

DOI:10.3969/j.issn.1003-5060.2026.06.009

中华韩愈鳄(鳄目:长吻鳄科)第四纪晚期 在中国的潜在地理分布

包盟, 刘俊, 滕明坤, 程向元

(合肥工业大学 资源与环境工程学院, 安徽 合肥 230009)

摘要:文章运用 ENMeval 优化后的最大熵(maximum entropy, MaxEnt)模型,基于已知的中华韩愈鳄(*Hanyusuchus sinensis*)化石点位分布,并结合第四纪晚期不同时期的环境因子,模拟其在中国境内第四纪晚期的潜在分布;通过 Jackknife 方法筛选出优势环境因子,并对影响其地理分布的主要环境变量的响应作出分析。结果表明:在第四纪晚期的5个不同阶段,中华韩愈鳄在中国境内的适宜生境地主要分布在广西、广东、福建西南部、海南东部及台湾的极少部分区域;影响其分布的主要环境因子包括平均日较差(B_2)、海拔(E)、气温季节性变动系数(B_4)、最湿季度平均温度(B_8)及最冷季度降水量(B_{19}),平均日较差 $4.74\sim 7.82\text{ }^{\circ}\text{C}$ 、海拔低于 126.44 m 、气温季节性变动系数 $481.36\sim 616.40$ 、最湿季度平均温度 $24.76\sim 32.88\text{ }^{\circ}\text{C}$ 、最冷季度降水量 $109.99\sim 168.68\text{ mm}$ 是最适宜其生存的环境条件。因此,未来中华韩愈鳄化石的寻找应主要集中在上述分布地区。该文研究结果进一步验证了人类活动而非气候变化在中华韩愈鳄灭绝中占主导作用的假说。

关键词:中华韩愈鳄;MaxEnt 模型;适生范围;环境因子;地理信息系统(GIS);化石

中图分类号:Q958.5

文献标志码:A

文章编号:1003-5060(2026)06-0779-10

Potential geographic distribution of *Hanyusuchus sinensis* (Crocodylia: Gavialidae) in China during the late Quaternary

BAO Meng, LIU Jun, TENG Mingkun, CHENG Xiangyuan

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

Abstract: Based on the known fossil occurrences and environmental factors throughout the late Quaternary, the ENMeval-optimized maximum entropy(MaxEnt) model was used to simulate the potential distribution of *Hanyusuchus sinensis* within China. The Jackknife method identifies environmental factors controlling the geographic distribution of *Hanyusuchus sinensis* and reveals small variations in the distribution range of this species during the late Quaternary. The results show that during five separate stages of the late Quaternary, the potential geographic distribution of *Hanyusuchus sinensis* within China is concentrated in Guangxi, Guangdong, southwestern Fujian, and eastern Hainan, with sporadic occurrences in Taiwan. Key environmental factors influencing the distribution of *Hanyusuchus sinensis* include mean diurnal range(B_2), altitude(E), temperature seasonality(B_4), mean temperature of the wettest quarter(B_8) and precipitation of the coldest quarter(B_{19}). Optimal survival conditions for *Hanyusuchus sinensis* are characterized by the mean diurnal range between $4.74\text{ }^{\circ}\text{C}$ and $7.82\text{ }^{\circ}\text{C}$, altitude below 126.44 m , temperature seasonality between 481.36 and 616.40 , mean temperature of the wettest quarter between $24.76\text{ }^{\circ}\text{C}$ and $32.88\text{ }^{\circ}\text{C}$, and precipitation of the coldest quarter ranging between 109.99 mm and 168.68 mm . Therefore, it is suggested that future searches for *Hanyusuchus sinensis* fossils should focus on these regions. Furthermore, the results of this study support the hypothesis that human activities, rather than the climate change, caused the extinction of *Hanyusuchus sinensis*.

收稿日期:2024-03-27; **修回日期:**2024-04-16

基金项目:国家自然科学基金资助项目(41772003;42002021;42172026);安徽省公益性地质工作资助项目(2021-g-2-16)

作者简介:包盟(1998—),女,安徽宣城人,合肥工业大学硕士生;

刘俊(1980—),男,湖北公安人,博士,合肥工业大学教授,博士生导师,通信作者, E-mail: junliu@hfut.edu.cn.

Key words: *Hanyusuchus sinensis*; MaxEnt model; potential habitat; environmental factors; geographic information system(GIS); fossils

由于古脊椎动物学家和古人类学家寻找化石的方式与 19 世纪末以来的领域先驱们几乎相同,目前古脊椎动物和古人类化石的发现主要基于偶然的因素^[1]。随着计算机技术的不断进步,近年来地理信息系统(geographic information system, GIS)、遥感技术和机器学习算法在确定潜在化石位置方面得到广泛应用^[2-6]。例如,文献[5]开发一个模型,采用分析生物学、GIS 和遥感技术,以已经发现的化石所处的环境适宜性作为标准,识别潜在的化石位置,并在南非自由州的晚三叠世—早侏罗世埃利奥特组露头上测试该模型,结果表明,该模型正确预测了 95% 的已知露头。

物种分布模型(species distribution model, SDM)又称为生态位模型(ecological niche model, ENM),是建立在生态位理论上,将物种已知的分布记录与其相对应的环境数据结合起来,以预测物种在研究区域内地理分布的一种数值工具^[7]。此模型通过分析环境因素来识别物种的生态位需求和生存偏好,然后将其映射到特定的时空范围,通过物种的存在概率来体现该物种对生境的偏好程度^[8-10],概率越大,物种在该地存在的可能性越大。目前,SDM 被广泛应用于分析气候变化对不同物种的潜在分布、物种入侵、物种群落稳定性的影响,以及对濒危珍稀物种的范围保护^[11-14],但利用 SDM 寻找化石的相关研究较少。文献[15]开发一个基于 GIS 的 SDM 来预测蒙大拿州中北部下白垩统 Two Medicine Formation 恐龙化石的位置;文献[16]运用现存的化石记录,结合 SDM 中的最大熵(maximum entropy, MaxEnt)模型,对于旱草原赛加羚羊在末次间冰期(the Last Interglacial, LIG)、末次盛冰期(the Last Glacial Maximum, LGM)及当前时期进行建模,从而对赛加羚羊可能生活的地方及赛加羚羊化石可能出现的位置作出推测性的预测;文献[17]运用 SDM 预测三角龙(*Triceratops*)化石的生物地理分布,结果表明,三角龙在已知化石记录的地区之外也存在分布,且其地理分布受到季节性温度和最冷月份温度影响。

长吻鳄科又称食鱼鳄科,包括现生的恒河鳄(*Gavialis gangeticus*)和长吻马来鳄(*Tomistoma schlegelii*),其系统分类对解决鳄类的谱系发育关系至关重要^[18-22]。分子生物学研究支持恒河

