

引文格式: 何秋香, 吴海洋, 叶俊伟, 等. 基于 MaxEnt 探究东亚特有属——天女花属 (*Oyama*) 的分布格局变迁[J]. 云南农业大学学报(自然科学), 2023, 38(5): 846–855. DOI: 10.12101/j.issn.1004-390X(n).202212010

基于 MaxEnt 探究东亚特有属——天女花属 (*Oyama*) 的分布格局变迁*

何秋香, 吴海洋, 叶俊伟**, 田 斌

(西南林业大学, 西南山地森林资源保育与利用教育部重点实验室, 云南 昆明 650224)

摘要: 【目的】探究东亚特有属——天女花属 (*Oyama*) 的分布格局及其变迁。【方法】基于温度、降雨、土壤和紫外线辐射共 58 个环境变量, 结合分布点数据, 在 MaxEnt 中分别基于属和种水平对天女花属的生态位进行模拟, 并推测其过去 (末次冰盛期和全新世中期) 及未来 (2050 年和 2070 年) 4 个时期的潜在分布区。【结果】自过去到未来, 天女花属植物有向高纬度和高海拔迁移的趋势, 但末次冰盛期到当前时期的分布区面积均减少, 当前时期到未来的面积变化有增加也有减少。在不同时期, 基于种水平的模拟在环境异质性高的西南地区更精确且适生区面积更大, 而在东北地区不存在显著差异。基于不同水平模拟的不同时期分布区变化有不同的趋势。【结论】在未来对东亚特有属分布格局变迁模拟的研究中, 需要注意不同水平模拟产生的差异并选择适合的方法。

关键词: 天女花属; 最大熵; 末次冰盛期; 未来; 西南地区

中图分类号: S717.1

文献标志码: A

文章编号: 1004-390X (2023) 05-0846-10

Distributional Shift of East Asian Endemic Genus *Oyama* Based on MaxEnt

HE Qiuxiang, WU Haiyang, YE Junwei, TIAN Bin

(Key Laboratory for Forest Resources Conservation and Utilization in the Southwest Mountains of China, Ministry of Education, Southwest Forestry University, Kunming 650224, China)

Abstract: [Purpose] To explore the distributional shift of *Oyama*, an endemic genus in East Asia. [Methods] In MaxEnt, ecological niche of *Oyama* was modeled at both genus and species level based on occurrence points and 58 environmental variables including temperature, precipitation, soil and ultraviolet radiation variables. Potential distributions of four different periods including past (last glacial maximum and mid-Holocene) and future (2050s and 2070s) were predicted. [Results] From past to future, *Oyama* species tend to migrate to high latitude and altitude regions. Their distributions decrease from last glacial maximum to present while changes from present to future include both increase and decrease pattern. More precise distribution and larger distribution range size are predicted in southwest region with higher topographic and environmental heterogeneity based on species level

收稿日期: 2022-12-07

修回日期: 2023-08-06

网络首发日期: 2023-09-11

*基金项目: 国家自然科学基金项目 (41861008); 云南省高层次人才支持计划——青年拔尖人才 (YN-WR-QNBJ-2020-232)。

作者简介: 何秋香 (1997—), 女, 河南三门峡人, 在读硕士研究生, 主要从事植物生态学研究。

E-mail: 605713133@qq.com

**通信作者 Corresponding author: 叶俊伟 (1987—), 男, 安徽池州人, 博士, 助理研究员, 主要从事分子植物地理学研究。E-mail: jw.ye@foxmail.com

网络首发地址: <https://link.cnki.net/urlid/53.1044.S.20230907.1740.006>



at different periods, while no significant differences are found in northeast region. Different trends are found between different periods at both genus and species levels. [Conclusion] Attention should be paid to the differences between different genus or species level in prediction of distributional shift of endemic genus in East Asia and select appropriate method.

Keywords: *Oyama*; MaxEnt; last glacial maximum; future; southwest region

东亚是北半球温带植物区系中物种多样性最高的区域, 其物种数约是面积和环境相似的北美东部区域的2倍^[1], 且拥有超过600个特有属^[2]。了解特有属不同时期分布格局的变化至关重要。生态位模型 (ecological niche model, ENM) 常被用于推测东亚植物特有属在过去、现在和未来的分布格局变迁^[3]。该模型利用物种的分布数据, 通过分布点的环境变量推测物种的生态位, 结合不同时期的环境数据模拟其潜在分布区^[4]。在常用的 ENM 中, 最大熵 (maximum entropy, Max-Ent) 模型^[5]具有建模快、操作简单、所需样本量小、模拟精确度和稳定性高等优点, 相较于其他模型能够更好地预测物种的潜在分布^[6]。

对特有属分布格局变迁的模拟可基于属或种水平。基于属水平是结合属下所有种的出现点和环境数据对分布格局进行模拟, 如: NIU 等^[7]发现双参属 (*Triplostegia*) 植物现在主要分布于中国西南地区和中国台湾, 末次间冰期时其西南地区的分布区有所收缩, 在末次冰盛期时其分布区扩张并在中国东部地区也有分布, 在未来 (2050 年和 2070 年) 有向高纬度迁移的趋势并在中国西南地区和中国台湾南部有所收缩; 瘦椒树属 (*Tapiscia*) 的潜在分布区在末次冰盛期时同样有扩张的趋势^[8]。基于种水平是分别对属下不同物种进行模拟后对潜在分布区进行叠加, 然后对分布格局的变迁进行推测, 如: TANG 等^[3]通过不同时期第三纪孑遗植物潜在分布区的叠加, 发现中国西南部、越南北部和日本中部的湿润亚热带和暖温带森林区为现在孑遗植物存留的核心区域, 而在过去和未来的气候条件下, 以中国西南部为中心的亚热带和暖温带区域是植物长期稳定的气候避难所。在其他特有属中, 如扁核木属 (*Prinsepia*)^[9]和大百合属 (*Cardiocrinum*)^[10]等, 不同物种分布区对气候变化的响应也有类似研究。由于不同的物种可能占据了不同的生态位, 基于属和基于种水平的特有属适生区变化会产生差异^[9], 但目前鲜有该方面的研究。

天女花属 (*Oyama* 或 *Magnolia* sect. *Oyama*) 属木兰科 (Magnoliaceae), 是东亚特有的落叶乔木或灌木, 包含毛叶天女花 (*O. globosa*)、天女花 (*O. sieboldii*)、圆叶天女花 (*O. sinensis*) 和西康天女花 (*O. wilsonii*) 4 种^[11]。毛叶天女花主要分布于喜马拉雅地区, 圆叶天女花和西康天女花主要分布于横断山和四川盆地地区, 天女花分布于中国的华东和东北以及韩国和日本。天女花属 4 种植物自东亚西南部向东北部连续分布, 地形和环境异质性自西向东呈现逐渐降低的趋势, 是研究基于属或种水平适生区模拟差异的理想材料。本研究将基于属和基于种水平在 MaxEnt 中模拟天女花属在过去 (末次冰盛期和全新世中期)、现在和未来 (2050 年和 2070 年) 共 5 个时期的潜在分布区, 通过相同时期不同方法适生区对比以及不同方法不同时期适生区变化 2 个方面的分析, 阐明基于属和基于种水平的生态位模拟对东亚特有属分布格局变迁的影响。

