

DOI: 10.5846/stxb201904080688

邱浩杰,孙杰杰,徐达,焦洁洁,薛敏,袁位高,沈爱华,江波,李胜.末次盛冰期以来红豆树在不同气候变化情景下的分布动态.生态学报,2020,40(9):3016-3026.

Qiu H J, Sun J J, Xu D, Jiao J J, Xue M, Yuan W G, Shen A H, Jiang B, Li S. The distribution dynamics of *Ormosia hosiei* under different climate change scenarios since the Last Glacial Maximum. Acta Ecologica Sinica, 2020, 40(9): 3016-3026.

末次盛冰期以来红豆树在不同气候变化情景下的分布动态

邱浩杰¹, 孙杰杰^{2,3}, 徐 达¹, 焦洁洁³, 薛 敏¹, 袁位高³, 沈爱华³, 江 波³, 李 胜^{1,*}

1 浙江农林大学 风景园林与建筑学院, 杭州 311300

2 南京林业大学 生物与环境学院, 南京 210037

3 浙江省林业科学研究院, 杭州 310023

摘要:红豆树(*Ormosia hosiei* Hemsl. et Wils.)是中国的特有种,具有极高的经济价值、景观价值和药用价值。由于木材珍贵,人工盗伐严重,其种群数量和分布范围不断减少,被世界自然保护联盟(IUCN)濒危物种红色名录列为近危物种。气候变化会对物种的分布造成严重影响,理解该影响将有助于物种保护策略的制定,尤其是为濒危物种未来的保护提供重要参考。本研究基于红豆树在中国的地理分布数据,借助经相关性分析后筛选出的9个变量因子,利用最大熵模型(MaxEnt)模拟红豆树在末次盛冰期、全新世中期、当代和未来气候情景下的潜在分布区和影响其分布的主导环境因子,并且通过空间分析模拟其在不同气候变化情景下空间分布格局的变化。结果表明MaxEnt在各时期训练集和测试集的AUC(受试者工作特征曲线下的面积)均值均达到0.9以上,表明模型有很好的预测能力。刀切法(Jackknife)表明年均降水量、温度季节性变化标准差和昼夜温差月均值是主导其分布的三大因子,累计贡献率达到91.8%。将模拟结果导入到ArcGIS后,处理得到不同时期红豆树适生区空间分布格局变化。结果表明,自末次盛冰期以来,红豆树的适生区面积收缩且向北迁移;随着全球气候变暖,未来4种气候情景下红豆树适生区也有较大面积的减少,特别是在高浓度排放情景(RCP8.5)下,丧失率最高达到45.6%。重庆、江西及位于粤桂两省中南部的大面积适生区可能都将丧失。而新增区域仅存在于适生区的边缘,新增率仅为1%—2%。本研究表明红豆树的分布受气候变化的影响较大,该研究结果将对未来红豆树的迁地保护与栽培提供重要参考。

关键词:MaxEnt模型;红豆树;潜在分布区;气候变化;分布动态

The distribution dynamics of *Ormosia hosiei* under different climate change scenarios since the Last Glacial Maximum

QIU Haojie¹, SUN Jiejie^{2,3}, XU Da¹, JIAO Jiejie³, XUE Min¹, YUAN Weigao³, SHEN Aihua³, JIANG Bo³, LI Sheng^{1,*}

1 School of Landscape Architecture, Zhejiang A & F University, Hangzhou 311300, China

2 College of Biology and the Environment, Nanjing Forestry University, Nanjing 210037, China

3 Zhejiang Academy of Forestry, Hangzhou 310023, China

Abstract: *Ormosia hosiei* Hemsl. et Wils. is endemic to China with high economic, landscape, and medicinal value. Due to the precious wood of this species, and as a result of serious logging, its population and distribution range are decreasing

基金项目:浙江省重点研发计划项目(2017C02028);浙江省省院合作林业科技重大项目(2018SY08)

收稿日期:2019-04-08; 网络出版日期:2020-03-16

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: 8357573@qq.com

constantly. Thus, it is listed as a Near-Threatened species in the IUCN Red List of Endangered Species. Climate change will have a serious impact on the distribution of such species. Understanding the impact of climate change on species distribution will help develop species conservation strategies, especially for the future protection of endangered species. Based on geographical distribution data of *O. hosiei* in China, nine variable factors were selected after correlation analysis. The maximum entropy model (MaxEnt) was used to simulate the potential distribution in four scenarios, the Last Glacial Maximum, the Mid Holocene, the current and the future, and found the dominant environmental factors respectively. In addition, the spatial patterns under different climate changes have been modeled through space analysis in the MaxEnt. The results showed that the average AUC values in each period exceeded 0.9, which meant the MaxEnt model was of high predictive ability. Differences in the annual precipitation, temperature seasonality, and monthly mean temperature were predicted to be three dominant factors by the Jackknife method, and the contribution of these three factors reached 91.8%. Then, the simulation results were imported into ArcGIS to obtain the dynamics of the *O. hosiei* distribution pattern under different scenarios. The results showed that, since the Last Glacial Maximum, the potential distribution of *O. hosiei* contracted and the species migrated to the northward. With growing global warming, the potential distribution of *O. hosiei* under the four climate scenarios would also decrease; especially the scenario with the highest greenhouse gas emissions (RCP 8.5), the rate of loss peaked at 45.8%. Large suitable areas in Chongqing, Jiangxi, and south-central Guangdong and Guangxi provinces may be lost, while the expanding areas would only increase 1%—2% on the edge of the suitable area. In this research, it was found the distribution of *O. hosiei* was greatly effected by the climate change, which would provide an important reference for the future conservation and cultivation of *O. hosiei*.

Key Words: MaxEnt maximum entropy model; *Ormosia hosiei*; potential distribution; climate change; distribution dynamic

气候变化是迄今为止最为严峻的环境问题之一,其发生改变将影响该区域的热量和水分及两者的配合状况,并对物种的分布造成显著影响^[1]。植物与气候之间的联系一直是生态学、植物学和生物地理学等领域研究的重点,末次盛冰期以来气候的巨大变化改变了地球上大部分植物的地理分布^[2],期间幸存下来的陆生植物,在冰期后变暖的气候条件下从避难所扩散、迁移后重新分布^[3]。而近年来,全球气候正经历着以变暖为主要特征的显著变化,IPCC 第五次报告预计 21 世纪末(2081—2100 年),全球平均地表温度将上升 0.3—4.8℃^[4]。已有研究表明,气候变暖将使部分植物的适生区面积缩小,且呈破碎化分布态势^[5-6]。因此,了解气候变化对物种分布格局的影响,将有助于理解物种过去栖息地变化的原因,从而为全球气候变暖下物种保护策略的制定尤其是濒危植物的保护提供重要参考。

