

## 云贵鹅耳枥群落物种多样性及其刀切法估计

梁士楚<sup>1,2</sup>, 王伯荪<sup>1</sup>

(1. 中山大学生命科学院, 广东 广州 510275; 2. 广西红树林研究中心, 广西 北海 536007)

**摘要:** 采用 Simpson 指数(D)、Shannon-Weiner 指数(H)和均匀度(E)等, 分析了中亚热带喀斯特山地云贵鹅耳枥群落及其演替过程中的物种多样性特征, 并用刀切法对 Simpson 指数和 Shannon-Wiener 指数进行了估计。结果表明, 云贵鹅耳枥群落的 Simpson 指数为 1.14-3.88, Shannon-Weiner 指数为 0.50-2.43, 均匀度为 0.19-0.71。随着群落的发育和演替, 其物种多样性呈现“高→低→高”的动态变化。Simpson 指数的刀切估计值为 1.14-3.88, 估计区间为 1.04-5.10; Shannon-Weiner 指数的刀切估计值为 0.52-2.58, 估计区间为 0.24-3.14。刀切法是一种比较有效的估测物种多样性的方法。

**关键词:** 云贵鹅耳枥群落; 物种多样性; 刀切法

中图分类号: Q948.15 文献标识码: A 文章编号: 1005-3395(2001)02-0129-07

## SPECIES DIVERSITY OF *CARPINUS PUBESCENS* COMMUNITY AND ITS JACKKNIFE ESTIMATION

LIANG Shi-chu<sup>1,2</sup>, WANG Bo-sun<sup>1</sup>

(1. School of Life Science, Zhongshan University, Guangzhou 510275, China;

2. Guangxi Mangrove Research Center, Beihai 536007, China)

**Abstract:** The characteristics of species diversity of *Carpinus pubescens* community and its successional community on the karst mountains in an area of 1600 m<sup>2</sup> in Guiyang, Guizhou Province, were analysed using the formulas of Simpson's and Shannon-Weiner's indices, and evenness. The individual number, plant height and breast height diameter (DBH) of all trees higher than 2.5 cm in DBH were measured. The two indices were further estimated by the jackknife procedure. The results showed that Simpson's index of the community ranged from 1.14 to 3.88, Shannon-Weiner's index from 0.50 to 2.43, and evenness from 0.19 to 0.71. With the development and succession of the community, the species diversity showed a trend of high → low → high. The jackknifing estimation value of Simpson's index of the community ranged from 1.14 to 3.88, and its estimation interval from 1.04 to 5.10, while of Shannon-Weiner's index ranged from 0.52 to 2.58, and its estimation interval from 0.24 to 3.14. The jackknife method is suggested to be a more effective tool for estimating the index of species diversity.

**Key words:** *Carpinus pubescens* community; Species diversity; Jackknife method

物种多样性能够表征生物群落组成结构的数量特征,反映生物群落的生境条件差异以及稳定程度等,因此它在生物群落生态学研究得到了广泛的应用<sup>[1-3]</sup>。刀切法(jackknife method)是由Quenouille于1956年提出的一种非参数估计方法,Tukey对于这一方法也提出了很重要的建议和猜想,并希望它能成为一种简便的统计手段<sup>[4-6]</sup>。由于刀切法具有减少偏性和给出估计区间的优点,它的应用领域几十年来在不断地扩大,并且取得了较大的进展<sup>[4]</sup>。在生物学领域中,国外已有一些学者尝试将刀切法应用于生物群落的物种多样性研究,取得了比较理想的效果<sup>[7-11]</sup>,但目前在国内的应用实例还甚少<sup>[6]</sup>。本文根据群落组成种类的种数及其个体数,探讨中亚热带喀斯特山地云贵鹅耳枥(*Carpinus pubescens*)群落物种多样性的特征,并对群落的物种多样性进行刀切法估计。

## 1 样地与植被概况

本项研究在贵阳的黔灵山和东山进行。贵阳地处贵州高原的中部,境内喀斯特地貌发育比较典型。在喀斯特山地上,分布有各种类型的森林群落,其中的云贵鹅耳枥群落是主要的森林群落之一<sup>[12]</sup>。为了更好地了解云贵鹅耳枥群落的物种多样性及其动态变化的特征,根据群落的现状以及演替的特点,研究的样地设在下列两种群落中。

