

数学生态学导论

余世孝 编著

科学技术文献出版社

数学生态学导论

余世孝 编著

科学技术文献出版社

(京)新登字 130 号

2760/08

内 容 简 介

本书介绍了种群与群落生态两个研究水平上有关数学方法的应用,共十二章。内容包括有关数学模型的涵义与类型以及生态模型的建立;种群增长的确定性与时机性模型、矩阵模型;物种生态位参数的测度;分布格局类型及其检验、聚集强度的测定;数据的类型与变换及相似性系数;一元与多元线性回归、逐步回归与非线性回归分析等;等级聚类法、逐步聚类法、有序样本的聚类以及模糊聚类;距离判别、贝叶斯判别、逐步判别、费歇判别、信息判别以及特征集合分析;主分量分析、主坐标分析、因子分析;有关典范相关分析、典范列联表分析等。最后附一计算机软件简介。本书对各种数学方法有较为严格的推导,并有大量生态学尤其是植物生态学方面的应用实例,可供生态学的各个分支领域、地学与农林业有关方面的科技人员、教师以及大学高年级本科生、研究生参考或作教材。

图书在版编目(CIP)数据

数学生态学导论/余世孝编著. —北京:科学技术文献出版社,1995.8

ISBN 7-5023-2286-8

I. 数… I. 余… III. 数学:生态学-概论 N. Q141

中国版本图书馆 CIP 数据核字(94)第 14503 号

科学技术文献出版社出版

(北京复兴路 15 号 邮政编码 100038)

北京国马印刷厂印刷 新华书店北京发行所发行

1995 年 8 月第 1 版 1995 年 8 月第 1 次印刷

850×1168 毫米 32 开本 9.625 印张 257 千字

科技新书目:349—067 印数:1—1500 册

定价:13.00 元

前 言

自从德国学者 E. Haeckel (1866) 引入“生态学 (ecology)”这一术语，作为“研究生物及其环境相互关系”的一门学科以来，“生态学”的发展已经历了一百多年的历史。近三十年来，代表着宏观综合的生态学，与以分子生物学 (molecular biology) 为代表的微观分析，已成为现代生物学发展的两个主要方面。

近代生态学研究的一个显著标志，是由定性描述阶段转入到定量与实验研究。数学生态学 (mathematical ecology) 就是根据数学的原理和方法来分析和解释生态学中各种现象以及数量资料的学科，它是生态学发展过程中逐渐与数学结合，特别是近几十年来，由于电子计算机的应用促进了生态学广泛应用各种数学分析方法，尤其是多元统计分析而形成的。

数学的力量在于提供一种能表达思想特别是极复杂关系符号逻辑的能力，而同时又保持了表达式的简明性，从而使数学成为自然科学各分支的基础。而在生物学领域众多的分支学科中，生态学与遗传学是目前最为广泛地应用到数学方法的两个学科。

按照生物组织水平的不同，生态学的研究常划分为四个水平：个体、种群、群落和生态系统。除了一般的实验数据常需要进行统计检验之外，目前数学方法的应用主要涉及种群、群落和生态系统三个水平的研究。而数学方法的应用，主要涉及两方面的内容。一是数学模型的组建，这方面较广泛应用于种群与生态系统水平的研究，有关生态系统水平的数学模拟与分析，目前已形成一独立的、内容非常广泛的分支学科——系统生态学 (system ecology)，因此本书将主要涉及种群水平的研究内容。另一方面的内容是统计分析的应用，尤其是多元统计的应用，已形成目前广泛应用于群落学

研究的聚类与排序方法。如果包括了应用一元统计分析的内容，目前正日渐形成一门新的学科——统计生态学（statistical ecology），它是目前数学领域涉及生态学研究方面的主要内容之一。

通常数学生态学所涉及的研究对象包括动物、植物，所包含的研究内容较为广泛。但目前对数学方法在两类对象的应用研究并不同步，相对地说，有关动物尤其是昆虫方面的研究较为全面，特别是有关模型的建立。而统计分析特别是多元统计分析则较广泛地为植物生态学家所采用。

