科学通报 2024 年 第 69 卷 第 12 期: 1652 ~ 1662
论 文
《中国科学》杂志社
SCIENCE CHINA PRESS

南亚热带常绿阔叶林物种多样性与谱系多样性的多重分形分析

阴宇航[1,2], 李林[3], 魏识广[1,2*], 周景钢[4,5,6], 温智峰[4,5,6], 钟建军[1,2], 赵毅[3], 胡妍[1,2]

1. 广西师范大学珍稀濒危动植物生态与环境保护教育部重点实验室, 桂林 541006;
2. 广西漓江流域景观资源保育与可持续利用重点实验室, 桂林 541006;
3. 桂林电子科技大学生命与环境科学学院, 桂林 541004;
4. 中国科学院华南植物园, 广州 510650;
5. 华南国家植物园, 广州 510650;
6. 中国科学院华南植物园, 中国科学院退化生态系统植被恢复与管理重点实验室, 广州 510650
* 联系人, E-mail: argentriver@163.com

2023-10-27 收稿, 2024-02-01 修回, 2024-02-01 接受, 2024-02-04 网络版发表
国家自然科学基金(32060305)和广西自然科学基金(2022GXNSFAA035583)资助

摘要 群落物种多样性与谱系多样性格局问题是当前生态学研究的焦点之一. 传统的分形分析仅能够描述物种在空间上是否存在分形特征, 而多重分形分析是揭示多样性格局规律和分形特征的优秀工具, 它不仅能够表现群落内不同种组的变化特征, 还能够揭示不同尺度下群落的多样性分布格局. 本研究以广东鼎湖山自然保护区20 hm^2大型固定样地为研究对象, 运用多重分形分析方法探索了南亚热带常绿阔叶林物种多样性与谱系多样性空间分布格局的尺度效应, 对比分析了物种多样性与谱系多样性空间分布格局的多重分形特征之间的差异. 结果表明: (1) 南亚热带常绿阔叶林群落物种多样性和谱系多样性空间分布格局在局部尺度具有多重分形特征; (2) 物种多样性和谱系多样性多重分形特征表明, 南亚热带常绿阔叶林群落中极优势种组的丰富度和种间亲缘关系呈现减少趋势, 极稀有种组的种间亲缘关系呈现减少趋势, 其丰富度变化率呈下降趋势; (3) 谱系多样性多重分形分析所描述的物种空间分布特征较物种多样性多重分形分析所描绘得更为精细, 主要体现在对极稀有种组丰富度和种间亲缘关系变化特征的刻画方面. 本文深入剖析了南亚热带常绿阔叶林物种多样性与谱系多样性格局的多重分形特征, 探究了优势种组和稀有种组在物种多样性分布格局与谱系多样性分布格局中的变化规律, 进一步揭示了南亚热带常绿阔叶林生态系统内部生物多样性的复杂性, 对区域生态保护和生物多样性的维持具有一定的指导意义.

关键词 南亚热带常绿阔叶林, 物种多样性, 谱系多样性, 多重分形, 空间分布格局

群落的空间分布格局是揭示森林群落结构的重要属性之一, 其可以客观地反映群落生态过程. 正确揭示生物多样性格局的尺度效应对人们掌握其空间的分布特征和理解生物多样性形成的机制具有重要意义[1,2]. 传统的生态学方法无法描述出物种在空间分布格局中跨尺度的复杂性, 而分形是解释复杂结构和尺度效应的一种有效的工具, 它在地质、物理、医学等领域已取得许多令人瞩目的成果[3~5]. 分形的本质特征是自相似性, 即局部属性特征与整体属性特征具有统计学意义上的相似性, 其中分形维数表征了分形对象的结构

引用格式: 阴宇航, 李林, 魏识广, 等. 南亚热带常绿阔叶林物种多样性与谱系多样性的多重分形分析. 科学通报, 2024, 69: 1652–1662
Yin Y H, Li L, Wei S G, et al. Multifractal analysis of species diversity and phylogenetic diversity in south subtropical evergreen broad-leaved forests (in Chinese). Chin Sci Bull, 2024, 69: 1652–1662, doi: 10.1360/TB-2023-1110

© 2024《中国科学》杂志社

特征[6]. 在生态学中传统的分形方法主要是利用单一的分形维数描述物种空间分布特征，这种方法在木本植物种群空间分布格局方面取得了良好效果[6~10]，研究中常采用的单一分形维数如计盒维数、信息维数和关联维数不仅能直观反映植物种群的空间分布特点，还能定量地反映出种群的生态位大小，对于探明濒危植物的空间分布格局特征和保护濒危植物具有重要意义. 由于物种的空间分布很可能会存在空间自相关的影响[11]，所以仅用单一的分形维数无法全面描述其分形特征[12]. 传统的分形分析使用的单一分形维数只能描述物种在空间上是否存在分形特征，而多重分形分析不仅能够检验是否存在分形特征，还能描述物种在空间的数量分布(如种群密度、生物量、分配比例等)[13]. 多重分形由一系列分形维数组成的谱线来表征物种的分形特征, 它是各维度单一分形集的集合[14]. 多重分形分析最早由Borda-de-Água等人[15]应用至热带森林群落的种面积关系和物种多度分布研究中，此后研究人员陆续将多重分形分析运用至亚热带森林和温带森林中, 均发现物种多样性与尺度存在幂律关系[16~18]，这种分析方法在森林群落空间结构研究中取得了良好效果. 此外，该方法也有效运用至不同生态系统[19~21]和生态模型[22,23]中. 在多重分形分析方法中, 群落被视为由不同多度种组组成的分形集(从极优势种组到极稀有种组), 其考虑了不同种组在空间分布中的差异, 量化了优势种组与稀有种组在多样性格局中的贡献，为分析群落空间结构提供了全新视角.

目前的多重分形研究中，常是基于物种多样性维度，利用物种的多度和相对多度来计算物种多样性矩并构建出广义分形维数谱和多重分形谱[17,18,24,25]，但仅考虑物种的多度并不能真实地表征种间差异[26]，因为物种间具有不同的种间亲缘关系. 将多重分形分析运用至谱系多样性格局中，可以为研究群落空间分布格局提供一个新视角，其能够描述优势种组和稀有种组间亲缘关系的差异，探明空间尺度上谱系多样性的变化规律, 揭示谱系多样性格局多尺度特征, 对保护生态系统中具有重要贡献的物种和维护生态系统稳定具有重要意义.

目前已有研究对南亚热带常绿阔叶林物种多样性格局的多重分形特征进行探讨[16]，但还未有谱系多样性格局的多重分形研究. 为了探明不同多样性维度下群落空间分布格局的规律，本研究以南亚热带常绿阔叶林为研究对象，运用多重分形分析方法研究不同尺度下物种多样性和谱系多样性的空间分布格局，并拟解决以下问题: (1) 检验南亚热带常绿阔叶林物种多样性与谱系多样性空间分布格局是否具有多重分形特征; (2) 掌握南亚热带常绿阔叶林中优势种组和稀有种组的丰富度与种间亲缘关系的变化特征; (3) 谱系多样性多重分形分析与物种多样性多重分形分析的结果有何共性与差异. 本研究试图探究物种多样性与谱系多样性空间分布格局的多重分形特征，以期从不同多样性维度更全面地理解南亚热带常绿阔叶林的生态复杂性和区域生物多样性空间格局形成机制.

