

DOI: 10.5846/stxb201803020413

李文庆, 徐洲锋, 史鸣明, 陈家辉. 不同气候情景下四子柳的亚洲潜在地理分布格局变化预测. 生态学报, 2019, 39(9): - .

Li W Q, Xu Z F, Shi M M, Chen J H. Prediction of potential geographical distribution patterns of *Salix tetrasperma* Roxb. in Asia under different climate scenarios. Acta Ecologica Sinica, 2019, 39(9): - .

不同气候情景下四子柳的亚洲潜在地理分布格局变化预测

李文庆¹, 徐洲锋^{1,2}, 史鸣明¹, 陈家辉^{1,*}

1 中国科学院昆明植物研究所, 中国科学院东亚植物多样性与生物地理学重点实验室, 昆明 650201

2 西南林业大学林学院, 昆明 650224

摘要: 四子柳 (*Salix tetrasperma* Roxb.) 为杨柳科柳属为数不多的分布区扩展到热带的物种之一, 广泛分布于华南和东南亚地区, 但其生境破碎化较为严重。该物种具有较高的园林绿化价值和生态价值, 预测不同气候情景下该物种的地理分布将为四子柳的资源开发和合理利用乃至柳属的起源和分化研究提供重要的科学依据。利用四子柳全面且精确的分布信息和高分辨率环境数据, 基于 Maxent 模型和 ArcGIS 空间分析, 构建其末次间冰期、末次盛冰期、当代以及未来 (2050, 2070) 的潜在空间分布格局, 评价环境因子对分布模型的重要性, 定量确定未来受到威胁的适宜生境区域和面积。结果表明, 四子柳目前的适宜生境面积为 $234.65 \times 10^4 \text{ km}^2$, 主要位于东亚、南亚和东南亚的热带地区, 气温年较差和年均降水量是限制其分布的主要环境因子。总体而言, 从冰期至未来, 四子柳的分布中心有南北往返迁移的趋势。四子柳在末次盛冰期时向西北方向扩张并开始出现于热带地区, 表明该物种开始适应热带气候, 进入全新世中期以后种群收缩并退缩到云贵高原的河谷地区和印度尼西亚的平原区域。随着全球气候变暖, 在不同二氧化碳浓度路径下 2050 年和 2070 年四子柳的潜在适生境有可能破碎化增加, 建议对缅甸东部及中部成片减少的边缘群体进行实时监测。

关键词: 最大熵模型; 四子柳; 气候变化; 适宜生境

Prediction of potential geographical distribution patterns of *Salix tetrasperma* Roxb. in Asia under different climate scenarios

LI Wenqing¹, XU Zhoufeng^{1,2}, SHI Mingming¹, CHEN Jiahui^{1,*}

1 Key Laboratory for Plant Diversity and Biogeography of East Asia, Kunming Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Kunming 650201, China

2 College of Forestry, Southwest Forestry University, Kunming 650224, China

Abstract: *Salix tetrasperma* Roxb. is one of the few species of the genus *Salix* L. and family Salicaceae with a distribution area extending to the tropical zone. This species has a high landscaping and ecological value, and is distributed widely in south China and southeast Asia, but its habitat is highly fragmented. A prediction of the impact of climate change on the distribution of this species will facilitate the rational utilization of germplasm resources of *S. tetrasperma*, as well as research into the biodiversity of *Salix*. Based on comprehensive and accurate distribution records and high-resolution environmental data, we modeled the potential range of *S. tetrasperma* during the Last Inter Glacial (LIG), Last Glacial Maximum (LGM), current, and future (2050, 2070) periods. We evaluated the importance of environmental factors in shaping the species' distribution, and quantificationally identified regions of high risk under different climate scenarios. The niche models showed that *S. tetrasperma* has suitable habitat of approximately $234.65 \times 10^4 \text{ km}^2$ in the tropical habitats of east Asia,

基金项目: 国家自然科学基金 (31670198) 和中国科学院昆明植物研究所自主部署项目 (KIB2016005)

收稿日期: 2018-03-02; **网络出版日期:** 2018-00-00

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: chenjh@mail.kib.ac.cn

south Asia, and southeast Asia. Air temperature annual range and annual precipitation were identified as the critical factors shaping habitat availability for *S. tetrasperma*. During the LGM, the distribution center of *S. tetrasperma* from the glacial epoch to future presented a tendency for migration back and forth between the north and south. The distribution area of *S. tetrasperma* expanded to the northwest and started to occur in the tropical zone, which suggested it began to adapt to a tropical climate. Populations of *S. tetrasperma* retreated into the valley of the Yunnan-Guizhou Plateau and plains region of Indonesia after the mid-Holocene period. The habitat of *S. tetrasperma* might be more fragmented in 2050 and 2070 owing to global warming. We therefore suggest monitoring the peripheral population in eastern and central Myanmar.

Key Words: Maxent; *Salix tetrasperma*; climate change; suitable habitat

气候的时空格局变化对全球范围内绝大多数生态系统的结构和功能、生物类群组成及物种分布格局都会产生深刻的影响^[1-4]。历史的气候、地质等条件相互作用形成了现在的物种分布格局^[5]。许多研究表明自末次盛冰期(LGM)以来的气候变化(约2.1万年前)也影响物种分布格局^[6-7],气候变化剧烈的区域经历了物种的大幅收缩^[8]。以往基于花粉证据的研究指出,柳属在较温暖的LGM时期种群扩张,呈现广泛分布^[9-10]。四子柳(*Salix tetrasperma* Roxb.)—柳属中多雄蕊类的代表物种,研究其在历史气候情景下的种群动态变化将有助于为柳属的起源和分化研究提供重要的科学参考。近期和未来的气候变暖将对柳属的分布和组成产生显著的影响,从而给整个泛北地区的植被结构和功能带来巨大的变化^[11]。联合国政府间气候变化专门委员会(IPCC)在第五次评估报告(AR5)^[12]中指出全球气候将继续变暖,至21世纪末地球的平均温度将增加0.3—4.5℃(相较于1986—2005的基准气候条件)。未来的气候情景可能会加剧生物多样性的减少,影响物种目前的分布范围和面积,甚至导致一些物种的灭绝^[13]。气候变化改变了物种的地理分布,物种的地理分布会通过作用于地表植被进而对大气性质产生影响。因此,预测未来气候条件下物种分布格局将极大有助于生物地理学和全球变化生物学的发展。预测气候变化对四子柳未来适宜生境范围的影响将有效指导管理人员对其进行生物资源开发和利用战略的制定^[14]。

