



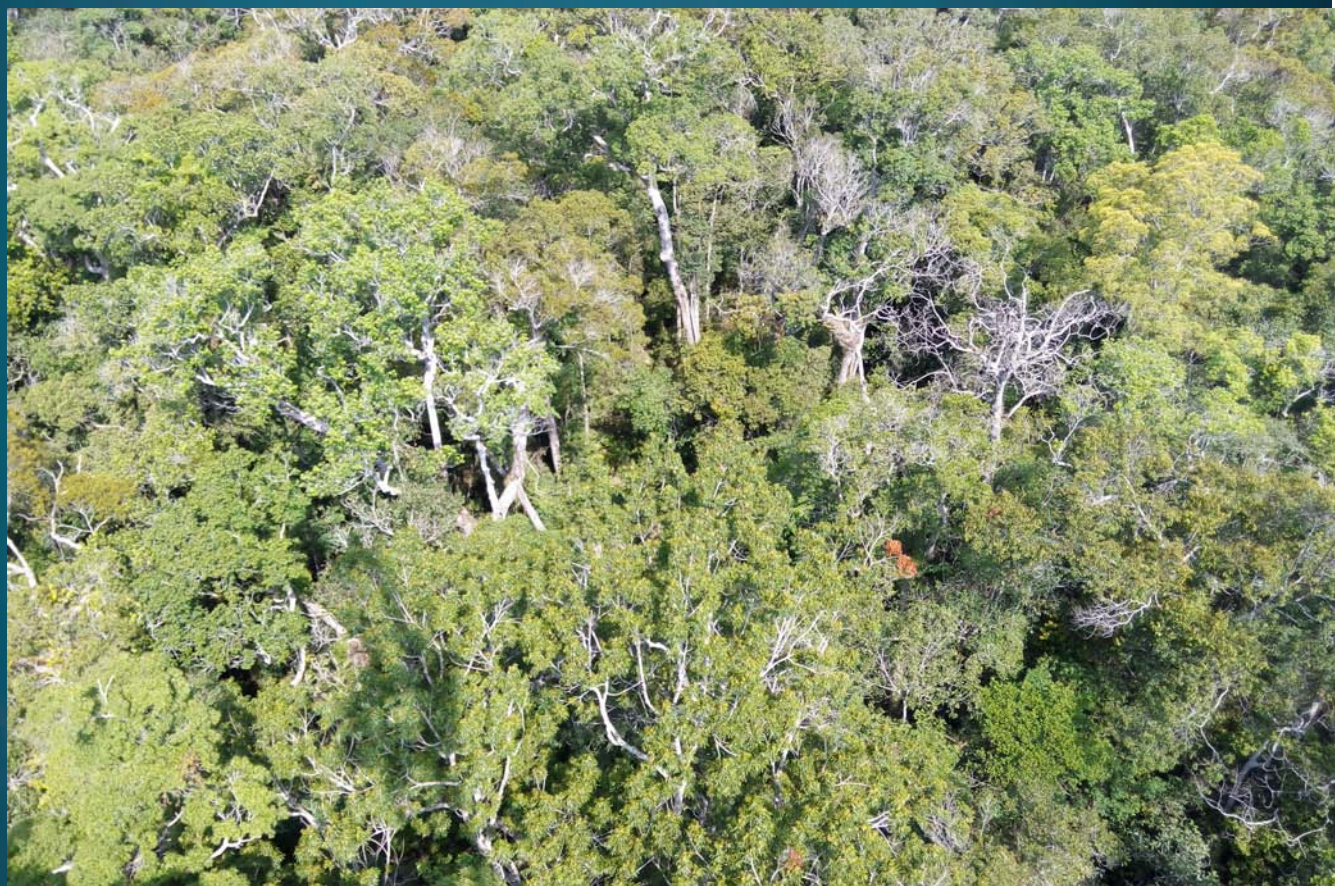
ISSN 1005-0094
CODEN SHDUEM

BIODIVERSITY SCIENCE

生物多样性

第24卷 第6期
2016年6月

Vol.24 No.6
June 2016



主 办

中国科学院生物多样性委员会

中国植物学会

中国科学院植物研究所

中国科学院动物研究所

中国科学院微生物研究所

Biodiversity Committee, CAS

Botanical Society of China

Institute of Botany, CAS

Institute of Zoology, CAS

Institute of Microbiology, CAS

<http://www.biodiversity-science.net>

编辑委员会 Editorial Board

主 编 Editor-in-Chief

马克平 Keping Ma Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences (CAS)

副 主 编 Deputy Editors-in-Chief

傅声雷 Shenglei Fu Henan University
郭良栋 Liangdong Guo Institute of Microbiology, CAS
蒋志刚 Zhigang Jiang Institute of Zoology, CAS

孔宏智 Hongzhi Kong Institute of Botany, CAS
李 博 Bo Li Fudan University
薛达元 Dayuan Xue Minzu University of China

特邀顾问 Advisory Board

陈宜瑜 Yiyu Chen National Natural Science Foundation of China
方精云 Jingyun Fang Institute of Botany, CAS; Peking University
韩兴国 Xingguo Han Institute of Botany, CAS
洪德元 Deyuan Hong Institute of Botany, CAS
刘 旭 Xu Liu Chinese Academy of Agricultural Sciences (CAAS)

马建章 Jianzhang Ma Northeast Forestry University
魏江春 Jiangchun Wei Institute of Microbiology, CAS
吴常信 Changxin Wu China Agricultural University
张亚平 Yaping Zhang Kunming Institute of Zoology, CAS
郑光美 Guangmei Zheng Beijing Normal University
朱有勇 Youyong Zhu Yunnan Agricultural University
庄文颖 Wenying Zhuang Institute of Microbiology, CAS

编 委 Members

白永飞 Yongfei Bai Institute of Botany, CAS
卜文俊 Wenjun Bu Nankai University
曹坤芳 Kunfang Cao Guangxi University
陈圣宾 Shengbin Chen Nanjing Institute of Environmental Sciences, Ministry of Environmental Protection
陈双林 Shuanglin Chen Nanjing Normal University
陈小勇 Xiaoyong Chen East China Normal University
陈小勇 Xiaoyong Chen Kunming Institute of Zoology, CAS
陈又生 Yousheng Chen Institute of Botany, CAS
邓建明 Jianming Deng Lanzhou University
丁建清 Jianqing Ding Wuhan Botanical Garden, CAS
丁 平 Ping Ding Zhejiang University
东秀珠 Xiuzhu Dong Institute of Microbiology, CAS
冯玉龙 Yulong Feng Shenyang Agricultural University
傅金钟 Jinzhong Fu University of Guelph, Canada
高连明 Lianming Gao Kunming Institute of Botany, CAS
高天翔 Tianxiang Gao Zhejiang Ocean University
戈 峰 Feng Ge Institute of Zoology, CAS
葛 颂 Song Ge Institute of Botany, CAS
葛学军 Xuejun Ge South China Botanical Garden, CAS
郭亚龙 Yalong Guo Institute of Botany, CAS
郝占庆 Zhanqing Hao Institute of Applied Ecology, CAS
何舜平 Shunping He Institute of Hydrobiology, CAS
贺纪正 Jizheng He Research Center for Eco-Environmental Sciences, CAS
贺金生 Jinsheng He Peking University
胡征宇 Zhengyu Hu Institute of Hydrobiology, CAS
黄双全 Shuangquan Huang Central China Normal University
黄晓磊 Xiaolei Huang Fujian Agriculture and Forestry University
纪力强 Liqiang Ji Institute of Zoology, CAS
江建平 Jianping Jiang Chengdu Institute of Biology, CAS
蒋 林 Lin Jiang Georgia Institute of Technology, USA
蒋学龙 Xuelong Jiang Kunming Institute of Zoology, CAS
李俊生 Junsheng Li Chinese Research Academy of Environmental Sciences
李 明 Ming Li Institute of Zoology, CAS
李新正 Xinzheng Li Institute of Oceanology, CAS
李义明 Yiming Li Institute of Zoology, CAS
李振宇 Zhenyu Li Institute of Botany, CAS
刘杏忠 Xingzhong Liu Institute of Microbiology, CAS
龙春林 Chunlin Long Minzu University of China
卢宝荣 Baorong Lu Fudan University
马克明 Keming Ma Research Center for Eco-Environmental Sciences, CAS
马月辉 Yuehui Ma Institute of Animal Sciences, CAAS
米湘成 Xiangcheng Mi Institute of Botany, CAS

强 胜 Sheng Qiang Nanjing Agricultural University
邱英雄 Yingxiong Qiu Zhejiang University
曲鲁江 Lujiang Qu China Agricultural University
邵广昭 Guangzhao Shao Biodiversity Research Center, Academia Sinica
沈泽昊 Zehao Shen Peking University
束文圣 Wensheng Shu Sun Yat-sen University
孙 军 Jun Sun Tianjin University of Science and Technology
谭敦炎 Dunyan Tan Xinjiang Agricultural University
唐志尧 Zhiyao Tang Peking University
万方浩 Fanghao Wan Institute of Plant Protection, CAAS
汪小全 Xiao-Quan Wang Institute of Botany, CAS
王国宏 Guohong Wang Institute of Botany, CAS
王洪铸 Hongzhu Wang Institute of Hydrobiology, CAS
王 岭 Ling Wang Northeast Normal University
王 艇 Ting Wang South China Agricultural University
王 文 Wen Wang Kunming Institute of Zoology, CAS
王希华 Xihua Wang East China Normal University
王绪高 Xugao Wang Institute of Applied Ecology, CAS
王 勇 Yong Wang Alabama A & M University, USA
王志恒 Zhiheng Wang Peking University
梶光一 Koichi Kaji Tokyo University of Agriculture and Technology, Japan
邬建国 Jianguo Wu Arizona State University, USA
吴东辉 Donghui Wu Northeast Institute of Geography and Agroecology, CAS
吴纪华 Jihua Wu Fudan University
徐奎栋 Kuidong Xu Institute of Oceanology, CAS
严岳鸿 Yuehong Yan Shanghai Chenshan Plant Science Research Center, CAS
杨庆文 Qingwen Yang Institute of Crop Sciences, CAAS
杨祝良 Zhuliang Yang Kunming Institute of Botany, CAS
于飞海 Feihai Yu Beijing Forestry University
于晓东 Xiaodong Yu Institute of Zoology, CAS
袁耀武 Yaowu Yuan University of Connecticut, USA
臧润国 Runguo Zang Chinese Academy of Forestry
张大勇 Dayong Zhang Beijing Normal University
张德兴 Dexing Zhang Institute of Zoology, CAS
张全国 Quanguo Zhang Beijing Normal University
张元明 Yuanming Zhang Xinjiang Institute of Ecology and Geography, CAS
周开亚 Kaiya Zhou Nanjing Normal University
周世良 Shiliang Zhou Institute of Botany, CAS
朱瑞良 Ruiliang Zhu East China Normal University
邹晓明 Xiaoming Zou University of Puerto Rico, USA

编 辑 黄祥忠 Xiangzhong Huang 时意专 Yizhuan Shi 闫文杰 Wenjie Yan (本期值班编辑) 周玉荣 Yurong Zhou

生物多样性

SHENGWU DUOYANGXING

第24卷 第6期 2016年6月

目次

编者按

- 615 世界自然保护大会与世界自然保护联盟
马克平

研究报告

植物多样性

- 617 物种多度和径级尺度对于评价群落系统发育结构的影响:以尖峰岭热带山地雨林为例
许格希 史作民 唐敬超 许涵 杨怀
刘世荣 李意德 林明献
- 629 天童常绿阔叶林中常绿与落叶物种的物种多度分布格局
方晓峰 杨庆松 刘何铭 马遵平 董舒
曹烨 袁铭皎 费希旻 孙小颖 王希华
- 639 宝天曼国家级自然保护区落叶阔叶林密度制约效应对树木存活的影响
刘晓静 任思远 李鹿鑫 叶永忠 袁志良
王婷
- 649 毛竹扩张对次生常绿阔叶林物种组成、结构与多样性的影响
欧阳明 杨清培 陈昕 杨光耀 施建敏
方向民
- 658 稀有种和常见种对植物群落物种丰富度格局的相对贡献
王世雄 赵亮 李娜 郭华 王孝安 段仁燕
- 665 雌雄异熟植物露蕊乌头开花时间对雌雄功能期及表型性别的影响
李琳 路宁娜 樊宝丽 赵志刚

综述

- 672 淡水鱼类入侵种的分布、入侵途径、机制与后果
郦珊 陈家宽 王小明
- 686 生态系统与生物多样性经济学(TEEB)研究进展
杜乐山 李俊生 刘高慧 张凤春 徐靖
胡理乐

研究简报

- 694 青海湖地区狗獾分类地位和狗獾属进化历史探讨
罗晓 李峰 陈静 蒋志刚

方法

- 701 生物多样性野外调查地理信息管理、路线精细设计和精确导航方法
陈彬

生物编目

- 709 利用红外相机调查青海三江源国家级自然保护区中铁一军功分区兽类资源
李佳 刘芳 张宇 李广良 李迪强
- 714 中国蔷薇科、荨麻科和壳斗科植物新组合
童毅华 夏念和
- 719 中国唇形科植物的一些新组合和新异名
向春雷 胡国雄 彭华
- 723 中国莎草科新组合与新名称
张树仁 毕海燕
- 725 浅议中国高等植物多样性在世界上的排名
李春香 苗馨元

保护论坛

- 728 三个“哪些”:植物园的使命
洪德元
- 729 为什么自然保护区的生态移民要回迁:以广西十万大山保护区为例
谭伟福 安辉 谭夏妮

书评

- 733 《中国植物区系与植被地理》书评
宋永昌

封面: 海南岛热带山地雨林是我国生物多样性丰富的森林植被类型之一。许格希等(见本期第617-628页)运用尖峰岭森林生物多样性动态监测样地清查数据,探讨了物种多度和径级尺度对于评价群落木本植物系统发育关系的影响。封面图示尖峰岭热带山地雨林典型林相。(摄影者:许格希)

BIODIVERSITY SCIENCE

Vol. 24 No. 6 June 2016

CONTENTS

Editorial

- 615 **World Conservation Congress and International Union for the Conservation of Nature**

Keping Ma

Original Papers

Plant Diversity

- 617 **Effects of species abundance and size classes on assessing community phylogenetic structure: a case study in Jianfengling tropical montane rainforest**

Gexi Xu, Zuomin Shi, Jingchao Tang, Han Xu, Huai Yang, Shirong Liu, Yide Li and Mingxian Lin

- 629 **Distribution of species abundance of evergreen and deciduous woody plants in the evergreen broad-leaved forests at Tiantong, Zhejiang**

Xiaofeng Fang, Qingsong Yang, Heming Liu, Zunping Ma, Shu Dong, Ye Cao, Mingjiao Yuan, Xiyang Fei, Xiaoying Sun and Xihua Wang

- 639 **Detecting density dependence on tree survival in a deciduous broad-leaved forest in Baotianman National Nature Reserve**

Xiaojing Liu, Siyuan Ren, Luxin Li, Yongzhong Ye, Zhiliang Yuan and Ting Wang

- 649 **Effects of the expansion of *Phyllostachys edulis* on species composition, structure and diversity of the secondary evergreen broad-leaved forests**

Ming Ouyang, Qingpei Yang, Xin Chen, Guangyao Yang, Jianmin Shi and Xiangmin Fang

- 658 **The relative contributions of rare and common species to the patterns of species richness in plant communities**

Shixiong Wang, Liang Zhao, Na Li, Hua Guo, Xiaolan Wang and Renyan Duan

- 665 **Effect of flowering time on floral sexual durations and phenotypic gender in dichogamous *Aconitum gymnandrum***

Lin Li, Ningna Lu, Baoli Fan and Zhigang Zhao

Reviews

- 672 **Global distribution, entry routes, mechanisms and consequences of invasive freshwater fish**

Shan Li, Jiakuan Chen and Xiaoming Wang

- 686 **Progress in the researches on the Economics of Ecosystems and Biodiversity (TEEB)**

Leshan Du, Junsheng Li, Gaohui Liu, Fengchun Zhang, Jing Xu and Lile Hu

Research Bulletin

- 694 **The taxonomic status of badgers in the Qinghai Lake area and evolutionary history of *Meles***

Xiao Luo, Feng Li, Jing Chen and Zhigang Jiang

Methodology

- 701 **Geographic data management, refined route design and precise navigation in biodiversity field surveys**

Bin Chen

Bioinventories

- 709 **Using camera traps to survey mammals in Zhongtie-Jungong Area of Sanjiangyuan National Nature Reserve, Qinghai Province**

Jia Li, Fang Liu, Yu Zhang, Guangliang Li and Diqiang Li

- 714 **New combinations of Rosaceae, Urticaceae and Fagaceae from China**

Yihua Tong and Nianhe Xia

- 719 **New combinations and new synonyms in Lamiaceae from China**

Chunlei Xiang, Guoxiong Hu and Hua Peng

- 723 **A new combination and a replacement name of Cyperaceae from China**

Shuren Zhang and Haiyan Bi

- 725 **Notes on the rank of China in the world in terms of higher plant diversity**

Chunxiang Li and Xinyuan Miao

Forum

- 728 **Three “What”: mission of a botanic garden**

Deyuan Hong

- 729 **Why ecological migrants move back to nature reserves: a case study in Shiwandashan National Nature Reserve, Guangxi**

Weifu Tan, Hui An and Xiani Tan

Cover Illustration: The tropical montane rainforest in Hainan Island is one of the vegetation types with abundant biodiversity in China. Xu et al (see pages 617–628 of this issue) studied the effects of species abundance and size classes on assessing community phylogenetic relatedness of woody plants using inventory data from Jianfengling Forest Dynamics Plot. The cover picture represents the typical forest form of a Jianfengling tropical montane rainforest. (Photographed by Gexi Xu)

• 编者按 •

世界自然保护大会与世界自然保护联盟

马克平*

(中国科学院植物研究所植被与环境变化国家重点实验室, 北京 100093)

World Conservation Congress and International Union for the Conservation of Nature

Keping Ma*

State Key Laboratory of Vegetation and Environmental Change, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093

第六届世界自然保护大会将于2016年9月1–10日在美国夏威夷召开, 主题是“处于十字路口的地球: 决定可持续的未来之路”。大会包括两个部分: (1)自然保护论坛; (2)世界自然保护联盟(IUCN)会员大会和相关活动。自然保护论坛主要包括7种类型的活动, 即高级别论坛(high level session)、研讨会(workshop)、圆桌讨论(knowledge café)、壁报(poster)、培训班(conservation campus)、专题馆(pavilion)和社交活动(social event)。目前已经确定的活动达1,298个(<https://portals.iucn.org/congress/sessions>)。此外, 还有大型展览馆提供各种展位。内容非常丰富, 绝对是自然保护领域难得一遇的盛会。高级别论坛几乎场场精彩, 其他活动则根据自己的兴趣做出选择。另外一部分是IUCN团体会员的活动, 决定未来4年(2017–2020)联盟的走向和核心管理机构。主要内容有: (1)审议通过联盟总干事工作报告和6个委员会主席的工作报告; (2)对提案表决, 超过半数会员赞成的提案变成大会决议(resolution)或建议(recommendation); (3)审议通过新时期工作方案(programme of work); (4)区域会员委员会会议, 主要是听取候选人的竞选演讲, 讨论区域重点工作; (5)选举新一届的理事会(包括理事和理事长)以及6个专业委员会的主席。

IUCN于1948年在法国枫丹白露(Fontainebleau)成立, 为全球规模最大、历史最长、唯一在联合国大会具有常任观察员席位的自然保护组织。目前有1,283个团体会员, 其中国家和政府机构会员217个; 专门委员会会员16,151人; 会员来自161个国家; 秘

书处超过1,000人(www.iucn.org/)。四年一次的全体会员大会是联盟的最高管理机构, 大会期间的管理由理事会领导。理事会指导秘书处、专门委员会和团体会员的工作。IUCN的愿景是“一个珍视和保护自然的公平世界”(a just world that values and conserves nature), 其使命是“发动社会各界共同保护自然的完整性和多样性, 并使人们公平且可持续地利用自然”(www.iucn.org/)。物种受威胁程度评估标准、现状报告、红色名录, 生态系统红色名录, 自然保护地分类和管理指南, 自然保护地绿色名录, 世界自然保护地数据库等是IUCN的标志性成果。

IUCN是自然保护领域思想和行动的引领者, 由其为主起草的《世界自然保护纲要》(World Conservation Strategy)于1980年在35个国家同时发布, 第一次提出“可持续发展”的概念; 此后, 又陆续发布两个重要文件: 《保护地球》(Caring for the Earth, 1991)和《全球生物多样性战略》(Global Biodiversity Strategy, 1992)。这3个文件被认为是对当代自然保护理念、战略和行动影响最大的文件(<https://en.wikipedia.org/wiki/>)。IUCN还是自然保护国际规则的重要推动者和起草者, 如大家熟知的《生物多样性公约》(Convention on Biological Diversity, CBD)、《濒危野生动植物物种国际贸易公约》(the Convention on International Trade in Endangered Species of Wild Fauna and Flora, CITES)、《世界遗产公约》(the World Heritage Convention)、《湿地公约》(the Ramsar Convention on Wetlands)等。IUCN通过世界自然保护大会的决议和建议以

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: kpma@ibcas.ac.cn

及四年期工作方案和重点方向(theme)指导自己和全球自然保护领域的工作。

IUCN是全球自然保护领域的领导者,其作用至关重要。本人在2007–2012年间任IUCN理事会成员,去年8月开始为期4年的亚洲区域会员委员会主席的任职,应该说对IUCN有一定的了解。现将几点认识发表于此,就教于同行。

1 重提案轻落实

现在正值世界自然保护大会前夕,会员们可以在线对提案发表评论并投票。但IUCN重视提案的审议和投票过程,而对于大会决议的执行重视不够。提案者往往满足于提案被大会通过变成决议,很少有人继续努力落实提案的内容,并把提案—决议—实践很好地结合起来。理论上说,形成的决议由秘书处组织实施,但由于提案太多,大部分提案变成决议或建议后处于无人负责的状态。只有少数提案真正在大会之后的联盟行动中得到落实。决议相关的进展也缺乏系统全面的总结,从IUCN官网很容易发现这个问题。

2 重眼前轻长远

IUCN与某些会员如世界自然基金会(WWF)和大自然保护协会(TNC)等相比,财务状况一直不理想。秘书处主要精力花在争取项目上,但没有花费充分的精力致力于可能给联盟带来长远利益的战略性工作上。IUCN近年来没有较大影响力的成果产出就与此相关。而且,所执行的项目与相关的自然保护组织趋同。标志性工作缺乏,其影响力明显减弱。建议加强有特色的工作,强调基于自然的解决方案和基于科学的保护行动等理念。以专门委员会为主推动的基于科学基础的保护工具为IUCN赢得了很大荣誉和影响力,应大力发展。在引领全球自然保护思想和行动规则方面还应该开展更多的战略研究,并处理好近期目标和长远影响的关系。

3 重行动轻指导

联盟的3个组成部分中,秘书处由全时工作人员组成,是联盟工作的主力;专门委员会在主席的领导下工作进展也不错;团体会员的作用则发挥得不够理想。理论上说,团体会员是联盟的核心部分,因为联盟的理事会、四年期工作方案以及大会决议和建议都是由团体会员投票决定的。然而,大会结

束之后,基本上看不到会员对联盟发展的作用。团体会员的作用被严重忽视了。事实上,大多数会员在两次大会期间一直在大会决议和工作方案的指导下为自然保护努力工作,但没有及时充分地反映到联盟的工作进展中。主要原因是大多数成员习惯性地认为只有秘书处和专门委员会牵头完成的工作才隶属于IUCN,而团体会员按照联盟确定的方向自行完成的工作不好纳入IUCN的框架。联盟对全球自然保护工作不仅负有自己努力工作的责任,还有对联盟内所有成员和联盟外的相关工作予以指导的责任。后者应该得到足够的重视,并采取积极有效的措施予以推动。

4 重自身发展轻沟通合作

IUCN是最复杂的自然保护体系,三个主要组成部分之间的合作需要大大加强。首先,组成部分之间的沟通不理想,工作上经常出现不能及时互通信息的情况;其次,团体会员和专门委员会会员经常感到参与秘书处组织的项目的机会和程度不够;秘书处内部总部与区域以及国家办公室之间工作不协调的事情时有发生。有鉴于此,2011年联盟理事会第76次会议和2012年世界自然保护大会通过了关于“联盟是同一个项目”(IUCN's One Programme)的决议(第19号决议),号召IUCN的政府会员和非政府会员、理事会、国家和区域会员委员会、专门委员会成员和秘书处携手并肩,共同制订和执行工作方案。经过各个方面的共同努力,情况有所改善,但对比决议的要求仍有明显差距。

5 重运营模式沿用轻运营模式改革

目前IUCN的运营模式存在诸多弊端,如内部资源竞争、经费分配不合理、缺乏激励机制、几无专门的经费筹集团队等问题。联盟的财务状况一直不佳,与运营模式不合理有直接关系。三个主要组成部分都在为IUCN的发展而努力,但经费基本上都花在秘书处日常运行上,专门委员会和团体会员的工作经费都要靠自己筹集。秘书处内部,总部、区域办公室和国家办公室之间的关系也不协调,亟待改进。健康而富于活力的运营模式是联盟存在与发展的保证。IUCN运营模式改革势在必行。

致谢:感谢IUCN秘书处朱春全和Admund Farrow博士的建议。

• 研究报告 •

物种多度和径级尺度对于评价群落系统发育结构的影响：以尖峰岭热带山地雨林为例

许格希¹ 史作民^{1,2*} 唐敬超¹ 许 涵³
杨 怀⁴ 刘世荣¹ 李意德³ 林明献⁴

1 (中国林业科学研究院森林生态环境与保护研究所国家林业局森林生态环境重点实验室, 北京 100091)

2 (南京林业大学南方森林可持续经营创新中心, 南京 210037)

3 (中国林业科学研究院热带林业研究所, 广州 510520)

4 (中国林业科学研究院热带林业研究所试验站, 海南乐东 572542)

摘要: 研究不同径级尺度群落系统发育多样性有助于了解不同年龄模式下物种的亲缘关系及其群落系统发育结构; 但是关于物种多度对群落系统发育结构影响的研究较少。以海南尖峰岭热带山地雨林群落为例, 首先在不同径级尺度比较物种多度加权与否分别对4个广泛采用的系统发育指数的影响, 继而利用其中2个经过标准化处理的系统发育多样性指数: 净种间亲缘关系指数(net relatedness index, NRI)和净最近种间亲缘关系指数(nearest taxon index, NTI), 结合群落的生境类型来量度不同局域生境条件下不同径级尺度木本植物系统发育关系。结果发现: (1) 未考虑物种多度加权的系统发育平均成对距离(mean pairwise distance, MPD)指数比考虑物种多度加权的MPD指数显著地高估了群落整体系统发育多样性, 且这种现象在小径级尺度($1\text{ cm} \leq \text{DBH} < 5\text{ cm}$)最为明显。因此, 在森林监测样地中对于中、小径级群落系统发育结构研究中建议考虑物种多度信息。(2) 从群落组成整体系统发育结构来看, 尖峰岭热带山地雨林在几乎所有径级尺度和生境下均倾向于系统发育发散, 且随着径级的递增发散程度趋于明显($\text{NRI} < 0$)。(3) 从群落组成局部系统发育结构来看, 尖峰岭热带山地雨林在中、小径级倾向于系统发育聚集($\text{NTI} > 0$), 而在大径级($\text{DBH} \geq 15\text{ cm}$)则倾向于系统发育发散($\text{NTI} < 0$)。总之, 研究群落系统发育结构时应考虑物种多度的影响以及径级尺度效应。

关键词: 热带山地雨林; 系统发育多样性; 物种多度加权; 径级; 生境异质性; 尖峰岭

Effects of species abundance and size classes on assessing community phylogenetic structure: a case study in Jianfengling tropical montane rainforest

Gexi Xu¹, Zuomin Shi^{1,2*}, Jingchao Tang¹, Han Xu³, Huai Yang⁴, Shirong Liu¹, Yide Li³, Mingxian Lin⁴

1 Key Laboratory on Forest Ecology and Environmental Sciences, State Forestry Administration, Institute of Forest Ecology, Environment and Protection, Chinese Academy of Forestry, Beijing 100091

2 Co-innovation Centre for Sustainable Forestry in Southern China, Nanjing Forestry University, Nanjing 210037

3 Research Institute of Tropical Forestry, Chinese Academy of Forestry, Guangzhou 510520

4 Experimental Station of Research Institute of Tropical Forestry, Chinese Academy of Forestry, Ledong, Hainan 572542

Abstract: Studying community phylogenetic diversity within forest stands of different diameter classes (i.e. size classes) is helpful for understanding relationships among species at different ages while at the same time community phylogenetic structure. However, little research has been focused on the influence of species abundance on phylogenetic structure of community. This study was conducted in the Jianfengling tropical montane rainforest on Hainan Island. First, we assessed the impact of species abundance on four widely used phylogenetic diversity indices at different size classes. Next, two of the indices (i.e. net relatedness index,

收稿日期: 2016-02-25; 接受日期: 2016-06-05

基金项目: 国家自然科学基金(31290223 和 31570240)

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: shizm@caf.ac.cn

NRI and nearest taxon index, NTI) were standardized and used to quantify phylogenetic relatedness of woody plants at different size classes across a series of local habitat types. The results showed that: (1) The unweighted MPD (mean pairwise distance) index significantly overestimated phylogenetic diversity relative to MPD weighted according to species abundance. This overestimation when using unweighted MPD was greatest for small trees and shrubs ($1\text{ cm} \leq \text{DBH} < 5\text{ cm}$). Therefore species abundance information should be taken into consideration in the study of phylogenetic structure of community when most of the trees and shrubs are young and small. (2) The community phylogenetic structure was most likely overdispersed among almost all size classes and habitats of the Jianfengling tropical montane rainforest ($\text{NRI} < 0$). This phylogenetic overdispersion increased as size class increased. (3) The partial community phylogenetic structure tended to be clustered at middle and small size classes ($\text{NTI} > 0$). However, this pattern continued to show overdispersion within communities made up of large trees ($\text{DBH} \geq 15\text{ cm}$) ($\text{NTI} < 0$). In summary, studies assessing the influences of species abundance and size classes on community phylogenetic structure are required.

Key words: tropical montane rainforest; phylogenetic diversity; weighted species abundance; size classes; habitat heterogeneity; Jianfengling

生态学家长期以来对于度量森林群落生物多样性感兴趣, 试图通过分析群落生物多样性格局来探究群落中物种的形成、共存、灭绝以及随时空的变化规律(Kreft & Jetz, 2007; Magallón & Castillo, 2009)。生物多样性包括物种多样性、功能多样性和系统发育多样性, 从根本上是由于群落中物种的形成、发育、扩散和死亡所决定的(Swenson, 2011)。早期生态学家关注生物多样性, 主要是从物种多样性入手进行研究, 并取得很多重要的研究成果(Huston, 1979; Tilman et al, 1997; 贺金生等, 1998; 郭正刚等, 2003)。近十几年, 功能多样性和系统发育多样性研究得到了快速发展, 尤其是运用系统发育手段从进化的角度认识群落组成物种的生物多样性格局, 有效地补充和完善了群落生物多样性的内容, 同时也为解释群落物种组成格局及构建机制提供了新思路(Webb et al, 2006; Donoghue, 2008; Erickson et al, 2014)。

最早的系统发育多样性指数可追溯到约一个世纪以前的种属比(genus-species ratio)指数(Swenson, 2014), 较小的种属比类似于现在的群落组成系统发育发散, 较大的种属比则意味着群落组成系统发育聚集(Kraft et al, 2007)。但是, 种属比最大的一个缺陷是未能够提供系统进化树上任意两个物种具体分化时间的信息。因此, 生态学家试图通过对局域群落乃至全球植物标本进行DNA测序并构建具有进化时间的系统发育树, 分析物种在系统发育树上的位置及其相互关系, 进而从物种演化的角度揭示群落在局域尺度甚至是全球范围的构

建及其演变过程(Yang et al, 2013)。近年来, 随着基因测序成本的下降及测序技术的标准化, 且受益于分子生物学、生物信息学及计算机等学科的发展, 同时依托于广泛分布于各个植被类型的森林长期固定监测大样地(forest dynamic plot, FDP), 群落生态学研究进入了一个快速的发展阶段, 有大量的研究整合群落组成物种系统发育信息(构建物种水平系统发育树)以解释群落构建的生态学和进化过程(Webb & Donoghue, 2005; CBOL Plant Working Group, 2009; Kembel et al, 2010; Letcher et al, 2015), 甚至形成了新的学科——系统发育群落生态学(phylogenetic community ecology) (Webb et al, 2002)。在这个时期, 生态学家和进化生物学家提出许多关于定量描述群落系统发育多样性的指标, 例如基于系统发育树枝长距离矩阵的平均成对系统发育距离(mean pairwise distance, MPD)和平均最近种间系统发育距离(mean nearest taxon distance, MNTD)指数, 以及标准化用于衡量观测到的系统发育多样性与零模型随机生成的预期值之间差异程度的净种间亲缘关系指数(net relatedness index, NRI)和净最近种间亲缘关系指数(nearest taxon index, NTI) (Webb, 2000), 并且进一步利用这些指数度量群落不同径级尺度的系统发育结构(Swenson et al, 2007; Yang et al, 2013)。

热带雨林生态系统在全球生物多样性保护和生态服务功能中起着非常重要的作用(马克平, 2013), 但由于其生物多样性极其丰富、生态系统结构和功能尤为复杂, 这给生态学家的研究带来巨大

挑战。自从第一个50 ha固定监测样地(Barro Colorado Island Forest Dynamics Plot)在巴拿马热带雨林建立以后(1982年完成第一次清查), 生态学家利用系统详细的物种分类和空间分布信息从多尺度研究热带雨林群落组成、结构及其与环境之间的相互作用, 取得了丰硕的成果(Hubbell, 2001)。同时, 随着时间的推移, 长期积累的大样地监测数据为研究热带雨林动态演替及其对气候变化的响应研究提供了有效途径(Anderson-Teixeira et al, 2014)。因此, 生态学家陆续在全球热带和温带主要植被类型中建立了森林固定监测样地(简称“大样地”), 并形成全球性的森林观测研究网络(The Center for Tropical Forest Science and Forest Global Earth Observatory, CTFs-ForestGEO)。

海南岛热带雨林是我国生物多样性丰富的植被类型之一(李意德等, 2012), 但目前关于该地区植物群落系统发育生态学的研究才刚开始, 对群落系统发育结构和空间动态更是缺乏足够的认识。考虑到局域生境异质性(或环境过滤)和近缘种对群落系统发育结构的影响, 本文利用海南尖峰岭热带山地雨林局域生境差异较大的3个1 ha监测样地的物种清查数据, 比较了物种多度和径级尺度对4个广泛采用的系统发育多样性指数(MPD和MNTD, NRI和NTI)的影响; 进而利用其中两个标准化指数(NRI和NTI), 并结合群落局域生境类型分析不同生境条件下不同径级群落的系统发育结构。

1 研究区概况

海南尖峰岭热带雨林位于尖峰岭林区(18°20′–18°57′ N, 108°41′–109°12′ E), 现存的热带原始林主要分布于热带常绿季雨林和热带山地雨林中, 总面积为16,627 ha, 是我国现有面积较大、保存较为完整的热带原始森林之一(蒋有绪和卢俊培, 1991; 曾庆波等, 1997; 李意德等, 2002)。受低纬度热带季风气候影响, 尖峰岭林区干湿季节明显, 旱季为11月至翌年4月, 雨季为5–10月。

尖峰岭60 ha森林生物多样性动态监测样地位于海南乐东尖峰岭热带山地雨林林区的五分区原始林内。样地东西长1,000 m, 南北宽600 m, 于2009–2012年按照美国史密森热带研究所(Smithsonian Tropical Research Institute)热带森林研究中心(CTFS-ForestGEO)的标准建立(Condit,

1998)。根据大样地外4 km处的自动气象站(海拔820 m) 2010–2012年的观测数据, 统计得到尖峰岭热带山地雨林年平均降雨量介于1,305–3,686 mm, 年均温为19.8℃, 最冷和最热月均温分别为10.8℃和27.5℃。由于海拔和气候条件的作用, 尖峰岭热带山地雨林土壤类型主要为砖黄壤和山地淋溶表潜黄壤(李意德等, 2012)。

2 数据分析方法

2.1 系统发育树的构建

在尖峰岭热带山地雨林大样地西南–东北对角线上选择具有明显生境异质性的3个1 ha子样地, 将其中所有胸径DBH≥1 cm的本本植物的物种名录信息输入到PhyloMatic平台(<http://phylodiversity.net/phyloMatic/>) (Webb & Donoghue, 2005), 生成基于APG III分类系统具有进化枝长的系统发育树框架(phyloMatic tree, version: zanne2014) (Bremer et al, 2009; Zanne et al, 2014), 该系统发育树枝长估算基于Congruification算法(Eastman et al, 2013)。利用Phylocom软件(version 4.2)中的BLADJ模块将这些进化枝长添加到进化树上(Webb et al, 2008), 生成具有进化枝长的等距系统发育树(ultrametric tree) (Kress et al, 2009)。利用R语言ape包里multi2di函数对系统发育树多分枝(polytomy)进行随机分解(Paradis et al, 2004), 最终形成二分枝结构的系统发育树。

2.2 系统发育多样性指数选择

(1)平均成对系统发育距离(MPD)指群落系统发育树上所有物种两两之间的系统发育距离之和的平均值。该指数能够捕获群落物种组成的整体系统发育差异性。计算方法如下:

$$MPD = \frac{\sum_i \sum_j \delta_{i,j}}{n}, \text{ 物种 } i \neq \text{ 物种 } j \quad (1)$$

其中 n 为群落物种数量, 物种间的系统发育距离枝长构成系统发育距离矩阵 δ , $\delta_{i,j}$ 则是物种 i 和物种 j 的系统发育距离。考虑到群落中物种丰富度往往差异显著, 所以将物种多度加权引入到MPD中使得该指数具有物种丰富度(abundance weighted MPD, 简称为AW-MPD)的系统发育分布信息。计算方法如下(Anderson et al, 2004):

$$AW-MPD = \frac{\sum_i \sum_j \delta_{i,j} f_i f_j}{\sum_i \sum_j f_i f_j}, \text{ 物种 } i \neq \text{ 物种 } j \quad (2)$$

其中 f_i 和 f_j 分别为物种 i 和物种 j 在群落中的相对多度。

(2)平均最近种间系统发育距离(MNTD)是指群落系统发育树上亲缘关系最近的物种两两之间系统发育距离之和的平均值(Webb, 2000), 计算方法如下:

$$MNTD = \frac{\sum_i^n \min \delta_{i,j}}{n}, \text{ 物种 } i \neq \text{ 物种 } j \quad (3)$$

其中 n 为群落组成物种数量, $\min \delta_{i,j}$ 则是物种 i 和群落其他所有物种最小的系统发育距离。同理将物种多度加权引入到MNTD中(abundance weighted MNTD, 简称为AW-MNTD)。其计算方法如下:

$$AW-MNTD = \frac{\sum_i^n \min \delta_{i,j} f_i}{n}, \text{ 物种 } i \neq \text{ 物种 } j \quad (4)$$

其中 f_i 表示物种 i 在群落中的多度。

(3)净种间亲缘关系指数(NRI)是指群落内实际得到的所有物种平均成对系统发育距离(MPD_{obs})相对于零模型(null model)随机值(MPD_{null})的标准化效应值(standardized effect size) (Webb et al, 2002)。其计算公式如下:

$$NRI = -1 \times \frac{MPD_{obs} - mean(MPD_{null})}{sd(MPD_{null})} \quad (5)$$

其中, $mean(MPD_{null})$ 是系统发育树上物种随机分配(taxa shuffle)运行999次进行1,000次迭代产生的每个群落999个随机MPD值的平均值, $sd(MPD_{null})$ 则是这些随机值的标准差。

同样地, 将群落物种多度加权引入到NRI的计算(abundance weighted NRI, 简称为AW-NRI)当中, 也就是将MPD指数变换成AW-MPD指数。计算公式如下:

$$AW-NRI = -1 \times \frac{AW-MPD_{obs} - mean(AW-MPD_{null})}{sd(AW-MPD_{null})} \quad (6)$$

(4)净最近种间亲缘关系指数(NTI)是指群落内亲缘关系最近的物种之间的平均系统发育距离(MNTD_{obs})与零模型随机生成值(MNTD_{null})的标准化效应值(Webb et al, 2002), 其计算方法分别如下:

$$NTI = -1 \times \frac{MNTD_{obs} - mean(MNTD_{null})}{sd(MNTD_{null})} \quad (7)$$

其中 $mean(MNTD_{null})$ 是随机产生的999个MNTD_{null}值的平均值, $sd(MNTD_{null})$ 是这些随机值的标准差。引入物种多度加权后(abundance weighted NTI, 简称为AW-NTI)计算方法如下:

$$AW-NTI = -1 \times \frac{AW-MNTD_{obs} - mean(AW-MNTD_{null})}{sd(AW-MNTD_{null})} \quad (8)$$