1 材料与方法

1.1 物种分布和环境变量数据收集

标本采集数据主要来自公共数据库, 包括中国植物数字标本馆 (<http://www.cvh.ac.cn/>)、中国高校标本资源共享平台 (<http://mnh.scu.edu.cn/>)、中国西南野生种质资源库 (<http://www.genobank.org/>) 和全球生物多样性信息中心 (<http://www.gbif.org/>) 等; 对于部分数据量较少的物种, 通过查阅相关文献从中提取采样记录进行补充。共获得 586 条记录。为了匹配环境数据的分辨率, 采用分辨率为 1 km×1 km 的系统采样策略以减少和纠正空间偏差^[12], 过滤后得到 196 条天女花属植物分布数据用于生态位模拟, 其中圆叶天女花数据 19 条, 毛叶天女花数据 22 条, 西康天女花数据 33 条, 天女花数据 122 条。

本研究选取 58 个环境变量, 包括 19 个气候变量 (数据来自 <http://www.worldclim.org/>)、33 个土壤变量 (数据来自 <http://www.fao.org/soils-portal/>)

data-hub/en/) 和 6 个紫外线辐射变量 (数据来自 <http://www.ufz.de/gluv/>)。本研究选择未来温室气体排放浓度 (representative concentration pathways, RCP) 最高的 RCP 8.5^[12] 排放情景用于对未来时期的模拟。

1.2 基于属和种水平的生态位模拟

由于多个环境变量间具有空间自相关性, 环境变量之间的强相关性可能会导致过度拟合和建模的不精确^[14]。本研究采用 3 个步骤进行变量筛选: (1) 变量贡献分析: 根据输出结果, 剔除模型贡献率小于 0.20 的变量^[13]; (2) Pearson 相关分析: 对于相关绝对值大于 0.75 的 2 个变量, 只保留对模型贡献较大的变量^[11]; (3) 方差膨胀因子 (variance inflation factors, VIF) 分析: 剔除贡献率低的变量使变量集的 $VIF < 5$ ^[14]。

在 MaxEnt 中, 对模拟结果影响较大的 2 个参数是特征组合函数 (feature combination, FC) 和正则化乘数 (regular multiplier, RM)^[15]。对于 FC 变量, 本研究选择线性函数和二次函数进行模拟; 对于 RM 变量, 本研究评估了 13 个数值, 分别为 0.2、0.4、0.6、0.8、1.0、1.5、2.0、2.5、3.0、3.5、4.0、4.5 和 5.0。对于分布采样点大于 25 个的物种 (西康天女花和天女花), 采用交叉验证法进行模拟, 即通过重复 10 次来获取 1 个稳定模型, 并采用连续博伊斯指数 (continuous boyce index, CBI) 对模型的性能进行评价; 对于分布采样点小于 25 个的物种 (圆叶天女花和毛叶天女花), 采用折刀法进行模拟, 重复次数与物种分布采样点数量一致, 通过成功率 (即正确预测的百分比, q) 来评估模型的性能。

基于属水平的潜在分布区是通过 196 条天女花属植物分布点的模拟得到; 基于种水平的模拟是在 4 个种单独模拟的基础上, 通过 ArcGIS 10.2 (ESRI, Redlands, CA, USA) 软件 Raster 中的 Mosaic To New Raster 功能叠加实现, 其中 Mosaic Operator 设置为 Maximum。本研究采用了基于属水平最大训练敏感性加特异性逻辑阈值来划分植物的适生区和非适生区。在 ArcGIS 10.2 中运用 Raster Math→Minus 功能比较基于属和基于种方法在相同栅格中的适合度, 通过适合度的差值比较相同时期不同方法潜在分布区的差异, 若差值为正值, 则表示栅格内基于属水平的适合度低于基于种水平的适合度, 即基于属水平推测的该栅

格中天女花属植物分布的可能性更高; 若为负值, 则表示基于种水平推测的该栅格中天女花属植物分布的可能性更高。

2 结果与分析

2.1 基于属和种水平的潜在分布区对比

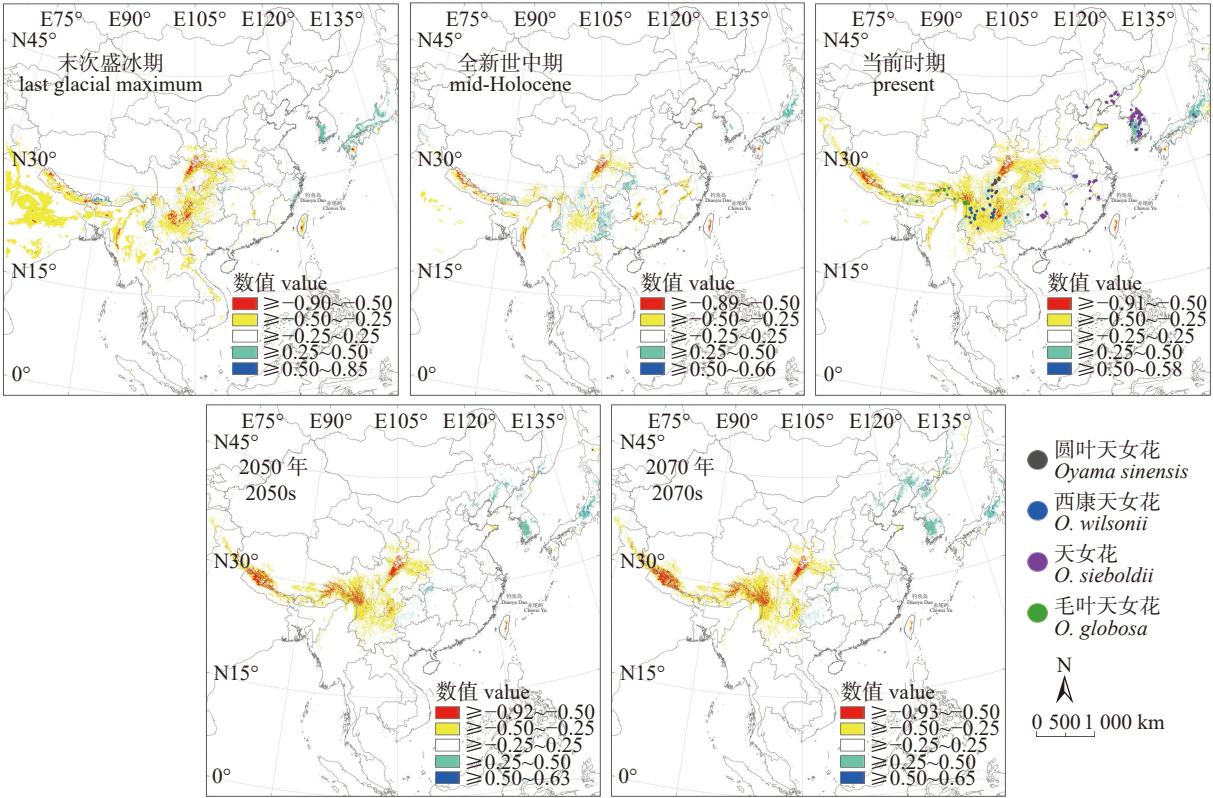
在基于属和种水平的天女花属生态位模拟中, 不同时期在东北部地区的潜在分布区均不存在明显差异, 而在西南部的横断山、喜马拉雅和秦岭地区的潜在分布区存在明显不同。由图 1 可知: 相较于基于属水平的模拟, 基于种水平的模拟认为天女花属植物在当前、末次冰盛期和未来 3 个时期的潜在分布区更广, 尤其是在高山区域; 而在全新世中期时, 种水平的潜在分布区与属水平模拟的差异最小。

