

DOI: 10.5846/stxb202107312084

杜倩, 魏晨辉, 梁陈涛, 于景华, 王慧梅, 王文杰. 中国东北地区 12 个建群树种对气候变化响应的 MaxEnt 模型分析. 生态学报, 2022, 42(23): 9712-9725.

Du Q, Wei C H, Liang C T, Yu J H, Wang H M, Wang W J. Future climatic adaption of 12 dominant tree species in Northeast China under 3 climatic scenarios by using MaxEnt modeling. Acta Ecologica Sinica, 2022, 42(23): 9712-9725.

中国东北地区 12 个建群树种对气候变化响应的 MaxEnt 模型分析

杜倩¹, 魏晨辉², 梁陈涛¹, 于景华³, 王慧梅^{1,*}, 王文杰^{1,2}

1 森林植物生态学教育部重点实验室, 黑龙江省林源活性物质生态利用重点实验室, 东北林业大学化学化工与资源利用学院, 哈尔滨 150040

2 中国科学院东北地理与农业生态研究所, 长春 130102

3 中国科学院沈阳应用生态研究所, 沈阳 110016

摘要: 气候变化是当前全球生物多样性面临的重大威胁之一, 对物种地理分布格局具有较大影响。东北森林物种丰富度较高, 目前尚缺乏基于主要树种、未来不同气候模式的综合研究。基于 12 种建群树种的分布数据及 23 个环境变量(19 个生物气候因子、土地利用类型、海拔、坡度、坡向)数据, 应用 MaxEnt 模型首次对东北地区乔木树种在 3 种气候变化情景下(SSP126 可持续路径、SSP245 中间路径、SSP585 化石燃料为主发展路径)的潜在丰富度分布格局、主导环境变量以及树种损失、获得和周转情况进行了预测。结果表明: 不同未来气候情景下东北地区各树种的潜在分布变化存在差异, 适生区面积减小的树种有: 兴安落叶松、山杨、春榆、白桦、水曲柳、胡桃楸、蒙古栎、辽东桤木, 减小幅度达到 10%—30%; 适生区面积变化不大的树种有: 红皮云杉、樟子松、黄檗, 多数情况下低、中和高适生区面积变化发生了抵消, 导致总适生区面积变化不大; 适生区增加的树种有: 红松, 增加幅度达 20% 左右。环境因素将影响东北地区乔木树种潜在适宜性分布, 其中, 降水因素对东北地区树种分布格局起关键作用, 尤其是降水量季节性变化, 是影响东北地区 50% 左右树种分布格局的主导环境因子。东北地区乔木树种在无迁移和 SSP585 气候情景下受威胁程度相对较高, 而在 SSP126 气候情景下大多处于低风险状态; 物种迁移假设的对物种受威胁程度的影响先于气候变化情景的影响, 树种发生适度迁移能够缓解树种受威胁的状况。网格单元中物种损失和周转的预测表明, 东北地区树种高周转率主要由树种高损失率造成, 损失率较高的地区往往树种周转率也相对较高。预测气候变化对东北地区树木分布格局的影响, 有助于制定更有效的气候变化适应策略, 以促进东北地区树木的可持续发展。

关键词: MaxEnt 模型; 未来气候变化模式; 中国东北地区; 物种损失率; 物种周转率

Future climatic adaption of 12 dominant tree species in Northeast China under 3 climatic scenarios by using MaxEnt modeling

DU Qian¹, WEI Chenhui², LIANG Chentao¹, YU Jinghua³, WANG Huimei^{1,*}, WANG Wenjie^{1,2}

1 Key Laboratory of Forest Plant Ecology, College of Chemistry, Chemical Engineering and Resource Utilization, Northeast Forestry University, Harbin 150040, China

2 Northeast Institute of Geography and Agroecology, Chinese Academy of Science, Changchun 130102, China

3 Institute of Applied Ecology, Chinese Academy of Sciences, Shenyang 110016, China

Abstract: Climate change is one of the biggest threats to global biodiversity, and it has a great impact on the geographic distribution of species. Forest species richness in the Northeast China is relatively high, and there is still a lack of comprehensive research based on major tree species and future climate patterns. Based on the distribution data of 12

基金项目: 国家自然科学基金项目(41730641, 31670699); 中央高校计划(2572021DT03)

收稿日期: 2021-07-31; 网络出版日期: 2022-07-27

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: whm0709@163.com

constructive tree species and 23 environmental variables (19 bioclimatic factors, land use type, altitude, slope, slope aspect) data, this study applied the MaxEnt model to analyze the three climatic changes of arbor species in the Northeast China. The potential abundance distribution patterns, dominant environmental variables, and tree species loss, gain, and turnover under the scenarios (SSP126 sustainable pathway, SSP245 intermediate pathway, and SSP585 fossil fuel-based development pathway) were predicted. The results show that there are differences in the potential distribution changes of various tree species in Northeast China under different future climate scenarios. The tree species with reduced area of suitable habitats are *Larix gmelinii*, *Populus davidiana*, *Ulmus davidiana* var. *japonica*, *Betula platyphylla*, *Fraxinus mandshurica*, *Juglans mandshurica*, *Quercus mongolica*, *Alnus sibirica*, with a decrease rate of 10%—30%; the tree species with little change in the suitable areas are: *Picea koraiensis*, *Pinus sylvestris* var. *mongolica*, and *Phellodendron amurense*. In most cases, the changes in the areas of low, medium and high suitable areas are offset, resulting in little change in the total of suitable areas; the tree species with increased suitable area are: *Pinus koraiensis*, with an increase of about 20%. Environmental factors will affect the potential suitability distribution of arbor species in Northeast China. Among them, precipitation plays a key role in the distribution pattern of tree species in Northeast China, especially the seasonal variation of precipitation, which is the dominant environmental factor affecting about 50% of the tree species distribution pattern in Northeast China. Tree species in Northeast China are relatively threatened under no migration and SSP585 climate scenarios, but are mostly at low risk under SSP126 climate scenarios. The moderate migration of tree species can alleviate the threatened situation of tree species. The prediction of species loss and turnover in grid cells shows that the high tree species turnover rate in Northeast China is mainly caused by the high tree species loss rate. Predicting the impact of climate change on tree distribution patterns in Northeast China will help us formulate more effective climate change adaptation strategies to promote sustainable tree development in Northeast China.

Key Words: MaxEnt model; future climatic scenarios; Northeast China; species loss rate; species turnover rate

气候变化、人类活动的干扰及物种自身扩散能力等对物种分布格局具有重要的影响^[1]。在全球气候变暖的大背景下,气候威胁日趋严重,预测气候变化引起的物种分布格局变化、物种损失及周转情况已成为生态学的重要研究领域。相关研究发现,在生物多样性保护、维护生态系统可持续发展等方面具有重要理论价值^[2—3],也有助于开发合理有效的保护策略应对气候变化带来的潜在风险^[4—5]。东北地区是中国森林分布的主要地区之一,植物物种丰富度较高,对未来气候变化的响应十分敏感^[6]。有研究表明,由于气候变暖和人为活动的影响,东北地区出现了森林生态系统退化、湿地萎缩、冻结层退缩、沙化土地扩大等一系列生态环境问题^[7],但是森林关键树种分布格局对气候变化响应,尚缺乏多树种、多气候模式未来响应研究。

目前,生态位模型已广泛应用于濒危动植物保护、物种入侵及全球变化对物种分布和多样性格局影响等相关领域^[8—10]。生态位模型主要在模拟物种的实际分布拟合的基础上,对其在未来气候变化下的潜在分布进行预测。常用的生态位模型主要有 Bioclim、Domain、Garp、Climex、MaxEnt 等^[11]。其中 MaxEnt 模型以最大熵理论为基础,根据物种实际分布点和环境数据确定的函数关系,作为约束条件寻找熵最大的概率分布,从而预测物种的潜在分布区^[12]。与其他模型相比,MaxEnt 模型仅需要物种出现点数据,且对样本数量要求较低^[13]。近年来,许多学者应用 MaxEnt 模型利用 WorldClim 数据库 v1.4 中的生物气候因子,对未来不同气候情景下的物种适宜分布区、物种丰富度分布格局等进行模拟预测^[3,14],使得探究物种地理分布格局对社会经济变化和政策干预下的响应成为可能^[15]。

