

植物种群空间分布格局研究方法概述

兰国玉¹, 雷瑞德²

(1. 西北农林科技大学 资源与环境学院, 陕西 杨陵 712100; 2. 西北农林科技大学 林学院, 陕西 杨陵 712100)

摘要:对种群离散分布格局的理论拟合、聚集度指标等传统的测度技术、植物种群的点格局分析以及种群分布的分形特征进行了评述。同时,评价了各种研究技术的优缺点。

关键词:种群; 分布格局; 格局分析

中图分类号:S948.155 **文献标识码:**A **文章编号:**1001-7461(2003)02-0017-05

Brief Introduction of Spatial Methods to Distribution Patterns of Population

LAN Guo-yu¹, LEI Rui-de²

(1. College of Resources and Environment, NW Sci-Tech Univ. of Agr. and For., Yangling, Shaanxi, 712100, China;

2. College of Forestry, NW Sci-Tech Univ. of Agr. and For., Yangling, Shaanxi, 712100, China)

Abstract: In this paper, both traditional methods such as theoretical stimulation and contagious index, and point pattern analysis and fractal characteristic of distribution patterns are introduced briefly. Meanwhile, advantages and disadvantages of the methods are discussed.

Key words: population; distribution pattern; pattern analysis

植物的空间分布格局的研究对于确定种群特征、种群间相互关系以及种群与环境之间的关系具有非常重要的作用,是植物群落空间结构的基本组成要素,在测定分布格局的基础上进一步揭示群落的特征与本质十分必要^[1,2]。种群分布格局是植物种群生物学特性对环境条件长期适应和选择的结果^[2-4]。群落中种群个体分布类型的测定方法也研究的比较深入^[5],然而各种研究方法都有其适用范围。通过总结和比较各种研究方法,可为其今后的应用提供参考。

1 相关概念

1.1 分布格局

种群个体在水平空间的分布方式或者在水平空间上种群个体之间的相互关系称为分布格局^[4]。也有人把植被中的非随机分布称为分布格局^[6]。一般可以分为3个类型:随机分布、均匀分布、集群分布^[7-9];有的研究者认为应该分为4个类型:随机分布、均匀分布、集群分布和镶嵌分布^[4-10]。镶嵌分布的特征是种群高度的簇生,而这些集群之间又

是规则的均匀分布。Merrel 则认为集群分布本身可以是随机的、均匀的或集群的。由于镶嵌分布的形成原因与集群分布相同,因此镶嵌分布原归为集群分布,后来把它独立为一类^[11,12]。但是一般提起种群的空间分布格局多指前3类^[7,8,13-15]。

1.2 格局分析

格局分析是关于集群分布的规模、强度和纹理的研究。集群分布的种群个体通常是聚集成大小不等的斑块镶嵌在一起或生境中,这种斑块的大小即格局的规模,斑块与斑块之间的空隙就是格局的纹理。强度则是在规模之上的斑块间个体疏密差异的程度。因此,种群格局规模、强度、纹理,即斑块性或镶嵌性,是种群等级集群(hierarchical clump)的结果^[16]。种群格局的斑块性或镶嵌性也是了解群落结构的基础。

2 分布模式

2.1 植物种群离散分布的理论模式及其生物学意义

2.1.1 Poisson 分布 给出了每个取样单位个体数

收稿日期:2002-04-01

基金项目:国家林业局“十五”重点项目“陕西秦岭火地塘森林景观特征及功能研究”(2001-04)

作者简介:兰国玉(1977-),男,陕西大荔人,在读硕士生,主要研究方向为森林生态。

目的概率,认为个体在每个取样单位出现的概率相同,任意个体的存在不影响其他个体的出现,常用来描述种群的随机分布。在自然条件下,由于生境的某一主导因子呈随机分布,如土壤中某营养元素,从而导致植物种群的随机分布。它的概率密度函数为:

$$p(x) = \frac{m^x e^{-m}}{x!} \quad (1)$$

式中: x 为植株数, $x=0,1,2,3\cdots$; m 为总体平均数; $p(x)$ 为 N 个抽样中出现 x 个个体的概率。

2.1.2 负二项分布 该分布类型是应用在集群分布中最普遍的概率分布,可以反映种群个体在空间呈现成群、成簇或成斑块的聚集。在自然界中,由于环境的异质性与生物本身的聚集特性,大多数动物尤其是昆虫,空间分布普遍为负二项分布。对于植物而言,由于植物繁殖特点以及环境中局部条件的差异,也导致植物种群的负二项分布,即形成密集程度极不均匀的大小集团,呈嵌纹状图。其概率密度函数为:

$$p(x) = \frac{(x+k-1)}{x!(k-1)} \left(\frac{s^2 - \bar{x}}{x} \cdot \frac{s^2}{x} \right) \quad (2)$$

其中: $k = \frac{\bar{x}}{p}$, $p = \frac{s^2}{x}$, s^2 为方差, \bar{x} 为样本平均数。

2.1.3 正二项分布 这是种群个体分布格局的一种最基本的形式,在自然界很少见,仅见于同质环境。人工环境,如农田作物、人工林的树木,以及分布于这些植物体的某些动物也属于这种分布,几何图形用于描述均匀分布。正二项概率分布的公式为:

$$(p+q)^k = p^k + kp^{k-1}q + \frac{k(k-1)}{2!} p^{k-2}q^2 + \cdots + kpq^{k-1} + q^k \quad (3)$$

式中: P 为种群出现的概率; q 为种群不出现的概率; k 为变量 x 的组数或个数。

2.1.4 Neyman 分布 该分布型是 Poisson 分布的变形,种群个体成核心团聚集,核心团大小相近,随机分布于空间,核心团内的个体又呈随机分布。在自然界中,由于生境的差异,例如林内光斑分布的随机性,可导致某些喜光植物种群呈现 Neyman 分布。其中, n 为参数, $n=0$ 称为 A 型分布; $n=1,2,3,4\cdots$ 分别称之为 B 型、C 型、D 型、E 型……。应用最为广泛的为 A 型分布,它的概率公式为:

$$x=0 \text{ 时,} \\ p_0 = e^{-m_1}(1 - e^{-m_2}) \quad (4)$$

$x \geq 1$ 时,

$$p_x = \frac{m_1 m_2 (1 - e^{-m_2})}{x} \cdot \sum_{k=0}^{x-1} \left(\frac{m_2^k}{k!} P_{x-k-1} \right) \quad (5)$$

式中: $m_1 = \frac{\bar{x}^2}{s^2 - \bar{x}}$, $m_2 = \frac{\bar{x}}{m_1}$

2.2 分布型的检验

分布型的 χ^2 检验公式为:

$$\chi^2 = \sum_{i=1}^n \frac{(O - E)^2}{O} \quad (6)$$

式中: O 是理论频数; E 是实测频数。

通过级数计算出样方中出现 0,1,2,3……个个体数的理论值,然后根据各分布型的自由度 (Poisson 分布 $f=n-2$; 负二项分布和 Neyman 分布 $f=n-3$) 和可靠性 P ,查 χ^2 分布表,若 $\chi^2 > \chi_{0.05}^2$,则差异显著^[3,5,17],判断为不适合该种群的分布,反之亦然。

3 检验方法

群落中种群空间分布类型的检验方法研究的比较深入。从 1922 年提出群落中种群分布的非随机性以及给出检验植物非随机性分布的标准以来^[17],已经有 10 多种非随机分布检验的估计量。用聚集强度来测定分布格局是 20 世纪 60 年代兴起的方法,在测度种群分布方面有其特殊的优点,既可判断分布格局的类型,又可为研究种群个体行为、种群扩散型提供一定的信息^[3]。特别是近年来受到了众多生态学家和种群生态学家的重视。

3.1 负二项参数 (K)

$$K = \frac{\bar{X}^2}{(s^2 - x)} \quad (7)$$

K 值与种群密度无关, K 值愈小,聚集度愈大。如果 K 值趋于无穷大 (一般为 8 以上)^[2],则接近随机分布。

3.2 Cassie 指标 ($1/K$)

Cassie 指标是由 R. M. Cassie 于 1962 年提出的^[18],用 CA 作为判断指标更为方便。 $CA = 1/K$, K 为负二项分布的参数。 $CA = 0$,为随机分布; $CA > 0$,为聚集分布; $CA < 0$,为均匀分布。

