



# Measuring Biological Diversity

# 生物多样性测度

〔英〕 Anne E. Magurran

张 峰 主 译



科学出版社



Measuring Biological Diversity

# 生物多样性测度

〔英〕Anne E. Magurran

张 峰 主译

科 学 出 版 社

北 京

图字:01-2011-2214 号

## 内 容 简 介

本书是一本全面介绍生物多样性测度方法的著作,内容全面、语言简练、深入浅出。本书不仅介绍了生物多样性[如 $\alpha$ 多样性(一定空间单位内的多样性)、 $\beta$ 多样性(若干区域内物种多样性的差异)]测度的主要方法,而且评述了物种多度模型、物种丰富度估计方法和主要多样性统计学方法。本书还提供了使用生物多样性测度方法的指南和解释计算结果的方法,也说明了各种方法的局限性。此外,本书还提供了若干生物多样性测度分析和计算的实例,可使读者迅速理解国际上关于生物多样性研究的主要方法及各方法的优缺点,帮助读者合理使用这些方法。

本书适合生态学、环境科学、保护生物学、农学、林学和自然地理学等专业的研究生及相关专业的教师、科研工作者参考使用。

Measuring Biological Diversity / Anne E. Magurran

© 2004 by Blackwell Science Ltd

a Blackwell Publishing company

All Right Reserved. Authorised Translation from the English Language edition published by Blackwell publishing Limited. Responsibility for the accuracy of the translation rests solely with Science Press Ltd. And is not the responsibility of Blackwell publishing Limited. No part of this book may be reproduced in any form without the written permission of the original copyright holder, Blackwell publishing Limited.

## 图书在版编目(CIP)数据

生物多样性测度 / (英) Magurran, A. E.; 张峰主译. —北京:科学出版社, 2011

ISBN 978-7-03-031342-3

I. 生… II. ①M… ②张… III. 生物多样性-测度论 IV. Q16

中国版本图书馆 CIP 数据核字(2011)第 103711 号

责任编辑:李 悦 贺霁青 / 责任校对:刘亚琦

责任印制:钱玉芬 / 封面设计:耕者设计工作室

科学出版社 出版

北京东黄城根北街 16 号

邮政编码:100717

<http://www.sciencep.com>

骏杰印刷厂印刷

科学出版社发行 各地新华书店经销

\*

2011 年 6 月第 一 版 开本:787×1092 1/16

2011 年 6 月第一次印刷 印张:11 3/4

印数:1—3 000 字数:266 000

定价:58.00 元

(如有印装质量问题,我社负责调换)

## 译者的话

1992年在巴西里约热内卢举行的联合国环境与发展大会通过了《生物多样性公约》，标志着全球生物多样性保护与研究翻开了崭新的一页。生物多样性保护与研究不仅成为全球生态学家和自然保护学家的主要任务之一，而且也成为社会各界高度关注的问题之一。据世界自然保护联盟(IUCN)估计，地球上每天约有100多种生物灭绝，而且很多生物在没有被人类认识以前就消亡了，这无疑是一种悲哀和灾难。2010年9月29日，英国皇家植物园(Kew Royal Botanic Gardens)、英国自然历史博物馆和IUCN联合发表了《全球植物灭绝风险分析研究报告》，指出全球约1/5的植物已经受到灭绝威胁。保护生物多样性的行动势在必行、迫在眉睫，这已成为全人类的共识。

在生物多样性保护与研究中，物种多样性是最关键的一个层次。如果没有物种多样性，遗传多样性将不复存在，同时生态系统的功能也将会严重受损，甚至可能崩溃。因此，物种多样性始终是生物多样性保护与研究的重点内容之一。

在物种多样性研究中，物种丰富度、多样性测度是主要研究内容之一。按照研究方法分，物种多样性测度研究包括两大类，即指数方法和模型方法。随着对物种多样性研究的深入，有众多多样性指数和模型不断涌现，对于不同的研究对象、不同的尺度、不同的数据类型等，如何选择恰当的分析方法？在不同的生境，怎样取样才能充分反映群落、生态系统的多样性基本特征？这些问题不仅对刚从事生物多样性保护与研究的年轻学者来说，是比较棘手的难题；而且对于多年从事生物多样性保护与研究的学者来说，也是值得认真思考的问题。苏格兰圣安德鲁斯大学Magurran教授的专著《生物多样性测度》，对上述问题给出了较为明确的答案，值得我们一读。鉴于此，我们组织翻译了这本书，希望对我国生物多样性研究和保护工作起到一定的借鉴作用，以促进我国生物多样性测度理论和应用研究的深入发展。

《生物多样性测度》写作简明扼要，不仅具有较为严密的理论论述，而且还有大量翔实的实际例子，是一本既有理论深度，又有实用价值的专著。它具有以下特点。第一，以物种多样性测度为主线，详细论述了物种多样性测度的理论和方法，包括模型的方法、指数的方法及在选择模型或指数时应注意的问题。第二，对各种生物多样性测度给出了客观、科学的评述，使我们对生物多样性测度有了全新的认识。例如，关于我们耳熟能详的Shannon-Weaver指数的评述是前所未有的，并纠正了某些过去对生物多样性测度不全面的认识。第三，对生物多样性测度在其他学科的应用做了简单介绍。第四，列出了生物多样性测度可能用到的软件或网址，便于读者索取或购买这些软件，用于自己的教学与研究。第五，最重要的是在文后给出了若干研究实例。这些实例的数据全部来自其他学者的研究工作，具有较强的说服力，同时，这些实例详细给出了计算和分析过程，并对所有结果给予了生物学或生态学解释。本书对初学者来说具有极高的参考价值，并对准确把握生物多样性测度的本质、正确运用各种生物多样性测度、科学解释生物多样性的测定结果都具有一定的指导意义。

本书翻译工作的分工如下:张峰翻译了前言、第一章、第三章、实例和索引;高昆翻译了第二章;张贵平翻译了第四章;高昆、连俊强、张峰翻译了第五章;张贵平、高昆、吴琼、张峰翻译了第六章和第七章。全书由张峰统一校对。

廉凯敏参与了参考文献和索引的整理工作。陈蛟参与了文稿的校对工作。

感谢新加坡南洋理工大学张冰博士审阅了翻译文稿的大部分章节,并提出了宝贵的修改意见!感谢“山西省回国留学人员科研资助项目”的部分支持!

