

物种多维生态位宽度测度

余世孝

(中山大学, 广州, 510275)

L. 奥罗西

(加拿大西安大略大学)

奥, L Q145

A

摘要 经典的生态位宽度测度式基于物种在单一生态位维上各资源状态的分布比例量, 而难以应用于物种在多维生态位空间的宽度测度。本文在 n 维生态位空间分割为分室的基础上, 定义物种生态位宽度为物种在分室上分布与样本在分室的频率分布之间的吻合度。根据最小判别信息统计量, 推导出一可基于物种分布比例量也可基于实测值的生态位宽度测度式, 并以华南鼎湖山自然保护区的厚壳桂 (*Cryptocarya*) 群落中物种与土壤因子数据为例加以说明, 结果表明优势树种具较宽生态位。

关键词: 生态位宽度, 最小判别信息量, 植物, 物种, 群落。

物种生态学, 测度

60年代以来, 有关生态位(niche)理论的研究, 更多地集中在物种对资源的利用方面。无疑, 这与以前生态位理论主要是以动物种群为研究对象, 而食物资源为动物最主要的生态因子有关。1965年, Van Valen 定义“生态位宽度(niche breadth)”为“在有限资源的多维空间中为一物种或一群落片段所利用的比例”⁽¹⁾。此后, Levins 将生态位宽度确定为“任何生态位轴上包含该变量的所有确定为可见值的点组成部分的长度”⁽²⁾, 又由于物种在区间末端的适宜度将明显降低, Levins 提出应用 Shannon-Wiener 函数:

$$B = - \sum_{i=1}^r P_i \log p_i \quad (1)$$

或 Simpson 指数的倒数:

$$B' = 1 / \sum_{i=1}^r p_i^2 \quad (2)$$

来作为物种生态位宽度的测度式。其中 p_i 为物种在资源状态 i 的分布比例。稍后, Colwell 和 Futuyma 提出一加权因子加以改进⁽³⁾。

上述两式仅在所有资源状态具有相同的可利用率时才成立, 否则将可能导致谬论⁽⁴⁾。近年来, 考虑到资源可利用率这一因素, 一些学者相继提出了新的测度式。如用 q_i 代表资源状态 i 的可利用率, 而 p_i 为物种在该资源状态上分布比例量, 设有 r 个资源状态, 常见的测度式有:

Hurlbert 提出的公式⁽⁵⁾:
$$B_H = 1 / \sum_{i=1}^r (p_i^2 / q_i) \quad (3)$$

Petraitis 提出的公式⁽⁶⁾:
$$B_P = \prod_{i=1}^r \left(\frac{q_i}{p_i} \right)^{p_i} \quad (4)$$

Feinsinger 等提出的公式⁽⁷⁾:
$$PS = 1 - 0.5 \sum_{i=1}^r |p_i - q_i| = \sum_{i=1}^r \min(p_i, q_i) \quad (5)$$

它们的测度都是基于单一生态位维。

近十多年来, Hutchinson 所提出的 n 维生态位超体积概念已为越来越多的学者所接受。因此, 生态位宽度的测度应该是多维的。同时, 结合到资源利用率这一因素的生态位宽度测度, 必须考虑到植物种群与动物种群之间的差异。例如, 对于动物种群, 可用食物的量可视为资源

本文于1991年9月8日收到, 修改稿于1993年6月22日收到。

可利用率。而对于植物种群,这种确定方法将难以进行。植物利用了最基本的、连续性的资源谱,如太阳能、CO₂、土壤养分等,这些资源的总量常是未知数,而且,植物种群对一资源的利用量常不是该资源可利用率的线性函数,更多地是呈单峰曲线或高斯曲线,相同于对其它生态因子的适应⁽⁸⁻¹³⁾。

1 新的生态位宽度测度式

通过生态位轴划分的生态位空间分割法(niche space compartmentalization)⁽¹⁴⁾,为多维生态位分析提供了一有效的途径。利用这一方法,生态位宽度可以用物种在各分室(compartment)的分布状况来表示。考虑到植物群落野外调查可获得的实际取样数据,将资源状态的可利用率定义为所对应分室的可利用率,即出现于该分室上的样本(样方)数目或频率。一物种的生态位宽度为该物种的分布与样本频率分布之间的吻合度。设 F_1 代表物种的观察频率分布, F_2 代表样本观察频率分布,则零假设可表达为:

