

分类号

密级

UDC



北京林业大学

专业学位硕士学位论文

气候变化下东亚栎属白栎组物种分布及枹栎的种群遗传学研究

Species distribution of white oaks in East Asia under climate change and
population genetics study of *Quercus serrata*

康艺馨

指导教师 杜芳 教授 宋以刚 副研究员

学 院 林学院

专业学位类型 林业硕士

领域名称 修复生态学

二〇二二年 六 月 二十 日

独创性声明

本人声明所呈交的论文是本人在导师指导下独立进行的研究工作及取得的研究成果。尽我所知，除了文中特别加以标注和致谢的地方外，论文中不包含其他人已经发表或撰写过的研究成果，也不包含为获得北京林业大学或其它教育机构的学位或证书而使用过的材料。与我一同工作的同志对本研究所做的任何贡献均已在论文中作了明确的说明并表示了谢意。

签 名： 康艺馨 日 期： 2022年6月20日

关于学位论文使用授权的声明

本人完全了解北京林业大学有关保留、使用学位论文的规定，即：研究生在校攻读学位期间论文工作的知识产权单位属北京林业大学；学校有权保留并向国家有关部门或机构送交论文的纸质版和电子版，允许学位论文被查阅、借阅和复印；学校可以将学位论文的全部或部分内容公开或编入有关数据库进行检索，可以允许采用影印、缩印或其它复制手段保存、汇编学位论文。

签 名： 康艺馨 导师签名： 栾 日 期： 2022年6月20日

答辩委员会成员信息

姓名		职称	工作单位
主席	张乃莉	副教授	北京林业大学
委员	李景文	教授	北京林业大学
	侯继华	副教授	北京林业大学

摘要

理解森林物种在气候变化及土地利用变化情况下的适应潜力可帮助我们解析其未来分布情况和潜在命运。本研究基于东亚地区重要的森林组成栎属 (*Quercus* L.) 白栎组 (Section *Quercus*) 物种的地理分布信息与当前和未来 (2070 年) 不同时期高精度的气候数据, 利用物种分布模型 (Species Distribution Model, SDM) 探讨了气候变化对东亚栎属白栎组物种分布的影响, 并结合气候-生态位因素分析 (Climate-Niche Factor Analysis, CNFA) 评估了物种对气候变化的脆弱性; 进一步, 结合土地利用及覆盖数据, 通过计算恢复潜力指数 (Recovery Potential Index, RPI), 研究了白栎组物种的恢复潜力。主要结果如下:

(1) 白栎组物种的分布在一定程度上会受到温度变化以及降水量的影响。除云南波罗栎外的所有白栎组物种在未来气候变化下将具有更加稳定的分布, 反映出这些物种应对气候变化有着较强的适应性; 云南波罗栎对于气候变化的脆弱性及整体敏感性均远高于其他白栎组物种, 该物种更易受到气候变化带来的威胁。

(2) 在东亚范围内有 63%到 81%的适生区面积可成为白栎组物种恢复的优先区域; 郁闭度较低的落叶阔叶林、常绿林、针叶林可被确定为白栎组物种恢复利用的主要备选土地类型; 但我国华中北部与华东北部等部分地区已经丧失了潜在适生区域, 恢复潜力较低。

本研究还选取了在中-日广泛分布的白栎组枹栎 (*Quercus serrata* Murray) 及其变种短柄枹栎 (*Q. serrata* var. *brevipetiolata* Nakai—仅在中国分布) 进行了种群遗传学研究。通过 12 对核微卫星分子标记技术对 26 个种群共计 244 个个体分析表明, 中国枹栎支系的遗传多样性略低于日本支系, 遗传分化高; 中国枹栎的遗传分化高于短柄枹栎, 且遗传变异均主要存在于种群内。

本研究对东亚白栎组 7 个物种在气候变化下以及土地利用影响下的适应潜力进行了研究, 有助于我们了解未来栎类生态系统的稳定性, 为白栎组物种的资源调查和合理利用提供科学依据; 此外, 我们对枹栎和短柄枹栎进行了种群遗传学研究, 解析了其遗传变异模式。

关键词: 东亚白栎组, 气候变化, 土地利用, 枹栎, 短柄枹栎, 种群遗传学

Species distribution of white oaks in East Asia under climate change and population genetics study of *Quercus serrata*

Master Candidate: Yixin Kang

(Professional Master of Forestry)

Directed by Prof. Dr. Fang K. Du & Yigang Song

Abstract

Understanding the adaptive potential of forest species under the change of climate and land use can help us predict their future distributions and potential fates. In this study we used the species distribution model (SDM) to explore the impact of climate change on the distribution of *Quercus* L. white oaks (section *Quercus*), an important forest component in East Asia, and assess the vulnerability of species in combination with climate niche factor analysis (CNFA), based on the geographic distribution information and high-precision climate data at present and future (2070) of species. Further, we combined the land use and land cover data to study the recovery potential of the white oaks by calculating the recovery potential index (*RPI*). The main findings of this study were as followed:

(1) The distribution of white oaks was affected by the change of temperature and precipitation . All white oaks, except for *Q. yunnanensis*, will have a more stable distribution under future climate change, reflecting the greater adaptability of these species to respond with climate change. Whereas *Q. yunnanensis* was more vulnerable than other white oaks threatened by climate change.

(2) 63% to 81% of the suitable area in East Asia can become the priority area for restoration of white oaks. Deciduous broad-leaved forest, evergreen forest and coniferous forest with low canopy density are major alternative land types to be restored and utilized by white oaks. However, some regions in China, such as central China and Northern East China, have lost their potential suitable regions with low recovery potential.

In addition, population genetics of *Quercus serrata* Murray was studied by 12 pairs of nuclear microsatellite molecular markers. We found that the China lineage had slightly lower genetic diversity than the Japan lineage in *Q. serrata* populations. The genetic differentiation of *Q. serrata* in China was higher than *Q. serrata* var. *brevipetiolata*, and genetic variation was mainly occurred within populations.

This study investigated the adaptive potential of seven species of the East Asian white oaks under the change of climate and land used. It will help us understand the stability of oaks ecosystem and furthermore provide scientific basis for the utilization of the species. In addition, the population genetic study of *Q. serrata* and *Q. serrata* var. *brevipetiolata* provide the basic knowledge to explore their pattern of genetic variation.

Key words: East Asian white oaks, climate change, land use, *Quercus serrata*, *Quercus serrata* var. *brevipetiolata*, population genetics

目录

1 引言	1
1.1 气候变化与人类活动干扰	1
1.2 物种分布模型简介	2
1.3 气候-生态位因子分析简介	3
1.4 研究区域概况及栎属研究进展	3
1.4.1 研究区域简介	3
1.4.2 壳斗科栎属研究现状	3
1.4.3 白栎组物种的分类、形态特征及研究进展	4
1.5 本文的研究内容、研究目的及意义	8
1.5.1 研究内容	8
1.5.2 研究目的和意义	8
2 东亚白栎组物种对于气候变化的响应	9
2.1 数据获取与处理	9
2.1.1 东亚白栎组物种分布数据	9
2.1.2 气候数据及 LULC 数据获取与处理	10
2.2 研究方法及其内容	11
2.2.1 Maxent 运行构建与评价	11
2.2.2 当前东亚白栎组物种生境适宜性划分	11
2.2.3 气候变化下东亚白栎组物种潜在分布区变化	12
2.2.4 气候-生态位因子分析	12
2.2.5 分布区土地利用情况及恢复潜力估算	13
2.3 研究结果	14
2.3.1 模型预测准确性	14
2.3.2 影响东亚白栎组物种分布重要环境因子分析	14
2.3.3 当前东亚白栎组物种潜在适宜分布	15
2.3.4 气候变化下的范围变化与空间格局变化	17
2.3.5 白栎组物种对于气候变化的脆弱性	20
2.3.6 土地利用现状与生境恢复潜力	20
2.4 讨论	23
2.4.1 生物气候变量对东亚白栎组物种当前分布的影响	23
2.4.2 气候变化下白栎组物种的适应潜力	24
2.4.3 土地利用视域下白栎组物种的利用	25
3 枹栎的种群遗传学研究	27
3.1 样品采集	27
3.2 实验材料与方法	29
3.2.1 枹栎 DNA 的提取	29
3.2.2 枹栎 DNA 质量检测及稀释分装	30
3.2.3 核微卫星引物筛选与 PCR 扩增	30
3.2.4 原始数据处理	32
3.3 枹栎的种群遗传学分析	32
3.3.1 遗传多样性	32
3.3.2 遗传结构与遗传分化分析	32
3.4 研究结果	33
3.4.1 枹栎的遗传多样性	33
3.4.2 枹栎的遗传结构及遗传分化分析	34
3.5 讨论	37

3.5.1 枹栎的遗传多样性	37
3.5.2 枹栎的遗传结构	37
4 结论与展望	39
4.1 结论	39
4.2 展望	40
参考文献	41
附录	53
个人简介	65
导师简介	67
致谢	69

1 引言

1.1 气候变化与人类活动干扰

树木是整个森林生态系统的主体和基本成分,包含了地球约四分之三的陆地生物量,承载着陆地生态多样性的重要份额。在全世界范围内,树木覆盖着约 30%的陆地面积,其中只有三分之一相对不受人类活动的干扰(UNEP, 2020)。森林作为巨大的碳、水、营养物质储存库,有着巨大的生态效益(Di Sacco *et al.*, 2021),如气候调节、固碳释氧(Cranford *et al.*, 2017)、污染过滤(Rotherham *et al.*, 2020)、提供栖息地(Aronson *et al.*, 2014)等,可以对生态环境的恶化起到一定的缓解作用(Di Sacco *et al.*, 2021)。

气候变化和由人类活动导致的栖息地丧失是影响物种分布和导致物种灭绝的两个主要驱动因素(Stocker *et al.*, 2013; Newbold, 2018; Peters *et al.*, 2019)。一方面,在温室效应背景下,全球变暖以及由此引起的水循环改变,会使极端气候事件发生的频繁程度和强度增加(Fernandez-Gimenez *et al.*, 2012),决定了树木在区域尺度上的分布状况(曹雪萍等, 2019; Sun *et al.*, 2020)。同时气候变化会通过物种所处范围边界的正常温度和湿度变化影响树木的生长发育节律和地理分布范围(Dyderski *et al.*, 2018)。环境的温度变化会对地球上脆弱的物种分布生态区域发生显著影响,如环境温度增温 1°C,当地的物种需要移动约 160 km 去寻找合适的气候条件以及生态位以适应该温度变化(Thuiller *et al.*, 2007; Bertrand *et al.*, 2011),而这种移动同样可能有向更高海拔、更高纬度变化的趋势(He *et al.*, 2018);在寒冷的冰期,一些物种会通过向南移动或采取就近避难的方式躲避低温,从而导致种群数量以及栖息地面积的大幅减少(李慧敏, 2018; Qian and Ricklefs, 2001);也有研究表明,生长在北半球中纬度及高纬度地区的植被,其覆盖范围和生长季节均会随着气候变暖而增加或延长,从而改变物种的分布格局(Nemani *et al.*, 2003; Ge *et al.*, 2015)。物种分布格局的改变往往是对于气候变化响应最直观的表现,这是物种与气候变化进行相互选择的结果,会导致物种栖息地扩大、缩小或丧失,物种生存数量增加、锐减甚至灭绝等现象(Thuiller *et al.*, 2005; Bellard *et al.*, 2012)。能够快速适应气候变化的物种,其物种分布范围呈现相应的扩大现象,如有柄栎(*Quercus robur*)、无梗花栎(*Quercus petraea*)、冷杉(*Abies alba*)等物种都是在气候变化下的“赢家”,随着气候变暖这些演替中后期的物种分布范围呈现出了净增加(Dyderski *et al.*, 2018)。获益物种往往具有较强的适应能力,温度变化的幅度在其承受范围之内(Dyderski *et al.*, 2018)。但是在很多研究中,气候变化往往会对物种的分布格局产生负面影响,例如 Bastin 等(2019)研究了气候变化对森林的威胁,估计在未来气候条件下(2050年)全球的潜在森林面积损失约达到 2.23 亿公顷;Stevens-Rumann 等(2018)发现气候变化会

造成森林的密度和范围明显减少；在最恶劣的气候条件下中国云南省约 1400 个物种将失去其现有分布范围的 30%以上 (Zhang *et al.*, 2014)，墨西哥地区也将会失去 13% 的温带森林 (Villers-Ruiz *et al.*, 1998)。随着对全球气候和生态环境变化的研究不断深入，气候变化对物种分布的影响已成为全球生态变化研究的重要部分。

另一方面，随着人类社会的发展，人们对土地的需求和开发强度的不断加大使得森林逐渐碎片化 (Wallace and Clarkson, 2019)，而森林的破碎化增加将显著改变生态系统的稳定和野生动物的生存现状 (Gustafson *et al.*, 2010)，如土地复垦和水产养殖等开发活动导致的以沿海地区为主要栖息地的植被遭到破坏，40 年间我国的红树林 (Mangrove) 损失率超过 70% (Hu *et al.*, 2020)；Song 等 (2021) 的研究表明由人类活动导致的土地利用变化将显著减少高加索枫杨 (*Pterocarya fraxinifolia*) 的适宜种植面积并阻碍其自然扩张。重要的是人们往往过多的看到森林资源的经济可用性，忽视了其生态功能，人类进行的森林砍伐、单一种植等活动造成植被覆盖率降低、林地减少、生态系统功能退化 (Dyderski *et al.*, 2018; Meng *et al.*, 2021)，而且剧烈的森林砍伐也会通过影响森林的生物量及空间组成，导致森林保留碳和维持生物多样性的能力降低 (赵其国等, 2015; Gustafson *et al.*, 2010; Viña *et al.*, 2016)，增加了生物多样性丧失的风险。据粮农组织和环境署统计，截止 2020 年森林砍伐已导致全球范围内 1.78 亿公顷的森林面积的丧失 (UNEP, 2020)；因此，我们迫切需要保护完好的森林，但也需要恢复退化和砍伐地区的森林 (Jacobs *et al.*, 2015; Watson *et al.*, 2018)。最近的几项研究表明，森林恢复对碳固定有很大影响 (Feng *et al.*, 2013; Lu *et al.*, 2018)，联合国宣布 2021 到 2030 年为“生态系统恢复十年”，凸显了生态系统恢复的重要性。作为恢复自然森林的一种手段，可对以前被人类活动破坏的景观加以利用，从而加速生物多样性恢复，增加碳汇，并创造可持续生计 (Lewis *et al.*, 2019; Di Sacco *et al.*, 2021)。因此，通过植树或促进木本植物的自然更新来恢复森林生态系统，是实现这一目标的重要战略之一 (Chazdon and Uriarte, 2016)。

面对气候和人类活动对全球生物多样性的双重威胁 (Song *et al.*, 2021)，我们在进行生态恢复的同时，明确并探究植物在环境变化背景下的适应性以及对全球气候变化的响应能力是对其进行引种、造林并作用于生态恢复的关键。

1.2 物种分布模型简介

物种分布模型 (Species distribution model, SDM) 利用已知物种的实际分布经纬度信息与环境因子之间的相关性，来推测物种的生态位，并以概率的形式反映物种对生境的偏好程度，来评估和对比物种的真实和潜在分布区 (李国庆等, 2013; Alvarado-Serrano *et al.*, 2014; Feng *et al.*, 2019; Shitara *et al.*, 2021)。从上个世纪七十年代开始，SDM 的使用覆盖面逐渐扩大，具有可观的应用价值，并出现了各种具有丰富用途的软件和模型，尤其到 2000 年后，随着该方法的发展，越来越多的研究开

始关注气候对物种地理分布的影响 (Sykes *et al.*, 2001; Berry *et al.*, 2002; Pearson *et al.*, 2003; Guisan *et al.*, 2005)。其中, 最大熵算法 (Maxent, Phillips *et al.*, 2006) 是最受认可和广泛使用的方法之一, 可在全球气候变化的背景下, 模拟物种对气候变化的不同反应 (苏金源等, 2019; Dyderski *et al.*, 2018), 分析物种在气候变化下的迁移历史 (李焱等, 2016); 也可通过物种的适宜生境预测, 为该物种进行保护、恢复或利用提供适当的规划 (Song *et al.*, 2021; Tesfamariam *et al.*, 2022)。该模型可仅利用存在数据预测物种的潜在分布, 并具有较高的模拟精度 (Dyderski *et al.*, 2018; Sun *et al.*, 2020), 目前已经成功模拟了许多物种在气候变化条件下的潜在分布。

1.3 气候-生态位因子分析简介

气候-生态位因子分析 (Climate-Niche Factor Analysis, CNFA) 是一种可以用来量化物种是否易受气候变化影响的空间方法, 可通过评估物种对气候变化的脆弱性来了解气候变化对物种和种群构成的威胁 (Rinnan and Lawler, 2019)。这种新方法对早期的生态位因子分析进行了扩展, 可以通过仅存在的数据在空间上对气候变化脆弱性的地理模式提供较为明确的量化 (Wang *et al.*, 2020; Wang *et al.*, 2022), CNFA 方法还能够直接比较不同物种之间的气候变化脆弱性, 与以往用于评估物种对气候变化的脆弱性的相关方法相比 (Cole *et al.*, 2011; Vieilledent *et al.*, 2013), CNFA 方法可以有效避免由于使用预测物种分布的方法和模型的差异而产生的不确定性 (Rinnan, 2018)。其中, 物种的脆弱性是外在 (暴露) 和内在 (敏感性和适应性) 性状综合的函数 (Pacifi *et al.*, 2015)。暴露程度是指该物种地理范围内的气候变化程度 (Williams *et al.*, 2008; Wang *et al.*, 2020); 敏感性则由物种所在栖息地的气候条件决定, 一个物种的整体敏感性越高, 它就越容易受到气候变化的影响 (Rinnan and Lawler, 2019); 而适应性是一个物种对气候变化的固有能力 (Turner *et al.*, 2003; Williams *et al.*, 2008)。

1.4 研究区域概况及栎属研究进展

1.4.1 研究区域简介

东亚地区约占全世界所有陆地面积的 9%, 西面地势高耸而东面地势略低, 会受到亚洲季风气候的影响 (黄荣辉等, 1999)。东亚暖温带和亚热带气候区以其复杂的地形、山川河流等构成了许多复杂的潜在地理与气候生态分割线, 有 31 个特有科和 600 多个特有属, 拥有最丰富的植物物种多样性 (Chen *et al.*, 2018), 许多植物学家认为东亚是了解北半球温带森林植物区系起源与演化的关键区域 (Takhtajan *et al.*, 1986; Axelrod *et al.*, 1996), 有研究提出将原东亚地区作为一个独立的自然植物区系亚界, 即“东亚植物区系亚界” (Cao *et al.*, 2020)。

1.4.2 壳斗科栎属研究现状

栎属植物 (*Quercus* L.) 约有 450 种, 是壳斗科 (Fagaceae) 中最大的属 (Willis *et al.*, 1968), 物种丰富度高, 广泛分布于欧美、亚洲等地 (Hubert *et al.*, 2014; Denk *et al.*, 2018), 具有广泛的生态适应能力, 通常以纯林或混交林的形式存在 (Sun *et al.*, 2020)。作为北半球温带森林的主要组成树种 (Aldrich and Cavender-Bares, 2011), 栎属植物通过提供食物、木制品和燃料, 具有调节气候、水文、海岸保护和空气质量的作用, 为人类福祉做出了贡献 (Kroeger *et al.*, 2014; Nguyen *et al.*, 2016; Cheeke *et al.*, 2017)。因此, 栎属植物也被 Nixon (1997) 称之为“北半球最重要的木质属”。在 Denk (2018) 更新的栎属分类中, 栎属植物被分为两个亚属, 共 8 个组, 分别是 (1) 栎亚属 (subgenera *Quercus*), 包含中间栎组 (Sect. *Protobalanus*)、本都栎组 (Sect. *Ponticae*)、活栎组 (Sect. *Virentes*)、白栎组 (Sect. *Quercus*) 和红栎组 (Sect. *Lobatae*); (2) 麻栎亚属 (subgenera *Cerris*), 包含青冈栎组 (Sect. *Cyclobalanopsis*)、冬青栎组 (Sect. *Ilex*) 和麻栎组 (Sect. *Cerris*)。根据第 8 次国家森林资源清查, 在我国国土面积上栎属植物占地面积比例约为 10.15%, 总面积达到了 2.5 亿余亩; 总蓄积量近 13 亿 m^3 ; 此外, 栎属植物的森林蓄积量约占中国天然林蓄积量的十分之一, 在天然林树种中居首位 (候元兆等, 2017; Files *et al.*, 1993)。

1.4.3 白栎组物种的分类、形态特征及研究进展

(1) 白栎组物种分类及形态特征

白栎组 (Sect. *Quercus*) 是栎亚属中最大的组, 在整个北半球约有 146 种 (Denk *et al.*, 2018)。目前关于白栎组物种的分类一直有很大的争议 (Huang *et al.*, 1998; Huang *et al.*, 1999; Hubert *et al.*, 2014; Denk *et al.*, 2018)。根据不同的分类处理, 东亚地区有 7~18 种白栎 (Huang *et al.*, 1998; Huang *et al.*, 1999; Hubert *et al.*, 2014; Denk *et al.*, 2018)。本文对于东亚白栎组的分类学处理是基于最近发表的植物区系调查、遗传研究和其他可用资源 (表 S1.1; Huang *et al.*, 1999; Denk *et al.*, 2018; Hipp *et al.*, 2019), 包含槲栎 (*Q. aliena* Blume)、槲树 (*Q. dentata* Thunberg)、枹栎 (*Q. serrata* Murray)、蒙古栎 (*Q. mongolica* Fischer ex Ledebour)、白栎 (*Q. fabri* Hance)、大叶栎 (*Q. griffithii* J. D. Hooker & Thomson ex Miquel) 与云南波罗栎 (*Q. yunnanensis* Franchet), 共 7 个物种。根据《中国植物志》(陈焕镛和黄成就, 1998) 及 Oaks of the World (<http://oaks.of.the.world.free.fr/>) 的描述, 栎属白栎组物种大多为落叶乔木, 树皮的颜色大多数呈现为暗一些的灰色, 树皮上的纵裂沟壑较深, 植物的形态各异, 叶片通常呈现为倒卵或椭圆形状, 叶片的基部大多呈现为圆、耳状、楔形等, 叶片的叶缘呈现粗钝或尖尖的锯齿、波浪状形态等。其壳斗外壁具有三角形、披针形或卵形的小苞片, 紧密或展开, 具有不同的形态学特点。白栎组物种用途广泛, 比如坚硬的木材可以有效地忍耐腐蚀的侵袭, 可以作为制造车船、地板、室内装饰等的原料; 可饲柞蚕; 果实富含丰富的单宁, 可以做染料或者栲胶等, 经过人工一系列的加工处理之后, 可

