



物种分布和丰度的关系

何芳良

加拿大自然资源部太平洋林业中心

摘要 物种的分布区域、体型大小和丰度是物种基本的生物和生态学参数。近年来，生态学家对这些参数在大空间尺度上的统计特性及它们之间的相互关系的解释产生了极大的兴趣。有关这方面的生态学研究被称为宏观生态学（Macroecology）。在诸多的关系中，物种分布与丰度之间关系的研究可能是宏观生态学最为关心的一个领域。许多研究结果表明，分布与丰度间存在着正的相关关系，即丰度高的物种分布范围较大，反之亦然。本章从三个方面（分布与丰度的度量、机理解释和数学模型）对分布--丰度关系近年来的研究进展作了一个简介，最后讨论并提出了几个相关问题供读者思考。

Abstract He, F. (Pacific Forestry Centre, Canadian Forest Service, Natural Resources Canada 506 West Burnside Road, Victoria, BC, Canada V8Z 1M5). Species Abundance-Distribution Relationship. Distribution range, body size and abundance of a species are fundamental biological and ecological parameters. Recently, ecologists have shown a great interest in documenting and interpreting the statistical characteristics of these parameters and their interrelationships at large spatial scales. These researches of interest constitute the central subject of a research program, called macroecology. Among a number of relationships interested in macroecology, species distribution-abundance is probably the one most well documented and studied. The majority of reported studies demonstrate positive correlations between species distribution and abundance, suggesting that species being abundant be also widely distributed, and vice versa. In this chapter, I first introduce the concept of macroecology, then I give a up-to-date review on species-abundance relationships. Finally, I discuss some problems and make suggestions for further investigations on them.

我们对自然界的感知和认识很大程度上取决于我们观察自然现象的时空尺度（scale）。在不同的尺度上，我们会观察到很不一致或不同的现象和过程。在生态学中我们称这种现象为尺度效应（scale effect）。虽然尺度效应一方面给我们研究生态学带来了困难，但另一方面也为我们认识生态系统提供了一种方法。因为根据尺度的不同大小，生态系统可以较方便地被划分成不同的等级层次（Wu 和 Loucks, 1995），这样我们就可以在不同的层次上去认识生态系统。例如，传统上我们将生态学分为个体生态、种群生态、群落生态、系统生态和景观生态，在很大程度上就是等级层次观点的反映。事实上，根据等级层次的观点，生态现象发生的尺度不应止于景观水平，有许多现象只有在更大的时空尺度上去观察和



第二届现代生态学讲座 中国·北京

The second International Symposium on Modern Ecology, Beijing, China

研究才显得更有意义。例如，物种入侵 (species invasion) (Usher, 1986; Hengeveld, 1989)、物种灭绝 (species extinction) (May 等, 1995)、物种稀有程度 (species rarity) (Rabinowitz, 1981; Gaston, 1994) 等过程和现象都只有在大尺度上才能被正确地认识; 甚至局部生态群落的生物多样性在很大程度上都取决于该群落所在的大生物区系 (Schluter 和 Ricklefs, 1993)。由于这些原因, 近年来生态学家越来越认识到大尺度生态过程和现象的重要性 (Edwards 等, 1994)。他们最初是去观察和鉴定哪些现象与大尺度有关, 继而去定义和规范研究内涵, 逐渐形成了一个叫“宏观生态学” (Macroecology) 的研究课题 (Brown 和 Maurer, 1989; Brown, 1995; Gaston 和 Blackburn, 1999)。Macroecology 或译做“大生态学”, 以避免与国内通常所指的“宏观生态”的相雷同。本文将用“宏观生态”的译法, 以示比“景观生态”的尺度更为广大。

宏观生态的主要研究内容是在其它有关学科 (例如生物地理学、古生物学、系统分类) 的基础上去研究、综合和解释在大空间 (地理) 尺度上物种聚集群 (species assemblages) 的生态和统计特性, 其研究手段大多借助于数量分析而非实验操作 (Brown, 1995)。就目前的情况而言, 数量分析的水平 and 程度也只是非常有限和简单。尽管从最初的定义来看, 宏观生态的研究尺度可大可小, 并非仅限于大尺度 (Brown 和 Maurer, 1989), 但其主要目的还是在于解释大尺度现象。所以只要有助于这个目的, 数据的类型和尺度并不是一个关键的问题。在本文稍后, 我们将用实例表明, 在一些情况下, 小尺度数据具有类似于大尺度数据的特征, 因此, 可以同样地用于验证宏观生态的一些现象和假设。

