

种群分布格局的各向异性分析^{*}

王本洋, 余世孝, 王永繁
(中山大学生命科学学院, 广东 广州 510275)

摘 要: 由于缺少简洁有效的分析方法, 目前对植被空间格局各向异性特征研究的报道很少。该文提出基于数据重采样技术并结合 Ripley's L 指数进行种群格局各向异性分析的新思路, 并在 ArcView GIS 技术平台上, 对广东省黑石顶自然保护区针阔叶混交林中的马尾松 *Pinus massoniana* 种群分布格局的各向异性特征进行实例研究。结果表明, 马尾松种群分布格局具有典型的各向异性特征, 在不同方向上表现不同的分布格局。实例研究表明, 通过数据重采样技术在典型方向上的取样过程解决现有格局分析方法中缺少方向参数的问题, 是进行种群格局各向异性分析的有效途径, 具有一定的实用性。

关键词: 种群; 空间分布格局; 各向异性分析; 数据重采样技术; Ripley's L 指数

中图分类号: Q948.15 **文献标识码:** A **文章编号:** 0529-6579 (2006) 02-0083-05

许多生态学数据集反映的空间格局都表现出尺度依赖性 (scale dependence) 和方向依赖性 (direction dependence), 前者指其随观察尺度改变而变化的特性, 后者指其随研究方向改变而变化的特性, 即各向异性 (anisotropy)。植被空间格局研究主要集中在其尺度依赖性方面, 一是为解决空间格局的尺度依赖问题而设计多尺度格局分析方法; 二是关于空间格局的尺度效应 (scale effect) 研究或空间格局的多尺度分析等^[1]。

空间格局具有尺度依赖性已成为现代生态学家的共识, 在多个尺度开展空间异质性的定量化研究被认为是认识格局与过程间相互关系的第一步^[2]。然而, 空间格局的方向依赖性 (direction dependency, directionality) 却一直没有得到应有的重视^[3], 相关研究很少^[2,3]。

尽管方向变化对格局分析效果的影响在聚块样方方差分析以及地统计分析的各向异性问题中已被提及, 但至今缺少直接对方向与格局间的关系进行系统研究的报道^[2]。植被格局的方向依赖性不受重视、缺乏直接用于各向异性研究的简便方法可能是其主要原因。地统计方法主要用于分析植物种群空间异质性的各向异性, 由于变异函数与方向有关, 因而也可应用于方向与格局关系即格局的各向异性研究。Rosenberg^[3]研究认为, 小波分析及其改进后的角小波分析 (angular wavelet analysis) 是检测种群格局各向异性的有效方法。然而, 无论地统计分析或是小波分析, 其分析过程都比较复杂,

需要借助专用的分析软件, 如地统计分析软件。

因此, 本文提出基于数据重采样技术并结合 Ripley's L 指数进行种群格局各向异性分析的新思路, 并在 ArcView GIS 技术平台上, 对广东省黑石顶自然保护区针阔叶混交林中的马尾松 *Pinus massoniana* 种群分布格局的各向异性特征进行实例研究, 以期丰富植被空间格局研究的内容和方法, 并引起相关讨论。

1 研究地概况

在广东省黑石顶自然保护区内选择样地作种群分布格局各向异性的实例研究。有关黑石顶自然保护区概况描述及其植被分类方案参见余世孝等^[4]。

在保护区石门塘西北的架桥坑 (地理坐标为 23°26'N, 111°53'E) 设置一块面积为 64 m × 64 m 的样地, 对样地内胸径 1 cm 以上的乔灌木物种进行每木调查, 调查内容包括种名、胸径、高度、冠幅和个体在样地中的坐标位置。该群落为黑石顶自然保护区分布最广的混交林类型——以马尾松为优势种群的针阔叶混交林^[4]。其林相为典型的针阔混交林, 上层主要是马尾松, 中、下层是马尾松和阔叶树种。