四子柳(*Salix tetrasperma*)隶属于杨柳科(*Salicaceae*),是柳属(*Salix*)多雄蕊类的代表物种^[15],也是柳属为数不多的可以分布到热带地区的物种,广泛分布于亚洲热带地区和南亚热带地区。四子柳萌发能力强,枝条柔韧且根系发达,适应性非常强,有助于抗击洪水冲击和防浪积沙,因此是理想防护林树种^[16]。由于树形及叶形漂亮,也常用作绿化树种。同时,灌木类的柳属植物为重要的木本新能源植物^[17]。四子柳在一些地区如石灰岩地区常为灌木,具有较多的分枝,生物量较高,是潜在的柳属新能源植物。四子柳在我国主要分布在广东、海南、西藏、云南和贵州,也分布于印度、尼泊尔、中南半岛各国、菲律宾及印度尼西亚。目前对杨柳科物种的研究都集中在树种种质资源及应用^[18-19]和系统发育^[20-21],很少有关于杨柳科物种的潜在地理分布格局及其对气候变化响应的研究。本研究将为该物种的资源调查和合理利用提供科学依据。

本研究基于广泛收集的地理分布数据和高精度的气候及环境数据,运用最大熵模型构建四子柳的物种分布模型,致力于解决以下问题:(1)四子柳在亚洲的潜在分布格局和影响其适应性的环境因子;(2)历史、当前和未来气候情景下适宜生境范围和面积的变化;(3)定量分析不同气候情境下四子柳空间格局的变化。为今后柳属的起源和分化的研究提供重要的科学参考,为全球变化生物学的研究奠定基础。

1 材料和方法

1.1 分布数据

四子柳在亚洲的分布数据主要来源于全球生物多样性信息平台(<http://www.gbif.org>)、中国国家标本资源平台(<http://www.nsii.org.cn>)、中国数字植物标本馆(<http://www.cvh.org.cn>)和教学标本资源共享平台(<http://mnh.scu.edu.cn>)等相关网站,共收集到978条记录,保留具有详细地名的记录,至少精确到乡镇一级。其中大部分标本记录是缺乏精确的地理坐标,我们根据标本记录的位置信息结合谷歌地球([<http://www.ecologica.cn>](http://ditu.</p></div><div data-bbox=)

google.cn)进行地址解析,确定经度和纬度。通过从事杨柳科研究的专家鉴定和采集杨柳科标本的野外调查经验,剔除鉴定错误的标本。同时,为了降低采样点的空间自相关以及与环境数据范围保持一致,我们将中国分成 1 km×1 km 的网格并且获取其中的唯一分布点,最终得到全面且准确的 233 条分布记录用于物种建模。

1.2 环境数据

植物的生长和分布易受各种环境因素的影响,如温度、光照和土壤^[22-23]。首先,选取 25 个环境变量,包括 19 个气候变量、5 个土壤因子、年均太阳辐射量以及海拔。由于变量的共线性会导致物种分布模型的过度拟合^[24],采用 Spearman 秩相关检验去除 19 个气候变量中高度相关的变量,选择最低相关度的变量(Spearman's rho<0.75)。经过筛选,12 个环境变量用于模型预测:5 个气候变量、5 个土壤变量,1 个地形因子和 1 个太阳辐射变量(表 1)。本研究用于构建物种分布模型的气候变量与马克平等^[25]利用物种分布模型研究木本植物在中国分布的多样性格局所采用的环境变量一致。

表 1 12 个用于预测四子柳地理分布的环境变量

Table 1 Environmental parameters used to predict the potential geographic distribution of <i>Salix tetrasperma</i>			
代号 Code	环境变量 Environment variable	分辨率 resolution	单位 Unit
Bio1	年均气温 Annual mean air temperature	30 ~	℃×10
Bio3	等温性 Isothermality (BIO2/BIO7)×100	30 ~	×100
Bio7	气温年较差 Air temperature annual range	30 ~	℃×10
Bio12	年均降水量 Annual precipitation	30 ~	mm
Bio15	降水量季节性变异系数 Precipitation seasonality (Coefficient of variation)	30 ~	×100
Alt	海拔 Altitude	30 ~	m
S-CE	下层土壤离子交换能力 Cation exchange capacity (CEC) clay subsoil	30 ~	cmol/kg
T-BS	表层土壤盐基饱和度 Base saturation% topsoil	30 ~	%
T-C	表层土有机碳密度 Organic carbon pool topsoil	30 ~	% 重量
Drain	土壤排灌级别 Soil drainage class	30 ~	—
Depth	土壤参考深度 Reference soil depth	30 ~	—
Radiation	年均太阳辐射量 Solar radiation	30 ~	KJ/m ²

5 个气候变量 (Bio1、Bio3、Bio7、Bio12、Bio15) 和太阳辐射变量 (Radiation) 从世界气候数据库 (<https://www.worldclim.org>) 中下载^[26],空间分辨率为 30 ~ (约 1 km)。土壤数据 (S-CE、T-BS、T-C、T-N、Drain、Depth) 来源于联合国粮农组织 (FAO) 和维也纳国际应用系统研究所 (IIASA) 所构建的世界土壤数据库 (Harmonized World Soil Database version 1.2) (HWS, <http://www.fao.org>),空间分辨率为 30 ~^[27]。末次间冰期 (LIG, 约 120—140 ka)、末次盛冰期 (LGM, 距今约 22 ka)、未来气候 (2050:2041—2060 年,2070:2061—2080 年) 情景采用 WorldClim 数据库中美国大气研究中心 (NCAR) 开发的 CCSM4 模型^[28],该模型对气候变量的模拟和预测准确性都比较高。未来气候情景包括 4 种二氧化碳典型浓度路径,其中 RCP2.6 和 RCP8.5 代表未来全球低排放情景和高排放情景^[29]。因此,未来气候数据 (Bio1、Bio3、Bio7、Bio12、Bio15) 选取 4 种气候情景组合: RCP2.6—2050、RCP2.6—2070、RCP8.5—2050、RCP8.5—2070。为了保持时间序列上模型的可比性,其他的土壤因子、太阳辐射因子和海拔在未来潜在分布模拟中保持不变。

1.3 物种分布模型

物种分布模型 (Species Distribution Models, SDM) 广泛应用于生态学、生物地理学和进化生物学的研究^[30-31]。近年来,最大熵模型 (Maxent) 对预测物种在不同气候条件下 (史前地质时期和未来气候情景) 的分布格局变化做出了显著的贡献^[32]。它是一种基于 Maxent 算法的机器学习模型,既不约束任何未知分布信息,又保留环境变量数据的信息约束,可以科学且严谨地预测一个或多个物种的潜在适宜分布格局。Maxent 吸引人的一个特性是仅根据物种的存在数据和环境变量就可以构建物种的分布模型,例如物种的分布记录。

与其他 SDM 相比,当分布点数目不确定且不同气候因子之间的相关性不明确时,Maxent 的预测效果相对优秀。在样本数据量较小的情况下,Maxent 也可以很好预测物种的潜在分布^[33]。在现有的物种分布建模算法中,Maxent 被证明表现最好,同时预测结果也是受个别错误存在数据的影响最小^[34]。将最大熵模型和地理信息系统结合,可以推测物种在气候变化情景下的避难所和迁移路线^[35-36]。

