

DOI: 10.20103/j.stxb.202205101305

刘阳, 苗晨, 王鹤松. 气候变化对落叶松人工林在中国适生区分布的影响. 生态学报, 2023, 43(23): 9686-9698.

Liu Y, Miao C, Wang H S. Influence of climate change on distribution of suitable areas of *Larix* plantation in China. Acta Ecologica Sinica, 2023, 43(23): 9686-9698.

气候变化对落叶松人工林在中国适生区分布的影响

刘 阳¹, 苗 晨², 王鹤松^{1,*}

1 北京林业大学, 生态与自然保护学院, 北京 100083

2 国家遥感中心, 北京 100036

摘要: 落叶松 (*Larix*) 是我国的主要造林树种, 其适生区的分布在很大程度上受气象要素等环境因子的影响。研究落叶松人工林适生区分布在气候变化下的变迁, 可为应对气候变化的林业管理策略提供技术指导和科学依据。选取华北落叶松、日本落叶松、长白落叶松和兴安落叶松为研究对象, 搜集整理了它们在中国地区的 308 条有效分布记录和 22 个环境因子变量, 运用最大熵 (MaxEnt) 模型探测了制约落叶松人工林分布的主要环境因子及其适生区范围, 模拟并分析了 1931—2020 年落叶松人工林适生区受气候变化影响的空间分布变化。结果表明: (1) 研究选取的 MaxEnt 模型对落叶松适生区的模拟效果都达到了“极准确”的程度, 受试者工作特征曲线面积 (AUC 值) 在 0.92—0.977 之间。影响落叶松人工林分布的主要环境变量为最湿月降水量、海拔、最湿季度平均温度和温度季节变化方差, 累计贡献率达到了 73.8%。(2) 当前 (1991—2020 年) 气候条件下落叶松人工林适生区面积为 $182.34 \times 10^4 \text{ km}^2$ 。其中, 高适生区面积为 $53.57 \times 10^4 \text{ km}^2$, 占总适生面积的 29.38%。高适生区集中分布在长白山脉、大兴安岭、燕山、小陇山、太行山脉以及秦岭-大巴山等地区。(3) 1931—1960 年期间落叶松的高适生区面积为 $28.33 \times 10^4 \text{ km}^2$, 1961—1990 年期间为 $33.10 \times 10^4 \text{ km}^2$, 当前气候条件下进一步增至 $53.57 \times 10^4 \text{ km}^2$ 。落叶松适生区的范围在过去 90 年间整体呈现向北移动的趋势。其中, 华北落叶松分布在整体上向北大约移动了 3° , 且分布面积显著增加。日本落叶松位于辽宁东部的高适生区向北移动, 位于秦岭-大巴山地区的高适生区则没有明显的偏移, 但是分布范围却向高海拔地区集中。长白落叶松的适生区范围向北移动了 5° , 且分布面积先减少后增加, 增加的主要区域是长白山北部。兴安落叶松的适生区范围同样是向北移动, 有部分适生区移出了我国北界, 这是其适生区面积在近些年减小的主要原因。

关键词: 气候变化; 落叶松; 适生区; 人工林; 最大熵模型

Influence of climate change on distribution of suitable areas of *Larix* plantation in China

LIU Yang¹, MIAO Chen², WANG Hesong^{1,*}

1 School of Ecology and Nature Conservation, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China

2 National Remote Sensing Center of China, Beijing 100036, China

Abstract: *Larix* is one of the most important conifer species for afforestation in China. The distribution of its suitable areas is largely affected by meteorological and other environmental factors. Studying on changes of the distribution of suitable areas of *Larix* plantation under the background of climate change can provide technical guideline and scientific basis for the forestry management strategy on coping with climate change. In this study, *Larix principis-rupprechtii*, *Larix kaempferi*, *Larix gmelinii*, and *Larix olgensis* were selected. Based on 308 distribution records of *Larix* plantation and 22 environmental factors, the maximum entropy (MaxEnt) model was used to detect the main environmental factors restricting the distribution

基金项目: 国家重点研发计划项目 (2020YFA0608103)

收稿日期: 2022-05-10; **网络出版日期:** 2023-08-15

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: wanghs119@126.com

#本研究尚缺中国港澳台统计数据。

of *Larix* plantation, and to simulate and analyze the distribution of suitable areas of *Larix* plantation affected by climate change since 1931. The results showed that: (1) the accuracy of MaxEnt model appeared to perform in the level of “excellent”, and the area under curve (AUC) values ranged from 0.92 to 0.977. The main environmental factors affecting the distribution of *Larix* plantation were the precipitation of wettest month, altitude, the mean temperature of wettest quarter, and the temperature seasonality. The cumulative contribution the main environmental factors was 73.8%. (2) Under the current climate conditions (1991—2020), the total suitable area of *Larix* plantation was $182.34 \times 10^4 \text{ km}^2$, with an optimal area of $53.57 \times 10^4 \text{ km}^2$, which accounts for 29.38% of the total suitable area. The optimal area distributed in Changbai Mountains, the Greater Khingan Mountains of northeast China, Yanshan Mountain, Xiaolong Mountains, Taihang Mountains, and “Qinling—Daba Mountain”. (3) The areas of optimal area of *Larix* plantation were $28.33 \times 10^4 \text{ km}^2$ during 1931—1960, $33.10 \times 10^4 \text{ km}^2$ during 1961—1990, and optimal area increased to $53.57 \times 10^4 \text{ km}^2$ under the current climatic conditions. The suitable area of *Larix* plantation showed a tendency to move northward in the past 90 years. The distribution of *Larix principis-rupprechtii* generally moved about 3° to the north and the suitable area has significantly increased. The suitable area of *Larix kaempferi* in eastern Liaoning moved northward, while the suitable area of *Larix kaempferi* in “Qinling-Daba Mountain” region did not shift significantly, but concentrated in the high-altitude area. The range of *Larix olgensis* suitable area moved 5° to the north, the suitable area firstly decreased and then increased, with the main area increasing in the northern part of Changbai Mountain. The potential distribution area of *Larix gmelinii* moved northward in general, and some suitable areas moved out of the northern boundary of China, this explains why the suitable area of *Larix gmelinii* in China decreased in recent years.

Key Words: climate change; *Larix*; suitable areas; plantation; MaxEnt model

落叶松(*Larix*)作为我国主要造林树种,具有成林速度快、适应性强和水土保持效果好等优点。同时,落叶松还在维持森林生态系统稳定以及发挥生态系统服务功能上具有重要作用^[1-3]。落叶松的分布受气候、地形等环境因子的影响较大,随着气候变化的持续,包括落叶松在内许多物种都在适生区的分布和面积上发生了变化。另外,相比于天然林,人工林树种单一、结构相对简单且稳定性差,因此对气候变化更为敏感^[4-5]。在我国广泛种植的落叶松树种包括兴安落叶松(*Larix gmelinii*)、长白落叶松(*Larix olgensis*)、华北落叶松(*Larix principis-rupprechtii*)和日本落叶松(*Larix kaempferi*)。它们分布的地理范围跨度较大且生境各异,适生区受气候变化的影响也不同。因此,探测影响落叶松主要树种的环境因子,揭示已有气候变化对落叶松人工林适生区分布的影响,对提出积极、有效的林业应对气候变化策略管理具有十分重要的理论与现实意义。

