

DOI: 10.20103/j.stxb.202301110073

吕增伟,朱晓如,叶兴状,文国卫,蒋天雨,赖文峰,施晨阳,黄秋良,张国防.气候变化对四合木适生区及空间迁移的影响.生态学报,2024,44(3): 1164-1176.

Lü Z W, Zhu X R, Ye X Z, Wen G W, Jiang T Y, Lai W F, Shi C Y, Huang Q L, Zhang G F. Impacts of climate change on the suitable habitats and spatial migration of *Tetraena mongolica*. Acta Ecologica Sinica, 2024, 44(3): 1164-1176.

## 气候变化对四合木适生区及空间迁移的影响

吕增伟,朱晓如,叶兴状,文国卫,蒋天雨,赖文峰,施晨阳,黄秋良,张国防\*

福建农林大学林学院,福州 350002

**摘要:**四合木(*Tetraena mongolica*)是中国特有的孑遗植物,被誉为植物中的“大熊猫”,由于早期过度放牧、滥垦乱伐等人为因素,使这一物种一度濒临灭绝。预测气候变化对分布范围的影响可为四合木的野生资源保存与可持续利用提供科学基础和参考依据。利用 27 个地理分布点和从 Worldclim 网站下载的 18 个环境因子数据,基于优化后的 MaxEnt 模型预测四合木在中国的地理分布格局和限制其分布的主导环境因子。结果表明,通过调用 R 平台 ENMeval 程序包进行模型优化,最终确定 FC=LQHPT, RM=4, 优化参数后的模型精度优于默认参数下的模型精度。优化后的 MaxEnt 模型预测测试数据集和训练数据集 AUC 值均在 0.98 以上;现代四合木潜在地理分布的总的适生区面积约为  $124.45 \times 10^4 \text{ km}^2$ , 高适生区面积约为  $3.35 \times 10^4 \text{ km}^2$ , 高适生区主要集中于内蒙古阿拉善左旗、鄂托克旗以北,黄河上游达拉特旗以南,乌海市、巴彦淖尔市以东,鄂尔多斯市以西;宁夏回族自治区北部石嘴山市及贺兰山北麓也有少量分布。最干月降水量(36.95%)、年降水量(14.83%)、表层土壤有机碳含量(11.21%)、海拔(9.38%)、最干季度平均气温(6.28%)、年均温(5.49%)、人类活动因子(3.10%)、表层土砾石含量(3.01%)、等温性(2.44%)、表层土壤碳酸盐或石灰含量(2.32%)、表层土壤酸碱度(2.02%)和最冷月最低气温(1.32%)是影响四合木分布的主要环境因子。分析发现,随着气候暖化,四合木新增适生面积将会逐步缩减,现代潜在高适生区可能依然是其未来的避难所,其分布重心可能将会向东迁移。本研究为进一步明确四合木适宜栖息地在中国的地理分布格局和制定有效的保护策略提供了科学参考。

**关键词:**四合木;气候变化;MaxEnt 模型;分布格局;Enmeval

## Impacts of climate change on the suitable habitats and spatial migration of *Tetraena mongolica*

LÜ Zengwei, ZHU Xiaoru, YE Xingzhuang, WEN Guowei, JIANG Tianyu, LAI Wenfeng, SHI Chenyang, HUANG Qiuliang, ZHANG Guofang\*

College of Forestry, Fujian Agriculture and Forestry University, Fuzhou 350002, China

**Abstract:** *Tetraena mongolica* is an endemic relict plant species in China and is known as the “giant panda” of the plant world. Due to human activities such as excessive grazing, over-cultivation, and deforestation in the early stages, this species was once on the brink of extinction. Predicting the impact of climate change on its distribution range can provide a scientific basis and reference for the conservation and sustainable utilization of wild resources of *Tetraena mongolica*. Using 27 geographical distribution points and environmental data from 18 factors downloaded from the WorldClim website, the dominant environmental factors restricting the distribution pattern of *Tetraena mongolica* in China were predicted based on the optimized MaxEnt model. The results showed that by calling the ENMeval package in the R platform for model

基金项目:福建省科技计划项目(2022I0008);东西部协作项目(KH180062A, 11891008004, KH190315A)

收稿日期:2023-01-11; 采用日期:2023-11-29

\* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: fjzgf@fafu.edu.cn

optimization, the model accuracy with optimized parameters (FC = LQHPT, RM = 4) was higher than that with default parameters. The Area Under Curve values of the optimized MaxEnt model for the test dataset and the training dataset were both above 0.98. The total suitable area for the potential geographic distribution of modern *Tetraena mongolica* was approximately  $124.45 \times 10^4 \text{ km}^2$ , with a high suitability area of about  $3.35 \times 10^4 \text{ km}^2$ . The high suitability area was mainly concentrated in the north of Alxa Zuoqi and Etoke Banner in the Inner Mongolia, south of the upper reaches of the Yellow River, east of Wuhai City and Bayan Nur City, and west of Ordos City. There were also a few distributions in Shizuishan City in the northern Ningxia Hui Autonomous Region and at the northern foot of Helan Mountain. The main environmental factors affecting the distribution of *Tetraena mongolica* were the driest month precipitation (36.95%), annual precipitation (14.83%), surface soil organic carbon content (11.21%), elevation (9.38%), average temperature of the driest quarter (6.28%), annual average temperature (5.49%), human activity factor (3.10%), surface gravel content (3.01%), isothermality (2.44%), surface soil carbonate or lime content (2.32%), surface soil PH (2.02%), and lowest temperature of the coldest month (1.32%). The analysis revealed that with climate warming, the additional suitable area for *Tetraena mongolica* would gradually shrink, and the current potential high suitability area might still be its future refuge. Its distribution center might shift eastward. The study provides a scientific reference for further clarifying the geographical distribution pattern of the suitable habitats for *Tetraena mongolica* in China and formulating effective protection strategies.

**Key Words:** *Tetraena mongolica*; climate change; MaxEnt model; distribution pattern; Enmeval

外界环境因子对于物种的生长与分布至关重要,为保护物种多样性,掌握其对物种的分布格局影响已成为当今研究热点<sup>[1]</sup>。气候是环境因子中最主要的因素,物种分布格局对其变化的响应也较为直观<sup>[2-3]</sup>。进入20世纪以来,全球气候变化引发的极端天气频频发生,全球变暖趋势愈演愈烈,联合国政府间气候变化专门委员会(IPCC)的数据显示,全球平均气温在2016—2035年比1986—2005年,将可能会升高0.3—0.7℃<sup>[4]</sup>,且当前大气中的CO<sub>2</sub>含量已超过400 μL/L,是人类历史上最高含量<sup>[5]</sup>。在此趋势下整个生态系统都将受到严重威胁<sup>[6]</sup>,许多生物的栖息地或迁移或缩小,甚至消失,地球生物多样性也减少<sup>[7-8]</sup>。气候变暖会影响物种的分布格局<sup>[9]</sup>,对于保护物种多样性,建立有效保护地来说,气候变化下物种过去和未来潜在地理分布情况将是很有参考价值的研究。

物种分布模型(species distribution model, SDMs)被认为是预测物种分布的最强大工具之一,SDMs利用选定物种的当前分布与当地环境变异性之间的相关性,推测出分布区适宜性变化,并预测出物种在未来空间的扩展<sup>[10-11]</sup>。目前,物种分布模型已被国内外广泛运用于模拟预测气候变化背景下物种的潜在适宜区<sup>[12-13]</sup>,尤其是一些价值高的、孑遗的、濒危的植物,如砂生槐(*Sophora moorcroftiana*)<sup>[14]</sup>、鹅掌楸(*Liriodendron chinense*)<sup>[7]</sup>、囊果紫檀(*Pterocarpus marsupium*)<sup>[15]</sup>、闽楠(*Phoebe bournei*)<sup>[16]</sup>等。SDMs种类较多,原理也不相同,但运用最广泛的模型为MaxEnt(maximum entropy,最大熵模型),此模型是一种基于生态位原理的生境适宜性模型,对未知分布信息约束力不强<sup>[17]</sup>。相较其他SDMs,在分布数据不充分、气候因子间相关性不确定的情况下,MaxEnt预测结果准确性和稳定性更高<sup>[18-19]</sup>。