物种分布模型(species distribution models, SDMs)作为研究气候变化对物种适宜生境影响的一种最常用工具^[7],其主要依据物种的分布数据和相应环境数据,使用一定的算法预测该物种的地理分布情况,同时输出物种对生境的偏好程度^[8]。近年来,在不同的研究领域,研究人员开发了多个基于不同算法的物种分布模型,如 BIOCLIM 模型、GARP 模型和 MaxEnt 模型等,尤其是 MaxEnt 模型因其准确度高、稳定性高成为最广泛使用的 SDM 算法^[9-10]。作为一种通用的机器学习技术,MaxEnt 因其能处理变量之间复杂的相互作用,且对小样本的敏感度较低等优势非常适合物种分布建模^[11-12],近年来被广泛应用于濒危物种栖息地选择和生境适宜性划分^[13-14],气候变化对物种分布的影响^[15]、外来物种入侵及害虫预警^[16-17]等领域研究。最新研究表明 MaxEnt 模型在流行疾病疫情分析^[18]、用地条件分析^[19]等新领域也发挥出了较好的效果。

红豆树属(*Ormosia*)隶属豆科(Leguminosae),在我国约有 37 种,该属大部分物种都具有极高的经济价值和开发利用价值,受到人为干扰及采伐较为严重^[20]。红豆树(*Ormosia hosiei*)是红豆树属在中国的特有种,是国家Ⅱ级重点保护植物^[21],已被世界自然保护联盟濒危物种红色名录(IUCN Red List of Threatened Species)

列为近危物种(Near Threatened)。在我国分布较为广泛,但种群数量较少,主要分布于江苏、安徽、浙江、江西、福建、湖北、四川、贵州、广东、广西等省区。红豆树具有极高的经济价值、景观价值和药用价值,所以人工盗伐严重,又因其自身繁衍能力和传播扩散能力都较差等内外因素影响,致使其现存野生种群稀少^[22],正逐渐走向衰亡^[23]。

目前,对于红豆树的研究主要集中在生理生态特性^[24-26]、种群遗传性^[27]和濒危保护^[20-21]等方面,在地理分布特征及环境因子喜好程度上研究较少。因此本研究运用 MaxEnt 模型和 ArcGIS 软件进一步定量探究气候变化以及环境因素对红豆树地理分布的影响,模拟过去、当代及未来不同气候情景下红豆树的适生分布范围,进而分析影响红豆树分布的主导环境因子和阈值,并得出其在不同气候情景下分布的空间格局变化,从而为未来气候变暖背景下红豆树的保护与栽培提供重要参考。

1 材料与方法

1.1 地理分布数据来源及处理

红豆树分布数据主要来源于全球生物多样性信息网络(GBIF, <https://www.gbif.org/>)、中国国家标本资源平台(NSII, <http://www.nsii.org.cn/>)和中国数字植物标本馆(CVH, <http://www.cvh.org.cn/>)等标本信息平台及文献检索^[24],并通过以下方法进行筛选:1)剔除位置信息未精确到镇的标本数据和重复数据;2)考虑到气候精度数据为 2.5',在每个 2.5'×2.5'网格处只取一个分布点。通过以上方法最后筛选得到红豆树的标本信息共 126 条,保存为 MaxEnt 模型可用的 csv 格式。

1.2 环境数据来源

本研究中的 19 种生物气候变量均来源于世界气候数据库(<http://www.worldclim.org/>),坐标系为 WGS84,栅格大小为 25 km²,数据空间分辨率为 2.5 min^[28]。其中,当代气候数据的时间范围在 1960 年到 1990 年。末次盛冰期(距今约 21000 年)、全新世中期(距今约 6000 年)和未来气候数据采用美国国家大气研究中心(NCAR)开发的通用气候系统模式 CCSM4。未来气候数据选用 IPCC 第五次报告中 RCP2.6 和 RCP8.5 两种温室气体排放情景(representative concentration pathways, RCP),分别代表温室气体浓度上升对未来气候的最低和最高影响。其中在 RCP8.5 情景下,温室气体排放较高,缺少应对气候变化的对策^[29]。研究所使用的中国行政区划图来源于国家基础地理信息中心网站(<http://www.ngcc.cn/>)。海拔高程数据来源于地理空间数据云(<http://www.gscloud.cn/search>) STRM 1km 高程数据。ArcGIS 软件版本为 10.2, MaxEnt 软件版本是 3.4.1。

鉴于红豆树前期研究中表明其分布受人类活动影响较大,因此本次研究将人类活动强度数据(hf-v2geo)作为补充变量研究。该数据来自于国际地球科学信息网络中心(CIESIN),能全面和客观地体现人类活动的强度及空间分布状态^[30]。

1.3 环境变量的筛选与处理

末次盛冰期、全新世中期、当代和未来气候均包括了 19 个生物气候变量,由于该生物气候变量中有部分变量间相关性较大,为避免环境变量的多重共线性导致的模型过度拟合^[31-32],使用 DIVA-GIS 7.5 软件(<http://www.diva-gis.org/>)提取 126 个分布点上 19 个气候变量信息,利用 SPSS 19.0 软件对其进行 Pearson 相关性分析,选择相关系数 $r > 0.8$ 的环境变量且只选取对红豆树地理分布紧密联系的变量参与预测,最终筛选后得到 8 个环境变量,分别是年平均温度(bio1)、昼夜温差月均值(bio2)、等温线(bio3)、温度季节性变化标准差(bio4)、最湿季度平均温度(bio8)、年均降水量(bio12)、降水量变异系数(bio15)、最暖季度降水量(bio18),与海拔高程数据共同组成 9 个变量因子参与研究。在当代气候情景做了两次的模拟实验,第一次是将 9 个变量因子进行模拟后与过去和未来所得到的结果进行比较;第二次作为补充研究,保持实验方法相同,不同的是将人类活动数据纳入后组成 10 个变量因子再次进行模拟,目的是得到人类活动强度对红豆树分布的影响程度。

1.4 模型的设置与优化

将 126 条红豆树地理分布数据与处理好的环境数据导入到 MaxEnt 模型中,设分布数据的 25% 作为测试集(test data),剩余的 75% 作为训练集(training data)。MaxEnt 允许模型多次运行并平均在一起以产生最佳结果^[33],为保证结果的准确性,设置软件重复运算 15 次。

特性类型(feature classes)是 MaxEnt 关键的参数设置。MaxEnt 有 5 种特性类型,分别是线性特征(L)、二次型特征(Q)、片段化特征(H)、乘积特征(P)和阈值特征(T)。在分布点较多的情况下,MaxEnt 默认使用更多的特征类型^[34-35]。孔维尧等^[36]认为函数模型对表现影响不大,考虑到本次研究所选物种的分布点>80 个,因此选用 MaxEnt 默认的特征选择。