作为工业、食用、药用材料加以利用，具有一定的社会价值以及经济价值。近年来，一些树种还被作为景观树种用于栽培，如榲栂、榲树等；并对水土保持、水源涵养及维持生态系统良好平衡等方面具有巨大的生态价值。

(2) 白栎组物种分布及研究进展

白栎组物种作为森林重要组成物种广泛分布在北美、墨西哥、中美洲、欧亚大陆西部和东亚 (Denk *et al.*, 2018)，并占据了较大的生态位：如在北美地区，白栎组和红栎组 (Sect. *Lobatae*) 在森林中的地上活生物量和生物多样性中占有相当大的比例 (Cavender-Bares *et al.*, 2018)；墨西哥地区的白栎组物种由于其耐旱性 (Manos *et al.*, 1999; Nixon, 2006)，在不同环境情景下的空间分布上均相对广泛 (Nixon, 1993; Renninger *et al.*, 2013)；伊比利亚半岛拥有欧洲栎类物种多样性的一半，在两个主要的生物地理区域 (欧洲西伯利亚和地中海) 之间的交错带广泛地由白栎组树种主导 (Vila-Viçosa *et al.*, 2020)。目前国内外针对栎属植物的物种分布研究主要针对于在较小的区域尺度和系统地理热点地区 (Marta *et al.*, 2007; Zhang *et al.*, 2016; Pooja *et al.*, 2019)，对种类较多的类群以及地方性特有物种 (Rosa *et al.*, 2020; Liao *et al.*, 2021)，进行包括物种丰富度变化 (Sun *et al.*, 2020)、应对气候变化的脆弱性反应 (Leticia *et al.*, 2007) 及瞬态反应 (Dale *et al.*, 2010)、局部地区空间限制因素对物种潜在分布的影响 (Liao *et al.*, 2021)、综合模型的开发及濒危栎树物种的保护 (Vila-Viçosa *et al.*, 2020) 等研究。但是对于白栎组物种分布的关注度较小，且在东亚地区的研究往往局限于我国本土区域。李璇等 (2018) 采用 Maxent 模型对中国地区白栎的适生区进行预测，发现该物种具有较强的耐旱性，并结合我国耐寒性区域地图提出了栽培和引种区划；田佳倩 (2007) 使用组合模型预测白栎当前的潜在分布，并且分析影响其分布的气候因子；张雪皎等 (2019) 对我国北方包括栓皮栎、蒙古栎和榲栂等 5 种栎属植物的多度分布及气候响应进行研究，判定内蒙古和黑龙江部分地区为 5 种栎类植物多度减少的集中区域。由于东亚地区长期的采伐历史、土地利用转型和人口密集，天然林 (白栎组物种是优势树种之一) 极其分散，并局限于不易进入的山区 (Liu *et al.*, 2015; Lee and Krasny, 2017; Liu *et al.*, 2020)。东亚地区人口密度高，城市化程度高 (Liu *et al.*, 2021)，土地利用方式变化大，森林开发破坏严重。因此，东亚白栎组物种作为北半球的建群种之一，在生态恢复和城市绿化方面应具有着巨大的潜力。

对于白栎组物种的遗传学研究在国内外多可见于榲栂、榲树、蒙古栎、白栎以及枹栎，而作为狭域分布的物种，大叶栎以及云南波罗栎由于其分布信息较少，目前国内外几乎尚未对其有过系统研究。

对于蒙古栎，该物种与辽东栎 (*Q. liaotungensis*) 间有着广泛的基因渐渗 (Zeng, 2011)，Zeng 等 (2011) 使用微卫星分子标记 (Simple Sequence Repeat, SSR) 和扩增片段长度多态性 (Amplified Fragments Length Polymorphism, AFLP) 方法探讨了蒙古栎和辽东栎在遗传上的差异，发现辽东栎和蒙古栎在大多数共同生长区域保持着不

同的基因库；Zeng 等（2015）结合 nSSR、SDM 等多种方法对蒙古栎的地理格局的形成原因进行了探究，发现在末次冰盛期或更早的冰期，避难所的冰后扩张导致蒙古栎的遗传多样性随着纬度的增加而减少；孙静静（2019）基于 F_{ST} 值通过聚类分析结果表明蒙古栎与辽东栎为一个分支；陈君（2021）则将在东亚广泛分布的蒙古栎、辽东栎及日本栎（*Q. mongolica* var. *crispula*）组成复合体进行综合研究，发现东北辽东栎起源于蒙古栎，而杂交渐渗提供了蒙古栎适应性进化的原材料。

对于白栎，陈晓丹（2018）利用 17 对 SSR 引物发现白栎具有较低的遗传多样性，且观测杂合度与纬度之间具有负相关性，遗传变异主要存在于种群内；Xiong 等（2020）分析了 13 个中国白栎种群的遗传多样性和遗传结构，认为沿海向内陆和高山地区的基因渐渗会显著阻碍基因交流，该物种种内个体差异大于种间差异；Li 等（2021）利用 17 对 SSR 产生 361 个等位基因研究了白栎、麻栎（*Q. acutissima*）等 4 种栎树之间的杂交渐渗程度，比较同域和异域种群的渐渗水平，并发现在所有位点均具有高的遗传变异。

对于槲栎与槲树来说，两物种的遗传组成相似，且槲栎的遗传多样性大于槲树，遗传变异均存在于种群内（祁敏，2021a）。此外李慧敏（2018）与邸晓瑶（2017）利用 3 个叶绿体 DNA 片段和 8 对 SSR 引物推测出槲树最大的冰期避难所为秦巴地区，而槲栎在冰期的避难所位于秦巴山区及横断山脉，两物种种群内部存在频繁的基因交流。

对于枹栎而言，国内针对该物种的分子生态学相关研究主要集中在较为狭域的范围对其变种短柄枹栎（*Q. serrata* var. *brevipetiolata*），进行与花粉形态、引物开发和种内种间遗传差异比较等相关研究，具有一定研究范围及标记选择等的局限性。如王良民等（1986）对短柄枹栎的染色体核型进行了研究，其染色体长度变化范围为 1.35-2.52 μ ；曹倩等（2014）则采用 7 对 SSR 引物对五峰县境内临近的 4 个经过人工砍伐的短柄枹栎居群进行了遗传重建，结果表明短柄枹栎群体中绝大部分的遗传分化存在于种群内部；金则新等（2007）发现分布在浙江省境内的 7 个短柄枹栎在种水平上具有较高的遗传多样性；王雁红等（2015）虽然在全国范围内对短柄枹栎进行了采样以及聚类分析，发现该物种遗传变异主要存在于种群内，但在实验过程中仅使用了 8 对 nSSR 引物。在国外，尤其是在日本地区，枹栎作为温带落叶森林的重要组成部分常被用于研究同域物种基因渐渗的良好材料，如 Kitamura 等（2017）重点研究了北海道枹栎的遗传结构，并与日本东北地区枹栎进行了比较，阐明了该物种在最北端分布界限的遗传多样性和分化；Ohsawa（2008）使用 7 个微卫星标记评估了在不同海拔分布的 15 个 *Q. serrata* 种群内部和种群之间的遗传变异，发现种群内的遗传变异受地形影响，而种群间的变异几乎不受该因素影响，同时确定了土壤水分可能会影响这些种群遗传多样性；此外，枹栎也常作为比较物种之一，用来探究日本地区 *Q. mongolica* var. *crispula* 的起源与独特特征（Aizawa *et al.*, 2018; Nagamitsu *et al.*, 2019）。

以形态学角度来说，枹栎与短柄枹栎间的差异较小，一般以短柄枹栎叶片较小，叶柄较短等特征与枹栎相区分，中文版《中国植物志》已将短柄枹栎定义为枹栎的变种（陈焕镛和黄成就, 1998），而在英文版《中国植物志》中短柄枹栎被处理为枹栎的异名（Huang *et al.*, 1999）。目前，还未有将中国枹栎种群与日本枹栎种群综合进行比较的遗传学研究，因此，本研究结合了日本种群及国内本土种群对枹栎及其变种短柄枹栎进行种群遗传学研究，为探究其遗传多样性与遗传结构提供理论依据。

1.5 本文的研究内容、研究目的及意义

1.5.1 研究内容

本研究针对白栎组 7 个物种的地理分布数据，结合高精度的环境数据，构建了白栎组物种当前及未来（2070 年）的物种分布模型，并结合 CNFA 分析评估了物种对气候变化的脆弱性。旨在探究白栎组物种在东亚地区当前的潜在分布和限制地理分布的主要气候因子，并预测未来气候条件下适宜生境范围的变化，研究物种应对气候变化的适应能力。同时，结合适宜性与土地利用及土地覆盖数据，通过研究白栎组物种在东亚地区的恢复潜力，确定理论上可以进行物种恢复的区域。

此外，基于 12 对微卫星分子标记对白栎组物种枹栎及其变种短柄枹栎共 26 个种群进行了种群遗传学研究，进一步解析其遗传变异水平。

1.5.2 研究目的和意义

本研究旨在探究气候变化下东亚地区壳斗科栎属植物白栎组物种的适应能力，并结合土地利用数据评估白栎组物种的恢复潜力，绘制出可用于白栎组物种生态恢复的区域地图；并结合微卫星分子标记方法对枹栎及其变种短柄枹栎进行种群遗传学研究，以期达到以下研究目的：

（1）探究东亚地区白栎组物种在当前时期的潜在分布以及限制白栎组物种地理分布的主要气候因子；

（2）预测未来气候影响下白栎组物种的潜在分布及空间变化，并通过脆弱性分析了解气候变化是否会对这些物种构成威胁。

（3）探究物种当前适生区内的土地利用及覆盖情况，进行物种恢复潜力估算并确定可能适合白栎组物种进行生态恢复的区域；

（4）分析枹栎及其变种短柄枹栎自然种群的遗传多样性与遗传分化程度，并探讨可能原因。

研究白栎组物种对于气候变化的响应，判断其是否可以适用到未来森林生态恢复或者城市森林生态系统构建当中，对生态恢复造林和改善生态环境具有长远意义，且有助于我们了解未来栎类生态系统的稳定性。此外通过对枹栎及短柄枹栎进行种群遗传学研究，评估其遗传多样性以及遗传分化程度，为更加深入探讨该物种在其分布范围内的遗传模式提供遗传学基础，也为该物种的合理利用提供理论支持。

2 东亚白栎组物种对于气候变化的响应

2.1 数据获取与处理

2.1.1 东亚白栎组物种分布数据

本研究以东亚地区为研究区域，物种的分布数据主要从以下三个途径获取，分别是中国虚拟植物标本馆（CVH, <http://www.cvh.org.cn/>），全球生物多样性信息设施（GBIF, <https://www.gbif.org/>）以及我们的实地调查数据。为了获取物种的自然种群分布数据，我们对于所有的记录点进行了过滤：（1）去除植物园和城市的数据；（2）去除地名不详尽的数据（如仅准确到市、县级）；（3）利用高德地图 API（<https://lbs.amap.com/>）和 Google Earth（<http://ditu.google.cn/>）对仅提供位点位置的分布记录进行经度和纬度验证，以保证准确的地理坐标分布记录。在数据库中收集数据时，我们仔细识别了每个物种标本的照片，以确保物种分布数据的真实性，采用的分布记录均为自然生长的保存标本。为了避免数据冗余，使用 ArcGIS V10.3 建造网格进行了空间过滤（Alvarado-Serrano *et al.*, 2014）。7 个物种的有效分布记录在本研究中确定为 19 个到 585 个不等，图 2.1 为白栎组物种在东亚地区的分布范围（每个物种的具体分布记录见表 S2.1、图 S2.1）。

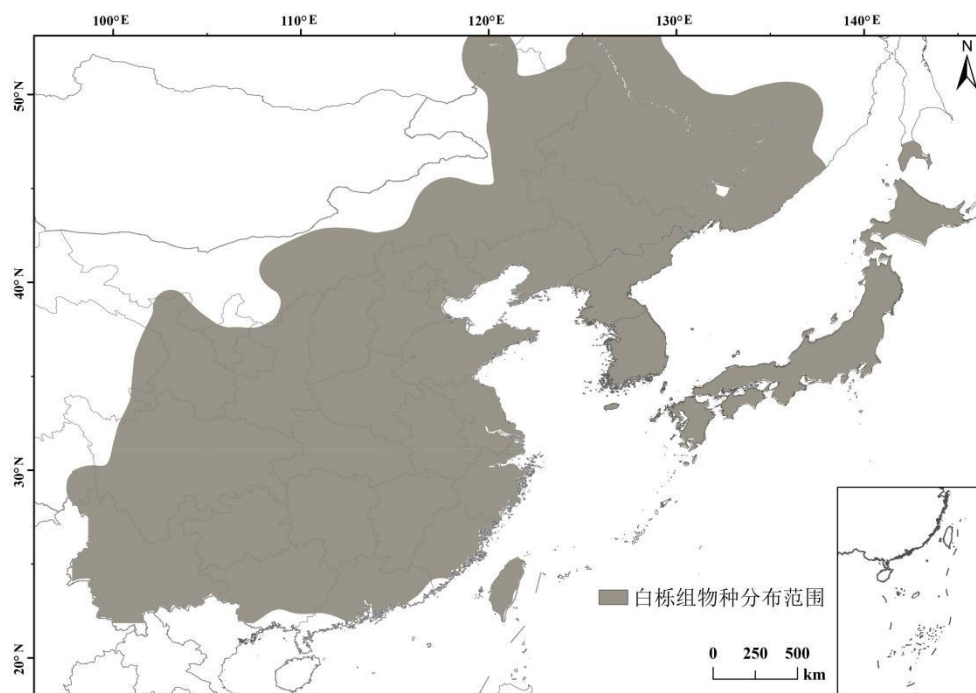


图 2.1 白栎组 7 个物种在东亚地区的分布范围

Fig 2.1 Distribution range of 7 species of white oaks in East Asia

2.1.2 气候数据及 LULC 数据获取与处理

本研究从世界气候数据库 (www.worldclim.com) (Hijmans *et al.*, 2005) 中获取了 19 个生物气候变量作为预测因子 (Dyderski *et al.*, 2018; Taleshi *et al.*, 2019; 表 S2.2), 包括 11 个温度和 8 个降水因子。为了避免环境因子过度拟合对模型模拟造成影响, 本研究利用 R 语言中的 *dismo* 程序包针对 7 个物种分别建立了 Pearson's 相关系数矩阵, 以减少环境变量之间的多重共线性 (Robert *et al.*, 2020), 并删除了具有较高相关性 ($|r| > 0.85$) 的变量, 保留的具体变量选取可见表 2.1, 各变量所代表的具体含义可见表 S2.2。

表 2.1 本研究中用于构建白栎组物种分布模型所选取的生物气候变量
Table 2.1 Bioclimatic variables used to construct the species distribution model of white oaks in this study

变量	<i>Q. aliena</i>	<i>Q. dentata</i>	<i>Q. serrata</i>	<i>Q. fabri</i>	<i>Q. griffithii</i>	<i>Q. mongolica</i>	<i>Q. yunnanensis</i>
Bio01	√	√	√	√	√	√	√
Bio02	√	√	√	√	√	√	
Bio03	√	√		√		√	
Bio04	√	√	√	√	√	√	√
Bio05	√	√		√	√	√	
Bio06	√	√	√			√	
Bio07							√
Bio08	√	√	√	√		√	
Bio09			√				
Bio10							
Bio11							
Bio12	√	√	√	√	√	√	√
Bio13	√	√	√			√	
Bio14	√	√	√	√	√		√
Bio15	√	√	√	√	√	√	√
Bio16							
Bio17							
Bio18				√			
Bio19						√	

对于未来气候情景 (2070 年, 2061 年-2080 年的平均值), 参照耦合模式比较计划第五阶段 (Coupled Model Intercomparison Project Phase 5, CMIP5) 数据, 使用了 BCC-CSM1.1 大气环流模型 (Global Circulation Model, GCM)。该模型提供了高质量的大气 CO₂ 浓度、时间演化、降水和温度模拟, 当用于研究北半球气候变化和未来气候预测时, 该模型表现良好 (Wu *et al.*, 2014)。本文选择了 RCP 26、RCP 45、RCP 85 三种未来二氧化碳典型浓度情景进行研究, 分别代表未来全球低、中、高三种 CO₂

排放情景，在 RCP 26 最乐观的情境下，全球气温平均值将在 2100 年上升 0.2-1.8°C；在 RCP 45 情境下，气温的平均值将上升 1.0-2.6°C；而在 RCP8.5 情境下，该情景为最悲观的情况，假设到 2100 年全球平均气温将增加 2.6-4.8°C (Hijmans *et al.*, 2005; Van Vuuren, *et al.*, 2011; Harris *et al.*, 2014)。对此本文共有 3 种未来气候情景组合：RCP 26-2070、RCP 45-2070、RCP 85-2070。在本章分析中，所有环境变量在 ArcGIS V10.3 中使用一致的 30 arc-seconds 空间分辨率、范围以及 WGS1984 地理坐标系统 (He *et al.*, 2018; Vila-Viçosa *et al.*, 2020)。

土地利用与覆盖数据 (Land use and Land cover, LULC) 来源于欧航局 (<http://www.esa.int/>)，空间分辨率为 300M。利用 ArcGIS 的掩膜工具可提取出东亚地区的土地利用情况，并将其提供的 LULC 数据进行重分类，分为林地、耕地、城镇用地、草地、水域、未利用土地，以便后续分析 (表 S2.3)。

2.2 研究方法及内容

2.2.1 Maxent 运行构建与评价

将 7 个白栎组物种的实际分布点数据与经过筛选的环境因子数据导入 MaxEnt V3.4.1 软件进行模拟，预测物种在不同气候情景的潜在分布情况。且为判断环境因子对于物种分布的重要性，我们估计了每个环境因子对物种分布的贡献度 (Phillips *et al.*, 2005; Xu *et al.*, 2020)。本研究采用十折交叉验证 (Picard *et al.*, 1984)，即 $k=10$ ，选取 90% 训练集及 10% 测试集。最终取输出文件十次重复均值进行后续分析 (He *et al.*, 2019)。

受试者工作特征曲线，也被称之为 ROC 曲线下的区域面积，用 AUC 值来表示，可以评估所用模型的模拟精度 (Fielding and Bell, 1997; Phillips *et al.*, 2006; Bahn *et al.*, 2013; Taleshi *et al.*, 2019; Zhang *et al.*, 2020)。该值的范围为 0.5-1，值越大，则代表着模型模拟分析所得到的结果准确性越高 (Swets *et al.*, 1988)。

2.2.2 当前东亚白栎组物种生境适宜性划分

将模型中的连续发生概率 (或适宜性指数) 转换为二值存在-缺席值需要一个阈值 (Nenzén *et al.*, 2011)，在这里我们使用了 Liu 等 (2005) 推荐的最大训练敏感性加特异性 (Maximum training sensitivity plus specificity Logistic threshold, MTSS) 作为阈值，且大量研究证明该阈值的划分方法要明显优于其他阈值划分方法 (李文庆等, 2019; Jiménez-Valverde *et al.*, 2007)，表 S2.4 为各物种的阈值选取。基于该阈值，我们利用 ArcGIS V10.3 中的重分类功能，将每个物种的集合图重新划为两类：(i) 生境不适宜 (0-MTSS，即物种不存在，赋值为 0)；(ii) 生境适宜 (MTSS-1，即物种存在，赋值为 1) (Liu *et al.*, 2005)，即可得到每个物种对应的潜在分布范围。此外，为了明确各物种在当前气候条件下潜在分布的适宜区分布，我们将个体分类二值

图集合重新划分为 4 个生境集合适宜性分类 (i) 不适宜, 0-MTSS; (ii) 低适宜, MTSS-0.4; (iii) 中适宜, 0.4-0.6; (iv) 高适宜, 0.6-1, 并计算各等级对应的分布区面积。

2.2.3 气候变化下东亚白栎组物种潜在分布区变化

对 7 种白栎组物种在不同气候条件下 (当前、RCP 26-2070、RCP 45-2070、RCP 85-2070) 的分布进行预测, 叠加当前和未来不同气候条件下潜在分布范围的二值图, 得到了以下 3 类区域类型, 用于后续分析: (i) 稳定存在; 物种在当前及未来时期均在在该区域有分布, 即分布区域稳定保持不变; (ii) 丧失; 物种仅当前时期在该区域有分布, 而在未来无分布, 即在未来分布面积发生收缩、减少的区域; (iii) 新增; 物种在当前时期在该区域无分布, 而在未来有分布, 即在未来分布面积发生扩张、增加的区域。

2.2.4 气候-生态位因子分析

(1) 获取物种分布范围

根据物种实际分布的经纬度信息, 我们首先利用 R 语言 V4.1.3 结合 Edelsbrunner 等人 (1983) 以及 Wang 等人 (2020, 2022) 的计算几何方法构建了 alpha 范围, 并使用最常用的 alpha 水平 (6 度) 来估计每个物种的范围 (García-Rosell' o *et al.*, 2015; Wang *et al.*, 2020)。Alpha-hull 方法对物种范围大小的估计不受抽样偏差的影响, 通过调整 alpha 水平数值可以减少对于物种分布范围大小的误差 (Wang *et al.*, 2015)。

(2) 气候变化脆弱性评估

为了评估白栎组物种的气候变化脆弱性, 我们首先使用 CENFA 程序包 (Rinnan, 2018) 中的 “cnfa” 功能计算了敏感性和暴露度 (Rinnan and Lawler, 2019)。敏感性使用物种分布范围和当前气候数据计算, 由边际性 (Marginality, 反映了物种栖息地之间的生态位质心距离) 和专门性 (Specialization, 反映全球生态位大小与物种生态位大小之比) 来量化 (Hirzel *et al.*, 2002)。暴露度的实现则由物种分布范围, 当前气候和未来气候来综合计算 (Rinnan and Lawler, 2019)。下一步, 使用 CENFA 包 (Rinnan, 2018) 中的 “departure” 函数计算每个物种在 2070 年 3 个不同气候情景下的暴露度。最后, 利用 CENFA 包中的 “vulnerability” 函数 (Rinnan, 2018), 将上述不同物种在当前气候条件下得到的敏感性以及在未来气候条件下得到暴露度进行运算, 计算出未来 3 种气候情景下每种物种的脆弱性。

2.2.5 分布区土地利用情况及恢复潜力估算

将 7 个物种当前气候条件下的潜在分布二值图与土地利用数据进行叠加,可以得到各物种生境适宜区内不同土地利用类型的占比情况。并利用 Hu 等人 (2020) 提出的一种结合适宜性和土地利用数据的恢复潜力指数 (Recovery Potential Index, *RPI*) 方法进行了后续分析。该方法考虑了适宜性参数和 LULC 分类参数,能够在理论上确定可以进行物种恢复的区域。本研究对所有类型的 LULC 赋值 0 到 1 之间的转移系数,见表 2.2。系数越高,表明该区域从某个 LULC 类型转移到白栎组物种适生区域的可能性越大。主要的赋值依据为:森林植被类型,郁闭度,以及物种占据的海拔范围。

