

DOI: 10.20103/j.stxb.202210313093

应邦肯, 田阔, 郭浩宇, 杨晓龙, 李伟业, 李启, 骆宇晨, 张秀梅. 基于 MaxEnt 模型预测未来气候变化情境下红树秋茄 (*Kandelia obovata*) 在中国潜在适生区的变化. 生态学报, 2024, 44(1): 224-234.

Ying B K, Tian K, Guo H Y, Yang X L, Li W Y, Li Q, Luo Y C, Zhang X M. Predicting potential suitable habitats of *Kandelia obovata* in China under future climatic scenarios based on MaxEnt model. Acta Ecologica Sinica, 2024, 44(1): 224-234.

基于 MaxEnt 模型预测未来气候变化情境下红树秋茄 (*Kandelia obovata*) 在中国潜在适生区的变化

应邦肯¹, 田 阔¹, 郭浩宇¹, 杨晓龙¹, 李伟业², 李 启¹, 骆宇晨¹, 张秀梅^{1,*}

¹ 浙江海洋大学水产学院, 舟山 316022

² 浙江省舟山市水产研究所, 舟山 316000

摘要: 红树秋茄为自然分布于我国南方热带与亚热带潮间带的木本植物群落, 是淤泥质滩涂上特有的植被类型, 由其构成的红树林生境在维持海岸生态系统平衡、湿地生物多样性等方面具有重要作用。全球气候变化影响了红树秋茄的地理分布范围, 尤其是其分布北界的变化一直是当前红树研究领域的争论焦点之一。基于 MaxEnt 模型, 筛选了 141 个秋茄现有分布点, 并结合筛选后的 14 个陆地气候变量和 2 个海洋表层海洋环境因子, 模拟了秋茄种群在不同碳排放情景下的潜在适生分布区域。分析了影响秋茄自然分布的主要环境因子, 揭示了其在中国大陆分布北界的演化趋势。根据模型结果, 当前模拟的潜在分布区与现有分布范围吻合度较高, 受试者工作特征曲线下面积 (AUC 值) 为 0.990, 预测结果优良。通过广义加性模型回归验证表明, 主要环境因子与秋茄的生境适生性指数呈显著相关, 整体方差解释率为 94.7% ($R^2=0.915$), 说明 MaxEnt 模型预测结果可靠稳定。基于环境变量贡献率和刀切法的结果表明海洋表层平均水温、等温性、最暖季度降水量、年平均气温、最热月份最高温度等可能是影响秋茄分布的主要环境因子; 等温性 (bio_03) 为 23.43—33.99, 最热月份最高温度 (bio_05) > 31.7℃, 最暖季度降水量 (bio_18) > 740.61mm, 海洋表层平均水温 (temperature) > 24.9℃, 将有利于秋茄种群的发育与扩散。根据模型预测, 在 21 世纪中叶和 21 世纪末, 秋茄的潜在分布区发生集中变化的区域在浙江与江苏一带, 以秋茄自然分布区域北界变化最为显著。不同代表性浓度路径 (Representative Concentration Pathways, RCPs 2.6、4.5、8.5) 下, 秋茄高适生区域均发生北移, 低适生区域可至长江口附近, 甚至到达江苏沿岸。这为上述区域未来利用红树秋茄进行生态系统修复和增加碳汇储备提供了理论依据。

关键词: 秋茄; 最大熵模型; 未来分布; 气候变化; 适生分布区

Predicting potential suitable habitats of *Kandelia obovata* in China under future climatic scenarios based on MaxEnt model

YING Bangken¹, TIAN Kuo¹, GUO Haoyu¹, YANG Xiaolong¹, LI Weiye², LI Qi¹, LUO Yuchen¹, ZHANG Xiumei^{1,*}

¹ Zhejiang Ocean University, Zhoushan 316022, China

² Aquatic Research Institute of Zhoushan, Zhoushan 316000, China

Abstract: *Kandelia obovata* is a rare woody plant that is naturally distributed in the silt mudflats of southern tropical and subtropical intertidal zones. *K. obovata* forms a mangrove habitat and plays a vital role in maintaining the balance of the coastal ecosystem and the biodiversity of the wetlands. Global climate change has affected the geographical distribution of *K. obovata*. The evolution of the northern boundary of the distribution of *K. obovata* has been a hot topic in mangrove

基金项目: 浙江省基础公益研究计划项目 (LGN20C190002); 浙江省基础公益研究计划 (LGN18D060001); 国家级大学生创新创业训练计划 (202210340024)

收稿日期: 2022-10-31; **网络出版日期:** 2023-09-28

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: xiumei1227@163.com

research. Based on the MaxEnt model, we screened 141 existing *K. obovata* distribution sites. Combining 14 terrestrial climate variables and two marine surface environmental factors, we simulated the potentially suitable distribution area of *K. obovata* using different carbon emission scenarios. The main environmental factors affecting the natural distribution of *K. obovata* were analysed and revealed the evolutionary trend of its distribution along the northern boundary of mainland China. According to the model results, the simulated potential distribution coincided well with the existing distribution area, and the area under the receiver operating characteristic curve (AUC) value was 0.990. The regression validation of the generalised additive model showed that the main environmental variables were significantly correlated with the habitat suitability index of *K. obovata*, and the overall variance interpretation rate was 94.7% ($R^2 = 0.915$), indicating that the prediction results of the MaxEnt model were reliable. Among them, the average sea surface water temperature (temperature), annual mean temperature (bio_01), isothermality (bio_03), the maximum temperature of the warmest month (bio_05) and precipitation during the warmest quarter (bio_18) were the main environmental factors affecting the distribution of *K. obovata*. The environmental conditions were conducive to the development and diffusion of the population when bio 03 was 23.43—33.99, bio_05 > 31.7°C bio_18 > 740.61 mm and temperature > 24.9°C. According to the model, the potential distribution area of *K. obovata* will change in Zhejiang and Jiangsu in the middle and end of this century, with the most significant changes in the northern boundary of the natural distribution area. Under different representative concentration pathways (RCPs2.6, 4.5, 8.5), the suitable area for *K. obovata* migrated northward. In contrast, a suitable area for *K. obovata* was found near the mouth of the Yangtze River and as far as the coast of Jiangsu Province, which provides a theoretical basis for ecosystem restoration and increases the carbon sink reserve by using the *K. obovata* mangroves in these areas.