最后将 MaxEnt 模型输出的 asc 格式文件,在 ArcGIS 软件中转为 Raster 格式,运用重分类(Reclass)方法,将适宜性指数在 0—30% 的划分为不适宜分布区、30%—50% 的为一般适宜分布区、50%—100% 的为高适宜分布区,计算各等级面积的大小。

刀切法(Jackknife)是模型检验环境因子对物种分布影响程度的主要方法,因此在运行 MaxEnt 模型的过程中,同时运用该方法检验各变量对红豆树潜在分布的影响,得到影响红豆树分布的主导环境变量。

1.5 红豆树空间格局变化的模拟

物种的分布情况包括存在和不存在两种状态,而对此如何进行分类目前以主观方法为主,尚无统一标准。张晓芹等^[37]在研究沙枣的分布情况时,采用灵敏度和特异度之和最大的办法确定最优转换阈值(TH)即划分界限;张殷波等^[38]在研究翅油果树的未来空间分布格局时将概率值 30% 作为划分界限。本研究将概率值 $P \geq 30\%$ 作为适生区,即适生区包括了一般适宜分布区和高适宜分布区,用“1”表示;将概率值 $P < 30\%$ 作为不适生区,用“0”表示。通过 ArcGIS 将不同时期的分布图进行叠加,使用栅格计算器工具可视化地体现红豆树的空间分布格局变化并作定量分析。在不同气候情景下,如果该情景下红豆树相比于其他情景有增加的适生区,那么增加的部分即定义为新增分布区(0→1)、如果是减少则定义为丧失分布区(1→0)、如果都为适生区或者是非适生区则代表分布区不变(1→1)^[38]。

2 结果与分析

2.1 模拟结果的准确性评价

本研究基于红豆树的 126 条地理分布数据,利用 MaxEnt 模拟了红豆树在不同时期的适宜分布区。结果表明,当代情景下训练 AUC 最大值为 0.939,测试 AUC 最大值为 0.970,如图 1。其他时期的测试集和训练集 AUC 均值也都在 0.9 以上,表明模拟效果达到极高水平,试验结果可信度很高。

2.2 影响红豆树分布的环境变量重要性

根据刀切法分析得到 9 个环境变量对红豆树当代潜在分布的影响(表 1),其中贡献率(Percentage contribution)排在前三位的是年均降水量(bio12, 62.1%),最适宜范围为 1280—2450mm;温度季节性变化标准差(bio4, 16.3%),最适宜范围为 5.7—7.5℃;昼夜温差月均值(bio2, 13.4%),最适范围为 4.2—9.1℃。这 3 个因子的累计贡献率达到 91.8%。置换重要值(Permutation importance)位居前三位的分别是温度季节性变化标准差(bio4, 58.1%),海拔高程(Altitude, 33.7%),年平均温度(bio1, 2.6%),累计达到 94.4%。

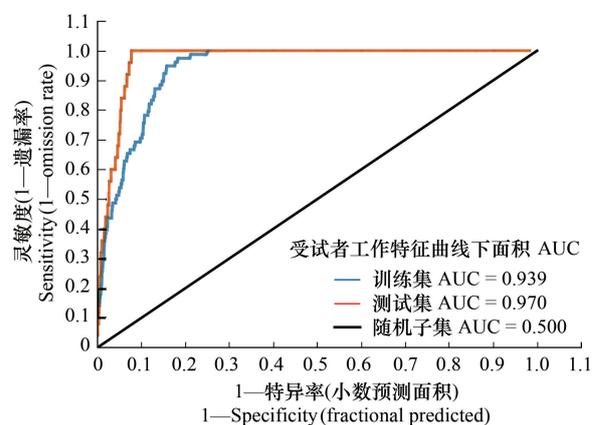


图 1 红豆树的受试者工作特征曲线

Fig.1 Receiver operating characteristic curve of *O. hosiei*

AUC: 受试者工作特征曲线下面积 Area under curve

表 1 9 个环境变量对红豆树潜在分布的重要性

Table 1 9 environmental variables and their importance to the potential distribution of *O. hosiei*

环境变量 Environmental variables	PC/%	PI/%	TRG ₀	TRG _w	TG ₀	TG _w	AUCG ₀	AUCG _w
年均降水量 Annual precipitation	62.1	1.7	1.2522	1.6708	1.4959	2.1666	0.9206	0.9678
温度季节性变化标准差 Temperature seasonality	16.3	58.1	0.9238	1.4992	1.1972	1.9137	0.8929	0.9543
昼夜温差月均值 Monthly mean temperature difference	13.4	0.3	1.2275	1.6617	1.3827	2.2742	0.8680	0.9714
海拔高程 Altitude	4.0	33.7	0.3624	1.5972	0.5598	2.0932	0.7859	0.9630
等温线 Isothermality	2.4	0	0.0984	1.6774	0.2463	2.2159	0.7157	0.9698
最湿季度平均温度 Mean temperature of the wettest quarter	0.7	0	1.0962	1.6774	0.5789	2.2206	0.7905	0.9700
年平均温度 Annual average temperature	0.6	2.6	1.1607	1.6600	1.6443	2.2003	0.9398	0.9690
最暖季度降水量 Precipitation of warmest quarter	0.4	2.2	1.0530	1.7703	1.2518	1.9361	0.8969	0.9485
降水量变异系数 Precipitation of seasonality	0.1	1.2	0.8239	1.6727	1.1154	2.1723	0.8867	0.9697

PC: 贡献率 Percentage contribution; PI: 置换重要值 Permutation importance; TRG₀: 单独使用该变量的正则化训练增益 Training gain with only; TRG_w: 使用除该变量外其他变量的正则化训练增益 Training gain without; TG₀: 单独使用该变量的测试增益 Test gain with only; TG_w: 使用除该变量外所有变量的测试增益 Test gain without; AUCG₀: 单独使用该变量的 AUC 值 AUC with only; AUCG_w: 使用除该变量外其他变量的 AUC 值 AUC without

刀切法检验结果表明(图 2), 仅使用单独变量模拟时对正则化训练增益影响最大的 3 个环境因子分别是年均降水量、昼夜温差月均值和年平均温度。测试增益影响最大的是年平均温度、年均降水量和昼夜温差月均值。AUC 影响最大的 3 个环境因子是年平均温度、年均降水量和最暖季度降水量, 说明这些变量比其他环境变量拥有更多的有效信息。使用除去这些变量外其他变量模拟时, 正则化训练增益下降最多的依次为温度季节性变化标准差、海拔高程和年平均温度; 测试增益下降最多的依次为温度季节性变化标准差、最暖季度降水量和海拔高程; AUC 值下降最多的依次为最暖季度降水量、温度季节性变化标准差和海拔高程。表明这些环境因子所导致的遗漏误差显著增加, 具有其他环境因子不具备的重要信息^[39]。综上参数表明, 影响红豆树

