

### 缀块性和缀块动态: II. 描述与分析

李百炼

(美国德克萨斯州农工大学)

伍业钢

(美国橡树岭国家实验室)

邬建国

(美国康奈尔大学)

Q14

Patchiness and Patch Dynamics: I. Description and Analysis. Li Bailian(Center for Biosystems Modelling, Texas A&M University, USA), Wu Yegang(Environmental Science Division, Oak Ridge National Laboratory, USA), Wu Jianguo(Section of Ecology and Systematics, Cornell University, USA): Chinese Journal of Ecology, 11(5), 1992, pp.28-37.

The state-of-the-art survey and review of theories and methods for analyzing and describing patch patterns and patch dynamics are provided in this paper. Quantitative ideas of patchiness, spatial indices and statistical, mathematical and system approaches toward patch patterns and patch dynamics are among the basic issues analyzed, especially including our recent studies on applications of integrated fractal analysis, chaos theory, cellular automata and self-organized criticality. It is demonstrated that modelling patch patterns and patch dynamics will provide us a new possible way to study heterogeneous ecosystem development and evolution across different time and space scales.

Key words: patchiness, patch pattern, patch dynamics, system modelling.

在生态学中,“缀块”(patch)的概念早已在植被群落和海洋生态系统中浮游动植物空间分布研究中广泛应用。A.S.Walt早在1947年就强调缀块在植物群落结构分析中的重要性。实际上,缀块存在于地球的任何地方。森林可被看成由干扰、各种生物和非生物因子影响产生的具有不同年龄结构的植被缀块的动态镶嵌体(mosaic);水体中营养物是由不同大小和形状缀块组成的等等。

近年来,由于景观生态学的兴起,生态干扰理论、复合种群动态(metapopulation dynamics)、生态等级结构、协同进化中缀块选择及适应性等研究的不断深入,岛屿理论、空间格局、捕食与竞争现象、生态系统过程与格局等经典研究的推广,促进了人们对生态系统空间结构关联性的极大兴趣[10,14,23,32,50]。与此同时,新的技术手段如地理信息系

统(GIS)、遥感、影像处理和卫星技术[17,44,51]的出现,新的理论方法如分维几何学(fractal geometry)[40]、渗透理论(percolation theory)[37]、细胞自动机(cellular automata)[65]、自组织临界理论(self-organized criticality(SOC))[5]等以及传统时空序列分析和数理方程研究的不断完善[30,38,37,41],提供了缀块现象的分析和描述工具和手段。此外,自然保护区的设计、生态系统层次上的环境风险评价、资源管理、生物多样性和全球变化研究以及生态学家面对时空尺度、异质性、层次性、耗散性、复杂性、不确定性、多尺度效应等,促成了要完善和发展已有的生态学理论的现实需要[10,11,14,17,35,40,45,50,55,57,60]。以上种种

作者简介:李百炼、伍业钢、邬建国,见本刊 11(4):41, 1992.

使得缀块性和缀块动态从过去单一研究中抽象出来而受到生态学界的普遍重视,而且,这些概念也已明显地拓宽了<sup>[2,5,51]</sup>。

我们关于缀块性与缀块动态的首篇已经讨论了其概念和机制<sup>[3]</sup>。在这一部分,我们着重介绍缀块描述与分析的方法。

## 一、缀块性的描述

### 1. 时空异质性与缀块性

空间或时间上的缀块性有时是明显的,但有时则很难观察。例如,野生草本植物的分布可能呈现随机格局,实际上,它是由土壤营养条件的微空间缀块异质性决定的。生物缀块的分布格局来自物理环境(如土壤类型)、非生物干扰以及生物相互作用缀块性的变异性<sup>[10,18,22,57]</sup>。温带和热带地区的潮汐和潮间潮汐群落的研究表明,由生物与非生物干扰产生的异质性是群落动态的主要动力<sup>[41,52]</sup>。湖泊和深海的底栖生物缀块的时空变异性早已为人熟知<sup>[10]</sup>。

在宏观大尺度上,环境中生境缀块类型的增加,物种多样性增加,一个生境缀块内结构复杂性增加,生态位也更丰富。而且,缀块不是静态不变的,它是随时间变化的。Franklin(1980)和Selander(1983)在研究小种群的残缺遗传效应时发现缀块大小和分布在长期演化中的重要性。Lehman(1986)的研究表明,华盛顿湖长期多污染源污水排放超过湖泊自净能力而导致浮游植物缀块发生明显的变化。因此,异质性是缀块的重要特征。正是由于缀块的时空异质性,它经常表现出等级结构、多尺度性、耗散性和不确定性等<sup>[2,21,28,50,57]</sup>。它是我们描述缀块性的一个重要出发点。就本质而言,缀块性是生物与非生物系统自身的多样性及其长期相互作用的产物。

### 2. 缀块层次

缀块的描述可根据不同层次的研究目的而不同。Forman和Gordon(1981)在景观生态学的研究中提出,表面上可用缀块的大小、形状、生物类型、数目和图案来描述。图案可以

是由多种多样的缀块所组成,例如:形状相异、大小不同、生物类型差异、不同来源、规则、随机或聚集排列的、正负相关联的、树枝状、线性的和环状的等等。从景观镶嵌体中缀块形成的机理上,缀块可分为点干扰缀块、干扰后残留缀块、环境资源缀块、人为引入缀块和暂生缀块等。在景观生态学中缀块的描述,我们认为应补充缀块的方向性和非生物类型。这二者也是描述中的重要特征,例如,不同朝阳面的森林植被缀块,光照长短及强度是不一样的;Jander(1975)综述了相当数量的水生和陆生动植物缀块分布具有方向性。此外,同一种生物在不同非生物类型的缀块中分布也有差异。

