

生物多样性模型的理论分析^{*}

岳天祥 周成虎

(中国科学院地理研究所资源与环境信息系统国家重点实验室)

李振清 倪 健

(中国科学院植物研究所植被数量生态学开放研究实验室)

摘 要 本文首先概括了 50 年代以来公开发表的 27 个生物多样性模型和有关专家对其中大多数模型的批评。在此基础上,以使用最广泛的 Shannon 模型为例,剖析了大多数生物多样性模型不能被成功应用于实践研究的根源所在;以基于分维几何学的物种多样性模型为例,从理论上分析了这种综合生物多样性模型的完备性。并以位于中国东北样带 (NECT) 东部的温带针阔叶混交林地区的 8 个样地作为案例,对比分析了 Shannon 模型大样本要求的局限性和基于分维几何学的综合生物多样性模型的实用性。

关键词 生物多样性 Shannon 模型 综合模型 理论分析

根据联合国环境与发展大会报告^[1],生物多样性是丰富性和均一性的统一,包括:生态系统多样性、物种多样性和基因多样性。我国的一些专家将生物多样性划分为:景观多样性、生态系统多样性、物种多样性和基因多样性^[2]。因此,综合联合国环境与发展大会报告和我国专家的讨论,我们将生物多样性划分为景观单元^[3]多样性、物种多样性和基因多样性。

1 生物多样性模型之剖析

1.1 生物多样性模型评述

50 年代以来,不同的学者从不同的角度建立了一系列描述生物多样性的模型。这些多样性模型共有 27 个,可大体归纳为以下 6 组模型,即:基于分维几何学理论多样性、信息熵理论的物种多样性、假定了分布模式的多样性、Simpson 思路的多样性、单纯考虑物种数相对于物种个体总数变化和物种梯度变化模型。

许多生态学家发现,上述大多数多样性模型是有缺陷的。例如,Odum (1969) 在他们的试验中发现,农药减少了昆虫物种的数量(丰富性),但是,增加了幸免于难物种的均一性,在这种情况下,均一性和丰富性这两个重要的多样性方面就相互抵消,所以,Shannon 模型的运行结果混淆了多样性这两个截然不同方面的表现^[3,10]。Pimm (1994) 认为许多多样性模型忽视了物种相对丰度的变化,只注重物种一览表本身,例如,单纯考虑物种数相对于物种个体总数变化的模型。Harper 和 Hawksworth (1996) 指出, Simpson 模型对一

^{*} 中科院“九五”重大和特别支持项目 (KZ95T-03-01-02) 资助。

些目的是不恰当的, 因为模型对物种丰富但不均一群落的运行结果比物种不丰富但均一群落的值小是可能的。下面我们以 Shannon 模型为例来分析这些缺陷的原因所在。

1.2 Shannon 生物多样性模型剖析

Shannon 的信息论是应用数理统计方法研究信息处理和信息传递的科学, 信息熵是 Shannon 将通讯科学由定性阶段发展到定量阶段的一个关键概率模型。

设 S 代表一组事件 E_1, E_2, \dots, E_n , 它们出现的概率分别为 p_1, p_2, \dots, p_n , 并且, $0 \leq p_k \leq 1$ ($k=1, 2, \dots, n$), $\sum_{k=1}^n p_k = 1$, 则, 事件 E_k 的自信息被定义为

$$I(E_k) = -\log p_k \quad (1)$$

自信息 $I(E_k)$ 的加权平均值即为 S 的 Shannon 熵 $H(S)$,

$$H(S) = -\sum_{k=1}^n p_k \log p_k \quad (2)$$

因为, 一个事件的自信息是随其不定程度 (uncertainty) 的增加而增大, 所以 Shannon 熵是一个系统不定程度的度量。在表达式 (1) 和 (2) 中, 当对数分别以 2、e、10 为底时, 信息量和熵的单位分别为比特 (bit)、奈特 (nat)、迪西特 (decit)。