具体地说, 宏观生态是研究以下生态变量 (参数) 在大时空尺度上的变化规律和相互关系: 物种丰富度 (species richness)、丰度 (abundance)、分布区域 (range size)、体形大小 (body size)、生活史 (life history) 和繁殖特征 (reproductive traits)。然而从发表的文献看, 该领域的兴趣主要集中于以下三大关系: 分布与丰度的关系 (distribution--abundance, 或 range size--abundance)、体形大小与丰度的关系 (body size--abundance)、及分布与体形大小的关系 (distribution--body size 或 range size--body size)。这三种关系可以是仅对一个种而言, 相应地, 这些关系就被称为种内关系 (intraspecific relationships), 但更常见的, 这三种关系是指属于同一分类群 (taxon) 的若干个物种间所表现的关系, 称为种间关系 (interspecific relationships), 种间关系是本文的兴趣。体形大小与丰度的关系和分布与体形大小的关系主要是对动物种群而言, 而丰度与分布的关系则适用于动物和植物分类群, 它是目前研究较多和较成熟的一个方面。由于这个原因和作者的兴趣, 本章将只介绍分布与丰度的关系。

分布与丰度的关系, 有时也称做居住与丰度的关系 (occupancy--abundance)。对于该关系的研究大约始于 80 年代 Brown (1984) 和 Bock (1984) 的工作, 至今也不过十多年时间, 其间虽然对这个关系的认识取得了许多进展, 例如, 大多数研究表明分布区和丰度普遍存在着正相关关系, 即稀有物种倾向于具有小的分布区, 而丰富的物种分布区较大, 但这个关系并非一成不变, 也有不少研究表明物种分布与丰度之间并不存在任何关系或有负相关 (Gaston 和 Lawton, 1990), 即稀有物种分布区反而较丰富的物种大。除了对这一关系没有统一的结论外, 对于如何去量化这个关系也知之甚少, 更不用说从机理上去认识和



第二届现代生态学讲座 中国·北京

The second International Symposium on Modern Ecology, Beijing, China

解释这个关系。造成这些困扰的原因有多方面，例如，与所研究的生物分类群（动物还是植物、鸟类还是昆虫）有关，与所用的度量方法和度量单位有关（例如测量分布区和丰度的方法因研究者而异），同时还与研究的空间尺度有关（有的作者研究的尺度限于沙丘上或树上的昆虫，有的则研究景观尺度上的关系，还有的研究地理尺度上的关系）。本章不试图去统一分布与丰度的关系，而是准备从三个方面（分布与丰度的度量、机理解释和数学模型）去简单介绍这一关系，以期使读者对近年来在这一领域的研究有一个简明的了解。

一、分布区和丰度的概念和度量

物种分布区的大小，可用许多方法来度量（Gaston, 1994）。这些方法大致分为二类：第一类为物种发生的范围（extent of occurrence），它等同于物种分布的地理区域（geographical range），一般由该物种的地理边界所圈定（图 1a），第二类是在物种发生的区域内该物种所实际占有的面积（area of occupancy）或占据生境的数目（number of habitats or sites occupied）（图 1b），例如，黑熊（Black bear）在整个北美分布的经纬跨度是第一类度量方法，而在加拿大 British Columbia 省的分布面积就是第二类方法，所以，第二类方法适用于中小研究面积。Gaston 和 Blackburn（1996）称第一种方法为全局方法（comprehensive），而第二种方法为局部方法（partial）。尽管根据局部方法所得到的分布面积并不是物种的实际地理分布区，但它与地理分布区有着某种正的相关关系。同时许多研究结果表明分布区与丰度的定性（正）关系一般并不随着研究区尺度的变化而变化（Bock, 1987; Collins 和 Glenn, 1990; Brown, 1995; He 和 Gaston, 2000a）。这说明分布与丰度的关系可用小研究区域（例如数公顷研究样地）的数据来推断。这给研究带来了许多方便，因为通常物种的实际分布区并不容易准确地获取。确实，目前分布与丰度关系的大都是用在较小尺度上获取的数据来研究的（Gaston, 1996）。

