\sum_L L p(L|s) = s(s-1)/2$ , 已知  $s$  时  $L$  的期望; (3)  $\sum_L p(L|s) = 1$ ; 就可得到

$$\begin{aligned} V_x(L|s) &= \sum_{L=0}^{s(s-1)} (L-x)^2 p(L|s) \\ &= V_0(L|s) - x_s(s-1) + x^2. \end{aligned} \quad (17.4)$$

其次,注意

$$V_0(L|s+1) = \frac{T_s}{T_{s+1}} \sum_{x=-2s}^0 V_x(L|s). \quad (17.5)$$

由审查表 17.1 的例子,这是可以看出来的. 分布  $p(L|3)$  对原点的平方离差和是分布  $p(L|2)$  分别对  $0, -1, \dots, -4$  的平方离差和之和.

将 (17.4) 代入 (17.5), 则

$$V_0(L|s+1) = V_0(L|s) + s^2(s-1) + \frac{s(4s+1)}{3},$$

(17.6)

它给出了  $p(L|s)$  的二阶原点矩的递推关系.

现在可以得到关于方差的递推关系. 为简化起见, 令

$$s^2(s-1) + \frac{s(4s+1)}{3} = \Delta,$$

因而 (17.6) 变成

$$V_0(L|s+1) = V_0(L|s) + \Delta.$$

于是

$$\begin{aligned} \text{var}(L|s+1) &= V_0(L|s+1) - [E(L|s+1)]^2 \\ &= V_0(L|s) + \Delta - [E(L|s+1)]^2 \\ &= \text{var}(L|s) + [E(L|s)]^2 + \Delta - [E(L|s+1)]^2. \end{aligned}$$

由 (17.3) 代替期望, 简化后容易得到

$$\text{var}(L|s+1) = \text{var}(L|s) + \frac{s(s+1)}{3}. \quad (17.7)$$

再反覆应用 (17.7), 我们看到

$$\begin{aligned} \text{var}(L|s) &= \text{var}(L|s-1) + \frac{(s-1)s}{3} \\ &= \text{var}(L|s-2) + \frac{(s-2)(s-1)}{3} + \frac{(s-1)s}{3} \\ &\dots\dots \end{aligned}$$

$$= \text{var}(L|1) + \frac{1}{3} \sum_{j=1}^s (j-1)j.$$

注意  $\text{var}(L|1) = 0$ , 计算和式最后得

$$\text{var}(L|s) = \frac{s(s^2-1)}{9}. \quad (17.8)$$

我们现在有了  $p(L|s)$ ,  $E(L|s)$  和  $\text{var}(L|s)$  的表达式

(17.2), (17.3) 和 (17.8); 它们是有  $s$  个相互独立的带时, 重迭记分  $L$  分布的概率通项, 均值和方差. 此分布随  $s$  增大而趋于正态. 当  $s \geq 20$  时,  $L$  的真实累积分布与具有相同均值和方差的正态分布之差异决不超过 1%; 因此, 在有 20 个以上的带时, 根据正态分布的检验可用来判断是否可接受零假设. 对  $s < 20$ , 要求准确检验. 当  $s = 2, 3, \dots, 19$  时, 对显著水平  $\alpha = 0.05$  的双侧检验, Pielou (1976) 给出了  $L$  的临界值表格; 这篇文章中还说明了把此检验用于墨西哥湾发现的同属海底有孔类 (foraminifera) 种的分带格局.

这个检验不一定限于考查分类上有关的一组种的带状格局. 还可以用它去检验对分带群落数据应用统计的分类方法所得到的分组是否在生态上“现实”. 在第二十章将要看到, 应用分类算法必然产生一个分类, 不管得到的组 (种的或者样方的) 是真实的生态实体或仅仅是偶然的聚合体. 现在假定观察来自分带群落. 分类算法已选出作为“组”的每一种集 (或者样方, 或者其它抽样单位的集合), 占据一组带, 可以决定其重迭记分. 只有当此记分显著地高于在带独立的假设下所期望的得分时, 我们才乐于承认这个分组是一个生态实体.

## 六、带格局的一致性

如果两个带状格局中, 带边界的序列是相同的, 则认为它们是完全一致的, 或者说全等的. 图 17.1d 说明格局不是完全一致的.

只有当两个比较的带格局有同样的种时, 才能确定一致性. 因此, 在测量两个群落的这种性质时, 必须把任一群落中没有或罕见的种排除在考虑之外. 在两个群落中要比较其带格局的种不仅都必须存在, 而且还需要有足够的多度, 以使



得在许多样带中都能遇到。再用本节第二段讲的方法（参看 266 页）可以抽样带边界的位置。

不一致性可能起因于如下三个不同的，互无关系的原因，它们都有生态意义。

1. 假设比较的带格局是两个群落中这样一些种的子集：如上所述，它们必有相同的成员种列。还假设群落中不在比较子集内的其它种的数目，在一个群落中多而在另一群落中少。如果在种多的群落中竞争较强，就可能引起带的宽度比种少群落得要窄（即，表面上有窄的容许范围）；因此，带将彼此少重迭并且有不同次序的边界。

2. 可以有多个因素沿着梯度变化。例如，沿盐性沼泽变化的主要是盐度和氾滥频数；沿岩石的潮间区域变化的，有淹没时间，逐日和逐年的温度范围；山地变化的，有降雨量，雪封时间，温度及风速。虽然，不同因素虽然是一块变化并且是彼此相关的，但在两个不同群落中因素间的相对变化率不一定相同。图 17.4 中只考虑两个因素，形象地指出了这种可能性；如果坐标轴是这样标度的，使得第一个因素的变化率标准化（因此，两个图中因素 1 与穿越群落距离间的关系都是有相同斜率的直线），那么因素 2 的变化率在两种情况就不一定相同。在图中，因素 2 相对于因素 1 的变化率，右图要低于左图。现在假定，虽然所有种无疑或多或少要受全部因素的影响，但对不同种而言支配的因素是不同的；在图中，种 A 的带（横坐标上）由它对因素 1 的容许范围（纵坐标上）确定，而种 B 的带由它对因素 2 的容许范围确定。这对于带边界顺序的影响是显然的。

3. 如果对两个不同地理区域的群落进行比较，则观察其带格局的种之种群可能属于两个区域的不同地理种系而具有不同的生理性质，我们不能指望它们的带边界次序会是完全

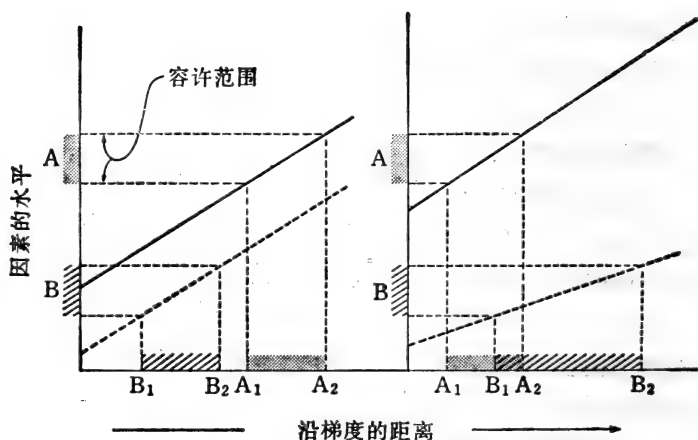


图 17.4 因素 1 (实线) 和因素 2 (虚线) 对梯度下降距离的关系。纵坐标表出种 A (点区) 和种 B (影线区) 的容许范围, 横坐标表示它们的带

相符的。

上列三种不一致性的原因当然没有穷举所有的可能。在一已知情况下, 没有任何理由可以假定只有一种原因在起作用。

在我们着手讨论如何诊断不一致性之前, 必须强调对带状格局的任何研究, 都可招致大量彼此有关的问题。然后可以设计大量的统计检验方法并用于观察的数据。许多检验不能完全回答多个问题, 同时许多问题的解答将需要多种检验。例如, 不同强度的种间竞争 (上述带边界不一致的第一个原因) 将同时引起有关种重迭得分的改变 (看第五段); 还可能伴随有不同水平的带边界位置间的相互有关 (看第四段)。靠简单的处理要考查并描述可能产生的几种基本可能性是不可能的。在每个特殊方面, 随着不同检验方法的改进自然会产生无穷尽的分支。因此, 在本段中我们假定上梯度和下梯度

的带边界都包括在要考虑其一致性的有序的边界列中。根据所解决的问题，有时将要求分别处理上梯度和下梯度边界。

下面介绍一种判断两个带状格局是否一致的方法。假设每个格局都由  $t$  条样带抽样 ( $t$  应为偶数)。令比较格局中的种数(或带数)是  $s$ 。随着经过样带出现的上、下梯度边界的顺序，我们对每条样带都得到  $2s$  个事件的一个有序序列。我们按考查第一条样带所出现的顺序列出事件并分别指定它们的秩为  $1, 2, \dots, 2s$ 。现在可以写出这些事件在所有样带(两个格局的)中的秩。例如，假定穿过一格局 ( $s = 4$ ) 的前三条样带得到的表列为：

A1 A2 B1 C1 D1 C2 B2 D2

A1 C1 A2 D1 C2 B1 B2 D2

C1 B1 B2 C2 A1 D1 D2 A2.

于是这些事件在三条样带中的秩可以列表为

事件	A1	A2	B1	C1	D1	C2	B2	D2	
各表列的秩	# 1	1	2	3	4	5	6	7	8
	# 2	1	3	6	2	4	5	7	8
	# 3	5	8	2	1	6	4	3	7

在两个带状格局的每一个内部，我们可以计算各表列间一致性的 Kendall 秩系数，它定义为

$$W = \frac{6 \sum_{j=1}^{2s} (R_j - \bar{R}_j)^2}{s^2(4s^2 - 1)} \quad (17.9)$$

这里  $t$  是集合中的表列数(即一个群落的样带数)。  $R_j$  是第  $j$  个事件的秩对所有表列求和；对于上面所列出的数据，  $R_j$  是第  $j$  列的秩和。  $\bar{R}$  是  $R_j$  的平均：  $\bar{R} = (1/2s) \sum R_j = t(2s + 1)/2$ 。

容易看出，系数  $W$  是  $R_j$  的观察方差与所有  $t$  列相同时

的应有方差之比。对于其边界在地面上是明显平行线的带状格局之观察，自然要给出  $W = 1$ 。实际上，几乎总是发现穿越同一带状群落的  $t$  条样带将给出  $W < 1$ ，这是由于某些种在梯度条件处于容许界限内的地方偶尔没有出现的缘故（参看 266 页）。如果一些边界接近重合时，很可能出现边界次序上的明显矛盾<sup>1)</sup>。无论如何，尽量有出自偶然的一些“错误”顺序，但任一群落内部的一致性总是高的。

现在我们希望检验两个群落之间的一致性，是否与每个群落内部的一致性同样大。如果不是如此，就可断定两个群落的带状格局性质上是不全等的。为了进行检验，我们首先要得到群落间一致性的若干估计值，令为  $W_b$ ，每个估计值都根据计算群落内部一致性  $W_1$  和  $W_2$  时所用相同表列数  $t$ 。回忆， $t$  是偶数令  $t = 2u$ 。于是可以这样得到  $W_b$  的一个值：从群落 1 中随机地选出  $u$  个样带表列，从群落 2 中随机选出  $u$  列，合并（或“连接”）它们成一集合，对这样构成的集合内部再计算一致性  $W_b$ 。因为将每个有  $t$  列的集合分成两个相等的  $u$  列集合，有  $\binom{t}{u}$  种方式，所以可算出  $\binom{t}{u}$  个独立的  $W_b$  值。我们可以判断  $W_b$  小于  $\min(W_1, W_2)$  者是否显著地普遍。若如此，则可拒绝两个比较群落性质上全等的假设。Pielou (1975b) 给出了应用这种检验的例子。

对此检验还应做两点进一步的评注：(1) 它显然可以推广到判断多个带状格式之间的一致性。(2) 能用 Kendall 一致性系数的地方，也可以用 Friedman 统计量（例如，参看 Conover, 1971；或 Lehmann, 1974），并且自然会推出同样的

1) 这也产生带边界次序上的结点。在计算  $W$  时修正结点的方法如下 (Siegel, 1956)：从 (17.9) 的分母中减去  $tx$ ， $X = \sum X(x^2 - 1)/12$ ，这里  $x$  是任一表列中单位秩位置的结点数；求和是对全部  $t$  列。

结论。

## 七、带内的密度变化

第三段到六段介绍的检验全是有关带间的相互关系；全都只要求记录样方中种存在和不存在；同时所有情况下都假定，在分成相邻样方的样带中，一个种的带与这样一些样方一致：这些样方包括最早和最晚（沿梯度）发现它的样方以及两者之间的样方。

我们还没有探讨过一个种带内部种的格局：特别是，一个已知种在穿越其带的整个宽度内有大致不变的多度呢，还是在接近带中心处密度最大而在两个方向上渐近地减小到0。图 17.1e 给出了对照。下面将这两类型的边界说成是突变的和渐变的。

在研究任何带状格局时，弄清究竟是那种类型的边界占优势显然是有意义的。有两个理由要求回答这个问题。第一涉及到种的生物方面：种的扩散是受种间竞争的限制，还是由于在超过梯度变量阈值的地点它们不能成活？这两种情况下都可能出现突变的带边界。另外，种的成活是否直接关系到连续变化的环境而连续地变化？此时可能出现渐变的带边界。

研究带边界突变还是渐变的第二个理由在于，此问题的答案影响到用来估计带宽和边界位置的方法。本书上述各段到处都假定能满意地将种在样带中的最早和最晚出现当做种带的上、下限。假若带的边界是突变的，无疑这是最好的办法。但在直观上很显然，边界是渐变的趋势愈大，用此方法估计边界位置愈容易产生抽样误差。因此，边界趋向渐变的地方，去掉（“修剪”）种第一次和最后一次的出现（甚至前后的两次出现），可能得到更合适的数据；然后把那些余留者实际上

看成“延伸的”种带。在这方面还待更多的研究。(有时候试图有这样一种方法:假定种的密度与梯度位置的关系有正态曲线的形式,再选出在众数每一侧截去尾端的位置以使余下者可定义为“带”;但是这要求野外数据很光滑才能实现。)

现在我们回到检验一已知种的带边界是突变还是渐变的问题。进行这种检验要求观察每样方中种的量(例如个体数、生物量或盖度);只记录存在不存在就不够了。非常偶然地对一个富集的种,我们有可能不通过检验而主观地断定这些量是否显出平滑的趋势,但一般这是不可能的。偶然形式的带内密度变化,可能由于与梯度无关的环境镶嵌性,或者由于众数重现(一般是由梯度量本身引起模糊变化所致)。因此,需要用一种粗略的检验去判断带中部的种密度是否有大于接近边界处种密度的趋势,或者说边界是否明显地渐变(当然,完全可能一个带在一边有突变的边界,而另一边有渐变的边界;如认为如此,下面介绍的检验可做相应的修正)。

检验方法如下。考虑一条相邻样方的样带,并假定要考查其带内密度变化的种“跨过” $n$ 个样方(即包括它第一次和最后一次出现在内的两者间的样方数为 $n$ )。把这 $n$ 个样方分成三块:上块包含最前面的 $[n/3]$ 个样方( $[n/3]$ 是小于 $n/3$ 的最大整数);中块是其后的 $n - 2[n/3]$ 个样方;下块是最后剩下的 $[n/3]$ 个样方。在每块内部计算该种每样方的平均量,并分别记此均值为 $\bar{u}$ ,  $\bar{m}$ 和 $\bar{d}$ ; (这些平均是对块中所有样方,包括空的或占有的,一起计算的)在种密度穿越带的整个宽度保持不变的零假设下, $\bar{u}$ ,  $\bar{m}$ 和 $\bar{d}$ 按大小次序排列的全部 $3! = 6$ 种情况是等可能的。特别,事件 $(\bar{u} < \bar{m} > \bar{d})$ 的概率是 $1/3$ 。因此,假定我们考查了 $t$ 条样带,并记下出现此事件(对关心的种)的样带数,比如 $x$ 。显然,在零假设下, $x$ 是具有参数 $1/3$ 和 $t$ 的二项变量,所以我们可以判断观察的 $x$ 值

是否显著地超过期望;若如此,就拒绝种带有突变边界的零假设;而赞成边界是渐变的替代假设。

本节综述了带状格局间的一些值得注意的对照,以及检验这些对照的一些可能的方法。带状格局的分析看来是进一步研究的一个有前途的领域。

## 第四章 多种种群

### 第十八节 种-多度的关系

#### 一、引言

大多数生态群落包含许多的生物种，而且这些种在其多度方面，可以从非常普遍到极为罕见而有很大的变化。因此，我们宁肯一开始就设法研究整个群落（而不是少许几个选择的种）之间的相互关系。直接产生的问题是：不同种的多度是怎样分布的？如果有属于  $s$  个种的  $N$  个个体，各个种的个体数是  $N_1, N_2, \dots, N_s$ ，那么，任何的  $N_i$ ，不管它们来自什么类型的群落，是否存在着一致的相互关系？试图回答这个问题必将导致建立“种-多度”曲线。如果能产生一个只有少数参数（如二、三个）的唯一的概率分布形式，符合于来自大多数观察群落（只有参数值才随群落不同而变化）的数据，那么就可能揭示出参数值与其描述群落类型之间的有意义的相互关系。

在深入到数学以前，必须注意“群落”一词以及它表示的意义。现在的角度下，它是指在一选定区域内的一切生物，这些生物属于生态学家研究的分类类型。所选择的区域通常是生态学家认为方便的实体，同时乐于承认在某种直观意义下是同质的。因为目前不能准确地定义同质性，所以信赖于直观是必要的。严格地应当赋予“同质群落”什么意义（如果有的话），已经热烈辩论了许多年，眼下还未结束讨论。如果直到得出“同质”一词的满意定义以前，生态学家回避研究任何



群落的话,那么对群落的研究必将无限期地停顿下去。因此,研究的群落应当占据的区域界限,几乎总是寻常意义的问题,而且要方便。

开始规定构成群落的动物或植物类型时,也有同样问题。我们不能取指定区域内的一切生物。比如1英亩的森林中,不可能考虑每一类型的生物:哺乳动物、鸟、爬行动物、两栖动物、节足动物和土壤微生物,以及树、灌木、草本植物、蕨类植物、苔藓和细菌。通常选择的是生态学家做为一个实体的分类类型,往往它仅是分类学家所熟习的类型、目、纲(或者其它分类)的意义下是一个实体,以致很容易鉴别个体的种。

因此,在规定一个群落(更确切地说集合)时,必须做两方面的选择:一是要收集其个体的分类(不管其等级);二是进行收集的区域(或空间)。例如,某森林地带繁殖的鸟对,生长在某同质区域的草本显花植物,小池塘中的淡水藻类,泛滥时撤到河岸上的甲虫,热带森林内的蛇,以及一个灯光诱虫器中捕获的蛾子(引自 Williams, 1964)。最后一个例中,当然不知道所包括的确切区域,研究的集合是由那些具有趋光性的,并且在灯光范围内偶然见到它的蛾子组成的。

对于为确定种-多度的关系而考察的集合类型,我们既不算为其辩解,也不打算妄加指摘。现在我们继续讲述由于讨论这种关系而发展起来的数学理论。在许多集合中,发现大量的,往往占绝大多数的是单一的种(那些由一个个体代表的种)。依次具有较多代表 2, 3, ... 等等的种,往往逐步大量减少。大体说来,往往发现许多罕见的种和几个富集的种。但是,少数常见种的个体数,当然在数字上远远超过罕见种的个体数。这种现象使我们在习惯上用来标记种-多度的方法是:不必列出种 1、种 2……的个体数,而列出由一个成员代表的种数  $n_1$ , ..., 由  $r$  个成员代表的种数  $n_r$ , ... 等

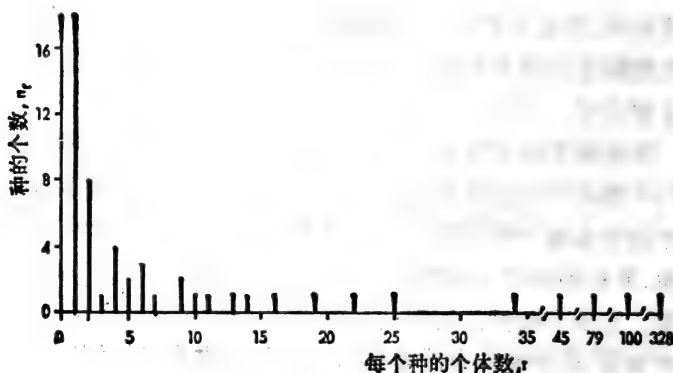


图 18.1 822 个个体 (52 种) 甲虫和小虱的集合中, 具有 1, 2, 3, …… 个个体的种数  
(数据引自 Pielou 和 Matthewman, 1966)

等。事实上,  $n_r$  是频率的频率。图 18.1 是一例子。

在所有情况下, 手边的集合都当做来自某个无限母体的一个随机样本。还进一步假设每个种是随机散布的, 即集合包含的, 比如第  $j$  种成员的数目是参数  $\lambda_j$  的泊松变量。于是

$$\text{pr}(\text{第 } j \text{ 种由 } r \text{ 个个体代表}) = e^{-\lambda_j} \frac{\lambda_j^r}{r!}.$$

现在考虑群落中所有的种。不同种的密度有大范围的变化。如果整个种群中有  $S^*$  个种, 我们可以把不同的  $\lambda$  值看成是从某个  $\lambda$  的连续分布 (其密度函数为  $f(\lambda)$ ) 中构成的一个大小为  $S^*$  的样本。于是每一种将由  $r$  个成员代表的概率是

$$p_r = \int_0^{\infty} \frac{\lambda^r e^{-\lambda}}{r!} f(\lambda) d\lambda \quad (r = 0, 1, 2, \dots); \quad (18.1)$$

即假定不同种的频率  $n_0, n_1, n_2, \dots$  (其中  $n_r = S^* p_r$ ) 的分布有复合泊松分布的形式 (看 129 页)。

观察分布是理论分布的不完全形式, 0 类被丢失了。一

般我们不知道整个种群的种数  $S^*$  的值,大致从集合——它只是种群的一个样本——中失去了一些种。假设观察的种数是  $S$ , 则  $S^* - S = n_0$  是集合中由 0 个成员代表的种数,它是没有表出的。

值得将这种情况与用样方抽样研究一个种(比如植物种)的空间格局时所得到的情况,作一对照。后者,我们可以对位于不同地方的已知数目的不同样方中,数出该种的个体数目,因此能够数出空样方(其中没有这个种)的数目,于是得到  $n_0$  的经验值。另一方面,在求集合中种-多度的经验分布时,我们只考查一个区域(相当于一个样方),数出它包含的  $S^*$  个不同种的每个种的成员数目,因为  $S^*$  是未知的,所以  $n_0$  也是未知的。

现在我们考虑已经用来拟合观察的种-多度数据的复合泊松分布族中的那些分布。

## 二、对数级数或对数级数分布

假设不同种的  $\lambda$  值有皮尔逊 III 型分布,即(18.1)中的  $f(\lambda)$  给为

$$f(\lambda) = \frac{P^{-k} \lambda^{k-1} e^{-\lambda P}}{\Gamma(k)}, \quad \lambda \geq 0, \quad (18.2)$$

具有  $k, P > 0$ 。

则  $p_r$  是负二项变量(看 130 页),即

$$p_r = \frac{\Gamma(k+r)}{r! \Gamma(k)} \left( \frac{P}{1+P} \right)^r \left( \frac{1}{1+P} \right)^k \quad (r = 0, 1, 2, \dots) \quad (18.3)$$

令  $P/(1+P) = X$  是方便的,因此

$$p_r = \frac{\Gamma(k+r)}{r! \Gamma(k)} (1-X)^k X^r \quad (0 < X < 1).$$

下面考虑已知略去了 0 类的条件下,一个种将包含  $r$  个个体

的概率  $p_r'$ , 即它是不完全负二项分布的项。

因为

$$p_0 = (1 - X)^k, \quad (18.4)$$

所以

$$p_r' = \frac{p_r}{1 - p_0} = \frac{\Gamma(k + r)}{r! \Gamma(k)} \frac{(1 - X)^k X^r}{[1 - (1 - X)^k]}. \quad (18.5)$$

集中与  $r$  无关的项为一个常数  $C$ , 给出

$$p_r' = C \frac{\Gamma(k + r)}{r!} X^r$$

其中

$$C = \frac{(1 - X)^k}{[1 - (1 - X)^k]} \cdot \frac{1}{\Gamma(k)}.$$

正如 136 页已指出的, 参数  $k$  测量  $\lambda$  的变异性 (倒数)。当不同种的密度彼此只有轻微差别时, 可望  $k$  有大的值; 而它们的密度显著不同时,  $k$  有小的值。自然群落中, 往往发现种间多度的差别是特别大的, 这一点导使 Fisher (参看 Fisher, Corbet 和 Williams, 1943) 提出在  $p_r'$  的公式中, 令  $k \rightarrow 0$  可得到一个近似的种-多度比例。

应当注意, 若在 (18.2) 中容许  $k$  趋于 0, 会带来数学上的困难。这样  $f(\lambda)$  变成  $\lambda^{-1} e^{-\lambda p}$ , 它在原点是不可积的 (Holgate, 1969); 结果是我们不能规格化此函数, 以保证  $\int_0^{\infty} f(\lambda) d\lambda = 1$ , 而这是任何合法的概率分布函数都必须具备的。

但是, 在 (18.5) 中让  $k \rightarrow 0$ , 给出  $p_r'$  的极限形式, 可见

$$\pi_r = \lim_{k \rightarrow 0} p_r' = \gamma \frac{\Gamma(r)}{r!} X^r = \gamma \frac{X^r}{r} \quad (r = 1, 2, \dots),$$

其中  $\gamma = \lim_{k \rightarrow 0} C$ . 注意

$$\sum_{r=1}^{\infty} \pi_r = -\gamma \ln(1 - X) = 1,$$

可以计算出  $r$ , 它为

$$r = \frac{-1}{\ln(1-X)}$$

表达式  $rX'/r$  是一个种将由集合中的  $r$  个个体代表的概率。因此, 具有  $r$  个个体的种的期望频率为

$$n_r = Sr \frac{X'}{r} \equiv \alpha \frac{X'}{r}, \quad (18.6)$$

其中  $S$  是集合中总的种数, 且  $Sr = \alpha$ 。这就是通常在生态学文献中给出的对数级数形式, 应当强调, 形如  $\alpha X'/r$  的表达式表示期望频率并非概率。

现在我们可以用参数  $\alpha$  和  $X$  来表示  $S$ ——观察的种数, 及  $N$ ——集合中所有种的个体数。于是

$$S = \sum_{r=1}^{\infty} n_r = \sum_{r=1}^{\infty} \frac{\alpha X^r}{r} = -\alpha \ln(1-X). \quad (18.7)$$

$$N = \sum_{r=1}^{\infty} r n_r = \sum_{r=1}^{\infty} \frac{r \alpha X^r}{r} = \frac{\alpha X}{1-X}. \quad (18.8)$$

一旦  $S$  和  $N$  对某个特定集合是已知的时候, 可以解这两个方程 (参看 Fisher, Corbet 和 Williams, 1943) 而给出这些参数的总体真值的估计量  $\hat{\alpha}$  和  $\hat{X}$ 。Bliss (1965) 和 Nelson 与 David (1967) 也讨论了这些参数的估计。

$X$  的量值只取决于从母体中取样的大小。因而, 如果我们增加所取集合的面积, 或者延长灯光诱虫器的操作时间, 那末, 倘若样本仍然来自相同的母体, 则只影响  $X$  值的改变。

第二个参数  $\alpha$  不受样本大小的影响, 它是群落的一个内在性质。可以看到对已知的  $X$ ,  $\alpha$  与  $S$  成比例。因此, 在具有相同的  $X$  和  $N$ , 并且其种多度都由对数级数分布来刻画的两个集合中, 具有较多种的集合将有较高的  $\alpha$  值; 因而高的  $\alpha$  值对应于直观意义下的高多样性。当  $\alpha$  高时, 富集种远不如稀

疏种那样普遍;而当  $\alpha$  低时,富集种相对地比较普遍。

如果用对数级数去拟合种-多度的观察频率表,则不可能估计总体中总的种数  $S^*$ 。为了看出这一点,注意在得到 (18.6), 即  $n_r = \alpha X^r / r$  时,我们让负二项级数中的  $k \rightarrow 0$ ; 而  $k = 0$  意指集合中没有代表的种数  $n_0$  是无限的。这是从 (18.4) 中,当  $k = 0$  时有  $p_0 = (1 - X)^k = 1$  的事实得出来的。事实上,我们假设的不是  $k = 0$ , 而仅仅是  $k$  非常小,这同样说明,剩下的未收集到的种是无限的。

现在假设扩大正在研究的群落,并非增加抽样区域的大小,而是扩大当做群落成员的种的范围。例如,在考虑灯光诱虫器集合时,我们可以只把蛾子当做群落,或者研究由所有被诱捕到的昆虫构成的较大群落。同样,在研究某一森林中的鸟时,我们可以只考虑能歌唱的鸟,或者另外考虑由所有的鸟构成的较大群落。如果在一个限制较窄的群落中,种-多度形成一个对数级数,则在较宽限定的群落中的多度可以由不同的对数级数(各有自己的参数)混合而成。Anscombe (1950) 已指出,此时可望比具有相同  $N$  和  $S$  的单一对数级数的情况,会发现更多的非常稀疏和非常富集的种,而有较少的中等多度的种。

正如已经提到的,在用对数级数拟合经验数据时,暗中已假设在样本集合已包括的那些种以外,还有不能估计的大量种。这就促使人们猜想,从研究的母体群落中取得太小的样本,就容许得出关于种-多度关系的任何结论。推导有生态意义结论的另一障碍是,除了上述导出的对数级数分布以外,还有大量其它机理可以算出群落的种-多度分布;一个经验的种-多度分布本身不能给出如何选择它们的证据。Boswell 和 patil (1971) 及 Watterson (1974) 已综述并比较了这些模型。

### 三、离散的对数正态分布

再考虑 (18.1)。为了推导对数级数分布，我们用皮尔逊 III 型分布的概率密度函数去代替  $f(\lambda)$ 。现在我们令  $f(\lambda)$  是对数正态分布的概率密度函数；即假设  $\lambda$  值是来自具有概率密度函数为

$$f(\lambda) = \frac{1}{\lambda \sigma \sqrt{2\pi}} \exp \left[ -\frac{1}{2\sigma^2} \left( \ln \frac{\lambda}{m} \right)^2 \right] \quad (18.9)$$

的分布中大小为  $S^*$  的一个样本。等价地，假设  $\ln \lambda$  是正态分布的，其密度函数为

$$\phi(\ln \lambda) = \frac{1}{\sigma \sqrt{2\pi}} \exp \left[ -\frac{1}{2\sigma^2} \left( \ln \frac{\lambda}{m} \right)^2 \right].$$

于是  $E(\ln \lambda) = \ln m$ ,  $\text{var}(\ln \lambda) = \sigma^2$ 。注意  $\ln m$  既是  $\ln \lambda$  的中位数也是其均值，因此  $m$  是  $\lambda$  值的中位数，或者说中位的多度。

将 (18.9) 中  $f(\lambda)$  的公式代入 (18.1)，给出了泊松对数正态概率

$$\begin{aligned} p_r &= \frac{1}{r! \sigma \sqrt{2\pi}} \int_0^{\infty} e^{-\lambda} \lambda^{r-1} \exp \left[ -\frac{1}{2\sigma^2} \left( \ln \frac{\lambda}{m} \right)^2 \right] d\lambda \\ &= \frac{1}{r! \sigma \sqrt{2\pi}} \int_0^{\infty} \exp \left[ -\lambda + r \ln \lambda \right. \\ &\quad \left. - \frac{1}{2\sigma^2} (\ln \lambda - \ln m)^2 \right] \frac{d\lambda}{\lambda}. \end{aligned} \quad (18.10)$$

它是集合(或样本)中一个种由  $r$  个个体代表的概率， $r = 0, 1, 2, \dots$ 。因此，这个概率取决于两个参数： $\sigma^2$  和  $m$ ； $\sigma^2$  与样本的大小无关，但  $m$ ——中位多度，是样本大小的函数。

Grundy (1951) 提出，令  $\ln \lambda = x$ ，得到 (18.10) 的另一种形式。于是  $p_r$  变为

$$p_r = \frac{1}{r! \sigma \sqrt{2\pi}} \int_0^{\infty} \exp \left[ e^{-x} + rx - \frac{1}{2\sigma^2} (x - \ln m)^2 \right] dx.$$

这个积分没有简明的表达式,但是 Bulmer (1974) 已推出一个近似公式,可以在  $r \geq 10$  时估计  $p_r$ . 对  $r < 10$ , 必须应用数值积分. 然而, Preston (1948)——他是首先对野外观察检验这个分布的人——只用到理论的对数正态分布去分组观察频率. 这等于假设每个种都由它的期望个体数表出, 并且这些数目都不受到抽样的变化. 根据 Bliss (1965), 这样的近似完全够了.

正如对数级数一样,在离散的对数正态分布时,观察级数也是不完全的;除了  $S$  个观察到的种以外,假设其余的种在总体中是存在的,但碰巧在集合中漏掉了.

现在考虑 Preston (1948) 分组  $r$  值的原始方法,其结果导致他首先提出了拟合对数正态分布. 因为观察的种-多度的直方图通常明显地是  $J$ -形的(参看图 18.1), 对低的  $r$  值有很少几个高的频率, 同时有表示少数富集种的一个长尾巴, 这就自然而方便地按对数标度画出  $r$ . 另外,正如 Preston 讲的:“普遍性是相对的”, 我们可以说某一个种有另一种的许多倍那样普遍. 因此, Preston 选用了一种最自然的程序进行分组, 他称之为“倍程”; 即每一组的中点是前一组中点的两倍.

