



评述

生态位模型的理论基础、发展方向与挑战

乔慧捷^①, 胡军华^②, 黄继红^③

① 中国科学院动物研究所, 北京 100101;

② 中国科学院成都生物研究所, 成都 610041;

③ 中国林业科学研究院森林生态环境与保护研究所, 北京 100091

E-mail: qiaohj@ioz.ac.cn

收稿日期: 2013-07-17; 接受日期: 2013-09-26

国家自然科学基金(批准号: 31100390, 31270568)资助项目

doi: 10.1360/052013-192

摘要 生态位模型是一个以生态位理论为基础的新兴研究领域. 它通过采集研究对象的已知分布点及其相关的环境数据组成训练样本, 利用数理统计或机器学习理论分析数据, 构建特征函数表示物种在生态位空间的实际生态位. 以生态位模型预测物种潜在分布地或计算物种间的生态位重叠等研究, 在生态学、生物地理学和进化生物学研究中显得越来越重要. 本文从生态位概念出发, 详细解析了生态位模型的理论基础、相关的焦点争论、使用时的注意点以及可能的发展方向与面临的挑战, 指出模型中要考虑人类活动对物种生态位的影响. 希望本文所探讨的本领域最新的争论焦点能引起相关学者的关注与深入思考.

关键词生态位理论
空间尺度
哈钦森生态位
生态位转移
人类活动影响

生态位模型在广义上通常指所有基于生态位理论所建立的数学统计或推测模型. 目前, 生态位模型(ecological niche model, ENM)一般被狭义地定义为以已知样本点(如野外调查或标本记录等)为基础, 分析物种在生态位空间(niche space)或环境空间(environmental space)中的特征, 进而研究物种的环境耐受能力(species' environmental tolerances)^[1-7]. 本文探讨的对象是狭义的生态位模型. 其在近 100 年的发展历程中, 经历了概念的确立、分化与统一以及量化建模 3 个主要过程; 而在近二三十年间取得了长足的发展, 成为生态学、生物地理学和进化生物学中重要的研究方向. 先后产生了生物气候分析系统(bioclimate analysis and prediction system, BIOCLIM)^[8]、生态位因

子分析模型(ecological niche factor analysis, ENFA)^[9]、基于规则集的遗传算法模型(genetic algorithm for rule-set production, GARP)^[10]和最大熵模型(maximum entropy modeling, Maxent)^[11,12]等多个模型算法. 已被广泛应用于物种时空分布格局^[1,13-15]、外来种入侵预警^[16-19]、疾病传播方式与途径^[20,21]以及全球变化对物种分布或多样性格局影响^[22,23]等众多研究领域, 并已延伸到进化生物学^[24]以及生态学以外^[25]的相关领域.

立足于生态位概念, 本文阐述了生态位模型的产生背景、理论基础和基本思路, 进而分析研究领域的焦点和关键分歧, 并提出尚待解决的问题和可能的发展方向.

引用格式: 乔慧捷, 胡军华, 黄继红. 生态位模型的理论基础、发展方向与挑战. 中国科学: 生命科学, 2013, 43: 915-927

Qiao H J, Hu J H, Huang J H. Theoretical basis, future directions, and challenges for ecological niche models. SCIENTIA SINICA Vitae, 2013, 43: 915-927, doi: 10.1360/052013-192

1 生态位理论的起源与发展

1.1 生态位概念的起源与发展

本领域的先驱者 Grinnell^[6,26,27]在 20 世纪一二十年代就利用物种发生数据研究影响其分布的因素, 并借此探讨物种空间分布与进化的关系. 这对后续发展的生物地理学、进化生物学等发挥了至关重要的奠基作用. Grinnell 在“*The Niche Relationships of the California Thrasher*”^[26]中(第 433 页)首次提出并使用了生态位(niche)概念, 并在“*Presence and Absence of Animals*”^[28]中(第 227 页)明确定义生态位为一个物种能够生存和繁衍后代的所有条件的总和. 其后, Elton^[29]在“*Animal Ecology*”中提出了生态位的另一概念, 即物种的生态位是其在所处群落(而非栖息地)中所扮演的角色. 这些争论之后的 40~60 年, Hutchinson^[30]总结各方观点, 在其著名的“*Concluding remarks*”一文中提出了超体积生态位(hypervolume niche)概念.

然而, Hutchinson 提出概念框架后^[31], 却抛出了更多的争论给后世的学者. 争论的核心便是生态位这一抽象概念的明确定义和量化^[3,32-37]. 之后的 60 年中, 研究者遵循 Hutchinson 框架, 不断尝试寻找生态位概念的明确定义, 并由此发展出多个相关的流派. 本文介绍其中被广泛接受并被多数生态位模型作为理论基础的一个学术流派.

Hutchinson^[30]给出了较为明确的超体积生态位概念, “所有的能够允许物种无限期地存在的变量集合”, 但并未意识到这些变量间的差异. Colwell 和 Rangel 总结到, 在“*An Introduction to Population Ecology*”中, Hutchinson 用近 1/4 篇幅(60 页)详细分析了物种生态位的影响因素, 提出目前广泛使用的基础生态位(fundamental niche)和实际生态位(realized niche)等概念^[38,39]. 同时, 他认为 Grinnell 的生态位概念更偏重于物种与生物或非生物因子的关系, Elton 的概念则更加偏重于物种在生态位空间中的地位与角色. 两者各有侧重又互有交叉. 综合 Grinnell 和 Elton 的概念, Hutchinson 将影响生态位的因素分为消耗性的生物性变量(biotic variables)和非生物性变量(abiotic/scenopoetic variables). 其中, 前者主要指包括食物、饮用水、与巢穴相关的洞穴数目等在内的能与生物体产生能量与物质交换的变量; 后者主要是

与其他生态因素没有交互性的变量, 如温度和湿度等. Pulliam^[13]和 Soberón^[40]基于 Hutchinson 的理论, 将基础生态位(又称为哈钦森生态位, Hutchinson's niche)划分为格林内尔生态位(Grinnellian niche)和埃尔顿生态位(Eltonian niche)两种. 其中以大尺度衡量, 与生物体的生态和地理属性相关的非生物性变量决定的生态位, 称为格林内尔生态位^[13,40,41]; 而埃尔顿生态位则由生物性变量影响, 一般在小尺度范围内起作用(图 1)^[13,40]. 经过一系列的变迁, 格林内尔生态位和埃尔顿生态位概念的内涵发生了较大的变化, 使得生态位的概念更加明确, 更具可操作性.