## 二、缀块性的量化

缀块性的量化主要是应用空间定量分析方法分析缀块的分布特征和空间结构关系。由于近十年来地理统计学、遥感图像处理等理论和技术的发展,已为我们提供了许多有效的和可供借鉴的方法。在生态学中,空间定量指数和点格局分析的应用最为普遍<sup>[1,2,4,15,28,57]</sup>。但由于缀块空间复杂性和绝大多数定量分析方法在应用中的局限性(主要是理论模型的条件要求过高,不能满足实际情形),使得许多现有方法难以直接应用于缀块性的空间分析。例如,传统方差分析由于其独立性假设就不适于空间数据集的分析。一般来说,对于空间资料的获取,观察不是独立的,而是空间相关联的。

下面介绍的缀块空间分析定量方法,多数是借鉴于其它学科而又处于发展阶段,还难以对其优劣作出客观评价,但我们认为至少这些方法具有一定的应用发展前景。

### 1. 空间定量指数

这方面的研究对许多国内同行并不陌生,例如Lloyd平均拥挤度、缀块性指数、Taylor幂指数、Morisita指数、Iwao指数、Clark和Evans最邻近指数(nearest neighbor index)等等<sup>[1,2,8,21,28,57]</sup>。但必须指出的是,

这些指数几乎都是空间尺度相关的, 即当改变抽样大小时, 所得到的结果是不一样的。而且有些指数的生态学合理解释有待进一步研究。

针对异质性是缀块的主要属性, 在景观生态学中已经提出了一些缀块异质性指数, 例如, 应用缀块类型及其在景观中所占面积比例计算缀块的多样性指数; 描述缀块团聚程度的聚集指数; 描述景观中同类缀块联系程度的连接度指数; 描述景观中某一生境缀块类型在给定时间和特定性质上的破碎化程度的生境破碎化 (habitat fragmentation) 指数等。此外还有缀块空间动态度量指数<sup>[4]</sup>。

我们认为, 一个缀块空间度量指标的提出, 至少应具有明确的生态学意义和良好的统计学性质, 以便检验比较。应依研究目的选择适当的指标。

## 2. 空间统计学或地理统计学

缀块的空间统计分析 (简称缀块空间分析) 包括从缀块的空间概率分布特征的检验、异质性、连续性、关联性、空间点过程、局部插值法 (kriging)、最近邻分析、区组样方差分析到缀块的模式识别、因子分析、谱分析、子波分析 (wavelet analysis)、趋势面分析、移动窗分析以及分元统计和抽样分析等等非常广泛的内容<sup>[15, 17, 20, 24, 28, 30, 38, 40, 57]</sup>。

形式上, 缀块的空间数据集可被看作为一随机过程  $Z(x)$  的抽样实践, 这里  $x$  是二维矢量。该过程我们可用累积分布函数

$$F_{Z(x)}(Z) = \text{Prob}(Z(x) \leq Z)$$

或用概率密度函数

$$f_{Z(x)}(Z) = dF/dZ$$

表示。类似地, 对两个不同位置上的缀块空间过程的相关性可用联合概率密度函数表示。

实际上, 我们通常应用该随机过程的一阶和二阶矩, 即均值

$$\hat{\mu}(x) = E\{Z(x)\}$$

和协方差

$$\begin{aligned} \hat{C}_{Z(x)}(h) &= \text{Cov}\{Z(x) \cdot Z(x+h)\} \\ &= E\{Z(x) \cdot Z(x+h)\} - \\ &\quad E\{Z(x)\} \cdot E\{Z(x+h)\} \end{aligned}$$

这里  $h$  表示两个随机变量之间的距离, 例如,

$$h = x_2 - x_1。$$

当缀块为空间同质或平稳时, 上式可简化为

$$\begin{aligned} \hat{C}_{Z(x)}(h) &= E\{Z(x) \cdot Z(x+h)\} \\ &\quad - E\{Z(x)\}^2 \end{aligned}$$

在同一位置上的协方差等于随机函数的方差, 即

$$\hat{C}_{Z(x)}(0) = \text{Var}\{Z(x)\}$$

不同位置上缀块的相关函数为

$$\begin{aligned} \hat{\rho}_{Z(x)}(h) &= \frac{\text{Cov}\{Z(x) \cdot Z(x+h)\}}{\sqrt{\text{Var}\{Z(x)\} \cdot \text{Var}\{Z(x+h)\}}} \\ &= \frac{\hat{C}_{Z(x)}(h)}{\hat{C}_{Z(x)}(0)} \end{aligned}$$

其方差函数为

$$\begin{aligned} \hat{\gamma}_{Z(x)}(h) &= \frac{1}{2} E\{[Z(x) - Z(x+h)]^2\} \\ &= \frac{1}{2} E\{Z(x)^2\} \\ &\quad + \frac{1}{2} E\{Z(x+h)^2\} \\ &\quad - E\{Z(x) \cdot Z(x+h)\} \end{aligned}$$

当随机函数平稳时,  $E\{Z(x)^2\} = E\{Z(x+h)^2\}$ , 则

$$\begin{aligned} \hat{\gamma}_{Z(x)}(h) &= E\{Z(x)^2\} - E\{Z(x) \\ &\quad \cdot Z(x+h)\} \\ &= \hat{C}_{Z(x)}(0) - \hat{C}_{Z(x)}(h) \\ &= \hat{C}_{Z(x)}(0) [1 - \hat{\rho}_{Z(x)}(h)] \end{aligned}$$