RPI 的计算公式如下:

$$RPI = S_i \times T_i \quad (2-1)$$

式中, S_i 为网格 i 预测的适宜性, T_i 为网格 i 中土地利用类型的转移系数。计算的 *RPI* 指数大小表明网格可利用为白栎组物种的可行性。

表 2.2 白栎组物种在不同 LULC 类型上的转移系数

Table 2.2 The transfer coefficients of different LULC types of white oaks

分类及描述	系数
乔木覆盖——阔叶, 落叶, 封闭或开放 (>15%)	1
乔木覆盖——阔叶, 常绿, 从封闭到开放 (>15%)	1
乔木覆盖——阔叶, 落叶, 封闭 (>40%)	0.8
乔木覆盖——混合叶型 (阔叶和针叶)	0.8
乔木覆盖——针叶乔木覆盖, 常绿, 由封闭到开放 (>15%)	0.8
乔木覆盖——针叶, 落叶, 封闭或开放的乔木覆盖 (>15%)	0.6
灌木地	0.6
草原	0.4
花木和灌木 (>50%) / 草本覆盖 (<50%)	0.4
花叶草本盖度 (>50%) / T 和灌木 (<50%)	0.4
稀疏植被 (乔木、灌木、草本覆盖) (<15%)	0.4
镶嵌天然植被 (乔木、灌木、草本植被) (> 50%) / 农田 (< 50%)	0.4
镶嵌农田 (> 50%) / 自然植被 (乔木、灌木、草本植被) (< 50%)	0.2
城市地区	0.2
农田	0
地衣和苔藓	0
裸地	0
水域 (水体)	0

2.3 研究结果

2.3.1 模型预测准确性

基于所收集的分布记录及环境因子预测东亚地区白栎组物种潜在分布区，重复 10 次预测的 AUC 值均值如表 2.3 所示，当 AUC 值在 0.8~1 范围内时，可表明该模型模拟精度较高 (Swets, 1988)。结果表明，本研究中 AUC 均值均不小于 0.8，且具有较低的标准误差 (≤ 0.02)，模型在不同重复次数之间稳定性良好，模拟精度较高。

表 2.3 基于独立数据集进行 Maxent 模型构建所得到的各物种平均 AUC 值及标准差
Table 2.3 Average AUC value and standard deviation of each species obtained by MaxEnt model construction based on independent data set

物种	AUC 均值	标准差
<i>Q. aliena</i>	0.86	± 0.016
<i>Q. dentata</i>	0.88	± 0.020
<i>Q. serrata</i>	0.91	± 0.009
<i>Q. mongolica</i>	0.90	± 0.015
<i>Q. fabri</i>	0.92	± 0.011
<i>Q. griffithii</i>	0.96	± 0.019
<i>Q. yunnanensis</i>	0.98	± 0.015

2.3.2 影响东亚白栎组物种分布重要环境因子分析

通过分析环境变量对于物种适生区的影响，以及对各气候因子的贡献率进行评估可知，决定物种适宜生境的气候变量在不同物种之间存在差异。一些气候因子同时决定了多个物种的生境偏好，见表 2.4。

对于槲栎与柞栎两个物种选取了相同的环境变量进行物种分布模型的分析，其中年均降水量 (Bio12)、最冷月最低温 (Bio06) 对于两个物种有显著影响，累积贡献率分别占有所有环境因子总贡献率的 81.2% (槲栎, Bio12: 51.2%、Bio06: 30%) 及 65.7% (柞栎, Bio12: 41.6%、Bio06: 24.1%)。此外年均温 (Bio01)、最湿月降水量 (Bio13) 对于柞栎的生境偏好也有一定影响，贡献率分别为 17.6% 以及 5.4%，且槲栎的其他环境变量对其的贡献率均不超过 5%；影响枹栎分布的主要环境变量为 Bio12、Bio06、最干月降水量 (Bio14) 以及温度季节性变化标准差 (Bio04)，贡献率分别为 52.2%、15.4%、13.2% 以及 10.1%，累计贡献率达到了 90.9%，贡献率最小的几个环境因子为最干季度平均温度 (Bio09)、Bio13、降水量变异系数 (Bio15)，贡献率均不及 1%；对于蒙古栎，贡献率在 5% 以上的环境因子有 Bio01 (贡献率为 39.2%)、Bio13 (贡献率为 25.7%)、Bio12 (贡献率为 6.8%)、等温性 (Bio03) (贡献率为 6.5%)、Bio6 (贡献率为 6.2%)、Bio04 (贡献率为 6.1%)，其余变量对于

蒙古栎影响较小，累积贡献率仅占有环境因子总贡献率的 9.5%；对于白栎，贡献率最大的气候因子为 Bio14，其贡献率为 59.6%；此外还有 Bio01（贡献率为 13.3%）、Bio12（贡献率为 12.6%）、Bio4（贡献率为 6.9%）同样也都影响着白栎物种的地理分布；影响大叶栎地理分布的气候因子有 7 个，其中 Bio04（贡献率为 49.1%）、Bio14（贡献率为 25%）、Bio12（贡献率为 14%）、Bio01（贡献率为 7.6%），4 个环境变量累计贡献率为 95.6%。另外三个气候因子的贡献率较低，分别为昼夜温差日均值（Bio02）（贡献率为 1.8%）、最暖月最高温（Bio05）（贡献率为 1.2%）、Bio15（贡献率为 1.4%）；对于云南波罗栎，Bio04 的贡献率为 60.9%，是云南波罗栎最重要的环境因子。其次为 Bio12（贡献率为 15.1%）、Bio01（贡献率为 8.1%）、Bio15（贡献率为 8%）、年均温变化范围（Bio07）（贡献率为 6.1%）。

表 2.4 影响白栎组物种分布的生物气候变量贡献百分比（%）

Table 2.4 Percent contributions (%) of the bioclimatic variables to the distribution of seven white oaks

变量	<i>Q. aliena</i>	<i>Q. dentata</i>	<i>Q. serrata</i>	<i>Q. mongolica</i>	<i>Q. fabri</i>	<i>Q. griffithii</i>	<i>Q. yunnanensis</i>
Bio01	4.6	17.6	4.8	39.2	13.3	7.6	8.1
Bio02	1.4	0.9	1	0.9	0.8	1.8	/
Bio03	0.9	0.3	/	6.5	0.8	/	/
Bio04	1.8	0.2	10.1	6.1	6.9	49.1	60.9
Bio05	4.2	4.7	/	1	2	1.2	/
Bio06	30	24.1	15.4	6.2	/	/	/
Bio07	/	/	/	/	/	/	6.1
Bio08	1.9	0.7	2.3	2.7	0.2	/	/
Bio09	/	/	0.1	/	/	/	/
Bio12	51.2	41.6	52.2	6.8	12.6	14	15.1
Bio13	2.5	5.4	0.1	25.7	/	/	/
Bio14	0.7	0.6	13.2	/	59.6	25	1.8
Bio15	0.7	4	0.7	2.5	2.6	1.4	8
Bio18	/	/	/	/	1.2	/	/
Bio19	/	/	/	2.4	/	/	/

2.3.3 当前东亚白栎组物种潜在适宜分布

白栎组物种在东亚地区的潜在生境适宜性建模结果如图 2.2、2.3 所示，在当前（2000）气候条件下，蒙古栎的适宜生境面积最大，而云南波罗栎的适宜生境面积最小。此外槲栎，槲树，枹栎，蒙古栎，白栎的潜在分布面积高于 150 万 km²，在中国、朝鲜、韩国、日本等东亚国家均有着较为广泛的分布，其中蒙古栎在俄罗斯境内也有一定的适宜分布区。而大叶栎与云南波罗栎的分布面积较小（均小于 120 万 km²），仅在中国南方有小范围分布，具有地域性。

通过对不同物种的存在/缺失二值图进行适宜性分类，我们得到了不同物种在东亚地区不同适宜性地区的分布情况。枹栎在我国秦岭以南、南岭与武夷山脉以北地区广泛分布，在朝鲜中南部、韩国全域也有着较大的适生区；适宜度较高的区域集中日本中南部、韩国南部、中国陕西南部、湖北西部以及云南地区（图 2.2a）。

枹树的低适生区、中适生区及高适生区从东北方向到西南方向呈现出了条带状的分布格局，随纬度的增加，分布区的适宜性等级也逐渐增大。高适生区分布在中国陕西及山西以南、河南以北、河北东南、朝鲜西南、韩国、日本中部地带，在山东、四川、甘肃地区也有零散分布。适生度中等的区域大多聚集在喜马拉雅山脉南麓、横断山以东、秦岭山脉、朝鲜中部、中国河南省、山东省、辽宁省等地区，而低适生区大部分位于中适生区的边缘以及中国安徽省、湖北中部及江浙地带（图 2.2b）。

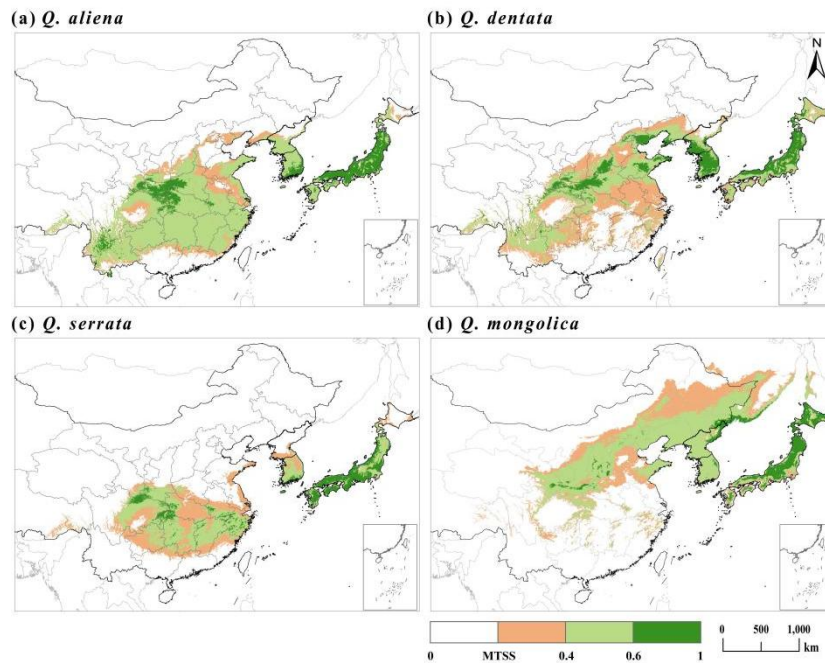


图 2.2 基于 Maxent 模拟的枹栎(a)、枹树(b)、枹栎(c)、蒙古栎(d)在当前气候条件下的潜在地理分布图（每个物种的存在/不存在 MTSS 阈值，见表 S2.4）

注：深绿色代表最适宜物种生存的栖息地（0.6-1），浅绿色代表中等适合（0.4-0.6），黄色代表低适宜（MTSS-0.4），白色代表不适宜（0-MTSS）

Fig 2.2 The potential geographical distribution under present climatic conditions of *Q. aliena* (a), *Q. dentata* (b), *Q. serrata* (c), *Q. mongolica* (d) based on MaxEnt simulation, presence/absence were based on MTSS thresholds in each species the details in Table S2.4

Note: the dark green color represents the most suitable habitat (0.6-1) of the species, the light green represents the moderately suitable habitat (0.4-0.6), the yellow represents the low suitable habitat (MTSS-0.4), white means unsuitable(0-MTSS)

栎栎适宜度较高的区域集中在日本西南部、中国巫山山脉、秦岭以南、浙江及安徽西南部地区。而日本北部，朝鲜南部，韩国，中国地带的喜马拉雅山脉以南、华南北部、西南地区东部以及山东、江苏沿海地区潜在分布的适宜性相对较低（图 2.2c）。

蒙古栎的适宜分布区面积最大，且有向东北亚地区延伸的趋势。其中适宜度较高的区域集中日本中北部、日本海沿岸地区以及中国秦岭山脉等地区；中适生区面积较广，主要集中在以中国大兴安岭及松花江以南、阴山山脉以南的大部分地区，包括朝鲜、韩国、我国东北地区、华北地区、西北地区东部等地，并在武夷山东部、大巴山、巫山等地区有着一定的分布；蒙古栎的其他适生区大部分均集中在东北地区以及中适生区边缘，在四川横断山脉、南岭以北、内蒙古地区也有一定分布（图 2.2d）。

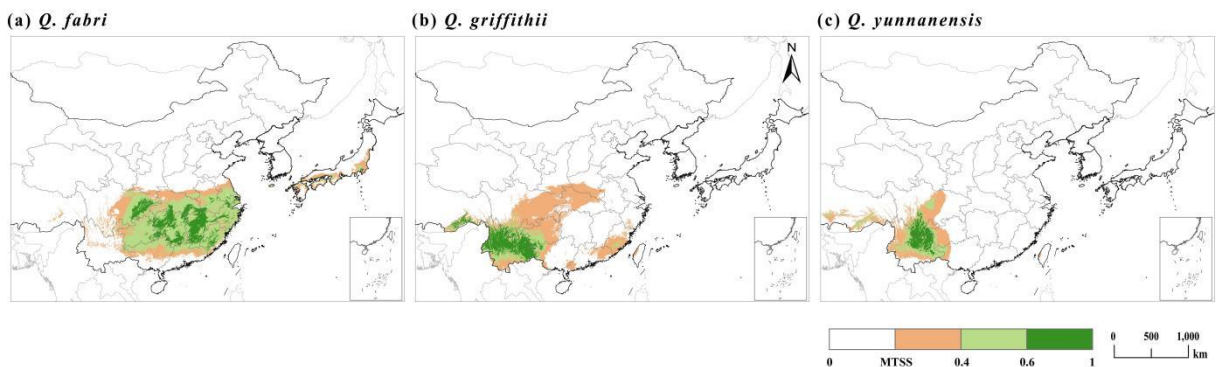


图 2.3 基于 Maxent 模拟的白栎(a)、大叶栎(b)、云南波罗栎(c)在当前气候条件下的潜在地理分布图

Fig 2.3 The potential geographical distribution under present climatic conditions of *Q. fabri* (a), *Q. griffithii* (b), *Q. yunnanensis* (c) based on MaxEnt simulation

对于白栎，其适宜度较高的区域集中在四川东部，以及雪峰山、南岭以北、武夷山脉以东地区，如中国湖南、江西、湖北东南部地区，在浙江、福建、安徽等地区也有零散分布。而日本沿海地区、华东地区东部、西南地区东部及华南地区北部地区潜在分布的适宜性相对较低（图 2.3a）。

大叶栎的潜在分布区在中国西南地区，并在喜马拉雅山及横断山脉附近，如中国云南、西藏等地有着较高适宜度。在四川、湖北、陕西南部、河南南部、广西、福建南部、广东及台湾地区的具有较低分布适宜性（图 2.3b）。

云南波罗栎适宜度较高的区域集中在横断山脉以东、云贵高原以西，如我国云南东北、四川、贵州西部等地。重庆、西藏、广西地区的潜在分布的适宜性相对较低。整体来讲，适宜分布区面积较小（图 2.3c）。

2.3.4 气候变化下的范围变化与空间格局变化

本研究以白栎组物种的当前分布点建立模型预测了在不同气候条件下白栎组物种的未来潜在分布区，如果某一情境下新增生境面积大于丧失生境面积，那么总体生

境面积与当前气候条件下模拟出的潜在生境面积相比就会呈现扩张状态,反之则呈现收缩状态,表 2.5 为白栎组物种在 2070 年不同气候条件下分布面积的变化百分率;图 S2.2 表示为与当前物种潜在适生范围相比,东亚白栎组物种在 2070 年不同气候情境下潜在适生区的变化。

在 RCP 26 低排放的乐观情境下,榲栎、榲树、蒙古栎、大叶栎和白栎 5 个物种的潜在生境面积均有所扩张,与当前生境面积相比,扩张面积最大为 $8.96 \times 10^4 \text{ km}^2$ (蒙古栎),而榲栎涨幅最低 (0.14%);与之相反,枹栎、云南波罗栎的潜在生境面积出现了一定的收缩,其中收缩范围最大面积为 $5.38 \times 10^4 \text{ km}^2$ (枹栎),适宜生境的最大降幅为云南波罗栎 (3.99%) (表 2.5; 图 S2.2)。

与 RCP 26 积极情况相比,RCP 45 中等排放情境下,物种的生境范围出现了变化;对于枹栎来说,随着碳排放强度的增加,收缩的面积减少,而大叶栎的适宜生境面积较 RCP 26 情景有了较大幅度的增长。此外,在这种排放情境下,云南波罗栎适宜栖息地收缩最多 (3.37%),而大叶栎、白栎、蒙古栎的适宜生境将扩张 6.28%、1.56%、1.15% (表 2.5; 图 S2.2)。

随着辐射强迫的增加,在最消极的 RCP 85 高排放量情境下,我们发现榲栎、蒙古栎、白栎、大叶栎的适宜生境均将会发生或多或少的扩张,而范围收缩则以榲树 (3.41%) 与云南波罗栎 (8.14%) 最多。虽然对于枹栎来说也有一定程度的收缩 (0.20%),但相较其他情景这种收缩的变化并不是消极的——随着辐射强迫的增加,其收缩范围逐渐减小 (表 2.5; 图 S2.2)。

东亚白栎组物种对于气候变化的响应

表 2.5 白栎组物种潜在分布范围在 2070 年不同气候情景下的变化率 (%)

Table 2.5 Change rate of potential distribution range of white oaks under different climate scenarios in 2070 (%)

气候条件		<i>Q. aliena</i>	<i>Q. dentata</i>	<i>Q. serrata</i>	<i>Q. mongolica</i>	<i>Q. fabri</i>	<i>Q. griffithii</i>	<i>Q. yunnanensis</i>
RCP 26	新增	1.94	2.17	0.64	3.06	3.25	3.01	2.63
	丧失	1.80	1.60	3.49	2.40	0.55	2.78	6.61
	稳定存在	98.20	98.40	96.51	97.60	99.45	97.22	93.39
	变化	0.14	0.57	-2.85	0.66	2.70	0.23	-3.99
RCP 45	新增	1.39	0.93	1.53	3.85	2.61	7.82	1.12
	丧失	2.59	2.02	2.22	2.70	1.05	1.54	4.49
	稳定存在	97.41	97.98	97.78	97.31	98.95	98.46	95.51
	变化	-1.86*	-1.10	-0.68	1.15	1.56	6.28	-3.37
RCP 85	新增	1.75	0.53	2.26	3.57	3.13	5.33	0.67
	丧失	1.48	3.93	2.47	1.56	1.56	4.55	8.82
	稳定存在	98.52	96.07	97.53	98.44	98.44	95.45	91.18
	变化	0.27	-3.41	-0.20	2.01	1.58	0.78	-8.14

注：*其中“-”表示物种在该气候情境下的面积发生收缩，在表中作加粗标示

2.3.5 白栎组物种对于气候变化的脆弱性

根据气候-生态位因子分析,我们发现物种的整体敏感性与构建的 α 物种分布范围大小基本呈负相关 (p -value < 0.05; 表 2.6, 图 S2.3)。即随着物种分布范围的扩大,物种的整体敏感性降低。在东亚白栎组 7 个物种中,云南波罗栎具有最高的整体敏感性,大叶栎次之,蒙古栎最小;相比之下,云南波罗栎的整体敏感性要远高于其他物种,这说明在东亚白栎组物种中,云南波罗栎可能会对气候变化产生更强烈的反应,而其他 6 种物种对于气候变化的适应能力更强。

其次,从物种对于气候变化的脆弱性结果可知,物种脆弱性与物种分布范围在物种层面上显示出显著的线性关系 (p -value < 0.01; 表 2.6, 图 S2.4),且相关性分析表明: $|r| > 0.9$,说明变量间具有很强的相关性。此外,各物种在不同 RCP 气候情境下的脆弱性指数相差很小,但云南波罗栎在各气候情境下均具有最大的脆弱性指数,且该物种在 RCP85 情境下的气候脆弱性涨幅也略高于其他物种。

表 2.6 东亚白栎组物种在 2070 年未来气候情境下的总体敏感性、暴露度与脆弱性

Table 2.6 Overall sensitivity (Sens.), exposure (Exp.) and vulnerability (Vul.) of East Asian white oaks under future climate for the year 2070.

