

植物种分布的模拟研究进展

王娟^{1,2} 倪健^{1*}

(1 中国科学院植物研究所植被数量生态学重点实验室, 北京 100093)
(2 中国科学院研究生院, 北京 100049)

摘要 从植物种水平研究植被与气候的关系一直是生态学的热点之一。该文综述了植物种与气候关系的早期研究历史和国内外近期研究进展, 尤其是 20 世纪 80 年代以来, 随着全球变化研究的不断发展和深入, 植物种地理分布与气候因子关系研究的最新发展, 汇总了最近 20 年来国际上模拟预测植物种潜在地理分布的模型, 比较了不同模型的优缺点。统计模型主要包括以生物气候分室模型或气候分室模型为代表的相关模型、以广义线性模型和广义加性模型为代表的回归模型、以分类和回归树分析及人工神经网络为代表的基于规则的模型、以及生态位模型、气候响应面模型等。机理模型主要介绍了基于 BIOME1 生物地理模型和 FORSKA 林窗模型的 STASH 模型、基于过程的物候模型 PHENOFIT, 以及一种基于水分平衡、温度和植物物候现象的模型。总结不同模型模拟预测的不同地区植物种未来分布的格局, 并介绍中国植物种潜在分布区及未来变化的模拟预测工作, 从而为更加准确地模拟预测植物种在未来全球变化情景下的变化趋势提供背景知识。

关键词 植物种-气候关系 实际分布区 潜在分布区 模型 环境因子 全球变化

REVIEW OF MODELLING THE DISTRIBUTION OF PLANT SPECIES

WANG Juan^{1,2} and NI Jian^{1*}

(1 Laboratory of Quantitative Vegetation Ecology, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China)
(2 Graduate University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China)

Abstract Vegetation-climate relationship at the species level has always been a popular research topic in ecology. This review paper summarizes early research and recent research advances on plant species-climate relationship in China and in the world. Especially since the 1980s, when global change study started and rapidly developed, research has focused on relationship between plant species' geographical distribution and climate. During the past two decades, predictive models on species' potential geographical distributions have been well developed. These include statistical models (e.g., correlative models including bioclimatic envelope or climatic envelope models, regression models including generalized linear and generalized additive models, rule-based models including classification and regression tree analysis and artificial neural network, as well as ecological niche models and climatic response models) and mechanistic models (e.g., the STASH model on the basis of BIOME1 biogeographical model, FORSKA forest gap model, the process-based phenology model PHENOFIT, and a model based on water balance, temperature and plant phenology). We compare the advantages and disadvantages of different models, synthesize predictions on the future distribution of plant species in different regions and introduce China's studies about the potential and future distributions of selected plant species. This review provides background knowledge in order to more precisely model and predict the future change of plant species under global change.

Key words Plant species-climate relationship, Actual distribution range, Potential distribution range, Model, Environmental factors, Global change

在宏观尺度上植被与气候密切相关, 气候影响地带性植被的地理分布 (Lieth & Whittaker, 1975; 张新时, 1989a, 1989b; 张新时等, 1993), 植被分布也在很大程度上控制着大气和陆地表面碳、水等物质和能量交换, 从而影响地域性的气候系统 (Prentice *et*

al., 1992), 而作为植被的主体, 植物种的地理分布同样与气候关系密切 (Box, 1981; Woodward, 1987)。全球变化, 尤其是工业革命以来大气 CO₂ 和 CH₄ 浓度升高而导致的全球增温, 截止到 2000 年全球平均

收稿日期: 2005-11-30 接受日期: 2006-06-01
基金项目: 国家自然科学基金重大项目 (30590383) 和中国气象局气候变化专项 (CCSF2006-33)
* 通讯作者 Author for correspondence E-mail: jni@ibcas.ac.cn

气温升高(0.6 ± 0.2) $^{\circ}\text{C}$,而据政府间气候变化委员会 IPCC 的最新预测表明 :到 2100 年全球平均温度将增加 $1.4 \sim 5.8$ $^{\circ}\text{C}$,比 20 世纪观测到的增温幅度高 2 ~ 10 倍 ,降水和云格局也会发生改变(Houghton *et al.* , 2001) ,这将导致植物种和植被分布格局的巨大改变 ,从而对整个陆地生物圈产生显著影响。

因此 ,植物种的地理分布和气候关系的研究以及植物种空间分布格局的模拟和预测 ,不仅是传统的植物生态学和生物地理学的研究热点 ,也是目前全球生态学和全球变化生物学的重点研究领域之一 ,尤其是在模拟预测未来气候变化对植被和人类生存环境的影响方面 ,植物种与气候的关系以及植物种地理分布的模拟是植被模拟和预测的基础 ,具有重要的理论和现实意义。

植物种地理分布与气候的关系在 19 世纪早期的植物生态学和植物地理学研究中有多定性描述(宋永昌 ,2001 ;Fang *et al.* , 2002) ,进入 20 世纪以来(早期和中期) ,越来越多的单一和综合性气候指标被应用到植被和植物种地理分布与气候关系的统计分析和定量研究中 ,经典、著名和目前仍然为许多科学家所关注的工作包括 Köppen 的经验性植被-气候分类方案、Kira 的温暖指数、寒冷指数和干湿度指数、Holdridge 的生命地带分类系统、Penman 的可能蒸散、Thornthwaite 基于水分平衡的植被-气候分类法、谢良尼诺夫的干燥度指数以及 Budyko 基于蒸散过程建立的干燥指数 ,这在我国的一些研究和综述文章中有详细介绍(张新时 ,1989a ,1989b ;张新时等 ,1993 ;倪健 ,1998 ;方精云等 ,2000 ;Fang *et al.* , 2002)。

20 世纪 80 年代以来 ,随着国际全球变化研究的开展和深入 ,定量和机理性的植物种与气候关系研究得到了蓬勃发展。Box(1981)总结了限制陆地植物分布界限的多种主要气候及非气候因素 ,确定了从气温、降水和湿度指数 3 个方面决定植物型分布的 8 个生物气候变量 ,形成了一个全球植被-气候分类体系(Box ,1995)。Woodward(1987)及 Woodward 和 William(1987)发现全球尺度上植物分布与极端气候(极端低温和高温)的关系密切 ,可以限定植物分布的空间界线 ,作为极端气温的替代指标 ,最冷月和最热月的平均气温限制物种的地理分布(Ohsawa , 1993 ;Jeffree & Jeffree ,1994 ;Thuiller *et al.* , 2003a) ;此外 ,积温也与植物分布密切相关 ,如 > 5 $^{\circ}\text{C}$ 积温(每月 15 $^{\circ}\text{C}$)决定了东亚高山森林的分布边界 ,而每个月 85 $^{\circ}\text{C}$ 积温决定了低山森林的分布上界(Ohsawa ,

1993)。这些关系的生理生态学解释被应用到全球生物地理模型的建立和发展以及全球植被格局的模拟 ,如基于过程的陆地生物圈模型——BIOME 系列模型(Prentice *et al.* ,1992 ;倪健 ,2002)。

20 世纪 90 年代以来 ,区域尺度的植物种分布与气候的关系分析得到长足的进步。与全球和洲际尺度的研究不同的是 ,更多的区域分布物种得到全面的研究 ,区域尺度上的气候因子选择更加复杂多样 ,除了平均气温和降水等简单指标之外 ,热量和水分的平衡、季节变化特征、地区性特殊气候因子如干旱期和干旱程度等都考虑在内 ;另外 ,区域研究开始涉及到小生境与大环境的协同作用 ,以解释某些大气候所无法解释的现象。比如 ,局域生态环境与十字花科两种一年生植物在欧洲和北非地区的地理分布紧密关联(Hoffmann ,2000 ;Kimball *et al.* , 2004) ;旱季长短和干旱严重程度(旱季水分亏缺)控制地中海地区的土耳其栎(*Quercus ithaburensis*)两个亚种的生物气候生态位(Dufour-Dror & Ertas ,2004) ;新西兰 33 个广泛分布的树种与年平均气温和太阳辐射最相关 ,其次是水分平衡、气温季节性、岩性和排水特征(Leathwick ,1995 ,1998) ;降雨的季节性区域差异限制南非莎草科的 C_3 和 C_4 植物空间分布(Stock *et al.* , 2004)。

