

基于 Biomad2 组合模型预测气候变化下毛竹的潜在分布

谷瑞 邓紫云 范少辉 刘广路*

(国际竹藤中心 北京 100102)

摘要:【目的】通过探究环境变化对毛竹 (*Phyllostachys edulis*) 分布的影响,为毛竹资源的保护和有效利用提供理论支撑。【方法】根据毛竹的 115 条地理分布数据,结合 10 个气候、土壤及地形因子,基于 Biomod2 软件包构建组合模型,模拟我国毛竹的潜在分布区域,并在未来三种气候条件模式下预测其空间分布格局变化,并分析环境异常区域。【结果】基于 11 个最优单一模型构建的组合模型比单一模型对毛竹适生区预测结果更好,训练集平均受试者工作特征曲线下面积 (AUC) 和真实技巧统计值 (TSS) 分别为 0.855 和 0.957,预测准确度较高。日均温差 (bio2)、最冷月的最低温度 (bio6)、降水季节性 (bio15) 和海拔是限制毛竹分布的关键环境因素。当前毛竹潜在适生区为 $152.74 \times 10^4 \text{ km}^2$, 主要位于中国东南部,与亚热带季风气候区大致重叠,其中,湖南、浙江、重庆南部、江西西部、安徽南部等地区为毛竹高度适生区。在未来的气候情景下,毛竹潜在适宜生境呈现不同程度的丧失,且呈向东北方向迁移趋势,其中高适生区面积持续缩减,中适生区更加破碎化。湖南、贵州、浙江和江西西部未来生境适宜度变化不大,可能成为未来毛竹的气候避难所,需要重点保护这些地区的种质。【结论】我国毛竹空间分布格局主要受水、热、海拔条件影响,毛竹潜在适生区面积将随气候变暖的程度持续减少。以毛竹作为笋材两用林进行引种造林时,造林地点应选择未来生境适宜度变化不大的地区,以降低未来由于气候变化造成的损失。

关键词: 毛竹; Biomod2; 生态位模型; 地理分布; 气候变化; 迁移预测

Predicting the potential distribution of Moso bamboo under climate change based on the Biomod2 ensemble model

Rui Gu, Ziyun Deng, Shaohui Fan, Guanglu Liu *

(International Center for Bamboo and Rattan, Beijing 100102, China)

Abstract: 【Objective】By exploring the impact of environmental changes on the distribution of Moso bamboo (*Phyllostachys edulis*), this study aims to provide theoretical support for the conservation and effective utilization of Moso bamboo resources. 【Method】Based on 115 geographic distribution data points of Moso bamboo, combined with 10 climate, soil, and topographic factors, a composite model was constructed using the Biomod2 software package to simulate the potential distribution areas of Moso bamboo in China. The spatial distribution pattern changes were predicted under three future climate scenarios, and abnormal environmental areas were analyzed.

【Result】The composite model constructed based on 11 optimal individual models predicted the suitable habitat of Moso bamboo better than individual models, with an average Area Under the Receiver Operating Characteristic Curve (AUC) and True Skill Statistic (TSS) of 0.855 and 0.957, respectively, indicating high prediction accuracy. The key environmental factors limiting the distribution of Moso bamboo are the mean diurnal range (bio2), the minimum temperature of the coldest month (bio6), precipitation seasonality (bio15), and altitude. The current potential suitable area for Moso bamboo is $152.74 \times 10^4 \text{ km}^2$, mainly located in southeastern China, roughly overlapping with the subtropical monsoon climate zone. The areas highly suitable for Moso bamboo include southern Hunan, Zhejiang, southern Chongqing, western Jiangxi, and southern Anhui. Under future climate scenarios, the potential suitable habitat for Moso bamboo shows varying degrees of loss and a trend of shifting northeastward. The area of highly suitable habitats continues to shrink, and moderately suitable habitats become more fragmented. The suitability of future habitats in Hunan, Guizhou, Zhejiang, and western Jiangxi shows little

change, possibly making these regions climate refuges for Moso bamboo, requiring focused conservation efforts.

【Conclusion】The spatial distribution pattern of Moso bamboo in China is mainly influenced by water, temperature, and altitude conditions. The potential suitable area for Moso bamboo will continue to decrease with climate warming. When introducing Moso bamboo for dual-use as timber and shoots, afforestation sites should be chosen in areas with minimal future habitat suitability changes to reduce losses due to climate change.

Key words: Moso bamboo; Biomod2; niche model; geographic distribution; climate change; migration prediction

植物的生长、发育和繁衍受到多种环境因素的影响,包括气候、水资源的可用性、光照、土壤质量以及二氧化碳水平(Zhao et al., 2019)。然而,气候变化作用于生态环境,对全球水热资源分布及土壤微气候造成了显著影响,这可能会改变群落的组成、植被结构、生态系统功能以及遗传多样性(Pio et al., 2014)。研究表明,气候变化可能会引起生物多样性的下降、生态系统的破碎化和物种空间分布的改变,从而增加濒危物种灭绝的风险(Anderson, 2013; Li et al., 2013; Marzloff et al., 2018)。深入探究物种对气候变化的适应性对其有效保护、引种、栽培和可持续利用具有极其重要的科学价值,这一领域已成为当前研究的热点(Zhao et al., 2021)。

物种分布模型(species distribution modelling, SDMs)是基于物种的已知分布及其环境变量,来评估气候变化对物种潜在地理分布的影响(王娟等, 2006)。目前,主要使用的物种分布模型有广义线性模型(GLM)、推进式回归树模型(GBM)、广义相加模型(GAM)、分类与回归树模型(CTA)、人工神经网络(ANN)、表面分布区分室模型(SRE)、随机森林(RF)、最大熵值模型(maximum entropy, Maxent)等,每个模型的原理、假设和算法独特,适用范围和预测表现各有差异(Segurado et al., 2004)。由于算法的差异和物种-环境关系的不确定性,单一模型的预测可能会稳定性不强、偏差较大(Segurado et al., 2004)。为了解决这个问题,提出了集成模型(EM)策略(Araújo et al., 2007)。这种方法结合了多个单一模型,形成共识建模框架,减轻与模型选择相关的偏差,并显著提高预测能力(Guisan et al., 2017)。集成建模的基本原则是,每个单独模型都包含研究关系的真实“信号”以及由数据错误和模型不确定性产生的“噪音”;集成模型可以将来自不同模型的信号和噪音分离,与单一模型相比具有更好的预测能力(Araújo et al., 2007; Dormann et al., 2018)。Biomod2是一种基于R语言的方法,它允许通过调整模型分类、参数、设置和约束来定制,以达到最佳预测性能(Thuiller et al., 2003, 2009)。目前, Biomod2 包含 12 个单独模型,在本研究中,我们使用这 12 个单独模型来构建一个综合模型进行预测分析。此外,当前发表的关于物种分布预测的研究很大程度上仅依赖于简单的 MaxEnt 模型,对基于各种机器学习算法的集成模型探索有限。

