

气候变化下栎枯萎病菌在中国的潜在适生区预测

闫子怡¹ 崔亚琴² 游崇娟^{1*}

(1. 北京林业大学林木有害生物防治北京市重点实验室, 北京 100083;

2. 山西省林业和草原科学研究院, 太原 030012)

摘要: 为降低未来气候变化下栎树枯萎病暴发的风险, 基于现有的栎枯萎病菌 *Bretziella fagacearum* 分布数据, 筛选影响其分布的关键环境变量, 利用优化后的 MaxEnt 模型预测当前气候条件和未来气候条件(低强迫情景 SSP126 和高强迫情景 SSP585)下其在中国的潜在适生区。结果显示, 最暖月最高温度、最干季度平均温度、年降水量、最干月降水量是影响栎枯萎病菌分布的关键环境变量; 优化后 MaxEnt 模型的受试者工作特征曲线下面积值高于 0.90, 表明该模型预测结果可靠。当前气候条件下栎枯萎病菌的适生区面积约为 1.39×10^6 km², 占中国陆地总面积的 14.48%, 高适生区主要分布在湖南省北部、浙江省中南部、湖北省东南部、江西省西部和新疆维吾尔自治区北部。未来气候条件(低强迫情景 SSP126 和高强迫情景 SSP585)下栎枯萎病菌适生区面积均呈增加趋势, 尤其高适生区的气候异常程度最高, 造成其面积增加。此外, 高适生区的质心均有由湖南省向北迁移的趋势。

关键词: 气候变化; 栎枯萎病菌; MaxEnt 模型; 适生区; 质心

Prediction of potential suitable distribution areas of oak wilt pathogen *Bretziella fagacearum* in China under climate change

Yan Ziyi¹ Cui Yaqin² You Chongjuan^{1*}

(1. Beijing Key Laboratory for Forest Pest Control, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China;

2. Forestry and Grassland Bureau of Shanxi Province, Taiyuan 030012, Shanxi Province, China)

Abstract: In order to reduce the risk of outbreak of oak wilt under climate change, based on the existing distribution data of fungal pathogen *Bretziella fagacearum*, the main bioclimate variables affecting its distribution were selected, and the potential suitable distribution areas of *B. fagacearum* in China under future climate conditions (SSP126 and SSP585) were predicted with optimized MaxEnt model. The results indicated that the maximum temperature of warmest month, mean temperature of driest quarter, annual precipitation, and precipitation of driest month were the main bioclimate variables affecting the distribution of *B. fagacearum*. The mean value of area under curve of the receiver operating characteristic was over than 0.90, and the model prediction results were reliable. Under current climate conditions, the suitable distribution area of *B. fagacearum* was about 1.39×10^6 km², accounting for 14.48% of the total area of China, and the highly suitable distribution areas were mainly in northern Hunan Province, central and southern Zhejiang Province, southeastern Hubei Province, western Jiangxi Province, and northern Xinjiang Uygur Autonomous Region. Under the future climate conditions (SSP126 and SSP585), the suitable distribution area of *B. fagacearum* would increase, in particular, the highly suitable areas, as the highest degree of climate anomaly occurs in high suitability areas. Furthermore, the centroid move-

基金项目: 国家重点研发计划(2021YFC2600400)

* 通信作者 (Author for correspondence), E-mail: chongjuan_you@126.com

收稿日期: 2023-09-06

ment track of *B. fagacearum* is within the scope of Hunan Province, and there is a trend of moving to the north.

Key words: climate change; *Bretziella fagacearum*; MaxEnt model; suitable distribution area; centroid

栎枯萎病是发生在栎树上的一种毁灭性病害 (Juzwik et al., 2011), 该病最早于 1942 年在威斯康星州被发现 (Juzwik et al., 2008), 现主要发生在美国中西部和东部地区 (Gearman & Blinnikov, 2019), 其病原菌是 *Bretziella fagacearum*, 隶属于子囊菌门小子囊菌目长喙壳科 (de Beer et al., 2017), 主要侵染栎属 *Quercus* sp. 植物, 其中猩红栎 *Quercus coccinea* 最易感病, 1 个月内可致树木死亡; 此外其还可侵染栗属 *Castanea* sp. 和柯属 *Lithocarpus* sp. 等植物 (Gearman & Blinnikov, 2019)。目前, 在我国未发现栎树枯萎病菌, 但其主要寄主栎属植物在我国分布广泛, 一旦感病, 病程发展迅速, 防治难度较大, 将造成重大经济损失, 因此我国将其列入《中华人民共和国进境植物检疫性有害生物名录》。气候变化对森林健康尤其森林病害的发生和扩散有重要影响 (Bosso et al., 2017)。一方面, 温度和湿度等气候变化直接影响病原菌的生长、繁殖、侵染和越冬; 另一方面, 气候变化间接影响寄主的树势和抗病性, 造成易感寄主和病害分布范围扩张或收缩 (Dukes et al., 2009; Kliejunas, 2011; Sturrock et al., 2011)。此外, 气候变化也会改变病原菌的进化及其与宿主的互作关系, 从而导致病原菌的分布范围发生变化, 促进病害在新地区传播, 进而提高病害暴发的风险 (Singh et al., 2023)。因此对气候变化下栎枯萎病菌在中国的适生区进行预测对于防控栎枯萎病有重要意义。

物种分布模型被广泛用于预测当前和未来气候条件下植物病原菌的潜在地理分布 (Bosso et al., 2017; Herpin-Saunier et al., 2022), 其中最大熵 (maximum entropy, MaxEnt) 模型是目前预测效果最好的生态模型之一 (卢林等, 2022)。根据物种的已知分布点数据和环境变量, 基于气候相似原理, MaxEnt 模型可精确地预测未来物种的潜在适生区。与其他生态位模型相比, MaxEnt 模型具有受样本数量影响小、运算速度快和模拟精度高等优点。Bosso et al. (2017) 基于 MaxEnt 模型预测了未来不同气候情景下松枯梢病菌 *Diplodia sapinea* 在意大利的分布和扩散趋势, 最湿季度和最干季度平均温、最湿季度降水量、降水季节性、最冷月最低温度、海拔和土地覆盖类型是影响其暴发的主要因素, 未来气候情景下其可能向意大利中部和南部的高海拔地

区扩散。孙红云等 (2020) 利用 MaxEnt 模型预测了当前和未来气候变化下苹果腐烂病菌 *Valsa mali* 在中国的适生区分布, 最冷月最低温度、最暖季平均温度和最冷季降水量是影响其分布的主要环境因子, 未来气候变化下其将逐渐向中国西北方向扩散。汤思琦等 (2023) 利用 MaxEnt 模型对当前和未来情景下栎树猝死病菌 *Phytophthora ramorum* 在中国潜在适生区进行了预测, 最冷季度降水量、最冷季度平均温、最干季平均温和年均降水量是影响其分布的主要环境变量, 在未来 3 种气候情景下, 该病菌的潜在适生区均有所增加, 而高适生区质心有由江西省向北移动的趋势。因此, 可采用 MaxEnt 模型对气候变化下栎枯萎病菌在中国的潜在适生区进行预测。

为降低未来气候变化下栎树枯萎病暴发的风险, 基于栎树枯萎病菌的现有分布数据, 筛选影响该病菌分布的主要环境因子, 利用优化的 MaxEnt 模型预测当前和未来气候情景下该病菌在中国的潜在适生区, 并预测未来气候情景下该病菌高适生区的动态变化及迁移路线, 以期对未来气候情景下林木病害的有效监测和管理提供参考依据。

