

基于物种分布区模拟的中国山茶科植物分布格局 与保护策略研究

孙文静,王源,张明罡*

(山西大学 黄土高原研究所,山西 太原 030006)

摘要:山茶科植物是我国亚热带常绿阔叶林中重要组成类群之一。本研究基于物种分布模型模拟山茶科植物的潜在分布区,并计算生物多样性空间格局指数,包括物种丰富度和系统发育多样性;使用广义线性模型与空间同步自回归模型分析物种丰富度和系统发育多样性空间格局的驱动因子;利用新、古特有中心分类分析方法对山茶科植物的特有性中心进行分类分析,推断其分布格局及形成的历史过程;根据未来气候情景下的分布区变化情况,进行“避难所”识别。结果表明:(1)山茶科植物的多样性中心位于中国南部和西南部的广东省、广西壮族自治区和云南省,且山茶科植物的物种丰富度与系统发育多样性格局呈现出明显的纬度梯度;(2)山茶科植物多样性空间格局主要受年降水量的驱动,且对极端低温以及气温稳定性较为敏感;(3)山茶科植物的特有中心主要分布在西南地区,且多为混合特有性中心;(4)当气候发生变化时,降雨量充足的亚热带区域以及气候较为稳定的热带区域容易成为山茶科植物的“就地避难所”,而历史气候稳定的区域则成为其“迁地避难所”。在未来气候变化情景下,山茶科植物大部分物种分布区都会产生迁移,仅有少量的物种分布区较为稳定,大巴山和武陵山地区也是山茶科植物迁入的热点地区,该区域也是中国特有植物的发源地之一。上述结果有助于提高山茶科植物保护行动的科学性和有效性。

关键词:物种分布模型;驱动因子;气候变化;避难所;保护策略

中图分类号:Q16 文献标志码:A 文章编号:0253-2395(2024)02-0441-11

Distribution Pattern and Conservation Strategies of Theaceae Plants in China Based on Species Distribution Simulation

SUN Wenjing, WANG Yuan, ZHANG Minggang*

(Institute of Loess Plateau, Shanxi University, Taiyuan 030006, China)

Abstract: Theaceae plants play a vital role in the subtropical evergreen broad-leaved forests of China and are well-known for their significant biological, cultural, and economic values. Based on the species distribution model, this study simulated the potential distribution area of Theaceae plants, and calculated the spatial pattern index of biodiversity, including species richness and phylogenetic diversity. Generalized linear model and spatial synchronous autoregressive model were used to analyze the driving factors of spatial pattern of species richness and phylogenetic diversity. The CANAPE (Categorical Analysis of Neo- and Paleo- Endemism) was used to classify and analyze the endemic centers of Theaceae plants, and infer their distribution pattern and historical process of formation; According to the change of distribution area under the future climate scenario, the "shelter" was identified. The results show

收稿日期:2023-04-16;接受日期:2023-05-29

基金项目:国家自然科学基金(31700465)

作者简介:孙文静(1997-),女,山西临汾人,硕士研究生,主要研究方向为生物多样性保护。E-mail: SunWenJingsxu@163.com

* 通信作者:张明罡(ZHANG Minggang),E-mail: zhangmg@sxu.edu.cn

引文格式:孙文静,王源,张明罡.基于物种分布区模拟的中国山茶科植物分布格局与保护策略研究[J].山西大学学报(自然科学版),2024,47(2):441-451. DOI:10.13451/j.sxu.ns.2023105

that: 1) The diversity centers of Theaceae were located in Guangdong, Guangxi and Yunnan provinces in South and southwest China, and the species richness and phylogenetic diversity patterns of Theaceae showed obvious latitudinal gradients. 2) The spatial pattern of Theaceae plant diversity was mainly driven by annual precipitation, and was sensitive to extreme low temperature and temperature stability. 3) The endemic centers of Theaceae were mainly distributed in southwest China, and most of them were mixed endemic centers. 4) When climate changes, subtropical regions with sufficient rainfall and tropical regions with stable climate tend to be the "in-situ refuge" of Theaceae, while regions with stable climate become the "ex-situ refuge" of Theaceae. Under the future climate change scenario, most species distribution areas of Theaceae will migrate, and only a few species distribution areas will be stable. Daba Mountain and Wuling Mountain are also hot spots for Theaceae plants to migrate into, and this region is also one of the birthplaces of endemic plants in China. These results are helpful to improve the scientific and effective protection of Theaceae plants.

Key words: species distribution model; driving factors; climate change; refuge; conservation strategy

0 引言

生物多样性空间格局及其时空动态是保护生物学的基础依据^[1],在识别生物多样性热点地区、识别生物多样性保护优先区以及评估生物多样性保护措施有效性等领域发挥着重要作用^[2]。近几十年来,人们尝试利用多种手段对生物多样性空间格局形成机制进行解释^[3-4],其中讨论最多的即环境因子对生物多样性空间格局的驱动机制^[1]。寒冷忍耐假说认为物种从低纬度向高纬度的扩散过程中,受到极端低温的制约^[5];水热动态假说则认为在低纬度地区温度不构成限制因子,降雨量则是生物多样性空间格局最主要的驱动因子^[6]。随着人为干扰的日益频繁和气候变化加剧,阐明生物多样性空间格局的形成过程和未来发展动态^[7],对合理解释物种濒危机制、甄别环境变化条件下敏感性较高的物种和区域尤为重要,能科学有效地对物种保护及其生态效应进行干预,已成为保护生物学的热点。

在分类学层面的研究将物种视为独立、等价的个体,但是忽略了进化历史中积累的系统发育信息^[8-9]。将物种的系统发育信息纳入物种多样性格局研究中,可以更全面地了解进化历史过程对于格局形成的影响,从而更有效地保护生物多样性,保存生物进化潜能^[10]。气候变化背景下,保护生物学家们关注最多的是自然系统的变化规律^[11]。当气候条件发生变化之后,物种分布区的响应也不尽相同^[12]。随着时间的推移,物种分布区可能会表现为扩张、收缩或者迁移。生物避难所是植被历史分布研究的重要内容之一,常指物种为躲避冰期

降温和干燥等不利气候条件,其分布范围大幅缩小而退居至气候相对适宜的场所。“避难所”概念的提出为生物多样性保护提供了新的方向^[13-14],按照物种分布区的变化规律,“避难所”又可以划分为“就地避难所”“迁地避难所”以及“历史避难所”^[15],这些概念在识别生物多样性保护关键地区中发挥着重要作用。

