•研究报告•

基于激光雷达数据的物种分布模拟：以美国加州内华达山脉南部区域食鱼貂分布模拟为例

周中一¹ 刘冉¹ 时书纳¹ 苏艳军² 李文楷^{1*} 郭庆华^{2,3}¹ (中山大学地理科学与规划学院, 广州 510275)² (中国科学院植物研究所植被与环境变化国家重点实验室, 北京 100093)³ (中国科学院大学, 北京 100049)

摘要: 生态位模型通过拟合物种分布与环境变量之间的关系提供物种空间分布预测, 在生物多样性研究中有广泛应用。激光雷达(LiDAR)是一种新兴的主动遥感技术, 已被大量应用于森林三维结构信息的提取, 但其在物种分布模拟的应用研究比较缺乏。本研究以美国加州内华达山脉南部地区的食鱼貂(*Martes pennanti*)的分布模拟为例, 探索LiDAR技术在物种分布模拟中的有效性。生态位模型采用5种传统多类分类器, 包括神经网络、广义线性模型、广义可加模型、最大熵模型和多元自适应回归样条模型, 并使用正样本-背景学习(presence and background learning, PBL)算法进行模型校正; 同时对这5种模型使用加权平均进行模型集成, 作为第6个模型。此外, 一类最大熵模型也被用于模拟该物种的空间分布。模型的连续输出和二值输出分别使用AUC (area under the receiver operating characteristic curve)以及基于正样本-背景数据的评价指标 F_{pb} 进行评价。结果表明, 仅考虑气候因子(温度和降水)时, 7个模型的AUC和 F_{pb} 平均值分别为0.779和1.077; 当考虑LiDAR变量(冠层容重、枝下高、叶面积指数、高程、坡度等)后, AUC和 F_{pb} 分别为0.800和1.106。该研究表明, LiDAR数据能够提高食鱼貂空间分布的预测精度, 在物种分布模拟方面存在一定的应用价值。

关键词: 生态位模型; 激光雷达; 食鱼貂; 正样本-背景学习; 最大熵

Ecological niche modeling with LiDAR data: A case study of modeling the distribution of fisher in the southern Sierra Nevada Mountains, California

Zhongyi Zhou¹, Ran Liu¹, Shuna Shi¹, Yanjun Su², Wenkai Li^{1*}, Qinghua Guo^{2,3}¹ School of Geography and Planning, Sun Yat-Sen University, Guangzhou 510275² State Key Laboratory of Vegetation and Environmental Change, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093³ University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049

Abstract: Ecological niche modeling seeks to infer the relationship between occurrences of a species and environmental covariates and has been widely applied in biodiversity studies. Light detection and ranging (LiDAR) is a new active remote sensing technology that is being increasingly used for acquisition of 3D structural information of forests. However, its applications in ecological niche modeling are rarely studied. In this study, we wanted investigate the effectiveness of LiDAR in modeling the spatial distribution of fisher (*Martes pennanti*) in the southern Sierra Nevada Mountains, California. We used artificial neural networks, generalized linear model, generalized additive model, discriminative maximum entropy, and multivariate adaptive regression splines to implement the presence and background learning (PBL) method separately. We then combined all the models based on weighted average to create an ensemble model. The generative maximum entropy model was also considered for comparison. Area under the receiver operating characteristic

收稿日期: 2018-02-10; 接受日期: 2018-04-28

基金项目: 国家自然科学基金(41401516)、广东省自然科学基金(2014A030313605)和广州市科技计划项目(2013J410006)

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: liwenk3@mail.sysu.edu.cn

curve (AUC) and F_{pb} based on presence and background data were used to evaluate the continuous and binary outputs, respectively. Our results show that the values of AUC and F_{pb} were 0.779 and 1.077, respectively, when only climate variables (such as temperature and precipitation) were included in the models, whereas the values of AUC and F_{pb} were 0.800 and 1.106, respectively, when both climate and LiDAR-derived variables (such as canopy bulk density, height to live canopy base, leaf area index, digital elevation model, slope, etc.) were included in the models. Therefore, we conclude that LiDAR-derived variables are helpful in modeling the spatial distribution of fisher, and has good potential in ecological niche modeling.

Key words: ecological niche model; light detection and ranging (LiDAR); fisher; presence and background learning (PBL); maximum entropy (MaxEnt)

生态位模型(ecological niche model, ENM)主要通过统计学方法拟合物种分布数据与环境变量的经验关系, 并利用这种经验关系预测物种在不同时空下的真实或潜在分布。近年来, ENM被广泛用于预测全球气候变化中物种潜在分布的变化(Peterson et al, 2002)、评估濒危物种保护现状(Magalhães-Júnior et al, 2017)、分析人口因素对物种生态位的压力(Walsh et al, 2017)等研究。按照训练样本的数据类型来划分, 目前ENM主要分为两类(林聪田和纪力强, 2010): (1)一类分类器。仅需要正样本(物种存在点), 不需要负样本(物种不存在点), 包括生态位因子分析(ecological niche factor analysis, ENFA) (王学志等, 2008)、预设规则遗传算法(genetic algorithm for rule-set production, GARP) (刘静远等, 2010)、生态气候指数(ecological index, EI) (宋红敏等, 2004)、一类支持向量机(one-class support vector machine, OCSVM) (陈伟等, 2011)、一类最大熵模型(maximum entropy, MaxEnt) (Phillips et al, 2006)、正样本-背景学习(presence and background learning, PBL)算法(Li et al, 2011)等; (2)多类分类器。同时需要正样本和负样本, 包括支持向量机(support vector machine, SVM) (Rakotomamonjy, 2003)、人工神经网络(artificial neural network, ANN)(Hsu et al, 1995)、随机森林(random forest, RF)(Pal, 2005)、广义线性模型(generalized linear model, GLM)(曾晟等, 2014)、广义可加模型(generalized additive model, GAM) (温仲明等, 2008)和多元自适应回归样条模型(multivariate adaptive regression spline model, MARS) (张秀敏等, 2011)等。

至今, 国内外学者基于ENM已展开了广泛的应用研究。例如, 车乐等(2014)利用气候数据、土壤特性和海拔等因子对太白米(*Notholirion bulbiferum*)的潜在地理空间分布进行预测和适宜性评

价; 高蓓等(2015)以气候、地形和土壤因子为环境数据, 使用最大熵模型模拟秦岭冷杉(*Abies chensiensis*)的潜在分布区; 热木图拉·阿卜杜克热木等(2016)利用年均温、等温性、年降雨量、最干月降水量和最冷月降水量等气候变量预测鹅喉羚(*Gazella subgutturosa*)的适宜生境, 并分析影响其生境选择的主要环境因子; Lou等(2017)选用海拔、土壤类型、年均温、人工观测蒸发量、年温度效应和植被生长天数等要素构建沼生植物生态位模型, 分析其生态响应曲线; Waltari和Guralnick (2009)使用当前和末次盛冰期逐月气候数据构建美国大盆地13种山地哺乳动物的生态位模型, 并确定这些物种在这两个时期的适宜栖息地范围; Kulhanek等(2011)利用最高气温、最低气温、生长度日、湖泊面积、最大深度和总氮含量等环境变量构建生态位模型预测入侵种鲤鱼的丰度和影响。在已有的研究中, 研究者在建立ENM时选用的环境变量主要包括气候、土壤、地形和土地类型等二维环境数据, 但对树高、胸径、冠幅和冠盖度等森林三维结构参数考虑较少, 而森林结构参数与哺乳动物和鸟类的分布存在相关性(Corcuera & Zavala-Hurtado, 2006; Thompson & Gese, 2013; Ibarra et al, 2014)。

