

芦芽山亚高山草甸优势种群和群落的二维格局分析

张金屯

(北京师范大学生命科学学院, 北京 100875)

摘要:种群和群落的二维空间格局研究能够更好地揭示群落的空间和结构特征,但在分析方法上有较大的困难。用垂直相交的两条样带在两个方向上同时取样的二维取样法,获得数据,用一维格局分析方法分别分析,可以得到各个种不同格局规模斑块的长、宽及面积,实现二维格局研究。用 DCA 排序和格局分析方法相结合,可以完成群落的二维格局分析。在山西芦芽山亚高山草甸应用的结果表明这样的垂直样带二维取样及分析方法较好地反映了种群和群落的空间特性,是非常有效的,并且该方法简单易做,具有较大的可操作性。所研究的草甸主要优势种格局斑块的形状比较规则,面积也较大。次要种斑块多为不规则形,面积也较小。群落格局与主要优势种的格局关系密切。

关键词:种群分布;空间格局;群落结构;数量方法;二维格局分析

文章编号:1000-0933(2005)06-1264-05 中图分类号:Q948.15 文献标识码:A

Two-dimensional pattern analysis for dominant species and community in mountain meadow of Luya Mountain, Shanxi Province, China

ZHANG Jin-Tun (College of Life Sciences, Beijing Normal University, Beijing 100875, China). *Acta Ecologica Sinica*, 2005, 25(6): 1264 ~ 1268.

Abstract: The spatial pattern analysis of population and community is important to understand community structure and has become one key topic in modern plant ecology. There are many techniques to carry out the analysis for one-dimensional pattern in ecological literature. Two-dimensional pattern analysis is better than one-dimensional analysis in the study of community spatial characteristics and structure. However it is hard to analyze these two-dimensional patterns for poor effective methodology. The two-dimensional sampling using two transects meet at right angles was applied to get quadrat data in this work. And then the two transects data were analyzed separately by one-dimensional pattern analysis method, two-term local quadrat variance. The length, width and area of patches at different scale of pattern for populations were resulted from the analysis. For community pattern, the Detrended Correspondence Analysis (DCA) was employed to summarize the species information firstly, and then the first DCA axis scores were analyzed to check its pattern. The application of this method to the pattern analysis of dominant populations and community for subalpine meadow (Comm. *Polygonum viviparum* + *Carex rigescens* + *Kobresia bellardii*) in Luya Mountains shows that it can release the characteristics of spatial pattern clearly and is a very effective technique. It is easy to use and time-saving method with obvious advantages, compared with the presented two-dimensional pattern analysis methods in the literatures, such as Four-term local variance analysis, Nine-term local variance analysis, two-dimensional paired quadrat variance, two-dimensional spectral analysis and so forth. In the study meadow, the patterns of main dominant species, *Polygonum viviparum*, *Carex rigescens* and *Kobresia bellardii*, are apparent and comparatively regular in shape with large areas of patches at the same scale compared with other species such as *Fetuca* spp. and *Thalictrum petaloideum*. There are two or three scales of patterns for each studied plant population. This is related to population features, the interaction with environmental factors and their dominant position in the community. The two scales

基金项目:国家自然科学基金资助项目(30070140);教育部骨干教师基金资助项目

收稿日期:2004-03-25; **修订日期:**2004-09-19

作者简介:张金屯(1957~),男,山西夏县人,博士,教授,主要从事植被生态、数量生态和生物多样性研究。E-mail: Zhangjintun@yahoo.com.cn

Foundation item: The National Natural Science Foundation of China (No. 30070140) and Teacher's Foundation of Education Ministry

Received date:2004-03-25; **Accepted date:**2004-09-19

Biography: ZHANG Jin-Tun, Ph. D, Professor, mainly engaged in vegetation ecology, quantitative ecology and biodiversity. E-mail: Zhangjintun@yahoo.com.cn

of patterns for meadow community are clear. The pattern of community is closely correlated with that of main dominant species. The patches of dominant species are inter-distributed and overlapped, and form the community pattern together. This is beneficial for utilization of resources, and keeping community stable.

