

# 海南岛霸王岭热带天然林景观中木本植物 功能群划分及其潜在分布<sup>\*</sup>

张志东<sup>1,2</sup> 臧润国<sup>2</sup> 丁 易<sup>2</sup>

(1. 中国科学院烟台海岸带可持续发展研究所 烟台 264003;

2. 国家林业局森林生态环境重点实验室 中国林业科学研究院森林生态环境与保护研究所 北京 100091)

**摘 要:** 为了解热带天然林景观中木本植物功能群及其基本分布规律,在对研究区进行千米网格样方调查和环境因子收集的基础上,采用演替地位和最大潜在高度 2 个指标将 579 种木本植物划分为 8 个功能群;采用生态位模型对这些功能群的地理分布进行预测,并应用受试者工作特征分析进行模型精度验证;应用多元线性回归对影响各功能群分布的主要因子进行分析。结果表明:生态位模型对 8 个功能群的潜在分布预测都达到 70% 以上;相对于顶极类功能群,先锋类功能群具有较高的最大潜在分布面积和较低的最适分布面积,同时呈现出较为分散的格局,反映了两大类功能群个体生态学特性和对环境适应的差异;在选择的 10 个环境因子中,有 7 个因子(极端最低温、年均温、极端最高温、年均相对湿度、年均降水量、海拔和坡向)对木本植物功能群的潜在分布影响显著。

**关键词:** 木本植物功能群;潜在分布;生态位模型;热带雨林

中图分类号:S718.54 文献标识码:A 文章编号:1001-7488(2009)10-0001-08

## Classification of Woody Plant Functional Groups in A Tropical Natural Forest Landscape of Ba wangling , Hainan Island and Their Potential Distribution

Zhang Zhidong<sup>1,2</sup> Zang Runguo<sup>2</sup> Ding Yi<sup>2</sup>

(1. Yantai Institute of Coastal Zone Research for Sustainable Development , Chinese Academy of Sciences Yantai 264003;

2. Key Laboratory of Forest Ecology and Environment , the State Forestry Administration Institute of Forest Ecology ,  
Environment and Protection , CAF Beijing 100091)

**Abstract:** Nowadays , plant functional groups (PFGs) have been recognized as a promising tool in management and restoration of degraded species-rich ecosystems. However , their potential distribution , especially in a tropical forest landscape , is rarely studied. Based on an investigation of 135 plots in a tropical natural forest landscape of Bawangling , Hainan Island , South China , the PFGs were classified by employing two criteria of successional status and potential maximum height. In this study the genetic algorithm for rule-set prediction ( GARP) was used to estimate the potential distribution of the PFGs and then the receiver operating characteristics ( ROC) was used to evaluate the predictive performance. Multiple linear regression analysis was applied in order to find out the major factors determining potential distributions of the PFGs. Results showed that the predictive accuracies for the eight PFGs were all over 70% . Compared with the climax functional groups , the pioneer functional groups had higher potential maximum distributional range , smaller maximum suitable range and presented more dispersed distribution pattern. This indicated there were different in autecological characteristics and responses to environment between pioneer and climax species. The analysis of correlation revealed that minimum temperature , annual mean temperature , maximum temperature , annual mean relative humidity , annual mean precipitation , aspect and elevation were the key factors determining potential distributions of PFGs. The results further also demonstrate that the GARP ecological niche model using presence-only data and large-scale environmental variables is a powerful tool for predicting species ' geographic range.

**Key words:** woody plant ; functional groups ; potential distribution ; ecological niche model ; tropical rain forest

目前,随着全球气候变化和人类对资源开发强度的加剧,已导致生境的破碎化,物种分布格局的变化进而引起了群落和生态系统结构和功能的改变

(Loreau *et al.* , 2001)。然而在  $N$  维超体积空间,许多物种的分布却鲜为人知或是不完全的,尤其是在热带地区(Raven *et al.* , 1992),这给生物多样性保

收稿日期:2008-01-24。

基金项目:国家自然科学基金项目(30430570)和国家林业局 948 项目(2002-54)资助。

<sup>\*</sup>臧润国为通讯作者。

护提出了严峻的挑战。基于此点考虑,发展精确的途径进行评价和预测物种潜在分配格局及其与生物和非生物因子的关系已成为目前众多生态学家关注的焦点 (Prendergast *et al.*, 1999; Feria *et al.*, 2002)。

随着计算机技术的发展,物种潜在分布区的预测方法已有了新的突破。目前,在景观生态和保护生物学领域,构建基于点数据的生态位模型进行预测物种的潜在分布已趋于成熟 (Li *et al.*, 1997; Peterson *et al.*, 1999a)。在众多流行的生态位模型中,如 BIOCLIM (Nix, 1986)、逻辑斯蒂回归 (Skidmore *et al.*, 1996) 等, GARP (genetic algorithm for rule-set prediction) 模型由于其表现得更加强健和灵活,而且其对数据样本大小要求较低,在一些研究中广泛应用 (Peterson *et al.*, 1999b; Stockwell *et al.*, 1999; 2002)。但以往的研究大多是在区域或全球尺度上对物种(包括植物和动物)的分布进行预测,在景观尺度上尤其是热带森林景观基于实测点数据的预测分布研究还鲜有报道。