山茶科植物是我国亚热带常绿阔叶林中重要组成类群之一^[16],根据中国植物志记载^[17],我国共有山茶科植物 12 属 274 种,其中 204 种为特有种,中国的南部是其最主要的多样性和特有性中心^[18]。山茶科植物具有很高的生物、文化和经济价值^[19],茶树(*Camellia sinensis*)的叶子可被制作成饮料,在亚洲、非洲和拉丁美洲已成为重要的经济作物之一。油茶(*Camellia oleifera*)则是一种木本油料植物,其籽核可用于生产富含单不饱和脂肪酸的食用油。另外,山茶科植物中也有着许多观赏物种,有着独特的美学和景观价值,如:山茶(*Camellia japonica*)和茶梅(*Camellia sasanqua*)。但目前,山茶科的分类学与进化史在很大程度上尚不清楚,包括系统发育、分化、物种形成和多样性。对山茶科植物进行系统发育分析可为山茶科的进一步研究提供坚实的基础,有助于更好地理解对热带和亚热带生态系统有重要贡献的类群^[20]。已有研究表明,目前仍有超过 33% 的濒危物种面临灭绝的风险^[21],考虑到未来气候变化、人类活动等各种不确定因素对山茶科物种的潜在影响,因此保护与可持续管理野生山茶科物种非常重要。当前,在空间尺度上结合进化信息推断山茶科植物物种形成过程的研究较少,此研究可通过识别具有较

高(或较低)系统发育多样性的区域来检测进化历史的空间格局,并得到具有遗迹物种、避难所和/或物种的形成中心^[22],这些是生物多样性的的重要组成部分,在保护生物学研究领域有着重要地位^[23]。本研究有助于更好地理解该类群乃至亚热带生态系统的形成和维持机制。

此外,模拟未来气候变化和人类活动等不确定性因素对该类群的影响,对于山茶科植物的保护和可持续利用有着重要意义。本研究内容如下:(1)获取山茶科植物的丰富度空间格局,分别利用广义线性模型和空间自回归模型解释其形成机制;(2)结合系统发育信息对山茶科植物特有中心性质进行分析,并进一步推断其形成过程;(3)模拟气候变化情景下山茶科植物的“避难所”。在山茶科植物的保护实践中,相关研究结果可极大提高生物多样性保护措施的科学性和有效性。

1 材料与方法

1.1 物种分布数据和气候数据的获取

山茶科植物物种分布数据来源于全球生物多样性信息网络数据库(Global Biodiversity Information Facility, GBIF, 网址: <https://www.gbif.org/>),全球范围内,该数据库对物种分布信息的收集最为全面。收集到的山茶科物种分布数据中,有详细经纬度坐标的记录共10 057条。首先,物种的拉丁名根据《中国植物志》在线版(<http://www.iplant.cn/>)进行初步校正。然后,将物种分布数据匹配到中国行政区域内的栅格当中,栅格的大小选取20 km×20 km,每一个空间单元中只保留一条分布信息。最后,共有3 290条物种分布记录被保留用于物种分布区的模拟,这些记录分属于6个属,共123个物种。

当前气候数据来自全球气候数据库(版本2.1, <www.worldclim.org>),空间单元为10 km×10 km。为了消除多重共线性对物种分布建模的影响,相关程度过高的生物气候因子需要进行剔除。首先,将选取的19个生物气候因子按性质划分为三种组分:气温、降水和气候季节性;其次,建立生物气候因子之间的相关

矩阵(Spearman Rank Correlation);最后,依据秩相关系数(*Spearman's rho* > 0.75)将生物气候因子依次进行剔除。共有7个生物气候变量被保留:气温日较差、等温性、最热月份最高温、最湿季度平均温度、年降雨量、最干月份降雨量和季节性降水量,保证每种组分类型中都保留有代表性因子。

为保持气候数据的一致性,未来气候数据同样选取全球气候数据库中的气候变化情景(2070s)^[24]。全球气候模式数据选取BCC-CSM1-1.1、MRI-CGCM3和CCSM4,在每种气候模式下选取两种代表性浓度路径(例如:RCP 2.6和RCP 8.5),分别代表未来温室气体的低浓度排放和高浓度排放情景。

1.2 物种分布模型与系统发育树的构建

对于分布记录低于5个空间单元的物种,由于其统计信息难以满足物种分布建模的需求,因此采用最小凸多边形法确定物种的分布范围,空间距离的缓冲区采用100 km固定值^[25]。分布记录高于5个空间单元的物种则采用最大熵模型MaxEnt 3.4模拟其潜在分布区域^[26],MaxEnt模型是目前应用最为广泛的建模手段^[27],该模型基于物种的分布和当前气候图层进行训练,获取物种分布的概率值后,再选取相应阈值将概率值转换为物种的潜在分布图层。本研究中,最大熵模型的建模规则选取线性规则以及二次方规则,阈值选取物种分布概率值的上10%区间^[28],模型的精度则采用受试者工作曲线中的曲线下面积(AUC值)进行评估,AUC值越接近0.5,说明模拟的结果越趋近于随机分布,当AUC值大于0.75时,则认为模型的精度满足要求^[29]。

在这里,我们预测了当前气候情景下的物种分布,并将其分为两种扩散情景:(1)“完全扩散”情景,此情景假设山茶科植物能够占据未来环境变化下所有适宜分布区。(2)“无扩散”情景,此情景假设山茶科植物由于扩散能力有限或其他环境因素限制而无法迁徙,只占据当前环境下适宜的分布区。

本研究系统发育树的构建参照Rao等(2018)所使用的方法^[30]。基因序列从GenBank(www.ncbi.nlm.nih.gov)中下载,共选取123个内

验以消除空间自相关对广义线性模型显著性检验的影响^[32]。广义线性模型在R语言软件中进行,空间同步自回归宏观生态空间分析软件(Spatial Analysis in Macroecology)中构建^[33-34]。

