

①

# 群落中物种多度格局的研究综述

张金屯 (山西大学黄土高原研究所, 太原 030006)

**提要** 物种多度格局是群落结构的重要内容,但在目前的生态学研究对其重视不够;多度格局研究早在 30 年代就开始,在过去的数十年中得到了重要发展;现已建立了多种多度格局模型,它们各有所长;多度格局与物种多样性指数结合,对群落结构研究更具意义;在多度格局研究中也有一些问题值得讨论。

**关键词** 多度格局 多度排列 多度分布 群落结构 物种多样性

**Review on Species Abundance Patterns in Communities.** Zhang Jintun (Institute of Loess Plateau, Shanxi University, TAIYUAN 030006); *Rural Eco-Environment*, 1997, 13(4): 48-54

**Abstract** Species abundance pattern plays an important role on community structure. So far, less attention has been paid to abundance pattern in ecology study. Study on abundance patterns started in 1930s' and has had a great development during the past decades. Many descriptive models of abundance patterns with different features and performances have been established. The combination of species abundance and species diversity indices is more meaningful than treat them separately in community studies. Some points in species abundance pattern study need to be discussed and viewed.

**Key words** abundance pattern, abundance rank, abundance distribution, community structure, species diversity

## 0 引言

在现代群落生态学和种群生态学研究,测定物种的多度是最基本的工作<sup>[1]</sup>。当一个群落中全部物种的多度测得后,可以根据多度大小由大到小将物种排成一个多度谱(spectrum of abundance),它反映了群落中物种间的多度关系,是群落结构的重要特点,不同的群落具有不同的多度组成,我们把一个群落中物种的多度组成比例关系叫做该群落的多度格局(abundance pattern)<sup>[2]</sup>,研究物种的多度格局对理解群落的结构具有重要意义。对多度格局的描述、模拟、形成机制及变化预测等的研究过程叫做多度格局分析(analysis of abundance pattern)。对于简单的群落,种类较少,依种的个体数目多寡次序,列出种及相应的个体数,称做多度排列(abundance rank);对于种类多、结构复杂的群落则给出有  $r$  个个体种类数的观察频率的分布,称为物种的多度分布(abundance

distribution)。在多度格局分析中,最重要的是用数学的方法结合生态学意义建立多度格局模型<sup>[2,3]</sup>,模拟多度格局在时间和空间上的变化。1932年 Motomura 提出第一个几何级数模型(geometric series model),并在水生群落中应用。近几十年中,多度格局分析得到了重大发展,建立了许多模型,这些模型各有自己的特点,适用于不同的群落类型,本文主要综述多度格局研究的发展,重要模型的介绍及评价,并对多度格局研究中存在的问题进行讨论。

## 1 多度格局研究的简要发展

多度格局研究的开创性工作是 1932 年 Motomura<sup>[4]</sup>提出了一个几何级数模型,当初他的意图是用于描述群落类型在组成上的特点,并且原文是用日文写成的,没有引起生态学者的注意。直到 50 年代,一些学者在研究资源分

① 国家归国留学人员择优资助项目(93-06)

配和生态位模型时,才重新提到他的工作。

1943年 Fisher 等<sup>[5]</sup>提出了对数级数模型(log-series model)用于描述种的多度分布,该模型有较广泛的应用,尤其对昆虫群落多度格局的研究<sup>[6]</sup>,该模型中的系数 $\alpha$ 作为物种多样性的指数,也经过了广泛的讨论。Preston<sup>[7]</sup>沿着 Fisher 等人的思路,提出了对数正态分布模型(log-normal model),后来 Preston<sup>[8]</sup>将其叫做“典范假设”,60~70年代,许多学者对该模型感兴趣。1975年 May<sup>[9]</sup>对该模型的数学原理和特点做了详细的论述,他认为该模型的生物学意义受到限制。Ugland 和 Gray<sup>[10]</sup>也提出类似的观点,认为研究结果决定了该模型的数学特性,到80年代有些学者基于群落的生物学特点,对该模型做了一些修改<sup>[3,11]</sup>。另一个统计模型是负二项分布模型(negative binomial distribution model),该模型被广泛用于描述种群的空间分布格局<sup>[12,13]</sup>,但在种群多度格局中用得较少。Pileou<sup>[14]</sup>对该模型的统计学原理及在多度格局研究中的应用作了详细的分析讨论。

