

DOI: 10.5846/stxb201907241565

许斌, 朱文泉, 李培先. 不同气候条件下桫欏在中国的潜在适生区分布. 生态学报, 2020, 40(17): 6105-6117.

Xu B, Zhu W Q, Li P X. Potential distributions of *Alsophila spinulosa* under different climates in China. Acta Ecologica Sinica, 2020, 40(17): 6105-6117.

不同气候条件下桫欏在中国的潜在适生区分布

许 斌^{1,2}, 朱文泉^{2,*}, 李培先²

1 内江师范学院地理与资源科学学院, 内江 641100

2 北京师范大学地理科学学部遥感科学与工程研究院, 北京 100875

摘要:桫欏 (*Alsophila spinulosa*) 对研究物种形成和植物地理区系、重建侏罗纪古生态环境、研究地质变迁具有重要参考价值。依据现有 189 个桫欏分布样点和 21 个环境数据, 应用最大熵模型 (MaxEnt) 和地理信息系统 (GIS) 软件预测末次间冰期、末次冰盛期、中全新世、现今以及未来 (2070 年) 气候条件下桫欏潜在适生区影响因素、空间分布和变化规律。结果表明: 1) 桫欏潜在适生概率 (P) 高于 0.5 的环境条件为: 昼夜温差月均值低于 7.6°C 、最冷月最低温为 $3\text{—}10^{\circ}\text{C}$ 、年温变化在 $21.5\text{—}27.5^{\circ}\text{C}$ 范围, 年降水量 $1200\text{—}2100\text{ mm}$ 、最干月降水量 $16\text{—}46\text{ mm}$ 、降雨量变化方差在 $57\text{—}76$ 区间, 海拔 $160\text{—}800\text{ m}$ 、坡度 $12\text{—}28^{\circ}$ 之间; 末次间冰期至末次冰盛期, 桫欏潜在适生区主要受最冷月最低温 (高于 -3°C) 和最干月降水量 (高于 10 mm) 影响, 中全新世至 2070 年, 还同时受降雨量变化方差 (大于 50) 影响; 2) 桫欏潜在适生区主要位于中国约 $32^{\circ}20'\text{N}$ 以南的热带亚热带山地, 末次间冰期至末次冰盛期, 桫欏潜在适生区中心由广东中部向西北方向移动至广西北部且距离最远, 末次冰盛期至 2070 年则由广西北部向东北方向的湖南西部移动; 末次间冰期至 2070 年, II ($0.1 < P < 0.3$)、III ($0.3 < P < 0.5$) 级潜在适生区平均海拔总体升高, 在现今气候下达到最大、之后降低, IV ($0.5 < P < 0.7$)、V ($P > 0.7$) 级潜在适生区平均海拔先升高、随后呈波浪状升降趋势; 3) 末次间冰期至 2070 年, 潜在适生区总面积、III、IV、V 级潜在适生区面积均增多, 在现今气候下达到最大、之后有所减少, II 级潜在适生区面积在末次间冰期至中全新世增多, 中全新世至现今减少、随后增多; 各级潜在适生区面积在海拔约 $300\text{—}400\text{ m}$ 处达最大值; 约 $77\%\text{—}98\%$ 的 II—V 级潜在适生区分布于海拔 1200 m 以下, 约 $81\%\text{—}97\%$ 的 IV、V 级潜在适生区分布于海拔 800 m 以下。本文研究结果可为保护桫欏应对气候变暖、引种栽培和保护区选址提供参考。

关键词: 气候变化; 潜在适生区; 空间分布; 影响因素; 桫欏

Potential distributions of *Alsophila spinulosa* under different climates in China

XU Bin^{1,2}, ZHU Wenquan^{2,*}, LI Peixian²

1 College of Geography and Resources Science, Neijiang Normal University, Neijiang 641100, China

2 Institute of Remote Sensing Science and Engineering, Faculty of Geographical Science, Beijing Normal University, Beijing 100875, China

Abstract: *Alsophila spinulosa* sheds light on the speciation and phytogeographic flora, reconstruction of the paleoecological environment and geological changes. Based on 189 locations of *A. spinulosa* and 21 environmental variables, the influencing factors, spatial distribution and variation rules of potential distribution areas of *A. spinulosa* under the climatic conditions of the Last Interglacial (LIG), Last Glacial Maximum (LGM), Middle Holocene (Mid-Holocene), present and future (2070) are predicted by employing the maximum entropy model (MaxEnt) and ArcGIS software. The following conclusions have been drawn: 1) the environmental conditions of *A. spinulosa* with a survival probability larger than 0.5 are as follows: the monthly mean diurnal range is lower than 7.6°C ; the minimum temperature of the coldest month is within $3\text{—}10^{\circ}\text{C}$; the temperature annual range is $21.5\text{—}27.5^{\circ}\text{C}$; the annual precipitation is $1200\text{—}2100\text{ mm}$; the precipitation of the driest month is $16\text{—}46\text{ mm}$; the precipitation seasonality (coefficient of variation) is $57\text{—}76$; the altitude is $160\text{—}800\text{ m}$; and

基金项目: 国家自然科学基金面上项目 (41771047); 生态旅游湖南省重点实验室开放基金项目 (STLV19010)

收稿日期: 2019-07-24; **修订日期:** 2020-06-12

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: zhuwq75@bnu.edu.cn

the slope is 12—28°. During the period from the LIG to LGM, the potential distribution areas of *A. spinulosa* are mainly affected by the minimum temperature of the coldest month (above -3°C) and the precipitation of the driest month (above 10 mm). During the period from the Mid-Holocene to 2070, it is also affected by precipitation seasonality (greater than 50). 2) The potential distribution areas of *A. spinulosa* are the tropics and subtropics located in the south of 32°20'N in China. From the LIG to LGM, the center of the potential distribution areas of *A. spinulosa* moved from the central Guangdong to the northern Guangxi with the farthest distance, then, moved from the northern Guangxi to the western Hunan during the LGM to 2070. From the LIG to 2070, the average elevation of the grade II (the survival probability ranges from 0.1—0.3) and III (0.3—0.5) potential distribution areas increased, it reaches the maximum in present, and then will decrease. The average elevation of the grade IV (0.5—0.7) and V (>0.7) potential distribution areas shows various trends of increase, decrease, re-increase and re-decrease. 3) From the LIG to 2070, the potential distribution areas, grade III, IV and V potential distribution areas all increased, they reach the maximum in present, and then will decrease. Grade II potential distribution areas increased from the LIG to Mid-Holocene, decreased from the Mid-Holocene to present, and then will increase. The potential distribution areas of different grades reach the maximum at the altitude about 300—400 m. About 77%—98% of the grade II, III, IV and V potential distribution areas are below 1200 m, and about 81%—97% of the grade IV and V potential distribution areas are below 800 m. The results of this study can provide references for the protection of *A. spinulosa* in response to climate warming, introduction and cultivation, and site selection of protected areas.

