

基于植物-地形关系的物种丰富度空间格局预测 ——GAMs 途径的一种应用

沈泽昊 赵 俊

(北京大学环境学院生态学系,北京大学地表过程分析与模拟教育部重点实验室,北京 100871)

摘要 将基于样本调查数据的群落-生境因子回归分析与 GIS 支持下的植物属性空间格局预测结合起来,是国际上植被-环境关系定量研究的新途径。通用可加性模型 (GAM) 的非参数属性使之具有对不同数据类型的广泛适应性,成为这种“回归分析 + 空间预测”途径的有效手段;不同程度上依赖于数字高程模型的环境空间数据集是实现空间预测的必要条件。介绍了这一新的研究途径,并应用于案例研究区域植物多样性指标空间格局的预测和分析。野外调查的一组样方地形特征指标和植物多样性指标 (包括样方物种丰富度及乔木、灌木、草本、常绿木本、珍稀种类的丰富度),分别作为预测变量和响应变量,建立 GAM 模型。结合研究区域 10m 分辨率的数字高程模型,对该区域植物物种丰富度的空间格局进行空间预测,并对预测模型和结果进行统计分析和检验。结果表明:(1)不同的多样性指标具有不同的模型结构和模拟效果,重复模拟的结果稳定性也不同,反映了所受地形因子影响的差异;(2)影响各多样性指标空间格局的地形变量主要是坡位和坡度等小尺度特征,大尺度海拔因素的影响并不显著;(3)模拟结果与独立检验数据的相关分析表明,对乔木种、草本种、珍稀种的模拟全部有效,对常绿种和样方物种总数的模拟部分有效,而对灌木种丰富度的预测基本失败。(4)模型预测变量有效性和全面性决定了模型对数据的解释能力,样本大小对模型的稳定性和可靠性也有显著影响。就地形因子对生境条件的代表性、模拟误差的来源及 GAMs 模型的优缺点和应用前景进行了讨论。

关键词 通用可加性模型 数字高程模型 地形变量 物种丰富度 空间预测

文章编号:1000-0933 (2007)03-0953-11 中图分类号:Q149 S731 文献标识码:A

Prediction of the spatial patterns of species richness based on the plant-topography relationship : An application of GAMs approach

SHEN Ze-Hao , Zhao Jun

Department of Ecology , College of Environmental Sciences , and Key Laboratory for Earth Surface Processes of the Ministry of Education , Peking University , Beijing 100871 , China

Acta Ecologica Sinica 2007 27 (3) 0953 ~ 0963.

Abstract A new approach is forming internationally for the quantitative study of vegetation-environment relationship , by combining the field sampling-based regression analysis of community vs. habitat attributes and GIS supported spatial prediction of biological indices. As one of the non-parameter model types , Generalized Additive Models GAMs is becoming an efficient tool in the "regression analysis-spatial prediction" approach , partly for its flexibility to a wide variety of data types. A spatially explicit database for environment factors that frequently rely on digitalized elevation model is the requisite background for spatial prediction. This approach is introduced and applied here , in a prediction and analysis of the spatial

基金项目 国家自然科学基金资助项目 (30000024 , 30470313)

收稿日期 2005-12-29 ; 修订日期 2006-05-16

作者简介 沈泽昊 (1968 ~) 安徽人 , 博士 , 副教授 , 主要从事景观生态学和植被生态学研究。

致谢 感谢 GRASP 开发小组的 Lehmann 博士在模型使用方面提供的帮助。

Foundation item The project was financially supported by National Natural Science Foundation of China (No. 30000025 , 30470313)

Received date 2005-12-29 ; **Accepted date** 2006-05-16

Biography SHEN Ze-Hao , Ph. D. , Associate professor , mainly engaged in landscape ecology and plant ecology.

pattern of a group of biodiversity indices in the study area. Species richness of sampling plot (include 6 categories as total species, tree species, shrub species, herb species, evergreen woody species, and rare species) was used as responsive variables, with five topographic indices as predictive variables in GAMs. Spatial environment database came from DEM of predicting area with 10m resolution. Model analysis and validation were done to the results of modeling. The results suggest that: (1) The structure and D^2 values of models are different for different biodiversity indices, so are the model stability in modeling repeats, indicating their differences in response to the gradients of topographic indices. (2) Generally, the most prominent topographic effects come from slope position and slope angle, which contribute to habitat heterogeneity mainly at smaller scale, while the effect of elevation, acting at a much larger scale, is not always significant. (3) The predictions of the richness patterns of tree species, herb species, and rare species passed the validation with an independent sampling data, that of evergreen woody species and total species succeeded partially, but the prediction for the richness of shrub species failed. (4) Efficient and adequate predictive variables are crucial for the interpretative capability of the models, the sample size also has prominently effects on the robustness of GAM. Discussion is then made about the efficiency of topographic indices as habitat indicators, sources of error, the advantage/disadvantage and potential applications of GAMs.

Key Words :GAM ;DEM ;topographic variables ;species richness ;spatial prediction

不同时空尺度上生物物种及其组合的分布格局及其规律,始终是生态学的基本问题之一^[1]。对于生物地理分布和生物多样性格局的形成,已经提出了众多假说,包括有效能量梯度、自然干扰、区系历史、地理联系与空间自相关、区域几何因素、取样尺度与样本大小以及统计误差等等方面的影响因素^[2,3]。但这些认识主要来自相对而言非常有限的物种和区域的研究结果。对大多数物种的分布和区域的生物多样性的格局状况仍所知甚少。但现实往往要求基于有限的信息制定生物多样性危机的解决方案,这在方法上对于生态地理格局的估计和预测提出了挑战^[4~6]。

由于生物多样性形成机制的复杂性,建立机理模型存在很大的难度。近十年多来,关于生物多样性的空间预测已发展了多种方法^[4,7]。尽管各自利用的数学方法不同,但基本途径都是利用野外调查(及遥感手段)的样本信息建立物种-环境关系的多变量统计模型,与GIS支持的空间环境数据库相结合,推断物种或生物多样性的格局。1980年代初,通用线性模拟(Generalized Linear Model, GLM)开始被引进用于对物种的分布进行空间预测^[8]。Hastie and Tibshirani 发展了GLM的非参数扩展形式——通用可加性模型(Generalized Additive Model, GAM)^[9],这种模型途径无需预定的参数模型,对变量的数据类型和统计分布特征适应性更广。1990年代初,这种方法开始被应用于不同数据类型生物信息的空间预测^[10],而近5a来,GAMs已经发展成为最热门的生态空间格局预测方法之一,并推动了相关的生态学理论和方法的探讨^[11~14]。