1 材料与方法

1.1 材料

分布数据: 自全球生物多样性信息平台 (<http://www.GBIF.org>)、欧洲和地中海植物保护组织 (European and Mediterranean Plant Protection Organization, EPPO)、国际应用生物科学中心 (<http://www.cabi.org>) 等网站和公开发表文献中 (Meunier et al., 2019; Pedlar et al., 2020) 获取栎树枯萎病菌的地理分布数据。为降低采样偏差、避免过度拟合, 在 ArcGIS 10.7 软件中使用缓冲区模块对分布点数据进行筛选, 排除空间相关性较大的数据, 在 5 km×5 km 的格网中只保留 1 个分布点 (Anderson, 2012), 最终筛选得到 271 个有效分布点数据。

气候数据: 从世界气象数据库 Worldclim 2.1 (<http://www.worldclim.org/>) 下载 1970—2000 年世界气象数据作为当前气候数据, 从中选择与温度和降水等相关的 19 个气候因子作为环境变量, 分别为平均气温、月平均昼夜温差、昼夜温差和年温差比值、温度变化方差、最暖月最高温度、最冷月最低温度、

年温变化范围、最湿季度平均温度、最干季度平均温度、最暖季度平均温度、最冷季度平均温度、年降水量、最湿月降水量、最干月降水量、降水量变化方差、最湿季度降水量、最干季度降水量、最暖季度降水量、最冷季度降水量,空间分辨率为2.5 arc min。选择第6次国际耦合模式比较计划(coupled model intercomparison project phase 6, CMIP 6)提到的2种共享社会经济路径(shared socioeconomic pathways, SSP),即低强迫情景SSP126和高强迫情景SSP585(张丽霞等,2019;姜彤等,2020)作为未来气候数据。

软件和地图数据:MaxEnt 3.4.4软件从官网https://biodiversityinformatics.amnh.org/open_source/maxent/下载,ArcGIS 10.7软件由本实验室购买。中国地图从自然资源部标准地图服务系统下载。

1.2 方法

1.2.1 关键环境变量筛选及对栎树枯萎病菌的影响

各环境变量之间存在一定的相关性,这种共线性会导致模型出现过拟合现象,进而降低模型的预测精度(Phillips et al., 2006)。因此,建模前利用SPSS 25.0软件对19个环境变量进行相关性分析和主成分分析,剔除相关性系数绝对值 ≥ 0.80 且对模型贡献率较小的环境变量(塞依丁·海米提等,2018)。选择75%的分布点数据作为训练集,其余25%的分布点数据作为测试集。最大迭代次数为5 000次,重复迭代方式为Subsample,重复运算10次。绘制栎树枯萎病菌对筛选的关键环境变量的响应曲线,并选用刀切法评估筛选的关键环境变量对栎树枯萎病菌分布的重要程度。

1.2.2 MaxEnt模型优化和精度评价

利用R语言的ENMeval包对MaxEnt模型进行优化,主要对调控倍频和特征组合这2个参数进行优化(朱耿平等,2017)。调控倍频共设置8个值,分别为0.5、1.0、1.5、2.0、2.5、3.0、3.5和4.0,5种特征为线性(linear, L)、二次(quadratic, Q)、片段(hinge, H)、乘积(product, P)和阈值(threshold, T)(Velasco & González-Salazar, 2019),本研究设置6个特征组合,分别为L、LQ、LQP、QHP、LQHP和LQHPT。将上述48种参数组合进行测试,采用Akaike信息量准则修正(Akaike information criterion correction, AICc)值评估模型,以 $\Delta AICc$ 评估不同参数组合的复杂度和拟合度,最终选择 $\Delta AICc=0$ 时的调控倍频和特征组合参数组合为最佳模型参数(Muscarella et al., 2014)。

采用受试者工作特征(receiver operating charac-

teristic, ROC)曲线下面积(area under the curve, AUC)值对模型精度进行评价(Shcheglovitova & Anderson, 2013)。当 $0 < AUC \leq 0.6$ 时,预测结果失败;当 $0.6 < AUC \leq 0.8$ 时,预测结果一般;当 $0.8 < AUC \leq 0.9$ 时,预测结果较好;当 $0.9 < AUC \leq 1.0$ 时,预测结果非常好(Qiao et al., 2016)。

1.2.3 基于MaxEnt预测栎枯萎病菌在中国的适生区

利用1.2.2优化后的模型预测当前气候条件下及未来气候条件(低强迫情景SSP126和高强迫情景SSP585)下2041—2060年和2061—2080年栎树枯萎病菌在中国的适生区。利用ArcGIS 10.7软件中的空间分析工具reclass,采用自然间断点分级法根据最低存在阈值来划分适生区类型(Pearson et al., 2006),同时根据栅格数计算各适生区面积及比例。当 $0 \leq$ 最低存在阈值 ≤ 0.4 时为低适生区,当 $0.4 <$ 最低存在阈值 ≤ 0.6 时为中适生区,当 $0.6 <$ 最低存在阈值 ≤ 1.0 时为高适生区,当最低存在阈值 < 0 时为非适生区(Pearson et al., 2006)。

1.2.4 影响栎枯萎病菌适生区变化的主要环境变量

采用多元环境相似度面探究未来气候情景下引起栎树枯萎病菌适生区发生变化的主要环境变量。当未来特定期气候下环境变量与当前气候条件下环境变量的相似度 S (张林等,2022)为负值时,表明未来至少有1个环境变量的值超出当前气候条件下环境变量的范围;当 S 为正值时,代表未来特定期气候无异常(Elith et al., 2010)。

1.2.5 栎枯萎病菌在中国适生区的质心迁移趋势

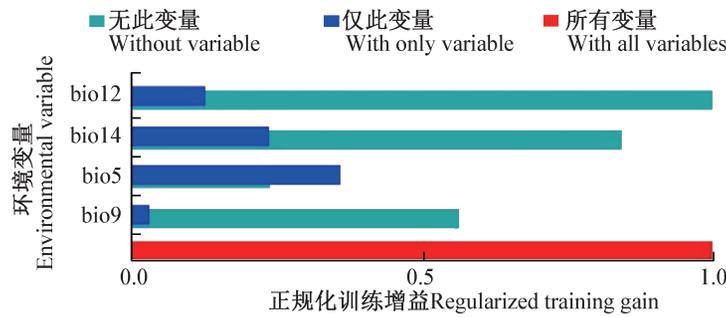
质心迁移分析前提假设栎枯萎病菌具备完全的迁移能力,且忽略栎枯萎病菌物种间的互作以及地理阻隔等因素(Lenoir et al., 2008)。采用质心迁移评估栎枯萎病菌在不同气候情景下的迁移趋势。利用ArcGIS 10.7软件中的分区几何统计工具计算当前气候条件及未来气候条件下栎枯萎病菌在中国的适生区的质心,并计算质心间的距离(Liang et al., 2018; Li et al., 2019)。

2 结果与分析

2.1 影响栎树枯萎病菌分布的关键环境变量

经Pearson相关性分析,最终筛选出4个影响栎枯萎病菌分布的关键环境变量,分别为最暖月最高温度、最干季度平均温度、年降水量和最干月降水量,其贡献率分别为8.4%、13.7%、11.3%和36.5%,贡献率累计达69.9%。在仅此变量项中,最暖月最高温度的正规化训练增益值最大,且在除此变量项

中,最暖月最高温度的正规化训练增益降低最多,表明最暖月最高温度是影响栎树枯萎病菌分布的主要因素(图1)。



bio5: 最暖月最高温度; bio9: 最干季度平均温度; bio12: 年降水量; bio14: 最干月降水量。 bio5: Max temperature of the warmest month; bio9: mean temperature of the driest quarter; bio12: annual precipitation; bio14: precipitation of driest month.

