

148-156

5929(8)

第13卷 第2期

生态学报

Vol.13 No. 2

1993年6月

ACTA ECOLOGIA SINICA

Jun., 1993

生态梯度轴(EGA)用于林木生态遗传的研究

——CA方法估算 $EGA(CA_1)$ 和 $EGA(r^2)$

顾万春 王维胜 李斌 郭文英

(中国林业科学院林业研究所, 北京, 100091)

Q346

摘要 应用典型相关的原理和技术, 将多元地理坐标和生态因子降维成1元, 研究提出2个生态梯度轴(EGA), $EGA(CA_1)$ 和 $EGA(r^2)$ 。通过白榆20个种源的2个 EGA 估算, 它们与8个环境因子平均相关系数为0.8551和0.8604, 复相关系数0.9998和0.9985, 很好地综合了诸环境因子在对群体7个性状分析结果, EGA 能很好描述梯度变异, 证明了白榆种群属于连续变异模式。

关键词: 典型相关, 生态梯度, 梯度变异。

生态遗传, 林木;

林木种群分布多数呈随机方式沿复合环境梯度而散布, 群体间的相互关系依从于环境梯度而排列^[1,2]。每个树种以自己的方式, 依照它本身的遗传、生理以及群体对环境的反应而分布着。生态学家Whittaker(1952)提出了生态距离(Ecological distance)作为群体隔离原因之一, 并例证了群体结构随着环境的变化而变化^[3,4]。分布在大片地域上的林木种群的连续变异, 即由自然选择形成和保持的梯度变异, 是生态梯度作有规律变化所引起的。本文是作者对林木生态梯度及梯度变异研究的继续^[4,5], 通过对地理生态因子分组数据采用典型相关分析(CA), 将多维因子降维成1元的生态梯度轴(Ecological gradient axes), 简缩成 $EGA(CA)$ 和 $EGA(r^2)$, 并用于群体梯度变异的研究。

1 试材和方法

1.1 试材 采用全国白榆种源试验第一批20个种源试验资料, 群体性状包括原产地的花期、果熟期、展叶期、种子千粒重以及9年生试验林的树高、胸径、单株材积的育种值等7个性状(表1)^[6]。

1.2 环境因子的选择

根据他人研究^[2]和逐步回归分析, 选择纬度、经度和海拔高为地理坐标因子, 年均温、年降水和无霜期为广域生态因子, 共6个环境因子用于 EGA 的分析。

1.3 数学方法

运用典型相关分析的原理和技术^[6-8], 将环境因子分为地理坐标(X)与气候生态因子(Y)。两组随机变量 X 与 Y 的每一个变量都不同, 而它们的线性函数关系, 可以通过 X 与 Y 之间的线性相关来描述考虑 X 随机变量的回归问题是 y 的投影, $E(\hat{Y})$ 写成 $\hat{P}(Y/X)$, $V_{..}$ 是满秩的, p 对典型相关变量($U'X, V'Y$)写成:

$$\left. \begin{aligned} Z &= U'X \\ W &= V'Y \end{aligned} \right\} \quad (1)$$

此研究为“八五”国家科技攻关林木种质资源保存与利用研究专题和林业部重点课题“中国林木育种区划”的研究内容
本文于1991年10月4日收到, 修改稿于1992年3月16日收到。

表 1 白蜡 20 个群体样点的地理生态因子和 7 个性状统计量
Table 1 The statistic table of the environmental factors and the seven characters of the twenty Populations of American elm

