

引用格式:

李世成, 易自力, 廖剑锋, 肖亮. 基于 Maxent 模型对尼泊尔芒适生区时空分布的预测[J]. 湖南农业大学学报(自然科学版), 2020, 46(2): 176–183.

LI S C, YI Z L, LIAO J F, XIAO L. Prediction of temporal and spatial distribution of suitable areas of *Miscanthus nepalensis* based on Maxent[J]. Journal of Hunan Agricultural University(Natural Sciences), 2020, 46(2): 176–183.

投稿网址: <http://xb.hunau.edu.cn>



基于 Maxent 模型对尼泊尔芒适生区时空分布的预测

李世成, 易自力, 廖剑锋, 肖亮*

(湖南农业大学生物科学技术学院, 湖南 长沙 410128)

摘 要: 为预测不同时期气候情景下尼泊尔芒的适生区, 探讨制约其适生区分布的主导气候因子, 基于 60 条尼泊尔芒现代地理分布记录和 9 个生物气候变量, 利用 ENMeval 数据包对 Maxent 模型进行了优化, 并利用优化后的 Maxent 模型对末次冰盛期、全新世中期、现代(1970–2000 年)和未来(2061–2080 年)4 个时期的尼泊尔芒适生区进行了模拟, 综合使用贡献率、置换重要性和 Jackknife 检验对气候变量的重要性进行了评估。结果显示: 最优模型设置参数为特征组合选取 LQH, 调控倍频设置为 3, 在该设置参数下模型的测试集受试者工作特征曲线下的面积为 (0.963 ± 0.028) , 模拟准确度极高; 温度季节性标准差、最冷月最低温度、年温度变化范围和年降水量是影响尼泊尔芒分布的主导气候因子; 尼泊尔芒的现代中、高适宜区大面积分布于中国的西藏东部、四川南部、贵州西部和云南大部分地区; 末次冰盛期, 其适生区面积最大, 在东海和南海的沿海地区存在其他时期所没有的适生区; 全新世中期, 其适生区轮廓与现代适生区的相似; 2070 年, 其适生区整体北移; 从末次冰盛期到未来, 尼泊尔芒的适生区可能会先后经历了向内收缩、基本稳定和整体北移 3 个过程。

关 键 词: 尼泊尔芒; Maxent; 适生区; 主导气候因子

中图分类号: S564.401.9 文献标志码: A 文章编号: 1007-1032(2020)02-0176-08

Prediction of temporal and spatial distribution of suitable areas of *Miscanthus nepalensis* based on Maxent

LI Shicheng, YI Zili, LIAO Jianfeng, XIAO Liang*

(College of Bioscience and Biotechnology, Hunan Agricultural University, Changsha, Hunan 410128, China)

Abstract: Maxent model optimized by ENMeval was used to simulate the suitable areas of *Miscanthus nepalensis* in four periods, including the Last Glacial Maximum, mid-Holocene, present and the future(2061–2080), based on 60 occurrence localities and 9 bioclimatic variables. The importance of climatic variables was estimated by use of percent contribution, permutation importance and Jackknife test. The feature combination LQH and regularization multiplier 3 could generate optimal model; With the setting paramant, area under receiver operating characteristic curve of test was (0.963 ± 0.028) indicating highly accurate simulation accuracy. The main climatic factors affect the suitable areas of *M. nepalensis* are temperature seasonality (standard deviation), min temperature of coldest month, temperature annual range and annual precipitation. The highly and middle suitable areas of present distribution are mostly at eastern Xizang, southern Sichuan, western Guizhou and the great part of Yunnan. In the Last Glacial Maximum, it had the largest suitable areas, and coastal regions in the East China Sea and the South China Sea had suitable areas that were not found in other periods. In the mid-Holocene, the contour of suitable areas was similar to present suitable areas. In the future, the whole suitable areas would move northward. From the Last Glacial Maximum to the future, *M. nepalensis* may experience experiences three processes: inward contraction, basic stability, and overall northward migration.

收稿日期: 2019-03-26

修回日期: 2019-11-20

基金项目: 国家自然科学基金项目(31871693); 湖南省教育厅课题(18B116)

作者简介: 李世成(1995—), 男, 河南新乡人, 硕士研究生, 主要从事芒属植物的繁育系统研究, lishicheng@stu.hunau.edu.cn; *通信作者, 肖亮, 博士, 实验师, 主要从事芒属植物遗传育种研究, xiaoliang@hunau.edu.cn

Keywords: *Miscanthus nepalensis*; Maxent; suitable area; main climatic factor

尼泊尔芒为多年生禾本科芒属植物^[1], 分布于中国的西藏中部、云南西北部和四川西部等海拔高度为 1 900~2 800 m 的山坡或河谷漫滩草地^[2]。尼泊尔芒具有多种经济价值, 可用于能源、饲料、水土保持和园林造景等^[3-4], 也可为芒属其他种的遗传改良提供优良遗传资源^[5]。为开发和利用尼泊尔芒, 本课题组曾将其引种到湖南农业大学芒属植物资源圃内, 但发现种植于该资源圃内的尼泊尔芒在自然条件下逐渐消亡, 推测可能是由于气候原因造成的。查阅相关文献发现, 目前对尼泊尔芒的研究仅局限于系统分类和地理分布^[5-7], 少有利用物种分布模型对其主导环境因子和具体适生区分布相关方面的研究。本研究中, 利用 Maxent 模型对尼泊尔芒适生区分布进行了研究, 以期对尼泊尔芒的引种和资源保护提供理论依据。

