维普资讯 http://www.cqvip.com

植物生态学报 2007, 31 (6) 1079 ~ 1091
Journal of Plant Ecology (Chinese Version)

海南岛霸王岭热带天然林景观中主要木本植物关键种的潜在分布

张志东[1,2] 臧润国[1*]
(1 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)
(2 中国科学院烟台海岸带可持续发展研究所,山东烟台 264003)

摘 要 在较大的空间尺度上生态位模型是预测物种潜在分布的有效途径之一。为了探讨在热带天然林景观中木本植物(限于乔木和灌木)主要关键种的潜在分布,在对海南岛霸王岭的热带天然林进行按公里网格样方调查的基础上,采用演替地位和最大潜在高度两个功能性指标对物种进行了功能群划分,并在功能群框架下运用优势度指数法进行了关键种的确定;采用基于地理信息系统(Geographic information system, GIS)的基于规则集合预测的遗传算法(Algorithm for rule-set prediction, GARP)生态位模型对主要关键种的地理分布进行了预测,并应用受试者工作特征分析进行了模型精度验证;应用多元线性回归分析对影响各关键种潜在分布的关键因子进行了确定。结果表明:除了顶极次林层乔木功能群和顶极主林层乔木功能群外,在先锋种功能群、顶极灌木种功能群和顶极超冠层乔木功能群中采用优势度指数法划分出的关键种较为理想;一般来讲,在进行预测的8个关键种中,除了先锋主林层乔木种海南杨桐(*Adinandra hainanensis*),其它3个先锋种毛稔(*Melastoma sanquiueum*)、银柴(*Aporosa chinensis*)和枫香(*Liquidambar formosana*)在研究区北部、西部以及西南部均具有较高的发生概率,而顶极种除了顶极超冠层乔木种南亚松(*Pinus merkusii*)外,九节(*Psychotria rubra*)、高脚罗伞(*Ardisia quinquegona*)和海南椎(*Castanopsis hainanensis*)具有相似的潜在分布格局,在研究区中部、东南部和南部地区具有较高的发生概率;相关分析表明极端最低温、年均温、极端最高温、年均降水量、海拔和坡向6大因子是影响研究区关键种潜在分布的关键因子;精度检验表明,GARP模型对8个关键种的潜在分布预测效果均较好,而其中又以银柴和海南椎的预测精度最高。

关键词 木本植物功能群 关键种 潜在分布 生态位模型 GARP 热带森林

PREDICTING POTENTIAL DISTRIBUTIONS OF DOMINANT WOODY PLANT KEYSTONE SPECIES IN A NATURAL TROPICAL FOREST LANDSCAPE OF BAWANGLING, HAINAN ISLAND, SOUTH CHINA

ZHANG Zhi-Dong[1,2] and ZANG Run-Guo[1*]
[1] *Key Laboratory of Forest Ecology and Environment, the State Forestry Administration, Institute of Forest Ecology, Environment and Protection, Chinese Academy of Forestry, Beijing 100091, China, and* [2] *Yantai Institute of Coastal Zone Research for Sustainable Development, Chinese Academy of Sciences, Yantai, Shandong 264003, China*

Abstract ***Aims*** Our major objectives were to 1) identify keystone species within the context of functional groups, 2) develop potential distributional predictions for keystone species using ecological niche model, 3) confirm factors determining potential distributions of keystone species, and 4) test if the performances of ecological niche model are better than those of a random model and differ in predicting different keystone species.
Methods Based on the investigation of 135 plots in a natural tropical forest landscape, we classified woody plant functional groups based on successional status and potential maximum height. Keystone species within each functional group were identified using a dominance index (*DI*). We used the genetic algorithm for rule-set prediction (GARP) to estimate the keystone species' potential distribution and then used the receiver operating characteristics to evaluate predictive performance. Applying multiple linear regression analysis, we identified major factors determining potential distributions of keystone species.
Important findings Identification of keystone species within pioneer species, climax shrub and emergent tree functional groups was clearer than within climax subcanopy and climax canopy tree functional groups. Generally, among the eight keystone species, pioneer species *Melastoma sanquiueum*, *Aporosa chinensis* and

收稿日期: 2006-11-07 接受日期: 2006-12-20
基金项目: 国家自然科学基金(30430570)和国家林业局"948"项目(2002-54)
外业调查过程中得到了海南霸王岭林业局的杨秀森、林瑞昌、陈小敏及王进强的大力帮助,在此一并表示感谢
* 通讯作者 Author for correspondence E-mail: zangrung@forestry.ac.cn

维普资讯 http://www.cqvip.com

Liquidambar formosana (but not *Adinandra hainanensis*) have high probability of occurrence in the north, west and southwest regions of Bawangling. However, climax species *Psychotria rubra*, *Ardisia quinquegona* and *Castanopsis hainanensis* (but not *Pinus merkusii*) have high probability of occurrence in the central, southeast and south regions. Minimum and maximum temperature, mean annual temperature and precipitation, aspect and altitude were the key factors determining potential distributions of keystone species. Evaluation of GARP model's performance indicated excellent predictive ability of all eight keystone species' distribution. This study suggests the *DI* method is more suitable to identify keystone species within woody plant functional groups in which a single or a few species are dominant. Findings will assist decision makers in planning conservation and management policies in tropical rainforest areas.

Key words woody plant functional groups, keystone species, potential distribution, GARP, tropical forest

理解和描述物种地理分布是解决众多有关生态、生物地理和气候变化问题的前提,同时也是保护生物多样性的基础(Guisan & Thuiller, 2005)。许多因素影响物种的分布,包括构成物种基础生态位(Hutchinson, 1957)的环境因子,如海拔、温度、降雨量、坡度、坡向等;此外,自然和人为干扰、土地利用历史和管理因素(Patterson, 1999; Peterson & Cohoon, 1999; Underwood *et al*., 2004)也会显著影响物种的分布范围,这些非环境因素作用的结果导致了物种现实生态位的产生(Hutchinson, 1957)。现实生态位在自然条件下能通过我们肉眼进行识别,但是Peterson等(1999)指出,通过分析物种的分布概率,物种的基础生态位也是能够判别的,进而预测物种的潜在地理分布成为可能。

然而,在N维超体积空间(Hutchinson, 1957),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 & Wilson, 1992; Voss & Emmons, 1996)。这归因于以下几方面原因:一是热带雨林物种繁多,选择哪些物种进行分析就成为了亟待解决的问题。为了进行有重点的保护和管理,很多学者提出了"关键种"(Gili, 2002; Krogh *et al*., 2002; Davic, 2003; Ebenman & Jonsson, 2005)的概念,但是关键种的确定仍然没有较为通用的实际可操作的标准,而且大多数研究也往往偏重于动物而对植物的研究却很少(黄建辉和韩兴国, 2001)。二是研究地点多为交通不便的偏远地区,当物种分布数据资料(如国内外公开发表的相关论文,博物馆或标本馆中的标本记录)严重不足时,实地野外调查就成了取样的唯一途径,但这往往又受人力、物力、时间等众多因素的限制。三是受研究手段的限制。传统的研究途径由于精度和功能的限制已不能满足研究所需,迫切需要新的预测方法的产生。