传统的被动遥感技术不能穿透植被冠层, 难以获取森林冠层三维结构信息, 所以在估算森林三维结构参数方面大大受限。实地测量虽然可以直接获取相关森林三维结构参数, 但极费人力和物力, 在大尺度上缺乏实用性。近年来, 激光雷达遥感技术迅速发展, 为获取森林三维结构参数提供了快速有效的方法(Leeuwen & Nieuwenhuis, 2010)。激光雷达(light detection and ranging, LiDAR)是一种通过主动发射激光并接受回波信号测量物体的形状、结构、位置等三维信息的技术, 被广泛用于获取地形产品、提取森林三维结构参数、重建三维景观等研究

中(郭庆华等, 2014)。LiDAR对植物冠层具有强穿透性并易于获取物体三维结构, 因此可为ENM提供有用的三维环境因子。然而, 该技术目前在生态学中主要用于森林调查(邢艳秋等, 2016; 张瑞英等, 2016; 苏阳等, 2017), 而在ENM中的应用研究尚比较缺乏。因此, 本文以美国加州内华达山脉南部区域食鱼貂(*Martes pennanti*)的分布模拟为例, 采用不同建模方法和不同训练样本量, 分析不同情景下加入LiDAR变量对模型预测精度的影响, 以探索LiDAR技术在ENM中的有效性。

1 材料与方法

1.1 研究物种和研究区概况

食鱼貂是一种中等食肉哺乳动物, 多生活在森林结构复杂的针阔混交林中(Zielinski et al, 2006), 在美国加州的北部地区和内华达山脉南部有分散分布(Zhao et al, 2012)。近几十年因为毛皮交易、栖息地森林结构变化、人类活动等因素, 物种数量大幅下降(Davis et al, 2007), 仅在加州的分布就已经减少为原来的47% (Zhao et al, 2012)。本文选其作为研究对象, 有以下两方面原因: (1)食鱼貂属于野生动物, 对人类活动极其敏感, 其分布范围随环境因素变化显著, 方便观察环境因素对其潜在分布的影响; (2)食鱼貂属于美国联邦濒危物种法案的候选濒危物种(Davis et al, 2007), 研究该物种的分布情况, 对其未来的保护工作具有指导意义。

研究区位于加州东北部的内华达山脉南部区域(图1), 平均海拔1,595 m, 总面积为142.455 km², 属于典型的地中海气候, 夏季炎热干燥, 冬季温和多雨, 降水主要来自冬季降雪, 年降水量(包括降雪量)约为1,182 mm。主要的森林类型为针阔混交林(Potter, 2015), 其中以白冷杉(*Abies concolor*)、花旗松(*Pseudotsuga menziesii*)、翠柏(*Calocedrus decurrens*)、黄松(*Pinus ponderosa*)等针叶树种为主, 还有少量加州黑栎(*Quercus kelloggii*)、槲树(*Q. dentata*)等阔叶树种分布(Zhao et al, 2012; Tempel et al, 2016)。

1.2 数据采集及预处理

ENM模型构建需要物种分布数据和环境参数。食鱼貂的物种分布数据来源于SNAMP (Sierra Nevada Adaptive Management)项目。在2007–2012年期间, 项目组研究人员通过放置陷阱捕获了110只食鱼貂(62雌48雄), 并给每只食鱼貂戴上无线电项圈和无源电子标签(passive integrated transponder, PIT), 然后使用直升飞机在研究区上空每周4–6天收集食鱼貂定位信息以获取食鱼貂分布数据(Sweitzer et al, 2015)。本研究使用的环境变量数据包括气候变量和基于LiDAR数据的环境变量。气候变量来自世界气候数据库(<http://worldclim.org//version2>), 空间分辨率为30" (约1 km), 根据研究区对应范围提取了8个气候参数(表1)。LiDAR数据于2007年9月采集, 使用搭载在双擎Cessna Skymaster飞机上的加拿大

图1 研究区和食鱼貂位置分布图

Fig. 1 The study area and observed localities of fishers

表1 预测食鱼貂潜在分布的8个气候变量
Table 1 8 climate variables for predicting the spatial distribution of fishers

变量代码 Variable code	气候变量 Climate variables
Bio 1	1月降水量 Precipitation in January
Bio 2	4月降水量 Precipitation in April
Bio 3	7月降水量 Precipitation in July
Bio 4	10月降水量 Precipitation in October
Bio 5	1月平均温度 Mean temperature in January
Bio 6	4月平均温度 Mean temperature in April
Bio 7	7月平均温度 Mean temperature in July
Bio 8	10月平均温度 Mean temperature in October

Optech生产的机载激光雷达测图系统GEMINI以100 kHz的频率发射波长1,047 nm的近红外脉冲,点云数据平均密度为12个点/m²。采用TerraSolid的TerraScan (<http://terrasolid.fi>)软件将点云分类为地面点和非地面点,对地面点采用普通克里金插值(ordinary Kriging)产生数字高程模型(digital elevation model, DEM),并将DEM输入ArcGIS软件,产生坡度数据。将野外森林样地调查数据与对应点云数据的统计变量(包括最小高度、平均高度、最大高度、中位数、标准差、变异系数等)结合,采用多元逐步回归建模,并反演得到冠层容重、树木胸径、枝下高、最大树高、平均树高等森林三维结构参数(Andersen et al, 2005; Carlton, 2005; Reinhardt et al, 2006; Jakubowski et al, 2013)。冠盖度的计算采用Lucas等(2006)的算法,将数字表面模型(digital surface model, DSM)与DEM相减得到冠层高度模型(canopy height model, CHM),并从CHM中统计单位面积的冠层覆盖率。叶面积指数采用Richardson等(2009)的算法,统计单位面积到达地表的点云个数与总点云个数的比例估算空隙率(gap fraction),结合激光束的扫描角度和植被的消光系数代入Beer-Lambert方程估算叶面积指数。基于LiDAR三维数据获取的变量名单见表2。

在使用LiDAR数据反演森林三维结构参数时需要选择合适的空间分辨率。Zhao等(2012)通过实验证明使用20 m空间分辨率栅格化LiDAR数据时可取得ENM的最高预测精度,所以本文采用20 m的分辨率对点云数据进行反演产生栅格化的森林参数数据。气候变量的空间分辨率约为1 km,与LiDAR变量的空间尺度不匹配。因此,使用如下方

表2 预测食鱼貂潜在分布的基于LiDAR的9个变量
Table 2 9 LiDAR-derived variables for predicting the spatial distribution of fishers

变量代码 Variable code	激光雷达派生变量 LiDAR-derived variables
Bio 9	冠层容重 Canopy bulk density (CBD)
Bio 10	冠盖度 Canopy cover
Bio 11	树木胸径 Diameter at breast height (DBH)
Bio 12	枝下高 Height to live canopy base (HTLCB)
Bio 13	叶面积指数 Leaf area index (LAI)
Bio 14	最大树高 Maximum tree height
Bio 15	平均树高 Mean tree height
Bio 16	坡度 Slope
Bio 17	数字高程模型 Digital elevation model (DEM)