3.3 扩散系数 (C)

$$C = \frac{S^2}{\bar{X}} \quad (8)$$

扩散系数 (C) 是检验种群是否偏离随机分布的一个系数。对于在波松分布中方差等于总体平均数^[3,4,17,19,20],故若 $C = 1$ 时,种群属随机分布;若 $C > 1$ 时,为集群分布;若 $C < 1$ 时,为均匀分布。

3.4 丛生指数(I)

$$I = \frac{S^2}{\bar{X}} - 1 \quad (9)$$

当 $I=0$ 时,随机分布; $I>0$ 时,集群分布; $I<0$ 时,均匀分布。

3.5 Mrisita 指数(I)

$$I = \frac{\sum X^2 - \sum X}{(\sum X)^2 - \sum X} \cdot n \quad (10)$$

I 不受均值的影响,但与取样单位的最多和最少个体数有关。 $I=1$ 时,为随机分布; $I<1$ 时,为均匀分布; $I>1$ 时,为集群分布。

3.6 扩散型指数(I_s)

$$I_s = N - \frac{\sum f_i x_i^2 - \sum f_i x_i}{\sum f_i x_i (\sum f_i x_i - 1)} \quad (11)$$

$I_s=1$ 时,为随机分布; $I_s>1$ 时,为聚集分布。

I_s 的最大优点是不受样方大小的影响,求出的值可表明个体在空间散布的非随机性,因而可以直接相互比较^[3]。

3.7 平均拥挤度(m^*)与聚块性指标(m^*/m)

$$\frac{m^*}{m} = 1 + \frac{1}{K} \quad (12)$$

$$m^* = \frac{\sum_{i=1}^n x_i}{N} \quad (13)$$

式中: K 为负二项分布值; m 表示平均每个个体有多少个在同单位的其他个体数。

$m^*/m=1$ 时,为随机分布; $m^*/m>1$ 时,为集群分布; $m^*/m<1$ 时,为均匀分布。

4 研究方法

4.1 样方法

群落野外调查的取样面积应该大于或等于群落的最小面积。将样地分为若干小样方,对小样方进行各项调查,然后用各项聚集强度指数判断分布格局的类型。这里需要说明的是,几种样地法测定种群分布格局的数据是可以通用的^[4]。传统的种群分布格局是通过随机取样对数据进行个体偏离随机性的测定。随机取样对随机分布来说是适合的。随机格局按随机取样,每个取样的个体数的期望分布是参数为 λ 的波松分布。参数 λ 等于每个取样中个体的平均数,不同大小的取样改变了 λ 的值。对于不同取样尺度来说,随机分布的种群分布格局的测定结果总是遵循随机分布。但对于非随机分布来说,不同取样尺度会得到不同的测值或完全不同的

结果^[4,8,9,21-27]。也就是说,这些分布类型的确定与样方的大小有关^[15,26,49],种群的空间分布类型与空间尺度有密切的关系。一个种可能在小尺度下是集群分布,而在大尺度下有可能是随机分布或均匀分布^[4,9]。只有当样方的大小与斑块的大小接近或相等时,测定结果才可能是集群分布^[4,28-30]。

Greig-Simth 的区组分析是采用规则取样的相邻格子样方,被认为是一个有效的途径,它既克服了单一取样尺度带来的影响,又保留了样方取样的优点。既可以进行分布格局的测定,又可以达到分离分布格局规模与强度的目的,因而得到了广泛的应用。但是,相邻格子也存在取样尺度与起始区组大小的问题。取样尺度与起始区组的选取不同,同样影响分布格局的测定^[4,31]。而且在格局分析中图形有时成锯齿状,这是因为长方形区组给出的均方经常要比处于无论那一方的2个正方形区组小。谢宗强为了弥补 Greig-Simth 相邻格子样方法在区组数(n)较大时区组间距大的不足,而在取样尺度上作了补充^[31]。