2.3 数据统计分析

尖峰岭热带山地雨林3块1 ha样地本底数据来源于尖峰岭大样地第一次清查数据。将具有局域生境异质性的样地划分为75个20 m×20 m的样方群落, 样方数量也达到统计学上的要求, 能够从整体上表征尖峰岭热带山地雨林群落构建格局。3块样地共有胸径DBH≥1 cm的存活乔灌木22,561株(不包括藤本、枯立木和倒木), 分属56科128属236种, 包含大样地中绝大部分木本植物物种, 分别占尖峰岭60 ha大样地胸径DBH≥1 cm乔灌木科属种的90.3%(62科)、82.6%(155属)和81.4%(290种)。样地内优势树种明显, 以大叶蒲葵(*Livistona saribus*)、白颜树(*Girardinia subaequalis*)、厚壳桂(*Cryptocarya chinensis*)、油丹(*Alseodaphne hainanensis*)、四蕊三角瓣花(*Prismatomeris tetrandra*)和海南韶子(*Nephelium topengii*)为最具优势的6个种(许涵等, 2015)。

按照植物的生长发育属性及研究目的, 将尖峰岭热带山地雨林群落划分为4个径级尺度, 粗略代表植物的不同年龄阶段。这4个径级分别为: 小径级(1 cm≤DBH<5 cm), 代表幼龄林; 中径级(5 cm≤DBH<15 cm), 代表中龄林; 大径级(DBH≥15 cm), 代表成熟林; 以及由所有径级组成整体群落水平(DBH≥1 cm)。大径级乔木又称为林冠乔木(Swenson et al, 2007)。根据尖峰岭60 ha大样地所有20 m×20 m样方平均海拔、坡度数据进行排序, 将平均海拔和坡度的中位值视为大样地的平均海拔(E, 934.01 m)和坡度(S, 25.45°), 结合凹凸度(C)信息, 同时参照Yang等(2013)的研究, 界定大样地生境类型。最终将E<934.01 m、S<25.45°的样方界定为低沟生境; 将坡度E<934.01 m、S≥25.45°的样方界定为低坡生境; 将E≥934.01 m、S≥25.45°, 同时C>0的样方划分为高坡生境; 将E≥934.01 m、S≥25.45°、C<0的样方划分为高沟生境; 将E≥934.01 m、S<25.45°、C<0的样方界定为鞍部生境; 将E≥934.01 m、S<25.45°、C>0的样方界定为山脊生境。

首先对进行物种多度加权处理前后的各个系统发育多样性指数在每个径级尺度上进行相关性分析, 接着进行一元线性回归拟合分析物种多度加

权对系统发育多样性指数的影响。利用物种多度加权与否的系统发育多样性指数标准化效应值比较分析不同径级群落的系统发育结构, 同时利用样地地形数据运用方差分析(ANOVA)揭示群落系统发育结构对局域生境异质性的响应模式。

所有的系统发育多样性指数的数据分析基于R语言picante包(Kembel et al, 2010), 其他图形绘制基于R语言基础包(R Core Team, 2015)和ggplot2包(Wickham, 2009)。

3 结果

3.1 不同径级群落分类特征

将样地群落按照不同径级尺度进行划分并统计群落物种组成情况(表1, 植物名录见附录1)。发现尖峰岭热带山地雨林小径级(1 cm≤DBH<5 cm)乔灌木植株个体数量占所研究群落所有乔灌木植株的绝大部分(77.88%), 拥有54科123属226种, 占3 ha样地所有乔灌木科、属、种的96.43%、96.09%和95.76%。中径级(5 cm≤DBH<15 cm)拥有植株数量仅占样地所有乔灌木植株数量的14.64%, 但拥有植物物种191种, 占研究样地所有乔灌木种数的80.93%, 分属54科(占96.43%)、109属(占85.16%), 中径级种属数量虽然显著小于小径级的数量, 但科的数量与小径级相等。大径级(DBH≥15 cm)植株数量仅占群落所有乔灌木植株数量的7.48%, 但仍包含有42科(75%)、82属(64.06%)、146种(61.86%)。可见尖峰岭热带雨林不同径级尺度乔灌木物种丰富度均非常高(表1)。

3.2 物种多度加权对系统发育多样性指数的影响

当不考虑群落间物种数量差异性的影响时, 尖峰岭热带山地雨林群落木本植物平均成对系统发育距离(MPD)随着径级尺度的变化而表现为大径级

> 中径级> 小径级(图1A–C), 而小径级的MPD与整体群落水平的MPD相近(图1D)。对MPD指数多度加权与否进行对比(MPD vs. AW-MPD), 发现未考虑物种多度信息的MPD指数普遍高估了群落整体的系统发育多样性, 这在小径级(相关系数 = 0.473)和整体群落(相关系数 = 0.465)表现得尤为显著(表2)。与此同时, 群落木本植物平均最近系统发育距离(MNTD)在不同径级尺度变化规律也表现出类似MPD的径级格局。不同的是, 各个径级的MNTD值与其经过多度加权后的AW-MNTD的指数值差异不是十分明显(图1E–H), 相关系数均显著大于0.7, 也就是说物种多度对各个径级的MNTD指数的影响较弱(表2)。

当考虑群落间物种数量差异性的影响且剔除这种影响后发现, 木本植物净种间亲缘关系指数(NRI)在不同径级差异不大, 且与考虑物种多度加权后的AW-NRI之间并未出现关于1:1线显著的偏离(图1 I–L)。而未考虑物种多度的净最近种间亲缘关系指数(NTI)比考虑物种多度的AW-NTI在大径级尺度上表现为明显地高估了系统多样性, 且NTI与AW-NTI不存在显著的相关性(图1M, 表2)。其他2个径级尺度和整体群落在考虑物种多度后的AW-NTI与NTI并无显著的差别(图1N–P), AW-NTI与NTI虽然均表现出一定的相关性, 但相关程度明显弱于NRI和AW-NRI的相关性(表2)。

3.3 不同径级尺度系统发育多样性及对生境的响应

从群落组成木本植物整体的系统发育结构(NRI)看, 除了小径级植物在鞍部生境倾向于表现出系统发育聚集(phylogenetic clustering, NRI>0)外, 其他所有径级尺度组成木本植物在所有生境类型上均倾向于表现为系统发育发散(phylogenetic

表1 海南尖峰岭热带山地雨林群落不同径级尺度乔灌木植物科属种分布
Table 1 Distribution of species, genus and families of trees and shrubs in different DBH size classes in Jianfengling tropical montane rainforest community

径级 Size classes	植株数量 Individuals	种数 Species	种百分比 Species percentage (%)	属数 Genus	属百分比 Genus percentage (%)	科数 Families	科百分比 Family percentage (%)
DBH≥15 cm	1,689 (7.48%)	146	61.86	82	64.06	42	75.00
5 cm≤DBH<15 cm	3,302 (14.64%)	191	80.93	109	85.16	54	96.43
1 cm≤DBH<5 cm	17,570 (77.88%)	226	95.76	123	96.09	54	96.43
DBH≥1 cm	22,561	236	100	128	100	56	100

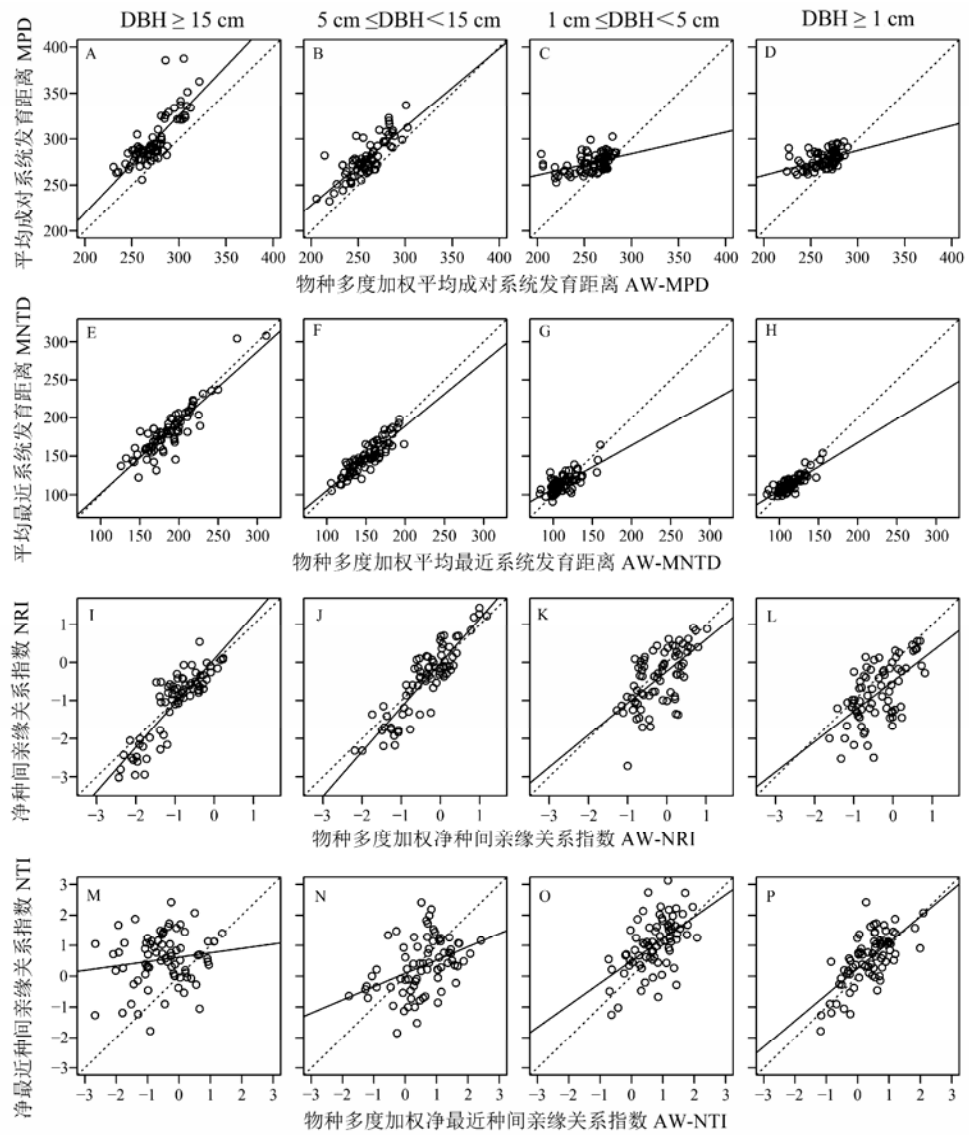


图1 物种多度加权对系统发育多样性指数的影响。虚线表示1:1线，实线是一元线性回归拟合曲线。分布于虚线左侧的散点表示高估了系统发育多样性，分布于虚线右侧的散点表示低估了系统发育多样性。

Fig. 1 Effects of species weighted abundance on phylogenetic diversity indices. The dash lines are 1:1 lines, and the solid lines are simulated lines based on simple linear regression. Scatter points distributed on the left side of the dash lines indicate overestimation of phylogenetic diversity, while those on the right side indicate underestimation of phylogenetic diversity. MPD, Mean pairwise distance; AW-MPD, Abundance weighted MPD; MNTD, Mean nearest taxon distance; AW-MNTD, Abundance weighted MNTD; NRI, Net relatedness index; AW-NRI, Abundance weighted NRI; NTI, Nearest taxon index; AW-NTI, Abundance weighted NTI.

表2 物种多度加权前后系统发育多样性指数Pearson相关性

系统发育多样性指数		径级 Size classes			
Phylogenetic diversity indices		DBH≥15 cm	5 cm≤DBH<15 cm	1 cm≤DBH<5 cm	DBH≥1 cm
MPD vs. AW-MPD		0.797***	0.805***	0.473***	0.465***
MNTD vs. AW-MNTD		0.895***	0.888***	0.725***	0.828***
NRI vs. AW-NRI		0.876***	0.893***	0.621***	0.597***
NTI vs. AW-NTI		0.149	0.406***	0.542***	0.687***

系统发育多样性指数含义见图1。Implications of the phylogenetic diversity indecies are same with Fig. 1. *** $P<0.001$.

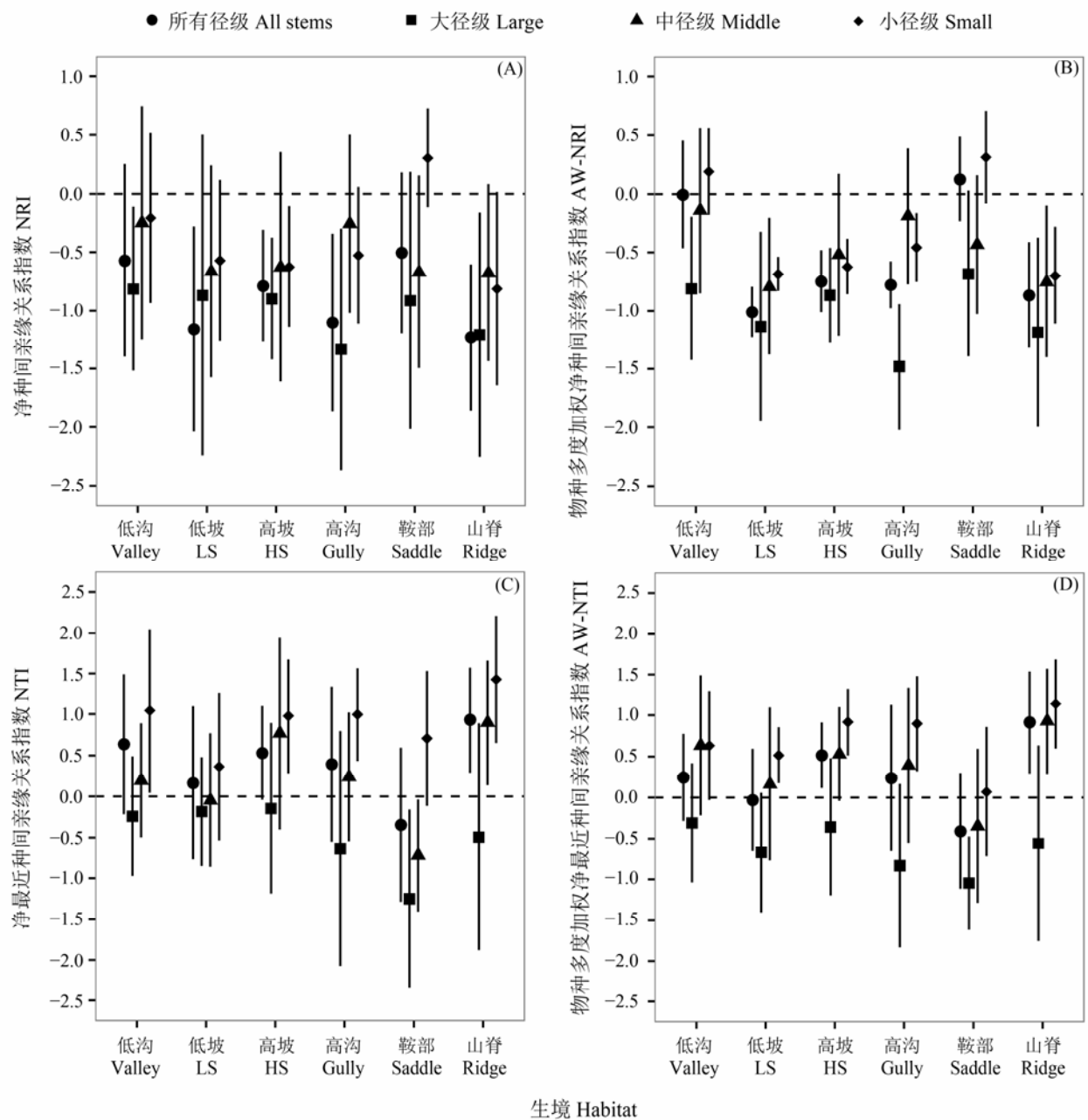


图2 样方(20 m×20 m)群落不同径级尺度木本植物物种多度加权与否的NRI和NTI模式(Mean±SD)及其对生境异质性的响应
Fig. 2 The patterns (Mean±SD) of phylogenetic dispersion (NRI and NTI) with and without species weighted abundance for woody plants at different size classes in six habitat types at the spatial scale of 20 m×20 m. LS, Low slope; HS, High slope. Size classes: Small, 1 cm≤DBH<5 cm; Middle, 5 cm≤DBH<15 cm; Large, DBH≥15 cm.

overdispersion, $NRI < 0$) (图2A)。进一步考虑物种多度的影响后(AW-NRI)发现, 小径级木本植物在低沟生境同样较有可能出现系统发育聚集现象(图2B)。综合NRI和AW-NRI来看: 尖峰岭热带山地雨林群落整体结构在样方尺度(20 m×20 m)上倾向于由亲缘关系较远的物种组成, 而且大径级木本植物

的系统发育发散程度在低沟、高沟、鞍部生境显著高于中、小径级植物; 但是大、中径级木本植物整体的系统发育多样性在局域生境中并未表现出显著的差异性, 只有小径级尺度在低沟、鞍部和山脊生境中表现出显著性差异(表3)。

从群落组成局部系统发育结构(NTI)看, 大径

表3 物种多度加权与否的NRI和NTI (mean ± SD)关于径级和生境的Tukey多重比较

Table 3 Tukey multi-comparison for NRI and NTI (mean ± SD) with and without species weighted abundance among different DBH size classes and habitat types.

	生境 Habitat	径级 Size classes			
		DBH ≥ 15 cm	5 cm ≤ DBH < 15 cm	1 cm ≤ DBH < 5 cm	DBH ≥ 1 cm
净种间亲缘关系指数 Net relatedness index (NRI)	低沟 Valley	-0.81 ± 0.70 ^{Ab}	-0.25 ± 1.00 ^{Aa}	-0.21 ± 0.73 ^{ABa}	-0.57 ± 0.82 ^A
	低坡 Low slope	-0.87 ± 1.37 ^{Aa}	-0.66 ± 0.91 ^{Aa}	-0.57 ± 0.69 ^{ABa}	-1.16 ± 0.88 ^A
	高坡 High slope	-0.90 ± 0.52 ^{Aa}	-0.63 ± 0.98 ^{Aa}	-0.62 ± 0.52 ^{ABa}	-0.79 ± 0.48 ^A
	高沟 Gully	-1.33 ± 1.03 ^{Ab}	-0.26 ± 0.76 ^{Ab}	-0.53 ± 0.59 ^{ABa}	-1.10 ± 0.76 ^A
	鞍部 Saddle	-0.91 ± 1.10 ^{Aa}	-0.67 ± 0.91 ^{Aa}	0.30 ± 0.42 ^{Aa}	-0.51 ± 0.69 ^A
	山脊 Ridge	-1.21 ± 1.05 ^{Aa}	-0.68 ± 0.76 ^{Aa}	-0.81 ± 0.83 ^{Ba}	-1.23 ± 0.63 ^A
物种多度加权净种间亲缘关系 指数 Abundance weighted net relat- edness index (AW-NRI)	低沟 Valley	-0.81 ± 0.61 ^{Ab}	-0.14 ± 0.71 ^{Aa}	0.19 ± 0.37 ^{Aa}	-0.01 ± 0.46 ^A
	低坡 Low slope	-1.13 ± 0.81 ^{Aa}	-0.79 ± 0.58 ^{Aa}	-0.68 ± 0.71 ^{Ba}	-1.01 ± 0.22 ^B
	高坡 High slope	-0.87 ± 0.40 ^{Aa}	-0.52 ± 0.69 ^{Aa}	-0.62 ± 0.24 ^{Ba}	-0.75 ± 0.26 ^B
	高沟 Gully	-1.48 ± 0.54 ^{Ab}	-0.19 ± 0.58 ^{Aa}	-0.46 ± 0.29 ^{Ba}	-0.78 ± 0.20 ^B
	鞍部 Saddle	-0.68 ± 0.71 ^{Ab}	-0.43 ± 0.59 ^{Aa}	0.31 ± 0.40 ^{Aa}	-0.13 ± 0.36 ^A
	山脊 Ridge	-1.19 ± 0.81 ^{Aa}	-0.46 ± 0.29 ^{Aa}	-0.87 ± 0.45 ^{Ba}	-0.78 ± 0.20 ^B
净最近种间亲缘关系指数 Nearest taxon index (NTI)	低沟 Valley	-0.24 ± 0.73 ^{Ac}	0.20 ± 0.69 ^{ABbc}	1.04 ± 1.00 ^{Aa}	0.64 ± 0.85 ^{AB}
	低坡 Low slope	-0.18 ± 0.66 ^{Aa}	-0.04 ± 0.82 ^{ABa}	0.36 ± 0.90 ^{Aa}	0.16 ± 0.93 ^{AB}
	高坡 High slope	-0.15 ± 1.04 ^{Ab}	0.77 ± 1.17 ^{Aa}	0.98 ± 0.70 ^{Aa}	0.53 ± 0.57 ^{AB}
	高沟 Gully	-0.64 ± 1.44 ^{Ab}	0.24 ± 0.78 ^{ABa}	1.00 ± 0.57 ^{Aa}	0.39 ± 0.95 ^{AB}
	鞍部 Saddle	-1.25 ± 1.09 ^{Ab}	-0.72 ± 0.68 ^{Ba}	0.71 ± 0.82 ^{Aa}	-0.35 ± 0.94 ^B
	山脊 Ridge	-0.49 ± 1.38 ^{Ab}	0.90 ± 0.76 ^{Aa}	1.43 ± 0.78 ^{Aa}	0.93 ± 0.64 ^A
物种多度加权净最近种间亲缘 关系指数 Abundance weighted nearest taxon index (AW-NTI)	低沟 Valley	-0.31 ± 0.73 ^{Ab}	0.64 ± 0.85 ^{ABa}	0.63 ± 0.66 ^{ABa}	0.25 ± 0.53 ^{BC}
	低坡 Low slope	-0.67 ± 0.73 ^{Aa}	0.16 ± 0.93 ^{ABa}	0.52 ± 0.34 ^{ABa}	-0.03 ± 0.62 ^{BC}
	高坡 High slope	-0.36 ± 0.84 ^{Ab}	0.53 ± 0.57 ^{ABa}	0.92 ± 0.41 ^{ABa}	0.51 ± 0.40 ^{AB}
	高沟 Gully	-0.83 ± 1.00 ^{Ab}	0.39 ± 0.95 ^{ABa}	0.90 ± 0.58 ^{ABa}	0.24 ± 0.89 ^{BC}
	鞍部 Saddle	-1.04 ± 0.57 ^{Aa}	-0.35 ± 0.94 ^{Ba}	0.07 ± 0.79 ^{Ba}	-0.41 ± 0.71 ^C
	山脊 Ridge	-0.56 ± 1.19 ^{Ab}	0.93 ± 0.64 ^{Aa}	1.14 ± 0.55 ^{Aa}	0.92 ± 0.62 ^A

数值后的大写字母表示生境异质性对某一径级群落的影响;小写字母表示径级对相同生境下群落的影响。显著性水平为 $P = 0.05$ 。由于基于DBH ≥ 1 cm的所有个体群落包括大中小径级群落,考虑存在自相关而不将其与其他径级进行多重比较。

The up case alphabets after the values represent effects of habitat heterogeneity on phylogenetic indices at a DBH size class. The low case alphabets indicate effects of DBH size classes on the indices in a habitat type. Significant test at the level of $P = 0.05$. Multi-comparison between DBH ≥ 1 cm and the other three DBH size classes are ignored because of autocorrelation.

级木本植物组成依然倾向于系统发育发散,而中、小径级植物亲缘关系在几乎所有生境中均倾向于系统发育聚集(图2C)。这种倾向在考虑物种多度的影响后(AW-NTI)有所减弱但未发生本质上的改变(图2D)。综合NTI和AW-NTI来看,尖峰岭热带山地雨林群落在中小径级水平倾向于由亲缘相近的物种组成,即某一分支(例如科或属分支)可能具有相对更多的物种;而大径级水平仍然倾向于由亲缘相疏的物种组成。此外,群落的中、小径级尺度局部近亲物种系统发育多样性在鞍部和山脊生境具有显著性差异,而大径级群落同样在各种局域群落中未表现出显著性差异。

4 讨论

4.1 物种多度加权与否的系统发育多样性指数径级分布

MPD和MNTD指数及其标准化效应指数NRI和NTI被广泛应用于陆地生态系统群落构建的研究当中(Castro et al, 2014; Chamberlain et al, 2014),尤其在热带森林群落中备受青睐(Webb, 2000; Pool et al, 2014; Yang et al, 2014; Erickson et al, 2014)。但是,以往研究多基于物种在群落中出现与否来计算群落系统发育多样性,而较少有研究基于物种多度加权量度群落系统发育结构(Feng et al, 2015)。本文基

于海南热带山地雨林不同径级群落评估了以上两种物种分布模式对4个常用系统发育多样性指数的影响(高估或低估或无影响)。结果发现相对于AW-MPD, 未考虑物种多度信息的MPD指数均普遍高估了系统发育多样性。这在物种个体数量最多的小径级尺度表现得尤为明显。随着径级的增大, 这种误差逐渐减弱, 相关性逐渐增强。同样地, 在大径级尺度中AW-NTI也存在着未加权指数明显高估系统发育多样性的现象。因此在径级较小的群落演替早期阶段, 不同种间的多度差异显著, 此时建议考虑多度信息, 将使研究结论更加可信(Lasky et al, 2014)。近年有研究采用物种多度加权的系统发育多样性指标, 例如Feng等(2015)利用基于多度加权的NRI和NTI指数解释东亚森林群落系统发育结构。值得一提的是, 在大、中径级尺度上, 物种多度加权与否对MNTD和NRI的影响相对较小, 这可能是由于这两个尺度的植物在系统发育组成上倾向于由亲缘关系更加疏远的物种聚集而成且种间多度差异较小。Yang等(2013)在西双版纳20 ha大样地的研究结果与此相一致。

此外, 还有许多系统发育多样性指标在本文中并未提及, 但是这些指标或多或少与本文比较的指标之间存在生态学意义上的相似性。例如, 早在1982年提出的Rao's指数(Rao, 1982)与AW-MPD的计算方法完全相同, 不同的是前者可以默认系统发育距离上相同的物种出现(即系统发育距离为0), 但这只是概念上的差异, 并未对输出结果产生影响(Swenson, 2014)。另外, 还有一些基于物种性状随机进化(布朗运动)假设(而不是系统发育距离矩阵)的系统发育多样性指数被提出。例如Helmus等(2007)提出了系统发育物种变异指数(phylogenetic species variability, PSV)、系统发育物种均匀度指数(phylogenetic species evenness, PSE)以及系统发育物种多度指数(phylogenetic species richness, PSR)。但是这些指数在等距系统发育树的条件下与MPD和AW-MPD存在直接的换算关系(Vellend et al, 2011)。

4.2 尖峰岭热带山地雨林群落系统发育结构

尖峰岭热带山地雨林20 m×20 m样方尺度群落组成在不同径级尺度上几乎均呈系统发育发散(NRI<0), 其中的中、小径级尺度系统发育格局与西双版纳热带雨林群落组成在这两个径级尺度上

的系统发育格局相反(Yang et al, 2013)。但是, 在中、小径级尺度系统发育树局部分支上则趋向于亲缘关系更近的物种聚集在一起(NTI>0), 而在大径级尺度群落则依然是由亲缘相疏的物种聚集组成(NTI<0)。总而言之, 随着群落木本植物径级的增长, 群落构建趋向于系统发育发散, 这与Swenson等(2012)在中美洲热带雨林的研究结论一致。

有研究指出, 物种演化过程中可能具有系统发育生态位保守性(Donoghue, 2008; Cooper et al, 2010), 即系统发育亲缘相近的物种倾向于具有更明显的生态相似性(Swenson, 2013)。同时负密度制约也被认为是调节和影响物种共存的关键机制(Kraft et al, 2007)。也就是说在海南尖峰岭热带山地雨林中, 随着植物的生长, 种内和种间竞争趋于激烈, 导致越来越多的物种在大径级尺度被淘汰, 因而塑造出系统发育发散的群落组成结构; 在物种竞争激烈的幼龄林阶段, 系统发育生态位保守性使得亲缘相近且更新能力强的部分物种竞争力强于其他物种, 最终导致局部分支系统发育聚集。这可能是形成了该地以樟科、壳斗科和茜草科等分支为主体具有丰富的物种多度和物种个体数量的原因之一。尖峰岭热带山地雨林物种间系统发育生态位保守性还需进一步对功能性状的系统发育信号(phylogenetic signal)进行检验。

此外, 尖峰岭热带山地雨林群落系统发育多样性在不同局域生境尺度上稍有差异。有研究认为, 在20 m×20 m样方尺度, 生物作用(biotic interaction)是塑造群落系统发育格局的主要因素(Zhu et al, 2015)。但我们的研究发现在土壤相对贫瘠的山脊生境, 环境过滤(habitat filtering)可能也参与群落的构建。因为在这种较差的生境条件下, 物种数量较其他生境明显要少, 而且由于近缘种倾向于占有相似生态位, 由于资源条件的限制, 在这种生境下大径级乔木倾向于由更少的近缘种组成。但是, 有研究指出环境过滤将导致亲缘相近的物种聚集在一起, 而这种现象一般出现在较大尺度(100 m×100 m甚至更大)且具有明显生境异质性的群落(Kraft et al, 2007; Andersen et al, 2014)。

4.3 思考与展望

本文利用尖峰岭热带山地雨林大样地中3块1 ha样地的物种清查数据构建了样地内物种水平的系统发育树, 能够较准确地表征热带雨林群落整体

的系统发育结构。但是部分科属存在多个近缘种的现象(例如樟科樟属、壳斗科栎属和冬青科冬青属),因此在构建系统发育树时出现近缘种未能有效区分的缺陷,只能通过随机分解对这些近缘种进行区分生成二分支系统发育树(Losos, 1994),但这必然给度量平均最近系统发育距离(MNTD)及其标准化指数(NTI)带来一定的误差。因此构建尖峰岭大样地木本植物种水平系统发育树对于准确量化群落系统发育多样性十分重要。值得期待的是,尖峰岭大样地木本植物DNA测序目前已经完成,进入序列匹配阶段,这将给后续的研究奠定坚实基础。

本文选用3块生境具有相对显著差异的样地(许涵等, 2015)进行群落系统发育结构研究,虽然所选样地包括尖峰岭60 ha固定监测样地中的绝大部分乔灌木植物物种(>90%),但由于面积相对较小,必然会在代表性上出现偏差。利用60 ha固定监测样地所有物种分布数据从不同空间尺度上揭示群落的系统发育结构固然会更加准确,但同时会产生更多难以区分的近缘种多分枝。此外,将尖峰岭热带山地雨林木本植物根据胸径大小人为划分为大、中和小径级,这只是一种粗略代替树木年龄的模式,因为有的物种达到成年但个体由于物种遗传特性、客观环境(例如干旱胁迫)或生物竞争的限制而使胸径小于5 cm或15 cm。本文旨在初步探讨物种多度和径级尺度对群落系统发育多样性结构和指数的影响,关于群落系统发育结构的动态特征将在未来继续深入研究。

致谢: 感谢所有参与海南尖峰岭大样地建设的科研工作者、老师、学生和当地工人的辛勤付出。感谢黄继红博士、张金龙博士对于系统发育树构建提出的宝贵意见与帮助。

参考文献

- Andersen KM, Turner BL, Dalling JW (2014) Seedling performance trade-offs influencing habitat filtering along a soil nutrient gradient in a tropical forest. *Ecology*, 95, 3399–3413.
- Anderson T, Lachance M, Starmer W (2004) The relationship of phylogeny to community structure: the cactus yeast community. *The American Naturalist*, 164, 709–721.
- Anderson-Teixeira KJ, Davies SJ, Bennett AC, Gonzalez-Akre EB, Muller-Landau HC, Joseph Wright S, Salim AK, Zambrano AMA, Alonso A, Baltzer JL, Basset Y, Bourg NA, Broadbent EN, Brockelman WY, Bunyavechewin S, Burslem DFRP, Butt N, Cao M, Cardenas D, Chuyong GB, Clay K, Cordell S, Dattaraja HS, Deng XB, Detto M, Du XJ, Duque A, Erikson DL, Ewango CEN, Fischer GA, Fletcher C, Foster RB, Giardina CP, Gilbert GS, Gunatilleke N, Gunatilleke S, Hao ZQ, Hargrove WW, Hart TB, Hau BCH, He FL, Hoffman FM, Howe RW, Hubbell SP, Inman-Narahari FM, Jansen PA, Jiang MX, Johnson DJ, Kanzaki M, Kassim AR, Kenfack D, Kibet S, Kinnaird MF, Korte L, Kral K, Kumar J, Larson AJ, Li YD, Li XK, Liu SR, Lum SKY, Lutz JA, Ma KP, Maddalena DM, Makana J-R, Malhi Y, Marthews T, Serudin RM, McMahon SM, McShea WJ, Memiaghe HR, Mi XC, Mizuno T, Morecroft M, Myers JA, Novotny V, de Oliveira AA, Ong PS, Orwig DA, Ostertag R, Ouden JD, Parker GG, Phillips RP, Sack L, Sainge MN, Sang WG, Sri-ngernyuang K, Sukumar R, Sun IF, Sungpalee W, Suresh HS, Tan S, Thomas SC, Thomas DW, Thompson J, Turner BL, Uriarte M, Valencia R, Vallejo MI, Vicentini A, Vrška T, Wang XH, Wang XG, Weiblen G, Wolf A, Xu H, Yap S, Zimmerman J (2014) CTFS-ForestGEO: a worldwide network monitoring forests in an era of global change. *Global Change Biology*, 21, 528–549.
- Bremer B, Bremer K, Chase M, Fay M, Reveal J, Soltis D, Soltis P, Stevens P (2009) An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 161, 105–121.
- Castro SA, Escobedo VM, Aranda J, Carvallo GO (2014) Evaluating Darwin's naturalization hypothesis in experimental plant assemblages: phylogenetic relationships do not determine colonization success. *PLoS ONE*, 9, e105535.
- CBOL Plant Working Group (2009) A DNA barcode for land plants. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 106, 12794–12797.
- Chamberlain S, Vázquez DP, Carvalheiro L, Elle E, Vamosi JC (2014) Phylogenetic tree shape and the structure of mutualistic networks. *Journal of Ecology*, 102, 1234–1243.
- Condit R (1998) *Tropical Forest Census Plots: Methods and Results from Barro Colorado Island, Panama and a Comparison With Other Plots*. Springer Science & Business Media, New York.
- Cooper N, Jetz W, Freckleton RP (2010) Phylogenetic comparative approaches for studying niche conservatism. *Journal of Evolutionary Biology*, 23, 2529–2539.
- Donoghue MJ (2008) A phylogenetic perspective on the distribution of plant diversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 105, 11549–11555.
- Eastman JM, Harmon LJ, Tank DC (2013) Congruification: support for time scaling large phylogenetic trees. *Methods in Ecology and Evolution*, 4, 688–691.
- Erickson DL, Jones FA, Swenson NG, Pei NC, Bourg NA, Chen WN, Davies SJ, Ge XJ, Hao ZQ, Howe RW, Huang CL, Larson AJ, Lum SKY, Lutz JA, Ma KP, Meegaskumbura M, Mi XC, Parker JD, Sun IF, Wright SJ, Wolf AT, Ye WH, Xing DL, Zimmerman JK, Kress WJ (2014) Compar-

- tive evolutionary diversity and phylogenetic structure across multiple forest dynamics plots: a mega-phylogeny approach. *Frontiers in Genetics*, 5, 358.
- Guo ZG, Liu HX, Sun XG, Cheng GD (2003) Characteristics of species diversity of plant communities in the upper reaches of Bailong River. *Acta Phytocologica Sinica*, 27, 388–395. (in Chinese with English abstract) [郭正刚, 刘慧霞, 孙学刚, 程国栋 (2003) 白龙江上游地区森林植物群落物种多样性的研究. *植物生态学报*, 27, 388–395.]
- He JS, Chen WL, Jiang MX, Jin YX, Hu D, Lu P (1998) Plant species diversity of the degraded ecosystems in the Three Gorges region. *Acta Ecologica Sinica*, 18, 399–407. (in Chinese with English abstract) [贺金生, 陈伟烈, 江明喜, 金兴义, 胡东, 路鹏 (1998) 长江三峡地区退化生态系统植物群落物种多样性特征. *生态学报*, 18, 399–407.]
- Helmus MR, Bland TJ, Williams CK, Ives AR (2007) Phylogenetic measures of biodiversity. *The American Naturalist*, 169, E68–E83.
- Hubbell SP (2001) *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography* (MPB-32). Princeton University Press, New Jersey.
- Huston M (1979) A general hypothesis of species diversity. *The American Naturalist*, 113, 81–101.
- Jiang YX, Lu JP (1991) *Forest Ecosystem of Tropical Forest of Jianfengling Mountain, Hainan Island, China*. Science Press, Beijing. (in Chinese) [蒋有绪, 卢俊培 (1991) 中国海南岛尖峰岭热带林生态系统. 科学出版社, 北京.]
- Kembel SW, Cowan PD, Helmus MR, Cornwell WK, Morlon H, Ackerly DD, Blomberg SP, Webb CO (2010) Picante: R tools for integrating phylogenies and ecology. *Bioinformatics*, 26, 1463–1464.
- Kreft H, Jetz W (2007) Global patterns and determinants of vascular plant diversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 104, 5925–5930.
- Kress WJ, Erickson DL, Jones FA, Swenson NG, Perez R, Sanjurjo O, Bermingham E (2009) Plant DNA barcodes and a community phylogeny of a tropical forest dynamics plot in Panama. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 106, 18621–18626.
- Lasky JR, Uriarte M, Boukili VK, Chazdon RL (2014) Trait-mediated assembly processes predict successional changes in community diversity of tropical forests. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 111, 5616–5621.
- Letcher SG, Lasky JR, Chazdon RL, Norden N, Wright SJ, Meave JA, Pérez-García EA, Muñoz R, Romero-Pérez E, Andrade A, Andrade JL, Balvanera P, Becknell JM, Bentos TV, Bhaskar R, Bongers F, Boukili V, Brancalion PHS, César RG, Clark DA, Clark DB, Craven D, DeFrancesco A, Dupuy JM, Finegan B, González-Jiménez E, Hall JS, Harms KE, Hernández-Stefanoni JL, Hietz P, Kennard D, Killeen TJ, Laurance SG, Lebrija-Trejos EE, Lohbeck M, Martínez-Ramos M, Massoca PES, Mesquita RCG, Mora F, Muscarella R, Paz H, Pineda-García F, Powers JS, Quesada-Monge R, Rodrigues RR, Sandor ME, Sanaphre-Villanueva L, Schüller E, Swenson NG, Tauro A, Uriarte M, van Breugel M, Vargas-Ramírez O, Viani RAG, Wendt AL, Williamson GB (2015) Environmental gradients and the evolution of successional habitat specialization: a test case with 14 Neotropical forest sites. *Journal of Ecology*, 103, 1276–1290.
- Li YD, Chen BF, Zhou GY, Wu ZM, Zeng QB, Luo TS, Huang SN, Xie MD, Huang Q (2002) *Research and Conservation of Tropical Forest and the Biodiversity: A Species Reference to Hainan Island, China*. China Forestry Publishing House, Beijing. (in Chinese) [李意德, 陈步峰, 周光益, 吴仲民, 曾庆波, 骆士寿, 黄世能, 谢明东, 黄全 (2002) 中国海南岛热带森林及其生物多样性保护研究. 中国林业出版社, 北京.]
- Li YD, Xu H, Luo TS, Chen DX, Lin MX (2012) *Permanent Monitoring and Research Dataset of Chinese Ecosystem: Forest Ecosystem: Jianfengling Station (Bio-Species Checklist)*. China Agriculture Press, Beijing. (in Chinese) [李意德, 许涵, 骆士寿, 陈德祥, 林明献 (2012) 中国生态系统定位观测与研究数据集: 森林生态系统卷: 海南尖峰岭站 (生物物种数据集). 中国农业出版社, 北京.]
- Losos JB (1994) An approach to the analysis of comparative data when a phylogeny is unavailable or incomplete. *Systematic Biology*, 43, 117–123.
- Losos JB (2008) Phylogenetic niche conservatism, phylogenetic signal and the relationship between phylogenetic relatedness and ecological similarity among species. *Ecology Letters*, 11, 995–1003.
- Ma KP (2013) Studies on biodiversity and ecosystem function via manipulation experiments. *Biodiversity Science*, 21, 247–248. (in Chinese) [马克平 (2013) 生物多样性与生态系统功能的实验研究. *生物多样性*, 21, 247–248.]
- Magallón S, Castillo A (2009) Angiosperm diversification through time. *American Journal of Botany*, 96, 349–365.
- Paradis E, Claude J, Strimmer K (2004) APE: analyses of phylogenetics and evolution in R language. *Bioinformatics*, 20, 289–290.
- Pool TK, Grenouillet G, Villéger S (2014) Species contribute differently to the taxonomic, functional, and phylogenetic alpha and beta diversity of freshwater fish communities. *Diversity and Distributions*, 20, 1235–1244.
- R Core Team (2015) *R: A language and environment for statistical computing*. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing. 2014. <http://www.R-project.org>.
- Rao CR (1982) Diversity and dissimilarity coefficients: a unified approach. *Theoretical Population Biology*, 21, 24–43.
- Swenson NG (2011) The role of evolutionary processes in producing biodiversity patterns, and the interrelationships between taxonomic, functional and phylogenetic biodiversity. *American Journal of Botany*, 98, 472–480.
- Swenson NG (2013) The assembly of tropical tree communities—the advances and shortcomings of phylogenetic and functional trait analyses. *Ecography*, 36, 264–276.
- Swenson NG (2014) *Functional and Phylogenetic Ecology in*

- R. Springer Science & Business Media, New York.
- Swenson NG, Enquist BJ, Thompson J, Zimmerman JK (2007) The influence of spatial and size scale on phylogenetic relatedness in tropical forest communities. *Ecology*, 88, 1770–1780.
- Swenson NG, Erickson DL, Mi XC, Bourg NA, Forero-Montaña J, Ge XJ, Howe R, Lake JK, Liu XJ, Ma KP, Pei NC, Thompson J, Uriarte M, Wolf A, Wright SJ, Ye WH, Zhang JL, Zimmerman JK, Kress WJ (2012) Phylogenetic and functional alpha and beta diversity in temperate and tropical tree communities. *Ecology*, 93, S112–S125.
- Tilman D, Knops J, Wedin D, Reich P, Ritchie M, Siemann E (1997) The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes. *Science*, 277, 1300–1302.
- Vellend M, Cornwell WK, Magnuson-Ford K, Mooers AØ (2011) Measuring phylogenetic biodiversity. In: *Biological Diversity: Frontiers in Measurement and Assessment* (eds Magurran A, McGill B), pp. 194–207. Oxford University Press, Oxford, UK.
- Webb CO (2000) Exploring the phylogenetic structure of ecological communities: an example for rain forest trees. *The American Naturalist*, 156, 143–155.
- Webb CO, Ackerly DD, Kembel SW (2008) Phylocom: software for the analysis of phylogenetic community structure and trait evolution. *Bioinformatics*, 24, 2098–2100.
- Webb CO, Ackerly DD, McPeck MA, Donoghue MJ (2002) Phylogenies and community ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 33, 475–505.
- Webb CO, Donoghue MJ (2005) Phylomatic: tree assembly for applied phylogenetics. *Molecular Ecology Notes*, 5, 181–183.
- Webb CO, Losos JB, Agrawal AA (2006) Integrating phylogenies into community ecology. *Ecology*, 87, S1–S2.
- Wickham H (2009) *Ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis*. Springer Science & Business Media, New York.
- Xu H, Li YD, Lin MX, Wu JH, Luo TS, Zhou Z, Chen DX, Yang H, Li GJ, Liu SR (2015) Community characteristics of a 60 ha dynamics plot in the tropical montane rain forest in Jianfengling, Hainan Island. *Biodiversity Science*, 23, 192–201. (in Chinese with English abstract) [许涵, 李意德, 林明献, 吴建辉, 骆士寿, 周璋, 陈德祥, 杨怀, 李广建, 刘世荣 (2015) 海南尖峰岭热带山地雨林60 ha动态监测样地群落结构特征. 生物多样性, 23, 192–201.]
- Yang J, Ci XQ, Lu MN, Zhang GC, Cao M, Li J, Lin LX (2014) Functional traits of tree species with phylogenetic signal co-vary with environmental niches in two large forest dynamics plots. *Journal of Plant Ecology*, 7, 115–125.
- Yang J, Zhang GC, Ci XQ, Swenson NG, Cao M, Sha LQ, Li J, Baskin CC, Slik JWF, Lin LX (2013) Functional and phylogenetic assembly in a Chinese tropical tree community across size classes, spatial scales and habitats. *Functional Ecology*, 28, 520–529.
- Zanne AE, Tank DC, Cornwell WK, Eastman JM, Smith SA, FitzJohn RG, McGlinn DJ, O'Meara BC, Moles AT, Reich PB, Royer DL, Soltis DE, Stevens PF, Westoby M, Wright IJ, Aarssen L, Bertin RI, Calaminus A, Govaerts R, Hemmings F, Leishman MR, Oleksyn J, Soltis PS, Swenson NG, Warman L, Beaulieu JM (2014) Three keys to the radiation of angiosperms into freezing environments. *Nature*, 506, 89–92.
- Zeng QB, Li YD, Chen BF, Wu ZM, Zhou GY (1997) *Research and Management of Tropical Forest Ecosystem*. China Forestry Publishing House, Beijing. (in Chinese) [曾庆波, 李意德, 陈步峰, 吴仲民, 周光益 (1997) 热带森林生态系统研究与管理. 中国林业出版社, 北京.]
- Zhu Y, Comita LS, Hubbell SP, Ma KP (2015) Conspecific and phylogenetic density-dependent survival differs across life stages in a tropical forest. *Journal of Ecology*, 103, 957–966.