反应型功能群是对资源利用和外界因素波动具有相似反应的物种组合 (Blondel, 2003),由于它简化了物种数据,同时又有利于揭示物种在环境波动下的反应机制,给生态学家研究物种丰富的热带森林提供了新的视角。同一功能群内物种在空间上的替代对群落结构、景观格局及其生态过程的影响比不同功能群之间物种的替代要小的多 (Rosenfeld, 2002),因此了解不同功能群的地理分布比掌握多个物种(这些物种可能属于同一功能群)的分布更有利于揭示环境波动后群落、生态系统或景观结构或过程的变化规律。以往基于功能群途径构建模型多是在区域或全球尺度上探讨气候变化对物种分布的影响,在景观尺度尤其是热带森林景观探讨功能群分布与环境因子的关系报道不多。

海南岛的热带森林是处于我国最南端、保存最好的热带天然林类型,在维持全岛的生态平衡、改善生态环境中具有不可替代的作用。然而自 20 世纪 50 年代以来,当地居民对森林资源的开发利用强度加大,造成森林资源锐减,物种分布格局和景观结构发生剧烈的变化。因此,在景观破碎化的基础上重新了解物种分布格局的改变,对于重构该地受损的生态系统很有必要。本文的研究地点为海南霸王岭林区,对该区 135 个天然林样方进行千米网格调查,研究目的主要由以下 3 方面组成: 1) 功能群划分; 2) 利用 GARP 模型对主要功能群的潜在分布进行预测; 3) 确定功能群分布与环境因子的关系。

## 1 研究区概况与研究方法

### 1.1 研究区自然概况

海南省西南部昌江县和白沙县境内的霸王岭林区,总面积 7.1 万  $\text{hm}^2$ ,地理坐标 18°53'—19°20' N, 108°58'—109°53' E,地形复杂,以山地为主,海拔在 50~1 654 m。该地区属热带季风气候,干湿季明显。年均温 24.2℃,年平均降水量 1 677.1 mm,5—11 月为雨季,12 月—翌年 4 月为旱季。土壤以砖红壤为代表类型,随海拔的增加逐渐过渡为山地红壤、山地黄壤和山地草甸土。低地雨林、山地雨林、山地常绿林和高山矮林为其地带性优势植被类型 (蒋有绪等, 2002)。低地雨林和山地雨林是该地区分布最广的 2 个主要植被类型。低地雨林以青梅 (*Vatica mangachapoi*)、荔枝 (*Litchi chinensis*) 和海南嘉赐 (*Casearia aequilaterails*) 等为优势种 (胡玉佳等, 1992),但如今消失殆尽。以陆均松 (*Dacrydium pierrei*)、鸡毛松 (*Podocarpus imbricatus*) 为优势种的山地雨林分布海拔较高,人为干扰强度较小,因而至今仍保存一定面积的原始山地雨林植被 (臧润国等, 2004)。但霸王岭林区大部分的原始森林都经过了刀耕火种和商业性采伐的破坏,自 1994 年海南岛实施全岛森林禁伐以来,霸王岭的热带森林大部分都处于自然恢复状态,本文调查研究的就是霸王岭林区的天然林(包括残留原始林、干扰后的原始林或过伐林、天然次生林及不同程度的退化森林、疏林地)。

### 1.2 研究方法

1.2.1 物种数据的获取 调查样方的布设采用在研究区森林景观类型中按千米网格机械布设的方法。根据地形图,把霸王岭林区按照千米网格分区,机械设置群落调查样地,即以每个 1 km × 1 km 或 2 km × 1 km 的网格的节点处为中心,各设置 1 个 20 m × 20 m 群落调查样地,在整个景观中共调查了 135 个天然林样地。每个样地的调查内容包括 1) 群落特征: 在每个样地内利用样绳分成 4 个 10 m × 10 m 的小样方,在每个小样方内记录所有胸径 1 cm 乔木和灌木的种名(无法确认的种则先采集后制成标本,再进行鉴定)、胸径、高度和冠幅; 2) 空间位置: 利用 GPS,在样地的中心位置(样绳的交叉线位置)记录样地的经、纬度坐标,此坐标也近似作为该样地的物种分布点坐标数据。

1.2.2 环境数据的获取 气候数据来自海南省 18 个气象台站及霸王岭个别地点的长期月平均气象观测记录。本文采用薄板光顺样条插值方法 (阎洪, 2004) 对气象数据进行空间插值。各气象站点的地

理坐标和海拔高程作为插值自变量。具体实现是在 ANUSPLIN 4.1 平台上利用针对小样本的 Splinb 程序进行插值计算。模型中 DEM 利用 15 万数字地形图和具有水文增强作用的地形插值程序 ANUDEM 4.6 平台上生成。利用产生的 DEM 在地理信息系统软件 ARCGIS 上生成高程、坡度、坡向、平面曲率和剖面曲率 5 个地形参数。最终在保证广义交叉验证最小、信噪比(信号自由度与剩余自由度之比)最小等插值效果判断标准的基础上,生成了 5 个气候变量的空间栅格数据。最终用于预测物种潜在分布的变量总数为 10 个。

1.2.3 功能群的确定 依据 Köhler 等(2000)对功能群的划分方法,采用演替地位和最大潜在高度对物种(限于乔木和灌木,不包括木质藤本)进行功能群划分,其中将物种的演替地位划分为先锋种和顶极种 2 类。最大潜在高度数据来源于对 135 个样地树种的统计数据,具体做法是:按照每个树种的现实高度进行排序,选择现实最大树高定为潜在最大高度,并依据相关植物志(陈焕镛, 1964; 1965; 广东省植物研究所, 1974; 1977)的数据进行修正,当调查的现实最大高度小于文献上的数值时,以文献的数值为准。

