#### DOI: 10.5846/stxb202205141353

王晓帆,段雨萱,金露露,王崇云,彭明春,李云,王旭红,马云飞.基于优化的最大熵模型预测中国高山栎组植物的历史、现状与未来分布变化.生态学报,2023,43(16):6590-6604.

Wang X F, Duan Y X, Jin L L, Wang C Y, Peng M C, Li Y, Wang X H, Ma Y F.Prediction of historical, present and future distribution of *Quercus* sect. *Heterobalanus* based on the optimized MaxEnt model in China.Acta Ecologica Sinica, 2023, 43(16):6590-6604.

# 基于优化的最大熵模型预测中国高山栎组植物的历 史、现状与未来分布变化

王晓帆<sup>1,2</sup>,段雨萱<sup>2</sup>,金露露<sup>2</sup>,王崇云<sup>1,2,\*</sup>,彭明春<sup>1,2</sup>,李 云<sup>2</sup>,王旭红<sup>2</sup>,马云飞<sup>1,2</sup> 1云南大学生态学与地植物学研究所,昆明 650504 2云南大学生态与环境学院,昆明 650504

摘要:气候变化影响着植物物种的地理分布,预测物种潜在适生区对认识其地理分布特征及发挥其生态价值与经济价值具有重要意义。以高山栎组植物为研究对象,运用 R 语言 ENMeval 数据包调整调控倍频(RM)和特征组合(FC)优化的最大熵(MaxEnt)模型和 AreGIS 软件,基于 160 条高山栎组植物分布点记录和 22 个环境因子进行潜在适生区预测,探讨影响其地理分布的主要环境因子,同时预测其在末次间冰期(Last interglacial,LIG)、末次盛冰期(Last glacial maximum,LGM)、全新世中期(Mid Holocene,MH)、当代(Current)、2041—2060年(2050年)和 2061—2080年(2070年)3种不同 CO<sub>2</sub>浓度排放路径下潜在适 生区的空间分布格局及其质心变化趋势。结果表明:最优模型参数 RM=2.5,FC=LQHPT 时,MaxEnt 模型复杂度和过拟合程度最低,模型预测准确性极高,AUC=0.960±0.15。综合刀切法贡献率、置换贡献率和单因子响应曲线可知影响其地理分布的主要环境因子是气温季节性变动系数(bio4)、高程(den)、年降水量(bio12)和等温性(bio3),其适宜范围分别为 435—625、1792— 3978m、670—1050mm 和41.5—50.3,累计贡献率高达 81.6%,其中温度是影响高山栎组植物最重要的环境因子。当前气候条件下,高山栎组植物总适生区面积 62.37×10<sup>4</sup>km<sup>2</sup>,高适生区面积 10.47×10<sup>4</sup>km<sup>2</sup>,占总适生区面积的 16.79%,集中分布于川滇横断山地区、滇中高原北部、藏东南以及黔西部分地区。各个时期间高山栎组植物的适生区面积均有增大的趋势,但 RCP8.5 情景下面积相较于其他情景有所降低,表明全球气候变暖背景下不利于高山栎组植物的长期生长。同时,质心分析表明未来气候条件下其分布有向低海拔和低纬度迁移的趋势。

关键词:潜在适生区;气候变化;最大熵(MaxEnt)模型;高山栎组

# Prediction of historical, present and future distribution of *Quercus* sect. *Heterobalanus* based on the optimized MaxEnt model in China

WANG Xiaofan<sup>1,2</sup>, DUAN Yuxuan<sup>2</sup>, JIN Lulu<sup>2</sup>, WANG Chongyun<sup>1,2,\*</sup>, PENG Mingchun<sup>1,2</sup>, LI Yun<sup>2</sup>, WANG Xuhong<sup>2</sup>, MA Yunfei<sup>1,2</sup>

1 Institute of Ecology and Geobotany, Yunnan University, Kunming 650504, China

2 College of Ecology and Environment, Yunnan University, Kunming 650504, China

Abstract: Climate change affects the geographical distribution of plant species, and it is of great significance to predict the potential suitable areas of plant species for understanding their geographical distribution characteristics and exerting their

\* 通讯作者 Corresponding author.E-mail: cywang@ ynu.edu.cn

#本研究尚缺中国港澳台统计数据。

**基金项目:**云南省基础研究专项重大项目(202101BC070002);云南省科技厅重大项目《云南植被志》编研项目(KCS101002);云南大学科技创新 类项目(202004175)

收稿日期:2022-05-14; 网络出版日期:2023-04-13

ecological and economic values. In this study, 160 recorded occurrences and 22 environmental factors were used to predict the potential suitable areas of Quercus sect. Heterobalanus based on the MaxEnt model optimized by using ENMeval package in R 4.1.1 to adjust regularization multiplier (RM) and feature combination (FC), as well as on ArcGIS software. We probed main environmental factors affecting its geographical distribution. In addition, we predicted the spatial distribution pattern of potential suitable areas and the trend of centroid change in the Last interglacial (LIG), the Last Glacial Maximum (LGM), the Middle Holocene (MH), at present, as well as in future 2041-2060 (2050) and 2061-2080 (2070) under three different CO<sub>2</sub> emission paths. The results showed that the parameters of the optimal model were RM = 2.5, FC = LQHPT, the model complexity and overfitting were the lowest, but the prediction accuracy of the model was extremely high (AUC=0.960±0.15). Based on the contribution rate of Jackknife method, replacement contribution rate and single factor response curve, the main environmental factors affecting its geographical distribution were seasonal variation coefficient of air temperature (bio4), elevation (dem), annual precipitation (bio12), and isothermality (bio3). And their suitable ranges were 435-625 (bio4), 1792-3978m (dem), 670-1050mm (bio12) and 41.5-50.3 (bio13), respectively. The cumulative contribution rate of these four factors was as high as 81.6%. In general, temperature was the most important environmental factor affecting the plants of Quercus sect. Heterobalanus. Under the current climate conditions, the total suitable area of *Quercus* sect. *Heterobalanus* was  $62.37 \times 10^4$  km<sup>2</sup> and the high suitable area was  $10.47 \times 10^4$  km<sup>2</sup>, accounting for 16.79% of the total suitable area. It was distributed in Hengduan Mountain area of Sichuan Province and Yunnan Province. northern part of Middle Yunnan Plateau, southeast Tibet and part of western Guizhou Province. The suitable area of Quercus sect. Heterobalanus varied greatly in different times. And the currently potential suitable area was the smallest and most fragmented, which might be caused by climate change and human impacts. The potential distribution area would increase in the future, but the area under RCP 8.5 would decline compared with that under other scenarios. The results indicated that global warming was adverse to the long-term growth of Quercus sect. Heterobalanus. At the same time, the centroid analysis showed that its distribution would trend toward low altitude and move toward south under future climate conditions.

#### Key Words: potential suitable area; climate change; MaxEnt model; Quercus sect. Heterobalanus

随着人类活动强度不断加大,全球气候变暖日愈加剧<sup>[1]</sup>。植物地理分布格局与气候密切联系,并且受到 气候驱动<sup>[2-3]</sup>。气候变化已成为物种分布变化的一个日益重要的驱动因素,强烈影响物种的生态习性和地理 分布、生态系统的结构组成和功能<sup>[4-5]</sup>,从而导致生物多样性丧失和生态环境安全降低<sup>[6]</sup>。由于人类活动引 起的气候变化的持续发酵可能将导致植物物种分布区减小甚至消失<sup>[7]</sup>,因此,植物通常改变其生态分布来应 对气候变化,例如向高纬度或高海拔地区迁移,以追随适宜的环境条件<sup>[8-9]</sup>,否则,它们可能面临灭绝<sup>[10]</sup>。气 候变化和人为干扰的威胁已经导致了种群的数量下降和灭绝风险。因此,研究不同时期气候变化背景下物种 的潜在适生区分布格局变化趋势,对于制定合理的物种保护策略,实现生物多样性保护,维持人类赖以生存的 环境尤其重要。