不同于分布区，丰度的概念和度量要直观得多。它是一个物种在一定研究范围内的数量（例如个体数量或生物量）。通常丰度与密度相通用。密度是取样单位的平均丰度（=总体个数/样方数）或者是单位面（体）积上的丰度（=总个体数/总面积）。在生态学中前一种密度定义用得较多，例如，假设图 1b 中每个点代表一个个体，该物种的密度= $28/40=0.7$ （28 个体分布在 40 样方上）。在图 1b 的 40 样方中有 19 是空样方（不含有任何个体），在计算密度时，有时我们将空样方排除在外，这样的话，图 1b 中，密度= $28/21=1.33$ ，分布区与丰度有时也用这个密度来表达。除非特别指出，我们将用第一种密度来表达分布-丰度的关系，并用 μ 来表示这个密度。

尽管分布与丰度的关系可以是正、负或根本没有关系（Spitzer 和 Leps, 1988; Arita 等, 1990; Gaston 和 Lawton, 1990），但正相关关系是一种最为普遍的关系（Gaston, 1994）。图 2 展示英国 Bedfordshire 郡 61 种雀形目（passerine）鸟类分布面积与丰度的关系及马来西亚 50 公顷热带雨林中 824 种木本植物分布面积与丰度的关系（He 和 Gaston, 2000a）。这两组数据展示了类似的正相关关系，即分布



第二届现代生态学讲座 中国·北京

The second International Symposium on Modern Ecology, Beijing, China

区面积随着丰度的增加而扩大，但当丰度达到一定水平后，分布区的上升则趋于平稳，即分布区存在一个上限，这个上限就是研究区域的总面积。因为给定了研究区域之后，无论物种丰度多大，其分布区也不可能超出给定的区域。

既然许多数据已表明分布区与丰度之间的正相关关系是一个不争的事实（Gaston, 1994; Brown, 1995），所以，现在研究的兴趣已不再是去探讨分布区与丰度的正负关系问题，而是去解释为什么分布与丰度之间有正关系。

二、分布与丰度关系的机制解释

广义来说，任何能影响物种分布和丰度的因素都能影响分布与丰度的关系。在这里我不准备去讨论为什么有的物种分布区大而有的分布区小，或为什么有的物种丰富而有的稀有，这些问题在普通生态学和生物地理学中有专门的论述。在这里，我们的兴趣是去解释为什么局部丰富的物种的分布区要比稀有的物种大，也就是解释为什么分布与丰度之间会存在正的关系。

Gaston (1994) 列举了六种可能的解释，但归纳起来，其中三种解释较为被广泛采用：抽样假象 (sampling artefact)、资源利用 (resource usage) 和复合种群动态 (metapopulation dynamics)。

(一)、抽样假象：两个丰度不同的种，即使它们实际上有相同的分布区，但在抽样调查时，丰度较大的种被抽取到的概率总比丰度较小的种要大。换句话说，对于丰度较大的种来说，被观察到的样地数目总要比丰度较小的种的多。这并不是由于丰度较小的种所分布样地的数目真的比丰度大的种少，而是由于抽样观察的人为偏差所致（例如，稀有种不易被观察到，并不是真的不存在）。由抽样调查所引起的这种正的分布--丰度关系被称为抽样假象。Wright (1991) 试图用由 Poisson 分布推导出来的分布-丰度模型去检验实际观察到的分布区--丰度关系。该模型为 (Wright, 1991)：

$$p = 1 - e^{-\mu} \quad (1a)$$

或写成 (He 和 Gaston, 2000b)：

$$A_a = A (1 - e^{-\mu}) \quad (1b)$$

其中， p 为物种在某一地点的发生概率 (probability of occurrence) 或该种所占据样地数目与总样地数目的比例， μ 为该种密度， A_a 为该种所占有的面积， A 为研究区总面积。

虽然抽样假象这个术语经常出现在群落生态学的文献中，但其概念并不明确，也很少看到有人给以明确定义。我认为将 Poisson 模型等同于抽样假象有些牵强。确切地说，Poisson 模型是由物种在空间上随机分布而导出的，本身与抽样没有什么关系。大概是由于该模型描述的是纯粹的随机性 (randomness)，不涉及任何生态学机理，所以，人们将其用于描述抽样假象。我们知道，在自然界中，很少种群真正处于随