2 研究方法

2.1 点分布图

点分布图是指把植物个体当作空间中的点, 以

^{*} 收稿日期: 2005-07-08
基金项目: 国家自然科学基金资助项目 (30370254)
作者简介: 王本洋 (1973年生), 男, 博士, 讲师; 通讯联系人: 余世孝, Email: lssyx@mail.sysu.edu.cn
(C)1994-2019 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

其在样地所处坐标来表示其空间位置的一种散点图；它可直观地表达种群在样地内的空间分布状态，是定量研究的辅助手段^[1]。在 ArcView GIS 技术平台上，利用点分布图可对种群的空间分布格局作定性可视化分析，大致确定种群空间分布格局所具有的各向异性特征，其所用坐标数据是各向异性分析的来源。

群落中马尾松种群的个体数为 172 株，其点分布图见图 2。由点分布图可以初步看到，该种群在不同方向上的个体数有一定差异，其分布格局具有一定的各向异性特征。

2.2 数据重采样技术

对不同取样技术进行比较，特别是对同一样地进行不同分析方法、不同样方面积的比较研究，常受人力、物力条件限制而难于进行。数据重采样技术（Data Resampling Technique）是指借助相关计算机技术平台（如 GIS 技术等），按一定专业要求，从基础数据集（如样地调查数据）中按一定规格重新采集数据的技术。

尽管计算机技术应用于植被取样过程的研究相当有限，但余世孝等^[5]研究表明，将计算机技术应用于植被取样过程是可行的。运用基于样地调查数据的数据重采样技术可以提高基础数据集的重用性（reusability），获取更多的生态信息，从而有助于更深刻地理解研究对象的生态学本质。同时，该技术还能最大限度地降低人力、财力、物力的耗费。其本质是一种计算机模拟取样^[5]技术。

对方形样地而言，可从中选取不同的长方形子样地作各向异性分析，其典型方向有 4 个，具体如图 1 所示。D1、D2、D3 和 D4 的长边与水平方向的夹角分别为 45°、135°、90° 和 0°，处于研究样地的两个对角线方向、水平方向和垂直方向上。

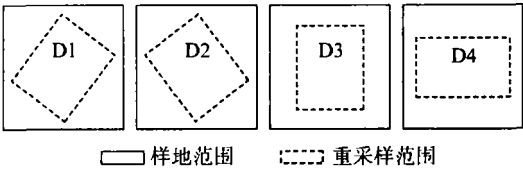
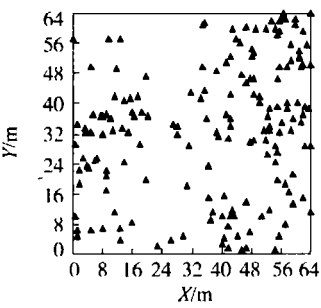


图 1 4 个典型方向上的重采样示意图
Fig. 1 Sketch maps for resampling in four typical directions

本文定义采样率为子样地中种群的个体数占原样地中该种群个体数的百分比。马尾松种群在上述 4 个典型方向上的采样率见表 1。



2 马尾松（*Pinus massoniana*）种群的点分布图
Fig. 2 Mapped point pattern of *Pinus massoniana*

表 1 黑石顶自然保护区马尾松 *Pinus massoniana* 种群的采样率

Tab. 1 Resampling ratio of <i>Pinus massoniana</i> in Heishiding Nature Reserve Guangdong Province %							
重采样 D1		重采样 D2		重采样 D3		重采样 D4	
个体数采样率		个体数采样率		个体数采样率		个体数采样率	
79	45.9	74	43.0	64	37.2	74	43.0

2.3 Ripley's L 指数分析

Ripley's 函数是分析种群分布格局的常用方法之一，其定义（参见文[6]）为：

$$K(d) = A \sum_{i=1}^n \sum_{j=1, j \neq i}^n \frac{\delta_{ij}(d)}{n^2} \quad (4)$$

