

DOI: 10.5846/stxb202103020572

赵梓伊, 肖能文, 刘高慧, 李俊生. 五种齿突蟾在横断山南潜在地理分布预测. 生态学报, 2022, 42(7): 2636-2647.

Zhao Z Y, Xiao N W, Liu G H, Li J S. Prediction of the potential geographical distribution of five species of *Scutiger* in the south of Hengduan Mountains Biodiversity Conservation Priority Zone. Acta Ecologica Sinica, 2022, 42(7): 2636-2647.

五种齿突蟾在横断山南潜在地理分布预测

赵梓伊^{1,2}, 肖能文^{1,*}, 刘高慧¹, 李俊生¹

1 中国环境科学研究院 国家环境保护区域生态过程与功能评估重点实验室, 北京 100012

2 兰州大学生命科学学院, 兰州 730000

摘要: 由于栖息地质量下降, 近年来齿突蟾属物种种群数量急剧减少, 明确齿突蟾属物种空间分布, 是监测、管理、保护齿突蟾属物种的基础。横断山区可能是齿突蟾属的起源中心和分化中心, 但齿突蟾属在横断山区的地理分布格局尚不明确。利用优化后 Maxent 模型, 首次预测西藏齿突蟾 *Scutiger boulengeri*、刺胸齿突蟾 *Scutiger mammatus*、胸腺齿突蟾 *Scutiger glandulatus*、圆疣齿突蟾 *Scutiger tuberculatus*、贡山齿突蟾 *Scutiger gongshanensis* 5 种高海拔齿突蟾属物种在横断山南生物多样性保护优先区域的潜在地理分布, 并分析其与环境因子的关系。结果显示, 5 种齿突蟾属物种在横断山南的潜在地理分布格局存在差异, 西藏齿突蟾主要分布在横断山南的北部, 圆疣齿突蟾主要分布在横断山南东北部的四川省境内, 贡山齿突蟾主要分布在横断山南的西南部, 刺胸齿突蟾和胸腺齿突蟾的潜在分布格局较为相似, 在横断山南的中部、西北部地区都有较多分布, 但胸腺齿突蟾潜在分布区更为碎片化。另外, 横断山南北部地区的齿突蟾属丰富度明显高于南部地区。环境变量贡献率和刀切法结果显示温度因子和降水因子是决定横断山南齿突蟾属潜在分布的主要因素, 最冷季降水量对西藏齿突蟾、贡山齿突蟾、圆疣齿突蟾潜在分布有重要影响, 但它们对最冷季降水量的偏好存在差异。此外, 研究也显示, 通过评估潜在的 Maxent 参数组合, 选择最佳的 Maxent 模型是有效且必要的。

关键词: Maxent 模型; 潜在地理分布; 横断山南; 齿突蟾属

Prediction of the potential geographical distribution of five species of *Scutiger* in the south of Hengduan Mountains Biodiversity Conservation Priority Zone

ZHAO Ziyi^{1,2}, XIAO Nengwen^{1,*}, LIU Gaohui¹, LI Junsheng¹

1 Key Laboratory of National Environmental Protection for Assessment of Region Ecological Processes and Functions, Chinese Research Academy of Environmental Sciences, Beijing 100012, China

2 School of Life Sciences, Lanzhou University, Lanzhou 730000, China

Abstract: Due to the decreased habitat quality, the population size of *Scutiger* has declined dramatically in recent years. A clear understanding of the geographic distribution about *Scutiger* is the basis for monitoring, management, and conservation of *Scutiger*. The Hengduan Mountains region may be the origin and differentiation center of *Scutiger*. However, the geographical distribution pattern of *Scutiger* in the Hengduan Mountains region is still unclear so far. To explore this issue, we used the optimized Maxent model to predict the potential geographical distribution of five high-altitude species of *Scutiger* in this study, including *Scutiger boulengeri*, *Scutiger mammatus*, *Scutiger glandulatus*, *Scutiger tuberculatus*, and *Scutiger gongshanensis*, in the south of Hengduan Mountains Biodiversity Conservation Priority Zone. In addition, we further analyzed the relationship of potential geographical distribution with the environmental variables of five high-altitude species of *Scutiger*. The results showed that the potential geographical distribution patterns of the five species of *Scutiger* were

基金项目: 生态环境部生物多样性调查评估项目(2019HJ2096001006)

收稿日期: 2021-03-02; 网络出版日期: 2021-12-15

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

different in the south of the Hengduan Mountains Biodiversity Conservation Priority Zone. The potential distribution area of *Scutiger boulengeri* was mainly located in the northern part of the south of the Hengduan Mountains Biodiversity Conservation Priority Zone. *Scutiger tuberculatus* was mainly distributed among Sichuan Province in the northeast of the south of Hengduan Mountains Biodiversity Conservation Priority Zone. However, *Scutiger gongshanensis* was mainly distributed in the southwest of the south of Hengduan Mountains Biodiversity Conservation Priority Zone. The potential distribution pattern of *Scutiger mammatus* and *Scutiger glandulatus* was similar, mainly distributed in the central and northwest parts of the south of Hengduan Mountains Biodiversity Conservation Priority Zone, while the potential distribution of *Scutiger glandulatus* was more fragmented. What's more, the species richness of *Scutiger* in the northern part of the south of the Hengduan Mountains Biodiversity Conservation Priority Zone is significantly higher than that in the southern part. The relative contributions and jackknife test of environmental variables showed that temperature and precipitation were the main environmental factors, which determine the potential distribution of *Scutiger* in the south of the Hengduan Mountains Biodiversity Conservation Priority Zone. Precipitation of the coldest quarter had an important effect on the potential distribution of *Scutiger boulengeri*, *Scutiger gongshanensis*, and *Scutiger tuberculatus*, but their preferences for precipitation of the coldest quarter were different. In addition, our study also shows that it is effective and necessary to select the best Maxent model by evaluating the potential model combination of parameters for improving the Maxent model's predictive power.

Key Words: Maxent model; potential geographical distribution; the south of Hengduan Mountains Biodiversity Conservation Priority Zone; *Scutiger*

由于栖息地丧失和破碎化、传染病以及全球气候变化的影响,两栖动物的数量和种类正在快速的减少,甚至部分物种可能灭绝^[1-4]。同时由于对两栖动物的地理分布缺乏了解,两栖动物的保护行动受到阻碍,因此,明确两栖动物栖息地的空间分布格局是非常必要的。

物种分布模型可以有效地预测物种空间分布格局。近年来,物种分布模型快速发展,已被广泛应用于自然资源管理^[5]、预测入侵物种和病虫害的潜在分布区^[6]、预测珍稀濒危物种的适宜生境^[7]以及评估全球气候变化对物种分布的影响^[8-10]等方面。最大熵模型(maximum entropy model, Maxent)是基于最大熵理论的物种分布模型,它将已知物种分布点的环境变量特征作为约束条件,寻找在此约束条件下熵最大的物种概率分布,从而预测物种潜在分布范围^[11]。与其他物种分布模型相比,Maxent 模型只需要物种出现点数据,在样本量较小的情况下,也能得到准确的预测结果^[11-13]。近年来,Maxent 模型已成为预测物种空间分布的首选^[5,9-10,14-15],在预测两栖物种潜在分布方面也有广泛应用。例如,Zank 等利用 Maxent 模型预测新热带区 24 种黑昧蟾属蟾蜍(*Melanophryniscus*)的当前潜在分布区和未来潜在分布区^[16]。黄勇杰等利用 Maxent 模型预测海南岛海南臭蛙(*Odorrana hainanensis*)的潜在分布以及影响海南臭蛙潜在分布的主要环境因子^[17]。张凯龙等利用 Maxent 模型评估镇海林蛙(*Rana zhenhaiensis*)的潜在地理适宜性和影响其潜在分布的主要因素^[18]。