试 验 号 No	种 源 名 称 Provenance	种源坐标空间 Location of population			产地气候 Climatic factors			母树物候 (月·日) Phytology (Month/Date)			种子千粒重 (g) Thous- and seeds weight			9 年生种源育种值(z) Growth characters of Provenances at age of 9 years		
		北纬(度) Latitude	东经(度) Longitude	海拔 (m) Alt.	年均温 (°C) Annual mean temper- ature	无霜期 (d) Frost- free days	年降水 (mm) Annual preci- pitation	花期 Flower- ing	果熟期 Fruiting	展叶期 Leaf emerg- ence	种子千粒 重 (g) Thous- and seeds weight	树高(m) Heigh	胸径 (cm) DBH	单株材积 (m ³ × 10 ⁻³) Volum- e/tree		
		度(N)	度(E)													
1	嫩 江	48.3	125.2	222	3.1	131	378	4.26	5.27	5.13	7.0	4.86	8.69	6.8504		
2	肇 东	46.0	126	150	3.5	149	530	4.23	5.26	5.10	6.9	5.05	8.21	6.1151		
3	哈 尔 滨	45.8	126.8	172	3.5	148	577	4.22	5.23	5.6	8.4	5.61	6.76	8.0498		
4	玛 纳 斯	44.3	86.2	470	7.8	151	208	4.7	5.2	4.24	5.9	4.89	8.05	5.8202		
5	乌鲁木齐	43.8	87.5	680	5.6	153	270	4.12	5.5	5.3	6.0	5.23	6.04	5.9911		
6	承 德	41.0	118.0	680	9.0	150	600	4.26	5.11	5.4	8.5	5.08	8.15	6.0994		
7	武 清	39.4	117.0	9	12.3	210	555	3.26	5.1	4.13	8.9	5.86	8.16	12.2320		
8	武清东州	39.1	117.0	10	12.3	210	555	3.26	5.2	4.14	7.6	6.07	8.20	12.8158		
9	榆 水	39.0	115.7	180	12.6	212	580	3.29	5.3	4.14	7.2	6.19	8.46	13.9111		
10	津 县	36.9	116.0	33	13.5	216	583	4.10	4.26	4.8	7.4	8.64	8.48	14.9930		
11	魏 县	36.3	114.9	69	13.6	212	650	4.1	4.28	4.13	7.9	6.29	9.08	12.2830		
12	固 原	36.1	106.3	1753	6.1	140	420	4.25	6.14	5.2	6.7	5.66	7.01	8.7334		
13	金 乡	35.0	116.3	37	13.4	218	721	3.27	4.26	4.7	8.3	5.66	8.64	15.6110		
14	隆 县	34.5	115.1	58	14.1	217	640	3.21	4.22	4.10	8.2	6.49	8.48	14.6543		
15	隆县榆阳镇Yuxiangpu of Sulxian	34.4	115.0	58	14.1	218	640	3.22	4.20	4.10	8.4	6.69	8.75	15.0831		
16	宿迁 Suqian	33.9	118.3	18	14.2	220	1080	3.26	4.20	4.8	8.5	8.30	8.40	13.9582		
17	南阳 Nanyang	33.0	112.6	129.8	15.2	225	870	3.25	4.16	3.27	7.4	6.86	8.79	16.6430		
18	霍 丘 Huoqiu	32.3	116.3	68	15.5	233	1055	3.21	4.18	3.26	8.0	6.82	8.49	15.4858		
19	海 宁 Haining	30.6	120.7	30	15.8	225	1250	3.23	4.22	3.26	8.4	6.02	7.93	11.8870		
20	临 安 Lin'an	30.2	119.8	168	15.5	224	1300	3.26	4.23	3.27	8.4	6.61	8.73	15.8183		

把求典型相关变量的系数化为特征矩阵 D , 其特征向量和特征根就是 Y 对 X 线性相关密切程度问题。

$$\left. \begin{aligned} D &= S_{Y,Y}^{-1} S_{Y,X} S_{X,X}^{-1} S_{X,Y} \\ &\text{或} = R_{Y,Y}^{-1} R_{Y,X} R_{X,X}^{-1} R_{X,Y} \end{aligned} \right\} \quad (2)$$

在CA分析的基础上, 用两种方法估算降维的生态梯度轴, 即 $EGA(CA_1)$ 与 $EGA(r^2)$ 。

1.3.1 方法 I [$EGA(CA_1)$] 最大特征根的典型坐标生态梯度轴 $EGA(PC_1)$ 。在典型相关分析求出典型坐标后, 若第1典型变量的 $\lambda_1 \rightarrow 1$, P_1 约等于1, 则表明新造的2个“综合变量”之间相关极密切, 线性函数关系好。在这种情况下, 用第1典型坐标的 x 坐标(dx)与 y 坐标(dy)计算在一个平面上的生态梯度轴坐标(dz):

$$dz = \sqrt{dx^2 + dy^2} \quad (3)$$

这里需要说明, 所有坐标都是向量, 因此平方值和平方根不影响方向(下同)。实际上 dy 与 dx 可以建立回归关系: $\hat{dy} = d_0 + b dx$ 。似同典型得分进行预测。但出现因回归带来的残差 Sy , 在 dx 与 dy 的平面上 dx 是在回归线贴近处的向量丛, 这里理解为生态梯度轴向量。由 λ_1 的取值所产生的误差估算同PCA方法^[9]。

