

DOI: 10.5846/stxb202008132110

肖建华, 丁鑫, 蔡超男, 张灿瑜, 张晓妍, 李朗, 李捷. 闽楠 (*Phoebe bournei*, Lauraceae) 地理分布及随气候变化的分布格局模拟. 生态学报, 2021, 41 (14): 5703-5712.

Xiao J H, Ding X, Cai C N, Zhang C Y, Zhang X Y, Li L, Li J. Simulation of the potential distribution of *Phoebe bournei* with climate changes using the maximum-entropy (MaxEnt) model. Acta Ecologica Sinica, 2021, 41 (14): 5703-5712.

## 闽楠 (*Phoebe bournei*, Lauraceae) 地理分布及随气候变化的分布格局模拟

肖建华<sup>1,2</sup>, 丁鑫<sup>3</sup>, 蔡超男<sup>1,2</sup>, 张灿瑜<sup>1,2</sup>, 张晓妍<sup>1,2</sup>, 李朗<sup>1,4</sup>, 李捷<sup>1,4,\*</sup>

1 中国科学院西双版纳热带植物园综合保护中心植物系统发育与保护生物学实验室, 昆明 650223

2 中国科学院大学, 北京 100049

3 广东生态工程职业学院风景园林系, 广州 510520

4 中国科学院核心植物园综合保护中心, 勐腊 666303

**摘要:**掌握气候变化对珍稀濒危物种的分布和适应性变化趋势的影响, 是开展保护生物学研究的基础。闽楠 (*Phoebe bournei*) 是我国东部亚热带森林的优势树种, 也是金丝楠木的主要来源树种。它具有重要的经济、园林与生态价值, 目前已被列为国家 II 级保护植物。预测不同气候背景下该物种的地理分布格局可为这一珍贵树种的资源保护、合理利用与开发提供指导依据, 同时也为闽楠的起源与地理分化研究奠定基础。本研究基于闽楠的 123 个分布点信息与 19 个气候因子, 采用最大熵模型 (MaxEnt) 与 ArcGIS 空间分析, 构建闽楠于末次冰期 (距今 22000 年)、当前 (1950—2000 年) 以及未来 (2050 年与 2070 年) 相应地潜在分布区格局, 并确定未来受威胁的适生区、面积与影响分布的气候因子。结果表明: 闽楠的适生区覆盖浙江、福建、江西、广东、广西、湖南、湖北、贵州及重庆, 制约闽楠地理分布的气候因子主要是温度季节性变化标准差 (Bio4)、最暖月最高温 (Bio5) 与最干季降水量 (Bio17); 在末次盛冰期闽楠退缩到我国东部的许多山区, 诸如武夷山、浙闽丘陵、武陵山、雪峰山、湘黔桂毗邻的山区; 随着全球气候变暖, 到 2050 年与 2070 年闽楠的适生区有着破碎化甚至丧失的风险。

**关键词:**最大熵模型; 物种分布模拟; 闽楠; 气候变化

## Simulation of the potential distribution of *Phoebe bournei* with climate changes using the maximum-entropy (MaxEnt) model

XIAO Jianhua<sup>1,2</sup>, DING Xin<sup>3</sup>, CAI Chaonan<sup>1,2</sup>, ZHANG Canary<sup>1,2</sup>, ZHANG Xiaoyan<sup>1,2</sup>, LI Lang<sup>1,4</sup>, LI Jie<sup>1,4,\*</sup>

1 Plant Phylogenetics and Consipervation Group, Center for Integrative Conservation, Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Kunming 650223, China

2 University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China

3 Department of Landscape Architecture, Guangdong Eco-engineering Polytechnic, Guangzhou 510520, China

4 Center of Conservation Biology, Core Botanical Gardens, Chinese Academy of Sciences, Mengla 666303, China

**Abstract:** Understanding the effect of climate changes on potential distribution of rare and/or endangered species is a primer of biology conservation. *Phoebe bournei* (Hesml.) Yang, a dominant tree in subtropical forest in eastern China, is one of the main sources for the “Golden-thread wood”. *P. bournei* incorporates the value of the economy, landscape, and ecology. Now, it has been listed as Category II protected plants in the Chinese List of Wild Plants and as vulnerable

**基金项目:**云南省应用基础研究计划面上项目 (2017FB033); 科技部科技基础资源调查专项 (2017FY100100, 2017FY100102); 中国科学院战略生物资源服务网络计划生物多样性保护策略 (ZSSD-013)

**收稿日期:**2020-08-13; **修订日期:**2021-01-09

\* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: jieli@xtbg.ac.cn

according to the IUCN Red List of Threatened Species. A prediction of the impact of climate changes on the distribution of *P. bournei* will facilitate the utilization of germplasm resources as well as its evolutionary history. The 123 occurrences data covering the whole distribution range of *P. bournei* in China were obtained and the eight main bioclimatic variables were selected in this study. We used the maximum-entropy (Maxent) model for predicting potentially suitable habitat for *P. bournei* under paleoclimate, current and future climate background. The maxent model was highly accurate with a statistically significant AUC of 0.8. The results showed that the suitable region for *P. bournei* was Zhejiang, Fujian, Jiangxi, Guangdong, Guangxi, Hunan, Hubei, and Chongqing. From the area of current distribution, with a total area of 1047314 km<sup>2</sup>, 233142 km<sup>2</sup> (22.26%), 360626 km<sup>2</sup> (34.43%), and 453545 km<sup>2</sup> (43.31%) were highly suitable area, moderately suitable habitat area, and poorly suitable habitat area for *P. bournei* in China, respectively. The variation coefficient of temperature (Bio4), the warmest month of temperature (Bio5) and precipitation of the driest quarter (Bio17) were the major climatic factors determining its suitable region. In addition, *P. bournei* retreated to many mountains in eastern China, such as Wuyi Mountain, Zhejiang-Fujian hills, Wuling Mountain, Xuefeng Mountain, and the mountains near Hunan-Guizhou-Guangxi borders during the Last Glacial Maximum (LGM) period. Under global warming, the suitable habitat for *P. bournei* will be at risk of fragmentation or even loss by 2050 and 2070. The predicted suitable areas of *P. bournei* located in Jiangxi and Fujian will be more seriously fragmented, and ones located in the Hunan-Guizhou border might be disappeared. To protect this valuable timber tree, we suggested should use *in-situ* and *ex-situ* conservation strategies. Especially, the wild populations should be taken *in-situ* conservation strategies, such as Guanshan population located in Jiangxi, Shaxian population located in Fujian and Chebaling population located in Guangdong province. This study would provide theoretical suggestions for the protection, cultivation management, and sustainable utilization of *P. bournei* resources to face the challenge of global climate changes.