它取  $r = 1, 2, 4, 8, \dots$  作为组的边界, 因此组的中点是  $r = 1 \frac{1}{2}, 3, 6, 12, \dots$ . 落在组边界上的一个种, 例如它包含  $2^x$  个个体, 则认为种的一半分布在倍程  $(2^{x-1}, 2^x)$  内, 而另一半分布在倍程  $(2^x, 2^{x+1})$  内. 按此方式对观察分组并画图(它相当于用 2 为底的对数在半对数坐标纸上画图)的时候, 得到的结果图 18.2 是个代表. 这个直方图看起来好像很



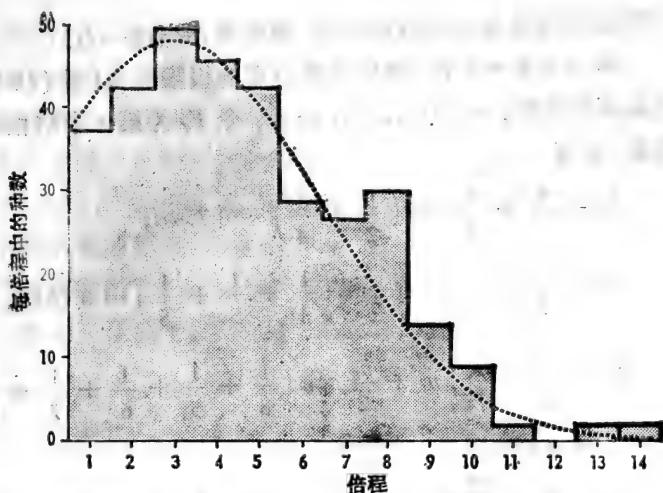


图 18.2 在灯光诱虫器捕获的蛾子集合中种的多度。数据是 Preston (1948) 文章中引用 Birks (1937)。Preston 拟合的曲线是  $n(R) = 48 \exp[-0.207(R - R_0)^2]$ ，其中  $n(R)$  是第  $R$  个倍程中的种数， $R_0 = 3$  是众数倍程的数目

符合一个左边截断的对称正态曲线。这就导出这样的概念：不同种的  $\lambda$  值可能正好是对数正态分布的。

曲线左边的截断 (Preston 叫做“隐线”) 是不可避免的。这些种很稀疏，以致在现在大小的样本中期望个体数小于 1，我们不能在样本中发现它。因此，这些没收集到种的相对的多度不能观察到。如果样本大小加一倍，则每个种的期望个体数也加一倍。于是整个曲线可能向右移动一个倍程，或者等价地说，隐点(或截断点)将向左边移动一个倍程，以前失去了一些种现在在集合中找到了。

Preston 观察的特点在于：当种分组成倍程的时候，观察直方图往往在右边某一个倍程第一次出现最大值。换言之，观察的倍程频率先增加而后减小。如果种-多度分布遵从于

对数级数就不会出现这种情况,现在将指出这一点。

考虑当  $X = 1$  时,对数级数分布的极限形式[看 (18.6)]。它是调和级数:  $\alpha, \alpha/2, \alpha/3, \dots$ 。令  $F_r$  为第  $r$  个倍程中的种数,则有

$$F_1 = \frac{n_1}{2} + \frac{n_2}{2} \propto \alpha \left( \frac{1}{2} + \frac{1}{4} \right) = 0.750\alpha,$$

$$F_2 = \frac{n_2}{2} + n_3 + \frac{n_4}{2} \propto \alpha \left( \frac{1}{4} + \frac{1}{3} + \frac{1}{8} \right) = 0.708\alpha,$$

$$F_3 = \frac{n_4}{2} + \sum_{i=5}^7 n_i + \frac{n_8}{2} \propto \alpha \left( \frac{1}{8} + \frac{1}{5} + \frac{1}{6} + \frac{1}{7} + \frac{1}{16} \right) \\ = 0.697\alpha,$$

$$F_4 = \frac{n_8}{2} + \sum_{i=9}^{15} n_i + \frac{n_{16}}{2} \propto \alpha \left( \frac{1}{16} + \frac{1}{9} + \dots + \frac{1}{15} + \frac{1}{32} \right) \\ = 0.694\alpha,$$

.....

可见在逐次的倍程中频率单调减小。当  $X < 1$  时,更加可知倍程的频率也必将单调减小,因此,在隐线的右边不可能有极大,这就是 Preston 往往如此观察的原因。依据假定的  $\lambda$  的对数正态分布就克服了对数级数分布的这一缺陷。

种-多度曲线是对数正态的情况下,估计总体中包括未收集到种在内的总的种数  $S^*$  就成为可能的了。因此,如果在拟合数据的截断对数正态曲线以下的面积等于  $S$  (样本的种数) 的话,则完整的未截断曲线以下的面积就给出了  $S^*$  的估计。Bliss (1965) 叙述了这种计算。

#### 四、负二项分布

正如已经讲过的,假设  $\ln \lambda$  有正态的分布,保证了对数地分组时种-多度频率在减小以前将增到某个众数的 (modal)

值,倘若样本充分大,使得隐线落在众数左边的话。但是,这个假设也需要假定  $\lambda$  本身有某个大于 0 的众数值;也就是说,假设非常稀疏的种以及非常富集的种比起某个中等多度值的种来说是较少见的。在此要求下, Preston 的假设最显著地不同于 Fisher, Corbet 和 Williams (1943) 的假设。但是,这并不是必需的要求,即使  $n_1 > n_2 > \dots > n_r > \dots$ , 种的频率对倍程的图形仍可以表为有峰分布。

做为一个例子,我们按 Brian (1953) 的办法,假设观察

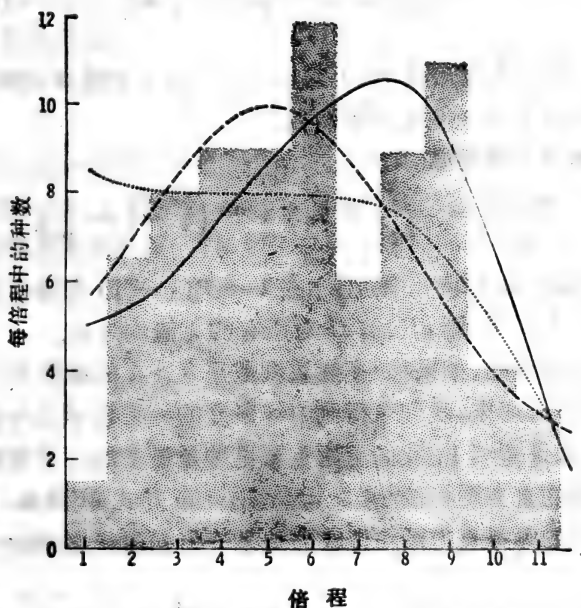


图 18.3 三种理论曲线及被拟合的直方图。实线:  $k=0.20, P=642$  的负二项分布;破折线:  $n(R) = 10 \exp[-0.194(R - R_0)^2]$  的对数正态分布;点线:  $\alpha = 11.18$  的对数级数分布。这些曲线是拟合同一饲养鸟总体的数据(带点的直方图)。

【数据来自 Saunder (1936), 引自 Brian (1953), 制图来自 Brian (1953)】

的  $n_r$  可以用截断的负二项级数来分组, 对它不假设  $k \rightarrow 0$ . 下面将指出种的频率对倍程数的图形可以按对数正态级数同样的方式给出一个有峰分布. 但是, 这种情况下曲线是倾斜的而不是对称的(看图 18.3). 同前, 除非样本充分大, 否则众数可以在隐线的左边, 因此是隐蔽的. 只有大的样本, 直方图才会显示出有峰的形状.

下面假设  $n_r$  构成一个负二项分布. 这等于假设不同种的密度 ( $\lambda$  的值) 有皮尔逊 III 型分布. 现在我们必须探讨此分布的样式, 它有密度函数

$$f(\lambda) = \frac{1}{\Gamma(k)} P^{-k} \lambda^{k-1} e^{-\lambda/P}. \quad (18.2)$$

特别, 我们希望知道  $f(\lambda)$  是从它在  $\lambda = 0$  的值单调减小呢, 还是在某个  $\lambda > 0$  有一个众数.

假设  $P$  是常数, 则

$$\frac{df(\lambda)}{d\lambda} = \frac{1}{\Gamma(k)} P^{-k} \lambda^{k-2} e^{-\lambda/P} \left( k - 1 - \frac{\lambda}{P} \right).$$

可见, 如  $k > 1$ , 则  $f(\lambda)$  在  $\lambda = P(k - 1)$  有极大; 然而, 如  $0 \leq k \leq 1$ , 则  $df(\lambda)/d\lambda$  对所有的  $\lambda$  值均为负.

由此可知, 如果种-多度数据是用  $k > 1$  的截断的二项级数去拟合, 那末, 我们可得到中等多度的种将较罕见种普遍的结论; 如果  $k \leq 1$ , 我们可断定罕见种是最多的. 于是种频率未分组的直方图将按  $n_1 > n_2 > \dots$  的方式单调减小, 然而分组的频率直方图可以在右边某一倍程第一次有一个众数.

当具有  $k > 0$  的负二项分布符合数据时, 能从样本的观察去估计  $S^*$ . 一个种将包含  $r$  个个体的概率是

$$p_r = \frac{\Gamma(k+r)}{r! \Gamma(k)} \frac{P^r}{(1+P^r)^{k+r} [1 - (1+P^r)^{-k}]^r}$$

$$(r = 1, 2, \dots) \quad (18.11)$$

此分布的均值和方差为

$$E(r) = \frac{kP}{1 - (1 + P)^{-k}},$$

$$\text{var}(r) = (1 + P + kP)E(r) - [E(r)]^2.$$

因此，参数  $P$  和  $k$  可以由经验分布的均值和方差来估计。于是，因为

$$S^* = \frac{S}{1 - (1 + P)^{-k}}, \quad (18.12)$$

所以我们可以由  $S$  和  $P, k$  的估计值去估计  $S^*$ 。此估计的抽样方差还不知道。

## 五、几何分布

再次假设群落中不同种的泊松参数  $\lambda$  的不同值有 III 型分布；但此处，不容许  $k \rightarrow 0$ （它得到对数级数分布），或者让  $k$  取由数据控制的值（它得到负二项分布），而假定  $k = 1$ 。

在 (18.2) 式  $f(\lambda)$  的概率密度函数中，可令  $k = 1$ ，则它变成

$$f(\lambda) = \frac{1}{P} e^{-\lambda/P}, \quad \lambda \geq 0 \quad (18.13)$$

它是指数分布的概率密度函数（参看 31 页）。或者可以在 (18.11) 中，令  $k = 1$  而给出变量（种的个体数）取非零的已知值  $r$  之概率  $p_r$ ，则

$$p_r = \left( \frac{P}{1 + P} \right)^{r-1} \frac{1}{1 + P}, \quad (r = 1, 2, \dots) \quad (18.14)$$

它是几何分布——指数分布的离散形式。此分布的均值为  $1 + P$ 。若此分布拟合，则可估计出  $S^*$ 。从 (18.12) 可见  $S^* = S(1 + P)/P$ 。

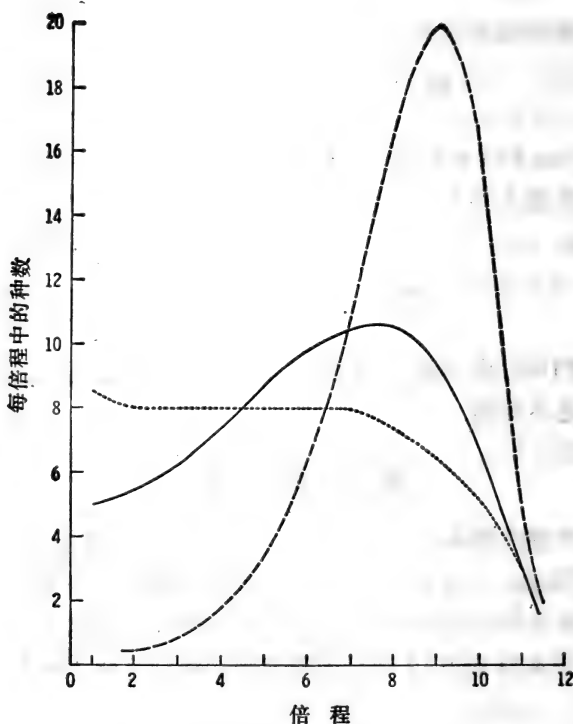


图 18.4 三种复合的泊松分布。实线和点线分别是图 18.3 中已给出的负二项分布和对数级数分布。虚线是具有相同均值  $1+P = 179.4$  的几何分布(此分布虽然是离散的,但为清楚起见,表成了连续曲线)

每当负二项分布拟合于野外数据, 都发现  $k$  显著小于 1 (Brian, 1953)。从表示具有同一均值的三个分布(对数级数, 负二项和几何分布)的图 18.4 是清楚的, 方差随  $k$  增大而减小, 同时低  $r$  值(即稀疏种)的比例变小。这说明几何分布将很难给出对实际数据的好拟合, 因为正如已经看到的, 大多数集合有如图 18.1 所示的那种形式的种-多度分布。

这个分布已被广泛地检验，但不是这里给出的形式。已用到它的场合都是集合的种数  $S$  较低的情况；于是趋向于对  $S$  个不同的  $r$  值有  $n_r = 1$ ，其余有  $n_r = 0$ 。这样，要分组  $n_r$  个值以给出能用某理论分布去拟合观察频率分布，是不现实的；替代地，我们只有一系列  $n_r = 1$  的  $r$  值。这些值习惯上表成  $N_i^D (i = 1, 2, \dots, S)$ ，并且种的标号要使得  $N_1 \leq N_2 \leq \dots \leq N_s$ 。于是  $N_1$  是最罕见种的个体数，……， $N_i$  是第  $i$  罕见种的个数，……，而  $N_s$  是最普遍种的个体数。现在我们看到， $N_i$  事实上是观察随机变量的第  $i$  个顺序统计量。因此，要判断任一选择的理论分布对观察的拟合，我们必须得到此分布的顺序统计量之期望值。这可如下进行 (David, 1970)。

首先考虑来自任一母体的  $S$  个随机变数的样本，假设母体的概率密度函数为  $f(\lambda)$ ，累积分布函数为  $F(\lambda)$ 。记  $\mu_{a:i}$  为第  $a$  个顺序统计量的期望，我们有

$$\mu_{a:i} = S \binom{S-1}{a-1} \int \lambda [F(\lambda)]^{a-1} [1-F(\lambda)]^{S-a} f(\lambda) d\lambda,$$

其中积分遍及  $\lambda$  的可能范围。

现在假设母体是指数的，因此如 (18.13)， $f(\lambda) = (1/P)e^{-\lambda/P}$  且  $F(\lambda) = 1 - e^{-\lambda/P}$ 。因为  $P$  仅是一个标度因子，所以不失一般性可令  $P = 1$ 。于是指数分布期望的第  $a$  个顺序统计量，有

$$\begin{aligned} \mu_{a:i} &= S \binom{S-1}{a-1} \int_0^{\infty} \lambda (1 - e^{-\lambda})^{a-1} (e^{-\lambda})^{S-a} e^{-\lambda} d\lambda \\ &= \frac{S^{(a)}}{(a-1)!} \int_0^{\infty} \lambda e^{-\lambda} (e^{-\lambda} - 1)^{a-1} d\lambda \end{aligned}$$

1) 这里我们用传统的生态学记号。此为  $N_i$  是顺序统计量，应与统计的用法一致；依靠更精细的符号  $N_{(i)}$  或许更清楚一些。

$$\begin{aligned}
&= \frac{S^{(a)}}{(a-1)!} \sum_{j=0}^{a-1} (-1)^j \binom{a-1}{j} \\
&\quad \cdot \int_0^{\infty} \lambda \exp[-(s-a+j+1)\lambda] d\lambda \\
&= \frac{S^{(a)}}{(a-1)!} \sum_{j=0}^{a-1} (-1)^j \binom{a-1}{j} \frac{1}{(S-a+j+1)^2} \\
&= \sum_{j=0}^{a-1} \frac{1}{S-j}. \tag{18.15}
\end{aligned}$$

一个  $S$  种群落的第  $a$  种(从小到大排列)之个体数可给为 (18.15) 这一假设, 已常被接受. 这是由 MacArthur (1957) 首先提出的种-多度的著名“分割线段”模型所预测的值, 他的讨论如下. 假设  $S$  个种它们自身之间随机地分割环境, 因而它们占有不相重迭的生境; 也就是说, 让每个种的个体数与种的生境大小成比例. 于是以此类推, 被分割的生境空间可以比拟成单位长度的一条线(或一根棍), 我们假定将此线随机地分成  $S$  段; 各段的长度从最小到最大排列起来, 以表示从最罕见到最普遍排列的第 1 种、第 2 种, ……第  $S$  种的多度. 如果假若这些种自身之间所分割的是一个多维的生境空间, 则这种类比是不合理的, 因为(正如我们在第 12 节和 16 节已强调过的) 没有唯一的方式将高于一维的空间随机地划为不相重迭的部分; 用于随机分割一维空间的推理不能外推到高维的空间. 但是, 此模型的这一缺陷很容易消除, 我们可假定这些种所分割的仅是某一个限制多度的因子. 如果确系如此, 则分割线段的类比可以成立, 于是 (18.15) 的推导可如下进行 [这里给出的论证是 Whitworth (1934) 在他的定理 LV 和 LVI 中所给论证的意释].

想象单位长度的一条线由其上随机设置的  $S-1$  个点所切割, 于是形成了  $S$  个随机线段. 让线段的长度从最小到最



大排列为  $l_1, l_2, \dots, l_s$ . 现在令

$$l_2 - l_1 = d_1, l_3 - l_2 = d_2, \dots, l_s - l_{s-1} = d_{s-1};$$

即  $d_r$  是线段按长度增大的次序排列时, 第  $r$  和第  $r+1$  两段长度之差. 显然, 原线的长度给为

$$1 = S l_1 + (S-1)d_1 + (S-2)d_2 + \dots + d_{s-1}.$$

右端  $S$  项中之每一项都有相等的期望, 因为所有项都遵从的唯一条件是它们的和为 1. 因此

$$\begin{aligned} E(S l_1) &= E[(S-1)d_1] = E[(S-2)d_2] = \dots \\ &= E(d_{s-1}) = \frac{1}{S}, \end{aligned}$$

所以

$$E(l_1) = \frac{1}{S^2}, \quad E(d_1) = \frac{1}{S(S-1)}, \quad E(d_2) = \frac{1}{S(S-2)},$$

一般地

$$E(d_i) = \frac{1}{S(S-i)}.$$

于是可以看出:

$$E(l_2) = E(l_1) + E(d_1) = \frac{1}{S^2} + \frac{1}{S(S-1)},$$

$$\begin{aligned} E(l_3) &= E(l_1) + E(d_1) + E(d_2) \\ &= \frac{1}{S^2} + \frac{1}{S(S-1)} + \frac{1}{S(S-2)}, \end{aligned}$$

⋮

$$E(l_s) = E(l_1) + \sum_{i=1}^{s-1} E(d_i) = \frac{1}{S} \sum_{j=0}^{s-1} \frac{1}{S-j},$$

除了比例常数以外, 与 (18.15) 相同. 当种从最罕见到最普遍排列时, 分割线段模型证实第  $\alpha$  种的期望个体数为

$$E\left(\frac{N_\alpha}{N}\right) = E(l_s) = \frac{1}{S} \sum_{j=0}^{s-1} \frac{1}{S-j}. \quad (18.16)$$

因此, 分割线段模型等价于种-多度是指数分布的假设,

而它又是有 III 型分布假设的一种特殊情况(还可参看 Cohen, 1968 和 Engen, 1974)。

根据一个群落检验此模型对观察的拟合是不可能的, 除非有许多的种使得几何级数拟合并且对比一组  $n_i$  值。对于低的  $S$  值, 野外数据仅仅包括一系列  $N_i$  值 (第  $i$  种的个体数,  $i = 1, 2, \dots, S$ ), 并且它们少到不能分组。在这种情况下, 将这些观察值与由 (18.16) 给出的期望值比较是不合法的。这是因为  $E(l_a)$  (比如) 是在无限多次分割线段试验中第  $a$  短的线段之期望平均长度。没有什么理由希望在任一特别情况下第  $a$  段有此长度 (Pielou, 1975a)。确实,  $S$  个值的变量  $(l_1, l_2, \dots, l_s)$ , 其中有  $l_1 \leq l_2 \leq \dots \leq l_s$  和  $\sum l_i = 1$ , 其联合概率分布是

$$f(l_1, \dots, l_s) = \begin{cases} (S-1)! & \{(l_1, \dots, l_s): 0 \leq l_1 \leq \dots \leq l_s \leq 1\} \\ 0 & \text{否则。} \end{cases}$$

[这是顺序的  $(S-1)$  维变量的 Dirichlet 分布 (Wilks, 1962), 所有参数都等于 1.]

等价地, 我们可以说向量  $(l_1, l_2, \dots, l_s)$  的所有可能值是等可能的。因此, 由形如  $(N_1, \dots, N_s)$  的一个观察值与其期望值的比较不可能检验分割线段的假设; 同时还可指出 (Pielou, 1975a), 组合来自大量群落的数据也不允许做这种检验。

## 六、种-面积曲线和收集者曲线

关于种-多度关系的大多数工作, 都是动物生态工作者研究大的动物集合时进行的。对植物群落相应的研究不能按同样的方法进行, 因为在一个植被样本中要数出每个不同种的个体植物数是很少可能的(参看 121 页)。因此, 可以拟合种-多度分布的数据一般不能得到。

一种替代的方法是,收集种-面积曲线的数据。以不同大小的样方反复地抽样一个植被区域,并对每个样方记录它包含的种数。这样我们可以研究样方面积与每样方平均种数之间的关系。

我们假定在一已知样方中所有种的植被是由许多“植物单位”组成的。这些植物单位本身都是不能识别的,同时也不能计数。我们打算准确地规定这些单位是什么,只假设它们的数目与样方的面积成比例。用  $N$  表示在一单位面积的样方中植物单位数目。

现在假设我们希望判断种-多度是否有对数级数分布,如果是这样的话,由  $r$  个植物单位代表的种的期望数必然给为形如  $\alpha X^r/r$  的项。用  $S_1$  记单位面积样方中不同种的数目,则可推得[从 289 页上的 (18.7) 和 (18.8)]:

$$N = \frac{\alpha X}{1 - X},$$

和

$$S_1 = -\alpha \ln(1 - X) = \alpha \ln \left( 1 + \frac{N}{\alpha} \right). \quad (18.17)$$

现在设用面积为  $q$  的样方重复抽样。合并所有种的每一样方中的植物单位数变成  $N_q$ , 我们用  $S_q$  记种的期望数目。从 (18.17) 可以看出

$$S_q = \alpha \ln \left( 1 + \frac{N_q}{\alpha} \right),$$

或者,当  $q$  很大时,

$$S_q \simeq \alpha \ln \frac{N_q}{\alpha} = \alpha \ln \frac{N}{\alpha} + \alpha \ln q. \quad (18.18)$$

因此,如果种-多度分布有对数级数的形式,并且以充分大的样方进行抽样,那末看来好像每样方的种数会与样方面积的对数成比例。

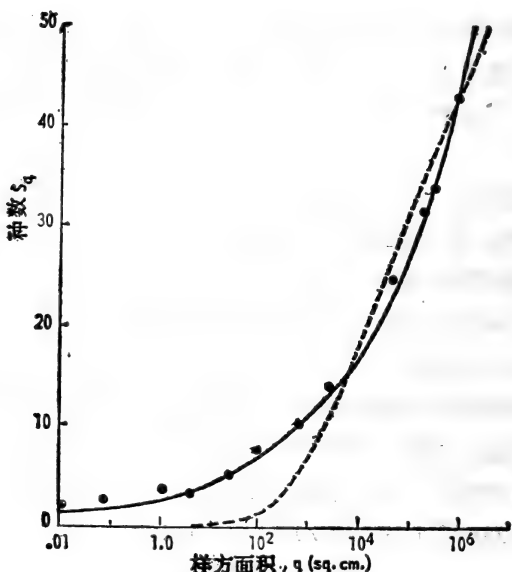


图 18.5 种-面积曲线。圆点：Hopkins (1955) 群落 II 的数据。破折线：Hopkins 拟合的曲线  $S_q = 5.71 \ln(1 + q/420)$ 。实线：Kilburn (1966) 拟合的曲线  $S_q = 2.82q^{0.20}$ 。  
(转引自 Kilburn (1966), 他给出的曲线方程  $S_q = 17.8q^{0.20}$ , 因为他用  $1\text{m}^2$  而不是  $1\text{cm}^2$  作为面积单位)

Hopkins (1955) 对几个面积为  $400\text{米}^2$  的植物群落(包括灌木丛生的荒地, 沼泽, 森林和牧场), 用了面积范围直到  $100\text{米}^2$  的样方去抽样, 他发现观察的种-面积的对数之曲线, 在大样方时粗略地是线性的, 但对小的样方曲线变平了, 观察的种数超过了期望(图 18.5 表示了一个例子)。

但是, 诸如此类的结果, 并不允许我们对这些植物的种-多度关系作出结论, 甚至是近似的结论。在用曲线  $S_q = \alpha \ln(1 + N_q/\alpha)$  拟合观察时, 为了检验种-多度频率构成对数级数这一假设, 我们暗中假设了此植被镶嵌有如此细密的纹理, 以致它的镶块相应于“植物单位”, 并且假设了不同种的镶块是随机混合的。只有这两个假设都成立时, 一个样方中包

含的东西才构成总体的一个随机样本。显然，要推出理论的种类-面积曲线，我们必须做的假设不仅是关于种-多度曲线的形式，而且还要关于植被镶嵌的纹理以及种混合的方式。需要非常精细的假设，同时探究它们的结果是困难的。

无论如何，设法找到描述种与面积关系的经验公式看来是有价值的。如何解释这样的公式，显然是不清楚的。它们不能提供直接与种-多度有关的证据，因为正如已经讲过的，在决定种-面积曲线的形状时，植被的空间格局至少与种-多度关系同样重要。

Kilburn (1966) 已讲了种-面积曲线的实际研究，他对面积为 900 米<sup>2</sup>的群落用了大小范围直到 100 米<sup>2</sup>的样方去抽样，所研究的群落有草原、落叶的森林和松森林。他发现用  $S_q = kq^z$  形的曲线（具有由数据估计的参数  $k$  和  $z$ ）去拟合观察要比 Hopkins 检验的曲线好一些。他断定，一般说来是种数的对数而不是种数本身，与面积的对数成比例。图 18.5 表出了这两种曲线拟合 Hopkins (1955) 数据的一个例子；该植被是被羊吃得很厉害的牧场。

在构造真确的种-面积曲线时，重要的是保证不同面积的样方（或大的样地）是彼此无关的；它们不能是嵌套的。如果它们是嵌套的，则得到“收集者曲线”。

收集者曲线经常是无意中构成的。如果我们试图编出某限定区域内全部种的表，那么就希望反复地检查至今收集的种数对至今考查的区域的图形，以便判断曲线是否拉平了。显然，因为种数无疑是有限的，曲线终归必达到  $S^*$  值而后停止；但是这种做法依赖于种多度分布的形式。确实，倘若群落的镶嵌是细密纹理的，则种-对数面积曲线（即收集者曲线）的形状是相当有意义的，同时它也是孤独种（那些由一个个体代表的种）在集合中的比例。

Holgate (1969) 已经指出, 如果种多度遵从对数级数分布, 则  $S$  随对数面积增加而不会拉平 (如图 18.5), 同时收集的孤独种比例  $n_1/S$  上升并保持在不变的水平上. 相反, 如果基础的种多度分布是负二项的, 则  $S$  的增加率逐步下降, 以致  $S$  渐近地接近于  $S^*$ ; 并且  $n_1/S$  在最先上升达到最大值后, 再下降到 0.

让我们注意这些结论的进一步结果. 假若在所关心的区域已经全面普查后仍然有相当比例的孤独种, 显然必有如下两个结论之一: (1) 涉及的群落比研究的部分占有更大的区域, 我们只考查了其中一部分; (2) 并不真是一个自主的群落 (即严格意义下封闭移栖的群落), 而是选取的区域含有从别处移来的孤独种的偶然集合, 或者含有这样一些种的个体, 它们的出现范围正好与选取区域在其周围重合.

要想分辨这些不同的可能性可以如下进行. 为了对研究的区域所包含的群落 (或假群落) 提供最有代表性的样本, 假设已由系统设置的样方阵列进行抽样. 有两种构成收集者曲线的方法. 我们可以数出样本中的累计种数, 样本的增加有两种方式: (1) 从整个样方阵列中随机选出增加样方; (2) 从区域内某点的样方开始, 再逐步地加上以该点为中心平稳扩展的圆周上的样方. 回忆, 可以假定收集者曲线有两种形状: 可能不断上升, 或者可能拉平.

这样要考虑四种可能性, 可在  $2 \times 2$  表中用标识的字母来表示它们.

收集者曲线  
平的    不断上升

样方的    随机地  
累加    扩展区域

A	B
C	D

现在假设我们按两种方式已实际构造了收集者曲线，可能出现四对结果，即  $AC$ 、 $AD$ 、 $BC$  和  $BD$ ；实际上只有三种结果是可能的。它们导出的结论如下。

$AC$ ：样本大到足以估计  $S^*$ 。区域包括一同质群落。对数级数不适于刻度种多度。

$AD$ ：区域的  $S^*$  可以估计，但群落不是同质的，并且不值得用理论分布去拟合观察的种多度。

$BC$ ：不可能。

$BD$ ： $S^*$  不可估计。不能判断群落的同质性。或许它是异质的；或者是同质的，并且种多度有对数级数分布。

注意，我们绝不能明确断定对数级数分布是不是合适的。既使在事实上它给出了好的拟合时，所考虑的“群落”可以全然不是真正同质的群落（情况  $AD$ ），或者它的适应性是不明确的（情况  $BD$ ）。如果样本太小不能使收集者曲线拉平，则我们不能令人信服地分辨是真正的对数级数分布，还是其截点（即隐线）远到右边的某种别的分布的下降一支（可能，但不一定有峰）。

值得强调  $AD$  和  $BD$  的差别。在两种情况下，同样发现孤独种的比例  $n_1/S$  与  $S$  本身一样都随对数面积而增加。情况  $AD$  应该提出这些孤独种主要是在研究区域的四周；而情况  $BD$  不能决定孤独种集中在区域四周或者是到处分散的。

在编制种多度分布或绘制收集者曲线的任何情况下，始终重要的是：观察集合中有多少个以及那些个有很少代表的种是全局稀少的（即全世界都罕见的动植物成员），有多少种只是局部稀少的。这显然必定严重影响到由形式数据分析得出的任何结论。

## 第十九节 生态多样性及其测度

### 一、引言

在十八节我们考虑了种-多度曲线,它的形式取决于两方面:群落(或总体)中存在着的不同种的数目,以及它们多度的相对比例。探讨如何按一、二个描述统计量去概括这些曲线的性质是有价值的。

当某个已经讲过的理论分布很好地符合于一个实际集合中种-多度频率时,拟合分布的参数显然适于做为描述统计量。如果是对数正态分布,则适当的统计量是总体中种的总数  $S^*$  的估计量,和对数正态曲线的方差  $\sigma^2$ 。如果是  $k \neq 0$  的负二项分布,则适当的统计量是  $S^*$  和  $k$  (参数  $P$  依赖于样本大小) 的估计量。对数级数分布有两个参数  $\alpha$  和  $X$ , 但是, 因为  $X$  是样本大小的函数, 而且  $S^*$  假设为无限大, 就只剩下  $\alpha$  做为一个描述所抽样总体内在性质的统计量。几何分布的唯一参数: (18.13) 和 (18.14) 中的  $P$ , 是样本中每个种的平均个体数; 因此, 它大大地取决于样本大小而无明确的生物意义。对于用几何分布拟合其种多度的群落而言, 只剩下一个有意义的参数  $S^* = S(1 + P)/P$ , 估计的群落之总种数。

上面所讲的统计量都有缺点, 它们不是充分广泛适用的。我们需要的描述统计量是能够用于任何群落, 不管其种-多度的分布形式如何; 甚至不能找到符合数据的理论级数时也能应用。

我们先考虑任意集合的性质, 不管该集合本身正好可以当做一个总体, 或者是某个更大母体的一个样本。描述集合显然需要两个统计量, 其中首要的、最明显的, 是它包含的种数  $S$ 。现在假定我们讨论的数据是由  $S$  个种中每一种的个



个体数所组成的序列  $N_1, N_2, \dots, N_j$ . 如以直方图的形式描画数据, 则  $s$  是数据范围, 或者说是直方图的宽度. 做为描述直方图形状的第二个统计量, 我们要求它类似于方差. 如果  $N_j$  是某个离散的定量变数的频率, 自然, 平常计算的方差是显然可用的统计量; 但是我们现在是考虑一个无序的定性变数, 个体是根据它们所属的种分类的, 没有预定的理由按任何特定的次序去排列它们. 因此, 直方图的样式最好用所谓它的“均匀度”来描述. 于是, 若所有种的多度 ( $N_j$ ) 都相等, 此分布有最大的均匀度; 不同种的多度差别愈大, 均匀度就愈小.

但在考虑均匀度本身(本节第五段)以前, 需要讨论的是所谓集合的多样性<sup>1)</sup>. 已经提出了各式各样的定义和测量多样性的方式, 这里我们详细地讨论某一些方式. 但是, 首先应当强调, 无论怎样定义的多样性, 它都是把种数和均匀度混淆起来的一个单一的统计量. 一个集合如果有许多种, 而且它们的多度非常均匀, 则说它有高的多样性; 反之, 若种数少并且其多度不均匀, 则说有低的多样性. 由此可见, 因为多样性取决于集合的两个独立的性质, 其含糊性是不可避免的; 因此, 一个种数少、均匀度高的集合, 可能和另一个种较多、均匀度低的集合, 具有相同的多样性.

在 Williams (参看 Fisher, Corbet 和 Williams, 1943) 最初引进多样性概念的时候, 并不出现这种困难. 在假设对数级数分布能够很好地符合大多数种-多度分布的情况下, 他建议用此分布的参数  $\alpha$  做为一个多样性指标(看 289 页). 这个指标只能用在对数级数确实符合种-多度数据的情况, 但是, 如果只有少数种并且每个种由不同的个体数表出, 那就不大可能确定是否如此. 因此, 除非我们手边的集合有许多种,

---

1) “多样性”有时仅用做“种数”的同义语. 这里用的不是那种意义.

