

DOI:10.3969/j.issn.1003-5060.2023.05.019

# 基于 MaxEnt 模型预测马来鳄在中国的潜在生境

程向元, 刘俊, 崔杰, 陆雨婷

(合肥工业大学 资源与环境工程学院, 安徽 合肥 230009)

**摘要:**为探究马来鳄在中国的潜在适宜生存区及各环境变量对其地理分布的影响,文章基于马来鳄地理分布记录和7个环境变量,应用最大熵(maximum entropy, MaxEnt)模型模拟马来鳄在中国的潜在分布,利用贡献率、置换重要性及 Jackknife 检验来评估制约马来鳄地理分布的环境变量。结果表明:马来鳄在中国的高度适宜区主要位于广西西南部、广东南部、福建西南部及台湾东北部;影响马来鳄分布的主要气候因子为最暖季度降水量、最冷月份最低温度及最干月份降水量,满足最冷月份最低温度大于 21.4 °C、最干月份降水量大于 116 mm、年气温变化范围在 6.6~11.0 °C 之间、最暖季度降水量保持在 550~1 530 mm 之间的环境最适宜马来鳄的生存。该研究结果可为马来鳄生物资源的保护和在适宜分布区进行人工繁育提供理论依据。

**关键词:**马来鳄;最大熵(MaxEnt)模型;环境变量;生境适宜性

**中图分类号:**Q958.5 **文献标志码:**A **文章编号:**1003-5060(2023)05-0691-07

## Potential habitat prediction of *Tomistoma schlegelii* in China based on MaxEnt model

CHENG Xiangyuan, LIU Jun, CUI Jie, LU Yuting

(School of Resources and Environmental Engineering, Hefei University of Technology, Hefei 230009, China)

**Abstract:** In order to explore the potential suitable living region of *Tomistoma schlegelii* in China and the impact of various environmental variables on their geographical distribution, based on the geographical distribution records of *Tomistoma schlegelii* and seven environmental variables, maximum entropy(MaxEnt) model is used to simulate the potential distribution of *Tomistoma schlegelii* in China. Contribution rate, replacement importance and Jackknife test are used to evaluate the environmental variables that potentially play important roles in restricting the geographical distribution of *Tomistoma schlegelii*. The results show that the highly suitable living region for *Tomistoma schlegelii* in China is mainly located in southwestern Guangxi, southern Guangdong, southwestern Fujian and northeastern Taiwan provinces. The analysis of environmental variables shows that the main climate factors affecting the distribution of *Tomistoma schlegelii* are the precipitation in the warmest quarter, the lowest temperature in the coldest month and the precipitation in the driest month. It is concluded that when the minimum temperature in the coldest month is greater than 21.4 °C, the precipitation in the driest month is greater than 116 mm, the annual temperature variation range is within 6.6-11.0 °C, and the precipitation in the warmest quarter is maintained between 550-1 530 mm, the environment is most suitable for the survival of *Tomistoma schlegelii*. The results provide a theoretical basis for the protection of *Tomistoma schlegelii* and their artificial breeding in the suitable region in China.

**Key words:** *Tomistoma schlegelii*; maximum entropy(MaxEnt) model; environmental variables; habitat suitability

**收稿日期:**2022-01-20; **修回日期:**2022-03-19

**基金项目:**国家自然科学基金资助项目(42172026; 41772003)

**作者简介:**程向元(1996—),女,安徽六安人,合肥工业大学硕士生;

刘俊(1980—),男,湖北荆州人,博士,合肥工业大学教授,博士生导师。

适宜的生态环境因素对物种的生存、发展及栖息地的选择等起到至关重要的推动作用。其中气候的变化会对物种的丰度、分布、迁徙模式及群落结构等产生深刻的影响<sup>[1-2]</sup>。已有研究表明,第四纪以来全球气候经历了多次冷暖更替,冰期和间冰期的反复交替对生物区系的地理分布格局和遗传结构产生了巨大影响<sup>[3-4]</sup>。生态环境对物种栖息地的选择和时空分布有显著影响,甚至出现部分物种因不能适应环境而致其种群迁移或走向灭绝的现象<sup>[5-8]</sup>。因此,研究物种对气候变化的响应能够帮助研究者了解物种的迁移、扩散和灭绝原因,也可为生态系统的可持续发展和制定生物保护策略提供科学依据<sup>[9]</sup>。