1.4 新、古特有中心分类分析

为了识别特有中心性质并推断其形成的生态学过程,Mishler等(2014)提出了新、古特有性中心分类方法(Categorical Analysis of Neo-And Paleo-Endemism, CANAPE)^[35]。该方法的基本原理如下:引入零模型比较树(即保留系统发育树的拓扑结构,假设其分支长度都相等),可以评估基于实际树的系统发育多样性和系统发育特有性指数是高于期望值或低于期望值。具体步骤如下:首先,识别实际树或比较树系统发育特有性值显著高的空间单元(单尾检验, $\alpha=0.05$)并定义为特有中心;其次,根据这些空间单元的相对系统发育特有性进行分类(双尾检验, $\alpha=0.05$),显著高的为古特有中心,显著低的为新特有中心,不具显著性的为混合特有中心;最后,对混合特有中心进一步分类,将实际树或比较树系统发育特有性显著高的空间单元(单尾检验, $\alpha=0.01$)定义为超级混合特有中心。

1.5 气候变化情景下物种“避难所”模拟

在每一个物种现有潜在分布区的基础上,将其映射到6种未来气候变化情景之下,根据模拟的分布区变化情况,进行“避难所”的识别^[13]。根据物种分布模型预测的当前和未来气候情景下物种分布的变化,我们定义了两种物种迁移类型:迁入种和恒有种。迁入种是指在当前气候条件下不存在,未来气候情景下存在的物种;恒有种指在当前气候条件下和未来气候情景下都存在的物种。对于特定的物种,若当前某区域内有物种的分布记录,且在未来气候变化情景中仍然是该物种的适宜分布区,则该区域被定义为“就地避难所”,即恒有种集中分布的区域。若某区域在当前气候背景下是物种的潜在分布区,但没有物种的分布记录,在未来气候变化情景中仍然是该物种的潜在分布区,该区域被定义为“迁地避难所”,即迁入种集中分布的区域。将所有物种的“避难所”图层进行叠加之后,

可获得“避难所”的热点地区,对于识别气候变化情景下生物多样性保护优先区有着重要的指导意义。

2 结果

在完全扩散的情景下,物种丰富度热点区域主要分布在海南省、广东省、广西壮族自治区、台湾地区中部和南部,物种数量最高可达63种(图2(a))。系统发育多样性热点区域位于广西壮族自治区、广东省、江西省中南部、湖南省中南部和海南省北部,与物种丰富度空间格局具有一致性(图2(b))。在无扩散的情景下,物种丰富度热点区域主要分布在广西壮族自治区中部和北部、广东省西北部以及云南省东南部,物种数量最高可达47种(图2(c))。系统发育多样性的热点区域位于广西壮族自治区、广东省、江西省中南部、湖南省中南部以及海南省北部(图2(d))。无扩散情景与完全扩散两种情景下,物种丰富度与系统发育多样性空间格局表现出较大差异,约96%的物种在物种分布建模时表现出过度拟合现象。无扩散情景与完全扩散两种情景下,物种潜在分布区的平均变化率也达到了22.45%,最高可达76.3%,说明在进行物种分布建模时由于过度拟合表现出较大的空间偏差。

在广义线性模型和空间自回归模型分析中,广义线性模型的解释能力优于空间自回归模型(表1)。年降雨量对物种丰富度和系统发育多样性都表现出较强的解释能力,且呈正相关关系,在广义线性模型和空间自回归模型对物种丰富度的解释能力分别为84.2%和54.9%,对系统发育多样性的解释能力分别为99.2%和57.3%。最冷月份最高温与物种丰富度和系统发育多样性呈正相关关系,在广义线性模型和空间自回归模型对物种丰富度的解释能力分别为54.2%和19%,对系统发育多样性的解释能力分别为86.2%和18.9%。此外,气温日较差在广义线性模型和空间自回归模型中也具有较高的解释,且与物种丰富度以及系统发育多样性呈负相关关系。