生态位模型(Ecological niche models, ENMs)可量化物种发生与各环境变量之间的相关性,从而描述某一物种的生态位或栖息地的适宜性<sup>[11]</sup>,是一种用于解释气候等环境变量对于物种分布变化的有效工具<sup>[12]</sup>。生态位模型种类多,用途广。目前,生态位模型使用较多的有规则集遗传算法模型(GARP)<sup>[13]</sup>、生物气候分析和预测系统模型(BIOCLIM)<sup>[14]</sup>、随机森林模型(RFs)<sup>[15]</sup>、MaxEnt 模型<sup>[16]</sup>等。在这些模型中,MaxEnt 模型由于其建模直观、预测精度高、操作简便、解释力强等原因被国内外学者广泛应用在各个领域<sup>[17-18]</sup>。MaxEnt 模型预测物种潜在适生区近年来不断增加,且广泛应用在不同的群落类型中。例如 Liao 等对中国西南地区的 7 种栎类植物的潜在分布以及驱动因素进行了研究,表明温度是影响高山栎组植物最重要的环境因子<sup>[19]</sup>。王琦等对中国弧隔鼠尾草亚属(唇形科)的分布格局进行研究,其结果表明降水量、年温变化范围和海拔是影响其分布的主要环境因子<sup>[20]</sup>。高健等基于 MaxEnt 模型对槭属鸡爪槭组物种在古气候、当前和未来气候空间分布格局及动态进行了研究,其结果表明鸡爪槭组过去时期呈现北扩,而未来则呈现两端收缩趋势<sup>[21]</sup>。Liu 等

基于 MaxEnt 模型对东北地区 16 种树种在气候变化下的潜在适生区进行了研究,结果表明日变化范围、年平均气温、气温年变化范围和低温热度是影响这些树种分布的主要影响因子<sup>[22]</sup>。MaxEnt 模型取得了较好的预测效果,与实际分布区较为接近<sup>[23]</sup>。

高山栎组(Quercus sect. Heterobalanus)植物属壳斗科(Fagaceae)栎属(Quercus L.)寒温性硬叶常绿阔叶树 种,形成了分布于青藏高原东南缘和横断山地区典型的寒温性硬叶常绿阔叶林<sup>[24]</sup>,集中分布于海拔 2400— 3600m 陡峭的山峡等极端环境<sup>[25-26]</sup>。高山栎组植物的演化与扩散伴随着青藏高原的隆起抬升,其演化经历 末次冰期等极端气候,是一种古地中海特殊的古老残余植被<sup>[27]</sup>,具有重要的生态和经济价值,包括:①高山栎 组植物具有"四素同构"的作用,高山上的水汽可在其作用下重新转换为雨雪,从而维持雪线的稳定,在青藏 高原的冻圈生态学循环过程中有着重要作用<sup>[25,28]</sup>;②对青藏高原地区的氧气供应、生物多样性维持、水土保 持和碳储存等方面发挥着举足轻重的作用<sup>[29]</sup>;③高山栎组树种极强的萌生能力,可作为煤炭的替代资源,保 障了川藏农牧区几十年的薪材能源需求<sup>[28]</sup>。然而近年来由于气候变化和人类干扰加之缺乏可持续管理,该 森林景观破坏严重呈现破碎化状态,形成林地分布具有大面积的线性边界,其分布范围及原生性生境正在不 断缩小<sup>[30]</sup>。因此,高山栎组的演化、分布和扩散一直受到研究者的关注<sup>[31]</sup>,包括系统发育<sup>[32]</sup>、群落特征<sup>[33]</sup>等 方面,然而对于高山栎组植物在气候变化下的潜在分布鲜有报道。高山栎组植物作为古地中海古老植物,经 历了漫长的演化历史,基于物种分布模型预测其潜在分布区空间变化格局及分析影响其地理分布的重要环境 因子,对保护和抚育重建这一区域特有植被具有重要的科学意义。

不同气候背景不同时期物种的地理分布范围及变化趋势由于环境条件的差异,从而使得潜在分布区呈现 出一定差异性。适生区预测模拟可揭示高山栎组植物未来变化趋势及主要的环境影响因子。因此研究基于 优化的 MaxEnt 模型和 ArcGIS 软件模拟高山栎组植物从末次冰期以来即末次间冰期(the Last Interglacial, LIG)、末次盛冰期(the Last Glacial Maximum, LGM)、全新世中期(the Mid Holocene, MH)、当代(Current)、 2041—2060(2050)和 2061—2080(2070)年的地理分布和空间变化格局,以揭示影响高山栎组植物分布的关 键环境因子以及变化特征,以期为高山栎组植物的资源保护、恢复及合理利用提供参考依据。

#### 1 材料与方法

#### 1.1 数据收集与处理

研究所需高山栎组植物的分布数据主要来源于全球生物多样性信息网络数据库(GBIF, https://www.gbif.org/)、中国数字植物标本馆(CVH, http://www.cvh.ac.an/class)等信息共享平台,结合野外实地群落调查的50个分布点,初步获得分布记录414条。以物种名、经度、纬度的格式整理为.csv格式。为避免物种分布 点距离过近而引起的空间自相关影响,研究基于SDMtools工具箱在10km×10km范围内只保留一个分布点的 原则,最终得到160个高山栎组植物有效分布点(图1),保存为.csv格式用于MaxEnt模型构建。

#### 1.2 环境数据的获取与筛选

研究基于 22 个环境因子在 6 个时期,即末次间冰期、末次盛冰期、全新世中期、当代、2050s(2041—2060)、2070s(2061—2080)分别预测其分布区格局。环境数据包括 19 个生物气候因子以及 3 个地形因子。19 个生物气候因子下载于 WorldClim 数据库(http://worldclim.org)。未来气候数据选择模拟中国气候效果较好的 CCSM4 模型下典型浓度路径(Representative concentration pathways, RCPs)<sup>[34]</sup>,选取当前主流的 3 种不同浓度的排放路径(RCP2.6、RCP4.5 和 RCP8.5)来预测<sup>[35]</sup>, RCP2.6、RCP4.5 和 RCP8.5 分别代表未来低、中、高 3 种温室气体浓度排放情景。高程数据来源于地理空间数据云(http://www.gscloud.cn),坡度和坡向均由高程(dem)经 ArcGIS 10.7 重采样取得,所有环境因子经 ArcGIS 统一处理分辨率为 30″(约 1km×1km)。为避免环境因子间多重共线性造成模型的过度拟合,研究进一步根据模型训练的贡献率及各环境数据在R(4.1.1)中做 Spearman 相关分析的结果<sup>[36]</sup>,剔除相关系数高于 0.8 且贡献率小(表 1)的环境因子<sup>[37]</sup>,最终筛选出 12 个具有统计学和生物学意义的环境变量进行建模(表 2)。



#### 图1 筛选后的高山栎组分布记录



#### 表1 环境变量对高山栎组分布的重要性

$\mathbf{M}$	Table 1	The importance of	environmental	variables on th	e distribution of	Ouercus sect.	Heterobalanus
--------------	---------	-------------------	---------------	-----------------	-------------------	---------------	---------------

序号	变量	贡献率/%	置换重要性/%
Number	Variable	Percent contribution	Permutation importance
1	气温季节性变动系数 Temperature seasonality(bio4)	25.7	54.1
2	等温性 Isothermality(bio3)	18.1	4.3
3	高程 Elevation(dem)	14.5	10
4	年降水量 Annual precipitation(bio12)	12.8	0.2
5	最冷季度平均温度 Mean temperature of coldest quarter(bio11)	9.5	1
6	气温年较差 Temperature annual range(bio7)	7.3	2.9
7	最冷月份最低温度 Min temperature of coldest month(bio6)	3.8	6.3
8	最暖季度降水量 Precipitation of warmest quarter(bio18)	2.9	3.8
9	平均气温日较差 Mean diurnal range(bio2)	1.1	2.3
10	年平均温度 Annual mean temperature(bio1)	0.9	0.1
11	降水量季节性变化 Precipitation seasonality(bio15)	0.6	1.8
12	坡度 Slope	0.6	0.6
13	最干月份降水量 Precipitation of driest month(bio14)	0.4	7.8
14	最干季度平均温度 Mean temperature of driest quarter(bio9)	0.4	0.9
15	最湿季度平均温度 Mean temperature of wettest quarter(bio8)	0.4	0.6
16	坡向 Aspect	0.3	0.2
17	最冷季降水 Precipitation of coldest quarter(bio19)	0.2	0.1
18	最热月份最高温度 Max temperature of warmest month(bio5)	0.2	1.4
19	最热季度平均温度 Mean temperature of warmest quarter(bio10)	0.1	0
20	最湿月份的降水 Precipitation of wettest month(bio13)	0.1	1.5
21	最干燥季度的降水 Precipitation of driest quarter(bio17)	0.1	0.1
22	最湿季降水 Precipitation of wettest guarter(bio16)	0	0