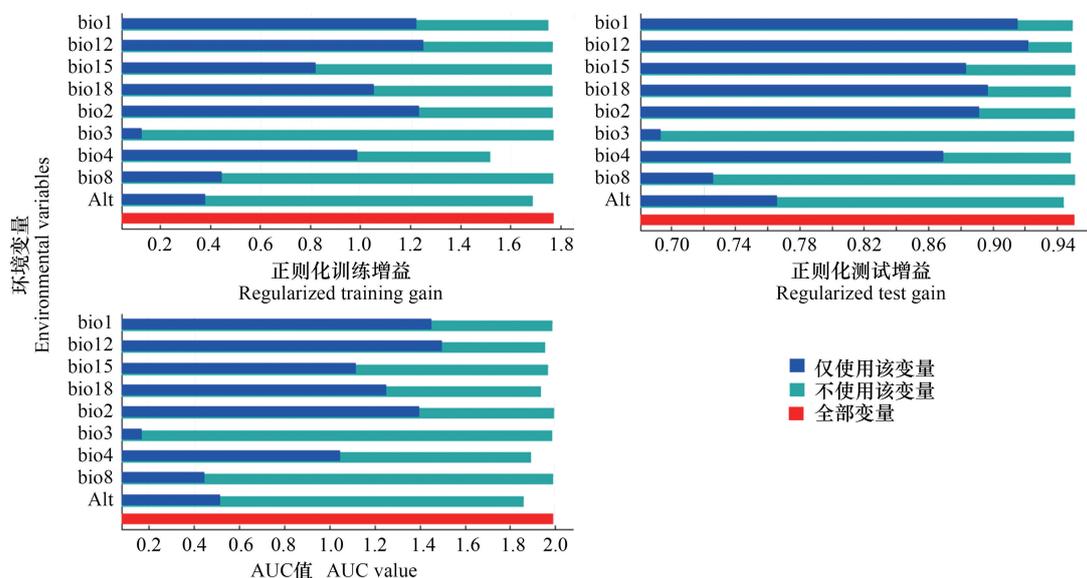


图 2 环境变量重要性的刀切法检验

Fig.2 Jackknife test of the importance of environmental variables

现代地理分布的主要是温度因子(年平均温度、温度季节性变化标准差和昼夜温差月均值)、降水因子(年均降水量、最暖季度降水量)和海拔高程。

2.3 当代及未来气候变化下红豆树的适宜分布区

当代气候情景下红豆树主要分布在北纬 23°—34°,东经 102°—122°(图 3)。以上区域覆盖了几乎所有标本点,表明模拟得到的红豆树适宜分布区域与其实际分布点非常吻合。其中高适宜分布区呈带状分布,面积为 45.92 万 km²。该区域西起成都平原,至大娄山一带后呈零散分布,之后沿着南岭向东穿过广西和广东北部,向北沿武夷山脉终止于浙江中南部。一般适宜分布区面积为 62.24 万 km²,北起秦岭以南,跨过大巴山后沿龙门山向西南方向延伸至四川中西部。与高适宜分布区相比分布较为连续,覆盖了重庆、贵州、福建全境,且在龙门山以东的四川中东部、南岭山脉的广西和广东北部、浙江中南部等地也有大面积适宜区存在。

在各个气候情景下,红豆树适宜分布区面积变化较大(表 2)。末次盛冰期适宜分布区面积为 141.0 万 km²,之后不断下降,到 2070 年代 RCP 8.5 时面积仅为 61.1 万 km²,下降幅度为 56.7%。其中,高适宜分布区变化最大,在末次盛冰期时面积达到峰值 99.5 万 km²,而在 2050 年代 RCP 8.5 时降到最低仅为 14.9 万 km²,降幅达 85%。尽管在 2070 年代适宜区有一定的恢复,但幅度不大。一般适宜分布区变化幅度较小,相对于当代面积变化范围为 3.83—14.74 万 km²。

表 2 不同气候情景下红豆树不同等级适宜分布区面积/($\times 10^4$ km²)

Table 2 Suitable distribution area of different grades of *O. hosiei* under different climate scenarios

时段 Period	气候情景 Climate scenario	不同等级适宜分布区面积 Percentage area of suitable areas at different classes		
		一般适宜分布区	高适宜分布区	总适宜分布区
末次盛冰期 Last glacial period	—	41.5	99.5	141.0
全新世中期 Middle Holocene	—	41.3	49.0	90.3
当代 Current	—	62.2	45.9	108.1
2050 年代 2050s	RCP2.6	58.3	33.8	92.1
	RCP8.5	44.9	14.9	59.8
2070 年代 2070s	RCP2.6	63.9	31.2	95.1
	RCP8.5	36.1	25.0	61.1

2.4 不同气候情景下红豆树适生区的空间格局变化

表 3 和图 4 显示,从末次盛冰期到全新世中期,红豆树的空间格局变化率为 35.9%,其中丧失率高达 54.1%。具体来看,高适生区出现了大面积的减少,海南、贵州西北部、重庆、四川中西部等地的高适生区都出现了萎缩。而到当代,红豆树的空间格局变化率为 23.3%。其中新增率为 8.0%,新增区域主要集中在浙江中南部、杭嘉湖平原和上海、江苏部分地区,表明红豆树开始明显向北迁移;丧失率为 40.9%,丧失区集中分布于海南大部 and 粤桂两省南部,另外在大巴山以北的适生区也向南收缩。

在未来气候情景下,红豆树的适生区面积相较于当代均有较大幅度的缩减,且呈现出南北向收缩,东西适生区相对稳定的特点。在 RCP8.5 的排放情景下,丧失率在 49.3%—49.5%,而在 RCP2.6 排放情景下丧失率仅为 14.1%—17.4%,说明红豆树较难适应高浓度的排放情景,气候变暖将会对其分布造成较大的干扰。而新

