黑果枸杞在新疆的适宜分布模拟与局部环境适应性分化

闫 涵¹ 张云玲² 马松梅^{1*} 王春成³ 张 丹³

¹石河子大学理学院, 干旱区景观生态重点实验室, 绿洲城镇与山盆系统生态兵团重点实验室, 新疆石河子 832000; ²新疆维吾尔自治区草原总站, 乌鲁木齐 830049; ³石河子大学生命科学学院, 绿洲城镇与山盆系统生态兵团重点实验室, 新疆石河子 832000

摘 要 黑果枸杞(*Lycium ruthenicum*)是重要的药食同源植物, 在干旱荒漠区发挥着防风固沙的重要生态功能, 但目前片段化分布日趋严重。该研究利用黑果枸杞在新疆的87个自然分布点和基准气候(1971–2000年)下的19个气候变量, 利用GIS空间分析和R软件Biomod2建模平台, 模拟分析黑果枸杞在新疆的适宜分布范围、空间分布特征及其关键限制因子; 并结合研究区土地利用/土地覆被现状, 评价其分布潜力; 同时对黑果枸杞的南北疆种群进行分组建模, 分析该植物的生态位分化。研究结果表明: (1)组合模型的真实技巧统计(TSS)均高于0.75、接收工作机特征曲线下的面积(AUC)均高于0.85, 模拟精度相比单个模型有明显提高; 组合模型得到的种下分组建模的模拟准确性较物种水平有显著提升, TSS均高于0.78、AUC均高于0.88; (2)根据组合模型的模拟结果, 黑果枸杞在新疆的适宜生境面积占比为36.72%, 主要分布于准噶尔盆地、天山北坡及塔里木盆地西北缘和西南缘; 其中, 高度适生区面积占比为5.19%, 集中于福海县、塔城地区东部、天山北坡博乐至阜康一线、库尔勒、柯坪县及塔里木盆地西南缘。高度与中度适生区与研究区耕地的重叠率达80.6%和50.8%; (3)南北疆黑果枸杞种群存在显著的生态位分化, 最暖季平均气温、等温性、降水季节性是驱动黑果枸杞局部环境适应性分化的主要因子。

关键词 黑果枸杞; 适宜分布; 生态位分化; 驱动因子; 种下分组建模

闫涵, 张云玲, 马松梅, 王春成, 张丹 (2021). 黑果枸杞在新疆的适宜分布模拟与局部环境适应性分化. 植物生态学报, 45, 1221-1230. DOI: 10.17521/cjpe.2021.0179

Suitable distribution simulation and local environmental adaptability differentiation of *Lycium ruthenicum* in Xinjiang, China

YAN Han¹, ZHANG Yun-Ling², MA Song-Mei^{1*}, WANG Chun-Cheng³, and ZHANG Dan³

¹Key Laboratory of Arid Land Landscape Ecology, Xinjiang Production and Construction Corps Key Laboratory of Oasis Town and Mountain-basin System Ecology, College of Science, Shihezi University, Shihezi, Xinjiang 832000, China; ²General Grassland Station of Xinjiang, Ürümqi 830049, China; and ³Xinjiang Production and Construction Corps Key Laboratory of Oasis Town and Mountain-basin System Ecology, College of Life Sciences, Shihezi University, Shihezi, Xinjiang 832000, China

Abstract

Aims *Lycium ruthenicum* is a very important medicinal and edible species that plays an essential role in wind prevention and sand fixation in the arid desert areas. However, it is currently facing a serious situation of fragmented distribution.

Methods In this study, 19 environmental variables of *L. ruthenicum* were collected from 87 natural distribution points distributed in Xinjiang under current climate (1971–2000). The GIS spatial analysis and R software Biomod2 modeling platform were employed to simulate and analyze the suitable distribution, spatial distribution characteristics, and key limiting factors of *L. ruthenicum* in Xinjiang, and evaluate the distribution potential by combining the current land use/land cover situation in the study area. The distribution of *L. ruthenicum* in southern and northern Xinjiang was modeled by subspecies grouping to analyze the niche differentiation of this species.

Important findings The results showed that: (1) The true skill statistic (TSS) and area under the curve of receiver operator characteristic curves (AUC) of the ensemble model were obviously improved compared with those of individual models. The TSS and AUC of the ensemble models were uniformly greater than 0.75 and 0.85,

收稿日期Received: 2021-05-12 接受日期Accepted: 2021-07-15

基金项目: 国家自然科学基金(41561007和41261011)和新疆维吾尔自治区草原总站草原生态修复治理补助项目(XJCYZZ202007)。Supported by the National Natural Science Foundation of China (41561007 and 41261011) and the Grassland Ecological Restoration and Management Subsidy Project of the Grassland Station of Xinjiang Uygur Autonomous Region (XJCYZZ202007).

* 通信作者Corresponding author (shzmms@126.com)

respectively. The simulation accuracy of the subspecies grouping modeling was significantly improved compared with the species-level simulation, and the *TSS* and *AUC* were higher than 0.78 and 0.88. (2) According to the simulation results obtained by the ensemble model, the proportion of the suitable distribution area of *L. ruthenicum* in Xinjiang accounts for about 36.72% of the total area of the province, and it was mainly distributed in the Junggar Basin, the northern slope of the Tianshan Mountain and the northwest and southwest margins of the Tarim Basin. Among them, the area of highly suitable distribution accounted for 5.19%, which was concentrated in the Fuhai County, the eastern of the Tacheng Region, and the line from Bole to Fukang on the northern slope of the Tianshan Mountains, Korla, Keping County, and the southwest margin of the Tarim Basin. The overlap between highly and moderately suitable areas and the cultivated land in the study area amounted to 80.6% and 50.8%. (3) There was a significant niche differentiation of *L. ruthenicum* populations in northern and southern Xinjiang, and mean temperature of warmest quarter, isothermality, and precipitation seasonality were the main factors causing the local environmental adaptation differentiation of *L. ruthenicum* in Xinjiang.