1 研究区域概况

本研究区域位于广东省鼎湖山自然保护区(112°30′39″~112°33′41″E, 23°09′21″~23°11′30″N), 鼎湖山自然保护区属于南亚热带湿润季风型气候，水热组合条件好，年均温20.9°C，年均降水量1956 mm，但全年分布不均匀，降雨主要集中在4~9月[27]. 保护区内山体密集，山峰海拔为450~600 m，蕴藏有丰富的生物多样性.

2 研究方法

2.1 样地设置与调查

鼎湖山大型固定样地(DHS样地)面积为20 hm^2, 东西长400 m, 南北长500 m, 海拔230~470 m. 参照Forest Global Earth Observatory(ForestGEO)在热带森林进行生物多样性长期监测研究的方法对大样地进行调查和监测. 样地内设置了500个20 m×20 m的大样方, 将每个大样方分割为5 m×5 m大小的基本调查样方. 以西南方向三宝峰山顶作为样地坐标的原点，对样方内的物种进行每木检尺，记录种名、胸径、高度、坐标、生长状况等信息. 统计数据源自2020年鼎湖山DHS样地野外调查数据.

2.2 多重分形参数的计算

物种多样性多重分形分析的主要原理和具体过程如下. 为了减少空间自相关与空间各向异性的影响, 本研究在R语言里将DHS样地划为400 m×10 m、400 m×20 m、400 m×30 m……400 m×490 m、400 m×500 m尺度，以适应大样地整体的尺度并可限制在一个空间方向上进行分析. 根据计算尺度ε(实际边长)中各物种的相对多度P_i可得到每个样方的多样性矩:

$$M_q = \sum_i^S P_i^q \approx \varepsilon^{\tau(q)}, \tag{1}$$

式中, S为物种数, P_i为相对多度, q为统计矩的阶数, 其范围为$-\infty<q<+\infty$, $\tau(q)$为质量指数.

多样性信息指数I_q可由多样性矩和Hill多样性指数推导而来: $I_q = M_q^{1/(1-q)}$. 当q=0、1、2时, 其分别为物种丰富度指数、Shannon多样性的指数和Simpson多样性的倒数.

由(1)式可得到质量指数$\tau(q)$为

$$\tau(q) = \lim_{\varepsilon\to\infty}\frac{\log M_q}{\log\varepsilon}. \tag{2}$$

广义分形维数D_q是对$\tau(q)$偏离线性程度的衡量, 具有如下关系:

$$D_q = \lim_{\varepsilon\to\infty}\frac{1}{1-q}\frac{\log M_q}{\log\varepsilon}, q \neq 1, \tag{3}$$

$$D_q = \lim_{\varepsilon\to\infty}\frac{-\sum_{i=1}^S P_i\times\log P_i}{\log\varepsilon}, q = 1. \tag{4}$$

因为多样性信息指数$I_q = M_q^{1/(1-q)} \sim \varepsilon^{\tau(q)/(1-q)} \sim \varepsilon^{D_q}$, 所以$D_q$可由$\log I_q$与$\log\varepsilon$线性拟合的斜率计算而来, 其拟合优度可用$R^2$与$P$值来度量. $\tau(q)$和D_q仅是从整体上表征物种的多重分形[17], 并不能反映物种的组成和局部的空间分布特征. 因此在研究过程中需要计算Hölder奇异指数α和物种多样性多重分形谱函数$f(\alpha)$[15], 可由Legendre变换得来:

$$\begin{cases}\alpha(q) = -\dfrac{\mathrm{d}}{\mathrm{d}q}\left(\dfrac{D_q}{1-q}\right),\\ f(\alpha(q)) = q\alpha(q) + \left(\dfrac{D_q}{1-q}\right).\end{cases} \tag{5}$$

物种多样性多重分形谱的上升支代表的是优势种组(q>0), 下降支代表的是稀有种组(q<0), 纵坐标表示物种丰富度变化率, 横坐标表示种组内物种的稀有程度, 即数值越大, 物种越稀有[28]. 物种多样性多重分形谱左右端点的差值($\Delta\alpha$)为均匀度的倒数, 差值越大, 优势种组和稀有种组间的均匀度就越低. $\Delta f = f(\alpha_{\max}) - f(\alpha_{\min})$的值具有不同的生态含义, 当$\Delta f$值为正数时, 表明极稀有种组的丰富度变化率要高于极优势种组, 反之亦然.

谱系多样性多重分形分析是基于评估谱系多样性矩的尺度依赖性, 计算过程主要基于Yakimov等人[29]提出的算法, 其主要原理和具体过程如下.

首先, 在选定的尺度下计算谱系多样性矩(PM_q), 它是通过对样方中全部物种的系统发育树中所有加权分支长度进行求和得到:

$$PM_q = \sum_{i=1}^b L_i\left[\frac{a_i}{T}\right]^q \approx \varepsilon^{\tau(q)}, \tag{6}$$

式中, b为分支的数量, L_i为第i分支的长度, a_i是第i个分支的多度(第i个分支的多度为此分支下的所有物种的相对多度之和), T为系统发育树的深度, q为统计矩的阶数, ε为尺度, $\tau(q)$为质量指数.

(6)式中的谱系多样性矩PM_q与Chao等人[30,31]定义的谱系多样性指数${}^qPD$参数族相关:

$${}^qPD = PM_q^{1/(1-q)}. \tag{7}$$

当q=0时, 谱系多样性矩PM_q则等价于Faith's PD[32](种间亲缘关系), 它被定义为群落内所有物种占系统发育树总分支的最小总长度. Faith's PD越大, 代表群落内物种间亲缘关系越远, 系统发育多样性则越高. 相关关系表达形式如下:

$$PM_0 = \sum_{i=1}^b L_i\left[\frac{a_i}{T}\right]^0 = \sum_{i=1}^b L_i = PD. \tag{8}$$

当q=1时, 谱系多样性矩PM_q则为

$$PM_1 = \sum_{i=1}^b L_i\frac{\alpha_i}{T} = \frac{\sum_{i=1}^b L_i\alpha_i}{T} = \frac{T}{T} = 1. \tag{9}$$

当q=2时, 谱系多样性矩PM_q则为

$$PM_2 = \sum_{i=1}^b L_i\left[\frac{a_i}{T}\right]^2 = \frac{1-Q/T}{T}, \tag{10}$$

式中, Q为Rao二次熵指数[33].