由于译者水平所限,疏漏在所难免,欢迎各位同仁和读者提出意见、建议和批评,我们将不胜感激!

张 峰

2011年2月于山西大学

联系方式: fzhang@sxu.edu.cn

# 前 言

在本书开头希望对有价值的建议表示感谢!同时,对 *Ecological Diversity and its Measurement* 出版以来的反馈意见表示感谢!尽管本书不是 *Ecological Diversity and its Measurement* 的正式第二版,但由于 *Ecological Diversity and its Measurement* 出版 15 年来,读者有许多意见、建议、想法和重印要求,而这本新书反映了生物多样性领域这些年增加的复杂性。总之,希望本书能继续满足我最初的目标,即对无数的生物多样性测度提供实用指南。

在本书写作期间以各种方式提出建议的同事和朋友包括 Mary Alkins-Koo、Anette Becher、Gray Carvalho、Gianna Celli、Anne Chao、Steven Chown、Andrew Clarke、Bob Clarke、Jonathan Coddington、Liva Coe、Robert Colwell、Jerry Coyne、Kari Ellingsen、Bland Finlay、Kevin Gaston、Jaboury Ghazoul、Charles Godfrey、Nick Gotelli、Jeff Graves、John Gray、Bill Hamilton、Paul Harvey、John Harwood、Peter Henderson、Ian Johnston、Jake Kenny、Russ Lande、Anna Ludlow、Tino Macías Garcia、“Haggis” Magurran、Rajindra Mahabir、Bob May、Charles Paxton、Owen Petchey、William Penrice、Lars Pettersson、Joe Phelan、Dawn Phillip、Helder Lima de Queiroz、Indar Ramnarine、Sue Ratner、Mike Ritchie、Michael Rosenzweig、Ben Seghers、Dick Southwood、Chris Todd 和 Richard Warwick,在这里对他们表示衷心感谢。圣安德鲁斯大学三年级生物多样性班的学生验证了本书所论述的若干方法;考虑生物多样性问题时,我的研究小组很高兴地继续进行了关于鱼类生态和行为的研究。Peter Henderson、Dawn Phillip、William Penrice 和费佛(Fife)自然保护区慷慨地允许我使用他们未发表的数据。Luiz Claudio Marigo 提供了 Lago Mamirauá 作为封面照片。还要感谢 Peter Henderson 引导我进入 Mamirauá 水淹森林,Helder Lima de Queiroz 欢迎我返回那里,继续进行研究工作。同样要感谢特立尼达和多巴哥(特别是 Dawn Phillip、Indar Ramnarine)、墨西哥(Tino Macías Garcia)的同事对南美生物多样性的洞察力。

还要感谢 Palmer Newbould 关于生物多样性的超前意识,他认为生物多样性是重要的研究主题。感谢阿斯特尔大学生态学家在我早期研究阶段给予的鼓励!在写本书时,勒夫胡尔梅克斯信贷基金、洛克菲洛基金、英国皇家学会和圣安德鲁斯大学给予了资助。Ian Matthews 替我承担了一年的教学任务使我能够完成本书。Andrew Clarke、Robert Colwell 和一位匿名评审者阅读了本书的全部手稿,并给出了大量有建设性的、深刻的评述;我欠他们太多!当然,本书的任何错误完全由本人负责。Blackwell 出版社的编辑不断给予我帮助和支持;对 Ian Sherman 和 Sarah Shannon 表示非常感谢!此外, Jerry Coyne 也给了我很多的帮助。谢谢你们——所有给予我帮助和鼓励的人!

Anne E. Magurran  
于圣安德鲁斯

# 目 录

译者的话

前言

|                          |      |
|--------------------------|------|
| 第一章 绪论:生物多样性的测度 .....    | (1)  |
| 过去 15 年来发生了哪些变化 .....    | (2)  |
| 生物多样性、生物的多样性和生态多样性 ..... | (4)  |
| 关于本书内容 .....             | (6)  |
| 本书没有涉及的内容 .....          | (6)  |
| 生物多样性测度的假设 .....         | (7)  |
| 空间尺度和生物多样性测度 .....       | (8)  |
| 本书的内容 .....              | (10) |
| 小结 .....                 | (11) |
| 第二章 物种多度模型 .....         | (12) |
| 物种多度数据作图方法 .....         | (14) |
| 物种多度模型 .....             | (18) |
| 其他统计模型 .....             | (28) |
| 拟合优度检验 .....             | (29) |
| 生物(或理论)模型 .....          | (30) |
| 其他方法 .....               | (39) |
| 用生态位分割模型拟合经验数据 .....     | (41) |
| 物种多度格局研究的一般建议 .....      | (43) |
| 稀有度 .....                | (44) |
| 小结 .....                 | (47) |
| 第三章 物种丰富度测度 .....        | (48) |
| 物种丰富度的度量 .....           | (50) |
| 物种丰富度替代方法 .....          | (64) |
| 地球上有多少种 .....            | (64) |
| 小结 .....                 | (65) |
| 第四章 多样性指数 .....          | (66) |
| 多样性测度 .....              | (67) |
| 多样性的“参数”测度 .....         | (67) |
| 多样性的“非参数”测度 .....        | (70) |
| 优势度和均匀度方法 .....          | (75) |
| 分类学多样性 .....             | (80) |