联合国政府间气候委员会 IPCC 对未来气候场景的更新,要求更加深入的模拟分析。2020 年 WorldClim 数据库将全球气候和天气数据从 v1.4 和 v2.0 更新至 v2.1^[16],把历史气候数据从 1960—1990 年代更新到了 1970—2000 年代。在 v1.4 中,未来气候包括 4 个具有代表性的 CO₂ 浓度路径(RCP),即 rcp26(低排放路径)、rcp45(中排放路径)、rcp60(中高排放路径)和 rcp85(高排放路径)^[17],是 IPCC 全球耦合模式比较计划第五阶段(CMIP5)内容。在 v2.1 中,作为 IPCC-CMIP6 的内容,未来气候设置了四种共享的社会经济路径(SSPs),

即 SSP126(Sustainability, 可持续路径)、SSP245(Middle of the Road, 中间路径)、SSP370(Regional Rivalry, 区域竞争路径)和 SSP585(Fossil-fueled Development, 化石燃料为主发展路径)。与 CMIP5 相比, SSPs 能更好地反映社会经济发展与气候情景间的关系^[18], 囊括了更加具体的未来气候周期, 模拟结果更接近于实际观测^[19]。

基于上述, 本研究以东北地区为研究对象, 收集 12 个建群树种的分布数据及可能影响其生存分布的环境因素, 应用 MaxEnt 模型对它们的潜在适生区及主导环境因子进行模拟预测。拟解决以下几个科学问题: 1) 影响东北地区树种的主导环境因子有哪些? 2) 东北地区不同树种分布对不同气候情景的响应如何? 3) 东北地区树种受未来气候变化的威胁状况及其物种损失和周转状况? 是否受物种可迁移性的影响? 相关研究以期作为树种的有效保护提供重要的科学依据, 为东北地区植物多样性保护, 进而更好发挥其生态功能提供重要的理论参考。

1 材料与方法

1.1 物种分布数据获取及处理

本研究选取东北地区 12 个建群树种^[20](表 1), 其中, 针叶树种包括红松(*Pinus koraiensis*)、红皮云杉(*Picea koraiensis*)、兴安落叶松(*Larix gmelinii*)、樟子松(*Pinus sylvestris* var. *mongolica*), 阔叶树种包括山杨(*Populus davidiana*)、春榆(*Ulmus davidiana* var. *japonica*)、白桦(*Betula platyphylla*)、黄檗(*Phellodendron amurense*)、水曲柳(*Fraxinus mandshurica*)、胡桃楸(*Juglans mandshurica*)、蒙古栎(*Quercus mongolica*)、辽东桤木(*Alnus sibirica*)。树种的地理分布数据来源于以下 3 个途径: 1) 科技部科技基础性工作专项重点项目和国家自然科学基金重点项目构建数据库中的野外实测数据; 2) iPlant.cn 植物智平台(<http://www.iplant.cn/>)植物图片及标本记录数据, 对于缺少精确经纬度信息的数据, 通过百度地图定位到县或乡镇来确定其地理分布点信

表 1 研究区域 12 个树种信息及生理生态特性^[21]

Table 1 12 tree species and their ecophysiological characteristics in the studied area

树种名 species	科 Family	属 Genus	生理生态特性 Physiological and ecological characteristics
红松 <i>Pinus koraiensis</i>	松科 Pinaceae	松属 <i>Pinus</i>	喜光性强, 对土壤水分要求较高, 不宜过干、过湿的土壤及严寒气候, 对大气湿度较敏感
红皮云杉 <i>Picea koraiensis</i>	松科 Pinaceae	云杉属 <i>Picea</i>	云杉耐阴、耐寒、喜欢凉爽湿润的气候和肥沃深厚、排水良好的微酸性沙质土壤
兴安落叶松 <i>Larix gmelinii</i>	松科 Pinaceae	落叶松属 <i>Larix</i>	适应性强, 喜阳光, 耐严寒, 对水分要求较高
樟子松 <i>Pinus sylvestris</i> var. <i>mongolica</i>	松科 Pinaceae	松属 <i>Pinus</i>	喜光性强, 耐寒性强, 能忍受 -40—-50℃ 低温, 早生, 不苛求土壤水分
山杨 <i>Populus davidiana</i>	杨柳科 Salicaceae	杨属 <i>Populus</i>	强阳性树种, 耐寒冷、耐干旱瘠薄土壤, 适应性强
春榆 <i>Ulmus davidiana</i> var. <i>japonica</i>	榆科 Ulmaceae	榆属 <i>Ulmus</i>	阳性树, 根系发达, 适应性强, 能耐干冷气候及中度盐硷, 但不耐水湿(能耐雨季水涝)。
白桦 <i>Betula platyphylla</i>	桦木科 Betulaceae	桦木属 <i>Betula</i>	喜光, 不耐荫, 耐严寒, 对土壤适应性强, 分布甚广, 尤喜湿润土壤
黄檗 <i>Phellodendron amurense</i>	芸香科 Rutaceae	黄檗属 <i>Phellodendron</i>	适应性强, 温度耐受性大, 喜阳光, 耐严寒, 年降水量 400—800mm
水曲柳 <i>Fraxinus mandshurica</i>	木犀科 Oleaceae	梣属 <i>Fraxinus</i>	适应性强, 具有耐严寒、抗干旱, 保持水土, 涵养水源
胡桃楸 <i>Juglans mandshurica</i>	胡桃科 Juglandaceae	胡桃属 <i>Juglans</i>	喜光喜湿的阳性树种, 耐严寒, 不耐阴
蒙古栎 <i>Quercus mongolica</i>	壳斗科 Fagaceae	栎属 <i>Quercus</i>	喜温暖湿润气候, 也能耐一定寒冷和干旱, 对土壤要求不严, 耐瘠薄, 不耐水湿, 环境适应广泛喜光, 适生于温凉湿润的环境, 抗寒性强, 不耐干旱瘠薄, 也不耐积水涝洼, 生于海拔 700—1500 m 的山坡林中、岸边或潮湿处
辽东桤木 <i>Alnus sibirica</i>	桦木科 Betulaceae	桤木属 <i>Alnus</i>	

息;3)全球生物多样性信息平台(GBIF 数据库, <https://www.gbif.org/>),剔除研究区域外及重复的分布数据。为避免物种采样点不均衡,过于集中造成数据冗余,从而影响模型的预测精度,利用 ArcGIS 软件将获得数据分布范围转换为与气候数据分辨率(2.5arc-min)一致的等面积 5km×5km 的网格单元,每个网格内仅保留一个数据点,导出至 Excel,保存成 CSV 格式,得到树种当前分布数据。

1.2 环境变量数据获取及处理

本研究共选取 23 个影响物种分布的环境变量,包括 19 个生物气候因子、土地利用类型栅格数据 LUCC (2007 年的 MODIS 土地利用产品)及地形因子数据包括海拔 Dem、坡度 Slope、坡向 Aspect。土地利用类型数据及地形因子数据由中国科学院东北地理与农业生态研究所遥感与地理信息研究中心地理景观遥感学科组提供,空间分辨率均为 1km。生物气候因子数据来源于 WorldClim (<https://www.worldclim.org/>),空间分辨率为 2.5arcmin。其中,当前(1997—2000 年)的环境数据为 wc2.1,未来(2021—2040、2041—2060、2061—2080、2081—2100)气候情景下的环境数据为第六次国际耦合模式比较计划(CMIP6)中 BCC-CSM2-MR 的数据,选取共享社会经济路径(SSPs)中的 3 种情景模式:可持续发展(SSP1_2.6)、中度发展(SSP2_4.5)和以化石燃料为主的常规发展(SSP5_8.5)^[15,22]。利用 ArcGIS 软件提取中国东北地区环境变量数据,并将其从 *.tif 格式转换为 *.asc 格式。

由于 19 个气候因子间具有相近的属性含义,可能存在多重共线性,直接将 19 个气候因子导入 MaxEnt 软件进行模型构建,可能会造成数据过拟合,影响模拟结果^[23]。本研究通过刀切法检验各气候因子对建模的重要性,运用 ENMTTools 工具对各气候因子进行相关关系分析,属性相同的气候因子相关系数绝对值≥0.8,结合物种生理生态特性选择贡献率最高的一个,最终选取 9 个气候因子用于模型构建(表 2)。