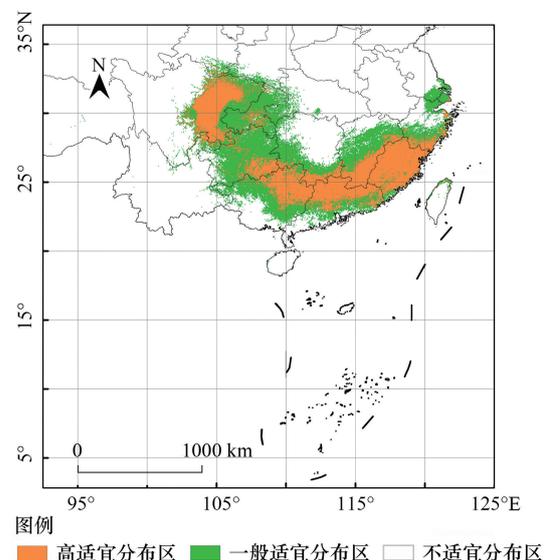


图 3 MaxEnt 模拟红豆树当代的适宜分布区

Fig.3 MaxEnt simulates the suitable distribution area of *O. hosiei*

增率在 4 种气候情景下都较低,为 1%—2%左右,零星分布在不同适生区间的边缘地带,以浙赣皖三省交界处和武夷山脉北部的新增适生区较为明显,其余区域几乎不可见。

丧失适生区在未来的相同排放情景下,不同预测时间段内范围差异较小。相比当代,在 2050 年代 RCP 8.5 的排放情景下丧失率最为明显,达到 49.5%,几乎覆盖了华蓥山以西的重庆、江西全境,另外位于粤桂两省的珠江流域以南适生区也出现了大范围的丧失,适生区整体向北收缩。到 2070 年代,相同气候情景下除了与 2050 年代有一致的丧失区域外,原先在苗岭的适生区也有较大幅度的丧失。而在 RCP2.6 的排放情景下,丧失分布区面积相比 RCP8.5 有较大减少,表现在北部适生区的丧失区域不明显,主要位于适生区的边缘地带。而南部适生区的丧失区域与 RCP8.5 情景相似,珠江流域以南的分布区消失。但从苗岭到南岭一带自西向东包括贵州大部、湖南中南部的适生区得以保留。

通过比较不同预测时段和排放情景下红豆树适生区的面积变化,得出红豆树的适生区面积随着时间的推移总体呈下降的趋势,且在高浓度的排放情景下丧失率更为明显。而新增率在末次盛冰期到当代气候情景下较为明显,适生区开始北抬。其他各个时段内变化差异不大,新增区域几乎不可见。

表 3 不同气候情景下红豆树适生区面积变化

Table 3 Changes in suitable distribution area of *O. hosiei* under different climate scenarios

时段 Period	气候情景 Climate scenario	面积 Area/($\times 10^4$ km ²)				变化 Change/%			
		新增 Increase	不变 Reserved	丧失 Lost	变化 Change	新增率 Increase rate	不变率 Reserved rate	丧失率 Lost rate	变化率 Change rate
对比末次盛冰期 Contrast Last glacial period									
全新世中期 Middle Holocene	—	3.5	86.8	54.1	50.6	2.5	61.6	38.4	35.9
当代 Current	—	8.0	100.2	40.9	32.9	5.7	71.1	29.0	23.3
对比当代 Contrast Current									
2050 年代	RCP2.6	1.4	90.7	17.4	16.0	1.3	83.9	16.1	14.8
	RCP8.5	1.3	58.6	49.5	48.2	1.2	54.2	45.8	44.6
2070 年代	RCP2.6	1.1	94.0	14.1	13.0	1.0	87.0	13.0	12.0
	RCP8.5	2.3	61.1	49.3	58.8	2.1	56.5	45.6	54.4

3 讨论与结论

3.1 不同时期下红豆树适宜分布区的变化

MaxEnt 模型预测了不同气候情景下红豆树适宜分布区变化,结果表明自末次盛冰期以来,红豆树的总适宜分布面积不断减少。相较于各个时期,红豆树在末次盛冰期时丧失了长江中下游一带的分布区,且适生分布区向南几乎覆盖了粤桂琼三省全境。一种可能的解释是,末次盛冰期是历史上温度偏冷,湿度偏干的一段时期,现有研究也认为在该时期长江中下游大部分地区温度要比当代低 17℃ 左右,降水量也仅为当代的 30%—40%^[40-41]。因此绝大多数物种的适生区在此时期内都大幅缩小,且有向南迁移的趋势。红豆树作为喜湿植物,适生区在末次盛冰期向南迁移也是其应对特殊气候变化的一种表现。同时,当时华南等地温度的降低也给习性耐寒的红豆树创造了大面积的适宜分布区,这也是其在末次盛冰期时适生面积达到最高的原因之一。张爱平等^[42]研究也发现 3 种云杉在末次盛冰期的适生区范围反而扩张,因此认为冰期低温和较小的气温波动的环境^[43]可能是某些物种扩张和新物种形成的好机会。到了全新世中期,红豆树的适生区面积出现了较大的萎缩,且分布格局开始接近于当代的分布。这可能与两个原因有关。第一,大量地质资料表明,全新世中期的气候接近于当代的气候特点,但较现在偏暖偏湿,因此红豆树丧失了冰期时适合其生长的高适宜分布区;第二,全新世是与现代人类最为密切的一个地质历史时期,人类对土地、森林、草场和水资源的利用逐渐构成了影响环境变化的一个重要因素^[44]。同时,本次研究在模拟当代情景下人类活动强度对红豆树分布的影响程度也显示,其重要性在 10 个变量因子排名第 2,因此推断全新世中期开始增强的人类活动也对红豆树