不同方法不同时期潜在分布区面积的对比结果 (图 2) 显示: 基于种水平的潜在分布区面积在不同时期均大于基于属水平的潜在分布区面积, 其中在末次冰盛期的面积差异最大, 在 2050 年和 2070 年的差异最小; 基于种水平的潜在分布区面积在不同时期的差别较大, 从过去到未来呈逐渐减小的趋势, 而基于属水平的潜在分布区面积差异较小, 基本不变。

2.2 基于属和种水平的分布格局变迁

在 MaxEnt 模型中, 圆叶天女花和毛叶天女花的成功率均为 0.95; 西康天女花和天女花的 CBI 指数分别为 0.96 和 0.99, 说明模型的预测结果具有很高的准确性和可信性。在环境因子贡献率的分析中 (表 1), 影响圆叶天女花、毛叶天女花、西康天女花和天女花适生区分布的最主要环境因子分别是最干季平均温度 (30.4%)、最冷月最低温度 (50.9%)、温度季节性 (32.6%) 和最干季平均温度 (33.6%); 而影响天女花属适生区分布的最主要环境因子为最干季平均温度 (33.7%), 其次是最暖季降水量 (17.5%) 和土壤类型 (13.1%)。

基于属水平的评估方法表明天女花属当前主要分布于西南地区 and 东北地区。由图 3 可知: 从末次冰盛期到全新世中期, 天女花属的适生区呈北扩南缩的趋势; 从全新世中期到当前时期继续向北扩张, 部分适生区面积减少; 到 2050 年, 适生区进一步向北扩张; 到 2070 年, 继续向北扩张。在基于种水平的生态位模拟中, 圆叶天女花、毛叶天女花和西康天女花当前的分布区集中



注: 数值表示基于属水平和基于种水平适合度的差值; 审图号: GS (2020) 4619 号, 底图无修改; 下同。
Note: The values indicate the differences between fitness based on genus level and fitness based on species level; the approval number is GS (2020) 4619, and the base drawing has not been modified; the same as below.

图 1 天女花属不同物种的标本记录点和相同时期基于种和基于属水平模拟的潜在分布区差异
Fig. 1 Records of specimens of different species and differences of potential distributions at the same periods based on specie or genus level of *Oyama*

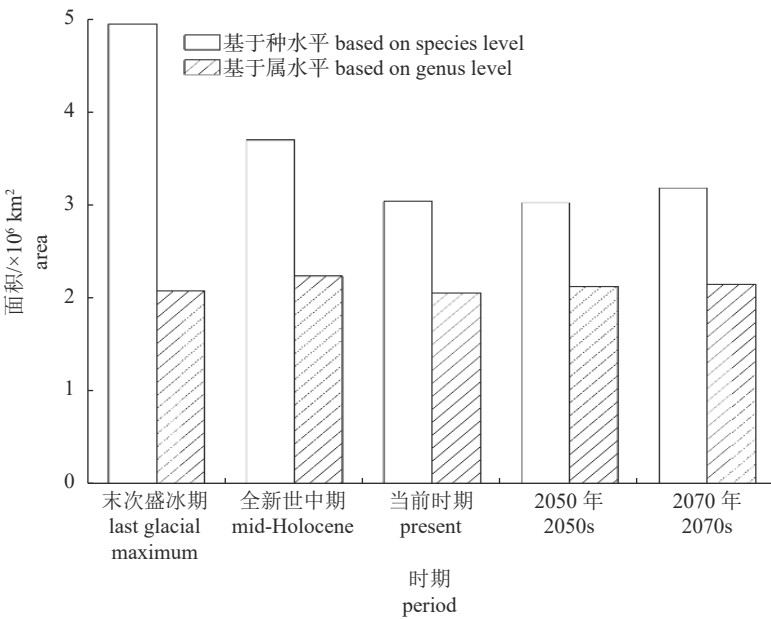


图 2 相同时期不同方法模拟的天女花属适生区面积
Fig. 2 Distribution area of potential distribution at the same periods based on different methods

表 1 影响天女花属植物潜在分布区格局的主要环境变量
Tab. 1 Main environmental variables affecting the pattern of *Oyama* potential distributions

物种 species	环境变量 environmental variable	变量描述 variable description	贡献率/% contribution rate
天女花属 <i>Oyama</i>	bio9	最干季平均温度 mean temperature of driest season	33.7
	bio18	最暖季降水 precipitation of warmest season	17.5
	SU_CODE	土壤类型 soil classification	13.1
毛叶天女花 <i>O. globosa</i>	bio6	最冷月最低温度 minimum temperature of coldest month	50.9
	uvb3	紫外线最强月平均辐射量 mean UV-B radiation of highest month	30.0
	SU_CODE	土壤类型 soil classification	15.2
西康天女花 <i>O. wilsonii</i>	bio4	温度季节性 temperature seasonality	32.6
	bio9	最干季平均温度 mean temperature of driest season	30.8
	SU_CODE	土壤类型 soil classification	29.1
天女花 <i>O. sieboldii</i>	bio9	最干季平均温度 mean temperature of driest season	33.6
	IAWC_CLASS	土壤有效含水量 available soil water storage capacity	14.4
	uvb2	紫外线辐射量季节性 UV-B radiation seasonality	11.8
圆叶天女花 <i>O. sinensis</i>	bio9	最干季平均温度 mean temperature of driest season	30.4
	bio4	温度季节性 temperature seasonality	21.4
	T_USDA_TEX_CLASS	上层 USDA 土壤质地分类 top layer USDA soil texture classification	14.2