Key words *Lycium ruthenicum*; suitable for distribution; niche differentiation; driving factor; subspecies grouping simulation

Yan H, Zhang YL, Ma SM, Wang CC, Zhang D (2021). Suitable distribution simulation and local environmental adaptability differentiation of *Lycium ruthenicum* in Xinjiang, China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 45, 1221-1230. DOI: 10.17521/cjpe.2021.0179

黑果枸杞(*Lycium ruthenicum*)隶属于茄科枸杞属, 多年生多棘刺灌木。野生黑果枸杞具有多重抗逆性, 是地道的药用植物资源物种, 也是丝绸之路荒漠地、盐碱地最具开发价值的特色资源物种(匡可任和路安民, 1978; 王方琳等, 2019)。在我国, 野生黑果枸杞主要分布于新疆、甘肃、青海、宁夏、西藏和内蒙古西部等地的荒漠、盐化沙地、河流沿岸、山间盐土平原(中国科学院植物研究所, 1980)。其中, 野生黑果枸杞较大范围的分布集中于新疆, 主要分布于准噶尔盆地北部、南缘, 天山北坡, 塔里木盆地北部, 西北缘和西南缘的干旱、半干旱地区。新疆独特的山脉-盆地-沙漠-绿洲景观, 孕育了独特的野生黑果枸杞种质资源和遗传资源(刘增根等, 2018; Wang *et al.*, 2021)。在气候变化、生态环境恶化及人类活动干扰等多重影响下, 野生黑果枸杞种群主要呈片段化甚至星点状分布在村庄院落外围、道路(乡村、团场连队等小道、林带、公路、高速路)两侧, 以及垃圾场等废弃地, 分布面积逐渐缩小。目前, 黑果枸杞已被描述为濒危物种, 并在《新疆维吾尔自治区野生植物名录》中被列为二级保护植物(韩红, 2016)。群体遗传研究表明黑果枸杞的南北疆种群间存在显著的谱系分化, 表现出局部环境适应性分化(Wang *et al.*, 2021)。南北疆分布的黑果枸杞种群存在明显的环境异质性和梯度差异。因此, 南北疆干旱、半干旱荒漠区, 草原区等生境分布的荒漠植物黑果枸杞在长期进化过程中, 是否也表现出生态位的分化? 如果是, 哪些环境因子主要驱动了黑果枸杞的局部环境适应性分化? 黑果枸杞在新疆的适宜

分布及其驱动机制如何? 同时, 结合新疆土地利用/土地覆被现状, 野生黑果枸杞资源在新疆的适宜分布潜力及其片段化分布特征如何? 这一系列科学问题都并不清楚。而这些问题的阐释对黑果枸杞资源的科学管理、保护都具有重要的现实意义。

物种分布模型与GIS技术结合是目前获取较大空间尺度上物种地理分布知识的有效途径。目前, 比较常用的物种分布模型包括随机森林(RF)、最大熵模型(MaxEnt)、广义线性模型(GLM)、广义相加模型(GAM)等。然而, 选择适合不同物种分布模拟的最优模型算法十分困难(乔慧捷等, 2013), 为了降低单模型的不稳定性, 通过多模型平台构建组合模型可以进一步提高模型模拟的准确性(赵泽芳等, 2016; Guo *et al.*, 2019)。基于R软件的Biomod2平台, 提供了10种常用的物种分布模型算法, 使用者可自由定制模型组合方案, 以达到最佳的模拟效果(罗玫等, 2017)。

目前, 大多数物种的潜在分布模拟研究假定物种的所有分布群体对环境的反应具有一致性, 这在很大程度上忽视了种内不同种群应对不同气候和地理环境的局部环境适应性(Chen *et al.*, 2019)。事实上, 局部环境适应可能存在于分布范围跨越不同地理环境的生物类群中, 包括不同物种、种内的不同地理种群、分类学混乱的物种以及在分布范围内不连续的亚种或濒危物种等(Hällfors *et al.*, 2016)。因此, 物种的分布模拟需要结合物种的系统发育与进化信息, 将局部环境适应性纳入基于生态位的分布模拟分析(Pearman *et al.*, 2010; Peterson *et al.*, 2019),

以获得更全面的物种分布与保护策略信息。基础生态位被定义为一个物种可以在其中无限期生存的 n 维超体积环境空间(Soberon & Peterson, 2005)。然而, 一个物种可能会因为种间关系或与环境的相互作用等原因产生较差的扩散能力, 可能会使它们无法存在于所有的适宜生境内(Bush *et al.*, 2018)。

本研究利用GIS空间分析和R软件的Biomod2平台, 基于“基础生态位”分析野生黑果枸杞在新疆的适宜分布及其南北疆种群的生态位差异, 旨在解决以下科学问题: (1)综合评价多模型建模和种下分组建模用于荒漠植物分布模拟的准确性和特点; (2)分析黑果枸杞在新疆的适宜分布及其片段化分布特征, 评价种群的保护优先性; (3)量化评价并可视化南北疆黑果枸杞种群的生态位分化和局部环境适应性及其驱动因子。本研究的结果将有助于深入理解干旱区景观破碎化和环境异质性背景下黑果枸杞在新疆的分布与进化, 为种群的科学管理与保护提供数据支撑和指导。

1 材料和方法

1.1 分布数据来源与处理

结合野外调查数据, 并利用网络爬虫检索各大标本库记录、查阅新疆植物志及相关文献, 共获得314个自然分布点。通过Google Earth地图和中国地名录确定地理坐标, 基于R软件“raster”程序包剔除重复和模糊的分布点, 矫正分布点偏差。最终获得87个(北疆39个, 南疆48个)准确有效的地理种群分布点, 基本覆盖了该植物在新疆的地理、气候和海拔范围(图1)。

1.2 环境数据来源与处理

本研究中, 19个生物气候数据来源于IPCC (Intergovernmental Panel on Climate Change)生物气候数据集(<http://worldclim.org>)。中国土地利用/土地覆被数据(Land Use/Land Cover, LUCC)来源于中国科学院资源环境科学数据中心(<http://www.resdc.cn/Default.aspx>) 2020年中国土地利用遥感监测栅格数据, 该数据包括耕地、林地、草地、水域、城乡、工矿、居民用地和未利用土地6个一级地类。本研究将未利用土地进一步遥感解译为沙地、沼泽地、戈壁、裸土地、盐碱地和裸岩石质地5种类型。中国省级行政区划底图来源于国家基础地理信息系统网站。