MacArthur<sup>[15]</sup>是第一个对生物学意义不明确的统计模型提出质疑的学者,他认为对数级数模型、对数正态分布模型及负二项分布模型都强调了统计学分析过程,生物学和生态学意义不明确,他结合生态位原理,提出了3种模型:分割线段模型(broken-stick model),重叠生态位模型(overlapping-niche model)和生态位单元模型(particulate niche model)。MacArthur 自己对第三种模型不大满意。对这3种模型有不少人做过理论研究<sup>[16,17]</sup>,但对其在实际群落分析中的应用并讨论所存在的问题是最近的工作<sup>[3]</sup>。Frontier<sup>[18]</sup>引入了一组模型叫做:“Zipf-Mandelbrot 模型”,这组模型起初主要用于社会经济分析<sup>[19,20]</sup>,Frontier 用其分析了生态学数据。但这组模型用的人较少,因为有人认为它是纯数学的,生态意义还不如对数级数模型和对数正态分布模型明确<sup>[2]</sup>。Hughes<sup>[21]</sup>认为对数级数模型和对数正态分布模型不适于物种

多度格局分析,提出了动态模型(dynamics model)代替,他用它描述了222组群落数据,认为拟合是较理想的<sup>[22]</sup>,生态学意义明确。

Tokeshi<sup>[2,3]</sup>特别注重生态意义,强调了生态位模型的重要性,他详述了生态位模型的发展。在他的研究中应用并比较了7个生态位模型,其中有些是他新提出来的。这7个模型是几何级数模型、生态位优先模型(niche preemption model)、随机分割模型(random fraction model)、加权随机分割模型(weighted random fraction model)、优势分解模型(dominance decay model)、随机分配模型(random assortment model)和复合模型(composite model)。1993年 Tokeshi 对各种模型的性质、特点以及与生态位、物种多样性的联系作了详尽的论述,现在多数学者喜欢使用生态位模型,因为一个种在群落中的相对多度,反映了其在资源利用、竞争能力、抗干扰能力等方面的综合特征,这些特征多数在生态位占有上可以表现出来。

在国际上,各种模型广泛存在于各种生态学专著和教材中,国内涉及这方面内容的书较少,部分早期模型可以在丁岩钦<sup>[23]</sup>、张金屯<sup>[24]</sup>等所著的书中找到。

## 2 主要的物种多度格局模型

到目前为止,生态学者已建立了多种模型,这里只对重要的模型作一简单的介绍,主要讨论的是模型设计的思路和原理,不涉及模型的数学推导。

### 2.1 生态位模型

生态位模型也叫做资源分配模型,这类模型把种的多度与生态位的占有(分配)密切地联系起来,生态解释较容易。

(1) 几何级数模型(geometric-series model):这一模型假定第一个种先占用群落总生态位(资源)比额的 $k$ 份,第二个种占用剩下的 $k$ 份,即 $k(1-k)$ ,第三种再占用剩下的 $k$ 份,即 $k(1-k)^2$ ,等等,以此类推。因此,第 $i$

个种所占的比例为:  $p_i = k(1-k)^{i-1}$

如果仅考虑群落中最常见的一些种, 则第  $i$  个种所占的比例为:

$$p_i = \frac{k(1-k)^{i-1}}{1-(1-k)^i}$$

对一个群落来讲,  $k$  值应该是一定的。这一模型适用于种类较少的群落分析。

(2) 分割线段模型(broken-stick model): MacArthur<sup>[15]</sup>假定一个群落中的总生态位(资源总量)是等于1的一条棍, 在棍上随机设  $n-1$  个点, 把棍分割为  $n$  段, 代表生态位被  $n$  个种所占有。该模型假定  $n$  个种分类地位接近, 竞争能力也相似, 而且同时在群落中出现。所以, 该模型适用于种类少, 简单的群落。该模型中第  $i$  个种的个体期望比例为:

$$p_i = \frac{1}{n} \sum_{x=i}^n \frac{1}{x}$$

(3) 生态位重叠模型(overlapping-niche model): 该模型仍然把群落生态位总量作为一条棍, 每个种的多度等于棍上随机的两点间的距离, 各个种是彼此独立的。现在不是把棍分配给各个种, 而是每个种取其所需资源比例, 这样群落的总生态位或资源总量不再是1, 因为各个种之间有重叠<sup>[15]</sup>。这一模型是用于资源丰富的群落类型, 但迄今为止, 还没有人用实际群落数据检验过这一模型, 该模型第  $i$  个种所占的多度比例可用递推公式表示为:

$$p_i = 1 - \frac{2i}{2i+1}(1-p_{i+1})$$

(4) 生态位单元模型(particulate-niche model): 假定一个群落有一定的生态位单元, MacArthur 称其为生态位粒子(niche particles), 这些生态位单元随机地分配给各个种, 因此, 各个种应得到相同的生态位单元, 即具有一致的多度, 该模型适合于种类少, 种群生长速度一致, 竞争能力弱的群落。理论上讲该模型导致物种多度的波阿松分布<sup>[2]</sup>。

(5) 优势优先模型(dominance pre-emption model): 该模型认为在群落中最优势的种类先占用总生态位的一半以上, 次优势种再占用剩

余的一半以上, 以此类推。因此该模型实际上是几何级数模型的特殊形式, 即  $k > 0.5$ , 该模型保证优势种类优先利用资源, 所有种在生态位占有上明显形成一个等级。Tokeshi<sup>[3]</sup>认为该模型的  $k$  值应等于0.75。

(6) 随机分割模型(random fraction model): 这一模型仍假定群落的总生态位(资源总量)为一条棍, 首先是棍随机地被分为两段, 在这两段中随机选其中之一, 再随机地把它分为两部分, 这样棍就被分为三段, 再随机地选其中之一继续分割, 以此类推。这样, 一个新侵入的种可以侵占任何种的生态位, Tokeshi<sup>[3]</sup>用淡水低等动物群落数据对这一模型进行了拟合, 结果较好。

(7) 加权随机分割模型(weighted random fraction model): 这一模型的第一次分割是随机的, 即总生态位棍随机地分为两段, 但这两段中哪一个被第二次分割, 不是随机地选取, 而是根据其生态位的大小, 选生态位大者进行第二次分割, 则棍被分为三段, 下次分割再选三段中生态位大者(权重大者)继续分割, 该模型含义是新进入群落的种一般侵入多度丰富的种的生态位, 而前一模型中, 新进入的种侵入每个种生态位的机会是相等的, 这一模型的结果可能与分割线段模型一致, 但生态意义不同, 它认为群落中的种是逐渐发展起来的而不是同时存在。

(8) 优势分解模型(dominance-decay model): 该模型与优势优先模型相反, 认为群落中最大生态位总是最先被分割占用, 这样新进入群落的种总是先侵占多度最大的种的生态位, 这一模型与加权随机模型有些类似, 但分割过程有异, 它的第一次分割与分割线段模型相同, 但  $k > 0.5$ , 而不是随机的, 第二次分割是  $k$  段被分割, 而不是  $k-1$  段被分割, 第三次选生态位最大的继续分割, 以此类推, 这一模型期望物种的多度差异较小。