上述几个公式是目前应用于生态学研究最常见的空间统计学方法<sup>[15, 17, 38, 40, 57]</sup>。对缀块空间结构的关联性分析, 一旦得到上述三个函数, 我们不仅可以提供缀块的空间信息, 检验假设建立模型等, 而且根据方差函数还可应用局部插值法内推未抽样缀块的空间信息。这对于大尺度的生态学研究有着重要的应用价值。目前已有各种不同的局部插值算法<sup>[80, 85]</sup>, 但最简单的是点局部插值和区组局部插值。Burgess和Webster(1980)认为区组内推比点内推更为适用, 尤其当空间的关联

性不强时更是这样, 因为对生态学家来说区组的平均特征比点估计更为重要。此外, 局部插值法还可提供估计误差项和内推信息可靠性测度。联合局部插值法可以处理空间多变量交叉相关性, 结合分层抽样法和 GIS 数据, 尤其适合二维和三维缀块空间信息的内推、空间抽样的最优分层设计和分布模型的建立等。这方面的研究刚刚引起生态学家的注意, 例如, 加州大学 Santa Barbara 分校等联合组织的 GIS 和遥感资料综合环境分析研究计划, 但尚未见成形的成果发表。

尽管空间统计方法已建立了较完整的理论和方法体系, 已为缀块空间模式的识别、建模和估计提供了丰富而实用的工具, 但由于缀块的异质性、尺度相关性等, 我们应谨慎地辨识各种统计模型的条件假设同我们所研究的对象和问题是否符合, 否则就会得到错误的引导和结果。例如, 当应用方差函数时, 太大和太小的异常值会直接影响空间相关性的解释, 而方差函数的小尺度或局部均值和方差效应也会影响空间格局信息的摄取。

此外, 一些时间序列分析方法以及在气象和海洋学研究中早已应用的统计方法也已移植到空间格局的分析<sup>[8,16,20,37,57]</sup>。这些方法可以直接或稍加改进就能用于缀块的空间分析。例如, Platt 和 Denman(1975)综述了谱分析在生态学中的应用并详细研究了海洋浮游植物种群的空间组织结构<sup>[64]</sup>; Levin(1990)和 Green 等(1992)应用自相关函数和谱分析分别研究了南海和缅甸湾小虾分布格局的空间尺度, 并进一步推测最小缀块的特征尺度; Bradshaw(1991)应用子波分析俄勒冈州花旗松林冠的缀块大小。子波分析是近年来引人注目的时空序列分析的新方法, 它类似于谱分析, 但它能得到子波沿尺度大小变化的巢式层次结构<sup>[8]</sup>; Garcia-Moliner 等(1992)用缅甸湾小虾的同一资料进行子波分析发现至少存在两个不同尺度上的结构<sup>[28]</sup>; Sokal(1986)、Qden 和 Sokal(1986), Legendre 和 Fortin(1989)以及 Digby 和 Kempton(1987)等应用多元统计

方法分析空间格局及缀块大小<sup>[20,40]</sup>; Li 等(1992)提出应用事件概率相关分析空间镶嵌生态图; Matta 和 Mashell(1984)、Garcia-Moliner 等(1992)应用经验正交函数(或主成分分析)建立物理场与生物缀块的相关关系研究海洋浮游植物的变动、海平面温度和海水颜色等<sup>[28]</sup>; Cornelius 和 Reynolds(1991)应用移动窗边界分析法确定生态边界系统等等。这方面的研究目前正方兴未艾, 在缀块的空间分析中具有极大的应用潜力。

### 3. 分维几何学

分维几何学是近20年发展起来的新学科, 尤其近3年来科学界主流刊物如英国的《自然》和美国的《科学》推波助澜和大批图书的问世, 使其已与 Chaos 理论平分秋色。虽然它是数学的一个分支, 但它研究的却是自然界中常见的、变幻莫测的、不稳定和非常不规则的现象。分维的基本观点是设有特征长度、而又尺度关联和具有自相似性<sup>[49]</sup>。分维理论放弃了在数学中占统治地位的微分, 这是一个新的突破。

传统几何学认为, 点是零维, 直线是一维, 平面是二维, 而我们生存的空间却是三维。若加上爱因斯坦的时间维, 则我们居住空间是四维。这些维数都是整数, 其数字与独立变量数目的自由度是一致的, 例如, 直线上任意点可用1个实数表示, 平面上的点可用2个实数组表示, 当考虑  $n$  维空间时, 数学上也没有问题。那么, 是否可以只用一个实数表示应是二维正方形上的任意点? 回答是肯定的, 其中最好的例子是 Peano 曲线。分维几何正是从这点出发建立起描述更为复杂多样图形的理论。例如, Koch 曲线是由把全体缩小成  $1/3$  时四个相似形构成, 它的分维数  $D = \text{Log } 4 / \text{Log } 3 = 1.2618\cdots$ , 这是一个非整数。取非整数值, 对熟悉经验维数的人来说, 会觉得很奇怪, 但若觉得 Koch 曲线为一维有点太复杂, 说它是二维又嫌简单, 那么 1.2618 维却是恰当地定量了 Koch 曲线的复杂程度。正因为如此, 分维理论为缀块的几何定量描述提供了

一条新途径。它将帮助我们从小复杂景观中根据斑块大小、形状、密度、多样性、异质性、分布格局、边界特征、多尺度、自相似等中找到一个或多个分维数即斑块的尺度不变特征。

目前,分维理论已发展了各种维数,如相似性维数、Hausdoff 维数、容量维数、信息维数、Liapunov 维数、谱维数等<sup>[46]</sup>。但在斑块性研究中,由于自然界的复杂性,它们之间多数只遵循统计上的自相似性和自仿射性,我们将这类通过估计所得到的分维数统称为统计分维数。

分维数的估计方法,归纳起来主要有以下五类<sup>[7,9,17,28,28,46,48,58-68]</sup>:①应用改变粗视化程度求维数方法,最常见的是合子计数法(Box-counting method)<sup>[68]</sup>,②,根据分维测度关系来求分维数;③根据相关函数求维数的方法;④根据分布函数求维数方法;⑤根据谱函数求维数方法。

