

# 群落均匀度分形分析

王永繁, 余世孝\*, 刘蔚秋

(中山大学生命科学院, 广州 510275)

**摘要:**修正了 Frontier 和 Ricotta 等关于有效物种丰富度指数  $A$  与物种丰富度指数  $S$  之间幂律关系的定义,探讨了  $A$  与  $S$  之间分形关系的生态学意义,认为分形维数  $D$  是群落均匀度测度值在物种数  $S$  不断增加的过程中,向其逼近的一个理论值,提出了利用双对数坐标上建立的  $A$  与  $S$  拟合直线的方程,对群落均匀度的 4 种变化趋势进行描述的方法。以广东黑石顶自然保护区森林演替系列为例,研究了针阔叶混交林和常绿阔叶林样带上,随着样带观察长度的逐渐增加群落均匀度的变化情况。结果表明,230m 长的混交林样带只存在一个线性无标度区间,群落均匀度随样带长度的不断增加而逐渐降低,向分形维数  $D=0.810$  趋近。170m 长的常绿阔叶林样带存在两个线性无标度区间,在  $0\sim 25\text{m}$  的尺度域内,随着样带长度的逐渐增加均匀度不断降低,向分形维数  $D=0.525$  逼近;在  $30\sim 170\text{m}$  的尺度域内,随着样带观察长度的增加,群落均匀度也逐渐增加,向分形维数  $D=0.920$  趋近。

**关键词:**群落均匀度;物种丰富度;有效物种丰富度;分形分析

## Fractal analysis of the community evenness

WANG Yong-Fan, YU Shi-Xiao\*, LIU Wei-Qiu (School of Life Sciences, Zhongshan University, Guangzhou 510275, China). *Acta Ecologica Sinica*, 2003, 23(6): 1031~1036.

**Abstract:** Hill defined the effective species richness  $A=2^H$ , i. e., the theoretical (diversity-equivalent) number of species if all species were equifrequent, where  $H$  is the Shannon's entropy. Frontier suggested that the effective species richness  $A$  can generally be expressed as  $A=S^J$ , where  $S$  is the species richness and  $J$  is the Pielou's evenness. The equation  $A=S^J$  takes the form of a fractal power-law relationship, in this way  $J$  is thus interpreted as a scale-invariant dimension of the distribution of individuals among species in a given community. In the view of Ricotta *et al.*, it can be interpreted as a scale-invariant measure of the relationship between species richness and entropy for a set of  $q$  relevés. In fact, the equation  $A=S^J$  is the form of a deterministic functional relationship, in other words, the value of  $J$  varies with the change of  $S$ . We believed that the fractal power-law relationship between  $A$  and  $S$  must be presented by the equation  $A=kS^D$ , where  $k$  is a constant, and  $D$  is called the fractal dimension. Based on the fractal power-law relationship of the equation  $A=kS^D$ , the relationship between 'effective species richness' ( $A$ ) and 'species richness' ( $S$ ) is discussed in this paper. With the increasement of  $S$ , the measuring values of community evenness  $J$  are approaching gradually from two sides to the theoretical value  $D$ , the fractal dimension, i. e., the slope of the regression of  $H=\log_2 A$  versus  $\log_2 S$ . A method for characterizing the changing tendency of community evenness in four cases is also proposed based on this. We describe these

基金项目:教育部骨干教师基金资助项目

收稿日期:2002-01-25;修订日期:2002-06-10

作者简介:王永繁(1965~),男,安徽繁昌人,讲师,主要从事植被生态学、数量生态学研究。E-mail:lssysx@zsu.edu.cn

\* 通讯作者 Author for correspondence, lssysx@zsu.edu.cn.

Foundation item: Financial support from the State Ministry of Education

Received date: 2002-01-25 Accepted date: 2002-06-10

Biography: WANG Yong-Fan, Lecturer, major in vegetation ecology and quantitative ecology. E-mail: lssysx@zsu.edu.cn

applications with the survey data from two transects with various succession series community at Heishiding nature reserve in Guangdong Province. The community evenness on different spatial scales in needle and broad leaves mixed forest and broad-leaved evergreen forest are measured. There is a linear scale-invariant range in the needle and broad leaves mixed forest transect with the length of 230m. The community evenness decreases gradually with the increasing of the transect length, and approaching to the fractal dimension of  $D=0.810$ . In the broad-leaved forest transect with the length of 170m, there are two linear scale-invariant ranges; the first appears in the range  $0\sim 25\text{m}$ , its fractal dimension  $D$  is 0.525, its community evenness decreases with the increasing of the transect length; the second appears in the range  $30\sim 170\text{m}$ , its fractal dimension  $D$  is 0.920, the community evenness increases with the enlargement of transect length.