1.3.2 方法 II [$EGA(r^2)$] 用典型相关分析的预测原理, 建立生态梯度轴 $EGA(r^2)$ 。 Y 可以用 X 来线性表示^[8], 写成:

$$\hat{W} = \rho(Z - \bar{X}'U) + \bar{y}'V \quad (4)$$

式中 ρ 是 Z 与 W 的相关系数, $\rho = \text{cov}(Z, W) = \sqrt{\lambda}$ 。(1)式代入(4)式, $(x - \bar{x})$ 用中心化阵 X 或标准化阵 $\tilde{X}$ 表示, 随机变量 Y 标准化后的 $\bar{y}$ 为0, 即: $\bar{d}_0 = 0$ 。就有:

$$\hat{W} = \rho U(X' - \bar{X}') + \bar{Y}'V = \rho U\tilde{x} (+d_0) \quad (5)$$

(4)、(5)式在CA方法中已有充分证明^[6,7]。以下利用CA原理, 设公共因子对 Y 的“贡献”为 h_j^2 , 代替 ρU , 并用 X 与 Y 的各变量决定系数(r^2)之和表示, j 个公共因子(不改变方向)的贡献 $h_j^2 = \sum_{i=1}^j |r_{i,j}|^2$, 则:

$$\hat{W} = h_{i,j}^2 \tilde{x} (+d_0) \quad (6)$$

不难看出, (6)式与(2)式有某种联系, (2)式中 D 是变量组间双向回归系数之积, 在简单情况下为 $(b_{1,2} \cdot b_{2,1})$, 这就是决定系数 $r^2 = b_{2,1} \cdot b_{1,2}$ 。(6)式是 $EGA(r^2)$ 的计算式。

2 结果分析

2.1 $EGA(CA_1)$ 分析结果

表1中3个地理坐标因子与3个气候生态因子, 进行典型相关分析^[7,8], 典型变量是(表2):

$$\left. \begin{aligned} \text{地理: } Z_1 &= -0.0351x_1 - 0.0001x_2 - 0.0002x_3 \\ \text{生态: } W_1 &= 0.0175y_1 + 0.0028y_2 + 0.0002y_3 \end{aligned} \right\} \quad (7)$$

W_1 与 Z_1 的 $\lambda_1 = 0.9806$, $\rho = 0.9902$ 。就是说地理坐标第1典型变量(综合地理坐标) Z_1 对第1综合生态因子 W_1 的影响最大, 而 Z_1 中起主导作用的是纬度。该结果符合方法I的条件, 下边选用第1典型变量的 dx 与 dy 坐标计算生态梯度轴, 用(3)式计算出 dz (表3), 即是 $EGA(CA_1)$ 。 dy 与 dx 回归关系为(图1):

$$\hat{dy} = 0.03012 + 0.81263dx, \quad r = 0.8202, \quad Sy = 0.13375$$

表 2 3维地理坐标(X)与3维生态因子(Y)典型相关分析结果

Table 2 The canonical correlation analysis between three dimensional geographical factors (X) and three dimensional ecological factors (Y)

$Z = U'X$		第 1 First	第 2 second	第 3 Third	$W = V'Y$		第 1 First	第 2 second	第 3 Third
λ		0.9808	0.3918	0.3000	λ		0.9808	0.3918	0.3000
ρ		0.9902	0.6259	0.5428	ρ		0.9902	0.6259	0.5428
特征向量 Eigen vector U	X_1	-0.0351	0.0216	0.0103	特征向量 Eigen vector v	Y_1	0.0175	-0.1842	-0.0149
	X_2	-0.0001	0.0113	-0.0214		Y_2	0.0028	0.0210	0.0094
	X_3	-0.0002	-0.0003	-0.0005		Y_3	0.0002	0.0002	-0.0011