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 & Cohoon, 1999)。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)模型由于其表现的更加强健和灵活,而且其对数据样本大小要求较低,已越来越受到大多数学者的青睐(Peterson & Cohoon, 1999; Stockwell & Peters, 1999; Stockwell & Peterson, 2002)。如Stockman等(2006)利用GARP模型基于7个环境变量和42个发生点数据预测了一种蜘蛛(*Promyrmekiaphila*)的地理分布,并取得了较好的结果;李红梅等(2005)利用GARP模型并依赖其自带的环境数据库预测了日本松干蚧(*Matsucoccus matsumurae*)在中国的地理分布;Peterson等(2003)利用GARP模型在美国南部地区对4个外来入侵植物种分布进行了成功的预测等等。但是以往的研究大多是针对区域或全球尺度对物种(包括植物和动物)的分布进行预测,然而在景观尺度上基于实测点数据的预测分布研究还鲜有报道。

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,其在维持全岛的生态平衡、改善生态环境中具有不可替代的功能。然而自从20世纪50年代以来,在人口增长和社会经济发展的双重压力下,人们对森林资源的开发利用强度加大,造成了森林资源锐减,物种分布格局和景观结构发生了剧烈的变化。因此,在景观破碎化的基础上重新了解物种分布格局的变化,对于重构该地破损的生态系统和保护该地的物种多样性很有必要。然而由于海南岛热带天然林树种众多、组成复杂、结构多样,难以逐个物种的对其结构和功能进行分析,特别是在景观水平上,为此采用关键种的途径就显得很有必要。然而如前所述,目前对确定木本植物关键种的方法,仍然处于理论状态下,缺乏实际可操作

维普资讯 http://www.cqvip.com

性，这极大地限制了对此方面的研究和应用。本文就是在以上背景下开展的相关研究。研究地点位于海南岛霸王岭林区，在对该区135个天然林样方进行公里网格调查的基础上，研究目的主要包括4个方面：一是在功能群划分的基础上，对关键种进行进一步的确定；二是对确定出的主要关键种利用GARP模型进行潜在分布预测；三是对影响关键种潜在分布的主要因子进行确定；四是对GARP模型的预测精度进行检验。

1 研究区概况与研究方法

1.1 研究区域自然概况

研究区域位于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 hm^2，地理坐标为18°53′～19°20′ N，108°58′～109°53′ E，地形复杂，以山地为主，海拔变化在50～1 654 m。该地区属热带季风气候，干湿季明显。年均温为24.2 ℃，年平均降水量为1 677.1 mm，但分布不均，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（陆阳等，1986；蒋有绪等，2002）。低地雨林和山地雨林是该地区分布最广的两个主要植被类型。低地雨林是以青梅（*Vatica mangachapoi*）、野荔枝（*Litchi chinensis*）和海南嘉赐（*Homalium hainanense*）等为优势种的植被类型（胡玉佳和李玉杏，1992），但如今消失殆尽。以陆均松（*Dacrydium pierrei*）、鸡毛松（*Podocarpus imbricatus*）等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）（臧润国等，2005）。

1.2 研究方法

1.2.1 物种数据的获取

群落调查样方的布设采用在海南岛霸王岭林区的森林景观类型中按公里网格机械布设的方法。根据地形图，把霸王岭林区按照公里网格分区，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，共计5.4 hm^2。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（*DBH*）≥1 cm乔木和灌木的种名（无法确认的种则先采集制成标本，再进行鉴定）、胸径（1.3 m处）、高度和冠幅；2）空间位置：利用GPS，在样地的中心位置（即样绳的交叉线位置）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。利用有限的气象站点估算未知点的气象数据，传统的空间插值方法（如多项式回归）、克里格和反距离平方等，存在较大的误差，其结果是不可靠的（Willmott & Matsuura, 1999）。鉴于此，本文采用薄板光顺样条函数（Thin plate smoothing spline）（阎洪，2003，2004）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。具体实现是在基于样条插值理论的气候数据曲面拟合的专用软件ANUSPLIN 4.1（Hutchinson, 2000）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1:5万数字地形图和具有水文增强作用的地形插值程序ANUDEM 4.6（Hutchinson, 1999）平台上生成。利用产生的DEM在地理信息系统软件ARCGIS 8.3（ESRI, 2003）上生成高程、坡度、坡向、平面曲率和剖面曲率等地形参数。最终在保证广义交叉验证（Generalized cross validation, GCV）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 关键种的确定

Davic（2003）对“关键种”的概念进行了重新的定义，他认为关键种是在一个功能群中生物量占据显著优势、对物种多样性和种间竞争具有强自上而下（Top-down）影响的物种。基于他的思想，我们先对功能群进行了划分，并在此基础上，在每个功能群内进一步确定出关键种。

1.2.3.1 划分功能群

依据Köhler等（2000）对功能群的划分方法，我们采用演替地位和最大潜在高度对物种进行功能群划分。其中我们将物种的演替地位划分为先锋种和顶极种两类。最大潜在高度数据来源于对135个样

维普资讯 http://www.cqvip.com

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)的数据进行了修正,当调查的现实最大高度小于文献的数值时,以文献的数值为准;功能群划分结果见表1。

1.2.3.2 确定关键种

我们采用多度作为度量各功能群中物种重要程度的指标,并以优势度指数的形式进行表示(Davic, 2003)。优势度指数(Dominance index, DI)(Berger & Parker, 1970)的计算公式如下:

$$DI_{ij} = N_{ij}/N_j \times 100$$

式中,DI_{ij}表示第j个功能群中第i个物种的优势度指数、N_{ij}分别表示第j个功能群中第i个物种的个体数(或胸高断面积、生物量),N_j表示第j个功能群中的总个体数(或总胸高断面积和总生物量)。表2中给出了每个功能群中优势度指数排在前3位的物种。此外,我们分别又以胸高断面积和生物量作为评价各功能群中物种重要程度的指标,并用优势度指数公式确定关键种,用以检验3个不同的指标确定关键种的优劣。具体比较方法我们分别以多度、胸高断面积、生物量-种累计曲线的形式进行表示(图4a ~ c)。具体内容详见讨论部分。其中,物种生物量采用以下公式进行计算:对于原始林样地出现的物种,采用李意德(1993)地上生物量回归拟合方程进行估算,其回归模型如下:$W = 0.042\ 086(D^2H)^{0.970\ 315}$,对于季雨林样地出现的物种,所用模型如下:$W = 0.113\ 121(D^2H)^{0.840\ 652}$,其中$W$为地上部分单株生物量,$D$为平均胸径,$H$为平均树高。对于原始林样地和季雨林样地同时出现的物种分别予以计算,最后取其平均,作为该物种的生物量。

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 & Cohoon, 1999)。通常,运行多重迭代,系统的省略每一个图层,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(External omission error)之间的相关。正相关表示某个图层会损害模型的质量,这些图层在进一步分析当中应被删除。我们分别对8个关键种进行了Jackknife操作(Peterson & Cohoon, 1999),随后在SPSS 13.0(SPSS, 2004)上将缺省误差作为应变量,环境图层作为自变量进行了多重线性回归分析。

1.2.5 建立模型

本文采用GARP生态位模型,通过GARP的桌面版本Desktop Garp1.1.6(Scachetti-Pereira, 2001)对8个关键种(各功能群中优势度指数最高的物种)在霸王岭天然林区的分布进行预测分析。GARP是基于遗传算法规则组合的预测模型,其原理是首先将点数据分成两部分,一部分用于构建模型(训练数据),另一部分用于模型的质量检验(检验数据)并根据一个反复的运行过程,通过规则的选择、评价、验证、包含或者拒绝,产生不同规则集合的基础上,利用物种的已知分布数据和环境数据产生以生态位为基础的物种生态需求(Peterson & Cohoon, 1999),探讨物种已知分布区的环境特征与研究区域的非随机关系,用人工智能模型方法建立预测模型,进而研究物种的潜在分布。