法完成气候变量的尺度转换: (1)将气候变量由栅格转为矢量点,其中每一个栅格均用其中心点代表,并将栅格值赋给对应中心点; (2)采用郭婧等(2011)提出的“多元回归 + 残差分析法”(analytic method based on multiple regression and residues, AMMRR)以20 m分辨率插值气候点。AMMRR插值法的原理是利用求取气候点与其所在经纬度和海拔高度之间的回归系数模拟整个研究区的栅格值,并求取原始气候点与插值后的栅格值的残差,再使用残差插值模拟整个研究区的残差情况,最后将模拟的气候栅格面加上插值的残差栅格计算出最终的气候栅格数据。各月份温度和降水的相关性较高,但考虑到夏季和冬季的温度和降水量对食鱼貂的分布有重要影响,最终气候变量保留Bio1、Bio3、Bio5和Bio7 (表1); 此外,为使所用的LiDAR变量差异最大,对其进行一一筛选,剔除相关性较高的变量: 若两个环境因子的相关系数 $|r| \geq 0.85$,则保留其中一个。经过相关性检验, LiDAR变量保留 Bio9、Bio12、Bio13、Bio16和Bio17 (表2)。

1.3 模型构建

本研究的食鱼貂分布数据为ENM中常见的一类数据,即只有物种存在的位置数据(正样本: $y = 1$),但缺乏物种不存在的位置数据(负样本: $y = 0$)。由于缺乏负样本,常见的ENM方法难以估算物种分布概率。针对一类数据, Li等(2011)提出的正样本-背景学习(PBL)算法可以对传统的多类分类器进行校正,从而可以正确地估算物种分布概率。因此,本研究采用PBL算法模拟食鱼貂的空间分布。该PBL算法的主要思路是使用研究区内观测到的随机

正样本点和随机采集的背景样本点对一个二值分类器进行训练, 得到概率模型 $P(s = 1 | x, \eta = 1)$ 。其中正样本点为标记数据($s = 1$); 背景数据的类别信息(y)未知, 属于未标记数据($s = 0$); x 为环境变量; η 指代正样本和背景数据分别单独采集的采样方法(即先从研究区随机选择正样本, 再单独随机选择背景样本), 用于区别传统的简单随机采样方法(及从研究区统一进行随机采样, 包括正样本和负样本)。由于背景数据包含了正样本和负样本, 并非真正的负样本数据, 因此 $P(s = 1 | x, \eta = 1)$ 与我们真正期望得到的物种分布概率模型 $P(y = 1 | x)$ 存在差异。根据Li等(2011), 训练得到的模型与期望得到的模型存在以下关系:

$$P(y = 1 | x) = \frac{1 - c}{c} \times \frac{P(s = 1 | x, \eta = 1)}{1 - P(s = 1 | x, \eta = 1)} \quad (1)$$

其中 c 为校正常数, 其值可以由“典型”正样本的概率预测值 $P(s = 1 | x, \eta = 1)$ 估算。在实际应用中, 可以将所有正样本按照 $P(s = 1 | x, \eta = 1)$ 的预测值进行排序, 取预测值大于50%(该阈值可以根据情况进行调整优化)的所有正样本点作为“典型”正样本, 然后取其 $P(s = 1 | x, \eta = 1)$ 的平均值作为 c 值的估算。

从以上描述可知, 实现PBL算法需要选择一个可以估算条件概率的二值分类器(即多类分类器)。本研究分别选用几种传统的多类分类器实现PBL算法, 包括ANN(后向传播的前馈神经网络)、GLM、GAM、MARS和多类MaxEnt, 其对应的模型分别用PBL-ANN、PBL-GLM、PBL-GAM、PBL-MARS和PBL-MaxEnt表示。同时, 我们将以上5种模型按照加权平均进行模型集合(曹莹等, 2013), 得到的集合模型用Ensemble表示。模型的精度越高, 其对应的权重越大。本研究选用均方差(mean squared root, MSE)的倒数作为模型的权重。MSE和集合模型的公式如下:

$$MSE = \frac{1}{k} \sum_{i=1}^k [s_i - P(s = 1 | x_i, \eta)]^2 \quad (2)$$

$$Ensemble = \frac{\sum_{j=1}^n \frac{1}{MSE_j} \times P(y = 1 | x_j)}{\sum_{j=1}^n \frac{1}{MSE_j}} \quad (3)$$

其中 k 为训练样本中像元的个数, s_i 和 $P(s = 1 | x_i, \eta)$ 分别为第 i 个像元对应的标签值(标记数据为1, 而非

标记数据为0)和预测的概率值。 n 为模型个数(本研究 $n = 5$), MSE_j 和 $P(y = 1 | x_j)$ 分别为第 j 个模型对应的MSE和校正后的概率预测值。

需要指出的是, 本研究用于实现PBL的MaxEnt模型是由Berger等(1996)提出的多类MaxEnt模型, 不同于由Phillips等(2006)提出的一类MaxEnt模型。一类MaxEnt模型主要依据已知的物种存在点的环境变量构建约束条件, 预测满足此约束条件下具有最大熵的分布点作为物种的潜在分布点(罗肿等, 2011), 已被广泛用于预测生物潜在生境分布(齐增湘等, 2011; 张熙鹜等, 2014; 崔相艳等, 2016; 朱耿平和乔慧捷, 2016)。因此, 本文也采用一类MaxEnt模型进行建模, 并与PBL模型进行对比。如无特别说明, 下文中PBL-MaxEnt指的是由Berger等(1996)提出的多类MaxEnt模型实现的PBL模型, 而MaxEnt指的是由Phillips等(2006)提出的一类MaxEnt模型。

基于PBL算法的模型预测结果为物种存在的概率 $P(y = 1 | x)$, 其值为0-1之间, 因此0.5可以作为二值(即存在与不存在)预测的期望值, 但该概率值可能并非二值预测的最佳阈值。另外, MaxEnt模型的预测结果并非真正的物种存在概率 $P(y = 1 | x)$, 而是一个相对的适宜度指数, 其最大值往往小于1, 但无法确定, 与所选用的训练数据有关, 故MaxEnt模型二值化的概率阈值难以确定。Liu等(2005)认为合理的阈值应该使独立验证数据集上的预测准确度最大化。因此, 我们选用Li和Guo(2013)提出的基于一类数据的精度评价指标 F_{pb} 计算最佳的二值化阈值。动态搜索法寻找最优阈值的具体步骤如下: 从0-1之间以0.01的步长测试不同阈值, 假如某个阈值得到的二值预测在验证数据集上得到的精度值 F_{pb} 最大, 则该阈值为最佳阈值。

将SNAMP项目收集的2007-2012年共6,856个食鱼貂分布点(正样本点)和从该研究区随机选取的10,000个背景样本点合并起来作为初始的样本集, 然后提取每个样本点对应的环境变量(包括气候变量和基于LiDAR的变量)。需要指出的是: 在同一网络(20 m空间分辨率)存在多个食鱼貂分布点的情况。通过实验对比发现, 将同一网格内重复的样本点去掉之后模型的精度下降。因此, 本研究在建模时选择保留同一网格内所有的样本点。将以上数据集随机分为两部分: 50%为训练数据集(B), 50%为