H_0 : 物种与样本在生态位空间具有相同分布,即 $E(F_1 + F_2) = 2F_1^0 = 2F_2^0$,也就是,观察频率并不显著偏离根据随机期望所确定的。

物种或样本在 n 维生态位空间中各分室的分布可以用 n 阶列联表来表示。例如,如果在一个 2 维生态位空间,两个坐标轴, X_1 和 X_2 , 被分别划分为 r 和 t 个区间,即共有 $r \cdot t$ 个分室,而 2 阶列联表代表了物种分布:

$$\begin{array}{cccccc} p_{11} & p_{12} & \cdots & p_{1j} & \cdots & p_{1t} \\ p_{21} & p_{22} & \cdots & p_{2j} & \cdots & p_{2t} \\ & & \cdots & & & \\ p_{i1} & p_{i2} & \cdots & p_{ij} & \cdots & p_{it} \\ & & \cdots & & & \\ p_{r1} & p_{r2} & \cdots & p_{rj} & \cdots & p_{rt} \end{array}$$

p_{ij} 表示物种出现于由坐标轴 X_1 上区间 i 和坐标轴 X_2 上区间 j 所确定的分室上的性能或多度,或这一量的相对比例。同样地,样本的分布也可以用 2 阶列联表来表示:

$$\begin{array}{cccccc} q_{11} & q_{12} & \cdots & q_{1j} & \cdots & q_{1t} \\ q_{21} & q_{22} & \cdots & q_{2j} & \cdots & q_{2t} \\ & & \cdots & & & \\ q_{i1} & q_{i2} & \cdots & q_{ij} & \cdots & q_{it} \\ & & \cdots & & & \\ q_{r1} & q_{r2} & \cdots & q_{rj} & \cdots & q_{rt} \end{array}$$

q_{ij} 表示样本出现于对应物种分布 p_{ij} 的分室中的数目,可转化为比例量,即可利用率。令总和为:

$$p_{.j} = \sum_{i=1}^r \sum_{j=1}^t p_{ij}$$

$$q_{.j} = \sum_{i=1}^r \sum_{j=1}^t q_{ij}$$

则

$$2I_{12} = 2 \sum_{i=1}^r \sum_{j=1}^t \left\{ p_{ij} \ln \frac{p_{ij}}{(p_{ij} + q_{ij})/2} + q_{ij} \ln \frac{q_{ij}}{(p_{ij} + q_{ij})/2} \right\} \quad (6)$$

是检验 H_0 的合适判据。 $2I_{12}$ 相当于 Kullback 的最小判别信息统计量 ($m. d. i. s$)^[15,16]。当物种数据 p_{ij} 为频数 (正整数) 样本数目 q_{ij} 为实际量而非比例量时, $2I_{12}$ 具有自由度 $\nu = r \cdot t - 1$ 的 χ^2 分布, 如果 H_0 成立, 应用生态位空间分割法, $\nu = c - 1$, 其中 c 为样本所占据的分室数目。

当物种仅占据具最小可利用率 $q_{\min}(ij)$ 的分室时, $2I_{12}$ 具最大值:

$$2I_{\max} = 2 \left\{ \begin{aligned} & p_{\cdot\cdot} \ln \frac{p_{\cdot\cdot}}{(p_{\cdot\cdot} + q_{\min}(ij))/2} + q_{\min}(ij) \ln \frac{q_{\min}(ij)}{(p_{\cdot\cdot} + q_{\min}(ij))/2} \\ & + \sum_{i=1}^r \sum_{j=1}^t q_{ij} \ln \frac{q_{ij}}{q_{ij}/2} \end{aligned} \right\}$$

$$= 2 \left\{ p_{\cdot\cdot} \ln \frac{p_{\cdot\cdot}}{(p_{\cdot\cdot} + q_{\min}(ij))/2} + q_{\min}(ij) \ln \frac{q_{\min}(ij)}{(p_{\cdot\cdot} + q_{\min}(ij))/2} + q_{\cdot\cdot} - q_{\min}(ij) \ln 2 \right\}$$

($q_{ij} \neq q_{\min}(ij)$) (7)