Key Words: *Kandelia obovata*; Maximum entropy model; future distribution; climate change; northern edge

了解物种的地理分布与环境因素之间的关系是当前生态学领域的重要科学问题^[1-2]。政府间气候变化专门委员会(IPCC)于2014年发布的第五份评估报告表明,未来全球将持续变暖,到本世纪末(2100年)地球的最低气温将比1986—2005年的年平均气温升高0.3—4.8°C^[2]。剧烈的气候变化,将会导致许多物种的地理分布发生变化^[3]。因此,评估气候变化对物种的分布影响,有助于管理者应对与物种分布范围变化所产生的相关挑战^[4]。

物种分布模型(Species Distribution Models, SDMs)是根据物种的实际分布来估计地理空间中物种分布的一种方法,是预测物种分布与环境间关系的常用手段。基于不同的算法规则及预测目的,SDMs衍生出多元化的预测模型,如最大熵模型(Maximum Entropy Model, MaxEnt)、生物种群增长模型(CLIMEX)、基于生物气候数据的生物气候和域模型、生态位因子分析模型(Ecological Niche Factor Analysis, ENFA)和遗传算法模型(Genetic Algorithm for Ruleset Prediction, GARP)等^[5-6]。其中由Phillips于2004年提出的MaxEnt模型,应用最为广泛^[7-9]。MaxEnt具有优异的预测精度,尤其是在缺乏物种分布数据的情况下,可以通过主要生态环境因素的筛选定量描述物种的潜在栖息地,以现实物种栖息地分布的模拟。因此,在预测入侵物种和气候变化下物种的潜在分布方面有较为广泛的应用^[10-13]。MaxEnt的原理是找出最大熵的概率分布,所生成的栖息地适生指数即为物种发生概率,概率的精度往往受模型参数的限制;利用不同模型预测物种分布范围和变化,是目前该领域的一个研究热点^[14-16]。

红树林是自然分布于热带潮间带海陆交汇区域的植物群落,是重要的海岸湿地资源;秋茄是红树中最耐寒的品种之一,也是目前向北移栽的主要品种^[17]。红树秋茄自然分布的北界在福建福鼎(27°20'N),人工引种的北界为温州乐清(28°13'N)。但随着全球变暖加剧以及我国生态湿地保护修复力度增加,红树能否大规模向北移植,正日益成为红树林生态系统保护领域关注的焦点^[18-21]。然而,其栖息地的分布以及该物种在适应气候变化下的可持续性分布北界仍不清晰,且缺乏理论依据支持,这也导致了红树向北移植能否成功存在

较大争议。

SDMs 的应用始于陆地物种,但它们在海洋物种中的应用频率较低,尤其是在海陆过渡区域,由于环境条件较为复杂多变,影响了其对海洋物种的预测精度^[22–23]。本研究基于秋茄在中国及周边国家和地区当前的分布数据,结合 ArcGIS 和 MaxEnt 模型,筛选了 14 个陆地生物气候变量和 2 个海洋表层环境因子,通过调整海洋与陆地变量的数据分辨率,使其一致,再将两组数据进行重合堆叠,取其有效数据的重叠部分即为海陆交汇区域,模拟了秋茄当前潜在分布区域的气候变化,并预测了 2050 年和 2100 年,秋茄种群在我国北界的可能适生区域,以为未来在该区域利用红树秋茄进行生态系统修复和增加碳汇储备提供参考依据及理论基础。

1 材料与方法

1.1 分布位置数据来源与处理

秋茄的分布数据主要来源于全球生物多样性信息网 (<https://www.gbif.org> (访问日期, 2022 年 03 月 29 日))、中国植物标本馆 (<http://www.cvh.ac.cn> (访问日期, 2022 年 03 月 30 日)) 中已有的秋茄分布数据,并查询了关键字索引“秋茄”的文献 256 篇,形成了秋茄的分布数据库。其次,为防止同一范围内出现重复数据,影响模型预测精度。我们基于世界气候数据库 (www.worldclim.org) 的最高分辨率 (2.5arcmin, 约为 5km), 对单个最高分辨内的重复数据进行了删除,保证每 5km 范围内只存在一个分布数据。最终,共获取了 141 条秋茄的分布数据^[24]。

1.2 环境变量及处理

1.2.1 陆地环境变量及处理

本研究使用 WGS84 坐标系和 2.5 弧分分辨率,从世界气候数据库 (www.worldclim.org) 中选择了 19 个生物气候变量 (Bio1—Bio19), 作为陆地环境变量进行建模。为避免模型过度拟合,对共线性较高的两个变量 (Pearson 检验,相关性 ≥ 0.8),只保留其中具有生物学意义,且在初始模型中贡献最大的变量 (表 1)。

表 1 筛选后影响秋茄生境分布的环境因子

Table 1 Environmental variables affecting habitat distribution of *Kandelia obovata* after screening

代码 Code	环境变量描述 Variable description	单位 Unit	代码 Code	环境变量描述 Variable description	单位 Unit
bio_01	年平均气温	℃	bio_14	最干月份降水量	mm
bio_02	平均气温日较差	℃	bio_15	降水量季节性变化	mm
bio_03	等温性	×100	bio_16	最湿季度降水量	mm
bio_05	最热月份最高温度	℃	bio_17	最干季度降水量	mm
bio_07	气温年较差	℃	bio_18	最暖季度降水量	mm
bio_08	最湿季度平均温度	℃	bio_19	最冷季度降水量	mm
bio_12	年降水量	mm	temperature	海洋表层平均水温	℃
bio_13	最湿月份降水量	mm	Salinity	海洋表层平均盐度	‰

根据 CCSM4 模型确定未来的气候数据 (2050 年代和 2100 年代)^[25–26]。该模型包含 IPCC 第五次排放报告中的四种排放情景。根据其预测到 2100 年,全球温升的变化,我们分别选择了 CO₂ 低浓度排放路径 (RCP2.6, 温升<2℃); 中等浓度排放路径,与现阶段排放量不变 (RCP4.5, 4℃); 高浓度排放路径,化石燃料密集型 (RCP8.5, 6.9℃) 三种情景^[27–29]。在以上三种排放情景中,分别选用 2041—2050 和 2091—2100 时间段的预测结果,并使用相同的处理方式对未来环境因子进行预处理。

1.2.2 海洋环境变量及处理

由于秋茄生长于陆海过渡生境的特殊性,本研究还结合了海洋表层环境变量对秋茄种群分布的影响进行了探讨。从 OceanColor、Bio-ORACLE、Halpern 与 MARSOEC 数据库中筛选了海洋环境数据,其中全球海洋生物扩散模型环境数据库 (Bio-ORACLE) 具有较高分辨率 (5arcmin, 约为 9.2km) 和较丰富的数据种类^[30–31]。并

且,该数据库对所有环境数据统一了坐标系,并适用于通用的 SDMs 软件文件格式。因此,本次研究历史海洋环境因子选取全球海洋生物扩散模型环境数据库(Bio-ORACLE, <http://bio-oracle.org>)中基于 2000—2014 期间月平均的表层海洋环境数据编制成的栅格格式图层,作为本次研究的海洋环境历史数据与陆地环境因子进行组合。