(责任编辑: 葛学军 责任编辑: 时意专)

附录 Supplementary Material

附录1 海南尖峰岭热带山地雨林3个1 ha样地不同径级尺度群落的乔灌木植物名录。数字1表示物种在某个径级尺度中存在, 0表示不存在。拉丁科名与APG III分类系统一致。小径级: $1\text{ cm} \leq \text{DBH} < 5\text{ cm}$; 中径级: $5\text{ cm} \leq \text{DBH} < 15\text{ cm}$; 大径级: $\text{DBH} \geq 15\text{ cm}$ 。

Appendix 1 A checklist of trees and shrubs at different size classes in the three 1 ha plots of the Jianfengling tropical montane rain-forest on Hainan Island. Number of 1 in a size class means species exists at this corresponding size class scale, whereas 0 means species can not be found in that size class. Family names are consistent with those in APG III taxonomic system. Size classes: Small, $1\text{ cm} \leq \text{DBH} < 5\text{ cm}$; Middle, $5\text{ cm} \leq \text{DBH} < 15\text{ cm}$; Large, $\text{DBH} \geq 15\text{ cm}$.

<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2016054-1.pdf>

许格希, 史作民, 唐敬超, 许涵, 杨怀, 刘世荣, 李意德, 林明献. 物种多度和径级尺度对于评价群落系统发育结构的影响: 以尖峰岭热带山地雨林为例. 生物多样性, 2016, **24** (6): 617–628.
<http://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2016054>

附录1 海南尖峰岭热带山地雨林3个1 ha样地不同径级尺度群落的乔灌木植物名录。数字1表示物种在某个径级尺度中存在, 0表示不存在。拉丁科名与APG III分类系统一致。小径级: $1\text{ cm} \leq \text{DBH} < 5\text{ cm}$; 中径级: $5\text{ cm} \leq \text{DBH} < 15\text{ cm}$; 大径级: $\text{DBH} \geq 15\text{ cm}$ 。

Appendix 1 A checklist of trees and shrubs at different size classes in the three 1 ha plots of the Jianfengling tropical montane rain-forest on Hainan Island. Number of 1 in a size class means species exists at this corresponding size class scale, whereas 0 means species can not be found in that size class. Family names are consistent with those in APG III taxonomic system. Size classes: Small, $1\text{ cm} \leq \text{DBH} < 5\text{ cm}$; Middle, $5\text{ cm} \leq \text{DBH} < 15\text{ cm}$; Large, $\text{DBH} \geq 15\text{ cm}$.

拉丁种名 Scientific name	中文种名 Chinese species name	中文科名 Chinese family name	拉丁科名 Family name	径级 Size classes		
				小 Small	中 Middle	大 Large
<i>Acer laurinum</i> Hasskarl	十蕊枫	无患子科	Sapindaceae	1	1	1
<i>Acronychia pedunculata</i> (Linnaeus) Miquel	山油柑	芸香科	Rutaceae	1	1	1
<i>Adinandra hainanensis</i> Hayata	海南杨桐	五列木科	Pentaphyllaceae	1	1	1
<i>Aidia canthioides</i> (Champion ex Benth) Masamune	香楠	茜草科	Rubiaceae	1	1	0
<i>Allomorpha balansae</i> Cogniaux	异形木	野牡丹科	Melastomataceae	1	0	0
<i>Alseodaphne hainanensis</i> Merrill	油丹	樟科	Lauraceae	1	1	1
<i>Alsophila podophylla</i> (Hook.) Cop.	黑桫欏	桫欏科	Cyatheaceae	0	1	1
<i>Alstonia rostrata</i> C. E. C. Fischer	盆架树	夹竹桃科	Apocynaceae	1	1	1
<i>Altingia obovata</i> Merrill & Chun	海南蕈树	枫香科	Altingiaceae	1	1	1
<i>Antidesma maclurei</i> Merrill	多花五月茶	叶下珠科	Phyllanthaceae	1	1	1
<i>Antidesma montanum</i> Blume	山地五月茶	叶下珠科	Phyllanthaceae	1	1	0
<i>Apodytes dimidiata</i> E. Meyer ex Arnott	柴龙树	茶茱萸科	Icacinaeae	0	1	1
<i>Aquilaria sinensis</i> (Loureiro) Sprengel	土沉香	瑞香科	Thymelaeaceae	1	1	0
<i>Archidendron clypearia</i> (Jack) I. C. Nielsen	猴耳环	豆科	Fabaceae	1	1	0
<i>Archidendron lucidum</i> (Benth) I. C. Nielsen	亮叶猴耳环	豆科	Fabaceae	1	1	1
<i>Archidendron utile</i> (Chun & F. C. How) I. C. Nielsen	薄叶猴耳环	豆科	Fabaceae	1	0	0
<i>Ardisia densilepidotula</i> Merrill	密鳞紫金牛	报春花科	Primulaceae	1	1	1
<i>Ardisia quinqueгона</i> Blume	罗伞树	报春花科	Primulaceae	1	1	0
<i>Ardisia virens</i> Kurz	钮子果	报春花科	Primulaceae	1	1	0
<i>Artocarpus styracifolius</i> Pierre	二色波罗蜜	桑科	Moraceae	1	1	1
<i>Beilschmiedia glauca</i> S. K. Lee & L. F. Lau	粉背琼楠	樟科	Lauraceae	1	1	1
<i>Beilschmiedia intermedia</i> C. K. Allen	琼楠	樟科	Lauraceae	1	1	0
<i>Beilschmiedia laevis</i> C. K. Allen	红枝琼楠	樟科	Lauraceae	1	1	1
<i>Beilschmiedia tsangii</i> Merrill	网脉琼楠	樟科	Lauraceae	1	1	1
<i>Beilschmiedia tungfangensis</i> S. K. Lee & L. F. Lau	东方琼楠	樟科	Lauraceae	1	1	1
<i>Blastus cochinchinensis</i> Loureiro	柏拉木	野牡丹科	Melastomataceae	1	1	0
<i>Breynia rostrata</i> Merrill	喙果黑面神	叶下珠科	Phyllanthaceae	1	1	1
<i>Bridelia balansae</i> Tutchet	禾串树	叶下珠科	Phyllanthaceae	1	0	1
<i>Calophyllum membranaceum</i> Gardner & Champion	薄叶红厚壳	胡桐科	Calophyllaceae	1	0	0
<i>Camellia caudata</i> Wallich	长尾毛蕊茶	山茶科	Theaceae	1	1	0
<i>Canarium album</i> (Loureiro) Raeuschel	橄榄	橄榄科	Burseraceae	1	1	1
<i>Canthium simile</i> Merrill & Chun	大叶鱼骨木	茜草科	Rubiaceae	1	1	1
<i>Carallia brachiata</i> (Loureiro) Merrill	竹节树	红树科	Rhizophoraceae	1	1	1
<i>Carpinus londoniana</i> var. <i>lanceolata</i> (Handel-Mazzetti) P. C. Li in P. C. Li & S. H. Cheng	海南鹅耳枥	桦木科	Betulaceae	1	0	0
<i>Castanopsis carlesii</i> (Hemsley) Hayata	米锥	壳斗科	Fagaceae	1	1	1
<i>Castanopsis fabri</i> Hance	罗浮锥	壳斗科	Fagaceae	1	0	0
<i>Castanopsis fissa</i> (Champion ex Benth) Rehder & E. H. Wilson	黧蒴锥	壳斗科	Fagaceae	1	1	1
<i>Castanopsis hystrix</i> J. D. Hooker & Thomson ex A. de Candolle	红锥	壳斗科	Fagaceae	1	1	1

拉丁种名 Scientific name	中文种名 Chinese species name	中文科名 Chinese family name	拉丁科名 Family name	径级 Size classes		
				小 Small	中 Middle	大 Large
<i>Castanopsis jianfenglingensis</i> Duanmu	尖峰岭锥	壳斗科	Fagaceae	1	1	1
<i>Castanopsis ledongensis</i> C. C. Huang & Y. T. Chang	乐东锥	壳斗科	Fagaceae	1	1	1
<i>Castanopsis tonkinensis</i> Seemen	公孙锥	壳斗科	Fagaceae	1	1	1
<i>Chassalia curviflora</i> (Wallich) Thwaites	弯管花	茜草科	Rubiaceae	1	0	0
<i>Chassalia longifolia</i> (Hook.f.) K.M.Wong	尖叶弯管花	茜草科	Rubiaceae	1	0	0
<i>Chionanthus ramiflorus</i> Roxburgh	枝花流苏树	木犀科	Oleaceae	1	1	1
<i>Cinnamomum burmannii</i> (Nees & T. Nees) Blume	阴香	樟科	Lauraceae	1	1	1
<i>Cinnamomum parthenoxylon</i> (Jack) Meisner	黄樟	樟科	Lauraceae	1	1	1
<i>Cinnamomum rigidissimum</i> Hung T. Chang	卵叶桂	樟科	Lauraceae	1	1	1
<i>Cinnamomum subavenium</i> Miquel	香桂	樟科	Lauraceae	1	1	1
<i>Clerodendrum kwangtungense</i> Handel-Mazzetti	广东大青	唇形科	Lamiaceae	1	1	0
<i>Cleyera obscurinervia</i> (Merrill & Chun) Hung T. Chang	隐脉红淡比	五列木科	Pentaphylacaceae	1	1	1
<i>Cryptocarya chinensis</i> (Hance) Hemsley	厚壳桂	樟科	Lauraceae	1	1	1
<i>Cryptocarya chingii</i> W. C. Cheng	硬壳桂	樟科	Lauraceae	1	1	1
<i>Cyclobalanopsis blakei</i> (Skan) Schottky	栎子青冈	壳斗科	Fagaceae	1	1	1
<i>Cyclobalanopsis edithiae</i> (Skan) Schottky	华南青冈	壳斗科	Fagaceae	1	1	1
<i>Cyclobalanopsis fleuryi</i> (Hickel & A. Camus) Chun ex Q. F. Zheng	饭甗青冈	壳斗科	Fagaceae	1	1	1
<i>Cyclobalanopsis hui</i> (Chun) Chun ex Y. C. Hsu & H. W. Jen	雷公青冈	壳斗科	Fagaceae	1	1	1
<i>Cyclobalanopsis neglecta</i> Schottky	竹叶青冈	壳斗科	Fagaceae	1	0	1
<i>Cyclobalanopsis patelliformis</i> (Chun) Y. C. Hsu & H. W. Jen	托盘青冈	壳斗科	Fagaceae	1	1	1
<i>Cyclobalanopsis phanera</i> (Chun) Y. C. Hsu & H. W. Jen	亮叶青冈	壳斗科	Fagaceae	1	1	1
<i>Dacrycarpus imbricatus</i> (Blume) de Laubenfels var. <i>patulus</i> de Laubenfels	鸡毛松	罗汉松科	Podocarpaceae	1	1	1
<i>Dacrydium pectinatum</i> de Laubenfels	陆均松	罗汉松科	Podocarpaceae	1	0	1
<i>Daphniphyllum calycinum</i> Benthams	牛耳枫	交让木科	Daphniphyllaceae	1	0	0
<i>Daphniphyllum paxianum</i> K. Rosenthal	显脉虎皮楠	交让木科	Daphniphyllaceae	1	1	1
<i>Dasymaschalon rostratum</i> Merrill & Chun	喙果皂帽花	番荔枝科	Annonaceae	1	1	0
<i>Decaspermum montanum</i> Ridley	柬埔寨子楝树	桃金娘科	Myrtaceae	1	1	1
<i>Dendropanax hainanensis</i> (Merrill & Chun) Chun	海南树参	五加科	Araliaceae	1	1	1
<i>Dillenia turbinata</i> Finet & Gagnepain	大花五桠果	五桠果科	Dilleniaceae	1	1	1
<i>Diospyros eriantha</i> Champion ex Benthams	乌材	柿科	Ebenaceae	1	1	0
<i>Diospyros morrisiana</i> Hance	罗浮柿	柿科	Ebenaceae	1	1	1
<i>Diospyros pottingensis</i> Merrill & Chun	保亨柿	柿科	Ebenaceae	0	1	0
<i>Diospyros susarticulata</i> Lecomte	过布柿	柿科	Ebenaceae	1	1	1
<i>Dysoxylum hongkongense</i> (Tutcher) Merrill	香港欒木	楝科	Meliaceae	1	1	0
<i>Ehretia longiflora</i> Champion ex Benthams	长花厚壳树	紫草科	Boraginaceae	0	1	0
<i>Elaeocarpus dubius</i> A. Candolle	显脉杜英	杜英科	Elaeocarpaceae	1	1	1
<i>Elaeocarpus howii</i> Merrill & Chun	锈毛杜英	杜英科	Elaeocarpaceae	1	1	1
<i>Elaeocarpus nitentifolius</i> Merrill & Chun	绢毛杜英	杜英科	Elaeocarpaceae	1	1	0
<i>Elaeocarpus poilanei</i> Gagnepain	滇越杜英	杜英科	Elaeocarpaceae	1	1	1
<i>Elaeocarpus sylvestris</i> (Loureiro) Poirer	山杜英	杜英科	Elaeocarpaceae	1	1	1
<i>Endospermum chinense</i> Benthams	黄桐	大戟科	Euphorbiaceae	1	1	1
<i>Engelhardia roxburghiana</i> Wallich	黄杞	胡桃科	Juglandaceae	1	1	1
<i>Engelhardia spicata</i> Leschenault ex Blume	云南黄杞	胡桃科	Juglandaceae	1	1	1
<i>Engelhardia unijuga</i> Chun ex P. Y. Chen	两叶黄杞	胡桃科	Juglandaceae	1	1	1
<i>Eriobotrya deflexa</i> (Hemsley) Nakai	台湾枇杷	蔷薇科	Rosaceae	1	1	0
<i>Euonymus laxiflorus</i> Champion ex Benthams	疏花卫矛	卫矛科	Celastraceae	1	0	0
<i>Eurya nitida</i> Korthals	细齿叶柃	五列木科	Pentaphylacaceae	1	0	0
<i>Ficus altissima</i> Blume	高山榕	桑科	Moraceae	1	1	0
<i>Ficus formosana</i> Maximowicz	台湾榕	桑科	Moraceae	1	1	0

拉丁种名 Scientific name	中文种名 Chinese species name	中文科名 Chinese family name	拉丁科名 Family name	径级 Size classes		
				小 Small	中 Middle	大 Large
<i>Ficus heterophylla</i> Linnaeus f.	山榕	桑科	Moraceae	1	0	0
<i>Ficus hirta</i> Vahl	粗叶榕	桑科	Moraceae	1	0	0
<i>Ficus tuphagensis</i> Drake	平塘榕	桑科	Moraceae	1	1	0
<i>Ficus vasculosa</i> Wallich ex Miquel	白肉榕	桑科	Moraceae	1	1	1
<i>Garcinia multiflora</i> Champion ex Benth	木竹子	藤黄科	Clusiaceae	1	1	1
<i>Garcinia oblongifolia</i> Champion ex Benth	岭南山竹子	藤黄科	Clusiaceae	1	1	1
<i>Gardenia hainanensis</i> Merrill	海南梔子	茜草科	Rubiaceae	1	1	1
<i>Gironniera subaequalis</i> Planchon	白颜树	大麻科	Cannabaceae	1	1	1
<i>Glochidion coccineum</i> (Buchanan-Hamilton) Müller Argoviensis	红算盘子	叶下珠科	Phyllanthaceae	1	1	1
<i>Glycosmis cochinchinensis</i> (Loureiro) Pierre	山橘树	芸香科	Rutaceae	1	1	1
<i>Glycosmis ovoidea</i> Pierre	光叶山小橘	芸香科	Rutaceae	1	0	0
<i>Gomphandra tetrandra</i> (Wallich) Sleumer	粗丝木	茶茱萸科	Icacinaceae	1	1	0
<i>Hancea hookeriana</i> Seemann	粗毛野桐	大戟科	Euphorbiaceae	1	1	1
<i>Hedyotis cathayana</i> W. C. Ko	中华耳草	茜草科	Rubiaceae	1	0	0
<i>Helicia cochinchinensis</i> Loureiro	小果山龙眼	山龙眼科	Proteaceae	1	1	0
<i>Helicia hainanensis</i> Hayata	海南山龙眼	山龙眼科	Proteaceae	1	1	0
<i>Helicia longipetiolata</i> Merrill & Chun	长柄山龙眼	山龙眼科	Proteaceae	1	1	0
<i>Heliciopsis lobata</i> (Merrill) Sleumer	调羹树	山龙眼科	Proteaceae	1	1	0
<i>Heynea trijuga</i> Roxburgh	鹧鸪花	楝科	Meliaceae	1	1	0
<i>Homalium paniculiflorum</i> How & Ko	广南天料木	杨柳科	Salicaceae	1	1	0
<i>Ilex cochinchinensis</i> (Loureiro) Loesener	越南冬青	冬青科	Aquifoliaceae	1	1	1
<i>Ilex crenata</i> Thunberg	齿叶冬青	冬青科	Aquifoliaceae	0	1	0
<i>Ilex ficoidea</i> Hemsley	榕叶冬青	冬青科	Aquifoliaceae	1	1	1
<i>Ilex goshiensis</i> Hayata	海岛冬青	冬青科	Aquifoliaceae	1	1	1
<i>Ilex kobuskiana</i> S. Y. Hu	凸脉冬青	冬青科	Aquifoliaceae	1	1	1
<i>Ilex kwangtungensis</i> Merrill	广东冬青	冬青科	Aquifoliaceae	1	0	0
<i>Ilex nukulicava</i> S. Y. Hu	洼皮冬青	冬青科	Aquifoliaceae	0	0	1
<i>Ilex pubescens</i> Hooker & Arnott	毛冬青	冬青科	Aquifoliaceae	1	1	1
<i>Ilex subficoidea</i> S. Y. Hu	拟榕叶冬青	冬青科	Aquifoliaceae	1	1	1
<i>Illicium ternstroemioides</i> A. C. Smith	厚皮香八角	五味子科	Schisandraceae	1	1	0
<i>Ixora nienkui</i> Merrill & Chun	泡叶龙船花	茜草科	Rubiaceae	1	0	0
<i>Lasianthus chevalieri</i> Pitard	长萼粗叶木	茜草科	Rubiaceae	1	1	0
<i>Lasianthus curtisii</i> King & Gamble	广东粗叶木	茜草科	Rubiaceae	1	1	0
<i>Lasianthus hirsutus</i> (Roxburgh) Merrill	鸡屎树	茜草科	Rubiaceae	1	0	0
<i>Lasianthus lancifolius</i> J. D. Hooker	美脉粗叶木	茜草科	Rubiaceae	1	0	0
<i>Lasianthus rhinocerotis</i> Blume	黄毛粗叶木	茜草科	Rubiaceae	1	0	0
<i>Lasianthus trichophlebus</i> Hemsley	钟萼粗叶木	茜草科	Rubiaceae	1	1	0
<i>Licuala hainanensis</i> A. J. Henderson	海南轴榈	棕榈科	Areaceae	1	0	0
<i>Lindera kwangtungensis</i> (H. Liu) C. K. Allen	广东山胡椒	樟科	Lauraceae	1	1	1
<i>Lindera nacusua</i> (D. Don) Merrill	绒毛山胡椒	樟科	Lauraceae	1	0	0
<i>Lindera robusta</i> (C. K. Allen) H. P. Tsui	海南山胡椒	樟科	Lauraceae	1	1	1
<i>Lirianthe championii</i> (Benth) N. H. Xia & C. Y. Wu	香港木兰	木兰科	Magnoliaceae	1	0	0
<i>Lithocarpus amygdalifolius</i> (Skan) Hayata	杏叶柯	壳斗科	Fagaceae	1	1	1
<i>Lithocarpus fenestratus</i> (Roxburgh) Rehder	泥柯	壳斗科	Fagaceae	1	1	1
<i>Lithocarpus fenzelianus</i> A. Camus	红柯	壳斗科	Fagaceae	1	1	1
<i>Lithocarpus hancei</i> (Benth.) Rehd.	硬壳柯	壳斗科	Fagaceae	0	0	1
<i>Lithocarpus handelianus</i> A. Camus	瘤果柯	壳斗科	Fagaceae	1	1	1
<i>Lithocarpus howii</i> Chun	梨果柯	壳斗科	Fagaceae	1	0	1
<i>Lithocarpus longipedicellatus</i> (Hickel & A. Camus) A. Camus	柄果柯	壳斗科	Fagaceae	1	1	1

拉丁种名 Scientific name	中文种名 Chinese species name	中文科名 Chinese family name	拉丁科名 Family name	径级 Size classes		
				小 Small	中 Middle	大 Large
<i>Lithocarpus pseudovestitus</i> A. Camus	毛果柯	壳斗科	Fagaceae	1	1	1
<i>Litsea baviensis</i> Lecomte	大萼木姜子	樟科	Lauraceae	1	1	1
<i>Litsea elongata</i> (Nees) J. D. Hooker	黄丹木姜子	樟科	Lauraceae	1	1	1
<i>Litsea variabilis</i> Hemsf.	雄鸡树	樟科	Lauraceae	1	0	0
<i>Litsea verticillata</i> Hance	轮叶木姜子	樟科	Lauraceae	1	1	1
<i>Livistona saribus</i> (Loureiro) Merrill ex Chevalier	大叶蒲葵	棕榈科	Arecaceae	1	1	1
<i>Machilus chinensis</i> (Benth) Hemsley	华润楠	樟科	Lauraceae	1	0	1
<i>Machilus cicatricosa</i> S. K. Lee	刻节润楠	樟科	Lauraceae	1	1	1
<i>Machilus monticola</i> S. K. Lee	尖峰润楠	樟科	Lauraceae	1	1	1
<i>Machilus robusta</i> W. W. Smith	粗壮润楠	樟科	Lauraceae	1	0	0
<i>Maclurodendron oligophlebium</i> (Merrill) T. G. Hartley	贡甲	芸香科	Rutaceae	1	1	1
<i>Madhuca hainanensis</i> Chun & How	海南紫荆木	山榄科	Sapotaceae	1	1	1
<i>Manglietia fordiana</i> var. <i>hainanensis</i> (Dandy) N. H. Xia	海南木莲	木兰科	Magnoliaceae	1	1	1
<i>Melastoma penicillatum</i> Naud.	紫毛野牡丹	野牡丹科	Melastomataceae	1	0	0
<i>Melicope chunii</i> (Merrill) T. G. Hartley	海南蜜茱萸	芸香科	Rutaceae	1	1	0
<i>Meliosma angustifolia</i> Merrill	狭叶泡花树	清风藤科	Sabiaceae	1	1	1
<i>Meliosma rigida</i> Siebold & Zuccarini	笔罗子	清风藤科	Sabiaceae	1	1	0
<i>Meliosma squamulata</i> Hance	樟叶泡花树	清风藤科	Sabiaceae	1	0	0
<i>Memecylon ligustrifolium</i> Champion ex Benth	谷木	野牡丹科	Melastomataceae	1	1	0
<i>Michelia balansae</i> (Aug. Candolle) Dandy	苦梓含笑	木兰科	Magnoliaceae	1	1	1
<i>Michelia mediocris</i> Dandy	白花含笑	木兰科	Magnoliaceae	1	1	1
<i>Microcos chungii</i> (Merrill) Chun	海南破布叶	锦葵科	Malvaceae	1	1	1
<i>Neolitsea cambodiana</i> Lecomte	锈叶新木姜子	樟科	Lauraceae	1	1	0
<i>Neolitsea ellipsoidea</i> C. K. Allen	香果新木姜子	樟科	Lauraceae	1	1	1
<i>Neolitsea oblongifolia</i> Merrill & Chun	长圆叶新木姜子	樟科	Lauraceae	1	1	1
<i>Neolitsea ovatifolia</i> Yen C. Yang & P. H. Huang	卵叶新木姜子	樟科	Lauraceae	1	1	0
<i>Neolitsea pulchella</i> (Meisner) Merrill	美丽新木姜子	樟科	Lauraceae	1	1	1
<i>Nephelium topengii</i> (Merrill) H. S. Lo	海南韶子	无患子科	Sapindaceae	1	1	1
<i>Olea brachiata</i> (Loureiro) Merrill	滨木犀榄	木犀科	Oleaceae	1	1	1
<i>Olea tsoongii</i> (Merrill) P. S. Green	云南木犀榄	木犀科	Oleaceae	1	1	1
<i>Ormosia balansae</i> Drake	长脐红豆	豆科	Fabaceae	1	1	1
<i>Ormosia fordiana</i> Oliver	肥荚红豆	豆科	Fabaceae	1	1	1
<i>Ormosia semicastrata</i> Hance	软荚红豆	豆科	Fabaceae	1	1	1
<i>Ormosia xylocarpa</i> Chun ex Merrill & L. Chen	木荚红豆	豆科	Fabaceae	1	1	1
<i>Osmanthus didymopetalus</i> P. S. Green	双瓣木犀	木犀科	Oleaceae	1	1	1
<i>Osmanthus marginatus</i> (Champion ex Benth) Hemsley	厚边木犀	木犀科	Oleaceae	1	1	0
<i>Parakmeria lotungensis</i> (Chun & C. H. Tsoong) Y. W. Law	乐东拟单性木兰	木兰科	Magnoliaceae	1	1	1
<i>Pentaphylax euryoides</i> Gardner & Champion	五列木	五列木科	Pentaphylacaceae	1	1	1
<i>Pertusadina metcalfii</i> (Merrill ex H. L. Li) Y. F. Deng & C. M. Hu	海南槽裂木	茜草科	Rubiaceae	1	1	1
<i>Photinia prunifolia</i> (Hooker & Arnott) Lindley	桃叶石楠	蔷薇科	Rosaceae	1	1	1
<i>Pinanga baviensis</i> Beccari	变色山槟榔	棕榈科	Arecaceae	1	1	0
<i>Pittosporum perryanum</i> Gowda	缝线海桐	海桐花科	Pittosporaceae	1	1	0
<i>Platea latifolia</i> Blume	阔叶肖榄	茶茱萸科	Icacinaeae	1	0	0
<i>Platea parvifolia</i> Merrill & Chun	东方肖榄	茶茱萸科	Icacinaeae	1	1	1
<i>Podocarpus neriifolius</i> D. Don in Lambert	百日青	罗汉松科	Podocarpaceae	1	1	1
<i>Polyalthia laui</i> Merrill	海南暗罗	番荔枝科	Annonaceae	1	1	0
<i>Polyosma cambodiana</i> Gagnepain	多香木	南鼠刺科	Escalloniaceae	1	1	1
<i>Polyspora hainanensis</i> (Hung T. Chang) C. X. Ye ex B. M. Bartholomew & T. L. Ming	海南大头茶	山茶科	Theaceae	1	1	1
<i>Pouteria annamensis</i> (Pierre) Baehni	桃榄	山榄科	Sapotaceae	1	1	1

拉丁种名 Scientific name	中文种名 Chinese species name	中文科名 Chinese family name	拉丁科名 Family name	径级 Size classes		
				小 Small	中 Middle	大 Large
<i>Prismatomeris tetrandra</i> (Roxburgh) K. Schumann	四蕊三角瓣花	茜草科	Rubiaceae	1	1	0
<i>Psychotria asiatica</i> Linnaeus	九节	茜草科	Rubiaceae	1	1	1
<i>Psychotria straminea</i> Hutchinson	黄脉九节	茜草科	Rubiaceae	1	0	0
<i>Psydrax dicocca</i> Gaertner	假鱼骨木	茜草科	Rubiaceae	1	1	1
<i>Pygeum topengii</i> Merrill	臀果木	蔷薇科	Rosaceae	1	1	1
<i>Pyrenaria jonquieriana</i> Pierre ex Lanessan subsp. <i>multisepala</i> (Merrill & Chun) S. X. Yang	多萼核果茶	山茶科	Theaceae	1	1	1
<i>Reevesia lancifolia</i> H. L. Li	剑叶梭罗	锦葵科	Malvaceae	1	0	1
<i>Reevesia thyrsoidea</i> Lindley	两广梭罗	锦葵科	Malvaceae	1	1	1
<i>Rhaphiolepis ferruginea</i> F. P. Metcalf	锈毛石斑木	蔷薇科	Rosaceae	1	1	0
<i>Rhodamnia dumetorum</i> var. <i>hainanensis</i> Merrill & L. M. Perry	海南玫瑰木	桃金娘科	Myrtaceae	1	0	0
<i>Saprosma crassipes</i> H. S. Lo	厚梗染木树	茜草科	Rubiaceae	1	0	0
<i>Saprosma merrillii</i> H. S. Lo	琼岛染木树	茜草科	Rubiaceae	1	0	0
<i>Sarcosperma laurinum</i> (Bentham) J. D. Hooker	肉实树	山榄科	Sapotaceae	1	1	1
<i>Schefflera heptaphylla</i> (Linnaeus) Frodin	鹅掌柴	五加科	Araliaceae	1	1	1
<i>Schima superba</i> Gardner & Champion	木荷	山茶科	Theaceae	1	1	1
<i>Schima wallichii</i> (Candolle) Korthals	红木荷	山茶科	Theaceae	1	0	1
<i>Scleropyrum wallichianum</i> (Wight & Arnott) Arnott	硬核	檀香科	Santalaceae	1	1	0
<i>Sloanea sinensis</i> (Hance) Hemsley	猴欢喜	杜英科	Elaeocarpaceae	1	1	1
<i>Sterculia lanceolata</i> Cavanilles	假苹婆	锦葵科	Malvaceae	1	0	0
<i>Symplocos adenophylla</i> Wallich ex G. Don	腺叶山矾	山矾科	Symplocaceae	1	1	1
<i>Symplocos anomala</i> Brand	薄叶山矾	山矾科	Symplocaceae	1	1	1
<i>Symplocos congesta</i> Bentham	密花山矾	山矾科	Symplocaceae	1	1	1
<i>Symplocos glauca</i> (Thunberg) Koidzumi	羊舌树	山矾科	Symplocaceae	1	1	1
<i>Symplocos hainanensis</i> Merrill & Chun ex H. L. Li	海南山矾	山矾科	Symplocaceae	1	1	0
<i>Symplocos lancifolia</i> Siebold & Zuccarini	光叶山矾	山矾科	Symplocaceae	1	1	1
<i>Symplocos poilanei</i> Guillaumin	丛花山矾	山矾科	Symplocaceae	1	1	1
<i>Symplocos pseudobarberina</i> Gontscharow	铁山矾	山矾科	Symplocaceae	1	1	1
<i>Symplocos sumuntia</i> Buchanan-Hamilton ex D. Don	山矾	山矾科	Symplocaceae	0	1	0
<i>Symplocos viridissima</i> Brand	绿枝山矾	山矾科	Symplocaceae	1	1	1
<i>Symplocos wikstroemiifolia</i> Hayata	微毛山矾	山矾科	Symplocaceae	1	1	0
<i>Syzygium acuminatissimum</i> (Blume) Candolle	肖蒲桃	桃金娘科	Myrtaceae	1	1	1
<i>Syzygium araiocladum</i> Merrill & L. M. Perry	线枝蒲桃	桃金娘科	Myrtaceae	1	1	1
<i>Syzygium buxifolium</i> Hooker & Arnott	赤楠	桃金娘科	Myrtaceae	1	1	1
<i>Syzygium championii</i> (Bentham) Merrill & L. M. Perry	子凌蒲桃	桃金娘科	Myrtaceae	1	1	1
<i>Syzygium claviflorum</i> (Roxburgh) Wallich ex Steudel	棒花蒲桃	桃金娘科	Myrtaceae	1	0	0
<i>Syzygium globiflorum</i> (Craib) P. Chantananarothai & J. Parnell	短药蒲桃	桃金娘科	Myrtaceae	1	1	1
<i>Syzygium hancei</i> Merrill & L. M. Perry	红鳞蒲桃	桃金娘科	Myrtaceae	1	1	1
<i>Syzygium jienfunicum</i> Hung T. Chang & R. H. Miao	尖峰蒲桃	桃金娘科	Myrtaceae	1	1	0
<i>Syzygium tephrodes</i> (Hance) Merrill & L. M. Perry	方枝蒲桃	桃金娘科	Myrtaceae	1	1	0
<i>Tabernaemontana bufalina</i> Loureiro	尖蕾狗牙花	夹竹桃科	Apocynaceae	1	0	0
<i>Tarenna lancilimba</i> W. C. Chen	披针叶乌口树	茜草科	Rubiaceae	1	1	0
<i>Tarennoidea wallichii</i> (J. D. Hooker) Tirvengadam & Sastre	岭罗麦	茜草科	Rubiaceae	1	1	0
<i>Ternstroemia gymnanthera</i> (Wight & Arnott) Beddome	厚皮香	五列木科	Pentaphyllaceae	1	1	0
<i>Tetradium glabrifolium</i> (Champion ex Bentham) T. G. Hartley	楝叶吴萸	芸香科	Rutaceae	0	1	0
<i>Toxicodendron vernicifluum</i> (Stokes) F. A. Barkley	漆树	漆树科	Anacardiaceae	1	1	1
<i>Triadica cochinchinensis</i> Loureiro	山乌柏	大戟科	Euphorbiaceae	0	0	1
<i>Turpinia montana</i> (Blume) Kurz	山香圆	省沽油科	Staphyleaceae	1	1	0
<i>Viburnum punctatum</i> Buchanan-Hamilton ex D. Don	鳞斑荚蒾	五福花科	Adoxaceae	1	1	1
<i>Wikstroemia nutans</i> Champion ex Bentham	细轴茺花	瑞香科	Thymelaeaceae	1	0	0

拉丁种名 Scientific name	中文种名 Chinese species name	中文科名 Chinese family name	拉丁科名 Family name	径级	Size classes		
				小 Small	中 Middle	大 Large	
<i>Xanthophyllum hainanense</i> Hu	黄叶树	远志科	Polygalaceae	1	1	1	
<i>Zanthoxylum avicennae</i> (Lamarck) Candolle	簕欓花椒	芸香科	Rutaceae	1	1	0	

• 研究报告 •

天童常绿阔叶林中常绿与落叶物种的 物种多度分布格局

方晓峰^{1,2,3} 杨庆松^{1,3} 刘何铭^{1,3} 马遵平^{1,3} 董舒^{1,3} 曹 烨^{1,3}
袁铭皎^{1,3} 费希昶^{1,3} 孙小颖^{1,3} 王希华^{1,3*}

1 (华东师范大学生态与环境科学学院, 上海 200241)

2 (河北地质大学水资源与环境学院, 石家庄 050031)

3 (浙江天童森林生态系统国家野外科学观测研究站, 浙江宁波 315114)

摘要: 物种多度分布是对群落内不同物种多度情况的数量描述, 作为理解群落性质的基石, 其形成机制受到广泛关注。常绿与落叶物种是两类有着不同物候性状与生长策略的物种集合, 它们普遍共存于常绿阔叶林中。在天童 20 ha 常绿阔叶林动态监测样地内, 虽然常绿物种在物种多度和胸高断面面积等指标上占有绝对优势, 但其在物种丰富度上却不及落叶物种。分析两者在常绿阔叶林中的物种多度分布特征, 能够为理解常绿阔叶林内物种多样性的维持机制提供一个全新的视角。为此, 我们基于天童样地的植被调查数据, 一方面利用累积经验分布函数对两类生活型植物的物种多度分布进行描述, 使用Kolmogorov-Smirnov检验(K-S检验)判断其差异性; 另一方面, 采用纯统计模型、生态位模型和中性理论模型对二者的物种多度分布曲线进行拟合, 并基于K-S检验的结果以及AIC值进行最优模型的筛选。结果显示: (1)常绿与落叶物种的物种多度分布曲线间并无显著差异。(2)在选用的3类模型中, 中性理论模型对于两类物种多度分布曲线的拟合效果都最好, 而生态位模型的拟合效果则一般。从上述结果可以看出, 尽管常绿与落叶物种在物种数量和多度等方面均存在差异, 但它们却有着近似的物种多度分布格局以及相近的多样性维持机制。然而, 鉴于模型拟合的结果只能作为理解群落多样性构建机制的必要非充分条件, 故而只能初步判定中性过程对于常绿与落叶物种的物种多样性格局影响更大, 却不能排除或衡量诸如生态位分化等其他过程在两类生活型多样性格局形成中的贡献。

关键词: 累积经验分布函数; 模型拟合; 中性理论模型; 生态位模型; 纯统计模型; 物种多度分布

Distribution of species abundance of evergreen and deciduous woody plants in the evergreen broad-leaved forests at Tiantong, Zhejiang

Xiaofeng Fang^{1,2,3}, Qingsong Yang^{1,3}, Heming Liu^{1,3}, Zunping Ma^{1,3}, Shu Dong^{1,3}, Ye Cao^{1,3}, Mingjiao Yuan^{1,3}, Xiyang Fei^{1,3}, Xiaoying Sun^{1,3}, Xihua Wang^{1,3*}

1 School of Ecological and Environmental Sciences, East China Normal University, Shanghai 200241

2 School of Water Resources and Environment, Hebei GEO University, Shijiazhuang 050031

3 Tiantong National Forest Ecosystem Observation and Research Station, Ningbo, Zhejiang 315114

Abstract: Species abundance distribution (SAD) delineates abundance of all species sampled within a community. As one major stepping stone in understanding the community, the generation mechanisms of SAD have attracted much attention. Evergreen and deciduous plants are two types of species with distinct phenological traits and growth strategies. They widely coexist in evergreen broad-leaved forests (EBLFs). Compared to deciduous plants, evergreen species have slightly lower species richness but substantially higher abundance and basal area in the 20 ha EBLF plot at Tiantong. This study independently analyzing their SAD characteristics provided a new perspective on the understanding of species diversity maintenance in EBLFs. Therefore, in order to compare SADs and determine reasons for differences, an empirical cumulative distri-

收稿日期: 2016-04-26; 接受日期: 2016-06-06

基金项目: 国家自然科学基金重大国际合作项目(31210103920)

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: xhwang@des.ecnu.edu.cn

bution function (ECDF) was utilized to describe the SADs of evergreen and deciduous trees in Tiantong plot. A Kolmogorov-Smirnov test (K-S test) was employed to detect the significance of these differences. Additionally, three types of models, including statistic model (log-normal model and log-series model), niche model (broken-stick model and niche preemption model) and neutral theory model (metacommunity zero-sum multinomial distribution model and Volkov model), were used to fit the SAD of each lifeform. The K-S test and AIC values were applied to test the goodness of fit for each model. We found that the differences in SAD between the two life forms were not significant based on the results of the K-S test. Among the three types of models, the neutral theory model was the best fitting model, and the niche model was the poorest fit. Thus we conclude that evergreen and deciduous trees had similar SAD patterns, although they differed in species richness and abundance. However, the model fitting results were found to be a necessary but insufficient condition in understanding the maintenance mechanism of biodiversity. Hence we may only preliminarily conclude that neutral processes had a major effect on the generation of biodiversity patterns of both evergreen and deciduous trees, whereas the possible contributions made by other processes, such as niche differentiations, could not be excluded and measured by this method.