|                                                   |              |
|---------------------------------------------------|--------------|
| 功能多样性 .....                                       | (85)         |
| 个体大小与生物多样性 .....                                  | (85)         |
| 小结 .....                                          | (86)         |
| <b>第五章 多样性比较研究 .....</b>                          | <b>(87)</b>  |
| 取样 .....                                          | (87)         |
| 群落比较 .....                                        | (94)         |
| 多样性测度和环境评价 .....                                  | (101)        |
| 小结 .....                                          | (105)        |
| <b>第六章 空间和时间多样性 .....</b>                         | <b>(107)</b> |
| $\beta$ 多样性测度 .....                               | (110)        |
| 实际共有种数的估计 .....                                   | (115)        |
| $\beta$ 多样性和尺度: 实际含义 .....                        | (117)        |
| 群落比较 .....                                        | (117)        |
| 时间周转 .....                                        | (119)        |
| 小结 .....                                          | (120)        |
| <b>第七章 前景无限 .....</b>                             | <b>(121)</b> |
| 某些挑战 .....                                        | (121)        |
| 生物多样性工具 .....                                     | (124)        |
| 小结 .....                                          | (125)        |
| <b>参考文献 .....</b>                                 | <b>(127)</b> |
| <b>实例 .....</b>                                   | <b>(146)</b> |
| 实例 1: 拟合对数级数分布 .....                              | (146)        |
| 实例 2: 断尾对数正态分布 .....                              | (150)        |
| 实例 3: 用 Kolmogorov-Smirnov 两样本检验比较等级/多度图 .....    | (153)        |
| 实例 4: 几何级数 .....                                  | (156)        |
| 实例 5: 拟合生态位随机分割模型 .....                           | (159)        |
| 实例 6: $Q$ 统计量 .....                               | (163)        |
| 实例 7: Shannon、Simpson 和 Berger-Parker 多样性指数 ..... | (166)        |
| 实例 8: 折刀指数 .....                                  | (170)        |
| 实例 9: $\beta$ 多样性指数 .....                         | (172)        |
| <b>索引 .....</b>                                   | <b>(176)</b> |

# 第一章 绪论:生物多样性的测度<sup>①</sup>

在本书开头先讲一些自己的看法,绝大多数生态学家和分类学家都基于对欧洲和北美洲的研究(Golley, 1984; Gaston and May, 1992),我也不例外。因此,像许多学者一样,我最初接触物种多样性和相对多度源于研究温带景观的经历。确实,本书的第一版源于我关于爱尔兰森林多样性的博士论文(Magurran, 1988)。我们知道地球表面种的分布不均匀,但是热带和温带生态系统多样性之间存在巨大的差异,仅仅从发表的论文去完全理解是有点困难的。地球上只有少数地区有过详细说明,几乎没有任何地区能比巴西亚马孙玛米劳亚(Mamirauá)可持续发展保护区<sup>②</sup>(Bannerman, 2001)更生动地说明这种对比。这个自然保护区靠近巴西亚马孙地区特费(Tefé)镇索林姆斯(Solimoes)河和加普拉(Japura)河交汇处,面积 1 124 000hm<sup>2</sup>(约等于比利时王国面积的 1/3),主要保护季节性水淹森林(várzea)环境。在玛米劳亚保护区,一年森林受洪水浸泡超过 4 个月,水位高达 12m。在这个保护区进行植物编目工作是一件非常棘手的事情,也充满了挑战性,原因在于面积巨大,难以进入。辽阔的水面不利于取样工作的进行,甚至在高水位时捕鱼也困难,因为鱼可以从河道游出,进入被水淹的树叶与树枝之间。

不出所料,在这个保护区内所记载的动植物某些类群比其他保护区要多,同其他地区一样,统计数据广泛涉及哺乳动物和鸟类。玛米劳亚保护区至少有 45 种哺乳动物[包括两种河豚:亚马孙河豚(*Inia geoffrensis*)和南美长吻海豚(*Sotalia fluviatilis*);亚马孙海牛(*Trichechus inuguis*);两种特有的猴:白秃猴(*Cacajao calvus*)和黑头松鼠猴(*Saimiri vanzolinii*)]。此外,还有 600 多种维管植物,约 400 种鸟类和 300 多种鱼类。但对这个保护区内的物种统计还是有疏漏。例如,人们对蝙蝠并没有进行过系统的调查。如图 1.1 所示,鱼类种数的累积曲线仅与水生生境(漂浮草甸)有关;但随着抽样单位的增加,并没有达到渐近线的迹象(Henderson and Hamilton, 1995; Henderson and Crampton, 1997)。对玛米劳亚保护区内鱼类总种数的估计仍然完全是推测的,无脊椎动物的种类甚至记录更少。毫无疑问,许多新种等待人们去发现和记述。除少数关键种[如巨骨蛇鱼(*Arapaima gigas*)由于人们的过度捕捞已使其处于濒危状态(Queiroz, 2000)]外,仅有极少数种有数量记载。访问玛米劳亚保护区给了我关于地球上生物多样性全新的观念,也激励我对记载生物多样性挑战的冷静思考。

当然,这并不是说生物多样性测度在其他地区、丰富度较低的地区和生境没有问题。我在苏格兰圣安德鲁斯大学给三年级学生讲授生物多样性课程,课程的作业之一是估计费佛(Fife)郡每 40 个样方内的种数。在 5km×5km 的网格样方内,数据以种的存在与否(0,1)表示,应用标准的估计技术(将在第三章论述),要求学生提交他们选择的动物或植物的多