马来鳄(*Tomistoma schlegelii*)属于长吻鳄科切喙鳄属,是一种大型淡水鳄类,最早由 Müller 于 1838 年命名,是现生 20 多种鳄类之一。马来鳄在早更新世的分布范围包括巽他大陆、苏门答腊岛东部及北部、马来西亚、爪哇西部和南部、婆罗洲大部分地区的低地水系,其化石在东南亚地区也有广泛的分布<sup>[10]</sup>。由于气候环境的变化和栖息地被破坏,现存的野生马来鳄仅在马来西亚(沙撈越,马来半岛)、印度尼西亚(加里曼丹,苏门答腊东部和爪哇西部)有少量分布<sup>[10]</sup>,种群密度也在不断下降,目前野外估计数量低于 2 500 只<sup>[11-12]</sup>。马来鳄已被《世界自然保护联盟濒危物种红色名录》列为易危物种。为保护物种多样性,目前在泰国和美国都建立了马来鳄的人工养殖场,并成功进行了人工繁殖。

马来鳄适宜生存在高温多雨、具有充足水域的热带地区,其将巢穴筑于泥炭沼泽和淡水沼泽森林等低洼区域。虽然马来鳄在马来西亚和印度尼西亚广泛分布,但种群较为分散、密度低,这是由于近些年来频繁的人类活动使其栖息地逐渐破碎化。目前,对马来鳄的研究主要集中于生物保护学<sup>[13]</sup>和基因<sup>[14-16]</sup>相关研究。对其栖息地的研究主要涉及其分布范围以及破坏和缩减程度<sup>[17]</sup>,而对其潜在分布区域进行模拟的报道极少<sup>[11]</sup>。因此,利用物种分布模型对马来鳄进行当前气候环境下在中国的潜在分布模拟,可为马来鳄生物资源的保护和在适宜分布区进行人工繁育提供理论依据,为后续科研工作奠定基础。

物种分布模型(species distribution model, SDM)始于 BIOCLIM 模型<sup>[18]</sup>的开发和应用,是一种将物种的分布点位信息与其所生存的环境关联,并对物种在不同时空下潜在分布进行模拟预

测的一种模型<sup>[19]</sup>。其中,较常见的模型有分类与回归树(classification and regression trees, CART)模型、最大熵(maximum entropy, MaxEnt)模型、广义线性模型(generalized linear models, GLM)、广义加法模型(generalized additive models, GDM)以及基于人工智能的人工神经网络(artificial neural networks, ANN)模型<sup>[20-21]</sup>。不同的模型在不同参数、样本量和预测区域下预测结果有差异,但随着样本量的增大,其预测性能逐渐趋于一致<sup>[19]</sup>。MaxEnt 模型基于最大熵原理,能够在一定生态位约束条件下计算出物种最理想状态下的分布;与其他模型相比,它考虑到数据获取的不完整性,能够在较小数据量、无物种的不存在点情况下,给出相对较优的结果<sup>[22-25]</sup>。MaxEnt 模型因其较好的模拟性能被广泛应用于物种对气候变化的响应、保护区的建立、物种分布模拟及入侵物种的预防监测等方面<sup>[26-30]</sup>。本文收集马来鳄分布点位数据,利用 MaxEnt 模型模拟马来鳄在中国当前的潜在分布范围,并通过受试者工作特征曲线(receiver operating characteristic curve, ROC)对模型的准确性进行评价,综合使用环境变量在模型构建中的贡献率、置换重要性及 Jackknife 检验来评估不同环境变量在马来鳄地理分布格局中的重要性。

## 1 数据准备与模型构建

### 1.1 数据的获取与筛选

本文采用 51 个马来鳄分布点位,数据来源于全球生物多样性信息网络平台(Global Biodiversity Information Facility, GBIF)(<http://www.gbif.org/>)、中国国家标本资源共享平台(National Specimen Information Infrastructure, NSII)(<http://www.nsi.org.cn/>)和国内外相关文献。为避免数据点间的空间自相关,应用生态位模型工具(ecological niche model tools, ENMTools)筛选分布点位,记录经纬度坐标,并将其保存为 MaxEnt 模型能够识别的逗号分隔值(Comma Separated Values, CSV)格式,然后导入 ArcGIS 软件中显示其地理位置。

用于建模的气候因子由温度相关变量和降水相关变量组成。从 WorldClim 数据库(<http://www.worldclim.org>)中选取空间分辨率为 2.5' 的数据作为本研究的环境变量,其含义见表 1 所列。为提高结果的精确性,采用 ENMTools 对提取的 19 个环境变量进行相关性分析,相关性  $|r| \geq 0.7$  且对模型贡献率小的变量需剔除<sup>[31]</sup>。