表 2 本研究中 19 个所选的生物气候因子变量描述
Table 2 19 climatic parameters used in MaxEnt model

生物气候因子 Bioclimate factors	描述 Description	是否用于建模 Whether to use for modelling	生物气候因子 Bioclimate factors	描述 Description	是否用于建模 Whether to use for modelling
bio1	年平均温度	是	bio11	最冷季平均温度	否
bio2	昼夜温差月均值	是	bio12	年降水量	是
bio3	等温性	是	bio13	最湿月降水量	否
bio4	温度变化方差	是	bio14	最干月降水量	否
bio5	最暖月最高温度	否	bio15	降水量季节性变化系数	是
bio6	最冷月最低温度	是	bio16	最湿季降水量	否
bio7	气温年较差	否	bio17	最干季降水量	否
bio8	最湿季平均温度	否	bio18	最暖季节降水量	是
bio9	最干季平均温度	否	bio19	最冷季度降水量	否
bio10	最暖季平均温度	是			

1.3 研究方法

1.3.1 构建 MaxEnt 模型

将物种分布数据(CSV 格式)和环境变量(ASC 格式)导入 MaxEnt 软件,随机选取 75%的分布数据作为训练集用于建模,25%的分布数据作为测试数据集用于模型验证^[24],正则化乘数及其他参数均选择默认值^[25]。通过刀切法(Do jackknife)测定各环境变量对模型构建的贡献率,创建环境变量响应曲线(Creat response curves)以期获取物种分布概率对各环境变量的响应情况。利用受试者工作特征曲线 ROC(Receiver Operating Characteristic)对模型预测的准确性进行评价^[26]。将 ROC 曲线与横纵坐标围成面积最大值 AUC(Area Under Curve)作为模型精准度评价标准,取值范围为 0—1,AUC 值越接近于 1,表明模型预测精度越高。判断标准,当 AUC 值为 0.5—0.6 时,模拟精度过低,不可用进一步分析;AUC 值为 0.6—0.7 时,结果较差,勉强可用;AUC 值为 0.7—0.8 时,结果一般,可用;AUC 值为 0.8—0.9 时,结果良好;AUC 值为 0.9—1 时,结果优秀。基于上

述标准,对所模拟树种进行分析,确定拟合效果。

按照文献^[27]方法,提取 12 个树种各环境因子贡献率,我们将贡献率之和超过 60% 的环境因子作为影响树种分布格局的主导环境因子。

1.3.2 潜在适生区分类

将 MaxEnt 模型模拟产生的树种分布图(*.asc 文件)通过 ArcGIS 软件(ArcToolbox: Conversion Tools-To Raster-ASCII to Raster)转换为栅格数据(*.tif 文件)并进行可视化处理。采用重分类(ArcToolbox: Spatial Analyst Tools-Reclass-reclassification)定义的间隔,间隔大小为 0.25,将树种的分布区划分为非适生区(≤ 0.25)、低适生区(0.25—0.5)、中适生区(0.5—0.75)、高适生区(≥ 0.75)4 个等级^[26],并绘制各树种在东北地区潜在适生区分布预测图。

1.3.3 物种灭绝、损失及周转分析

将 MaxEnt 模型模拟预测当前及未来气候变化下获得的值为 0(最低概率)—1(最高概率)的树种概率图导入 ArcGIS 软件中,以敏感度和特异度阈值为标准,利用 con 函数,将树种概率图转换为 0/1 的二值图,0 代表不适宜分布区,1 代表适宜分布区^[5]。对于每个树种,均生成当前分布二值图(Cmap)和未来分布二值图(Fmap)。为了区分气候变化情景引起的树种分布范围的变化,使用公式 $Fmap \times 2 + Cmap$ 重新计算 3 种气候变化情景(SSP126、SSP245 和 SSP585)下的二值图,得到树种分布的范围变化图(RCmap);上述地图代码的整合过程,使得 RCmap 栅格值为 0、1、2 和 3,可视化了每个气候情景下各树种的栖息地变化动态;0 表示不适宜分布区,1 表示适宜分布区的丧失,2 表示适宜分布区的扩大(普遍迁移),3 表示稳定存在的适宜分布区。

为评估各树种的脆弱性,在 ArcGIS 中统计 RCmap 中各树种的损失网格单元数($Nloss = \sum(RCmap = 1)$)、普遍迁移时潜在获得的网格单元数($Ngain = \sum(RCmap = 2)$)和稳定存在的网格单元数($Nstable = \sum(RCmap = 3)$)。在无迁移(各个树种不随环境因素及人为因素的变化而发生自然迁移)和在完全迁移(各个树种均随环境因素及人为因素的变化而发生适度自然迁移)两种假设下,分别使用 $Nloss / (Nloss + Nstable)$ 、 $(Ngain - Nloss) / (Nloss + Nstable)$ 计算物种范围变化百分比(Prc)。范围变化的负值表示在两种迁移假设下树种栖息地的丧失。根据国际自然与资源保护联盟的标准,将树种濒危等级划分为灭绝(-100%)、极危($-100\% < Prc < -80\%$)、濒危($-80\% < Prc < -50\%$)、易危($-50\% < Prc < -30\%$)和无危($Prc > -30\%$)。这种方法虽然只考虑了未来气候变化的影响,但它提供了气候变化对树种特有威胁的全面概述^[5,28]。

在 R 语言中应用 Raster 包,使用 L/SR 计算树种的损失率,其中 SR 是当前气候条件下的物种丰富度层,L 代表未来气候条件下单个网格内的树种损失总和。利用 G/SR 计算普遍迁移情况下的树木增益百分比,其中 G 为未来气候条件下每个网格单元内获得的树种总量。利用 $(L+G)/(SR+G)$ 公式计算了普遍迁移条件下网格单元的树种周转率^[5,28]。

2 结果与分析

2.1 模型预测精度评价与主导因子筛选

依据 MaxEnt 模型预测东北地区建群树种分布格局,样本数量及 AUC 值见表 3,结果显示训练样本及验证样本 AUC 值在 0.860(辽东桤木)—0.967(水曲柳、胡桃楸)之间,均大于 0.8,说明 MaxEnt 模型预测精度良好,结果可靠,能够较好地模拟气候变化下东北地区建群树种的生态适宜区。

树种不同,影响的主导环境因子有所不同(表 4)。兴安落叶松、樟子松的适宜性分布主要受到降水因素的影响。降水量季节性变化是影响二者的关键气候因子,贡献率分别为 36.4%、48.3%。红松、红皮云杉、山杨、春榆、白桦、黄檗、水曲柳、胡桃楸、蒙古栎的适宜性分布则受温度和降水因素的共同影响。其中,红松、水曲柳、胡桃楸受年均温制约较大;山杨、白桦受降水量季节性变化因素影响较多,尤其是白桦,降水量季节性变化的贡献率高达 38.7%;而春榆、黄檗适宜性分布受最暖季节降水量制约大,均达到 35% 左右。辽东桤木的适宜性分布则由温度、降水、土地利用共同决定,尤其是降水量季节性变化对其适宜性分布起关键作用,贡献率达 36.6%。

表 3 东北地区 12 个建群树种样本量及 AUC 值

Table 3 Sampling numbers for 12 dominant tree species and AUC (Area under curve) values from ROC (receiver operating characteristic curve) of the MaxEnt modeling

树种 species	样本 No.	训练数据 AUC Training AUC	测试数据 AUC Test AUC	树种 species	样本 No.	训练数据 AUC Training AUC	测试数据 AUC Test AUC
红松 <i>Pinus koraiensis</i>	361	0.942	0.922	白桦 <i>Betula platyphylla</i>	488	0.904	0.885
红皮云杉 <i>Picea koraiensis</i>	161	0.959	0.913	黄檗 <i>Phellodendron amurense</i>	153	0.951	0.935
兴安落叶松 <i>Larix gmelinii</i>	370	0.899	0.879	水曲柳 <i>Fraxinus mandshurica</i>	163	0.967	0.918
樟子松 <i>Pinus sylvestris</i> var. <i>mongolica</i> .	129	0.919	0.884	胡桃楸 <i>Juglans mandshurica</i>	123	0.967	0.939
山杨 <i>Populus davidiana</i>	372	0.911	0.898	蒙古栎 <i>Quercus mongolica</i>	608	0.912	0.897
春榆 <i>Ulmus davidiana</i> var. <i>japonica</i>	206	0.949	0.898	辽东桤木 <i>Alnus sibirica</i>	173	0.92	0.86

