

研究報告**應用棲地空間自相關性推測稀有蘭科植物的潛在分布**徐嘉君^{1,2)}**摘 要**

本研究針對棲地環境有特殊需求的稀有物種，提出新的空間分析方法來預估其可能的分布區域及影響其分布的環境條件，以空間分析軟體演算20個獨立環境圖層的空間自相關性，並採用8種在台灣記錄位點低於5點的稀有蘭科植物，將物種分布點與空間自相關顯著區域相疊合，以推測其可能的分布範圍，並探討其分布狹隘成因。模式顯示某些蘭科物種侷限於空間自相關性較高的區域，推測其侷限分布可能是因為對棲地有特殊需求，而那些分布在空間自相關性不高區域的物種，其稀有成因很可能是因為人為開發，導致棲地破碎而侷限其族群數量。研究結果也顯示，採用空間自相關性模式的分析，有助於解釋在台灣島上的某些區域，特有種比例較高的現象；針對棲地需求特殊的物種，本研究預測的可能分布範圍頗具參考價值，且能指出物種生存所需的關鍵性棲地條件。有趣的是，研究結果顯示區域環境隔離程度，與物種豐富度，呈現負相關的趨勢，值得進一步加以研究。

關鍵詞：物種分布模式、空間自相關性、蘭科植物、稀有性、特有種。

徐嘉君。2015。應用棲地空間自相關性推測稀有蘭科植物的潛在分布。台灣林業科學30(2):97-107。

¹⁾ 林業試驗所森林保護組，10066台北市中正區南海路53號 Division of Forest Protection, Taiwan Forestry Research Institute, 53 Nan-Hai Rd., Taipei, 10066 Taiwan.

²⁾ 通訊作者 Corresponding author, e-mail:ecogarden@gmail.com

2014年9月送審 2015年5月通過 Received September 2014, Accepted May 2015.

Research paper

Using Spatially Autocorrelated Environmental Conditions in Habitats to Project Potential Distributions of Rare Orchids

Rebecca C.-C. Hsu^{1,2)}

【 Summary 】

A novel approach of calculating the spatial autocorrelations of 20 independent environmental factors was applied to project potential distributions of 8 rare orchid species (with fewer than 5 occurrences). The occurrences of these orchids were overlaid on environmental layers with significant spatial autocorrelations to identify possible areas of distribution and relevant environmental factors. Results showed that some species' distributions located in regions with high spatial autocorrelations, suggesting unique habitat requirements. In contrast, several species' occurrences scattered over areas with low spatial autocorrelations, and their rarity was possibly due to anthropogenic disturbance, fragmentation, or geological history. The spatial analysis developed here indeed provided applicable information for rare species distributions which is difficult to project using typical species distribution models. The results also showed that spatially autocorrelated habitat conditions seemed to be positively related to endemism but negatively related to species richness.

Key words: endemic species, orchid, Rarity, spatial autocorrelation, species distribution model (SDM).

Hsu RCC. 2015. Using spatially autocorrelated environmental conditions in habitats to project potential distributions of rare orchids. *Taiwan J For Sci* 30(2):97-107.

緒言

科學家常投注大量的資源針對稀有物種進行研究，其原因不僅是因為許多稀有物種具有引人注目的特質，稀有物種的成因與分布區域、出現頻率與區域族群大小，不但反映了該族群的生態條件與歷史因素，也往往具有生態學上的深厚意義，值得進一步加以探討。Jesús (1998)在其探討植物稀有性(rarity)型式的研究中，提出一些判別稀有植物的準則，包含分布的地理區域不大於5000 km²、出現頻率每km²小於50，以及區域族群的分布範圍在500 m²以內。只要符合以上3項條件之一，我們就可以認定該植物具有某種程度的稀有性，而符合上述3個條件的物種，則毫無疑問可認定為稀有植物了，通常這類的物種分布侷限在某些特殊環境

條件的棲地，而且有極大部分是特有種，換而言之，稀有物種與稀有棲地環境，常常是相依相存的，例如生長在高山裸岩的植物(chasmo-phyte)，其需求的極端棲地環境是稀少而破碎的，而空間的隔離也阻礙了族群之間的基因交流與傳播，因此常形成區域性的特有種，這些特殊棲地常與周遭環境顯著不同，有些甚至是冰河時期的避難所(refugia) (Ohlemüller et al. 2008)。