与此同时, 关于生态位的讨论还集中于生物体在生态位空间中的表现与物种分布映射间的关系. 在原有的基础生态位概念基础上, 还发展出了现存基础生态位(existing fundamental niche, 又称潜在生态位, potential niche)和实际生态位. Jackson 和 Overpeck^[42]认为, 基础生态位是物种在理想的生态位空间中所能占据的最大空间, 是一个在多维空间中的超体积. 但这一空间在现实的地理空间中并没有办法一一对应. 某些条件的组合可能出现在历

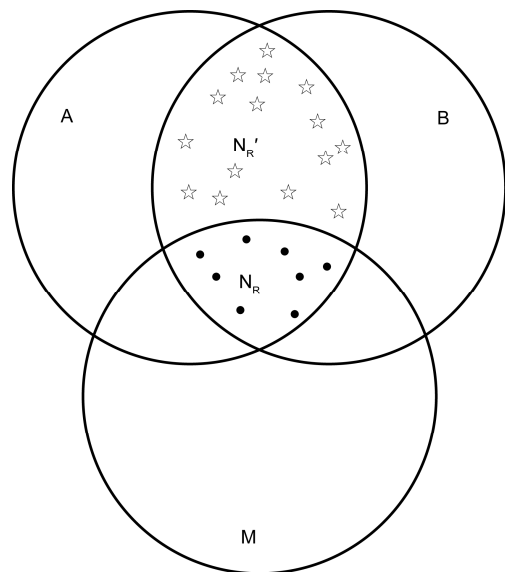


图 1 各种生态位概念在生态位空间中的关系

A: 由非生物性变量决定的基础生态位; B: 生物性变量; M: 物种的扩散能力(即物种可在 M 范围内任意扩散); N'_R : 由生物和非生物变量共同决定的物种潜在扩散的区域; N_R : 由于扩散能力的影响, 物种真实可扩散的区域. 星形符号和圆点示地理空间的坐标点在生态位空间中的映射; 圆点示物种实际分布的地理区间; 星形符号示物种受扩散能力的影响, 可能分布但尚未分布的地理区间

史或将来时间的某一节点, 或者在现实中根本无法存在^[7,43]. 而物种在现存生态空间中所能占据的理论上最大空间是基础生态位的子集, 可称之为潜在生态位, 这一概念后被 Peterson 等人^[44]重新变更为现存基础生态位. 而实际生态位(realized niche)是物种受种间竞争、地理隔离等多种因素的影响, 在现实条件下所占据的生态位空间, 是现存基础生态位的子集.

1.2 生态位的量化与建模

从 Hutchinson^[30]的超体积生态位提出开始, 就注定是一个正确但难以量化的概念. 在其诞生之后的 60 年中, 科学家不断从数学角度对其进行量化.

最初, 研究者基于实测数据分析生物体对环境变量的响应曲线(response curve), 探讨生态位在高维空间中的数学表达. Birch^[45-47]发现, 不同的甲虫(*Rhizopertha dorninica*, *Calandra oryzae* 等)对单一环境变量(温度)的反应曲线均为双侧不对称的类正态分布曲线, 而在二维空间中则是不规则的椭圆. 由此推断, 这些甲虫的基础生态位在高维生态位空间是一个不规则的超体积椭球体. Austin 等人^[48]利用新南威尔士桉树(*Eucalyptus rossii*, *E. dalrympleana* 和 *E. fastigata* 等)的数据也得到了类似的结果.

在实验性工作的基础上, 进一步尝试以数学方法寻找上述数据的普遍规律, 并构建相应的数学模型. 随着工作的深入, 发展出了一系列的生态位模型. 模型利用物种的已知分布点及其环境变量构成的样本数据, 分析样本数据在生态位空间的数学特征, 估计其在整个生态位空间的分布规律, 并将该规律映射到地理空间, 预测物种在更广泛区域的潜在分布.

以 BIOCLIM^[8]、栖息地分析(HABITAT)^[49]和主域分析(DOMAIN)^[50]为代表的环境包络(environmental envelope)理论是最早的生态位量化理论. 生态位在该理论中被认为是环境空间中由多个变量的极值组成的包络体, 通过已知分布点估计该包络体的边缘, 进而预测物种的潜在分布区域. 这一理论经过演化, 已经由最初的线性包络扩展为针对单个变量分析变化曲线并在不同维度上分别包络的复杂模型^[22,51-56], 产生了 ENFA^[9]等生态位模型. 随着数学模型与计算技术的发展, 更多的模糊数学与统计机器学习理论被融入这个行列中, 发展了更复杂的生态位模型. 其中以人工神经网络(artificial neural network, ANN)^[57]、支持向量机(support vector

machine, SVM)^[58]、GARP^[10]和 Maxent^[11,12]等为代表. 与前面的模型相比, 这些模型建模过程复杂, 不能很好地呈现生态位形状, 但统计准确率较高, 实际应用效果好^[59-61]. 此外, 尚有一类模型从数理统计的角度, 通过搜索已知样本点(物种分布点)与被预测的整体空间(研究区域)的统计学关系来预测物种的潜在分布区域^[1,62]. 该类算法以广义线性模型(generalized linear model, GLM)^[62,63]、广义可加模型(generalized additive model, GAM)^[5]和随机森林(random forest, RF)^[64,65]等为代表. 尽管该类算法强调建模过程旨在讨论已知分布点与未知区域的统计学关系, 并非针对生态位建模^[66,67], 但其目的也在于预测物种的潜在分布区域. 因此这类算法也可视为本领域的一个重要分支^[68,69].

2 生态位模型中存在的争论焦点

尽管广义的生态位模型已经发展了近 100 年, 但由于理论、数据与研究手段等方面的欠缺, 该领域尚处于起步阶段^[31]. 目前, 很多问题尚未有共识. 算法的唯一命名、建模空间以及由此产生的算法分类方式是争论焦点.

2.1 名称之争

关于本领域的命名有 3 个主要的流派: 生态位模型、物种分布模型(species distribution model, SDM)和物种栖息地模型(species habitat model). 命名之争非简单的名称之争, 其关键分歧在于回答“我们在做什么?”, 其根源在研究者对生态位概念的理解和定义的差异^[70,71].

由于最初的研究以预测物种的潜在分布为主, 因此物种分布模型是最早且最广泛被使用的命名. 至今仍有很多学者坚持从功能出发, 以简单原则命名为“物种分布模型”^[18,19,72-75]. 所有研究都起步于已知的样本点, 终止于物种的潜在分布区, 从而这种命名具有其合理性. 但这一流派并不完全排斥生态位概念, 也承认建模过程实际上是对生态位建模^[14,76].

然而, “分布”概念指代不清是这一流派最大的缺陷. Pulliam^[13]指出, 物种分布和生态位有一定的相关性, 但不等同. 一些物种(如迁徙中的动物)通常会出现在自身基础生态位以外的区域, 这些区域都应为该物种的分布地, 但这些物种只是路过, 并不在这些

地区居留^[13,77]. 因此, 如果认为算法的理论基础是生态位, 则会扩大基础生态位而导致预测失败. 故以 Phillips 等人^[11]的最大熵模型为代表的学者渐渐接受了另外一个说法——物种栖息地模型, 从而避免了“分布地”指代不清. 但物种分布模型这一流派的学者认为, 算法本身是直接对已知分布点建模, 不涉及生态位问题. 即使已知分布点超出生态位范围也是有生物学意义的, 因此坚持使用“物种分布模型”.

另一派学者认为, 不论是简单的环境包络模型, 还是复杂的统计学或机器学习模型, 主要探讨实际生态位在环境空间中的形状, 并在环境空间构建可以用数学公式表达的最优化分类面(optimal hyperplane)划分存在/不存在两种类型, 再利用分类面来推测基础生态位的可能形状^[78,79]. 而对物种分布地预测的工作只是生态位建模分析后反射到地理空间的结果. 因此, 本领域的工作应称为生态位模型, 物种分布预测只是副产品. 物种分布模型和物种栖息地模型是生态位模型的异名或误用. 但这并不代表在讨论中不能使用这两个名词, 而是要明确这两个名词所代表的生态学意义, 以便让读者明确讨论内容.