$i, j = 1, 2, \dots, n; i \neq j; d_{ij} \leq d$

其中， A 为样地面积， n 为样地内植物个体数， d 为距离尺度， d_{ij} 为植物个体 i 与个体 j 之间的距离， $\delta_{ij}(d) = 1$ （若 $d_{ij} \leq d$ ）或 $\delta_{ij}(d) = 0$ （若 $d_{ij} > d$ ）。

为使期望值线性化并保持方差稳定，Besag 提出用 $L(d)$ 代替 $K(d)$ （参见[6]）。在随机分布的假设下， $L(d)$ 的期望为 0 其计算公式为：

$$L(d) = \frac{\sqrt{K(d)}}{\sqrt{\pi}} - d \quad (5)$$

利用 $L(d)$ 与 d 的关系图即可检验种群的多尺度分布格局。如果 $L(d) < 0$ 即小于随机分布下的期望值，则认为种群有均匀分布趋势；如果 $L(d) > 0$ 即大于随机分布下的期望值，则认为种群有聚集分布趋势；否则，认为种群为随机分布。

当种群分布格局为聚集分布时，还可根据上述关系图得到聚集强度指标和聚集规模^[7-8]等信息。此时，偏离置信区间的最大值为聚集强度指标，而以该聚集强度为半径的圆则表示聚集规模。

应用 Ripley's $K(d)$ 函数进行种群分布格局分析时存在两个重要问题，其一是边缘效应问题，其二是显著性检验问题。汤孟平等^[6]认为边缘校正是应用该分析方法的关键所在，并把 Ripley's $K(d)$ 函数边缘修正总结为 4 种情形。此时， $K(d)$ 的计

算公式 (参见 [6]) 为：

$$K(d)=\sum_{i=1}^n\sum_{j=1\atop i\neq j}^nw_{ij}(d)\over n^2$$
$$i,j=1,2,\cdots,n,i\neq j,d_{ij}\leqslant d\quad(6)$$

其中， $w_{ij}(d)$ 为权重，其值等于以植物个体 i 为圆心，以到植物个体 j 的距离为半径的圆在样地内的周长与整个周长之比的倒数。其它参数意义同前述公式 (4)。

Ripley's L 指数偏离随机性的显著性检验可用解析法或 Monte Carlo 模拟法。国内学者均使用 Monte Carlo 方法^[6,8-10]，本文采用计算公式以解析法求其 95% 的置信区间^[7]。

2.4 技术路线

种群分布格局的各向异性分析的技术路线大致可分为两种。其一是方法路线，即采用包含方向参数的分析方法对数据集直接进行各向异性分析，这正是地统计分析被研究者用于分析方向性问题的重要原因；其二是采样路线，即从不同方向采集研究对象的数据集，用常规方法进行数据分析，综合不同方向上的分析结果即为各向异性分析的最后结果。

本文采用第 2 条技术路线，即利用重采样技术获取不同方向上的数据集，然后利用 Ripley's L 指数分析其不同方向、不同尺度上的格局特征。

具体地，先运用重采样技术获取如图 1 所示四个典型方向上的数据集；然后采用汤孟平等^[6]的修正方法和公式 (6) 计算 $K(d)$ 值，采用公式 (5) 即 Ripley's L 指数在四个方向上作马尾松种群分布格局的各向异性分析。其中，利用重采样技术获取不同方向上的数据集，是整个分析过程中的关键一步。

2.5 各向异性分析模块

本文各向异性分析均由基于 ArcView GIS 的自编扩展模块自动完成。该扩展模块的核心功能由两部分组成：

2.5.1 数据重采样 主要包括子样地规格的选择以及按所选规格从原始数据集中采集种群个体坐标数据及数据转换等功能。本文确定重采样的子样地长为 50 m，宽为 40 m，这是该 64 m × 64 m 样地内最大规格的子样地。在群落调查数据的基础上，在图 1 所示四个典型方向对马尾松种群作数据重采样。

