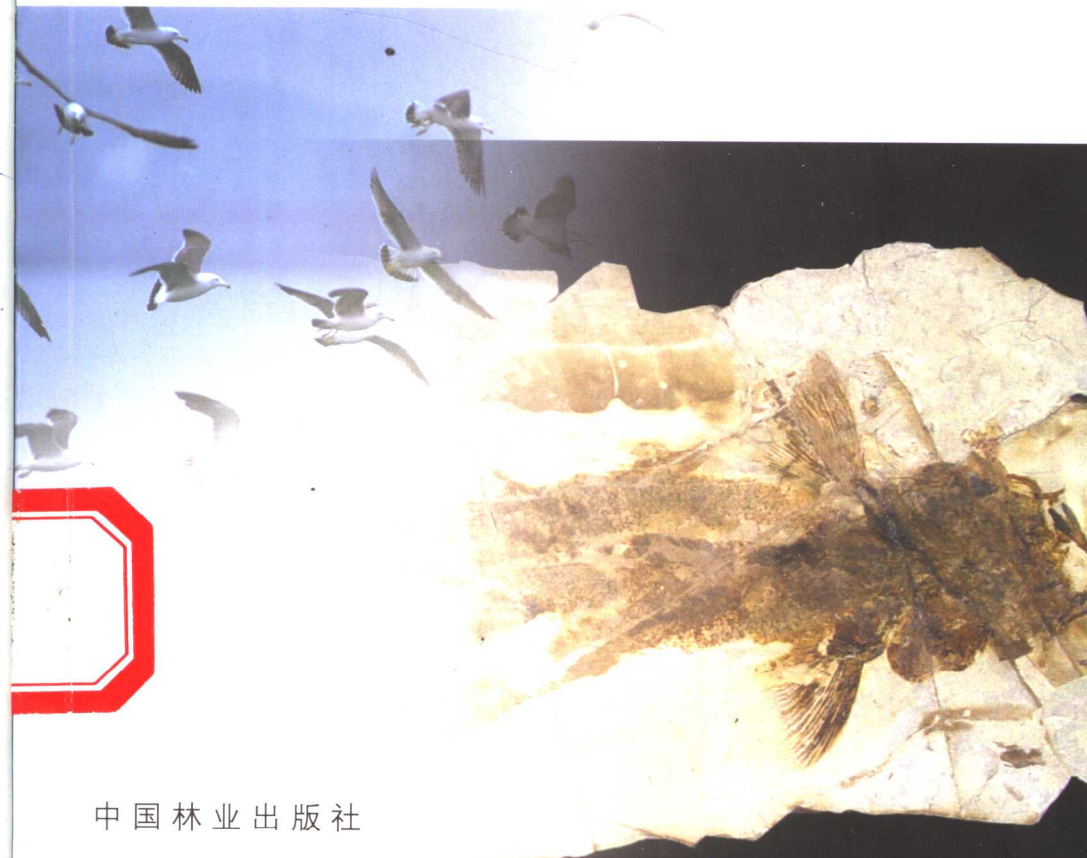


陶玲 任珺 / 编著

进化生态学的 数量研究方法



中国林业出版社

进化生态学的数量研究方法

陶 玲 任 珺 编著

中国林业出版社

内容提要

本书主要论述了进化生态学领域中常用的数量研究方法。全书共5章,内容包括近年来在生物群落、物种多样性、生物分类、生物种群生命表及生物遗传多样性方面的数量研究方法,介绍了国内外在进化生态学领域中,从宏观水平到分子水平的数量研究方法,有分析和研究方法的比较,还包含了大量研究实例的分析和计算,数量研究方法的应用性和可操作性特点明显,具有很强的实践指导意义。

本书适合于生态、环境、生物、农、林、医等领域科研和生产部门的工作人员参考,也可作为大学或相关专业的中等学校师生教学参考用书。

图书在版编目(CIP)数据

进化生态学的数量研究方法/陶玲,任璐编著. -北京:中国林业出版社, 2004. 4

ISBN 7-5038-3735-7

I. 进… II. ①陶… ②任… III. 进化学说-生态学-研究方法 IV. Q149

中国版本图书馆CIP数据核字(2004)第017707号

出版 中国林业出版社(100009 北京西城区刘海胡同7号)