地形在生态学中被看作间接的环境因子,很早就被用来替代气温、水分、光照等直接环境因子,分析植物(植被)-环境关系^[15~17]。在区域-景观水平的生物格局分析和预测中,往往难以得到除地形外其他环境变量的空间信息,或者其空间分辨率和准确性更差^[18]。尤其是小尺度上的环境空间异质性,很难通过地形以外的其他变量来反映。因此,地形信息是生物多样性格局预测中不可缺少的预测变量。同时,由于地形的复杂性和尺度相关特征,地形信息在输入、数据类型转换和复合变量计算过程中,会导致信息误差的放大,从而影响预测结果的可靠性^[19]。由于设计变量、数据来源、取样大小等多重因素的影响,这一途径的有效性和可靠性还有待更多的应用和检验。

目前,国内关于生物地理和生态格局的空间预测的研究还很鲜见,GAMs在这方面的应用尚属空白。本文拟应用GAMs途径,利用一组地形特征变量,对研究区域的一组植物多样性指标的空间格局进行预测。具体研究目的:(1)介绍统计分析与空间预测的GAM模型;(2)检验利用地形因子预测植物多样性格局的可靠性;(3)探讨这种方法在应用中的问题。

1 研究区域

研究地点位于长江三峡之西陵峡北岸,湖北宜昌大老岭国家森林公园内 (110°55'E 31°05'N)。研究区域具有陡峭的中山峡谷型地貌,基岩为花岗岩,其气候属亚热带北部的湿润季风气候类型。区域的地带性植被为常绿阔叶林,分布于海拔 800 ~ 1000m 以下。但植被现状以含常绿树种的阔叶混交林、亚热带针叶林和针阔叶混交林为主。海拔 1000 ~ 1700m 为群落类型丰富、结构复杂的山地常绿、落叶针阔混交林带。海拔 1700 ~ 2000m 主要是落叶阔叶林和针阔叶混交林类型,并有小片山地常绿硬叶林分布^[20]。

本文研究的区域是大老岭主峰天柱山附近的一个南北长 1770m,东西宽 4470m 的长方形区域。海拔范围为 1400 ~ 2004m。

2 数据与方法

2.1 野外植被样方调查

本文中用来构建和检验模型的所有数据均来自沈泽昊等 1987 ~ 2003 年对大老岭地区调查建立的植被环境数据库,包括 153 个调查面积均为 400m²的植物群落样方数据。数据包括 6 类植物多样性数据和 5 个小地形特征指标 (包含地形数据的样方共有 132 个)。植物多样性数据作为模型的响应变量,包括:样方内的乔木、灌木、草本植物种数及植物种总数,另有常绿木本植物和珍稀植物种数。其中,常绿物种包括常绿阔叶乔、灌木,珍稀植物包括国家 3 级以上 (含 3 级)保护植物种^[21]。利用样方地形特征作为模型的预测变量,包括海拔、坡向、坡形、坡位、坡度。野外调查中上述指标的定义、测定和分级描述见文献^[21]。

2.2 预测区域地形空间数据

利用 1:10000 地形图进行数字化,得到研究区域 10m 分辨率的数字高程模型 (DEM),利用 ArcGIS 提取 5 个对应的地形指标用于植物物种丰富度的空间分布预测。其中,坡向和坡度采用 3 次有限差分方法计算得到^[22]。坡形特指水平方向坡形,表征的是坡向的变化率。坡位特指在垂直地形剖面上的相对位置。从 DEM 提取小地形变量值的算法见表 1。由此得到的模拟区域诸地形因子格局见图 1。

表 1 基于 DEM 的小地形指标算法
Table 1 Algorithms for DEM-based topographic indices

指标 Index	缩写 Ab.	数据类型 Data type	算 法 Algorithms
海拔 Elevation	Elev	连续变量 Continual	DEM 提取 Derived from DEM
坡向 Direction	Aspe	分类变量 Classified	分 5 级 Classified into 5 classes :1 :NW22.5° ~ NE22.5° ; 2 :NE22.6 ~ 67.5° or NW22.6 ~ 67.5° ; 3 :NE67.6° ~ SE67.5° or NW67.6° ~ SW 67.5° ; 4 :SE22.5 ~ 67.6° or SW22.5 ~ 67.6° ; 5 :SE22.6° ~ SW22.6°
坡度 Slope	Slop	连续变量 Continual	3 次有限差分方法 Three order limited difference method
坡形 Shape	Shap	分类变量 Classified	依据等高线曲度 (C) According to the degree of curvature of contours 1 = 凸形坡 Convex slope , C > 120° ; 2 = 平坡 Plane slope , - 120° < C < 120° ; 3 = 凹形坡 Concave slope , C < - 120°
坡位 Position	Pos	分类变量 categorized	用 3 × 3 的滑窗扫描 DEM,计算滑窗中心象元海拔高度与滑窗内所有象元平均海拔高度的相对差异,得到坡位指数 (SPI) Scan DEM with a 3 grid × 3grid sliding window, calculate the difference of elevation between the central grid and the average of all grids in the windows, which is defined as Slope Position Index (SPI), 1 :谷底 Valley bottom, TPI < 0.1 ; 2 :坡脚 Foot slope, TPI = 0.1 ~ 0.35 ; 3 :坡面 Medium slope, TPI = 0.35 ~ 0.65 ; 4 :坡肩 Slope shoulder, TPI = 0.65 ~ 0.9 ; 5 :坡顶 Ridge, TPI > 0.9

2.2 GAM 模型

GAM 在 1980 年代初被提出,包括两个发展阶段,第一步是以一般的线性回归模型为基础,将预测变量和响应变量之间的线性函数拓展为预测变量不同形式的联结函数 (包括一族单调函数,非仅限于线性关系)的线性组合 (式 1),即通用线性模型 (Generalized Linear Models, GLMs);第二步,以更具灵活性和包容性的平滑