测试数据集(D)。为了研究样本量的影响, 我们将训练数据集B按照20%、40%、60%、80%和100%比例随机选取部分数据产生不同样本大小的训练数据。为了得到可靠的统计结果, 我们将以上样本数据的拆分流程重复实现50次。总的来讲, 本实验设计考虑以下3个因素: (1)建模算法, 包括PBL-ANN、PBL-GAM、PBL-GLM、PBL-MARS、PBL-MaxEnt、Ensemble和一类MaxEnt共7种模型; (2)训练样本量, 包括100%、80%、60%、40%和20%等5种样本量; (3)环境变量, 分别使用气候变量(4个气候变量)和结合变量(4个气候变量 + 5个LiDAR变量)进行建模。具体流程见图2。

1.4 模型评价

ROC曲线下面积(area under the receiver operating characteristic curve, AUC)是ENM中常用的精度评价指标(王运生等, 2007; 张雷等, 2011; Li & Guo, 2013; 吴文等, 2016), 但只适用于评价预测的连续概率值, 不能评价二元分布情况(存在与不存在的情况)(Li & Guo, 2013)。传统的评价方法(如总体精度、Kappa系数和F-measure)需要计算TP (正样本被正确分类的数量)、TN (负样本被正确分类的数量)、FP (负样本误分为正样本的数量)和FN (正样本误分为负样本的数量), 但由于本研究的物种数据为一类数据, 缺乏负样本, 因此无法使用这些传统指标

图2 模型构建和精度评价流程图

Fig. 2 Flow chart of model development and accuracy assessment

评价二值预测结果。Li和Guo (2013)提出一种基于正样本-背景数据的精度评价指标 F_{pb} ,可以在缺乏负样本数据的情况下评价物种二值分布情况。该指标主要利用背景样本作为“伪”负样本,并基于公式(4)计算统计量 F_{pb} 。因此,本实验选用AUC和 F_{pb} 结合,分别衡量模型的概率预测和二值预测结果。其中AUC和 F_{pb} 的计算均使用与训练数据独立的测试数据集,包含了正样本和背景数据,而背景数据则被假定为“伪”负样本数据。

$$F_{pb} = \frac{2 \times TP}{TP + FN + FP} \quad (4)$$

2 结果

2.1 基于不同环境变量的实验结果

基于不同训练样本量、建模算法和环境变量(气候变量和结合变量)条件下模型的预测精度(包括AUC和 F_{pb})对比如图3所示。对于大多数的建模算法(除PBL-ANN模型),采用结合变量的模型预测精度

图3 不同模型基于不同环境变量的模型精度对比图。(a)训练样本量为20%;(b)训练样本量为40%;(c)训练样本量为60%;(d)训练样本量为80%;(e)训练样本量为100%。

Fig. 3 The accuracies of different models based on different environmental variables. (a) The training sample size is 20%; (b) The training sample size is 40%; (c) The training sample size is 60%; (d) The training sample size is 80%; (e) The training sample size is 100%.

均高于同等条件下单独使用气候变量的预测精度,并在不同训练样本量下一直保持以上趋势。其中PBL-GLM模型和PBL-MaxEnt模型在加入LiDAR变量后, F_{pb} 指标和AUC指标均较其他模型有大幅提升:PBL-GLM模型在 F_{pb} 指标上提升幅度最大,而PBL-MaxEnt模型在AUC指标上提升幅度最大。与其他模型不同,增加LiDAR变量对PBL-ANN的精度并无明显改善,且略微下降。综合来看,仅考虑气候变量时,7个模型的AUC和 F_{pb} 平均值分别为0.779和1.077;当考虑LiDAR变量后,AUC和 F_{pb} 分别为0.800和1.106。

此外,不同模型的预测精度也存在一定的差异。相对其他模型,PBL-MaxEnt与PBL-GLM模型在不同情况下模拟精度均较差,而MaxEnt、PBL-GAM、PBL-ANN和Ensemble模型则精度较高。使用结合变量时,在训练样本量为20–80%的情况下,PBL-GAM模型的精度最高,而在训练样本量为100%的情况下,PBL-GAM模型的 F_{pb} 精度最高,PBL-ANN的AUC值最高。单独使用气候变量时,PBL-ANN模型的精度在所有样本量下一直最高。

2.2 模型预测精度的显著性分析

在相同的建模算法和训练样本量下,对使用不同环境变量构建的ENM的预测精度指标(F_{pb} 和AUC)分别进行 t -test分析,分析加入LiDAR变量后模型预测精度是否发生显著变化(表3和表4)。总体来看,所有方法在使用不同环境变量时产生的AUC和 F_{pb} 的差异均显著($P < 0.05$),但PBL-ANN模型例外,其在小样本量的情况下AUC和 F_{pb} 均呈现显著性差异,但在大样本量情况下AUC差异显著而 F_{pb} 值差异不显著($P > 0.05$)。

表3 基于不同环境变量的模型AUC显著性检验P值
Table 3 P-value of models' AUC accuracy based on different environmental variables

模型类型 Types of models	训练样本量 The training sample size				
	10%	20%	30%	40%	50%
Ensemble	< 0.001	< 0.001	< 0.001	< 0.001	< 0.001
MaxEnt	< 0.001	< 0.001	< 0.001	< 0.001	< 0.001
PBL-ANN	< 0.001	< 0.001	< 0.001	0.001	0.030
PBL-GAM	< 0.001	< 0.001	< 0.001	< 0.001	< 0.001
PBL-GLM	< 0.001	< 0.001	< 0.001	< 0.001	< 0.001
PBL-MARS	< 0.001	< 0.001	< 0.001	< 0.001	< 0.001
PBL-MaxEnt	< 0.001	< 0.001	< 0.001	< 0.001	< 0.001

表4 基于不同环境变量的模型 F_{pb} 显著性检验P值
Table 4 P-value of models' F_{pb} accuracy based on different environmental variables

模型类型 Types of models	训练样本量 The training sample size				
	10%	20%	30%	40%	50%
Ensemble	0.002	0.002	< 0.001	< 0.001	< 0.001
MaxEnt	< 0.001	< 0.001	< 0.001	< 0.001	< 0.001
PBL-ANN	0.001	< 0.001	0.073	0.277	0.736
PBL-GAM	0.025	0.002	< 0.001	< 0.001	< 0.001
PBL-GLM	< 0.001	< 0.001	< 0.001	< 0.001	< 0.001
PBL-MARS	< 0.001	< 0.001	< 0.001	< 0.001	< 0.001
PBL-MaxEnt	< 0.001	< 0.001	< 0.001	< 0.001	< 0.001

2.3 变量重要性

本文采用一类MaxEnt模型软件自带的Jackknife工具进行变量贡献度检验。从图4可见,影响食鱼貂生境潜在分布的主要环境因子依次是:7月降水量、1月平均温度、7月平均温度、数字高程模型、1月降水量、叶面积指数、枝下高、冠层容重和坡度。在气候变量中7月降水量对食鱼貂潜在分布贡献最大,LiDAR变量中数字高程模型具有较多其他变量不可替代的信息。综合分析可知:降水与温度是影响食鱼貂潜在分布的最主要限制因子;其次,数字高程模型对食鱼貂潜在分布格局也具有较大影响;此外,叶面积指数和枝下高对食鱼貂的潜在适生范围也有一定影响;而冠层容重和坡度对食鱼貂潜在适宜生境分布影响较小。

2.4 基于不同环境变量的食鱼貂分布格局

图5与图6分别是基于不同环境变量下的7种模型在训练样本量最多时预测的食鱼貂概率分布图

图4 基于Jackknife的环境变量重要性。变量的含义见表1和表2。
Fig. 4 The importance of environmental variables based on Jackknife analysis. The meanings of the variables are shown in Table 1 and Table 2.