谱系多样性多重分形谱函数$f(\alpha)$和Hölder奇异指数α可以通过Legendre变换得来:

$$\begin{cases}\alpha(q) = -\dfrac{\mathrm{d}}{\mathrm{d}_q}\tau(q),\\ f(\alpha(q)) = q\alpha(q) + \tau(q).\end{cases} \tag{11}$$

谱系多样性多重分形谱的横坐标(Hölder奇异指数α)表征了物种的稀有程度, 数值越大, 表征物种越稀有. 多重分形谱的纵坐标(多重分形谱函数$f(\alpha)$)表征了物种Faith's PD(种间亲缘关系)的变化率. 谱系多样性多重分形谱中的上升支代表优势种组(q>0), 下降支代表稀有种组(q<0), 顶点则表示群落内整体物种的种间亲缘关系[29]. 当$\Delta f = f(\alpha_{\max}) - f(\alpha_{\min})$的值为正数时, 表明极稀有种组的种间亲缘关系变化率要高于极优势种组,

反之亦然.

自然群落的多样性与尺度可能存在着幂律偏差. 为了确定群落物种多样性(或谱系多样性)与全局尺度是否存在幂律偏差, 需要利用AIC[34]对$\log I_q$(或者$\log^q PD$)与$\log\varepsilon$的线性拟合结果和二次拟合结果进行比较. 当二次拟合结果的AIC值最小时, 表明在全局尺度上物种多样性(或谱系多样性)与尺度存在幂律偏差, 则需要放宽自相似条件进行局部的多重分形分析[28]. 在幂律偏差情况下通常选取4个局部尺度, 运用样条曲线计算局部尺度下的$I_q(\varepsilon)$或者$^qPD(\varepsilon)$的近似斜率[28], 得出D_q或者$\tau(q)$, 进而通过Legendre变换得到Hölder奇异指数α和多重分形谱函数$f(\alpha)$.

本研究中多重分形参数的计算、检验和作图均在R(4.2.3)软件[35]中进行.

3 结果与分析

3.1 物种多样性多重分形分析

$\log I_q$与$\log\varepsilon$的线性拟合结果如图1所示, 当$q=-1$时, R^2为0.96, $P<0.001$, 当$q=0$时, R^2为0.91, $P<0.001$, 均有着较好的拟合优度(图1(a, b)), 表明多样性信息指数I_q与尺度ε存在明显的幂律关系. 而当$q=1$时, $R^2<0.1$, $P<0.05$, 此时多样性信息指数I_1与尺度ε存在幂律偏差(图1(c)).

利用AIC对$\log I_q$与$\log\varepsilon$的线性拟合结果和二次拟合结果进行检验发现(图2), q值大约处于−5~2.5区间时, $\log I_q$与$\log\varepsilon$的二次拟合结果的AIC最小, 表明在全局尺度上鼎湖山DHS样地物种多样性格局存在一定的幂律偏差.

由于多样性信息指数I_q与尺度ε存在一定的幂律偏差, 因此选择4个局部尺度(ε_1=12 m、ε_2=39 m、ε_3=127 m、ε_4=411 m)并运用样条曲线计算其$I_q(\varepsilon)$的近似斜率从而进行局部多重分形分析. 物种多样性局部多重分形谱能够进一步刻画物种的空间分布特点(图3), 不同尺度下的局部多重分形谱呈现较为明显的“钟形”变化, 表明群落内部多度呈现出明显的幂律特征, 存在一定的自相似性. 在不同尺度下, 物种多样性局部多重分形谱的左端点均处于负值并且谱线的左侧支差异很小, 表明随着尺度的增大, 群落内极优势种组的丰富度以相似速率负增长. 随着尺度的增大, 物种多样性局部多重分形谱的顶点在下降, 这表明群落内部整体物种的丰富度变化率在下降. 谱线的右支具有明显差异, 表明稀有种组的丰富度在不同尺度下具有不同的变化率, 具体表现为随着尺度的增大, 稀有种组的丰富度变化率呈下降趋势.

当尺度为ε_4时, 谱线的右端点处于负值, 表明在该尺度下极稀有种组的丰富度呈现负增长. 左右端点的差值($\Delta\alpha$)为均匀度的倒数, 差值越大, 优势种组和稀有种组间的均匀度就越低. 当尺度为ε_1时, $\Delta\alpha$=1.076; 尺度为ε_2时, $\Delta\alpha$=1.089; 尺度为ε_3时, $\Delta\alpha$=1.094, 尺度为ε_4时, $\Delta\alpha$=1.071, 结果表明在ε_3尺度下优势种组与稀有种组间的均匀度差异最大, 在ε_4尺度下优势种组与稀有种组间的均匀度差异最小. 此外, 不同尺度下$\Delta f=f(\alpha_{\max})-f(\alpha_{\min})$的值也有所差异, 4个尺度下的$\Delta f$值分别为0.177、0.169、0.127和0.084, 表明极稀有种组的丰富度变化率要高于极优势种组, 并且随着尺度的增大, 极

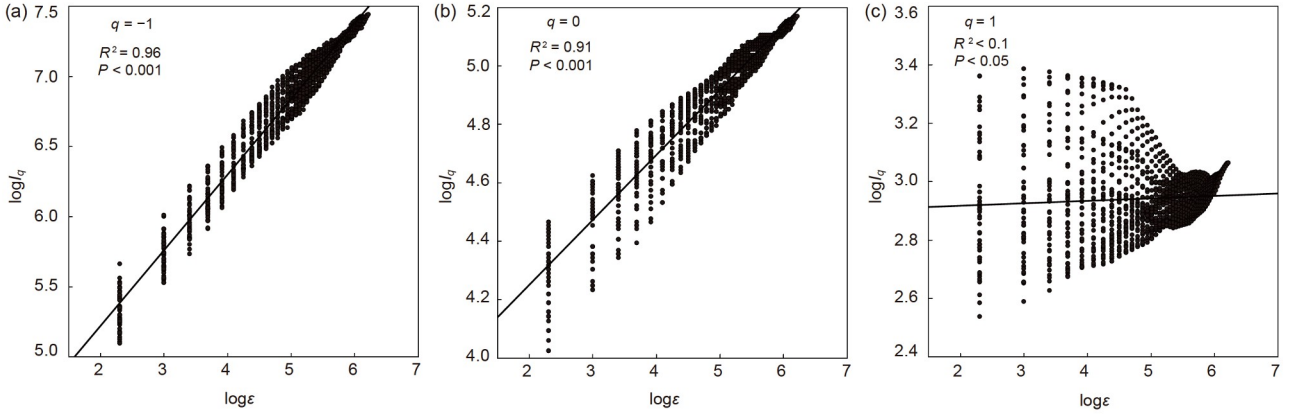


图 1 鼎湖山DHS样地物种多样性的$\log I_q$-$\log\varepsilon$线性拟合. (a) $q=-1$; (b) $q=0$; (c) $q=1$. $\log I_q$: 多样性信息指数的对数; $\log\varepsilon$: 尺度的对数; q: 矩阶

Figure 1 $\log I_q$-$\log\varepsilon$ linear fitting of species diversity in DHS plot. (a) $q=-1$; (b) $q=0$; (c) $q=1$. $\log I_q$: The logarithm of the information index; $\log\varepsilon$: The logarithm of the scale; q: The moment order