E-mail: cfphz@public.bta.net.cn 电话: 66184477

发行 新华书店北京发行所

印刷 北京地质印刷厂

版次 2004年5月第1版

印次 2004年5月第1次

开本 880mm×1230mm 1/32

印张 6.5

字数 200千字

印数 1~1500册

定价 25.00元

前 言

进化生态学直接的起源是 19 世纪下半叶的达尔文主义。达尔文主义的自然科学基础是建立在种群思想 (population thinking) 上的。进化是一种种群现象, 没有种群概念就不可能理解进化。进化的本质是一个生态过程, 生态背景是进化过程的舞台 (Hutchinson, 1966, 1978; 王智翔, 1989)。20 世纪 70 年代后, 出现了大量的以进化生态学研究途径为特征的新学科, 如生态遗传学 (ecological genetics)、种群生物学 (population biology)、达尔文生态学 (Darwinian ecology)、进化遗传学 (evolutionary genetics)、进化生物学 (evolutionary biology) 等, 这些新学科都力图把以往分开的种群生态学和种群遗传学结合起来。之所以出现名目繁多的学科名称, 主要是研究者的学科背景及各自的研究方向不同。从事这一研究领域的学者多是生态学家或遗传学家, 以及进化论者。就从事种群研究而言, 有数学理论学家和博物学家之分。

进化生态学、种群生态学和生态遗传学有着相似的研究内容和研究途径, 可视为同义词。进化生态学可以定义为: 研究生态系统各级组成之间及其与生态环境背景之间的生态关系的进化规律的学科。其研究内容涉及生物多样性和种群结构问题的生态与遗传基础; 生活史多样性与演化过程及对策; 种间关系 (竞争、捕食、寄生等) 的协同进化; 生物群落和生态系统的多样性及系统演化。

进化生态学不仅是一门新兴的交叉学科, 也是一种新的方法论。野外观测与室内实验分析研究手段的结合是进化生态学研究途径的显著特点。经验性的观察是传统的方法, 包括对种群内数

量、分布型和遗传变异的统计，以及生物和非生物环境因子的调查分析，得出种群特征的时空动态与环境的生态关系。实验及实验结果的数学解释和分析是研究进化生态学的最好方法。实验包括野外的自然实验和室内实验，后者随分子生物实验技术的发展而不断丰富。由实验和经验性的观察中可进一步推导出理论模型，从而提供决定群落和种群演化与遗传变异水平的解释框架，以深入探讨生物进化现象，循序渐进逐步完善进化生态学的理论及其研究方法。

从 20 世纪 50 年代起，系统概念和计算数学的方法渗入生态学研究领域。此后，越来越多的学者运用数学模型来描述生态现象，预测及模拟生态系统、生物群落、种群及个体的进化方式和规律。60 年代后，计算机模拟在性质和规模上都摆脱了传统实验的局限性，使应用数学方法来分析生态系统中各级结构及其与环境背景间的生态关系变得十分容易，这不仅大大加快了生态研究的进度，开拓了更为广阔的研究领域，而且使进化生态学的研究方法变得越来越有效和精确。

进化是事物发展的普遍性原理在生命世界里的特殊形式，在生态学的各个层次上，进化的透视是必需的，也是十分有用的。在区分生物学科中的两大类问题：“是什么”和“为什么”中，前者包括着对现今自然界生物多样性的系统描述和命名分类，后者则是对这种生物多样性的形成过程和原因、机制的回答。进化生态学就是对后者进行解释。进化生态学是生态学发展的主流学科，它的出现和蓬勃发展是学科发展融合的必然产物，也有着融合各门生物专业的相同目的，并以融会贯通的时空尺度和相辅相成的研究途径为研究路线，在具有遗传体制的生命系统中强调个体生态的研究，在联系松散的生命系统中注重各种生态关系和过程的形成和进化。它综合生态和进化的研究途径，考虑近期和终极的双重因素，在生态和进化的时间尺度下，对正在发生进化的具体实体进行研究，所要回答的都是各学科关注的生物学上的基本问题。它不是简单地囊括从高等级生命层次到低等级生命层

