

北京东灵山地区植物群落多样性研究

X. 不同尺度下群落样带的 β 多样性及分形分析*

马克明¹⁾ 叶万辉²⁾ 桑卫国³⁾ 马克平³⁾ 关文彬⁴⁾

(¹⁾中国科学院生态环境研究中心,北京,100085 (²⁾中国科学院华南植物研究所,广州,510650

(³⁾中国科学院植物研究所,北京,100093 (⁴⁾北京林业大学,北京,100083)

摘要 选取不同尺度,采用 β 多样性指数和分形分析方法对东灵山暖温带森林样带上群落多样性随海拔梯度的空间变异规律进行了研究。结果表明,1)Cody 指数揭示出乔木层在取样尺度20m 和灌木层在取样尺度80m 时,随海拔梯度变化呈明确的物种替代规律性;乔木层和灌木层在同一地点的物种替代速率具有互补性;群落多样性的空间变异在样带的起始(山底)和终止(山顶)地段较高。2)笔者提出的群落结构变异(Community Structure Variation,CSV)指数介于0~1之间,作为 Cody 指数的改进,它对群落多样性沿环境梯度变化的揭示更接近于实际情况;CSV 指数分析显示乔木层在>40m 取样尺度,灌木层>20m 取样尺度群落结构出现明确变异规律;物种丰富度(Cody 指数)和群落结构(CSV 指数)变化规律性的表现尺度(取样尺度)不同。3)分形分析的结果,乔木主林层在200m 内不同尺度间不存在相关规律,乔木更新层只在<40m 尺度显示出尺度依赖性,灌木层的尺度依赖特征则表现为小尺度变异显著而较大尺度上变异程度降低;乔木更新层与灌木层的异质性规律发生显著变化(拐点)的尺度不同,分别为40m 和90~100m。同时,还对群落学研究中的取样尺度问题进行了探讨。

关键词: 样带,群落多样性, β 多样性,Cody 指数,CSV 指数,分形几何,取样尺度。

STUDY ON PLANT COMMUNITY DIVERSITY IN DON-LINGSHAN MOUNTAIN, BEIJING CHINA

X. β DIVERSITY AND FRACTAL ANALYSIS ON TRANSECT ON DIFFERENT SCALES

Ma Keming

(Research Center for Eco-Environmental Science, the Chinese Academy of Sciences, Beijing 100085, China)

Ye Wanhui

(South China Institute of Botany, the Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510650, China)

Sang Weiguo Ma Keping

(Institute of Botany, the Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China)

Guan Wenbin

(Beijing Forestry University, Beijing 100083, China)

Abstract On different selected sampling scales, the spatial variation characteristics of species diversity along elevation gradient on transect was analyzed using β diversity indices

* 国家自然科学基金资助项目(39570125和39570148)和国家基础重大研究项目(85-PD-31-03)的部分内容

收稿日期:1997-05-15,修改稿收刊日期:1997-08-15。

and fractal geometry in warm temperate zone forest in Donlingshan Mountain, the results show that Cody index disclosed that canopy layer and shrub layer exhibited obvious species turn-over properties along elevation gradient as sampling scales were 20m and 80m respectively. The species turn-over of canopy layer and shrub layer had reversed properties at a same site. The spatial variation of community diversity was higher at the beginning and the end of the transect. The authors proposed a new index based on Cody index, the new index, CSV (Community Structure Variation) index is between 0~1, as the improvement of Cody index, its description to the variation of community diversity along environmental gradient was closer to the actual circumstances. The result of CSV index analysis shows, that the obvious variation of community structure appeared at $>40\text{m}$ sampling scale in canopy layer, whereas the sampling scale was $>20\text{m}$ in shrub layer. The sampling scales for detecting the variation properties of species richness and community structure were different on the transect. The results of fractal analysis show that canopy layer had no scale dependence within 200m scale, tree regeneration layer exhibited scale dependence when observing scale $<40\text{m}$. The scale dependent properties of shrub layer showed strong variation at small scales and low heterogeneity at large scales. The strong changing scales (inflection points) of tree regeneration layer and shrub layer were 40m and 90~100m respectively. In this paper, sampling scale problem in ecological research is discussed as well.

Key words: transect, community diversity, β diversity, Cody index, CSV index, fractal geometry, sampling scale.

