

兴安落叶松种群格局的分形特征——信息维数

马克明¹, 祖元刚²

(1. 中国科学院生态环境研究中心, 北京 100085; 2. 东北林业大学国家教委森林植物生态学开放研究实验室, 哈尔滨 150040, China)

摘要: 种群格局信息维数能够刻画格局强度的尺度变化程度, 揭示出种群个体分布的非均匀性状况。采用信息维数对大兴安岭兴安落叶松种群格局的研究显示, 各类兴安落叶松林中兴安落叶松种群格局的信息维数大小依次为越桔-兴安落叶松林(1.480) > 杜香-兴安落叶松林(1.373) > 杜鹃-兴安落叶松林(1.321) > 草类-兴安落叶松林(1.093)。虽为群落建群种, 兴安落叶松种群格局的信息维数较低(<1.5, 远离 2), 格局强度尺度变化程度较低, 个体分布比较均匀。兴安落叶松-白桦林中兴安落叶松种群处于劣势伴生地位, 种群格局的信息维数更低(1.065), 格局强度的尺度变化更加微弱, 种群个体以星散分布为主。对以上几类森林类型的比较分析显示, 格局强度尺度变化程度由高至低的次序为兴安落叶松天然林(1.317) > 兴安落叶松-白桦林(1.065) > 兴安落叶松人工林(0.745)。信息维数的差异反映了更新状况的差异。

关键词: 兴安落叶松; 种群格局; 信息维数; 格局强度; 尺度变化

Fractal properties of the spatial pattern of *Larix gmelini* population
—— Information dimension

MA Ke-Ming¹, ZU Yuan-Gang² (1. Research Center for Eco-Environmental Sciences, the Chinese Academy of Sciences, Beijing 100085, China; 2. Open Research Laboratory of Forest Plant Ecology, Northeast Forestry University, Harbin 150040, China)

Abstract: The information dimension of population patterns quantifies the scale variation degree of pattern intensity, and discloses the unevenness of individual distribution. The spatial pattern of *Larix gmelini* population in Daxing'an Mountains, China was studied by using information dimension. The results showed that, the order of information dimensions of different *Larix* forests was *Vaccinium-Larix* forest(1.480) > *Ledum-Larix* forest (1.373) > *Rhododendron-Larix* forest (1.321) > *Grass-Larix* forest (1.093). Since *Larix gmelini* population was the dominant species in these communities and the individuals were evenly distributed in space, information dimensions of population patterns were low (<1.5, far from 2) and the scale variation degree of pattern intensities were also low. *Larix gmelini* was in an accompaniment position in *Larix-Betula* forests and the individuals were scattered in space, so information dimension of the population pattern was lower (1.065) and the scale variation degree of pattern intensity was also lower. Comparisons among the above forest types showed that, the order of the scale variation degree of pattern intensities was natural *Larix* forest (1.317) > *Larix-Betula* forest(1.065) > *Larix* plantation (0.745). The variation of information dimension reflects the differences of population regeneration conditions in different forest types.

Key words: *Larix gmelini*, population pattern, information dimension, pattern intensity, scaling
文章编号: 1000-0933(2000)02-0187-06 中图分类号: Q149 文献标识码: A

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(39470129)
收稿日期: 1997-12-29, 修订日期: 1999-02-10
作者简介: 马克明(1965-), 男, 副研究员。

种群格局是种群生物学特性、种内种间关系及环境条件综合作用的结果,是种群的基本数量特征之一^[1,2]。种群格局研究在探讨个体分布非随机性,即分布类型判断方面已经比较深入^[3~8]。但由于研究结果受到取样面积的影响,在不同尺度上考察所得结论不同^[9]。比如一个在大尺度上为聚集分布的种群,在较小的尺度上可能是随机分布或均匀分布。这种不确定性的存在,使种群格局尺度变化特征研究显得尤为重要。以往复合分布类型判断以及区组-方差分析等方法已经对此不同程度涉及,但是这些方法对于解决尺度依赖问题仍显不足。

