

GIS 支持下的种群分布格局分析^{*}

戴小华, 余世孝

(中山大学生命科学院, 广东 广州 510275)

摘要: 借助地理信息系统软件以及最近邻体分析扩展模块, 采用修正后的最近邻体公式, 研究了规则样地和不规则样地的种群分布格局。地理信息系统的应用, 不但提高了格局分析的效率, 也可以直观地反映种群的分布格局。与方差均值比相比, 最近邻体法不受样方大小以及样地形状的影响。研究表明, 无论在规则样地还是在不规则样地中, 最近邻体法都非常有效。

关键词: 分布格局; 最近邻体; 方差均值比; 地理信息系统

中图分类号: Q948.15 **文献标识码:** A **文章编号:** 0529-6579 (2003) 01-0075-04

种群的分布格局 (pattern) 是指在特定时间内, 群落中某一种群个体在空间的分布状况, 是种群相对静止的一种表现形式。种群的分布格局, 与种群特性、种间关系以及生境条件等的综合影响有关。种群分布格局的研究, 除了具有种群和群落的生态学意义外, 对于荒山造林以及森林的管理也具有指导意义^[1,2]。按照种群内个体的聚集程度和方式, 种群分布格局的类型一般包括随机分布 (random)、均匀分布 (uniform) 和集群分布 (clumped)。确定种群分布格局类型的方法主要分为两大类, 即以频度/密度为基础的样方法和以距离为基础的无样方法。样方法如 χ^2 检验、方差均值比、Morisita 分散指标等, 易受样方大小的影响^[3], 而且其样地要求是规则的方形, 因此反映种群分布特性有一定的局限性。距离的方法包括最近邻体法、T 形距离取样法、复合个体—距离分析法等。无样方法不受样方大小以及样地形状的影响, 应用广泛。例如 Wratten 等^[4] 用最近邻体法研究了叶面上蚜虫的分布情况。作为主要应用于景观层次的研究工具, 地理信息系统 (GIS) 技术在群落、种群分析中的作用也日渐受到重视^[5]。本研究将在 GIS 软件以及最近邻体分析模块支持下, 方便、快捷地获得所有个体的最近邻体及其距离, 并采用修正后的最近邻体公式, 研究规则样地与不规则样地中的种群分布。

1 方 法

1.1 规则样地

研究地点位于海南岛霸王岭国家级自然保护

区, 约为 $18^{\circ}50' \sim 19^{\circ}05'N$, $109^{\circ}05' \sim 109^{\circ}25'E$, 海拔 $700 \sim 1\,430\text{ m}$ 。气候为热带季风气候, 年平均温度 $23.6^{\circ}C$, 年均降水量 $1\,500 \sim 2\,000\text{ mm}$ 。土壤为山地砖红壤。有关该研究区域的植被、区系研究近年已有多篇报道^[6,7]。

用于本文数据分析的为 2000 年建立的永久样地, 面积为 $50\text{ m} \times 100\text{ m}$, 位于保护站旧址东北侧的原始沟谷雨林, 坡度南向, 地形略有起伏, 露石多, 两侧各有一条小河沟。群落高度为 $20 \sim 35\text{ m}$, 结构复杂, 乔木上层主要优势种为重阳木 *Bischofia javanica*、笔管榕 *Ficus wightiana*、水翁 *Cleistocalyx operculatus*、布拉栎 *Quercus blakei*、海南梧桐 *Firmiana hainanensis*、毛丹 *Phoebe hungnacoensis*、鸭脚木 *Schefflera octophylla*、黄叶树 *Xanthophyllum hainanense*、水石梓 *Sarcosperma laurinum* 等, 中下层主要优势种为海南山龙眼 *Helicia hainanensis*、海南倒吊笔 *Wrightia hainanensis*、割舌罗 *Walsura robusta*、大萼木姜 *Litsea baviensis*、海南暗罗 *Polyalthia laui*、沙煲暗罗 *P. consanguinea*、狗牙花 *Ervatamia divaricata*、丛花灰木 *Symplocos poilanei* 等。灌木层优势种有九节 *Psychotria rubra*、海南粗叶木 *Lasianthus hainanensis*、鸡屎树 *L. cyanocarpos* 等。草本层非常稀疏。