在本研究中,我们首先将图层数据在地理信息系统软件ARCVIEW 3.3(ESRI, 2003)中,利用扩展模块GarpDatasets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^2)。在运行中,物种分布数据被分成两部分,50%初始数据用于完全独立的模型质量检验,余下的50%,又均等的分成两部分,另一半用于建立模型,一半用于内部的模型质量检验。每个关键种运行20次模拟,并将每次运行的终止条件限定在0.01处收敛或算法运行1 000个迭代。选择所有的4个规则(原子规则(Atomic)、包络规则(Range)、逆包络规则(Negated range)和逻辑回归(Logistic regression))参与运行,最终得到的是所有规则作用下的结果。GARP模型在预测过程中会产生随机变异,因此为了得到最优化的模拟结果,我们采用两个指标用于进一步选择模型。另一个是缺省误差(Omission error),一个是相抵误差(Commission error)。具体实现是在GARP模型平台上通过运行"最佳子集选择参数"(Best subset selection parameters)来进行。在设置缺省阈值最低(0% of omission)的条件下,为每个关键种运行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(ESRI, 2003)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,最后得到每个关键种的潜在分布图。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

维普资讯 http://www.cqvip.com

的是预测生态位存在强弱的一个测定标准，具有高叠加指数的区域预示着关键种发生的概率较高，反之亦然。如值为1预示着关键种具有100%的发生概率，值为0则表明此位置关键种几乎不可能发生。

1.2.6 模型评价

我们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）。经验证表明，它是用于检验10个最佳模型预测精度的最有效途径之一（Chen *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*为1时，当*AUC*为0.5时，则预测精度最低。Swets(1988)通过对ROC分析方法的评价，对*AUC*的精度检验提出了进一步的解释，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*超过0.9时，则表示具有高的预测精度。ROC分析在SPSS 13.0(SPSS, 2004)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关键种潜在分布的影响，我们在关键种潜在分布图上随机产生1 000个点进行环境因子参数和各关键种的潜在分布概率的相关分析，具体实现途径是在SPSS 13.0(SPSS, 2004)软件中采用逐步多元线性回归分析，并构建线性回归方程。为了消除量纲的影响和满足线性的要求，分析之前，将数据进行了对数转换处理。

2 结 果

本次调查到的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)。相对于顶极种，先锋种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%。具体情况见表1。

表1 功能群划分结果表

Table 1 Aggregation of 579 woody species into six functional groups in the natural forest landscape of Bawangling, Hainan Island, South China

功能群 Functional group	潜在最大树高 Potential maximal 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

由表2可知，灌木类功能群F1和F5中，排在前3位的物种优势度指数较高，关键种毛稔（*Melastoma sanquiueum*）和九节（*Psychotria rubra*）优势明显，优势度指数分别为64.9和52.0；乔木类功能群中，先锋种功能群F2、F3和F4以及顶极种功能群F8排在前3位的物种优势度指数相对较高，关键种银柴（*Aporosa chinensis*）、海南杨桐（*Adinandra hainanensis*）、枫香（*Liquidambar formosana*）以及南亚松（*Pinus merkusii*）优势明显，优势度指数分别为19.8、35.8、99.6和36.4，而顶极种功能群F6和F7物种优势度指数则相对均衡，排在前几位的物种优势度不明显，具体情况见表2。从以上结果可知，先锋功能群的优势度（多度）明显，关键种易于确定；而顶极次林层乔木和顶极主林层乔木种则种类众多，且优势度不明显，关键种难以简单确定。

通过Jackknife(Peterson & Cohoon, 1999)分析，结果发现一些因子由于与缺省误差呈正相关（这些因子会损害模型的质量），在进一步的分析当中被排除。如对于毛稔，Jackknife操作（Peterson & Cohoon, 1999）检测到了降低预测精度的平面曲率、海拔、剖

维普资讯 http://www.cqvip.com

面曲率、坡度、年均相对湿度和平均温度6个因子。对于海南椎(*Castanopsis hainanensis*),Jackknife操作(Peterson & Cohoon, 1999)检测到了平面曲率、剖面曲率和坡度3个因子,这些因子在进一步的分析当中被排除。其它的关键种具体环境因子排除情况详见表3。

表2 潜在关键种确定结果表

Table 2 Identification of potential keystone species applied by dominance index

功能群 Functional group	潜在关键种 Potential keystone species	DI_{ij}(×100)	N_{ij}	N_j
F1	1.毛稔 *Melastoma sanquiueum*	64.85	832	1 283
	2.紫毛野牡丹 *Melastoma penicillatum*	21.43	275	
	3.野牡丹 *Melastoma candidum*	4.99	64	
F2	4.银柴 *Aporosa chinensis*	19.81	982	4 956
	5.猪肚木 *Canthium horridum*	13.94	691	
	6.黄牛木 *Cratoxylum ligustrinum*	11.86	588	
F3	7.海南杨桐 *Adinandra hainanensis*	35.78	370	1 034
	8.翻白叶 *Pterospermum heterophyllum*	29.69	307	
	9.拟赤杨 *Alniphyllum fortunei*	16.15	167	
F4	10.枫香 *Liquidambar formosana*	99.60	248	249
	11.西南桦 *Betula alnoides*	0.40	1	
F5	12.九节 *Psychotria rubra*	51.95	5 967	11 486
	13.柏拉木 *Blastus cochinchinensis*	11.04	1 268	
	14.粗叶木 *Lasianthus chinensis*	8.10	930	
F6	15.高脚罗伞 *Ardisia quinquegona*	10.11	2 070	20 469
	16.粗毛野桐 *Mallotus hookerianus*	6.06	1 241	
	17.烟斗稠 *Lithocarpus corneus*	4.33	886	
F7	18.海南椎 *Castanopsis hainanensis*	4.67	811	17 360
	19.中华厚壳桂 *Cryptocarya chinensis*	4.03	699	
	20.黄叶树 *Xanthophyllum hainanense*	3.92	681	
F8	21.南亚松 *Pinus merkusii*	36.38	505	1 388
	22.多腺水翁 *Cleistocalyx conspersipunctatus*	13.40	186	
	23.野荔枝 *Litchi chinensis*	10.09	140	

DI_{ij}:第j个功能群中第i个物种的优势度指数 Dominance index of species i within functional group j N_{ij}:第j个功能群中第i个物种的个体数 The number of individuals of species i within functional group j N_j:第j个功能群中的总个体数 The total number of individuals within functional group j $F_1 \sim F_8$: 见表1 See Table 1