毛竹(*Phyllostachys edulis*),是我国栽培历史久、种植面积广、利用价值高的优良植物,因其高大挺拔的茎秆和优质材性,在造纸和建筑等行业中广泛应用(萧江华, 2010),其主要分布在长江流域以南,其生长受到多种环境因素的影响(Jiang et al., 2017)。近年来,人类活动及气候变化已对自然植物群落造成破坏,导致栖息地退化和遗传资源损失。因此,加强自然毛竹资源的保护变得极为迫切。当前关于毛竹的研究主要集中于育苗、扩张、群落生态和遗传多样性等方面(Jiang et al., 2017),但尚缺乏关于气候变化背景下毛竹适宜栖息地预测的研究。通过模拟建模预测适宜分布区对毛竹的种质改良、资源保护及引种栽培具有重要意义。因此,我们采用了集成建模策略,结合了 115 种毛竹分布数据和 10 个生态变量,预测未来气候情景下毛竹的分布模式和迁移趋势。我们预测,随着全球气候变暖,毛竹适宜分布区将减少,并逐渐向东北迁移,水热条件的变化将成为毛竹地理分化的主要驱动力。本研究旨在为毛竹资源的保护和引种提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 采样点数据

在 2022 年到 2023 年间,依据中国毛竹资源分布区域,按照 150 km 经纬网网格交点作为毛竹随机抽样调查取样点。通过对每个调查点进行实地走访、查阅文献(或当地植物志)、询问当地林业局等方式,确

定调查点为近 50 年内毛竹非引种竹种区（野生资源）。总体调查点数为 62 个县，每个调查点（县）选取 1-2 个乡镇，每个乡镇建立 3 个标准地（20m × 20m），标准地之间间隔 50m 以上，对标准地内所有竹株进行每木检尺，选取 II 度竹记录经纬度坐标。为了防止模型结果过拟合，利用 R 4.3.1 软件包中的“spThin”工具以 10 km 为半径剔除伪重复分布点。最终，保留了 115 个有效数据点（图 1）。

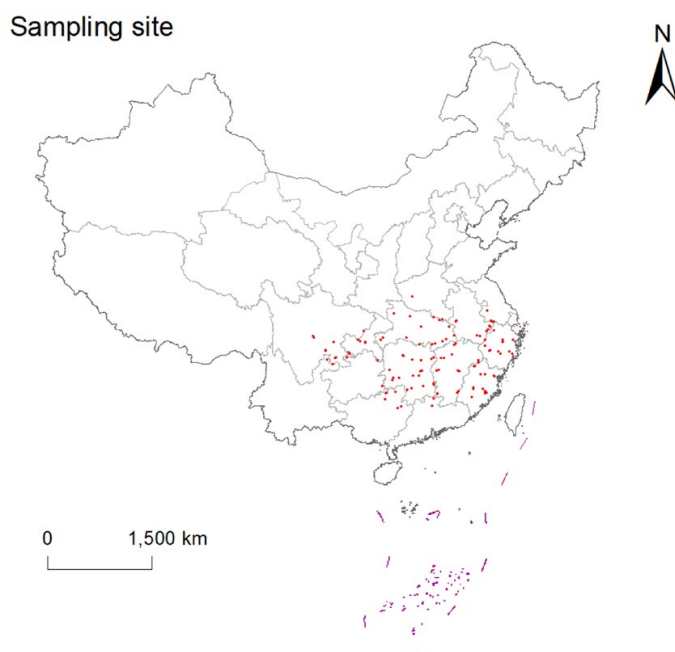


图 1 毛竹的采样地理位置

Fig. 1 The sampling geographic locations of moso bamboo

1.2 筛选环境变量

在本研究中，我们使用了三类环境数据集来描述毛竹的环境需求：气候变量、土壤变量和地形变量。当前和未来气候数据均下载自 WorldClim 数据库（<https://www.worldclim.org/>）。未来气候因子数据选择在中国应用广泛的 BCC-CSM2MR 全球气候模型，并选择 2050 s（平均 2041-2060 年）和 2090 s（平均 2081-2100 年）3 个不同时期的 SSP126、SSP370、SSP585 这些气候情景进行建模。数据空间分辨率均为 2.5 弧分。地形变量通过地理空间数据云（www.gscloud.cn）获取，使用海拔数据派生出三个地形变量：海拔、坡度和坡向。10 个土壤数据从世界土壤数据库（HWSD）获取（<http://www.fao.org/faostat/en/#data>）。许多研究表明，地形和土壤变量在未来几十年内不太可能发生显著变化。因此，基于这一假设，本研究预测了未来毛竹潜在适宜栖息地（Debella-Gilo et al., 2009; Zhao et al., 2021）。地图数据为自然资源部标准地图服务网站（<http://www.mnr.gov.cn/>）提供的中国标准地图，审图号为 GS（2022）4308 号。

为避免各环境因子之间高共线性所导致的模型过度拟合，使用 R4.3.1 软件中的“usdm”包对所有环境因子进行了方差膨胀因子（VIF）检验和 Pearson 相关性检验，仅保留了相关系数低于 0.8 且 VIF 值小于 10 的环境因子用于最终建模（Dormann et al., 2013）。最终，我们选取了五个气候因子（日均温差（bio2）、最冷月份的最低温度（bio6）、最湿季节的平均温度（bio8）、最干季节的平均温度（bio9）和降水季节性（bio15））、两个土壤因子（碳酸钙含量 t_caco3、容重 ref_bulk_density）和三个地形因子（海拔、坡度和坡向）进行建模。

1.3 单一模型建立

为了提高计算效率，采用 Biomod2 包构建了十二个单一模型建模，其中包括广义线性模型（Generalized linear models (GLMs)）、推进式回归树模型（Generalized boosting models (GBMs)）、广义加性模型（Generalized additive models (GAMs)）、分类与回归树模型（Classification tree analysis (CTA)）、人工神经网络（artificial neural network (ANNs)）（Segurado et al., 2004）、表面分布区

分室模型 (surface range envelope model (SRE)) (Booth et al., 2014)、柔性判别分析 (flexible discriminant analysis (FDA)) (Basile et al., 2016)、随机森林 (RF)、最大熵模型 (MaxEnt)、多变量自适应回归样条 (multivariate adaptive regression splines (MARS)) (Friedman, 1991)、物种地理分布的最大熵模型 (Maximum entropy modeling of species geographic distributions (MAXNET)) (Phillips et al., 2006) 和极端梯度提升算法 (eXtreme gradient boosting (XGBOOST)) (Chen et al., 2016)。在模型预测的适宜范围外, 随机选择 500 个伪缺失数据, 平行筛选 3 次。为了评价物种分布模型的性能, 将物种分布数据随机分为两部分, 随机选取 75% 的分布数据用于模型训练, 剩余 25% 用于测试, 重复运行 10 次以减少不确定性, 共形成 360 ($3 \times 12 \times 10$) 个单一模型运行结果。