四合木(*Tetraena mongolica*)是蒺藜科(Zygophyllaceae)单属植物,强旱生落叶小灌木。其起源于1.4亿年前的古地中海植物区系,是中国特有的孑遗植物,被誉为植物中的“大熊猫”<sup>[20]</sup>,故可作为研究生物多样性和环境演变的理想对象<sup>[21]</sup>,四合木作为荒漠群落的建群种,在当地的生态稳定中有不可替代的作用<sup>[22]</sup>。然而近些年来,人类活动干扰、全球气候变化造成四合木生境暖冬、旱化、破碎化等<sup>[21-23]</sup>,致使其种群数量急剧减少,并被列为国家一级重点保护珍稀植物<sup>[24]</sup>。目前,对于四合木的研究主要在四合木根际土壤微生物<sup>[22-25]</sup>、群落特征<sup>[26]</sup>、遗传结构<sup>[27-28]</sup>、叶片内含物质<sup>[28-29]</sup>、矿区生态恢复<sup>[30]</sup>等。段义忠等<sup>[31]</sup>也利用SDMs对四合木潜在分布区进行了预测,但并没有得出不同时期四合木潜在分布区格局变化和潜在适生区质心迁移变化等。

本文基于 Enmeval 数据包优化 MaxEnt 模型模拟 8 个不同时期下四合木潜在适生区,主要研究分析以下内容:1) 制约四合木分布的主要环境因子有哪些? 2) 不同气候情景下,四合木潜在适生区面积及地理分布格局怎样变化? 3) 不同气候情景下,四合木潜在适生区内气候异常区及异常程度最高的环境变量是什么? 4) 从过去到未来,四合木潜在适生区重心是如何变化的? 以上研究分析将为四合木种质资源的保护、合理开发利用提供一定的理论依据,同时也为西北部荒漠生态系统建设提供科学依据。

## 1 数据来源与研究方法

### 1.1 样本数据的搜集与筛选

通过查阅 CVH 中国数字植物标本馆 (<http://www.cvh.org.org.cn/>)、NSII 国家标本平台 (<http://mnh.scu.edu.cn/>) 数据库以及各类四合木相关公开发表的文献记载<sup>[20-32]</sup>,共获得 94 条四合木分布记录。参考李垚等<sup>[33]</sup>所用方法,对所得四合木分布记录进行初步筛选,去除重复、信息不全和人工栽培记录;为降低取样偏差,精准模拟预测四合木分布情况,最后在 ArcGIS 10.4 软件中建立 10 km×10 km 的格网,每个格网内尽可能只保留一个分布点;最终确定 27 个四合木有效分布点。

### 1.2 环境变量筛选和数据处理

末次间冰期(LIG)、末次盛冰期(LGM)、全新世中期(MH)、现代(Current)和未来 2050s、2070s 各情景气候及海拔数据皆下载于 WorldClim 数据库 (<http://worldclim.org>)。因四合木多生长于鄂尔多斯高原西北部,石质低山,荒漠环境<sup>[34]</sup>,故地形因子只选取了海拔。其中未来 2050s 和 2070s 皆选取了严格减排情景(RCP2.6)高排放温室气体情景(RCP8.5)两种情景下的气候数据,大气环流模型选择用中国气候模拟效果较好的 CCSM4。土壤因子来源于中国科学院南京土壤研究所提供的中国土壤数据集 (<http://westdc.westgis.ac.cn/>)。从国家基础地理信息系统 (<http://ngcc.sbsm.gov.cn/>) 下载 1:100 万中国省级行政区划图。

将三种不同类型的环境变量,以及筛选后的四合木分布点导入 ArcGIS10.4 软件中,在空间分辨率为 30" 的网格内进行点插值提取,删除结果值为-9999 的分布点。为避免环境变量多重共线性导致模型过度拟合问题<sup>[35]</sup>,利用 SPSS 软件进行 Spearman 相关性分析,当两个变量之间的相关系数大于 0.7,只选一个与地理分布最相关的变量<sup>[36]</sup>。

### 1.3 模型优化、预测和评估

Enmeval 数据包优化 MaxEnt 模型,主要优化调控倍频(Regularization multiplier, RM)和特征组合(Feature combination, FC)两个参数<sup>[37]</sup>。本次优化过程中设置 RM 为 0.5—8,每次增加 0.5,共 16 种调控倍频;采用 10 个 FC,即:L、QT、H、HP、PT、QH、LQH、LPT、QHP 和 LPHPT,Enmeval 数据包将上述 160 种参数组合进行测试。训练集 AUC 值与测试集 AUC 值之差(Difference between the AUC values, avg.AUC<sub>DIFF</sub>),AICc 代表 Akaike 信息量准则,皆用来评估不同参数组合的拟合度和复杂度,当 delta.AICc = 0 时,表示该组参数组合模拟结果最优<sup>[38]</sup>。设置 75% 的数据为训练集(training data),25% 的数据为测试集(test data),重复次数为 10,其他值为默认值。通过受试者工作特征曲线(ROC)检验模型的预测精度,ROC 曲线下的面积即 AUC,其值域为 0—1,值越大表示模拟预测结果越准确,低于 0.7 表示此模型模拟失败,0.7—0.8 表示模拟结果较准确,大于 0.9 表示模拟结果极准确<sup>[38]</sup>。

### 1.4 物种适生区划分

首先,MaxEnt 模型模拟运行完成后,利用 ArcGIS 软件将四合木各时期 10 次重复平均值的 ASCII 文件分别转换为 Raster 栅格格式,其中的栅格数据表示四合木的生存概率,再采用平均间隔法将四合木潜在适宜分布区划分为 4 类,(0—20%)为非适生区;(20%—50%)为低适生区;(50%—75%)为中适生区;(75%—100%)为高适生区,最后通过面积制表,计算各时期适生面积变化。

### 1.5 物种适生区空间格局变化

在气候变化影响下,物种的适生区空间格局可划分为 3 种情况:保留区、丧失区、增加区<sup>[39]</sup>。根据已预测

出的四合木各时期适生区结果,即本文中逻辑值 $\geq 20\%$ 适生区,包含低适生区、中适生区和高适生区,而逻辑值 $< 20\%$ 为非适生区,建立过去与现代、现代与未来气候环境下存在/不存在(1,0)矩阵,过去与未来面积变化皆基于现代四合木潜在适生区面积来比较计算,矩阵值0 $\rightarrow$ 1为增加区,1 $\rightarrow$ 0为丧失区,1 $\rightarrow$ 1为保留区<sup>[40-41]</sup>。最后,将矩阵值转变为属性值导入 ArcGIS 10.4 软件中,作出四合木适生区空间格局变化图。

### 1.6 多元环境相似度面和最不相似变量

参照李焱等<sup>[33]</sup>所用方法,在命令窗口运行 MaxEnt 软件自带的 MaxEnt.jar 文件中的“density.Tools.Novel”,得到多元环境相似度面(MESS)和最不相似变量(MoD),研究分析出过去与未来气候异常区及导致四合木潜在适生区迁移的关键气候因子。多元相似度可表示某一情境中某点的气候状况与参考图层气候状况的相似度,当相似度为负值时,则表明该点上至少有一个环境变量的数值超出了参考图层对应数值的范围,此点就为气候异常点,文中用红色表示;若为正值,表示气候正常,文中用蓝色表示,多元相似度最大值为100,代表该点的气候状况与现代完全一样。最不相似变量是指某点上各环境变量的多元相似度最低(异常程度最高)的变量,此环境变量可能就是导致物种适生区发生改变的因子<sup>[42]</sup>。

### 1.7 质心迁移

本文利用 ArcGIS 10.4 的“Zonal Geometry”工具,将各时期赋值为1的单元计算出质心,分析末次间冰期、末次盛冰期、全新世中期、现代及未来(2050s-RCP2.6、2070s-RCP2.6、2050s-RCP8.5和2070s-RCP8.5)8个不同背景下质心的位置。将四合木适生区缩减成一个矢量质点,用不同时期质心位置的变化反映四合木适生区空间迁移路线。

## 2 结果与分析

### 2.1 模型优化结果

MaxEnt 建模参数优化结果见表1,delta.AICc、avg.diff.AUC皆小于默认值,这代表优化后的参数可以降低模型的拟合度和复杂度,且delta.AICc=0时FC=LQHPT,RM=4,那么在此参数组合下的模型模拟结果应为最优。同时,本文基于四合木27个分布点和18个环境因子,设置FC=LQHPT,RM=4进行MaxEnt模型模拟四合木过去、现代及未来的潜在适生区,10次重复平均AUC值为0.987(图1),表示模拟结果极准确。