齿突蟾属(*Scutiger*)隶属两栖纲(Amphibia)无尾目(Anura)角蟾科(Megophryidae),我国有已知物种 18 种^[19],主要分布在海拔 3000—4500 m 左右的高寒山区及高原地区^[20]。齿突蟾属大多数物种为珍贵、稀有物种,由于栖息地质量下降,近年来种群数量急剧减少^[21]。

明确齿突蟾属物种空间分布,是认识和保护齿突蟾属物种的基础,齿突蟾属绝大多数种分布在我国西南山区,其中横断山区可能是它们的起源中心和分化中心^[20,22],但齿突蟾属在横断山区的具体分布情况仍不明确。

本研究以《中国生物多样性保护战略与行动计划》划定的横断山南段生物多样性保护优先区域(以下简称横断山南)为研究区,横断山南分布有齿突蟾属物种 8 种^[20,23-24],包括西藏齿突蟾(*Scutiger boulengeri*)、刺胸齿突蟾(*Scutiger mammatus*)、胸腺齿突蟾(*Scutiger glandulatus*)、贡山齿突蟾(*Scutiger gongshanensis*)、九龙齿突蟾(*Scutiger jiuolongensis*)、木里齿突蟾(*Scutiger muliensis*)、圆疣齿突蟾(*Scutiger tuberculatus*)、腾冲齿突蟾

(*Scutigera tengchongensis*)。为了保证建模数据充足和模型预测的准确性,本研究选取具有 5 个以上存在点数据的齿突蟾属物种,分别是西藏齿突蟾、刺胸齿突蟾、贡山齿突蟾、圆疣齿突蟾以及胸腺齿突蟾,通过优化 Maxent 模型首次预测五种齿突蟾属物种在横断山南的潜在地理分布,分析影响五种齿突蟾属物种栖息地适宜性的主要环境因子,为横断山南齿突蟾属物种种群动态监测、资源管理以及保护工作提供科学参考,为相关生态学研究提供科学基础。

1 数据与方法

1.1 研究区概况

以《中国生物多样性保护优先区域范围》划定的横断山南段生物多样性保护优先区域为研究区,横断山南总面积 133656.15 km²,包括西藏自治区的东部、四川省的西南部以及云南省西北部等区域。气候以南亚热带季风气候为主,水系众多,主要植被类型为灌丛植被,地形起伏较大,分布有较多高山深谷,北部地区海拔较高,南部海拔较低^[25]。

1.2 齿突蟾属在横断山南生物多样性保护优先区域分布数据

齿突蟾属分布数据主要有 3 种来源:全球生物多样性信息网络 (<https://www.gbif.org/>)、公开发表的文献、出版物以及横断山南生物多样性保护优先区域的实地调查数据,其中只选择有精确经纬度信息的分布数据,并且去除错误、重复以及不在研究区内的分布信息。为了降低物种分布点的空间自相关^[26],对物种数据进行筛选,利用 ArcGIS 10.2.2 中的 SDMtoolbox 插件使相距在 1 km 以内的物种分布数据只保留一个^[27],最终获得了 36 条西藏齿突蟾分布数据、23 条胸腺齿突蟾分布数据、26 条刺胸齿突蟾分布数据、10 条圆疣齿突蟾分布数据以及 5 条贡山齿突蟾分布数据(图 1)。

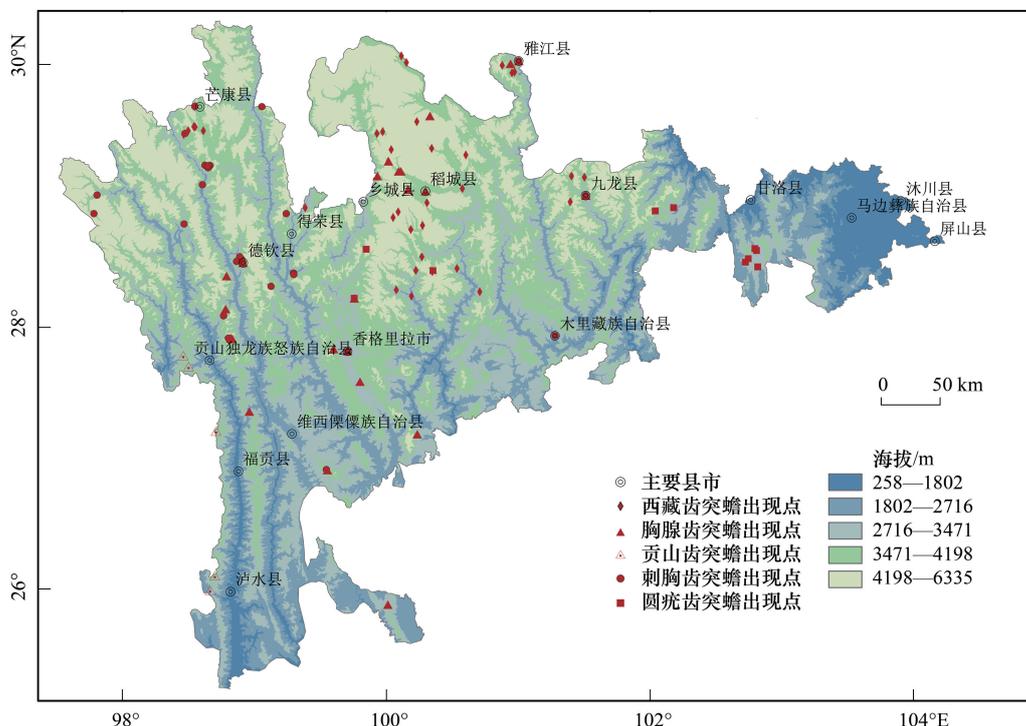


图 1 5 种齿突蟾属物种的出现点

Fig.1 Occurrence records of five species of *Scutigera*

1.3 环境变量

本研究总共选取了 24 个环境变量,包含 19 个生物气候变量、3 个地形变量(海拔、坡度、坡向)、2 个栖息

地变量(距河流距离、植被指数)。生物气候变量数据和海拔数据来源于 WorldClim 数据库(<https://www.worldclim.org>)中的 1970—2000 年监测环境数据,空间分辨率为 1 km,并从海拔数据中提取出坡度、坡向。为便于后续建模分析,将坡向数据减 180°,并取绝对值,用以表示与正南阳坡的接近程度。河网数据来源于 OpenStreetMap 平台(<https://www.openstreetmap.org/>),该数据能够全面反映区域的水系分布,距河流距离通过欧式距离分析得到。植被指数来源于中国科学院资源环境科学与数据中心(<https://www.resdc.cn/>)的中国年度植被指数空间分布数据集,经过处理得到 2008—2018 年平均归一化植被指数值,分辨率为 1 km。由于环境变量共线性会影响模型预测精度,并夸大大部分环境变量作用,因此需要去除存在高度共线性的环境变量^[28]。本研究利用方差膨胀因子(VIF)检测环境变量的共线性,并去除方差膨胀因子大于 10 的环境变量,最终剩余 9 个环境变量参与后续建模(表 1)。