第(5)~(8)个模型实际上可以根据最大生态位被分割的概率而区分开, 这一概率顺序由大到小可以排为: 优势分解模型+加权随机分

割模型—随机分割模型—优势优先模型。

(9) 随机分配模型 (random assortment model): 该模型假定一个群落中各个种的多度之间没有联系, 种间竞争不存在, 这有两种情况, 一是种的多度大小和生态位分配无关, 这可能在物种不饱和的群落中存在; 二是由于环境不断变化, 生态位的分配是变化的, 非等级的。由于群落总生态位不断变化, 多数情况下, 物种不能全部占用其生态位<sup>[25,26]</sup>, 这样每个种的生态位也总是在变化, 该模型认为物种对  $n$  个独立大小的生态位是随机的选取, 这些生态位若从大到小排列, 最大的生态位记为 1, 次大的生态位为小于 1 的一个值, 第三大生态位是小于第二个生态位的一个值, 以此类推, 这一排列关系可以表示为:

$$N_1 = 1$$

$$N_i = r_i N_{i-1}, \quad i \geq 2$$

$N_i$  为第  $i$  个生态位的大小,  $r_i$  为独立的随机变量, 介于  $(0, 1)$  之间,  $N_i$  的估计值为:

$$E(N_i) = 0.5^{i-1}$$

当由  $n$  个种组成的群落被考虑时, 第  $i$  个种的相对多度为:

$$p_i = \frac{0.5^i}{1 - 0.5^n}$$

因此, 这一模型在数学上等同于  $k=0.5$  的几何级数模型<sup>[3]</sup>。

(10) 复合模型 (composite model): 这一模型认为一个群落的结构组成不只遵循一种规律。Tokeshi<sup>[3]</sup> 认为最可能出现的情况是几个多度最大的种 (比如说多度最大的三个种) 符合生态位分割模型, 而其余多度较小的种则符合随机分配模型。所以在这种情况下, 复合模型实际上是两个其他模型的合成, 这一模型是 90 年代发表的新模型, 它给我们提供了研究复杂群落多度结构的一个新思路。

## 2.2 统计模型

统计模型是在统计假设下用数学导出的生物种多度分布模型, 即使自然群落的数据吻合很好, 生态解释也较困难, 这类模型一般在 40

~50 年代就已建立, 多数学者较熟悉, 它们适合于描述种类多、个体数量大的群落。

(1) 对数级数分布模型 (log-series distribution model): 该模型是 Fisher 等<sup>[5]</sup> 提出的一个离散分布模型, 它适合描述不含 0 的正整数, 即没有个体存在的种不予考虑, 这一模型对有  $r$  个个体的种的频度预测为:

$$f_i = \alpha \frac{X^i}{i} \quad i=1, 2, 3, \dots, r$$

这里  $\alpha$  代表群落的特点, 可作为多样性指数, 其值  $>0$ ;  $0 < X \leq 1$  是一常数, 它与样品大小有关, 因  $f_r$  正比于对数展开式的项, 故称对数级数分布, 这一模型曾大量用于昆虫群落的多度分布研究。

(2) 对数正态分布模型 (log-normal distribution model): 该模型认为种的个体数 ( $N$ ) 的对数形式符合正态分布, 即  $Z = \ln N$  是正态的, 称为对数正态分布, Preston<sup>[7]</sup> 观察到某些群落个体数目中等多种的种数最丰富, 即不符合对数级数分布。他认为用以 2 为底的对数转换后拟合正态分布结果较好。但也有些学者认为取样单位 (样方) 的大小对其结果影响较大, 比如样方较小时, 稀有种数目就少, 随着样方增大, 则个体少的种迅速增加<sup>[22]</sup>。

(3) 负二项分布模型 (negative binomial distribution model): 该模型认为第  $i$  种的个体构成参数为  $\lambda_i$  的 Poisson 分布。而  $\lambda_i$  对不同种是不同的, 它在群落中构成  $s$  个 ( $s$  为群落中的种数) 来自  $\Gamma$  分布的独立随机变量。具有  $r$  个个体的种数比例为:

$$f_r = \frac{\Gamma(k+r)}{r! \Gamma(k)} \left(\frac{p}{1+p}\right)^r \frac{1}{(1+p)^{k-1}}$$

这是去零的负二项分布的通项, 这一模型在实际群落研究中用得较少。

## 2.3 动态模型 (dynamic model)

该模型认为群落是在发展变化的, 其种群多度也在变化, 因此该模型是一动态模拟多度格局的过程, 在每一时间间隔内, 模型用三个重要因素表示某个种的多度, 这三个因素可以组成一个三维矩阵。第  $i$  个种在  $t+1$  时间内的

