

黑河上游天然草地蝗虫密度与地形关系的 GAM 分析*

李丽丽 赵成章** 殷翠琴 王大为 张军霞

(西北师范大学地理与环境科学学院, 兰州 730070)

摘要 地形差异性导致的环境异质性是小尺度范围内生物空间格局形成与维持的重要机制之一,也是导致物种密度分布差异的前提条件。借助 GIS 和 S-Plus 软件,利用广义可加模型(GAM)于 2009 年 7—8 月对影响蝗虫分布的地形因子进行了研究,在定量分析黑河上游祁连山区北坡地形特征的基础上,研究了该区域蝗虫密度与地形之间的关系。结果表明:蝗虫密度受地形因子影响的顺序为坡向>海拔>坡度>坡位>平面曲率>剖面曲率;蝗虫密度在坡位、平面曲率以及剖面曲率各个梯度上的分布比较均衡,在坡向和坡度梯度上呈二次抛物线分布,在海拔梯度上呈“S”曲线分布;从分布区域上来看,蝗虫主要分布在海拔 2550~2650 m 区域,坡向上则主要集中在西北坡和西坡,与实际观测情况一致。蝗虫密度与地形因子之间的相互关系及其分布状态反映了地形特征对水热等条件的影响,使蝗虫分布格局呈现多元化和以及破碎化状态。

关键词 草地;蝗虫密度;地形因子;广义可加模型

中图分类号 S963 **文献标识码** A **文章编号** 1000-4890(2012)12-3121-06

Grasshopper (Orthoptera: Acrididae) density on natural grasslands in upper reaches of Heihe River, Northwest China in relation with topography: An analysis with generalized additive models (GAM). LI Li-li, ZHAO Cheng-zhang**, YIN Cui-qin, WANG Da-wei, ZHANG Jun-xia (College of Geography and Environment Science, Northwest Normal University, Lanzhou 730070, China). *Chinese Journal of Ecology*, 2012, **31**(12): 3121–3126.

Abstract: The environmental heterogeneity caused by topographical diversity is an important mechanism of the formation and maintenance of bio-geographic spatial distribution pattern at micro-scale, and also, the prerequisite for the difference in the distribution of species richness. With the help of GIS and S-Plus, the GAM model was used to study the topographic indices affecting the distribution of grasshopper on the natural grasslands in the upper reaches of Heihe River on the northern slope of Qilian Mountains from July to August 2009, and the relationship between the regional grasshopper number and terrain complexity was also studied, based on the quantitative analysis of the topographic variation characteristics. The topographical factors affecting the grasshopper density were in the order of aspect > elevation > slope > position > plane curvature > profile curvature. The distribution of grasshopper was almost balanced at different gradients of position, plane curvature, and profile curvature, and presented a quadratic parabola distribution at different gradients of aspect and slope and an “S” distribution at different gradients of elevation. There was a higher grasshopper density in the whole region, but the grasshopper was mainly distributed in the region with an altitude of 2550–2650 m, and concentrated in the north-west and west aspect, which was consistent with the actual observation. The relationships between the grasshopper density and terrain factors and the distribution of the grasshopper indicated that the redistribution of water and heat conditions due to topographic factors caused the diversifi-

* 国家自然科学基金项目(40971039, 91125014)、甘肃省科技支撑计划项目(1011FKCA157)和甘肃省高校基本科研业务费项目资助。

** 通讯作者 E-mail: zhaocz@nwnu.edu.cn

收稿日期: 2012-05-05 接受日期: 2012-09-18

cation and fragmentation of the distribution pattern of the grasshopper.

Key words: grassland; grasshopper density; topographical factor; generalized additive model (GAM).

