

## 第四纪末次盛冰期以来福建柏的潜在地理分布变迁

刘 阳<sup>1</sup>, 范邓妹<sup>1</sup>, 胡 苑<sup>1,2</sup>, 张志勇<sup>1</sup>, 李单琦<sup>1,2\*</sup>

(1. 江西农业大学 农学院, 亚热带生物多样性实验室, 江西 南昌 330045; 2. 中国科学院庐山植物园, 江西 庐山 332900)

**摘 要:**采用 MaxEnt 模型, 对濒危孑遗植物福建柏末次盛冰期、全新世中期、现代和未来 4 个时期适生分布区情况及动态变迁过程进行模拟, 探讨影响其分布的主要因素及对气候变化的响应。结果表明: 1) 平均气温日较差、最暖季平均温度、最干月降雨量对福建柏空间分布适宜性影响最大; 2) 福建柏分布对全球气候变化响应较为敏感, 末次盛冰期其分布最广, 为 194.04 万 km<sup>2</sup>, 随气候变暖, 全新世中期和未来其分布范围分别缩小 33.48 万 km<sup>2</sup> 和 31.26 万 km<sup>2</sup>; 3) 与现在相比, 未来气候条件下福建柏整体呈“南北收缩”“东西扩张”分布趋势。研究结果不仅对我国热带和亚热带常绿阔叶林生物地理界限具有一定指示意义, 也可为全球气候变暖背景下福建柏种质资源的保护和合理利用提供重要的理论基础。

**关键词:** 福建柏; MaxEnt 模型; 气候变化; 地理分布

**中图分类号:** S791.43

**文献标志码:** A

**文章编号:** 1001-7461(2022)04-0092-08

## Changes in Potential Geographical Distribution of *Fokienia hodginsii* Since the Last Glacial Maximum

LIU Yang<sup>1</sup>, FAN Deng-mei<sup>1</sup>, HU Wan<sup>1,2</sup>, ZHANG Zhi-yong<sup>1</sup>, LI Dan-qi<sup>1,2\*</sup>

(1. Laboratory of Subtropical Biodiversity, College of Agronomy, Jiangxi Agricultural University, Nanchang 330045, Jiangxi, China;

2. Lushan Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Lushan 332900, Jiangxi, China)

**Abstract:** In this approach, ecological niche modeling software MaxEnt (the maximum entropy model) was used to predict the potential geographic distribution of *Fokienia hodginsii* in four periods, namely, the Last Glacial Maximum (LGM), the Middle Holocene (MH), the Current and the Future. The results showed that 1) the important climate factors affecting the distribution of *F. hodginsii* were the average daily temperature range, the average temperature in the warmest season, and the driest monthly rainfall. 2) *F. hodginsii* was very sensitive to global climate change. Its distribution range was the most extensive during the LGM, covering 1.940 4 million km<sup>2</sup>, and then contracted due to climate warming in the MH and the Future, which decreased by 334 800 km<sup>2</sup> and 312 600 km<sup>2</sup>, respectively. 3) From Current to Future, the distribution range of *F. hodginsii* would undergo an overall trend of "north-south contraction" and "east-west expansion". The results will not only provide new insights into the biogeographic boundaries of tropical and subtropical evergreen broad-leaved forests in China, but also have profound implications for the conservation and rational utilization of germplasm resources of *F. hodginsii* in the background of global warming.

**Key words:** *Fokienia hodginsii*; MaxEnt model; climate change; geographic distribution

福建柏(*Fokienia hodginsii*)为柏科福建柏属植物, 作为我国特有的古老孑遗植物, 对柏科植物系

收稿日期: 2021-07-16 修回日期: 2021-10-11

基金项目: 国家自然科学基金项目(41961009); 中国科学院科技服务网络计划(KFJ-3W-No1); 江西省科研基础条件和能力建设项目(2017ZDD01002)。

第一作者: 刘 阳。研究方向: 森林生态。E-mail: 17748760856@163.com

\* 通信作者: 李单琦, 助理研究员。研究方向: 林木遗传育种。E-mail: lidq@lsbg.cn

统发育研究有重要科学意义<sup>[1]</sup>。福建柏木材珍贵,由于人为砍伐,群体数量逐渐减少,目前天然纯林已难觅踪迹,野生群体基本为零星分布,因此被列为国家二级保护植物<sup>[2]</sup>。迄今,福建柏的研究工作主要集中在自然群落<sup>[3]</sup>、人工栽培技术<sup>[4]</sup>、种质资源<sup>[5]</sup>、经济效益<sup>[6]</sup>和生理生化<sup>[7]</sup>等方面。

第四纪以来,冰期-间冰期的气候震荡对地球上生物的演化产生巨大影响,气候变化是北半球植物物种形成和分布范围变迁的主要驱动力<sup>[8]</sup>。未来全球气候持续变暖已无可争议,据联合国政府间气候变化专门委员会(IPCC)预测,至21世纪末,全球地表平均气温预计比当前升高0.3~4.8℃<sup>[9]</sup>,当前全球生物多样性面临着人类活动导致的全球气候变化的威胁<sup>[10]</sup>,生物物候、分布迁移、群落结构、生态系统和生物多样性受到巨大影响,其中就包括物种分布范围缩小<sup>[11-12]</sup>。李单琦等<sup>[13]</sup>对福建柏现代潜在分布区进行了简要探讨,认为降雨限制其授粉从而影响自然更新和分布,然而末次盛冰期以来福建柏的分布区变迁历史以及未来气候变化对其分布影响均尚未探明。根据孢粉数据和模拟结果显示,自末次冰期以来我国温带、亚热带针叶林和常绿阔叶林经历了反复的扩张收缩,表明该区域植被对气候变化敏感,而亚热带常绿阔叶林在历史时期曾向北移动,使我国热带地区北界存在一定争议<sup>[14]</sup>。福建柏主要分布于我国亚热带常绿阔叶林,为第三纪孑遗针叶树种,具有相对较长的进化历史,分析其分布区变化对探讨我国热带和亚热带常绿阔叶林生物地理界限具有一定的指示意义。

MaxEnt模型以最大熵原理和机器学习做理论,可以提取出在多维空间中的一个点关联的多个环境因子参数,根据一定的算法推算出物种的生态需求并投射到不同的时间和空间区域来预测该物种在某特定区域的潜在分布范围<sup>[15-16]</sup>,结果体现了特定历史时期内基础生态位在生态空间中的可获取性,以概率的形式反映物种对生境的偏好程度。MaxEnt模型主要用于预测物种相对多度、地理尺度上预测物种空间分布、研究宏生态学格局、推断物种间相互作用和解释食物网的度分布等领域,是多种生态位模型中使用最广泛的模型,且精确度最高,已广泛应用于珍稀濒危物种分布区预测研究<sup>[17-20]</sup>,如观光木(*Tsoongiodendron odorum*)<sup>[21]</sup>、白豆杉(*Pseudotaxus chienii*)<sup>[22]</sup>和桢楠(*Phoebe zhen-nan*)<sup>[23]</sup>的相关研究。