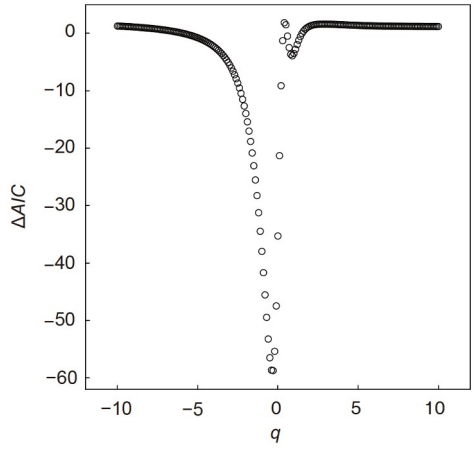


图 2 鼎湖山DHS样地物种多样性ΔAIC与q关系. ΔAIC: 两次拟合结果的AIC差值; q: 矩阶

Figure 2 Relationship between ΔAIC and q of species diversity in DHS plot. ΔAIC: AIC difference between two fitting results; q: The moment order

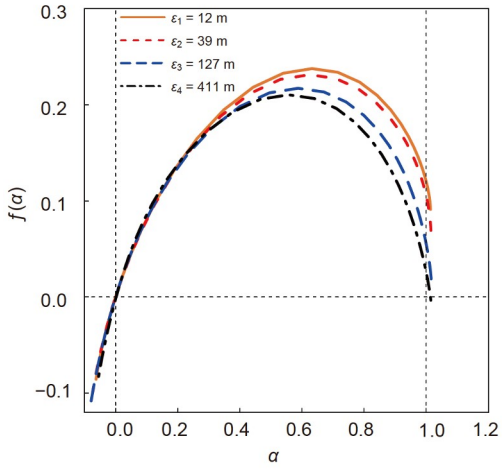


图 3 (网络版彩色)鼎湖山DHS样地物种多样性局部多重分形谱. ε: 尺度; α: Hölder奇异指数, 表征物种的稀有程度; $f(\alpha)$: 多重分形谱函数, 表征物种丰富度变化率

Figure 3 (Color online) Local multifractal spectrum of species diversity in DHS plot. ε: Scale; α: Hölder's singularity index, representing the rarity of the species; $f(\alpha)$: Multifractal spectral function, representing the rate of change in species richness

稀有种组和极优势种组的丰富度变化率的差异在逐渐减小.

3.2 谱系多样性多重分形分析

$\log^qPD$与$\log\varepsilon$的线性拟合结果如图4所示, 当$q=-1$时, R^2为0.93, $P<0.001$, 当$q=0$时, R^2为0.88, $P<0.001$, 均有着较好的拟合优度(图4(a, b)), 表明谱系多样性指数^qPD与尺度ε存在明显的幂律关系. 而当$q=1$时, $R^2<0.1$, $P<0.001$, 此时谱系多样性指数^1PD与尺度ε存在幂律偏差(图4(c)).

利用AIC对$\log^qPD$与$\log\varepsilon$的线性拟合结果和二次拟合结果进行检验发现(图5), $\log^qPD$与$\log\varepsilon$的二次拟合结果的AIC最小, 表明在全局尺度上鼎湖山DHS样地谱系多样性格局存在一定的幂律偏差.

由于谱系多样性指数^qPD与尺度ε存在一定的幂律偏差, 因此我们从全局尺度中选择4个局部尺度(ε_1=12 m、ε_2=39 m、ε_3=127 m、ε_4=411 m)并运用样条曲线计算其$^qPD(\varepsilon)$的近似斜率从而进行局部多重分形分析. 图6中的谱系多样性局部多重分形谱呈现出明显的"钟形"变化, 表明群落内谱系多样性存在一定自相似性. 图6中左支谱线间的差异要明显小于右支谱线, 表明不同尺度下优势种组的种间亲缘关系以一个相对稳定的

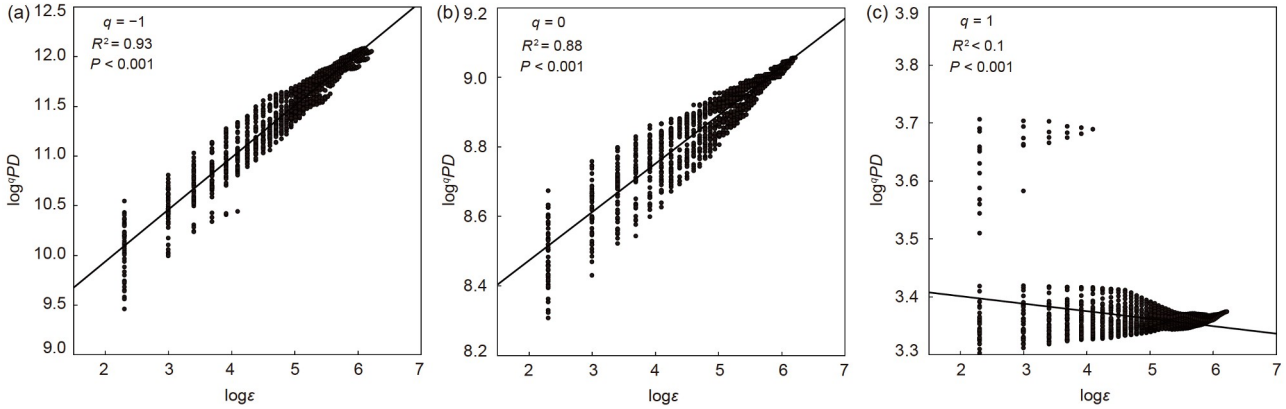


图 4 鼎湖山DHS样地谱系多样性的$\log^qPD$-$\log\varepsilon$线性拟合. (a) $q=-1$; (b) $q=0$; (c) $q=1$. $\log^qPD$: 谱系多样性指数的对数; $\log\varepsilon$: 尺度的对数; q: 矩阶

Figure 4 $\log^qPD$-$\log\varepsilon$ linear fitting of phylogenetic diversity in DHS plot. (a) $q=-1$; (b) $q=0$; (c) $q=1$. $\log^qPD$: Logarithm of the phylogenetic diversity index; $\log\varepsilon$: The logarithm of the scale; q: The moment order

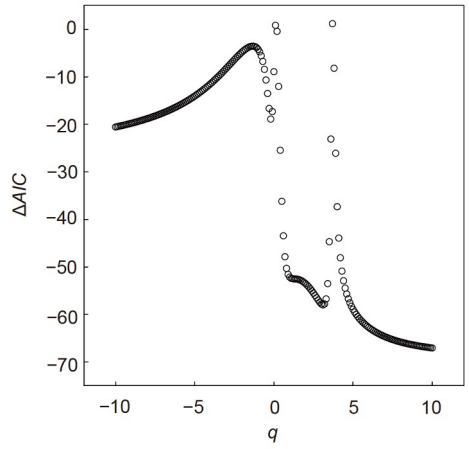


图 5 鼎湖山DHS样地谱系多样性ΔAIC与q关系. ΔAIC: 两次拟合结果的AIC差值; q: 矩阶

Figure 5 Relationship between ΔAIC and q of phylogenetic diversity in DHS plot. ΔAIC: AIC difference between two fitting results; q: The moment order