群落的 β 多样性是指沿环境梯度物种替代的程度,或者不同群落间物种组成的差异^[1]。通过采用 β 多样性指数对群落的测度,可以揭示出生境被物种分割的程度或不同地段的生境多样性^[2],从而达到对群落的结构、功能及动态机制的认知和理解。

本文通过对东灵山暖温带森林样带的 β 多样性研究,揭示物种多样性随海拔梯度分布的空间变异特征。首先以Cody指数作为 β 多样性的数量化方法进行研究,之后笔者对其进行了改进,得到的新指数——群落结构变异(Community Structure Variation, CSV)指数除了具有Cody指数的作用外,还能对群落组成结构的差异给出更加定量化的指标。

分形几何(fractal geometry)是目前国际上广为应用的非线性模型,它能够对物体随尺度变化的特征给予刻划^[3~6]。目前应用的各种 β 多样性指数,由于仅局限于在单一尺度(取样尺度)对群落多样性的空间变异进行测定,研究结果只代表一个尺度的群落特征,因而对群落的解释难免出现片面性和不确定性。为了解决这一问题,采用了分形几何方法^[7],对该样带进行了研究,将群落结构在不同尺度上的相关规律揭示出来,扩展了 β 多样性研究的尺度范围,所得结论更加全面客观。

本文各项研究内容中均考虑了取样尺度变化带来的影响。Cody指数及CSV指数的计算是在不同的取样尺度下进行的,对分形分析的取样单元也进行了尺度变换,由此得出的一系列结果随取样尺度的变化均呈现或强或弱的差异。从而指出,在群落多样性研究的取样设计过程中,取样尺度是必须考虑的重要问题,否则无法保证研究结果的真实性和可靠性,更无从谈起对群落特征的准确认识。

1 研究方法

1.1 取样方法

有关研究地点自然概况的描述请参见文献[8]。本项研究的取样以样带方式进行。从山脚(起点)至山

顶(终点),样带长度为420m。从起点开始记录每一乔木和灌木物种的每一个体在样带上的坐标位置,同时测定乔木的胸径、树高。将所得样地资料建立数据库,通过数据库的运算操作获得不同取样尺度(分别为5, 10, 20, 40和80m)时,每个样方内的物种丰富度、每一种类的相对多度和重要值。

1.2 计算方法

1.2.1 Cody 指数

Cody 指数是 Cody 在关于三大洲鸟类物种分布的讨论中提出的^[9],其中把 β 多样性理解为“调查中,物种在生态梯度的每个点上被代替的速率”。表达形式为:

$$\beta = (g(H) + l(H))/2 \quad (1)$$

其中 $g(H)$ 是沿生境梯度 H 增加的物种数目; $l(H)$ 是沿生境梯度 H 丢失的物种数目。

1.2.2 改进的 Cody 指数——CSV 指数

将公式(1)中的物种数目以重要值替代,笔者提出 CSV 指数对 Cody 指数进行了改进,公式如下:

$$CSV = (I + O)/2 \quad (2)$$

其中,将 CSV 定义为群落结构变异(community structure variation, CSV)指数, $I(I_n)$ 为沿生境梯度增加物种的重要值, $O(Out)$ 是沿生境梯度丢失物种的重要值, 2 是两个相邻样方的重要值之和,即 $1+1$ 。通过对 Cody 指数进行如此改进,看到 CSV 指数不但反映了物种数目的空间变异,而且揭示出变异物种在群落中地位和作用的变化。对群落 β 多样性的揭示更加定量化,更加准确,并对分母 2 赋予生态意义。

1.2.3 分形维数

分形几何是刻划尺度依赖问题的有效工具,本文采用以地统计学中半方差为基础的分形分析方法^[5,7,10~12]对样带进行分析。半方差的定义如下:

$$r(h) = \frac{1}{2N(h)} \sum_{i=1}^{N(h)} (Z(i) - Z(i+h))^2 \quad (3)$$

其中 $r(h)$ 为样本在距离为 h 时的半方差, $N(h)$ 为样本中点对的数量, $Z(i)$ 和 $Z(i+h)$ 分别为第 i 和 $i+h$ 点的依赖变量值。本文中取每个样方内各物种多度的 DCA 排序^[13]第一轴值作为依赖变量^[14]。通过半方差公式(3)不仅可以对两两相邻样方间的群落结构进行比较,而且可以对任意间隔的样方间的差异性给出测度,并且通过分形维数获得整个样带上群落空间结构在不同尺度上的相关规律,为认识群落结构的尺度变化特征提供了定量化工具。分形维数的计算公式为:

$$D = (4 - m)/2 \quad (4)$$

其中 D 为分形维数, m 为双对数半方差图的斜率^[10]。当 $D=2$ 时,样方间的差异随尺度无变化,植被是同质的; D 越远离 2,不同尺度的样方间差异越显著,异质性强^[12];当 $D=1$ 时,样方间的差异随尺度单调递增,植被为极强的梯度分布。关于该分形维数及其生态意义的详细介绍,请参见文献[7]。采用 Cody 指数和 CSV 指数对群落 β 多样性的揭示,只能局限于对相邻样方(或其它间隔的样方)进行比较,通过分形分析方法,不但可以对任意间隔的样方进行比较,还能够得到不同尺度上群落特征之间的相关关系,从而揭示群落结构的尺度变化特征。

