

应用生态学报

Chinese Journal of Applied Ecology

ISSN 1001-9332, CN 21-1253/Q

《应用生态学报》网络首发论文

题目: 北京东灵山土壤动物多样性海拔格局的尺度推绎规律
作者: 丁彰琦, 徐国瑞, 张霜, 张育新, 马克明
DOI: 10.13287/j.1001-9332.202112.030
收稿日期: 2021-01-30
网络首发日期: 2021-09-03
引用格式: 丁彰琦, 徐国瑞, 张霜, 张育新, 马克明. 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.
<https://doi.org/10.13287/j.1001-9332.202112.030>



网络首发: 在编辑部工作流程中, 稿件从录用到出版要经历录用定稿、排版定稿、整期汇编定稿等阶段。录用定稿指内容已经确定, 且通过同行评议、主编终审同意刊用的稿件。排版定稿指录用定稿按照期刊特定版式(包括网络呈现版式)排版后的稿件, 可暂不确定出版年、卷、期和页码。整期汇编定稿指出版年、卷、期、页码均已确定的印刷或数字出版的整期汇编稿件。录用定稿网络首发稿件内容必须符合《出版管理条例》和《期刊出版管理规定》的有关规定; 学术研究成果具有创新性、科学性和先进性, 符合编辑部对刊文的录用要求, 不存在学术不端行为及其他侵权行为; 稿件内容应基本符合国家有关书刊编辑、出版的技术标准, 正确使用和统一规范语言文字、符号、数字、外文字母、法定计量单位及地图标注等。为确保录用定稿网络首发的严肃性, 录用定稿一经发布, 不得修改论文题目、作者、机构名称和学术内容, 只可基于编辑规范进行少量文字的修改。

出版确认: 纸质期刊编辑部通过与《中国学术期刊(光盘版)》电子杂志社有限公司签约, 在《中国学术期刊(网络版)》出版传播平台上创办与纸质期刊内容一致的网络版, 以单篇或整期出版形式, 在印刷出版之前刊发论文的录用定稿、排版定稿、整期汇编定稿。因为《中国学术期刊(网络版)》是国家新闻出版广电总局批准的网络连续型出版物(ISSN 2096-4188, CN 11-6037/Z), 所以签约期刊的网络版上网络首发论文视为正式出版。

北京东灵山土壤动物多样性海拔格局的尺度推绎规律

丁彰琦^{1,2} 徐国瑞³ 张霜¹ 张育新¹ 马克明^{1,2}✉

(¹中国科学院生态环境研究中心城市与区域生态国家重点实验室, 北京 100085; ²中国科学院大学, 北京 100049; ³中国科学院西双版纳热带植物园热带森林生态学重点实验室, 云南勐腊 666303)

*通信作者 马克明, E-mail: mkm@rcees.ac.cn

摘要 识别群落内部各类群多样性格局的复杂性是生态学家面临的挑战。尺度推绎规律是揭示复杂生态结构的有效途径之一。本研究利用多重分形的方法探索了海拔梯度上土壤动物多样性格局的尺度推绎规律, 并对比分析了凋落物层和土壤层之间多重分形谱的差异。结果表明, 与之前对植物群落的分析结果相似, 土壤动物多样性尺度推绎规律同样具有幂律特征, 如丰富度、Shannon 多样性的指数和 Simpson 多样性的倒数。凋落物层和土壤层中不同相对多度土壤动物的丰富度也具有幂律尺度推绎规律。凋落物层和土壤层中土壤动物多样性格局都具有多重分形特征, 但凋落物层中多样性的分形结构比土壤层更均匀, 且两层间优势类群与稀有类群的尺度推绎特征在多重分形谱上具有不同格局。总体而言, 我们发现幂律尺度推绎规律对于有着较高丰富度与多度的土壤动物同样存在, 这有助于我们揭示地下生物多样性的空间分布机制。

关键词 土壤动物; 生物多样性; 尺度推绎规律; 多重分形; 海拔

DOI: 10.13287/j.1001-9332.202112.030

Scaling laws of altitudinal pattern of soil fauna diversity in Dongling Mountain, Beijing, China

DING Zhang-qi^{1,2}, XU Guo-rui³, ZHANG Shuang¹, ZHANG Yu-xin¹, MA Ke-ming^{1,2}✉

(¹State Key Laboratory of Urban and Regional Ecology, Research Center for Eco-Environmental Sciences, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100085, China; ²University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China; ³CAS Key Laboratory of Tropical Forestry Ecology, Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Mengla 666303, Yunnan, China)

Abstract Identifying the complexity of the diversity pattern of various taxa within a community is challenge for ecologist. Scaling laws is one of the suitable ways to detecting the complex ecological structure. In this study, we explored the scaling laws of the diversity pattern of soil fauna along an altitudinal gradient by multifractal analysis, and compared the difference of multifractal spectra between the litter and the soil layers. The results showed that, similar to the previous analysis results of plant communities, the power law scaling law was also existed for soil fauna diversity, *i.e.*, Richness, the exponential of Shannon's Diversity Index, and the inverse Simpson's Diversity Index. In addition, we found that power law scaling law also existed for the richness changes of different relative abundance species in both litter and soil layers. Although multifractal characteristics existed for both litter layer and soil layer of soil fauna diversity, the fractal structure of the diversity in the litter layer was more evenness than that in the soil layer, and the scaling properties of dominant and rare species showed different patterns in multifractal spectra between litter layer and soil layer. In conclusion, we found that the power law scaling laws also existed for soil fauna diversity which had high richness and abundance along altitudinal gradient which would help us uncovering the spatial distribution mechanism of belowground biodiversity.