物种分布模型是模拟不同气候情景下物种潜在适生区分布的主要工具,通过分析物种分布与环境之间的关系,以概率的形式表达物种对环境的喜好程度^[6]。主要物种分布模型包括生物气候模型(BIOCLIM)、最大熵模型(MaxEnt)和随机森林模型(RF)等^[7]。其中,MaxEnt基于物种分布信息与对应点位的环境数据,通过最大熵原理和机器学习描述物种在生态空间上的适宜性,从而模拟物种存在的地理区域^[8]。MaxEnt能较好地处理变量之间的交互关系,并且在样本量较小的情况下依然保持较高的精度,因而得到了广泛应用^[9]。刘攀峰等使用MaxEnt模型及空间分析技术研究了杜仲(*Eucommia ulmoides*)的生态习性及其在我国的潜在适生区,并取得了可信度较高的结果^[10],除此之外利用MaxEnt模型模拟蒙古扁桃(*Amygdalus mongolica*)、白栎(*Quercus fabri*)、胡杨(*Populus euphratica*)、马尾松(*Pinus massoniana*)、红松(*Pinus koraiensis*)、软枣猕猴桃(*Actinidia arguta*)、核桃(*Juglans regia* L.)等树种的潜在适生区时也取得了较好的效果^[11-17]。

目前有关落叶松人工林适生区与气候变化的研究还较少,赵学鹏等分析了不同海拔高度下长白落叶松对气候变化的响应特征^[18]。杨志香等基于8个气候变量研究了兴安落叶松的气候适应性^[19]。张喜娟等预测并分析了兴安落叶松在未来气候情景下适生区范围及面积的变化^[20]。申家朋等对日本落叶松在我国的潜在适生区及其在未来情景下的变化开展了预测和分析^[21]。但上述研究都是面向未来气候变化情景下的预测分

析,还没有开展历史气候变化与落叶松适生区分布的研究。过去的几十年正是我国大规模进行植树造林的时期,理解造林同时期气候变化对落叶松人工林在中国分布的影响,有助于推动落叶松人工林应对气候变化的机理研究并为落叶松制定合理的种植及可持续经营方案提供科学依据。

综上,本研究基于过去 90 年的气候数据,通过 MaxEnt 模型模拟并分析了落叶松人工林在中国适生区的空间分布及其受气候变化影响发生的变化趋势。考虑到落叶松不同树种间的生境差异较大,将落叶松分为兴安落叶松、长白落叶松、华北落叶松和日本落叶松 4 个树种,然后按照先整体再分树种的方式开展模拟和分析。主要工作包括:(1)探测影响落叶松人工林分布的主要环境因子,分析不同落叶松树种对主要环境因子的适应范围。(2)分析当前(1991—2020 年)气候条件下落叶松人工林适生区的空间分布特征。(3)对比 1931—1960 年、1961—1990 年以及当前气候条件下,不同气候历史时期落叶松人工林适生区的空间分布与变化,探究适生区分布对气候变化的响应机制。

1 数据和方法

1.1 物种分布数据

通过查阅中国数字植物标本馆(www.cvh.ac.cn)、物种多样性数据平台(<http://www.especies.cn/>)等,收集落叶松主要树种在中国的分布点,进而通过查找落叶松人工林相关文献,根据文献中记录的落叶松人工林生长良好的区域,筛选长势稳定的地点且保证与气候数据所对应的时期一致,得到落叶松人工林的准确分布位置。通过谷歌地球确定分布记录的经纬度,按照 1 个公里网格内只保留 1 条有效分布点的原则去除重复点,共获得 308 条落叶松人工林的地理分布记录,其中包括华北落叶松(*Larix principis-rupprechtii*.) 132 条,日本落叶松(*Larix kaempferi*.) 81 条,兴安落叶松(*Larix gmelinii*.) 52 条,长白落叶松(*Larix olgensis*.) 43 条。

表 1 最大熵模型使用的环境因子

Table 1 Environmental factors used in MaxEnt

代码 Symbols	环境变量 Environment factors	单位 Units	代码 Symbols	环境变量 Environment factors	单位 Units
bio1	年均温度 Annual mean temperature	℃	bio12	年降水量 Annual precipitation	mm
bio2	平均温度月较差 Mean diurnal range	℃	bio13	最湿月降水量 Precipitation of wettest month	mm
bio3	等温性 Isothermality (bio2/bio7)×100	℃	bio14	最干月降水量 Precipitation of driest month	mm
bio4	温度季节变化方差 Temperature seasonality	—	bio15	降水季节变异系数 Precipitation seasonality	—
bio5	最暖月最高温度 Max temperature of warmest month	℃	bio16	最湿季度降水量 Precipitation of wettest quarter	mm
bio6	最冷月最低温度 Min temperature of coldest month	℃	bio17	最干季度降水量 Precipitation of driest quarter	mm
bio7	气温年较差 Temperature annual range (bio5-bio6)	℃	bio18	最暖季度降水量 Precipitation of warmest quarter	mm
bio8	最湿季度平均温度 Mean temperature of wettest quarter	℃	bio19	最冷季度降水量 Precipitation of coldest quarter	mm
bio9	最干季度平均温度 Mean temperature of driest quarter	℃	Altitude	海拔 Altitude	m
bio10	最暖季度平均温度 Mean temperature of warmest quarter	℃	Slope	坡度 Slope	(°)
bio11	最冷季度平均温度 Mean temperature of coldest quarter	℃	Aspect	坡向 Aspect	—

1.2 环境数据

通过国家青藏高原科学数据中心(<http://data.tpdc.ac.cn/zh-hans/>)下载的中国 1km 分辨率逐月平均气温、月最高温度、月最低温度及逐月降水量数据^[22—25],据此计算出 19 个气候变量指标(表 1)驱动 MaxEnt 模型运行^[26]。通过地理空间数据云(<http://www.gscloud.cn/home>)下载数字高程数据(DEM)并利用 ArcGIS 10.8 中的空间分析工具计算坡度和坡向。采用 1991—2020 年的气候数据模拟当前气候条件下适生区的分布,以 30 年为时间间隔计算 1961—1990 年和 1931—1960 年的气候数据,数据的空间分辨率重采样为 30"。

分析时所用中国地图的底图来源于国家基础地理信息中心(<http://www.ngcc.cn/ngcc/>)。

1.3 模型建立

使用 MaxEnt Version3.4.4k (<https://www.gbif.org/tool/81279/maxent>) 进行适生区模拟分析。随机选取 75% 的落叶松人工林分布点作为训练集,另外 25% 的分布数据作为测试集,设置最大迭代次数为 500 次,最大背景点数量设置为 10000,采用刀切法(Jackknife)评价环境变量对模型的重要性,replicate 设置为 10,使模型重复运行 10 次,结果取 10 次运行的平均值。模型输出的结果用 ArcGIS 10.8 进行分析。

1.4 模型精度检验

采用受试者工作特征曲线(ROC)的线下面积(AUC)来衡量模型的模拟精度。一般认为,AUC 值大于 0.9 说明模型模拟效果“极准确”^[27—28]。在本研究中,兴安落叶松人工林的 AUC 值为 0.955,长白落叶松人工林的 AUC 值为 0.977,华北落叶松人工林的 AUC 值为 0.962,日本落叶松人工林的 AUC 值为 0.955,落叶松人工林总体的 AUC 值为 0.92(图 1),说明模拟效果都达到了“极准确”的程度。