并且种的多度构成对数级数，否则  $\alpha$  不适于做为一个多样性指标。我们需要有别的多样性度量，特别地，要求它既适用于大的集合，也同样适用于小的集合。

计算的多样性指标是为了解答问题而不是建立问题，这一点应当是不必要(但又必须)强调的。这些指标仅仅是某些场合下(并非处处)才有用的数值。对于计算的多样性指标已作了大量无用的研究，并且还试图解释其结果，好象这个指标本身有研究价值一样。这些指标是作为投向真正生态问题的光线(不是影子)而计算的。

## 二、多样性的信息度量

多样性的一个有用度量可以如下进行(参看 Khinchin, 1957)。开初要特别强调，我们在这里考虑无限大的种群。在测量一个有限种群的多样性时，给出的有关论证必须要修改，延到下一段讨论这些修正。

下面，假定可以把一个个体无限的种群分成  $s$  类(或种)  $A_1, A_2, \dots, A_s$ 。每个个体属于且仅属于一个类，随机选择的一个个体属于  $A_j$  类的概率是  $p_j$ ，因此  $\sum_{j=1}^s p_j = 1$ 。我们希望找出  $p_j$  的一个函数，比如  $H'(p_1, p_2, \dots, p_s)$ ，来做为种群多样性的一种度量，它满足如下条件：

1. 对于已知的  $s$ ，当对所有的  $j$ ， $p_j = 1/s$  时，此函数取其极大值。令  $L(s)$  表示这个极大值，则

$$L(s) = H'\left(\frac{1}{s}, \frac{1}{s}, \dots, \frac{1}{s}\right).$$

2. 如果我们假定存在着不含个体的第  $s+1$  类， $s+2$  类，……，种群的多样性并不改变，即

$$H'(p_1, p_2, \dots, p_s, 0, \dots, 0) = H'(p_1, p_2, \dots, p_s).$$

3. 假设种群经受另外一个分类过程, 把它分成  $t$  类  $B_1, B_2, \dots, B_t$ . 每个个体准确地属于某一  $B$ -类, 并且它将属于  $B_k$  类的概率是  $q_k$ , 有  $\sum_{k=1}^t q_k = 1$ . 于是, 这种双重分类得到了  $st$  个不同的类  $A_j B_k (j = 1, 2, \dots, s; k = 1, 2, \dots, t)$ , 并且可将一个随机选择的个体属于类  $A_j B_k$  的概率记为  $\pi_{jk}$ . 显然, 如果  $A$ -分类与  $B$ -分类是独立的, 则  $\pi_{jk} = p_j q_k$ ; 但若据以分类的属性是相关的, 则  $\pi_{jk} = p_j q_{jk}$ , 这里  $q_{jk}$  是已知一个个体属于  $A_j$ , 它将属于  $B_k$  的条件概率. 对这种双重分类种群的多样性, 我们可以写出

$$H'(AB) = H'(\pi_{11}, \pi_{12}, \dots, \pi_{st}).$$

另外, 令  $H'_j(B) = H'(q_{j1}, q_{j2}, \dots, q_{jt})$  为类  $A_j$  内部在  $B$ -分类下的多样性, 并且令

$$H'_A(B) = \sum_j p_j H'_j(B)$$

为所有  $A$  类内部在  $B$ -分类下的平均多样性. 则条件 3 将是

$$H'(AB) = H'(A) + H'_A(B).$$

如果分类是独立的, 则对所有的  $j$  都有  $q_{jk} = q_k$ , 所以

$$H'(AB) = H'(A) + H'(B). \quad (19.1)$$

我们已经逐一说明了  $H'$  要满足的三个条件, 现在来证明具有这些性质的唯一的函数是

$$H'(p_1, p_2, \dots, p_s) = -C \sum_j p_j \log p_j, \quad (19.2)$$

其中  $C$  是正常数.

但是, 在证明之前, 需要指出这些条件在生态方面如何解释.

条件 1 仅是对于已知种数的一个种群来说, 当所有的种以相同比例存在时, 保证其多样性度量达到最大值(或有最大的均匀度).

条件 2, 是保证在两个已知其种是均匀表现的种群中, 有较多种数的种群会有较高的多样性。这一点在证明中将会很清楚。

要明了条件 3 的意义, 想象  $S$  个不同树种的森林, 假设这些树又按高度分类。为了解说起见, 假设高度是离散变数, 只有  $r$  种可能的高度。  $A$ -分类是树种的分类,  $B$ -分类是高度的分类。因此, 我们可以单独地测量树种的多样性  $H'(A)$ , 以及它们高度的多样性  $H'(B)$ 。另外, 考虑到两种分类, 还可计算它们的“种与高度”的多样性  $H'(AB)$ 。条件 3 规定, 如果树种和高度是独立的 (如图 19.1a), 则  $H'(AB) = H'(A) + H'(B)$ 。这种情况下, 树种的知识没有给出关于其高度的信息, 反之也一样。但是, 如图 19.1b 那样, 某一树种全部是该种所特有的同一高度 (或等价地, 一个给定高度的树全是相同的种), 则  $H'_B(A) = H'_A(B) = 0$ , 现在的条件 3 要求  $H'(AB) = H'(A) = H'(B)$ 。此时, 树种的知识立即揭示了它的高度, 反之亦然; 没有哪一种分类会对由另一种分类得到

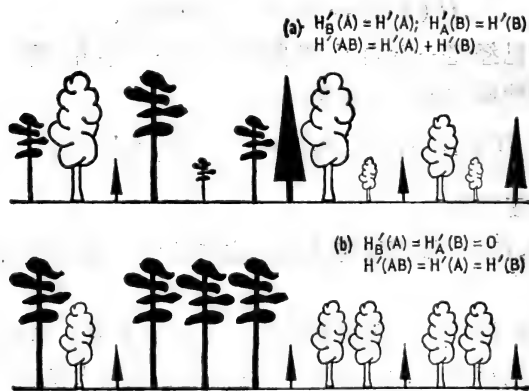


图 19.1

信息增加任何东西。为什么要求多样性度量满足条件 3 的理由,下面将会明白(看第四段)。

在推导 (19.2) 时,我们开始讨论这样一种特殊情况,对所有的  $j$ , 均有  $p_j = 1/s$ 。

$$L(s) = H' \left( \frac{1}{s}, \frac{1}{s}, \dots, \frac{1}{s} \right) = H' \left( \frac{1}{s}, \frac{1}{s}, \dots, \frac{1}{s}, 0 \right) \\ \leq H' \left( \frac{1}{s+1}, \frac{1}{s+1}, \dots, \frac{1}{s+1} \right) = L(s+1).$$

这说明  $L(s)$  是  $s$  的非减函数。

其次,考虑种群的  $m$  种相互独立的分类,  $S_1, S_2, \dots, S_m$ , 在每一种分类下,个体都按相同的比例分配到  $r$  个不同类中。因此,例如在第  $k$  种分类  $S_k$  之下,多样性为  $H'(S_k) = L(r)$ , 此关系对所有  $k$  都成立。因为分类是独立的,所以在此多重分类下,种群多样性给为

$$H'(S_1 S_2 \cdots S_m) = H'(S_1) + H'(S_2) + \cdots \\ + H'(S_m) = mL(r).$$

这一点从条件 3 可知。但是,因为种群在  $m$  种相继分类的每一步又被分成  $r$  个相等的类,所以此多重分类得到  $r^m$  个最终类,每类包含同样比例的个体。因此

$$H'(S_1 S_2 \cdots S_m) = L(r^m).$$

于是得到  $mL(r) = L(r^m)$ 。

同样,对任意两个另外的正整数,比如  $n$  和  $s$ , 也有

$$nL(s) = L(s^n).$$

现在,对任意  $r, s$  和  $n$  的值,让  $m$  选来使得  $r^m \leq s^n \leq r^{m+1}$ , 或者  $m \log r \leq n \log s \leq (m+1) \log r$ 。

则

$$\frac{m}{n} \leq \frac{\log s}{\log r} \leq \frac{m}{n} + \frac{1}{n}. \quad (19.3)$$

回忆已经指出过  $L(s)$  是  $s$  的非减函数, 可见

$$L(r^m) \leq L(s^n) \leq L(r^{m+1})$$

或者

$$mL(r) \leq nL(s) \leq (m+1)L(r),$$

所以

$$\frac{m}{n} \leq \frac{L(s)}{L(r)} \leq \frac{m}{n} + \frac{1}{n}. \quad (19.4)$$

现在从 (18.3) 和 (18.4) 可推得

$$\left| \frac{L(s)}{L(r)} - \frac{\log s}{\log r} \right| \leq \frac{1}{n}.$$

因为  $n$  可以取得随意地大, 因此

$$\frac{L(s)}{L(r)} = \frac{\log s}{\log r} \quad \text{或者} \quad L(s) \propto \log s.$$

再令  $C$  为比例常数, 我们有

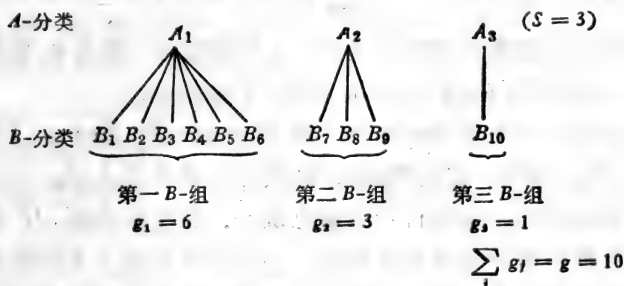
$$\begin{aligned} H' \left( \frac{1}{s}, \frac{1}{s}, \dots, \frac{1}{s} \right) &= L(s) = C \log s \\ &= -C \sum \frac{1}{s} \log \frac{1}{s}, \end{aligned}$$

它正是一个所有种都有相同代表的种群的多样性。

现在考虑  $p_i$  不全相等的一般情况。与以前一样, 我们希望定义如下种群的多样性: 该种群分成  $s$  类  $A_1, A_2, \dots, A_s$ , 在类  $A_i$  中个体的比例为  $p_i$ 。令  $p_i = g_i/g$ , 其中  $g_i$  和  $g$  都是整数。现在进行与种群分类有关的第二种  $B$ -分类, 其做法如下:  $B$  有  $g$  类, 所有类有同样大小, 并标记为  $B_1, B_2, \dots, B_g$ 。这些类被分成  $s$  组, 第  $i$  组中有  $g_i$  个类。如果一个个体在  $A$ -分组下是在组  $A_i$  中, 则规定它在  $B$ -分类下属于第  $i$  个  $B$ -类的组。它属该组中任一指定类的概率, 对该组的所有类来说是相同的, 都是  $1/g_i$ 。

此双重分类的过程, 通过我们这里以图解的形式说明一个实际例子就变得清楚了。有三个  $A$ -类 ( $s=3$ ), 其比例是

$p_1 = 6/10, p_2 = 3/10$  和  $p_3 = 1/10$ . 有  $g = 10$  个  $B$ -类, 第一组(相当于  $A_1$ )中有  $g_1 = 6$  个  $B$ -类; 第二组(相当于  $A_2$ )中有  $g_2 = 3$  个  $B$ -类; 同时第 3 组(相当于  $A_3$ )中有  $g_3 = 1$  个  $B$ -类.



现在我们看到类  $A_i$  内部在  $B$ -分类下的多样性是

$$H'_i(B) = L(g_i) = C \log g_i.$$

由此可见, 在  $A$ -类内部, 在  $B$ -分类下的平均多样性为

$$\begin{aligned} H'_A(B) &= \sum_i p_i H'_i(B) = C \sum_i p_i \log g_i \\ &= C \sum_i p_i \log p_i + C \log g, \end{aligned}$$

(因为  $g_i = g p_i$ ).

现在考虑双重分类的种群, 它有类  $A_j B_k (j = 1, \dots, s; k = 1, \dots, g)$ . 在图解表示的例子中, 它们是最末一行的类. 在两种分类下, 给出它们的全部标号是  $A_1 B_1, \dots, A_1 B_6, A_2 B_1, \dots, A_2 B_9$  和  $A_3 B_{10}$ . 双重分类下的总类数是  $\sum g_j = g$ , 并且这些类有同样大小. 因此, 在双重分类下种群的多样性为

$$H'(AB) = L(g) = C \log g.$$

现在应用条件 3, 可见

$$H'(A) = H'(AB) - H'_A(B)$$

$$\begin{aligned}
&= C \log g - \left\{ C \sum_i p_i \log p_i + C \log g \right\} \\
&= -C \sum_i p_i \log p_i.
\end{aligned}$$

我们已知证明了一  $C \sum_i p_i \log p_i$  是  $p_i$  (当它们是有理数时) 满足上述条件的唯一函数。这个结论对实数的  $p_i$  也是正确的, 其证明可在 Khinchin (1957) 中找到。

这个公式是由 Shannon (看 Shannon 和 Weaver, 1949) 提出, 用来测量  $s$  类离散的符号 (其出现概率为  $p_1, p_2, \dots, p_s$ ) 组成的代码中, 每种符号的信息量的。在生态方面,  $H'$  测量多种种群中每个个体的多样性。还需要选择测量多样性的单位。此单位的大小取决于给定常数  $C$  的值和对数用的底。通常置  $C = 1$ 。一般选用对数的底是 2,  $e$  和 10。信息的理论工作者用 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” (Good, 1950) 或者“nat” (McIntosh, 1967b); 以 10 为底的对数, 此单位就成了一个“bel” (Good, 1950), “十进制数” (Good, 1953) 或者“decit” (Pielou, 1966a)。生态学上用的单位及给的名称还没有标准化。

关于  $H'$  是不是生态多样性的一个合适的度量已有很多争论。事实上, 它测量的“信息”和“熵”是离题的; 这些时髦的字眼已传到它们本来范围 (信息的数学理论) 以外, 并且已导致了对生态的理解方面不会引起显著进展的不真实的类推。把  $H'$  当做“不定性”的一个度量是更有启发性的。若从多种种群中随机地抽取一个个体, 它将属于哪个种是不定的, 而且种群的多样性 (按直观意义) 愈大, 不定性也愈大。要求  $H'$  满足三个条件是为了适合于不定性的度量 (看 Shannon 和 Weaver, 1949; Khinchin, 1957)。因此, 有理由将多样性等同于



不定性,并且两者用同一度量。

### 三、抽样群落和普查群落中测量多样性

回忆在本节第二段中,我们假设要测量其多样性的群落是无限大的;换句话说,假定群落很大而不能普查,亦即它的个体太多不能一一考查与鉴别。此时不得不从样本中估计多样性,而且这种估计带有抽样误差。但当我们限于选择充分小的能普查的集合作为研究总体时,则其多样性可准确地确定而无抽样误差。注意把一个普查群落当做更大(概念上无限)母体群落的样本是很难合法的。只有在假设母体群落有严格限定的界限,并且手头的集合真是它的一个随机样本时才允许,但这是罕见的情况。通常最好把普查群落本身当做一个实体。

在无限大群落中估计多样性信息度量的方法与对小的全面普查群落决定此度量的方法完全不同,本段中我们逐次考虑它们。正如将要看到的,两种情况下的信息函数是不同定义的,为此需要有不同的记号。与本节第二段一样,我们用  $H'$  (有一撇)表示“大的”抽样群落的多样性,而用  $H$  (没有一撇)表示“小的”普查群落的多样性。由于将会明白的理由,我们先考虑普查的群落。

#### 普查群落

与信息论中的用法一样,Shannon 函数

$$H' = - \sum p_i \log p_i \quad (19.5)$$

只是对于无限种群严格定义的;它测量一个代码的信息量,而不同于该代码中一个特定信号的信息量 (Goldman, 1953)。

对于由  $s$  个不同类的  $N$  个符号 (其中第  $i$  类有  $N_i$  个符

号,  $\sum_j N_j = N$ ) 所组成的特定信号而言, 类似的度量是 Brillouin (1962) 函数, 定义为

$$H = \frac{1}{N} \log \frac{N!}{N_1! N_2! \cdots N_i!} \quad (19.6)$$

Margalef (1958) 最先用此函数来测量生态多样性。由于一方面代码与信号, 和另一方面“无限”群落与“小”群落, 这两者间的类似, 可以希望用 (19.5) 定义的  $H'$  作为“无限”群落的多样性度量, 而用 (19.6) 定义的  $H$  作为“小”群落的度量。在本节第二段已指出,  $H'$  是  $(p_1, p_2, \dots, p_i)$  的满足该段开始时列出三个条件的唯一函数, 其中诸  $p_i$  是实数, 且  $\sum p_i = 1$ 。同样,  $H$  是  $(N_1, N_2, \dots, N_i)$  的满足类似条件的函数, 其中  $N_j$  是整数, 且  $\sum N_j = N$ 。特别地, 由 (19.1) 表示的条件 3 对 Brillouin 函数与 Shannon 函数一样是成立的; 换言之, 该等式对  $H'$  和  $H$  都是成立的。

用  $H$  作为普查群落的多样性度量还有如下两个进一步的理由。

1. 随  $\min(N_j) \rightarrow \infty$ , 有  $H \rightarrow H'$ 。为证实它, 我们用自然对数, 并把 (19.6) 中的阶乘代以近似值  $\ln n! = n(\ln n - 1)$ 。

再因为

$$H = \frac{1}{N} \left\{ \ln N! - \sum_j \ln N_j! \right\},$$

所以

$$\begin{aligned} \lim_{\min(N_j) \rightarrow \infty} H &= \frac{1}{N} \left\{ N \ln N - \sum_j N_j \ln N_j \right\} \\ &= - \sum_j \frac{N_j}{N} \ln \frac{N_j}{N}, \end{aligned}$$

它在形式上与  $H'$  的最大似然估计量是相同的。事实上, 它不是  $H$  的一个好的近似值, 因为除非所有的  $N_j$  都非常大 (这是少见的), 推导时用的近似值  $\ln n!$  不会充分严密。为了计算

(19.6), 最好令

$$\ln n! \sim n(\ln n - 1) + \frac{1}{2} \ln 2\pi n,$$

它是常用的近似于阶乘的 Stirling 形式。另外, 我们也可以从表中得到阶乘的对数。

2. 对普查集合与抽样群落用不同的多样性公式, 强调了它们间的不应忽视的差别。特别重要的是, 注意  $H$  是确定的, 不是估计的; 因而, 倘若在识别和计数群落成员时不出错的话, 它没有误差。另一方面,  $H'$  总是从样本估计的。因此,  $H'$  的估计总带有抽样误差, 并且  $H'$  的一个特定数值估计还总要伴随着其抽样方差(或标准差)的一个估计。

$H$  依赖于群落大小的事实, 有时认为是个缺点。这样一来, 已知两个  $s$  个种的群落, 分别有  $M$  和  $N$  个个体, 但其相对多度相同(也就是说,  $N_1:N_2:\dots:N_s = M_1:M_2:\dots:M_s$ ), 假若  $N > M$ , 则  $H_N > H_M$ 。但是, 除了群落小到不能计算其多样性以外, 这种矛盾可忽略不计。此外, 许多人认为在其它事情均相同时, 小群落比大群落有较少的差异从直观上讲是合理的; 但不是所有人都同意这种看法, 并且在这一点上直觉是不可靠的。

### 抽样群落

如果大群落的多样性是由样本估计的, 并且用  $N_j$  表示样本中第  $j$  种的个体数 ( $j = 1, \dots, s; \sum N_j = N$ ), 则

$$\hat{H}' = - \sum \frac{N_j}{N} \log \frac{N_j}{N}$$

是  $H'$  的最大似然估计量。但它是偏的; 如用自然对数, 则  $\hat{H}'$  低估真实群落的  $H'$  值, 低估量值近似等于  $S^*/2N$ , 其中  $S^*$  是整个群落的种数 (Basharin, 1959; Pielou, 1966b); 因此,

除非  $S^*$  是已知的(很难如此),不能修正这个偏差。

抽样群落时出现的另一实际困难是,不同抽样单位(比如样方)中的个体,一般说来不是随机、独立地取自母体群落。相反,由于生态群落普遍的镶块性,它们是密切相关的。因此,单个小抽样单位内容的多样性,几乎总是远远小于样本来自的群落,同时只有通过试验和误差分析才能表明必须从中抽取多少个抽样单位能给出群落的足够表示。

克服这些困难的一种  $H'$  的估计方法如下。假设已考虑了  $n$  个抽样单位(样方)的样本,并列出它们含量。现在以随机次序一个又一个地取出并加到增大的样方并组中去。

令  $N_{xj}$  是第  $x$  个样方中第  $j$  种的个体数。

令  $M_{kj} = \sum_{x=1}^k N_{xj}$  是前  $k$  个样方的并组中第  $j$  种的个体

数;并令  $M_k = \sum_{j=1}^s M_{kj}$  是该并组中全部种的个体数。

另外,按 Brillouin 指标的测量,令

$$\mathcal{H}_k = \frac{1}{M_k} \log \frac{M_k!}{M_{k1}! \cdots M_{ks}!}$$

是这个并组含量的多样性。如果画出  $\mathcal{H}_k$  对  $k$  的图形,并且样方总数  $n$  充分大,则可发现:  $\mathcal{H}_k$  首先增大(不一定单调),然后当样方并组变得充分大使其含量提供了整个群落的足够表示时就变平了;图 19.2 给出了两个例子。

假设曲线在  $k > t$  以后就没上升趋势。计算

$$h_k = \frac{M_k \mathcal{H}_k - M_{k-1} \mathcal{H}_{k-1}}{M_k - M_{k-1}}, \quad (k = t+1, t+2, \dots, n).$$

可以证明  $H'$  的一个估计量为

$$\tilde{H}' = \frac{1}{n-t} \sum_{k=t+1}^n h_k = \bar{h} \quad (\text{令}); \quad (19.7)$$

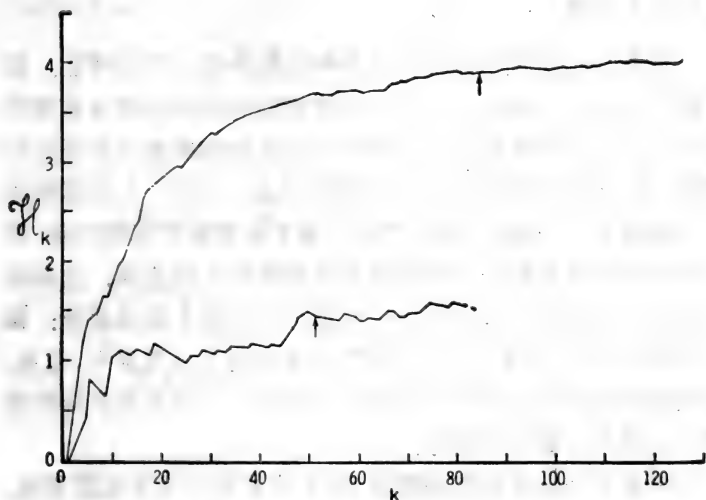


图 19.2  $H_k$  对  $k$  的图形。上面曲线是厄瓜多尔热带雨林中两栖类和爬虫动物的群落；下面曲线是泰国干燥常绿林中同样动物群落。箭头表示  $t$  的位置(从 Pielou, 1975a 中转引自 Heyer 和 Berven, 1973)

此估计的抽样方差给为

$$\text{var}(\tilde{H}') = \frac{1}{n(n-1)} (\sum h_k^2 - n\bar{h}^2).$$

估计  $H'$  的这一方法在 Pielou (1975) 中有更充分的讨论。

#### 四、多样性的等级部分和生境部分

采用满足 311 页所列条件 3 的多样性指标的的优点在于：倘若研究的群落按某种方式再分，则多样性指标也可按相应方式再分成可加的部分。Shannon 的  $H'$  和 Brillouin 的  $H$  具有的(其它多样性指标不具有)这一性质，至少有两方面的用处。

## 等级的多样性

首先,此性质允许我们考虑到生物分类的等级特征。假设我们比较两个群落,并且两者按相同的相对比例具有同样数目的种。不管我们用这些比例的什么函数来做为多样性的度量,两个群落的多样性必然相等;但是,如果一个群落中所有种都属于同一属,而另一群落中每个种都属于不同的属,则应当合理地认为后一个群落在两者中有较大的差异。这就提示我们应当要求能够将多样性度量分离成两个组成部分:属部分和种部分。为简单起见,我们只考虑两个分类水平,但是,可以简单地把论证推广到随便多少个水平,并且把多样性度量分离成相应数目的部分。

考虑一个全面普查的群落,其个体成员已分类成属和种。Brillouin 指标  $H$  是用来测量群落总的多样性的,同时也测量了它的属多样性及各个属内的种多样性;属和种的多样性都被当做总计多样性的部分。

令个体分类成它们的属,称为  $G$ -分类,并假设共有  $g$  个属,第  $i$  属中的个体数为  $N_i$  ( $i = 1, \dots, g$ ;  $\sum_{i=1}^g N_i = N$ )。

个体按种的分类叫做  $S$ -分类。在第  $i$  属中有  $s_i$  个种,在第  $i$  属的第  $j$  种中有  $N_{ij}$  个个体 ( $j = 1, \dots, s_i$ ;  $\sum_{j=1}^{s_i} N_{ij} = N_i$ )。

现在令

$H(G)$  为群落的属多样性;

$H(GS)$  为群落的种多样性,即“总计”多样性;

$H_i(S)$  为第  $i$  属内的种多样性;并且

$$H_G(S) = \sum_{i=1}^g \frac{N_i}{N} H_i(S)$$

表示在所有  $g$  个属中,种多样性的加权平均。显然,

$$\begin{aligned}
 H(GS) &= \frac{1}{N} \log \frac{N!}{\prod_{i=1}^g \prod_{j=1}^{s_i} N_{ij}!} \\
 &= \frac{1}{N} \log \frac{N!}{N_1! \cdots N_g!} \frac{N_1!}{N_{11}! \cdots N_{1s_1}!} \cdots \frac{N_g!}{N_{g1}! \cdots N_{gs_g}!} \\
 &= H(G) + \sum_{i=1}^g \frac{N_i}{N} \frac{1}{N_i} \log \frac{N_i!}{N_{i1}! \cdots N_{is_i}!} \\
 &= H(G) + H_c(S).
 \end{aligned}$$

可见,总的种多样性  $H(GS)$ , 已如所要求的被分离成了两部分: 属多样性  $H(G)$  和属内的种多样性对所有属的平均  $H_c(S)$ .

同样,对于测量大群落多样性的 Shannon 指标  $H'$  来说, 我们有

$$H'(GS) = H'(G) + H'_c(S). \quad (19.8)$$

令  $G = A, S = B$ , 可见它与 (9.1) 是相同的。

### 不同生境的多样性部分

显然,群落的成员除了按分类等级指定它们的地位以外,还有其它分类方式。例如,可根据它们占用的生境进行分类。如果群落的成员被两次分类,先按等级再按生境,就得到一个双重分类。确实,多重分类(两个以上的分组)是容易看到的,另外,每个初始分组还可以有等级的再分。为简单起见,这里我们只考虑简单的双重分类;但是这些论证只要稍加推敲原则上包括了任意复杂的分类。目的是将群落的多样性分离为符合不同生态意义分类的可加部分;这些分类可以是相关的或者是无关的。

如果我们考虑一个狭义定义(即按种属意义)的群落,它由占用一组有关生境的一组有关种组成,这就涉及到一个简

单的双重分类。例如,侵害同属植物种的同属的食植物昆虫;窝居在森林中一组树种上的啮鸟;占用性质上不可辨组的潮水坑中的潮间生物。

我们假设构成所说群落的  $M$  个个体已完全普查,因此 Brillouin 指标是适当的多样性指标。对于简单的双重分类,容易将观察列成  $r \times c$  表,其中  $r$  行表示  $r$  个不同种,  $c$  列表示发现这些种的  $c$  个不同生境。

令  $M_{ij}$  ( $i = 1, \dots, r; j = 1, \dots, c$ ) 是在第  $j$  个生境中发现第  $i$  种的个体数。另外,令第  $i$  行之和  $\sum_j M_{ij} = M_{i.}$  是群落中所有生境的第  $i$  种的成员总数;并令第  $j$  列之和  $\sum_i M_{ij} = M_{.j}$  是在第  $j$  个生境中发现的所有种的群落成员总数。

现在设按行(种)的分类叫做  $A$ -分类,按列(生境)的分类为  $B$ -分类。显然

$$\begin{aligned} H(AB) &= \frac{1}{M} \log \frac{M!}{\prod_i \prod_j M_{ij}!} \\ &= \frac{1}{M} \log \frac{M!}{\prod_i M_{i.}!} + \sum_{i=1}^r \frac{M_{i.}}{M} \frac{1}{M_{i.}} \log \frac{M_{i.}!}{\prod_j M_{ij}!} \\ &= H(A) + H_A(B), \end{aligned} \quad (19.9)$$

或者,替代地

$$\begin{aligned} H(AB) &= \frac{1}{M} \log \frac{M!}{\prod_j M_{.j}!} + \sum_{j=1}^c \frac{M_{.j}}{M} \frac{1}{M_{.j}} \log \frac{M_{.j}!}{\prod_i M_{ij}!} \\ &= H(B) + H_B(A). \end{aligned} \quad (19.10)$$

这里  $H(AB)$  是双重分类观察的总多样性;  $H(A)$  和  $H(B)$  分别是整个群落中的种多样性和生境多样性;  $H_A(B)$  和  $H_B(A)$  分别是每个种加权平均的生境多样性和每个生境加权平均的



种多样性。确实, (19.9) 与 (19.10) 两者在形式上都与 (19.1) 是一样的。 (19.8) 中的  $H(GS)$  只有一种方式分解 (不像  $H(AB)$  可按两种方式分解), 这一事实仅仅因为单纯的种属分类是等级的: 一个属的成员可以属于不同的种, 而一个种的成员必属于同一属。

考虑如何解释 (19.9) 和 (19.10) 中不同的多样性度量。首先注意, 如果  $A$ -分类与  $B$ -分类是独立的, 则

$$E(M_{ij}) = \frac{M_i M_j}{M},$$

因此, 若  $M_{ij}$  是大的就可证明 (Pielou, 1972):

$$H_A(B) \simeq H(B), \text{ 且 } H_B(A) = H(A).$$

相反, 如果两个分类是完全相关的, 即每个种恰好出现在一个生境, 同时每个生境恰好包含一个种, 那么  $M_{ii} = M_i = M_j$ , 且当  $i \neq j$  时  $M_{ij} = 0$ 。于是, 在这种情况下,

$$H_A(B) = H_B(A) = 0, \text{ 且 } H(AB) = H(A) = H(B).$$

这样一来, 每个种的平均生境多样性及每个生境的平均种多样性的取值范围给出不等式

$$0 \leq H_A(B) \leq H(B), \quad 0 \leq H_B(A) \leq H(A).$$

因此, 我们可以用  $H_A(B)/H(B) = W$  (令), ( $0 \leq W \leq 1$ ), 来做为  $H_A(B)$  的一个标准化度量。当群落的每个种趋向于局限在整个群落可利用生境的一有限子集时,  $W$  得到低的值; 当每个种都无差别地趋向于出现在许多或全部可利用生境时,  $W$  得到高的值。于是可认为  $W$  与群落中种的平均“生境宽度”成正比。

相应于  $H_B(A)$  的标准化度量是  $H_B(A)/H(A) = L$  (令), ( $0 \leq L \leq 1$ )。当每个生境包括了群落中全部种的一个相当小子集 (有低的种多样性) 时,  $L$  得到低的值; 当每个生境内的种多样性与作为不可分的整个群落的种多样性相近时,  $L$  得

到高的值。因此， $L$  事实上测量了群落内部的平均“生境重迭”。

### 五、均匀度的测量

正如 309 页所述，多样性依赖于群落的种数及它们所表现的均匀度两方面，并且有时候要求分别处理这两件事情。因此，需要解决如何测量均匀度的问题。

首先考虑全面普查的群落，此时 Brillouin 指标  $H$  是合适的多样性度量。对于这种群落，个体的总数  $N$  和种的总数  $s$  都是已知的，并且给定了  $N$  和  $s$  之值容易确定  $H$  能取的最小值和最大值。我们令  $N = sX + r$ ，其中  $X = [N/s]$  是  $N/s$  的整数部分；另外令  $Y = X + 1$ ，因此  $N = (s - r)X + rY$ 。于是

$$H(\max) = \frac{1}{N} \log \frac{N!}{(X!)^{s-r}(Y!)^r}$$

$$H(\min) = \frac{1}{N} \log \frac{N!}{(1!)^{s-1}(N-s+1)!}$$

现在给出均匀度的一个方便的度量 (Hurlbert, 1971):

$$V = \frac{H - H(\min)}{H(\max) - H(\min)} \quad (19.11)$$

与  $H$  本一样， $V$  适用于全面普查的群落，因而没有抽样误差。

现在考虑其特性只能由样本推断的大群落，此时 Shannon 指标  $H'$  是合适的多样性度量。显然

$$H'(\min) = \lim_{N \rightarrow \infty} H(\min) = 0.$$

进而，从  $H'$  满足的条件 1 (参看 310 页)，我们有

$$H'(\max) = - \sum_{s^*} \frac{1}{s^*} \log \frac{1}{s^*} = \log s^*,$$

其中  $s^*$  是群落中种的总数。为了由样本估计群落的均匀度，

我们考虑类似(19.11)定义的

$$V' = \frac{H' - H'(\min)}{H'(\max) - H'(\min)} = \frac{H'}{\log s^*},$$

是否有用。

假设用本节第三段讲的方法得到了  $H'$  的估计  $\tilde{H}'$ 。还假设我们恰好知道整个群落的种数  $s^*$ ；它可能超过用来估计  $H'$  的样本中的种数  $s$ 。于是，做为  $V'$  的估计量，我们有

$$\tilde{V}' = \frac{\tilde{H}'}{\log s^*}, \quad (19.12)$$

具有

$$\text{var}(\tilde{V}') = \frac{\text{var}(\tilde{H}')}{(\log s^*)^2}.$$

但是现在假设  $s^*$  是未知的，这在实际上是更为真实的情况。这时  $V'$  显然是不能估计的；我们只能说  $\tilde{H}'/\log s$  以未知的误差估计了群落  $V'$  值的一个上界；因此，它并不是一个很有用的描述统计量。

当  $s^*$  未知时，不能估计均匀度并不太意外，在直观上是显然的。因为假若不知道群落中有多少个未知多度(大体是低的)的未发现种，则我们只能说整个群落的均匀度要低于我们所观察的。不幸，由类似用于  $H'$  的方法(看本节第三段)不能用于  $V'$ 。为了证实这一点，我们注意：(1) 样本中的种数只要小于  $s^*$ ，必然会单调地随样本大小的增加而增加；(2) 由(19.7)定义的  $\tilde{H}'$  之值，一旦增加的样本已经充分大到“代表”了群落时，就变得没有一定倾向。现在考虑由不断增大样本大小而得到一系列  $\tilde{V}' = \tilde{H}'/\log s^*$  之值；这里  $\tilde{H}'$  和  $s^*$  是相应于因样本大小稳定增加而得到的一系列群落参数  $H'$  和  $s^*$  的估计。显然，直到发现群落的全部  $s^*$  个种都已进入增长的样本以前， $V'$  将随样本大小的增长而趋于减小，并且没有办法知道在什么时候已知达到了这一步(除非单独知道  $s^*$ )。

上面的论证导致如下两个结论:

1. 由 (19.11) 中  $V$  定义的均匀度对全面调查的集合是完全确定的。因此, 不同群落(假若都可普查)的均匀度可以相互比较, 虽然这种比较, 在群落有任意边界并不是自然的生态实体时, 不大可能有多大意义。

2. 对大群落, 由  $V'$  定义的均匀度, 除了极少见的  $s^*$  已知的情况外, 是不可估计的。所以, 大群落的均匀度通常都不能相互比较。

大的抽样群落之均匀度不能估计的困难, 需要以稍为不同的术语解释一下。为估计均匀度, 对罕见种的观察要像对常见种那样给以同等重视, 而对罕见种的观察有更高的容许误差。确实, 这只是因为集中注意均匀度时, 罕见种与常见种同样重要, 对最罕见种的观察也不能当做统计意义下的“疵点”而不予考虑。

绕过这一困难的一种可能方法, 应当选取某种完全随意的均匀度量, 诸如最常见种与第  $r$  个常见种 ( $r$  有较低数值, 比如 2.3.4) 的多度之比值。这种量的有效性及抽样性质还没有人研究过。

## 六、Simpson 的多样性度量

迄今, 我们只考虑了一对有关的 Shannon 和 Brillouin 的多样性指标。还有许多得到群落生态学家不同程度赞同的别的指标, 这里我们将考虑其中最著名的 Simpson 指标。

Simpson (1949) 原来的指标不是设计来测量多样性的, 而是测量其反面集中性(现在更普遍地叫做优势)的。因此, 要得到多样性度量要求该指标的一个函数, 它随指标本身的减小而增加。我们先考虑集中性指标, 再回头来考虑多样性度量。

假设从包含  $N$  个个体  $s$  个种的群落(其中  $N_j$  个个体属于第  $j$  种,  $j = 1, 2, \dots, s$ ;  $\sum N_j = N$ ) 中, 随机地抽取两个个体并不再放回. 假若抽出的两个个体同属一个种的概率大, 则说群落显出高的集中性, 并且此概率本身(令为  $C$ ) 作为集中性指标.