函数 (或称平滑器, smoother) 替代联结函数, 来描述响应变量与预测变量之间的关系 (式 2)^[9]。

$$Y = \alpha + X^T\beta + \varepsilon \rightarrow g(E(Y)) = LP = \alpha + X^T\beta \tag{1}$$

$$g(E(Y)) = LP = \alpha + X^T\beta \rightarrow g(E(Y)) = LP = \alpha + \sum s(x_i) \tag{2}$$

GAM 是由观测数据而非统计分布模型 (如正态分布、泊松分布等) 驱动的非参数回归模型, 比普通线性模型对误差分布的限制更加宽松。相比 CART、神经网络等其他统计模型而言, 它具有更强的数据影响和统计解释能力^[4]。同时, 由 Lehmann 等开发的 GRASP 软件包将该模型与 GIS 软件无缝连接, 可以直接生成空间分布图, 使用更为方便^[23]。

物种丰富度的调查数据被认为满足 Poisson 分布^[23]。在本研究模型参数选择时, 确定分布函数族为 quasi 分布, 变异函数为 $\mu(1 - \mu)$, 连接函数为 log 函数。然后使用 R 平台上的 GRASP 软件包, 将 6 个物种丰富度响应变量分别对 5 个地形预测变量进行双向选择逐步回归, 采用 95% 水平下的 F 检验进行判别, 以筛选出通过统计检验的最佳预测模型。对满足统计检验的预测模型, 使用 GRASP 软件包和一组 DEM 生成的研究区小地形指标, 在 ArcView 的协助下完成物种丰富度空间分布格局制图 (图 2)。

GAM 预测模型拟合结果的评价指标为模型的偏差 (D^2), 其计算公式如下:

$$D^2 = 100 (\text{null deviance-residual deviance}) / \text{null deviance} \tag{3}$$

式中, D^2 相当于线性回归模型中的回归系数 R^2 , 而 Null deviance 是指模型在只剩截距时的偏差, Residual deviance (剩余偏差) 指拟合状态下仍然不能解释的偏差。理想状况下的 D^2 值应当为 1, 表明没有剩余偏差, 模型完全解释。

从 132 组数据完整的样方记录中随机 (不完全随机) 抽取了 100 组数据用于构建模型, 由于 GAMs 结构取决于建模数据。为了便于分析模型结构及不同参数的敏感性, 从用于建模的 100 组样方数据中随机抽取 80 组作为预测数据并重复 5 次, 将得到的不同数据分别建模并比较其结果。在此基础上, 进行模型预测结果的可信度检验。用另外 30 组未参与模型构建的样方数据作为检验数据, 每组检验数据包括地形变量值和相应的植物丰富度指标。对每一种物种多样性指标的观测数据与预测数据 ($n = 30$) 进行 Pearson 相关分析及 t 检验, 以判断预测结果的可靠性。

上述分析在 S-Plus 中安装的 GRASP3.3 模块和 ArcGIS9.0 中完成。

3 结果

3.1 GAM 模型建立

图 3 显示了根据随机选择的一组数据 (80 个样方) 建立的不同多样性指标响应地形变量的 GAM 预测模型。经过双向逐步选择, 通过 95% 置信水平的 F 检验的参数被纳入模型。每幅图中间的实线或间断的长线为多样性指标的期望值, 上下两侧的虚线或短线对应于置信区间。比较不同的物种丰富度指标, 同一数据集得到的 GAM 模型结构完全不同。反映了不同的多样性指标所受地形影响的差别。

对于样方总的物种丰富度, 其分布仅表现了与坡向 (dire) 和坡位 (pos) 的显著相关性, 均非线性关系。大致北坡的单位面积物种丰富度高于南坡。在坡位梯度上, 坡顶的丰富度最低, 侧坡下部丰富度最高, 但到沟谷底部又降低。

乔木种丰富度的分布受限于海拔、坡度和坡位, 大体上有随海拔上升而增加的趋势, 但在海拔 1800m 以上降低; 乔木种丰富度与坡度的关系可分成 3 段, 在 10~30° 区间呈负相关, 在 30~45° 区间呈正相关, 坡度 > 45°, 乔木种丰富度迅速降低。在坡位梯度上, 乔木种丰富度在坡顶最低, 在侧坡下部最高。

灌木种模型仅反映了坡位的影响。灌木种丰富度在沟谷底部特别低, 而在侧坡下部最高, 并随坡位上升而降低。

草本物种丰富度模型检出了海拔和坡位的影响。其中自海拔 1000~1500m 降低的趋势和自 1500m 向上增加的趋势最为显著。草本物种丰富度大体沿坡位梯度上升而降低。

样方中出现的常绿种数受坡度和坡位的影响。在 0~45° 范围内, 坡度越大, 常绿种越多, 大于 45° 则减

接彩图 (1 2)