稀有物種傾向於分布在環境條件與周遭地區顯著不同的地區(Ohlemüller et al. 2008)，這是由於小區域環境條件的異質性(heterogeneity) (Lawrence Lodge et al. 2007)，其隔離作用會促進物種的適應和分化，維繫小族群的生存(Jetz

and Rahbek 2002), 這些關鍵著稀有物種分布的環境條件, 往往會隨著距離增加而衰減, 除此之外, 傳播距離也會限制物種的分布範圍, 這種生物(biotic)及非生物(abiotic)因子隨著空間距離增加而遞減的生態現象稱之為空間自相關(spatial autocorrelation, SAc), 研究者可觀察到諸如族群密度或環境因子, 在廣域的地理區域中顯現出空間同步(spatial synchrony)現象, 換而言之, 距離越近的區域, 即呈現越高的相似性(Dormann et al. 2007, Sojininen et al. 2007)。研究者會發現其測量的某些變數, 測值之間的相關性會被距離所影響, 目前最為人廣泛使用空間自相關性檢測法是Mantel's test (Fortin and Payette 2002), 其原理是比較各測點之間的距離及相似度(similarity)之間的關係(Koenig 1999)。

近年來, 物種分布預測被大量應用在評估氣候變遷的對物種衝擊、以及物種入侵的風險(Steiner et al. 2008, Hsu et al. 2012)。推估物種的分布, 尤其是針對稀有物種, 在保育學上、生物地理學、生態學研究上的應用至為重要, 這些稀有物種在面臨氣候變遷、棲地環境改變或外來種入侵的情況下, 往往具有更高的滅絕風險(Ohlemüller et al. 2008, Hsu et al. 2012), 然而稀有物種在過往生態調查資料庫裡的紀錄尤為缺乏, 也因此採用傳統物種分布模式(species distribution model)方法來推估稀有物種的分布常常十分困難(Williams et al. 2009, Lomba et al. 2010)。研究也顯示SAc的存在可能會影響物種分布模式的表現, 因為大部分的統計分析方法, 皆假設取樣之間是彼此獨立的。然而, 亦有研究者提出引入SAc的原理, 以改善物種分布模式的表現(Legendre 1993, Dormann 2007), 並將SAc應用在預測物種的出現與否(presence/ absence) (Lawrence Lodge et al. 2007)。在某些人跡罕至區域、缺乏廣泛的田野調查資料情下, 少數研究者曾利用棲地環境的相似度, 來推測稀有物種可能的分布範圍(de Siqueira et al. 2009, Remm et al. 2009), 並在之後的田野調查中證實新的分布紀錄, 顯示使用SAc的推論稀有物種分布區域的可行性。

本研究將針對8種台灣原生稀有蘭科植物, 收集分布資料, 這些蘭花由於分布點過少而不適用物種分布模式來推估分布範圍, 故將應用SAc的原理, 發展新的建模技術, 探討本方法用以推測稀有物種分布地理區域的可行性, 並討論這些稀有物種的分布模式可能的成因, 及與環境因子之間的相關性。

材料與方法

一、目標物種分布資料之收集

本研究根據世界自然保育聯盟(International Union for Conservation of Nature, IUCN)所公布的稀有及瀕危植物等級評估基準及地區指引(IUCN 2008), 參考國內專家學者編纂的「台灣植物紅皮書」(Wang et al. 2012), 以及筆者的野外調查經驗, 選定8種台灣原生稀有蘭科植物, 分別為: 紅心豆蘭(*Bulbophyllum rubrolabellum*)、香莎草蘭(*Cymbidium cochleare*)、奇萊喜普鞋蘭(*Cypripedium macranthum*)、寶島喜普鞋蘭(*C. segawai*)、細莖石斛(*Dendrobium leptocladum*)、大葉絨蘭(*Eria javanica*)、木斛(*Flickingeria comata*)以及南投斑葉蘭(*Goodyera nantoensis*)。其次收集此8種稀有蘭花的分布位點, 本研究訪查各大標本館的採集位點、文獻紀錄和植物學家的個人觀察記錄, 建立物種分布資料共27筆(Table 1), 其分布情形如Fig. 1所示, 所有的採集紀錄均統一以台灣二度分帶(TM97)進行標定。

二、台灣環境圖層之建置及相關性分析

為進行環境圖層的SAc分析, 本研究先進行環境圖層的收集與分析, 以GIS軟體分析並建置台灣環境圖層, 內容包含生態氣候、地形以及植被類型及, 收集的原始資料圖層及分析處理方法詳述如下:

(一) 氣候圖層: 逐月溫度及雨量資料(平均自1900~1990), 乃由中央氣象局出版的台灣地區氣候圖集數化資料取得, 由空間生態研究室根據1900年開始收集的7個主要測站、1951年以後收集的25個主要氣

Table 1. The 8 orchid species analyzed in this study

species	TWname	IUCN ²⁾	collections
<i>Bulbophyllum rubrolabellum</i>	紅心豆蘭 ¹⁾	CR	3
<i>Cymbidium cochleare</i>	香莎草蘭	EN	3
<i>Cypripedium segawai</i>	寶島喜普鞋蘭 ¹⁾	CR	2
<i>Cypripedium macranthum</i>	奇萊喜普鞋蘭	EN	5
<i>Dendrobium leptocladum</i>	細莖石斛	NT	4
<i>Eria javanica</i>	大葉絨蘭	CR	2
<i>Flickingeria comata</i>	木斛	NT	4
<i>Goodyera nantoensis</i>	南投斑葉蘭 ¹⁾	EN	4

¹⁾ Taiwan endemic species.

²⁾ IUCN red list categories: critically endangered (CR), endangered (EN), near threatened (NT).

TWname, Taiwanese name.

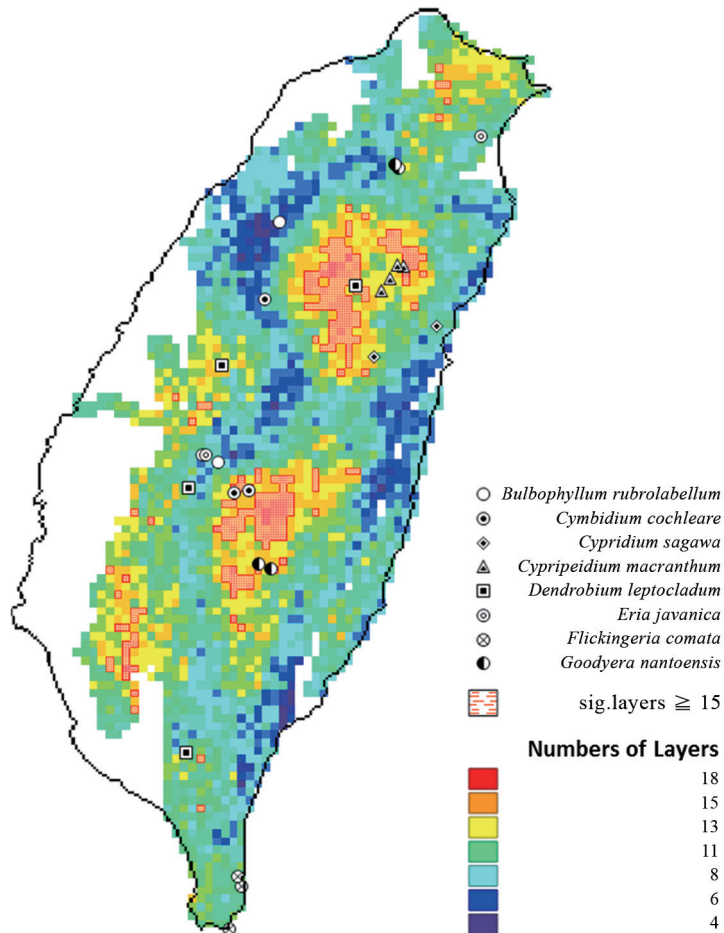


Fig. 1. Environmental spatial autocorrelation map of Taiwan and occurrences of 8 orchid species. Warmer colors indicate areas with more spatially autocorrelated factors. Red shading indicates areas with ≥ 15 factors of significant spatial autocorrelations.