2 结果分析

2.1 β 多样性测度

本文采用了 Cody 指数及笔者提出的改进形式——群落结构变异(CSV)指数对东灵山暖温带森林的群落样带进行 β 多样性测度。

2.1.1 Cody 指数

Cody 指数通过对新增加和丢失的物种数目进行比较,获得直观的物种更替指示。对于沿生境梯度排列的样本,它清楚地表达了 β 多样性的含义^[2]。通过对样带上的两两相邻样方增加和丢失物种数目的统计,得出某一个样方大小的 Cody 指数在样带上随位置的空间变化,并通过改变取样尺度获得一系列 Cody 指数变化图。计算中将样带上的空白样方预先剔除,因为 β 多样性是用来揭示两个地点或群落间的物种的空间变化,空白样方没有物种存在,无需比较。当两个相邻样方没有物种增加和丢失时, Cody 指数值为 0,

表现出物种多样性的空间均质性;当两个相邻样方物种数目增加和丢失之和不为0时,Cody指数大于0,但无上限,不能确定给出群落的空间异质性程度。若想发现物种多样性的空间变异程度,只有依靠Cody指数曲线的相对变化趋势进行粗略指示。

图1是样带上乔木层的Cody指数曲线。当取样尺度为5m时,Cody指数的空间变异趋势不明显,只在120m和200m的两个位置上表现出最大变化,及6个0值点表现出那些地段上物种多样性的空间均质性,因此,无法从中得到样带上乔木层物种的空间替代规律,同时由于在5m的取样尺度时,样带上空白样方较多,尤其在后半段,因而无法显示出物种的渐变规律,需要扩大取样面积。取样尺度扩大1倍,至10m时,Cody指数表现出与取样尺度为5m时相似的结果,但仍然存在少量的空白样方,总体趋势仍不明显。当取样尺度扩大到20m时,前述两个取样尺度时Cody指数表现出的无规则波动已不存在,Cody指数曲线呈现明显的变化规律。即40m处物种替代速率最高,Cody指数变化最大;另有4个位置上Cody指数最小,物种多样性空间变化最低;其他位置处于两者之间。这一结果表明,样带上物种多样性的变化同海拔梯度的变化表现出空间相关性,在样带起始和终止地段物种多样性的变化较大。同时揭示出采用20m的取样尺度刻画该样带的 β 多样性,具有合理性。当取样尺度扩大到40m时,Cody指数变化规律与20m时基本一致,但物种更替在某些位置(120~240m)上表现出较弱的变异,并出现两个不存在物种替代的位置(即280m和400m)。当取样尺度扩大为80m时,样带上的物种数目变化已在一个种之内,因此,虽然Cody指数曲线有所波动,但总体趋势已很微弱,可以认为样带上的物种替代速率在此尺度已不显著。

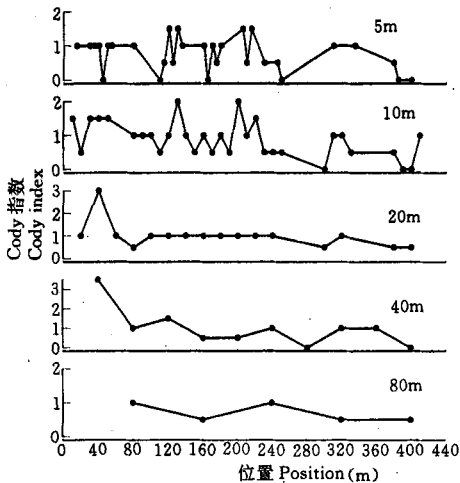


图1 不同取样尺度下样带上乔木层的Cody指数曲线
Fig. 1 Cody index curves of tree layer on transect under different sampling scales

综上所述,采取不同取样尺度对样带的分割,得到的乔木层的Cody指数曲线变化规律非但不一致,而且存在较大差别,显示出取样尺度对 β 多样性研究结果的严重影响。因此,研究中必须对取样尺度予以高度重视。其次通过对不同取样尺度Cody指数变化曲线的分析,如果只关注物种数目的空间变异,那么采用20m的取样尺度效果最好,20m取样尺度是该地乔木层 β 多样性研究的比较合理的取样尺度。取样尺度过小时,单一树木或空白的样方比率较高,所得数据不能代表群落的特征,因而不能为群落的物种多样性空间变异研究提供足够的信息。

图2所示为该样带上灌木层的Cody指数曲线。在5m取样尺度时,Cody指数变化强烈,无明显趋势,只在270~300m范围表现出一段一致的物种空间替代规律。Cody指数为0的情况只有6处。以上结果显示在取样尺度为5m时,灌木层整体在样带上的种类更替虽无明显规律,但更替速率变化显著。当取样尺度扩大为10m时,Cody指数仍无明显整体趋势,在210m和260m