Table 2 Importance of each dominant environment variable in Maxent model									
序号 Number	变量 Variable	贡献率/% Percent contribution	置换重要性/% Permutation importance						
			1						
1	气温季节性变动系数 Temperature seasonality(bio4)	31.1	62.4						
2	高程 Elevation(dem)	17.9	10.4						
3	年降水量 Annual precipitation(bio12)	17.2	0.9						
4	等温性 Isothermality(bio3)	15.4	4.8						
5	最干季度平均温度 Mean temperature of driest quarter(bio9)	7.9	5.3						
6	气温年较差 Temperature annual range(bio7)	5.5	1.2						
7	平均气温日较差 Mean diurnal range(bio2)	1.2	1						
8	最干月份降水量 Precipitation of driest month(bio14)	0.9	3.9						
9	坡度 Slope	0.9	0.3						
10	降水量季节性变化 Precipitation seasonality(bio15)	0.9	1.5						
11	最暖季度降水量 Precipitation of warmest quarter(bio18)	0.7	8						
12	坡向 Aspect	0.4	0.3						

表 2 MaxEnt 模型各主导环境变量的重要性

ble 2 Importance of each dominant environment variable in MaxEnt mode

#### 1.3 模型建立与优化

研究运用 ENMeval 包(R4.1.1)对 MaxEnt 模型进行调优<sup>[38]</sup>。将范围为 0.5—4、间隔为 0.5 的共 8 种调控 倍频(Regularization multiplier, RM) 与 6 个特征组合(Feature combination, FC),即:L、LQ、LQH、H、LQHP 和 LQHPT(L为线性、T 为阈值性、Q 为二次型、H 为片段化、P 为乘积型)进行参数之间的交叉组合<sup>[39]</sup>。之后在 ENMeval 包中将上述 48 种组合进行参数调测,最终选择 delta.AICc=0,即最佳参数组合进行 MaxEnt 建模<sup>[40]</sup>。 1.4 模型评估

运用 MaxEnt(V3.4.3)模型来预测高山栎组的潜在适生区分布。将当代分布点数据.csv 格式和环境数据.asc 格式文件导入软件,勾选刀切法,设置输出格式为 Logistic 形式,选取 25%的分布数据作为模型的检测数据,75%的数据作为训练数据,勾选优化后的 RM 和 FC 值,重复 10 次,其他参数设为默认值进行建模。精度检验主要采取 MaxEnt 模型输出结果的受试者工作特征曲线(Receiver operating characteristic curve,ROC)下面积 AUC 值进行评估,AUC 的取值范围为 0—1,数值越大表示预测结果的可信度越高<sup>[41]</sup>。AUC 值<0.7,预测结果差,0.7—0.8,预测结果一般,0.8—0.9,预测结果较好,>0.9,预测结果极好<sup>[42]</sup>。

# 1.5 适生区等级划分

将模型输出结果的平均值导入 ArcGIS 中,使用转换工具将其从.asc 格式转换为 Raster 栅格数据。参考 张明珠等在对长序榆(Ulmus elongata)研究中采用的分类标准<sup>[34]</sup>,即采用平均逻辑值并结合实际分布区,将 其适生区分为以下 4 个等级:P<0.2 为不适生区、0.2≤P<0.4 为低适生区、0.4≤P<0.6 为中适生区、P≥0.6 为 高适生区,后统计不同适生区的面积。

# 1.6 物种适生区空间格局变化与质心分析

参考张殷波等的方法<sup>[43]</sup>,在 ArcGIS 中将其适生区进行二值化,即分布概率<0.2 的区域设定为不适生区, 赋值为0;分布概率≥0.2 区域设定为适生区,赋值为1,得到各个时期的非适生/适生二值图矩阵,定义0—0 为不适生区,0—1 为新增适生区,1—0 为丧失适生区,1—1 为保留适生区。计算不同适生等级下高山栎组植 物在不同气候情景下与当代的面积变化、变化趋势与范围,获得其扩张、保留、收缩的面积以及地理范围。

基于上述二值图,运用 SDMtoolbox 工具箱计算模拟不同时期潜在适生区的几何中心位置变化,比较不同时期高山栎组核心适生区总体变迁趋势,反映不同时期环境变化对其分布的影响<sup>[41]</sup>。

# 2 结果与分析

#### 2.1 模型优化结果及准确性评价

MaxEnt 模型在模拟物种的潜在分布时会导致模型的过度拟合。研究调用 ENMeval 包基于物种分布点和

环境数据在 RM 和 FC 的不同组合下进行交叉验证调优。由表 3 可以看出,当模型为默认参数,即 RM=1,FC =LQHPT 时,Dealt.AICc=135.164;当 RM=2.5,FC=LQHPT 时,Dealt.AICc=0,与默认参数相比,Avg.diff.AUC 下降了约 20.6%,Mean.OR<sub>10</sub>下降了约 37.8%。表明当 RM=2.5,FC=LQHPT 时使得模型的复杂性和过拟合程 度降低,模型精度更高。因此,研究选择 RM=2.5,FC=LQHPT 做为模型的参数进行建模。经参数优化后模 拟得到受试者工作特征曲线下面积 AUC 平均值为 0.960±0.015,表明模型预测结果可信度极高。

	Tuble 5	Evaluation metrics of Ma	ixEnt model genera		
参数设置 Parameter settings	调控倍频(RM) Regularization multiplier	特征组合(FC) Feature combination	最小信息 准则 AICc Delta.AICc	训练集 AUC 与测试集 AUC 平均差值 Avg.diff.AUC	10%训练遗漏率 Mean.OR <sub>10</sub>
默认 Default	1	LQHPT	135.164	0.034	0.331
优化 Optimized	2.5	LQHPT	0	0.027	0.206

表 3	MaxEnt 模型	!ENMeval 优化评价指标	
-----	-----------	-----------------	--

Evaluation matrice of MayEnt model concreted by ENMa

RM:调控倍频 Regularization multiplier;FC:特征组合 Feature combination;AICc:Akaike 信息量准则 The akaike information criterion corrected; AUC:受试者工作特征曲线下面积 The area under the subject curve;OR<sub>10</sub>:10%训练遗漏率 10% training omission rate;LQHPT:线性特征(Linear features,L)+二次型特征(Quadratic features,Q)+片段化特征(Hinge features,H)+乘积型特征(Product features,P)+阈值性特征(Threshold features,T);Delta.AICc:最小信息准则 AICc The minimum information criterion AICc value;Avg.diff.AUC:训练集 AUC 与测试集 AUC 平均差值 Average difference between the training and testing AUC;Mean.OR<sub>10</sub>:10%训练遗漏率平均值 Mean value of 10% training omission rate

# 2.2 影响高山栎组地理分布的主要气候因子

研究通过 MaxEnt 模型输出结果并基于刀切法的正则化训练增益贡献率、置换贡献率以及单因子响应曲 线来揭示影响其生态地理分布的主导环境因子(表2、图2、图3)。从表2和图2中的贡献率和置换贡献率可 以看出,气温季节性变动系数(bio4)、高程(dem)、年降水量(bio12)、等温性(bio3)的贡献率分别为31.1%、 17.9%、17.2%、15.4%,累计贡献率高达81.6%,置换贡献率分别为62.4%、10.4%、0.9%和4.8%,累计达到了 78.5%,表明以上4个环境因子是影响高山栎组植物分布的主导环境因子。