① 引自 Simpson (1949)。

② <http://www.mamiraua.org.br>。

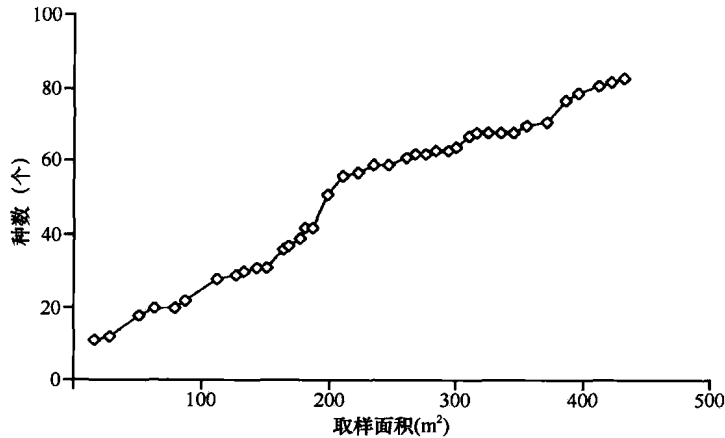


图 1.1 巴西亚马孙玛米劳亚(Mamirauá)可持续发展保护区漂浮草甸鱼类种数的累积曲线。遇到的鱼类种数与取样面积作图。数据点反映了样方的大小。数据由 Henderson 慷慨提供, 取样方法见 Henderson and Hamilton (1995)、Henderson and Crampton (1997)的论述

样性报告。报告中有引人注目的类群,它们是最常见的种,也可以得到其多度最有效的估计,如鸟类和蝴蝶,对那些很难被人们发现或者不太被公众所熟知的种识别往往不全面。学生的报告能识别出位于热点地区网格中软体动物的多样性,而这些网格恰巧包括了费佛分类学家的居住区,因此他们可以通过大致的猜测便能估算出这个地区甲虫的数量(见第三章关于这方面的进一步讨论)。他们发现这些不确定性严重影响了估计的结果,并建议学生们增加取样数量。然而,在费佛所收集的数据种数超过了 5500 种,而费佛是英国调查最为彻底的地区之一;反过来进一步说明,这是世界上物种名录最详细的地区之一。显然,填补费佛郡数据全部空白是值得的,但是这些资源的调查必须权衡社会需求和支撑这些工作之间的不利条件,如住房、教育,而纳税人几乎不关注这些争论。

这些例子明确强调生物多样性测度将肯定遇到的挑战,几乎没有调查能记录所有的种。时间、资金和具有适当鉴定技巧的专家总是短缺,而取样往往是斑块性的。在许多案例,判断数据不完善的程度都相当困难,这些问题包括调查尺度、生境的难以接近、生物区系的丰富度和不熟悉程度等。当收集多度数据时,抽样就会有实际困难。然而,生物多样性的准确和快速评价的需求从没有像现在这样紧迫,基于这种背景,我写了这本书。第一章的其余部分反映了最近 15 年来(自从 Magurran 1988 年出版的著作以来)的变化,略述了本书的目标和局限性。通过我使用“生物多样性”(biodiversity)和“生物的多样性”(biological diversity)名词的讨论,提出了一些看法,例如,关于如何用地理尺度模拟所调查的种类? 如何应用种所在的生态环境模拟所调查的种类?

## 过去 15 年来发生了哪些变化

生态学家总是对物种丰富度和多样性格局感兴趣 (Rosenzweig, 1995; Hawkins, 2001),由这些格局所产生的一些问题生态学家有责任去研究,如岛屿生物多样性(MacAr-

thur and Wilson, 1967)。此外,生态学家面临不断的挑战,包括多样性的纬度梯度、生态群落中常见种和稀有种的分布等问题(Brown, 2001)。1992年里约热内卢地球峰会(Earth Summit)明显强调了海洋的变化。生物多样性不再是生态学家和环境主义人士关心的单一话题;相反,这已成为公众急切关心和争论的问题。现在,虽然还没有完全理解生物多样性丧失的重要性,但科学圈子以外的许多人意识到生物多样性正以加速度递减。据估计,约50%的哺乳动物、鸟类和爬行类将在今后的300~400年内消失(Mace, 1995)。与此同时,物种平均灭绝速率高达每小时3个物种(Wilson, 1992),而每年进化仅产生数个种(Sepkoski, 1999),利用化石记录估计每年物种形成速率是3个。至今仍然没有一个全球生物多样性的目录可用,而地球上总种数的估计存在数量级的差异(May, 1990a, 1992, 1994b; 见第三章)。地球峰会导致各国和地区权威人士提出了生物多样性行动计划,以促进生物多样性的监测工作。因此,在过去15年大概最显著的变化是关于生物多样性意识的提高,这也随之拓宽了生物多样性的概念,关于这一点将在下面更深入地讨论。

第2个显著变化是对生物多样性兴趣的提高已经导致新的重要测度方法的发展。明显的进展包括创新的生态位分割模型(第二章),伴随着物种丰富度估计方法的改进(第三章)和新的分类学多样性测度(第四章)的出现。对生物多样性关注的增加解决了取样问题(第五章),而对 $\beta$ 多样性的测度方法也进行了细化(第六章)。所有这些都将加深对物种多度分布的理解,加深对传统方法的经验检验。在过去15年里,生物多样性测度的基础没有变化,而现在可以利用的方法则更好。

第3个显著的变化是,过去15年中人们可以利用更强大的计算机和互联网,这导致了多样性测度的革命。强大的计算功能使得零模型得以应用,并产生了易于处理的随机化技术。现在可利用的计算机软件在不断增加,标准的电子表格方法可以用来完成迄今令人生畏的计算工作。表1.1列出了在本书其他地方提及的计算机软件,我并打算列出全部所有计算机软件,而仅仅是希望引起读者对这些软件(我发现有用的软件)的注意,其中某些软件是免费的或可以共享,而其余则是商业软件。在写本书时,网址是准确的,但不能保证读者浏览时它们还存在。对本书所列举的相关软件表示感谢!