Key words soil fauna; biodiversity; scaling laws; multifractal; altitude

收稿日期: 2021-01-30

基金项目: 本文由国家自然科学基金项目(31470481)资助

作者简介: 丁彰琦, 男, 1989 年生, 博士研究生. 主要从事土壤动物多样性与植物的互作网络以及凋落物分解研究. E-mail: zqding_st@rcees.ac.cn

Fund: This work was supported by the National Natural Science Foundation of China (31470481).

网络首发时间: 2021-09-03 09:35:03 网络首发地址: <https://kns.cnki.net/kcms/detail/21.1253.Q.20210902.1807.001.html>

确定群落的空间分布格局是了解群落生态过程的首要步骤^[1]。而由于物种空间分布的跨尺度特性,找到群落内物种多样性格局中复杂的内在规律就显得非常重要^[2-4]。尺度推绎规律是指生态现象与尺度间的确定性关系^[5],而发掘与验证系统或群落内的潜在规律是进行尺度推绎的最有效的途径之一^[6-7]。以往对于群落水平空间格局的尺度研究多是基于移动窗口的理念进行计算,例如建立在局部样方方差上的多尺度排序(multiscale ordination)^[8]、小波分析(wavelet)^[9]、基于分形维数的半方差分析(semivariogram)^[10]以及谱分析(spectral analysis)^[11]等。但是,这些方法的实质都是用来确定种群或群落空间分布格局的特征尺度及其相应的强度,并没有将尺度作为变量来深入探讨多样性空间分布中的潜在尺度推绎规律。

分形分析是描述具有空间自相似性系统的一种最有效的工具,已经在各研究领域取得一系列成果,得到了很多用常规分析方法无法检测到的特征^[12-14]。常用的单分形系统一般用来探索内部结构元素的幂律关系,通过计算被研究对象的分形维数来衡量系统的自组织格局规律^[15]。如常见的指数-分形维数模式:种-面积关系($S=cA^z$)^[16],群落内物种丰富度与总多度($S=N^k$)^[17]。而基于单个尺度推绎指数的“分形维数”的多重分形谱^[18](如 Rényi 维数谱, Rényi dimensions spectra),则通过结合传统的多样性分析,系统地包含了各维度的分形集,考虑了研究对象的异质性,因而可以更好地展示自然系统中种群或者群落多样性空间格局的多尺度复杂特性^[19-20]。

多重分形分析可以用来描述群落中类群的组成及其空间格局,这与土壤动物多样性的量化以及空间分布直接相关,是理解土壤动物空间分布的多尺度特性过程中非常有前景的方法^[19]。已经有研究对植物类群及其在不同背景条件下群落空间格局的分形特征进行过探讨^[21],但目前还没有在土壤动物类群中进行相应的研究。土壤动物有着较高的丰富度与多度^[22],其中各类群的海拔分布多样(如基于丰富度指数表现出的“钟形”、“递减”与“递增”格局)^[23-24],但这些多样性格局又如何随着空间尺度改变目前尚不清楚。如在海拔梯度上土壤动物的 Shannon 多样性如何随尺度改变,是线性变化,还是存在像种-面积一样的幂律关系?群落中优势类群与稀有类群的多样性随尺度的变化规律是否一致?此外,不同土壤动物类群的多度差异较大,群落内优势类群与稀有类群的组成是否也存在类似的幂律特征,在海拔梯度上又是否仍然能够保持同样的规律?这些问题都尚没有明确的答案,限制了我们在不同尺度上对土壤动物空间格局以及群落装配机制的了解。我们希望本研究能有助于挖掘土壤生态系统中的物种组成及其空间分布格局的内在规律。

本文以土壤动物为研究对象,利用在东灵山森林生态系统中设置的海拔样带,通过多重分形对比探索凋落物层和土壤层中土壤动物多样性的海拔格局是否遵循相同的尺度推绎规律(如幂函数),以及群落中不同多度类群的组成是否也存在类似的幂律变化,希望有助于加深对群落装配机制的了解。

1 研究地区与研究方法

1.1 研究区概况

试验样地位于北京市东灵山,在北京森林生态系统定位研究站附近(40°00'—02'N, 115°26'—30'E)。研究区属暖温带半湿润大陆季风气候,年均气温为 5~10 °C,年平均降水量约 500~600 mm,主要降水期为每年 7—8 月。研究区内土壤属于山地棕壤,土层厚度一般在 50 cm 左右,地表有 2~5 cm 枯枝落叶层,暗棕灰色腐殖质层约 15~20 cm。植被以暖温带落叶阔叶林和针叶林为主,其中栎属(*Quercus* spp.)植物是地带性植被。

1.2 样地设置与样品收集

于研究区内选择 10 个以辽东栎(*Quercus wutaishansea*)林为主的山体,沿各山体的西向坡设置了 10 m 宽、长度不等、海拔梯度相连的样带。将每个样带分割为 10 m×10 m 大小的基本调查样方,在其内部随机选取 3 个 0.6 m×0.6 m 的小样方,用布袋收集小样方内的凋落物(期间用手捡法收取大型土壤动物);另用内径为 8 cm 的土钻采集 6 个深 10 cm 的土壤样品放入布袋中。于实验室采用改良的 Berlese-Tullgren 干漏斗法(选取 60 W 灯泡作为光源与热源,约 50 °C 下连续烘 48 h)分别分离收集两层