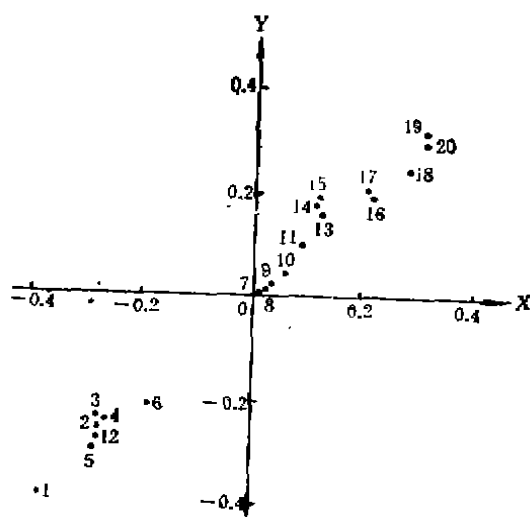


图 1 第 1 典型变量 X 与 Y 的 2 维坐标
Fig.1 The two-dimensional coordinate graph of the first canonical variable

2.2 EGA(r^1) 的计算

将表 1 中 3 个地理坐标 (x) 与 3 个生态因子 (y) 的 20 个样点数据, 求算相关阵:

$$R = \begin{bmatrix} R_{xx} & R_{xy} \\ R_{yx} & R_{yy} \end{bmatrix}$$

$$= \begin{bmatrix} 1.00000 & -0.09460 & 0.17381 & -0.90007 & -0.83684 & -0.78823 \\ -0.09460 & 1.00000 & -0.44015 & 0.10203 & 0.20926 & 0.45239 \\ 0.17381 & -0.44015 & 1.00000 & -0.48177 & -0.62367 & -0.41773 \\ -0.90007 & 0.10203 & -0.48177 & 1.00000 & 0.96036 & 0.70479 \\ -0.83684 & 0.20926 & -0.62367 & 0.96036 & 1.00000 & 0.71281 \\ -0.78823 & 0.45239 & -0.41773 & 0.70479 & 0.71281 & 1.00000 \end{bmatrix}$$

表 3 EGA(CA_1) 计算结果Table 3 The result of EGA(CA_1) calculation

样本 Sample	各样本第 I 典型坐标 First canonical coordinate of sample		EGA (CA_1) (dz)
	X 典型坐标(dx) X canonical coordinate	Y 典型坐标(dy) Y canonical coordinate	
1	-0.3780	-0.3894	-0.5513
2	-0.2849	-0.2567	-0.3895
3	-0.2733	-0.2549	-0.3774
4	-0.2761	-0.2692	-0.3856
5	-0.2948	-0.3012	-0.4215
6	-0.1927	-0.2077	-0.2833
7	0.0450	0.0090	0.0458
8	0.0450	0.0193	0.0490
9	0.0614	-0.0172	0.0589
10	0.0845	0.0912	0.1243
11	0.0944	0.1059	0.1419
12	-0.2891	-0.2853	-0.4082
13	0.1235	0.1569	0.1977
14	0.1149	0.1698	0.2049
15	0.1121	0.1731	0.2062
16	0.2183	0.1998	0.2959
17	0.2076	0.2055	0.2921
18	0.2763	0.2444	0.3689
19	0.3024	0.3126	0.4349
20	0.3055	0.2942	0.4241