Krummel等(1987)应用分维测度关系研究了斑块形状和大小之间的关系。其模型为

$$A = \beta L^D$$

这里 $A$ 为斑块面积, $L$ 为斑块周长, $D$ 为分维数和 $\beta$ 为常数。

应用斑块面积和周长数据以及 $\text{Log}A = \text{Log}\beta + D\text{Log}L$ 线性关系即求得分维数 $D$ 。应用这一研究结果可辨识人为和自然干扰在尺度上的差异<sup>[89]</sup>。

不同尺度的观测能够得到一个斑块结构的不同方面,而一个斑块维数的变化可以看作作为斑块层次尺度转移(patch hierarchical scaling transitions)。这一事实启发我们应用分维数去区分自然界中斑块大小的层次尺度,即确定层次水平之间的边界和在每一水平内外推测的尺度法则。Bradbury等(1984)研究了澳大利亚珊瑚礁的斑块结构,发现其分维数的变化与珊瑚礁的层次组织结构是一致的<sup>[7]</sup>。Li(1991)研究植被斑块空间结构发现,分维数能预测斑块大小的层次尺度,即斑块内植物个体的平均密度和斑块间的空间格局。

应用自仿射原理并结合随机过程,分维布朗运动能产生各种二、三维景观上遵循某一个或多个分维数的复杂计算机图形。已有探讨它们与斑块空间格局关系的研究<sup>[28,34,66]</sup>。从目前发展看,我们认为它将为斑块形状和空间格局提供模拟的新工具,并可结合图像处理和GIS,与实际应用联系起来。

#### 4. 多尺度抽样与据数处理

由于斑块的异质性和多尺度效应,使得许多传统的统计抽样方法面临挑战<sup>[24,28,67]</sup>。生物尺度的关联性来自生物自身对资源丰度的不同反应,计量尺度的关联性来自于当物理过程统计学上产生非生物变量如水、温度、微量元素等相似的集结<sup>[67]</sup>。因此,我们的抽样空间不可避免地面临多尺度问题。反过来说,与此问题相关联的是来自多尺度的抽样资料如何处理的问题。例如,来自不同斑块上亚种群密度而如何估计综合的复合种群平均密度。

最近Li(1992)应用分维理论中稳定分布或Levy过程的思想探讨了最简单的二组不同尺度抽样数据的综合问题,并得到如下公式:

$$w = \frac{\text{Var}(x_1)}{\text{Var}(x_1) + \text{Var}(x_2)}$$

$$\bar{X} = w \bar{x}_1 + (1-w) \bar{x}_2$$

$$\text{VAR} = w^2 \text{Var}(x_1) + (1-w)^2 \text{Var}(x_2)$$

这里 $w$ 为加权因子, $\text{Var}(x_1)$ 和 $\text{Var}(x_2)$ 为来自尺度1和2数据的方差, $\bar{x}_1$ 和 $\bar{x}_2$ 为来自二个不同尺度数据的均值, $\bar{X}$ 和 $\text{VAR}$ 为二组综合后的均值和方差。

现以Rougharden(1977)斑块研究中的数据为例。第一组:..., 100, 150, 150, 100, 50, 50, 100, 150, 100, 50, 50, 100, ...

$$\bar{x}_1 = 100, \text{Var}(x_1) = 1667, \text{斑块长度为} 3,$$

第二组:..., 100, 125, 125, 125, 125, 125, 100, 75, 75, 75, 75, 75, 100, ...

$$\bar{x}_2 = 100, \text{Var}(x_2) = 521, \text{斑块长度为} 6.$$

应用上述数据我们得到 $\bar{X} = 100$ 和 $\text{VAR} = 397$ 。该结果虽然均值与原作者相同,但方差相差很大。这说明不同尺度数据的综合并不是

传统的线性叠加，而是更为复杂的关系。这方面的研究将会得到更广泛的重视。

此外，还有符号图、网络理论、经典几何、渗透理论、空间自组织理论、人工智能、专家系统和 GIS 等在缀块定量化中的应用 [15, 22, 27, 28, 38, 44, 51, 57]，在此就不一一介绍了。

### 三、缀块动态的分析方法

缀块动态就是把缀块在空间尺度上的波动和时间尺度上的变化结合起来，研究时-空累积空间上缀块动态发生、发展的规律和特征。最简单而又直接的思路是把上述缀块空间分析方法，加上一个时间维，例如时空序列分析的应用 [15, 30, 57]。但实际问题并不那么简单，缀块不仅在空间上异质性，而且在时间上也具有异质性。时空耦合和反馈机制使得缀块的动态分析更为复杂和困难。在此我们将不讨论时空统计分析方法，而侧重在缀块动态的机理模型和新理论方法的应用。

我们定义一个缀块动态过程为在  $t$  时刻缀块空间格局到  $t+m$  时刻新的缀块空间格局的变化，即

$$X_{t+m} = f(X_t, Y_t)$$

这里  $X_t$  为  $t$  时刻的缀块空间格局， $Y_t$  为影响缀块空间格局转移的变量的矢量或标量集合， $f$  函数的类型和建立取决于我们的认识程度和研究需要。

#### 1. 时空尺度

生态系统有着其内在的时间尺度，这些特定的时间尺度决定了相应的生态学过程。生态学过程的特征又对应于与生态系统同步发生的物理机制的空间尺度，即时间尺度是生态系统行为比率的函数，其相应的空间尺度由谐振的非生物动力学力所决定。因此，生态系统的层次结构来自于多尺度物理环境中生态学过程的不同比率。通过恰当的时空尺度或“谱窗”，是我们研究生态过程和建模的第一步，它能使研究变得相对简单化。缀块动态研究也是如此。