图1 影响栎树枯萎病菌分布的关键环境变量

Fig. 1 Main environmental variables affecting the distribution of *Bretziella fagacearum*

2.2 关键环境变量对栎树枯萎病菌分布概率的影响

栎树枯萎病菌的分布概率随4个关键环境变化的响应曲线均为单峰型(图2)。当最暖月最高温度为25.12~33.20℃时最适宜栎树枯萎病菌生存,当温度达到28.70℃时,该病菌的分布概率最高达66.5%(图2-A);当最干季度平均温度为-3.36~5.37℃时最利于栎枯萎病菌生存(图2-B);当年降水量为806.57~1 169.94 mm时最适宜栎枯萎病菌生存,当降水量低于300 mm或高于1 900 mm时非常不利于栎枯萎病菌生存(图2-C);当最干月降水量

为38.06~68.61 mm时最适宜栎枯萎病菌生存,当最干月降水量高于150 mm时,该病菌无法生存(图2-D)。

2.3 MaxEnt模型优化及精度评价

当调控倍频为1.0且特征组合为L时,ΔAICc的值为0,因此该参数组合的模型为最优模型(图3)。优化后的MaxEnt模型训练集的平均AUC值为0.985(图4),明显高于随机预测分布模型的平均AUC值(0.500),表明该模型预测结果非常好,可用于栎树枯萎病菌潜在适生区的预测。

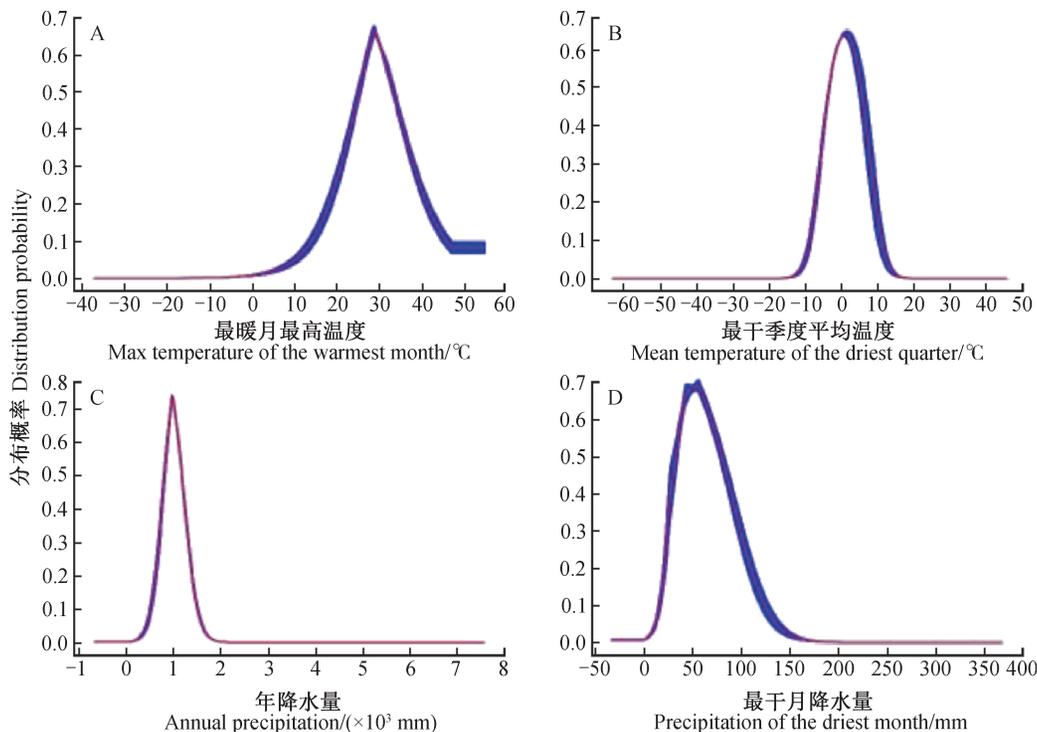


图2 栎树枯萎病菌分布概率对关键环境变量的响应曲线

Fig. 2 Response curves of main environmental variables affecting the distribution probability of *Bretziella fagacearum*

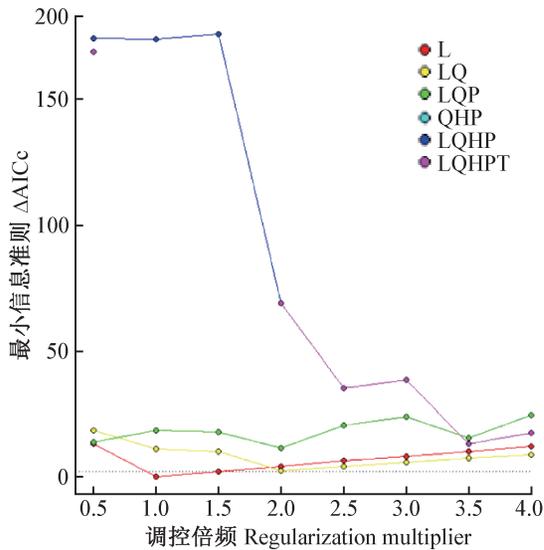


图3 MaxEnt模型中调控倍频和特征组合的参数优化
Fig. 3 Regularization multiplier and feature classes in the optimized MaxEnt model

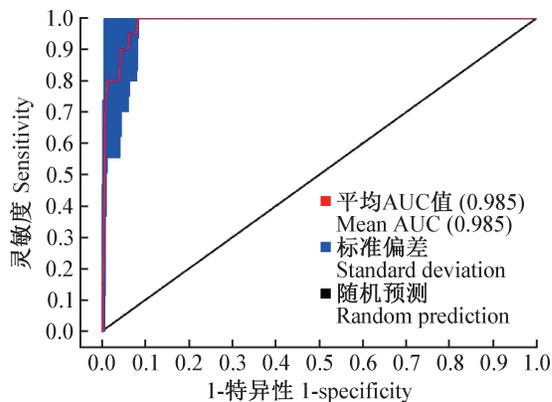


图4 优化后MaxEnt模型的AUC值
Fig. 4 AUC values of optimized MaxEnt model

2.4 栎树枯萎病菌在中国的适生区分布

2.4.1 当前气候条件下

在当前气候条件下,栎树枯萎病菌在中国的适生区面积为 $1.39 \times 10^6 \text{ km}^2$, 占中国陆地总面积的 14.48% (表 1), 主要集中在长江以南、西藏自治区 (简称西藏) 西部、新疆维吾尔自治区 (简称新疆) 和台湾省等 (图 5), 其中高适生区主要分布在湖南省北部、浙江省中部及南部、湖北省东南部、江西省西南和西北及新疆北部等地, 面积为 $2.49 \times 10^5 \text{ km}^2$, 占中国陆地总面积的 2.60% (表 1); 中适生区主要分布在广西壮族自治区 (简称广西) 东部、广东省大部分地区、福建省北部及贵州省东部等地, 面积有 $4.67 \times 10^5 \text{ km}^2$, 占中国陆地总面积的 4.87%; 低适生区主要分布在新疆北部、黑龙江省东部、贵州省中部、四川省东部及重庆市西部等地, 面积为 $6.74 \times 10^5 \text{ km}^2$, 占中国陆地总面积的 7.02%。栎树枯萎病菌在中国的