将 233 个四子柳的分布数据和环境变量都导入 Maxent v3.3.3 (http://biodiversityinformatics.amnh.org/open_source/maxent) 软件^[37],随机选取 25% 的分布数据作为测试集 (testing data),剩余的 75% 作为训练集 (training data),开启刀切检验 (Jackknife) 确定各环境变量对四子柳分布的贡献,同时交叉验证 (cross-validation) 重复运算 10 次,选取 AUC 值最大的一次,输出格式为 ASCII 栅格图层。使用接受者操作特性 (receiver operating characteristic, ROC) 曲线下方面积 (area under curve, AUC) 对模型预测结果进行检验。AUC 的取值范围为 0—1,其值越接近 1 就说明模型精确性越高^[38]。

采用世界地图 (<http://www.gadm.org/>) 作为底图,在 ArcGIS 10.2 中加载 Maxent 的运算结果,进行适生等级划分和可视化表达,得到物种潜在分布图。在将连续的物种适宜程度预测结果转换成“适宜生境”和“非适宜生境”的布尔值形式时,选择合适的阈值十分关键。大量研究证明灵敏度-特异度和最大化 (sensitivity-specificity sum maximization approach) 的阈值划分方法要明显优于其他阈值划分法^[39],得到四子柳存在概率的阈值为 0.21。设定物种出现概率小于 0.21 的地区为四子柳的非适生区,出现概率为 0.21—0.40 的为四子柳的低度适宜分布区,出现概率为 0.40—0.60 的为中度适宜分布区,出现概率为 0.60—1.00 的为高度适宜分布区。四子柳潜在分布面积和适宜生境分布中心的变化主要使用 ArcGIS 10.2 中的 SDM 工具箱进行统计^[40],该工具主要是基于 python 编写而成。这种分析将物种的分布范围缩小为单个中心点 (称为质心),并创建一个向量文件,计算不同时期适宜生境质心变化的位置和方向。通过跟踪不同气候情景组合下四子柳适宜生境分布质心的变化来分析其地理分布的空间格局变化。

2 结果

2.1 四子柳潜在分布格局

根据四子柳已知的分布数据和当前气候数据,构建四子柳的潜在地理分布图并且预测其能生存的区域。Maxent 模型 10 次重复的 AUC 值均大于 0.94 ($SD \leq 0.03$),说明四子柳分布模型性能优于随机模型,各个重复之间的稳定性较好,该模型在预测四子柳适宜栖息地方面表现十分优秀,预测的准确性非常高。根据四子柳的当前潜在地理分布格局 (图 1),可知当前的潜在适生区主要分布在我国西南地区 (云南、西藏、广西、贵州、广东、海南、台湾)、越南北部及其南部、老挝北部、柬埔寨南部、泰国北部及其西部、缅甸东部、孟加拉西部、尼泊尔及其印度北部少数地区、印度尼西亚南部和菲律宾北部及西南地区。四子柳当前的潜在适宜生境集中分布在东亚、南亚和东南亚的热带地区,面积约为 $234.65 \times 10^4 \text{ km}^2$ 。高度适生区主要位于我国西南部、泰国、缅甸、老挝和印度尼西亚,面积约为 $28.46 \times 10^4 \text{ km}^2$,其在云南省的面积占比超过 1/2。

2.2 影响地理格局的主要环境因子

在 15 个环境变量中,相较于其他变量,气温年较差 (Bio7)、年均降水量 (Bio12)、年均气温 (Bio1)、海拔 (Alt)、等温性 (Bio3)、降水量季节性变异系数 (Bio15)、年均太阳辐射量 (Radiation) 这 7 个环境变量对四子柳潜在分布格局贡献最大,累计贡献率达 93.50% (表 2)。其中气温年较差贡献最大,贡献率为 33.10%;年均降水量次之,贡献率为 17.90% (表 2),这 2 个环境变量对四子柳潜在地理分布格局起着主导作用。根据灵敏度-特异度和最大化法,得到四子柳的存在概率阈值为 0.21。根据主导环境变量的响应曲线 (图 2),可以得到适宜四子柳生存的气温年较差的范围约为 10—25℃,年均降水量的范围约为 800—3000 mm。可见,四子柳适宜分布于常年高温潮湿、气温年较差和海拔 (约为 <2000 m) 较低、太阳辐射充足的热带生境。

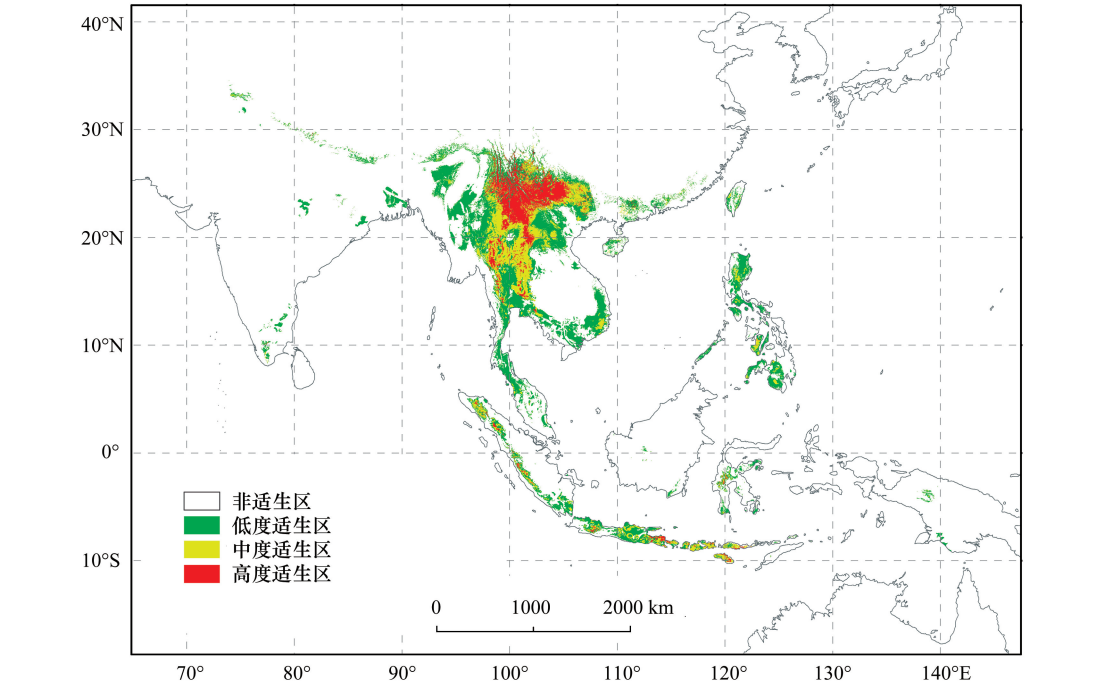


图 1 四子柳的当前潜在分布格局

Fig.1 The current potential distribution pattern of *Salix tetrasperma*

表 2 影响四子柳适宜分布格局的主要环境变量

Table 2 Dominant environmental parameters for potential geographic distribution of <i>Salix tetrasperma</i>		
代码 Code	环境变量 Environment variable	贡献率 Contribution/%
Bio7	气温年较差 Air temperature annual range	33.10
Bio12	年均降水量 Annual precipitation	17.90
Bio1	年均气温 Annual mean air temperature	9.50
Alt	海拔 Altitude	9.20
Bio3	等温性 Isothermality (BIO2/BIO7) * 100	9.00
Bio15	降水量季节性变异系数 Precipitation seasonality (Coefficient of variation)	8.70
Radiation	年均太阳辐射量 Solar radiation	6.10