次的研究，而是以生命体的适应问题及其生态和遗传机制为始终贯穿的主题，从而构建出一幅从个体、种群、群落到生态系统的演化图景。

本书共5章，其中第1章、第2章由任珺编写；第3章、第4章、第5章由陶玲编写。在本书的编写过程中，兰州交通大学教务处和环境与市政工程学院给予了大力支持。

本书为兰州交通大学“青蓝”人才工程基金资助项目。本书能够编著出版，还要感谢党承林教授（云南大学）、刘新民研究员（中科院寒区旱区环境与工程研究所）和赵德安教授（兰州交通大学）的帮助和鼓励。另外，要感谢刘家玲女士（中国林业出版社）、祝光华和郭彦英两位研究生在收集资料和整理书稿等方面的无私帮助。

本书在编写过程中，参阅并引用了国内外许多学者的文献、研究成果和已发表的图表资料，特表示感谢。

书中若有不当之处，敬请广大读者批评指正。

编著者
2004年元月

目 录

前 言

第一章 生物群落研究方法	(1)
第一节 生物群落的数量特征.....	(2)
第二节 生物群落数量特征的调查方法.....	(9)
第三节 生物群落梯度分析方法.....	(12)
第四节 生物群落多样性的测度方法.....	(20)
第五节 生物群落边缘效应及其强度的测定.....	(45)
第六节 群落演替的数量分析方法.....	(48)
第七节 群落的稳定性与动态测度.....	(50)
第二章 物种多样性及种间关系研究方法	(55)
第一节 物种多样性模型.....	(55)
第二节 种多度的统计模型.....	(60)
第三节 物种多样性的测定方法.....	(63)
第四节 种间关联指数.....	(69)
第五节 种间相关系数.....	(71)
第六节 种间分离指数.....	(73)
第七节 物种生态位及其测度方法.....	(74)
第八节 种间种群相互作用类型及其研究方法.....	(85)
第三章 生物分类的数学方法	(91)
第一节 生物分类的原始数据.....	(91)
第二节 数据变换和数据标准化.....	(96)
第三节 相似性概念的数量化.....	(99)
第四节 表征分类的分类运算.....	(107)
第四章 生物种群生命表研究方法	(117)

第一节	实验种群生命表	(117)
第二节	自然种群生命表	(122)
第三节	植物种群生命表	(134)
第五章	遗传多样性检测及其分析方法	(137)
第一节	遗传多样性原理	(137)
第二节	检测遗传多样性的主要方法	(143)
第三节	遗传多样性分析方法	(160)
参考文献		(185)

生物群落研究方法

生物群落学和其他学科一样,在定性的基础上逐渐开始定量的研究。数量是一个客观的尺度,明确又具体,易于理解和比较,可以避免许多概念上的混淆和由此引起的争论。在多数情况下,不可能对全部研究的对象进行数量实测,取样不当,所得数据会引起貌似精确而实际谬误的结论。数量工作所费的劳动和代价,就其增加的准确度来讲,也有一个成本与结果的权衡问题。虽然电子计算机使处理大量数据较为容易,但在野外要取得大量数据还是有不少困难的。这就更增加了权衡的分量。