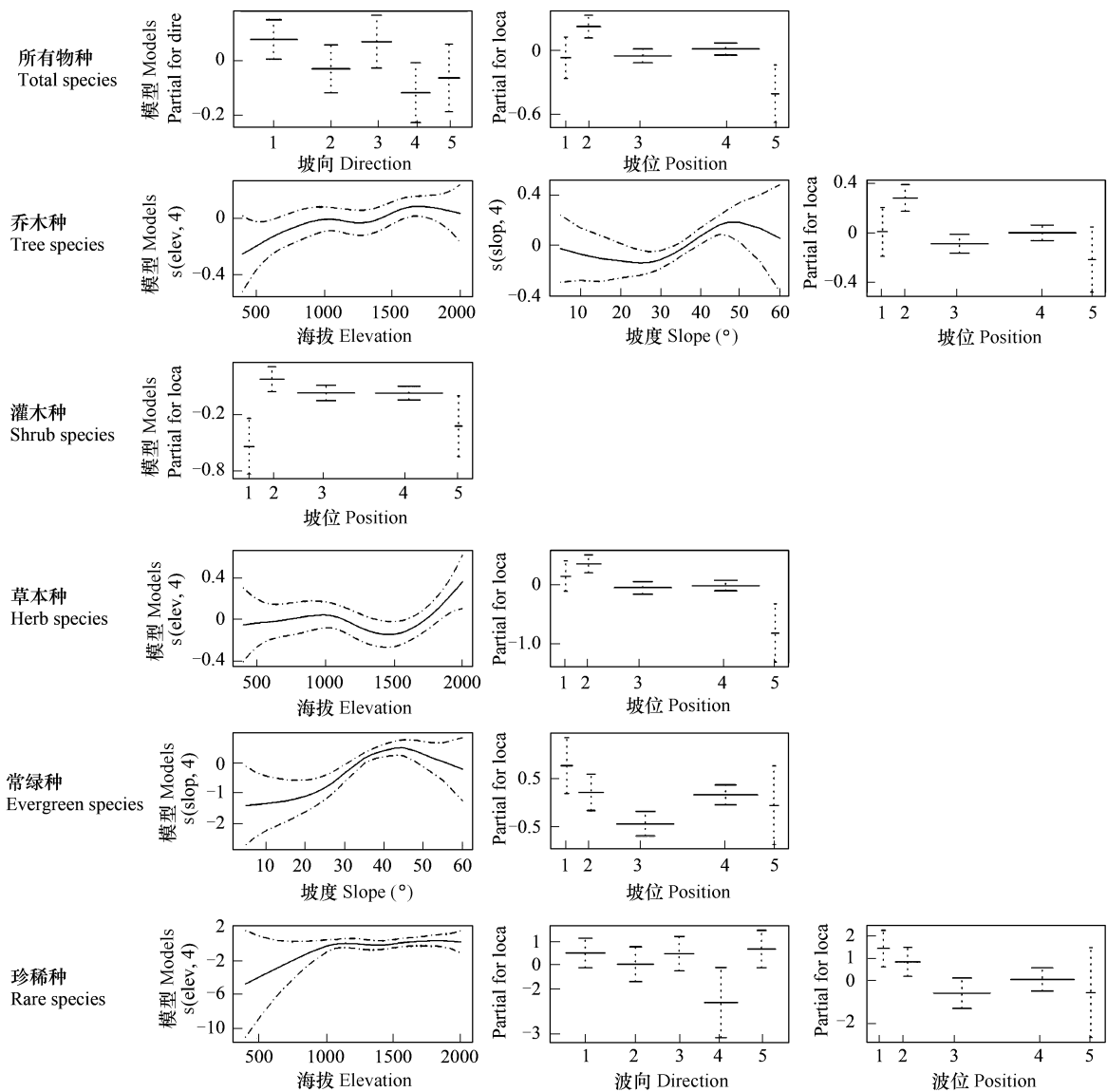


图3 不同类群物种丰富度预测模型图

Fig. 3 Plots of GAM models of the species richness indices

少 ;另外 ,常绿种丰富度在沟谷底部附近最高 ,而在侧坡中部达到最低值。

珍稀种的丰富度受到海拔、坡向和坡位的显著影响。海拔 1000m 以下 ,海拔越低 ,珍稀种越少 ,但海拔 1000m 以上变化不大。坡向的影响仅表现为东南、西南坡向的分布较少。在坡位梯度上 ,珍稀种的丰富度存在向沟谷中下部集中的倾向。

图 2 显示了根据预测模型 ,对给定范围的山地地形面上 ,相应物种丰富度分布格局的预测结果。对乔、灌、草 3 类物种丰富度给定同样的分级标准以便于比较。预测图反映了与模型结构相对应的格局特征。

3.2 模型分析

由于 GAMs 是数据驱动模型 ,因此模型结构会受到建模数据的影响。为了了解模型的稳定性 ,尤其是不同物种多样性指标预测模型的平均差异 ,用 5 次随机抽样的数据重复建模。模型结构及反映模型质量的 D^2 值见表 2。

结果发现 ,不同数据建立的模型结构差别显著 , D^2 值变化也很大 ,但总体上较低。并且模型结构差别越大 , D^2 值相对越小。不确定性的存在反映建模数据体现的物种丰富度——地形参数关系的不稳定 ,和在模型

所解释的变化之外 ,其他环境因素或随机因子的影响。

对上述模型进行统计分析 ,可以发现一些基本特征 (表 3):

(1)不同物种丰富度预测模型纳入的参数平均值的顺序是 珍稀种 > 常绿种 > 乔木种 > 草本种 > 全部种 > 灌木种 ,这个顺序与 D^2 平均值的大小顺序基本一致。表明珍稀树种丰富度的空间格局对地形条件的选择性最强 ,灌木种丰富度的格局受地形变化影响最小。

表 2 5 次重复建立的 6 种物种多样性指标 GAM 模型
Table 2 GAM models of 6 species diversity indices in 5 repeats of modeling

指标 Index	重复 Repeat	模型 Model	D^2	指标 Index	重复 Repeat	模型 Model	D^2
全部种数 Total Species number	1	Dire + Pos	0.279	树种数 Number of tree species	1	s (Elev ,4) + s (Slop ,4) + Pos	0.396
	2	s (Slop ,4)	0.141		2	s (Slop ,4) + Pos	0.348
	3	Pos	0.110		3	s (Slop ,4) + Pos	0.272
	4	Dire + Pos	0.252		4	Dire + s (Slop ,4) + Pos	0.366
	5	s (Slop ,4) + Pos	0.263		5	s (Slop ,4) + Pos	0.372
常绿种数 Number of ever -green species	1	s (Slop ,4) + Pos	0.275	灌木种数 Number of shrub species	1	Pos	0.171
	2	s (Slop ,4) + Pos + Shap	0.381		2	s (Slop ,4)	0.146
	3	s (Slop ,4) + Pos	0.259		3	Pos	0.156
	4	s (Slop ,4) + Pos + Shap	0.326		4	Pos	0.097
	5	s (Slop ,4) + Pos + Shap	0.353		5	s (Slop ,4) + Pos	0.240
珍稀种数 Number of rare species	1	s (Elev ,4) + Pire + Pos	0.360	草本种数 Number of herb species	1	s (Elev ,4) + Pos	0.263
	2	s (Elev ,4) + Dire + Pos	0.470		2	Pos	0.151
	3	s (Elev ,4) + s (Slop ,4) + Pos	0.427		3	s (Elev ,4) + Pos	0.216
	4	s (Elev ,4) + Dire + Pos	0.476		4	s (Elev ,4) + Dire + Pos	0.323
	5	s (Elev ,4) + s (Slop ,4) + Pos	0.402		5	Dire + Pos	0.288