Key Words: climate change; potential distribution; spatial distribution; influencing factors; *Alsophila spinulosa*

2019年7月18日,世界自然保护联盟(IUCN)更新了濒危物种保护“红色名录”,将超过7000种动、植物列入其中,并警告称:人类对大自然的破坏造成物种以“前所未有”的速度濒临灭绝。2019年生物多样性和生态系统服务政府间科学与政策平台(IPBES)全球评估报告指出,当前全球正面临“史无前例”的自然衰退和“加速”的物种灭绝率的局面,保护和恢复自然需要“变革性改变”^[1-2]。全球变暖导致物种分布空间向更北及更高海拔地区迁移^[3],保护区成为物种应对气候变化和栖息地丧失的重要缓冲区域^[4],物种潜在生存空间或保护区选择得到学者持续关注^[5-6],全球变暖已成为国际社会共识。

桫欏(*Alsophila spinulosa* (Wall. ex Hook.) R. M. Tryon)是隶属于桫欏科(Cyathaceae)桫欏属(*Cyathea* Sm.)的一种树形蕨类植物,由距今1.8亿年前的桫欏类植物演变而来,是在第四纪冰川劫难中幸存下来的孑遗植物,对研究古植被演化和蕨类植物系统发育、侏罗纪古环境、地质变迁等具有重要参考价值^[7-9],对维持森林生物多样性亦有重要贡献^[10]。桫欏植株多见于中国云南、贵州、四川、重庆、西藏、广东、广西、海南、福建、台湾等省区,现为国家二级保护植物^[11]。桫欏具有先锋树种的特征,多分布于路边、溪边、沟谷等开阔地带,正遭受人类毁灭性的干扰,人工针叶林中适当地梳理林下灌木有利于该种群发展^[12-13],减少过度采伐森林等行为有利于降低桫欏局部灭绝的风险^[14]。国内现有研究主要关注典型生长区内桫欏多样性与群落结构特征^[8,15]、生长环境^[16]及地理分布^[9]等,关于气候变化引起桫欏潜在适生区分布及其变化规律的相关研究则未见报道。

最大信息熵(Maximum Entropy, MaxEnt)模型是一种基于最大熵理论提出的生态位模型^[17-18],由已知物种分布栅格的环境变量计算约束条件,在研究区所有栅格内寻找该约束条件下最大熵的可能分布,具有在较少已知分布点情况下得到较满意预测结果的优点^[19],是目前预测物种潜在分布较好的模型^[20],在预测物种地理分布方面应用广泛^[3,21-25]。本文以中国现有桫欏分布资料,运用MaxEnt模型预测过去、现在和未来气候条件下桫欏在中国的潜在适生区,揭示桫欏潜在适生区环境特征、空间分布、变化规律及影响因素,为保护桫欏应对气候变暖、引种栽培和保护区选址提供参考。

1 材料与方 法

1.1 数据来 源

整理全球生物多样性资讯机构(Global Biodiversity Information Facility, GBIF, www.gbif.org)、中国数字植物标本馆(Chinese Virtual Herbarium, CVH, www.cvh.ac.cn)、中国知网(www.cnki.net)收录的关于桫欏研究、发现等资料,保留这些资料中明确标记有桫欏所处地经纬度的信息,或通过 Google earth 获取资料中无经纬度但精确到乡(镇)、村地名的坐标;为了避免出现模型过度拟合,在 1 km 环境格网数据内只保留一个分布数据,最终得到现今桫欏分布点 189 个(图 1)。

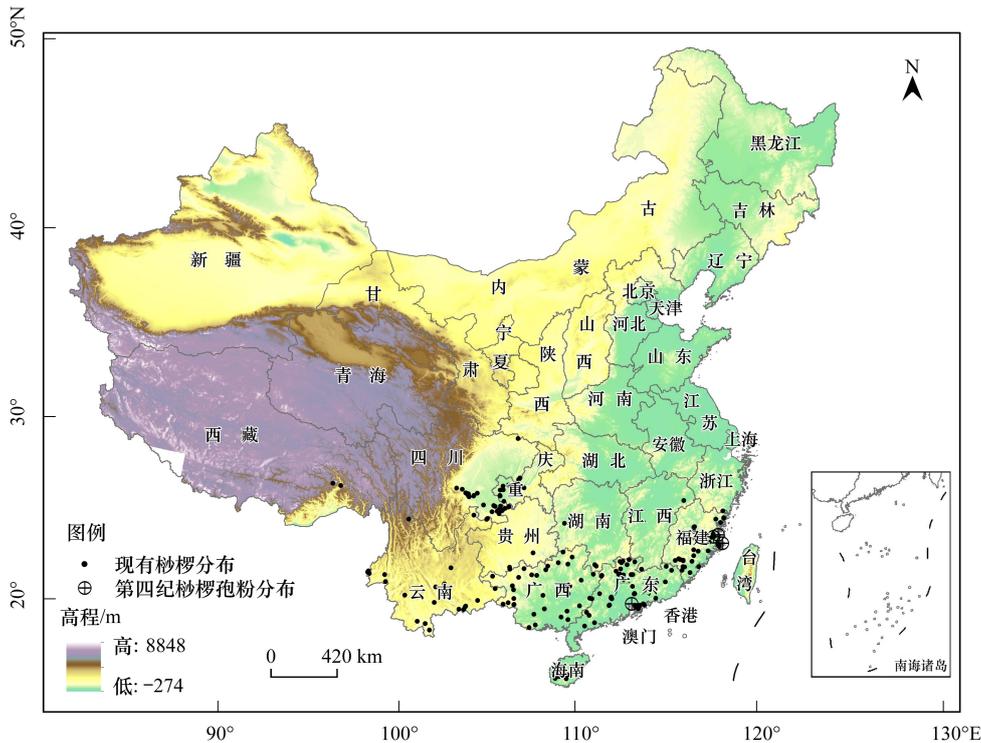


图 1 中国桫欏现今植株和第四纪孢粉分布图

Fig.1 The distribution of *A. spinulosa* in the present and its spores in the Quaternary

气候数据来源于世界气候网(WorldClim, www.worldclim.org),共 19 个气候因子(表 1),坐标系为 WGS84,空间分辨率为 30 seconds(在赤道地区约为 1 km)。包括现今气候(1970—2000 年气象观测数据平均值)、末次间冰期(Last Interglacial, LIG, ~120000—140000 cal. yr BP)、末次冰盛期(Last Glacial Maximum, LGM, 21000 cal. yr BP)、中全新世(Mid-Holocene, 6000 cal. yr BP)和 2070 年模拟气候数据,模拟气候数据为美国大气研究中心(NCAR)开发的 CCSM4 模型模拟得到,该模型对气候变量的模拟和预测准确性都比较高^[26],其中 2070 年气候数据为 CCSM4 模型依据典型浓度路径(Representative Concentration Pathway, RCP)2.6 模拟的 2061—2080 年数据产品平均值,RCP 2.6 为最乐观温室气体排放情景。地形数据来源于地理空间数据云(Geospatial Data Cloud, www.gscloud.cn)网站,包括数字高程模型(Digital Elevation Model, DEM)和坡度(Slope),空间分辨率为 90 m,在 ArcGIS(Version 10.2)软件中进行镶嵌,并用聚合法重采样为 1 km 空间分辨率,文中假定末次间冰期以来地形因子不变。地图资料来源于国家基础地理信息中心(http://www.ngcc.cn)。

1.2 数据处 理

为避免气候因子过多而模型过度拟合,先用桫欏分布数据(75%作训练集,25%作测试集)和 19 个气候因子为输入参数,运行 MaxEnt(version 3.4.0)模型,用刀切法(Jackknife)检验各气候因子对桫欏潜在适生区的预

测贡献;用 ArcGIS 软件中 Band collection statistics 工具对各气候因子进行相关性检验分析,剔除相关系数(R)高于 0.8 的 2 个因子中对 MaxEnt 模型预测结果贡献较小的变量^[13],文中考虑变量的独立性,将与其他气候因子相关性均较低($R < 0.8$)的变量予以保留。最后筛选出昼夜温差月均值(bio_2)、最冷月最低温(bio_6)、年温变化范围(bio_7)、年平均降水量(bio_12)、最干月降水量(bio_14)、降水量变化方差(bio_15)以及高程、坡度共 8 个环境变量预测桫欏潜在适生区。

表 1 环境变量

Table 1 Environmental variables

变量 variables	环境变量说明 Description of variables	变量 variables	环境变量说明 Description of variables
bio_1	年平均温度/°C	bio_12	年降水量/mm
bio_2	昼夜温差月均值/°C	bio_13	最湿月降水量/mm
bio_3	等温性	bio_14	最干月降水量/mm
bio_4	温度变化方差	bio_15	降水量变化方差
bio_5	最热月最高温/°C	bio_16	最湿季降水量/mm
bio_6	最冷月最低温/°C	bio_17	最干季降水量/mm
bio_7	年温变化范围/°C	bio_18	最暖季降水量/mm
bio_8	最湿季平均温度/°C	bio_19	最冷季降水量/mm
bio_9	最干季平均温度/°C	高程/Altitude	高程/m
bio_10	最暖季平均温度/°C	坡度/Slope	坡度/°
bio_11	最冷季平均温度/°C	—	—