表 1 建模所用环境变量

Table 1 The environment variables for modeling

环境变量 Environmental variables	描述 Description	环境变量 Environmental variables	描述 Description
Bio3	等温性	Aspect	坡向
Bio5	最暖月最高温	Slope	坡度
Bio7	温度年较差	Distance to river	距河流距离
Bio13	最湿月降水量	NDVI	2008—2018 年平均归一化植被指数值
Bio19	最冷季降水量		

1.4 模型创建与评估

1.4.1 Maxent 模型创建

由于物种采样强度在空间上往往不均衡,存在采样偏差,因此本研究利用 SDMtoolbox 插件创建高斯核密度偏差栅格文件^[27],使得在采样偏差大的区域选择更多的背景点。为避免训练数据集和验证数据集存在空间自相关,导致模型预测性能被高估,因此采用屏蔽地理结构分区法划分训练数据和测试数据^[26],将物种分布点在空间上等分为 4 块,依次使用其中的三块构建 Maxent 模型,剩余的一块验证模型,共建立 4 个 Maxent 模型。由于圆疣齿突蟾和贡山齿突蟾的物种分布点数量较少,不足以支持在空间上分区,因此,为了充分利用物种数据点,使用留一交叉验证法对圆疣齿突蟾和贡山齿突蟾进行数据划分^[29],最终为圆疣齿突蟾建立了 10 个 Maxent 模型,贡山齿突蟾建立了 5 个 Maxent 模型,最终分析结果为各齿突蟾属物种所有模型的平均值。以上两种数据分区方法都是通过调用 ENMeval 包完成的^[30]。

已有研究表明,Maxent 模型在默认设置下可能并不是最佳模型,同时在样本量较小的情况下,Maxent 模型更容易过拟合,因此有必要进行模型参数调整^[26,31]。本研究通过调用 SDM tune 包^[32],将正则化系数设置为 0.1—5,间隔为 0.1,特征函数组合设置为 L、LH、LQP、LQPH、LQPHT 六种,以 AUCdiff(训练集 AUC 与测试集 AUC 的差值)和测试集 AUC 值作为指示,利用遗传算法寻找 Maxent 模型的最佳正则化系数和特征函数组合设置,并以最佳参数设置的 Maxent 模型输出结果作为最终结果。

利用 Natural Breaks 法将 5 种齿突蟾属物种潜在分布概率划分为不适宜区、低适宜区、中适宜区、高适宜区四类潜在分布区,并且计算得到不同适宜等级栖息地面积和占比。其中,对于西藏齿突蟾,不适宜区(0—0.13),低适宜区(0.13—0.34),中适宜区(0.34—0.62),高适宜区(0.62—1);对于刺胸齿突蟾,不适宜区(0—0.13),低适宜区(0.13—0.33),中适宜区(0.33—0.59),高适宜区(0.59—1);对于胸腺齿突蟾,不适宜区(0—0.14),低适宜区(0.14—0.35),中适宜区(0.35—0.61),高适宜区(0.61—1);对于圆疣齿突蟾,不适宜区(0—0.08),低适宜区(0.08—0.27),中适宜区(0.27—0.59),高适宜区(0.59—1);对于贡山齿突蟾,不适宜区(0—0.08),低适宜区(0.08—0.27),中适宜区(0.27—0.55),高适宜区(0.55—1)。

1.4.2 模型表现评估

本研究使用接受者操作特征曲线下面积(AUC)来评估模型表现,接受者操作特征曲线(ROC)是以假阳

性率为横坐标,以真阳性率为纵坐标,由绘制出的所有可能阈值点连接而成的曲线^[11]。AUC 值是 ROC 曲线与横坐标围成的面积,它提供了一个不依赖于特定选择阈值的单一模型性能评估方法^[11],AUC 值的取值范围为 0—1,AUC 值越接近 1,模型的预测效果越好,评估标准为:0.7—0.8 可用,0.8—0.9 良好,0.9—1.0 优秀^[16]。

1.5 环境因子重要性分析

使用 Maxent 模型输出的环境变量贡献率和刀切法检验来评估环境因子的重要性,其中刀切法检验是通过每次仅使用某一环境变量或排除某一环境变量而导致模型训练 AUC 值的变化来确定重要环境变量。通过创建环境变量响应曲线进一步分析重要环境因子对齿突蟾属物种存在概率的影响,得到 5 种齿突蟾属物种潜在分布区的环境特征。

2 结果与分析

2.1 模型最佳参数设置与表现评估

根据 AUCdiff 和测试 AUC 值两个指标,选择 5 种齿突蟾属物种最佳参数设置下的 Maxent 模型,并进一步计算最佳 Maxent 模型的 AUC 值,分析模型预测性能(表 2)。与默认设置相比,5 种齿突蟾的最佳 Maxent 模型的测试 AUC 值均有所提高。最佳 Maxent 模型模拟西藏齿突蟾、刺胸齿突蟾、胸腺齿突蟾、圆疣齿突蟾、贡山齿突蟾潜在地理分布时的训练 AUC 值、测试 AUC 值均大于 0.7,表明 Maxent 模型对 5 种齿突蟾属物种分布的预测结果较准确可信。其中 Maxent 模型模拟贡山齿突蟾、圆疣齿突蟾潜在地理分布时的效果最好,训练 AUC 值、测试 AUC 值均大于 0.9,预测结果精度极准确。

表 2 Maxent 模型的最佳设置与预测性能

Table 2 The performance of Maxent model and best settings

物种 Species	最佳正则化系数 The best regularization multiplier	最佳特征函数组合 The best feature combination	最佳参数设置下训练集 AUC 值 The training AUC based on best settings	最佳参数设置下测试集 AUC 值 The test AUC based on best settings	最佳参数设置下 AUCdiff The AUCdiff based on best settings	默认设置下训练集 AUC 值 The training AUC based on default settings	默认设置下测试集 AUC 值 The test AUC based on default settings
西藏齿突蟾 <i>Scutiger boulengeri</i>	1.9	LH	0.885	0.786	0.098	0.906	0.774
刺胸齿突蟾 <i>Scutiger mammatus</i>	0.1	LQP	0.932	0.804	0.128	0.917	0.753
胸腺齿突蟾 <i>Scutiger glandulatus</i>	0.2	LQP	0.909	0.737	0.172	0.916	0.697
贡山齿突蟾 <i>Scutiger gongshanensis</i>	0.3	LQP	0.987	0.935	0.052	0.987	0.911
圆疣齿突蟾 <i>Scutiger tuberculatus</i>	0.6	LH	0.971	0.902	0.069	0.955	0.894

AUC:接受者操作特征曲线下面积 Area Under Curve;L:线性 linear;H:片段化 hinge;Q:二次型 quadratic;P:乘积型 product