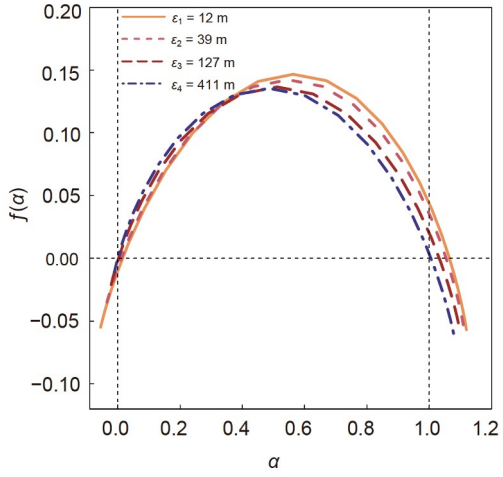


图 6 (网络版彩色)鼎湖山DHS样地谱系多样性局部多重分形谱. ε: 尺度; α: Hölder奇异指数, 表征物种的稀有程度; $f(\alpha)$: 多重分形谱函数, 表征物种间亲缘关系变化率

Figure 6 (Color online) Local multifractal spectrum of phylogenetic diversity in DHS plot. ε: Scale; α: Hölder's singularity index, representing the rarity of the species; $f(\alpha)$: Multifractal spectral function, representing the rate of change in relatedness between species

速率变化, 而稀有种组的种间亲缘关系则以一个相对波动的速率变化. 谱线的顶点随着尺度的增大而下降, 表明群落内整体物种的种间亲缘关系在变近. 不同尺度下的谱线左右端点值均处于负值, 表明群落中极优势种组和极稀有种组的种间亲缘关系呈现减少趋势. 此外, 随着尺度的增大, 谱线的右端点值向左移动, 表明极稀有种组的稀有性在降低. 不同尺度下$\Delta f=f(\alpha_{max})-f(\alpha_{min})$的值也有所差异, 尺度为$\varepsilon_1$时, $\Delta f=-0.001$; 尺度为ε_2时, $\Delta f=-0.008$; 尺度为ε_3时, $\Delta f=-0.030$; 尺度为ε_4时, $\Delta f=-0.049$, 结果表明极稀有种组的种间亲缘关系变化率要低于极优势种组, 并且随着尺度的增大, 极稀有种组和极优势种组的种间亲缘关系变化率的差异在逐渐变大.

3.3 物种多样性与谱系多样性多重分形关联分析

图7展示了南亚热带常绿阔叶林鼎湖山DHS样地的物种多样性与谱系多样性的局部多重分形谱, 这两种谱线所呈现的特征大体上相似, 主要表现在: (1) 不同尺度下的优势种组的丰富度和种间亲缘关系以相对稳定的速率变化; (2) 不同尺度下的极优势种组的丰富度和种间亲缘关系呈现减少趋势; (3) 随着尺度增大, 群落内整体物种的丰富度和种间亲缘关系变化率在下降. 物种多样性和谱系多样性局部多重分形谱主要具有两点差异性: (1) 右支的端点值具有差异, 在物种多样性局部多重分形谱中仅有ε_4尺度下右支端点值为负值, 而谱系多样性局部多重分形谱中的右支端点值在4个尺度下均为负值, 表明不同尺度下极稀有种组的种间亲缘关系均在变近, 并且随着尺度的增大, 极稀有种组的稀有性在降低. (2) 极稀有种组和极优势种组间的丰富度变化率与种间亲缘关系变化率具有差异——极稀有种组的丰富度变化率要高于极优势种组, 而极稀有种组的种间亲缘关系变化率却要低于极优势种组.

4 讨论

森林是一个巨大而又复杂的生态系统, 系统中群落的物种多样性和谱系多样性格局具有复杂性, 这是因为不同物种在异质环境中分布并不均匀并且具有跨尺度的特性. 因此寻找到物种多样性和谱系多样性分布格局的尺度效应规律对于生物多样性保护、物种共存和资源划分等方面具有重要意义. 分形理论将尺度作为因子来深入探讨群落物种空间分布的复杂格局, 为我们能够在不同尺度上观察和理解群落物种分布格局提供了新视角. 运用单一分形维数难以准确揭示复杂的群落结构和物种分布格局, 而多重分形弥补了单一分形的不足, 分析中所构造出的多重分形谱为我们提供了优势种组与稀有种组物种多样性和谱系多样性与尺度关系间的信息, 有助于研究者深入理解物种多样性和谱系多样性分布格局.

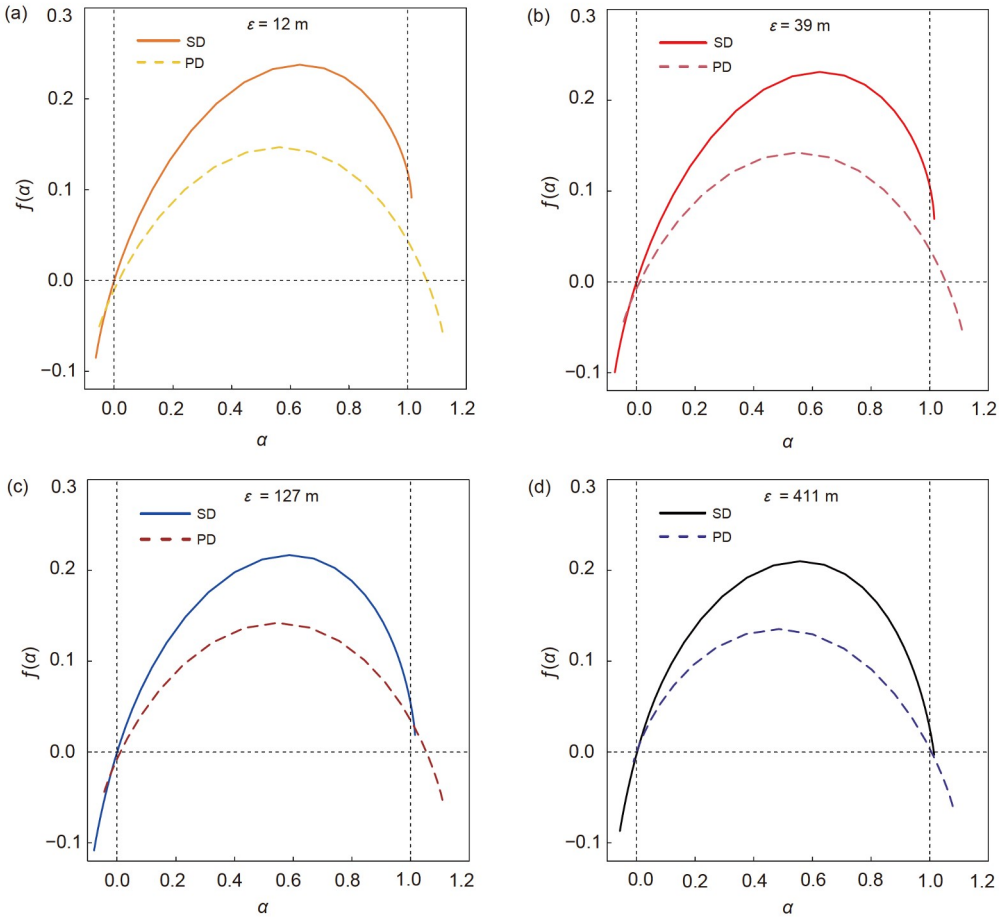


图 7 (网络版彩色)鼎湖山DHS样地物种多样性与谱系多样性局部多重分形谱. (a) ε=12 m; (b) ε=39 m; (c) ε=127 m; (d) ε=411 m. ε: 尺度; SD: 物种多样性局部多重分形谱; PD: 谱系多样性局部多重分形谱; α: Hölder奇异指数, 表征物种的稀有程度; $f(\alpha)$: 多重分形谱函数, 表征物种丰富度(亲缘关系)变化率