物种	敏感性 (Sens.)	暴露度 (Exp.)			脆弱性 (Vul.)		
		RCP26	RCP45	RCP85	RCP26	RCP45	RCP85
<i>Q. mongolica</i>	1.25	21.55	21.55	21.56	1.18	1.18	1.19
<i>Q. dentata</i>	1.83	20.29	20.27	20.42	1.67	1.68	1.69
<i>Q. aliena</i>	2.56	18.87	18.77	19.07	2.01	2.02	2.03
<i>Q. fabri</i>	3.40	22.21	22.02	22.73	2.46	2.47	2.49
<i>Q. serrata</i>	3.63	18.01	17.90	18.24	2.34	2.35	2.36
<i>Q. griffithii</i>	5.26	17.92	17.73	18.58	3.13	3.13	3.17
<i>Q. yunnanensis</i>	9.95	15.03	14.87	16.07	4.42	4.42	4.47

2.3.6 土地利用现状与生境恢复潜力

(1) 研究区内土地利用现状

在各物种适宜生境内,林地均为占地面积最大的 LULC 类型,且耕地、草地和城镇居民用地也占有相当大的比例(表 S2.5)。此外,我们将耕地、城镇用地、水域部分划分成一类,作为当前时段栖息地被已占用,不可再利用;其余部分划分成一类(林地、草地、未利用地),作为栖息地未占用,可再利用。以此做进一步分析发现,就目前的土地利用状况来讲,云南波罗栎的可利用空间最大,由人类活动、水域所占用的空间仅占其适宜区面积的 27.4%,有 72.6%的空间可以得到利用且适宜该物种生存;而在白栎的适宜区分布范围内,已有 50.94%的土地被人类活动、水域所占用(表 S2.6)。

(2) 东亚白栎组物种的恢复潜力和面积的丧失

根据 *RPIs* 的计算结果表明，在东亚范围内，有 63%到 81%的适生区面积可成为白栎组物种恢复的优先区域（图 2.4）。对于槲栎来讲，在中国陕西南部、四川、湖北、日本全域，朝鲜等地是其可用的恢复潜力较高的区域，而北部地区的可利用区域明显较少；对于槲树而言，在我国境内太行山附近以东、大别山以北的地区恢复指数较低且呈现碎片化，恢复潜力较高的区域主要集中在陕西、甘肃及四川交界；枹栎可恢复潜力较高的区域与当前气候条件下物种的最适分布区域基本相同，广泛分布在我国浙江、重庆、四川及日本中南部大部分地区；蒙古栎在我国东北地区、华北地区、西北地区以东、日本、朝鲜、韩国及俄罗斯远东沿海等地区均有着较高的恢复潜力，而在我国南部的可利用区域较少；白栎在江苏、安徽、河南及四川东部等地的适生区出现了一定减少；大叶栎与云南波罗栎恢复潜力较高的区域有所重合，主要集中在喜马拉雅山南麓以及云南省大部分地区，而大叶栎的可恢复面积略高，向我国四川省、湖北省中部延伸。

此外，在所有调查的 LULC 类型中，郁闭度较低的落叶阔叶林、常绿林、针叶林平均占白栎组物种潜在恢复区域的 35.3%，这些区域可以被确定为白栎组物种恢复利用的主要备选土地类型。然而由于土地使用以及人为干扰等原因，大约 18%到 37%的潜在适合白栎组物种生存的区域已经丧失，这一部分区域主要集中在我国华中北部与华东北部等部分地区。

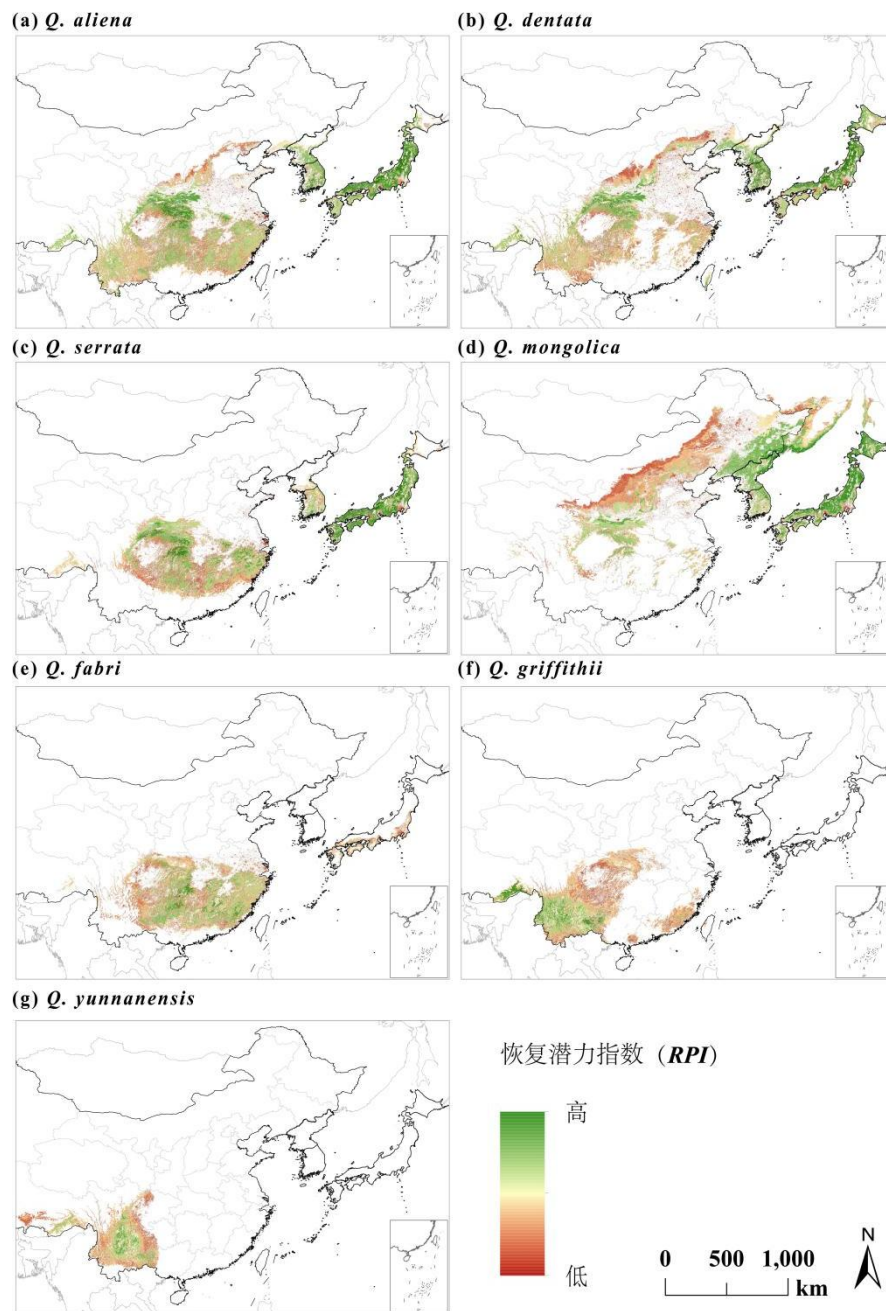


图 2.4 基于适宜性和土地利用数据的恢复潜力指数 (RPI) 绘制的东亚白栎组物种潜在恢复区域图
Figure 2.4 Potential restoration area map of East Asian white oaks based on the restoration potential index (RPI) of suitability and land use data

2.4 讨论

本研究预测了不同气候条件下东亚地区白栎组物种的潜在分布格局，AUC 值表明，该模型对各物种具有较好的预测和模拟效果。模型模拟的潜在分布与实际分布基本一致，但更具有连续性，且物种分布范围更大，例如对于白栎，据标本采集信息统计，白栎并没有分布在韩国、日本地区，但根据模型预测，这 2 个国家仍具有部分区域可提供适宜生境；同时，运用 CNFA 分析量化了物种在气候变化下的脆弱性。此外，结合物种分布区域的适宜性以及 LULC 方法，本研究还计算了白栎组物种在东亚地区的恢复潜力指数，确定了可优先用于白栎组物种恢复的区域。

2.4.1 生物气候变量对东亚白栎组物种当前分布的影响

根据 7 个物种的分布情况，发现白栎组物种受不同地区水热条件差异的影响，限制其分布的地理和气候条件也有所不同，白栎组物种占据的生态位各自间有所区别，预计的气候变化会因地点而异 (Dale *et al.*, 2010)。因此，本研究针对每种物种的环境变量分别建立了 Person's 相关系数矩阵进行相关性分析筛选生物气候变量，减少变量过拟合对于模型的影响，以针对不同物种进行更为准确地模拟分析。

对于大多数物种来说，Bio01、Bio04、Bio12 是其生长发育过程中最重要的变量。这说明温度和降水对白栎组物种分布格局具有显著影响。但不同物种之间主要的生物气候变量却存在差异，如对于槲栎、槲树、枹栎，气候变量 Bio12 与 Bio6 更大程度上决定着这些物种的栖息地偏好，表明这些物种可能会受到冬季寒冷低温以及低降水的影响 (Vila-Viçosa *et al.*, 2020)；对于白栎，贡献率最大的气候因子为 Bio14，这可能与该物种在极其干燥的环境条件下仍可生存，喜温且抗干旱的特性有关 (李璇等, 2018)，并且白栎物种在北方地区可能缺少适生区，可能是由于北方地区过于寒冷；Bio04 对大叶栎以及云南波罗栎的分布有着显著影响，贡献率分别达 49.1% 及 60.9%，温度季节性的变化表明温度的不稳定性 (Sun *et al.*, 2020)，这两个物种分布于我国西南部低纬度地区，分布范围具有地域性，可能长期在高温潮湿，低海拔和阳光充足的环境中生存，且根据模型结果发现这两个物种受气候变化影响较大，说明这种温度的不稳定性以及其他水热变化可能会影响到植物的生理活动和发育节律 (Wang *et al.*, 1998)；对于蒙古栎，当前气候条件下的潜在分布区范围更向东亚地区北部延伸，Bio01 及 Bio13 等多个环境因子均对其有着较大的贡献率。在气候变化条件下，蒙古栎的表现优于其他物种，可能是因为该物种具有很强的耐旱性，与当前气候相比，未来的气候条件可能为蒙古栎提供更合适的栖息地，这可能也是预测范围大小有明显增加的原因。因此，分布在更高纬度的白栎组物种对干旱的耐受性可能越高，向南、向西分布的物种受到的威胁可能更大。

对于同属于广泛分布的物种，比如槲栎，槲树以及枹栎，与降水相关的因子或许比与温度相关的因子更能影响物种的适宜性；而对于分布范围局限的物种，如大叶栎

以及云南波罗栎，更易受到温度及其季节性变化影响。总而言之，主导白栎组物种分布的气候因子为与温度相关的因子：Bio01、Bio04 等，以及与降水相关的因子：Bio12、Bio13、Bio14 等，这表明白栎组物种的分布受温度变化以及降水量的影响。

2.4.2 气候变化下白栎组物种的适应潜力

不同气候条件下的物种适宜性预测结果表明，到2070年在RCP 26碳排放情景下，几乎所有模拟物种的适宜生境范围都可能扩大；而在RCP 45条件下，大叶栎的适宜生境范围发生了显著变化（面积扩大了6.28%），其他物种的适宜生境范围变化均在原范围的3.5%以内。在最悲观的RCP 85气候情景下，云南波罗栎对未来气候变化的反应较为强烈；而蒙古栎、白栎与大叶栎在不同未来气候条件下均表现出了更强的适应能力；对于大叶栎，温和的辐射强度将更有利于其生存；枹栎的生境面积随着辐射强迫的增加，丧失的生境面积逐渐减小，而新增面积逐渐增加，表明该物种可能逐渐适应了这种气候变化。因此，我们的分析提供了证据，表明在未来（即2070年），随着气候变化，东亚地区多数白栎组物种的适宜生境范围会受到一定影响，但这些变化并不严重。在本研究当中，大部分白栎组物种分布范围的收缩或扩张发生在分布区边界，且大多数物种的适生区会随着辐射强迫的增加而逐渐向北部移动，这同样符合其他研究的结果，即物种随温度上升而迁移到海拔、纬度更高且栖息地更适宜的地方以适应生存（Feeley *et al.*, 2012; Lin *et al.*, 2014; He *et al.*, 2018）。总体来讲，白栎组物种的分布较为稳定，说明对于气候变化的适应性较强。

但不同的GCMs和温室气体排放强度模拟的未来气候预测的结果可能会出现一定差异。为避免由于这种差异造成的不确定性，我们结合气候-生态位因子分析，即Rinnan等人在2019年新开发的方法，量化了白栎组物种是否易受气候变化影响。研究表明在白栎组物种当中，云南波罗栎具有最高的整体敏感性以及对于气候变化的脆弱性指数。其中，整体敏感性结果与Wang等人在2020年对于10种绿绒蒿属（*Meconopsis*）的研究结果（Wang *et al.*, 2020）相比，云南波罗栎的气候敏感性较高，而蒙古栎、槲树、槲栎、白栎、枹栎、大叶栎均具有较低的整体敏感性；在不同RCP气候情境下，各物种的脆弱性差异很小，但RCP85的气候情景下物种的脆弱性总是高于另外两个低排放量情景（表2.6）。这可能是由于逐渐升高的二氧化碳排放量增加了东亚地区的气候暴露程度，导致7个白栎组物种的脆弱性均有所增加。此外，我们发现物种对于气候变化的脆弱性随物种分布范围的缩小而增加，也就是分布范围较小的白栎组物种比分布较广的物种对气候变化更敏感。结合以往的研究来看，分布范围较小的物种，往往容易受到更多气候因子的限制，从而有着灭绝的风险（Schwartz *et al.*, 2006; Wang *et al.*, 2022）。这说明气候变化会对云南波罗栎的生存产生更大的威胁，而对白栎组中的其他物种具有较小的影响。

壳斗科栎属植物由于其广泛的生态适应性而备受关注，比如在美国东部的 134 个树种中 *Q. stellate* 和 *Q. marilandica* 在气候变化下范围有所扩展 (Iverson *et al.*, 2018); Dale 等 (2010) 预测在未来干旱的恶劣条件下，白栎组物种将成为森林的主要组成植物之一，对于温度升高可能有着积极的反应。此外，在森林生态系统中，优势物种的减少，会导致其他物种生物量的增加，栎属植物将会随着气候变化，而逐渐增加在覆盖层中所占据的比例，并逐渐替代高生产力森林 (Heitzman *et al.*, 2003; Hanewinkel *et al.*, 2013)。栎属白栎组植物作为东亚地区的建群种树种，是少数能够在气候变化下受益的物种之一，对气候变化具有较强的适应能力，这对于维持生态系统稳定、促进林木生产力发展有着重要意义。此外，在未来的气候条件下，对于云南波罗栎要加强保护，在低适宜度地区维护好该物种的自然再生，在高适宜度地区进行有针对性的保育及利用。

2.4.3 土地利用视域下白栎组物种的利用

在全球气候变化、森林砍伐所导致的生物多样性丧失的威胁不断升级，植树造林计划正在广泛的进行着。而对外来物种进行引种可能会造成入侵种增加、外来单一栽培、原生生物多样性取代等负面影响，因此就地利用本土的现有物种，鼓励本地树种多样化，可能为整体的生态多样性和生态系统恢复能力，带来正面作用 (Di Sacco *et al.*, 2020; Jensen *et al.*, 2021)，这对于未来森林生态恢复至关重要。

东亚地区栎类资源开发利用较少，研究空间巨大。对白栎组物种进行潜在生境的可利用地分析可为森林建设规划与利用提供依据；如在物种适宜区，适宜性高、物种恢复潜力大的地区可优先根据当地实际情况引入人工林地。对此，在现有气候条件下，通过绘制白栎组物种恢复潜力地图，可为白栎组物种资源调查和合理利用提供科学依据；如需要建设人工林地时可优先引种到物种适生区内适宜度较高且物种恢复潜力高的地区 (Hu *et al.*, 2020)。在本研究中，落叶阔叶林、常绿阔叶林和低冠层密度的针叶林是白栎组物种恢复利用的主要备选土地类型，植物生长的总体植被状况良好，白栎组物种可作为本土树种在生态恢复和城市绿化方面发挥巨大潜力。

近年来，有关构建城市森林的研究逐渐兴起 (Wallace *et al.*, 2019)。白栎组物种是一种观赏价值高、生态经济价值丰富的植物，合理的对其进行种植栽培对促进当地森林城市的生物多样性和生态建设具有重要意义。本研究有助于更好地了解这些物种的潜在分布和空间格局，从而更好地了解 and 优选具有高产利用价值的区域。

3 枹栎的种群遗传学研究

3.1 样品采集

本研究以各标本馆的标本记录和各类森林调查结果以及中国虚拟植物标本馆 (CVH, <http://www.cvh.org.cn/>), 全球生物多样性信息设施 (GBIF, <https://www.gbif.org/>) 为依据, 查找枹栎在东亚地区的详细分布地; 根据分布地信息对选取的地点进行野外调查, 记录种群大小、结实状况及森林生长状况以及每个种群的海拔及经纬度坐标。为了保证采样的科学性和代表性, 我们尽量保证所采集的种群与种群之间间隔 30km 以上, 种群内个体和个体之间的间距至少 10m 以上, 并对每个种群的个体进行随机采集, 每个个体挑选 1-2 片没有虫害的、新鲜的、健康的幼嫩叶片, 连带叶柄及部分枝条从枝干上摘下, 擦拭干净后装入写好序号及备注的样品袋中, 每个种群单独分装, 并放入自封袋中, 加入适量未变色的硅胶对样品进行干燥保存。最终共采集 15 个枹栎种群, 11 个短柄枹栎种群, 共 244 个体, 采集的枹栎和短柄枹栎种群的具体信息见图 3.1, 表 3.1。

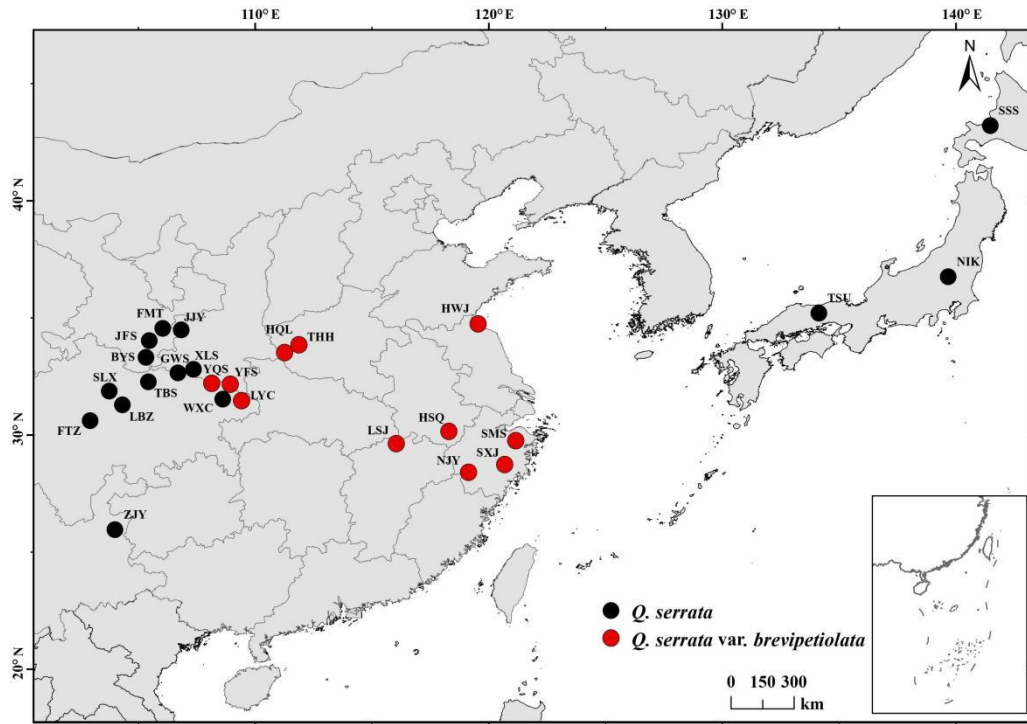


图 3.1 枹栎和短柄枹栎的采样点

Figure 3.1 Sampling sites of *Q. serrata* and *Q. serrata* var. *brevipetiolata*

表 3.1 枹栎及短柄枹栎样品采集信息表

Table 3.1 Sample information of *Q. serrata* and *Q. serrata* var. *brevipetiolata*

种群	分布地点	样本量
<i>Q. serrata</i>		
TBS	四川省广元市青川县塔坝	10
GWS	四川省巴中市南江镇光雾山	12
SLX	四川省阿坝茂县三龙乡	6
BYS	四川省陇南市康县白云山	11
JFS	甘肃陇南市成县鸡峰山	9
XLS	四川省巴中市香炉山	8
FMT	甘肃省天水市放马滩	7
FTZ	四川省雅安市宝兴县蜂桶寨保护区	11
LBZ	四川省阿坝藏族羌族自治州汶川萝卜寨	6
WXC	重庆市城口县卫星村	18
JJY	甘肃省天水市东岔镇九江峪	5
ZJY	云南曲靖市珠江源风景区	6
SSS	日本北海道石狩市日正寺生振分院	13
NIK	日本津山	20
TSU	日本日光	20
<i>Q. serrata</i> var. <i>brevipetiolata</i>		
LYC	重庆市巫溪县胜利乡栗园村	5
HWJ	江苏省连云港市凰窝景区	10
SXJ	浙江省台州市仙居县神仙居风景区	5
HSQ	安徽省黄山市黄山区黄山至翡翠谷段	7
YFS	陕西省平利县药妇山	7
HQL	河南省汉秋林	8
THH	河南省洛阳市天河大峡谷索道站	13
YQS	四川省万源市鱼泉山风景区	9
SMS	浙江省宁波市余姚市四明山	5
LSJ	江西省九江市庐山东林大峡谷	6
NJY	浙江省丽水市遂昌县南尖岩风景区	7

3.2 实验材料与方法

3.2.1 枹栎 DNA 的提取

本研究使用 TIANGEN 试剂盒法,提取所采集的枹栎及短柄枹栎种群叶片的 DNA,当所使用的叶片无法提取出质量合格的 DNA 时,则通过刮取枝条的形成层来继续提取 DNA。具体提取步骤如下:

(1) 在实验开始前提前打开水浴锅,预热。同时将 GP1 溶液密封好置入水浴锅中,直到水浴锅恒温至 65°C,维持 30 分钟;

(2) 进行实验材料准备。使用镊子与电子天平称取 $0.020\pm 0.005\text{g}$ 的植物叶片样品,将称取完毕的样品和直径 0.5cm 的小钢珠共同加入到 2ml 的离心管,此时要注意尽可能少的加入叶脉及靠近叶缘的部分;

(3) 将所有的离心管按照植物种群数量进行标号,并将所有的离心管放置在液氮中冰冻 10 分钟,冷冻后用研磨仪充分研磨;

(4) 将离心管(研磨后装有粉末状植物组织),迅速移入通风橱中,并依次加入已经预热好的 65°C 700 微升 GP1 和 0.7 微升的 β -巯基乙醇;

(5) 将离心管中的混合液体进行摇匀,同时放入六十五°C的水浴锅中水浴四十分分钟,水浴期间每隔三到五分钟(可用计时器提示),摇晃或用枪头辅使离心管内溶液充分混匀;

(6) 室温放置样品,加氯仿(700 μL)至离心管当中(注意要在通风橱中进行),并用摇晃机摇晃 5min 或手动上下颠倒 120 下混合溶液;

(7) 在离心机中将离心管均匀放置,离心 10 min (12000rpm, 4°C);

(8) 取一组新的 2ml 离心管,一一对应写好标注,吸取上清液至于其中。加入 0.9 μL 的 RNA 酶,不要错漏,将离心管开盖在室温下静置 10min,此时可将第一组离心管中的下层沉淀废液倾倒入于废液缸中;

(9) 向静置之后的离心管中继续加入第二次 700 μL 氯仿进行洗脱,并用摇晃机摇晃 5min 或手动上下颠倒 120 下混合溶液;

(10) 将摇匀后的离心管在离心机中以同样的条件,再次进行离心,时间为 10 min;

(11) 新取 2ml 离心管一组,在离心管上标清序号。吸取经离心的上清液,并加入 GP2 溶液 700 μL ,摇晃,此时可将第二组离心管中的下层沉淀废液倾倒入于废液缸中;

(12) 取一组吸附柱并标好对应的序号。将离心后的液体分 2 次吸取至吸附柱之中,离心半分钟;

(13) 将离心后存储于吸附柱中的废液倒掉,并继续在吸附柱中添加 500 μL GD (缓冲液);

(14) 继续离心 30s;

