

DOI: 10.5846/stxb201809111946

王文婷,高思雨,王淑璠.甘肃草地 4 种毒杂草潜在入侵区的预测研究.生态学报,2019,39(14): - .

Wang W T, Gao S Y, Wang S F. Predictive studies of potential invasive areas for four poisonous weeds in Gansu Grassland. Acta Ecologica Sinica, 2019, 39 (14): - .

甘肃草地 4 种毒杂草潜在入侵区的预测研究

王文婷*, 高思雨, 王淑璠

西北民族大学 数学与计算机科学学院, 兰州 730030

摘要:针对 4 种著名的草原毒杂草:醉马草,黄花棘豆,狼毒和露蕊乌头,应用生态位模型分别研究其在甘肃的潜在扩散区域。首先,通过最近邻体距离法和相关性分析分别选取样本数据和环境变量,接着应用最大熵方法(Maxent)建立生态位模型,预测了 4 种毒杂草的潜在分布区。最后通过 Matlab 和 ENMTools 计算了地理分布重心、平均海拔、等级分布区比例、生态位宽度、生态位重合度和地理分布重合度。研究结果表明:4 种毒杂草中醉马草和狼毒的环境适应能力较强,但醉马草的分布范围更为广泛,从祁连山脉一直延伸到甘南草原,扩散重心基本在祁连山西侧,而狼毒分布范围主要在甘肃南部,地理分布重心大致位于兰州地区。黄花棘豆的分布范围主要集中在祁连山脉,而露蕊乌头更偏向甘南草原地区。

关键词:生态位模型;潜在分布区;毒杂草;地理分布重心

Predictive studies of potential invasive areas for four poisonous weeds in Gansu Grassland

WANG Wenting*, GAO Siyu, WANG Shufan

School of Mathematics and Computer Science, Northwest Minzu University, Lanzhou 730030, China

Abstract: Here, the potential distribution of four famous poisonous weeds, *Achnatherum inebrians*, *Oxytropis ochrocephala*, *Stellera chamaejasme*, and *Aconitum gymnantrum*, was studied using ecological niche models. Firstly, occurrence records and environment variables were selected using the nearest neighbor distance method and correlation analysis. Next, the ecological niche models were established using maximum entropy (Maxent) to predict the potential distribution areas of the four poisonous weeds. Finally, Matlab and ENMTools were applied to compute the geographical distribution centroid, the average elevation, the percentage of hierarchical distribution areas, the niche breadth, the niche overlap, and the range overlap. The results show that, among the four poisonous weeds, *A. inebrians* and *S. chamaejasme* have strongly environmental adaptability. However, the distribution range of *A. inebrians* is relatively wider, extending from Qilian Mountains to Gannan Grassland, and the geographical distribution centroid is basically on the western side of Qilian Mountains. The distribution range of *S. chamaejasme* is mainly in southern Gansu, and its geographical distribution centroid mainly locates in the Lanzhou area. *O. ochrocephala* is mainly distributed in Qilian Mountains, whereas *A. gymnantrum* is mainly found in Gannan Grassland.

Key Words: ecological niche model; potential distribution; poisonous weeds; geographical distribution centroid

甘肃位于西北内陆,是黄土、青藏和内蒙古三大高原的交汇地带,境内地形复杂,各地气候差异较大,生态

基金项目:国家自然科学基金(31560127),西北民族大学中央高校基本科研业务费资金资助项目(31920180116),西北民族大学“双一流”和特色发展引导专项资金资助项目

收稿日期:2018-09-11; 网络出版日期:2019-00-00

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: iamwwt1983@163.com

环境复杂多样。全省可利用草场面积 1607.06 万 hm^2 , 主要分布在甘南草原、祁连山地、西秦岭、马衔山、哈思山等地^[1]。近年来, 由于长期过度放牧, 掠夺式经营, 优良牧草竞争和更新能力减弱, 毒杂草蔓延滋生, 草地严重退化^[2]。初步估计, 甘肃省退化草地面积已占总草地面积的 60% 以上^[3]。毒杂草的比例增加是草地退化的主要标志之一^[4]。因此, 研究毒杂草的潜在入侵区域, 有效地防控毒杂草的蔓延, 对草原生态系统的维护和畜牧业可持续性发展具有重要的意义。