分形几何(fractal geometry)是刻划尺度依赖问题的有力工具^[10,11],采用该方法对种群格局的研究能够揭示种群空间分布随尺度的变化规律,是种群格局研究的扩展和深入。信息维数(information dimension)能够揭示不同尺度上格局强度的相关关系及其变化规律,这是已往种群格局研究方法无法实现的。本文采用信息维数对兴安落叶松(*Larix gmelini*)在不同森林类型中种群格局的尺度变化特征进行分别研究和比较分析,以期揭示不同生境中兴安落叶松种群格局分形特征的差异。

1 研究地点

大兴安岭(49°20′~53°30′N,119°40′~127°22′E)为我国主要用材林基地之一,地带性植被为寒温性针叶林,以兴安落叶松林最为典型。地貌呈明显老年期特征,山势和缓,一般海拔 700~1000m,高峰大多 1400m 左右。气候具有明显大陆性,年平均温度在 0℃ 以下,冬季干冷漫长,夏季短暂,年、日温较差皆悬殊,积温(>10℃)1700℃ 至 1100℃,无霜期仅 90~110(120)d。广泛分布的土壤为棕色泰加林土。植物种类比较贫乏,野生维管束植物仅 1000 种左右^[12]。主要包括兴安落叶松、白桦(*Betula platyphylla*)、山杨(*Populus davidiana*)、胡枝子(*Lespedeza bicolor*)、榛子(*Corylus heterophylla*)、越桔(*Vaccinium vitis-idaea*)、笃斯越桔(*Vaccinium uliginosum*)、杜香(*Ledum palustre*)、杜鹃(*Rhododendron dauricum*)、红花鹿蹄草(*Pyrola incarnata*)等。植物区系成分具有交错性质,几无特有种。

2 研究方法

2.1 取样方法

与兴安落叶松有关的主要有兴安落叶松林,及白桦与兴安落叶松构成的兴安落叶松-白桦林两类。在兴安落叶松林中,兴安落叶松种群处于优势建群地位,生长发育状况最佳。但因立地条件的差异(主要是海拔高度),又分出几个群丛组^[12]。其中具代表性且分布广的兴安落叶松林为杜鹃-兴安落叶松林、越桔-兴安落叶松林、杜香-兴安落叶松林和草类-兴安落叶松林。杜鹃-兴安落叶松林代表着一种冷干的生境条件,是山地中部寒温性针叶林亚带的地带性植被,是构成大兴安岭植被的主要森林植被类型。此类兴安落叶松林分布最为广泛,多占据阳坡、半阳坡或分水岭上。林木高茂,木材蓄积量大,结构简单,林相整齐。越桔-兴安落叶松林代表着一种冷湿的生境条件,在大兴安岭的分布多集中在山地中部寒温性针叶林亚带范围,多见于山坡上部较平坦地段,分布较为广泛。此类型林下天然更新良好,尤其在林窗处有大量的兴安落叶松更新幼苗,且生长状态良好。杜香-兴安落叶松林是大兴安岭的主要兴安落叶松林之一,主要分布在山地中部寒温性针叶林亚带,甚普遍。多在坡度 5~10° 之间的阴坡、半阴坡下部,生境较冷湿,水分充足,并常有滞水现象。枯枝落叶分解不良,形成明显的潜育化和泥炭化现象。加之土层极薄,又具永冻层,影响林木生长。因此立木低矮,胸径小,林相虽整齐,但枯腐木和风倒木较多。由于该林内水分充足,利于兴安落叶松种子萌发,故林下幼苗很多。但因灌草茂密,妨碍了幼苗发育成幼树,因此林下更新出现幼苗多、幼树少的特点。草类-兴安落叶松林集中分布于山地下部寒温性针叶林亚带的阳坡、半阳坡,坡度一般为 6~10°,大多自蒙古栎-兴安落叶松林衍生,较常见。土壤为生草棕色泰加林土,较肥沃,林下草本植物种类繁多,草本-灌木层十分发育。此类型为同龄林,成层现象、层片结构较简单,有时林内有大量更新幼树,发展的结果可恢复为蒙古栎-兴安落叶松林。兴安落叶松-白桦林在大兴安岭仅是一种过渡植被类型^[12]。主要由于原生的各类兴安落叶松林经采伐、火烧后,以白桦为主的阔叶树种侵入形成,所以兴安落叶松-白桦林在组成、结构上极不稳定,但分布广泛。白桦寿命一般仅为 70~100a,而兴安落叶松寿命较长,随着林龄增加,白桦逐渐衰退,而恢复成各类兴安落叶松林。本区兴安落叶松-白桦林虽具不稳定性,但白桦在改善本区森林土壤方面具有重要作用,且分布面积大,极具开发价值。