在构建模型前, 运用R的“usdm”程序包对研究

区19个气候因子进行方差膨胀因子分析, 去除空间相关联的环境变量(朱耿平等, 2014)。本研究剔除共线性 >10 的气候变量, 最终得到7个因子: 等温性(Bio03)、气温年较差(Bio07)、最暖季平均气温(Bio10)、最冷季平均气温(Bio11)、最湿月降水量(Bio13)、最干月降水量(Bio14)和降水季节性(Bio15)。

1.3 模型构建与评价

本研究基于黑果枸杞的分布数据与环境数据, 利用R软件Biomod2平台中支持的10种模型算法进行模型模拟的预实验, 选取各模型多次重复的平均真实技巧统计(true skill statistic, TSS)大于0.7的5种模型: RF、GAM、MaxEnt、GLM和FDA用于构建组合模型。

上述模型建模时都需要物种存在数据和伪存在数据, 利用Biomod2在研究区内随机生成1 000个伪存在点数据用于模型模拟。随机选取75%的样点数据作为训练模型, 剩余25%的样点数据用于验证模型, 设置存在数据与伪存在数据的权重相同, 10次重复, 共产生50个模拟模型。利用加权平均法, 只保留TSS ≥ 0.75 的模型模拟结果进行栅格叠加(赵泽芳等, 2020)。采用接收工作机特征曲线下的面积(area under the curve of receiver operator characteristic curves, AUC)和TSS评价模型预测的准确性。AUC取值范围为[0, 1], 值为0.8–0.9时表示模型模拟精度较高, 为0.9–1.0时表示模型模拟精度极高。TSS取值范围为[-1, 1], 值为0.70–0.85表示模拟结果很好, 为0.85–1.00表示模拟结果极好(张雷等, 2011)。采用GIS自然断点法将模型模拟结果划分为: 高度适生区、中度适生区、低度适生区与非适生区, 适生程度阈值为[0, 1]。

本研究从物种和种下分组建模两个水平进行模型的模拟。种下分组建模, 是将所有分布点按北疆分布种群和南疆分布种群进行分组单独建模, 对比分析模型模拟的准确性及模拟结果。基于不同模型输出的环境因子的贡献率, 分析影响黑果枸杞种群分布的主要驱动因子。将模拟的高度及中度适生区与研究区土地利用/土地覆被数据进行叠合, 分析适宜生境的土地利用/覆被情况, 量化评价黑果枸杞自然种群的保护优先性。

1.4 生态位分化分析

本研究量化分析南北疆分布的黑果枸杞种群的生态位分化及其环境驱动力。基于南北疆黑果枸杞

的自然分布点和环境因子图层,利用R 3.6.2的“ecospat”程序包分析并可视化生态位的分化,计算生态位参数 D (观测值),其范围从0到1,表示生态位从无叠加到完全叠加(Warren *et al.*, 2008)。利用物种生态位相似性判断观测 D 与模拟 D 期望分布的相似性及其统计显著性(Broennimann *et al.*, 2012)。提取种群分布点的关键因子数值进行主成分分析(PCA),揭示影响南北疆种群生态位分化的关键因子,并进行核密度分析;基于物种和种下分组建模的存在概率与环境因子的数值统计关系,揭示南北疆黑果枸杞种群适宜生境的环境梯度差异。

2 结果和分析

2.1 多模型模拟的准确性评价

本研究中,5种模型算法的精度都较好(表1)。其中,RF模型精度最高,其TSS、AUC均值分别大于0.75、0.80,且各评价指标值的标准差较小,模型的稳定性较高,而GAM模型精度最低,稳定性也较差。构建的组合模型的模拟精度相比单一模型有显著提升,TSS和AUC分别大于0.77、0.85,稳定性也较好($SD < 0.06$)。采用单一模型和组合模型进行分组建模的模拟精度均显著高于对物种水平的模拟,稳定性也有明显提高($SD < 0.05$)。

2.2 黑果枸杞在新疆的适生区分析

组合模型精细地模拟了黑果枸杞在新疆的适宜分布(图1A),主要分布于准噶尔盆地西南部、天山中段北坡以及东段以北,北塔山东南部,塔里木盆

地北缘、西缘及西南缘等地。模拟到的高度适生区、中度适生区与低度适生区分别占研究区总面积的5.19%、9.06%和22.47% (表2)。其中,黑果枸杞在北疆和南疆的高度适生区分别占研究区总面积的2.02%和3.17%,北疆集中于福海县西北部、塔城地区,以及天山北坡博乐至阜康一线的绿洲区域;在南疆集中于巴州北部、阿克苏地区西部、喀什地区北部,以及和田地区中部。在北疆和南疆的中度适生区分别占研究区总面积的4.96%和4.10%,集中于准噶尔盆地西北部、伊犁河谷一带、天山北坡、北塔山东南部、博斯腾湖外围西北部,以及塔里木盆地西北部。

对黑果枸杞进行种下分组建模与对物种建模的模拟结果相比,在北疆的适宜分布面积减少了5.58%,减少的面积主要在伊犁河谷、北塔山东南部的中度和低度适宜分布区,占比分别为0.63%和5.43% (图1B);而高度适宜分布面积比例增加了0.48%,新增的高度适生区集中于准噶尔盆地西缘、塔城地区和克拉玛依北部。在南疆的适宜分布面积占比减少了0.75%,主要为中低度适生区;而高度适生区增加,新增的分布集中于塔里木盆地西北缘巴州北部和阿克苏地区。

结合研究区土地利用/土地覆被现状分析(图1C),黑果枸杞的高度和中度适生区与研究区已利用土地的重叠率较高,与高度适生区的重叠率为95.0%,中度适生区为69.8%。其中,80.6%的高度适宜生境与耕地重叠,8.4%与城乡、工矿、居民用地

图1 基于物种模拟(A)和南北疆分组建模(B)的黑果枸杞在新疆的适宜分布及其与研究区土地利用/土地覆被的叠置(C)。I, 高度适生区; II, 中度适生区; a, 耕地; b, 城乡、工矿、居民用地; c, 草地; d, 林地; e, 水域; f-k为未利用土地(f, 沙地; g, 戈壁; h, 盐碱地; i, 沼泽地; j, 裸土地; k, 裸岩石质地)。

Fig. 1 Suitable distribution of *Lycium ruthenicum* in Xinjiang by the species-level simulation (A) and grouping simulation (B) and its superposition with land use/land cover (LUCC)(C). I, most suitable; II, moderate suitable; a, the cultivated land; b, land for industrial, mining and residents in urban and rural areas; c, the grassland; d, woodland; e, waters; f-k are unused land (f, sandy land; g, gobi; h, saline and alkaline land; i, marshland; j, bare land; k, bare rock and rocky ground).