甘肃草地有毒植物的种类繁多, 约有 78 科 187 属 312 种, 其中著名的有毒植物有 18 科 26 属 46 种^[3]。毒杂草根系发达, 具有抗高寒、耐干旱、生命力极强等特点, 在各大草场广泛分布, 已成为明显的优势种群。目前在甘肃省退化、沙化严重的草原均发现毒杂草不同程度的分布, 面积达 175.67 万 hm^2 , 其中危害性较大、分布较广的毒杂草主要有毛茛科露蕊乌头 (*Aconitum gymnanthum*)、豆科甘肃棘豆 (*Oxytropis kansuensis*)、黄花棘豆 (*Oxytropis ochrocephala*)、小花棘豆 (*Oxytropis glabra*)、瑞香科狼毒 (*Stellera chamaejasme*)、禾本科醉马草 (*Achnatherum inebrians*) 等^[5]。由于不同种的毒杂草的生长环境和地理分布都有不同的特点和规律, 这给草原毒杂草的预防和控制带来了巨大的挑战。

随着互联网的发展和计算机性能的提高, 使得环境变量和标本的数字化进程加快的基础上, 生态位模型 (Ecological Niche Models; ENM) 广泛应用于入侵生物学、保护生物学、进化生物学、以及全球气候变化对物种分布的影响等。生态位模型是利用物种的已知分布数据和相关环境变量根据一定的算法推算物种的生态需求, 将其运算结果投射至不同的空间和时间中去预测物种的潜在分布^[6-7]。近年来, 由于统计技术、机器学习技术和地理信息系统进一步强大, 生态位模型的模拟方法层出不穷, 其中最大熵 (Maxent) 的方法在只有物种记录点, 甚至样本很小的情况下也能较好的预测物种的潜在分布区^[8]。

Maxent 模型常用于预测入侵物种在中国潜在分布区和适生区的研究, 如入侵杂草春飞蓬 (*Erigeron philadelphicus*)^[9]、加拿大一枝黄花 (*Solidago canadensis*)^[10] 和飞机草 (*Eupatorium odoratum*)^[11] 等。但 Maxent 对于草原各种毒杂草的潜在扩散区域的对比研究却很少。本文针对 4 种著名的草原毒杂草: 醉马草, 黄花棘豆, 狼毒和露蕊乌头, 采用最大熵方法分别研究影响 4 种毒杂草的关键生态因子, 并预测 4 种毒杂草的潜在扩散区域, 进一步对比分析其生态位和地理分布的特点, 最后总结 4 种毒杂草的扩散特征和重点防控区域, 并提出相应的防控策略。

1 材料和方法

1.1 物种分布数据与环境变量

利用中国植物数字标本馆 (CVH, <http://www.cvh.ac.cn/>) 分别收集到 145 个醉马草, 206 个黄花棘豆, 551 个狼毒和 415 个露蕊乌头分布记录点。为了避免由于地理聚集导致的空间自相关性, 采用最近邻体距离法筛选样本数据, 即在 5 km 内只保留一点, 最后醉马草, 黄花棘豆, 狼毒和露蕊乌头用于模拟的数据数目分别为 133, 176, 313 和 463。

从 WorldClim 环境数据库 (<http://www.worldclim.com/>) 中下载了分辨率为 2.5' 的 19 个气候变量 (即 1950—2000 年的生态气候平均值)。利用 ArcGIS 10 掩模分别提取中国和甘肃的气候变量, 再将中国的气候变量进行相关性分析, 去除相关性大于 0.8 的环境变量, 最后用于建模的气候变量分别为平均月温差, 等温性, 最湿季平均温度, 最干季平均温度, 季节性降水量, 最干季降水量 (表 1)。