因起源、环境和干扰状况等的差异,上述森林类型中兴安落叶松的生长发育状况不同,因而种群格局的特征各不相同。为了全面揭示兴安落叶松种群格局的分形特征,本文选择上述具有代表性的几个森林类型对兴安落叶松种群格局进行分形研究和比较分析,以期比较全面地揭示兴安落叶松种群格局的尺度变化规律。

在不同森林类型中,选择具代表性的样地设置样方,面积 $20\times 20\text{m}^2$ 。以样方一角为原点,测定样方内每株兴安落叶松个体的水平坐标位置,并同时测定树高、胸高直径、最大冠幅及垂直方向冠幅等指标。

2.2 计算方法

分形维数是对分形体空间填充程度的反映^[10,11]。信息维数是计盒维数的推广^[11],在对种群格局实施网格覆盖的过程中,计盒维数只考虑了每个格子中是否有个体存在,而对每个非空格子中到底有多少个体未予区分。信息维数则进一步考虑到了这一点,它将每一格子均给出一个概率密度,进而通过信息量公式 $I = -\sum P_i \ln P_i$ 给出每一尺度与对应信息量的幂律关系。

根据信息维数的计算公式

$$D_i = \lim_{\epsilon \rightarrow 0} \frac{I(\epsilon)}{\ln(\epsilon)} \tag{1}$$

在对种群格局进行网格覆盖的过程中,进一步计数每个非空格子中拥有的个体数目(N_i)。若样方内总个体数目为 N ,那么单一格子中的概率为 $P_i = N_i/N$,信息量为 $I_i = -P_i \ln P_i$,则该网格边长时总的信息量为 $I(\epsilon) = \sum I_i$ 。将与之相应的网格边长(ϵ)在双对数坐标下进行直线拟合(或分段直线拟合),所得拟合直线斜率的绝对值为信息维数估计。

2.3 种群格局信息维数的生态意义

信息(或称负熵)是一个系统结构复杂性程度的质量^[13]。一个系统结构的信息量越少,结构越简单;反之其结构越复杂。一般说来系统结构信息与观测尺度相关,分辨率越高(尺度越小),则信息量越大,系统结构的复杂性越高,不确定性越明显;反之分辨率越低(尺度越大),则信息量越小,系统的结构愈清晰。系统结构在宏观上是确定的,而微观上是不确定的^[14]。生命系统即属此类多层次等级系统(hierarchical system),存在着从细胞到群落乃至全球的诸多生物学等级。对于这样一个系统的空间结构,采用与尺度相关的参量只能表征一个尺度的结构,而不能得到确定的整体性结论。

虽然一个系统的结构信息在不同尺度上各不相同,但它们在一定的尺度范围内遵从某种共同的幂律关系,这就是信息维数。因此信息维数表征了不同尺度上系统结构复杂性之间的联系和规律性,揭示了系统结构复杂性的尺度变化程度。小的信息维数表明系统结构复杂性的尺度变化微弱,结构简单;大的信息维数则表明系统具有高的结构复杂性。

系统结构复杂性是指系统组分空间分布的不均匀性,即系统结构“因地而异”的程度。这与种群格局强度的定义“个体密度因地而异的程度”是一致的^[17],因此种群格局信息维数,从独立于尺度的角度,揭示了格局强度的尺度变化程度以及个体分布的非均匀状况。高的信息维数(接近 2)表明种群格局强度尺度变化强烈,个体分布不均匀,随着考察尺度的改变,种群格局分布类型会出现明显的变化。