估量方法可以有效减轻数量特征实测的困难。在应用估量方法时,准确程度显然与调查者的熟悉程度很有关系,一个地区或一个群落所得的经验在不同地区或不同群落不能完全通用。关于估计方法的误差大小也有一些研究。Ellison(1942)用点样方法(一共 2400 个点)估计禾本科植物的盖度,不同人的估计差异达 12% ~ 20%。Goodall(1952)也用点样方法,他认为在移动铁针时最易引起误差,而采用铁针不动的方法,由 3 个人分别估计,结果发现其中 1 人的结果总比其他 2 人偏高,误差的原因显然是由于各人判断植物是否接触铁针的看法不同。我们在野外工作时也会发现,决定一个植物是否在样方之内,以及决定一个萌发的芽是否算作一个萌条,诸如此类的问题在很大程度上都由主观判断,但必须明确定出标准,并且加以说明。

另外,有些数量特征是绝对的数值,不受样方大小的影响,例如密度、断面积、盖度、郁闭度等等。而频度则是与样方大小密切相关,是相对于所有样方来讲的。

第一节 生物群落的数量特征

1. 多度

多度(abundance)是指群落内每种植物的个体数量,其解释和调查方法很不一致,大体可分两类。一类是专指群落内调查地段每种植物个体的相对数量,常用估计的方法测得。另一类是样方内每种植物的实测株数,它可以是单株个体的数目,也可以是根状茎植物的地上枝条数或丛生植物的丛数等。还有人把多度表示为相对多度(relative abundance)和平均多度(average abundance),前者指某种植物的个体数目与样方中所有种全部数目的百分比;后者指全部样方内某种植物的株数与该种植物出现的样方数目的比值。多度应限于用作生物个体数量多少的估计指标,它的优点是迅速、不受样方大小的限制,宜于概查(Sugihara, 1980)。

2. 密度

密度(density)是指单位面积,严格说应指空间的个体数,用公式表示为:

$$D = N/A \quad (1-1)$$

式中: D 为密度; N 为样方内某种植物个体的全部数目; A 指样方面积。

另外,密度也可以表示为(Braun-Blanquet):

$$A_m = 1/D \quad (1-2)$$

式中: A_m 表示每个生物个体所占的平均面积。

密度是一个实测的数值,只限于在一定面积的样方内才能计算。它又是一个平均数值,所以在不同群落进行比较时应说明样方的大小,不能单纯用单位面积多少个体来比较,这个数值受到分布格局的影响,所以同一密度并不总是同一数量。

美国 Wisconsin 学派开始用相对密度一词,其公式是:

$$\text{相对密度} = \frac{\text{某种植物的个体数目}}{\text{全部植物的个体数目}} \times 100\% \quad (1-3)$$

相对密度反映群落内各种植物数目之间的比例关系,以便比较。此外种数密度(species density)一词是单位面积内的平均种数,类似于种丰富度(species richness)。

3. 距离

距离(distance)指的是某种植物的两个植株之间的平均距离。密度和距离的平方存在一定的关系,得到平均距离后,可以换算出平均每株所占的面积。因此,可得到密度值。

4. 盖度

盖度(cover or coverage)指植物地上部分垂直投影的面积占地面的比率(Post, 1862)。它反映了地面上下的生存空间,在用绝对数值表示时,不受样方大小的影响,比较客观,容易估计或实测。

单个植物种的盖度叫做种盖度;一个群落的覆盖度叫做群落总盖度;群落不同层的盖度称为层盖度。种盖度之和可以超过群落总盖度,因为有重叠现象。种盖度在一定程度上能够反映植物种的多度、频度、生活型等重要特征,所以是一个非常重要的生态学指标,在植被分析中有着重要地位。

种盖度可以直接用百分率表示,称做百分比盖度(percentage cover)。它可以是0~100%之间的任何值。如果盖度用小数表示,就相当于林学上的郁闭度(canopy density)。盖度也可以表示为有序多状态的等级值,叫做盖度等级(cover class)。盖度等级有五级制、十级制等,最常见的是 Braun-Blanquet 五级制和 Domin 十级制(表 1-1)。

表 1-1 盖度等级表

等级值	Braun-Blanquet 等级	Domin 等级
1	盖度 < 5%	盖度非常小,仅 1~2 株
2	6% ~ 25%	盖度 < 1%
3	26% ~ 50%	1% ~ 4%
4	51% ~ 75%	5% ~ 10%
5	76% ~ 100%	11% ~ 25%
6	—	26% ~ 33%
7	—	34% ~ 50%
8	—	51% ~ 75%
9	—	76% ~ 90%
10	—	91% ~ 100%