鳄和长吻马来鳄是姐妹群,它们一起构成长吻鳄科^[23-25];而形态学研究则认为恒河鳄是其他所有鳄类的外类群^[18, 26-29]。这两种观点之间的冲突给鳄类系统发育树的重建带来巨大挑战。解决鳄类分子-形态系统发育冲突的最重要途径,是发现具有镶嵌演化特征的关键化石物种^[19-20, 22, 30-31]。目前已经发现几十种属于长吻鳄科的化石物种,研究已发现或未来可能发现的过渡性化石,将有助于解开恒河鳄系统发育之谜^[20, 22]。

在中国的珠江三角洲区域频繁发现一种巨型鳄鱼的化石,这些化石明显不属于较小的扬子鳄^[22],对这些鳄鱼化石的研究成果较丰富^[32-39]。该鳄最开始被鉴定为湾鳄 *Crocodylus porosus*^[40-41]。文献[36]对产自珠江三角洲地区的鳄鱼化石及现代湾鳄头骨进行形态学对比,结合湾鳄和长吻马来鳄的生存时代进行分析,认为从该地区出土的鳄鱼化石都属于长吻马来鳄,而非湾鳄^[22],且认为是淡水性鳄鱼;文献[42]支持文献[36]的观点,并认为这一纠正为研究华南地区鳄鱼分布区系和历史演变提供了科学依据^[22];文献[35]对珠江三角洲的鳄鱼化石进行研究,也认为此种鳄鱼为长吻马来鳄^[22]。文献[20]对现存于广东新会博物馆和顺德博物馆的相对较完整的 4 件出土于珠江三角洲第四纪沉积物中的鳄鱼标本进行详细研究,结果显示,这是一种新的长吻鳄科鳄鱼物种,体长可超过 6 m,虽然其展示了一些长吻马来鳄的形态特征,但具有更多类似于恒河鳄的特征,包括潜在的性选择发声结构;此新物种被命名为中华韩愈鳄(*Hanyusuchus sinensis*)。中华韩愈鳄的发现缩小了恒河鳄与长吻马来鳄之间的形态学差距,并为鳄鱼声学信号的性别选择提供了新见解^[20]。该发现支持了基于分子生物学数据的系统发育假说,因此对于解决长期存在的鳄鱼谱系演化争议具有极其重要的意义^[20, 22]。

中华韩愈鳄的发现对研究气候变化与第四纪晚期大型动物绝灭之间的相互关系也有不可替代的作用。第四纪晚期,世界各地大量陆生大型动物相继灭绝^[43-44]。关于这些大型动物灭绝的原因,学术界目前存在 2 种主要的假说:① 末次冰期以来的气候变化影响;② 现代人类活动在世界各地扩散的影响。第四纪晚期大型哺乳动物的绝

灭模式和原因已有大量研究^[29,43,45-46],但是爬行动物在第四纪晚期的绝灭还未引起学界的足够重视,其中一个主要的原因可能和第四纪晚期发现的爬行动物化石稀少有关。文献[47]系统总结了全球第四纪晚期(晚更新世到全新世)绝灭的爬行动物,结果显示,整个欧亚大陆是第四纪晚期全球唯一没有发现灭绝爬行动物化石的大陆。因此,中华韩愈鳄的发现填补了该空白,是目前欧亚大陆已知的唯一一个于第四纪晚期灭绝的大型爬行动物。研究中华韩愈鳄在第四纪晚期地理分布的演化,有助于进一步全面了解气候变化和人类活动在第四纪大型动物绝灭中的相对作用。

目前,中华韩愈鳄有实物可以考证的标本总计6件,但这6件标本并不完整,大量头后的形态信息是缺失的^[20];另外,已知的这6件化石标本位置的地理分布非常局限,但有史料记载的存在中华韩愈鳄的地点分布于广州市番禺区、梅州市大埔县、惠州市惠阳县、梅州市丰顺县、梅州市梅县区、潮州市潮安区、玉林市博白县、玉林市兴业县、汕头市澄海区、南宁市横县、海南岛文昌县和福州市连江县^[20]。因此,本文结合中华韩愈鳄已知化石记录和第四纪晚期不同时期环境因子,运用MaxEnt模型模拟中华韩愈鳄化石标本在第四纪晚期不同时期可能出现的位置,根据模型模拟

结果来确定未来寻找中华韩愈鳄鱼化石的重点区域。更多中华韩愈鳄化石标本的发现将有助于全面了解该新物种的形态特征,为解决鳄类谱系发育重建的分子-形态冲突奠定更坚实的基础。此外,研究第四纪晚期不同气候条件下中华韩愈鳄的地理分布,有助于探究不同环境因子对其地理分布的影响,对全面了解第四纪晚期大型动物大规模灭绝的原因也极其重要。

1 研究数据与研究方法

1.1 研究数据

1.1.1 物种分布数据

本文中华韩愈鳄分布点位数据共计26条,来自文献[20],对于文献[20]中未提供具体经纬度的化石标本,使用百度坐标拾取系统(<http://api.map.baidu.com/lbsapi/getpoint/>)确定其经纬度,并用ArcGIS10.7转化为WGS 84地理坐标。为避免空间采集偏差导致的分布点位空间自相关,利用ENMTTools软件,清除重复的经纬度数据和采集地点模糊的标本信息^[48]。在经过筛选后,仅在每个 $2.5' \times 2.5'$ 的网格单元中选择1个分布点位的数据,最终共选取18条中华韩愈鳄的地理分布点位数据,见表1所列,并将其保存为MaxEnt模型可用的.csv格式。

表1 用于建模的中华韩愈鳄地理分布点位数据

序号	经度/(°)	纬度/(°)	数据来源	序号	经度/(°)	纬度/(°)	数据来源
1	110.805 086	19.548 517	文献[37]	10	114.462 312	22.796 320	文献[37]
2	108.863 731	22.705 134	文献[38]	11	116.684 523	23.468 886	文献[38]
3	116.703 280	24.352 932	文献[37]	12	119.546 479	26.204 620	文献[37]
4	116.762 424	23.472 342	文献[37]	13	113.389 897	22.944 363	文献[38]
5	110.157 983	22.635 282	文献[37]	14	113.198 790	22.829 741	文献[20],标本编号 SM S01812
6	109.983 128	22.277 605	文献[37]	15	113.065 748	22.686 747	文献[20],标本编号 SM E1623
7	109.881 537	22.742 549	文献[37]	16	113.071 412	22.686 747	文献[20],标本编号 XM 12-1557
8	116.124 690	24.316 407	文献[37]	17	113.283 900	22.769 655	文献[20],标本编号 XM 12-1558
9	116.188 454	23.745 738	文献[37]	18	113.113 627	23.005 501	文献[36]