4.2 无样地法

应用取样技术研究种群分布格局的非随机性通常取决于正确选择取样的大小和数量。为了消除这方面的误差,一些学者先后研究了若干无样地取样技术来分析种群的空间分布格局^[4,16],其中包括最近个体法(closest individual method)、最近相邻法(nearest neighbour method)、随机成对法(random pair method)和中心点-四分法(point centered quarter method)。彭少麟等应用这几种方法在南亚热带森林群落的研究中却受到一定的限制^[32],常导致测定结果对随机分布偏离的不敏感。即样地法测定的结果是集群分布,而无样地法测定的结果为随机分布。究其原因,主要与研究的森林群落具有高度的多样性有密切的关系。即使种群为随机分布,但在其分布的范围内仍有其他伴生植物或与该种对环境条件反应相似的其他种群间生其中。这样对随机成对法和最近相邻法来说,2个邻近个体间的距离相对很大,对于中心点-四分法来说,4个象限内最近随机点的同一种群的个体极少,因而常常导致随机分布。但这种方法对于那些群落结构比较简单的种群分布格局的测定是比较适合的,例如,当群落中某一种群的优势度特别大时,而其他种群在群落中所占的比例相对较小的群落。常用的无样地法有2种。

4.2.1 中心点-四分法 应用二项分布判定同一种群个体数为0,1,2,3,4...的抽样点的概率。不同

个体取样点的预期分数可以用公式 $(p+q)^4$ 展开计算:

$$(p+q)^4 = q^4 + 4pq^3 + 6p^2q^2 + 4p^3q + p^4 \quad (14)$$

式中: p 为相对密度; $q=1-p$

实测与预期频度间的吻合程度可由 χ^2 检验来说明。若查表所得的 χ^2 值大于计算所得 χ^2 值,表明对以随机分布为基础的二项分布没有显著的偏离,该种群为随机分布。

4.2.2 点到点距离的比率 用集群系数(A)来测定。

$$A = \frac{1}{n} \sum [(p_1)^2 / (p_2)^2] \quad (15)$$

式中: $i=1,2,3,\dots,n$, n 为随机点数; p_1 为从随机点到最近的第1个该种植物的距离; p_2 为从随机点到次近的第2个该种植物的距离。

当 $A=0.500$ 时,种群为完全随机分布;当 $A<0.500$ 时,种群趋于均匀分布;当 $A>0.500$ 时,种群趋于集群分布。可用 Z 公式来做统计检验测得系数对0.500的偏差。

$$Z = (0.500 - A) \sqrt{n} / 0.2887 \quad (16)$$

其中,0.2887为对随机种群 A 值的标准差。 Z 值在95%的置信度大于1.96或99%的置信度大于2.58,则说明对随机分布格局有显著的偏差。

4.3 点格局分析法

点格局分析的统计学理论是Riply(1977)首先提出来的^[33],后来经Diggle等人的发展逐步形成的一种种群格局分析的新方法^[28,33,34]。它是以植物种的个体在空间的坐标为基本的数据,每个个体都可以看作是二维空间的一个点。这样所有个体组成了空间分布的点图。张金屯利用此方法在研究植物种群的分布格局和联结关系时取得了很好的效果^[9]。其测定公式为:

$$\hat{H}_{(t)} = \sqrt{\left(\frac{A}{n}\right) \sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n \frac{1}{W_{ij}} It(u_{ij}) / \pi - t} \quad (17)$$

式中: n 为总点数; u_{ij} 为点 i,j 之间的距离。 $u_{ij} \leq t$ 时, $It(u_{ij})=1$; $u_{ij} > t$ 时, $It(u_{ij})=0$ 。

W_{ij} 为以点 I 为圆心, u_{ij} 为半径的圆周长在面积 A 中的比例,其为一个点(植株)可被观察到的概率^[28],这里为权重,是为了消除边界效应^[35]。 $\hat{H}_{(t)} > 0$,为集群分布; $\hat{H}_{(t)} < 0$,为均匀分布; $\hat{H}_{(t)} = 0$,为随机分布。