表 1 环境变量含义

环境变量	描述参数及其单位	环境变量	描述参数及其单位
bio1	年平均温度,℃	bio11	最冷季度平均温度,℃
bio2	昼夜温差月均值,℃	bio12	年降水量,mm
bio3	等温性,%	bio13	最湿月份降水量,mm
bio4	温度变化方差,℃	bio14	最干月份降水量,mm
bio5	最热月份最高温度,℃	bio15	降水量变化方差,%
bio6	最冷月份最低温度,℃	bio16	最湿季度降水量,mm
bio7	年气温变化范围,℃	bio17	最干季度降水量,mm
bio8	最湿季度平均温度,℃	bio18	最暖季度降水量,mm
bio9	最干季度平均温度,℃	bio19	最冷季度降水量,mm
bio10	最暖季度平均温度,℃		

## 1.2 物种分布模型的优化与构建

本文利用 MaxEnt 模型进行模型构建,其基本原理是通过让模型的熵最大化,找出模型变量最优的概率分布。

利用 MaxEnt 模型时,需注意分析模型的默认设置参数,当将该模型应用于不同的时间、空间和物种时,该默认设置会对实验结果产生影响,即不能够很好地预测出物种潜在分布。文献[32-33]证实,在 MaxEnt 模型预测中,模型预测结果与特征组合参数(feature combination, FC)、调控倍频(regularization multiplier, RM)及拟不存在点(pseudo-absence)密切相关,且前 2 个参数影响占比大。因此,本文使用 R 语言对 FC、RM 参数的不同组合进行逐一分析。其中, RM 取值为 0.1~4.0,以 0.1 为取值间隔,以  $I_{RM}$  表示该参数。MaxEnt 模型中提供 5 种 FC 用于处理分类变量,分别为线性(linear, L)、二次型(quadratic, Q)、片段化(hinge, H)、乘积型(product, P)和阈值型(threshold, T)<sup>[23]</sup>。可以通过 R 语言对参数组合进行分析,优化模型的表现性能,选择能够让实验结果达到最优情况的模型。一个好的模型须满足的条件为:① 遗漏率(omission)小于 5%;② 小样本赤池信息准则(Akaike information criterion, delta AICc)值<sup>[34]</sup>小于 2。其中 AICc 可以反映模型拟合优度和复杂度<sup>[31]</sup>。

将收集的 51 个马来鳄分布点位信息和选取的 19 个环境变量导入优化的 MaxEnt 模型中,随机选取 70% 的点进行模型训练,剩余 30% 用于模型测试。参数设置如下:勾选“创建响应曲线”“刀切法”和“绘制预测图”,设置最大迭代次数为 1 000,选择“Random seed”,模型和结果的输出格式分别改为“Logistic”和“. asc”,其他参数保持默认设置。

## 1.3 模型评估

本文选取 ROC 曲线下的面积(area under

curve, AUC)值进行模型精度评估<sup>[35-36]</sup>,以  $S_{AUC}$  表示该参数。模型预测过程中,会出现误判情况,即出现真阳性、假阳性、真阴性和假阴性 4 种情况,而 ROC 曲线法是以真阳性率(灵敏度)为纵坐标、假阳性率(1-特异性)为横坐标绘制的一条曲线,  $S_{AUC}$  值表示真阳性排在假阳性前面的概率,  $S_{AUC}$  越大,则模型预测的准确性越高<sup>[37]</sup>。  $S_{AUC}$  取值范围为 0~1.0,当  $S_{AUC} \leq 0.6$  时,模型构建失败;当  $0.6 < S_{AUC} \leq 0.7$  时,模型表现较差;  $0.7 < S_{AUC} \leq 0.8$  时,模型性能表现一般;  $0.8 < S_{AUC} \leq 0.9$  时,模型表现能力较好;当  $S_{AUC} > 0.9$  时,模型表现极好<sup>[37]</sup>。本文选取 ROC 法对模型的预测性能进行评估,主要是由于该方法不受阈值大小的影响,能够在样本量不平衡的情况下,做出合理的评价;且该方法简单、直观,可直接通过图示来分析方法的准确性,评估效果较好。

## 2 马来鳄在中国的潜在生境分析

### 2.1 数据的选择和模型的优化

对分布点位数据进行筛选,1 个栅格内仅需 1 个分布点位,最后得到 49 个符合要求的数据。对所选取的环境数据进行相关性分析,以消除变量间的共线性,得到符合相关性  $|r| \leq 0.7$  且贡献率较大的 7 个环境变量,用于模型的构建。7 个环境变量相关性分析结果见表 2 所列。