尽管数学方法在生态学中的应用，早就随着该学科的诞生和发展而被广泛采用，但数学生态学直到近三十年来才形成一较为独立的分支。目前数学生态学仍处于迅速发展阶段，而日益发展成为生态学领域的一个重要分支。国际上，它的发展日新月异。而在国内，有关数学生态学的专著或教材主要集中在动物特别是昆虫领域，而涉及到植物生态学方面的目前仍寥寥无几，开创性的文著当推《植物生态学的数量分类方法》（阳含熙、卢泽愚 1981）。

本书是依据作者多年从事植物数量生态学的教学和研究经验总结而成，作为导论性书籍，它不可能对数学生态学领域的方方面面加以详述。另一方面，限于作者的水平，文中错误难免，希望各位专家、读者批评指正，以便日后有机会加以改进和补充。

本书的完稿和出版，有赖于多年来国家教育委员会、霍英东教育基金会对我承担的有关数量植物生态学领域方面课题的资助，包括“国家教委优秀年轻教师基金”、“国家教委留学回国人员专项基金”、“霍英东教育基金会高等院校青年教师基金”。它的完成，也离不开我的家人以及多位同事的支持和帮助，在此一并致以深深的谢意。

作者

1994年8月

于广州康乐园

目 录

第一章	生态学中的数学模型	1
第一节	数学模型的涵义与类型	1
一、	模型的涵义	1
二、	模型的类型	2
第二节	数学生态学模型的建立	5
第二章	种群动态模型	7
第一节	种群增长的确定性模型	7
一、	种群指数增长	7
二、	种群逻辑斯谛增长	9
三、	逻辑斯谛方程的拟合	10
四、	逻辑斯谛方程的改进模型	14
第二节	种群增长的随机模型	15
第三节	种群增长的矩阵模型	17
一、	Leslie 矩阵模型	17
二、	Vandermeer 改进模型	19
三、	稳定性的确定	20
第三章	物种生态位测度	23
第一节	生态位超体积的涵义	23
一、	基础与实现生态位的涵义	25
二、	n 维生态位超体积的分割	29
第二节	物种生态位中心点	31
一、	理论生态位中心点	32
二、	实现生态位中心点	36
三、	生态位扩散系数	37
第三节	物种生态位宽度	38
一、	未考虑资源利用率的测度	39
二、	考虑资源利用率的测度	40

三、多维生态位宽度的测度	42
第四节 物种生态位重叠	46
一、经典生态位重叠的测度	47
二、多维生态位重叠的测度	49
第五节 物种生态位分离	49
第六节 生态位测度应用实例	52
一、生态位中心点	55
二、生态位宽度	58
三、生态位重叠	59
四、生态位分离	65
第四章 种群分布格局	68
第一节 分布格局类型	69
一、随机分布格局	69
二、均匀分布格局	70
三、集群分布格局	71
第二节 格局检验	75
一、分布系数测定	75
二、 χ^2 检验	76
第三节 聚集强度	79
一、丛生指数	79
二、平均拥挤系数	79
三、聚块性指数	80
四、负二项分布参数 k	82
第四节 格局分析	83
一、相邻格子样方法	84
二、二维网函数插值法	86
第五章 数据的类型与变换	88
第一节 数据及其类型	88
一、多元数据的表示	88
二、数据的类型	89
三、数据类型的转化	91
第二节 数据的变换	94

一、加权变换·····	94
二、标准化·····	96
三、其他调节形式的变换·····	100
第六章 相似性测定·····	101
第一节 均方列联表系数·····	101
第二节 内积系数·····	102
一、内积和系数·····	103
二、协方差系数·····	104
三、相关系数·····	105
第三节 距离系数·····	106
一、明氏距离·····	107
二、马氏距离·····	111
三、B 模距离·····	112
四、切比雪夫距离·····	113
五、高斯距离·····	114
六、测地距距离·····	115
第四节 概率系数·····	115
第五节 相似系数与相异系数的转化·····	117
一、相似系数转化为相异系数·····	117
二、相异系数转化为相似系数·····	118
第七章 回归分析·····	119
第一节 一元线性回归分析·····	119
一、回归方程的建立·····	120
二、回归方程的显著性检验·····	121
三、预报·····	125
第二节 多元线性回归分析·····	127
一、回归方程的建立·····	127
二、回归效果的检验·····	132
第三节 逐步回归分析·····	136
第四节 非线性回归分析·····	142
一、计算过程·····	142
二、可化为线性回归的非线性回归·····	144