而指数

$$H_B = 1 - \frac{2I_{12}}{2I_{\max}} \quad (8)$$

测定了物种在生态位空间中各分室分布的均匀性, 即生态位宽度。

上述计算可推广到 n 维生态位空间, 即:

$$2I_{12} = 2 \sum_{j_1=1}^{m_1} \sum_{j_2=1}^{m_2} \sum_{j_n=1}^{m_n} \left\{ \begin{aligned} & p_{j_1 j_2 \dots j_n} \ln \frac{p_{j_1 j_2 \dots j_n}}{(p_{j_1 j_2 \dots j_n} + q_{j_1 j_2 \dots j_n})/2} \\ & + q_{j_1 j_2 \dots j_n} \ln \frac{q_{j_1 j_2 \dots j_n}}{(p_{j_1 j_2 \dots j_n} + q_{j_1 j_2 \dots j_n})/2} \end{aligned} \right\} \quad (9)$$

这时有 $c \leq \prod_{i=1}^n m_i$, 其中 m_i 为第 i 个生态位轴所划分的区间数。

上述计算过程由作者以 C++ 语言编成计算机程序, 连同多维生态位重迭、分离等测度的计算程序一起, 收入“植被结构分析软件 GINGKO V1.0”中第六部分“生态位分析”。

2 研究地与数据

以华南亚热带常绿阔叶林群落为例加以说明。研究地位于广东省鼎湖山自然保护区, 群落类型为亚热带常绿阔叶林典型代表的厚壳桂 (*Cryptocarya*) 群落^[17-19]。用于生态位分析的植被与 10 个环境变量的取样数据, 已有报道^[14,20]。在本文中, 将物种划分为两组加以分析:

a. 35 个物种的生态位宽度; 用于分析的 35 个物种的重要值列于表 1。

仍以不同的土壤元素因子组合来改变生态位空间的维度, 即

生态位维数	环境变量组合
2	-N, P
3	-N, P, K
4	-N, P, K, Ca

每个生态位维划分为 6 个区间 (表 2), 即所分析的生态位空间分别划分为 $6^2, 6^3, 6^4$ 个分室 (资源状态), 物种则采用胸高断面面积为指标列成列联表, 然后依据式 (8) 计测各物种的生态

• Yu S. X. & L. Orleci, Structural Analysis of Vegetation. SPA Academic Publishing by, The Hague (待出版)。

位宽度值 H_B 。式(1)至(5)也同时计测以用于比较,这时符号 $\sum_{j=1}^r$ 变为 $\sum_{j_1=1}^{m_1} \sum_{j_2=1}^{m_2} \dots \sum_{j_n=1}^{m_n}$

表 1 鼎湖山厚壳桂群落乔灌木树种重要值

Table 1 Tree and shrub performance in a *Cryptocarya* community at Dinghushan. Legend to symbols: RA-relative abundance, RF-relative frequency, RD-relative dominance, IV-importance value

序号 No	物种 Species name	相对多度 RA	相对频度 RF	相对优势度 RD	重要值 IV	
1*	厚壳桂	<i>Cryptocarya chinensis</i>	9.50	5.86	8.81	24.17
2*	黄果厚壳桂	<i>Cryptocarya concinna</i>	16.22	6.62	19.21	42.05
3*	云南大沙叶	<i>Aporosa yunnanensis</i>	13.16	6.43	3.12	22.71
4*	椎树	<i>Castanopsis chinensis</i>	1.93	4.35	55.45	61.73
5*	红车	<i>Syzygium rehderianum</i>	4.94	5.67	1.00	11.60
6*	肖蒲桃	<i>Acmena accuminatissima</i>	1.32	2.08	1.52	4.92
7*	荷树	<i>Schima superba</i>	1.32	3.03	3.95	8.29
8	柏拉木	<i>Blastus cochinchinensis</i>	10.39	5.86	0.20	16.45
9	罗伞	<i>Ardisia quinquegona</i>	6.91	5.48	0.34	12.73
10*	陈氏钩樟	<i>Lindera chunii</i>	5.78	4.73	1.69	12.20
11	小盘木	<i>Microdosmis casearufolia</i>	0.15	0.30	0.08	0.53
12*	水石梓	<i>Sarcosperma laurinum</i>	1.65	3.59	1.21	5.45
13*	红皮紫荆	<i>Craibiodendron kwangtungense</i>	2.12	3.78	0.62	6.52
14*	光叶红豆	<i>Ormosia glaberrima</i>	3.24	4.35	0.43	8.02
15*	降真香	<i>Acronychia pedunculata</i>	0.71	1.70	0.42	2.82
16	白车	<i>Syzygium levnei</i>	0.15	0.30	0.01	0.46
17	九节	<i>Psychotria rubra</i>	8.32	6.81	0.36	15.50
18*	白颜树	<i>Gironniera subaequalis</i>	0.75	1.51	0.30	2.57
19	豺皮樟	<i>Litsea rotundifolia</i> var. <i>oblongifolia</i>	0.44	0.60	0.01	1.06
20	柬埔寨新木姜	<i>Neolitsea cambodiana</i>	0.52	1.21	0.01	1.73
21*	黄叶树	<i>Xanthophyllum hainanense</i>	0.28	1.13	0.01	1.43
22	橄榄	<i>Canarium album</i>	0.19	0.76	0.16	1.10
23	光叶山黄皮	<i>Randia canthioides</i>	1.04	2.45	0.19	3.68
24	岭南山竹子	<i>Garcinia oblongifolia</i>	0.15	0.60	0.11	0.87
25*	鸭脚木	<i>Schefflera octophylla</i>	0.19	0.76	0.08	1.02
26	薄叶胡桐	<i>Calophyllum membranaceum</i>	1.77	3.32	0.02	5.11
27	亮叶猴耳环	<i>Pithecellobium lucidum</i>	0.07	0.30	0.01	0.39
28	网脉山龙眼	<i>Heliconia reticulata</i>	0.33	0.76	0.26	1.35
29	粗叶木	<i>Lasianthus chinensis</i>	0.37	1.21	0.01	1.59
30	罗浮柿	<i>Diospyros morrisiana</i>	0.19	0.76	0.10	1.04
31	黄杞	<i>Engelhardtia roxburghiana</i>	0.07	0.30	0.01	0.39
32	珠砂根	<i>Ardisia crenata</i>	0.74	2.11	0.01	2.86
33	三叉苦	<i>Evodia lepta</i>	0.15	0.60	0.01	0.76
34	谷木	<i>Memecylon ligustrifolium</i>	0.25	0.60	0.01	0.76
35	白木香	<i>Aquilaria sinensis</i>	0.47	0.57	0.15	1.19