表 2 7 个环境变量相关性分析结果

环境变量	bio2	bio6	bio7	bio14	bio15	bio18	bio19
bio2	1.000						
bio6	0.491	1.000					
bio7	0.006	-0.564	1.000				
bio14	-0.003	0.355	-0.303	1.000			
bio15	0.048	-0.351	0.010	-0.470	1.000		
bio18	0	0.527	-0.306	0.621	-0.302	1.000	
bio19	-0.087	0.395	-0.452	0.676	-0.297	0.409	1.000

对模型进行优化,FC、RM 的不同参数组合共生成 1 240 种组合方式。利用 ENMTtools 对不同组合进行检验,结果显示,当  $I_{RM}=0.3$ ,FC 为乘积型(P)时,AICc 值最小, $S_{AUC}$  值最高,模型较优。

## 2.2 适宜分布范围与模型预测精度检测

通过构建 MaxEnt 模型成功模拟出马来鳄在中国潜在的适宜分布范围,将结果导入 ArcGIS 软件,根据结果阈值  $p$  的大小进行重分类,将预测结果进行潜在分布适宜度划分,分类标准如下: $p \leq 0.2$  为不适宜区; $0.2 < p \leq 0.4$  为低度适宜区; $0.4 < p \leq 0.5$  为中度适宜区, $p > 0.5$  为高度适宜区。分类结果见表 3 所列。采用 ROC 法对构建的模型进行评估,结果如图 1 所示。

表 3 马来鳄在中国的潜在分布范围适生面积 单位: $10^4 \text{ km}^2$

区域	高度适生区	中度适生区	低度适生区	总适生区
广东	2.486 1	2.633 7	5.272 6	10.392 4
广西	0.925 3	3.599 0	5.534 7	10.059 0
台湾	0.274 3	0.020 8	0.130 2	0.425 3
福建	0.111 1	0.123 3	0.803 8	1.038 2
香港	0	0.024 3	0.128 5	0.152 8
海南	0	0	0.949 7	0.949 7
四川	0	0	0.307 3	0.307 3
总计	3.796 8	6.401 1	13.126 8	23.324 7

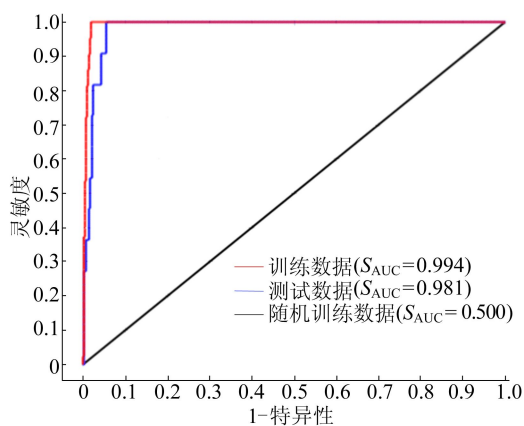


图 1 ROC 法预测模型精度结果

从预测结果可知,马来鳄在中国的适宜生存区较狭窄,中国华南的沿海地区有马来鳄最适宜的潜在生境,分布范围主要位于  $N18.12^\circ \sim N26.99^\circ$ 、 $E107.32^\circ \sim E116.33^\circ$ 。潜在分布的区域涉及广西、广东、福建、台湾、香港、海南和四川,总适生区域面积约为  $23.324 7 \times 10^4 \text{ km}^2$ ;分布范围从沿海向内陆延伸,且适宜度逐渐降低,沿海地区最适合马来鳄的生存。其中高度适宜区主要分

布于广西西南部、广东南部、福建西南部及台湾东北部,面积为  $3.796 8 \times 10^4 \text{ km}^2$ ,占总适生区面积的 16.28%;中、低度适宜区主要位于广西、广东、海南和福建,占总适生区面积的 83.72%。

由图 1 可知,测试数据  $S_{AUC}$  值高达 0.981。依据  $S_{AUC}$  值的评价标准,该模型的预测结果极好,所模拟的马来鳄潜在分布可信度高。

## 2.3 环境变量重要性评估

环境变量对物种栖息地的选择起到决定性的作用。将 7 个环境变量数据导入 MaxEnt 模型,得到各环境变量对模型构建的贡献率,见表 4 所列。通过 Jackknife 刀切法得出 7 个环境变量的训练增益,结果如图 2 所示。