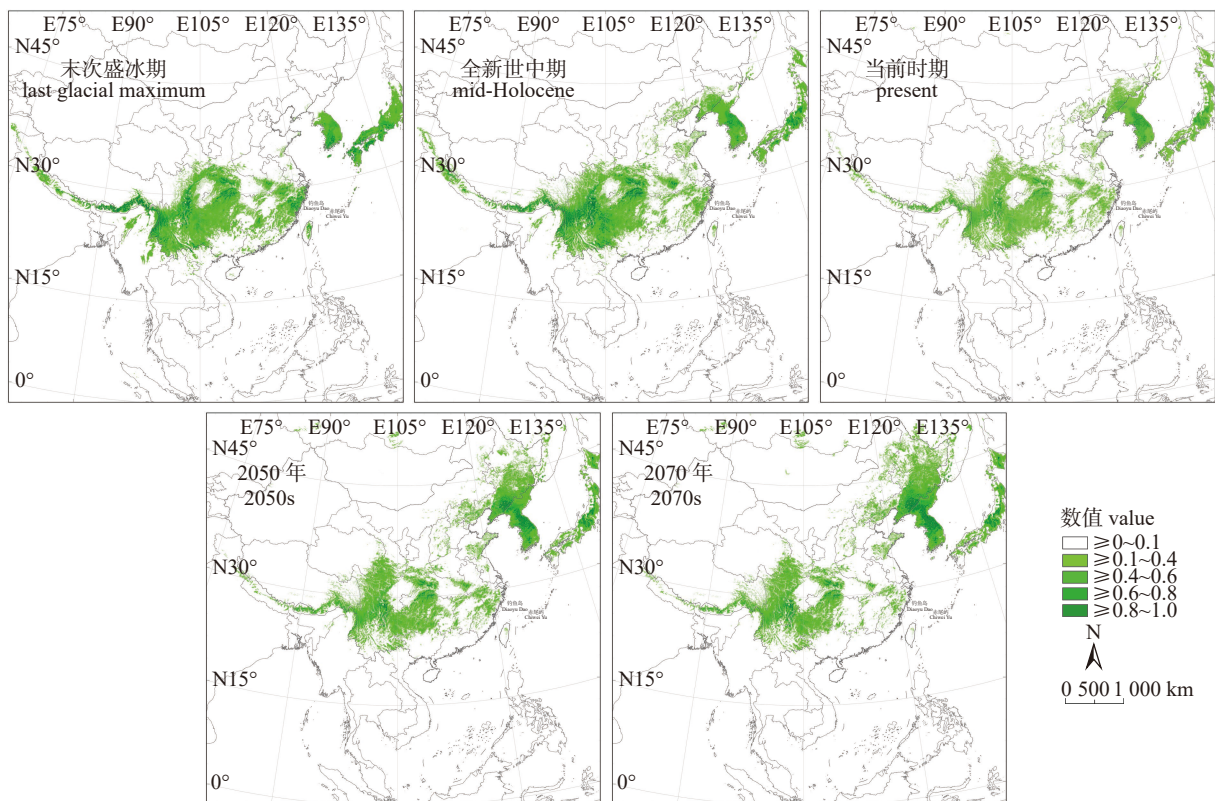


图 3 不同时期天女花属的潜在分布区
Fig. 3 Potential distribution areas of *Oyama* in different periods

于中国西南地区，包括四川盆地周边、横断山和喜马拉雅地区等；从末次冰盛期到全新世中期，3种植物的适生区均呈收缩趋势，从全新世中期至未来，不同天女花植物的适生区呈扩张或不变

的趋势 (图 4-6)；而天女花当前主要分布于中国东北以及韩国和日本等区域，在华中和华东地区有零星分布，从末次冰盛期至未来，天女花的适生区有多次向北扩张的趋势 (图 7)。基于 4 种植