野外调查时, 将样地用样绳划分为 50 个 $10\text{ m} \times 10\text{ m}$ 的样方。记录下每个样方内所有乔灌木 (胸径 $DBH \geq 1\text{ cm}$) 的树号、种名、胸径、树高、枝下高、冠幅、坐标 (x, y)。每个样方下角设 1 个 $1\text{ m} \times 1\text{ m}$ 小样方用于调查草本层。

* 收稿日期: 2002-05-01

基金项目: 国家自然科学基金重点资助项目 (39830310)

作者简介: 戴小华 (1973 年生), 男, 博士生; 通讯联系人: 余世孝; E-mail: lss/sx@zsu.edu.cn

借助 GIS 软件（ArcView）绘制出样地中 41 个种群（个体数≥10）的分布图，比较种群中每个植株与其附近所有个体的距离来确定其最近邻体。最近邻体判定以及距离的计算，由 ArcView 软件扩展模块 Jeff Jenness's Nearest Features v. 3. 5 完成。

1.2 不规则样地

借助 ArcView 软件绘制出一个多边形用于模拟不规则样地，分别画点模拟聚集、随机以及均匀分布种群的个体。然后根据 1.1 的方法判定最近邻体和计算距离，检验最近邻体法的有效性。

1.3 分布格局的测定

1.3.1 最近邻体法 Clark-Evans^[8] 的最近邻体法没有考虑到样地的形状和边缘效应，因此其检验向均匀分布倾斜。Füldner 提出了一个修正公式^[9]：

$$CE = \frac{r_A}{r_E} = \frac{\frac{1}{N} \sum_{i=1}^N r_i}{0.5 \sqrt{A/N + 0.0514P/N + 0.041P/N^{3/2}}} \quad (1)$$

式中，CE 表示 Clark-Evans 指数； r_A 为样地中每个个体和其最近邻体间距离的平均值； r_E 为样地中所有个体随机分布时 r_A 的预期值； r_i 表示第 i 个个体和其最近邻体间的距离； N 为样地内的个体总数； A 为样地面积； P 为样地周长。当 $CE=1$ 时，种群呈随机分布，当 $CE>1$ 时为均匀分布，当 $CE<1$ 时为聚集分布。实测与预测的偏离程度可用正态分布检验：

$$u = \frac{r_A - r_E}{\sigma} \quad (2)$$

式中：

$$\sigma = \frac{0.26136}{\sqrt{\rho N}} = \frac{0.26136}{\sqrt{N^2/A}} \quad (3)$$

$\rho = N/A$ 为样地中个体密度； σ 为标准差。

1.3.2 方差均值比 一个 Poisson 分布的总体，其方差(V)和均值(m)相等，即 $V/m = 1$ ；如果 $V/m > 1$ 则种群趋于集群分布；如果 $V/m < 1$ 则种群趋于均匀分布。方差和均值的计算公式如下：

$$V = \sum_{i=1}^N \frac{(x_i - m)^2}{N - 1} \quad (4)$$

$$m = \sum_{i=1}^N \frac{x_i}{N} \quad (5)$$

其中， N 为小样方数， x_i 为第 i 个小样方内的个体数。显著性检验采用 t 检验（自由度 $df = N - 1$ ，双尾）：

$$t = \left[\frac{V}{m - 1} \right] \sqrt{\frac{2}{N - 1}} \quad (6)$$

2 结果

2.1 规则样地

由表 1 可见，最近邻体法的结果为：霸王岭热带雨林 41 个种群中，有 21 个呈随机分布，18 个呈聚集分布，仅 2 个呈均匀分布；方差均值比的结果为，22 个种群呈随机分布，19 个呈聚集分布，无均匀分布；两者的结果相当一致。图 1 则为该规则样地中的三种典型分布格局。其中，图 1（a）为九节 *P. rubra*，个体分布很不均匀，成群成块，为聚集分布；图 1（b）为海南山龙眼 *H. hainanensis*，个体分布独立，为随机分布；图 1（c）为割舌罗 *W. robusta*，个体间距几乎相等，为均匀分布。最近邻体法的结果全部吻合，但方差均值比的结果却认为割舌罗应是随机分布。图 1 结合表 1 说明，与方差均值比相比，最近邻体法能够更好地反映种群的实际分布。