将海洋环境因子导入 ArcGIS 10.8(坐标系 WGS1984),导出修正为 2.5 弧分的栅格文件,保证与陆地环境变量的数据分辨率和数据范围一致。将修正后的海洋环境因子导入 ArcGIS 10.8,使用 ArcToolBox 中的转换工具将所有海洋环境变量的栅格数据转为 ASC 格式数据文件,随后对 ASC 源文件对数据范围进行修正规范为坐标系默认范围。

1.3 现有分布位置的修正

将筛选处理后的环境因子与秋茄分布位置数据导入 ArcGIS 10.8(坐标系 WGS1984),陆地与海洋分布的环境数据重合堆叠的部分即为潮间带区域。为保证秋茄的分布位置处于环境因子认定的潮间带范围内,对秋茄的分布坐标进行了人工修正。同时,为保证数据的准确性,将经纬度精确到小数点后 3 位。

1.4 MaxEnt 模型构建与评价

MaxEnt 模型处理问题的方法是将物种分布的预测转化为一个概率模型,使物种分布预测的随机性成为一个概率分布,并找到最优分布概率^[32]。熵值的计算结果随着各分布数据相关环境因子的输入和迭代次数的增加而增大。最后得到熵最大的状态,即最接近真实事物的状态。数学上,给定一个随机变量 ε ,它有 n 个不同的可能结果 $X_1, X_2, \dots, X_n$ 发生的概率是 $p_1 p_2 \dots$,那么 ε 的熵 P_n 可以用表示:

$$H(\varepsilon) = - \sum_{i=1}^n p_i \log \frac{1}{p_i} = - \sum_{i=1}^n p_i \log p_i$$

本研究采用受试者工作特征曲线法(Receiver Operating Characteristic, ROC 曲线)以评估模型精度。ROC 曲线下的面积为 AUC 值(Area Under the receiver operating characteristic Curve),AUC 值越大,表示环境变量与预测物种地理分布模型间的相关性越大,越容易分辨该物种有无分布,AUC 取值范围在 0—1 之间,越接近于 1,预测效果也就越好^[33]。

1.5 MaxEnt 模型参数设置及修正

修改基础设置,选定随机取样,随机测试比例设定为 25%,重复 10 次试验降低试验偶然性引起的误差。随后修改高级设置,选择编写地图数据(Write plot data)选定选择输出格式为 Logistic,选定运行数据输出内容绘制预测图片(Make pictures of prediction)、创建响应曲线(Create response curves)、使用刀切法测定变量的重要性(Do jackknife to measure variable import),其余参数保持默认^[34]。随后输入已修正的 csv 格式的分布位置数据与已筛选并修正后的陆地、海洋环境因子数据,设定输出文件夹后运行模型进行试验。

1.6 秋茄适生区域等级划分

根据秋茄现有分布状况,并参照黄晓君等的适生性指数 Fitness index(FI)划分方法。本研究采用了自然断点分类法,将秋茄的分布区划分为 4 级:高适生性($FI \geq 0.456$)、中适生性($0.456 > FI \geq 0.207$)、低适生性($0.207 > FI > 0.051$)和不适生性($0.051 \geq FI > 0$),绘制出秋茄潜在适生区分布图(图 1)^[35]。

1.7 利用回归模型对模拟结果进行验证

在用 MaxEnt 模型得出现有秋茄适生区分布后,根据贡献度和训练增益中筛选出,影响秋茄分布的主子。将 ArcGIS 中秋茄现今分布点位($n = 141$)上的主要环境因子和适生性指数提出,利用广义加性模型(R 语言 mgcv 包和 nlme 包)对主要环境因子与适生性指数进行回归验证,以评估主要环境因子的筛选是否准确。

2 结果

2.1 MaxEnt 模型评估

利用 MaxEnt 软件模拟基于 141 个秋茄现分布点和 16 个环境变量的当前值。10 次试验平均 AUC 值为

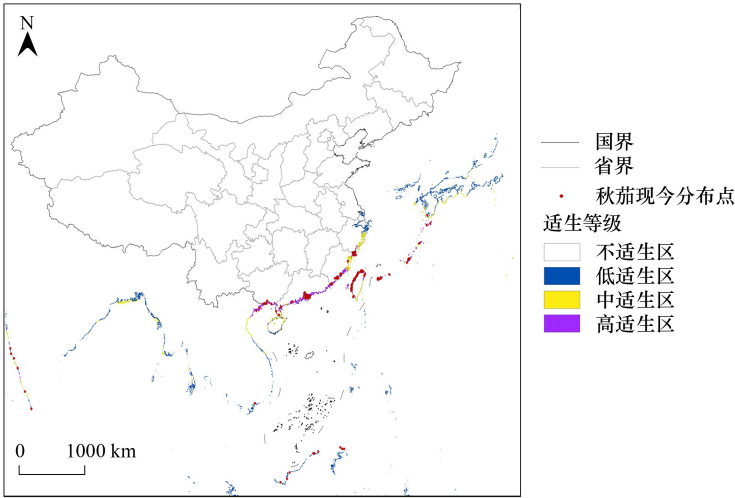


图 1 秋茄分布样点与潜在适生区
Fig.1 The occurrence sites and potential suitable habitats of *Kandelia obovata*

0.990(±0.001), 预测范围覆盖了全部实际分布, 表明 MaxEnt 模型所得到的数据是准确可靠的(图 2)。此外, 对未来(2040s 和 2090s)模拟的 AUC 值均大于 0.989, 表明 MaxEnt 模型预测性能良好^[36–37]。

2.2 秋茄适生区分布的主导因子

根据 Jackknife 测试法对影响秋茄现今潜在分布的环境因子进行分析。对秋茄潜在分布位置影响程度最深的环境因子(贡献率>10%)按照贡献率排序分别为: 海洋表层平均水温(temperature)(39.9%)、等温性(bio_03)(25.9%)、最暖季度降水量(bio_18)(12.5%), 累计贡献率达 78.3%, 表明以上三个环境因子是影响秋茄潜在分布区的主导环境因子(表 2)。基于刀切法分析的不同气候因子的训练增益, 结果表明, 训练增益得分前 4 的气候因子依次为海洋表层平均水温(temperature)、年平均气温(bio_01)、最热月份最高温度(bio_05)、最暖季度降水量(bio_18)(图 3)。本研究综合贡献率排序与刀切法训练增益排序结果, 对以上环境因子取并集作为主要影响秋茄分布的目标环境因子进行讨论。