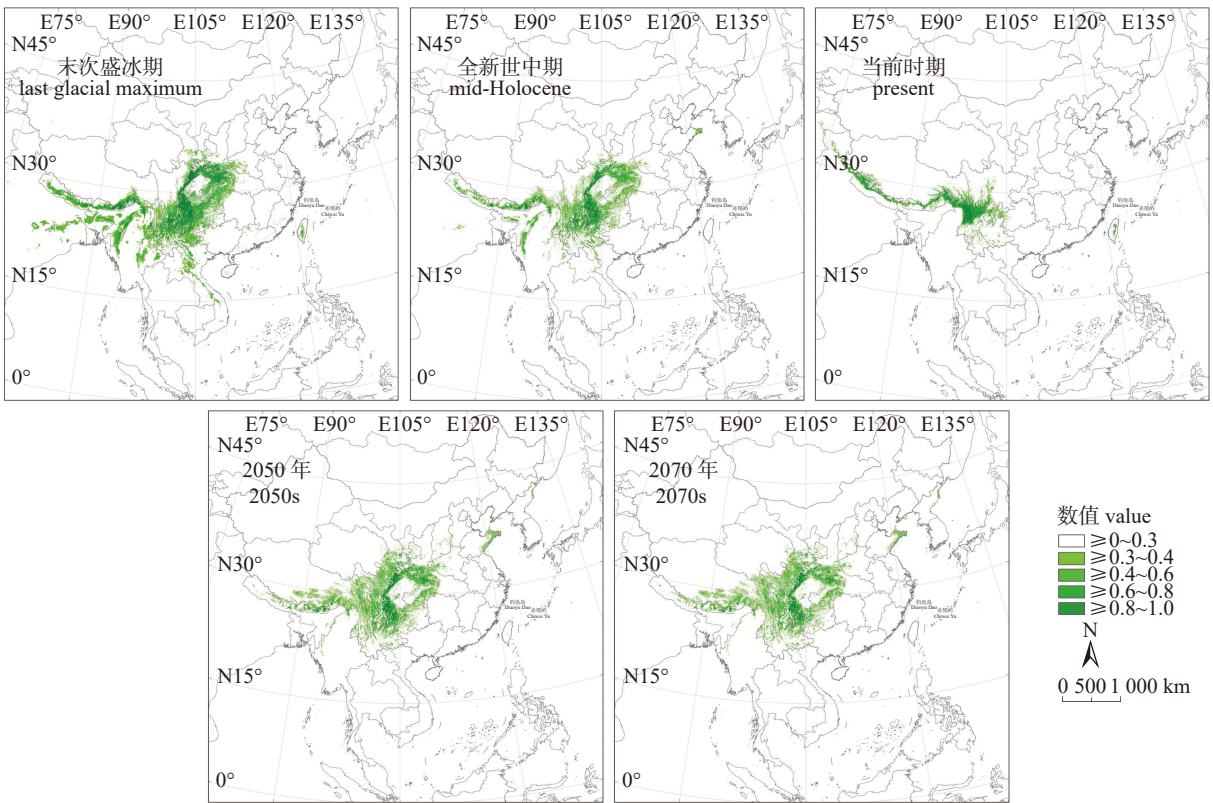


图 4 不同时期圆叶天女花的潜在分布区

Fig. 4 Potential distribution areas of *O. sinensis* in different periods

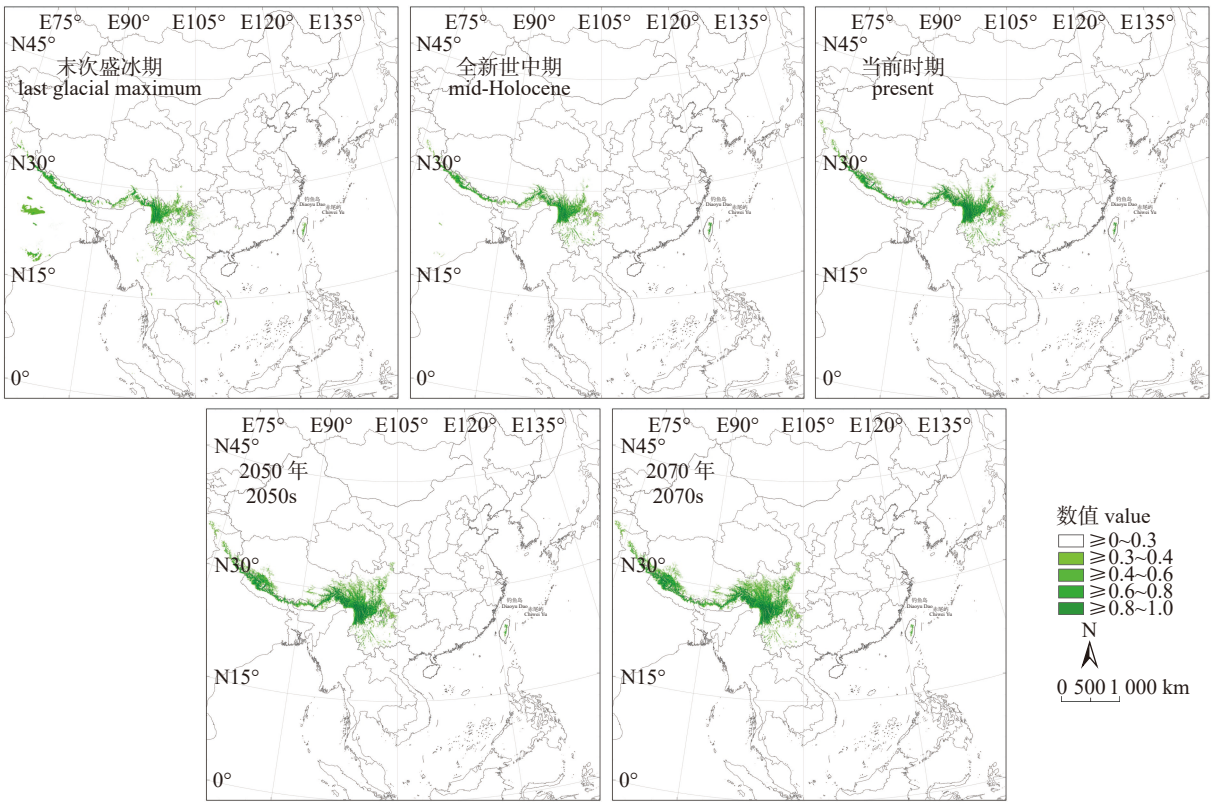


图 5 不同时期毛叶天女花的潜在分布区

Fig. 5 Potential distribution areas of *O. globosa* in different periods

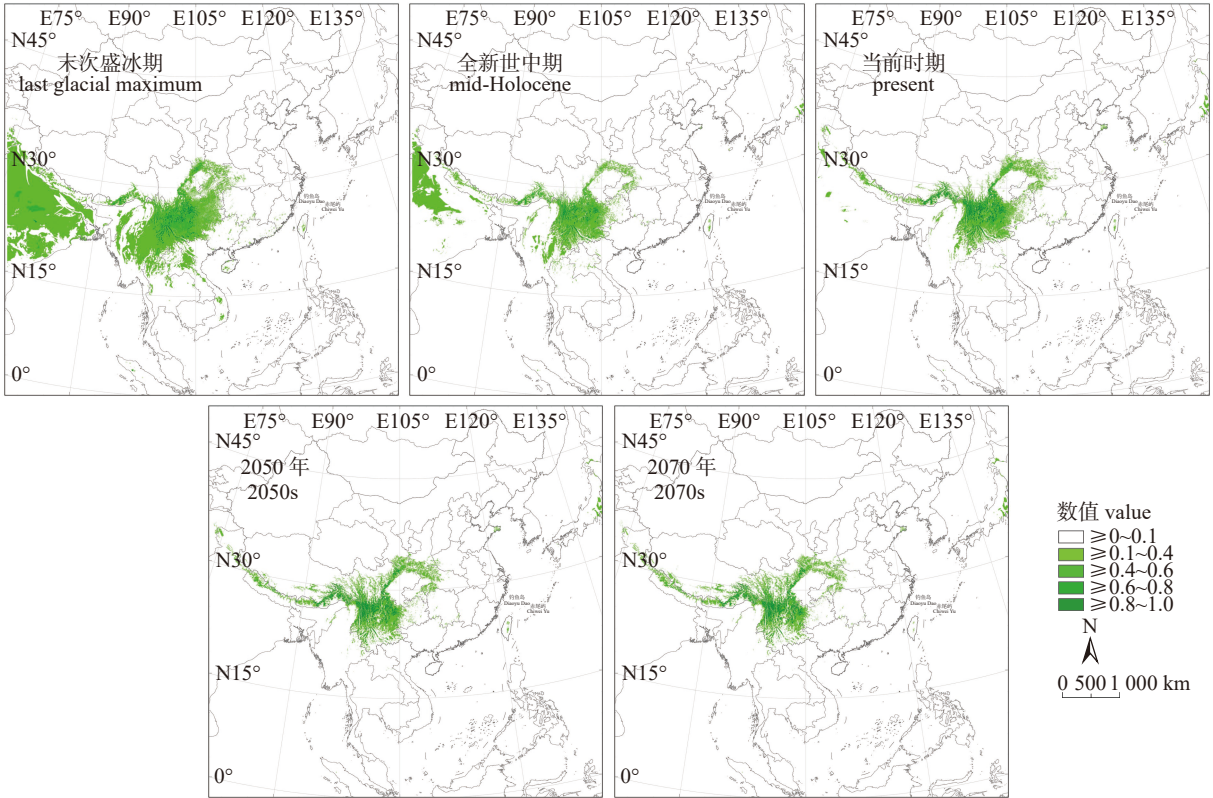


图 6 不同时期西康天女花的潜在分布区

Fig. 6 Potential distribution areas of *O. wilsonii* in different periods

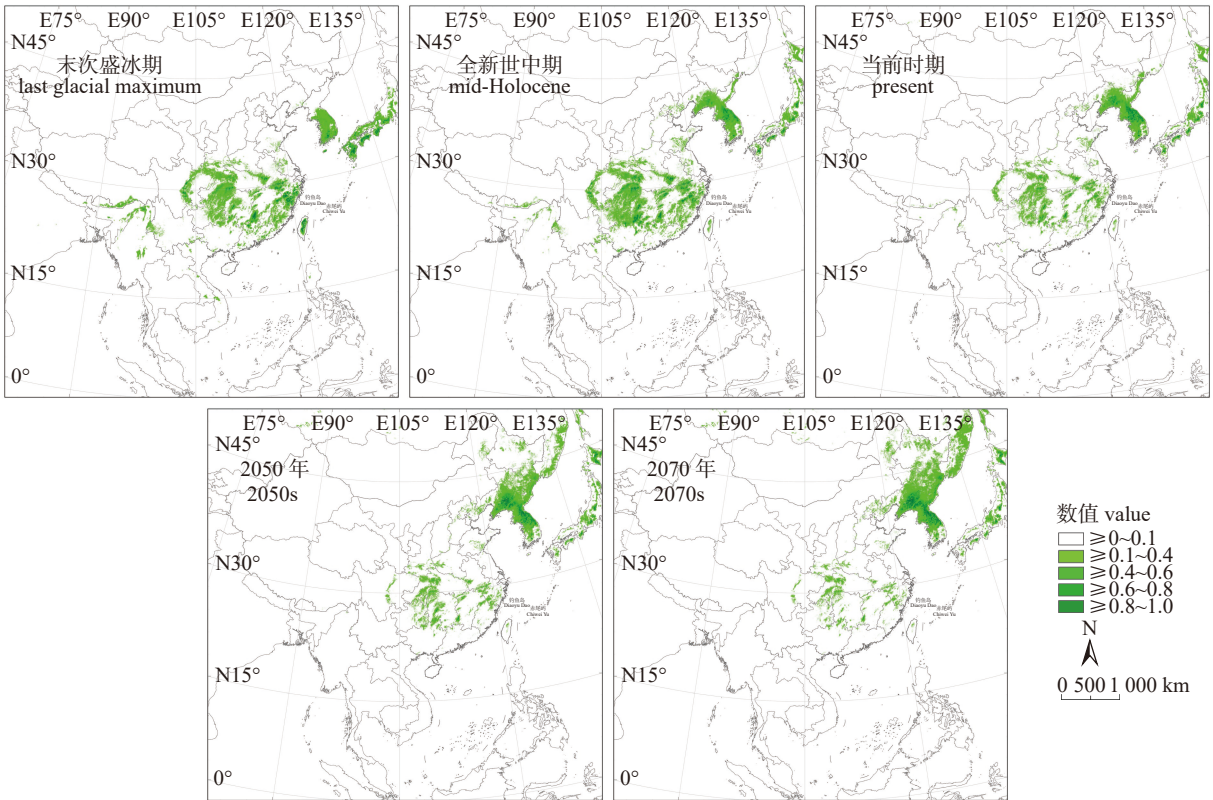


图 7 不同时期天女花的潜在分布区

Fig. 7 Potential distribution areas of *O. sieboldii* in different periods

物叠加, 天女花属当前时期的潜在适生区主要分布于东亚的西南和东北地区; 从末次冰盛期到全新世中期, 天女花属的适生区呈收缩的趋势, 从全新世中期到当前时期呈北扩南缩的趋势; 从当前时期到 2050 年和 2070 年, 其潜在分布区向北扩张 (图 8)。

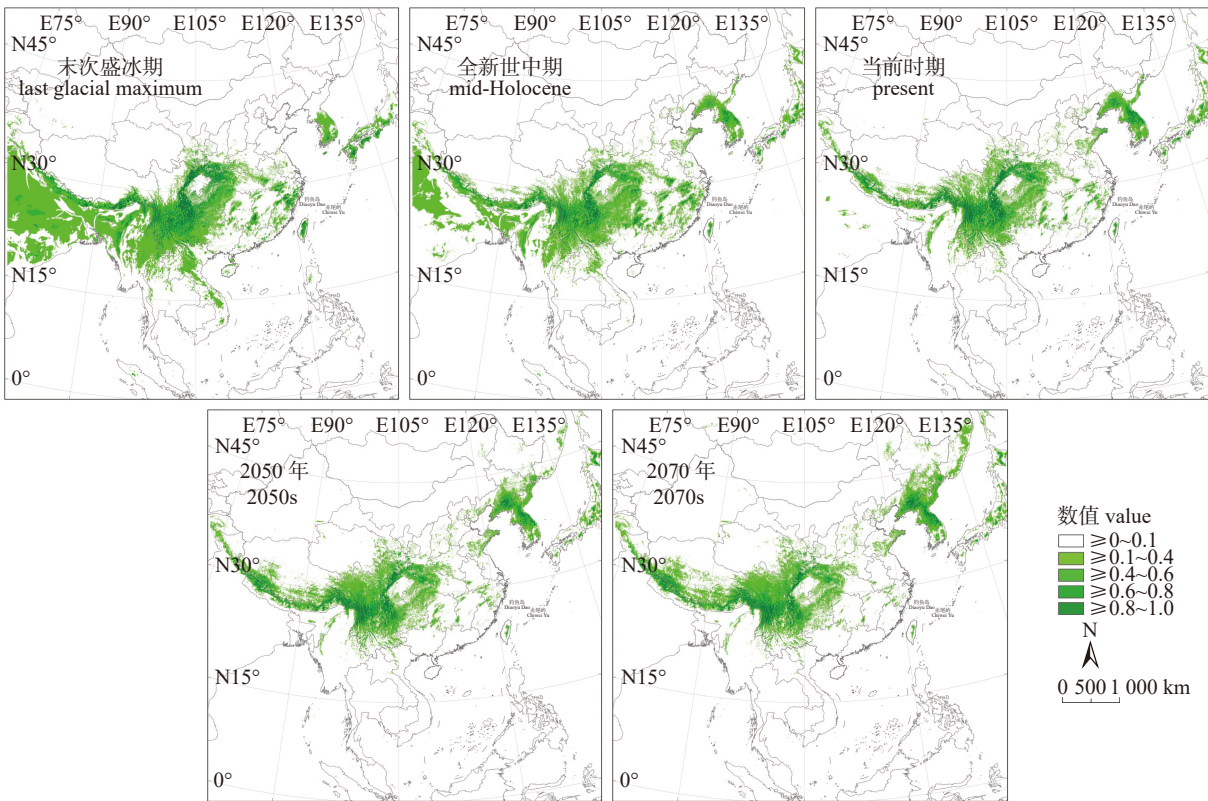


图 8 不同时期 4 种天女花植物叠加的潜在分布区
Fig. 8 Potential distribution areas superimposed by four *Oyama* plants in different periods