表1 MaxEnt 模型 Enmeval 优化评价指标

Table 1 Evaluation metrics of MaxEnt model generated by Enmeval

类型 Type	特征组合 FC	调控倍频 RM	最小信息准则 AICc delta.AICc	训练集 AUC 与 测试集 AUC 差值 avg.diff.AUC
默认 default	LQHPT	1	67.1547	0.0298
优化 optimized	LQHPT	4	0	0.0294

FC:特征组合 Feature combination; RM:调控倍频 Regulatory multiplier; 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; 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 差值 Difference between the AUC values

### 2.2 影响四合木分布的主要环境变量

表2所示为影响四合木分布,贡献率(Percent contribution, PC)位居前14的主要环境变量,而贡献率前5位的是:最干月降水量(bio14,36.95%)、年降水量(bio12,14.83%)、表层土壤有机碳含量(t\_oc,11.21%)、海拔(gloelev,9.38%)、最干季度平均气温(bio9,6.28%);置换重要值(Permutation importance, PI)前5位的是:年均温(bio1,28.04%)、最干季度平均气温(bio9,25.06%)、年降水量(bio12,16.51%)、最干月降水量(bio14,13.80%)、最冷月最低气温(bio6,4.83%);由图2可知,使用单独变量时,正规化训练增益值最大的3个变量分别为年降水量(bio12)、最干月降水量(bio14)和年均温(bio1,28.04%)、最干季度平均气温(bio9,25.06%)、



年降水量(bio12, 16.51%)、最干月,测试增益值最大3个变量分别为年降水量(bio12)、最干季度平均气温(bio9)和海拔,AUC值最大3个变量分别为最干季度平均气温(bio9)、年均温(bio1)和年降水量(bio12)。综合来看,降水量和气温是影响四合木现代地理分布的主要气候因子,但一些土壤因子,如有机碳含量、表层砾石含量,以及海拔也对四合木生长和分布范围有一定的制约性。

### 2.3 四合木当前在中国的潜在适生区

由图3、表3可知,四合木当前在中国的分布范围大约为 35.92°—45.15°N, 95.12°—119.85°E,总的适生区面积约为 124.45 × 10<sup>4</sup> km<sup>2</sup>, 占我国国土面积的 12.96%,适宜度最高的地方为内蒙古乌海、巴彦淖尔。高适生区、中适生区和低适生区面积分别约占总适生区面积的 2.69%、22.17%和 75.14%。四合木适生区主要在中国西北部,涵盖内蒙古、古自治区、宁夏、甘肃东北部以及陕西北部等地区。此外,四合木的地理分布数据中并没有在西藏、山西和河北的分布记录,但依据 MaxEnt 模型模拟出的结果来看,在青海东北部、山西东北部和河北北部也略较适合四合木生长。其中,高适生区面积约为 3.35 × 10<sup>4</sup> km<sup>2</sup>, 主要集中于内蒙古阿拉善左旗、鄂托克旗以北,黄河上游达拉特旗以南,乌海市、巴彦淖尔市以东,鄂尔多斯市以西;宁夏回族自治区北部石嘴山市及贺兰山北麓也有少量分布。

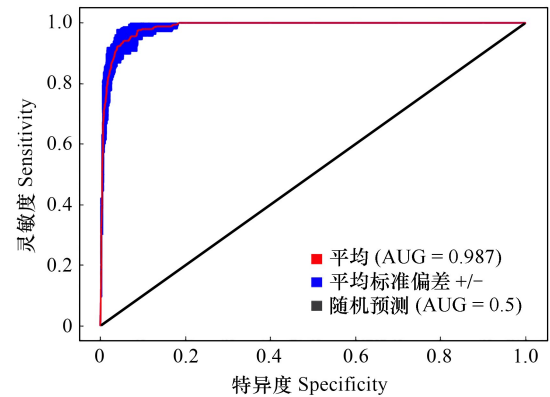


图1 Maxent 模型的 ROC 验证曲线

Fig.1 The ROC verification curve of Maxent model

表2 四合木主要环境因子参数

Table 2 The environmental variable parameters of *Tetraena mongolica*

代码	环境变量 Environmental variables	PC/%	PI/%	TRG <sub>0</sub>	TRG <sub>w</sub>	TG <sub>0</sub>	TG <sub>w</sub>	AUC <sub>0</sub>	AUC <sub>w</sub>
bio14	最干月降水量	36.95	13.80	0.52	1.79	0.79	2.62	0.84	0.97
bio12	年降水量	14.83	16.51	0.59	1.72	1.04	2.54	0.90	0.97
t_oc	表层土壤有机碳含量	11.21	0.05	0.35	1.83	0.63	2.69	0.82	0.98
gloelev	海拔	9.38	3.78	0.45	1.81	0.85	2.68	0.87	0.97
bio9	最干季度平均气温	6.28	25.06	0.43	1.70	0.88	2.68	0.92	0.97
bio1	年均温	5.49	28.04	0.34	1.73	0.78	2.73	0.90	0.97
hfp	人类活动因子	3.10	0.97	0.01	1.82	0.01	2.69	0.52	0.97
t_gravel	表层土砾石含量	3.01	1.16	0.06	1.79	0.18	2.63	0.68	0.97
bio3	等温性	2.44	1.62	0.18	1.82	0.58	2.67	0.90	0.97
t_caco3	表层土壤碳酸盐或石灰含量	2.32	0.00	0.10	1.83	-0.05	2.69	0.56	0.97
t_ph_h2o	表层土壤酸碱度	2.02	0.44	0.21	1.82	0.04	2.72	0.65	0.98
bio6	最冷月最低气温	1.32	4.83	0.26	1.82	0.65	2.70	0.89	0.98

PC: 贡献率 Percent contribution; PI: 置换重要值 Permutation importance; TRG<sub>0</sub>: 单独使用该因子的正则化训练增益 the regularization training gain using the factor alone; TRG<sub>w</sub>: 使用除此以外其他因子的正则化训练增益 the regularization training gain using other factors; TG<sub>0</sub>: 使用除此以外其他因子的测试增益 the test gain using other factors; TG<sub>w</sub>: 单独使用该因子的测试增益 the test gain using the factor alone; AUC<sub>0</sub>: 单独使用该变量的受试者工作特征曲线下面积 the area under the working characteristic curve of the subjects using the variable alone; AUC<sub>w</sub>: 使用除此以外其他因子的受试者工作特征曲线下面积 the area under the receiver operating characteristic curve using other factors

### 2.4 四合木过去、未来在中国的潜在分布区格局变化

对比过去三个时期与现代潜在分布区格局(图4、表4)可知,自末次间冰期以来,四合木适生区向东、西南方向显著扩张,新增适生区约 11.79 × 10<sup>4</sup> km<sup>2</sup>,大致在内蒙古中北部、鄂托克旗东北部毛乌素沙地和包头西部以及甘肃中北部,约占现代适生区面积 21.34%。同时,甘肃东北部、陕西中部、宁夏南部和内蒙古西部有近