Figure 7 (Color online) Local multifractal spectrum of species diversity and phylogenetic diversity in DHS plot. (a) ε=12 m; (b) ε=39 m; (c) ε=127 m; (d) ε=411 m. ε: Scale; SD: Local multifractal spectrum of species diversity; PD: Local multifractal spectrum of phylogenetic diversity; α: Hölder's singularity index, representing the rarity of the species; $f(\alpha)$: Multifractal spectral function, representing the rate of change in species richness (phylogenetic)

本研究发现南亚热带常绿阔叶林物种多样性格局在局部尺度中存在多重分形特征, 这也验证了Wei等人[16]的研究结果. 与前人研究不同的是, 本研究通过构造出的物种多样性局部多重分形谱, 探究了优势种组与稀有种组的丰富度的变化特征. 本研究发现尽管不同局部尺度下优势种组和稀有种组的丰富度变化率存在一定差异(图3), 但是其森林群落的物种多样性格局仍具有多重分形特征. 研究表明土壤理化性质[36~38]和土壤动物类群[39]会存在一定的多重分形特征, 其可能通过养分输入的方式影响着地上森林群落物种多样性, 进而使得地上森林群落物种多样性格局也呈现出多重分形特征. 尽管多重分形谱函数$f(\alpha)$的负值在物理学中并未有实际意义[40], 但是在生态学中的研究表明负值具有生态学意义, 其表征了特定种组丰富度的减少[41]. 本研究发现在不同局部尺度下, 森林群落中极优势种组的丰富度均呈现减少趋势, 并且随着尺度的增大, 群落的物种丰富度变化率有所下降, 这可能是海拔梯度所致, 研究表明海拔的升高会对物种丰富度产生负向影响[42].

在谱系多样性多重分形分析中发现尽管优势种组和稀有种组的种间亲缘关系存在一定差异, 但是在不同局部尺度下谱系多样性格局仍呈现一定的多重分形特征. 研究发现随着尺度的增大, 极稀有种组的稀有程度在降低, 表明稀有种组在群落中的相对优势减弱, 这

可能是植物功能性状差异所致，先前的研究表明优势种组的叶干物质含量、叶面积、叶片厚度和最大高度的群落加权均值均显著高于稀有种组[43]，而这些性状指标与植物的繁殖力和光竞争能力密切相关，因此相比之下具有较弱繁殖力和光竞争能力的稀有种组更容易发生种群波动，使其相对优势减弱. 本研究还发现极稀有种组和极优势种组在种间亲缘关系变化率方面具有较为明显的差异，极稀有种组呈现出较稳定的种间亲缘关系变化率，这可能是由于极稀有种组与极优势种组间适应性演化差异所致，极稀有种组的资源获取能力弱于极优势种组，但为了生存与发展，拥有了更为灵活的适应性，受到的选择压力相对较低，从而表现出较小的种间亲缘关系变化. 并且本研究也发现随着尺度的增大，群落内整体种间亲缘关系在变近，这也可能主要归因于环境过滤，海拔的升高会对谱系多样性和系统发育距离产生负向影响[42].

本研究发现，将谱系数据与多重分形分析相结合运用至谱系多样性格局之中，能够与物种多样性多重分形分析相互印证与补充，谱系多样性多重分形分析可认为是物种多样性多重分形分析的改进版本[29]. 两个版本的多重分形分析对于优势种组空间格局变化与群落整体丰富度和种间亲缘关系变化具有一定的一致性，而对于稀有种组的丰富度和种间亲缘关系变化上具有一定的差异. 在对物种多样性格局与谱系多样性格局进行双对数拟合的过程中(图1和4)发现，q=1时的结果与q=−1和0时具有明显差异，当q=1时，物种多样性的双对数拟合结果趋向一条水平直线，谱系多样性的双对数拟合结果则表现为一条具有递减趋势的线. 本研究认为这些差异是正常的，因为物种多样性多重分形分析仅考虑了物种的多度数据，而谱系多样性多重分形分析不仅考虑了物种的多度数据，还考虑了物种的谱系数据，因此能将物种空间格局的变化趋势和特征描述得更为精细[29]. 本研究发现物种多样性和谱系多样性的局部多重分形谱的奇异指数α均超过了(0, 1)的区间，这可能是因为群落样方内物种最小多度的变化受到尺度变化的影响，正常情况下群落样方内物种的最小多度并不会随取样尺度而变化，但是在某些情况下最小多度会随着取样尺度的变化而出现增加或者减少[28]，这就使得奇异指数α超出正常区间.

优势种组和稀有种组的变化影响着一个森林群落能否正常提供生态系统功能，多重分形分析为我们提供了描述群落不同种组变化及其空间分布特征的便利，有效揭示了森林群落物种多样性格局与谱系多样性格局的特征，掌握了优势种组与稀有种组丰富度和种间亲缘关系的动态变化，这将有助于森林管理者制定精准的保护策略，促进优势种组与稀有种组的生存和繁衍，维持森林生态系统的稳定性.

5 结论

多重分形分析为我们定量描述了森林群落物种多样性分布格局与谱系多样性分布格局的复杂度，展现了群落在不同规模上的自相似性，有助于加深人们对于不同生态过程在不同尺度上作用的理解，这对于生物多样性保护及生态系统功能维持具有重要意义. 本研究以南亚热带常绿阔叶林为研究对象，以物种多样性和谱系多样性作为研究维度，揭示了优势种组和稀有种组的丰富度与亲缘关系的变化特征，探讨了物种多样性和谱系多样性局部多重分形谱间的差异与联系，并得出以下结论: (1) 证明了鼎湖山南亚热带常绿阔叶林的谱系多样性空间格局在局部尺度上存在多重分形特征，物种多样性空间格局也同样具有多重分形特征. (2) 南亚热带常绿阔叶中，优势种组和稀有种组空间分布不均匀. 随着尺度的增大，极优势种组的丰富度和种间亲缘关系呈现减少趋势，极稀有种组的种间亲缘关系呈现减少趋势，其丰富度变化率呈下降趋势. (3) 谱系多样性多重分形分析比物种多样性多重分形分析所揭示的物种空间分布格局特征和稀有种组丰富度与种间亲缘关系的变化趋势更为精细明显.

致谢 中国科学院华南植物园叶万辉研究员、黄忠良研究员、曹洪麟研究员、练琚愉研究员在样地建立和数据提供方面给予了诸多帮助，鼎湖山树木园与大样地在野外调查中提供了后勤保障与支持，中国科学院华南植物园保育生态学课题组成员参与了野外调查.