1.1.2 环境变量数据

本研究在初次构建MaxEnt模型时,使用20个环境因子(又称环境变量),包括19个气候数据和1个高程数据,见表2所列。

表2中, B_2 、 B_3 计算公式^[49]为:

$$B_2 = \frac{1}{12} \sum_{i=1}^{12} (t_{\max i} - t_{\min i}) \quad (1)$$

$$B_3 = (B_2/B_7) \times 100\% \quad (2)$$

其中: $t_{\max i}$ 为最高温度; $t_{\min i}$ 为最低温度。

从历史文献记载和已有标本 ^{14}C 测年结果来

看,中华韩愈鳄亚化石记录延续时代从几百年到5 ka不等^[20],但对其最新可供测年的3件标本进行 ^{14}C 定年,结果显示其生活的时代都为距今约3 ka^[20],这也是目前有记录的中华韩愈鳄分布时代的一个中值。因此,本研究选择平均年份3 ka前的环境数据代表全新世晚期环境进行初次建模。此环境数据来源于pastclim网站(<https://github.com/EvolEcolGroup/pastclim>),通过调用R软件中pastclim程序包,提取3 ka BP的气候及高程数据^[50]。另外,本研究涉及的其他4个

时期的环境数据,包括末次间冰期(LIG,120~140 ka BP)、末次盛冰期(LGM,约 22 ka BP)、全新世中期(the mid-Holocene,MH,约 6 ka BP)和当前时期(1970—2000 年),是从广泛使用的 WorldClim 数据库中获取(<http://www.worldclim.org>)。上述气候数据均重采样为 2.5 m' 的空间分辨率,并运用 ArcGIS10.7 将此数据转换为 MaxEnt 模型可用的 .csv 格式。

表 2 环境变量描述

环境变量	描述参数及其单位	环境变量	描述参数及其单位
B ₁	年平均温度/℃	B ₁₁	最冷季度平均温度/℃
B ₂	昼夜温差均值/℃	B ₁₂	年降水量/mm
B ₃	等温性/%	B ₁₃	最湿月份降水量/mm
B ₄	温度变化方差/℃	B ₁₄	最干月份降水量/mm
B ₅	最热月份最高温度/℃	B ₁₅	降水量变化方差/%
B ₆	最冷月份最低温度/℃	B ₁₆	最湿季度降水量/mm
B ₇	年气温变化范围/℃	B ₁₇	最干季度降水量/mm
B ₈	最湿季度平均温度/℃	B ₁₈	最暖季度降水量/mm
B ₉	最干季度平均温度/℃	B ₁₉	最冷季度降水量/mm
B ₁₀	最暖季度平均温度/℃	E	海拔/m

环境数据在空间之间的相关性可能直接或间接影响模型的性能,多重共线可能导致过度拟合,降低模型的精度^[51-52]。因此,为了降低气候因素之间的多重共线性问题,使用皮尔逊(Pearson)相关系数 R 进行分析^[53-54]。根据首次模型运行结果中环境变量对中华韩愈鳄的贡献大小,排除相关系数绝对值大于 0.8 且对其贡献率较小的变量^[53-54],相关性分析结果如图 1 所示。

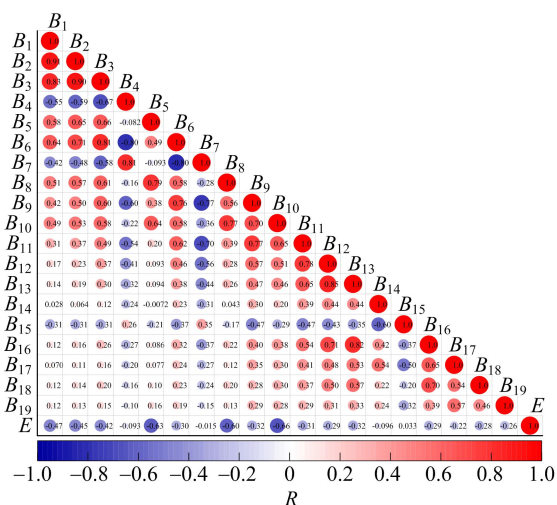


图 1 不同环境变量的 Pearson 相关性分析

最终选取 7 个环境变量,即 B₂、B₄、B₈、B₁₄、B₁₈、B₁₉ 和 E,用于构建模型。

1.2 研究方法

1.2.1 模型选择

目前,预测物种潜在分布区域的生态位模型主要有气候包络(climatic envelope,CE)模型、规则集遗传算法(Genetic Algorithm for Rule Set Production,GARP)、MaxEnt 模型^[54-58]。其中,MaxEnt 模型为目前使用最广泛的 SDM,该模型主要优点如下:输入的物种数据可以仅仅是存在点;需要的物种点位数据最低为 5 个^[59],且在物种点位数据很少的情况下仍有很高的预测精度^[60-63]。本文中中华韩愈鳄的有效点位数据有 18 个,MaxEnt 模型是最适合预测其地理分布的模拟模型。

1.2.2 模型构建

本研究利用 MaxEnt 模型模拟中华韩愈鳄在中国不同气候情景下的适生空间分布范围。首先将所收集的分布点位保存为 MaxEnt 模型可使用的 .csv 格式,然后将包含中华韩愈鳄分布数据和经过筛选的环境变量导入到 MaxEnt 模型中,通过 Jackknife 来评估环境变量的重要性,随机选取 75% 的训练数据集、25% 的测试验证数据,迭代次数为 500,进行建模。

由于 MaxEnt 模型在默认参数下会出现过拟合现象,在建模时需调整模型复杂度^[64]。影响模型复杂度的 2 个重要参数为正则化乘数(regularization multiplier, RM)与特征组合(feature combination, FC)^[64]。ENMeval 包^[65]通过测试不同 FC 和 RM 参数组合下 MaxEnt 模型修正的 Akaike 信息准则(Akaike Information Criterion with correction,AICc)值来评价模型复杂度^[66]。AICc 值的评价标准是优先考虑 AICc 值(即复杂度)最低的 FC 和 RM 参数组合^[64]。

目前,MaxEnt 模型中有 5 种特征函数,分别为线性 L、二次 Q、片段 H、乘积型 P 和阈值性 T。本研究使用 R 语言调用 ENMeval 包^[65],通过 checkerboard2 方法,采用 6 种函数组合,即 L、LQ、H、LQH、LQHP、LQHPT,且设置 RM 值以 0.5 递增到 4.0 进行调参,由此分析不同参数组合下模型的复杂度,并选择复杂度最低的模型参数,以此来优化模型^[65-67]。