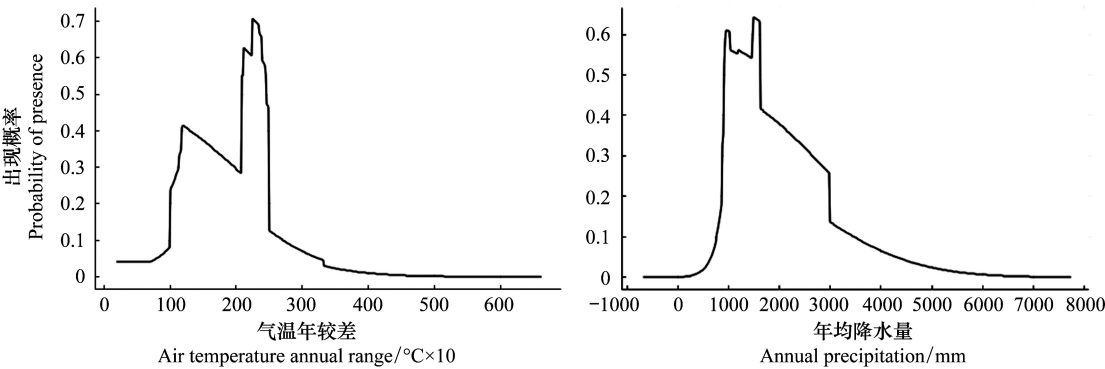


图 2 影响四子柳分布的重要环境变量的响应曲线

Fig.2 Response curves for important environmental predictors in the species distribution model for *Salix tetrasperma*

2.3 不同气候情景下四子柳潜在适生境的变化

Maxent 模型预测结果显示,与末次间冰期分布相比较,当前四子柳适生境增加的范围主要分布在我国西南地区、越南北部及西北部地区、老挝北部、泰国西北部、缅甸东部,印度和尼泊尔也有零星破碎化的适宜生境(图3),扩张的范围集中分布在高纬度和高海拔地区。增加的适生境面积达 $123.28 \times 10^4 \text{ km}^2$, 占当前适生境范围的 52.54%(表3)。减少的适生境面积约为 $31.92 \times 10^4 \text{ km}^2$ (占当前适生境的 13.60%)(表3),主要位于印度尼西亚西部及东部、马来西亚西部和菲律宾南部及中部地区,收缩的范围位于分布在低纬度和低海拔生境(图3)。总体来说,适生境面积增加 $91.36 \times 10^4 \text{ km}^2$ (占总适生境面积的 38.93%), 27.59% 的适生境分布范围保持不变(表3)。

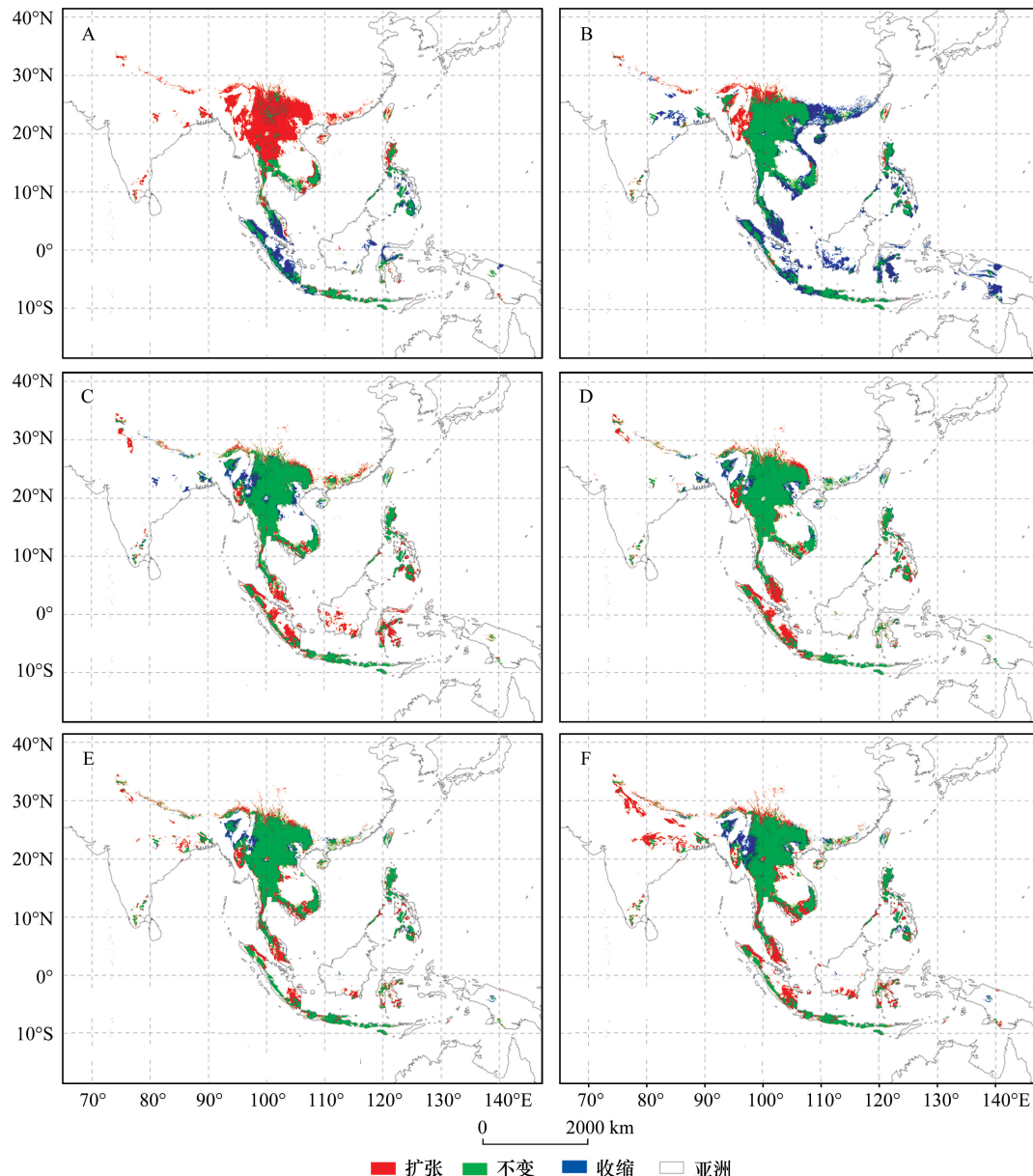


图3 不同的气候情景下四子柳潜在空间分布格局的变化

Fig.3 Spatial shifts for *Salix tetrasperma* under climate change scenarios

A: 末次间冰期至现在潜在适生境的空间变化; B: 末次盛冰期至现在潜在适生境的空间变化; C: 现在至 RCP2.6—2050 潜在适生境的空间变化; D: 现在至 RCP2.6—2070 潜在适生境的空间变化; E: 现在至 RCP8.5—2050 潜在适生境的空间变化; F: 现在至 RCP8.5—2070 潜在适生境的空间变化