2.2 5 种齿突蟾属物种的潜在分布区

5 种齿突蟾属物种的潜在分布图表明(图 2),西藏齿突蟾的潜在分布区主要位于横断山南的北部地区,高适生区主要分布在西藏芒康和四川甘孜州境内,另外四川木里、云南德钦也有分布。刺胸齿突蟾的潜在分布区主要位于横断山南的中部、西北部地区,高适生区主要分布在西藏芒康、云南德钦、香格里拉、四川得荣、乡城、巴塘等地区。胸腺齿突蟾在横断山南的中部、西北部和北部地区有广泛分布,高适生区主要位于云南迪庆州以及四川甘孜州境内,在西藏芒康、左贡、察隅也有零星分布。圆疣齿突蟾主要分布在横断山南东北部的四川省境内,高适生区主要位于四川越西、美姑、甘洛、雷波、昭觉、冕宁、石棉等地区。贡山齿突蟾的潜在分布区位于横断山南的西南部,高适生区集中分布在云南省怒江州的福贡、贡山、泸水、兰坪 4 个县。5 种齿突蟾属物种的不同适宜等级栖息地面积和占比显示(表 3):西藏齿突蟾在横断山南的适宜分布区范围最大,约

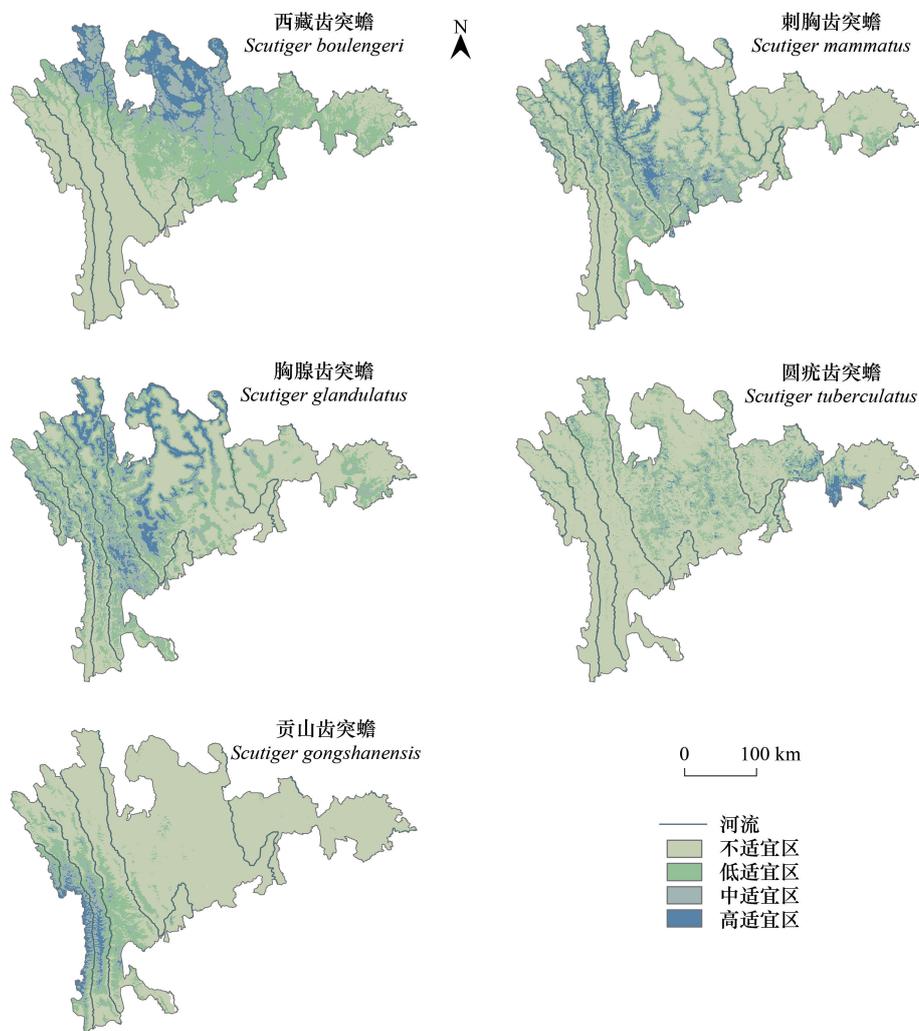


图 2 5 种齿突蟾属物种在横断山南的潜在地理分布

Fig.2 Potential geographical distribution of five species of *Scutiger* in the south of Hengduan Mountains Biodiversity Conservation Priority Zone

73485.48 km²,占横断山南总面积的 54.98%;贡山齿突蟾在横断山南的适宜分布区范围最小,仅为 24442.42 km²,占横断山南总面积的 18.29%。胸腺齿突蟾在横断山南的高适宜区范围最大,为 12286.70 km²,其次为西藏齿突蟾。圆疣齿突蟾和贡山齿突蟾的高适宜区范围较小,仅占横断山南总面积的 2%左右。

2.3 影响 5 种齿突蟾属物种潜在分布的主要环境因子

环境因子贡献率输出结果显示(表 4),最冷季降水量(Bio19)、温度年较差(Bio7)、距河流距离(Distance to river)是西藏齿突蟾模型模拟过程中贡献率排在前三位的环境因子,对西藏齿突蟾潜在分布影响最大,其中最冷季降水量的贡献率高达 48.6%。最湿月降水量(Bio13)、最暖月最高温(Bio5)、距河流距离为刺胸齿突蟾模型模拟过程中贡献率排在前三位的环境因子,贡献率皆超过 10%,对刺胸齿突蟾潜在分布影响较大。距河流距离、最冷季降水量、温度年较差是胸腺齿突蟾模型模拟过程中贡献率依次排在前三位的环境因子,对胸腺齿突蟾潜在分布影响较大,其中距河流距离对胸腺齿突蟾模型模拟的贡献率高达 29.5%。归一化植被指数(NDVI)、等温性(Bio3)、最冷季降水量对圆疣齿突蟾模型模拟的贡献率排在前三位,对圆疣齿突蟾的潜在分布影响较大,其中归一化植被指数的贡献率高达 41.17%。最冷季降水量和最暖月最高温对贡山齿突蟾模型模拟影响较大,贡献率皆超过 20%,其中最冷季降水量对贡山齿突蟾潜在分布的贡献率高达 64.66%。

表 3 5 种齿突蟾属物种的不同适生等级栖息地面积

Table 3 Areas of the different classes of habitat distribution of the five species of *Scutiger*

	西藏齿突蟾 <i>Scutiger boulengeri</i>	刺胸齿突蟾 <i>Scutiger mammatus</i>	胸腺齿突蟾 <i>Scutiger glandulatus</i>	圆疣齿突蟾 <i>Scutiger tuberculatus</i>	贡山齿突蟾 <i>Scutiger gongshanensis</i>
低适宜区面积 Area of low suitable habitats	39720.35	27931.81	33530.44	20038.47	14999.32
低适宜区占比 Percentage of low suitable habitats area in the south of Hengduan Mountains Biodiversity Conservation Priority Zone	0.2972	0.2090	0.2509	0.1499	0.1122
中适宜区面积 Area of moderate suitable habitats	21865.31	18176.04	20905.33	6520.75	6304.99
中适宜区占比 Percentage of moderate suitable habitats area in the south of Hengduan Mountains Biodiversity Conservation Priority Zone	0.1636	0.1360	0.1564	0.0488	0.0472
高适宜区面积 Area of high suitable habitats	11899.83	8111.38	12286.70	2734.58	3138.11
高适宜区占比 Percentage of high suitable habitats area in the south of Hengduan Mountains Biodiversity Conservation Priority Zone	0.0890	0.0607	0.0919	0.0205	0.0235
总的潜在分布区面积 Area of total suitable habitats	73485.48	54219.24	66722.46	29293.80	24442.42
总的潜在分布区占比 Percentage of total suitable habitats area in the south of Hengduan Mountains Biodiversity Conservation Priority Zone	0.5498	0.4057	0.4992	0.2192	0.1829