表 4 7 个环境变量贡献率

环境变量	贡献率/%
bio14	33.8
bio18	28.9
bio6	28.7
bio19	3.7
bio2	2.6
bio15	1.4
bio7	1.0

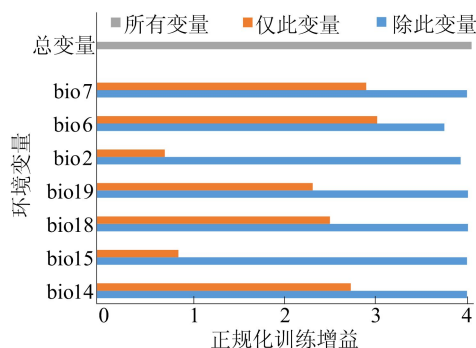


图 2 7 个环境变量刀切法检验结果

图 2 中:灰色表示用所有变量构建模型所得的增益;橙色表示仅用 1 个变量进行模型构建所得的增益;蓝色表示只去除该变量,利用剩余变量构建模型所得的增益,所得结果与灰色相比较,若变化大,则所去除的变量含有的信息量对物种栖息地分布贡献较多,反之,有用信息较少。从表 4、图 2 可知,马来鳄对温度、降水的变化响应敏感,影响马来鳄分布的主要气候因子为最干月份降水量(bio14, 33.8%)、最暖季度降水量(bio18, 28.9%)和最冷月份最低温度(bio6, 28.7%)。

## 2.4 马来鳄最适气候条件

为了解马来鳄生境适宜性与环境变量之间的

关系,选取 2.3 节得出的影响马来鳄的 3 个主要环境变量和年气温变化范围(bio7)分别建立 MaxEnt 模型,得出马来鳄在 4 个环境变量下的适宜区间,其响应曲线如图 3 所示。在一定范围内,马来鳄的生存概率随着最冷月份最低温度(bio6)、最干月份降水量(bio14)、年气温变化范围(bio7)及最暖季度降水量(bio18)的升高而增

大,到达一定峰值后,生存概率随环境变量值增大而降低。当生存概率大于 0.5 时,该区间内的环境变量数值被认为适物种的生存<sup>[9]</sup>。由图 3 可知,当最冷月份最低温度大于 21.4 °C、最干月份降水量保持不小于 116 mm、年气温变化范围在 6.6~11.0 °C 之间、最暖季度降水量保持在 550~1 530 mm 之间时,最适合马来鳄的生存。

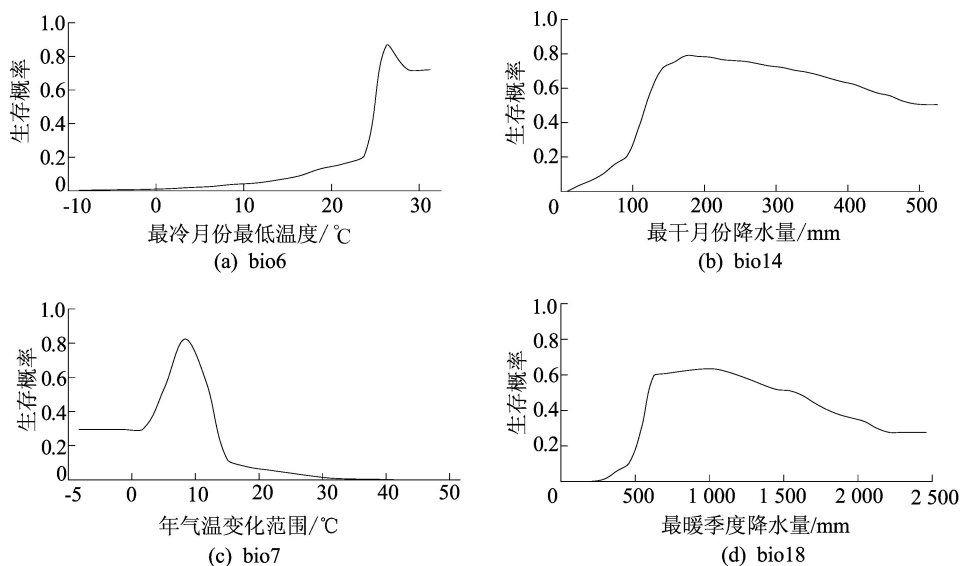


图 3 4 个环境变量的响应曲线

### 3 讨 论

研究显示马来鳄在中国的高度适宜区为广西西南部、广东南部、福建西南部及台湾东北部。该区域为热带、亚热带气候,是中国光、热和水资源最丰富的地区之一。4 个地区年均气温在 19~25 °C。广西、福建年降水量在 1 500 mm 以上;广东降水充沛,年均降水量为 1 300~2 500 mm;台湾年均降水超 2 500 mm。上述地区与马来西亚和印度尼西亚地区的热带雨林气候及年降水量 1 600~2 200 mm、年均气温 22~28 °C 都比较相符。广东、广西、福建及台湾地区年气温变化范围均在马来鳄适宜气候范围以内,温度和降水量满足马来鳄的栖息要求,因此从环境因素考虑,所预测的地区适合马来鳄生存。

