

## 景观多样性测度:格局多样性的亲和度分析\*

马克明 傅伯杰<sup>✓</sup> 周华峰

(中国科学院生态环境研究中心,北京,100085)

X<sup>2</sup>!

**摘要** 介绍了景观格局多样性亲和度分析的原理和方法,指出亲和度分析能够测定景观中各亚单元的相对位置及镶嵌多样性。镶嵌多样性是综合了亲和度分析信息的一个指标,是对格局多样性的有效测度。镶嵌多样性低意味着景观结构简单,镶嵌多样性高意味着景观结构复杂。亲和度分析可以比较不同景观的多样性和复杂性,可以判断群落与景观整体的关系的远近,还可以判别两个群落的相似性和亲和度差异的显著程度,因而亲和度分析将景观层次的多样性与物种多样性紧密结合,为人们认识这种跨层次和跨尺度的结构和功能关联提供了工具。

**关键词:** 景观多样性,格局多样性,物种多样性,亲和度分析,镶嵌多样性。

## MEASURING LANDSCAPE DIVERSITY: AFFINITY ANALYSIS OF PATTERN DIVERSITY

Ma Keming Fu Bojie Zhou Huafeng

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

**Abstract** The paper introduced the principles and methods of Affinity Analysis in landscape pattern analysis, pointed out that affinity analysis could measure the relative positions of subunits and mosaic diversity. Mosaic diversity is a metric which combined the information in affinity analysis, is an efficient measure of compositional pattern diversity. A lower mosaic diversity means a simpler landscape structure. Using affinity analysis, the diversity and complexity of different landscape can be compared, the distances of communities to the whole landscape can be determined, and the difference degrees of similarities and affinities between communities can be disclosed. Therefore affinity analysis closely combined supplied landscape diversity and species diversity, a new tool for describing cross level and cross scale structures and functions of these two kinds of entities.

**Key words:** landscape diversity, pattern diversity, species diversity, affinity analysis, mosaic diversity.

## 1 景观多样性分类及其测度

景观是具有高度空间异质性的区域,由相互作用的景观元素或生态系统以一定的规律组成。根据结构

\* 国家自然科学基金资助项目,项目编号39570148和397701501。

收稿日期:1997-03-15,修改稿收到日期:1997-10-15。

和功能的差异,景观元素又分为斑块(patch)、廊道(corridor)和基质(matrix)3种形式<sup>[1]</sup>。景观多样性(Landscape diversity)是指景观在结构、功能及其时间变化方面的多样性,它揭示了景观的复杂性<sup>[1-4]</sup>,是对景观水平上生物组成多样化程度的表征。在生物多样性研究的4个主要层次中,物种多样性和生态系统多样性的研究比较深入<sup>[4-6]</sup>,而景观多样性层次上的研究起步较晚,基础薄弱,近年刚刚受到重视<sup>[2,4,7-9]</sup>。

景观多样性可区分为景观类型多样性(type diversity)、斑块多样性(patch diversity)和格局多样性(pattern diversity)<sup>[10-11]</sup>,各种类型均具备一些数量化指标。

类型多样性是指景观中类型的丰富度和复杂性。类型多样性多考虑景观中不同的景观类型(如农田、森林、草地等)的数目多少以及它们所占面积的比例。类型多样性的测定指标包括类型的多样性指数、优势度、丰富度等。

斑块多样性是指景观中斑块(广义的斑块包括斑块、廊道和基质)的数量、大小和斑块形状的多样性和复杂性。斑块多样性的测定指标包括景观中的斑块数目、面积、形状、破碎度、分形维数(fractal dimension)等。

格局多样性是指景观类型空间分布的多样性及各类型之间以及斑块与斑块之间的空间关系和功能联系。格局多样性多考虑不同景观类型的空间分布,同一类型间的连接度和连通性,相邻斑块间的聚集与分散程度。格局多样性的测定指标包括聚集度、连接度、连通性、修改的分形维数(modified fractal dimension)等。