等建设用地重叠, 6.0%与水域、草地、林地重叠, 剩余5.0%与未利用沙地、戈壁和盐碱地重叠。中度适生生境的50.8%和10.0%分别与耕地类型和城乡、工矿、居民用地重叠, 9.0%的适生区与草地、水域、林地重合, 其余30.2%与未利用土地重合, 与戈壁、裸岩石质地、沙地、盐碱地及裸土地的重叠率分别为18.5%、5.5%、3.9%、2.0%和0.3%。

2.3 影响黑果枸杞在新疆的适宜分布的关键因子与生态位分化分析

根据组合模型的环境因子贡献率, 采用物种和

种下分组模拟得到的各环境因子的贡献率不同(表3)。最冷季平均气温、最干月降水量、等温性和气温年较差主要影响了黑果枸杞的适宜分布, 4个因子的累计权重值达73.4%。种下分组模拟的结果表明, 极端降水因子对北疆种群的分布模型贡献较大, 最干月降水量和最湿月降水量的累计权重值达66.7%; 温度因子对南疆种群分布模型的贡献较大, 最冷季平均气温和气温年较差的累计权重值达70.2%。

提取潜在分布区各驱动因子的阈值范围(表3), 表明黑果枸杞在新疆的适宜生态幅较宽, 中高度适

表1 各模型评价指标(平均值±标准差)

Table 1 Evaluation indices of each model (mean ± SD)

模拟方式 Simulation method	评估指标 Evaluation index	随机森林 RF	广义线性模型 GLM	柔性判别分析 FDA	最大熵模型 MaxEnt	广义相加模型 GAM	组合模型 Ensemble Model
北疆种群模拟 Simulation of populations in northern Xinjiang	TSS	0.774 ± 0.057	0.793 ± 0.069	0.753 ± 0.065	0.801 ± 0.054	0.756 ± 0.052	0.792 ± 0.042
	AUC	0.929 ± 0.020	0.909 ± 0.046	0.873 ± 0.046	0.911 ± 0.053	0.818 ± 0.065	0.888 ± 0.021
南疆种群模拟 Simulation of populations in southern Xinjiang	TSS	0.782 ± 0.055	0.762 ± 0.061	0.753 ± 0.064	0.760 ± 0.068	0.753 ± 0.069	0.782 ± 0.049
	AUC	0.895 ± 0.045	0.907 ± 0.040	0.901 ± 0.054	0.905 ± 0.041	0.895 ± 0.046	0.905 ± 0.046
物种模拟 Simulation of species	TSS	0.766 ± 0.064	0.759 ± 0.084	0.762 ± 0.038	0.751 ± 0.060	0.754 ± 0.081	0.773 ± 0.055
	AUC	0.834 ± 0.031	0.823 ± 0.052	0.781 ± 0.031	0.775 ± 0.043	0.761 ± 0.044	0.853 ± 0.059

AUC, 接收工作机特征曲线下的面积; TSS, 真实技巧统计。

AUC, area under the curve of receiver operator characteristic curves; TSS, true skill statistic. FDA, Flexible Discriminant Analysis; GAM, Generalized Additive Model; GLM, Generalized Linear Models; MaxEnt, Maximum Entropy Models; RF, Radom Forest.

表2 不同模型模拟的黑果枸杞在新疆的适宜面积比例(%)

Table 2 Proportion of the suitable distribution area of *Lycium ruthenicum* in Xinjiang simulated by each model (%)

模拟方式 Simulation method	适生等级 Suitable grade		
	高度适生区面积比例 Proportion of most suitable areas	中度适生区面积比例 Proportion of moderate suitable areas	低度适生区面积比例 Proportion of low suitable areas
北疆种群模拟 Simulation of populations in northern Xinjiang	2.50	4.33	8.42
南疆种群模拟 Simulation of populations in southern Xinjiang	3.91	3.47	7.75
物种模拟 Simulation of species	5.19	9.06	22.47

表3 不同模型模拟的环境因子对黑果枸杞适宜分布的贡献率及其数值范围

Table 3 Contribution rate and range of threshold of each environmental factor to the suitable distribution of *Lycium ruthenicum* by each model

环境变量 Environmental variable	贡献率 Contribution rate (%)			数值范围 Range of threshold
	北疆种群 Northern population	南疆种群 Southern population	全部种群 Whole populations	
等温性 Isothermality	23.4	5.4	15.0	(12, 40)
气温年较差 Temperature annual range (°C)	14.4	21.2	14.4	(33, 63)
最暖季平均气温 Mean temperature of warmest quarter (°C)	5.4	7.5	9.3	(-9, 31)
最冷季平均气温 Mean temperature of coldest quarter (°C)	9.3	49.0	26.8	(-33, -1)
最湿月降水量 Precipitation of wettest month (mm)	26.4	9.0	10.9	(3, 96)
最干月降水量 Precipitation of driest month (mm)	40.3	7.1	17.2	(0, 15)
降水季节性 Precipitation seasonality	6.6	0.8	6.3	(22, 140)