本研究基于生态位模型(MaxEnt)模拟和预测福建柏末次盛冰期(last glacial maximum, LGM; ~22 000 years BP)、全新世中期(mid-holocene, MH;

~6 000 years BP)、现代(current; 1950—2000年)和未来(future; 2061—2080, 2070s)4个时期的分布范围,探讨不同时期限制福建柏分布的主要气候因子以及气候震荡下福建柏的地理分布变化,并预测未来的适生分布区,可为福建柏种质资源保护、引种和造林提供理论依据,并对全球气候震荡起重要指示作用<sup>[24]</sup>。

## 1 材料与方法

### 1.1 数据来源

1.1.1 样品记录来源 福建柏地理分布信息数据的获取主要通过检索中国数字植物标本馆(<http://www.cvh.ac.cn>)、国家标本资源共享平台(<http://www.nsii.org.cn>)、全球生物多样性信息网(<http://www.gbif.org>)、教学标本资源共享平台(<http://www.scu.edu.cn>)等数字标本平台,查阅《中国植物志》和各地地方植物志及相关文献资料,共获得标本记录1 798条。标本记录的地理坐标使用Google Earth筛选,精确到县级行政区划,除去重复、模糊的分布记录和人工引种栽培记录,最终筛选出地理分布记录84条。

1.1.2 气候数据来源 从WorldClim数据库(<http://worldclim.org>)下载末次盛冰期、全新世中期、现代和未来4个时期空间分辨率均为30 arc-seconds包括19个生物气候变量(bio1-bio19)的气候数据。使用ArcGIS对4个时期的全部气候因子进行剪裁以获得各时期中国气候图层,ArcGIS分析中底图来自全国地理信息资源目录服务系统(<https://www.webmap.cn/main.do?method=index>)中下载的1:100万的中国行政区划矢量地图。

### 1.2 数据处理

1.2.1 气候变量筛选 利用ArcGIS10.7软件提取福建柏84个分布点的19个气候变量数值,并使用IBM SPSS Statistics 26软件对数值进行Pearson相关性和主成分分析<sup>[25]</sup>,保留相关性 $|r| < 0.7$ 的气候变量。最终筛选出与地理分布紧密联系并便于模型解释的7个气候变量(表1),利用ArcGIS对中国地区气候变量图层进行剪裁。

1.2.2 模型构建与评价 利用MaxEnt v. 3.3.3软件对7个气候变量进行福建柏4个时期潜在地理分布预测,构建初始模型,Bootstrap重复运算100次,勾选Random seed,20% test data,勾选运算环境变量响应曲线(response curves)和刀切法(Jack-knife test)<sup>[26-27]</sup>,其余均采用软件默认设置,预测结果以Logistic格式、bil格式输出。将每个时期预测结果的avg. bil文件导入ArcGIS中进行适宜度等级划分:不适生区(0~0.1)、低适生区(0.1~0.3)、

中适生区(0.3~0.6)和高适生区( $>0.6$ )<sup>[21]</sup>。

表 1 本研究生态位模型分析中选取的气候变量

Table 1 List of climate variables retained in the final ecological niche modelling analysis of this study

环境因子	描述	单位
bio2	平均气温日较差	℃
bio6	最冷月的最低温度	℃
bio8	最湿季度平均温度	℃
bio10	最暖季度平均温度	℃
bio12	年降雨量	mm
bio14	最干月降雨量	mm
bio18	最暖季度降雨量	mm

根据 Maxent 模型生成受试者工作曲线(receiver operating characteristic curve, ROC)与横坐标围成的面积值(area under curve, AUC 值)判断模型准确度。AUC 值范围在 0~1, AUC 值 $<0.6$ 时失败, 0.6~0.7 为较差, 0.7~0.8 为一般, 0.8~0.9 为较好, 0.9~1.0 为极好。AUC 值越大, 模型预测结果越准确<sup>[17,28]</sup>。

福建柏不同时期分布变化运用 ArcGIS10.7 中的 SDM toolbox 2.2 工具箱进行计算。通过 ArcGIS 软件中的“reclass”功能将福建柏不同时期预测分布高适生区和其他适生区对应栅格值分别修改为 1 和 0, 选择 SDM toolbox 中的“Distribution Changes Between Binary SDMs”工具依此计算 4 个时期之间(末次盛冰期—中新世、中新世—现在、现在—将来)的分布面积变化, 最终得到各时期分布扩张、收缩和稳定区域<sup>[29]</sup>。

## 2 结果与分析

### 2.1 模型预测结果准确性评价

基于 84 个福建柏现代分布点和 7 个气候变量, 在 Maxent 模型中进行福建柏各个时期潜在分布区的模拟结果表明, 末次盛冰期、全新世中期、现代和未来 4 个时期模型 ROC 曲线的 AUC 值分为 0.959、0.963、0.959 和 0.960, 均在 0.95 以上(图 1), 表明预测准确性极好, 可信度高。