2.5.2 Ripley's L 指数分析 按前述 2.3 和 2.4 节介绍的方法进行种群格局的各向异性分析。

3 结果与分析

马尾松种群在 4 个典型方向上的 Ripley's L 指数曲线 (图 3) 显示，该种群的分布格局表现出典型的各向异性特征，即分布格局在不同方向上有差异，但在对称方向上的分布格局具有相似性。

马尾松种群的采样率 (表 1) 介于 43% ~ 46% 之间，有近一半的个体分布在 4 个典型方向上。由图 3 可知，在 D3 和 D4 两个方向上，该种群的 Ripley's L 指数曲线均位于 95% 置信区间内，表明在 2 ~ 20 m 尺度范围内，该种群均为显著的随机分布。而在 D1 和 D2 两个对称的方向上，该种群分别在 2 ~ 16 m 和 4 ~ 14 m 尺度范围内出现聚集分布格局；且均在 8 m 尺度处出现最大偏离，指示在该尺度处达到最大聚集强度，最大聚集规模为 200 m²。

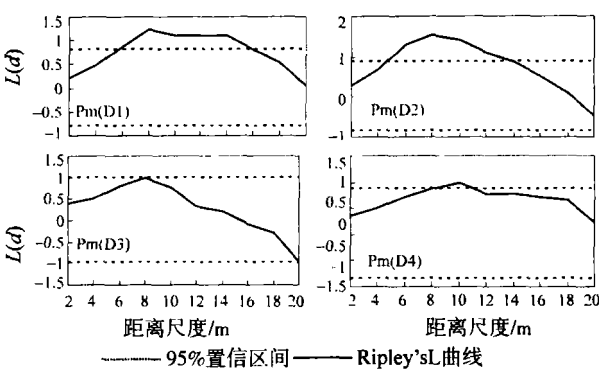


图 3 马尾松种群 (Pm) 分布格局各向异性分析的 Ripley's L 曲线

Fig. 3 Ripley's L curve for anisotropic pattern analysis of *Pinus massoniana* (Pm)

D1、D2、D3 和 D4 代表 4 个典型方向

4 讨论与结论

4.1 种群分布格局的各向异性特征

Keith^[11]认为，一方面，从种群所处外界环境因素来看，土壤养分、盛行风向、动物扩散等外界环境因素大多表现出较强的方向依赖性，即具有各向异性特征；另一方面，从格局与过程的关系来看，由于产生景观格局的自然过程很少是各向同性的。因此，各向异性特征是环境的空间异质性和种群的生物学特性的综合反映，是种群空间分布格局的主要表现形式。

本文的实例研究表明，马尾松种群分布格局在 4 个典型方向上存在差异，具有各向异性特征。其形成原因，除了与其所处外界环境因素，如土壤养分等因素有关，还与该种群自身的生物学特性有

关。广东省黑石顶自然保护区地处南亚热带, 该地区的森林群落普遍存在由马尾松林向常绿阔叶林演变的趋势; 所研究种群马尾松所在群落是处于演替中期以马尾松为优势种群的针阔叶混交林阶段, 水栗、鼠刺等其它阔叶树种已逐渐占据群落上层, 而马尾松种群则处于消退状态。群落生境异质性会造成强阳生性树种马尾松幼苗的更新条件差异, 导致其随机死亡个体的位置和数量差异, 并表现为种群分布格局在不同方向上的差异, 即各向异性, 但更具体的原因还有待进一步研究证实。

本文的研究结果显示, 马尾松种群在 4 个方向上的曲线基本可分为 2 组, 即 D1、D2 和 D3、D4 且组内的 2 条曲线彼此较相似 (图 3)。表明某些种群的分布格局可能表现出一定的对称性, 即处于对称位置的 2 个方向上的分布格局具有某种相似性。各向异性的存在表明研究区域内空间异质性的存在, 而空间异质性所具有的对称性应是造成格局各向异性具有对称性的最可能原因, 但具体原因以及如何定量确定这种对称性, 都还有待进一步研究。