1.2.3 模型精度

本文使用受试者工作特征(receiver operating characteristic,ROC)曲线,并计算 ROC 图的曲线下面积(area under the curve,AUC)来评估 MaxEnt 模型的精度,其中,AUC 值变化范围为 0~1^[14,68]。使用 AUC 值对模型精度的评估标

准^[69]如下:(0.50, 0.60],预测无效;(0.60, 0.70],预测较差;(0.70, 0.80],预测尚可;(0.80, 0.90],预测良好;(0.90, 1.00],预测极好。AUC值越高,表示预测结果越精确^[70]。

1.2.4 适宜栖息地划分

本研究通过优化模型,以最大化训练数据的敏感性和特异性(maximum training sensitivity plus specificity, MTSS)以及平衡训练数据的漏报率、预测面积和阈值(training omission, predicted area and threshold value, TPT)分布来重新调整 MaxEnt 模型的分类阈值^[71-72]。优化模型结果显示,中华韩愈鳄适宜生境(适生)区等级根据其存在概率可分为3类:(0, 0.022]为非适生区;(0.022, 0.391]为次适生区;(0.391, 1.000]为高适生区。通过 ArcGIS 栅格计算器,计算获得不同时期每个适生等级中华韩愈鳄适生区面积。

2 研究结果

2.1 MaxEnt 模型优化结果及精度评价

不同参数组合下中华韩愈鳄模型的 $\Delta AICc$ 值和 AUC 平均值如图2所示。

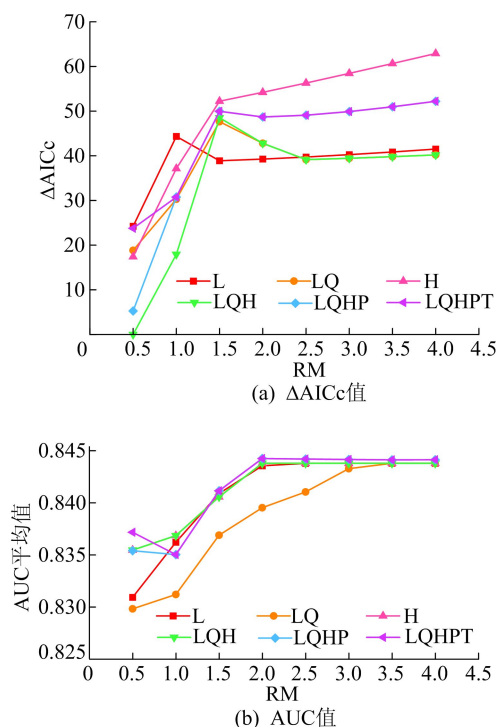


图2 不同参数组合下中华韩愈鳄模型的 $\Delta AICc$ 值和 AUC 值

由图2a可知,用于最终 MaxEnt 模型分析的参数组合为:RM为0.5,FC为LQH。在这种组合下模型运行 $\Delta AICc$ 值为0,模型复杂度最低。由图2b可知,AUC平均值为0.835,可认为

该模型预测结果具有较高精确度^[70]。

2.2 环境变量重要性分析与适宜生境分布

基于 MaxEnt 模型的 Jackknife 法,研究环境变量对中华韩愈鳄模型构建的贡献率和置换重要性,结果见表3所列。选取5个主导环境变量绘制响应曲线,如图3所示。

表3 环境变量的贡献率和置换重要性 %

环境变量	贡献率	置换重要性
B_2	63.9	29.5
E	13.5	32.8
B_4	7.6	32.3
B_8	5.0	0.8
B_{19}	5.4	4.2
B_{18}	3.7	0.1
B_{14}	0.9	0.3

由表3可知:影响中华韩愈鳄在适生区分布最主要的自然环境变量为平均日较差 B_2 (即最高温与最低温的温差)、海拔 E 、气温季节性变动系数 B_4 、最湿季度平均温度 B_8 和最冷季度降水量 B_{19} ,这5种环境变量的总贡献率为99.1%,置换重要性高达99.6%,其余变量贡献率较小;与温度相关的环境变量的贡献率为76.5%,与海拔相关的贡献率为13.5%,与降水相关的贡献率合计为10.0%。这表明影响中华韩愈鳄分布的环境因素主要是温度,其次是海拔和降水。

以存在概率大于0.391为阈值,由图3可得出中华韩愈鳄生存的适宜环境变量范围为:平均日较差4.74~7.82℃,海拔低于126.44 m,气温季节性变动系数481.36~616.40,最湿季度平均温度24.76~32.88℃,最冷季度降水量109.99~168.68 mm。在第四纪晚期的5个不同时期,中华韩愈鳄在中国的适生区地理分布格局见表4所列,其适生区面积统计见表5所列。

在末次间冰期气候情景下,中华韩愈鳄在我国的主要分布范围为北纬18°38′~31°42′、东经99°13′~120°86′之间,总适生区面积58.97×10⁴ km²,覆盖发现标本的所有位置;其中高适生区38.61×10⁴ km²,占总适生面积的65.47%,主要分布在我国广西南部、广东南部、福建南部沿海地区及台湾西部极少部分地区;次适生区面积为20.36×10⁴ km²,占总面积的34.52%,主要分布在高适生区的边缘地区,包括广西北部、广东西部和北部、福建中部、云南南部、海南东部及台湾西部地区。