第八章	聚类分析	147
第一节	等级聚类法	147
一、	最近邻体法	148
二、	最远邻体法	149
三、	中线法	150
四、	形心法	150
五、	类平均法	151
六、	离差平方和法	152
七、	可变法	154
八、	等级聚类法的统一形式	154
九、	应用实例	155
第二节	逐步聚类法	158
一、	确定聚类雏形	158
二、	固定类群数目的聚类	160
三、	可变类群数目的聚类	160
第三节	有序样本的聚类	161
一、	数学分析	162
二、	计算步骤	164
三、	应用实例	164
第四节	模糊聚类分析	167
一、	模糊关系	168
二、	模糊等级聚类法	172
三、	模糊ISODATA聚类法	173
四、	应用实例	176
第九章	判别分析与特征集合分析	181
第一节	判别分析	181
一、	距离判别分析	181
二、	贝叶斯判别分析	185
三、	逐步判别分析	189
四、	费歇判别分析	195
五、	信息判别分析	199
第二节	特征集合分析	201

第十章	分量分析	206
第一节	主分量分析	207
一、	主分量分析的数学原理	208
二、	主分量分析的计算步骤	211
三、	应用实例	213
第二节	因子分析	219
一、	因子分析的模型	220
二、	因子分析的近似求法	223
第三节	主坐标分析	228
一、	主坐标分析的数学模型	228
二、	主坐标分析的步骤	232
第十一章	典范变量分析	237
第一节	典范相关分析	237
一、	数学分析	238
二、	计算步骤	242
第二节	典范列联表分析	247
第十二章	非线性排序	259
第一节	非度量多维标度	259
一、	非度量多维标度的步骤	260
二、	应用实例	263
第二节	无倾向主分量分析	265
附录	计算机软件GINGKO V1.0简介	269
参考文献		272
作者索引		284
术语索引		287

第一章 生态学中的数学模型

数学模型广泛应用于各个自然科学分支以及工程学、经济学等领域，它在生态学研究中的意义，也越来越受到人们的重视。目前在种群水平研究上所涉及到的有关数学方法，主要是数学模型的构造。

第一节 数学模型的涵义与类型

我们首先介绍有关数学模型的涵义与类型，然后在下一节简要介绍数学生态学模型的建立步骤，以此作为深入介绍以后各章内容的基础。

一、模型的涵义

简单地说，模型（model）是系统的某种抽象或简化，或者说模型提供了对一个系统的表达方式。何谓“系统（system）”，系统这一名词最初起源于物理学，原意是指“有条理、有秩序地放在一起”的意思，通常用于指一些成分有机组成的集团，它相对于别的集团来说有一定的独立性。因此从物理学的观点来看，系统的大小或范围是随人们研究问题的角度不同而不同。近代，“系统”的概念已广泛地应用于各自然科学、工程学科等领域。概括而言，任何现象，不管是属于结构的或是功能的，只要具有两个或两个以上可以分离的成分，且这些成分之间存在着某种相互作用，就可以视为一个系统。系统无处不在，无时不有。总的来说具有下面两个基本特征：

①相关性：如果系统中任一要素对其他要素发生作用，则其他要素也都对该要素发生作用；

②整体性：系统对外界作用的反应是系统整体的反应，而不是某个要素单独的反应，系统的这种整体性完全依赖于系统内部诸要素的相互联系。

生物与其环境的不可分割的整体观念，早为人们所认识。1935年英国学者 A. G. Tansley 首次提出了“生态系统”的概念。近代的“生态系统”概念，是指在特定时间、一定空间内，生物及非生物的环境因素通过不断的物质循环和能量流动而互相作用、互相依存的统一整体。生态系统是自然界的基本功能单位。

诚然，从“系统”的定义出发，生物学所涉及的“系统”范围将不仅限于“生态系统”这一范畴，而是包含了整个生命系统的七个层次，即分子、细胞、个体、种群、群落、生态系统、生态圈。例如，考虑种群增长模型，种群就被视为“系统”而作为建模的对象。