在完全扩散情景中,混合特有中心面积较大且呈分散分布,集中分布的区域分布于在云

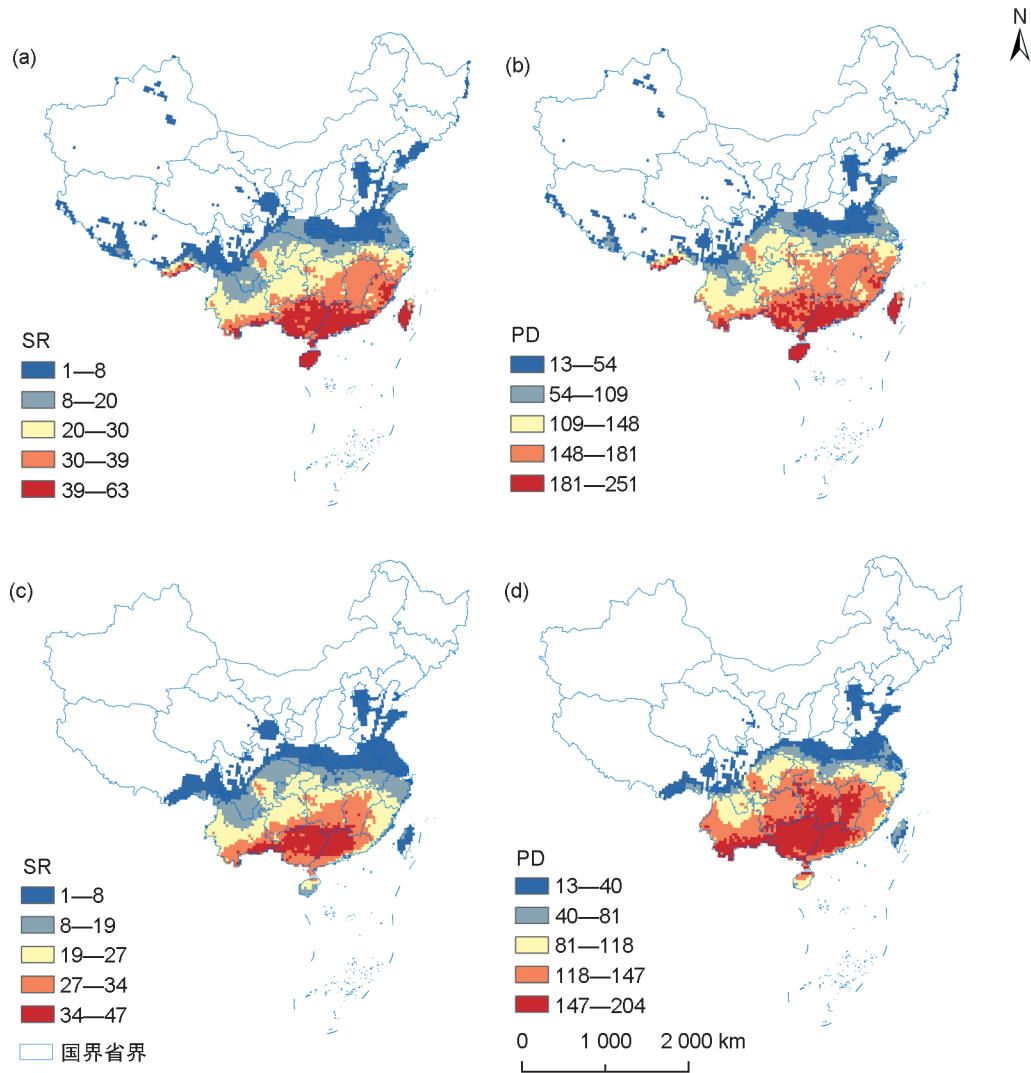


图2 中国山茶科植物物种丰富度和系统发育多样性分布格局图

(a) 完全扩散-物种丰富度; (b) 完全扩散-系统发育多样性; (c) 无扩散-物种丰富度; (d) 无扩散-系统发育多样性

Fig. 2 Spatial patterns of species richness and phylogenetic diversity of Theaceae plants in China

(a) Complete dispersal-species richness; (b) complete dispersal-phylogenetic diversity; (c) no dispersal-species richness; (d) no dispersal-phylogenetic diversity

南北部、四川省南部等地,但从全国来看,其分布较为分散(图3(a));古特有中心集中分布在云南省西南部,在新疆有少量分布;新特有中心集中分布在广东与广西壮族自治区南部,以及相邻地区。在无扩散情景中(图3(b)),特有中心相比完全扩散情景相对减少了31.95%;其中混合特有中心减少了43.06%,主要集中在云南省北部与南部、四川省、西藏自治区东部横断山脉区域,在江苏省南部也有少量分布;古特有中心增加了80.95%,集中分布在云南省南部与四川省中北部;新特有中心分布区域与完全扩散情景保持一致,且范围增加了14.81%。

在气候变化情景下,山茶科植物大部分物种分布区都会产生迁移,分布区稳定的物种即恒有种集中分布在东南沿海区域,包括广东省南部、台湾地区、福建省、海南省等地区以及云南省的南部,并且在接近热带区域恒有种的数量为最高,达23种(图4(a))。在增加扩散距离限制后,迁入种数量最高的区域分布在重庆市、贵州省的贵州高原、大巴山以及武陵山地区,数量最高为18种(图4(b))。

3 讨论与结论

在完全扩散情景下,山茶科植物的物种丰

表1 采用广义线性模型(GLM)和空间自回归模型(SAR)预测指数的结果

Table 1 Results of index prediction using generalized linear model (GLM) and spatial autoregressive model (SAR)

环境变量	GLM(SR)		SAR(SR)		GLM(PD)		SAR(PD)	
	R^2	<i>Cofe</i>	R^2	<i>Cofe</i>	R^2	<i>Cofe</i>	R^2	<i>Cofe</i>
气温日较差	0.488	-0.828	0.186	-6.244	0.817	-0.858	0.18	-22.887
等温性	0.032	1.043	<0.01	1.254	0.100	1.033	<0.01	4.749
最冷月份最高温	0.542	1.085	0.19	2.315	0.862	1.038	0.189	8.382
最湿季平均温度	0.481	0.962	0.124	-1.331	0.821	0.965	0.122	-4.525
年降雨量	0.842	1.000	0.549	0.011	0.992	1.000	0.573	0.043
最干月降水量	0.407	1.000	0.165	-0.104	0.730	1.006	0.176	-5.15
季节性降水量	0.033	0.999	0.019	0.012	0.114	0.998	0.038	-0.29

注: R^2 为判定系数,*Cofe*为回归系数。

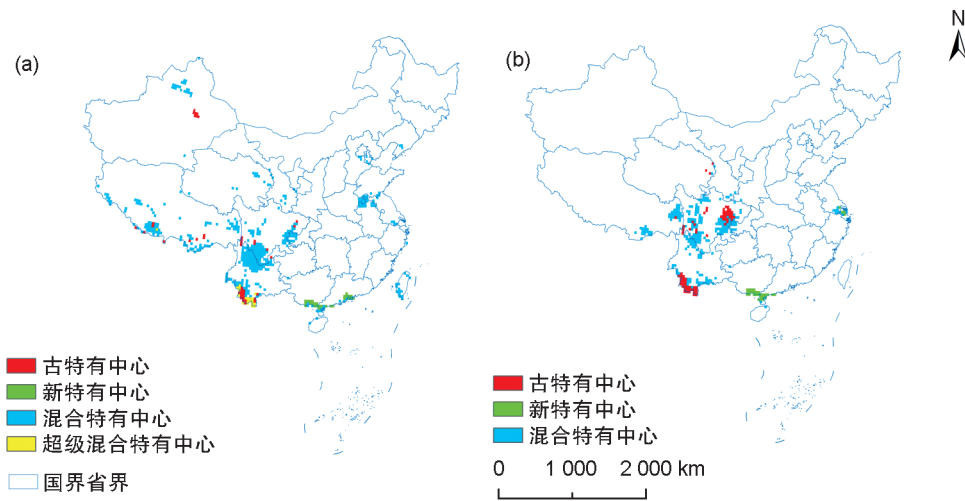


图3 中国山茶科植物特有中心分类分析
(a) 完全扩散; (b) 无扩散

Fig. 3 Categorical analysis of neo-and paleo-endemism (CANAPE) for theaceae plants
(a) Complete dispersal; (b) no dispersal