1.2.4 环境变量的选择 为了选取能够提供最高预测准确性的环境图层,采用一系列的 Jackknife 操作(Peterson *et al.*, 1999a)。通常,运行多重迭代,系统地省略每一个图层,或者一套图层。然后,检查每个图层的包含或者排除(1 或者 0)与缺省误差之间的相关。正相关表示某个图层会损害模型的质量,在进一步分析中应被删除。分别对各功能群进行 Jackknife 操作,随后在 SPSS 13.0 上将缺省误差作为应变量、环境因子作为自变量进行多重线性回归分析。

1.2.5 建立模型 采用 GARP 生态位模型对主要功能群在霸王岭天然林区的分布进行预测。GARP 用已知物种分布点数据和带有与物种存活能力相关的环境参数层作为模型输入参数,基于相应的规则探索物种存在与否与环境因子之间的非随机相关性,并预测和估测物种的潜在分布区(Stockman *et al.*, 2006)。首先将图层数据在 ARCVIEW 3.3 中利用扩展模块 GapDatasets 转换成 GARP 模型可识别的 ASCII Raster Grid 格式,并将所有图层设定为相等的分辨率(约 900 m<sup>2</sup>)。在运行中,功能群分布数据被分成 2 部分,50%初始数据用于完全独立的模型质量检验,余下的 50%均等地分成 2 部分,一半用于建立模型,一半用于内部的模型质量检验。每个

功能群运行 20 次模拟,并将每次运行的终止条件限定为在 0.01 处收敛或算法运行 1 000 个迭代。

GARP 模型在预测过程中会产生随机变异,为了得到最优化的模拟结果,采用 2 个指标用于进一步选择模型:一个是缺省误差,一个是相抵误差(commission error)。在 GARP 模型平台上通过运行“最佳子集选择程序”具体实现。在设置缺省阈值最低的条件下,为每个功能群运行 20 个模型,随后选择相抵系数接近中值的 10 个最优化模型(Chen *et al.*, 2006)。在 ARCVIEW 3.3 中,将 10 个最优化模型作为分布分析的底图,每个底图均为二元图(0 代表生态位缺乏的面积,1 代表存在的面积)。利用空间分析扩展模块,将 10 个图进行叠加,并通过栅格计算,最后得到每个功能群的潜在分布图。需要说明的是,最终得到的每个栅格单元的值,在这里称为叠加指数(overlay index, OI),范围从 0 到 1,实质上反映的是预测生态位存在强弱的一个测定标准,值为 1 预示着功能群具有 100% 的发生概率,值为 0 则表明此位置功能群几乎不可能发生。

1.2.6 模型评价 采用受试者工作特征(receiver operating characteristics, ROC)分析进行模型精度验证(Stockman *et al.*, 2006)。一般用 ROC 分析的曲线下面积(area under curve, AUC)进行整体模型预测精度检验。AUC 值越大表示模型预测精度越高。理想的预测发生在 AUC 值为 1 时,当 AUC 值为 0.5 时,预测精度最低。Swets(1988)通过对 ROC 方法的评价,对 AUC 的精度检验提出了进一步解释,他认为预测较低精度发生在 AUC 值为 0.5 和 0.7 之间,AUC 值在 0.7 和 0.9 之间预示着预测结果可以接受,当 AUC 值超过 0.9 时,则表示具有高的预测精度。ROC 分析在 SPSS 13.0 上进行。

1.2.7 相关分析 为了探讨构建模型的主要环境因子对各功能群潜在分布的影响,在功能群潜在分布图上随机产生 1 000 个点进行环境因子参数和各功能群的潜在分布概率的相关分析,在 SPSS 13.0 软件中采用逐步多元线性回归分析具体实现,并构建线性回归方程。为了消除量纲的影响,分析之前将数据进行对数转换处理。

## 2 结果与分析

### 2.1 功能群的划分

本次调查到的木本植物物种数和多度总计分别为 579 和 58 225,分属 82 个科 247 个属;在 8 个功能群的物种数量分布中,89.5%的物种属于顶极种,而其中又以 F6 所含的物种数最高,为 276(表 1)。为

了研究和分析方便,并为以后对热带林生态系统的功能进行深入研究,根据功能群的定义,采用演替地位和最大潜在高度 2 个指标将霸王岭林区所调查到的 579 种木本植物划分为 8 个功能群,分别是先锋灌木(F1)、先锋次林层乔木(F2)、先锋主林层乔木

表 1 功能群划分

Tab. 1 Classification of functional groups

功能群 Functional group	潜在最大树高 Potential maximum tree height/m	物种个数 Species richness	相对多度 Relative abundance/%
先锋灌木 Pioneer shrub (F1)	2~5	18	2.20
先锋次林层乔木 Pioneer subcanopy tree (F2)	5~15	33	8.51
先锋主林层乔木 Pioneer canopy tree (F3)	15~30	8	1.78
先锋超冠层乔木 Pioneer emergent tree (F4)	>30	2	0.43
顶极灌木 Climax shrub (F5)	2~5	69	19.73
顶极次林层乔木 Climax subcanopy tree (F6)	5~15	276	35.16
顶极主林层乔木 Climax canopy tree (F7)	15~30	157	29.82
顶极超冠层乔木 Climax emergent tree (F8)	>30	16	2.38