象站所收集的氣象紀錄所建立(Lee et al. 1997)，接著使用上述24個逐月溫度雨量圖層，根據(Nix 1986)的建議，計算諸如季節變化度等影響生物分布的生態氣候圖層。

- (二) 坡度：由內政部所發行的五萬分之一地形圖，以100 m的解析度數化等高線，轉成網格系統，將所得海拔高度載入IDRISI軟體，計算平均坡度(Lee et al. 1997)。
- (三) 植被類型：資料來源為前人研究所得(Hsu et al. 2012)，其方法乃利用第三次森林資源調查的樹木位點分布百分比，使用物種分布模式軟體MaxEnt以及相關環境圖層，所演算出的台灣8個主要植被類型棲地適合度。

所有的台灣環境圖層，皆以3 km方格解析度加以建立，為了降低電腦運算的負荷，本研究預先將已開發的都市開發區域剔除，最終獲得3167個網格。此外為避免物種分布模式建立

時相關圖層之間所引發的多元共線性(multicollinearity)，事先以SPSS v.13.0統計軟體針對環境圖層做相關性分析，篩選互相獨立(Pearson's $r < 0.75$)之20個環境圖層(Table 2)，以作為之後空間自相關性之分析。

三、空間自相關性(SAc)之分析

本研究以網路上可以取得之免費應用程式SAM v3.0 (Spatial Analysis Macroecology, <http://www.ecoevol.ufg.br/sam/>)來進行環境圖層的空間自相關性演算，採用前述建構之20個生態環境圖層，分別進行SAc的演算，計算LISA指數(local indicator of spatial association)，本指數為一種改良的Moran's I分析，可以計算大區域的空間自相關變化，同時也不忽略小範圍的空間自相關模式，演算設定為每一個距離等級有相同的樣本配對數(equal number of pairs)，此外，以Monte Carlo檢測3100個網格之間的空間自相關性的顯著性，將隨機排列演

Table 2. The 20 environmental factors for spatial autocorrelation calculations in this study

No.	Factor	Abbr.
1	Annual precipitation	Pannual
2	Precipitation seasonality	Pcv
3	Total water deficiency	Pdef
4	January rainfall	P01
5	April rainfall	P04
6	May rainfall	P05
7	June rainfall	P06
8	July rainfall	P07
9	October rainfall	P10
10	Annual mean temperature	Tmean
11	Temperature seasonality	Tsd
12	Inclination	slope
13	Habitat suitability for <i>Abies</i> forests	Abies
14	Habitat suitability <i>Tsuga</i> forests	Tsuga
15	Habitat suitability for <i>Picea</i> forests	Picea
16	Habitat suitability for <i>Pinus</i> forests	Pinus
17	Habitat suitability for Cypress forests	Cypress
18	Habitat suitability for highland broad-leaved forests	BLH
19	Habitat suitability for midland broad-leaved forests	BLM
20	Habitat suitability for Lowland broad-leaved forests	BLL

算次數設為499次，最後以GIS軟體疊合8種稀有蘭科植物分布位點和20個環境圖層的SAc顯著區域($p < 0.05$)，以推估可能物種分布區域。

四、物種豐富度與空間自相關性的相關性分析

筆者將過去的研究結果：台灣24種稀有蘭花豐富度地圖，與本研究的空間自相關性做做相關性檢測，將稀有蘭花豐富度超過5種的區域給予數值1，其餘區域給予數值0；空間自相關