- (15) 倒废液，并继续添加 600 μ L PW（漂洗液），继续离心 30s;
- (16) 重复第 15 步;
- (17) 将吸附柱放置在离心机中以同样条件，离心 30s; 重复上述步骤，再次离心 2min;
- (18) 将吸附柱开盖在室温条件下放置 10min;
- (19) 将吸附柱放置在一组新的标清序号、实验日期、物种名等信息的 1.5ml 离心管中，小心的滴加 40 μ L 的 35 $^{\circ}$ CTE（需提前预热），静置 5 分钟，离心 30s; 再加入 20 μ L 的 35 $^{\circ}$ CTE（需提前预热），静置 5 分钟，离心 2min;
- (20) 离心后的 DNA 产物密封好，保存在-20 $^{\circ}$ C冰箱的中备用。

3.2.2 枹栎 DNA 质量检测及稀释分装

采用琼脂糖-凝胶电泳法初步判定了提取物的质量。具体的试验步骤如下：将琼脂糖和 TAE 加到锥形瓶中，在微波炉中加热 2 分钟至溶无色液体，然后将锥形瓶取出冷却至不会烫手，将 1 μ L 核酸凝胶染料（TS-GelRed）加到琼脂糖溶液中，并将其朝一个方向均匀摇动（刘媛, 2018）。然后将溶液倒进制胶板（注意在溶液表面不能有气泡），插入梳齿，大约 10 分钟后，将准备的材料一起放入电泳槽（燕语, 2019）。从提取好的每个个体中吸取 DNA（3 μ L），加入 Loading buffer 溶液（2 μ L），将它们混合，再用移液枪点样（加到胶板的小槽中）。然后将 2 μ L 1 kb DNA Ladder 添加到胶板的第一个小凹槽中作为标记参考。打开电泳仪电源，设置电泳时间为 25 分钟，电压 130V。电泳结束后采用凝胶成像系统（TJY04S-3C）对 DNA 进行质量检测（燕语, 2019; 王天瑞, 2020）。也可以使用型号为 NanoDrop 8000 的超微紫外线光谱仪，对提取的 DNA 浓度和纯度进行检测。提取的个体 DNA 的质量采用吸光度 OD 值在 280nm/260nm 与 230nm/260nm 之间的比率进行测定（燕语, 2019），当 A260/A280 \approx 1.8、A260/A230 > 2.0 时表明 DNA 较纯；DNA 质量检测完毕后，删除或再重提不合格个体的 DNA，直到 DNA 质量达到要求，以 96 孔的方式排列 DNA 样本，加入 2 倍的缓冲溶液 TE 进行稀释，并详细记录，以备进一步的实验分析（王天瑞, 2020）。

3.2.3 核微卫星引物筛选与 PCR 扩增

合适的微卫星引物应当具有多态性好、稳定性高等特点。本文从已发表在刊物上的栎属植物的研究和我们实验室其它种类物种的相关试验中，对引物进行筛选，首先进行预扩增试验：选择枹栎、短柄枹栎各 4 个不同种群的 8 个个体 DNA，并用 2% 的琼脂糖凝胶电泳法测定其扩增质量，最终筛选出的 12 对引物具体信息见表 3.2。本研究使用 ROX（红）、FAM（蓝）、TAMRA（黑）、HEX（绿）四种荧光标记进行扩增试验，并将荧光标记直接在引物 5' 的末端进行修饰（王天瑞, 2020; Schuelke, 2000）。

PCR 扩增体系参考刘媛, 2018; 燕语, 2018; Lyu *et al.*, 2018。PCR 反应完成后，用琼脂糖凝胶（2%）电泳检测扩增质量，所显示的条带如果较为清晰，则表明扩增成

功，对于扩增结果不好的引物，设置 52°C、54°C、56°C 的退火温度梯度重新进行试验，直至符合要求，联系本地的擎科生物公司进行毛细管电泳分析，保存的结果为最原始的数据。

表 3.2 12 对 SSR 引物详细信息
Table 3.2 Detailed information of 12 pairs of SSR primers

基因座	退火温度	基序	序列 (5'-3')	等位基因长度范围	参考文献
GOT021	56°C	AT	AGAAAGTTCCAGGGAAAGCA CTTCGTCCCCAGTTGAATGT	111-128bp	Durand <i>et al.</i> 2010
FIR026	56°C	TC	CTTCATGCACCAATTCCTCA GGCCATGTATGTGTGCAAAA	208-217 bp	Durand <i>et al.</i> 2010
QmC00716	56°C	TC	AAGAGAACCCATTCCATCCCTGA GTTTCCCGAACAGTGGTTTCTTGA	261-287 bp	Ueno <i>et al.</i> 2010
POR017	56°C	CT	CCCATATCCCTCTACGAAAGAA CTGGAGATGACATAGTGTCTCAAA	140-169 bp	Durand <i>et al.</i> 2010
FIR015	56°C	AC	ACCCTAAAACCCCAATCACC CGGATCTTCGGCTATTCTTG	128-138 bp	Durand <i>et al.</i> 2010
QmC00932	56°C	TC	AGGCTCAAAAACAAAACCAAACCG GTTTCCCCTTTCCATAATCAAACCCT	247-260 bp	Ueno <i>et al.</i> 2010
DN950446	56°C	AG	TCTCTTTCTCCGTCCATTATCGC GTTTCTCCACAGACCCCATTTCC	155-185 bp	Ueno <i>et al.</i> 2010
WAG068	56°C	AG	TCTGCAACAAAACCAAACAC CGGAGGAGAGAGTCAGCAAC	165-195 bp	Durand <i>et al.</i> 2010
PIE271	56°C	TC	CACACTACCAACCCTACCC GTGCGTTGTAGACGGAGAT	197-247 bp	Durand <i>et al.</i> 2010
QmC02052	56°C	AG	CACACCCAGATCCACAAAACCTCC GTTTGCCTCTACGGTCTCCCTCTT	250-300 bp	Ueno <i>et al.</i> 2008
GOT011	54°C	TC	CCCCACCGTCTACTCTCAAA GCGTTCACCACGTCCATAAT	197-255 bp	Durand <i>et al.</i> 2010
WAG066	52°C	AG	AACCTGTTTGGCTTCGTGTG AACAAAAGATTGGGAGGTGC	128-244 bp	Durand <i>et al.</i> 2010

3.2.4 原始数据处理

利用 GeneMarker V2.2.0 软件整理并读取生物公司传回的毛细管电泳的数据 (Hulce *et al.*, 2011)。在读峰时要特别留意对峰型的判定, 剔除有问题的杂峰。针对不同形状的峰图, 必须重复读取两遍, 将两种不同的结果进行对比, 并根据不同的地方进行判定和校正, 最后将所读到的数据以 Excel 格式进行输出。

使用 Excel 的宏插件 FlexiBin V2 做归一化处理, 排除片段读长误差 (Amos *et al.*, 2007)。将归一化数据按照合适的命名保存为带有分隔符的.txt 文本格式。使用 Convert 软件进行格式变换, 本研究中主要用到的文件格式分别有 GENEPOP、ARLEQUIN (.arp) 和 STRUCTURE (.str), 以此来用于后续分析。

3.3 枹栎的种群遗传学分析

3.3.1 遗传多样性

基于 12 对核微卫星分子标记对枹栎 15 个种群及其变种短柄枹栎的 11 个种群共计 244 个个体进行了遗传多样性分析。使用软件 GenAlEx V6.5 对遗传多样性参数进行计算 (Peakall and Smouse, 2012)。本研究使用观测杂合度 (H_O)、期望杂合度 (H_E)、无偏期望杂合度 (uH_E) 等参数, 来比较所研究物种的遗传多样性水平。

3.3.2 遗传结构与遗传分化分析

为探究枹栎及短柄枹栎种群的遗传结构, 根据种群中等位基因频率在个体间的差异, 采用 Structure V2.3.4 对所有种群进行 Bayesian 聚类分析 (Evanno *et al.*, 2005)。设置分支数量 K 为 1-10, 对于每一个 K 值分别进行 20 次重复的迭代, 设定 200 000 次蒙特卡罗 MCMC (Markov Chain Monte Carlo) 迭代, Burn-in 为 10^5 。当该程序完成时, 会产生一个被压缩的文件, 输入到在线工具 Structure Harvester (Earl *et al.*, 2012) 中, 以直观地显示 $\ln P(D)$ 和 Delta K 的可能性分布, 确定最适当的 K 数值, 绘制种群遗传结构柱状图 (Earl *et al.*, 2012)。通过对混合系数 Q 的计算, 得到了各种群的组成及组分的百分比。利用 ArcGIS V10.3 绘制物种遗传结构的地理分布图, 更加清晰且直观的呈现出物种的遗传结构与地理分布之间的关系图 (Beyer, 2004)。

为评估枹栎和短柄枹栎种群的遗传分化程度, 使用 Arlequin V3.5 软件进行分层分子方差分析 (Analysis of Molecular Variance, AMOVA)。运用该方法, 可判断不同物种的遗传变异来源, 并可得出遗传分化系数 (F_{ST}), 该系数可用于评估种群间遗传分化水平, F_{ST} 值越接近于 1, 代表遗传分化程度越大, 越接近于 0, 则说明遗传分化程度较小或无分化。

3.4 研究结果

3.4.1 枹栎的遗传多样性

本研究通过使用软件 GenAlEx V6.5, 计算了各项与遗传多样性相关的参数指标, 具体结果如表 3.3 所示。所研究的全部种群的遗传多样性为, $H_O=0.64$, $H_E=0.68$, $uH_E=0.72$ 。中国及日本全部枹栎种群的遗传多样性 ($H_O=0.61$, $H_E=0.68$, $uH_E=0.72$) 低于短柄枹栎 ($H_O=0.67$, $H_E=0.68$, $uH_E=0.73$) ; 而在枹栎种群中, 中国枹栎种群的遗传多样性低于日本种群, H_E 分别为 0.67、0.70, uH_E 分别为 0.72、0.73。

表 3.3 枹栎及短柄枹栎的遗传多样性分析结果

Table 3.3 Results of genetic diversity of *Q. serrata* and *Q. serrata* var. *brevipetiolata*

种群	N_A	H_O	H_E	uH_E
<i>Q.serrata</i>				
<i>Q.serrata</i> -日本				
SSS	6.58	0.61	0.70	0.73
NIK	8.42	0.61	0.73	0.75
TSU	8.42	0.60	0.68	0.70
Mean	7.81	0.61	0.70	0.73
<i>Q.serrata</i> -中国				
TBS	6.08	0.66	0.73	0.76
GWS	5.58	0.59	0.65	0.68
FTZ	5.42	0.61	0.63	0.66
WXC	6.75	0.62	0.70	0.72
SLX	4.83	0.56	0.65	0.71
BYS	6.08	0.58	0.69	0.72
JFS	5.17	0.59	0.67	0.71
XLS	6.08	0.6	0.68	0.72
FMT	5.17	0.6	0.65	0.70
LBZ	4.92	0.68	0.67	0.73
JJY	4.92	0.58	0.66	0.74
ZJY	5.00	0.71	0.68	0.74
Mean	5.50	0.61	0.67	0.72
<i>P</i>	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01
Mean total	5.96	0.61	0.68	0.72
<i>Q. serrata</i> var. <i>brevipetiolata</i>				
LYC	4.83	0.68	0.65	0.72
HWJ	6.25	0.71	0.73	0.77
SXJ	4.17	0.68	0.65	0.72
HSQ	4.75	0.58	0.67	0.72
YFS	5.08	0.55	0.65	0.70

HQL	5.75	0.67	0.71	0.75
THH	7.00	0.76	0.75	0.78
YQS	6.08	0.68	0.70	0.75
SMS	3.58	0.62	0.57	0.63
LSJ	4.58	0.78	0.66	0.72
NJY	5.25	0.62	0.69	0.75
Mean	5.21	0.67	0.68	0.73
<i>p</i>	<0.01	<0.01	<0.01	0.73
Mean total	5.64	0.64	0.68	0.72

注: N_A : 等位基因数; H_O : 观测杂合度; H_E : 期望杂合度; uH_E : 无偏期望杂合度; p : 显著性。

3.4.2 枹栎的遗传结构及遗传分化分析

(1) 遗传结构分析

STRUCTURE 分析结果表明, $K=2$ 和 $K=3$ 时 ΔK 值明显高于其他值, 为最优分类。当 $K=2$ 时, 本文在中国地区所研究的所有种群与日本的 3 个种群各自聚为一支系, 见图 3.2 (a), 说明中国地区的所有种群和日本的种群存在明显的遗传分化。当 $K=3$ 时, 日本的种群聚为一支, 中国地区的枹栎和短柄枹栎聚为一支, 见图 3.2 (b), 中国地区的枹栎与短柄枹栎种群之间未见有明显的遗传结构, 但存在着明显的基因渐渗。 $K=3$ 时的遗传结构地理分布图结果如图 3.3 所示。

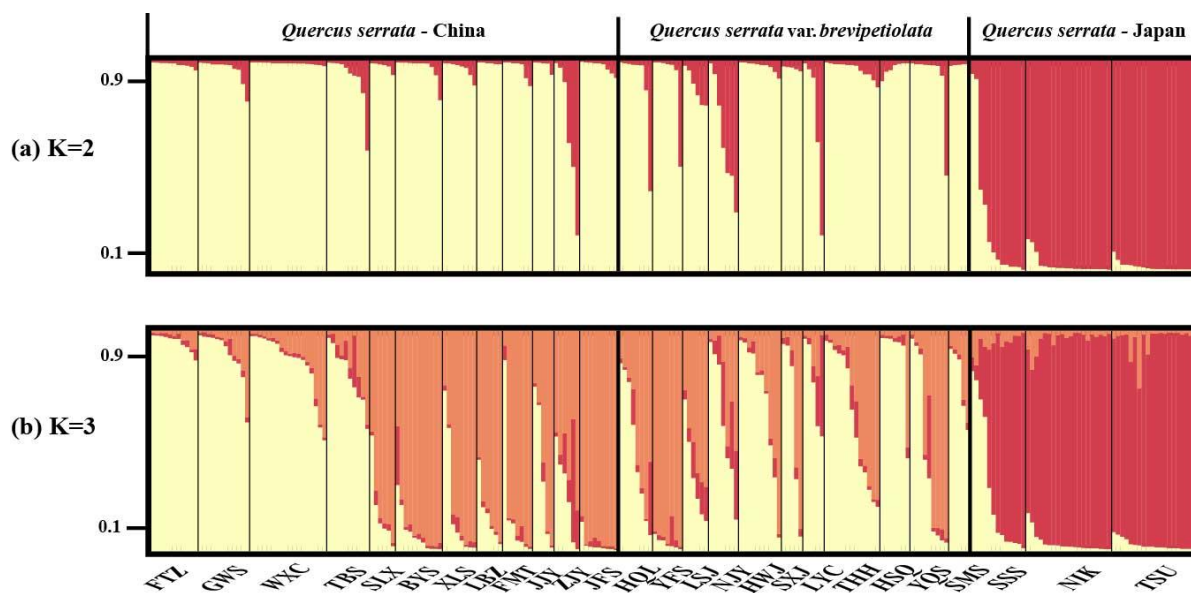


图 3.2 枹栎及短柄枹栎基于 SSR 数据集在 $K=2$ (a) 和 $K=3$ (b) 时的 STRUCTURE 聚类结果;

Figure 3.2 Results of STRUCTURE based on SSR datasets of *Q. serrata* and *Q. serrata* var. *brevipetiolata* at $K=2$ (a) and $K=3$ (b)

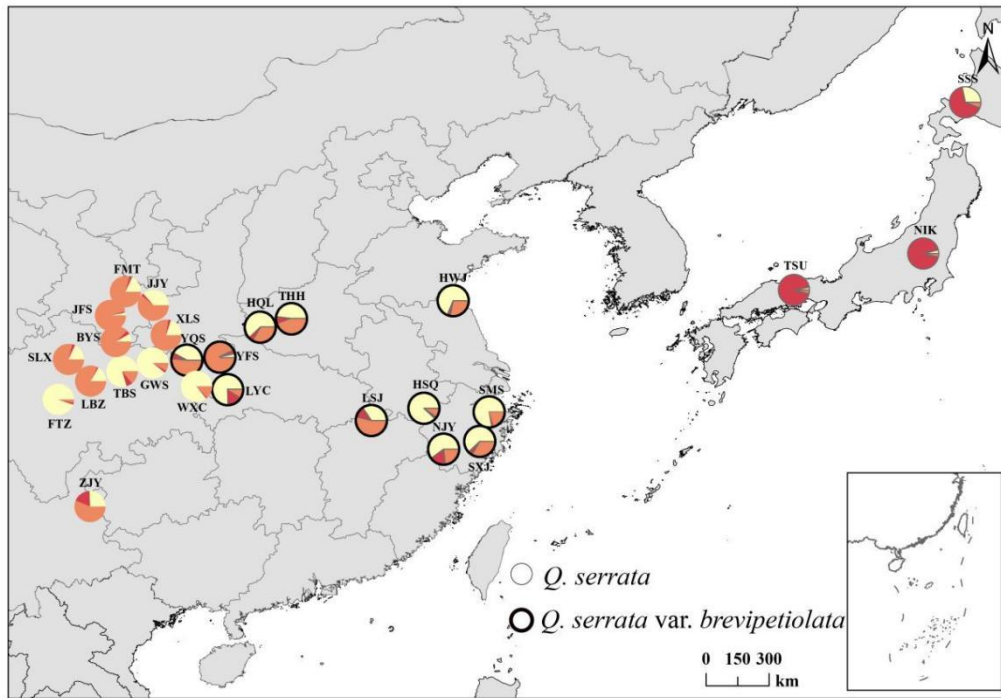


图 3.3 枹栎和短柄枹栎基于 SSR 数据集的遗传结构地理分布图

Figure 3.3 Geographic distribution map of genetic structure based on the SSR dataset of *Q. serrata* and *Q. serrata* var. *brevipetiolata*

(2) 遗传分化分析结果

AMOVA 的结果表明(表 3.4), 所有种群的遗传变异主要存在于种群内(90.72%), 远高于支系间的遗传变异(0.79%), 且有 8.49%的变异来自于支系内种群间。对于短柄枹栎与枹栎的 26 个种群而言, 枹栎的遗传分化水平 ($F_{ST} = 0.14$) 高于短柄枹栎 ($F_{ST} = 0.05$), 且遗传变异均主要存在于种群内, 其变异系数分别为 86.42% (枹栎) 以及 94.78% (短柄枹栎)。对于本研究在中国及日本地区采集的枹栎和短柄枹栎种群而言, AMOVA 结果表明中日枹栎两个支系之间 (7.32%, $F_{CT}=0.07$) 以及支系内种群间 (6.26%, $F_{SC}=0.07$) 的遗传变异程度与种群内 (86.42%) 相比较低, 而枹栎的日本支系 ($F_{ST} = 0.04$) 的遗传分化水平要低于中国支系 ($F_{ST} = 0.08$)。

表 3.4 基于栎及短柄栎的分层分子方差分析结果
Table 3.4 Results of Hierarchical analyses of molecular variance (AMOVA)
of *Q. serrata* and *Q. serrata* var. *brevipetiolata*

变异来源	自由度 df	变异分数%	遗传分化系数 F_{ST}
All samples			0.09
Among lineages 支系间	1	0.79	
Among populations within species 支系内种群间	24	8.49	
Within populations 种群内	462	90.72	
<i>Q. serrata</i>			0.14
Among lineages 支系间	1	7.32	
Among populations within species 支系内种群间	13	6.26	
Within populations 种群内	309	86.42	
<i>Q. serrata</i>-日本			0.04
Among populations 种群间	2	4	
Within populations 种群内	103	96	
<i>Q. serrata</i>-中国			0.08
Among populations 种群间	11	7.73	
Within populations 种群内	206	92.27	
<i>Q. serrata</i> var. <i>brevipetiolata</i>			0.05
Among populations 种群间	10	5.22	
Within populations 种群内	153	94.78	

3.5 讨论

3.5.1 枹栎的遗传多样性

物种遗传多样性受物种分布范围、进化历史、生活史特性等多重因素的影响（刘杰, 2011; 祁敏, 2021a; Karnosky *et al.*, 1991），能够反映植物种群中基因的丰富度。如果某个类群对气候变化的适应能力越强，通常代表该物种在一定程度上可能拥有更丰富的遗传多样性，从而具有更大的进化潜能。对于栎属植物而言，其分布范围广，属于雌雄同株、单性花，并普遍存在着种间杂交现象（Aldrich and Cavender-Bares, 2011），具有着丰富的遗传多样性（祁敏, 2021a; Degan *et al.*, 1999; Aizawa *et al.*, 2018）。

本研究表明栎属植物枹栎及其变种短柄枹栎的遗传多样性属于较高水平（ $H_O=0.64$, $H_E=0.68$, $uH_E=0.72$ ）。对于该结论，可能是由于本研究在中国地区的采样地点多位于秦巴山区、华东地区，该地区在第四纪冰期时较少的受到了冰盖覆盖的影响，存在栎属植物的避难所（郭瑜璠, 2021），属于枹栎与短柄枹栎的遗传多样性分布中心，因此可能会对所研究物种的遗传多样性水平造成一定影响。

在本研究中，枹栎日本种群的遗传多样性要略高于中国枹栎种群。可能是由于日本的枹栎种群母树密度较高，在次生林中具有着更广泛的分布和优势（Jose-Maldia *et al.*, 2017），其种群内部交流较为频繁；且而中国地区幅员辽阔，基因流传播范围较为有限。但整体而言日本种群的采样数量与国内种群数量相比较少。虽然瓶颈效应会在很大程度上改变原有等位基因的频率，从而降低物种的遗传多样性（Frankham *et al.*, 1991），但已有研究推测枹栎与短柄枹栎虽然发生过瓶颈效应，但所持续的时间较短（王雁红, 2015）。

3.5.2 枹栎的遗传结构

对枹栎和短柄枹栎种群的遗传聚类分析结果表明全部种群可划分为两个支系，一个支系位于中国地区（包括 12 个枹栎种群及 11 个短柄枹栎种群），一个支系位于日本地区（包括 3 个枹栎种群）。而在这两种情况下本文所研究的中国枹栎与短柄枹栎均未被聚类为两个完全独立的支系，这与目前已有的研究相符（王雁红, 2015; 孙静静, 2019）。从 STRUCTURE 图以及遗传结构地理图中可见，不同支系间有着明显的分化，中国的种群与日本种群之间具有较小的基因交流，这可能与明显的地理隔离有关；但也有研究表明生长在日本东北部枹栎的单倍型可能起源于欧亚大陆，这些种群通过连接北海道北部的陆桥进行迁移（Jose-Maldia *et al.*, 2017），这也就解释了本研究中 SSS（日本北海道）种群与中国种群之间存在着一定程度上基因交流的原因。而本研究中的中国地区枹栎与短柄枹栎虽未被聚类为两个完全独立的支系，但个别种群之间仍然具有着明显的基因渐渗，可能是由于两物种种群所在地地势趋于平缓，具有着较小的基因交流障碍，种间基因交流频繁；而如果该物种生长在较高的海拔，则会