Maxent 模型是一种以最大熵原理和机器学习为基础的物种分布模型, 它可以通过机器学习的方法, 根据物种分布记录和环境变量图层对物种的适生区进行模拟预测^[8-9]。因 Maxent 模型具有操作简便、预测效果好^[10-11]等优点, 在物种分布研究领域得到了广泛应用。另外, 利用 Maxent 模型所构建的模型能够转移到不同时期或地理空间中, 可为预测物种其他时期的适生区分布^[12]和评估物种入侵风险^[13]提供工具。但当 Maxent 模型转移到非模拟情景时, 其默认设置可能会导致模型过拟合^[14], 影响预测结果。对此, MUSCARELLA 等^[15]基于 R 语言开发了 ENMeval 数据包, 可优化 Maxent 模型默认参数的设置, 以平衡模型的拟合度和复杂度。

本研究中, 通过 ENMeval 数据包对 Maxent 模型进行了优化, 利用优化后的 Maxent 模型对现代

尼泊尔芒的适生区进行了预测。根据贡献率、置换重要性和 Jackknife 检验对限制尼泊尔芒适生区分布的主导气候因子进行综合评估, 以期对科学地引种尼泊尔芒提供依据, 并对末次冰盛期、全新世中期和未来(2061~2080 年)3 个时期的尼泊尔芒适生区加以预测, 与现代适生区的分布进行对比, 以期了解限制现代尼泊尔芒在不同地点分布的主导气候因子。

1 材料与方法

1.1 物种分布数据的获取与处理

通过查阅全球生物多样性信息网(<https://www.gbif.org/>)、中国数字植物标本馆平台(<http://www.cvh.ac.cn/>)、Kingdonia(<http://kun.kingdonia.org/>)、中国国家标本平台(<http://www.nsii.org.cn/2017/home.php>)等网站, 获得 60 个尼泊尔芒分布点和研究范围内作为背景点的 2 709 个禾本科植物的分布点, 采用区块法将 60 个尼泊尔芒分布点划分为 3 个训练集和 1 个测试集。

1.2 气候变量的获取与筛选

末次冰盛期、全新世中期、现代(1970~2000 年)和未来(2061~2080 年)的气候数据均来自于 Worldclim(<http://www.worldclim.org/>), 每个时期的气候数据包括 19 个生物气候变量, 空间分辨率为 5 弧分; 通过 ArcGIS 对 19 个生物气候变量图层进行剪裁。利用 19 个生物气候变量在 Maxent 中建模, 根据各个生物气候变量的贡献率和其在 SPSS 软件中的相关性分析结果^[16], 最终筛选出 9 个生物气候变量(表 1), 作为预测尼泊尔芒适生区的环境变量。

表1 气候变量及其重要性参数

编号	生物气候变量	贡献率/%	置换重要性/%	适宜区间
bio4	温度季节性标准差/°C	27.6	0.0	2.61~5.75
bio6	最冷月最低温度/°C	12.5	41.2	-5.43~3.71
bio7	年温度变化范围/°C	8.2	54.0	18.72~27.00
bio10	最热季均温/°C	14.0	0.5	13.59~22.89
bio12	年降水量/mm	34.2	0.2	864.58~1 468.75
bio14	最干月降水量/mm	1.7	4.1	6.06~19.19
bio15	降水量季节性变异系数/%	0.2	0.0	67.46~90.85
bio17	最干季降水量/mm	0.0	0.0	23.21~75.00
bio19	最冷季降水量/mm	1.7	0.0	21.95~80.49

1.3 模型的建立与评估

利用 ENMeval 数据包对 Maxent 模型的设置参数中的调控倍频(regularization multiplier, RM)和特征组合(feature combination, FC)进行优化,设置 RM 的变化范围为 0.5~4.0,每次增加 0.5;FC 选取 6 种组合,分别为 L、LQ、H、LQH、LQHP 和 LQHPT,其中 L 为线性(linear),Q 为二次型(quadratic),H 为片段化(hinge),P 为乘积型(product),T 为阈值型(threshold)。运用 Akaike 信息量准则(Akaike information criterion correction, AICc)评估不同参数组合的拟合度和复杂度^[17];运用测试受试者工作特征曲线下的面积(area under receiver operating characteristic curve, AUC_{TEST})^[18]评估不同参数组合的区分测试点和背景点的能力;利用训练 AUC 和测试 AUC 值之差(the difference between training and testing AUC, AUC_{DIFF})^[18]、10%训练遗漏率(10% training omission rate, OR_{10})^[19]与“最小训练集”遗漏率(‘Minimum Training Presence’ omission rate, OR_{MTP})^[14]评估不同参数组合的拟合度,选择出最适合尼泊尔芒的参数组合。利用该参数组合在 Maxent 模型中进行建模和预测,采用受试者工作曲线(ROC 曲线)评估模型的准确性^[18]。在输出文件中,选择 10 次重复的平均值作为本研究的预测结果,将预测结果导入到 ArcGIS 中,根据 Maxent 模型中的逻辑输出结果(P 值),参考 IPCC(联合国政府间气候变化专门委员会)第 5 次评估报告中对可能性的表述,将整个区域划分为 4 个等级,分别为不适宜区($0 \leq P < 0.3$)、低适宜区($0.3 \leq P < 0.5$)、中适宜区($0.5 \leq P < 0.7$)和高适宜区($0.7 \leq P \leq 1.0$)。