表 4 5 种齿突蟾属物种的环境因子贡献率/%

Table 4 The environmental factors and their percentage contribution of the five species of *Scutiger*

环境变量 Environmental variables	西藏齿突蟾 <i>Scutiger boulengeri</i>	刺胸齿突蟾 <i>Scutiger mammatus</i>	胸腺齿突蟾 <i>Scutiger glandulatus</i>	圆疣齿突蟾 <i>Scutiger tuberculatus</i>	贡山齿突蟾 <i>Scutiger gongshanensis</i>
等温性 Bio3	0.025	1.2	2.825	27.96	0.92
最暖月最高温 Bio5	5.65	19	8.3	1.03	27.6
温度年较差 Bio7	19.625	2.875	10.325	0	0.22
最湿月降水量 Bio13	4.05	27.325	9.2	0.27	0.18
最冷季降水量 Bio19	48.6	11.95	19.6	15.18	64.66
坡向 Aspect	0.25	8.9	2.475	3.5	4.66
坡度 Slope	5.875	8.05	10.15	9.12	0.36
距河流距离 Distance to river	10.05	14.7	29.5	1.79	1.14
归一化植被指数 NDVI	5.9	6	7.575	41.17	0.22

刀切法检验结果显示(图 3),在使用单一环境变量构建 Maxent 模型时,温度年较差(Bio7)、最冷季降水量(Bio19)、最湿月降水量(Bio13)在西藏齿突蟾 Maxent 模型模拟时的训练 AUC 值最高,是影响西藏齿突蟾潜在分布的关键因子。最湿月降水量(Bio13)、归一化植被指数(NDVI)、最暖月最高温(Bio5)在单独用于刺胸齿突蟾 Maxent 模型模拟时获得了最高的训练 AUC 值,对刺胸齿突蟾潜在分布有重要影响。最暖月最高温(Bio5)、距河流距离(Distance to river)、最湿月降水量(Bio13)在单独用于胸腺齿突蟾模型构建时获得了最高的训练 AUC 值,是影响胸腺齿突蟾潜在分布的重要因子。单独使用归一化植被指数(NDVI)、最冷季降水量(Bio19)、等温性(Bio3)构建圆疣齿突蟾 Maxent 模型时,获得了最高的训练 AUC 值,它们是影响圆疣齿突蟾

分布格局的重要因子。最冷季降水量 (Bio19)、温度年较差 (Bio7)、最湿月降水量 (Bio13) 在单独用于贡山齿突蟾模型模拟时的训练 AUC 值最高, 对贡山齿突蟾潜在分布有重要影响。

综合环境变量贡献率和刀切法检验分析结果, 判断出影响 5 种齿突蟾属物种潜在分布的最主要环境因子: 温度年较差 (Bio7)、最冷季降水量 (Bio19) 是影响西藏齿突蟾潜在分布的最主要因子; 最湿月降水量 (Bio13)、最暖月最高温 (Bio5) 是影响刺胸齿突蟾潜在分布的最主要因子; 距河流距离是影响胸腺齿突蟾潜在分布的最主要因子; 归一化植被指数 (NDVI)、最冷季降水量、等温性 (Bio3) 是影响圆疣齿突蟾潜在分布的最主要因子; 最冷季降水量是影响贡山齿突蟾潜在分布的最主要因子。

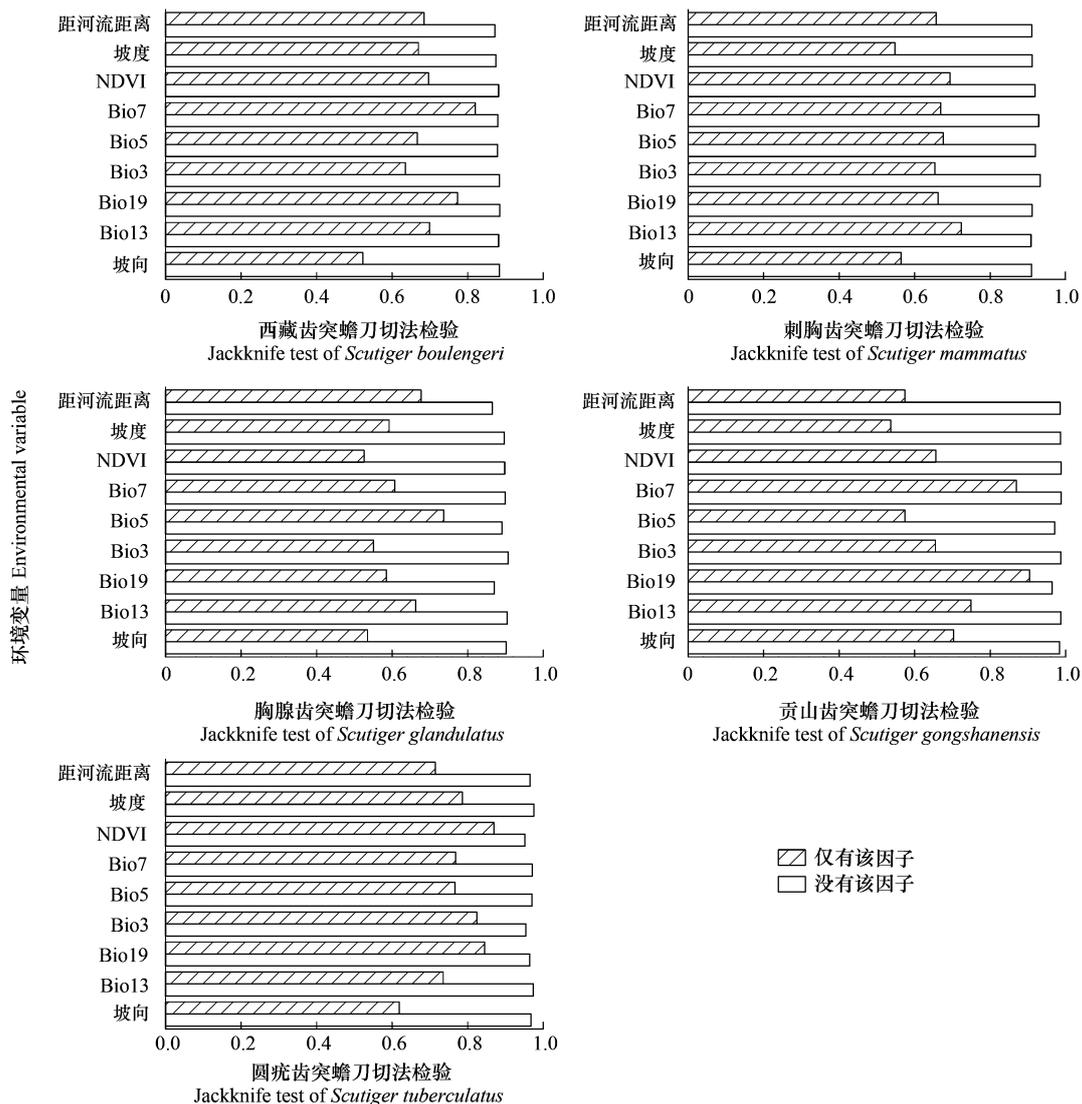


图 3 5 种齿突蟾属物种基于训练 AUC 值的刀切法检验结果

Fig.3 Jackknife test based on train AUC of five species of *Scutigera*

NDVI: 归一化植被指数 Normalized Difference Vegetation Index; Bio7: 温度年较差 Temperature annual range; Bio5: 最暖月最高温 Max temperature of the warmest month; Bio3: 等温性 Isothermality; Bio19: 最冷季降水量 Precipitation of the coldest quarter; Bio13: 最湿月降水量 Precipitation of the wettest month; AUC: 曲线下方面积 Area under curve

