

中国百种杰出学术期刊
中国精品科技期刊
中国科协优秀期刊
中国科学院优秀科技期刊
新中国 60 年有影响力的期刊
国家期刊奖

ISSN 1000-0933
CN 11-2031/Q

生态学报

Acta Ecologica Sinica

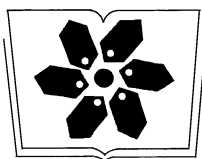
(Shengtai Xuebao)

第 30 卷 第 24 期
Vol.30 No.24
2010



中国生态学学会
中国科学院生态环境研究中心
科学出版社

主办
出版



中国科学院科学出版基金资助出版

生态学报

(SHENGTAI XUEBAO)

第30卷第24期 2010年12月 (半月刊)

目次

三江平原残存湿地斑块特征及其对物种多样性的影响	施建敏, 马克明, 赵景柱, 等 (6683)
叶片碳同位素对城市大气污染的指示作用	赵德华, 安树青 (6691)
土地利用对崇明岛围垦区土壤有机碳库和土壤呼吸的影响	张容娟, 布乃顺, 崔 军, 等 (6698)
缓/控释复合肥料对土壤氮素库的调控作用	董 燕, 王正银 (6707)
北京海淀公园绿地二氧化碳通量	李 霞, 孙 睿, 李 远, 等 (6715)
三峡库区消落带生态环境脆弱性评价	周永娟, 仇江啸, 王 姣, 等 (6726)
应用碳、氮稳定同位素研究稻田多个物种共存的食物网结构和营养级关系	张 丹, 闵庆文, 成升魁, 等 (6734)
基于弹性系数的江苏省能源生态足迹影响因素分析	杨足膺, 赵 媛, 付伍明 (6741)
中国土地利用多功能性动态的区域分析	甄 霖, 魏云洁, 谢高地, 等 (6749)
遮荫处理对东北铁线莲生长发育和光合特性的影响	王云贺, 韩忠明, 韩 梅, 等 (6762)
臭氧胁迫对冬小麦光响应能力及PS II光能吸收与利用的影响	郑有飞, 赵 泽, 吴荣军, 等 (6771)
地表覆草和覆膜对西北旱地土壤有机碳氮和生物活性的影响	谢驾阳, 王朝辉, 李生秀 (6781)
喀斯特峰丛洼地旱季土壤水分的空间变化及主要影响因子	彭晚霞, 宋同清, 曾馥平, 等 (6787)
极干旱区深埋潜水蒸发量的测定	李红寿, 汪万福, 张国彬, 等 (6798)
灌木林土壤古菌群落结构对地表野火的快速响应	徐赢华, 张 涛, 李 智, 等 (6804)
稻田免耕和稻草还田对土壤腐殖质和微生物活性的影响	区惠平, 何明菊, 黄 景, 等 (6812)
造纸废水灌溉对黄河三角洲盐碱地土壤酶活性的影响	董丽洁, 陆兆华, 贾 琼, 等 (6821)
神农宫扁角菌蚊幼虫种群分布及其与环境因子的相关性	顾永征, 李学珍, 牛长缨 (6828)
三亚珊瑚礁水域纤毛虫种类组成和数量分布及与环境因子的关系	谭烨辉, 黄良民, 黄小平, 等 (6835)
淞江鲈在中国地理分布的历史变迁及其原因	王金秋, 成 功 (6845)
黄海中南部小黄鱼生物学特征的变化	张国政, 李显森, 金显仕, 等 (6854)
甲基溴消毒对番茄温室土壤食物网的抑制	陈云峰, 曹志平 (6862)
离子树脂法测定森林穿透雨氮素湿沉降通量——以千烟洲人工针叶林为例	盛文萍, 于贵瑞, 方华军, 等 (6872)
乡土植物芦苇对外来入侵植物加拿大一枝黄花的抑制作用	李愈哲, 尹 昕, 魏 维, 等 (6881)
遂渝铁路边坡草本植物多样性季节动态和空间分布特征	王 倩, 艾应伟, 裴 娟, 等 (6892)
古尔班通古特沙漠原生梭梭树干液流及耗水量	孙鹏飞, 周宏飞, 李 彦, 等 (6901)
碟果虫实种子萌发对策及生态适应性	刘有军, 刘世增, 纪永福, 等 (6910)
原始兴安落叶松林生长季净生态系统CO ₂ 交换及其光响应特征	周丽艳, 贾丙瑞, 曾 伟, 等 (6919)
五种红树植物通气组织对人工非潮汐生境的响应	伍卡兰, 彭逸生, 郑康振, 等 (6927)
亚高寒草甸不同生境植物群落物种多度分布格局的拟合	刘梦雪, 刘佳佳, 杜晓光, 等 (6935)
内蒙古荒漠草原地表反照率变化特征	张 果, 周广胜, 阳伏林 (6943)
中国沙棘克隆生长对灌水强度的响应	李甜江, 李根前, 徐德兵, 等 (6952)
增温与放牧对矮蒿草甸4种植物气孔密度和气孔长度的影响	张立荣, 牛海山, 汪诗平, 等 (6961)
基于ORYZA2000模型的北京地区早稻适宜播种期分析	薛昌颖, 杨晓光, 陈怀亮, 等 (6970)
专论与综述	
区域生态安全格局研究进展	刘 洋, 蒙古军, 朱利凯 (6980)
植物功能性状与湿地生态系统土壤碳汇功能	王 平, 盛连喜, 燕 红, 等 (6990)
农田水氮关系及其协同管理	王小彬, 代 快, 赵全胜, 等 (7001)
虫害诱导挥发物的生态调控功能	王国昌, 孙晓玲, 董文霞, 等 (7016)
土壤微生物资源管理、应用技术与学科展望	林先贵, 陈瑞蕊, 胡君利 (7029)
问题讨论	
从演化的角度评价北京市经济系统可持续发展趋势	黄茹莉, 徐中民 (7038)
基于植物多样性特征的武汉市城市湖泊湿地植被分类保护和恢复	郑忠明, 宋广莹, 周志翔, 等 (7045)
濒危兰科植物再引入技术及其应用	陈宝玲, 宋希强, 余文刚, 等 (7055)
研究简报	
实验条件下华北落叶松和白杆苗期生长策略的差异比较	张芸香, 李海波, 郭晋平 (7064)
基于源-库互反馈的温室青椒坐果时空动态模拟	马韞韬, 朱晋宇, 胡包钢, 等 (7072)
西双版纳小磨公路及其周边道路对蛇类活动的影响	孙 戈, 张 立 (7079)
温度变化对藻类光合电子传递与光合放氧关系的影响	张 曼, 曾 波, 张 怡, 等 (7087)
黄土区六种植物凋落物与不同形态氮素对土壤微生物量碳氮含量的影响	王春阳, 周建斌, 董燕婕, 等 (7092)
食细菌线虫 <i>Caenorhabditis elegans</i> 的取食偏好性	肖海峰, 焦加国, 胡 锋, 等 (7101)
期刊基本参数: CN 11-2031/Q * 1981 * m * 16 * 424 * zh * P * ¥70.00 * 1510 * 48 * 2010-12	