生区各因子的数值范围的可视化结果表明, 南北疆高度适生区内各因子的数值范围差异显著(图2)。其中, 北疆高度适生区对应的最冷季平均气温、最干月降水量、等温性和气温年较差的数值范围分别为: $-15\sim-9\text{ }^{\circ}\text{C}$, $3\sim8\text{ mm}$, $12\sim23$, $42\sim57\text{ }^{\circ}\text{C}$; 上述因子在南疆的数值范围分别为: $-6\sim-1\text{ }^{\circ}\text{C}$, $0\sim3\text{ mm}$, $26\sim36$, $40\sim48\text{ }^{\circ}\text{C}$ 。

南北疆黑果枸杞种群间存在显著的生态位分化(图3), D 为0.027, 等效性检验显著($p < 0.05$)。而且, 北疆种群的生态位宽度高于南疆种群, 分别为0.590和0.326。环境因子的贡献率分析显示: 前两个PC轴解释了研究区环境因子方差的81.01% (PC1: 45.88%; PC2: 35.13%), 最暖季平均气温、等温性和降水季节性变化是影响南北疆种群生态位分化的主要驱动因子(图3)。同时, 适宜生境内各因子的核密度分析表明, 物种水平模拟的各环境因子的数值范围大于种下分组建模(图4)。驱动生态位分化的关键因子的核

密度图显示, 南北疆适宜生境的等温性及降水季节性差异较大, 南疆显著高于北疆。

3 讨论

3.1 黑果枸杞在新疆的适宜分布及其驱动力分析

本研究基于Biomod2平台构建的组合模型准确模拟了新疆黑果枸杞的适宜分布, 与记载的该植物在新疆的分布范围(匡可任和路安民, 1978)较一致。组合模型较单个模型表现出了更高的模拟精度和较好的空间表现力(表1; 图1), 相关研究也表明组合模型能在一定程度上降低单模型的不确定性, 提高模型模拟的准确度(毕迎凤等, 2013; 朱莹莹和徐晓婷, 2019)。而且, 本研究种下分组建模的模拟精度较物种水平有显著提升(表1)。相关研究也表明, 分布数据充足的前提下, 物种分布模型在估计潜在分布范围时, 分割模型考虑物种的局部适应性可能引起的进化差异, 使用具备遗传信息的分组数据通

图2 基于黑果枸杞的高度适生区和中度适生区提取的最冷季平均气温(Bio11)、最干月降水量(Bio14)、等温性(Bio03)和气温年较差(Bio07)的数值范围。

Fig. 2 Value ranges of mean temperature of coldest quarter (Bio11), precipitation of driest month (Bio14), isothermality (Bio03) and temperature annual range (Bio07) were extracted based on the most and moderate suitable areas of *Lycium ruthenicum* in Xinjiang, China.

图3 黑果枸杞南北疆种群的生态位相似性分析(A)、等效性检验(B)与影响生态位分化的驱动因子的贡献率(C)。图A中, 绿色和红色分别表示不同种群的生态位空间, 蓝色表示重叠空间。图C中, 红色到蓝色表示气候变量的贡献率排名。Bio03, 等温性; Bio07, 气温年较差; Bio10, 最暖季平均气温; Bio11, 最冷季平均气温; Bio13, 最湿月降水量; Bio14, 最干月降水量; Bio15, 降水季节性。

Fig. 3 Niche similarity analysis (A), equivalence test (B) and correlation circle of contribution rates of environmental factors (C) of *Lycium ruthenicum* in southern and northern Xinjiang, China. In figure A, green and red represent niche spaces of different populations, and blue represent overlapping spaces. In figure C, red to blue indicates that the contribution rate rank of climate variables varies. Bio03, isothermality; Bio07, temperature annual range; Bio10, mean temperature of warmest quarter; Bio11, mean temperature of coldest quarter; Bio13, precipitation of wettest month; Bio14, precipitation of driest month; Bio15, precipitation seasonality.

图4 影响黑果枸杞南北疆种群生态位分化的驱动因子的核密度图。Bio03, 等温性; Bio07, 气温年较差; Bio10, 最暖季平均气温; Bio11, 最冷季平均气温; Bio13, 最湿月降水量; Bio14, 最干月降水量; Bio15, 降水季节性。

Fig. 4 Kernel density plots of environmental factors of niche differentiation of *Lycium ruthenicum* in southern and northern Xinjiang, China. Bio03, isothermality; Bio07, temperature annual range; Bio10, mean temperature of warmest quarter; Bio11, mean temperature of coldest quarter; Bio13, precipitation of wettest month; Bio14, precipitation of driest month; Bio15, precipitation seasonality.

常比使用物种整体数据构建的集总模型更准确 (Pearman *et al.*, 2010; Marcer *et al.*, 2016)。

本研究基于物种水平和种下分组建模两种方法模拟黑果枸杞在新疆的适宜分布, 均表明该植物在新疆的适宜生态幅较宽(表2, 表3; 图3), 表现出沿南北疆沙漠、戈壁、绿洲外围盐碱地、盐化沙地、裸土地、裸岩石质地广泛分布的特点(图1)。黑果枸杞在新疆的适宜生境面积为36.72%, 其中, 高度和中度适宜分布面积分别高达5.19%和9.06%, 这与相关研究模拟的西北地区黑果枸杞的潜在分布结论较一致, 即新疆是我国黑果枸杞适生面积最大、最集中, 且高度适生区占比最大, 核心种植面积最广的

地区(赵泽芳等, 2017; 张亮等, 2020)。对黑果枸杞进行南北疆种群分组模拟, 模型识别了更集中更连续的高度适生区, 集中于准噶尔盆地西部、天山北坡博乐至阜康一线的绿洲区域、巴州北部、阿克苏地区及塔里木盆地西南缘。同时, 分组模拟识别的破碎化的中低度适生区斑块有所减少, 如对北疆种群的模拟结果中, 在缺乏分布记录的北塔山东南部及哈密的部分地区未识别到适生区(图1)。这也反映出种下分组模拟的适宜区范围相对较小, 但识别的适宜分布斑块较为集中。对中国特有植物美丽芍药 (*Paeonia mairai*) 的分布模拟, 考虑本地适应性构建了分割模型, 也表明种下水平的单独建模方法能够