地形是一个包括海拔、坡向、坡度、坡形和坡位等因子的多维变量,它不仅决定光、热、水、土壤等植被生境中其他要素的空间分布,而且还直接影响动植物群落分布以及种群格局的形成(Austin, 1980; 张荣祖, 1995, 1999)。利用地形特征的差异性来揭示群落空间分布规律以及了解自然因素对群落分布的影响已经在景观和群落尺度的格局分析中引起关注,特别是对植被群落的研究(王志恒等, 2004; 沈泽昊和赵俊, 2007; 温仲明等, 2008; 刘妍妍和金光泽, 2009)。长期以来,人们对地形与昆虫的关系大都停留在感性认识和定性分析方面,对二者之间的紧密相关还缺乏深入的定量分析(倪绍祥等, 2000; 孙涛等, 2010)。在生物格局分析中,往往难以得到除地形外其他环境变量的空间信息,或者其准确性较差(Guisan *et al.*, 2002),尤其是小尺度上的环境空间异质性很难通过地形以外的其他变量来反映(沈泽昊和赵俊, 2007)。因此,地形因子也是蝗虫空间分布格局分析中不可缺少的预测变量(巩爱歧等, 1999; 李丽丽等, 2011)。

近年来,随着统计技术和地理信息系统(geographic information system, GIS)的发展,用于预测物种分布的模型技术也得到了迅速的发展和提高。如回归分类树(classification and regression tree, CART)(Thuiller *et al.*, 2003)和人工神经网络(artificial neural network, ANN)(Pearson *et al.*, 2002)等方法也已经被应用于物种分布研究,但由于对缺失(absence)数据中蕴含的不利生物存在的信息没有加以利用,而仅凭完整数据来估计物种与环境之间的关系较为困难,结果精度也受限制(陈林, 2007)。而广义可加性模型(generalized additive model, GAM)无需预定的参数模型,对变量的数据类型和统计分布特征适应性更广,可有效解决生态学中的非线性问题(温仲明等, 2008),是物种-环境关系模型研究方面最具潜力的模型之一。目前,国内运用GAM模型主要用于海洋渔业(郑波等, 2008)以及潜在植被预测(沈泽昊和赵俊, 2007; 温仲明等, 2008)等方面,对生物地理和昆虫格局的空间关系研究仍然较为薄弱(陈林, 2007; 李丽丽等, 2011)。为此,本文在野外调查的基础上,在消除原生与次生

植被差异的前提下,分析了蝗虫物种密度与地形因子之间的关系,利用GAM模拟了蝗虫多度分布的差异性与微地貌地形因子的空间变量的关系,以期明确在不同地形条件下蝗虫数量潜在分布格局。

1 研究地区与研究方法

1.1 研究区概况

研究区位于祁连山北坡黑河支流梨园河南侧的白大坂草原(38°48'0"N—38°49'50"N, 99°37'15"E—99°39'0"E),海拔2400~2800 m,属于典型的大陆性气候,同时又具有水热垂直地带性变化的山地气候特点,年均气温1℃~2.5℃,7月均温14℃,1月均温-12.5℃,≥0℃积温为1400℃~1688℃,年均降水量270~350 mm,降水主要集中在6—8月。土壤以栗钙土和黑钙土为主,受地势起伏的影响,植被分布具有明显的垂直分异特征,植被以多年旱生禾本科植物和湿中生的灌木为主。多样的植被类型为草地蝗虫种群提供了多样的生存和繁殖生境,造就了丰富的生物多样性。

1.2 样地设置

研究区位于祁连山中部,包括荒漠草原、山地草原和山地草甸草地共计3个草地类7个草地型(赵成章等, 2009)。为了满足不同草地类型的蝗虫生境多样性特征,沿海拔梯度设置了一个南北长3500 m,东西宽900 m的调查区,结合野外植被群落调查资料,在每个草地型设置调查样方3~8个,共选择具有代表性的样地36个。每个样地面积100 m×100 m,每一样地内采用双对角线法抽取3个30 m×30 m的长方形样点,共108个样点。于2009年7月25日、8月5日、8月15日在各样地分3次进行了蝗虫密度调查。在每个样点无放回取样3次,按Evans(1988)描述的方法,用昆虫采集网以“Z”字型快速扫网采样法取样,每次用捕虫网(网径30 cm)平行扫网200网,每网扫过植被弧度180°。所有样品投入到沾有敌敌畏棉球毒品瓶中,带回实验室进行计数和鉴定,蝗虫标本依据《甘肃蝗虫图志》鉴定(卫润屋等, 1985)。统计每个样地的蝗虫成虫密度,同时记录每个样地植被情况和环境特征。蝗虫种的密度数据作为模型的响应变量。