表 1.1 生物多样性测度的软件

| 网站                                            | 软件详细内容                                                                                          |
|-----------------------------------------------|-------------------------------------------------------------------------------------------------|
| viceroy.eeb.uconn.edu/EstimateS               | EstimateS 软件包用于物种丰富度的估计,也可以计算一系列 $\alpha$ 多样性统计和互补指数( $\beta$ )。Mac 和 PC                        |
| homepages.together.net/~gentsmin/ecosim.htm   | Ecosim 集中于生态学零假设模型。计算稀疏曲线(rarefaction curves)和某些多样性指数。PC                                        |
| www.irchouse.demon.co.uk/                     | Species Diversity and Richness 利用自助(bootstrapping)取样方法,计算一系列多样性测度、丰富度估计量、稀疏曲线和 $\beta$ 多样性测度。PC |
| www.exetersoftware.com                        | 与 Krebs (1999)《生态学方法》配套的程序。计算一系列丰富度、多样性和均匀度测度和对数正态模型和对数级数模型。PC                                  |
| www.biology.ualberta.ca/jbzustp/krebswin.html | 为 Krebs (1999)《生态学方法》所论述的若干多样性测度和其他方法提供的软件。PC                                                   |
| www.entu.cas.cz/png/PowerNiche/               | PowerNiche 软件包为某些生态位分割模型提供期望值。PC                                                                |

续表

| 网站                    | 软件详细内容                                                                   |
|-----------------------|--------------------------------------------------------------------------|
| www.pml.ac.uk/primer/ | PRIMER 软件包。群落分析的多元分析技术,包括多样性测度、优势种曲线、Clarke 和 Warwick 分类学差异性统计量等(第四章)。PC |

注:所列的网址提供了可下载的软件或可以得到这些软件的信息。表 1.1 并不是所有的软件信息,但是包括了在写本书时已经使用软件的网址。所有网站均以 http://开头。表 1.1 还指出了这些软件是基于 Macintosh,或 PC (Windows)平台。

## 生物多样性、生物的多样性和生态多样性

人们通常认为生物的多样性(biological diversity)一词源于 20 世纪 80 年代初期。例如,Izsák 和 Papp (2000)认为生物的多样性源于 Lovejoy (1980a)。Harper 和 Hawksworth (1995)指出生物的多样性不仅是起源比较早的词,而且它的复兴时期可以追溯到 20 世纪 80 年代 (Lovejoy,1980a, 1980b; Norse and McManus,1980)。然而,1976 年与导师 Newbould 讨论我的博士学位题目时,第一次接触了这个概念。因此,我能够证实生物的多样性这个词自从那时起已经使用了(它已经获得了更多当代的意义)。我发现最早的文献是 Gerbilskii 和 Petrunkevitch (1955)在研究种内行为和生活史时提到了生物的多样性一词。到 20 世纪 60 年代,生物的多样性开始得到广泛使用。例如,Whiteside 和 Harmsworth (1967)将这个词应用于藻类群落物种多样性的讨论,而 Sanders(1968)提出多样性的测度——著名的稀疏曲线,用来说明影响生物多样性的因素。Harper 和 Hawksworth (1995)指出,Norse 等(1986)首次明确地将生物多样性分为 3 个部分:遗传多样性(genetic diversity,种内多样性)、物种多样性(species diversity,种数)和生态多样性(diversity of communities,群落多样性)。

此外,毫无争议“生物多样性”(biodiversity)是最近才用的词。“生物的多样性”这个词的缩写可以追溯到独特的事件,由 Rosen 1985 年起草 1986 年国家生物多样性论坛(National Forum on Biodiversity)(Harper and Hawksworth,1995)时提出。后来这个论坛出版的论文集名称为 *Biodiversity*,此论文集由 Wilson (1988)编辑,由此这个词开始介绍给广大读者。事实上,“生物多样性”这个词抓住了瞬间的机会,所以能迅速取代“生物的多样性”而流行开来(图 1.2)。像其他使用者(Harper and Hawksworth,1995)一样,我交替使用“生物多样性”和“生物的多样性”。现将联合国环境署[United Nations Environment Programme (UNEP)]的定义(Heywood 1995)引述如下:“生物的多样性”意指生存于各种生态系统(包括陆地、海洋、其他水生系统)的生物变异以及生物部分存在的生态联合体,包括种内多样性、物种和生态系统之间的多样性。

Harper 和 Hawksworth (1995)对生态系统采用了另外的概念,认为生态系统包括自然环境(根据定义没有生物多样性),并建议用“群落”来替代。不论是“生物多样性”或是“生物的多样性”都可以作为选择的词汇时,生物多样性组织水平概念的扩展意味着详细说明怎样使用这个词是重要的。Harper 和 Hawksworth (1995)提出形容词“基因的”、“有机体的”和“生态的”多样性与联合国环境署的定义所表达的 3 个层次相匹配。