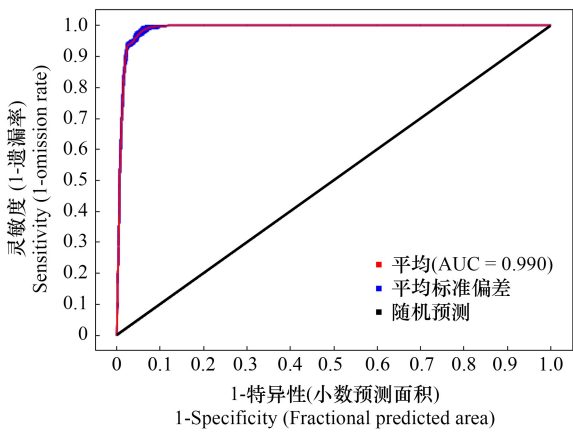


图 2 基于 MaxEnt 模型预测秋茄潜在分布的受试者工作特征(ROC)曲线
Fig.2 The receiver operating characteristic curve (ROC) predicting the current potential distribution of *Kandelia obovata* based on MaxEnt model

图中 AUC 表示受试者工作特征曲线下面积, Area under the receiver operating characteristic curve

表 2 影响秋茄生境分布的环境因子贡献度

Table 2 Contribution of environmental variables to habitat distribution of eggplant

代码 Code	环境变量描述/单位 Variable description	贡献率 Contribution/%	代码 Code	环境变量描述/单位 Variable description	贡献率 Contribution/%
temperature	海洋表层平均水温/℃	39.9	bio_14	最干月份降水量/mm	1.3
bio_03	等温性/×100	25.9	bio_19	最冷季度降水量/mm	1
bio_18	最暖季度降水量/mm	12.5	bio_12	年降水量/mm	0.9
bio_02	平均气温日较差/℃	5.1	bio_01	年平均气温/℃	0.7
bio_13	最湿月份降水量/mm	4.1	bio_07	气温年较差/℃	0.6
Salinity	海洋表层平均盐度/‰	2.8	bio_15	降水量季节性变化/mm	0.5
bio_16	最湿季度降水量/mm	2.3	bio_08	最湿季度平均温度/℃	0.4
bio_17	最干季度降水量/mm	1.7	bio_05	最热月份最高温度/℃	0.3

此外,主要环境因子所提供的最大生存概率,其中 bio_01(年平均气温)的最低,仅为 0.449。其余为最暖季度降水量 bio_18(0.866) > 海洋表层平均水温 temperature(0.839) > 最热月份最高温度 bio_05(0.703) > 等温性 bio_03(0.516)(图 4)。

2.3 秋茄分布区的气候特征

适生性指数 ≥ 0.456 的区域为模型得到的秋茄的高适生区,与现实分布区吻合度高。因此,本研究利用存在概率大于 0.456 时对应的气候因子范围,表征秋茄分布区的该气候因子特征^[38]。秋茄分布区的气候特点为:等温性(bio_03)为 23.43—33.99,最热月份最高温度(bio_05) > 31.7℃,最暖季度降水量(bio_18) > 740.61mm,海洋表层平均水温(temperature) > 24.9℃(图 4)。

2.4 秋茄的潜在分布与变化

本次研究使用 MaxEnt 模型,根据 RCP2.6、RCP4.5 和 RCP8.5 排放情景所对应的环境因子,分别对秋茄本世纪中叶和世纪末中国大陆分布北界区域进行了模拟(图 5)。

当前秋茄在我国大陆沿岸的高适生区如图 1 所示,北界在浙江省温州市瓯江入海口附近(27°98'N),基本与我国目前秋茄人工引种分布北界重合,本研究将高适生区认定为秋茄潜在自然分布区^[38]。可能引种的区域(低适生区)北界位于江苏省盐城市大丰区三龙镇沿海(33°29'N)。

模型结果表明,在 RCP2.6、RCP4.5、RCP8.5 气候变化情景下,秋茄的潜在分布区发生集中变化的区域在浙江与江苏一带,以秋茄自然分布区北界变化最为显著,基于低浓度排放(RCP2.6)情景下,2050 年与 2100 年的秋茄高适生区相对现今秋茄高适生区均有所北移,但低适生区有南撤现象。而中高浓度排放情景(RCP4.5、RCP8.5)下,秋茄高适生区与低适生区北界均发生北移。

3 讨论

通过 MaxEnt 模型了解秋茄的具体分布与潜在分布区对于秋茄的北移引种具有重要的参考意义。本研究预测了在不同碳排放情景下本世纪中叶和世纪末秋茄的北界分布。研究结果表明,高适生区范围与目前已出现大范围人工种植与文献报道的自然分布基本吻合,而低适生区范围也有秋茄耐寒试验的研究^[39]。因此,本研究对高、中、低适生区分别定义为,已长期存在的(≥ 5 年),较大范围的秋茄自然分布区与人工种植林区、秋茄可种植试验区、秋茄生长极限试验区,建议以此为标准根据秋茄分布边缘北移变化制定相关移植策略。

3.1 MaxEnt 模型的可靠性

模型的精度取决于样本的覆盖度、区域和样本量的多少,而 AUC 值是模型的最佳衡量指标。本研究收集了 141 分布数据,尽可能覆盖了秋茄的分布范围^[12]。由于秋茄属于典型的潮间带红树植物,为保证模型的准确性,本次模拟结合了海洋表层环境变量。但目前 MaxEnt 模型在物种分布预测方面仅用于单纯的陆地环境变量或者海洋环境变量,并未有陆地环境变量与海洋环境变量结合讨论的先例,从本次试验最终得到的分布

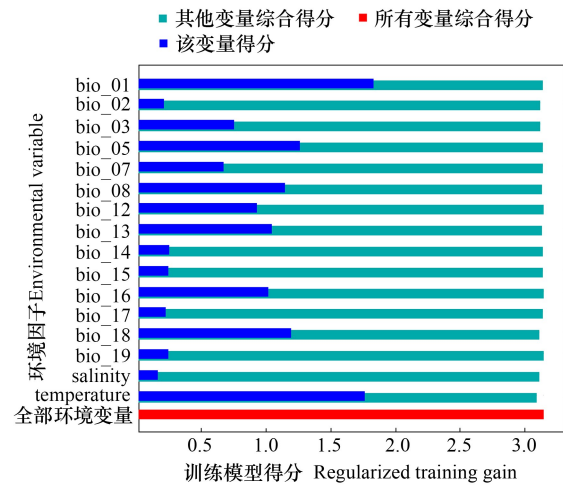


图 3 刀切法检验训练数据中各变量的重要性

Fig.3 Variables importance of jackknife test in training data

图中 All variable 为全部环境变量; bio_01: 年平均气温 Annual Mean Temperature; bio_02: 平均气温日较差 Mean Diurnal Range; bio_03: 等温性 Isothermality; bio_05: 最热月份最高温度 Max Temperature of Warmest Month; bio_07: 气温年较差 Temperature Annual Range; bio_08: 最湿季度平均温度 Mean Temperature of Wettest Quarter; bio_12: 年降水量 Annual Precipitation; bio_13: 最湿月份降水量 Precipitation of Wettest Month; bio_14: 最干月份降水量 Precipitation of Driest Month; bio_15: 降水量季节性变化 Precipitation Seasonality; bio_16: 最湿季度降水量 Precipitation of Wettest Quarter; bio_17: 最干季度降水量 Precipitation of Driest Quarter; bio_18: 最暖季度降水量 Precipitation of Warmest Quarter; bio_19: 最冷季度降水量 Precipitation of Coldest Quarter; salinity: 海洋表层平均盐度 Average salinity of the ocean surface; temperature: 海洋表层平均水温 Average temperature of the ocean surface