Key words: empirical cumulative distribution function; model fitting; neutral theory model; niche model; purely statistical model; species abundance distribution

群落构建, 即群落内物种多样性的形成与维持机制, 一直是生态学研究重点关注的内容(程佳佳等, 2011)。作为描述群落多样性特征的重要方式之一, 物种多度分布(species abundance distribution, SAD)的形成机制备受瞩目(Borda-de-Água et al, 2012)。从概念上来说, 物种多度分布是对群落内不同物种多度(个体数量)情况的数量描述(McGill et al, 2007)。一般地, 局域群落内大多数物种的多度较低, 只有少量物种属于常见种, 这已成为生态学中被广泛接受的法则之一(McGill et al, 2007; McGill, 2010; Ulrich et al, 2010)。对于这一生态学中的重要概念, 研究者们一方面对群落物种多度分布本身的特征感兴趣, 另一方面更希望以它为理论基础继而解释其他重要的宏观生态学格局, 如种-面积关系、距离衰减关系甚至群落的构建等(McGill et al, 2007; Matthews & Whittaker, 2014, 2015)。

马克明(2003)和McGill等(2007)均曾对物种多度分布的研究历史作过简要回顾。Raunkiaer是最早对物种多度分布进行定量分析的学者(McGill et al, 2007)。Motonura (1932)则首次利用几何级数模型(geommetric-series model)拟合了湖泊底栖动物的物种多度分布。自20世纪40年代起, 各类新的模型不断涌现, 对数级数模型(Log-series model) (Fisher et al, 1943)和对数正态模型(Log-normal model) (Preston, 1948)正是这期间纯统计模型(purely statistical model)的典型代表。MacArthur (1957)认为在解释实际的物种多度分布时应重视模型的生物学机理, 并

提出了著名的断棍模型(broken-stick model)。在此之后, 机理模型的研究进入了高速发展的阶段, 它们可大致分为两类, 即生态位模型和中性理论模型。生态位模型, 如断棍模型等, 所关注的是如何将生态位理论与群落物种多度分布相结合; 中性理论模型, 如零和多项式模型(zero-sum multinomial distribution model), 则更强调随机过程对于群落构建的意义(Hubbell, 2001)。当前, 大多数有关物种多度分布的研究主要集中于利用上述各类模型拟合观测数据, 进而基于拟合效果去推断物种多样性的维持机制(McGill et al, 2007; Alonso et al, 2008; McGill, 2010; White et al, 2012)。

自然界中, 常绿与落叶物种是较易辨识的两类植物生活型。前者的换叶过程是逐步发生的, 因而从生态外貌上看它们一年四季都是绿色的; 而后的“新叶”却通常在“老叶”集中掉落后才会生出, 期间有时会相隔数月。常绿和落叶物种作为常绿阔叶林内两种重要的生活型组分(Song, 1988; 宋永昌和王祥荣, 1995), 对其物种多度分布格局进行分析, 将有助于我们从新的视角理解常绿阔叶林内物种多样性的形成与维持机制。以天童20 ha常绿阔叶林样地内的常绿与落叶物种为例, 前者作为样地中的优势组分, 物种多度最大的细枝桉(*Eurya loquaiana*)共计20,414株, 常绿稀有种(多度 ≤ 1 株/ha)有18个, 占常绿物种总数的24.66%; 落叶物种中多度最大的南酸枣(*Choerospondias axillaris*)仅有1,352株, 落叶稀有种则有37个, 占到落叶总物种数

的46.84%。基于此,我们假设:(1)在天童常绿阔叶林中,常绿与落叶物种的物种多度分布之间应该有着较为明显的差别;(2)主导两者物种多度分布及各自多样性格局形成的生态学过程可能会有所不同。

本文首先对天童20 ha常绿阔叶林样地内常绿与落叶物种的物种多度分布曲线进行比较,以判断它们之间的差异性;进而选择了6种常用模型对两者的多度数据进行拟合,旨在揭示和对比常绿与落叶物种多度分布格局背后的生态学过程及其异同点,为深入理解亚热带常绿阔叶林内生物多样性的维持机制提供基础。

1 材料与方法

1.1 研究区域概况

研究样地位于浙江天童国家森林公园内,距离宁波市市区28 km。区域内气候为典型的亚热带季风性气候,夏季炎热多雨,冬季寒冷干燥(宋永昌和王祥荣, 1995; Wang et al, 2007)。根据宁波市鄞州区气象站的记录,本地年平均温度为16.2°C,最热月和最冷月分别出现在7月(平均温度28.1°C)和1月(平均温度4.2°C)。区域内的年均降水量为1,374.7 mm, 主要集中于每年的5–8月(宋永昌和王祥荣, 1995)。

1.2 样地的建立与调查

天童20 ha常绿阔叶林动态监测样地建成于2010年,位于森林公园的核心区域(29°48.817' N, 121°47.116' E)。样地内的植物群落结构完整,发育成熟,为典型的中亚热带常绿阔叶林(杨庆松等, 2011; 宋永昌等, 2015)。整个样地东西长500 m,南北宽400 m,地形较为复杂(杨庆松等, 2011)。

样地内所有胸径(DBH) ≥ 1 cm的木本植物均鉴定到种,调查时测量其胸径并挂牌,同时记录它们在样地内的坐标(杨庆松等, 2011)。在2010年的调查中,共记录到木本植物152种,隶属51科96属,总计94,605株(杨庆松等, 2011)。

1.3 样地中的常绿与落叶物种

前述的152个物种当中,包括了79种落叶与73种常绿木本植物(杨庆松等, 2011)。虽然常绿物种在物种丰富度方面不及落叶物种,但它在多度(8,6371株)、胸高断面积(421,9057 cm²)和重要值(79.9)方面却占据着绝对优势。样地内个体密度 ≤ 1 株/ha的稀有物种共有55种,其中落叶的有37种(杨庆松等, 2011)。

就物种多样性而言,若从整个样地的水平进行对比,落叶种(Shannon–Wiener指数: 3.250; Simpson指数: 0.936)要稍高于常绿种(Shannon–Wiener指数: 2.906; Simpson指数: 0.903) (未发表数据);但若先将样地分割为500个20 m \times 20 m的样方再进行对比,各样方内常绿种的多样性则要显著地高于落叶种(Wilcox检验, $P < 0.001$)。

1.4 物种多度分布的表示

图示法可以简单直观地表示物种的多度分布。通常情况下,表示方法主要有3种,分别是:直方图法(histogram plot)、多度等级分布(rank abundance distribution, RAD)以及累积经验分布函数(empirical cumulative distribution function, ECDF) (McGill, 2010)。使用直方图法表示物种多度分布时,需要将物种个体数进行分组,然而不同的分组方式会影响到图形的表示以及对它的解释(Gray et al, 2006)。RAD由Whittaker (1965)提出,作图时x轴表示多度的等级,y轴一般为对数化后的多度。该方法表示的物种多度分布易于解释,但依然存在两方面的问题,即进行数学处理时存在困难以及不同的RAD之间不易比较(McGill, 2010)。由于ECDF能够克服RAD的上述缺点,尤其是能够很好地体现群落间SAD的差异(Matthews & Whittaker, 2015),因而受到了生态学家的推荐(McGill, 2010)。本文即采用ECDF来表示常绿与落叶物种的多度分布格局,并利用K-S检验(Kolmogorov–Smirnov test)对两者的差异性进行比较。

1.5 模型的选择

本文选择了6种模型对常绿与落叶物种的物种多度数据进行拟合,分别为:对数正态模型、对数级数模型、断棍模型、生态位优先占领模型(niche preemption model)、复合群落零和多项式模型(metacommunity zero-sum multinomial distribution model, MZD model)以及Volkov模型(Volkov model)。其中前2个模型为纯统计模型,中间2个为生态位模型,最后2个属于中性理论模型的范畴。

1.5.1 纯统计模型

(1)对数正态模型。最早由Preston (1948)将其引入到对物种多度分布的研究当中。该模型假设群落内物种个体数的对数符合正态分布,即对数正态分布。若将第*i*个物种的多度记作 A_i ,则有:

$$A_i = e^{\log(\mu) + \log(\delta)\Phi} \quad (i = 1, 2, 3, \dots, S) \quad (1)$$

式中, μ 和 δ 分别表示正态分布的均值和方差, Φ 为正态偏差。

(2)对数级数模型。对数级数分布是负二项分布在 $k = 0$ 时的特殊情况, 该模型不考虑没有个体存在的种(Fisher et al, 1943; 刘灿然等, 1995)。根据本模型, 群落内多度为 n 的物种数 S 可表示为:

$$S(n) = \alpha \frac{X^n}{n} \quad (2)$$

式中, α 代表群落的物种多样性, 类似于物种丰富度的概念(McGill, 2010); X 为常数($0 < X \leq 1$), 与群落的大小有关(张姗等, 2015)。

1.5.2 生态位模型

(1)断棍模型。该模型假设某一群落内的总生态位是长度为1的一条短棍, 若将其分割为 S 段, 则代表生态位被 S 个物种所占有(MacArthur, 1957; 程佳佳等, 2011)。模型假定 S 个物种的分类地位和竞争能力均相似, 且在群落中同时出现(程佳佳等, 2011; 张姗等, 2015)。若以 J 表示群落内物种的个体总数, 则可将第 i 个种的多度 A_i 表示为:

$$A_i = \frac{J}{S} \sum_{x=1}^S \frac{1}{x} \quad (i = 1, 2, 3, \dots, S) \quad (3)$$

(2)生态位优先占领模型。模型假定种1先占用群落总生态位的 k 份, 种2占用剩下的 $k(1-k)$ 份, 种3再继续占据余下的 $k(1-k)^2$ 份, 依次类推, 直至剩余资源无法继续维持另一个物种的生存(Motomura, 1932; 程佳佳等, 2011; 张姗等, 2015)。本模型中第 i 个物种的多度 A_i 可表示为:

$$A_i = A_1(1-k)^{i-1} \quad (i = 1, 2, 3, \dots, S) \quad (4)$$

1.5.3 中性理论模型

(1)复合群落零和多项式模型。该模型假定某一样点的物种多度分布来自于中性复合群落的随机漂变(Alonso & McKane, 2004)。模型中包括了两个参数: 取样点内的个体数(J)和基本生物多样性指数(fundamental biodiversity number, θ), 对数级数分布就是本模型的一个特例(Hubbell, 2001), 因此两者的拟合效果非常相似。根据该模型, 复合群落内任一取样点内多度为 n 的物种数 S 可表达为:

$$S(n) = \frac{\theta}{n} \int_0^J f_{n,1}(y) \left(1 - \frac{y}{J}\right)^{\theta-1} dy \quad (5)$$

$$f_{n,1}(y) = \frac{1}{\Gamma(n)\delta^n} \exp\left(-\frac{y}{\delta}\right) y^{n-1} \quad (6)$$

(2) Volkov模型。该模型在拟合群落的物种多度分布时, 相较于复合群落零和多项式模型增加了迁移系数(immigration rate, m) (Volkov et al, 2003), 并假定此迁移系数在物种从复合群落到局域群落的过程中是不变的(张姗等, 2015)。根据本模型, 局域群落内多度为 n 的物种数 S 可表示为:

$$S(n) = \theta \frac{J!}{n!(J-n)!} \frac{\Gamma(\gamma)}{\Gamma(J+\gamma)} \int_0^\gamma \frac{\Gamma(n+y)}{\Gamma(1+y)} \frac{\Gamma(J-n+\gamma-y)}{\Gamma(\gamma-y)} \exp\left(-\frac{y\theta}{\gamma}\right) dy \quad (7)$$

$$\Gamma(z) = \int_0^\infty t^{z-1} e^{-t} dt \quad (8)$$

$$\gamma = \frac{m(J-1)}{1-m} \quad (9)$$

式中, γ 表示迁移到局域群落内的个体数(Volkov et al, 2003; 张姗等, 2015)。

1.6 模型拟合效果检验

本研究使用K-S检验对模型的拟合效果进行验证。K-S检验是一种非参数检验的方法, 它通过计算两个样本经验分布函数(empirical distribution function)之间的距离(统计量 D)来判断二者是否存在显著差异。为了避免应用该检验方法时出现数据连结的问题, 特别选用了基于bootstrap模拟方法的K-S检验(Sekhon, 2008), bootstrap的次数为1,000次。当 $P < 0.05$ 时, 表明该模型被拒绝。

同时, 我们还利用赤池信息准则(Akaike information criterion, AIC)来比较模型拟合的优劣。AIC的优点在于其强调模型预测最优性的同时, 也兼顾了模型的简约性。一般而言, AIC数值越小, 表明拟合效果越好。

数据处理过程均基于R-3.2.0 软件(R Core Team, 2012)。其中, 模型拟合使用sads软件包完成; 基于bootstrap的K-S检验利用Matching软件包完成。

2 结果

2.1 常绿与落叶物种的多度分布

由样地内常绿与落叶物种的累积经验分布可知(图1), 两者的ECDF均呈现出一定程度的S型。虽然从图1中能够看出, 落叶物种相较于常绿物种有

表1 6个模型对常绿与落叶物种的物种-多度分布拟合优度检验
Table 1 Goodness-of-fit test of six models for the species-abundance distribution of evergreen and deciduous woody plants

生活型 Life form	模型 Model	AIC	D	P
常绿物种 Evergreen species	对数正态模型 Log-normal model	1,047.339	0.096	0.875
	对数级数模型 Log-series model	1,038.469	0.164	0.257
	断棍模型 Broken-stick model	515,693.701	0.425	< 0.001
	生态位优先占领模型 Niche preemption model	1,184.975	0.137	0.458
	复合群落零和多项式模型 Metacommunity zero-sum multinomial distribution model	1,038.246	0.164	0.244
落叶物种 Deciduous species	Volkov模型 Volkov model	1,037.823	0.082	0.938
	对数正态模型 Log-normal model	821.012	0.089	0.878
	对数级数模型 Log-series model	813.648	0.089	0.862
	断棍模型 Broken-stick model	54,244.512	0.316	< 0.001
	生态位优先占领模型 Niche preemption model	895.503	0.152	0.296
	复合群落零和多项式模型 Metacommunity zero-sum multinomial distribution model	813.426	0.089	0.857
	Volkov模型 Volkov model	812.326	0.051	0.999

AIC: 赤池信息准则; D: K-S检验统计量。
AIC, Akaike information criterion; D, Statistic of K-S test.

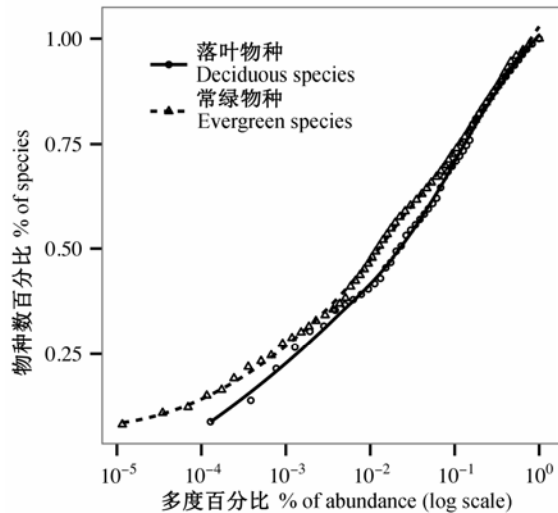


图1 天童20 ha常绿阔叶林样地内常绿与落叶物种的累积经验分布函数。虚线与实线均为局部加权多项式的拟合线。
Fig. 1 The empirical cumulative distribution function of evergreen and deciduous woody plants in Tiantong 20 ha evergreen broad-leaved forest plot. The dashed and solid lines are fitted by local polynomial regression (LOESS).

着更高的稀有种比例, 但结合K-S检验结果发现, 两类生活型的ECDF之间并无显著差异($D = 0.210$, $P = 0.142$)。

2.2 常绿与落叶物种多度分布曲线的拟合

根据K-S检验结果, 除生态位模型中的断棍模型外($P < 0.001$), 其余5个模型对常绿与落叶物种的物种-多度分布曲线的拟合均可被接受(表1)。另外,

经由AIC值判断, 这5个模型对于两类生活型物种多度分布的拟合优度排序一致, 依次为: Volkov模型>复合群落零和多项式模型>对数级数模型>对数正态模型>生态位优先占领模型(表1)。无论是对于常绿还是落叶物种而言, 对其物种多度分布拟合效果较好的前3个模型之间的差别都非常小(AIC值之间的差值最大为1.322) (表1)。进一步结合图2中的拟合结果可知, 两个中性理论模型(具体参数见表2)以及两个统计模型都能够较好地拟合常绿与落叶物种的物种多度分布, 而生态位模型的拟合效果则较为一般。两个中性模型的参数均显示, 相较于常绿物种, 落叶物种有着更高的基本多样性指数和迁移系数(表2)。

3 讨论

通过对天童常绿阔叶林样地内常绿与落叶物种的物种多度分布格局进行对比和分析, 我们发现: 虽然样地内的常绿与落叶物种在物种多样性和重要值方面都存在不同程度的差异(杨庆松等, 2011), 但从物种多度分布的角度来看(图1), 两者却没有显著区别, 而且其最优拟合模型同为中性理论模型(表1, 图2)。据此可推知, 尽管这两类物种在天童常绿阔叶林群落中的地位与作用差别很大, 但主导其各自物种多度分布格局形成的生态学过程可能是类似的。

天童样地内的79个落叶物种中, 稀有种的比例

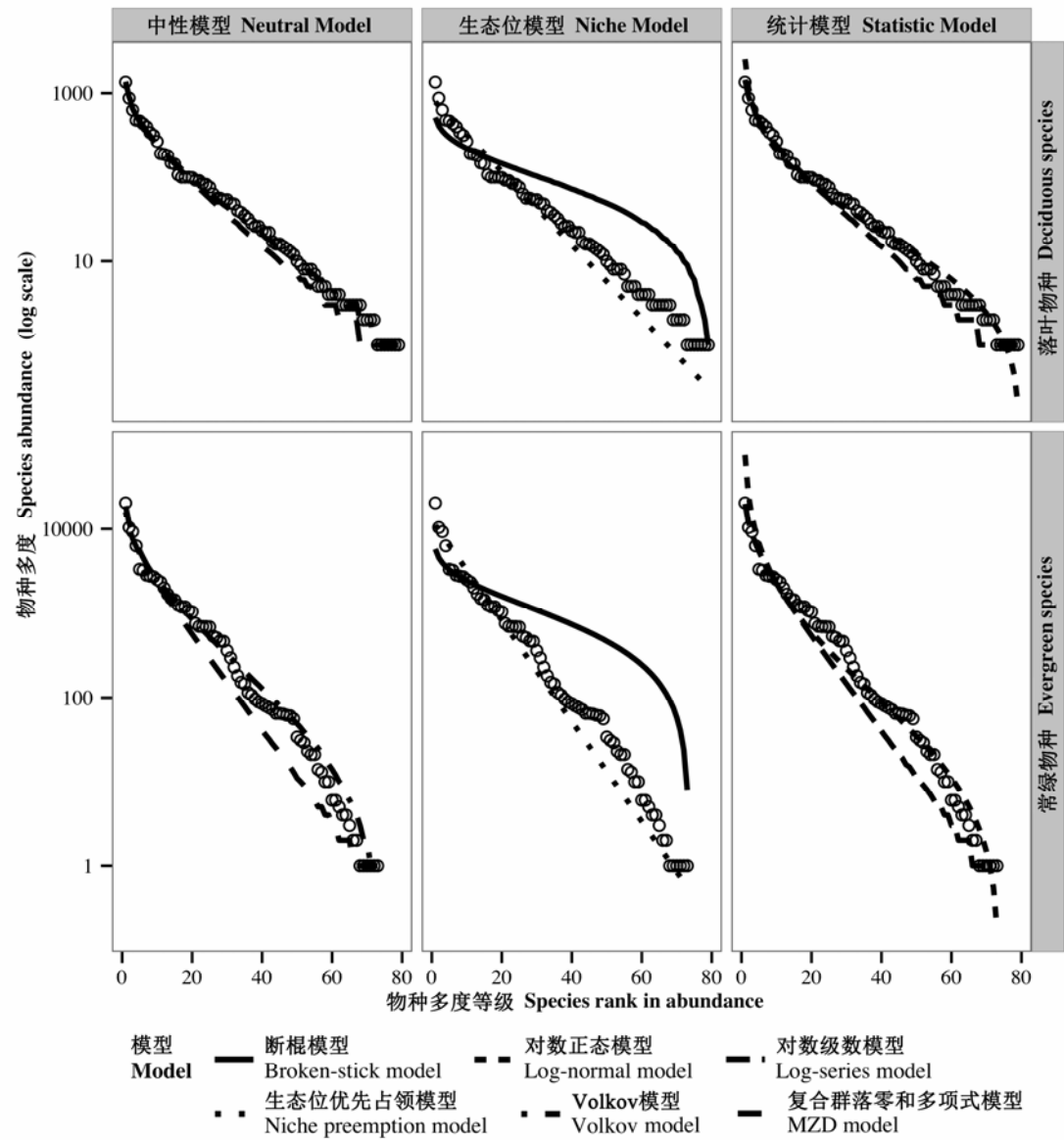


图2 天童20 ha常绿阔叶林样地内常绿与落叶物种的物种多度分布及模型拟合。观测值用空心点表示。
Fig. 2 The species–abundance distribution and model fitting for evergreen and deciduous woody plants in Tiantong 20 ha evergreen broad-leaved forest plot. Observed values are shown as open circles. MZD model, metacommunity zero-sum multinomial distribution model.

表2 中性模型拟合的常绿与落叶物种的物种多度分布参数			
Table 2 Parameters of two neutral models in fitting the species–abundance distribution of evergreen and deciduous woody plants			
生活型 Life form	复合群落零和多项式模型 Metacommunity zero-sum multinomial distribution model		Volkov模型 Volkov model
	基本多样性指数 Fundamental biodiversity number (θ)	基本多样性指数 Fundamental biodiversity number (θ)	迁移系数 Immigration rate (m)
常绿物种 Evergreen species	7.872	11.163	0.023
落叶物种 Deciduous species	12.118	14.119	0.248

达46.8%, 而常绿物种中的稀有种只占到其总物种数的24.7%。此外两者在总多度方面也有着十分明显的差异。因此, 为何数量特征差别如此明显的两类物种却有着相近的物种多度分布, 就成了我们所关注的问题。自然界中, 物种组成差异明显但其多度分布却近似相同的情况并不鲜见。例如, 张姗等(2015)在对长白山阔叶红松林25 ha固定监测样地中草本植物多度分布的研究中发现, 虽然随着季节变化, 样地内林下草本层中的植物在组成和数量上有较大差异, 但是不同季节草本层物种多度分布的模型拟合结果却是相似的, 在一定程度上证明不同季节的草本植物群落也可能有着类似的多样性维持机制。McEwan和Muller (2011)在研究美国东北部温带森林林下草本植物多样性的季节变化时亦发现, 同一森林群落内草本植物的多样性格局并未随季节发生明显改变: 在3次调查中(4月、6月和8月), 草本层盖度的最大值均主要出现在海拔较低的阴坡位置; 林下草本植物群落的多样性指标(物种丰富度和均匀度等)在不同季节里也没有显著差异。他们猜测这种情况可能是由于群落发展到顶极阶段后, 草本植物的数量已接近其最大容纳量(maximum species packing), 从而使得草本植物虽然在种类组成上具有季节性, 却有着相近的维持机制(McEwan & Muller, 2011)。天童样地内的森林为成熟的常绿阔叶林, 因此无论是在当中占据绝对优势的常绿物种, 还是通常以斑块形式存在于其内的落叶物种, 同种生活型内的物种在数量比例等方面可能均已经相对稳定, 所以即使两者在某些多样性指标等方面有所差异, 也并不一定意味着其维持机制必然不同。

此外, 生态学家们已经发现, 将具有不同生态特性(如个体大小、扩散能力等)的物种合并考虑时, 可能会造成某些格局(如物种多度分布)潜在的特殊性被掩盖(Matthews et al, 2014; Matthews & Whittaker, 2015)。例如, Magurran和Henderson (2003)发现, 群落整体的物种多度分布格局是其中持久种(persistent species)或核心种(core species)与机会种(occasional species)多度分布的综合体现。所谓持久种(或核心种)是指个体多度较高且在区域内长期存在的物种, 而机会种则不一定在每次调查时都会出现且其多度一般较低(Magurran & Henderson, 2003)。Magurran和Henderson (2003)将在英国西部

一河口地区调查到的鱼类划分为持久种与机会种后, 对它们的物种多度分布进行了分析, 结果显示, 前者表现为对数正态分布, 而后者则呈现出对数级数分布的特点; 若不进行这类细分, 而是将所有鱼类物种一并考虑的话, 这时的物种多度分布会表现为一种负偏态(negative skew)的形式。虽然本研究中将常绿与落叶物种的物种多度分布进行了独立分析, 但在两种生活型内部, 也必然存在种间的差异, 特别是在物种多度方面的差别。从多度排序上看, 常绿物种中前20位物种的多度之和便已占到其总多度的90.5%; 落叶物种中前26位物种的多度之和也占到落叶物种总多度的近90%, 这说明两者也存在由少数物种在群落中占据较大优势的情况。因而, 根据Magurran和Henderson (2003)的研究结论, 在将生活型内的物种进行混合考虑时, 由于不同的多度分布之间相互重叠, 确实可能造成某些信息的丢失, 从而得出两者物种多度分布格局差异不明显的结论。若要验证并克服这一问题, 则需要在今后的研究中对两种生活型内的物种进行更为细致的划分与分析。

生态位模型中的断棍模型无法通过K-S检验, 生态位优先占领模型虽然能够通过K-S检验, 但根据其AIC值可知, 它的拟合效果相比于另外几个模型较为一般。谢玉彬等(2012)使用CCA排序的方法分析了天童常绿阔叶林样地内常绿和落叶物种与3类地形因子(海拔、坡度、地形凸度)之间的关系。他们发现地形因子只能解释两者物种组成变异的19.2% (常绿物种)和7% (落叶物种)。这表明至少在地形这一维度上, 生态位理论并不能很好地解释二者各自的多度分布格局, 从而在一定程度上支持了本文的研究结论。此外, 在演替顶极阶段的群落内, 无论是物种组成还是数量比例等都已较为稳定, 种间竞争等生态位过程往往并不明显(闫琰等, 2012; 张姗等, 2015), 而且同一功能群内部(如常绿或落叶生活型)的各物种之间在生态习性上的差距也相对较小(Siepielski et al, 2010; Matthews & Whittaker, 2014), 这都有可能降低生态位过程在常绿与落叶物种多度格局形成过程中的重要性。

相对地, 两个中性理论模型均能够较好地对天童常绿阔叶林内常绿和落叶木本植物的物种多度分布进行拟合, 这说明相对于生态位过程, 中性过程在两者物种多度分布形成中的作用可能更大。已

有研究表明,生态位格局与中性格局并非两种相互排斥的群落物种多样性格局,它们更像是一种连续格局中的两个“端点”,在两者之间存在着一个逐渐过渡的阶段(Fisher & Mehta, 2014)。也就是说,任意群落或许都能够在“纯生态位结构到纯中性结构连续体”(niche-neutrality continuum)上找到自己对应的位置,例如,中性群落即可被认为是该连续体上当种间适应性无差异,且不存在稳定的生态位分化时的特例(Bar-Massada et al, 2014; Matthews & Whittaker, 2014)。因而,我们推测生态位过程和中性过程在决定群落物种组成中所起的作用可能是此消彼长的,即当生态位过程的影响下降时,可能相应地伴随着中性过程作用的增强。

在对物种多度分布的拟合效果方面,之前的研究中经常提到中性理论模型在某些条件下相对于生态位模型具有优势。例如,中性理论模型在大尺度物种多度格局的拟合方面往往表现较好(程佳佳等, 2011; 闫琰等, 2012; Cheng et al, 2012; Fisher & Mehta, 2014),而且其对物种多样性较高的群落中的物种多度分布拟合也较生态位模型更好(Chisholm & Pacala, 2010)。根据前述的“生态位-中性连续体”概念可推知,这些结论或许是从不同的侧面反映出当研究对象具备了上述的特点时,便可能造成生态位过程和中性过程在群落物种多度分布格局形成中的相对重要性发生变化。

常绿与落叶物种作为两类有着不同物候性状与生长策略的物种集合,在功能性状上也有着多方面的不同。例如,相较于常绿物种而言,落叶物种的比叶面积(specific leaf area, SLA)往往较大,且其叶片中水分以及氮磷元素的含量也更高(Bai et al, 2015)。一般而言,不同的功能性状对于不同的生态学过程(如生态位过程和中性过程等)可能有着完全相反的响应(Cornwell & Ackerly, 2010; 房帅等, 2014)。因此,尽管我们在探讨天童样地内常绿与落叶物种时,发现两者多度分布的最优拟合模型相同,但当我们考虑样地内植物的其他功能性状时,则有可能得到不同的结果。

生态学研究中,格局和过程之间往往不是一一对应的关系,因此由格局反推其形成机制的做法存在一定的局限性(Alonso et al, 2008; 张姍等, 2015)。就物种多度格局而言,对它的分析和理解有助于人们深入认识群落多样性的构建机制,然而在这过程

中它仅是一个必要非充分条件(McGill et al, 2007)。实践中,多个机理完全不同的模型在拟合同一组数据时,其效果可能都较好,所以单纯基于物种多度格局的模型拟合结果,并无法充分验证其背后的生态学机制(Volkov et al, 2003; Magurran, 2005)。因而,基于本文的分析,我们只能初步认为在天童常绿阔叶林中,中性过程对常绿和落叶物种多样性格局的形成可能起着更为重要的作用,而它相对于其他生态学机制(如生态位过程等)的贡献,则需要结合一系列环境因子、生物因子甚至空间因子进行更为深入的分析(张姍等, 2015)。

参考文献

- Alonso D, McKane AJ (2004) Sampling Hubbell's neutral model of biodiversity. *Ecology Letters*, 7, 901–910.
- Alonso D, Ostling A, Etienne RS (2008) The implicit assumption of symmetry and the species abundance distribution. *Ecology Letters*, 11, 93–105.
- Bai K, He C, Wan X, Jiang D (2015) Leaf economics of evergreen and deciduous tree species along an elevational gradient in a subtropical mountain. *AoB Plants*, 7, plv064.
- Bar-Massada A, Kent R, Carmel Y (2014) Environmental heterogeneity affects the location of modelled communities along the niche-neutrality continuum. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 281, 20133249.
- Borda-de-Água L, Borges Paulo AV, Hubbell SP, Pereira HM (2012) Spatial scaling of species abundance distributions. *Ecography*, 35, 549–556.
- Cheng JJ, Mi XC, Ma KP, Zhang JT (2011) Responses of species-abundance distribution to varying sampling scales in a subtropical broad-leaved forest. *Biodiversity Science*, 19, 168–177. (in Chinese with English abstract) [程佳佳, 米湘成, 马克平, 张金屯 (2011) 亚热带常绿阔叶林群落物种多度分布格局对取样尺度的响应. *生物多样性*, 19, 168–177.]
- Cheng JJ, Mi XC, Nadrowski K, Ren HB, Zhang JT, Ma KP (2012) Separating the effect of mechanisms shaping species-abundance distributions at multiple scales in a subtropical forest. *Oikos*, 121, 236–244.
- Chisholm RA, Pacala SW (2010) Niche and neutral models predict asymptotically equivalent species abundance distributions in high-diversity ecological communities. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 107, 15821–15825.
- Cornwell WK, Ackerly DD (2010) A link between plant traits and abundance: evidence from coastal California woody plants. *Journal of Ecology*, 98, 814–821.
- Fang S, Yuan ZQ, Lin F, Ye J, Hao ZQ, Wang XG (2014) Functional and phylogenetic structures of woody plants in broad-leaved Korean pine mixed forest in Changbai Mountain.

- tains, Jilin, China. *Chinese Science Bulletin*, 59, 2342–2348. (in Chinese with English abstract) [房帅, 原作强, 藺菲, 叶吉, 郝占庆, 王绪高 (2014) 长白山阔叶红松林木本植物系统发育与功能性状结构. *科学通报*, 59, 2342–2348.]
- Fisher CK, Mehta P (2014) The transition between the niche and neutral regimes in ecology. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 111, 13111–13116.
- Fisher RA, Corbet AS, Williams CB (1943) The relation between the number of species and the number of individuals in a random sample of an animal population. *Journal of Animal Ecology*, 12, 42–58.
- Gray JS, Bjørnseter A, Ugland KI (2006) On plotting species abundance distributions. *Journal of Animal Ecology*, 75, 752–756.
- Hubbell SP (2001) *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Liu CR, Ma KP, Zhou WN (1995) Measurement of biotic community diversity. III. Statistical issue related to species–abundance distribution. *Chinese Biodiversity*, 3, 157–169. (in Chinese) [刘灿然, 马克平, 周文能 (1995) 生物群落多样性的测度方法. III. 与物种–多度分布模型有关的统计问题. *生物多样性*, 3, 157–169.]
- Ma KM (2003) Advances of the study on species abundance pattern. *Acta Phytocologica Sinica*, 27, 412–426. (in Chinese with English abstract) [马克明 (2003) 物种多度格局研究进展. *植物生态学报*, 27, 412–426.]
- MacArthur RH (1957) On the relative abundance of bird species. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 43, 293–295.
- Magurran AE (2005) Species abundance distributions: pattern or process? *Functional Ecology*, 19, 177–181.
- Magurran AE, Henderson PA (2003) Explaining the excess of rare species in natural species abundance distributions. *Nature*, 422, 714–716.
- Matthews TJ, Borges Paulo AV, Whittaker RJ (2014) Multimodal species abundance distributions: a deconstruction approach reveals the processes behind the pattern. *Oikos*, 123, 533–544.
- Matthews TJ, Whittaker RJ (2014) Neutral theory and the species abundance distribution: recent developments and prospects for unifying niche and neutral perspectives. *Ecology and Evolution*, 4, 2263–2277.
- Matthews TJ, Whittaker RJ (2015) On the species abundance distribution in applied ecology and biodiversity management. *Journal of Applied Ecology*, 52, 443–454.
- McEwan R, Muller R (2011) Dynamics, diversity, and resource gradient relationships in the herbaceous layer of an old-growth Appalachian forest. *Plant Ecology*, 212, 1179–1191.
- McGill BJ, Etienne RS, Gray JS, Alonso D, Anderson MJ, Benecha HK, Dornelas M, Enquist BJ, Green JL, He FL, Hurlbert AH, Magurran AE, Marquet PA, Maurer BA, Ostling A, Soykan CU, Ugland KI, White EP (2007) Species abundance distributions: moving beyond single prediction theories to integration within an ecological framework. *Ecology Letters*, 10, 995–1015.
- McGill BJ (2010) Species abundance distributions. In: *Biological Diversity: Frontiers in Measurement and Assessment* (eds Magurran AE, McGill BJ). Oxford University Press, New York.
- Motomura I (1932) On the statistical treatment of communities. *Zoological Magazine (Tokyo)*, 44, 379–383.
- Preston FW (1948) The commonness, and rarity, of species. *Ecology*, 29, 254–283.
- R Core Team (2012) *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna.
- Sekhon JS (2008) Multivariate and propensity score matching software with automated balance optimization: the matching package for R. *Journal of Statistical Software*, 42, 1–52.
- Siepielski AM, Hung KL, Bein Eben EB, McPeck MA (2010) Experimental evidence for neutral community dynamics governing an insect assemblage. *Ecology*, 91, 847–857.
- Song YC (1988) The essential characteristics and main types of the broad-leaved evergreen forest in China. *Phytocoenologia*, 16, 105–123.
- Song YC, Wang XR (1995) *Vegetation and Flora of Tiantong National Forest Park, Zhejiang Province, China*. Shanghai Scientific and Technological Literature Press, Shanghai. (in Chinese) [宋永昌, 王祥荣 (1995) 浙江天童国家森林公园的植被和区系. 上海科学技术文献出版社, 上海.]
- Song YC, Yan ER, Song K (2015) Synthetic comparison of eight dynamics plots in evergreen broadleaf forest, China. *Biodiversity Science*, 23, 139–148. (in Chinese with English abstract) [宋永昌, 阎恩荣, 宋坤 (2015) 中国常绿阔叶林8大动态监测样地植被的综合比较. *生物多样性*, 23, 139–148.]
- Ulrich W, Ollik M, Ugland KI (2010) A meta-analysis of species–abundance distributions. *Oikos*, 119, 1149–1155.
- Volkov I, Banavar JR, Hubbell SP, Maritan A (2003) Neutral theory and relative species abundance in ecology. *Nature*, 424, 1035–1037.
- Wang XH, Kent M, Fang XF (2007) Evergreen broad-leaved forest in Eastern China: its ecology and conservation and the importance of resprouting in forest restoration. *Forest Ecology and Management*, 245, 76–87.
- White EP, Thibault KM, Xiao X (2012) Characterizing species abundance distributions across taxa and ecosystems using a simple maximum entropy model. *Ecology*, 93, 1772–1778.
- Whittaker RH (1965) Dominance and diversity in land plant communities: numerical relations of species express the importance of competition in community function and evolution. *Science*, 147, 250–260.
- Xie YB, Ma ZP, Yang QS, Fang XF, Zhang ZG, Yan ER, Wang XH (2012) Coexistence mechanisms of evergreen and deciduous trees based on topographic factors in Tiantong region, Zhejiang Province, eastern China. *Biodiversity Science*, 20, 159–167. (in Chinese with English abstract) [谢玉彬, 马遵平, 杨庆松, 方晓峰, 张志国, 阎恩荣, 王希华]

- (2012) 基于地形因子的天童地区常绿树种和落叶树种共存机制研究. 生物多样性, 20, 159–167.]
- Yan Y, Zhang CY, Zhao XH (2012) Species–abundance distribution patterns at different successional stages of conifer and broad-leaved mixed forest communities in Changbai Mountains, China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 36, 923–934. (in Chinese with English abstract) [闫琰, 张春雨, 赵秀海 (2012) 长白山不同演替阶段针阔混交林群落物种多度分布格局. 植物生态学报, 36, 923–934.]
- Yang QS, Ma ZP, Xie YB, Zhang ZG, Wang ZH, Liu HM, Li P, Zhang N, Wang DL, Yang HB, Fang XF, Yan ER, Wang XH (2011) Community structure and species composition of an evergreen broad-leaved forest in Tiantong's 20 ha dynamic plot, Zhejiang Province, eastern China. *Biodiversity Science*, 19, 215–223. (in Chinese with English abstract) [杨庆松, 马遵平, 谢玉彬, 张志国, 王樟华, 刘何铭, 李萍, 张娜, 王达力, 杨海波, 方晓峰, 阎恩荣, 王希华 (2011) 浙江天童20 ha常绿阔叶林动态监测样地的群落特征. 生物多样性, 19, 215–223.]
- Zhang S, Lin F, Yuan ZQ, Kuang X, Jia SH, Wang YY, Suo YY, Fang S, Wang XG, Ye J, Hao ZQ (2015) Herb layer species abundance distribution patterns in different seasons in an old-growth temperate forest in Changbai Mountain, China. *Biodiversity Science*, 23, 641–648. (in Chinese with English abstract) [张姗, 藺菲, 原作强, 匡旭, 贾仕宏, 王芸芸, 索炎炎, 房帅, 王绪高, 叶吉, 郝占庆 (2015) 长白山阔叶红松林草本层物种多度分布格局及其季节动态. 生物多样性, 23, 641–648.]