非适生区主要分布在西南、东北和华北地区 (图 5)。

2.4.2 未来气候条件下

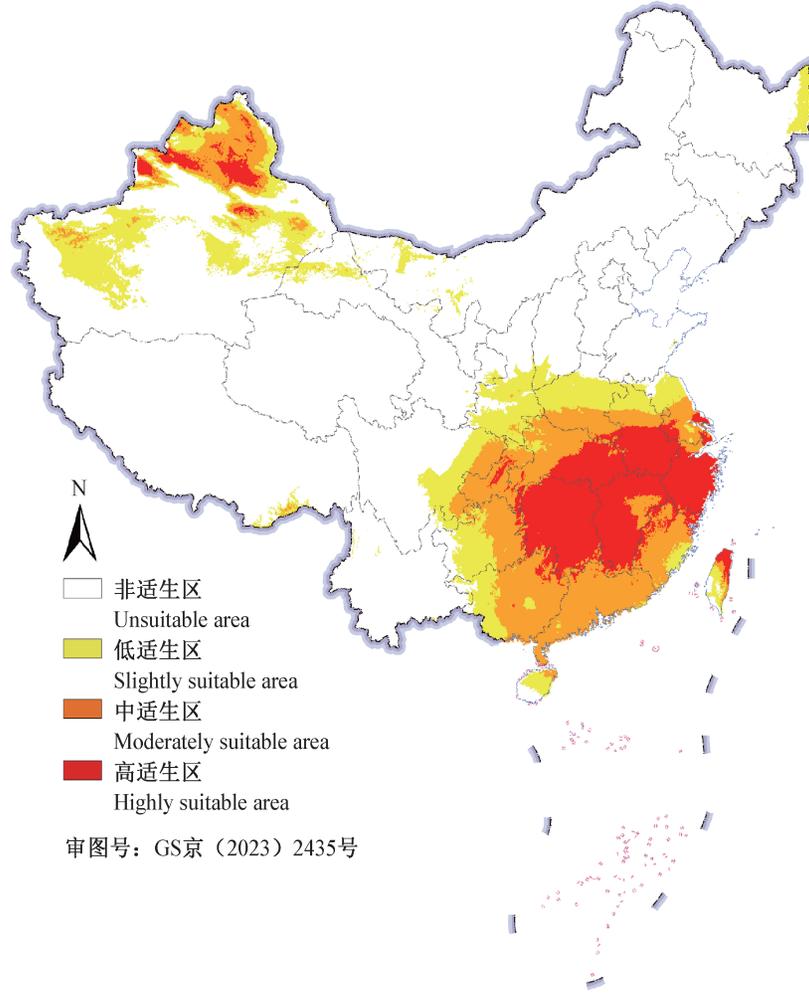
在未来气候低强迫情景 SSP126 和高强迫情景 SSP585 下, 栎树枯萎病菌在中国的适生区面积均呈增加的趋势, 其中高适生区面积增加最明显 (图 6~7)。在低强迫情景 SSP126 和高强迫情景 SSP585 下, 2041—2060 年栎树枯萎病菌在中国的适生区总面积分别为 $3.686 \times 10^6 \text{ km}^2$ 和 $4.122 \times 10^6 \text{ km}^2$, 分别占中国陆地总面积的 38.40% 和 42.93%; 2061—2080 年, 低强迫情景 SSP126 下适生区总面积为 $4.040 \times 10^6 \text{ km}^2$, 较 2041—2060 年呈增加趋势, 但高强迫情景 SSP585 下适生区总面积为 $3.965 \times 10^6 \text{ km}^2$, 较 2041—2060 年呈收缩趋势 (表 1)。

在未来气候低强迫情景 SSP126 下, 2041—2060 年和 2061—2080 年栎树枯萎病菌在中国的高适生区面积分别为 $1.261 \times 10^6 \text{ km}^2$ 和 $1.250 \times 10^6 \text{ km}^2$, 分别比当前气候条件下增加了 $10.12 \times 10^5 \text{ km}^2$ 和 $10.01 \times 10^5 \text{ km}^2$; 中适生区面积分别为 $1.057 \times 10^6 \text{ km}^2$ 和 $1.055 \times 10^6 \text{ km}^2$, 分别比当前气候条件下增加了 $5.90 \times 10^5 \text{ km}^2$ 和 $5.88 \times 10^5 \text{ km}^2$; 低适生区面积分别为 $1.368 \times 10^6 \text{ km}^2$ 和 $1.735 \times 10^6 \text{ km}^2$, 分别比当前气候条件下增加了 $6.94 \times 10^5 \text{ km}^2$ 和 $10.61 \times 10^5 \text{ km}^2$ (表 1)。在未来气候高强迫情景 SSP585 下, 2041—2060 年和 2061—2080 年栎树枯萎病菌在中国的高适生区面积分别为 $1.359 \times 10^6 \text{ km}^2$ 和 $1.339 \times 10^6 \text{ km}^2$, 分别比当前气候条件下增加了 $11.10 \times 10^5 \text{ km}^2$ 和 $10.90 \times 10^5 \text{ km}^2$, 也较 SSP126 情景下分别增加了 $0.98 \times 10^5 \text{ km}^2$ 和 $0.89 \times 10^5 \text{ km}^2$; 中适生区面积分别为 $1.087 \times 10^6 \text{ km}^2$ 和 $1.066 \times 10^6 \text{ km}^2$, 分别比当前气候条件下增加了 $6.20 \times 10^5 \text{ km}^2$ 和 $5.99 \times 10^5 \text{ km}^2$, 较 SSP126 情境下分别增加了 $0.30 \times 10^5 \text{ km}^2$ 和 $0.11 \times 10^5 \text{ km}^2$; 低适生区面积分别为 $1.675 \times 10^6 \text{ km}^2$ 和 $1.559 \times 10^6 \text{ km}^2$, 分别较当前气候条件下增加了 $10.01 \times 10^5 \text{ km}^2$ 和 $8.85 \times 10^5 \text{ km}^2$, 分别较 SSP126 情景下增加了 $3.07 \times 10^5 \text{ km}^2$ 和 减少了 $1.76 \times 10^5 \text{ km}^2$ (表 1)。

2.5 影响栎枯萎病菌适生区变化的主要环境变量

在未来气候条件下, 栎树枯萎病菌适生区的环境变量与当前气候条件下环境变量的相似性均为正值, 未出现超出当前气候条件下环境变量范围的气候因子。2041—2060 年和 2061—2080 年, 气候异常区主要出现在新疆南部、华南地区、华中及华东地区南部。其中高适生区增加区域的多元环境相似性介于 0~25 之间, 包括贵州省和广西等地; 中适生区增加区域的多元环境相似性介于 25~50 之间, 包括重庆市北部、安徽省南部和河南省南部等地; 低适生区