表 1 基于 DEM 的小地形指标算法
Table 1 Algorithms for DEM-based topographic indices

指标	缩写	数据类型	算法
海拔(m)	Elev	连续变量	DEM 提取
坡向	Aspe	分类变量	分 8 级 Classified into 5 classes; 1: N337.6°~360°和 0°~22.5°; 2: NE22.6°~67.5°; 3: E67.6°~112.5°; 4: SE112.6°~157.5°; 5: SE157.6°~202.5°; 6: S202.6°~247.5°; 7: SW247.6°~292.5°; 8: NW292.6°~337.5°
坡度(°)	Slop	连续变量	3 次有限差分方法
坡位	Pos	连续变量	用 3×3 的滑窗扫描 DEM,计算滑窗中心象元海拔高度与滑窗内所有象元平均海拔高度的相对差异,得到坡位指数(SPI)
剖面曲率(°)	Prof	连续变量	坡度的沿最大坡降方向地面高程变化率
平面曲率(°)	Plan	连续变量	点的水平面沿水平方向切地形表面所得的曲线的曲率

1.3 地形空间数据

利用 1:50000 地形图进行数字化,得到研究区 10 m 分辨率的数字高程模型((digital elevation model, DEM),利用 ArcGIS 提取 6 个对应的地形指标用于蝗虫密度空间分布相关性的分析。其中坡向和坡度采用 3 次有限差分方法计算得到 (Skidmore, 1989);坡向的组别以国际划分法 (陈瑶等, 2006)确定 (圆周角属于 337.5°~360°和 0°~22.5°定为正北坡向);坡位特指在垂直地形剖面上的相对位置;剖面曲率是对地面坡度的沿最大坡降方向地面高程变化率的度量,是地表曲面沿水平方向的弯曲、变化情况,也就是该点所在的微小范围内坡向变化程度的度量。从 DEM 提取小地形变量值的算法见表 1。利用样地地形特征作为模型的预测变量,包括海拔、坡度、坡向、坡位、平面曲率、剖面曲率。

1.4 数据统计

GAM 是 GLM 模型的半参数扩展 (semi-parametric extensions) (杨晋浩, 2007),其假设函数是相加的,函数的组成成分是光滑函数 (smooth functions)。GAM 也是通过联结函数,建立响应变量的数学期望值与预测变量的一个光滑函数的关系。其数学形式为:

$$g(\mu) = \beta_0 + \sum_{i=1}^k f_i(x_i) \tag{1}$$

式中:函数 $g(\mu)$ 为联系函数 (link function); β_0 为常数截距项; $f_i(x_i)$ 为用来描述 $g(\mu)$ 与第 i 个解释变量关系的非参数函数。在本研究模型参数选择时,确定分布函数族为 Gaussian 分布,连接函数为 identity 函数。为检验每一模型的适合程度,对其模型的偏差系数 (D^2) 进行估算 (Swartzman *et al.*, 1992):

$$D^2 = \frac{ND - RD}{ND} \tag{2}$$

式中:RD 为剩余偏差;nd 为空模型偏差; D^2 值越接

近 1,说明模型剩余偏差越小,模型拟合度越好。

2 结果与分析

2.1 蝗虫数量组成及特征

经过鉴定和数量统计,在 36 个样方中共采集蝗虫 3149 头,隶属于 3 科 10 属 13 种。从图 1 可知,不同样方之间蝗虫分布密度差异显著,密度数值相差很大,其中超过蝗虫总密度 5% 的样方为样方 1、17、25、26、27、30,最大密度为 201 头;而低于蝗虫总密度 1% 的样方为样方 13、14、15、31、34、35,最低密度为 18 头。从样方分布趋势可知,蝗虫密度数值的峰值出现的样方分布相对集中,高值或低值呈现明显聚集分布。