* 所有模型在 $p=0.05$ 显著性水平下 ,通过 F 检验 All models passed F test with $p=0.05$

(2)模型接受的参数数量与模型能够解释的变化比例呈正相关。由于 D^2 均小于 0.5 ,表明数据中很大比例的变化仍不能为纳入模型的变量所解释。

(3)不同地形变量在全部模型中被接受的概率反映了该变量对于物种丰富度分布的重要性。累计值的顺序是 坡位 > 坡度 > 海拔 > 坡向 > 坡形。坡形除对常绿种的模拟外 ,在其他模型中基本被排除。

(4)对不同多样性指标而言 ,不同地形指标的重要性不同。5 次重复的累计结果显然比某一次建立的模型更稳定可靠。常绿种丰富度的分布主要受坡位和坡度的显著影响 ;而珍稀种的分布主要取决于海拔和坡位 ,坡向和坡度也有一定影响 ,乔木、灌木种丰富度的分布基本上反映了坡位和坡度作用 ;而对于草本种丰富度来讲 ,除坡位之外 ,也显示了海拔和坡向对格局的影响 ;在取样范围内 ,海拔对单位面积内总的物种丰富度 (α 多样性)没有显著影响 ,而主要是局部尺度的坡位 ,以及坡度和坡向起作用。

表 3 5 次重复 GAM 模型的参数统计
Table 3 Parameters statistics of 5 repeated GAMs

响应变量 Response variables	预测变量 Predicting variables					模型纳入变量平均数 Mean number of variables in models	D^2 均值 Mean D^2
	Elev	Dire	Slop	Shap	Pos		
常绿种 Evergreen species	0	0	5	3	5	2.6	0.319
珍稀种 Rare species	5	3	2	0	5	3	0.427
乔木种 Tree species	1	0	5	0	5	2.4	0.351
灌木种 Shrub species	0	0	2	0	4	1.2	0.162
草本种 Herb species	3	2	0	0	5	2	0.248
全部种 Total species	0	2	2	0	4	1.6	0.209
合计 Total	9	7	16	3	28		

3.3 模拟结果检验

独立的样方物种丰富度观测数据与 5 次所建模型的对应预测值两两之间的相关系数及统计检验见表 4。总体上,预测准确度的顺序是 珍稀种 > 草本种 > 乔木种 > 常绿种 > 全部种 > 灌木种。其中对乔木种、草本种和珍稀种丰富度预测值与观测值的相关性在 $p < 0.05$ 的水平上 100% 显著。常绿种和全部种的预测与观测值的相关性有一定比例不显著。而灌木种丰富度的观测与预测值之间的相关性全部不显著,表明预测是失败的。

表 4 独立检验样方物种丰富度数据观测与预测值的 Pearson 相关系数

Table 4 Pearson correlation coefficients between the observed and predicted values of species diversity in a sample of independent testing plots

重复 Repeat	常绿种 Evergreen species	珍稀种 Rare species	乔木种 Tree species	灌木种 Shrub species	草本种 Herb species	全部 Total
1	0.235	0.687 **	0.461 *	0.287	0.555 **	0.477 **
2	0.341 *	0.750 **	0.497 **	0.135	0.449 *	0.133
3	0.289	0.692 **	0.444 *	0.177	0.497 **	0.288
4	0.557 **	0.816 **	0.523 **	0.224	0.452 *	0.479 **
5	0.378 *	0.486 *	0.436 *	0.230	0.551 **	0.331
平均 Mean	0.360	0.686	0.472	0.211	0.501	0.342

* t 检验显著性水平 Sig. level in t test : $p = 0.05$; ** t 检验显著性水平 Sig. level in t test : $p = 0.01$ 样本量 30 Sample size = 30

4 讨论

4.1 α 多样性与地形因子影响的尺度

本文应用的地形特征指标既有山体尺度的海拔,也有局部尺度的坡位、坡度等,但在不同的多样性指标的预测模型中,海拔梯度的影响并不显著,而往往是局部地形的变化对物种丰富度的影响更大。这与利用 CCA 对同一地区的分析结果基本吻合^[21]。

一些关于山地地形格局的分析表明,坡位、坡度、海拔等因子之间往往存在特定的相关性^[24]。如在低海拔地段,更多样方会分布在沟谷中下坡位,而在高海拔地段,样方分布在山坡上部和山脊的几率较大。因此小尺度的坡位与大尺度的海拔因素的影响混淆在一起。另外,海拔对生物多样性的效应可能与其绝对尺度有关。如跨越多个垂直气候-植被带的海拔梯度对植物 α 多样性的影响可能更明显^[25,26]。大老岭的顶峰海拔 2000m,而物种丰富的山地常绿落叶阔叶混交林的分布上限达到 1700m 以上。考虑到山顶效应的限制,这个植被带的潜在上限可能更高。因此,在一定的尺度范围内,海拔梯度的效应可能并不显著。

坡位、坡度与生境的水分条件、土壤厚度、地貌干扰几率等因素的关系密切,对不同植物的生长条件影响很大^[27,28]。上文的数据显示了这些小尺度因子对物种丰富度格局的显著影响。但另一方面,决定生境光照条件的坡向因素对物种丰富度的影响并不显著。我国亚热带湿润区域的其他研究也得出类似结论^[29]。但在寒冷和干旱地区,坡向对植被和物种分布的影响则是很显著的^[30,31]。这可能是由于不同气候类型环境中不同坡向之间小气候差异的显著性所决定的。另外一个小地形因子坡形,反映了坡面沿水平方向的凸、凹或平直,这种变化往往与垂直方向的脊、沟、坡变化存在空间相关关系,而後者的绝对尺度通常更大,生态意义更显著。所以在一定程度上掩盖并替代了前者。因此坡形不必和坡位梯度并用。