2.2 目标函数与建模空间

目标函数是指建模过程所关心的目标(建模空间)与相关的因素(环境变量)的函数关系. 建模空间具体来讲就是“模型的目标函数是基础生态位, 还是实际生态位”的问题. 这个争论源于用来建模的已知分布点数据与环境变量两组数据. 在经典生态位模型场景中(图 2), 每个物种均有基础生态位($\eta(A)$)和实际生态位($\eta(G_o)$). 所有的采样点均来自于 $\eta(G_o)$ 区域, 用这部分采样点的数据建模, 可得到预测结果 $\eta(\hat{G})$. $\eta(\hat{G})$ 与 $\eta(A)$, $\eta(G_o)$ 哪个更接近, 是本领域争论的焦点之一.

首先, 由于缺乏高效的大规模获取生物性变量的手段, 现在的建模工作大多利用非生物性变量(以气候变量为主)计算物种的适宜生存条件, 估计潜在分布区域. 从这个角度讲, 所有的算法应该是对格林内尔生态位建模. 另一方面, 由于生物变量和扩散能力的影响, 参与建模的分布点数据只存在于实际生态位空间. 从而, 利用实际生态位空间中的分布点配合影响基础生态位的非生物变量建模, 究竟是在哪个建模空间, 尚存有争议^[80].

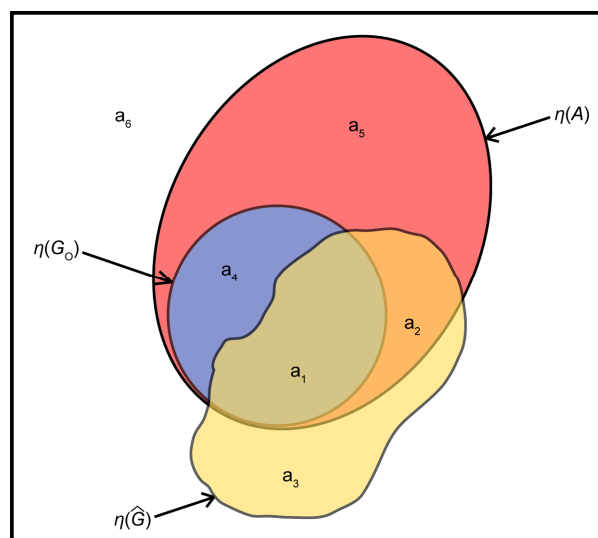


图 2 经典的生态位建模场景

红色: $\eta(A)$, 基础生态位; 蓝色: $\eta(G_o)$, 实际生态位; 黄色: $\eta(\hat{G})$, 模型的预测结果. 生态位空间被 $\eta(A)$, $\eta(G_o)$ 及 $\eta(\hat{G})$ 分割成的 6 个部分, 分别用 a_1 - a_6 表示

2.3 模型分类

目前常用的生态位模型超过 20 种. 各自有不同的理论基础、分析方式和数据需求. 有学者尝试按照理论基础将其分为基于包络理论、概率论理论、聚类算法和机器学习算法等几类^[81,82]; 也有按照负样本的处理方式不同分为仅需要正样本(presence only)、需要正负样本(presence-absence)和正样本与背景数据(presence-background) 3 类模型^[83-85]; 还有按模型作者的观点分为生态位模型、物种分布模型和物种栖息地模型 3 类^[70]. 然而, 这些分类方式都不是模型本质的区别. 有些模型同时跨越几个类型(例如, Maxent 同时包含概率论和机器学习理论, GARP 根据参数不同选择使用负样本或背景数据来建模等). 因此, 本文认为, 目前无法完全准确地将现有生态位模型进行分类, 也没有必要刻意而为之. 关键在于了解生态位模型的基本原理, 尝试通过生态位概念来解释模型的结果.

3 生态位模型的思考

绝大部分生态位模型均有对应的软件, 如 GARP 和 Maxent 等. 另外, 近些年还陆续发展出一些多模型集成系统, 如 openModeller^[86], BIOMOD^[69], Dis-

mo^[87], BIOENSEMBLES^[88]和 mMWeb^[89]等. 使用者能方便地利用这些工具完成数据分析和建模, 实现映射到地理空间等功能. 这直接导致近年来生态位模型相关研究的井喷式发展. 然而, 这些工具的出现也导致很多研究者沉迷于统计数据和解释结果, 却忽略了内涵的生态学问题.

3.1 明确研究问题的尺度、合理选择环境变量

目前生态位模型多建议在大尺度环境空间下使用^[13,40,79,90,91]. 其建模过程可以用来解释物种为什么可以生存在这样的环境条件下, 其结果能回答物种还可能生存在哪些环境条件下. 然而, 对于一些小尺度的埃尔顿生态位问题, 则表现得乏力^[92]. 例如, 川金丝猴(*Rhinopithecus roxellana*)的生态位建模结果显示, 其潜在分布区可能广布于 1400~3300 m^[93]. 但实际上, 在秦岭地区由于食物、植被、种间竞争或人类活动等的影响, 川金丝猴少见於低海拔地区^[94]. 这些因生物性变量影响的生态位变化属于埃尔顿生态位范畴^[90], 其影响规律不同于非生物性变量^[75,95], 还未能很好地借助生态位模型处理这类问题. 因此, 在使用生态位模型探讨研究对象的潜在分布区域时, 需要选择符合现有生态位模型原理、有生态学意义的变量.

由于观测手段的提高和网络普及, 研究者可以方便地获得各种环境图层^[96,97]. 然而, 并非参与建模的环境变量越多越好. Fernández 等人^[98]指出, 高维环境变量不能在所有情况下都提高模型准确率. 一些看似与生物分布强相关的变量(如海拔)也并不适用于生态位建模^[99].

一些研究者为了使自己的研究结果更具普遍性, 往往利用区域性数据来分析其研究对象在全球尺度的分布规律. 但研究区域的大小对生态位模型有着较大影响^[100,101]. 此外, 因研究区域扩大导致的计算量增加使得一些研究不得不通过减小环境图层的分辨率来平衡计算量, 缩短计算时间. 但是, 分辨率也是影响模型准确性的重要因素之一. 因此, 合理选择变量、研究区域, 以及如何运算速度和模型的准确率之间取得平衡, 是需要注意的一个关键问题.

3.2 在明确的生态位概念下采集与筛选数据

生态位模型经常被用于利用候鸟越冬地信息预测栖息地, 或者利用入侵物种原产地信息预测潜在

入侵区域. 这些研究尽管理论上可行, 但却存在较大的风险^[102,103]. 此类研究均有一个隐含的假设, 即物种在已知分布区(越冬地、原产地等)和潜在分布区(栖息地、入侵区域等)拥有相同的实际生态位. 然而, 真实情况往往与此相差甚远. 物种在自然界中由于竞争对手和扩散能力等差异, 在不同的分布区会占据不同的实际生态位^[104-106]. 这也是为何外来入侵生物能在原产地保持相对稳定的种群, 但在入侵地却会出现生态位转移(niche shift), 并爆发式地抢占更大的生存空间(生态位).