**Key Words:** MaxEnt; species distribution model (SDM); *Phoebe bournei*; climate changes

掌握物种的地理分布格局以及发现影响其格局的生态因子是生物多样性研究的重要议题之一,也是保护生物学研究的基础<sup>[1]</sup>。物种当前的分布格局是历史气候变化塑造的结果<sup>[2]</sup>,并在未来进一步被气候变化影响<sup>[3]</sup>。尤其是当今全球气候变化剧烈,了解气候变化对物种分布格局的影响显得尤为重要。第四纪以来气候剧烈变化塑造了当前北半球物种的地理分布格局<sup>[4-5]</sup>。与欧美相比,在第四纪冰期-间冰期的气候回旋背景下,东亚地区形成有限的冰川<sup>[6]</sup>,加之中国南方地区分布有众多的高山和峡谷如武夷山脉、罗霄山脉、南岭、神农架等,对剧烈的气候波动起到缓冲作用,这为物种在中国原地存留提供了长期稳定的生境<sup>[7]</sup>。在第四纪冰期间冰期交替时,我国亚热带地区的许多乔木树种经历了南退-北迁的过程,如亚热带常绿阔叶林优势种红楠(*Machilus thunbergia*)的谱系地理研究表明该物种在冰期有着明显向南退缩与冰期后向北扩张的趋势<sup>[8]</sup>;此外也有一些物种采取“原地避难模式”,如甜槠(*Castanopsis eyrei*)存在多个原地避难所<sup>[9]</sup>。

联合国政府间气候变化专门委员会(Intergovernmental Panel on Climate Change, IPCC)第五次评估报告中指出,根据不同的 CO<sub>2</sub> 排放情况,21 世纪末全球气温升幅将达到 0.3—4.8℃,未来全球变暖仍将继续<sup>[10]</sup>。Chen 等通过综合分析前人的多项研究数据发现,在全球气候变暖的背景下陆生物种呈现出每 10 年向高纬度迁移约 16.9 km 或向高海拔地区迁移约 11 m 的情况<sup>[11]</sup>。气候的持续变暖可能会导致物种栖息地减少、分布区面积缩小,甚至物种的灭绝,生态系统内部种间关联受到破坏和生物多样性丧失<sup>[12-13]</sup>。因此,研究物种在过去和未来的地理分布格局变化,将有助于我们制定更为有效的保护措施以及提高保护成效,这也是气候变化背景下有效保护生物多样性的关键手段之一<sup>[14]</sup>。

物种分布模型(Species distribution modelling, SDM)利用物种已知的分布数据和环境变量,根据一定的算法来构建模型用于预测物种可能的分布区或特定需求的生态条件。近年来,物种分布模型越来越多地应用于研究气候变化背景下珍稀濒危植物的适宜分布格局,如观光木(*Tsoongiodendron odorum*)<sup>[15]</sup>、崖柏(*Thuja*

sutchuenensis)<sup>[16]</sup>、桃儿七(*Sinopodophyllum hexandrum*)<sup>[17]</sup>。在诸多物种分布模型中,最大熵模型(Maximum-entropy, MaxEnt)应用最为广泛,该模型采用 MaxEnt 算法,最大程度上不约束未知分布信息,更多地保留物种已有分布环境变量数据信息,可以科学严谨地预测物种潜在分布<sup>[18]</sup>。尤其当面临样本数分布点数据不足且气候因子之间的相关性不明确时,MaxEnt 模型相比于其他 SDM 模型能够更好地预测物种的潜在分布<sup>[19]</sup>。

闽楠(*Phoebe bournei* (Hemsl.) Yang) 隶属于樟科楠属,是我国东部亚热带常绿阔叶林的优势树种之一<sup>[20-24]</sup>。闽楠的树干通直且木材致密坚韧、芳香持久,是我国建筑与高级家具制作的优良木材,更以“金丝楠木”享誉中外<sup>[24-25]</sup>。历史上因仅供皇家宫殿、少数庙宇的建筑和家具而称为“皇木”<sup>[25]</sup>。闽楠分布于 1200 m 以下的阴湿山谷、山洼和河谷<sup>[26]</sup>,喜温暖、湿润气候。近年来,闽楠不断遭受到人类活动的干扰,如大肆砍伐、生境片段化,导致其种群规模较小且多呈零散分布格局<sup>[27]</sup>。目前,它已被列为国家 II 级重点保护植物,被 IUCN 列为易危<sup>[28]</sup>。目前关于闽楠的研究仍较少,多集中于苗木繁殖与造林技术、种群动态与生理生态等<sup>[22-23,29]</sup>。以往研究人员曾根据标本记录总结了闽楠的地理分布区与适应的气候特征<sup>[24,26,30]</sup>。葛永金等结合气候数据与闽楠群落分布数据描述了闽楠当前的分布格局及其气候特征<sup>[26]</sup>。丁鑫等根据标本数据绘制出闽楠与其姐妹种楠木(*Phoebe zhennan*)的当前分布范围,说明闽楠与楠木的地理分布不同<sup>[24]</sup>。然而,上述研究都没有展开气候因子与闽楠的分布关系的深入研究。此外,自末次盛冰期以来的气候变化对闽楠分布变迁的影响如何以及可能影响其地理分布的气候因子是哪些,这些问题均不明确。

本文运用 MaxEnt 模型模拟不同气候背景下闽楠的潜在分布区,着重研究以下问题:1) 影响闽楠分布的主要气候因子有哪些? 2) 不同气候变化背景下,闽楠的潜在分布格局是如何变化? 研究结果将为闽楠种质资源的保护、管理及开发实施提供理论依据,并可拓宽对中国华东地区其他常绿阔叶林优势种地理分布格局的认知。

## 1 材料与方法

### 1.1 分布数据与环境数据

通过中国数字植物标本馆(CVH, <http://www.cvh.org.cn>)、中国国家标本资源共享平台(NSCII, <http://www.nscii.org.cn>)、教学标本资源共享平台(<http://mnh.scu.edu.cn>)、全球生物多样性信息平台(GBIF, <http://www.gbif.org>)和野外实地调查,获得闽楠有记录的标本点分布数据。剔除鉴定错误的标本与空间分布重复记录点以及保留相邻距离大于 10 km 以上的记录点之后,共获得 123 个闽楠分布记录点。