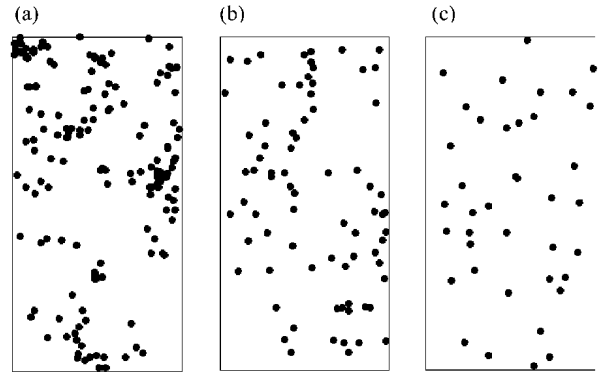


图 1 规则样地的种群分布

Fig 1 Population distribution pattern in a regular plot

(a) 九节的集群分布；

(b) 海南山龙眼的随机分布；

(c) 割舌罗的均匀分布

2.2 不规则样地

图 2 中模拟样地为一不规则多边形，其面积为 6 030. 13 cm²，周长为 297. 53 cm。图 2（a）有 48 个点，相当于 48 个个体，其中绝大多数的点聚集成群，为聚集分布；图 2（b）有 33 个点，既无成群现象，点距也不相等，为随机分布；图 2（c）有 41 个点，点距大致相同，为均匀分布。邻体分析表明，图 2（a）中最近邻体的平均距离为 4. 96 cm，小于预期值 5. 96 cm ($u < u_{0.05}$ ，差异显著)，应为聚集分布；图 2（b）中最近邻体的平均距离为 8. 06 cm，与预期值 7. 29 cm 相差不大 ($u > u_{0.05}$ ，差异不显著)，应为随机分布；图 2（c）中最近邻体的平均距离为 10. 01 cm，远大于预期值 6. 48 cm ($u < u_{0.01}$ ，差异极其显著)，应为均匀分布。结果说

明, 最近邻体法的结果与预期分布相符。

表 1 海南霸王岭热带雨林 41 个种群的分 布格局¹⁾

Tab. 1 Distribution patterns of 41 species in a tropical rain forest at Bawangling, Hainan