1.4 多元环境相似度面和最不相似变量分析

采用多元环境相似度面和最不相似变量对不同时期的气候差异和引起尼泊尔芒适生区发生变化的主要气候变量进行探讨。根据多元环境相似度面计算不同情景中的环境变量与参考图层中环境变量的相似度(similarity, S),当 S 值为正值时, S 值越小,表示该点的环境变量与参考图层的差异越大, S 值为 100 时表示不存在差异;当 S 值为负值时,表示该点至少有 1 个环境变量的数值超出了参考图层的范围^[20]。本研究中,以中国境内 $N16.3^{\circ} \sim$

35.6° , $E80.3^{\circ} \sim 122.5^{\circ}$ 的主导气候变量为参考图层,采用 Maxent 模型中的 density.tools.Novel 工具进行分析。

2 结果与分析

2.1 模型的优化与准确性评价

通过 ENMeval 建立的 48 种不同 Maxent 参数设置组合的 $\Delta AICc$ (delta AICc)值如图 1 所示。在默认情况下,60 个尼泊尔芒分布点的默认设置参数 $RM=1$,FC 选取 LQH,其 $\Delta AICc$ 值为 60.08。 $\Delta AICc$ 值远大于 2,表明基于默认参数条件下建立的 Maxent 模型是不可靠的,要选择其他的设置参数进行建模。在 48 种参数组合中, $\Delta AICc < 2$ 的参数组合共有 3 组,分别为 $RM=2$,FC 选取 LQH $RM=2.5$,FC 选取 LQH 和 $RM=3$,FC 选取 LQH。它们的 $\Delta AICc$ 分别为 0、0.12 和 0.17,3 组参数组合的 $\Delta AICc$ 都在接受范围内,其复杂度和拟合度均较低,具有较高的可靠性。进一步对 ENMeval 生成的其他评估指标进行比较,结果(表 2)发现:当 $RM=3$,FC 选取 LQH 时,其 AUC_{DIFF} 、 OR_{MTP} 和 OR_{10} 值均低于其他 2 个参数组合的值,表明 $RM=3$,FC 选取 LQH 的拟合度小于其他 2 个参数组合的,并且其 AUC_{TEST} 的值更高,表明其能更好地区分测试分布点和背景点,因此,以 $RM=3$,FC 选取 LQH 作为最终的设置参数。在该设置参数条件下,Maxent 模型模拟尼泊尔芒适生区的训练 AUC 值为(0.966 ± 0.003),测试 AUC 值为(0.963 ± 0.028),表明模型预测结果准确,可用于对尼泊尔芒适生区的预测。

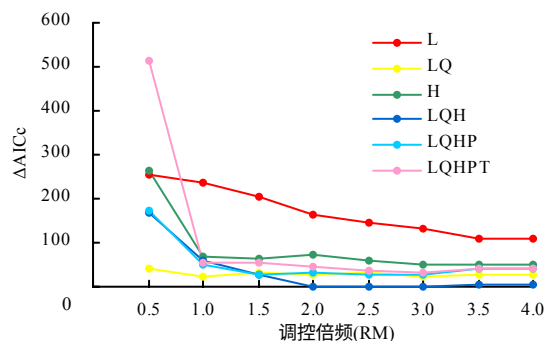


图1 不同设置参数下的Maxent模型的 $\Delta AICc$

Fig.1 $\Delta AICc$ of Maxent models under different setting parameters

表2 $\Delta AICc < 2$ 的参数设置下的Maxent模型评估结果

Table 2 Evaluation results of Maxent model under settings which is less than 2						
FC	RM	AUC _{TEST}	AUC _{DIFF}	OR _{MTP}	OR ₁₀	$\Delta AICc$
LQH	1.0	0.917	0.041	0.133	0.317	60.075
LQH	2.0	0.919	0.038	0.117	0.317	0.000
LQH	2.5	0.921	0.036	0.100	0.283	0.123
LQH	3.0	0.922	0.034	0.083	0.217	0.175

2.2 主导气候变量及其适宜区间

根据气候变量对 Maxent 模型的贡献率(表 1), 共有 5 个气候变量对模型的贡献率大于 5%, 分别为 bio12、bio4、bio10、bio6 和 bio7, 其累计贡献率达 96.5%, 其中 bio6 和 bio7 的置换重要性较高, 二者累计置换重要性达 95.2%。为了减少气候变量之间的影响, 以进一步解释哪些气候变量在模型中是最重要的, 对 9 个气候变量的重要性进行 Jackknife 法检测(图 2)。仅单独使用气候变量时, 正则化训练增益、测试增益和 AUC 值较高的 3 个气候变量均为 bio4、bio7 和 bio12; 在使用正则化