ROC,受试者工作特征曲线 Receiver Operating Characteristic;AUC,ROC 曲线与横纵坐标围成的面积最大值 Area Under Curve

表 4 东北地区 12 个树种环境因子贡献率

Table 4 Environmental factor's contribution for 12 tree species in MaxEnt modeling

树种 Species	主导因子 Driving factor	贡献率/% Contribution ratio
红松 <i>Pinus koraiensis</i>	bio_1:年平均温度	25
	bio_18:最暖季节降水量	22.3
	bio_4:温度变化方差	18.3
红皮云杉 <i>Picea koraiensis</i>	bio_18:最暖季节降水量	23.8
	bio_15:降水量季节性变化	23.6
	bio_1:年平均温度	20.9
兴安落叶松 <i>Larix gmelinii</i>	bio_15:降水量季节性变化	36.4
	bio_12:年降水量	25.4
樟子松 <i>Pinus sylvestris</i> var. <i>mongolica</i> .	bio_15:降水量季节性变化	48.3
	bio_12:年降水量	15
山杨 <i>Populus davidiana</i>	bio_15:降水量季节性变化	31.1
	bio_4:温度变化方差	16.8
	bio_12:年降水量	13.6
蒙古栎 <i>Quercus mongolica</i>	bio_12:年降水量	19.6
	bio_1:年平均温度	19.5
	bio_15:降水量季节性变化	16.6
	bio_4:温度变化方差	14.7
春榆 <i>Ulmus davidiana</i> var. <i>japonica</i>	bio_18:最暖季节降水量	35.7
	bio_1:年平均温度	20.1
	bio_15:降水量季节性变化	15.6
白桦 <i>Betula platyphylla</i>	bio_15:降水量季节性变化	38.7
	bio_12:年降水量	14.6
	bio_4:温度变化方差	12.5
黄檗 <i>Phellodendron amurense</i>	bio_18:最暖季节降水量	35.7
	bio_1:年平均温度	28.5
	bio_15:降水量季节性变化	14.6
水曲柳 <i>Fraxinus mandshurica</i>	bio_1:年平均温度	27.5
	bio_18:最暖季节降水量	20.5
	bio_4:温度变化方差	19.1

续表

树种 Species	主导因子 Driving factor	贡献率/% Contribution ratio
胡桃楸 <i>Juglans mandshurica</i>	bio_1:年平均温度 bio_18:最暖季节降水量 bi0_12:年降水量	30.3 18.7 14.1
辽东桤木 <i>Alnus sibirica</i>	bio_12:年降水量 LUCC:土地利用类型 bio_4:温度变化方差	36.6 16.7 16.3
统计 Statistics		
降水量控制为主树种 Precipitation control main tree species	兴安落叶松、樟子松	
温度控制为主树种 Temperature control for main tree species	红松、红皮云杉、山杨、春榆、白桦、黄檗、水曲柳、胡桃楸、蒙古栎	
温度、降水土地利用共同控制树种 Temperature, precipitation and land use jointly control tree species	辽东桤木	

2.2 东北地区建群树种适宜性分布

预测结果表明(表 5、图 1),当前 12 个树种均在长白山及小兴安岭地区有所分布,白桦、蒙古栎、山杨、兴安落叶松、樟子松、辽东桤木等树种在大兴安岭地区也有分布。东北地区总面积为 152 万 km²,兴安落叶松、樟子松、山杨、白桦、蒙古栎、辽东桤木适生区面积均能占到整个地区的 40%左右。樟子松适生区面积最大,占整个地区总面积的近 45%;水曲柳、胡桃楸适生区面积较小,占整个地区的 15%左右。

表 5 东北地区 12 个树种未来 3 种气候情景下较当前的适生区面积变化

Table 5 Suitable distribution area changes of 12 tree species under future three climatic scenarios with reference to current status

适生区面积 Suitable area	树种 Species	场景 Scenarios	低适生区/% Lowly suitable area	中适生区/% Moderately suitable area	高适生区/% Highly suitable area	总适生区/% Total suitable area
增加 Increase	红松 <i>Pinus koraiensis</i>	当前	11.5	11.2	0.6	23.3
		SSP126	17.4/+5.9	10.2/-1	2.1/+1.5	29.7/+6.4
		SSP245	19.0/+7.5	10.3/-0.9	6.7/+5.9	36.0/+12.7
		SSP585	16.0/+4.5	13.1/+1.9	12.8/+12.2	41.9/+18.6
变化不大 Almost constant	红皮云杉 <i>Picea koraiensis</i>	当前	10.8	6.8	1.2	18.8
		SSP126	10.1/-0.7	5.7/-1.1	3.2/+2	19/+0.2
		SSP245	10.9/+0.1	5.1/-1.7	5.6/+4.4	21.6/+2.8
		SSP585	8.5/-2.3	4.9/-1.9	5.2/+4	18.6/-0.2
	樟子松 <i>Pinus sylvestris</i> var. <i>mongolica</i>	当前	23.4	21.1	0.9	45.4
		SSP126	19.9/-3.5	18.9/-2.2	5.3/+4.4	44.1/-1
		SSP245	20.4/-3	18.2/-2.9	11.1/+10.2	49.7/+4.3
		SSP585	15.7/-7.7	12.7/-8.4	11.8/+10.9	40.3/-5.1
	黄檗 <i>Phellodendron amurense</i>	当前	11.9	9.2	1.0	22.0
		SSP126	13.3/+1.4	6.9/-2.3	1.5/+0.5	21.8/-0.2
		SSP245	14.3/+2.4	6.3/-2.9	1.4/+0.4	21.9/-0.1
		SSP585	14/+2.1	6.9/-2.3	1.1/+0.1	22.1/+0.1
减小 Decrease	山杨 <i>Populus davidiana</i>	当前	20.9	18.5	1.6	41
		SSP126	18.4/-2.5	14.2/-4.3	1.9/+0.3	34.5/-6.5
		SSP245	16.0/-4.9	11.1/-7.4	1.4/-0.2	28.6/-12.4
		SSP585	9.7/-11.2	6.8/-11.7	0.7/-0.9	17.3/-23.7
	春榆 <i>Ulmus davidiana</i> var. <i>japonica</i>	当前	13	5.9	0.9	19.8
		SSP126	6.6/-6.4	3.1/-2.8	1.4/+0.5	11.1/-8.7
		SSP245	4.0/-9	1.7/-4.2	0.9/0	6.6/-13.2

续表

适生区面积 Suitable area	树种 Species	场景 Scenarios	低适生区/% Lowly suitable area	中适生区/% Moderately suitable area	高适生区/% Highly suitable area	总适生区/% Total suitable area
		SSP585	2.6/-10.4	0.9/-5	0.4/-0.5	3.8/-16
	白桦	当前	19.7	23.4	0.8	43.9
	<i>Betula platyphylla</i>	SSP126	15.2/-4.5	12.7/-10.7	2.3/+1.5	30.2/-13.7
		SSP245	13.8/-5.9	8.8/-14.6	2.0/+1.2	24.6/-19.3
	兴安落叶松	SSP585	7.5/-12.2	5.4/-18	0.8/0	13.8/-30.1
		当前	16	22.4	0.7	39.1
	<i>Larix gmelinii</i>	SSP126	14.3/-1.7	11.1/-11.3	0.1/-0.6	25.6/-13.5
		SSP245	13/-3	8/-14.4	0.1/-0.6	21.1/-18
	水曲柳	SSP585	8.8/-7.2	4.6/-17.8	0/-0.7	13.4/-25.7
		当前	9.3	4.6	1.0	14.9
	<i>Fraxinus mandshurica</i>	SSP126	7.0/-2.3	3.6/-1	1.3/+0.3	11.9/-3
		SSP245	5.1/-4.2	2.0/-2.6	0.9/-0.1	8.1/-6.8
	胡桃楸	SSP585	0.4/-8.9	1.1/-3.5	0.4/0.6	4.7/-10.2
		当前	8.2	5.5	0.7	14.4
	<i>Juglans mandshurica</i>	SSP126	5.6/-2.6	4.2/-1.3	1.5/+0.8	11.3/-3.1
		SSP245	4.0/-4.2	2.4/-3.1	1.0/+0.3	7.4/-7
	蒙古栎	SSP585	2.4/-5.8	1.4/-4.1	0.4/-0.3	4.3/-10.1
		当前	16.9	19.5	1.1	37.5
	<i>Quercus mongolica</i>	SSP126	16.3/+0.6	13.3/-6.2	0.9/-0.2	30.4/-7.1
		SSP245	14.2/-2.7	9.3/-10.2	0.2/-0.9	23.7/-13.8
	辽东桤木	SSP585	7.3/-9.6	6.1/-13.4	0.2/-0.9	13.7/-23.8
		当前	23.0	13.8	2.1	38.9
	<i>Alnus sibirica</i>	SSP126	20.0/-3	9.2/-4.6	1.9/-0.2	31.1/-7.8
		SSP245	22.4/-0.6	7.6/-6.2	2.0/-0.1	32.1/-6.8
		SSP585	16.6/-6.4	6.1/-7.7	1.7/-0.4	24.3/-14.6