增加区域的多元环境相似度多数介于 50~75 之间，多元环境相似度介于 25~50 之间(图 8)。包括河北省南部、辽宁省和吉林省等地,其中山东省



审图号：GS京(2023)2435号

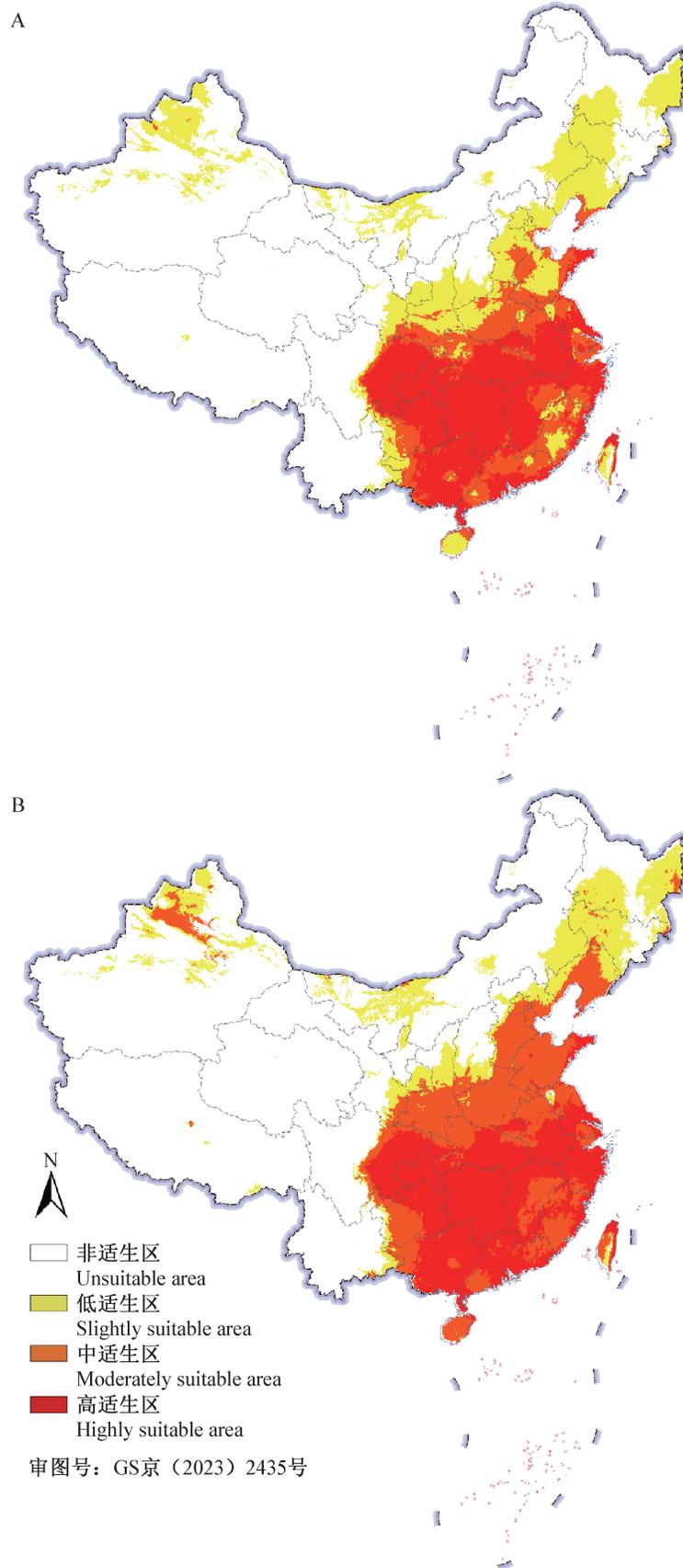
图 5 当前气候条件下栎树枯萎病菌在中国的潜在适生区

Fig. 5 Potential suitable areas of *Bretziella fagacearum* in China under current climate condition

表 1 当前和未来气候条件下栎树枯萎病菌在中国的潜在适生区面积

Table 1 Potential suitable areas of *Bretziella fagacearum* in China under current and future climate conditions

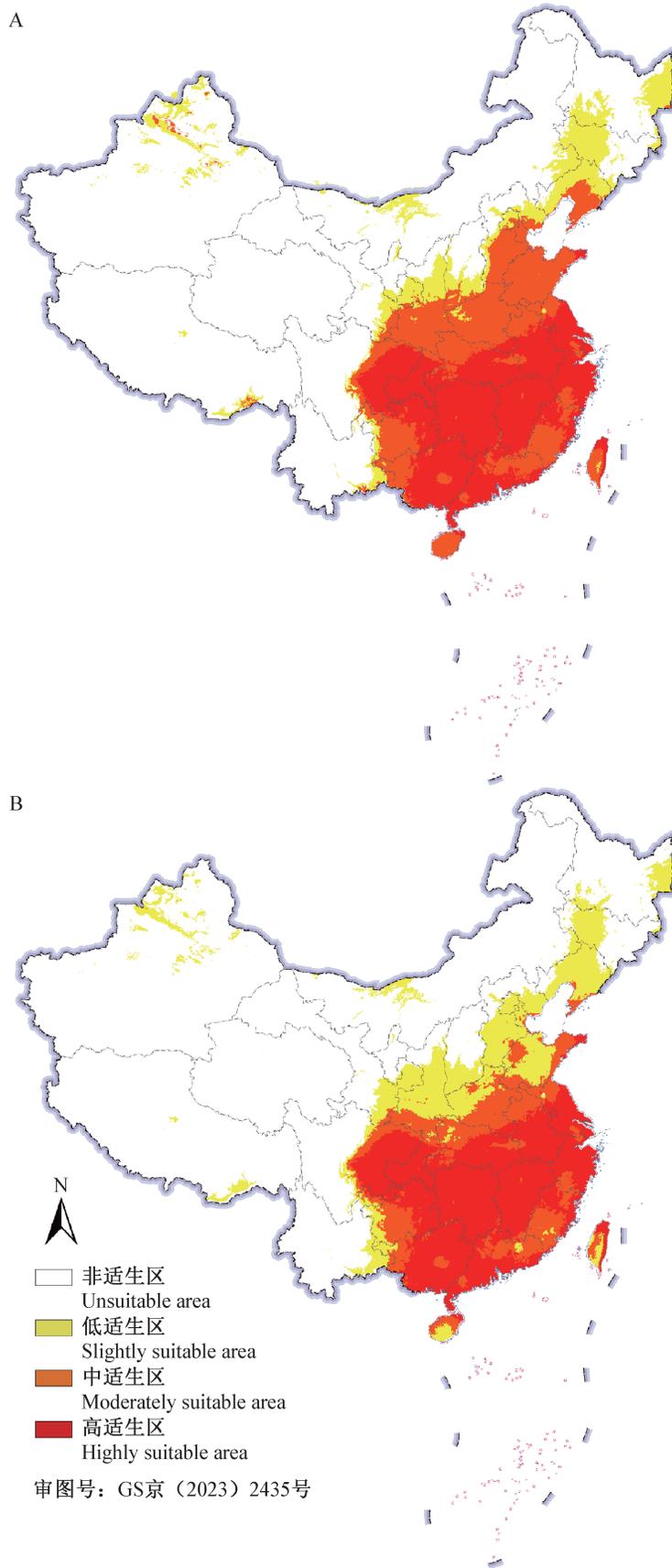
适生区 Suitable area	当前气候 条件下面积 Area under current climate condition/ ($\times 10^5 \text{ km}^2$)	低强迫情景 SSP126 下 Under low forcing scenario SSP126				高强迫情景 SSP585 下 Under high forcing scenario SSP585			
		2041—2060		2061—2080		2041—2060		2061—2080	
		面积 Area/ ($\times 10^5 \text{ km}^2$)	面积变化 Change area/ ($\times 10^5 \text{ km}^2$)	面积 Area/ ($\times 10^5 \text{ km}^2$)	面积变化 Change area/ ($\times 10^5 \text{ km}^2$)	面积 Area/ ($\times 10^5 \text{ km}^2$)	面积变化 Change area/ ($\times 10^5 \text{ km}^2$)	面积 Area/ ($\times 10^5 \text{ km}^2$)	面积变化 Change area/ ($\times 10^5 \text{ km}^2$)
高适生区 Highly suitable area	2.49	12.61	10.12	12.50	10.01	13.59	11.10	13.39	10.90
中适生区 Moderately suitable area	4.67	10.57	5.90	10.55	5.88	10.87	6.20	10.66	5.99
低适生区 Slightly suitable area	6.74	13.68	6.94	17.35	10.61	16.75	10.01	15.59	8.85
总面积 Total area	13.90	36.86	22.96	40.40	26.50	41.22	27.32	39.65	25.75



A: 低强迫情景 SSP126; B: 高强迫情景 SSP585。 A: Low forcing scenario SSP126; B: high forcing scenario SSP585.