植被和植物种分布与气候关系的研究在我国也有较长的历史 ,包括基于经典的 Penman、Thornthwaite、Holdridge 和 Kira 等气候指标对全国植被与气候关系的探讨 ,代表性的有徐文铎和林长青(1982)、徐文铎(1983)、张新时(1989a ,1989b)、Fang 和 Yoda(1990 ,1991)、张新时等(1993)、刘春迎(1999)、方精云(2001)等 ,以及改进传统指标或者提出一些新的气候指标来研究我国的植被-气候关系 ,如基于 Thornthwaite 的潜在可能蒸散提出的区域潜在可能蒸散指标(周广胜和张新时 ,1996)、改进的 Kira 指标和创立水热积指数(倪健 ,1997 ;倪健和张新时 ,1997)等。20 世纪 90 年代中后期以来 ,追随国际全球变化研究的热潮 ,为了更好地模拟和预测全球变化对我国陆地生态系统的影响 ,作为其基础的植物种地理分布与气候关系的研究又有所发展 ,并以区域研究作为重点。比如 ,我国亚热带常绿阔叶林优势种和常见种的分布与 Thornthwaite、Penman、Holdridge 和 Kira 指标的关系探讨(倪健和宋永昌 ,1997a ,1997b ,1997c)、壳斗科物种丰富度分布格局与气候条件的关系(刘茂松和洪必恭 ,1998)、水青冈属(*Fagus*)植物三维空间分布的表达(方精云 ,1999)以

及云杉 (*Abies*)、冷杉 (*Picea*) 和落叶松属 (*Larix*) 植物种空间分布及其变化 (刘增力等, 2002)。

研究植物种地理分布与气候的关系, 不仅是为了掌握这种自然规律, 更重要的是利用其定量关系模拟现状气候条件下植物种的潜在自然分布, 为生物多样性保育和资源利用等奠定理论基础, 同时预测气候变化对植物种分布的影响, 评价其未来发展趋势, 为全面评价全球变化对陆地植被的影响提供基础数据。因此, 从 20 世纪 90 年代开始, 国际上的研究更多涉及到基于植物种与气候关系的植物种潜在分布区的模拟和预测上。为了更加准确地模拟预测植物种在未来全球变化情景下的变化趋势, 很有必要汇总和分析植物种地理分布模拟的机理和模型及其存在的问题, 这就是本综述文章的主要目的。

1 植物种分布的模拟模型

从模拟方法来看, 植物种分布模拟模型可以分为静态模型和动态模型, 也可以分为统计模型和机理模型。静态模型是利用统计学或基于规则的模型, 将所观察到的物种现状分布与一系列环境变量联系起来, 其平衡态模拟与时间无关, 在变化的环境条件下, 尽管静态平衡方法不能获得植被与环境因素间的反馈信息, 这有可能降低该方法的预测能力, 但静态模拟仍然被认为是研究气候变化对植物种分布影响的有效办法, 可以对大区域进行快速的环境影响评价 (Guisan *et al.*, 1998)。动态模型预测植物对变化环境的动态响应, 它依赖于时间的变化 (Beerling *et al.*, 1995)。统计模型 (或者称为经验性模型) 基于统计学原理, 根据物种分布数据与生态/环境变量 (包括生物因素和非生物因素, 如: 气温、降水、海拔、地质和植被) 间的联系进行物种分布模拟和预测 (Beerling *et al.*, 1995; Guisan & Zimmermann, 2000)。统计模型不受生理学机理的驱动, 所以不会考虑种间竞争以及生理机理的变化。机理模型 (或者称为生态过程模型、生态生理模型) 利用植物种本身的生活史特征和对环境变量的生理生态响应进行模拟 (Stephenson, 1998), 预测变化的气候条件下植物种的分布时, 机理模型比统计模型更适用, 成功率更高。

然而, 这两种分类方法是交叉的, 也就是说, 静态模型可以是统计模型, 也可以是机理模型, 动态模型也是如此, 相反, 统计模型和机理模型也可以是静态模型或者动态模型, 而且, 对同一个物种的模拟也可以采用不同类型的模型方法。此处我们仅以统计

和机理模型作为分类单元进行详细介绍。

1.1 统计模型

许多不同的统计方法被用来模拟物种的潜在分布及其未来变化, 简单地可以分为相关模型、回归模型、基于规则的模型及其它多种模型。

相关模型主要为生物气候分室模型 (Bioclimatic envelope model, BEM) 或者称为气候分室模型 (Climatic envelope model, CEM)。“生物气候分室”或者“气候空间”的概念在 Holdridge 生命地带系统中有所体现, 并被 Box (1981) 进一步发展, 后来广泛用于研究全球尺度上的植物分布 (Guisan & Zimmermann, 2000; Skov & Svenning, 2004)。每个植物种只能在某个特定的气候因子限定范围内生存 (主要是温度和湿度), 这个范围决定了该物种的气候分室, 以反映物种的温度 (能量需求、冷/热耐受性) 和水分平衡 (与蒸腾需求相关的降雨量和时间) 限定性 (Sykes *et al.*, 1996), 如果某个地区的气候特征超出这个范围, 那么该物种便无法在此处生长, 因此从理论上说, 如果一个植物种的气候空间存在, 并被正确参数化, 可用来评价该植物种的现状分布范围, 并预测其未来的潜在和最佳分布范围。

Box 等 (1993) 校正全球植物生长型气候分室模型 (Box, 1981), 模拟了美国佛罗里达州 125 种木本植物的分布, 发现气候因子特别是冬季气温, 直接或间接控制该地区木本植物的自然分布。气候分室模型的性能与所模拟物种的生活型和营养水平无关 (Huntley *et al.*, 2004), 这增加了此类模型的适用性; 但模型本身存在 3 个缺陷, 即忽略了气候变量之间可能的相互作用、气候变量的作用等同和对外部干扰敏感 (Farber & Kadmon, 2003)。其它还有一些模型近似或等同于 BEM, 如从 BIOCLIM 模型软件包分化建立的模糊分室模型 (Fuzzy envelope model, FEM) (Rouget *et al.*, 2004), 它利用模糊技术对环境变量进行分类, 结合气候分室模型, 可更好地模拟南非外来入侵植物种的潜在分布 (Robertson *et al.*, 2004; Rouget *et al.*, 2004)。

虽然关于物种潜在分布的模拟研究很多, 但是几乎没有相关研究能够确定物种在其潜在分布范围内填充的程度。因此, Svenning 和 Skov (2004) 利用生物气候分室模型评估欧洲 55 个树种的潜在分布范围, 结果表明, 物种对潜在分布范围的填充度偏低 (实际地理分布范围与潜在地理分布范围大小的比值 $R/P = 38.3\%$)。这在很大程度上归因于扩散的局限性。

回归模型包括线性回归和多元逻辑斯蒂回归,后者在物种分布模拟中应用较多,主要有广义线性模型(Generalized linear model, GLM)和广义加性模型(Generalized additive model, GAM),这在 Guisan 等(2002)的综述文章中有详细描述。GLM 是常规正态多元线性回归的推广,是在线性模型的基础上加入一个单调且可二次微分的联系函数而成,而 GAM 则是 GLM 的非参数扩展,广义线性模型在植物种的潜在分布模拟和预测中应用最为普遍。McKenzie 等(2003)利用 GLM 定量研究了美国华盛顿州山地森林针叶树种分布与气候和生物物理变量的关系,通过鉴别多种植物的生态位,可以预测针叶树种在景观尺度上的分布及其对气候变化的响应;GLM 还被用于研究植物生活史特征对其分布格局的影响(Ozinga *et al.*, 2005);将 GLM 和地理信息系统结合起来,Guison 等(1998)预测了在高山环境中植物种的潜在分布。但近年来更经验的广义加性模型应用增多(Leathwick, 1998;Zaniewski *et al.*, 2002;Midgley *et al.*, 2003;Thuiller *et al.*, 2004;Araújo *et al.*, 2005)。近期, GLM 和 GAM 趋于结合在一起使用,较好地模拟了比利时低地河谷的植物种分布(Bio *et al.*, 2002),并比较了喜马拉雅中部地区杜鹃花科 4 个树种的现实和潜在气候生态位的差异(Vetaas, 2002)。逻辑斯蒂回归分析还可以和其它方法,如主成分分析(Bailey *et al.*, 2002)和数字高程模型(Zimmermann & Kienast, 1999)等相结合模拟物种的潜在分布。

基于规则的模拟方法包括分类和回归树分析(Classification and regression tree analysis, CART)以及人工神经网络(Artificial neural network, ANN),后者在预测植被类型时结果更准确(Cairns, 2001)。CART 是一种非参数化的分类及回归技术,利用递归划分法,由树生长和树剪枝组成,根据响应变量的不同,既可以预测种类(分类树),也可以预测平均值(回归树),可以很好地揭示具有等级、非线性、非加性、分类性质的变量的数据结构,被广泛应用于 3 方面:设计预测规则以便进行快速和重复评估;放映变量和评估线性模型;概括包含大量多元变量的数据集。ANN 模拟生物体中神经网络的某些结构和功能,主要应用反向传播算法来模拟物种的分布,ANN 特别适用于常规计算方法难以表达的信息处理过程。CART 成功模拟了美国东部 76 个常见树种(Iverson & Prasad, 2002)和西班牙东北部 24 个森林树种的潜在分布区(Thuiller *et al.*, 2003a),发现处于其地中海