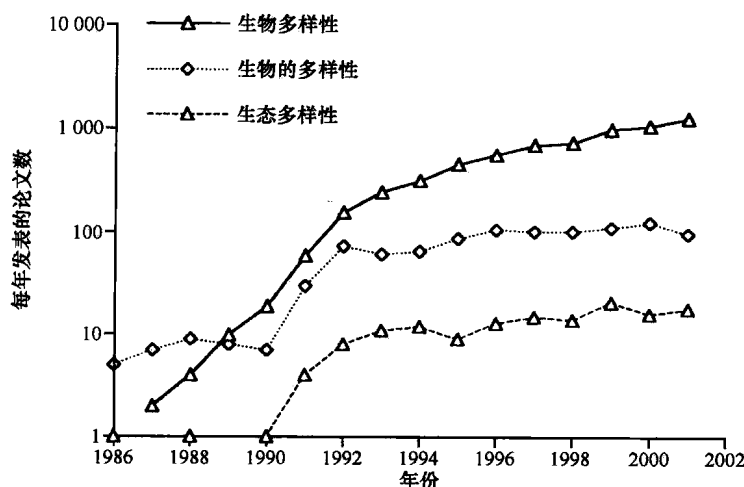


图 1.2 全世界每年发表论文的题目、摘要或关键词提到“生物多样性”、“生物的多样性”和“生态多样性”的篇数(1986~2001 年)。注意, y 轴是对数尺度[数据来自科学网 (<http://wos.mimas.ac.uk/>)]

Hubbell (2001)提出了更集中的定义,与本书的主题更接近。他将生物多样性定义为“在空间和时间具有物种丰富度和物种相对多度的同义词”。

生物多样性概念和“生物多样性运动”概念之间存在重要的区别。生物多样性运动像生物多样性一样与政治和民族问题有关,如杀虫剂的使用、环境经济、濒危物种的命运和土地利用等问题都属于这个范畴。正像 Smith (2000)指出的那样“生物多样性运动与人类渴望的关系超过了与生物焦点问题的关系”。除通过准确评估生物多样性加强生物多样性运动的分析和结果外,将不再进一步考虑生物多样性运动。

“生态多样性”已经成为具有某种重叠意义的词。Pielou (1975)将它定义为“自然生态群落的……丰富度和多样性”。本质上,生态多样性的原来公式可以用多样性指数来度量,这就是我在第一本书(Magurran, 1988)用生态多样性作为书名的原因。Norse 和 McManus (1980) 将生态多样性与物种丰富度同等对待,即比 Pielou 的定义更严格。在广义上生态多样性与生物多样性是同义语 (Harper and Hawksworth, 1995)。生态多样性与群落(或生态系统)多样性相联系,涵盖营养级、生活史范围、生物资源多样性,也包括物种的多样化和丰富程度。这个进化的术语是作者将本书的书名恢复到应用最持久的“生物多样性”一词的原因。现在已很少使用“生态多样性”这个词(图 1.2)。

本书采用的生物多样性定义仅指“在给定的研究单元内物种的多样性和丰富度”,目的是评价描述生物多样性的方法,集中在物种水平上是因为它们是最常见的多样性。人们通常要问的第一个问题是:“在哥斯达黎加有多少种树?”或“在英格兰新森林有多少甲虫?”或“地球上有多少种?”这些重点问题并不排除对系统发育信息(phylogenetic information)的测度,任何情况下这可以用物种多度来加强。将多度涵盖进来是因为它非常重要,还因为物种多度的估计也或多或少涉及相对多度的概念。

Izsák 和 Papp(2000) 给出了生态多样性和生物多样性测度的区别。传统上生态多样性测度,采用物种相对丰富度的方法,但不一定总是如此(Pielou, 1975; Magurran, 1988),

熟悉的例子是 Shannon 指数,将在第四章深入讨论。这种测度对所有种等同对待(见下一节关于多样性测度的假设)。新的测度方法以忽略了物种多度之间的差异为特色,但是我发现 Izsák 和 Papp(2000)的区别是人为的,不仅因为 Pielou 在她之前的一篇关于生态多样性的文章中将系统发生信息纳入测度多样性的方法,也应该注意 Warwick 和 Clarke (2001)分类学差异性方法(最有希望的新方法之一)是 Simpson 指数的一种形式,用它来合并多度数据。因此,应用“多样性测度”涵盖本书的所有方法。

本书使用生物多样性的意义可以划分为两部分:物种丰富度和均匀度(Simpson, 1949)。“物种丰富度”由 McIntosh (1967)提出,代表生物多样性最古老、最直观的测度。物种丰富度只不过是研究单元内的种数。说它简单,意味这个概念定义简单,但测度往往不简单(第三章)。当强调多样性成分测度方法时,使用“物种丰富度测度”。“均匀度”是描述物种多度的变异性。如果一个群落所有种的个体数大致相等(或生物量相似),则认为它是最均匀的;相反,如果物种相对多度差异较大将会导致“不均匀”。本书将在第二章和第三章进一步讨论均匀度的性质。Rao (1982)(Baczkowski et al., 1998 引述)将丰富度和均匀度分别等同于群落大小和外形。“多样性指数”是一个统计量,可以合并丰富度和均匀度的信息。这种混合往往是指“异质性”(Good, 1953; Hurlbert, 1971);同样的原因,能够合并两个成分的多样性测度也可以称为“异质性”测度。对一个成分的加权可能对于所记录的多样性值、样地或数据集等级排列有明显的影响。大量生物多样性测度已经设计出来,本书致力于对它们相对优点的评价。我将遵循这样的约定,即使用“多样性测度”或“多样性指数”指代物种多度(也包括或是物种丰富度)的测度。

## 关于本书内容

本书的最初目的是提供生物多样性测度主要方法的概览,涵盖  $\alpha$  多样性(一定空间单位的多样性)、 $\beta$  多样性(若干区域  $\alpha$  多样性组分的差异)。本书评述了物种多度模型、物种丰富度估计方法和综合多样性统计量。假设读者没有专业的数学和统计学知识,本书的实例包括那些相当容易使用的方法,仅仅需要计算器、电子表格和容易得到的计算机软件,对其他方法也提供了相关文献和计算机软件包;同时,还提供了什么时候使用哪些方法的指南和如何解释计算结果,也考虑了各种方法的局限性。最主要的是,强调了生物多样性研究具有明确既定目标的重要性或可检验假设的重要性(Yoccoz et al., 2001)。