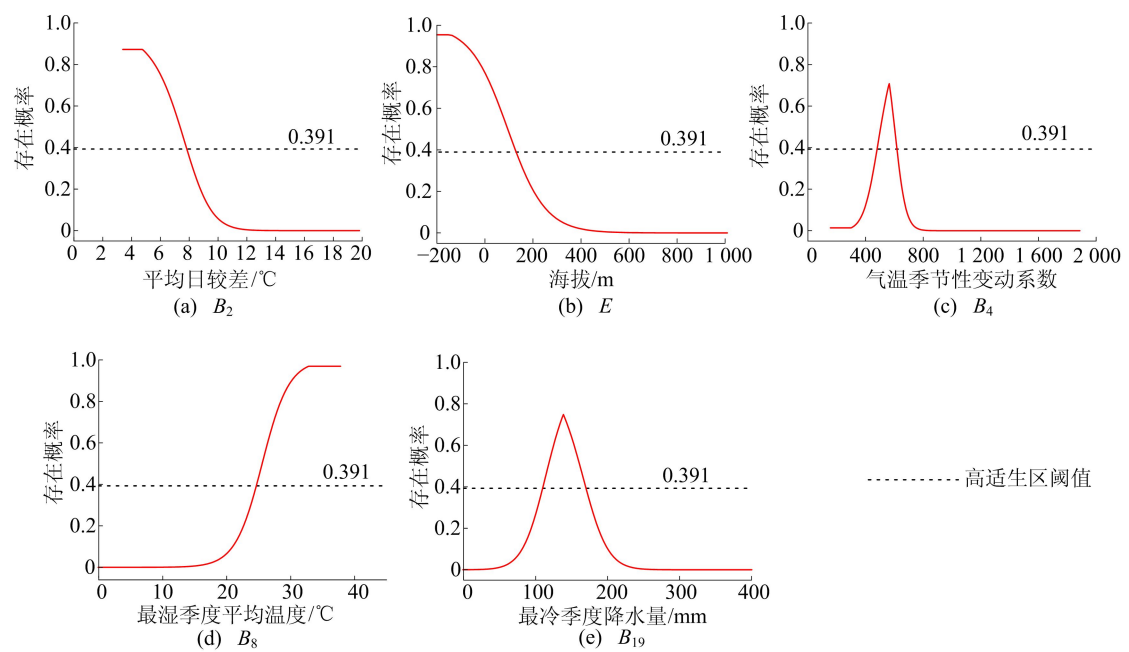


图 3 5 种主导环境变量的单一响应曲线

表 4 第四纪晚期不同时期中华韩愈鳄适生地区

时期	次适生区	高适生区	总适生区
末次间冰期 (120~140 ka BP)	贵州南部、广西北部、广东西部和北部、福建中部、云南南部、海南东部、台湾西部	广西南部、广东南部、福建南部、台湾西部	涉及贵州、广西、广东、福建、云南、海南及台湾等省份
末次盛冰期 (约 22 ka BP)	贵州南部、广西北部、广东南部、海南北部	广西西部和中部、广东中部、福建南部、海南南部、台湾北部	涉及贵州、广西、广东、福建、海南及台湾等省份
全新世中期 (约 6 ka BP)	广西北部、广东北部、福建南部、海南东部、台湾北部	广西中部和南部、广东南部和西部、海南东部、台湾南北边缘	涉及广西、广东、福建、海南及台湾等省份
全新世晚期 (约 3 ka BP)	广西中部、广东北部、福建南部、海南东部、台湾北部	广西中部、广东中部和南部、海南南部、台湾南部	涉及广西、广东、福建、海南及台湾等省份
当前时期 (1970—2000 年)	广西中部和南部、广东南部、海南东部	广西北部、广东北部、福建南部、海南东部和南部、台湾北部	涉及广西、广东、福建、海南及台湾等省份

表 5 第四纪晚期中华韩愈鳄适生区面积统计 单位:10⁴ km²

时期	次适生区	高适生区	总适生区
末次间冰期	20.36	38.61	58.97
末次盛冰期	29.51	14.62	46.76
全新世中期	19.81	19.12	38.93
全新世晚期	19.98	16.27	36.25
当前时期	29.56	15.67	45.23

在末次盛冰期,中华韩愈鳄的总适生面积为 $46.76\times10^4\text{ km}^2$,较末次间冰期减少 20.70%,其中高适生区面积减少 $23.99\times10^4\text{ km}^2$,主要是在广西、广东、福建和台湾丧失了大部分高适生区;次适生区增加 $9.15\times10^4\text{ km}^2$ 。

在全新世中期,中华韩愈鳄的总适生面积为 $38.93\times10^4\text{ km}^2$,较末次盛冰期减少 16.75%,其

中高适生区面积为 $19.12\times10^4\text{ km}^2$,增加 $4.5\times10^4\text{ km}^2$,主要是在广西和广东的绝大部分高适生区出现增加;次适生区面积为 $19.81\times10^4\text{ km}^2$,降低 $9.70\times10^4\text{ km}^2$,除广东和广西外的其他省份次适生区均逐渐消失。

在全新世晚期,中华韩愈鳄的总适生面积为 $36.25\times10^4\text{ km}^2$,较全新世中期进一步减少 6.88%,其中高适生区为 $16.27\times10^4\text{ km}^2$,减少 $2.85\times10^4\text{ km}^2$,主要是广西和广东的高适生区面积缩小;次适生区面积为 $19.98\times10^4\text{ km}^2$ 。

在当前时期气候情景下,中华韩愈鳄的主要分布范围为北纬 $18^{\circ}14'\sim31^{\circ}45'$ 、东经 $100^{\circ}40'\sim121^{\circ}26'$ 之间;总适生区面积为 $45.23\times10^4\text{ km}^2$,

其中高适生区面积为 $15.67 \times 10^4 \text{ km}^2$,主要分布在广西、广东、福建南部、海南、台湾南部和北部及云南极少部分地区;次适生区面积为 $29.56 \times 10^4 \text{ km}^2$,主要分布在高适生区的边缘地带,包括广西北部 and 西部、广东北部、海南西部、台湾西部及云南南部极少部分地区;相较于3 ka BP,当前时期的总适生区面积增加 $8.98 \times 10^4 \text{ km}^2$,其中次适生区增加 $9.58 \times 10^4 \text{ km}^2$ 。

3 讨 论

3.1 中华韩愈鳄的潜在化石分布

本文将中华韩愈鳄化石标本记录与第四纪晚期不同时期气候情景条件相结合,利用MaxEnt模型对已灭绝的爬行动物中华韩愈鳄在中国适生区进行模拟与分析。研究结果显示,第四纪晚期中华韩愈鳄在中国的地理分布主要集中在广西、广东、福建、海南及台湾。发现化石概率最高的区域在4个时期高适生区重叠区,主要是在广西的崇左市、南宁市、来宾市、河池市和广东的云浮市、佛山市、东莞市、惠州市、揭阳市。未来寻找更多的中华韩愈鳄化石,应该主要集中于本文模拟结果中的高适生区。

3.2 中华韩愈鳄地理分布的环境主控因子

本文模拟结果显示,对中华韩愈鳄地理分布产生影响的最主要环境变量包括平均日较差(B_2)、海拔(E)、气温季节性变动系数(B_4)、最湿季度平均温度(B_8)、最暖季度降水量(B_{18})及最冷季度降水量(B_{19})。由表3可知,在参与模型构建的7个环境因素中,与温度相关的贡献率占76.5%,说明中华韩愈鳄对温度极其敏感。在一定范围内,中华韩愈鳄的存在概率随着平均日较差变大而减小;从最湿季度平均温度看,在一定范围内其存在概率随着温度升高而增大;分析地形因子可知,随着海拔升高,其存在概率降低,适合其生存的海拔为126 m以下。因此,中华韩愈鳄适宜生存在高温、潮湿、低海拔的热带地区,这与历史记录中的韩江流域鳄鱼生存环境一致,主要都栖息于热带地区的淡水湖泊沼泽环境中^[33,36]。