采用受试者工作特征曲线(Receiver operating characteristic curve, ROC)下的面积值(Area under curve, AUC)检验 MaxEnt 模型预测精度, AUC 值在 0.5—0.6 范围即模型不合格;0.6—0.7, 较差;0.7—0.8, 一般;0.8—0.9, 良好;0.9—1.0, 优秀^[27]。MaxEnt 模型预测桫欏潜在适生概率(P)取值介于 0.0—1.0 之间,运用 ArcGIS 软件将预测结果划分为 5 个等级:即 0.0—0.1 为不适生区(I)、0.1—0.3 为低适生区(II)、0.3—0.5 为边缘适生区(III)、0.5—0.7 为适生区(IV)、高于 0.7 为高适生区(V)^[24-25]。

2 结果

2.1 模型预测精度及关键环境变量

训练集、验证集 AUC 值均高于 0.954,表明模型预测水平优秀。从各变量对桫欏潜在适生区贡献的大小来看(图 2):年温变化范围、昼夜温差月均值、最冷月最低温的训练增益值约为 1.6;年降水量、最干月降水量训练增益值介于 1.3—1.4;降水量变化方差、坡度、海拔等因素训练增益值较小。

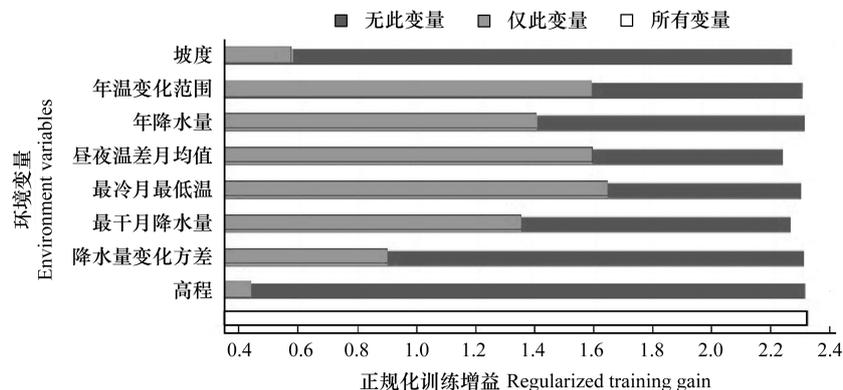


图 2 环境变量重要性刀切法检验

Fig. 2 Jackknife test of importance on environment variables

各因素对桫欏潜在适生区预测贡献率表明(表 2),最干月降水量、年降水量、最冷月最低温等对预测桫欏潜在适生区分布起决定作用。桫欏适生概率高于 0.5 时对环境需求较严格:昼夜温差月均值低于 7.6℃、最冷月最低温为 3—10℃、年温变化在 21.5—27.5℃;年降水量在 1200—2100 mm 之间、最干月降水量为 16—46 mm、降水量变化方差为 57—76;海拔 160—800 m,坡度 12—28°。

表 2 各变量贡献率

Table 2 Contribution rate of environmental variables

变量 Variables	P>0.5 环境变量范围 Variable range of P>0.5	P>0.1 环境变量范围 Variable range of P>0.1	贡献率/% Contribution rate	累积贡献率/% Cumulative contribution rate
最干月降水量 Precipitation of driest month/mm	16—46	10—96	36.9	38.1
年降水量 Annual precipitation/mm	1200—2100	800—3100	19.8	56.7
最冷月最低温 Minimum temperature of coldest month/℃	3—10	-3—15	15.4	72.1
昼夜温差月均值 Mean diurnal range	<7.6	<9.8	9.8	81.9
坡度 Aspect/(°)	12—28	2—48	9.4	91.3
年温变化范围 Annual temperature range/℃	21.5—27.5	8—30.5	6.2	97.5
降水量变化方差 Precipitation seasonality	57—76	49—96	2.4	99.9
海拔 Altitude/m	160—800	<2600	0.1	100

2.2 末次间冰期以来气候变化

LIG 至 2070 年,桫欏潜在适生区年平均温度、最冷月最低温总体增加,年温变化范围、昼夜温差月均值总体减小;年降水量总体呈增多,在 Mid-Holocene 时期达最大,Mid-Holocene 至现今减少,随后增多;降水量方差总体降低,最干月降水量先增多,在 Mid-Holocene 最大,之后稍有减少(图 3)。总体上看,随时间迁移,桫欏潜在适生区气候变暖趋势明显且年温变化范围缩小,年降水量总体增多且降水量方差减小。

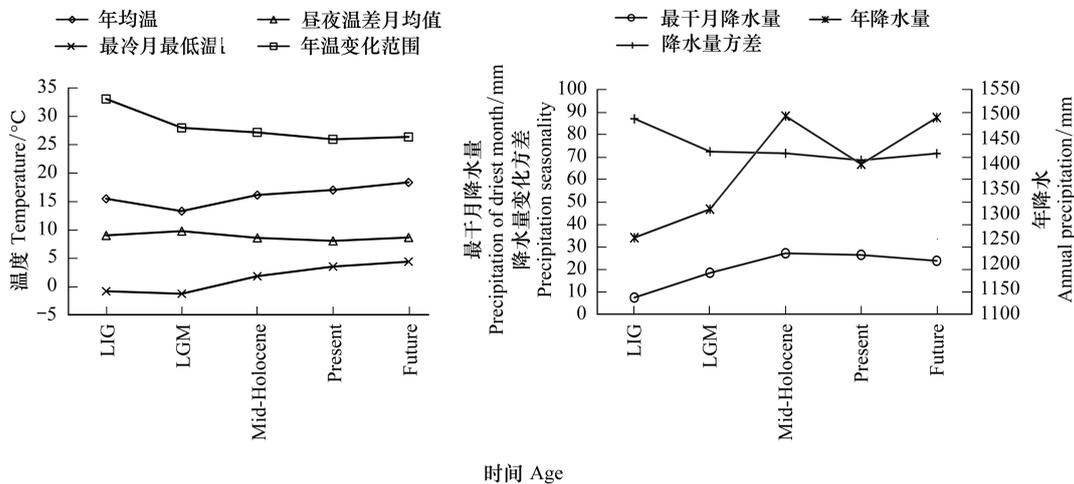


图 3 不同时期潜在适生区环境变量变化

Fig.3 Change of environmental variables in potential distribution areas of *A. spinulosa* in different period

LIG: 末次间冰期, Last Interglacial; LGM: 末次冰盛期, Last Glacial Maximum; Mid-Holocene: 中全新世; Present: 现今; Future: 未来(2070 年)

2.3 桫欏潜在适生区空间分布及变化

2.3.1 桫欏潜在适生区水平位置变化

预测结果(图4—图8)表明,桫欏潜在适生区主要位于中国约 32°20'N 以南的热带亚热带陆地区域, LIG 时期分布在广西、海南、台湾中央山脉东西两侧、广东至福建沿海一带, LIG 至 LGM 时段,桫欏潜在适生区空间扩展最大,向北、向西、向东延伸至四川、重庆、贵州、广西、广东、海南、福建、台湾、云南、西藏等省区;自 LGM 至 2070 年,桫欏潜在适生区水平分布变化总体较小。

