

# 多样性指数在海洋浮游植物研究中的应用

孙 军<sup>1</sup>, 刘东艳<sup>1</sup>

(1. 中国海洋大学 海洋生命学院, 山东 青岛 266003)

**摘要:** 对海洋浮游植物群落分析中常用的多样性指数进行了比较研究. 对物种丰富度依赖型、丰度依赖型和实测浮游植物群落中物种丰富度、Shannon 指数(以 2 或 e 为底)、Pielou 均匀度指数、Simpson 指数(1-D 或 1/D 形式)、Margalef 指数、Berger-Parker 指数、McIntosh 指数、McIntosh 均匀度指数、Brillouin 指数、Brillouin 均匀度指数、Fisher  $\alpha$  指数和  $Q$  统计指数等不同多样性指数计算结果进行了比较, 发现不同多样性指数对浮游植物群落多样性的分析存在明显差异. 对于一般情况下浮游植物群落多样性的研究, 物种丰富度、Margalef 指数、Fisher  $\alpha$  指数、Shannon 指数、Simpson 相遇指数和 Pielou 指数的综合使用是较合适的, 但对 Margalef 指数和 Fisher  $\alpha$  指数的结果要谨慎解释. 并在综合应用各指数的基础上提出了浮游植物群落多样性分析的一般步骤.

**关键词:** 浮游植物; 多样性指数; 等级丰度作图; 生物多样性

中图分类号: Q948.1; Q948.885.3 文献标识码: A 文章编号: 0253-4193(2004)

01-0062-14

## 1 引言

浮游植物是海洋生态系统中最重要初级生产者, 它启动了海洋中的食物网, 在海洋生态系统的能量流动、物质循环和信息传递中起着至关重要的作用. 海洋生态系统中浮游植物物种的多样性直接和生态系统以上的 3 个功能相关. 其中最为突出的是浮游植物的多样性与海洋生态系统的稳定性有着密切的关系. MarArthur 和 Elton<sup>[1,2]</sup> 的多样性——稳定性理论的提出在 20 世纪 70 年代被奉为生态学上最有影响的信条<sup>[3]</sup>. 尽管此理论在理论生态系统学上受到了怀疑<sup>[4,5]</sup>, 但经过几十年人们的实践研究, 直到现在还是指导进行生物多样性和生态系统保护的基础理论<sup>[6]</sup>. 物种的丢失常常危及群落或生态系统的全局稳定性, 是一种相对较大的

收稿日期: 2001-07-13; 修订日期: 2001-10-30.

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(40306025, 40206020); 国家自然科学基金重点资助项目(90211021).

作者简介: 孙 军(1972-), 男, 甘肃省华亭县人, 讲师, 在职博士, 从事海洋浮游植物分类学和生态学的教学与研究.

E-mail: sunjun@ouc.edu.cn

扰动<sup>[7]</sup>。所以研究海区的浮游植物多样性变动及其与环境变化尤其是人为干扰后环境变化的关系,具有极其重要的理论和实际应用价值。相应的研究成果与渔获量、环境容纳量、赤潮以及全球气候变化都有直接或间接的关系。

海洋浮游植物的多样性研究,多以物种的数量分布、色素的多样性、生物标记物、生物大分子以及多样性指数等作为研究手段。多样性指数是海洋浮游植物工作者最常用的多样性测度工具,除特别说明,一般指测度群落内部多样性的 $\alpha$ 多样性指数。对于浮游植物群落分析,经常用联合国教科文组织《浮游植物手册》<sup>[8]</sup>中推荐的 Shannon 指数、Simpson 指数和 Brillouin 指数,其中的 Shannon 指数是使用最多的指数。另外, Margalef 指数和 Pielou 均匀度指数也是浮游植物群落研究中较常使用的多样性指数。除此之外很多学者也应用了其他的指数,如 Devaux<sup>[9]</sup>, Amblard 和 Devaux<sup>[10]</sup>, Aleya 和 Devaux<sup>[11]</sup>使用了 Frontier 等级频率图(Frontier's rank-frequencies diagrams), Valentin 等<sup>[12]</sup>和 Karydis 等<sup>[13]</sup>使用了 Menhinick 指数, Shanin 和 Mikhajlovskij<sup>[14]</sup>使用了 Berger-Parker 指数, Tinberg<sup>[15]</sup>和 Valentin 等<sup>[12]</sup>使用了 McIntosh 指数等。孙军等<sup>[16]</sup>应用模糊综合评判的方法对浮游植物常见的几种多样性指数进行了综合研究,发现不同的多样性指数各有其优缺点。在此基础上着重对浮游植物研究中应用到的多样性指数和可以应用的指数进行比较,对不同情况下如何选取多样性指数及对一个浮游植物群落进行多样性分析的一般步骤进行了讨论。

## 2 材料和方法

### 2.1 测试数据

在考虑各多样性指数对物种丰富度和优势度的不同响应,在构筑一个对物种丰富度依赖的理想梯度浮游植物群落序列如表 1 所示,另一个对丰度依赖的理想梯度浮游植物群落序列如表 2 所示。

表 1 测试用物种丰富度依赖型浮游植物种类矩阵

站位	a	b	c	d	e	f	g	h	i	j
物种 1	100	90	80	70	60	50	40	30	20	10
物种 2	0	10	10	10	10	10	10	10	10	10
物种 3	0	0	10	10	10	10	10	10	10	10
物种 4	0	0	0	10	10	10	10	10	10	10
物种 5	0	0	0	0	10	10	10	10	10	10
物种 6	0	0	0	0	0	10	10	10	10	10
物种 7	0	0	0	0	0	0	10	10	10	10
物种 8	0	0	0	0	0	0	0	10	10	10
物种 9	0	0	0	0	0	0	0	0	10	10
物种 10	0	0	0	0	0	0	0	0	0	10

另外从以往调查资料中,抽取实际的浮游植物物种矩阵资料。以浮游植物群落中物种丰富度为 5, 15, 25, 35, 45, 55, 65, 75, 85, 95 和 105 为选取原则,选出 11 个测站,分别为 a, b, c, e, d, f, g, h, i, j 和 k 站位。其中 a~ e 站位为渤海浮游植物资料(未发表资料,选取拖网取样的浮

表 2 测试用丰度依赖型浮游植物种类矩阵

站位	a	b	c	d	e	f	g	h	i	j
物种 1	9 991	8 992	7 993	6 994	5 995	4 996	3 997	2 998	1 999	1 000
物种 2	1	1 000	1 000	1 000	1 000	1 000	1 000	1 000	1 000	1 000
物种 3	1	1	1 000	1 000	1 000	1 000	1 000	1 000	1 000	1 000
物种 4	1	1	1	1 000	1 000	1 000	1 000	1 000	1 000	1 000
物种 5	1	1	1	1	1 000	1 000	1 000	1 000	1 000	1 000
物种 6	1	1	1	1	1	1 000	1 000	1 000	1 000	1 000
物种 7	1	1	1	1	1	1	1 000	1 000	1 000	1 000
物种 8	1	1	1	1	1	1	1	1 000	1 000	1 000
物种 9	1	1	1	1	1	1	1	1	1 000	1 000
物种 10	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1 000