图6 未来气候条件下 2041—2060 年栎树枯萎病菌在中国的潜在适生区

Fig. 6 Potential suitable areas of *Bretziella fagacearum* in China during 2041—2060 under future climate condition



A: 低强迫情景 SSP126; B: 高强迫情景 SSP585。 A: Low forcing scenario SSP126; B: high forcing scenario SSP585.

图7 未来气候条件下 2061—2080 年栎树枯萎病菌在中国的潜在适生区

Fig. 7 Potential suitable areas of *Bretziella fagacearum* in China during 2061—2080 under future climate condition

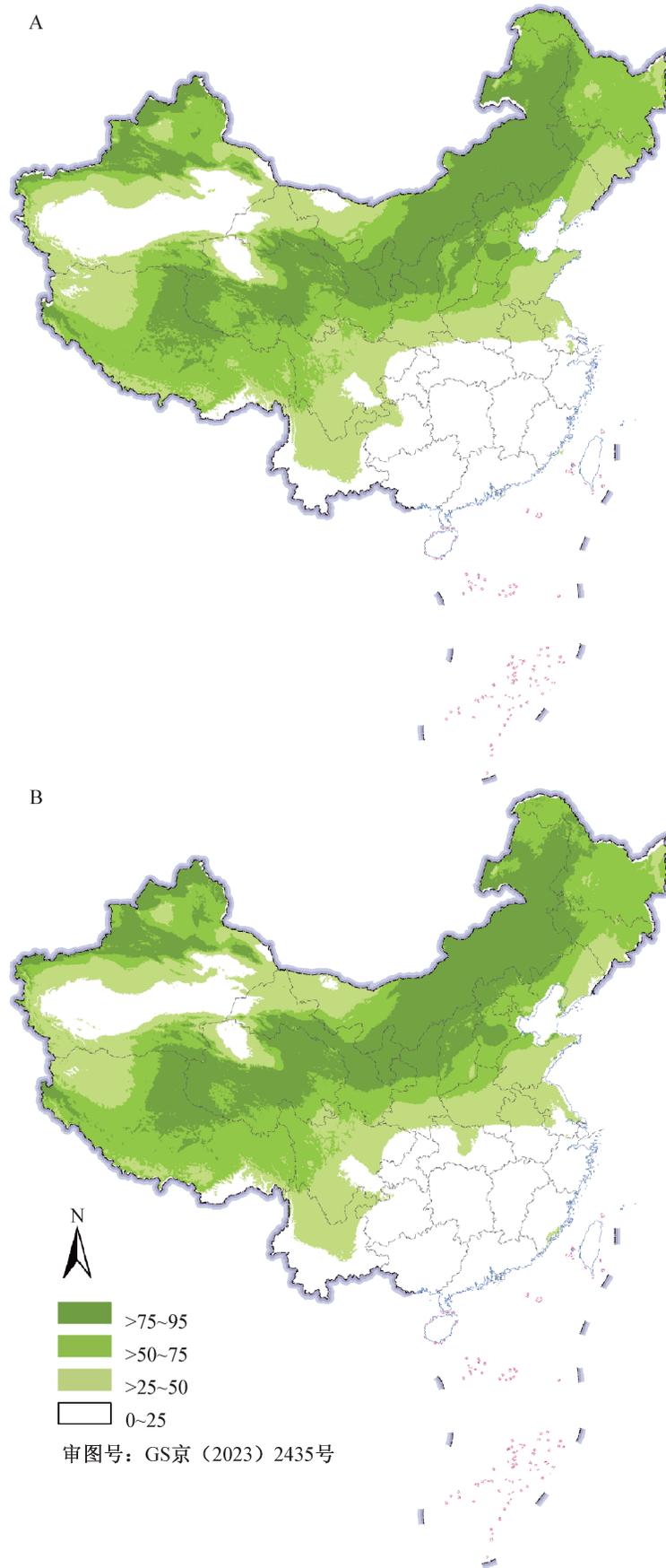


图8 2041—2060年(A)和2061—2080年(B)栎树枯萎病菌在中国的多元环境相似度面

Fig. 8 Multivariate environmental similarity surface of *Bretziella fagacearum* during 2041—2060 (A) and 2061—2080 (B)

2.6 栎枯萎病菌在中国适生区的质心迁移趋势

当前气候条件下栎枯萎病菌在中国的高适生区的质心位于湖南省长沙市乔口镇(112.7° E, 28.5° N)。在未来气候低强迫情景 SSP126 下, 2041—2060 年其质心向西南方向迁移, 迁移至湖南省益阳市赫山区(112.4° E, 28.3° N), 迁移距离为 36.82 km; 到 2061—2080 年其质心向东北方向迁移, 迁移至湖南省岳阳市君山区(112.8° E, 29.5° N), 迁移距离为 138.3 km。而在未来气候高强迫情景 SSP585 下, 2041—2060 年栎枯萎病菌在中国的高适生区的质心向西南方向迁移, 迁移至湖南省长沙市宁乡市(112.5° E, 28.1° N), 迁移距离为 48.6 km; 到 2061—2080 年, 其质心向西北方向迁移, 迁移至湖北省荆州市公安县(112.0° E, 30.1° N), 迁移距离为 207.6 km。

3 讨论

本研究利用优化后的 MaxEnt 模型预测了当前和未来气候条件下栎枯萎病菌在中国的潜在适生区, 并最终筛选出最暖月最高温度等 4 个影响栎枯萎病菌分布的关键环境变量。叶建仁和贺伟(2011) 研究表明栎枯萎病菌分生孢子的最适萌发温度是 25~32 °C, 其菌丝生长的最适温度范围为 16~28 °C, 最适温度为 24 °C, 与本研究中最暖月最高温度响应曲线的结果吻合。当最暖月最高温度为 25.12~33.20 °C、最干季度平均温度为 -3.36~5.37 °C、年降水量为 806.57~1169.94 mm 以及最干月降水量为 38.06~68.61 mm 时最适宜栎枯萎病菌生长。我国满足此条件的气候类型是亚热带季风气候区, 而栎枯萎病菌的适生区也主要集中在华南、华中和华东地区。因此, 栎枯萎病菌的生物学特性与模型预测的潜在适生区的气候条件吻合。