为了更加明确种群格局信息维数的生态意义,本文选择兴安落叶松人工林为例进行说明。因为个体均匀分布的人工林有助于揭示种群格局信息维数的特性和作用。对人工林点位图(图 1)进行网格覆盖,虽然不同尺度上得到的信息量不断变化,但在一定尺度范围遵从一个共同规律(图 2),这个尺度变化规律就是种群格局的统计自相似性(statistical selfsimilarity),直线的斜率就是信息维数。信息维数计算图出现两个线性区域,需要人们判断哪一个尺度域的信息维数是合理的。首先作为一个分形体的空间维数,它应该小于所在空间的拓扑维数^[10],本文的研究对象是种群格局,它的信息维数应该小于 2。同时,信息维数反映的是系统局域结构的非均匀性,那么考察的尺度应该是较小的,否则无法揭示系统的微观结构特征。所以小于拐点尺度的信息维数是合理的。兴安落叶松人工林信息维数为 0.745,与人工林个体均匀分布,格局强度极低和尺度变化规律相吻合。由图 2 可知,信息维数得到的拐点尺度揭示出种群格局的层次性,对应于个体聚块的大小。

3 结果分析

3.1 兴安落叶松林中兴安落叶松种群格局的信息维数

杜鹃-兴安落叶松林中兴安落叶松种群格局信息维数计算结果(表 1),直线拟合的相关系数均在 0.93 以上, $p<0.01$,极显著线性相关。此类型中兴安落叶松种群格局的信息维数在 1.0~1.7 之间,变异显著,

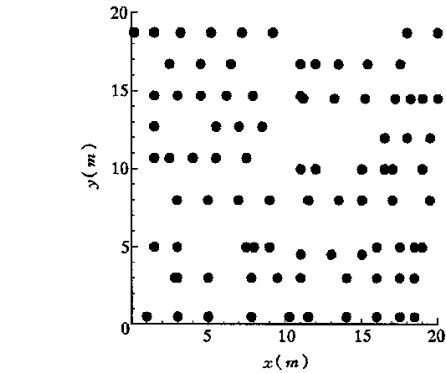


图 1 兴安落叶松人工林点位图

Fig. 1 Individual distribution of *Larix gmelini* plantation

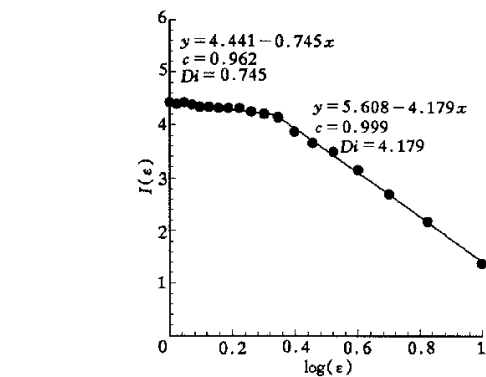


图 2 兴安落叶松人工林信息维数

Fig. 2 Information dimension of *Larix gmelini* plantation

表 1 不同森林类型中兴安落叶松种群格局信息维数

Table 1 Information dimensions of *Larix gmelini* population patterns in different forest types

样方号	信息维数	相关系数	显著水平(p)	拐点尺度(m)	平均冠幅(m)
Plot	Information	Correlation	Significant	Inflection	Mean crown
number	dimension	coefficient	level	point	width
兴安落叶松林 <i>Larix</i> forest					
杜鹃-兴安落叶松林 <i>Rhododendron-Larix</i> forest					
a	1.617	0.969	<0.01	2.000	1.754
b	1.326	0.937	<0.01	2.857	2.846
c	1.021	0.974	<0.01	2.857	3.127
平均 Average	1.321				
越桔-兴安落叶松林 <i>Vaccinium-Larix</i> forest					
	1.480	0.972	<0.01	2.857	1.555
杜香-兴安落叶松林 <i>Ledum-Larix</i> forest					
a	1.212	0.978	<0.01	2.857	2.027
b	1.534	0.978	<0.01	2.000	1.021
平均 Average	1.373				
草类-兴安落叶松林 <i>Grass-Larix</i> forest					
	1.093	0.954	<0.01	4.000	4.260
兴安落叶松-白桦林 <i>Larix-Betula</i> forest					
a	0.885	0.991	<0.01	3.333	1.599
b	0.493	0.930	<0.01	2.857	1.562
c	1.003	0.916	<0.01	4.000	0.672
d	1.878	0.965	<0.01	2.857	1.271
平均 Average	1.065				
兴安落叶松人工林 <i>Larix</i> plantation					
万方数据	0.745	0.962	<0.01	2.222	2.409