3 讨论

3.1 天女花属植物分布格局的变迁

与以往东亚植物特有属分布格局变迁的模拟相比, 本研究进一步通过不同的方法提升其准确性和可靠性。第一, 除了常用的温度和降水气候因子外, 本研究增加了土壤和紫外线辐射变量, 共计 58 个, 可更精确地模拟天女花属植物的生态位; 第二, 由于通常使用的受试者工作特征曲线 (receiver operating characteristic curve, ROC) 下面积 (area under curve, AUC) 评估方法的可靠性受到了质疑^[16], 本研究采用连续博伊斯指数和成功率来评估模型的性能; 第三, 本研究采用最大训练敏感性加特异性逻辑阈值来划分植物的适生区和非适生区^[17]。因此, 天女花属植物的分布格局及变迁可准确模拟。

与末次冰盛期相比, 4 种天女花植物在当前时期的潜在分布区都有不同程度的收缩, 与基于

属水平的分布格局变迁一致。东亚在第四纪时虽然没有像欧洲和北美一样形成大面积的冰盖, 但在冰期寒冷干燥的环境同样导致植物经历了明显的分布区变化^[18], 通常通过向低海拔或低纬度迁移以适应环境变化^[19]。基于潜在分布区模拟, 西南地区的 3 个物种倾向于向低海拔迁移, 而天女花则倾向于向低纬度迁移。西南地区天女花属植物当前分布在高海拔的落叶阔叶林中, 由于低海拔的常绿阔叶林产生隔离, 在末次冰盛期时, 天女花属植物向低海拔迁移, 可能形成连续的分布^[20], 从而导致分布区面积增加; 对于中国华东和东北以及韩国和日本区域分布的天女花, 其在末次冰盛期时向低纬度迁移, 使其分布区面积呈缩小趋势。基于属水平的分布格局有类似模式的变迁, 自末次冰盛期到当前, 天女花属植物有自南到北和自低海拔向高海拔迁移的趋势。