## 本书没有涉及的内容

生态学家能明确地区分格局和过程(Watt, 1947)。本书第 1 个任务侧重于对格局的描述,而对过程的论述则相对较少。例如,解释如何量化不同生境和各种生境之间的差异,没有必要对这些差异的原因做出推断,但格局不能完全从过程分离出来。生态位分割模型是这两个概念连接的体现(Tokeshi, 1999; 见第二章)。解释经验物种多度格局零模型的应用是另一种连接(Hubbell, 2001)。生物多样性测度的这些方面与它们的起源有关,更详细分析方法的可以在下列书中找到:Huston (1994)、Rosenzweig (1995)、Tokeshi (1999)、Gas-

ton 和 Blackburn (2000)、Hubbell (2001)。

寻求解释生物多样性空间和时间变化的学者将过程作为自变量,将多样性作为因变量。对第2个任务多样性和生态系统功能之间的关系也引起了人们的极大关注(Kinzig et al., 2002; Loreau et al., 2002),但这两个变量之间的关系还不十分清楚(Purvis and Hector, 2000)。多样性和功能可能有关,至少当丰富度从低增加到中等水平是如此(Hector et al., 1999; Chapin et al., 2000)。此外,多样性与系统稳定性呈正相关,而稳定性可以抵御干扰(McCann, 2000)。与生态学和进化论的许多观点一样,这些想法由达尔文(1859)首先提出,并论述了 George Sinclair 早在 1816 年的开拓性实验(Hector and Hooper, 2002)。多样性和功能之间存在协变的原因以及协变的结果已经超出了本书的范围。本书评述的这些方法可能存在争论,因为这些研究结果将取决于如何度量多样性。例如,对构造完善的均匀群落实验和模拟可能过高估计多样性与功能关系的强度。更实际的群落可能产生不同的结论,但结论更有代表性(Nijs and Roy, 2000; Wilsey and Potvin, 2000)。

现在最迫切的第3个任务是生物多样性保护。本书意识到这是一个至关重要的努力方向,但作者并不打算提供怎样实现这个目标的建议,因为无数论文所描述的技术构成了保护生物学方法的重要组成部分。这方面的文献非常丰富, Margules 和 Pressey (2000)、Pullin (2002)提供了完整的细目。

最后,因为关注物种,因此没有打算论述分类单元多样性测度,而种(或它的等价物)并不容易鉴定。例如,虽然 Finlay (2002)给出了独立生存的真核微生物全球分布格局的精彩分析,但是涉及微生物领域,物种多样性的概念可能就不适用(O'Donnell et al., 1995)。分子生物学技术正越来越多地用于微生物多样性测度(Fuhrman and Campbell, 1998; Copley, 2002),新出现的技术有很大的潜力,如 DNA 微阵列技术——基因芯片(Brown and Botstein, 1999)。不打算强调种内遗传多样性测度(Templeton, 1995),这是正在不断增加的庞大课题(Hillis et al., 1996; Brettschneider, 1998; Goldstein and Schlötterer, 1999; Schmidtke, 2000; Sharbel, 2000),尽管有一些类似的方法,但是仍然存在明显的差异。

## 生物多样性测度的假设

生物多样性测度基于3个假设(Peet, 1974)。第一,所有种是平等的。这意味着那些有明显保护价值的种,或对群落功能不成比例贡献的种都不能进行特殊的加权。群落中一个种的相对多度仅仅是决定生物多样性测度重要性的因子。种间丰富度测度没有根本区别,丰富度测度对特别丰富的种与异常稀有的种一样对待,然而也有例外。例如,研究工作者要决定是关注特有种,还是比较不同地点这些种的多样性。分类特征是特殊情况,这些测度描述了样本-集聚种的一般相关特性。集聚中分别属于若干个科的种,比其他有相同丰富度和相对多度的种,但为一个属的种具有更高的多样性(Warwick and Clarke, 2001; 见第四章)。此外,多度可能与种的其他特征存在协变关系,如个体大小(Gaston and Blackburn, 2000)。虽然生物多样性测度对这些考虑没有明确强调,但是出现的格局使过程清楚地显现出来,如生态位分割和结构群落的能量分配。

第二,所有个体是平等的。原则上,就所涉及的这些测度来说,加利福尼亚州美洲杉国

家公园的谢尔曼巨杉(按体积算是世界上最大的树)和巨杉(*Sequoiadendron giganteum*)的小籽苗没有区别。实际上,抽样往往是有选择性的。森林植被的典型调查将所有个体以树的直径划分为若干组(Whittaker, 1960),捕鱼拖网和捕捞浮游生物网仅能够捕获那些不能从网眼逃脱的个体。昆虫诱捕器能捕获成年鳞翅类昆虫,而鳞翅类幼虫必须用不同的方法进行调查。取样问题将在第五章进一步论述。

第三,物种多度都是以恰当的、可比较的单位来记录(第五章)的。应用对数级数模型时,多度必须是个体数(虽然这个模型也可用于其他离散数据,如0或1数据,见第二章)。显然,在相同调查中包括不同类型的多度数据是不明智的,如个体数和生物量。基于不同抽样单元的多样性测度没有直接可比性。如果使用不同的多度数据,那么基于相同多样性的统计量,集聚等级的划分结果可能会不同。