由此来看,对山地海拔梯度上的生物多样性变化趋势,有必要区分局部生境与大尺度环境梯度的效应,以及彼此的相对贡献。

4.2 模型差异、稳定性及误差来源

6 个物种丰富度指标的预测模型结构和模型质量 D^2 差别很大,GAMs 是数据驱动型的模型,因此,数据本身就是模型的解释,这包括数据中的信息和噪声。如珍稀种的生境通常比较特殊,对各种地形因子组合的综合条件要求比较苛刻,因此进入模型的参数较多,反映的生境限制性较强, D^2 较高。尽管大老岭的海拔范围超出或至少接近常绿阔叶树种的分布上限,但本文分析中的常绿种数包含常绿乔、灌木种,而大老岭的最高海

拔显然没有超出全部常绿种的分布上限,因此海拔梯度的效应不显著,这可能是模型效果不够理想的原因之一,属于 GAMs 应用中常见的问题之一,即超限 (overdispersion)^[32]。

灌木、草本分布在林下,地形反映的非生物生境差异的影响不仅被其上覆的林冠所缓和,林冠的层次、密度等还对林下环境产生直接的作用^[33,34],因此必然降低单纯地形因子的预测效果,因此 D^2 较低。然而,模型检验结果表明,草本层和灌木层预测效果差异显著,可能反映了两种生活型物种的生态对策的差异,但就已有结果还难以解释,有待进一步工作探讨。

各类别的 D^2 值普遍不高,乔、灌、草各层和样方总种数的平均仅在 0.162 ~ 0.351。主要的原因应有两方面:一是构建模型的数据的统计规律性还不够显著;二是 4 个有效的地形参数尚不能涵盖造成生物多样性分异的全部因素。实际上,第一方面的原因从 5 次重复建模的结果差异即得到证明。这种不稳定性主要是有样本中的随机因素或低频的环境过程影响造成,只有通过增大样本量才能降低噪音的影响,提高环境因子的统计显著性。第二方面,地形因子通常被用来替代其他直接的生态环境因子。考虑到地形特征的多尺度性和复合性,在表征特定环境生态条件时存在生态含义不明确,对应尺度无法确定等困难。另外,本文采用的地形变量对生物相互作用、生境动态等方面的信息表达,也无法有效评价,反映了这种替代性指标在应用中的局限。

本文的预测建立在野外观测的地形指标与地形图数字化后提取的地形指标之间的联系,由于两种方法本身的误差来源,以及建立的地形-植物分布关系在两种地形数据之间传递过程中产生的误差,也是模型预测偏差的来源。

4.3 GAM 途径的优缺点与应用前景

关于 GAM 途径的优缺点,已有多篇文献进行了全面地论述^[10,18]。这里着重强调的是,不同于一般的回归模型及以对应分析 (Correspondence Analysis) 为基础的多元分析方法,如 DCA, CCA 等, GAMs 模型无需预定的统计模型限定变量的分布模式,从而避免了前者经常碰到数据不符合前提假设的困难;同时,这种数据驱动的建模方式对数据本身的内在规律更为敏感,为发现未知的关系或作用去除了人为的障碍。实际上,这种非参数模型方法已对现有关于物种的环境响应曲线的理论模型提出了有力的挑战^[35]。

在这种模型方法的局限和不足方面,研究指出^[10,18]:

(1) 作为一种空间预测模型, GAM 模型和其他统计学模型一样具有静态性质,不能直接应用于生物地理和生态格局的动态及对环境的响应预测。

(2) 与其他非参数模型一样, GAM 相对缺乏机理模型的“普遍性”,因而只具有“内插”式的预测能力,不能对建模数据对应的环境值域以外的范围进行外推;在具有不同气候、植物区系或地质背景的区域之间的可移植性差;

(3) 如前所述, GAM 模型的质量在很大程度上依赖于建模样本数据的质和量。取样设计与调查事实和预测变量的空间数据都对预测结果的准确性和精确度产生影响。

尽管有上述限制, GAM 方法上的灵活性,特别是基于 GAM 新开发的 GRASP 软件带来的空间预测能力和应用便捷性使得其在理论和应用领域均迅速发展,尤其在生物多样性保护与生态系统管理等方面显示了很大的潜力。如探测珍稀物种的潜在分布区,合理划分保护区边界和等级,预防外来物种在适宜生境入侵,为退化生境的植被恢复提供适宜的物种组合等等^[7,32]。

5 结语

采取 GAM 模型,利用一组地形特征变量预测山地景观中物种丰富度指标的空间格局。结果表明:(1) 坡形和坡度反映的小尺度地形变化是 6 种物种丰富度指标空间格局的主要影响因素;在本研究区域中,大尺度的海拔因素对 α 多样性的影响在多数情况下并不显著。(2) 不同多样性指标的 GAM 模型结构和模型解释的变化比例相差很大。多次重复的平均值显示,狭域分布的多样性指标相应获得较好的 GAM 模型,表明受多种地形变量控制程度较高。建模样本的数量和选择预测因子的解释能力决定了模型的稳定性和可靠性;(3) 模型检验结果表明,乔木种、草本种、珍稀种的预测值与观测值的相关性高度显著;对常绿种和总的物种丰富

度的预测准确的可靠性不稳定,对灌木种丰富度的预测基本失败,除前述因素外,可能还有其他原因,有待进一步探讨。

References :