随着全球气候变暖以及降水格局和降水量的变化, 植物有向高纬度和高海拔区域迁移的趋

势^[12], 本研究表明天女花属植物未来的格局变迁有相似趋势。在《中国生物多样性红色名录·高等植物卷》中, 4 种天女花植物都名列其中; 在《世界自然保护联盟濒危物种红色名录》中, 除天女花为近危外, 其余 3 种都为易危。然而到目前为止, 天女花属物种都缺乏有效保护。未来圆叶天女花和西康天女花的适生区面积呈减少趋势, 所以对于这 2 种天女花植物要采取及时有效的保护措施; 而毛叶天女花和天女花的未来适生区面积呈增加趋势, 表明未来可能出现适宜两者生长的新区域, 意味着这 2 种天女花未来灭绝的风险较小。由于 4 种天女花未来的适生区都有向高纬度和高海拔地区迁移的趋势, 所以在保护、引种和栽培时, 除了考虑当前时期的潜在分布区, 也需要考虑未来气候变化对适生区的影响。

3.2 基于属和种水平的特有属潜在分布区模拟

本研究对基于属和种水平的天女花属植物潜在时空分布区的差异进行了分析, 发现其不同时期的分布格局及其变迁都存在显著差异, 产生差异的可能原因包括以下 3 个方面。第一, 不同天女花属植物间发生了生态位分化。已有研究报道不同物种或种内不同种群间的生态位存在分化, 如: 亚洲核桃和领春木 (*Euptelea*) 在东亚东北部和西南部物种的生境存在明显差异, 产生显著的遗传分化, 并可能已形成适应性分化^[21]; 在西南地区, LIU 等^[22]发现西藏红豆杉 (*Taxus wallichiana*) 在喜马拉雅和横断山地区间的遗传分化由地理隔离和环境差异共同导致, 它可能已对东西部 (寒冷干燥或温暖湿润) 不同气候产生了适应, 从而产生形态上的差异。天女花属植物的分化可能发生在中新世或上新世^[23-24], 长时间的进化历史可能已形成生态位的分化, 且天女花 2 个亚种间可能已产生了生态位的分化^[24]。与分布于西南地区的天女花属其他 3 个物种相比, 天女花分布于较低海拔区域, 但天女花属间的生境是否存在生态位分化有待进一步研究。第二, 尺度不同产生的差异。基于属和种水平潜在分布区模拟的差异主要集中于西南地区, 该地区不同山地系统间有不同步的山脉隆升历史^[25], 且高度异质的地形和环境条件孕育了极高水平的生物多样性^[26]。天女花属植物中天女花的分布最广, 用于生态位模拟的出现点占有出现点的 62%, 但其分布区域的地形和环境较为单一, 故推测西南地区小尺度的

生态位模拟对该区域潜在分布区的模拟更为精确, 尤其是高山区域。庄鸿飞等^[27]发现 3 种不同尺度 (三江并流地区、云南省和中国) 下红色木莲 (*Manglietia insignis*) 的潜在分布区格局类似, 但是其适生区面积随着尺度的减小而减小, 与本研究的推测相反, 可能是由于该物种主要分布于低海拔区域导致。第三, 陆桥环境数据缺失。以往研究对过去分布格局变迁使用的环境数据主要为温度和降雨数据^[28], 可以检验陆桥 (尤其是东海陆桥) 在末次冰盛期时是否为其两侧植物的遗传交流提供条件^[29], 如东海陆桥可为连香树属 (*Cercidiphyllum*) 植物在末次冰盛期时提供适应的生境^[30], 而蛛网萼属 (*Platycrater*) 植物则没有适宜的分布区^[31]。在天女花属中, KIKUCHI 等^[24]发现末次冰盛期时在东海陆桥几乎不存在适宜天女花生长的生境, 那么陆桥环境数据的缺失可能不是导致不同水平下潜在分布格局差异的原因。

4 结论

基于多个环境变量和优化的模型, 通过 Max-Ent 模拟发现天女花属植物自末次冰盛期至当前时期有向高纬度和高海拔迁移的趋势, 并伴随着分布区面积的减少; 而在未来, 不同植物有不同的变迁模式, 可为天女花属植物的保护和利用等提供指导。基于属和基于种水平的潜在分布区模拟在时间和空间上均存在明显差异, 主要集中于西南的喜马拉雅和横断山等山地地区, 推测适应性分化和尺度的不同是产生差异的原因。因此, 在未来对东亚特有属分布格局变迁模拟的研究中, 需要注意不同水平模拟产生的差异并选择适合的方法。

[参考文献]

- [1] QIAN H, RICKLEFS R E. Large-scale processes and the Asian bias in species diversity of temperate plants[J]. *Nature*, 2000, 407(6801): 180. DOI: 10.1038/35025052.
- [2] MANCHESTER S R, CHEN Z D, LU A M, et al. Eastern Asian endemic seed plant genera and their paleogeographic history throughout the Northern Hemisphere[J]. *Journal of Systematics and Evolution*, 2009, 47(1): 1. DOI: 10.1111/j.1759-6831.2009.00001.x.
- [3] TANG C Q, MATSUI T, OHASHI H, et al. Identifying long-term stable refugia for relict plant species in East Asia[J]. *Nature Communications*, 2018, 9(1): 4488. DOI: 10.1038/s41467-018-07727-4.
- [4] ARAÚJO M B, PETERSON A T. Uses and misuses of bioclimatic envelope modeling[J]. *Ecology*, 2012, 93(7):