**Key words:** community evenness; species richness; effective species richness; fractal-analysis

文章编号:1000-0933(2003)06-1031-06 中图分类号:Q145+.2,Q948.15+1 文献标识码:A

群落中物种多样性的研究,目前主要集中在其测度方面<sup>[1]</sup>。从其涵义来解释,群落 $\alpha$ 多样性是把物种丰富度(Species richness)和均匀度(Evenness)结合起来的一个单一统计量<sup>[2]</sup>。因此,均匀度是群落 $\alpha$ 多样性研究中一个十分重要的概念<sup>[3]</sup>。Pielou 在 1969 年把均匀度定义为群落的实测多样性  $H'$  与最大多样性  $H'_{\max}$  之比率<sup>[2]</sup>。以 Shannon 指数为例,设群落的 Shannon 指数值为  $H'$ ,物种丰富度为  $S'$ ,则均匀度指数  $J'_{sw}$  为:

$$J'_{sw} = H' / \log_2 S' \quad (1)$$

实际工作中,由于人力物力条件的限制,很难对整个群落进行普查,而且对于自然植物群落往往不存在明确的边界。因此,在进行群落多样性研究时,一般是通过设置一定面积的样地对群落的物种数目  $S'$  及多样性  $H'$  进行估计。此时,均匀度指数  $J_{sw}$  表示为:

$$J_{sw} = H / \log_2 S \quad (2)$$

式中, $H$  为样地的 Shannon 指数值, $S$  为样地中出现的物种数。显然,样地的物种数  $S$  小于群落的物种数  $S'$ ,并单调地随取样尺度的增加而不规则地增加;多样性的测度也依赖于样地面积的大小<sup>[4,5]</sup>。所以,单一取样尺度下的均匀度值,既不能代表整个群落物种多度分布的均匀程度,同时又丢失了该取样尺度以下其它尺度上的群落结构信息,所以单一尺度下的均匀度测度不能得到确定的整体性结论。如何从有限取样尺度的样地资料中获取更多的群落结构特征的信息,是群落学研究必须考虑的重要问题。Frontier、Ricotta 等分别应用分形理论(Fractal theory)的分析方法就群落均匀度测度中的尺度效应进行了研究<sup>[6~8]</sup>,发现在某一群落类型的若干样地中,有效物种丰富度与物种数之间在统计意义上存在某种幂律关系,认为这是物种多度分布共同遵循的一个独立于尺度(此为物种数)的规律,是一个不依赖于取样尺度的群落均匀度的一种测度。但是,他们错误地定义了有效物种丰富度与物种丰富度之间的幂律关系,而且对分形维数生态学意义的解释也显得过于简单、含糊。

本文在 Frontier 及 Ricotta 等工作的基础上,以分形理论<sup>[9]</sup>的分析方法作为工具,重新定义有效物种丰富度与物种丰富度之间的分形关系,对群落均匀度测度中的尺度依赖问题及分形维数的生态学意义进行进一步的探讨,并以广东黑石顶自然保护区森林群落演替过程为例,对处于不同演替阶段的针阔叶混交林和常绿阔叶林群落的均匀度测度随尺度的变化情况进行研究。

## 1 均匀度的尺度效应

自然界中现实存在的很多物体、现象或过程往往很不规整、千奇百怪,很难用经典的欧氏几何学进行描述,但其局部与整体之间,在形态、结构、复杂程度和不规则性等方面,在统计意义上具有某种程度的相似性,即从不同的空间尺度或时间尺度来看都是相似的,这种相似性在分形理论中被称为分形体的自相似性(Self-similarity)。具自相似性的分形体,在存在自相似性的尺度域内,满足标度不变性(Scale-invariant properties),即对于具分形结构的物体,其某种测度  $M$  与尺度  $r$  之间在统计意义上满足下列的幂