分布核心范围的树种的潜在分布模拟精度较高,而处于核心区之外和边缘地区的树种模拟精度一般(Thuiller *et al.*, 2003a);对日本水青冈(*Fagus crenata*)沿海地区分布的模拟准确度也很高,该植物种的潜在分布北界超出了其现状分布北界,估计是受到种子散播的限制(Matsui *et al.*, 2004a)。ANN 和一个气候-水文过程模型相结合构建的 SPECIES 模型通过植物种的气候空间特征评价植物种分布及其对气候变化的响应,所模拟的 32 种欧洲植物的现状分布与实际分布有很好的-致性,而未来分布具有空间上多方向和时间上非线性的特征(Pearson *et al.*, 2002);之后,该混合模型在预测不同生境中的植物种对未来气候变化的响应时获得了很好的效果,代表 15 种生境的 54 个英国和爱尔兰植物种表现出不同的响应,极地-高山/山地石南(*Coenonympha tullia*)灌丛对气候变化最敏感,其次是英国南部的松树(*Pinus* spp.)疏林和水青冈(*Fagus sylvatica*)疏林(Berry *et al.*, 2002)。

另外,气候响应面模型(Climatic response surface model, CRSM)也是物种分布的模拟工具之一,它实际上是植物种分布与现状气候的相关模型,与生物气候空间模型的原理近似,该模型已经分别成功模拟了欧洲高等植物(Huntley *et al.*, 1995)、北美地区泥炭藓属(*Sphagnum*)植物(Gignac *et al.*, 2000)以及西班牙西北地区 53 种木本植物(Retuerto & Carballeira, 2004)的分布,准确率较高(Gignac *et al.*, 2000)。生态位模型(Ecological niche model, ENM)也可以用来模拟物种分布,结合生态位宽度、生境有效性、散播和种间竞争,Pulliam(2000)建立了一个 NICHE 模型来模拟植物种的分布格局,从而解释散播、生态位大小和竞争如何相互关联,以及处于什么条件下物种能存在于不适合的生境中或不存在于适合的生境中。

1.2 机理模型

区别于统计学模型,模拟植物种分布的机理模型是基于生态过程的模型,不仅以气候、土壤、地形等环境条件作为驱动因子(环境与物种分布的相关性和限定性),还包括植物种的生物学特性以及生理生态学过程(物种对环境因子的响应),从而从生态学机制上更加准确地模拟植物种的潜在分布与未来变化。

需要提及两类模型与植物种分布模拟有密切的关系,一类是全球变化背景下的植被模拟模型——陆地生物圈模型,例如 BIOME 系列模型(Prentice

et al., 1992; 倪健, 2002), 利用气候和土壤等环境限制因子, 根据植物功能型的生理生态参数和生态过程, 模拟陆地植被的空间分布格局及其功能, 此类模型较多地考虑小尺度因子, 更真实地模拟动态变化, 但模型结构复杂, 不易构建与使用, 很难平滑地进行尺度变换; 另一类模型是林窗模型, 以单个物种作为基本模拟单元, 同样通过植物种的生态学过程和环境限制, 来模拟森林植被的动态变化, 如 FORSKA 模型(Prentice & Leemans, 1990; Prentice *et al.*, 1993), LANDIS(He & Mladenoff, 1999), 详细表达的生理过程及较为完善的生长函数使得模拟结构与观测结果基本一致, 但林窗模型对气候因子极其敏感, 混同了气候和环境因子在决定分布界线上的作用, 并需要考虑空间复杂性(Busing & Maily, 2004), 而且该模型所模拟的森林动态变化是时间序列的, 无空间尺度上的分布范围模拟, 预测结果普适性低。

在植物种的潜在分布机理模型中, 很多是利用全球变化植被模型的参数结合林窗模型发展而来的, 如基于 BIOME1 中限制植物生长和繁殖的生理因子和 FORSKA 林窗模型而建立的 STASH 模型(Sykes *et al.*, 1996), 利用最冷月平均气温的最小值、有效生长长度日(全年 10 °C 积温减去 0 °C 积温) 和生长季相对湿润有效性的最小值来限定树种的分布范围, 可帮助我们模拟现状和未来气候条件下树种的潜在分布, 以及瞬时的森林动态变化(Sykes & Prentice, 1996; Sykes, 2001)。

物候可引起树种分布与丰富度的变化, 根据物候、霜害、生存和生殖等生态原理, Chuine 和 Beaubier(2001) 建立了一个基于过程的物候模型(PHENOFIT), 与关注生产力和物种间竞争的模型不同, 该模型描述植物生活周期与局部气候季节性的波动, 主要关注植物的生存和繁殖行为, 如果植物生存与繁殖的生物学过程能够很好地与其物候功能相整合, 那么 PHENOFIT 可以精确地预测树种的分布。

在区域尺度上, Peter 等(2003) 建立了一种基于水分平衡、温度和植物物候现象的模型, 用来预测南非沿海一种多年生植物的潜在分布及其环境局限性, 将植物的季节性生长与季节性水分平衡联系起来, 从而预测其潜在分布, 发现在夏季水分亏缺严重的西南沿海, 夏季生长期有效水分的减少限制该物种的分布, 而温度通过影响植物的生长和物候, 同样成为限制分布的重要因子(Peter *et al.*, 2003)。

2 模型比较及其准确性评估

不同模型都有其优点和不足(表 1), 因此需要

对模型本身有充足的认识, 尤其是其局限性, 以免引起理解上的差异。多种模型同时使用, 不仅可以了解植物在不同模拟方法下的响应行为, 也可以比较不同模型的优缺点, 以便更好地把握植物种的未来变化趋势。Thuiller(2003) 将 4 种模拟方法 GLM、GAM、CART 和 ANN 综合成为一个 BIOMOD 生物多样性模拟模型, 模拟欧洲 61 个树种的现状分布及其在全球变化下的未来迁移趋势, 实测和模拟的分布范围具有较好的对应性, 但不同模拟方法的预测结果有差异, 树种之间也存在差异。结合气候和地形因子, GLM、GAM 和 CART 对加利福尼亚 20 种植物的模拟表明, 3 种模型对同一物种的模拟准确性相似, CART 的预测失误最低(Franklin, 1998), 这 3 种方法同样被用于 4 个地中海树种在不同尺度(西班牙东北部地区、葡萄牙和欧洲) 分布的模拟(Thuiller *et al.*, 2003b), 发现模型对变量的选择在不同尺度上相对一致, 模型间预测精度差异较小, CART 的模拟精度稍小于 GLM 和 GAM, 尤其是在小尺度上; 而 GLM 在小尺度上模拟准确率较高, GAM 的模拟精度则在不同尺度上保持一致, 说明其能处理不同的响应类型, 模拟可信度高。研究表明, GLM 对单个物种的模拟好于典范对应分析(CCA), 而 CCA 擅长模拟多个物种、多样性和植物群落(Guisan *et al.*, 1999)。

由此可见, 虽然有较多机理模型建立, 但统计模型仍发挥着很大的作用, 尤其是植物种的相关生物学知识缺乏时。例如, 在植物种实际分布的限制机理被了解清楚之前, 简单的生物气候分室模型是同时处理大量植物种和生境信息的最有效方法, 即使在地形、火、竞争和其它因素更为重要的局域尺度上, 这种纯粹的基于气候的模型也将是研究植物-环境关系的首选工具。但是, 对生态知识的忽视限制了统计模型在模拟预测物种分布中的利用, 因此需要集成目前的生态理论和现代统计模型。Austin(2002) 建立了植物群落生态学理论(环境、物种分布、生态位、连续体等) 与多种统计模型(包括 GLM、GAM、CART、CCA、回归模型、响应面曲线等) 的联系, 发现统计模型可以用来探索生态理论, 而利用一些生态概念可以改进统计模型。

统计模型和机理模型往往没有明显的分界线。一方面, 植物的生态生理学研究要依靠经验相关性来决定关键生理因子与植被分布间的定量关系; 另一方面, 当统计模型采用的预测变量对植物没有很强的生理学重要性时, 统计模型就要建立在生态生