1527. DOI: [10.1890/11-1930.1](https://doi.org/10.1890/11-1930.1).
- [5] MEROW C, SMITH M J, SILANDER Jr J A. A practical guide to MaxEnt for modeling species' distributions: what it does, and why inputs and settings matter[J]. *Ecography*, 2013, 36(10): 1058. DOI: [10.1111/j.1600-0587.2013.07872.x](https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2013.07872.x).
- [6] PHILLIPS S J, ANDERSON R P, SCHAPIRE R E. Maximum entropy modeling of species geographic distributions[J]. *Ecological Modelling*, 2006, 190(3/4): 231. DOI: [10.1016/j.ecolmodel.2005.03.026](https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2005.03.026).
- [7] NIU Y T, YE J F, ZHANG J L, et al. Long-distance dispersal or postglacial contraction? Insights into disjunction between Himalaya-Hengduan Mountains and Taiwan in a cold-adapted herbaceous genus, *Triplostegia*[J]. *Ecology and Evolution*, 2018, 8(2): 1131. DOI: [10.1002/ece3.3719](https://doi.org/10.1002/ece3.3719).
- [8] ZHANG J J, LI Z Z, FRITSCH P W, et al. Phylogeography and genetic structure of a Tertiary relict tree species, *Tapiscia sinensis* (Tapisciaceae): implications for conservation[J]. *Annals of Botany*, 2015, 116(5): 727. DOI: [10.1093/aob/mcv112](https://doi.org/10.1093/aob/mcv112).
- [9] LU R S, CHEN Y, TAMAKI I, et al. Pre-quaternary diversification and glacial demographic expansions of *Cardiocrinum* (Liliaceae) in temperate forest biomes of Sino-Japanese Floristic Region[J]. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 2020, 143: 106693. DOI: [10.1016/j.ympev.2019.106693](https://doi.org/10.1016/j.ympev.2019.106693).
- [10] MA X G, WANG Z W, TIAN B, et al. Phylogeographic analyses of the East Asian endemic genus *Prinsepia* and the role of the East Asian monsoon system in shaping a north-south divergence pattern in China[J]. *Frontiers in Genetics*, 2019, 10: 128. DOI: [10.3389/fgene.2019.00128](https://doi.org/10.3389/fgene.2019.00128).
- [11] XIA N H, LIU Y H, HANS P N. *Flora of China: Magnoliaceae*[M]. Beijing: Beijing Science Press, 2018.
- [12] LIANG Q L, XU X T, MAO K S, et al. Shifts in plant distributions in response to climate warming in a biodiversity hotspot, the Hengduan Mountains[J]. *Journal of Biogeography*, 2018, 45(6): 1334. DOI: [10.1111/jbi.13229](https://doi.org/10.1111/jbi.13229).
- [13] 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. DOI: [10.1371/journal.pone.0084529](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0084529).
- [14] NAIMI B, HAMM N S, GROEN T A, et al. Where is positional uncertainty a problem for species distribution modelling?[J]. *Ecography*, 2014, 37(2): 191. DOI: [10.1111/j.1600-0587.2013.00205.x](https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2013.00205.x).
- [15] MORALES N S, FERNÁNDEZ I C, BACA-GONZÁLEZ V. MaxEnt's parameter configuration and small samples: are we paying attention to recommendations? A systematic review[J]. *PeerJ*, 2017, 5(2): e3093. DOI: [10.7717/peerj.3093](https://doi.org/10.7717/peerj.3093).
- [16] 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. DOI: [10.1890/10-1171.1](https://doi.org/10.1890/10-1171.1).
- [17] LIU C R, NEWELL G, WHITE M. On the selection of thresholds for predicting species occurrence with presence-only data[J]. *Ecology and Evolution*, 2015, 6(1): 337. DOI: [10.1002/ece3.1878](https://doi.org/10.1002/ece3.1878).
- [18] QIU Y X, FU C X, COMES H P. Plant molecular phylogeography in China and adjacent regions: tracing the genetic imprints of quaternary climate and environmental change in the world's most diverse temperate flora[J]. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 2011, 59(1): 225. DOI: [10.1016/j.ympev.2011.01.012](https://doi.org/10.1016/j.ympev.2011.01.012).
- [19] HEWITT G M. Genetic consequences of climatic oscillations in the Quaternary[J]. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, 2004, 359(1442): 183. DOI: [10.1098/rstb.2003.1388](https://doi.org/10.1098/rstb.2003.1388).
- [20] HARRISON S P, YU G, TAKAHARA H, et al. Palaeovegetation (communications arising): diversity of temperate plants in East Asia[J]. *Nature*, 2001, 413(6852): 129. DOI: [10.1038/35093166](https://doi.org/10.1038/35093166).
- [21] BAI W N, WANG W T, ZHANG D Y. Phylogeographic breaks within Asian butternuts indicate the existence of a phylogeographic divide in East Asia[J]. *New Phytologist*, 2016, 209(4): 1757. DOI: [10.1111/nph.13711](https://doi.org/10.1111/nph.13711).
- [22] LIU J, MÖLLER M, PROVAN J, et al. Geological and ecological factors drive cryptic speciation of yews in a biodiversity hotspot[J]. *New Phytologist*, 2013, 199(4): 1093. DOI: [10.1111/nph.12336](https://doi.org/10.1111/nph.12336).
- [23] NIE Z L, WEN J, AZUMA H, et al. Phylogenetic and biogeographic complexity of Magnoliaceae in the Northern Hemisphere inferred from three nuclear data sets[J]. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 2008, 48(3): 1027. DOI: [10.1016/j.ympev.2008.06.004](https://doi.org/10.1016/j.ympev.2008.06.004).
- [24] KIKUCHI S, OSONE Y. Subspecies divergence and pronounced phylogenetic incongruence in the East-Asia-endemic shrub *Magnolia sieboldii*[J]. *Annals of Botany*, 2021, 127(1): 75. DOI: [10.1093/aob/mcaa174](https://doi.org/10.1093/aob/mcaa174).
- [25] XING Y W, REE R H. Uplift-driven diversification in the Hengduan Mountains, a temperate biodiversity hotspot[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2017, 114(17): E3444. DOI: [10.1073/pnas.1616063114](https://doi.org/10.1073/pnas.1616063114).
- [26] YU H B, DEANE D C, SUI X H, et al. Testing multiple hypotheses for the high endemic plant diversity of the Tibetan Plateau[J]. *Global Ecology and Biogeography*, 2019, 28(2): 131. DOI: [10.1111/geb.12827](https://doi.org/10.1111/geb.12827).
- [27] 庄鸿飞, 张殷波, 王伟, 等. 基于最大熵模型的不同尺度物种分布概率优化热点分析: 以红色木莲为例[J]. *生物多样性*, 2018, 26(9): 931. DOI: [10.17520/biods.2018059](https://doi.org/10.17520/biods.2018059).
- [28] SHIELDS C A, BAILEY D A, DANABASOGLU G, et al. The low-resolution CCSM4[J]. *Journal of Climate*, 2012, 25: 3993. DOI: [10.1175/JCLI-D-11-00260.1](https://doi.org/10.1175/JCLI-D-11-00260.1).
- [29] YE J W, GUO X D, WANG S H, et al. Molecular evidence reveals a closer relationship between Japanese and mainland subtropical specimens of a widespread tree species, *Acer mono*[J]. *Biochemical Systematics and Ecology*, 2015, 60: 143. DOI: [10.1016/j.bse.2015.04.010](https://doi.org/10.1016/j.bse.2015.04.010).
- [30] QI X S, CHEN C, COMES H P, et al. Molecular data and ecological niche modelling reveal a highly dynamic evolutionary history of the East Asian Tertiary relict *Cercidiphyllum* (Cercidiphyllaceae)[J]. *New Phytologist*, 2012, 196(2): 617. DOI: [10.1111/j.1469-8137.2012.04242.x](https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2012.04242.x).
- [31] QI X S, YUAN N, COMES H P, et al. A strong 'filter' effect of the East China Sea land bridge for East Asia's temperate plant species: inferences from molecular phylogeography and ecological niche modelling of *Platycodon arguta* (Hydrangeaceae)[J]. *BMC Evolutionary Biology*, 2014, 14(1): 41. DOI: [10.1186/1471-2148-14-41](https://doi.org/10.1186/1471-2148-14-41).

责任编辑: 何承刚