从世界气候数据库(WorldClim, <http://www.worldclim.org>)下载末次盛冰期(22 kya)、当前(1950—2000 年)和未来(2050 与 2070 年)4 个时期的 19 个气候因子数据(2.5 arcmin)。在此,我们选择气候模拟中具有较大优势的 CCSM4 气候系统模型。对于 2050 年与 2070 年气候数据,我们选取了 RCP4.5 (representative concentration pathway, RCP) 浓度路径,RCP4.5 代表全球二氧化碳中度排放情景。采用国家省级行政区划矢量图(比例尺 1:400 万)作为底图,在 ArcGIS 10.4 对 3 个时期的 19 个气候因子数据进行裁剪,获得相应时期的中国气候图层。

因各气候因子之间存在一定的相关性,若不进行筛选容易导致物种分布模型的过度拟合。在此,对 19 个气候因子进行主成分分析(Principal component analysis)与 Spearman 秩相关检验分析(剔除 Spearman's  $|R| \geq 0.7$ ),以便确定主导且相关性低的气候因子。最终共获得 8 个气候因子,具体如下:年均温(Bio1)、昼夜温差月均值(Bio2)、温度季节性变化标准差(Bio4)、最暖月最高温(Bio5)、夏季均温(Bio8)、年降水量(Bio12)、降水量季节性变方差(Bio15)以及冬季降水量(Bio17)。闽楠分布区预测建模以及气候因子对闽楠地理分布格局的影响探讨将基于以上 8 个气候因子。

### 1.2 物种分布模型

本研究采用 MaxEnt v3.4.1 软件<sup>[19,31]</sup>模拟 3 个不同时期的闽楠适生区分布格局,随机选取 25% 的分布数据作为验证集,75% 的分布数据作为训练集,靴带法(bootstrap)抽取测试样,重复运算 20 次,其余参数均采用

软件默认设置。分析结果以 Logistic 格式, ASCII 类型文件输出。采用受试者工作特征 (receiver operation characteristic, ROC) 曲线下方的面积值 (area under curve, AUC) 评估模型预测结果的精准度。AUC 值划分为五个等级: 预测失败 ( $0.5 \leq AUC < 0.6$ ), 预测较差 ( $0.6 \leq AUC < 0.7$ ), 预测一般 ( $0.7 \leq AUC < 0.8$ ), 预测准确 ( $0.8 \leq AUC < 0.9$ ) 和预测极准 ( $0.9 \leq AUC \leq 1.0$ )<sup>[32]</sup>。一般 AUC 值越大, 表明预测结果越精准<sup>[32]</sup>。

### 1.3 闽楠分布格局可视化与量化

闽楠分布现状: 核密度 (Kernel density) 计算是使用核函数根据点或线要素计算单位面积的量值以将要素拟合为光滑锥状表面的方法, 从而实现基于物种的分布数据去估算物种的分布特征。因此, 本研究结合 ArcGIS 空间分析工具的核密度脚本评估闽楠的分布密集情况, 以绘制闽楠的地理分布图采用国家省级行政区划矢量图 (比例尺 1:400 万) 作为底图, 在 ArcGIS 10.4 中加载 123 个分布点信息。

对闽楠 3 个时期的潜在分布区进行适生等级划分, 采用 ArcGIS 软件空间分析中的重分类中自然间断点分级法 (Jenks' natural breaks)。根据此方法, 我们将闽楠的适生区分为 4 类: 非适生区 ( $P < 0.15$ )、低度适生区 ( $0.15 \leq P < 0.32$ )、中度适生区 ( $0.32 \leq P \leq 0.52$ ) 和高度适生区 ( $P \geq 0.52$ )。以上述阈值为依据将闽楠适生区可视化, MaxEnt 运算结果 (ASCII 栅格图层)。

为观察与量化闽楠不同气候背景下潜在适宜分布区格局的变化, 我们结合 ArcGIS 软件与 SDM toolbox 2.2 工具实现。首先, 利用 ArcGIS 软件中的“Reclassify”工具将 3 个时期的潜在分布区采用第 10 分位训练存在阈值 (10<sup>th</sup> percentage training threshold) 将连续分布的栅格文件转为 0/1 栅格文件 (“0”代表不适生; “1”代表适生)。其次, 结合 SDM toolbox 工具箱内的“Distribution Changes Between Binary SDMs”的脚本计算出各个时期之间 (LGM—Present; Present—2050y; Present—2070y) 的分布面积变化, 得到分布收缩、稳度、扩张区域; 最后, 采用“Centroid Changes (Lines)”脚本计算闽楠不同时期的分布中心变化, 用以检测闽楠分布区的总体变迁趋势。

## 2 结果

### 2.1 闽楠的地理分布现状

根据闽楠的地理分布图 (图 1) 可知其分布范围为  $106^{\circ}41' - 20^{\circ}22' E$ 、 $24^{\circ}10' - 30^{\circ}17' N$ ; 分布区北至湖北省恩施市、南达广西省蒙山县、西至贵州省息烽县以及东达浙江省平阳县。它覆盖浙、闽、赣、湘、粤北、桂北、鄂 (东) 西南、黔东及渝西南。Kernel density 的分析结果发现闽楠分布的密集区主要在以下区域: 福建与浙江南部、湘赣接壤处、湘黔桂接壤处。结合中国地形地貌, 发现闽楠密集区位于武夷山脉的东部与浙闽丘陵、罗霄山脉、武陵山脉以及二三阶梯的过渡地带 (图 1)。

### 2.2 限制当前潜在分布区格局的气候因子

MaxEnt 模型的 AUC 值大于 0.8, 表明预测模型性能优于随机模型, 并且该模型能很好地预测闽楠分布区。MaxEnt 模型的贡献率结果显示: 温度季节性变化标准差、最热月份最高温、最干季降水量和最湿季平均温度对闽楠的分布预测有重要影响; 年均温和年降水量对闽楠分布有一定的影响; 昼夜温差月均值与降水量的变化方差对闽楠分布预测影响最小 (表 1)。年均温、昼夜温差月均值、温度季节性变化标准差与最热月份最高温可定义为温度因子, 累积贡献率 58.8%; 年降水量、降水量的变化方差与冬季降水量可定义为水分因子, 累积贡献率为 24.6%; 夏季均温反映水热是否同步, 贡献率为 16.61%。各因子对闽楠的地理分布格局的影响力排序为: 温度因子 > 水分因子 > 水热同步因子。此外, 根据刀切法 (Jackknife) 的置换重要值位居前三位的气候因子分别为温度季节性变化标准差 (28.7%)、最热月份最高温 (24.8%) 和最干季降水量 (17.4%) (见表 1)。以上表明, 影响闽楠当前潜在地理分布区的主导气候因子是温度季节性变化标准差、最热月份最高温和最干季降水量。

根据主导变量的响应曲线得到影响闽楠生存的各气候因子适宜范围阈值分别为: 年均温为  $15.3 - 20.3^{\circ}C$ , 昼夜温差为  $7.3 - 10.6^{\circ}C$ , 温度季节变化标准差为  $5.9 - 8.5^{\circ}C$ , 最暖月最高温为  $31.1 - 36.7^{\circ}C$ , 夏季均温为

