

植物气候生态位及三维空间分布的图示化^{*}

——以水青冈属为例

方 精 云

(北京大学城市与环境学系, 北京大学生态学研究与教育中心 北京 100871)

提 要 以水青冈属(*Fagus L.*)为例, 应用多元统计分析方法和原理, 借助计算机作图软件, 实现了植物分布在综合气候因素中的直观表达, 使不同物种的气候生态位的比较成为可能; 应用空间统计学方法和原理, 在计算机空间分析软件和作图功能的支持下, 实现了植物三维空间分布的表达。

关键词 水青冈 植物气候生态位 植物三维分布 空间分析
分类号 《中图法》F323

自生态学诞生之日起, 植物分布及其与气候关系的研究就成为它的主要内容之一^[1~9]。70 年代以来, 通过 Hill^[10~11], Gauch & Whittaker^[12] 及 Ter Braak^[13, 14] 等人的工作, 多元分析方法在植物生态学中得到了广泛的应用。各地的物种分布资料有了相当多的积累, 因而使物种空间分布的系统研究和总结成为可能。在 70 和 80 年代之间, 美国、欧洲及日本分别出版植物分布图集^[15~17]。这些图集直观、明了地表达了物种的分布。在这类工作中, Honigawa^[17] 的工作颇具特色, 它不仅直观地反映了物种的水平分布, 还为每个物种另附了纬度与物种分布高度、经度与物种分布高度的关系图, 使人们对物种的垂直分布也有所了解, 克服了欧美植物分布图仅反映植物的水平分布, 没有高度分布的缺陷。遗憾的是, Honigawa 的“三维分布图”, 实际上依然是二维图, 它只能反映某一纬度剖面 and 某一经度剖面物种分布的情景, 而不能真正刻画物种的三维空间(经度、纬度和高度)分布。为了能刻画物种的三维空间分布, 生态学家试图用趋势面模型来表征。李文华等人用多元回归方程描述了欧亚大陆暗针叶林的空间分布^[18, 19]。方精云^[20] 提出用正弦和余弦函数的多元回归方程来表达东亚地区主要植被带的三维空间分布。然而, 趋势面方程大多采用多元多次回归方程, 预测结果难以保证稳定, 尤其在数据外推时, 常出现不合逻辑的结果, 因而不是理想的方法。为此, 作者近年来一直在探索新的表达方法。本文以水青冈属(*Fagus L.*)植物为例, 介绍有关研究结果。

1 方法和原理

上面的综述可以归结为两方面: 一是物种分布与气候的关系, 二是植物的三维空间分布。

1.1 植物气候生态位

植物的分布受制于错综复杂的气候及其他环境条件, 仅以温度变量为例, 有平均气温、极端温度、积温以及年较差等, 而以往的研究几乎只描述单因素气候因子与植物分布的关系。显然, 这种对应关系的分析不能真正反映物种分布与气候之间的关系。这种缺陷为比较不同物种的生态分布带来极大困难。为此, 本文在提出气候生态位概念的基础上, 利用多元统计方法, 在众多气候变量中, 确定其主成分因子, 然后利用SYS-GRAPH进行图示化, 从而达到直观地表达物种的生态分布并比较其气候生态位的目

^{*} 国家杰出青年科学基金资助项目(编号: 39425003)。

收稿日期: 1998—05—29; 改回日期: 1998—07—11。

的。本文对气候生态位的定义是: 在由多因素构成的气候空间(dimatic space)中, 物种所拥有的生态幅度(ecological range)^[21]。在这个定义中, 由多元统计方法确定多因素气候空间的主成分; 利用SYSGRAPH对主成分资料进行图示化。

1.2 物种三维空间分布

以往的物种分布图从未真正实现过三维分布, 而实际上物种的分布是三维的。应用空间统计学方法, 对我国山毛榉科(*Fagaceae*)全部物种(约 360 种)空间分布的研究表明, 空间统计学或地统计学为物种三维空间分布的可视化提供了良好的手段。在空间分析的诸多方法中, 广泛应用于地质学理论和实践中的Krige 方法提供一种无偏、最优的内插估计值, 而被认为是最精确、系统误差最小的一种空间内插方法^[22]。它在进行空间分布数据内插时, 不仅考虑了出现在该区域中的样本数据, 也考虑在该区域外的邻近样本的数据, 同时还考虑观测值空间分布的结构特征^[23]。