1.4 模型检验

采用受试者工作特征曲线 (ROC) 下面积 (area under curve, AUC)、真实技巧统计值 (true skill statistics, TSS) 指标评估模型表现。AUC 值是 ROC 曲线与横坐标围成的面积值, 其大小能很好地说明模型模拟值的准确性, 其数值范围在 0.5-1 之间, AUC 越大表示预测越精确, AUC 为 0.7-0.8 时, 预测结果一般, 可以接受; AUC 为 0.8-0.9 时, 预测结果精度较高; AUC 为 0.9-1.0 时, 预测结果精度极高, 预测效果最佳。TSS 被认为在对物种分布预测中的分布点发生率、敏感性和特异性方面保持了 Kappa 的优势, 但避免了其对分布点发生率的单峰依赖性。TSS 为 0.55-0.7 时可认为模型预测结果一般; 为 0.7-0.85 时, 模型预测效果好; 当 $TSS > 0.85$ 时, 模型精度较高, 可以较为准确地反映物种的潜在分布 (Dakhil et al., 2019; Freitas et al., 2019)。

1.5 组合模型建立

在评估单一模型之后, 选择 AUC 值超过 0.9 且 TSS 值超过 0.75 的优秀模型作为基础模型。然后, 这些模型通过 Biomod2 包组合成最终的集成模型。

1.6 适宜性等级区划标准

在进行适宜性等级划分时, 将中国行政区划图加载进入 ArcGIS 中, 同时将 Biomod2 中组合模型运算结果加载到 ArcGIS 中, 输出为栅格数据, 将预测的毛竹适生区划分为 4 个等级: I (0-0.3, 非适生区), II (0.3-0.5, 低适生区), III (0.5-0.8, 中适生区), 和 IV (0.8-1, 高适生区)。

1.7 地理空间分析

利用 ArcGIS 软件分别统计各个时期不同适宜区的面积, 并利用 SDM toolbox 2.4 工具箱计算野生毛竹不同时期在中国的潜在分布面积和分布中心变化。利用 “Centroid Changes (Lines)” 工具计算不同时期预测分布的几何中心迁移情况, 检测野生毛竹分布区的总体变迁趋势。

1.8 多变量环境相似性表面 (MESS) 和最不相似变量 (MoD) 分析

剪裁毛竹现代潜在栖息地的环境变量, 作为参考层, 利用 MESS 和 MoD 分析评估在六种未来温室气体排放情景下的气候异常区域, 并识别未来可能改变毛竹潜在栖息地的主要气候变量。MESS 量化了特定时间点特定地点的气候条件与参考层气候条件之间的相似度 (S)。S 的范围从 0 到 100, 其中 100 表示与参考层完全一致。较小的 S 值 ($0 \leq S < 100$) 代表更大的环境差异, 当 $S < 0$ 时, 表示未来存在气候异常。S 值越负, 表示气候条件的差异越大 (Clarke, 2013)。在特定点上, MoD 指的是相似度最低的变量 (即异常程度最高的变量), 这可能是导致地理分布变化的关键因素 (Elith et al., 2010; Li et al., 2016)。

2 结果与分析

2.1 模型精度评估

根据模型评估分数, XGBOOST 模型展示了最高的平均准确率, 其次是 GAMs 和 GBMs。相反, SRE 模型的准确性最低, 其 TSS 分数仅为 0.561。然而, 除了 SRE 模型之外, 其余十一个模型的平均 TSS 分数超过了 0.84, 平均 AUC 分数高于 0.93, 显示出优异的性能指标 (图 2)。为了提高预测结果的准确性和可

靠性，减少单个模型相关的“噪声”，将这十一个模型组合成一个集成模型（EM）。集成模型的 AUC 的 TSS 值分别为 0.855 和 0.957，模型效果较好。因此，本研究中的所有后续分析均使用来自集成模型的结果进行。

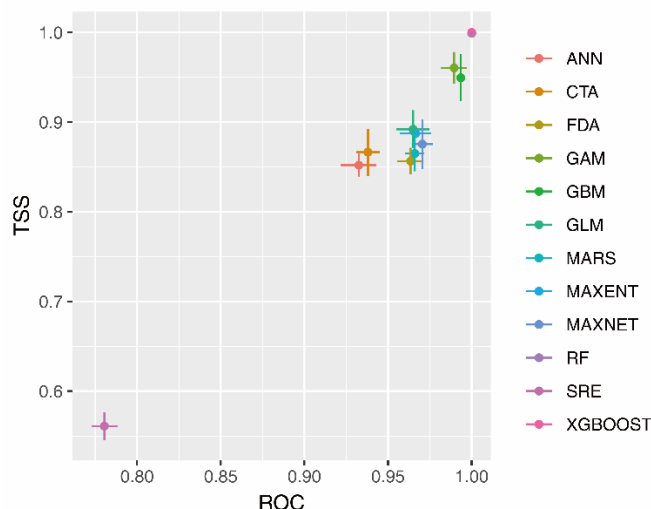


图 2 单一模型的 TSS 和 AUC 比较

Fig. 2 Comparison of TSS and AUC for single models

2.2 环境变量的贡献率

物种分布模型（SDMs）可以量化生态因素对物种空间分布的相对影响。模型结果显示，当使用所有十一种算法时，日均温差（bio2）、最冷月最低温度（bio6）、降水季节性（bio15）以及海拔对毛竹的地理分布贡献最大。此外，我们确定了这三个气候变量和一个地形变量有利于其分布的最优值和适宜范围，将适宜性定义为出现概率大于 0.3（图 3）。日均温差（bio2）的最优范围在 5.22-8.86°C 之间，最适宜值为 6.71°C。同样，最冷月最低温度（bio6）的有利范围和峰值分别约为-3.5-6.7°C 和大约 1.86°C。此外，降水季节性（bio15）和海拔的最适峰值分别大约为 50.32 mm 和约 430.26 m。

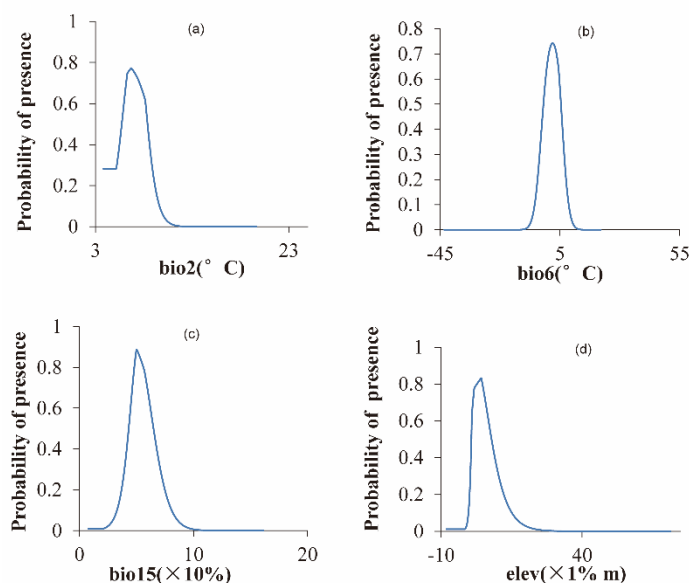


图 3 集成模型中毛竹主要环境变量的响应曲线

Fig. 3 Response curves of the main environment variables in the ensemble model for moso bamboo