8.93—25.2℃, 年降水量为 1270—3241 mm, 降水量变化为 5—67 mm 和冬季度降水量为 82—740 mm(表 1)。

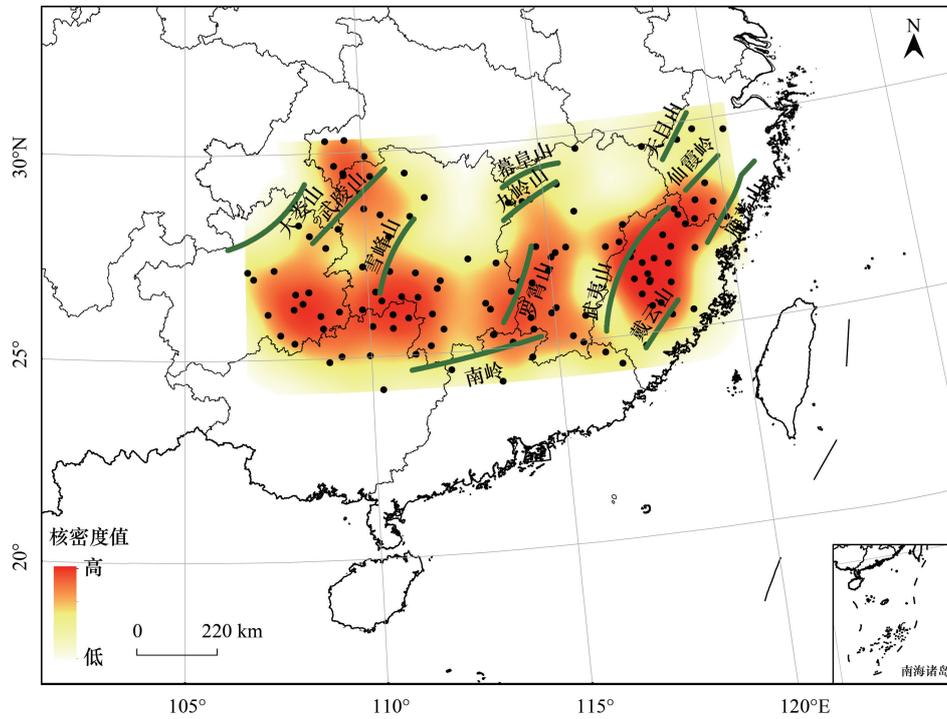


图 1 闽楠的地理分布图

Fig.1 The geographic distribution of *Phoebe bournei* (Hesml.) Yang [60]

黑色圆点代表标本分布点; 曲线对应该区域的山脉[60]

表 1 主要气候因子对 MaxEnt 模型预测闽楠分布的贡献率与适宜区间

Table 1 Relative contributions of the main environmental variables to the MaxEnt modelling and suitable ranges

代码 Code	环境变量 Environmental variables	贡献率 Contribution rate/%	置换重要值 Permutation importance	适宜区间 Suitable range
Bio1	年均温 /℃	5.3	10.6	15.3—20.4
Bio2	昼夜温差月均值 /℃	7.3	6.6	7.3—10.6
Bio4	温度季节变化方差 /℃	27.8	28.7	5.9—8.5
Bio5	最热月份最高温 /℃	18.4	24.8	31.1—36.7
Bio8	最湿季平均温度 /℃	16.6	5.9	8.9—25.2
Bio12	年降水量 /mm	3.1	3.5	1270.0—3241
Bio15	降水量季节变化方差 /mm	0.8	2.7	5.0—67.4
Bio17	最干季降水量 (冬季降水量)/mm	20.7	17.3	82.7—740

### 2.3 不同气候情境下闽楠的潜在分布区格局

根据闽楠当前的潜在分布区可知其适生区涵盖浙江、福建、江西、湖南、广东北部、广西东北部、贵州东部、湖北西南及东南部、重庆东南部(图 2), 比《中国植物志》描述的分布相对更广。闽楠的高、中、低适生区面积分别为 233142 km<sup>2</sup>、360626 km<sup>2</sup>和 453545 km<sup>2</sup>, 总面积为 1047314 km<sup>2</sup>; 分别占总适生区面积的 22.26%、34.43%和 43.31%。当前的高适生区主要位于浙江中南部、福建中西部、江西大部分地区、湖南南部以及广东北部, 在武陵山、雪峰山、湘桂接壤处也零散的分布着一些, 高适生区范围与现存的分布密集区相比, 面积更广(图 1 与图 2)。

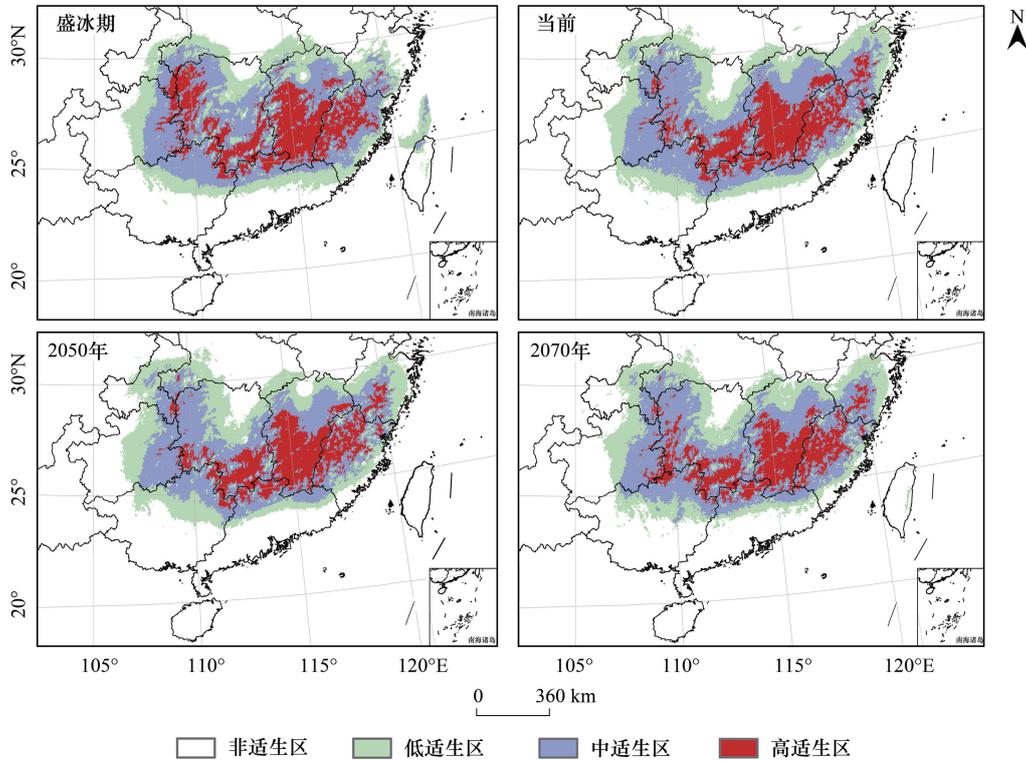


图2 基于 MaxEnt 模型预测不同时期闽楠的潜在分布区格局

Fig.2 The potential distribution for *P. bournei* during different periods based on MaxEnt model