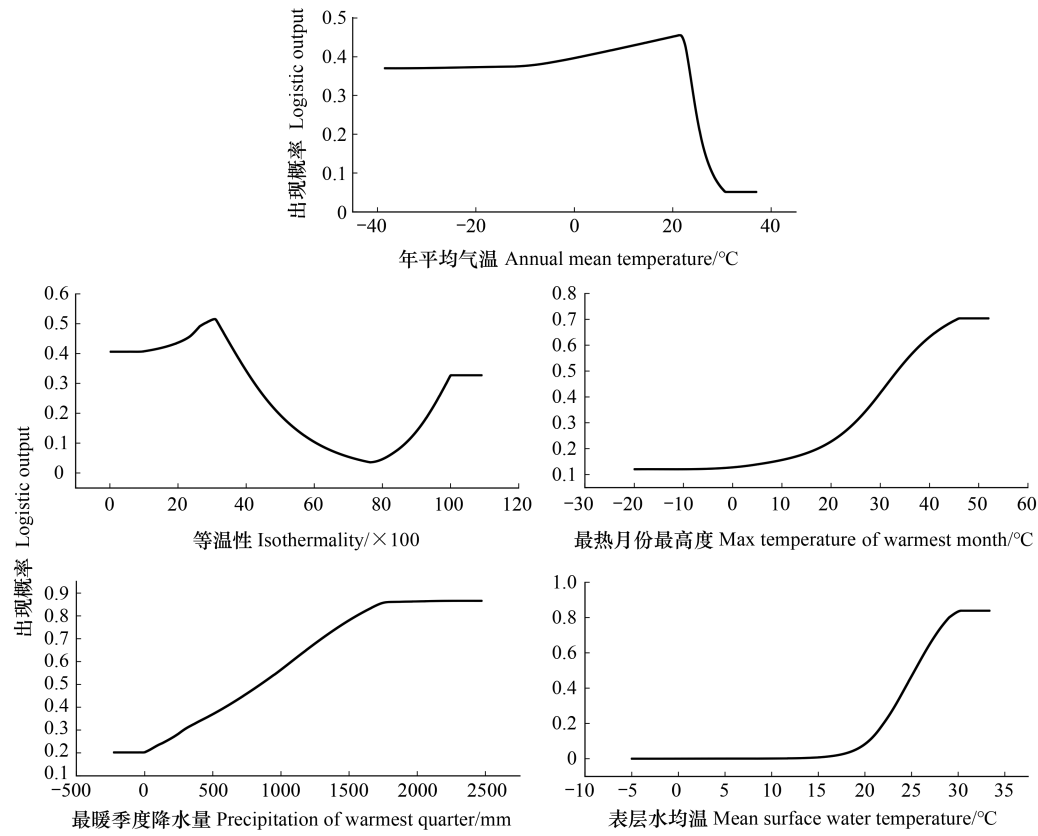


图 4 主要环境因子对秋茄适生概率的响应

Fig.4 Response curve of environmental variables

模拟结果来看,所得到的高适生区域与收集到的自然分布点位达到高度一致,并呈现与海岸带重合的条带状结果,这为后期潮间带物种的分布预测提供了良好案例。本次研究所进行的十次试验平均 AUC 值为 0.990(±0.001),并将所得结果中高适生区与收集到的秋茄分布位置进行比对后,发现基本一致,说明使用主导环境因子利用 MaxEnt 模型来预测秋茄的潜在生境分布情况的性能出色,预测结果精度高,有效避免了过拟合现象,可信度高。

根据贡献度和训练增益中筛选出的主要影响秋茄分布的 5 个环境因子,基于 141 个秋茄分布点的适生性指数,用广义加性模型进行了结果验证。5 个环境因子中,年平均气温(bio_01),等温性(bio_03),最热月份最高温度(bio_5),海洋表层平均水温(temperature)与适生性指数都有极显著关系($P<0.001$)。最暖季度降水量(bio_18)有极显著影响($P<0.01$)。验证模型结果显示整体方差解释率高达 94.7% ($R^2=0.915$),表明这些变量能够在秋茄的分布概率上解释 90% 以上的方差,模型拟合结果优良(表 3)。

表 3 环境因子与适生性指数的显著性分析

Table 3 Significance analysis of environmental factors and fitness rate

环境因子 Environmental factors	等效自由度 Edf	参考自由度 Ref.df	F	P
bio_01	5.82	6.65	5.26	5.90×10^{-5} ***
bio_03	4.09	4.97	5.91	7.77×10^{-5} ***
bio_05	7.43	8.28	4.65	6.00×10^{-5} ***
bio_18	5.95	7.01	3.66	0.001 **
海洋表层平均水温 Temperature	7.17	7.95	7.14	3.70×10^{-7} ***

*.差异显著($P<0.05$), **.差异极显著($P<0.01$), ***.差异极显著($P<0.001$); Edf: 等效自由度 Equivalent degrees of freedom; Ref.df: 参考自由度 Reference degrees of freedom; F: F 检验统计值 F-value; P: 拟合优度 P 值 P-value