表3 环境图层(0/1)与缺省误差之间的相关分析

Table 3 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 (Ext)							
	1	4	7	10	12	15	18	21
平面曲率 Plan curvature	(0.242)	(0.389)	(0.491)	(0.423)	(0.464)	(0.457)	(0.469)	(0.477)
坡向 Aspect (°)	(-0.282*)	(0.269)	(-0.215*)	(0.304)	(-0.321*)	(-0.201*)	(-0.187*)	(0.237)
海拔 Altitude (m)	0.036	(-0.202*)	-0.101*	(-0.200*)	(-0.209*)	(-0.198*)	(-0.202*)	(-0.078*)
剖面曲率 Profile curvature	(0.213)	(0.281)	(-0.151*)	0.137	(0.270)	(0.230)	(0.242)	(0.250)
坡度 Slope (°)	0.127	(0.309)	0.014	(0.298)	0.123	(0.171)	(0.248)	(0.241)
年均降雨量 Annual mean precipitation (mm)	(-0.248*)	-0.121*	-0.024*	(-0.221*)	0.076	-0.062*	-0.030*	-0.101*
年均相对湿度 Annual mean relative humidity (%)	0.072	(-0.242*)	0.041	-0.127*	-0.117*	0.025	-0.154*	(-0.302*)
最低温度 Minimum temperature (℃)	-0.123*	-0.122*	0.064	-0.108*	-0.077*	-0.041*	-0.069*	(-0.295*)
平均温度 Mean temperature (℃)	0.020	(-0.267*)	-0.138*	(-0.203*)	-0.033*	(-0.225*)	-0.155*	(-0.173*)
最高温度 Maximum temperature (℃)	-0.058*	(-0.296*)	0.019	(-0.303*)	(-0.176*)	-0.157*	-0.163*	(-0.255*)

括号内的数字表示在0.05水平上相关 Data shown in parentheses correlation is significant at the 0.05 level 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 using the multiple linear regression *:为各关键种模拟所选择的变量 Variables are selected using build model for each keystone species 1、4、7、10、12、15、18、21:见表2 See Table 2

GARP模型预测结果表明(图1),8个关键种的潜在分布格局存在一定差异。先锋灌木种毛稔、先锋次林层乔木种银柴和先锋超冠层乔木种枫香存在相似的最适分布范围($OI=1$),在霸王岭北部、西部

维普资讯 http://www.cqvip.com

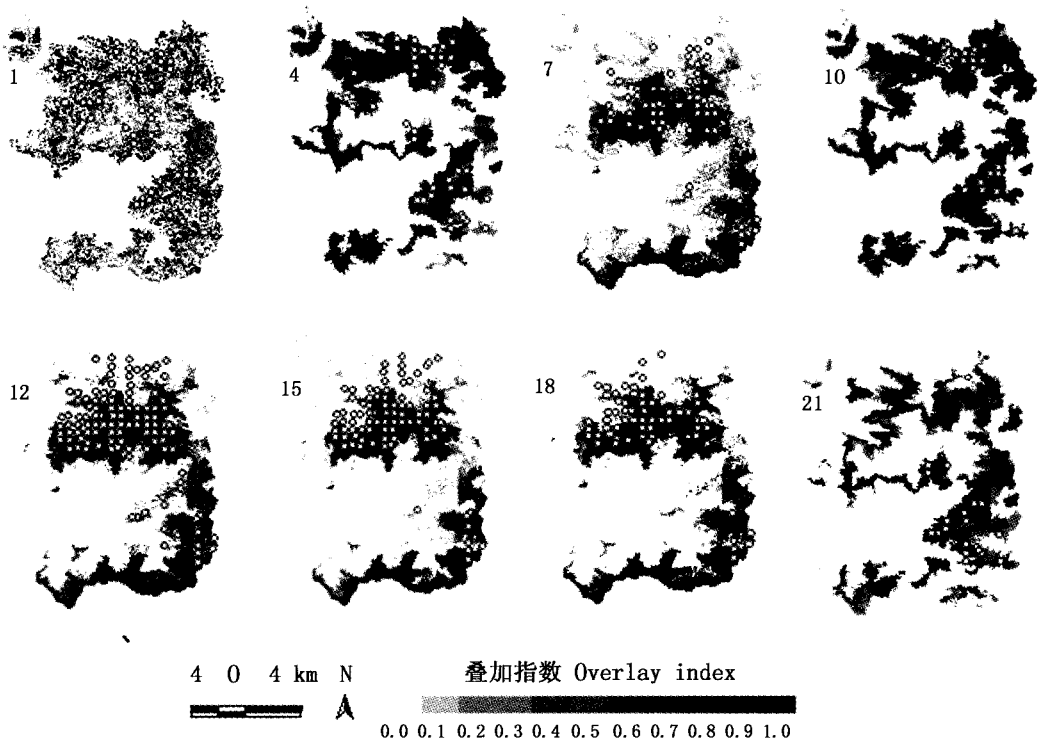

图1 海南岛霸王岭热带天然林景观中8个关键种的潜在分布图

Fig.1 Maps of the predicted potential distribution of eight keystone species in a tropical natural forest landscape of Bawangling, Hainan Island

1、4、7、10、12、15、18、21：见表2 See Table 2

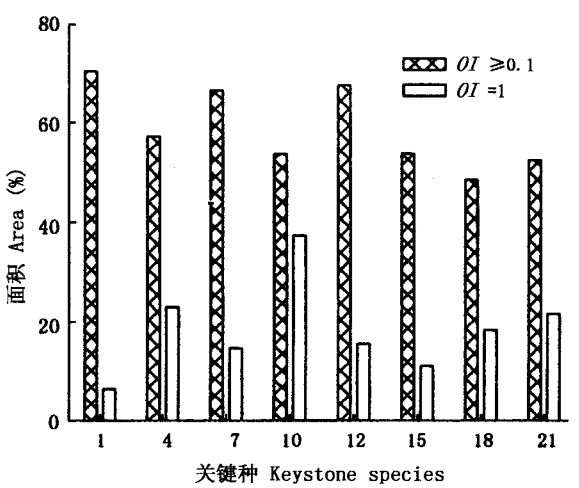

图2 各关键种潜在最大分布和最适分布比例面积

Fig.2 Proportional areas of maximum potential distribution and suitable distribution in each keystone species

1、4、7、10、12、15、18、21：见表2 See Table 2 *OI*：叠加指数 Overlay index

以及西南部均具有较高的发生概率，但先锋灌木种毛稔在核心分布区呈零散分布，最适分布区仅占研究区总面积的6.37%（图2），而银柴和枫香则分布比较集中，呈连片分布态势，最适分布区分别占了研究区总面积的23.03%和37.38%（图2）。相比银柴和枫香潜在最大分布区（$OI \geq 0.1$）由核心分布区（$OI = 1$）向周边延伸幅度不大外（图1），潜在最大分布面积分别占了研究区总面积的57.19%和53.61%，毛稔具有最高的潜在最大分布范围（70.46%），除在少许地方不适宜其分布外，几乎在霸王岭全区均有发生（图1）；同样作为先锋种的海南杨桐，其潜在分布格局与其它3个先锋种差异较大。在霸王岭中心区以及在南部和东南部具有较高的发生概率（$OI \geq 0.3$），其最适分布面积（$OI = 1$）占到了研究区总面积的14.74%，潜在最大分布面积（$OI \geq 0.1$）占到研究区总面积的66.6%（图2）；相比先锋种，顶极种具有相似的潜在分布格局。顶极灌木种九节、顶极次林层乔木种高脚罗伞（*Ardisia quinquegona*）和顶极主林层乔木种海南椎在研究区中部、东南部和南部具有较高的发生概率（$OI \geq 0.3$），而在北部和西部发生概率较低（$OI < 0.3$），甚至顶极主林层乔木种海南椎在这些地区除少数地方发生外，几乎不发生（图1）；3个顶极种潜在最适分布面积分别占总面积的15.6%、11.15%和18.36%，潜在最大分布面积分别占了总面积的67.59%、