2.4 5 种齿突蟾属物种潜在分布区的环境特征

一般认为存在概率大于 0.5 时, 其对应的环境变量特征适合物种生存^[33], 根据环境变量响应曲线, 西藏齿突蟾的生存受到温度年较差和最冷季降水量两个环境变量的限制, 适宜生存在温度年较差 29.1—34.2℃、

最冷季降水量 6—12 mm 的区域,其中温度年较差越高,最冷季降水量越低,西藏齿突蟾的存在概率越高。刺胸齿突蟾适宜生存在最湿月降水量 119—148 mm、最暖月最高温 14.7—23.2℃ 的区域,其中最湿月降水量值越低,刺胸齿突蟾存在概率越高。胸腺齿突蟾的生存受到距河流距离的限制,适宜生存在距河流距离小于 3.7 km 左右的区域。圆疣齿突蟾偏好生存在植被指数为 0.71—0.8、最冷季降水量 15.9—29.4 mm、等温性 37.9—43.3 的区域。贡山齿突蟾偏好生存在最冷季降水量为 65—129 mm 的区域,其中,最冷季降水量越丰富,贡山齿突蟾的存在概率越高。

2.5 横断山南齿突蟾属物种丰富度分布格局

以训练数据特异性和敏感性加和最大判断出阈值^[34],通过阈值将 Maxent 模型输出的物种栖息地适宜性图转换为物种二元分布图,并通过栅格计算器进一步统计出每个栅格内齿突蟾属物种总数,获得横断山南齿突蟾属物种丰富度分布格局(图 4)。横断山南齿突蟾属物种丰富度分布格局表明,横断山南北部地区的齿突蟾属物种丰富度明显高于南部地区,齿突蟾属物种丰富度较高的区域主要位于北部,包括西藏芒康、四川稻城、理塘、巴塘、得荣等地。横断山南中部地区的齿突蟾属物种丰富度也相对较高,主要是在云南香格里拉附近。

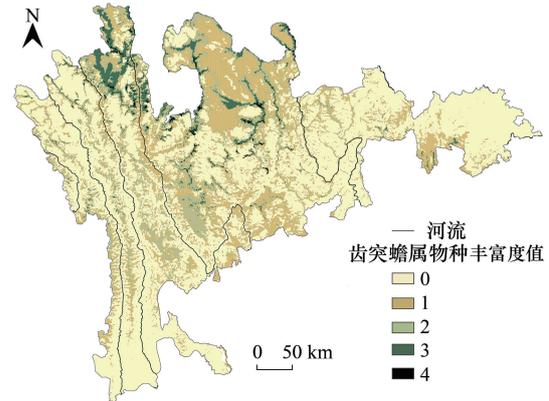


图 4 横断山南齿突蟾属物种丰富度分布格局

Fig. 4 The distribution pattern of potential species richness of *Scutigera* in the south of Hengduan Mountains Biodiversity Conservation Priority Zone

3 讨论

3.1 模型的合理性

由于 Maxent 模型具有对环境变量共线性的敏感性较低^[12]、样本量较少时仍能保持稳健^[13]、能够拟合复杂的变量关系^[35]等优势,近年来 Maxent 模型已被广泛应用于物种分布模拟研究中^[5,14]。然而,有研究指出^[36],Maxent 模型中复杂的函数关系容易导致过拟合,通常通过调整参数来优化 Maxent 模型^[26,31]。正则化系数和特征函数组合是优化 Maxent 模型的两个重要参数,ENMeval 包^[30]、Kuenm 包^[37]、SDMtune 包^[32]等相关开源软件可以有效地寻找 Maxent 模型的最佳参数设置。本研究采用 SDMtune 包寻找 Maxent 模型的最佳参数设置,与 ENMeval 包、Kuenm 包等相比,SDMtune 包采用遗传算法寻找最佳参数,极大的节省了计算机运行时间。在本研究中,与默认参数设置相比,5 种齿突蟾最佳 Maxent 模型的测试集 AUC 均有所增加,表明通过寻找最佳参数设置,Maxent 模型的预测性能提升,同时减弱了模型过拟合可能性。因此,通过评估潜在的 Maxent 参数组合,选择最佳的 Maxent 模型是有效且必要的。

模型预测性能评估是物种分布模型模拟过程中的重要步骤,最理想的评估数据是与训练数据在时间和空间上完全独立的数据集^[28],然而受现实因素制约,这种数据往往难以获取,因此交叉验证成为一种较有效的替代工具。常见的交叉验证法由于没有保证训练数据与验证数据的空间独立性,往往会高估模型的预测性能^[38-39],因此本研究采用空间上独立的交叉验证法进行模型性能评估,但这种方法也不能完全保证训练数据和验证数据在空间上独立,因为相邻的两个数据分区仍可能存在空间自相关,同时训练数据和验证数据可能具有相同的采样偏差,这都会导致本研究中 Maxent 模型预测性能被高估。由于圆疣齿突蟾和贡山齿突蟾的样本量较小,不足以进行空间分区,因此选择留一交叉验证法进行模型性能评估^[29],保证物种数据被充分使用。尽管空间上独立的交叉验证法、留一交叉验证法能够较好的评估 5 种齿突蟾 Maxent 模型的预测性能,但与自举法、重复分裂采样的交叉验证法相比,Maxent 模型的重复次数过少,模型的稳健性可能受到影响。

物种分布模型的预测性能与建模对象有关,研究认为生态位狭窄的物种往往能更好的被预测^[13],在本研究中,Maxent 模型对圆疣齿突蟾和贡山齿突蟾两个分布范围狭窄的物种的预测精度极准确,训练 AUC 值、测试 AUC 值均大于 0.9,但这也可能是由于参与建模的物种分布点较少。样本量也会影响物种分布模型的预测

性能^[40],样本量越大,模型预测性能越好。在本研究中,贡山齿突蟾只有 5 个物种分布点,但这并不是因为在研究区内采样不充分,没有完全捕获物种分布的实际生态位,而是因为物种本身分布范围狭窄,在这种情况下,即使增加物种分布点,也只能增加已有区域采样点的密度,并不能提升模型预测性能^[16]。

3.2 5 种齿突蟾属物种的潜在地理分布

横断山区可能是齿突蟾属物种的起源中心和分化中心^[20,22],分布在横断山区的齿突蟾属物种丰富,特有种多,本文研究结果表明横断山南北部地区的齿突蟾属物种丰富度明显高于南部地区,这可能是受海拔的限制,横断山南北部海拔较高,南部海拔较低,而齿突蟾属偏好生存在海拔 3000—4500 m 左右的地区^[20]。