表 1 几种物种分布统计模型的比较
Table 1 Comparison between several statistical models

模型 Model	物种数据 Species data	环境数据 Environment data	优缺点 Advantages and disadvantages	适用范围 Applied range
生物气候分室模型 BEM	存在 Presence	连续 Continued	优点 :原理较为简单 ,易用性强 Advantages :Simple principle and easy to be used 缺点 :忽略了气候变量之间的可能相互作用 ,气候变量的作用等同 ;对局外物敏感 ;模型参数单一 Disadvantages :Ignore possible interactions between climatic variables ;Equal function between climatic variables ;Sensitive to outliers ;Single parameter	植物/动物 Plants/animals
广义线性模型 GLM	存在/不存在 Presence/absence	连续/或离散 ,分类 Continued or scattered ,classified	优点 :不需要因变量服从正态分布 ,因变量可以为任何指数型分布 ,预测能力强 Advantages :Dependent variable can be any exponential distribution besides normal distribution ;Great predicting ability 缺点 :模型参数决定模型 ,较为刻板 ;要选择环境变量适合的多项式和估计回归参数 既麻烦又不精确 ;不能处理复杂的响应关系 Disadvantages :Parameter decides model stiffly ;Choosing proper multinomial and regression parameter for variables makes trouble and inexactness ;Unable to deal with complicated responses	适于预测多样本的单个植物/动物的空间分布 Predict distribution of multi-sampled single plant/animal
广义加性模型 GAM	存在/不存在 Presence/absence	连续/或离散 ,分类 Continued or scattered ,classified	优点 :数据中的非线性关系易被发现 ,数据决定模型 ,比 GLM 更灵活 ;自动选择合适多项式 ,不需估计回归参数 Advantages :Nonlinearity in data easily to be found ;Data decides model ,more flexible than GLM ;Automatically choose proper multinomial ,no need to estimate regression parameter 缺点 :样本数较少时 ,模拟结果可信度低 ,模型易受不能定量为环境变量的影响因素(如干扰)的影响 Disadvantages :Low reliability of modeling results if less samples ;Easy affected by factors can't quantified as environment variable like disturbance	适于预测多样本的单个植物/动物的空间分布 Predict distribution of multi-sampled single plant/animal
分类回归树分析 CART	存在/不存在 Presence/absence	连续/或离散 ,分类 Continued or scattered ,classified	优点 :擅于捕捉非加性行为 ,数字变量和分类变量可以简单地同时使用 and 说明 ,模型初始就用大尺度变量分离标准 ;不易受少数异常数据影响 ,强大的统计解析功能 ;二叉决策树形式的预测准则更准确 ,且易于理解与使用 Advantages :Adept at capturing nonadditive behavior ;Numerical and categorical variables can easily be used together and interpreted ;Variables that operate at large scales are used for splitting criteria early in the model ;Not easily affected by abnormal data ;Powerful statistic analysis function ;" Binary decision tree " is easy to be understood and used 缺点 :在选取复杂度参数和最优 CART 的判断上有缺陷 ,如果构建的树的大小不合适 ,则真误差率较大 Disadvantages :Limitation in complexity parametesr choosing and optimizing CART estimation ;Great true error possibility if unproper built tree size	适于研究植物/或动物间的等级相互作用 Research on hierachical interactions between plant/animal
人工神经网络 ANN	存在/不存在 Presence/absence	连续/或离散 ,分类 Continued or scattered ,classified	优点 :很好地处理非正态统计分布和决定对环境变量非线性响应的环境分室 ,无需建立数学模型 ;极强的非线性映射能力和高速寻找优化解的能力 ,适应性和容错性强 ,具有自学习功能和联想存储功能 Advantages :Well deal with non-normal statistical distribution and determine environmental envelopes that have non-linear responses to environmental variables ;No need to build mathematical model ;Great nonlinear mapping power and getting optimum solution power ;Powerful adaptability and fault tolerance ;Self-study and memory function 缺点 :难以确定网络结构中的因果关系和主要输出变量 Disadvantages :Difficult to identify causal relationships and dominant input variables from the network structure	植物/动物 Plants/animals
气候响应面模型 CRSM			优点 :预测准确度高 Advantages :Exact prediction 缺点 :模型映射时间长 ,不确定性大 ;取样精度低 ;混淆基础和实际生态位 ;忽略地形和小气候的影响 Disadvantages :Long model mapping time ,great uncertainty ;Low sampling precision ;Confusion between fundamental and realized niche ;Ignore effect of topography and microclimate	植物/动物 Plants/animals
生态位模型 ENM	存在 Presence	连续 Continued	优点 :综合考虑了生态位宽度、生境有效性、散播和种间竞争因子 ,模拟更真实 Advantages :Considering niche width ,habitat availability ,dispersal and interspecific competition which makes modelling more veracious 缺点 :难以严格确定野外生境有效性 ;在测量的生态位维数内 ,不易定量物种特征参数对时空变异的响应 Disadvantages :Difficult to strictly identify field niche availability and quantify species characteristic parameter responses to space-time variation	植物/动物 Plants/animals

理学基础上。建立机理模型时主要考虑与植物生长、光合作用相关的水分及养分循环等过程参数,模拟的动态变化更为真实,但模型构建耗时长。选择相对简单的统计模型预测种的潜在分布可以和机理模型一样好或者比简单的机理模型更好些(Robertson *et al.*, 2003)。因此,在考虑研究目的和模型用途的前提下,模型选择需要实现模型的最大普遍性和最高精确度之间的平衡,并利用恰当的评估方法来检测模型的精确度。

无论何种模型,都是利用限制植物种现状分布的气候因子,辅助或不辅助于其它环境因子来模拟植物种的潜在分布。气候因子和反映小尺度生境特征的因子并非孤立存在,它们往往相互关联,共同作用控制着局域和流域尺度的植物种地理分布。研究者能够分析出引起植物及其复合体变化的主导环境因子,却无法将各因子彻底分离开,这是建模的一个难点。另外,模型还受尺度的制约,大尺度(全球、洲际、区域)模型参数可以仅有单一的气候变量,但小尺度(局域、小流域)模型需要更细化的参数,例如破碎景观尺度上的环境异质性、斑块大小、斑块连通度和斑块年龄,一些特殊生境的岩体特征、水体表面化学特征,山区的地形地貌、地质地层、土壤变异等。

地形与植物种分布关系密切,是影响物种模拟的因子之一,这在欧洲阿尔卑斯山区研究较多,高山环境中的某些特殊地形限制植物种的分布及其未来变化(Gottfried *et al.*, 1999);与植物分布相关的山地气温、湿度分布、遭受风和雪等环境特征需要用地形参数表达,因此,不同地形参数(海拔高度、坡度、坡向等)的选择会影响数字高程模型的模拟结果(Hörsch, 2003),积雪溶化时间也影响高山植物种分布的模拟(Heegaard, 2002)。另外,人类活动对物种分布模拟的影响也不可忽略,气候变化和当前的土地改造活动(火烧、放牧等)共同影响植物的未来潜在分布范围(Midgley *et al.*, 2003),土地利用数据的加入能够显著提高模型的准确性。

除了外部环境因子,物种本身的生物学特性以及物种在生态系统中的地位等也影响其分布的模拟,包括生物相互作用、进化演化和散播能力等。Davis等(1998)认为基于生物气候分室模型对一个物种分布的模拟,受到该物种与其它物种相互作用以及物种的扩散能力的影响,尤其是在气候变化情况下,现状气候条件下的种间关系会因气候变化而发生改变,响应于气候变暖的物种迁移模拟就有错误。因此,种间关系和物种的扩散能力作为种群动

态的两个重要元素,应该包含在模型中,但生境分布模型往往忽略了这些重要的空间过程。植物分布与变化动态的长期模拟还与种子的散播有关(He & Mladenoff, 1999),物种分布格局的可预测性随着长距离传输、成体寿命和组建持久种子库能力的增强而增大(Ozinga *et al.*, 2005)。因此,需要建立一个等级模拟框架(Hampe, 2004),综合考虑多种环境变量和不同尺度大小的影响,更好地模拟预测植物种的分布,评估全球变化对生物多样性的影响。物种分布的取样偏差也影响模型的模拟准确性,取样范围的大小和取样的多少都在不同程度上影响模拟效果。仍然以生物气候分室模型为例,对以色列 192 个木本植物分布的模拟(Kadmon *et al.*, 2003)表明,模型预测的准确性取决于数据的质量和数量以及所模拟物种的分布特性,取样数量和物种的普遍程度与模拟效果呈显著正相关,取样的气候偏差、取样所覆盖的气候范围的大小以及物种生态位宽度与模拟效果呈负相关,这都与尺度的潜在影响有关。

综上所述,物种分布模拟预测存在两类不确定性:认识上的不确定性(即关于一个明确事实的不确定性)和语言上的不确定性(即因自然语言的模糊和词语意义随时间变化而引起的不确定性),前者包括测量误差、系统误差、自然变异、模型不确定性、主观判断等,后者包括语言的模糊、模棱两可、非特化性及多种不确定性的混合(Elith *et al.*, 2002)。而且很多模型都是以不可证实的假设为前提的,这也增加了模拟预测的不确定性。因此,要根据研究目的选择适宜的方法来检测预测模型的精确度。

3 预测植物种的未来分布格局

在模拟植物种的潜在分布并不断探索提高准确率的基础上,预测植物种分布的未来变化趋势,尤其是气候变化、CO₂ 浓度升高和土地利用改变对植物种分布格局影响的预测,对人类生存环境的保护和可持续发展具有重要意义。各国科学家利用不同的统计和机理模型模拟预测了不同地区植物种的未来分布格局的变化趋势,从而为植物种分布的变化可能对植被组成和分布格局变化影响的研究奠定基础。