图5 不同模型使用不同环境变量预测的食鱼貂概率分布图。(a)基于气候变量;(b)基于气候和LiDAR变量。

Fig. 5 The predicted probabilities maps of fishers by different models with different environmental variables. (a) Climate variables; (b) Climate plus LiDAR-derived variables.

图6 不同模型使用不同环境变量预测的食鱼貂二值分布图。(a)基于气候变量;(b)基于气候和LiDAR变量。

Fig. 6 The predicted binary maps of fishers by different models with different environmental variables. (a) Climate variables; (b) Climate plus LiDAR-derived variables.

和二值分布图。本研究每组实验重复50遍产生的预测图大致相似,因此本文只选取其中一个进行展示。模拟结果显示,不同模型的预测结果大体一致,其预测的食鱼貂的空间分布格局与野外观察到的正样本点数据相吻合。其中PBL-MaxEnt和PBL-GLM单独使用气候变量时其模型预测结果较差,对食鱼

貂的分布存在明显的过预测现象。然而,加入了基于LiDAR的环境变量之后,这两个模型的预测结果明显得到改善,其预测结果变得与其他模型相接近。另一方面,当模型仅仅使用气候变量时,各模型预测的食鱼貂的空间分布格局总体比较连续和平滑,而加入基于LiDAR的环境变量之后,模型预

测的空间分布图呈现明显的纹理性, 精细程度上升, 尤其是在物种生境的边界区域。

3 讨论

随着全球变暖带来的降水和太阳辐射格局变化等影响, 物种适宜分布格局也随之发生变化, 可以利用ENM分析物种在全球气候变化背景下的潜在分布格局变化。目前生态位建模的常用环境因子, 主要还是局限于传统的摄影测量方法、人工站点和实地测量获取的温度、降水、太阳辐射和土壤容重等气候和土壤特性, 对森林结构参数考虑较少(李红梅等, 2005; 周国梁等, 2007; 钟良平等, 2009; 周伟等, 2012)。LiDAR技术具有可以穿透部分植物冠层、获取精细的地表三维结构信息的优势, 可以为ENM建模提供更多森林三维结构数据和地物结构信息。本文构建基于加入LiDAR变量和不加LiDAR变量两种情景下的ENM, 并对比两种情景下的模型预测精度。实验结果表明, 大部分模型在不同训练样本量的情况下, 加入LiDAR变量后模型的预测精度均得到一定程度的提高。由此可见, 基于LiDAR数据提取的森林结构参数可以提升ENM的预测能力。然而, PBL-ANN模型则表现出与其他模型不一致的行为: 在训练样本量较少时, 单独使用气候变量的模型精度显著高于同时使用气候和LiDAR变量的模型精度, 但随着训练样本量的增加, 两种情况下模型的 F_{pb} 精度值差异不显著。出现该现象的原因可能是神经网络模型比较复杂, 对样本量的需求较大, 当样本量较少而预测变量增多时模型容易出现过训练问题而导致精度下降。

另一方面, 从不同环境因子对模型影响的重要性分析结果来看, 对研究区食鱼貂的空间分布占主导因素的仍然是气候因子, 而LiDAR变量的重要性则相对较低。在所有气候因子中, 贡献度最高的是7月降水量, 最小的是1月降水量, 这一特点符合研究区的地中海气候特点: 即夏季高温干旱、冬季温暖湿润, 因为夏季降水量过少已经影响到食鱼貂的正常生理活动, 所以7月的降水量对其分布格局的贡献度最高, 而冬季降水充沛, 所以贡献度最低。此外, 生境的数字高程模型、枝下高和叶面积指数对食鱼貂的潜在分布格局也有一定贡献度, 其中数字高程模型的贡献度最高, 说明食鱼貂潜在适宜生境分布受数字高程模型影响较大。

同时, 研究发现单纯利用气候变量作为环境因子建模得到的物种分布概率图和二值分布图的精细尺度不如加入LiDAR变量后的模型预测结果, 在小范围空间可能会将负样本错分为正样本。利用气候变量构建的ENM在小尺度范围存在预测失准, 其原因可能是因为气候变量源数据本身的空间分辨率较低。通过空间插值虽然可以提高源数据的空间分辨率, 但是受其本身信息量限制, 能够提供的插值点数量不能满足高分辨率插值的要求, 导致插值结果与真实结果存在一定差距。另外, 本文利用AMMRR法插值气候数据, 避免了传统反距离权重法、普通克里金法和协同克里金法插值后栅格数据出现的分界明显、过渡突兀和“牛眼”问题(郭婧等, 2011), 但同时增加了插值后气候数据与高程之间的变量相关性, 这可能会影响后续模型中的变量贡献度评估。但是具体影响程度, 还需要进一步的研究。

Li等(2011)提出的PBL算法可以使用正样本和背景数据训练传统的二值分类器并对其进行校准得到更为准确的物种分布概率预测值, 但该研究仅仅使用了虚拟的物种数据, 且PBL的实现仅仅选用了ANN分类器。本研究选用了ANN、GLM、GAM、MARS和多类MaxEnt模型实现PBL, 并采用真实的食鱼貂物种分布数据进一步验证了该PBL算法的性能。总体来讲, 不同的二值分类器可以有效地实现PBL算法且模型的预测精度较高, 其中PBL-ANN和PBL-GAM性能较好, 而PBL-MaxEnt和PBL-GLM则性能较差。同时, 基于PBL的集合模型的预测精度(AUC和 F_{pb})总体上高于目前广泛使用的一类MaxEnt模型。一类MaxEnt模型只利用观测的物种分布点建模, 无法充分利用样本数据中有用的信息对模型进行校准, 因此该方法无法正确预测物种的分布概率, 而仅仅提供一个相对的适宜性指数, 其模型预测结果为0-1之间的连续值, 但其预测值的上限无法确定, 对阈值的选择带来一定的不确定性, 也无法将一类MaxEnt的预测结果与其他PBL模型进行集成(Elith et al, 2006; Elith & Graham, 2009; Li et al, 2011; Phillips, 2012)。

在不同样本量 and 环境变量下, Ensemble模型的预测精度一直处于较高水平, 具有高度稳健性。然而, Ensemble模型并非最佳预测模型, 主要原因有两点: (1) 受集成模型中最差模型(主要为

PBL-MaxEnt和PBL-GLM)的影响,模拟效果不一定最佳;(2)陈冰和张化祥(2008)提出集成学习应尽量选择有互补功能的基础模型以提高模型的泛化性能,但本研究选用的部分模型(如GAM和GLM)存在一定的相似性,可能会影响模型集成精度。考虑到实验结果PBL-GLM模型和PBL-MaxEnt模型的预测结果较为相似,且GAM是基于GLM的推广模型(朱源和康慕谊,2005),为保证基础模型的差异性,在后续的研究中可以考虑只利用PBL-MARS、PBL-GAM和PBL-ANN 3种模型,或者增加其他差异性更大的模型作为基础模型进行集成。