通过对构建模型的主要环境变量进行分析可知,最冷月份最低温度(bio6)、最暖季度降水量(bio18)及最干月份降水量(bio14)3 个气候因子对马来鳄的分布起主导作用,该评估结果与文献[11]评估结果有较强的一致性,进一步证明了结果的准确性。马来鳄对降水和气温有很高的依赖

性,在极端条件下尤其如此,这是由其自身的生理结构决定的。马来鳄在外界温度过高或过低时身体内部无法进行自身的体温调节,常见马来鳄伏于水中或在冬季晒太阳,此习惯对于保持其体表温度有重要作用。因此,满足年气温变化范围 6.6~11.0 °C、最冷月份最低温度 21.4 °C 以上、最干月份降水量不少于 116 mm、最暖季度降水量维持在 550~1 530 mm 之间的区域更加适合马来鳄的生存。

目前,野生马来鳄仅分布于热带雨林气候的马来西亚和印度尼西亚地区。但由于经济发展的需求,东南亚大部分热带雨林地区已经受到不可挽回的破坏。大量植被被砍伐和破坏,众多珍贵动物被捕杀,适宜的自然栖息地也由于人类活动的影响向其他土地利用类型转变,这给物种多样性带来了毁灭性的打击。譬如,新加坡因现代化发展导致本国遭受了大规模的毁林和动物的大量灭绝,且类似的情景也已经在印度尼西亚发生<sup>[38]</sup>。如果按照此趋势发展,那么到 2100 年,东南亚约 25% 的爬行动物物种和多达 40% 的两栖动物可能灭绝<sup>[11]</sup>。此外,近些年来频繁报道的热

带雨林森林火灾使得生态系统被破坏,也给当地物种的生存和发展带来严重危害。在印度尼西亚,政府已经将大部分婆罗洲的泥炭沼泽森林砍伐掉,转换成农业用地。而在马来西亚大陆,多年以前所拥有的丰富泥炭沼泽森林也已经被毁坏。因此,当前大部分马来鳄适生区都已破碎化,马来鳄在其当前适生区正遭受着严重的威胁,若不对其栖息地加以保护和寻求其他适宜生存场所,则该物种将来很可能遭受种群灭绝,导致不可挽回的生态损失。因此,对马来鳄进行异地保护是一种不错的选择,保护了物种多样性。本文所得出的马来鳄在中国的潜在生境可满足马来鳄的生存要求。鉴于马来鳄多分布于泥炭沼泽和水淹森林等地区,应据此在高度适宜区制定合理的土地利用规划,为马来鳄的迁入预留足够的空间。未来可以尝试在中国高度适生区进行小规模培育和繁衍,以探索马来鳄的实际生存需求。

对易危物种的保护是生态系统可持续发展的重要基础。其中,异地保护除了对物种进行挽救,也可增加不同地区物种的多样性,加强种间交流,提高生态系统的稳定性。异地保护使得物种能够不受地理阻隔的影响,在适宜其生存的其他区域繁衍,并根据周围环境提高自身的适应能力,成为生态系统中能量流动和物质循环的重要介质。因此,异地保护无论是对物种自身还是对整个生态系统都有积极的影响。从长远角度看,对于不疯狂掠夺其他生物生长资源的物种,在现有生态系统平衡下引入该物种,会增加迁入地食物链的长度,提高生态系统的稳定性。但对于那些生长周期短、繁殖速度快、适应迁入地环境且在迁入地无天敌的物种,它们的入侵会掠夺本地生物的生态资源,遏制其他物种的生长,甚至造成物种灭绝,破坏生态平衡,给当地生物圈带来巨大的灾难,则不适宜开展异地保护。当然,生态系统具有一定的自我调节能力,在做好生态风险评估、保证能够与其他物种协调发展的前提下,引进外来物种如马来鳄,从而实现对其进行异地保护,是一个很好的举措。