处出现最大变异,在前50m出现较大范围的一致的物种替代规律。总体上物种替代速率在各个空间位置上差别较大,大致具有周期振荡特征。取样尺度为20m和40m时Cody指数具有与10m时相似的空间变异趋势,因此在<40m的取样尺度样带上灌木层的物种多样性变化较大,周期特征明显。当把取样尺度扩大到80m时,Cody指数出现明显趋势,在样带的两端(山顶和山底)物种替代强烈,中间部分较弱且物种多样性变异趋势一致,显示出物种数目变化与环境梯度具有明显的空间相关性。

综上所述,灌木层物种数目的变化在不同取样尺度上区分为两种趋势。其一,<40m取样尺度时,Cody指数曲线波动强烈,大致呈周期性变化,物种更替明显。其二,80m取样尺度时,物种数目变化规律与海拔梯度的相关性极为明显。因此,对灌木层物种数目的空间变化规律的研究,选择80m的取样尺度为宜。

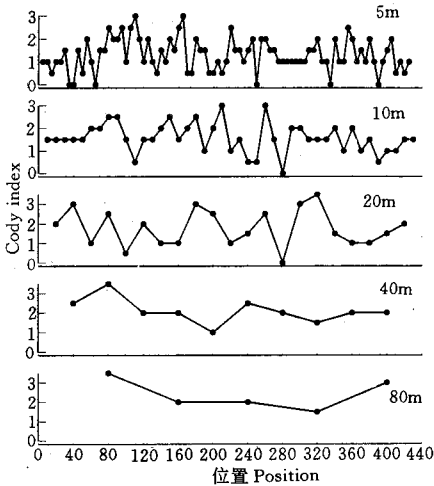


图2 不同取样尺度下样带上灌木层的Cody指数曲线
Fig. 2 Cody index curves of shrub layer on transect under different sampling scales

结果与实际不一定完全符合。其二,Cody指数本身仅能给出物种多样性没有变化的指示(Cody指数为0),耳必须通过Cody指数变化曲线才能对物种多样性的空间变异程度进行相对比较,这个问题也与Cody指数仅采用物种变化数目进行计算相关。为了解决Cody指数存在的上述问题,对群落结构随环境梯度的变化进一步精确定量化,笔者采用重要值代替物种数目对其进行改进。

2.1.2 改进的Cody指数——CSV指数

CSV指数作为Cody指数的改进,一方面它保持了Cody指数原有优点,能够揭示物种数目的变异;同时对Cody指数进行了补充,能够揭示出变异物种在群落结构中的地位和作用的变化。这对于准确认识和理解群落的β多样性提供了新途径。

图3和图4是采用CSV指数对样带乔木和灌木层的重新测度。通过与图1和图2的比较发现它们之间存在以下几点异同。

第一,从各取样尺度的分析结果看,CSV指数与Cody指数对样带β多样性的揭示表现出大体一致的总体趋势,但各对应曲线的峰、谷的位置略有不同。这说明CSV指数既保持了Cody指数揭示物种数目变化的原有特点,同时又揭示出新问题。

第二,在揭示群落物种变异程度方面,CSV指数优于Cody指数。CSV指数介于0~1之间,其值为0时表明不存在物种数目和量值变化(空间同质性),其值为1时表现物种数目和量值最强烈变化(空间异质性),Cody指数则无法量化β多样性的这种绝对变异程度。

第三,从研究结果的准确程度来看,CSV指数由于采用了重要值作为刻划群落结构的参量,所揭示的规律较Cody指数更接近于实际情况。但是由于两个指数揭示的问题不完全一致(一个为物种数目,一个为物种重要值),因而两个指数的测度结果出现差异。图1和图3在20m的取样尺度与图2和图4在40m取样尺度的结果不一致,表明单纯从物种数目变化角度看,乔木层在20m,灌木层在80m出现明显规律;而群落结构的明显变异规律乔木层出现在40m以上的取样尺度,灌木层则出现在20m以上的取样尺度。可见虽然在某一尺度上,物种数目的空间变化显著,但群落结构并无明显变异规律,反之,当群落的结构在某一尺度上出现明显的规律时,单纯的物种数目变化并无规律。

第四,从群落结构的变异程度来看,CSV指数与Cody指数随尺度的增加具有相反的趋势。随尺度的增大,由于单一物种的地位和作用在样方中逐渐下降,导致CSV指数的绝对大小降低;相反,由于尺度增大