- [1] Levin S A. The problem of pattern and scale in ecology : the Robert H. MacArthur Award Lecture. *Ecology* ,1992 ,73 :1943 — 1967.
- [2] Huston M A. Biological diversity : the coexistence of species on changing landscapes. Cambridge : Cambridge University Press ,1996.
- [3] Whittaker R J , Willis KJ , Field R. Scale and species richness : towards a general , hierarchical theory of species diversity. *Journal of Biogeography* ,2001 ,28 ,453 — 470.
- [4] Guisan A , Zimmermann NE. Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modeling* ,2000 ,135 :147 — 186.
- [5] Lehmann A , Overton J M , Leathwick J R. GRASP : generalized regression analysis and spatial prediction. *Ecological Modeling* ,2002 ,157 :189 — 207.
- [6] Urban D L , Goslee S , Pierce KB and Lookingbill TR. Extending community ecology to landscapes. *Ecoscience* 2002 ,9 :200 — 212.
- [7] Franklin J. Predictive vegetation mapping : geographical modeling of biospatial patterns in relation to environmental gradients. *Progresses in Physical Geography* ,1995 ,19 :474 — 499.
- [8] Austin M P , Cunningham R B , Felming P M. New approaches to direct gradient analysis using environmental scalars and statistical curve-fitting procedures. *Vegetatio* ,1981 ,55 :11 — 27.
- [9] Hastie T , Tibshirani R. Generalized additive models. *Statistical Science* ,1986 ,1 (3) :297 — 318.
- [10] Yee T W , Mitchell N D. Generalized additive models in plant ecology. *Journal of Vegetation Science* ,1991 ,2 :587 — 602.
- [11] Austin M P. Spatial prediction of species distribution : an interface between ecological theory and statistical modelling. *Ecological Modelling* ,2002 ,157 :101 — 118.
- [12] Bolstad P V , Swank W , Vose J. Predicting Southern Appalachian overstory vegetation with digital terrain data. *Landscape Ecology* ,1998 ,13 :271 — 283.
- [13] Lehmann A , Overton J M , Austin MP. Regression models for spatial prediction : their role for biodiversity and conservation. *Biodiversity and Conservation* ,2002 ,11 :2085 — 2092.
- [14] Rushton S P , Ormerod S J , Kerby G. New paradigms for modelling species distributions ? *Journal of Applied Ecology* ,2004 ,41 :193 — 200.
- [15]osting H J. The study of Plant communities. San Francisco : WH Freeman and Co. ,1956 ,440.
- [16] Whittaker R H ed. Classification of natural communities. New York : Arno Press ,1977.
- [17] Austin M P. Searching for a model for use in vegetation analysis. *Vegetatio* ,1980 ,42 ,11 :21.
- [18] Guisan A , Edwards T C , Hastie T. Generalized linear and generalized additive models in studies of species distributions : setting the scene. *Ecological Modelling* ,2002 ,157 :89-100.
- [19] Van Niel K P , Laffan , S W , Lees B G. Effect of error in the DEM on environmental variables for predictive vegetation modeling. *Journal of Vegetation Science* ,2004 ,15 :747 — 756.
- [20] Shen Z , Jin Y , Zhao Z. A quantitative classification of the forest communities at Dalaoling mountain in the Three Gorges. *Journal of Wuhan Botanical Research* 2000 ,18 :99 — 107.
- [21] Shen Z , Zhang X , Jin Y. Spatial pattern analysis and topographical interpretation of species diversity in the forests of Dalaoling in the Three Gorges Region. *Acta Botanica Sinica* ,2000 ,42 :326 — 433.
- [22] Skidmore A K. A comparison of techniques for calculating gradient and aspect from a gridded digital elevation model. *International Journal of Geographical Information Systems* ,1989 ,3 (4) :323 — 334.
- [23] Lehmann A , Leathwick J R , Overton J McC. Generalized Regression Analysis and Spatial Prediction User's Manual V3.0. WWW. CSCF. CH/GRASP ,2005.
- [24] Shen Z. A multiscale study on the vegetation-environment relationship of a mountain forest transect. *Acta Ecologica Sinica* ,2002 ,22 :461 — 470.
- [25] Shen Z , Fang J , Liu Z , Wu J. The pattern of biodiversity along the vertical vegetation spectrum on the east aspect of Gongga Mountain. *Acta Phytocologica Sinica* 2001 ,25 :721 — 732.
- [26] Tang Z , Fang JY , Zhang L. Patterns of woody plant species diversity along environmental gradients on Mt. Taibai , Qinling Mountains. *Biodiversity Science* ,2004 ,12 (1) :115 — 122.
- [27] Scatena F N , Lugo A E. Geomorphology , disturbance and the soil and vegetation of two subtropical wet steep-land watersheds of Puerto Rico. *Geomorphology* ,1995 ,13 :199 — 213.
- [28] Zheng D , Hunt E R , Running S W. Comparison of available soil water capacity estimated from topography and soil series information. *Landscape*

Ecology ,1996 ,11 :3 — 14.

[29] Zheng C , Liu Z , Fang J. Tree species diversity along altitudinal gradient on southeastern and north- western slopes of Mt. Huanggang , Wuyi Mountains , Fujian , China. Biodiversity Science ,2004 ,12 (1) :63 — 74.

[30] Shreve F. Soil temperature as influences by altitude and slope exposure. Ecology ,1924 ,5 (2) :128 — 136.

[31] Resler L , Butler D , Malanson G P. Topographic shelter and conifer establishment and mortality in an alpine environment , Glacial National Park , Montana. Physical Geography ,2005 ,26 (2) :112 — 125 .

[32] Guisan A , Thuiller W. Predicting species distribution : offering more than simple habitat models. Ecology Letters ,2005 8 :993 1009.

[33] Woods K D. Patterns of tree replacement : canopy effects on understory pattern in hemlock-northern hardwood forests. Vegetatio ,1984 ,56 :87 — 107.

[34] Shen Z , Wang G , Li D. Gap related disturbance in mixed mountain forests at Mt. Dalaoling in the Three Gorges II . Topographic patterns. Acta Phytocologica Sinica ,2002 ,26 :149 — 155.

[35] Austin M P , Gaywood M J. Current problems of environmental gradients and species response curves in relation to continuum theory. Journal pf Vegetation Science ,1994 5 :473 — 482.

参考文献 :

[20] 沈泽昊 , 金义兴 , 赵子恩 , 吴金清 , 黄汉东 , 等. 三峡大老岭地区森林群落的数量分类. 武汉植物学研究 ,2000 ,18 (2) :99 ~ 107.

[21] 沈泽昊 , 张新时 , 金义兴. 三峡大老岭森林物种多样性的空间格局分析及其地形解释. 植物学报 ,2000 ,42 (6) :620 ~ 627.

[24] 沈泽昊. 山地森林样带植被-环境关系的多尺度分析. 生态学报 ,2002 ,22 (4) :461 ~ 470.

[25] 沈泽昊 , 方精云 , 刘增力. 贡嘎山东坡植被带谱的物种多样性格局分析. 植物生态学报 ,2001 25 (6) :721 ~ 732.

[26] 唐志尧 , 方精云 , 张玲. 秦岭太白山木本植物物种多样性的梯度格局及环境解释. 生物多样性 ,2004 ,12 (1) :115 ~ 122.