在北美地区,Box等(1999)利用其生物气候空间模型(Box *et al.*, 1993),模拟发现 12 种不同的未来气候变化情景下美国佛罗里达州 124 种乔灌木植物种的分布变化趋势存在差异和不确定性,许多温带木本植物的分布范围大幅度缩小,亚热带植物则趋

于北移和向内陆迁移。Iverson 和 Prasad(1998)利用 CART 和 GIS 技术模拟了美国东部 80 个树种的未来潜在分布, GFDL 和 GISS 大气环流模式模拟的气候情景下, 大约 30 个树种的分布范围分别扩展和缩减至少 10%。4~9 个树种将北移至美国境外, 36 个树种至少北移 100 km, 其中 7 种北移大于 250 km。随后, 利用基于 CART 的经验模型(DISTRIB)和随机迁移模型(SHIFT), 分别模拟了美国东部 76 个常见树种(Iverson & Prasad 2002)和局限在美国东半部并未扩展到加拿大的 5 种植物(Iverson *et al.*, 2004)的未来分布变化。结果表明, 未来 100 年植物种扩展定居的最大可能性仅限于北移 10~20 km, 很少超过 20 km(Iverson *et al.*, 2004); 34 个种扩大分布范围至少 10%, 31 个种缩减范围至少 10%, 一些种可能在美国消失。5 种大气 CO₂ 浓度加倍的气候前景下, 38~47 个种的适宜生境的最佳分布范围北移超过 20 km, 其中 8~27 个种迁移超过 200 km 至加拿大境内(Iverson & Prasad 2002)。3 个大气环流模式预测的未来气候变化情景下, 北美西部乔灌木种的分布不仅向北迁移, 而且向多个方向迁移; 一些种的潜在分布越来越破碎, 而另外一些种的潜在分布扩大了(Shafer *et al.*, 2001)。

在南美亚马逊地区, 虽然 69 种代表性植物种中的 43% 在 2095 年 CO₂ 浓度加倍的气候变化情景下无法存活, 但由于种群响应的滞后, 大多数植物种的实际分布改变很小(Miles *et al.*, 2004)。

在欧洲, CO₂ 浓度加倍和气温升高使植物种的潜在分布范围发生较大迁移, 模拟发现很多物种都有北移的趋势(Sykes *et al.*, 1996; Svirezhev, 2000; Skov & Svenning 2004), 但不同物种对不同气候变化情景的响应程度不一致, 一些种的分布面积扩大, 一些种的分布可能会大面积减少, 甚至受到灭绝的威胁(Huntley *et al.*, 1995), 这主要是因为不同物种对不同气候变量及其季节性的响应差异所致(Sykes *et al.*, 1996)。阿尔卑斯山和 Faroe 群岛的高山植物在气候变暖下会向高海拔处迁移(Gottfried *et al.*, 1999; Fosaa *et al.*, 2004), 冰雪带植物将减小分布并局限在某些特殊地形, 而高山和亚冰雪带草地植物将主要沿着平坦的地表面扩展其分布范围(Gottfried *et al.*, 1999), 强烈的气候变化下, 树线扩展将使很多高山植物丧失其主要生境(Dirnböck *et al.*, 2003)。

在非洲, Midgley 等(2003)从区域和物种水平上预测了气候变化对 Fynbos 生物群区和 28 种山龙眼科植物的未来分布格局的影响, 发现两种尺度的模

拟结果具有广泛一致性, 大部分(17 种)植物的潜在分布范围减小(其中有 5 种植物消失), 另外 11 种植物的潜在分布范围扩大, 不到一半的物种的现状和未来潜在分布范围交迭。

在中国, 除了气候变化情景下全国或部分地区植被未来变化趋势的模拟研究, 一些植物种潜在分布区的模拟以及在气候变化情景下未来分布格局的变化趋势的预测也进行了大量工作。如, 蒋霞和倪健(2005)及 Zhao 等(2006)分别对中国西北干旱区 10 种荒漠植物和青海云杉(*Picea crassifolia*)的分布进行定量分析及模拟, 但方法有差异; 蒋霞和倪健(2005)结合与植物种分布相对应的 Holdridge 生命地带分类系统的气候指标的平均值和范围, 利用 10 分网格点上的气象数据, 反推其潜在中心分布区和潜在最大分布范围; Zhao 等(2006)基于 3 个气候变量(7 月均温、年平均降水量和太阳辐射), 综合 GIS、遥感以及空间分析和统计工具构建模型, 获得了青海云杉的生态位空间, 根据生态位空间模拟其现状分布。

在中国植物种未来变化的模拟预测工作则较多。在东北地区, 气候变暖使得红松(*Pinus koraiensis*)阔叶混交林将只出现在高山的海拔高处(Shao *et al.*, 1995); 不同大气环流模式下, 红松的潜在分布南界将北移 0.1~0.6 个纬度, 潜在分布面积可能扩大 3.4%, 也可能减少 12.1% 和 44.9%(Xu & Yan, 2001); 当前的成熟林在 50 年后将以蒙古栎(*Quercus mongolica*)、山杨(*Populus davidiana*)、桦树(*Betula* spp.)及其它阔叶树种为主(Chen, 2002), 而落叶松(*Larix* spp.)林则只出现在该地区的北部(Shao *et al.*, 1995); 也有研究表明, 以栎树(*Quercus* spp.)和榆树(*Ulmus* spp.)为主的阔叶林将成为该地区的优势植被(Shao, 1996)。倪健和宋永昌(1997c)利用简单的现状气候-优势种分布的对应关系, 预测了我国亚热带常绿阔叶林主要树种的未来可能潜在分布格局的变化, 发现大部分树种的分布范围将扩展。同样, 红树(*Rhizophora apiculata*)林的分布区也将扩大, 但受到海岸人工设施(如海堤等)的影响(陈小勇和林鹏, 1999)。对青藏高原 6 个主要树种的未来变化趋势研究发现(Song *et al.*, 2004), 喜马拉雅冷杉(*Abies spectabilis*)、林芝云杉(*Picea likiangensis* var. *linzhiensis*)、高山松(*Pinus densata*)、西藏红杉(*Larix griffithiana*)和川滇高山栎(*Quercus aquifolioides*)的分布面积将会向北面和西面扩展, 白桦(*Betula platyphylla*)的分布也将北移, 但面积缩小。

在亚洲地区,除了中国一些植物种未来分布的模拟预测研究之外,其它模拟发现,不同气候情景下斯里兰卡的热带干旱森林面积分别增加 8% 和 7%,热带湿润森林面积分别减少 2% 和 11%,热带湿润森林将北移至目前被热带干旱森林覆盖的区域(Somarathine & Dhanapala, 1996);日本水青冈的分布面积将缩减 91%,从西南地区后退,中部地区退缩,并向东北部地区扩展,超出其现有的分布北界(Matsui *et al.*, 2004b)。

这些预测植物未来分布的方法存在如下不足:第一,模型的气候参数源自各地气象台站的观测数据,存在误差;大气环流模式对未来气候情景的预测也同样存在误差。第二,模型假设植物种和植物群落与气候保持静态平衡,忽略了植物的分布与气候变化存在滞后关系,并视植物迁移无障碍、匀速、无土壤不亲和性。第三,模型没有考虑不同地域的限制性环境因子的异质性以及遗传变异等的影响。

4 研究展望

因此,随着研究的深入,模型发展呈现出统计模型与机理模型想结合、静态模型和动态模型共进、大尺度模型与小尺度子模型相融的局面。模型的发展趋势表现为:模型的动态化,参数选择逐步多元化,考虑小尺度上的土壤、地形、海拔、小生境、土地利用、生物竞争、种子散播等因子,同时融入景观变化的时间格局、历史原因等时间变量。未来物种和生境变化的不确定性固然存在,但模型的完善增强了科学家对未来植物与气候模拟和预测的能力。物种的分布模拟不仅关注其存在与否和空间分布范围,还趋于关注其分布边界、丰富度和多度及其范围大小,后两者是模拟物种多样性空间分布格局的基础。最近的很多研究涉及到物种边界的生态和进化动态的实验和理论研究,如“*Oikos*”2005 年第 108 卷的多篇文章(Holt & Keitt, 2005),从不同角度阐述了植物和动物种分布的界限(Border)或界线(Limit)对理解生态位、生态阈值、物种适应、物种形成、协同进化、种间相关和生物入侵等生态学概念和问题的意义。基于物种丰富度或多度与环境变量和空间变量间的关系可以模拟物种丰富度或多度的分布(Currie, 2001; Jacquemyn *et al.*, 2003)。物种范围大小的分布也逐渐受到关注,即物种地理范围大小的频度分布(Gaston, 1996, 1998),其与物种分布的生态学和进化特征密切相关,是物种形成、灭亡和转变的产物,并受空间尺度的影响,这在近期有很多的讨论(Gaston