维普资讯 http://www.cqvip.com

53.66%和48.41%;顶极超冠层乔木种南亚松有别于其它顶极种的潜在分布格局,研究区东北部、西南部周边地区是它的最适分布区($OI=1$),潜在最大分布区($OI\geqslant0.1$)在核心分布区($OI=1$)的基础上向外扩展。在研究区中心部、西北部以及南偏东地区则很少发生(图1)。其最适分布面积($OI=1$)占到研究区总面积的21.62%,潜在最大分布面积($OI\geqslant0.1$)占到研究区总面积的52.34%(图2)。以上各关键种分布范围的差异,是与研究区的地形和气候等条件密不可分的。

为了进一步研究主要环境因子对各关键种潜在分布的影响,通过逐步回归,我们构建了各关键种潜在分布与主要环境因子的回归模型(表4)。由表4可知,8个关键种的潜在分布发生概率随着环境梯度的变化均存在较好的线性反应($p<0.0001$)。不同关键种的潜在分布格局均由不同的和数量不等的环境因子所决定。由回归模型可知,年均温、坡度和海拔对先锋主林层乔木种海南杨桐,极端最高温和海拔对顶极灌木种九节,极端最低温、海拔和年均温对顶极次林层乔木种高脚罗伞以及年均温和坡向对顶极主林层乔木种海南椎的潜在分布均具有较高的解释能力($R^2\geqslant0.70$),说明了以上关键种的潜在分布完全可由各自的地形和气候因子进行预测。而坡向、极端最低温和海拔对先锋灌木种毛稔,极端最低温、海拔和年均温对先锋次林层乔木种银柴,海拔和年均温对先锋超冠层乔木种枫香以及极端最低温、年均降雨量和海拔对顶极超冠层乔木种南亚松解释能力不高($R^2\leqslant0.43$),说明了除气候和地形因子决定以上关键种潜在分布外,尚有其它因子影响关键种的潜在分布格局。

通过对8个关键种GARP预测模型评价,ROC分析表明,*AUC*值的渐近线显著性检验(Asymptotic Sig.)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个关键种预测精度均满足了最低精度要求,其中银柴和海南椎的*AUC*值达到了8.5以上,潜在分布预测更是达到了较高的精度水平。从以上分析可知,本文GARP模型预测结果完全是可以接受的。

表4 关键种潜在分布与主要环境因子的逐步线性回归模型

Table 4 Stepwise linear regression models between potential distribution of each keystone species and major environmental factors

关键种 Keystone species	逐步线性回归模型 Stepwise linear regression models	自由度 *df*	R^2	*F*	*p*
1	$Y=-9.07-0.08$Aspect$+1.83$Minimum temperature$+0.73$Altitude	3	0.43	253.22	0.0001
4	$Y=-29.82-1.88$Minimum temperature$+1.05$Altitude$+9.56$Mean temperature	3	0.42	241.34	0.0001
7	$Y=14.62-4.21$Mean temperature-0.02Slope-0.25Altitude	3	0.80	1 296.04	0.0001
10	$Y=-29.21+1.35$Altitude$+7.01$Mean temperature	2	0.36	276.28	0.0001
12	$Y=73.64-21.54$Maximum temperature-0.27Altitude	2	0.70	1 184.38	0.0001
15	$Y=22.43+1.31$Minimum temperature-0.54Altitude-7.45Mean temperature	3	0.73	907.28	0.0001
18	$Y=10.62-3.44$Mean temperature-0.02Aspect	2	0.71	1 222.76	0.0001
21	$Y=-188.11+5.49$Minimum temperature$+24.33$Annual mean precipitation$+0.70$Altitude	3	0.30	140.51	0.0001

1、4、7、10、12、15、18、21:见表2 See Table 2

3 讨 论

3.1 关于关键种确定

在功能群框架下将优势种作为关键种是定量确定关键种的一种新的尝试。与以往途径相比,它不是单纯从结构或体积等外表因素占优势的物种,即将关键种简单的等同于优势种,而是和特定的生态系统过程相联系。这就更加接近于"关键种"的本身涵义;Davic(2003)认为这种途径也能消除掉Power等(1996)对关键种和优势种的模糊区分;另一方面,与其它确定关键种的定量方法(大多处于理论状态下),如群落重要性指数(Power *et al*., 1996)、关键性指数(Jordan *et al*., 1999)、功能重要性指数(Hurlbert, 1997)等相比,本文采用的方法可操作性较强,比较适宜在群落或景观水平上应用。但是,有的学者也指出,关键种在种类上毕竟是稀少的,先验得出的关键种其准确性值得怀疑。只有通过控制实验,把一些演绎或推导的关键种从系统中去除,然后观察和监测系统内物种组合对去除的反应,进而最终决定哪些物种是真正的关键种(Paine, 1995; Power *et al*., 1996)。基于此点,我们认为通过本文途径预测的"关键种"也只能作为潜在关键种,功能群内的

维普资讯 http://www.cqvip.com

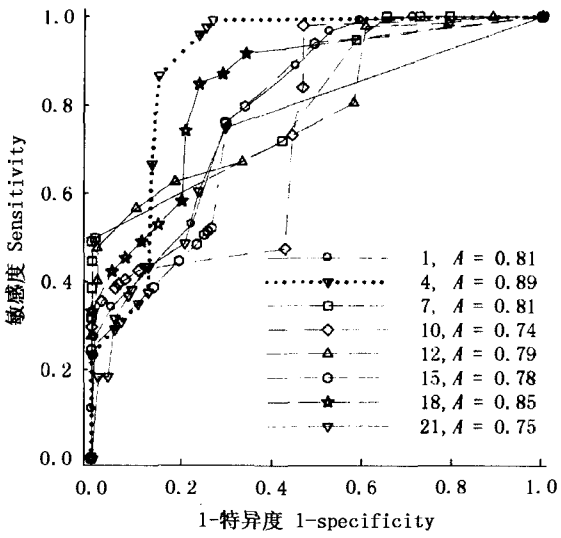

图3 GARP模型精度检验的受试者工作特征(ROC)曲线

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

图中A为*AUC*值 A indicated the areas under the curves on the panels Sensitivity:敏感度,用于检验的发生数据被正确预测为存在的比率 The probability of test positive localities correctly predicted present (1-extrinsic omission rate) Specificity:特异度,用于检验的未发生数据被正确预测缺失的概率 The probability of test negative localities correctly predicted absent 1-specificity:适宜种生存的像元比例 The proportion of all map pixels predicted to have suitable conditions for the species 1、4、7、10、12、15、18、21:见表2 See Table 2