本研究预测结果显示, 未来气候条件下栎枯萎病菌将向北进一步扩散, 较当前气候条件下潜在适生区面积有所增加, 该结果与气候变化下多种林木病害的扩散趋势相同(Bosso et al., 2017; Hesenauer et al., 2020; Herpin-Saunier et al., 2022)。Herpin-Saunier et al. (2022) 认为温度和湿度(降水)是影响病害发生和扩散的最重要的气象因素, 直接影响病原菌的生长、繁殖、侵染和越冬。当气候变化时, 温度和降水的变化将随着海拔升高呈现出梯度变化(王国峥等, 2020)。因此, 当低海拔的生态环境遭受破坏后, 病原菌便随气流等向寒冷湿润的高海拔或高纬度地区传播和扩散。本研究的多元环境相似度面结果显示, 在未来气候 2 个情景下气候波动

较大区域出现在该病害高适生区的华南地区、华中及华东地区南部等, 说明影响栎枯萎病菌的几个重要气候因子在未来时段表现出较明显的变化, 从而造成栎枯萎病菌的高适生区面积明显增加(Linnakoski et al., 2019)。此外, 吴健等(2023)认为, 在未来气候低强迫情景 SSP126 下, 长江流域地区的温度和降水变化会出现持续且不稳定增加的现象, 随后会随时间推移而趋于稳定; 而在未来气候高强迫情景 SSP585 下, 随时间推移, 温度和降水的变化速度将加快, 且波动加剧, 这些结论也很好解释了高强迫情景下栎枯萎病的中、高适生区(长江流域地区)面积出现扩张的趋势。

目前在中国未发现栎枯萎病, 但其主要寄主栎属植物等在中国分布广泛。孙淑霞(2021) 调查结果显示, 栎属植物主要集中分布在中国西南部山区, 其中横断山脉到秦岭山脉、大巴山脉等地区为其分布的热点区域; 与本研究预测的栎枯萎病菌适生区范围相符。在寄主和病原菌的中、高适生区的重叠区域, 应加强防控该病菌的传入, 严防栎枯萎病暴发。此外, 预测结果中新疆北部为栎枯萎病菌的高适生区, 但该地区的地理环境并不适宜栎属植物生长, 因此栎枯萎病暴发的可能性较低。孙淑霞(2021) 认为全球气候变暖将造成中国栎属物种的潜在分布区逐渐扩大, 未来栎属植物将出现向北集中的趋势, 且按纬度方向迁移的作用大于海拔迁移作用, 与本研究预测的栎枯萎病菌高适生区将向北迁移扩散的结果一致(Sturrock et al., 2011)。因此, 根据栎属植物的未来迁移路线以及病原菌适生区的变化, 在四川省东南部、重庆市南部、山西省南部、湖北省西南部、浙江省中南部、安徽省和湖南省北部等地区的山区应重点防控栎枯萎病菌的传入和病害的暴发。

除气候因子外, 海拔、植被类型和土壤覆盖度等环境因子也会对病害的发生和扩散产生影响。因此, 在对病菌的潜在适生区进行预测时, 还需考虑上述环境因素。Gearman & Blinnikov (2019) 利用 MaxEnt 模型预测了栎枯萎病在美国明尼苏达州的潜在分布区, 认为土壤覆盖度和土壤类型是影响其分布的主要地形变量。此外, 栎枯萎病菌可通过媒介昆虫, 如露尾甲 *Carpophilus* sp. 和小蠹虫 *Pseudopityophthorus* sp. 等进行传播, 因此, 传病昆虫和寄主植物的分布在一定程度上也会影响栎枯萎病菌的潜在分布区变化, 但传病昆虫、病原菌与寄主三者之间的互作关系难以用模型模拟, 这可能使适生区的预测结果有一定偏差。下一步需综合考虑

气象变量、地形数据、土壤覆盖数据、土壤类型、人口密度和寄主分布等因素,筛选能直接反映物种分布情况的关键变量,使预测结果更准确。

参 考 文 献 (References)

- Anderson RP. 2012. Harnessing the world's biodiversity data: promise and peril in ecological niche modeling of species distributions. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1260(1): 66–80
- Bosso L, Luchi N, Maresi G, Cristinzio G, Smeraldo S, Russo D. 2017. Predicting Current and future disease outbreaks of *Diplodia sapinea* shoot blight in Italy: species distribution models as a tool for forest management planning. *Forest Ecology and Management*, 400: 655–664
- de Beer ZW, Marinowicz S, Duong TA, Wingfield MJ. 2017. *Bretziella*, a new genus to accommodate the oak wilt fungus, *Ceratocystis fagacearum* (Microascales, Ascomycota). *MycKeys*, 27: 1–19
- Dukes JS, Pontius J, Orwig D, Garnas JR, Rodgers VL, Brazee N, Cooke B, Theoharides KA, Stange EE, Harrington R, et al. 2009. Responses of insect pests, pathogens, and invasive plant species to climate change in the forests of northeastern North America: what can we predict? *Canadian Journal of Forest Research*, 39(2): 231–248
- Elith J, Kearney M, Phillips S. 2010. The art of modelling range-shifting species. *Methods in Ecology and Evolution*, 1(4): 330–342
- Gearman M, Blinnikov MS. 2019. Mapping the potential distribution of oak wilt (*Bretziella fagacearum*) in East Central and Southeast Minnesota using MaxEnt. *Journal of Forestry*, 117(6): 579–591
- Herpin-Saunier NYH, Sambaraju KR, Yin X, Feau N, Zeglen S, Rito-kova G, Omdal D, Côté C, Hamelin RC. 2022. Genetic lineage distribution modeling to predict epidemics of a conifer disease. *Frontiers in Forests and Global Change*, 4: 756678
- Hessenauer P, Fijarczyk A, Martin H, Prunier J, Charron G, Chapuis J, Bernier L, Tanguay P, Hamelin RC, Landry CR. 2020. Hybridization and introgression drive genome evolution of Dutch elm disease pathogens. *Nature Ecology & Evolution*, 4(4): 626–638
- Jiang T, Lü YR, Huang JL, Wang YJ, Su BD, Tao H. 2020. New scenarios of CMIP6 model (SSP-RCP) and its application in the Huaihe River Basin. *Advances in Meteorological Science and Technology*, 10(5): 102–109 (in Chinese) [姜彤, 吕嫣冉, 黄金龙, 王艳君, 苏布达, 陶辉. 2020. CMIP6 模式新情景(SSP-RCP)概述及其在淮河流域的应用. *气象科技进展*, 10(5): 102–109]
- Juzwik J, Appel DN, MacDonald WL, Burks S. 2011. Challenges and successes in managing oak wilt in the United States. *Plant Disease*, 95(8): 888–900
- Juzwik J, Harrington TC, MacDonald WL, Appel DN. 2008. The origin of *Ceratocystis fagacearum*, the oak wilt fungus. *Annual Review of Phytopathology*, 46: 13–26
- Kliejunas JT. 2011. A risk assessment of climate change and the impact of forest diseases on forest ecosystems in the western United States and Canada. Albany, CA: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Pacific Southwest Research Station
- Lenoir J, Gégout JC, Marquet PA, de Ruffray P, Brisse H. 2008. A significant upward shift in plant species optimum elevation during the 20th century. *Science*, 320(5884): 1768–1771
- Li JY, Chang H, Liu T, Zhang C. 2019. The potential geographical distribution of *Haloxylon* across Central Asia under climate change in the 21st century. *Agricultural and Forest Meteorology*, 275: 243–254
- Liang QL, Xu XT, Mao KS, Wang MC, Wang K, Xi ZX, Liu JQ. 2018. Shifts in plant distributions in response to climate warming in a biodiversity hotspot, the Hengduan Mountains. *Journal of Biogeography*, 45: 1334–1344
- Linnakoski R, Kasanen R, Dounavi A, Forbes KM. 2019. Editorial: forest health under climate change: effects on tree resilience, and pest and pathogen dynamics. *Frontiers in Plant Science*, 10: 1157
- Lu L, Zhang ZW, Lin MY, Zhao ZY, Xiao NW, Wang Q. 2022. Prediction of the potential habitats of terrestrial firefly *Pyrocoelia pectoralis* in Beijing based on MaxEnt model. *Journal of Plant Protection*, 49(4): 1217–1224 (in Chinese) [卢林, 张志伟, 林美英, 赵梓伊, 肖能文, 王琦. 2022. 基于 MaxEnt 模型预测胸窗萤在北京市的潜在适生区. *植物保护学报*, 49(4): 1217–1224]
- Meunier J, Bronson DR, Scanlon K, Gray RH. 2019. Effects of oak wilt (*Bretziella fagacearum*) on post harvest *Quercus* regeneration. *Forest Ecology and Management*, 432: 575–581
- Muscarella R, Galante PJ, Soley-Guardia M, Boria RA, Kass J, Uriarte M, Anderson R. 2014. ENMeval: an R package for conducting spatially independent evaluations and estimating optimal model complexity for MaxEnt ecological niche models. *Methods in Ecology Evolution*, 5(11): 1198–1205
- Pearson RG, Raxworthy CJ, Nakamura M, Townsend Peterson A. 2006. ORIGINAL ARTICLE: predicting species distributions from small numbers of occurrence records, a test case using cryptic geckos in Madagascar: predicting species distributions with low sample sizes. *Journal of Biogeography*, 34(1): 102–117
- Pedlar JH, McKenney DW, Hope E, Reed S, Sweeney J. 2020. Assessing the climate suitability and potential economic impacts of oak wilt in Canada. *Scientific Reports*, 10: 19391
- Phillips SJ, Anderson RP, Schapire RE. 2006. Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling*, 190(3/4): 231–259
- Qiao HJ, Peterson AT, Campbell LP, Soberón J, Ji LQ, Escobar LE. 2016. NicheA: creating virtual species and ecological niches in multivariate environmental scenarios. *Ecography*, 39(8): 805–813
- Sayit H, Nurbay A, Li XP, Shao H, Arman J, Ateng GL. 2018. Effects of climate change and human activities on the distribution pattern of *Calligonum mongolicum* Turcz. *Arid Zone Research*, 35(6): 1450–1458 (in Chinese) [塞依丁·海米提, 努尔巴依·阿布都沙力克, 李雪萍, 邵华, 阿尔曼·解思斯, 阿腾古丽. 2018. 气