Key words: population distribution; spatial pattern; community structure; quantitative methodology; two-dimensional pattern analysis

植物种群和群落的分布格局是植物生态学的研究热点之一。对群落中各个种的格局分析是研究群落内部镶嵌结构的重要方法^[1,2]。在格局分析研究的早期,一般均以群落优势种为主要研究对象,随着植被科学的发展,研究的深度和精度要求越来越高,格局分析逐渐从单个种群格局分析到多个种群格局分析再到群落格局分析,现在又与植被景观格局相联系^[3]。

自从 1952 年 Greig-Smith 首次使用方差分析方法研究植物种的格局规模以来,格局分析受到许多生态学家的重视,现在它已成为研究植物种类空间关系、种类与环境关系的重要手段。我国学者在这方面也做了不少研究^[4~10]。在过去的 40 多年中,许多新的格局分析方法出现,并在植被研究中被广泛接受和应用^[2]。但这些方法都是分析一维格局的方法,只能揭示种群或群落一维格局规模,也就是只能研究格局斑块的长度或宽度,而不能同时反映格局斑块的长度和宽度,即不能揭示格局斑块的面积。从 20 世纪末,生态学家开始关注二维格局分析问题。有学者认为,二维格局分析能够更准确地揭示种群空间特征。另外,在不同的方向上,格局应具有不同的特征^[11]。1999 年,Dale 在一维格局分析方法的基础上,发表了多个二维格局分析方法^[3],比如四项轨迹方差分析(Four-term local variance analysis)、九项轨迹方差分析(Nine-term local variance analysis)、二维谱分析法(two-dimensional spectral analysis)、二维配对法(two-dimensional paired quadrat variance)等。但这些方法取样要求由小样方组成的网格,比如要研究的最大区组是 64,最少取样数为 128×128 个小样方,这样才能研究二维格局,可见取样工作量太大,难以完成,不适于种群和群落格局的研究。本文用简单的二维取样法,以山西省芦芽山亚高山草甸为对象,研究主要种群和群落的二维格局,以更好地揭示群落的结构。

1 研究地区概况

芦芽山是管涔山的主峰,位于吕梁山北端,约 $38^{\circ}36'N \sim 39^{\circ}02'N$, $111^{\circ}46'E \sim 112^{\circ}54'E$ 。面积 21453hm^2 。该区属暖温带半湿润区,具有明显的大陆性气候特点,夏季凉爽多雨,冬季寒冷干燥。年均气温 $5 \sim 8^{\circ}\text{C}$,1 月份均温 $-8 \sim -12^{\circ}\text{C}$,7 月份均温 $20 \sim 25^{\circ}\text{C}$,年降水量 $350 \sim 500\text{mm}$,年均相对湿度 $50\% \sim 55\%$,无霜期 $130 \sim 170\text{d}$ 。

芦芽山具有丰富的生物资源,气候、植被、土壤呈明显垂直变化。在植物群落方面,由于长期遭受破坏,该山原始植被已不复存在,海拔 1600m 以上以华北落叶松和云杉为建群种组成的寒温性针叶林占优势,低中山以暖温带落叶阔叶林和落叶阔叶灌丛为主。本区东坡基带植被为暖温带落叶阔叶林($1350 \sim 1700\text{m}$),西坡基带植被为温带草原($1350 \sim 1500\text{m}$),随海拔高度增加,依次为针阔叶混交林带($1700 \sim 1850\text{m}$),寒温性针叶林带($1750 \sim 2600\text{m}$),亚高山灌丛草甸带($2450 \sim 2772\text{m}$)。芦芽山自然保护区主要保护褐马鸡和寒温性森林植被类型。该区山顶区域有较大面积的亚高山草甸,是山西重要的夏季牧场。本文主要研究分布于该区荷叶坪的猪牙蓼+苔草+蒿草草甸群落(Comm. *Polygonum viviparum* + *Carex rigescens* + *Kobresia bellardii*)的优势种和群落的格局。

2 研究方法

2.1 取样

取样方法仍用由小样方组成的样带,但用两条垂直相交于中点的样带,代表两个方向,两个空间轴。这样对两条样带数据分别进行一维格局分析,对两个方向上得到的格局规模可以认为是格局斑块的长和宽,可以求得不同格局规模下的斑块面积。把这一取样过程叫做二维取样法(two-dimensional sampling)。取样地选择在群落种类组成较均匀,地势较为平缓,能够代表群落特征的地方。这里用由 $10\text{cm} \times 10\text{cm}$ 小样方组成的样带,每条样带含有 128 个小样方。在每个小样方中记录所有种的盖度、多度等,用盖度值作为格局分析的数据。