我们首先引入“特征值”，即特征时间和空

间尺度。

缀块状态变量  $X$  的特征值  $\lambda$ ，是其大小的一个估计，

$$x \sim \lambda x_c$$

其相应的特征时间尺度  $t_c$  和空间尺度  $l_c$  可定义为  $x$  在时间和空间上变动的评估，即：

$$\frac{\partial x}{\partial t} \sim \frac{x}{t_c} \text{ 和 } \frac{\partial x}{\partial l} \sim \frac{x}{l_c}$$

上述特征时间和空间尺度也可用频率和波数来表达。

如果我们知道缀块动态的特征时空尺度及其变化关系，我们就能建立它们积空间上的表达、缀块动态模型以及在不同尺度上的推理。这方面的研究刚刚起步 [27, 38, 57]。

#### 2. 缀块占据模型 (patch occupancy models)

缀块占据模型主要是研究分布在缀块上生物种群相互作用机理的动态模型。在这类模型中，缀块只是陪衬，不是主角。人们只是在传统种群动态模型中引入缀块来点缀其模型中所包含的空间特征。这类模型最早由 Levins (1969) 引入，而今已发展成为种群生态学中极有影响力的流派——复合种群动态学，也是缀块动态模型的主要方面 [18, 22, 32, 41, 59]。

在这类模型中，存在两种不同的探讨方式。一种是用不同物种占据缀块的比例作为状态变量，例如，Horn 和 MacArthur (1972) 研究了分布在  $n$  类缀块上两个物种  $p$  和  $q$ 。他们假设在每一缀块上两个物种之间的竞争关系是不一致的。其模型为

$$\frac{dp_i}{dt} = \sum_{j=1}^n m_{p,j,i} p_j (1 - p_i) - e_{p,i} p_i - c_{p,q,i} p_i q_i \quad (i=1, 2, \dots, n);$$

$$\frac{dq_i}{dt} = \sum_{j=1}^n m_{q,j,i} q_j (1 - q_i) - e_{q,i} q_i - c_{q,p,i} q_i p_i \quad (i=1, 2, \dots, n)$$

这里  $p_i$  和  $q_i$  分别为物种  $p$  和  $q$  占据类型  $i$  缀块的比例， $m_{p,j,i}$  和  $m_{q,j,i}$  为物种  $p$  和  $q$  从缀块  $j$  到缀

块*i*的群集系数;  $l_{i,i}$  和  $l_{i,j}$  是在缀块*i*上的灭绝系数;  $c_{i,i}$  和  $c_{i,j}$  是在缀块*i*上的竞争系数。

当物种迁移时, 由于上述模型不能反映缀块内距离和个体群集大小的影响, Levin (1974) 建议直接用缀块上的种群数量作为状态变量并给出如下  $m$  个种群在  $n$  个缀块上的模型:

$$\frac{dX_i^*}{dt} = f_i^*(X^*) + \sum_{\mu, \nu} D^{\mu\nu} (X_i^* - X_\mu^*)$$

( $i = 1, 2, \dots, n$ )  
( $\mu, \nu = 1, 2, \dots, n$ )

这里  $X$  表示缀块  $\mu$  上所有物种集;  $f_i^*(X^*)$  表示缀块上所有物种对物种  $i$  的作用; 函数  $D^{\mu\nu} (X_i^* - X_\mu^*)$  表示缀块  $\nu$  和  $\mu$  之间相对迁移效应。这类探讨以连续或离散型的反应——扩散微分方程为基本构架, 建立了一套较为系统的建模分析方法<sup>[10,41]</sup>。

目前这两类方式的缀块占据模型都有大量的研究, 并拓广到不同的营养层次如植物-食饵-捕食者系统, 年龄结构, 并联系岛屿生物地理学、景观生态学和自然保护生物学<sup>[32,33]</sup>。此外, 还有 Caswell 和 Cohen (1991) 以非线性 Markov 矩阵为构架的缀块占据模型等等<sup>[12]</sup>。

### 3. 缀块演替模型

缀块演替模型是以缀块本身在空间上的动态变化描述为主, 揭示缀块动态机理和过程。在这类模型中, 因缀块的特征不同, 其动态模型建立的方法也不一致。例如, 对于二维或三维系统中缀块与缀块之间的集聚过程的动力学模型, 我们可用平均场的 Smoluchowski 方程表示

$$\frac{dC_k}{dt} = \frac{1}{2} \sum_{i+j=k} K(i, j) C_i C_j - \sum_{i=1} K(i, k) C_i C_k$$

这里  $C_k$  是缀块状态变量,  $k(i, j)$  是反应核函

数。上述第一项表示结果小的缀块而形成大小为  $k$  的缀块过程; 第二项表示由于与其它缀块的相互作用而导致大小为  $K$  的缀块失去的过程。最近我们应用上式研究美国德州亚热带稀树草原缀块演替过程。该式也可直接应用于海洋浮游缀块聚集过程的动态分析。

Levin 和 Paine (1974) 基于 von Foerster (1959) 的带有年龄结构的种群动态模型建立了一个缀块形成过程的数学模型, 研究在空间有限系统中干扰对时空异质性的影响。他们应用在时间  $t$  时年龄为  $a$  大小为  $\xi$  的缀块的密度函数  $n(t, a, \xi)$  给出如下方程

$$\frac{\partial n}{\partial t} + \frac{\partial n}{\partial a} + \frac{\partial}{\partial \xi} (gn) = -\mu n$$

这里  $g$  是函数  $g(t, a, \xi)$  为缀块的增长率 (常为负值);  $\mu$  为函数  $\mu(t, a, \xi)$  为缀块灭绝率。初值  $n(0, a, \xi)$  为初始缀块分布; 边界条件  $n(t, 0, \xi)$  为输入函数。应用这个模型, 他们预测了当外在干扰和灭绝率不同组合情形下缀块的动态反应<sup>[44,52]</sup>。