3.3 中华韩愈鳄绝灭原因

晚更新世以来,全球气候经历了多次冷暖更替,冰期与间冰期反复交替^[73],气候变化尤其是温度对鳄类的演化及生物地理分布产生了重大影响^[28,66,74-77]。第四纪晚期不同时期中华韩愈鳄适生区面积变化如图4所示。

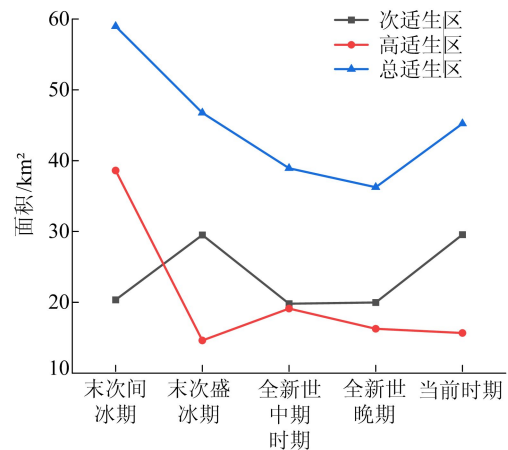


图4 第四纪晚期不同时期中华韩愈鳄适生区面积变化

从图4可以看出:气候变化对中华韩愈鳄的地理分布确实造成较大影响,其总适生面积最低的2个时期为全新世晚期和中期,而所有已知的中华韩愈鳄记录都来自这2个时期^[20];在当前时期,模型所预测的总适生区地理分布范围大于全新世中晚期,这说明中华韩愈鳄在当前时期的消失与气候之外的因素有至关重要的关系。

唐朝中期,人与鳄鱼之间的争斗不止,导致鳄鱼被视为经济发展必须铲除的对象^[33]。韩愈在此时祭奠“开潮州治鳄鱼史先河”^[78]的事件。他作为州官撰写了祭鳄文,在当时文化和民俗风气相对落后的环境下,祭鳄可以在客观上消除民众对鳄鱼的畏惧心理,不断鼓舞民众与鳄作斗争^[33]。从祭鳄到戮鳄,再到钓鳄,导致中华韩愈鳄的数量不断减少^[78]。此外,在唐宋时期,华南地区成为重要的经济开发重心,随着经济活动逐渐向南方转移并受到北方战乱的影响,中原地区的人口不断向南迁移,直接促进华南地区政治、经济和文化的进一步发展^[33,42]。因此,人类在此地区的各项活动,如兴建各项水利设施及扩大耕地面积,都是导致中华韩愈鳄绝灭的可能因素。上述历史文献记载和本研究的模拟结果,进一步验证了文献^[20]基于中华韩愈鳄相关标本上发现的砍痕而提出的人类活动导致其灭绝的假说。

3.4 模型局限性

本研究使用温度、降水和海拔作为预测因子,由图2b可知,MaxEnt模型对中华韩愈鳄地理分布范围的预测精度是良好的。但该模型也存在如下局限性:模型模拟的潜在生境是理想状态下的最大生态位,且未考虑鳄与人类及其他生物间的相互作用。因此,要得到更准确的模拟结果,需在后续加入更多的实际因素^[79]。

4 结 论

本研究利用 MaxEnt 模型与 ArcGIS 软件, 预测中华韩愈鳄第四纪晚期在中国境内的潜在分布情况。预测结果表明, 我国境内广西、广东、福建、海南及台湾等地区都有中华韩愈鳄分布, 但第四纪晚期 4 个历史时期中华韩愈鳄高适生区主要集中在广西西南部和广东中南部, 未来可以集中在此区域寻找更多化石。本研究发现, 在众多环境因子中, 温度是影响地质历史时期中华韩愈鳄地理分布的最主要因素; 此外, 结合本文研究结果及历史资料记载分析可知, 人类活动在其灭绝(当前时期的消失)过程中可能扮演了主导作用。

致谢: 感谢 Masaya Iijima 博士对本研究的帮助与支持。

〔参 考 文 献〕

- [1] ANEMONE R, EMERSON C, CONROY G. Finding fossils in new ways: an artificial neural network approach to predicting the location of productive fossil localities[J]. *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews*, 2011, 20(5): 169-180.
- [2] EMERSON C W, ANEMONE R L. An artificial neural network-based approach to identifying mammalian fossil localities in the Great Divide Basin, Wyoming[J]. *Remote Sensing Letters*, 2012, 3(5): 453-460.
- [3] MARTÍN-PEREA D M, COURTENAY L A, DOMINGO M S, et al. Application of artificially intelligent systems for the identification of discrete fossiliferous levels[J]. *PeerJ*, 2020, 8: e8767.
- [4] EMERSON C, BOMMERSBACH B, NACHMAN B, et al. An object-oriented approach to extracting productive fossil localities from remotely sensed imagery[J]. *Remote Sensing*, 2015, 7(12): 16555-16570.
- [5] WILLS S, CHOINIERE J N, BARRETT P M. Predictive modelling of fossil-bearing locality distributions in the Elliot Formation (Upper Triassic—Lower Jurassic), South Africa, using a combined multivariate and spatial statistical analyses of present-day environmental data[J]. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 2018, 489: 186-197.
- [6] GHEZZO E, MASSIRONI M, DAVIS E B. Multispectral satellite imaging improves detection of large individual fossils[J]. *Geological Magazine*, 2023, 160(3): 535-544.
- [7] ELITH J, LEATHWICK J R. Species distribution models: ecological explanation and prediction across space and time [J]. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 2009, 40(1): 677-697.
- [8] DYDERSKI M K, PAZ S, FRELICH L E, et al. How much does climate change threaten European forest tree species distributions? [J]. *Global Change Biology*, 2018, 24(3): 1150-1163.
- [9] RANC N, SANTINI L, RONDININI C, et al. Performance tradeoffs in target-group bias correction for species distribution models[J]. *Ecography*, 2017, 40(9): 1076-1087.
- [10] 乔慧捷, 胡军华, 黄继红. 生态位模型的理论基础、发展方向与挑战 [J]. *中国科学: 生命科学*, 2013, 43(11): 915-927.
- [11] WANG G, WANG C, GUO Z R, et al. Integrating Maxent model and landscape ecology theory for studying spatio-temporal dynamics of habitat: suggestions for conservation of endangered Red-crowned crane[J]. *Ecological Indicators*, 2020, 116: 106472.
- [12] ZINGORE K M, SITHOLE G, ABDEL-RAHMAN E M, et al. Global risk of invasion by *Bactrocera zonata*: implications on horticultural crop production under changing climatic conditions[J]. *PLoS ONE*, 2020, 15(12): e0243047.
- [13] 程向元, 刘俊, 崔杰, 等. 基于 MaxEnt 模型预测马来鳄在中国的潜在生境[J]. *合肥工业大学学报(自然科学版)*, 2023, 46(5): 691-697.
- [14] 滕明坤, 刘俊, 陆雨婷, 等. 气候变化下野生扬子鳄(鳄目: 短吻鳄科)在中国的分布模拟[J]. *生态学报*, 2023, 43(13): 5442-5452.
- [15] OHEIM K B. Fossil site prediction using geographic information systems (GIS) and suitability analysis: the Two Medicine Formation, MT, a test case[J]. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 2007, 251: 354-365.
- [16] JURESTOVSKY D, JOYNER T A. Applications of species distribution modeling for palaeontological fossil detection: late Pleistocene models of Saiga (Artiodactyla: Bovidae, *Saiga tatarica*) [J]. *Palaeobiodiversity and Palaeoenvironments*, 2018, 98: 277-285.
- [17] STOCKDALE M T. Approaches to species distribution modelling in dinosaurs and other fossil organisms [PP/OL]. *bioRxiv* (2023-09-15) [2024-03-10]. <https://doi.org/10.1101/2023.09.12.557401>.
- [18] GROH S S, UPCHURCH P, BARRETT P M, et al. The phylogenetic relationships of neosuchian crocodiles and their implications for the convergent evolution of the longirostrine condition[J]. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 2020, 188(2): 473-506.
- [19] IIJIMA M, KUBO T, KOBAYASHI Y. Comparative limb proportions reveal differential locomotor morphofunctions of alligatoroids and crocodyloids[J]. *Royal Society Open Science*, 2018, 5(3): 171774.
- [20] IIJIMA M, QIAO Y, LIN W B, et al. An intermediate crocodylian linking two extant gharials from the Bronze Age of China and its human-induced extinction[J]. *Proceedings of the Royal Society B*, 2022, 289: 20220085.
- [21] RIO J P, MANNION P D. Phylogenetic analysis of a new morphological dataset elucidates the evolutionary history of Crocodylia and resolves the long-standing gharial problem[J]. *PeerJ*, 2021, 9: e12094.
- [22] 刘俊, 崔杰, 陆雨婷. 长吻鳄科(爬行纲: 鳄目)系统发育研