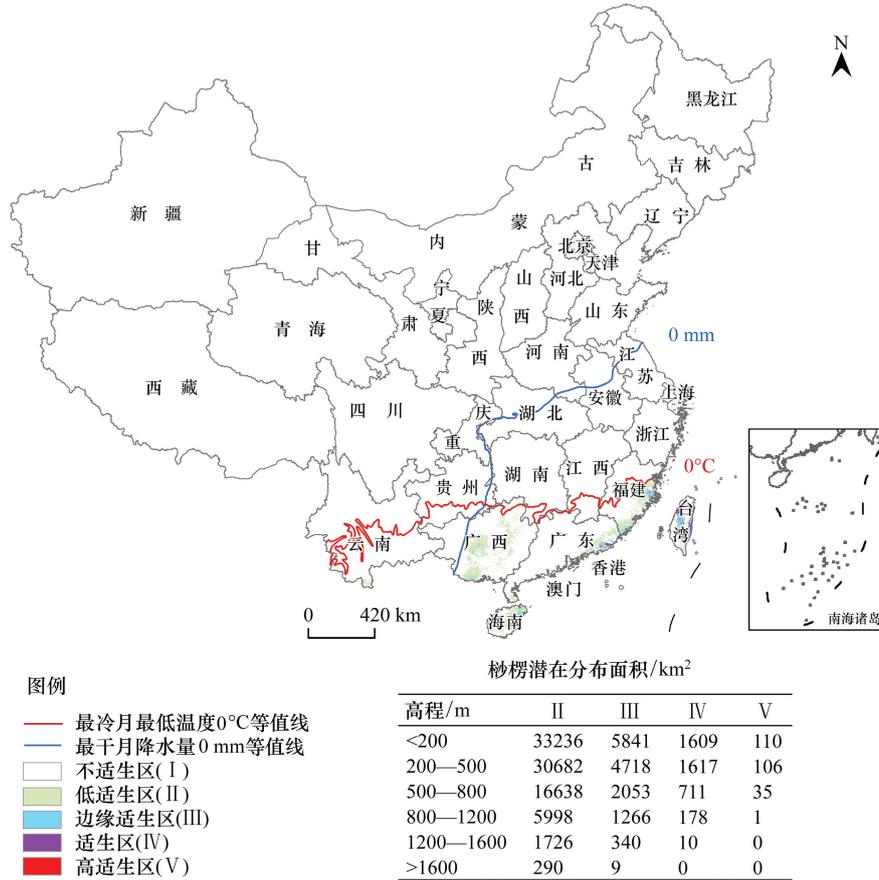


图4 末次间冰期桫欏潜在适生区分布

Fig.4 The potential distribution areas of *A. spinulosa* in the Last Interglacial

LIG 至 LGM,桫欏潜在适生区中心点由广东中部向西北方向移动至广西北部且距离最远(图9);LGM 至 2070 年,总体由广西北部向东北方向移动至湖南西部,但距离较小。

2.3.2 桫欏潜在适生区海拔梯度变化

LIG 至 2070 年,桫欏潜在适生区垂直分布规律明显,不同时期各级潜在适生区海拔高差大小排序依次均为 II、III、IV、V,表明桫欏潜在适生区等级愈高,桫欏分布高差范围愈小(图10)。II、III 级潜在适生区平均海拔总体先升高,在现今达最高值后再降低;IV、V 级适生区平均海拔先升高、随后呈波浪形升降趋势。

2.3.3 桫欏潜在适生区面积变化

现今气候条件下桫欏 II、III、IV、V 级潜在适生区面积分别为:66.2×10⁴ km²、44.4×10⁴ km²、26.7×10⁴ km²、4.9×10⁴ km²,总面积为 142.2×10⁴ km²。各时期适生区面积变化趋势(图11)表明,自 LIG 至现今,随气候总体变暖,桫欏潜在适生区总面积、III、IV、V 级适生区面积均增加,在现今气候条件下达到最大;自现今至 2070 年,随着气候进一步变暖,桫欏潜在适生区总面积、III、IV、V 级适生区面积均减少。

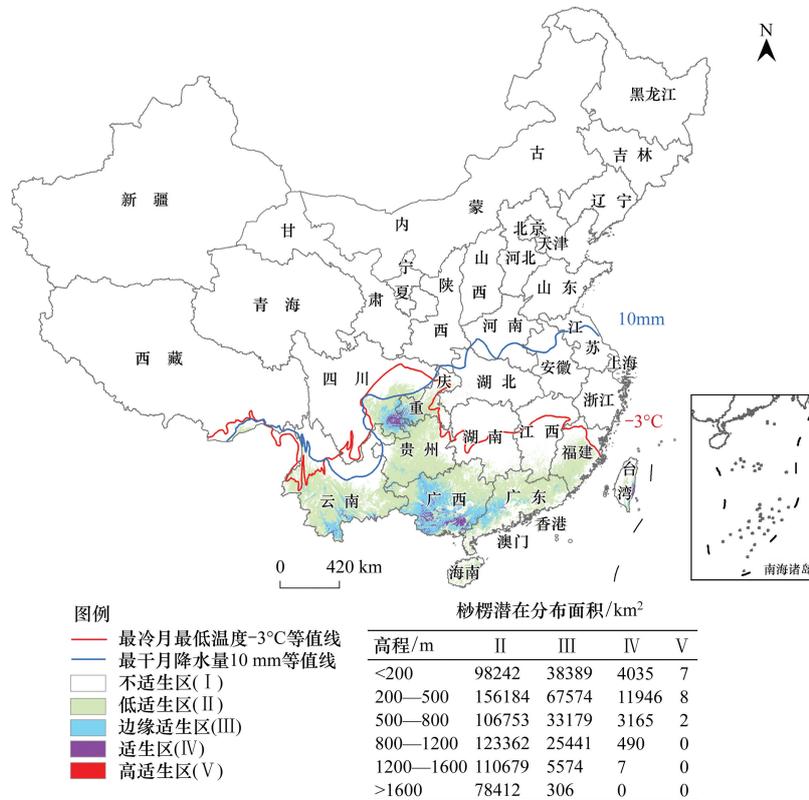


图 5 末次冰盛期桫欏潜在适生区分布

Fig.5 The potential distribution areas of *A. spinulosa* in the Last Glacial Maximum