#### 图 2 主要环境因子的刀切法评价

Fig.2 Evaluation of major environmental factors by Jackknife method

slope: 坡度; dem: 高程; bio9: 最干季度平均温度; bio7: 气温年较差; bio4: 气温季节性变动系数; bio3: 等温性; bio2: 平均气温日较差; bio18: 最 暖季度降水量; bio15: 降水量季节性变化; bio14: 最干月份降水量; bio12: 年降水量; aspect: 坡向; all: 全部变量

基于上述 4 个主导环境因子分别进行单因子建模,单因子响应曲线表征预测物种的存在概率随每个环境 变量之间的变化关系,可以清晰揭示高山栎组植物的适生区存在概率与主导环境因子之间的相关变化趋势。 通常认为存在概率大于 0.5 可视作最有利于物种的生长范围<sup>[45]</sup>。从单因子响应曲线(图 3)可知,当气温季节 性变动系数(bio4)小于 340 时,高山栎组植物存在概率几乎为 0,其存在概率随 bio4 的增加而提高,当气温季 节性变动系数为 456 时,高山栎组植物分布概率达到峰值,此时为其最适生存条件,之后随着 bio4 的继续增 大,存在概率逐渐降低,当达到 1068 时,其存在概率再次接近于 0。以存在概率大于 0.5 为最适生存范围,高 山栎组植物气温季节性变动系数(bio4)的最适生存范围为435—625。与气温季节性变动系数(bio4)类似,高山栎组存在概率随高程(dem)、年降水量(bio12)和等温性(bio3)的增加而提高,达到最适生存峰值后随高程(dem)、年降水量(bio12)和等温性(bio3)的增加而降低,最适峰值分别为3366m、805mm、48.4。高山栎组植物高程(dem)最适范围为1792—3978m,年降水量(bio12)最适范围为670—1050mm,等温性(bio3)最适范围为41.5—50.3。





Fig.3 Relationship between potential suitable areas and single factor response variables

2.3 当代气候下高山栎组的潜在适生区

由图 4 可知,高山栎组植物主要分布区范围为 25°6′32″—33°2′10″N,99°32′45″—102°39′4″E。集中分 布于我国西南地区及藏东南地区。

总适生区:高山栎组总适生区主要分布于我国的云 南省中部、北部,四川中部、西部,西藏东南部,贵州西部 少部分地区,甘肃南部少部分地区以及青海南部极少部 分地区,适宜生境总面积 62.37×10<sup>4</sup>km<sup>2</sup>。

高适生区:高山栎组植物最适宜生境主要分布于我 国云南省昭通东南部、丽江市、大理东北部少部分地区、 迪庆东部、曲靖西北部、楚雄北部少部分地区,贵州省毕 节市西部,四川省甘孜东南部、凉山、攀枝花、阿坝南部, 西藏昌都、林芝、山南少部分地区。高适生区面积 10.47 ×10<sup>4</sup>km<sup>2</sup>,占总适生区面积的 16.79%。

中适生区:高山栎组中适生区多位于高适生区周 围,主要分布在我国云南省中部的昆明市、楚雄州、昭通





市中部、曲靖市中部、大理州、怒江北部、保山东部、红河州北部;贵州省毕节市中部;四川省凉山州东北部少部 分地区、雅安北部和西南部少部分地区;西藏山南东南部分地区、林芝中部及东南部。中适生区面积 20.94× 10<sup>4</sup>km<sup>2</sup>,占总适生区面积的 33.58%。

低适生区:低适生区主要分布在我国云南省玉溪市、普洱市北部和中部、临沧东北部、保山中部、怒江南

部、文山西北部、昭通东北部;贵州毕节西部、六盘水、兴义市西部和安顺西部少部分地区;四川乐山西南部、雅 安西部、绵阳西北部、阿坝中北部、甘孜中部:西藏昌都东部少部分地区、林芝中部东南部和山南东南部少部分 地区。低适生区总面积 30.96×10<sup>4</sup>km<sup>2</sup>,占总适生区面积的 49.64%。

2.4 过去及未来高山栎组潜在适生区模拟

研究共选取6个时期来预测高山栎组的潜在分布。从表4和图5可以看出,从末次间冰期到当代,高山 栎组总适生区从 68.90×10<sup>4</sup>km<sup>2</sup>(LIG) 扩大到 73.08×10<sup>4</sup>km<sup>2</sup>(LGM), 再缩小到 68.31×10<sup>4</sup>km<sup>2</sup>(MH), 潜在总适 生区面积在末次盛冰期达到最大,呈现先增加后减小单峰趋势。且其高适生区和低适生区呈现相同的变化趋 势。中适生区则呈现逐渐降低的趋势。

	Table 4	Areas of suit	able zone of Q	uercus sect	. Heteroba	<i>lanus</i> in di	ifferent per	riods			
时期	末次间 冰期 LIG	末次盛 冰期 LGM	全新世 中期 MH	当代	_	2050s			2070s		
Period	Last interglacial	Last glacial maximum	中朔 MH Mid holocene	Current	RCP2.6	RCP4.5	RCP8.5	RCP2.6	RCP4.5	RCP8.5	
低适生区 Low suitable zone	29.58	32.86	29.30	30.96	33.35	31.49	29.34	34.10	31.76	31.37	
中适生区 Medium suitable zone	26.04	24.87	24.26	20.94	22.56	23.87	25.71	26.04	25.40	26.47	
高适生区 High suitable zone	13.28	15.35	14.75	10.47	13.92	14.09	15.93	13.43	13.13	15.64	
总适生区 Total suitable zone	68.90	73.08	68.31	62.37	69.83	69.45	70.98	73.57	70.29	73.48	

表 4 不同时期高山栎组适生区面积 $/(\times 10^4 \text{km}^2)$	
--	--

LIG:末次间冰期 Last interglacial; LCM:末次盛冰期 Last Glacial Maximum; MH:全新世中期 Mid Holocene; RCP:典型浓度路径 Representative concentration pathways;RCP2.6:温室气体低浓度排放情景 Low concentration greenhouse gas emission scenario;RCP4.5:温室气体中浓度排放情景 Medium concentration greenhouse gas emission scenario; RCP8.5: 温室气体高浓度排放情景 High concentration greenhouse gas emission scenario

从表 4 及图 5 可以看出,从当代到未来,则呈现面积逐步增大的趋势。2050 年三种情景下,总适生区面 积都在 69×10<sup>4</sup>km<sup>2</sup>以上。其中 2050sRCP2.6 情景下,总适生区面积 69.83×10<sup>4</sup>km<sup>2</sup>,高适生区面积 13.92×10<sup>4</sup> km<sup>2</sup>,相较于当代分别增加7.46×10<sup>4</sup>km<sup>2</sup>、3.45×10<sup>4</sup>km<sup>2</sup>;2050sRCP4.5 情景下,总适生区面积为69.45×10<sup>4</sup>km<sup>2</sup>, 高适生区面积 14.09×10<sup>4</sup>km<sup>2</sup>,相较于当代分别增加 7.08×10<sup>4</sup>km<sup>2</sup>、3.62×10<sup>4</sup>km<sup>2</sup>;2050sRCP8.5 情景下,总适生 区面积 70.98×10<sup>4</sup>km<sup>2</sup>,高适生区 15.93×10<sup>4</sup>km<sup>2</sup>,相较于当代分别增加 8.61×10<sup>4</sup>km<sup>2</sup>、5.46×10<sup>4</sup>km<sup>2</sup>。2070 年三 种不同的气候情景下,总适生区面积都在70×10<sup>4</sup>km<sup>2</sup>以上。其中2070sRCP2.6 情景下,总适生区面积73.57× 10<sup>4</sup>km<sup>2</sup>,高适生区面积 13.43×10<sup>4</sup>km<sup>2</sup>,相较于当代分别增加 11.2×10<sup>4</sup>km<sup>2</sup>、2.96×10<sup>4</sup>km<sup>2</sup>。2070sRCP4.5 情景 下,总适生区面积为70.29×10<sup>4</sup>km<sup>2</sup>,高适生区面积13.13×10<sup>4</sup>km<sup>2</sup>,相较于当代分别增加7.92×10<sup>4</sup>km<sup>2</sup>和2.66× 10<sup>4</sup>km<sup>2</sup>。2070sRCP8.5 情景下,总适生区面积为 73.48×10<sup>4</sup>km<sup>2</sup>,高适生区面积 15.64×10<sup>4</sup>km<sup>2</sup>。总体来看未来 两个时期不同情景相较于当代均有增加趋势,但各个时期内可看出高浓度排放路径相较于低浓度排放路径潜 在适生区面积有降低趋势。