- 候变化及人类活动对蒙古沙拐枣分布格局的影响. 干旱区研究, 35(6): 1450–1458]
- Shcheglovitova M, Anderson RP. 2013. Estimating optimal complexity for ecological niche models: a Jackknife approach for species with small sample sizes. *Ecological Modelling*, 269: 9–17
- Singh BK, Delgado-Baquerizo M, Egidi E, Guirado E, Leach JE, Liu HW, Trivedi P. 2023. Climate change impacts on plant pathogens, food security and paths forward. *Nature Reviews Microbiology*, 21(10): 640–656
- Sturrock RN, Frankel SJ, Brown AV, Hennon PE, Kliejunas JT, Lewis KJ, Worrall JJ, Woods AJ. 2011. Climate change and forest diseases. *Plant Pathology*, 60(1): 133–149
- Sun HY, Xu LS, Feng H, Wang CL, Huang LL. 2020. Prediction for potential geographic distribution of *Valsa mali* in China based on MaxEnt model. *Acta Agriculturae Boreali-Occidentalis Sinica*, 29(3): 461–466 (in Chinese) [孙红云, 徐亮胜, 冯浩, 王程利, 黄丽丽. 2020. 基于 MaxEnt 模型预测苹果树腐烂病在中国的潜在地理分布. 西北农业学报, 29(3): 461–466]
- Sun SX. 2021. The effect of climate change on the potential distribution pattern of oaks (*Quercus* L.) and its richness in China. PhD thesis. Jinan: Shandong University (in Chinese) [孙淑霞. 2021. 气候变化下中国栎属物种及其丰富度潜在分布格局模拟预测研究. 博士学位论文. 济南: 山东大学]
- Tang SQ, Wu Y, Liang DD, Guo K. 2023. Prediction of the potential ecological distribution of *Phytophthora ramorum* in China under future climate change. *Acta Ecologica Sinica*, 43(1): 388–397 (in Chinese) [汤思琦, 武扬, 梁定东, 郭恺. 2023. 未来气候变化下栎树猝死病菌在中国的适生性分析. 生态学报, 43(1): 388–397]
- Velasco JA, González-Salazar C. 2019. Akaike information criterion should not be a “test” of geographical prediction accuracy in ecological niche modelling. *Ecological Informatics*, 51: 25–32
- Wang GZ, Geng QF, Xiao MY, Zhang MY, Zhang YY, Wang ZS. 2020. Predicting *Pseudolarix amabilis* potential habitat based on four niche models. *Acta Ecologica Sinica*, 40(17): 6096–6104 (in Chinese) [王国峥, 耿其芳, 肖孟阳, 张孟源, 张云燕, 王中生. 2020. 基于 4 种生态位模型的金钱松潜在适生区预测. 生态学报, 40(17): 6096–6104]
- Wu J, Xia J, Zeng SD, Liu X, Fan D. 2023. Evaluation of the performance of CMIP6 models and future changes over the Yangtze River Basin. *Resources and Environment in the Yangtze Basin*, 32(1): 137–150 (in Chinese) [吴健, 夏军, 曾思栋, 刘欣, 樊迪. 2023. CMIP6 全球气候模式对长江流域气候变化的模拟评估与未来预估. 长江流域资源与环境, 32(1): 137–150]
- Ye JR, He W. 2011. *Forest pathology*. 3rd edition. Beijing: China Forestry Publishing House, pp. 258–259 (in Chinese) [叶建仁, 贺伟. 2011. 林木病理学. 3 版. 北京: 中国林业出版社, pp. 258–259]
- Zhang L, Zhang YL, Ma SM, Zhang D, He LY. 2022. Distribution pattern and driving mechanisms of the sand plant *Leymus racemosus* in the Junggar Basin. *Arid Zone Research*, 39(3): 863–871 (in Chinese) [张林, 张云玲, 马松梅, 张丹, 贺凌云. 2022. 准噶尔盆地大赖草分布格局及关键因子分析. 干旱区研究, 39(3): 863–871]
- Zhang LX, Chen XL, Xin XG. 2019. Short commentary on CMIP6 scenario model intercomparison project (ScenarioMIP). *Climate Change Research*, 15(5): 519–525 (in Chinese) [张丽霞, 陈晓龙, 辛晓歌. 2019. CMIP6 情景模式比较计划(ScenarioMIP)概况与评述. 气候变化研究进展, 15(5): 519–525]
- Zhu GP, Fan JY, Wang ML, Chen M, Qiao HJ. 2017. The importance of the shape of receiver operating characteristic (ROC) curve in ecological niche model evaluation: case study of *Hlyphantria cunea*. *Journal of Biosafety*, 26(3): 184–190 (in Chinese) [朱耿平, 范靖宇, 王梦琳, 陈敏, 乔慧捷. 2017. ROC 曲线形状在生态位模型评价中的重要性: 以美国白蛾为例. 生物安全学报, 26(3): 184–190]

(责任编辑: 张俊芳)