(1) Shannon 模型应用局限——大样本要求

根据 Shannon 模型的推导过程^[6], 这一点是显而易见的。

假定
$$N = \sum_{i=1}^M n_i \quad (3)$$

并且
$$R = \frac{N!}{\prod_{i=1}^M n_i!} \quad (4)$$

其中 N 为个体总数; M 为物种种类数; n_i 为第 i 种物种的个体数。

则

$$H = \frac{\ln R}{N} = \frac{1}{N} (\ln N! - \sum_{i=1}^M \ln n_i!) \quad (5)$$

根据 Stirling 公式

$$n! = \left(\frac{n}{e}\right)^n (2\pi n)^{\frac{1}{2}} e^{w(n)} \quad (6)$$

$$\begin{aligned} H &= \frac{1}{N} \left(\ln \left(\left(\frac{N}{e}\right)^N (2\pi N)^{\frac{1}{2}} e^{w(N)} \right) - \sum_{i=1}^M \ln \left(\left(\frac{n_i}{e}\right)^{n_i} (2\pi n_i)^{\frac{1}{2}} e^{w(n_i)} \right) \right) \\ &= -\sum_{i=1}^M p_i \ln p_i + \varepsilon(n_1, n_2, \dots, n_m) \end{aligned} \quad (7)$$

其中 $e \approx 2.7183$; $\pi \approx 3.1416$;

$$\frac{1}{12(n+0.5)} < w(n) < \frac{1}{12n} \quad (8)$$

$$\varepsilon(n_1, n_2, \dots, n_m) = \frac{1}{2N} (\ln(2\pi N) - \sum_{i=1}^m \ln(w\pi n_i)) + \frac{w(N) - \sum_{i=1}^m w(n_i)}{N} \quad (9)$$

$$p_i = \frac{n_i}{N} \quad (10)$$

当 $n_i \geq 100$ 时, 我们可以得到一个近似表达式, 即 Shannon 模型^[45]

$$H \approx - \sum_{i=1}^M p_i \ln p_i \quad (11)$$

(2) Shannon 模型参数的不完备性、不准确性

多样性与面积有着非常密切的关系。如果您在一个较大的地区抽样, 您将会发现较多的物种。物种数量和面积的关系被表达为:

$$M = n \cdot \left(\frac{1}{S}\right)^{-D_0} \quad (12)$$

或

$$\log M = \log m + D_0 \cdot \log S \quad (13)$$

其中 M 是物种的数量; S 是面积; m 为平均每公顷面积上的物种数; D_0 是 Hausdorff 分维数。

由世界保护监测中心 (the World Conservation Monitoring Center) 等, 联合汇编的研究报告表明: 区域面积缩小十倍, 会导致物种数量减少一半。也就是说, D_0 的近似值为 0.30。

联合国环境计划署的“全球生物多样性评价”报告指出, 生态多样性最重要的量度是物种的丰富性, 而物种的丰富性与面积有着非常复杂的关系, 因此, 当我们在不同尺度面积上比较多样性时, 必须小心谨慎。

可见, 面积参数对物种多样性的度量是非常重要的, 但它在模型中没有任何反映。

(3) Shannon 模型表达多样性的局限性

在 Shannon 模型 $H \approx - \sum_{i=1}^M p_i \ln p_i$ 的核心函数是 $f(x) = x \ln x$ 。这个函数不是严格递增的。因为 $\frac{df(x)}{dx} = \ln x + 1$, 所以, 当 x 大于 0.36787944, 小于 0.36787944 和等于 0.36787944 时, $\frac{df(x)}{dx}$ 分别大于零, 小于零和等于零。换句话说, 当 x 大于 0.36787944 时, $f(x) = x \ln x$ 递增; 当 x 小于 0.36787944 时, $f(x)$ 递减; 当 x 等于 0.36787944 时, $f(x)$ 达到最小值。

因此, 在 Shannon 模型中, 第 i 种物种所占的比例 p_i 小于 0.36787944 时, 多样性指数 H 将随 p_i 的增加而增大; 当 p_i 大于 0.36787944, H 随 p_i 的增加而减小; 当 p_i 等于 0.36787944 时, 不管 p_i 增加还是减少, H 总是减小^[7]。