& He, 2002; Hunter, 2003)。与物种潜在分布的模拟不同,物种范围-大小的模拟预测不仅涉及到物种的空间分布,还考虑了单位面积上物种的丰富度以及空间尺度等,从而可以用来模拟全球和区域物种多样性的分布格局(Gioia & Pigott, 2000; La Ferla *et al.*, 2002)。前面提到的一些机理性物种分布和植被模型可以用来模拟大尺度的植物多样性潜在分布格局(Kleidon & Mooney, 2000),并模拟预测未来气候变化和大气 CO₂ 浓度加倍对植物种平均丰富度的影响(Iverson & Prasad, 2001),而我国大尺度(国家水平上)生物多样性空间分布的模拟研究还未见报道,这方面的工作急待加强(Ni & Ding, 2002)。

总之,物种分布与环境关系的研究、物种分布的模拟和生物多样性分布格局的模拟,在全球变化、生物多样性监测、保护和评价以及外来种入侵(Weber, 1997; Dark, 2004)等方面都具有重要的理论和实践意义。然而,无论是植物种与环境的关系分析,还是其潜在分布区的模拟及未来分布趋势的预测,最基本的、也是最重要的工作应该是对植物种现状分布的调查和记录,及其生物学特性的观测和研究,其次是环境数据的积累。因此,在不断寻求新模拟方法的同时,现状物种与生境数据库的构建以及制图重要性就尤为突出(Griffiths *et al.*, 1999; Barthlott *et al.*, 1996, 1999)。

参 考 文 献

- Araújo MB, Thuiller W, Williams PH, Reginster I (2005). Down-scaling European species atlas distributions to a finer resolution: implications for conservation planning. *Global Ecology and Biogeography*, 14, 17 – 30.
- Austin MP (2002). Spatial prediction of species distribution: an interface between ecological theory and statistical modeling. *Ecological Modelling*, 157, 101 – 118.
- Bailey SA, Haines-Young RH, Watkins C (2002). Species presence in fragmented landscapes: modelling of species requirements at the national level. *Biological Conservation*, 108, 307 – 316.
- Barthlott W, Biedinger N, Braun G, Feig F, Kier G, Mutke J (1999). Terminological and methodological aspects of the mapping and analysis of global biodiversity. *Acta Botanica Fennica*, 162, 103 – 110.
- Barthlott W, Lauer W, Placke A (1996). Global distribution of species diversity in vascular plants: towards a world map of phytodiversity. *Erdkunde*, 50, 317 – 327.
- Beerling DJ, Huntley B, Bailey JP (1995). Climate and the distribution of *Fallopia japonica*—use of an introduced species to

- test the predictive capacity of response surfaces. *Journal of Vegetation Science*, 6, 269 – 282.
- Berry PM, Dawson TP, Harrison PA, Pearson RG (2002). Modelling potential impacts of climate change on the bioclimatic envelope of species in Britain and Ireland. *Global Ecology and Biogeography*, 11, 453 – 462.
- Bio AMF, de Becker P, de Bie E, Huybrechts W, Wassen M (2002). Prediction of plant species distribution in lowland river valleys in Belgium: modelling species response to site conditions. *Biodiversity and Conservation*, 11, 2189 – 2216.
- Box EO (1981). *Macroclimate and Plant Forms: an Introduction to Predictive Modeling in Phytogeography*. Dr W. Junk Publishers, the Hague.
- Box EO (1995). Factors determining distributions of tree species and plant functional types. *Vegetatio*, 121, 101 – 116.
- Box EO, Crumpacker DW, Hardin ED (1993). A climatic model for location of plant species in Florida, USA. *Journal of Biogeography*, 20, 629 – 644.
- Box EO, Crumpacker DW, Hardin ED (1999). Predicted effects climatic change on distribution of ecologically important native tree and shrub species in Florida. *Climatic Change*, 41, 213 – 248.
- Busing RT, Mailly D (2004). Advances in spatial, individual-based modelling of forest dynamics. *Journal of Vegetation Science*, 15, 831 – 842.
- Cairns DM (2001). A comparison of methods for predicting vegetation type. *Plant Ecology*, 156, 3 – 18.
- Chen XW (2002). Modeling the effects of global climatic change at the ecotone of boreal larch forest and temperate forest in Northeast China. *Climatic Change*, 55, 77 – 97.
- Chen XY (陈小勇), Lin P (林鹏) (1999). Responses and roles of mangroves in China to global climate changes. *Transactions of Oceanology and Limnology (海洋湖沼通报)*, (2), 11 – 17. (in Chinese with English abstract)
- Chuine I, Beaubien EG (2001). Phenology is a major determinant of tree species range. *Ecology Letters*, 4, 500 – 510.
- Currie DJ (2001). Projected effects of climate change on patterns of vertebrate and tree species richness in the conterminous United States. *Ecosystems*, 4, 216 – 225.
- Dark SJ (2004). The biogeography of invasive alien plants in California: an application of GIS and spatial regression analysis. *Diversity and Distribution*, 10, 1 – 9.
- Davis AJ, Jenkinson LS, Lawton JH, Shorrocks B, Wood S (1998). Making mistakes when predicting shifts in species range in response to global warming. *Nature*, 391, 783 – 786.
- Dirnböck T, Dullinger S, Grabherr G (2003). A regional impact assessment of climate and land-use change on alpine vegetation. *Journal of Biogeography*, 30, 401 – 417.
- Dufour-Dror JM, Ertas A (2004). Bioclimatic perspectives in the distribution of *Quercus ithaburensis* Decne. subspecies in Turkey and in the Levant. *Journal of Biogeography*, 31, 461 – 474.
- Elith J, Burgman MA, Regan HM (2002). Mapping epistemic uncertainties and vague concepts in predictions of species distribution. *Ecological Modelling*, 157, 313 – 329.
- Fang JY, Yoda K (1990). Climate and vegetation in China. III. Water balance and distribution of vegetation. *Ecological Research*, 5, 7 – 23.
- Fang JY, Yoda K (1991). Climate and vegetation in China. V. Effect of climatic factors on the upper limit of distribution of evergreen broadleaf forest. *Ecological Research*, 6, 113 – 125.
- Fang JY (方精云) (1999). Climatic niche and three-dimensional distribution of plant species: a case study of beech (*Fagus L.*) species. *Journal of Mountain Science (山地学报)*, 17, 34 – 39. (in Chinese with English abstract)
- Fang JY (2001) (方精云). Re-discussion about the forest vegetation zonation in eastern China. *Acta Botanica Sinica (植物学报)*, 43, 522 – 533. (in Chinese with English abstract)
- Fang JY, Song YC, Liu HY, Piao SL (2002). Vegetation-climate relationship and its application in the division of vegetation zone in China. *Acta Botanica Sinica*, 44, 1105 – 1122.
- Fang JY (方精云), Tang YH (唐艳鸿), Lin JD (林俊达), Jiang GM (蒋高明) (2000). *Global Change Ecology: Climate Change and Ecology Response*. Higher Education Press, Beijing, 158 – 175. (in Chinese)
- Farber O, Kadmon R (2003). Assessment of alternative approaches for bioclimatic modeling with special emphasis on the Mahalanobis distance. *Ecological Modelling*, 160, 115 – 130.
- Fosaa AM, Sykes MT, Lawesson JE, Gaard M (2004). Potential effects of climate change on plant species in the Faroe Islands. *Global Ecology and Biogeography*, 13, 427 – 437.
- Franklin J (1998). Predicting the distribution of shrub species in southern California from climate and terrain-derived variables. *Journal of Vegetation Science*, 9, 733 – 748.
- Gaston KJ (1996). Species-range-size distributions: patterns, mechanisms and implications. *Trends in Ecology and Evolution*, 11, 197 – 201.
- Gaston KJ (1998). Species-range size distributions: products of speciation, extinction and transformation. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, 353, 219 – 230.
- Gaston KJ, He FL (2002). The distribution of species range size: a stochastic process. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, 269, 1079 – 1086.