2.2 数据分析

分析方法选用双项轨迹方差法(Two-term local quadrat variance, TTLQV)^[12],其计算区组均方的公式是:
区组 1 的均方等于 $1/2(a_1 - a_2)^2, 1/2(a_2 - a_3)^2, 1/2(a_3 - a_4)^2, \dots, 1/2(a_{n-1} - a_n)^2$ 的平均;
区组 2 的均方等于 $1/4(a_1 + a_2 - a_3 - a_4)^2, 1/4(a_2 + a_3 - a_4 - a_5)^2, 1/4(a_3 + a_4 - a_5 - a_6)^2, \dots, 1/4(a_{n-3} + a_{n-2} - a_{n-1} - a_n)^2$ 的平均。
区组不必要是 2 的乘方,例如可以求区组 5 的均方,它等于 $1/10(a_1 + a_2 + a_3 + a_4 + a_5 - a_6 - a_7 - a_8 - a_9 - a_{10})^2, 1/10(a_2 + a_3 + a_4 + a_5 + a_6 - a_7 - a_8 - a_9 - a_{10} - a_{11})^2, \dots, 1/10(a_{n-9} + a_{n-8} + a_{n-7} + a_{n-6} + a_{n-5} - a_{n-4} - a_{n-3} - a_{n-2} - a_{n-1} - a_n)^2$ 的平均。
式中, a_i 是小样方 i 的观测值, n 为小样方数。可以计算 $1/2n$ 以内任何大小区组的均方。以区组大小为横坐标,以均方为纵

坐标绘制格局分析图,图上峰值所对应的区组即为在该尺度下的格局。分别对两条样带进行分析,就可以得到格局斑块的长、宽和面积。用该方法先分析 5 个主要优势种群的格局,然后用除趋势对应分析(Detrended correspondence analysis, DCA)^[13,14]对群落数据进行排序,以 DCA 第 1 轴排序值为基础,对群落的格局进行分析。

3 结果

先对 5 个主要优势种猪牙蓼、细叶苔草、蒿草、羊茅(*Fetuca* spp.)、瓣蕊唐松草(*Thalictrum petaloideum*)进行格局分析。图 1 是 5 个优势种在第 1 条样带(东西向)上的格局分析图,图 2 是 5 个优势种在第 2 条样带(南北向)上的格局分析图。根据图 1 和图 2,可以得到各个种不同格局规模斑块的长、宽及面积(见表 1)。

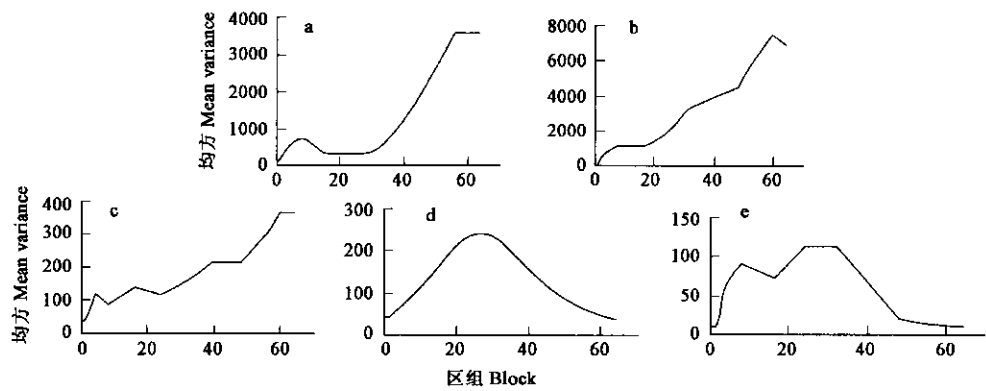


图 1 5 个优势种在第 1 条样带上的格局分析图

Fig. 1 The pattern diagram of five dominant species along the first transect

(a) 猪牙蓼 *Polygonum viviparum*; (b) 细叶苔草 *Carex rigescens*; (c) 蒿草 *Kobresia bellardii*; (d) 羊茅 *Fetuca* spp.; (e) 瓣蕊唐松草 *Thalictrum petaloideum*