(F3)、先锋超冠层乔木(F4)、顶极灌木(F5)、顶极次林层乔木(F6)、顶极主林层乔木(F7)、顶极超冠层乔木(F8),具体结果见表 1。

由表 1 可知,相对于顶极类功能群,先锋类所含的物种数则要少得多,仅占总物种数的 10.5%,而其中又以 F2 最高,F1 次之,F4 最少,所含物种数分别为 33,18 和 2;各功能群的木本植物多度分布多的,物种数量分布也比较多,物种数分布比较集中的 F6,F7 和 F5,同样含有高的个体数,所占比例分别为 35.2%,29.8%和 19.7%。物种数量分布最少的 F4 和 F3,个体数分布也最少,仅占总量的 0.43%和 1.78%。

## 2.2 潜在分布预测

通过 Jackknife 分析,结果发现一些因子由于与缺省误差呈正相关(表 2),在进一步分析中被排除。如对于 F1,Jackknife 操作检测到降低预测精度的平面曲率、海拔、年均降雨量、年均相对湿度和最低温度 5 个因子;对于 F8,Jackknife 操作检测到平面曲率、海拔、年均相对湿度和最高温度 4 个因子,这些因子在进一步分析中被排除。其他的功能群具体环境因子排除情况详见表 2,各功能群余下的因子用于构建 10 个最佳模型。

表 2 环境图层(0/1)与缺省误差之间的相关分析

Tab. 2 Correlations between the data (0/1) of each coverage and omission error (externa)

环境因子图层 Environmental layer	外部缺省误差 Omission error (externa)							
	F1	F2	F3	F4	F5	F6	F7	F8
平面曲率 Plan curvature ( $C_{p1}$ )	0.148	0.201*	0.153	0.277**	0.426**	0.322**	0.298**	0.334**
坡向 Aspect(A)/(°)	-0.222*	-0.356**	-0.173*	0.343**	-0.516**	-0.269**	-0.403**	-0.164
海拔 Elevation(H)/m	0.215*	0.177*	0.003	-0.222*	-0.011	-0.060	-0.025	0.031
剖面曲率 Profile curvature ( $C_{pr}$ )	-0.317**	-0.032	0.153	0.258**	0.164	-0.040	0.035	-0.048
坡度 Slope(S)/(°)	-0.127*	-0.111	-0.147	0.221*	0.071	0.075	0.144	-0.027
年均降雨量 Annual mean precipitation ( $P_a$ )/mm	0.253**	0.043	0.094	-0.081	-0.068	0.025	-0.146	-0.185*
年均湿度 Annual mean relative humidity ( $H_a$ )/%	0.158	-0.115	-0.075	-0.090	0.010	0.055	0.099	0.035
最低温度 Minimum temperature ( $T_{min}$ )/	0.072	0.170*	-0.055	-0.194*	-0.004	-0.097	0.005	-0.015
年均温度 Annual mean temperature ( $T_a$ )/	-0.061	0.027	0.107	-0.204*	0.001	0.062	0.056	-0.019
最高温度 Maximum temperature ( $T_{max}$ )/	-0.118	-0.004	-0.062	-0.307**	-0.072	-0.073	-0.064	0.056

\*:  $P < 0.05$ ; \*\*:  $P < 0.01$ . 表中的数字表示多重线性回归中的  $R^2$  值 The data in the table is  $R^2$  value calculated from the multiple linear regression; 每一列中粗体数字相应环境因子为各物种用于分析的变量 The environmental layers with data shown in bold are selected using build model for each functional group. F1~F8: 见表 1 See Tab. 1.

由 GARP 模型预测结果可知(图 1),8 个功能群的潜在分布格局存在一定差异。先锋类功能群 F1, F2, F3 存在相似的分布格局,最适分布区(OI=1)均零散分布于霸王岭中部和南部地区,最大潜在分布区(OI=0.1)几乎覆盖了研究区的全部,但潜在最适和最大分布面积存在差异(图 2)。随着潜在树高的增加,F1, F2, F3 最适分布面积占研究区总面积比例亦存在差异,表现为:  $F_1$  (2.5%) <  $F_2$  (4.4%) <  $F_3$  (5.6%)。相比其他功能群,3 个功能群的潜在最大

分布面积均较高,分别占研究区总面积的 92.9%, 85.4%和 92.3%。同样作为先锋类功能群的 F4,其潜在分布格局与其他 3 个先锋类功能群差异较大;其最适分布区在霸王岭研究区四周存在较高的分布面积,面积比例占研究区总面积的 38.8%,潜在最大分布区在最适分布范围的基础上,向研究区中心有所延伸,但幅度不大,面积比例占研究区总面积的 52.0%。后期演替功能群 F5 其最适分布在研究区中部、东南和南部地区分布比较集中,面积占总面积

的 16.9%，最大潜在分布由核心区向四周扩展，但北部和西部周边地区分布比较零散。F6 和 F7 潜在最适分布范围类似于 F5，但分布比较零散，分别占研究区总面积的 6.7% 和 11.1%，潜在最大分布与 F5 基本相同，但分布面积有所差异，分别占研究区总面积的 74.7% 和 72.1%。对 F8 而言，除了北部和

西北部周边地区不适合其分布外，在其他地区均不同程度地适宜其分布，其最适分布面积仅次于 F4（图 2），占研究区总面积的 24.4%，其最大潜在分布范围在最适分布范围的基础上，分布更加集中和向周边扩展，占研究区总面积的 87.5%。