第二届现代生态学讲座 中国·北京

The second International Symposium on Modern Ecology, Beijing, China

机分布，更多的种是处于聚集分布，因此在实际中，Poisson 模型并没有多少应用价值。在聚集分布的情况下，人们普遍用负二项分布（negative binomial distribution）模型来描述分布区--丰度的关系（Wright, 1991）：

$$p = 1 - \left(1 + \frac{\mu}{k}\right)^{-k} \quad (2a)$$

或写成（He 和 Gaston, 2000b）：

$$A_a = A \left[1 - \left(1 + \frac{\mu}{k}\right)^{-k}\right] \quad (2b)$$

其中， k 是一个正参数，用于描述种的聚集程度。当 $k \rightarrow 0$ 时，说明物种个体极度聚集在一起；当 $k \rightarrow \infty$ 时，（2）变成了 Poisson 模型（1），即物种个体处于随机分布。可以看出，模型（1）与（2）实际上并没有严格的区分界限，尽管它们分别描述二类不同的统计过程。

（二）、资源利用：也称为生态专有性（ecological specification）。这个假设首先是由 Brown（1984）提出来的。他认为物种之间若在高维生态位上存在差异并且环境条件在空间上异质，那么正分布--丰度关系就会产生。换句话说，由广适种（generalists）和专性种（specialists）组成的聚集群将导致正分布--丰度关系，因为广适种具有较大的环境耐性（tolerance），它们既能广泛分布，又能在分布区内茂盛成长，而专性种环境耐性小，只能分布在局部地点且丰度较低。总而言之，Brown 认为种间生态位的差别会产生正分布--丰度关系。

另外一个类似的假说也是基于资源利用的观点，但不同于 Brown 的生态位差异假说，这个假说并不要求种间生态位一定要有差异，而是假定有些种群赖以生存的资源既局部丰富又广泛分布，而其它种群所依赖的资源既贫乏又狭窄分布。在这种情况下，正分布--丰度关系并不是由于种群间生态位差异所致，而是由于它们所依赖的资源的分布区与丰富程度的差异所致。有关资源利用假说的实际证据和例子可参见 Brown（1984）和 Gaston（1994）第六章。

（三）、复合种群动态（metapopulation，见邬建国，1996，2000）是指在较大区域内由若干相对独立的较小种群组成的总种群。那些较小的种群当然是属于同一个种，它们在空间上分离，但相互间仍存在着基因交流。例如个体之间的迁移（migration）和扩散（dispersal）。有若干个数学模型用于描述复合种群动态（Hanski, 1982, 1991a），这些模型大都以 Levins（1969）的模型为基础。分布--丰度的正关系可从复合种群的模型中找到某种解释。流行的有二种假说，第一种称为（环境）容纳量假设（carrying capacity hypothesis; Nee 等, 1991），另一种是援救效应假设（rescue effect hypothesis; Hanski, 1991a）。

Nee 等（1991）在重新诠释 Hanski（1982）的核心与卫星种假设（core and satellite species hypothesis）时提出，不同的种群具有不同的局部（环境）容纳量（local carrying capacity）。那些能维持高的局部丰度的种群具有低的灭绝速率和（或）高的定居速率（colonization rate），而稀有种群却相反



第二届现代生态学讲座 中国·北京

The second International Symposium on Modern Ecology, Beijing, China

(高灭绝率, 低聚集率)。因此, 局部丰度高的物种将会占有较多的生境缀块 (patches), 导致正分布--丰度关系。Hanski (1991b) 争论说, 如果我们假设一个种的局部 (环境) 容纳量是该种生态专有性的反映, 那么容纳量假说实际上等同于 Brown (1984) 的生态位差异说。可是这二者间应该是有区别的 (Gaston, 1994)。因为大种群动态模型通常假定在景观上所有的缀块都是匀质等同的, 任何物种都有能力去占领任一缀块。Brown 的假说设定缀块有差异, 不是所有种都能去占领任一缀块的。