综合以上采用Cody指数对东灵山暖温带森林样带的乔木层和灌木层β多样性的分析可以发现,第一,随海拔梯度的变化,乔木和灌木层均显示出明显的物种替代的相关规律,但发现明确规律的尺度不同。乔木层需采用20m的取样尺度,灌木层需采用80m的取样尺度才能得到比较理想的结果。第二,从各个取样尺度上Cody指数曲线的变化来看,乔木和灌木在同一地点的物种替代速率不但不存在正的空间相关,相反往往具有互补性,即乔木树种变化剧烈的地段,灌木一般变异较弱;反之,乔木树种无明显变化地段,灌木则会出现较大的物种更替。揭示出乔木层和灌木层与环境梯度相关关系的差异性,以及乔木层与灌木层的相互影响。第三,该群落多样性的空间变异在样带的起始(山底)和终止(山顶)地段较高。

通过Cody指数对该样带β多样性的测度,发现该指数存在着一些问题。其一,该指数仅通过物种数目的变化来刻划群落组成结构的变异,在定量化程度上明显不足,不能够揭示群落结构变化的细节。因此,研究

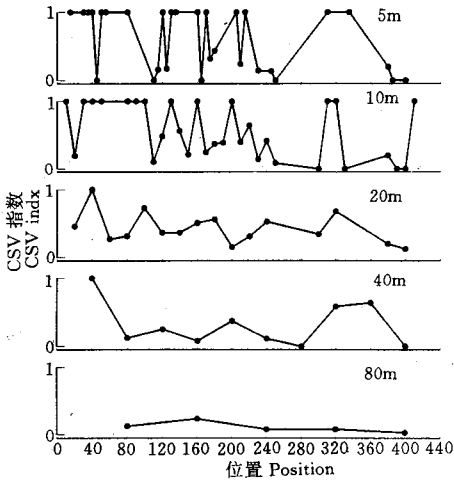


图3 不同取样尺度下样带上乔木层的 CSV 指数曲线
Fig. 3 CSV index curves of tree layer on transect under different sampling scales

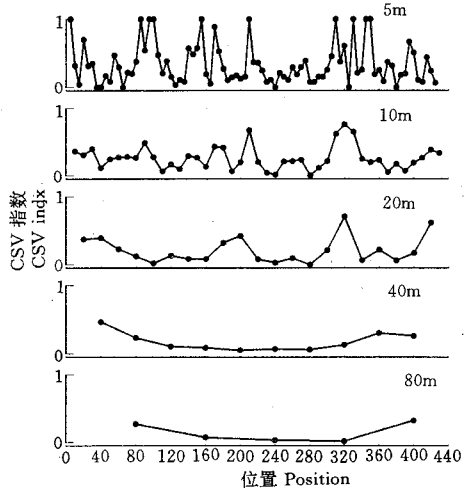


图4 不同取样尺度下样带上灌木层的 CSV 指数曲线
Fig. 4 CSV index curves of shrub layer on transect under different sampling scales

时,物种数目的绝对变化增大,导致 Cody 指数的绝对量值加大,从而形成与 CSV 指数相反的趋势。

综上所述,采用重要值作为表征群落结构特征的参量对 Cody 指数的改进,在定量化程度上前进了一步,能够揭示出一些 Cody 指数所不能揭示的问题。同时 CSV 指数的研究结果较 Cody 指数更接近于实际,在准确性方面得以提高。因此总体上 CSV 指数优于 Cody 指数,达到了改进 Cody 指数的目标。

2.2 分形分析

前面采用 Cody 指数及笔者提出的改进形式——CSV 指数选取不同的取样尺度,对样带的乔木层和灌木层的 β 多样性分别进行分析的结果显示,采用两两相邻样方比较的方式获得的这两个指数,对同一对象的测度随尺度变化均出现明显差异。实际上由于 β 多样性指数只对相邻样方进行了比较,而没有对距离更远的样方间(更大尺度)的差异性给出刻划,因而无法揭示群落 β 多样性的尺度变化规律。针对这一问题,采用分形几何的方法在考虑取样尺度影响的同时,对群落样带的尺度变化特征进一步进行分析。

分形几何是刻划尺度依赖问题的有力工具^[3,4],近年来在生态学领域得到广泛应用^[5,6]。笔者曾采用以地统计学中半方差为基础的分形分析方法^[5,10,12],对植被空间异性进行过分析。本文采用该方法对样带上的群落多样性进行的分析,是分形理论在生物多样性研究方面的一个尝试。

图5、图6和图7分别为乔木主林层、更新层和灌木层在不同取样尺度下的分形分析结果。由图5可以看到,各拟合直线的相关系数均很低, $p>0.05$ 未达显著相关。因此,乔木主林层在样带上的分布无明显尺度变化规律,不具有分形特征。但是随着取样尺度扩大,直线拟合相关系数呈逐步升高趋势,如果取样尺度更大(样带足够长)也许会出现规律。