由于生态位转移现象的存在^[102,104], 生态位模型能否在不同地区间互用的问题已受到关注^[80], 并引发了一系列的讨论. 其焦点在于生态位模型是对基础生态位还是实际生态位建模. 如果是前者, 生态位模型可以在原产地和入侵地互用; 反之, 如果是对实际生态位建模, 则由于生态位转移的存在, 现有的生态位模型则不能应用于解决外来物种入侵和迁地保护等众多问题^[18]. 目前, 这个问题尚未有结论. 其中的争论焦点就是生态位的保守性(conservatism)与等价性(equivalency)^[103,104,107-110], 即物种的基础生态位是否会随着时间的变化而发生变化. 其中一方的观点认为, 基础生态位在小时间尺度上保持稳定, 在大时间尺度上缓慢变化^[103,107]. 而此观点正是目前生态位模型的理论基础, 即同一物种在不同分布区的基础生态位一致. 但是, 另一方面的研究则认为, 物种的基础生态位会随着其生活的群落不同而发生变化^[104]. 如果这一观点得到验证, 生态位模型的适用范围将只能局限在局地物种的分布预测, 而不能广泛地应用于外来种入侵等生存地迁移的情况.

抛开争论, 为了能够取得较好的结果, 在采集原始数据构建训练样本集时, 应尽量涵盖物种的所有种群, 寻找其在生态位空间能占据的最大空间. 基于此, 生态位模型才能准确估计基础生态位; 将基础生态位反射到地理空间时, 才能准确反映物种最大可能的潜在分布区域.

3.3 合理解释模型结果

尽管已经有大量的实验证明了生态位模型的准确性, 由于数据采集偏差和模型参数等的影响, 其结果会存在较大误差^[111]. 因此, 研究中需要在明确的生态位概念下对潜在分布区域进行合理划分: 哪些属于格林内尔生态位问题, 哪些是由于生物因素影

响导致的潜在分布区变小, 哪些是由于采样偏差导致的潜在分布区变大(分布点位于基础生态位以外)或变小(样本特征不足以反映总体特征). 只有明确了这些问题, 才能更好地解释和应用生态位模型的结果.

4 生态位模型的发展方向与挑战

尽管生态位建模工作已经有近 100 年的发展历程, 但真正意义上的发展实践却仅有二三十年. 其还是一个新兴的研究领域, 仍有很多亟待解决的问题. 本文在此重点阐述目前本领域热门的、讨论最激烈的若干问题, 这些问题同时也是生态位模型将来的发展方向与面临的挑战.

4.1 能否有一个万金油(silver bullet)的方法?

“没有免费的午餐”理论(no free lunch theorem, NFL)作为模型优化领域一个重要的基本理论, 认为任何一种优化算法的效果在包含所有可能性的目标函数空间中都可被证明是等效的^[112]. 尽管 Maxent 得到了广泛认可和较高的使用率, 并有取代其他算法的趋势, 但某个模型能否解决所有的问题, 这是需要慎重考虑的. 如果将理想的生态位空间看成是理论空间全集, 且在其中可以寻找到所有类型的生态位, 理论上每种生态位模型都只能处理部分特定的类型. 而从整体的生态位空间来讲, 任何一种模型的效果都是等效的, 且不优于随机模型. 因此, 现有的生态位模型都只能处理部分特定的案例, 有各自擅长或不擅长解决的问题.

与此同时, 建模所用的环境变量^[113]和参数会影响模型结果^[114,115]. 这些设定不仅需要使用者充分了解问题的特性, 还需熟悉模型参数的含义. 然而, 目前很多研究者缺乏对现有模型算法以及参数的了解, 通常通过文献来模仿他人工作. 他们在实际中利用所能搜集到的所有环境变量, 并使用算法的默认参数. 这会在很大程度上限制模型的适用范围和准确性.

另外, 模型的评价指标也是生态位模型中的重要问题^[116]. 目前的模型大都采用卡帕值(kappa value)或受试者工作特征(receiver operating characteristic, ROC)曲线下面积(area under curve, AUC)作为结果评价手段^[117-119]. 这些评价指标多被用于评价二值分类器的性能. 然而, 由于生态位模型处理的往往是没有

负样本的单值问题, 尽管有多种方式(如改变 ROC 曲线的坐标^[11,12]和 AUC 值的计算方法^[120]、利用单侧数据建模、对侧数据验证^[118]或引用可控的虚拟物种或虚拟环境变量^[83,121-123]等), 但都只从某个侧面反映了模型的部分效果. 因而, 这些指标在评价生态位模型优劣时显得有些力不从心^[11,61,120,124,125].

综上所述, 生态位模型领域从模型选择、参数设置和结果评价等方面都有待进一步完善和发展. 很多研究者已经意识到没有哪个模型能够解决所有的问题. 但碍于缺乏强有力的理论支持和辅助手段, 只能“被迫”盲从于前人的工作, 使用流行的模型和默认参数进行数据分析. 这也是目前科学软件使用过程中不建议的做法^[126,127]. 因此, 建立一个从原始数据分析开始, 包括从环境变量筛选、模型选择、参数配置、结果阈值选择直至结果评价在内的全方面的辅助体系, 是一项亟待解决、也是意义非凡的工作.

4.2 简单和复杂的生态位模型孰优孰劣

通常认为, 基础生态位在生态位空间是有一定规则的, 其形状能够用数学公式表达. 但由于各种因素的影响, 无法在现实环境中找到生态位空间中所有点, 即无法找到包含所有因素的各种组合的全集空间. 而自然界存在的各种因素组合, 只是生态空间中的一个时间切面. 现实空间的不完整性使得基础生态位只存在于理论空间, 而其子集(现存基础生态位)必然是一个无规则或难以用现有数学理论准确表达的复杂形状. 现存基础生态位的复杂性可能会导致实际生态位的复杂性. 用来建模的样本数据又均来自于实际生态位, 且存在各种采样偏差^[128]. 因此, 大部分研究者认为, 利用实际分布点数据建模得到的结果必然是生态位空间中复杂的多面体, 且多面体的复杂程度是决定模型结果准确性的重要因素. 在样本空间中, 简单模型的准确率低、可传递性高; 而复杂模型恰好相反, 准确率高、可传递性差^[80,114,118,129]. 因此, 如何在模型的可传递性和准确率之间找到平衡点, 是生态位模型一个重要的研究方向. 如图 2 所示, 在 a_3 足够小的前提下, 如果讨论的是外来物种的潜在入侵区域或疾病的潜在传播范围等问题时, 建模的目标函数为基础生态位, 则理想结果应是正确预测的部分(a_1+a_2)较大(对应于较小的(a_4+a_5)); 反之, 如果讨论的问题是濒危物种的保护和保护区建设等, 目标函数为实际生态位, 则只需要 a_4 较小即可. 各种

模型对于不同生态位类型的物种来说, 其预测基础生态位和实际生态位的能力是不同的. 因此, 针对具体的问题需选择合适的模型是现实需求. 从前的研究更多地集中在生态位理论研讨、模型的算法分析和准确率评价等方面. 最近的一两年中, 讨论模型结果与生态位关系的工作逐渐被重视.