2.2 GAM 模型的建立

蝗虫分布数量的空间差异性对格局分布以及建模分析具有重要意义。根据蝗虫密度数据建立响应地形变量的 GAM 预测模型,将满足以下条件的地形因子进行剔除,以提高预测模型的精确度。评判依据是:估计的自由度接近 1;置信区间包含 0。根据评断依据,从图 2 可知,地形中除坡向和海拔外,其他地形因子的置信区间均处处包含 0,提出预测分析。不同地形变量在预测模型中被接受的概率反

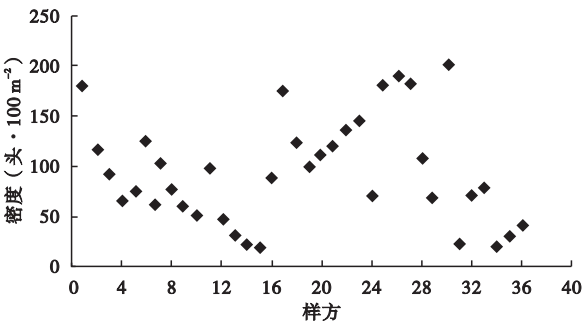


图 1 不同样方蝗虫密度分布
Fig. 1 Density of grasshopper distribution in different plots

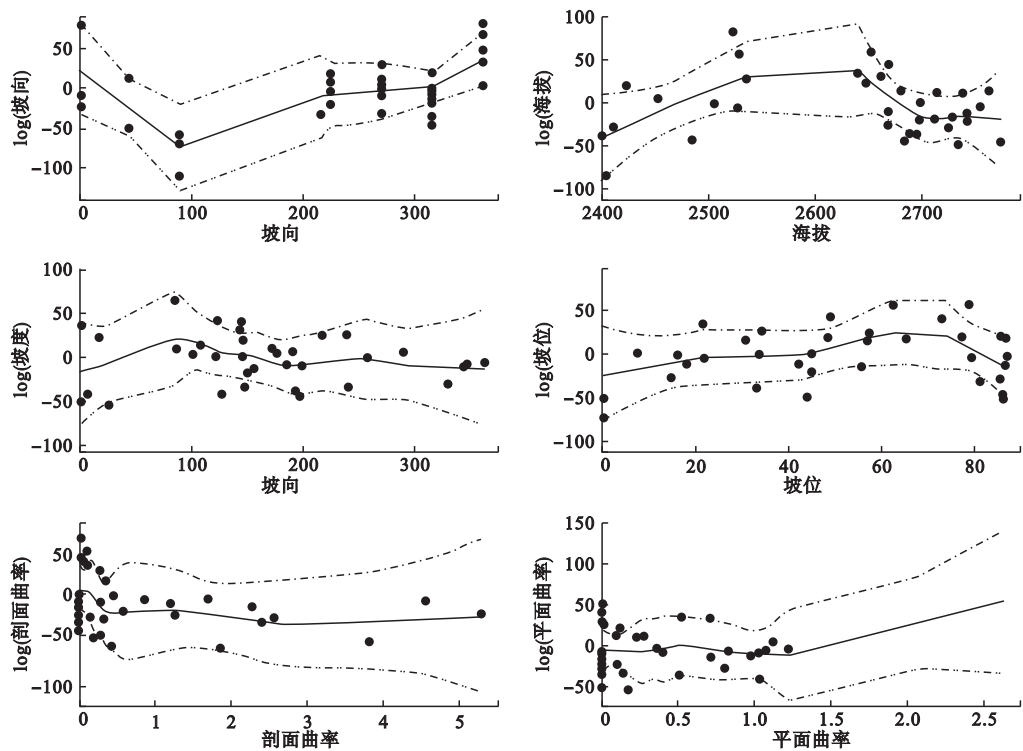


图 2 GAM 模型分析地形因子对蝗虫密度的影响

Fig. 2 Results of GAM regression between topographic indices and grasshoppers' density