Li (1991) 在上述模型基础上引入了分维随机过程研究缀块大小和形状动态, 并提出了缀块形成过程中的有限扩散聚集假设; Moloney 等 (1991) 和 Clark (1991) 应用随机过程研究了缀块的分布及动态过程<sup>[19,49]</sup>。此外, 还有熵模型<sup>[48]</sup>、模糊模型<sup>[42]</sup>、计算机模拟模型<sup>[45,59]</sup>、空间网格模型<sup>[56,57]</sup>等等。这类分析方法尚不完善, 整个理论体系有待建立。

### 4. 细胞自动机的应用

细胞自动机理论是由数学家 von Neumann 于二次大战后提出。他试图结合自然自动机 (如人的神经系统) 和人工自动机 (如自复制机) 而发展一般复杂自动机理论。细胞自动机第一次大众化是 Gardner 于 1970 年介绍 Conway 设计的细胞自动机游戏——“生命游戏机” (the game of life)。然而, 细胞自动机理论的系统发展则是 80 年代的事, 尤其由数学物理学家 Wolfram 所做的一系列奠基性研究。

细胞自动机是根据大量有限状态的细胞,

通过它们的局部相互作用可以显示整体上各种各样复杂形态这一特点,而设计出来的一种在计算机上模拟各种复杂现象的方法。它的空间、时间、状态都是离散的。因此,它实际上是一种布尔化的离散动力系统。

在实际应用中,我们可以把细胞单元看作为缀块单元。首先,为了能容纳大量的单元,我们把空间分成若干格点,每个缀块单元占据一个格点;在景观中每个缀块的状态可以用离散的数字 $0, 1, 2, \dots$ ,等 $k$ 个数字表示;根据生态学考虑,制订格点上缀块如何演化的规则。缀块如何演化只与其邻近的缀块有关,即局域效应。例如一维细胞自动机某 $i$ 位置上的缀块状态在 $t$ 时刻为 $a_i^{(t)}$ ,那么它下一步只和左右两个邻居有关,则规则可表示为

$$a_i^{(t+1)} = a_i^{(t)} + a_{i+1}^{(t)} \pmod{2},$$

这里 $\pmod{2}$ 表示二进制算法,这说明,若左右两个相邻缀块在 $t$ 时刻的状态相同,例如 $a_i^{(t)} = 1, a_{i+1}^{(t)} = 1$ 或 $a_i^{(t)} = 0, a_{i+1}^{(t)} = 0$ ,则该缀块下一时刻的状态 $a_i^{(t+1)} = 0$ ;若两相邻不同,则 $t+1$ 时刻缀块状态为 $1$ 。更一般地我们可用如下 $F$ 函数关系来表达它们的局域映射图

$$a_i^{(t+1)} = F(a_{i-1}^{(t)}, a_i^{(t)}, a_{i+1}^{(t)})$$

相应地,对于二维细胞自动机,则有

$$a_{i,j}^{(t+1)} = \Phi(y_{i,j}^{(t)}),$$

这里 $i, j$ 表示格点空间位置; $\Phi$ 为局域映射图; $y$ 表示部分或所有邻居缀块状态值。相邻缀块的图案可以是各种各样的,所以我们可以模拟各种缀块动态。

如果 $t+1$ 时刻缀块状态不仅取决于 $t$ 时刻的局域效应,而且还与 $t-1$ 时刻的状态相关,则我们可进一步制订新规则,如 $a_{i,j}^{(t+1)} = \Phi(Y_{i,j}^{(t-1)})$ ,等等。

若在细胞自动机中加进随机成分,例如每个格点上的值以一定的概率变化,那么就象渗透过程一样了。与细胞自动机类似的空间模拟自动机还有格动力系统、渗透系统、马尔可夫随机场、动力自旋系统和迭代函数系统等。

目前细胞自动机已开始景观生态学和缀块动态研究中应用<sup>[2,7,6,5,5,7]</sup>。我们应用细胞

自动机模拟植被缀块对干扰反应的第50次模拟结果,表示了不同的缀块类型或状态<sup>1)</sup>。我们的研究表明,通过细胞自动机对复杂的缀块动态作模拟及概括性研究,有着很大的应用前景。

#### 5. 缀块动态的自组织临界理论

缀块动态系统是一类空间上扩展的耗散动态系统。虽然至今已建立了相当数量的机理模型,但对这类复杂系统的时空进化的整体系统特征,我们却很少知道。自组织临界理论是Bak等于1987年提出的,是关于复杂组合系统在外界干扰下怎样进化到一个临界状态以及其时空结构关系的整体系统理论。它结合了协同学、自组织理论、分维几何学和Chaos理论等边缘学科而形成的。

Li和Forsythe(1992)借助一个多物种植物增长的细胞自动机模型,研究了植被缀块对干扰反应的时空特征和协同进化机制。应用谱分析、分维几何和Chaos理论,我们分析了不同干扰条件下缀块在时间尺度上的变动和缀块空间分布,得到了时空分维数、系统吸引子和相变点。研究结果初步表明,干扰下的植被缀块系统会表现出自组织的临界现象;长期的动态变化与空间尺度上的自相似一一对应;而且这一系统可以持续地运作在非平衡和接近不稳定阈限的周围和协同进化到Chaos的边缘。这一结果可能帮助我们建立统一的异质景观条件下的生态干扰理论和理解缀块系统进化机制。