**云贵鹅耳枥群落** 乔木层盖度70%—95%,可分为二个亚层。第一亚层高15—22 m,以云贵鹅耳枥为主;第二亚层高5—10 m,由灯台树(*Cornus controversa*)、朴树(*Celtis sinensis*)、女贞(*Ligustrum lucidum*)、椴木(*Photinia davidsoniae*)、柃木(*Eurya japonica*)等组成。灌木层高1—3 m,盖度30%—85%,由月月青(*Itea ilicifolia*)、六月雪(*Serissa foefida*)、臭牡丹(*Clerodendrum bunge*)等组成。草本层高0.4—1 m,盖度30%—70%,由黑色鳞毛蕨(*Dryopteris fuscipes*)、蕁草(*Arthraxon hispidus*)、显子草(*Phaenosperma globosa*)等组成。

**云南樟、云贵鹅耳枥群落** 乔木层盖度75%—90%,可分为二个亚层。第一亚层高15—25 m,由云南樟(*Cinnamomum glanduliferum*)、云贵鹅耳枥、枫香(*Liquidamber formosana*)、白栎(*Quercus fabri*)等组成;第二亚层高5—12 m,由山矾(*Symplocos stelaris*)、椴木、杨梅(*Myrica rubra*)等组成。灌木层高2—3 m,盖度40%—85%,由油茶(*Camellia oleifera*)、山胡椒(*Lindera sp.*)、南烛(*Lyonia ovalifolia*)等组成。草本层高0.5—1 m,盖度30%—90%,由黑色鳞毛蕨、扁竹兰(*Iris confusa*)、排草(*Lysimachia paridiformis*)、蕁草等组成。

## 2 研究方法

**野外取样** 根据云贵鹅耳枥群落的发育状况及其种类组成特点,共选择了6个样地(表1)。每样地的取样面积均为1600 m<sup>2</sup>,采用16个相邻格子样方法取样,测定样方内所有乔木种类中胸径大于2.5 cm的个体的数量、株高、胸径等,由此计算得到云贵鹅耳枥群落常见的乔木种类的重要值(表2)。同时,测定群落内的透光率、岩石露头率、土壤含水量、有机质含量等。灌木层和草本层的情况分别用5 m×5 m和2 m×2 m的样方调查。

**物种多样性指数和均匀度**<sup>[2,3,13]</sup> 物种多样性指数采用Simpson指数(D)和Shannon-Wiener指数(H),同时测定群落均匀度(E),计算公式分别如下:

$$D = \frac{N(N-1)}{\sum_{i=1}^n n_i(n_i-1)} \quad H = 3.3219(\lg N - \frac{1}{N} \sum_{i=1}^n n_i \lg n_i) \quad E = \frac{H}{\log_2 S} = 0.3010 \frac{H}{\lg S}$$

式中, N 为全部样方中各个种的个体数之和,  $n_i$  为第 i 个种的个体数, S 为样方中出现的种数。

表 1 群落样地的概况  
Table 1 General condition of plots

样地编号 Plot no.	地点 Site*	群落类型 Community**	岩石露头率 Exposure of rock (%)	土壤 Soil			
				厚度 Thickness (m)	含水量 Moisture (%)	pH	有机质 Organic matter (%)
Q1	QLM	CP	95.00	0.36	5.20	6.32	7.35
Q2	QLM	CP	10.00	>0.60	3.59	5.34	7.71
Q3	QLM	CC	55.00	>0.60	4.86	5.10	6.43
Q4	QLM	CC	45.00	0.60	5.01	5.20	5.75
Q5	DM	CP	70.00	0.47	6.58	7.46	7.26
Q6	DM	CP	75.00	0.43	5.05	7.18	4.82

\*QLM- 黔灵山 Qianling Mountain; DM- 东山 Dong Mountain.