亚高寒草甸不同生境植物群落物种 多度分布格局的拟合

刘梦雪¹, 刘佳佳^{1,*}, 杜晓光^{1,2}, 郑小刚¹

(1. 兰州大学干旱与草地生态教育部重点实验室, 甘肃省兰州市 730000;

2. Community and Conservation Ecology Group, University of Groningen, Haren, Groningen, The Netherlands, PRC 9750)

摘要:物种多度分布是群落生态学研究的核心内容。通过对青藏高原东部亚高寒草甸3种不同生境草本植物群落的抽样调查,结合16个物种多度分布模型的两种曲线拟合优度检验得出如下结果:多种不同模型可以拟合同一生境的物种多度分布。相比于其他可拟合模型,几何级数模型在3种生境中两种拟合优度检验方法下的平均拟合效果是最好的,拟合优度值均在最优拟合优度值10左右波动。次优模型鉴于不同生境不同的检验方法表现不一。除了几何级数模型外,Sugihara分数模型在最小二乘法的拟合方法下,也可以拟合3种生境的物种多度分布。研究结果表明,仅用拟合优度检验区分产生不同物种分布格局的模型和机制是不可靠的,需要做进一步的检验性实验研究。

关键词:物种多度分布;拟合优度检验;卡方检验;亚高寒草甸

Fitting different models to species abundance distribution patterns in three plant communities in sub-alpine meadow

LIU Mengxue¹, LIU Jiajia^{1,*}, DU Xiaoguang^{1,2}, ZHENG Xiaogang¹

1 Laboratory of Arid and Grassland Ecology under the Ministry of Education, Lanzhou University, Lanzhou 730000, China

2 Community and Conservation Ecology Group, University of Groningen, Haren, Groningen, The Netherlands, 9750

Abstract: Species coexistence mechanisms and species abundance distribution patterns at different time and spatial scale have been and may continue to be key research issues in community ecology, whereas species abundance distribution (SAD) or relative species abundance distribution (RSAD) curve is the common way to describe the species diversity distribution patterns in a community. Species abundance distribution curves have also been used to distinguish different mechanisms for species coexistence. Although there are many different models proposed to predict and explain species abundance distribution patterns and some of them have also been tested in real ecological communities, no general statistical criteria has been proposed to evaluate the power of the models to explain and predict the observed SAD or RSAD. In this paper, we compare the goodness-of-fit indexes of 16 different models for the SADs of plant communities and explore the underlying mechanism of community assembly in sub-alpine meadows in the eastern Qinghai-Tibet Plateau. Taking advantage of Ulrich's Fortran program for the study of relative abundance distributions, which is named RAD, we fitted 16 different models of species abundance distribution (i. e. geometric model, sugihara fraction model, random fraction model, particulate niche model, etc.) to randomly simulated data sets which were collected in three different types of habitats (north-facing slope, level field, and south-facing slope) by means of two different methods (corrected least square test and chi-square test). We draw the conclusion that more than one model can fit the same data set of the observed species abundance distributions in three habitats. Compared with the other fitted models, the geometric-series model is the best for these three types of habitats in two methods of goodness-of-fit test. The value of fitness index of the geometric-series model

基金项目:新世纪优秀人才支持计划资助(NSFC30970543)

收稿日期:2009-11-06; **修订日期:**2010-11-22

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: liujj02@yahoo.com.cn

always fluctuates around the best fit value 10. In addition to the geometric model, Sugihara fraction model can also fit the observed species abundance distributions in all three habitats but only according to the method of corrected least square test. The goodness-of-fit of other models depend on the types of habitat and the methods of goodness-of-fit test involved. As a result, simple curve-fitting of species abundance distribution might not be treated as the unique criterion for testing the models and their corresponding hypotheses as the mechanisms of community assembly. Species traits affecting demographic rate (such as biomass, cover and height) and multiple methods of the goodness-of-fit test should be considered in the comparison of models. Furthermore, searching for a generally optimal model might be one of the future research hot spots because it can play an important role in explaining community structure together with the underlying process in ecological communities. While using multiply models and multiply test methods in our study offers a practicable approach to sift or build a general optimal model and also provides a possibility of producing a unified theory of biodiversity.