至今应用于缀块动态的理论和方法还有基于能流、物流的系统动力学<sup>[1,6]</sup>、缀块选择模型<sup>[4,7]</sup>、缀块的协同进化动力学<sup>[2,5]</sup>、缀块增长的分维模型<sup>[5,8]</sup>等,限于篇幅,我们不再一一介绍。

#### 四、讨论与结论

缀块的描述与分析作为缀块动态机制以及生态和进化重要性研究的工具有着重要的意义。读者不难发现前述这方面的理论和方法都不很成熟,发展也极不均衡,但它作为一个新

1) 模拟结果原图为十多种颜色的彩色图,因印刷困难而省略,请谅。——编者



分支,其基本构架已经确定。目前,缀块性研究作为现代生态学的重要组成部分日益受到生态学界的注目,并随着新方法、新理论和新技术的引入,它将为现代生态学的时空格局及进化理论研究建立新的基础,为缀块景观的管理提供新的科学依据。

国内生态学界过去已积累了一些生态空间格局研究的经验,加上长期观测站的建立和现代技术手段的应用,也将会在缀块性和缀块动态研究中做出有特色的成绩。

本文若能引起国内同行的兴趣并开始研究,就达到了抛砖引玉之效,这就是我们的心愿。

### 主要参考文献

- [1] 李百炼: 棉蚜第一次田间迁飞时空变动分布型及其应用, 湖北农业科学, (4), 18—21, 1992.
- [2] 李运璠等: 昆虫生态学概论, 湖北科技出版社, 1987.
- [3] 郭建国等: 缀块性和缀块动态: I. 概念与机制, 生态学杂志, 11(4), 41—45, 1992.
- [4] 赵景柱: 景观生态空间格局动态度量指标体系, 生态学报, 10(2), 182—186, 1990.
- [5] Bak, P. and K. Chen: Self-organized criticality, *Sci. Am.*, 264, 46—53, 1991.
- [6] Bigwood, D. and D. W. Inouye: Spatial pattern analysis of seed banks: an improved method and optimized sampling, *Ecology*, 69, 497—507, 1988.
- [7] Bradbury, R. H. et al.: Fractals in ecology, methods and interpretation, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 14, 295—298, 1984.
- [8] Bradshaw, G. A.: Hierarchical pattern and process in Douglas-fir forests using wavelet analysis. Ph.D. Dissertation, Oregon State University, Corvallis, OR, 1991.
- [9] Burrough, P. A.: Fractal dimensions of landscapes and other environmental data, *Nature*, 294, 241—243, 1981.
- [10] CAETEP(NRC): Ecological Knowledge and Environmental Problem-Solving: Concepts and Case Studies, National Academy Press, Washington, D. C., 388, 1988.
- [11] Carter, A. J. and T. G. O'Connor: A two-phase mosaic in a savanna grassland, *J. Vegetation Science*, 2, 231—238, 1991.
- [12] Caswell, H. and J. E. Cohen: Disturbance, interspecific interaction and diversity in metapopulations, *Biol. J. Linn. Soc.*, 42, 193—218, 1991.
- [13] Clark, J. S.: Disturbance and population structure on the shifting mosaic landscape, *Ecology*, 72, 1119—1137, 1991.
- [14] Cole, J., Lovett and S. Findlay(Eds.): *Comparative Analyses of Ecosystems: Patterns, Mechanisms and Theories*, Springer-Verlag, New York, 375, 1991.
- [15] Cormack, R. M. and J. K. Ord: *Spatial and Temporal Analysis in Ecology*, International Co-operative Publishing House, Fairland, 356, 1979.
- [16] Costanza, R. et al.: Modeling coastal landscape dynamics, *Bioscience*, 40, 91—107, 1990.
- [17] Davis, F. W. et al.: Environmental analysis using integrated GIS and Remotely sensed data, some research needs and priorities, *Photogrammetric Engineering and Remote Sensing*, 57, 689—697, 1991.
- [18] Dayton, P. K. et al.: Patch dynamics and stability of some California kelp communities, *Ecol. Monogr.*, 54, 253—289, 1984.
- [19] DeAngelis, D. L. et al.: *Positive Feedback in Natural Systems*, Springer-Verlag, Berlin, 290, 1986.
- [20] Digby, P. G. N. and R. A. Kempton: *Multivariate Analysis of Ecological Communities*, Chapman and Hall, London, 206, 1987.
- [21] Downing, J. A.: Biological heterogeneity in aquatic ecosystems. In: J. Kolasa and S. T. A. Pickett (Eds.), *Ecological Heterogeneity*, Springer-Verlag, New York, 160—180, 1991.
- [22] Fahrig, L. and J. Paloheimo: Effect of spatial arrangement of habitat patches on local population size, *Ecology*, 69, 466—475, 1988.
- [23] Ealinska, K.: *Plant Demography in Vegetation Succession*, Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, 210, 1991.
- [24] Fortin, M. et al.: Spatial autocorrelation and sampling design in plant ecology, *Vegetatio*, 83, 209—222, 1989.
- [25] Frank, S. A.: Spatial variation in coevolutionary dynamics, *Evol. Ecol.*, 5, 193—217, 1991.
- [26] Frontier, S.: Applications of fractal theory to ecology, In: P. Legendre and L. Legendre (Eds.), *Developments in Numerical Ecology*, Springer-Verlag, Berlin, 335—378, 1987.
- [27] Gardner, R. H. et al.: Neutral models for the analysis of broad-scale landscape pattern, *Landscape Ecology*, 1, 19—28, 1987.
- [28] Garcia-Moliner, G. et al.: Description and analysis of spatial patterns. In: J. H. Steele, T. M. Powell and S. A. Levin (Eds.), *Patch Dynamics*, Springer-Verlag, Berlin, in Press, 1992.
- [29] Goodenough, D. G. et al.: An expert system for remote sensing, *IEEE Trans, Geoscience and Remote Sensing*, GE-25, 349—359, 1987.
- [30] Griffith, D. A.: *Advanced Spatial Statistics*, Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, 273, 1988.
- [31] Grimmett, G.: *Percolation*, Springer-Verlag, New York, 296, 1989.
- [32] Hanski, I. and M. Gilpin: *Metapopulation dy-*