因而

$$C = \sum_j \frac{N_j(N_j - 1)}{N(N - 1)}. \quad (19.13)$$

给出一个全面普查群落,  $C$  是完全确定的没有抽样误差.

现在考虑无限的群落, 此时  $C$  要由样本估计. 即使假设群落个体的随机样本是可得到的, 由于自然群落的镶嵌性也难以得到这样的样本(参看 207 页). 另外, 假定群落的所有种都表现在此样本中, 即  $s^* = s$ . 令  $p_j$  为母体群落中第  $j$  种 ( $j = 1, \dots, s$ ) 个体的比例. 当然  $p_j$  的真值不知道, 其最大似估计量是  $\hat{p}_j = N_j/N$ .  $C$  的真值为  $C = \sum_j p_j^2$ , 我们希望估计它. 现在指出的一个无偏估计量给为

$$\tilde{C} = \sum_j \frac{N_j(N_j - 1)}{N(N - 1)}. \quad (19.14)$$

(参看 Good, 1953; Herdan, 1958).

用  $n_r$  代表样本中由  $r$  个个体代表的种数; 即  $n_r$  是“频率的频率”(看 286 页), 并且  $\sum_r r n_r = N$ . 另外, 令  $M = \sum_r r^2 n_r$ , 可见  $M = \sum_j N_j^2$ . 还需证明  $(M - N)/[N(N - 1)]$  是  $\sum p_j^2 = C$  的一个无偏估计量. 首先注意

$$\begin{aligned} \frac{M - N}{N(N - 1)} &= \frac{1}{N(N - 1)} \left\{ \sum_r r^2 n_r - \sum_r r n_r \right\} \\ &= \frac{1}{N(N - 1)} \sum_r r(r - 1) n_r, \end{aligned}$$

因此

$$E \left[ \frac{M-N}{N(N-1)} \right] = \frac{1}{N(N-1)} \sum_r r(r-1)E(n_r). \quad (19.15)$$

现在, 从群落中每次抽取一个个体, 它属于第  $j$  种的概率是  $p_j$ . 因此, 在大小为  $N$  的一个样本中, 第  $j$  种将有  $r$  个代表的概率为

$$\binom{N}{r} p_j^r (1-p_j)^{N-r}.$$

考虑到所有  $s$  个种, 于是恰由  $r$  个个体代表的期望种数为

$$E(n_r) = \sum_{j=1}^s \binom{N}{r} p_j^r (1-p_j)^{N-r}.$$

因此, 从 (19.15) 得

$$\begin{aligned} E \left[ \frac{M-N}{N(N-1)} \right] &= \sum_j \sum_r \frac{r(r-1)}{N(N-1)} \\ &\quad \cdot \frac{N!}{r!(N-r)!} p_j^r (1-p_j)^{N-r} \\ &= \sum_j p_j^2 \sum_r \binom{N-2}{r-2} p_j^{-2} (1-p_j)^{N-r}. \end{aligned}$$

右端第二个和式对所有的  $j$  值都等于 1, 所以

$$\begin{aligned} E \left[ \frac{M-N}{N(N-1)} \right] &= E \left[ \frac{1}{N(N-1)} \sum_j N_j(N_j-1) \right] \\ &= \sum_j p_j^2. \end{aligned}$$

因此我们已证明, (19.14) 提供了  $C$  的一个无偏估计量. 它在形式上与全面调查群落的集中性指标公式 (19.13) 是一样的.

下面回忆,  $C$  测量集中性或优势, 而我们要求的是多样性指标. 正如我们现在要证明的, 符合此目的最好取  $C$  的函数  $-\log C = D$  (令). 我们用  $D$ , 而不用其它随  $C$  减小而增加

的函数,其理由在于  $D$  和 Shannon 函数  $H'$  两者都是一种更一般函数的特殊情况 (Pielou, 1975)。这个一般函数 (Renyi, 1961) 用于通信的数学理论,并且与  $s$  个符号代码(其中第  $j$  符号的比例为  $p_j$ ) 的  $\alpha$  阶熵同样知名。它定义为

$$H_\alpha = \frac{\log \sum p_j^\alpha}{1 - \alpha}.$$

可以看出,

$$H_1 = -\sum p_j \log p_j = H'$$

是 Shannon 指标;同时

$$H_2 = -\log \sum p_j^2 = -\log C = D$$

是上面定义的。所以 Simpson 指标与 Shannon 指标是密切相关的。

Simpson 指标不像  $H$  和  $H'$  那样具有可分解为相加部分的优点,因而不宜用于测量等级的多样性。近代群落生态学中最有意义的课题之一,是对不同群落确定在什么分类等级的水平上,多样性有最强的表示,以及分类内部的最高水平多样性为什么因群落不同而变化。此问题的进化论本质是明显的。因此  $H$  和  $H'$  在生态上大致比  $D$  有用得多。但是,因为均匀度已显出这样一种无从捉摸的群落性质,所以在概括多种群落的某些定量特征时,  $H$  (或  $H'$ ) 与  $D$  两者大概都有其地位。

## 第二十章 群落的分类

### 一、引言

无论什么时候抽样一个多种的种群(即一个生态群落),得到的数据总是包括:(1)列出每样本单位中存在的种,或者(2)记录每样本单位中每个种的量。无论哪种形式的数据,即无论是定性的或者定量的,我们感兴趣的是探讨这些单位

是否可自然地分成不同组。

在生态学中,植被研究者已做了大量的关于分类的工作,这里考虑的就是这方面的分类问题。样本单位是样方或者大的植被片段。在采用人为区划的样方时,总有一个缺点,即得到的分类显著地受样方大小的影响;如果有自然界限的植被片段构成样本单位,则它们可能在面积上有很大的差异。这里仅仅指出这些困难,不去进一步讨论它们。为方便起见,我们将一致地把样本单位说成样方,虽然,通常用的单位可以远远大于我们常讲的样方。

海洋生物学家也已大量研究分类方法。深水中的海底动物和任何深度的非动物(在沉积物中)都是看不见的,只能在许多分散点取出样品才能研究它们。这些样品(“样方”)的分类是试图洞察有关群落生态的一种明显的方法。

分类工作者面临的主要问题是,他的数据的分类是不是刚好合适的。考虑植被,并假定我们有一组样方内容的记录。显然总是可以将样方的集合按某种方式再细分(即分类它们),但是,并不一定使它们所表示的植被也能分成完全确定的独立部分。数据中显示的间断可以是明显可见的,也可以是含糊而很难觉察的。

回答这样的问题:植被是不是由许多不同的群落组成的?或者是否由于植被连续地变化,使这些群落彼此不易察觉地合并在一起?不管这个问题的答案如何,为了方便仍可希望进行分类;一个不自然的分类被叫做“解剖”(Kendall 和 Stuart, 1966)。做为一个比喻:用按等高线上色的图形来表示一个地区的起伏往往是方便的。在看到这样的地图时,没有人会假设不同颜色的界限代表了此地区高度的阶梯状的间断。因此,不管是做为展示数据的一个方便系统,还是使我们发现实际的间断,都可以进行分类。



这就引起了有关植被特征的两个著名的理论：群落的概念和连续带的概念。McIntosh (1967), Langford 和 Buell (1969) 已给出了这些理论的详细综评。下面引用 McIntosh 对这两个概念的定义。首先应当指出，可能有很少的生态工作者现在在纯粹形式上只坚持某一个理论。

根据群落概念，植被是由“明确的，离散的，整数个单位构成的，这些单位可以合并而成反映‘现实世界’中自然实体的抽象的组或者类型”。如果确系如此，自然要设法进行植被的分类。虽然相邻群落间的过渡带无疑在自然界中存在，但是群落概念的支持者不去考虑它们，理由是在任何大的植被地带中，它们只构成总面积的无足轻重的比例。

根据连续带概念[仍引用 McIntosh (1967)]，“植被连续地变化，除了人为区分以外，不能区分为现实的实体”。如果这种说法描述了事物的真实状态，那末分类是不“自然”的，但它仍是方便的，比如在我们希望植被作图的时候。在自然界存在显然明确的植被间断这一事实不能使连续带的概念失效。植被的间断可能仅仅由于某个无机的环境因子的间断（例如，由于基岩的突然变化而引起土壤的变化），或者由于历史的灾害（例如，可能是曾被烧光过的区域的边界）。因此，问题在于不能用外部原因来解释的突然间断，是不是经常出现的，因而必须归因于植物本身之间的相互作用？

对于任一特定的区域，这个问题至少可以在原则上做如下回答。假设知道此区域没有突然的环境中断，如果有  $s$  个植物种，那末每个样方可以表示为  $s$  维坐标系中的一个点，其坐标是该样方中每个种的量。如果这些点构成单一的超球体，则可断言被抽样的植被构成一个同质的群落。如果这些点聚成两个以上分离的超球体，则可见植被包含有多个离散的自然群落，其数目与存在的点的聚集一致。如果这些点只构成

一个聚集,但不是等直径的,比如说是一个超椭球,则可断定植被既不是同质的,也不能分成离散的群落,但它却是连续变化的(参看 Goodall, 1954)。

但是,解释经验的散布图形并不全是简单的。因此,如果这些点分成各别的聚集,则连续带假说的支持者总是主张,要竭力搜索以能揭露出至今尚未发现的环境中断。相反,群落概念的赞成者可能把一个明显的超椭球,看成是由中间点连环起来的两个超球体,这些中间点表示在偶遇的特别宽的过渡地带中的那些样方。当然,为了客观地判断一群点应不应当认为构成了分离的聚集,可以进行统计检验,但是,似乎还很少应用它们。正如 Goodall (1966) 所说,分类的方法说明了怎样分类,但不能说明该不该分类。如果群落(或者相同于群落类型的某种其它现实体)出现在具有单向环境梯度的地区,则十七节中讲的检验(看 258 页)可以应用。它能客观地检验每个不同种组(分类算法认定的不同组)之成员种是按梯度带状出现的还是趋于重合的。

如果认为分类是不合适的,或者不可取的,我们仍可希望找出一些方法去简化(幸运的话,还可澄清)一大堆野外数据。还可以设法进行数据的“排序”(ordination),其目的是在某坐标系中排列样方,以用尽可能低的维数去表现它们的相互关系。排序的方法在二十一节讨论。在分类数据以前先排序它们往往是有用的,借助于二、三维的排序图形比直接视力考查地面群落可以更清楚地表明是否存在聚组。进一步,在已进行分类以后,用排序聚组中心的办法可以描绘并研究所得聚组的相互关系。

## 二、不同类型的分类方法

现在我们着手考虑分类的方法,在我们开始以前必须进

行五种选择,先列出它们的名目,再逐个详细考虑。

1. 分类是等级的还是网状的?
2. 方法是分划的还是聚合的?
3. 用来分开组的原则是单项的还是多项的?
4. 数据是定性的还是定量的?
5. 如何测量组间的相似性?

1. 在等级的分类中,任何水平下的组都是较高水平分组的再分组。按目、科、属和种这些水平的普通分类学的分类是一个例子。在网状的分类中,聚集是各别确定的,并且它们之间的连接呈网络的形状而非树状。这里我们根据 Williams 和 Lambert (1966) 给出的理由只考虑等级分类。这些理由是“较为熟习,较少麻烦,并且在生态文献中用得较广”。显然,这三条理由并非强制的。如果植被确可分类,也就是说如果离散的、非整体化的群落是常例而非例外,自然我们应当确定它们的关系是网状的还是等级的,并按此分类。应用等级的方法要对群落间的真确关系做出不检验的假设。等级系统确实容易理解,同时我们只能希望它表示真实的状态。

等级的过程不能直接得到一个分类,但首先导出树状图的构造,它表现被分类实体假定有什么样的相互关系(由所用方法决定); 340 页中图 20.2 给出了例子。然后,由考查树状图决定出区分的组。我们在本节第七段再回到这一点。

2. 在分划的分类中,我们开始用整个样方集合,再把它分而又分直到最后的组。在聚合的分类中,我们从底开始向上工作,先用个体的样方,再把它们并而又并以构成逐次包含更多的组。分划方法有两大优点:(1) 计算一般较快,因为再分的过程通常不会继续到个体样方当做组的地步。用聚合方法时,必须从个体样方开始。(2) 分划方法避免了常出现于聚合方法的如下困难: 后者的合并过程是从最小的单位(样方本

身)开始,存在某种偶然的非正常状态很可能弄模糊了真实的亲近关系。其结果可能在聚合过程早期造成了不好的合并,它们将影响其后的所有合并。

3. 在单项分类中,两个“姊妹”组可由有无某一属性来区别:例如据有某一特定的种。在多项分类中,两个组是合并的还是分离的,要根据它们的全部相似点。因此,多项的方法有明显的优越性,它可以考虑植被的许多性质,只要我们愿意测量和纪录它们。单项的方法在信息上是不经济的,而且如果选来区分的属性在生态方面是不重要的话,会导致无价值的细分。但是单项的方法有大的优点:通常进行的每次分划分成了包含与不包含某个特定种的两类样方,最终的组是根据它们所包含的种的集合来规定的。认识这些“种集”——共同出现的一组种——可能是一项有价值的工作,虽然它不是分类者本来的目的:即在一集合内将样方分类。

4. 采用定性的数据还是定量的数据往往由环境决定。如果某些种相当普遍,以致每个样方都有,显然,至少对于这些种需要定量的数据。在我们选择时,其决定取决于我们把那些不会太多增加植被质量和体积的小植物,是否认为对分类是重要的。利用存在或不存在的数据,必然使小种的影响超过它们的数量比例(可能是可忽略地小)。这一点是否需要是生态工作者判断的问题。许多分类方法既可用定性的,也可用定量的数据。否则,如要用原先没有打算利用的那类数据时,就需进行修正。

5. 所有等级的方法,除了依据信息分析的方法(看本节第六段)以外,都要求计算每对分类实体之间的某种相似系数(或者它的补:相异系数)。实体可以是样方组或者单个的样方(可认为是一个成员的组)。有多得令人吃惊的方式测量组间相似性,并且 Cormack (1971) 和 Goodall (1973a) 已明白

地评述了这方面的内容。这里我们只提出四种常用的方法。

如果数据是定性的，则群落系数 (Sorensen 指标) 是有用的度量。它定义为  $CC = 2a/(2a + b + c)$ ，其中  $a$  是两个有关实体公有的种数， $b$  和  $c$  分别是只在第一实体和第二实体中出现的种数。显然， $0 \leq CC \leq 1$ 。

对定量数据，我们可用实体  $i$  与  $j$  的比例相似性，比如  $PS$ ，来测量它们间的相似性，定义为

$$PS = 2 \sum_{v=1}^s \min \left[ \frac{x_{iv}}{Z}, \frac{x_{jv}}{Z} \right].$$

这里  $x_{iv}$  和  $x_{jv}$  分别表示在实体  $i$  和  $j$  中种  $v$  的量； $s$  是合并两个实体的总种数；且

$$Z = \sum_{v=1}^s (x_{iv} + x_{jv}).$$

可见  $0 \leq PS \leq 1$ 。

我们可以用  $s$  维空间中表示实体  $i$  和  $j$  的点之间的欧氏距离  $d_{ij}$  (或者它的平方)，来作为它们间的相异性度量。于是

$$d_{ij}^2 = \sum_{v=1}^s (x_{iv} - x_{jv})^2.$$

在本节第三、四和五段中给出了用此度量的例子。一个不常用的相异性度量是街区距离  $\sum_{v=1}^s |x_{iv} - x_{jv}|$ ；它是沿着平行于坐标轴的方向测量的  $s$  维空间中两点间的距离 (不是最短距离)，这两点的坐标表示被比较实体中  $s$  个种的量。

现在很清楚，生态工作者在能够决定分类方法以前，必须进行许多选择。目前还没有做出客观选择的策略，因而设计了大量的方法，并且在赞成和反对两方面有着不断的争论。问题的性质使得不可能由大多数生态工作者表决某一种方法是“最好的”。Cormack (1971)，Williams (1971) 和 Goodall

(1973b) 已对整个分类的课题给出了广泛的比较性的评述。这里我们详细地考虑几种很不相同的方法，以给出广泛可能性的一点概念。

本节第三段介绍两种“简朴”的方法；我所谓的简朴方法中，两个样方组之间的相似性就等于一组的单个样方与另一组的单个样方之间的相似性。与此相反的是许多“形心”方法，在这些方法中，当形成了一个新组时，为了计算下面的相似性度量要指定它自己的中心，并不像简朴方法那样是由它的某一特定成员样方代表的。因此，我们必须考虑进行聚合的形心分类时需要计算相似系数的次数。

开始具有个体样方(当成初始组)，我们要决定每两个的相似系数。如果有  $N$  个样方，则要计算  $N(N-1)/2$  个相似系数。再把两个最相似的样方合并成第一个并组。现在集合中有  $N-1$  个组，其中的  $N-2$  个是单个样方，而第  $N-1$  个是合并的样方对。下面再比较这些组所有可能的  $(N-1) \cdot (N-2)/2$  个组对的相似系数，并再合并两个最相似者。继续这个过程直到最后所有原来的样方合并为一个组。

要计算的相似系数共有  $(N-1)^2$  个。为证实这一点，注意在第一步须计算  $N(N-1)/2$  个系数。一当第一对样方合并之后，它与所有其它组(单个样方)之间的相似性必须重新计算，因此需要  $N-2$  个新系数。在另一组对已合并之后，要计算新构成的组与其它  $N-3$  个组每一个的相似，等等。因此，此过程完成时，得到的系数个数是

$$\begin{aligned} & \frac{N(N-1)}{2} + (N-2) + (N-3) + \dots + 1 \\ &= \frac{N(N-1)}{2} + \frac{(N-1)(N-2)}{2} = (N-1)^2. \end{aligned}$$

在分划的分类中，正如本节第五段将要看到的，需要比较的次

数可能比这大得多。

在本节第三、四段和六段介绍聚合的方法，以及在第五、六段介绍分划的方法。第六段中介绍的两种方法都用组内信息量的度量来决定组是否应该合并(聚合方法)，或者分开(分划方法)；根据信息分析的方法与所有其它方法的不同之处，在于组间相似性的测量是间接的。

### 三、简朴的分类方法

假设我们用  $s$  维空间中的数据点表示每个样方，并且把任一对数据点间的欧氏距离用做相应样方的相异性度量。现在可以这样进行聚合的多项分类：合并一对点构成一组，合并一对组成一高级组，等等。这种合并是一次一次地进行的，

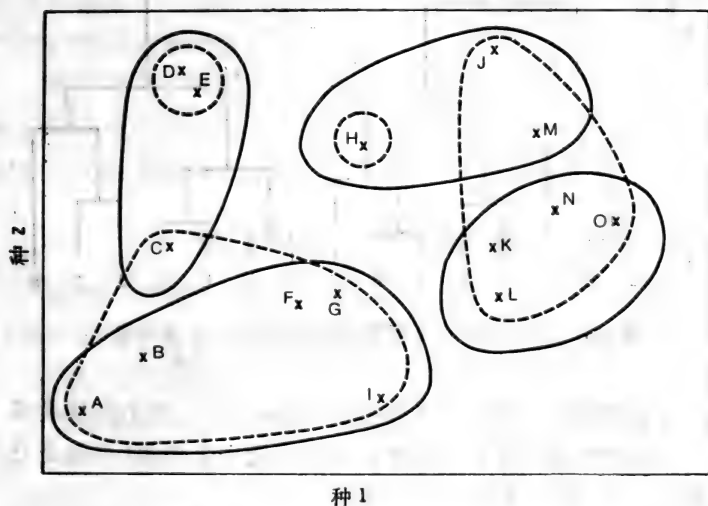


图 20.1 两个种的植被中 15 个样方的种组成图形。实线边界表示由全连分类决定的组，虚线边界表示由单连分类决定的组。用欧氏距离作为相似性度量。每种情况均分出四组的树状图在图 20.2 给出

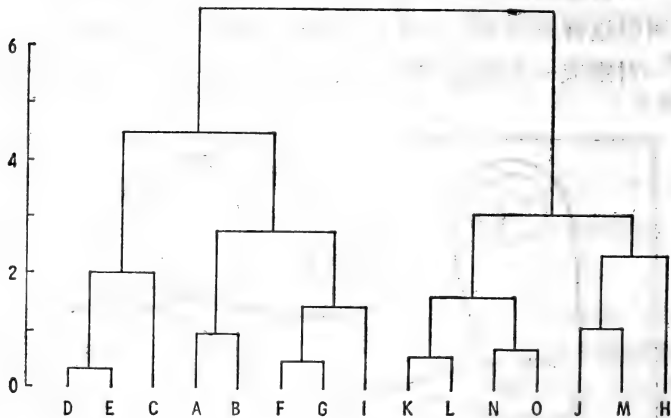
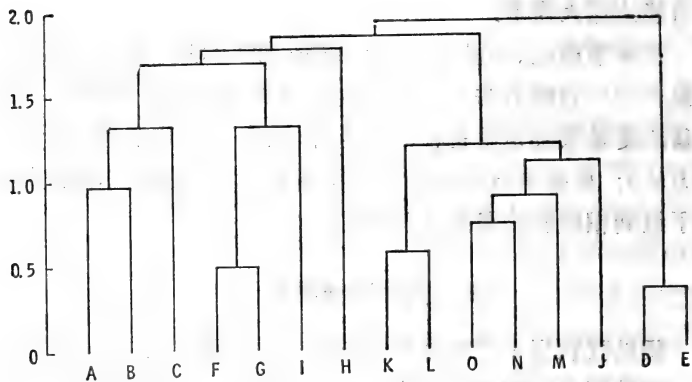


图 20.2 分类图 20.1 所画样方得到的树状图。(a) 单连，  
(b) 全连。左边的标度表示组间的欧氏距离

每次合并的是在该阶段中“最密切”的两个组（单个点被看成一个成员的组）。剩下的是确定如何测量一个点集（可能是分散的）与另一组点集之间的距离。

最简单的办法，是把一组中的点与另一组的点之间的所有距离的最短者取为组间的距离。这种过程称为最近邻体或者简单连结的分类。几乎同样简单，但给出完全不同结果的



方法，是把一组中的点与另一组的点之间的所有成对距离的最大者取为组间的距离；这是最远邻体或者完全连结的分类。

图 20.1 和 20.2 给出了一个人为的例子。目的是将两个种植中的 15 个样方分类。样方的种组成用图 20.1 中 2 维坐标系的点表示，点间距离取为点间相异性的度量。图 20.2 的上、下部分分别给出用单连和全连分类得到的树状图。如果我们选定用每种方法都把点(从而它们表示的样方)分成四组，则得到的组在图 20.1 中采用实线边界(全连方法)和虚线边界(单连方法)表出。正如这个例子所表示的，结果可以显著地不同。一般，单连方法趋向于产生过多的“链接”，即单个的点一个接一个地加到最早的聚组中去。相反，全连方法可能导致构成不自然的“混杂”组，其成员相互间的相似处仅在于它们是其它组的遗留者。

简朴分类不一定用欧氏距离作为样方间相似性的(逆)度量。Field (1971) 在分类海洋沉淀物的动物时，采用比例相似性作为组间相似的度量，并且进行了单连分类。

#### 四、Orloci 的平方和方法

这是一种聚合多项的方法，与简朴方法不同，每个组在  $n$  维空间的位置取为构成它的各点之形心。每当加入一个新点，组形心必须移动 (Orloci, 1967)。

这些点及其后由它们构成的组都在一系列阶段中被合并。在任一阶段上，合并这样两个组：假若由它们合并而引起的组内分散性的增加，要小于任一成员组与某个其它组的合并。

有  $n$  点的组，其组内分散性  $Q_n$  定义为每个点与组形心之间的距离之平方和，形心是表示组的平均样方的点，它有座标

$$\left( \frac{1}{n} \sum_{j=1}^n x_{1j}, \frac{1}{n} \sum_{j=1}^n x_{2j}, \dots, \frac{1}{n} \sum_{j=1}^n x_{sj} \right) \\ = (\bar{x}_1, \bar{x}_2, \dots, \bar{x}_s),$$

其中  $x_{aj}$  表示第  $j$  个样方中第  $a$  种的量, 而  $\bar{x}_a$  是该种对所有样方的平均量。因此,

$$Q_n = \sum_{a=1}^s \left[ \sum_{j=1}^n (x_{aj} - \bar{x}_a)^2 \right] \\ = \sum_{a=1}^s \left[ \sum_{j=1}^n x_{aj}^2 - n\bar{x}_a^2 \right] \\ = \sum_{a=1}^s \left[ \frac{n-1}{n} \sum_{j=1}^n x_{aj}^2 - \frac{2}{n} \sum_{i < j} x_{ai} x_{aj} \right] \\ = \sum_{a=1}^s \left[ \frac{1}{n} \sum_{i < j} (x_{ai} - x_{aj})^2 \right].$$

这里  $\sum_{i < j}$  表示对所有的点对求和, 而每一对只计算一次。因此

$$Q_n = \frac{1}{n} \sum_{i < j} \left[ \sum_{a=1}^s (x_{ai} - x_{aj})^2 \right] = \frac{1}{n} \sum_{i < j} d_{ij}^2,$$

其中  $d_{ij}$  是第  $i$  点和第  $j$  点之间的距离。

由此可见, 组内分散性可以直接从点间的距离计算出来。

现在我们根据如下原则成对地合并组。考虑组  $u$  和组  $v$ , 其组内分散性分别是  $Q_u$  和  $Q_v$ , 并用  $Q_{uv}$  表示合并它们所成的组之分散性。则  $u$  和  $v$  “允许”合并的条件是

$$Q_{uv} - (Q_u + Q_v) < \begin{cases} Q_{uw} - (Q_u + Q_w), \\ Q_{vw} - (Q_v + Q_w), \end{cases}$$

对所有的  $w$  (即所有其它组) 均成立。注意只有当  $u$  和  $v$  中没有一个是与某个其它组合并得更好时, 才合并它们。在聚合的每一阶段, 开始另外的计算范围之前, 进行所有允许的成对合并。

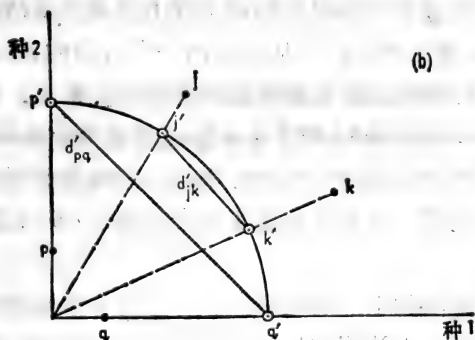
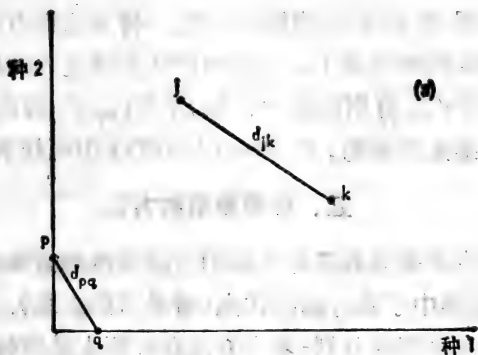


图 20.3 绝对距离 [(a) 中的  $d_{pq}$  和  $d_{ik}$ ] 和标准化距离 [(b) 中的  $d'_{pq}$  和  $d'_{ik}$ ] 之间的关系。  
(后者引自 Orloci, 1967a).

刚才讲的方法是根据点对间的绝对距离。Orloci 还提出了根据“标准化距离”的另一种方法。这个论证最好以图形来说明 (看图 20.3), 其中假设只有两个种。

在图 20.3a 中,  $d_{pq}$  和  $d_{ik}$  表示样方  $p$  和  $q$  之间及  $i$  和  $k$  之间的绝对距离。可见  $d_{pq} < d_{ik}$ , 也就是说, 没有共同种, 但其植物量较少的样方  $p$  和  $q$  紧靠在一块; 然而样方  $i$  和  $k$  两者都含有两个种的较大的量 (但比例很不相同), 它们却离得较远。如果认为用绝对距离的这种结果是不合适的, 我们可

以代用如图 20.3b 所示的标准距离。将表示样方的点投影到中心在原点的单位圆上，于是两个样方对之间的标准化距离给为  $d'_{pq}$  和  $d'_{ik}$ ，分别是弦  $p'q'$  和  $i'k'$  的长度。因此  $d'_{pq} > d'_{ik}$ 。推广到  $s$  维是简单的，在 Orloci (1967a) 中可找到详细资料。

### 五、分划多项的方法

或许由既是分划又是多项的方法可得到最满意的生态分类，因为它集中了两方面的优点（看本节第二段）。然而不幸，现在还没有直接的分划-多项方法在计算上是可行的。这是因为，如果在每个阶段现有的每个样方组要经受所有可能的二分分划，以便比较它们并从中选出一个合适的，那么正如下面指出的，可能性的数目确将迅速地变得非常大。Edwards 和 Cavalli-Sforza (1965) 的方法要是没有这个缺点的话，必然会被大量推荐，为此值得介绍它。但是，它在几乎所有生态领域内都没有应用，因为当分类实体个数超过 16 时就不建议用它。

这个方法如下。从表示  $n$  个样方的  $n$  个点群开始，我们希望按这样的方法将它们分成两组：组内的平方和达到最小，从而组间的平方和最大。为了选出要求性质的那种分划，必须检查所有可能的分划。如果集合中有  $n$  个样方，它们可能按  $2^{n-1} - 1$  种方式分成两个组。为证实这一点，假设  $n$  是偶数，注意有  $\binom{n}{1}$  种方式把  $n$  个点分成大小为  $n-1$  和 1 的组；有  $\binom{n}{2}$  种方式把它们分成  $n-2$  和 2 的组；……，有  $\binom{n}{n/2}$  种方式把它们平分两个大小为  $n/2$  的组。因此，总的可能方式为

$$\binom{n}{1} + \binom{n}{2} + \dots + \binom{n}{n/2}$$

$$\begin{aligned}
 & -\frac{1}{2} \left\{ \left[ \binom{n}{0} + \binom{n}{1} + \cdots + \binom{n}{n-1} \right] \right. \\
 & \left. + \binom{n}{n} \right\} - \binom{n}{0} - \binom{n}{n} \\
 & = \frac{1}{2} [(1+1)^n - 2] = 2^{n-1} - 1.
 \end{aligned}$$

当  $n$  为奇数时, 类似的讨论可得到同样结果.

我们现在对每一可能的分划要进行的, 实际是一种方差分析, 其中变量是  $s$  维向量. 令

$Q$  = 所有点到整群形心的距离平方和.

另外, 对  $i = 1, 2, \dots$ , 令

$q_i$  = 从  $i$  组中的点到该组形心的距离平方和.

$Q_i$  = 从  $i$  组形心到整群形心的平方距离.

于是, 如果第  $i$  组中有  $n_i$  个点, 则

$$Q = \sum_{i=1}^2 q_i + \sum_{i=1}^2 n_i Q_i.$$

如 342 页已证明的,  $Q$ ,  $q_i$  和  $Q_i$  都可以由点间距离求和 (每一距离只取一次), 并除以所涉及的点数而得. 因此, 我们可以将这些平方的点间距离列成半矩阵形式的表:

点	$\alpha$	$\beta$	$\gamma$	$\cdots$
$\alpha$	$d_{\alpha\alpha}^2$	$d_{\alpha\beta}^2$	$d_{\alpha\gamma}^2$	$\cdots$
$\beta$	$d_{\beta\alpha}^2$	$d_{\beta\beta}^2$	$d_{\beta\gamma}^2$	$\cdots$
$\gamma$	$d_{\gamma\alpha}^2$	$d_{\gamma\beta}^2$	$d_{\gamma\gamma}^2$	$\cdots$
$\vdots$				

于是  $Q = (1/n) \sum d^2$ , 其中求和是对半矩阵中所有元素进行的, 并且有  $n$  个点.

现在考虑如何检验一个特定的分划. 为了具体起见, 假设  $n = 7$  并令样方标记为  $\alpha, \beta, \dots, \eta$ . 令要检验的分划是

分成组  $(\alpha, \beta, \gamma, \delta)$  和  $(\varepsilon, \xi, \eta)$ , 因而  $n_1 = 4, n_2 = 3$ .