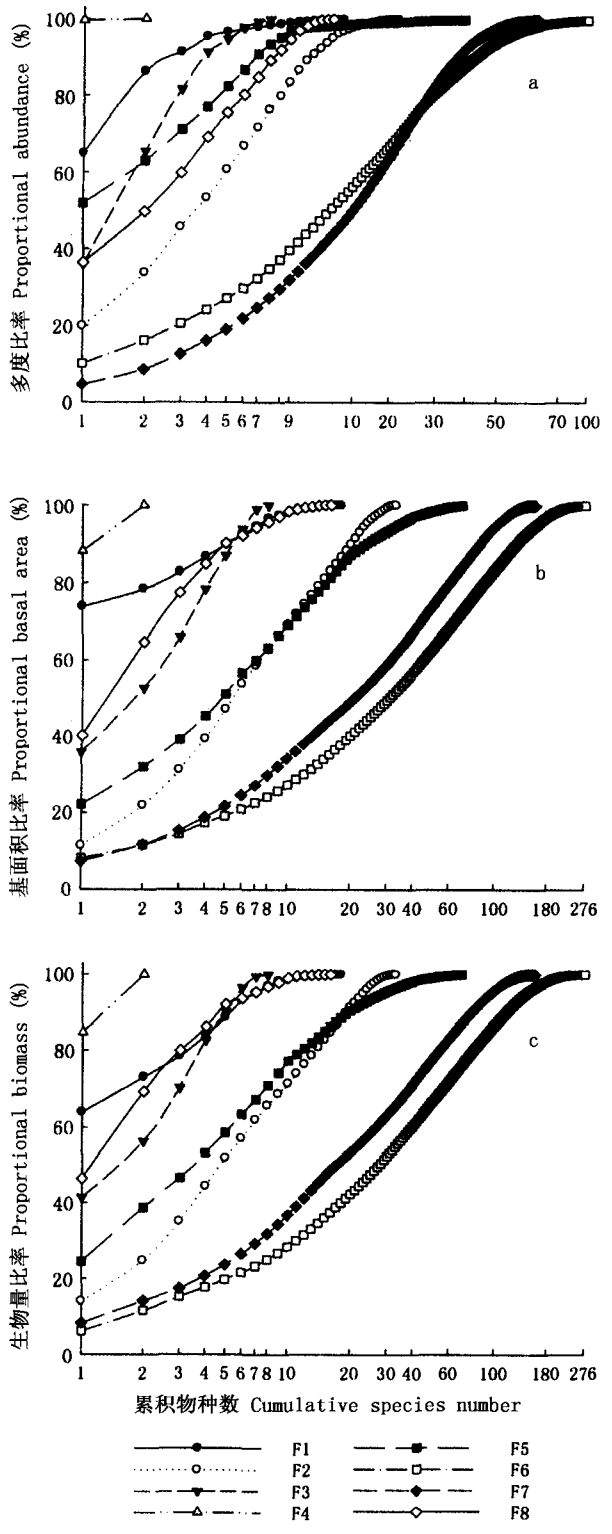

图4 多度、基面积、生物量-种累积曲线

Fig.4 Species abundance (a), basal area (b) and biomass (c) accumulation curve based on cumulative species number in each functional group

物种数的累积顺序是按照优势度指数从大到小顺序进行排列的 The cumulative rank of species in *X* axis is based on the rank from big *DI* to small *DI* $F_1 \sim F_8$:见表1 See Table 1

优势种确定为关键种也只有通过去除或增加实验，再判断完对功能群内的生物多样性影响大小后，才能最终确定。尽管如此，在功能群框架下探讨潜在关键种的确定问题也是具有一定的现实和理论意义的。

从本文的关键种确定结果来看(表2)，在先锋种功能群(F1、F2、F3、F4)和顶极灌木种功能群F5以及顶极超冠层乔木功能群F8中可以明确的区分出一个或几个优势种，而优势度指数法应用于顶极种功能群F6和F7，所区分的优势种并不明显。这可从多度-种累积曲线上进一步反映(图4a)。在功能群F1、F3和F4中，对累积曲线的贡献完全可由前4、5个种表示，而在功能群F2、F5和F8中也完全可由前13个种或更少进行表示，但是在功能群F6和F7中，情况却完全相反，随着物种数的累积，曲线的累积速度非常缓慢，当物种数达到150左右时多度比例才近似达到100%。对于此种情况，我们也试图采用胸高断面积和单株生物量作为度量各功能群中物种重要程度的指标，并采用优势度指数法对各功能群中的关键种进行识别，结果发现除了各功能群中排在前几位的物种稍有变化外，其它的与多度

维普资讯 http://www.cqvip.com

指标的情况类似。即在先锋种功能群(F1、F2、F3、F4)和顶极种灌木功能群F5以及含物种数较少的顶极超冠层乔木功能群F8中优势种能较容易的区分,而在顶极次林层乔木功能群F6和顶极主林层乔木功能群F7中区分并不明显(图4b,c)。我们对于这种现象做出了如下解释:一是方法本身的限制。优势度指数法可能对单优或物种数较少的功能群比较适宜,而对物种多,且个体数又相对均衡的功能群所确定的优势种(或潜在关键种)不太理想。二是有些学者指出,识别关键种除了考虑生物量优势外,还需关注物种在个体发育进程中生活史特征的改变(Power & Mills, 1995)、物种之间的相互作用(Ebenman & Jonsson, 2005)、物种所在的群落特征以及所处的生境(Power *et al*., 1996; Christianou & Ebenman, 2005)等方面,因此探究相应的、更加合理的、可操作性的和适合于植物的研究方法仍需我们今后做出不断努力。三是由热带雨林物种功能组成结构的特点所决定。在热带雨林中,可能长期存在着功能互补(Functional complementarity)和功能冗余(Functional redundancy)之间的权衡(Loreau, 2004),但在大多数情况下,功能互补可能在一定程度上占据着优势。基于生态位理论,顶极乔木功能群内物种之间可能生态位分化明显,不同的种利用不同的资源,功能互补性导致了在长期一段时间内物种能够共同存在(Loreau, 2000)。从这一点来看,顶极次林层乔木功能群F6和顶极主林层乔木功能群F7中不存在少数关键种,而是大多数物种共同肩负着行使主要功能的角色。因此,不可能区分出明显的一个或数个潜在关键种。另一方面,有些学者也指出,在相对稳定的条件下,关键的生态系统功能可能由少数一些种所维持,而在变化的环境条件下,生态系统过程的稳定性则很可能需要大多数种共同来创造(Loreau *et al*., 2001)。然而这些假说的真伪仍待进一步验证。

3.2 潜在分布预测

一些学者认为自然环境,特别是气候,在景观、区域或全球等中大尺度上进行预测植物地理分布方面占有举足轻重的地位(Beerling *et al*., 1995),本文进一步证明了这一观点。研究结果表明GARP生态位模型利用与气候、地形相关的较少的环境因子对关键种的分布预测精度达到了74%以上。但GARP模型反映的是物种的基础生态位(Swenson, 2005),由于种种现实因素的限制,理想状态下的分布则几乎不可能发生。如对于海南椎,顶极主林层乔木功能群的关键种,虽然其适生区主要发生在研究区中心部、东南部和南部地区,但是一方面由于其种子数量少、体积大及重量重等特征,决定了其扩散主要依赖动物传播(Chazdon *et al*., 2003; Coomes & Grubb, 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)。另一方面,又由于其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)。这就意味着虽然在适宜分布区,但由于以上限制因素的存在,导致了海南椎的现实分布面积远小于其潜在分布。这种情况,有些学者称为"过预测"(Overprediction)(Peterson *et al*., 1999; Peterson & Vieglais, 2001; Anderson *et al*., 2002)。另一个极端的例子是先锋灌木功能群的关键种毛稔,多生长在荒野、路旁等干旱和阳光充足的地方,这与本文的预测结果较为一致。但它的一些个体生态学特征对其分布也产生了极大的影响。如种子一般小而多,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(Whitmore, 1998)。基于这些特征,在适宜分布区外,一旦条件满足,它便会大量的萌发并快速生长。因此,此种的现实分布范围可能比潜在分布区更大。这种"低预测"(Underprediction)在别的研究中同样有报道(Anderson *et al*., 2002)。除以上影响关键种的分布特征外,物种之间的相互作用、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。对于本文中用于模型的气候和地形因子对毛稔、银柴、枫香和南亚松解释能力不高的原因可能就受以上因素影响较大。但Wiley等(2003)认为在一个特定的模型分析中不可能包括所有的生态因子,因此把GARP看成偏生态位模型(Partial niche models)可能更好一些。但是引进更多的影响物种分布的关键生态因子无疑会大大的提高模拟质量。由于种间关系、人为干扰及历史原因等影响因子相关数据难以取得,且很难输入模型进行预测,因此如何将这些因素纳入模型中,是我们今后需要进一步解决的问题。