Key Words: species abundance distribution; chi-square test; goodness of fitting; sub-alpine meadow

物种多样性是理论生态学和应用生态学中非常重要的概念^[1-7]。与传统的生物多样性指数相比,物种多度分布或物种相对多度分布是描述群落结构的最好方法^[8-15]。这种分布多是通过“多度等级-频率”图表示出来^[9,16]。近年来生态学家们提出越来越多的物种相对多度分布曲线以描述某些特定群落的物种分布格局,但是却没有提出适当的统计分析证明这些模型的有效性^[17-21]。群落中性理论引起了生态学家们广泛地关注但也备受争议^[22-28]。对于群落中性理论的经验检验研究多是通过物种分布曲线拟合的方式,同样物种分布曲线拟合作为经验检验群落中性理论的方法被广泛采用,但物种分布曲线拟合能否作为检验中性理论有效性的标准尚不明确。

针对物种相对多度分布模型的多样性以及多度曲线拟和的局限性,采用了物种组成比较复杂的青藏高原东部亚高寒草甸的多样性以及物种分布格局数据^[29],通过 Ulrich^[30]发明的用于研究物种相对多度分布的 Fortran 程序-RAD 研究生态学历史上出现的几乎所有的物种相对多度分布模型对上述数据进行拟合优度检验。通过比较研究发现,尽管杜晓光和周淑荣^[29]所发现中性模型能够很好地预测 3 种不同空间生境中的亚高寒草甸群落的多样性分布格局,但是这不能确定亚高寒草甸群落的动态变化服从中性机制。通过 RAD 程序的拟合优度检验,发现在 3 种不同的空间生境中,群落的物种相对多度分布服从不同的理论分布。

1 实验方法

本研究地处青藏高原东北部边缘,位于甘肃南部的甘南藏族自治州合作市附近,地理位置为 34°58'N, 102°53'E,海拔高度为 2900—3100m,为寒温湿润的高原气候。本地植被类型为亚高寒草甸禾草 + 莎草 + 杂类草群落,以莎草科的嵩草属(*Kobresia*)和禾本科的披碱草属(*Elymus*)、早熟禾属(*Poa*)的一些种及菊科的凤毛菊属(*Saussurea*)等若干属和毛茛科唐松草属(*Thalictrum*)和银莲花属(*Anemone*)的一些种为优势的植被类型,并伴以其它杂类草。

本实验选择滩地、阳坡和阴坡 3 种生境中的草本植物群落作为研究对象,其中阴坡和阳坡的样地是围栏封育多年的自然植被,位于合作市西山坡,山体垂直高度约 200m,坡度分别为 35°和 41°。滩地设置在合作市的多河上游,海拔约 3000m,样地大小均为 200m × 200m。

本实验于 2006 年 7 月中旬进行样方调查采集,在阴坡和阳坡生境样地内,沿坡度随机地选取 5 个长度为 50 米的样线并在样线上均匀采集 7 个大小为 0.5m × 0.5m 的样方,每个样地样方数各 35 个。以同样的方法在滩地生境中选取样方 15 个,测量群落的物种数和每个物种的个体数,其中丛生植物以丛为计数单位。每个样方视为一个小的局域群落,共计 85 个样方。

实验地详细情况及具体数据采集方法详见于杜晓光、周淑荣的《亚高寒草甸植物群落的中性理论验证》^[29]。

1.1 物种相对多度模型

本文应用了确定性或半确定性以及随机性两大类共 16 种物种相对多度模型。

1.1.1 确定性或半确定性模型

几何级数模型也被称为几何模型,几何级数分布模型以从大到小的顺序给出物种的多度值,可由下面公式计算出^[31]: $A_r = E[p(1-p)^{r-1}]$ 。其中 A_r 为第 r 个物种的多度值; E 为总资源量; p 为核心物种占有资源的比例。

对数级数分布模型首次由 Fisher 提出^[32],来自一个样方或者一个群落的含有个体数为 n 的物种的数量为 $\alpha x^n/n$ 。其中, x 是一个正的常数且 $0 < x < 1$, α 是一种生物多样性测量指标,它等于单个体物种数量的期望值除以 x 。

对数正态模型假设 S_0 是所有多度倍程的众数所包含的物种数, S_R 是第 R 个倍程所包含的物种数,那么物种曲线可以表示为^[33]: $S_R = S_0 e^{-\alpha^2 R^2}$, $R = 0, 1, 2, \dots$, 其中, α 是一个常数,与正态分布的方差有关。

负二项分布是 Brain 首次应用到种-多度关系的研究中的,其理论分布可表示为: $q_r = [\Gamma(k+r)/(r! \Gamma(k))][p/(1+p)]^r / [(1+p)^k - 1]$, $r = 1, 2, \dots$ 。其中, Γ 为伽马函数, k 和 p 为两个参数, q_r 表示在样本中含有 r 个个体物种的概率。

Zipf-Mandelbrot Model 由 Mandelbrot 将 Zipf 模型推广得到。该模型可表示为: $A_i = A_1(i+\beta)^{-\gamma}$ 。其中, A_i 是第 i 个最丰富种的理论多度, β 和 γ 为两个参数, A_1 是最丰富种的拟合多度。

1.1.2 随机模型

建立在生态位分化基础上的随机模型具有一个共同的特征,即物种的相对多度由该物种在群落资源库中所占有的比例决定且群落的资源在物种间是随机分配的。

MacArthur 的折棒模型^[34](或称为断棒模型、随机生态位边界假说)是 MacArthur 首先提出的,其中多度反映了资源在几个竞争种之间的随机分配是沿着一维梯度进行的。他假定一个群落中的总生态位(资源总量)是单位长度为 1 的一条棒,在其上随机设置 $S-1$ 个点,于是形成了 S 个随机线段,代表生态位被 S 个种所占有,而后让线段的长度从最小到最大排列为 $l_1, l_2, \dots, l_S$,相当于将种从最罕见到最普遍排列。此时,分割线段模型证实第 j 个种的期望个体数比例为 $P_j = \frac{1}{S} \sum_{i=0}^{j-1} \frac{1}{S-i}$ 。

反过来,若将线段从最长到最短排列,相当于将种从最普遍到最罕见排列,则第 j 个种的期望个体数比例表示为:

$$P_j = \frac{1}{S} \sum_{i=j}^S \frac{1}{i}$$

上两式是等价的。由于该模型假定 S 个种分类地位、竞争能力相近,而且在群落中同时出现,因而该模型适用于种类少的简单群落。

Sugihara 分数模型^[35]与 MacArthur 折棒模型都是单位长度木棒同时被折断分成了 S 个小断,与 MacArthur 折棒模型不同的是, Sugihara 假定木棒不是被瞬间折断的,而是按照一定顺序被折成了一个一个小断。虽然两种方法在数学上是等同,但是表示两种不同的生态学机制。