则

$$q_1 = \frac{1}{n_1} (d_{\alpha\beta}^2 + d_{\alpha\gamma}^2 + \dots + d_{\gamma\delta}^2),$$

$$q_2 = \frac{1}{n_2} (d_{\varepsilon,\xi}^2 + d_{\xi,\eta}^2 + d_{\varepsilon,\eta}^2).$$

所求的组内平方和是  $q_1 + q_2$ 。为了在 7 个样方的  $2^{7-1} - 1 = 63$  种可能的分划中作出决定, 我们必须计算所有 63 个  $(q_1 + q_2)$  的值, 并且选出使  $(q_1 + q_2)$  最小的那个分划。照此方式分划原来的样方集合, 并且再去分划所得到的组, 一直到得出我们所要找的分类。

这种方法的计算时间可能非常长。这样在第一阶段必须检验  $2^{n-1} - 1$  种分划。假设选出的分划得到分别有  $n_1$  和  $n_2 = n - n_1$  个点的组, 则在第二阶段要检验  $2^{n_1-1} + 2^{n_2-1} - 2$  种分划, 等等, 根据 Edwards 和 Cavalli-Sforza (1965) 的提法, “在适度的时间内可以处理 16 个点” 的初始集合。但是, 对 41 个点, Gower (1967a) 讲应用 5 微秒存取时间的计算机, 计算过程需要 54000 年以上。或许按 Dagnelie (1966) 提出的线索, 他评述了排除不允许分划的可能性, 大概能找到某种简捷的方法。作为不允许分划的一个例子, 考虑平面上四个点的群, 如果其中一点在其余三点构成的三角形内部, 那么就不允许将此内点当成一组, 而把周围三角形的顶点当做另一组。Scott 和 Symons (1971) 也设计了一种节省时间的修正方法。

进行分划-多项分类的一种间接方法已经由 McNaughton-Smith 等人 (1964) 提出。它在于首先分辨出与所有其它样方最不相似的样方, 并用它作为一个新“扩充”组的基本成员, 所有与它的相似要超过与原来“源”组相似的那些样方, 都一

一个一个地加到扩充组中去。这样，令  $f(M, N)$  表示测量组  $M$  与  $N$  之间相异性的任一简便的函数。用  $X_i (i = 1, \dots, n)$  表示被分类集合中的  $n$  个样方。  $A_j$  和  $B_j$  分别表示有  $j$  个样方加入到扩充组后的源组和扩充组。

这种分类的第一步，是对所有  $i$  确定  $f(X_i, A_0 - X_i)$ 。此相异性最大的  $X_i$  变成  $B_1$ ，而  $A_0 - B_1$  变成  $A_1$ 。其次，对  $A_1$  中的每个  $X_i$ ，计算  $f(X_i, A_1 - X_i) - f(X_i, B_1) = d_{i1}$  (令)。假若至少对于一个  $i$  有  $d_{i1} > 0$ ，则将使  $d_{i1}$  有最大(正)值的  $X_i$  从  $A_1$  中除去(变成了  $A_2$ ) 并加到  $B_1$  中去(变成了  $B_2$ )。这一过程继续进行下去，直到比如  $k$  步以后，可发现  $f(X_i, A_k - X_i) - f(X_i, B_k) = d_{ik} < 0$ ，对所有  $A_k$  中的  $i$  值均成立。这就完成了原始集合分成两组  $A_k$  和  $B_k$  的第一次分划。现在重复应用相同的方法对这些组本身分划再分划。这一方法具有分划、多项的优点，并且计算上可行；它值得生态学家们比现在更多的注意。

## 六、依据信息分析的分类

用信息分析的分类可以是聚合的也可以是分划的。在聚合方法中，对样方组集合的那两个组最相似因而应被合并的判断，可如下进行。每个组有一定的“信息量”(在十九节的意义下)；而且，如果合并两个组，则如此构成的并组比它的任一成员组含有更多的信息量。但是两个组越相似，它们合并时信息的增加就越小。因此，在聚合过程的任一阶段应合并这样两个组，使它们的合并信息量上得到最小的增加。相反，在分划的方法中，应以信息量减小最多的方式将一个组分成子组。

我们先介绍 Williams 和 Lambert (1966) 设计的，应用定性数据的聚合方法。对每个样方我们只知道它是不是包括

某个已知的种。设这个组由  $n$  个样方组成，总共有  $s$  个种；并设有  $a_j$  个样方包含第  $j$  种。于是包含该种的样方比例为  $a_j/n$ ，不包含它的比例为  $(n - a_j)/n$ 。我们把这个组看成是由两种类型(有和没有第  $j$  种)的  $n$  个个体(即样方)构成的，于是可用 Shannon 的公式(看 315 页)来决定每个样方对于第  $j$  种的信息，它是

$$H'_j = - \frac{a_j}{n} \log \frac{a_j}{n} - \frac{(n - a_j)}{n} \log \frac{(n - a_j)}{n}.$$

(换言之，现在  $H'_j$  测量样方的“多样性”。

这个组的总信息(仍是对于第  $j$  种)就为  $nH'_j$ 。对所有  $s$  个种求和，我们得到  $I$ ——该组对于所有种的总信息，即

$$\begin{aligned} I &= \sum_{j=1}^s nH'_j = - \sum_{j=1}^s \left[ a_j \log \frac{a_j}{n} \right. \\ &\quad \left. + (n - a_j) \log \frac{(n - a_j)}{n} \right] \\ &= sn \log n - \sum_{j=1}^s [a_j \log a_j \\ &\quad + (n - a_j) \log (n - a_j)]. \end{aligned}$$

现在考虑聚合过程的第一阶段，在一对单个样方合并成一组时， $n = 2$ 。按定义单个样方的信息量为 0。设合并两个样方，并且得到的组中总的种数为  $s$ 。再假设这  $s$  个种中，有  $t$  种是两个样方共有的，有  $u = s - t$  种仅存在于某一个样方中。这些种现在可以如此标记：

$$a_j = 2 \quad (j = 1, 2, \dots, t)$$

$$a_j = 1 \quad (j = t + 1, t + 2, \dots, s).$$

于是  $n = 2$  个样方的组之信息量为

$$I = 2s \log 2 - \sum_{j=1}^t 2 \log 2 = 2(s - t) \log 2 = 2u \log 2.$$



可以看出,如果两个样方有相同的种列(即  $u = 0$ ),合并它们所成的组之信息量仍然为 0.以后在每一步,进行的聚合是联合这样的两个组(具有一个或多个成员),比如  $G$  和  $H$ ,以使

$$\Delta I = I(G) + I(H) - I(G + H)$$

最小(这里  $I(G)$  表示组  $G$  的信息量,其它符号表示相应组的信息量).因此联合的是两个彼此最相似的组.

虽然 Williams 和 Lambert 原先提出的方法是用于定性数据的,但对定量数据也可应用. Orloci (1968, 1969) 在分类草地和硬木林植被时已这样做过. 在应用定量数据时,我们记录了每个样方包含种 1 的多少个单位(例如:重量、体积或者覆盖面积的单位),种 2 的多少个单位,等等.于是样方的总信息量既可以定义为  $\nu H'$  ( $H'$  是每单位信息的 Shannon 公式,看 315 页),也可以更好一点,定义为  $\nu H$  ( $H$  是 Brillouin 公式,看 318 页). 这里  $\nu$  是对所有种加起来的总单位数(不管测量的什么量).

Lance 和 Williams (1968) 已提出一种依据信息分析的分划—单项分类方法. 做这种分类,首先要算出整个被分类样方集合的总信息量  $I$ . 再把该集合分成包含种  $i$  和不包含种  $i$  的两组,分别记它们为组  $G_i$  和  $g_i$ , 并且计算

$$\Delta I_i = I - I(G_i) - I(g_i).$$

依次对所有种(即所有的  $i$  值)都这样做,以便决定那个种的  $\Delta I_i$  最大. 于是分类的第一次分划就分成包含与不包含这个种的样方组. 现在将每个组本身当做一个集合,并反复进行分划直到得出要求的最后分类.

此方法具有分划和计算上可行(不像 Edwards 和 Cavalli-Sforza 方法)两方面的优点. 当然计算量取决于集合中的种数. 此方法也具单项方法的优点和缺点. 同时可以证明,它没有聚合信息方法所反映的这种趋势:一些杂乱无关的样方

仅因其彼此相似而被合并成组，但它们不是可明显识别的自然组 (Goodall, 1973)。

Wallace 和 Boulton (1968, 并参看 Boulton 和 Wallace, 1970) 已设计了一种依据信息分析的分划-多项方法。它需要反复地分类实体, 并且过程相当复杂。

## 七、等级水平与结束规则

用讲过的任何方法, 或者确实用任何等级的方法所做的样方集合分类, 使我们能够构成一个树状的图形来表示逐次进行的组的分划或者合并。于是, 这棵树有许多的节(树上用水平线表示), 每个节表示一个中间组被分成为两个子组(分划分类时), 或者它由两个子组合并而成(聚合分类时)。这些中间组处于不同的状态, 而每个状态可表示为树状图中相应节点的位置。有两种办法可以做到这一点。

1. 假定被分类的实体(比如样方)沿着一条水平的基线排列。任何组的内部异质性可以表示为它的节点在基线上面的高度。组内异质性可按不同方式测量, 并且此高度通常(但不一定)取决于分类标准。这样, 对完全连结分类(本节第三段)来说, 组内异质性的明显度量是该组内所有成员间相异性(进行分类时有许多种可能的方法可用来测量它)之最大者。对简单连结分类而言, 相应的度量是使组联结起来的所有联结距离之最小者。图 20.2b 和图 20.2a 给出的树状图分别是按这两种方式构成的。当以组内平方和做为分类标准时(如本节第四段的 Orloci 方法), 组内离差提供了异质性的一个度量; 对信息分析的方法, 组的总信息量是个适当的度量。

2. 当分类是分划的时候, 决定树状图节点高度的另一方法, 是要求任一节点与其低级的下一节点之间的距离, 应当同进行较低节点所示分划而引起的异质性(不管怎样测量)减少

成比例。这种树状图是从顶向下构成的,最终的分枝端点(表示分类的实体)不一定在同一水平上。当分类是聚合时,当然也可以按这种方式画出树状图,但在开始构成树状图以前聚合必须进行完毕。

对许多分类过程,这两种画树状图的方法得到相同的结果;例如简单连结分类显然是真的。但是信息分析的方法就不对,对这些方法,上述第二种方式是特别恰当的;树状图中节点间的每个距离描画了  $\Delta I$ ——节点表示的联合组与其两个分量子组之间信息量之差。

下面还要决定如何由横截树状图的办法得到一个分类。在进行分划分类时,这种决定涉及结束规则(Lambert 和 Williams, 1966)。有三种可能性:

1. 可以选择要分开的最终组个数。再从上到下查看树状图,直到分枝数目符合选择的个数。
2. 可以选择分开的组内容许的异质量。这等于选择截断树状图的位置,它的节点都在此水平上(表示组内异质性)。
3. 给定一个树状图,其中节点间距离表示异质量的改变。从顶向下查看该树状图,一旦遇到节点间距离短于选定的长度就终止这一分枝。这些截断点将在不同水平上。事实上,一旦得到的异质性减少量小到不值得考虑时,我们就决定停止进一步的再分划。

应当注意,上面简述的从树状图决定分类的三种方式中,每一种都要作出选择。选择分开组数的第一种情况,通常是图方便,并且完全是人为的。

在其余两种情况下,经常试图建立一种所谓“概率”的结束规则。可以规定每个终极组中容许的异质量(情况2),它是在用一种适当检验及一选定的显著性水平下,刚好小到足以接受这些组内部同质的零假设。或者(情况3)可以规定分划

的进行只有当结果组差异显著,使我拒绝其同质的零假设(也用一适当的检验和一选定的显著性水平)。

应用这些概率的结束规则,要求分类者对一组数据逐次变小的子集进行一系列显著性检验。因为没有考虑到计算的是条件概率这一事实,所以不可过于相信能够识别显著的或不显著的组内同质性和组间异质性。零假设,检验及显著性水平都是人为选择的结果。无论如何,概率的规则虽是人为的但也是客观的。它对进行指定方法的分类可以做出一部分说明,并且能对不同数据和不同人进行的分类进行比较。

## 八、结 束 语

现在有大量关于生态分类的文献,这里我们只详细地讲了已提出的许多不同方法中的几种。每种方法都是对初始数据进行运算的一套规则。我们必须避开某方法为最好这个麻烦的问题,甚至不可能定义在这方面是“最好的”。正如 Williams 和 Lambert (1966) 所说:“困难……在于,从本来是主观的情况中要找出客观的准则”。我们只能合理地要求一个方法:“得到的主要分组不要少于或者不要显著地不同于那些直观上认识是不同的生态实体……”。正在继续工作,但是许多工作没有超出在设计新方法和比较旧方法方面无目的的训练。这可能(或许将要)无止境地进行下去。如果要应用而不是探讨分类过程,那么生态学家必须选择一种或很少几种方法,并一直应用它。这种选择无疑是有些随意的。

## 第二十一节 连续变化群落的排序

### 一、排序的目的

如 341 页已讲过的,我们在概念上可以将测量  $n$  个样本

单位每一个的  $s$  个种的量所得之数据，表示为  $s$  维坐标系中  $n$  个点散布的图形。分类就是按我们认为是自然的方式，把这群点再分成许多无一定次序的集合或者组。如果这些点偶然分成几个较远分开的紧密的组，那末不会发生什么困难，而且进行分类的正式规则几乎也不必要。这种理想的结果在植被抽样时是极其难得的。更经常的是这些点(表示样本)散乱地分散，并且任何分类的程序都有很大的随意性。

摆脱这种困难的一个方法是排列样方而不是分类它们。它与分类一样，我们的目的仍然是简化并精选植被抽样得到的大量原始数据，以期显示出植物种之间以及种与环境因子之间的关系。排序就是按照不会失掉原来  $s$  维格局的重要特征的方式，在低于  $s$  维的空间中画出  $n$  个点。理想地说来，我们想在两维或者三维空间中画出它们，以便容易具体化。做为一种调查结果的摘要方法，排序比分类有两大优点：它不需要建立确定分组的人为准则，也不必假设不同的组(如存在的话)有等级的关系。

## 二、主分量分析

已经设计了许多可能的排序方法。最简单的是将原来  $s$  维空间按这样的方式投影到低维的空间中去，以使点的排列遇到最小可能的畸变。取最简单的可想象的情况，假设我们希望将平面上的一群点投影到直线上以得到线性的排序。如果安排线的方向以保持点的间隔尽可能远，则畸变是最小的。图 21.1a 给出一个虚拟的例子，它表明结果可以从抽样只有两个植物种组成的植被得到。这些点表示  $n = 27$  个样方的每一样方中种 1 的量(沿  $x_1$  轴测量)和种 2 的量(在  $x_2$  轴上)。坐标原点在  $(\bar{x}_1, \bar{x}_2)$ ——对所有样方平均的种的平均量。

现在我们希望让坐标轴刚性地旋转一个角度  $\theta$ ，以构成

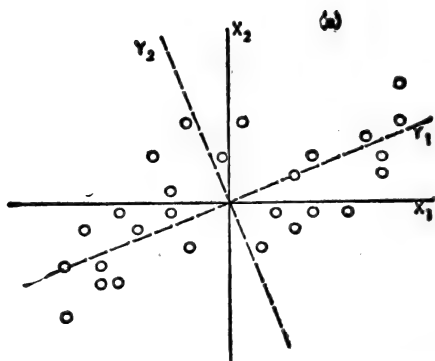


图 21.1a 原坐标给为  $(x_1, x_2)$  的一群点的主分量轴  $y_1$  和  $y_2$ .

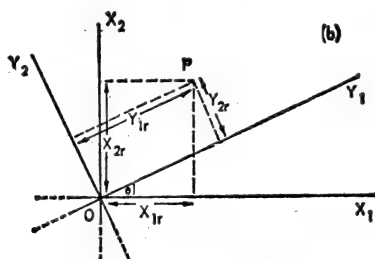


图 21.1b 说明坐标轴的旋转(见正文)

新的直角坐标轴, 图中表示为  $y_1$  和  $y_2$  轴. 于是  $y_1$  轴是直线:  $x_1 / \cos \theta = x_2 / \cos \phi$ , 其中  $\phi = \pi/2 - \theta$ . (我们用  $\cos \phi$  代替  $\sin \theta$  是强调  $\cos \theta$  和  $\cos \phi$  是此直线的方向余弦.) 对旧轴有坐标  $(x_{1r}, x_{2r})$  的点, 现在对新轴有坐标  $(y_{1r}, y_{2r})$ . 把这些点投影到  $y_1$  轴上可以得到它们的一个线性排序, 并且我们可以说当  $y_1$  值的平方和  $\sum_{r=1}^n y_{1r}^2$  最大时, 此排序引起的畸变最小. 现在我们的目的是决定给出此结果的  $\theta$  值.

首先注意

$$\sum_1^n x_{1r}^2 + \sum_1^n x_{2r}^2 = \sum_1^n y_{1r}^2 + \sum_1^n y_{2r}^2.$$

从图 21.1b 可以看到确实如此,  $P$  是原坐标中的点  $(x_{1r}, x_{2r})$ , 在新坐标中是  $(y_{1r}, y_{2r})$ . 显然  $(OP)^2 = x_{1r}^2 + x_{2r}^2 = y_{1r}^2 + y_{2r}^2$ . 因为原点是在点群的中心, (换言之, 因为  $\bar{x}_1 = \bar{x}_2 = \bar{y}_1 = \bar{y}_2 = 0$ ), 还可看出

$$\text{var}(x_1) + \text{var}(x_2) = \text{var}(y_1) + \text{var}(y_2) \quad (21.1)$$

图 21.1b 还指出

$$y_{1r} = x_{1r} \cos \theta + x_{2r} \sin \theta, \quad \text{及} \quad y_{2r} = -x_{1r} \sin \theta + x_{2r} \cos \theta.$$

这可写成矩阵形式

$$\begin{pmatrix} y_{1r} \\ y_{2r} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \cos \theta & \sin \theta \\ -\sin \theta & \cos \theta \end{pmatrix} \begin{pmatrix} x_{1r} \\ x_{2r} \end{pmatrix}, \quad (r = 1, 2, \dots, n)$$

或者更简洁地写成

$$\mathbf{Y} = \mathbf{U}\mathbf{X}, \quad (21.2)$$

其中

$$\mathbf{U} = \begin{pmatrix} \cos \theta & \sin \theta \\ -\sin \theta & \cos \theta \end{pmatrix};$$

$\mathbf{X}$  是  $(2 \times n)$  的数据矩阵

$$\begin{pmatrix} x_{11} & x_{12} & \cdots & x_{1n} \\ x_{21} & x_{22} & \cdots & x_{2n} \end{pmatrix};$$

$\mathbf{Y}$  同样定义. 可见  $\mathbf{U}$  是正交的, 即  $\mathbf{U}\mathbf{U}' = \mathbf{U}'\mathbf{U} = \mathbf{I}$ .

我们还可看出诸  $x$  的协方差矩阵是

$$\begin{aligned} \Sigma_x &= \frac{1}{n} \mathbf{X}\mathbf{X}' = \frac{1}{n} \begin{pmatrix} \sum_1^n x_{1r}^2 & \sum_1^n x_{1r}x_{2r} \\ \sum_1^n x_{1r}x_{2r} & \sum_1^n x_{2r}^2 \end{pmatrix} \\ &= \begin{pmatrix} \text{var}(x_1) & \text{cov}(x_1, x_2) \\ \text{cov}(x_1, x_2) & \text{var}(x_2) \end{pmatrix}. \end{aligned} \quad (21.3)$$

现在我们回到决定  $\theta$  值的问题, 要使  $\sum y_i^2 = n \text{var}(y_1)$  达到最大. 由 (21.1) 显见使  $\text{var}(y_1)$  最大, 等价于使  $\text{var}(y_2)$  最小. 由 (21.2), 我们有

$$\mathbf{Y}\mathbf{Y}' = \mathbf{U}\mathbf{X}\mathbf{X}'\mathbf{U}' \quad (21.4)$$

或者

$$\begin{pmatrix} \text{var}(y_1) & \text{cov}(y_1, y_2) \\ \text{cov}(y_1, y_2) & \text{var}(y_2) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \cos\theta & \sin\theta \\ -\sin\theta & \cos\theta \end{pmatrix} \\ \times \begin{pmatrix} x_1 \\ x_2 \end{pmatrix} (x_1 \quad x_2) \begin{pmatrix} \cos\theta & -\sin\theta \\ \sin\theta & \cos\theta \end{pmatrix} \quad (21.5)$$

其中为方便起见已用向量  $(x_1, x_2)'$  代替了  $(2 \times n)$  的数据矩阵.

从 (21.5),

$$\text{var}(y_1) = x_1^2 \cos^2 \theta + x_1 x_2 \sin 2\theta + x_2^2 \sin^2 \theta.$$

显然, 当

$$\frac{d}{d\theta} \text{var}(y_1) = 0,$$

也就是说, 当

$$(-x_1^2 + x_2^2) \cos\theta \sin\theta + x_1 x_2 \cos 2\theta = 0$$

的时候,  $\text{var}(y_1)$  达到极大.

从 (21.5) 还可看出

$$\begin{aligned} \text{cov}(y_1, y_2) &= (-x_1^2 + x_2^2) \cos\theta \sin\theta + x_1 x_2 (\cos^2 \theta - \sin^2 \theta) \\ &= (-x_1^2 + x_2^2) \cos\theta \sin\theta + x_1 x_2 \cos 2\theta. \end{aligned}$$

因此, 当  $\text{cov}(y_1, y_2) = 0$ , 即新变量  $y_1$  和  $y_2$  是不相关的时候,  $\text{var}(y_1)$  是极大 (并且  $\text{var}(y_2)$  极小).

于是, 当  $\text{var}(y_1)$  是极大时, (21.4) 变成

$$\mathbf{U}\Sigma_r\mathbf{U}' = \begin{pmatrix} \lambda_1 & 0 \\ 0 & \lambda_2 \end{pmatrix} = \mathbf{A} \quad \text{或者} \quad \mathbf{U}\Sigma_r = \mathbf{A}\mathbf{U}, \quad (21.6)$$

其中  $\lambda_i = \text{var}(y_i) (i = 1, 2)$ .



现在很清楚  $\lambda_1$  和  $\lambda_2$  是对称矩阵  $\Sigma_x$  的特征根，它们是行列式方程  $|\Sigma_x - \lambda I| = 0$  的根，并且  $U$  的行是  $\Sigma_x$  的特征向量。

因此，由解方程

$$\text{var}(x_1) \cos^2 \theta + \text{cov}(x_1, x_2) \sin 2\theta + \text{var}(x_2) \sin^2 \theta = \lambda_1 \cos^2 \theta,$$

可以求出  $\theta$ 。

现在我们能够如下进行。我们不必用坐标  $(x_1, x_2)$  去定义任何点，可以把它看成  $(y_1, y_2)$ ，其中

$$y_1 = x_1 \cos \theta + x_2 \sin \theta, \quad y_2 = -x_1 \sin \theta + x_2 \cos \theta.$$

因此，这两个新变量的每一个都是原变量（测量的种的量）的线性组合。新变量是这样规定的， $y_1$  有最大可能的方差，称它为第一主分量。把这些点投影到  $y_1$  轴——第一主轴上去就得到了它们最好的线性排序。在这简单的二维情况下，一旦知道了第一主轴的方向，则  $y_2$  轴（第二主轴）的方向也给出来了，因为它们必是正交的。前面还指出这两个新变量  $y_1$  和  $y_2$  是不相关的。

现在考虑  $s$  维的一般情况。我们的任务是找出原坐标轴的刚性旋转，或者等价地说，找出原变量值（ $x$  值）的线性组合，以得到具有如下性质的导出变量诸  $y$ ：

1.  $y_1$  的方差尽可能地大。
2.  $y_2$  的方差尽可能地大，满足  $y_2$  轴垂直于  $y_1$  轴的约束。变量  $y_1$  和  $y_2$  是不相关的。
3.  $y_3$  的方差尽可能地大，满足  $y_3$  轴与  $y_1$  轴和  $y_2$  轴垂直的约束。这些变量之间不存在协相关。
- .....
- s. 最后的  $y_s$  轴与已经固定的所有  $s - 1$  条轴都垂直。

这个过程是主分量分析。

我们希望求出  $s$  条主轴每一轴的方向余弦，它给为  $s \times s$

矩阵  $\mathbf{U} = \{u_{ij}\} (i, j = 1, 2, \dots, s)$  的元素。它们是从解如下矩阵方程得到的:

$$\mathbf{U}\Sigma_x\mathbf{U}' = \mathbf{A} \text{ (它与 (21.6) 相同).}$$

这里  $\Sigma_x$  是诸  $x$  的  $s \times s$  协方差矩阵,  $\mathbf{A}$  是对角线矩阵, 其元素 ( $\Sigma_x$  的特征根) 是  $\lambda_j = \text{var}(y_j) (j = 1, 2, \dots, s)$ . 第  $j$  主轴的方向余弦是  $\mathbf{U}$  的第  $j$  行元素 (它是  $\Sigma_x$  的第  $j$  个特征向量).

根据原坐标,  $y_j$  轴 (第  $j$  主轴) 是直线

$$\frac{x_1}{u_{j1}} = \frac{x_2}{u_{j2}} = \dots = \frac{x_s}{u_{js}}$$

第  $j$  个导出变量 (第  $j$  主分量) 是

$$y_j = u_{j1}x_1 + u_{j2}x_2 + \dots + u_{js}x_s.$$

因此, 第  $r$  个点 ( $r = 1, 2, \dots, n$ ) 的坐标给为

$$y_{jr} = u_{j1}x_{1r} + u_{j2}x_{2r} + \dots + u_{js}x_{sr} \\ (j = 1, 2, \dots, s).$$

对  $s$  维一般情况的这些关系式, 这里不做证明。在关于多元分析的书上可找到证明, 例如 Kendall (1957), Anderson (1958), Kendall 和 Stuart (1966), 以及 Morrison (1967).

我们已经排列了变换变量, 以使

$$\text{var}(y_1) > \text{var}(y_2) > \dots > \text{var}(y_s).$$

于是, 看我们愿意损失原数据中的多少信息, 可以对某个选取的  $k$ , 忽略变量  $y_{k+1}, y_{k+2}, \dots, y_s$  (具有最小方差的变量), 只留下具有最大方差的  $k$  个变量, 在  $k$  维空间中排列此数据。事实上, 往往发现  $\Sigma_x$  的最先几个特征根占了总方差的很大比例。例如, Orloci (1966) 分析有关沙丘与丘间盆地植被的数据, 考虑了 101 个最常见的种, 发现前三个主分量占了总方差的 40% 以上。同样地, Greig-Smith, Austin 和 Whitmore (1967) 提出了英国所罗门岛保护国的森林类型

的一个三维排序。在引用的这两个例子中，已发现在植被样本的二、三维图形中所熟识的点的聚集能够研究环境的差异。

### 三、主分量分析的实践考虑

当我们希望用主分量分析的方法去排列植被时，要做四方面的决定。

1. 必须选择测量每样本单位中每个种的量的方法。如果样本单位是样方，则有几种方法测量每个种的量；例如用计数个体的方法，或者用确定鲜重、干重、基部面积或盖度的方法。当采用大的样本单位——植被的整个小区或片段——的时候，一个方便的方法 (Orloci, 1966; Gittins, 1965) 是，用许多样方去抽样每个片段，并将样方中种的频率，即包含种的样方数目，取为在此片段中种的量的一个测度。

2. 必须决定是否要使原变量标准化。如果它们是标准化的，则(21.6)中的协方差矩阵  $\Sigma$ ，要代替为相关矩阵，但其它的分析不改变。当  $x$  变量是按几种不同的单位测量时，一般要进行标准化：例如，在心理学的研究中，对人的测量可能混合测验分数、年龄、收入，以及用完全不同尺度测量的其它不同的量。在植物的工作中，样本中所有种的量都是用相同方法并按同一单位测量的，不必要求标准化。如果分析以前原始数据是标准化的，那末，那些多度只有微小变化的种(通常是多度低的种)，比用非标准化变量时会有较大的影响。不管这是合适的还是仍有辩论的。应当注意先标准化原始数据再找主分量，决不会与先找主分量而后标准化导出变量推出同样的结果。

3. 必须选择引出主分量的个数——或者最后排序所用的轴数。如果选的个数少，则需要权衡简单与准确两个方面；这

是个主观判断的问题。在这方面我们还必须做如下考虑。直到现在,我们是把观察看成一个总体,没有看成是来自某个大的母体并存在着误差的样本。如果把观察看成是一个样本,则我们得到的是样本的主分量。有可能发生这种情况:虽然(21.6)的 $s$ 个根全不相同(当 $\Sigma_x$ 的元素是样本值的时候),因此样本的 $s$ 个主分量能够明确找到,然而, $s-1$ 个最小根的总体值却是相等的。如果真是这样,就不能引出多于 $1$ 个分量,而其余 $s-1$ 个分量可以有任意方向,只要它们彼此垂直并与先引出的分量垂直就行了。有方法检验 $s-1$ 个最小的样本根是否可能来自它们是相等的一个母体(参看 Kendall, 1957; Lawley 和 Maxwell, 1963, 以及其中的参考书)。这些检验要求母体分布是 $s$ 元正态分布,在这一点上我们考虑的单位范围内的植物种很难是真的。在进行任何检验以前需要做正态化的数据变换。任何情况下,我们排列植被的目的,通常是希望用较少的那些可确认为“实在的”分量。

4. 有时候进行一种完全不同形式的分量分析,称为 $Q$ -型分析(上段中讲的一般分析叫 $R$ -型分析)。这两种分析形式上是一样的,但在 $R$ -型分析中,我们开始得到 $s \times s$ 的矩阵 $\Sigma_x = (1/n)XX'$  [看(21.3)],而 $Q$ -型分析是从 $n \times n$ 的矩阵 $(1/s)X'X$ 开始。此矩阵的第 $r$ 个对角线元素 $(1/s) \sum_{i=1}^s x_{ir}^2$ ,是在第 $r$ 个样方内种的量(所有种)的方差;第 $(r, t)$ 的元素是第 $r$ 和第 $t$ 两个样方中种的量的协方差。事实上,我们是在考虑一个 $n$ 维的散点图,其中有表示种的 $s$ 个点。我们不再把种的量做为样方的属性,而是将在样方中的量做为种的属性。其结果是种的排序而非样方的排序。它在生态方面的解释不像通常 $R$ -型样方排序那样直观。但是,正如 Sokal 和 Sneath (1963) 所说,“ $Q$  矩阵……没有普通相关所期望的样

本分布”。这是因为一个样方内的种(大概)不是独立的,然而在普通的  $R$ -型分布中,我们一般假设观察的样方是独立的。如果  $n < s$ , 即样方数少于种数,则  $Q$ -型矩阵的阶低于  $R$ -型矩阵,从计算的角度看要方便一些。

在任何情况下,我们可以用“ $Q$ -技巧”的方法进行  $R$ -型分析 (Gower, 1966; Orloci, 1967b)。这样做是可能的,因为  $n$  个点的群至多占有  $n - 1$  维空间,甚至,它们画在  $s > n$  的一个  $s$  维标架中也如此。由此可见,不管我们是做  $R$ 型或者  $Q$ 型分析,我们要进行  $n \times n$  矩阵或者  $s \times s$  矩阵的计算。通常选择较小者。

与355页一样,用  $\mathbf{X}$  表示  $s \times n$  的数据矩阵。现在记

$$\mathbf{R} = \mathbf{X}\mathbf{X}' \quad (\mathbf{R} \text{ 是 } s \times s \text{ 矩阵})$$

和

$$\mathbf{Q} = \mathbf{X}'\mathbf{X} \quad (\mathbf{Q} \text{ 是 } n \times n \text{ 矩阵})$$

并假设  $s > n$ 。

令  $\alpha$  是  $\mathbf{R}$  的特征根,  $\mathbf{a}$  是相应的特征向量,因此

$$\mathbf{R}\mathbf{a} = \alpha\mathbf{a} \quad \text{或者} \quad \mathbf{X}\mathbf{X}'\mathbf{a} = \alpha\mathbf{a}. \quad (21.7)$$

同样令  $\beta$  和  $\mathbf{b}$  是  $\mathbf{Q}$  的根和向量,因此

$$\mathbf{Q}\mathbf{b} = \beta\mathbf{b} \quad \text{或者} \quad \mathbf{X}'\mathbf{X}\mathbf{b} = \beta\mathbf{b}. \quad (21.8)$$

(21.7) 中前乘以  $\mathbf{X}'$ , 给出

$$\mathbf{X}'\mathbf{X}(\mathbf{X}'\mathbf{a}) = \alpha(\mathbf{X}'\mathbf{a}) \quad \text{或者} \quad \mathbf{Q}(\mathbf{X}'\mathbf{a}) = \alpha(\mathbf{X}'\mathbf{a}).$$

与(21.8)比较,我们看出  $\alpha = \beta$  和  $\mathbf{X}'\mathbf{a} = \mathbf{b}$ 。因此  $\mathbf{R}$  (较大的矩阵)的特征根和特征向量,可以直接从  $\mathbf{Q}$  (较小的矩阵)的根和向量得到。

#### 四、主坐标分析

在主分量分析中,每个样方表示为一个点,其坐标是该样方中  $s$  个种每一个的量。因此,表示样方  $i$  和  $j$  的两个点之

间的距离  $d_{ij}$  是

$$d_{ij} = \left[ \sum_{t=1}^s (x_{ti} - x_{tj})^2 \right]^{\frac{1}{2}},$$

其中  $x_{ti}$  和  $x_{tj}$  表示在样方  $i$  和  $j$  中种  $t$  的量。

实际上，我们把画出的点之间的欧几里得距离看成是两样方间差异的度量。但是，这个距离不一定是差异的最好度量。如果我们只给出两个样方，比如第  $i$  和第  $j$  样方，并且要求提出它们之间差异的一个适当的度量，那末会提出许多种可能，例如，我们可以选择  $m_{ij}$  来定义差异，

$$m_{ij} = \sum_{t=1}^s |x_{ti} - x_{tj}|,$$

即每个种之差的绝对值之和。这仅仅是几种合适的  $m_{ij}$  定义中之一。在第五段中考虑另外的可能。

已经选出了测量样本间差异的合适方式之后，现在的问题是，能不能够按照每一点对间的距离等于这个差异来描画表示样方的点？Gower (1966, 1967b) 已指出这是可能的，并且讲了一种施行方法，他称此过程为主坐标分析。

我们希望求出  $n$  个点坐标，现在这些坐标不等于样方中种的量

用  $\mathbf{C}$  表示  $s \times n$  矩阵

$$\mathbf{C} = \{c_{ij}\}, (i = 1, \dots, s; j = 1, \dots, n).$$

$\mathbf{C}$  中的第  $j$  列元素，即  $(c_{1j}, c_{2j}, \dots, c_{sj})'$ ，是第  $j$  个点的坐标；现在我们将求出这些值。

第  $i$  点和  $j$  点之间的平方距离是

$$\sum_{t=1}^s (c_{ti} - c_{tj})^2 = \sum_{t=1}^s c_{ti}^2 + \sum_{t=1}^s c_{tj}^2 - 2 \sum_{t=1}^s c_{ti}c_{tj} \quad (21.9)$$

这个平方距离就定义为  $m_{ij}^2$ ——是按无论我们怎样选择的方式所测量的第  $i$  和  $j$  两个样方间的平方差异。这些差异是由

观察得来的,并且构成了数据.