多度可以由下式表示:

$$n_{t+1}^i = s[n_t^i + R(1 + Zn_t^i)(k - N_t/k)]$$

这一模型的详细原理可见文献[21]。这里  $s$  为一生存参数, 它代表种在环境变化中的生存能力, 它是三维矩阵的第一轴, 代表潜在的恢复或补充能力, 包括新移入群落和繁殖的能力。  $Z$  为一与群落中已有个体数有关的参数, 也代表一种恢复能力,  $k$  为环境容纳量,  $N_t$  为  $t$  时群落中所有种个体总数。所以, 这一模型也考虑了环境的制约作用, Hughes<sup>[22]</sup>认为模型参数  $R$ 、 $s$ 、 $Z$  不能从实际群落数据中估计, 而只能人为地给定, 在他的研究中建议它们的值应分别在  $1 \sim 10$ ,  $0.1 \sim 0.9$ ,  $0 \sim 0.5$  之间。

### 3 物种多度格局与物种多样性

在一个群落中, 多度格局与多样性指数, 是密切相关的, 因为它们基于同样的信息之上。二者的主要区别在于, 多样性指数是用一个数值来表示群落中物种的多样性, 而多度格局则用一组多度值及其排列来表示群落内的多样性, 通常可用多度排列图或多度分布图表示。理论上讲, 多度格局能更全面地反映群落特征<sup>[27]</sup>, 但实际研究中多样性指数为更多的学者所关注, 多样性一词在生态学文献中出现的频率大大高于多度格局和多度分布。

现有的物种多样性指数计算公式已达数十种之多<sup>[24]</sup>, 有的侧重于物种的丰富度( richness ), 有的主要测定物种的均匀度( evenness ), 有的二者兼有之。对于物种丰富度和均匀度在物种多度格局图上都能清楚地体现出来, 种的数目和个体数量是丰富度的主要内涵, 也是多度格局的主要分析内容, 而均匀度可以从多度格局图(曲线)的变化速度(曲线的陡度)上直观地反映出来, 把一个群落中多度最大的种到多度最小的种排列( rank )在横坐标上, 而纵坐标反映种的多度大小, 这样多度变化曲线是逐渐下降的, 如果多度下降很快, 即曲线较陡, 说明物种均匀性较小, 反之, 若多度变化较缓, 即曲线陡度较小, 说明群落中物种较为均匀一致<sup>[2]</sup>, 这一点在

群落不同演替阶段的多度格局图上可以非常清楚地看出来。 Baxxaz<sup>[28]</sup>分析了落叶阔叶林采伐迹地上的恢复演替不同阶段的多度格局图, 结果清楚地表明, 随着群落的演替和发展, 物种均匀度逐步增加。

如果将物种多度格局和多样性指数结合起来, 可能更好地反映群落的结构特点。尤其在结构复杂的群落研究中更是如此。

## 4 多度格局研究中的问题讨论

### 4.1 模型选择问题

现有的物种多度格局模型有多种, 且各有自己的特点和长处, 自然群落是复杂多样的, 有的模型对某些群落多度格局拟合很好, 但对另一些群落则效果较差, 研究者最好能够选用 3 个或 3 个以上模型进行拟合, 并比较它们的结果, 然后确定最优模型。对于统计模型, 尽管有不少学者提出了批评, 但确实有不少群落多度格局符合其所描述的分布<sup>[22]</sup>, 因此也应继续应用并发展之。