训练增益的 Jackknife 中, 单独使用 bio10 时, 几乎没有任何增益, 表明它对预测尼泊尔芒适生区的帮助很小; 在使用除 bio6 以外的气候变量时, 正则化训练增益下降的最多, 表明它对训练数据有更好的匹配性, 具有较多其他变量中不存在的信息; 在使用测试增益和 AUC 值的 Jackknife 中, 使用除 bio7 以外的气候变量增益下降的最多, 这与 bio6 和 bio7 的置换重要性结果相一致。综上所述, bio4、bio6、bio7 和 bio12 是影响尼泊尔芒分布的主导气候变量。根据 Maxent 模型中生成的响应曲线, 按照逻辑值大于 0.5 的范围, 划分出气候变量的适宜区间(表 1)。4 个主导气候变量 bio4、bio6、bio7 和 bio12 的适宜区间分别为 2.61~5.75 °C, -5.43~3.71 °C, 18.72~27.00 °C 和 864.58~1 468.75 mm。

2.3 尼泊尔芒的现代适生区

60 个尼泊尔芒分布点中属于高适宜区、中适宜区、低适宜区和不适宜区的比例分别为 13.33%、61.67%、16.67%和 8.33%(图 3), 预测结果与其分布数据基本一致, 表明了预测结果的准确性和 Maxent 模型对评价尼泊尔芒适生区的实用性。尼泊尔芒在中国的现代适生区总面积约为 60.92 万 km², 其中高适宜区的面积为 6.08 万 km², 占适生区总面积的 9.98%。尼泊尔芒的中、高适宜区主要分布于中国的西藏东部、四川南部、贵州西部和云南大部分地区, 涵盖了东亚植物区的 8 个亚地区和古热带植物区中的 2 个亚地区。这些区域多以河谷以及高原和山地为主, 海拔高度差异大, 局部气候比较复杂, 分布有大量孑遗物种并常为孤立类型, 具有热带、亚热带植物区系的特征。

2.4 尼泊尔芒适生区时空变化分析

末次冰盛期到全新世中期期间, 尼泊尔芒适生区大面积消失, 适生区面积减少了 29.34%, 表现为东海和南海沿海区域内的适生区消失, 内陆适生区的向内收缩。全新世中期到现代期间, 两者适生区

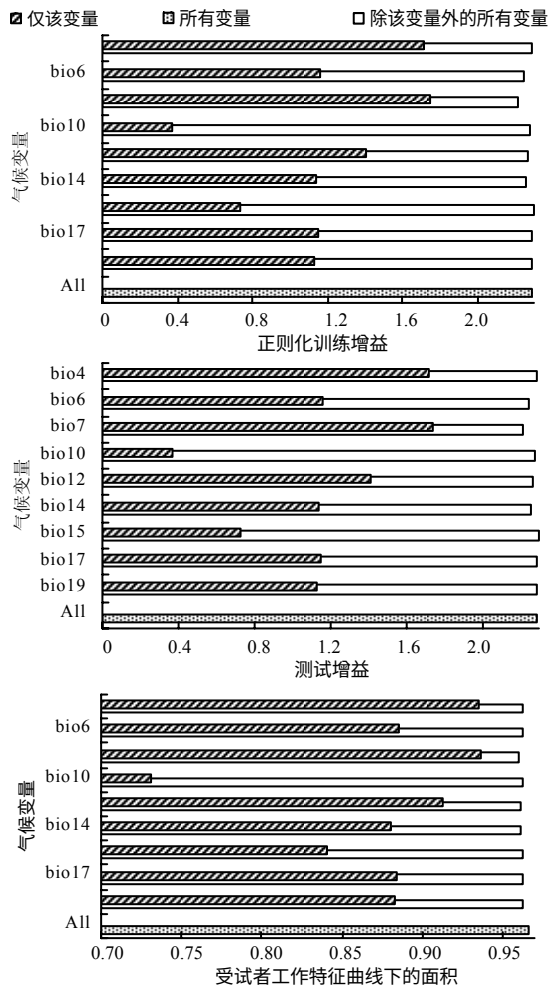
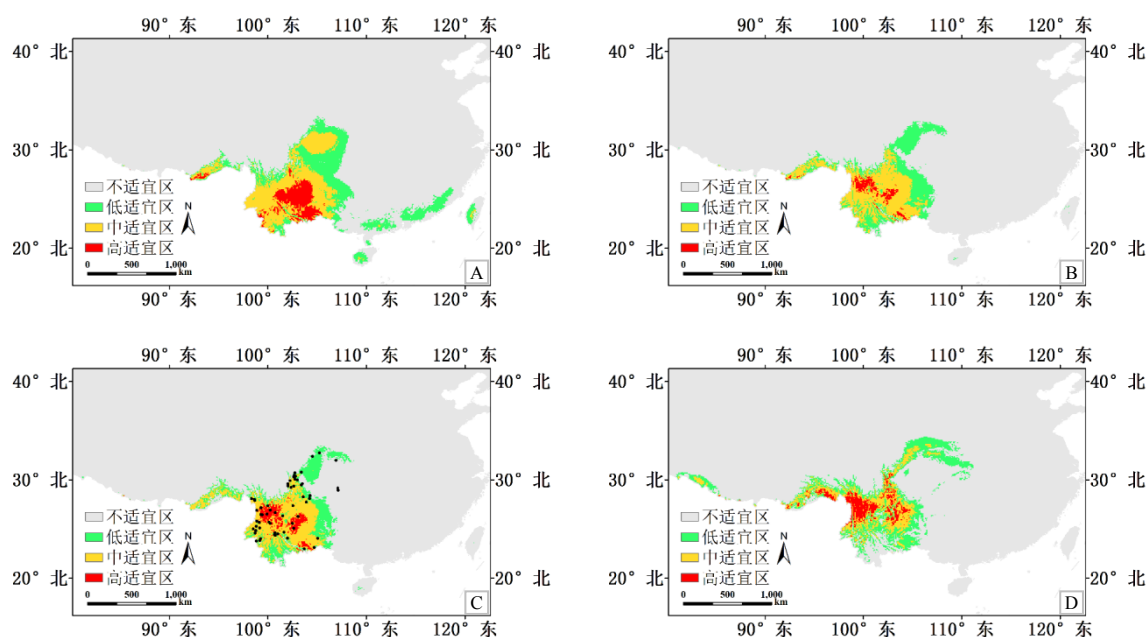