盖度的测定可以用目测估计,也可以用样点(测针)或者网格法测得。

草本植物用点样方来测定盖度,原理也简单,任何一个有限面积,只可能有3种情况:全部覆盖、部分覆盖和全部不覆盖。当样方无穷小接近一个点时,就只有完全覆盖和完全不覆盖两种情况,可以根据点的接触情况,即可计算盖度。此外,还有人用样线法,根据植物地上部分与线的接触程度,分别计算百分率。此法不能反映枝叶互相交错的情况,树木还可以做树冠水平投影图,草本植物还可用放大仪实测做图。

5. 基面积

基面积是植物基部的平均面积,一般对乔木、灌丛或丛生草本植物用这一指标,在林中基面积被广泛用于估算材积量。基面积通常是一个样方中随机测若干个样树,取其平均值。对某些树种由于特殊的生物学特征,如板状根、支柱根等,使其根基部逐渐加粗或扭曲变形,因而采用胸高面积或胸径来代替基面积。胸高面积是植物胸高处(距地面约1.3m处)的截面积。胸高面积常被用作优势度的指标。

6. 优势种与优势度

(1)优势种(dominants) 指对于群落中其他种有很大影响,而本身受其他种的影响最小的种。按照这一定义除单种或2种组成优势的群落外,在很多情况下,必须通过群落内全部或至少大部分种的个体生态学研究才能决定优势种,否则难免有不同程度的臆测。

优势种的另一种解释是指具有最大密度、盖度和生物量的种。很多学者认为最大的密度、盖度和生物量,即意味着在群落中具有最大的影响,事实上二者并不完全一致。

在森林学上优势种又具有另一种解释:根据林木分化结果,林木分成4或5级,其中优势种是指较大的林木,树冠充分发育,形成最高一层的林冠,受到充分光照。

在热带生态学中还常遇到超越种(emergent species)一词,意思是指热带雨林中形成超出一般林冠之上的少数树木,它们于演替早期即出现,在演替后期相对稳定的阶段仍然高高存在。

(2)优势度(dominance) 表示一个种的优势程度,用的较多的是

相对优势度(relative dominance)。在林学中常使用重要值表示一个树种的优势程度,表示为:

$$\text{重要值} = \frac{\text{相对密度} + \text{相对优势度} + \text{相对频度}}{300} \quad (1-4)$$

$$\text{相对密度} = \frac{\text{某一种的个体数}}{\text{全部种的个体总数}} \times 100\% \quad (1-5)$$

$$\text{相对优势度} = \frac{\text{某一种的基面积之和}}{\text{全部种的基面积之和}} \times 100\% \quad (1-6)$$

$$\text{相对频度} = \frac{\text{某一种频度}}{\text{全部种的频度之和}} \times 100\% \quad (1-7)$$

日本学者沼田真(1979)认为,优势度应综合四项指标,即

$$\text{优势度} = \frac{\text{相对多度} + \text{相对盖度} + \text{相对频度} + \text{相对高度}}{400} \quad (1-8)$$

$$\text{其中: 相对多度} = \frac{\text{某个种的多度}}{\text{所有种的多度之和}} \times 100\% \quad (1-9)$$

$$\text{相对高度} = \frac{\text{某个种的平均高度}}{\text{所有种的平均高度之和}} \times 100\% \quad (1-10)$$

$$\text{相对盖度} = \frac{\text{某个种的盖度}}{\text{所有种的盖度之和}} \times 100\% \quad (1-11)$$