- Gignac LD, Halsey LA, Vitt DH (2000). A bioclimatic model for the distribution of sphagnum-dominated peatlands in North America under present climatic conditions. *Journal of Biogeography*, 27, 1139 – 1151.
- Gioia P, Pigott JP (2000). Biodiversity assessment: a case study in predicting richness from the potential distributions of plant species in the forests of south-western Australia. *Journal of Biogeography*, 27, 1065 – 1078.
- Gottfried M, Pauli H, Reiter K, Grabherr G (1999). A fine-scaled predictive model for changes in species distribution patterns of high mountain plants induced by climate warming. *Diversity and Distributions*, 5, 241 – 251.
- Griffiths GH, Eversham BC, Roy DB (1999). Integrating species and habitat data for nature conservation in Great Britain: data sources and methods. *Global Ecology and Biogeography*, 8, 329 – 345.
- Guisan A, Edwards TC, Hastie T (2002). Generalized linear and generalized additive models in studies of species distributions: setting the scene. *Ecological Modelling*, 157, 89 – 100.
- Guisan A, Theurillat JP, Kienast F (1998). Predicting the potential distribution of plant species in an Alpine environment. *Journal of Vegetation Science*, 9, 65 – 74.
- Guisan A, Weiss SB, Weiss AD (1999). GLM versus CCA spatial modeling of plant species distribution. *Plant Ecology*, 143, 107 – 122.
- Guisan A, Zimmermann NE (2000). Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modelling*, 135, 147 – 186.
- Hampe A (2004). Bioclimate envelope models: what they detect and what they hide. *Global Ecology and Biogeography*, 13, 469 – 471.
- Heegaard E (2002). A model of alpine species distribution in relation to snowmelt time and altitude. *Journal of Vegetation Science*, 13, 493 – 504.
- He HS, Mladenoff DJ (1999). The effects of seed dispersal on the simulation of long-term forest landscape change. *Ecosystems*, 2, 308 – 319.
- Hoffmann MH (2000). Biogeography and climatic differentiation of two annual species of *Teesdalia* R.Br. (Brassicaceae). *Journal of Biogeography*, 27, 989 – 999.
- Holt RD, Keitt TH (2005). Species borders: a unifying theme in ecology. *Oikos*, 108, 3 – 6.
- Hörsch (2003). Modelling the spatial distribution of montane and subalpine forests in the central Alps using digital elevation models. *Ecological Modelling*, 168, 267 – 282.
- Houghton JT, Ding Y, Griggs DJ, Noguier M, van der Linden PJ, Dai X, Maskell K, Johnson CA (2001). *Climate Change 2001: the Scientific Basis*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Hunter JT (2003). Factors affecting range size differences for plant species on rock outcrops in eastern Australia. *Diversity and Distribution*, 9, 211 – 220.
- Huntley B, Berry PM, Cramer W, McDonald AP (1995). Modelling present and potential future ranges of some European higher plants using climate response surfaces. *Journal of Biogeography*, 22, 967 – 1001.
- Huntley B, Green RE, Collingham YC, Hill JK, Willis SG, Bartlein PJ, Cramer W, Hagemeyer WJM, Thomas CJ (2004). The performance of models relating species geographical distributions to climate is independent of trophic level. *Ecology Letters*, 7, 417 – 426.
- Iverson LR, Prasad AM (1998). Predicting abundance of 80 tree species following climate change in the eastern United States. *Ecological Monographs*, 68, 465 – 485.
- Iverson LR, Prasad AM (2001). Potential changes in tree species richness and forest community types following climate change. *Ecosystems*, 4, 186 – 199.
- Iverson LR, Prasad AM (2002). Potential redistribution of tree species habitat under five climate change scenarios in the eastern US. *Forest Ecology and Management*, 155, 205 – 222.
- Iverson LR, Schwartz MW, Prasad AM (2004). How fast and far might tree species migrate in the eastern United States due to climate change? *Global Ecology and Biogeography*, 13, 209 – 219.
- Jacquemyn H, Butaye J, Hermy M (2003). Influence of environmental and spatial variables on regional distribution of forest plant species in a fragmented and changing landscape. *Ecography*, 26, 768 – 776.
- Jeffree EP, Jeffree CE (1994). Temperature and the biogeographical distribution of species. *Functional Ecology*, 8, 640 – 650.
- Jiang X (蒋霞), Ni J (倪健) (2005). Species-climate relationships of 10 desert plant species and their estimated potential distribution range in the arid lands of northwestern China. *Acta Phytocologica Sinica* (植物生态学报), 29, 98 – 107. (in Chinese with English abstract)
- Kadmon R, Farber O, Danin A (2003). A systematic analysis of factors affecting the performance of climatic envelope models. *Ecological Applications*, 13, 853 – 867.
- Kimball S, Wilson P, Crowther J (2004). Local ecology and geographic ranges of plants in the Bishop Creek watershed of the eastern Sierra Nevada, California, USA. *Journal of Biogeography*, 31, 1637 – 1657.
- Kleidon A, Mooney HA (2000). Global distribution of biodiversity inferred from climatic constraints: results from a process-based modeling study. *Global Change Biology*, 6, 507 – 523.
- La Ferla B, Taplin J, Ockwell D, Lovett JC (2002). Continental scale patterns of biodiversity: can higher taxa accurately pre-

- dict African plant distributions? *Botanical Journal of the Linnean Society*, 138, 225 – 235.
- Leathwick JR (1995). Climatic relationships of some New Zealand forest tree species. *Journal of Vegetation Science*, 6, 237 – 248.
- Leathwick JR (1998). Are New Zealand's *Nothofagus* species in equilibrium with their environment? *Journal of Vegetation Science*, 9, 719 – 732.
- Lieth H, Whittaker RH (1975). *Primary Productivity of Biosphere*. Springer-Verlag, Berlin.
- Liu CY (刘春迎) (1999). The application of Kira's indices to the study of vegetation-climatic interaction in China. *Acta Phytocologica Sinica* (植物生态学报), 23, 125 – 138. (in Chinese with English abstract)
- Liu MS (刘茂松), Hong BG (洪必恭) (1998). The distribution of Fagaceae in China and its relationship with climatic and geographic characters. *Acta Phytocologica Sinica* (植物生态学报), 22, 41 – 50. (in Chinese with English abstract)
- Liu ZL (刘增力), Fang JY (方精云), Piao SL (朴世龙) (2002). Geographical distribution of species in genera *Abies*, *Picea* and *Larix* in China. *Acta Geographica Sinica* (地理学报), 57, 577 – 581. (in Chinese with English abstract)
- Matsui T, Yagihashi T, Nakaya T, Tanaka N, Taoda H (2004a). Climatic controls on distribution of *Fagus crenata* forests in Japan. *Journal of Vegetation Science*, 15, 57 – 66.
- Matsui T, Yagihashi T, Nakaya T, Taoda H, Yoshinaga S, Daimaru H, Tanaka N (2004b). Probability distributions, vulnerability and sensitivity in *Fagus crenata* forests following predicted climate changes in Japan. *Journal of Vegetation Science*, 15, 605 – 614.
- McKenzie D, Peterson DW, Peterson DL, Thornton PE (2003). Climatic and biophysical controls on conifer species distributions in mountain forests of Washington State, USA. *Journal of Biogeography*, 30, 1093 – 1108.
- Midgley GF, Hannah L, Millar D, Thuiller W, Booth A (2003). Developing regional and species-level assessments of climate change impacts on biodiversity in the Cape Floristic Region. *Biological Conservation*, 112, 87 – 97.
- Miles L, Grainger A, Phillips O (2004). The impact of global climate change on tropical forest biodiversity in Amazonia. *Global Ecology and Biogeography*, 13, 553 – 565.
- Ni J (倪健) (1997). Development of Kira's indices and its application to vegetation-climate interaction study of China. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 8, 161 – 170. (in Chinese with English abstract)
- Ni J (倪健) (1998). Indexes of vegetation-climate classification and its application. *Chinese Journal of Ecology* (生态学报), 17(1), 33 – 44. (in Chinese with English abstract)
- Ni J (倪健) (2002). BIOME models: main principles and applications. *Acta Phytocologica Sinica* (植物生态学报), 26, 481 – 488. (in Chinese with English abstract)
- Ni J, Ding SY (2002). Modeling the large-scale distribution of plant diversity: a possibility inferred from climate and productivity. *Acta Phytocologica Sinica* (植物生态学报), 26, 568 – 574.
- Ni J (倪健), Song YC (宋永昌) (1997a). The water-temperature distributional groups of dominants and companions of subtropical evergreen broadleaved forest in China. *Acta Phytocologica Sinica* (植物生态学报), 21, 349 – 359. (in Chinese with English abstract)
- Ni J (倪健), Song YC (宋永昌) (1997b). Relationship between climate and distribution of main species of subtropical evergreen broad-leaved forest in China. *Acta Phytocologica Sinica* (植物生态学报), 21, 115 – 129. (in Chinese with English abstract)
- Ni J (倪健), Song YC (宋永昌) (1997c). Potential changes under elevated carbon dioxide of dominants and companion of evergreen broadleaved forest in subtropical China. *Acta Phytocologica Sinica* (植物生态学报), 21, 455 – 467. (in Chinese with English abstract)
- Ni J (倪健), Zhang XS (张新时) (1997). Estimation of water and thermal product index and its application to the study of vegetation-climate interaction in China. *Acta Botanica Sinica* (植物学报), 39, 1147 – 1159. (in Chinese with English abstract)
- Ohsawa M (1993). The montane cloud forest and its gradational changes in southeast Asia. In: Hamilton LS, Juvik JO, Scatena FN eds. *Tropical Montane Cloud Forests*. East-West Center, Honolulu, Hawaii, 163 – 170.
- Ozinga WA, Schaminee JHJ, Bekker RM, Bonn S, Poschold P, Tackenberg O, Bakker J, van Groenendael JM (2005). Predictability of plant species composition from environmental conditions is constrained by dispersal limitation. *Oikos*, 108, 555 – 561.
- Pearson RG, Dawson TP, Berry PM, Harrison PA (2002). Species: a spatial evaluation of climate impact on the envelope of species. *Ecological Modelling*, 154, 289 – 300.
- Peter CI, Ripley BS, Robertson MP (2003). Environmental limits to the distribution of *Scaevola plumieri* along the South African coast. *Journal of Vegetation Science*, 14, 89 – 98.
- Prentice IC, Cramer W, Harrison SP, Leemans R, Monserud RA, Solomon AM (1992). A global biome model based on plant physiology and dominance, soil properties and climate. *Journal of Biogeography*, 19, 117 – 134.
- Prentice IC, Leemans R (1990). Pattern and process and the dynamics of forest structure: a simulation approach. *Journal of*