营救效应假说并不需设定种群间的容纳量要有差异, 而是认为种群的迁入 (immigration) 将会降低局部缀块种群灭绝的可能性, 因此, 如果某一种群占据许多缀块, 其平均迁移速率就会比只占据少数缀块的种群大, 前者的灭绝可能性较低而后者高, 由此导致正分布--丰度关系。

直接用观察数据证明大种群动态的假说比较困难, 但 Hanski (1993) 提供了若干实例。

三、分布与丰度的数学模型

宏观生态的核心内容之一是去归纳物种分布与丰度的统计关系 (Brown 和 Maurer, 1989; Brown, 1995), 这无疑说明了数量方法在研究宏观生态问题的重要性。目前有若干模型用于描述分布与丰度的关系, 除了上面提到的 Poisson 模型 (1) 和负二项模型 (2) 外, 还有下面的几种模型。

指数 (Power) 模型 (Leitner 和 Rosenzweig, 1997):

$$p = \alpha \mu^\beta \quad (3)$$

Nachman 模型 (Nachman, 1981):

$$p = 1 - \exp(-\alpha \mu^\beta) \quad (4)$$

Logistic 模型 (Hanski 和 Gyllenberg, 1997):

$$p = \frac{\alpha \mu^\beta}{1 + \alpha \mu^\beta} \quad (5)$$

其中 p 和 μ 的定义见模型 (1), α 和 β 是二个正参数。

表面上看这些模型互不相关, 其实它们具有某种内在联系。He 和 Gaston (2000b) 指出它们都可从负二项模型中推出。下面是一个更一般的模型:

$$p = 1 - \left(1 + \frac{\alpha \mu^\beta}{k}\right)^{-k} \quad (6)$$

其中, α , β 和 k 为参数。不难发现, 其它五种模型都可由 (6) 推出:

当 $\alpha = \beta = 1$ 时, (6) 就是负二项分布 (2),



第二届现代生态学讲座 中国·北京

The second International Symposium on Modern Ecology, Beijing, China

当 $k = -1$ 时, (6) 就是指数模型 (3),

当 $k = 1$ 时, (6) 就是 Logistic 模型 (5),

当 $k \rightarrow +\infty$ 时, 很容易推导 (6) 就是 Nachman 模型 (4),

当 $k \rightarrow +\infty$ 且 $\alpha = \beta = 1$ 时, (6) 就是 Poisson 模型 (1)。

在一研究区域内, 每一个种的分布面积 (A_q) 和种群密度 (μ) 可用第二节提到的方法测得。 p 值是分布面积 (A_q) 与研究区总面积 (A) 的比例。例如, 在图 2a 中的 Bedfordshire 郡共有 61 种鸟, 该郡总面积 $A = 1512 \text{ km}^2$, $p = A_q/A$ 。所以, 实际数据就是:

p	p_1	p_2	?	..	p_{61}
μ	μ_1	μ_2	?	..	μ_{61}

这 61 对数据的关系展示在图 2a 中。类似地, 图 2b 是马来西亚热带雨林 824 种树种的分布--密度关系。

图 2 的两套数据均可用上面提到的模型拟合。有若干方法可用于这些模型中的参数的估计, 但是由于 p 通常不遵从正态分布, 建议用极大似然法 (maximum likelihood method) 估计这些参数为佳。有关这个方法将在另文介绍。图 2 的曲线是模型 (6) 用极大似然法估算参数后的结果。

四、讨论

本文从分布与丰度的度量、机理解释和数学模型三个方面对分布--丰度关系作了一个简介。下面, 我想进一步提出几个我认为有趣但尚无明确答案的问题, 供读者参考。

(一)、分布区度量: 上面提到分布区度量有两大类方法: 分布区域 (distribution range) 和分布面积 (area of occupancy), 但具体度量方法则有十多种 (Gaston, 1994)。这些方法的应用也因人而异, 使得比较不同的研究成为困难。更主要是在这许多的度量方法中, 并非所有方法都是同等有效的。所以, 目前需要回答的问题是哪些方法能较真实地测度物种的分布区。这个问题本身并不复杂, 困难在于我们缺乏合适的数据去比较这些方法。理想的数据是, 我们不但要知道某个分类群中各物种的丰度而且要知道每个个体的生境位置, 显然这样的数据不太容易获得。