Wu 等^[2]对北美不同景观格局的研究表明, 在较小的空间范围内, 大多数景观量度 (landscape metrics) 在西北→东南、西南→东北、东南→西北和东北→西南 4 个方向上都表现出较大的差异, 即存在景观格局各向异性, 并且这种差异会随重叠区域的增加而减小直至消失。

Wu 等^[2]对北美景观格局的各向异性研究还发现, 不同方向上的分析结果可分为 2 组, 即西北→东南和西南→东北为一组, 而东南→西北和东北→西南则分为另一组, 且组内的格局分析曲线彼此间非常相近。他们认为这明显反映了景观格局的对称性, 因为如果景观格局表现为各向同性, 即在各个方向上没有差异, 则格局分析的曲线应该相同。

在种群层次上, 空间分布格局是指特定时间内, 群落中某一种群的个体在空间的分布状况。根据种群内个体的聚集程度和方式, 一般把种群空间分布格局分为随机分布、均匀分布和集群分布等 3 种类型。这里实际隐含着各向同性的假设, 即认为种群空间分布格局在其所研究的空间范围内不存在不同方向上的差异, 或者忽略这种差异的存在。显然这种假设对格局分析结果的合理性存在影响。理论分析与实际研究都表明, 无论种群所处生境还是影响格局形成的生态学过程大都是各向异性的。因此, 传统格局分析方法所得到的结果实际上是假定各向同性条件下的分布格局, 或可称之为混合格局 (mixed pattern, overall pattern)。

尺度依赖性和方向依赖性是种群空间分布格局的两个重要空间属性, 对其进行多尺度分析和各向异性研究是种群空间分布格局研究的两个重要方面。种群格局的各向异性分析有助于更细致地分析种群空间分布特征以及种群与环境之间的关系, 也是进一步开展种群分布格局与其主要受控生态学过程间的关系研究的基础。随着空间自相关逐渐成为生态学的新范式, 各向异性还是建立新一代生态学模型时必须考虑的重要因素之一^[12]。由于各向异性分析能把时间尺度特征与空间尺度特征分离开来, 因而还有助于建立更准确的格局——过程分析模型^[11]。随着格局分析不断深入, 种群空间分布格局的各向异性问题必将受到应有的重视。

4.2 各向异性分析方法

目前还没有种群空间格局各向异性分析的专用方法。现有的格局分析方法不包含方向参数, 均不能直接用于各向异性分析。虽然可以借鉴其它学科的有关方法, 如地统计学中的各向异性分析方法等; 或者改进现有分析方法以实现种群分布格局的各向异性分析, 但其实用性都受到一定限制。因此, 发展各向异性分析方法具有十分重要的方法论意义, 是值得进一步研究的问题。

本文采用数据重采样技术, 通过在多个典型方向的数据重采样过程解决了格局分析方法中缺少方向参数的问题, 实现了马尾松种群格局的各向异性分析。该技术思路具有较强的实用性, 是进行种群格局各向异性分析的有效途径。数据重采样技术也是计算机技术在植被取样研究中的新型应用, 它通过获取不同方向上的数据集, 简化了各向异性分析的数据准备工作。该技术能从基础数据集中获取更多的生态信息, 提高了基础数据集的重用性, 降低了野外调查的人力、物力耗费。