与末次盛冰期相较,当前的潜在适生境增加的范围主要分布在喜马拉雅山脉、横断山脉和缅甸中部(图 3)。增加的面积约为 $27.37 \times 10^4 \text{ km}^2$ (占当前适生境的 11.66%) (表 3), 主要向高纬度地区扩张。减少的范围主要是我国南部(广西、广东、福建、海南)、印度中部、越南中部及南部、柬埔寨西北部和马来西亚西部,印度尼西亚及菲律宾也有少数破碎化的适宜分布(图 3)。减少的面积达 $102.94 \times 10^4 \text{ km}^2$ (占当前适生境的 43.87%) (表 3)。整体来看,适生境的面积减少 $75.57 \times 10^4 \text{ km}^2$ (占当前适生境的 32.21%), 保持不变的适生境面积约为 $160.67 \times 10^4 \text{ km}^2$ (占当前适生境的 68.47%) (表 3)。

表 3 不同气候情景下四子柳的潜在适生区的动态变化

Table 3 Dynamics of changes in suitable habitat area for *Salix tetrasperma* under different climate scenario/year

气候情景 climate scenario	面积 Area/($\times 10^4 \text{ km}^2$)					面积比例 Proportion of area/%			
	过去/ 未来 Period	减少 Contraction	增加 Expansion	不变 Unchange	总变化 Total	减少 Contraction	增加 Expansion	不变 Unchange	总变化 Total
末次间冰期 Last Inter Glacial (LIG)	148.08	31.92	123.28	64.75	91.36	13.60	52.54	27.59	38.93
末次盛冰期 Last Glacial Maximum (LGM)	354.35	102.94	27.37	160.67	-75.57	43.87	11.66	68.47	-32.21
代表浓度路径 2.6—2050 Representative concentration pathway (RCP) 2.6—2050	289.90	20.10	52.80	167.93	32.70	8.57	22.50	71.57	13.93
代表浓度路径 2.6—2070 Representative concentration pathway (RCP) 2.6—2070	279.53	17.02	45.27	171.02	28.26	7.25	19.29	72.88	12.04
代表浓度路径 8.5—2050 Representative concentration pathway (RCP) 8.5—2050	282.24	12.68	45.82	175.35	33.14	5.41	19.53	74.73	14.12
代表浓度路径 8.5—2070 Representative concentration pathway (RCP) 8.5—2070	298.02	23.25	66.84	164.78	43.59	9.91	28.49	70.22	18.58

在 RCP2.6 的气候情景下,2050 和 2070 年四子柳潜在适生区面积增加的区域主要发生在马来西亚西部、缅甸中部、印度尼西亚西部及中部、中国南部、印度西北部,泰国、越南和菲律宾有少数破碎化分布(图 3)。末次间冰期丧失的潜在适生境大部分在 2050 年和 2070 年又重新出现,主要分布在东南亚地区。2050 年新增的面积约为 $52.80 \times 10^4 \text{ km}^2$ (占当前适生境的 22.50%),2070 年新增的面积约为 $45.27 \times 10^4 \text{ km}^2$ (占当前适生境的 19.29%) (表 3)。收缩的范围分布在越南北部、缅甸中部、印度东部及其我国南部的极少数区域(图 3),丧失的生境集中位于高纬度地区。2050 年丧失的适生境范围约为 $20.10 \times 10^4 \text{ km}^2$ (占当前适生境的 8.57%),2070 年丧失的面积约为 $17.02 \times 10^4 \text{ km}^2$ (占当前适生境的 7.25%) (表 3)。总而言之,在 RCP2.6 的气候情景下,四子柳潜在适生境在 2050 年和 2070 年均呈现增加的趋势,增加的面积均超过当前适生境的 19%。

在 RCP8.5 的气候情景下,四子柳的潜在分布范围保持增加的趋势,2050 年增加的面积达 $45.82 \times 10^4 \text{ km}^2$,占当前适生境的 19.53%;2070 年增加的面积达 $66.84 \times 10^4 \text{ km}^2$,占当前适生境的 28.49% (表 3)。新增的范围主要分布喜马拉雅山脉、横断山脉北段、柬埔寨和越南南部、缅甸中部、马来西亚西部、印度尼西亚西部及其南部和印度的极少数区域(图 3)。与 RCP2.6 的气候情景下增加的范围相较,RCP8.5 的气候情景下新增的区域向高纬度扩张。2050 年和 2070 年丧失的潜在适生境主要位于印度东部、缅甸中部及东部、越南西北部及其我国南部的零星区域,丧失的生境集中分布在高纬度地区(图 3)。2050 年丧失的潜在适生境面积约为 $12.68 \times 10^4 \text{ km}^2$,占当前适生境范围的 5.41%;2070 年丧失的面积达 $23.25 \times 10^4 \text{ km}^2$,占当前适生境范围的 9.91% (表 3)。四子柳在 RCP8.5 气候情景下的潜在适生境面积的总体变化趋势和 RCP2.6 气候情景下的一致,均呈现增加的趋势。

2.4 不同气候情景下四子柳分布中心的变化

四子柳在末次间冰期的分布中心位于印度尼西亚附近,坐标为北纬 5.59° ,东经 107.78° (图 4)。末次盛冰期的分布中心位于柬埔寨桔井省松博县 (12.86°N , 106.43°E),整体向西北迁移。四子柳在基准气候条件下的分布中心位于泰国加拉信府横柏县 (16.60°N , 103.34°E),相较于冰期,分布中心继续向西北偏移。在 RCP2.6—2050 气候情境下的分布中心位于柬埔寨柏威夏省 Choam Khsant 区 (14.26°N , 104.47°E),在 RCP2.6—2070 气候情景下的分布中心位于泰国武里南府 (14.99°N , 103.40°E),可以看出在至未来四子柳的分布中心向南转移,有返回冰期气候条件下分布中心方向的趋势。RCP8.5—2050 气候情境下的分布中心位于泰国玛哈沙拉堪府拍也蓬披柿县 (15.51°N , 103.26°E),RCP8.5—2070 气候情境下的分布中心位于泰国呵叻府披迈县 (15.20°N , 102.56°E),四子柳的分布中心向西南迁移 (图 4)。总之,四子柳的分布中心从末次间冰期至现在,整体向西北迁移;从现在至未来,呈现返回的趋势,向南迁移。