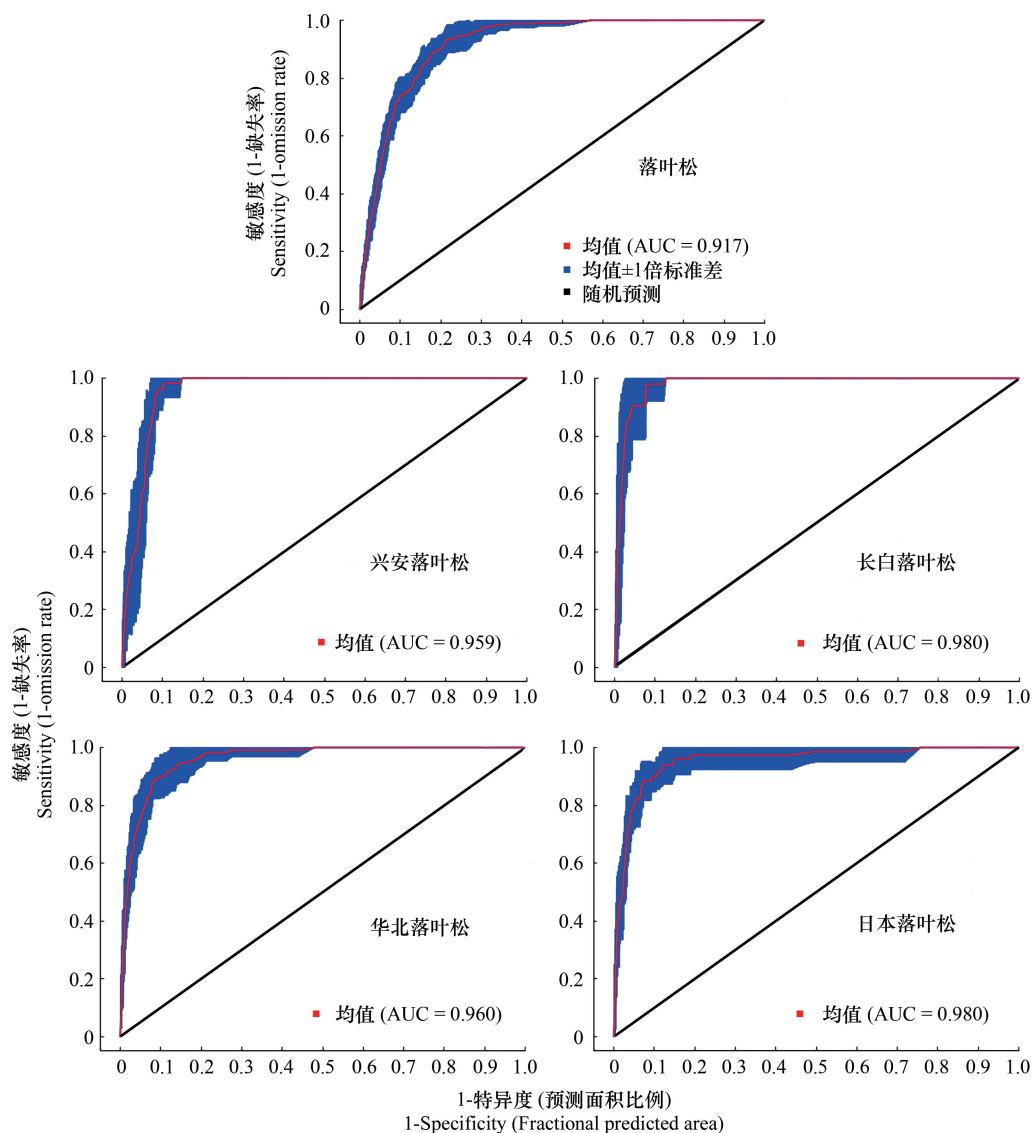


图 1 最大熵模型的受试者工作特征曲线 (ROC)

Fig.1 Receiver operating characteristic curve (ROC) of MaxEnt

AUC: 曲线下面积 Area under curve; 阴影部分为模型结果的范围

2 结果

利用 MaxEnt 模型将落叶松分布记录与环境变量数据进行处理分析,得到不同类型落叶松的生态适宜度区划结果,将结果导入 ArcGIS,根据适宜度重分类为 4 类:0—0.2、0.2—0.4、0.4—0.6 和 0.6—1,分别对应着非适生区,低适生区,中适生区和高适生区^[29—30]。

2.1 影响落叶松人工林分布的主要因子

通过 MaxEnt 模型的 Jackknife 检验、模型贡献率和置换重要值来综合评估环境因子的重要程度,根据环境因子变量响应曲线来判断落叶松人工林的存在概率与环境因子之间的关系,当落叶松人工林存在概率大于 0.5 时,认为所对应的环境因子的值有利于落叶松人工林的生长^[31—32]。

总体来看,影响落叶松人工林分布的主要环境因子为最湿月降水量、海拔、最湿季度平均温度和温度季节变化方差,落叶松人工林分布对主要环境因子的适宜范围如下,最湿月降水量在 100mm 至 200mm 之间,海拔介于 200—2800m,最湿季度平均温度在 11℃ 至 20℃ 之间,温度的季节变化方差范围为 50—70 和 100—250,累计贡献率为 73.8% (表 2,图 2)。其中,影响华北落叶松人工林分布的主要环境因子为海拔(1000—3000m,括号内为适宜范围,下同)、最湿月降水量(90—140mm)、温度季节变化方差(80—160)和最干季度降水量(20—40mm),它们的累计贡献率为 76.2%。影响日本落叶松的主要环境因子为最干季度降水量(40—120mm)、海拔(300—2800m)、温度季节变化方差(40—75)和最湿季度平均温度(13—23℃),累计贡献率为 59.6%。影响长白落叶松人工林分布的主要环境因子为温度季节变化方差(147—208)、年降水量(600—900mm)、最冷季度降水量(20—60mm)和坡度(1—6°),累计贡献率为 85.6%。影响兴安落叶松人工林分布的主要环境因子为温度季节变化方差、最湿月降水量、坡度和最湿季度平均温度,温度季节变化方差介于 160—300,最湿月降水量介于 110—175mm,坡度介于 1—7°,最湿季度平均温度介于 11—18℃ (图 2,表 2)。