### 4.2 拟合效果检验

对一个模型拟合某个群落多度格局的结果是否应进行一定的检验, 不同的学者看法不一, 大多数模型在第一次应用时结果都是用多度格局图或分布图表示, 因此, 一般都是用直观观察的方法来检验拟合曲线与实际多度分布的吻合情况<sup>[6, 7, 15, 22]</sup>。在传统研究中, 统计学检验没有被重视<sup>[2]</sup>。但有些学者认为, 模型的建立和模拟, 在很大程度上是数学过程, 其结果不经过数理统计检验, 理论上难以被接受<sup>[14, 29]</sup>。因此, 研究实践中也有些学者进行统计学检验。检验的方法主要有  $\chi^2$  检验, 计算实际观察值与拟合值的  $\chi^2$  值; 距离检验, 计算观察值与拟合值之间的距离系数; 也有用方差分析来检验的<sup>[2]</sup>。这些检验方法同样可用于两种模型的结果比较。

### 4.3 多度的单位

在早期多度格局研究中, “多度”均指的是个体的数量, 这对统计学模型是适合的, 但一旦

模型涉及到生态位占有和资源分配,个体数量就有可能给不出满意的解释,因为一个群落中,个体的大小会非常悬殊。当然如果结构简单,种类个体大小基本一致的群落,个体数量仍不失为一个有用的指标,在个体大小差异非常大的群落中,生物量可作为多度的测定指标,生物量是一个种资源占有、竞争能力等的综合体现。因此,在生态位模型中应用是较理想的。在含有个体间界线不明显的种的群落中,生物量更具优越性<sup>[30~32]</sup>。但用生物量指标可能降低了个体小、数量很大的种在群落中的作用,因此有人建议用生物量和个体数量结合起来作为多度的指标<sup>[3]</sup>,也有人用盖度作为多度的指标<sup>[33]</sup>。MacArthur<sup>[15]</sup>用重要值作为多度的指标,不过这遭到某些学者的批评,认为研究多度格局而不是重要性格局,后来的研究中使用的人很少。生理生态学者建议用生产力、能流、CO<sub>2</sub>同化率等作为多度指标,但这在实际研究中有一定困难。

#### 4.4 研究的重点问题

过去多度格局研究的重点大多都放在模型的建立及其数学原理论证上,即使用到一些群落的数据,也多是为论证方法服务的<sup>[2]</sup>。研究和发展模型是必要的,但发展模型是为了研究实际群落的多度格局,从而揭示群落的结构关系,利用模型研究群落结构才是多度格局研究的真正目的。

#### 参考文献

- 1 Bebon M, Harper JL, Townsend CR. Ecology: Individuals, populations and communities. Blackwell Scientific, Oxford, 1986
- 2 Tokeshi M. Species abundance patterns and community structure. Advances in Ecological research, 1993, 24: 111—186
- 3 Tokeshi M. Niche apportionment or random assortment: species abundance patterns revisited. J. Anim. Ecol., 1990, 59: 1129—1146
- 4 Motomura I. On the statistical treatment of communities. Zool. Mag. Tokyo, 1932, 44: 379—383(in Japanese)
- 5 Fisher RA, Corbet AS, Williams CB. The relation between the number of species and the number of individuals in a random sample from an animal population. J. Anim. Ecol. 1943, 12: 42—58
- 6 Williams CB. Patterns in the balance of nature and related problems in quantitative ecology. Academic Press, London, 1964
- 7 Preston FW. The commonness and rarity of species. Ecology, 1948, 29: 254—283
- 8 Preston FW. The canonical distribution of commonness and rarity. Ecology, 1962, 61: 88—97
- 9 May RM. Patterns of species abundance and diversity. In: ecology and evolution of communities (Ed. by Cody ML, Diamond JM). Belknap/Harvard University Press, Cambridge, MA, 1975, 81—120
- 10 Ugland KI, Gray JS. Lognormal distributions and the concept of community equilibrium. Oikos, 1982, 39: 171—178
- 11 Sugihara G. Minimal community structure: an explanation of species abundance patterns. Am. Nat., 1980, 116: 770—787
- 12 Bliss CL, Fisher RA. Fitting the binomial distribution to biological data and a note on the efficient fitting of the negative binomial. Biometrics, 1953, 9: 176—206
- 13 Lyons, LA. The spatial distribution of two pine sawflies and methods of sampling for the study of population dynamics. Can. Ent., 1964, 96: 1373—1407
- 14 Pielou EC. Ecological Diversity. Wiley-Interscience, New York, 1975
- 15 MacArthur RH. On the relative abundance of bird species. Proc. Natul. Acad. Sci. USA, 1957, 43: 293—295
- 16 Cohen JE. Alternate derivations of a species abundance relation. Am. Nat, 1968, 102: 165—172
- 17 Webb DJ. The statistics of relative abundance and diversity. J. Theor. Biol., 1974, 43: 277—292
- 18 Frontier S. Diversity and structure in aquatic ecosystems. In: Rnes M ed. Oceanography and marine biology—an annual review, Vol 23, Aberdeen University Press, Aberdeen, 1985, 253—312
- 19 Zipf GK. Human behaviour and the principle of least effort, 2nd ed. Hafner, New York, 1965
- 20 Mandelbrot BB. The fractal geometry of nature. W. H. Freeman, San Franciscl. CA, 1982
- 21 Hughes RG. A model of the structure and dynamics of benthic marine invertebrate communities. Mar. Ecol. Prog. Ser, 1984, 15: 1—11
- 22 Hughes RG Theories and models of species abundance. An. Nat., 1986, 128, 879—899