(责编编委: 王绪高 责任编辑: 黄祥忠)

• 研究报告 •

宝天曼国家级自然保护区落叶阔叶林 密度制约效应对树木存活的影响

刘晓静¹ 任思远² 李鹿鑫² 叶永忠² 袁志良² 王 婷^{2*}¹ (河南宝天曼国家级自然保护区管理局, 河南内乡 474350)² (河南农业大学, 郑州 450002)

摘要: 密度制约对物种共存起着重要作用。随着密度制约效应研究的深入, 亲缘关系较近的物种间表现出的密度制约效应逐渐被人们认识。本研究基于2009和2014年对宝天曼1 ha落叶阔叶林样地的2次调查数据, 利用广义线性混合模型分析了重要值排名前11位的物种不同邻域尺度的密度制约效应对不同径级(小径级($1\text{ cm} \leq \text{DBH} < 5\text{ cm}$)、中径级($5\text{ cm} \leq \text{DBH} < 10\text{ cm}$)、大径级($\text{DBH} \geq 10\text{ cm}$))目标个体存活的影响。研究表明: (1) 5年间样地中 $\text{DBH} \geq 1\text{ cm}$ 的所有个体的年均死亡率和增员率分别为5.85%和0.27%; (2) 有5个物种的个体存活率与同种邻体个体数及同种邻体胸高断面积极显著负相关; (3) 小径级个体的存活在5 m的邻域范围内受同种密度制约和谱系密度制约的影响都很显著; 中径级个体在3个尺度上受到的密度制约和谱系密度制约的影响都不大; 大径级个体在7.5 m、10 m邻域范围内受谱系密度制约影响显著。结果表明, 同种密度制约和谱系密度制约效应对宝天曼落叶阔叶林不同生长阶段的树木个体影响不同。

关键词: 密度制约; 广义线性混合模型; 邻体分析; 谱系密度制约

Detecting density dependence on tree survival in a deciduous broad-leaved forest in Baotianman National Nature Reserve

Xiaojing Liu¹, Siyuan Ren², Luxin Li², Yongzhong Ye², Zhiliang Yuan², Ting Wang^{2*}¹ Baotianman National Nature Reserve Administrative Bureau, Neixiang, Henan 474350² Henan Agricultural University, Zhengzhou 450002

Abstract: It has been found that density dependence plays a crucial role in determination of species distribution and coexistence, and the effect of negative density dependence also plays an important part among phylogenetically related species. Based on two census datasets in 2009 and 2014 of the 1-ha deciduous broad-leaved forest plot in Baotianman National Nature Reserve, generalized linear mixed models (GLMMs) were used to examine the density dependence on individual survival of the top 11 species (with high important value) at different neighborhood scales and different DBH sizes ($1\text{ cm} \leq \text{DBH} < 5\text{ cm}$, $5\text{ cm} \leq \text{DBH} < 10\text{ cm}$, $\text{DBH} \geq 10\text{ cm}$). The results showed that (1) mean annual mortality and recruitment rate of individuals ($\text{DBH} \geq 1\text{ cm}$) were 5.85% and 0.27%, respectively; (2) survival rate of 5 tree species was negatively correlated with abundance or neighbor conspecific basal area; (3) density dependence and phylogenetic diversity exerted significant effects on survival of small individuals (at 5 m neighborhood scale), whereas no significant influence on medium trees. With increasing tree size, phylogenetic diversity exerted important effect on large individuals at 7.5 m and 10 m neighborhood scales. In conclusion, density dependence and phylogenetic diversity play different roles on tree survival at different life stages and neighborhood scales in the deciduous broad-leaved forest in Baotianman National Nature Reserve.

收稿日期: 2015-05-19; 接受日期: 2016-02-15

基金项目: 国家自然科学基金(31270493)、中国科学院植物研究所植被与环境变化国家重点实验室 2012 年开放课题(LVEC-2012kf06)和林业公益性行业科研专项“气候变化对森林水碳平衡影响及适应性生态恢复(201404201)”

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: tingwang01@126.com

Key words: density dependence; generalized linear mixed models (GLMMs); neighborhood analysis; phylogenetic density dependence

树木的死亡和更新是影响森林群落结构动态变化的重要因素(Lewis et al, 2004)。有研究认为, 扩散限制(Hubbell, 2001)、环境选择(Harms et al, 2001; John et al, 2007)、竞争(Tilman, 1994)、各种干扰(White & Pickett, 1985)等对森林群落中个体的更新、死亡、迁入、迁出等过程有一定影响。群落的动态变化对解释物种共存和生物多样性维持机制至关重要(Kembel & Hubbell, 2006), 有关物种的共存机制是群落生态学研究的重要问题之一(Bagchi et al, 2014)。关于物种共存的一个重要理论是Janzen-Connell假说, 该假说认为同种成熟个体距离越近, 其专性天敌的密度和同种后代的密度会越高, 天敌和种内竞争使同种邻体表现出较低的更新率和存活率, 从而导致同种个体间距变大, 使得和它有相似资源需求但天敌不同的其他物种的存活率提高(Connell, 1970; Janzen, 1970), 进而促进物种共存并提高物种多样性。

Hubbell (1980)通过模拟研究发现, 少数物种在小尺度上有密度制约发生, 但不能用密度制约解释热带森林为什么存在高的物种多样性。也有研究指出, 在幼苗和幼树阶段, 密度或胸高断面面积过大会导致同种个体存活概率降低(Peters, 2003; Pigot & Leather, 2008), 同种密度制约效应引起的死亡可能是维持森林群落物种多样性的一个重要机制(He & Duncan, 2000; Peters, 2003)。Harms等(2000)的观测数据证明了从种子到幼苗的更新阶段, 密度制约能极大地提高幼苗个体的物种多样性。在幼苗及幼树阶段, 邻体密度制约效应更有可能倾向于通过昆虫、真菌、病原体等植食或者侵染的方式使植物死亡而发生(Bagchi et al, 2010), 现有研究大多支持病原体等微生物在密度制约过程中的作用(Liu et al, 2012; Bagchi et al, 2014)。微生物和植物之间存在寄生-被寄生的关系, 且微生物的扩散距离比较短, 其更可能形成距离制约的格局(Matos et al, 1999)。

近年来, 有研究发现近缘种个体之间也存在密度制约现象。相关研究表明, 病原菌和病毒主要感染亲缘关系较近的物种, 随着谱系距离(一般理解为物种间亲缘关系的远近)的增加, 物种被感染的

几率会显著下降(Gilbert & Webb, 2007)。一些研究发现植株邻体近缘种对目标个体的存活有较大的影响(Metz et al, 2010; Liu et al, 2012), 但随着植株的生长, 这种效应逐渐降低。目前大多数邻体的谱系密度制约研究对象都是幼苗或者幼树(Gonzalez et al, 2010; Uriarte et al, 2010)。Zhu等(2015)的研究表明, 在BCI (Barro Colorado Island)样地中处于生长后期的树木, 其个体生存也受到谱系密度制约的影响。

研究邻域内物种对不同生长阶段目标个体的影响, 有助于了解森林群落中物种的种内和种间相互作用及其对物种多样性的影响。邻域内物种对目标个体生长的影响为长期的累积效应, 它能最终决定其适合度。宝天曼国家级自然保护区地处暖温带向北亚热带的过渡区, 物种丰富, 然而有关当地物种共存机制的研究较少。2009年我们曾在宝天曼建立1 ha落叶阔叶林固定样地并完成首次调查, 2014年进行了复查。本文拟通过这两次的调查资料, 用不同径级来代替树木的不同生长时期, 使用广义线性混合模型分析不同尺度邻域内同种个体密度制约和谱系密度制约对树木存活的影响, 以探讨这两种效应对不同生长时期个体存活的影响的差异, 进而了解宝天曼落叶阔叶林的群落动态和物种共存机制。

1 材料与方法

1.1 研究区域概况

宝天曼国家级自然保护区(33°20'12"-33°35'43" N, 111°46'55"-112°03'32" E)位于河南省南阳市内乡县境内, 地处暖温带向北亚热带的过渡区, 森林覆盖率达89%, 植被以针阔混交林、落叶阔叶林为主, 优势树种以栎类(*Quercus* spp.)、槭树(*Acer* spp.)类、鹅耳枥(*Carpinus* spp.)类以及油松(*Pinus tabulaeformis*)和华山松(*Pinus armandii*)为主(张志铭等, 2010), 是中原地带少有的保存较完整的森林和野生动物类型生态区, 也是我国同纬度天然阔叶林保存最为完好的地区。该区属季风性大陆气候, 四季分明, 年均温度15.1℃, 年降水量885.6 mm, 年蒸

表1 宝天曼国家级自然保护区1 ha落叶阔叶林样地2009和2014年两次调查概况
Table 1 Summary data of two census in a 1-ha deciduous broad-leaved forest plot in Baotianman National Nature Reserve in 2009 and 2014

径级 DBH size	物种数		个体数		死亡数(死亡率)	新增数(增员率)
	Number of species		Number of individuals		Number of mortality (mortality rate, %)	Number of recruitment (recruitment rate, %)
	2009	2014	2009	2014		
小径级 Small DBH size (1 cm ≤ DBH < 5 cm)	54	46	1,538	1,091	482 (31.34)	35 (2.28)
中径级 Medium DBH size (5 cm ≤ DBH < 10 cm)	39	35	600	523	197 (32.83)	120 (20.0)
大径级 Large DBH size (DBH ≥ 10 cm)	22	24	417	381	68 (16.31)	32 (7.68)
总计 Total (DBH ≥ 1 cm)	58	53	2,555	1,995	747 (29.24)	187

发量 991.6 mm, 相对湿度 68%。岩石主要有花岗岩、石灰岩和砂岩。土壤可分为山地棕壤、山地黄棕壤和山地褐土 3 类, 土壤 pH 值约 6.5。

1.2 研究方法

1.2.1 调查取样

参照BCI 50 ha热带雨林样地建设的技术规范(Condit, 1995), 于2009年在宝天曼国家级自然保护区海拔1,350 m处建立一个100 m × 100 m的天然次生落叶阔叶林样地。用全站仪将样地分成25个20 m × 20 m的样方, 每个样方又进一步分为16个5 m × 5 m的小样方。逐一测量记录样方内所有胸径(DBH) ≥ 1 cm的木本植物的编号、名称、胸径、坐标和生长状况等, 并于2014年进行复查。利用上述两次调查资料, 把样地内植物个体按径级划分为3个不同生命阶段, 分别为小径级(1 cm ≤ DBH < 5 cm)、中径级(5 cm ≤ DBH < 10 cm)和大径级 (DBH ≥ 10 cm)。统计两次调查中不同径级的个体数以及年均死亡率和年均增员率(表1)。其中, 年均死亡率为死亡总数/2009年总个体数/5, 年均增员率为2009年后新增个体数/2009年总个体数/5。

1.2.2 谱系树建立

将2009年首次样地调查记录到的58个物种及其相关的科属信息输入到网页版PhyloMatic软件, 运用数据库R20120829构建物种系统的谱系树。以被子植物分类系统III (APGIII, Bremer et al, 2009)为基础, 输入物种后自动输出谱系树并构建物种的谱系拓扑结构(Webb & Donoghue, 2005), 应用Phylocom软件(Webb et al, 2008)中的BLADJ算法, 通过分子或者化石数据进行定年的物种地质年代数据库拟合谱系拓扑结构的分支长度, 得到谱系树(Webb et al, 2008) (图1), 进而利用谱系关系分析样地内谱系密度制约对不同生长期个体存活的影响。

影响。

1.2.3 统计分析

广义线性模型可用于分析不同物种个体的存活与邻域同种和异种个体密度、同种和异种邻体胸高断面积的关系(Zhu et al, 2015)。本文选取样地中重要值排名前11位的物种的所有个体, 计算目标个体半径5 m、7.5 m、10 m内的邻域个体对其的影响。计算时以2009和2014年两次调查的目标个体是否存活为因变量(存活记为1, 死亡记为0), 同种邻体个体数(conspecific number, CON)、同种邻体胸高断面积(conspecific basal area, CONBA)、异种邻体个体数(heterospecific number, HET)、异种邻体胸高断面积(heterospecific basal area, HETBA)等作为自变量。邻域超出样地边界的个体不作为目标个体, 不在计算范围之内。

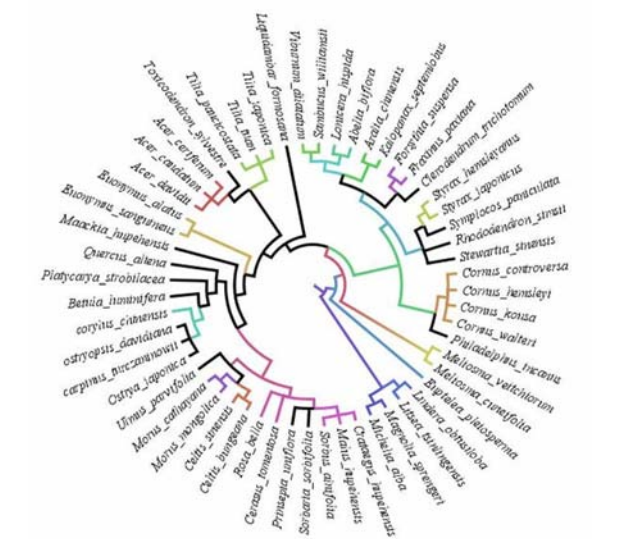


图1 宝天曼国家级自然保护区1 ha落叶阔叶林样地木本植物物种的谱系关系
Fig. 1 Phylogenetic relationship among woody species in a 1-ha deciduous broad-leaved forest plot in Baotianman National Nature Reserve

利用响应变量为二项分布的广义线性混合模型(generalized linear mixed models, GLMMs)来模拟重要值排名前11位的物种目标树个体邻域内同种密度、异种密度及谱系关系对该个体生存(存活/死亡)的影响。采用同种、异种邻体个体数和胸高断面面积作为模型的固定效应,因第一次调查的胸径对目标个体存活影响显著(Piao et al, 2013),故把该次数据进行对数转换后也作为模型的固定效应,不同物种对目标个体存活的影响作为模型的随机效应。使用邻域关联指数(neighborhood relatedness index, NRI)计算目标个体邻域内近缘种对该个体生存的影响(Metz et al, 2010),该NRI中的种间平均谱系距离用目标个体邻域内其他物种与该个体的谱系距离来描述,计算出每个目标个体邻域内谱系距离的平均值和标准差。

$$NRI = -1 \times (X_o - X_e) / X_{sd}$$

(1)

式中, X_o 为平均观测系统发育距离; X_e 为平均期望系统发育距离; X_{sd} 为平均期望系统发育距离标准差。

样地中邻域个体与目标树的系统发育距离平均谱系多样指数(average phylodiversity, APd)为 $-1 \times NRI$ 。

利用广义线性混合模型可以计算个体的生存几率:

$$y_{ij} \sim \text{binomial}(p_{ij})$$

(2)

$$\ln(-\ln(1-p_{ij})) = (\text{size}_{ij} + \text{CON}_{ij} + \text{HET}_{ij} + \text{HETBA}_{ij} + \text{CONBA}_{ij} + \text{NRI}_{ij})_{\text{fixed_part}} + (\beta)_{\text{random_part}}$$

(3)

式中, size为第一次调查的胸径, CON、CONBA、HET、HETBA、size作为模型的固定效应, β 为物种及样方编号作为模型的随机效应。其中, P_{ij} 为第j个树种第i株树的存活状态(存活记为1,死亡记为0),作为该模型的响应变量,对所有连续的解释变量进行标准化。

用AIC (Akaike's information criterion)对模型进行选择,模型拟合的AIC值越小,说明模型拟合度越好,如果模型的AIC值与最优模型的AIC值相差小于2,则表明二个模型差异不显著(Burnham & Anderson, 2002)。采用似然比(likelihood ratio test)检验随机效应变量是否显著。GLMMs模拟采用R软件的lme4软件包完成。

2 结果

2.1 群落动态

2009–2014年的5年间,样地内DBH ≥ 1 cm的

树种由29科45属58种减少到28科40属53种,死亡个体数为747,新增小径级个体数为35个(表1)。小径级和中径级个体的死亡数较高,分别为482和197,死亡率分别为31.34%和32.83%,增员率分别为2.28%和20.0%,大径级个体的死亡率和增员率分别为16.31%和7.68%。总体来看,不同径级个体的死亡率都高于增员率,尤其是小径级个体较高的死亡率和较低的增员率,导致样地5年间产生较高的死亡率(29.24%)和较低的增员率(1.37%)。样地内不同物种的死亡情况也不同,因死亡率较高导致5年后消失的物种主要有海州常山(*Clerodendrum trichotomum*)、珍珠梅(*Sorbaria sorbifolia*)、美蔷薇(*Rosa bella*)、刚毛忍冬(*Lonicera hispida*)、毛楝(*Cornus walteri*)和接骨木(*Sambucus williamsii*)等6种。

根据两次调查数据得到样地内不同物种的重要值(表2)。2009年样地内重要值前3位($IV \geq 10$)

表2 宝天曼国家级自然保护区1 ha落叶阔叶林样地重要值前20位物种的变化(2009–2014年)

Table 2 Importance value (IV) dynamics of top 20 species between 2009 and 2014 in a 1-ha deciduous broad-leaved forest plot in Baotianman National Nature Reserve

物种 Species	拉丁名 Latin name	重要值 IV	
		2009	2014
槲栎	<i>Quercus aliena</i>	20.46	21.65
水榆花楸	<i>Sorbus alnifolia</i>	16.69	19.17
三桠乌药	<i>Lindera obtusiloba</i>	11.26	7.59
青榨槭	<i>Acer davidii</i>	9.62	10.88
野茉莉	<i>Styrax japonicus</i>	4.94	5.72
毛樱桃	<i>Cerasus tomentosa</i>	3.49	3.53
连翘	<i>Forsythia suspensa</i>	2.49	2.75
白檀	<i>Symplocos paniculata</i>	2.42	1.88
卫矛	<i>Euonymus alatus</i>	2.42	2.41
秦岭木姜子	<i>Litsea tsinlingensis</i>	2.38	
元宝槭	<i>Acer truncatum</i>	2.24	2.70
千金榆	<i>Carpinus cordata</i>	1.75	2.00
山梅花	<i>Philadelphus incanus</i>	1.59	1.35
暖木	<i>Meliosma veitchioru</i>	1.52	1.74
泡花树	<i>Meliosma cuneifolia</i>	1.44	1.59
马鞍树	<i>Maackia hupehensi</i>	1.55	
桦叶荚蒾	<i>Viburnum betulifolium</i>	1.32	1.59
四照花	<i>Dendrobenthamia japonica</i> var. <i>chinensis</i>	1.25	1.55
华东楸	<i>Tilia japonica</i>	1.06	
老鸱铃	<i>Styrax hemsleyanus</i>		1.02
灯台树	<i>Bothrocaryum controversum</i>		0.94
粉椴	<i>Tilia oliveri</i>		0.92
其他	Others	10.12	9.03

的树种为槲栎(*Quercus aliena*)、水榆花楸(*Sorbus alnifolia*)和三桠乌药(*Lindera obtusiloba*), 重要值分别为20.46、16.69和11.26; 而2014年重要值前3位的树种为槲栎、水榆花楸和青榨槭(*Acer davidii*), 重要值分别为21.65、19.17和10.88。5年间, 三桠乌药的重要值降低较多, 由11.26降为7.59; 而水榆花楸和青榨槭的重要值则增长较快, 分别由16.69和9.62增加到19.17和10.88。还有一些物种如老鸱铃(*Styrax hemsleyanus*)、灯台树(*Bothrocaryum controversum*)和粉椴(*Tilia oliveri*)的重要值增长较快, 5年间已成为样地内重要值前20位的重要物种。然而, 也有些物种因个体大量死亡导致重要值降低, 2014年没能出现在重要值前20位之列, 如秦岭木姜子(*Litsea tsinlingensis*)、马褂树(*Maackia hupehensis*)和华东椴(*Tilia japonica*)。

2.2 邻体分析

以样地中重要值排名前11位的物种个体存活状态为因变量, 进行邻体分析的结果见表3。从表3可以看出, 对同种邻体个体数(CON)来说, 水榆花楸的个体存活状态在各个尺度上与CON正相关, 三桠乌药在7.5 m和10 m尺度上与CON正相关, 野茉莉(*Styrax japonicus*)、毛樱桃(*Cerasus tomentosa*)、千金榆(*Carpinus cordata*)和暖木(*Meliosma veitchiorum*)分别在7.5 m和10 m尺度上与CON负相关。对同种邻体胸高断面积(CONBA)而言, 槲栎的个体存活状态在5 m和7.5 m尺度上与CONBA正相关, 水榆花楸、青榨槭、三桠乌药、野茉莉和白檀(*Symplocos paniculata*)在各尺度上与CONBA负相关, 元宝槭(*Acer truncatum*)和毛樱桃在10 m尺度上与CONBA负相关。

异种邻体个体数(HET)分析表明, 槲栎的个体存活状态在5 m和7.5 m尺度上与HET正相关, 水榆花楸、元宝槭和三桠乌药在各个尺度上与HET负相关; 对异种邻体胸高断面积(HETBA)而言, 槲栎的个体存活状态在各个尺度上均与HETBA负相关, 水榆花楸在各个尺度上与HETBA正相关, 野茉莉在5 m尺度上与HETBA正相关, 秦岭木姜子在5 m和7.5 m尺度上与HETBA正相关, 暖木在10 m尺度上与HETBA正相关。

2.3 邻域内同种和异种对不同生活阶段个体存活的影响

本研究所用模型可分为两类: (1)基本模型,

表3 宝天曼国家级自然保护区1 ha落叶阔叶林样地不同尺度下的邻体分析结果

Table 3 Result of neighborhood analysis for different scales with different species in a 1-ha deciduous broad-leaved forest plot in Baotianman National Nature Reserve

种名 Species	参数 Parameter	邻体距离 Neighbourhood distance		
		5 m	7.5 m	10 m
槲栎 <i>Quercus aliena</i>	CON	0	0	0
	HET	+	+	0
	CONBA	+++	+	0
	HETBA	---	---	---
水榆花楸 <i>Sorbus alnifolia</i>	CON	+++	+++	+++
	HET	---	---	---
	CONBA	---	---	---
	HETBA	+++	+++	+++
青榨槭 <i>Acer davidii</i>	CON	0	0	0
	HET	0	0	0
	CONBA	---	---	---
	HETBA	0	0	0
三桠乌药 <i>Lindera obtusiloba</i>	CON	0	+	++
	HET	-	-	-
	CONBA	--	--	--
	HETBA	0	0	0
野茉莉 <i>Styrax japonicus</i>	CON	---	---	---
	HET	0	0	0
	CONBA	-	-	-
	HETBA	+	0	0
元宝槭 <i>Acer truncatum</i>	CON	0	0	0
	HET	--	-	--
	CONBA	0	-	--
	HETBA	0	0	0
毛樱桃 <i>Cerasus tomentosa</i>	CON	--	--	-
	HET	0	0	0
	CONBA	0	0	-
	HETBA	0	0	0
白檀 <i>Symplocos paniculata</i>	CON	0	0	0
	HET	0	0	0
	CONBA	-	--	--
	HETBA	0	0	0
秦岭木姜子 <i>Litsea tsinlingensis</i>	CON	0	0	0
	HET	0	0	0
	CONBA	0	0	0
	HETBA	++	+	0
千金榆 <i>Carpinus cordata</i>	CON	0	-	--
	HET	0	0	0
	CONBA	0	0	0
	HETBA	0	0	0
暖木 <i>Meliosma veitchiorum</i>	CON	--	---	--
	HET	0	0	0
	CONBA	0	0	0
	HETBA	0	0	+

CON、CONBA、HET、HETBA分别表示同种邻体个体数、同种邻体胸高断面积、异种邻体个体数和异种邻体胸高断面积。0表示无显著相关性, +、++、+++分别表示在 $P < 0.05$ 、 $P < 0.01$ 、 $P < 0.001$ 水平上显著正相关, -、--、---分别表示在 $P < 0.05$ 、 $P < 0.01$ 、 $P < 0.001$ 水平上显著负相关。
CON, CONBA, HET and HETBA indicate conspecific number, conspecific basal area, heterospecific number and heterospecific basal area, respectively. 0 indicates non-significant relationships between survival and these variables. +, ++, +++ indicate significant positive correlations at $P < 0.05$, $P < 0.01$, $P < 0.001$, respectively. -, --, --- indicate negative similar correlations at $P < 0.05$, $P < 0.01$, $P < 0.001$ level, respectively.

把物种、样方编号、方位作为随机效应; (2)交互作用模型, 在基本模型的基础上, 把相互作用作为固定效应。通过比较两类模型的AIC值, 筛选出不同尺度下不同径级的最优模型(表4)。从表4中可以看出, 小径级个体在3个尺度上的最优模型均为交互作用模型, 中径级和大径级个体在3个尺度上的最优模型都为基本模型。

在不同尺度下不同径级的树木存活都受到了同种个体密度的影响(图2)。在5 m尺度下小径级个体受到的同种负密度制约效应的影响极显著, 随着尺度的增加, 负效应的影响降低, 在7.5 m和10 m尺度下大径级受到同种负密度制约效应影响(图2-CON)。同种胸高断面积在不同尺度对小径级(图3A1-3)和大径级(图3C1-3)个体的存活都表现出负效应; 异种个体密度在不同尺度对小径级个体的存活表现为极显著的正效应, 对中径级和大径级个体的存活表现出促进作用, 对大径级个体存活的影响在7.5 m和10 m尺度下达到显著(图2-HET)。异种胸高断面积在5 m尺度下对小径级个体的存活表现为极显著的正效应(图3A1), 对中径级(图3B1-3)和大径级(图3C1-3)个体存活表现出一定的负效应, 但这一效应并不显著; 5 m尺度下小径级个体存活受到亲缘关系较近的个体密度的正效应达到极显著,

大径级个体在7.5 m和10 m的尺度上受亲缘关系较近的个体密度的影响比较显著(图2-NRI)。

3 讨论

3.1 更新动态

通过对宝天曼落叶落叶林1 ha样地两次调查的数据分析, 发现5年间样地中DBH ≥ 1 cm的个体年均死亡率为5.85%, 增员率为0.27%。与2009年调查数据相比, 2014年样地中秦岭木姜子、马鞍树、华东椴等3个物种因个体大量死亡导致其重要值下降到20位之后。相关的固定样地调查结果发现, 多数样地都有一定的个体死亡率。如BCI样地中DBH > 1 cm的个体在1982–1995年间的年均死亡率为2.64%, 补员率为2.87%, 马来西亚Pasoh样地在1986–1996年间的年均死亡率为1.46%, 补员率为1.65% (Condit et al, 1999), 古田山样地2002–2007年间的年均死亡率为2.02%, 补员率为6.65% (汪殷华等, 2011)。比较不同固定样地的研究可以看出, 宝天曼样地个体(DBH > 1 cm)的年均死亡率(5.85%)较高, 而增员率(0.27%)较低。

与以上3个站点相比, 引起宝天曼样地中较高死亡率和较低补员率的一个可能原因是样地内资源不能满足部分物种的生态需求。树种个体大量死

表4 不同尺度下不同广义线性混合模型(GLMMs)的AIC值
Table 4 AIC values of different GLMMs (generalized linear mixed models) at three scales (r) in a 1-ha deciduous broad-leaved forest plot in Baotianman National Nature Reserve

模型类型 Model type		邻体距离 Neighbourhood distance								
		5 m			7.5 m			10 m		
		小 Small	中 Me- dium	大 Large	小 Small	中 Me- dium	大 Large	小 Small	中 Medium	大 Large
基本模型 Basic model	d+n+h+(sp+20s) _{random}	1,484.06	355.5304	380.3177	1,483.798	355.0877	372.4036	1,484.64	359.2236	373.3339
	d+c+b+(sp+20s) _{random}	1,480.921	355.6752	378.72	1,482.687	355.3472	371.565	1,479.719	355.676	371.266
	d+n+h+c+b+(sp+20s) _{random}	1,483.84	359.2017	381.6294	1,485.789	358.0195	370.1479	1,483.541	357.485	369.087
	d+n+h+c+b+i+(sp+20s) _{random}	1,485.83	356.6697	379.306	1,487.509	356.979	372.125	1,485.34	357.0264	370.084
交互作用 模型 Interaction model	d*(n+h) +(sp+20s) _{random}	1,484.249	359.3985	382.5019	1,485.738	358.9014	374.9681	1,486.79	358.066	375.3167
	d*(n+h+i) +(sp+20s) _{random}	1,488.12	359.3586	384.9341	1,489.323	362.611	378.8982	1,489.957	361.7479	378.8444
	d*(c+b) +(sp+20s) _{random}	1,475.82	358.6642	378.6484	1,479.193	357.8086	375.5305	1,481.48	359.2018	374.0463
	d*(c+b+i) +(sp+20s) _{random}	1,479.6	358.9814	380.8261	1,473.86	361.5722	379.2916	1,481.13	363.1487	377.7625
	d*(n+h+c+b) +(sp+20s) _{random}	1,480.32	366.2005	383.7345	1,475.386	365.396	377.4086	1,479.243	375.7429	375.7429
	d*(n+h+c+b+i) +(sp+20s) _{random}	1,474.3	366.2815	386.4617	1,474.083	369.1937	381.3527	1,480.58	368.7947	379.6699

c: CONBA, 同种邻体胸高断面积; b: HETBA, 异种邻体胸高断面积; d: 胸径(DBH); h: HET, 异种邻体个体数; i: NRI, 邻域关联指数; n: CON, 同种邻体个体数; sp为物种名; 20s为样方号。小、中、大分别表示小径级(1 cm ≤ DBH < 5 cm)、中径级(5 cm ≤ DBH < 10 cm)和大径级(DBH ≥ 10 cm)。
c, CONBA, conspecific basal area; b, HETBA, heterospecific basal area; d, diameter at breast height (DBH); h, HET, heterospecific number; i, NRI, neighborhood relatedness index; n, CON, conspecific number; sp, Species name; 20s, No. of sample plot. Small, medium and large indicate small DBH class (1 cm ≤ DBH < 5 cm), medium DBH class (5 cm ≤ DBH < 10 cm), and large DBH class (DBH ≥ 10 cm), respectively.

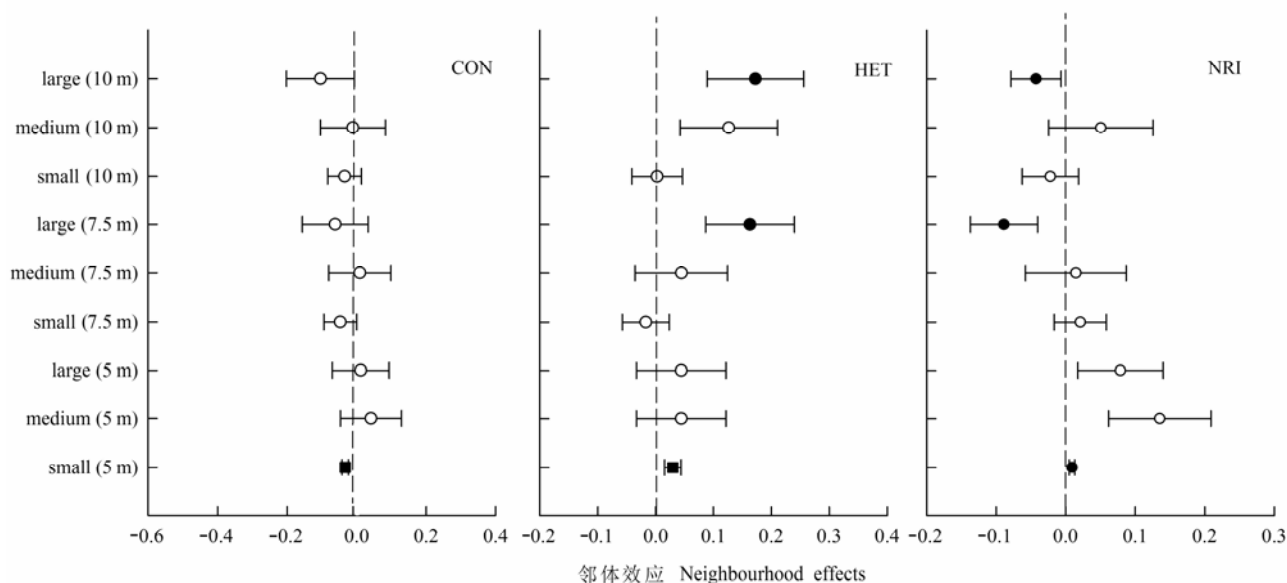


图2 邻域内同种个体数(CON)、异种个体数(HET)、邻域关联指数(NRI)对目标个体存活的影响

Fig. 2 Neighbourhood effects of conspecific neighbors (CON), heterospecific neighbors (HET) and neighborhood relatedness index (NRI) on individual survival

small, medium, large 分别表示小径级 ($1 \text{ cm} \leq \text{DBH} < 5 \text{ cm}$)、中径级 ($5 \text{ cm} \leq \text{DBH} < 10 \text{ cm}$) 和大径级 ($\text{DBH} \geq 10 \text{ cm}$); 5 m、7.5 m、10 m 分别为不同邻域尺度; ○表示相关不显著 ($P > 0.05$), ●、■分别表示在 $P < 0.05$ 、 $P < 0.01$ 水平上显著相关。

Small, medium and large indicate small DBH class ($1 \text{ cm} \leq \text{DBH} < 5 \text{ cm}$), medium DBH class ($5 \text{ cm} \leq \text{DBH} < 10 \text{ cm}$) and large DBH class ($\text{DBH} \geq 10 \text{ cm}$), respectively. The 5 m, 7.5 m and 10 m indicate different neighbourhood scales. ○, ●, ■ indicate correlations at $P > 0.05$, $P < 0.05$ and $P < 0.01$ level, respectively.

亡是导致样地年均死亡率高的直接原因。除了与群落本身结构特征有关外, 动物对种子的啃食也是影响其增殖率的一个重要原因。在对重要值前11位的个体进行邻体分析时, 发现其中5个物种的个体在不同尺度上的存活状态与同种邻体胸高断面积显著负相关, 可能原因是同种个体间存在资源竞争。物种的生长都需要光照、水分和土壤养分, 但不同物种在不同时期对资源的需求不同, 相邻的不同物种通过促进或竞争相互影响, 当促进作用大于竞争时邻域物种间的相互影响是有利的。同种个体因对资源需求相同, 故相互间会产生抑制和竞争作用。

3.2 同种密度制约和谱系密度制约对个体存活的影响

大多数物种共存机制的预测模型结果均显示同种个体比异种个体对物种存活影响更大(Volkov et al, 2005)。通过广义线性混合模型(GLMMs)对重要值前11位的物种个体的存活进行邻体分析, 发现宝天曼落叶阔叶林中存在同种个体间密度制约效应, 如野茉莉、毛樱桃、千金榆和暖木在7.5 m和10

m尺度上都表现出同种个体密度制约效应。对本样地的全部物种分径级进行邻域效应分析时发现, 在5 m尺度下小径级个体表现出显著的同种个体密度制约效应, 而其他径级和尺度下密度制约效应不显著。究其原因, 本样地大部分物种为阳生喜光物种, 这一径级的种间竞争主要是对林窗等光源的竞争。

Bell等(2006)研究发现, 卵门菌的感染引起了热带乔木植物*Sebastiania longicuspis*幼苗的高死亡率。这可能是因为病菌对亲缘关系较近的物种会同时产生感染, 因此密度制约效应也会对亲缘关系较近的物种产生影响(Gilbert & Webb, 2007)。Webb等(2006)发现在BCI样地中, 谱系密度制约对幼苗的死亡率有影响, Zhu等(2015)对BCI样地不同生长阶段的树木研究发现, 谱系密度制约对幼苗有显著正效应, 对成年树有显著的负效应。本研究中, 在5 m尺度下小径级个体存活与异种个体密度影响和NRI表现为显著的正效应, 这可能是谱系距离相近的物种之间存在相互促进的竞争作用, 也有可能是亲缘关系较近的物种有相似的生境要求。

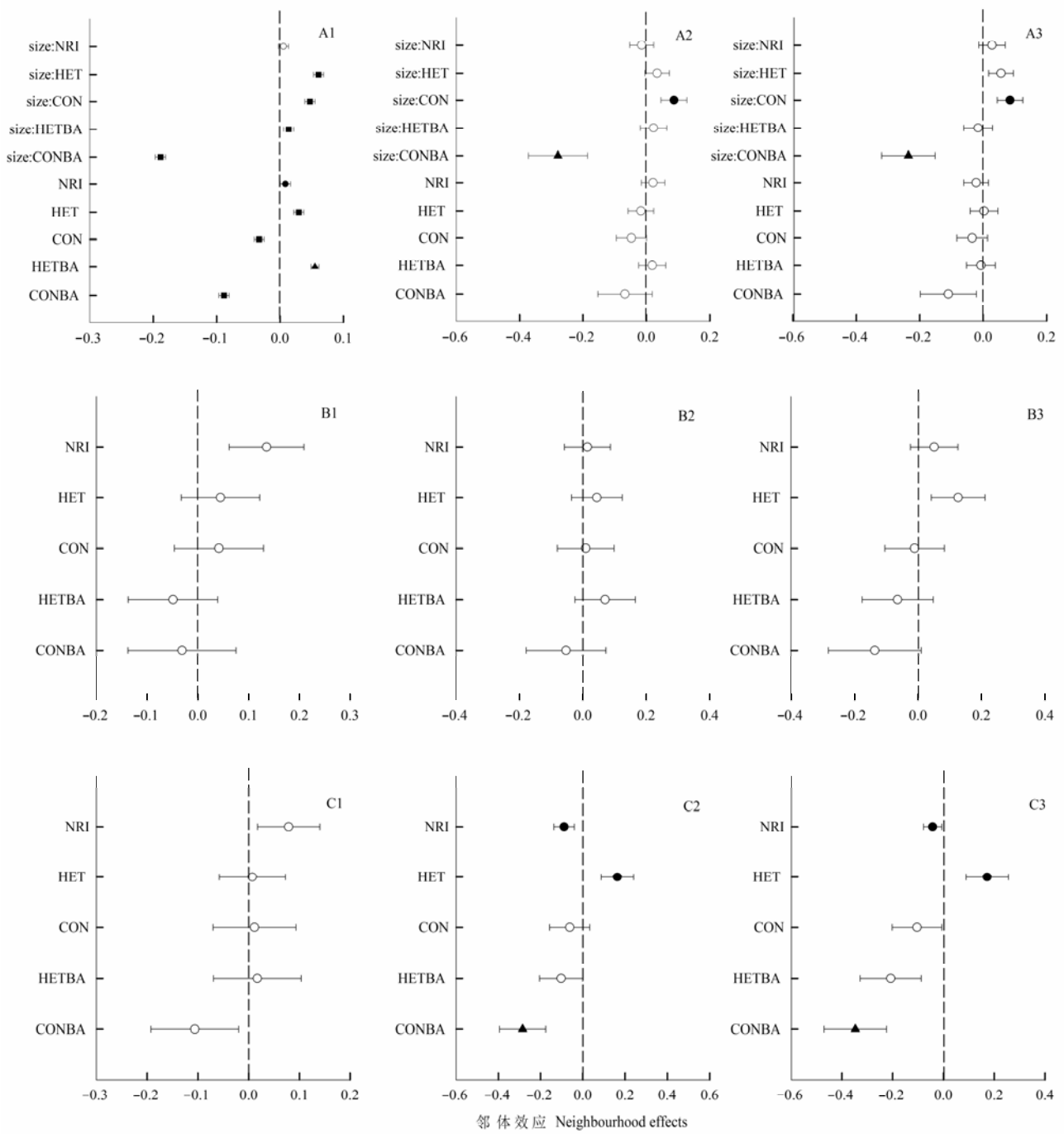


图3 不同尺度下不同径级树木个体的邻体效应对其存活的影响
Fig. 3 Neighbourhood effects of individual trees with different DBH size and different scales on survival
A、B、C分别表示小径级($1\text{ cm} \leq \text{DBH} < 5\text{ cm}$)、中径级($5\text{ cm} \leq \text{DBH} < 10\text{ cm}$)和大径级($10\text{ cm} \leq \text{DBH}$), 数字1、2、3分别表示5 m、7.5 m、10 m的邻域尺度。○为相关不显著, ●、▲、■分别表示在 $P < 0.05$ 、 $P < 0.01$ 、 $P < 0.001$ 水平上显著相关。A, B and C mean different size with small ($1\text{ cm} \leq \text{DBH} < 5\text{ cm}$), medium ($5\text{ cm} \leq \text{DBH} < 10\text{ cm}$) and large ($\text{DBH} \geq 10\text{ cm}$) DBH, respectively. The number 1, 2, 3 indicate different neighbourhood scales of 5 m, 7.5 m and 10 m. ○ mean no significance correlation ($P > 0.05$), and ●、▲、■ indicate different significant correlations at p -vale as 0.05, 0.01 and 0.001, respectively.