现在令

$$\mathbf{C}'\mathbf{C} = \mathbf{A}.$$

因此  $\mathbf{A}$  是对称的  $n \times n$  矩阵

$$\mathbf{A} = \begin{pmatrix} \sum_i c_{i1}^2 & \sum_i c_{i1}c_{i2} \cdots \sum_i c_{i1}c_{in} \\ \sum_i c_{i2}c_{i1} & \sum_i c_{i2}^2 \cdots \sum_i c_{i2}c_{in} \\ \dots\dots\dots \\ \sum_i c_{in}c_{i1} & \sum_i c_{in}c_{i2} \cdots \sum_i c_{in}^2 \end{pmatrix} \equiv \{a_{ij}\},$$

其中  $a_{ij} = \sum_i c_{ii}c_{ij}$ . 于是,由 (21.9)

$$m_{ij}^2 - m_{ji}^2 = a_{ii} + a_{jj} - 2a_{ij}; \quad m_{ii}^2 = 0. \quad (21.10)$$

已知的值  $m_{ij}^2 (i, j = 1, \dots, n)$  可以写成一个  $n \times n$  的对称矩阵  $\mathbf{M}$  的元素. 从给出的  $\mathbf{M}$ , 我们必须求出  $\mathbf{A}$ , 而后求出  $\mathbf{C}$ , 它的列给出了所求的坐标. 这问题的解决如下:

首先注意,我们要求坐标的原点是在形心. 因此,对所有的  $i$  必有  $\sum_{j=1}^n c_{ij} = 0$ . 则  $\mathbf{C}\mathbf{C}' = \mathbf{A}$  的第  $i$  行元素之和为

$$\sum_{j=1}^n a_{ij} = \sum_{j=1}^n \sum_{i=1}^s c_{ii}c_{ij} = \sum_{i=1}^s c_{ii} \left( \sum_{j=1}^n c_{ij} \right) = 0, \quad (21.11)$$

也就是说,  $\mathbf{A}$  的所有行和均为 0; 因为  $\mathbf{A}$  是对称的, 所有的列和也为 0.

如果令

$$a_{ij} = -\frac{1}{2} m_{ij}^2 + \frac{1}{2n} \sum_{i=1}^n m_{ij}^2 + \frac{1}{2n} \sum_{j=1}^n m_{ij}^2 - \frac{1}{2n^2} \sum_i \sum_j m_{ij}^2. \quad (21.12)$$

我们将指出它满足 (21.10) 和 (21.11) 的要求。用这个公式，可从  $\mathbf{M}$  求出  $\mathbf{A}$ 。现在注意，因为  $\mathbf{A}$  是对称的，我们可求出一个正交矩阵  $\mathbf{V}$ ，使得  $\mathbf{A} = \mathbf{V}\mathbf{A}'\mathbf{V}'$ ，其中  $\mathbf{A}$  是一个对角线矩阵，其元素是  $\mathbf{A}$  的特征根，即是  $|\mathbf{A} - \lambda\mathbf{I}| = 0$  的根。

现在我们有

$$\mathbf{A} = \mathbf{C}'\mathbf{C} = (\mathbf{V}\mathbf{A}'^{\frac{1}{2}})(\mathbf{A}'^{\frac{1}{2}}\mathbf{V}')$$

假设  $s < n$ ，并回忆  $\mathbf{C}'$  和  $\mathbf{C}$  分别是  $n \times s$  和  $s \times n$  维的。在  $\mathbf{C}'$  的右边添加  $n - s$  列 0，并且，同样在  $\mathbf{C}$  的最后加  $n - s$  行 0，就把它们改造成了  $n \times n$  的矩阵  $\mathbf{\Gamma}'$  和  $\mathbf{\Gamma}$ 。于是

$$\mathbf{C}'\mathbf{C} = \mathbf{\Gamma}'\mathbf{\Gamma} = (\mathbf{V}\mathbf{A}'^{\frac{1}{2}})(\mathbf{A}'^{\frac{1}{2}}\mathbf{V}')$$

因此，

$$\mathbf{\Gamma} = \mathbf{A}'^{\frac{1}{2}}\mathbf{V}'$$

$\mathbf{\Gamma}$  的第  $j$  列是  $(c_{1j} \ c_{2j} \ \cdots \ c_{sj} \ 0 \ \cdots \ 0)'$ ；这是  $n$  维空间中第  $j$  点的坐标。 $\mathbf{C}$  的第  $j$  列是  $(c_{1j}c_{2j} \ \cdots \ c_{sj})'$ ，它是  $s$  维空间中该点的坐标。Gower (1966) 还指出这些坐标涉及到主轴，即引出的轴满足 357 页所列的要求。

为了说明这个过程，这里举出一个  $s = 2, n = 3$  的简单数值例子(看图 21.2)。

考虑  $x_1-x_2$  平面上的三个点  $\mathbf{P}, \mathbf{Q}$  和  $\mathbf{R}$ 。它们的坐标分别是  $(-7, 1), (8, 2)$  和  $(-1, -3)$ 。其形心在原点。点间的距离是

$$d_{pq}^2 = 15^2 + 1^2, \quad d_{pr}^2 = 6^2 + 4^2, \quad d_{qr}^2 = 9^2 + 5^2,$$

$$d_{pq} = 15.03, \quad d_{pr} = 7.21, \quad d_{qr} = 10.30.$$

做为点对间差异的一个度量，我们取与两个坐标轴平行的距离(都看成正的)之和。于是

$$m_{pq} = 15 + 1 = 16; \quad m_{pr} = 6 + 4 = 10;$$

$$m_{qr} = 9 + 5 = 14.$$

因此，具有元素  $m^2$  的矩阵  $\mathbf{M}$  为



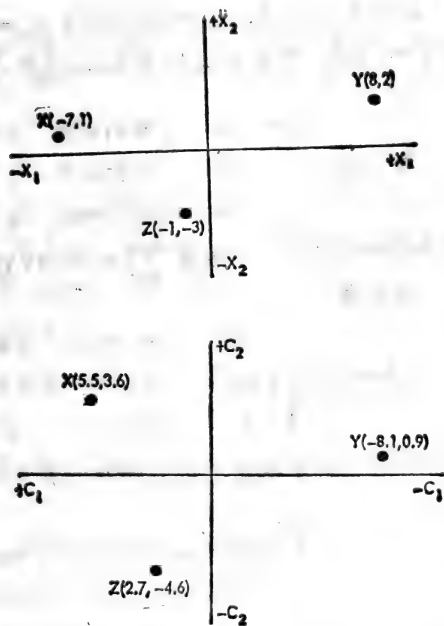


图 21.2 (a) 表出在三个样方 P, Q 和 R 中, 种 1 的量 ( $X_1$  轴) 和种 2 的量 ( $X_2$  轴). (b) 表出主坐标分析的结果 ( $C_1$  轴是倒转的)

$$M = \begin{pmatrix} 0 & 256 & 100 \\ 256 & 0 & 196 \\ 100 & 196 & 0 \end{pmatrix}.$$

将  $M$  的元素代入 (21.12) 求出  $A$  的元素, 就得到

$$A = \frac{4}{3} \begin{pmatrix} 43 & -41 & -2 \\ -41 & 67 & -26 \\ -2 & -26 & 28 \end{pmatrix}.$$

下面, 我们从

$$|A - \lambda I| = \lambda(\lambda^2 - 184\lambda + 6400) = 0,$$

求出  $A$  的特征根, 所以

$$\lambda_1 = 137.4313; \lambda_2 = 46.5687; \lambda_3 = 0.$$

解  $\mathbf{AV} = \mathbf{VA}$ , 并且正规化  $\mathbf{V}$  的列以使  $\sum_j u_{ij} = 1$ , 得到

$$\mathbf{V} = \begin{pmatrix} 0.53788 & 0.61429 & 0 \\ -0.80093 & 0.15867 & 0 \\ 0.26305 & -0.77296 & 0 \end{pmatrix}.$$

$\mathbf{V}$  的列是  $\mathbf{A}$  的特征向量. 注意  $\sum_j u_{ij} = 0$ ; 这是 (21.11) 的必须结果. 现在令

$$\mathbf{\Gamma} = \mathbf{A}^{\frac{1}{2}} \mathbf{V}' = \begin{pmatrix} 6.306 & -9.389 & 3.084 \\ 4.192 & 1.083 & -5.275 \\ 0 & 0 & 0 \end{pmatrix}.$$

$\mathbf{\Gamma}$  的列中前两个元素是被要求距离隔开的新的点的坐标. 这些距离是

$$d'_{pq} = \{[6.306 - (-9.389)]^2 + [4.192 - 1.083]^2\}^{1/2} = 16,$$

$$d'_{pr} = \{[6.306 - 3.084]^2 + [4.192 - (-5.275)]^2\}^{1/2} = 10,$$

$$d'_{qr} = \{[-9.389 - 3.084]^2 + [1.083 - (-5.275)]^2\}^{1/2} = 14.$$

因此正如所求

$$d'_{pq} = m_{pq}, \quad d'_{pr} = m_{pr}, \quad d'_{qr} = m_{qr}.$$

图 21.2 的下图中表出了新点. 为了容易比较图形,  $C_1$  轴的方向已经倒转了(其值从右向左增加).

Gower (1968) 已指出为接纳一个新点的数据, 我们应如何修正主坐标分析的结果, 而无需完全从头分析. Wilkinson (1970) 已说明其过程.

值得考虑在只用存在与不存在数据时, 如何进行主坐标分析; 这种数据是对每个样方只列出它包含的种, 并没有每个种观察的量值. 令记号 1 表示存在的种, 0 表示它不存在; 如果在  $s$  维坐标系中用种的记号作为坐标的点来表示样方, 则所有的点将集中在  $s$  维超立方体的顶点上. 这些点的主分量

分析在形式上应当是可能的,但没有启发性。

无论如何,我们可以把只在某一个样方而不在两个样方中出现的种数,作为任意两样方间差异的一个度量。例如,一个样方包含种  $A, B, C$  和  $D$ , 而另一样方包含种  $C, D$  和  $E$ , 则它们的差异是 3, 因为有三个种:  $A, B$  及  $E$  仅在这一对样方中出现一次。用主坐标分析的方法, 我们可以画出表示样方的点, 使得每个点对间的距离等于按此方式测量到的差异。

值得注意的是, 当点画在超立体的顶点上时, 刚才讲的差异度量等于点间距离的平方。用例子可以说明这一点。考虑从有 8 个种  $A, \dots, H$  的植被中得到两个样方。用大写字母表示存在的种, 而用相应的小写字母表示它不存在, 设样方是  $(ABcDeFgh)$  和  $(ABCdEfgH)$ 。如果在八维空间中用点来表示这些样方, 其坐标是种的记号, 那末点的坐标将是  $(1, 1, 0, 1, 0, 1, 0, 0)$  和  $(1, 1, 1, 0, 1, 0, 0, 0)$ 。显然这两点距离的平方为 4, 它就是仅出现在一个样方中的种数。

## 五、非线性数据结构与链接

主分量分析、主坐标分析以及生态学家至今所用的几乎全部排序方法都是线性排序。只有观察变量(种的量)至少近似地有线性数据结构时, 才能相信进行得好。排序是在  $r$  维空间中以某种可接受的减少畸变的方式表出  $s$  元的一组数据点, 这些点实际上只在  $s$  维空间 ( $r \leq s$ ) 中才能准确地描绘出来。我们假设这组点的个数  $n$  大于  $s$ 。如果数据有线性结构, 亦即观察的数据点分散在  $s$  维超椭球的各处, 那么线性排序是合适的。新的  $r$  维坐标系的轴是原  $s$  维坐标系中的直线。在确定了这些轴的方向之后, 排序的最后一步是把数据点投影到新轴张成的空间上去, 此时它们将分散在  $r$  维超椭球的各处。如果认为原数据的全部“有意义”(不管怎样定义)

的信息都已保留,而只丢掉了不必要的“杂质”,则可认为 $r$ 是原数据的固有维数。

但是,没有理由认为生态数据经常有线性结构。当在 $s$ 维空间中画出的点是固有维为 $r$ 的一组非线性 $s$ 元数据时,这组观察点可能趋于落在弯曲和扭转的 $r$ 维超体积而不是超椭球中。对这样的数据不适于线性排序,而要求“展平”数据的某种排序。一个容易想象的例子是将整个世界画在一张平纸上。这种情况下 $s = 3, r = 2$ 。如果把地球表面的面貌投影到平行于赤道平面的平面上,那么北半球和南半球将会重合而无法分辨;要是预先没有关于地面真实情况的知识,所得的地图不能解释。这样的投影是线性的排序。为了清楚表现数据,要求的是地图投影的方法,通俗地讲,要剖开地球表面并把它拉平。任何能做到这一点的方法可称为非线性的或者曲线的排序,或者叫做链接(Noy-Meir, 1974)。

链接的突出特点是,从占据多维空间的一群数据出发,在较低维空间中产生这些点的图形,以使得图中保持了原来点群彼此间的远近关系。回到地理的例子,全世界在赤道平面上的线性排序将表明加拿大的纽芬兰岛与智利的合恩角彼此非常接近;而链接就不是这样。

线性排序当然是链接的一种特殊情况。给定画在 $s$ 维空间的固有维数为 $r$ 的一组点,链接将提取(即导出) $r$ 根新轴,并且这群点将处于由它们张成的空间中。如果原始数据是非线性的,则 $r$ 根新轴是弯曲的,它们张成的空间将是弯曲的超曲面;如果数据是线性的,则新轴是直线,它们张成的空间是平坦的(即超平面);同时这种情况下的链接仅仅是寻常的线性排序。

图 21.3 给出一个人为的简单生态例子,有 $s = 2, r = 1$ 。观察在一环境坡度上的两个种的群落,假设图 21.3a 中给出

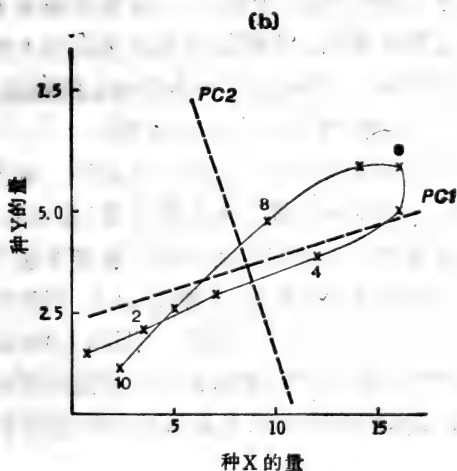
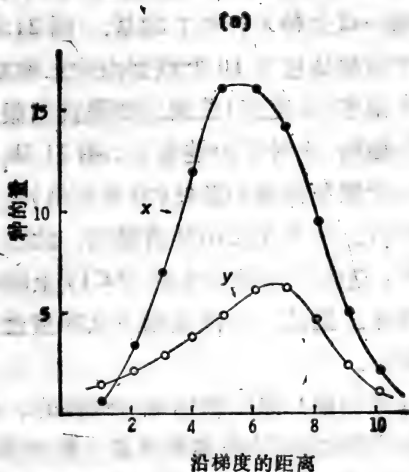


图 21.3 (a) 在沿梯度的 10 个等间隔样方中种 X (黑点) 及种 Y (白点) 的量. (b) 重画同样的数据. 表示梯度上样方 2, 4, 6, 8 和 10 的点已标号. 虚线是主分量轴 PC1 和 PC2. 联结各点的曲线是链接将得出的一条曲线轴(或链).

沿梯度排列样方的观察所得到的结果；图中表示在一行 10 个等距离梯度的每一点上种 X 和种 Y 的量。图 21.3b 重画了同样的数据。这个图形是包含 10 个数据点的二维空间，我们希望在—维空间中排序（或链接）数据。如果我们假定（错误地）原始数据有线性结构，或者等价地假定，图 21.3b 中的点应当认为是分散在一个狭窄椭圆的各处（看来真是），那么我们可以进行主分量分析。结果在图中是清楚的：此分析提取的两根主分量是虚线；这些点在第一主轴（PC1）上的投影就得到在一维空间的排序。显然，这样做原来点的接近关系失去了地面上的接近关系。

现在假定（正确地）原始数据是非线性的，其固有维数  $r = 1$ 。链接（如可进行的话）将导致提取一根如图 21.3b 表出的联结这些点的曲线轴。由所有点都在此曲线上的事实（回忆这是一个无“杂质”的人为例子），其固有维为 1 也是显然的。“拉直”这根曲线轴，亦即按这些点在曲线上的顺序和间隔重画在一条直线上，就得到在一维空间上的链接。

在继续讨论以前，现在插入三点注释。

1. 生态学中非线性结构的数据是普遍的。每当测量的变量（种的量）非线性地依赖于未观察变量（基本的环境因子）时，就产生这种情况。没有理由只限于链接方法用在从包含环境梯度的生境中得到的数据。像图 21.3，用到梯度的数据来做说明，仅仅因为往往可以假设点（即样方）到梯度起点的距离与随梯度变化的环境因素的水平有近似的线性关系。因此，图 21.3a 那样的曲线实际上表示种与环境因子的非线性关系。

2. 给生态学家引进链接方法的 Noy-Meir (1974)，提出链一词作为链接方法得到的曲线轴。但正如他提出的，这种意义下的链不一定与土壤链有关系。Noy-Meir 意义下的链

不一定符合于一个环境梯度,因而一个土壤链。

3. 这里用的线性排序一词是相反于“链接”,即非线性排序。而不是指一维数据与二维或多维数据的差别。

现在考虑如何进行链接。在生态范围内有许多可能的方法, Noy-Meir (1974) 已比较其中几种方法。看来最好的一种方法应属于 Carroll 的方法(参看 Shepard 和 Carroll, 1966), 他称为参数作图; Noy-Meir 提出叫连续性分析。下面尽可能简短地(不可能太短)介绍此方法。

原始数据被看成  $s$  维空间中  $n$  个数据点的坐标, 有  $s \times n$  的矩阵  $\mathbf{X}$  的形式<sup>1)</sup>;  $x_{ij}$  表示在样方  $j$  中种  $i$  的量, 或等价地,  $x_{ij}$  是第  $j$  点在  $x_i$ -轴上的坐标。我们希望求出一个  $r \times n$  的矩阵  $\mathbf{Z}$  ( $r \leq s$ ), 其中  $z_{gj}$  是第  $j$  点在新的  $z_g$ -轴(第  $g$  链)上的坐标。这里  $r$  可以是数据的固有维数, 或者规定的足以概括它们的某个较小的数。 $\mathbf{Z}$  的元素是要使得它们本身与原始数据  $x$  值之间的“连续性”最大。

剩下要考虑连续性如何测量并极大化。Carroll (在 Shepard 和 Carroll, 1966) 推出的一个连续性量  $k$  如下。首先令

$$d_{jk}^2 = \sum_{i=1}^s (x_{ij} - x_{ik})^2,$$

和

$$D_{jk}^2 = \sum_{g=1}^r (z_{gj} - z_{gk})^2.$$

这样,  $d_{jk}$  是在原来  $s$  维坐标系下第  $j$  点与第  $k$  点间的距离, 而  $D_{jk}$  是在新的  $r$  维坐标系下这两点间的距离。再令

$$\delta^2(s, r) = \sum_{j \neq k} \frac{d_{jk}^2}{D_{jk}^2} w_{jk}. \quad (21.13)$$

1) 这里讲的数据矩阵是 Shepard 和 Carroll (1966), Noy-Meir (1974) 所用矩阵的转置。为与本章一致起见, 采用了转置矩阵并改变了记号。

求和是对所有可能的  $n(n-1)/2$  种点对进行的;  $w_{jk}$  是一个加权因子, 它对每个  $g$ , 是  $|z_{gj} - z_{gk}|$  的一个单调下降函数.

量  $\delta^2(s, r)$  的说明如下. 想象  $s = r = 1$ . 让数据点这样排列, 以使  $z_{11} \leq z_{12} \leq \dots \leq z_{1n}$  (不是按  $x_{11} \leq x_{12} \leq \dots \leq x_{1n}$ ). 令

$$w_{jk} = \begin{cases} 1 & \text{若 } k = j + 1; \\ 0 & \text{否则.} \end{cases} \quad (21.14)$$

亦即, 只对相邻的  $x_1$  值才有  $w_{jk} \neq 0$ . 于是对这种情况, (21.13) 变成

$$\delta^2(1, 1) = \sum_{j=1}^{n-1} \frac{d_{j,j+1}^2}{D_{j,j+1}^2} w_{j,j+1} = \sum_{j=1}^{n-1} \frac{(x_{1,j+1} - x_{1j})^2}{(x_{1,j+1} - x_{1j})^2}. \quad (21.15)$$

这里和式的分母是沿着  $x_1$ -轴或链(因  $r = 1$ , 是唯一的链)第  $j$  和  $j + 1$  两点间距离的平方; 这些点在该链上都是相邻的. 分子是相应点在  $x_1$ -轴上(因  $s = 1$ , 是唯一的轴)的距离的平方; 在这根轴上, 这些点不一定相邻. 等价地, 分子是第  $j$  和  $j + 1$  样方中第一种(只此一种)的量之差的平方.

因此, 在  $s = r = 1$  的特别情况下, 可见  $\delta^2(s, r)$  是一个平方和, 它的每一项(未平方前)都是与  $x$  的小改变(从链上一点到下一点)相联系的在  $x$  上的改变. 于是, 低的  $\delta^2(1, 1)$  值相应于  $x$  与  $z$  关系的高连续性;  $\delta^2(1, 1)$  可用来测量这种关系的(逆)连续性. 但是, 因为我们要靠变化  $x$  值而找出最大的连续性, 所以  $\delta^2(s, r)$  必须按某种方式标准化; 否则只凭  $x$  值充分大就可使它的值尽可能地小. 为达到标准化,  $\delta^2(s, r)$  可代替为

$$\frac{\delta^2(s, r)}{\left\{ \sum \frac{1}{D_{jk}^2} \right\}^2}. \quad (21.16)$$

现在回到  $s > 1, r \geq 1$  的一般情况,  $\delta^2(s, r)$  定义为 (21.13), 其标准化形式给为 (21.16). 要得到有用的连续性



指标,还必须进行最后的修正,因为在一般情况下,我们不能像(21.14)那样定义 $w_{jk}$ ;这是由于对高于一维的空间中散乱分布的点来说相邻性的概念没有意义. 做为 $w_{jk}$ 的一种替代定义,Carroll在实用的基础上提出

$$w_{jk} = \frac{1}{D_{jk}^2}$$

这样,做为一般情况下的连续性的一个逆度量,我们最后有

$$k(s, r) = \frac{\sum_{j \neq k} \frac{d_{jk}^2}{D_{jk}^2}}{\left\{ \sum \frac{1}{D_{jk}^2} \right\}^2} \quad (21.17)$$

要推出要求的 $Z$ 的元素之值(即进行链接),必须调整这些元素直到 $k(s, r)$ 最小. 这是由迭代过程来实现的,Carroll已设计了程序PARAMAP. Noy-Meir (1974)已给出用此程序的生态数据例子;他用热带森林、温带落叶林、温带混交林及半干旱的澳大利亚植被的数据来检验此程序. 在他的文章中有详细资料.

## 第二十二节 典范变量分析和多重判别分析

### 一、引言

第二十一节讨论了一种简化和精练从考察固定的或座生的多种群落中得来的原始数据的方法. 每个样方(或别的样本单位)得到一个变量值的向量(不同种的量),并已指出如何用不同方法,能够找出几个变量的线性组合几乎计及了数据中的所有方差.

但是,对群落的抽样单位中不同种的量的观察,可能只构成了一个由生态工作者做的观察集. 另外,他可能还测量了

一些环境的变量,例如,在研究植被时,他可能测量了土壤的持水量,土壤的有机物量,地面坡度,土壤深度,以及其它各种可测的性质。这些环境数据构成了第二个观察集,在性质上不同于第一个集合。自然,使我们要去探讨这两个变量集之间的关系。如果只记录了一个植物种的量,并且只测量了一个环境特征,那末可以简单地去度量它们间的相关。我们要求的是适用于多元数据的一种类似方法。典范变量分析就是这样一种方法。

与主变量分析一样,我们涉及到观察的线性组合,它具有某种需要的性质。在说明如何得到这些组合之前,我们要讲述典范变量分析的“输入”和“输出”,并考虑怎样进行分析。一个(以符号形式的)试输出,将表明从考查原始变量的线性组合之间(并非未加工数据之间)的关系要得到什么结果,同时将提供为得到此结果所需的矩阵处理的目的。

分析的输入如下:假设对每个样本单位测量了  $p$  个环境变量,得到观察向量  $(x_1, x_2, \dots, x_p)$ ,又假设  $q$  个种的量得到了向量  $(y_{p+1}, y_{p+2}, \dots, y_{p+q})$ 。种的数目不从 1 到  $q$ ,而从  $p+1$  到  $p+q$  是方便的。另外,假定  $p \leq q$ ;如果种数小于测量的环境因子数,则只需颠倒两个数据集合的记号就行了。

现在记  $(\mathbf{X}'\mathbf{Y}')$  为  $(p+q)$  元的行向量,它表示对任一样本单位的全部观察。所有数据的  $(p+q) \times (p+q)$  的协方差矩阵是

$$\Sigma = \frac{1}{n} \begin{pmatrix} \mathbf{X} \\ \mathbf{Y} \end{pmatrix} (\mathbf{X}'\mathbf{Y}') = \begin{pmatrix} \sigma_{11} & \cdots & \sigma_{1p} & \sigma_{1,p+1} & \cdots & \sigma_{1,p+q} \\ \cdots & \cdots & \cdots & \cdots & \cdots & \cdots \\ \sigma_{p1} & \cdots & \sigma_{pp} & \sigma_{p,p+1} & \cdots & \sigma_{p,p+q} \\ \cdots & \cdots & \cdots & \cdots & \cdots & \cdots \\ \sigma_{p+1,1} & \cdots & \sigma_{p+1,p} & \sigma_{p+1,p+1} & \cdots & \sigma_{p+1,p+q} \\ \cdots & \cdots & \cdots & \cdots & \cdots & \cdots \\ \sigma_{p+q,1} & \cdots & \sigma_{p+q,p} & \sigma_{p+q,p+1} & \cdots & \sigma_{p+q,p+q} \end{pmatrix}$$



(零子矩阵的脚标表示它们的维数)。

变量  $\xi_1, \xi_2, \dots, \xi_p$  和  $\eta_1, \eta_2, \dots, \eta_q$  是所谓的典范变量。如它们的相关矩阵  $\mathbf{P}$  所示, 这些变量有如下性质:

1. 所有  $\xi$  彼此无关。

2. 所有  $\eta$  彼此无关。

3. 典范变量对  $\xi_i$  与  $\eta_i$  有相关  $\rho_i (i = 1, 2, \dots, p)$ ; 但是所有其它的  $\xi$  和  $\eta$  之间的相关均为 0。诸  $\rho$  被称为典范相关。

用典范变量可以看出, 两个原始数据集之间的关系已化简到它们最简单的形式。集内的相关全为 0。集间的相关(由每一集中的一个变量所组成的), 有  $p$  个变量对已被极大化(如下所示), 而所有其它的变量对已减小到 0。

## 二、典范变量的推导

考虑第一对典范变量  $\xi_1$  和  $\eta_1$ 。为清楚起见下面将省去脚标 1 而简单地写成

$$\xi_1 = \xi = a_1 x_1 + a_2 x_2 + \dots + a_p x_p = \mathbf{a}' \mathbf{x},$$

和

$$\eta_1 = \eta = b_1 y_{p+1} + b_2 y_{p+2} + \dots + b_q y_{p+q} = \mathbf{b}' \mathbf{y}.$$

现在我们求  $\xi$  与  $\eta$  的相关, 即

$$\text{cov}(\xi, \eta) / \{\text{var}(\xi) \text{var}(\eta)\}^{\frac{1}{2}}.$$

首先需要得到方差和协方差的表达式。显然

$$\begin{aligned} \text{var}(\xi) &= \text{var}(a_1 x_1 + a_2 x_2 + \dots + a_p x_p) \\ &= \sum_{i=1}^p a_i^2 \text{var}(x_i) + \sum_{i \neq j} a_i a_j \text{cov}(x_i, x_j). \end{aligned}$$

用 (21.1) 中的记号, 则有

$$\text{var}(\xi) = \sum_{i=1}^p \sum_{j=1}^p a_i a_j \sigma_{ij} = \mathbf{a}' \Sigma_{11} \mathbf{a}.$$

同样,

$$\text{var}(\eta) = \sum_{i=1}^q \sum_{j=1}^q b_i b_j \sigma_{p+i, p+j} = \mathbf{b}' \Sigma_{22} \mathbf{b},$$

并且

$$\text{cov}(\xi, \eta) = \sum_{i=1}^p \sum_{j=1}^q a_i b_j \sigma_{i, p+j} = \mathbf{a}' \Sigma_{12} \mathbf{b} = \mathbf{b}' \Sigma'_{12} \mathbf{a}.$$

因此,  $\xi$  与  $\eta$  之间的相关是

$$\rho(\mathbf{a}, \mathbf{b}) = \frac{\mathbf{a}' \Sigma_{12} \mathbf{b}}{\{\mathbf{a}' \Sigma_{11} \mathbf{a} \cdot \mathbf{b}' \Sigma_{22} \mathbf{b}\}^{1/2}}.$$

我们已将这个相关写成  $\rho(\mathbf{a}, \mathbf{b})$  以强调它是  $\mathbf{a}$  和  $\mathbf{b}$  的函数. 现在我们要决定  $\mathbf{a}$  和  $\mathbf{b}$  的元素, 必须使  $\xi$  和  $\eta$  有最大的相关 (正的或负的), 并使它们有随意予定的方差  $v_\xi$  和  $v_\eta$  (这等于选择  $\xi$  和  $\eta$  的标度). 换言之, 我们希望极大化  $|\rho(\mathbf{a}, \mathbf{b})|$ , 并满足约束

$$\mathbf{a}' \Sigma_{11} \mathbf{a} = v_\xi \quad \text{和} \quad \mathbf{b}' \Sigma_{22} \mathbf{b} = v_\eta.$$

令

$$\begin{aligned} f(\mathbf{a}, \mathbf{b}) &= \mathbf{a}' \Sigma_{12} \mathbf{b} - \frac{\lambda}{2} (\mathbf{a}' \Sigma_{11} \mathbf{a} - v_\xi) \\ &\quad - \frac{\mu}{2} (\mathbf{b}' \Sigma_{22} \mathbf{b} - v_\eta), \end{aligned}$$

其中  $\lambda/2$  和  $\mu/2$  是待定拉格朗日乘子. 将  $f(\mathbf{a}, \mathbf{b})$  对  $\mathbf{a}$  的元素求导, 给出

$$\frac{\partial f(\mathbf{a}, \mathbf{b})}{\partial a_i} = \sum_{j=1}^q b_j \sigma_{i, p+j} - \frac{\lambda}{2} \cdot 2 \sum_{j=1}^p a_j \sigma_{ij} \quad (i = 1, \dots, p)$$

同样, 对  $\mathbf{b}$  的元素求导给出

$$\begin{aligned} \frac{\partial f(\mathbf{a}, \mathbf{b})}{\partial b_j} &= \sum_{i=1}^p a_i \sigma_{i, p+j} - \frac{\mu}{2} \cdot 2 \sum_{i=1}^q b_i \sigma_{p+i, p+j} \\ &\quad (j = 1, \dots, q). \end{aligned}$$

因此,

$$\frac{\partial f(\mathbf{a}, \mathbf{b})}{\partial \mathbf{a}} = \begin{pmatrix} \frac{\partial f}{\partial a_1} \\ \frac{\partial f}{\partial a_2} \\ \vdots \\ \frac{\partial f}{\partial a_p} \end{pmatrix} = \Sigma_{12}\mathbf{b} - \lambda \Sigma_{11}\mathbf{a}$$

同样

$$\frac{\partial f(\mathbf{a}, \mathbf{b})}{\partial \mathbf{b}} = \Sigma'_{12}\mathbf{a} - \mu \Sigma_{22}\mathbf{b}.$$

为了求出使  $|\rho(\mathbf{a}, \mathbf{b})|$  极大的诸  $\mathbf{a}$  和诸  $\mathbf{b}$  的值, 现在我们令这些偏导数等于 0, 并得到方程

$$\Sigma_{12}\mathbf{b} - \lambda \Sigma_{11}\mathbf{a} = \mathbf{0} \quad (22.3)$$

(两端是  $p$  元的列向量), 和

$$\Sigma'_{12}\mathbf{a} - \mu \Sigma_{22}\mathbf{b} = \mathbf{0} \quad (22.4)$$

(两端是  $q$  元的列向量). (22.3) 前乘以  $\mathbf{a}'$ , (22.4) 前乘以  $\mathbf{b}'$ , 给出方程(纯量):

$$\begin{aligned} \mathbf{a}'\Sigma_{12}\mathbf{b} - \lambda \mathbf{a}'\Sigma_{11}\mathbf{a} &= 0, \\ \mathbf{b}'\Sigma'_{12}\mathbf{a} - \mu \mathbf{b}'\Sigma_{22}\mathbf{b} &= 0. \end{aligned} \quad (22.5)$$

如果现在我们选择变量的标度, 使它们都有单位方差, 即有  $\mathbf{a}'\Sigma_{11}\mathbf{a} = \mathbf{b}'\Sigma_{22}\mathbf{b} = 1$ , 可见  $\rho(\mathbf{a}, \mathbf{b})$  变成  $\mathbf{a}'\Sigma_{12}\mathbf{b} = \mathbf{b}'\Sigma'_{12}\mathbf{a}$ , 并且从 (22.5) 得

$$\rho(\mathbf{a}, \mathbf{b}) = \lambda = \mu.$$

现在将  $p \times 1$  的矩阵方程 (22.3) 前乘以  $q \times p$  的矩阵  $\Sigma'_{12}\Sigma_{11}^{-1}$ , 给出了  $q \times 1$  的方程

$$\Sigma'_{12}\Sigma_{11}^{-1}\Sigma_{12}\mathbf{b} - \lambda \Sigma'_{12}\mathbf{a} = \mathbf{0} \quad (22.6)$$

从 (22.4) 并注意  $\lambda = \mu$ , 我们有

$$\Sigma'_{12}\mathbf{a} = \lambda \Sigma_{22}\mathbf{b}. \quad (22.7)$$

将 (22.7) 代入 (22.6), 并前乘  $\Sigma_{22}^{-1}$  给出  $q \times 1$  的方程

$$(\Sigma_{22}^{-1}\Sigma_{12}\Sigma_{11}^{-1}\Sigma_{12} - \lambda^2 I)\mathbf{b} = \quad (22.8)$$

类似地,由(22.4)导出  $p \times 1$  的方程

$$(\Sigma_{11}^{-1}\Sigma_{12}\Sigma_{22}^{-1}\Sigma_{12} - \lambda^2 I)\mathbf{a} = 0 \quad (22.9)$$

要使(22.8)和(22.9)有非平凡的解,它们的行列式必为0,即必须有

$$|\Sigma_{22}^{-1}\Sigma_{12}\Sigma_{11}^{-1}\Sigma_{12} - \lambda^2 I| = 0 \quad (22.10)$$

和

$$|\Sigma_{11}^{-1}\Sigma_{12}\Sigma_{22}^{-1}\Sigma_{12} - \lambda^2 I| = 0 \quad (22.11)$$

方程(22.10)中  $\lambda^2$  是  $q$  阶的, (22.11)中  $\lambda^2$  是  $p$  阶的. 可以证明(例如参看 Kendall 和 Stuart, 1966)这两个方程的非零根是相同的;它们是矩阵  $\Sigma_{22}^{-1}\Sigma_{12}\Sigma_{11}^{-1}\Sigma_{12}$  和  $\Sigma_{11}^{-1}\Sigma_{12}\Sigma_{22}^{-1}\Sigma_{12}$  的特征根. 这样的非0根至多有  $p$  个(回忆  $p \leq q$ ). 于是,可以解出(22.10)[或(22.11)]得到根  $\lambda_1^2, \lambda_2^2, \dots, \lambda_p^2$ . 让它们按递减的次序排列,从而  $\lambda_1^2 > \lambda_2^2 > \dots > \lambda_p^2$ .