(二)、机理解释: 虽然许多机理 (包括第二节中介绍的三种) 可以用于解释分布--丰度关系, 但所有这些解释都不具有排它性 (exclusive)。由于实验操作的不可行性, 就不太可能推断是何种机理造成所观察到的分布--丰度关系。由于这个原因, 目前的许多机理解释并不令人信服, 也不是很有用处。但从生态学的角度看, 机理解释却又是很重要的一环。如何在非实验的条件下区分各种机理对分布--丰度关系的影响是一个很困难却是值得思索的问题。也许从模型 (modeling) 或模拟 (simulation) 角度来回答这个问



第二届现代生态学讲座 中国·北京

The second International Symposium on Modern Ecology, Beijing, China

题是一种可能的途径，但这要附加一个前提，即我们需要明确每个模型的产生机理。但在目前，这个前提还很难满足。在上文的六个模型中，除了 Poisson 模型（1）和负二项模型（2）外，其它模型都谈不上有什么机理基础。

（三）、分布是一个随机过程：物种的分布事实上不仅仅与丰度有关，而是由许多过程所影响。例如，物种的扩散和退却、环境条件的变化、人类活动等等。结果，分布区的大小总是随这些因素的变化而不断地变化。由此，物种分布或许可以更贴切地被认为是一个随机过程。从这个角度去解释和模拟物种分布可能更有效。最简单的情况可以假设分布区的扩张和收缩是一个随机游动过程（random walk）。不同的模型可以由其他更复杂的假设推出，然后这些模型可以用实际的分布数据来验证。

（四）、应用前景：分布--丰度关系之所以重要，不仅是由于分布区和丰度都是物种的基本参数，更是由于它们在保护生物学中有着重要意义（Lawton, 1993）。显而易见，最需要保护的是那些分布区狭小且稀有的物种。正分布--丰度关系说明了稀有物种具有双重脆弱性，即不但在数量上稀少而且在空间上特有（endemics）。换句话说，稀有物种倾向于生长在某些特定的狭小生境中，这将给物种保护带来极大的困难，但从另一方面也说明了自然保护区或许是保护稀有物种的有效手段。除了这些原则上的指导意义外，还鲜见具体应用分布--丰度关系来指导生物多样性保护和管理的实例，例如，如何用其来指导设计自然保护区。其它有关方面的应用，读者可进一步参考 Gaston（1994）和 Brown（1995）。

致谢 本章经郭勤峰博士和同川教授认真审阅，他们提出了许多宝贵建议，特此致谢！

引用文献

郭建国，1996，生态学范式变迁综论，生态学报 16(5): 449-460。

郭建国，2000。Metapopulation (复合种群) 究竟是什么？植物生态学报 19(1):42-52。

Arita H. T., Robinson, J. G. & K. H. Redford. 1990. Rarity in Neotropical forest mammals and its ecological correlates. *Conservation Biology* 4: 181-192.

Bock C. E. 1984. Geographical correlates of abundance vs. rarity in some North American winter landbirds. *The Auk* 101: 266~273.

Bock C. E. 1987. Distribution-abundance relationships of some Arizona landbirds: a matter of scale? *Ecology* 68: 124~129.

Brown J. H. 1984. On the relationship between abundance and distribution of species. *American Naturalist* 124: 255~279.

Brown J. H. 1995. *Macroecology*. Chicago: University of Chicago Press.