土壤数据来源于寒区旱区科学数据中心的基于世界土壤数据库 (Harmonized World Soil Database version, HWSD) 的中国土壤数据集 (v1.1) (<http://westdc.westgis.ac.cn/>)。利用 ArcGIS 10 掩模分别提取中国和甘肃的土壤数据, 用于建模的变量为碳酸盐或石灰含量, 硫酸盐含量, 有机碳含量, 沙含量和顶层土壤质地 (表 1), 变量相关性低于 0.8。

1.2 生态位模型

分别将醉马草, 黄花棘豆, 狼毒和露蕊乌头分布数据和环境变量导入 Maxent 3.3.3e 中, 并设置随机选取

75%分布点为训练数据(training data),其余 25%作为测试数据(testing data)。为了降低模拟过程中随机性造成的影响,设置交叉校验(cross-validation procedures)模拟 20 次,分别计算出环境变量对 4 种毒杂草生态位模型的贡献率(表 1),删除贡献率低于 1%的环境变量后再次交叉校验模拟 20 次,并通过投射分别预测四种毒杂草在甘肃的潜在分布。最后以栅格文件通过 ArcGIS 10 输出,每个栅格的值代表毒杂草在该区域对环境适应生存的概率,值域为[0,1]。通过 AUC 值对模型精度进行检验,即接受者操作特性曲线(ROC 曲线)与横坐标所围成的面积的值,值域为[0.5,1]。ROC 曲线是以实际和预测同时存在的比率(即击中概率)为纵轴,只存在于预测中而实际上不存在的比率(即虚惊概率)为横轴所组成的坐标图。AUC 值越大,表示预测的物种分布与随机分布相差越大,其与环境变量之间的相关性也越高,即模型的模拟效果越好;反之表示模拟的效果越差^[9]。如果 AUC 值在 0.5—0.6 之间,表示模型模拟结果失败;在 0.6—0.7 之间表示模拟效果较差;在 0.7—0.8 之间表示效果一般;在 0.8—0.9 之间表示效果较好;在 0.9—1 之间表示效果很好^[12]。

表 1 环境变量分别在 4 种毒杂草的最大熵模型中的贡献率

Table 1 Percent contributions of the environment variable in the Maxent models for four poisonous weeds

环境变量 Environment variables	醉马草 <i>A. inebrians</i>	黄花棘豆 <i>O. ochrocephala</i>	狼毒 <i>S. chamaejasme</i>	露蕊乌头 <i>A. gymnantrum</i>
平均月温差 Mean diurnal range	18.6058	8.5325	4.2526	0.4614 *
等温性[(日温差的月平均值/年温差)×100] Isothermality[(Mean diurnal range / Temperature annual range) (×100)]	0.2091 *	2.1482	5.0832	9.1427
最湿季平均温度 Mean temperature of wettest quarter	4.7158	13.5619	9.7934	25.5642
最干季平均温度 Mean temperature of driest quarter	11.9037	6.5354	1.6206	0.303 *
季节性降水量 Precipitation Seasonality	1.6752	0.0322 *	0.0051 *	0.3031 *
最干季降水量 Precipitation of driest quarter	15.4337	16.1382	72.5002	59.2452
碳酸盐或石灰含量 Topsoil calcium carbonate	14.0331	1.5203	0.1023 *	0.1168 *
硫酸盐含量 Topsoil gypsum	12.6811	18.7954	3.4147	1.7103
有机碳含量 Topsoil organic carbon	17.9762	28.375	0.8098 *	2.0672
沙含量 Topsoil sand fraction	2.1545	3.8438	1.7612	0.2331 *
顶层土壤质地 Topsoil texture class	0.6118 *	0.5171 *	0.6569 *	0.853 *

* 表示 Maxent 模型模拟最终未采用贡献率小于 0.1 的变量。

1.3 数据分析方法

(1)物种的地理分布重心:设 $P_{i,j}$ 为生态位模型预测的斑块(i,j)对环境适应生存的概率, lat_i 和 $long_j$ 分别为斑块(i,j)中心的纬度和经度,则地理分布重心的纬度 C_lat 和经度 C_long 计算公式分别为:

$$C_lat = \frac{\sum_{j=1}^m lat_i \times P_{i,j}}{\sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^m P_{i,j}}, \quad C_long = \frac{\sum_{i=1}^n P_{i,j} \times long_j}{\sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^m P_{i,j}} \quad (1)$$