游植物样品分析结果), f~k 站位为黑潮浮游植物资料<sup>[17]</sup>, 其调查和分析方式均按《海洋调查规范》(由于列表太大, 不予列出)。

## 2.2 多样性指数

浮游植物各多样性指数计算方法如表 3。

表 3  $\alpha$  多样性指数的计算方法

$\alpha$ 多样性指数	计算公式	备注
物种丰富度	$S$	$S$ = 群落中所有物种数目(以下同)
Shannon 指数(以 e 为底)	$H'_{e} = - \sum_{i=1}^S P_i \times \ln P_i, P_i = \frac{n_i}{N}$	$N$ = 群落中所有个体数量 $n_i$ = 群落中第 $i$ 个种的个体数量(以下同)
Shannon 指数(以 2 为底)	$H'_{2} = - \sum_{i=1}^S P_i \times \log_2 P_i, P_i = \frac{n_i}{N}$	
Pielou 均匀度指数	$J = \frac{H'}{H_{\max}}, H_{\max} = \log_2 S$	
Simpson 指数	$D = \frac{\sum_{i=1}^S P_i^2, P_i^2 = \frac{n_i(n_i)}{N(N-1)}}$	又称 Yule 指数
Simpson 相遇指数	$D_{1-D} = 1 - \frac{\sum_{i=1}^S P_i^2, P_i^2 = \frac{n_i(n_i)}{N(N-1)}}$	又称 Gini 指数
倒数 Simpson 指数	$D_r = \frac{1}{\sum_{i=1}^S P_i^2}, P_i^2 = \frac{n_i(n_i)}{N(N-1)}$	
Margalef 指数	$d_{Ma} = \frac{(S-1)}{\ln N}$	
Berger- Parker 指数	$d = 1 \sqrt{\frac{n_{\max}}{N}}$	$n_{\max}$ = 个体数最多种类的个体数量
McIntosh 指数	$D_{Mc} = \frac{N-U}{N-\sqrt{N}}, U = \sqrt{\sum_{i=1}^S n_i^2}$	
McIntosh 均匀度指数	$E_{Mc} = \frac{N-U}{N-N \times \sqrt{S}}, U = \sqrt{\sum_{i=1}^S n_i^2}$	
Brillouin 指数	$HB = \frac{\ln N! - \sum_{i=1}^S \ln n_i!}{N}$	

续表 3

α 多样性指数	计算公式	备 注
Brillouin 均匀度指数	$E = \frac{HB}{HB_{\max}}, r = N - S \times \left[ \frac{N}{S} \right],$ $HB_{\max} = \frac{1}{N} \times$	
Fisher α 指数	$\ln \left\{ \left[ \frac{N}{S} \right] ! \right\}^{S-r} \times \left\{ \left[ \left[ \frac{N}{S} \right] + 1 \right] ! \right\}^r$ <p>α 指数从方程 <math>S = \alpha \times \ln \left( 1 + \frac{N}{\alpha} \right)</math> 或 <math>N = \alpha \times (e^{\frac{S}{\alpha}} - 1)</math> 中解出</p>	
Q 统计指数	$Q = \frac{\frac{1}{2} \times n_{R1} + \sum_{R1+1}^{R2-1} n_r + \frac{1}{2} \times n_{R2}}{\ln(R2/R1)}$	<p>R1 等于累积种数为总种数 25% 时的个体数量; R2 等于累积种数为总种数 75% 时的个体数量; <math>n_r</math> 为 R1 与 R2 之间的种数; <math>n_{R1}</math> 等于累积种数为总种数 25% 时的种数; <math>n_{R2}</math> 等于累积种数为总种数 75% 时的种数</p>

## 3 结果与讨论

### 3.1 测试群落中多样性指数的结果

对表 1 中物种丰富度依赖型理想浮游植物群落的多样性指数计算结果如图 1。表 1 的浮游植物群落代表细胞丰度不大但存在均匀度较高的情况, 如大洋浮游植物群落。从图中可以看出, 除了 Simpson 指数(原型)在下降及 Q 指数无法计算外, 其他指数都呈上升趋势, 说明这些指数总体来说在表 1 所示群落中都是可以利用的。并看出 Berger-Parker 指数和 Simpson 倒数指数都对物种丰富度有较强的依赖性, 尤其是在物种丰富度和均匀度较高的情况下, 是由于这两种指数都是对各物种的优势程度进行测度的。Berger-Parker 指数在均匀度高的群落中对物种数的依赖性很强, 尤其是对优势种的依赖。Fisher α 指数和 Margalef 指数与物种丰富度有相同的趋势, 对物种丰富度有较强的依赖。Shannon 指数(以 2 或 e 为底)、Brillouin 指数和 McIntosh 指数对物种丰富度较不敏感, 而 Simpson 相遇指数、Pielou 均匀度、McIntosh 均匀度和 Brillouin 均匀度对物种丰富度最不敏感。从数据的分辨率来说, 物种丰富度、Berger-Parker 指数和 Simpson 倒数指数有最好的分辨率, 其次为 Shannon 指数(以 2 或 e 为底)、Brillouin 指数、Fisher α 指数和 Margalef 指数, 其他指数的分辨率较差。因物种丰富度依赖性越小且分辨率越大的指数是较好的, 所以在表 1 所示的浮游植物群落中应以计算 Shannon 指数(以 2 或 e 为底)和 Brillouin 指数最好, 其次为 Simpson 倒数指数、Berger-Parker 指数、Simpson 相遇指数和 Pielou 均匀度。

图 2 是丰度依赖型理想浮游植物群落(见表 2)的多样性指数计算结果。对于大多数浮游植物群落来说优势种和其他物种的丰度相差很悬殊, 所以表 2 中的数据更能代表一般的浮游植物群落如河口、近岸、近海和上升流等海区的浮游植物群落。分析可知: 物种丰富度、Margalef 指数和 Fisher α 指数失去了对群落多样性的判别能力, 说明了稀有种对这 3 个指数的强烈影响, 所以此 3 个指数在浮游植物群落结构研究中要谨慎使用。Q 统计指数和 Brillouin 均匀度(一般浮游植物群落中细胞丰度差异都很大, 阶乘计算很难得出结果)由于计