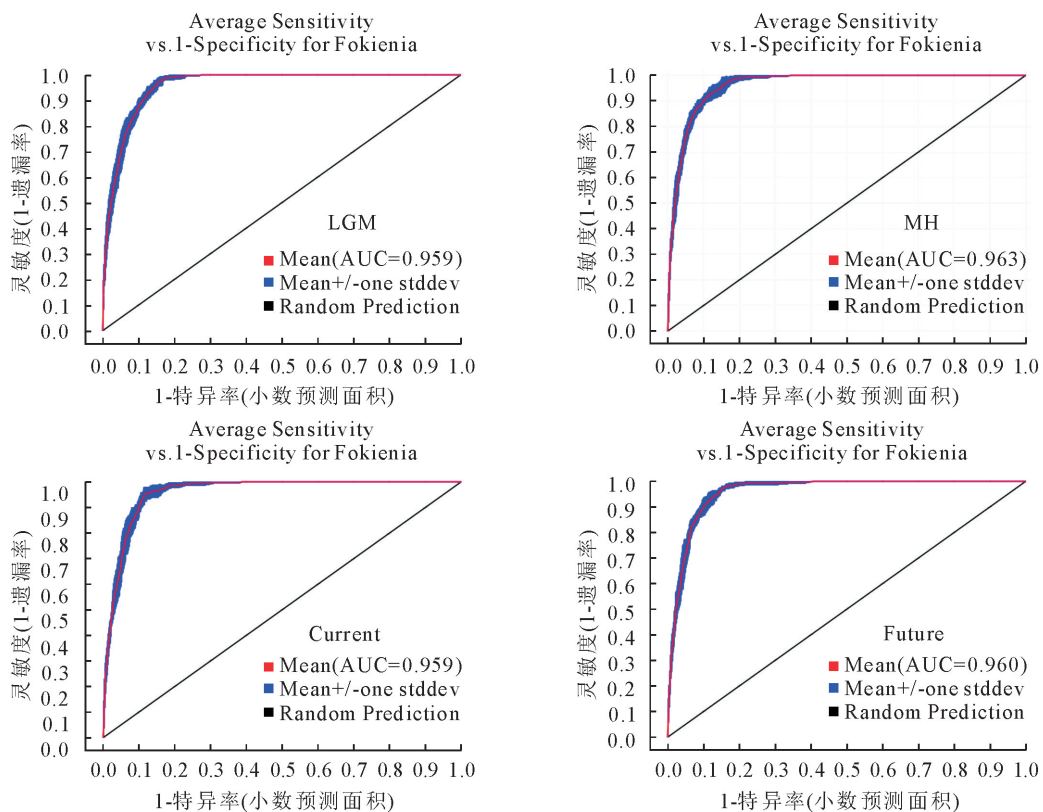


图 1 福建柏 4 个时期 Maxent 分布模型的受试者工作曲线(ROC)及与横坐标围成的面积值(AUC)

Fig. 1 Area values of the receiver operating characteristic curves (ROC) and area under curve (AUC) for Maxent models of *F. hodginsii* in four periods

### 2.2 主要气候因子贡献分析

在筛选出的 7 个环境变量中, 刀切法检验结果显示, 末次盛冰期、全新世中期、现代和未来 4 个时期对福建柏分布影响率前 3 的环境变量均为平均气温日较差(bio02)、最暖季度平均温度(bio10)和最

干月降雨量(bio14)(图 2)。

通过统计分析 7 个环境变量现代各适生区的结果(表 2)显示, 随着适生条件的升高, 平均气温日较差(bio02)、最冷月最低温度(bio06)、最湿季度平均温度(bio08)、最暖季度平均温度(bio10)的变化范

围和标准差在逐级缩小,表明此 4 个气候因子随适生等级的升高而更加严苛。而最干月降雨量(bio14)在不适生、低适生和中适生区的范围变化不大,但在高适生区范围明显缩小,且平均值随适生等级的增加而增加,表明高适生区对最干月降雨量也

更加敏感。年降雨量(bio12)和最暖季度降雨量(bio18)的范围和标准差变化不规律,刀切法检验结果也显示这 2 个气候因子对福建柏分布的影响率在 4 个时期最低(图 2),表明年降雨量和最暖季度降雨量对福建柏分布的影响较小。

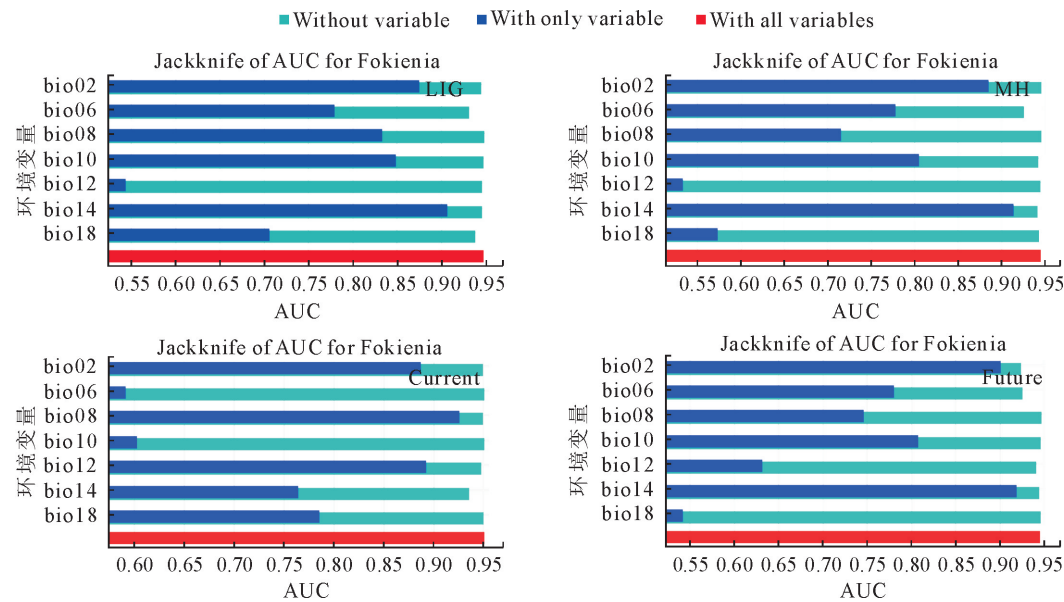


图 2 基于刀切法各环境变量的重要性

Fig. 2 Importance of environmental variable based on the jackknife test

表 2 福建柏现代适生区内各环境变量参数情况

Table 2 Statistics of the environmental variables in the current suitable areas for *F. hodginsii*

气候 变量	不适生			低适生			中适生			高适生			单位
	范围	平均值	标准差 SD	范围	平均值	标准差 SD	范围	平均值	标准差 SD	范围	平均值	标准差 SD	
bio02	5.2~17.2	12.9	2.0	4.3~12.4	8.5	1.3	4.6~10.9	7.8	0.7	4.7~9.6	8.2	0.7	℃
bio06	-39.6~17.5	-17.9	8.6	-37~17.1	1.1	7.8	-23.0~14.8	4.6	3.1	1.7~11.8	4.2	1.6	℃
bio08	-15.0~31.9	16.6	7.2	-13.4~29.5	22.8	3.8	-4.1~29.1	23.9	2.6	14.8~28.7	22.7	1.1	℃
bio10	-5.5~31.9	17.0	7.2	-5.8~29.5	24.6	3.4	9.0~29.1	26.3	2.0	14.8~29.2	27.3	1.2	℃
bio12	12~4307	414.5	340.7	46~4 021	1 305.4	450.2	70.0~4 589 1	470.1	314.3	814.0~3 724.0	1 566.0	182.8	mm
bio14	0.0~214.0	4.3	7.1	1.0~216.0	24.8	14.7	1.0~127.0	32.3	12.8	9.0~83.0	41.9	8.2	mm
bio18	5.0~2 148.0	241.3	177.4	15.0~2 345.0	585.2	233.8	20.0~2 774.0	616.1	174.6	271.0~2 056.0	543.6	103.3	mm