在本研究中,5 种齿突蟾属物种潜在地理分布格局存在差异,西藏齿突蟾的潜在分布区主要位于横断山南的北部,圆疣齿突蟾分布在横断山南东北部的四川省境内,贡山齿突蟾的潜在分布区主要位于横断山南的西南部地区,这可能是受到最冷季降水量的影响,因为横断山南北部、东北部、西南部的最冷季降水量具有较明显的差异,而在本研究中,最冷季降水量是影响西藏齿突蟾、贡山齿突蟾、圆疣齿突蟾潜在分布的最主要环境因素。刺胸齿突蟾和胸腺齿突蟾的潜在分布格局较为相似,在横断山南的中部、西北部地区都有较多分布,但胸腺齿突蟾的潜在分布区更为碎片化,可能是因为胸腺齿突蟾的潜在分布受距河流距离影响较大,而横断山南水系发达,河流众多,距河流距离变化幅度较大。

5 种齿突蟾属物种潜在分布区大小存在差异,贡山齿突蟾和圆疣齿突蟾的潜在分布区最为狭窄,这与它们的种群状态较一致,贡山齿突蟾和圆疣齿突蟾都是中国特有种,种群数量较少,受威胁等级为 VU。以往研究表明^[20],贡山齿突蟾实际分布区位于云南贡山、碧罗雪山,圆疣齿突蟾实际分布区位于四川越西、昭觉、冕宁、西昌、盐边,Maxent 模型预测结果表明,与实际分布区相比,贡山齿突蟾、圆疣齿突蟾的潜在分布区有扩大的趋势。特别是对于圆疣齿突蟾,它的潜在分布区零星出现在云南香格里拉,但目前该地区关于圆疣齿突蟾的记录较少,仅在 Subba 等人的研究中出现^[41]。鉴于云南香格里拉的归一化植被指数、最冷季降水量、等温性与圆疣齿突蟾主要栖息地的环境条件较为相似,我们认为圆疣齿突蟾可能在云南香格里拉零星出现。

3.3 影响齿突蟾属物种潜在分布的主要环境因子及其特征

5 种齿突蟾属物种潜在地理分布的差异反映出它们对不同栖息地环境的偏好。湿度是影响两栖动物空间分布的主要因素,降水会改变两栖动物的繁殖场所,影响两栖动物的生长发育速度、免疫功能以及存活率^[42—43]。在本研究中,齿突蟾属物种潜在分布受降水因子影响较大,但不同齿突蟾属物种对水分的偏好不同,西藏齿突蟾适宜生存在最冷季降水量 6—12 mm 的区域,圆疣齿突蟾适宜生存在最冷季降水量 15.9—29.4 mm 的区域,贡山齿突蟾适宜生存在最冷季降水量为 65—129 mm 的区域,这可能是导致西藏齿突蟾、贡山齿突蟾、圆疣齿突蟾潜在地理分布格局差异较大的主要原因。温度是影响两栖动物生理和行为的主要环境因子^[44],对两栖动物的繁殖和生境选择有重要影响。西藏齿突蟾适宜生存在温度年较差 29.1—34.2℃ 的区域,刺胸齿突蟾适宜生存在最暖月最高温 14.7—23.2℃ 的区域,圆疣齿突蟾适宜生存在等温性 37.9—43.3 的区域。栖息地特征也会影响物种潜在分布,胸腺齿突蟾的生存受距河流距离的限制,适宜生存在距河流距离小于 3.7 km 左右的区域,这与胸腺齿突蟾本身的生物学特性一致,它多栖息于中、小型山溪边^[20],偏好湿润环境。费梁等人^[20]发现圆疣齿突蟾生活在山区林木茂密的流溪及溪岸两侧,本研究发现圆疣齿突蟾偏好生存在植被指数为 0.71—0.8 的区域,与之结果较为一致。

本文通过优化 Maxent 模型首次预测 5 种高海拔齿突蟾属物种在横断山南生物多样性保护优先区的潜在分布情况,为横断山南齿突蟾属物种种群动态监测、资源管理、保护工作提供科学参考,应重点关注齿突蟾属物种丰富度较高的区域以及受威胁齿突蟾属物种的高适宜区。另外,本文仍存在不足,如没有考虑部分齿突蟾属物种不同支系间的生态位可能存在差异^[45],而是认为种内生态位一致,因此在后续研究中需要进一步考虑广布种不同支系间生态位的差异。

参考文献 (References):

[1] Carvalho T, Becker C G, Toledo L F. Historical amphibian declines and extinctions in Brazil linked to chytridiomycosis. *Proceedings of the Royal*