中的中小型干生土壤动物,存放于 70.0%的酒精密封遮光小瓶中。然后在显微镜下完成土壤动物的鉴定(除前气门亚目和中气门亚目外,其他类群均鉴定至科或形态种水平)和计数^[25]。其中野外试验在 2013 年 7—8 月间完成。

1.3 多重分形特征的计算

为了便于计算和展示,选择样带中的 96 个连续样方(海拔范围为 1147~1770 m)进行分形维数的计算,且将凋落物层与土壤层分开计算。计算过程基于 Evertsz & Mandelbrot 提出的“计盒维数”算法^[26],主要原理和过程如下:

首先,利用分割尺度 ε 下的质量概率来表征这 96 个样方的局部特征,其中分配函数采用矩方法求解,因此每个格子中的多样性矩为 $M_q = \sum_{i=1}^S P_i^q$, S 为类群数, P_i 为相对多度, q 为统计矩的阶数。基于常用的 Hill 多样性指数 $H_q = \left(\sum_{i=1}^S P_i^q \right)^{1/(1-q)}$, 可以得到多样性信息指数 $I_q(\varepsilon) = M^{1/(1-q)}$ 。

因此,当 $q=0$ 时, I_q 相当于丰富度指数; $q=1$ 时, $I_q=e^H$, 为 Shannon 多样性的指数; 而当 $q=2$ 时, I_q 为 Simpson 多样性的倒数。在分形结构中,多样性矩 M_q 与分割尺度 ε 的关系符合幂律分布:

$M_q \sim \varepsilon^{\tau(q)}$, 其中 $\tau(q)$ 为质量指数。假设各类群多度分布均匀, 则 $M_q = \sum_{i=1}^S \left(\frac{1}{S} \right)^q = S^{1-q}$; 而基于种-面积假说, 存在 $S=cA^z$ 。因此, $cA^{z(1-q)} \sim \varepsilon^{\tau(q)}$, 则可获得 $\tau(q)=z(1-q)$ 的线性质量指数谱, 而广义分形维数就是衡量 $\tau(q)$ 偏离线性的程度:

$$D_q = \lim_{\varepsilon \rightarrow \infty} \frac{1}{1-q} \frac{\log M_q}{\log \varepsilon} = \frac{\tau(q)}{1-q}, \quad q \neq 1$$

$$D_q = \lim_{\varepsilon \rightarrow \infty} \frac{-\sum_{i=1}^S P_i * \log P_i}{\log \varepsilon}, \quad q = 1$$

另外,由于多样性信息指数 $I_q(\varepsilon) = M^{1/(1-q)} \sim \varepsilon^{\tau(q)/(1-q)} \sim \varepsilon^{D_q}$, 因此 D_q 就可以用 $\ln(I_q)$ 与 $\ln(\varepsilon)$ 线性拟合的斜率来获得, 可利用 R^2 与 P 值来检验评价拟合情况, 而 q 与 D_q 的拟合图就是广义分形维数谱^[19](Generalized dimensions spectrum)。其中对应的每一个点 D_q 都代表着不同的多样性-面积幂律关系中的尺度推绎指数。例如, D_0 为计盒维数或容量维数, 它代表了格子中非零值的维度; D_1 是信息维数, 它同时考虑了多度信息; D_2 称作关联维数; 同时也分别是丰富度指数、Shannon 多样性的指数、Simpson 多样性的倒数与面积关系的尺度推绎指数。阶数 q 决定了高多度和低多度类群对多样性矩的相对贡献, 当 $q>0$ 时, 优势类群的分布信息将被放大; 相反地, 当 $q<0$ 时则稀有类群的分布信息则会被放大; $q=0$ 则对应了广义分形维数 D_0 。

此外, 可以通过同时考虑了类群相对多度的幂律分布特性($P_i \sim \varepsilon^{\alpha_i}$)建立的多重分形谱(Multifractal spectrum)来展示群落组成结构的多重分形特征^[27], 其中 Hölder 奇异指数 α 和多重分形谱函数 $f(\alpha)$ 可经 Legendre 变换获得:

$$\begin{cases} \alpha(q) = -\frac{d}{dq} \tau(q) \\ f(\alpha) = q * \alpha(q) + \tau(q) \end{cases}$$

多重分形谱中位于左半支的上升线代表的是优势类群($q>0$), 右半支的下降线代表了稀有类群($q<0$), $f(\alpha)$ 则反映了相应类群的丰富度变化率, 顶部则对应的是 $q=0$, 且其纵坐标 $\max(f)$ 等于广义分形维数 D_0 。

由此, 我们可以通过不同指标来分析土壤动物群落海拔格局分形结构的不规则程度, 数据的不均匀程度、离散程度, 以及群落内不同多度类群的丰富度组成情况等。例如, 多重分形维数谱 [$f(\alpha)$ - α 曲线] 的宽度能够表征群落内部各类群多度的不规则程度, 即优势类群和稀有类群的差异幅度。广义分形维数谱 (D_q - q 曲线) 则可以反群落内多样性数据的不均匀程度, 曲线越陡, 群落内优势类群与稀有类