3 讨论

本研究基于 Maxent 模型,并结合四子柳在亚洲的分布数据,预测四子柳在冰期、现在以及未来的潜在分布。研究结果表明气候变化会对四子柳的地理分布格局产生影响,此结果与前人的研究结果一致^[41-43]。不同的气候模型模拟结果是有差异的,但这种方法仍然是评估和预测物种过去及未来变化的重要研究工具^[44]。尽管近年来气候方面的研究取得了很大的进展,但是气候变化对物种分布影响的研究大多都只是定性的描述,如粗略的描述适生境的大致位置及变化趋势^[45-47]。本研究对四子柳在不同气候情境下的潜在适生境的空间格局进行了详细的描述,为以后研究柳属植物起源和分化的地理分布奠定基础,同时也为未来管理和利用这个树种提供科学依据。

四子柳潜在适生境集中分布在东亚、南亚和东南亚地区,其高适生区主要分布在我国西南地区、泰国、老挝和缅甸,印度尼西亚也有少数破碎化的高适生区,这个结果与四子实际的分布范围一致。影响四子柳分布的环境因子主要为气候因子,气温年较差和年均降水量对其地理分布格局贡献最大,四子柳适宜分布于常年高温潮湿、气候稳定、海拔较低及其太阳辐射充足的热带生境。温度的高低和水分的有效性都会影响植物的生理活动和生化过程^[48],所有的水热因子在塑造四子柳生态适应方面都有可能发挥着主要作用。同时,土壤肥力对植物的生长也是必不可少的,前人对物种地理分布格局的研究大部分考虑的是气候变量^[49-50],本研究中也考虑了土壤因子对四子柳潜在地理分布格局的影响。研究结果显示下层土阳离子交换能力、表层土壤盐基饱和度、表层土有机碳密度、土壤排灌级别和土壤参考深度这 5 个土壤因子对四子柳潜在地理分布的贡献率均小于 3%,总贡献率低于 7%,说明土壤因子对四子柳的地理分布格局有一定的影响,但是相较于气候因

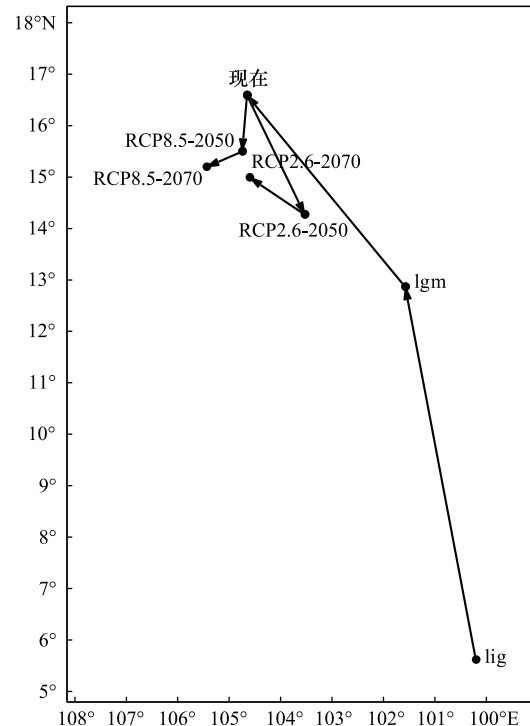


图 4 不同气候情景下四子柳适宜生境分布中心的改变

Fig. 4 The core distributional shifts under different climate scenario for *Salix tetrasperma*

lig: 末次间冰期潜在适生区的几何分布中心; lgm: 末次盛冰期潜在适生区的几何分布中心; 现在: 目前气候情景下潜在适生区的分布中心; RCP2.6—2050: 未来 RCP2.6 气候情景下 2050 年潜在适生区的几何分布中心; RCP2.6—2070: 未来 RCP2.6 气候情景下 2070 年潜在适生区的几何分布中心; RCP8.5—2050 年: 未来 RCP8.5 的气候情景下 2050 年潜在适生区的几何分布中心; RCP8.5—2070: 未来 RCP8.5 的气候情景下 2070 年潜在适生区的几何分布中心

子影响较小。

第四纪的冰期气候变化对物种分布历史有重大的影响^[51]。本研究表明在末次盛冰期四子柳在东亚及东南亚地区经历了自北向南的大范围扩张并演化出适应热带气候的次生类群,可能是由于从末次间冰期至末次盛冰期,温度波动范围变小并有逐步趋于稳定的趋势,气温年较差减小,导致四子柳在亚洲的分布范围大面积增加,与应凌霄(2016)^[52]等人的末次盛冰期气候情景下清香木的潜在地理分布格局动态变化一致。从末次间冰期到末次盛冰期至现在,四子柳首先经历大范围的群体扩张,而后又经历了群体收缩(表3),四子柳最适分布范围退缩到了云贵高原的河谷地区和印度尼西亚的平原区域(图3)。随着气候变暖,四子柳的分布范围有可能进一步扩张,这与马松梅等(2017)^[53]和李垚等(2016)^[50]研究结果一致,与郭彦龙等(2014)^[54]的研究结果不一致。主要是因为桃儿七的分布范围狭窄,容易受到气候变化的影响,而四子柳、梭梭和小叶栎的分布范围更加宽阔而且其生长与发育需要温暖潮湿的环境,它们未来地理分布范围的增加很有可能得益于气候变暖。在冰期,四子柳的分布中心均位于低纬度和低海拔位置(相较于基准气候条件)(图4),很有可能是由于冰期气候情景下高海拔和高纬度地区冰川形成,物种向低纬度、低海拔地区迁移,进入全新世以后冰川融化,物种又向高海拔地区迁移。本研究表明从末次间冰期至基准气候情景下,四子柳的分布中心持续向北大幅迁移。从基准气候至未来气候情景下,四子柳的分布中心转变为小幅向南迁移,呈现冰期与非冰期南北往返迁移的趋势(图4),表明四子柳潜在适生区在冰期变化较大,未来可能逐渐趋于稳定。在RCP2.6和RCP8.5的气候情景下四子柳的潜在适生境在未来仍然存在丧失和破碎化的风险,其范围主要分布在越南北部、缅甸东部及中部、印度东部和我国北部,减少的区域集中发生在亚洲的高纬度地区(图3)。我们建议对亚洲高纬度区域的四子柳边缘群体进行实时监测,特别是分布在缅甸东部及中部成片减少的群体,以便在未来气候变暖的情景制定合理的管理方案。

未来极端气候事件频发导致温度波动范围很大^[55],而四子柳适宜生存在温度稳定的生境中,温度的大幅波动很有可能导致适宜生境丧失,我们应该要做好相应的预防措施。土地覆盖在未来也会发生很大的变化^[56-57],影响物种生存的栖息地。四子柳目前适宜生存的一些地区在将来随着经济和城市化的发展可能会转变成其他土地利用类型而丧失。因此,在以后的研究中需要更深入探索和分析未来人类活动和城市化发展对四子柳地理分布格局的影响。