Krige 方法的最核心内容是半变异函数^[22], 即:

假设空间上某一随机变量在以向量 h 相隔的两点 x 和 $x+h$ (h 称为滞后)上的取值分别为 $z(x)$ 和 $z(x+h)$, 那么这两点上随机变量的半变异方差 $r(h)$ 为

$$r(h) = [z(x) - u]^2 + [z(x+h) - u]^2 \tag{1}$$

式中 u 为随机变量在两点上取值的均值。由(1)式得到

$$r(h) = \frac{1}{2}[z(x) - z(x+h)]^2 \tag{2}$$

如果空间上具有相同滞后 h 的观测值有 $N(h)$ 对, 则其样本的半变异方差为

$$r(h) = \frac{1}{2N(n)} \sum [z(x_i) - z(x_i+h)]^2 \tag{3}$$

根据(3)式, 由 $r(h)$ 和 h 可以绘制 $r(h)$ 随 h 增加的变化曲线, 称为半变异函数曲线。

Krige 方法进行空间插值的原理是: 设研究区域由任一点 x 和其观测值 $z(x)$, 在该研究区域内共有 n 个样点, 即 $x_1, x_2 \cdots x_n$; 那么, 待估点 x_0 的估计值可由这几个样点的线性组合得到, 即

$$z(x_0) = \sum_{i=1}^n \lambda_i z(x_i) \tag{4}$$

式中 λ_i 是与观测值 $z(x_i)$ 有关的加权系数, 用来表示各个样品值 $z(x_i)$ 对待估值 $z(x_0)$ 的贡献, 由Krige 方程组确定, 即

$$\begin{cases} \sum_{i=1}^n \lambda_i \bar{r}(x_i, x_j) + \varphi = \bar{r}(x_0, x_i) & i = 1, 2, \cdots, n \\ \sum_{i=1}^n \lambda_i = 1 \text{ AL} \end{cases} \tag{5}$$

式中 $\bar{r}(x_i, x_j)$ 为样点 x_i 和 x_j 时, 求出的半变异函数的平均值; $\bar{r}(x_0, x_i)$ 为样点 x_i 与待估点 x_0 时, 求出的半变异函数的平均值, φ 为拉格朗日乘子。