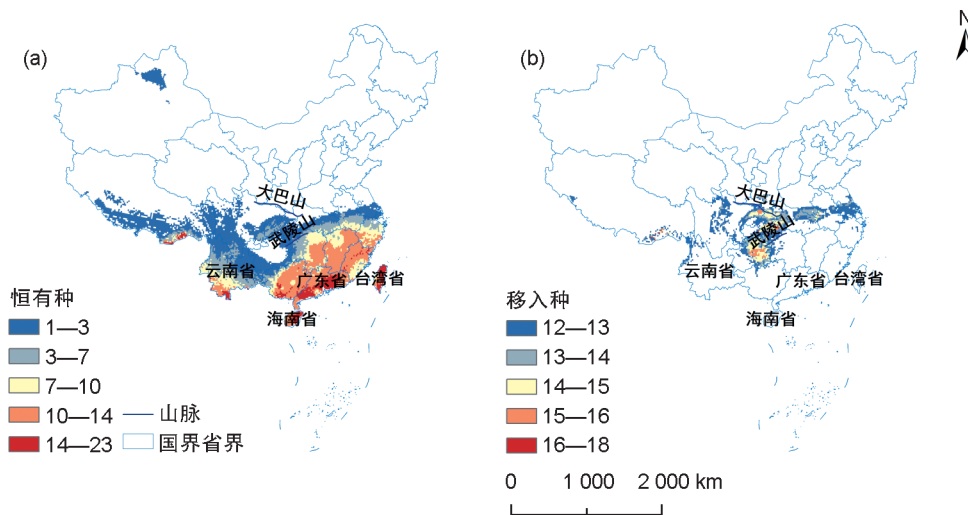


图4 气候变化情景下山茶科植物“就地避难所”和“迁地避难所”
(a) 就地避难所; (b) 迁地避难所

Fig. 4 The "in-situ refuge" and "ex-situ refuge" of Theaceae plants with climate change
(a) In-situ refuge; (b) ex-situ refuge

富度与系统发育多样性格局呈现出明显的纬度梯度,即在热带地区数量最高,向北逐渐递减。这一结果与前人研究结果相一致,中国南部山区由于其温暖的气候,充足的水分条件,是多种植物类群的现代分布中心以及特有性中心^[18]。当增加扩散限制后,热带和亚热带北缘的生物多样性有减少的趋势,山茶科植物的分布中心区域仍在亚热带范围之内。一方面可能是由于气候因素对山茶科植物扩散的限制,另一方面与山茶科植物本身的扩散能力有关^[36],山茶科植物种子较大,富含丹宁和油脂,且一般依赖于动物传播,因此长距离传播能力较弱。

在我国热带和亚热带区域内,由于纬度原因,太阳辐射充足,因此能量的总量不是影响物种分布的主要因素^[37]。本研究的结果与水热动态假说具有一致性^[38-39],年降雨量对物种丰富度与系统发育多样性的解释能力最高,这一现象在我国热带、亚热带多个类群的研究中都被发现^[5, 40-41]。除了降水的总量之外,最冷月份最高温有着较强的解释能力,说明山茶科植物对低温的耐受能力较弱,这也是影响热带起源类群扩散的最主要因素^[42]。此外,气温日较差与生物多样性格局呈负相关关系,表明山茶科植物生物多样性格局也受气候稳定性的影响,在稳定的气候中,植物的分化速率较快,能够形成更多的物种^[43]。一旦未来气候产生波动,对气候稳定性较为敏感的类群更容易受到干扰,在制定山茶科植物生物多样性保护策略中尤为重要^[44]。

在识别的特有性中心中,混合特有中心的面积最大,分布最为广泛,表明当前山茶科植物的分布具有古老类群和现代类群交互存在的特点。四川盆地的边缘山区、云南省西北部的三江并流地区以及青藏高原的东缘地形条件复杂,地理隔离促进了物种的分化^[45],出现了许多的现代类群,但是由于扩散能力的限制,该区域内仍然有许多古老类群的遗存^[46-47],这一发现已在多个类群的研究中得到证明。古特有中心分布于云南省南部和大巴山区域,在地质历史的变迁中起到“避难所”作用,也表明山茶科植物可能存在多个起源中心^[40]。新特有中

心仅有小范围的分布,揭示出山茶科植物在其起源地之外的物种分化并不占主导地位,但在热带稳定的气候中,山茶科植物可能分化出较多新的分支^[48]。

在未来气候变化情景下,山茶科植物大部分物种分布区都会产生迁移,仅有少量的物种分布区较为稳定,分布区稳定的物种分布在东南沿海区域,与该区域充足的降水量关系密切。此外,分布区恒定的物种数量在东南沿海的热带区域数量最高,也验证了山茶科植物倾向于分布在气候稳定的区域。当未来气候产生变化时,山茶科植物有向高纬度移动的趋势,贵州高原是其迁入热点地区之一,该区域是典型的喀斯特地貌,植物类型特殊多样,但对于干扰较为敏感^[49]。大巴山和武陵山地区也是山茶科植物迁入的热点地区,该区域也是中国特有植物的发源地之一,其中也包括山茶科植物的古老分支^[50-51]。

在本研究结果的基础上,提出对山茶科植物生物多样性保护建议如下:(1)在利用物种分布模型构建物种分布区研究中,增加扩散限制以消除过度拟合的影响,能够在很大程度上提高模型的可信度,尤其对于长距离扩散能力较弱的植物类群;(2)山茶科植物的分布主要受降水量限制,且对极端低温和气温的稳定性较为敏感,气候敏感性可用于进一步评估保护区设立以及新扩展区域的保护价值;(3)在物种的分化历史过程中,山茶科植物向其起源地之外的扩散不占主导地位,所以在现有的热点地区实施就地保护尤其重要;(4)当气候发生变化时,降雨量充足的亚热带区域以及气候较为稳定的热带区域容易成为山茶科植物的“就地避难所”,而历史气候稳定的区域则成为其“迁地避难所”,但由于山茶科植物迁移能力的限制,可开展实施迁地保护行动。上述保护建议对当前保护区的优化调整以及应对未来气候变化有着重要的参考意义。

参考文献:

- [1] CORNWELL W K, PEARSE W D, DALRYMPLE R L, *et al.* What We (Don't) Know about Global Plant Diversity [J]. *Ecography*, 2019, 42(11): 1819-1831. DOI: 10.1111/ecog.04481.