* 用于 b 组分析的物种 Species used in the analysis of group b.

b. 15 个物种随着年龄级的生态位宽度移动:根据高度(H)和胸高直径(DBH),每一植株可确定为下列 5 个立木级(龄级)之一:

$$Y_1: H \leq 1.3m$$

$$Y_3: 2.5cm \leq DBH < 7.5cm$$

$$Y_2: H > 1.3m, DBH < 2.5cm$$

$$Y_4: 7.5cm \leq DBH < 22.75cm$$

$$Y_s: DBH \geq 22.75 \text{cm}$$

每一物种在一特定年龄级的多度分布可以列成列联表,如厚壳桂在2维生态位空间各个分室的多度分布如表3所示(包括5个年龄级的5个列联表)。结合样本在生态位空间各分室的数目分布,依据(8)和(9)式计测 $2I_{12}$ 与 H_B 值。

表2 每一生态位维划分为6个区间

Table 2 6 class intervals for soil variables in the survey

变量 Variables	区间 Class interval					
	1	2	3	4	5	6
1. N	<0.225%	0.225%—0.262%	0.262%—0.298%	0.298%—0.334%	0.334%—0.371%	>0.371%
2. P	<0.077%	0.077%—0.084%	0.084%—0.091%	0.091%—0.098%	0.098%—0.105%	>0.105%
3. K	<0.811%	0.811%—1.085%	1.085%—1.359%	1.359%—1.632%	1.632%—1.906%	>1.906%
4. Ca($\mu\text{g/g}$)	<71	71—95	95—120	120—145	145—170	>170

表3 厚壳桂种群5个年龄级在2维生态位空间的多度分布列联表

Table 3 5 tree age-class abundance distribution of *Cryptocarya chinensis* in the 2-dimensional niche space of soil N and P

土壤 N 梯度 Soil N class	年龄级 Age-class				
	1	2	3	4	5
	土壤 P 梯度 Soil P class				
	123456	123456	123456	123456	123456
1	500000	900000	900000	900000	000000
2	132000	5103000	135000	424000	000000
3	222000	379000	160000	351000	000000
4	104110	119040	244110	025200	000100
5	411010	1411000	801012	001000	030000
6	300325	800202	400131	500171	000010