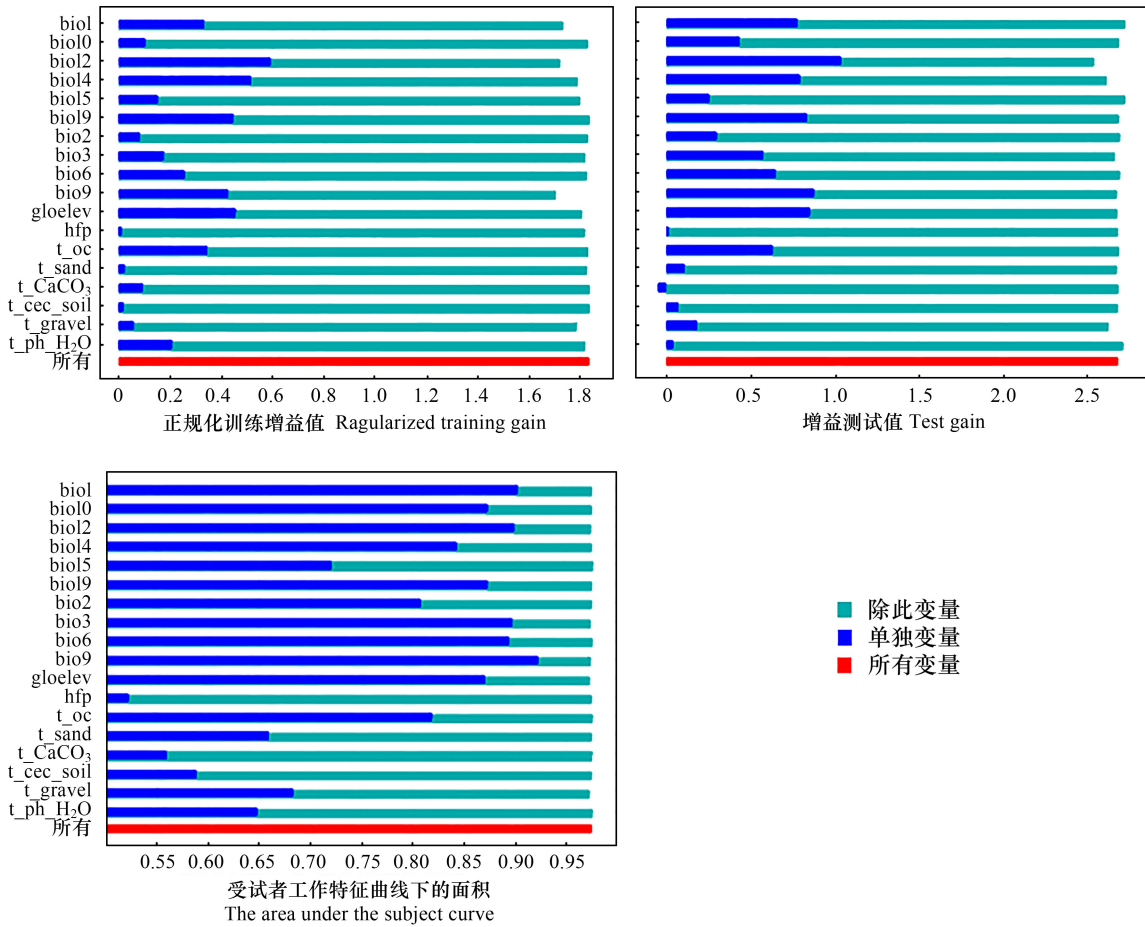


图2 环境变量重要性 Jackknife 检验

Fig.2 Jackknife test of the importance of variables

bio1: 年均温 Annual Precipitation; bio10: 最暖季均温 Mean Temperature Warmest Quarter; bio12: 年降水量 Annual Precipitation; bio14: 最干月降水量 Precipitation of Driest Month; bio15: 季节性降水 Precipitation Seasonality; bio19: 最冷季降水 Precipitation of Coldest Quarter; bio2: 昼夜温差月均值 Mean Diurnal Range; bio3: 等温性 Isothermality; bio6: 最冷月最低气温 Min Temperature of Coldest Month; bio9: 最干季度平均气温 Mean Temperature of Driest Quarter; gloelev: 海拔 Gloelevation; hfp: 人类活动因子 Human Activity Factor; t\_oc: 表层土壤有机碳含量 Topsoil Organic Carbon; t\_sand: 含沙量 Sand content; t\_CaCO<sub>3</sub>: 表层土壤碳酸盐或石灰含量 Topsoil Calcium Carbonate; t\_cec\_soil 土壤的阳离子交换能力 Cation exchange capacity of soil; t\_gravel: 表层土砾石含量 Topsoil Gravel Content; t\_ph\_H<sub>2</sub>O: 表层土壤酸碱度 Topsoil pH (H<sub>2</sub>O)

24.21×10<sup>4</sup> km<sup>2</sup> 适生区已丧失, 约占现代适生区面积43.82%。此外, 两时期的高适生区和中适生区的区域发生明显变化, 末次间冰期的高适生区甘肃中东部, 在现代适宜度降低已变为中适生区, 而中适生区陕西中部在现代已变为非适生区(图3)。在末次盛冰期开始, 四合木潜在分布区略向内蒙古西北扩张, 适生区净增加15.14%。

将未来四个气候情景下与现代潜在适生区格局(图4、表4)对比可知, 在RCP2.6情景下, 到2050、2070年代四合木适生区都将增加, 分别净增加3.88×10<sup>4</sup> km<sup>2</sup>、6.36×10<sup>4</sup> km<sup>2</sup>, 约占现代的10.31%、16.56%。在RCP8.5情景下, 到2050、2070年代四合木适生区都将有缩减趋势, 但在2070年代适生区面积将会减少较多, 净减少3.33×10<sup>4</sup> km<sup>2</sup>, 约占现代的9.81%。此外, 未来4气候情景下高适生区都略向东迁移, 且现代适生区内宁夏北部高适生区将逐步破碎化(图3)。

### 2.5 多元环境相似度面和最不相似变量分析

在过去末次间冰期、末次盛冰期和全新世中期及未来2050s-RCP2.6、2050s-RCP8.5、2070s-RCP2.6和2070s-RCP8.5情景下, 四合木27个现代分布点的平均多元相似度分别为-8.27、10.68、13.81、-0.28、13.58、

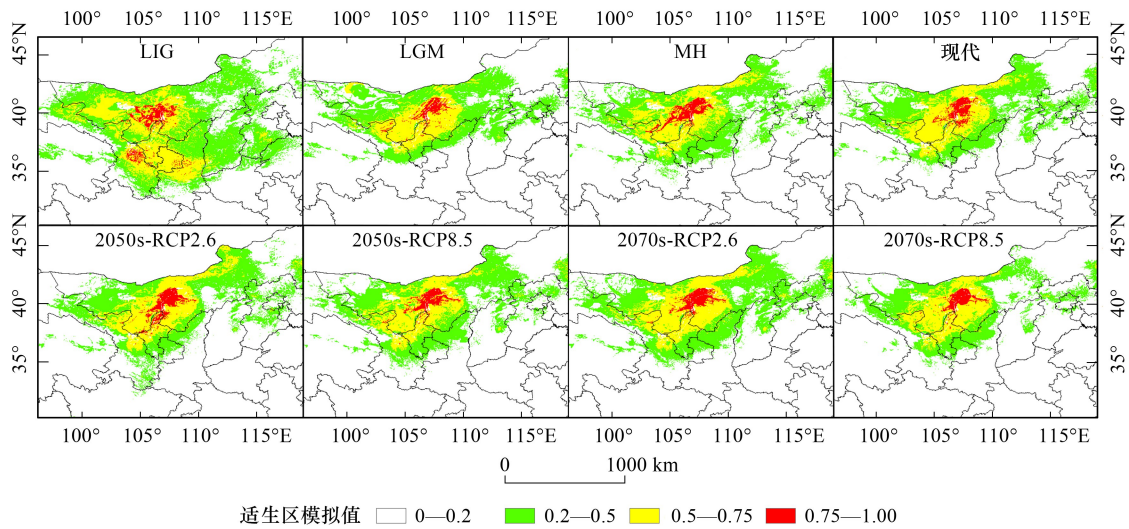


图3 Maxent 模型预测的四合木不同时期潜在适生区

Fig.3 The potential distribution for *Tetraena mongolica* during different periods based on Maxent model

LIG:末次间冰期;LGM:末次盛冰期;MH:全新世中期

表3 不同时期四合木适生区面积变化/( $\times 10^4 \text{ km}^2$ )

Table 3 Changes of suitable area of *Tetraena mongolica* in different periods

时期 Period	LIG	LGM	MH	现代 Current	2050s		2070s	
					RCP2.6	RCP8.5	RCP2.6	RCP8.5
低适生区 Lowly suitable area	113.81	73.43	107.25	93.51	105.91	98.19	120.67	66.90
中适生区 Moderately suitable area	38.97	23.01	26.93	27.59	30.45	27.19	33.17	24.59
高适生区 Highly suitable area	4.51	2.76	4.16	3.35	4.53	3.56	4.05	3.09
合计 Total	157.29	99.20	138.34	124.45	140.90	128.94	157.88	94.58