除缺少主要因子图层会影响模拟质量外,点数据的多少对模拟结果也会产生一定的影响。Stockwell和Peterson(2002)分析了不同的样本大小对预测

维普资讯 http://www.cqvip.com

结果产生的效应。通过分析表明，当训练数据达到20个点数据时，模拟精度已基本达到要求。进一步发现，随着训练数据个数的继续增加，精度的增加量开始变缓。这也是许多学者在预测点数据较少的物种时，将训练数据设置成不能少于20个的原因(Monica & Peterson, 2003)。但是为了达到最大的预测效果，增加训练数据个数还是必须的。本文用于构建模型的训练数据最多的发生在预测九节的潜在分布时，每个模型的训练数据均达到了40个以上，最少的发生在构建枫香预测模型时，每个模型的训练数据平均仅为22个，这可能也是导致九节($AUC=0.79$)和枫香($AUC=0.74$)预测精度差异的原因。此外，点数据在研究区分布的均衡程度(Stockwell & Peterson, 2002)、研究的空间尺度问题(Stockman *et al.*, 2006)以及GARP模型自身的一些不足(Stockwell & Peters, 1999; Underwood *et al.*, 2004)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。

3.3 在生物多样性保护和管理上的应用

目前人类行为已引起了在局域、区域甚至全球尺度上环境的巨大变化，许多改变已导致了大量物种的丧失和外来种的入侵(Hooper *et al.*, 2005)。在霸王岭，由于长时间的森林利用，天然林破坏强度和面积均较大，甚至原始低地雨林已消失殆尽(臧润国等，2004)，寻求快速有效的保护途径已成为燃眉之急。通过本文的分析，借助GARP生态位模型能够识别具有高保护价值的物种的最大可能适生分布区和核心分布区，这就使进行有针对性的、重点的保护和监测成为了可能；此外，反应型功能群是由对资源利用和外界因素波动具有相似反应的物种的组合(Blondel, 2003)，而关键种作为功能群的典型代表，通过预测潜在关键种的分布范围，也就清楚了同一功能群内其它物种的近似分布，因此对同一功能群内的物种可以采取相似的保护和监测措施；再次，在通过识别不同潜在关键种的潜在分布范围的基础上，也可以针对各潜在关键种自身的特征，制定针对性的管理措施。如针对顶极主林层或超冠层乔木种种子不易散布的特点，可相应的人为培育幼苗，然后在其潜在分布区进行种植，已达到了提高进展演替速率和保护生物多样性的目的。最后，潜在分布图也为今后深入研究稀有种提供了采样指南，这不仅为大量节省了外业取样时间，而且也大大减少了经费开支。总之，生态位模型途径对进行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

Anderson RP, Gomez-Laverde M, Peterson AT (2002). Geographical distributions of spiny pocket mice in South America: insights from predictive models. *Global Ecology and Biogeography*, 11, 131 - 141.

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.

Berger WH, Parker FL (1970). Diversity of planktonic foraminifera in deep sea sediments. *Science*, 168, 1345 - 1347.

Blondel J (2003). Guilds or functional groups: does it matter? *Oikos*, 100, 223 - 231.

Chazdon RL, Careaga S, Webb C, Vargas O (2003). Community and phylogenetic structure of reproductive traits of woody species in wet tropical forests. *Ecological Monographs*, 73, 331 - 348.

Chen PF, Wiley EO, Mcnyset KM (2006). Ecological niche modeling as a predictive tool: silver and bighead carps in North America. *Biological Invasions*, 9, 43 - 51.

Christianou M, Ebenman B (2005). Keystone species and vulnerable species in ecological communities: strong or weak interactors? *Journal of Theoretical Biology*, 235, 95 - 103.

Chun WY(陈焕镛)(1964). *Flora Hainanica*, Volume Ⅰ (海南植物志，第Ⅰ卷). Science Press, Beijing. 167 - 362. (in Chinese)

Chun WY(陈焕镛)(1965). *Flora Hainanica*, Volume Ⅱ (海南植物志，第Ⅱ卷). Science Press, Beijing. 1 - 453. (in Chinese)

Coomes DA, Grubb PJ (2003). Colonization, tolerance, competition and seed-size variation within functional groups. *Trends in Ecology & Evolution*, 18, 283 - 291.

Davic RD (2003). Linking keystone species and functional groups: a new operational definition of the keystone species concept. *Conservation Ecology*, 7(1), r11. http://www.consecol.org/vol17/iss11/resp11. Cited 10 Sep 2006

Ebenman B, Jonsson T (2005). Using community viability analysis to identify fragile systems and keystone species. *Trends in Ecology & Evolution*, 20, 568 - 575.

ESRI (2003). *ARCGIS*. Environmental Systems Research Institute, Inc., Redlands, California, USA.

Gili JM (2002). Variability of the keystone species concept in marine ecosystems. *Trends in Ecology & Evolution*, 17, 499.

Guangdong Institute of Botany(广东省植物研究所)(1974). *Flora Hainanica*, Volume Ⅲ (海南植物志，第Ⅲ卷). Science Press, Beijing. (in Chinese)

Guangdong Institute of Botany(广东省植物研究所)(1977). *Flora Hainanica*, Volume Ⅳ (海南植物志，第Ⅳ卷). Science Press, Beijing. (in Chinese)

Guisan A, Thuiller W (2005). Predicting species distribution: of-

维普资讯 http://www.cqvip.com

fering more than simple habitat models. *Ecology Letters*, 8, 993 – 1009.

Hooper DU, Chapin FS III, Ewel JJ, Hector A, Inchausti P, Lavorel S, Lawton JH, Lodge DM, Loreau M, Naeem S, Schmid B, Setälä H, Symstad AJ, Vandermeer J, Wardle DA (2005). Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. *Ecological Monographs*, 75, 3 – 35.

Hu YJ (胡玉佳), Li YX (李玉杏) (1992). *Tropical Rain Forest of Hainan Island* (海南岛热带雨林). Guangdong Higher Education Press, Guangzhou. (in Chinese)

Huang JH (黄建辉), Han XG (韩兴国) (2001). Keystone species: what is keystoneness? *Acta Phytoecologica Sinica* (植物生态学报), 25, 505 – 509. (in Chinese with English abstract)

Hurlbert SH (1997). Functional importance vs keystoneness: reformulating some questions in theoretical biocenology. *Australian Journal of Ecology*, 22, 369 – 382.

Hutchinson GE (1957). Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symposium. Quantitative Biology*, 22, 415 – 427.

Hutchinson MF (1999). *ANUDEM Version 4.6 User Guide*. The Australian National University, Centre for Resource and Environmental Studies, Canberra.

Hutchinson MF (2000). *ANUSPLIN Version 4.1 User Guide*. The Australian National University, Centre for Resource and Environmental Studies, Canberra.