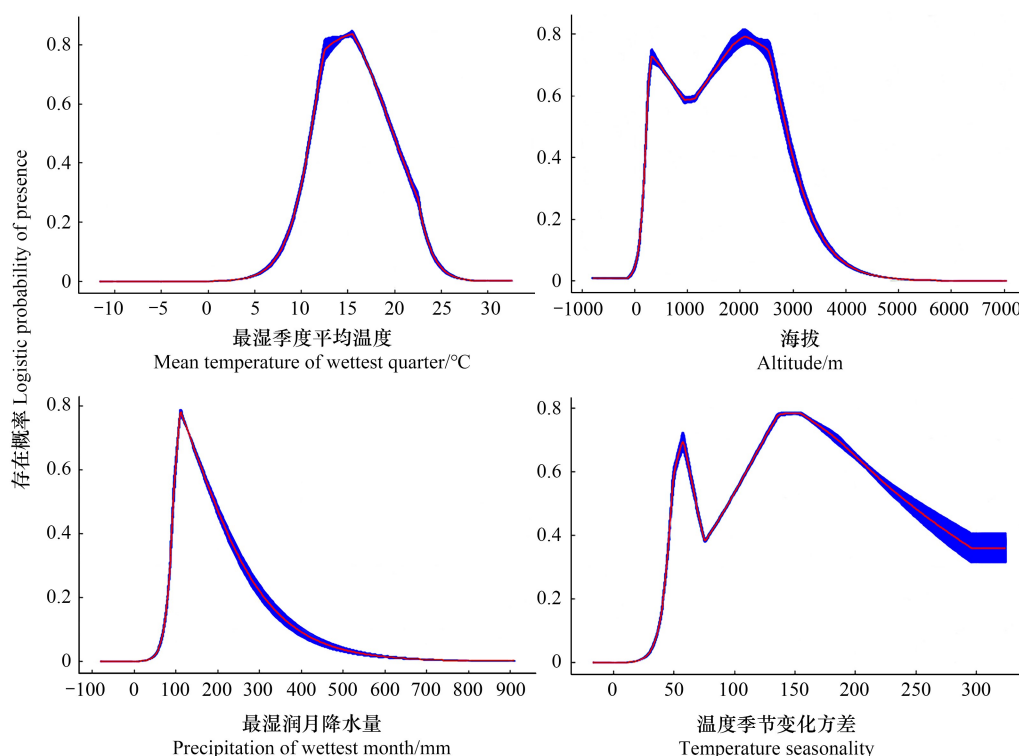


图 2 落叶松人工林对主要环境因子的响应曲线

Fig.2 Response curves of *Larix* plantation to main environmental factors

阴影部分为模型结果的范围

表 2 主要环境因子的贡献率

Table 2 Percent contribution of main environmental factors

物种 Species	环境变量 Environment variables	贡献率 Percent contribution/%	累积贡献率 Cumulative contribution/%
落叶松(总)	最湿月降水量	29	71.8
<i>Larix</i> 308 条	海拔	18.3	
	最湿季度平均温度	13	
	温度季节变化方差	11.5	
	兴安落叶松	47.3	88.3
<i>Larix gmelinii</i> 52 条	最湿月降水量	24.5	
	坡度	13.4	
	最湿季度平均温度	3.1	
	长白落叶松	44.1	85.6
<i>Larix olgensis</i> 43 条	年降水量	26.7	
	最冷季度降水量	8.5	
	坡度	6.3	
	华北落叶松	32.7	76.2
<i>Larix principis-rupprechtii</i> 132 条	最湿月降水量	19.8	
	温度季节变化方差	16.5	
	最干季度降水量	7.2	
	日本落叶松	31.6	59.6
<i>Larix kaempferi</i> 81 条	最干季度降水量	9.9	
	海拔	9.4	
	温度季节变化方差	9.4	
	最湿季度平均温度	8.7	

2.2 落叶松人工林在 1921—2020 年的适生区

落叶松人工林在 1991—2020 年的适生区主要分布在我国的北方地区,集中分布在长白山脉、大兴安岭、燕山、小陇山、太行山脉以及秦岭-大巴山等地区(图 3)。其中,长白落叶松和兴安落叶松的分布比较相似,都是集中在我国东北地区,主要环境因子也都是温度的季节变化。相比于长白落叶松,兴安落叶松人工林能在温度变化更大,降水更少的高纬度生存,主要集中在内蒙古东北部、黑龙江北部、吉林东部以及辽宁东北部地区,潜在分布区面积为 $75.29 \times 10^4 \text{ km}^2$,其中高适生区面积为 $34.32 \times 10^4 \text{ km}^2$ (表 3,图 3)。长白落叶松集中分布在东北地区的长白山一带,在大兴安岭区域也有部分适生区,面积为 $39.52 \times 10^4 \text{ km}^2$,其中高适生区集中分布在长白山地区,面积为 $19.05 \times 10^4 \text{ km}^2$ (表 3,图 3)。华北落叶松主要分布在我国的华北地区北纬 33° 到 45° 之间,主要包括河北北部、甘肃东南部、陕西南部、内蒙古东南部以及山西大部分地区,适生区的总面积约为 $68.43 \times 10^4 \text{ km}^2$ 。其中高适生区面积为 $18.08 \times 10^4 \text{ km}^2$,占适生区总面积的 26.42%,主要集中在燕山、太行山脉以及秦岭等地区(表 3,图 3)。日本落叶松的分布区域比较偏南,主要分布在北纬 28° 到 37° 之间以及辽东地区,潜在适生区的面积为 $75.52 \times 10^4 \text{ km}^2$,其中高适生区面积为 $26.52 \times 10^4 \text{ km}^2$,集中分布在辽宁东部、吉林东南部和秦岭-大巴山地区,其面积为潜在适生区面积 35.12%(表 3,图 3)。

2.3 落叶松人工林在历史气候下的适生区

落叶松人工林的适生区面积从 1931—2020 年不断增加,其中 1961—1990 年间较 1931—1960 年间的高适生区增加了 $4.77 \times 10^4 \text{ km}^2$,当前气候条件下高适生区面积又进一步增加到 $53.57 \times 10^4 \text{ km}^2$ (表 3)。

兴安落叶松人工林的高适生区在 1931—1960 年期间集中在大、小兴安岭及长白山地区,适生区还包括河北北部、山西北部及辽宁西部地区,适生区的面积为 $75.17 \times 10^4 \text{ km}^2$ 。到 1961—1990 年期间高适生区整体向北移动,内蒙古东北部和黑龙江北部的大兴安岭地区由中低适生区转变为高适生区,高适生区面积增加了 $8.81 \times 10^4 \text{ km}^2$ (表 3,图 4,图 5)。与 1961—1990 年期间相比,当前兴安落叶松人工林适生分布区的范围继续向北

移动,有部分适生区移出了我国北界,高适生区的面积减少了 $0.93\times 10^4\text{km}^2$ (表 3,图 3)。

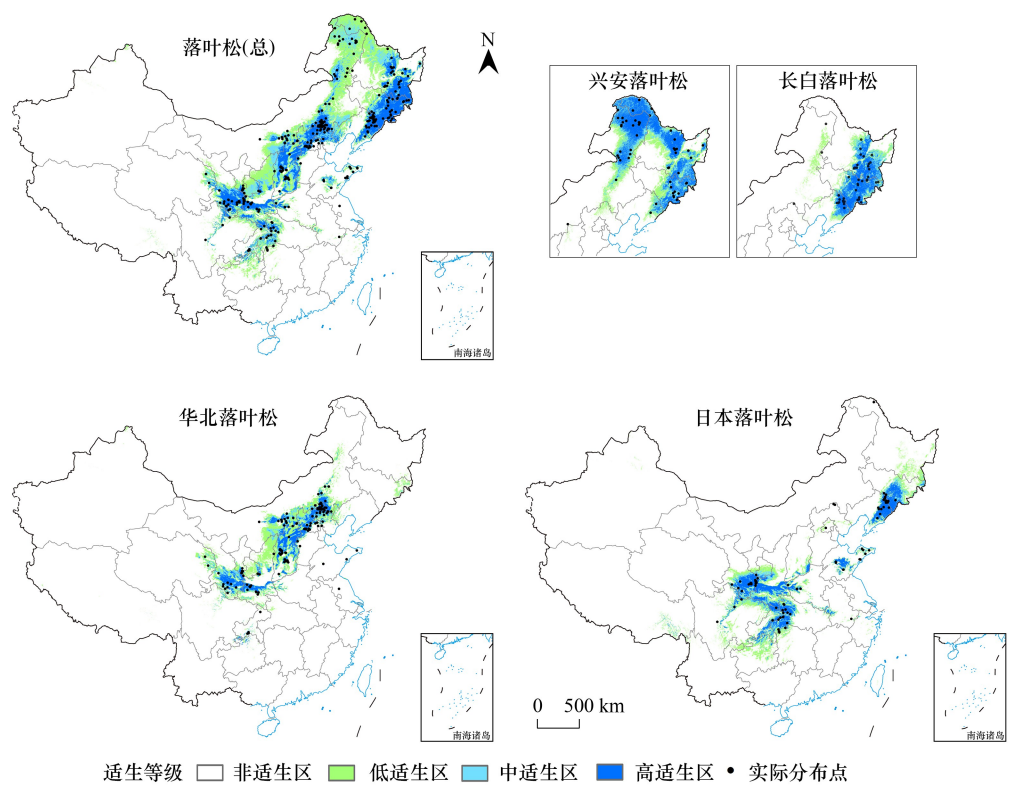


图 3 当前气候条件下落叶松人工林在中国的潜在适生区
Fig.3 Potential distribution areas of *Larix* plantation under the current climatic conditions in China

表 3 不同时期落叶松人工林适生区面积变化/($\times 10^4\text{km}^2$)