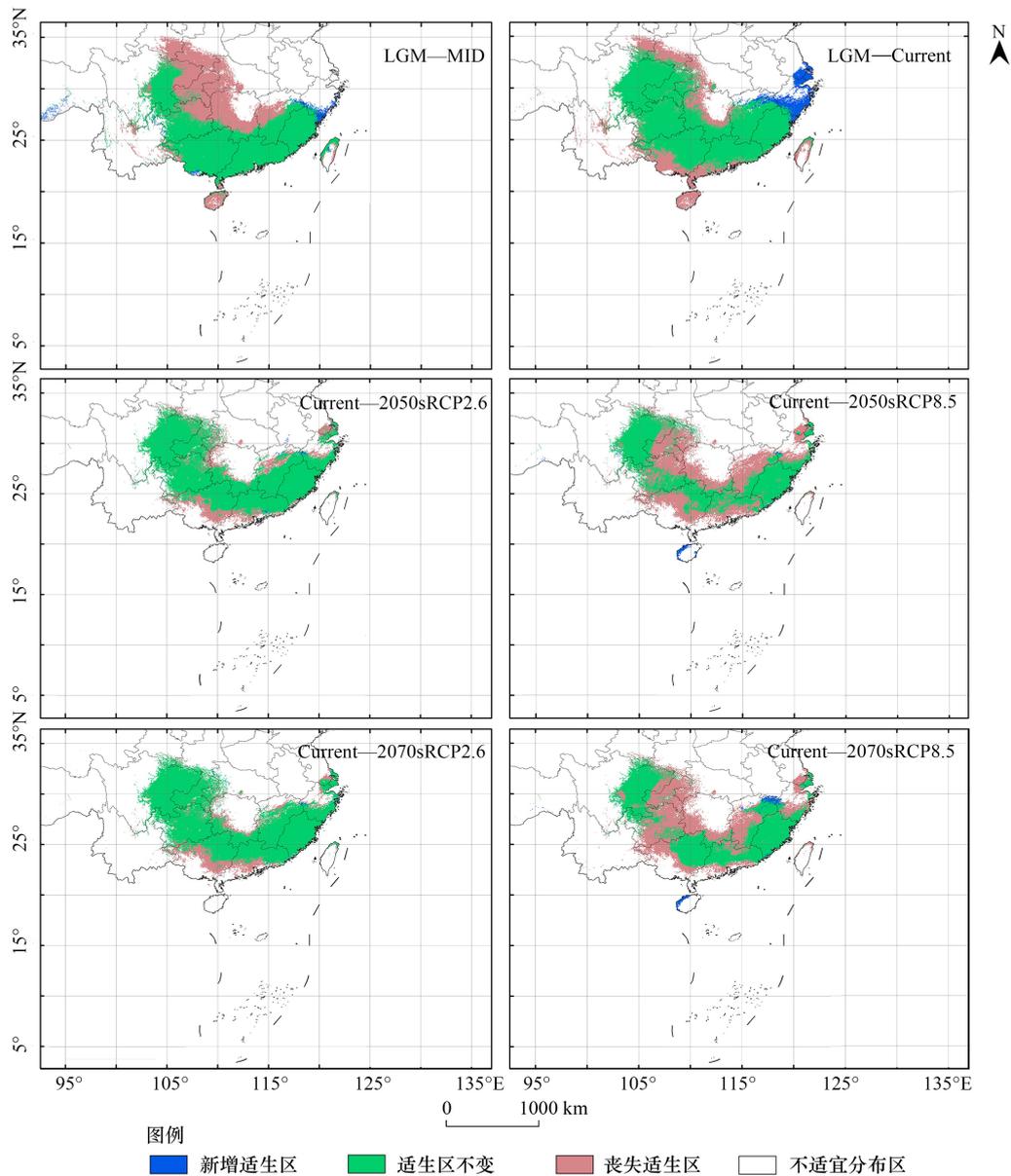


图 4 不同气候变化情景下红豆树分布格局的变化

Fig.4 Changes in distribution pattern of *O. hosiei* under different climate scenarios

LGM—MID:末次盛冰期到全新世中期的分布动态;LGM—Current:末次盛冰期到当代的分布动态;Current—2050sRCP2.6:当代到 2050 年代 RCP2.6 情景的分布动态;Current—2050sRCP8.5:当代到 2050 年代 RCP8.5 情景的分布动态;Current—2070sRCP2.6:当代到 2070 年代 RCP2.6 情景的分布动态;Current—2070sRCP8.5:当代到 2070 年代 RCP8.5 情景的分布动态

的分布产生了一定的影响。从末次盛冰期到当代,红豆树向北大面积迁移,其中高适宜分布区向北一直到达甘肃南部和陕西南部,且在江浙沪部分地区和山东半岛等地也出现了较大面积的高适宜分布区。未来随着全球气候的变暖,不仅红豆树的适生面积出现明显的下降,且其分布格局也出现了显著的变化。特别是在高浓度排放情景下(RCP8.5),红豆树高适宜分布区的新增区域几乎不可见,而已有分布区则出现大范围的萎缩,最终呈破碎化分布为主,面积下降幅度达到 45%左右。在未来,相对于高浓度排放情景,低浓度排放情景下(RCP2.6)的适生区相对集中,但也有一定幅度的缩小。这可能是由于低浓度排放情景下温度和降水的增长幅度对红豆树的生长影响较小,而高浓度排放情景下这两大指标大大超过了其适宜生长的阈值,可以推测这

是未来红豆树适宜分布区面积出现减少的主要原因之一。另外国内外学者研究得出大多数植物在未来的适宜分布面积会减少。例如 McKenney 等^[45]发现,在未来北美 130 种树木分布范围都将出现一定程度的缩减,吴建国^[46]对国内 7 种乔木的研究发现,气候变化下这些乔木未来分布面积将不断萎缩,且有向高海拔区域扩散的趋势。甚至有学者预测得到部分物种在未来气候条件下将面临灭绝的风险,例如 Pinedo-Alvarez 等^[6]发现在 RCP8.5 的情景下,墨西哥云杉的适生区将完全消失以致于接近灭绝。综上,基于红豆树在未来的高适生区大面积萎缩,且本研究还未考虑土壤、水质及群落环境等要素对红豆树生长的影响,因此其在未来的生长情况可能更不容乐观,这都为红豆树今后的保护提出了警示。本研究既定量分析了红豆树各时期内各等级分布区面积,而且通过叠加分析使得新增、丧失和稳定区域在 ArcGIS 中实现了可视化表达,相比以往的研究方法可以更好地反映未来气候变化对红豆树适生区分布格局的影响。

3.2 影响红豆树分布的主导环境因子

MaxEnt 模型模拟结果显示,在本次研究的 9 个变量因子中,降水、温度和海拔对红豆树地理分布都有一定程度的影响。其中,贡献率排序显示降水因子较为重要,置换重要值和刀切法检验结果则表明温度因子较为重要。8 种研究方法所评估的前 3 位重要变量因子中,降水因子出现 7 次,温度因子出现 13 次,海拔高程出现 4 次,因此影响红豆树当代地理分布的因素包括降水、温度和海拔三大因素。温度季节性变化标准差较小,适宜范围在 5400—7450。年均降水量作为贡献率最高的环境因子,模拟结果显示在 1280—2450 mm 的范围最有利于红豆树生长,这也与其喜湿润的生长特性符合。其次海拔高程最适范围在 750 m 以下也与王诗云编著^[47]的《华中珍稀濒危植物及其保存》记载其生于 400—650 m 的丘陵、河边或山谷相吻合。在未来气候变化情景下,红豆树几乎没有纬向偏移的趋势,这可能也与其适宜的海拔高程较低以及适应温度季节性变化标准差较小等有原因有关。