4 结论

LiDAR技术可以获取地物三维结构信息,并能穿透部分植物冠层,在估测森林参数方面具有独特优势。本文将LiDAR技术获取的各种变量(包括地形参数和森林三维结构参数),与其他气候环境因子一起构建ENM预测美国加州内华达山脉南部地区的食鱼貂的空间分布。实验中采用不同的模型,包括基于PBL算法的ANN、GLM、GAM、MARS和多类MaxEnt及这5个模型的集合模型,同时还包括了一类MaxEnt模型。实验结果表明,温度与降水等气候因子是影响食鱼貂生存的主要环境因子,而基于LiDAR数据的环境变量可以进一步提高模型的预测效果。由此可见, LiDAR技术在物种分布模拟方面存在一定的应用价值。

参考文献

- Abdukerim R, Zibibilla G, Xu ZL, Nabi E, Abliz A, Abdusalam D, Halik M (2016) Assessment of habitat suitability for *Gazella subgutturosa* in the Ebinur Reserve. *Acta Ecologica Sinica*, 36, 4171–4177. (in Chinese with English abstract) [热木图拉·阿卜杜克热木, 古再努尔·孜比比拉, 许仲林, 艾孜孜江·乃比, 阿不都克依木·阿布力孜, 迪力夏提·阿卜杜萨拉木, 马合木提·哈力克 (2016) 基于生态位模型的艾比湖鹅喉羚生境评价. *生态学报*, 36, 4171–4177.]
- Andersen HE, McGaughey RJ, Reutebuch SE (2005) Estimating forest canopy fuel parameters using LIDAR data. *Remote Sensing of Environment*, 94, 441–449.
- Berger AL, Pietra VJD, Pietra SAD (1996) A maximum entropy approach to natural language processing. *Computational Linguistics*, 22, 39–71.
- Cao Y, Miao QG, Liu JC, Gao L (2013) Advance and prospects of AdaBoost algorithm. *Acta Automatica Sinica*, 39, 745–758. (in Chinese with English abstract) [曹莹, 苗启广, 刘家辰, 高琳 (2013) AdaBoost算法研究进展与展望. *自动化学报*, 39, 745–758.]
- Carlton D (2005) *Fuels Management Analyst Plus Software*, Version 3.04. Fire Program Solutions, LLC & Acacia Services, Estacada, Oregon.
- Che L, Cao B, Bai CK, Wang JJ, Zhang LL (2014) Predictive distribution and habitat suitability assessment of *Notholirion bulbuliferum* based on MaxEnt and ArcGIS. *Chinese Journal of Ecology*, 33, 1623–1628. (in Chinese with English abstract) [车乐, 曹博, 白成科, 王娟娟, 张琳琳 (2014) 基于MaxEnt和ArcGIS对太白米的潜在分布预测及适宜性评价. *生态学杂志*, 33, 1623–1628.]
- Chen W, Yu XC, Zhang PQ, Wang ZC, Wang H (2011) Object recognition based on one-class support vector machine in hyperspectral image. *Journal of Computer Applications*, 31, 2092–2096. (in Chinese with English abstract) [陈伟, 余旭初, 张鹏强, 王智超, 王鹤 (2011) 基于一类支持向量机的高光谱影像地物识别. *计算机应用*, 31, 2092–2096.]
- Chen B, Zhang HX (2008) Dynamic combinatorial method of multiple classifiers on ensemble learning. *Computer Engineering*, 34, 218–220. (in Chinese with English abstract) [陈冰, 张化祥 (2008) 集成学习的多分类器动态组合方法. *计算机工程*, 34, 218–220.]
- Corcuera P, Zavala-Hurtado JA (2006) The influence of vegetation on bird distribution in dry forests and oak woodlands of western Mexico. *Revista de Biología Tropical*, 54, 657–672.
- Cui XY, Wang WJ, Yang XQ, Li S, Qin SY, Rong J (2016) Potential distribution of wild *Camellia oleifera* based on ecological niche modeling. *Biodiversity Science*, 24, 1117–1128. (in Chinese with English abstract) [崔相艳, 王文娟, 杨小强, 李述, 秦声远, 戎俊 (2016) 基于生态位模型预测野生油茶潜在分布. *生物多样性*, 24, 1117–1128.]
- Davis FW, Seo C, Zielinski WJ (2007) Regional variation in home-range-scale habitat models for fisher (*Martes pennanti*) in California. *Ecological Applications*, 17, 2195–2213.
- Elith J, Graham CH (2009) Do they? How do they? WHY do they differ? On finding reasons for differing performances of species distribution models. *Ecography*, 32, 66–77.
- Elith J, Graham CH, Anderson RP, Dudík M, Ferrier S, Guisan A, Hijmans RJ, Huettmann F, Leathwick JR, Lehmann A, Li J, Lohmann LG, Loiselle BA, Manion G, Moritz C, Nakamura M, Nakazawa Y, Overton JM, Peterson AT, Phillips SJ, Richardson K, Scachetti-Pereira R, Schapire RE, Soberón J, Williams S, Wisz MS, Zimmermann NE (2006) Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. *Ecography*, 29, 129–151.
- Gao B, Wei HY, Guo YL, Gu W (2015) Using GIS and MaxEnt to analyze the potential distribution of *Abies chensiensis*. *Chinese Journal of Ecology*, 34, 843–852. (in Chinese with English abstract) [高蓓, 卫海燕, 郭彦龙, 顾蔚 (2015) 应用GIS和最大熵模型分析秦岭冷杉潜在地理分