Table 3 Change of suitable area of <i>Larix</i> plantation in different periods				
物种 Species	适宜性 Suitability	当前 Current	1961—1990 年	1931—1960 年
落叶松(总) <i>Larix</i>	低适生区	81.08	68.34	60.58
	中适生区	47.69	34.61	29.04
	高适生区	53.57	33.10	28.33
	总计	182.34	136.05	117.95
兴安落叶松 <i>Larix gmelinii</i>	低适生区	22.06	21.22	25.61
	中适生区	20.91	19.49	23.02
	高适生区	34.32	35.25	26.44
	总计	75.29	75.96	75.17
长白落叶松 <i>Larix olgensis</i>	低适生区	11.23	10.62	8.42
	中适生区	9.24	4.45	5.95
	高适生区	19.05	1.89	5.63
	总计	39.52	16.96	20
华北落叶松 <i>Larix principis-rupprechtii</i>	低适生区	34.68	17.54	16.89
	中适生区	15.67	7.34	7.00
	高适生区	18.08	7.47	4.75
	总计	68.43	32.35	28.64
日本落叶松 <i>Larix kaempferi</i>	低适生区	32.99	22.35	17.25
	中适生区	16.01	12.76	8.99
	高适生区	26.52	19.47	11.91
	总计	75.52	54.58	38.15

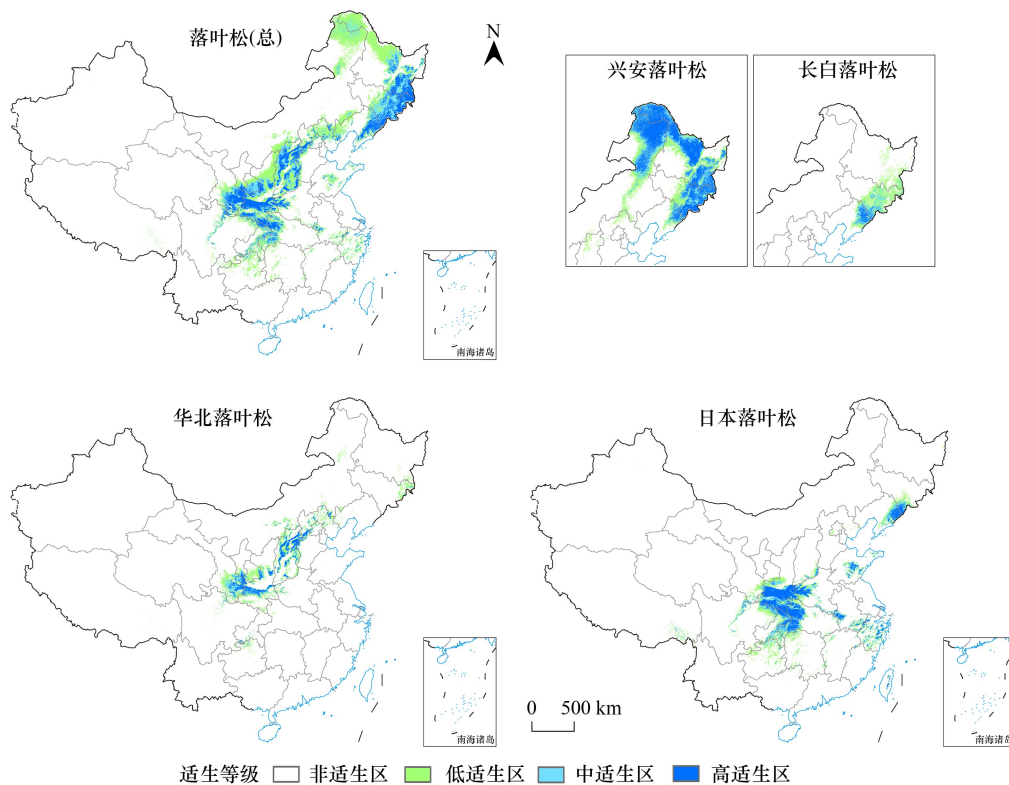


图 4 1961—1990 年期间落叶松人工林在中国的潜在适生区

Fig.4 Potential distribution areas of *Larix* plantation under the period from 1961 to 1990 in China

1931—1960 年长白落叶松适生区面积为 $20 \times 10^4 \text{ km}^2$, 主要分布在长白山地区, 其中高适生区面积为 $5.63 \times 10^4 \text{ km}^2$, 占 28.15%。1961—1990 年, 适生区面积减少了 $3.04 \times 10^4 \text{ km}^2$, 辽宁西部地区的适生区大约向北移动了 0.8° , 并且由零散的低适生区退化成了非适生区, 高适生区分布面积也显著减少, 退化为中适生区且呈破碎化分布(表 3, 图 4, 图 5)。与 1961—1990 年期间相比, 当前气候下长白落叶松人工林的高适生区由破碎化分布转变为聚集分布, 且面积持续增加, 增加的地区主要在吉林东部的长白山脉和黑龙江东南部, 但低适生区和中适生区的面积都有所减少。高适生区的纬度范围集中在北纬 40° — 48.5° 之间。长白落叶松人高适生区的面积有所增加, 分布范围有向北移动的趋势。与 1931—1960 年期间相比, 当前气候下高适生区的范围向北移动了 5° (图 3)。

与 1931—1960 年相比, 华北落叶松在 1961—1990 年期间适生区的面积增加了 $3.71 \times 10^4 \text{ km}^2$, 面积增加的地区主要是河北北部和山西东部的太行山脉一带, 而高适生区范围变化不大(表 3, 图 4, 图 5)。与 1961—1990 年期间相比, 当前气候下适生区分布范围进一步扩大, 陕西北部 and 山西大部分地区由非适生区变为低适生区, 河北北部和甘肃东部的中低适生区转变为高适生区, 高适生区面积增加了 $10.61 \times 10^4 \text{ km}^2$, 分布北界大约增加了 3° (图 3), 这是适生区面积增加的主要原因。

日本落叶松在 1931—1960 年期间适生区面积为 $38.15 \times 10^4 \text{ km}^2$, 高适生区面积为 $11.91 \times 10^4 \text{ km}^2$, 从 1931—1960 年到 1961—1990 年, 日本落叶松适生区的面积增加了 43.07%, 其中高适生区面积为 $7.56 \times 10^4 \text{ km}^2$, 主要增加的区域是秦岭-大巴山一带, 而辽宁东部的适生区范围则有所减小(表 3, 图 4, 图 5)。较 1961—1990 年期间, 当前气候下适生区面积进一步地增加了 $20.94 \times 10^4 \text{ km}^2$, 这些区域主要是甘肃小陇山林区、山东的泰山和沂蒙山地区以及吉林东南部和辽宁东部山地。高适生区在辽东山区呈先减少后增加的趋势, 在甘肃东南部小陇山林区显著增加, 而在四川、重庆、湖北地区则是先增加后减少的趋势。位于辽宁东部的高适生区向北移动了 2° , 位于陕西南部、湖北西部、四川北部和重庆地区的高适生区则没有明显的偏移, 但是高适生区