律关系<sup>[11]</sup>:

$$M(r) = cr^D \quad (3)$$

式中,  $c$  为常数,  $D$  为分形维数。分形维数是自相似性规律的数量化表征, 是对分形体空间填充程度的反映<sup>[10]</sup>。

Frontier<sup>[6,7]</sup>认为群落  $\alpha$  多样性与均匀度之间也具有(3)式的幂律关系, 因为 Shannon 指数  $H$  可表示为:

$$H = (H/H_{\max})H_{\max} = J \log_2 S \quad (4)$$

$H$  是  $-\log_2 P_i (i=1, 2, \dots, S)$  的数学期望值,  $H$  又可写成如下形式:

$$H = E(-\log_2 P_i) = \log_2 A \quad (5)$$

式中,  $A=2^H$ , 为有效物种丰富度(Effective species richness)<sup>[12]</sup>, 被定义为当各物种个体数均匀分布时在多样性值上与  $H$  等价的最少物种数, 因此, Pielou 均匀度指数  $J$  被表示为如下形式:

$$J = \log_2 A / \log_2 S \quad (6)$$

将(6)式改写成下列形式:

$$A = S^J \quad (7)$$

Frontier<sup>[7]</sup>将(7)式中的  $J$  解释为群落中物种多度分布所遵循的一个独立于尺度的规律, Ricotta 等<sup>[8]</sup>认为这是一种不依赖于取样尺度的群落均匀度测度, 也即他们都认为在存在自相似性的尺度域内, 均匀度  $J$  在统计意义上是个常量, 不随取样尺度的变化而变化。这是一个理解上的错误, 因为(7)式所反映的是任意一固定尺度上  $A$ 、 $S$ 、 $J$  三者之间一种确定的函数关系, 而非统计意义上的幂律关系。对于某一群落类型的不同样地或某一样地的不同取样尺度上, 即使在具统计自相似性的尺度域内, 物种数目  $S$  及均匀度  $J$  都会发生变化, 即  $J$  是个变量, 一般情况下都会表现出对尺度的依赖性。

如果  $A$  与  $S$  之间存在幂律关系, 将会满足下列的一般化形式:

$$A = kS^D \quad (8)$$

式中,  $k$  为常数,  $D$  为分形维数, 在存在自相似性的尺度域内也是常量。  $A$  相对于  $S$  来说是个  $D$  维测度的量。此时(8)式与(3)式具有相同的形式, (8)式两边取对数得:

$$\log_2 A = \log_2 k + D \log_2 S \quad (9)$$

通过在某一群落类型设置大量的样地, 或对于同一类地不断改变取样尺度, 将得到大量的 Shannon 指数  $H$  与物种丰富度  $S$  的数据组合, 在平面坐标上, 将  $H = \log_2 A$  与  $\log_2 S$  进行(分段)直线拟合, 拟合直线斜率即为分形维数  $D$ 。

$D$  的生态学意义 设拟合直线的方程为  $H = b + D \log_2 S$  (图 1)。一般情况下分形维数  $D$  (等于拟合直线的斜率)与拟合直线上的点所对应的均匀度  $J$  (等于该点与坐标原点  $O$  连线的斜率)不同。对于拟合直线上的某一点  $P_0$ , 其对应的物种数为  $S_0$ , 相应的 Shannon 指数值为  $H_0$ , 则与  $P_0$  对应的群落均匀度  $J_0$  为:

$$J_0 = H_0 / \log_2(S_0) = [b + D \log_2(S_0)] / \log_2(S_0) = D + b / \log_2(S_0) \quad (10)$$

由于  $b (= \log_2 k)$  是常数, 当  $\log_2(S_0)$  逐渐增加时,  $b / \log_2(S_0) \rightarrow 0$ , 所以  $J_0 \rightarrow D$ , 即在存在统计自相似性的尺度域内, 随着取样尺度的增加, 群落均匀度  $J$  不断向分形维数  $D$  趋近。