LIG:末次间冰期;LGM:末次盛冰期;MH:全新世中期

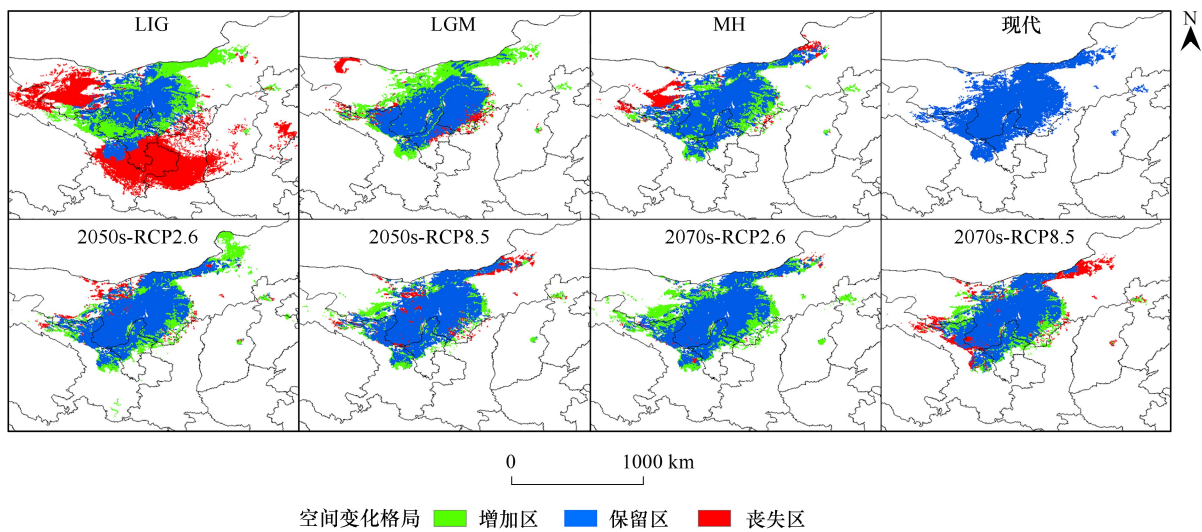


图4 不同时期四合木适生区空间格局变化

Fig.4 The spatial pattern changes of suitable area for *Tetraena mongolica* during different periods



表 4 不同时期四合木适生区空间变化

Table 4 The spatial pattern changes of suitable area for *Tetraena mongolica* during different periods

时期 Period	面积 Area/( $\times 10^4$ km <sup>2</sup> )				变化 Change/%			
	增加 Increase	保留 Reserved	丧失 Lost	变化 Change	增加率 Increase rate	保留率 Reserved rate	丧失率 Lost rate	变化率 Change rate
LIG	11.79	19.25	24.21	-12.42	21.34	34.84	43.82	-22.48
LGM	9.71	21.09	4.39	5.32	27.60	59.93	12.47	15.14
MH	4.83	26.14	5.05	-0.22	13.41	72.57	14.01	-0.60
2050s-RCP2.6	6.51	28.46	2.63	3.88	17.31	75.69	7.00	10.31
2070s-RCP2.6	7.62	29.55	1.26	6.36	19.84	76.88	3.28	16.56
2050s-RCP8.5	3.64	27.11	3.68	-0.04	10.57	78.73	10.70	-0.12
2070s-RCP8.5	3.02	24.56	6.35	-3.33	8.90	72.39	18.71	-9.81

13.81、11.97,只有末次间冰期和未来 2050s-RCP2.6 存在多元相似度为负值的点,所占比例分别为 66.67%和 3.7%,说明末次间冰期气候异常程度最高,2050s-RCP2.6 次之,而其他 5 个时期在现代适生区内气候异常程度较低。在末次间冰期,现代适生区内气候异常区主要集中在中部、南部边缘、东南边缘和西部,最不相似变量为土壤表层沙含量( $t_{sand}$ )和土壤阳离子交换能力( $t_{cec\_soil}$ ) (图 5);在 2050s-RCP2.6,现代适生区内气候异常区主要在东北部,最不相似变量为海拔( $gloelev$ ) (图 6)。

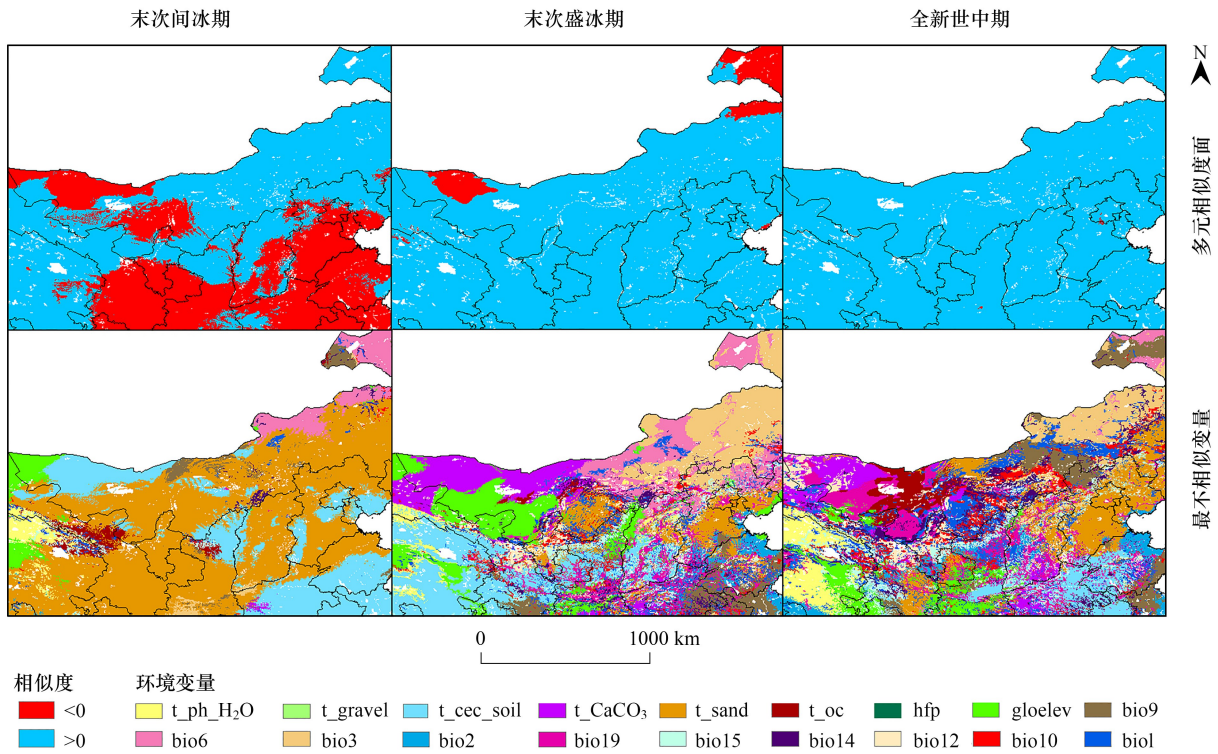


图 5 Maxent 模型预测的过去三个时期多元相似度面与最不相似变量

Fig.5 Multiple similarity surfaces (MESS) and the most dissimilar variable (MOD) for *Tetraena mongolica* over the past three periods predicted by MaxEnt model

### 2.6 不同气候情景下四合木的质心迁移路线

由图 7 可知,末次间冰期,四合木适生区质心在宁夏回族自治区永宁县;末次盛冰期,四合木适生区质心在内蒙古自治区阿拉善左旗,相对于末次间冰期,大致向北迁移了 107.3 km;全新世中期,四合木适生区质心在内蒙古自治区阿拉善左旗,相对于末次盛冰期,大致向西北迁移了 144.7 km;现代四合木适生区质心在内蒙



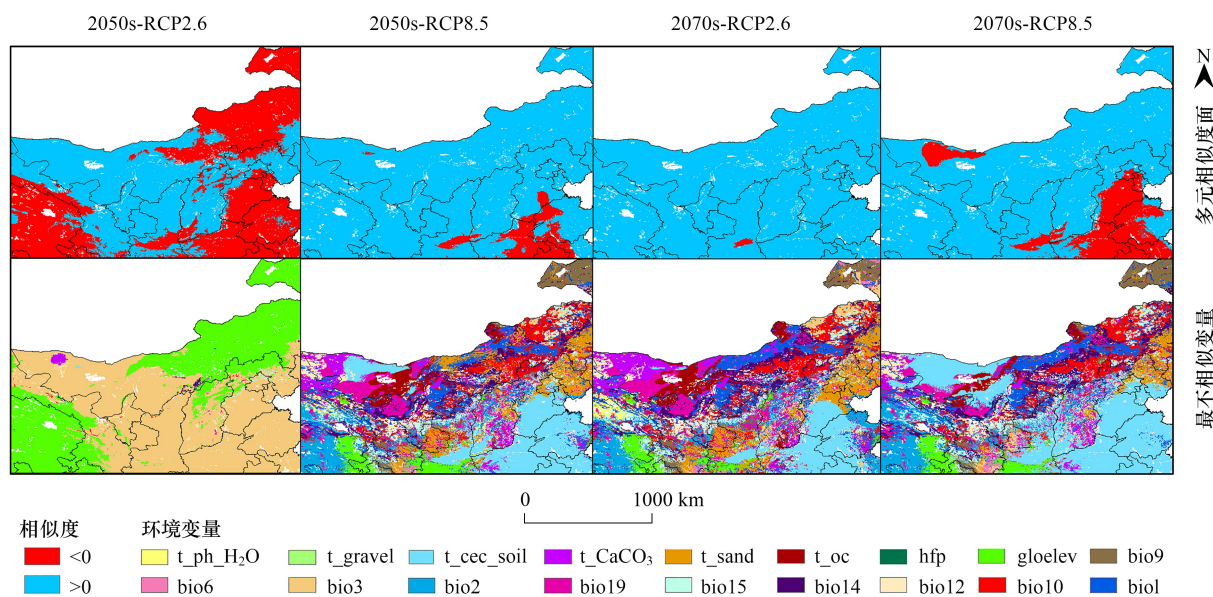


图 6 Maxent 模型预测的未来四个不同气候情景的多元相似度面与最不相似变量

Fig.6 Multiple similarity surfaces (MESS) and the most dissimilar variable (MOD) for *Tetraena mongolica* during different periods in the future predicted by MaxEnt model