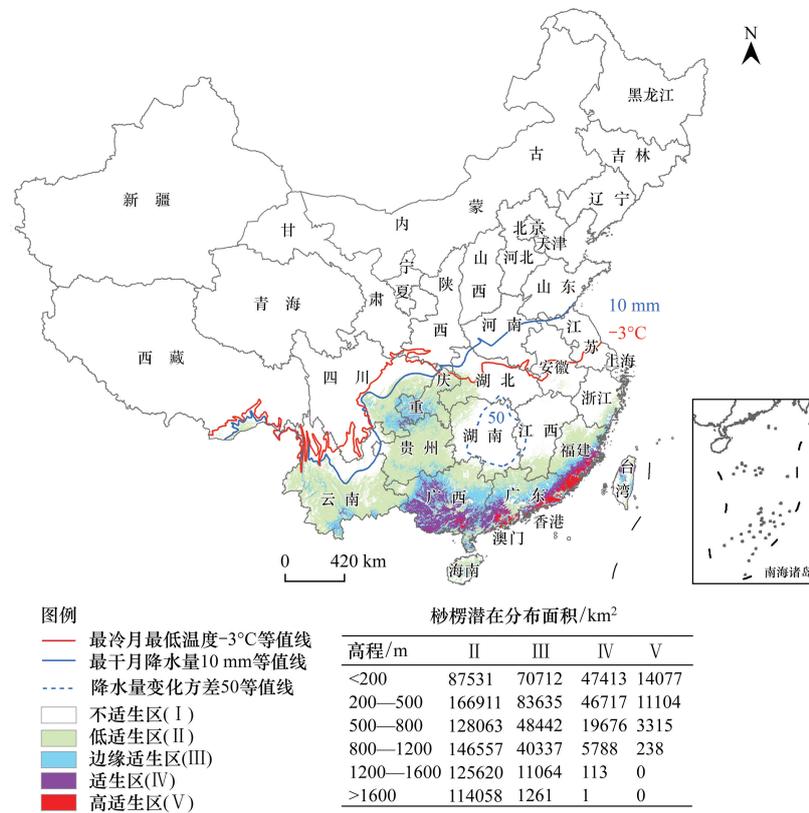


图 6 中全新世桫欏潜在适生区分布

Fig.6 The potential distribution areas of *A. spinulosa* in the Mid-Holocene

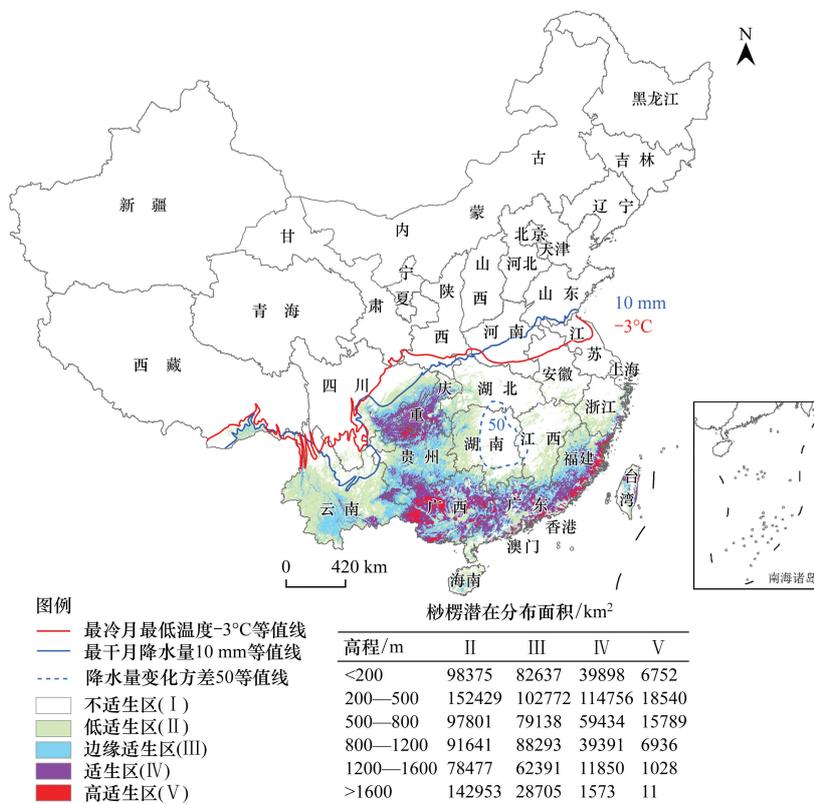


图7 现今桫欏潜在适生区分布

Fig.7 The potential distribution areas of *A. spinulosa* in the present

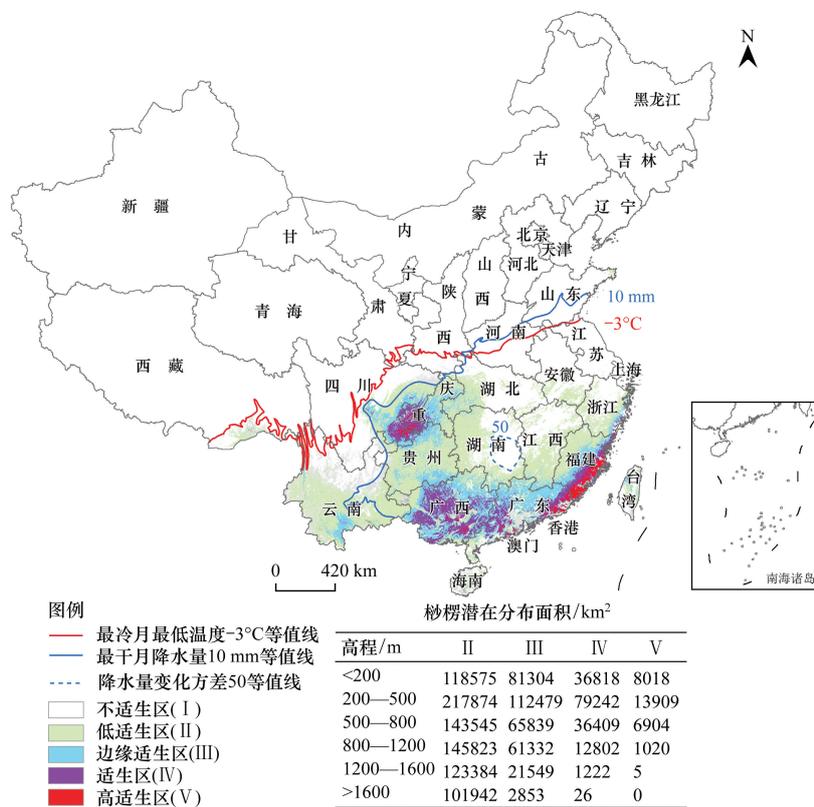


图8 2070年桫欏潜在适生区分布

Fig.8 The potential distribution areas of *A. spinulosa* in 2070

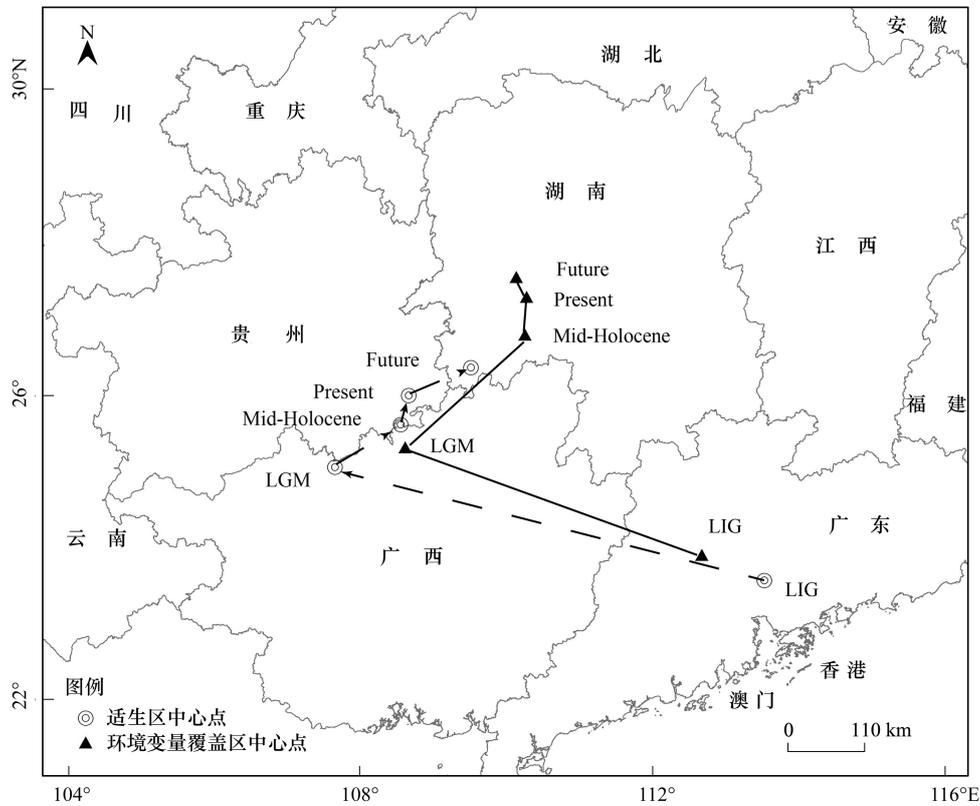


图 9 桫欏潜在适生区和环境变量中心点变化

Fig.9 Change of central of environmental variables and potential distribution areas of *A. spinulosa*

III、IV、V 级潜在适生区面积随气候变暖在不同海拔梯度(间隔 100 m)总体呈先增加(在海拔约 300—400 m 处达最大值),随后减少的趋势(图 12)。海拔约 400—1700 m 范围,II 级潜在适生区面积先增多,Mid-Holocene 至现今减少,随后增至最多;III、IV、V 级潜在适生区面积亦呈增多,至现今达最大值后再减少的趋势;海拔约 1700 m 以上,主要分布 II 级潜在适生区及少量 III、IV 级潜在适生区。数据统计表明:77%—98%的 II—V 级潜在适生区主要集中在海拔 1200 m 以下,81%—97%的 IV、V 级潜在适生区不超过海拔 800 m。总体上看,自 LGM 至现今,桫欏潜在适生区随气候变暖向高海拔地区迁移趋势明显,自现今至 2070 年,随气候进一步变暖,桫欏潜在适生区在各海拔区间总体呈减少趋势。