- 布. 生态学杂志, 34, 843–852.]
- Guo J, Liu XN, Ren ZC (2011) An improved method for spatial interpolation of meteorological data based on GIS modules—A case study in Gansu Province. *Grassland and Turf*, 31(4), 41–45. (in Chinese with English abstract) [郭婧, 柳小妮, 任正超 (2011) 基于GIS模块的气象数据空间插值方法新改进——以甘肃省为例. *草原与草坪*, 31(4), 41–45.]
- Guo QH, Liu J, Tao SL, Xue BL, Li L, Xu GC, Li WK, Wu FF, Li YM, Chen LH, Pang SX (2014) Perspectives and prospects of LiDAR in forest ecosystem monitoring and modeling. *Chinese Science Bulletin*, 59, 459–478. (in Chinese with English abstract) [郭庆华, 刘瑾, 陶胜利, 薛宝林, 李乐, 徐光彩, 李文楷, 吴芳芳, 李玉美, 陈琳海, 庞树鑫 (2014) 激光雷达在森林生态系统监测模拟中的应用现状与展望. *科学通报*, 59, 459–478.]
- Hsu KL, Gupta HV, Sorooshian S (1995) Artificial neural network modeling of the rainfall-runoff process. *Water Resources Research*, 31, 2517–2530.
- Ibarra JT, Martin K, Drever MC, Vergara G (2014) Occurrence patterns and niche relationships of sympatric owls in South American temperate forests: A multi-scale approach. *Forest Ecology and Management*, 331, 281–291.
- Jakubowski MK, Guo QH, Collins B, Stephens S, Kelly M (2013) Predicting surface fuel models and fuel metrics using Lidar and CIR imagery in a dense, mountainous forest. *Photogrammetric Engineering & Remote Sensing*, 79, 37–49.
- Kulhanek SA, Leung B, Ricciardi A (2011) Using ecological niche models to predict the abundance and impact of invasive species: Application to the common carp. *Ecological Applications*, 21, 203–213.
- Leeuwen MV, Nieuwenhuis M (2010) Retrieval of forest structural parameters using LiDAR remote sensing. *European Journal of Forest Research*, 129, 749–770.
- Li HM, Han HX, Xue DY (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*, 48, 95–100. (in Chinese with English abstract) [李红梅, 韩红香, 薛大勇 (2005) 利用GARP生态位模型预测日本松干蚧在中国的地理分布. *昆虫学报*, 48, 95–100.]
- Li WK, Guo QH, Charles E (2011) Can we model the probability of presence of species without absence data? *Ecography*, 34, 1096–1105.
- Li WK, Guo QH (2013) How to assess the prediction accuracy of species presence-absence models without absence data? *Ecography*, 36, 788–799.
- Lin CT, Ji LQ (2010) PSDS (predictive species distribution system) 2.0: A system based on GIS and multiple models for predicting potential distribution of species. *Biodiversity Science*, 18, 461–472. (in Chinese with English abstract) [林聪田, 纪力强 (2010) PSDS 2.0: 一个基于GIS和多个模型的生物潜在分布地预测系统. *生物多样性*, 18, 461–472.]
- Liu C, Berry P, Dawson TP, Pearson RG (2005) Selecting thresholds of occurrence in the prediction of species distributions. *Ecography*, 28, 385–393.
- Liu JY, Ma XG, Ma AM (2010) Potential distribution of *Aedes sierrensis* in China. *Chinese Journal of Vector Biology and Control*, 21, 33–35. (in Chinese with English abstract) [刘静远, 马晓光, 马爱敏 (2010) *Aedes sierrensis* 在中国的潜在分布预测. *中国媒介生物学及控制杂志*, 21, 33–35.]
- Lou YJ, Gao CY, Pan YW, Xue ZS, Liu Y, Tang ZH, Jiang M, Lu XG, Rydin H (2017) Niche modelling of marsh plants based on occurrence and abundance data. *Science of the Total Environment*, 198, 616–617.
- Lucas RM, Cronin N, Lee A, Moghaddam M, Witte C, Tickle P (2006) Empirical relationships between AIRSAR backscatter and LiDAR-derived forest biomass, Queensland, Australia. *Remote Sensing of Environment*, 100, 407–425.
- Luo C, Xu WH, Zhou ZX, Ouyang ZY, Zhang L (2011) Habitat prediction for forest musk deer (*Moschus berezovskii*) in Qinling Mountain range based on niche model. *Acta Ecologica Sinica*, 31, 1221–1229. (in Chinese with English abstract) [罗翀, 徐卫华, 周志翔, 欧阳志云, 张路 (2011) 基于生态位模型的秦岭山系林麝生境预测. *生态学报*, 31, 1221–1229.]
- Magalhães-Júnior AJC, Moura GJB, Ribeiro LB, Azevedo-Júnior SM (2017) Potential distribution and conservation of the *Colobosauroides carvalhoi* Soares and Caramaschi, 1998: A rare and endemic lizard of Northeast Brazil. *Brazilian Journal of Biology*, 77, 686–695.
- Pal M (2005) Random forest classifier for remote sensing classification. *International Journal of Remote Sensing*, 26, 217–222.
- Peterson AT, Ortega-Huerta MA, Bartley J, Sánchez-Cordero V, Soberón J, Buddemeier RH, Stockwell DRB (2002) Future projections for Mexican faunas under global climate change scenarios. *Nature*, 416, 626–629.
- Phillips SJ (2012) Inferring prevalence from presence-only data: A response to ‘Can we model the probability of presence of species without absence data?’. *Ecography*, 35, 385–387.
- Phillips SJ, Anderson RP, Schapire RE (2006) Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling*, 190, 231–259.
- Potter C (2015) Landscape patterns of vegetation canopy regrowth following wildfires in the Sierra Nevada Mountains of California. *Open Journal of Forestry*, 5, 723–732.
- Qi ZX, Xu WH, Xiong XY, Ouyang ZY, Zheng H, Gan DX (2011) Assessment of potential habitat for *Ursus thibetanus* in the Qinling Mountains. *Biodiversity Science*, 19, 343–352. (in Chinese with English abstract) [齐增湘, 徐卫华, 熊兴耀, 欧阳志云, 郑华, 甘德欣 (2011) 基于MAXENT模型的秦岭山系黑熊潜在生境评价. *生物多样性*

性, 19, 343–352.]