目前常用的各种景观分析指数已经被编制成了计算机软件,这个被称作FRAGSTATS的软件包能够为用户提供58个不同景观指数的计算<sup>[10-11]</sup>,为景观格局分析和多样性研究提供了便利。

但是作者的研究发现,目前常用的各种景观多样性测度指标具有一个共同的特点,即考察的最小尺度多为景观单元,所得结果也只是对景观单元在一个地域上分布的多样性的描述。景观单元是物种多样性空间分布的载体,景观多样性是由于物种多样性在不同景观单元中分布格局的差异性形成的,因此物种多样性和景观多样性存在着跨尺度、跨层次的结构和功能关联。对这一问题的深入研究是进行生物多样性保护的重要基础,但是目前有关这方面的研究工作很少,有待于深入开展。本文拟介绍的格局多样性的亲和度分析即是一种用于此项研究的新方法,它为探讨物种多样性和景观多样性的关系带来了新思路。

## 2 景观格局多样性的分类

景观格局多样性可以区分为空间(spatial)格局多样性、时间(temporal)格局多样性和组成(compositional)格局多样性3种类型<sup>[1]</sup>。空间格局多样性是指各生态亚单元在物理空间中的相对排列,Turner曾经对景观空间格局多样性进行过综述<sup>[12]</sup>。时间格局多样性是指各亚单元在时间上的排列,只要限定所有亚单元唯一地按照单一的时间梯度排列,那么用于测定空间格局多样性和组成格局多样性的技术,也同样适用于测定时间格局多样性。组成格局多样性是在位点-物种组成(site-species composition)矩阵定义的数学空间中各亚单元的排布。

组成格局多样性主要研究景观中,1)不同群落间物种丰富度的变化,2)不同物种间普遍度和稀有度(均匀度)的变化,3)以上两种因素相互作用形成的物种多样性梯度。一个简单的景观只由少数几个种类和环境梯度决定,相反一个复杂的景观则少有普遍种,并且由多个环境梯度确定。

在景观格局多样性分析中,一般采用群落中物种的有无数据,并排列形成位点-物种(site-species)矩阵。可以将此矩阵想象为一个 $M$ 维的超维空间, $M$ 是物种数目,各个坐标轴是各个物种的丰富度。这样,每个群落便成为超维空间中的一个点(点的位置由群落各组成物的丰富度确定),从而可以进一步测度这些点(群落)的分布格局。格局的形式一般包括随机分布,简单超球面,简单梯度,或者等长或不等长的复杂梯度。

由此可见,景观组成格局多样性测度在总体上涉及到物种多样性测度。物种多样性研究包括3个方面,即测度群落内(或某一地点、点)的物种多样性程度的 $\alpha$ 多样性;测度群落间(不同地点、线)的物种多样性变异程度的 $\beta$ 多样性;以及用于测度某一地域(面)的物种多样性程度的 $\gamma$ 多样性<sup>[13-16]</sup>,这3种多样性指数均未深入探讨物种多样性与景观多样性的联系。从测定一个地域物种多样性的空间格局角度来看,格局多

样性的测度需要对一个群落(位点)的物种数目( $\alpha$ 多样性),不同群落(位点)的物种多样性变异( $\beta$ 多样性)和整个景观中总的物种多样性( $\gamma$ 多样性)等几方面的信息进行综合,而因景观格局多样性涉及了物种多样性测度的3个方面。

空间和时间格局多样性可以采用目前常用的方法进行测度,组成格局多样性则需要采用以镶嵌多样性(mosaic diversity)为指标的亲和度分析方法进行度量<sup>[1-3]</sup>。

### 3 亲和度分析

亲和度分析(affinity analysis)是用于测定组成格局多样性和景观复杂性的一种方法,它提供了景观中各亚单元的相对位置及镶嵌多样性两个方面的信息<sup>[1]</sup>。