将  $H$  与  $\log_2 S$  在平面坐标上的拟合直线方程划分为下列几种类型进行讨论, 以进一步阐述分形维数  $D$  的生态学意义:

$$(1) H = D \log_2 S \quad (0 \leq D \leq 1)$$

拟合直线(或其延长线)经过坐标原点, 直线上每一点所对应的均匀度都与拟合直线的斜率  $D$  相等, 表明随着  $S$  的增加, 群落均匀度  $J$  保持不变(图 2a)。

$$(2) H = b + D \log_2 S \quad (b > 0, 0 \leq D < 1)$$

拟合直线在纵坐标上的截距  $b$  为正值, 直线上各点所对应的均匀度均大于拟合直线的斜率  $D$ , 但随着  $S$  的增加, 均匀度逐渐降低而趋近  $D$  (图 2b)。

$$(3) H = -b + D \log_2 S \quad (b > 0, 0 < D \leq 1)$$

与(1)相反,拟合直线上各点所对应的均匀度均小于拟合直线的斜率  $D$ , 当  $S$  逐渐增加时, 均匀度  $J$  也逐渐增加而趋近  $D$  (图 2c)。

$$(4) H = -b + D \log_2 S \quad (b > 0, D \geq 1)$$

这种情况下, 拟合直线上各点对应的均匀度皆小于 1, 当  $S$  逐渐增加时, 均匀度  $J$  也逐渐增加而趋近 1 (图 2d)。

综上所述, 分形维数  $D$  可看作是群落均匀度  $J$  测度值在物种数  $S$  逐渐增加的过程中, 从不同的方向向其逼近的一个理论值; 利用  $H$  与  $\log_2 S$  之间的拟合直线方程, 可对群落均匀度随  $S$  的增加而变化的趋势给予刻画。Frontier 和 Ricotta *et al.* 所定义的幂律关系  $A = S^J$ , 只是  $H$  与  $\log_2 S$  之间的拟合直线经过坐标原点,  $J$  为常数时的一个特例, 即图 2a 所示的情形。

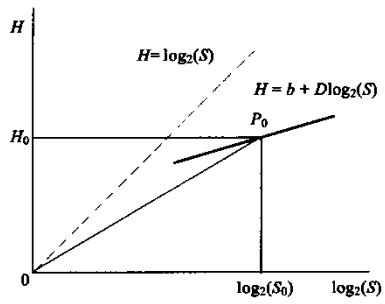


图 1 Shannon 指数  $H$  与物种丰富度指数  $S$  的对数值之间拟合直线示意图

Fig. 1 Regression line between Shannon's entropy  $H$  and logarithm of species richness  $S$

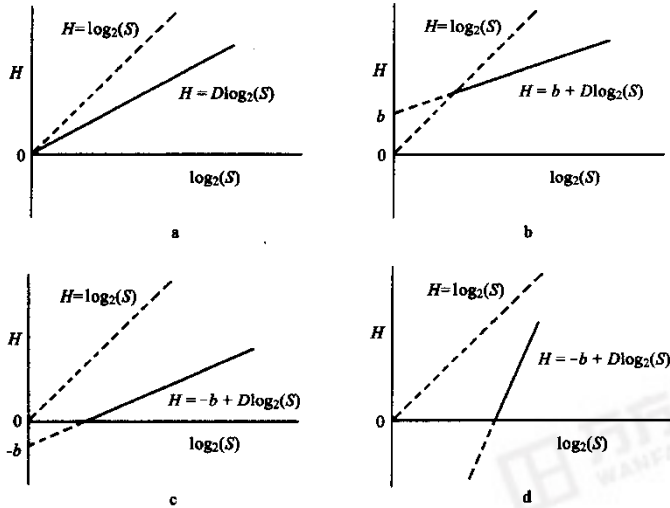


图 2  $H$  与  $\log_2 S$  之间拟合直线方程和群落均匀度的变化趋势

Fig. 2 The trend of community evenness change based on the regression line between Shannon's entropy  $H$  and logarithm of species richness  $S$ ; Refer to the text for details

2 应用实例

有关广东黑石顶自然保护区的自然概况描述请参见余世孝等<sup>[13]</sup>的描述。在黑石顶自然保护区选择一条基本呈直线走向的山脊, 设置一条长 400m, 宽 20m 的样带。样带的一端(起点)开始是以马尾松(*Pinus massoniana*)为主的针阔叶混交林, 距起点 230m 以后完全演变为常绿阔叶林。对环境要求显著不同的优势种的变化, 说明样带的不同地段在发育年龄上有差异, 因此, 以空间演替系列代替时间演替序列<sup>[14]</sup>, 将整条样带从起点开始划分为两个演替阶段: ①以马尾松为主的针阔叶混交林样带(长 230m), ②常绿阔叶林样带(长 170m)。对样带内胸径(DBH)1cm 以上的乔灌木树种进行每木调查, 包括种名、树高、胸径、距起点的坐标位置。