图2 Maxent模型中气候变量重要性的Jackknife检测结果
Fig.2 Jackknife test result of climatic variables importance in Maxent model



A 末次冰盛期; B 全新世中期; C 现代; D 2070 年。

图3 尼泊尔芒的现代分布点(黑色点)和不同时期适生区

Fig.3 Extant occurrence points (black dots) and suitable areas of *M. nepalensis* during different periods

轮廓和面积基本相似,但现代的高适宜区面积与全新世中期相比增加了 43.51%,主要表现为云南省内的高适宜区向四周扩散。与现代相比,尼泊尔芒适生区在未来气候变暖的情景(RCP8.5)下可能会整体北移,海南省和台湾省内的适生区消失,云南省南部的适生区破碎化,湖北省将成为新的适生区,适生区面积与现代的相比会略有增加,大约增加了 5.50%,其中高适宜区面积约增加了 3.18 万 km^2 。

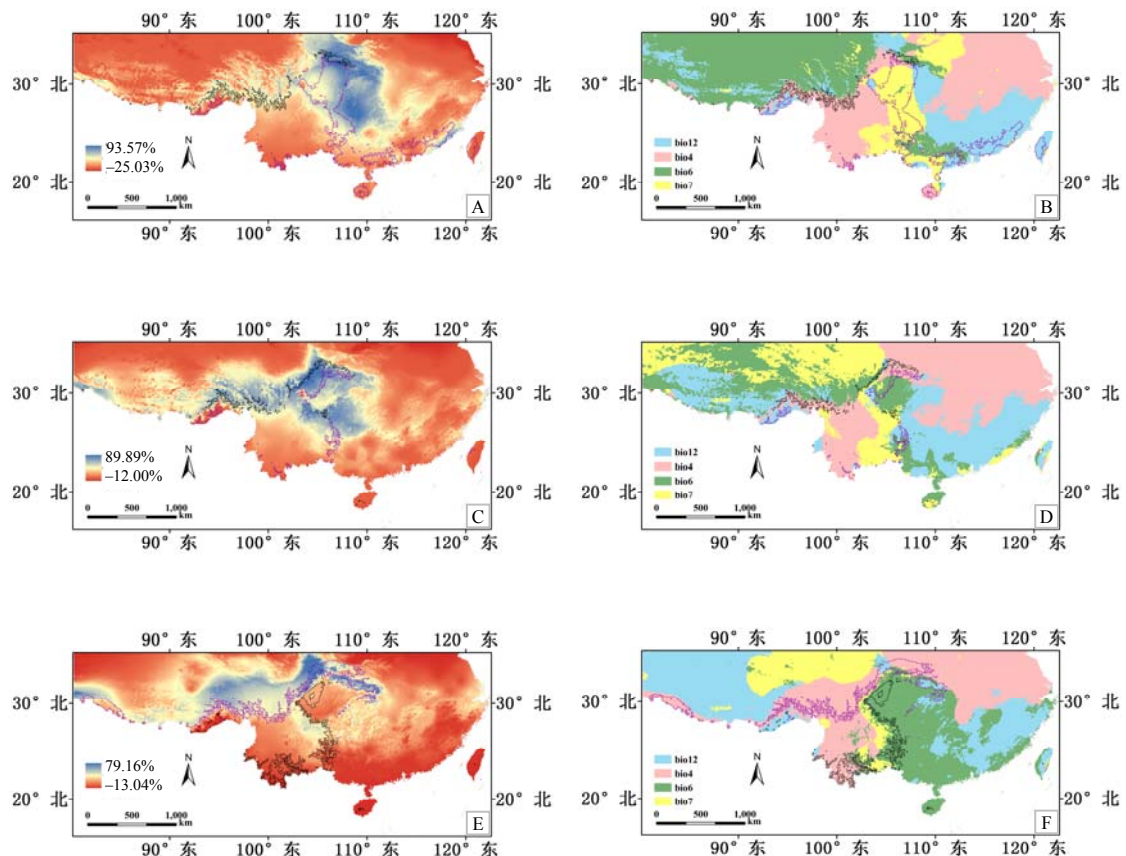
2.5 多元环境相似度面和最不相似变量分析

3 个时期与现代的多元环境相似度面和最不相似变量如图 4 所示。末次冰盛期、全新世中期和未来适生区内的多元环境相似度分别为 $(25.94\% \pm 19.57\%)$ 、 $(28.78\% \pm 20.48\%)$ 和 $(27.05\% \pm 15.91\%)$,末次冰盛期适生区内的主导气候变量与现代的差异最大。末次冰盛期所特有的适生区内的相似度为 $(35.26\% \pm 22.60\%)$,其在东海和南海沿海适生区内的相似度较低,该区域内的最不相似变量主要为 bio12,内陆适生区内的相似度较高,该区域内的最不相似变量主要为 bio7;全新世中期所特有的适生区内的相似度为 $(35.90\% \pm 23.72\%)$,除 bio7 外的 3 个主导气候变量均占据了一定区域内的最不相似变量;未来所特有的适生区内的相似度为 $(41.08\% \pm$

13.54%),该区域内的最不相似变量主要为 bio4。现代与末次冰盛期和全新世中期相比,特有适生区位置相似,相似度分别为 $(45.95\% \pm 19.10\%)$ 和 $(54.98\% \pm 13.84\%)$,主要的不相似变量均为 bio4,现代与未来相比的特有适生区范围最大,相似度为 $(11.70\% \pm 8.09\%)$,最不相似变量主要为 bio4 和 bio6。

3 结论与讨论

Maxent 模型的默认设置参数源于对 6 个不同地理区域中 266 个物种的测试^[21],在为多个物种同时构建模型时能够较好地辨别物种的存在概率,但当研究只集中于某一特定物种时,以默认设置参数构建的模型可能不是最优的^[22],可能会造成模型的拟合度和复杂度过高;因此,需要根据所研究物种调整设置参数。本研究中,利用 ENMeval 数据包计算了多个评估指标,发现默认设置参数的 ΔAICc 值远远大于 2,如果继续采用默认参数,则会降低模型转移能力^[23],进而降低预测结果的准确度,而设置参数组合(RM=3, FC 选取 LQH)不仅复杂度和拟合度低,且能较好地地区分测试分布点和背景点;因此,选取了此参数组合,基于它所构建的模型转移能力强,能更准确地预测不同时期的尼泊尔芒适生区。