古自治区乌海市,相对于全新世中期,大致向东微偏南迁移了 188 km;在 2050s-RCP2.6 情景下,四合木适生区质心在内蒙古自治区杭锦旗,相对于现代,将向东北迁移 94.8 km;在 2070s-RCP2.6 情景下,四合木适生区质心在内蒙古自治区阿拉善左旗,相对于 2050s-RCP2.6,将可能返回向西迁移 99.1 km;2050s-RCP8.5 情景下,四合木适生区质心在内蒙古自治区乌海市,相对于现代,将向东北迁移 10.2 km;2070s-RCP8.5 情景下,四合木的适生区质心在内蒙古自治区鄂托克旗,相对于 2050s-RCP8.5,将向东南迁移 12 km。

### 3 讨论

#### 3.1 四合木不同时期潜在适生区变化

本研究发现四合木的潜在适宜生境主要在西北荒漠地区,集中于内蒙古中部、甘肃中北部、宁夏北部、陕西北部等地,这与段义忠等<sup>[31]</sup>利用物种分布模型预测四合木潜在分布区的结果几乎一致,尤其是高适生区几乎完全吻合,但也存在一定差异,其研究结果中四合木潜在适宜生境有新疆、西藏、黑龙江、吉林和辽宁等地,但本研究未发现这些地方为四合木潜在适宜生境,造成以上差异可能是因为所选用的环境变量、分布数据不同<sup>[41]</sup>。

四合木不同时期潜在适生区面积变化显示,末次盛冰期和 2070s-RCP8.5 的适生区面积有较大程度缩减。末次冰期冰盛期(LGM)是距我们最近的极寒冷时期,LGM 时全球陆地约有 24%被冰覆盖,此外,张小梅等<sup>[43]</sup>研究发现末次盛冰期 27.6–10 ka 库布齐沙漠风沙堆积强烈,气候相对干燥,在此区域的四合木适生区适宜性会降低,且西鄂尔多斯与此沙漠紧邻,生态环境也可能受其影响,进而影响四合木生长分布。此外,自末次间冰期以来,高适生区皆集中于内蒙古西鄂尔多斯至东阿拉善荒漠区表明其分布区变化不大。这可能与西鄂尔

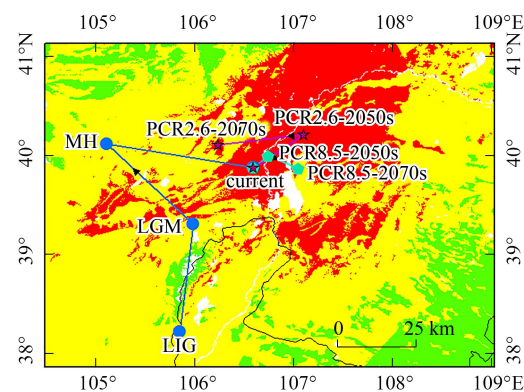


图 7 不同气候情景下四合木质心位置及迁移路线

Fig.7 Migration location of the center of suitable areas for *Tetraena mongolica* during periods

多斯特殊的地理环境有关,该区域是 36 亿年前鄂尔多斯古大陆的一部分,系古地中海浸区经第三次喜马拉雅山隆起而成,是荒漠草原向荒漠过渡地带的复合生态系统,植物多样性丰富,因许多古地中海残遗植物分布于此,被称为“古地中海孑遗植物避难所”<sup>[44]</sup>。段义忠等<sup>[27]</sup>也研究表明位于乌海境内四合木自然保护区内的四合木遗传多样性要高于其他区域,这说明四合木对西鄂尔多斯地区环境适应能力较强,也证明本研究结果的可信度。

从末次间冰期到未来 2070s-RCP8.5,因末次间冰期是近 150 ka 来全球最暖的时期,整体的气候条件与目前的全新世间冰期相似,导致四合木适生区面积逐步缩减,适生区西南边缘基本走向破碎化,甄江红等<sup>[45]</sup>对四合木种群动态时空分析也发现 28 a 来四合木种群数量迅速减少。同时,四合木潜在适生区分布重心过去主要向北迁移,由低纬度到高纬度;未来 RCP2.6 情景下从 2050s 到 2070s 先向东北再向西北方向迁移;RCP8.5 情景下 2050s、2070s 先向东北再向东南方向迁移,此情境下迁移路线与李晓辰<sup>[46]</sup>研究中国温带主要荒漠植物地理分布格局中四合木未来潜在重心变化一致,智颖飙等<sup>[47]</sup>在研究迁地保护中四合木的生态适应性中也推断出东移进行迁地保护四合木适应性更高。

综上所述,从末次间冰期到未来,四合木适生区分布格局存在往返退缩和扩张趋势,潜在适生区分布重心大致有向东转移。特别是在全球气候变暖的趋势下,四合木未来潜在适生区存在大面积丧失的风险,其高适生区西鄂尔多斯地区将可能就是其未来稳定的避难所。

### 3.2 四合木地理分布与环境因子的关联

环境决定着植物的生长和地理分布格局<sup>[48]</sup>。本研究发现年降水量、最干季度平均气温和最干月降水量是制约四合木地理分布的最主要变量因子。在一定范围内,随年降水量增加,四合木适生区适宜度升高,这可能是因为降水量直接影响荒漠植物的分布和生长<sup>[49]</sup>。四合木生于草原化荒漠地带,生境内日照时间长,降水分布不均匀,年均降水量为 139.8 mm,多集中在 6—8 月,蒸发量也较大。而四合木作为此生境内孑遗植物之一,早已形成适应生境的水分利用策略。4—6 月为四合木生长季,充足的水分会使其总体生物量增加,营养生长提高,克隆繁殖潜力增大;6—7 月为开花期,雨水充足可使其开花率达到 90%,7—9 月秋季降雨可使四合木返青<sup>[50-51]</sup>。由此可见,年降水量能直接反映四合木生境内降水情况,一定范围内增加降水有利于四合木生长发育。此外,最干月降水量减少、最干季度平均气温适度升高也会增加四合木适宜性,这可能与中高纬度地区落叶植物为安全越冬而进行的休眠现象有关。植物休眠开始的表现是叶片枯黄、脱落,石松利等<sup>[52]</sup>研究表明 8 月高温缺水时四合木体内 ABA 含量升高,其抗旱性增强,ABA 可引起植物芽休眠、叶脱落。荒漠区秋末、冬季本就降雨少,干燥,若温度再升高,四合木会受到干旱胁迫,其体内抑制生长的激素含量增加,开始进入休眠期,安全越冬。

除水热因子之外,MaxEnt 模型模拟结果发现海拔也对四合木地理分布有一定的制约性。石松利等<sup>[52]</sup>通过对对比低山和平原环境下四合木幼苗的生长情况,发现低山更有利于幼苗生长。甄江红等<sup>[32]</sup>评价四合木生境适宜性时也指出高海拔石质山不利于四合木生存。

综上所述,气候、地形等因子从生长、发育方面综合影响四合木地理分布格局,海拔、经纬度等地形因子也主要通过水热因子变化来影响植物分布<sup>[53]</sup>。甄江红等<sup>[20]</sup>研究发现年均温升高四合木种群面积减小,而蒸发量少,降雨量增多有助于四合木生长;刘冠志<sup>[51]</sup>、张道远等<sup>[54]</sup>指出水分是影响荒漠区植物生存的主要因素,更是使其克隆繁殖能力显著的主要因子之一,可见水热因子是四合木适应生态环境变化的主导因子。