[29] 郑成洋 , 刘增力 , 方精云. 福建黄岗山东南坡和西北坡乔木物种多样性及群落特征的垂直变化. 生物多样性 ,2004 ,12 (1) :63 ~ 74.

[34] 沈泽昊 , 李道兴 , 王功芳. 三峡大老岭山地常绿落叶阔叶混交林林隙干扰研究 II . 林隙干扰的地形格局. 植物生态学报 ,2002 26 (2) :149 ~ 156.

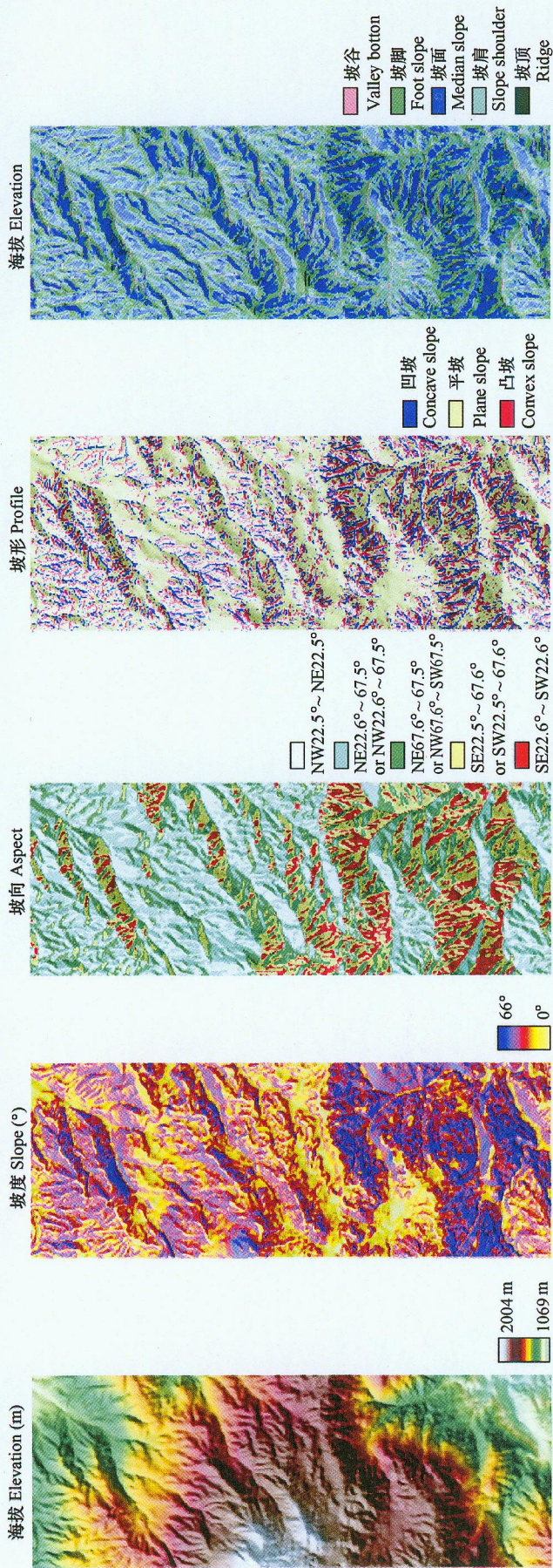


图 1 地形因子空间格局
Fig.1 Pattern of topographic indices

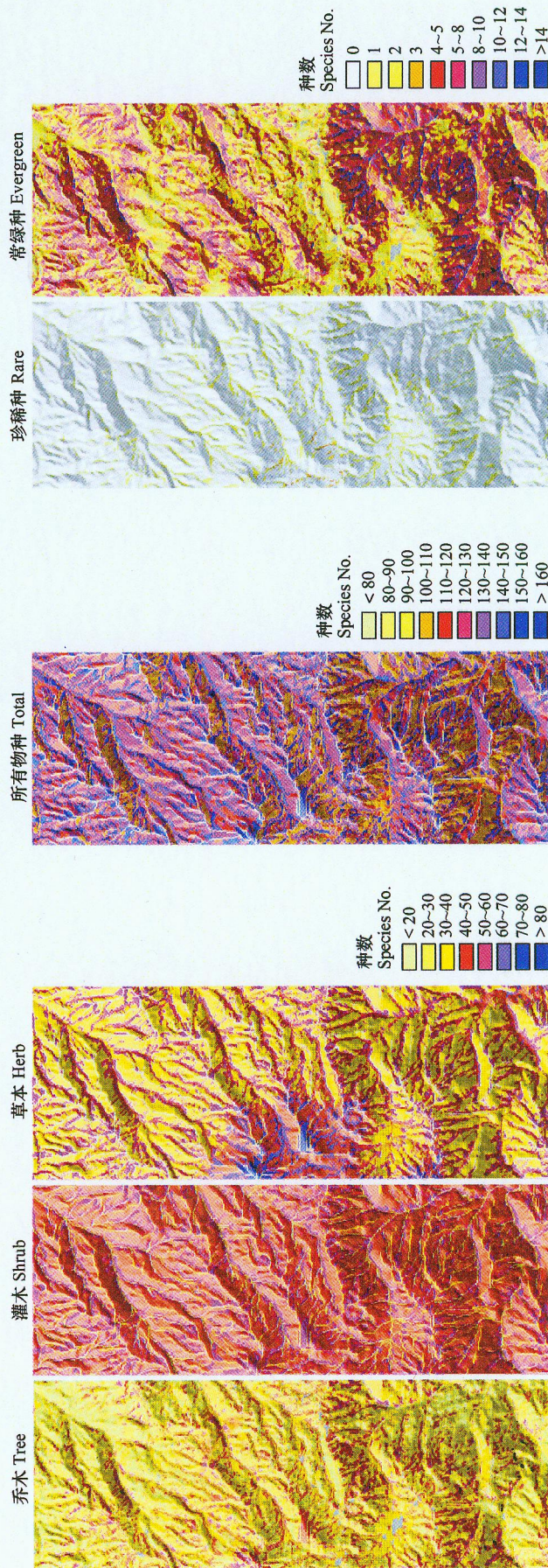


图 2 不同植物多样性指标分布格局模拟图
Fig.2 Predictive figures of the pattern of the species richness indices