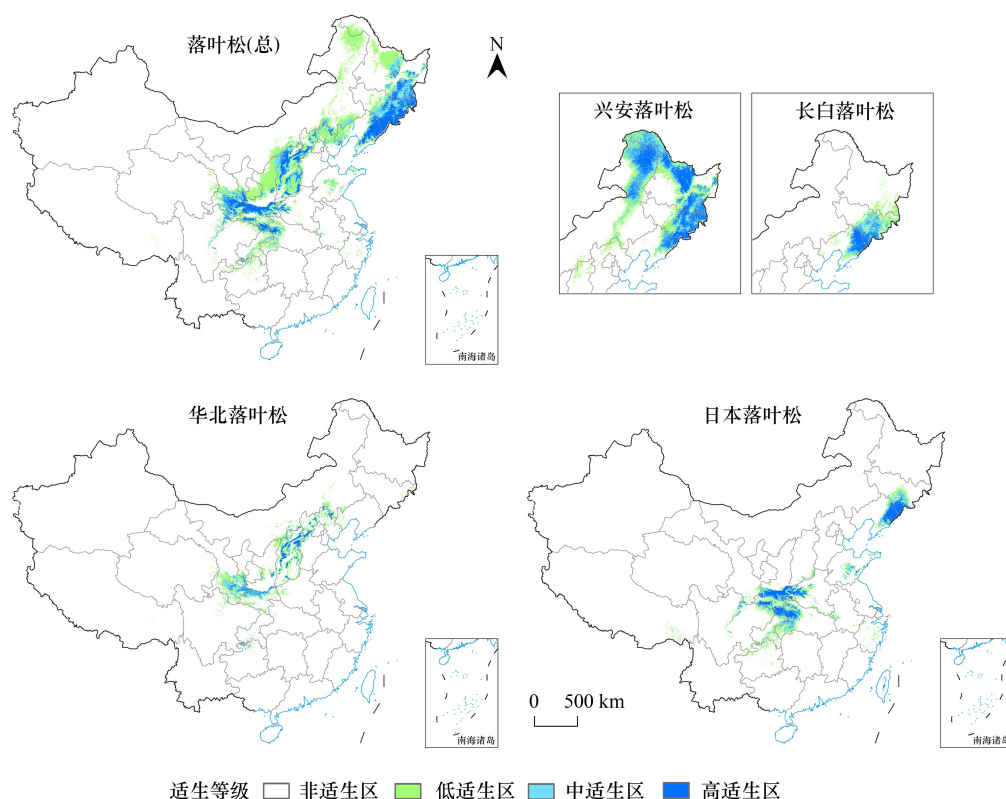


图 5 1931—1960 年期间落叶松人工林在中国的潜在适生区

Fig.5 Potential distribution areas of *Larix* plantation under the period from 1931 to 1960 in China

的分布范围却向高海拔地区集中(图 3)。

3 讨论

我国近百年来温度持续增加,东北地区的升温趋势十分明显,尤其是 20 世纪 80 年代以后升温最为剧烈。降水量的变化虽未表现出明显的趋势性,但具有一定的阶段性,1936—1959 年降水较为丰富,1974—1983 年降水则开始减少。总体上来随着气温的增加,东北地区出现暖干化的趋势^[33]。唐国利等研究了中国近百年的年均温变化趋势,发现年平均温度的上升幅度为 $(0.78 \pm 0.27) ^\circ\text{C}$ ^[34]。生长季热量不足是限制落叶松向北扩展的关键因子,因此温度的升高有助于落叶松的适生范围向北扩张,适生面积也有了大幅度提升。而兴安落叶松的适生范围基本不变,原因是随着适生区向北移动,部分兴安落叶松的适生范围移出我国北界。有类似研究表明,气候变化会导致北半球植被向高纬度地区迁移^[35]。李峰等和冷文芳等使用未来情景的气象数据同样发现落叶松适生区有向高纬移动的趋势^[36—37],这说明落叶松适生区这种向北扩展的趋势是伴随着气候变化而长期持续的。

长白落叶松耐寒、喜生长在湿凉的环境中^[38—39],本研究发现长白落叶松适生区主要集中在长白山地区,制约长白落叶松分布的主要气象因子为温度季节变化方差、年降水量和最冷季度降水量(图 6,图 7),近些年来高适生区呈现先减少后增加的趋势,长白山地区这一时期影响长白落叶松分布的年降水量也是呈现先减少后增加的趋势,高适生区减少的主要原因是在 1961—1990 年期间长白山东北部地区的年降水量减少至 600mm 以下,低于长白落叶松对年降水量需求的阈值,因此在本时期长白山北部地区的高适生区面积减少。当前长白落叶松适生区增加的主要原因是长白山地区温度和降水的增加,温度季节变化方差的减小使得适生区北部边缘地区变得适宜生存,长白山地区年降水量在 600—900mm 之间的区域也在显著增加,使得适生区

北界向北扩张,因此长白落叶松适生区的向北移动的现象是与气候变暖的趋势相适应的。兴安落叶松人工林的高适生区主要分布在我国的大、小兴安岭及部分长白山地区^[40],影响兴安落叶松分布的主要气候因子为温度季节变化方差、最湿月降水量和最湿季度平均温度(图 6,图 7),过去 90 年温度季节变化方差持续减小,且适宜其生存的温度季节变化方差的范围向高纬度移动,导致在大兴安岭地区的高适生区面积显著增加,张广才岭地区高适生区面积减小。虽然兴安落叶松适生区范围在近近年来移动幅度不大,但是适生区域内的适宜性程度发生了显著的变化,大兴安岭北部最湿月降水量增加和最湿季度平均温度的增加同样导致兴安落叶松在该区域高适生区增加。随着东北地区暖干化的持续,兴安落叶松的高适生区将持续北移^[41],导致有部分移出我国北界,这是我国兴安落叶松适生区减少的主要原因。冷文芳等模拟预测兴安落叶松适生区与气候的关系时发现,气温每上升 1℃,兴安落叶松在我国的适生区面积将减少 12%,温度对兴安落叶松分布的影响远大于降水^[19,20,37]。

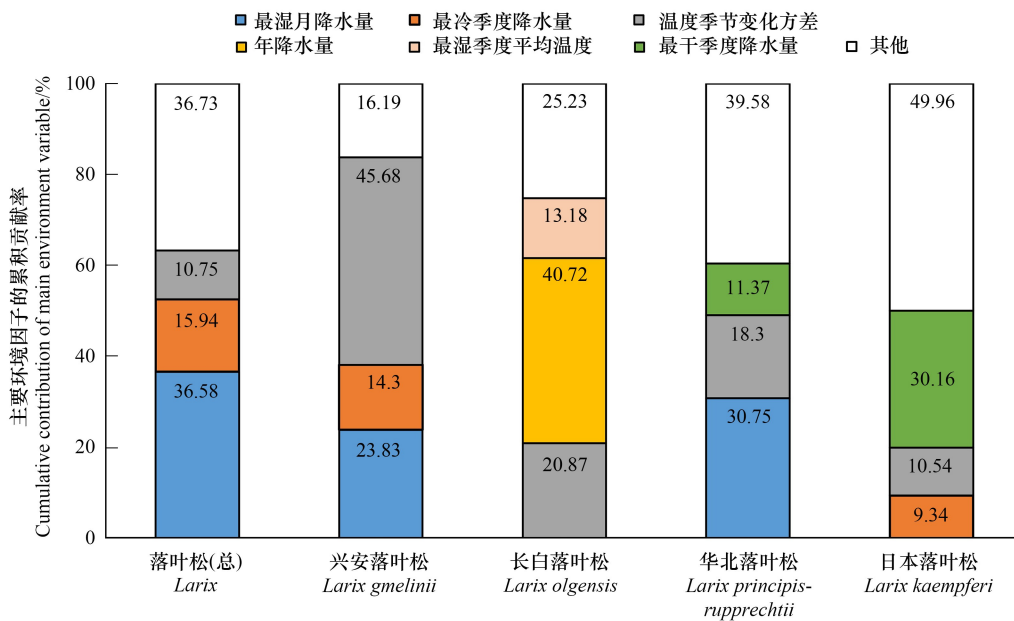


图 6 1931—1960 年至 1961—1990 年导致适生区变化的主要环境因子贡献率

Fig.6 Percent contribution of main environmental factors leading to change of suitable area from 1931—1960 to 1961—1990