更准确地评价一个物种存在区域的适宜性分布(Chen *et al.*, 2019; Miguel *et al.*, 2021)。

另外, 结合研究区土地利用/土地覆被现状, 黑果枸杞在新疆的高度与中度适宜分布区大部分都被开发为耕地, 包括在准噶尔盆地西北缘、塔城、天山北坡、塔里木盆地西北缘及西南缘的适宜生境, 相关研究也表明野生黑果枸杞在新疆农区广泛分布(何文革等, 2015)。本研究结果也表明黑果枸杞的适宜分布呈高度片段化、破碎化的特征。因此, 结合野外调查可以确定, 分布于如兵团第五师、精河县、奇台县、阿克苏市、巴楚县、乌恰县、和田地区等绿洲区域的现有种群均需要优先保护。此外, 黑果枸杞资源的适宜生境未被人类活动开发利用的主要是盐碱地、沙地、戈壁及裸地等, 主要分布于绿洲外围, 需要制定原地与异地保护相结合的具体的保护策略。高中度适宜分布区, 即福海县西北部、塔城地区、博乐至阜康一线、巴州北部、阿克苏地区西部、喀什地区北部, 以及和田地区中部等区域, 均应作为资源保护的优先区域。

生态位相似性分析表明南北疆黑果枸杞种群存在显著的生态位分化(图3), 这也说明在物种模拟中考虑局部环境适应性分化是很有必要的。组合模型环境因子分析表明温度与降水的极端和变异性因子主要限制了南北疆种群的适宜分布(表3), 降水因子对北疆种群的贡献率较大, 而气温因子对南疆种群的贡献率较大。而且, 南北疆种群高度适宜分布区的降水、温度、海拔均存在显著差异, 北疆最冷季平均气温(-15°C – -9°C)低于南疆(-6°C – -1°C), 而最干月降水量(3–8 mm)高于南疆(0–3 mm); 南疆种群的平均海拔(1 380 m)显著高于北疆(704 m)。对分布于新疆的黑果枸杞而言, 盆地、山地、戈壁、沙漠等复杂地形造成了南北疆种群的地理隔离, 而干旱景观破碎化及南北疆显著的自然地理环境差异很可能潜在地促进了种群的多样性分化和局部适应性差异。同时, 人为因素复杂多样, 可能也是影响物种发生局部环境适应性的不可忽视的因素。如亚尼河河谷地带人为活动强度较高, 迫使绿孔雀(*Pavo muticus*)向较高海拔迁移, 导致与其同域分布的白鹇(*Lophura nycthemera*)在不同维度上产生生态位分化(晏鸣霄等, 2021)。农业活动导致过量的氮输入, 加速土壤理化性质的改变, 促使植物在生理和生长特性上产生明显分化(张建民, 2008)。放牧造成植物

群落的物种多样性降低, 群落的系统发育多样性和局部适应性也随之下降(李元恒等, 2019)。因此, 频繁的人类活动严重干扰了黑果枸杞的种群分布与适宜生境, 直接或间接地影响了南北疆黑果枸杞种群的局部环境适应性分化。

3.2 在物种分布模型构建中考虑物种进化信息的必要性

本研究基于物种分布模型及生态位相似性检验揭示了黑果枸杞南北疆种群存在显著的生态位分化, 同时, 黑果枸杞的空间遗传格局和种群历史研究发现, 南北疆种群存在显著的谱系分化(Wang *et al.*, 2021)。荒漠植物的谱系地理研究也表明长期的地理隔离和环境异质性导致种群间遗传分化和局部环境适应性分化的发生(Ma *et al.*, 2019; Zhang *et al.*, 2020)。大量研究表明, 局部气候适应性对自然种群的分布与演化的影响十分普遍、强大(Fournier-Level *et al.*, 2011; King *et al.*, 2018), 包括影响物种在地理上跟踪气候变化和原地进化的能力等方面, 这种影响将深刻改变物种对气候变化响应的一般模式, 使之偏离气候响应的主导范式(Bocedi *et al.*, 2013)。

将物种进化信息纳入物种分布模型的建模中是十分有必要的, 利于物种具有进化及分布潜力区域的识别。目前, 考虑物种系统发育信息的种上建模表明, 在谱系信息显示生态位高度保守的情况下, 在分布模型构建中使用整体分布记录可以更准确地表示一个谱系的生态位。而在生态位进化较快或可能产生局部适应的情况下则更适合种下分组建模, 将谱系“分裂”成不同的单位, 并为每个单位构建单独的分布模型, 可以更准确地捕捉生态位信息及与环境的关系。考虑系统发育信息进行种上或种下分布模拟已有大量案例: 基于贝叶斯方法将生态位不同程度重叠的近缘物种的发生数据进行整合, 构建的模型性能得到显著提高(Qiao *et al.*, 2017)。在澳大利亚植物区系对环境条件的耐受程度的研究中发现, 物种的分布与它们的系统发育信息密切相关(Bush *et al.*, 2018)。使用气候包络模型时, 结合物种重要的生态遗传变异信息利于评价物种对环境变化的反应, 进而提高模拟的准确性(Banta *et al.*, 2012)。上述研究结果都表明了物种分布模型的构建中考虑物种进化信息的必要性, 在种上和种下不同水平进行建模将会带来更准确的生态位估计(Smith *et al.*, 2019)。然而, 大多数植物分布预测方面的研究未能

考虑与物种的进化信息结合。本研究在生态位建模过程中考虑了黑果枸杞种群的系统发育信息, 识别到南北疆种群存在显著的生态位分化, 也进一步验证了在南北疆显著的环境异质性背景下, 黑果枸杞种群的局部环境适应性分化。