folium)等,明显地具较窄生态位。

分析结果表明物种生态位宽度与其优势地位相关。但应该指出,生态位宽度的测度常限制于一定范围的群落生境而言,如荷树(*Schima superba*),明显地比黄果厚壳桂具较窄生态位。但荷树常作为先锋树种侵入针叶树的马尾松(*Pinus massoniana*)林,而在针阔叶混交林作为优势种存在,因此如果就整个鼎湖山森林区而言,荷树应比黄果厚壳桂具较宽生态位。荷树之所以在厚壳桂群落中具较窄的生态位而日渐衰退,可能是逐渐变化的环境条件中适合荷树分布的范围不广。而黄果厚壳桂、云南大沙叶等之所以在群落演变中日益占优势地位,则可能有两种解释。第一种解释涉及到近代有关物种生态学特化与泛化的概念,亦即这些优势物种特化程度较低,在生境中很少遇到对其生长或分布起限制作用的生态位维;第二种解释则是这些优势物种所适应的某一特定环境梯度在生境中有广泛的分布,或者这些优势种所适应的某一生态位维在现有环境条件下最可能对物种分布起着更重要的制约作用,而黄果厚壳桂、云南大沙叶等较为适应的有效氮含量梯度0.298%—0.40%,在厚壳桂群落中有较广的分布。结合到荷树等物种的情况,第二种解释更有可能。

3 结果与讨论

根据各测度指数(式1—5,8)所确定的35个物种在2,3,4维生态位空间中的生态位宽度值列于表4。优势乔木树种,如黄果厚壳桂(*Cryptocarya concinna*)、云南大沙叶(*Aporosa yunnanensis*),与优势灌木树种,如柏拉木(*Blastus cochinchinensis*)、九节(*Psychotria rubra*),具较高生态位宽度值;而伴生种类,如小盘木(*Microdesmis caseariiifolia*)、豺皮樟(*Litsea rotundifolia var. oblongifolia*)、橄榄(*Canarium album*)种、亮叶猴耳环(*Pithecellobium lucidum*)、黄杞(*Engelhardtia roxburghiana*)、谷木(*Memecylon ligustri-*

表 4 不同维生态位空间的物种生态位宽度
Table 4 Species niche breadth in various dimensional niche space