SSPs;共享社会经济路径 Shared Socio-economic Pathways;SSP126:可持续发展 Sustainable Development Pathway;SSP245:中度发展 Moderate development pathway;SSP585:以化石燃料为主的常规发展 Conventional development path dominated by fossil fuels; 不同未来气候情景的适生区面积占比为 2021—2040、2041—2060、2061—2080、2081—2100 年的平均值

东北地区建群树种的潜在适宜性分布会受到气候变化的影响,不同气候情景对不同植物的影响存在差异(表 5、图 1)。主要表现在:红松潜在适生区面积变化幅度随气候变化情景强度的增强发生明显增加;兴安落叶松、山杨、春榆、白桦、水曲柳、胡桃楸、蒙古栎、辽东桤木潜在适生区面积变化幅度随气候变化情景强度的增强发生明显减少;红皮云杉、樟子松、黄檗潜在适生区面积变化幅度较小,增加或下降的幅度在 5%以内。

在 SSP126 和 SSP245 气候情景下,各树种适生区变化较小。在 SSP585 气候情景下,树种适生区发生明显变化,红松潜在适生区面积占整个研究区域面积的 42%左右,其中中高适生区面积占总面积的近 26%;樟子松潜在适生区总面积虽有小幅下降,但高适生区面积却大幅增加,由当前的 0.9%增加到 11.8%。山杨、白桦、蒙古栎潜在适生区面积明显减少,减少幅度超过 20%。到 21 世纪末期,兴安落叶松、春榆、白桦、水曲柳、胡桃楸、蒙古栎的适生区几乎消失殆尽。

2.3 东北地区建群树种受威胁状况

未来气候变化对东北地区关键乔木树种造成了威胁(图 2),不同气候情景强度下,其受威胁程度不同。且在无迁移和完全迁移两种假设下,关键乔木树种面临的受威胁程度也存在差异。

SSP126 气候情景下,树种的受威胁程度相对较小,无迁移假设下,大约有 37%的树种处于易危状态;完全迁移假设下,约有 12%的树种处于易危状态。在 SSP245 和 SSP585 两种气候情景下,树种的受威胁程度整体表现为随年份的增长而增强的趋势。SSP245 气候情景中,在无迁移假设下,到 21 世纪中期有 58%的树种处于易危或濒危境地,21 世纪末将有 8%的物种面临极危风险;在完全迁移假设下,物种受威胁程度较小,到

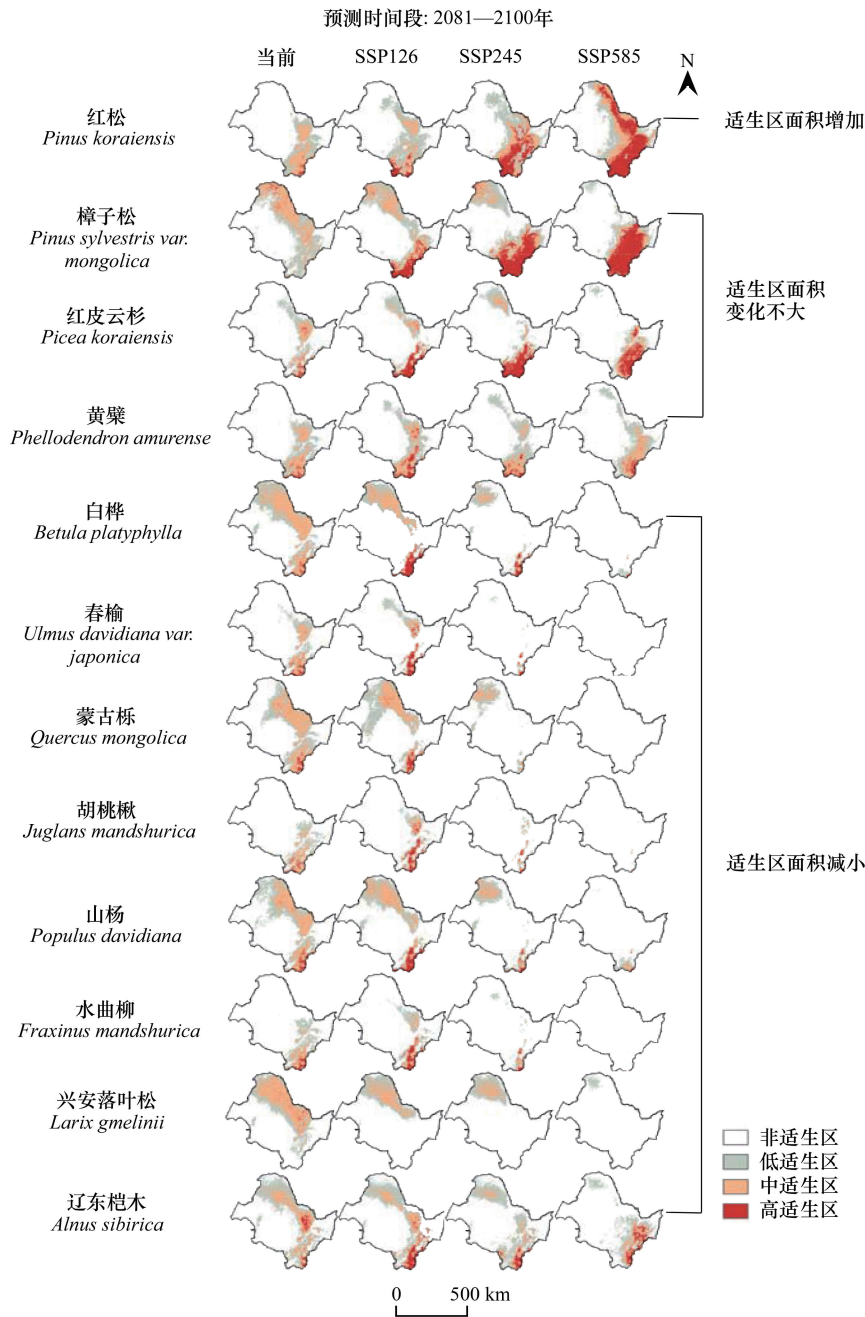


图 1 东北地区 12 种树种在 3 种气候情景下 2081—2100 年适宜分布变化

Fig.1 The suitable distribution changes of 12 tree species in Northeast China under 3 climate scenarios in 2081—2100 period

SSP126: 可持续发展; SSP245: 中度发展; SSP585: 以化石燃料为主的常规发展

21 世纪末期,有 67% 的物种处于低风险,没有树种处于极危状态。SSP585 气候情景中,树种受威胁程度相对较高,在无迁移假设下,从 21 世纪中期 8% 树种处于极危状态,到 21 世纪末面临极危风险的树种比例将达到 40%;在完全迁移假设下,到 21 世纪中后期有 16% 左右的树种处于易危状态。