- [2] 武建勇, 薛达元, 王爱华, 等. 生物多样性重要区域识别: 国外案例、国内研究进展[J]. 生态学报, 2016, **36**(10): 3108–3114. DOI: 10.5846/stxb201408261695.
WU J Y, XUE D Y, WANG A H, *et al.* Case Studies on the Identification of Key Biodiversity Areas (KBAs) in Foreign Countries and Progress and Prospects in China [J]. *Acta Ecol Sin*, 2016, **36**(10): 3108–3114. DOI: 10.5846/stxb201408261695.
- [3] BROWN J H. Why are There so Many Species in the Tropics? [J]. *J Biogeogr*, 2014, **41**(1): 8–22. DOI: 10.1111/jbi.12228.
- [4] FENG G, MAO L F, SANDEL B, *et al.* High Plant Endemism in China is Partially Linked to Reduced Glacial-interglacial Climate Change[J]. *J Biogeogr*, 2016, **43**(1): 145–154. DOI: 10.1111/jbi.12613.
- [5] WANG Z, FANG J, TANG Z, *et al.* Patterns, Determinants and Models of Woody Plant Diversity in China[J]. *Proc Biol Sci*, 2011, **278**(1715): 2122–2132. DOI: 10.1098/rspb.2010.1897.
- [6] XU X T, WANG Z H, RAHBK C, *et al.* Evolutionary History Influences the Effects of Water-energy Dynamics on Oak Diversity in Asia[J]. *J Biogeogr*, 2013, **40**(11): 2146–2155. DOI: 10.1111/jbi.12149.
- [7] PENG S J, HU R C, ELÍAS VELAZCO S J, *et al.* Preserving the Woody Plant Tree of Life in China Under Future Climate and Land-cover Changes[J]. *Proc R Soc B*, 2022, **289**(1988): 20221497. DOI: 10.1098/rspb.2022.1497.
- [8] LU L M, MAO L F, YANG T, *et al.* Evolutionary History of the Angiosperm Flora of China[J]. *Nature*, 2018, **554**(7691): 234–238. DOI: 10.1038/nature25485.
- [9] DONG X R, ZHANG H, ZHANG M G. Explaining the Diversity and Endemic Patterns Based on Phylogenetic Approach for Woody Plants of the Loess Plateau[J]. *Biodivers Sci*, 2019, **27**(12): 1269–1278. DOI: 10.17520/biods.2019224.
- [10] 史浩伯, 师庆东, 李孟泽, 等. 沙漠腹地绿洲植物群落物种与系统发育多样性分布格局及驱动因子[J]. 新疆大学学报(自然科学版), 2022, **39**(4): 385–392. DOI: 10.13568/j.cnki.651094.651316.2022.04.14.0002.
SHI H B, SHI Q D, LI M Z, *et al.* Distribution Patterns and Driving Factors of Species Diversity and Phylogenetic Diversity in Oasis Communities of Desert Hinterland[J]. *J Xinjiang Univ Nat Sci Ed*, 2022, **39**(4): 385–392. DOI: 10.13568/j.cnki.651094.651316.2022.04.14.0002.
- [11] GONZÁLEZ-OROZCO C E, POLLOCK L J, THORNHILL A H, *et al.* Phylogenetic Approaches Reveal Biodiversity Threats Under Climate Change[J]. *Nat Clim Change*, 2016, **6**(12): 1110–1114. DOI: 10.1038/ncli-
mate3126.
- [12] 程琦. 气候变化对青藏高原代表性植物地理分布格局的影响[D]. 金华: 浙江师范大学, 2022.
CHENG Q. Impacts of Climate Change on the Geographical Distribution Pattern of Representative Plants on the Qinghai-Tibetan Plateau[D]. Jinhua: Zhejiang Normal University, 2022.
- [13] BEAUMONT L J, ESPERÓN-RODRÍGUEZ M, NIPPERESS D A, *et al.* Incorporating Future Climate Uncertainty into the Identification of Climate Change Refugia for Threatened Species[J]. *Biol Conserv*, 2019, **237**: 230–237. DOI: 10.1016/j.biocon.2019.07.013.
- [14] HOVEKA L N, VAN DER BANK M, DAVIES T J. Winners and Losers in a Changing Climate: How Will Protected Areas Conserve Red List Species Under Climate Change?[J]. *Divers Distrib*, 2022, **28**(4): 782–792. DOI: 10.1111/ddi.13488.
- [15] BAUMGARTNER J B, ESPERÓN-RODRÍGUEZ M, BEAUMONT L J. Identifying in Situ Climate Refugia for Plant Species[J]. *Ecography*, 2018, **41**(11): 1850–1863. DOI: 10.1111/ecog.03431.
- [16] ZHU H. Vegetation Geography of Evergreen Broad-leaved Forests in Yunnan, Southwestern China[J]. *Chin J Plant Ecol*, 2021, **45**(3): 224–241. DOI: 10.17521/cjpe.2020.0302.
- [17] 中国科学院中国植物志编辑委员会. 中国植物志[M]. 北京: 科学出版社, 1993.
Editorial Committee of Flora of China, Chinese Academy of Sciences. Flora of China[M]. Beijing: Science Press, 1993.
- [18] 陈之端, 张晓霞, 胡海花, 等. 中国植物地理学研究进展与展望[J]. 地理学报, 2022, **77**(1): 120–132. DOI: 10.11821/dlxb202201009.
CHEN Z D, ZHANG X X, HU H H, *et al.* Plant Geography in China: History, Progress and Prospect[J]. *Acta Geogr Sin*, 2022, **77**(1): 120–132. DOI: 10.11821/dlxb202201009.
- [19] 杨期和, 黄楚琪, 王燕华. 粤东山区山茶科植物资源及其开发利用初探[J]. 中国野生植物资源, 2018, **37**(3): 56–63. DOI: 10.3969/j.issn.1006-9690.2018.03.012.
YANG Q H, HUANG C Q, WANG Y H. A Preliminary Study on the Exploitation and Utilization of Theaceae Plant Resources in the Mountainous Area of Eastern Guangdong[J]. *Chin Wild Plant Resour*, 2018, **37**(3): 56–63. DOI: 10.3969/j.issn.1006-9690.2018.03.012.
- [20] CHENG L, LI M G, HAN Q W, *et al.* Phylogenomics Resolves the Phylogeny of Theaceae by Using Low-copy and Multi-copy Nuclear Gene Markers and Uncov-