小径级树木个体存活受到同种胸高断面积负效应的影 响表明本样地存在种内不对称竞争作用, 而异种胸高断面积对其存活的影响可以看作种间竞争作用。随着研究尺度的增加, 各种因子对小径

级个体存活的影响变弱,不同尺度的中径级个体存活受各种因子的影响不太显著,死亡个体数比较少,小径级个体同种密度制约效应比较显著。在7.5 m和10 m尺度下大径级个体存活受谱系密度制约的影响比较显著,异种个体密度对其存活的影响也为显著的正效应。样地内没有发现明显的病虫害现象,说明亲缘关系较近的大径级个体在这一尺度下可能存在一定的密度制约效应。

通过对样地两次调查数据的比较可以发现,宝天曼落叶阔叶林小径级个体间存在同种密度制约效应影响,大径级个体存活受谱系密度制约效应影响。但由于缺少幼苗($DBH < 1\text{ cm}$)的调查数据,本研究关于样地中谱系密度制约对小径级个体($1\text{ cm} \leq DBH < 5\text{ cm}$)存活与否影响的结果及原因并不完善。因此,建立固定样地对不同物种的不同生命阶段进行长期监测,是解决这一问题的的重要途径,也是研究森林物种密度制约效应和群落动态研究的有效方法。

参考文献

- Bagchi R, Gallery RE, Gripenberg S, Gurr SJ, Narayan L, Addis CE, Freckleton RP, Lewis OT (2014) Pathogens and insect herbivores drive rainforest plant diversity and composition. *Nature*, 506, 85–88.
- Bagchi R, Press MC, Scholes JD (2010) Evolutionary history and distance dependence control survival of dipterocarp seedlings. *Ecology Letters*, 13, 51–59.
- Bell T, Freckleton RP, Lewis OT (2006) Plant pathogens drive density-dependent seedling mortality in a tropical tree. *Ecology Letters*, 9, 569–574.
- Bremer B, Bremer K, Chase M, Fay M, Reveal J, Soltis D, Soltis P, Stevens P (2009) An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 161, 105–121.
- Burnham KP, Anderson DR (2002) Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach. *Journal of Wildlife Management*, 67, 606.
- Condit R (1995) Research in large, long-term tropical forest plots. *Trends in Ecology & Evolution*, 10, 18–22.
- Condit R, Ashton PS, Manokaran N, LaFrankie JV, Hubbell SP, Foster RB (1999) Dynamics of the forest communities at Pasoh and Barro Colorado: comparing two 50-ha plots. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B: Biological Sciences*, 354, 1739–1748.
- Connell JH (1970) On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in forest trees. *Center Ag Publishing & Documentation Wageningen*, 298, 298–312.
- Gilbert GS, Webb CO (2007) Phylogenetic signal in plant pathogen–host range. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 104, 4979–4983.
- Gonzalez MA, Roger AI, Courtois EA, Jabot F, Norden N, Paine CET, Baraloto C, Thébaud C, Chave Jrm (2010) Shifts in species and phylogenetic diversity between sapling and tree communities indicate negative density dependence in a lowland rain forest. *Journal of Ecology*, 98, 137–146.
- Harms KE, Wright SJ, Calderon O, Hernandez A, Herre EA (2000) Pervasive density-dependent recruitment enhances seedling diversity in a tropical forest. *Nature*, 404, 493–495.
- Harms KE, Condit R, Hubbell SP, Foster RB (2001) Habitat associations of trees and shrubs in a 50-ha Neotropical forest plot. *Journal of Ecology*, 89, 947–959.
- He FL, Duncan RP (2000) Density-dependent effects on tree survival in an old-growth Douglas fir forest. *Journal of Ecology*, 88, 676–688.
- Hubbell SP (1980) Seed predation and the coexistence of tree species in tropical forests. *Oikos*, 35, 214–229.
- Hubbell SP (2001) *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography* (Vol. 32). Princeton University Press, Princeton.
- Janzen DH (1970) Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *The American Naturalist*, 104, 501–528.
- John R, Dalling JW, Harms KE, Yavitt JB, Stallard RF, Mirabello M, Hubbell SP, Valencia R, Navarrete H, Vallejo M (2007) Soil nutrients influence spatial distributions of tropical tree species. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 104, 864–869.
- Kembel SW, Hubbell SP (2006) The phylogenetic structure of a neotropical forest tree community. *Ecology*, 87, S86–S99.
- Lewis SL, Phillips OL, Sheil D, Vinceti B, Baker TR, Brown S, Graham AW, Higuchi N, Hilbert DW, Laurance WF, Lejoly J, Malhi Y, Monteagudo A, Vargas PN, Sonke B, Supardi N, Terborgh JW, Martínez RV (2004) Tropical forest tree mortality, recruitment and turnover rates: calculation, interpretation and comparison when census intervals vary. *Journal of Ecology*, 92, 929–944.
- Liu XB, Liang M, Etienne RS, Wang Y, Staehelin C, Yu SX (2012) Experimental evidence for a phylogenetic Janzen-Connell effect in a subtropical forest. *Ecology Letters*, 15, 111–118.
- Matos DMS, Freckleton RP, Watkinson AR (1999) The role of density dependence in the population dynamics of a tropical palm. *Ecology*, 80, 2635–2650.
- Metz MR, Sousa WP, Valencia R (2010) Widespread density-dependent seedling mortality promotes species coexistence in a highly diverse Amazonian rain forest. *Ecology*, 91, 3675–3685.
- Peters HA (2003) Neighbour-regulated mortality: the influence of positive and negative density dependence on tree populations in species-rich tropical forests. *Ecology Letters*, 6, 757–765.
- Piao TF, Comita LS, Jin GZ, Kim JH (2013) Density dependence across multiple life stages in a temperate old-growth

- forest of Northeast China. *Oecologia*, 172, 207–217.
- Pigot AL, Leather SR (2008) Invertebrate predators drive distance-dependent patterns of seedling mortality in a temperate tree *Acer pseudoplatanus*. *Oikos*, 117, 521–530.
- Tilman D (1994) Competition and biodiversity in spatially structured habitats. *Ecology*, 75, 2–16.
- Uriarte M, Swenson NG, Chazdon RL, Comita LS, Kress WJ, Erickson D, Forero-Montaña J, Zimmerman JK, Thompson J (2010) Trait similarity, shared ancestry and the structure of neighbourhood interactions in a subtropical wet forest: implications for community assembly. *Ecology Letters*, 13, 1503–1514.
- Volkov I, Banavar JR, He F, Hubbell SP, Maritan A (2005) Density dependence explains tree species abundance and diversity in tropical forests. *Nature*, 438, 658–661.
- Wang YH, Mi XC, Chen SW, Li MH, Yu MJ (2011) Regeneration dynamics of major tree species during 2002–2007 in a subtropical evergreen broad-leaved forest in Gutianshan National Nature Reserve in East China. *Biodiversity Science*, 19, 178–189. (in Chinese with English abstract) [汪殷华, 米湘成, 陈声文, 李铭红, 于明坚 (2011) 古田山常绿阔叶林主要树种2002–2007年间更新动态. *生物多样性*, 19, 178–189.]
- Webb CO, Ackerly DD, Kembel SW (2008) Phylocom: software for the analysis of phylogenetic community structure and trait evolution. *Bioinformatics*, 24, 2098–2100.
- Webb CO, Donoghue MJ (2005) Phylomatic: tree assembly for applied phylogenetics. *Molecular Ecology Notes*, 5, 181–183.
- Webb CO, Gilbert GS, Donoghue MJ (2006) Phylodiversity-dependent seedling mortality, size structure, and disease in a Bornean rain forest. *Ecology*, 87, S123–S131.
- White PS, Pickett ST (1985) Natural disturbance and patch dynamics: an introduction. in: *The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics* (eds Pickett ST, White PS), pp. 3–13. Academic Press, London.
- Zhang ZM, Zhu XL, Ye YZ, Liu XJ, Yao S, Mei SX (2010) Studies on fine root biomass of the *Quercus* communities in Baotianman National Nature Reserve. *Journal of Henan Agricultural University*, 44, 210–216. (in Chinese with English abstract) [张志铭, 朱学灵, 叶永忠, 刘晓静, 姚松, 梅世秀 (2010) 宝天曼自然保护区栎类群落细根生物量的研究. *河南农业大学学报*, 44, 210–216.]
- Zhu Y, Comita LS, Hubbell SP, Ma KP (2015) Conspecific and phylogenetic density-dependent survival differs across life stages in a tropical forest. *Journal of Ecology*, 103, 957–966.

(责任编辑: 米湘成 责任编辑: 黄祥忠)

• 研究报告 •

毛竹扩张对次生常绿阔叶林物种组成、结构与多样性的影响

欧阳明 杨清培* 陈 昕 杨光耀 施建敏 方向民

(江西农业大学江西省竹子种质资源与利用重点实验室, 南昌 330045)

摘要: 毛竹(*Phyllostachys edulis*)向邻近次生常绿阔叶林扩张现象明显, 极大地影响了常绿阔叶林的生态功能, 但关于其扩张对常绿阔叶林的群落结构与生物多样性影响的后效研究较少。本文采用时空替代法, 在江西井冈山国家级自然保护区沿毛竹扩张方向, 依次设置毛竹林、竹阔混交林和常绿阔叶林样地, 比较分析了扩张前后群落物种相似性、群落结构和多样性指数等特征。结果表明: (1)毛竹林与常绿阔叶林乔木层、灌木层和草本层的Bray-Curtis相似性指数很小, 分别为0.003、0.046和0.030。(2)毛竹林的垂直结构呈“>”型, 高度12–14 m区间的多度百分比达33.3%, 径级结构集中分布于5–10 cm区间, 达总数的90.0%; 常绿阔叶林的垂直结构为“L”型, 高度2–4 m的物种数占54.3%, 径级分布范围较广, 4个较大径级区间的平均百分比为10.3%。(3)乔木层的Shannon-Wiener指数由常绿阔叶林的2.56降至毛竹林的0.06, 降幅高达98%; 灌木层也由2.58降至2.03, 降幅21%。以上结果说明, 毛竹扩张会导致次生常绿阔叶林群落组成和结构简化、物种多样性下降, 对森林生态系统功能产生负面影响。

关键词: 毛竹扩张; 常绿阔叶林; 竹阔界面; 物种多样性; 生态系统功能; 自然保护区

Effects of the expansion of *Phyllostachys edulis* on species composition, structure and diversity of the secondary evergreen broad-leaved forests

Ming Ouyang, Qingpei Yang*, Xin Chen, Guangyao Yang, Jianmin Shi, Xiangmin Fang

Jiangxi Provincial Key Laboratory for Bamboo Germplasm Resources and Utilization, Jiangxi Agricultural University, Nanchang 330045

Abstract: The expansion of *Phyllostachys edulis* into the adjacent secondary evergreen broad-leaved forest (EBF) is obvious and greatly affects its ecological function. Little research has examined its effects on community structure and biodiversity. We comparatively analyzed the characteristics of species composition, community structure and diversity before and after the expansion of *P. edulis* forest (PEF), *P. edulis*-broad-leaved mixed forest (PBMF) and EBF along a gradient of *P. edulis* expansion in the Jinggangshan National Nature Reserve in Jiangxi Province using a space for time substitution method. Results indicated that: (1) The Bray-Curtis similarity index values of the tree layer, shrub layer and herb layer between PEF and EBF were 0.003, 0.046 and 0.030, respectively. (2) The PEF vertical structure showed a “>” type and the abundance percentage was 33.3% in 12–14 m interval, its diameter at breast height (DBH) class structure concentrated distribution in 5–10 cm interval, whose percentage was as high as 90.0%; while the EBF vertical structure showed a “L” type and the abundance percentages was 54.3% in 2–4 m interval, its DBH class distribution range was relatively wide, the average percentage of four larger diameter grades was 10.3%. (3) The Shannon-Wiener index value in the tree layer declined from 2.56 in EBF to 0.06 in PEF, with a reduction of 98%. In the shrub layer, the index value dropped from 2.58 to 2.03, declining 21%. We suggest that the expansion of *P. edulis* simplified the community composition and structure of the secondary evergreen broad-leaved forest and reduced species diversity, which can cause adverse impacts on forest ecosystem functioning.

收稿日期: 2015-10-25; 接受日期: 2016-04-19

基金项目: 国家自然科学基金(31260120 和 3146077)和江西省自然科学基金(20122BAB204019)

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: Qingpeiyang@126.com

Key words: *Phyllostachys edulis* expansion; evergreen broad-leaved forest; bamboo and broad-leaved forest interface; species diversity; ecosystem function; natural reserve

竹子扩张引起的森林生态系统功能退化与景观变化正逐渐受到生态学家的关注(Lima et al, 2012; 杨清培等, 2015)。我国毛竹(*Phyllostachys edulis*)林面积已达400万ha以上, 且呈持续增长的趋势(Jiang, 2007)。毛竹是我国特有的乔木状散生竹种, 广泛分布于亚热带地区, 其株高可达20 m, 胸径可达20 cm, 具有生长繁殖速度快、适应改造能力强的特点(耿伯介和王正平, 1996)。虽然毛竹作为重要的经济竹种, 在我国林农增收和竹产业经济发展中起着重要作用, 但作为一类入侵性很强的本土植物, 它自身的生物学特性使其扩张潜力巨大(白尚斌等, 2013)。许多研究发现, 毛竹正不断向邻近群落扩张, 引发了许多生态环境问题(Isagi & Torii, 1997; 丁丽霞等, 2006; 吴家森等, 2008)。然而, 因其较高的经济价值, 人们忽视了毛竹扩张造成的生态影响。

常绿阔叶林是亚热带地区的地带性植被, 集中分布在我国南方, 适宜生境与毛竹林相似(吴征镒, 1980)。常绿阔叶林物种组成多样、群落结构复杂, 在调节气候、涵养水源和保持水土等环境效益方面发挥着重要作用(宋永昌等, 2013)。然而, 毛竹扩张对该区常绿阔叶林的严重威胁使其生态功能下降, 毛竹扩张引发的生态负面效应逐渐受到关注(杨怀等, 2010; Fukushima et al, 2015; Shinohara & Otsuki, 2015)。目前已有研究分别从土壤理化性质、凋落物水文特征、植物多样性和生态景观格局等方面进行了初步分析(白尚斌等, 2013; 宋庆妮等, 2015; 杨清培等, 2015), 但关于毛竹扩张对常绿阔叶林群落特征影响的生态效应评价仍重视不够。物种组成、空间结构和多样性作为群落基本特征, 共同决定着森林的生态系统功能(Chapin III et al, 2000; Huang et al, 2003)。然而, 自然条件下以上特征很容易受侵入物种的种群发展影响, 尤其是高大侵入种的种群扩张改造作用更强(Hejda et al, 2009)。

为此, 本文采用时空替代法, 在江西井冈山国家级自然保护区选择典型的毛竹向常绿阔叶林扩张的样地, 对群落特征进行全面调查, 并比较分析了毛竹林、竹阔混交林和次生常绿阔叶林乔木层、灌木层和草本层的物种组成、径级结构和物种多样

性等特征, 以期为客观评价毛竹扩张对常绿阔叶林的生态后效提供参考。

1 方法

1.1 研究区概况

江西井冈山国家级自然保护区(26°13'–26°52' N, 113°59'–114°18' E)始建于1981年, 2000年批准为国家级自然保护区, 主要保护对象是中亚热带湿润常绿阔叶林生态系统及其生物多样性。该保护区位于东南丘陵盆地地区, 属中亚热带季风气候(张继平等, 2014)。该地四季分明, 水热条件充沛, 平均气温14.2℃, 最热月平均气温23.9℃(7月), 极端最高温36.7℃; 最冷月平均气温3.4℃(1月), 极端最低温–11.0℃; 年平均降水量1,889.8 mm; 海拔202–2,120.4 m。土壤以山地黄壤为主, 土层厚度一般在50–80 cm, 土质疏松、肥沃、湿润(邓贤兰等, 2003; 张继平等, 2014)。该区地带性植被为常绿阔叶林, 同时也是毛竹适生区。保护区建立以前, 由于长期的人类采伐和自然干扰, 原始常绿阔叶林大面积退化为次生林, 自然保护区建立后, 采取封山育林的植被恢复措施, 次生常绿阔叶林处于向原始林正向演替阶段, 但同时也因遭受邻近毛竹自然扩张的严重干扰, 形成了大量竹阔混交林和毛竹林。

1.2 样地设置

2014年8月, 在保护区内选择3个典型的毛竹向次生常绿阔叶林扩张的界面, 每个界面宽20 m, 长90 m, 根据群落特征依次划分为毛竹林、竹阔混交林和阔叶林。每个群落设置1个20 m × 20 m的样方用于乔木层树种监测, 在样地的对角线位置设置2个5 m × 5 m的样方用于灌木层物种监测, 在样地中心和4角设置5个1 m × 1 m的样方用于草本层物种监测。样地海拔高度为850–950 m, 阔叶林为正在恢复中的次生常绿阔叶林, 乔木层优势种主要为红楠(*Machilus thunbergii*), 林龄40–50年, 伴生树种主要有交让木(*Daphniphyllum macropodum*)、赤杨叶(*Alniphyllum fortunei*)等。乔木层高度17.0 m, 平均胸径15.8 cm, 密度1,000株/ha, 郁闭度0.85。竹阔混交林为毛竹向阔叶林扩张6–7年后形成, 竹木数量比为8:1, 其中毛竹高约15 m, 密度约4,200株/ha。毛

竹林为约30年前自然扩张形成的纯林, 密度约6,200株/ha, 平均胸径8.0 cm, 平均高度12.5 m。

1.3 调查方法

乔木层: 起测胸径5 cm, 记录物种、胸径、高度和多度等; 灌木层: 测定胸径小于5 cm的木本植物, 包括乔木的幼树和灌木, 记录种名、地径、高度和多度等; 草本层: 记录种名、高度和盖度等。

1.3.1 群落物种组成测度

重要值: $IV = (\text{相对多度} + \text{相对频度} + \text{相对显著度} + \text{相对高度})/4$ (1)

群落相似性的Bray-Curtis指数(Bray & Curtis, 1957; 马克平等, 1995):

$$Cn = 2jN/(aN + bN) \quad (2)$$

$$jN = \sum_{i=1}^S \min(jNa + jNb) \quad (3)$$

式中, aN 为样地A的物种数目, bN 为样地B的物种数目, jN 为样地A(jNa)和样地B(jNb)共有种中个体数目较小者之和。

1.3.2 群落结构测度

群落垂直结构: 将群落乔木层和灌木层所有植株的高度按2 m的组间距划分成11个组, 分别计算每个组内植株多度占总多度的百分比, 绘制频率分布图。

群落径级结构: 将群落乔木层所有植株的胸径按5 cm的组间距分成8个组, 分别计算每个组内植株多度占总多度的百分比, 绘制频率分布图。

1.3.3 物种多样性测度(马克平和刘玉明, 1994)

$$\text{物种丰富度: } R = S \quad (4)$$

$$\text{物种丰富度的Margalef指数: } D_m = \frac{(S-1)}{\ln N} \quad (5)$$

$$\text{Simpson指数: } D_s = \frac{N(N-1)}{\sum_{i=1}^S n_i(n_i-1)} \quad (6)$$

$$\text{Shannon-Wiener指数: } H' = -\sum_{i=1}^S P_i \ln P_i \quad (7)$$

$$\text{Pielou均匀度指数: } E = \frac{H'}{\ln S} \quad (8)$$

$$\text{生态优势度指数: } D = \sum_{i=1}^S P_i^2 \quad (9)$$

式中, S 为物种数目, N 为所有物种的个体数之和, n_i 为第 i 个种的个体数, P_i 为第 i 种的个体数占所有个体总数 N 的比例。

1.4 数据处理

采用单因素方差分析(One-Way ANOVA)和最小显著差异法(LSD)比较各多样性指数在毛竹林、竹阔混交林和常绿阔叶林间的差异显著性。分别通过SPSS 19.0和Origin 9.0进行数据分析和绘图。

2 结果

2.1 毛竹扩张对物种组成和数量特征的影响

由表1可知, 3个群落的立竹度和立木数差别较大。毛竹扩张前后, 群落立竹度和总立木树明显上升, 每公顷分别增加为6,233和4,466株; 而其他树种立木数则显著下降, 单位面积减少了1,767株/ha, 降幅高达94.6%。说明毛竹扩张过程中其增加的个体数量显著大于减少的阔叶树种株数, 导致群落总立木数明显增加。

由表2可知, 3个群落的物种组成和数量特征均差异明显。对于乔木层来说, 毛竹林的优势种毛竹的重要值高达87.02; 竹阔混交林的优势种也是毛竹, 重要值达57.28, 伴生种红楠、杉木(*Cunninghamia lanceolata*)和青榨槭(*Acer davidii*)的重要值分别是11.51、9.98和3.83; 常绿阔叶林中红楠占优势, 重要值为30.22, 伴生树种主要包括杉木、赤杨叶、青榨槭、黄丹木姜子(*Litsea elongata*)和交让木等。对于灌木层而言, 毛竹林的优势种仍为毛竹, 重要值达51.24, 伴生种主要有赤杨叶、青榨槭和香港四照花(*Dendrobenthamia hongkongensis*)等; 竹阔混交林的物种分布较均匀, 重要值前4位的分别是鹿角杜鹃(*Rhododendron latoucheae*)、油茶(*Camellia oleifera*)、红楠和香港四照花; 常绿阔叶林中鹿角杜鹃略占优, 重要值为19.86, 其他物种主要包括黄丹木姜子、油茶和红楠等。最后, 毛竹林、竹阔混交林和常绿阔叶林的草本层优势植物分别为翠云草(*Selaginella uncinata*)和麦冬(*Ophiopogon japonicus*)、星蕨(*Microsorium punctatum*)、短毛熊巴掌(*Phyllagathis cavaleriei*)。说明毛竹扩张不仅改变了常绿阔叶林的物种组成, 而且还影响了物种在群落中的地位。

由表3可知, 不同群落间的相似性系数差别较大。常绿阔叶林与竹阔混交林3个层次的Bray-Curtis相似性指数范围为0.219–0.463, 而与毛竹林的相似性系数波动在0.003–0.046。说明常绿阔叶林与竹阔混交林群落物种组成较相似, 而与毛竹林差异较大。

表1 毛竹扩张对次生常绿阔叶林群落立木数的影响(株/ha)

Table 1 Effect of the expansion of *Phyllostachys edulis* on stem number in the secondary evergreen broad-leaved forest (ind./ha)

扩张阶段	群落类型	毛竹立竹度	其他树种立木数	总立木数
Expansion phase	Community type	Density of bamboo stand	Stem number of other trees	Total stem number
前期 Early stage	常绿阔叶林 EBF	0	1,867	1,867
中期 Middle stage	竹阔混交林 PBMF	3,667	1,017	4,684
后期 Later stage	毛竹林 PEF	6,233	100	6,333
扩张前后的变化 Δ		6,233	-1,767	4,466

EBF, Evergreen broad-leaved forest; PBMF, *Phyllostachys edulis*-broad-leaved mixed forest; PEF, *Phyllostachys edulis* forest. The triangle shows that the value of later stage minus that of early stage.

表2 毛竹扩张对次生常绿阔叶林主要物种组成与重要值的影响

Table 2 Effects of the expansion of *Phyllostachys edulis* on main species composition and importance value in the secondary evergreen broad-leaved forest

层次 Layer	群落 Community	物种 Species	重要值 Importance value
乔木层 Tree	毛竹林 <i>Phyllostachys edulis</i> forest	毛竹 <i>Phyllostachys edulis</i>	87.02
		杉木 <i>Cunninghamia lanceolata</i>	8.73
		黄丹木姜子 <i>Litsea elongata</i>	2.37
	竹阔混交林 <i>Phyllostachys edulis</i> -broad-leaved mixed forest	毛竹 <i>Phyllostachys edulis</i>	57.28
		红楠 <i>Machilus thunbergii</i>	11.51
		杉木 <i>Cunninghamia lanceolata</i>	9.98
		青榨槭 <i>Acer davidii</i>	3.83
	常绿阔叶林 Evergreen broad-leaved forest	红楠 <i>Machilus thunbergii</i>	30.22
		杉木 <i>Cunninghamia lanceolata</i>	14.06
		赤杨叶 <i>Alniphyllum fortunei</i>	8.33
		青榨槭 <i>Acer davidii</i>	7.65
		黄丹木姜子 <i>Litsea elongata</i>	4.22
		交让木 <i>Daphniphyllum macropodum</i>	3.23
灌木层 Shrub	毛竹林 <i>Phyllostachys edulis</i> forest	毛竹 <i>Phyllostachys edulis</i>	51.24
		赤杨叶 <i>Alniphyllum fortunei</i>	8.98
		青榨槭 <i>Acer davidii</i>	6.43
		香港四照花 <i>Dendrobenthamia hongkongensis</i>	5.64
	竹阔混交林 <i>Phyllostachys edulis</i> -broad-leaved mixed forest	鹿角杜鹃 <i>Rhododendron latoucheae</i>	15.21
		油茶 <i>Camellia oleifera</i>	8.44
		红楠 <i>Machilus thunbergii</i>	7.99
		香港四照花 <i>Dendrobenthamia hongkongensis</i>	7.27
	常绿阔叶林 Evergreen broad-leaved forest	鹿角杜鹃 <i>Rhododendron latoucheae</i>	19.86
		黄丹木姜子 <i>Litsea elongata</i>	8.84
		油茶 <i>Camellia oleifera</i>	7.92
		红楠 <i>Machilus thunbergii</i>	7.42
草本层 Herb	毛竹林 <i>Phyllostachys edulis</i> forest	翠云草 <i>Selaginella uncinata</i>	19.99
		麦冬 <i>Ophiopogon japonicus</i>	15.39
		星蕨 <i>Microsorium punctatum</i>	8.54
	竹阔混交林 <i>Phyllostachys edulis</i> -broad-leaved mixed forest	星蕨 <i>Microsorium punctatum</i>	28.54
		翠云草 <i>Selaginella uncinata</i>	8.53
		短毛熊巴掌 <i>Phyllagathis cavaleriei</i>	6.58
	常绿阔叶林 Evergreen broad-leaved forest	短毛熊巴掌 <i>Phyllagathis cavaleriei</i>	25.83
		淡竹叶 <i>Lophatherum gracile</i>	11.13
		藎草 <i>Carex tristachya</i>	10.79

可见,毛竹扩张改变了常绿阔叶林的物种组成及数量特征。

2.2 毛竹扩张对群落结构的影响

2.2.1 对群落垂直结构的影响

由图1可知,3种群落的垂直结构差异明显,毛竹林呈“>”型,竹阔混交林呈“<”型,而常绿阔叶林则为“L”型。其中毛竹林的物种高度主要集中于8–10、10–12、12–14和14–16 m区间,多度百分比分别为10.7%、22.6%、33.3%和11.5%;竹阔混交林的物种高度主要分布在2–4、4–6、12–14、14–16和16–18 m区间,多度百分比分别为20.3%、13.6%、15.2%、17.8%和15.7%,共占82.6%;常绿阔叶林的物种高度

在2–4 m和4–6 m区间的百分比分别达53.4%和24.2%,而上层7个区间的高度分布百分比则差别不大,平均为2.9%。说明毛竹向常绿阔叶林扩张过程中,会导致群落的分层现象逐渐减弱,使群落垂直结构单一,主要集中在12–14 m。

2.2.2 对群落径级结构的影响

由图2可知,3种群落的径级结构明显不同,毛竹林呈“L”型,竹阔混交林和常绿阔叶林则呈倒“J”型。其中毛竹林物种径级主要集中于5–10 cm和10–15 cm区间,多度百分比分别达90.0%和8.4%;竹阔混交林的物种径级主要分布在5–10、10–15、15–20和20–25 cm区间,百分比分别为59.1%、

表3 3个群落乔木层、灌木层和草本层的Bray-Curtis相似性系数比较
Table 3 Comparison of Bray-Curtis similarity coefficient between three community types in tree, shrub and herb layers.

层次 Layer	群落 Community	竹阔混交林 PBMF	毛竹林 <i>Phyllostachys edulis</i> forest
乔木层 Tree	常绿阔叶林 Evergreen broad-leaved forest	0.219	0.003
	竹阔混交林 <i>Phyllostachys edulis</i> –broad-leaved mixed forest (PBMF)		0.626
灌木层 Shrub	常绿阔叶林 Evergreen broad-leaved forest	0.383	0.046
	竹阔混交林 <i>Phyllostachys edulis</i> –broad-leaved mixed forest		0.202
草本层 Herb	常绿阔叶林 Evergreen broad-leaved forest	0.463	0.030
	竹阔混交林 <i>Phyllostachys edulis</i> –broad-leaved mixed forest		0.319

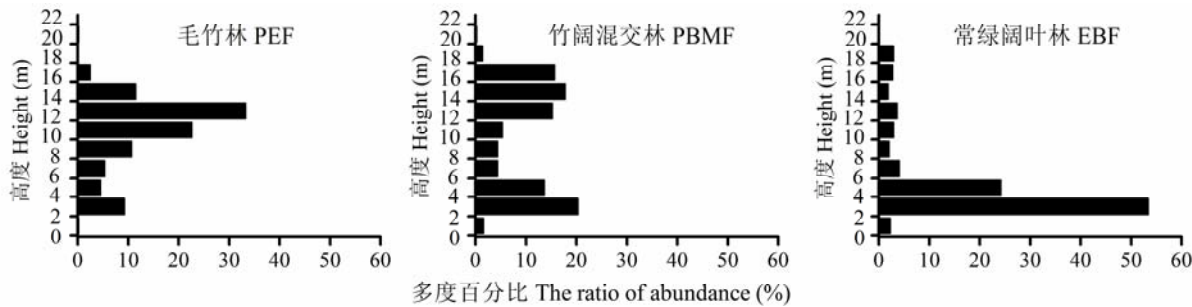


图1 毛竹扩张对次生常绿阔叶林群落垂直结构的影响。三种群落类型见表1。
Fig. 1 Effect of the expansion of *Phyllostachys edulis* on vertical structure in the secondary evergreen broad-leaved forest. The three community types see Table 1.

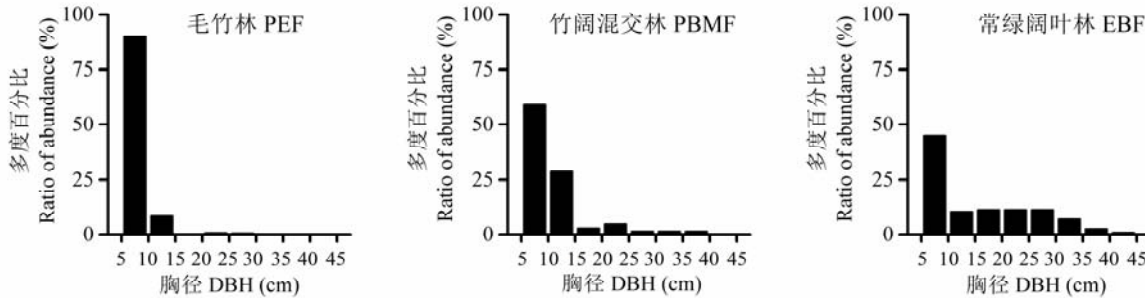


图2 毛竹扩张对次生常绿阔叶林群落径级结构的影响。三种群落类型见表1。
Fig. 2 Effect of the expansion of *Phyllostachys edulis* on diameter at breast height (DBH) class structure in the secondary evergreen broad-leaved forest. The three community types see Table 1.

28.8%、2.8%和4.6%，共占95.4%；而常绿阔叶林物种径级分布范围较广，5–10、10–15、15–20、20–25、25–30和30–35 cm区间的多度百分比分别占44.7%、10.5%、11.4%、11.4%、11.4%和7.0%，总和为96.5%。说明毛竹在向邻近阔叶林扩张的过程中，大径级的个体数量会逐渐减少，导致群落径级结构变窄，主要分布于小径级(如5–10 cm)区间。

2.3 毛竹扩张对物种多样性的影响

2.3.1 对乔木层的影响

由表4可知，不同群落乔木层的物种多样性指数差异较大。除生态优势度外，其余5种多样性指数均在毛竹林中最低，竹阔混交林居中，常绿阔叶林最高，且毛竹林的多样性指数均显著小于常绿阔叶林($P < 0.05$)，其中Shannon-Wiener指数由常绿阔叶林的2.56降至毛竹林的0.06，降幅达98%；而生态优势度指数则为毛竹林>竹阔混交林>常绿阔叶林，且差异均显著($P < 0.05$)。说明随着毛竹扩张，常绿阔叶林乔木层的物种种类逐渐减少、物种分布均匀度降低，即毛竹扩张显著降低了常绿阔叶林乔木层的物种多样性。

2.3.2 对灌木层的影响

由表5可知，物种多样性指数在3种群落间表现不一致。其中物种丰富度在常绿阔叶林中最高，竹阔混交林次之，毛竹林最低，且阔叶林与毛竹林间差异显著($P < 0.05$)；Simpson指数表现为竹阔混交林>阔叶林>毛竹林，且差异显著($P < 0.05$)；Mar-

galef指数、Shannon-Wiener指数、Pielou均匀度和生态优势度指数在3种群落中均差异不显著，但Shannon-Wiener指数由阔叶林的2.58降至毛竹林的2.03，降幅21%。这说明毛竹向阔叶林扩张过程中，灌木层的物种种类呈减少的趋势，而物种分布均匀度变化不大。换言之，毛竹扩张一定程度上降低了灌木层的物种多样性。

2.3.3 对草本层的影响

由表6可知，不同群落间草本层的物种多样性指数变化程度不同。物种丰富度和Margalef丰富度指数发生了显著变化，表现为毛竹林和竹阔混交林显著高于常绿阔叶林($P < 0.05$)；而Simpson、Shannon-Wiener、Pielou均匀度和生态优势度指数在3个群落中差异较小。说明毛竹向常绿阔叶林扩张过程中，草本层的物种数逐渐增加，而物种分布均匀度基本不变。即毛竹扩张一定程度上增加了草本层的物种多样性。

3 讨论

3.1 毛竹扩张对群落物种组成的影响

物种组成是构成群落结构和生物多样性的基础，也是影响森林生态系统过程的根源(Tilman et al, 1997)。Bray-Curtis指数能准确衡量群落间的物种组成差异，也可以反映沿环境梯度变化的物种替代程度(马克平等, 1995)。群落间共有种越多且个体数量分布越相近，Bray-Curtis指数值越大，群落间

表4 毛竹扩张对次生常绿阔叶林乔木层物种多样性的影响(平均值±标准误)

Table 4 Effect of the expansion of *Phyllostachys edulis* on species diversity of tree layer in the secondary evergreen broad-leaved forest (mean ± SE)

群落 Community	物种丰富度 Species richness	Margalef指数 Margalef index	Simpson指数 Simpson index	Shannon-Wiener指数 Shannon-Wiener index	Pielou均匀度 Pielou eveness	生态优势度 Ecological dominance
PEF	3.00 ± 1.41 ^b	0.38 ± 0.26 ^b	1.03 ± 0.00 ^b	0.06 ± 0.03 ^c	0.08 ± 0.07 ^c	0.97 ± 0.00 ^a
PBMF	11.50 ± 4.95 ^{ab}	2.12 ± 0.98 ^{ab}	1.62 ± 0.21 ^b	0.93 ± 0.25 ^b	0.39 ± 0.03 ^b	0.63 ± 0.08 ^b
EBF	20.00 ± 4.24 ^a	4.70 ± 1.08 ^a	10.72 ± 0.74 ^a	2.56 ± 0.12 ^a	0.86 ± 0.02 ^a	0.11 ± 0.01 ^c

三种群落类型见表1。同列中不同字母表示差异显著($P < 0.05$)。

The three community types see Table 1. Different letters in the same column mean significant differences at $P < 0.05$.

表5 毛竹扩张对次生常绿阔叶林灌木层物种多样性的影响(平均值±标准误)

Table 5 Effect of the expansion of *Phyllostachys edulis* on species diversity of shrub layer in the secondary evergreen broad-leaved forest (mean ± SE)

群落 Community	物种丰富度 Species richness	Margalef指数 Margalef index	Simpson指数 Simpson index	Shannon-Wiener指数 Shannon-Wiener index	Pielou均匀度 Pielou eveness	生态优势度 Ecological dominance
PEF	15.50 ± 6.36 ^b	3.66 ± 1.66 ^a	4.65 ± 1.93 ^c	2.01 ± 0.47 ^a	0.74 ± 0.06 ^a	0.25 ± 0.09 ^a
PBMF	27.50 ± 4.95 ^{ab}	6.13 ± 0.66 ^a	17.13 ± 1.31 ^a	2.95 ± 0.12 ^a	0.89 ± 0.01 ^a	0.07 ± 0.01 ^a
EBF	33.50 ± 3.54 ^a	6.42 ± 0.16 ^a	11.07 ± 2.00 ^b	2.58 ± 0.33 ^a	0.74 ± 0.12 ^a	0.10 ± 0.02 ^a

三种群落类型见表1。同列中不同字母表示差异显著($P < 0.05$)。

The three community types see Table 1. Different letters in the same column mean significant differences at $P < 0.05$.

表6 毛竹扩张对次生常绿阔叶林草本层物种多样性的影响
Table 6 Effect of the expansion of *Phyllostachys edulis* on species diversity of herb layer in the secondary evergreen broad-leaved forest

群落 Community	物种丰富度 Species richness	Margalef指数 Margalef index	Simpson指数 Simpson index	Shannon-Wiener指数 Shannon-Wiener index	Pielou均匀度 Pielou eveness	生态优势度 Ecological dominance
PEF	31.00 ^a	6.32 ^a	15.00 ^a	2.95 ^a	0.86 ^a	0.07 ^a
PBMF	28.00 ^a	5.40 ^a	16.48 ^a	2.95 ^a	0.89 ^a	0.07 ^a
EBF	18.00 ^b	3.93 ^b	13.77 ^a	2.64 ^a	0.91 ^a	0.08 ^a

三种群落类型见表1。同列中不同字母表示差异显著($P < 0.05$)。
The three community types see Table 1. Different letters in the same column mean significant differences at $P < 0.05$.

物种组成相似性就越高。本研究中,毛竹林与常绿阔叶林乔木层、灌木层和草本层的Bray-Curtis相似性指数均很小(表3),说明毛竹林与常绿阔叶林物种组成差异较大。毛竹扩张使阔叶树种类和数量明显减少,其中建群种红楠的重要值由扩张前的30.22最终减少为0.00,这与许多研究结果相符。如杨怀等(2010)研究发现,毛竹扩张使常绿阔叶林植物种类减少近30余种;白尚斌等(2013)通过毛竹扩张的动态定位监测发现,扩张过程中毛竹数量逐渐增加,其他树种种类和数量明显减少;祁红艳(2014)研究也发现,丝栗栲(*Castanopsis fargesii*)、苦槠(*C. sclerophylla*)和赤杨叶等阔叶树受毛竹扩张影响很大^①。毛竹扩张显著减少了常绿阔叶林中阔叶树的种类及数量。

虽然群落物种组成变化与森林生态系统功能的响应关系较复杂,但许多研究表明,群落物种丧失和数量减少会引起森林生产力和抵抗力下降,增加系统的不稳定性(Lavorel & Garnier, 2002),尤其是建群种生活型的更替,会影响其他树种赖以生存的群落环境,导致植物功能群的转变(Hooper et al, 2005),从而影响整个生态系统的组成、结构与功能(Ellison et al, 2005)。因此,毛竹向阔叶林扩张并最终成为群落建群种,会从根本上影响常绿阔叶林的生态功能属性,如凋落物分解、土壤养分矿化、碳流通与固定等特征。今后应加强竹子的生物生态学习性研究,从本质上认识竹子扩张的生态后效。

3.2 毛竹扩张对群落结构的影响

本研究发现,毛竹扩张减少了阔叶林群落的分层,导致群落垂直结构单一,高度主要集中在12–14 m区间(图1);同时也减少了大径级个体数量,导致群落径级结构变窄,主要分布于5–10 cm (图2),

这与前人的研究相符。杨清培等(2015)认为,竹子扩张会影响邻近群落结构,尤其对高大竹种而言,其影响效应更为明显,如毛竹向邻近森林成功扩张后,会在乔木层占绝对优势。本研究中,扩张后期毛竹的立竹度和其他树种的立木数比例为62:1,毛竹平均高为12.22 m,平均胸径为7.95 cm,导致了扩张后期的群落结构较单一。

此外,径级分布还可以反映种群年龄结构,一般小径级代表幼年阶段,较大径级则表示成年时期(祝燕等, 2008)。毛竹扩张使大径级个体逐渐被淘汰,小径级个体幸存下来,影响了种群的年龄结构,使常绿阔叶林中许多物种的种群趋于幼龄化。虽然幼龄个体相对增多,种群发展潜力似乎较大,但植物在幼龄阶段对外界环境变化的适应能力弱,死亡率往往很高,而具有繁殖能力的成年个体又少,易导致种群衰退(张文辉等, 2004)。如华西箭竹(*Fargesia nitida*)明显改变了岷江冷杉(*Abies faxoniana*)种群的年龄结构,同时严重抑制了幼苗更新和生长^②。毛竹扩张简化了常绿阔叶林的群落结构,阻碍了群落正常更新。

另外,复杂且合理的群落结构存在充分的空间异质生态位,为物种多样性的形成与维持提供了基础生境(Pommerening, 2002),有利于建立生物与生物、生物与环境的适应关系,可促进生态系统生产的高效流通(Peet, 1992)。因此,群落结构简化会改变植物竞争关系、植物与微生物的互利共生以及适宜的环境因子,进而影响森林生态系统的物质循环、能量流动和信息传递等过程,这也是毛竹扩张引起常绿阔叶林生态功能退化的重要原因。

3.3 毛竹扩张对物种多样性的影响

群落丰富的物种多样性有利于增强植物抵抗入侵的能力与减缓外界环境变化的影响,是维持森

① 祁红艳 (2014) 氮磷根际效应:毛竹扩张的潜在策略. 硕士学位论文, 江西农业大学, 南昌.