整体看来,在无迁移假设和 SSP585 气候情景下,东北地区乔木树种的受威胁程度相对较高。在完全迁移假设及 SSP126 气候情景下,树种大多处于低风险状态。

2.4 东北地区建群树种的损失和周转

在不同气候情景下,东北地区乔木树种的损失、增益和周转情况存在一定差异(图 3、图 4)。在各个情景

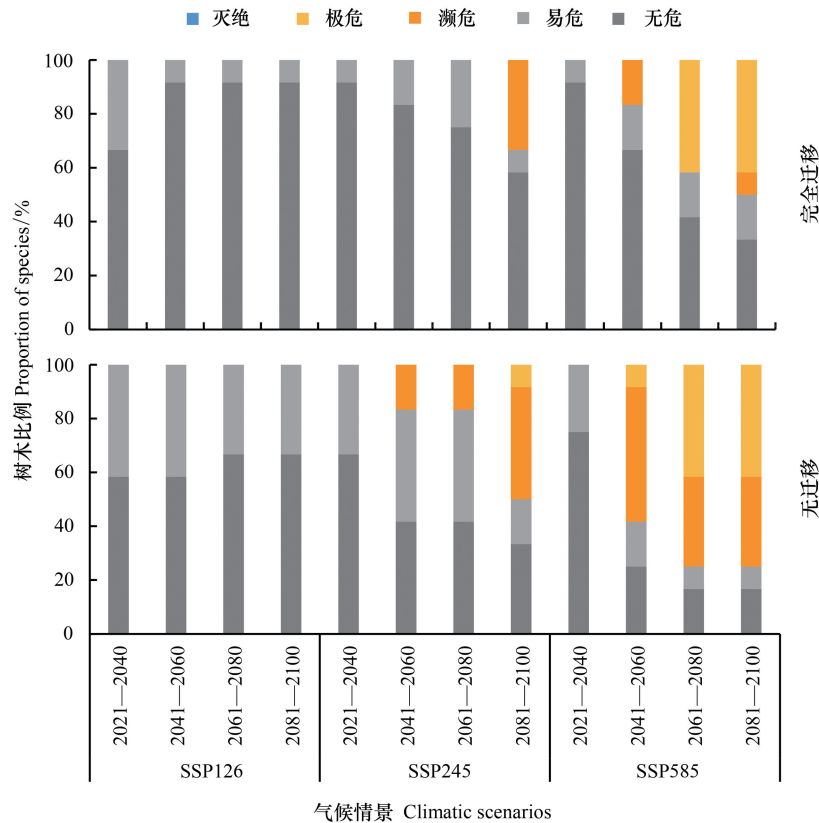


图 2 两种极端假设下树木在 3 种气候情景下的受威胁情况

Fig.2 Threats to trees in three climatic scenarios under two extreme assumptions of full mitigation and no migration

SSP126: 可持续发展; SSP245: 中度发展; SSP585: 以化石燃料为主的常规发展

下, 树种增益变化不大, 与年份及气候情景间均无明显关系, 未来树种增益率高的区域集中分布在大兴安岭地区; 树种损失和周转的变化范围(0—100%)较广, 整体看来, 树木损失和周转率随气候强度增强呈上升趋势。SSP126 气候情景下, 损失率和周转率与年份间没有明显关系, 但 SSP245 和 SSP585 气候情景下, 东北地区树木损失率和周转率随年份的增长而增大。SSP126 气候情景下, 2021—2100 年东北地区树种平均损失率(31.5%左右)及周转率(49%)最低, 环松嫩平原损失及周转较大, 其中松嫩平原北部地区树木损失比例可超过 80%。SSP245 气候情景下, 2021—2100 年东北地区树木平均损失率约 38.9%, 平均周转率约 59.7%。SSP585 气候情景下, 2021—2100 年东北地区树木平均损失率(约 54.2%)和周转率(68.8%)最高。到 21 世纪中后期, 3 种气候变化情景下东北地区树种平均损失率达 60% 以上, 平均周转率达 80% 以上, 其中大兴安岭地区、松嫩平原北部地区的树木损失比例可超过 80%。

3 讨论

本研究对未来气候变化下东北地区乔木树种适宜生态区进行系统全面的预测分析, 为未来东北地区植物物种保护提供了新科学依据。应用 MaxEnt 模型结合 ArcGIS 软件模拟预测了东北地区 12 种建群树种未来气候变化下的生态适宜区。12 个树种的 MaxEnt 模型预测精度均达到了 0.8 以上, 表明 MaxEnt 模型能够较为准确的预测东北地区乔木树种生态适宜区。未来气候情景适生区面积减小的关键种有: 兴安落叶松、山杨、春榆、白桦、水曲柳、胡桃楸、蒙古栎、辽东桤木, 减小幅度达到 10%—30%; 适生区面积变化不大的关键种有: 红皮云杉、樟子松、黄檗; 适生区增加的关键种有: 红松。可以看出不同树种具有迥异的适应能力。前人的研究也发现了类似的趋势, 如: 张喜娟、于景华等^[29]应用 MaxEnt 模型对东北兴安落叶松林空间分布研究发现东北

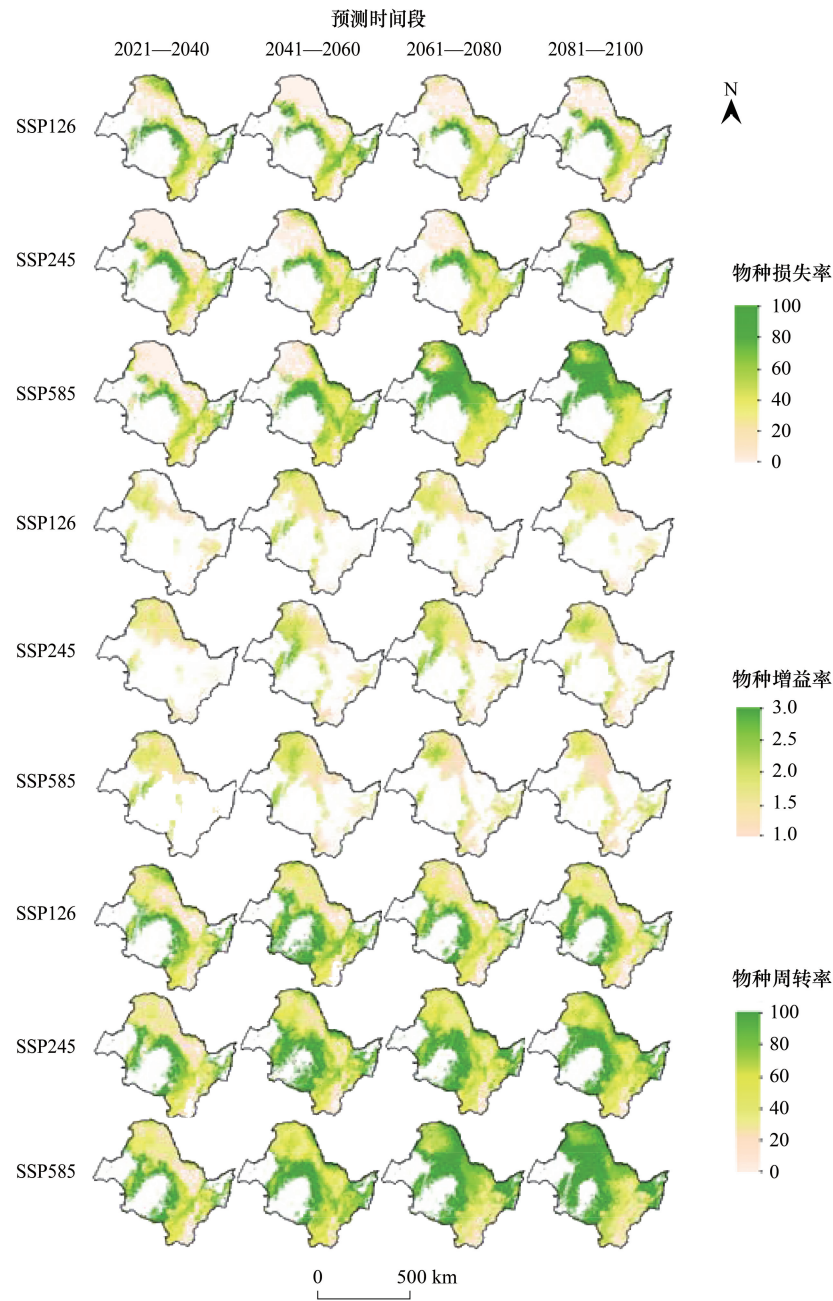


图 3 2021—2100 年 3 种气候情景下东北 12 种乔木树种损失、树种增益与树种周转的空间分布

Fig.3 Spatial distribution of tree species loss, tree species gain, and tree species turnover under three climate scenarios in Northeast China under three climate scenarios from 2021 to 2100