(2)平均海拔:设 $P_{i,j}$ 为生态位模型预测的斑块(i,j)对环境适应生存的概率, $ele_{i,j}$ 为斑块(i,j)的海拔高度,则分布区平均海拔 avg_ele 的计算公式为:

$$avg_ele = \frac{\sum_{i=1}^n ele_{i,j} \times P_{i,j}}{\sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^m P_{i,j}} \quad (2)$$

以上计算首先将研究区域按照 2.5° 二维网格化,再通过 Matlab R2016a 进行计算。其中海拔数据是从 <http://www.gscloud.cn/> 获得 DEM 数据和经纬度坐标导入 ArcGIS 10 中计算得到的。

(3)生态位宽度、生态位重合度和地理分布重合度:将最大熵模型预测的 4 种毒杂草潜在分布结果导入 ENMTools 1.3 中,分布计算出生态位宽度、生态位重合度和地理分布重合度。

生态位宽度采用 Levins 模型^[13]: $B_i = - \sum_{j=1}^R P_{ij} \log P_{ij}$, 其中 B_i 是物种 i 的 Levins 生态位宽度; P_{ij} 为物种 i 利用资源 j 占其利用全部资源的频度; R 是可利用资源等级数。

生态位重合度采用 Schoener D 方法^[14]: $O_{ij} = 1 - \frac{1}{2} \sum_{a=1}^n |P_{ia} - P_{ja}|$, O_{ij} 代表物种 i 和物种 j 的生态位重合度; P_{ia} 和 P_{ja} 分别代表物种 i 和物种 j 中利用资源 a ($a = 1, 2 \cdots n$) 的个体数。

2 结果与分析

2.1 4 种毒杂草潜在分布区的预测

生态位模型模拟 20 次的狼毒、黄花棘豆、醉马草和露蕊乌头的 AUC 平均值分别为 0.7841, 0.8552, 0.775, 0.8274; 标准差分别为 0.1346, 0.0698, 0.1431, 0.051。模型对黄花棘豆和露蕊乌头的潜在分布区的预测效果较好,而对狼毒和醉马草的预测效果一般。使用中国矢量地图作底图,采用 ArcGIS 10 中 Spatial Analyst 模块的 Reclassify 功能,基于自然断点分级法 (Natural Breaks, 即对分类间隔加以识别,对相似值进行最恰当地分组,并可使各个类之间的差异最大化),分别将 4 种毒杂草的潜在分布区分级,由于 4 种毒杂草的同等级分界点的值相近,为了对比研究 4 种毒杂草,最终取 4 种毒杂草同等级分界点的平均值将分布区分为 5 个等级,分别是非适生区 (0.0—0.1)、边缘适生区 (0.1—0.23)、低适生区 (0.23—0.4)、适生区 (0.4—0.57) 和高适生区 (0.57—1.0)。