群的多样性随尺度的变化差异就越大。群落内类群多度数据的离散程度采用 D_1/D_0 值来定量反映。 D_1/D_0 值越接近于 1, 群落种多度数据的离散程度就越高^[18]。

文中多重分形特征的计算与拟合检验以及秩-多度曲线和所有作图过程都于 R(3.5.3) 软件中进行。

2 结果与分析

以取样尺度面积分别为 $20\text{ m}\times 10\text{ m}$ 、 $40\text{ m}\times 10\text{ m}$ 、 $80\text{ m}\times 10\text{ m}$ 、 $160\text{ m}\times 10\text{ m}$ 、 $320\text{ m}\times 10\text{ m}$ 进行了丰富度和相对多度的实例展示。由图 1 可知, 凋落物层与土壤层中土壤动物群落丰富度沿海拔梯度的变化在不同尺度下具有一定的相似性, 其变化趋势只在较大尺度上才比较明显。不同尺度下凋落物层和土壤层中土壤动物的相对多度存在一定差异, 但在相同层的不同尺度之间变化趋势相近。

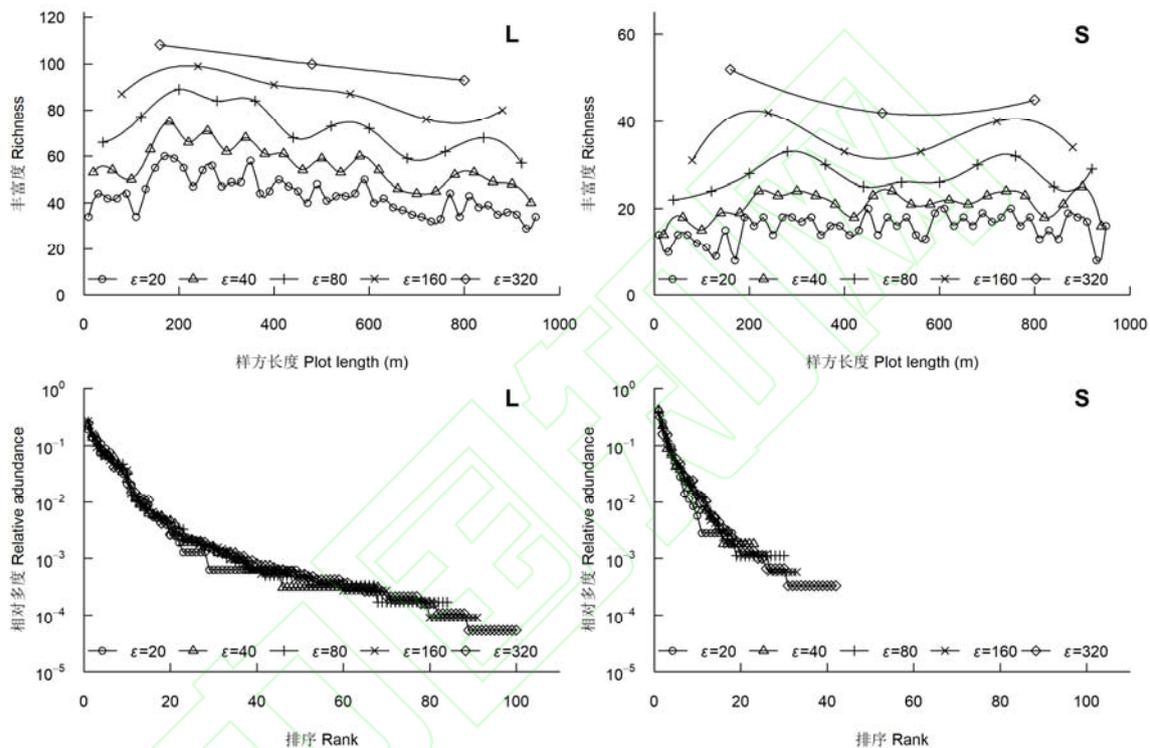


图 1 不同取样单元大小的丰富度和相对多度

Fig. 1 Richness and relative abundance of litter and soil layers at different sampling sizes.

L: 凋落物层 Litter layer; S: 土壤层 Soil layer. 下同 The same below. ϵ : 取样单元大小 The sampling size.

研究结果表明, $\ln(I_q)$ 与 $\ln(\epsilon)$ 在两层中都有着很好的线性拟合 ($P < 0.001$)。由图 2 可知, 当 $q = -1$ 时, 土壤层中的多样性信息指数 I_{-1} (考虑并放大了稀有类群的多度信息) 与尺度 ϵ 的双对数拟合线的斜率 (0.6889) 大于凋落物层 (0.5067)。即随着空间尺度的增大, 土壤层中稀有类群的发现率要高于凋落物层。当 $q = 0$ 时, 与凋落物层相比, 土壤层中的多样性信息指数 I_0 (丰富度) 与空间尺度 ϵ 的双对数拟合线的斜率更大, 因此在图 3 中土壤层的 D_0 (0.3767) 也大于凋落物层 (0.2591)。即随着空间尺度的增大, 土壤层中丰富度的增加率高于凋落物层。当 $q = 1$ 时, 土壤层中的多样性信息指数 I_1 (考虑并放大了优势类群的多度信息) 与尺度 ϵ 的双对数拟合线的斜率 (0.0572) 略大于凋落物层 (0.0469), 但明显小于 $q = 0$ 时的斜率。因此在图 3 中, 土壤层的 D_1 也略大于凋落物层。即随着空间尺度的增大, 土壤层中优势类群的发现率要高于凋落物层。