由(5)式确定加权系数, 然后由(4)式进行内插估计。目前, 不少空间分析软件(如 Geo-EAS 和 Surfer)都提供 Krige 内插功能。

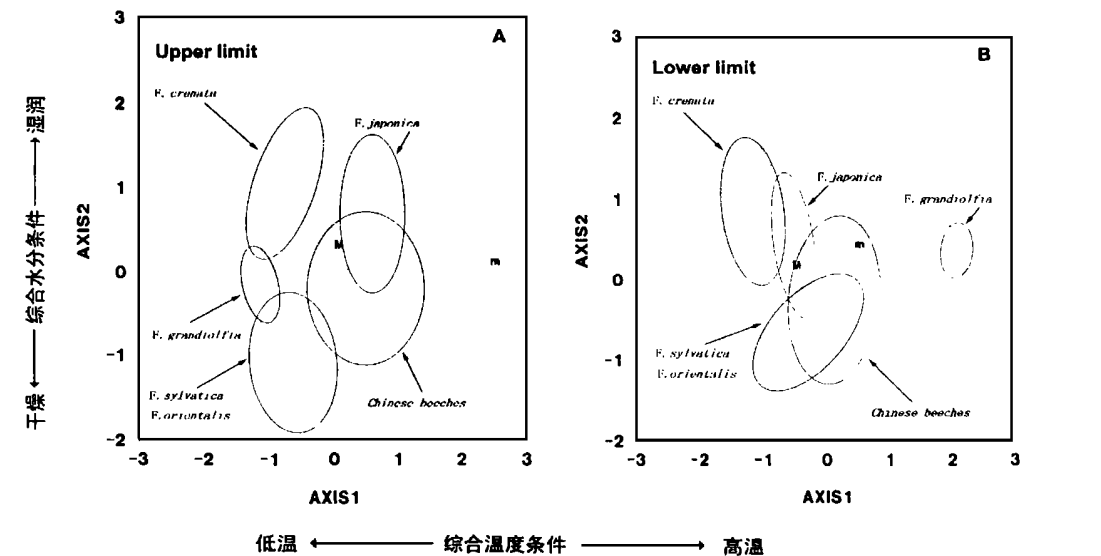
2 应 用

2.1 全球水青冈气候生态位的比较

水青冈属(*Fagus* L.)植物广泛分布于北半球的三个主要大陆: 东亚、欧洲和北美, 共 10~13 种。本文采用 13 种的划分体系, 即东亚 9 种(其中中国 6 种、日本 2 种、朝鲜半岛 1 种)、欧洲 2 种、北美 2 种。为研究全球水青冈的分布与气候条件的关系, 作者广泛收集了它们的分布上限和下限资料, 分别为 331 组和 334 组。将它们与气候资料叠加, 获得它们在分布区的气候条件。采用 0.6℃/100m 的平均气温直

减率,推算分布上限和下限的温度条件,采用分布点附近的平均降水量作为分布点的水分条件。在温度指标中,分为4类变量,即,生长季节积温(包括温暖指数和生长温度)、冬季低温(寒冷指数和最冷月均温)、平均温度(年均温和最暖月均温)以及气候大陆度(年较差和大陆度指数)。在水分指标中,除年降水量和 Ellenberg 指数外,还包括 Thornthwaite^[24]的水分平衡系统中的有关参数,它们是最大可能蒸散量、年实际蒸散量、水分不足量、水分剩余量和湿润指数。上述气候指数的意义及计算参见作者的另一项工作^[21]。

利用 SAS 软件包^[25]对上述14种气候变量进行主成分分析。结果表明,第一主成分为综合的温度条件,第二主成分为综合的水分条件。求算每个分布点的第一和第二主成分,即可获得每个分布点的气候得分值。表1列出不同种的平均得分值和它们的标准差。利用 SYSGRAPH 的高斯双变量置信椭圆轨迹(Gaussian bivariate confidence ellipse,简称 ELL 轨迹)功能^[26],就可以获得不同种类的水青冈在温度气候和干湿气候坐标中的定位,即气候生态位(Climatic niche)。因分布在朝鲜半岛的 *F. multinervis* 和墨西哥的 *F. mexicana* 范围极窄,故未对其作 ELL 轨迹。又由于中国的水青冈分布在大致相同的气候范围,故将它们归并在一起作 ELL 轨迹,以便于大陆间的比较清晰明了。图1显示全球水青冈分布上限(北限)和下限(南限)的气候生态位。从该图可知,在分布上限或北限(图1-A),日本的 *F. crenata*,北美水青冈(*F. grandifolia*)和欧洲的水青冈(*F. sylvatica*, *F. orientalis*)分布上限(北限)的温度较低,平均气候得分值分别为-0.78,-1.15和-0.70(表1);中国的水青冈和日本水青冈(*F. japonica*)可以分布在较高的温度范围中,平均气候得分值分别为0.49和0.61(表1)。从水分条件看,欧洲水青冈分布在较干燥的环境中(得分值为-1.08),*F. crenata* 分布区的水分条件最为湿润(得分值为1.14),北美水青冈和中国水青冈处于中等水平(得分值分别为-0.17和-0.20)。此图还显示出水分条件与温度条件之间的相关关系。以 *F. crenata* 为例,随着水分条件的改善,分布上限的温度也要求越来越高。另一方面,在分布区下限或南限,北美水青冈所要求的温度条件要高得多,得分值为2.08,*F. crenata* 处于最低温度区,得分值为-1.15;中国和欧洲水青冈所处的气候较干燥,得分值分别为-0.32和-1.07,*F. crenata* 最湿润,得分值为0.87(图1-B和表1)。



M 和 m 分别代表 *F. multinervis* 和 *F. mexicana*
Marks 'M' and 'm' represent *F. multinervis* and *F. mexicana*, respectively

图1 全球水青冈分布上限(A)和下限(B)的气候生态位比较。

Fig. 1 Comparison of climatic niche for upper limit (A) and lower limit (B) of world beech species.