图6乔木更新层在某些取样尺度上能够表现出规律性。当取样尺度为10m时,40m尺度内的拟合直线相关系数较高, $p<0.01$ 达到极显著水平,表明乔木更新层的群落结构在40m之内的不同尺度之间存在差异,而这些差异又与尺度具有相关性。即分别采用10m、20m、30m和40m间隔的样方法观察样带,所见到的更新层的物种组成和群落结构随样方间隔的增加存在着明确的相关关系。但分形维数 $D=1.704$ (远离2),表明其异质程度随着尺度的扩大而越来越显著。 $>40m$ 时未表现出明显的线性规律,未作拟合。当取样尺度扩大到20m时,可以对数据点分别拟合成两段直线,但两段直线的相关系数均较低, $p>0.05$ 均未达到显著相关,未能发现群落依尺度的变化特征。当取样尺度扩大至40m时,直线拟合的相关系数更低, $p>0.05$ 未达到显著相关程度,表明乔木更新层的物种组成和群落结构在40m取样尺度时也不能发现尺度依

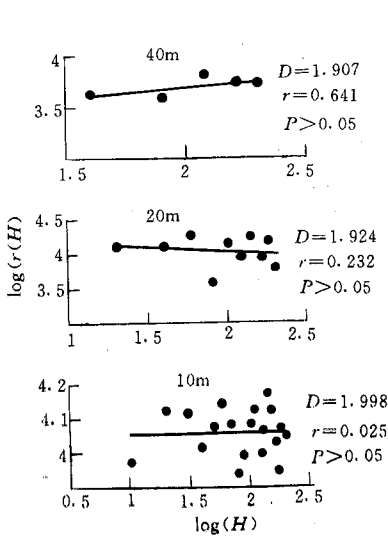


图5 不同取样尺度下样带上乔木层的分形维数
Fig. 5 Fractal dimensions of tree layer on transect under different sampling scales

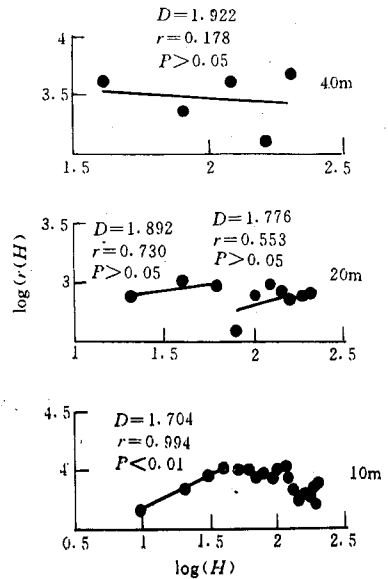


图6 不同取样尺度下样带上乔木更新层的分形维数
Fig. 6 Fractal dimensions of tree regeneration layer on transect under different sampling scales

赖性。综合各个取样尺度的分析结果,乔木更新层的物种组成和群落结构存在小尺度($<40\text{m}$)的空间依赖性,分形维数 $D=1.704$ (远离2)显示出较强的异质性变化程度。根据不同的目的,对该群落进行研究取样尺度可以分别确定为 10m 或 40m 。

图7分别采用 $5, 10, 20$ 和 40m 的取样尺度时对灌木层的分形分析。从中可以看出,取样尺度为 5m 时,对于 $<15\text{m}$ 间隔的半方差值的直线拟合, $p>0.05$ 不存在显著相关。 $>20\text{m}$ 时, $p<0.01$ 直线拟合达到极显著水平,表明灌木层的物种组成和群落结构在较小尺度时不存在尺度依赖,而在 $>20\text{m}$ 尺度出现。取样尺度为 10m 时,可以拟合出两段直线,分别 $p<0.01$ 和 $p<0.05$,表现为极显著和显著的相关, $<90\text{m}$ 时的分形维数 $D=1.807$ 低于 $>90\text{m}$ 时的分形维数 $D=1.851$,显示出灌木层物种组成和群落结构的尺度变异在较大尺度低于小尺度。当取样尺度 20m 时,两段拟合直线均 $p<0.05$,表现为显著的相关性。 $<100\text{m}$ 尺度的 $D=1.622$ 明显低于 $>100\text{m}$ 的 $D=1.915$,揭示出灌木层在 $<100\text{m}$ 时物种组成和群落结构尺度变异显著,异质程度明显高于 $>100\text{m}$ 的尺度。可见灌木层的变化主要体现 $<100\text{m}$ 的尺度上。当取样面积扩大到 40m 时, $p<0.05$ 仍然显著相关。分形维数 $D=1.816$,显示出异质性程度不高。综合不同取样尺度对灌木层的分析结果,总体上其物种组成和群落结构在较小尺度上空间依赖性较强,异质性程度较高;尺度较大时同质性明显增加,群落特征的尺度变异减弱。对图中几个拐点尺度应该给予足够重视,如 15m 、 90m 和 100m 左右的尺度是群落异质性变化极强的尺度,应该对在这些尺度上的群落结构特征进行重点研究,以便获得更多的信息。但由于取样尺度为 5m 时,未能发现 $<15\text{m}$ 的灌木层的群落特征存在尺度依赖。因此,要对灌木在群落水平上的研究重点在 $90\sim 100\text{m}$ 的尺度上(实际原因是取样面积过小,样方内单种率较高,所反应的信息仅是种群特征而非群落的特征)。对灌木层的群落结构和 β 多样性研究采用 $10\sim 20\text{m}$ 的取样尺度比较适宜。