生态位空间 Niche space	物种序号 Species No.	物种序号																																		
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35
2 维 土壤 N,P Soil N,P	B	0.80	0.91	0.81	0.82	0.70	0.39	0.68	0.86	0.79	0.81	0.00	0.76	0.63	0.75	0.59	0.44	0.88	0.37	0.14	0.27	0.70	0.11	0.38	0.22	0.19	0.81	0.00	0.22	0.43	0.24	0.00	0.55	0.20	0.07	0.30
	B'	0.42	0.65	0.43	0.49	0.29	0.13	0.32	0.46	0.35	0.43	0.05	0.39	0.22	0.34	0.23	0.13	0.53	0.11	0.06	0.07	0.25	0.05	0.11	0.07	0.07	0.47	0.05	0.08	0.17	0.08	0.05	0.21	0.08	0.05	0.10
	B _H	0.55	0.82	0.68	0.38	0.30	0.15	0.26	0.35	0.29	0.31	0.80	0.30	0.30	0.26	0.26	0.09	0.69	0.21	0.04	0.04	0.16	0.07	0.20	0.13	0.16	0.40	0.03	0.12	0.19	0.12	0.13	0.16	0.15	0.06	0.15
	B _P	0.68	0.87	0.76	0.50	0.46	0.16	0.32	0.63	0.48	0.49	0.08	0.42	0.37	0.39	0.30	0.14	0.80	0.28	0.05	0.07	0.30	0.08	0.25	0.14	0.18	0.52	0.03	0.13	0.23	0.12	0.03	0.28	0.17	0.07	0.16
	PS	0.55	0.80	0.70	0.53	0.59	0.18	0.36	0.70	0.54	0.54	0.08	0.47	0.39	0.44	0.34	0.25	0.72	0.33	0.08	0.17	0.41	0.14	0.29	0.18	0.19	0.54	0.03	0.14	0.28	0.14	0.03	0.44	0.19	0.08	0.17
	H _B	0.84	0.93	0.88	0.72	0.70	0.31	0.52	0.85	0.73	0.73	0.13	0.66	0.59	0.65	0.49	0.33	0.91	0.45	0.09	0.25	0.61	0.17	0.44	0.28	0.32	0.72	0.00	0.23	0.40	0.22	0.00	0.54	0.30	0.11	0.27
3 维 土壤 N,P K Soil N,P K	B	0.78	0.92	0.88	0.76	0.69	0.36	0.62	0.85	0.75	0.00	0.69	0.58	0.69	0.53	0.40	0.89	0.34	0.12	0.25	0.55	0.10	0.43	0.20	0.18	0.73	0.00	0.20	0.40	0.26	0.00	0.51	0.18	0.07	0.27	
	B'	0.34	0.57	0.51	0.37	0.26	0.10	0.24	0.37	0.27	0.32	0.03	0.28	0.16	0.25	0.17	0.09	0.60	0.08	0.05	0.05	0.18	0.04	0.10	0.05	0.05	0.34	0.03	0.06	0.12	0.07	0.03	0.15	0.06	0.04	0.07
	B _H	0.39	0.75	0.65	0.32	0.27	0.10	0.25	0.33	0.23	0.29	0.06	0.29	0.24	0.25	0.14	0.09	0.57	0.08	0.04	0.04	0.15	0.03	0.08	0.04	0.11	0.32	0.03	0.09	0.12	0.06	0.03	0.13	0.05	0.03	0.11
	B _P	0.55	0.80	0.74	0.41	0.40	0.12	0.28	0.57	0.39	0.42	0.06	0.37	0.30	0.36	0.19	0.13	0.68	0.11	0.05	0.07	0.28	0.04	0.13	0.08	0.12	0.41	0.03	0.09	0.13	0.07	0.03	0.19	0.07	0.03	0.12
	PS	0.59	0.75	0.69	0.44	0.46	0.16	0.31	0.65	0.47	0.49	0.06	0.42	0.34	0.41	0.25	0.22	0.64	0.17	0.08	0.17	0.39	0.11	0.23	0.11	0.14	0.48	0.03	0.11	0.14	0.12	0.03	0.29	0.11	0.06	0.14
	H _B	0.76	0.90	0.87	0.62	0.65	0.25	0.47	0.81	0.66	0.65	0.07	0.59	0.51	0.60	0.37	0.30	0.84	0.25	0.09	0.22	0.57	0.10	0.33	0.12	0.22	0.62	0.00	0.17	0.23	0.15	0.00	0.38	0.15	0.04	0.22
4 维 土壤 N,P K,Ca Soil N,P K,Ca	B	0.81	0.92	0.87	0.74	0.72	0.42	0.63	0.83	0.73	0.00	0.71	0.56	0.71	0.51	0.38	0.89	0.34	0.12	0.24	0.63	0.10	0.42	0.19	0.17	0.72	0.00	0.20	0.38	0.25	0.00	0.48	0.17	0.06	0.26	
	B'	0.36	0.70	0.50	0.32	0.25	0.10	0.24	0.33	0.24	0.28	0.03	0.28	0.14	0.26	0.14	0.08	0.57	0.07	0.04	0.04	0.16	0.03	0.08	0.04	0.04	0.30	0.03	0.05	0.11	0.06	0.03	0.13	0.05	0.03	0.06
	B _H	0.37	0.70	0.57	0.32	0.26	0.10	0.23	0.33	0.23	0.27	0.03	0.27	0.13	0.25	0.14	0.08	0.56	0.07	0.04	0.04	0.15	0.03	0.08	0.04	0.08	0.30	0.03	0.05	0.10	0.06	0.03	0.13	0.05	0.03	0.06
	B _P	0.52	0.76	0.57	0.39	0.36	0.12	0.26	0.55	0.38	0.37	0.03	0.35	0.20	0.35	0.17	0.11	0.67	0.09	0.04	0.06	0.26	0.04	0.12	0.06	0.09	0.37	0.03	0.06	0.11	0.07	0.03	0.16	0.06	0.03	0.07
	PS	0.55	0.71	0.64	0.43	0.41	0.16	0.28	0.64	0.46	0.43	0.03	0.41	0.28	0.40	0.21	0.19	0.63	0.15	0.06	0.17	0.39	0.08	0.21	0.11	0.11	0.43	0.03	0.09	0.11	0.11	0.03	0.22	0.08	0.06	0.08
	H _B	0.73	0.87	0.83	0.61	0.60	0.25	0.44	0.78	0.65	0.60	0.00	0.57	0.42	0.58	0.32	0.24	0.83	0.22	0.06	0.21	0.53	0.08	0.29	0.21	0.17	0.57	0.00	0.11	0.18	0.14	0.00	0.32	0.12	0.04	0.12

测度指数参见文中各式,物种序号参见表 1

The measures are identified in the text numbers along the top correspond to species names in table 1