根据方法 II 中(6)式, 计算降维的生态梯度值($d_0 = 0$),

$$\begin{aligned}
 EGA(r^2) &= h_{ii}^{\frac{1}{2}} \bar{x} (+d_0) \\
 &= \sum_{i=1}^3 |r_{ii}|^2 \cdot \bar{x} \\
 &= [-2.1317 \quad 0.2588 \quad -0.7956] \begin{pmatrix} 0.4752 & 0.2327 & -0.0153 \\ 0.3362 & 0.2501 & -0.0557 \\ 0.3067 & 0.2675 & -0.0434 \\ 0.2646 & -0.6163 & 0.1236 \\ 0.2435 & -0.5880 & 0.2413 \\ 0.1255 & 0.0759 & 0.2469 \\ 0.0581 & 0.0542 & -0.1347 \\ 0.0455 & 0.0542 & -0.1341 \\ 0.0412 & 0.0259 & -0.0389 \\ -0.0472 & 0.0324 & -0.1212 \\ -0.0725 & 0.0084 & -0.1061 \\ -0.0809 & -0.1788 & 0.8425 \\ -0.1273 & 0.0389 & -0.1190 \\ -0.1484 & 0.0128 & -0.1072 \\ -0.1526 & 0.0106 & -0.1072 \\ -0.1736 & 0.0825 & -0.1324 \\ -0.2116 & -0.0416 & -0.0670 \\ -0.2411 & 0.0389 & -0.1016 \\ -0.3127 & 0.1347 & -0.1229 \\ -0.3295 & 0.1042 & -0.0484 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} -0.9406 \\ -0.6076 \\ -0.5500 \\ -0.8219 \\ -0.8630 \\ -0.4443 \\ 0.0027 \\ 0.0237 \\ 0.0502 \\ 0.2054 \\ 0.2412 \\ -0.8890 \\ 0.3761 \\ 0.4049 \\ 0.4133 \\ 0.4968 \\ 0.4936 \\ 0.6048 \\ 0.7992 \\ 0.7679 \end{pmatrix}
 \end{aligned}$$

树种分布区内, 由 n 个样点测定的 $EGA(r^2)$, 同样可估算任何样点的生态梯度值, 或用于未知点的预测。只需对 k 个样点纬度、经度和海拔高数据标准化, $(x_i - \bar{x})/S$, 前乘 $h_{ii}^{\frac{1}{2}}$, 即为 k 点的生态梯度轴数值。不难看出, 采用 $EGA(r^2)$ 方法估算或预测生态梯度轴, 只需查找任何 1 个样点的 3 维坐标值, 比起 $EGA(CA_1)$ 方法更简便。

2.3 $EGA(CA_1)$ 与 $EGA(r^2)$ 代表了综合地理生态因子的生态梯度轴

估算的生态梯度轴能否综合地代表诸地理生态因子, 需要进行相似性程度的验证^[10]。将 2 个 EGA 与 6 个地理生态因子分别相关分析结果(表 4), 6 个地理生态因子间相关系数变动很大, 而 2 个生态梯度轴与各地理生态因子相关系数大于各因子间的平均水平, 接近于大的相关值; 在 2 个 EGA 与各因子相关系数中, 除与经度相关系数不显著外, 其余都高度显著。表明 2 个 EGA 都能综合代表各地理生态因子, 其综合性能是任何一个因子都无法替代的。再从复相关分析来看, $EGA(CA_1)$ 和 $EGA(r^2)$ 与各因子的偏相关系数多数很高, 前者达 0.9 以上的有 5 个, 后者达 0.7 以上的有 3 个, 特别是反应综合代替性的复回归系数几乎都为 1。以上分析容易得到肯定结论, $EGA(CA_1)$ 与 $EGA(r^2)$ 都能很好地综合描述生态梯度。

表 4 2 个 EGA 与 6 个地理生态因子相关分析结果

Table 4 The result of correlation analysis between two EGAs and six geographical factors

单变量之间的相关系数矩阵 Matrix of correlation coefficients among variables								复回归分析 Multiple regression correlation analysis	
纬度 x_1 Latitude	经度 x_2 Longitude	海拔 x_3 Altitude	年均温 x_4 Annual mean tem- perature	无霜期 x_5 Frost-free days	年降水 x_6 Annual precipita- tion	EGA (CA_1)	EGA (r)	EGA(CA_1) 偏相关系数 Partial correlation- coefficient	EGA(r^2) 偏相关系数 Partial correlation- coefficient
1.0000	-0.0981	0.1742	-0.9001	-0.8358	-0.7882	-0.9079	-0.8787	-0.9710094	-0.8848554
-0.0981	1.0000	-0.4402	0.1044	0.2112	0.4571	0.2804	0.3481	0.0734759	0.7042384
0.1742	-0.4402	1.0000	-0.4821	-0.8239	-0.4184	-0.5831	-0.6140	-0.9841222	-0.9041101
-0.9001	0.1044	-0.4821	1.0000	0.9804	0.7048	0.9858	0.9401	0.9199793	0.4407877
-0.8358	0.2112	-0.8239	0.9804	1.0000	0.7128	0.9728	0.9586	0.9588372	-0.0382330
-0.7882	0.4571	-0.4184	0.7048	0.7128	1.0000	0.8361	0.8532	0.9864233	0.4800244
-0.9079	0.2804	-0.5831	0.9858	0.9728	0.8361	1.0000	0.9923	复相关系数	复相关系数
-0.8787	0.3481	-0.6140	0.9401	0.9586	0.8532	0.9923	1.0000	0.9998908	0.9984881