- 23 丁岩钦. 昆虫数学生态学. 北京:科学出版社,1993
- 24 张金屯. 植被数量生态学方法. 北京:中国科学技术出版社,1995
- 25 Lawton, JH. Vacant niches and unsaturated communities; a comparison of bracken herbivores at sites on two continents. *J. Anim. Ecol.*, 1982, 51: 573—595
- 26 Wolker TD, Valentine JW. Equilibrium models of evolutionary species diversity and the number of empty niches. *Am. Nat.* 1984, 124: 887—899
- 27 Southwood TRE. Ecological methods. Chapman and Hall. London, 1978
- 28 Bazzaz FA. Plant species diversity in old-field successional ecosystems in southern Illinois. *Ecology*, 1975, 56: 485—488
- 29 Magurran AE. Ecological Diversity and Its Measurement. Croom Helm, London, 1982
- 30 Harper JL. Population Biology of Plants. Academic Press, London, 1977
- 31 Harper JL. The concept of population in modular organisms. In: May RM ed. Theoretical ecology: principles and applications, Blackwell Scientific, Oxford, 1981, 53—77
- 32 Hughes, RN. A functional biology of clinal animals. Croom Helm, Beckenham, 1988
- 33 Mithley J. The distribution and control of the relative abundance of perennials in chalk grassland. Ph D Thesis, University of Cambridge, Cambridge, 1983

**作者简介:**张金屯,男,39岁,教授,博士。主要从事植物生态、数量生态、环境生物学的研究工作。现已出版专著2本,合作专著3本,公开发表论文50余篇。

(上接第35页)

- 2 Singh JS, Raghubanshi AS, Srivastava SC. Microbial biomass act as a source of plant nutrients in dry tropical forest and savannia. *Nature*. 1989, 338: 499—500
- 3 Insam H. et al. Relationship of soil microbial biomass and activity with fertilizer practice and crop yield of three Lutisols. *Soil Biol. & Biochem.*, 1991, 23: 459—464
- 4 Bonde AT, Schniiret J, Tosswall. Microbial biomass as a fraction of potentially mineralizable in soil from long field experiments. *Soil Biol. Biochem.*, 1988, 20(4): 447—453
- 5 周礼恺. 不同来源的植物物质在棕壤中分解特征与土壤酶活性. *土壤通报*, 1984, 4: 163—167
- 6 史瑞和. 土壤农化分析. 北京:农业出版社,1992
- 7 关松荫. 土壤酶及其研究法. 北京:农业出版社,1986
- 8 沈其荣,余铃,等. 有机无机肥料配合施用对滨海盐土土壤生物量态氮及土壤供氮特征的影响. *土壤学报*, 1994, 31(3): 287—294
- 9 Graeme JB, et al. Soil carbon fractions based on their degree of oxidation, and the developments of a carbon management index for agricultural systems. *Aust. J Agric Res*, 1995, 46: 1456—1466