- namics, brief history and conceptual domain, *Biol. J. Linn. Soc.*, 42, 3-16, 1991.
- [33] Hastings, A.: Structured models of metapopulation dynamics, *Biol. J. Linn. Soc.*, 42, 57-71, 1991.
- [34] Hastings, H. M. et al.: Time scales, persistence and patchiness, *Biosystems*, 15, 281-289, 1982.
- [35] Hengeveld, R.: Dynamics of Biological Invasions, Chapman and Hall, London-New York, 160, 1989.
- [36] Isaaks, E. H. and R. M. Srivastava: An Introduction to Applied Geostatistics, Oxford University Press, New York, 561, 1989.
- [37] Jassby, A. D. and T. M. Powell, Detecting changes in ecological time series, *Ecology*, 71, 2044-2052, 1990.
- [38] King, A. W. et al.: Transmutation and functional representation of heterogeneous landscapes, *Landscape Ecology*, 5, 239-253, 1991.
- [39] Krummel, J. R. et al.: Landscape patterns in disturbed environment, *Oikos*, 48, 321-324, 1987.
- [40] Legendre, P. and M.-J. Fortin, Spatial pattern and ecological analysis, *Vegetatio*, 80, 107-138, 1989.
- [41] Levin, S. A.: Population models and community structure in heterogeneous environments. In: S. A. Levin (Ed.), *Study in Mathematical Biology, I: Populations and Communities*, The Mathematical Association of America, 439-476, 1978.
- [42] Leung, Y.: Basic issues of fuzzy set theoretic spatial analysis, *Papers of the Regional Science Association*, 58, 35-48, 1985.
- [43] Li Bai-lian, A new vegetation succession model. In: P. A. Werner (Ed.), *The Ecology and Management of Australasian Savannas*, IUBS and UNESCO/MAB Decade of the Tropics Program on Responses of Savannas to Stress and Disturbance, Darwin, Australia, 40, 1988.
- [44] Li Bai-lian, Advances in remote sensing and geographic information systems for natural resource and ecosystems management. In: R. Wang (Ed.), *Human Systems Ecology in China*, China Scientific and Technological Press, Beijing, 1991.
- [45] Likens, G. E. (Ed.), *Long-Term Studies in Ecology: Approaches and Alternatives*, Springer-Verlag, New York, 214, 1989.
- [46] Mandelbrot, B. B.: *The Fractal Geometry of Nature*, W. H. Freeman and Company, New York, 468, 1983.
- [47] Mangel, M.: Adaptive walks on behavioural landscapes and the evolution of optimal behaviour by natural selection, *Evol. Ecol.*, 5, 30-39, 1991.
- [48] Milne, B. T.: Measuring the fractal geometry of landscapes. *Appl. Math. Comput.*, 27, 67-79, 1988.
- [49] Moloney, K. A. et al.: Interpreting ecological patterns generated through simple stochastic processes. *Landscape Ecology*, 5, 163-174, 1991.
- [50] Mooney, H. A. and M. Godron (Eds.): *Disturbance and Ecosystems*, Springer-Verlag, Berlin, Chapter 2, 1983.
- [51] Moore, D. M. et al.: A new method for predicting vegetation distributions using decision tree analysis in a geographic information system, *Environ. Manag.*, 15, 56-71, 1991.
- [52] Paine, R. T. and S. A. Levin, Intertidal landscapes, disturbance and the dynamics of pattern, *Ecol. Monogr.*, 5, 145-178, 1981.
- [53] Pietronero, L.: Theoretical concepts for fractal growth, *Physica*, 38D, 275-286, 1989.
- [54] Platt, T. and K. L. Denman: Spectral analysis in Ecology, *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 6, 189-210, 1975.
- [55] Remmert, H. (Ed.): *The Mosaic-Cycle Concept of Ecosystems*, Springer-Verlag, Berlin, 168, 1991.
- [56] Sugihara, G. and R. M. May: Applications of fractals in ecology, *TREE*, 5, 79-86, 1990.
- [57] Turner, M. G. and R. H. Gardner (Eds.): *Quantitative Methods in Landscape Ecology*, Springer-Verlag, New York, 538, 1989.
- [58] Williamson, M. H. and J. H. Lawton: Fractal geometry of ecological habitats. In: S. S. Bell, E. D. McCoy and H. R. Mushinsky (Eds.), *Habitat Structure*, Chapman and Hall, London, 69-86, 1991.
- [59] Wu, J. and J. L. Vankat, An area-based model of species richness dynamics of forest islands, *Ecol. Model.*, 58, 245-271, 1991.
- [60] Zonneveld, I. S. and R. T. T. Forman (Eds.): *Changing Landscapes: An Ecological Perspective*, Springer-Verlag, New York, 288, 1990.

(收稿: 1992年3月12日)

(上接24页)

对合理开发利用水资源具有重要的现实意义。

4. 关于年内径流量分布情况, 灾变预测验证拓扑预测结果有待于今后进一步探讨。

综上所述, 应用灰色系统理论建立的 GM(1,1) 数学模型, 对黑河径流量近期预测分析是成功的。因为河西地区是灌溉农业区, 水资

源的合理开发利用十分重要, 所以, 拓扑预测结果必将在今后的生产实践中会有一定指导价值。笔者认为, 作为一种分析方法, 灰色系统理论在农、林业生产中的应用前景是乐观的。

#### 参考文献 (略)

(收稿: 1990年6月30日)