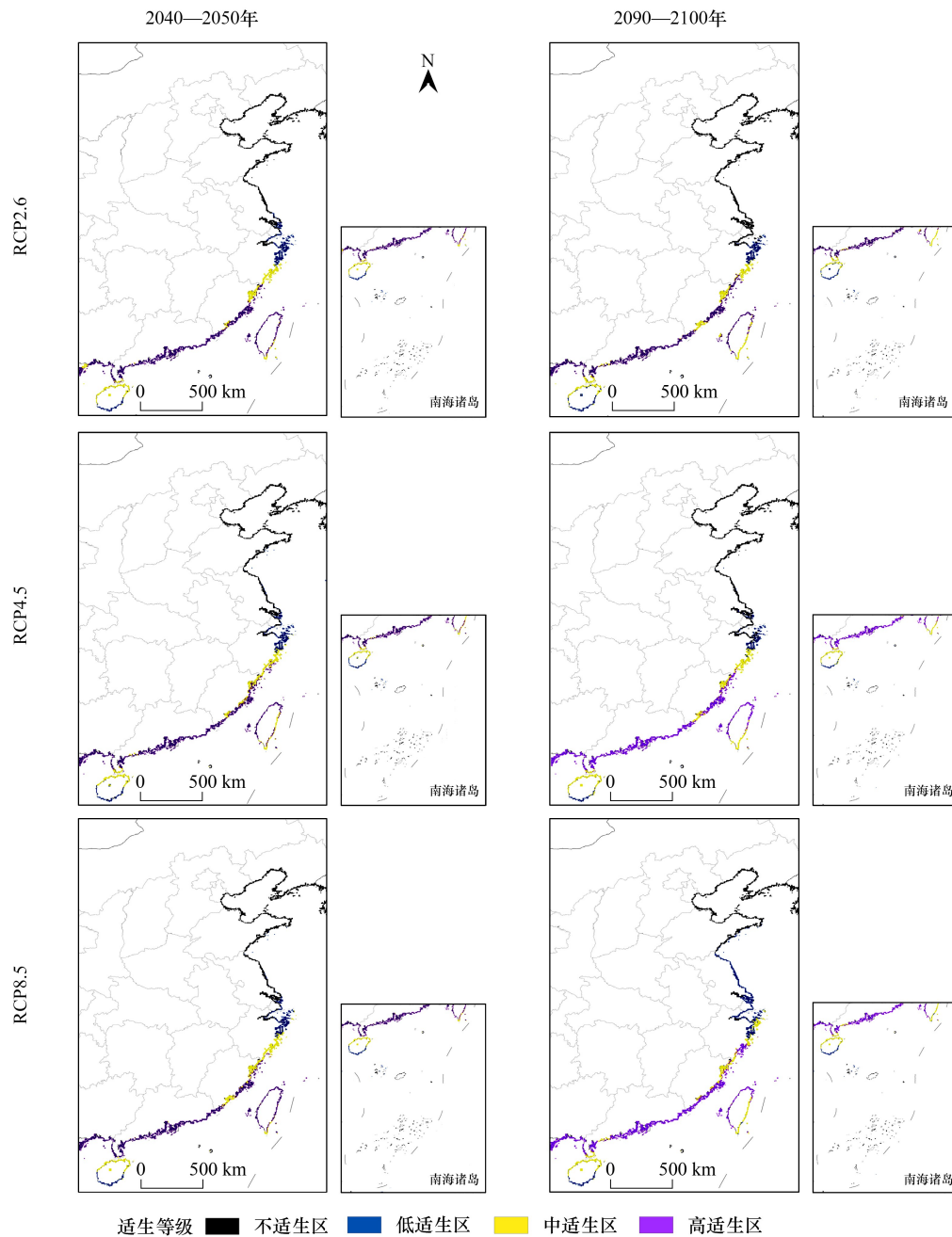


图5 不同排放情景下秋茄适生分布区预测

Fig.5 Response curve of environmental variables on the northern boundary

3.2 适生性指数对环境变量的响应

根据模型结果可知,温度(年平均气温、最热月份最高温度、等温性)、降水(最暖季度降水量)和海洋表层平均水温是影响中国秋茄分布的主要环境因素。目前我国秋茄的自然分布北界位于福建福鼎,属于典型的亚热带区域。相关研究表明红树林的光合作用最适生叶温为 28—32℃,张乔林等学者的研究试验表明,温度决定了秋茄的纬向分布,包括气温与水温^[40–43]。陈鹭真等发现秋茄的北界可至暖温带,去除气温影响,水温对秋茄分布的影响更为显著,冬季适生水温为 10—20℃,夏季适生水温为 15—25℃^[44–46]。在仅考虑单一环境因子影响下,海洋表层平均水温可提供的秋茄最大生存概率为 0.839,而年平均气温能够提供给秋茄的最大适生分布概率仅为 0.449,这表明海洋表层平均水温对秋茄的分布有着更加显著的影响。等温性是反映温度变

化的迟早和幅度的一个指标,这关系到植物的生长、发育,影响植物的温度敏感度和有效积温。温度敏感度是指温度每升高 1℃,植物物候期变化的天数。温度敏感度越高的物种,在群落中的覆盖度和生物量会占据优势。积温是指超过一定起点温度(例如 温度>5℃)的逐日平均温度累积和。温度升高使植物每日积温速率增快,使得植物生长发育的有效积温需求能更快被满足。因此,当等温性指标为 23.43—33.99,能大概率的促进秋茄的展叶、发芽和种群发育。

此外,秋茄人工林北界与自然北界均位于季风性气候区域,该地区受台风影响较大,会导致降水突然性增多,降水的异常会导致秋茄单位叶面积的净同化速率减少,使得红树生长缓慢。同时,也会降低当地海水盐度,但秋茄对盐度的耐受性较高,这可能是导致盐度在模拟结果中贡献度较低的原因^[45—47]。根据已有的研究结果,漳江口区域在 5—8 月雨量充沛,最暖季度降水量约 900mm,有利于红树林生长发育。而本研究发现秋茄高适生区的条件在最暖季度降水量(bio_18)>740.61mm,这与漳江口区域的研究结果相近。秋茄更宜生长在最热季度期间降水相对较为充沛的地区,浙江区域降水的季节性变化与不稳定性较华南区域更为明显。因此,这可能会导致秋茄在浙江地区难以形成广泛的连续自然分布,移栽时,应对当地的降水量进行充分的考虑。

在回归模型中,*edf* 为有效自由度,当 *edf*=1 时,环境因子与适生性指数呈线性相关,*edf*>1 为非线性相关。*Ref.df* 和 *F* 是在 ANOVA 检验中使用的检验统计量,用于检验平滑的整体显著性,*F* 值越大,则 *P* 值越小,方程越显著,拟合程度越好(表 3)。由此可知,主要环境因子与适生性指数都是非线性显著相关($P\leq 0.001$),其中最热月份最高温度(bio_05)和海洋表层平均水温(temperature)与适生性指数的非线性相关最为复杂,其次是最暖季度降水量(bio_18)和年平均气温(bio_01),最后是等温性(bio_03)。由此,我们可以推测秋茄的分布可能极易受到极端气候因素的影响。

3.3 秋茄的地理分布及变化

根据模型结果(图 5),在不同的碳排放情景下,秋茄在中国大陆北界变化差异较大。到 2050 年,低浓度排放情景下(RCP2.6),自然分布的北界会移至温州苍南(27°50'N)到乐清(27°59'N)附近。可移植的适生区会至江苏省南通市如东县海域(32°26'N)附近,舟山群岛具有分布的可能性。RCP4.5 条件下,秋茄自然分布的北界可达浙江省玉环南部与乐清雁荡山附近(28°16'N),至江苏省盐城市射阳县附近(33°41'N)可进行秋茄移栽。高浓度排放下(RCP8.5),预测秋茄自然分布北界与可引种区域,基本与 RCP4.5 情景下一致。