Monte-Carlo拟合检验用于计算上下包迹线(Envelopes),即置信区间,并以 t 为横坐标,上下包

迹线为纵坐标绘图。若用种群实际分布数据(点图)计算得到的函数值在包迹线内,则符合随机分布;若在包迹线以上,则为集群分布;若在包迹线以下,则为均匀分布。

4.4 分形理论

分形几何学自20世纪70年代诞生以来,由于其普遍的适应性而得到了快速的发展。1993年马克明等人首先将分形理论应用于东北羊草格局与环境因子分析的研究^[36]。植物种群个体在空间水平配置的关系构成的种群空间分布格局图可以反映该种群占据空间生态位的能力^[3]。种群占有生态空间的能力的计算依据是某一种在样方内每个个体的基面积与样方总面积的比例。分形的一个重要特征是分形维数,分形维数有豪斯道夫维数、信息维数和计盒维数。在研究植物种群分布中应用的是计盒维数,它的定义为:

$$D_b = \lim_{\epsilon \rightarrow 0} \frac{\ln N}{-\ln \epsilon} \quad (18)$$

式中: D_b 为计盒维数; ϵ 为划分尺度; N 为对应划分尺度所占有的格子数。

种群水平分布的格局的计盒维数可以定量的反映出种群占据空间生态的能力^[2]。而这种研究方法与其标度是没有关系的^[3,36]。

5 小结

植物种群格局分析的尺度问题历来受到许多生态学家的关注,他们研究了许多方法来测定不同的格局。如大尺度格局分析方法——趋势面分析^[2],中尺度格局分析方法——双向轨迹方差法,小尺度格局分析方法——种毗连法^[37]。传统的格局测定方法只能测定单一尺度的分布类型^[3,4,9],而改进后的Greig-Smith相邻格子法可以测定不同尺度的分布类型。然而这种方法也存在一些缺陷。例如,在 n 较大时,区间距离过大,从而导致所测定分布格局只适于2个较大区组之间的比较^[4]。因而一些生态学家发展了一些无样地法来测定种群的分布格局,但是无样地法的理论仍需完善^[4]。随后又一种新的格局分析方法,即点格局分析方法,从而克服了由样方尺度的大小而带来的差异。但要求的取样面积应该相当大,要将种群的各种分布格局都包括其中^[9],而且计算也相当复杂。分形理论在植物种群分布格局中,用计盒维数可以定量的反映出种群的空间生态位。虽然种群分布格局的测定方法很多,但使用频率最高的依然是样方法。野外调查的林木

定位图可使人们对种群空间分布的规模有一个初步的了解,从而克服了由于取样尺度的大小带来的影响。当然,如果进行固定样地的调查,点格局分析法无疑是最佳的方法。

参考文献:

- [1] 聂绍圣,关文彬,杨国亭,等. 紫椴种群生态学研究(I)——性生殖表的编制与分析[A]. 见:祝宁. 植物生态学研究进展[C]. 哈尔滨:黑龙江科技出版社,1994. 56-63.
- [2] Gittins R. Canonical analysis, a review with applications in ecology[M]. Berlin: Springer Verlag, 1985.
- [3] 张文辉. 裂叶沙参种群生态学研究[M]. 哈尔滨:东北林业大学出版社,1998.
- [4] 彭少麟. 南亚热带森林群落动态学[M]. 北京:科学出版社,1996.
- [5] 内蒙古大学生物系. 植物生态学实验[M]. 北京:高等教育出版社,1986.
- [6] [英]查普曼 S B, 贝尔巴 K E, 胡德恩密斯 F B, 等. 普通生态学[M]. 阳含熙, 鲍显诚, 李会元, 等译. 北京:科学出版社,1980.
- [7] 李景文. 森林生态学[M]. 第2版. 北京:中国林业出版社,1992.
- [8] 郑师章, 吴千红, 王海波, 等. 普通生态学——原理、方法和应用[M]. 上海:复旦大学出版社,1993.
- [9] 张金屯. 植物种群空间分布点格局分析[J]. 植物生态学报, 1998, 22(4):344-349.
- [10] 武吉华, 张坤. 植物地理学[M]. 第2版. 北京:高等教育出版社,1983.
- [11] Whittaker R H. 群落生态系统[M]. 姚壁君译. 北京:科学出版社,1970.
- [12] Whittaker R H. Communities and ecosystem[M]. 2ed. New York: Macmillan, 1975.
- [13] 陈小勇, 张庆费, 吴化前, 等. 黄山西坡青冈种群结构与分布格局研究[J]. 生态学报, 1996, 16(3):325-327.
- [14] 张家城, 陈力, 郭泉水, 等. 演替顶级阶段森林群落优势树种分布的变动趋势研究[J]. 植物生态学报, 1999, 23(3):256-268.
- [15] Greig-Simth P. Quantitative plant ecology[M]. 3rd ed. Oxford: Blackwell, 1983.
- [16] Pielou E C. An introduction to mathematical ecology[M]. New York: Wiley Interscience Publication, 1969.
- [17] 北京林学院. 数理统计[M]. 北京:中国林业出版社,1980.
- [18] Cassie R M. Frequency distribution medle in ecology plant and other organism[J]. Anim. Ecol., 1962, 31:65-95.
- [19] 张金屯. 植被数量生态学方法[M]. 北京:科学出版社,1995.
- [20] 李俊清. 阔叶红松林中红松的分布格局及相互关系[J]. 东北林业大学学报, 1995, 14(1):33-38.
- [21] 吴宁. 贡嘎山麦吊杉群落优势种群的分布格局及相互关系[J]. 植物生态学报, 1995, 19(3):270-279.
- [22] 宋丁全, 姜志林, 郑作孟, 等. 光皮桦种群不同空间层次的分布格局研究[J]. 福建林学院学报, 1999, 19(1):4-7.
- [23] 王得祥, 刘建军, 陈海滨. 秦岭林区华山松种群结构与动态研究[J]. 西北林学院学报, 1999, 14(1):48-53.
- [24] 刘智慧. 四川省晋云山栲树种群结构和动态的初步研究[J]. 植物生态学与地植物学学报, 1990, 14(2):120-127.
- [25] 陆阳. 南亚热带森林种群分布格局的取样技术研究[J]. 植物生态学与地植物学学报, 1986, 10(4):272-282.
- [26] 彭少麟. 森林群落植物种群分布格局变异探讨[J]. 生态科学, 1984(1):10-15.
- [27] Martens S N, Breshears D D, Meyer C W. Spatial distributions of understory light along the grassland/forest continuum: effects of cover, height and spatial pattern of canopies[J]. Ecol. Model., 2000, 126:79-93.
- [28] Diggle P J. Statistical analysis of spatial point patterns[M]. New York: Academic Press, 1983.
- [29] Padien D J, Lajtha K. Plant spatial pattern and nutrient distribution in pinyon-juniper woodlands along an elevational gradient in northern New Mexico[J]. Int. J. Plant Sci., 1992, 153:425-433.
- [30] Ohmann J L T. A spies regional gradient analysis and spatial pattern of woody plant communities of Oregon ferests[J]. Ecol. Monogr., 1998, 68:161-182.
- [31] 谢宗强, 陈伟烈, 刘正宇, 等. 银杉种群的空间分布格局. 植物学报[J]. 1999, 41(1):95-101.
- [32] 彭少麟, 王伯芬. 鼎湖山森林群落分析. III 种群分布格局[A]. 见:中国科学院鼎湖山森林生态定位研究站编. 热带亚热带森林生态系统研究(第二集)[C]. 广州:科学普及出版社广州分社, 1984. 24-37.
- [33] Ripley B D. Medleling spatial pattern[J]. Journal of Royal Statistical Society. Series B, 1997, 39:178-212.
- [34] Ripley B D. Spatial statistics[M]. New York: Wiley, 1981.
- [35] Ward J S. Long term spatial dynamics in an old growth deciduous forest[J]. Forest Ecology and Management, 1996, 83:189-202.
- [36] 马克明, 张喜军, 陈继红, 等. 东北羊草草原群落格局分析数值理论研究[A]. 见:辛厚文. 分形理论及其应用[C]. 北京:中国科技大学出版社, 1993.
- [37] 张金屯. 草地群落主要种群的小格局分析[J]. 草业学报, 1994, 3(4):7-11.