② 李媛 (2007) 卧龙自然保护区亚高山暗针叶林下华西箭竹(*Fargesia nitida*)对岷江冷杉(*Abies faxoniana*)幼苗定居的影响. 硕士学位论文, 西南大学, 重庆.

林生态系统动态平衡的关键(Chapin III et al, 2000; Cardinale et al, 2012)。物种多样性是物种丰富度和分布均匀性的综合体现, 物种种类越丰富, 多度分布越平均, 物种多样性就越高(茹文明等, 2006), 其中Shannon-Wiener指数是广泛用于评价物种多样性水平的一个经典指标(马克平和刘玉明, 1994; 王永繁和余世孝, 2002)。本研究发现, 随着毛竹扩张, 乔木层的Shannon-Wiener指数由常绿阔叶林的2.56降至毛竹林的0.06, 降幅高达98%; 灌木层也由2.58降至2.03, 降幅21% (表4和表5), 这一结果与许多研究相符。杨怀等(2010)探讨毛竹扩张时发现, 乔木层的Shannon-Wiener指数由常绿阔叶林中的2.68降至毛竹林的0.49, 降幅82%, 灌木层也从2.59降至2.07, 降幅20%。林倩倩等(2014)研究也指出, 毛竹扩张导致常绿阔叶林乔木层的Shannon-Wiener指数由2.35降为0.00, 降幅达100%。以上结果均说明, 毛竹扩张严重威胁到乔木层的物种多样性, 这主要是因为毛竹通过地上遮阴、机械损伤等物理作用和地下根系、养分竞争等生物化学过程联合淘汰了乔木层其他阔叶树, 逐步占据其空间生态位(杨清培等, 2015)。因此, 毛竹扩张降低了常绿阔叶林的物种多样性, 这很可能又会加剧毛竹扩张形势, 严重影响常绿阔叶林生态功能的持续稳定。

总之, 毛竹向次生常绿阔叶林扩张, 导致其群落组成结构简化、物种多样性下降。而物种组成结构决定生态系统功能, 多样性维持系统稳定, 那么毛竹扩张引起的群落特征改变会对森林生态系统功能及生态服务造成怎样的后续影响, 有待进一步研究。

参考文献

- Bai SB, Zhou GM, Wang YX, Liang QQ, Chen J, Cheng YY, Shen R (2013) Plant species diversity and dynamics in forests invaded by moso bamboo (*Phyllostachys edulis*) in Tianmu Mountain Nature Reserve. *Biodiversity Science*, 21, 288–295. (in Chinese with English abstract) [白尚斌, 周国模, 王懿祥, 梁倩倩, 陈娟, 程艳艳, 沈蕊 (2013) 天目山保护区森林群落植物多样性对毛竹入侵的响应及动态变化. *生物多样性*, 21, 288–295.]
- Bray JR, Curtis JT (1957) An ordination of the upland forest communities of southern Wisconsin. *Ecological Monographs*, 27, 325–349.
- Cardinale BJ, Duffy JE, Gonzalez A, Hooper DU, Perrings C, Venail P, Narwani A, Mace GM, Tilman D, Wardle DA (2012) Biodiversity loss and its impact on humanity. *Nature*, 486, 59–67.
- Chapin III FS, Zavaleta ES, Eviner VT, Naylor RL, Vitousek PM, Reynolds HL, Hooper DU, Lavorel S, Sala OE, Hobbie SE (2000) Consequences of changing biodiversity. *Nature*, 405, 234–242.
- Deng XL, Liu YC, Wu Y (2003) Interconnection among dominant plant populations of *Castanopsis* community in Jinggang Mountain Nature Reserve. *Acta Phytocologica Sinica*, 27, 531–536. (in Chinese with English abstract) [邓贤兰, 刘玉成, 吴杨 (2003) 井冈山自然保护区栲属群落优势种群的种间联结关系研究. *植物生态学报*, 27, 531–536.]
- Ding LX, Wang ZL, Zhou GM, Du QZ (2006) Monitoring *Phyllostachys pubescens* stands expansion in National Nature Reserve of Mount Tianmu by remote sensing. *Journal of Zhejiang Forestry College*, 23, 297–300. (in Chinese with English abstract) [丁丽霞, 王祖良, 周国模, 杜晴洲 (2006) 天目山国家级自然保护区毛竹林扩张遥感监测. *浙江林学院学报*, 23, 297–300.]
- Ellison AM, Bank MS, Clinton BD, Colburn EA, Elliott K, Ford CR, Foster DR, Kloeppel BD, Knoepp JD, Lovett GM (2005) Loss of foundation species: consequences for the structure and dynamics of forested ecosystems. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 3, 479–486.
- Fukushima K, Usui N, Ogawa R, Tokuchi N (2015) Impacts of moso bamboo (*Phyllostachys pubescens*) invasion on dry matter and carbon and nitrogen stocks in a broad-leaved secondary forest located in Kyoto, western Japan. *Plant Species Biology*, 30, 81–95.
- Geng BJ, Wang ZP (1996) *Flora Peipublicae Popularis Sinicae*, Vol. 9(1). Science Press, Beijing. (in Chinese) [耿伯介, 王正平 (1996) 中国植物志(第九卷第一分册). 科学出版社, 北京.]
- Hejda M, Pyšek P, Jarošík V (2009) Impact of invasive plants on the species richness, diversity and composition of invaded communities. *Journal of Ecology*, 97, 393–403.
- Hooper DU, Chapin III FS, Ewel JJ, Hector A, Inchausti P, Lavorel S, Lawton JH, Lodge DM, Loreau M, Naeem S, Schmid B, Setälä H, Symstad AJ, Vandermeer J, Wardle DA (2005) Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. *Ecological Monographs*, 75, 3–35.
- Huang W, Pohjonen V, Johansson S, Nashanda M, Katigula MIL, Luukkanen O (2003) Species diversity, forest structure and species composition in Tanzanian tropical forests. *Forest Ecology and Management*, 173, 11–24.
- Isagi Y, Torii A (1997) Range expansion and its mechanisms in a naturalized bamboo species, *Phyllostachys pubescens*, in Japan. *Journal of Sustainable Forestry*, 6, 127–141.
- Jiang ZH (2007) *Bamboo and Rattan in the World*. China Forestry Publishing House, Beijing.
- Lavorel S, Garnier E (2002) Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology*, 16, 545–556.
- Lima RAF, Rother DC, Muler AE, Lepsch IF, Rodrigues RR (2012) Bamboo overabundance alters forest structure and

- dynamics in the Atlantic forest hotspot. *Biological Conservation*, 147, 32–39.
- Lin QQ, Wang B, Ma YD, Wu CY, Zhao MS (2014) Effects of *Phyllostachys pubescens* forest expansion on biodiversity in Tianmu Mountain National Nature Reserve. *Journal of Northeast Forestry University*, 42(9), 43–47, 71. (in Chinese with English abstract) [林倩倩, 王彬, 马元丹, 吴呈昱, 赵明水 (2014) 天目山国家级自然保护区毛竹林扩张对生物多样性的影响. *东北林业大学学报*, 42(9), 43–47, 71.]
- Ma KP, Liu CR, Liu YM (1995) Measurement of biotic community diversity. II. β diversity. *Chinese Biodiversity*, 3, 38–43. (in Chinese) [马克平, 刘灿然, 刘玉明 (1995) 生物群落多样性的测度方法. II. β 多样性的测度方法. *生物多样性*, 3, 38–43.]
- Ma KP, Liu YM (1994) Measurement of biotic community diversity. I. α diversity (Part 2). *Chinese Biodiversity*, 2, 231–239. (in Chinese) [马克平, 刘玉明 (1994) 生物群落多样性的测度方法. I. α 多样性的测度方法(下). *生物多样性*, 2, 231–239.]
- Peet RK (1992) Plant succession—theory and prediction. In: *Community Structure and Ecosystem Function* (eds Glenn-Lewin DC, Peet RK, Veblen TT), pp.103–151. Chapman and Hall, London.
- Pommerening A (2002) Approaches to quantifying forest structures. *Forestry*, 75, 305–324.
- Ru WM, Zhang JT, Zhang F, Zhang GP, Liu RX (2006) Species diversity and community structure of forest communities in Lishan Mountain. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 17, 561–566. (in Chinese with English abstract) [茹文明, 张金屯, 张峰, 张桂萍, 刘瑞祥 (2006) 历山森林群落物种多样性与群落结构研究. *应用生态学报*, 17, 561–566.]
- Shinohara Y, Otsuki K (2015) Comparisons of soil-water content between a moso bamboo (*Phyllostachys pubescens*) forest and an evergreen broadleaved forest in western Japan. *Plant Species Biology*, 30, 96–103.
- Song QN, Yang QP, Ouyang M, Long CL, Chen FS, Shi JM (2015) Changes in the hydrological functions of litter layer following *Phyllostachys edulis* expansion into evergreen broadleaved forest. *Chinese Journal of Ecology*, 34, 2281–2287. (in Chinese with English abstract) [宋庆妮, 杨清培, 欧阳明, 龙春玲, 陈伏生, 施建敏 (2015) 毛竹扩张的生态后效: 凋落物水文功能评价. *生态学杂志*, 34, 2281–2287.]
- Song YC, Wang XH, Yan ER (2013) *Evergreen Broad-leaved Forest in China: Classification-Ecology-Conservation*. Science Press, Beijing. (in Chinese) [宋永昌, 王希华, 阎恩荣 (2013) 中国常绿阔叶林: 分类·生态·保育. 科学出版社, 北京.]
- Tilman D, Knops J, Wedin D, Reich P, Ritchie M, Siemann E (1997) The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes. *Science*, 277, 1300–1302.
- Wang YF, Yu SX (2002) A new species diversity index and its fractal analysis. *Acta Phytocologica Sinica*, 26, 391–395. (in Chinese with English abstract) [王永繁, 余世孝 (2002) 物种多样性指数及其分形分析. *植物生态学报*, 26, 391–395.]
- Wu JS, Jiang PK, Wang ZL (2008) The effects of *Phyllostachys pubescens* expansion on soil fertility in National Nature Reserve of Mount Tianmu. *Acta Agriculturae Universitatis Jiangxiensis*, 30, 689–692. (in Chinese with English abstract) [吴家森, 姜培坤, 王祖良 (2008) 天目山国家级自然保护区毛竹扩张对林地土壤肥力的影响. *江西农业大学学报*, 30, 689–692.]
- Wu ZY (1980) *Vegetation of China*. Science Press, Beijing. (in Chinese) [吴征镒 (1980) 中国植被. 科学出版社, 北京.]
- Yang H, Li PX, Dai HT, Liu D, Yao XS (2010) Effects of *Phyllostachys pubescens* expansion on plant species diversity in Jigong Mountain and discussion of control measures. *Journal of Xinyang Normal University (Natural Science)*, 23, 553–557. (in Chinese with English abstract) [杨怀, 李培学, 戴慧堂, 刘丹, 姚贤胜 (2010) 鸡公山毛竹扩张对植物多样性的影响及控制措施. *信阳师范学院学报(自然科学版)*, 23, 553–557.]
- Yang QP, Yang GY, Song QN, Shi JM, Ouyang M, Qi HY, Fang XM (2015) Ecological studies on bamboo expansion: process, consequence and mechanism. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 39, 110–124. (in Chinese with English abstract) [杨清培, 杨光耀, 宋庆妮, 施建敏, 欧阳明, 祁红艳, 方向民 (2015) 竹子扩张生态学研究: 过程、后效与机制. *植物生态学报*, 39, 110–124.]
- Zhang JP, Zhang LB, Wang FY, Liu WL, Wo X (2014) Spatial variation of soil nutrient contents in the Jinggangshan National Nature Reserve. *Soils*, 46, 262–268. (in Chinese with English abstract) [张继平, 张林波, 王凤玉, 刘伟玲, 沃笑 (2014) 井冈山国家级自然保护区森林土壤养分含量的空间变化. *土壤*, 46, 262–268.]
- Zhang WH, Wang YP, Kang YX, Liu XJ (2004) Age structure and time sequence prediction of populations of an endangered plant, *Larix potaninii* var. *chinensis*. *Biodiversity Science*, 12, 361–369. (in Chinese with English abstract) [张文辉, 王延平, 康永祥, 刘祥君 (2004) 濒危植物太白红杉种群年龄结构及其时间序列预测分析. *生物多样性*, 12, 361–369.]
- Zhu Y, Zhao GF, Zhang LW, Shen GC, Mi XC, Ren HB, Yu MJ, Chen JH, Chen SW, Fang T, Ma KP (2008) Community composition and structure of Gutianshan forest dynamic plot in a mid-subtropical evergreen broad-leaved forest, East China. *Journal of Plant Ecology (Chinese version)*, 32, 262–273. (in Chinese with English abstract) [祝燕, 赵谷风, 张佃文, 沈国春, 米湘成, 任海保, 于明坚, 陈建华, 陈声文, 方腾, 马克平 (2008) 古田山中亚热带常绿阔叶林动态监测样地—群落组成与结构. *植物生态学报*, 32, 262–273.]

(责任编辑: 臧润国 责任编辑: 黄祥忠)

• 研究报告 •

稀有种和常见种对植物群落物种丰富度格局的相对贡献

王世雄¹ 赵亮^{1*} 李娜¹ 郭华² 王孝安² 段仁燕^{3*}¹ (宿州学院生物与食品工程学院, 安徽宿州 234000)² (陕西师范大学生命科学学院, 西安 710119)³ (安庆师范大学生命科学学院, 安徽安庆 246011)

摘要: 物种丰富度格局的形成不仅依赖于群落的构建过程, 同时也依赖于群落中的物种组成(如稀有种和常见种)。本文以黄土高原子午岭林区的辽东栎(*Quercus wutaishanica*)林为研究对象, 根据频度大小对物种进行排序, 形成稀有-常见种和常见-稀有种两条物种序列, 通过逐一添加(去除)物种, 分析引起的总体物种丰富度及其成分(α 多样性和 β 多样性)的变化, 确定稀有种和常见种对物种丰富度格局的相对贡献。结果表明: (1)常见-稀有种序列与群落总体物种丰富度的相关性呈先剧增后平稳的对数增长曲线, 而稀有-常见种序列与群落总体的相关性与前者刚好相反, 呈先平稳后剧增的指数增长曲线; (2) α 多样性在常见-稀有种序列中呈明显的对数变化曲线, 而在稀有-常见种序列中呈指数增长曲线; (3)与 α 多样性变化相反, β 多样性在常见-稀有种序列中随物种的进入先迅速降低后逐渐平稳, 而在稀有-常见种序列中先平稳后急剧降低。可以看出, 常见种不仅主导群落的总体物种丰富度格局, 同时也是 α 多样性和 β 多样性格局的重要贡献者。因此, 常见种是群落物种丰富度格局的指示者, 也应该是优先保护的物种。

关键词: α 多样性; β 多样性; 物种频度分布; 黄土高原

The relative contributions of rare and common species to the patterns of species richness in plant communities

Shixiong Wang¹, Liang Zhao^{1*}, Na Li¹, Hua Guo², Xiaohan Wang², Renyan Duan^{3*}¹ School of Biological and Food Engineering, Suzhou University, Suzhou, Anhui 234000² College of Life Sciences, Shaanxi Normal University, Xi'an 710119³ School of Life Sciences, Anqing Normal University, Anqing, Anhui 246011

Abstract: Understanding how overall patterns of spatial variation in species richness are affected by species distributional is one of the key questions in species diversity research. In the present study, we investigated the relative contributions of common and rare species to overall plant species richness in the Liaodong oak (*Quercus wutaishanica*) forest, which is located in the Ziwu Mountains of Loess Plateau, northwestern China. Based on species frequency distribution, we developed rank sequences of the most common to the most rare and the most rare to the most common species. We then correlated the rank sequences with cumulative species distributions. Our results showed that common species had a higher correlation with the cumulative species distribution in comparison with rare species. Moreover, common species had stronger effects on species α diversity and species β diversity as compared with rare species. Although the number of rare species was greater than that of common species, the overall species richness pattern was better predicted by common species than rare species. Therefore, common species were confirmed to be good indicators of species richness pattern and need to be protected priority.

Key words: α diversity; β diversity; species frequency distribution; Loess Plateau

收稿日期: 2015-09-11; 接受日期: 2016-03-12

基金项目: 国家自然科学基金(31570417)、宿州区域协同创新中心全国开放重点课题(2014SZXTKF03ZD)、宿州学院教授(博士)科研启动基金(2014jb04)和宿州学院科研平台开发课题(2014YKF17)

* 共同通讯作者 Co-authors for correspondence. E-mail: szzhaoliang@163.com; duanrenyan78@163.com

物种多样性格局及其形成机制一直是植物生态学家关注的焦点(Lennon et al, 2004; Freestone & Inouye, 2006; Kraft et al, 2011)。很多研究表明, 群落物种多样性格局的形成不仅取决于生态过程, 如以环境筛选为基础的确定性群落构建过程和以扩散限制为基础的随机性群落构建过程(Hubbell, 2001; Freestone & Inouye, 2006; 牛克昌等, 2009), 还依赖于群落中的物种组成, 如不同的功能群组成或不同系统发育阶段的物种组成以及不同的稀有种和常见种组成的相对贡献等(Lennon et al, 2004; Šizling et al, 2009; Pool et al, 2014)。其中, 有关稀有种和常见种对物种多样性格局相对贡献的研究较多, 但也颇具争议(Gaston, 2008)。这些研究主要采用相关性分析法, 即通过添加或去除稀有种(或常见种)形成一个“新”群落, 然后比较“新”群落物种丰富度与原群落物种丰富度间相关系数的变化程度来间接度量稀有种或常见种对群落总体物种丰富度的相对贡献。

基于相关系数法的很多研究发现, 添加或去除常见种对相关系数的影响较大, 而添加或去除稀有种对相关系数的影响相对较小, 表明常见种决定丰富度格局(Lennon et al, 2004; Pearman & Weber, 2007; Heegaard et al, 2013), 这似乎与人们的长期认识相矛盾。一般认为, 物种丰富度格局主要由大量分布范围较窄且物种频度(多度)较低的稀有种决定, 而不是由少数分布范围广且物种频度(多度)大的常见种决定(Berg & Tjernberg, 1996)。因此, 常见种决定丰富度格局的普适性仍需进一步验证。同时, 区域上的物种丰富度(γ 多样性)由局域样方内的 α 多样性和样方间的 β 多样性两种成分共同组成(Gering et al, 2003)。但是, 很多类似的研究都集中在 α 多样性水平上而忽略了 β 多样性水平的研究。事实上, β 多样性也是很多生态系统物种多样性维持的重要成分(Beck et al, 2012), 特别是在研究物种多样性格局时应引起人们的足够重视。稀有种和常见种对 α 多样性和 β 多样性这两种成分的相对贡献的大小仍是一个悬而未决的问题。

黄土高原是我国特有的地理区域, 该区环境恶劣, 资源贫乏。由于水土流失以及人为活动干扰, 其生态系统正处于极度退化的状态, 因此, 加速该地区退化生态系统的恢复与重建是当务之急(李裕元和邵明安, 2004), 而物种多样性的恢复与保护是

该区生态系统恢复与重建的重要基础。因此, 在黄土高原进行物种多样性格局研究具有非常重要的理论和现实意义。本研究以该区的顶极群落辽东栎(*Quercus wutaishanica*)林为模式群落, 根据物种频度序列通过逐一添加(或去除)稀有种或常见种的方式, 探讨由此引起的群落总体物种多样性及其成分(α 多样性和 β 多样性)的变化程度, 以度量稀有种和常见种对物种丰富度格局的相对贡献, 旨在验证常见种对物种多样性格局决定性假说在黄土高原的适用性, 比较稀有种和常见种对 α 多样性和 β 多样性这两种成分相对贡献的差异性。

1 研究方法

1.1 数据来源

在对子午岭植被类型进行全面考察的基础上, 选择具有代表性的辽东栎林为研究样地进行随机抽样调查。根据生长型和高度将样地中的植物划分成乔木层(高度> 3 m)、灌木层(高度1–3 m)和草本层(高度< 1 m)三层分别进行调查。共设置5个样地, 在每个样地设置5个20 m × 20 m的样方调查乔木层植物, 每个乔木层样方中分别设置5个4 m × 4 m和5个1 m × 1 m的小样方调查灌木层和草本层植物。共调查了乔木层样方25个, 灌木层和草本层样方各125个。乔木层主要由乔木物种组成, 灌木层由灌木种和少量乔木的幼树组成, 而草本层主要由草本植物组成, 还包括部分乔木和灌木的幼苗。记录每个样方的物种种类、盖度、数量、高度、乔木的胸径和冠幅等数量指标, 同时记录样地的经纬度、海拔、坡度、坡向、坡位以及林冠郁闭度等环境特征。

1.2 分析方法

稀有种和常见种的定义依赖于研究尺度和研究目的, 一般根据物种的分布范围来定义, 如多度和频度(Curnutt et al, 1994; 李智琦等, 2010)。但是, 如果对群落中的物种进行直接分类, 可能会导致不同种类物种数量的不均衡性, 这不利于物种类别间的比较。为了研究稀有种和常见种对物种丰富度的相对贡献, 本研究采用频度来定义物种的稀有性和常见性, 按照频度由低到高或者由高到底的序列对物种依次排序(Lennon et al, 2004; Heegaard et al, 2013), 然后根据序列逐一添加(或去除)物种, 通过比较物种添加(或去除)前后所引起的多样性变化程度来确定该物种对物种丰富度格局的相对贡献。

1.2.1 稀有种和常见种对群落总体物种丰富度的相对贡献

此方法以相关系数为测度指标,即通过添加或去除稀有种(或常见种)形成一个“新”群落,然后比较“新”群落物种丰富度与原群落物种丰富度间相关系数的变化程度来间接度量稀有种或常见种对群落总体物种丰富度的贡献。其中,群落由样方组成,每个样方的物种数即为该群落的物种丰富度, n 个样方可以理解为群落的 n 次重复,添加或去除物种并不改变样方个数而只改变每个样方中的物种数。因而可以度量两个群落间的相关系数大小并通过相关系数的变化间接度量稀有种和常见种的相对贡献,这也是研究该问题的经典方法(Lennon et al, 2004)。

1.2.2 稀有种和常见种对物种丰富度成分的相对贡献

通过比较添加或去除处理前后所引起的物种丰富度成分(α 多样性和 β 多样性)的直接变化来度量稀有种和常见种对物种多样性格局的相对贡献。其中, α 多样性的值为各个样方中物种丰富度的平均值。由于物种分布范围的不同,导致样方间 α 多样性的变化不同,故 α 多样性可直接度量稀有种和常见种对 α 多样性格局的相对贡献。

同样地,稀有种和常见种的不同分布也是导致群落异质性的主要原因。因此,物种添加(或去除)前后群落异质性的变化也是度量稀有和常见种对物种丰富度格局相对贡献的有效指标。而 β 多样性既可以有效度量群落的异质性,还是群落物种丰富度的重要组成成分(Beck et al, 2012)。关于 β 多样性的度量方式很多,但是,绝大多数 β 多样性指数的大小常常依赖于 α 多样性的变化(Anderson et al, 2011)。例如,两个样方间的共有种常常随 α 多样性的增加而增加,即 β 多样性随 α 多样性的增加而减小,反之亦然(Chase et al, 2011)。因此,通过常规的 β 多样性指数不能有效比较稀有种和常见种二者的效应大小。

根据Vellend等(2007)的方法,本研究引入一种基于概率的 β 多样性指数 β_{RC} ,该指数通过随机方式排除了不同样方间的 α 多样性差异,可以反映 β 多样性的真实变化。其计算过程如下:假设群落由 n 个样方组成,其中,样方 x 有 i 个物种,样方 y 有 j 个物种。首先计算两个样方的实际共有物种数,然后每次从

“区域种库”中随机抽取 i 和 j 个物种分别赋予 x 和 y 两个样方,计算两个样方的期望共有物种数。重复此过程9,999次,以这9,999次重复中期望共有物种数 \geq 实际共有物种数的比例即 β_{RC} 值作为样方 x 和样方 y 间的真实 β 多样性度量。 n 个样方两两间形成的 β_{RC} 多样性矩阵的平均值即为该群落的 β 多样性(Vellend et al, 2007)。其中,所有取样单元中的物种整合形成一个“区域种库”,种库中物种被选择的机率依赖于物种频度大小。由于 β_{RC} 指数不依赖于 α 多样性的大小(Raup & Crick, 1979; Chase et al, 2011),因此可以有效度量稀有和常见种对 β 多样性格局的相对贡献。

2 结果

乔、灌、草三层所有样方共记录到191个物种,其中,乔木层物种29个,灌木层物种87个,草本层物种110个。由于群落中稀有种较多,乔、灌、草三层都形成了明显右偏的物种频度分布格局(图1)。其中,频度 ≤ 2 的物种占到各层物种总数的30%以上。草本层的常见种为细叶薹草(*Carex duriuscula*)和紫菀(*Aster tataricus*),灌木层的常见种为土庄绣线菊(*Spiraea pubescens*)、茶条槭(*Acer ginnala*)幼树、水栒子(*Cotoneaster multiflorus*)和辽东栎幼树,乔木层的常见种为辽东栎、甘肃山楂(*Crataegus kansuensis*)和茶条槭等。

2.1 稀有种和常见种对群落总体物种丰富度的相对贡献

无论是稀有-常见种序列还是常见-稀有种序列,随着物种加入形成的“新”群落与群落总体物种丰富度的相关性均逐渐增加。但是,常见-稀有种序列与群落总体的物种丰富度的相关系数较稀有-常见种序列的相关性高,且不同物种引起的相关系数的增加程度明显不同(图2)。可以看出,无论是稀有-常见种序列还是常见-稀有种序列,“新”群落与原群落相关性的急剧变化都表现在常见种逐渐加入的阶段,这一段的长度也明显依赖于常见种的数量,即常见种越多,相关系数急剧增加的区域就越大。同样,稀有种的效应在稀有-常见种序列上表现比较明显,但其在该序列上的相关系数增加效应较常见种的增加效应仍显缓慢,且相关系数均小于0.5,在统计学上被认为是低度相关,这一段的长度也明显依赖于稀有种的数量,即稀有种越多,相关系数

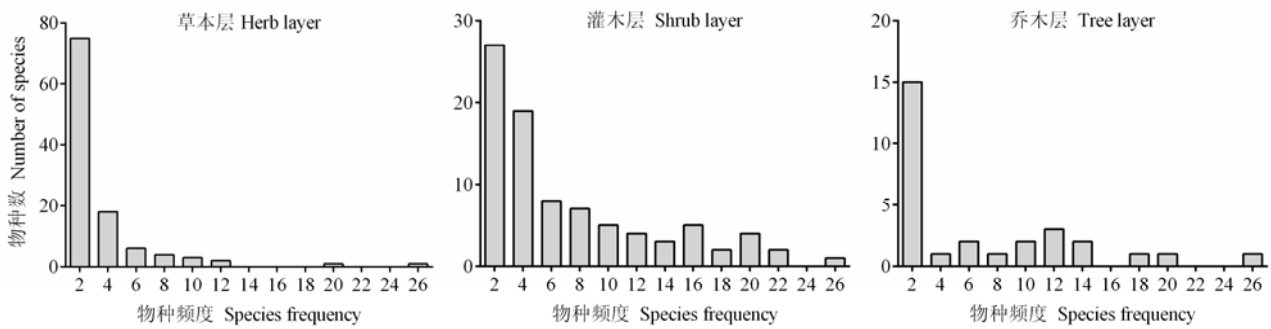


图1 子午岭辽东栎群落各层物种频度分布
Fig. 1 Species–frequency diagram for different layers of *Quercus wutaishanica* forests in the Ziwu Mountains of Loess Plateau

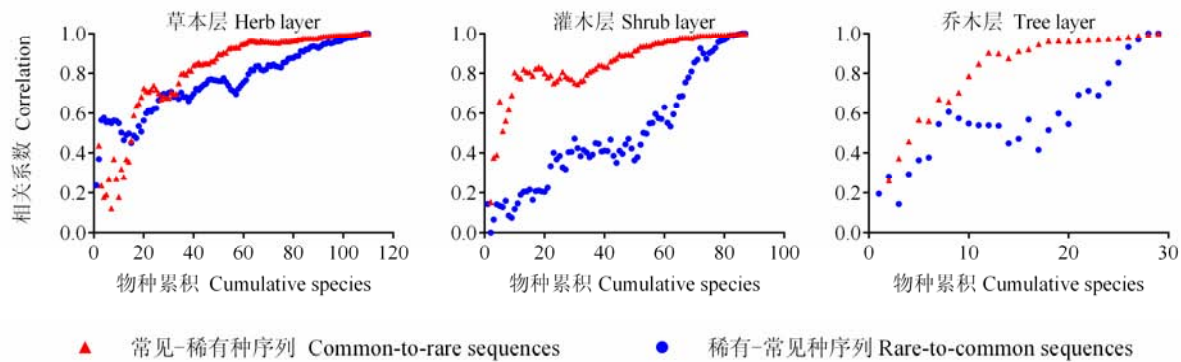


图2 稀有种和常见种对总体物种丰富度格局的贡献。采用频度来定义物种的稀有性和常见性, 按照频度由低到高或者由高到底的序列对物种依次排序, 然后根据序列逐一添加(或去除)物种, 通过比较物种添加(或去除)前后所引起的“新”群落与原群落物种多样性间的相关性大小来度量稀有种和常见种对总体物种丰富度格局的贡献。
Fig. 2 Contribution of rare and common species to overall pattern in species richness. Subsets of species were assembled by ranking species by number of sampling plots occupied, starting with either the most common species or the rarest species. Successively rarer (or more common) species were added one by one to form nested subsets, until all species within a taxon were included in the last subset. Contribution of rare and common species to overall pattern in species richness measure as the sequential correlation between partial and full assemblage species richness patterns.

缓慢增加的区域就越大。

2.2 稀有种和常见种对物种丰富度成分的相对贡献

稀有种和常见种对物种丰富度成分的影响在两种物种频度序列中均呈现了明显不同的变化趋势, 这不仅表现在 α 多样性随物种的加入呈增长趋势而 β 多样性随物种的加入呈递减趋势, 同时还表现为稀有种和常见种对这两种丰富度成分的影响截然不同。其中, α 多样性的变化与相关系数的度量结果相似, 在常见–稀有种序列中随物种的加入呈明显的对数变化趋势, 而在稀有–常见种序列中随物种的加入呈明显的指数增长趋势(图3)。

β 多样性在两个物种序列中呈现与 α 多样性完

全不同的变化趋势。在常见–稀有种序列中, β 多样性先迅速降低后逐步稳定; 而在稀有–常见种序列中, β 多样性先稳定后迅速降低(图4)。可以看出, 无论是 α 多样性还是 β 多样性, 二者的急剧变化都表现为在常见种的加入阶段, 而稀有种对两种物种多样性成分的相对影响较小(图3, 图4)。

3 讨论

尽管关于物种丰富度格局的研究较多, 但是关于群落内物种组成对丰富度格局影响的研究仍然相对较少。与以往的研究不同, 本研究将总体物种丰富度分解为 α 多样性和 β 多样性两种成分, 进一步度量了稀有种和常见种对这两种多样性成分的相

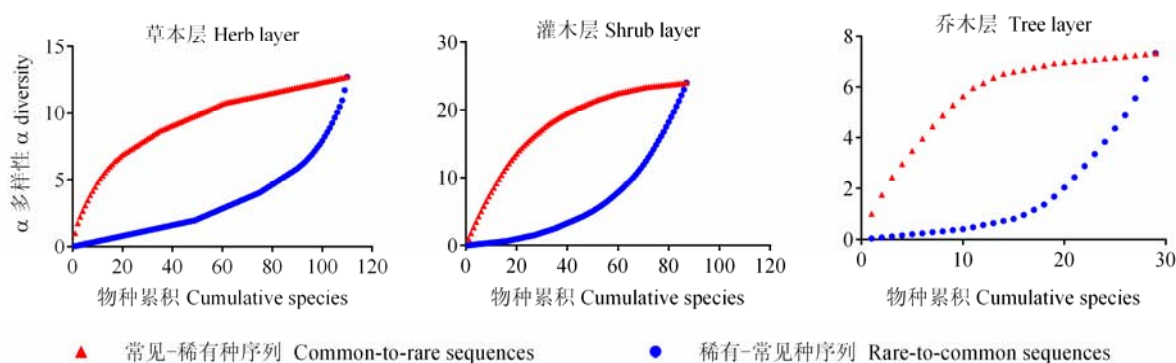


图3 稀有种和常见种对物种丰富度格局 α 多样性成分的贡献。采用频度来定义物种的稀有性和常见性,按照频度由低到高或者由高到底的序列对物种依次排序,然后根据序列逐一添加(或去除)物种,通过比较物种添加(或去除)前后所引起的 α 多样性的大小来度量稀有种和常见种对物种丰富度格局 α 多样性成分的贡献。

Fig. 3 Contribution of rare and common species to α diversity pattern in species richness. Subsets of species were assembled by ranking species by number of sampling plots occupied, starting with either the most common species or the rarest species. Successively rarer (or more common) species were added one by one to form nested subsets, until all species within a taxon were included in the last subset. Contributions of rare and common species to β diversity as measured by the change of variation in community composition between full and partial assemblage which was induced by the addition or removal of species.

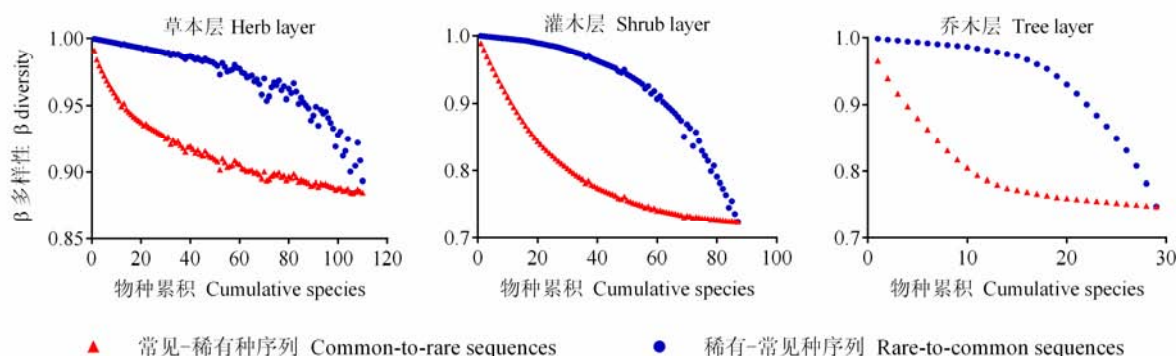


图4 稀有和常见种对物种丰富度格局 β 多样性成分的贡献。采用频度来定义物种的稀有性和常见性,按照频度由低到高或者由高到底的序列对物种依次排序,然后根据序列逐一添加(或去除)物种,通过比较物种添加(或去除)前后所引起的 β 多样性的大小来度量稀有种和常见种对物种丰富度格局 β 多样性成分的贡献。

Fig. 4 Contribution of rare and common species to β diversity pattern in species richness. Subsets of species were assembled by ranking species by number of sampling plots occupied, starting with either the most common species or the rarest species. Successively rarer (or more common) species were added one by one to form nested subsets, until all species within a taxon were included in the last subset. Contributions of rare and common species to β diversity as measured by the change of variation in community composition between full and partial assemblage which was induced by the addition or removal of species.

对贡献。研究结果表明,无论是稀有-常见种序列还是常见-稀有种序列,“新”群落与原群落间物种多样性相关性的急剧变化都表现在常见种逐渐加入的阶段,这一段的长度也明显依赖于常见种的数量,即常见种越多,相关系数急剧增加的区域就越大。同时,无论是稀有-常见种序列还是常见-稀有种序列,由于物种的加入而引起的“新”群落与原群落间物种多样性成分(α 多样性和 β 多样性)的变化也均表现在常见种逐渐加入的阶段。这与很多研究结果相

似,说明常见种的确是植物群落物种丰富度格局的重要贡献者(Lennon et al, 2004; Pearman & Weber, 2007; Landi & Chiarucci, 2014)。不支持群落物种丰富度格局主要由大量分布范围较窄且物种多度(频度)较低的稀有种决定,而不是由少数分布范围广的常见种决定(Berg & Tjernerberg, 1996; Gaston & Blackburn, 1996)的结论。因此,常见种是群落物种丰富度格局的指示者,也应该是优先保护的物种(Landi & Chiarucci, 2014)。

需要注意的是, 常见种对群落物种丰富度格局的主导性并不依赖于稀有种和常见种在群落中的相对比例。本研究中, 尽管稀有种的数量明显多于常见种(图1), 但是群落总体的物种丰富度及其成分的多样性格局仍然由常见种主导。这可能是因为, 尽管常见种的物种数较稀有种少, 但其分布范围广, 由此引起的多样性效应也就越大。一个常见种的增加或者减少可以引起整个或者多个样方内的物种变化, 这在 α 水平上十分明显。而稀有种则不然, 由于其仅局限于个别的样方, 它的增加或减少引起的整个群落物种丰富度的变化较小。尽管乔、灌、草三层中常见种的影响都表现了相似的变化趋势, 但是, 由于其在各层的比例不同, 趋势线也不尽相同。一般地, 常见种的数量越多, 其效应越明显, 对丰富度格局的贡献也就越大(图3)。

群落的物种丰富度不仅依赖于 α 多样性, 而且依赖于 β 多样性。很多研究表明, β 多样性也是很多群落物种丰富度的重要贡献者(Beck et al, 2012)。本研究结果表明, 稀有种和常见种所引起的 β 多样性的变化与 α 多样性变化方向完全相反。同时, 稀有种的加入所引起的 β 多样性变化较小, 但随着常见种的进入, β 多样性急剧下降(图4)。这说明, 与 α 多样性一样, 常见种也是 β 多样性格局的重要贡献者, 这与人们的预期并不一致。群落中的稀有种数量较多且与群落总物种数显著正相关(Berg & Tjernberg, 1996; Gaston & Blackburn, 1996), 物种丰富度常常呈现随取样面积增加而增加的内嵌式分布格局(Wright et al, 1998)。一般认为, 两个群落间物种丰富度的差异应该是 β 多样性间的差异。例如, 对北美树栖甲虫群落物种丰富度的多尺度研究表明, 大尺度上的 β 多样性强烈影响稀有种(物种多度< 0.05%)的丰富度, 稀有种甚至主导了整个群落的丰富度格局(Gering et al, 2003)。对稀有种主导整个群落物种丰富度格局的一个可能解释是由于稀有种占较大的比例(36%–47%)所致。

与此研究相似, 本文中乔、灌、草三层的物种分布格局也均为稀有种占绝大比例的右偏分布, 但研究结论却不完全一致, 可能原因如下: (1)两个研究中定义稀有种和常见种的方式不同, 尽管分布范围广的物种多度也相对较大, 但是局域群落上的优势种与大尺度上的常见种是不同的; (2)物种多样性格局是尺度依赖的(Gering et al, 2003; Heegaard et

al, 2013), 研究稀有种和常见种对多样性格局的相对贡献应该充分考虑空间尺度的影响, 这也是下一步应该亟需开展的重要工作; (3)两个研究中使用的 β 多样性度量指数不同, 如前所述, 使用依赖于 α 多样性变化的 β 多样性指数不能真实度量 β 多样性大小。

目前, 关于常见种和稀有种对物种丰富度格局贡献差异的原因仍不是很清楚, 一个可能的解释是常见种是群落物种丰富度的信号(signals)贡献者, 而稀有种是物种丰富度的噪音(noise)贡献者(Vázquez & Gaston, 2004)。尽管 β_{RC} 多样性指数考虑了 α 多样性的变化对 β 多样性的影响, 但是该指数仍具有一定的局限性(Chase et al, 2011)。首先, 该指数来自于古生物学, 并没有很好地考虑群落内不同物种多度的差异, 这对于群落生态学来说是一种不足; 第二, 该方法没有考虑物种在大尺度上的出现概率(Raup & Crick, 1979; Vellend et al, 2007)。一般来说, 分布范围广的物种出现的概率更高, 但是 β_{RC} 多样性指数的随机模型没有考虑到这个权重。另外, 种库大小也将明显影响 β_{RC} 多样性指数的大小(Gotelli & Colwell, 2001)。

物种多样性格局的形成不仅依赖于群落的构建过程, 同样依赖于群落中的物种组成(如稀有种和常见种)。稀有种和常见种对物种多样性格局的相对贡献的研究表明, 常见种不仅主导群落的总体物种丰富度格局, 同时也是 α 多样性和 β 多样性格局的重要贡献者。尽管常见种对群落物种多样性格局具有主导性, 但是这不能否定稀有种对群落多样性格局的贡献, 很多研究表明, 稀有种也是群落功能的重要载体。这也暗示我们, 仅确定稀有种和常见种对群落多样性格局的相对贡献的价值可能有限, 要得出有意义的结论还应结合其他信息综合分析。总之, 稀有种和常见种对群落的贡献犹如一个硬币的两个面, 二者对物种多样性格局的贡献应该是共同的。在物种多样性的保护实践中, 应该根据物种的不同性状采取不同的保护措施。

参考文献

- Anderson MJ, Crist TO, Chase JM, Vellend M, Inouye BD, Freestone AL, Sanders NJ, Cornell HV, Comita LS, Davie KF (2011) Navigating the multiple meanings of β diversity: a roadmap for the practicing ecologist. *Ecology Letters*, 14, 19–28.
- Beck J, Holloway JD, Khen CV, Kitching IJ (2012) Diversity

- partitioning confirms the importance of beta components in tropical rainforest Lepidoptera. *The American Naturalist*, 180, E64–E74.
- Berg A, Tjernberg M (1996) Common and rare Swedish vertebrates—distribution and habitat preferences. *Biodiversity and Conservation*, 5, 101–128.
- Curnutt J, Lockwood J, Luh HK, Nott P, Russell G (1994) Hotspots and species diversity. *Nature*, 367, 326–327.
- Chase JM, Kraft NJ, Smith KG, Vellend M, Inouye BD (2011) Using null models to disentangle variation in community dissimilarity from variation in α -diversity. *Ecosphere*, 2, 1–11.
- Freestone AL, Inouye BD (2006) Dispersal limitation and environmental heterogeneity shape scale-dependent diversity patterns in plant communities. *Ecology*, 87, 2425–2432.
- Gaston KJ, Blackburn TM (1996) Global scale macroecology: interactions between population size, geographic range size and body size in the Anseriformes. *Journal of Animal Ecology*, 65, 701–714.
- Gaston KJ (2008) Biodiversity and extinction: the importance of being common. *Progress in Physical Geography*, 32, 73.
- Gering JC, Crist TO, Veech JA (2003) Additive partitioning of species diversity across multiple spatial scales: implications for regional conservation of biodiversity. *Conservation Biology*, 17, 488–499.
- Gotelli N, Colwell RK (2001) Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. *Ecology Letters*, 4, 379–391.
- Heegaard E, Gjerde I, Sætersdal M (2013) Contribution of rare and common species to richness patterns at local scales. *Ecography*, 36, 937–946.
- Hubbell SP (2001) *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*. Princeton University Press, Princeton.
- Kraft NJ, Comita LS, Chase JM, Sanders NJ, Swenson NG, Crist TO, Stegen JC, Vellend M, Boyle B, Anderson MJ (2011) Disentangling the drivers of β diversity along latitudinal and elevational gradients. *Science*, 333, 1755–1758.
- Landi S, Chiarucci A (2014) Commonness and rarity of plants in a reserve network: just two faces of the same coin. *Rendiconti Lincei*, 25, 369–380.
- Lennon JJ, Koleff P, Greenwood JJ, Gaston KJ (2004) Contribution of rarity and commonness to patterns of species richness. *Ecology Letters*, 7, 81–87.
- Li YY, Shao MA (2004) The change of plant diversity during natural recovery process of vegetation in Ziowuling area. *Acta Ecologica Sinica*, 24, 252–260. (in Chinese with English abstract) [李裕元, 邵明安 (2004) 子午岭植被自然恢复过程中植物多样性的变化. *生态学报*, 24, 252–260.]
- Li ZQ, Ouyang ZY, Zeng HQ (2010) Assessment methods for territorial biodiversity hotspot based on species richness at broad scale. *Acta Ecologica Sinica*, 30, 1586–1593. (in Chinese with English abstract) [李智琦, 欧阳志云, 曾慧卿 (2010) 基于物种的大尺度生物多样性热点研究方法. *生态学报*, 30, 1586–1593.]
- Niu KC, Liu YN, Shen ZH, He FL, Fang JY (2009) Community assembly: the relative importance of neutral theory and niche theory. *Biodiversity Science*, 17, 579–593. (in Chinese with English abstract) [牛克昌, 刘怿宁, 沈泽昊, 何芳良, 方精云 (2009) 群落构建的中性理论和生态位理论. *生物多样性*, 17, 579–593.]
- Pearman PB, Weber D (2007) Common species determine richness patterns in biodiversity indicator taxa. *Biological Conservation*, 138, 109–119.
- Pool TK, Grenouillet G, Villéger S (2014) Species contribute differently to the taxonomic, functional, and phylogenetic alpha and beta diversity of freshwater fish communities. *Diversity and Distributions*, 20, 1235–1244.
- Raup DM, Crick RE (1979) Measurement of faunal similarity in paleontology. *Journal of Paleontology*, 53, 1213–1227.
- Šizling AL, Šizlingová E, Storch D, Reif J, Gaston KJ (2009) Rarity, commonness, and the contribution of individual species to species richness patterns. *The American Naturalist*, 174, 82–93.
- Vázquez LB, Gaston KJ (2004) Rarity, commonness, and patterns of species richness: the mammals of Mexico. *Global Ecology and Biogeography*, 13, 535–542.
- Vellend M, Verheyen K, Flinn KM, Jacquemyn H, Kolb A, van Calster H, Peterken G, Graae BJ, Bellemare J, Honnay O (2007) Homogenization of forest plant communities and weakening of species–environment relationships via agricultural land use. *Journal of Ecology*, 95, 565–573.
- Wright DH, Patterson BD, Mikkelsen GM, Cutler A, Atmar W (1998) A comparative analysis of nested subset patterns of species composition. *Oecologia*, 113, 1–20.