对比末次盛冰期与当前潜在分布区格局(图 3)发现,闽楠自末次盛冰期以来正逐步向东与南迁移,且潜在适宜分布区增加了 66648 km<sup>2</sup>,约占当前适生区面积的 8.97%,新增的地区主要是浙江中部与北部、广东东北部以及重庆中部。而末次冰期适宜闽楠生长的一些区域如湖南北部与中部、江西北部以及福建东部将不再适宜,面积缩减了 52895 km<sup>2</sup>,占当前适生区面积的 7.12%。比较末次盛冰期与当前潜在分布区的格局发现,适生区总增加 13753 km<sup>2</sup>,占当前适生区面积的 1.85%。此外,两历史时期的高适生区的区域变化明显而其他适生区的变化不明显。如在末次冰期时重庆的南部与湖南西北部均为高度适生区,而在当前这两区域高度适生区明显缩减与破碎化(图 2)。

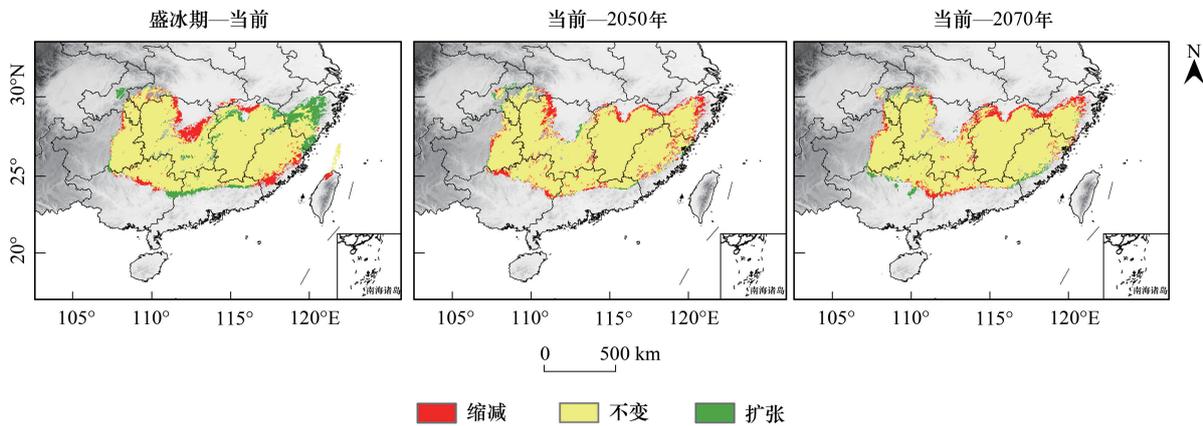


图3 闽楠不同时期的分布格局变化

Fig.3 Comparison of the potential distribution changes of *Phoebe bournei* between different periods

预测未来(2050年与2070年)与当前的潜在分布区格局相比较发现:在未来气候变暖的影响下,到2050年闽楠的潜在分布区面积收缩明显,适生区面积将净减少49580 km<sup>2</sup>,占当前总适生区面积的6.67%(图3);到2070年,其适生区呈同样缩减,适生区总面积将净减少36977 km<sup>2</sup>,占当前总适生区面积的4.97%(图3)。此外,二者的高适生区也发生一些改变,例如,江西与福建的高适生区将更破碎化而湖南与贵州接壤处的高适生区将面积缩小(图2;图3)。

### 3 讨论

本研究利用MaxEnt模型、19个气候数据以及123个闽楠标本点,对不同时期闽楠的潜在分布区格局进行预测。闽楠的当前潜在分布区格局的分析表明,其适生区的地理区域覆盖浙江中部以南、福建中部以北、江西、湖南中南部、广东北部、广西北部、贵州东部、重庆东部以及湖北的西南与东南部。温度季节性变化标准差、最热月份最高温与冬季降水量是主导当前闽楠地理分布的主要气候因子。在不同时期的气候背景下,闽楠的分布区格局变化明显。

#### 3.1 影响闽楠地理分布格局的气候因素

气候因素影响植物生长发育、制约着物种分布<sup>[33]</sup>。在本研究中我们发现温度季节变化、最暖月月最高温和冬季降水量对闽楠的地理分布格局有着主导作用。在一定范围内,随着温度季节变化的增加将有助于闽楠对生境的适应性的增加(表1)。这一现象可能是因为温差是植物的生长、发育和开花最重要因素之一,大多数的植物在这些重要生长发育时期都需经历暖-冷-暖的阶段<sup>[34]</sup>。闽楠的物候特征:4月下旬—5月中旬开花;5月中旬—5月下旬形成果实;12月中旬—12月下旬果成熟<sup>[35]</sup>。若在一定范围内的温差增加,可能有助于闽楠个体的生长发育,从而增加其适应性。作用于闽楠地理分布格局的第二个热量主导因子是最暖月最高温,这可能与植物幼苗生长条件分不开,从而影响种定植与扩张。对闽楠幼苗的生理生态研究表明当闽楠幼苗处于30℃高温条件下胁迫时间超过10天时会受到高温胁迫(最适宜幼苗的生长温度是25—30℃),高温胁迫将降低光合作用速率从而影响幼生长<sup>[36]</sup>。

除温度以外,Maxent模型模拟发现冬季降水量也是影响闽楠分布格局的重要气候因子。该环境变量也被证实影响我国其他亚热带地区樟科植物地理的分布,如浙江楠(*Phoebe chekiangensis*)<sup>[37]</sup>;檫木(*Sassafras tzumu*)<sup>[38]</sup>。黄永江等人通过对65个特有属的分布分析,发现冬春季丰富的降水是我国特有植物能在华东以及华中得以保存/生存的先决条件之一<sup>[39]</sup>。大部分植物的种子在秋季成熟,然而当冬季过于干旱时,脱水性敏感的种子容易死亡<sup>[40-41]</sup>。因植物生理对降水因子存在滞后性反映,冬季降水量不仅控制着亚热带乔木树种的休眠,也影响着树种开花期<sup>[42]</sup>。当植物长期处于冬、春季干旱胁迫的环境下,部分植物可能进行迁移或者灭绝<sup>[40-41]</sup>。