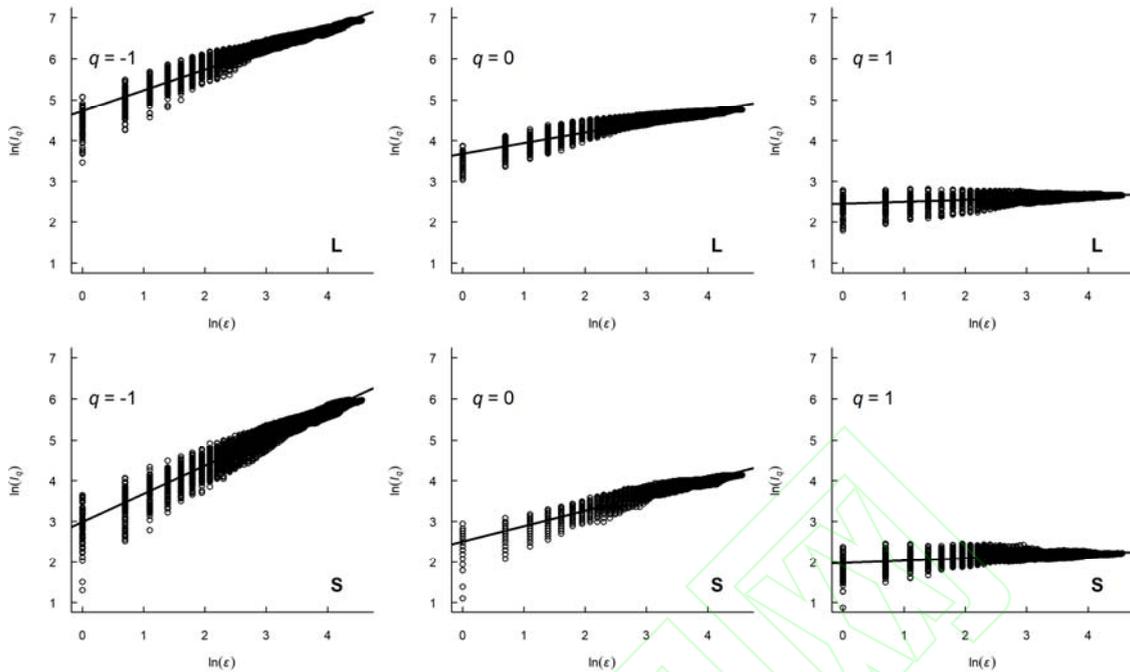


图2 两层中土壤动物群落的 $\ln(I_q)-\ln(\epsilon)$ 线性拟合
 Fig.2 $\ln(I_q)-\ln(\epsilon)$ linear fitting of soil fauna in different layers ($q=-1, 0, 1$).

$\ln(I_q)$: 信息指数的自然对数 The natural logarithm of the information index; $\ln(\epsilon)$: 取样单元大小的自然对数 The natural logarithm of the sampling size.

在凋落物层中, $q=0$ 和 1 时均有很好的拟合效果 ($P<0.001$), 相应的维数为 $D_0=0.2591$ 、 $D_1=0.0469$, $D_1/D_0=0.1811$ 。在土壤层中 $q=0$ 和 1 时的拟合效果也都较好 ($P<0.001$), 相应的维数值为 $D_0=0.3767$ 、 $D_1=0.0572$, $D_1/D_0=0.1519$ 。 D_1/D_0 比值在两层中都明显低于 1 , 表明两层中土壤动物类群的多度数据离散程度都很低, 即优势类群多度占比很高, 多度数据集中在某些优势类群。其中, D_1/D_0 比值在凋落物层中略大于土壤层, 表明凋落物层中土壤动物多度数据的离散程度略高于土壤层, 但相差不大。

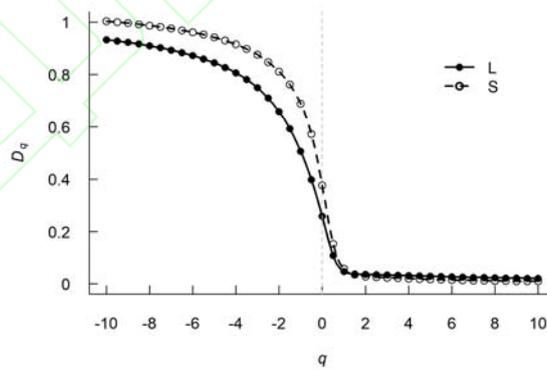


图3 两层中土壤动物群落的广义分形维数谱
 Fig.3 Generalized dimensions spectrum of soil fauna in two layers.

D_q : 广义分形维数 Generalized dimension; q : 统计矩的阶数 Order of moment.