2.3 毛竹当前潜在适生区的分布

根据集成模型预测，毛竹的主要分布区域位于秦岭-淮河以南至北回归线以北地区（图 4）。高适生区

(IV) 主要分布在湖南大部分地区、浙江、重庆西南部和江西西南部，以及安徽南部的小部分地区。中适生区(III) 主要出现在贵州北部、四川东南部、福建北部以及湖北中部的零星地区。低适生区(II) 主要位于福建南部、广西北部、广东北部、四川东部和河南南部的零星地区。我们还评估了毛竹适生区的大小，发现高、中和低适生区面积分别约为 $42.38 \times 10^4 \text{ km}^2$ 、 $50.41 \times 10^4 \text{ km}^2$ 和 $59.95 \times 10^4 \text{ km}^2$ ，总适生区面积覆盖 $152.74 \times 10^4 \text{ km}^2$ 。

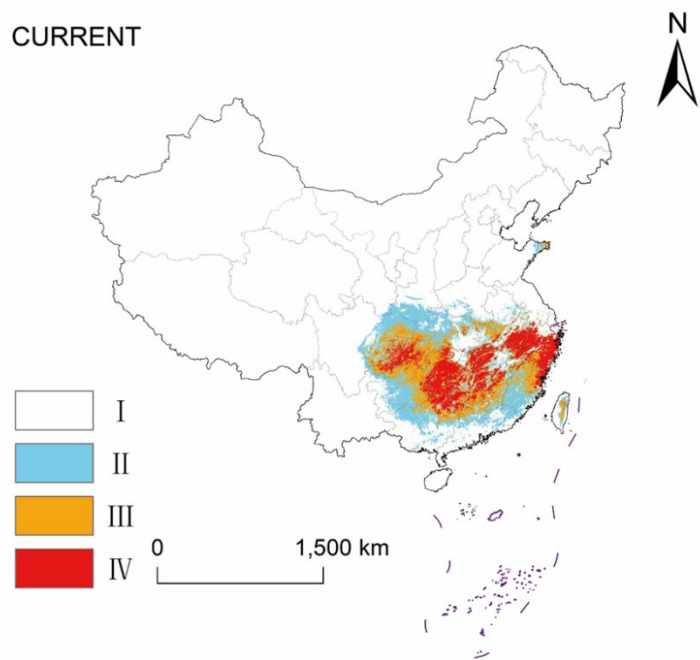


图 4 基于集成模型的当前毛竹潜在地理分布，I 非适生区；II 低适生区；III 中适生区；IV 高适生区
Fig. 4 Potential geographic distribution of moso bamboo based on the ensemble model at present. I Unsuitable zone;
II Low suitability zone; III Moderate suitability zone; IV Highly suitable zone

2.4 未来毛竹适宜栖息地的潜在分布

在未来气候情景下，毛竹的总分布区域将大幅减少，总适生区将从 $15.77 \times 10^4 \text{ km}^2$ 到 $50.05 \times 10^4 \text{ km}^2$ (图 5,6)。中适生区(III) 和高适生区(IV) 面积将大幅减少，而低适生区(II) 将增加，除 SSP585-2090s 情景外。2090s 广东和广西的低适生区(II) 将向北迁移，并随着代表性浓度路径强度的增加，这种北迁将进一步扩大。中适生区(III) 将因分布区域的减少而经历碎片化，特别是在四川东部、贵州北部、重庆西部和福建北部。同时，高适生区(IV) 也将显著减少。在 SSP126 情景中，高适生区主要分散在湖南、江西、安徽北部和浙江沿海等地区。在 SSP370 和 SSP585 情景中，只有浙江北部和安徽南部的小部分地区会观察到零星的高适生区域。此外，2090s 毛竹高适生区(IV) 将呈现东北迁移趋势。

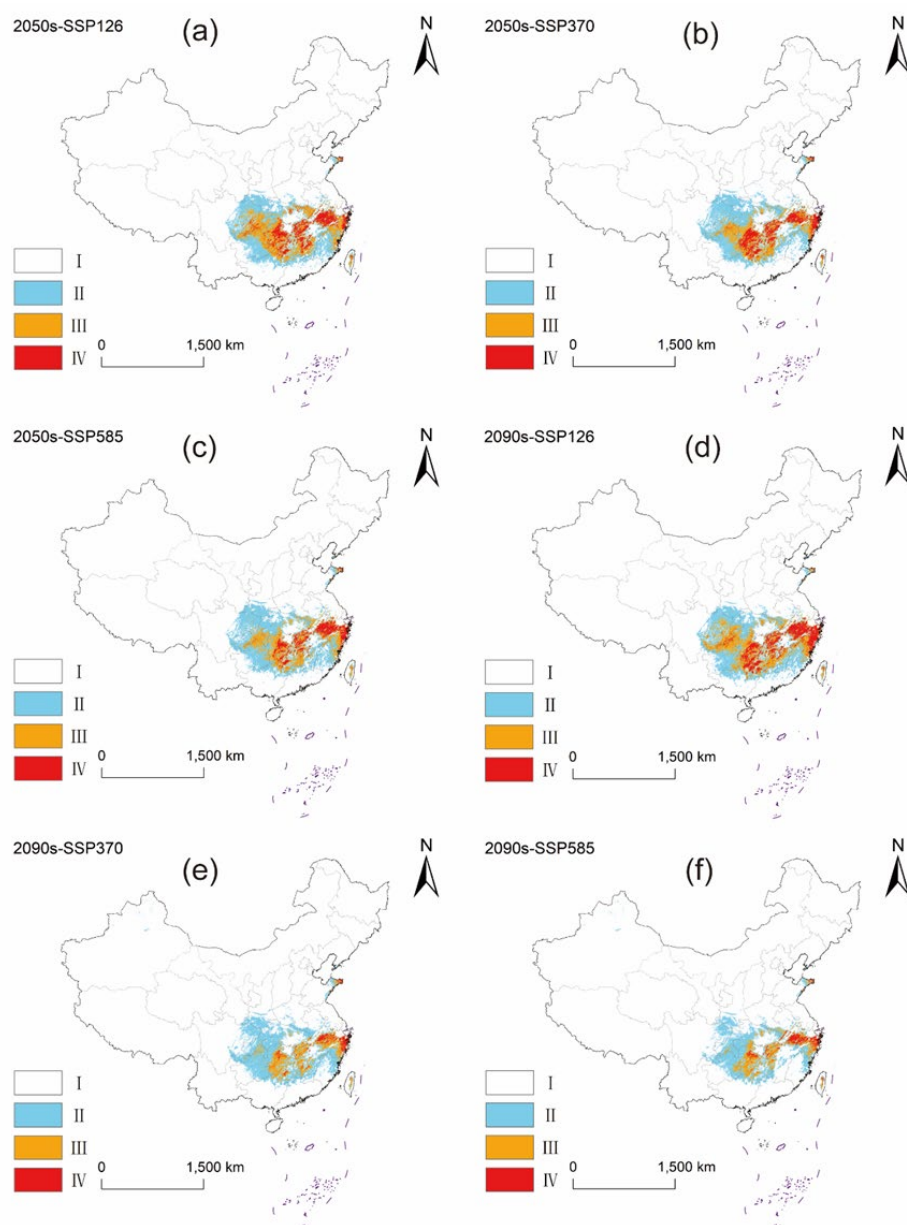


图 5 根据集成模型在 2050 s (a-c) 和 2090 s (d-f) 不同气候情景下毛竹的潜在地理分布。I 非适生区；II 低适生区；III 中适生区；IV 高适生区

Fig. 5 Potential geographic distribution of moso bamboo based on the ensemble model under different climate scenarios in the 2050s (a-c) and 2090s (d-f). I Unsuitable zone; II Low suitability zone; III Moderate suitability zone; IV Highly suitable zone.