本文基于 MaxEnt 模型所模拟的马来鳄在中国的潜在生境是其理想状态下的最大生态位。在预测过程中未考虑到种间竞争、人工干预外在威胁,因此比实际生存范围要大,后续的工作可考虑更多外界和内在因素。研究所使用的环境变量为气候因子,但马来鳄的实际分布是多种因素共同作用的结果,因此未来还应探索地形、土壤、水

源及与居住地的距离等对马来鳄栖息地选择的影响。

#### 4 结 论

本文综合考虑样本选择偏差、数据相关性及模型复杂度,基于优化的 MaxEnt 模型,利用环境变量数据及物种分布点位信息,对马来鳄在中国的潜在适宜地区进行模拟。从预测结果可知,马来鳄在中国的潜在生存空间位于中国南方沿海区域,主要分布于广西、广东、福建和台湾等高温且湿润的地区。通过分析各环境变量对模型构建的贡献率、置换重要性及 Jackknife 检验可知,影响马来鳄分布的主要环境因素是最冷月份最低温度(bio6)、最暖季度降水量(bio18)及最干月份降水量(bio14)。通过模型的预测可知,中国部分地区的气候条件适合马来鳄生存,因此可以考虑在本研究模型得到的高度适宜区建立马来鳄的人工养殖基地。

#### [参 考 文 献]

- [1] LEARMONTH J A, MACLEOD C D, SANTOS M B, et al. Potential effects of climate change on marine mammals[J]. *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review*, 2006, 44: 431-464.
- [2] 廖剑锋, 易自力, 李世成, 等. 基于 Maxent 模型的双药芒不同时期潜在分布研究[J]. *生态学报*, 2020, 40(22): 8297-8305.
- [3] HEWITT G M. Genetic consequences of climatic oscillations in the Quaternary[J]. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2004, 359(1442): 183-195.
- [4] 李焱, 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[J]. *植物生态学报*, 2016, 40(11): 1164-1178.
- [5] FRANCISCO R S, ARROYO J. Reconstructing the demise of Tethyan plants: climate-driven range dynamics of *Laurus* since the Pliocene[J]. *Global Ecology and Biogeography*, 2008, 17(6): 685-695.
- [6] 于海彬, 张懿铨, 李士成, 等. 基于 GIS 和物种分布模型的高山植物长花马先蒿迁移路线模拟[J]. *应用生态学报*, 2014, 25(6): 1669-1673.
- [7] 刘丽君. 利用物种分布模型开展黄土高原被子植物保护策略研究[D]. 太原: 山西大学, 2019.
- [8] WORTH J R, HARRISON P A, WILLIAMSON G J, et al. Whole range and regional-based ecological niche models predicting exposure to 21st century climate change in the key cool temperate rainforest tree southern beech (*Nothofagus cunninghamii*) [J]. *Austral Ecology*, 2015, 40(2):