3.3 红豆树的资源保护

本次研究对于红豆树未来适生区的模拟结果虽不乐观,但是该预测结论对其未来的保护工作具有较强的参考意义。据此结果,决策者可以较好地掌握红豆树的适宜生长环境数据,在模拟结果预测到的但目前还未有种植的区域和未来保持稳定的适生区划定自然保护区,扩大种植范围且进行严格管理。同时由于红豆树自身生长较慢,且自然更新能力较差,为了提高就地保护的效率,还应人为地在适生区进行补充造林。Zhang 等^[48]和赵颖等^[27]认为红豆树濒危原因可能是人类活动引起的栖息地破坏及过度采伐所造成的,而且本次研究也证明了人类活动对红豆树分布的重要影响。虽然人类可以通过一定的造林增加红豆树的生存面积(闽、浙、鄂等省份)^[49-51],但过度的人类活动也可能破坏红豆树的适宜生境,致使其适生面积减少。本研究使用 MaxEnt 模型分别对当代情景下有无人类活动数据进行了两次模拟,结果显示在有人类活动影响下红豆树的适生区面积为 76.8 万 km²,无人类活动影响下为 108.1 万 km²,据此推断人类活动对红豆树分布的影响是弊大于利的。一个可能的原因是人类活动所影响到的当地生长环境,即使后续通过主动造林也难以弥补因环境改变所带来的适生区面积减少的后果,这点从有了人类影响后红豆树的高适生区面积从 51.2 万 km² 急剧减少到 18.2 万 km² 的结果中推测出。中国西南山区,福建全省,粤桂两省北部是未来红豆树分布较为稳定的区域,但这些地区同时也是人类活动强度较高的地区。这就需要决策者在这些地区加强对红豆树的重点观测,及时采取补救措施。而对于贵州中东部、广西中部等未来有可能在高浓度情景下丧失的分布区,为了保证红豆树在我国东西分布区连接不中断,就地保护需要提前进行,结合周边的缓冲区,例如农田林网和人工林,建立各个分布区之间的生态走廊,增加红豆树保护区的渗透,提高就地保护的成功率。对于未来大范围的丧失分布区,主要途径以迁地保护和人工栽培养护为主,以人工途径避免其种群数量的快速减少。例如建立植物园进行保护,另外还可引入城市绿化中作为园林树种,增强其抵抗复杂气候环境的能力,以便为自然气候变化中红豆树的可能退化和死亡做准备。

物种的实际适宜分布区域其实是多种因子相互影响所造成的结果,植被类型、土壤、水质等都是制约其生长适宜度的因素,因此探索气候变化下的物种分布动态仍有很大空间。今后使用数字化标本,有针对性的实

地调查和获取更丰富的环境变量进行分析等都是提高物种分布预测准确性的新措施^[52]。另外,标本作为实验的数据来源,其合适程度将对实验结果造成一定的影响。因此,选取的标本点在当时的气候情景下生长情况是否良好也是未来研究更加深入的一个方向。再者,比较不同大气环流模型预测下的同种物种的适生区分布,也将弥补单个模型预测不全面的缺点,从而提高预测的科学性。最后,MaxEnt 模型的精确程度一直被广大学者所讨论和验证,其中利用古生物学资料发现的物种分布情况与模型的预测结果进行比对,将是验证其准确性的可靠途径之一。但红豆树由于其被发现的化石很少^[53],在中国科学院南京地质古生物研究所 GBDB 数据平台(www.geobiodiversity.com)等相关古生物数据平台,均未查询到相关记录,导致本次研究无法验证。

致谢:感谢中国科学院南京地质古生物研究所徐洪河研究员的帮助。

参考文献 (References):

- [1] 阎传海. 植物地理学. 北京: 科学出版社, 2001.
- [2] 吴显坤, 南程慧, 汤庚国, 李垚, 毛丽君, 张志成. 气候变化对浙江楠潜在分布范围及空间格局的影响. 南京林业大学学报: 自然科学版, 2016, 40(6): 85-91.
- [3] Jackson S T, Overpeck J T. Responses of plant populations and communities to environmental changes of the late Quaternary. *Paleobiology*, 2000, 26(4): 194-220.
- [4] IPCC. 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.
- [5] 孟艺宏, 徐瑁, 姜小龙, 徐刚标. 双花木属植物潜在分布区模拟与分析. 生态学报, 2019, 39(8): 2816-2825.
- [6] Pinedo-Alvarez C, Renteria-Villalobos M, Aguilar-Soto V, Vega-Mares J H, Melgoza-Castillo A. Distribution dynamics of *Picea chihuahuana* Martínez populations under different climate change scenarios in Mexico. *Global Ecology and Conservation*, 2019, 17: e00559.
- [7] Wiens J A, Stralberg D, Jongsomjit D, Howell C A, Snyder M A. Niches, models, and climate change: assessing the assumptions and uncertainties. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2009, 106(S2): 19729-19736.
- [8] 李国庆, 刘长成, 刘玉国, 杨军, 张新时, 郭柯. 物种分布模型理论研究进展. 生态学报, 2013, 33(16): 4827-4835.
- [9] Merow C, Smith M J, Silander Jr J A. A practical guide to MaxEnt for modeling species' distributions: what it does, and why inputs and settings matter. *Ecography*, 2013, 36(10): 1058-1069.
- [10] Fourcade Y, Engler J O, Rödder D, Secondi J. Mapping species distributions with MAXENT using a geographically biased sample of presence data: a performance assessment of methods for correcting sampling bias. *PLoS One*, 2014, 9(5): e97122.
- [11] 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.
- [12] van Proosdij A S, Sosef M S M, Wieringa J J, Raes N. Minimum required number of specimen records to develop accurate species distribution models. *Ecography*, 2016, 39(6): 542-552.
- [13] Byeon D H, Jung S, Lee W H. Review of CLIMEX and MaxEnt for studying species distribution in South Korea. *Journal of Asia-Pacific Biodiversity*, 2018, 11(3): 325-333.
- [14] 马松梅, 聂迎彬, 段霞, 余存生, 王荣学. 蒙古扁桃植物的潜在地理分布及族群保护优先性. 生态学报, 2015, 35(9): 2960-2966.
- [15] Subba B, Sen S, Ravikanth G, Nobis M P. Direct modelling of limited migration improves projected distributions of Himalayan amphibians under climate change. *Biological Conservation*, 2018, 227: 352-360.
- [16] Padalia H, Srivastava V, Kushwaha S P S. Modeling potential invasion range of alien invasive species, *Hyptis suaveolens* (L.) Poit. in India: comparison of MaxEnt and GARP. *Ecological Informatics*, 2014, 22: 36-43.
- [17] 塞依丁·海米提, 努尔巴依·阿布都沙力克, 阿尔曼·解思斯, 邵华, 维尼拉·伊利哈尔. 人类活动对外来入侵植物黄花刺茄在新疆潜在分布的影响. 生态学报, 2019, 39(2): 629-636.
- [18] Aguiar B S, Lorenz C, Virginio F, Suesdek L, Chiaravalloti-Neto F. Potential risks of zika and chikungunya outbreaks in Brazil: a modeling study. *International Journal of Infectious Diseases*, 2018, 70: 20-29.
- [19] 谢新锐, 李亭亭, 汪正祥, 谢启姘, 林丽群. 基于 GIS 与 MAXENT 模型分析的国家公园传统用地适宜性评价及应用研究——以神农架国家公园为例. 湖北大学学报: 自然科学版, 2017, 39(5): 437-443, 450-450.
- [20] 王小东, 刘鹏, 刘美娟, 肖相元, 陈伏生. 中国红豆属植物生物与生态学特征研究现状. 植物科学学报, 2018, 36(3): 440-451.