将  $\lambda_i^2$  的数值代入(22.8)和(22.9),我们能解出这些方程,以得到所要求的诸  $\mathbf{a}$  和诸  $\mathbf{b}$  之值. 于是第一对典范变量给为

$$\xi = \sum_{i=1}^p a_i x_i, \quad \eta = \sum_{j=1}^q b_j y_{p+j}.$$

类似地,将  $\lambda_2^2, \dots, \lambda_p^2$  分别代入(22.8)和(22.9),可以求出第2对,……,第  $p$  对典范变量.

可以证明:当  $i \neq j$  时,  $\text{cov}(\xi_i, \eta_j) = 0$  (例如参看 Morrison, 1967). 因此,诸  $\xi$  和诸  $\eta$  的相关矩阵是如(22.2)所示的形状.

Cramer (1973) 已给出了典范变量方程的另一种推导法.

### 三、典范变量分析的一个数值例子

值得用一个周密地简化的假想数值例子来说明这个方

法。

假想考查了植被的 10 个样本单位,对每单位测量了两个环境因子给为  $x_1$  和  $x_2$ , 并且记录了两个种的量, 给为  $y_3$  和  $y_4$ 。设观察结果如表 22.1 所示。左半部表出每个单位的初始数据, 右半部分是典范变量的值, 它是我们现在要推导的[注意 10 个单位的集合被当成一个总体并非样本, 因此可令, 比如  $\text{var}(x_1) = \left(\frac{1}{10}\right) \sum_{i=1}^{10} (x_{1i} - \bar{x}_1)^2$ 。

表 22.1

原始数据				典范变量值			
环境变量		种的量		第一对		第二对	
$x_1$	$x_2$	$y_3$	$y_4$	$\xi_1$	$\eta_1$	$\xi_2$	$\eta_2$
3	2	17	19	8.22	34.02	-3.88	0.11
4	4	14	18	14.44	30.13	-9.76	-2.00
8	3	18	16	15.83	32.34	-2.32	3.78
12	6	10	18	27.66	26.13	-8.64	-6.00
14	6	12	13	29.66	23.65	-6.64	0.44
16	7	10	12	34.27	20.75	-8.08	-0.67
21	8	7	11	41.88	16.86	-6.52	-2.78
24	8	9	8	44.88	16.17	-3.52	1.89
28	9	3	5	51.49	7.48	-2.96	-1.45
30	11	3	2	58.71	4.79	-7.84	1.22

诸  $x$  和诸  $y$  的协方差矩阵是

$$\begin{pmatrix} \Sigma_{11} & \Sigma_{12} \\ \Sigma'_{12} & \Sigma_{22} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 82.60 & 23.20 & -41.20 & -48.20 \\ 23.20 & 7.04 & -12.52 & -13.38 \\ -41.20 & -12.52 & 24.01 & 23.24 \\ -48.20 & -13.38 & 23.24 & 30.36 \end{pmatrix}$$

注意  $x_1$  和  $x_2$  是正相关,  $y_3$  和  $y_4$  也是正相关, 但所有的集间相关 ( $x_1$  和  $y_3$ ;  $x_1$  和  $y_4$ ;  $x_2$  和  $y_3$ ;  $x_2$  和  $y_4$ ) 都是负的。



下面计算  $\Sigma_{11}^{-1}$  和  $\Sigma_{22}^{-1}$ :

$$\Sigma_{11}^{-1} = \frac{1}{|\Sigma_{11}|} \begin{pmatrix} \sigma_{22} & -\sigma_{21} \\ -\sigma_{12} & \sigma_{11} \end{pmatrix} = \frac{1}{43.264} \begin{pmatrix} 7.04 & -23.20 \\ -23.20 & 82.60 \end{pmatrix}.$$

同样

$$\Sigma_{22}^{-1} = \frac{1}{188.846} \begin{pmatrix} 30.36 & -23.24 \\ -23.24 & 24.01 \end{pmatrix}.$$

计算  $\Sigma_{11}^{-1}\Sigma_{12}\Sigma_{22}^{-1}\Sigma_{21}$  并代入 (22.11) 给出行列式方程

$$\begin{vmatrix} 0.7004 - \lambda^2 & 0.1037 \\ 0.9333 & 0.6145 - \lambda^2 \end{vmatrix} = 0,$$

或者

$$\lambda^4 - 1.3148\lambda^2 + 0.3336 = 0,$$

有根

$$\lambda_1^2 = 0.9714, \quad \lambda_2^2 = 0.3434.$$

(可以发现 (22.10) 具有相同的根).

用较大的根  $\lambda_1^2$ , 并令第一对典范变量的系数为  $a_{11}$ ,  $a_{12}$ ,  $b_{11}$  和  $b_{12}$ , 则 (22.9) 变成

$$\begin{pmatrix} -0.2710 & 0.1037 \\ 0.9333 & -0.3569 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} a_{11} \\ a_{12} \end{pmatrix} = \mathbf{0}.$$

某一个  $a$  必任意选择. 为方便起见令  $a_{11} = 1$ , 则  $a_{12} = 2.61$ . 相似地, (22.8) 变成

$$\begin{pmatrix} -0.3152 & 0.3519 \\ 0.2802 & -0.3128 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} b_{11} \\ b_{12} \end{pmatrix} = \mathbf{0},$$

它有解  $b_{11} = 1$ ,  $b_{12} = 0.90$ . 因此, 第一对典范变量给为

$$\begin{aligned} \xi_1 &= a_{11}x_1 + a_{12}x_2 = x_1 + 2.61x_2, \\ \eta_1 &= b_{11}y_3 + b_{12}y_4 = y_3 + 0.90y_4. \end{aligned} \quad (22.12)$$

在 (22.8) 和 (22.9) 中代入较小的  $\lambda_2^2 = 0.3434$ , 得出第二对典范变量  $\xi_2$  和  $\eta_2$ . 可看出

$$\begin{aligned} \xi_2 &= a_{21}x_1 + a_{22}x_2 = x_1 - 3.44x_2, \\ \eta_2 &= b_{21}y_3 + b_{22}y_4 = y_3 - 0.89y_4. \end{aligned}$$

现在可以用典范变量 ( $\xi_1, \xi_2, \eta_1, \eta_2$ ) 表示每个原先的样本点 ( $x_1, x_2, y_3, y_4$ )。它们的协方差矩阵如下:

$$\begin{pmatrix} \text{var}(\xi_1) & \text{cov}(\xi_1, \xi_2) & \text{cov}(\xi_1, \eta_1) & \text{cov}(\xi_1, \eta_2) \\ \text{cov}(\xi_2, \xi_1) & \text{var}(\xi_2) & \text{cov}(\xi_2, \eta_1) & \text{cov}(\xi_2, \eta_2) \\ \text{cov}(\eta_1, \xi_1) & \text{cov}(\eta_1, \xi_2) & \text{var}(\eta_1) & \text{cov}(\eta_1, \eta_2) \\ \text{cov}(\eta_2, \xi_1) & \text{cov}(\eta_2, \xi_2) & \text{cov}(\eta_2, \eta_1) & \text{var}(\eta_2) \end{pmatrix} \\
 = \begin{pmatrix} 251.661 & 0 & -148.354 & 0 \\ 0 & 6.293 & 0 & 3.800 \\ -148.354 & 0 & 90.030 & 0 \\ 0 & 3.800 & 0 & 6.683 \end{pmatrix}$$

相关矩阵为

$$\begin{pmatrix} 1 & 0 & -0.9856 & 0 \\ 0 & 1 & 0 & 0.5860 \\ -0.9856 & 0 & 1 & 0 \\ 0 & 0.5860 & 0 & 1 \end{pmatrix}$$

注意  $\xi_1$  和  $\eta_1$  之间的相关为

$$\rho_{\xi_1, \eta_1} = -0.9856, \text{ 因此, } \rho_{\xi_1, \eta_1}^2 = \lambda_1^2 = 0.9714.$$

同样

$$\rho_{\xi_2, \eta_2} = 0.5860, \text{ 因此, } \rho_{\xi_2, \eta_2}^2 = \lambda_2^2 = 0.3434.$$

这些是仅有的非 0 相关, 达到了分析的目的。图 22.1 形象地说明此结果。图 22.1a 和 b 分别表示  $x_1$  与  $x_2$  之间和  $y_3$  与  $y_4$  之间的关系; 正如可看出的,  $x$  之间有很强的正相关,  $y$  之间有较少显著的正相关。图 22.1c 对 10 个样方的每一个画出第一对典范变量  $\xi_1$  和  $\eta_1$ , 并反映出很强的负相关。这意味着两个“环境变量” $x_1$  和  $x_2$  遵照 (22.12) 的加权和, 以及“种量” $y_3$  和  $y_4$  同样照 (22.12) 的加权和, 是有最强相关的诸  $x$  和诸  $y$  的线性组合。

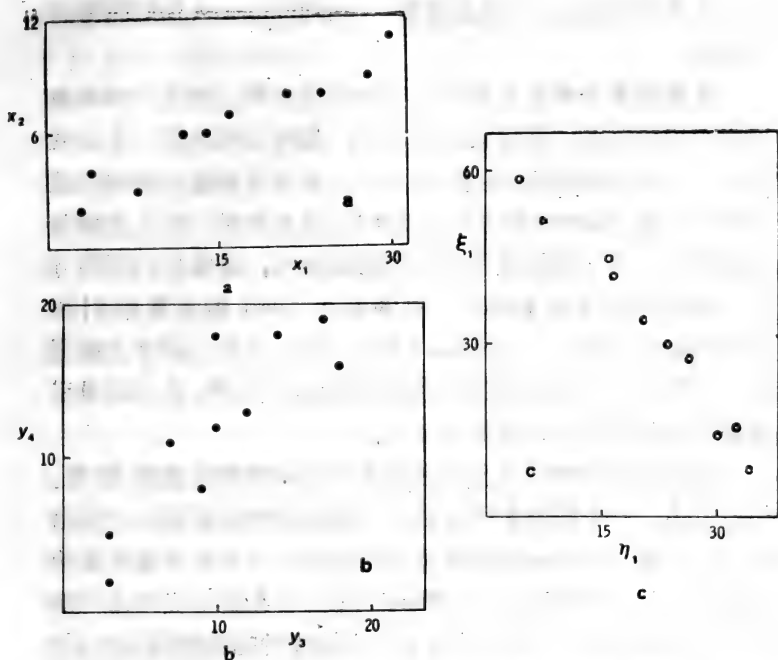


图 22.1 课文中典范变量分析数值例子的说明。(a)和(b)分别表示  $x_1$  与  $x_2$  之间和  $y_3$  与  $y_4$  之间的关系。(c)表示第一对典范变量  $\xi_1$  与  $\eta_1$  的关系

#### 四、典范分析可能的生态应用

上面讨论的典范变量分析中，到处都假设了观察的变量值是被看做构成一个总体，并非一个样本。因此不会出现典范相关的显著性检验问题。对于抽样理论的考虑和检验两个变量集合之间的独立性的方法，可参看比如 Anderson (1958), Morrison (1967) 和 Tatsuoka (1971)。但是，在研究生态群落中，如果我们把手头的的数据看做是研究它们本身的资料，一般是可靠的。要想对推想的“样本的母体”做出结论，往往带来

统计上更大的困难,并带来麻烦的,同时不能令人信服的显著性检验。

典范变量分析生态学家还没有广泛应用;在生理学和教育工作方面的研究者已大量应用它。教育工作者用它来研究先是在中学,然后在大学学习的学生,其所在年级与得的分数之间的关系(Barnett 和 Lewis, 1963);或者在对一组儿童检验阅读能力,另一组检验算术能力的试验中,研究他们所得分数之间的关系[在 Kendall 和 Stuart, 1966 的文章中引用 Hotelling (1936)]. Morrison (1967) 给出了在心理学上应用的一个例子,设计的测量成人智力的检验分数集,是与测量自我积累经验的另一变量集相关的。

生态工作者经常涉及到由两个不同观察集组成的数据。如上所述,一个数据集可以是对大量抽样单位的每一个列出每个种之量,而另一数据集是对相同单位测量的环境变量的纪录。例如, Barkham 和 Norris (1970) 在研究美国山毛榉林地的地面植被中,得到种量(25 个植物种的盖度百分比)与土壤性质(结构、硬度、粘度,厩肥分解度等)之间的典范关系,他的样方是按阵列安排的。

典范关系的知识有助于理解的另一生态领域,是动物群落中两不同营养水平的种之间的相互关系。一个数据集是对许多抽样单位的每一个列出食草种的个体数,而另一数据集是在相同单位中相应地列出每个初级食肉动物种的个体数。

## 五、多重判别式分析

上面关于典范变量分析的讨论有时(更准确地)称为典范相关分析。“典范变量分析”一词也常用于多重判别式分析。两种分析的数学过程是相同的,但目的完全不同。正如上面所述,典范相关分析的目的是探讨两个性质不同变量集之间

的相互关系。但是多重判别式分析是对几个,比如  $k$  个 ( $k \geq 2$ ) 性质相似的变量集进行的。在生态范围内,每个集通常包括样本的每个单位中每个种的量,而  $k$  个集来自不同的总体,例如,不同的地理位置。多重判别式分析的目的是找出变量的这种线性组合,它将给出集均值之间的最大差异。

为达此目的,可进行上述典范相关分析同样的计算,但有如下修正:环境变量代替为虚拟变量,它表明已知抽样单位来自哪个不同的集合。若有  $k$  个集,则要求  $k-1$  个虚拟变量,称它们为  $x_i (i = 1, 2, \dots, k-1)$ 。于是,对来自第  $j$  集 ( $j = 1, \dots, k-1$ ) 的抽样单位,虚拟变量是

$x_j = 1$ , 且  $x_i = 0 (i = 1, \dots, j-1, j+1, \dots, k-1)$ 。对于第  $k$  集,令所有虚拟变量均等于 0。现在可按上面讲的方式进行典范变量分析。与以前一样,假设观察了  $q$  个种,且  $q > k-1$ 。于是此分析将得种量(诸  $y$ ) 的  $k-1$  个线性组合,它们是要要求的判别式函数。(也可得到虚拟变量的线性组合,现在情况下没有意义)。

Tatsuoka (1971) 已论证: 判别式函数代表了所测种量的那些使集间平方和与集内平方和之比最大的线性组合。他还讲到在一特别分析中推导出的判别式函数,如何检验它表现了数据集间的真正差异。这种检验先要假设种的量有  $q$  元正态分布,并且抽样单位是从某一指定的同质母体中随机抽取的。在这些假设不成立时(生态工作中常常如此),显著性检验可能错误。但是应用判别式函数的集平均点来图象地说明集平均之间的相互差别是有好处的。

Buzas (1967) 已讲了一个例子,他对比了从墨西哥湾大陆架收集的沉淀物中有孔类种群。他的一项工作是分析 45 种有孔类的数据,其躯壳是从 5 个区域 (Buzas 标为  $h_1, \dots, h_5$ ) 收集的样本中发现的。每个区域的样本数从 25 到 31 不

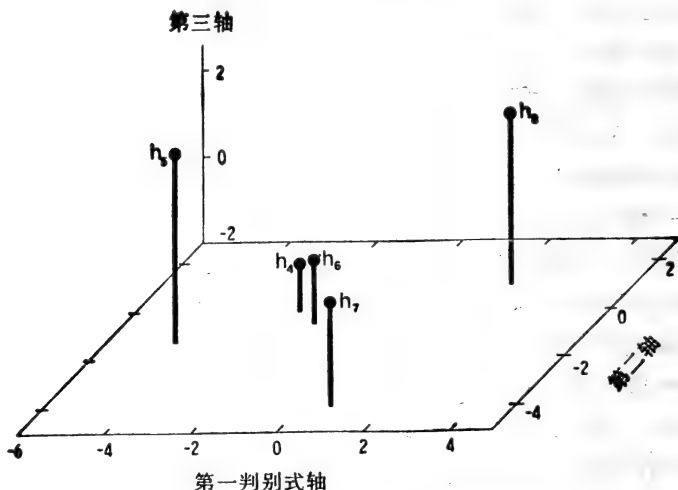


图 22.2 五个有孔类种群前三个判别式函数均值的图形(引自 Buzas, 1967)

等。图 22.2 对这 5 个区域表出了前三个判别式函数的平均值的三维图形；已发现这三个函数几乎占了总变差的 95%。从图形看似乎可以合理地假设区域  $h_4$  和  $h_6$  构成一个相似对，它们与区域  $h_5$ ,  $h_6$  和  $h_7$  显著不同，后三者彼此也显著不同。

应当注意典范变量分析和多重判别式分析都是对线性结构的数据（参看 367 页）设计的。在正文的例子中（看 380 页和图 22.1），若  $x_1$  与  $x_2$  间或者  $y_3$  与  $y_4$  间，或者两个集合间的关系是曲线的话，进行的分析是不满意的。因此，我们应当希望用类似连续性分析的某种链接方法去求典范变量。

这一课题的研究还有待进行。

要求生态学家研究的许多课题都可以说还须继续进行。我希望本书已陈述了其中的某些部分。

## ● 考 文 献

- Anderson, T. W. (1958). *An Introduction to Multivariate Statistical Analysis*. Wiley, New York.
- Anscombe, F. J. (1950). Sampling theory of the negative binomial and logarithmic series distributions. *Biometrika* **37**: 358-382.
- Bailey, N. T. J. (1964). *The Elements of Stochastic Processes with Applications to the Natural Sciences*. Wiley, New York.
- Barkham, J. P., and J. M. Norris (1970). Multivariate procedures in an investigation of vegetation and soil relations of two beech woodlands, Cotswold Hills, England. *Ecology* **51**: 630-639.
- Barnard, G. A. (1947). Significance tests for  $2 \times 2$  tables. *Biometrika* **34**: 123-138.
- Barnett, V. D. (1962). The Monte Carlo solution of a competing species problem. *Biometrics* **18**: 76-103.
- Barnett, V. D., and T. Lewis (1963). A study of the relation between G. C. E. and degree results. *J. R. Statist. Soc. A* **126**: 187-226.
- Bartlett, M. S. (1960). *Stochastic Population Models in Ecology and Epidemiology*. Methuen, London.
- Bartlett, M. S. (1974). The statistical analysis of spatial pattern. *Adv. Appl. Probab.* **6**: 336-358.
- Barton, D. E., and F. N. David (1959). The dispersion of a number of species. *J. R. Statist. Soc. B* **21**: 190-194.
- Basharin, G. P. (1959). On a statistical estimate for the entropy of a sequence of independent random variables. *Theory Probab. Appl.* **4**: 333-336.
- Batcheler, C. L. (1971). Estimate of density from a sample of joint point and nearest neighbor distances. *Ecology* **52**: 703-709.
- Béland, P. (1974). On predicting the yield from brook trout populations. *Trans. Amer. Fish. Soc.* **103**: 353-355.
- Bennett, B. M., and C. Horst (1966). *Supplement to Tables for Testing Significance in a  $2 \times 2$  Contingency Table*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Berthé, P., and G. Gérard (1965). A statistical study of microdistribution of *Oribatei* (Acari), Part I. The distribution pattern. *Oikos* **16**: 214-227.
- Birch, L. C. (1948). The intrinsic rate of natural increase of an insect population. *J. Anim. Ecol.* **17**: 15-26.
- Bliss, C. I. (1965). An analysis of some insect trap records. In "Classical and Contagious Discrete Distributions" (G. P. Patil, Ed.) Statistical Publishing Society, Calcutta.
- Bliss, C. I., and R. A. Fisher (1953). Fitting the negative binomial distribution to biological data and a note on the efficient fitting of the negative binomial. *Biometrics* **9**: 176-200.

- Boswell, M. T., and G. P. Patil (1971). Chance mechanisms generating the logarithmic series distribution used in the analysis of number of species and individuals. In "Statistical Ecology," Vol. 1 (G. P. Patil, E. C. Pielou, and W. E. Waters, Eds.), Pennsylvania State University Press.
- Boulton, D. M., and C. S. Wallace (1970). A program for numerical classification. *Comput. J.* **13**: 63-69.
- Brauer, F., and D. A. Sanchez (1975). Constant rate population harvesting. *Theor. Pop. Biol.* **8**: 12-30.
- Bray, J. R. (1956). A study of mutual occurrence of plant species. *Ecology* **37**: 21-28.
- Brian, M. V. (1953). Species frequencies in random samples from animal populations. *J. Anim. Ecol.* **22**: 57-64.
- Brillouin, L. (1962). *Science and Information Theory*. 2nd ed. Academic, New York.
- Broadbent, S. R., and D. G. Kendall (1953). The random walk of *Trichostrongylus retortaeformis*. *Biometrics* **9**: 460-466.
- Bulmer, M. G. (1974). On fitting the Poisson lognormal distribution to species-abundance data. *Biometrics* **30**: 101-110.
- Bulmer, M. G. (1975). Phase relations in the ten-year cycle. *J. Anim. Ecol.* **44**: 609-621.
- Buzas, M. A. (1967). An application of canonical analysis as a method for comparing faunal areas. *J. Anim. Ecol.* **36**: 563-577.
- Caughley, G. (1966). Mortality patterns in mammals. *Ecology* **47**: 906-918.
- Caughley, G. (1967). Parameters for seasonally breeding populations. *Ecology* **48**: 834-839.
- Chiang, C. L. (1954). Competition and other interactions between species. In "Statistics and Mathematics in Biology" (O. Kempthorne et al., Eds.), Iowa State College Press, Ames.
- Chiang, C. L. (1968). *Introduction to Stochastic Processes in Biostatistics*. Wiley, New York.
- Clark, P. J., and F. C. Evans (1954). Distance to nearest neighbor as a measure of spatial relationships in populations. *Ecology* **35**: 445-453.
- Clark, P. J., and F. C. Evans (1955). On some aspects of spatial pattern in biological populations. *Science* **121**: 397-398.
- Cochran, W. G. (1954). Some methods for strengthening the common  $\chi^2$ -tests. *Biometrics* **10**: 417-451.
- Cohen, J. E. (1968). Alternative derivations of a species-abundance relation. *Amer. Natur.* **102**: 165-172.
- Cole, L. C. (1949). The measurement of interspecific association. *Ecology* **30**: 411-424.
- Conover, W. J. (1971). *Practical Nonparametric Statistics*. Wiley, New York.
- Cooper, C. F. (1961). Pattern in Ponderosa pine forests. *Ecology* **42**: 493-499.
- Cormack, R. M. (1971). A review of classification. *J. R. Statist. Soc.* **A134**: 321-367.
- Cramer, E. M. (1973). A simple derivation of the canonical correlation equations. *Biometrics* **29**: 379-380.



- Dagnelie, P. (1966). A propos des différentes méthodes de classification numérique. *Rev. Stat. Appl.* **14**: 55-75.
- Darwin, J. H., and R. W. Williams (1964). The effect of time of hunting on the size of a rabbit population. *N. Z. J. Sci.* **7**: 341-352.
- David, F. N., and N. L. Johnson (1948). The probability integral transformation when parameters are estimated from the sample. *Biometrika* **35**: 182-190.
- David, F. N., and P. G. Moore (1954). Notes on contagious distributions in plant populations. *Ann. Bot. Lond. N. S.* **18**: 47-53.
- David, H. A. (1970). *Order Statistics*. Wiley, New York.
- DeAngelis, D. L., R. A. Goldstein, and R. V. O'Neill (1975). A model for trophic interaction. *Ecology* **56**: 881-892.
- DeBach, P. (1966). The competitive displacement and coexistence principles. *Ann. Rev. Ent.* **11**: 183-212.
- Deevey, E. S. (1947). Life tables for natural populations of animals. *Quart. Rev. Biol.* **22**: 283-314.
- Dice, L. R. (1945). Measures of the amount of ecologic association between species. *Ecology* **26**: 297-302.
- Dublin, L. I., and A. J. Lotka (1925). On the true rate of natural increase. *J. Amer. Stat. Ass.* **20**: 305-339.
- Edwards, A. W. F., and L. L. Cavalli-Sforza (1965). A method for cluster analysis. *Biometrics* **21**: 362-375.
- Engen, S. (1974). On species frequency models. *Biometrika* **61**: 263-270.
- Feller, W. (1943). On a general class of contagious distributions. *Ann. Math. Stat.* **14**: 389-400.
- Feller, W. (1968). *An Introduction to Probability Theory and Its Applications. Volume I*. 3rd ed., Wiley, New York.
- Field, J. G. (1971). A numerical analysis of changes in the soft-bottom fauna along a transect across False Bay, South Africa. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **7**: 215-253.
- Finney, D. J., R. Latscha, B. M. Bennett, and P. Hsu (1963). *Tables for Testing Significance in a 2x2 Contingency Table*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Fisher, R. A., A. S. Corbet, and C. B. Williams (1943). The relation between the number of species and the number of individuals in a random sample of an animal population. *J. Anim. Ecol.* **12**: 42-58.
- Frank, P. W. (1968). Life histories and community stability. *Ecology* **49**: 355-357.
- Gallopín, G. C. (1971). A generalized model of a resource-population system. I: General properties; II: Stability analysis. *Oecologia* **7**: 382-413; **7**: 414-432.
- Gani, J. (1973). Stochastic formulations for life tables, age distributions and mortality curves. In "The Mathematical Theory of the Dynamics of Biological Populations" (M. S. Bartlett and R. W. Hiorns, Eds.), Academic, New York.
- Gause, G. F. (1934). *The Struggle for Existence*. Hafner, New York.
- Gehrs, C. W., and A. Robertson (1975). Use of life tables in analysing the dynamics of copepod populations. *Ecology* **56**: 665-672.

- Gittins, R. (1965). Multivariate approaches to a limestone grassland community: I. A stand ordination. *J. Ecol.* **53**: 385-401.
- Goldman, S. (1953). Some fundamentals of information theory. In "Information Theory in Biology" (H. Quastler, Ed.), University of Illinois Press.
- Good, I. J. (1950). *Probability and the Weighing of Evidence*. Griffin, London.
- Good, I. J. (1953). The population frequencies of species and the estimation of population parameters. *Biometrika* **40**: 237-264.
- Goodall, D. W. (1954). Objective methods for the classification of vegetation: III. An essay in the use of factor analysis. *Aust. J. Bot.* **2**: 304-324.
- Goodall, D. W. (1963). Pattern analysis and minimal area: some further comments. *J. Ecol.* **51**: 705-710.
- Goodall, D. W. (1966). Hypothesis testing in classification. *Nature* **211**: 329-330.
- Goodall, D. W. (1973a). Sample similarity and species correlation. In "Handbook of Vegetation Science," (R. H. Whittaker, Ed.) Junk, The Hague.
- Goodall, D. W. (1973b). Numerical classification. In "Handbook of Vegetation Science," (R. H. Whittaker, Ed.) Junk, The Hague.
- Goodall, D. W. (1974). A new method for the analysis of spatial pattern by random pairing of quadrats. *Vegetatio* **29**: 135-146.
- Goodman, L. A. (1969). The analysis of population growth when the birth rates and death rates depend upon several factors. *Biometrics* **25**: 659-681.
- Gower, J. C. (1966). Some distance properties of latent root and vector methods used in multivariate analysis. *Biometrika* **53**: 325-338.
- Gower, J. C. (1967a). A comparison of some methods of cluster analysis. *Biometrics* **23**: 623-637.
- Gower, J. C. (1967b). Multivariate analysis and multidimensional geometry. *The Statistician* **17**: 13-28.
- Gower, J. C. (1968). Adding a point to vector diagrams in multivariate analysis. *Biometrika* **55**: 582-585.
- Greig-Smith, P. (1952). The use of random and contiguous quadrats in the study of the structure of plant communities. *Ann. Bot. Lond. N. S.* **16**: 293-316.
- Greig-Smith, P. (1964). *Quantitative Plant Ecology*. 2nd ed. Butterworths, London.
- Greig-Smith, P., M. P. Austin, and T. C. Whitmore (1967). The application of quantitative methods to vegetation survey: I. Association analysis and principal component ordination of rain forest. *J. Ecol.* **55**: 483-503.
- Greville, T. N. E., and N. Keyfitz (1974). Backward projection by a generalized inverse. *Theor. Pop. Biol.* **6**: 135-142.
- Grundy, P. M. (1951). The expected frequencies in a sample of an animal population in which the abundances of the species are log-normally distributed. Part I. *Biometrika* **38**: 427-434.
- Hairston, N. G. (1967). Studies on the limitation of a natural population of *Paramecium aurelia*. *Ecology* **48**: 904-909.
- Heatwole, H., and R. Levins (1972). Trophic structure stability and faunal change during recolonization. *Ecology* **53**: 531-534.

- Herdan, G. (1958). The mathematical relation between Greenberg's index of linguistic diversity and Yule's characteristic, *Biometrika* **45**: 268-270.
- Heyer, W. R., and K. A. Berven (1973). Species diversities of herpetofaunal samples from similar microhabitats at two tropical sites. *Ecology* **54**: 642-645.
- Hoel, P. (1954). *Introduction to Mathematical Statistics*. Wiley, New York.
- Holgate, P. (1969). Species frequency distributions. *Biometrika* **56**: 651-660.
- Holling, C. S. (1965). The functional response of predators to prey density and its role in mimicry and population regulation. *Mem. Entomol. Soc. Can.* **45**: 3-60.
- Holling, C. S. (1973). Resilience and stability of ecological systems. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* **4**: 1-23.
- Hopkins, B. (1955). The species area relations of plant communities. *J. Ecol.* **43**: 409-426.
- Hopkins, B., and J. G. Skellam (1954). A new method for determining the type of distribution of plant individuals. *Ann. Bot. Lond. N. S.* **18**: 213-227.
- Horn, H., and R. H. MacArthur (1972). Competition among fugitive species in a harlequin environment. *Ecology* **53**: 749-752.
- Howard, R. A. (1960). *Dynamic Programming and Markov Processes*. Wiley, New York.
- Hurlbert, S. H. (1971). The nonconcept of species diversity: a critique and alternative parameters. *Ecology* **52**: 577-586.
- Iwao, S. (1970). Analysis of contagiousness in the action of mortality factors on the Western Tent Caterpillar population by using the  $\bar{m} - m$  relationship. *Res. Pop. Ecol.* **12**: 100-110.
- Iwao, S., and E. Kuno (1971). An approach to the analysis of aggregation patterns in biological populations. In "Spatial Patterns and Statistical Distributions" (G. P. Patil et al. Eds.), Pennsylvania State University Press.
- Jeffries, C. (1974). Qualitative stability and digraphs in model ecosystems. *Ecology* **55**: 1415-1419.
- Kemeny, J. G., and J. L. Snell (1960). *Finite Markov Chains*. van Nostrand, New York.
- Kendall, M. G. (1957). *A Course in Multivariate Analysis*. Griffin, London.
- Kendall, M. G., and A. Stuart (1966). *The Advanced Theory of Statistics*. Vol. 3. Griffin, London.
- Kendall, M. G., and A. Stuart (1967). *The Advanced Theory of Statistics*. Vol. 2. 2nd. ed. Griffin, London.
- Kershaw, K. A. (1960). The detection of pattern and association. *J. Ecol.* **48**: 233-242.
- Kershaw, K. A. (1961). Association and covariance analysis of plant communities. *J. Ecol.* **49**: 643-654.
- Keyfitz, N. (1968). *Introduction to the Mathematics of Population*. Addison-Wesley, New York.
- Khinchin, A. I. (1957). *Mathematical Foundations of Information Theory*. Dover, New York.
- Kilburn, P. D. (1966). Analysis of the species area relation. *Ecology* **47**: 831-843.
- Knight, W. (1974). A run-like statistic for ecological transects. *Biometrics* **30**: 553-555.