当 D_q-q 拟合线水平, 即 D_q 为常数, 意味着群落的多样性海拔变化的分形结构分布均匀, 优势类群与稀有类群随空间尺度增加的变化幅度相似。但由图 3 可知, 两层中土壤动物群落的广义分形维数谱均为曲线, 且变化趋势相似, 表明两层中多样性海拔格局的分形结构都不均匀, 即内部优势类群与稀有类群的多样性随尺度的变化规律存在差异。两层的 D_q 都随 q 的增加而降低, 而且与凋落物层相

比, 土壤层的曲线更陡, 这主要是由于稀有类群贡献大的部分所导致的, 优势类群大的贡献部分与凋落物层的变化相似。这表明, 与凋落物层相比, 土壤层中稀有类群多样性海拔格局的分形结构的不均匀程度更高。稀有类群 D_q 随 q 在逐渐升高, 表明其多样性依然在随空间尺度而增大; 而优势类群的 D_q 则很快接近于 0, 表明较小的空间尺度就能收集到大多数优势类群的多样性信息。总体而言, 凋落物层中的土壤动物, 无论稀有还是优势类群的多样性信息在海拔梯度上的分布都比土壤层更加均匀, 特别是土壤层中的稀有类群可能存在明显的“多斑块”式海拔格局。

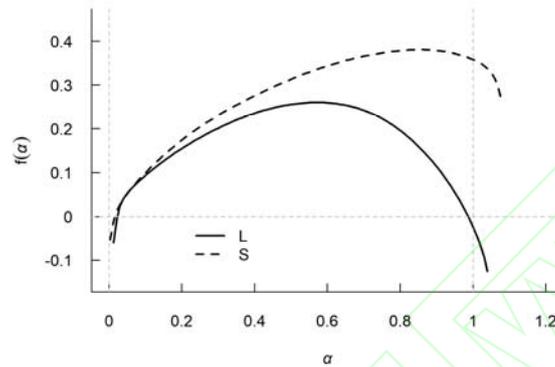


图 4 两层中土壤动物群落的多重分形谱
Fig.4 Multifractal spectrum of soil fauna in two layers.

$f(\alpha)$: 多重分形谱函数 Multifractal spectrum function; α : 奇异指数 Singularity index.

与典型的多重分形谱相似, 凋落物层中是呈明显的“钟形”变化, 表明在各 Hölder 奇异指数 α 子集内部的丰富度组成存在一定的自相似性, 但土壤层中的“钟形”则并不明显, 意味着其内部丰富度的幂律特征不明显(主要是右侧代表的稀有类群)。土壤层的谱线左侧起点与凋落物层相似且都小于 0, 但顶点高于凋落物层, 且左侧上升支和右侧下降支的 $f(\alpha)$ 都高于凋落物层(凋落物层中的 $f(\alpha_{\max})$ 为负值), 表明在土壤层中丰富度变化率要明显高于凋落物层(这种差异在图 3 中也有一定的体现)。虽然两层间多重分形谱有一定的差异, 但凋落物层和土壤层的 α_{\min} 和 α_{\max} 范围相似, 分别为 0.0126、1.039 和 0.0033、1.078; 且各自的 $\Delta\alpha$ 值也相似, 分别为 1.026 和 1.074, 表明两层中稀有程度和优势程度间的差异幅度也较为相似, 均匀度相近。二者的 $\Delta f = f(\alpha_{\max}) - f(\alpha_{\min})$ 值也不同, 凋落物层中为 -0.0661, 表明极稀有类群的丰富度变化率要略低于极优势类群; 土壤层中为 0.3109, 表明极稀有类群的丰富度变化率要明显高于极优势类群。

3 讨论

分形几何是探索系统内部自相似特性的良好分析途径^[28-29], 但以往的研究缺乏在土壤生态系统中对各分类群多样性空间格局的尺度变化做相应的探讨, 而且单分形维数分析对群落结构的揭示度也不够, 限制了我们对其内部生物多样性格局的全面解析。与之前对山地生态系统中乔灌木及草本植物的分析结果不同, 土壤动物群落中多度格局的海拔分布在不同尺度之间的差异并不明显(图 1)。本研究发现, 虽然土壤动物有着体型较小、丰富度与多度较高的特性^[30], 沿海拔梯度分布也多样化^[31], 但其多样性格局在空间上都存在一定的自相似特性, 这与在乔灌木和草本植物中检测到的结果较为类似^[6]。本研究结果表明, 如大量研究所证实的物种丰富度与面积的幂律关系, 多样性指数如 Shannon 多样性的指数和 Simpson 指数的倒数都与空间尺度存在幂律关系, 对于其他阶数 q 所对应的放大了不同相对多度信息的多样性指数(图 3 中每一个分形维数 D_q 都是一个潜在的多样性指数维)也同样具有类似的尺度推绎规律。

本研究发现, 尽管两层之间多度数据的均匀度以及不同相对多度类群的丰富度变化率存在一定差异(图 4), 但其多样性空间格局的尺度幂律特性在凋落物层和土壤层中仍然适用, 并且两层中土壤动物多样性的海拔格局都存在明显的多重分形特征(图 3 中的广义分形维数呈“递减”曲线分布)。对东