最干季度降水量是制约日本落叶松人工林分布的关键要素,但影响适生区分布的其他气象因子不集中,导致它们的个体贡献率较低。原因是日本落叶松适应性强,在我国北方、中部、西部地区都有引种植^[42],导致适生区的南北跨度较大,影响因素复杂。在辽东山区高适生区呈先减少后增加的趋势,与最湿季度平均温度和最干季度降水量变化一致,导致 1961—1990 年期间辽东地区适生区减少的原因主要是最湿季度平均温度的降低和最干季度降水量的减少。1961—1990 年期间日本落叶松增加的主要原因是辽东地区北部区域的最干季度降水量显著增加,达到 40mm—120mm 的范围,满足日本落叶松的生存需求,使日本落叶松在辽东地区的适生区向东北方向迁移,面积不断增加,近 30 年来随着气候变暖的加剧,辽东地区最湿季度平均温度表现出增加的趋势,这同样能解释适生区面积的增加。除了温度和降水外,地形因素也是影响日本落叶松地理分布格局的关键因素,位于秦岭-大巴山地区的高适生区向高海拔区域收缩,这是由于该地区多为高海拔山地,地形复杂,导致该地区的日本落叶松无法向高纬度迁移,因此向高海拔区域收缩。

刘宪钊等研究发现,只考虑地形因子和气候因子时,华北落叶松主要影响因子为海拔、坡度和最湿润月的降水量^[43]。本研究同样发现海拔是影响华北落叶松分布的最重要因子,表现为华北落叶松主要分布在海拔相对较高的山区。影响华北落叶松分布最重要的气候因子为最湿月降水量(图 6、图 7),在暖干的气候趋势下,华北地区整体表现出温度升高和降水减少的趋势,但是在高海拔地区随着温度不断增加导致降水的季节

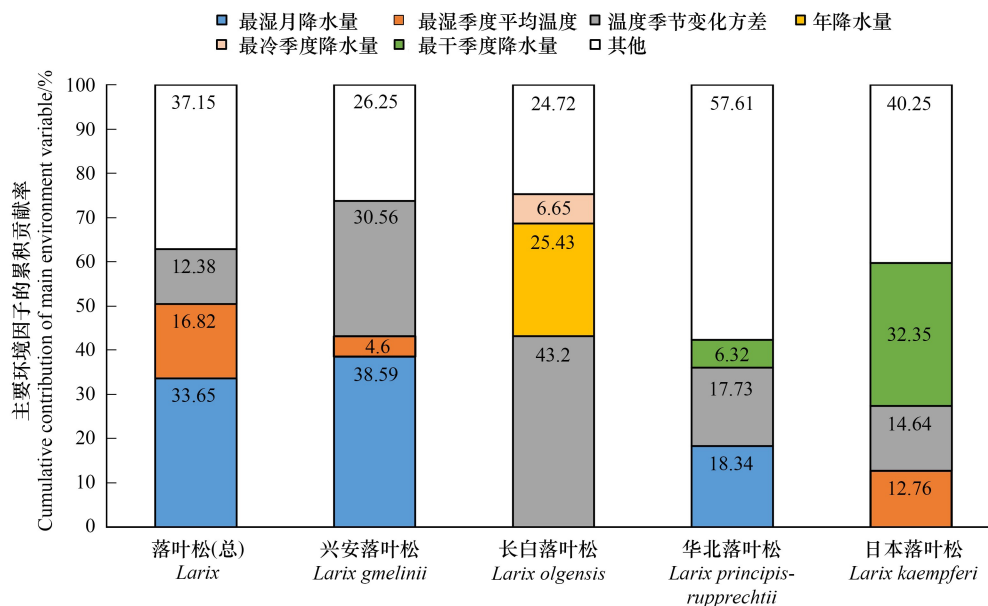


图7 1961—1990 年至 1991—2020 年导致适生区变化的主要环境因子贡献率

Fig.7 Percent contribution of main environmental factors leading to change of suitable area from 1961—1990 to 1991—2020

差异较大,最干季度降水量表现出减少的趋势,最湿月降水量却呈现出增加的趋势,导致适宜华北落叶松生存的区域增加,使得华北落叶松在河北坝上和山西太行山地区等高海拔区域高适生区的面积不断增加。由于海拔能够通过影响水热条件间接影响华北落叶松的生存,其他气象因子所占比重较低,因此气候变化对华北落叶松的影响是相对较小的。在气候变化的背景下,四种不同落叶松人工林的适生区变化规律有所不同,适生区面积变化也不一致。根据研究结果推测,华北落叶松、日本落叶松和长白落叶松可以继续扩大造林面积,但兴安落叶松应当减少在大兴安岭东麓及长白山地区的种植。

MaxEnt 模型假定物种与环境之间达到一种平衡的状态^[44],即此时的环境指标被设定为最适合该物种生存的状态,但这并不意味着物种与环境达到了事实上的最佳状态。而且植物本身由于迁移能力较差,导致有些植物不能到达适合的生境进而对模拟结果造成了一定影响。MaxEnt 模型使用 19 个气候变量做计算时,对高海拔地区的模拟结果可能会有一些偏差^[45]。尽管还存在上述不足,MaxEnt 依然是模拟物种潜在适生区最常用且可靠的方法。

4 结论

本研究使用过去 90 年的气象数据结合地形数据和落叶松人工林的地理分布数据,对中国四种主要落叶松人工林适生区的空间分布进行了模拟和空间变化分析。主要结论如下:

(1) 总体来看,影响落叶松人工林分布的主要环境因子由大到小依次为:最湿月降水量、海拔、最湿季度平均温度和温度的季节变化方差,但不同落叶松树种间的主要影响因子有较大的差异,海拔和最干季度降水量分别是华北落叶松和日本落叶松最主要的影响因子,而温度季节变化方差是长白落叶松和兴安落叶松最主要的影响因子。

(2) 落叶松人工林的适生区主要分布在我国北方地区。其中,华北落叶松主要集中在燕山、太行山脉以及秦岭等地区;日本落叶松主要集中分布在辽东地区和秦岭-大巴山地区;长白落叶松集中分布在长白山脉;而兴安落叶松集中在大兴安岭及长白山部分地区。

(3) 从 90 年的变化趋势来看,落叶松适生区的范围整体上呈现出向北移动的趋势,同时面积也在增加。其中华北落叶松和日本落叶松的适生区面积一直呈增加的趋势。长白落叶松适生区呈现先减少后增加的趋

势。兴安落叶松在近些年有适生区减少的趋势。

参考文献 (References):