2 生物多样性综合模型研究

对确定的地点和时间, 基于分维几何学的物种多样性模型可表达为^[6]

$$d_{\text{species}} - 1 = \frac{\ln \left(\sum_{i=1}^m (n_i)^{\frac{1}{2}} \right)^2}{\ln N} \quad (14)$$

下面我们式 (14) 为例, 来证明基于分维几何学的综合生物多样性模型在理论上是合理的。

2.1 该模型能够表达多样性的‘均一’性方面

公式(14)的右边可分解为三个基本函数

$$f(x) = \ln x \quad (15)$$

$$g(n_1, \dots, n_m) = \left(\sum_{i=1}^m n_i^{\frac{1}{2}} \right)^2 \quad (16)$$

$$h(n_1, \dots, n_m) = \sum_{i=1}^m n_i \quad (17)$$

因为 $\frac{df(x)}{dx} = \frac{1}{x} > 0$ (其中 $x > 0$), $f(x)$ 是一个严格递增函数; 同时, $g(n_1, \dots, n_m)$ 在约束 $\sum_{i=1}^m n_i = N$ 条件下, 有最大值 $m \cdot N$ 。因此, 该模型可表达多样性的均一性方面。

根据 Lagrange 乘数法, $g(n_1, \dots, n_m)$ 达到最大值的必要条件是

$$\frac{\partial g(n_1, \dots, n_m)}{\partial n_j} + \lambda \cdot \frac{\partial k(n_1, \dots, n_m)}{\partial n_j} = 0 \quad (18)$$

其中 $j=1, 2, \dots, m$;

$$k(n_1, \dots, n_m) = N - \sum_{i=1}^m n_i \quad (19)$$

微分方程(18)的解为 $n_j = \frac{N}{m}$, 其中 $j=1, 2, \dots, m$ 。

因此, 当所有物种的个体数相同时, 该多样性模型达到其最大值。这就意味着此模型可以表达多样性的均一性方面。模型(14)的最大值可表达为

$$\text{Max}_{n_i} \{d_{\text{species}}\} = \frac{\ln m}{\ln N} = D_0(m, N) \quad (20)$$

其中 $D_0(m, N)$ 是物种数 m 关于总生物量 (或个体总数量) N 的 Hausdorf 分维数。

2.2 该模型能够表达多样性的‘丰富’性方面

其依据之一是

$$\frac{\partial \ln(g(n_1, \dots, n_m))}{\partial n_j} = \frac{1}{(n_j)^{\frac{1}{2}} \cdot \sum_{i=1}^m (n_i)^{\frac{1}{2}}} \quad (21)$$

$$\frac{\partial \ln(h(n_1, \dots, n_m))}{\partial n_j} = \frac{1}{\sum_{i=1}^m n_i} \quad (22)$$

$$\frac{\frac{\partial \ln(g(n_1, \dots, n_m))}{\partial n_j}}{\frac{\partial \ln(h(n_1, \dots, n_m))}{\partial n_j}} = \frac{\sum_{i=1}^m n_i}{(n_j)^{\frac{1}{2}} \cdot \sum_{i=1}^m (n_i)^{\frac{1}{2}}} \quad (23)$$

因此, 当 $n_j = \frac{N}{m}$ 时

$$\frac{\frac{\partial \ln(g(n_1, \dots, n_m))}{\partial n_j}}{\frac{\partial \ln(h(n_1, \dots, n_m))}{\partial n_j}} = 1 \quad (24)$$

其中 $j=1, 2, \dots, m$ 。

另一依据是

$$\frac{\partial g(n_1, \dots, n_m)}{\partial n_j} = n_j^{-\frac{1}{2}} \cdot \sum_{i=1}^m (n_i)^{\frac{1}{2}} \quad (25)$$

$$\frac{\partial h(n_1, \dots, n_m)}{\partial n_j} = 1 \quad (26)$$

而且, 当 $m>1$ 时, $\frac{\partial g(n_1, \dots, n_m)}{\partial n_j} > 1$ 。

3 应用示例

3.1 物种多样性综合模型在抽样调查中的实用表达式

由式 (12) 知, 平均每公顷面积上的物种数 m 与任意面积上物种数 M 的关系为

$$m = M \cdot (S)^{-D_0} \quad (27)$$

其中 S 为面积; D_0 是 Hausdorf 分维数, 随地理区域和时间变化。

在以下 NECT 东部温带针阔叶混交林的案例研究中, 所有样区的面积都小于 1 公顷, 因此, 根据 (27) 式, 可将 (14) 式转换为下列表达式,

$$d_{species} = \frac{\ln(\sum_{i=1}^M (\frac{n_i}{N})^{\frac{1}{2}} + M \frac{1}{2} (S^{-D_0} - 1)^{\frac{1}{2}})^2}{\ln(N)} \quad (28)$$