亲和度分析的目的是构造一个指标,使之满足,1)该指标(metric)对点集的两个分布性质,即点间的平均距离(average distance among points)和这些距离的离散(dispersion of distances)敏感。其中点间距离由两个位点之间的相似性度量,平均距离便是点集整体的平均相似性,离散是指相似性的标准偏。2)该指标不但对整个点集的排布格局敏感,而且对点集的整体复杂性敏感,并对该复杂性的度量独立于尺度。其中的尺度由平均相似性给出,即两个点集的分布格局可以相同,但是一个点集中的点间距可以是另一个点集中点间距的两倍(或多倍),这样对点集的整体复杂性就可以采用点间相对距离的一个统计参量来度量,这个参量即为亲和度值( $A$ )。它的计算是采用标准化阶加(standardized rank-sum)完成的。通过把相似性值转换成分级值(rank),亲和度值便成为一个独立于尺度的测度。这样,由亲和度值的标准偏测度的亲和度值的离散性便表征了景观格局的复杂性。3)计算的最终结果是得到镶嵌多样性(mosaic diversity),它是综合了亲和度分析所有信息的一个指标。该指标是平均相似性、相似性的标准偏以及亲和度的标准偏的函数。

应用亲和度分析刻画景观格局多样性,一般采用的基础数据是生态亚单元上物种的有关特征,比如景观中各个组成群落的物种组成。这些数据既可以是定性数据(比如物种的有无),也可以是定量数据(如频度,丰富度,生物量,或者盖度等)。研究发现,简单的定性数据往往比较有效。因为景观是一种等级层次系统(hierarchical system),亲和度分析测度的是该系统高级层次的特征,此时定量化程度较高的数据反而会带来噪声(noise),影响对景观格局的有效分析<sup>[9]</sup>。

亲和度分析可以大致分成3个步骤<sup>[3]</sup>。

1)计算点集中两两亚单元间的相似性,确定每个亚单元的平均相似性,从而给出点集中点与点之间的平均距离和离散性。测定点集的相似性可以采用任何相似性指数,对于定性数据(如物种的有无数据)以Jaccard指数最为有效。

2)计算点集中两两亚单元间的亲和度。亲和度表征了两个亚单元与点集间的相对距离。亲和度值采用标准化阶加法进行统计,用来度量超维空间中的两个亚单元哪一个距点集的分布中心最近。距中心近者亲和度值 $>0.5$ ,远者 $<0.5$ 。对于比较简单的梯度分布的景观,亚单元间具有较大的亲和度差异,对于复杂的景观结构亚单元间亲和度值相近。

计算亚单元 $i$ 和 $j$ 的亲和度 $A_{ij}$ 的方法如下:

首先,将准备计算亲和度的两个亚单元同所有其它亚单元的相似性值排成两列;然后,采用 $d_k = S_{ik} - S_{jk}$ 计算它们的相似性差异,其中 $d_k$ 是两个亚单元同第 $k$ 个亚单元相似性的差异, $S_{ik}$ 是亚单元 $i$ 和亚单元 $k$ 的相似性, $S_{jk}$ 是亚单元 $j$ 和亚单元 $k$ 的相似性。 $d_k$ 值可正可负。

然后再对第1至第 $n-2$ 个 $d_k$ 根据绝对值进行排序( $n$ 为所有亚单元的数目),把各排序序号作为分级值替代 $d_k$ 的绝对值,并把 $d_k$ 的符号赋予对应的分级。令 $d_k=0$ 时为最低分级的一半,即 $1/2$ 级。因为0没有符号,因此在分级时可被分成正的和负的各一半。这一步骤保证了分级的整体加和。由于对 $i$ 和 $j$ 不计算相似性,故只得到 $n-2$ 个分级。加和所有的正分级,之后对阶加的结果除以总共的可能阶加之和 $(n-2)(n-1)/2$ 进行标准化。这样,如果亚单元 $i$ 与所有其它亚单元的相似性均高于亚单元 $j$ 与所有其它亚单元的相似性,则所有 $d_k > 0$ ,标准化的阶加结果将为1。亲和度分析的特点是具有互补性,即 $A_{ij} = 1 - A_{ji}$ 。一个亚单元自身的亲和度( $A_{ii}$ )为0.5,因为所有 $d_k = 0$ ;另外当两个亚单元的正和负的分级数量相同时,亲和度的值也为0.5。