二、 模型的类型

模型一般包括了数学模型 (mathematical model) 和物理模型 (physical model)，两者分别应用数学或物理的手段对系统的本质元素加以形式上的表述。我们在本书所涉及的是有关数学模型的内容，它通过以符号表示的一个方程或方程组来代表有关一个系统的某一假说或假设，一般用于描述系统行为的数量方面，或对其作出预测。

数学模型的分类常依其实际应用意义或模型的性质不同而划分为多种类型。S. E. Jørgensen (1986) 就曾归纳出九类模型：

①研究模型与管理模型

依据所建立的模型是用于研究或管理的目的而划分为研究模型 (research model) 与管理模型 (management model)。一般地，

建立研究模型的目的在于了解系统各成分之间的因果关系；管理模型则通过系统的行为分析，以寻找最优的管理策略。

② 确定性模型与随机模型

根据模型是否考虑到随机变量参数来划分为确定性模型（deterministic model）与随机模型（stochastic model）。这是目前数学生态学模型中最为常见的划分方法之一。

③ 分室模型与矩阵模型

分室模型（compartment model）的状态变量通过与时间有关的微分方程来确定；矩阵模型（matrix model）则在数学表达式中使用了矩阵。

④ 归纳模型与整体模型

模型如果考虑了较多的细节就称归纳模型（reductionistic model）；若仅考虑到一般的原理就称为整体模型（holistic model）。

⑤ 静态模型与动态模型

这也是一种最常用的模型区分方法，依据变量是否作为时间的函数来划分。静态模型（static model）只适用于时间上单一的系统，或者系统的行为不随时间的变化而发生变化。动态模型（dynamic model）则用于研究一定时间范围内的系统行为，它常用微分方程或差分方程来描述，前者用于表达系统的状态随时间的连续变化，一般适合于生命长、世代重叠而且数量很大的种群，后者则使用离散的时间步长，一般适合于生命短、世代不重叠的种群，或者是生命长、世代重叠但数量少的种群。

⑥ 分布参数模型与集中参数模型

分布参数模型（distributed parameter model）将变量视为时间与空间的函数；集中参数模型（lumped parameter model）则将参数视为常量。

⑦ 因果模型与黑箱模型

根据系统的输入与输出是否考虑到与状态的关系而划分为因果

模型 (causal descriptive model) 和黑箱模型 (block box model)。

⑧ 线性模型与非线性模型

根据模型的数学表达式是否为线性 (一次方程) 而划分为线性模型 (linear model) 与非线性模型 (nonlinear model)。线性模型的广泛应用在于它遵循迭加原理。

⑨ 自治模型与非自治模型

根据方程的导数是否依赖于时间来确定。自治模型 (autonomous model) 中的自变量不依赖于时间因素, 而非自治模型 (non-autonomous model) 中的自变量为时间的函数, 使得方程的导数依赖于时间。

模型有时还被区分为理论模型与经验模型。经验模型只根据研究者的观察或实验, 而不根据理论来构造。

最一般的划分方法, 则是依据系统分析手段的不同而将数学模型划分为解析模型和模拟模型两大类:

(一) 解析模型

解析模型 (analytical model), 也称理论模型 (theoretical model), 运用数学的关系把原来系统中各变量按照某功能, 而建立起诸如微分方程、差分方程的关系式。例如种群增长的逻辑斯谛方程就是一个例子。相对而言, 解析模型使用较为复杂的数学知识, 并且通常有一些熟知的数学方程式的特性可以利用。

解析模型依照变量之间的关系又划分为确定性模型、随机性模型和模糊性模型三类。

1. 确定性模型

这种模型把一个变量作为其他变量的确定性函数, 表现为一种固定的和唯一的结果。或者说, 模型所涉及的对象具有确定性或固定性, 对象之间又具有必然的关系, 而模型中的有关参数为已知, 而不是依据统计分析估计而来。

2. 随机性模型

这种模型所涉及的对象具有随机性。也就是，有随机变量参数出现于模型中。很显然，一个随机模型的结果不会始终如一，即使其他常数和初始数值相同，模型也会随着随机因素而发生变异，而建立这种模型的目的就在于其反映了生物在生态系统中所发生的变异，因此通常认为它更接近于真实情况。