参考文献

1 Ren H, Zhang L, Ma K. Comparison of fractal characteristics of species richness patterns among different plant taxonomic groups along an

altitudinal gradient. Front For China, 2007, 2: 11–17
2 He Z, Zhao W, Chang X, et al. Scale dependence in desert plant diversity. Biodivers Conserv, 2006, 15: 3055–3064
3 Wang H, Li Z H, Zhang X, et al. Study on the features of coal rock failure potential signal based on multiscale multifractal analysis method (in Chinese). J Mine Autom, 2023, 49: 99–106 [王恒, 李忠辉, 张昕, 等. 基于多尺度多重分形法的煤岩破坏电位信号特征研究. 工矿自动化, 2023, 49: 99–106]
4 El-Nabulsi R A. Position-dependent mass fractal Schrodinger equation from fractal anisotropy and product-like fractal measure and its implications in quantum dots and nanocrystals. Opt Quant Electron, 2021, 53: 503
5 Dokukin M E, Guz N V, Gaikwad R M, et al. Cell surface as a fractal: Normal and cancerous cervical cells demonstrate different fractal behavior of surface adhesion maps at the nanoscale. Phys Rev Lett, 2011, 107: 028101
6 Zhang W H, Zu Y G, Ma K P. Analysis on the fractal characteristics of distribution patterns of *Adenophora lobophylla* and *A. potaninii* (in Chinese). Chin J Plant Ecol, 1999, 23: 32–35, 37–40 [张文辉, 祖元刚, 马克明. 裂叶沙参与泡沙参种群分布格局分形特征的分析. 植物生态学报, 1999, 23: 32–35, 37–40]
7 Ma K M, Zu Y G. Fractal properties of the spatial pattern of Larix gmelini population: Box-counting dimension (in Chinese). Bull Bot Res, 2000, (1): 104–111 [马克明, 祖元刚. 兴安落叶松种群格局的分形特征: 计盒维数. 植物研究, 2000, (1): 104–111]
8 Ma K M, Zu Y G. Fractal properties of the spatial pattern of Larix gmelini population—Information dimension (in Chinese). Acta Ecol Sin, 2000, (2): 187–192 [马克明, 祖元刚. 兴安落叶松种群格局的分形特征信息维数. 生态学报, 2000, (2): 187–192]
9 Ma K M, Zu Y G. Fractal properties of vegetation pattern (in Chinese). Chin J Plant Ecol, 2000, (1): 111–117 [马克明, 祖元刚. 植被格局的分形特征. 植物生态学报, 2000, (1): 111–117]
10 Tian Y Q, Li X, Jiang M X. Fractal properties of the spatial pattern of rare and endangered plant populations in Houhe Nature Reserve in Hubei: Box-counting dimension (in Chinese). Chin J Appl Ecol, 2003, (5): 681–684 [田玉强, 李新, 江明喜. 后河自然保护区珍稀濒危植物种群分布格局的分形特征: 计盒维数. 应用生态学报, 2003, (5): 681–684]
11 Wagner H H, Fortin M J. Spatial analysis of landscapes: Concepts and statistics. Ecology, 2005, 86: 1975–1987
12 Ricotta C. From theoretical ecology to statistical physics and back: Self-similar landscape metrics as a synthesis of ecological diversity and geometrical complexity. Ecol Model, 2000, 125: 245–253
13 Halley J M, Hartley S, Kallimanis A S, et al. Uses and abuses of fractal methodology in ecology. Ecol Lett, 2004, 7: 254–271
14 Stanley H E, Meakin P. Multifractal phenomena in physics and chemistry. Nature, 1988, 335: 405–409
15 Borda-de-Água L, Hubbell S P, McAllister M. Species-area curves, diversity indices, and species abundance distributions: A multifractal analysis. Am Nat, 2002, 159: 138–155
16 Wei S G, Li L, Huang Z L, et al. Multifractal analysis of diversity scaling laws in a subtropical forest. Ecol Complex, 2013, 13: 1–7
17 Du H Q, Tang M P, Zhou G M, et al. Linking species diversity with spatial scale dependence to spatial patterns using multifractal analysis (in Chinese). Acta Ecol Sin, 2007, (12): 5038–5049 [杜华强, 汤孟平, 周国模, 等. 天目山物种多样性尺度依赖及其与空间格局关系的多重分形. 生态学报, 2007, (12): 5038–5049]
18 Zhang Y X, Ma K M, Anand M, et al. Do generalized scaling laws exist for species abundance distribution in mountains? Oikos, 2006, 115: 81–88
19 Gelashvili D B, Iudin D I, Yakimov V N, et al. Multifractal analysis of the species structure of freshwater hydrobiocenoses. Biol Bull Russ Acad Sci, 2012, 39: 271–278
20 Gelashvili D B, Iudin D I, Solntsev L A, et al. Multifractal analysis of the species structure of helminthic communities of small mammals in the Samarskaya Luka. Dokl Biol Sci, 2009, 427: 374–377
21 Saravia L A, Giorgi A, Momo F. Multifractal spatial patterns and diversity in an ecological succession. PLoS One, 2012, 7: e34096
22 Saravia L A. mfSBA: Multifractal analysis of spatial patterns in ecological communities. F1000Res, 2014, 3: 14
23 Yakimov B N, Iudin D I, Solntsev L A, et al. Multifractal analysis of neutral community spatial structure. J Theor Biol, 2014, 343: 44–53
24 Iudin D I. Multifractal analysis of the species structure of biotic communities. Dokl Biol Sci, 2003, 389: 143–146
25 Hu B, Zhang Y, Yakimov B, et al. Distinguishing the mechanisms driving multi-scale community spatial structure in a temperate forest. For Ecol Manage, 2022, 522: 120462
26 Jia P, Du G Z. Measuring functional and phylogenetic diversity in community ecology (in Chinese). Chin Bull Life Sci, 2014, 26: 153–157 [贾鹏, 杜国祯. 生态学的多样性指数: 功能与系统发育. 生命科学, 2014, 26: 153–157]
27 Huang Z L, Kong G H, Wei P. Plant species diversity dynamics in Dinghu Mountain forests (in Chinese). Chin Biodivers, 1998, (2): 37–42 [黄忠良, 孔国辉, 魏平. 鼎湖山植物物种多样性动态. 生物多样性, 1998, (2): 37–42]
28 Yakimov B N, Gelashvili D B, Zhang Y, et al. Quantification of non-power-law diversity scaling with local multifractal analysis. Ecol Inf, 2018, 48: 48–59
29 Yakimov B N, Gelashvili D B, Rozenberg G S, et al. Phylogenetic diversity scaling in small mammal communities: The example of Nizhny Novgorod region of the Volga Basin. Russ J Ecol, 2017, 48: 262–267