参考文献

- Banta JA, Ehrenreich IM, Gerard S, Chou L, Wilczek A, Schmitt J, Kover PX, Purugganan MD (2012). Climate envelope modelling reveals intraspecific relationships among flowering phenology, niche breadth and potential range size in *Arabidopsis thaliana*. *Ecology Letters*, 15, 769-777.
- Bi YF, Xu JC, Li QH, Guisan A, Thuiller W, Zimmermann NE, Yang YP, Yang XF (2013). Applying BioMod for model-ensemble in species distributions: a case study for *Tsuga chinensis* in China. *Plant Diversity*, 35, 647-655. [毕迎凤, 许建初, 李巧宏, Guisan A, Thuiller W, Zimmermann NE, 杨永平, 杨雪飞 (2013). 应用BioMod集成多种模型研究物种的空间分布——以铁杉在中国的潜在分布为例. 植物分类与资源学报, 35, 647-655.]
- Bocedi G, Atkins KE, Liao JS, Henry RC, Travis MJM, Hellmann JJ (2013). Effects of local adaptation and interspecific competition on species' responses to climate change. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1297, 83-97.
- Broennimann O, Fitzpatrick MC, Pearman PB, Petitpierre B, Pellissier L, Yoccoz NG, Thuiller W, Fortin MJ, Randin C, Zimmermann NE, Graham CH, Guisan A (2012). Measuring ecological niche overlap from occurrence and spatial environmental data. *Global Ecology and Biogeography*, 21, 481-497.
- Bush A, Catullo RA, Mokany K, Thornhill AH, Miller JT, Ferrier S (2018). Truncation of thermal tolerance niches among Australian plants. *Global Ecology and Biogeography*, 27, 22-31.
- Chen QH, Yin YJ, Zhao R, Yang Y, Teixeira da Silva JA, Yu XN (2019). Incorporating local adaptation into species distribution modeling of *Paeonia mairai*, an endemic plant to China. *Frontiers in Plant Science*, 10, 1717. DOI: 10.3389/fpls.2019.01717.
- Fournier-Level A, Korte A, Cooper MD, Nordborg M, Schmitt J, Wilczek AM (2011). A map of local adaptation in *Arabidopsis thaliana*. *Science*, 334, 86-89.
- Guo YL, Li X, Zhao ZF, Nawaz Z (2019). Predicting the impacts of climate change, soils and vegetation types on the geographic distribution of *Polyporus umbellatus* in China. *Science of the Total Environment*, 648, 1-11.
- Hällfors MH, Liao JS, Dzurisin J, Grundel R, Hyvärinen M, Towle K, Wu GC, Hellmann JJ (2016). Addressing potential local adaptation in species distribution models: implications for conservation under climate change. *Ecological Applications*, 26, 1154-1169.
- Han H (2016). Resource distribution and development status of *Lycium ruthenicum* in Weili County. *Forestry of Xinjiang*, (2), 23-24. [韩红 (2016). 尉犁县黑果枸杞资源分布及发展现状. 新疆林业, (2), 23-24.]
- He WG, Nasongcaoketu, Wuqier, Wu CH, Zhao J, Wang Y, Li YX (2015). Natural distribution and biological characteristics of *Lycium ruthenicum* in Yanqi basin of Xinjiang. *Chinese Wild Plant Resources*, 34, 59-63. [何文革, 那松曹克图, 吾其尔, 吴春焕, 赵洁, 王瑛, 李玉霞 (2015). 新疆焉耆盆地黑果枸杞自然分布特点及其生物特性. 中国野生植物资源, 34, 59-63.]
- Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences (1980). *A Guide to Higher Plants in China. Vol. 3*. Science Press, Beijing. 709. [中国科学院植物研究所 (1980). 中国高等植物图鉴: 第3册. 科学出版社, 北京. 709.]
- King NG, McKeown NJ, Smale DA, Moore PJ (2018). The importance of phenotypic plasticity and local adaptation in driving intraspecific variability in thermal niches of marine macrophytes. *Ecography*, 41, 1469-1484.
- Kuang KR, Lu AM (1978). *Flora of China. Vol. 67: Solanaceae*. Science Press, Beijing. 8-11. [匡可任, 路安民 (1978). 中国植物志: 67卷: 茄科. 科学出版社, 北京. 8-11.]
- Li YH, Jin YL, Zhao YY (2019). Effects of grazing on plant community phylogenetic diversity and structure in typical grassland. *Chinese Journal of Grassland*, 41, 105-110. [李元恒, 金一兰, 赵艳云 (2019). 放牧对典型草原植物群落系统发育的影响. 中国草地学报, 41, 105-110.]
- Liu ZG, Kang HL, Yue HL, Mei LJ, Tao YD, Shao Y (2018). Resources investigation of *Lycium ruthenicum* Murr. and analysis of fruits proanthocyanidin from different regions. *Lishizhen Medicine and Materia Medica Research*, 29, 1713-1716. [刘增根, 康海林, 岳会兰, 梅丽娟, 陶燕铎, 邵赞 (2018). 黑果枸杞资源调查及其原花青素含量差异分析. 时珍国医国药, 29, 1713-1716.]
- Luo M, Wang H, Lü Z (2017). Evaluating the performance of species distribution models Biomod2 and MaxEnt using the giant panda distribution data. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 28, 4001-4006. [罗玫, 王昊, 吕植 (2017). 使用大熊猫数据评估Biomod2和MaxEnt分布预测模型的表现. 应用生态学报, 28, 4001-4006.]
- Ma SM, Nie YB, Jiang XL, Xu Z, Ji WQ (2019). Genetic structure of the endangered, relict shrub *Amygdalus mongolica* (Rosaceae) in arid northwest China. *Australian Journal of Botany*, 67, 128-139.
- Marcen A, Méndez-Vigo B, Alonso-Blanco C, Picó FX (2016). Tackling intraspecific genetic structure in distribution models better reflects species geographical range. *Ecology and Evolution*, 6, 2084-2097.
- Miguel PA, Alberto JV, Pedro A (2021). Niche differentiation