表明格局强度的尺度变化明显,个体分布的均匀性程度存在较大差异。拐点尺度与平均冠幅大体接近,表明此类型中兴安落叶松种群个体聚集性较弱。个体聚集程度的差异可能与立地条件、林龄,特别是更新状况有关。平均来看该类型中兴安落叶松种群格局的信息维数在 1.321(远离 2),总体上个体分布比较均匀,格局强度尺度变化不强烈。

越桔-兴安落叶松林中兴安落叶松种群格局的信息维数计算结果(表 1),相关系数为 0.972, $p < 0.01$,极显著线性相关。其拐点尺度为 2.857m,种群个体在此尺度上聚集。信息维数 1.480,介于 1~2 之间,并小于 1.5,个体分布非均匀性程度不高,但格局强度的尺度变化程度高于杜鹃-兴安落叶松林。

杜香-兴安落叶松林中兴安落叶松种群格局的信息维数计算结果(表 1),线性回归的相关系数均在 0.97 以上, $p < 0.01$ 达极显著相关,存在幂律关系。不同样地的信息维数明显不同,表明种群格局强度尺度变化的差异。拐点尺度大于平均冠幅,个体聚集明显,表明林下幼苗幼树多,更新状况良好。平均来看其信息维数为 1.373,表明该种群格局强度的尺度变化程度比较低,个体分布仍然比较均匀。

草类-兴安落叶松林中兴安落叶松种群格局信息维数计算结果(表 1),相关系数 0.954, $p < 0.01$ 呈极显著线性相关。拐点尺度为 4.000m,揭示出个体聚块尺度。信息维数为 1.093,显示出很低的格局强度尺度变化,个体分布均匀,密度差异小。种群个体分布均匀,且平均冠幅接近于拐点尺度,故此类型中更新状况较差。

采用信息维数对上述各类兴安落叶松林中兴安落叶松种群格局尺度变化特征的研究,揭示出不同类型中该种群格局强度尺度变化的差异性规律。各类型中兴安落叶松种群格局的信息维数次序为越桔-兴安落叶松林(1.480) > 杜香-兴安落叶松(1.373) > 杜鹃-兴安落叶松林(1.321) > 草类-兴安落叶松林(1.093),表明越桔-兴安落叶松林具有最大的格局强度尺度变化,个体分布最不均匀;草类-兴安落叶松林具有最低的格局强度尺度变化,个体分布均匀性最高;余者接近并介于两者之间。各类型的信息数均低于 1.5,远离 2,因此格局强度的尺度变化均较低。平均看来信息维数为 1.317,总体上兴安落叶松林具有较低程度的格局强度尺度变化,个体分布聚集较弱。由于种群个体竞争的存在,聚集分布只发生在幼树之间或者幼树与成熟林木之间,而成熟个体之间很难聚集,因此上述信息维数的高低次序,揭示了不同森林类型林下幼苗幼树的比例的差异,进而反映了更新状况。

3.2 兴安落叶松-白桦林中兴安落叶松种群格局的信息维数

兴安落叶松-白桦林中兴安落叶松种群格局的信息维数计算结果(表 1),直线拟合相关系数在 0.91 以上, $p < 0.01$ 极显著线性相关。拐点尺度与计盒维数的计算结果一致,均远大于平均冠幅,揭示出聚块的大小。种群个体聚集程度较高,说明更新状况较好。信息维数很低或很高,表明此类型中兴安落叶松种群格局强度的尺度变化差异明显。信息维数很低者(< 1)个体分均匀,很高者(接近 2)个体分布聚集,反映出兴安落叶松种群于此类型中的劣势和伴生地位。或者零星分布于白桦个体间,或者大量幼苗幼树聚集在林窗处,它的分布受的白桦种群分布的严重制约。平均来看信息维数在 1.065,可见总体平均兴安落叶松种群分布格局强度的尺度变化程度很低,个体以星散分布为主。