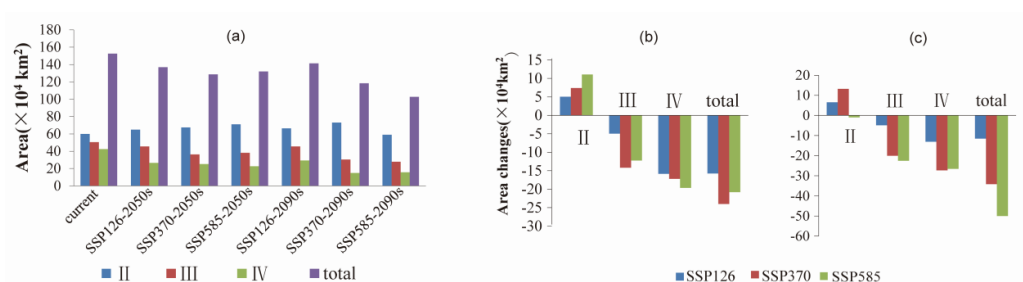


图 6 不同时期毛竹适宜栖息地面积 (a), 当前相比 2050 年代 (b) 和 2090 年代 (c) 毛竹适生区面积的变化。II 低适生区；III 中适生区；IV 高适生区

Fig. 6 Area of suitable moso bamboo habitats in different periods (a), and change area of moso bamboo habitat in 2050s (b) and in 2090s (c) as compared to the present era. II Low suitability zone; III Moderate suitability zone; IV Highly suitable zone.

2.5 多变量环境相似性表面 (MESS) 和最不相似 (MoD) 变量分析

分析当前毛竹适生区在未来不同气候条件下的气候异常程度和最不相似环境变量,有助于识别引起环境异常的主要区域和驱动地理变化的关键因素。未来气候情景中的平均多变量相似性值范围从 5.34-11.13,与 2050s 相比,2090s 的气候异常更为显著(图 7)。在 2050s,气候异常的程度将按 SSP370 > SSP585 > SSP126 的顺序,主要影响适生区内如福建、江西东部和四川东部等地区。到 2090s,气候异常的程度将是 SSP585 > SSP370 > SSP126,影响当前适生区内的大部分地区,除了湖南、浙江、江西西部和贵州。未来气候情景中最不相似的变量将包括最湿季节平均温度(bio8)、降水季节性(bio15)、日均温差(bio2)和最冷月最低温度(bio6)(图 8)。总的来说,温度相关因素将在大部分适生区中占主导地位,降水相关因素零星出现,构成适应区域的最小比例。这表明水和温度的变化将是驱动毛竹地理变迁的主要因素,这与我们的假设相符。

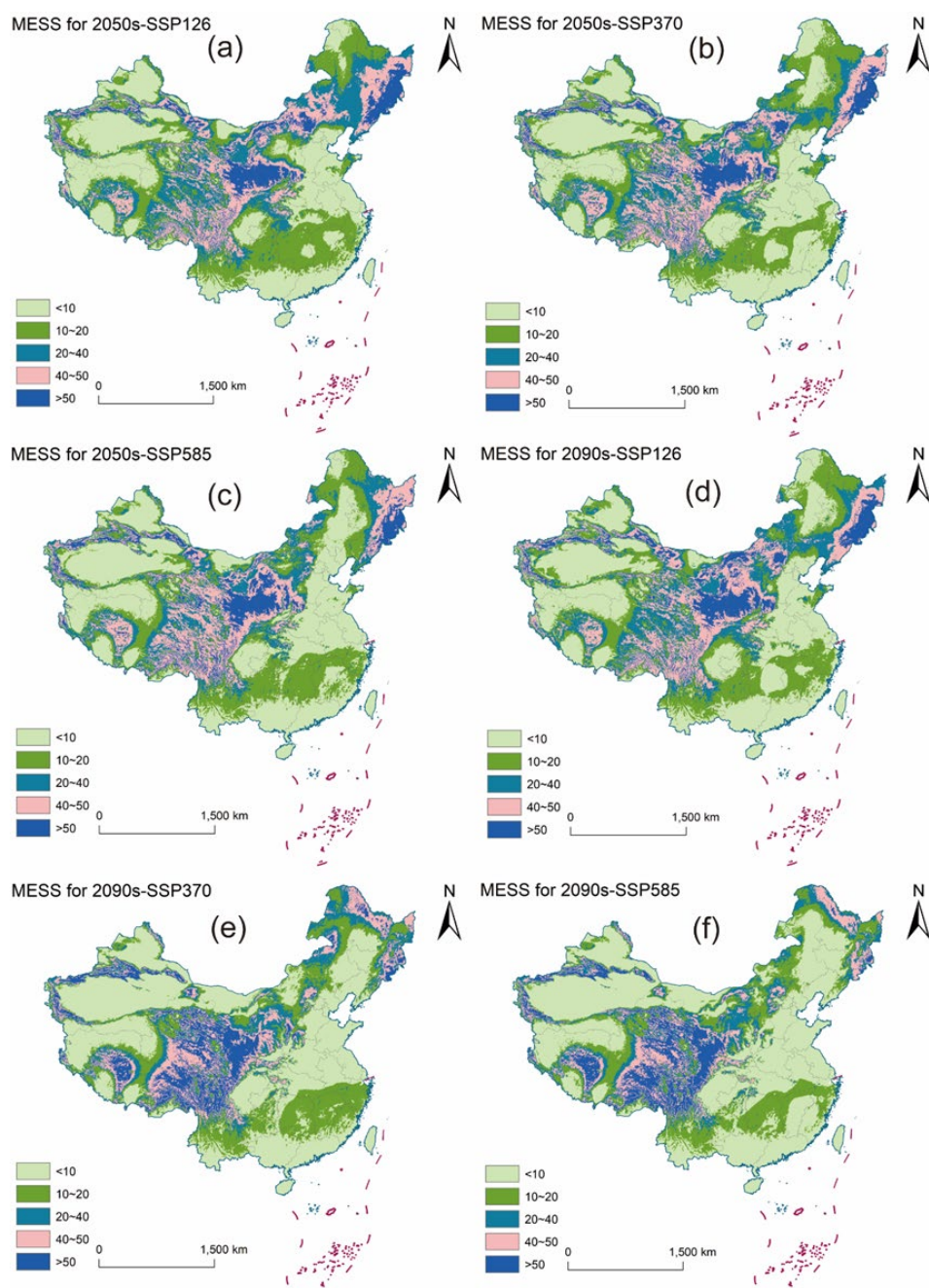


图 7 在 2050 年代 (a, b, c) 和 2090 年代 (d, e, f) SSP126 (a, d)、SSP370 (b, e) 和 SSP585 (c, f) 情景下, 毛竹的多变量环境相似性表面 (MESS)