4.3 Ripley's L 指数分析方法

Ripley's L 指数分析方法最初由侯向阳等^[9]和张金屯^[8]等引入国内并用于植被格局分析中。侯向阳等^[9]认为该方法克服了将二维的坐标资料转换为一维的样方指数的分析方法和转为距离指数的距离方法丢失信息的缺陷, 具有较强的检验能力。在用之于种群空间分布格局和种间关系的多尺度分析时, 张金屯^[8]认为该方法能够分析各种尺度上的种群格局和种间关系, 其结果清楚、直观; 其所描述的结果也更符合实际。点格局分析可确定种群的聚集规模, 能在更精细的水平上反映种群的真实分布特性, 因此其分析效果要优于方差 均值比率、Morisita 分散指标、最近邻体法等其它分析方法。但是, “目前点格局分析在实践中用的还较

少”^[10]。这可能是由于该方法的边缘校正过程计算较为复杂，且国内介绍该方法时均使用了比较复杂的 Monte Carlo 模拟作显著性检验。

因此，本文在分析马尾松种群在某个特定方向上的格局特征时，采用了 Ripley's L 指数，获取不同方向上格局的多尺度特征，以实现种群分布格局的方向依赖性和尺度依赖性的综合分析；在作显著性检验时，采用了解析法确定 95% 的置信区间，以简化显著性检验过程。

参考文献:

[1] 王本洋, 余世孝. 种群分布格局的多尺度分析[J]. 植物生态学报, 2005 29(2): 235 – 241

[2] WU J SHEN W, SUN W, TUELLER P T. Empirical patterns of the effects of changing scale on landscape metrics[J]. Landscape Ecology 2002 17: 761 – 782

[3] ROSENBERG M S Wavelet analysis for detecting anisotropy in point patterns [J]. Journal of Vegetation Science 2004 15 277 – 284

[4] 余世孝, 李勇, 王永繁, 等. 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[J]. 中山大学学报: 自然科学版, 2000 39(2): 61 – 66

[5] 余世孝, 宗国威, 陈兆莹, 等. 随机与系统取样的生态学信息量比较[J]. 植物生态学报, 1998 22(5): 473 – 480

[6] 汤孟平, 唐守正, 雷相东, 等. Ripley's K(d)函数分析种群空间分布格局的边缘校正[J]. 生态学报, 2003 23(8): 1533 – 1538

[7] STAMP N E LUCAS J R. Spatial patterns and dispersal distances of explosively dispersing plants in Florida sandhill vegetation [J]. Journal of Ecology 1990 78 589 – 600

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

[9] 侯向阳, 韩进轩. 长白山红松林主要树种空间格局的模拟分析[J]. 植物生态学报, 1997 21(3): 242 – 249

[10] 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[J]. 生态学报, 2004 24(1): 35 – 40

[11] KEITT T H. Spectral representation of neutral landscape [J]. Landscape Ecology 2000 15 479 – 493

[12] LEHSTEIN J W, SMONS T R SHRNER S A et al Spatial autocorrelation and autoregressive models in ecology [J]. Ecological Monographs 2002 72 445 – 463

Anisotropy Analyses of Population Distribution Pattern

WANG Ben-yang YU Shi-xiao WANG Yong-fan

(School of Life Sciences, Sun Yat-sen University, Guangzhou 510275, China)

Abstract Direction dependence or anisotropy of spatial distribution pattern of vegetation are rarely explored due to neglecting at this ecological phenomenon and a paucity of methods dealing with this issue. The paper proposes a new approach of anisotropy analysis of spatial distribution pattern of plant populations based on the data resampling technique combining Ripley's L index. On ArcView GIS platform, a case study was carried out on population of *Pinus massoniana*, which was selected from a needle and broad-leaved mixed forest community of Heishiding Nature Reserve, Guangdong Province. The results showed that spatial pattern of *P. massoniana* population was typically anisotropic with different pattern in different directions, and that the data resampling technique was an effective approach to anisotropy analysis of spatial pattern of plant populations by employing resampling sub-datasets from original dataset in different directions, which avoided difficulty in direct use of currently non-angular methods of pattern analysis.

Key words population; spatial distribution pattern; anisotropy analysis; data resampling technique; Ripley's L index