由图 1 可以看出醉马草的高适生区和适生区从祁连山脉东南部到陇中地区、陇东北部以及甘南高原北部

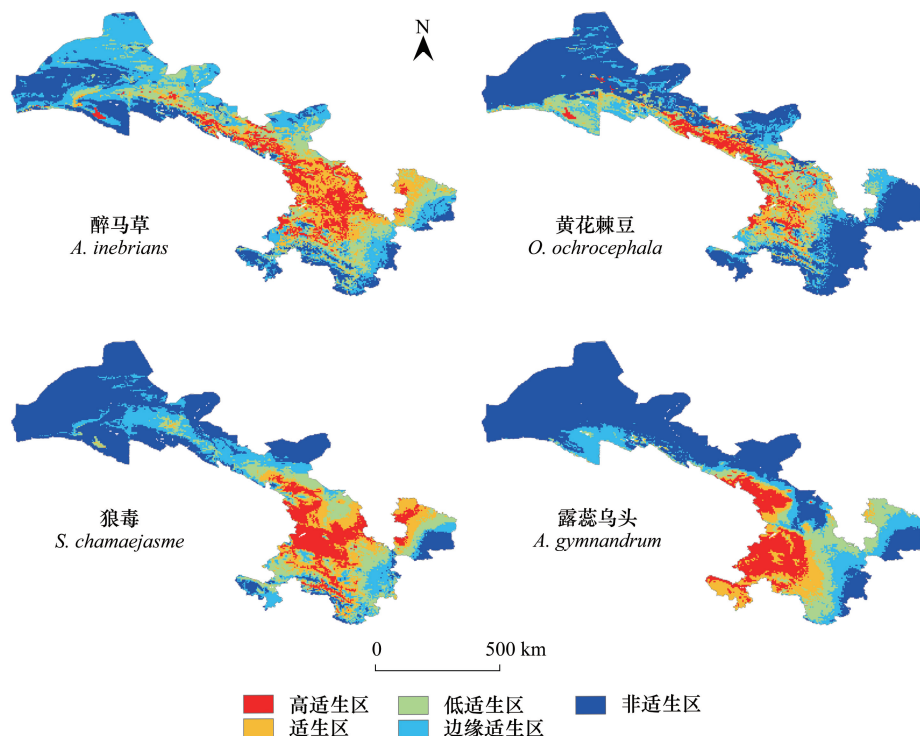


图 1 4 种毒杂草的潜在分布区

Fig.1 The potential ditribution of four poisonous weeds

均有分布,低适生区围绕在高适生区和适生区边缘,而边缘适生区几乎遍及整个甘肃地区。黄花棘豆的高适生区和适生区主要分布在祁连山脉一带,陇中西部和甘南高原北部也有少量分布;低适生区和边缘适生区分布在祁连山西北部和陇中大部分区域(图 1)。狼毒的高适生区和适生区分布在祁连山与乌鞘岭的交界处以及陇中大部分地区,此外陇南北部也有分布;低适生区和边缘适生区除了在高适生区和适生区边缘还分布在河西走廊一带(图 1)。露蕊乌头的分布区域基本类似于狼毒,但各级分布区略向西偏移,高适生区和适生区偏向甘南境内(图 1)。

2.2 4 种毒杂草的地理分布和生态位的比较

基于生态位模型预测结果,通过 ENMTools 1.3 中,分别计算出 4 种毒杂草的生态位宽度、生态位重合度和地理分布重合度,其中地理分布阈值取 0.5。Matlab R2016a 分别计算地理分布重心,平均海拔(表 2,3),并将数据图形化(图 2)。醉马草和黄花棘豆地理分布重心越过了祁连山接近青海湖方向,而醉马草地理分布重心较之黄花棘豆略向东移动,大致位于天祝西南与青海的交界处;狼毒和露蕊乌头地理分布重心纬度较低,大致位于兰州和临夏地区(图 2)。4 种毒杂草的平均海拔都在 2000 m 以上,海拔从高到底依次为黄花棘豆,露蕊乌头,狼毒和醉马草(表 3)。

4 种毒杂草中醉马草生态位宽度居于首位,狼毒次之,这两种毒杂草的生态位重合度最高,地理分布重合度较高。此外,醉马草与黄花棘豆的地理分布重合度最高,生态位重合度也较高。而狼毒与露蕊乌头的生态位重合度较高,但地理重合度却很低(表 2)。

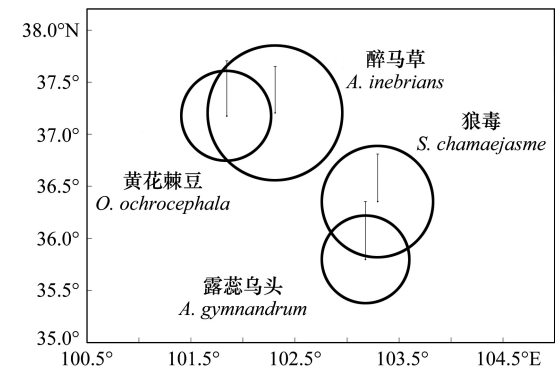


图 2 4 种毒杂草的地理分布重心、平均海拔和生态位宽度
Fig.2 The Geographical distribution centroid, average elevation and niche breadth of four poisonous weeds

大圆半径代生态位宽度;标杆表示无量纲化后的平均海拔 (Large circle radius represents niche breadth; Average elevation is represented by the bar after dimensionless.)