性顯著環境因子在13個以上的區域給予數值1，其餘區域給予數值0，其後使用binary logistic回歸(SPSS v.13.0)方法分析共1304個網格。

結果

空間自相關分析演算完成後，疊合20個環境變數SAc顯著性圖層(Appendix 1)，結果如Fig. 1所示，暖色系為SAc顯著環境圖層數較多

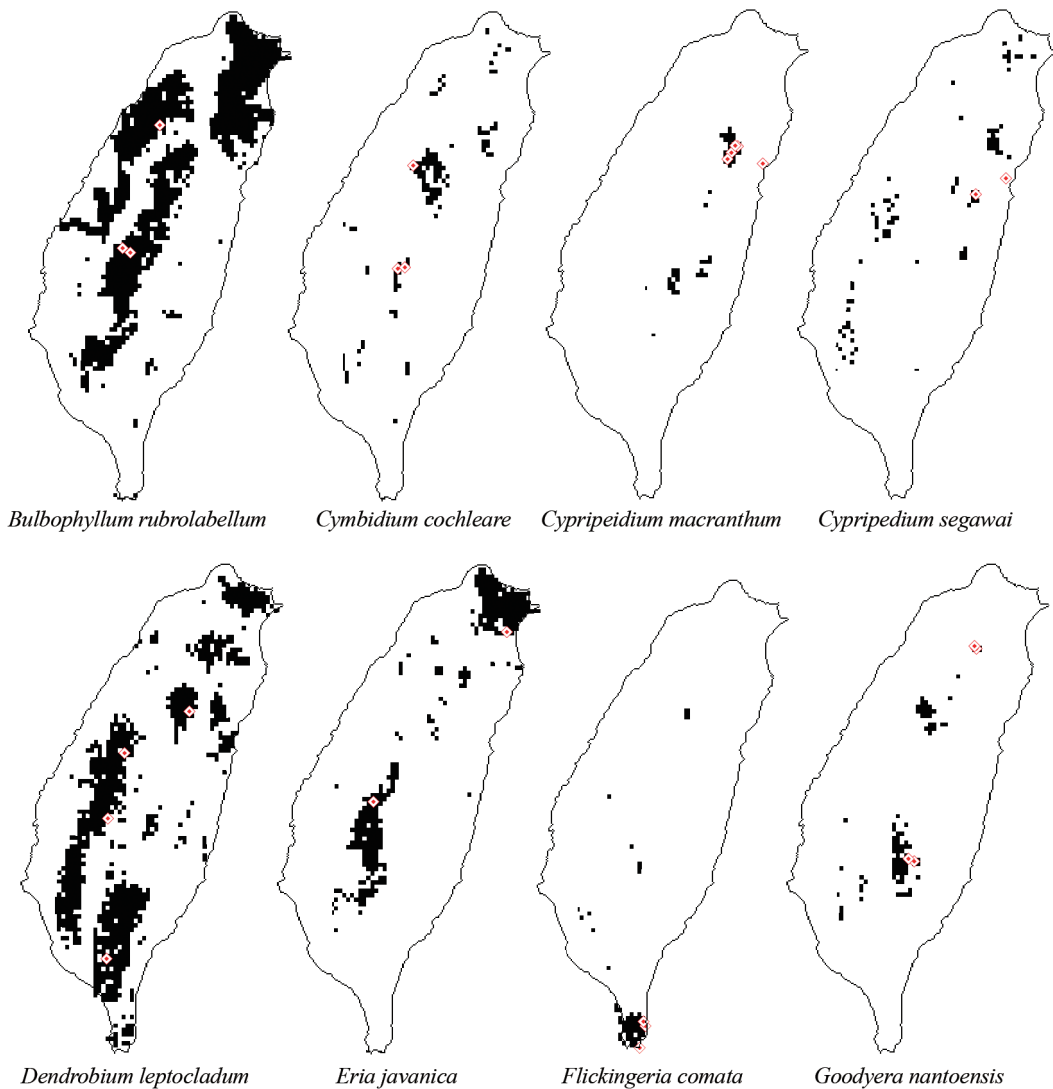


Fig. 2. Eight orchid occurrences and potential distributions projected by significant spatial autocorrelation factors. Red diamonds indicate species occurrences.

的區域，顯著圖層數最高的紅色區域有18個環境變數都呈現SAc顯著，若將SAc顯著圖層在15個以上者以紅色網點標示，則台灣地區空間自相關性較高的區域為北部烏來、陽明山區、雪山及南湖山區、玉山山塊周邊，以及西南部燕巢山區、中央山脈尾稜區域。

其次將空間自相關演算結果與8種稀有蘭花的分布位點做疊合，剔除可疑位點(木斛與奇萊喜普鞋蘭各一點，原因於討論詳述)，僅保留與分布位點重疊且SAc顯著的圖層，則結果如Fig. 2，黑色區域表示研究物種與其所座落的SAc顯著環境因子的區域。

Table 3羅列每個物種其分布地點的SAc顯著環境因子，其出現位點的顯著圖層數差異很大，例如紅心豆蘭與細莖石斛，其發現位點只有2個環境圖層具有SAc顯著性，大葉絨蘭也只有4個；而寶島喜普鞋蘭與南投斑葉蘭，其分部位點則具有極高的SAc環境條件。

若將本研究的空間自相關性顯著地圖，與台灣24種稀有蘭花豐富度地圖相疊合(Fig. 3)，則發現物種豐富度較高(>5種)的區域，幾乎與空間自相關性高的區域(顯著圖層在13以上者)相錯開，唯一較為明顯的重合的區域是思源啞口，利用binary logistic回歸分析結果顯示，物種豐富度與環境空間自相關性程度，的確有著顯著的負相關存在($R^2 = 0.702$, Nagelkerke; $\chi^2(1) = 966.28, p < 0.001$)。