第二届现代生态学讲座 中国·北京

The second International Symposium on Modern Ecology, Beijing, China

- Brown J. H. & B. A. Maurer. 1989. Macroecology: The division of food and space among species on continents. *Science* **243**: 1145~1150.
- Collins S. L. & S. M. Glenn. 1990. A hierarchical analysis of species' abundance patterns in grassland vegetation. *American Naturalist* **135**: 633~648.
- Edwards P. J., May, R. M. & N. R. Webb. (eds.) 1994. *Large-scale ecology and conservation biology*. London: Blackwell Science.
- Gaston K. J. 1995. *Rarity*. London: Chapman and Hall.
- Gaston K. J. 1996. The multiple forms of the interspecific abundance-distribution relationship. *Oikos* **76**: 211~220.
- Gaston K. J. & T. M. Blackburn. 1996. Range size-body size relationships: evidence of scale dependence. *Oikos* **75**: 479~485.
- Gaston K. J. & T. M. Blackburn. 1999. A critique for macroecology. *Oikos* **84**: 353~368.
- Gaston K. J. & J. H. Lawton. 1990. Effects of scale and habitat on the relationship between regional distribution and local abundance. *Oikos* **58**: 329~335.
- Hanski I. 1982. Dynamics of regional distribution: the core and satellite species hypothesis. *Oikos* **38**: 210~221.
- Hanski I. 1991a. Single-species metapopulation dynamics: concepts, models and observations. *Biological Journal of the Linnean Society* **42**: 17~38.
- Hanski I. 1991b. Reply to Nee, Gregory and May. *Oikos* **62**: 88~89.
- Hanski I. & M. Gyllenberg. 1997. Uniting two general patterns in the distribution of species. *Science* **275**: 397~400.
- Hanski I., Kouki, J. & A. Halkka. 1993. Three explanations of the positive relationship between distribution and abundance of species. In: Ricklefs R. & D. Schluter, eds. *Species diversity in ecological communities: Historical and geographical determinants of community diversity*. Chicago: University of Chicago Press. 108~116.
- He F. & K. J. Gaston. 2000a. Occupancy-abundance relationships and sampling scales. *Ecography* **23**:503-511.
- He F. & K. J. Gaston. 2000b. Estimating species abundance from occurrence. *American Naturalist*. (November issue)
- Hengeveld R. 1989. *Dynamics of biological invasions*. London: Chapman and Hall.
- Lawton J. H. 1993. Range, population abundance and conservation. *Trends in Ecology and Evolution* **8**: 409~413.
- Leitner W. A. & M. L. Rosenzweig. 1997. Nested species-area curves and stochastic sampling: a new theory. *Oikos* **79**: 503~512.
- Levins R. 1969. Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control. *Bulletin of the Entomological Society of America* **15**: 237~240.
- May R. M., Lawton, J. H. & N. E. Stork. 1995. Assessing extinction rates. In: Lawton J. H. & R. M. May, eds. *Extinction rates*. London: Oxford University Press. 1~24.
- Nachman G. 1981. A mathematical model of the functional relationship between density and spatial distribution of a population. *Journal of Animal Ecology* **50**: 453-460.
- Nee S., Gregory, R. D. & R. M. May. 1991. Core and satellite species: theory and artefacts. *Oikos* **62**: 83-87.
- Rabinowitz, D. 1981. Seven forms of rarity. In: Syngé H., ed. *The biological aspects of rare plant conservation*. New York: Wiley. 205~217.



第二届现代生态学讲座 中国·北京

The second International Symposium on Modern Ecology, Beijing, China

Spitzer K. & J. Leps. 1988. Determinants of temporal variation in moth abundance. *Oikos* **53**: 31~36.

Schluter D. & R. E. Ricklefs. 1993. Species diversity: an introduction to the problem. In: Ricklefs R. & D. Schluter, eds. *Species diversity in ecological communities: Historical and geographical determinants of community diversity*. Chicago: University of Chicago Press. 1~10.

Usher M. B. 1986. Invasibility and wildlife conservation: invasive species on nature reserves. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, series B* **314**: 695~710.

Wright D. H. 1991. Correlations between incidence and abundance are expected by chance. *Journal of Biogeography* **18**: 463~466.

Wu J. & O. L. Loucks. 1995. From balance-of-nature to hierarchical patch dynamics: a paradigm shift in ecology. *Quarterly Review of Biology* **70**: 439-466.