2.3 适生区分布情况预测

2.3.1 福建柏现代潜在分布区预测 福建柏在中国现代潜在分布区总面积约 154.52 万 km<sup>2</sup>,主要分布范围在 18.5°—32°N,101°—121.8°E,基本覆盖样本实际分布点。高适生区面积为 15.94 万 km<sup>2</sup>,主要分布在福建省大部分地区、江西省中南部、广东省北部和湖南省南部,集中分布于南岭、罗霄山脉和五武夷山脉等地,占比 1.66%;中适生区面积为 78.12 万 km<sup>2</sup>,主要分布在四川省东南、贵州省、湖南省、广东省、江西省、福建省及台湾地区中东部,占比 8.14%;低适生区面积 60.47 万 km<sup>2</sup>,占比 6.30%;其余为不适生区面积为 807.12 万 km<sup>2</sup>,占比 84.08%(表 3)。

2.3.2 福建柏历史潜在分布区预测 末次盛冰期(LGM)总适生区分布省份与现代相似(表 3、图 3),但总适生区面积较现代更大(约 39.42 万 km<sup>2</sup>),主要表现为云南省、重庆市、安徽省中适生区和低适生区较现代面积增加;但末次盛冰期高适生区面积较小,仅 10.91 万 km<sup>2</sup>,主要分布在贵州、广西、广东、湖南、江西和福建这 6 个省份。

全新世中期总适生区面积较末次盛冰期减少 33.48 万 km<sup>2</sup>,但较现代有所增加(约 5.94 万 km<sup>2</sup>),高适生区面积较末次盛冰期增加 3.86 万 km<sup>2</sup>,且重庆市西南部、湖南省南部、福建省大部分地区的高适生区面积明显增大(表 3、图 3);中适生区和低适生区都在减少,较南岭更远省份的适生区



大都消失,适生区更为集中。

2.3.3 福建柏未来潜在分布区预测 未来气候条件下(表3),2070年福建柏预测总适宜分布区面积较现代增大8.16万km<sup>2</sup>,且更向东西方向扩张;高适生区略有减少(约1万km<sup>2</sup>),向南岭集中分布;四

川省和湖北省中、低适生区面积有明显的增大(图3)。

综上,福建柏适生区在末次盛冰期、全新世中期、现在和未来4个时期主要分布区均在武夷山脉、罗霄山脉以及南岭一带(图3)。

表3 福建柏不同时期各适生区面积

Table 3 The suitable areas of *F. hodginsii* in different periods

(万 km<sup>2</sup>)

时期	高适生区	中适生区	低适生区	总适生区	不适生区
末次盛冰期	10.91(1.14)	76.69(8.30)	103.35(10.77)	194.04(20.21)	767.89(79.99)
全新世中期	14.77(1.54)	66.39(6.92)	79.31(8.26)	160.56(16.72)	801.18(83.46)
现代	15.94(1.66)	78.12(8.14)	60.47(6.30)	154.62(16.11)	807.12(84.08)
未来	14.94(1.56)	78.91(8.22)	68.84(7.17)	162.78(16.96)	798.96(83.23)

注:括号内为国土面积占比%。

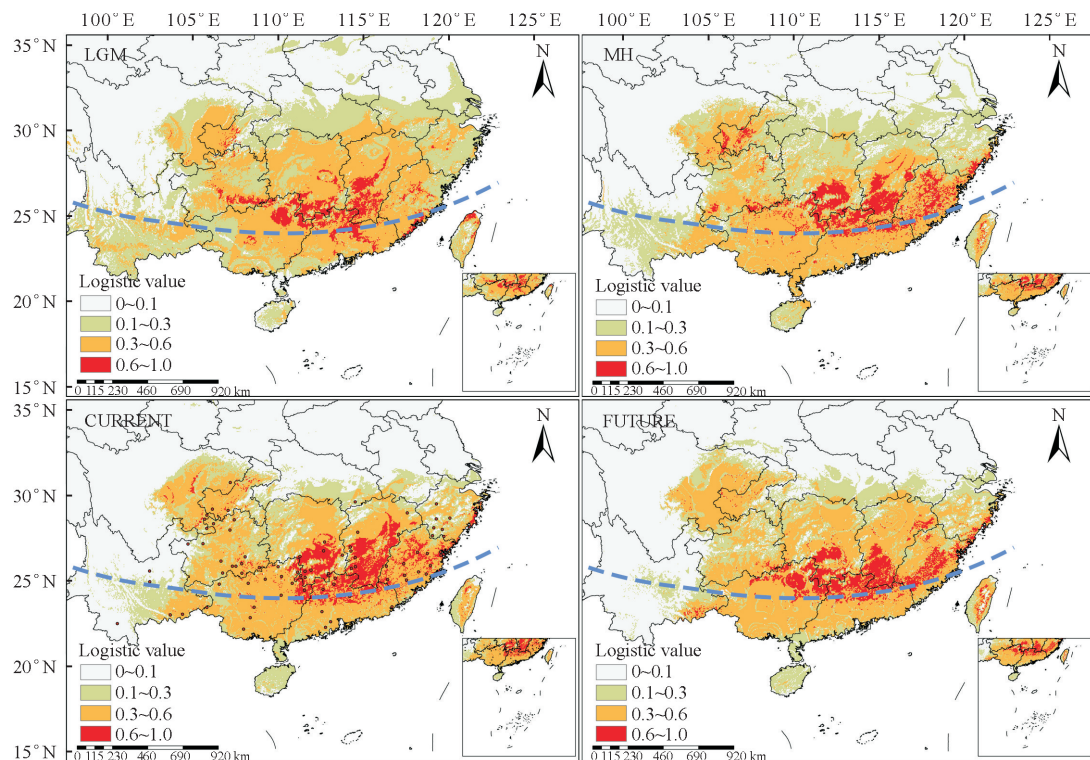


图3 基于 MaxEnt 模型预测不同时期福建柏的潜在分布区和福建柏的现代分布点(褐色点),蓝色虚线:中国热带与亚热带常绿阔叶林分界线<sup>[30]</sup>

Fig. 3 Potential suitable distribution of *F. hodginsii* in different periods based on MaxEnt model and current occurrence points are shown by brown dots. The blue dashed line represents the boundary line between tropical and subtropical evergreen broad-leaved forests in China<sup>[30]</sup>

## 2.4 福建柏分布变迁动态

末次盛冰期到全新世中期,福建柏在南岭一带和重庆西南部高适生区扩张,而在广东省、福建省和台湾地区沿海区域适生区收缩,高适生区整体扩张4.13万km<sup>2</sup>,扩张面积达末次盛冰期高适生区的37.9%(表4、图4)。

全新世中期到现代,高适生区面积变化最为稳定,稳定面积达全新世中期高适生区的67.2%。高适生区中部向南北扩张,而在东西方向上收缩明显,且台湾地区和重庆地区的高适生区大面积收缩。