因为较为复杂的山脉、河流等，中断或阻碍种群之间的遗传交流，特别是影响种子扩散（Ohsawa *et al.*, 2008）。

根据 AMOVA 的分析结果，我们发现所研究的枹栎和短柄枹栎之间的遗传分化系数 $F_{ST}=0.09$ ，可证明两者之间具有着较低的遗传分化。此外，不论是针对 26 个种群整体而言还是对单个物种来讲，遗传变异的主要来源于种群内，遗传分化程度低，其中出现的高变异位点可能是微卫星中存在非中性的遗传位点导致的，但进行遗传分化分析时的主要依据为遗传分化值（ F_{ST} ）。曾有研究者指出栎属植物遗传分化系数均值为 0.06（Kremer and Petit, 1993），本研究中枹栎的遗传分化值（ $F_{ST}=0.14$ ）高于此值，而短柄枹栎的遗传分化值（ $F_{ST}=0.05$ ）略低于此值，产生差异的原因可能与样本数量、采样范围等方面有关；本研究中日本种群的遗传分化值（ $F_{ST}=0.04$ ）可判定为该区域范围内枹栎的遗传分化程度低，这与 Ohsawa 等人（2008）的研究结果一致。

4 结论与展望

4.1 结论

本研究对东亚栎属白栎组 7 个物种建立了物种分布模型,探讨了气候变化对物种的影响,并结合 CNFA 分析评估了物种对气候变化的脆弱性;进一步,结合生境适宜性及 LULC 数据,评估了白栎组物种的恢复潜力。此外,利用 12 对核微卫星分子标记对白栎组物种枹栎及其变种短柄枹栎共 26 个种群计 244 个个体进行了种群遗传学研究。得到以下主要结论:

(1) 结合物种分布模型对东亚白栎组物种在不同气候条件下的潜在分布进行分析,发现白栎组物种在一定程度上受气候变化和人类活动的影响,其分布主要受温度和降水范围的限制;除云南波罗栎外的其他白栎组物种均具有较强的适应性,并能受益于气候变化。此外,根据 CNFA 分析,可得到云南波罗栎对于气候变化的脆弱性及整体敏感性均远高于其他白栎组物种,该物种更易受到气候变化带来的威胁。

(2) 通过对白栎组物种进行土地利用现状与生境恢复潜力分析可得,在物种适宜分布的地区,郁闭度较低的落叶阔叶林、常绿林、针叶林为白栎组物种恢复利用的主要备选土地类型。所绘制的物种恢复潜力分布地图可用来实施更合理的可持续的白栎组树种再造林战略,为森林生态建设的保护与发展提供参考。

(3) 对白栎组物种枹栎及其变种短柄枹栎共计 26 个种群的种群遗传学分析可得,枹栎种群与短柄枹栎种群的遗传多样性均较高,且枹栎种群的遗传多样性低于短柄枹栎;中国枹栎支系的遗传多样性略低于日本支系,遗传分化高;26 个种群中中国地区枹栎的遗传分化高于短柄枹栎,且遗传分化均主要存在于种群内。

4.2 展望

本研究对东亚白栎组物种在气候变化及土地利用变化情况下的适应潜力进行了研究，解析了该物种的未来分布情况和潜在命运；并对在东亚地区广泛分布的白栎组物种枹栎及仅在中国分布的变种短柄枹栎进行了种群遗传学研究，讨论了该物种在不同分布区的遗传多样性与遗传分化。然而，在以下几个方面仍可进一步探索研究：

(1) 首先，本研究在进行物种潜在分布预测时假设物种不受扩散限制，在气候变化下未考虑其他非生物因素（如土壤和地形特征）和生物因素（如物种迁移、生长特性，自然再生的物种寄生、竞争、互惠互利等）。因此，准确分析东亚地区白栎组物种的潜在地理分布具有一定的挑战性，未来我们需要结合生物和非生物因素，从而更好地预测物种的潜在分布。

(2) 其次，由于社会经济发展与城市化的进展，部分适宜物种生活的区域很可能会转化为其他土地利用与覆盖类型，或在未来消失从而影响物种生存的栖息地（Seto *et al.*, 2012）。因此，在之后的研究中，我们可以对未来的人类活动和城市化进程进行预测，从而进一步分析土地利用变化对于物种分布的影响。

(3) 最后，本文对于枹栎及短柄枹栎的群体采样在数量与范围上存在不足，在今后的研究当中可以扩大采样范围尽可能的实现全分布区采样，以满足代表性要求。另外本文进行的种群遗传学研究仅依靠了 SSR 分子数据，虽然该方法经济、简单但仍存在如信息位点较少、非直系同源性高等缺点（Guichoux *et al.*, 2011），在未来的研究中我们可以使用更精准的遗传信息，比如利用基因组信息并结合环境数据以及物种分布模型从景观基因组的角度探索物种的生态适应分子机理；同时，栎属植物的叶片具有丰富的变异，是研究植物叶片形态对环境的响应机理的重要模式物种。随着植物叶片形态学研究的不断深入，各种方法都得到了改善与提高，未来可将枹栎与短柄枹栎叶型数据与遗传数据相结合，来探究栎属植物形态变异、遗传变异与环境的关系。

参考文献

- 陈晓丹. 白栎的群体遗传结构和谱系地理学研究[D]. 西北大学. 2018.
- 曹倩, 刘义飞, 黄宏文. 人工砍伐后短柄枹栎的居群遗传重建研究[J]. 热带亚热带植物学报. 2014, 22(01): 68–76.
- 曹雪萍, 王婧如, 鲁松松, 张晓玮. 气候变化情景下基于最大熵模型的青海云杉潜在分布格局模拟[J]. 生态学报. 2019, 39(14): 5232–5240.
- 邸晓瑶. 基于 cpDNA 和 SSR 标记的柃栎群体遗传学研究[D]. 西北大学. 2017.
- 郭瑜璠. 中国亚热带地区五种栎属广布物种比较谱系地理学研究[D]. 西北大学. 2021.
- 候元兆, 陈幸良, 孙国吉. 栎类经营[M]. 北京: 中国林业出版社. 2017.
- 黄荣辉, 张人禾, 严邦良. 关于东亚气候系统年际变化研究进展及其需进一步研究的问题[J]. 中国基础科学. 1999(Z1): 68–77.
- 金则新, 李钧敏, 丁丽亚. 短柄枹种群遗传多样性的 ISSR 分析[J]. 植物研究. 2007(05): 559–563, 621.
- 李垚, 张兴旺, 方炎明. 小叶栎分布格局对末次盛冰期以来气候变化的响应[J]. 植物生态学报. 2016, 40(11): 1164–1178.
- 李国庆, 刘长成, 刘玉国, 杨军, 张新时, 郭柯. 物种分布模型理论研究进展[J]. 生态学报. 2013, 33(16): 4827–4835.
- 李慧敏. 基于叶绿体 DNA 片段和核微卫星标记的柃树群体历史和遗传多样性研究[D]. 西北大学. 2018.
- 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[J]. 林业科学. 2018, 54(08): 153–164.
- 李文庆, 徐洲锋, 史鸣明, 陈家辉. 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.
- 刘杰. 喜马拉雅红豆杉的谱系地理学研究[J]. 2011, 48(11): 23–29.
- 刘媛. 同域分布栎属两近缘种形态变异与种群遗传研究[D]. 北京: 北京林业大学. 2018.
- 孟旭. 麻栎的谱系地理学和群体遗传学研究[D]. 西北大学. 2017.
- 祁敏. 两种落叶栎种群遗传学和景观遗传学研究[D]. 北京: 北京林业大学. 2021a.
- 祁敏, 张原野, 李嘉伟, 杜芳. 中-日分布的柃树种群遗传多样性与遗传分化[J]. 兰州大学学报(自然科学版). 2021b, 57(06): 720–726, 734.
- 乔慧捷, 胡军华, 黄继红. 生态位模型的理论基础、发展方向与挑战[J]. 中国科学: 生命科学. 2013, 43(11): 915–927.
- 孙静静. 辽东栎和蒙古栎的比较转录组及栎属柃栎组群体遗传学初步研究[D]. 西北大学. 2019.
- 苏金源. 东北红豆杉种群历史动态研究[D]. 北京林业大学. 2019.
- 田佳倩. 落叶栎树在中国的地理替代分布及其气候制约[J]. 植物生态学研究中心. 2007.

- 王良民. 我国落叶栎的聚类分析和核型分析[J]. 植物研究. 1986(01): 55–69.
- 王天瑞, 冯力, 杜芳. 生态适应研究新方法: 从种群遗传学到景观基因组学[J]. 中国科学: 生命科学. 2020.
- 王天瑞. 基于微卫星分子标记的川滇和刺叶高山栎的种群和景观遗传学研究[D]. 北京: 北京林业大学. 2020.
- 王雁红, 俞琦, 杨佳, 赵鹏, 李忠虎, 赵桂仿. 基于核微卫星的短柄枹栎居群遗传多样性和遗传结构[J]. 林业科学. 2015, 51(12): 121–131.
- 王雁红. 枹栎和短柄枹栎的居群遗传结构和谱系地理学研究[D]. 西北大学. 2015.
- 王越. 基于 SSR 标记的榲桲、蒙古—辽东栎种间杂交研究[D]. 山东大学. 2012.
- 燕语. 基于简化基因组测序的东北红豆杉种群遗传学研究[D]. 北京: 北京林业大学. 2019.
- 张雪皎, 高贤明, 吉成均, 康慕谊, 王仁卿, 岳明, 张峰, 唐志尧. 中国北方 5 种栎属树木多度分布及其对未来气候变化的响应[J]. 植物生态学报. 2019, 43(09): 774–782.
- 赵其国, 黄国勤, 王礼献. 中国南方森林生态系统的功能, 问题及对策[J]. 森林与环境学报. 2015, 35(4): 289–296.
- 陈焕镛, 黄成就. 中国植物志 (第 22 卷) [M]. 北京: 科学出版社. 1998.
- Aizawa M, Maekawa K, Mochizuki H, Saito H, Harada K, Kadomatsu M, Kazuya I, Ohkubo, T. Unveiling the origin of *Quercus serrata* subsp. *mongolicoides* found in Honshu, Japan, by using genetic and morphological analyses[J]. Plant Species Biology. 2018, 33(3): 174–190.
- Aldrich P R, Cavender-Bares J. *Quercus*. In: Kole C(eds). Wild crop relatives: genomic and breeding resources. Springer. Heidelberg, 2011, 89–129.
- Alvarado-Serrano D F, Knowles L L. Ecological niche models in phylogeographic studies: applications, advances and precautions[J]. Molecular ecology resources. 2014, 14(2): 233–248.
- Amos W, Hoffman J I, Frodsham A, Zhang L, Best S, Hill A V S. Automated binning of microsatellite alleles: problems and solutions[J]. Molecular Ecology Resources. 2007, 7(1): 10–14.
- Aronson M F J, La Sorte F A, Nilon C H, Sushinsky J, Werner P, Winter M. A global analysis of the impacts of urbanization on bird and plant diversity reveals key anthropogenic drivers[J]. Proceedings of the royal society B: biological sciences. 2014, 281(1780): 20133330.
- Axelrod D I, Al Shehbaz I, Raven PH. History of the modern flora of China. In: Zhang AL and Wu SG (eds). Proceedings of the First International Symposium on Floristic Characteristics and Diversity of East Asian Plants. Beijing: Chinese Higher Education Press. 1996, 43–55.
- Bahn V, McGill B J. Testing the predictive performance of distribution models[J]. Oikos. 2013, 122(3): 321–331.
- Bastin J F, Finegold Y, Garcia C, Mollicone D, Rezende M, Routh D, Zohner C M, Crowther T W. The global tree restoration potential[J]. Science. 2019, 365(6448): 76–79.
- Bellard C, Bertelsmeier C, Leadley P, Thuiller W, Courchamp F. Impacts of climate change on the

- future of biodiversity[J]. *Ecology letters*. 2012, 15(4): 365–377.
- Benito G M, Sánchez de D R, Sáinz O H. Predictive modelling of tree species distributions on the Iberian Peninsula during the Last Glacial Maximum and Mid-Holocene[J]. *Ecography*. 2007, 30(1): 120–134.
- Berry P M, Dawson T P, Harrison P A, Pearson R G. Modelling potential impacts of climate change on the bioclimatic envelope of species in Britain and Ireland[J]. *Global ecology and biogeography*. 2002, 11(6): 453–462.
- Bertrand R, Lenoir J, Piedallu C, Riofrio-Dillon G, de Ruffray P, Vidal C, Pierrat J C, Gegout J C. Changes in plant community composition lag behind climate warming in lowland forests[J]. *Nature*. 2011, 479(7374): 517520.
- Beyer H L. Hawth's analysis tools for ArcGIS[C]. 2004.
- Boulangéat I, Gravel D, Thuiller W. Accounting for dispersal and biotic interactions to disentangle the drivers of species distributions and their abundances[J]. *Ecology letters*. 2012, 15(6): 584–593.
- Cao Y N, Zhu S S, Chen J, Comes H P, Wang I J, Chen L Y, Sakaguchi S, Qiu Y X. Genomic insights into historical population dynamics, local adaptation, and climate change vulnerability of the East Asian Tertiary relict *Euptelea* (Eupteleaceae)[J]. *Evolutionary applications*. 2020, 13(8): 2038–2055.
- Cavender-Bares J. Diversification, adaptation, and community assembly of the American oaks (*Quercus*), a model clade for integrating ecology and evolution[J]. *New Phytologist*. 2019, 221(2): 669–692.
- Chazdon R L, Uriarte M. Natural regeneration in the context of large-scale forest and landscape restoration in the tropics[J]. *Biotropica*. 2016, 48(6): 709–715.
- Cheeke T E, Phillips R P, Brzostek E R, Rosling A, Bever J D, Fransson P. Dominant mycorrhizal association of trees alters carbon and nutrient cycling by selecting for microbial groups with distinct enzyme function[J]. *New Phytologist*. 2017, 214(1): 432–442.
- Chen Y S, Deng T, Zhou Z, Sun H. Is the East Asian flora ancient or not?[J]. *National Science Review*. 2018, 5(6): 920–932.
- Cole K, Ironside K, Eischeid J, Garfin G, Duffy P, Toney C. Past and ongoing shifts in Joshua tree distribution support future modeled range contraction[J]. *Ecological Applications*. 2011, 21(1), 137–149.
- Cranford M, Mourato S. Community conservation and a two-stage approach to payments for ecosystem services[J]. *Ecological economics*. 2011, 71: 89–98.
- Dale V H, Tharp M L, Lannom K O, Hodges D G. Modeling transient response of forests to climate change[J]. *Science of the Total Environment*. 2010, 408(8): 1888–1901.
- Degen B, Streiff R, Ziegenhagen B. Comparative study of genetic variation and differentiation of two

- pedunculate oak (*Quercus robur*) stands using microsatellite and allozyme loci[J]. *Heredity*. 1999, 83(5): 597–603.
- Denk T, Grimm G W, Manos P S, Deng M, Hipp A. An updated infrageneric classification of the oaks: review of previous taxonomic schemes and synthesis of evolutionary patterns[J]. *bioRxiv*, 2018, 13–38.
- Di Sacco A, Hardwick K A, Blakesley D, Smith P, Smith R J, Antonelli A. Ten golden rules for reforestation to optimize carbon sequestration, biodiversity recovery and livelihood benefits[J]. *Global Change Biology*. 2021, 27(7): 1328–1348.
- Dormann C F, Elith J, Bacher S, Skidmore A K, Zurell D, Lautenbach S. Collinearity: a review of methods to deal with it and a simulation study evaluating their performance[J]. *Ecography*. 2013, 36(1): 27–46.
- Durand J, Bodénès C, Chancerel E, de Daruvar A, Kremer A, Plomion C. A fast and cost-effective approach to develop and map EST-SSR markers: oak as a case study[J]. *BMC Genomics*. 2010, 11(1): 570.
- Dyderski M K, Paź S, Frelich L E, Jagodziński A M. How much does climate change threaten European forest tree species distributions?[J]. *Global change biology*. 2018, 24(3): 1150–1163.
- Earl D A, Vonholdt B M. STRUCTURE HARVESTER: a website and program for visualizing STRUCTURE output and implementing the Evanno method[J]. *Conservation Genetics Resources*. 2012, 4(2): 359–361.
- Evanno G S, Regnaut S J, Goudet J. Detecting the number of clusters of individuals using the software STRUCTURE: A simulation study[J]. *Molecular Ecology*. 2005, 14(8): 2611–2620.
- Feeley K J. Distributional migrations, expansions, and contractions of tropical plant species as revealed in dated herbarium records[J]. *Global Change Biology*. 2012, 18(4): 1335–1341.
- Feng X, Park D S, Walker C, Peterson A T, Merow C, Papeş M. A checklist for maximizing reproducibility of ecological niche models[J]. *Nature Ecology & Evolution*. 2019, 3(10): 1382–1395.
- Fernandez-Gimenez M E, Batkhishig B, Batbuyan B. Cross-boundary and cross-level dynamics increase vulnerability to severe winter disasters (dzud) in Mongolia[J]. *Global Environmental Change*. 2012, 22(4): 836–851.
- Fielding A H, Bell J F. A review of methods for the assessment of prediction errors in conservation presence/absence models[J]. *Environmental conservation*. 1997, 24(1): 38–49.
- Files R. Opening address. In: Kremer A(eds). *Genetics of oaks*. *Ann Sci For*. 1993, 50: 19–20.
- Frankham R, Ballou S E J D, Briscoe D A, Ballou J D. *Introduction to conservation genetics*[M]. Cambridge university press. 2002.
- GBIF.org (2021), GBIF Home Page. Available from: <http://www.gbif.org> [13 January 2021].

- Ge Q, Wang H, Rutishauser T, Dai J. Phenological response to climate change in China: a meta-analysis[J]. *Global change biology*. 2015, 21(1): 265–274.
- Gómez-Mendoza L, Arriaga L. Modeling the effect of climate change on the distribution of oak and pine species of Mexico[J]. *Conservation Biology*. 2007, 21(6): 1545–1555.
- Guisan A, Thuiller W. Predicting species distribution: offering more than simple habitat models[J]. *Ecology letters*. 2005, 8(9): 993–1009.
- Gustafson E J, Shvidenko A Z, Sturtevant B R, Scheller R M. Predicting global change effects on forest biomass and composition in south-central Siberia[J]. *Ecological Applications*. 2010, 20(3): 700–715.
- Hanewinkel M, Cullmann D A, Schelhaas M J, Nabuurs G J, Zimmermann N E. Climate change may cause severe loss in the economic value of European forest land[J]. *Nature climate change*. 2013, 3(3): 203–207.
- Harris R M B, Grose M R, Lee G, Bindoff N L, Porfirio L L, Fox-Hughes P. Climate projections for ecologists[J]. *Wiley Interdisciplinary Reviews: Climate Change*. 2014, 5(5): 621–637.
- He X, Burgess K S, Yang X F, Ahrends A, Gao L M, Li D Z. Upward elevation and northwest range shifts for alpine *Meconopsis* species in the Himalaya-Hengduan Mountains region[J]. *Ecology and Evolution*. 2019, 9(7): 4055–4064.
- Heitzman E. Effects of oak decline on species composition in a northern Arkansas forest[J]. *Southern Journal of Applied Forestry*. 2003, 27(4): 264–268.
- Hijmans R J, Cameron S E, Parra J L, Jones P G, Jarvis A. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas[J]. *International Journal of Climatology: A Journal of the Royal Meteorological Society*. 2005, 25(15): 1965–1978.
- Hipp A L, Manos P S, Hahn M, Simeone M C, Sork V L, Valencia-Avalos S. Genomic landscape of the global oak phylogeny[J]. *New Phytologist*. 2020, 226(4): 1198–1212.
- Hu W, Wang Y, Zhang D, Chao B X, Lei G C, Chen B. Mapping the potential of mangrove forest restoration based on species distribution models: A case study in China[J]. *Science of The Total Environment*. 2020, 748: 142321.
- Huang C J, Zhang Y T, Xu Y C, Ren X W, Fu L G, Chen J R, Tang C Y, Kuang K R. In: Wu Z Y(eds) *Flora of China*. Science Press, Beijing, 1998, 219–262.
- Huang C, Zhang Y, Bartholomew B, 1999. Fagaceae. In: Wu Z Y, Raven P H(eds) *Flora of China*. Science Press and Missouri Botanical Garden Press, Beijing, St. Louis, 1999, 314–400.
- Hubert F, Grimm G W, Jouselin E, Berry V, Franc A, Kremer A. Multiple nuclear genes stabilize the phylogenetic backbone of the genus *Quercus*[J]. *Systematics & Biodiversity*. 2014, 12(4): 405–423.
- Hulce D, Li X, Snyder-Leiby T, Liu C J. GeneMarker® genotyping software: tools to increase the statistical power of DNA fragment analysis[J]. *Journal of Biomolecular Techniques*. 2011, 22: S35.

- IPCC, 2013. 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, New York: Cambridge University Press.
- Iverson L R, Prasad A M, Matthews S N, Peters M. Estimating potential habitat for 134 eastern US tree species under six climate scenarios[J]. *Forest ecology and management*. 2008, 254(3): 390–406.
- Jacobs D F, Oliet J A, Aronson J, Peng S L, Rey-Benayas J M, Weber J C. Restoring forests: what constitutes success in the twenty-first century?[J]. *New Forests*. 2015, 46(5): 601–614.
- Jensen D A, Rao M, Zhang J, Grøn M, Tian S, Ma K, Svenning J C. The potential for using rare, native species in reforestation-A case study of yews(Taxaceae) in China[J]. *Forest Ecology and Management*. 2021, 482: 118816.
- Jiménez-Valverde A, Lobo J M. Threshold criteria for conversion of probability of species presence to either-or presence-absence[J]. *Acta oecologica*. 2007, 31(3): 361–369.
- Jose-Maldia S, Matsumoto A, Ueno S, Ueno S, Kanazashi A, Kanno M, Namikawa K, Yoshimaru H, Tsumura Y. Geographic patterns of genetic variation in nuclear and chloroplast genomes of two related oaks (*Quercus aliena* and *Q. serrata*) in Japan: implications for seed and seedling transfer[J]. *Tree Genetics & Genomes*. 2017, 13(6): 1–17.
- Karnosky D F, Brown A H D, Clegg M T, Kahler A L, Weir B S. Plant Population Genetics, Breeding, and Genetic Resources[J]. *Bioence*. 1991, 41(1): 613–614.
- Kitamura K, Namikawa K, Kawahara T, Matsumoto A, San Jose-Maldia L. Genetic structure of remnant *Quercus serrata* populations at the northernmost limit of their distribution in Japan[J]. *Acta Phytotaxonomica et Geobotanica*. 2017, 68(1): 1–15.
- Kremer A, Abbott A G, Carlson J E, Manos P S, Plomion C, Sisco P, Staton M E, Ueno S, Vendramin G G. Genomics of fagaceae[J]. *Tree Genetics & Genomes*. 2012, 8(3): 583–610.
- Kroeger T, Escobedo F J, Hernandez J L, Varela S, Delphin S, Fisher J R, Waldron J. Reforestation as a novel abatement and compliance measure for ground-level ozone[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 2014, 111(40): E4204–E4213.
- Lee E, Krasny M E. Adaptive capacity in community forest management: A systematic review of studies in East Asia[J]. *Environmental management*. 2017, 59(1): 34–49.
- Lewis S L, Wheeler C E, Mitchard E T A, Koch A. Regenerate natural forests to store carbon[J]. *Nature*. 2019, 568(7750): 25–28.
- Li X, Wei G, El-Kassaby Y A, Fang Y. Hybridization and introgression in sympatric and allopatric populations of four oak species[J]. *BMC plant biology*. 2021, 21(1): 1–14.
- Liao Z, Nobis M P, Xiong Q, Tian X, Wu X, Pan K, Zhang A, Wang Y, Zhang L. Potential distributions of seven sympatric sclerophyllous oak species in Southwest China depend on climatic, non-climatic, and independent spatial drivers[J]. *Annals of Forest Science*. 2021, 78(1): 1–22.