物种增益率的值是通过在每个子图中使用 log10 进行转换得到的

地区兴安落叶松林适生区衰减成为必然趋势。贾祥等^[30]对气候变化下阔叶红松林的 4 类主要建群树种红松、紫椴、水曲柳和蒙古栎潜在地理分布区的影响进行了分析,结果显示:未来气候情景下,到 2080 年,大兴安岭的部分地区也将会成为阔叶红松林的高度适宜区。但整体看来阔叶红松林适生区面积有缩减的趋势,而低度适宜区的面积有增加的趋势。

树种迁移与否对树种未来受威胁具有重要影响,可以从物种损失、周转与增益率来解释。树种在一定区域内可能会发生适宜性扩散及迁移,为反映这一情况,我们做了两种极端迁移假设^[5]。发现树种迁移对树种

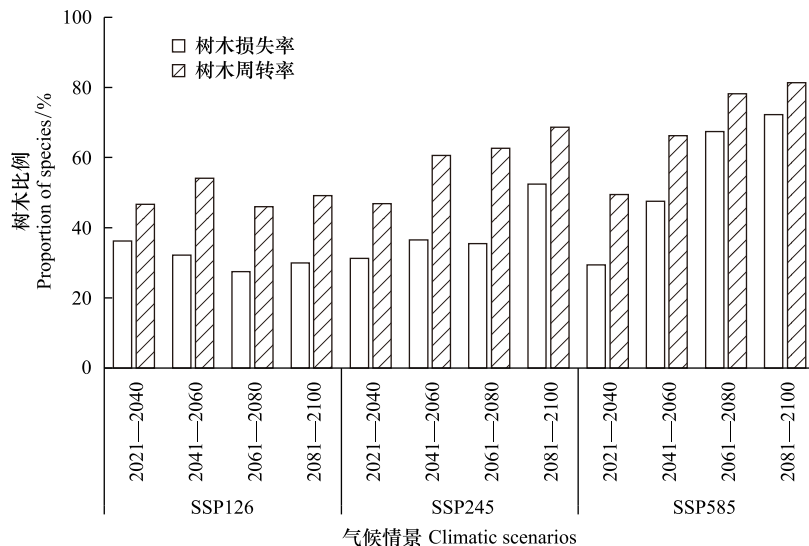


图 4 未来 3 种气候变化情景下东北地区树种损失及周转比例

Fig.4 Percentage of tree species loss and turnover rates under 3 climatic scenarios in NE China

SSP126: 可持续发展; SSP245: 中度发展; SSP585: 以化石燃料为主的常规发展

损失可以起到缓解作用,在一定程度上可降低树种的受威胁程度。2081—2100 年,在无迁移的假设下,气候变化将威胁到 60% 的研究树种(3 种 SSPs 气候情景的平均值);在完全迁移的假设下,36% 的研究树种(3 种 SSPs 气候情景的平均值)受到气候变化的威胁。这就表明,物种适宜性迁移扩散的发生可能是树种在一定区域内适应气候变化影响的结果。这与 Dyderski 等^[31]假设欧洲森林树种发生迁移的范围有限,发现大多数研究物种的适宜栖息地面积将显著减少的结论一致。未来,东北地区树种增益率较高的区域主要发生在大兴安岭地区。气候变化会减缓区域气候而引起区域陆地生态的改变^[32–33],海拔及地形异质性对气候变暖具有缓冲作用^[34],东北地区物种增益率高的地区大多为山地,气候变化速度较慢,更适合树种的生存。周转率代表的是物种组成的变化,本研究中国东北地区较高的周转率主要由物种损失所致。未来东北地区树种发生较高的周转情况,在一定程度上可能会改变东北地区树木分布格局及森林结构,从而可能对森林生态系统的功能产生重大影响^[5,31]。未来需要开展物种自然迁移能力、人为辅助迁移等系统研究,提高受威胁树种的适应能力。

本研究中树种分布数据,是基于实测样方调查(科技部基础调查专项 2000 多个实地调查数据),并结合各类标本、文献、图片等记录数据获得的,相较于仅从各标本数据数据库获取物种分布记录,数据来源更加全面可靠。但这也存在缺陷:尽管我们已经通过 ArcGIS 软件对数据点进行了筛选,对 25km²内的数据点只保留一个,但也可能出现某一区域数据点过于密集的问题,造成模拟结果的过拟合。以往的研究,气候数据大都采用 CMIP5 中的典型浓度路径(RCP)中的情景模式,CMIP5 采用的 RCP 排放路径均假设人为气溶胶排放在未来会大幅减少,导致气溶胶情景的差异很小,不能体现气溶胶影响近期气候变化的多种可能性^[35]。而本研究采用的(CMIP6)中的 3 种共享社会经济路径(SSPs)充分考虑了这一不足,能够为区域气候预估以及减缓适应研究提供更加合理的模拟结果。SSPs 还能更好地反映土地利用的不同变化对区域气候的影响^[36]。此外,植物物种的生长、繁殖很大程度上会受到环境条件(生物因子和非生物因子)的制约。较大的环境条件变化会导致其在当前生境下难以生存,进而影响其地理分布区域发生变化,导致区域内物种数量增加或减少^[37–38]。

尽管本研究已经考虑了影响 MaxEnt 模型模拟效果的数据来源及环境变量,但是也存在一定的局限性。目前很多研究使用多个模型的对比验证是物种分布最大限制因子和预测未来分布。如: Hernandez 等^[39]基于

四种生态位模型(Bioclim, Domain, GARP 和 MaxEnt),对不同物种进行了不同尺度的模拟和评价,研究发现,对于地理范围小且分布数据极少的稀有物种(数据点 ≥ 5)而言,MaxEnt 模型的预测能力最优。其次,MaxEnt 模型较其他模型而言运行速度快、运算结果稳定、预测能力强^[22,40]。本文仅仅使用了 MaxEnt 模型对数据进行分析,开展多模型对比分析研究是未来研究的重要方向。其次,本研究虽然我们已经考虑了气候、土地利用、地形等因素,但未考虑土壤、历史因素、物种间相互作用等其他因素对植物物种分布格局的影响^[41-42],这对于物种未来潜在分布的预测有一定的局限性,结果可能存在较大差异。

4 结论

本研究表明 MaxEnt 模型能够准确预测东北地区建群树种的生态适宜区。结合当前和未来共享的社会经济路径(SSP126、SSP245、SSP585)的气候情景,能够精确识别驱动东北地区建群树种当前和未来潜在生态适宜区的主导环境变量。降水量是影响东北地区建群树种的主导环境因子,尤其降水量季节性变化对大部分乔木树种分布格局起关键作用。未来气候情景适生区面积减小的树种有:兴安落叶松、山杨、春榆、白桦、水曲柳、胡桃楸、蒙古栎、辽东桤木,减小幅度达到 10%—30%;适生区面积变化不大的树种有:红皮云杉、樟子松、黄檗;适生区增加的树种有:红松。未来东北地区建群树种的高周转率会对东北地区森林的可持续发展造成威胁,但我们发现树木的适度迁移会减缓气候变化对树种损失的威胁。相关研究结果有助于提出更加科学有效的策略适应气候变化,实现东北地区森林的可持续发展。

参考文献(References):