30 Chao A, Chiu C H, Jost L. Phylogenetic diversity measures based on Hill numbers. Phil Trans R Soc B, 2010, 365: 3599–3609
31 Chao A, Chiu C H, Jost L. Unifying species diversity, phylogenetic diversity, functional diversity, and related similarity and differentiation measures through Hill numbers. Annu Rev Ecol Evol Syst, 2014, 45: 297–324
32 Faith D P. Conservation evaluation and phylogenetic diversity. Biol Conserv, 1992, 61: 1–10
33 Rao C R. Diversity and dissimilarity coefficients: A unified approach. Theor Popul Biol, 1982, 21: 24–43
34 Anderson D R. Model Based Inference in the Life Sciences: A Primer on Evidence. Berlin: Springer, 2007
35 R Core Team. R: A Language and Environment for Statistical Computing. Vienna: R Foundation for Statistical Computing, 2023
36 Zhou H, Li B G, Lv Y Z, et al. Multifractal characteristics of soil pore structure under different tillage systems (in Chinese). Acta Pedol Sin, 2010, 47: 1094–1100 [周虎, 李保国, 吕贻忠, 等. 不同耕作措施下土壤孔隙的多重分形特征. 土壤学报, 2010, 47: 1094–1100]
37 Zhang Z T, Li Y, Liu G H, et al. Dynamic research on spatial variability of cultivated soil organic matter in Changji Prefecture, Xinjiang (in Chinese). Geogr Res, 2021, 40: 643–656 [张兆彤, 李源, 刘国宏, 等. 新疆昌吉州耕地土壤有机质空间变异动态研究. 地理研究, 2021, 40: 643–656]
38 Ren R R, Xia J B, Zhang S Y, et al. Fractal characteristics of soil particles in shrub-grass communities in the Chenier of the Yellow River Delta (in Chinese). Sci Soil Water Conserv, 2020, 18: 48–58 [任冉冉, 夏江宝, 张淑勇, 等. 黄河三角洲贝壳堤灌草群落的土壤颗粒分形特征. 中国水土保持科学, 2020, 18: 48–58]
39 Ding Z Q, Xu G R, Zhang S, et al. Scaling laws of altitudinal pattern of soil fauna diversity in Dongling Mountain, Beijing, China (in Chinese). Chin J Appl Ecol, 2021, 32: 4272–4278 [丁彰琦, 徐国瑞, 张霜, 等. 北京东灵山土壤动物多样性海拔格局的尺度推绎规律. 应用生态学报, 2021, 32: 4272–4278]
40 Mandelbrot B B. Negative fractal dimensions and multifractals. Physica A, 1990, 163: 306–315
41 Yakimov B N, Gelashvili D B, Solntsev L A, et al. Nonconcavity of mass exponents' spectrum in multifractal analysis of community spatial structure: The problem and possible solutions. Ecol Complex, 2014, 20: 11–22
42 Galván-Cisneros C M, Villa P M, Coelho A J P, et al. Altitude as environmental filtering influencing phylogenetic diversity and species richness of plants in tropical mountains. J Mt Sci, 2023, 20: 285–298
43 Zhou J G, Li L, Wei S G. Influencing factors of functional redundancy and functional vulnerability of common and occasional species in South Asian tropical forests (in Chinese). Acta Ecol Sin, 2024, 44: 699–711 [周景钢, 李林, 魏识广. 南亚热带森林常见种和偶见种的功能多样性特征. 生态学报, 2024, 44: 699–711]

Summary for “南亚热带常绿阔叶林物种多样性与谱系多样性的多重分形分析”

Multifractal analysis of species diversity and phylogenetic diversity in south subtropical evergreen broad-leaved forests

Yuhang Yin[1,2], Lin Li[3], Shiguang Wei[1,2*], Jinggang Zhou[4,5,6], Zhifeng Wen[4,5,6], Jianjun Zhong[1,2], Yi Zhao[3] & Yan Hu[1,2]

[1] *Key Laboratory of Ecology of Rare and Endangered Species and Environmental Protection, Ministry of Education, Guangxi Normal University, Guilin 541006, China;*
[2] *Guangxi Key Laboratory of Landscape Resources Conservation and Sustainable Utilization in Lijiang River Basin, Guilin 541006, China;*
[3] *College of Life and Environmental Science, Guilin University of Electronic Technology, Guilin 541004, China;*
[4] *South China Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510650, China;*
[5] *South China National Botanical Garden, Guangzhou 510650, China;*
[6] *Key Laboratory of Vegetation Restoration and Management of Degraded Ecosystems, South China Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510650, China*
* Corresponding author, E-mail: argentriver@163.com

Patterns of species diversity and phylogenetic diversity at the community level are a major focus of current ecological research, and correctly revealing the scale effects of these patterns is of great significance for characterizing their spatial distributions and understanding the mechanisms of biodiversity formation. Traditional ecological methods cannot accurately describe the cross-scale complexity of species' spatial distribution patterns, but fractals are an excellent tool for explaining complex structures and scale effects. However, traditional fractal analysis only uses a single fractal dimension, which is not enough to comprehensively describe the fractal characteristics of community diversity patterns. Multifractal analysis, which consists of a series of spectral lines composed of fractal dimensions that express the fractal characteristics of species, is a better method for quantitatively describing the complexity of species diversity patterns and spectral diversity patterns in forest communities, as well as for deepening our understanding of the roles that ecological processes play at different scales. Therefore, multifractal analysis has incomparable advantages over traditional fractal analysis. Although multifractal analysis of species diversity provides some insights into diversity patterns, it is limited by the fact that it only considers the relative abundance of species and not the length of their evolutionary history, so it does not truly characterize interspecific differences. In order to more comprehensively understand the characteristics of community diversity patterns, it will be necessary to apply multifractal analysis to phylogenetic diversity patterns. In this study, we selected a sample plot 20 hm^2 in size in the Dinghushan Nature Reserve, Guangdong Province, and we used the multifractal method to study the diversity patterns of species and phylogeny in the plot. The results showed that: (1) The spatial distribution patterns of species diversity and phylogenetic diversity in the South Asian tropical broad-leaved evergreen forest community were characterized by multiple fractals at the local scale. The spatial distributions of the dominant and rare species groups in the community were not uniform. (2) The richness and length of evolutionary history of the very dominant species group in the South Asian tropical broad-leaved evergreen forest community showed a decreasing trend, the length of evolutionary history of the very rare species group showed a decreasing trend, and the rate of change of its richness showed a decreasing trend, which may have been due to the influence of the altitudinal gradient, where an increase in altitude negatively impacts species richness and phylogenetic diversity. (3) The spatial distribution pattern of species described by the multifractal analysis of phylogenetic diversity was more detailed than that depicted by the multifractal analysis of species diversity, and this was mainly reflected in the characterization of the changes in the richness of the very rare species group and the length of evolutionary history. Multifractal analysis provides us with a convenient way to describe the composition and spatial pattern of community species groups, effectively revealing the patterns of species diversity and phylogenetic diversity in forest communities. This finding is of great significance for the conservation of species, showing their important contributions to the ecosystem and to the maintenance of ecosystem stability.

south subtropical evergreen broad-leaved forest, species diversity, phylogenetic diversity, multifractal, spatial distribution pattern

doi: 10.1360/TB-2023-1110