其中 M 为样区的物种数; n_i 为样区平均每公顷面积上第 i 种物种的生物量 (或个体数); N 为样区平均每公顷面积上所有物种的总生物量 (或总个体数); S 为样区面积; D_0 是 Hausdorf 分维数。当 S 为 1hm^2 时, (28) 式即还原为标准的表达形式。

对于不同的生物群区, D_0 的取值是有差异的。例如, 朱华等 (1998) 针对云南西双版纳地区的三个主要热带雨林群系, 即番龙眼—果榄仁林 (*Pometia pinnata*—*Terminalia myriocarpa* Forest)、大药树林—龙果林 (*Antiaris toxicaria*—*Pouteria grandiflora* Forest) 和望天树林 (*Parashorea chinensis* Forest), 建立了表 1。

表 1 热带季节雨林群落样方面积与种数关系

样方 Plot	1	2	3	4	5	6	7	8
面积 Area (m^2)	500	1 000	1 500	2 000	2 500	3 000	3 500	4 000
乔木 Tree	37	50	63	72	81	86	91	93
灌木 Shrub	8	11	12	14	14	15	16	17
草本 Herbaceous plant	17	19	21	24	25	25	25	26
合计 Total species	62	80	96	110	120	126	132	136

根据表 1 可得, 对于云南西双版纳地区的热带季节雨林群系, 乔木的面积与种数关系为:

$$M = 148 \cdot (S)^{0.461} \quad \text{相关系数为 } 0.997 \quad (29)$$

$$\text{灌木为 } M = 23 \cdot (S)^{0.344} \quad \text{相关系数为 } 0.992 \quad (30)$$

$$\text{草本为 } M = 32 \cdot (S)^{0.217} \quad \text{相关系数为 } 0.979 \quad (31)$$

$$\text{整个群系为 } M = 201 \cdot (S)^{0.391} \quad \text{相关系数为 } 0.997 \quad (32)$$

也就是说,对云南西双版纳地区的热带季节雨林群系的乔木、灌木、草本和整个群系, D_0 的取值分别为 0.461、0.344、0.217 和 0.391。对 NECT 东部温带针阔叶混交林的 D_0 取值,需我们具体研究。

3.2 东北温带针阔叶混交林树种多样性

张新时院士 1991 年提出的中国东北温带森林—草原陆地样带,在 1993 年被列为 IGBP 陆地样带之一,并定名为中国东北样带 NECT (North East China Transect)。这条中纬度温带以降水为驱动因素的样带,选择在东经 $112^\circ \sim 130^\circ 30'$ 之间,沿北纬 $43^\circ 30'$ 为中线设置,东西延伸约 1 600km,南北幅度约 300km。该样带的植被类型可分为东、中、西 3 段:东部的温带针阔叶混交林地带,中部的低地草甸、农田地带和西部温带草原地带。本案例研究中的 8 个样区位于 NECT 东部的温带针阔叶混交林地区。

多样性指数最小的两个样地都仅有两种树种,它们分别是样地 S8 (多样性指数为 0.32) 和样地 S6 (多样性指数为 0.33);样地 S8 是以落叶松占绝对优势的人工落叶松林,即落叶松与蒙古栎的个体数之比为 31:1;样地 S6 是以红松占绝对优势的人工红松林,即红松与黄榆的个体数之比为 11:2。多样性指数最大的两个样地为 S1 和 S4,它们的树种最多,分别为 14 和 13;然而,因为样地 S4 是数种分布较均匀的硬阔叶混交林,它的多样性指数(为 0.60)大于树种数略多一些,而色木槭、紫椴和蒙古栎占一定优势的样地 S1 的多样性指数(为 0.56)。也就是说,多样性指数由物种的绝对密度和物种间个体的相对密度这两个要素来确定。