通过上述对样带上乔木主林层,更新层和灌木层的分形分析可以看出,乔木主林层在 200m 内不存在尺度依赖特征,乔木更新层只在小于 40m 时显示出尺度依赖性。灌木层的尺度依赖特征则很明显,表现为小尺度的物种组成及群落结构随尺度的变异显著,异质性较高;而在较大尺度上变异较弱,异质性程度降低。但乔木更新层与灌木层的异质性规律发生显著变化(拐点)的尺度不同,乔木更新层在 40m 左右,灌木

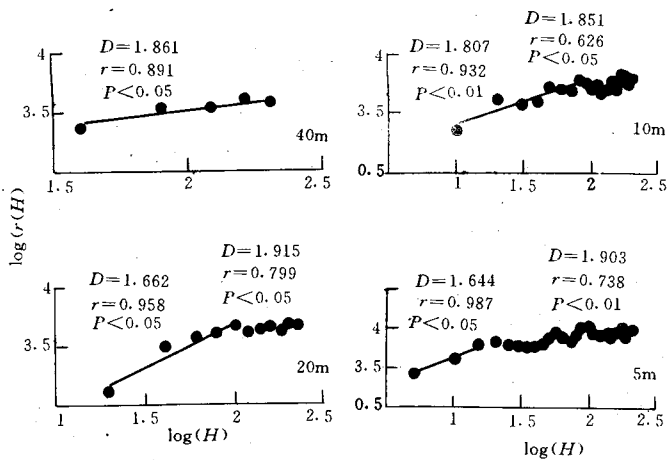


图7 不同取样尺度下样带上灌木层的分形维数

Fig. 7 Fractal dimensions of shrub layer on transect under different sampling scales

层在90~100m 的尺度上。当取样尺度为10m 时,两者在异质性变化程度上(分形维数 D 值大小)也存在差别,乔木更新层的异质性尺度变化($D=1.704$)强于灌木层($D=1.807$)。可见通过采用分形分析对样带的进一步刻画,在对 β 多样性尺度变化问题的认识上和定量化程度方面较 Cody 指数和 CSV 指数更前进了

3 结论与讨论

3.1 几点结论

采用不同取样尺度,通过 β 多样性指数和分形分析方法对暖温带森林样带群落多样性的研究,可以得出如下结论:

3.1.1 采用 Cody 指数分析发现,乔木层和灌木层存在着明显的随海拔梯度的物种替代规律。取样尺度对研究结果具有很大影响,乔木层需采取20m 的取样尺度,灌木层需采取80m 的取样尺度才能得到比较理想的结果;乔木层和灌木层在同一位置上的物种替代速率是有相反的趋势,即乔木树种变化剧烈的地段,灌木一般变异较弱,反之亦然;该群落多样性的空间变异在样带的起始和终止地段较高。依据 Cody 指数的综合分析认为,对乔木层的研究采取20m 的取样尺度比较适宜,灌木层取样尺度则为80m。

3.1.2 CSV 指数,作为 Cody 指数的改进,一方面它保持了 Cody 指数的原有优点,同时又是对 Cody 指数的发展。CSV 指数介于0~1之间,定量化程度更高,所揭示的规律较 Cody 指数更接近于实际情况。比较分析显示,CSV 指数与 Cody 指数对该样带 β 多样性的揭示呈现大体一致的总体趋势,但各对应曲线的峰、谷的位置不尽相同;从物种数目变化看,乔木层在20m 和灌木层80m 出现明显规律,而群落结构的明显变异规律乔木层出现在40m 以上的取样尺度,灌木层出现在20m 以上的取样尺度。可见,虽然在某一取样尺度,物种数目的空间变化显著,但群落结构并无确定变化规律,反之亦然。

3.1.3 分形分析结果显示,乔木主林层在200m 内不具有尺度依赖特征,乔木更新层只在小于40m 显示尺度依赖性。灌木层的尺度依赖特征表现为小尺度变异显著而较大尺度异质性程度降低。乔木更新层与灌木层的异质性规律发生变化(拐点)的尺度不同。乔木更新层在40m,灌木层则为10~20m。通过采用分形几何方法对样带的刻画,在对 β 多样性尺度变化问题的认识上和定量化程度方面较 Cody 指数和 CSV 指数更前进了