由图 5 可以看出,高山栎组最适分布区在不同时期有不同程度的差异,但主要分布在滇东北药山,滇西北 白马雪山、浪都山、梅里雪山,云南、四川、西藏三省交界处的横断山脉,西藏东南部念青唐古拉山脉、唐古拉山 脉以及巴彦喀拉山脉等山峡部分地区。另外,其潜在分布区在过去三个时期比较集中,而在当代可能由于气 候变化以及人类干扰等影响使得潜在地理分布区则呈现破碎化斑块状态,在未来两个时期其适生区斑块破碎 化态势有所缓和。

2.5 高山栎组潜在适生区空间格局变化

从表5和图6可以看出,与当代相比,从末次间冰期到全新世中期,高山栎组适生区面积空间格局呈现先 增加后减小的趋势。末次间冰期新增面积为14.30×10<sup>4</sup>km<sup>2</sup>,丧失面积7.77×10<sup>4</sup>km<sup>2</sup>,其适生区增加率和丧失 率分别为 22.93%和 12.45%,此时期面积新增地区主要集中在云南中部元江、红河、普洱,西藏林芝东南部等



适生等级 🗀 不适生区 📟 低适生区 📁 中适生区 💻 高适生区

800 km

#### 图 5 不同时期高山栎组潜在适生区预测

#### Fig.5 Prediction of potential suitable areas of Quercus sect. Heterobalanus in different periods

地区,其丧失区主要集中在甘肃南部成县,陕西秦岭部分地区,西藏西南部等地区。末次盛冰期新增面积最大,为18.54×10<sup>4</sup>km<sup>2</sup>,新增率为29.73%,但丧失面积也最大,为7.79×10<sup>4</sup>km<sup>2</sup>,丧失率为12.49%,总体变化率也最大,为17.24%。表明在末次盛冰期寒冷的气候条件下,高山栎组适生区面积发生大的变迁。模型预测新增的面积主要集中在云南、广西、贵州三省交界大娄山地区以及甘肃南部祁连山,此地区独特地势可能成为高山栎组适宜生长的避难所,而丧失区主要集中在云南中部海拔为1000—1500m地区以及秦岭地区。全新世中期面积增加率和丧失率最小,保留区面积相对较大,为55.04×10<sup>4</sup>km<sup>2</sup>。主要丧失区在甘肃南部祁连山地区。

与当代相比,未来 6 种不同的气候情景下,2070sRCP2.6 和 2070sRCP8.5 两种情景下新增面积最大,分别为 16.06×10<sup>4</sup>km<sup>2</sup>、16.76×10<sup>4</sup>km<sup>2</sup>,新增率分别达到 25.75%和 26.87%,新增区域主要集中在云南、广西以及贵州交界处,甘肃南部和藏东南地区。丧失面积最小,仅为 4.82×10<sup>4</sup>km<sup>2</sup>和 5.62×10<sup>4</sup>km<sup>2</sup>,丧失率为 7.73%和 9.01%。其总体变化率也最大,分别达到 18.02%和 17.87%。2050sRCP2.6 和 2050sRCP8.5 这两个情景下新增区面积分别 13.63×10<sup>4</sup>km<sup>2</sup>和 14.12×10<sup>4</sup>km<sup>2</sup>,新增率分别为 21.85%和 22.64%,丧失区面积分别为 6.13×10<sup>4</sup>km<sup>2</sup>和 5.47×10<sup>4</sup>km<sup>2</sup>,丧失率分别为 9.83%和 8.33%。2050sRCP4.5 和 2070sRCP4.5 两种情景下丧失面积最大,分别为 6.67×10<sup>4</sup>km<sup>2</sup>和 6.94×10<sup>4</sup>km<sup>2</sup>,丧失率分别达到 10.69%和 11.13%,丧失区域主要集中在贵州省黔东南地

区,陕西南部秦岭部分地区,云南省保山、德宏等地以及甘肃西南部分地区。其总适生区面积变化率最小,分别为11.42%和12.33%,表明这两个时期气候变化较小,对于高山栎组适生区影响不大。

Tuble 5	Sultable dis	the second se	creas secu II	cici obulunus u	nuer unterent	ennate enange	scenarios		
中十世日		面积 Area/(	$\times 10^{4} \text{km}^{2}$ )		 变化率 Charge rate/%				
Period	增加 Increase	保留 Reserved	丧失 Lost	变化 Change	增加 Increase	保留 Reserved	丧失 Lost	变化 Change	
LIG	14.30	54.61	7.77	6.53	22.93	86.78	12.45	10.47	
LGM	18.54	54.57	7.79	10.75	29.73	87.49	12.49	17.24	
MH	13.27	55.04	7.29	5.79	21.28	88.25	11.69	9.28	
2050sRCP2.6	13.63	56.20	6.13	7.50	21.85	90.11	9.83	12.03	
2050sRCP4.5	13.79	55.66	6.67	7.12	22.11	89.24	10.69	11.42	
2050sRCP8.5	14.12	56.86	5.47	8.65	22.64	91.17	8.77	13.87	
2070sRCP2.6	16.06	57.51	4.82	11.24	25.75	92.21	7.73	18.02	
2070sRCP4.5	14.90	55.39	6.94	7.96	23.89	88.81	11.13	12.33	
2070sRCP8.5	16.76	56.71	5.62	11.14	26.87	90.93	9.01	17.87	

表 5 不同气候情景下高山栎组适生区空间变化 Table 5 Suitable distribution of *Ouercus* sect. *Heterobalanus* under different climate change scenarios



图 6 不同气候情景下高山栎组适生区空间格局变化

Fig.6 Suitable distribution changes of Quercus sect. Heterobalanus under different climate change scenarios

总体来看,未来气候情景下,高山栎组潜在分布适生区集中性增强,破碎化程度降低,其分布丧失区主要

集中在秦岭地区,云南西部德宏以及西藏西南部分地区,增加区主要向云南、贵州、广西三省交界处以及甘肃 南部祁连山脉部分地区扩张,表明这些地区可能是其在未来格局变化的敏感区,应予以重视。

# 2.6 适宜生境质心的转移

研究将高山栎组潜在适生分布区以几何中心点来定义,以此方式来模拟在不同时期气候情景下质心迁移 变化<sup>[43]</sup>。从表 6 和图 7 可以看出,末次间冰期(LIG)相较于当代质心位置偏南,迁移距离 4.945km;末次盛冰 期(LGM)质心位于当代的东北部,相对于当代迁移 6.936km,且相对于其他时期与末次间冰期相距最远,这也 间接表明从末次间冰期到末次盛冰期气候变化明显。全新世中期质心位于当代的东南部,与未来气候情景下 质心位置相近,表明未来由 CO<sub>2</sub>增加引起的气候变暖与全新世增温结果相似<sup>[46]</sup>,迁移距离为 3.629km。从末 次间冰期到当代,总体呈现出先向东北迁移,然后向西南,最后向西北迁移的趋势,且当代海拔相较于过去三 个时期最高,为 3955m。2050 年相较于当代质心向东南迁移,而 2070 年则在 2050 年的基础上继续向东南迁 移,2070sRCP8.5 情景下质心相较于当代最远,为 5.908km。2050sRCP2.6 情景下海拔较当代升高,2050 年其 他气候情景与 2070 年三种气候情景海拔相较于当代有不同程度的降低。