序号	物种	最近邻体法			方差均值比		
		CE	<i>u</i> 值	分布格局	<i>V/m</i>	<i>t</i> 值	分布格局
1	九节 <i>Psychotria rubra</i>	0.657	−9.515 ²⁾	C	5.281	21.191 ²⁾	C
2	沙煲暗罗 <i>Polyalthia consanguinea</i>	0.768	−4.884 ²⁾	C	2.337	6.619 ²⁾	C
3	海南山龙眼 <i>Helicia hainanensis</i>	0.984	−0.290	R	1.119	0.588	R
4	狗牙花 <i>Ervatamia divaricata</i>	0.949	−0.869	R	1.252	1.246	R
5	海南倒吊笔 <i>Wrightia hainanensis</i>	0.826	−2.712 ²⁾	C	1.788	3.900 ²⁾	C
6	海南暗罗 <i>Polyalthia laui</i>	0.832	−2.582 ²⁾	C	1.433	2.141 ³⁾	C
7	海南粗叶木 <i>Lasianthus hainanensis</i>	0.844	−2.297 ³⁾	C	1.490	2.424 ³⁾	C
8	丛花灰木 <i>Symplocos poilanei</i>	0.866	−1.861	R	2.566	7.752 ²⁾	C
9	割舌罗 <i>Walsura robusta</i>	1.167	2.175 ³⁾	U	0.765	−1.162	R
10	鸡屎树 <i>Lasianthus cyanocarpos</i>	1.053	0.677	R	1.009	0.047	R
11	卷边罗伞 <i>Ardisia crenata</i>	0.919	−0.989	R	1.414	2.049 ³⁾	C
12	大萼木姜 <i>Litsea baviensis</i>	0.947	−0.610	R	0.783	−1.075	R
13	黄叶树 <i>Xanthophyllum hainanense</i>	1.116	1.347	R	0.914	−0.424	R
14	赛木患 <i>Aphania oligophylla</i>	0.848	−1.764	R	1.112	0.554	R
15	野茶 <i>Camellia sinensis</i> var. <i>assamica</i>	0.728	−3.063 ²⁾	C	1.484	2.396 ³⁾	C
16	布渣叶 <i>Microcos paniculata</i>	0.836	−1.812	R	1.615	3.045 ²⁾	C
17	红果? 木 <i>Dysoxylum binectariferum</i>	1.107	1.184	R	1.251	1.241	R
18	水翁 <i>Cleistocalyx operculatus</i>	0.963	−0.392	R	0.961	−0.194	R
19	柏拉木 <i>Blastus cochinchinensis</i>	0.132	−8.804 ²⁾	C	5.786	23.690 ²⁾	C
20	岭南山竹子 <i>Garcinia oblongifolia</i>	0.788	−1.973 ³⁾	C	1.062	0.308	R
21	鸭脚木 <i>Schefflera octophylla</i>	0.764	−2.200 ³⁾	C	2.781	8.815 ²⁾	C
22	短药蒲桃 <i>Syzygium brachyantherum</i>	1.104	0.950	R	1.900	4.456 ²⁾	C
23	谷木 <i>Memecylon ligustrifolium</i>	0.592	−3.717 ²⁾	C	0.880	−0.595	R
24	三角瓣花 <i>Prismatomeris tetrandra</i>	0.593	−3.711 ²⁾	C	1.560	2.772 ²⁾	C
25	水石梓 <i>Sarcosperma laurinum</i>	0.971	−0.262	R	1.107	0.528	R
26	白木香 <i>Aquilaria sinensis</i>	0.965	−0.308	R	1.394	1.949	R
27	尖峰润楠 <i>Machilus monticola</i>	0.668	−2.952 ²⁾	C	1.514	2.543 ³⁾	C
28	毛丹 <i>Phoebe hungmaensis</i>	1.112	0.992	R	0.794	−1.022	R
29	红紫麻 <i>Oreocnide rubescens</i>	0.516	−4.071 ²⁾	C	5.340	21.483 ²⁾	C
30	润楠 <i>Machilus</i> sp.	0.867	−1.123	R	1.395	1.953	R
31	狭叶泡花 <i>Meliosma angustifolia</i>	0.762	−2.004 ³⁾	C	1.395	1.953	R
32	红翅槭 <i>Acer fabri</i>	0.825	−1.430	R	1.026	0.130	R
33	长柄梭罗 <i>Reevesia longipetiolata</i>	1.091	0.721	R	0.912	−0.435	R
34	乌柿 <i>Diospyros cathayensis</i>	0.748	−1.994 ³⁾	C	1.383	1.896	R
35	高地山香园 <i>Turpinia montana</i>	0.593	−3.115 ²⁾	C	1.626	3.098 ²⁾	C
36	钝叶紫金牛 <i>Ardisia obtuse</i>	0.969	−0.226	R	1.353	1.745	R
37	高脚罗伞 <i>Ardisia quinqueгона</i>	0.883	−0.861	R	1.538	2.663 ³⁾	C
38	乌营 <i>Syzygium chunianum</i>	1.308	2.273 ³⁾	U	0.981	−0.092	R
39	水同木 <i>Ficus harlandii</i>	0.721	−1.982 ³⁾	C	3.469	12.223 ²⁾	C
40	铁罗 <i>Aglaiia tsangii</i>	0.838	−1.152	R	1.429	2.121 ³⁾	C
41	野荔枝 <i>Litchi chinensis</i> var. <i>euspontanea</i>	0.712	−2.047 ³⁾	C	1.020	0.101	R

1) R 为随机分布, U 为均匀分布, C 为聚集分布; 2) 非常显著($P<0.01$); 3) 显著($P<0.05$)

3 讨论与结论

关于热带群落的种群分布格局, 有人认为均匀分布并非罕见; 但多数研究结果表明, 热带群落

中, 种群主要是聚集分布或随机分布而不是均匀分布^[10]。霸王岭热带雨林种群分布的研究结果支持后者的观点。本文没有研究幼苗, 这可能是聚集分布种群数少于随机分布种群数的原因。另外, 霸王