- Krishna Iyer, P. V. (1949). The first and second moments of some probability distributions arising from points on a lattice and their application. *Biometrika* **36**: 135-141.
- Krishna Iyer, P. V. (1952). Factorial moments and cumulants of distributions arising in Markoff chains. *J. Ind. Soc. Agr. Stat.* **4**: 113-123.
- Lambert, J. M., and W. T. Williams (1966). Multivariate methods in plant ecology. VI. Comparison of information analysis and association analysis. *J. Ecol.* **54**: 635-664.
- Lancaster, P. (1969). *Theory of Matrices*. Academic, New York.
- Lance, G. N., and W. T. Williams (1968). Note on a new information-statistic classificatory program. *Comput. J.* **11**: 195.
- Langford, A. N., and M. F. Buell (1969). Integration, identity and stability in the plant association. *Adv. Ecol. Res.* **6**: 83-135.
- Laughlin, R. (1965). Capacity for increase: a useful population statistic. *J. Anim. Ecol.* **34**: 77-91.
- Laway, D. N., and A. E. Maxwell (1963). *Factor Analysis as a Statistical Method*. Butterworths, London.
- Lefkovitch, L. P. (1965). The study of population growth in organisms grouped by stages. *Biometrics* **21**: 1-18.
- Lehmann, E. L. (1974). *Nonparametrics: Statistical Methods based on Ranks*. Holden-Day, San Francisco.
- León, J. A., and D. B. Tumpson (1975). Competition between two species for two complementary or substitutable resources. *J. Theor. Biol.* **50**: 185-201.
- Leslie, P. H. (1945). The use of matrices in certain population mathematics. *Biometrika* **33**: 183-212.
- Leslie, P. H. (1948). Some further notes on the use of matrices in population mathematics. *Biometrika* **35**: 213-245.
- Leslie, P. H. (1958). A stochastic model for studying the properties of certain biological systems by numerical methods. *Biometrika* **45**: 16-31.
- Leslie, P. H. (1959). The properties of a certain lag type of population growth and the influence of an external random factor on a number of such populations. *Physiol. Zool.* **32**: 151-159.
- Leslie, P. H. (1966). The intrinsic rate of increase and the overlap of successive generations in a population of guillemots (*Uria aalge* Pont.) *J. Anim. Ecol.* **35**: 291-301.
- Leslie, P. H., and J. C. Gower (1960). The properties of a stochastic model for the predator-prey type of interaction between two species. *Biometrika* **47**: 219-234.
- Leslie, P. H., and T. Park (1949). The intrinsic rate of natural increase of *Tribolium castaneum* Herbst. *Ecology* **30**: 469-477.
- Leslie, P. H., and R. M. Ranson (1940). The mortality, fertility and rate of natural increase of the vole (*Microtus agrestis*) as observed in the laboratory. *J. Anim. Ecol.* **9**: 27-52.
- Levin, S. (1974). Dispersion and population interactions. *Amer. Nat.* **108**: 207-228.

- Levins, R. (1968). *Evolution in Changing Environments*. Princeton University Press, Princeton.
- Levins, R. (1974). The qualitative analysis of partially specified systems. *Ann. N. Y. Acad. Sci.* **231**: 123-138.
- Lewis, E. G. (1942). On the generation and growth of a population. *Sankhyā* **6**: 93-96.
- Lloyd, M. (1967). Mean crowding. *J. Anim. Ecol.* **36**: 1-30.
- Lotka, A. J. (1925). *Elements of Physical Biology*. Williams and Wilkins, Baltimore.
- MacArthur, R. H. (1957). On the relative abundance of bird species. *Proc. Nat. Acad. Sci. Wash.* **43**: 293-295.
- Macdonald, P. D. M., and L. Cheng (1970). A method of testing for synchronization between host and parasite populations. *J. Anim. Ecol.* **39**: 321-331.
- Macnaughton-Smith, P., W. T. Williams, M. B. Dale and L. G. Mockett (1964). Dissimilarity analysis: a new technique of hierarchical subdivision. *Nature* **202**: 1634-1635.
- Margalef, D. R. (1958). Information theory in ecology. *General Systems* **3**: 36-71.
- Matérn, B. (1960). Spatial variation. Stochastic models and their application to some problems in forest surveys and other sampling investigations. *Medd. fran Statens Skogsforskningsinstitut.* **49**: 1-144.
- May, R. M. (1971). Stability in one-species community models. *Math. Biosci.* **12**: 59-79.
- May, R. M. (1972). Limit cycles in predator-prey communities. *Science* **177**: 900-902.
- May, R. M. (1973). *Stability and Complexity in Model Ecosystems*. Princeton University Press, Princeton.
- May, R. M. (1974). Ecosystem patterns in randomly fluctuating environments. *Prog. Theor. Biol.* **3**: 1-48.
- May, R. M. (1975). Biological populations obeying difference equations: stable points, stable cycles and chaos. *J. Theor. Biol.* **51**: 511-524.
- Maynard Smith, J. (1974). *Models in Ecology* Cambridge University Press, Cambridge.
- McIntosh, R. P. (1967). The continuum concept of vegetation. *Bot. Rev.* **33**: 130-187.
- Mead, R. (1974). A test for spatial pattern at several scales using data from a grid of contiguous quadrats. *Biometrics* **30**: 295-308.
- Miller, C. A. (1963). The spruce budworm. In "The Dynamics of Epidemic Spruce Budworm Populations" (R. F. Morris, Ed.), *Mem. Entomol. Soc. Can.*, No. 31.
- Moore, P. G. (1954). Spacing in plant populations. *Ecology* **35**: 222-227.
- Morisita, M. (1954). Estimation of population density by spacing method. *Mem. Fac. Sci. Kyushu U. Series E (Biol.)* **1**: 187-197.
- Morisita, M. (1959). Measuring the dispersion of individuals and analysis of the distributional patterns. *Mem. Fac. Sci. Kyushu U. Series E (Biol.)* **2**: 215-235.
- Morrison, D. F. (1967). *Multivariate Statistical Methods*. Wiley, New York.
- Mountford, M. D. (1961). On E. C. Pielou's index of non-randomness. *J. Ecol.* **49**: 271-275.

- Murdie, G., and M. P. Hassell (1973). Food distribution, searching success and predator-prey models. In "The Mathematical Theory of the Dynamics of Biological Populations" (M. S. Bartlett and R. W. Hiorns, Eds.), Academic, New York.
- Murray, M. D., and G. Gordon (1969). Ecology of lice on sheep. *Aust. J. Zool.* **17**: 179-186.
- Neill, W. E. (1974). The community matrix and interdependence of the competition coefficients. *Amer. Nat.* **108**: 399-408.
- Nelson, W. C., and H. A. David (1967). The logarithmic distribution: a review. *Virginia Journal of Sci.* **18**: 95-102.
- Neyman, J., T. Park, and E. L. Scott (1956). Struggle for existence. The *Tribolium* model. *Proc. 3rd Berkeley Symposium on Math. Stat. and Prob.* **3**: 41-79.
- Noy-Meir, I. (1974). Catenation: quantitative methods for the definition of coenoclines. *Vegetatio* **29**: 89-99.
- Odum, E. P. (1959). *Fundamentals of Ecology*, 2nd ed. Saunders, Philadelphia.
- Orloci, L. (1966). Geometric models in ecology: I. The theory and application of some ordination methods. *J. Ecol.* **54**: 193-215.
- Orloci, L. (1967a). An agglomerative method for classification of plant communities. *J. Ecol.* **55**: 193-205.
- Orloci, L. (1967b). Data centering: a review and evaluation with reference to component analysis. *Syst. Zool.* **16**: 208-212.
- Orloci, L. (1968). Information analysis in phytosociology: partition, classification and prediction. *J. Theor. Biol.* **20**: 271-284.
- Orloci, L. (1969). Information analysis of structure in biological collections. *Nature Lond.* **223**: 483-484.
- Orloci, L. (1975). *Multivariate Analysis in Vegetation Research*. Junk, The Hague.
- Oster, G. F. (1975). Review of "Ecological Stability" (M. B. Usher and M. H. Williamson, Eds.), *Ecology* **56**: 1462.
- Park, T. (1954). Experimental studies on interspecies competition: II. Temperature, humidity and competition in two species of *Tribolium*. *Physiol. Zool.* **27**: 177-238.
- Pearson, E. S. (1947). The choice of statistical tests illustrated on the interpretation of data classed in a 2x2 table. *Biometrika* **34**: 139-167.
- Pennycuik, L. (1969). A computer model of the Oxford great tit population. *J. Theor. Biol.* **22**: 381-400.
- Phillips, M. E. (1953). Studies on the quantitative morphology and ecology of *Eriophorum angustifolium* Roth.: I. The rhizome system. *J. Ecol.* **41**: 295-318.
- Pielou, D. P., and W. G. Matthewman (1966). The fauna of *Fomes fomentarius* (Linnaeus ex Fries) Kickx. growing on dead birch in Gatineau Park, Quebec. *Can. Entomol.* **98**: 1308-1312.
- Pielou, D. P., and E. C. Pielou (1967). The detection of different degrees of coexistence. *J. Theor. Biol.* **16**: 427-437.
- Pielou, D. P., and E. C. Pielou (1968). Association among species of infrequent occurrence: the insect and spider fauna of *Polyporus betulinus* (Bulliard) Fries. *J. Theor. Biol.* **21**: 202-216.

- Pielou, E. C. (1959). The use of point-to-plant distances in the study of the pattern of plant populations. *J. Ecol.* **47**: 607-613.
- Pielou, E. C. (1961). Segregation and symmetry in two-species populations as studied by nearest neighbor relations. *J. Ecol.* **49**: 255-269.
- Pielou, E. C. (1962a). The use of plant-to-neighbor distances for the detection of competition. *J. Ecol.* **50**: 357-367.
- Pielou, E. C. (1962b). Runs of one species with respect to another in transects through plant populations. *Biometrics* **18**: 579-593.
- Pielou, E. C. (1963a). The distribution of diseased trees with respect to healthy ones in a patchily infected forest. *Biometrics* **19**: 450-459.
- Pielou, E. C. (1963b). Runs of healthy and diseased trees in transects through an infected forest. *Biometrics* **19**: 603-614.
- Pielou, E. C. (1964). The spatial pattern of two-phase patchworks of vegetation. *Biometrics* **20**: 156-167.
- Pielou, E. C. (1965a). The concept of randomness in the patterns of mosaics. *Biometrics*. **21**: 908-920.
- Pielou, E. C. (1965b). The concept of segregation pattern in ecology: some discrete distributions applicable to the run lengths of plants in narrow transects. In "Classical and Contagious Discrete Distributions" (G. P. Patil, Ed.). Statistical Publishing Society, Calcutta.
- Pielou, E. C. (1966a). Species-diversity and pattern-diversity in the study of ecological succession. *J. Theor. Biol.* **10**: 370-383.
- Pielou, E. C. (1966b). Shannon's formula as a measure of specific diversity: its use and misuse. *Amer. Nat.* **100**: 463-465.
- Pielou, E. C. (1966c). The measurement of diversity in different types of biological collections. *J. Theor. Biol.* **13**: 131-144.
- Pielou, E. C. (1967a). The use of information theory in the study of the diversity of biological populations. *Proc. 5th Berkeley Symposium on Math. Stat. and Prob.* **4**: 163-177.
- Pielou, E. C. (1967b). A test for random mingling of the phases of a mosaic. *Biometrics* **23**: 657-670.
- Pielou, E. C. (1972). Niche width and niche overlap: a method for measuring them. *Ecology* **53**: 687-692.
- Pielou, E. C. (1974a). Competition on an environmental gradient. In "Mathematical Problems in Biology" (P. van den Driessche, Ed.), Springer-Verlag, Berlin.
- Pielou, E. C. (1974b). Vegetation zones: repetition of zones on a monotonic environmental gradient. *J. Theor. Biol.* **47**: 485-489.
- Pielou, E. C. (1974c). *Population and Community Ecology: Principles and Methods*. Gordon and Breach, New York.
- Pielou, E. C. (1975a). *Ecological Diversity*. Wiley, New York.
- Pielou, E. C. (1975b). Ecological models on an environmental gradient. In "Applied Statistics" (R. P. Gupta, Ed.), North Holland Publishing Co., Amsterdam.
- Pielou, E. C. (1976). The factual background of ecological models: tapping some unused resources *Proc. Conf. Environmental Modeling & Simulation*: 668-672. U.S. Environmental Protection Agency.

- Pielou, E. C., and R. E. Foster (1962). A test to compare the incidence of disease in isolated and crowded trees. *Can. J. Botany* **40**: 1176-1179.
- Pielou, E. C., and R. D. Routledge (1976). Salt marsh vegetation. Latitudinal variation in the zonation patterns *Oecologia* **24**: 311-321.
- Pollard, J. H. (1966). On the use of the direct matrix product in analysing certain stochastic population models. *Biometrika* **53**: 397-415.
- Pollard, J. H. (1973). *Mathematical Models for the Growth of Human Populations*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Poole, R. W. (1976a). Empirical multivariate autoregressive equation predictors of the fluctuations of interacting species. *Math. Biosci.* **28**: 81-97.
- Poole R. W. (1976b). An autoregressive model with level-dependent error terms for predicting fluctuations in animal or plant abundance. *Biometrics In Press*
- Preston, F. W. (1948). The commonness and rarity of species. *Ecology* **29**: 254-283.
- Quirk, J. P., and R. Ruppert (1965). Qualitative economics and the stability of equilibrium. *Rev. Econ. Stud.* **32**: 311-326.
- Rapport, D. J., and J. E. Turner (1975). Predator-prey interactions in natural communities. *J. Theor. Biol.* **51**: 169-180.
- Renyi, A. (1961). On measures of entropy and information. *Proc. 4th. Berkeley Symposium on Math. Stat. and Prob.* **1**: 547-561.
- Rescigno, A. (1968). The struggle for life: II. Three competitors. *Bull. Math. Biophys.* **30**: 291-298.
- Rescigno, A., and I. W. Richardson (1967). The struggle for life: I. Two species. *Bull. Math. Biophys.* **29**: 377-388.
- Sanchez, D. A. (1968). *Ordinary Differential Equations and Stability Theory: An Introduction*. Freeman, San Francisco.
- Sarukhan, J., and M. Gadgil (1974). Studies on plant demography; *Ranunculus repens* L., *R. bulbosus* L. and *R. acris* L. *J. Ecol.* **62**: 921-936.
- Scott, A. J., and M. J. Symons (1971). On the Edwards and Cavalli-Sforza method of cluster analysis. *Biometrics* **27**: 217-219.
- Scudo, F. M. (1971). Vito Volterra and theoretical ecology. *Theor. Pop. Biol.* **2**: 1-23.
- Shannon, C. E., and W. Weaver (1949). *The Mathematical Theory of Communication*. University of Illinois Press, Urbana.
- Shepard, R. N., and J. D. Carroll (1966). Parametric representation of nonlinear data structures. In "Multivariate Analysis" (P. R. Krishnaiah, Ed.) Academic, New York.
- Siegel, S. (1956). *Nonparametric Statistics for the Behavioral Sciences*. McGraw-Hill, New York.
- Simpson, E. H. (1949). Measurement of diversity. *Nature* **163**: 688.
- Skellam, J. G. (1951). Random dispersal in theoretical populations. *Biometrika* **38**: 196-218.
- Skellam, J. G. (1952). Studies in statistical ecology: I. Spatial pattern. *Biometrika* **39**: 346-362.
- Skellam, J. G. (1967). Seasonal periodicity in theoretical population ecology. *Proc. 5th Berkeley Symposium on Math. Stat. and Prob.* **4**: 179-205.



- Smith, F. E. (1963). Population dynamics in *Daphnia magna*. *Ecology* **44**: 651-663.
- Smith, R. H., and R. Mead (1974). Age structure and stability in models of prey-predator systems. *Theor. Pop. Biol.* **6**: 308-322.
- Sokal, R. R., and P. H. A. Sneath (1963). *Principles of Numerical Taxonomy*. Freeman, San Francisco.
- Strobeck, C. (1973). *N* species competition. *Ecology* **54**: 650-654.
- Sutherland, J. P. (1974). Multiple stable points in natural communities. *Amer. Nat.* **108**: 859-870.
- Swed, F. S., and C. Eisenhart (1943). Tables for testing randomness of grouping in a sequence of alternatives. *Ann. Math. Stat.* **14**: 66-85.
- Switzer, P. (1965). A random set process in the plane with a Markovian property. *Ann. Math. Stat.* **36**: 1859-1863.
- Switzer, P. (1967). Reconstructing patterns from sample data. *Ann. Math. Stat.* **38**: 138-154.
- Sykes, Z. M. (1969a). On discrete stable population theory. *Biometrics* **25**: 285-293.
- Sykes, Z. M. (1969b). Some stochastic versions of the matrix model for population dynamics. *Jour. Amer. Stat. Assn.* **64**: 111-130.
- Tanner, J. T. (1975). The stability and the intrinsic growth rates of prey and predator populations. *Ecology* **56**: 855-867.
- Tatsuoka, M. M. (1971). *Multivariate Analysis: Techniques for Educational and Psychological Research*. Wiley, New York.
- Thompson, H. R. (1956). Distribution of distance to *n*th neighbor in a population of randomly distributed individuals. *Ecology* **37**: 391-394.
- Usher, M. B. (1972). Developments in the Leslie matrix model. In "Mathematical Models in Ecology" (J. N. R. Jeffers, Ed.), Blackwell, Oxford.
- Utida, S. (1957). Cyclic fluctuations of population density intrinsic to the host-parasite system. *Ecology* **38**: 442-449.
- Vandermeer, J. H. (1975). Interspecific competition: a new approach to the classical theory. *Science* **188**: 253-255.
- Volterra, V. (1931). *Lecons sur la Théorie Mathématique de la Lutte pour la Vie*. Gauthier-Villars, Paris.
- Wallace, C. S., and D. M. Boulton (1968). An information measure for classification. *Comput. J.* **11**: 185-194.
- Waters, W. E. (1959). A quantitative measure of aggregation in insects. *J. Econ. Ent.* **52**: 1180-1184.
- Watson, G. N. (1944). *Theory of Bessel Functions*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Watt, A. S. (1947). Pattern and process in the plant community. *J. Ecol.* **35**: 1-22.
- Watterson, G. A. (1974). Models for the logarithmic species abundance distributions. *Theor. Pop. Biol.* **6**: 217-250.
- Whitworth, W. A. (1934). *Choice and Chance*. Steichert, New York.
- Wilkinson, C. (1970). Adding a point to a principal coordinate analysis. *Syst. Zool.* **19**: 258-263.
- Wilkinson, D. H. (1952). The random element in bird "navigation." *J. Exp. Biol.* **29**: 532-560.

- Williams, C. B. (1964). *Patterns in the Balance of Nature*. Academic, New York.
- Williams, E. J. (1961). The distribution of larvae of randomly moving insects. *Austr. J. Biol. Sci.* 14: 598-604.
- Williams, W. T. (1971). Principles of clustering. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 2: 303-326.
- Williams, W. T., and J. M. Lambert (1959). Multivariate methods in plant ecology: I. Association analysis in plant communities. *J. Ecol.* 47: 83-101.
- Williams, W. T., and J. M. Lambert (1960). Multivariate methods in plant ecology: II. The use of an electronic digital computer for association analysis. *J. Ecol.* 48: 689-710.
- Williams, W. T., and J. M. Lambert (1966). Multivariate methods in plant ecology: V. Similarity analyses and information analysis. *J. Ecol.* 54: 427-445.
- Williamson, M. H. (1959). Some extensions of the use of matrices in population theory. *Bull. Math. Biophys.* 21: 13-17.
- Williamson, M. H. (1967). Introducing students to the concepts of population dynamics. In "The Teaching of Ecology" (J. M. Lambert, Ed.) Blackwell, Oxford.
- Williamson, M. H. (1972). *The Analysis of Biological Populations*. Edward Arnold, London.
- Wylie, C. R. Jr. (1951). *Advanced Engineering Mathematics*. McGraw-Hill, New York.
- Yule, G. U. (1912). On the methods of measuring association between two attributes. *J. R. Stat. Soc.* 75: 579-642.
- Yule, G. U. (1924). A mathematical theory of evolution based on the conclusions of Dr. J. C. Willis F.R.S. *Phil. Trans. R. Soc. Lond.* B213: 21-87.
- Zahl, S. (1974). Application of the S-method to the analysis of spatial pattern. *Biometrics* 30: 513-524.

# 内 容 索 引

## 三画以下

- 一代的时间 65
  - 平均—— 65
  - 区组—— 65
- 一致性 279
  - 的秩系数 279
- 几何分布 245, 248, 297, 308
- 几何-泊松分布 247
- 广义分布 123, 124, 248
- 干扰 117
- 小环境 4
- 马尔柯夫过程 197, 205
- 马尔柯夫矩阵 197
- 马尔柯夫链 196, 197, 246, 257
  - 与样带中的游程 246
  - 与镶嵌 196, 204
- 可逆的—— 257
- 可群的—— 258
- 退缩的—— 261

## 四 画

- 不完全(即截尾)分布 286, 288, 292
- 不定性 316
- 无样地抽样 156
- 方差与均值之比率  $v/m$  132, 144
- 方程
  - Fokker-Plank—— 179
  - Gause 竞争—— 79
  - 离散型—— 88
  - Lotka—— 61
  - Lotka-Volterra—— 95, 107
  - Malthusian—— 7

## Verhulst-Pearl—— 20

- 分布与格局 123
- 分布幅度对应系数 235
- 分类类型 285
- 分带格局 264
  - 的一致性 276
  - 的不一致性 278
  - 随机的—— 269
- 分带群落 263
- 分离
  - 系数 241
  - 负—— 242
  - 两种间的—— 237
  - n 相镶嵌的—— 255
- “分割线段”分布 300
- 比例相似性 337
- 允许范围 235, 269, 277
- 贝塞尔函数分布 187

## 五 画

- 主分量分析 353, 359
  - Q型与R型—— 360
  - 的Q-技巧 361
  - 的R-技巧 361
- 主坐标分析 361
  - 的数值例子 364
  - 定性数据的—— 366
- 平均拥挤 (见拥挤项)
- 平衡时的波动 32
- 灭种的时间 13
- 灭种的概率 18
- 生死过程 6, 14, 21, 184
- 生产能力 114
- 生殖率
  - 瞬时—— 62

毛—— 68  
 纯—— 65  
 生境 300  
 生境宽度与重迭 325,326  
 对数正态分布 291,308  
 对数(级数)分布 126,287,294,  
 303,306,308  
 皮尔逊 III型( $\Gamma$ )分布 129,287,  
 296,297  
 丛生指标 (见集聚系数)  
 边界,相间边界 209

### 六 画

共生 112  
 共栖关系 106  
 向后射影 58  
 区组寿命表 71  
 自然增长的有限率 23, 47, 52,  
 62,65,90  
 自然增长的固有率 17, 20, 24,  
 62,65,86  
 死亡率、瞬时死亡率 62  
 成活曲线 70,71  
 过程  
     Yule—— 12  
     生死—— 6,14,21,184  
     纯生—— 9  
     纯死—— 12  
 有向图 112  
 负二项参数  $k$  136, 288, 296,  
 308  
     ——与随机死亡 138  
 负二项分布 127,287,294,296,  
 308  
 负指数分布 (见指数分布)  
 负担能力 20,23  
 年龄有关的过程  
     连续时间模型 61

离散时间模型 42  
 年龄有关的速率  
     死亡率 75  
     生产率 68  
     成活率 69  
     产子率 68  
 多重判别分析 373,384  
 多样性 289,308  
     ——单位 316  
     ——的估计 319  
     ——的信息度量 310  
 Brillouin 函数度量 318,  
 321,326  
 Shannon 函数度量 316,  
 317,318,321,326,331  
 Simpson 指标 146,328,331  
 Williams 的  $\alpha$  指标 288,  
 289,308,309  
 分类部分的—— 331  
 生境部分的—— 323,324  
 等级的—— 322  
 多种(或  $k$  种)模型 106  
 优势 328  
 收集者曲线 302  
 收获能力 114  
 收割(或被捕获)种群 57,102  
 扩散 175  
     ——系数 179  
     ——速率 183,189  
     一维—— 177,189  
     二维—— 181

### 七 画

两种的联结 214  
     —— $X^2$  检验 219  
     ——准确检验 218  
 完全—— 221  
 绝对—— 221

样本的—— 217  
 样带的—— 253  
 种群的—— 220  
 寿命表 69  
   水平—— 70  
   垂直—— 70  
   区组—— 70,71  
   现时—— 70,74  
 寿命表函数 69  
 延迟反应 26  
 每单位种数的分布 226  
 序列 见样带  
 围绕靶心的弹体 183  
 连接 341  
 “连接” 280  
 连续分布 (见概率分布)  
 连续性分析 371,386  
 连续性指标 372  
 连续带 230  
   ——的联结 230  
   ——的格局 142,165  
 连续带概念 333  
 均方对组大小的图形 151  
 均方位移 183  
 均方列联性 223  
 均匀度 309,326  
   ——不能估计 327  
 估计图 210  
 纯生过程 9  
 纯死过程 12  
 状态空间 81  
 判别分析 (见多重判别分析项)  
 轨迹  
   竞争种群的—— 92  
   寄主-寄生物种群的——  
     96,97,100  
 阻滞的种群增长 19

——的假设 36  
 ——的模拟 29  
 随机形式的—— 27  
 平衡时的波动 32

## 八 画

### 表

2×2表 220  
 2<sup>k</sup>表 229  
 固有维数 368  
 图  
   圆点图 194,203,255  
   估计图 210  
   带状图 264  
   镶嵌图 193,203,255  
 定理  
   Perron-Frobenius—— 46  
 定常(或稳定)种群 47,60,75  
 空间对称性 241  
 空间格局 119  
   ——的类型 121  
   由扩散引起的—— 175  
 函数  
   Brillouin—— 318  
   Shannon—— 317  
 典范相关 376  
 典范相关分析 (见典范变量分析)  
 典范变量分析 373,384  
   ——的数值例子 379  
 直线抽样 213  
 参数作图 371  
 奈曼(Neyman)A型分布 125,128  
 泊松(Poisson)分布 121  
 泊松-对数分布 128  
 泊松-泊松分布 125,128,144  
 泊松点过程 194,201,269  
 现时寿命表 70,74

现时带 269  
 组形心 341  
 组内异质性 350  
 孤立个体的抽样 167  
 孤独种 305,306,307  
 饱种水平 20,22,25,86,104  
 拥挤  
     —与样方大小 146  
     —与随机死亡 135,140  
     平均——指标 139,146,  
         165

## 九 画

### 重迭

    —系数 235  
     带的—— 271  
     镶块的—— 232,255  
 重迭的允许范围 234  
 重迭记分的分布 271  
 复合分布 123,129,251,286  
 复合几何分布 251  
 带  
     基本—— 269  
     现时—— 269  
 带边界 264  
     集聚的与规则的—— 264  
     突变的与渐变的—— 266  
 带的重迭 271  
 带状图 264  
 带格局的不一致性 277  
 食草者-食肉者种群 94,105  
 差分方程 23,88,98  
 退缩的序列 261  
 指针  
     Buffon—— 209  
 指标  
     Sorensen—— 337  
 指数分布 31,157,186,204,

        297,299  
 指数种群增长 7,14,18,23,24,  
         184  
 相对格局 238,247,255,260  
 相似系数 336  
 相互的最近邻体 168  
 相异性 337,347,350  
     于区—— 337  
     欧氏距离—— 337,339,362  
     标准化距离—— 343  
 信息分析 339,347,350  
 种-多度的分布 284  
     “分割线段”—— 300  
     几何的—— 297  
     对数的—— 287  
     负二项的—— 294  
     离散对数的—— 291  
 种的“倍程” 292  
 种-面积曲线 302  
 种群增长  
     连续的—— 24  
     间断的—— 24  
     离散的—— 23  
     Malthusian—— (见指数的  
         种群增长)

种数的估计 297  
 种群的种数  $S^*$  286,308  
 顺序统计量 299  
 结束规则 350  
     概率的—— 351  
 转移率 205  
 转移概率 197,204,246,259,261  
 树的自然稀疏 242  
 树状图 336,350

## 十 画

紊乱 25  
 资源利用模型 102

竞争 23, 24, 27, 59, 106, 243,  
269, 277, 281  
竞争的绝种 271  
竞争种的平衡 84  
    稳定与不稳定的—— 84,  
    97, 101  
    平衡时的随机波动 32  
竞争种群 77  
    ——的模拟 93  
    ——的阻滞增长模型 31  
格子 (见样方的格子)  
格局的纹理 150, 165, 200, 206,  
208, 231, 260, 305  
格局的强度 165  
格局  
    成群的—— 123, 124  
相对—— 238, 247, 255, 260  
    连续带的—— 142  
    随机—— 122, 157, 161, 260  
    整齐的—— 169  
海鸟归窝 189, 192  
准平衡 32  
准则  
    Kolmogorov—— 79  
    Routh-Hurwitz—— 78  
振动(或波动)  
    阻尼—— 97, 116  
    种群的—— 25  
捕食者-被食者种群 94  
矩阵  
    Hurwitz—— 109  
    Leslie—— (见射影矩阵)  
    定性—— 111  
    素阵 47  
    稳定—— 109  
样方  
    ——的格子 148, 152, 233,

237  
    ——大小的影响 143, 235,  
    237, 255, 269  
    ——间隔的影响 230, 237  
    连接的—— 237, 266  
样带  
    ——中的联结 253  
    ——中的序列 261  
    ——中的退缩序列 261  
    穿越带的—— 266, 279  
样带中植物的游程 243, 247  
秩一致性 (见一致性)  
射影矩阵 43, 52, 55

## 十 一 画

集中分布 123  
集中性 328  
集聚 131  
集聚系数 131, 144, 165  
    Clark和Evans的  $R$  164, 166  
    David和Moore的  $I$  133,  
    134, 135, 144, 165  
    Hopkin和Skellam的  $A$  161  
    Morisita的  $I_1$  146, 165  
    Pielou的  $\alpha$  164, 166  
    方差与均值之比 132, 144,  
    165  
    负二项的  $k$  136  
丛生指标 (见David和Moore  
    的  $I$ )  
拥挤指标 139, 146, 165  
聚块性指标 139, 145, 165  
离散(概率)分布 (见概率分布)  
密度相关 19, 26, 59, 98, 135  
    ——与随机死亡 135  
    ——与稳定年龄分布 60  
寄主-寄生物种群 94, 105  
基本带 269

偏害共生 106  
偏移、偏移系数 179  
排序 334,352  
    线性—— 368  
    非线性—— 368  
梯度  
    环境—— 264,269,368,370  
    纬度—— 271

检验  
    Krishna Iyer—— 153

随机死亡 133,134,138  
随机走动 176,189  
随机格局 122,157,161,260  
随机线 195

随机混合  
    种的—— 243,304  
    样方的—— 153  
    镶块的—— 260

随机模型 14,93  
随机模拟 93  
做母亲的频率( $m_x$ ) 63,68

## 十二画

普遍性 292  
最近邻体  
    ——的种群 240  
    ——与分离 240  
    相互的—— 168  
    到——的距离 157,161  
等倾线 83,99  
植被的间断 333  
散布 176  
距离变量 157  
    到第  $n$  个邻体的—— 166

期望寿命 72  
期望繁殖值 55  
“隐线” 293,294,307  
联结

——与样方大小 235,236  
——与样方间隔 230,237  
k 种—— 225  
——的准确检验 228  
——的分离 229  
——系数 220  
Cole 的 C 223,234  
—— Q 221,234  
—— V 221,234

赌徒输光问题 191

链接 345,386

链式二项分布 72

## 十三画

群落

    普查与抽样的—— 317  
    同质—— 284,307,333  
群落的分类 276,331  
    ——Edwards 和 Cavalli-Sforza 方法 344  
    ——Orloci 方法 341,350  
    ——扩充方法 346  
    ——形心方法 338  
    ——(完)全连(接)方法 341,350  
    ——(简)单连(接)方法 341,350  
    ——简朴方法 339  
    ——最近邻体方法 340  
    ——最远邻体方法 341  
    ——信息分析方法 338, 347,351  
    ——等级水平 350  
    分划的与聚合的—— 335  
    单项的与多项的—— 335  
    等级的与网状的—— 335  
群落系数 337  
群落矩阵 108,117



群落的概念 333  
数据结构  
    线性与非线性—— 368,  
    386

数值例子  
    典范分析的—— 379  
    随机死亡影响的—— 138  
    稳定年龄分布的—— 50  
    主坐标分析的—— 364

#### 十四画

图块性  
    ——指标 ( $m^*/m$ ) 139,  
    145,165  
    ——与样方大小 146  
    ——与随机死亡 134,140  
模型,生态模型 2,78,104,114,  
185,246

Holling-Tanner—— 99,116  
leslie-Gower—— 97,116  
随机—— 7,93,115  
确定性—— 7,25  
回归类—— 3  
时间序列—— 3

模拟  
    竞争种的—— 93  
    阻滞增长的—— 31

稳定性  
    全局—— 78,79  
    局部(或邻域)—— 78,106  
    中间—— 96,97,111  
    点—— 102  
    定性—— 79,111,117  
    结构—— 117

稳定年龄分布  
    连续时间的—— 14,48,60  
    离散时间的—— 47  
    ——的数值例子 50

稳定有界循环 101,102,116,117  
稳定种群 (见定常种群)  
概率母函数 123,248  
概率分布

离散——  
    几何—— 245,248,297,  
    308

    几何-泊松—— 247  
    广义—— 123,124,248  
    “分割线段”—— 300  
    对数正态—— 291,308  
    对数级数—— 126,287,  
    294,303,306,308

    负二项—— 127,287,  
    294,296,308

    负二项——的混合 239  
    奈曼A型—— 125,128

    泊松—— 121  
    泊松对数—— 128  
    泊松-泊松—— 125,  
    128,144

    复合—— 123,129,251,  
    286

    复合几何—— 251  
    集中—— 123  
    键式二项—— 72  
    Dirichlet—— 302

连续——  
     $\beta$ —— 251  
    贝塞尔函数—— 187  
    皮尔逊 III 型( $F$ )——  
    129,287,296,297

    均方距离—— 159  
    邻体距离—— 157

    邻体平方距离—— 158  
    指数分布 31,157,186,  
    204,297,299

截尾分布 (见不完全分布)

### 十五画以上

整齐的空间格局 169

增长曲线

S形的—— 38

熵 316, 331

镶块与间隙 204, 208

镶嵌 193

不分离的—— 260

不同密度的—— 152, 193

各向异性的—— 207

非随机的—— 207

迭合的—— 231

随机线—— (见L-镶嵌)

随机集合—— (见S-镶嵌)

n相—— 255

L-镶嵌 194

两相的—— 194, 198, 203

n相的—— 256

——的自相关 198

——的Markov性质 196

——的转移率 205

作为随机性标准的——

—— 203

镶块与间隙的长度 204

S-镶嵌 197, 198

——的自相关 202

镶嵌的纹理 206, 208, 260

镶嵌图 193, 203, 255

收到期	1988.12.
来源	赠送
书价	4.40元
单据号	
开票日期	

中科院植物所图书馆



S0014807

24696

58.181  
181

数学生态学

借者单位	借者姓名	借出日期	还书日期
中农	李林	88.12.21	89.1.24
中农	胡志士	29.12.27	
	高雷明	91.12.22	

58.181  
181

分	类	编	号
登记号			

24696

### 读者注意

1. 爱护公共图书切勿任意卷折和涂写，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赐予合作。

成1106-1

ISBN 7-03-0002

Q·49

定 价： 4.40 元

科技新书目： 166-098