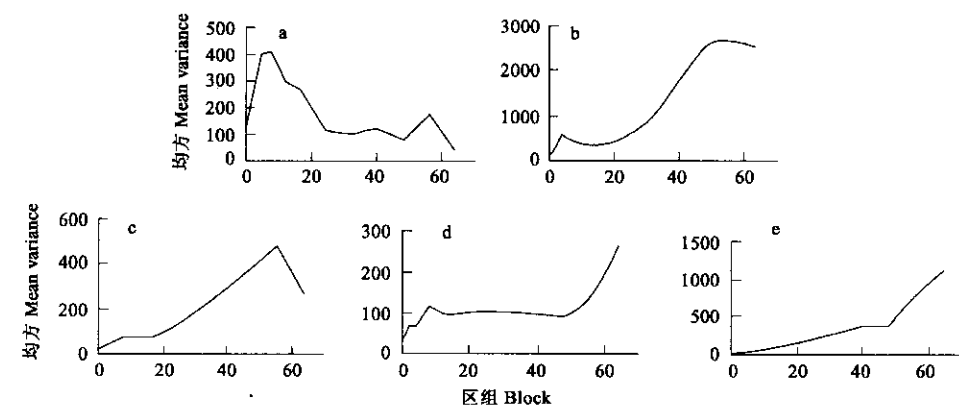


图 2 5 个优势种在第 2 条样带上的格局分析图

Fig. 2 The pattern diagram of five dominant species along the second transect

(a) 猪牙蓼 *Polygonum viviparum*; (b) 细叶苔草 *Carex rigescens*; (c) 蒿草 *Kobresia bellardii*; (d) 羊茅 *Fetuca* spp.; (e) 瓣蕊唐松草 *Thalictrum petaloideum*

从图 1、图 2 和表 1 可以看出,3 个主要优势种猪牙蓼、细叶苔草、蒿草格局分化明显,小斑块大斑块分明,有的还有中斑块,斑块的形状比较规则,面积也较大。这与它们的生物学特性有关,也与环境因子作用有关,还与它们在群落中的优势地位有关。猪牙蓼、细叶苔草和蒿草都是中生耐寒植物,对亚高山环境有较强的适应能力,分布较为广泛,在群落中占有优势地位,它们可以优先占用资源,形成自己的格局。另外两个种羊茅和瓣蕊唐松草格局不规律,象羊茅在第 1 条样带上只有一个斑块规模,而在第 2 条样带上有两个规模,说明斑块多为不规则形,面积也较小,这也说明二维格局有着明显的特点。这也是与它们的生物学特性和环境因子作用有关,羊茅和瓣蕊唐松草在亚高山草甸中适应性较强,是群落中主要伴生种类,分布也较广泛,但它们二者的竞争能力远不如前面的 3 个主要优势种,因此受优势种猪牙蓼、细叶苔草和蒿草的影响较大,也就是说它们在主要优势种的斑

块间隙,才可能形成自己的斑块。

表 1 芦芽山亚高山草甸二维格局分析结果

种和群落 Species and community	格局规模 Pattern scale	斑块长(宽)Length of patch(cm)		斑块面积 Area of patch	
		第 1 样带 The first transect	第 2 样带 The second transect	区组×区组 Block×Block	(cm ²)
猪牙蓼 <i>Polygonum viviparum</i>	小斑块 ^①	8	8	8×8	80×80
	中斑块 ^②	8	40	8×40	80×400
	大斑块 ^③	64	56	64×56	640×560
细叶苔草 <i>Carex rigescens</i>	小斑块	8	4	8×4	80×40
	大斑块	60	56	60×56	600×560
蒿草 <i>Kobresia bellardii</i>	小斑块	16	16	16×16	160×160
	中斑块	40	16	40×16	400×160
	大斑块	60	64	60×64	600×640
瓣蕊唐松草 <i>Thalictrum petaloideum</i>	小斑块	8	8	8×8	80×80
	大斑块	32	56	32×56	320×560
羊茅 <i>Fetuca</i> spp.	小斑块	24	8	24×8	240×80
	大斑块	24	64	24×64	240×640
草甸群落 Community	小斑块	32	16	32×16	320×160
	大斑块	64	64	64×64	640×640