\*\*CP- 云贵鹅耳枥群落 *Carpinus pubescens* community; CC- 云南樟、云贵鹅耳枥群落 *Cinnamomum glanduliferum*/*Carpinus pubescens* community. 下同

表 2 常见乔木种类的重要值  
Table 2 Important values of common tree species in each plot

种名 Species	重要值 Importance value					
	Q1	Q2	Q3	Q4	Q5	Q6
1. 云贵鹅耳枥 <i>Carpinus pubescens</i>	162.93	163.54	37.38	66.70	257.72	210.12
2. 柃木 <i>Eurya japonica</i>	4.37	56.45	14.53	13.53	0	0
3. 云南樟 <i>Cinnamomum glanduliferum</i>	21.23	19.59	24.69	40.98	0	0
4. 灯台树 <i>Cornus controversa</i>	24.10	3.09	11.08	10.51	0	0
5. 女贞 <i>Ligustrum lucidum</i>	5.72	8.73	5.67	11.37	10.04	17.24
6. 朴树 <i>Celtis sinensis</i>	4.2	6.11	0	1.92	16.94	10.24
7. 椴木 <i>Photinia davidsoniae</i>	11.82	18.68	23.46	3.8	0	0
8. 红豆树 <i>Ormosia saxatilis</i>	7.61	4.11	0	3.92	0	0
9. 桦树 <i>Betula luminifera</i>	1.81	4.18	18.04	4.59	0	0
10. 杉木 <i>Cunninghamia lanceolata</i>	0	3.31	13.67	8.59	0	0
11. 杨梅 <i>Myrica rubra</i>	7.74	0	9.68	2.03	0	0
12. 白栎 <i>Quercus fabri</i>	5.61	0	10.17	27.12	0	0
13. 枫香 <i>Liquidamber formosana</i>	6.89	0	26.06	52.13	0	0
14. 梧桐 <i>Firmiana simplex</i>	0	0	13.14	6.70	3.12	28.71
15. 山矾 <i>Symplocos candata</i>	0	0	23.79	2.14	0	0
16. 珊瑚朴 <i>Celtis juliana</i>	0	0	20.23	8.74	0	0
17. 化香 <i>Platycarya strobilacea</i>	1.86	0	3.5	3.89	0	0
18. 黄连木 <i>Pistacia chinensis</i>	4.1	0	0	5.09	0	0
19. 甜槠 <i>Castanopsis eyrei</i>	23.56	0	0	0	0	0
20. 石灰树 <i>Sorbus folgneri</i>	1.81	0	3.78	0	0	0
21. 构树 <i>Broussonetia papyrifera</i>	0	0	0	0	0	28.59
22. 小花香槐 <i>Cladrastis sinensis</i>	0	0	0	0	4.34	5.13

Q1-Q6: 样地编号。Q1 到 Q6 represent plot numbers as indicated in Tab. 1.

刀切法估计<sup>[5,6]</sup> 令  $x_1, x_2, \Lambda, x_n$  是依赖于参数  $\theta$  的分布的  $n$  个测定值,  $g = g(x_1, x_2, \Lambda, x_n)$  是由  $n$  个测定值确定  $\theta$  的估计值,  $g^0$  是由全部  $x_1, x_2, \Lambda, x_n$ , 即  $N$  个测定值确定  $\theta$  的估计值。将  $N$  个测定值分成  $n$  组, 假设每组有  $k$  个测定值, 则有全部测定值的个数  $N = nk$ , 原则上  $1 \leq k \leq N/2$ 。

以  $x_{ij}$  ( $1 \leq i \leq n, 1 \leq j \leq k$ ) 来表示第  $i$  组里的第  $j$  个测定值, 令

$$g^{(i)} = g(x_{11}, x_{12}, \Lambda, x_{1k}, \Lambda, x_{(i-1)1}, x_{(i-1)2}, \Lambda, x_{(i-1)k}, x_{(i+1)1}, x_{(i+1)2}, \Lambda, x_{(i+1)k}, \Lambda, x_{n1}, x_{n2}, \Lambda, x_{nk})$$