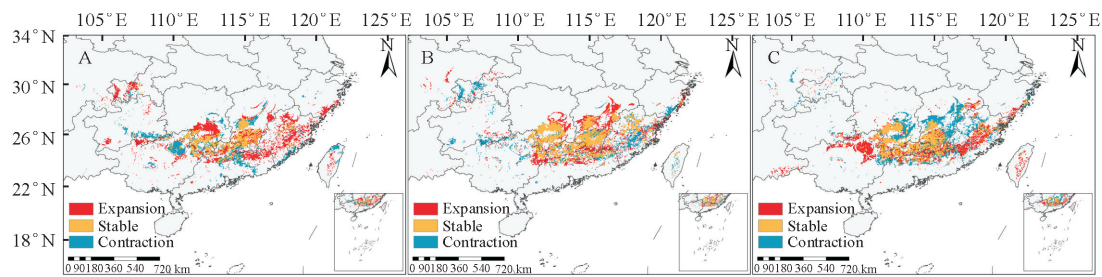
现代到未来(2070年),高适生区大部分趋于稳

定,其中扩张面积为8.03万km<sup>2</sup>,收缩面积为9.05万km<sup>2</sup>,整体收缩面积为1.02万km<sup>2</sup>,比现代高适生区减少6.8%。福建柏在南岭一带的福建省、广西壮族自治区和云贵高原有明显扩张趋势,而位于适生区总体北部的湖南省和江西省部分地区收缩,使得适生区更偏向同南岭带状分布,整体呈“南北收缩”“东西扩张”的趋势。

## 3 结论与讨论

### 3.1 结论

物种的分布受第四纪冰期气候的影响较大,中



注:A 为末次盛冰期—全新世中期;B 为全新世中期—现代;C 为现代—未来(2070s)。

图 4 福建柏不同时期适生区分布变化

Fig. 4 The changes in the potential distribution of *F. hodginsii* between different periods

表 4 基于 SDM tools 预测高适生区面积变化

Table 4 Predicted changes in high suitable areas based on SDM tools  $\times 10^4 \text{ km}^2$

时期	稳定面积	扩张面积	收缩面积
末次盛冰期-全新世中期	5.89	10.52	6.39
全新世中期-现代	9.92	7.80	6.50
现代-未来	8.67	8.03	9.05

东部山区和南岭是第四纪冰期避难所中的 2 个重要地区<sup>[31]</sup>,如前人对血水草(*Eomecon chionantha*)研究发现南岭一带是晚第四纪以来中国亚热带重要的冰期避难所以及东西走向的迁移通道<sup>[32]</sup>,而中东部山脉既是大血藤(*Sargentodoxa cuneata*)冰期避难所,也是冰后期扩张的迁移通道<sup>[33]</sup>。本研究发现,福建柏在末次盛冰期和现代稳定适生区均分布于南岭、罗霄山脉、武夷山脉一带,且大都为高适生区,表明该地区为福建柏的主要避难所。在观光木和白豆杉等濒危孑遗植物适生区预测研究发现,这些濒危物种适生气候因子范围和主要分布区与福建柏相似<sup>[21-22]</sup>,由此推测在该地区避难的植物对气候变化具有相似的生态适应性。

从福建柏不同时期的分布变化情况(图 4)来看,自末次盛冰期到全新世中期,气温回升<sup>[34]</sup>,福建柏在低纬度的广东省、福建省以及台湾地区适生区均显示收缩,但是在高纬度和高海拔的武夷山脉和云贵高原地区呈明显扩张形势;此外末次盛冰期海平面下降,黄海、渤海上升,东海比现代面积减少 1/2,南海面积比现代缩小了 1/5,形成大陆架,陆地面积扩大<sup>[35]</sup>,这一推论与苦槠(*Castanopsis sclerophylla*)的研究结果相一致<sup>[36]</sup>。本研究中福建柏末次盛冰期总适生区面积分布更广的原因是大陆架中也存在福建柏的适生区,而由于该时期温度和降水量的范围的影响,高适生区面积却最小;而全新世中期气候温暖,更接近福建柏生活特性,因此高适生区增多。

全新世中期到现代,福建柏的分布范围随着气候

相对稳定也趋于平稳,扩张和收缩范围较小。现代到未来全球气候持续变暖,福建柏的分布在纬度上越来越窄并趋于向云贵高原和武夷山脉等高海拔的山区避难所扩张,整体呈现带状分布,即“南北收缩”“东西扩张”之势。而罗霄山脉及南岭一带一直存在其稳定的适生区范围,该地区水热条件充足,温度和湿度均表现出适度的季节性,并且由于复杂地形形成的小气候可以减缓区域内的气候变化,为植物创造相对稳定的气候条件,适合孑遗植物生存<sup>[37-38]</sup>。

3.2 讨论

3.2.1 福建柏分布格局的地理指示意义 我国南方植物区系系统研究发现,22°30'N 是中国热带与亚热带常绿阔叶林分界线(图 3 中蓝色虚线所示),超过了我国热带气候的北界(21°30'N,年有效积温为 8 000 °C),根据花粉和<sup>14</sup>C 证据表明在全新世中期中国东部的热带和亚热带常绿阔叶林曾向北迁移<sup>[30]</sup>。从本研究结果看出,福建柏在末次盛冰期高适生区曾超过该界限,并一度分布至广东和福建沿海一带,而随着冰期消融气温升高,至全新世中期福建柏主要分布区退至界限附近,南部栖息地基本丢失,并向东部和北部扩张,进一步验证了常绿阔叶林在该时期北移的观点;根据全新世中期到现代和将来的结果来看,福建柏主要分布区基本未超过界限,表明其对温度的响应尤为敏感,不适应于高温环境;而未来气候下福建柏并未向北方寒冷地区扩张,可能是由于北方气候干燥,降水限制了其分布。从气候因子贡献分析和现代各适生区环境变量分析结果看出(图 2、表 2),福建柏在最干月降雨量(bio14)需求为 9~38 mm,平均气温日较差(bio02)为 4.7~9.6 °C,最暖季度平均温度(bio10)为 14.8~29.2 °C,而未来气候变暖、长江中下游极端降水大幅度增加,华南地区温度升高、降水减少<sup>[39]</sup>,进一步验证福建柏更加倾向高海拔寒冷湿润地区避难所分布,同时也表明福建柏对气候变化反应敏感,用福建柏分布格局来指示中国热带和亚热带常绿阔叶林生

物地理分布界限具有一定的可信度。

本研究模拟发现,我国台湾地区始终有福建柏适生分布区的存在,推测可能是由于台湾地区中部中央山脉、玉山山脉和阿里山山脉海拔在 3 800 m 左右,水热条件极为适合福建柏生长,该地区野生福建柏资源情况有待进一步挖掘。