2.4 桫欏潜在适生区变化的影响因素

刀切法检验结果表明,桫欏潜在适生区主要受最干月降水量、年降水量、最冷月最低温等因素影响,3 因素累积贡献为 72.1%。选取满足 II 级潜在适生区的最干月降水量(10 mm)和最冷月最低温(-3℃)条件,获取二者的空间分布交集,分析其中心点与桫欏潜在适生区中心点的空间

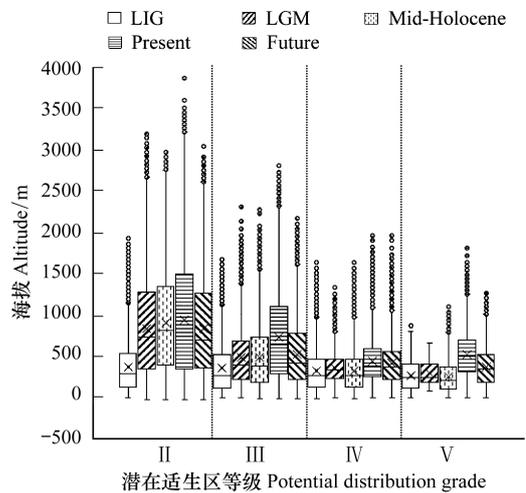


图 10 不同时期桫欏潜在适生区海拔分布箱式图

Fig.10 Altitudinal boxplot of potential distribution areas of *A. spinulosa* in different period

II:II 级潜在适生区($0.1 < P < 0.3$); III:III 级潜在适生区($0.3 < P < 0.5$); IV:IV 级潜在适生区($0.5 < P < 0.7$); V:V 级潜在适生区($P > 0.7$)

变化轨迹(图 9)。LIG 至 LGM,最干月降水量(高于 10 mm)、最冷月最低温(高于-3℃)中心点由广东中部沿西北方向移动至广西北部,桫欂潜在适生区中心点亦由广东中部移动至广西北部;LGM 至 2070 年,最干月降水量(高于 10 mm)、最冷月最低温(高于-3℃)中心点广西北部向东北方向移动至湖南西部,桫欂潜在适生区中心点亦向东北移动至湖南西部,且 Mid-Holocene、现今和 2070 年桫欂潜在适生区还受降水量方差高于 50 分布范围进一步限制(图 4—8)。

3 讨论

3.1 桫欂潜在适生区气候特征

现今气候分析表明,桫欂 IV、V 级潜在适生区分布于中国热带至亚热带气候区,季风带来丰沛的降水^[28],全年无霜期多在 260 d 以上甚至无冬霜,日平均气温稳定通过 $\geq 10^{\circ}\text{C}$ 初终日数为 300 d(川黔渝交界处 260 d),日平均气温稳定通过 $\geq 10^{\circ}\text{C}$ 积温达 6000℃(川黔渝交界处 5500℃)^[29]。总体上说,桫欂潜在适生区光照充足、热量丰富,这与贵州^[8]、福建^[16]、海南^[9]、广东^[30]、四川^[15]、广西^[31]等省区已有桫欂保护区或研究区年平均气温、极端低温、年降水范围等气候特征、山地地形及海拔范围相似,且相对湿度较高(约 80%—91%)^[8,15,30],桫欂常与其他物种构成常绿阔叶林、针叶林、灌木等林相,森林郁闭度中等偏高^[9,31]。

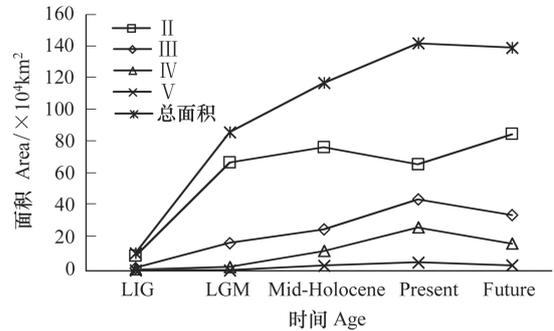


图 11 不同时期桫欂潜在适生区变化

Fig. 11 Change of potential distribution of *A. spinulosa* in different climates

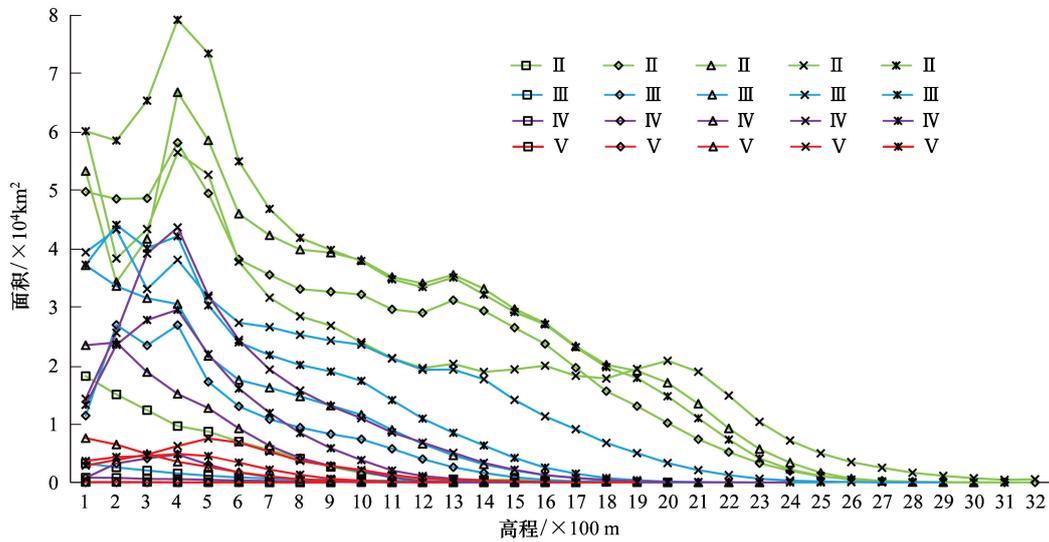


图 12 不同时期不同海拔桫欂潜在适生区变化

Fig. 12 Change of potential distribution of *A. spinulosa* at different altitudes in different period

3.2 桫欂潜在适生区变化规律

由于 LIG 最干月降水量明显偏低,该时期桫欂潜在适生区多位于沿海附近,这与在福建、深圳等地第四纪地层发现桫欂孢粉具有较好的对应关系^[32-33]。LIG 至 LGM,最干月降水量增多,最冷月最低温分布区向西、向北扩展且范围最大,该时段桫欂潜在适生区面积增长最多。LGM 至现今,最冷月最低温增加,最干月降水量总体增加,桫欂潜在适生区向北和向高纬度地区迁移、面积增加,与适生于温暖潮湿环境的豆梨^[23]、喜光及温和湿润的鹅掌楸^[34]、喜光照的山茱萸^[35]等物种同期潜在适生区面积变化具有相似性。现今至 2070 年,最冷月最低温持续升高,而最干月降水量则呈减少趋势,温和湿润的桫欂生长环境缩小,导致桫欂潜在适生区向