① Small patch; ② Medium patch; ③ Large patch

对两条样带数据分别进行 DCA 排序,然后用第一轴排序值进行格局分析,结果见图 3,群落不同格局规模斑块的长、宽及面积也见表 1。群落有两个斑块,一个小斑块,一个大斑块,形状相比较规则,大斑块面积比较大(640×640cm²)。因为草甸群落分布在山顶,地势平缓,环境较为一致,群落格局也变化不大。从图 3 可以看出,群落格局在两个方向上的变化有较大的不同,说明群落格局强度不太一致,这进一步说明二维格局分析的必要性。从图 3 和表 1 知,群落格局与主要优势种的格局密切相关,同一规模下的群落斑块稍大于优势种群斑块,但并不十分明显。这里的群落格局实际上是群落内小群落的镶嵌结构^[1],群落斑块是种群组合而成的,各种群格局斑块相互交错重叠,共同构成了群落格局,这样有利于资源的充分利用,也有利于生态位的互补,从而有利于群落格局和结构的稳定^[15, 16]。

4 讨论

本文所用的二维格局分析方法成功地揭示了种群和群落的格局特征,把传统的一维格局分析扩展到二维,更好地反映了种群和群落的空间变化。这一方法最大的优点是简单易做,适合于各种群落格局的研究。这里所用的二维取样法简单,其涉及两条样带,有人可能认为代表性不十分强,但它起码能够使二维格局研究得以实现。像 Dale^[3]描述的二维格局分析方法:四项轨迹方差分析(Four-term local variance analysis)、九项轨迹方差分析(Nine-term local variance analysis)、二维配对法(two-dimensional paired quadrat variance)、二维谱分析法(two-dimensional spectral analysis)等都要求用由小样方组成的网格取样,比如 $n \times m$ 维网格,即取样地就是一个由小样方组成的矩形。比如要分析区组 64(1/2n)的格局,n 和 m 中较小者必须是 128 个小样方,从最小工作量出发,假定 $n = m$,小样方数量也要达到 $128 \times 128 = 16,384$ 个,可见取样工作量非常大,实际研究中难以实现。Dale^[11]也认为这些二维格局分析方法最适合于用卫片、航片等获得的数据。但卫片、航片等对较大的群落和景观斑块可以解译出有用的数据,能够进行某些群落格局和景观格局的研究,其对大多数种群格局难以分辨清楚,不能提供有用的数据,所以难以完成二维格局分析。即使得到网格数据,象四项轨迹方差分析、九项轨迹方差分析等方法的计算量也非常大。另外,Dale 描述的方法所得的结果是所有斑块都是正方形,这与种群和群落的实际格局不相符合。从这些方面来比较,本文所用的方法具有明显的优越性,是非常有效的种群和群落的二维格局分析方法。

芦芽山亚高山草甸主要优势种格局斑块的形状比较规则,面积也较大。这与种群生物学特性、环境因子、种群优势地位等有关。其他种群格局不规律,斑块多为不规则形,面积也较小。各种群格局斑块相互交错重叠,共同构成了群落格局,这样有利于群落格局和结构的稳定。群落斑块形状较规则,面积比较大。群落格局与主要优势种的格局密切相关,同一规模下的群落斑块稍大

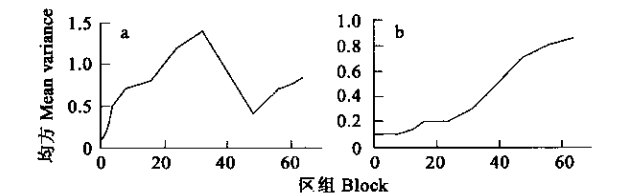


图 3 亚高山草甸群落的格局分析图
Fig. 3 The pattern diagram of subalpine meadow community
(a) 第 1 条样带 the first transect; (b) 第 2 条样带 the second transect

于优势种群斑块,这一点在理论上早有论述^[2],本文的研究从实践上证实了这一点。在研究群落斑块时,样带适当延长可能效果更好。

在群落格局研究中,应用 DCA 排序轴有一定的优越性,因为 DCA 样方排序值不允许有负值,有利于格局分析计算^[2]。本文的应用结果表明其是非常有效的。

References:

[1] Greig-Smith P. *Quantitative Plant Ecology* (3rd ed.). Oxford:Blackwell Scientific Publications, 1983.