实线代表蝗虫密度的期望值,上下两侧虚线代表方程的置信区间。

映了该变量对于蝗虫密度分布的重要性,即非参数贡献率那个预测变量的数值越大,表示其贡献率越大,对蝗虫的空间分布的限制性越强,地形因子贡献率的顺序是:坡向>海拔>坡度>坡位>平面曲率>剖面曲率(表 2)。可见,蝗虫在研究区分布范围很广,在海拔、坡度、坡向、平面曲率、剖面曲率以及坡位的各个梯度上都有分布,其中蝗虫在坡位、平面曲率和剖面曲率各个梯度上的分布比较均衡,在坡度上随着坡度的增加而较少,坡向以及坡度都成二次抛物线分布,在海拔呈“S”曲线分布。因此,蝗虫分布主要受限于坡向和海拔(图 2),应将其纳入蝗虫密度预测模型中。

蝗虫密度与坡向的关系可分成 2 段,在 0°~90°(N, NE, E) 区间呈负相关,在 90°~270°(SE, S, SW, W, NW) 区间呈正相关,270°~360°区间上,在 315°处又出现拐点,呈负相关,蝗虫密度最大值为 201 头。海拔在 2380~2630 m 内蝗虫密度随海拔上升有增加的趋势,在 2630 m 处密度为最大值可达 180 头以上,海拔在 2630~2720 m 密度数量呈近似直线状减少,在 2720 m 以上蝗虫的密度呈波动状缓慢上升。蝗虫的密度受坡度、坡形、剖面曲率以及平

表 2 预测变量地形因子贡献率

Table 2 Contributions of predictors for topographic indices to the GAM model

	非参数 自由度	非参数 贡献率	统计量 概率
海拔与蝗虫之间对数关系	3	2.36	0.003
坡度与蝗虫之间对数关系	3	1.08	0.265
坡向与蝗虫之间对数关系	3	2.74	0.002
平面曲率与蝗虫之间对数关系	3	0.74	0.671
坡位与蝗虫之间对数关系	3	0.98	0.318
剖面曲率与蝗虫之间对数关系	3	0.29	0.923

面曲率影响不明显,可以从模型中剔除。

2.3 GAM 模型验证

方差分析检验(F 检验)结果表明,总自由度为 35,零模型拟合下的离差(null deviance,相当于通常线性模型中的残差平方和,可以度量模型的拟合优度)为 99330,残差的偏差(residual deviance)为 21231.17, D^2 为 0.74,模型诊断结果良好,稳定性较强,可以较好地拟合蝗虫密度的空间分布格局。

3 讨论

地形因子与蝗虫密度的非线性关系源于地形对环境和植物生境的影响,在一定程度上印证了地形

因子能够对一定区域内的水热次元进行再分配(Wood, 2001)。但对不同物种、不同指标而言,不同地形因子对其分布的影响途径和方式也是不一样的(王国宏, 2002)。本文利用广义可加模型(GAM),对黑河上游天然草地蝗虫的密度进行预测。结果表明,蝗虫密度分布主要取决于地形因子中的坡向与海拔。蝗虫密度的分布格局与海拔有着明显的跟随关系,当海拔升高到 2630 m 时其密度又随海拔的升高而降低,海拔在 2630 ~ 2720 m 时密度数量呈近似直线状减少,在 2720 m 以上蝗虫的密度呈波动状缓慢上升,总体上蝗虫的密度在海拔的限制下呈“S”形曲线分布,但仍低于 2630 m。这是由于在海拔较低的区域蒸发量远大于降水量,水分成为制约蝗虫密度差异的主要因素;随海拔增加,气候状况由暖、干逐步转向冷、湿,影响蝗虫密度的主要因素由水分逐渐向温度转变,在较高海拔区域,受温度的限制蝗虫的密度降低;在 2720 m 呈波动上升主要是由于蝗虫的发生有较强的季节性,不同发生时期蝗虫分布范围不同,一些属于早发生种的蝗虫生存所需温度较低,随着气温的升高早发生蝗虫会在垂直梯度上寻找温度适宜的区域进行繁殖发育,因此,在取样时间内,此类蝗虫主要集中在高海拔地区,蝗虫密度在此区域出现了小幅度的回升。