表示将第  $i$  组测定值略去之后剩余的  $(n-1)$  组测定值, 按同样公式计算的  $\theta$  的估计值。令

$$g_i = ng^0 - (n-1)g^{(i)}$$

称  $g_i$  为虚拟值, 则有  $\theta$  的刀切估计值  $J\hat{\theta}$  的计算公式为:

$$J\hat{\theta} = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n g_i$$

对于虚拟值  $g_i$ , Tukey 提出了这样的猜想: 所有的虚拟值可以看作是  $n$  个独立同分布的随机变量的样本值, 以  $J\hat{\theta}$  估计  $\theta$  可以减少偏差。其抽样方差是这些随机变量方差的  $1/n$  倍, 以虚拟值的方差  $S_j^2$  来估计随机变量的方差, 则用  $1/\sqrt{n} S_j$  估计  $J\hat{\theta}$  的标准误差将是合理的。

$$T_j = \frac{J\hat{\theta} - \theta}{S_j/\sqrt{n}}$$

将近似遵从自由度为  $(n-1)$  的  $t$  分布, 由此得到  $\theta$  的近似估计区间为

$$J\hat{\theta} \pm t_{\alpha}(n-1) \frac{S_j}{\sqrt{n}}$$

### 3 结果和分析

#### 3.1 物种多样性及其动态变化

云贵鹅耳枥是贵州中亚热带海拔 1000—1500 m 喀斯特山地常见的落叶阔叶树种, 耐干旱和贫瘠, 能在裸岩、陡坡等恶劣环境中, 形成单优种群落。由于多数云贵鹅耳枥群落内的岩石露头比较多, 植物个体对于固着位置、土壤、水分、光等资源的竞争比较强烈<sup>[12,14]</sup>, 通常群落下层的植物生长缓慢或者死亡率较高, 组成种类或个体数量的波动相对较大, 而且进入上层的周期长。因此, 这里主要分析群落上层组成种类的物种多样性特征, 计算的结果如表 3。样地 Q1、Q2、Q5 和 Q6 属于云贵鹅耳枥群落, 由于生境条件、组成种类和个体数量分布等的不同, 不同样地云贵鹅耳枥群落的物种多样性大小存在着差异, 其中比较明显的是黔灵山的云贵鹅耳枥群落的物种多样性高于东山的。根据表 3 中的数据, 对云贵鹅耳枥群落发育过程中的物种多样性的不同指数和个体总数之间的相关性进行分析的结果(表 4)表明, 群落的物种多样性与其个体总数的相关程度不大, 即它们的物种多样性指数高低不决定于个体总数的多少, 而是决定于各个种的个体数的分配特点, 或者说决定于物种-多度关系; 与均匀度则呈现较明显的正相关关系, 说明随着均匀度增加, 群落物种多样性增加。

从群落发育和演替方面来分析, 云贵鹅耳枥群落的进展演替方向是: 云贵鹅耳枥群落 → 云南樟、云贵鹅耳枥群落<sup>[12,14]</sup>。由表 3 可知, 在群落的发育和演替过程中云贵鹅耳枥群落的物种多

表3 群落的物种多样性

Table 3 Species diversity of the communities

样地编号 Plot no.	地点 Site	群落类型 Community	种群径级度 Diameter degree of population	常绿阔叶树重要值 Importance value of evergreen broadleaved tree	种数 Number of species (S)	个体总数 Total number of individuals (N)	D	H	E
Q1	QLM	CP	45	66.70	18	234	1.813	1.780	0.427
Q2	QLM	CP	75	102.72	11	98	3.874	2.426	0.701
Q3	QLM	CC	84	110.39	24	164	15.069	4.079	0.890
Q4	QLM	CC	25	95.90	24	171	6.802	3.053	0.764
Q5	DM	CP	48	70.82	6	164	1.149	0.502	0.194
Q6	DM	CP	50	17.24	6	66	1.844	1.407	0.544

D=Simpson index; H=Shannon-Wiener index; E=Evenness. For other abbreviations see Table 1.

样性指数呈现“高→低→高”的变化趋势。产生这种动态变化的原因主要是在群落发育和演替的初期, 群落内的生态位在扩展和分化, 使物种数或种的个体数量逐渐增多, 因此物种多样性较高。在这一时期, 组成群落的种类主要是阳性落叶树种, 除云贵鹅耳枥外, 其它的种类主要有灯台树、朴树等。随后, 由于物种增多和种群扩大, 使得种间和种内的竞争增强, 导致了部分种群变小或从群落中退出, 由此引起物种多样性有所降低。但随着云贵鹅耳枥群落的继续发育, 群落生态环境改善和群落内微环境的分异, 使得一些常绿阔叶树种, 如云南樟、山矾、女贞、椴木、柃木等, 得以侵入和发展。同时群落垂直多层次结构的形成, 使空间格局多样化, 也为更多的物种提供了生存的条件, 使得多个种群共同生存于同一个群落中成为了可能, 因此群落物种多样性出现增高的趋势。