- [1] 刘增力, 朴世龙, 方精云. 中国冷杉、云杉和落叶松属植物的地理分布. 地理学报, 2002, 57(5): 577-586.
- [2] Zhou X, Chen Q, Sharma R P, Wang Y H, He P, Guo J P, Lei Y C, Fu L Y. A climate sensitive mixed-effects diameter class mortality model for Prince Rupprecht larch (*Larix gmelinii* var. *principis-rupprechtii*) in northern China. Forest Ecology and Management, 2021, 491: 119091.
- [3] 方文静, 蔡琼, 朱江玲, 吉成均, 岳明, 郭卫华, 张峰, 高贤明, 唐志尧, 方精云. 华北地区落叶松林的分布、群落结构和物种多样性. 植物生态学报, 2019, 43(9): 742-752.
- [4] 陈幸良, 巨茜, 林昆伦. 中国人工林发展现状、问题与对策. 世界林业研究, 2014, 27(6): 54-59.
- [5] Morimoto J, Nakagawa K, Takano K T, Aiba M, Oguro M, Furukawa Y, Mishima Y, Ogawa K, Ito R, Takemi T, Nakamura F, Peterson C J. Comparison of vulnerability to catastrophic wind between *Abies* plantation forests and natural mixed forests in northern Japan. Forestry: An International Journal of Forest Research, 2019, 92(4): 436-443.
- [6] Elith J, Leathwick J. Species Distribution Models: Ecological Explanation and Prediction Across Space and Time. Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics, 2009, 40(1): 677-697.
- [7] Smith A B, Murphy S J, Henderson D, Erickson K D. Including imprecisely georeferenced specimens improves accuracy of species distribution models and estimates of niche breadth. Global Ecology and Biogeography, 2023, 32(3): 342-355.
- [8] Yuan H S, Wei Y L, Wang X G. Maxent modeling for predicting the potential distribution of Sanghuang, an important group of medicinal fungi in China. Fungal Ecology, 2015, 17: 140-145.
- [9] Zhang K L, Zhang Y, Jia D W, Tao J. Species Distribution Modeling of *Sassafras Tzumu* and Implications for Forest Management. Sustainability, 2020, 12(10): 4132.
- [10] 刘攀峰, 王璐, 杜庆鑫, 杜兰英. 杜仲在我国的潜在适生区估计及其生态特征分析. 生态学报, 2020, 40(16): 5674-5684.
- [11] 马松梅, 聂迎彬, 耿庆龙, 王荣学. 气候变化对蒙古扁桃适宜分布范围和空间格局的影响. 植物生态学报, 2014, 38(3): 262-269.
- [12] 李璇, 李垚, 方炎明. 基于优化的 Maxent 模型预测白栎在中国的潜在分布区. 林业科学, 2018, 54(8): 153-164.
- [13] 厉静文, 郭浩, 王雨生, 辛智鸣, 吕永军. 基于 MaxEnt 模型的胡杨潜在适生区预测. 林业科学, 2019, 55(12): 133-139.
- [14] 闫宇航, 岑云峰, 张鹏岩, 张宇, 刘欣, 李仓宇, 徐朔. 基于 MaxEnt 模型的中国马尾松分布格局及未来变化. 生态学杂志, 2019, 38(9): 2896-2901.
- [15] 贾翔, 王超, 金慧, 赵莹, 刘丽杰, 陈庆红, 李冰岩, 肖影, 尹航. 基于优化的 MaxEnt 模型评价红松适宜分布区. 生态学杂志, 2019, 38(8): 2570-2576.
- [16] 张童, 黄治昊, 彭杨靖, 王泳腾, 王萍, 王诗童, 崔国发. 基于 Maxent 模型的软枣猕猴桃在中国潜在适生区预测. 生态学报, 2020, 40(14): 4921-4928.
- [17] Xu X, Zhang H Y, Yue J J, Xie T, Xu Y, Tian Y L. Predicting Shifts in the Suitable Climatic Distribution of Walnut (*Juglans regia* L.) in China: Maximum Entropy Model Paves the Way to Forest Management. Forests, 2018, 9(3): 103.
- [18] 赵学鹏, 白学平, 李俊霞, 王丽丽, 张先亮, 陆旭, 陈振举. 气候变暖背景下不同海拔长白落叶松对气候变化的响应. 生态学杂志, 2019, 38(3): 637-647.
- [19] 杨志香, 周广胜, 殷晓洁, 贾丙瑞. 中国兴安落叶松天然林地理分布及其气候适宜性. 生态学杂志, 2014, 33(6): 1429-1436.
- [20] 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, 2022, 41(6): 1041-1049.
- [21] 申家朋, 陈东升, 洪奕丰, 孙晓梅, 张守攻. 基于 MaxEnt 模型对日本落叶松在中国潜在分布区的预测. 植物资源与环境学报, 2019, 28(3): 19-25.
- [22] Peng S Z, Ding Y X, Wen Z M, Chen Y M, Cao Y, Ren J Y. Spatiotemporal change and trend analysis of potential evapotranspiration over the Loess Plateau of China during 2011—2100. Agricultural and Forest Meteorology, 2017, 233: 183-194.
- [23] Peng S Z, Gang C C, Cao Y, Chen Y M. Assessment of climate change trends over the Loess Plateau in China from 1901 to 2100. International Journal of Climatology, 2018, 38(5): 2250-2264.
- [24] Peng S Z, Ding Y X, Liu W Z, Li Z. 1 km monthly temperature and precipitation dataset for China from 1901 to 2017. Earth System Science Data, 2019, 11(4): 1931-1946.
- [25] Ding Y X, Peng S Z. Spatiotemporal Trends and Attribution of Drought across China from 1901—2100. Sustainability, 2020, 12(2): 477.
- [26] 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.

- [27] Yi Y, Cheng X, Yang Z F, Zhang S H. Maxent modeling for predicting the potential distribution of endangered medicinal plant (*H. riparia* Lour) in Yunnan, China. *Ecological Engineering*, 2016, 92: 260-269.
- [28] Wang W, Peng W T, Liu X Y, He G, Cai Y L. Spatiotemporal Dynamics and Factors Driving the Distributions of Pine Wilt Disease-Damaged Forests in China. *Forests*, 2022, 13(2): 261.
- [29] 叶兴状, 张明珠, 赖文峰, 杨森森, 范辉华, 张国防, 陈世品, 刘宝. 基于 MaxEnt 优化模型的闽楠潜在适宜分布预测. *生态学报*, 2021, 41(20): 8135-8144.
- [30] Wan J Z, Wang C J, Han S J, Yu J H. Planning the priority protected areas of endangered orchid species in northeastern China. *Biodiversity and Conservation*, 2014, 23(6): 1395-1409.
- [31] 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.
- [32] Chen W D, Wei J, Zhu K, Lu Y T, Cai Y K, Wu Q, Huang Z X, Wang Y L. Predicting potential distribution of *Emmenopterys henryi* in Southwest China based on the Maxent model and influencing factors. *Tropical Ecology*, 2022, 63(4): 572-583.
- [33] 孙凤华, 袁健, 路爽. 东北地区近百年气候变化及突变检测. *气候与环境研究*, 2006, 11(1): 101-108.
- [34] 唐国利, 丁一汇, 王绍武, 任国玉, 刘洪滨, 张莉. 中国近百年温度曲线的对比分析. *气候变化研究进展*, 2009, 5(2): 71-78.
- [35] Parmesan C, Yohe G. A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature*, 2003, 421(6918): 37-42.
- [36] 李峰, 周广胜, 曹铭昌. 兴安落叶松地理分布对气候变化响应的模拟. *应用生态学报*, 2006, 17(12): 2255-2260.
- [37] 冷文芳, 贺红士, 布仁仓, 胡远满. 中国东北落叶松属 3 种植物潜在分布对气候变化的敏感性分析. *植物生态学报*, 2007, 31(05): 825-833.
- [38] Yu J, Liu Q J. *Larix olgensis* growth-climate response between lower and upper elevation limits: an intensive study along the eastern slope of the Changbai Mountains, northeastern China. *Journal of Forestry Research*, 2020, 31(1): 231-244.
- [39] 崔玉涛, 张启昌, 谢振财, 杨军元, 轩志龙. 长白落叶松人工林热值及其能量现存量. *生态学报*, 2016, 36(17): 5452-5458.
- [40] 彭妮, 董利虎, 李凤日. 基于可加性生物量模型的大兴安岭东部主要林型森林植被碳储量及其分配. *应用生态学报*, 2016, 27(12): 3749-3758.
- [41] 李晓娜, 贺红士, 吴志伟, 梁宇. 大兴安岭北部森林景观对气候变化的响应. *应用生态学报*, 2012, 23(12): 3227-3235.
- [42] 张晓放, 董茜, 罗明哲, 于朝龙, 吕晓亮. 日本落叶松育种研究现状及趋势. *林业科技*, 2005, 30(3): 10-11.
- [43] 刘宪钊, 韩文斌, 高瑞东, 贾俊峰, 白晋华, 徐建军, 高文强. 不同环境类型对华北落叶松分布的潜在影响. *生态学报*, 2021, 41(5): 1885-1893.
- [44] Wan J Z, Wang C J, Yu F H. Impacts of the spatial scale of climate data on the modeled distribution probabilities of invasive tree species throughout the world. *Ecological Informatics*, 2016, 36: 42-49.
- [45] Guevara L, Gerstner B E, Kass J M, Anderson R P. Toward ecologically realistic predictions of species distributions: A cross-time example from tropical montane cloud forests. *Global Change Biology*, 2018, 24(4): 1511-1522.