坡向主要影响地面接收太阳辐射量,对蝗虫的影响主要通过改变光照、温度和热量条件而得以表现。王杰臣和倪绍祥(2003)在环青海湖地区草地蝗虫空间分布研究中指出,蝗虫属于变温动物,南坡、东坡比北坡和西坡更适宜蝗虫生存。本研究发现,坡向对蝗虫密度影响仅次于海拔因子,坡向主要集中在偏西坡、偏北坡,这与马耀等(1991)的结果有一定的出入。蝗虫密度在不同的时间上,对光照热量的选择有很大差异,在夏季蝗虫分布多集中在辐射量小的坡向上(李丽丽等,2011),蝗虫的丰富度一定程度上影响了其密度的分布。其次,由于该取样区域的草原类型以山地荒漠草原和山地草原为主,植被以低矮的禾本科牧草和杂类草为主,在 2700 m 以上出现低矮的灌丛草地,草地植被盖度相对较低,光照强烈,光照成为蝗虫分布的制约因素(魏国树, 2002)。综上所述,蝗虫密度空间分布在坡向上的差异性不仅与蝗虫种类有关,也因取样时间的不同而有差异。

在小尺度下对地形因子-蝗虫密度关系的分析发现,蝗虫密度分布主要依赖于山体的坡向变化,受

海拔影响较为明显,而坡度、平面曲率、剖面曲率以及坡位对蝗虫密度影响程度可以忽视。与蝗虫丰富度与地形关系研究相比(李丽丽等,2011),蝗虫密度受坡向的制约性明显高于海拔,坡度与剖面曲率的影响程度明显降低,而坡位的影响程度却明显升高。这表明蝗虫密度-地形与丰富度-地形的关系有明显差异,这也说明蝗虫的丰富度影响蝗虫密度的分布格局,但二者之间又不是简单的跟随关系。地形不仅是通过温度、光照和水分来影响蝗虫密度空间分布,也通过影响蝗虫的群落组成来影响蝗虫密度的空间分布,还通过影响植被格局来对蝗虫的格局进行二次分配。植物与蝗虫的联系主要表现在 2 个方面:1)植物种类的多样性为蝗虫提供了适宜的食物选择;2)不同的植物群落结构为蝗虫提供了适宜的栖息场所,并且植被直接影响蝗虫的分布格局,是蝗虫空间异质性存在的必要条件。

作为研究蝗虫-地形因子关系的一个新途径,GAM 可以较好地处理蝗虫物种密度与地形因子之间的非线性关系。从蝗虫密度分配状况可知,该研究区的大部分地区都有蝗虫分布,但其主要集中分布在海拔 2700 m 左右的西北坡区域。这与调查取样的蝗虫数量分布状况相一致,表明建立的模型比较符合实际情况。但是另一方面,GAM 模型在昆虫分布预测研究中的应用比较少,无论在数据采集还是模型建立等方面,仍有很多问题需要进一步探讨。尽管有上述限制,GAM 方法上的灵活性,特别是结合 GIS 软件带来的空间预测能力和应用便捷性使得其在理论和应用领域均迅速发展,尤其在生物多样性保护与生态系统管理等方面显示了很大的潜力。通过蝗虫数量的预测可以了解到蝗虫潜在集中区域,为蝗虫的防治提供理论依据。

参考文献

- 陈 林. 2007. 红火蚁(*Solenopsis invicta*)在我国的潜在分布研究(博士学位论文). 北京:中国农业科学院.
- 陈 瑶, 胥 晓, 张德然, 等. 2006. 四川龙门山西北部植被分布与地形因子的相关性. 生态学杂志, **25**(9): 1052-1055.
- 巩爱歧, 王薇娟, 倪绍祥, 等. 1999. 青海湖环湖区蝗虫与地貌类型关系的研究. 南京师范大学学报(自然科学版), **22**(4): 112-115.
- 李丽丽, 赵成章, 殷翠琴, 等. 2011. 黑河上游天然草地蝗虫物种丰富度与地形关系的 GAM 分析. 昆虫学报, **54**(11): 1312-1318.
- 刘妍妍, 金光泽. 2009. 地形对小兴安岭阔叶红松(*Pinus ko-*