4 讨论

物种生物量多样性与土地承载能力和景观单元多样性有较密切的关系^[4];物种个体数量多样性与基因多样性和种群灭绝有较密切的关系。景观单元多样性模型已成功的应用于我国的南方地区^[9]。本文主要对物种个体数量多样性模型进行了案例分析。

通过 NECT 东部的温带针阔叶混交林的案例研究,可归纳出以下结论和需要讨论的问题。

(1) 在 NECT 东部温带针阔叶混交林的 8 个样区中,乔木的株数都小于 100,因此,按照 Shannon 模型的大样本要求,它从理论上讲,不能用于这 8 个样地的乔木物种多样性计算。

(2) 根据 Drees (1954) 的研究结果,对印度尼西亚邦加的热带雨林,2 500m² 接近群落最小面积,它作为获得群落种类组成特征的样方面积是合适的。朱华等 (1998) 的研究结论是:为体现一个具体森林类型的基本植物区系组成,至少 1hm² 的累加取样面积是必需的;如果最适单个样方面积为 0.25hm²,对于一个具体的森林类型,至少 4 个这样的样方是需要的。要获得综合多样性模型对中国东北样带 NECT 的准确运行结果,还需要我们对 NECT 样带的最适取样面积进行具体研究。这是模型对数据质量的需求。

参考文献

- [1] United Nations. Report of the United Nations Conference on Environment and Development. New York: United Nations Publication, 1993.
- [2] 马克平. 试论生物多样性的概念. 生物多样性, 1993, 1 (1): 20—22.
- [3] 陈述彭. 大比例尺景观制图方法及其实验. 北京: 科学出版社, 1958.
- [4] Forman, R. T. T. Land Mosaics: The ecology of landscapes and regions. New York: Cambridge University Press, 1995.
- [5] Odum, E. P. Basic Ecology. Philadelphia: Saunders College Publishing, 1983.
- [6] Yue, T. X. (岳天祥), Haber, W., Grossmann, W. D. et al. Discussion on Models for Species Diversity and Suggestion on a Comprehensive Model. ECOMOD, 1998, September: 1—15.
- [7] Yue, T. X. (岳天祥), Haber, W., Grossmann, W. D. et al. Towards the satisfying model for biological diversity. Ekologia, 1998, 17 (3).
- [8] Yue, T. X. (岳天祥), Haber, W., Grossmann, W. D. et al. A method for strategic management of land. In: Y. A. Pykh, D. E. Hyatt, R. J. M. Lenz (eds.) Systems Analysis Approach. London: EOLSS Publishers Co Ltd, 1999, 181—201.
- [9] Yue, T. X. (岳天祥), Haber, W., Herzog, F. et al. Models for DLU Strategy and Their applications. EKOLOGIA, 1998, 17 (4).
- [10] Odum, E. P. The strategy of ecosystem development. Science, 1969, 164: 262—270.

A Theoretical Analysis on Models for Biological Diversity

Yue Tianxiang Zhou Chenghu

(State Key Lab of Resources & Environment Information System,
Institute of Geography, Chinese Academy of Sciences)

Li Zhenqing Ni Jian

(Laboratory for Quantitative Ecology of Vegetation, Institute of Botany,
Chinese Academy of Sciences)

Abstract

This paper summarizes 27 models published since 1949 for biological diversity, and criticisms of most of the models from many specialists. The causes why most of the models could not be successfully applied in practice are analyzed, taking the Shannon model as an example, and the theoretical completeness and availability of the comprehensive models are proved, taking the model based on fractal geometry as an example. According to the case studies of 8 sampled areas in the zone of temperate mixed coniferous and broad-leaved forests of the Northeast China Transect (NECT), limitations of Shannon model because of its requirement for a large number of samples and the applicability of the comprehensive model based on fractal dimension are compared and discussed.

Key words: Biological diversity Shannon model Comprehensive model Theoretical analysis