	从 6 叶门前为16 山小坦红-7夜次74夜文化运为										
	Table 6	Alternat	ional trends	of longitude	latitude and	l altitude of	Quercus sect	. Heterobalar	<i>us</i> in differe	ent periods	
项目		末次间	末次盛	全新世	当代	2050s	2050s	2050s	2070s	2070s	2070s
Index		冰期 LIG	冰期 LGM	中期 MH	Current	RCP2.6	RCP4.5	RCP8.5	RCP2.6	RCP4.5	RCP8.5
经度 Longitude/(	°)	100.68	101.26	100.90	100.57	100.92	100.86	100.88	100.89	100.93	101.08
纬度 Latitude/(°	)	23.94	28.55	28.20	28.37	28.23	28.15	28.26	28.09	28.20	28.08
高程 Elevation/m		3717	3495	3426	3955	4131	2366	3261	3178	3073	3157

丰6 不同时期享山挺知经往度及海拔变化药热



图 7 不同时期气候情景下高山栎组适生区质心迁移位置/km

 Fig.7
 Location of centroid shift of suitable areas of *Quercus* sect. *Heterobalanus* under different climate scenarios in different periods

 图中质心点旁的数字表示该点位置相对于当前质心点的距离

#### 3 讨论

#### 3.1 影响高山栎组分布的主导环境因子

MaxEnt模型已经成为生态学、保护生物学以及进化生态学研究的一个重要工具<sup>[47]</sup>。研究根据 MaxEnt 模型预测高山栎组植物潜在分布格局。通过刀切法训练增益、贡献率、单因子响应曲线揭示出影响高山栎组 植物最主要的环境因子是气温季节性变动系数(bio4)、高程(dem)、年降水量(bio12)和等温性(bio3)。其中 气温季节性变动系数(bio4)对高山栎组植物影响最大。由此可见,温度是影响高山栎组植物分布最重要的环 境因子,其次为高程(dem)和降水量。

43 卷

植物在区域尺度上的地理分布主要受气候的制约,其中水热条件起主导作用。Liao 等在对中国西南横断 山地区高山栎组 7 种植物的潜在分布及驱动因素研究中表明温度季节性是影响高山栎组植物最重要的影响 因子<sup>[19]</sup>,与研究结果完全吻合。Yang 等在对喜马拉雅东部和横断山地区常绿硬叶栎的潜在分布进行研究 时,表明温度是影响其大规模分布的主要因素,降水是其次因素<sup>[48]</sup>。由此可见温度相关变量对高山栎组的影 响大于水分相关变量的影响。青藏高原和横断山区独特的地理和气候条件,受东亚和西南季风的影响导致湿 度较大,使得高山低温的环境比干旱更有利的控制着高山植物<sup>[49]</sup>。植物必须在一定的温度范围内才能进行 光合作用和呼吸作用,并且每种植物正常生长都需要一个最适宜温度阈值<sup>[50]</sup>。过低的温度可能会导致植物 遭受冰冻和霜冻伤害,从而严重抑制它们的生长,例如通过膜损伤和光合作用减少<sup>[51]</sup>。高山栎组植物是青藏 高原横断山脉的典型类群<sup>[52]</sup>,其分布对于环境具有广泛的适应性,形态学的研究也表明高山栎组植物一片具 有很多与防寒保水有密切关系的生态特征,如叶片厚的角质层、被毛、具复表皮、木质化的表皮细胞壁和角质 层以及较低的气孔密度等,这些生理生态特征共同提高了它们对于干冷气候的适应性,以使其适应高山环 境<sup>[33]</sup>。其次为高程(dem),高程主要通过间接影响温度及降水影响物种分布格局<sup>[45]</sup>。通过单因子响应曲线 可知适宜高山栎组植物生长的高程范围为 1792—3978m,这与周浙昆等关于高山栎组演化的研究结果 类似<sup>[25]</sup>。

3.2 高山栎组植物潜在适生区空间分布格局变化及质心分析

了解气候变化背景下物种潜在分布格局的变化,对于衡量气候变化对物种的影响和制定保护策略以维持 生态平衡至关重要<sup>[54]</sup>。不同物种的分布受气候变化的影响不同。研究运用 MaxEnt 模型和 AreGIS 软件对高 山栎组植物不同时期的潜在地理分布进行模拟。揭示出高山栎组植物分布范围在 25°6′32″—33°2′10″N,99° 32′45″—102°39′4″E 之间,这与 Liu 基于模型与实地调查的结果基本一致<sup>[55]</sup>,表明研究基于优化的 MaxEnt 模 型对高山栎组植物模拟精度高、效果好。气候是决定物种生存分布的最重要的因素,植物的分布特征是对气 候最直接的反应<sup>[56]</sup>。研究从地理适生区分布图中可以看出,高山栎组植物主要分布在沿山脉走向的山峡中, 这与 Liao 等的研究结果相吻合<sup>[19]</sup>。从末次间冰期到当代,其分布适生区面积呈现减小的趋势,末次盛冰期面 积达到最大,高山栎组分布区在此时期发生了一定的扩张,这与叶利奇等对于横断山珙桐[57]的研究相符。推 测这可能是因为喜马拉雅山脉的抬升阻挡了暖湿的印度洋气流,从而使得横断山地区变得寒冷而干燥,由于 高山栎组植物特殊的生物学及生理生态适应机制,即使面对高寒的气候环境,对其影响也比较小<sup>[38]</sup>,且此前 的研究也发现,高山栎组植物具有相似的耐寒耐旱能力<sup>[48]</sup>。此外,在末次间冰期、末次盛冰期和全新世中期, 高山栎组潜在适生区集中性强,而在当代,其潜在适生区斑块破碎化严重,这与张明珠<sup>[34]</sup>在对长序榆的研究 结果相似,推测这可能是由于当代能源消耗量增加、CO,排放量增大、砍伐、开荒等人类活动加剧的生态破碎 化有关<sup>[59]</sup>。在未来6个时期,高山栎组植物潜在适生区相较于当代在不同的气候情景下均有不同程度增加, 可能高山栎组植物可以较好的适应未来气候条件。但在未来的分布格局中,2050s和 2070s低浓度排放情景 丧失率较小,而高浓度排放情景丧失率较大,推测可能是由于未来气候条件下,高浓度排放情景由于气温和降 水变化剧烈且不规律,极端事件多,从而对高山栎组植物影响较大,导致生境破碎化加剧<sup>[60-61]</sup>。因此,我们的 结果也表明,在未来全球气候变暖的大背景下,高山栎组植物将面临生存风险。

质心分析结果表明从末次间冰期到当代,其质心表现为东北—西南—西北的迁移趋势。相较于当代,未 来质心向东南迁移。海拔整体表现为先升高再降低的趋势,且在当代最高。相关研究表明未来气候情景下, 随着全球气候变暖,绝大多数动植物有着向高纬度及高海拔的趋势发展<sup>[62]</sup>。研究预测的潜在分布区质心则 有着相反的趋势,即向低纬度和低海拔迁移的趋势。其西北方向分布区生境适应性在温暖气候将降低,分布 西北界明显受到环境的限制<sup>[63]</sup>。历史上高山栎组植物随地势抬升逐步适应高山环境,未来气候变化中也可 能向低海拔迁移扩散。同时,物种潜在地理分布并非仅局限于气候和地形因素,气候复杂性并不仅仅涉及到 温度和降水,同时还影响到光照辐射强度,土壤 C 循环,臭氧层变化等;同时竞争、繁殖等生物因素、人类活动 以及其他非生物因素物理障碍也会对植物生长产生影响<sup>[64]</sup>。因此,在未来的研究中可以综合植物本身的生

#### 理生化作用、生物之间的相互作用、生态系统变化以及人为因素等做出精准预测,以提高模型的精确度。

### 4 结论

研究基于 ENMeval 包优化的 MaxEnt 模型预测了高山栎组植物在过去 3 个时期,当代以及未来 6 种不同 的气候情景下潜在适生区以及分布格局。

(1)高山栎组植物在当前气候条件下潜在适生区面积 62.37×10<sup>4</sup>km<sup>2</sup>,占中国国土面积的 6.5%,主要分布 在我国的横断山脉及西藏东南部沿山脉走向的念青唐古拉山脉、唐古拉山脉以及巴彦喀拉山脉等山峡地区。