Fig. 7 Multivariate environmental similarity surface (MESS) of moso bamboo under the SSP126 (a, d), SSP370 (b, e) and SSP585(c, f) scenarios in the 2050s (a, b, c) and 2090s (d, e, f)

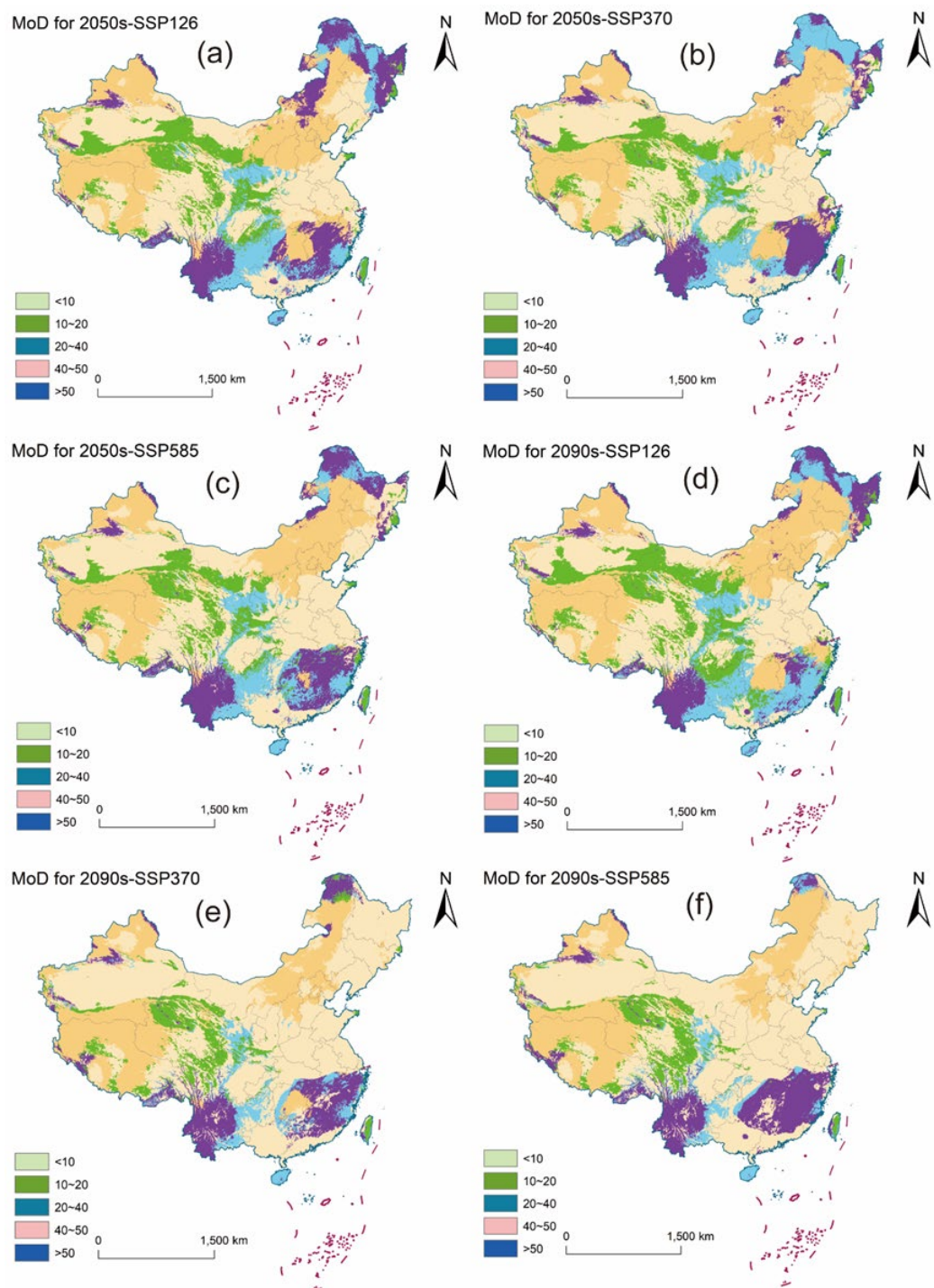


图 8 在 2050 年代 (a, b, c) 和 2090 年代 (d, e, f) SSP126 (a, d)、SSP370 (b, e) 和 SSP585 (c, f) 情景下, 毛竹最不相似 (MoD) 变量

Fig. 8 Most dissimilar (MoD) variable of moso bamboo under the SSP126 (a, d), SSP370 (b, e) and SSP585(c, f) scenarios in the 2050s (a, b, c) and 2090s (d, e, f)

2.6 毛竹分布迁移方向在未来气候情景下的变化

目前, 毛竹分布区的质心位于湖南省长沙市岳麓区 (112.856°E, 28.2308°N)。然而, 在 SSP585-2090s 气候情景下, 毛竹适生区的质心将经历大幅度迁移, 迁移距离可达 737.05 km。在此情景下, 质心将位于与所有其他时间段和气候条件相比的最北点, 具体位置在浙江省杭州市西湖区 (120.068°E, 30.2311°N)。总体而言, 毛竹适生区的分布中心将向东北方向迁移, 且随着二氧化碳浓度的增强, 迁移距离将增加(图 9)。

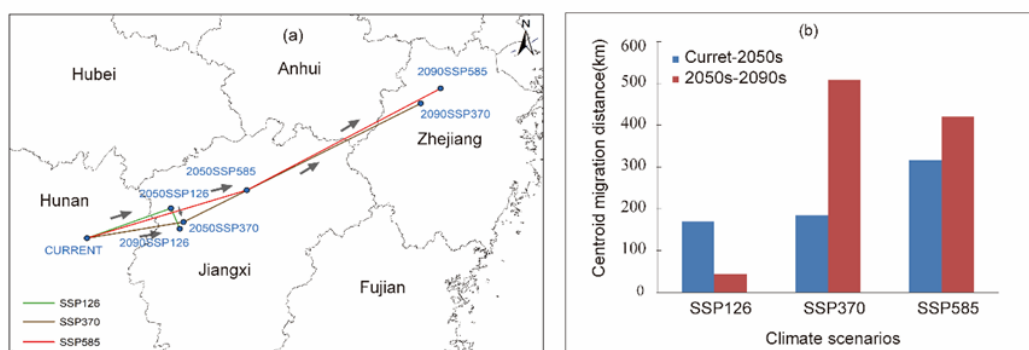


图 9. 在不同气候情景下毛竹适生区几何中心的迁移。(a) 迁移方向; (b) 迁移距离

Fig. 9 Migration of the geometric center of suitable habitat under different climate scenarios for moso bamboo. (a) migration direction; (b) migration distance