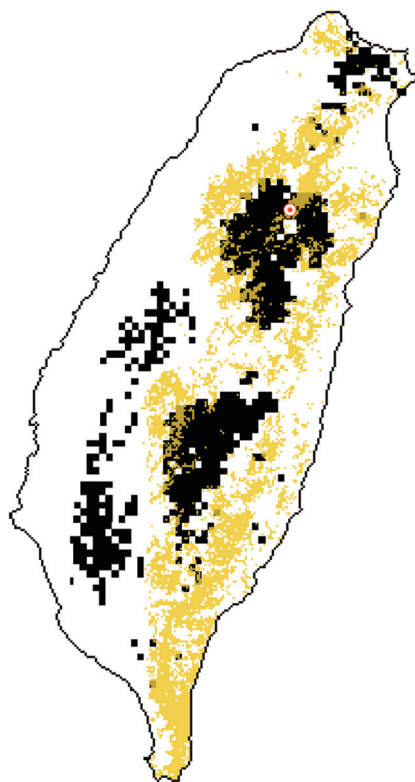


Fig. 3. Rare orchid species richness versus environmental spatial autocorrelations. Black shading indicates areas with ≥ 13 factors of significant spatial autocorrelations. Yellow shading shows areas with species richness of > 5 . The red dot indicates the Sihyuan pass (思源啞口).

Table 3. Environmental factors with significant spatial autocorrelations for species that occurred, where factors in parentheses were added after excluding suspicious collections for *Cypripedium macranthum* and *Flickingeria comata*

Species	Significant factors
<i>Bulbophyllum rubrolabellum</i>	P10, Tsd
<i>Cymbidium cochleare</i>	BLH, P04, P05, P06, P10, Tsd
<i>Cypripedium segawai</i>	BLH, Cypress, P04, P10, Pannual, Pdef, Slope
<i>Cypripedium macranthum</i>	P06, Pdef, Tmean, Slope (Abies, Picea, Pinus, Tsuga, P01, Pcv)
<i>Dendrobium leptocladum</i>	BLM, Pcv
<i>Eria javanica</i>	BLL, P06, P10, Pcv, Tsd
<i>Flickingeria comata</i>	BLL, P04, P05, Slope (P01, P07, Pcv, Tmean, Tsd)
<i>Goodyera nantoensis</i>	BLH, Pinus, P05, P06, P07, Pdef, Tmean

Significant factors are defined in Table 2.

討論

檢視研究結果Fig. 1，顯示台灣空間自相關性高的區域，大部分分布在3000 m以上的高山地區，如玉山、雪山、南湖周邊山區，或地質較為特殊的地區，如燕巢山區的石灰岩惡地形。孤立的山頭常產生地理上的隔離效應，也因此台灣的特有種植物，隨海拔升高而有顯著上昇的趨勢，在台灣，3000 m以上的高山，特有種植物比例可高達50%以上(Hsieh 2003)，而與周遭環境條件顯著不同的石灰岩等惡地形，也有類似的隔離效應。此外北部低海拔山區(如坪林、陽明山區)或中央山脈尾稜區域(如浸水營的熱帶山地霧林)，於冬季受到強烈東北季風影響，或許是因為充沛的冬季雨量與低溫而造就獨特的棲地環境，亦分布許多台灣的特有種，如只生長在坪林與北大武山區的台灣油杉(*Keteleeria davidiana* var. *formosana*)，便呈現奇特的島嶼南北端跳躍分布模式(disjunctive distribution)，本研究結果顯示島內某些區域特有種比例較高的現象，的確與環境條件SAC程度高低有一定的相關性。

進行8種稀有原生蘭分布位點與SAC顯著地圖套疊分析時，發現木斛取自於日治時代的標本位點澳尾山(於今日的太魯閣附近)，顯然與其它的分布點有極大的棲地條件差異，加上近代於此地並無採集紀錄，因此將本位點剔除，使SAC顯著圖層數由4上升至9 (Table 1)，類似的情形也發生在奇萊喜普鞋蘭，位於清水大山頂的奇萊喜普鞋蘭，海拔較其它4個分布點低了約1000 m左右，花期也早了將近2個月，懷疑此地的奇萊喜普鞋蘭已經有區域分化的現象，經剔除本位點後，SAC顯著圖層數亦由4上升至10。根據Fig. 1圖層套疊結果，發現某些物種侷限於空間自相關性較高的區域(如：奇萊喜普鞋蘭、南投斑葉蘭)，細觀各物種SAC顯著圖層的內容(Table 1)，可以發現與該物種的棲地條件頗有關聯，例如奇萊喜普鞋蘭的SAC顯著圖層就包含有冷杉、雲杉等中高海拔植被圖層，以及與高海拔棲地高度相關的年均溫(Tmean)和岩生棲地相關的坡度(slope)等圖層。又如南投斑