(2) 气温季节性变动系数(bio4)、高程(dem)、年降水量(bio12)和等温性(bio3)是影响高山栎组植物分布的主导因子,高山栎组植物最适生存概率出现在气温季节性变动系数(bio4)为435—625、高程(dem)1792—3978m、年降水量(bio12)670—1050mm、等温性(bio3)41.5—50.3。且气温季节性变动系数(bio4)是影响高山栎组植物最重要的环境因子。

(3) 历史时期高山栎组潜在适生区分布较为集中,当代破碎化严重,未来三个时期不同代表性排放浓度路径下其适生区均有不同程度的扩张,尤其在 RCP2.6 排放情景下扩增面积最大。但是高浓度排放路径 RCP8.5 情景短期内虽有利于高山栎组植物扩增,但是长远来看并不利于其生长发育。从质心变化来看,随着未来气候变化,高山栎组植物的质心由高纬度向东南部等低纬度扩散,从高海拔向低海拔迁移。

(4) 未来气候情景下,虽有利于高山栎组植物生长发育。但是人类活动也不断加剧,代表性 CO<sub>2</sub>浓度排放也受到国家碳中和调控政策的影响,因此其在未来如何发展变化也将呈现一定的不确定性。当前气候条件下,高山栎组分布区零星分散,破碎化程度高,人类干扰程度大。因此,就其长远发展,应减少人为干扰。对于原生性群落,要针对不同情况加以保护,并通过植被抚育以增加其分布范围,充分地发挥其生态效益与经济效益。

#### 参考文献(References):

- Klein T, Anderegg W R L. A vast increase in heat exposure in the 21st century is driven by global warming and urban population growth. Sustainable Cities and Society, 2021, 73: 103098.
- [2] Alberto F J, Aitken S N, Alía R, González-Martínez S C, Hänninen H, Kremer A, Lefèvre F, Lenormand T, Yeaman S, Whetten R, Savolainen O. Potential for evolutionary responses to climate change evidence from tree populations. Global Change Biology, 2013, 19(6): 1645-1661.
- [3] Vindhya P T, Raj K V, Klaus V G. Climate change effects in the Western Himalayan ecosystems of India: evidence and strategies. Forest Ecosystems. 森林生态系统: 英文版, 2017, 4(3): 232-240.
- [4] Scholze M, Knorr W, Arnell N W, Prentice I C. A climate-change risk analysis for world ecosystems. PNAS, 2006, 103(35): 13116-13120.
- [5] Vermeiren P, Reichert P, Schuwirth N. Integrating uncertain prior knowledge regarding ecological preferences into multi-species distribution models: effects of model complexity on predictive performance. Ecological Modelling, 2020, 420: 108956.
- [6] Descombes P, Wisz M S, Leprieur F, Parravicini V, Heine C, Olsen S M, Swingedouw D, Kulbicki M, Mouillot D, Pellissier L. Forecasted coral reef decline in marine biodiversity hotspots under climate change. Global Change Biology, 2015, 21(7): 2479-2487.
- [7] 刘洋,张健,杨万勤.高山生物多样性对气候变化响应的研究进展.生物多样性,2009,17(1):88-96.
- [8] Chen I C, Hill J K, Ohlemüller R, Roy D B, Thomas C D. Rapid range shifts of species associated with high levels of climate warming. Science, 2011, 333(6045): 1024-1026.
- [9] Lehikoinen A, Virkkala R. North by north-west: climate change and directions of density shifts in birds. Global Change Biology, 2016, 22(3): 1121-1129.
- [10] McLaughlin J F, Hellmann J J, Boggs C L, Ehrlich P R. Climate change hastens population extinctions. PNAS, 2002, 99(9): 6070-6074.
- [11] Guisan A, Zimmermann N E. Predictive habitat distribution models in ecology. Ecological Modelling, 2000, 135(2/3): 147-186.
- [12] Zimmermann N E, Edwards T C Jr, Graham C H, Pearman P B, Svenning J C. New trends in species distribution modelling. Ecography, 2010, 33 (6): 985-989.
- [13] Haase C G, Yang A N, McNyset K M, Blackburn J K. GARPTools: R software for data preparation and model evaluation of GARP models. Ecography, 2021, 44(12): 1790-1796.
- [14] Semwal D P, Pandey A, Gore P G, Ahlawat S P, Yadav S K, Kumar A. Habitat prediction mapping using BioClim model for prioritizing

6603

germplasm collection and conservation of an aquatic cash crop 'makhana' (Euryale *ferox* Salisb.) in India. Genetic Resources and Crop Evolution, 2021, 68(8): 3445-3456.

- [15] Ma R M, Ban J, Wang Q, Zhang Y Y, Yang Y, Li S S, Shi W J, Zhou Z, Zang J W, Li T T. Full-coverage 1 km daily ambient PM<sub>2.5</sub> and O<sub>3</sub> concentrations of China in 2005 2017 based on a multi-variable random forest model. Earth System Science Data, 2022, 14(2): 943-954.
- [16] Zhou Y C, Zhang Z X, Zhu B, Cheng X F, Yang L, Gao M K, Kong R. MaxEnt modeling based on CMIP6 models to project potential suitable zones for *Cunninghamia lanceolata* in China. Forests, 2021, 12(6): 752.
- [17] Fuller D O, Ahumada M L, Quiñones M L, Herrera S, Beier J C. Near-present and future distribution of Anopheles albimanus in Mesoamerica and the Caribbean Basin modeled with climate and topographic data. International Journal of Health Geographics, 2012, 11(1): 1-12.
- [18] Wang T X, Zhang Z Y, Liu L, Li Z Q, Wang P Y, Xu L P, Zhao G N, Tian H, Kang Z W, Chen H J, Zhang X Y. Simulation of the potential distribution of the glacier based on maximum entropy model in the Tianshan Mountains, China. Water, 2021, 13(11): 1541.
- [19] Liao Z Y, Nobis M P, Xiong Q L, Tian X L, Wu X G, Pan K W, Zhang A P, Wang Y, Zhang L. Potential distributions of seven sympatric sclerophyllous oak species in Southwest China depend on climatic, non-climatic, and independent spatial drivers. Annals of Forest Science, 2021, 78(1): 1-22.
- [20] 王琦,魏宇昆,黄艳波.中国弧隔鼠尾草亚属(唇形科)的分布格局.生态学报,2015,35(5):1470-1479.
- [21] 高健, 赵辉. 基于 MaxEnt 模型评估槭属鸡爪槭组物种的空间分布. 西北林学院学报, 2021, 36(1): 163-167, 265.
- [22] Liu D, Lei X D, Gao W Q, Guo H, Xie Y S, Fu L Y, Lei Y C, Li Y T, Zhang Z L, Tang S Z. Mapping the potential distribution suitability of 16 tree species under climate change in northeastern China using Maxent modelling. Journal of Forestry Research, 2022, 33(6): 1739-1750.
- [23] 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.
- [24] 杨钦周. 中国-喜马拉雅地区硬叶栎林的特点与分类. 植物生态学与地植物学学报, 1990, 14(3): 197-211.
- [25] 周浙昆,杨青松,夏珂. 栎属高山栎组植物化石推测青藏高原的隆起. 科学通报, 2007, 52(3): 249-257.
- [26] Zhang S B, Zhou Z K, Hu H, Xu K, Yan N, Li S Y. Photosynthetic performances of *Quercus pannosa* vary with altitude in the Hengduan Mountains, southwest China. Forest Ecology and Management, 2005, 212(1/2/3): 291-301.
- [27] 徐仁,陶君容,孙湘君.希夏邦马峰高山栎化石层的发现及其在植物学和地质学上的意义. Journal of Integrative Plant Biology, 1973, 15 (1): 103-119.
- [28] 彭焱松,陈丽,李建强.中国栎属植物的数量分类研究.武汉植物学研究,2007,25(2):149-157.
- [29] Lu L M, Mao L F, Yang T, Ye J F, Liu B, Li H L, Sun M, Miller J T, Mathews S, Hu H H, Niu Y T, Peng D X, Chen Y H, Smith S A, Chen M, Xiang K L, Le C T, Dang V C, Lu A M, Soltis P S, Soltis D E, Li J H, Chen Z D. Evolutionary history of the angiosperm flora of China. Nature, 2018, 554(7691): 234-238.
- [30] Súdlo J, Vítková M, Pergl J, Pyšek P. Towards site-specific management of invasive alien trees based on the assessment of their impacts: the case of *Robinia pseudoacacia*. NeoBiota, 2017, 35(35): 1-34.
- [31] 周浙昆, 普春霞, 陈文允. 青藏高原隆起和高山栎组(壳斗科)分布的关系. 地球科学进展, 2003, 18(6): 884-890.
- [32] 巨苗苗. 基于 SLAF-seq 技术的高山栎组植物系统发育和群体遗传学研究[D]. 西安: 西北大学, 2020.
- [33] 杨朗生,刘兴良,刘世荣,潘红丽,冯秋红,李迈和.卧龙巴郎山川滇高山栎群落植物生活型海拔梯度特征.生态学报,2017,37(21): 7170-7180.
- [34] 张明珠, 叶兴状, 李佳慧, 刘益鹏, 陈世品, 刘宝. 气候变化情景下长序榆在中国的潜在适生区预测. 生态学杂志, 2021, 40(12): 3822-3835.
- [35] Prieto-Torres D A, Navarro-Sigüenza A G, Santiago-Alarcon D, Rojas-Soto O R. Response of the endangered tropical dry forests to climate change and the role of Mexican Protected Areas for their conservation. Global Change Biology, 2016, 22(1): 364-379.
- [36] Ranjitkar S, Xu J C, Shrestha K K, Kindt R. Ensemble forecast of climate suitability for the Trans-Himalayan Nyctaginaceae species. Ecological Modelling, 2014, 282: 18-24.
- [37] 潘浪波,段伟,黄有军.基于 MaxEnt 模型预测薄壳山核桃在中国的种植区.浙江农林大学学报,2022,39(1):76-83.
- [38] Muscarella R, Galante P J, Soley-Guardia M, Boria R A, Kass J, 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 & Evolution, 2014, 5 (11):1198-1205.
- [39] Phillips S J, Anderson R P, Dudík M, Schapire R E, Blair M E. Opening the black box: an open-source release of Maxent. Ecography, 2017, 40 (7): 887-893.
- [40] Warren D L, Seifert S N. Ecological niche modeling in Maxent: the importance of model complexity and the performance of model selection criteria. Ecological Applications, 2011, 21(2): 335-342.
- [41] Porfirio L L, Harris R M B, Lefroy E C, Hugh S, Gould S F, Lee G, Bindoff N L, MacKey B. Improving the use of species distribution models in