4 结论

基于最大熵模型和物种分布数据,得到四子柳当前的潜在适生境主要位于我国西南地区(云南、西藏、广西、贵州、广东、海南、台湾)、越南北部及其南部、老挝北部、柬埔寨南部、泰国北部及其西部、缅甸东部、孟加拉西部、尼泊尔及其印度北部少数地区、印度尼西亚南部和菲律宾北部及西南地区。气温年较差和年均降水量对四子柳的地理分布格局起着主导作用,四子柳适宜生存在常年高温潮湿、气候稳定、海拔较低及其太阳辐射充足的热带生境。四子柳从末次间冰期至末次盛冰期经历了种群扩大并演化出大量适应热带气候的次生类群,从末次盛冰期到现在又经历了种群收缩,逐步退缩到云贵高原的河谷区和印度尼西亚的平原区域。在不同气候情景下,四子柳的分布中心呈现冰期与非冰期南北往返迁移的趋势,未来气候情景下四子柳的潜在适生境范围有可能破碎化增加。本研究将为四子柳的资源开发和合理利用提供科学依据,并为柳属的地理分化和保护利用研究提供参考。

参考文献(References):

- [1] Qin H, Dong G, Zhang Y B, Zhang F, Wang M B. Patterns of species and phylogenetic diversity of *Pinus tabulaeformis* forests in the eastern Loess Plateau, China. *Forest Ecology and Management*, 2017, 394: 42-51.
- [2] Pio D V, Engler R, Linder H P, Monadjem A, Cotterill F P D, Taylor P J, Schoeman M C, Price B W, Villet M H, Eick G, Salamin N, Guisan A. Climate change effects on animal and plant phylogenetic diversity in southern Africa. *Global Change Biology*, 2014, 20(5): 1538-1549.
- [3] Berthel N, Schwörer C, Tinner W. Impact of Holocene climate changes on alpine and treeline vegetation at Sanetsch Pass, Bernese Alps,

- Switzerland. Review of Palaeobotany and Palynology, 2012, 174: 91-100.
- [4] Thuiller W, Lavergne S, Roquet C, Boulangeat I, Lafourcade B, Araujo M B. Consequences of climate change on the tree of life in Europe. Nature, 2011, 470(7335): 531-534.
- [5] Veloz S D, Williams J W, Blois J L, He F, Otto-Bliesner B, Liu Z Y. No - analog climates and shifting realized niches during the late quaternary: implications for 21st - century predictions by species distribution models. Global Change Biology, 2012, 18(5): 1698-1713.
- [6] Svenning J C, Skov F. Limited filling of the potential range in European tree species. Ecology Letters, 2004, 7(7): 565-573.
- [7] Huntley B, Collingham Y C, Singarayer J S, Valdes P J, Barnard P, Midgley G F, Altwegg R, Ohlemüller R. Explaining patterns of avian diversity and endemism: climate and biomes of southern Africa over the last 140,000 years. Journal of Biogeography, 2016, 43(5): 874-886.
- [8] Araújo M B, Nogués-Bravo D, Diniz-Filho J A F, Haywood A M, Valdes P J, Rahbek C. Quaternary climate changes explain diversity among reptiles and amphibians. Ecography, 2008, 31(1): 8-15.
- [9] Brubaker L B, Garfinkel H L, Edwards M E. A Late Wisconsin and Holocene vegetation history from the central brooks range: implications for Alaskan palaeoecology. Quaternary Research, 1983, 20(2): 194-214.
- [10] Bigelow N H, Brubaker L B, Edwards M E, Harrison S P, Prentice I C, Anderson P M, Andreev A A, Bartlein P J, Christensen T R, Cramer W, Kaplan J O, Lozhkin A V, Matveyeva N V, Murray D F, McGuire A D, Razzhivin V Y, Ritchie J C, Smith B, Walker D A, Gajewski K, Wolf V, Holmqvist B H, Igarashi Y, Kremenetski K, Paus A, Pisarcic M F J, Volkova V S. Climate change and Arctic ecosystems; 1. Vegetation changes north of 55°N between the last glacial maximum, mid - Holocene, and present. Journal of Geophysical Research Atmospheres, 2003, 108 (D19): 8170.
- [11] Wang Q G, Su X Y, Shrestha N, Liu Y P, Wang S Y, Xu X T, Wang Z H. Historical factors shaped species diversity and composition of *Salix* in eastern Asia. Scientific Reports, 2017, 7: 42038.
- [12] IPCC. Technical summary//Stocker T F, Qin D, Plattner G K, Tignor M, Allen S K, Doschung J, Nauels A, Xia Y, Bex V, Midgley P M, eds. Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge: Cambridge University Press, 2013: 95-123.
- [13] Bellard C, Bertelsmeier C, Leadley P, Thuiller W, Courchamp F. Impacts of climate change on the future of biodiversity. Ecology Letters, 2012, 15(4): 365-377.
- [14] Lawler J J, Shafer S L, White D, Kareiva P, Maurer E P, Blaustein A R, Bartlein P J. Projected climate-induced faunal change in the western Hemisphere. Ecology, 2009, 90(3): 588-597.
- [15] 中国科学院中国植物志编辑委员会. 中国植物志 第二十卷 第二分册 被子植物门, 双子叶植物纲, 杨柳科. 北京: 科学出版社, 1984.
- [16] 胡连翰. 理想的护堤树种——四子柳. 广东林业科技, 1980, (1): 41-42.
- [17] Karp A, Shield I. Bioenergy from plants and the sustainable yield challenge. New Phytologist, 2008, 179(1): 15-32.
- [18] 侯元凯, 蓝正勇, 张根梅. 我国杨柳科彩叶树种种质资源及应用. 世界林业研究, 2017, 30(2): 77-81.
- [19] 方振富, 王镜泉, 杨喜林. 甘肃省杨柳科植物资源. 西北师范大学学报: 自然科学版, 1981, (1): 43-54.
- [20] Chen J H, Sun H, Wen J, Yang Y P. Molecular phylogeny of *Salix* L. (Salicaceae) inferred from three chloroplast datasets and its systematic implications. Taxon, 2010, 59(1): 29-37.
- [21] Wang R Q, Wang J Z. A study on the chromosome numbers and their evolution in Salicaceae. Journal of Beijing Forestry University, 1991, 13(4): 32-38.
- [22] Yan Y J, Xian Y, Tang Z Y. Patterns of species diversity and phylogenetic structure of vascular plants on the Qinghai-Tibetan Plateau. Ecology and Evolution, 2013, 3(13): 4584-4595.
- [23] Stevens G C. The latitudinal gradient in geographical range: how so many species coexist in the tropics. The American Naturalist, 1989, 133(2): 240-256.
- [24] Pearson R G, Raxworthy C J, Nakamura M, Peterson A T. Original Article: predicting species distributions from small numbers of occurrence records; a test case using cryptic geckos in Madagascar. Journal of Biogeography, 2007, 34(1): 102-117.
- [25] Zhang M G, Slik J W F, Ma K P. Using species distribution modeling to delineate the botanical richness patterns and phytogeographical regions of China. Scientific Reports, 2016, 6: 22400.
- [26] Hijmans R J, Cameron S E, Parra J L, Jones P G, Jarvis A. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. International Journal of Climatology, 2005, 25(15): 1965-1978.
- [27] Fischer G, Shah M, Van Velthuisen H, Nachtergaele F O. Global Agro-Ecological Assessment for Agriculture in the 21st Century: Methodology and Results. RR-02-02. Laxenburg, Austria: IIASA.
- [28] Otto-Bliesner B L, Marshall S J, Overpeck J T, Miller G H, Hu A, CAPE Last Interglacial Project Members. Simulating Arctic climate warmth and icefield retreat in the last interglaciation. Science, 2006, 311(5768): 1751-1753.