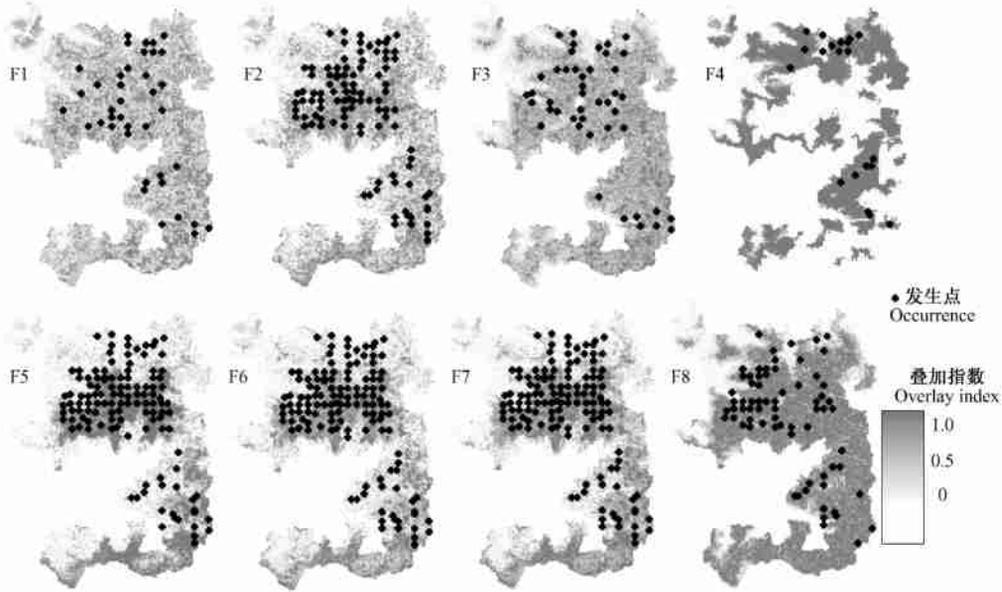


图 1 海南霸王岭热带天然林景观中 8 个木本植物功能群的潜在分布

Fig. 1 Maps of the predicted potential distribution of eight woody plant functional groups in a tropical natural forest landscape of Bawangling, Hainan Island

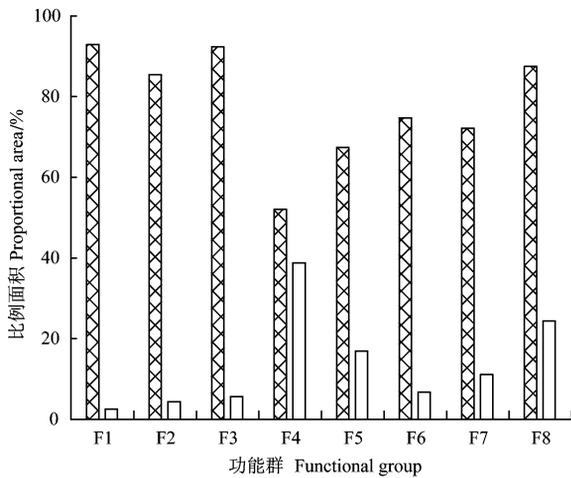


图 2 功能群潜在最大和最适分布比例面积

Fig. 2 Proportional areas of maximum potential and suitable distribution in each functional group

通过对 8 个功能群 GARP 预测模型评价，ROC 分析表明，AUC 值的渐近线显著性检验均达到了极显著水平 ( $P < 0.001$ )，表明 GARP 模型预测精度均优于随机预测。另外由图 3 中 AUC 值可知，8 个功能群预测精度均较高，除了 F1、F2 和 F7 的预测精度稍低外，其余的功能群 AUC 值均达到了 0.80 以上。

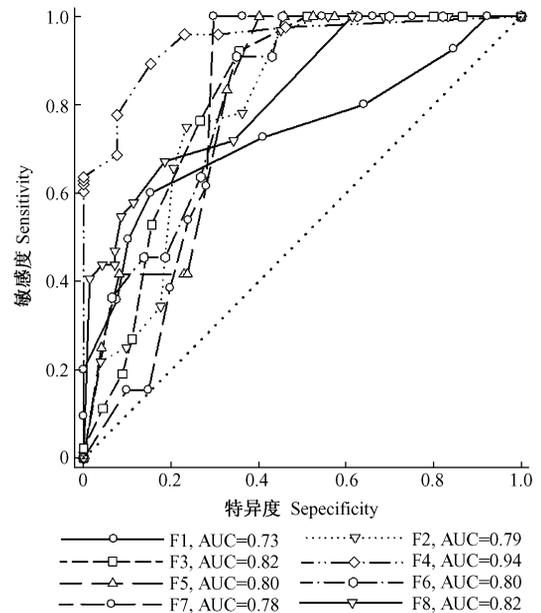


图 3 GARP 模型精度检验的 ROC 曲线

Fig. 3 The receiver operating characteristics (ROC) curve of GARP model test

### 2.3 功能群分布与环境因子的关系

为了进一步研究关键环境因子对各功能群潜在分布的影响，通过逐步回归，构建各功能群潜在分布

与主要环境因子的回归模型(表3),8个功能群的潜在分布随着环境梯度的变化均存在较好的线性反应( $P < 0.0001$ ),与温度相关的因子(极端最低温、年均温和极端最高温)、与水分相关的因子(年均相对湿度和年均降水量)和与地形相关的因子(海拔和坡向)是影响研究区木本植物功能群潜在分布的关键因子。F1潜在分布在很大程度上受到极端最高温和年均温的影响,在年均温约为22~24、最高温29~31范围内有较高的发生概率;F2潜在分布更多受到年均相对湿度和坡向的影响,在平地 and 阳坡(202.5~247.5)以及年均相对湿度在81%~85%的范围内分布较多;与F2相似,F3潜在分布在在平地 and 阳坡(202.5~247.5)以及年均相对湿度在81%~85%的范围内也有高的发生概率,同时其分布也受到极端最低温和极端最高温的限制,如在极端最低温15以上以及极端最高温29~31范围