3. 模糊性模型

在描写模糊现象的模糊集合论的基础上，现代数学还区分出模糊性数学模型，它所涉及的对象及其关系均具有模糊性。

(二) 模拟模型

模拟模型 (simulant model)，也称为数值模型 (numerical model)、计算机模型 (computer model)，常使用较为简单的数学知识，并与电子计算机相结合，即将分析方程式置于计算机上并探讨其结果。

Maynard Smith (1974) 则把“模型”与“模拟”两者加以区分，认为“模型”一词的应用应限于尽可能少地包含细节的普遍概念的描述，而“模拟”则是具有实践的数学描述，且这种描述应尽可能包含有关的细节。

“模拟”目前在生态学研究中的应用主要在“生态系统”这一水平上，近二三十年来，由于数学、控制论、计算机技术等渗透于生态系统的研究，从而形成了系统生态学这一独立分支。因此，有关“模拟”的内容本书不再涉及。

第二节 数学生态学模型的建立

对系统进行分析的目的在于建立模型。模型的建立通常有助于将某一复杂现象进行概念化、数学化、系统化，用于了解一个系统的现状，评价其优劣，预期未来发展，以便提出新的假设。一般地讲，模型应该比真实系统更易于理解或描述得更充分，对于那些处于稳定状态的系统的变化过程，它可用于描述，而对于那些失去稳

定状态的系统，通过模型的建立，以提出达到稳定的办法。也就是说，一个有效的模型，它不但可用于解释系统正发生什么变化，而且如果系统有了某些变化，它可预测将发生什么。

生态学研究数学模型的建立，一般是要求通过构思一个在生态学意义上相当现实、近似于真实的系统，用于模拟自然过程使之能够正确、至少是近似地预言真实系统的未来发展。一般地，建立模型的步骤通常可以从下面几方面考虑：

①根据所考虑的系统的相关资料，确定哪些是需用于建模的重要部分。一般地，模型不可能包括系统所有特征，但应包括系统的主要特征，复杂的模型还应分解为多个亚模型；

②在此基础上，进一步确定这些系统特征的生态学关系怎样，而所建立起的模型目的在于解决哪些具体问题；

③定义并描述所涉及系统状态的变量——状态变量，这是构造模型所不可缺少的，状态变量通常用符号加以表示；

④依据物理、化学或自然规则，或根据实践经验找出状态变量之间的关系式，即数学模型；

⑤通常模型应包含一些参数和常数。参数之不同于常数，在于它在不同的解时常有变化，但是在一个解的整个过程中具有一个给定数值。一般采用不同的参数值去解一个模型，以考察某些假设如何影响模型的结果；

⑥一般地，计算机将应用于模型的拟合过程。这一点包含两方面的内容，一方面用于模型的求解，另一方面是将预期的数值与实验数值进行比较。

第二章 种群动态模型

就其原意而言，英文单词“种群 (population)”与统计学上抽样时的“总体 (population)”相同。生态学中的“种群”，通常是指在一特定时间内，群落中一物种的所有个体的总和。近代，狭义地讲，种群是指定居于某一区域的一物种所有个体，这个区域相对来说应该较小，以使个体间能自由交配 (Pielou 1974)。广义地讲，种群是指在特定时间、一定空间内，一物种的个体总和。

种群动态，是指种群在数量上随时间的变动。有关它的研究，是生态学的基础，它与种群空间分布构成种群生态学的核心。

数学模型是描述种群数量变动的主要手段之一，除了有助于对种群的了解外，通常数学模型的建立，可以使复杂的种群动态系统简化，同时对某一时期种群大小进行预报。在理论生态学通常使用微分方程等形式较为简单的解析模型，在实际应用中有时也借助电子计算机来应用模拟模型。

第一节 种群增长的确定性模型

根据是否考虑了随机因素，种群增长的模型主要包括确定性模型和随机性模型两种类型。本节首先讨论不含随机变量的确定性模型。

一、种群指数增长

假设一种群在时刻 t 时的大小为 N_t ，设 t_1 、 t_2 为两个瞬时时刻，且 $t_2 > t_1$ ，则 $\Delta t = t_2 - t_1$ ，表示间隔时间长度，而 $\Delta N = N_{t_2} - N_{t_1}$