最后,经过统计计算可以得到每一个亚单元同所有其它亚单元亲和度的平均值。由于最终得到的亲和度值是标准化以后的结果,因此这一步完成了亲和度分析独立于尺度的目标。

3) 将一个数据集中每一个亚单元的平均亲和度和平均相似性在亲和度图中表达出来,并计算这些点的拟合直线的斜率。亲和度图的横轴为平均相似性,纵轴为平均亲和度。景观中每个群落都是亲和度图中的一个点,计算拟合直线斜率的公式为  $m = rS_d/S_s$ , 其中  $r$  为相关系数,  $S_d$  是平均亲和度的标准偏,  $S_s$  是平均相似性的标准偏。由于亲和度是相似性的函数。且  $r$  值总接近于1, 故该斜率成为相似性和亲和度的相对离散性的函数。同时由于当整体平均相似性变化时, 整体平均亲和度收敛于0.5, 故该斜率还是点间平均距离的函数。这个步骤是对前面两个步骤获得的信息的综合, 因此这个斜率揭示了组成格局多样性和景观复杂性。对于一个由若干群落组成的景观, 这个斜率即为镶嵌多样性 ( $m$ )<sup>[1]</sup>。镶嵌多样性是物种分布格局属性的函数, 即相关于群落中的物种丰富度以及均匀度的变化, 不同群落间物种丰富度的差异, 以及两者的相互作用。

镶嵌多样性 ( $m$ ) 不同取值揭示了不同的环境梯度特征<sup>[9]</sup>:

$m < 1$  景观是间断的, 组成群落以内部种类为主, 不同群落间共有种类稀少;

$m = 1 \sim 3$  景观简单, 仅由少数几个梯度控制;

$m > 3$  景观复杂, 或者由多个生态梯度综合作用, 或者不存在明显的生态梯度。

镶嵌多样性低意味着景观结构简单, 只存在一种或少数几种基本环境梯度, 被少数几个物种占领。反之, 镶嵌多样性高意味着景观结构复杂, 具有多种环境梯度, 景观的物种组成也多样化。

镶嵌多样性一般对以下几个方面相对比较敏感: 样本数量, 样本中的物种数目, 及对稀有种的取样强度。

综上所述, 镶嵌多样性是组成格局多样性的有效测度。首先, 它与景观复杂性的变化规律一致。在内部结构因子方面, 它反映了物种多度和丰富度的方差; 在外部结构因子方面, 它揭示了生态梯度的数目和长度。景观格局越复杂其值越大。但是对于镶嵌多样性的解释必须借助于平均相似性, 每个群落内的物种数目, 以及景观中的物种总数。换句话说, 对景观结构的分析离不开物种多样性 ( $\alpha$  和  $\beta$ ), 以及格局多样性。其次, 取样误差对镶嵌多样性的影响较小, 当位点数目较多 ( $> 10$ ), 物种数目较大 ( $>$  位点数目的3倍) 时, 取样效应对镶嵌多样性的影响很小。因为每个物种都提供了对于影响景观结构的过程的独立估计, 因而取样数目越大, 误差就越小。镶嵌多样性被认为是群落分类和排序的补充, 因为它在生态梯度不明显时显示出优越性<sup>[9]</sup>。

通过亲和度分析, 可以对物种多样性和景观多样性间存在的跨尺度和跨层次的结构和功能关联进行度量。

#### 4 亲和度分析的应用实例

在景观格局研究中, 如果采用物种有无数据和丰富度作为指标, 并将之排列成位点-物种矩阵, 那么可以用3个参量, 即位点 (群落) 数, 种类数, 以及矩阵填充比例 (matrix filling) 来描述该矩阵有无数据集。如果将该矩阵定义为  $M$  维的超维空间 (这里  $M$  是指物种的数目, 轴是指物种的丰富度), 那么一个群落就成为该空间中的一点, 它们的坐标位置由物种丰富度确定, 这种方法因此能够刻画景观中群落的分布格局。