到 2100 年,低浓度排放背景(RCP2.6)下,秋茄的低适生区与 2050 年相比,有所南撤且长江口北岸低适生区会全部消失。RCP4.5 情景下,秋茄的自然分布北界可达浙江省瑞安附近(27°46'N),低适生区北界与 2050 年基本持平,但在江苏省连云港市秦山岛会出现零星分布。RCP8.5 情景下,我国大陆秋茄自然分布北界可达浙江省温岭市(28°18'N),并在瑞安市到温岭市一带滩涂湿地区域出现大范围自然分布区域。低适生区可达山东半岛南岸(36°52'N)且在连云港以南范围内连续性出现。

根据姚遥等研究,RCP4.5 排放条件与目前全球变暖趋势更为接近,故更能代表未来实际气候环境变化趋势^[48]。在中等浓度排放下,2050 年高适生区北移相对较为明显,可达到浙江省玉环南部与乐清雁荡山附近海域(26°16'N)。在 2100 年高适生区北界有所南撤,这可能与秋茄在最热季度需要较多的降水量所影响^[49]。RCP4.5 背景下,低适生区实现了对舟山群岛的全覆盖,甚至有中适生区的存在,这揭示了未来在舟山区域内进行较大范围的秋茄引种试验将成为可能。目前,秋茄人工引种在浙江舟山岱山(30°18'N)以及江苏南通(32°15'N)进行了试验,并开展了越冬抗寒驯化实验,在舟山岱山县已有移栽案例^[39]。此外,该区域的秋茄引种除需要考虑极端天气变化外,因降水导致的低盐度也应受到重视^[20]。基于模型的预测,未来在中国大陆可种植秋茄的最北界,可能会达到江苏省盐城市射阳县附近。因此,这进一步揭示秋茄分布有北移的倾向。

MaxEnt 模型操作简单,样本需求小,预测精度高,这对我们理解秋茄的分布和群落的扩散迁移趋势有一定参考价值,但在模型运算中仍有较多局限性。(1)本模型所涉及的变量均为气候变量,而影响秋茄种群的分布除了气候因素外,湿地底质类型、潮汐作用、海平面高程也都是影响其种群分布的重要因素。因此,上

述预测结果侧重于展现秋茄种群未来可能的一种分布趋势,以及影响该种群分布的重要气候特征。(2)除环境因素外,物种个体的生长特性、种群扩散、迁移能力以及物种间的相互作用也会影响秋茄种群的分布。(3)基于抗寒特性的新品种选育和移植,也会增加秋茄未来分布的不确定性。

综上所述,(1)研究通过 MaxEnt 模型分析表明温度、海洋表层水温和降水是主导秋茄种群分布的主要气候因子,同时明确了秋茄适生区的各主要气候因子特征。等温性(bio_03)为 23.43—33.99,最热月份最高温度(bio_05)>31.7℃,最暖季度降水量(bio_18)>740.61mm,海洋表层平均水温(temperature)>24.9℃。(2)根据 RCP2.6、RCP4.5 和 RCP8.5 排放情景下所对应的环境因子预测,秋茄种群的地理分布较现今有北移趋势,北至长江口附近,甚至到达江苏沿岸。这为上述区域利用红树秋茄进行生态系统修复和增加碳汇储备提供了参考依据。

参考文献(References):

- [1] Lawler J J, Shafer S L, White D, Kareiva P, Maurer E P, Blaustein A R, Bartlein P J. Projected climate-induced faunal change in the Western Hemisphere. *Ecology*, 2009, 90(3): 588-597.
- [2] 周波涛. 全球气候变暖:浅谈从 AR5 到 AR6 的认知进展. *大气科学学报*, 2021, 44(5): 667-671.
- [3] Zhang K L, Yao L J, Meng J S, Tao J. Maxent modeling for predicting the potential geographical distribution of two peony species under climate change. *Science of the Total Environment*, 2018, 634: 1326-1334.
- [4] 王馨, 杨淑桂, 于芬, 季春峰, 龙春玲, 江香梅. 樟木的研究进展. *南方林业科学*, 2015, 43(5): 29-33, 39.
- [5] Wiens J A, Stralberg D, Jongsomjit D, Howell C A, Snyder M A. Niches, models, and climate change: assessing the assumptions and uncertainties. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2009, 106(Suppl 2): 19729-19736.
- [6] 孙杰杰, 江波, 朱锦茹, 吴丹婷, 叶诺楠, 邱浩杰, 袁位高, 吴初平, 黄玉洁, 焦洁洁, 沈爱华. 应用生态位模型预测樟木在浙江省的潜在适生区与主导环境因子. *东北林业大学学报*, 2020, 48(2): 1-6.
- [7] Phillips S J, Dudík M, Schapire R E. A maximum entropy approach to species distribution modeling. *Proceedings of the twenty-first international conference on Machine learning*. July 4-8, 2004, Banff, Alberta, Canada. New York: ACM, 2004: 655-662.
- [8] Phillips S J, Anderson R P, Schapire R E. Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling*, 2006, 190(3/4): 231-259.
- [9] Phillips S J, Dudík M. Modeling of species distributions with Maxent: new extensions and a comprehensive evaluation. *Ecography*, 2008, 31(2): 161-175.
- [10] Shabani F, Shafapour Tehrany M, Solhjoui-Fard S, Kumar L. A comparative modeling study on non-climatic and climatic risk assessment on Asian Tiger Mosquito (*Aedes albopictus*). *PeerJ*, 2018, 6: e4474.
- [11] Yan H Y, Feng L, Zhao Y F, Feng L, Wu D, Zhu C Z. Prediction of the spatial distribution of *Alternanthera philoxeroides* in China based on ArcGIS and MaxEnt. *Global Ecology and Conservation*, 2020, 21: e000856.
- [12] Lah N Z A A, Yusop Z, Hashim M, Salim J M, Numata S. Predicting the habitat suitability of *Melaleuca cajuputi* based on the MaxEnt species distribution model. *Forests*, 2021, 12(11): 1449.
- [13] 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*, 2021, 28(26): 34655-34663.
- [14] Melo-Merino S M, Reyes-Bonilla H, Lira-Noriega A. Ecological niche models and species distribution models in marine environments: a literature review and spatial analysis of evidence. *Ecological Modelling*, 2020, 415: 108837.
- [15] Fitzpatrick M C, Gotelli N J, Ellison A M. MaxEnt versus MaxLike: empirical comparisons with ant species distributions. *Ecosphere*, 2013, 4(5): 1-15.
- [16] Kaky E, Nolan V, Alatawi A, Gilbert F. A comparison between Ensemble and MaxEnt species distribution modelling approaches for conservation: a case study with Egyptian medicinal plants. *Ecological Informatics*, 2020, 60: 101150.
- [17] 林鹏, 沈瑞池, 卢昌义. 六种红树植物的抗寒特性研究. *厦门大学学报: 自然科学版*, 1994, 33(2): 249-252.
- [18] 郑坚, 王金旺, 陈秋夏, 许加意, 李效文, 卢翔, 雷海清, 夏海涛, 郑松发. 几种红树林植物在浙南沿海北移引种试验. *西南林学院学报*, 2010, 30(5): 11-17.
- [19] 李建清, 徐何方, 叶丽珍, 谷建法, 王仁青. 秋茄红树林北移引种造林技术. *浙江林业科技*, 2001, 21(6): 51-53.
- [20] 林楠. 舟山地区红树植物秋茄移植技术研究[D]. 舟山: 浙江海洋学院, 2010.
- [21] Saintilan N, Wilson N C, Rogers K, Rajkaran A, Krauss K W. Mangrove expansion and salt marsh decline at mangrove poleward limits. *Global*