3 讨论

3.1 模型合理性

准确模拟物种分布对于物种的合理栽培至关重要。在本研究中, 由于在一些经营的竹林中通常会采伐年龄较大的竹子, 因此我们在所有调查的竹林中统一选择了生长旺盛的二度竹(2-3年)进行模型计算。我们采用了基于十一种算法的集成模型来模拟中国毛竹的潜在分布范围, 这种方法显著提高了我们预测的准确性, 同时减少了不希望的“干扰”。生物气候变量, 描述了气候特性如平均值、极值、季节性或年气候因素变化, 常用于SDMs研究中。此外, 地形特征对于在自然环境中重新分配水分和热量至关重要, 使其成为物种分布的关键驱动因素(Myran et al., 2013)。在本研究中, 考虑到毛竹栖息地的特点, 我们进行了选择, 最终为模型构建获得了五个气候变量、两个土壤变量和三个地形变量。未来研究应考虑纳入更多的生物变量, 如植被类型, 以增强模型的正确性。

3.2 环境变量对毛竹潜在分布区的限制

研究表明, 日均温差(bio2)、最冷月的最低温度(bio6)、降水季节性(bio15)和海拔是限制毛竹地理分布的最主要的环境因子。此外, 毛竹的分布表现出明显的区域和地带性。先前的研究强调, 温度与毛竹地下系统的更新生长和空间分布高度相关, 低温是其在高海拔和高纬度地区生长的主要限制因素(刘秋芳等, 2006; 萧江华, 2010)。另外, 毛竹在冬季生长活动中需要低温期, 冬季月平均温度高于10°C会限制其向较低纬度和较低海拔地区的分布(萧江华, 2010; 李应等, 2011)。1月份的月平均温度, 理想范围在-4到10°C之间, 这与本研究中最冷月的最低温度(bio6)的适宜范围, 即约-3.5-6.7°C相吻合(萧江华, 2010)。在中国, 竹子分布的南北差异不仅受温度影响, 还受降水影响(李应, 2011)。毛竹的生长通常需要年降水量在1000-2000 mm之间(周文伟, 1991), 水分不足直接阻碍竹笋的发芽、新笋的生长以及竹林的光合作用效率(陈双林, 2008)。此外, 降水的季节分布也是影响其分布的因素之一(李应等, 2011)。海拔通过影响土壤理化性质、土壤酶活性、光照条件和气温进而影响毛竹的生长, 从而限制毛竹的垂直地理分布(陈双林, 2009)。毛竹在山地地貌条件下分布的海拔上限在1000-1500 m之间, 这与研究中海拔响应曲线确定的上限1034 m相一致(陈双林, 2009)。

对MESS和MoD的分析表明, 在未来的气候情景下, 福建、江西东部和四川东部等地区将经历强烈的气候异常, 这些地区是物种对气候变化响应的敏感区域。随着时间的推移, 这些具有气候异常的地区将逐渐向更高纬度的地区转移。而湖南、浙江、江西西部和贵州等当前栖息地内的气候将相对稳定, 这些栖息地需要作为重点保护区域, 以制定更好的毛竹管护策略。最不相似(MoD)的变量主要包括最湿季的平均温度(bio8)、降水季节性(bio15)、日均温差(bio2)和最冷月的最低温度(bio6)。这表明, 毛竹分布的变化受多种因素影响, 这种影响在2050s-SSP370和2090s-SSP585情景中尤为显著。

3.3 毛竹潜在适宜栖息地的变化模式和迁移方向

目前,毛竹的分布范围主要集中在长江以南地区,覆盖面积为 $152.74 \times 10^4 \text{ km}^2$ 。然而, Jin et al (2013) 提出了更大的适生区面积,为 $246 \times 10^4 \text{ km}^2$, 主要差异是他们未考虑地形变量。因此,我们推测地形变量,特别是海拔变量,对毛竹地理分布又明显的限制作用。在未来的气候情景下,特别是在 SSP585-2090s 情景中,毛竹的总适生区将显著减少,缩减至 $50.05 \times 10^4 \text{ km}^2$ 。此外, CO_2 浓度与适宜栖息地的减少成正比,这突显了气候变化对毛竹分布的影响及其对这些变化的敏感性。在这些情景中,高适生区(IV)面积将经历最剧烈的减少,范围从 $13.11 \times 10^4 \text{ km}^2$ - $23.56 \times 10^4 \text{ km}^2$ 。中适生区(III)破碎化将加剧,表明气候变暖将对毛竹分布构成重大威胁。同时,在未来气候情景下毛竹将不同幅度的北移幅度。在 SSP126-2050s 到 SSP126-2090s 情景下,向北迁移最短,为 44.21km。在 SSP370-2050s 到 SSP370-2090s 情景下,毛竹栖息地将向北迁移最远,为 508.26 km。总体而言,在未来的全球变暖下,毛竹分布的重心将趋向于向高纬度地区迁移,迁移距离与代表性浓度路径的强度成正比。本研究的结果与之前的研究(Ye et al., 2020)一致。因此,根据研究中获得的未来适宜栖息地变化趋势和适宜性分类,应选择适当的区域进行毛竹的引种和栽培,以保护其遗传资源。

4 结论

基于 Biomod2 集成建模分析显示,日均温差(bio2)、最冷月的最低温度(bio6)、降水季节性(bio15)和海拔是影响毛竹地理分布的关键环境因素。当前毛竹的潜在适宜区主要从秦岭-淮河以南延伸至北回归线以北,总适宜区域为 $152.74 \times 10^4 \text{ km}^2$, 其中高度适宜栖息地占 $42.37 \times 10^4 \text{ km}^2$ 。随着全球气候变暖加剧,未来毛竹的适生区整体上呈收缩趋势,变得更加碎片化,并向高纬度地区迁移。湖南、贵州、浙江和江西西部等地未来生境适宜度变化相对稳定,引种栽培时需重点关注。