内最适宜其分布;除了在极端最低温约为17以上和年均温在19~23、F4功能群分布较多外,在1100mm以下的降水范围内也比较适宜其分布;极端最高温和海拔是影响F5功能群潜在分布的限制因子( $R^2 = 0.67$ ),最高温在31以下,海拔在859~1300m的范围内是F5功能群的最适分布区;最高温和坡向共同决定了F6功能群潜在分布的变化( $R^2 = 0.74$ ),最高温在30以下,平坡或半阴坡(292.5~337.5)范围内F6功能群有较高的发生概率;年均降水量和坡向共同决定了功能群F7( $R^2 = 0.74$ )和F8( $R^2 = 0.73$ )的潜在分布,F7在平坡和阴坡(0~67.5, 337.5~360)以及年均降水量在约1000mm以上;F8功能群在平坡、阴坡(0~67.5, 337.5~360)和半阴坡(292.5~337.5),以及年均降水量在约1050mm以上的范围内均有高的发生概率。

表3 功能群潜在分布与主要环境因子的回归模型

Tab. 3 Regression models between potential distribution of each functional group and major environmental factors

功能群 Functional group	逐步线性回归模型 Stepwise linear regression models	df	$R^2$	F	P
F1	$Y = 72.38 - 3.22 T_{\max} + 0.86 T_a$	2	0.25	91.99	0.0001
F2	$Y = -31.20 + 7.12 H_a - 0.05 A$	2	0.49	473.51	0.0001
F3	$Y = -46.32 + 24.39 H_a + 5.56 T_{\min} - 0.04 A - 23.17 T_{\max}$	4	0.66	477.85	0.0001
F4	$Y = -286.37 + 3.67 T_{\min} + 37.55 P_a + 5.36 T_a$	3	0.29	135.99	0.0001
F5	$Y = 65.84 - 19.30 T_{\max} - 0.22 H$	2	0.67	982.10	0.0001
F6	$Y = 41.14 - 12.21 T_{\max} - 0.05 A$	2	0.74	948.36	0.0001
F7	$Y = -74.31 + 10.77 P_a - 0.04 A$	2	0.74	1399.10	0.0001
F8	$Y = -289.93 + 39.97 P_a + 4.73 A$	2	0.73	1351.06	0.0001

### 3 结论与讨论

目前功能群的划分途径主要包括基于形态和功能性状划分(Leishman *et al.*, 1992)、基于物种对特定环境因子的响应划分(Diaz *et al.*, 1997)以及基于物种在生态系统中的作用划分(Mabry *et al.*, 2000)等。在热带林研究中,尤其以形态和功能性状划分功能群最为常见。演替地位和潜在最大高度是学者经常采用的2个功能性状指标(Köhler *et al.*, 2000)。处于不同演替地位的物种在生活史策略上存在明显差异,进而决定群落的演替动态;潜在最大高度与物种竞争能力、繁殖能力和受到火、台风和刀耕火种等干扰后所需要的时间有关,直接关系到物种在群落中的空间位置、对生态资源利用的能力及其在生态系统中的地位(Turner, 2001)。此外物种的潜在高度与光照间也存在着重要的生态策略,灌木和次林层乔木种在弱光照时有较高的生长效率,而主林层和超冠层乔木种则在强光照时有较高

的生长潜力(Thomas *et al.*, 1999)。基于这2个功能性状的显著特点,将这2个功能性状进行组合划分功能群是合理的也是有意义的。

从本文的预测结果来看,先锋类功能群具有高的最大潜在分布面积,而顶极类功能群则相对较低(图2),这说明先锋类功能群对气候和地形条件的要求较低,而顶极类功能群则要求相对较高,这从覆盖的研究区域上也能近似得到体现(图1)。但从最适分布面积来看,顶极类功能群则普遍具有相对较高的分布面积,这就说明在研究区具有最适合其分布的气候和地形条件的区域相对先锋种要多;另一方面这种面积差异也与先锋种和顶极种不同的个体生态学特征密不可分。先锋种的一些个体生态学特征如种子一般小而多,易分散(Whitmore, 1989),决定了它可以散布到很远的区域,而顶极种功能群内的物种种子数量少、体积大及质量大等特征,决定了其扩散主要依赖动物传播(Chazdon *et al.*, 2003)。而食果实及种子的动物其分布却往往又受到了景观