[2] Zhang J T. *Methods in Quantitative Vegetation Ecology*. Beijing: China Science and Technology Press, 1995.

[3] Dale M R T. *Spatial Pattern Analysis in Plant Ecology*. New York: Cambridge University Press, 1999.

[4] Zhang J T. Pattern analysis of plant communities. *Proceedings of the First China Youth Conference for Science and Technology*. Beijing: China Science and Technology Press,1992. 414~419.

[5] Zhang J T. Small pattern analysis of main populations of grassland communities. *Acta Prataculturae Sinica*, 1994, **3**(4): 256~260.

[6] Zhang J T. Analysis of spatial point pattern for plant species. *Acta Phytoecologica Sinica*, 1998, **22**(4): 344~349.

[7] Zhang J T & Mi X C. Pattern analysis of dominant species and communities of subalpine meadow in Wutai Mountains, Shanxi. *He'nan Science*, 1999, (Suppl):65~67.

[8] Zheng Y R. Study of appropriate of different methods in the pattern analysis of sandy Picea. *Acta Phytoecologica Sinica*,1997, **21**(5):480~484.

[9] Ma K M, Zu Y G, Ni H W. Fractal properties of the spatial pattern of Larix gmelini population——association dimension. *Acta Ecologica Sinica*,1999, **19**(3):335~341.

[10] Ma K M, Zu Y G. Fractal properties of the spatial pattern of Larix gmelini population——information dimension. *Acta Ecologica Sinica*, 2000, **20**(2):187~192.

[11] Dale M R T & MacIsaac D A. New methods for spatial pattern in vegetation. *Journal of Ecology*, 1989, **77**:78~91.

[12] Hill M O. The intensity of spatial pattern in plant communities. *J. Ecol.* , 1973, **61**:225~238.

[13] Hill M O. DECORANA-A FORTRAN Program for Detrended Correspondence Analysis and Reciprocal Averaging. Cornell University, Ithaca,N. Y. , 1979.

[14] Braak C J F Ter. CANOCO-A FORTRAN Program for Canonical Community Ordination by [Partial][Detrended][Canonical] Correspondence Analysis, Principal Component Analysis and Redundancy Analysis (Version 2. 1). Agricultural Mathematics Group, Box 100, 1700 AC, Wageningen, The Netherlands, 1991.

[15] 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.

[16] Zhang J T & Meng D P. Spatial pattern analysis of individuals in different age-classes of *Larex principis-rupprechtii* in Luya Mountain reserve, Shanxi, China. *Acta Ecologica Sinica*, 2004, **24**(1): 35~40.

参考文献:

[2] 张金屯. 植被数量生态学方法. 北京: 中国科学技术出版社, 1995.

[4] 张金屯. 植物群落的格局分析. 中国科协首届青年学术年会论文集(理科卷). 北京:中国科学技术出版社, 1992. 414~419.

[5] 张金屯. 草地群落主要种群小格局分析. 草业学报, 1994, **4**(4): 256~260.

[6] 张金屯. 植物种群空间分布的点格局分析. 植物生态学报, 1998, **22**(4):344~349.

[7] 张金屯, 米湘成. 山西五台山亚高山草甸优势种群和群落的格局研究. 河南科学, 1999, **17**(专集):65~67.

[8] 郑元润. 不同方法在沙地云杉种群分布格局分析中的适用性研究. 植物生态学报, 1997, **21**(5):480~484.

[9] 马克明, 祖元刚, 倪红伟. 兴安落叶松种群格局的分形特征——关联维数. 生态学报,1999, **19**(3):335~341.

[10] 马克明, 祖元刚. 兴安落叶松种群格局的分形特征——信息维数. 生态学报, 2000, **20**(2):187~192.

[16] 张金屯, 孟东平. 芦芽山华北落叶松林不同龄级立木的点格局分析. 生态学报, 2004, **24**(1):35~40.