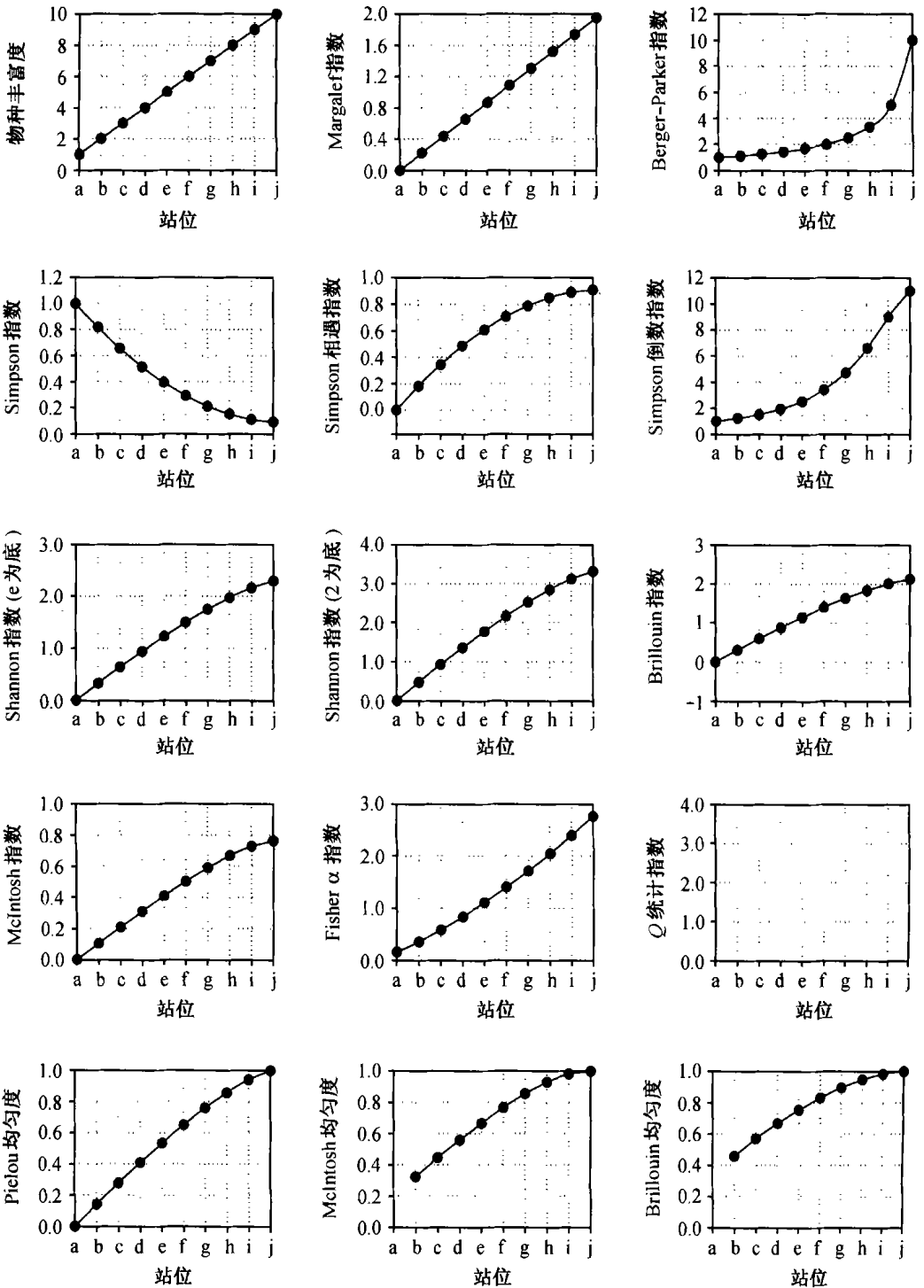


图 1 物种丰富度依赖型浮游植物物种矩阵的多样性指数结果

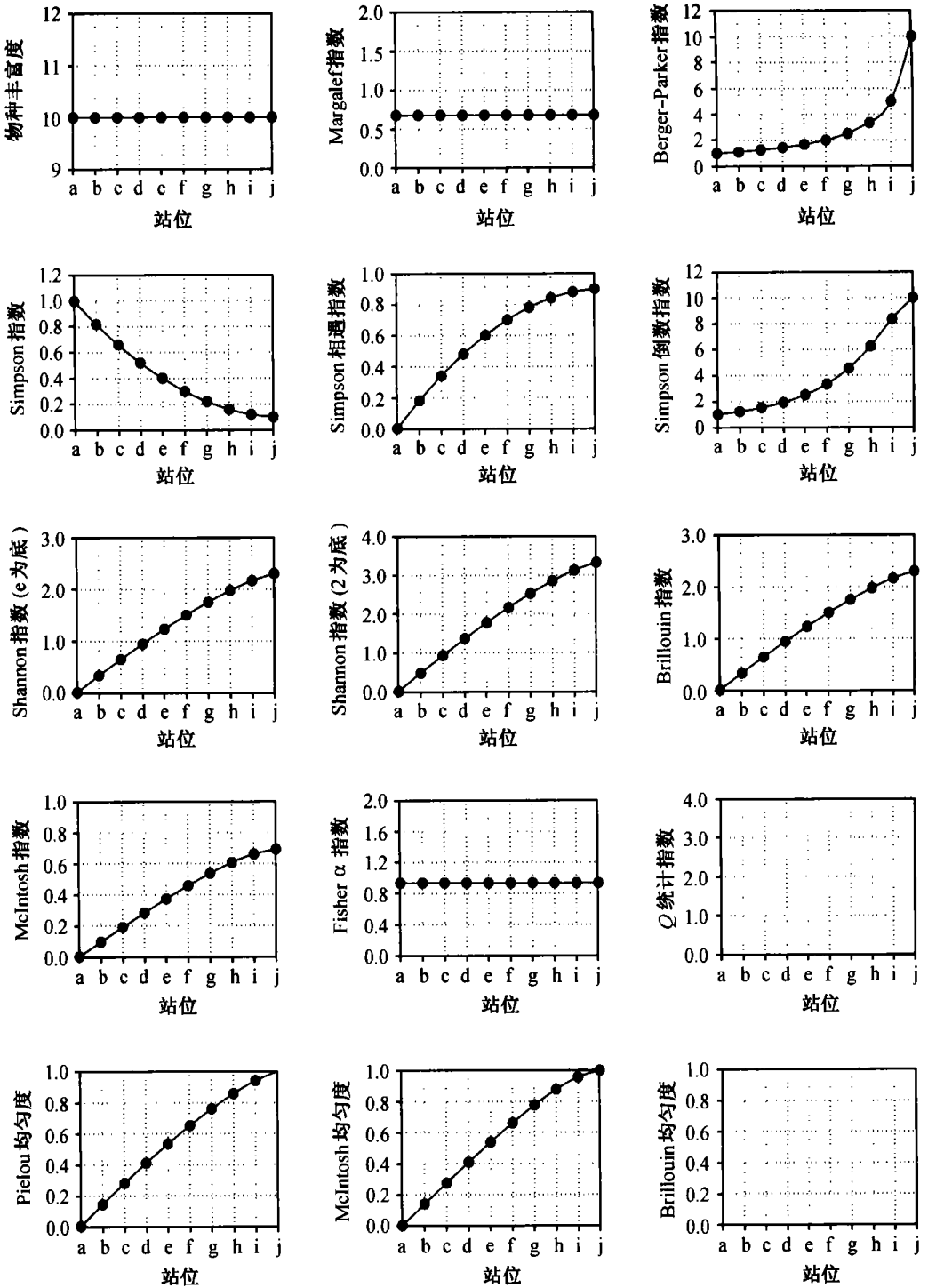


图2 数量依赖型浮游植物物种矩阵的多样性指数结果

算上的原因没有结果,其他指数的计算结果与对表 1 的计算结果近似,说明这些指数对浮游植物群落细胞丰度的大小不敏感. 所以 Shannon 指数(以 2 或  $e$  为底)、Simpson 倒数指数、Berger - Parker 指数、Simpson 相遇指数和 Pielou 均匀度都能很好的应用于这类浮游植物群落的多样性分析中.

### 3.2 实际浮游植物群落各多样性指数的结果

对渤海和黑潮区浮游植物群落的多样性分析结果如图 3. 渤海区代表着近岸或近海浮游

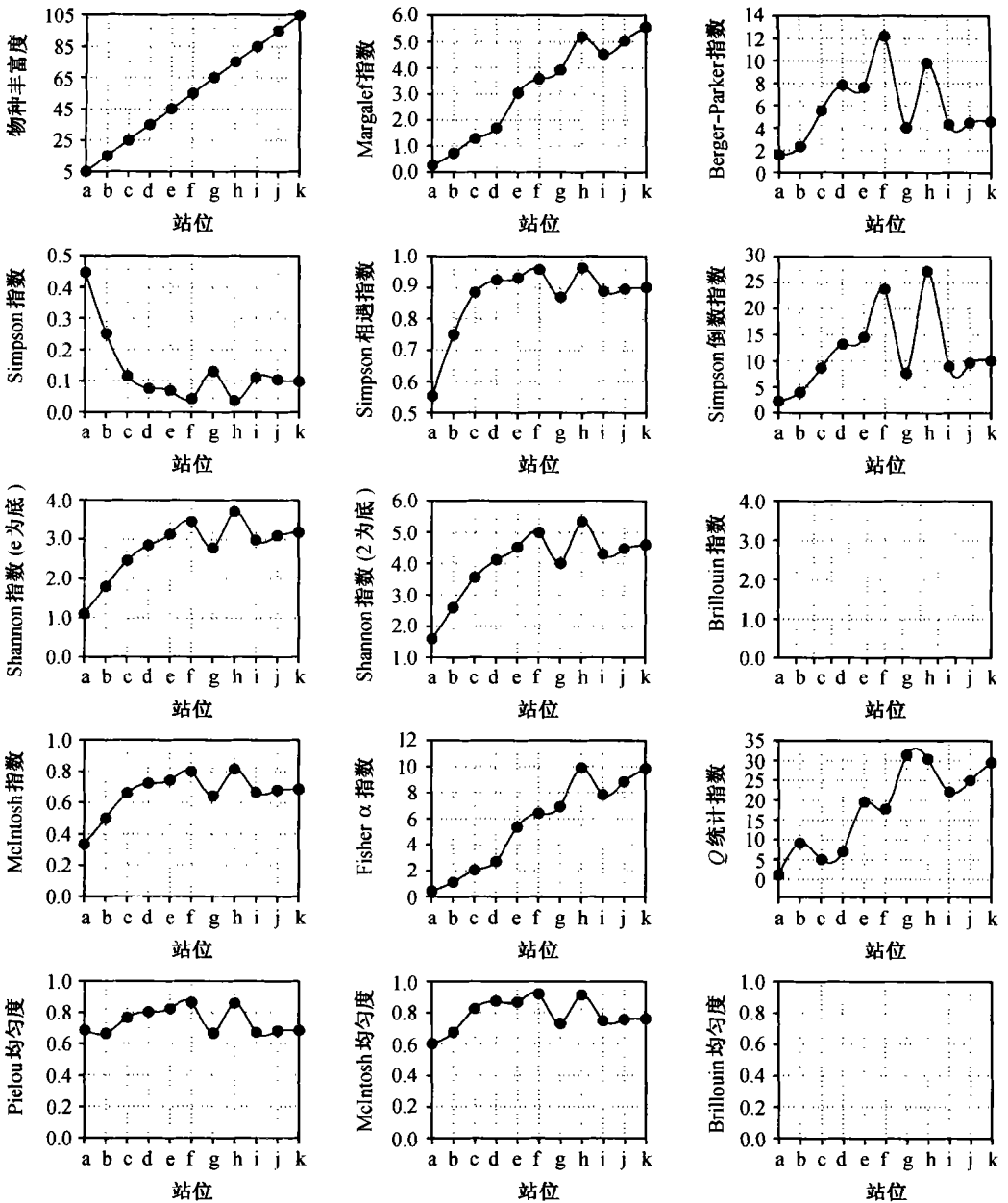


图 3 实际调查中浮游植物物种矩阵的多样性指数结果

植物群落, 此类浮游植物群落中物种丰富度和均匀度都不高, 但细胞丰度却较高. 黑潮区浮游植物代表大洋浮游植物群落, 和渤海区浮游植物群落相反, 它的物种丰富度和均匀度都较高, 但细胞丰度却不高. 从图中可知: Shannon 指数(以 2 或  $e$  为底)、Simpson 指数( $1/D$  或  $1-D$  类型)、Margalef 指数、Berger-Parker 指数、McIntosh 指数在渤海区浮游植物的多样性分析中的分辨率和结果都较好, 但在黑潮区却分辨率较低. 相反在黑潮区 Margalef 指数和 Fisher  $\alpha$  指数的结果却较好, 其次为 Shannon 指数(以 2 或  $e$  为底)和 Simpson 指数( $1/D$  或  $1-D$  类型). 总体来看 Margalef 指数和 Fisher  $\alpha$  指数是随着物种丰富度而依次增加的, 但它们的分布规律显然和其他指数不同, 从对表 2 的数据分析不难理解其产生的原因. Shannon 指数(以 2 或  $e$  为底)有较好的结果. McIntosh 指数、McIntosh 均匀度、Pielou 均匀度、和 Simpson 相遇指数基本上能反映群落的多样性, 但分辨率很低. Berger-Parker 指数和 Simpson 倒数指数虽然有好的分辨率, 但计算结果不能真实反映群落的多样性.  $Q$  指数总体反映了多样性增加的趋势, 但结果波动太大, 也不能真实反映群落的多样性. Brillouin 指数和 Brillouin 均匀度由于计算方法的原因无法得到结果. 所以只有 Shannon 指数可以较好的表示以上海区浮游植物群落的多样性, Pielou 均匀度和 Simpson 相遇指数基本上也可以表示以上海区浮游植物群落的多样性.