相关系数显著性: $\alpha=0.05$, $\gamma=0.4438$, $\alpha=0.01$, $\gamma=0.5814$

Significance of correlation coefficients

表 5 EGA 与 7 个性状的相关与回归分析

Table 5 The analysis of correlation and regression between EGA and seven characters

变 量 Variable	相关系数(r) Correlation-coefficient		复回归分析 Multiple regression analysis	
	EGA (CA_1)	EGA (r^2)	EGA(CA_1)	EGA(r^2)
花 期 x_1 Flowering period	-0.8414	-0.8351	系数Coefficient $B(0)=1.4419$ $B(1)=-0.2402$	2.8780 -0.4433
果 熟 期 x_2 Fruiting period	-0.8587	-0.8703	$B(2)=-0.2401$	-0.4790
展 叶 期 x_3 Leaf emergency period	-0.7987	-0.7887	$B(3)=-0.0988$	-0.1342
种子千粒重 x_4 Thousand seeds weight	0.8629	0.8832	$B(4)=0.0072$	0.0618
树 高 x_5 Height	0.8889	0.8737	$B(5)=0.1362$	0.2002
胸 径 x_6 DBH	0.8789	0.8683	$B(6)=0.0692$	0.1022
材 积 x_7 Volume/tree	0.8985	0.8884	$B(7)=-0.0328$	-0.0554
EGA(CA_1)	1.0000	0.9923	复相关系数 Multiple correlation-coefficient $R=0.9742$ 残 差 Residual $Se^2=0.05093$	0.8701 0.05891
EGA(r^2)	0.9923	1.0000		

1) 变量中 x_5 , x_6 , x_7 为种源育种值。The x_5 , x_6 and x_7 represents growth characters of provenances.

2.4 $EGA(CA_1)$ 与 $EGA(r^2)$ 用于梯度变异的分析

2.4.1 群体性状与生态梯度轴的相似性 对白榆全分布区20个群体作研究, 7个性状间平均相关系数 $|r| = 0.81(0.57-0.98)^{[10]}$, 而2个 EGA 与各性状相关系数高于性状间的平均相关系数, $|r| = 0.8604(0.7987-0.8985)$ 和 $0.8551(0.7661-0.8884)$ (表5)。分析结果看出, $EGA(CA_1)$ 和 $EGA(r^2)$ 两个生态梯度轴能均衡揭示群体性状与所处环境的相似性, 这种相似性通过复回归分析(表5)得到进一步证明。生态梯度渐变或环境因子的平行变异, 导致群体性状复合体的平行变异, 在群体遗传学中谓之梯度变异, 属于种群的连续变异模式。白榆种群的梯度变异以往已有研究结论^[4,5,11], 本研究中得到进一步证明。表5中还列出 $EGA(CA_1)$ 与 $EGA(r^2)$ 的相关系数为0.9923, 表明两个梯度轴的相似性很高, 在实际应用时可以互为代替。

2.4.2 种群梯度变异的验证 以20个群体的样点生态梯度轴为自变量(X)与7个性状(Y)建立线性回归关系, 能确切地估算出每个样点的性状值, 其估算值的相对残差标准差为4.81%—7.24%。下面将群体的千粒重和9年生树高育种值2个性状, 与 $EGA(CA_1)$ 和 $EGA(r^2)$ 的回归分析结果列出(表6), 有关结果进一步证明了种群性状变异与生态梯度的协同性, 白榆种群的梯度变异符合连续变异的模式。可以算出, $EGA(CA_1)$ 与千粒重和树高的相对残差标准差分别是5.92%和5.58%, $EGA(r^2)$ 与千粒重和树高相对残差标准差是5.44%和5.63%。就是说, 依据环境梯度的变异, 白榆种群性状呈现平行的有规律梯度变异的离差较小。有关变异的回归模式, 可用于对性状的估算, 还可用于对分布区中任1样点(群体)性状的预测。