破碎化大小、森林结构的边缘效应以及打猎、集材等人为因素的影响 (Saunders *et al.*, 1991), 这就限制了顶极种功能群内物种的散布。这些因素的存在, 形成了顶极种功能群潜在分布 (尤其是核心分布区) 相对集中, 而先锋类功能群潜在分布相对分散的格局 (图 1), 同时也是形成两大功能群类面积差异的主要原因。另外, 从本文预测结果来看, 先锋超冠层乔木功能群 (F4) 和顶极超冠层乔木功能群 (F8), 虽然两大类功能群包含的物种数相对其他功能群要少得多, 分别为 2 和 16 个, 但两大类功能群在气候和地形因子空间却具有最大的最适分布区域 (图 2), 表明两大类功能群在当地生态系统中具有潜在优势, 这意味着两大类功能群在维持当地生态系统结构和功能方面发挥着关键的作用。表明在今后的研究中对这 2 个功能群及其这 2 个功能群内的物种, 如枫香 (*Liquidambar formosana*)、南亚松 (*Pinus latteri*)、荔枝等应引起足够的重视。Chapin 等 (1996) 认为在气候变化等外在因素的影响下, 功能群对生态功能的改变有较好的预示作用。通过本文功能群潜在分布与环境因子的相关分析表明, 与温度、水分和与地形相关的因子是影响研究区木本植物功能群潜在分布的关键因子, 然而与地形相关的因子中并没有包括坡度这个常见的因子 (这可能与霸王岭热带林区坡度较缓、相应的生态因子变化不大有关)。先锋类功能群在温度较高、降水偏少以及阳光充足的阳坡或半阳坡往往具有较大的发生概率, 而在温度偏低、降水偏多以及阴暗的阴坡顶极类功能群则高发生。这种对气候因子和地形因子的适应差异也往往是与两大功能群类鲜明的特征密不可分的。Whitmore (1989) 通过试验证明, 顶极种只有在低太阳辐射的立地才能顺利定居, 而先锋种也只有在全光的条件下幼苗才能建立和生长 (Swaine *et al.*, 1988)。

然而, GARP 模型反映的是物种的基础生态位 (Swenson, 2006), 由于种种因素的限制, 如物种间相互作用、干扰历史因素等, 理想状态下的分布则几乎不可能发生。如 Anderson 等 (2002) 认为现实分布格局在一定程度上也体现出了物种 (或物种组) 间相互作用的关系, 如竞争排斥、竞争释放 (competitive release) 等。基于先锋种和顶极种之间的竞争关系, 一些学者提出了一些假说, 如竞争 - 占据权衡 (competition-colonization tradeoff) 和演替生态位假说 (Stephen *et al.*, 1998; Rees *et al.*, 2001); 此外, 先锋种休眠时间及种子的存活时间长, 并在许多森林类型中形成种子库。当火烧及采伐等森林干扰后,

凭借营养的大量释放, 种子库中的种子大量萌发, 并快速生长。相反, 顶极种种子具有存活时间短、缺乏休眠机制等特点, 虽然其能在较短的时间内很快的萌芽, 但是当条件不利时 (如异常的气候条件), 将失去萌芽能力 (Whitmore, 1998)。基于这些特征, 在适宜分布区外, 先锋种的现实分布范围可能比潜在分布区更大。而顶极类功能群虽然在适宜分布区, 但由于以上限制因素的存在, 导致了它们的现实分布面积可能远小于其潜在分布。这种情况, 有些学者称为“过预测现象” (overprediction) (Peterson *et al.*, 1999a; Anderson *et al.*, 2002); 除了以上影响功能群的分布特征外, 地理上的隔绝、土壤质地等 (Stockman *et al.*, 2006) 均会对物种的分布产生一定程度的影响。

除了缺少关键因子图层会影响模拟质量外, 参加构建模型的点数据的多少 (Stockwell *et al.*, 2002)、调查样点在研究区分配的均匀程度 (Stockwell *et al.*, 2002)、研究的尺度问题 (Feria *et al.*, 2002; Stockman *et al.*, 2006) 以及 GARP 模型自身的一些不足 (Stockwell *et al.*, 1999) 等均会对模拟效果产生一定的偏差, 这方面的工作需要以后进一步完善和提高。

Feria 等 (2002) 认为生态学家在开展野外工作之前, 借助潜在分布图能在局域或区域水平上初步了解不同空间位置的群落组成的大致特征, 进而有利于有针对性地设计调查线路和有重点地选择调查样地, 这样不仅节省了大量的劳力和体力, 也为科学研究获得了更加可靠、详实的基础数据。由此可见基于生态位模型途径进行潜在分布预测对生物多样性保护和管理具有重大的理论和现实意义, 值得进一步研究和应用。

## 参 考 文 献

- 陈焕镛. 1964. 海南植物志. 1 卷. 北京: 科学出版社.  
 陈焕镛. 1965. 海南植物志. 2 卷. 北京: 科学出版社.  
 广东省植物研究所. 1974. 海南植物志. 3 卷. 北京: 科学出版社.  
 广东省植物研究所. 1977. 海南植物志. 4 卷. 北京: 科学出版社.  
 胡玉佳, 李玉杏. 1992. 海南岛热带雨林. 广州: 广东高等教育出版社.  
 蒋有绪, 王伯荪, 臧润国, 等. 2002. 海南岛热带林生物多样性及其形成机制. 北京: 科学出版社.  
 阎 洪. 2004. 薄板光顺样条插值与中国气候空间模拟. 地理科学, 24(2): 163 - 169.  
 臧润国, 安树青, 陶建平, 等. 2004. 海南岛热带林生物多样性维持机制. 北京: 科学出版社.  
 Anderson R P, Peterson A T, Gómez-Laverde M. 2002. Using niche-based GIS modeling to test geographic predictions of competitive exclusion and competitive release in South American pocket mice. *Oikos*, 98: 3 - 16.