- raiensis*)林粗木质残体分布的影响. 生态学报, **29**(3): 1398–1407.
- 马耀, 李鸿昌, 康乐. 1991. 内蒙古草地昆虫. 陕西杨凌: 天则出版社.
- 倪绍祥, 巩爱歧, 王薇娟. 2000. 环青海湖地区草地蝗虫发生的生态环境条件分析. 农村生态环境, **16**(1): 5–8.
- 沈泽昊, 赵俊. 2007. 基于植物-地形关系的物种丰富度空间格局预测——GAMs 途径的一种应用. 生态学报, **27**(3): 953–963.
- 孙涛, 龙瑞军, 刘志云. 2010. 祁连山北麓四种天然草地蝗虫物种多样性比较研究. 昆虫学报, **53**(6): 702–707.
- 王国宏. 2002. 祁连山北坡中段植物群落多样性的垂直分布格局. 生物多样性, **10**(1): 7–14.
- 王杰臣, 倪绍祥. 2003. 环青海湖地区草地蝗虫空间分布研究. 环境科学与技术, **26**(2): 35–37.
- 王志恒, 陈安平, 方精云. 2004. 湖南省种子植物物种丰富度与地形的关系. 地理学报, **59**(6): 889–894.
- 卫润星, 郑哲民, 马守伦. 1985. 甘肃蝗虫图志. 兰州: 甘肃人民出版社.
- 魏国树, 张青文, 周明群, 等. 2002. 棉铃虫蛾复眼光反应特性. 昆虫学报, **45**(3): 323–328.
- 温仲明, 赫晓慧, 焦峰, 等. 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**(1): 192–201.
- 杨晋浩. 2007. S-PLUS 实用统计分析. 成都: 电子科技大学出版社.
- 张荣祖. 1995. 我国动物地理学研究的前景——方法论探讨. 动物学报, **41**(1): 21–26.
- 张荣祖. 1999. 中国动物地理. 北京: 科学出版社.
- 赵成章, 周伟, 王科明, 等. 2009. 黑河中上游草原蝗虫生态分布与生境的关系. 兰州大学学报(自然科学版), **45**(4): 42–47.
- 郑波, 陈新军, 李纲. 2008. GLM 和 GAM 模型研究东黄海鲈资源渔场与环境因子的关系. 水产学报, **32**(3): 379–386.
- Austin MP. 1980. Searching for a model for use in vegetation analysis. *Vegetatio*, **42**: 11–21.
- Evans EW. 1988. Grasshopper (Insecta: Orthoptera: Acrididae) assemblages of tallgrass prairie: Influences of fire frequency, topography, and vegetation. *Canadian Journal of Zoology*, **66**: 1495–1501.
- 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.
- Pearson RG, Dawson TP, Berry PM, *et al.* 2002. Species: A spatial evaluation of climate impact on the envelope of species. *Ecological Modelling*, **154**: 289–300.
- Skidmore AK. 1989. A comparison of techniques for calculating gradient and aspect from a gridded digital elevation model. *International Journal of Geographical Information Science*, **3**: 323–334.
- Swartzman G, Huang C, Kaluzny S. 1992. Spatial analysis of Bering Sea groundfish survey data using generalized additive models. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **49**: 1366–1378.
- Thuiller W, Araújo MB, Lavorel S. 2003. Generalised models versus classification tree analysis: A comparative study for predicting spatial distributions of plant species at different scales. *Journal of Vegetation Science*, **14**: 669–680.
- Wood NS. 2001. Mgev: GAMs and generalized ridge regression for R. *R News*, **1**: 20–25.

作者简介 李丽丽,女,1985年生,硕士,主要从事生物地理学研究。E-mail: licqsmqs@126.com

责任编辑 刘丽娟