- Ecology*, 78, 340 – 355.
- Prentice IC, Sykes MT, Cramer W (1993). A simulation model for the transient effects of climate change on forest landscapes. *Ecological Modelling*, 65, 51 – 70.
- Pulliam HR (2000). On the relationship between niche and distribution. *Ecology Letters*, 3, 349 – 361.
- Retuerto R, Carballeira A (2004). Estimating plant responses to climate by direct gradient analysis and geographic distribution analysis. *Plant Ecology*, 170, 185 – 202.
- Robertson MP, Peter CI, Villet MH, Ripley BS (2003). Comparing models for predicting species' potential distributions: a case study using correlative and mechanistic predictive modelling techniques. *Ecological Modelling*, 164, 153 – 167.
- Robertson MP, Villet MH, Palmer AR (2004). A fuzzy classification technique for predicting species' distributions: applications using invasive alien plants and indigenous insects. *Diversity and Distributions*, 10, 461 – 474.
- Rouget M, Richardson DM, Nel JL, Le Maitre DC, Egoh B, Mgidi T (2004). Mapping the potential ranges of major plant invaders in South Africa, Lesotho and Swaziland using climatic suitability. *Diversity and Distributions*, 10, 475 – 484.
- Shafer SL, Bartlein PJ, Thompson RS (2001). Potential changes in the distributions of western North America tree and shrub taxa under future climate scenarios. *Ecosystems*, 4, 200 – 215.
- Shao GF (1996). Potential impacts of climate change on a mixed broadleaved-Korean pine forest stand: a gap model approach. *Climatic Change*, 34, 263 – 268.
- Shao GF, Shugart HH, Smith TM (1995). A role-type model (rope) and its application in assessing climate change impacts on forest landscapes. *Vegetatio*, 121, 135 – 146.
- Skov F, Svenning JC (2004). Potential impact of climatic change on the distribution of forest herbs in Europe. *Ecography*, 27, 366 – 380.
- Somarathne S, Dhanapala AH (1996). Potential impact of global climate change on forest distribution in Sri Lanka. *Water, Air, and Soil Pollution*, 92, 129 – 135.
- Song MH, Zhou CP, Ouyang H (2004). Distributions of dominant tree species on the Tibetan Plateau under current and future climate scenarios. *Mountain Research and Development*, 24, 166 – 173.
- Song YC (宋永昌) (2001). *Vegetation Ecology (植被生态学)*. East China Normal University Press, Shanghai. (in Chinese)
- Stephenson NL (1998). Actual evapotranspiration and deficit: biologically meaningful correlates of vegetation distribution across spatial scales. *Journal of Biogeography*, 25, 855 – 870.
- Stock WD, Chuba DK, Verboom GA (2004). Distribution of South African C₃ and C₄ species of Cyperaceae in relation to climate and phylogeny. *Austral Ecology*, 29, 313 – 319.
- Svenning JC, Skov F (2004). Limited filling of the potential range in European tree species. *Ecology Letters*, 7, 565 – 573.
- Svirezhev Y (2000). Lotka-Volterra models and the global vegetation pattern. *Ecological Modelling*, 135, 135 – 146.
- Sykes MT (2001). Modelling the potential distribution and community dynamics of lodgepole pine (*Pinus contorta* Dougl. ex. Loud.) in Scandinavia. *Forest Ecology and Management*, 141, 69 – 84.
- Sykes MT, Prentice IC (1996). Climate change, tree species distributions and forest dynamics: a case study in the mixed conifer northern hardwoods zone of northern Europe. *Climatic Change*, 34, 161 – 177.
- Sykes MT, Prentice IC, Cramer W (1996). A bioclimatic model for the potential distributions of North European tree species under present and future climates. *Journal of Biogeography*, 23, 203 – 233.
- Thuiller W (2003). BIOMOD: optimizing predictions of species distributions and projecting potential future shifts under global change. *Global Change Biology*, 9, 1353 – 1362.
- Thuiller W, Araújo MB, Lavorel S (2004). Do we need land-cover data to model species distributions in Europe? *Journal of Biogeography*, 31, 353 – 361.
- Thuiller W, Vayreda J, Pino J, Sabate S, Lavorel S, Gracia C (2003a). Large-scale environmental correlates of forest tree distributions in Catalonia (NE Spain). *Global Ecology and Biogeography*, 12, 313 – 325.
- Thuiller W, Araújo MB, Lavorel S (2003b). Generalized models vs. classification tree analysis: predicting spatial distributions of plant species at different scales. *Journal of Vegetation Science*, 14, 669 – 680.
- Vetaas OR (2002). Realized and potential climate niches: a comparison of four *Rhododendron* tree species. *Journal of Biogeography*, 29, 545 – 554.
- Weber EF (1997). The alien flora of Europe: a taxonomic and biogeographic review. *Journal of Vegetation Science*, 8, 565 – 572.
- Woodward FI (1987). *Climate and Plant Distribution*. Cambridge University Press, Cambridge, 174.
- Woodward FI, Williams BG (1987). Climate and plant distribution at global and local scales. *Vegetatio*, 69, 189 – 197.
- Xu DY, Yan H (2001). A study of the impacts of climate change on the geographic distribution of *Pinus koraiensis* in China. *Environment International*, 27, 201 – 205.
- Xu WD (徐文铎) (1983). The relation between distribution of edifier and companion in zonal vegetation and water-temperature condition in Northeast China. *Acta Botanica Sinica (植物学报)*, 25, 264 – 274. (in Chinese with English abstract)
- Xu WD (徐文铎), Lin CQ (林长青) (1982). Primary study of

relationship between the vertical distribution of vegetation in Changbai Mountain and the warm index. *Forest Ecosystem Research* (森林生态系统研究), 2, 88 – 98. (in Chinese with English abstract)

Zaniewski AE, Lehmann A, Overton JMC (2002). Predicting species spatial distributions using presence-only data: a case study of native New Zealand ferns. *Ecological Modelling*, 157, 261 – 280.

Zhang XS (张新时) (1989a). The potential evapotranspiration (PE) index for vegetation and vegetation-climatic classification. I . An introduction of main methods and *PEP* program. *Acta Phytoecologica Et Geobotanica Sinica* (植物生态学与地植物学学报), 13, 1 – 9. (in Chinese with English abstract)

Zhang XS (张新时) (1989b). The potential evapotranspiration (PE) index for vegetation and vegetation-climatic classification. II . An introduction of main methods and *PEP* program. *Acta Phytoecologica Et Geobotanica Sinica* (植物生态学与地植物学学报), 13, 197 – 207. (in Chinese with English abstract)

Zhang XS (张新时), Yang DA (杨奠安), Ni WG (倪文革) (1993). The potential evapotranspiration (PE) index for vegetation and vegetation-climatic classification. III . An introduction of main methods and *PEP* program. *Acta Phytoecologica et Geobotanica Sinica* (植物生态学与地植物学学报), 17, 97 – 109. (in Chinese with English abstract)

Zhao CY, Nan ZR, Cheng GD, Zhang JH, Feng ZD (2006). GIS-assisted modelling of the spatial distribution of Qinghai spruce (*Picea crassifolia*) in the Qilian Mountains, northwestern China based on biophysical parameters. *Ecological Modelling*, 191, 487 – 500.

Zhou GS (周广胜), Zhang XS (张新时) (1996). Study on Chinese climate-vegetation relationship. *Acta Phytoecologica Sinica* (植物生态学报), 20, 113 – 119. (in Chinese with English abstract)

Zimmermann NE, Kienast F (1999). Predictive mapping of alpine grasslands in Switzerland: species versus community approach. *Journal of Vegetation Science*, 10, 469 – 482.

责编委 : 周广胜 责任编辑 : 姜联合