- [29] Van Vuuren D P, Edmonds J, Kainuma M, Riahi K, Thomson A, Hibbard K, Hurtt G C, Kram T, Krey V, Lamarque J F, Masui T, Meinshausen M, Nakicenovic N, Smith S J, Rose S K. The representative concentration pathways: an overview. *Climatic Change*, 2011, 109(1/2): 5-31.
- [30] Moor H, Hylander K, Norberg J. Predicting climate change effects on wetland ecosystem services using species distribution modeling and plant functional traits. *Ambio*, 2015, 44(S1): 113-126.
- [31] Fitzpatrick M C, Gotelli N J, Ellison A M. MaxEnt versus MaxLike: empirical comparisons with ant species distributions. *Ecosphere*, 2013, 4(5): 55.
- [32] Bertrand R, Perez V, Gégout J C. Disregarding the edaphic dimension in species distribution models leads to the omission of crucial spatial information under climate change: the case of *Quercus pubescens* in France. *Global Change Biology*, 2012, 18(8): 2648-2660.
- [33] Wisz M S, Hijmans R J, Li J, Peterson A T, Graham C H, Guisan A. Effects of sample size on the performance of species distribution models. *Diversity and Distributions*, 2008, 14(5): 763-773.
- [34] Graham C H, Elith J, Hijmans R J, Guisan A, Peterson A T, Loiselle B A, Jane E, Robert J H, Antoine G, Townsend P A. The influence of spatial errors in species occurrence data used in distribution models. *Journal of Applied Ecology*, 2008, 45(1): 239-247.
- [35] 胡忠俊, 张德铨, 于海彬. 基于 MaxEnt 模型和 GIS 的青藏高原紫花针茅分布格局模拟. *应用生态学报*, 2015, 26(2): 505-511.
- [36] 杨一欣. 白皮松组植物的群体遗传学和物种形成研究[D]. 西安: 西北大学, 2016.
- [37] Phillips S J, Anderson R P, Schapire R E. Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling*, 2006, 190(3/4): 231-259.
- [38] Swets J A. Measuring the accuracy of diagnostic systems. *Science*, 1988, 240(4857): 1285-1293.
- [39] Jiménez-Valverde A, Lobo J M. Threshold criteria for conversion of probability of species presence to either-or presence-absence. *Acta Oecologica*, 2007, 31(3): 361-369.
- [40] Etherington T R. Python based GIS tools for landscape genetics: visualising genetic relatedness and measuring landscape connectivity. *Methods in Ecology and Evolution*, 2011, 2(1): 52-55.
- [41] Li G Q, Xu G H, Guo K, Du S. Geographical boundary and climatic analysis of *Pinus tabulaeformis* in China: Insights on its afforestation. *Ecological Engineering*, 2016, 86: 75-84.
- [42] Hamann A, Wang T L. Potential effects of climate change on ecosystem and tree species distribution in British Columbia. *Ecology*, 2006, 87(11): 2773-2786.
- [43] 王雷宏, 杨俊仙, 郑玉红, 汤庚国. 苹果属山荆子地理分布模拟. *北京林业大学学报*, 2011, 33(3): 70-74.
- [44] Iverson L R, McKenzie D. Tree-species range shifts in a changing climate: detecting, modeling, assisting. *Landscape Ecology*, 2013, 28(5): 879-889.
- [45] 高文强, 王小菲, 江泽平, 刘建锋. 气候变化下栓皮栎潜在地理分布格局及其主导气候因子. *生态学报*, 2016, 36(14): 4475-4484.
- [46] 胡秀, 吴福川, 郭微, 刘念. 基于 MaxEnt 生态学模型的檀香在中国的潜在种植区预测. *林业科学*, 2014, 50(5): 27-33.
- [47] Khanum R, Mumtaz A S, Kumar S. Predicting impacts of climate change on medicinal asclepiads of Pakistan using Maxent modeling. *Acta Oecologica*, 2013, 49: 23-31.
- [48] Wang J R, Hawkins C D B, Letchford T. Photosynthesis, water and nitrogen use efficiencies of four paper birch (*Betula papyrifera*) populations grown under different soil moisture and nutrient regimes. *Forest Ecology and Management*, 1998, 112(3): 233-244.
- [49] 何奇瑾, 周广胜. 我国春玉米潜在种植分布区的气候适宜性. *生态学报*, 2012, 32(12): 3931-3939.
- [50] 李珪, 张兴旺, 方炎明. 小叶桤分布格局对末次盛冰期以来气候变化的响应. *植物生态学报*, 2016, 40(11): 1164-1178.
- [51] Qiu Y X, Fu C X, Comes H P. Plant molecular phylogeography in China and adjacent regions: Tracing the genetic imprints of Quaternary climate and environmental change in the world's most diverse temperate flora. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 2011, 59(1): 225-244.
- [52] 应凌霄, 刘晔, 陈绍田, 沈泽昊. 气候变化情景下基于最大熵模型的中国西南地区清香木潜在分布格局模拟. *生物多样性*, 2016, 24(4): 453-461.
- [53] 马松梅, 魏博, 李晓辰, 罗冲, 孙芳芳. 气候变化对梭梭植物适宜分布的影响. *生态学杂志*, 2017, 36(5): 1243-1250.
- [54] 郭彦龙, 卫海燕, 路春燕, 张海龙, 顾蔚. 气候变化下桃儿七潜在地理分布的预测. *植物生态学报*, 2014, 38(3): 249-261.
- [55] Patricola C M, Chang P, Saravanan R. Impact of Atlantic SST and high frequency atmospheric variability on the 1993 and 2008 Midwest floods: regional climate model simulations of extreme climate events. *Climatic Change*, 2015, 129(3/4): 397-411.
- [56] Seto K C, Güneralp B, Hutyra L R. Global forecasts of urban expansion to 2030 and direct impacts on biodiversity and carbon pools. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2012, 109(40): 16083-16088.
- [57] Midgley G F, Hannah L, Millar D, Thuiller W, Booth A. Developing regional and species-level assessments of climate change impacts on biodiversity in the Cape Floristic Region. *Biological Conservation*, 2003, 112(1/2): 87-97.