以个体数为多样性指数的测度指标, 选择以下 3 种多样性指数进行测度:

- (1) 物种丰富度指数  $S =$  出现在样地的物种数  $S$

(2) Shannon 指数<sup>[15]</sup>

$$H = - \sum_{i=1}^S P_i \log_2 P_i$$

(3) Pielou 均匀度指数

$$J = (- \sum P_i \log_2 P_i) / \log_2 S$$

式中,  $P_i$  为  $i$  物种的相对多度。

将整个样带分成两段,其中混交林样带以 0m 处为起点,阔叶林样带以 230m 处为起点。以 5m 为取样尺度,通过样方的不断合并(每次增加 5m),扩大取样尺度,计测每次取样的 Shannon 多样性指数  $H$  及物种丰富度指数  $S$ ,将  $H$  与  $\log_2 S$  在平面坐标上进行(分段)直线拟合,所得拟合直线的斜率的绝对值即为分形维数  $D$ 。

混交林样带上  $H$  与  $\log_2 S$  被拟合为一条直线(图 3a),相关系数为 0.989,  $p < 0.01$ ,幂律关系极显著。拟合直线在纵轴上的截距  $0.204 > 0$ ,斜率  $0.810 < 1$ ,与图 2b 所示的情形相同,表明混交林样带在 0~230m 的尺度域内,随着样带观察长度的增加,均匀度在统计意义上按相同的线性规律逐渐降低,向 0.810 趋近。

阔叶林样带距起点 230m 开始,在取样尺度不断增加的过程中, $H$  与  $\log_2 S$  在平面坐标系上被拟合为两条直线,得到两个分形维数(图 3b)。拐点对应的尺度是 25m,拐点尺度前 0~25m 的尺度域内,拟合直线的相关系数为 0.987,  $p < 0.01$ ,表现为极显著相关。拟合直线在  $H$  轴上的截距  $1.783 > 0$ ,分形维数  $0.525 < 1$ ,与图 2b 所示的情形相同,表明在这个尺度范围内,随着样带长度的增加,群落均匀度在逐渐降低,以 0.525 为下限。样带长度增加到拐点尺度时,群落均匀度突然改变其变化规律,出现大幅度下降,显示出在该尺度上群落组成结构的显著变化。拐点以后 30~170m 的尺度域内,拟合直线的相关系数为 0.996,  $p < 0.01$ ,达极显著水平。拟合直线在  $H$  轴上的截距为  $-0.619 < 0$ ,斜率  $0.920 < 1$ ,与图 2c 所示情形相同,表明随着样带观察长度的增加,群落均匀度也按一定的线性规律逐渐增加,逐渐向 0.920 逼近。拐点的出现显示出在拐点前后的两个尺度域内,群落均匀度的变化趋势遵循着两个不同的线性规律,同时也说明在阔叶林样带上群落结构存在着一个较大尺度的空间分化。

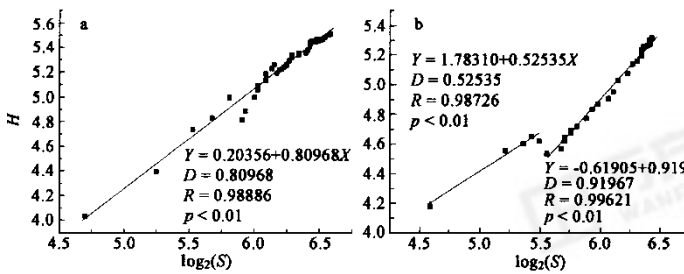


图 3 黑石顶自然保护区阔叶混交林样带(a)及常绿阔叶林样带(b)Shannon 指数  $H$  与物种丰富度指数  $S$  的对数值的直线拟合

Fig. 3 The regression line between Shannon's entropy  $H$  and logarithm of species richness  $S$  in coniferous broad-leaved mixed forest transect (a) and evergreen broad-leaved forest transect (b) at Heishiding Nature Reserve