综上,气候因子可能通过控制闽楠的生长和发育节律从而进一步影响其分布格局,水热因子在塑造闽楠生态适应方面可能发挥着主要作用。

水热条件往往共同制约着植物地理分布格局<sup>[43-44]</sup>,热量条件影响植物南北纬度的变化,水分条件影响植被从沿海到内陆的变化<sup>[45]</sup>。在此我们大胆推测温度季节变化标准差限制了闽楠越过秦岭-淮河一线,越过亚热带北界;最暖月最高温限制了闽楠越过南岭到达两广南部以及热带地区;冬季降水量限制了闽楠越过巫山-雪峰山-大娄山的第二阶梯到达四川。这些气候因子可能是限制闽楠以及我国楠属的其他树种集中分布在亚热带范围的一个重要原因。

#### 3.2 不同时期闽楠分布格局的变化

本研究基于MaxEnt模型与闽楠的分布数据模拟末次盛冰期、当前以及未来(2050年与2070年)三个时期的潜在分布区。闽楠的适宜生境覆盖我国东部大部分省区,且高适生区位于武夷山脉,浙闽丘陵、粤桂湘赣山区、南岭山地以及湘渝鄂接壤的山区。值得注意的是,闽楠的适生区与我国东南(秦岭-淮河以南;巫山-武陵山-雪峰山以东)的丹霞地貌区大体一致。三个不同时期的潜在分布区结果显示,闽楠的末次盛冰期和未来

的适生区总面积相比现代略小,但高适生区的面积缩减幅度不明显。许多的谱系地理研究已经揭示,中国亚热带常绿阔叶林植物面对第四纪冰期和间冰期的交替,可能存在多个避难采取“原地避难所模式”,即存在不同的避难所群体各自经历局部地区的收缩和扩张<sup>[8-9,46-47]</sup>。如红楠谱系地理研究发现在冰期时其存在多个避难所,并呈现出冰期时向南退缩以及冰期后向北扩张<sup>[8]</sup>。SDM 模拟结果显示,闽楠在我国东部经历了自北向南的小范围收缩,其高度适生区收缩到武夷山、罗霄山、武陵山和雪峰山或湘桂黔的山地(图 2)。这些山脉为其他亚热带常绿阔叶林的植物在冰期-间冰期的交替中气候波动中提供了相对稳定的环境<sup>[7,46,48]</sup>,结合 SDM 结果,这些山脉区域也可能是闽楠的冰期避难所。这与物种具有生态位保守性,总是倾向于分布在气候条件最适宜的区域,所以当气候发生变化时物种的分布会随之发生变化<sup>[49]</sup>。

随着全球不断变暖<sup>[50-51]</sup>,许多动植物向高纬度与高海拔地区迁移的趋势<sup>[52-53]</sup>,而且物种的潜在适生区范围将缩小。虽预测闽楠的未来潜在分布区并没有明显的向高纬度或高海拔地区迁移,闽楠的适生区明显收缩的区域比扩张的区域所占面积更广,同时分布区域的北缘收缩明显(图 2 与图 3)。高度适生区仍相对集中武夷山、罗霄山、武陵山和雪峰山或湘桂黔的山地地区,然而江西与福建的高适生区将更破碎化而湖南贵州接壤处的高适生区将面积缩小。面对未来全球气候变暖,我国 68 种珍稀物种中 91% 的物种适宜分布区将缩小甚至消失<sup>[54]</sup>。吴建国等研究表明在未来全球变暖的背景下楠木的适宜区将缩小,且当前适宜分布区的东南部和东部的一些区域将不再适宜,新适宜分布区将向西部和西南部一些区域扩展<sup>[55]</sup>。

综上,闽楠潜在适应分布格局的变化反映了闽楠在研究区域内可能的种群动态,即从未次盛冰期至未来,它有着往返退缩和扩张的趋势;在全球气候变暖的情况下,闽楠的潜在分布区存在破碎化甚至丧失的风险。

### 3.3 闽楠的现状与保护建议

闽楠的适生区分布很广,这与现存分布情况大体一致,并且闽楠能够相对稳定应对自末次冰期以来的剧烈气候变化。然而闽楠的野生资源却稀少,天然群体规模越来越小,导致很多潜在适生区内已经难觅“踪迹”。如葛永金等调查发现:湖南、湖北和广西仅发现小部分散生群体且多处于风水林或古树名木园中,仅在福建、江西和广东的少数自然保护区内发现野生居群,如江西官山自然保护区、福建沙县萝卜岩自然保护区、广东车八岭自然保护区。这可能有很大一部分来源于人类对这一珍贵树种资源的过渡的开发利用,且适应的栖息地也不断遭受人为干扰与破碎化。闽楠的濒危因素除人类活动以外,与闽楠自身的自然繁育特点也息息相关<sup>[56-57]</sup>,风水林与风景区内的种群天然更新不良而无法扩大居群数量<sup>[22]</sup>。丁鑫的调查中发现 66.7% 的闽楠居群分布在风水林中,如村旁、寺庙以及旅游景区<sup>[58]</sup>。此外,闽楠的群体遗传学研究结果表明不同地理群体之间具有明显的遗传分化<sup>[59]</sup>,这些因素都在不同程度上导致闽楠处于濒危状态。

结合以上闽楠的分布现状与遗传格局,对其保护提出以下建议:1) 对天然野生群体采取就地保护措施,如位于江西官山、福建沙县、广东车八岭自然保护区的群体采取就地保护;2) 减少对风景区、旅游景区内闽楠群体的人为干扰以促进种群的天然更新;3) 挑选优质种源,在闽楠适生区内开展迁地保护,并通过种群扩繁以合理方式回归自然;4) 离开演化谈保护,往往难窥其道,应进一步加强对闽楠群体的演化历史、种群动态变化的研究。

## 4 结论与展望

基于 MaxEnt 模型和物种分布数据分析,结果显示闽楠当前潜在的适生区主要位于浙江、福建、江西、广东、广西、湖南湖北以及重庆。温度季节变化标准差、最暖月最高温与冬季降水是主导闽楠的地理分布格局的主要气候因子。末次盛冰期至今,闽楠适生区有着扩张与东迁的趋势,以及未来气候变暖的情境下,闽楠的潜在分布区存在破碎化甚至丧失的风险。在本研究中我们仅探讨了气候因子对闽楠地理分布格局的影响,尚未结合其他因子,诸如地形地貌特征、土壤类型、物种自身扩散能力、人为干扰等因子对闽楠分布格局的影响,这些都是今后需要深入研究的重点。即便如此,针对闽楠这一当下研究尚不深入的物种而言,利用物种分布模型是一种很好的尝试,研究结果对于这一珍贵树种的调查、保护与开发具有重要参考价值。