表 2 4 种毒杂草的生态位和地理分布重合度

Table 2 Niche and range overlap of four poisonous weeds

地理分布重合度(对角线下) \\生态位重合度(对角线上) Niche (above the diagona) \\ range overlap (below the diagona)	醉马草 <i>A. inebrians</i>	黄花棘豆 <i>O. ochrocephala</i>	狼毒 <i>S. chamaejasme</i>	露蕊乌头 <i>A. gymnantrum</i>
醉马草 <i>A. inebrians</i>	1	0.6984	0.7911	0.5915
黄花棘豆 <i>O. ochrocephala</i>	0.7945	1	0.6645	0.6159
狼毒 <i>S. chamaejasme</i>	0.617	0.5323	1	0.7093
露蕊乌头 <i>A. gymnantrum</i>	0.4009	0.4827	0.5102	1

2.3 4 种毒杂草等级分布区比较

应用 Matlab R2016a 计算出 4 种毒杂草生态位模型预测的潜在分布区面积占甘肃总面积的比例(表 3)。4 种毒杂草中醉马草和狼毒的高适生区比例较高,超过了 2.5%;而醉马草的适生区、低适生区和边缘适生区的比例亦皆居首位,等级分布区比例之和也是 4 种毒杂草中最高的;狼毒除了低适生区比例略低于黄花棘豆,其他等级分布区比例都在醉马草之后,比例之和位于第二;黄花棘豆和露蕊乌头各等级分布区比例之和相当(图 3,表 3)。

3 讨论

生态位模型将物种分布的地理空间信息和生态空间相关联,继而建了物种生存的生态空间,但模型构建

的前提是物种的生态位保守,生态需求和分布平衡,且迁移能力无限大^[15]。此外,生态位模拟物种的潜在分布区并不是实际入侵区域,物种间的相互作用及物种的迁移能力限制了物种在特定地理空间的反映,所以说现实分布是潜在分布的一部分^[16]。醉马草和黄花棘豆的高适应区和适生区的范围较广,从祁连山脉一直延伸到甘南草原,但扩散重心基本在祁连山西侧。狼毒和露蕊乌头的潜在扩散区域较为集中,主要分布在甘肃南部,扩散重心分别居于兰州和临夏地区。

生态位宽度和生态位重叠度是描述物种现实生态位的重要指标,一定程度上反映了植物的特征和对环境的适应性^[17]。生态位宽度是指物种对各种环境资源利用的总和,而生态位重叠则认为是物种之间对资源利用的相似程度和竞争关系^[18]。生态位宽度越大,环境适应能力越强,分布越广,同时也会伴随着较高的生态位重叠^[19]。4种毒杂草中醉马草生态位宽度最宽,狼毒次之。虽然醉马草与狼毒的生态重合度和地理分布重合度都比较高,然而醉马草与狼毒的地理扩散重心距离较远,平均海拔也高于狼毒。醉马草与黄花棘豆在地理分布重合度较高,但由于醉马草竞争能力高于黄花棘豆,黄花棘豆的潜在扩散范围明显低于醉马草。虽然狼毒和露蕊乌头的生态位重合度较高,但地理分布重合度不高,露蕊乌头的高适生扩散范围也偏向甘南高原。