在 MacArthur 分数模型^[36]中,木棒也是顺序折断的,其中概率 P 表示分割片断选作下次分割对象的概率,它的大小与分割片断的大小是成正比例的,也就是说如果一个物种占有的总资源的百分比越多,那么它与外来种共同分享这一部分资源的概率也就越大。

随机分数模型与 MacArthur 分数模型不同的是在木棒的顺序折断过程中,随机分数模型假设概率 P 的大小与折棒片断的大小无关而只服从均匀分布。

优势真空模型与几何级数模型中不同物种以相同比例系数 k 侵占可利用生态位空间不同的是,优势真空模型假设连续入侵物种分割可利用生态位的比例系数 k' 服从 $[0.5, 1]$ 的均匀分布。

优势衰退模型与优势真空模型不同,在优势真空模型中入侵种总是分割群落中最小部分的生态位;而在优势衰退模型中,入侵种总是分割该群落中最大部分的生态位,其结果产生最均匀的物种多度分布。

随机分类模型假设群落总的生态位是随着时间变化的,每个物种分割自身生态位是完全随机的。因此如果假设 $N_1 = 1$,即第一个物种的多度值为 1,那么 $N_i = r_i N_{i-1}$ 。其中 $2 \leq i \leq S$, r 则是连续的均匀分布的随机变量, S 是群落的物种丰富度。

指数分数模型构建了与上述模型都不相同的物种相对多度的形成过程,它假设群落中的一部分资源被外来种侵入并分割的概率等于 n_i^k ,其中 n_i 是该物种侵占生态位或所利用资源的相对大小(i 从 1 到 S), k 则表示可利用资源的相对大小与它被外来种侵占概率之间的关系。如果 $k = 0$,则表示一种特定资源被侵占与它本身的大小没有关系,这种情况类似于随机分数模型;如果 $k = 1$,则表示物种多度分布与 MacArthur 分数模型的分布是类似的。因为 k 的大小是连续的,它决定了群落均匀性的分布格局。

除上述几种模型外,本文还用到了生态位重叠模型^[37]、生态位单元模型^[9]、K-factor model、Zipf-Mandelbrot 模型和 Hubbell 的中性模型^[21,38]来对实验数据进行拟合检验。

1.2 拟合算法

本文采用了两种拟合优度的检验方法,其中一种就是确定性模型拟合常用的最小二乘法^[39]。在随机模型的检验中,Ulrich 在上述最小二乘法中加入了密度最大差异和物种数量的校正因子从而增强了模型拟合优度的区分能力^[40];另外一种是经过 Ulrich 校正过的 Preston 倍程分组后的 χ^2 检验法^[41]。

1.3 数据处理方法

通过 Ulrich 的物种相对多度的拟合程序 RAD 分别拟合上述 3 种不同生境的物种多度分布数据。在拟合过程中,按照批处理文件的形式输入参数,具体参数设置详见于 Ulrich 的 RAD 程序的使用手册。

2 实验结果

2.1 同一生境下的模型拟合优度检验结果

由表 1、图 1 和图 2 可见,同一生境下的物种多度分布可由上述模型中的多个模型拟合。合作市西山坡阴坡的物种多度分布可由指数分数模型、Sugihara 分数模型、对数正态模型、对数级数模型以及几何级数模型拟合,而这几种不同模型拟合优度的检验结果显示几何级数模型对于阴坡的物种多度分布格局的拟合情况最好,其次是指数分数模型(图 1,图 2,表 1)。阳坡的拟合结果与阴坡的略有不同,在阴坡中可以拟合的两个模型(指数分数模型、对数正态模型)在阳坡中都拟合得比较差,而 Sugihara 分数模型、对数级数模型以及几何级数模型均可以拟合,其中几何级数模型的拟合结果是最好的,其次是对数级数模型(图 1,图 2,表 1)。而在滩地的拟合检验中,指数分数模型、Sugihara 分数模型、对数正态模型以及几何级数模型均拟合较好,对数级数模型在滩地的拟合结果很差,同样在上述所有模型中,几何级数模型的拟合结果是最好的,其次是 Power 分数模型(图 1,图 2,表 1)。

表 1 模型的拟合优度检验结果

Table 1 Fitness test on relative abundance by the imitated models

生境 Habitat	检验结果	Sug ^①	Geo ^②	Lser ^③	Pow ^④	Norm ^⑤
阴坡	r_{test}	48.00	14.13	92.68	40.49	53.34
North-facing slope	OC_{test}	—	16.78	26.61	44.37	19.95
阳坡	r_{test}	26.67	5.95	22.99	—	—
South-facing slope	OC_{test}	—	17.31	50.82	—	—
滩地	r_{test}	43.76	21.38	—	39.31	87.32
Level field	OC_{test}	—	12.85	—	4.37	6.30

①generalized Sugihara fraction model; ②geometric model; ③log-series distribution model; ④power fraction model; ⑤log-normal Mode

2.2 不同生境下的模型拟合优度检验结果

不同生境下的物种多度分布拟合发现 3 种生境都可以拟合的模型是 Sugihara 分数模型以及几何级数模型。几何级数模型在 3 种生境中拟合的结果均比 Sugihara 分数模型拟合的更好。在 3 种不同生境中,几何级数模型对于阳坡的拟合是最好的,其次是阴坡,滩地的拟合是最差的。而 Sugihara 分数模型同样在阳坡的拟