表 1 不同种水青冈的第 1 主成分(综合的温度条件)和第 2 主成分(综合的水分条件)的平均得分值和它们的标准差

Table 1 Mean square and their standard deviation of the first PCA axis (thermal factor) and the second PCA axis (moist factor) for beech species (group) of the world

种 类	第 1 主成分				第 2 主成分			
	上限		下限		上限		下限	
	平均	标准差	平均	标准差	平均	标准差	平均	标准差
<i>F. crenata</i>	-0.78	0.493	-1.15	0.406	1.14	0.868	0.87	0.738
<i>F. japonica</i>	0.61	0.366	-0.47	0.304	0.83	1.175	0.45	0.762
中国水青冈	0.49	0.770	0.08	0.674	-0.20	0.765	-0.32	0.955
欧洲水青冈	-0.70	0.638	-0.58	0.824	-1.08	0.665	-1.07	0.897
北美水青冈	-1.15	0.244	2.08	0.197	-0.17	0.388	0.36	0.273

简言之,通过图 1 的处理,可以把复杂的气候要素直观、明了地反映在平面图上,使不同物种间的气候生态位的比较成为可能,克服了以往单因素比较的片面性。

2.2 我国水青冈空间格局分析

在前一部分简述了地统计学空间分析技术的原理。根据此原理,利用 GEO—EAS 软件或 Surfer 软件就可以直观地表达物种的三维空间分布,并进行内插。其结果不仅反映物种的三维分布特征,还可以利用内插结果进行预测,为管理和利用植物资源提供依据。

以长柄水青冈(*F. longipetiolata*)为例,图 2 显示它的上、下限三维空间分布。该图显示,长柄水青冈的分布高度南北变化不明显,而东西变化十分显著,即无论上限还是下限,分布高度由东向西逐渐增高。南北变化不明显说明水青冈的分布受纬度影响较小。这可能是由于水青冈在中国的纬度分布范围较窄,其他自然要素(如地形)的影响超过了纬度的影响所致。东西变化显著与我国西高东低的地势密切相关。该图还显示水青冈的分布高度常常呈岛屿状。这与该区域的地形、气候、土壤等因素有关,但全面的解释需要深入的工作。由于篇幅限制,此内容将在另外机会中介绍。



图 2 长柄水青冈分布下限(A)和上限(B)的三维空间格局
Fig. 2 Three dimensional distribution of lower limit (A) and upper limit (B) of *F. longipetiolata*

3 结 论

1. 植物分布与气候关系的研究, 历史悠久、源远流长。自 20 世纪 70 年以来定量研究活跃起来, 但多基于单因素分析。

2. 由于植物分布资料的日益积累, 植物空间分布的研究在 20 世纪 70 年代之后得到较快发展。目前, 全球主要区域都出版了植物分布图集。但这些工作都只能表达物种的平面分布, 而不能反映物种的三维空间分布。虽然人们提出了一些描述三维空间分布的趋势面模型, 但这些统计模型存在不少缺陷, 尤其在数据外推时, 问题更为突出。

3. 利用多元统计分析, 并借助计算机作图软件, 可将复杂的气候条件综合地反映在平面座标图中, 不仅直观、明了, 更便于物种间气候生态位的比较。全球水青冈气候生态位的比较显示了良好的结果。