3.1.4 β 多样性指数和分形分析结果均受到取样尺度的影响。

3.2 讨论

通过采用不同取样尺度对暖温带森林的 β 多样性和分形分析发现,取样尺度对研究结果影响严重。不但象 Cody 指数及其改进形式——CSV 指数具有尺度变异,而且象分形几何这种专门用于揭示尺度变化规律的方法仍然受到取样尺度变化的影响。

取样方法是生态学家一直讨论了几十年的问题^[13~16],它给生态学研究带来了诸多困难。人们面对一个研究对象,常常不知道应该如何实施取样工作。一直以来,人们对取样问题的关心存在着一种倾向,那就是想找出一个放之四海皆准的取样尺度,实际上这是一种理想化的误导。一些凭经验确定的取样尺度,被后人盲目采用的事件经常发生,其结果导致对生态学现象的粗糙刻划,甚至曲解。比如,一般情况下对森林、灌丛和草原,常常采用 $20 \times 20 \text{m}^2$ 、 $5 \times 5 \text{m}^2$ 、和 $1 \times 1 \text{m}^2$ 的样方进行取样。但实际上,采用了所谓的标准取样面积,却往往得不到符合实际的结果。或者对于同一对象采用不同取样尺度,往往得到互相显著差异的结果。

取样尺度问题,其根源不仅在于尺度,更主要是在于特定的研究内容。由本文可知,对同一样带进行分析,Cody 指数和 CSV 指数,由于所采用的参量不同,揭示出的规律不完全一致,结果发现规律的尺度也就不同。而分形分析的结果,取样尺度又与前两者差别。现在很多研究已经证实,不同生态结构的规律性出现在不同的尺度上,各种功能过程也是在各自不同的尺度上发挥作用^[17,18]。因此,当面对一个研究对象时,它具有一个总体的特征尺度,当进一步去研究其不同侧面的特征时,由于这些侧面的结构和功能尺度不同。如果取样尺度不适宜,所得原始数据或者信息量小,或者缺乏可靠性,势必无法准确揭示其特征,并可能导致错误结论。因此对于同一总体进行取样时,根据研究内容的不同,取样尺度需要相应变化,才能保证研究结果的可靠性。本项研究采取的多尺度取样、综合分析试验的办法,特别是分形分析方法,对于确定特定研究内容的取样尺度可能会有帮助。

参 考 文 献

- Whittaker R H. Evolution and measurement of species diversity. *Taxon*, 1972, **21**: 213~251
- 马克平. 生物群落多样性的基本原理和方法. 生物多样性研究的原理和方法(钱迎倩、马克平主编). 北京: 中国科学技术出版社, 1994. 141~165
- Mandelbrot B B. *The Fractal Geometry of Nature*, W H Freeman, 1982
- Falconer K J. 分形理论——数学基础及其应用. (曾文曲等译). 沈阳: 东北工学院出版社, 1991
- 祖元刚, 马克明. 分形理论与生态学. 现代生态学讲座(李博主编). 北京: 科学出版社, 1995. 65~72
- Leohle C and Li B-L. Statistical properties of ecological and geologic fractals. *Ecological Modelling*, 1996, **85**: 271~284
- 祖元刚, 马克明, 张喜军. 植被空间异质性的分形分析方法. *生态学报*, 1997, **17**(3): 333~337
- 陈灵芝(主编). 暖温带森林生态系统结构与功能的研究. 北京: 科学出版社, 1997
- Cody M L. Towards a theory of continental species diversity bird distributions over Mediterranean habitat gradients. In: Cody M L and Diamond M J (Eds.), *Ecology and Evolution of Communities*. Cambridge: Harvard University Press, 1975
- Burrough P A. Fractal dimensions of landscapes and other environmental data. *Nature*, 1981, **294**: 240~242
- Burrough P A. Multiscale sources of spatial variation in soil, I. The application of fractal concept to nested levels of soil variation. *Journal of Soil Sciences*, 1983, **34**: 577~597
- Palmer M W. Fractal geometry: a tool for describing spatial pattern. *Vegetatio*, 1988, **75**: 91~102
- Gauch H G. 群落生态学中的多元分析. (杨持等译). 北京: 科学出版社, 1989
- Pielou E C. 数学生态学(第二版)(卢泽愚译). 北京: 科学出版社, 1991
- Knapp R. *Sampling Methods and Taxon Analysis in Vegetation Science*. DR W. Junk Publishers, The Hague, 1984
- Palmer M W. Spatial scale and patterns of species-environment relationships in hardwood forest of the North Carolina Piedmont. *Coenoses*, 1990, **5**(2): 79~87
- Milne B T. Lessons from applying fractal models to landscape patterns. In: Turner M G and Gardner R H (Eds.), *Quantitative Methods in Landscape Ecology*. Springer-Verlag, NY, 1991
- Turner M G. Landscape Ecology; the effect of pattern on process. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 1989, **20**: 171~197