- Blondel J. 2003. Guilds or functional groups: does it matter. *Oikos*, 100: 223 - 231.
- Chapin F S, Bret-Harte M S, Hobbie S E, *et al.* 1996. Plant functional types as predictors of transient responses of arctic vegetation to global change. *Journal of Vegetation Science*, 7: 347 - 358.
- Chazdon R L, Careaga S, Webb C, *et al.* 2003. Community and phylogenetic structure of reproductive traits of woody species in wet tropical forests. *Ecological Monographs*, 73: 331 - 348.
- Chen P F, Wiley E O, Mcnysset K. 2006. Ecological niche modeling as a predictive tool: silver and bighead carps in North America. *Biological Invasions*, 9: 43 - 51.
- Diaz S, Cabido M. 1997. Plant functional types and ecosystem function in relation to global change. *Journal of Vegetation Science*, 8: 463 - 474.
- Feria T, Peterson A T. 2002. Prediction of bird community composition based on point-occurrence data and inferential algorithms: a valuable tool in biodiversity assessments. *Diversity & Distributions*, 8: 49 - 56.
- Köhler P, Ditzer T, Huth A. 2000. Concepts for the aggregation of tropical tree species into functional types and application to Sabah's lowland rain forest. *Journal of Tropical Ecology*, 16: 591 - 602.
- Leishman M R, Westoby M. 1992. Classifying plants into groups on the basis of associations of individual traits: evidence from Australian semiarid woodlands. *Journal of Ecology*, 80: 417 - 424.
- Li W, Wang Z, Ma Z, *et al.* 1997. A regression model for the spatial distribution of red-crown crane in Yancheng Biosphere Reserve, China. *Ecological Modelling*, 103: 115 - 121.
- Loreau M, Naeem S, Inchausti P, *et al.* 2001. Biodiversity and ecosystem functioning: current knowledge and future challenges. *Science*, 294: 804 - 808.
- Mabry C, Ackerly D, Gerhardt F. 2000. Landscape and species-level distribution of morphological and life history traits in a temperate woodland flora. *Journal of Vegetation Science*, 11: 213 - 224.
- Nix H A. 1986. A biogeographic analysis of Australian elapid snakes // Longmore R. Atlas of Australian elapid snakes. Canberra: Australian Government Publishing Service.
- Peterson A T, Cohoon K P. 1999a. Sensitivity of distributional prediction algorithms to geographic data completeness. *Ecological Modelling*, 117: 159 - 164.
- Peterson A T, Soberon J, Sanchez-Cordero V. 1999b. Conservatism of ecological niches in evolutionary time. *Science*, 285: 1265 - 1267.
- Prendergast J R, Quinn R M, Lawton J H. 1999. The gaps between theory and practice in selecting nature reserves. *Conservation Biology*, 13: 484 - 492.
- Raven P H, Wilson E O. 1992. A fifty-year plan for biodiversity surveys. *Science*, 258: 1099 - 1100.
- Rees M, Condit R, Crawley M, *et al.* 2001. Long-term studies of vegetation dynamics. *Science*, 293: 650 - 655.
- Rosenfeld J C. 2002. Functional redundancy in ecology and conservation. *Oikos*, 98: 156 - 162.
- Saunders D A, Hobbs R J, Margules C R. 1991. Biological consequences of ecosystem fragmentation: a review. *Conservation Biology*, 5(1): 18 - 32.
- Skidmore A K, Gauld A, Walker P. 1996. Classification of kangaroo distribution using three GIS models. *International Journal of Information Systems*, 10: 441 - 454.
- Stephen W P, Mark R. 1998. Models suggesting field experiments to test two hypotheses explaining successional diversity. *American Naturalist*, 152: 729 - 737.
- Stockman A K, Beamer D A, Bond J E. 2006. An evaluation of a GARP model as an approach to predicting the spatial distribution of non-vagile invertebrate species. *Diversity & Distributions*, 12: 81 - 89.
- Stockwell D R, Peters D P. 1999. The GARP modelling system: problems and solutions to automated spatial prediction. *International Journal of Information Systems*, 13: 143 - 158.
- Stockwell D R, Peterson A T. 2002. Effects of sample size on accuracy of species distribution models. *Ecological Modelling*, 148: 1 - 13.
- Swaine M D, Whitmore T C. 1988. On the definition of ecological species groups in tropical forests. *Vegetatio*, 75: 81 - 86.
- Swenson N G. 2006. GIS-based niche models reveal unifying climatic mechanisms that maintain the location of avian hybrid zones in a North American suture zone. *Journal of Evolutionary Biology*, 19: 717 - 725.
- Swets J A. 1988. Measuring the accuracy of diagnostic systems. *Science*, 240: 1285 - 1293.
- Thomas S C, Bazzaz F A. 1999. Asymptotic height as a predictor of photosynthetic characteristics in Malaysian rain forest trees. *Ecology*, 80: 1607 - 1622.
- Turner I M. 2001. The ecology of trees in the tropical rain forest. Cambridge: Cambridge University Press.
- Whitmore T C. 1989. Canopy gaps and the two major groups of forest trees. *Ecology*, 70: 536 - 538.
- Whitmore T C. 1998. An introduction to tropical rain forests. 2 edition. Oxford: Oxford University Press.

(责任编辑 于静娴 郭广荣)