### 3.3 选择何种多样性指数作为浮游植物群落多样性的测度

从以上的结果和分析可以看出, 多样性指数的选择对浮游植物群落结构的分析是很重要的. 对于这个问题浮游植物工作者很少去研究. 结合 Magurran<sup>[18]</sup> 的分析, 从以下几个方面对各多样性指数进行分析.

#### 3.3.1 使用的广泛性和计算方法的复杂性

在生物多样性的测度中使用最广泛的就是物种丰富度, 它最直观地反映了一个浮游植物群落的多样性, 而且也是最容易统计的一个指数. 其次就是 Shannon 指数, 多指以 2 为底的, 它的计算量适中. 再下来就是 Simpson 指数, 一般使用 Simpson 相遇指数, 它的计算量也是适中的. 再其次就是 Margalef 指数, 它的计算简单. 其他的指数就很少使用了, 尽管 Brillouin 指数是联合国教科文组织推荐使用的. 这其中除了 Berger-Parker 指数计算简单, McIntosh 指数计算量适中外, 其他指数计算都是复杂的, 这也限制了这些指数的应用. 不过在计算机和计算科学发达的今天, 计算的复杂性问题相对就不太重要了.

#### 3.3.2 等级丰度分布的适宜性

在浮游植物群落结构研究中很少涉及等级丰度分布的研究. 但此方面的研究涉及到是否使用其他生物群落分析最常使用的 Fisher  $\alpha$  指数的问题, 因为只有它才是使用最广泛且有直接生物学解释功能的指数. 在群落中每一个种的数量是不一样的, 对于群落的多样性贡献也是不一样的, 而进行等级丰度作图(Rank/abundance plot, 也称物种重要性顺序多度作图), 就可以清楚地看出物种及个体数量的分布趋势. 在一个有很多空余生态位的环境中群落的等级丰度作图是符合断棍级数(broken stick, 也称分割线段级数)分布的, 由于种间竞争激烈只有很少生态位的环境中群落的等级丰度作图是符合几何级数(geometric series)分布的, 在还留有一定的生态位但受外界物种影响频繁的环境中群落的等级丰度作图是符合对数级数(log series)分布的, 在相当稳定的环境中形成的成熟大型群落的等级丰度作图是符合对数正态级数(log normal series)分布的, 如图 4 所示. 浮游植物群落一般表现为对数级数分布<sup>[19, 20]</sup>, 但在某些

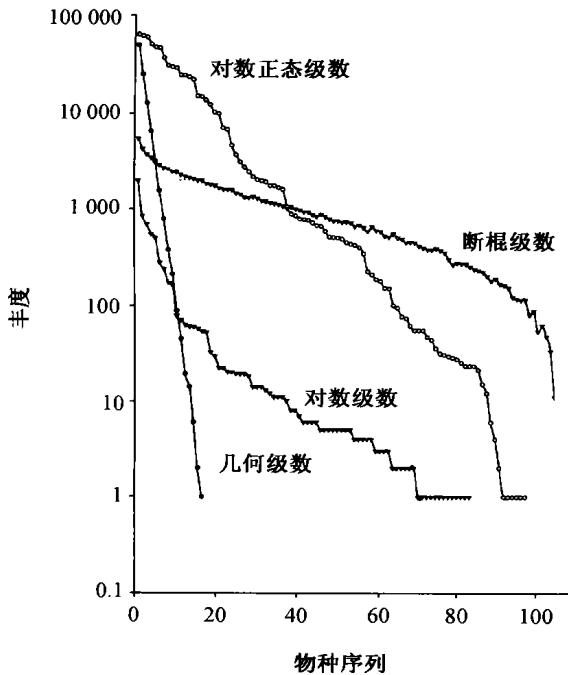


图4 群落中等级丰度的4种典型分布

情况下也会出现几何级数分布(如赤潮)和断棍级数分布(如稳定的大洋群落)。度量对数级数分布的常用指标是 Fisher  $\alpha$  指数,所以浮游植物研究中也有使用此参数的。由于生物的个体和生境的多样性,所以这4种物种丰度分布不能代表全部的分布类型。对于不符合任何分布的物种和个体数的数据集,还可以使用  $Q$  统计指数来进行多样性的测度<sup>[21]</sup>。 $Q$  指数可以成功地检验一个小样本的数据集,只要样品中含有 50% 以上的群落种数,它的检测效果和 Fisher  $\alpha$  指数是相似的。这一点对浮游植物群落分析较为重要,因为浮游植物群落分析时,经常是对样品进行亚样品的处理或进行采水样处理时,往往不能将一个浮游植物群落的所有物种采集或分析到。

对研究中实际浮游植物群落进行的等级丰度分布作图,从图5可以看出,g 站位浮游植物的多样性显然要比 f 和 h 站位要高。全部浮游植物的分布属于断棍级数分布,经检

验除了 a 和 c 站位还符合对数正态级数分布外,其他都符合断棍级数分布。可见是否使用 Fisher  $\alpha$  指数来进行浮游植物群落结构研究,还是值得进一步研究的。由于此次检验的浮游植物群落取自近岸和大洋中,对于河口区及赤潮爆发时浮游植物群落的等级丰度分布类型还有待于进一步研究。

### 3.3.3 分辨能力

多样性指数对群落结构分析时一个较重要的指标就是是否能将两个不同的浮游植物群落分辨出来。Taylor<sup>[22]</sup> 曾经检验过 8 个多样性指数的分辨率,发现 Fisher  $\alpha$  指数的分辨率最高,其他依次为 Shannon 指数、物种丰富度、 $\lambda$  指数(对数正态级数指数)、Simpson 倒数指数等。Kempton 和 Wedderburn<sup>[23]</sup> 发现 Fisher  $\alpha$  指数和  $Q$  指数有比 Shannon 指数和 Simpson 指数的各种形式都高的分辨率。Magurran<sup>[18]</sup> 对飞蛾的多样性指数分析表明 Margalef 指数、McIntosh 指数和物种丰富度有很高的分辨率,而基于物种均匀程度和优势程度的指数其分辨率就较小,如 Berger-Parker 指数、Simpson 相遇指数、Pielou 均匀度、McIntosh 均匀度和 Brillouin 均匀度。总之,对物种丰富度依赖的指数如 Fisher  $\alpha$  指数等的分辨率就要比对物种优势度测度的指数如 Shannon 指数等要高,对物种均匀度测度指数的分辨率是最低的。这一结论与观察的结果是一致的。