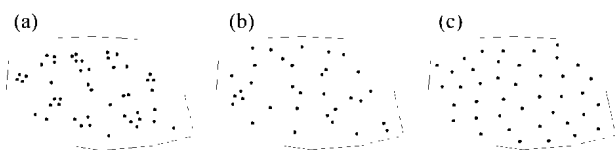


图 2 不规则样地中的种群分布

Fig. 2 Population distribution pattern in an irregular plot

(a) 集群分布; (b) 随机分布; (c) 均匀分布

岭热带雨林中, 割舌罗、乌营 *Syzygium chunianum* 2 个种呈均匀分布, 可能是个体间对某种不足资源的剧烈竞争或者他感作用的结果^[3]。

最近邻体法最早由 Clark 等^[8]提出, 主要根据个体空间偏离随机的方向和程度, 反映固着生活的动植物在一个表面的分布格局^[4]。考虑到边缘效应, 不少作者对最近邻体法进行了修正^[9]。但是, 最近邻体的确定以及距离测量始终是一项费时费力的工作。Pielou^[3]曾指出 Clark & Evans 指标有两个缺点: 一是在随机地选取起点个体时, 牵涉到异常麻烦的野外工作; 二是从样方资料中估计种群的平均密度时, 最近邻体距离的平均值还没有计算出来。GIS 的出现以及图象处理技术的发展, 使得这项工作变得方便、快捷。例如我们可以拍摄病虫害的叶片, 将照片输入 GIS, 计算叶片面积、周长以及昆虫 (或者虫害孔、斑点等) 位置, 然后利用邻体分析模块, 确定最近邻体, 计算距离, 就可以判断病虫的分布格局。

随着高分辨遥感技术的不断发展, 类似的方法也可能应用于群落的遥感像片。而且这种方法不但适用于规则样地, 也适合一些天然的不规则样地如叶片、岛屿、生境碎块、过渡带、石头表面等。与样方法相比, 最近邻体法不受样方大小和样方形状的影响, 且结果更为准确。但是, 它只能检验个体分布的随机性, 不能确定格局尺度^[10]。有关反映

格局尺度的距离方法, Wratten & Fry 指出, 通过第二、第三或第 n 个最近邻体的测定, 可以进行较大区域的格局分析^[4]; 王峥峰等则利用复合一个体距离分析法研究了种群不同尺度上的分布特性^[10]。如何将方法与 GIS 的应用相结合, 是值得进一步探讨研究的问题。

参考文献:

- [1] 余世孝. 数学生态学导论[M]. 北京: 科学技术文献出版社, 1995: 68—87.
- [2] 王伯荪, 余世孝, 彭少麟, 等. 植物群落学实验手册[M]. 广州: 广东高等教育出版社, 1996: 85—99.
- [3] PIELOU E C. Mathematical ecology[M]. Second ed. New York: Wiley-Interscience, 1985.
- [4] WRATTEN S D, FRY G L A. 生态学野外及实验室手册[M]. 北京: 科学出版社, 1986: 39—82.
- [5] 余世孝, 臧润国, 蒋有绪. 海南岛霸王岭垂直带热带植被物种多样性的空间分析[J]. 生态学报, 2001, 21(9): 1438—1443.
- [6] 余世孝, 臧润国, 蒋有绪. 海南岛霸王岭不同热带森林类型的种—个体关系[J]. 植物生态学报, 2001, 25(3): 291—297.
- [7] 练琚, 余世孝. 海南岛霸王岭热带山地雨林陆均松—线枝蒲桃种群系种类组成的区系特点[J]. 热带亚热带植物学报, 2001, 9(2): 101—107.
- [8] CLARK P J, EVANS F C. Distance to nearest neighbour as a measure of spatial relationships in populations[J]. Ecology, 1954, 35: 445—453.
- [9] FÜLDNER K. Zur Strukturbeschreibung in Mischbeständen[J]. Forstarchiv, 1995, 66: 235—240.
- [10] 王峥峰, 安树青, 朱学雷. 热带森林乔木种群分布格局及其研究方法的比较[J]. 应用生态学报, 1998, 9(6): 575—580.
- [11] 徐化成, 范兆飞, 王胜. 兴安落叶松原始林林木空间格局的研究[J]. 生态学报, 1994, 14(2): 155—160.

Analysis of Population Distribution Pattern Based on GIS Technique

DAI Xiao-hua, YU Shi-xiao

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

Abstract: With the aid of GIS software and its nearest-neighbor extension module, population distribution pattern in regular and irregular plots was studied with a revised nearest-neighbor method. The results indicate GIS can not only improve the efficiency of pattern analysis but also visually display the distribution pattern. Compared to variance-mean ratio, nearest-neighbor method is neither influenced by the size of quadrat nor by the shape of plot. It is also suitable for both regular and irregular plots.

Key words: distribution pattern; nearest-neighbor method; quadrat method; GIS