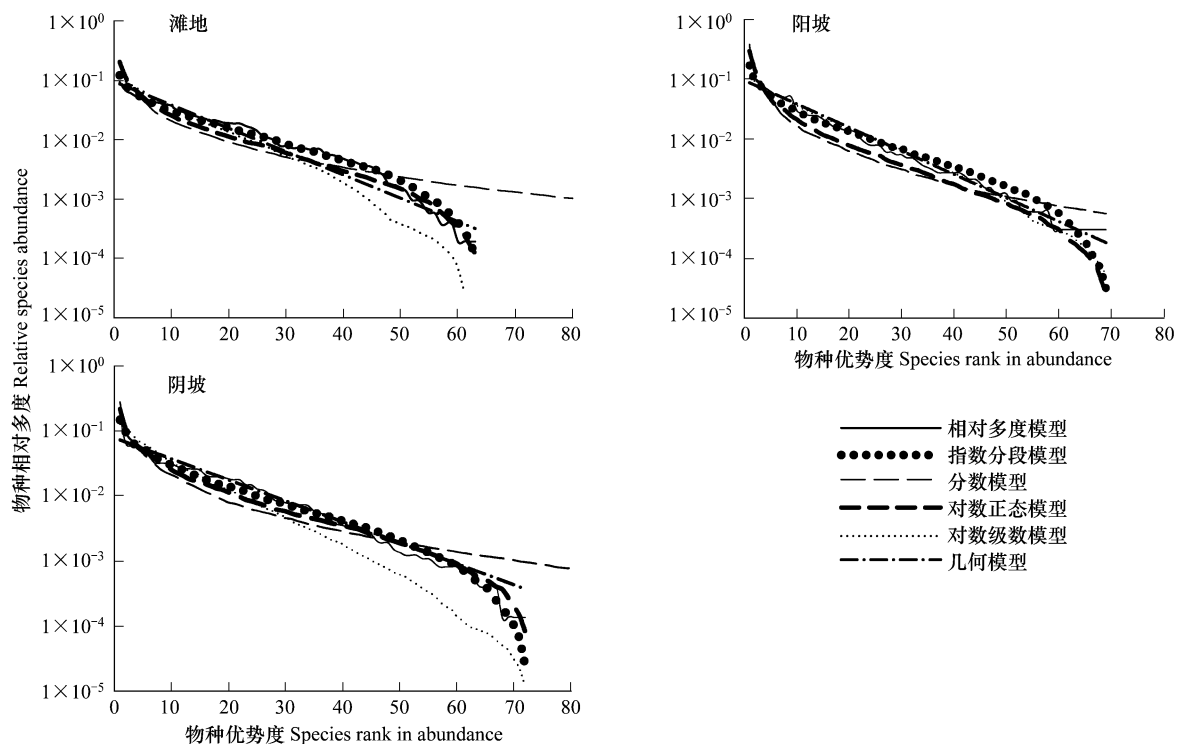


图 1 拟合模型的理论预测与实际观测的物种相对多度分布

Fig. 1 Relative species abundance distributions of predicted ones by fitting models and observed ones in three different types of habitats (north-facing slope, level field and south-facing slope)

合优度检验中是最好的,其次是滩地,阴坡最差。值得注意的是在 Ulrich 的拟合优度检验中 Hubbell 中性模型^[22,38]的拟合分布与实际观测物种多度分布表现出较大的偏差,物种多样性急剧降低。

2.3 两种拟合方法结果比较

对于两种拟合方法,在 3 种不同生境中,Sugihara 分数模型的 r 值检验结果相对于 preston 检验拟合优度更好(表 1),Lser 模型在阴坡检验中 preston 检验要优于 r 值检验(表 1),Geo 在上述两种检验方法中都能很好地拟合 3 种生境的物种多度结构(表 1)。

3 讨论与结论

生态学家们提出了很多物种相对多度分布模型,令人奇怪的是没有提出适当的统计分析证明这些模型的有效性^[42]。在拟合优度检验结果中,Hubbell 中性模型^[21,38]在 3 种生境中拟合结果都较差,正如有些生态学家所指出的那样,Hubbell 的零和多项式分布很难被拟合^[25,43-44]。Etienne 通过改进经典的 Ewens 抽样公式提出了一个关于中性理论的新的抽样公式,他根据最大适然估计法估计出模型的参数,然后通过一组特定的参数就可以计算出理论物种多度分布^[45],这也是杜晓光和周淑荣在用中性模型拟合实际测量物种分布格局^[29]时所采用的方法。但是有研究发现 Etienne 根据新抽样公式估计的中性模型的参数值^[43]与实际的参数值有明显的差别,结果表明,虽然通过 Etienne 的抽样方法计算出的理论物种多度分布可以拟合实测的物种格局,但是仍不能说明这个群落就属于中性群落。而在 Ulrich 的拟合过程中,因为程序本身只能拟合包含一个参数的模型,Hubbell 中性模型包含两个参数,一个是物种多样性指数 θ ,另外一个就是物种迁入概率 m ^[21,38],因此需要人为估计另外一个参数值的大小。这可能是拟合分布出现明显偏差的原因。

McGil 指出曲线拟合在用于理论模型拟合优度检验时存在一定的局限性^[25],他认为导致曲线拟和不能很强地区分模型优劣的各种原因是无法避免的,唯一的办法是提出新的检验方法。他为拟合优度提出了下列的检验标准:

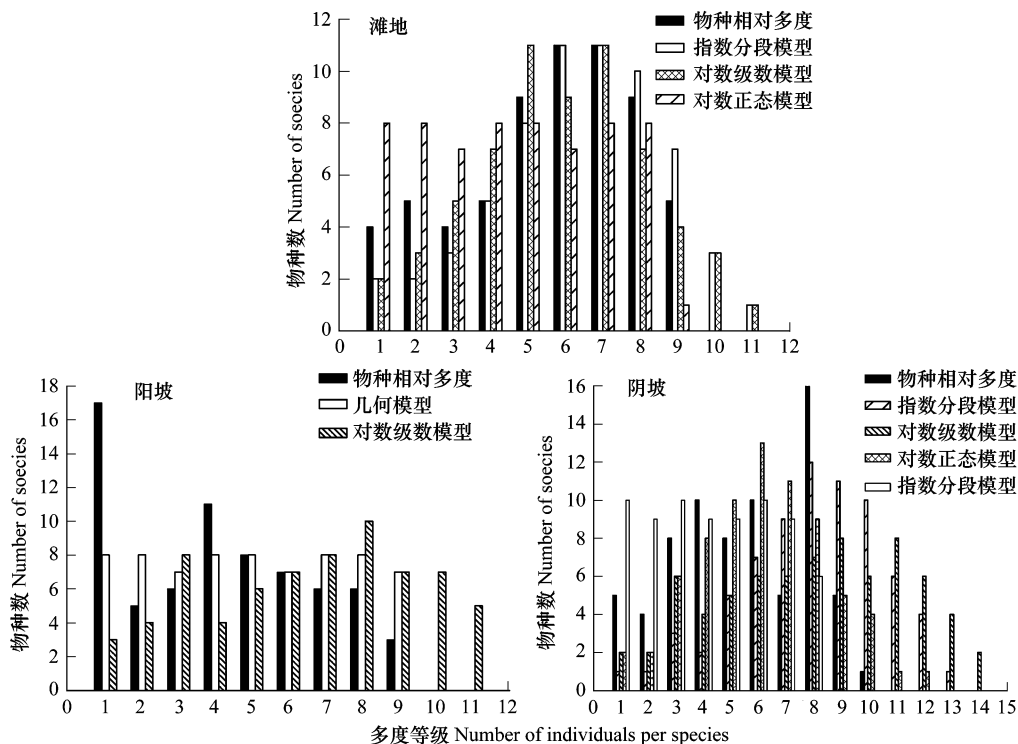


图2 拟合模型的理论预测与实际观测群落结构的 preston 分布图

Fig. 2 The preston distributions of predicted ones by fitting models and observed ones in three different types of habitats

水平1 肉眼观察判断预测曲线能够拟合实测数据的变化趋势。

水平2 根据一些客观的评价指标例如 r^2 或者 χ^2 能够判断出曲线拟合的好坏。

水平3 通过一些客观的测量指标判断出曲线拟合要优于恰当的零假设。

水平4 曲线拟合在统计学上要显著优于零假设。

水平5 在去除掉多余的参数后,曲线拟合数据在统计学上要明显优于零假设。

因此,为了区分不同模型拟合的优劣,通过一些客观的测量指标能够判断出曲线拟合要优于恰当的零假设是必须的。McGill 提出了几个在统计上证明曲线拟合优于零假设的检验方法:①F 值检验、②likelihood ratios、③Monte Carlo 和重复抽样、④Kolmogorov-Smirnov 检验、⑤ χ^2 检验。拟合过程采用了第4水平的检验标准,因此在这个意义上说,所做的拟合优度检验符合 McGill 的标准。

Preston 分布的曲线拟合采用倍程的概念将物种分成不同的组,然后将数据作成直方图的形式,最后再用 χ^2 检验的方法检测每个倍程实测物种数与理论物种数的偏差^[25,43]。但是,即使是相同数据的 preston 分布,如果采用不同的分组方法,物种的频率分布以及零和多项式和对数正态分布的拟合情况都会发生改变。Barro Colorado Island (BCI) 的热带雨林的森林数据的研究发现,6 种不同的分组方法做出了 6 种不同的物种分布曲线。相应的,不同模型的拟合情况也取决于物种的不同分组。但是目前还没有统一的物种分组方法。

尽管杜晓光、王宏康和周淑荣等通过曲线拟合的检验方法验证了亚高寒草甸 3 种生境类型的植物群落的物种多度分布与中性模型的预测一致,但这不能意味着亚高寒草甸植物群落的组装过程是服从中性机制的。已有研究表明,非中性机制也同样可以产生中性或者近中性的分布格局,由此中性的格局并不意味着中性的装配机制^[28,46-47]。此外,目前物种多度分布研究主要限于以物种个体数目作为物种多度的指标而忽略了物种个体特征,如生物量、高度、盖度等。已有研究证明生物量作为物种多度指标的统计分布不同于群落物种个体数目为指标的分布^[48]。因此,中性理论的验证,尤其是中性机制的验证也应扩展到物种个体特征作为物种多度指标的检验。同时,群落组装的生态位理论与群落中性理论也不是截然对立的,两者更倾向于一个统一体

的两个极端,基于生态位的群落结构模型同样可以得出类似中性预测的物种分布格局^[29]。相比于群落静态物种分布格局曲线拟合的检验方法,群落物种组成的动态变化是否符合中性理论预测的随机游走更趋向于成为判断中性机制的必要条件。

通过拟合优度检验的结果发现,如果不考虑中性模型,那么在这 3 种生境中,随机性模型以及确定性或半确定性模型都能够拟合物种分布格局。在能够拟合的模型中,对数正态分布、对数级数分布以及几何级数分布都属于确定性模型的范畴,而指数分数、Sugihara 分数模型属于随机性模型。因为在这些模型中,几何级数模型的拟合效果是最好的,所以判断确定性模型比随机性模型拟合的程度要好,这表明出现了确定性和随机性可以共存的现象。通过这个现象可以说明自然群落不具有单纯的确定性和随机性,而是这两种现象的有机的结合体。一些研究物种相对频率分布的学者发现曲线可以由两部分组成,分别代表丰富种和稀有种^[16],Magurran 和 Henderso 研究鱼类群落时发现鱼类群落也可以分成两部分,一部分是丰富种,另外一部分是稀有种^[49],稀有种群落服从对数级数分布,而丰富种群落服从对数正态分布。这些都说明了群落在随机性和确定性上是一个连续体。

现有的物种多度分布模型达十几种之多,各有其优缺点,其中涉及到的相当一部分模型已被广泛应用于一些生态学现象的解释。但是由于自然群落的极其复杂多样性,有的模型对某些群落多度格局拟合较好,对另一些群落则相对较差,至今仍没有一个统一的模型可以解释所有的自然群落。该文以高寒草甸群落为研究对象,选用多个模型进行拟合,比较它们的优劣,然后确定最优模型为几何模型。但是几何模型是否是拟合其他群落类型的物种分布的最优模型,仍有待于进一步检验。类似的多模型检验比较是极其必要的,为筛选最优模型或者构建更加完善统一模型提供理论基础。此外,在探索最优化模型的同时,也进一步了解群落构建的基本机制,为生物多样性的统一理论提供可能。

References:

- [1] Noss R F. Indicators for monitoring biodiversity: A hierarchical approach. *Conservation Biology*, 1990, 4(4): 355-364.
- [2] Norse E A. Maintaining the world's marine biological diversity. *Bulletin of Marine Science*, 1995, 57(1): 10-13.
- [3] Gaston K J. What is biodiversity? Species richness: measure and measurement//*Biodiversity: a Biology of Numbers and Difference*. Oxford, UK: Blackwell, 1996: 77-113.
- [4] Tilman D, Wedin D, Knops J. Productivity and sustainability influenced by biodiversity in grassland ecosystems. *Nature*, 1996, 379: 718-720.
- [5] Tilman D, Knops J, Wedin D, Reich P, Ritchie M, Siemann E. The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes. *Science*, 1997, 277: 1300-1302.
- [6] Grime J P. Biodiversity and ecosystem function: the debate deepens. *Science*, 1997, 277: 1260-1261.
- [7] Lawton J H, Bignell D E, Bolton B, Bloemers G F, Eggleton P, Hammond P M, Hodda M, Holt R D, Larsen T B, Mawdsley N A, Stork N E, Srivastava D S, Watt A D. Biodiversity inventories, indicator taxa and effects of habitat modification in tropical forest. *Nature*, 1998, 391: 72-76.
- [8] Frontier S. Utilisation des diagrammes rang-fréquence dans l'analyse des écosystèmes. *Journal de Recherche Oceanographique*, 1976, 1: 35-48.
- [9] Tokeshi M. Species abundance patterns and community structure. *Advances in Ecological Research*, 1993, 24: 111-186.
- [10] Naeem S, Hawkins B A. Minimal community structure: how parasitoids divide resources. *Ecology*, 1994, 75: 79-85.
- [11] Wilson J B, Gitay S H. Community structure and assembly rules in a dune slack: variance in richness, guild proportionality, biomass constancy and dominance/diversity relations. *Vegetatio*, 1995, 116: 93-106.
- [12] Wilson J B, Wells T C E, Trueman I C, Jones G, Atkinson M D, Crawley M J, Dodd M E, Silvertown J. Are there assembly rules for plant species abundance? An investigation in relation to soil resources and successional trends. *Journal of Ecology*, 1996, 84: 527-538.
- [13] Fromentin J M, Stenseth N C, Gjosaeter J, Bjornstad O N, Falck W, Johannessen T. Spatial patterns of the temporal dynamics of three gadoid species along the Norwegian Skagerrak coast. *Marine Ecology Progress Series*, 1997, 155: 209-222.
- [14] Kevan P G, Greco C F, Belaussoff S. Log-normality of biodiversity and abundance in diagnosis and measuring of ecosystemic health: pesticide stress on pollinators on blueberry heaths. *Journal of Applied Ecology*, 1997, 34: 1122-1136.
- [15] Gimaret-Carpentier C, Pélissier R, Pascal J P, Houllier F. Sampling strategies for the assessment of tree species diversity. *Journal of Vegetation Sciences*, 1998, 9: 161-172.
- [16] Frontier S. Diversity and structure in aquatic ecosystems. *Oceanography and Marine Biology*, 1985, 5(23): 253-312.
- [17] Pielou E C. *Mathematical Ecology*. New York: John Wiley & Sons, 1977: 1-385.
- [18] Sichel H S, Fatti L P. Modelling species-abundance frequencies and species-individual functions with the generalized inverse Gaussian-Poisson

- distribution. South African Statistical Journal, 1997, 31: 13-37.
- [19] Harte J, Kinzig A P, Green J. Self-similarity in the distribution and abundance of species. Science, 1999, 284: 334-336.
- [20] Dewdney A K. The stochastic community and the logistic-J distribution. Acta Oecologica, 2003, 24: 221-229.
- [21] Hubbell S P. Dynamical models of the relative abundance of species//Hubbell S P. The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography. Princeton: Princeton University Press, 2001: 48-75.
- [22] Abrams P A. A world without competition. Nature, 2001, 412: 858-859.
- [23] Bell G. Neutral macroecology. Science, 2001, 293: 2413-2418.
- [24] Whitfield J. Neutrality versus the niche. Nature, 2002, 417: 480-481.
- [25] McGill B J. A test for the unified neutral theory of biodiversity. Nature, 2003, 422: 881-885.
- [26] Turnbull L A, Manley L, Rees M. Niches, rather than neutrality, structure a grassland pioneer guild. Proceedings of the Royal Society B, 2005, 272: 1357-1364.
- [27] Harpole W S, Tilman D. Non-neutral patterns of species abundance in grassland communities. Ecology Letters, 2005, 9: 15-23.
- [28] Purves D W, Pacala S W. Biotic Interactions in the Tropics. Cambridge: Cambridge University Press, 2005: 107-138.
- [29] Du X G, Zhou S R. Testing the neutral theory of plant communities in subalpine meadow. Journal of Plant Ecology Sinica, 2008, 32: 347-354.
- [30] Ulrich W. Models of relative abundance distributions I. Model fitting by stochastic models. Polish Journal of Ecology, 2001, 49: 145-157.
- [31] Wu C Z, Hong W, Zheng Q R. Application of various patterns to the study on species relative abundance in Tsoongiodendton odorun community. Journal of Tropical and Subtropical Botany, 2001, 9(3): 235-242.
- [32] Fisher R A, Corbet A S, Williams C B. The relation between the number of species and the number of individuals in a random sample of an animal population. Journal of Animal Ecology, 1943, 12: 42-58.
- [33] May R E. Pattern of species abundance and diversity//Cody M L, Diamond J M. Ecology and Evolution of Communities. Cambridge: Harvard University press, 1975: 81-120.
- [34] MacArthur R H. On the relative abundance of bird species. Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA, 1957, 43(3): 283-295.
- [35] Sugihara G. Minimal community structure: an explanation of species-abundance patterns. American Naturalist, 1980, 116: 770-787.
- [36] MacArthur R H. On the relative abundance of species. American Naturalist, 1960, 94: 25-36.
- [37] Ma K P, Liu C R, Yu S L, Wang W. Plant community diversity in Dongling Mountain, Beijing, China III. species abundance relations of several types of forest communities. Acta Ecologica Sinica, 1997, 17(6): 573-583.
- [38] Hubbell S P. A unified theory of biogeography and relative species abundance and its application to tropical rain forests and coral reefs. Coral Reefs, 1997, 16: S9-S21.
- [39] Wilson J B. Methods for fitting dominance/diversity curves. Journal of Vegetation Science, 1991, 2: 35-46.
- [40] Ulrich W. RAD-a FORTRAN program for the study of relative abundance distributions. 2003, www.uni.torun.pl/ulrichw.
- [41] Preston F W. The commonness, and rarity, of species. Ecology, 1948, 29: 254-283.
- [42] McGill B J. Does Mother Nature really prefer rare species or are log-left-skewed SADs a sampling artifact. Ecological Letters, 2003, 6: 766-773.
- [43] Volkov I, Banavar J R, Hubbell S P, Maritan A. Neutral theory and relative species abundance in ecology. Nature, 2003, 424: 1035-1037.
- [44] Etienne R S, Olff H. A novel genealogical approach to neutral biodiversity theory. Ecology Letters, 2004, 7: 170-175.
- [45] Etienne R S. A new sampling formula for neutral biodiversity. Ecology Letters, 2005, 8: 253-260.
- [46] Leibold M A, McPeck M A. Coexistence of the niche and neutral perspective in community ecology. Ecology, 87(6): 1399-1410.
- [47] Walker S C, Cyr H. Testing the standard neutral model of biodiversity in lake communities. Oikos, 2006, 116: 143-155.
- [48] Morlon H, White E P, Etienne R S, Green J L, Ostling A, Alonso D, Enquist B J, He F L, Hurlbert A, Magurran A E, Maurer B A, McGill B J, Olff H, Storch D, Zillio T. Taking species abundance distributions beyond individuals. Ecology Letters, 2009, 12: 488-501.
- [49] Magurran A E, Henderson P A. Explaining the excess of rare species in natural species abundance distributions. Nature, 2003, 422: 714-716.