**3.2.2 福建柏分布对遗传格局的影响** 简单重复序列标记对福建柏遗传分化格局的研究,发现我国福建柏自交系数较低,且除广西群体外,各种群内部的遗传多样性均显示出较高水平,推测广西群体可能在进化历程中发生了瓶颈效应,导致有效群体大小的锐减<sup>[40]</sup>。在本研究的研究结果中可以看出,广西地区福建柏群体自末次盛冰期以来经历了反复的扩张收缩,对此地区发生瓶颈效应的推测予以佐证。此外,在本研究的模拟中也可以看到,福建柏各进化历史时期始终呈连续分布,而这种连续分布模式为种群间基因流提供了必要条件,随着群体间基因流发生,各种群相互交换遗传物质,增加遗传变异水平及生态适应性,为福建柏物种水平上较高的遗传多样性提供合理的解释<sup>[41]</sup>。

**3.2.3 保护策略和建议** 遗传多样性对植物适应环境气候变化等方面具有极为重要的作用,在全球气候变暖的大背景下,越来越多的物种由于缺乏充足的遗传资源而面临灭绝的风险。福建柏在物种水平上表示出较高的遗传多样性和群体水平上显著的遗传分化,表明其对环境变化具有一定的适应性。但是作为第三纪孑遗植物,针叶树种分布范围受更新世以来气候影响较为明显,本研究中福建柏分布区模拟显示出部分地区明显的扩张和收缩信号,表明这一濒危物种较高的遗传多样性不足以完全抵挡强烈的气候震荡;此外,本课题组在长期野外调查中发现野生福建柏受人为影响剧烈,在多处发现福建柏被采伐的痕迹,很多标本记录地点已难觅踪迹。由于福建柏木材优良,部分地区会对其进行采伐用于建筑材料使用,从而加剧其濒危程度。鉴于以上研究发现,建议应立即加强对福建柏野生种群的监管力度,建立自然保护区,停止对其进行采伐和破坏,并加大公众教育力度,大力宣传濒危植物保护对我国生态文明建设的重要性;对现有分布区野生种质资源进行保护和储藏,尤其是分布范围经历反复扩张和收缩地区,例如广西群体,避免未来气候变化下部分地区遗传资源和材料的丧失;在福建柏适生区建立迁地保护区,如林场、植物园、树木园、公园和校园教学试验地等,结合本研究结果,广泛收集长期稳定分布的福建柏野生种质资源进行保育,以尽可能多地保存遗传种质资源;开展造林和园林绿化推

广工作,满足人们对福建柏木材的需求。

**3.2.4 展望** 本研究利用 MaxEnt 模型,筛选 7 个相关气候因子对福建柏末次盛冰期、全新世中期、现代和未来(2070s)4 个时期适生区分布情况及动态变迁过程进行模拟,探讨不同时期限制其分布的主要气候因子以及气候震荡下福建柏的地理分布变化,并预测未来的适生分布区,为福建柏种质资源保护、引种和造林提供理论基础<sup>[42]</sup>。然而,本研究仅使用气候因子进行模拟,而未考虑海拔、坡度和坡向等地形因子对福建柏潜在分布区的影响,结果可能存在局限性。在今后研究中,还应增加更为全面的地质环境因子、人为因子和其他生态因子进行全面模拟分析,同时结合基于单拷贝核基因测序技术或简化基因组测序深入解析福建柏种群动态进化历史,挖掘群体间渐渗和受选择的基因及其功能,以期进一步揭示福建柏对气候变化响应的分子机理,为如何应对未来气候震荡提供对策。

#### 参考文献:

- [1] ZANG M Y, SU Q, WENG Y H, *et al.* Complete chloroplast genome of *Fokienia hodginsii* (Dunn) Henry et Thomas: insights into repeat regions variation and phylogenetic relationships in cupressophyta[J]. *Forests*, 2019, 10(7): 528.
- [2] 高兆蔚. 珍贵用材树种——福建柏[J]. *福建林业科技*, 1994, 21(2): 62-66.
- [3] 张瑞秀. 福建柏在混交林与纯林中的生长调查分析[J]. *福建林业*, 2020(5): 36-38, 42. (in Chinese)
- [4] 陈乾, 黄霞, 江登辉, 等. 遮荫对福建柏苗期生长及生物量的影响[J]. *福建农林大学学报: 自然科学版*, 2020, 49(6): 796-802. CHEN Q, HUANG X, JIANG D H, *et al.* Effect of shading on growth and biomass of *Fokienia hodginsii* seedlings[J]. *Journal of Fujian Agriculture and Forestry University: Natural Science Edition*, 2020, 49(6): 796-802. (in Chinese)
- [5] 周成城, 徐文达, 陈凌艳, 等. 福建柏种质资源的保护和利用研究进展[J]. *亚热带农业研究*, 2019, 15(4): 271-278.
- [6] 林媛媛, 林武星, 苏宝川, 等. 不同保留密度对福建柏人工林生长和经济效益的影响[J]. *防护林科技*, 2020(11): 4-5, 45.
- [7] 周成城, 黄霞, 谢德金, 等. 基于 GC-MS 的福建柏萜类挥发物及其器官差异分析[J]. *福建农林大学学报: 自然科学版*, 2021, 50(2): 216-222. ZHOU C C, HUANG X, XIE D J, *et al.* Analysis of terpenoid volatiles and differences in various organs of *Fokienia hodginsii* based on GC-MS[J]. *Journal of Fujian Agriculture and Forestry University: Natural Science Edition*, 2021, 50(2): 216-222. (in Chinese)
- [8] HEWITT G. The genetic legacy of the Quaternary ice ages[J]. *Nature*, 2000, 405(6789): 907-913.
- [9] IPCC. Climate Change 2014: the physical science basis. Contribution of working group I to the fifth assessment report of the intergovernmental panel on climate change[M]. New York: Cambridge University Press, 2014.