- Lin W C, Lin Y P, Lien W Y, Wang Y C, Lin C T, Chiou C R, Anthony J, Crossman N. Expansion of protected areas under climate change: an example of mountainous tree species in Taiwan[J]. *Forests*, 2014, 5(11): 2882–2904.
- Liu C, Berry P M, Dawson T P, Pearson R G. Selecting thresholds of occurrence in the prediction of species distributions[J]. *Ecography*. 2005, 28(3): 385–393.
- Liu H, Bruelheide H, Ewald J, Chytrý M. Temperate forests in continental East Asia[J]. *Applied Vegetation Science*. 2015, 18(1):3–4.
- Liu W, Wang G, Yu M, Chen H, Jiang Y. Multimodel future projections of the regional vegetation-climate system over East Asia: Comparison between two ensemble approaches[J]. *Journal of Geophysical Research: Atmospheres*. 2020, 125(13): e2019JD031967.
- Liu X, Kong H, Zhang S. Can urbanization, renewable energy, and economic growth make environment more eco-friendly in Northeast Asia?[J]. *Renewable Energy*. 2021, 169: 23–33.
- Lu F, Hu H, Sun W, Fang J, Liu G, Yu G. Effects of national ecological restoration projects on carbon sequestration in China from 2001 to 2010[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 2018, 115(16): 4039–4044.
- Lyu J, Song J, Liu Y, Wang Y, Li J, Du F K. Species boundaries between three sympatric oak species: *Quercus aliena*, *Q. dentata* and *Q. variabilis* at the northern edge of their distribution in China[J]. *Frontiers in Plant Science*. 2018, 9: 414.
- Manos P S, Doyle J J, Nixon K C. Phylogeny, biogeography, and processes of molecular differentiation in *Quercus* subgenus *Quercus* (Fagaceae)[J]. *Molecular phylogenetics and evolution*. 1999, 12(3): 333–349.
- Meng H, Gao X, Song Y, Cao G, Li J. Biodiversity arks in the Anthropocene[J]. *Regional sustainability*. 2021, 2(2): 109–115.
- Nagamitsu T, Shimizu H, Aizawa M, Nakanishi A. An admixture of *Quercus dentata* in the coastal ecotype of *Q. mongolica* var. *crispula* in northern Hokkaido and genetic and environmental effects on their traits[J]. *Journal of Plant Research*. 2019, 132(2): 211–222.
- Nemani R R, Keeling C D, Hashimoto H, Jolly W M, Piper S C, Tucker C J, Myneni R B, Running S W. Climate-driven increases in global terrestrial net primary production from 1982 to 1999[J]. *Science*. 2003, 300(5625): 1560–1563.
- Nenzén H K, Araújo M B. Choice of threshold alters projections of species range shifts under climate change[J]. *Ecological Modelling*. 2011, 222(18): 3346–3354.
- Newbold T. Future effects of climate and land-use change on terrestrial vertebrate community diversity under different scenarios[J]. *Proceedings of the Royal Society B*. 2018, 285(1881): 20180792.
- Nguyen N H, Williams L J, Vincent J B, Stefanski A, Cavender-Bares J, Messier C, Paquette A, Gravel D, Reich P B, Kennedy P G. Ectomycorrhizal fungal diversity and saprotrophic fungal diversity are

- linked to different tree community attributes in a field-based tree experiment[J]. *Molecular Ecology*. 2016, 25(16): 4032–4046.
- Nixon K C. Global and neotropical distribution and diversity of oak (genus *Quercus*) and oak forests[M] //Ecology and conservation of neotropical montane oak forests. Springer, Berlin, Heidelberg. 2006, 3–13.
- Nixon K C. The genus *Quercus* in Mexico. biological diversity of mexico origins & distribution, 1993.
- Nixon KC. *Quercus* Linnaeus. In: Flora of North America Editorial Committee (eds). Flora of North America: North of Mexico. New York, NY, USA: Oxford University Press. 1997, 431–506.
- Ohsawa T, Saito Y, Sawada H, Ide Y. Impact of altitude and topography on the genetic diversity of *Quercus serrata* populations in the Chichibu Mountains, central Japan[J]. *Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*. 2008, 203(3): 187–196.
- Pacifici M, Foden W B, Visconti P, Pearson R G, Williams S E, Rondinini C. Assessing species vulnerability to climate change[J]. *Nature Climate Change*. 2015, 5, 215.
- Peakall R, Smouse P E. GenAlEx 6.5: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research-an update[J]. *Bioinformatics*. 2012, 28(19): 2537–2539.
- Pearson R G, Dawson T P. Predicting the impacts of climate change on the distribution of species: are bioclimate envelope models useful?[J]. *Global ecology and biogeography*. 2003, 12(5): 361–371.
- Peters M K, Hemp A, Appelhans T, Tschapka M, Fischer M, Steffan-Dewenter I. Climate-land-use interactions shape tropical mountain biodiversity and ecosystem functions[J]. *Nature*. 2019, 568(7750): 88–92.
- Petrosyan V, Osipov F, Bobrov V, Dergunova N, Omelchenko A, Varshavskiy A, Danielyan F, Arakelyan M. Species Distribution Models and Niche Partitioning among Unisexual *Darevskia dahli* and Its Parental Bisexual (*D. portschinskii*, *D. mixta*) Rock Lizards in the Caucasus[J]. *Mathematics*. 2020, 8(8): 1329.
- Phillips S J. A brief tutorial on Maxent[J]. *AT&T Research*. 2005, 190(4): 231–259.
- Picard R R, Cook R D. Cross-validation of regression models[J]. *Journal of the American Statistical Association*. 1984, 79(387): 575–583.
- Qian H, Ricklefs R E. Palaeovegetation (communications arising): diversity of temperate plants in EastAsia[J]. *Nature*. 2001, 413: 129–130.
- Ramírez-Preciado R P, Gasca-Pineda J, Arteaga M C. Effects of global warming on the potential distribution ranges of six *Quercus* species (Fagaceae)[J]. *Flora*. 2019, 251: 32–38.
- Rathore P, Roy A, Karnatak H. Assessing the vulnerability of Oak (*Quercus*) forest ecosystems under projected climate and land use land cover changes in Western Himalaya[J]. *Biodiversity and Conservation*. 2019, 28(8): 2275–2294.
- Renninger H J, Carlo N, Clark K L, Schäfer K V R. Physiological strategies of co-occurring oaks in a

- water-and nutrient-limited ecosystem[J]. *Tree physiology*. 2014, 34(2): 159–173.
- Rotherham I D. Understanding urban forest functions and placing values on urban trees[J]. *Arboricultural Journal*. 2020, 42(1): 1–2.
- Robert J, Hijmans, Steven P, John L, Jane E. dismo: Species Distribution Modeling. R package version 1.3-5. 2021. <https://CRAN.R-project.org/package=dismo>.
- Rinnan D S. CENFA: Climate and ecological niche factor analysis. R Package Version 1.0.0. 2018.
- Rinnan D S, Lawler J. Climate-niche factor analysis: A spatial approach to quantifying species vulnerability to climate change[J]. *Ecography*. 2019, 42, 1494–1503.
- Schuelke M. An economic method for the fluorescent labeling of PCR fragments[J]. *Nature biotechnology*. 2000, 18(2): 233–234.
- Schwartz M W, Iverson L R, Prasad A M, Matthews S N, O'Connor R J. Predicting extinctions as a result of climate change[J]. *Ecology*. 2006, 87(7), 1611–1615.
- Schwarz O. Entwurf zu einem natürlichen System der Cupuliferen und der Gattung *Quercus* L[J]. *Notizblatt des Botanischen Gartens und Museums zu Berlin-Dahlem*. 1936: 1–22.
- Seto K C, Güneralp B, Hutyra L R. Global forecasts of urban expansion to 2030 and direct impacts on biodiversity and carbon pools[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 2012, 109(40): 16083–16088.
- Shitara T, Fukui S, Matsui T, Momohara A, Tsuyama I, Ohashi H, Tanaka N, Kamijo T. Climate change impacts on migration of *Pinus koraiensis* during the Quaternary using species distribution models[J]. *Plant Ecology*. 2021, 222(7): 843–859.
- Song H, Ordonez A, Svenning J C, Qian H, Yin X, Mao L, Deng T, Zhang J. Regional disparity in extinction risk: Comparison of disjunct plant genera between eastern Asia and eastern North America[J]. *Global Change Biology*. 2021, 27(9): 1904–1914.
- Song Y G, Walas Ł, Pietras M, Boratyńska K, Kozłowski G, Jasińska A K. Past, present and future suitable areas for the relict tree *Pterocarya fraxinifolia* (Juglandaceae): Integrating fossil records, niche modeling, and phylogeography for conservation[J]. *European Journal of Forest Research*. 2021, 140(6): 1323–1339.
- Stevens-Rumann C S, Kemp K B, Higuera P E, Harvey B J, Rother M T, Donato D C, Morgan P, Veblen T T. Evidence for declining forest resilience to wildfires under climate change[J]. *Ecology letters*. 2018, 21(2): 243–252.
- Stocker B D, Roth R, Joos F, Spahni R, Steinacher M, Zaehle S, Bouwman L, Xu R, Prentice I C. Multiple greenhouse-gas feedbacks from the land biosphere under future climate change scenarios[J]. *Nature Climate Change*. 2013, 3(7): 666–672.
- Sun S, Zhang Y, Huang D, Wang H, Cao Q, Fan P, Yang N, Zheng P, Wang R. The effect of climate change on the richness distribution pattern of oaks (*Quercus* L.) in China[J]. *Science of the Total*

- Environment. 2020, 744: 140786.
- Swets J A. Measuring the accuracy of diagnostic systems[J]. Science. 1988, 240(4857): 1285–1293.
- Sykes M T. Modelling the potential distribution and community dynamics of lodgepole pine (*Pinus contorta* Dougl. ex. Loud.) in Scandinavia[J]. Forest Ecology and Management. 2001, 141(1-2): 69–84.
- Takhtajan A. Floristic Regions of the World. Berkeley: University of California Press, 1986.
- Taleshi H, Jalali S G, Alavi S J, Hosseini S M, Naimi B, Zimmermann N E. Climate change impacts on the distribution and diversity of major tree species in the temperate forests of Northern Iran[J]. Reg Environ Change. 2019, 19(8): 2711–2728.
- Tesfamariam B G, Gessesse B, Melgani F. MaxEnt-based modeling of suitable habitat for rehabilitation of Podocarpus forest at landscape-scale[J]. Environmental Systems Research. 2022, 11(1): 1–12.
- Thuiller W, Lavorel S, Araújo M B, Sykes M T, Prentice I C. Climate change threats to plant diversity in Europe[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences. 2005, 102(23): 8245–8250.
- Turner B L, Kasperson R E, Matson P A, Polsky C, Pulsipher A, Schiller A. A framework for vulnerability analysis in sustainability science[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences. 2003, 100(14): 8074–8079.
- Ueno S, Taguchi Y, Tsumura Y. Microsatellite markers derived from *Quercus mongolica* var. *crispula* (Fagaceae) inner bark expressed sequence tags[J]. Genes & Genetic Systems. 2008, 83(2): 179–187.
- UNEP F. The State of the World's Forests 2020. Forests, biodiversity and people. 2020. Rome.
- Van Vuuren D P, Edmonds J, Kainuma M, Nakicenovic N, Smith S J, Rose S K. The representative concentration pathways: an overview[J]. Climatic Change. 2011, 109(1): 5–31.
- Vieilledent G, Cornu C, Cuní Sanchez A, Leong P T, Danthu P. Vulnerability of baobab species to climate change and effectiveness of the protected area network in Madagascar: Towards new conservation priorities[J]. Biological Conservation. 2013, 166(166), 11–22.
- Vila Viçosa C, Arenas Castro S, Marcos B, Honrado J, García C, Vázquez F M, Almeida R, Gonçalves. Combining Satellite Remote Sensing and Climate Data in Species Distribution Models to Improve the Conservation of Iberian White Oaks (*Quercus* L.)[J]. ISPRS International Journal of Geo-Information. 2020, 9(12): 735.
- Villers Ruiz L, Trejo Vázquez I. Impacto del cambio climático en los bosques y áreas naturales protegidas de México[J]. Interciencia. 1998, 23(1): 10–19.
- Viña A, McConnell W J, Yang H, Xu Z, Liu J. Effects of conservation policy on China's forest recovery[J]. Science Advances. 2016, 2(3): e1500965.
- Wallace K J, Clarkson B D. Urban forest restoration ecology: a review from Hamilton, New Zealand[J]. Journal of the Royal Society of New Zealand. 2019, 49(3): 347–369.

- Wang J R, Hawkins C D B, Letchford T. Photosynthesis, water and nitrogen use efficiencies of four paper birch (*Betula papyrifera*) populations grown under different soil moisture and nutrient regimes[J]. Forest Ecology and Management. 1998, 112(3): 233–244.
- Wang W T, Guo W Y, Jarvie S, Svenning J C. The fate of *Meconopsis* species in the Tibeto-Himalayan region under future climate change[J]. Ecology and evolution. 2020, 11(2): 887–899.
- Wang W T, Guo W Y, Jarvie S, Serra-Diaz J M, Svenning J C. Anthropogenic climate change increases vulnerability of *Magnolia* species more in Asia than in the Americas[J]. Biological Conservation. 2022, 265:109425.
- Watson J E M, Evans T, Venter O. The exceptional value of intact forest ecosystems[J]. Nature ecology & evolution. 2018, 2(4): 599–610.
- Willis J C, Shaw H K A. A dictionary of the flowering plants and ferns[J]. American Fern Journal. 1968, 58(3): 436.
- Williams S E, Shoo L P, Isaac J. L, Hoffmann A A, Langham G. Towards an integrated framework for assessing the vulnerability of species to climate change[J]. PLoS Biology. 2008, 6 (12):2621–2626.
- Wu T, Song L, Li W, Ji J, Li L, Zhou M. An overview of BCC climate system model development and application for climate change studies[J]. Journal of Meteorological Research. 2014, 28(1): 34–56.
- Xu N, Meng F, Zhou G, Li Y, Wang B, Lu H. Assessing the suitable cultivation areas for *Scutellaria baicalensis* in China using the Maxent model and multiple linear regression[J]. Biochemical Systematics and Ecology. 2020, 90: 104052.
- Xiong S, Zhao Y, Chen Y, Gao M, Wu L, Wang Y. Genetic diversity and population structure of *Quercus fabri* Hance in China revealed by genotyping-by-sequencing[J]. Ecology and evolution. 2020, 10(16): 8949–8958.
- Zeng Y F , Liao W J, Petit R J, Zhang D Y. Geographic variation in the structure of oak hybrid zones provides insights into the dynamics of speciation[J]. Molecular Ecology. 2011, 20(23): 4995–5011.
- Zeng Y F, Wang W T, Liao W J, Wang H F, Zhang D. Multiple glacial refugia for cool-temperate deciduous trees in northern East Asia: The Mongolian oak as a case study[J]. Molecular Ecology. 2015, 24(22): 5676–5691.
- Zhang K, Liu H, Pan H, Shi W, Zhao Y, Li S, Liu J, Tao J. Shifts in potential geographical distribution of *Pterocarya stenoptera* under climate change scenarios in China[J]. Ecology and Evolution. 2020, 10(11): 4828–4837.
- Zhang L, Liu S, Sun P, Wang T, Wang G, Wang L, Zhang X. Using DEM to predict *Abies faxoniana* and *Quercus aquifolioides* distributions in the upstream catchment basin of the Min River in southwest China[J]. Ecological Indicators. 2016, 69: 91–99.
- Zhang M G, Zhou Z K, Chen W Y, Cannon C H, Raes N, Slik J W F. Major declines of woody plant species ranges under climate change in Yunnan, China[J]. Diversity and Distributions. 2014, 20(4):

405–415.

Zhu Q, Hobson K A, Zhao Q, Fang L, Cao L, Fox A D. Migratory connectivity of Swan Geese based on species' distribution models, feather stable isotope assignment and satellite tracking[J]. *Diversity and Distributions*. 2020, 26(8): 944–957.

附录

表 S1.1 东亚栎属白栎组物种的分类

Table S1.1 The classification of white oaks (*Quercus*, Fagaceae) in East Asia

物种 (通用名称)	物种 (异名)
<i>Quercus aliena</i>	<i>Q. aliena</i> var. <i>acutiserrata</i>
	<i>Q. aliena</i> var. <i>pekingensis</i>
<i>Quercus dentata</i>	<i>Q. fangshanensis</i>
	<i>Q. fenchengensis</i>
	<i>Q. hopeiensis</i>
	<i>Q. koreana</i>
	<i>Q. malacotricha</i>
	<i>Q. mongolico-dentata</i>
	<i>Q. obovate</i>
<i>Q. stewardii</i>	
<i>Quercus fabri</i>	
<i>Quercus griffithii</i>	
<i>Quercus mongolica</i>	<i>Q. crispula</i>
	<i>Q. crispula</i> var. <i>horikawae</i>
	<i>Q. liaotungensis</i> / <i>wutaishanica</i>
	<i>Q. mongolica</i> sub. <i>crispula</i>
<i>Quercus serrata</i>	<i>Q. monnula</i>
	<i>Q. serrata</i> var. <i>brevipetiolata</i>
	<i>Q. serrata</i> var. <i>tomentosa</i>
<i>Quercus yunnanensis</i>	

表 S2.1 本研究中 7 种白栎组物种在东亚地区的实际分布数据及来源

Table S2.1 Actual distribution data and sources of 7 species East Asian white oaks in our study

物种	实地调查	数据库	总计
<i>Q. aliena</i>	29	281	310
<i>Q. dentata</i>	30	261	291
<i>Q. serrata</i>	26	529	555
<i>Q. mongolica</i>	7	578	585
<i>Q. fabri</i>	14	293	307
<i>Q. griffithii</i>	3	49	52
<i>Q. yunnanensis</i>	0	19	19

表 S2.2 19 个生物气候变量列表
Table S2.2 List of nineteen bioclimatic variables

环境因子名称	缩写	单位
年均温	Bio01	°C
昼夜温差日均值	Bio02	°C
等温性	Bio03	-
温度季节性变化的标准差	Bio04	°C
最暖月最高温	Bio05	°C
最冷月最低温	Bio06	°C
年均温变化范围	Bio07	°C
最湿季度平均温度	Bio08	°C
最干季度平均温度	Bio09	°C
最暖季度平均温度	Bio10	°C
最冷季度平均温度	Bio11	°C
年均降水量	Bio12	mm
最湿月降水量	Bio13	mm
最干月降水量	Bio14	mm
降水量变异系数	Bio15	-
最湿季度降水量	Bio16	mm
最干季度降水量	Bio17	mm
最暖季度降水量	Bio18	mm
最冷季度降水量	Bio19	mm

表 S2.3 土地利用与覆盖数据类型划分
Table S2.3 Land use and Land cover data type division

分类	描述
林地	乔木覆盖——阔叶，落叶，封闭或开放 (>15%)
	乔木覆盖——阔叶，常绿，从封闭到开放 (>15%)
	乔木覆盖——阔叶，落叶，封闭 (>40%)
	乔木覆盖——针叶乔木覆盖，常绿，由封闭到开放 (>15%)
	乔木覆盖——针叶，落叶，封闭或开放的乔木覆盖 (>15%)
	乔木覆盖——混合叶型 (阔叶和针叶)
	灌木地
	花木和灌木 (>50%) / 草本覆盖 (<50%)
	稀疏植被 (乔木、灌木、草本覆盖) (<15%)
耕地	镶嵌天然植被 (乔木、灌木、草本植被) (> 50%) / 农田 (< 50%)
	镶嵌农田 (> 50%) / 自然植被 (乔木、灌木、草本植被) (< 50%) 农田
草地	花叶草本盖度 (>50%) / 灌木 (<50%) 草原
城镇用地	城市地区
水域	水体 永久冰雪
未利用地	裸地等

表 S2.4 白栎组物种所选取的最大训练敏感性和特异性逻辑阈值 (MTSS)

Table S2.4 Maximum training sensitivity plus specificity Logistic thresholds (MTSS) for white oaks

物种	阈值
<i>Q. aliena</i>	0.32
<i>Q. dentata</i>	0.25
<i>Q. serrata</i>	0.24
<i>Q. mongolica</i>	0.28
<i>Q. fabri</i>	0.22
<i>Q. griffithii</i>	0.15
<i>Q. yunnanensis</i>	0.17

表 S2.5 东亚白栎组物种当前适宜生境内各土地利用类型占比 (%)
 Table S2.5 Proportion of various land use types in the current suitable habitat
 of East Asian white oaks (%)

物种	林地	耕地	城镇用地	草地	水域	未利用土地
<i>Q. yunnanensis</i>	61.99	26.02	0.81	10.3	0.57	0.31
<i>Q. griffithii</i>	58.10	36.12	1.01	3.88	0.62	0.26
<i>Q. serrata</i>	53.76	41.10	2.59	0.56	1.68	0.30
<i>Q. aliena</i>	50.13	42.95	2.97	2.22	1.43	0.30
<i>Q. dentata</i>	49.06	42.40	3.41	3.62	1.21	0.30
<i>Q. fabri</i>	47.88	46.13	2.81	0.82	2.00	0.37
<i>Q. mongolica</i>	45.13	37.51	2.47	12.63	1.07	1.19

表 S2.6 东亚白栎组物种当前适宜生境内不同类别土地利用类型占比 (%)
 Table S2.6 Proportion of different types of land use types in East Asian white oaks (%)