3.3 各森林类型中兴安落叶松种群格局信息维数比较

为了进一步比较分析兴安落叶松种群格局在不同森林类型中格局强度尺度变化程度的差异,本文对上述研究结果与兴安落叶松人工林进行比较。不同森林类型中兴安落叶松种群格局信息维数次序是,兴安落叶松天然林最高(1.317),兴安落叶松-白桦林次之(1.065),而兴安落叶松人工林最低(0.745)。这一规律反映了不同森林类型中种群格局强度尺度变化程度的差异,同时揭示了更新状况。如果更新幼苗幼树较多,聚集成块,个体分布不均匀,会导致信息维数较高(兴安落叶松天然林的情形);反之个体星散分布,随机性明显(兴安落叶松-白桦林的情形),或个体均匀分布,格局强度极低(兴安落叶松人工林的情形),则信息维数很低(接近或小于 1)。信息维数的差异揭示出更新状况的差异。

4 结论

- (1)种群格局信息维数揭示出种群格局强度的尺度变化程度,是对种群个体分布非均匀性的表征。
- (2)各类兴安落叶松林中兴安落叶松种群,虽为群落建群种,但种群格局信息维数较低(远离 2),格局

强度尺度变化较弱,个体分布比较均匀。其次序为越桔-兴安落叶松林(1.480)>杜香-兴安落叶松林(1.373)>杜鹃-兴安落叶松林(1.321)>草类-兴安落叶松林(1.093)。

(3)兴安落叶松-白桦林中兴安落叶松种群处于劣势伴生地位,种群格局信息维数低(1.065),格局强度的尺度变化程度也较低,种群个体以星散分布为主。

(4)天然森林类型与兴安落叶松人工林中兴安落叶松种群格局信息维数的比较显示,格局强度的尺度变化程度由高至低的次序为兴安落叶松天然林(1.317)>兴安落叶松-白桦林(1.065)>兴安落叶松人工林(0.745)。信息维数的差异反映了更新状况的差异。

参考文献

- [1] 曲仲湘,吴玉树,王焕校,等. 植物生态学,第二版. 北京:高等教育出版社,1983.
- [2] 周纪纶,郑师章,杨 持. 植物种群生态学. 北京:高等教育出版社,1992.
- [3] Greig-Smith P. The use of random and contiguous quadrats in the study of the structure of plant communities. *Annual Botany*, 1952, **16**: 293~316.
- [4] Lloyd M. Mean crowding. *J. Anim. Ecol.*, 1967, **36**: 1~30.
- [5] Kershaw K A. The detection of pattern and association. *Journal of Ecology*, 1960, **48**: 233~242.
- [6] Kershaw K A. Association and covariance analysis of plant communities. *Journal of Ecology*, 1961, **49**: 643~654.
- [7] Pielou EC. 卢泽愚 译. 数学生态学,第二版. 北京:科学出版社,1991.
- [8] 李海涛. 植物种群分布格局研究概况. 植物学通报, 1995, **12**(2): 19~26.
- [9] 邬建国, Jelinski D. 生态学中的格局与尺度——可塑性面积单元问题. 见:李博主编,现代生态学讲座. 北京:科学出版社, 1995. 1~9.
- [10] Mandelbrot BB. *The Fractal Geometry of Nature*. W. H. Freeman. 1982.
- [11] Falconer K. 曾文曲,等译. 分形几何——数学基础及其应用. 沈阳:东北工学院出版社, 1991.
- [12] 周以良,等. 中国大兴安岭植被. 北京:科学出版社, 1991.
- [13] 苗东升. 系统科学原理. 北京:中国人民大学出版社, 1990.
- [14] 刘式达,刘式适. 分形与分维. 北京:气象出版社, 1993.