## 参考文献 (References):

- [ 1 ] Olalla-Tárraga M Á, McInnes L, Bini L M, Diniz-Filho J A F, Fritz S A, Hawkins B A, Hortal J, Orme C D L, Rahbek C, Rodríguez M Á, Purvis A. Climatic niche conservatism and the evolutionary dynamics in species range boundaries: global congruence across mammals and amphibians. *Journal of Biogeography*, 2011, 38(12): 2237-2247.
- [ 2 ] Veloz S D, Williams J W, Blois J L, He F, Otto-Bliesner B, Liu Z Y. No-analog climates and shifting realized niches during the late quaternary: implications for 21st-century predictions by species distribution models. *Global Change Biology*, 2012, 18(5): 1698-1713.
- [ 3 ] Thuiller W, Lavergne S, Roquet C, Boulangeat I, Lafourcade B, Araujo M B. Consequences of climate change on the tree of life in Europe. *Nature*, 2011, 470(7335): 531-534.
- [ 4 ] Hewitt G M. Genetic consequences of climatic oscillations in the Quaternary. *Philosophical transactions of the Royal Society of B: Biological sciences*, 2004, 359(1442): 183-195.
- [ 5 ] 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. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 2011, 59(1): 225-244.
- [ 6 ] Qian H. Spatial pattern of vascular plant diversity in North America North of Mexico and its floristic relationship with Eurasia. *Annals of Botany*, 1999, 83(3): 271-283.
- [ 7 ] 邱英雄, 鹿启祥, 张永华, 曹亚男. 东亚第三纪孑遗植物的亲缘地理学: 现状与趋势. *生物多样性*, 2017, 25(2): 136-146.
- [ 8 ] Fan D M, Hu W, Li B, Morris A B, Zheng M, Soltis D E, Soltis P S, Zhang Z Y. Idiosyncratic responses of evergreen broad-leaved forest constituents in China to the late Quaternary climate changes. *Scientific Reports*, 2016, 6: 31044.
- [ 9 ] Shi M M, Michalski S G, Welk E, Chen X Y, Durka W. Phylogeography of a widespread Asian subtropical tree: genetic east-west differentiation and climate envelope modelling suggest multiple glacial refugia. *Journal of Biogeography*, 2014, 41(9): 1710-1720.
- [ 10 ] IPCC. Summary for policymakers//Stocker T F, Qin D H, Plattner G K, Tignor M M B, Allen S K, Boschung J, Nauels A, Xia Y, Bex V, Midgley P M, eds. *Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge: Cambridge University Press, 2013.
- [ 11 ] Chen I C, Hill J K, Ohlemüller R, Roy D B, Thomas C D. Rapid range shifts of species associated with high levels of climate warming. *Science*, 2011, 333(6045): 1024-1026.
- [ 12 ] Barnosky A D, Matzke N, Tomiya S, Wogan G O U, Swartz B, Quental T B, Marshall C, McGuire J L, Lindsey E L, Maguire K C, Mersey B, Ferrer E A. Has the Earth's sixth mass extinction already arrived? *Nature*, 2011, 471(7336): 51-57.
- [ 13 ] Thomas C D, Cameron A, Green R E, Bakkenes M, Beaumont L J, Collingham Y C, Erasmus B F N, De Siqueira M F, Grainger A, Hannah L, Hughes L, Huntley B, Van Jaarsveld A S, Midgley G F, Miles L, Ortega-Huerta M A, Townsend Peterson A, Phillips O L, Williams S E. Extinction risk from climate change. *Nature*, 2004, 427(6970): 145-148.
- [ 14 ] 汪小全, 王志恒, 马克平, 张大勇, 余世孝, 邱英雄, 冉进华. 全球变化对北半球木本植物多样性的影响研究. *中国基础科学*, 2017, 19(5): 57-62.
- [ 15 ] 胡苑, 张志勇, 陈陆丹, 彭焱松, 汪旭. 末次盛冰期以来观光木的潜在地理分布变迁. *植物生态学报*, 2020, 44(1): 44-55.
- [ 16 ] 马凡强, 秦爱丽, 郭泉水, 简尊吉, 裴顺祥, 王祥福, 张世强, 邢继畴. 极度濒危物种崖柏的地理分布及其生境特征. *生态学杂志*, 2017, 36(7): 1777-1784.
- [ 17 ] 张海龙. 运用 MaxEnt 模型预测藏药桃儿七的潜在地理分布. *甘肃科技*, 2017, 33(16): 39-42.
- [ 18 ] 应凌霄, 刘晔, 陈绍田, 沈泽昊. 气候变化情景下基于最大熵模型的中国西南地区清香木潜在分布格局模拟. *生物多样性*, 2016, 24(4): 453-461.
- [ 19 ] Phillips S J, Anderson R P, Schapire R E. Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling*, 2006, 190(3/4): 231-259.
- [ 20 ] Li S G, Li X W, Li J, Huang P H, Wei F N, Cui H B, Van Der Werff H. Lauraceae//Wu Z Y, Raven P H, Hong D Y, eds. *Flora of China*. Beijing: Science Press & St. Louis: Missouri Botanical Garden Press, 2008, 7: 102-254.
- [ 21 ] 江香梅, 肖复明, 叶金山, 龚斌. 闽楠天然林与人工林生长特性研究. *江西农业大学学报*, 2009, 31(6): 1049-1054.
- [ 22 ] 吴大荣. 福建罗卜岩闽楠 (*Phoebe bournei*) 林中优势树种生态位研究. *生态学报*, 2001, 21(5): 851-855.
- [ 23 ] 王通, 吴大荣, 徐建民, 粟娟, 仲崇禄, 庄雪影. 车八岭闽楠种群现状 & 保护对策. *华南农业大学学报*, 2000, 21(1): 72-74.
- [ 24 ] Ding X, Xiao J H, Li L, Conran J G, Li J. Congruent species delimitation of two controversial gold-thread nanmu tree species based on morphological and restriction site-associated DNA sequencing data. *Journal of Systematics and Evolution*, 2019, 57(3): 234-246.
- [ 25 ] 周京南. 故宫博物院专家: 金丝楠木在清宫中的地位至高无上. *收藏*, 2013, (9): 238-241.
- [ 26 ] 陈云霞, 谢春平. 华东地区楠木属植物的地理分布及资源保护对策. *林业科技开发*, 2014, 28(3): 13-17.
- [ 27 ] 国家林业局. 中国重点保护野生植物资源调查. 北京: 中国林业出版社, 2009.
- [ 28 ] International Union for Conservation of Nature (IUCN). The IUCN red list of threatened species. Version 2017-3. 2017. Available from <http://www.iucnredlist.org/> [accessed 20 December 2020].
- [ 29 ] 陈利生, 方学军, 陈琳, 余泽平, 左文波. 官山自然保护区野生闽楠林调查. *江西林业科技*, 2004, (2): 1-5, 41-41.
- [ 30 ] 葛永金, 王军峰, 方伟, 叶荣华. 闽楠地理分布格局及其气候特征研究. *江西农业大学学报*, 2012, 34(4): 749-753, 761-761.