南北方水热条件差异大,秦岭以南地区处于亚热带气候区域,降水量、季均温度高于秦岭以北季均温度<sup>[55]</sup>,这都不符合四合木生长、分布所需的水热条件。由此可推断,年降水量限制了四合木向秦岭以南扩张,最干月降水量、最干季平均温度限制其向河套平原东北方向扩张,巴丹吉林沙漠以西扩张。以上气候因子的限制,可能使得四合木分布在亚洲中部温带区域,且长期生长与西鄂尔多斯至东阿拉善草原荒漠地带。

### 3.3 四合木通过迁移来适应气候变化的影响

应对气候变化,物种会进行迁移来避免局地灭绝<sup>[56]</sup>,张殷波等<sup>[41]</sup>将文冠果未来空间迁移情况简化为无

迁移和无限制迁移两种假设。研究发现,在四合木无迁移假设下,过去不同时期适生区丧失率均较大,且最大为末次间冰期;未来适生区丧失率较大的均在高浓度排放情景下(RCP8.5)。在四合木无限制迁移下,过去适生区丧失率较大为末次间冰期,而末次盛冰期适生区面积整体增加,全新世中期丧失率较小;未来适生区丧失率较大的仍为2070s年代高浓度排放情景(RCP8.5)下,但在2050s年代该排放情景下丧失率较小,而在低浓度排放情景(RCP2.6)下四合木适生区面积均增大。许多有关气候的研究已表明高浓度排放情景下对地球生物影响最大<sup>[57]</sup>,说明本研究结果与之一致。本研究用以上两种假设,主要分析气候变化下四合木迁移能力对其空间迁移结果的影响。在无迁移条件下,四合木适生区从过去到未来都不会增加新的适生区,只会丧失适生区;在无限制迁入条件下,四合木适生区会新增适生区,这就会影响适生区丧失情况。在无限制迁移条件下四合木均有新增适生区,丧失率直接减小。这足以说明物种迁移对于物种适应气候变化至关重要,且气候暖化将会影响四合木的迁移能力,若物种分布速度低于气候变化速度,也就是说其自身迁移能力弱,将无法很快适应气候变化<sup>[58]</sup>。

目前,四合木生境岛屿化,而在斑块生境中物种的迁移扩散能力可以决定一个物种能否存活下来,若其迁移扩散能力小,最终就可能会灭绝<sup>[59]</sup>。四合木迁移可以为其寻得新的适生区,进而改变其地理分布。然而,四合木的新增适生区逐步缩小,这可能与四合木自身迁移扩散能力弱有一定的关系。普遍认为,种子的产量、萌发、扩散等是影响物种迁移能力的决定因素<sup>[60]</sup>。四合木开花多,结实少,且种子成熟率低,也就是说其种子产量低,且质量差,不易萌发<sup>[61]</sup>,这就说明四合木本身的迁移扩散能力较弱。气候暖化使其生境更加恶劣,迁移能力逐步变得更弱,不能快速适应变化的环境,这可能也是其濒危的原因之一。

#### 4 结论

基于物种分布数据和优化后的MaxEnt最大熵模型,模拟不同气候背景下四合木潜在适生区。研究结果显示降水和气温是影响四合木地理分布的主导因子。当代气候条件下四合木的高适生区主要集中于内蒙古阿拉善左旗、鄂托克旗以北,黄河上游达拉特旗以南,乌海市、巴彦淖尔市以东,鄂尔多斯市以西;宁夏回族自治区北部石嘴山市及贺兰山北麓也有少量分布。此外,气候变化对四合木适生区及空间迁移会产生一定影响,末次间冰期到未来,四合木适生区分布格局存在往返退缩和扩张趋势,潜在适生区分布重心大致有向东转移的趋势。特别是在全球气候变暖的趋势下,四合木未来潜在适生区存在大面积丧失的风险,尤其是2070s-RCP8.5时期,其高适生区西鄂尔多斯地区将可能就是其未来稳定的避难所。本研究可以为四合木的保护、栽培以及维持荒漠生态系统稳定提供一定的参考价值。

#### 参考文献(References):

- [1] Chen Y R, Xie H M, Luo H L, Yang B Y, Xiong D J. Impacts of climate change on the distribution of *Cymbidium kanran* and the simulation of distribution pattern. *Ying Yong Sheng Tai Xue Bao=the Journal of Applied Ecology*, 2019, 30(10): 3419-3425.
- [2] Allen J L, Lendemer J C. Climate change impacts on endemic, high-elevation lichens in a biodiversity hotspot. *Biodiversity and Conservation*, 2016, 25(3): 555-568.
- [3] Descombes P, Wisz M S, Leprieux 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.
- [4] 沈永平, 王国亚. IPCC 第一工作组第五次评估报告对全球气候变化认知的最新科学要点. *冰川冻土*, 2013, 35(5): 1068-1076.
- [5] 张宁. 气候变化或致全球粮食危机. *生态经济*, 2021, 37(8): 5-8.
- [6] Bosch-Belmar M, Giommi C, Milisenda G, Abbruzzo A, Sarà G. Integrating functional traits into correlative species distribution models to investigate the vulnerability of marine human activities to climate change. *Science of the Total Environment*, 2021, 799: 149351.
- [7] 翟新宇, 申宇芳, 朱圣华, 涂忠华, 张成阁, 李火根. 未来气候变化对孑遗植物鹅掌楸地理分布的影响. *热带亚热带植物学报*, 2021, 29(2): 151-161.
- [8] Solomon S. The physical science basis: contribution of working group I to the fourth assessment report of the intergovernmental panel on climate change. Geneva: IPCC, 2007.