- Rakotomamonjy A (2003) Variable selection using SVM-based criteria. *Journal of Machine Learning Research*, 3, 1357–1370.
- Reinhardt E, Scott J, Gray K, Keane R (2006) Estimating canopy fuel characteristics in five conifer stands in the western United States using tree and stand measurements. *Canadian Journal of Forest Research*, 36, 2803–2814.
- Richardson JJ, Moskal LM, Kim SH (2009) Modeling approaches to estimate effective leaf area index from aerial discrete-return LIDAR. *Agricultural and Forest Meteorology*, 149, 1152–1160.
- Song HM, Zhang QF, Han XM, Xu Y, Xu RM (2004) CLIMEX: Professional biological software for predicting potential distribution of species. *Entomological Knowledge*, 41, 379–386. (in Chinese with English abstract) [宋红敏, 张清芬, 韩雪梅, 徐岩, 徐汝梅 (2004) CLIMEX: 预测物种分布区的软件. *昆虫知识*, 41, 379–386.]
- Su Y, Qi Y, Wang JH, Xu FN, Zhang JL (2017) Vegetation coverage classification and vegetation structure parameters extraction of *Populus euphratica* forest in Ejina Oasis by LiDAR data. *Journal of Desert Research*, 37, 689–697. (in Chinese with English abstract) [苏阳, 祁元, 王建华, 徐菲楠, 张金龙 (2017) 基于LiDAR数据的额济纳绿洲胡杨 (*Populus euphratica*) 河岸林植被覆盖分类与植被结构参数提取. *中国沙漠*, 37, 689–697.]
- Sweitzer R, Thompson C, Purcell K, Barrett R, Tempel D, Perry Z (2015) Final Report on the Sierra Nevada Adaptive Management Project to USDA Region 5 Forest Service (eds Hopkinson P, Battles JJ), pp. D1–D132. Center for Forestry, University of California, Berkeley, USA.
- Tempel DJ, Gutiérrez RJ, Battles JJ, Fry DL, Su YJ, Guo QH, Reetz MJ, Whitmore SA, Jones GM, Collins BM, Stephens SL, Kelly M, Berigan WJ, Peery MZ (2016) Evaluating short- and long-term impacts of fuels treatments and simulated wildfire on an old-forest species. *Ecosphere*, 6, 1–18.
- Thompson CM, Gese EM (2013) Influence of vegetation structure on the small mammal community in a shortgrass prairie ecosystem. *Acta Theriologica*, 58, 55–61.
- Waltari E, Guralnick RP (2009) Ecological niche modelling of montane mammals in the Great Basin, North America: Examining past and present connectivity of species across basins and ranges. *Journal of Biogeography*, 36, 148–161.
- Walsh MG, Wiethoelter A, Haseeb MA (2017) The impact of human population pressure on flying fox niches and the potential consequences for Hendra virus spillover. *Scientific Reports*, 7, 8226.
- Wang XZ, Xu WH, Ouyang ZY, Liu JG, Xiao Y, Chen YP, Zhao LJ, Huang JZ (2008) The application of ecological-niche factor analysis in giant pandas (*Ailuropoda melanoleuca*) habitat assessment. *Acta Ecologica Sinica*, 28, 821–828. (in Chinese with English abstract) [王学志, 徐卫华, 欧阳志云, 刘建国, 肖焱, 陈佑平, 赵联军, 黄俊忠 (2008) 生态位因子分析在大熊猫 (*Ailuropoda melanoleuca*) 生境评价中的应用. *生态学报*, 28, 821–828.]
- Wang YS, Xie BY, Wan FH, Xiao QM, Dai LY (2007) Application of ROC curve analysis in evaluating the performance of alien species' potential distribution models. *Biodiversity Science*, 15, 365–372. (in Chinese with English abstract) [王运生, 谢丙炎, 万方浩, 肖启明, 戴良英 (2007) ROC曲线分析在评价入侵物种分布模型中的应用. *生物多样性*, 15, 365–372.]
- Wen ZM, He XH, Jiao F, Jiao JY (2008) The predictive distribution of *Stipa bungeana* in Yanhe River catchment: GAM model and its application. *Acta Ecologica Sinica*, 28, 192–201. (in Chinese with English abstract) [温仲明, 赫晓慧, 焦峰, 焦菊英 (2008) 延河流域本氏针茅 (*Stipa bungeana*) 分布预测——广义相加模型及其应用. *生态学报*, 28, 192–201.]
- Wu W, Li YH, Hu YM, Chen L, Li Y, Li ZM, Nie ZW, Chen T (2016) Suitable winter habitat for *Cervus elaphus* on the southern slope of the Lesser Xing'an Mountains. *Biodiversity Science*, 24, 20–29. (in Chinese with English abstract) [吴文, 李月辉, 胡远满, 陈龙, 李悦, 李泽鸣, 聂志文, 陈探 (2016) 小兴安岭南麓马鹿冬季适宜生境评价. *生物多样性*, 24, 20–29.]
- Xing YQ, Huo D, You HT, Tian X, Jiao YT, Xie J, Yao ST (2016) Estimation of birch forest LAI based on single laser penetration index of airborne LiDAR data. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 27, 3469–3478. (in Chinese with English abstract) [邢艳秋, 霍达, 尤号田, 田昕, 焦义涛, 谢杰, 姚松涛 (2016) 基于机载LiDAR单束激光穿透指数的白桦林LAI估测. *应用生态学报*, 27, 3469–3478.]
- Zeng S, Du XM, Tan KX (2014) Evaluation of eco-environmental security for uranium mine based on generalized linear theory. *Mining and Metallurgical Engineering*, 34, 27–30. (in Chinese with English abstract) [曾晟, 杜雪明, 谭凯旋 (2014) 基于广义线性理论的铀矿生态环境安全评价. *矿冶工程*, 34, 27–30.]
- Zhang L, Liu SR, Sun PS, Wang TL (2011) Partitioning and mapping the sources of variations in the ensemble forecasting of species distribution under climate change: A case study of *Pinus tabulaeformis*. *Acta Ecologica Sinica*, 31, 5749–5761. (in Chinese with English abstract) [张雷, 刘世荣, 孙鹏森, 王同立 (2011) 气候变化对物种分布影响模拟中的不确定性组分分割与制图——以油松为例. *生态学报*, 31, 5749–5761.]
- Zhang RY, Pang Y, Li ZY, Bao YH (2016) Canopy closure estimation in a temperate forest using airborne LiDAR and LANDSAT ETM+ data. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 40, 102–115. (in Chinese with English abstract) [张瑞英, 庞勇, 李增元, 包玉海 (2016) 结合机载LiDAR和LANDSAT ETM+数据的温带森林郁闭度估测. *植物生态学报*, 40, 102–115.]
- Zhang XA, Sui XY, Lü Z, Chen YF (2014) A prediction of the global habitat of two invasive fishes (*Pseudorasbora parva*

- and *Carassius auratus*) from East Asia using Maxent. *Biodiversity Science*, 22, 182–188. (in Chinese with English abstract) [张熙骛, 隋晓云, 吕植, 陈毅峰 (2014) 基于Maxent的两种入侵性鱼类(麦穗鱼和鲫)的全球适生区预测. *生物多样性*, 22, 182–188.]
- Zhang XM, Nan ZT, Wu JC, Du EJ, Wang T, You YH (2011) Modeling permafrost distribution in Wenquan area over Qinghai-Tibet Plateau by using multivariate adaptive regression splines. *Journal of Glaciology and Geocryology*, 33, 1088–1097. (in Chinese with English abstract) [张秀敏, 南卓铜, 吴吉春, 杜二计, 王通, 游艳辉 (2011) 基于多元自适应回归样条的青藏高原温泉区域的冻土分布制图. *冰川冻土*, 33, 1088–1097.]
- Zhao F, Sweitzer RA, Guo Q, Kelly M (2012) Characterizing habitats associated with fisher den structures in the Southern Sierra Nevada, California using discrete return lidar. *Forest Ecology and Management*, 280, 112–119.
- Zhong GP, Shen WJ, Wan WH, Wang JJ (2009) Potential distribution areas of *Solanum rostratum* in China: A prediction with GARP niche model. *Chinese Journal of Ecology*, 28, 162–166. (in Chinese with English abstract) [钟艮平, 沈文君, 王文浩, 王进军 (2009) 用GARP生态位模型预测刺萼龙葵在中国的潜在分布区. *生态学杂志*, 28, 162–166.]
- Zhou GL, Chen C, Ye J, Hu BS, Liu FQ (2007) Predicting potential ecological distribution of *Bactrocera dorsalis* in China using GARP ecological niche modeling. *Acta Ecologica Sinica*, 27, 3362–3369. (in Chinese with English abstract) [周国梁, 陈晨, 叶军, 胡白石, 刘凤权 (2007) 利用GARP生态位模型预测桔小实蝇 (*Bactrocera dorsalis*) 在中国的适生区域. *生态学报*, 27, 3362–3369.]
- Zhou W, Zhao H, Yang X (2012) Prediction of potential geographic distribution areas for *Rana catesbiana* and *Mikania micrantha* in China using GARP modeling system. *Journal of Southwest Forestry University*, 32, 51–55. (in Chinese with English abstract) [周伟, 赵衡, 杨熙 (2012) 利用GARP生态位模型预测牛蛙和薇甘菊在中国的地理分布. *西南林业大学学报*, 32, 51–55.]
- Zhu GP, Qiao HJ (2016) Effect of the Maxent model's complexity on the prediction of species potential distributions. *Biodiversity Science*, 24, 1189–1196. (in Chinese with English abstract) [朱耿平, 乔慧捷 (2016) Maxent模型复杂度对物种潜在分布区预测的影响. *生物多样性*, 24, 1189–1196.]
- Zhu Y, Kang MY (2005) Application of ordination and GLM/GAM in the research of the relationship between plant species and environment. *Chinese Journal of Ecology*, 24, 807–811. (in Chinese with English abstract) [朱源, 康慕谊 (2005) 排序和广义线性模型与广义可加模型在植物种与环境关系研究中的应用. *生态学杂志*, 24, 807–811.]
- Zielinski WJ, Truex RL, Dunk JR, Gaman T (2006) Using forest inventory data to assess fisher resting habitat suitability in California. *Ecological Applications*, 16, 1010–1025.

(责任编辑: 李义明 责任编辑: 闫文杰)