2.4.3 性状与环境间典型相关分析的验证 群体20个样点的7个性状与6个环境因子典型相关分析结果, 第一典型变量 $\lambda_1 = 0.9723$, $\rho_1 = 0.9860$, 第1典型变量 Z_1 对 W_1 影响最大。

表6 群体2个性状依 EGA 的回归

Table 6 The regression analysis of two characters in population to EGA

x 自变量 Independent variable	统计量 Statistic value	种子千粒重(y_1) Thousand seeds weight	9年生树高育种值(y_2) Height of tree at age of 9 years
EGA (CA_1) (x_1)	回归方程 y Regression equation 相关系数 r Correlation-Coefficient 残差标准差 Sy Residual standard deviation	$y_{11} = 7.3958 + 2.2372x_1$ $r_{11} = 0.8629$ $Sy_1 = 0.4379$	$y_{12} = 7.4178 + 1.2467x_1$ $r_{12} = 0.8790$ $Sy_2 = 0.4131$
EGA (r^2) (x_2)	回归方程 y Regression equation 相关系数 r Correlation-Coefficient 残差标准差 Sy Residual standard deviation	$y_{21} = 5.9868 + 1.8493x_2$ $r_{21} = 0.8840$ $Sy_1 = 0.3258$	$y_{22} = 0.0076 + 0.9980x_2$ $r_{22} = 0.8750$ $Sy_2 = 0.3374$

环境: $Z_1 = 0.0556x_1 - 0.0014x_2 + 0.0003x_3 + 0.0321x_4 - 0.0019x_5 + 0.0002x_6$

性状: $W_1 = 0.1443y_1 + 0.1376y_2 + 0.0426y_3 - 0.0461y_4 - 0.2388y_5$

$- 0.0249y_6 + 0.0366y_7$

而 Z_1 中起主导作用的是纬度和年均温, 有关结果与表2一致; 而在 W_1 中起主导作用的是树

高和花、果期。20个样点在第1典型变量的X典型坐标和Y典型坐标2维空间排序位置(图2),与图1大体吻合。这再一次证明了 $EGA(CA_1)$ 和 $EGA(r^2)$ 的合理性,表明白榆种源间存在着真实的连续的梯度变异,同时存在着不同的种源区(集群)。

3 结论和讨论

3.1 在群体遗传、生态遗传、植物排序和林木种源研究中,对复杂生态因子与种群关系的分析,多采用单因子分析后综合性专业解释,或用多元分析排序结果“概括”解释,两类方法往往抓不住生态整体性或使生物学含义含糊不清,而且缺乏直观性。多年来,苦于找不到将多维生态因子直接压缩成1维的方法^[1-3]。本研究提出的 $EGA(CA_1)$ 和 $EGA(r^2)$ 两个生态梯度轴,较好地实现了降维并与应用结合的目的,是研究方法的一种探索。有关方法依托于典型相关分析(CA)

技术, $EGA(CA_1)$ 是典型变量坐标的运用^[6,7], $EGA(r^2)$ 是应用典型变量互为“贡献”的决定系数(r^2)^[9],有一定的数学依据。两种生态梯度轴应用于白榆种群的梯度变异的研究,都得到肯定的验证,具有实用性。

3.2 文中(3)式是 $EGA(CA_1)$ 的估算式,它的成败取决于第1典型变量中原始数据的信息量,因此,它适用于第1典型变量 $\lambda \rightarrow 1$, ρ 约等于1的情况。(6)式是 $EGA(r^2)$ 的估算式,适用于更大范围,它比 $EGA(CA_1)$ 计算更简化,仅需在变量相关阵基础上简单计算。对于连续分布的广域树种,两个EGA都可用于种源试验的前研究,用于种源试验或种群研究的分析和预测,是林木育种区划的方法之一,还可用于确定样点或试验地点的设计。