北移动的同时面积减少,亦与长苞铁杉^[36]、水杉^[37]等孑遗植物以及珙桐^[5]、豆梨^[23]等潜在适生区变化具有一致性。

同一海拔梯度内各级潜在适生区面积随气候变化总体呈先增多,在现今气候条件下面积达到最大随后减少的趋势。已有研究结果表明,桫欏主要分布于 200—1700 m(云南、西藏局部地区达 2000 m)低海拔至中海拔地区郁闭度中等偏高的林中^[7,9,38],本文分析结果表明,LIG 至 2070 年,II 级潜在适生区分布数量在海拔约 1600—1700 m 内变化明显(图 10、图 12),这可能反应中国亚热带山地海拔约 1600—1700 m 范围与落叶阔叶林带、常绿落叶阔叶林带划分最相关^[39]。LIG 至现今,最冷月最低温、年均温均呈升高,最干月降水量、年降水量总体增多(图 3),促进桫欏潜在适生区在垂直梯度上扩展,同一海拔梯度内各级潜在适生区面积总体增加。现今至 2070 年最冷月最低温、年均温均持续升高,年降水量增多但最干月降水量减少,可能导致 IV、V 级潜在适生区减少,或退化成边缘适生区。

3.3 桫欏潜在适生区变化的影响因素与物种多样性保护

水分与热量条件是对桫欏种群特征影响最大的因子^[40],在水平方向上,最冷月最低温和最干月降水量影响桫欏潜在适生区分布,垂直方向上,海拔对桫欏群落分布起主要作用^[41]。

桫欏种群具有一定的自然更新能力^[15],与现存的以裸子植物或被子植物为优势种的生态系统相比,桫欏的生物量和生产力都比较小,具有进化上的保守性^[42]。入侵物种根系占据土壤空间获取水分及养分,亦可通过产生对周边桫欏有消极影响的化学物质来抑制桫欏根系生长,威胁桫欏正常生长发育甚至使桫欏立木度减少^[43]。桫欏潜在适生区中心点与环境因子中心点移动趋势表明,桫欏适应环境变化能力相较于环境变化有一定滞后性。现有桫欏种群中存在以中龄林为主,幼株数量严重缺失的现象^[8],造成桫欏群落物种结构单一,种群生境狭窄^[41]的现象。桫欏物种多样性保护需在辩证统一地认识物种协同生存、正确认识资源利用与维护、桫欏保护区多元文化与生物多样相互依存的前提下,适度干预自然生态系统^[44],建议适当扩大生长型桫欏分布区保护范围,就地对幼株数量严重缺失区域进行幼苗抚育,以促进桫欏种群恢复、应对全球气候变暖生存空间变窄的问题。

3.4 不确定性

本文基于 MaxEnt 模型预测桫欏潜在适生区,训练集、验证集 AUC 值均高于 0.954,表明模型预测水平优秀。实际生存环境中,物种相互作用、植被类型、地貌特征、物种自身扩散能力等会对被预测物种潜在适生区产生重要影响^[45]。MaxEnt 模型预测结果是物种分布的最大可能性,更侧重于揭示物种潜在地理分布及气候特征,无法准确表达物种现实分布区域^[22]。

从气候数据来看,LIG 气候数据虽经过验证,亦存在一定误差^[46],CCSM4 气候模拟系统较 CCSM3 有更高的温度分辨率^[47],但模型误差和内部气候变化有时难以厘清^[48]。

现今桫欏在中国分布较广,现有资料大多记录桫欏所处的县级行政区或保护区,经纬度则精确到度,而缺少更精确的坐标信息,在获取精确到乡(镇)、村位置的桫欏坐标过程中,虽尽量选择更为湿润的沟谷地带,但依然存在一定误差,导致预测结果的不确定性。文中假定末次间冰期以来地形不变,亦对结果产生一定影响。

4 结论

本文利用现今气候观测数据和过去及未来气候模拟数据,采用 MaxEnt 模型分析末次间冰期以来桫欏潜在适生区在中国的分布、影响因素和变化规律,获得以下主要结论。

(1) 桫欏潜在适生区主要位于中国约 32°20'N 以南的热带亚热带海拔约 1600—1700 m 以下山地。LIG 时期桫欏主要分布于广西中部、海南、台湾、广东福建沿海一带;LGM、Mid-Holocene、现今以及 2070 年气候条件下桫欏潜在适生区总体上较为相似,分布于四川、重庆、贵州、广西、广东、海南、福建、台湾、云南、西藏等省区,其中 2070 年潜在适生区在山东省烟台、威海、青岛等地有零星分布。

(2) LIG、LGM 时期最冷月最低温、最干月降水量限制桫欏潜在适生区水平分布, Mid-Holocene、现今和

2070年,降水量变化方差进一步影响其适生区空间分布;垂直方向上,海拔是限制杪椴群落分布的主要因素。

(3) LIG至LGM,杪椴潜在适生区中心点由广东中部向西北移动至广西北部且距离最远,LGM至2070年,总体由广西北部向东北移动至湖南西部。

(4) LIG至2070年,潜在适生区面积、II—V级潜在适生区面积总体增大,在现今气候下达到最大,然后略有减少;II、III级潜在适生区平均海拔总体升高,在现今气候下达到最大,之后降低;IV、V级潜在适生区的平均海拔先升高、随后呈波浪状变化;II—V级潜在适生区面积在海拔约300—400 m处最大,约77%—98%的II—V级潜在适生区分布于海拔1200 m以下,约81%—97%的IV、V级潜在适生区低于海拔800 m。

参考文献 (References):

- [1] IPBES. Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services (IPBES): Media Release. [2019-05-07]. <https://www.ipbes.net/news/Media-Release-Global-Assessment>.
- [2] 侯焱臻, 赵文武, 刘焱序. 自然衰退“史无前例”, 物种灭绝率“加速”——IPBES全球评估报告简述. 生态学报, 2019, 39(18): 6943-6949.
- [3] Bentley L K, Robertson M P, Barker N P. Range contraction to a higher elevation: the likely future of the montane vegetation in South Africa and Lesotho. *Biodiversity and Conservation*, 2019, 28(1): 131-153.
- [4] Lehtikoinen P, Santangeli A, Jaatinen K, Rajasärkkä A, Lehtikoinen A. Protected areas act as a buffer against detrimental effects of climate change—evidence from large-scale, long-term abundance data. *Global Change Biology*, 2019, 25(1): 304-313.
- [5] Tang C Q, Dong Y F, Herrando-Moraira S, Matsui T, Ohashi H, He L Y, Nakao K, Tanaka N, Tomita M, Li X S, Yan H Z, Peng M C, Hu J, Yang R H, Li W J, Yan K, Hou X L, Zhang Z Y, López-Pujol J. Potential effects of climate change on geographic distribution of the Tertiary relict tree species *Davidia involucrata* in China. *Scientific Reports*, 2017, 7(1): 43822.
- [6] Jiang Y B, Wang T J, Wu Y P, Hu R G, Huang K, Shao X M. Past distribution of epiphyllous liverworts in China; the usability of historical data. *Ecology and Evolution*, 2018, 8(15): 7436-7450.
- [7] 张光飞, 苏文华. 云南杪椴科植物的分类和地理分布. 南京林业大学学报: 自然科学版, 2005, 29(1): 59-63.
- [8] 徐德静, 郭能彬, 王鹏鹏, 何跃军, 穆军. 习水自然保护区杪椴种群结构与分布格局研究. 西南大学学报: 自然科学版, 2014, 36(11): 93-98.
- [9] 赵瑞白, 杨小波, 李东海, 戚春林, 李剑碧. 海南岛杪椴科植物地理分布和分布特征研究. 林业资源管理, 2018, (2): 65-73, 97-97.
- [10] Blair D P, Blanchard W, Banks S C, Lindenmayer D B. Non-linear growth in tree ferns, *Dicksonia antarctica* and *Cyathea australis*. *PLoS One*, 2017, 12(5): e0176908.
- [11] 中国科学院植物研究所. 中国珍稀濒危植物图鉴. 北京: 中国林业出版社, 2013: 13-26.
- [12] Nagano T, Suzuki E. Leaf demography and growth pattern of the tree fern *Cyathea spinulosa* in Yakushima Island. *Tropics*, 2007, 16(1): 47-57.
- [13] Ranil R H G, Pushpakumara D K N G, Wijesundara D S A, Bostock P D, Ebihara A, Fraser-Jenkins C R. Diversity and distributional ecology of tree ferns of Sri Lanka: a step towards conservation of a unique gene pool. *Ceylon Journal of Science*, 2017, 46(5): 127-135.
- [14] Silva M M, de Paiva Farias R, da Costa L E N, Barros I C L. Population structure of the endangered tree fern *Cyathea praecincta* (*Cyatheaceae*), endemic of the Brazilian Atlantic Forest. *Iheringia Série Botânica*, 2017, 72(3): 420-423.
- [15] 鞠文彬, 高信芬, 包维楷. 画稿溪国家级自然保护区珍稀植物杪椴种群结构与更新. 植物科学学报, 2014, 32(2): 113-121.
- [16] 戴宗全, 郑清芳. 刺杪椴的新分布与南平局部气候特点. 福建林学院学报, 1988, 8(1): 37-42.
- [17] 马松梅, 张明理, 张宏祥, 孟宏虎, 陈曦. 利用最大熵模型和规则集遗传算法模型预测孑遗植物裸果木的潜在地理分布及格局. 植物生态学报, 2010, 34(11): 1327-1335.
- [18] 刘恩斌, 周国模, 葛宏立. 基于最大熵原理的浙江毛竹胸径分布及测量不确定度评定. 生态学报, 2009, 29(1): 86-91.
- [19] Phillips S J, Anderson R P, Schapire R E. Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling*, 2006, 190(3/4): 231-259.
- [20] Mousazade M, Ghanbarian G, Pourghasemi H R, Safaeian R, Cerdà A. Maxent data mining technique and its comparison with a bivariate statistical model for predicting the potential distribution of *Astragalus fasciculifolius* Boiss. in Fars, Iran. *Sustainability*, 2019, 11(12): 3452.
- [21] Guo Y L, Li X, Zhao Z F, Wei H Y, Gao B, Gu W. Prediction of the potential geographic distribution of the ectomycorrhizal mushroom *Tricholoma matsutake* under multiple climate change scenarios. *Scientific Reports*, 2017, 7(1): 46221.
- [22] 王茹琳, 李庆, 封传红, 石朝鹏. 基于MaxEnt的西藏飞蝗在中国的适生区预测. 生态学报, 2017, 37(24): 8556-8566.
- [23] 刘超, 霍宏亮, 田路明, 董星光, 齐丹, 张莹, 徐家玉, 曹玉芬. 基于MaxEnt模型不同气候变化情景下的豆梨潜在地理分布. 应用生态学