实线区域为其他时期适生区和现代适生区的不重叠区域；黑线区域为现代特有的适生区；紫线区域为其他时期特有的适生区。A 末次冰盛期 MESS；B 末次冰盛期 MoD；C 全新世中期 MESS；D 全新世中期 MoD；E 未来 MESS；F 未来 MoD。

图4 尼泊尔芒不同时期的多元环境相似度面(MESS)和最不相似变量(MoD)

Fig.4 Multivariate environmental similarity surface and most dissimilar variable analysis for *M.nepalensis* during different periods

在利用 Maxent 模型对物种适生区进行预测时，常用 19 个生物气候变量作为环境因子，但是它们之间存在着高度的相关性，使得模型用于转移时变得不稳定^[24]；因此，在建模前需要对其进行适当的筛选，这不仅可以降低共线性和过拟合的风险，而且也可以使模型简化和更易解释。本研究，综合分析了每个气候变量的贡献率、置换重要性和 Jackknife 后，发现温度季节性标准差、最冷月最低温度、年温度变化范围和年降水量是影响尼泊尔芒分布的主导气候因子。利用多元环境相似度面和最不相似变量分析后发现，在末次冰盛期，尼泊尔芒适生区内的 4 个主导气候因子与现代的差异最大，未来次之，全新世中期与现代最为接近。

末次冰盛期的气候与现代的反差极大，尼泊尔芒的适生区面积在该时期最大，中国这一时期的温度比现代低 5~11℃，降水量是现代的 30%~80%^[25]。尼泊尔芒作为一种适应于极端或特殊低温和干旱的植物，末次冰盛期的低温和降雨量可能会增加尼

泊尔芒的适生区面积。相对于现代，末次冰盛期时的夏季风降水和夏季风降水强度平均减幅分别为 25.1%和 14.3%^[26]，海平面比现代的低 100~150 m，台湾和海南都与大陆相连^[25]，这可能是尼泊尔芒在广东省、福建省、海南省以及台湾大面积出现适生区的原因。全新世中期是历史上最近的一个暖期，Maxent 模型预测结果表明，该时期的尼泊尔芒适生区面积和轮廓与现代相似，没有明显的移动趋势，这可能是由于全新世中期的气候特征与现代十分相似^[27]，所以对尼泊尔芒适生区的面积和轮廓影响不大。在未来气候变暖的情景(RCP8.5)下，Maxent 模型预测的尼泊尔芒适生区可能会整体北移，海南省和台湾的适生区消失，云南省南部的适生区呈破碎化。综合 4 个时期的适生区发现，尼泊尔芒在喜马拉雅—横断山脉的适生区变化不大，可为尼泊尔芒提供长久的气候避难所，这应该与该地区第四纪以来相对稳定的气候环境和复杂的地形地貌有关。另外，预测结果表明，湖南省属于尼泊尔芒的不适