- Change Biology, 2014, 20(1): 147-157.
- [22] 许仲林, 彭焕华, 彭守璋. 物种分布模型的发展及评价方法. 生态学报, 2015, 35(2): 557-567.
- [23] 李国庆, 刘长成, 刘玉国, 杨军, 张新时, 郭柯. 物种分布模型理论研究进展. 生态学报, 2013, 33(16): 4827-4835.
- [24] 陈新美, 雷渊才, 张雄清, 贾宏炎. 样本量对 MaxEnt 模型预测物种分布精度和稳定性的影响. 林业科学, 2012, 48(1): 53-59.
- [25] Change Intergovernmental Panel on Climate. Climate Change 2013-The Physical Science Basis: Working Group I Contribution to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge: Cambridge University Press, 2014.
- [26] Taylor K, Stouffer R, Meehl G. An overview of CMIP5 and the experiment design. Bulletin of the American Meteorological Society, 2012, 93: 485-498.
- [27] Riahi K, Rao S, Krey V, Cho C, Chirkov V, Fischer G, Kindermann G, Nakicenovic N, Rafaj P. RCP 8.5—a scenario of comparatively high greenhouse gas emissions. Climatic Change, 2011, 109(1): 33.
- [28] 陈敏鹏, 林而达. 代表性浓度路径情景下的全球温室气体减排和对中国的挑战. 气候变化研究进展, 2010, 6(6): 436-442.
- [29] 田芝平, 姜大膀, 张冉, 隋月. CCSM4.0 的长期积分试验及其对东亚和中国气候模拟的评估. 大气科学, 2012, 36(3): 619-632.
- [30] 李国梁, 汪文俊, 李宝贤, 姚海芹, 孙昕, 梁洲瑞, 鲁晓萍, 刘福利, 张朋艳. 基于 MaxEnt 模型和 ArcGIS 预测多肋藻在中国海域的适生分布特征. 中国水产科学, 2021, 28(12): 1588-1601.
- [31] 孙昕, 刘福利, 梁洲瑞, 汪文俊, 孙修涛. 基于 MaxEnt 模型预测极北海带在我国黄渤海的适生情况. 渔业科学进展, 2019, 40(5): 71-77.
- [32] 邢丁亮, 郝占庆. 最大熵原理及其在生态学研究中的应用. 生物多样性, 2011, 19(3): 295-302.
- [33] Elith J, Graham C, Anderson R P, Dudík M, Ferrier S, Guisan A, Hijmans R, Huettmann F, Leathwick J, Lehmann A, Li J, Lohmann L, Loiselle B, Manion G, Moritz C, Nakamura M, Nakazawa Y, Overton J, Peterson A, Phillips S J, Richardson K, Scachetti-Pereira R, Schapire R, Soberón J, Williams S, Wisz M, Zimmermann N. Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. Ecography, 2006, 29:129-151.
- [34] Shcheglovitova M, Anderson R P. Estimating optimal complexity for ecological niche models: a jackknife approach for species with small sample sizes. Ecological Modelling, 2013, 269: 9-17.
- [35] Duan X G, Li J Q, Wu S H. MaxEnt modeling to estimate the impact of climate factors on distribution of *Pinus densiflora*. Forests, 2022, 13(3): 402.
- [36] 黄晓君, 颜耀文, 包玉海, Altanchimeg. 雅氏落叶松尺蠖在蒙古高原适生区的分布. 西北农林科技大学学报: 自然科学版, 2018, 46(4): 98-106.
- [37] 车乐, 曹博, 白成科, 王娟娟, 张琳琳. 基于 MaxEnt 和 ArcGIS 对太白米的潜在分布预测及适宜性评价. 生态学杂志, 2014, 33(6): 1623-1628.
- [38] 王雨生, 王召海, 邢汉发, 厉静文, 孙硕. 基于 MaxEnt 模型的珙桐在中国潜在适生区预测. 生态学杂志, 2019, 38(4): 1230-1237.
- [39] 卢翔, 刘星, 王金旺, 杨升, 张丽娜, 吉红九, 陈秋夏. 江苏引种红树植物秋茄越冬抗寒技术研究. 林业科技, 2019, 44(6): 15-17.
- [40] 王友绍. 全球气候变化对红树林生态系统的影响、挑战与机遇. 热带海洋学报, 2021, 40(3): 1-14.
- [41] Woodroffe C D, Grindrod J. Mangrove biogeography: the role of quaternary environmental and sea-level change. Journal of Biogeography, 1991, 18(5): 479.
- [42] Saenger P. Mangrove ecology, silviculture and conservation. Berlin: Kluwer Academic Publishers, 2002: 1-10.
- [43] 张乔民, 隋淑珍, 张叶春, 于红兵, 孙宗勋, 温孝胜. 红树林宜林海洋环境指标研究. 生态学报, 2001, 21(9): 1427-1437.
- [44] 陈鹭真, 王文卿, 张宜辉, 黄丽, 赵春磊, 杨盛昌, 杨志伟, 陈粤超, 徐华林, 钟才荣, 苏博, 方柏州, 陈乃明, 曾传志, 林光辉. 2008 年南方低温对我国红树植物的破坏作用. 植物生态学报, 2010, 34(2): 186-194.
- [45] 徐宗焕, 方柏州, 陈家金, 李丽纯, 林俩法. 福建漳江口红树林生长与气象条件的关系. 中国农学通报, 2007, 23(8): 532-535.
- [46] Yang S C, Shih S S, Hwang G W, Adams J B, Lee H Y, Chen C P. The salinity gradient influences on the inundation tolerance thresholds of mangrove forests. Ecological Engineering, 2013, 51: 59-65.
- [47] 黄冠闽. 不同盐度梯度下互花米草与秋茄的生理特性比较研究. 福建林业, 2019(1): 37-41.
- [48] 姚遥, 罗勇, 黄建斌. 8 个 CMIP5 模式对中国极端气温的模拟和预估. 气候变化研究进展, 2012, 8(4): 250-256.
- [49] 朱弘, 林海娇, 杨乐, 李贺鹏, 岳春雷, 江波. 中国东南沿海秋茄树种地理分布格局及其环境解释. 植物科学学报, 2021, 39(5): 476-487.