葉蘭，其分布地區的環境因子顯著圖層有：高海拔闊葉林、松林、春雨、梅雨、初夏雨量、全年總缺水量與年均溫，顯示本物種對於水分需求較為敏感，而南投斑葉蘭的確是對水分需求較高的低位附生蘭，且分布侷限於中海拔區域，根據筆者對此2個物種的長期觀察，本研究的空間分析方法能確實掌握該物種所需的關鍵性棲地條件，也因此針對某些對某些對棲地有特殊需求的敏感物種，本研究預測的可能分布範圍便頗具參考價值。

本研究顯示若干種類其發現位點，與SAC顯著程度顯然並無太大相關性，如：大葉絨蘭、紅心豆蘭、細莖石斛。這幾個物種都分布在台灣的中低海拔區域，例如紅心豆蘭和細莖石斛，其分布侷限的原因很可能是因為人為開發，導致合適棲地破碎而造成；又如分布區域主要位於印尼、新幾內亞等熱帶區域的大葉絨蘭，其分布範圍侷限的原因則有可能是因為歷史因素，譬如冰河時期使族群退卻到某些避難所(refugia)所致，假以時日，這些物種因為地形隔離造成基因無法交流，也可能會造成族群分化。然而目前本空間分析方法，針對這些分布在空間自相關性不高區域的物種，並無法提供可靠的分布預測結果。

比較有趣的是，將稀有蘭花植物豐富度地圖與空間自相關區域套疊後，發現呈現顯著背離的趨勢(Fig. 3)，也因此可推論，一個地區的環境隔離程度，與物種豐富度，似乎呈現負相關的趨勢(Orme et al. 2005)，Fig. 3亦顯示高度的空間自相關性與稀有蘭花分布熱點有較大面積重合的區域，是植物學研究上佔有十分特殊地位的思源啞口，本結果顯示思源啞口在台灣島的植物學分布研究上，的確有其特殊之處，且與目前植物學家的觀察經驗符合，值得進一步加以研究。

結論

稀有物種形成的原因可能是因為族群本身的繁殖活力低落，或棲地經歷天災或人為干擾而使族群數大幅降低，亦有可能是因為物種本

身對棲地環境的有特殊需求而使得分布狹隘。在進行稀有物種的保育之前，必須了解稀有生物族群及分布狀況，以及其分布狹隘的成因，進而制訂保育策略。

本研究結果顯示，針對對環境有特殊需求的物種(如奇萊喜普鞋蘭)，其分布位點SAC顯著圖層數會有較高的趨勢，根據專家知識檢視這些圖層的重合區域，模式結果可說十分成功的預測了可能的分布範圍，而模式顯示尚未紀錄到該物種的區域，則值得進一步進行探索調查。這些分布於空間自相關性高的物種，其成因可能確實為針對某些環境因子有特殊的需求，導致其侷限分布於某些區域，未來可以利用本研究方法來推測其潛在分布，進而解決少量樣本不適用於物種分布模式的難題。然而對於其稀有成因可能不是因為特殊棲地需求的物種，本研究方法則不適用。本研究結果亦顯示，台灣島上的某些區域的空間自相關性，可能與特有種比例呈現正相關，而與物種豐富度呈現負相關的趨勢。

誌謝

本研究承蒙農業委員會科技計畫經費補助(99農科-6.1.1-森-G2)。

引用文獻

de Siqueira MF, Durigan G, de Marco Júnior P, Peterson AT. 2009. Something from nothing: using landscape similarity and ecological niche modeling to find rare plant species. *J Nat Conserv* 17(1):25-32.

Dormann CF. 2007. Effects of incorporating spatial autocorrelation into the analysis of species distribution data. *Global Ecol Biogeogr* 16(2):129-38.

Dormann CF, McPherson JM, Araujo MB, Bivand R, Bolliger J, Carl G, et al. 2007. Methods to account for spatial autocorrelation in the analysis of species distributional data: a

review. *Ecography* 30(5):609-28.

Fortin M-J, Payette S. 2002. How to test the significance of the relation between spatially autocorrelated data at the landscape scale: a case study using fire and forest maps. *Ecoscience* 9(2):213-8.