4. Kriging 插值技术(地统计学)能良好地表征物种的三维空间分布, 并可进行高精度的预测, 为研究物种的三维空间分布提供了有效手段。

参 考 文 献

- [1] 沼田真. 生态学方法论. 东京: 古今书院, 1979, 165~288.
- [2] Clements F. E.. Plant succession. Camegie Inst. Wash. Pub. No 242, 1916.
- [3] Cowles H. C.. The ecological relations of the vegetation on the sand dunes of Lake Michigan. Bot. Gaz. 1901, 27 (1~3): 95, 167, 281, 361.
- [4] 吉良龙夫. 日本の森林带. 东京: 日本林业技术协会, 1949, 1~61.
- [5] Sakai, A.. Plant cold hardiness and freezing stress-physiological ecology in winter. Tokyo: Academic Press Center Co., 1982, 1~283.
- [6] Yim, Y.. Distribution of forest vegetation and climate in the Korean Peninsula. III, Distribution of tree species along thermal gradient. Jpn. J. Ecol., 1977, 25(1): 77~88.
- [7] 方精云. 我国森林植被带的生态气候学分析. 生态学报, 1991, 11(3): 377~387.
- [8] Fang J. Y. & K. Yoda. Distribution of tree species along the thermal gradient in China. Ecol. Res., 1990, 5(3): 291~302.
- [9] 倪健 宋永昌. 中国亚热带常绿阔叶林优势种及常见种与气候的相关分析. 植物生态学报, 1997, 21(2): 115~129.
- [10] Hill M. O.. Correspondence analysis: a neglected multivariate method. Appl. Stats., 1974, 23: 340~354.
- [11] Hill M. O.. TWINSpan-A FORTRAN program for arranging multivariate data in an ordered two-way table by classification of individuals and attributes. Cornell University, Ithaca, N. Y., 1979a, 90 pp.
- [12] Gauch, H. G. & Whittaker, R. H.. Hierarchical classification of community data. J. Ecol., 1981, 69(3): 537~557.
- [13] Ter Braak, C. J. F.. DISRIM-A modification of TWINSpan (Hill 1979) to construct simple discriminant functions and to classify attributes. TNO Inst. of Mathematics, Information Processing and Statistics, Wageningen, 1982.
- [14] Ter Braak, C. J. F.. CANOCO-an extension of DECORANA to analyze species-environment relationships. Vegetatio, 1988(2), 75: 159~160.
- [15] USDA Forest Service. Atlas of United States Trees. Vols. 1~5. United States Government Printing Office, Washington, D. C., USA, 1975~1986.
- [16] Jalas Jaakko & J. Suominen. Atlas Florae Europaeae; distribution of vascular plants in Europe. Cambridge: Cambridge University Press, UK., 1988.
- [17] Honkawa Y.. Atlas of the Japanese Flora: an introduction to plant sociology of East Asia. Tokyo: Gakken Co. Ltd., 1972.

- [18] 李文华, 周沛村. 欧亚大陆暗针叶林分布的基本规律和模型. 自然资源, 1979, 1(1): 21~24.
- [29] Li W. H. & P. Ch. Chow. The geographical distribution of the spruce fir forest in China and its modelling. Mountain Research and Development, 1984, 4(2): 203~212.
- [20] 方精云. 东亚地区森林植被带的三维空间分布. 地理学报, 1995, 50(2): 160~167.
- [21] Fang Jingyun & M. Lechwiez. Climatic limitation to the present distribution of beech (*Fagus* L.) species in the world. J. Biogeog. in press.
- [22] 侯景儒. 地质统计学及其在矿产储量计算中的应用. 北京: 地质出版社, 1981, 1~192.
- [23] 王学军. 空间分析技术与地理信息系统的结合. 地理研究, 1997, 16(1): 70~74.
- [24] Thornthwaite C. W.. An approach towards a rational classification of climate. *Geogr. Rev.*, 1948, 38(1): 55~94.
- [25] SAS Institute Inc.. SAS/STAT user's guide (version 6), SAS Institute Inc., Cary, N. C., 1990.
- [26] SYSTAT Inc.. SYSGRAPH/SYSTAT users' guide. SYSTAT Inc., Evanston, IL, 1990.

作者简介 方精云, 男, 39 岁, 博士, 教授, 博士生导师. 主要从事植被和种群生态、全球气候变化、生物多样性以及极地环境生态等方面的科研和教学工作, 在国内外用中、英、日文发表论文 70 余篇, 并多次被引用。

CLIMATIC NICHE AND THREE-DIMENSIONAL DISTRIBUTION OF PLANT SPECIES: A CASE STUDY OF BEECH (*FAGUS* L.) SPECIES

FANG Jing-yun

(Department of Urban & Environmental Science and Centre for Ecological Research
& Education, Peking University, Beijing 100871)

Abstract

Study on plant distribution and its relationship with climate provides a basic information for management and use of plant resources. Although study on the plant distribution-climate relationship has been carried out for a long time, little work on their numerical analysis and graphical illustration has been reported. Progress in computer software and spatial analysis and multiple statistical methods make the numerical analysis and graphical illustration possible. As an example, climatic niche and three-dimensional distribution of beech (*Fagus* L.) species are presented in this paper. Results showed that the species distribution could be expressed in comprehensive climatic axes and their climatic niche could be compared, and that species three-dimensional distribution could be illustrated by means of multi-statistical methods and computer techniques. The methods showed in the present paper will provide new and powerful ways to access to graphical exhibition of ecological distribution of plant species.

Key words *Fagus*, plant climatic niche, plant three-dimensional distribution, spatial analysis