### 3.3.4 对样本大小的敏感性

一个好的多样性指数主要是对样本大小的敏感性较低。浮游植物群落之间的细胞丰度会相差很大,所以对样本大小的敏感性是考虑使用多样性指数的重要指标。Taylor<sup>[22]</sup> 发现 Fisher  $\alpha$  指数对样本大小的敏感性最低,当群落总个体数大于 1 000 时,它几乎不再受样本大小

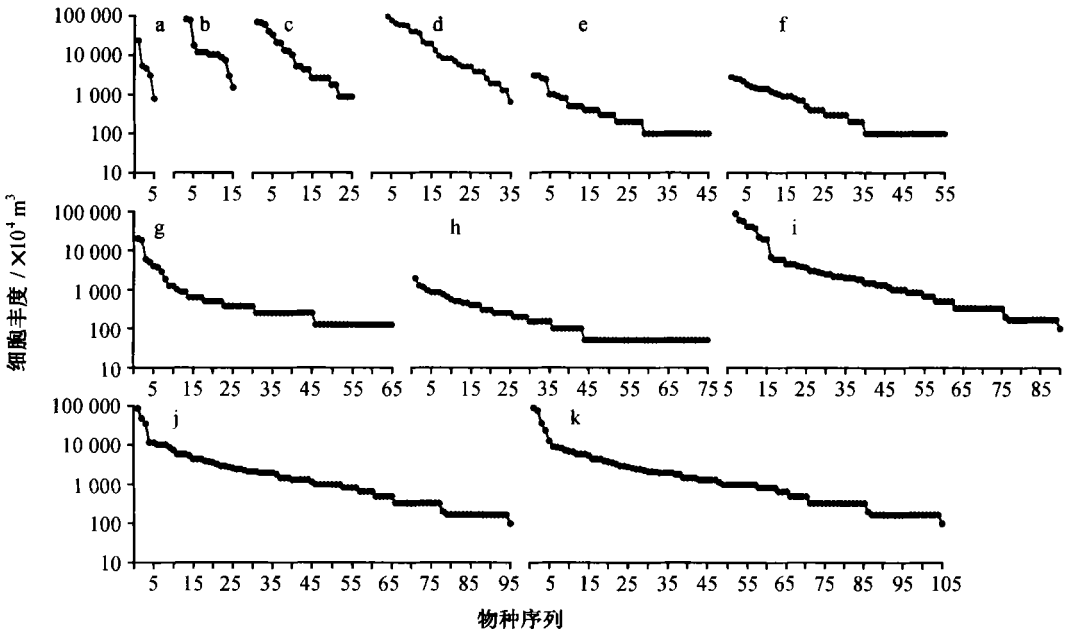


图 5 实测浮游植物群落的等级丰度曲线(a, b, c, d, e, f, g, h, i, j, k 分别为采样站点)

的影响. 同时还指出 Shannon 指数和 Simpson 指数都会中等程度地受样本大小的影响.  $Q$  指数在多于 50% 的群落总物种出现在样本中时, 也不再受样本大小的影响<sup>[23]</sup>. 物种丰富度及相关的指数如 Margalef 指数等最易受样本大小的影响. 所以, 从对样本大小敏感性的角度来看对物种丰度分布检验的指数 (Fisher  $\alpha$  指数) 和  $Q$  指数是最适宜, 其次为 Shannon 指数和 Simpson 指数等, 最差的为物种丰富度及相关的指数如 Margalef 指数和 Menhinick 指数等.

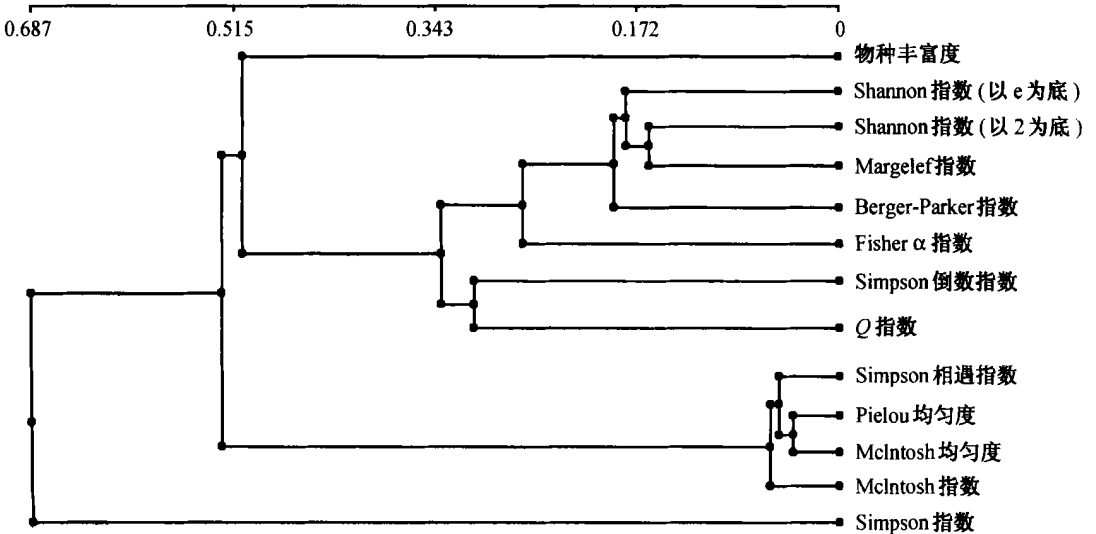


图 6 实测浮游植物群落各多样性指数的单链法 (Bray - Curtis 距离) 聚类分析

### 3.3.5 对多样性测度的着重点

从各多样性指数产生的原理上可将它们划为 4 个类型: (1) 物种丰富度指数, 是物种的数目及其在样方中的密度的度量, 典型的有物种丰富度、各物种丰富度估算指数(如 Coleman 异质性测试、Chao 估计、Chao- Lee 估计、刀切法(jackknife) 估计、自举(bootstrap) 估计、Michaelis - Menten 估计、稀疏法(rarefaction) 估计) Gleason 指数、Margalef 指数、Menhinick 指数、Monk 指数等; (2) 物种丰度模型, 测度每物种对群落总丰度的贡献大小, 包括各级数分布的计算和  $Q$  指数等; (3) 物种多样性指数, 是物种丰富度和相对丰度分布的结合, 包括测度物种优势度概率的 Simpson 指数及其变型; 测度信息量的 Shannon 指数及其变型和 Brillouin 指数; 测度多样性几何空间分布的 McIntosh 指数等; (4) 物种均匀度指数, 是对物种在群落中分布的均匀程度进行测量的指数, 包括 Pielou 指数、Brillouin 均匀度、McIntosh 均匀度、Simpson 均匀度、Sheldon 均匀度、Alatalo 均匀度、Heip 均匀度、Molinari 均匀度和 Hurlbert 均匀度等。