宜区,与之前作出的尼泊尔芒在引种湖南省后于自然条件下逐渐消亡是由于气候原因造成的推测相一致。

参考文献:

- [1] CHEN S L, RENVOIZE S A. A new species and a new combination of *Miscanthus* (Poaceae) from China[J]. Kew Bulletin, 2005, 60(4): 605–607.
- [2] 中国科学院中国植物志编辑委员会. 中国植物志[M]. 北京: 科学出版社, 1993.
Flora of China editorial committee of the academy of sciences of china. Flora of China[M]. Beijing: Science Press, 1993.
- [3] 徐泽荣, 杨林. 四川的芒草资源及其开发利用前景[J]. 草业与畜牧, 2009(9): 22–27, 54.
XU Z R, YANG L. Plant resources and its potential future for exploitation of *Miscanthus* in Sichuan[J]. Prataculture & Animal Husbandry, 2009(9): 22–27, 54.
- [4] 唐艳梅, 易自力, 邓果特, 等. 4 种芒属植物的核型分析及亲缘关系探讨[J]. 湖南农业大学学报(自然科学版), 2018, 44(5): 487–494.
TANG Y M, YI Z L, DENG G T, et al. Chromosome karyotypic analysis on four *Miscanthus* species and their genetic relationship[J]. Journal of Hunan Agricultural University (Natural Sciences), 2018, 44(5): 487–494.
- [5] 马洪峰. 芒属系统发育重建和双药芒类群变异式样研究[D]. 北京: 北京林业大学, 2015.
MA H Z. Phylogenetic reconstruction of the genus *Miscanthus* and variation patterns of *M. nudipes* and *M. nepalensis*[D]. Beijing: Beijing Forestry University, 2015.
- [6] SUN Q, LIN Q, YI Z L, et al. A taxonomic revision of *Miscanthus* S. L. (Poaceae) from China[J]. Botanical Journal of the Linnean Society, 2010, 164(2): 178–220.
- [7] 卢玉飞. 中国芒属植物系统学研究[D]. 长沙: 湖南农业大学, 2012.
LU Y F. Studies on systematics of genus *Miscanthus* (Poaceae) of China[D]. Changsha: Hunan Agricultural University, 2012.
- [8] PHILLIPS S J, ANDERSON R P, SCHAPIRE R E. Maximum entropy modeling of species geographic distributions[J]. Ecological Modelling, 2006, 190(3/4): 231–259.
- [9] PHILLIPS S J, ANDERSON R P, DUDÍK M, et al. Opening the black box: an open-source release of Maxent[J]. Ecography, 2017, 40(7): 887–893.
- [10] 王运生, 谢丙炎, 万方浩, 等. ROC 曲线分析在评价入侵物种分布模型中的应用[J]. 生物多样性, 2007, 15(4): 365–372.
WANG Y S, XIE B Y, WAN F H, et al. Application of ROC curve analysis in evaluating the performance of alien species' potential distribution models[J]. Biodiversity Science, 2007, 15(4): 365–372.
- [11] ELITH J, H. GRAHAM C, P. ANDERSON R, et al. Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data[J]. Ecography, 2006, 29(2): 129–151.
- [12] MENG H H, ZHOU S S, JIANG X L, et al. Are mountaintops climate refugia for plants under global warming? A lesson from high-mountain oaks in tropical rainforest[J]. Alpine Botany, 2019, 129(2): 175–183.
- [13] LUIZZA M, WAKIE T, EVANGELISTA P, et al. Integrating local pastoral knowledge, participatory mapping, and species distribution modeling for risk assessment of invasive rubber vine (*Cryptostegia grandiflora*) in Ethiopia's Afar region[J]. Ecology and Society, 2016, 21(1): 22.
- [14] RADOSAVLJEVIC A, ANDERSON R P. Making better Maxent models of species distributions: complexity, overfitting and evaluation[J]. Journal of Biogeography, 2014, 41(4): 629–643.
- [15] MUSCARELLA R, GALANTE P J, SOLEY-GUARDIA M, et al. ENMeval: an R package for conducting spatially independent evaluations and estimating optimal model complexity for Maxent ecological niche models[J]. Methods in Ecology and Evolution, 2014, 5(11): 1198–1205.
- [16] WARREN D L, WRIGHT A N, SEIFERT S N, et al. Incorporating model complexity and spatial sampling Bias into ecological niche models of climate change risks faced by 90 California vertebrate species of concern[J]. Diversity and Distributions, 2014, 20(3): 334–343.
- [17] WARREN D L, SEIFERT S N. Ecological niche modeling in Maxent: the importance of model complexity and the performance of model selection criteria[J]. Ecological Applications, 2011, 21(2): 335–342.
- [18] PETERSON A T, SOBERÓN J, PEARSON R G, et al. Ecological Niches and Geographic Distributions[M]. New Jersey, United States: Princeton University Press, 2011.
- [19] FIELDING A H, BELL J F. A review of methods for the assessment of prediction errors in conservation presence/absence models[J]. Environmental Conservation, 1997, 24(1): 38–49.
- [20] ELITH J, KEARNEY M, PHILLIPS S. The art of modelling range-shifting species[J]. Methods in Ecology and Evolution, 2010, 1(4): 330–342.
- [21] PHILLIPS S J, DUDÍK M. Modeling of species distributions with Maxent: new extensions and a comprehensive evaluation[J]. Ecography, 2008, 31(2): 161–175.
- [22] ANDERSON R P, GONZALEZ I J R. Species-specific tuning increases robustness to sampling Bias in models of species distributions: an implementation with Maxent[J]. Ecological Modelling, 2011, 222(15): 2796–2811.
- [23] 朱耿平, 乔慧捷. Maxent 模型复杂度对物种潜在分布区预测的影响[J]. 生物多样性, 2016, 24(10):