3.3 CA方法由于隐含的是植物对环境因子作线性响应的模型,其应用受到了一定的限制。CA能否普遍用于生态遗传学研究还有待验证。不同树种的群体变异模式不可能相同,在应用EGA研究种群变异模式时,应注意样点代表性和样点(本)量。在EGA的中心接近于0值,向两个方向表示为正负值,如果需要,可以进行正数变换。以往研究表明,生态梯度中心不一定是树种分布中心,但与分布中心接近^[3,3,11]。某一树种的EGA值可以用于判别林木种群的变异模式。

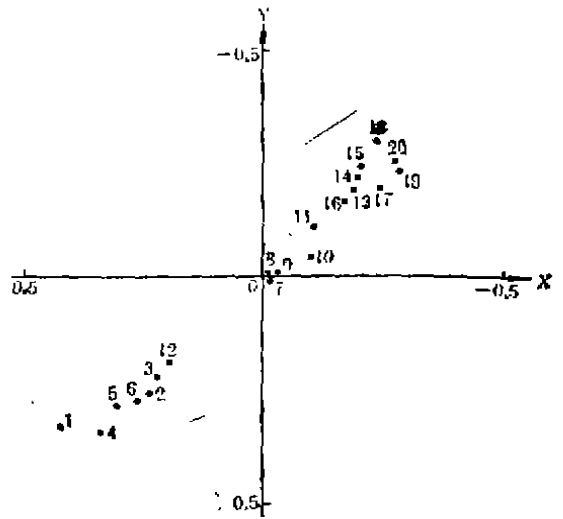


图2 7个性状与8个环境因子的第1典型变量2维坐标图

Fig.2 The two-dimensional coordinate graph of the first canonical variate formed between Seven Characters and six environmental factors

参考文献

- [1] 惠特克 R H. 王伯荪译. 植物群落排序. 北京: 科学出版社, 1988, 52—114
- [2] 斯特恩 K, 罗奇 L, 毛士田等译. 森林生态系遗传学. 北京: 中国林业出版社, 1984, 298—311
- [3] 梅里尔 D J, 黄瑞复等译. 生态遗传学. 北京: 科学出版社, 1991, 233—242
- [4] 顾万春. 白榆生态遗传的研究. 全国林木遗传育种学术会议论文集. 哈尔滨: 东北林业大学出版社, 1990, 60

- [5] 顾万春等. 白榆种源与家系的选种研究. 林业科学, 1987, 23(4):415—424
- [6] 胡国定等. 多元数据分析方法——纯代数处理. 天津: 南开大学出版社, 1990, 215—230
- [7] 张尧庭, 方开泰. 多元统计分析引论. 北京: 科学出版社, 1982, 302—339
- [8] 郎奎健, 唐守正. IBMPC系列程序集. 北京: 中国林业出版社, 1989, 164—167
- [9] 奥野忠一等. 多变量分析法. 日科技连, 1978, 195—269
- [10] Walter, A, Becker. Manual of quantitative genetics published and distributed by students book corporation Washington U.S.A. 1975, 41—73
- [11] 顾万春等. 生态梯度轴(EGA) 用于林木生态遗传的研究——PCA方法估算 EGA(PCr), 生态学报, 12(4):332—340

STUDY ON THE APPLICATION OF ECOLOGICAL GRADIENT AXES(EGA) IN FOREST ECOLOGICAL GENETICS

—USING CA METHOD TO ESTIMATE $EGA(CA_1)$ and $EGA(r^2)$

Gu Wan-Chun Wang Wei-Sheng Li Bin Guo Wen-Ying

(Research Institute of Forestry, CAF, Beijing 100091)

The multivariable geographic coordinates and ecological factors were reduced to a single element by using the principle and technology of canonical correlation. Two ecological gradient axes (EGA) were suggested: $EGA(CA)$ and $EGA(r^2)$. These two EGA were calculated among twenty provenances of American elm. The average correlation coefficients between the two EGA and six environmental factors were 0.8551 and 0.8604.

The multiple correlation coefficients were 0.9998 and 0.9985, respectively. All environmental factors were synthesized very well. The results from the analysis for seven characters of the population indicated that the EGA can give a good description of gradient variation. The continuous variation pattern in the population of American elm. was also proven.

Key words: canonical correlation, ecological gradient, gradient variation