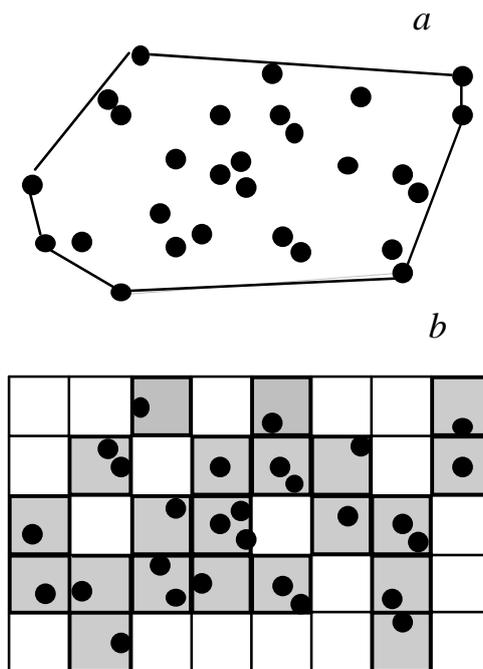


图 1. 分布区的度量方法。(a) 表示物种分布的发生范围 (extent of occurrence 或 range); (b) 表示物种的分布面积 (area of occupancy), 图中共有 28 个个体分布在 40 个格中, 其中有 19 个空格。



第二届现代生态学讲座 中国·北京

The second International Symposium on Modern Ecology, Beijing, China

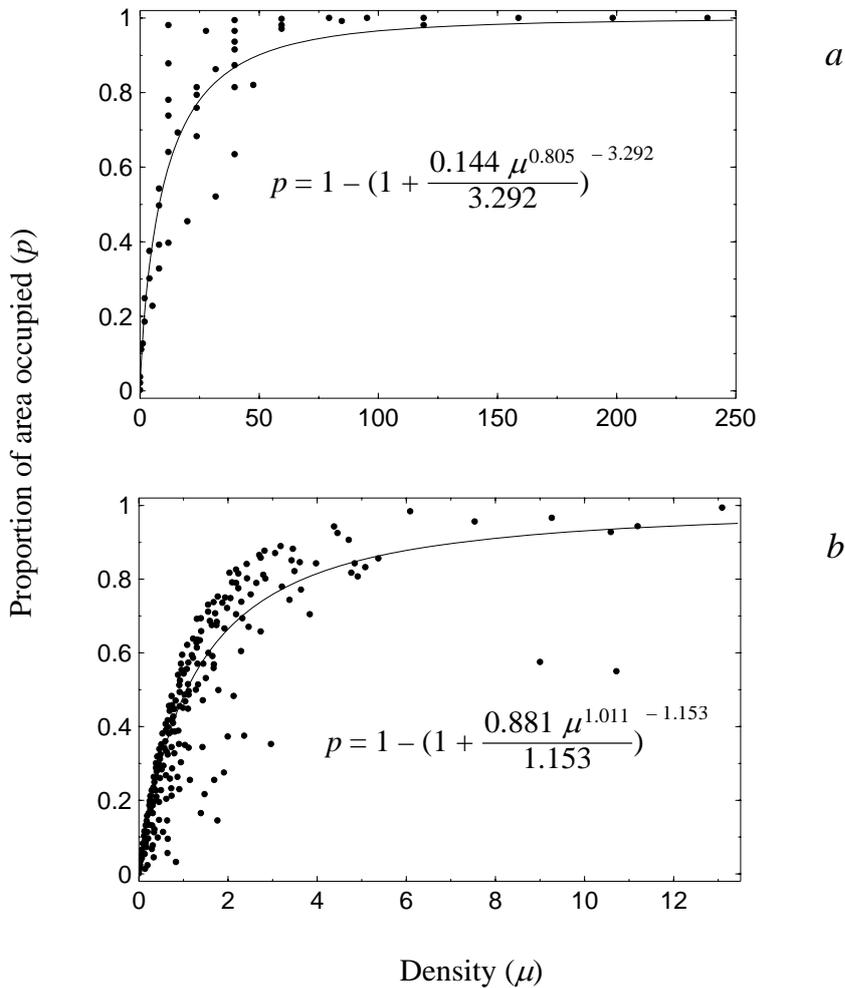


图2. 分布--丰度关系, 在这里分布 (p) 是种在研究区域内所占的面积比例(即分布面积与研究区面积的比), 丰度用密度 (μ) 来表示。(a) 英国 Bedfordshire 郡 (总面积 = 1512 km²) 61 种雀形目 (passerine) 鸟类的分布--丰度关系, 密度是 2x2 km 面积上某种鸟的数量 (K. J. Gaston 提供数据); (b) 马来西亚热带雨林 (总面积 = 50 公顷) 824 种木本植物的分布--丰度关系, 密度 μ 是 25x25 m 面积上某种植物植株的数量 (J. V. LaFrankie 提供数据)。