- 1189–1196.
ZHU G P, QIAO H J. Effect of the Maxent model's complexity on the prediction of species potential distributions[J]. Biodiversity Science, 2016, 24(10): 1189–1196.
- [24] MEROW C, SMITH M J, SILANDER J A JR. A practical guide to MaxEnt for modeling species' distributions: what it does, and why inputs and settings matter[J]. Ecography, 2013, 36(10): 1058–1069.
- [25] 施雅风. 中国第四纪冰川与环境变化[M]. 石家庄: 河北科学技术出版社, 2006: 89–99.
SHI Y F. The Quaternary Glaciations and Environmental Variations in China[M]. Shijiazhuang: Hebei Science & Technology Press, 2006: 89–99.
- [26] 田芝平, 姜大膀. 全新世中期和末次冰盛期中国季风区面积和季风降水变化[J]. 科学通报, 2015, 60(4): 400–410.
- TIAN Z P, JIANG D B. Mid-Holocene and last glacial maximum changes in monsoon area and precipitation over China[J]. Chinese Science Bulletin, 2015, 60(4): 400–410.
- [27] 中国第四纪孢粉数据库小组. 中国中全新世(6kaBP)和末次盛冰期(18kaBP)生物群区的重建[J]. 植物学报, 2000, 42(11): 1201–1209.
Quaternary sporopollen database group of China. Pollen based biome reconstruction at Middle Holocene (6kaBP) and Last Glacial Maximum (18kaBP) in China[J]. Bulletin of Botany, 2000, 42(11): 1201–1209.
- 责任编辑: 毛友纯
英文编辑: 柳 正
-
- (上接第 129 页)
- [19] YE Q B, ZHANG H C, WEI H Y, et al. Effects of nitrogen fertilizer on nitrogen use efficiency and yield of rice under different soil conditions[J]. Frontiers of Agriculture in China, 2007, 1(1): 30–36.
- [20] PENG S B, BURESH R J, HUANG J L, et al. Strategies for overcoming low agronomic nitrogen use efficiency in irrigated rice systems in China[J]. Field Crops Research, 2006, 96(1): 37–47.
- [21] 赵冬, 颜廷梅, 乔俊, 等. 太湖地区稻田氮素损失特征及环境效应分析[J]. 生态环境学报, 2012, 21(6): 1149–1154.
ZHAO D, YAN T M, QIAO J, et al. Characteristics of N loss and environmental effect of paddy field in Taihu area[J]. Ecology and Environmental Sciences, 2012, 21(6): 1149–1154.
- [22] 李贵勇, 张朝钟, 何清兰, 等. 不同生态稻作区氮肥增产效应及其利用率[J]. 中国土壤与肥料, 2016(2): 85–89, 113.
LI G Y, ZHANG C Z, HE Q L, et al. Effect of nitrogen fertilizer application on yield and nitrogen use efficiency in different ecological rice areas[J]. Soil and Fertilizer Sciences in China, 2016(2): 85–89, 113.
- [23] 胡正义, 夏旭, 吴丛杨慧, 等. 硫在稻根微域中化学行为及其对水稻吸收重金属的影响机理[J]. 土壤, 2009, 41(1): 27–31.
HU Z Y, XIA X, WU C, et al. Chemical behaviors of sulfur in the rhizosphere of rice and its impacts on heavy metals uptake in rice[J]. Soils, 2009, 41(1): 27–31.
- [24] 崔微, 张英聚. 水稻无机矿质营养研究 II. 硫对水稻生长、发育、呼吸作用及酶活性的影响[J]. 作物学报, 1964, 3(1): 25–32.
CUI H, ZHANG Y J. Mineral nutrition of rice plant II. the effect of sulfur on the growth, development, respiration and enzymatic activities[J]. Acta Agronomica Sinica, 1964(1): 25–32.
- [25] 陈秋龄, 李延, 陈木旺. S 素营养对水稻若干生理代谢的影响[J]. 福建农业大学学报, 1997, 26(3): 328–332.
CHEN Q L, LI Y, CHEN M W. Effects of sulfur nutrition on some physiological metabolisms of rice[J]. Journal of Fujian Agricultural University, 1997, 26(3): 328–332.
- 责任编辑: 毛友纯
英文编辑: 柳 正