亲和度分析提供了组成格局多样性的两个方面的信息, 即超维空间中每一个亚单元的相对位置和镶嵌多样性。镶嵌多样性是常见种和稀有种的存在度, 亚单元间物种丰富度的差异程度, 以及它们之间相互作用程度的函数。下面结合实例研究对亲和度分析进一步予以介绍。

图1是美国密歇根北部42个地点的以维管束植物的有无数据为基础的景观格局多样性亲和度分析结果。亲和度图表征了将超维点集压缩到从中心到边缘的一个半径上的结果<sup>[10]</sup>。图中右上角的点意味着具有高的平均相似性和平均亲和度, 这些点分布在点集中心, 称为“中心点” (modal sites)。也就是说, 这些群落整个景观中, 即使包含的物种总数不一定最大, 但它们富含常见种。相反图中左下角的点意味着低的平均相似性和平均亲和度, 这些点接近于点集的边缘, 称之为“游走点” (outlier sites), 它们所包含的物种数目少或者富含稀有种, “游走点”在景观中并非一定靠得很近, 它们也有可能分布在相对的边缘上, 平均

亲和度为 $0.5 \pm 1 SD$ 可以对那些既可以是“游走点”,也可以是“中心点”的单元给出客观的划分<sup>31</sup>。“中心点”和“游走点”在物种组成上的差异决定了亲和度值的方差和拟合直线的斜率,可见,镶嵌多样性受到群落中物种丰富度变化、不同物种普遍度和稀有度的变化以及两者相互作用形成的整体复杂性的影响。

为了比较镶嵌多样性,还需要进行统计推断(statistical inference)。统计推断的标准误差可以通过刀切法(jackknife)获得<sup>32</sup>。刀切法及其改进形式自助法(bootstrap)是现代常用的非参数统计方法,这两种方法对于估计非随机性总体的方差和置信区间十分有效<sup>33</sup>。刀切法的操作过程包括拿来原始数据矩阵,依次去掉一个位点,计算降维矩阵的镶嵌多样性,这样得出的镶嵌多样性的 $N$ 个估计值的标准偏差是镶嵌多样性的最好估计( $N$ 为初始位点数)。在生态学上这个过程相当于在景观中反复取样,但是每次都取一个稍微不同的位点。对于密歇根北部地区的维管束植物数据的分析就是采用以上方法(图1),计算出来镶嵌多样性的平均值和标准误差为 $3.96 \pm 0.05$ 。一般说来,由刀切法得出的标准误差在镶嵌多样性估计值的1%~10%之间,大多数模拟结果的变异系数基本上在0.10~0.15,因此在知道景观间的生态学差异之前,已经确定知道它们之间具有显著的统计学差异。

在取样设计方面,Scheiner的研究显示,一般说来采用亲和度分析测度格局镶嵌多样性,对一个地域取样的样点数不能少于(20)30个点,物种数不能少于位点的3倍<sup>34,35</sup>以便保证取样的代表性。

## 5 结语

亲和度分析提供了测度景观中组成群落空间镶嵌格局的方法,揭示了景观在3个水平上的特征,1)通过测度整个景观中群落的镶嵌多样性,亲和度分析可以比较不同景观的多样性和复杂性(景观之间的比较);2)通过计算每个群落对整个景观的亲和度,可以判断哪些群落与景观整体的关系较远(单一群落与整个景观的比较);3)亲和度分析的结果可以用于判别两个群落的相似性和亲和度差异的显著程度(两两群落之间的比较)。因此,亲和度分析为我们进行景观格局和景观多样性研究提供了数量方法,特别是它将景观层次的多样性与物种多样性紧密结合,为我们认识这种跨层次和跨尺度的结构和功能关联提供了工具。