也有人从不同的角度对多样性指数进行划分。Peet<sup>[24]</sup> 曾经通过异质性测量将多样性指数划分为两个类型, 其中一种类型常常被群落中的稀有种群也就是物种丰富度所影响, 如 Shannon 指数, 而另外一种类型的指数则常常对种群的优势程度也就是对丰度较敏感, 如各类型 Simpson 指数。无论如何将这些指数划分类群, 各种多样性指数或多或少地都有相关性, 这些可以从相关分析(从略) 或聚类分析(图 6) 中看出。对于浮游植物群落来说, Shannon 指数、Margalef 指数和 Berger- Parker 指数有很好的相关性, 而 Simpson 相遇指数、Pielou 均匀度指数、Brillouin 均匀度指数和 McIntosh 均匀度指数有很好的相关性。这表明理论上的划分和实际群落分析中的划分还是有相当的差异。

对于群落的多样性指数, 理论上最好能确定一种或几种指数作为首选。但实际上, 考虑对群落多样性的全面研究, 最好在以上的各类型的指数中挑选几种作为综合比较。

### 3.3.6 选择一个合适的多样性指数

对于使用何种多样性指数或何种多样性指数为最佳的问题, 历来是现场生态学家们热烈争论的问题。Peet<sup>[24]</sup>, May<sup>[25]</sup> 和 Routledge<sup>[26]</sup> 认为 Shannon 指数没有直接的生物学解释功能, 所以都偏爱 Simpson 指数。Valentin 等<sup>[12]</sup>, 经比较研究 8 种浮游植物多样性指数后, 认为 Shannon 指数最好。Pielou<sup>[27]</sup> 偏爱 Brillouin 指数而 Peet<sup>[24]</sup> 则反对。Taylor<sup>[22]</sup> 喜爱 Fisher  $\alpha$  指数, 甚至将其应用于非对数级数分布的群落中。Kempton 等<sup>[28]</sup>、Taylor<sup>[22]</sup> 也支持  $Q$  指数的应用。

结合以上的分析, 所获得各常见多样性指数在浮游植物群落多样性分析中的性能比较列于表 4。对于一般情况下浮游植物群落多样性的研究, 物种丰富度、Margalef 指数、Fisher  $\alpha$  指数、Shannon 指数、Simpson 相遇指数和 Pielou 指数的综合使用是较合适的, 对 Margalef 指数和 Fisher  $\alpha$  指数的结果要谨慎解释。其中 Shannon 指数最好使用以 2 为底的类型, 这主要是考虑到以下原因: Shannon 指数是信息论中为测度信息量进行推导的, 现代信息编码多为二进制编码, 这样就可以标记每个浮游植物群落所包含的信息量; 以 2 为底比以  $e$  为底的分辨率为高。

### 3.4 浮游植物群落多样性分析的一般步骤

Southwood<sup>[29]</sup> 提出过一个多样性指数分析的步骤。根据以上分析结果并结合 Southwood 的研究, 对一般浮游植物群落的多样性分析提出以下步骤供参考: (1) 根据调查站位所获样品分析, 获得浮游植物物种矩阵。此时检验亚样本的大小是否具有代表性; (2) 得出物种丰富

表 4 各多样性指数的比较

	使用的广 泛程度	计算的难 易程度	分辨率	测度多样性的 着重点	对样本大小的 敏感程度
物种丰富度	是	简单	高	物种丰富度	高
Shannon 指数(以 e 为底)	是	中等	中等	物种丰富度	中等
Shannon 指数(以 2 为底)	是	中等	较高	物种丰富度	中等
Pielou 均匀度指数	是	中等	低	均匀度	中等
Simpson 指数	是	中等	较高	优势度	低
Simpson 相遇指数	是	中等	低	均匀度	低
倒数 Simpson 指数	是	中等	较高	优势度	低
Margalef 指数	是	简单	高	物种丰富度	高
Berger- Parker 指数	否	简单	低	优势度	低
McIntosh 指数	否	简单	低	物种丰富度	中等
McIntosh 均匀度指数	否	中等	低	均匀度	中等
Brillouin 指数	否	复杂	中等	物种丰富度	中等
Brillouin 均匀度指数	否	复杂	低	均匀度	中等
Fishers $\alpha$ 指数	否	复杂	高	物种丰富度	低
Q 统计指数	否	复杂	高	物种丰富度	低

度,计算出 Margalef 指数,对群落多样性有初步认识; (3) 画出等级丰度图来,以检测其分布类型. 尤其要注意是否符合几何级数分布,因为赤潮或其他异质性高的环境中易出现此分布,此时对 Margalef 指数和 Fisher  $\alpha$  指数要谨慎使用; (4) 如果符合对数级数、对数正态级数分布和断棍级数分布中的一个,可以考虑计算 Fisher  $\alpha$  指数或  $\lambda$  指数. 也可以考虑使用 Q 指数; (5) 考虑各物种对多样性的贡献,可以计算 Shannon 指数(推荐使用以 2 为底)和 Simpson 指数(推荐使用 Simpson 相遇指数); (6) 对群落中物种分布均匀程度进行测度,推荐使用 Pielou 均匀度指数; (7) 如果有亚样品的重复样,考虑进行多样性指数的统计检验. 否则对于 Shannon 指数进行  $t$  检验<sup>[30]</sup>,或应用刀切法<sup>[31]</sup>进行多样性指数的统计检验.

## 4 结论

通过以上的比较研究发现选择一个合适的多样性指数对解释浮游植物群落结构和多样性都有重要的意义. 单纯使用一种多样性指数来解释浮游植物群落的多样性容易造成较大的偏差. 应用物种丰富度及其相关指数 Margalef 指数和 Fisher  $\alpha$  指数解释浮游植物群落多样性时应谨慎. Shannon 指数和 Simpson 指数分别代表对浮游植物群落物种数敏感和不敏感的两类指数,都对浮游植物群落多样性有较好的解释. Pielou 指数是浮游植物群落均匀度测度中较好的一种指数. 以上几种指数应相互结合使用,以完善地理解浮游植物的群落多样性. 文中提出了浮游植物群落多样性分析的一般步骤,为今后这方面的研究提供依据.