4.3 在生态位模型中考虑人类活动的影响

人类活动已经成为生物进化的一个重要驱动力. 同时, 人类活动也是影响生物分布的重要因素, 是物种实现生态位的关键影响因子. 目前, 有些生态位模型研究尝试考虑人类活动对物种分布的影响. 例如, 在模拟中考虑国民生产总值及人口密度^[130]. 但是, 仅这样做还不够. 人类活动可以完全改变物种的栖息地特征^[131-133]. 青藏高原草甸原本是藏野驴(*Equus kiang*)、野牦牛(*Bos gruniens*)、藏羚(*Pantholops hodgsonii*)、藏原羚(*Procapra picticaudata*)、白唇鹿(*Cervus albirostris*)、普氏原羚(*Procapra przewalskii*)和岩羊(*Pseudois nayaur*)等的栖息地. 然而, 随着人口和放牧牲畜的增长, 那些野生有蹄类原有的栖息地被草食家畜占据, 而野生有蹄类被挤压到草食家畜不能利用的边缘生境^[134-137]. 于是, 生态位模型预测的结果显示, 在青藏高原的栖息地中, 上述野生有蹄类动物现大都没有适宜分布区域^[136,138]. 另一个例子是在西双版纳, 大片的热带雨林被砍伐后种植橡胶, 原有的物种多样性被单一橡胶种植林所取代. 人类管理的橡胶种植园实现了人类对生态系统初级生产力的最大利用, 但是, 热带雨林的野生动物生态位丧失了^[139]. 当物种历史分布点的植被、生态系统已

经发生变化时, 如果仅从非生物的环境因子预测, 只能得到热带雨林野生动物的潜在分布区信息, 而得不到实际分布区的信息, 而后者在生物地理研究和物种保护管理中更重要. 此外, 人类为一些野生动物创造了栖息地, 如城市、居民点为一些野生动物提供了食物、饮水和隐蔽场所. 预测这些野生动物的分布时, 应考虑人类社会为这些野生动物创造的生态位, 即扩大了物种的耐受生态位(*tolerance niche*)^[77]. 因此, 在未来的生态位模型研究中, 综合考察人类活动对物种生态位的影响是一个重要的方向^[140,141].

5 结束语

对生态位在理论与现实空间中的几何形状、物理意义以及如何将理论应用到真实的数据分析中解释实际问题, 一直是全球学者共同努力的方向. 自身的高度复杂性、发展时间短等因素, 导致这个领域至今尚存在很多争论和疑问, 甚至在基本概念方面还有分歧. 但随着生态位理论的完善、原始数据的积累和采集手段的改进、建模方法的成熟和计算技术的发展, 经过几代科学家的不断努力, 生态位模型将能更合理地发现和解释各种自然现象.

最近一期美国国家科学院院刊的推荐文章指出, 在生态学领域中公式越多的文章被引用频次越低. 也就是说, 研究者更喜欢引用实验性文章而不是理论性文章^[142]. 这是因为理论太过抽象而脱离实践, 还是实践往往缺乏思考而盲从于前人? 这个问题需要谨慎考虑.

致谢 本文得到了堪萨斯大学的 A. Townsend Peterson 教授和 Jorge Soberón 教授的悉心指导, 特别是在生态位理论方面给予了非常大的帮助. 同时, 感谢中国科学院动物研究所蒋志刚研究员、北京师范大学张大勇教授和张全国教授提出的宝贵意见.

参考文献

- 1 Guisan A, Zimmermann N E. Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecol Model*, 2000, 135: 147-186
- 2 Peterson A T. Uses and requirements of ecological niche models and related distributional models. *Biodivers Inform*, 2006, 3: 59-72
- 3 Green R H. A multivariate statistical approach to the Hutchinsonian niche: bivalve molluscs of central Canada. *Ecology*, 1971, 52: 544-556
- 4 Austin M P. Spatial prediction of species distribution: an interface between ecological theory and statistical modelling. *Ecol Model*, 2002, 157: 101-118

- 5 Guisan A, Thuiller W. Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. *Ecol Lett*, 2005, 8: 993–1009
- 6 Grinnell J. Barriers to distribution as regards birds and mammals. *Am Nat*, 1914, 48: 248–254
- 7 Elith J, Leathwick J R. Species distribution models: ecological explanation and prediction across space and time. *Annu Rev Ecol Evol Syst*, 2009, 40: 677–697
- 8 Busby J. BIOCLIM—a bioclimate analysis and prediction system. *Plant Prot Quart*, 1991, 6: 8–9
- 9 Hirzel A H, Hausser J, Chessel D, et al. Ecological niche factor analysis: how to compute habitat-suitability maps without absence data. *Ecology*, 2002, 83: 2027–2036
- 10 Stockwell D, Peters D. The GARP modelling system: problems and solutions to automated spatial prediction. *Int J Geogr Inf Sci*, 1998, 13: 143–158
- 11 Phillips S J, Dudík M, Schapire R E. A maximum entropy approach to species distribution modeling. *Proceedings of the Twenty-First International Conference on Machine Learning*. New York: Association for Computing Machinery, 2004. 83
- 12 Phillips S J, Anderson R P, Schapire R E. Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecol Model*, 2006, 190: 231–259
- 13 Pulliam H R. On the relationship between niche and distribution. *Ecol Lett*, 2000, 3: 349–361
- 14 Sobek-Swant S, Kluza D A, Cuddington K, et al. Potential distribution of emerald ash borer: what can we learn from ecological niche models using Maxent and GARP? *Forest Ecol Manag*, 2012, 281: 23–31
- 15 Monahan W B, Tingley M W. Niche tracking and rapid establishment of distributional equilibrium in the house sparrow show potential responsiveness of species to climate change. *PLoS ONE*, 2012, 7: e42097
- 16 Taylor S, Kumar L, Reid N. Impacts of climate change and land-use on the potential distribution of an invasive weed: a case study of *Lantana camara* in Australia. *Weed Res*, 2012, 52: 391–401
- 17 Ebeling S K, Welk E, Auge H, et al. Predicting the spread of an invasive plant: combining experiments and ecological niche model. *Ecography*, 2008, 31: 709–719
- 18 Václavík T, Meentemeyer R K. Invasive species distribution modeling (iSDM): are absence data and dispersal constraints needed to predict actual distributions? *Ecol Model*, 2009, 220: 3248–3258
- 19 Gallien L, Douzet R, Pratte S, et al. Invasive species distribution models—how violating the equilibrium assumption can create new insights. *Glob Ecol Biogeogr*, 2012, 21: 1126–1136
- 20 Peterson A T, Martínez-Campos C, Nakazawa Y, et al. Time-specific ecological niche modeling predicts spatial dynamics of vector insects and human dengue cases. *T Roy Soc Trop Med H*, 2005, 99: 647–655
- 21 Costa J, Peterson A T. Ecological niche modeling as a tool for understanding distributions and interactions of vectors, hosts, and etiologic agents of Chagas disease. *Adv Exp Med Biol*, 2012, 710: 59–70
- 22 Pearson R G, Dawson T P. Predicting the impacts of climate change on the distribution of species: are bioclimate envelope models useful? *Glob Ecol Biogeogr*, 2003, 12: 361–371
- 23 Swab R M, Regan H M, Keith D A, et al. Niche models tell half the story: spatial context and life-history traits influence species responses to global change. *J Biogeogr*, 2012, 39: 1266–1277
- 24 Kozak K H, Graham C H, Wiens J J. Integrating GIS-based environmental data into evolutionary biology. *Trends Ecol Evol*, 2008, 23: 141–148
- 25 Doherty P, Guo Q, Alvarez O. Expert versus machine: a comparison of two suitability models for emergency helicopter landing areas in Yosemite National Park. *Prof Geographer*, 2013, 65: 466–481
- 26 Grinnell J. The niche-relationships of the California Thrasher. *The Auk*, 1917, 34: 427–433
- 27 Grinnell J. Geography and evolution. *Ecology*, 1924, 5: 225–229
- 28 Grinnell J. Presence and Absence of Animals. Berkeley: University of California Chronicle Press, 1928
- 29 Elton C S. Animal Ecology. Chicago: University of Chicago Press, 1927
- 30 Hutchinson G E. Concluding remarks. *Cold Spring Harb Sym*, 1957, 22: 415–427
- 31 Jiménez-Valverde A, Lobo J M, Hortal J. Not as good as they seem: the importance of concepts in species distribution modelling. *Divers Distrib*, 2008, 14: 885–890
- 32 Udvardy M F D. Notes on the ecological concepts of habitat, biotope and niche. *Ecology*, 1959, 40: 725–728
- 33 Vandermeer J H. Niche theory. *Annu Rev Ecol Syst*, 1972, 3: 107–132
- 34 Whittaker R H, Levin S A, Root R B. Niche, habitat, and ecotope. *Am Nat*, 1973, 107: 321–338
- 35 Stevenson B G. The Hutchinsonian niche: multivariate statistical analysis of dung beetle niches. *Coleopt Bull*, 1982, 36: 246–249
- 36 Litvak M K, Hansell R I C. A community perspective on the multidimensional niche. *J Anim Ecol*, 1990, 59: 931–940
- 37 Leibold M A. The niche concept revisited: mechanistic models and community context. *Ecology*, 1995, 76: 1371–1382