- 报, 2018, 29(11): 3696-3704.
- [24] 王书越, 潘少安, 王明睿, 王明馨, 叶吉. 基于 MaxEnt 模型评估刺五加在东北地区的空间分布. 生态学报, 2019, 39(9): 3277-3286.
- [25] 张东方, 张琴, 郭杰, 孙成忠, 吴杰, 聂祥, 谢彩香. 基于 MaxEnt 模型的当归全球生态适宜区和生态特征研究. 生态学报, 2017, 37(15): 5111-5120.
- [26] Pattanaik C, Reddy C S. *Cyathea nilgirensis* holttum; a little known endemic species on the verge of extinction in the eastern Ghats. National Academy Science Letters, 2012, 35(1): 17-18.
- [27] 丁一汇, 王绍武, 郑景云, 王会军, 杨修群. 中国气候. 北京: 科学出版社, 2013: 407-412.
- [28] Swets J A. Measuring the accuracy of diagnostic systems. Science, 1988, 240(4857): 1285-1293.
- [29] 刘明光. 中国自然地理图集(第三版). 北京: 中国地图出版社, 2010: 79-80.
- [30] 左政裕, 吴世远, 董仕勇. 广东阳春百涌自然保护区桫欏科植物资源调查. 亚热带植物科学, 2016, 45(3): 248-254.
- [31] 蒋能, 蒋日红. 广西原生观赏蕨类植物资源及园林应用. 中国园林, 2013, (3): 99-104.
- [32] 陆继军. 福建沿岸晚第四纪孢粉组合古植被和古气候. 地理科学, 1994, 14(4): 381-383.
- [33] 张玉兰, 余素华. 深圳地区晚第四纪孢粉组合及古环境演变. 海洋地质与第四纪地质, 1999, 19(2): 109-114.
- [34] Xu X, Zhang H Y, Xie T, Xu Y, Zhao L, Tian W. Effects of climate change on the potentially suitable climatic geographical range of *Liriodendron chinense*. Forests, 2017, 8(10): 399.
- [35] Call A, Sun Y X, Yu Y, Pearman P B, Thomas D T, Trigiano R N, Carbone I, Xiang Q Y. Genetic structure and post-glacial expansion of *Cornus florida* L. (Cornaceae): integrative evidence from phylogeography, population demographic history, and species distribution modeling. Journal of Systematics and Evolution, 2016, 54(2): 136-151.
- [36] 谭雪, 张林, 张爱平, 王毅, 黄丹, 伍小刚, 孙晓铭, 熊勤犁, 潘开文. 孑遗植物长苞铁杉(*Tsuga longibracteata*)分布格局对未来气候变化的响应. 生态学报, 2018, 38(24): 8934-8945.
- [37] 朱莹莹, 徐晓婷. 气候变化对我国特有濒危物种水杉野生种群分布的影. 生态学杂志, 2019, 38(6): 1629-1636.
- [38] 李丘霖, 宗秀虹, 邓洪平, 万海霞, 吴洪英, 梁盛, 刘邦友. 赤水桫欏群落乔木层优势物种生态位与种间联结性研究. 西北植物学报, 2017, 37(7): 1422-1428.
- [39] 胡淳焯, 柳婧, 蔡寿强, 李正泉. 我国亚热带东部山地森林植被垂直带谱气候界限研究——以浙西南山地为例. 长江流域资源与环境, 2014, 23(S1): 143-148.
- [40] 周崇军. 赤水桫欏保护区桫欏种群特征. 贵州师范大学学报: 自然科学版, 2005, 23(2): 10-14.
- [41] 刘钦, 邓洪平, 李宗峰, 梁盛, 李丘霖, 倪东萍. 贵州赤水桫欏国家级自然保护区植物群落特征. 北京林业大学学报, 2019, 41(1): 19-31.
- [42] 马元丹, 江洪, 余树全, 周国模, 王彬, 彭少麟, 彭长辉, 常杰, 魏晓华. 桫欏生态系统生物量与生产力. 植物生态学报, 2008, 32(6): 1294-1300.
- [43] 瞿欢欢, 邓洪平, 梁盛, 刘邦友, 程莅登. 毛竹扩张对濒危植物桫欏根系形态可塑性的影响. 生态学报, 2020, 40(4): 1219-1227.
- [44] 杨庭硕, 彭兵. 认识陷阱: 当前生物多样性保护中亟待逃脱的四个误区. 云南社会科学, 2016, (4): 84-90.
- [45] 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(11): 915-927.
- [46] Otto-Bliesner B L, Marshall S J, Overpeck J T, Miller G H, Hu A X, CAPE Last Interglacial Project members. Simulating arctic climate warmth and icefield retreat in the Last Interglaciation. Science, 2006, 311(5768): 1751-1753.
- [47] Bitz C M, Shell K M, Gent P R, Bailey D A, Danabasoglu G, Armour K C, Holland M M, Kiehl J T. Climate sensitivity of the community climate system model, version 4. Journal of Climate, 2012, 25(9): 3053-3070.
- [48] Kay J E, Deser C, Phillips A, Mai A, Hannay C, Strand G, Arblaster J M, Bates S C, Danabasoglu G, Edwards J, Holland M, Kushner P, Lamarque J F, Lawrence D, Lindsay K, Middleton A, Munoz E, Neale R, Oleson K, Polvani L, Vertenstein M. The Community Earth System Model (CESM) large ensemble project: a community resource for studying climate change in the presence of internal climate variability. Bulletin of the American Meteorological Society, 2015, 96(8): 1333-1349.