## 参考文献:

- [1] MacARTHUR R. Fluctuations of animal populations, and a measure of community stability[J]. Ecology, 1955, 36: 533—536.

- [2] ELTON C.S. The ecology of invasions by animals and plants[M]. London: Chapman and Hall, 1958. 143—153.
- [3] McNAUGHTON S.J. Diversity and stability[J]. Nature, 1988, 333: 204—205.
- [4] GARDNER M R, ASHBY W R. Connectance of larger dynamic (cybernetic) system: critical values for stability[J]. Nature, 1970, 228: 784.
- [5] MAY R M. Will a large complex system be stable[J]. Nature, 1972, 238: 413—414.
- [6] McCANN K S. The diversity stability debate[J]. Nature, 2000, 405: 228—233.
- [7] PIMM S L. The complexity and stability of ecosystem[J]. Nature, 1984, 307: 321—326.
- [8] MARGALEF R. Diversity[A]. SOURNIA A. Phytoplankton Manual: Monographs on Oceanographic Methodology 6[C]. Paris: UNESCO, 1978. 251—260.
- [9] DEVAUX J. Structure of phytoplanktonic populations in three lakes of Massif Central: ecological successions and diversity[J]. Acta Oecol Oecol Gen, 1980, 1(1): 11—26.
- [10] AMBLARD C, DEVAUX J. Structure and Energetic Orientation of a lacustrine phytoplanktonic community (Lake Pavin, France)[J]. Acta Oecol Oecol Gen, 1981, 2: 101—115.
- [11] ALEYA L, DEVAUX J. The concept of seasonal succession theory applied to phytoplankton through the coupling use of diversity index and rank frequencies diagrams in a eutrophic ecosystem[J]. Int Rev Gesamt Hydrobiol, 1992, 77: 579—591.
- [12] VALENTIN J L, MACEDO-SAIDAH F E, TENENBAUM D R, et al. The specific diversity indices for analysing phytoplankton succession: application to the Cabo Frio (RJ, Brazil) upwelling ecosystem[J]. Neritica, 1991, 6: 1—2.
- [13] KARYDIS M, TSIRTISIS G. Ecological indices: a biometric approach for assessing eutrophication levels in the marine environment[J]. Sci Total Environ, 1996, 186: 209—219.
- [14] SHANIN S S, MIKHAILOVSKIJ G E. Species diversity and seasonal succession of phytoplankton in the White Sea[J]. Okeanologiya, 1996, 36: 407—412.
- [15] TINNBERG L. Phytoplankton diversity in Lake Norrviken 1961~ 1975[J]. Holarctic Ecol, 1979, 2(3): 150—159.
- [16] 孙 军, 刘东艳, 魏 皓, 等. 琉球群岛邻近海域浮游植物多样性的模糊综合评判[J]. 海洋与湖沼, 2001, 32(4): 445—453.
- [17] SUN Jun, LIU Dongyan, YIN Yin, et al. The standing crop distribution and species composition of phytoplankton near Ryukyu Islands water and its correlation with the water mass in summer, 1997[A]. SU Jitlan, YUAN Yaoshu. Proceedings of China- Japan Joint Symposium on Cooperative Study of Subtropical Circulation System[C]. Beijing: China Ocean Press, 2000. 191—217.
- [18] MAGURRAN A E. Ecological diversity and its measurement[M]. London: Chapman and Hall, 1988, 1—179.
- [19] van-DAM H. On the use of measures of structure and diversity in applied diatom ecology[J]. Hydrobiol Bull, 1982, 16: 288.
- [20] ZURLINI G, ZATTERA A, BRUSCHI A. Structural analysis of phytoplankton communities variation in the Archipelago of La Maddalena (North Sardinian coast): a canonical correlation approach[J]. J Exp Mar Biol Ecol, 1983, 70: 227—248.
- [21] KEMPTON R A, TAYLOR L R. The Q-statistic and the diversity of floras[J]. Nature, 1978, 275: 252—253.
- [22] TAYLOR L R, WILLIAMS Bates. Hutchinson—a variety of diversities[A]. MOUND L A, WARLOFF N. Diversity of Insect Faunas: 9th Symposium of the Royal Entomological Society[C]. Oxford: Blackwell, 1978. 1—18.
- [23] KEMPTON R A, WEDDERBURN R W M. A comparison of three measures of species diversity[J]. Biometrics, 1978, 34: 25—37.
- [24] PEET R K. The measurement of species diversity[J]. Ann Rev Ecol System, 1974, 5: 285—307.
- [25] MAY R M. Patterns of species abundance and diversity[A]. CODY M L, DIAMOND J M. Ecology and Evolution of Communities[M]. Cambridge: Harvard University Press MA, 1975. 81—120.
- [26] ROUTLEDGE R D. Diversity indices: which ones are admissible[J]. J Theor Biol, 1979, 76: 503—515.
- [27] PIELOU E C. Ecological Diversity[M]. New York: Wiley, 1975. 1—165.

- [28] KEMPTON R A, TAYLOR L R. Models and statistics for species diversity[J]. *Nature*, 1976, 262: 818—820.
- [29] SOUTHWOOD T R E. *Ecological Methods*[M], 2nd ed. London: Chapman and Hall, 1985. 1—524.
- [30] HUTCHESON K. A test for comparing diversities based on Shannon formula[J]. *Journal of Theoretical Biology*, 1970, 29: 151—154.
- [31] ZAHL S. Jack knifing an index of diversity[J]. *Ecology*, 1977, 58: 907—913.

## The application of diversity indices in marine phytoplankton studies

SUN Jun<sup>1</sup>, LIU Dongyan<sup>1</sup>

(1. *Marine Life Science College, Ocean University of China, Qingdao 266003, China*)

**Abstract:** Common diversity indices such as species richness, Shannon index (base 2 or e), Pielou evenness index, Simpson index ( $1-D$  or  $1/D$  form), Margalef index, Berger Parker index, McIntosh index, McIntosh evenness index, Brillouin entropy index, Brillouin evenness index, Fisher  $\alpha$  and  $Q$  statistic index, used for analyzing phytoplankton community were studied. We compared three phytoplankton species matrix to test these indices. They are species richness dependent ideal data set, cell abundance dependent ideal data set and real phytoplankton data set from the Bohai Sea and the Kuroshio water. The results show that each index has different functions on evaluating the diversity of a phytoplankton community. In general, integrated using of species richness, Margalef index, Fisher  $\alpha$  index, Shannon index, Simpson index ( $1-D$  form) and Pielou index were fit for analyzing the phytoplankton community. But it should be cautious to use Margalef and Fisher  $\alpha$  index in analyzing the phytoplankton community. A general guideline for the analysis of phytoplankton community diversity was established.

**Key words:** phytoplankton; diversity indices; rank abundance plots; biological diversity