### 3.2 物种多样性的刀切法估计

物种多样性指数值通常是在调查一定面积的群落样地内的物种数和个体数量多少的基础上, 应用有关公式计算得到的一个数值。由于种类及其个体数量的多少受取样面积大小的影响, 在不同面积的群落样地中, 种数或个体数量会有一些的变化, 物种多样性指数值的大小表现为随着取样面积的不同会产生一定程度的变化<sup>[15]</sup>。因此, 仅用一个数值来描述群落的物种多样性特征, 虽然简单和方便, 但也有其不足之处。以一定置信度对物种多样性指数作一个区间估计应该还是比较合理的。这里以调查的样方数量作为分组数  $n$ , 物种数为  $k$ , 对各个样地的云贵鹅耳枥群落及其演替群落—云南樟、云贵鹅耳枥群落的物种多样性的 Simpson 指数和 Shannon-Wiener 指数进行刀切法估计, 得到的计算结果如表 5 所示。为了间接地验证 Tukey 猜想的适用性, 采用柯尔莫哥洛夫检验法对所有群落样地的 Simpson 指数和 Shannon-Wiener 指数的虚拟值都进行正态性检验<sup>[16]</sup>。取显著性水平  $\alpha=0.05$ , 查表得出  $D_{16}(0.05)=0.3273$ 。由表 5 可知, 对于 Simpson 指数来说, 样地 Q3 和 Q5 的  $D_{16}$  分别为 0.4261 和 0.4939, 大于  $D_{16}(0.05)$  的临界

表4 群落物种多样性的相关分析

Table 4 Correlation analysis of species diversity in the communities

	N	D	H	E
N	1.0000			
D	0.1149	1.0000		
H	0.1066	0.9113*	1.0000	
E	-0.1775	0.8071	0.9498**	1.0000

\* 和 \*\* 分别表示在 0.05 和 0.01 水平上显著。Significant at the 0.05 and 0.01 probability levels, respectively. See Table 3 for abbreviations.

值, 但其余样地的  $D_{16}$  值得都小于  $D_{16}(0.05)$ , 即大部分样地的 Simpson 指数的虚拟值遵从正态分布; 对于 Shannon-Wiener 指数来说, 最大的  $D_{16}$  为 0.3223, 即所有群落样地的  $D_{16}$  都小于  $D_{16}(0.05)$ , 说明 Shannon-Wiener 指数的虚拟值遵从正态分布。因此, 可以推断采用刀切法对云贵鹅耳枥群落物种多样性的 Simpson 指数和 Shannon-Wiener 指数进行区间估计是有效和适用的。

表5 群落物种多样性指数的刀切估计

Table 5 Jackknifing estimation of species diversity in the communities

样地编号 Plot no.	多样性指数 Diversity index	刀切估计值 Jackknifing estimation value	估计区间 Estimation interval	$\max_{1 < i < n}  F_n(x_i) - F_0(x_i) ^*$	$\max_{1 < i < n}  F_n(x_{i+1}) - F_0(x_i) ^*$
Q1	D	1.793	(1.364, 2.222)	0.1169	0.1794
	H	1.856	(1.398, 2.314)	0.1130	0.1755
Q2	D	3.875	(2.657, 5.093)	0.2399	0.2750
	H	2.577	(2.015, 3.139)	0.1393	0.2534
Q3	D	15.453	(12.175, 18.731)	0.3838	0.4261
	H	4.264	(4.019, 4.509)	0.2189	0.2814
Q4	D	6.756	(5.022, 8.489)	0.3253	0.3269
	H	3.675	(3.388, 3.962)	0.1565	0.2736
Q5	D	1.145	(1.040, 1.250)	0.4314	0.4939
	H	0.529	(0.247, 0.810)	0.2366	0.2991
Q6	D	1.801	(1.227, 2.376)	0.2115	0.2740
	H	1.472	(0.964, 1.981)	0.2598	0.3223

D=Simpson index; H=Shannon-Wiener index.