灵山海拔梯度上乔灌木及草本的研究已表明,地上植被多样性格局也同样随尺度变化存在幂律特性^[21],可能通过资源输入的方式导致土壤动物多样性的海拔格局也有着类似的尺度推绎规律。另外,土壤自身的理化性质也存在一定的分形结构^[32-33],但是目前还缺乏沿海拔梯度进行的研究来区分海拔所带来的影响,仍需要进一步探讨其形成原因。尤其在土壤层中,尽管整个海拔样带中稀有类群的丰富度变化率与同层的优势类群、凋落物层中的典型幂律特性都有着明显的差异,沿海拔梯度存在更明显的“斑块”式分布格局,但依然随尺度呈现幂律变化。与常用的 Rényi 多样性指数以及 Hill 多样性指数相比,多重分形谱可以从更深层次展示群落内部不同相对多度下多样性的变化情况。

另外,本文也证实,虽然海拔作为各类环境因子的综合梯度,分布于其上的土壤动物各类群的响应机制也各不相同,但在群落水平上,土壤动物各类群在对海拔变化做出响应的同时,其多样性的空间格局依然存在很强的自相似性,与空间尺度间有着经典的幂律关系^[34]。因此,基于目前对多个类群的研究,群落水平上多样性与尺度的幂律关系可能是一种具有普适性的多样性统计规律。但是也有研究表明尺度推绎规律同样存在一定的尺度依赖性^[35],未来还需要以土壤动物为对象,在其他(更大或者更小)空间尺度上探讨这一规律。

4 结论

本研究发现,在海拔梯度上,1)土壤动物多样性的空间格局存在多重分形特性,其丰富度与尺度具有很强的幂律关系,同时该尺度推绎规律对于群落的其他潜在多样性指数也同样适用,如 Shannon 多样性的指数和 Simpson 指数的倒数;2)凋落物层和土壤层中多样性与尺度的幂律关系相似,但在 $q < 1$ 前存在一定的差异,且土壤层中基于相对多度的各类群丰富度变化幂律特性弱于凋落物层,变化速率更大。另外,两层之间稀有类群的多样性差异大于优势类群,还需要进一步细化分析其中的原因以发掘其背后的生态学价值。我们建议未来整合更多的生物类群(如丰富度、多度更高且分布格局更复杂的微生物群落),以更全面地认识生物多样性的空间分布格局与多物种的聚集机制。

责任编辑 张晓珂

责任编辑 肖红

参考文献

- [1] Dale MR. *Spatial Pattern Analysis in Plant Ecology*. Cambridge, UK: Cambridge University Press, 2000
- [2] 周红章, 于晓东, 罗天宏, 等. 物种多样性变化格局与时空尺度. 生物多样性, 2000, 8(3): 325-336 [Zhou H-Z, Yu X-D, Luo T-H, et al. How does species diversity change? Spatio-temporal patterns and scales. *Biodiversity Science*, 2000, 8(3): 325-336]
- [3] 郭忠玲, 马元丹, 郑金萍, 等. 长白山落叶阔叶混交林的物种多样性、种群空间分布格局及种间关联性研究. 应用生态学报, 2004, 15(11): 2013-2018 [Guo Z-L, Ma Y-D, Zheng J-P, et al. Biodiversity of tree species, their populations' spatial distribution pattern and interspecific association in mixed deciduous broadleaved forest in Changbai Mountains. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2004, 15(11): 2013-2018]
- [4] 闫海冰, 韩有志, 杨秀清, 等. 华北山地典型天然次生林群落的树种空间分布格局及其关联性. 生态学报, 2010, 30(9): 2311-2321 [Yan H-B, Han Y-Z, Yang X-Q, et al. Spatial distribution patterns and associations of tree species in typical natural secondary mountain forest communities of Northern China. *Acta Ecologica Sinica*, 2010, 30(9): 2311-2321]
- [5] Niklas KJ. *Plant Allometry: The Scaling of Form and Process*. Chicago, IL, USA: University of Chicago Press, 1994
- [6] Zhang YX, Ma KM, Anand M, et al. Do generalized scaling laws exist for species abundance distribution in mountains? *Oikos*, 2006, 115: 81-88
- [7] 杨勇, 宋向阳, 刘爱军, 等. 内蒙古典型草原物种多样性的空间尺度效应及其分形分析. 草地学报, 2012, 20(3): 444-449 [Yang Y, Song X-Y, Liu A-J, et al. Scale effects and fractal analysis of species diversity in typical steppe of Inner Mongolia. *Acta Agrestia Sinica*, 2012, 20(3): 444-449]
- [8] Ver Hoef JM, Glenn-Lewin DC. Multiscale ordination: a method for detecting pattern at several scales. *Vegetatio*, 1989, 82: 59-67
- [9] Bradshaw GA, Spies TA. Characterizing canopy gap structure in forests using wavelet analysis. *Journal of Ecology*, 1992, 80: 205-215
- [10] Ver Hoef JM, Cressie N, Glenn-Lewin DC. Spatial models for spatial statistics: some unification. *Journal of Vegetation Science*, 1993, 4: 441-452
- [11] Ripley BD. Spectral analysis and the analysis of pattern in plant communities. *Journal of Ecology*, 1978, 66: 965-981
- [12] 赵玉新, 常帅, 张振兴. 地磁异常场的多重分形谱分析及构图法. 测绘学报, 2014, 43(5): 529-536 [Zhao Y-X, Chang S, Zhang Z-X. Multifractal spectrum analysis and mapping method of geomagnetic anomaly field. *Acta Geodaetica et Cartographica Sinica*, 2014, 43(5): 529-536]
- [13] 李东东, 周文磊, 郑晓霞, 等. 基于多重分形谱和支持向量机的风电机组行星齿轮箱故障诊断与研究. 电力系统保护与控制, 2017, 45(11): 43-48 [Li D-D, Zhou W-L, Zheng X-X, et al. Diagnosis and research of wind turbine planetary