- [21] 刘鹏, 阙生全, 刘丽婷, 黄小春. 红豆树研究现状及濒危保护建议. 亚热带植物科学, 2017, 46(1): 96-100.
- [22] 郑天汉, 汤文彪, 陈清根, 蔡勇. 红豆树开花结实规律及种子发芽试验. 林业科技开发, 2006, 20(6): 38-41.
- [23] 张群芳, 彭培好, 王娟, 刘贤安. 不同干扰条件下红豆树种群数量特征的比较. 植物研究, 2015, 35(5): 735-740.
- [24] 郑天汉. 红豆树生物生态学特征研究[D]. 南平: 福建农林大学, 2007.
- [25] 彭来全. 红豆树萌芽及实生苗生长发育规律. 林业科技开发, 2007, 21(6): 97-99.
- [26] 骆文坚, 金国庆, 何贵平, 冯建国, 张东北, 周志春. 红豆树等6种珍贵用材树种的生长特性和材性分析. 林业科学研究, 2010, 23(6): 809-814.
- [27] 赵颖, 何云芳, 周志春, 冯建国, 金国庆, 王邦顺. 浙闽五个红豆树自然保留种群的遗传多样性. 生态学杂志, 2008, 27(8): 1279-1283.
- [28] 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.
- [29] Riahi K, Rao S, Krey V, Cho C, Chirkov V, Fischer G, Kindermann G, Nakicenovic N, Rafaj P. RCP 8.5—A scenario of comparatively high greenhouse gas emissions. Climatic Change, 2011, 109(1/2): 33-57.
- [30] 迈迪娜·吐尔逊. 意大利苍耳在新疆的适生区分析研究[D]. 乌鲁木齐: 新疆大学, 2017.
- [31] Graham M H. Confronting multicollinearity in ecological multiple regression. Ecology, 2003, 84(11): 2809-2815.
- [32] Pearson R G, Raxworthy C J, Nakamura M, Peterson A T. 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.
- [33] Abrha H, Birhane E, Hagos H, Manaye A. Predicting suitable habitats of endangered *Juniperus procera* tree under climate change in Northern Ethiopia. Journal of Sustainable Forestry, 2018, 37(8): 842-853.
- [34] Elith J, Kearney M, Phillips S. The art of modelling range-shifting species. Methods in Ecology and Evolution, 2010, 1(4): 330-342.
- [35] 王璐, 许晓岗, 李垚. 末次盛冰期以来陀螺果潜在地理分布格局变迁预测. 生态学杂志, 2018, 37(1): 278-286.
- [36] 孔维尧, 李欣海, 邹红菲. 最大熵模型在物种分布预测中的优化. 应用生态学报, 2019, 30(6): 2116-2128.
- [37] 张晓芹, 李国庆, 杜盛. 未来气候变化对沙枣适宜分布区的影响预测. 应用生态学报, 2018, 29(10): 3213-3220.
- [38] 张殷波, 刘彦岚, 秦浩, 孟庆欣. 气候变化条件下山西翅果油树适宜分布区的空间迁移预测. 应用生态学报, 2019, 30(2): 496-502.
- [39] 张晓芹. 西北旱区典型生态经济树种地理分布与气候适宜性研究[D]. 杨凌: 中国科学院大学(中国科学院教育部水土保持与生态环境研究中心), 2018.
- [40] 杨达源. 中国东部第四纪冰期气候与环境的基本特征. 海洋地质与第四纪地质, 1990, 10(1): 71-79.
- [41] 刘晓东, 吴锡娟, 董光荣, 董步文, Valdes P J. 末次冰期东亚季风气候的数值模拟研究. 气象科学, 1995, 15(4): 183-196.
- [42] 张爱平, 王毅, 熊勤犁, 伍小刚, 孙晓铭, 黄艳蒙, 张林, 潘开文. 末次间冰期以来3种云杉属植物的历史分布变迁及避难所. 应用生态学报, 2018, 29(7): 2411-2421.
- [43] Kozhoridze G, Orlovsky N, Orlovsky L, Blumberg D G, Golan-Goldhirsh A. Geographic distribution and migration pathways of *Pistacia*-present, past and future. Ecography, 2015, 38(11): 1141-1154.
- [44] 李智佩, 岳乐平, 郭莉, 刘淑英, 王岷, 聂浩刚, 杨利荣, 孙虎, 王飞跃. 全新世气候变化与中国北方沙漠化. 西北地质, 2007, 40(3): 1-29.
- [45] McKenney D W, Pedlar J H, Lawrence K, Campbell K, Hutchinson M F. Potential impacts of climate change on the distribution of North American trees. Bioscience, 2007, 57(11): 939-948.
- [46] 吴建国. 气候变化对我国7种植物潜在分布的影响. 广西植物, 2011, 31(5): 595-607, 694-694.
- [47] 王诗云. 华中珍稀濒危植物及其保存: 第一册. 北京: 科学出版社, 1995.
- [48] Zhang R, Zhou Z C, Du K J. Genetic diversity of natural populations of endangered *Ormosia hosiei*, endemic to China. Biochemical Systematics and Ecology, 2012, 40: 13-18.
- [49] 林雄平, 叶中福, 彭彪, 周逢芳. 红豆树人工纯林与混交林比较研究. 安徽农业科学, 2014, 42(27): 9406-9407.
- [50] 周善森, 刘伟, 袁地高, 吴孝元. 不同立地条件下红豆树容器苗与裸根苗造林对比试验. 浙江林业科技, 2012, 32(1): 34-38.
- [51] 蔡勇. 鄂西红豆树、木荚红豆树早期生长差异比较. 林业科技开发, 2007, 21(6): 84-85.
- [52] He X, Burgess K S, Gao L M, Li D Z. Distributional responses to climate change for alpine species of *Cyananthus* and *Primula* endemic to the Himalaya-Hengduan Mountains. Plant Diversity, 2019, 41(1): 26-32.
- [53] 王姿晰. 福建漳州中新世植物化石微细结构及古气候重建[D]. 兰州: 兰州大学, 2018.