- [10] WILLIS C G, RUHFEL B, PRIMACK R B, *et al.* Phylogenetic patterns of species loss in Thoreau's woods are driven by climate change[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2008, 105(44): 17029-17033.
- [11] 吴建国, 周巧富, 李艳. 中国生物多样性保护适应气候变化的对策[J]. *中国人口·资源与环境*, 2011, 21(Supp. 1): 435-439.
- [12] BERTHEL N, SCHWÖRER C, TINNER W. Impact of Holocene climate changes on alpine and treeline vegetation at Sanetsch Pass, Bernese Alps, Switzerland[J]. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 2012, 174(none): 91-100.
- [13] 李单琦, 胡菀, 韩彩霞, 等. 基于 MaxEnt 模型的濒危观赏植物福建柏潜在适生区预测[J]. *植物科学学报*, 2020, 38(6): 743-750.
- LI D Q, HU W, HAN C X, *et al.* Prediction of potential suitable distribution of *Fokienia hodginsii* (Dunn) Henry et Thomas based on MaxEnt model[J]. *Plant Science Journal*, 2020, 38(6): 743-750. (in Chinese)
- [14] HARRISON S P, YU G, AKAHARA H, *et al.* Palaeovegetation (communications arising): diversity of temperate plants in east Asia[J]. *Nature*, 2001, 413: 129-130.
- [15] PHILLIPS S J, DUDÍK M. Modeling of species distributions with Maxent: new extensions and a comprehensive evaluation[J]. *Ecography*, 2008, 31(2): 161-175.
- [16] 周海涛, 那晓东, 臧淑英, 等. 最大熵(Maxent)模型在物种栖息地研究中的应用[J]. *环境科学与管理*, 2016, 41(3): 149-151.
- [17] 王运生, 谢丙炎, 万方浩, 等. ROC 曲线分析在评价入侵物种分布模型中的应用[J]. *生物多样性*, 2007, 15(4): 365-372.
- [18] 邢丁亮, 郝占庆. 最大熵原理及其在生态学研究中的应用[J]. *生物多样性*, 2011, 19(3): 295-302.
- [19] VAZ U L, CUNHA H F, NABOUT J C. Trends and biases in global scientific literature about ecological niche models[J]. *Brazilian Journal of Biology*, 2015, 75(Supp. 1): 17-24.
- [20] 陈文德, 朱坤, 姚文文, 等. 基于 MaxEnt 模型和 GIS 空间技术对大熊猫在岷山地区的时空变化分析及预测[J]. *西北林学院学报*, 2021, 36(4): 182-190.
- CHEN W D, ZHU K, YAO W W, *et al.* Analysis and prediction of temporal and spatial changes of giant pandas in the area of Minshan Mountains based on MaxEnt model and GIS spatial technology[J]. *Journal of Northwest Forestry University*, 2021, 36(4): 182-190. (in Chinese)
- [21] 胡菀, 张志勇, 陈陆丹, 等. 末次盛冰期以来观光木的潜在地理分布变迁[J]. *植物生态学报*, 2020, 44(1): 44-55.
- HU W, ZHANG Z Y, CHEN L D, *et al.* Changes in potential geographical distribution of *Tsoongiodendron odoratum* since the last glacial Maximum[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2020, 44(1): 44-55. (in Chinese)
- [22] 张文秀, 寇一翮, 张丽, 等. 采用生态位模拟预测濒危植物白豆杉 5 个时期的适宜分布区[J]. *生态学杂志*, 2020, 39(2): 600-613.
- [23] 辜云杰, 李晓清, 杨汉波. 基于 MaxEnt 生态位模型预测桢楠在中国的潜在适宜栽培区[J]. *西北林学院学报*, 2021, 36(2): 136-141.
- GU Y J, LI X Q, YANG H B. MaxEnt Model-based prediction of suitable cultivation area of *Phoebe zhennan* in China[J]. *Journal of Northwest Forestry University*, 2021, 36(2): 136-141. (in Chinese)
- [24] LENOIR J, GÉGOUT J C, PIERRAT J C, *et al.* Differences between tree species seedling and adult altitudinal distribution in mountain forests during the recent warm period (1986—2006)[J]. *Ecography*, 2009, 32(5): 765-777.
- [25] YANG X Q, KUSHWAHA S, SARAN S, *et al.* Maxent modeling for predicting the potential distribution of medicinal plant, *Justicia adhatoda* L. in Lesser Himalayan foothills[J]. *Ecological Engineering*, 2013, 51: 83-87.
- [26] 李安, 高萌萌, 陈曦, 等. 基于 MaxEnt 模型和未来气候条件预测太行花属植物的适生分布区[J]. *河南农业科学*, 2021, 50(4): 137-146.
- [27] 代玉烜, 金塘, 徐海霞, 等. 基于 MaxEnt 模型的小黄花茶在中国的适生区域研究[J]. *四川大学学报: 自然科学版*, 2021, 58(2): 189-198.
- DAI Y H, JIN T, XÜ H X, *et al.* Study on the suitable area of *Camellia luteo flora* Y. K. Li in China based on MaxEnt model[J]. *Journal of Sichuan University: Natural Science Edition*, 2021, 58(2): 189-198. (in Chinese)
- [28] HANLEY J A, MCNEIL B J. The meaning and use of the area under a receiver operating characteristic (ROC) curve[J]. *Radiology*, 1982, 143(1): 29-36.
- [29] BROWN J L. SDMtoolbox: a python-based GIS toolkit for landscape genetic, biogeographic and species distribution model analyses[J]. *Methods in Ecology and Evolution*, 2014, 5(7): 694-700.
- [30] ZHU H. Geographical elements of seed plants suggest the boundary of the tropical zone in China[J]. *Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology*, 2013, 386: 16-22.
- [31] 陈冬梅, 康宏樟, 刘春江. 中国大陆第四纪冰期潜在植物避难所研究进展[J]. *植物研究*, 2011, 31(5): 623-632.
- [32] TIAN S, KOU Y X, ZHANG Z R, *et al.* Phylogeography of *Eomecon chionantha* in subtropical China: the dual roles of the Nanling Mountains as a glacial refugium and a dispersal corridor[J]. *Bmc Evolutionary Biology*, 2018, 18(1): 20.
- [33] TIAN S, LEI S Q, HU W, *et al.* Repeated range expansions and inter-/postglacial recolonization routes of *Sargentodoxa cuneata* (Oliv.) Rehd. et Wils. (Lardizabalaceae) in subtropical China revealed by chloroplast phylogeography[J]. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 2015, 85: 238-246.
- [34] 曹伯勋. 中国第四纪气候研究及对我国未来气候与环境变化的讨论[J]. *中国区域地质*, 1990(2): 97-111.
- [35] 谢传礼, 翦知潜, 赵泉鸿, 等. 末次盛冰期中国海古地理轮廓及其气候效应[J]. *第四纪研究*, 1996, 16(1): 1-10.
- [36] 缪菁, 王勇, 王璐, 等. 基于 MaxEnt 模型的苦槠潜在地理分布格局变迁预测[J]. *南京林业大学学报: 自然科学版*, 2021, 45(3): 193-198.
- MIAO J, WANG Y, WANG L, *et al.* Prediction of potential geographical distribution pattern change for *Castanopsis sclerophylla* on MaxEnt[J]. *Journal of Nanjing Forestry University: Natural Sciences Edition*, 2021, 45(3): 193-198. (in Chinese)