- gearbox faults based on multifractal spectrum support vector machine (SVM). *Power System Protection and Control*, 2017, 45 (11): 43-48]
- [14] 颜杜民. 全断面隧道施工围岩变形多重分形特征研究. 铁道建筑, 2020, 60 (11): 56-58 [Du Y-M. Study on multifractal characteristics of surrounding rock deformation in tunnel construction with full face method. *Railway Engineering*, 2020, 60 (11): 56-58]
- [15] Mandelbrot BB. *The Fractal Geometry of Nature*. New York: WH Freeman, 1982
- [16] Tjørve E. Shapes and functions of species-area curves: A review of possible models. *Journal of Biogeography*, 2003, 30: 827-835
- [17] Harte J, Kinzing A, Green JL. Self-Similarity in the distribution and abundance of species. *Science*, 1999, 284: 334-336
- [18] Montero E. Renyi dimensions analysis of soil particle-size distributions. *Ecological Modelling*, 2005, 182: 305-315
- [19] Yakimov BN, Gelashvili DB, Zhang YX, et al. Quantification of non-power-law diversity scaling with local multifractal analysis. *Ecological Informatics*, 2018, 48: 48-59
- [20] Harte D. *Multifractals: Theory and Applications*. Boca Raton, FL, USA: Chapman and Hall/CRC, 2001
- [21] Wei SG, Li L, Huang ZL, et al. Multifractal analysis of diversity scaling laws in a subtropical forest. *Ecological Complexity*, 2013, 13: 1-7
- [22] 廖崇惠, 李健雄, 黄海涛. 南亚热带森林土壤动物群落多样性研究. 生态学报, 1997, 17 (5): 99-105 [Liao C-H, Li J-X, Huang H-T. Soil animal community diversity in the forest of the southern subtropical region, China. *Acta Ecologica Sinica*, 1997, 17 (5): 99-105]
- [23] 陈小鸟, 由文辉, 易兰. 浙江天童太白山不同海拔土壤动物的群落结构. 生态学杂志, 2009, 28 (2): 270-276 [Chen X-N, You W-H, Yi L. Community structure of soil fauna along an altitudinal gradient in Taibai Mountain of Tiantong Region, Zhejiang Province. *Chinese Journal of Ecology*, 2009, 28 (2): 270-276]
- [24] 佟富春, 金哲东, 王庆礼, 等. 长白山北坡土壤动物群落物种共有度的海拔梯度变化. 应用生态学报, 2003, 14 (10): 1723-1728 [Tong F-C, Jin Z-D, Wang Q-L, et al. Co-occurrence of soil fauna communities with changes in altitude on the northern slope of Changbai Mountain. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2003, 14 (10): 1723-1728]
- [25] 尹文英等. 中国土壤动物检索图鉴. 北京: 科学出版社, 1998 [Yin W-Y. *Pictorial Keys to Soil Animals of China*. Beijing: Science Press, 1998]
- [26] Peitgen HO, Jurgens H, Saupe D. *Chaos and Fractals: New frontiers of science*. New York, USA: Springer Science & Business Media, 2006
- [27] Borda-de-Água L, Hubbell SP, McAllister M. Species-area curves, diversity indices, and species abundance distributions: A multifractal analysis. *The American Naturalist*, 2002, 159:138-55
- [28] 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, 20 (2): 187-192 [Ma K-M, Zu Y-G. Fractal properties of the spatial pattern of *Larix gmelini* population information dimension. *Acta Ecologica Sinica*, 2000, 20 (2): 187-192]
- [29] 张娜. 生态学中的尺度问题——尺度上推. 生态学报, 2007, 27 (10): 4252-4266 [Zhang N. Scale issues in ecology: Upscaling. *Acta Ecologica Sinica*, 2007, 27 (10): 4252-4266]
- [30] Bardgett RD, van der Putten WH. Belowground biodiversity and ecosystem functioning. *Nature*, 2014, 515: 505-511
- [31] Peters MK, Hemp A, Appelhans T, et al. Predictors of elevational biodiversity gradients change from single taxa to the multi-taxa community level. *Nature Communications*, 2016, 7: 13736, <https://doi.org/10.1038/ncomms13736>
- [32] Paz-Ferreiro J, Marinho MD, de Abreu CA, et al. Soil texture effects on multifractal behaviour of nitrogen adsorption and desorption isotherms. *Biosystems Engineering*, 2018, 168: 121-132
- [33] 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 (6): 1094-1100 [Zhou H, Li B-G, Lü Y-Z, et al. Multifractal characteristics of soil pore structure under different tillage systems. *Acta Pedologica Sinica*, 2010, 47 (6): 1094-1100]
- [34] 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, 27 (12): 5038-5049 [Du H-Q, Tang M-P, Zhou G-M, et al. Linking species diversity with spatial scale dependence to spatial patterns using multifractal analysis. *Acta Ecologica Sinica*, 2007, 27 (12): 5038-5049]
- [35] Zhang YX, Ma KM, Anand M, et al. Scale dependence of the beta diversity-scale relationship. *Community Ecology*, 2015, 16: 39-47