物种	林地、草地、未利用地 (栖息地未占用)	耕地、城镇用地、水域 (栖息地被已占用)
<i>Q. yunnanensis</i>	72.60	27.40
<i>Q. griffithii</i>	62.25	37.75
<i>Q. mongolica</i>	58.95	41.05
<i>Q. serrata</i>	54.62	45.38
<i>Q. dentata</i>	52.98	47.02
<i>Q. aliena</i>	52.65	47.35
<i>Q. fabri</i>	49.06	50.94

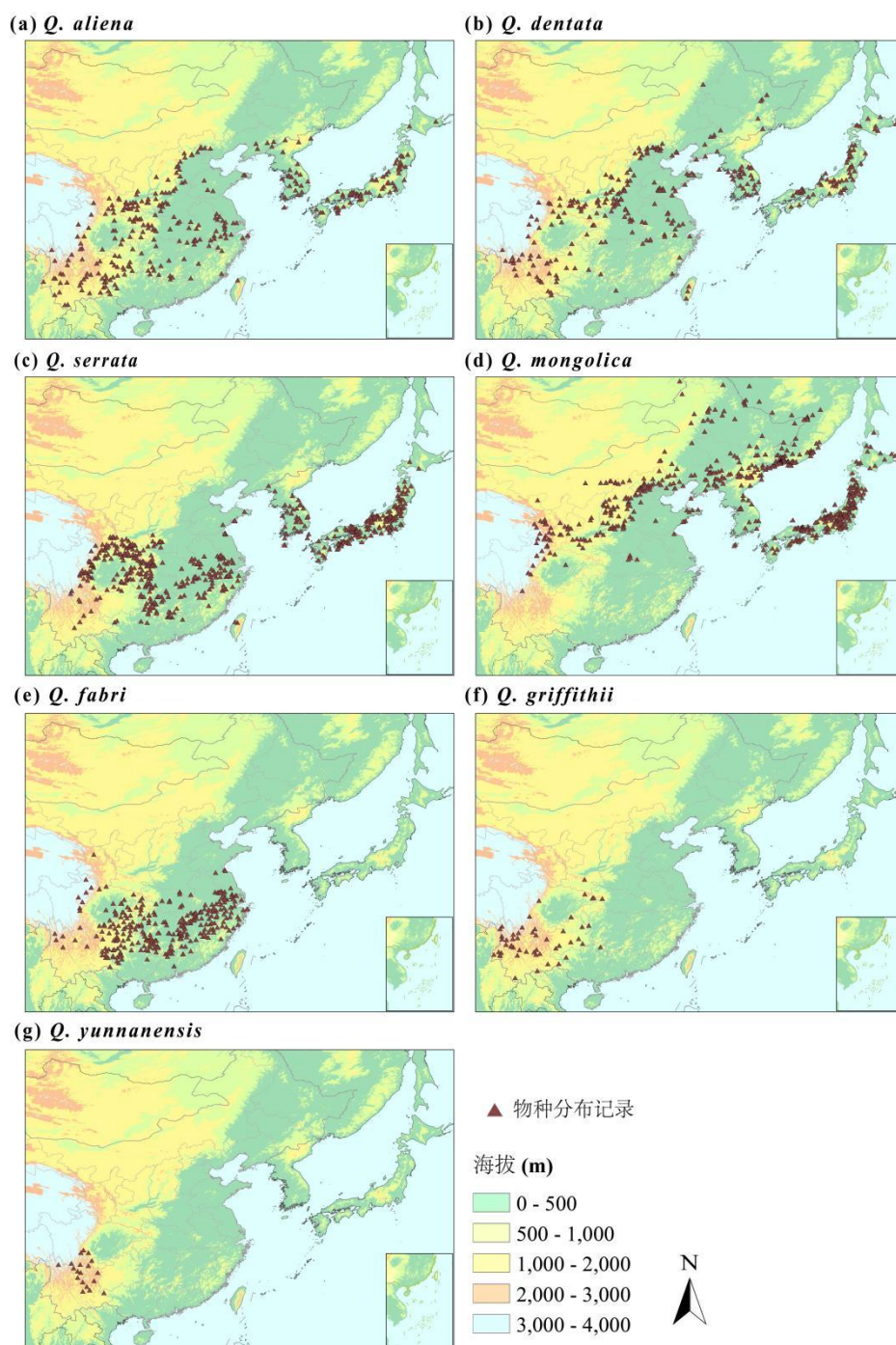


图 S2.1 本研究中 7 种白栎组物种在东亚地区的实际分布点记录。其中槲栎 N=310，槲树 N=291，枹栎 N=555，蒙古栎 N=585，白栎 N=307，大叶栎 N=52，云南波罗栎 N=19

Fig S2.1 Occurrence records for seven white oaks in the East Asia of the actual distribution points in this study. Among them, *Q. aliena* (N=310), *Q. dentata* (N=291), *Q. serrata* (N=555), *Q. mongolica* (N=585), *Q. fabri* (N=307), *Q. griffithii* (N=52), *Q. yunnanensis* (N=19)

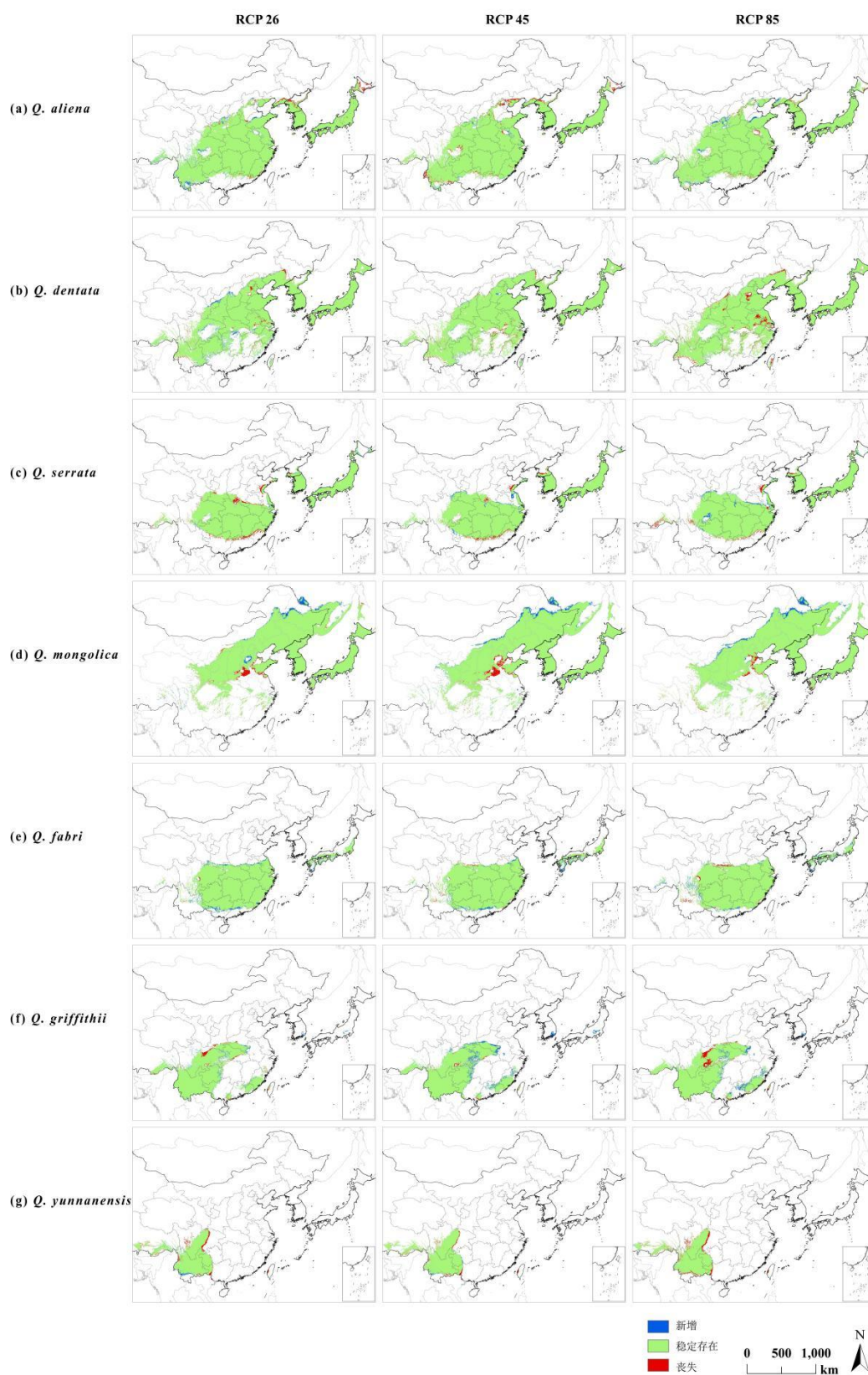


图 S2.2 当前与 2070 年不同气候情景下物种适生区的变化

Fig S2.2 The changes in species distribution ranges under different climatic scenarios in 2070 compared with current conditions

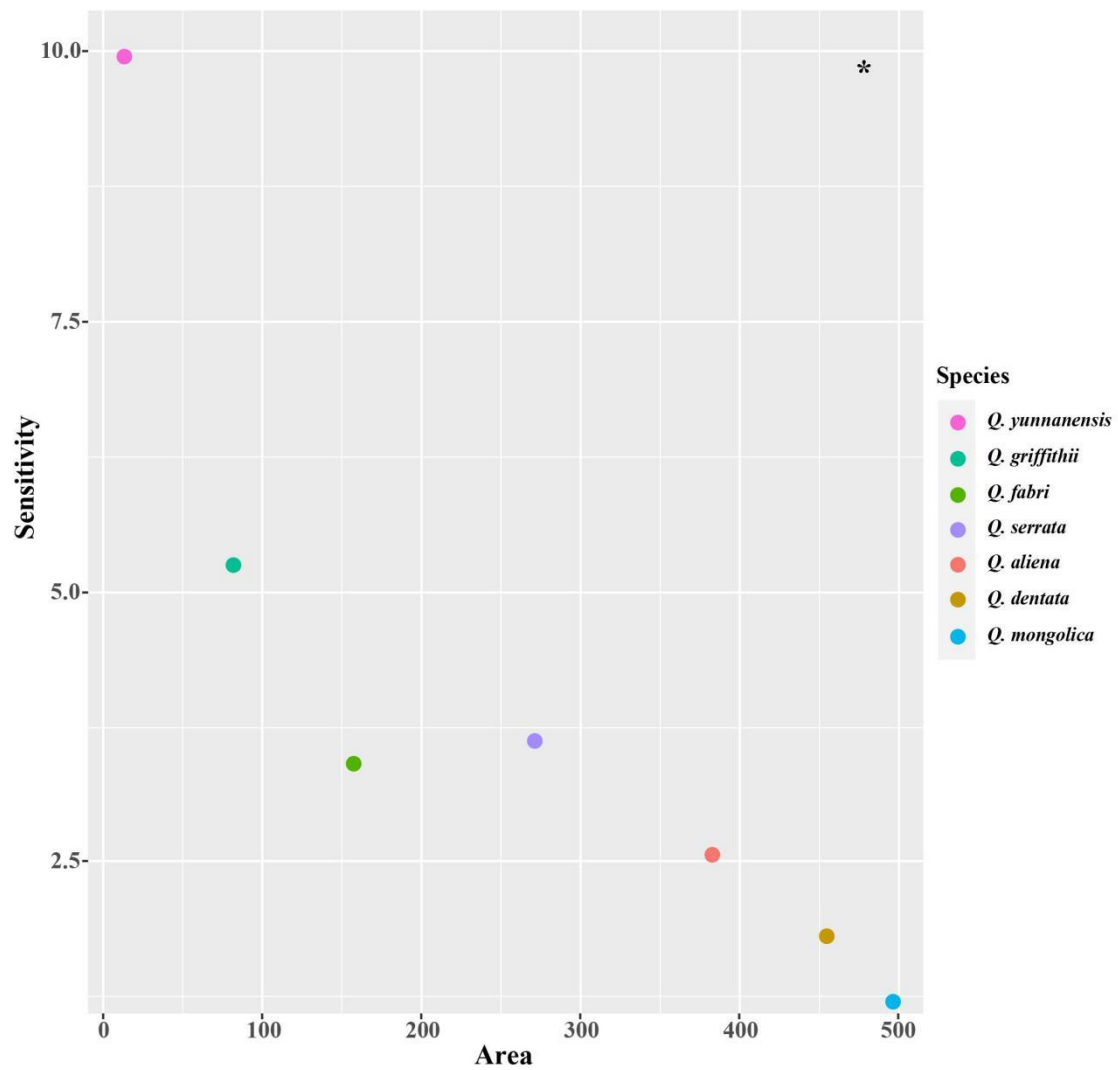


图 S2.3 东亚白栎组物种整体敏感性(Sensitivity)与基于 Alpha-hull 方法构建的物种分布范围(Area)大小之间的关系 (*代表具有不同分布范围的物种在气候整体敏感性方面的显著差异: p -value < 0.05)

Fig S2.3 Relationship between species overall sensitivity of the East Asian white oaks and the size of the species distribution range constructed based on the alpha-hull method. (Asterisks represent significant differences in overall climatic sensitivity between species with different distribution ranges: * is p -value < 0.05)

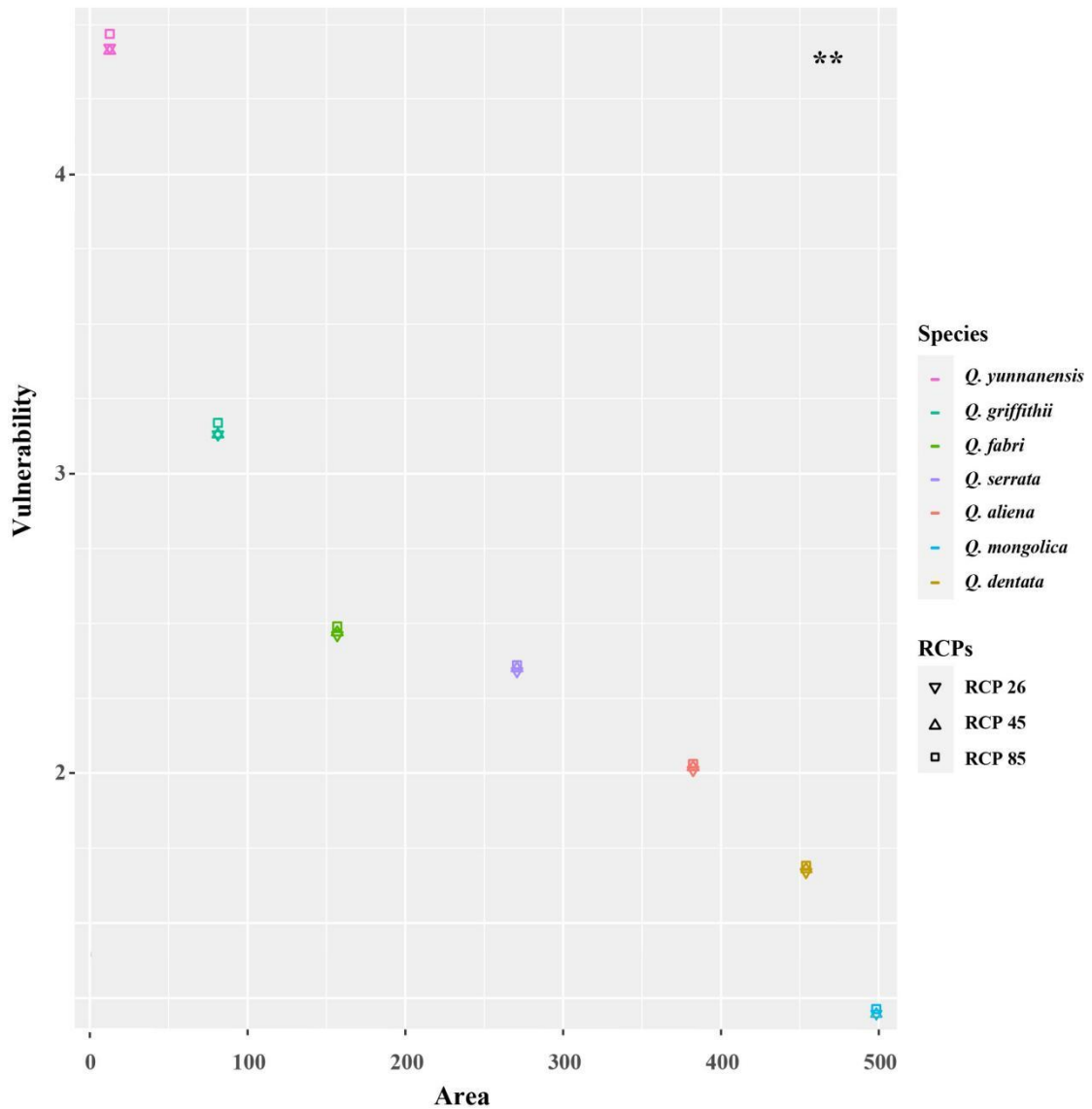


图 S2.4 东亚白栎组物种对于不同气候条件下的脆弱性 (Vulnerability) 与基于 Alpha-hull 方法构建的物种分布范围 (Area) 大小之间的关系 (**代表具有不同分布范围的物种在气候变化脆弱性方面的显著差异: p -value < 0.01)

Fig S2.4 Relationship between species overall sensitivity of the East Asian white oaks and the size of the species distribution range constructed based on the alpha - hull method. (Asterisks represent significant differences in climate change vulnerability between species with different distribution ranges: ** is p -value < 0.01)

个人简介

康艺馨，女，1997年2月出生于河北省石家庄市，籍贯河北正定。2015—2019年就读于河北科技大学环境科学与工程学院环境科学专业，获理学学士学位；2019—2022年就读于北京林业大学林学院攻读林业硕士学位；期间，于2020年8月—2022年1月在上海辰山植物园科研中心植物系统与进化课题组进行联合培养。研究方向为修复生态学。

研究生期间曾获2019年度、2021年度北京林业大学一等学业奖学金，北京林业大学优秀宣传委员，全国大学生生态环境保护竞赛一等奖、卓越志愿者等奖项；在读期间获评上海市植物学会青年论文报告会优秀论文二等奖。

导师简介

杜芳，女，1981年11月生，甘肃甘南人。2010年6月获得兰州大学生态学博士学位，2010年12月获得法国波尔多第一大学生态学博士学位。现任北京林业大学生态与自然保护学院教授和云南大学生态与环境学院客座教授。

主要致力于森林树种遗传多样性及物种形成的机理研究。主持国家自然科学基金项目三项，参与国家自然科学基金重点项目和科技部重点研发计划。以第一作者或通讯作者发表SCI论文24篇，发明专利1项，论文引用800余次（谷歌学术统计）。2014年在北京林业大学创建了首个分子生态实验室，为从微观角度解决宏观森林生态学问题搭建了良好的平台。

2009年获法国农业科学学院三大科研进展奖励；2014年获得教育部高等学校科学研究优秀成果奖自然科学奖一等奖（排名第四）；2014、2018年获得梁希青年论文奖；2015年当选北京市科技新星；2018年起担任国际栎树协会专业委员会成员和北京生态修复协会理事；2019年当选中国植物学会女科学家协会委员。2021年开始担任SCI期刊 *Ecology & Evolution* 的 Associate Editor。

宋以刚，男，1985年10月生，山东淄博人。2020年1月获得弗里堡大学（瑞士）博士学位。现任上海辰山植物园植物系统与进化研究组负责人（副研究员）。

主要致力于生物地理学、保护生物学和种子生态学研究。主持国家自然科学基金项目一项，上海市项目五项。目前发表科研论文30余篇。

致谢

寒窗苦读十九载，五味杂陈未可知。研途三年，在两座城市留下回忆，从北京到上海，再从上海回到北京，这期间有过迷茫有过困惑，有过独来独往，也感受到了团队的温馨与帮助。时光匆匆，唯有倍加珍惜，方能不负韶华。

首先感谢我的导师杜芳教授，一位爱岗敬业、专心科研的老师。我还记得 2019 年 4 月晚上杜老师的一通电话，让我得以与“研究生”这一未来的身份撞个满怀。三年来，立足于科学问题，专注于学术本位，杜老师以言传身教让我懂得了“科研工作者”的严谨与认真、全情投入与永不止步。科研一道，道阻且长，因为自己的愚钝与散漫在求学的过程中让杜老师费了不少心，但老师仍旧不厌其烦的敦促我、鼓励我。

再者，感谢我的校外导师上海辰山植物园科研中心植物系统与进化课题组的宋以刚老师。在为期一年半的联合培养过程中，感谢宋老师在论文分析、文章撰写、文献引用等方面给予我的鼓励与指导；感谢课题组郑斯斯老师、金冬梅老师在实验方法与课题组事务等方面的帮助；感谢曾经的同门王天瑞师兄在野外样品采集工作中的辛苦付出以及在分析方法等方面给予我的帮助与指导，亦师亦友，祝愿前程似锦。同时也感谢西北民族大学数学系的王文婷老师对脆弱性分析的指导。

感谢同窗的所有同学，你们的陪伴为我留下了深刻而又美好的回忆。感谢北京林业大学 402 分子生态实验室的同门，感谢祁敏师姐、刘可可以及已经毕业的许阳师兄、苏蔚师姐、李月娟师姐在野外样品采集时的辛苦付出；感谢杨霖、罗艳君在我论文撰写时帮我检查格式，提出建议；感谢秦伟、原明星在生活上对我的帮助。这里要尤其感谢祁敏师姐，一步步教我分子实验的操作步骤、数据整理以及各种繁琐的分析方法运用，在毕业论文成文阶段又一遍遍的帮我查漏补缺，种种的一切极富耐心而又不求回报，真的十分感谢！感谢辰山植物园植物系统与进化课题组的同学们，感谢宁馨师姐在实验工作上的帮助，感谢袁泉、郭恺琦师姐，跟我一起讨论物种分布模型并尝试学习使用新方法、新软件，感谢孙锡青师姐、李玉师妹、逯子佳师妹，那段跟你们一起在实验室剥种子种种子的时光辛苦且难忘。还要感谢我的舍友：田娜、胡静、王丽霞、信晓瑜、李静，感谢大家在生活上的帮助，让我在紧张的学习之余感受到 2004 宿舍家一般的温馨。

最后，我要感谢我的父母。父母之爱子，则为之计深远。感谢爸爸妈妈，你们是我坚强的后盾，不断指引我前进的道路，养育之恩无以为报，愿来日陪伴走过时光漫漫。还有杨智博，7 年陪伴，一路走来殊为不易，感谢坚持，感谢理解，感谢包容。

所谓过往，皆为序章。生命之河不停留，踔厉奋发向未来。希望疫情早日结束；希望身边的爱人、亲人、朋友健康平安；希望我们都有一个光明的前途与未来。北林再见，山水有相逢。