conservation planning and management under climate change. PLoS One, 2014, 9(11): e113749.

- [42] Ren Q, Wu D T, Wu C P, Wang Z G, Jiao J J, Jiang B, Zhu J R, Huang Y J, Li T T, Yuan W G. Modeling the potential distribution of Machilus thunbergii under the climate change patterns in China. Open Journal of Forestry, 2020, 10(2): 217-231.
- [43] 张殷波,刘彦岚,秦浩,孟庆欣. 气候变化条件下山西翅果油树适宜分布区的空间迁移预测. 应用生态学报, 2019, 30(2): 496-502.
- [44] Kong F, Tang L, He H, Yang F X, Tao J, Wang W C. Assessing the impact of climate change on the distribution of Osmanthus fragrans using Maxent. Environmental Science and Pollution Research International, 2021, 28(26): 34655-34663.
- [45] 王绮, 樊保国, 赵光华. 气候变化下毛榛在中国的潜在适生区预测. 生态学杂志, 2020, 39(11): 3774-3784.
- [46] 郑益群,于革,薛滨,王苏民. 6kaB.P.东亚区域气候模拟及其变化机制探讨. 第四纪研究, 2004, 24(1): 28-38.
- [47] Guisan A, Thuiller W. Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. Ecology Letters, 2005, 8(9): 993-1009.
- [48] Yang Q S, Chen W Y, Xia K, Zhou Z K. Climatic envelope of evergreen sclerophyllous oaks and their present distribution in the eastern Himalaya and Hengduan Mountains. Journal of Systematics and Evolution, 2009, 47(3): 183-190.
- [49] Zhou H R, Xu M, Pan H L, Yu X B. Leaf-age effects on temperature responses of photosynthesis and respiration of an alpine oak, Quercus aquifolioides, in southwestern China. Tree Physiology, 2015, 35(11): 1236-1248.
- [50] Ma W H, Liu Z L, Wang Z H, Wang W, Liang C Z, Tang Y H, He J S, Fang J Y. Climate change alters interannual variation of grassland aboveground productivity: evidence from a 22-year measurement series in the Inner Mongolian grassland. Journal of Plant Research, 2010, 123 (4): 509-517.
- [51] Ladwig L M, Ratajczak Z R, Ocheltree T W, Hafich K A, Churchill A C, Frey S J K, Fuss C B, Kazanski C E, Muñoz J D, Petrie M D, Reinmann A B, Smith J G. Beyond Arctic and alpine: the influence of winter climate on temperate ecosystems. Ecology, 2016, 97(2): 372-382.
- [52] 贺金生,陈伟烈,王勋陵.高山栎叶的形态结构及其与生态环境的关系.植物生态学报,1994,18(3):219-227.
- [53] Yan M X, Liu R B, Li Y, Hipp A L, Deng M, Xiong Y S. Ancient events and climate adaptive capacity shaped distinct chloroplast genetic structure in the oak lineages. BMC Evolutionary Biology, 2019, 19(1): 202.
- [54] Deb J C, Phinn S, Butt N, McAlpine C A. The impact of climate change on the distribution of two threatened Dipterocarp trees. Ecology and Evolution, 2017, 7(7): 2238-2248.
- [55] Lu L M, Mao L F, Yang T, Ye J F, Liu B, Li H L, Sun M, Miller J T, Mathews S, Hu H H, Niu Y T, Peng D X, Chen Y H, Smith S A, Chen M, Xiang K L, Le C T, Dang V C, Lu A M, Soltis P S, Soltis D E, Li J H, Chen Z D. Evolutionary history of the angiosperm flora of China. Nature, 2018, 554(7691): 234-238.
- [56] 段义忠, 王驰, 王海涛, 杜忠毓, 贺一鸣, 柴乖强. 不同气候条件下沙冬青属植物在我国的潜在分布——基于生态位模型预测. 生态学报, 2020, 40(21): 7668-7680.
- [57] 叶利奇,张伟皓,叶兴状,刘益鹏,张国防,刘宝,阮少宁.基于 Maxent 模型的珙桐潜在分布预测及其重要影响因子分析.四川农业大学 学报,2021,39(5):604-612.
- [58] 周浙昆. 中国栎属的地理分布. 中国科学院研究生院学报, 1993, 10(1): 95-108.
- [59] 顾延生,李贶家,秦养民,祁士华,葛继稳,李伟.历史时期以来人类活动与江汉湖群生态环境演变.地球科学,2013,38(S1):133-144.
- [60] Monteith K L, Klaver R W, Hersey K R, Holland A A, Thomas T P, Kauffman M J. Effects of climate and plant phenology on recruitment of moose at the southern extent of their range. Oecologia, 2015, 178(4): 1137-1148.
- [61] Thomas C D, Cameron A, Green R E, Bakkenes M, Beaumont L J, Collingham Y C, Erasmus B F N, de Siqueira M F, Grainger A, Hannah L, Hughes L, Huntley B, van Jaarsveld A S, Midgley G F, Miles L, Ortega-Huerta M A, Townsend P A, Phillips O L, Williams S E. Extinction risk from climate change. Nature, 2004, 427(6970): 145-148.
- [62] Fang J Y, Zhu J L, Shi Y. The responses of ecosystems to global warming. Chinese Science Bulletin, 2018, 63(2): 136-140.
- [63] 胡菀, 张志勇, 陈陆丹, 彭焱松, 汪旭. 末次盛冰期以来观光木的潜在地理分布变迁. 植物生态学报, 2020, 44(1): 44-55.
- [64] Blois J L, Zarnetske P L, Fitzpatrick M C, Finnegan S. Climate change and the past, present, and future of biotic interactions. Science, 2013, 341(6145): 499-504.