- [1] Guisan A, Thuiller W, Zimmermann N E. Habitat Suitability and Distribution Models[M]. Cambridge: Cambridge University Press, 2017.
- [2] Suggitt A J, Wilson R J, Isaac N J B, Beale C M, Auffret A G, August T, Bennie J J, Crick H Q P, Duffield S, Fox R, Hopkins J J, Macgregor N A, Morecroft M D, Walker K J, Maclean I M D. Extinction risk from climate change is reduced by microclimatic buffering. *Nature Climate Change*, 2018, 8(8): 713-717.
- [3] Sun S X, Zhang Y, Huang D Z, Wang H, Cao Q, Fan P X, Yang N, Zheng P M, Wang R Q. The effect of climate change on the richness distribution pattern of oaks (*Quercus* L.) in China. *Science of the Total Environment*, 2020, 744: 140786.
- [4] Araújo M B, Alagador D, Cabeza M, Nogués-Bravo D, Thuiller W. Climate change threatens European conservation areas. *Ecology Letters*, 2011, 14(5): 484-492.
- [5] Li G Q, Huang J H, Guo H, Du S. Projecting species loss and turnover under climate change for 111 Chinese tree species. *Forest Ecology and Management*, 2020, 477: 118488.
- [6] 田坤. 黑龙江流域生态环境可持续发展战略研究[D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2006.
- [7] 易卿, 程彦培, 张健康, 董华, 刘坤, 倪增石. 气候变化对黑龙江-阿穆尔河流域的生态环境影响. *南水北调与水利科技*, 2014, 12(5): 90-95, 103.
- [8] 鲁客, 贺一鸣, 毛伟, 杜忠毓, 王莉君, 刘国民, 封文佳, 段义忠. 未来气候变化下黑沙蒿在中国的潜在地理分布及变迁. *应用生态学报*, 2020, 31(11): 3758-3766.
- [9] 王运生. 生态位模型在外来入侵物种风险评估中的应用研究[D]. 长沙: 湖南农业大学, 2007.
- [10] 戎战磊. 气候变化对祁连山优势物种分布和植被格局的影响[D]. 兰州: 兰州大学, 2019.
- [11] 张超. 气候条件对云杉矮槲寄生害的影响分析[D]. 北京: 北京林业大学, 2016.
- [12] Phillips S J, Anderson R P, Schapire R E. Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling*, 2006, 190(3/4): 231-259.
- [13] 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, (07): 1-12.
- [14] 肖建华, 丁鑫, 蔡超男, 张灿瑜, 张晓妍, 李朗, 李捷. 闽楠(*Phoebe bournei*, Lauraceae)地理分布及随气候变化的分布格局模拟. *生态学报*, 2021, 41(14): 5703-5712.
- [15] 杨启杰, 李睿. 桫欏的潜在适生区及其变化. *应用生态学报*, 2021, 32(2): 538-548.
- [16] Fick S E, Hijmans R J. WorldClim 2: new 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, 2017, 37(12): 4302-4315.
- [17] Harris R M B, Grose M R, Lee G, Bindoff N L, Porfiro L L, Fox-Hughes P. Climate projections for ecologists. *Wiley Interdisciplinary Reviews*:

- Climate Change, 2014, 5(5): 621-637.
- [18] Moss R H, Edmonds J A, Hibbard K A, Manning M R, Rose S K, van Vuuren D P, Carter T R, Emori S, Kainuma M, Kram T, Meehl G A, Mitchell J F B, Nakicenovic N, Riahi K, Smith S J, Stouffer R J, Thomson A M, Weyant J P, Wilbanks T J. The next generation of scenarios for climate change research and assessment. *Nature*, 2010, 463(7282): 747-756.
- [19] Fan X W, Miao C Y, Duan Q Y, Shen C W, Wu Y. The performance of CMIP₆ versus CMIP₅ in simulating temperature extremes over the global land surface. *Journal of Geophysical Research: Atmospheres*, 2020, 125(18): 1-16.
- [20] 王立凤, 许颖颖, 曲秀春. 我国东北木本植物区系的组成及分布类型. *贵州农业科学*, 2018, 46(6): 115-120.
- [21] 刘慎涛. 东北木本植物图志. 东北木本植物图志, 1955.
- [22] Hernandez P A, Graham C H, Master L L, Albert D L. The effect of sample size and species characteristics on performance of different species distribution modeling methods. *Ecography*, 2006, 29(5): 773-785.
- [23] 李丽鹤, 刘会玉, 林振山, 贾俊鹤, 刘翔. 基于 MAXENT 和 ZONATION 的加拿大一枝黄花入侵重点监控区确定. *生态学报*, 2017, 37(9): 3124-3132.
- [24] 王鑫, 任亦钊, 黄琴, 邓小兵, 陈才文, 邓洪平. 基于 GIS 和 Maxent 模型的赤水河地区濒危植物桫欏生境适宜性评价. *生态学报*, 2021, 41(15): 6123-6133.
- [25] 钱灵颖, 黄智润, 杨盛昌, 曹文志. 厦门市重点保护植物空间优先保护格局研究. *生态学报*, 2021, 41(11): 4367-4378.
- [26] Moreno R, Zamora R, Molina J R, Vasquez A, Herrera M Á. Predictive modeling of microhabitats for endemic birds in South Chilean temperate forests using Maximum entropy (Maxent). *Ecological Informatics*, 2011, 6(6): 364-370.
- [27] 陈禹衡, 吕一维, 殷晓洁. 气候变化下西南地区 12 种常见针叶树种适宜分布区预测. *南京林业大学学报: 自然科学版*, 2019, 43(6): 113-120.
- [28] Thuiller W, Lavorel S, Araujo M B, Sykes M T, Prentice I C. Climate change threats to plant diversity in Europe. *PNAS*, 2005, 102(23): 8245-8250.
- [29] 张喜娟, 陈琛, 郜飞飞, 原树生, 韩士杰, 倪震东, 于景华. 中国东北兴安落叶松林空间分布及其对气候变化的响应. *生态学杂志*: 1-11.
- [30] 贾翔, 马芳芳, 周旺明, 周莉, 于大炮, 秦静, 代力民. 气候变化对阔叶红松林潜在地理分布区的影响. *生态学报*, 2017, 37(2): 464-473.
- [31] Dyderski M K, Paź S, Frelich L E, Jagodziński A M. How much does climate change threaten European forest tree species distributions? *Global Change Biology*, 2018, 24(3): 1150-1163.
- [32] Peng S S, Piao S L, Ciais P, Myneni R B, Chen A P, Chevallier F, Dolman A J, Janssens I A, Peñuelas J, Zhang G X, Vicca S, Wan S Q, Wang S P, Zeng H. Asymmetric effects of daytime and night-time warming on Northern Hemisphere vegetation. *Nature*, 2013, 501(7465): 88-92.
- [33] 孟清, 白红英, 赵婷, 郭少壮, 齐贵增. 秦岭山地气候变化的地形效应. *山地学报*, 2020, 38(2): 180-189.
- [34] Carroll C, Lawler J J, Roberts D R, Hamann A. Biotic and climatic velocity identify contrasting areas of vulnerability to climate change. *PLoS One*, 2015, 10(10): e0140486.
- [35] 张丽霞, 陈晓龙, 辛晓歌. CMIP6 情景模式比较计划(ScenarioMIP)概况与评述. *气候变化研究进展*, 2019, 15(5): 519-525.
- [36] Stouffer R J, Eyring V, Meehl G A, Bony S, Senior C, Stevens B, Taylor K E. CMIP₅ scientific gaps and recommendations for CMIP₆. *Bulletin of the American Meteorological Society*, 2017, 98(1): 95-105.
- [37] Werner C, Fasbender L, Romek K M, Yáñez-Serrano A M, Kreuzwieser J. Heat waves change plant carbon allocation among primary and secondary metabolism altering CO₂ assimilation, respiration, and VOC emissions. *Frontiers in Plant Science*, 2020, 11: 1242.
- [38] Trindade W C F, Santos M H, Artoni R F. Climate change shifts the distribution of vegetation types in South Brazilian hotspots. *Regional Environmental Change*, 2020, 20(3): 1-12.
- [39] Hernandez P A, Graham C H, Master L L, Albert D L. The effect of sample size and species characteristics on performance of different species distribution modeling methods. *Ecography*, 2006, 29(5): 773-785.
- [40] 邱浩杰, 孙杰杰, 徐达, 沈爱华, 江波, 袁位高, 李胜. 基于 MaxEnt 模型预测鹅掌楸在中国的潜在分布区. *浙江农林大学学报*, 2020, 37(1): 1-8.
- [41] 郭彦龙, 赵泽芳, 乔慧捷, 王然, 卫海燕, 王璐坤, 顾蔚, 李新. 物种分布模型面临的挑战与发展趋势. *地球科学进展*, 2020, 35(12): 1292-1305.
- [42] Meier E S, Kienast F, Pearman P B, Svenning J C, Thuiller W, Araújo M B, Guisan A, Zimmermann N E. Biotic and abiotic variables show little redundancy in explaining tree species distributions. *Ecography*, 2010, 33(6): 1038-1048.