- 126-138.
- [9] 王鑫,任亦钊,黄琴,等. 基于 GIS 和 Maxent 模型的赤水河地区濒危植物桫欏生境适宜性评价[J]. 生态学报, 2021, 41(15):6123-6133.
- [10] STUEBING R B, BEZUIJEN M R, AULIYA M, et al. The current and historic distribution of *Tomistoma schlegelii* (the false gharial) (Müller, 1838) (Crocodylia, Reptilia) [J]. The Raffles Bulletin of Zoology, 2006, 54 (1): 181-197.
- [11] RDDER D, ENGLER J O, BONKE R, et al. Fading of the last giants; an assessment of habitat availability of the Sunda gharial *Tomistoma schlegelii* and coverage with protected areas [J]. Aquatic Conservation Marine and Freshwater Ecosystems, 2010, 20(6): 678-684.
- [12] CHANG Y C, LI S H, CHANG M H, et al. Isolation and characterization of 18 microsatellite loci for an endangered fresh water crocodile *Tomistoma schlegelii* [J]. Conservation Genetics Resources, 2014, 6(2): 495-498.
- [13] STUEBING R, SOMMERLAD R, STANIEWICZ A. Conservation of the Sunda gharial *Tomistoma schlegelii* in Lake Mesangat, Indonesia [J]. International Zoo Yearbook, 2015, 49(1): 137-149.
- [14] SHAFIEI-ASTANI B, ONG A, VALDIANI A, et al. Molecular genetic variation and structure of Southeast Asian crocodile (*Tomistoma schlegelii*); comparative potentials of SSRs versus ISSRs [J]. Gene, 2015, 157(1): 107-116.
- [15] KAUR T, JAPNING J R R, SABKI M S, et al. Genetic diversity of *Tomistoma schlegelii* inferred from mtDNA markers [J]. Biochemical Genetics, 2013, 51: 275-295.
- [16] ARIB M A, RUHANA H. Relationships among *Tomistoma schlegelii* in Malaysia based on Cyt *b*-control region gene analysis [J]. International Journal of Zoology, 2017, 2017: 5431041.
- [17] BEZUIJEN M R, WEBB G J W, HARTOYO P, et al. Peat swamp forest and the false gharial *Tomistoma schlegelii* (Crocodylia, Reptilia) in the Merang River, eastern Sumatra, Indonesia [J]. Oryx, 2001, 35(4): 301-307.
- [18] BUSBY J R. BIOCLIM: a bioclimate analysis and prediction system [J]. Plant Protection Quarterly, 1991, 6(1): 64-68.
- [19] 许仲林, 彭焕华, 彭守璋. 物种分布模型的发展及评价方法 [J]. 生态学报, 2015, 35(2): 557-567.
- [20] 倪健. 全球变化研究中的生物气候指标 [J]. 第四纪研究, 2017, 37(3): 431-441.
- [21] GUIBAN A, THUILLER W. Predicting species distribution; offering more than simple habitat models [J]. Ecology Letters, 2005, 10(9): 993-1009.
- [22] ELITH J, GRAHAM C H, ANDERSON R P, et al. Novel methods improve prediction of specie' distributions from occurrence data [J]. Ecography, 2006, 29(2): 129-151.
- [23] PHILLIPS S J, ANDERSON R P, SCHAPIRE R E. Maximum entropy modeling of species geographic distributions [J]. Ecological Modelling, 2006, 190: 231-259.
- [24] 姜隽. 几种预测入侵物种分布模型比较 [J]. 图书情报导刊, 2010, 20(8): 129-130.
- [25] 樊信, 盘金文, 何嵩涛. 气候变化背景下基于 MaxEnt 模型的刺梨潜在适生区分布预测 [J]. 西北植物学报, 2021, 41(1): 159-167.
- [26] 王茹琳, 李庆, 封传红, 等. 基于 MaxEnt 的西藏飞蝗在中国的适生区预测 [J]. 生态学报, 2017, 37(24): 8556-8566.
- [27] 黄红兰, 张露, 贾黎明, 等. 基于 MaxEnt 模型的毛红椿全球潜在适生区分布及其特征预测研究 [J]. 江西农业大学学报, 2018, 40(2): 241-247.
- [28] 叶学敏, 陈伏生, 孙荣喜, 等. 基于 MaxEnt 模型的南酸枣潜在适生区预测 [J]. 江西农业大学学报, 2019, 41(3): 440-446.
- [29] 景志贤, 张小波, 汪娟, 等. 基于 MaxEnt 模型玛咖的全球潜在气候适宜区研究 [J]. 中国现代中药, 2020, 22(12): 1957-1961.
- [30] 韩阳阳, 王焱, 项杨, 等. 基于 Maxent 生态位模型的松材线虫在中国的适生区预测分析 [J]. 南京林业大学学报(自然科学版), 2015, 39(1): 6-10.
- [31] 于沿泽, 张明海, 杜海荣, 等. 优化后最大熵模型在模拟驼鹿适宜栖息地分布中的应用 [J]. 东北林业大学学报, 2019, 47(10): 81-84, 95.
- [32] 朱耿平, 原雪蛟, 范靖宇, 等. MaxEnt 模型参数设置对其所模拟物种地理分布和生态位的影响: 以茶翅蜡为例 [J]. 生物安全学报, 2018, 27(2): 118-123.
- [33] 李璇, 李焱, 方炎明. 基于优化的 Maxent 模型预测白栎在中国的潜在分布区 [J]. 林业科学, 2018, 54(8): 153-164.
- [34] COBOS M E, PETERSON A T, BARVE N, et al. kuenm: an R package for detailed development of ecological niche models using Maxent [J]. PeerJ, 2019, 7(1): e6281.
- [35] 张琳娜, 樊隽轩, MELCHIN M J, 等. 物种分布模型在古生物学研究中的应用 [J]. 古生物学报, 2013, 52(2): 146-160.
- [36] 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.
- [37] 李宏群, 李宇轩, 刘晓莉, 等. 基于 Maxent 生态位模型的水葫芦在中国的适生区预测 [J]. 生态科学, 2018, 37(3): 143-147.
- [38] SODHI N S, KOH L P, BROOK B W, et al. Southeast Asian biodiversity: an impending disaster [J]. Trends in Ecology & Evolution, 2004, 19(12): 654-660.

(责任编辑 张淑艳)