- 38 Hutchinson G E. An Introduction to Population Ecology. New Haven: Yale University Press, 1978
- 39 Colwell R K, Rangel T F. Hutchinson's duality: the once and future niche. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2009, 106: 19651–19658
- 40 Soberón J. Grinnellian and Eltonian niches and geographic distributions of species. *Ecol Lett*, 2007, 10: 1115–1123
- 41 James F C, Johnston R F, Wamer N O, et al. The Grinnellian niche of the wood thrush. *Am Nat*, 1984, 124: 17–47
- 42 Jackson S T, Overpeck J T. Responses of plant populations and communities to environmental changes of the late Quaternary. *Paleobiology*, 2000, 26: 194–220
- 43 Glor R E, Warren D. Testing ecological explanations for biogeographic boundaries. *Evolution*, 2011, 65: 673–683
- 44 Peterson A T, Soberón J, Pearson R G, et al. *Ecological Niches and Geographic Distributions*. Monographs in Population Biology. Princeton and Oxford: Princeton University, 2011
- 45 Birch L C. Experimental background to the study of the distribution and abundance of insects: III. The relation between innate capacity for increase and survival of different species of beetles living together on the same food. *Evolution*, 1953, 7: 136–144
- 46 Birch L C. Experimental background to the study of the distribution and abundance of insects: II. The relation between innate capacity for increase in numbers and the abundance of three grain beetles in experimental populations. *Ecology*, 1953, 34: 712–726
- 47 Birch L C. Experimental background to the study of the distribution and abundance of insects: I. The influence of temperature, moisture and food on the innate capacity for increase of three grain beetles. *Ecology*, 1953, 34: 698–711
- 48 Austin M P, Cunningham R B, Fleming P M. New approaches to direct gradient analysis using environmental scalars and statistical curve-fitting procedures. *Plant Ecol*, 1984, 55: 11–27
- 49 Walker P A, Cocks K D. HABITAT: a procedure for modelling a disjoint environmental envelope for a plant or animal species. *Glob Ecol Biogeogr Lett*, 1991, 1: 108–118
- 50 Carpenter G, Gillison A N, Winter J. DOMAIN: a flexible modelling procedure for mapping potential distributions of plants and animals. *Biodivers Conserv*, 1993, 2: 667–680
- 51 Heikkinen R K, Luoto M, Araújo M B, et al. Methods and uncertainties in bioclimatic envelope modelling under climate change. *Prog Phys Geog*, 2006, 30: 751–777
- 52 Mbogga M S, Wang X, Hamann A. Bioclimate envelope model predictions for natural resource management: dealing with uncertainty. *J Appl Ecol*, 2010, 47: 731–740
- 53 Hampe A. Bioclimate envelope models: what they detect and what they hide. *Glob Ecol Biogeogr*, 2004, 13: 469–471
- 54 Pearson R G, Dawson T P. Bioclimate envelope models: what they detect and what they hide—response to Hampe (2004). *Glob Ecol Biogeogr*, 2004, 13: 471–473
- 55 Luoto M, Pöyry J, Heikkinen R K, et al. Uncertainty of bioclimate envelope models based on the geographical distribution of species. *Glob Ecol Biogeogr*, 2005, 14: 575–584
- 56 Huntley B, Barnard P, Altwegg R, et al. Beyond bioclimatic envelopes: dynamic species' range and abundance modelling in the context of climatic change. *Ecography*, 2010, 33: 621–626
- 57 Tarroso P, Carvalho S B, Brito J C. Simapse—simulation maps for ecological niche modelling. *Methods Ecol Evol*, 2012, 3: 787–791
- 58 Drake J M, Randin C, Guisan A. Modelling ecological niches with support vector machines. *J Appl Ecol*, 2006, 43: 424–432
- 59 Tsoar A, Allouche O, Steinitz O, et al. A comparative evaluation of presence—only methods for modelling species distribution. *Divers Distrib*, 2007, 13: 397–405
- 60 Olden J D, Lawler J J, Poff N L. Machine learning methods without tears: a primer for ecologists. *Q Rev Biol*, 2008, 83: 171–193
- 61 Godsoe W. Are comparisons of species distribution models biased? Are they biologically meaningful? *Ecography*, 2012, 35: 769–779
- 62 Guisan A, Edwards T C, Hastie T. Generalized linear and generalized additive models in studies of species distributions: setting the scene. *Ecol Model*, 2002, 157: 89–100
- 63 Bolker B M, Brooks M E, Clark C J, et al. Generalized linear mixed models: a practical guide for ecology and evolution. *Trends Ecol Evol*, 2009, 24: 127–135
- 64 Prasad A, Iverson L, Liaw A. Newer classification and regression tree techniques: bagging and random forests for ecological prediction. *Ecosystems*, 2006, 9: 181–199
- 65 Cutler D R, Edwards Jr T C, Beard K H, et al. Random forests for classification in ecology. *Ecology*, 2007, 88: 2783–2792
- 66 Austin M. Species distribution models and ecological theory: a critical assessment and some possible new approaches. *Ecol Model*, 2007, 200: 1–19
- 67 Godsoe W. I can't define the niche but I know it when I see it: a formal link between statistical theory and the ecological niche. *Oikos*, 2010, 119: 53–60
- 68 Franklin J, Miller J A. *Mapping Species Distributions: Spatial Inference and Prediction*. Cambridge: Cambridge University Press, 2009
- 69 Thuiller W, Lafourcade B, Engler R, et al. BIOMOD—platform for ensemble forecasting of species distributions. *Ecography*, 2009, 32:

- 369–373
- 70 Kearney M. Habitat, environment and niche: what are we modelling? *Oikos*, 2006, 115: 186–191
- 71 Peterson A T, Soberón J. Species distribution modeling and ecological niche modeling: getting the concepts right. *Nat Conservacao*, 2012, 10: 102–107
- 72 Stockwell D R B, Peterson A T. Effects of sample size on accuracy of species distribution models. *Ecol Model*, 2002, 148: 1–13
- 73 Miller J. Species distribution modeling. *Geography Compass*, 2010, 4: 490–509
- 74 Miller J A. Species distribution models: spatial autocorrelation and non-stationarity. *Prog Phys Geog*, 2013, 37: 161–177
- 75 Linder P, Bykova O, Dyke J, et al. Biotic modifiers, environmental modulation and species distribution models. *J Biogeogr*, 2012, 39: 2179–2190
- 76 Bentlage B, Shcheglovitova M. NichePy: modular tools for estimating the similarity of ecological niche and species distribution models. *Methods Ecol Evol*, 2012, 3: 484–489
- 77 Sax D F, Early R, Bellemare J. Niche syndromes, species extinction risks, and management under climate change. *Trends Ecol Evol*, 2013, doi: 10.1016/j.tree.2013.05.010
- 78 Peterson A T. Ecological niche modeling and spatial patterns of disease transmission. *Emerg Infect Dis*, 2006, 12: 1822–1826
- 79 Soberón J, Nakamura M. Niches and distributional areas: concepts, methods, and assumptions. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2009, 106: 19644–19650
- 80 Randin C F, Dirnböck T, Dullinger S, et al. Are niche-based species distribution models transferable in space? *J Biogeogr*, 2006, 33: 1689–1703
- 81 乔慧捷. 物种潜在分布区模型构建与评价方法. 博士学位论文. 北京: 中国科学院研究生院, 2010
- 82 Rangel T F, Loyola R D. Labeling ecological niche models. *Nat Conservacao*, 2012, 10: 119–126
- 83 Elith J, Graham C H. Do they? How do they? Why do they differ? On finding reasons for differing performances of species distribution models. *Ecography*, 2009, 32: 66–77
- 84 Brotons L, Thuiller W, Araújo M B, et al. Presence-absence versus presence-only modelling methods for predicting bird habitat suitability. *Ecography*, 2004, 27: 437–448
- 85 Phillips S J, Dudík M, Elith J, et al. Sample selection bias and presence-only distribution models: implications for background and pseudo-absence data. *Ecol Appl*, 2009, 19: 181–197
- 86 Muñoz M E S, Giovanni R, Siqueira M F, et al. openModeller: a generic approach to species' potential distribution modelling. *GeoInformatica*, 2011, 15: 111–135
- 87 Hijmans R J, Phillips S, Leathwick J, et al. dismo: Species distribution modeling. R package version 0.7-17, 2012
- 88 Diniz-Filho J A F, Mauricio Bini L, Fernando Rangel T, et al. Partitioning and mapping uncertainties in ensembles of forecasts of species turnover under climate change. *Ecography*, 2009, 32: 897–906
- 89 Qiao H, Lin C, Ji L, et al. mMWeb—an online platform for employing multiple ecological niche modeling algorithms. *PLoS ONE*, 2012, 7: e43327
- 90 Holt R D. Bringing the Hutchinsonian niche into the 21st century: ecological and evolutionary perspectives. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2009, 106: 19659–19665
- 91 Kearney M R, Matzelle A, Helmuth B. Biomechanics meets the ecological niche: the importance of temporal data resolution. *J Exp Biol*, 2012, 215: 922–933
- 92 Gotelli N J, Anderson M J, Arita H T, et al. Patterns and causes of species richness: a general simulation model for macroecology. *Ecol Lett*, 2009, 12: 873–886
- 93 Su Y, Ren R, Yan K, et al. Preliminary survey of the home range and ranging behavior of golden monkeys (*Rhinopithecus roxellana*) in Shennongjia National Natural Reserve, Hubei, China. In: Jablonski N G, ed. *The Natural History of the Dous and Snub-nosed Monkeys*. Singapore: World Scientific Publishing Company, 1998. 279–288
- 94 Li B, Pan R, Oxnard C E. Extinction of snub-nosed monkeys in China during the past 400 years. *Int J Primatol*, 2002, 23: 1227–1244
- 95 Wisz M S, Pottier J, Kissling W D, et al. The role of biotic interactions in shaping distributions and realised assemblages of species: implications for species distribution modelling. *Biol Rev*, 2013, 88: 15–30
- 96 Feilhauer H, He K S, Rocchini D. Modeling species distribution using niche-based proxies derived from composite bioclimatic variables and MODIS NDVI. *Remote Sens*, 2012, 4: 2057–2075
- 97 Hijmans R J, Cameron S E, Parra J L, et al. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *Int J Climatol*, 2005, 25: 1965–1978
- 98 Fernández M, Hamilton H, Alvarez O, et al. Does adding multi-scale climatic variability improve our capacity to explain niche transferability in invasive species? *Ecol Model*, 2012, 246: 60–67