## 参考文献

- 1 Forman R T and Godron M. *Landscape Ecology*. New York: Wiley, 1986
- 2 傅伯杰.景观多样性分析及其制图研究. *生态学报*, 1995, **15**(4): 343~350
- 3 傅伯杰,陈利顶.景观多样性的类型及其生态意义. *地理学报*, 1996, **51**(5): 454~462
- 4 陈灵芝.中国的生物多样性——现状及其保护对策.北京:科学出版社,1993
- 5 马克平.试论生物多样性的概念. *生物多样性*, 1993, **1**(1): 20~22
- 6 钱迎倩,马克平.生物多样性研究的原理与方法.北京:中国科学技术出版社,1994
- 7 Scheiner S M and Istock C A. Affinity analysis: methodologies and Statistical inference. *Vegetatio*, 1987, **72**: 89~93
- 8 Scheiner S M. Affinity analysis: effects of sampling. *Vegetatio*, 1990, **86**: 175~181

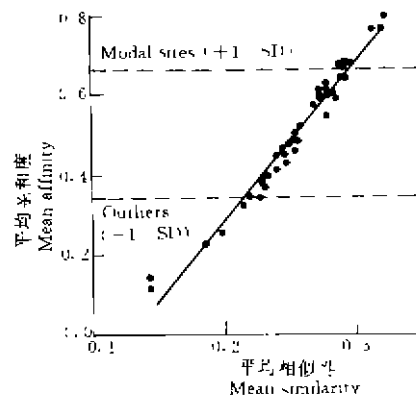


图1 以美国密歇根北部42个地点维管束植物的有无数据为基础的亲和度分析图

图中斜率为镶嵌多样性的估计( $m=3.96 \pm 0.05$ ,  $r^2=0.97$ ).亲和度值大于平均值 $0.5 \pm 1 SD$ 的地点定义为“中心点”,小于 $1 SD$ 的地点定义为“游走点”(引自 S. M. Scheiner, 1992)

Fig. 1 Affinity analysis graph for presence/absence data on vascular plants from 42 sites in northern lower Michigan

The slope of the line estimates mosaic diversity ( $m=3.96 \pm 0.05$ ,  $r^2=0.97$ ). Sites with affinity values  $>1 SD$  above the mean (which is equal 0.5) are defined as modal sites with affinity values  $<1 SD$  below the mean are defined as outliers. (From S. M. Scheiner, 1992)

- 9 Scheiner S M. *Measuring pattern diversity*. *Ecology*, 1992, **73**(5): 1860~1867
- 10 McGarigal K and Marks B J. *FRAGSTATS: Spatial pattern analysis program for quantifying landscape structure*. Oregon State University, Corvallis, OR, 1993
- 11 陈吉亭. 景观生态学的基本原理及其在生态系统经营中的应用. 见: 现代生态学讲座, 李博主编. 北京: 科学出版社, 1995. 108~128
- 12 Turner M G. Landscape ecology: the effect of pattern on process. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1989, **20**: 171~197
- 13 Whittaker R H. Evolution of species diversity in land communities. In: *Evolution Biology* (Hecht M K, Steer W C and Wallace B, Eds.). Plenum, New York, 1977
- 14 马克平. 生物群落多样性的测度方法. 见: 生物多样性研究的原理与方法: 钱迎倩, 马克平主编. 北京: 中国科学技术出版社, 1994. 141~165
- 15 郭勤峰. 物种多样性的研究现状及趋势. 见: 现代生态学讲座, 李博主编. 北京: 科学出版社, 1995. 89~107
- 16 Rosenzweig M L. *Species Diversity in Space and Time*. Cambridge University Press, Chicago, 1995
- 17 Efron B. Nonparametric estimates of standard error: the jackknife, the bootstrap and other methods. *Biometrika*, 1981, **68**: 589~599
- 18 刘灿然, 马克平, 周文能等. 生物群落多样性的测度方法, IV 刀切法和自助法在生物多样性测度研究中的应用. 生物多样性, 1997, **5**(1): 61~66