- [ 9 ] Bellard C, Thuiller W, Leroy B, Genovesi P, Bakkenes M, Courchamp F. Will climate change promote future invasions? *Global Change Biology*, 2013, 19(12): 3740-3748.
- [ 10 ] Morin X, Lechowicz M J. Contemporary perspectives on the niche that can improve models of species range shifts under climate change. *Biology Letters*, 2008, 4(5): 573-576.
- [ 11 ] Fitzpatrick M C, Hargrove W W. The projection of species distribution models and the problem of non-analog climate. *Biodiversity and Conservation*, 2009, 18(8): 2255-2261.
- [ 12 ] Gelviz-Gelvez S M, Pavón N P, Illoldi-Rangel P, Ballesteros-Barrera C. Ecological niche modeling under climate change to select shrubs for ecological restoration in Central Mexico. *Ecological Engineering*, 2015, 74: 302-309.
- [ 13 ] 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.
- [ 14 ] Yang L, Li H E, Li Q A, Guo Q Q, Li J R. Genetic diversity analysis and potential distribution prediction of *Sophora moorcroftiana* endemic to qinghai-tibet plateau, China. *Forests*, 2021, 12(8): 1106.
- [ 15 ] Ghosh B G, Garai S, Rahaman S M, Khatun M, Mohammad N, Mishra Y, Ranjan A, Tiwari S. Assessing potential habitat distribution range of the endangered tree species *Pterocarpus marsupium* Roxb. Under the climate change scenario in India. *Trees, Forests and People*, 2021, 6: 100124.
- [ 16 ] 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.
- [ 17 ] 应凌霄, 刘晔, 陈绍田, 沈泽昊. 气候变化情景下基于最大熵模型的中国西南地区清香木潜在分布格局模拟. *生物多样性*, 2016, 24(4): 453-461.
- [ 18 ] Elith J, Graham C H, Anderson R P, Dudík M, Ferrier S, Guisan A, Hijmans R J, Huettmann F, Leathwick J R, Lehmann A, Li J, Lohmann L G, Loiselle B A, Manion G, Moritz C, Nakamura M, Nakazawa Y, McC M Overton J, Townsend Peterson A, Phillips S J, Richardson K, Scachetti-Pereira R, Schapire R E, Soberón J, Williams S, Wisz M S, Zimmermann N E. Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. *Ecography*, 2006, 29(2): 129-151.
- [ 19 ] Elith J, Phillips S J, Hastie T, Dudík M, Chee Y, Yates C. A statistical explanation of MaxEnt for ecologists. *Diversity and Distributions*, 2011, 17(1): 43-57.
- [ 20 ] 甄江红, 刘果厚. 不同生境条件下四合木(*Tetraena mongolica* Maxim.)种群结构特征. *生态学报*, 2008, 28(4): 1829-1841.
- [ 21 ] 甄江红, 李艳玲, 刘果厚, 苏根成. 20 世纪后期以来四合木分布区气候变化及其影响. *自然资源学报*, 2009, 24(9): 1593-1603.
- [ 22 ] 刘建利, 王英娜, 未丽, 王静, 吕燕, 孙钦飞, 苟琪, 李靖宇. 荒漠孑遗植物四合木对土壤古菌群落的影响. *生态学报*, 2021, 41(9): 3548-3563.
- [ 23 ] Ying Z. The endangered characteristics and mechanism of the endemic relict shrub *Tetraena mongolica* Maxim. *Acta Ecologica Sinica*, 2008(2): 767-776.
- [ 24 ] Cheng J, Kao H X, Dong S B. Population genetic structure and gene flow of rare and endangered *Tetraena mongolica* Maxim. revealed by reduced representation sequencing. *BMC Plant Biology*, 2020, 20(1): 391.
- [ 25 ] Ruan M Y, Zhang Y X, Chai T Y. Rhizosphere soil microbial properties on *Tetraena mongolica* in the arid and semi-arid regions, China. *International Journal of Environmental Research and Public Health*, 2020, 17(14): 5142.
- [ 26 ] 杜忠毓, 贺一鸣, 房朋朋, 段义忠, 鲁睿. 孑遗濒危植物四合木群落组成、物种多样性及土壤养分含量. *生态学杂志*, 2020, 39(11): 3537-3548.
- [ 27 ] 段义忠, 王海涛, 张格格, 严伟娜. 基于 ISSR 分子标记的孑遗濒危植物四合木遗传结构分析. *植物研究*, 2021, 41(3): 466-473.
- [ 28 ] Wu Z G, Wei W, Cheng K, Zheng L L, Ma C M, Wang Y C. Insecticidal activity of triterpenoids and volatile oil from the stems of *Tetraena mongolica*. *Pesticide Biochemistry and Physiology*, 2020, 166: 104551.
- [ 29 ] 刘仪莹, 杨紫萌, 李国芳, 陈思瑜, 赵心雨, 冯金朝, 石莎. 不同水分条件下西鄂尔多斯三种荒漠灌木光合生理特征. *中央民族大学学报(自然科学版)*, 2022, 31(3): 25-31.
- [ 30 ] 丁玉龙. 煤矿开采沉降对四合木的影响与保护对策研究[D]. 徐州: 中国矿业大学, 2013.
- [ 31 ] 段义忠, 鱼慧, 王海涛, 杜忠毓. 孑遗濒危植物四合木(*Tetraena mongolica*)的地理分布与潜在适生区预测. *植物科学学报*, 2019, 37(3): 337-347.
- [ 32 ] 甄江红, 玉山, 赵明, 刘果厚. 濒危植物四合木的生境适宜性评价. *中国沙漠*, 2010, 30(5): 1075-1084.
- [ 33 ] 李垚, 张兴旺, 方炎明. 小叶栎分布格局对末次盛冰期以来气候变化的响应. *植物生态学报*, 2016, 40(11): 1164-1178.
- [ 34 ] 段义忠, 杜忠毓, 王海涛. 西北干旱区孑遗濒危植物四合木(*Tetraena mongolica*)叶绿体基因组特征研究及比较分析. *植物研究*, 2019, 39(5): 653-663.
- [ 35 ] Graham M H. Confronting multicollinearity in ecological multiple regression. *Ecology*, 2003, 84(11): 2809-2815.



- [36] Li H Q, Liu X H, Wang J H, Xing L G, Fu Y Y. Maxent modelling for predicting climate change effects on the potential planting area of tuber mustard in China. *The Journal of Agricultural Science*, 2019, 157(5): 375-381.
- [37] 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.
- [38] Phillips S J, Anderson R P, Schapire R E. Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling*, 2006, 190(3/4): 231-259.
- [39] 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.
- [40] Ye X Z, Zhao G H, Zhang M Z, Cui X Y, Fan H H, Liu B. Distribution pattern of endangered plant *Semiliquidambar cathayensis* (Hamamelidaceae) in response to climate change after the last interglacial period. *Forests*, 2020, 11(4): 434.
- [41] 张殷波, 刘彦岚, 张晓龙, 秦浩, 王光玉, 王伟. 气候变化对文冠果适宜生境及空间迁移的影响. *中国环境科学*, 2020, 40(10): 4597-4606.
- [42] Elith J, Kearney M, Phillips S. The art of modelling range-shifting species. *Methods in Ecology and Evolution*, 2010, 1(4): 330-342.
- [43] 张小梅, 靳鹤龄, 刘冰. 末次盛冰期以来库布齐沙漠环境变化. *中国沙漠*, 2021, 41(5): 81-93.
- [44] 党晓宏, 蒙仲举, 高永, 汪季, 张波, 刘斌, 王祯仪, 翟波. 西鄂尔多斯地区 5 种荒漠灌丛光合固碳能力研究. *干旱区资源与环境*, 2017, 31(11): 128-135.
- [45] 甄江红, 李艳玲, 赵明, 刘果厚. 珍稀特有植物四合木种群动态时空分析. *干旱区资源与环境*, 2009, 23(7): 182-187.
- [46] 李晓辰. 中国温带主要荒漠植物的地理分布格局研究[D]. 石河子: 石河子大学, 2018.
- [47] 智颖飙, 李红丽, 崔艳, 路战远, 刘珮, 叶学华, 张荷亮, 杨持, 刘钟龄, 王云飞, 华宇鹏, 红鸽, 赵凯, 魏玲玲, 王强. 孑遗植物四合木 (*Tetraena mongolica*) 迁地保护中的光合作用日变化特征与生理生态适应性. *生态环境学报*, 2015, 24(1): 14-21.
- [48] 黄斌辉. 浅谈植物生长与环境的关系. *现代职业教育*, 2018(22): 22.
- [49] 黄雅茹, 辛智鸣, 郝玉光, 董礼隆, 余新春, 葛根巴图, 马迎宾, 孔维春, 窦利军. 乌兰布和沙漠降水量对典型灌木群落结构及多样性的影响. *水土保持通报*, 2015, 35(4): 79-84.
- [50] 杨理, 杨持, 杨春明, 张慧荣. 四合木 (*Tetraena mongolica*) 营养生长和降水、气温的关系. *内蒙古大学学报: 自然科学版*, 1996, 27(6): 816-820.
- [51] 刘冠志, 刘果厚, 兰庆, 李旻宇, 杨福俊, 白文科, 李梓豪, 曹瑞. 珍稀濒危植物四合木对水分增加的表现型可塑性. *东北林业大学学报*, 2019, 47(9): 44-47, 57.
- [52] 石松利, 王迎春, 周健华. 不同生境条件四合木 (*Tetraena mongolica*) 内源激素季节变化及种群差异. *生态学报*, 2009, 29(5): 2252-2262.
- [53] Pearson R G, Dawson T P. Predicting the impacts of climate change on the distribution of species: are bioclimate envelope models useful? *Global Ecology and Biogeography*, 2003, 12(5): 361-371.
- [54] 张道远, 王红玲. 荒漠区几种克隆植物生长构型的初步研究. *干旱区研究*, 2005, 22(2): 219-224.
- [55] 解锋. 秦岭南北地区气候变化特征及植被指标响应程度研究[D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2013.
- [56] Bell D M, Bradford J B, Lauenroth W K. Mountain landscapes offer few opportunities for high-elevation tree species migration. *Global Change Biology*, 2014, 20(5): 1441-1451.
- [57] He B W, Ding K J. Localize the impact of global greenhouse gases emissions under an uncertain future: a case study in western cape, South Africa. *Earth*, 2021, 2(1): 111-123.
- [58] Wickland D E. Climate change: biological and human aspects. *Eos, Transactions American Geophysical Union*, 2008, 89(35): 325.
- [59] 梁仁君, 林振山, 陈玲玲. 不同迁移能力和竞争能力的集合种群竞争模式及其模拟. *西北植物学报*, 2005, 25(12): 2457-2464.
- [60] Higgins S I, Nathan R, Cain M L. Are long-distance dispersal events in plants usually caused by nonstandard means of dispersal? *Ecology*, 2003, 84(8): 1945-1956.
- [61] 张昱, 张小平. 濒危植物繁育特征及致危因素研究进展. *生物学教学*, 2009, 34(12): 6-8.