- 99 Hof A R, Jansson R, Nilsson C. The usefulness of elevation as a predictor variable in species distribution modelling. *Ecol Model*, 2012, 246: 86–90
- 100 Barve N, Barve V, Jiménez-Valverde A, et al. The crucial role of the accessible area in ecological niche modeling and species distribution modeling. *Ecol Model*, 2011, 222: 1810–1819
- 101 Acevedo P, Jiménez-Valverde A, Lobo J M, et al. Delimiting the geographical background in species distribution modelling. *J Biogeogr*, 2012, 39: 1383–1390
- 102 Soberón J, Peterson A T. Ecological niche shifts and environmental space anisotropy: a cautionary note. *Rev Mex Biodivers*, 2011, 82: 1348–1355
- 103 Peterson A, Soberón J, Sánchez-Cordero V. Conservatism of ecological niches in evolutionary time. *Science*, 1999, 285: 1265–1267
- 104 Broennimann O, Treier U A, Müller-Schärer H, et al. Evidence of climatic niche shift during biological invasion. *Ecol Lett*, 2007, 10: 701–709
- 105 Medley K A. Niche shifts during the global invasion of the Asian tiger mosquito, *Aedes albopictus* Skuse (*Culicidae*), revealed by reciprocal distribution models. *Glob Ecol Biogeogr*, 2010, 19: 122–133
- 106 Fitzpatrick B, Fordyce J, Gavrilets S. Pattern, process and geographic modes of speciation. *J Evolution Biol*, 2009, 22: 2342–2347
- 107 Peterson A T. Ecological niche conservatism: a time-structured review of evidence. *J Biogeogr*, 2011, 38: 817–827
- 108 Warren D L, Glor R E, Turelli M. Environmental niche equivalency versus conservatism: quantitative approaches to niche evolution. *Evolution*, 2008, 62: 2868–2883
- 109 Wiens J J, Graham C H. Niche conservatism: integrating evolution, ecology, and conservation biology. *Annu Rev Ecol Evol Syst*, 2005, 36: 519–539
- 110 Graham C H, Ron S R, Santos J C, et al. Integrating phylogenetics and environmental niche models to explore speciation mechanisms in dendrobatid frogs. *Evolution*, 2004, 58: 1781–1793
- 111 Bystrakova N, Peregrin M, Erkens R H J, et al. Sampling bias in geographic and environmental space and its effect on the predictive power of species distribution models. *Syst Biodivers*, 2012, 10: 305–315
- 112 Wolpert D H, Macready W G. No free lunch theorems for optimization. *IEEE Trans Evol Comput*, 1997, 1: 67–82
- 113 Sheppard C S, Gonzalez-Andujar J. How does selection of climate variables affect predictions of species distributions? A case study of three new weeds in New Zealand. *Weed Res*, 2013, 53: 259–268
- 114 Peterson A T, Papes M, Eaton M. Transferability and model evaluation in ecological niche modeling: a comparison of GARP and Maxent. *Ecography*, 2007, 30: 550–560
- 115 Schymanski S J, Dormann C F, Cabral J, et al. Process, correlation and parameter fitting in species distribution models: a response to Kriticos et al. *J Biogeogr*, 2013, 40: 612–613
- 116 Li W, Guo Q. How to assess the prediction accuracy of species presence-absence models without absence data? *Ecography*, 2013, 36: 788–799
- 117 McPherson J, Jetz W. Effects of species' ecology on the accuracy of distribution models. *Ecography*, 2007, 30: 135–151
- 118 Heikkinen R K, Marmion M, Luoto M. Does the interpolation accuracy of species distribution models come at the expense of transferability? *Ecography*, 2012, 35: 276–288
- 119 Hernandez P A, Graham C H, Master L L, et al. The effect of sample size and species characteristics on performance of different species distribution modeling methods. *Ecography*, 2006, 29: 773–785
- 120 Peterson A T, Papes M, Soberón J. Rethinking receiver operating characteristic analysis applications in ecological niche modeling. *Ecol Model*, 2008, 213: 63–72
- 121 Barbet-Massin M, Jiguet F, Albert C H, et al. Selecting pseudo-absences for species distribution models: how, where and how many? *Methods Ecol Evol*, 2012, 3: 327–338
- 122 Hirzel A H, Helfer V, Metral F. Assessing habitat-suitability models with a virtual species. *Ecol Model*, 2001, 145: 111–121
- 123 Godsoe W. Regional variation exaggerates ecological divergence in niche models. *Syst Biol*, 2010, 59: 298–306
- 124 Lobo J M, Jiménez-Valverde A, Hortal J. The uncertain nature of absences and their importance in species distribution modelling. *Ecography*, 2010, 33: 103–114
- 125 Lobo J M, Jiménez-Valverde A, Real R. AUC: a misleading measure of the performance of predictive distribution models. *Glob Ecol Biogeogr*, 2008, 17: 145–151
- 126 Morin A, Urban J, Adams P, et al. Shining light into black boxes. *Science*, 2012, 336: 159–160
- 127 Joppa L N, McInerney G, Harper R, et al. Troubling trends in scientific software use. *Science*, 2013, 340: 814–815
- 128 Syfert M M, Smith M J, Coomes D A. The effects of sampling bias and model complexity on the predictive performance of MaxEnt species distribution models. *PLoS ONE*, 2013, 8: e55158

- 129 Warren D L, Seifert S N. Ecological niche modeling in Maxent: the importance of model complexity and the performance of model selection criteria. *Ecol Appl*, 2011, 21: 335–342
- 130 Hu J, Jiang Z. Predicting the potential distribution of the endangered Przewalski's gazelle. *J Zool*, 2010, 282: 54–63
- 131 Acevedo P, Cassinello J, Gortazar C. The Iberian ibex is under an expansion trend but displaced to suboptimal habitats by the presence of extensive goat livestock in central Spain. In: Hawksworth D L, Bull A T, eds. *Biodiversity and Conservation in Europe*. Dordrecht: Springer Netherlands, 2008. 119–134
- 132 Acevedo P, Ward A I, Real R, et al. Assessing biogeographical relationships of ecologically related species using favourability functions: a case study on British deer. *Divers Distrib*, 2010, 16: 515–528
- 133 Thuiller W, Broennimann O, Hughes G, et al. Vulnerability of African mammals to anthropogenic climate change under conservative land transformation assumptions. *Glob Change Biol*, 2006, 12: 424–440
- 134 Schaller G B. *Wildlife of the Tibetan Steppe*. Chicago and London: University of Chicago Press, 1998
- 135 蒋志刚. 中国普氏原羚. 北京: 中国林业出版社, 2004
- 136 Hu J, Ping X, Cai J, et al. Do local communities support the conservation of endangered Przewalski's gazelle? *Eur J Wildlife Res*, 2010, 56: 551–560
- 137 Mallon D P, Zhigang J. Grazers on the plains: challenges and prospects for large herbivores in Central Asia. *J Appl Ecol*, 2009, 46: 516–519
- 138 Hu J, Jiang Z. Detecting the potential sympatric range and niche divergence between Asian endemic ungulates of *Procapra*. *Naturwissenschaften*, 2012, 99: 553–565
- 139 Zhang M, Zhou Z, Chen W, et al. Using species distribution modeling to improve conservation and land use planning of Yunnan, China. *Biol Conserv*, 2012, 153: 257–264
- 140 Burton A C, Sam M K, Balangtaa C, et al. Hierarchical multi-species modeling of carnivore responses to hunting, habitat and prey in a West African protected area. *PLoS ONE*, 2012, 7: e38007
- 141 Paudel P, Kindlmann P. Human disturbance is a major determinant of wildlife distribution in Himalayan midhill landscapes of Nepal. *Anim Conserv*, 2012, 15: 283–293
- 142 Fawcett T W, Higginson A D. Heavy use of equations impedes communication among biologists. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2012, 109: 11735–11739

Theoretical Basis, Future Directions, and Challenges for Ecological Niche Models

QIAO HuiJie¹, HU JunHua² & HUANG JiHong³

1 Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China;

2 Chengdu Institute of Biology, Chinese Academy of Sciences, Chengdu 610041, China;

3 Institute of Forest Ecology, Environment and Protection, Chinese Academy of Forestry, Beijing 100091, China

Based on ecological niche theory, ecological niche models (ENMs) apply statistical and machine learning theories to analyze occurrence data and to build character functions that estimate the possible shape of the realized niche of the species within the niche space. In the last two decades, the use of ENMs to predict the potential distribution of species or to quantify niche similarity has become increasingly important in the fields of ecology, biogeography and evolutionary biology. Proceeding from the concept of the ecological niche, this article discusses the theoretical basis of ENMs in detail, and outlines the debate on the implementation and interpretation of ENMs currently. Additionally, we address important issues that need attention when ecologists work with ENMs, and identify relevant issues, challenges and future research directions in this field. Particularly, we recommend that anthropogenic influences on the ecological niche of species should be considered in the future. Finally, we hope the viewpoints and debates involved in this paper can resonate among the ecologists.

niche theory, space scale, Hutchinson niche, niche transferability, impact of human activity

doi: 10.1360/052013-192