- Society B: Biological Sciences, 2017, 284(1848): 20162254.
- [2] Hof C, Araújo M B, Jetz W, Rahbek C. Additive threats from pathogens, climate and land-use change for global amphibian diversity. *Nature*, 2011, 480(7378): 516-519.
- [3] Becker C G, Fonseca C R, Haddad C F B, Batista R F, Prado P I. Habitat split and the global decline of amphibians. *Science*, 2007, 318(5857): 1775-1777.
- [4] Cohen J M, Civitello D J, Venesky M D, McMahon T A, Rohr J R. An interaction between climate change and infectious disease drove widespread amphibian declines. *Global Change Biology*, 2019, 25(3): 927-937.
- [5] Holder A M, Markarian A, Doyle J M, Olson J R. Predicting geographic distributions of fishes in remote stream networks using maximum entropy modeling and landscape characterizations. *Ecological Modelling*, 2020, 433: 109231.
- [6] Roy-Dufresne E, Saltré F, Cooke B D, Mellin C, Mutze G, Cox T, Fordham D A. Modeling the distribution of a wide-ranging invasive species using the sampling efforts of expert and citizen scientists. *Ecology and Evolution*, 2019, 9(19): 11053-11063.
- [7] Li P X, Zhu W Q, Xie Z Y, Qiao K. Integration of multiple climate models to predict range shifts and identify management priorities of the endangered *Taxus wallichiana* in the Himalaya-Hengduan Mountain region. *Journal of Forestry Research*, 2020, 31(6): 2255-2272.
- [8] Li R Q, Xu M, Wong M H G, Qiu S, Sheng Q K, Li X H, Song Z M. Climate change-induced decline in bamboo habitats and species diversity: implications for giant panda conservation. *Diversity and Distributions*, 2015, 21(4): 379-391.
- [9] 张华, 赵浩翔, 王浩. 基于 Maxent 模型的未来气候变化情景下胡杨在中国的潜在地理分布. *生态学报*, 2020, 40(18): 6552-6563.
- [10] 杨蕾, 杨立, 李婧昕, 张超, 霍兆敏, 栾晓峰. 东北地区 5 个物种潜在栖息地变化与优化保护规划. *生态学报*, 2019, 39(3): 1082-1094.
- [11] Phillips S J, Anderson R P, Schapire R E. Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling*, 2006, 190(3/4): 231-259.
- [12] Elith J, Phillips S J, Hastie T, Dudík M, Chee Y E, Yates C J. A statistical explanation of Maxent for ecologists. *Diversity and Distributions*, 2011, 17(1): 43-57.
- [13] Guisan A, Zimmermann N E, Elith J, Graham C H, Phillips S, Peterson A T. What matters for predicting the occurrences of trees: techniques, data, or species' characteristics?. *Ecological Monographs*, 2007, 77(4): 615-630.
- [14] Alatawi A S, Gilbert F, Reader T. Modelling terrestrial reptile species richness, distributions and habitat suitability in Saudi Arabia. *Journal of Arid Environments*, 2020, 178: 104153.
- [15] Wiltshire K H, Tanner J E. Comparing maximum entropy modelling methods to inform aquaculture site selection for novel seaweed species. *Ecological Modelling*, 2020, 429: 109071.
- [16] Zank C, Becker F G, Abadie M, Baldo D, Maneyro R, Borges-Martins M. Climate change and the distribution of neotropical red-bellied toads (*Melanophryniscus*, Anura, Amphibia): how to prioritize species and populations?. *PLoS One*, 2014, 9(4): e94625.
- [17] 黄勇杰, 卢佳斌, 王锋堂, 林英华, 刘磊, 米红旭, 莫方群, 方精, 李佳灵. 基于 Maxent 模型预测海南岛海南臭蛙的潜在地理分布. *动物学杂志*, 2017, 52(1): 30-41.
- [18] 张凯龙, 杨坤, 沃钰斌, 童浩杰, 金园庭. 基于 Maxent 模型的镇海林蛙种群潜在地理适宜性评价. *生态学杂志*, 2018, 37(1): 164-170.
- [19] 王凯, 任金龙, 陈宏满, 吕植桐, 郭宪光, 蒋珂, 陈进民, 李家堂, 郭鹏, 王英永, 车静. 中国两栖、爬行动物更新名录. *生物多样性*, 2020, 28(2): 189-218.
- [20] 费梁, 叶昌媛, 江建平. 中国两栖动物及其分布彩色图鉴. 成都: 四川科学技术出版社, 2012.
- [21] 万丽霞, 李宏伟, 孙立新, 窦静莉. 我国齿突蟾属(两栖纲: 无尾目)资源现状及保护对策. *动物学杂志*, 2014, 49(3): 357-365.
- [22] 魏刚, 李子忠, 江建平. 角蟾科 Megophryidae 系统研究进展. *四川动物*, 2010, 29(5): 652-658.
- [23] 中国科学院中国动物志编辑委员会. 中国动物志: 两栖纲(中卷)无尾目. 北京: 科学出版社, 2009.
- [24] 中国科学院青藏高原综合科学考察队. 横断山区两栖爬行动物. 北京: 科学出版社, 1997.
- [25] 李俊生, 靳勇超, 王伟, 赵志平, 吴晓蕾. 中国陆域生物多样性保护优先区域. 北京: 科学出版社, 2016.
- [26] Radosavljevic A, Anderson R P. Making better Maxent models of species distributions: complexity, overfitting and evaluation. *Journal of Biogeography*, 2014, 41(4): 629-643.
- [27] Brown J L. SDMtoolbox: a python-based GIS toolkit for landscape genetic, biogeographic and species distribution model analyses. *Methods in Ecology and Evolution*, 2014, 5(7): 694-700.
- [28] Guisan A, Thuiller W, Zimmermann N E. *Habitat Suitability and Distribution Models: With Applications in R*. Cambridge: Cambridge University Press, 2017.
- [29] Shcheglovitova M, Anderson R P. Estimating optimal complexity for ecological niche models: a jackknife approach for species with small sample sizes. *Ecological Modelling*, 2013, 269: 9-17.
- [30] Muscarella R, Galante P J, Soley-Guardia M, Boria R A, Kass J M, Uriarte M, Anderson R P. ENMeval: an R package for conducting spatially

- independent evaluations and estimating optimal model complexity for Maxent ecological niche models. *Methods in Ecology and Evolution*, 2014, 5 (11): 1198-1205.
- [31] Morales N S, Fernández I C, Baca-González V. MaxEnt's parameter configuration and small samples: are we paying attention to recommendations? A systematic review. *PeerJ*, 2017, 5: e3093.
- [32] Vignali S, Barras A G, Arlettaz R, Braunisch V. *SDMtune*: an R package to tune and evaluate species distribution models. *Ecology and Evolution*, 2020, 10(20): 11488-11506.
- [33] 郭杰, 刘小平, 张琴, 张东方, 谢彩香, 刘霞. 基于 Maxent 模型的党参全球潜在分布区预测. *应用生态学报*, 2017, 28(3): 992-1000.
- [34] Liu C R, Newell G, White M. On the selection of thresholds for predicting species occurrence with presence-only data. *Ecology and Evolution*, 2016, 6(1): 337-348.
- [35] Elith J, Graham C H, Anderson R P, Dudík M, Ferrier S, Guisan A, Hijmans R J, Huettmann F, Leathwick J R, Lehmann A, Li J, Lohmann L G, Loiselle B A, Manion G, Moritz C, Nakamura M, Nakazawa Y, Overton J M M, Peterson A T, Phillips S J, Richardson K, Scachetti-Pereira R, Schapire R E, Soberón J, Williams S, Wisz M S, Zimmermann N E. Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. *Ecography*, 2006, 29(2): 129-151.
- [36] Peterson A T, Papeş M, Eaton M. Transferability and model evaluation in ecological niche modeling: a comparison of GARP and Maxent. *Ecography*, 2007, 30(4): 550-560.
- [37] Cobos M E, Peterson A T, Barve N, Osorio-Olvera L. *Kuenm*: an R package for detailed development of ecological niche models using Maxent. *PeerJ*, 2019, 7: e6281.
- [38] Wenger S J, Olden J D. Assessing transferability of ecological models: an underappreciated aspect of statistical validation. *Methods in Ecology and Evolution*, 2012, 3(2): 260-267.
- [39] Čengić M, Rost J, Remenska D, Janse J H, Huijbregts M A J, Schipper A M. On the importance of predictor choice, modelling technique, and number of pseudo-absences for bioclimatic envelope model performance. *Ecology and Evolution*, 2020, 10(21): 12307-12317.
- [40] Mi C R, Huettmann F, Guo Y M, Han X S, Wen L J. Why choose Random Forest to predict rare species distribution with few samples in large undersampled areas? Three Asian crane species models provide supporting evidence. *PeerJ*, 2017, 5: e2849.
- [41] 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.
- [42] Brannelly L A, Ohmer M E B, Saenz V, Richards-Zawacki C L. Effects of hydroperiod on growth, development, survival and immune defences in a temperate amphibian. *Functional Ecology*, 2019, 33(10): 1952-1961.
- [43] Chen Y H. Habitat suitability modeling of amphibian species in southern and central China: environmental correlates and potential richness mapping. *Science China Life Sciences*, 2013, 56(5): 476-484.
- [44] Todd B D, Scott D E, Pechmann J H K, Gibbons J W. Climate change correlates with rapid delays and advancements in reproductive timing in an amphibian community. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2011, 278(1715): 2191-2197.
- [45] Lin X Q, Shih C, Hou Y M, Shu X X, Zhang M H, Hu J H, Jiang J P, Xie F. Climatic-niche evolution with key morphological innovations across clades within *Scutiger boulengeri* (Anura: Megophryidae). *Ecology and Evolution*, 2021, 11(15): 10353-10368.