对于分析的第 2 组树种,表 5 列出了在 2 维生态位空间中各物种的 $2I$ 值和生态位宽度 H_b 值。主要优势树种,如椎树(*Castanopsis chinensis*)、厚壳桂、黄果厚壳桂,在老龄级(Y_4, Y_5)具较宽生态位。黄果厚壳桂、厚壳桂、云南大沙叶在较低龄级(Y_1, Y_2, Y_3)所具有的较宽生态位显示了其良好的种群发育状况,而红车(*Syzygium rehderianum*)、陈氏钓樟(*Lindera chunii*)则表明其潜在优势。

表 5 不同龄级的树种在 2 维生态空间(土壤 N, P)的 $2I$ 和生态位宽度值 H_b
Table 5 Niche breadth of various age-class trees in the 2-dimensional niche space of soil N and P.
The measure are $2I$ and H_b defined in the text

序号 No	物种 Species name	$2I$					H_b				
		Y_1	Y_2	Y_3	Y_4	Y_5	Y_1	Y_2	Y_3	Y_4	Y_5
1	<i>Cryptocarya chinensis</i>	6.47	30.53	13.98	13.38	20.64	0.87	0.62	0.77	0.76	0.20
2	<i>Cryptocarya concinna</i>	20.61	76.78	8.44	27.03	15.25	0.76	0.49	0.83	0.63	0.47
3	<i>Aporosa yunnanensis</i>	17.21	23.15	66.06	12.75	∞	0.77	0.71	0.53	0.59	0.00
4	<i>Castanopsis chinensis</i>	18.36	18.88	20.96	21.40	9.79	0.33	0.28	0.22	0.25	0.71
5	<i>Syzygium rehderianum</i>	5.67	12.30	14.88	19.58	0.00	0.89	0.82	0.62	0.24	0.00
6	<i>Acmena acuminatissima</i>	18.82	19.16	20.44	23.06	23.74	0.31	0.30	0.24	0.22	0.02
7	<i>Schima superba</i>	19.09	23.04	18.12	17.85	21.59	0.30	0.06	0.30	0.46	0.14
8	<i>Lindera chunii</i>	12.60	18.88	23.58	20.17	24.26	0.74	0.66	0.63	0.26	0.00
9	<i>Sarcosperma laurinum</i>	13.36	15.04	15.52	∞	24.26	0.62	0.55	0.52	0.00	0.00
10	<i>Craibiodendron kwangtungense</i>	10.75	10.38	16.84	20.37	∞	0.74	0.75	0.41	0.21	0.00
11	<i>Ormosia glaberrima</i>	9.14	15.31	15.76	22.18	∞	0.77	0.71	0.53	0.12	0.00
12	<i>Acronychia pedunculata</i>	23.57	24.26	34.43	24.26	∞	0.04	0.00	0.00	0.00	0.00
13	<i>Gironniera subaequalis</i>	23.14	23.14	31.66	23.04	∞	0.10	0.10	0.17	0.06	0.00
14	<i>Xanthophyllum hainanense</i>	11.11	14.91	16.82	22.70	∞	0.67	0.67	0.41	0.07	0.00
15	<i>Schefflera octophylla</i>	22.18	22.18	23.74	23.14	∞	0.09	0.09	0.02	0.05	0.00

关于物种生态位宽度的不同测式,已有学者进行过讨论^[21]。基于生态位空间分割法,已有的测式也可进一步推广到多维生态位测度,但它们仍只能采用物种在各资源状态上的分布比例量,而这有可能导致生态位测度上的悖论^[14]。本文所提出的测度式,则既可采用分布比例量,也可采用实际测度值(即不需除以各物种总值),而且,如果数据为频数, $2I_{12}$ 将具有 χ^2 分布而用于统计检验。也就是说,如果应用其它测度式,物种生态位是宽是窄常是相对其它物种而言,而通过 $2I_{12}$ 值的计测,则可用于直接检验(在特定置信水平 α 下)。如表 5 所列 2 维生态位空间测度值,设 $\alpha=0.05$, 自由度 $\nu=21$, 查表有 $\chi^2_{0.05, \nu=21}=32.670$, 可知黄果厚壳桂的 Y_2 龄级、云南大沙叶的 Y_3 龄级、水石梓(*Sarcosperma laurinum*)的 Y_4 龄级以及多数树种的 Y_3 龄级,拒绝原假设 H_0 , 即具较窄生态位。