参考文献:

- [29] 杜晓光, 周淑荣. 亚高寒草甸植物群落的中性理论验证. 植物生态学报, 2008, 32: 347-354.
- [31] 吴承祯, 洪伟, 郑群瑞. 福建万木林保护区观光木群落物种相对多度模型的拟合研究. 热带亚热带植物学报, 2001, 9(3): 235-242.
- [37] 马克平, 刘灿然, 于顺利, 王巍. 北京东灵山地区植物群落多样性的研究 III. 几种类型森林群落的种-多度关系研究. 生态学报, 1997, 17(6): 573-583.

2009 年度生物学科总被引频次和影响因子前 10 名期刊*

(源于 2010 年版 CSTPCD 数据库)

排序 Order	期刊 Journal	总被引频次 Total citation	排序 Order	期刊 Journal	影响因子 Impact factor
1	生态学报	11764	1	生态学报	1.812
2	应用生态学报	9430	2	植物生态学报	1.771
3	植物生态学报	4384	3	应用生态学报	1.733
4	西北植物学报	4177	4	生物多样性	1.553
5	生态学杂志	4048	5	生态学杂志	1.396
6	植物生理学通讯	3362	6	西北植物学报	0.986
7	JOURNAL OF INTEGRATIVE PLANT BIOLOGY	3327	7	兽类学报	0.894
8	MOLECULAR PLANT	1788	8	CELL RESEARCH	0.873
9	水生生物学报	1773	9	植物学报	0.841
10	遗传学报	1667	10	植物研究	0.809

★《生态学报》2009 年在核心版的 1964 种科技期刊排序中总被引频次 11764 次,全国排名第 1;影响因子 1.812,全国排名第 14;第 1~9 届连续 9 年入围中国百种杰出学术期刊;中国精品科技期刊

编辑部主任: 孔红梅

执行编辑: 刘天星 段 靖

生 态 学 报
(SHENGTAI XUEBAO)
(半月刊 1981 年 3 月创刊)
第 30 卷 第 24 期 (2010 年 12 月)

ACTA ECOLOGICA SINICA
(Semimonthly, Started in 1981)
Vol. 30 No. 24 2010

编 辑	《生态学报》编辑部 地址:北京海淀区双清路 18 号 邮政编码:100085 电话:(010)62941099 www.ecologica.cn shengtaixuebao@rcees.ac.cn	Edited by	Editorial board of ACTA ECOLOGICA SINICA Add:18, Shuangqing Street, Haidian, Beijing 100085, China Tel:(010)62941099 www.ecologica.cn Shengtaixuebao@rcees.ac.cn
主 编	冯宗炜	Editor-in-chief	FENG Zong-Wei
主 管	中国科学技术协会	Supervised by	China Association for Science and Technology
主 办	中国生态学会 中国科学院生态环境研究中心 地址:北京海淀区双清路 18 号 邮政编码:100085	Sponsored by	Ecological Society of China Research Center for Eco-environmental Sciences, CAS Add:18, Shuangqing Street, Haidian, Beijing 100085, China
出 版	科 学 出 版 社 地址:北京东黄城根北街 16 号 邮政编码:100717	Published by	Science Press Add:16 Donghuangchenggen North Street, Beijing 100717, China
印 刷	北京北林印刷厂	Printed by	Beijing Bei Lin Printing House, Beijing 100083, China
发 行	科 学 出 版 社 地址:东黄城根北街 16 号 邮政编码:100717 电话:(010)64034563 E-mail:journal@cspg.net	Distributed by	Science Press Add:16 Donghuangchenggen North Street, Beijing 100717, China Tel:(010)64034563 E-mail:journal@cspg.net
订 购	全国各地邮局	Domestic	All Local Post Offices in China
国外发行	中国国际图书贸易总公司 地址:北京 399 信箱 邮政编码:100044	Foreign	China International Book Trading Corporation Add:P. O. Box 399 Beijing 100044, China
广告经营 许 可 证	京海工商广字第 8013 号		



ISSN 1000-0933
CN 11-2031/Q

国内外公开发行

国内邮发代号 82-7

国外发行代号 M670

定价 70.00 元