- ers a Fast Radiation Event Contributing to Tea Plants Diversity[J]. *Biology*, 2022, **11**(7): 1007. DOI: 10.3390/biology11071007.
- [21] TANG J F, ZHAO X Z. Large Variability in Response to Future Climate and Land-use Changes among Chinese Theaceae Species[J]. *Ecol Evol*, 2022, **12**(11): e9480. DOI: 10.1002/ece3.9480.
- [22] WINTER M, DEVICTOR V, SCHWEIGER O. Phylogenetic Diversity and Nature Conservation: Where are We? [J]. *Trends Ecol Evol*, 2013, **28**(4): 199–204. DOI: 10.1016/j.tree.2012.10.015.
- [23] 陈博, 江蓝, 谢子扬, 等. 格氏栲天然林林窗植物物种多样性与系统发育多样性[J]. *生物多样性*, 2021, **29**(4): 439–448. DOI: 10.17520/biods.2020399.
- CHEN B, JIANG L, XIE Z Y, *et al.* Taxonomic and Phylogenetic Diversity of Plants in a *Castanopsis kawakamii* Natural Forest[J]. *Biodivers Sci*, 2021, **29**(4): 439–448. DOI: 10.17520/biods.2020399.
- [24] 张亮, 魏彦强, 王金牛, 等. 气候变化情景下黑果枸杞的潜在地理分布[J]. *应用与环境生物学报*, 2020, **26**(4): 969–978. DOI: 10.19675/j.cnki.1006-687x.2019.09046.
- ZHANG L, WEI Y Q, WANG J N, *et al.* The Potential Geographical Distribution of *Lycium ruthenicum* Murr under Different Climate Change Scenarios[J]. *Chin J Appl Environ Biol*, 2020, **26**(4): 969–978. DOI: 10.19675/j.cnki.1006-687x.2019.09046.
- [25] ELÍAS VELAZCO S J, RIBEIRO B R, LAURETO L M O, *et al.* Overprediction of Species Distribution Models in Conservation Planning: A Still Neglected Issue with Strong Effects[J]. *Biol Conserv*, 2020, **252**: 108822. DOI: 10.1016/j.biocon.2020.108822.
- [26] PHILLIPS S J, DUDÍK M. Modeling of Species Distributions with Maxent: New Extensions and a Comprehensive Evaluation[J]. *Ecography*, 2008, **31**(2): 161–175. DOI: 10.1111/j.0906-7590.2008.5203.x.
- [27] 滕明坤, 刘俊, 陆雨婷, 等. 气候变化下野生扬子鳄(鳄目:短吻鳄科)在中国的分布模拟[J]. *生态学报*, 2023, **43**(13): 1–11. DOI: 10.5846/stxb202206281842.
- TENG M K, LIU J, LU Y T, *et al.* Simulation of the Distribution of Wild Alligator Sinesis(Crocodylia: Aligatoridae) in China Under Climate Change[J]. *Acta Ecol Sin*, 2023, **43**(13): 1–11. DOI: 10.5846/stxb202206281842.
- [28] LIU C R, NEWELL G, WHITE M. On the Selection of Thresholds for Predicting Species Occurrence with Presence-only Data[J]. *Ecol Evol*, 2016, **6**(1): 337–348. DOI: 10.1002/ece3.1878.
- [29] ZHANG M G, SLIK J W F, MA K P. Priority Areas for the Conservation of Perennial Plants in China[J]. *Biol Conserv*, 2017, **210**: 56–63. DOI: 10.1016/j.biocon.2016.06.007.
- [30] RAO M D, STEINBAUER M J, XIANG X G, *et al.* Environmental and Evolutionary Drivers of Diversity Patterns in the Tea Family (Theaceae S. S.) Across China[J]. *Ecol Evol*, 2018, **8**(23): 11663–11676. DOI: 10.1002/ece3.4619.
- [31] WEBB C O. Exploring the Phylogenetic Structure of Ecological Communities: An Example for Rain Forest Trees[J]. *Am Nat*, 2000, **156**(2): 145–155. DOI: 10.1086/303378.
- [32] SHRESTHA N, WANG Z H, SU X Y, *et al.* Global Patterns of *Rhododendron* Diversity: The Role of Evolutionary Time and Diversification Rates[J]. *Glob Ecol Biogeogr*, 2018, **27**(8): 913–924. DOI: 10.1111/geb.12750.
- [33] 张凤英, 廖梓延, 潘开文, 等. 西南地区壳斗科物种丰富度和特有性分布格局模拟及其环境解释[J]. *应用生态学报*, 2021, **32**(7): 2290–2300. DOI: 10.13287/j.1001-9332.202107.012.
- ZHANG F Y, LIAO Z Y, PAN K W, *et al.* Species Richness and Endemism Pattern of Fagaceae in Southwest China and Their Environmental Interpretation[J]. *Chin J Appl Ecol*, 2021, **32**(7): 2290–2300. DOI: 10.13287/j.1001-9332.202107.012.
- [34] 姜明华, 张会儒, 雷相东, 等. 天然云冷杉针阔混交林单木胸径树高空间自回归模型研究[J]. *北京林业大学学报*, 2016, **38**(8): 1–9. DOI: 10.13332/j.1000-1522.20150491.
- LOU M H, ZHANG H R, LEI X D, *et al.* An Individual Height-diameter Model Constructed Using Spatial Autoregressive Models within Natural Spruce-fir and Broadleaf Mixed Stands[J]. *J Beijing Forest Univ*, 2016, **38**(8): 1–9. DOI: 10.13332/j.1000-1522.20150491.
- [35] MISHLER B D, KNERR N, GONZÁLEZ-OROZCO C E, *et al.* Phylogenetic Measures of Biodiversity and Neo- and Paleo-endemism in Australian *Acacia*[J]. *Nat Commun*, 2014, **5**: 4473. DOI: 10.1038/ncomms5473.
- [36] 包明慧, 方中平, 胡来庭, 等. 千岛湖片段化生境中木本植物种子雨基本特征及其影响因子[J]. *广西植物*: 2023. DOI: 10.11931/guihaia.gxzw202203070.
- BAO M H, FANG Z P, HU L T, *et al.* Basic Characteristics and Influencing Factors of Seed Rain of Woody Plant in Fragmented Habitats in the Thousand Island Lake[J]. *Guihaia*: 2023. DOI: 10.11931/guihaia.gxzw202203070.
- [37] 李文庆, 徐洲锋, 史鸣明, 等. 不同气候情景下四子柳的亚洲潜在地理分布格局变化预测[J]. *生态学报*, 2019, **39**(9): 3224–3234. DOI: 10.5846/stxb201803020413.
- LI W Q, XU Z F, SHI M M, *et al.* Prediction of Potential Geographical Distribution Patterns of *Salix tetrasperma* Roxb.in Asia under Different Climate Scenarios[J]. *Acta*