- between deeply divergent phylogenetic lineages of an endemic newt: implications for Species Distribution Models. *Zoology*, 144, 125852. DOI: 10.1016/j.zool.2020.125852.
- Pearman PB, D'Amen M, Graham CH, Thuiller W, Zimmermann NE (2010). Within-taxon niche structure: niche conservatism, divergence and predicted effects of climate change. *Ecography*, 33, 990-1003.
- Peterson ML, Doak DF, Morris WF (2019). Incorporating local adaptation into forecasts of species' distribution and abundance under climate change. *Global Change Biology*, 25, 775-793.
- Qiao HJ, Hu JH, Huang JH (2013). Theoretical basis, future directions, and challenges for ecological niche models. *Scientia Sinica (Vita)*, 43, 915-927. [乔慧捷, 胡军华, 黄继红 (2013). 生态位模型的理论基础、发展方向与挑战. 中国科学: 生命科学, 43, 915-927.]
- Qiao HJ, Peterson AT, Ji LQ, Hu JH (2017). Using data from related species to overcome spatial sampling bias and associated limitations in ecological niche modelling. *Methods in Ecology and Evolution*, 8, 1804-1812.
- Smith AB, Godsoe W, Rodríguez-Sánchez F, Wang HH, Warren D (2019). Niche estimation above and below the species level. *Trends in Ecology & Evolution*, 34, 260-273.
- Soberon J, Peterson AT (2005). Interpretation of models of fundamental ecological niches and species' distributional areas. *Biodiversity Informatics*, 2, 1-10.
- Wang CC, Ma SM, Sun FF, Wei B, Nie YB (2021). Spatial genetic patterns of the medicinal and edible shrub *Lycium ruthenicum* (Solanaceae) in arid Xinjiang, China. *Tree Genetics & Genomes*, 17, 1-13.
- Wang FL, Wang Q, Li AD, Wei QS, Chai CW, Hu XK, Wang YQ, Wang YY, Yang XH, Jin CD (2019). Summary of present research on *Lycium ruthenicum* of medicinal plant in desert area. *Soil and Water Conservation in China*, (5), 57-60. [王方琳, 王祺, 李爱德, 尉秋实, 柴成武, 胡小柯, 王昱淇, 汪媛艳, 杨晓寒, 靳承东 (2019). 荒漠区药用植物黑果枸杞研究现状综述. 中国水土保持, (5), 57-60.]
- Warren DL, Glor RE, Turelli M (2008). Environmental niche equivalency versus conservatism: quantitative approaches to niche evolution. *Evolution*, 62, 2868-2883.
- Yan MX, Sun N, Gu BJ, He RC, Liu Y (2021). Spatio-temporal niche differentiation of sympatric green peafowl (*Pavo muticus*) and silver pheasant (*Lophura nycthemera*). *Sichuan Journal of Zoology*, 40, 150-158. [晏鸣霄, 孙楠, 顾伯健, 贺如川, 刘瑛 (2021). 同域分布的绿孔雀与白鹇时空生态位分化. 四川动物, 40, 150-158.]
- Zhang HX, Wang Q, Jia SW (2020). Genomic Phylogeography of *Gymnocarpus przewalskii* (Caryophyllaceae): insights into habitat fragmentation in arid northwestern China. *Diversity*, 12(9), 335. DOI: 10.3390/d12090335.
- Zhang JM (2008). *Ecological Differentiation in Mosla Species*. PhD dissertation, Zhejiang University, Hangzhou. [张建民 (2008). 石芥属物种的生态分化研究. 博士学位论文, 浙江大学, 杭州.]
- Zhang L, Liu SR, Sun PS, Wang TL (2011). Partitioning and mapping the sources of variations in the ensemble forecasting of species distribution under climate change: a case study of *Pinus tabulaeformis*. *Acta Ecologica Sinica*, 31, 5749-5761. [张雷, 刘世荣, 孙鹏森, 王同立 (2011). 气候变化对物种分布影响模拟中的不确定性组分分割与制图——以油松为例. 生态学报, 31, 5749-5761.]
- Zhang L, Wei YQ, Wang JN, Zhou Q, Liu FG, Chen Q, Liu F (2020). The potential geographical distribution of *Lycium ruthenicum* Murr under different climate change scenarios. *Chinese Journal of Applied and Environmental Biology*, 26, 969-978. [张亮, 魏彦强, 王金牛, 周强, 刘峰贵, 陈琼, 刘飞 (2020). 气候变化情景下黑果枸杞的潜在地理分布. 应用与环境生物学报, 26, 969-978.]
- Zhao ZF, Wei HY, Guo YL, Gu W (2016). Potential distribution of *Panax ginseng* and its predicted responses to climate change. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 27, 3607-3615. [赵泽芳, 卫海燕, 郭彦龙, 顾蔚 (2016). 人参潜在地理分布以及气候变化对其影响预测. 应用生态学报, 27, 3607-3615.]
- Zhao ZF, Wei HY, Guo YL, Luan WF, Zhao ZB (2020). Impact of climate change on the suitable habitat distribution of *Gymnocarpus przewalskii*, a relict plant. *Journal of Desert Research*, 40, 125-133. [赵泽芳, 卫海燕, 郭彦龙, 栾文飞, 赵泽斌 (2020). 气候变化下的孑遗植物裸果木 (*Gymnocarpus przewalskii*) 适宜生境分布. 中国沙漠, 40, 125-133.]
- Zhao ZF, Wei HY, Guo YL, Zhao ZB, Pang GJ, Ma Y, Gu W (2017). Impacts of climate change on cultivation suitability of *Lycium ruthenicum*. *Journal of Desert Research*, 37, 902-909. [赵泽芳, 卫海燕, 郭彦龙, 赵泽斌, 庞国锦, 马媛, 顾蔚 (2017). 黑果枸杞 (*Lycium ruthenicum*) 分布对气候变化的响应及其种植适宜性. 中国沙漠, 37, 902-909.]
- Zhu GP, Liu Q, Gao YB (2014). Improving ecological niche model transferability to predict the potential distribution of invasive exotic species. *Biodiversity Science*, 22, 223-230. [朱耿平, 刘强, 高玉葆 (2014). 提高生态位模型转移能力来模拟入侵物种的潜在分布. 生物多样性, 22, 223-230.]
- Zhu YY, Xu XT (2019). Effects of climate change on the distribution of wild population of *Metasequoia glyptostroboides*, an endangered and endemic species in China. *Chinese Journal of Ecology*, 38, 1629-1636. [朱莹莹, 徐晓婷 (2019). 气候变化对我国特有濒危物种水杉野生种群分布的影响. 生态学杂志, 38, 1629-1636.]

责任编辑: 李新荣 责任编辑: 李 敏