- [31] Phillips S J, Dudík M. Modeling of species distributions with Maxent; new extensions and a comprehensive evaluation. *Ecography*, 2008, 31(2): 161-175.
- [32] Hosmer D W, Lemeshow S. *Applied Logistic Regression*. 2nd ed. New York: Wiley, 2000.
- [33] Thuiller W. Climate change and the ecologist. *Nature*, 2007, 448(7153): 550-552.
- [34] Khodorova N V, Boitel-Conti M. The role of temperature in the growth and flowering of geophytes. *Plants*, 2014, 2(4): 699-711.
- [35] 陈建毅. 闽楠人工林物候观测研究. *安徽农业科学*, 2014, 42(20): 6742-6743.
- [36] 安常蓉, 韦小丽, 叶嘉俊, 王明丹, 田萧肖, 段如雁. 温湿度交互作用对闽楠幼苗形态和生理生化的影响. *西北林学院学报*, 2015, 30(5): 20-27.
- [37] 吴显坤, 南程慧, 汤庚国, 李垚, 毛丽君, 张志成. 气候变化对浙江楠潜在分布范围及空间格局的影响. *南京林业大学学报: 自然科学版*, 2016, 40(6): 85-91.
- [38] 刘想, 龚熹, 陈思斯, 管毕财. 基于 MaxEnt 和 ArcGIS 模拟檫木分布格局及其栖息地的变化. *植物科学学报*, 2018, 36(3): 320-326.
- [39] Huang Y J, Jacques F M B, Su T, Ferguson D K, Tang H, Chen W Y, Zhou Z K. Distribution of Cenozoic plant relicts in China explained by drought in dry season. *Scientific Reports*, 2015, 5: 14212.
- [40] Roberts E H. Predicting the storage life of seeds. *Seed Science and Technology*, 1973, 1: 499-514.
- [41] 周浙昆, 黄健, 丁文娜. 若干重要地质事件对中国植物区系形成演变的影响. *生物多样性*, 2017, 25(2): 123-135.
- [42] 许格希, 罗水兴, 郭泉水, 裴顺祥, 史作民, 朱莉, 朱妮妮. 海南岛尖峰岭 12 种热带常绿阔叶乔木展叶期与开花期对气候变化的响应. *植物生态学报*, 2014, 38(6): 585-598.
- [43] Del Río S, Penas Á. Potential distribution of semi-deciduous forests in Castile and Leon (Spain) in relation to climatic variations. *Plant Ecology*, 2006, 185(2): 269-282.
- [44] Pearson R G, Dawson T P. Predicting the impacts of climate change on the distribution of species; are bioclimate envelope models useful? *Global Ecology and Biogeography*, 2003, 12(5): 361-371.
- [45] 李璇, 李垚, 方炎明. 基于优化的 Maxent 模型预测白栎在中国的潜在分布区. *林业科学*, 2018, 54(8): 153-164.
- [46] 叶俊伟, 张阳, 王晓娟. 中国亚热带地区阔叶林植物的谱系地理历史. *生态学报*, 2017, 37(17): 5894-5904.
- [47] Gong W, Liu W Z, Gu L, Kaneko S, Koch M A, Zhang D X. From glacial refugia to wide distribution range; demographic expansion of *Loropetalum chinense* (Hamamelidaceae) in Chinese subtropical evergreen broadleaved forest. *Organisms Diversity & Evolution*, 2016, 16(1): 23-38.
- [48] 郑维艳, 曾文豪, 唐一思, 石慰, 曹坤芳. 中国大陆北热带及亚热带地区樟科、壳斗科物种多样性及其生物地理格局分析. *生态学报*, 2018, 38(24): 8676-8687.
- [49] Parmesan C. Climate and species' range. *Nature*, 1996, 382(6594): 765-766.
- [50] Cai W J, Borlace S M, Lengaigne M, Van Rensch P, Collins M, Vecchi G, Timmermann A, Santoso A, McPhaden M J, Wu L X, England M H, Wang G J, Guilyardi E, Jin F F. Increasing frequency of extreme El Niño events due to greenhouse warming. *Nature Climate Change*, 2014, 4(2): 111-116.
- [51] Patricola C M, Chang P, Saravanan R. Impact of Atlantic SST and high frequency atmospheric variability on the 1993 and 2008 Midwest floods: Regional climate model simulations of extreme climate events. *Climatic Change*, 2015, 129(3): 397-411.
- [52] Parmesan C, Yohe G. A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature*, 2003, 421(6918): 37-42.
- [53] Lenoir J, Gégout J C, Marquet P A, De Ruffray P, Brisse H. A significant upward shift in plant species optimum elevation during the 20th century. *Science*, 2008, 320(5884): 1768-1771.
- [54] 吕佳佳. 气候变化对我国主要珍稀濒危物种分布影响及其适应对策研究[D]. 北京: 中国环境科学研究院, 2009.
- [55] 吴建国. 气候变化对 7 种乔木植物分布的潜在影响. *植物分类与资源学报*, 2011, 33(3): 335-349.
- [56] 吴大荣, 王伯荪. 濒危树种闽楠种子和幼苗生态学研究(英文). *生态学报*, 2001, 21(11): 1751-1760.
- [57] Ge Y J, Liu Y J, Shen A H, Lin X C. Fengshui forests conserve genetic diversity: a case study of *Phoebe bournei* (Hemsl.) Yang in southern China. *Genetics and Molecular Research*, 2015, 14(1): 1986-1993.
- [58] 丁鑫. 珍贵用材树种闽楠和栎楠的界定及种群结构与动态研究[D]. 北京: 中国科学院大学, 2018.
- [59] 江香梅, 温强, 叶金山, 肖复明, 江梅. 闽楠天然种群遗传多样性的 RAPD 分析. *生态学报*, 2009, 29(1): 438-444.
- [60] 王襄平, 王志恒, 方精云. 中国的主要山脉和山峰. *生物多样性*, 2004, 12(1): 206-212.