- Ecol Sin*, 2019, **39**(9): 3224–3234. DOI: 10.5846/stxb201803020413.
- [38] O'BRIEN E M. Biological Relativity to Water-energy Dynamics[J]. *J Biogeogr*, 2006, **33**(11): 1868–1888. DOI: 10.1111/j.1365-2699.2006.01534.x.
- [39] ESQUIVEL-MUELBERT A, BAKER T R, DEXTER K G, *et al.* Seasonal Drought Limits Tree Species Across the Neotropics[J]. *Ecography*, 2017, **40**(5): 618–629. DOI: 10.1111/ecog.01904.
- [40] ZHANG M G, ZHOU Z K, CHEN W Y, *et al.* Major Declines of Woody Plant Species Ranges Under Climate Change in Yunnan, China[J]. *Divers Distributions*, 2014, **20**(4): 405–415. DOI: 10.1111/ddi.12165.
- [41] PHILLIPS O L, ARAGÃO L E O C, LEWIS S L, *et al.* Drought Sensitivity of the Amazon Rainforest[J]. *Science*, 2009, **323**(5919): 1344–1347. DOI: 10.1126/science.1164033.
- [42] 王一汐, 文印, 刘慧, 等. 气候生态位进化与物种多样化的关系: 以泛热带植物番荔枝科为例[J]. *植物科学学报*, 2021, **39**(5): 457–466. DOI: 10.11913/PSJ.2095-0837.2021.50457.
- WANG Y X, WEN Y, LIU H, *et al.* Relationship between Climatic-niche Evolution and Species Diversification in Annonaceae, a Pantropical Family[J]. *Plant Sci J*, 2021, **39**(5): 457–466. DOI: 10.11913/PSJ.2095-0837.2021.50457.
- [43] 黄红, 温放, 李美君, 等. 石山苣苔属的潜在适生区特征及其环境驱动因子[J]. *广西植物*, 2023, **43**(5): 799–816. DOI: 10.11931/guihaia.gxzw202202034.
- HUANG H, WEN F, LI M J, *et al.* Characteristics of Potential Suitable Areas of *Petrocodon Hance* and its Environmental Driving Factors[J]. *Guihaia*, 2023, **43**(5): 799–816. DOI: 10.11931/guihaia.gxzw202202034.
- [44] RAES N, ROOS M C, SLIK J W F, *et al.* Botanical Richness and Endemicity Patterns of Borneo Derived from Species Distribution Models[J]. *Ecography*, 2009, **32**(1): 180–192. DOI: 10.1111/j.1600-0587.2009.05800.x.
- [45] 祁敏, 张原野, 李嘉伟, 等. 中-日分布的榲桲种群遗传多样性与遗传分化[J]. *兰州大学学报(自然科学版)*, 2021, **57**(6): 720–726. DOI: 10.13885/j.issn.0455-2059.2021.06.002.
- QI M, ZHANG Y Y, LI J W, *et al.* Genetic Diversity and Differentiation of *Quercus* Species in Mid-day Distribution[J]. *J Lanzhou Univ Nat Sci*, 2021, **57**(6): 720–726. DOI: 10.13885/j.issn.0455-2059.2021.06.002.
- [46] ZHANG X X, YE J F, LAFFAN S W, *et al.* Spatial Phylogenetics of the Chinese Angiosperm Flora Provides Insights into Endemism and Conservation[J]. *J Integr Plant Biol*, 2022, **64**(1): 105–117. DOI: 10.1111/jipb.13189.
- [47] SUN H, ZHANG J W, DENG T, *et al.* Origins and Evolution of Plant Diversity in the Hengduan Mountains, China[J]. *Plant Divers*, 2017, **39**(4): 161–166. DOI: 10.1016/j.pld.2017.09.004.
- [48] 戴迈凡, 向杰平, 刘吉安, 等. 基于标本探究中国植物的组成变化趋势和新物种发现的可能性[J]. *科研信息化技术与应用*, 2018, **9**(5): 27–35. DOI: 10.11871/j.issn.1674-9480.2018.05.003.
- DAI M F, XIANG J P, LIU J, *et al.* Composition Chinese Plants Based on Analysis on Specimens and the Possibility of Discovering New Species[J]. *E Sci Technol Appl*, 2018, **9**(5): 27–35. DOI: 10.11871/j.issn.1674-9480.2018.05.003.
- [49] 刘果, 王秀荣. 喀斯特山地高校苔藓植物多样性及环境响应: 以贵州大学为例[J]. *亚热带植物科学*, 2022, **51**(3): 198–206. DOI: 10.3969/j.issn.1009-7791.2022.03.006.
- LIU G, WANG X R. Bryophyte Diversity and Environmental Response in University Campuses in Karst Mountainous Regions: A Case Study of Guizhou University[J]. *Subtrop Plant Sci*, 2022, **51**(3): 198–206. DOI: 10.3969/j.issn.1009-7791.2022.03.006.
- [50] 张桥英, 吴勇. 大巴山国家地质公园珍稀濒危植物资源[J]. *生态环境学报*, 2018, **27**(11): 2011–2016. DOI: 10.16258/j.cnki.1674-5906.2018.11.005.
- ZHANG Q Y, WU Y. Rare and Endangered Plants in Dabashan National Geopark[J]. *Ecol Environ Sci*, 2018, **27**(11): 2011–2016. DOI: 10.16258/j.cnki.1674-5906.2018.11.005.
- [51] 向晓媚, 刘冰, 谭璐, 等. 湖南省德夯风景名胜区种子植物区系研究[J]. *西北植物学报*, 2022, **42**(6): 1051–1063. DOI: 10.7606/j.issn.1000-4025.2022.06.1051.
- XIANG X M, LIU B, TAN L, *et al.* Study on the Flora of Seed Plants in Dehang Scenic Spot, Hunan Province[J]. *Acta Bot Boreali Occidentalia Sin*, 2022, **42**(6): 1051–1063. DOI: 10.7606/j.issn.1000-4025.2022.06.1051.