- 究进展及展望[J]. 合肥工业大学学报(自然科学版), 2022, 45(12):1684-1692.
- [23] HEKKALA E, GATESY J, NARECHANIA A, et al. Paleogenomics illuminates the evolutionary history of the extinct Holocene "horned" crocodile of Madagascar, *Voay robustus*[J]. Communications Biology, 2021, 4:505.
- [24] GATESY J, AMATO G, NORELL M, et al. Combined support for wholesale taxic atavism in gavialine crocodylians[J]. Systematic Biology, 2003, 52(3):403-422.
- [25] OAKS J R. A time-calibrated species tree of Crocodylia reveals a recent radiation of the true crocodiles[J]. Evolution, 2011, 65(11):3285-3297.
- [26] BROCHU C A. Morphology, fossils, divergence timing, and the phylogenetic relationships of *Gavialis*[J]. Systematic Biology, 1997, 46(3):479-522.
- [27] BROCHU C A. Phylogenetics, taxonomy, and historical biogeography of Alligatoroidea[J]. Journal of Vertebrate Paleontology, 1999, 19(Suppl 2):9-100.
- [28] JOUVE S, BOUYA B, AMAGHZAZ M, et al. *Maroccosuchus zemmaroi* (Crocodylia: Tomistominae) from the Eocene of Morocco: phylogenetic and palaeobiogeographical implications of the basalmost tomistomine[J]. Journal of Systematic Palaeontology, 2015, 13(5):421-445.
- [29] SALTRE F, RODRÍGUEZ-REY M, BROOK B W, et al. Climate change not to blame for late Quaternary megafauna extinctions in Australia[J]. Nature Communications, 2016, 7(1):10511.
- [30] IJIMA M, KOBAYASHI Y. Mosaic nature in the skeleton of East Asian crocodylians fills the morphological gap between "Tomistominae" and Gavialinae [J]. Cladistics, 2019, 35:623-632.
- [31] LEE M S Y, YATES A M. Tip-dating and homoplasy: reconciling the shallow molecular divergences of modern gharials with their long fossil record[J]. Proceedings of the Royal Society B, 2018, 285:20181071.
- [32] 曾昭璇. 论韩江流域的鳄鱼分布问题[J]. 华南师范大学学报(自然科学版), 1988(1):43-45, 67.
- [33] 陈伟明, 郑颖. 历史时期韩江流域鳄鱼灭绝原因新探[J]. 暨南学报(哲学社会科学版), 2006, 28(3):165-170.
- [34] 陈泽泓. 祭鳄、网鳄、钓鳄、焚鳄:潮州长达600年的人鳄之战[J]. 广东史志, 1994, 4(1):71-73.
- [35] 刘洪杰. 华南地区的食人鳄鱼[J]. 化石, 1993(3):9.
- [36] 王将克, 宋方义. 关于珠江三角洲出土的鳄鱼及其有关问题[J]. 热带地理, 1981(4):36-40, 20.
- [37] 文焕然, 何业恒, 黄祝坚, 等. 历史时期中国马来鳄分布的变迁及其原因的初步研究[J]. 华东师范大学学报(自然科学版), 1980(3):109-121.
- [38] 徐俊传. 马来鳄在我国棲息史初考[J]. 自然杂志, 1983(6):433-436, 480.
- [39] 赵肯堂, 宗愉, 马积藩. 中国华南地区的马来鳄[J]. 生物学通报, 1986(4):12-14, 49.
- [40] 曾昭璇. 试论珠江三角洲地区象、鳄、孔雀灭绝时期[J]. 华南师范大学学报(自然科学版), 1980(1):173-185.
- [41] 张孟闻, 黄祝坚. 中国的鳄类:扬子鳄和湾鳄[J]. 动物学杂志, 1979, 14(2):52-54.
- [42] 赵肯堂, 宗愉, 马积藩. 广东古鳄考[J]. 两栖爬行动物学报, 1986, 5(3):161-165.
- [43] KOCH P L, BARNOSKY A D. Late Quaternary extinctions: state of the debate[J]. Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics, 2006, 37:215-242.
- [44] PRESCOTT G W, WILLIAMS D R, BALMFORD A, et al. Quantitative global analysis of the role of climate and people in explaining late Quaternary megafaunal extinctions[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences, 2012, 109(12):4527-4531.
- [45] JOHNSON C N. Determinants of loss of mammal species during the Late Quaternary 'megafauna' extinctions: life history and ecology, but not body size[J]. Proceedings of the Royal Society of London, Series B: Biological Sciences, 2002, 269(1506):2221-2227.
- [46] MANN D H, GROVES P, GAGLIOTI B V, et al. Climate-driven ecological stability as a globally shared cause of Late Quaternary megafaunal extinctions: the Plaids and Stripes Hypothesis[J]. Biological Reviews, 2019, 94(1):328-352.
- [47] SLAVENKO A, TALLOWIN O J S, ITESCU Y, et al. Late Quaternary reptile extinctions: size matters, insularity dominates[J]. Global Ecology and Biogeography, 2016, 25(11):1308-1320.
- [48] WARREN D L, GLOR R E, TURELLI M. ENMTools: a toolbox for comparative studies of environmental niche models[J]. Ecography, 2010, 33(3):607-611.
- [49] O'DONNELL M S, IGNIZIO D A. Bioclimatic predictors for supporting ecological applications in the conterminous United States; Data Series 691[R]. Reston: US Geological Survey, 2012.
- [50] LEONARDI M, HALLETT E Y, BEYER R, et al. pastclim 1.2: an R package to easily access and use paleoclimatic reconstructions[J]. Ecography, 2023, 2023(3):e06481.
- [51] HEIKKINEN R K, LUOTO M, ARAÚJO M B, et al. Methods and uncertainties in bioclimatic envelope modeling under climate change[J]. Progress in Physical Geography, 2006, 30(6):751-777.
- [52] HU J H, LIU Y. Unveiling the conservation biogeography of a data-deficient endangered bird species under climate change[J]. PLoS ONE, 2014, 9(1):e84529.
- [53] YANG X Q, KUSHWAHA S P S, SARAN S, et al. MaxEnt modeling for predicting the potential distribution of medicinal plant, *Justicia adhatoda* L. in Lesser Himalayan foothills[J]. Ecological Engineering, 2013, 51:83-87.
- [54] 张心怡, 赵健, 李志鹏, 等. 基于4种生态位模型的长芒苣潜在适生区预测[J]. 植物保护, 2023, 49(2):73-82.
- [55] ADINEH F, MOTAMEDVAZIRI B, AHMADI H, et al. Landslide susceptibility mapping using Genetic Algorithm for the Rule Set Production (GARP) model[J]. Journal of Mountain Science, 2018, 15(9):2013-2026.
- [56] BOOTH T H. Why understanding the pioneering and con-