Jiang YX (蒋有绪), Wang BS (王伯荪), Zang RG (臧润国), Jin JH (金建华), Liao WB (廖文波) (2002). *Biodiversity and Mechanism of Maintenance of the Tropical Forest in Hainan Island* (海南岛热带林生物多样性及其形成机制). Science Press, Beijing, 219 – 324. (in Chinese)

Jordan F, Takacs-Santa A, Molnar I (1999). Are liability theoretical quest for keystones. *Oikos*, 86, 453 – 462.

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.

Krogh SN, Zeisset MS, Jackson E, Whitford WG (2002). Presence/absence of a keystone species as an indicator of rangeland health. *Journal of Arid Environments*, 50, 513 – 519.

Li HM (李红梅), Han HX (韩红香), Xue DY (薛大勇) (2005). Prediction of potential geographic distribution areas for the pine bark scale, *Matsucoccus matsumurae* (Kuwana) (Homoptera: Margarodidae) in China using GARP modeling system. *Acta Entomologica Sinica* (昆虫学报), 48, 95 – 100. (in Chinese with English abstract)

Li W, Wang Z, Ma Z, Tang H (1997). A regression model for the spatial distribution of red-crown crane in Yancheng Biosphere Reserve, China. *Ecological Modelling*, 103, 115 – 121.

Li YD (李意德) (1993). Comparative analysis for biomass measurement of tropical mountain rain forest in Hainan Island, China. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 13, 313 – 320. (in Chinese with English abstract)

Loreau M (2000). Biodiversity and ecosystem functioning: recent theoretical advances. *Oikos*, 91, 3 – 17.

Loreau M (2004). Does functional redundancy exist? *Oikos*, 104, 606 – 611.

Loreau M, Naeem S, Inchausti P, Bengtsson J, Grime JP, Hector A, Hooper DU, Huston MA, Raffaelli D, Schmid B, Tilman D, Wardle DA (2001). Biodiversity and ecosystem functioning: curreent knowledge and future challenges. *Science*, 294, 804 – 808.

Lu Y (陆阳), Li MG (李鸣光), Huang YW (黄雅文), Chen ZH (陈章和), Hu YJ (胡玉佳) (1986). Vegetation of Bawangling Gibbon Natural Reserve, in Hainan Island. *Acta Phytoecologica et Geobotanica Sinica* (植物生态学与地植物学学报), 10, 106 – 114. (in Chinese with English abstract)

Monica P, Peterson AT (2003). Predicting the potential invasive distribution for *Eupatorium adenophorum* Spreng. in China. *Journal of Wuhan Botanical Research* (武汉植物学研究), 21, 137 – 142.

Nix HA (1986). A biogeographic analysis of Australian elapid snakes. In: Longmore R ed. *Atlas of Australian Elapid Snakes*. Australian Government Publishing Service, Canberra, 4 – 15.

Paine RT (1995). A conversation on refining the concept of keystone species. *Conservation Biology*, 9, 962 – 964.

Patterson BD (1999). Contingency and determinism in mammalian biogeography: the role of history. *Journal of Mammalogy*, 80, 345 – 360.

Peterson AT, Cohoon KP (1999). Sensitivity of distributional prediction algorithms to geographic data completeness. *Ecological Modelling*, 117, 159 – 164.

Peterson AT, Pages M, Kluza DA (2003). Predicting the potential invasive distributions of four alien plant species in North America. *Weed Science*, 51, 863 – 868.

Peterson AT, Soberon J, Sanchez-Cordero V (1999). Conservatism of ecological niches in evolutionary time. *Science*, 285, 1265 – 1267.

Peterson AT, Vieglais DA (2001). Predicting species invasions using ecological niche modeling: new approaches from bioinformatics atack a pressing problem. *BioScience*, 51, 363 – 371.

Power ME, Mills LS (1995). The keystone cops meet in Hilo. *Trends in Ecology & Evolution*, 10, 182 – 184.

Power ME, Tilman D, Estes JA, Menge BA, Bond WJ, Mills LS, Daily G, Castilla JC, Lubchenco J, Paine RT (1996). Changes in the quest for keystones. *BioScience*, 46, 609 – 620.

Raven PH, Wilson EO (1992). A fifty-year plan for biodiversity surveys. *Science*, 258, 1099 – 1100.

Saunders DA, Hobbs RJ, Margules CR (1991). Biological consequences of ecosystem fragmentation: a review. *Conservation Biology*, 5, 18 – 32.

Scachetti-Pereira R (2001). Desktop GARP. www.lifemapper.org/desktopgarp. Cited 10 Feb. 2006

Skidmore AK, Gauld A, Walker P (1996). Classification of kanga-

维普资讯 http://www.cqvip.com

roo distribution using three GIS models. *International Journal of Information Systems*, 10, 441 – 454.

SPSS (2004). SPSS for Windows, Version 13.0, Chicago.

Stockman AK, Beamer DA, Bond JE (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 DRB, Peters DP (1999). THe GARP modelling system: problems and solutions to automated spatial prediction. *International Journal of Information Systems*, 13, 143 – 158.

Stockwell DRB, Peterson AT (2002). Effects of sample size on accuracy of species distribution models. *Ecological Modelling*, 148, 1 – 13.

Swenson NG (2005). Gis-based niche models reveal unifying climatic mechanisms that maintain the location of avian hybrid zones in a North American sutrue zone. *Journal of Evolutionary Biology*, 19, 717 – 725.

Swets JA (1988). Measuring the accuracy of diagnostic systems. *Science*, 240, 1285 – 1293.

Underwood EC, Klinger R, Moore PE (2004). Predicting patterns of non-native plant invasions in Yosemite National Park, California, USA. *Diversity & Distributions*, 10, 447 – 459.

Voss RS, Emmons LH (1996). Mammalian diversity in neotropical lowland rainforests: a preliminary assessment. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 230, 1 – 115.

Whitmore TC (1998). *An Introduction to Tropical Rain Forest* 2nd edn. Oxford University Press, Oxford.

Wiley EO, McNyset KM, Peterson AT, Robins CR, Stewart AM (2003). Niche modeling and geographic range predictions in the marine environment using a machine-learning algorithm. *Oceanography*, 16, 120 – 127.

Willmott CJ, Matsuura K (1999). Smart interpolation of annually averaged air temperature in the United States. *Journal of Applied Meteorology*, 34, 2577 – 2586.

Yan H (阎洪) (2003). Spline interpolation of spatial-temporal climate data for China. *Geography and Geo-Information Science* (地理与地理信息科学), 19, 27 – 31. (in Chinese with English abstract)

Yan H (阎洪) (2004). Modeling spatial distribution of climate in China using thin plate smoothing spline interpolation. *Scientia Geographica Sinica* (地理科学), 24, 163 – 169. (in Chinese with English abstract)

Zang RG (臧润国), An SQ (安树青), Tao JP (陶建平), Jiang YX (蒋有绪), Wang BX (王伯荪) (2004). *Biodiversity and Mechanism of Maintenance of the Tropical Forest in Hainan Island* (海南岛热带林生物多样性维持机制). Science Press, Beijing, 1 – 169. (in Chinese)

Zang RG (臧润国), Cheng KW (成克武), Li JQ (李俊清), Zhang WY (张炜银), Chen XF (陈雪峰), Tao JP (陶建平) (2005). *Conservation and Restoration of Biodiversity in Natural Forest* (天然林生物多样性保育与恢复). China Science and Technology Press, Beijing, 4 – 6. (in Chinese)

责任编委：倪 健 责任编辑：张丽赫