## 空间尺度和生物多样性测度

本质上,生物多样性是一门比较科学。研究者非常想知道是否一个地区的多样性超过另一个地区? 或者是否多样性在演替或富集过程中已经发生变化? 哪些区域多样性可以进行比较? 哪些尺度上可以进行研究? 群落似乎是自然的单位(Harper and Hawksworth, 1995)。自从Forbes (1844)首次的爱琴海(Aegean)查明“深海软体动物与放射虫区”以来,生态学家已经认识到物种形成了我们现在称为群落的特征组。群落也与特定的地理地点有关。像Pethybridge和Praeger (1905)指出的那样:

不同的气候、土壤、水分条件和其他各种环境因子是不同群落共存的证据,因此按照生态的观点,植被分布与它的广义区域地理因子密切相关。

除了群落的空间和时间边界外,群落还可以通过组成群落的种间生态关系现状来识别。群落是物种竞争、捕食、寄生和互利共生演出的舞台。的确,资源、种间相互作用和物种多度之间的关系是第二章解释多样性特有格局的关键因素。

然而群落是基础生态学概念,像Fauth等(1996)论述的那样,也是一个不精确的概念。许多生态学教科书给了这个名词相互矛盾的定义。一些学者增加了系统发生的维度来阐述植物或动物群落。某种程度上,这些问题源于在个别研究中强调所有生物多样性的实际困难;仅有极少数具有分类经验的学者能鉴定出脊椎动物和无脊椎动物、植物在特定区域的类群,就更不用说对微生物的鉴定了[见Lawton等(1998)《关于森林物种生物多样性编目所需要知识的论述》]。此外,具有多度数量级差异的类群会产生潜在的统计学问题。例如,Odum (1968)指出,每平方米生物有机体的大致密度对细菌是1021个,对草螽(*Orchelimum* sp.)是10个、对田鼠(*Microtus* sp.)是0.01个、而对空齿鹿(*Odocoileus* sp.)是0.00001。

当研究严格限制在分类单元子集时,往往用群落来代替集聚(assemblages)这个词,但这可能导致人们的困惑。因为正像Fauth等(1996)指出的那样,群落和集聚往往作为同义词交替使用,像共位群(guild)与系综种(ensemble)那样。Fauth等(1996)的研究结果对于生物多样性测度有特别重要的应用价值,论述了由系统发生(phylogeny)、地理(geography)和资源(resource)所描绘的3个重叠区域物种的相互联系(图1.3)。

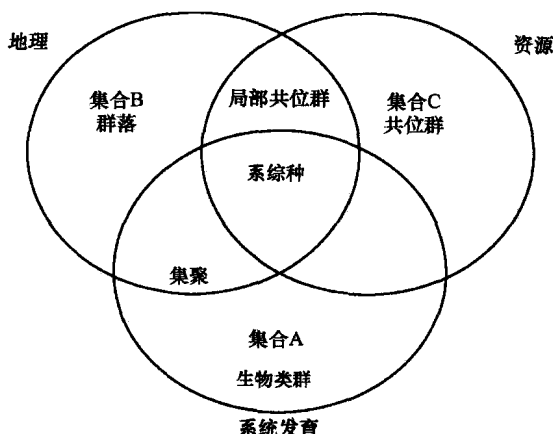


图 1.3 Fauth 等(1996)用维恩图将物种分配到由地理、资源和系统发育所定义的 3 个生态集合。按照他们的定义,群落由在特定空间和时间存在的物种组成。群落中分类学相关的种称为集聚,而集聚中利用共同资源的成员称为系综种,它们在生物多样性研究中往往是最常见的实体[经 Fauth 等(1996)允许重绘]

在图 1.3 中,3 部分的第 1 部分——系统发育(集合 A),包括共同亲缘的物种。群落属于集合 B,定义为在特定地点和时间出现的物种集合。为了适应这个可操作的定义,必须确定群落的地理边界。这种边界既可能是自然的(如一个池塘的所有种),也可能是人为的(如 1m<sup>2</sup> 草地内的所有种)。因此,生态相互作用与其说是群落条件,倒不如说是群落结果。按照 Fauth 等(1996)的观点,关键点是群落既不是由系统发育(集合 A)划界,也不是由资源利用(集合 C)来划界。共位群属于第 3 个集合,定义为以相同方式利用相同资源的种组(Root, 1967)。

这 3 个集合的交集澄清了其他广泛使用的术语和概念。集聚由群落系统发育相关的物种组成。局部共位群包括共享资源和属于同一群落的种。没有单一的、通用的词来描述集合 A 和 C 的交集,但交集的物种往往作为功能描述符,如“海洋丽鱼”。最后,集聚包含相互影响的种,这些种具有共同的资源利用方式和共同的祖先。

原则上,物种 3 个集合中的任意一组多样性都能够进行分析。然而大多数学者出于对涉及上述物种逻辑和统计学的原因,集中关注聚集和系综种。通过清楚区分多样性的范围,Fauth 等(1996)构思的生物多样性框架澄清了原来模糊的概念,并使得对生物多样性的比较更为简单易行。

然而,并非所有生态学家都相信群落是间断的、具有明确边界的、有意义的单位。化石记录表明,随着冰期缓和,由于个别类群的迁移,集聚可能随机形成。对于群落是否具有时间和生态有效性,人们持有异议。此外,生态实体可以认为是自相似的,即在所有空间尺度存在相同的异质性格局。自相似模型能用来对物种相对多度进行预测,也能够得到与某些自然格局相一致的结果(Harte and Kinzig, 1997; Harte et al., 1999a; 也见第二章的讨论)。Wilson 和 Chiarucci (2000) 根据意大利托斯卡纳(Tuscany)林地的数据,利用种-面积曲线检验了这些理论,得出结论:对于特定的水平,没有证据表明在空间连续体我们能分出“群落”,但是 Wilson 和 Chiarucci (2000)也承认,群落这个词是方便的标签,并且很容易被