- tinuing contributions of BIOCLIM to species distribution modelling is important[J]. *Austral Ecology*, 2018, 43 (8): 852-860.
- [57] DUBOS N, PREAU C, LENORMAND M, et al. Assessing the effect of sample bias correction in species distribution models[J]. *Ecological Indicators*, 2022, 145: 109487.
- [58] ZHANG J J, JIANG F Q, LI G Y, et al. Maxent modeling for predicting the spatial distribution of three raptors in the Sanjiangyuan National Park, China[J]. *Ecology and Evolution*, 2019, 9(11): 6643-6654.
- [59] 陈新美, 雷渊才, 张雄清, 等. 样本量对 MaxEnt 模型预测物种分布精度和稳定性的影响[J]. *林业科学*, 2012, 48 (1): 53-59.
- [60] HERNÁNDEZ P A, GRAHAM C H, MASTER L L, et al. The effect of sample size and species characteristics on performance of different species distribution modeling methods[J]. *Ecography*, 2006, 29(5): 773-785.
- [61] KUMAR S, STOHLGREN T J. Maxent modeling for predicting suitable habitat for threatened and endangered tree *Canacomyrica monticola* in New Caledonia[J]. *Journal of Ecology and the Natural Environment*, 2009, 1(4): 94-98.
- [62] REMYA K, RAMACHANDRAN A, JAYAKUMAR S. Predicting the current and future suitable habitat distribution of *Myristica dactyloides* Gaertn. using MaxEnt model in the Eastern Ghats, India[J]. *Ecological Engineering*, 2015, 82: 184-188.
- [63] 赵光华, 樊保国. 末次间冰期以来濒危植物藤枣适生区空间迁移预测[J]. *西南农业学报*, 2021, 34(1): 174-182, 229.
- [64] 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.
- [65] MUSCARELLA R, GALANTE P J, SOLEY-GUARDIA M, et al. ENM eval: 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.
- [66] ARNOLD T W. Uninformative parameters and model selection using Akaike's Information Criterion[J]. *The Journal of Wildlife Management*, 2010, 74 (6): 1175-1178.
- [67] KANAGARAJ R, ARAÚJO M B, BARMAN R, et al. Predicting range shifts of Asian elephants under global change[J]. *Diversity and Distributions*, 2019, 25(5): 822-838.
- [68] GEBREWAHID Y, ABREHE S, MERESA E, et al. Current and future predicting potential areas of *Oxytenanthera abyssinica* (A. Richard) using MaxEnt model under climate change in Northern Ethiopia[J]. *Ecological Processes*, 2020, 9(1): 1-15.
- [69] 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.
- [70] 杨彪, 张全建, 王彬, 等. 基于 MaxEnt 模型的雅砻江冬麻豆生境适宜性评价[J]. *生态学报*, 2020, 40 (17): 6077-6085.
- [71] CLARK J, WANG Y Q, AUGUST P V. Assessing current and projected suitable habitats for tree-of-heaven along the Appalachian Trail[J]. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2014, 369: 20130192.
- [72] LIU C R, WHITE M D, NEWELL G. Selecting thresholds for the prediction of species occurrence with presence-only data[J]. *Journal of Biogeography*, 2013, 40(4): 778-789.
- [73] HEWITT G M. Genetic consequences of climatic oscillations in the Quaternary[J]. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B: Biological Sciences*, 2004, 359: 183-195.
- [74] DE SOUZA CARVALHO I, DE GASPARINI Z B, SALGADO L, et al. Climate's role in the distribution of the Cretaceous terrestrial Crocodyliformes throughout Gondwana[J]. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 2010, 297: 252-262.
- [75] MARKWICK P J. Fossil crocodylians as indicators of Late Cretaceous and Cenozoic climates: implications for using palaeontological data in reconstructing palaeoclimate[J]. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 1998, 137: 205-271.
- [76] MARTIN J E, AMIOT R, LÉCUYER C, et al. Sea surface temperature contributes to marine crocodylomorph evolution[J]. *Nature Communications*, 2014, 5(1): 4658.
- [77] SOLÓRZANO A, NÚÑEZ-FLORES M, INOSTROZA-MICHAEL O, et al. Biotic and abiotic factors driving the diversification dynamics of Crocodylia[J]. *Palaeontology*, 2020, 63(3): 415-429.
- [78] 黄挺. 潮汕文化源流[M]. 广州: 广东高等教育出版社, 1997: 50-57.
- [79] JI W, GAO G, WEI J F. Potential global distribution of *Daktulosphaira vitifoliae* under climate change based on MaxEnt[J]. *Insects*, 2021, 12(4): 347.

(责任编辑 张淑艳)