参 考 文 献

- 陈双林, 杨清平, 郭子武. 2008. 主要环境因素对小佛肚竹出笋、成竹和畸形秆率的影响. 四川农业大学学报, 26(3): 117-120.
- (Chen S L, Yang Q P, Guo Z W. 2008. Influence of principal environmental factors on shooting, growth and abnormal culm rate of *bambusa ventricosa*. Journal of Sichuan agricultural university. 26(3): 117-120. [in Chinese])
- 陈双林. 2009. 海拔对毛竹林结构及生理生态学特性的影响研究. 南京林业大学.
- (Chen S L. 2009. Study on effects of altitude on the structure and physio-ecological characteristics of Moso bamboo forest. (Doctoral's Thesis). Nanjing Forestry University. [in Chinese])
- 李 应, 陈双林, 李迎春, 等. 2011. 气候因子对竹子生长的影响研究综述, 竹子研究汇刊, 30(3): 9-17.
- (Li Y, Chen S L, Li Y C, et al. 2011. Research Review in the Effects of Climate Factors on Bamboo Growth. Journal of bamboo research. 30(3): 9-17. [in Chinese])
- 刘秋芳, 张旭东, 周金星, 等. 2006. 我国竹子抗寒性研究进展. 世界林业研究, 19(5): 59-62.
- (Liu Q F, Zhang X D, Zhou J X, et al. 2006. Advance in cold resistance of bamboo in China. World Forestry Research. 19(5): 59-62. [in Chinese])
- 王 娟, 倪 健. 2006. 植物种分布的模拟研究进展. 植物生态学报, 30(6): 1040-1053.
- (Wang J, Ni J. 2006. Progress in Simulation Research on Plant Species Distribution. Chinese Journal of Plant Ecology, 30(6): 1040-1053. [in Chinese])
- 萧江华. 2010. 中国竹林经营学. 北京: 科学出版社.
- (Xiao J H. 2010. Bamboo Forest Management in China. Beijing: Science Press. [in Chinese])
- 周文伟. 1991. 降水对毛竹林生长的影响分析. 竹子研究汇刊, 10(2): 33-39.
- (Zhou W W. 1991. An analysis of the impact of precipitation on the growth of bamboo Forest. Journal of bamboo research. 10(2): 33-39. [in Chinese])
- Anderson R P. 2013. A framework for using niche models to estimate impacts of climate change on species distributions. Annals of the New York Academy of Sciences, 1297, 8-28.
- Araújo M B, New M. 2007. Ensemble forecasting of species distributions. Trends in Ecology and Evolution. 22: 42-47.
- Basile M, Valerio F, Balestrieri R, et al. 2016. Patchiness of forest landscape can predict species distribution better than abundance: The case of a forest-dwelling passerine, the short-toed treecreeper, in central Italy. PeerJ. 4, e2398.

- Booth T H, Nix H A, Busby J R, *et al.* 2014. Bioclim: The first species distribution modelling package, its early applications and relevance to most current maxent, studies. *Diversity and Distributions*. 20, 1-9.
- Chen T, Guestrin C. 2016. XGBoost: A Scalable Tree Boosting System. *Proceedings of the 22nd ACM SIGKDD International Conference on Knowledge Discovery and Data Mining (KDD '16)*.
- Clarke B. 2013. Watching Brief at the Rear of Building 98, The Officers Mess, MOD Boscombe Down, Salisbury, Wiltshire. 11-12.
- Dakhil M A, Xiong Q L, Farahat E A, *et al.* 2019. Past and future climatic indicators for distribution patterns and conservation planning of temperate coniferous forests in southwestern China. *Ecological Indicators*. 107, 105559.
- Dormann C F, Calabrese J M, Guillerá-Arroita G. 2018. Model averaging in ecology: A review of Bayesian, information-theoretic, and tactical approaches for predictive inference. *Ecological Monographs*. 88: 485504.
- Dormann C F, Elith J, Bacher S, *et al.* 2013. Collinearity: a review of methods to deal with it and a simulation study evaluating their performance. *Ecography*. 36, 27-46.
- Elith J, Kearney M, Phillips S. 2010. The art of modelling range-shifting species. *Methods Ecol. Evol.* 1, 330-342.
- Freitas G H S, Costa L M, Silva P H V B P, *et al.* 2019. Spatial ecology and conservation of the microendemic ovenbird Cipo *Cinclodes (Cinclodes espinhacensis)* from the Brazilian highlands. *J. Field Ornithol.* 90, 128-142.
- Friedman J H. 1991. Multivariate adaptive regression splines. *The Annals of Statistics*. 19(1): 123-141.
- Guisan A, Thuiller W, Zimmermann N E. 2017. *Habitat suitability and distribution models: With applications in R*. Cambridge, UK: Cambridge University Press.
- Jiang W, Bai T D, Dai H, *et al.* 2017. Microsatellite markers revealed moderate genetic diversity and population differentiation of moso bamboo (*Phyllostachys edulis*)- a primarily asexual reproduction species in China. *Tree Genet. Genomes*. 13, 130.
- Jin J X, Jiang H, Peng W, *et al.* 2013. Evaluating the impact of soil factors on the potential distribution of *Phyllostachys edulis* (bamboo) in China based on the species distribution model. *Chinese Journal of Plant Ecology*. 37(7): 631-640.
- Li X, Tian H, Wang Y, *et al.* 2013. Vulnerability of 208 endemic or endangered species in China to the effects of climate change. *Reg. Environ. Chang*. 13, 843-852.
- Li Y, Zhang X W, Fang Y M. 2016. Responses of the distribution pattern of *Quercus chenii* to climate change following the Last Glacial Maximum. *Chin. J. Plant Ecol.* 40, 1164-1178.
- Marzloff M P, Oliver E C J, Barrett N S, *et al.* 2018. Differential vulnerability to climate change yields novel deep-reef communities. *Nature Climate Change*, 8(10), 873-878.
- Myan F W Y, Walker J, Paramor O. 2013. The interaction of marine fouling organisms with topography of varied scale and geometry: A review. *Biointerphases*. 8(1), 1-13.
- Phillips S J, Anderson R P, *et al.* 2006. Maximum entropy XXXentianac of species geographic distributions. *Ecological Modelling*. 190, 231-259.
- Pio D V, Engler R, Linder H P, *et al.* 2014. Climate change effects on animal and plant phylogenetic diversity in southern Africa. *Glob. Change Biol.* 20, 1538-1549.
- Segurado P, Araújo M B. 2004. An evaluation of methods for modelling species distribution. *Journal of Biogeography*. 31:1555-1568.
- Thuiller W, Lafourcade B, Engler R, *et al.* 2009. BIOMOD-a platform for ensemble forecasting of species distributions. *Ecography*. 32, 369-373.
- Thuiller W. 2003. BIOMOD - optimizing predictions of species distributions and projecting potential future shifts under global change. *Glob. Change Biol.* 9, 1353-1362.
- Ye X Z, Zhao G H, Zhang M Z, *et al.* 2020. Distribution Pattern of Endangered Plant *Semiliquidambar cathayensis* (Hamamelidaceae) in Response to Climate Change after the Last Interglacial Period. *Forests*. 11, 434.
- Zhao G H, Cui X Y, Sun J J, *et al.* 2021. Analysis of the distribution pattern of Chinese *Ziziphus jujuba* under climate change based on optimized biomod2 and MaxEnt models. *Ecological Indicators*. 132, 108256.
- Zhao Z F, Guo Y L, Wei H Y, *et al.* 2019. Potential distribution of *Notopterygium incisum* Ting ex H. T. Chang and its predicted responses to climate change based on a comprehensive habitat suitability model. *Ecology and Evolution*. 6, 3004-3016.