相对而言, (8) 式的计算将繁于其它测度式, 但近代电子计算机的广泛应用, 生态学数据分析程序包的使用, 将使得测度式的生态学意义明显地更为重要。

已有的生态位测度主要应用于动物种群, 涉及到植物种群生态位的定量化, 仅有个别例子^[22]。从发展的观点看, 无论是动物或植物种群的生态位测度, 都应考虑到物种所利用的资源因子或所处生境的环境参数。

参 考 文 献

[1] Van Valen L. Morphological variation and width of ecological niche. *Am. Nat.*, 1965, 99(908), 377—390

- [2] Levina R. *Evolution in Changing Environments; Some Theoretical Explorations*, Princeton University Press, Princeton, New Jersey, 1968
- [3] Colwell R K and Futuyma D J. On the measurement of niche breadth and overlap. *Ecology*, 1971, **52**(4): 567—577
- [4] Feinsinger P, Spears E E and Poole R W. A single measure of niche breadth. *Ecology*, 1981, **62**(1): 27—32
- [5] Hurlbert S H. The measurement of niche overlap and some relatives. *Ecology*, 1978, **59**(1): 67—77
- [6] Petraitis P S. Likelihood measurement of niche breadth and overlap. *Ecology*, 1979, **60**(4): 703—710
- [7] Hutchinson G E. Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.*, 1957, **22**: 415—427
- [8] Austin M P. Models and analysis of descriptive vegetation data. In J. N. R. Jeffers (ed.). *Mathematical Models in Ecology*, Blackwell Scientific Publications, London, 1972. 61—86
- [9] Austin M and Noy-Meir I. The problem of non-linearity in ordination; experiments with twogradient models. *J. Ecol.*, 1971, **59**(3): 763—773
- [10] Beals E W. Vegetational change along altitudinal gradients. *Science*, 1969, **165**: 981—985
- [11] Gauch H G Jr, Chase G B and Whittaker R H. Ordination of vegetation samples by Gaussian species distributions. *Ecology*, 1974, **55**(6): 1382—1390
- [12] Ihm P and van Groenewoud H. A multivariate ordering of vegetation data based on Gaussian type gradient response curves. *J. Ecol.*, 1975, **63**(3): 767—777
- [13] Phillips D L. Polynomial ordination; Field and computer simulation testing of a new method. *Vegetatio*, 1978, **37**(1): 129—140
- [14] Yu S X and Orlo'ci L. On niche overlap and its measurement. *Coenoses*, 1990, **5**(3): 159—165
- [15] Kullback R S. *Information Theory And Statistics*. Dover Publications, Inc., New York, 1959
- [16] Kullback S, Kupperman M and Ku H H. Tests for contingency tables and Markov chains *Technometrics*, 1962, **4**: 573—608
- [17] 张宏达等. 广东高要鼎湖山植物群落之研究. 中山大学学报(自然科学版), 1955, (3): 195—225
- [18] 王铸豪等. 鼎湖山自然保护区的植被, 热带亚热带森林生态系统研究, 1982, **1**: 77—141
- [19] 王伯荪等. 鼎湖山自然保护区森林群落的演变, 热带亚热带森林生态系统研究, 1982, **1**: 142—156
- [20] Yu S X and Orlo'ci L. Species dispersions along soil gradients in a *Cryptocarya* community, Dinghushan, South China. *Coenoses*, 1989, **4**(1): 39—45
- [21] Petraitis P S. Algebraic and graphical relationships among niche breadth measures. *Ecology*, 1981, **62**(3): 545—548
- [22] Garbutt K and Zangerl A R. Application of genotype-environment interaction analysis to niche quantification. *Ecology*, 1983, **64**(5): 1292—1296

MULTIVARIATE MEASURE OF NICHE BREADTH

Yu Shixiao

(Department of Biology, Sunyatsen University, Guangzhou, 510275)

L. Orlióci

(Department of Plant Sciences, University of Western Ontario, London, Canada N6A 5B7)

Empirical niche breadth measures were formulated based on the proportional species performance over the resource states along a single niche dimension. In this paper, niche breadth is defined as the fitness between species performance, either proportional or not, and the distribution of sampling unit frequencies over the compartments of the n -dimensional niche space. An index is derived to measure this based on minimum discrimination information statistic. An example is presented using survey data of species and soil variables from the *Cryptocarya* community of Dinghushan Nature Reserve in South China. The results indicate that dominant species have broader niches than subordinate species.

Key words; niche breadth, minimum discrimination information, plant, species, community.