Hsieh C-F. 2003. Composition, endemism and phytogeographical affinities of the taiwan flora. In: Boufford DE, Hsieh C-F, Huang T-C, Kuoh, C-S, Ohashi H, Peng C-I, Tsai J-L, Yang K-C, editors. *Flora of Taiwan, Vol 1*. Editorial Committee of the Flora of Taiwan. p 1-14.

Hsu RC-C. 2011. Modelling spatial patterns of rare orchids for conservation priority in Taiwan. 20th World Orchid Conference, Singapore, 2011.

Hsu RC-C, Tamis WLM, Raes N, de Snoo GR, Wolf JHD, Oostermeijer G, Lin S-H. 2012. Simulating climate change impacts on forests and associated vascular epiphytes in a subtropical island of East Asia. *Divers Distrib* 18(4):334-347.

IUCN Standards and Petitions Working Group (2008). Guidelines for using the IUCN red list categories and criteria. Vers. 7.0. Prepared by the Standards and Petitions Working Group of the IUCN SSC Biodiversity Assessments Sub-Committee in August 2008. Available at <http://intranet.iucn.org/webfiles/doc/SSC/RedList/RedListGuidelines.pdf>. Accessed 9, Mar. 2009.

Jesús I. 1998. Types of rarity of plant communities. *J Veg Sci* 9(5):641-6.

Jetz W, Rahbek C. 2002. Geographic range size and determinants of avian species richness. *Science* 297(5586):1548-51.

Koenig WD. 1999. Spatial autocorrelation of ecological phenomena. *Trends Ecol & Evol* 14(1):22-6.

Lawrence Lodge RHE, Anderson BJ, de Groot A, Bill A, McQueen AAM, Steel JB, et al. 2007. Spatial autocorrelation in plant communities: vegetation texture versus species

composition. *Ecography* 30(6):801-811.

Lee P-F, Liao C-Y, Lee Y-C, Pan Y-H, Fu W-H, Chen H-W. 1997. An ecological and environmental GIS database for Taiwan. Taipei, Taiwan: Council of Agriculture.

Legendre P. 1993. Spatial autocorrelation: trouble or new paradigm? *Ecology* 74(6):1659-73.

Lomba A, Pellissier L, Randin C, Vicente J, Moreira F, Honrado J, Guisan A. 2010. Overcoming the rare species modelling paradox: a novel hierarchical framework applied to an Iberian endemic plant. *Biol Conserv* 143(11):2647-57.

Nix H. 1986. A biogeographic analysis of Australian elapid snakes. In: Longmore R, editors. Atlas of elapid snakes of Australia. Vol Australian Flora and Fauna Series Number 7. Canberra: Australian Government Publishing Service. p 4-14.

Ohlemüller R, Anderson BJ, Araújo MB, Butchart SHM, Kudrna O, Ridgely RS, Thomas CD. 2008. The coincidence of climatic and species rarity: high risk to small-range species from climate change. *Biol Lett* 4(5):568-572.

Orme CDL, Davies RG, Burgess M, Eigen-

brod F, Pickup N, Olson VA, et al. 2005. Global hotspots of species richness are not congruent with endemism or threat. *Nature* 436(7053):1016-9.

Remm K, Linder M, Remm L. 2009. Relative density of finds for assessing similarity-based maps of orchid occurrence. *Ecol Model* 220(3):294-309.

Soininen J, McDonald R, Hillebrand H. 2007. The distance decay of similarity in ecological communities. *Ecography* 30(1):3-12.

Steiner FM, Schlick-Steiner BC, VanDerWal J, Reuther KD, Christian E, Stauffer C, et al. 2008. Combined modelling of distribution and niche in invasion biology: a case study of two invasive Tetramorium ant species. *Divers Distrib* 14(3):538-45.

Wang J-C, Chiou W-L, Chang H-M. 2012. A preliminary red list of taiwanese vascular plants. Nantou, Taiwan: Endemic Species Research Institute, Council of Agriculture, Executive Yuan.

Williams JN, Seo C, Thorne J, Nelson JK, Erwin S, O'Brien JM, Schwartz MW. 2009. Using species distribution models to predict new occurrences for rare plants. *Divers Distrib* 15(4):565-76.

Appendix 1. Results of spatial autocorrelation calculations. Black shading indicates grids with significant SAc ($p < 0.05$). Please refer to Table 2 for a listing of the variable number and definition.