- 报, 2015, 21(5): 1279-1285.
- ZHU L B, LIU H H, ZHANG Y P, *et al.* Effects of magnesium on chlorophyll fluorescence and active oxygen scavenging system of fruiting-node leaves of muskmelon [J]. Journal of Plant Nutrition and Fertilizer, 2015, 21(5): 1279-1285. (in Chinese)
- [39] 彭云, 韩晓日, 杨劲峰, 等. 镁肥不同用量对花生叶片抗氧化代谢的影响[J]. 花生学报, 2014, 43(2): 7-11.
- PENG Y, HAN X R, YANG J F, *et al.* Effects of different Mg application amount on antioxidant enzymes activities of peanut [J]. Journal of Peanut Science, 2014, 43(2): 7-11. (in Chinese)
- [40] 马晓丽, 颜秋阳, 刘雪峰, 等. 镁肥对缺镁葡萄叶片活性氧含量和保护酶活性的影响[J]. 中国土壤与肥料, 2018(6): 154-160.
- [41] 祖艳群, 林克惠. 硼在植物体中的作用及对作物产量和品质的影响[J]. 云南农业大学学报, 2000, 15(4): 359-363.
- [42] CAPITANI F, ALTAMURA M M. Exogenous calcium enhances the formation of vegetative buds, flowers and roots in tobacco pith explants cultured in the absence of exogenous hormones[J]. Plant Cell, Tissue and Organ Culture, 2004, 77(1): 1-10.
- [43] 刘正良, 董永熊. 硼肥和绿肥对花椒产量的影响[J]. 南方农业, 2017, 11(21): 5-6.
- [44] 曹昌林, 吕慧卿, 郝志萍, 等. 叶面喷施锌、硼肥对晋荞麦(苦)5号产量和品质的影响[J]. 作物杂志, 2020(4): 135-142.
- [45] 石彦召, 曹辉, 杨海棠, 等. 花生叶面喷施微肥对产量和品质的影响[J]. 农业科技通讯, 2014(5): 75-77.
- [46] 龙友华, 张承, 吴小毛, 等. 叶面喷施硼肥对猕猴桃产量及品质的影响[J]. 北方园艺, 2015(5): 9-12.
- [47] 宗毓铮, 王雯玥, 韩清芳, 等. 喷施硼肥对紫花苜蓿光合作用及可溶性糖源库间运转的影响[J]. 作物学报, 2010, 36(4): 665-672.
- ZONG Y Z, WANG W Y, HAN Q F, *et al.* Effects of different levels of boron fertilizer on alfalfa photosynthesis and source-sink translocation of soluble carbohydrate in alfalfa [J]. Acta Agronomica Sinica, 2010, 36(4): 665-672. (in Chinese)
- [48] 魏国余, 亢亚超, 廖曦, 等. 配方施肥对红锥幼林生理及叶片养分含量的影响[J]. 西北林学院学报, 2020, 35(4): 32-36, 83.
- WEI G Y, KANG Y C, LIAO X, *et al.* Effects of formula fertilization on physiology characteristics and leaf nutrition contents of young *Castanopsis hystrix* stands [J]. Journal of Northwest Forestry University, 2020, 35(4): 32-36, 83. (in Chinese)
- [49] 李婷, 刘莉, 武志伟, 等. 氮磷钾钙配施对望天树幼苗生长及生理特性的影响[J]. 西北林学院学报, 2020, 35(6): 110-115, 175.
- LI T, LIU L, WU Z W, *et al.* Effects of combined application of nitrogen, phosphorus, potassium, and calcium on the growth and physiological characteristics of *Parashorea chinensis* seedlings [J]. Journal of Northwest Forestry University, 2020, 35(6): 110-115, 175. (in Chinese)
- [50] 刘福妹, 姜静, 刘桂丰. 施肥对白桦树生长及开花结实的影响[J]. 西北林学院学报, 2015, 30(2): 116-120, 195.
- LIU F M, JIANG J, LIU G F. Effects of fertilization on the growth and flowering of *Betula platyphylla* [J]. Journal of Northwest Forestry University, 2015, 30(2): 116-120, 195. (in Chinese)
- [51] 胡厚臻, 侯文娟, 潘启龙, 等. 配方施肥对刨花润楠幼苗生长和光合生理的影响[J]. 西北林学院学报, 2015, 30(6): 39-45.
- HU H Z, HOU W J, PAN Q L, *et al.* Effects of formulated fertilization on the growth and photosynthetic physiological properties of *Machilus pauhoi* Seedlings [J]. Journal of Northwest Forestry University, 2015, 30(6): 39-45. (in Chinese)
- [52] 刘鹏, 杨玉爱. 硼钼胁迫对大豆叶片硝酸还原酶与硝态氮的影响[J]. 浙江大学学报: 农业与生命科学版, 2000, 26(2): 151-154.
- [53] 杨暹, 陈晓燕. 硼钼营养对青花菜花球产量及活性氧代谢的影响[J]. 园艺学报, 2000, 27(2): 112-116.
- [54] ZEWAİL R, EL-GMAL I, KHAITOV B, *et al.* Micronutrients through foliar application enhance growth, yield and quality of sugar beet (*Beta vulgaris* L.) [J]. Journal of Plant Nutrition, 2020, 43(15): 2275-2285.
- [55] GRZEBISZ W, LUKOWIAK R, BIBER M, *et al.* Effect of multi-micronutrient fertilizers applied to foliage on nutritional status of winter oilseed rape and development of yield forming elements [J]. Journal of Elementology, 2010, 15(3): 477-491.

# (上接第 99 页)

- [37] SUGGITT A J, WILSON R J, ISAAC N, *et al.* Extinction risk from climate change is reduced by microclimatic buffering [J]. Nature Climate Change, 2018, 8(8): 713-717.
- [38] 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(4488): 1-14.
- [39] 李新周, 刘晓东. 未来全球气候变暖情景下华东地区极端降水变化的数值模拟研究[J]. 热带气象学报, 2012, 28(3): 379-391.
- LI X Z, LIU X D. Numerical simulations of extreme precipitation in eastern china under A1B scenario [J]. Journal of Tropical Meteorology, 2012, 28(3): 379-391. (in Chinese)
- [40] YIN Q Y, CHEN S F, GUO W, *et al.* Pronounced genetic differentiation in *Fokienia hodginsii* revealed by simple sequence repeat markers [J]. Ecology and Evolution, 2018, 8: 22.
- [41] DOUGLAS J. Evolution [M]. Sunderland: Sinauer Associates, Inc., 2013.
- [42] NIU Y L, BHATT A, PENG Y S, *et al.* Genetic diversity and population structure analysis of *Emmenopteryx henryi* Oliv. an endangered relic species endemic to China [J]. Genetic Resources and Crop Evolution, 2020(9): 1-14.