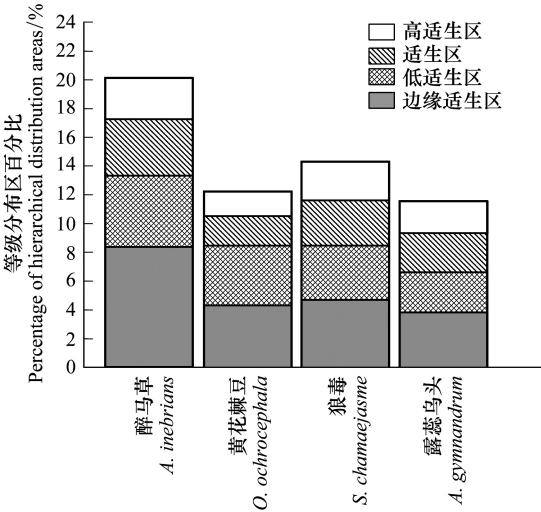


图3 4种毒杂草的等级分布区比例
Fig. 3 Percentage of hierarchical distribution areas of four poisonous weeds

表3 4种毒杂草的地理分布重心、平均海拔、生态位宽度和等级区域比例

Table 3 The geographical distribution centroid, average elevation, niche breadth and percentage of hierarchical distribution areas of four poisonous weeds

毒杂草 Poisonous weeds	地理分布重心 Geographical distribution centroid		平均海拔 Average elevation/ km	生态位宽度 Niche breadth	等级区域比例 Percentage of hierarchical distribution areas			
	纬度 Latitude	经度 Longitude			边缘适生区	低适生区	适生区	高适生区
					Marginal adaptive region	Low adaptive region	Moderately adaptive region	High adaptive region
醉马草 <i>A. inebrians</i>	37.2047	102.3102	2.0814	0.6469	0.0833	0.0496	0.0369	0.0291
黄花棘豆 <i>O. ochrocephala</i>	37.1742	101.8454	2.4691	0.4311	0.0434	0.0414	0.0201	0.0175
狼毒 <i>S. chamaejasme</i>	36.3528	103.2963	2.1224	0.5328	0.0469	0.0374	0.0312	0.0277
露蕊乌头 <i>A. gymnantrum</i>	35.7965	103.1778	2.5878	0.4210	0.0381	0.0278	0.0269	0.0228

从甘肃北部的康乐草原、祁连山草原一直到甘肃南部的甘南草原等畜牧业发展的重要区域都居于毒杂草的潜在扩散范围。因此,针对不同毒杂草的潜在扩散特征和重点扩散区域应制定相应的防控措施,避免未知的扩散危害。在甘肃北部,主要是醉马草和黄花棘豆的低适生区和边缘适生区,而从祁连山一直到甘南草原则是毒杂草的重点扩散区域。整个祁连山草原都是醉马草和黄花棘豆的高适生和适生扩散区,而从祁连山南部到甘南草原,醉马草和黄花棘豆的高适生和适生扩散区逐渐减少,成为狼毒和露蕊乌头高适生和适生扩散区。因此,未来对各种毒杂草监控方向应随区域变化进行调整,分区重点防控。

上述关于4种毒杂草的潜在分布区域的预测中所产生的各种数据都只是一种模拟推测,并不是由实地考察产生的,而且4种毒杂草的样本记录数据只是单一的从CVH上获取,数量较少且具有一定的局限性,对生态位模型预测结果也有一定的影响。但是本研究结果对毒杂草的防控策略的制定可提供一定的参考。此外,

生态位模型的模拟方法层出不穷,其中只基于分布数据的方法,如 Bioclim, GARP, Maxent 等已得到广泛应用。众多方法模拟物种分布时表现不一,甚至给出的结果差异巨大。虽然 Maxent 方法在样本量很小的情况下能较好的预测物种的潜在分布区,但在样本数据量较大的条件下未必优于其它方法。因此,扩充样本数据并考虑不同模拟方法之下各种毒杂草的潜在分布差异也是未来要解决的问题。