还有学者认为,优势度也应考虑种的相对重量,这在实际研究中用得很少。

7. 频度

频度(frequency)是指某植物出现在样方内的百分率。它是反映某种植物分布均匀程度的一个指标,在随机分布情况下,密度和频度的关系可用以下公式计算:

$$m = -\ln\left(1 - \frac{F}{100}\right) \quad (1-12)$$

式中: m 为样方中平均株数; F 为频度。

频度是一个综合概念,与盖度、密度不同,它受到密度、分布格局、个体大小、样方数目和大小的影响。频度的测定非常简单,能够综合反映密度和分布格局。严格来说,频度限于指样方内计算的频度,即:

$$\text{频度} = \frac{\text{某一种出现的样方数目}}{\text{全部样方数目}} \times 100\% \quad (1-13)$$

频度也可表示为相对频度。在测定频度时,应注意样方的大小。样方不能太大,因为频度是反映种在一个群落内的分布,如果样方大到与群落代表样地等同,那么就可以代表种所在的群落类型。一般测量频度的样方明显小于分类和排序中的样方,我们将其称为小样方。比如在草地研究中,如果群落代表样方为 $5\text{m} \times 5\text{m}$,则小样方应该在 1m^2 之内。

8. 高度

植株高度(height)指示生长情况、生长势,以及竞争和适应的能力。在研究中常将高度分为不同的等级以便进行比较,比如有人将大洋洲森林按高度分为 $>30\text{m}$, $10 \sim 30\text{m}$, $<10\text{m}$ 3个等级。在草地学方面,放牧季节开始与草的高度有关,而牧草的最后高度又可作为放牧是否过度的指标。高度通常分为最高、最低与平均3项,可以实测,也可以估计。

9. 生物量和产量

生物量(biomass)是一个种在一个样方中的重量(干重或鲜重),可分为地上部生物量和地下部生物量,前者用的较多。产量(yield)是单位面积内的生物量,如果样方大小相同,二者一致,产量可分为营养体产量、种子产量等。在草地生态学中,生物量数据一般用直接收割称重的办法测得;林业中对于灌丛和乔木种,一般采用构造数学模型或预报方程的办法进行估测。

10. 体积

体积(volume)指植物体所占的空间大小,也称为容积,林业上通常用到的材积量就是体积的一种。对于草本植物和小灌木,可以用排水的方法进行测定,乔木则常用计算的方法求得树干的体积,而略去枝叶部分。

11. 存在度和恒有度

存在度(presence)指某种植物在同一植被类型中,在空间上分隔的各个群落中出现的百分率。在调查时一般采用代表样地(relevés)法,样地大小要求代表所在的群落(一个群落只取一个样地)。因此,在植被表中,存在度 P 以百分比表示:

$$P = \frac{\text{某种出现的样地数}}{\text{样地总数}} \times 100\% \quad (1-14)$$

恒有度(constance)则要考虑样地的面积,即如果进行比较的样地面积相同,一个种出现的相应百分比就称为恒有度。有人把某种出现的数目叫做绝对恒有度(absolute constance),而把百分比叫做相对恒有度(relative constance)。

存在度和恒有度是进行群落排表分类的基础。它们可以分为 5 个等级。

20% 以下的恒有度称为稀少;

20.1% ~ 40% 的恒有度称为低恒有度;

40.1% ~ 60% 的恒有度称为中等恒有度;

60.1% ~ 80% 的恒有度称为较高恒有度;

80.1% ~ 100% 的恒有度称为高恒有度。

12. 确限度

确限度(fidelity)是指某种植物局限于某一植物群落类型的程度。根据法瑞学派的标准,确限度可分为 3 种类型 5 个等级(张金屯, 1995):

(1) 特征种(characteristic species) 确限度 5, 确限种(exclusive species)指完全或几乎完全地出现在某一群落类型中的种。确限度 4, 偏宜种(selective species)指特别偏爱某一群落,但也可在其他群落中发现。确限度 3, 适宜种(preferential species)指在若干群落中出现,但在其中一个群落中生长最好,成为优势种或主要种。