\* 分别是每个样地几个  $|F_n(x_i) - F_0(x_i)|$  和  $|F_n(x_{i+1}) - F_0(x_i)|$  值中的最大值。

## 4 讨论

应用物种多样性指数来分析喀斯特山地云贵鹅耳枥群落的组成结构数量特征, 无疑是比传统的以描述为主的方法具有一定的优点, 它能定量地揭示群落的内在规律。掌握云贵鹅耳枥群落的物种多样性及其动态变化的特点, 对于喀斯特山地云贵鹅耳枥群落物种多样性的保护、利用、研究等方面都具有非常重要的意义。

物种多样性指数是试图把物种数和均匀度综合在一起, 使之成为单一值的统计量, 在对它们进行应用和解释时, 常常导致争论和混乱<sup>[7-11, 13, 17]</sup>。由于物种数、个体数或与种相联系的调查单元上的重量、面积及分布的均匀性要用多个维数才能充分说明, 把它们压缩成一个指数是比较困难的, 而且单一的指数会显示出一定的模糊性<sup>[6]</sup>。因此, 以一定置信度对群落的多样性作一个区间估计将会比仅给出一个多样性指数值的点估计更为合理些。采用刀切法来估计群落的物种多样性, 具有能估计区间的优点, 而且在某种意义上可以克服单独给出一个多样性值的模糊性。此外, 通过对虚拟值进行正态性检验, 间接地验证了 Tukey 猜想的适用性, 使合理地应用刀切法来估计群落的物种多样性有了理论依据。

## 参考文献:

- [1] 彭少麟, 王伯荪. 鼎湖山森林群落分析 I. 物种多样性 [J]. 生态科学, 1983, (1):11-17.
- [2] 马克平. 生物群落多样性的测度方法 I.  $\alpha$ 多样性的测度方法(上) [J]. 生物多样性, 1994, 2(3):162-168.

- [3] 马克平, 刘玉明. 生物群落多样性的测度方法 I.  $\alpha$ 多样性的测度方法(下) [J]. 生物多样性, 1994, 2(4):231-239.
- [4] Rupert G M. 魏宗舒, 译. 刀切法的评述 [J]. 应用数学与计算数学, 1980, (5):67-79.
- [5] 洪伟, 林思祖. 计量林学研究 [M]. 成都: 电子科技大学出版社, 1993, 50-55.
- [6] 陈华豪. 用刀切法估计多样性指数 [J]. 东北林学院学报, 1982, (4):87-97.
- [7] Heltshe J P, DiCanzio J. Power study of jackknifed diversity indices to detect change [J]. J Envir Man, 1985, 21: 331-341.
- [8] Heltshe J P, Forrester N E. Estimating species richness using the jackknife procedure [J]. Biometrics, 1983, 39:1-11.
- [9] Heltshe J P, Forrester N E. Estimating diversity using quadrat sampling [J]. Biometrics, 1983, 39:1073-1076.
- [10] Heltshe J P, Forrester N E. Statistical evaluation of the jackknife estimate of diversity when using quadrat samples [J]. Ecology, 1985, 66:107-111.
- [11] Zahl S. Jackknifing an index of diversity [J]. Ecology, 1985, 58:907-913.
- [12] 梁士楚. 贵阳喀斯特山地云贵鹅耳枥种群动态研究 [J]. 生态学报, 1992, 12(1):51-60.
- [13] 王伯荪, 余世孝, 彭少麟. 植物群落学实验手册 [M]. 广州: 广东高等教育出版社, 1996, 100-102.
- [14] 梁士楚. 云贵鹅耳枥群落乔木种群生态位初探 [J]. 广西植物, 1994, 14(3):227-230.
- [15] 刘玉成, 缪世利, 杜道林. 四川缙云山常绿阔叶林次生演替及其物种多样性的研究 [J]. 武汉植物学研究, 1993, 11(4): 327-337.
- [16] 方开泰, 许建伦. 统计分布 [M]. 北京: 科学出版社, 1987, 294-298.
- [17] Jhon A 拉德维格, Janmes F 蓝诺兹. 李育中, 等译. 统计生态学 [M]. 呼和浩特: 内蒙古大学出版社, 1990, 142-198.