然而,气候是大尺度上决定物种分布的关键因素^[20]。以全球增温为主要特征的气候变化已成为一个不可争辩的事实。未来气候变化下,迁移扩散机制成为目前植物的一个主要响应机制。许多物种为了跟得上气候的变化将寻找具备其最适宜生长气候的区域。同时,气候的改变增加了许多入侵植物的竞争优势^[21]。未来气候变化下各种毒杂草的响应机制将会是草原生态系统面临的新问题,也是草原生态保护的新挑战。

参考文献(References):

- [1] 甘肃省草原总站. 甘肃草地资源. 兰州: 甘肃科学技术出版社, 1997: 75-70.
- [2] 祁彪, 张德盟, 丁玲玲, 张力, 汪玺, 杨予海. 退化高寒干旱草地植物群落多样性特征. 甘肃农业大学学报, 2005, 40(5): 626-631.
- [3] 胡冠芳, 刘敏艳, 李玉奇, 牛树君, 赵峰, 沈慧敏. 甘肃天然草地 30 种有毒植物提取物对菜粉蝶幼虫的拒食和触杀作用研究. 草业学报, 2011, 20(5): 169-176.
- [4] 何毅. 甘肃省天然草场有毒植物及防治. 中国草食动物, 2001, 3(1): 30-31.
- [5] 许国成, 谭成虎. 甘肃草原毒草危害现状及防治对策. 中国畜牧业, 2013, (4): 54-55.
- [6] Araújo M B, Peterson A T. Uses and misuses of bioclimatic envelope modeling. Ecology, 2012, 93(7): 1527-1539.
- [7] 朱耿平, 刘国卿, 卜文俊, 高玉葆. 生态位模型的基本原理及其在生物多样性保护中的应用. 生物多样性, 2013, 21(1): 90-98.
- [8] Phillips S J, Anderson R P, Schapire R E. Maximum entropy modeling of species geographic distributions. Ecological Modelling, 2006, 190(3/4): 231-259.
- [9] 张颖, 李君, 林蔚, 强胜. 基于最大熵生态位元模型的入侵杂草春飞蓬在中国潜在分布区的预测. 应用生态学报, 2011, 22(11): 2970-2976.
- [10] 雷军成, 徐海根. 基于 MaxEnt 的加拿大一枝黄花在中国的潜在分布区预测. 生态与农村环境学报, 2010, 26(2): 137-141.
- [11] 杨波, 薛跃规, 唐小飞, 王媛, 张达敏. 外来入侵植物飞机草在中国的适生区预测. 植物保护, 2009, 35(4): 70-73.
- [12] Swets J A. Measuring the accuracy of diagnostic systems. Science, 1988, 240(4857): 1285-1293.
- [13] Levins R. Evolution in Changing Environments; Some Theoretical Explorations. Princeton: Princeton University Press, 1968.
- [14] Schoener T W. The Anolis Lizards of Bimini: resource partitioning in a complex fauna. Ecology, 1968, 49(4): 704-726.
- [15] Peterson A T. Ecological niche conservatism: a time-structured review of evidence. Journal of Biogeography, 2011, 38(5): 817-827.
- [16] Sillero N. What does ecological modelling model? A proposed classification of ecological niche models based on their underlying methods. Ecological Modelling, 2011, 222(8): 1343-1346.
- [17] 井光花, 程积民, 苏纪帅, 魏琳, 史晓晓, 金晶炜. 黄土区长期封育草地优势物种生态位宽度与生态位重叠对不同干扰的响应特征. 草业学报, 2015, 24(9): 43-52.
- [18] Silvertown J W. The distribution of plants in limestone pavement: tests of species interaction and niche separation against null hypotheses. Journal of Ecology, 1983, 71(3): 819-828.
- [19] 张金屯. 数量生态学(第二版). 北京: 科学出版社, 2011: 123-127.
- [20] Okubo K, Oike S. Relationship between the aquatic plant distributions and environmental conditions in irrigation canals in Kamiina District, Nagano prefecture. Journal of the Japanese Institute of Landscape Architecture, 2008, 71(5): 549-552.
- [21] Dukes J S, Mooney H A. Does global change increase the success of biological invaders? Trends in Ecology & Evolution, 1999, 14(4): 135-139.