(2) 伴生种(companion) 确限度 2, 伴随种(indifferent species)指对任何群落都没有明显选择的种,可出现在任一群落中。

(3) 偶见种(accidental) 确限度 1, 外来种(strange species)指偶然发现的或是从其他群落侵入的种,或是演替中残留下来的种。

在 Braun-Blanquet 排表分类中,确限度的确定是重要的一步,若确限度的确定误差较大,则分类精确度较低。表 1-2 是 Braun-Blanquet 推荐的确限度确定指标。

表 1-2 确限度级的确定

确限度	研究的群落		对比的群落	
	存在度与恒有度级	盖度 - 多度级	存在度与恒有度级	盖度 - 多度级
5	IV - V	3 - 5	I - II	+ - 2(1)
	IV - V	+ - 2	I	+ - 2
	I - III	+ - 5	无或极稀少	
4	IV - V	3 - 5	II - III(IV) 残遗或先锋种	+ - 2(1)
	III - IV	+ - 2	II - III	+ - 1(2)
	I - III	+ - 2	II - II(III)	+ - 2
		+ - 2	I(稀少)	+
3	I - V	3 - 5	I - V	+ - 2
	I - V(生活力正常)	r - 5(生活力正常)	低(生活力衰退)	低(生活力衰退)
2	I - V(各种生活力)	r - 5(各种生活力)	低(生活力衰退)	低(生活力衰退)
1	I(生活力衰退)	+ - 1	高	高

13. 群集度

群集度(sociability, gregariousness)是分布格局的一种粗略估计,它是衡量某种植物群集程度的指标,用5级制描述种的群集度。

群集度 1, 单株生长;

群集度 2, 少数植株成小群或小丛生;

群集度 3, 生长成小斑块, 垫状或大丛;

群集度 4, 生长成大斑块, 地毯状;

群集度 5, 生长成大群或大片, 覆盖整个样方, 通常是单一的种群。

14. 生活力和繁殖力

生活力(vitality)的强弱和繁殖力(fecundity)的大小是植物种在群落中的地位及未来发展趋势的重要标志, 用4个等级来表示生活力和繁殖力的强弱。

I 长势强, 良好发育, 有规律地完成生活周期;

II 可进行营养繁殖, 但不能完成生活周期(有性生殖不完全);

III 长势弱, 营养繁殖微弱, 不能完成生活周期;

IV 偶然发芽,但不是营养繁殖。

15. 种—面积曲线和最小面积

随着样方面积的扩大,样方内的种数也随之增加,最初增加很快,以后逐渐缓慢,形成一条曲线。研究面积和种数的关系常采用3种方法:

- ① 随机设置的大小不一的样方;
- ② 同一地段逐渐扩大面积的样方;
- ③ 将一定数目随机设置的小样方的结果相加。

其中第一种方法最佳;第二种方法大样方中套小样方,将使小样方中出现罕见种也必然在大样方中出现,而有夸大种数的缺点;第三种方法不仅有此缺点,还有忽视集群分布的缺点。

群落最小面积(minimal area)是最小的能表现群落全部特点的面积。有3种研究方法:即根据种属组成、种属组成的均匀度和种的频度。种数—面积曲线逐渐趋于水平,许多学者认为此时的面积即是最小面积。Cain (1938)指出种数—面积曲线上有一个转折点(break),在此以后曲线即趋水平。他发现转折与二轴 X/Y 的比例大小有关,因而建议面积增加 $1/10$,种数也增加 $1/10$ 的方法。北欧学派认为,恒有度达 90% 的为恒有种,当恒有种的数目不再增加时的样方面积就是最小面积。

第二节 生物群落数量特征的调查方法

物种丰富度、多度、密度、盖度、优势度等数量特征是反映群落组成结构、群落变异及群落之间比较分析的依据。进行群落学研究,这些数量特征是必不可少的。调查获取数量特征资料的方法很多,这里仅介绍几种常用的简单方法。

1. 样方法

虽然在昆虫等一些小型动物的群落或种群数量研究中也常常使用样方法取样,但样方法则是植物群落调查中使用最普遍的取样技术。样方法(quadrate method)是以一定面积的样地作为整个研究区域的