### 3 结论

分形理论为植物群落均匀度的尺度依赖问题提供了有效的分析方法。有效物种丰富度指数  $A$  与物种丰富度指数  $S$  之间的幂律关系,在统计意义上揭示了群落均匀度测度的尺度变化规律,分形维数  $D$  可看作是在取样尺度增加的过程中群落均匀度从不同方向向其逐步逼近的一个理论值。利用  $A$  与  $S$  在双对数坐标上的拟合直线方程,在存在统计自相似性规律的尺度域内不仅可以对任意取样尺度上的均匀度进行预测,而且能够对群落均匀度的变化方向、趋势进行描述。这对于认识群落多样性与均匀度时空分布格局上的差异,以及进一步探讨导致上述差异的生态学过程无疑具有重要的意义。

### References: 万方数据

[1] Yu S X, Zang R G, Jiang Y X. Spatial analysis of species diversity in the tropical vegetations along the vertical belt

- at Bawangling Nature Reserve, Hainan Island. *Acta Ecologica Sinica*, 2001, **21**(9): 1438~1443.
- [ 2 ] Pielou E C. *An Introduction to Mathematical Ecology*. Beijing: Science Press, 1978.
- [ 3 ] Ma K P, Liu Y M. Method for measuring diversity in biological community I. Method for measuring  $\alpha$  diversity. *Chinese Biodiversity*, 1994, **2**(4): 231~239.
- [ 4 ] Kempton R A. The structure of species abundance and measurement of diversity. *Biometrics*, 1979, **35**: 307~321.
- [ 5 ] Alatalo R V. Problems in the measurement of evenness in ecology. *Oikos*, 1981, **37**: 199~204.
- [ 6 ] Frontier S. Diversity and structure in aquatic ecosystems. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.*, 1985, **23**: 253~312.
- [ 7 ] Frontier S. Applications of fractal theory to ecology. In: Legendre P. & L. Legendre eds. *Developments in Numerical Ecology*. Springer, New York, 1987. 335~378.
- [ 8 ] Ricotta C, Kenkel N C, Zuliani E De, *et al.* Community richness, diversity and evenness: a fractal approach. *Abstracta Botanica*, 1998, **22**: 113~119.
- [ 9 ] Mandelbrot B B. *The Fractal Geometry of Nature*. San Francisco: Freeman, 1982.
- [ 10 ] Falconer K J. *Fractal Geometry: Mathematical Foundations and Applications*. Shenyang: Science & Technology College of Northeast China Press, 1991.
- [ 11 ] Zhang J Z. *Fractal*. Beijing: Tsinghua University Press, 1995. 7~14, 111~117.
- [ 12 ] Hill M O. Diversity and evenness: a unifying notation and its consequences. *Ecology*, 1973, **54**: 427~432.
- [ 13 ] Yu S X, Li Y, Wang Y F, *et al.* The vegetation classification and its digitized map of Heishiding Nature Reserve, Guangdong I. The distribution of the vegetation type and formation. *Acta Scientiarum Naturalium Universitatis Sunyatseni*, 2000, **39**(2): 61~66.
- [ 14 ] Peng S L. *Dynamics of Forest Community in The South Subtropical Region*. Beijing: Science Press, 1996.
- [ 15 ] Shannon C E and Weaver W. *The Mathematical Theory of Communication*. Urbana: University of Illinois Press, 1949.

#### 参考文献:

- [ 1 ] 余世孝, 臧润国, 蒋有绪. 海南岛霸王岭垂直带热带植物多样性的空间分析. *生态学报*, 2001, **21**(9): 1438~1443.
- [ 2 ] Pielou E C. 卢泽愚译. *数学生态学引论*. 北京: 科学出版社, 1978.
- [ 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). *生物多样性*, 1994, **2**(4): 231~239.
- [ 10 ] Falconer K J. 曾文曲, 刘世耀, 戴连贵, 高占阳译. *分形几何——数学基础及其应用*. 沈阳: 东北大学出版社, 1991.
- [ 11 ] 张济忠. *分形*. 北京: 清华大学出版社, 1995.
- [ 13 ] 余世孝, 李勇, 王永繁, 周灿芳. 黑石顶自然保护区植被分类系统与数字植被图 I. 植被型与群系的分布. *中山大学学报(自然科学版)*, 2000, **39**(2): 61~66.
- [ 14 ] 彭少麟. *南亚热带森林群落动态学*. 北京: 科学出版社, 1996.