(责任编辑: 唐志尧 责任编辑: 黄祥忠)

• 研究报告 •

雌雄异熟植物露蕊乌头开花时间对雌雄功能期及表型性别的影响

李 琳¹ 路宁娜² 樊宝丽³ 赵志刚^{1*}¹ (兰州大学生命科学学院, 草地农业生态系统国家重点实验室, 兰州 730000)² (西北师范大学生命科学学院, 兰州 730000)³ (甘肃省治沙研究所, 兰州 730000)

摘要: 开花时间决定了植物雌雄功能的交配机会, 最终影响繁殖成功。交配环境假说认为雌雄异熟植物开花时间的差异能引起植物表型性别的变异, 改变种群内的交配环境, 影响植物对雌雄功能的最佳性分配。为了研究开花时间对雌雄异熟植物的雌雄性别时期及表型性别的影响, 本文以毛茛科雄性先熟植物露蕊乌头(*Aconitum gym-nandrum*)为实验材料, 记录了雄性和雌性功能期, 分析了植株开花时间、花的雌雄功能期和表型性别的关系。结果表明: 在植物同一花序内, 较晚开放的花有更长的雄性期和更短的雌性期, 性分配在时间上偏雄。雌雄功能期在时间上的相对分配随植物开花时间的变化表现出相似的趋势: 较晚开的花或较晚开花的个体, 花的雄性功能期相对于雌性功能期更长, 在时间上更偏向雄性功能。而且, 开花时间的差异影响种群内花的性比和植物个体的表型性别动态。随着开花时间由早到晚的变化, 种群内早期以雄花为主, 末期以雌花为主, 种群内性别环境由偏雄向偏雌变化, 因此植株个体的平均表型性别则从偏雌转向偏雄。本文结果支持交配环境假说, 雄性先熟的露蕊乌头开花早期, 种群内花的性别比偏雄, 种群表型性别环境偏雄, 因而植物个体平均表型性别偏雌, 性别分配(即时间分配)偏向雌性功能, 而晚开花个体的平均性别偏雄, 更偏向雄性功能的分配。

关键词: 露蕊乌头; 开花时间; 表型性别; 雄性先熟; 性别功能期

Effect of flowering time on floral sexual durations and phenotypic gender in dichogamous *Aconitum gym-nandrum*

Lin Li¹, Ningna Lu², Baoli Fan³, Zhigang Zhao^{1*}¹ School of Life Sciences, Lanzhou University, State Key Laboratory of Grassland Agro-Ecosystem, Lanzhou 730000² College of Life Sciences of Northwest Normal University, Lanzhou 730000³ Gansu Desert Control Research Institute, Lanzhou 730000

Abstract: The flowering time plays an important role in the mating opportunities of male and female functions and final reproductive success in plants. The mating environment hypothesis predicts that the differences of flowering time in protandrous species can change individual's phenotypic gender and the mating environment within a population, finally affect the optimal allocation of resources to sexual functions. To determine the effect of flowering time on sexual durations and phenotypic gender in protandrous plants, we recorded the male and female phase durations of all flowers in protandrous *Aconitum gym-nandrum* (Ranunculaceae), and examined the relationships of flowering phenology and floral sexual durations and phenotypic gender. The results showed that the late flowers (top) had longer male duration versus female duration compared to early those (basal) within a inflorescence, showing temporally male-biased allocation. The relatively temporal allocations to both sexual durations also presented a similar trend among plants with different flowering time. Relatively longer male duration vs. female duration in the later flowers or late-flowering indi-

收稿日期: 2015-09-18; 接受日期: 2016-03-10

基金项目: 国家自然科学基金(31370402)、中央高校基本科研自由探索项目(lzujbky-2015-95)、甘肃省自然科学基金(145RJZA166)及草地农业生态系统国家重点实验室开放基金资助(SKLGAE201504)

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: zhaozhg@lzu.edu.cn

viduals, showed temporally male-biased allocation. Furthermore, individual's variation in flowering time affected floral sex ratio within population and the dynamics of phenotypic gender of individuals. It showed a shift from male-biased to female-biased gender during flowering season in *A. gymnantrum* population, because most of the individuals had only male-phase flowers at the beginning of flowering stage and only female-phase flowers at the end. Therefore, mean phenotypic gender of individuals shifted from femaleness to maleness with flowering time. Our results support the mating environment hypothesis, i.e. male-biased floral sexual ratio (mating environment) early in protandrous *A. gymnantrum* population leads to female-biased phenotypic gender of individuals flowered early and thus female-biased temporal sex allocation in early-flowering individuals and early flowers within inflorescences in comparison with the late-flowering individuals and late flowers.

Key words: *Aconitum gymnantrum*; flowering time; phenotypic gender; dichogamous; sexual durations

开花时间即繁殖的时机决定了植物的交配机会和最终的繁殖成功。两性花植物的繁殖成功由花的雌性和雄性功能贡献的总和来决定。对多花的植物来说,花序内的花陆续开放,这种开花不同步性使得花的雌雄功能有不同的交配机会生产后代,因而导致花或个体通过两性功能所获得的适合度收益不同,选择将有利于使个体适合度最大化的最优性分配比例(Lloyd, 1980; Austen & Weis, 2014; Austen et al, 2015)。

在雌雄异熟的植物中,花的雄蕊和雌蕊在成熟时间上发生分离,因此雄性期花和雌性期花在种群中的相对丰富度(交配环境)随开花季节发生变化,造成不同时间开放的花在花粉传递机会上存在差异,导致个体通过雌、雄功能获取的适合度收益不同,最终驱动个体间花的最佳性分配的变化。这就是交配环境假说(Brunet & Charlesworth, 1995)。许多研究已发现雄性先熟植物中,花序内开放较早的花(通常为基部的花)对雌性功能分配更多(Diggle, 1995; Brunet, 1996; Vogler et al, 1999; Herrera, 2009)。相似地,种群内开花较早的个体先进入雄性功能期,种群内花的性比(交配环境)发生由雄到雌的转变,因此个体的最优性分配应是从开花早期的偏雌向开花末期的偏雄变化(Brunet & Charlesworth, 1995; Brookes & Jesson, 2010)。例如,对雄性先熟的翠雀属植物*Delphinium glaucum*的研究表明,在开花早期,种群中只有雄性期花,随着开花时间的推移,雌性期花数目增加,种群中花的性别比呈现出偏雄到偏雌的变化,而个体的平均表型性别则相应地表现出由偏雌到偏雄的动态(Ishii & Harder, 2012)。

尽管交配环境假说(Brunet & Charlesworth,

1995)得到了许多实验证据的支持,但是探讨雌雄异熟植物的开花时间与花的雌、雄功能期(即时间性分配)及表型性别动态的相互关系的研究仍然比较少。本研究通过检验雄性先熟的露蕊乌头(*Aconitum gymnantrum*)的开花时间与雌、雄功能期和植物性别的关系,主要探讨:(1)花水平和个体水平雌雄功能期与开花时间的关系;(2)植物表型性别动态随开花时间的变化。

1 材料和方法

1.1 研究物种及地点

露蕊乌头属毛茛科乌头属,虫媒传粉的直立草本。两性花,雄性先熟,自交亲合,传粉昆虫主要是采食花蜜的熊蜂类(Lu et al, 2015)。总状花序(3–30朵花),花蓝紫色,开花顺序为顶向式;花序轴有时产生数个侧枝(每个侧枝1–4朵花不等);花期6–8月,单花持续时间5–10天;雄蕊30–90,露出花被之外,心皮6–13,每心皮含多个胚珠;雄蕊开裂结束后,柱头呈现可受性(Zhao et al, 2008);果期7–9月。

本研究在兰州大学高寒草地与湿地生态系统定位研究站内完成。实验站位于甘肃省甘南州合作市(102°53' E, 34°55' N),海拔2,900 m,属大陆性季风气候,年均降水量约550 mm,主要集中在6–9月。年均气温2℃左右,每年的12月到次年2月平均气温–8.9℃,每年的6–8月的平均气温为11.2℃。

1.2 实验方法

将2012年在青藏高原高寒草甸不同海拔的8个种群采集的成熟种子种入花盆内。每个种群种7盆,共计56盆,每盆1–3株。花盆直径30 cm、深16 cm,填充土壤为草甸土,充分混匀、去除土壤内种子和根系。盆栽实验可以控制土壤异质性对植物开花物

候的干扰,而源自不同种群的种子可以使个体间的开花时间表现出较大的变异。我们定义植物第一朵花(即位于花序基部的花)花瓣完全展开时为初次开花时间;雄性期开始的标志为有1个雄蕊开裂,结束的标志为所有花药枯萎;雌性期开始的标志为柱头升起、分叉可接受花粉,结束的标志为柱头表面变黑并伴随子房膨大、花瓣开始凋落。2014年7月,露蕊乌头开始开花,每天观察记录每株植物每朵花的初次开花时间及雌、雄性功能期的时间。共观察了104株。为检验花雌雄功能期在花序内的变异,将其中94株植物(不包含只有1朵花而无基部和顶部之分的10株植物)花序内的最顶部的一朵和最基部的一朵分别定义为基部(low)和顶部(top)。

从功能角度来看,一株植物的性别并不能完全用其花的性别比来描述,因为它不能完全表示雌性和雄性成功交配的机会,一株植物的性别与整个种群内花的性别比有关(Lloyd, 1980)。因此,本文用下列公式量化开花植物个体的表型性别和平均表型性别(Ishii & Harder, 2012)。公式(1)计算第*i*株植物第*t*天的表型性别(*G*值越大表明其表型性别越偏雌)。

$$G_{i,t} = \frac{f_{i,t}}{f_{i,t} + m_{i,t} E_t} \quad (1)$$

其中 $f_{i,t}$ 指第*i*株植物第*t*天处于雌性期的花数目; $m_{i,t}$ 指第*i*株植物第*t*天处于雄性期的花数目; E_t 是当量因子,是指第*t*天种群中雌性期花数目与雄性期花数目的比值,表示平均每个雄性期的花能够利用的、可授粉的雌性花的数量(公式2) (Lloyd, 1980)。

$$E_t = \frac{\sum_i f_{i,t}}{\sum_i m_{i,t}} \quad (2)$$

由此看出,即便花的性别比相同,植株的表型性别也可能不同,因为个体的交配机会取决于种群的性别环境(Ishii & Harder, 2012)。由于同一个体的性别也是随时间变化的,需要根据公式(3)计算植物在整个花期的平均表型性别(Lloyd, 1980)

$$\bar{G}_i = \frac{\sum_i G_{i,t} n_{i,t}}{\sum_i n_{i,t}} \quad (3)$$

这里, $n_{i,t}$ 是指第*i*株植物第*t*天开放的花数目。

1.3 数据分析

花水平及个体水平单花花期、雌雄功能期与初次开花时间的关系用线性回归进行分析。花雌雄功

能期在花序内的变化用单因素方差分析(One-Way ANOVA)检验。植物表型性别、个体平均表型性别与初次开花时间的关系用一般线性模型进行分析。以上统计分析采用SPSS 19.0统计软件完成。

2 结果

2.1 花序内雌雄功能期的变化

花序内随开花时间的推移,雄性期增长($F_{1,186} = 26.379, P < 0.001$),从8.05天增加到了9.44天;雌性期缩短($F_{1,186} = 7.414, P < 0.05$),从3.34天缩短为2.79天左右(图1)。花序内晚开的(顶部的)花有更长的雄性期、更短的雌性期,花期更偏向雄性功能。

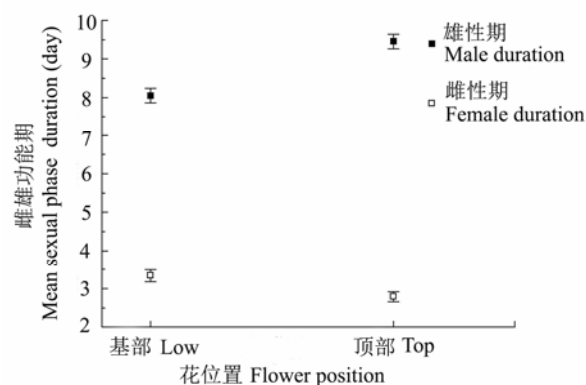


图1 露蕊乌头雌雄功能期(平均值±标准误)与花序内花位置的关系($n = 94$)

Fig. 1 Relationships between flower position and male and female phase duration (mean \pm SE) in *Aconitum gymnanthum* ($n = 94$)

2.2 花及个体间雌雄功能期、单花花期与开花时间的关系

回归分析结果表明,开花时间对植株单花花期、雄性功能期和雌性功能期的影响显著(图2):开花时间越晚,单花花期越长($R^2 = 0.068, P < 0.001$;图2A);雄性功能期也越长,而雌性功能期越短($R^2 = 0.274, P < 0.001$)。较晚开的花雄性功能期相对于雌性功能期更长,在花期的时间上更偏向雄性功能(图2B)。在个体水平上,单花花期持续9.50–13.53天,平均为 11.88 ± 1.35 天。植株的初次开花时间越晚,平均单花花期越长($R^2 = 0.061, P < 0.05$;图3A),雄性功能期也越长,而雌性功能期则缩短($R^2 = 0.286, P < 0.001$)。因此,开花晚的个体,平均雄性功能期相对于雌性功能期更长,在时间上更偏向雄性功能

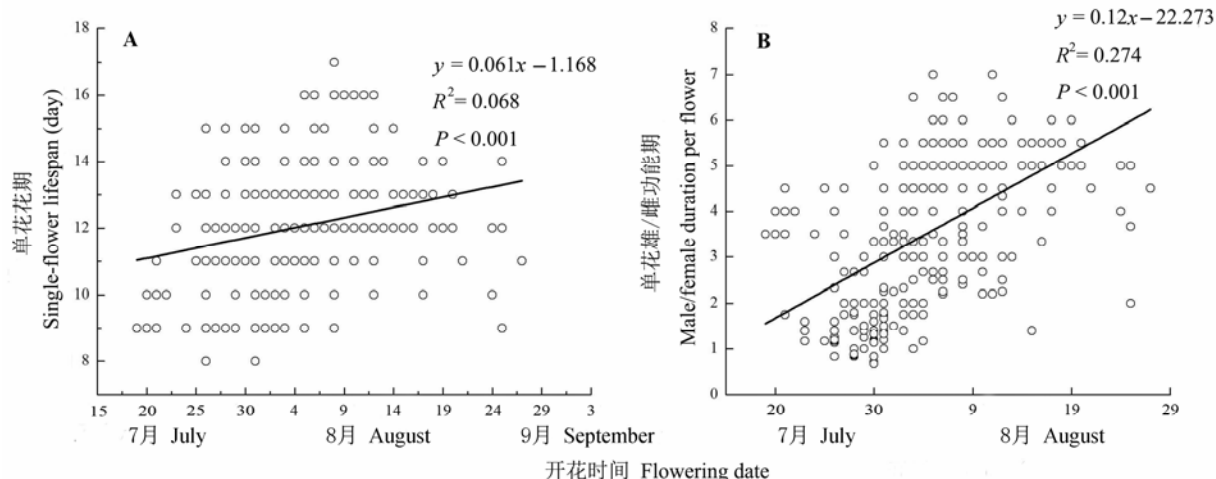


图2 露蕊乌头花水平单花花期(A)和雄性/雌性功能期(B)随开花时间的变化($n = 312$)

Fig. 2 A variation of single-flower lifespan and sexual durations with the flowering date in *Aconitum gymnanthum* ($n = 312$). (A) The effect of the flowering date per flower on single-flower lifespan; (B) The relationship between the flowering date and the male/female duration per flower.

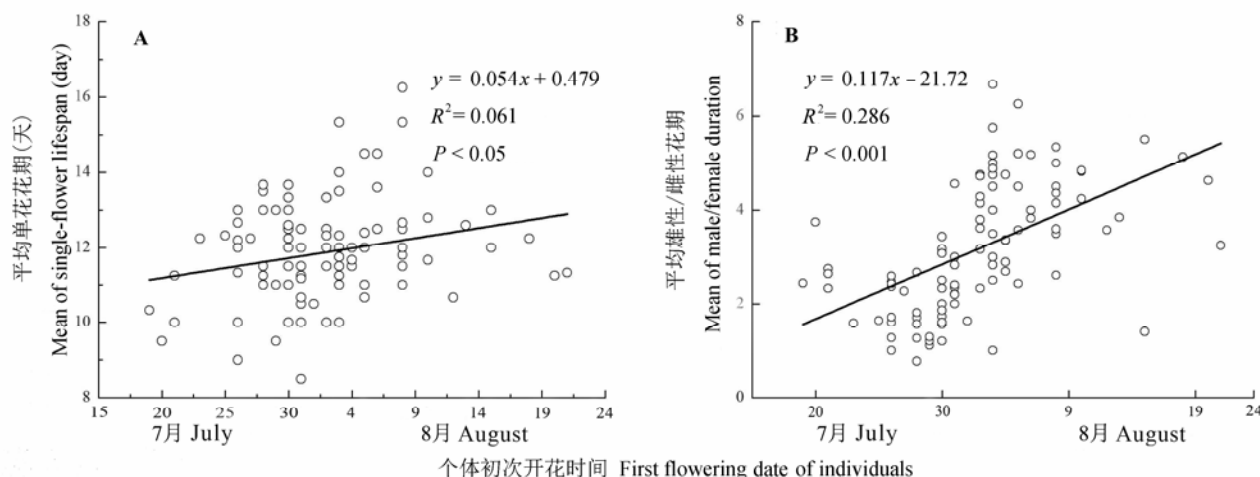


图3 露蕊乌头个体初次开花时间与平均单花花期及平均雄性/雌性功能期(即个体平均雄性期与雌性期的比值)的关系($n = 104$)。 (A)个体初次开花时间对平均单花花期的影响; (B)个体初次开花时间与平均每朵花雄性/雌性功能期的关系。

Fig. 3 The relationship between the first flowering date of individuals and the mean single-flower lifespan, and the mean male/female phase duration in *Aconitum gymnanthum* ($n = 104$). (A) The effect of the first flowering date of individuals on the mean of single-flower lifespan; (B) The relationship between the first flowering date and the mean male/female duration per plant.

(图3B)。

2.3 植物性别动态与开花物候

露蕊乌头种群从7月19日开始开花, 早期开放的花都是雄性期花, 雄性期花开放高峰时雌性期花也达到了开花高峰; 而在开花季晚期, 种群内以雌性功能期的花为主(图4A)。由于露蕊乌头的雄性先熟模式, 致使种群花的性别比在开花季早期是雄性功能期花多于雌性功能期花, 因而开花早期种群的表型性别是偏雄的(图4B)。但是, 开花早的个体(如

图4B中的植株1)开花时, 由于种群内花的性别比是偏雄的, 因此它们的表型性别是偏雌的; 相对地, 开花晚的个体(如图4B中的植株99)开始产生雄性期花时, 种群中的大部分花在雌性功能期, 所以植株99开始的表型性别是偏雄的, 然后再转向偏雌。由于不同个体在初次开花时, 种群相应的性别环境是不同的, 因此这两个个体的表型性别也呈现了不同的动态变化(图4B)。由于种群内花性别从偏雄到偏雌在时间上的变化, 花的性别比相同的个体如果有

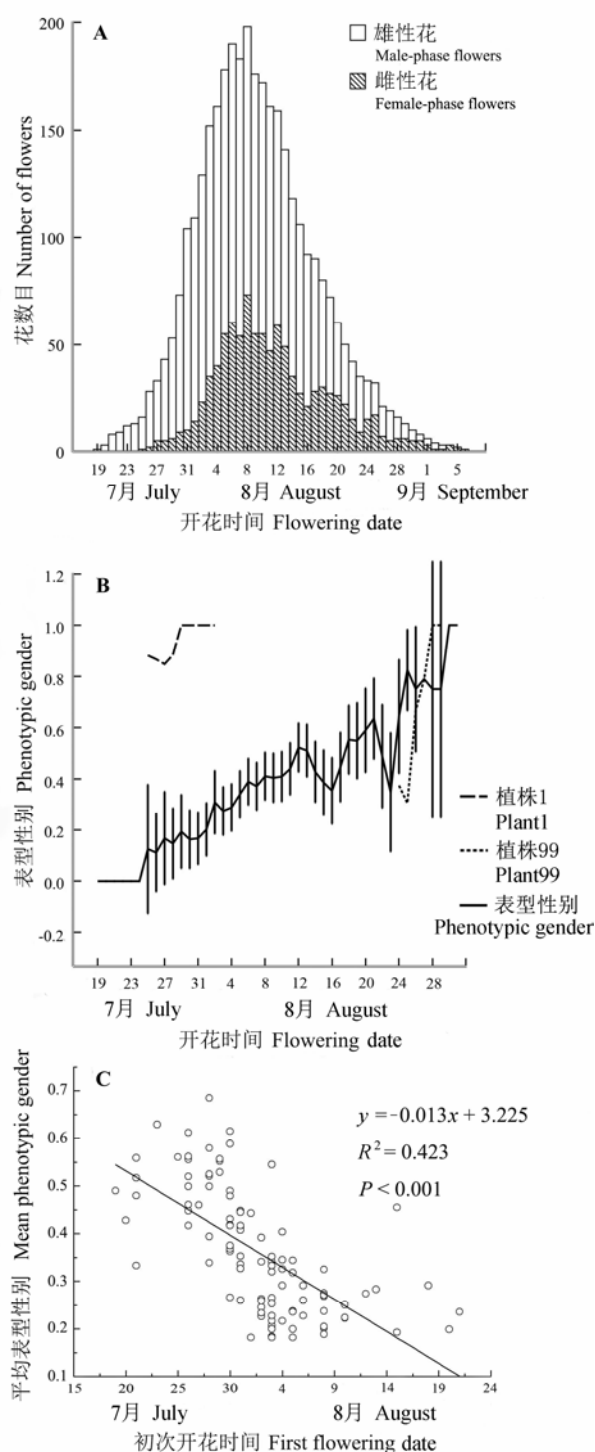


图4 植株的开花动态。(A)雌雄功能期的花数目随开花时间的变化;(B)种群的表型性别(平均值±标准误)和植株1(长虚线)、植株99(短虚线)分别随开花时间的变化;(C)个体水平初次开花时间(FFD)与平均表型性别之间的关系。

Fig. 4 Flowering dynamics for *Aconitum gymnanthum* plants. (A) The variation of flower numbers of male and female phase duration with the flowering date; (B) The change in phenotypic gender (mean±SE) in population, plant 1 (long dashed line) and plant 99 (short dashed line) with flowering date; (C) The relationship between first flowering date and mean phenotypic gender.

不同的开花时间,其在种群中拥有的交配机会也会不同。开花早期,种群中雄性期花占优势,早开花个体的平均性别应该偏雌,而种群开花末期雌性花占多数,晚开花的个体平均性别则偏雄。因此植株的平均表型性别和初次开花时间之间呈显著负相关($R^2 = 0.423$, $P < 0.001$, 图4C)。

3 讨论

雄性先熟的露蕊乌头的开花时间显著影响花的雌雄功能期(时间性分配)和个体表型性别。花序内较晚开放的花的雄性期增加,而雌性期缩短,即时间性分配偏雄。随着开花时间的推移,种群内花的性别比由偏雄转向偏雌,晚开的花或晚开花的个体有一个相对更长的雄性期和相对更短的雌性期,在花的时间分配上更偏向雄性功能。在露蕊乌头种群的开花早期,大部分个体只有雄性期的花(花性比偏雄),种群的表型性别偏雄;但是,从开花时间的变化(早期到晚期),交配环境发生变化,花性比从偏雄转向偏雌,个体的平均表型性别由偏雌转向偏雄,结果与交配环境假说一致(Brunet & Charlesworth, 1995; Brookes & Jesson, 2010)。

露蕊乌头花序内从早开的花(基部)到晚开的花(顶部),分配在雄性期的时间相对雌性期更多:随开花时间的推移,雄性期平均增加了1.39天,雌性期平均减少了0.55天,表现出偏雄的性别分配。Ishii和Harder (2012)同样发现雄性先熟的翠雀属植物 *Delphinium glaucum* 花序内随花位置的升高(较晚的花),雄性期增加而雌性期缩短,表现出偏雄的分配。

而相对较多的研究探讨了雌雄异熟植物花序内花对雌雄功能的资源分配上的变异。如对金光花 (*Nartheciss asiaticum*) 的研究发现随着花序的顶向式开花,顶部花表现出偏雄的性分配,因此顶部晚开的花的雌性适合度会降低(Ishii & Sakai, 2002)。同样,对东北延胡索 (*Corydalis ambigua*) 的研究发现,花序基部的花对雌蕊的投入更大,而顶部的花表现出偏雄的表型性别(Kodu et al, 2001)。Huang等(2004)比较了雌性先熟的华北耧斗菜 (*Aquilegia yabeana*) 和雄性先熟的蓝花耧斗菜 (*Aqu. caerulea*) 花序内花的性分配,结果发现雄性先熟物种花序内随开花时间从早到晚的变化:胚珠数减少、花粉数量不变,花序内早开的花比晚开的花对雌性功能有更

多投入;相反,雌性先熟物种花序内随开花时间推移,花粉数减少、胚珠数不变,早开的花表现出偏雄的性分配。以上结果支持了交配环境假说。

雌性先熟植物个体间的交配环境同样随着开花时间发生显著的变化,影响植物对两性功能的资源分配(Pellmyr, 1987; Brunet & Charlesworth, 1995)。雌性先熟的露蕊乌头种群开花早期,种群内花的性比偏雄,而在末期处于雌性期的花更多,种群平均性别(即交配环境)由雄性向雌性变化。因此,开花早期交配机会(有效的柱头)的缺乏使得花的雄性期变短、雌性期更长,有助于减少花粉损失、提高柱头的花粉接受机会,因而早开花个体更注重雌性功能;而花末期种群内花粉的不足使花的雄性期延长、雌性期缩短,有助于增加花粉扩散、提高向柱头授粉的机会,故晚开花个体更偏向雄性功能。在整个花期,露蕊乌头种群内个体的平均表型性别由雌性向雄性转变。对其他雌雄异熟植物的研究也发现了相似的结果(Brookes & Jesson, 2010; Ishii & Harder, 2012)。例如, Ishii和Harder (2012)对雄性先熟的六出花(*Delphinium glaucum*)的研究发现,早开花个体的表型性别偏雌,在资源和时间上更偏向雌性功能的分配。对雄性先熟的*Lobelia sessiliflora*的研究表明,随开花时间的推移,花粉数和胚珠数的比值变大,平均每朵花的雄性期/雌性期增加,晚开的花比早开的花对雄性功能有更多的资源分配,从而导致偏雄的性别(Hiraga & Sakai, 2007)。但是,对雄性先熟的六出花(*Alstroemeria aurea*)的研究发现,虽然种群内花的性比随开花时间发生由雄向雌的变化,但是性分配(对花粉和胚珠的分配及雌雄功能期的分配)并没有发生相应的改变(Aizen, 2001)。另外,雌雄异熟植物的雌、雄功能期与传粉活动密切相关,访花昆虫的数量影响花粉输出和柱头受粉,进而使单花花期和雌性期的长短产生差异(Arroyo et al, 1985),可见昆虫传粉能缩短花两性功能的持续时间(Evanhoe & Galloway, 2002; Zhang et al, 2011)。露蕊乌头晚开的花或开花较晚的个体有更长的单花花期,更长的花寿命,特别是种群开花末期雄性期的延长可能与高山地区的传粉者访花频率较低有关,能够弥补传粉者限制引起的繁殖力降低(Bingham & Orthner, 1988; Blionis et al, 2001)。

影响植物雌雄功能期的因素有很多,除本文探讨的开花时间外,非生物因素如温度也会影响雌雄

功能期的长短。对*Pseudowintera colorata*的研究中发现环境温度与雌性期长度呈现负相关关系(Wells & Lloyd, 1991)。而生物因素如访花昆虫也会对雌雄功能期的长短造成影响。今后工作应该综合考虑开花物候、气候和传粉情况,进一步区分各种因素的作用,更全面地分析雌雄异熟雌雄功能期和表型性别的变化模式及其适合度意义。

致谢:感谢兰州大学的李晓晖、丁天凤在野外植物特征测定过程中给予的帮助。

参考文献

- Aizen MA (2001) Flower sex ratio, pollinator abundance, and the seasonal pollination dynamics of a protandrous plant. *Ecology*, 82, 127–144.
- Arroyo MTK, Armesto JJ, Primack R (1985) Community studies in pollination ecology in the high temperate Andes of Central Chile. II. Effect of temperature on visitation rates and pollination possibilities. *Plant Systematics and Evolution*, 149, 187–203.
- Austen EJ, Weis AE (2014) Temporal variation in phenotypic gender and expected functional gender within and among individuals in an annual plant. *Annals of Botany*, 114, 167–177.
- Austen EJ, Forrest JRK, Weis AE (2015) Within-plant variation in reproductive investment: consequences for selection on flowering time. *Journal of Evolutionary Biology*, 28, 65–79.
- Bingham RA, Orthner AR (1988) Efficient pollination of alpine plants. *Nature*, 391, 238–239.
- Blionis GJ, Halley JM, Vokou D (2001) Flowering phenology of *Campanula* on Mt Olynipos, Greece. *Ecography*, 24, 696–706.
- Brookes RH, Jesson LK (2010) Do pollen and ovule number match the mating environment? An examination of temporal change in a population of *Stylidium armeria*. *International Journal of Plant Sciences*, 171, 818–827.
- Brunet RH, Charlesworth D (1995) Floral sex allocation in sequentially blooming plant. *Evolution*, 49, 70–79.
- Brunet J (1996) Male reproductive success and variation in fruit and seed set in *Aquilegia caerulea* (Ranunculaceae). *Ecology*, 77, 2458–2471.
- Diggle PK (1995) Architectural effects and the interpretation of patterns of fruit and seed development. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 26, 531–552.
- Evanhoe L, Galloway LF (2002) Floral longevity in *Campanula americana* (Campanulaceae): a comparison of morphological and functional gender phases. *American Journal of Botany*, 89, 587–591.
- Herrera CM (2009) Multiplicity in Unity: Plant Subindividual Variation and Interactions With Animals. University of

- Chicago Press, Chicago.
- Hiraga T, Sakai S (2007) The effects of inflorescence size and flower position on biomass and temporal sex allocation in *Lobelia sessiliflora*. *Plant Ecology*, 188, 205–214.
- Huang SQ, Tang LL, Yu Q, Guo YH (2004) Temporal floral sex allocation in protogynous *Aquilegia yabeana* contrasts with protandrous species: support for the mating environment hypothesis. *Evolution*, 58, 1131–1134.
- Ishii HS, Harder LD (2012) Phenological associations of within- and among-plant variation in gender with floral morphology and integration in protandrous *Delphinium glaucum*. *Journal of Evolutionary Biology*, 100, 1029–1038.
- Ishii HS, Sakai S (2002) Temporal variation in floral display size and individual floral sex allocation in racemes of *Narthecium asiaticum* (Liliaceae). *American Journal of Botany*, 89, 441–446.
- Kudo G, Maeda T, Narita K (2001) Variation in floral sex allocation and reproductive success within inflorescences of *Corydalis ambigua* (Fumariaceae): pollination efficiency or resource limitation? *Journal of Ecology*, 89, 48–56.
- Lloyd DG (1980) Sexual strategies in plants. III. A quantitative method for describing the gender of plants. *New Zealand Journal of Botany*, 18, 103–108.
- Lu NN, Li XH, Li L, Zhao ZG (2015) Variation of nectar production in relation to plant characteristics in protandrous *Aconitum gymnantrum*. *Journal of Plant Ecology*, 8, 122–129.
- Pellmyr O (1987) Multiple sex expressions in *Cimicifuga simplex*: dichogamy destabilizes hermaphroditism. *Biological Journal of the Linnean Society*, 31, 161–174.
- Vogler DW, Peretz S, Stephenson AG (1999) Floral plasticity in an iteroparous plant: the interactive effects of genotype, environment, and ontogeny in *Campanula rapunculoides* (Campanulaceae). *American Journal of Botany*, 86, 482–494.
- Wells MS, Lloyd DG (1991) Dichogamy, gender variation and bet-hedging in *Pseudowintera colorate*. *Evolutionary Ecology*, 5, 310–326.
- Zhang YW, Zhao JM, Wang Y (2011) The dynamics of pollen removal and deposition, and its effects on sexual phases in a protandrous plant: *Glechoma longituba*. *Nordic Journal of Botany*, 29, 105–111.
- Zhao ZG, Meng JL, Fan BL, Du GZ (2008) Reproductive patterns within racemes in protandrous *Aconitum gymnantrum* (Ranunculaceae): potential mechanism and among-family variation. *Plant Systematics and Evolution*, 273, 247–256.

(责任编辑: 张大勇 责任编辑: 时意专)

•综述•

淡水鱼类入侵种的分布、入侵途径、机制与后果

郦 珊^{1,2} 陈家宽² 王小明^{1*}¹ (上海科技馆分馆上海自然博物馆自然史研究中心, 上海 200041)² (复旦大学生物多样性和生态工程教育部重点实验室, 上海 200438)

摘要: 生物入侵已经成为全球面临的三大环境问题之一。鱼类入侵现象也随全球经济一体化的进程日益严重。本文综述了全球淡水鱼类入侵的现状和研究进展, 包括鱼类入侵的定义及分布、入侵途径和机制、产生的生态和社会经济影响以及预防措施等。据统计, 目前全球外来鱼类达624种, 该数量超过30年前的两倍。外来鱼类主要通过水产养殖(51%)、观赏渔业(21%)、休闲垂钓(12%)、渔业捕捞运输(7%)等多种途径被引进。入侵鱼类对本地种产生了捕食、种内种间竞争、杂交和疾病传播等负面影响, 破坏本地生态系统, 但是其正面的生态及社会经济影响也不可忽略。近20年来全球鱼类入侵日益受到重视, 相关论文发表数量翻了8倍。值得提出的是, 近10年来全球鱼类入侵风险评价系统的研究显著增加, 一些鱼类入侵模型已应用于五大洲的多个国家。我国淡水外来鱼类共计439种。然而, 我国关于鱼类入侵的研究起步较晚, 发表文献数仅占全球的3.7%, 且主要研究方向仍集中在入侵物种的分布及生物学特性等基础研究上, 缺乏对于鱼类入侵机制及风险评价预测的研究。因此, 我们建议: (1)开展全国范围的本底调查并建立数据库, 实现数据共享, 明确鱼类入侵的历史与分布现状; (2)联合多个政府部门和机构, 对鱼类入侵进行长期观测, 从整个水生生态系统的角度出发, 深入了解其入侵机制及其产生的正面和负面生态和社会经济影响; (3)加强增殖放流的科学研究和管理; (4)构建区域性外来鱼类入侵风险评价系统, 有效预测鱼类入侵活动, 评价入侵种的危害, 并为相关政府部门的决策提供科学依据。

关键词: 淡水鱼类入侵; 水产养殖; 观赏渔业; 风险评估

Global distribution, entry routes, mechanisms and consequences of invasive freshwater fish

Shan Li^{1,2}, Jiakuan Chen², Xiaoming Wang^{1*}¹ Natural History Research Center, Shanghai Natural History Museum, Branch of Shanghai Science & Technology Museum, Shanghai 200041² Key Laboratory for Biodiversity Science and Ecological Engineering, Ministry of Education, Fudan University, Shanghai 200438

Abstract: Biological invasion is now considered one of the three major environmental issues worldwide. Freshwater fish invasion becomes more serious with globalization of the world economy. We reviewed the current status of global freshwater fish invasions and discussed the definitions, distributions, introduction pathways, mechanisms, ecological and economic impacts, and risk assessments of freshwater fish invasions. Non-native fish are mainly introduced through food aquaculture (51%), as ornamental fish (21%), or for sport fishing (12%) and fisheries (7%). The number of introduced fish has reached 624 species, doubled the number found thirty years ago. Successful invasions may bring many negative ecological consequences, such as predation, hybridization, structure and function alteration of local freshwater ecosystems, as well as diseases transmission. However, it also brings positive biological and economic values. The number of fish invasion studies has increased eight times over the last 20 years, with studies mainly focusing on biology and the biological impact of invasive fish species. Risk assessments of freshwater fish invasions were studied over the last 10 years, and fish invasiveness screening models have been applied in countries of five conti-

收稿日期: 2015-12-29; 接受日期: 2016-05-11

基金项目: 中国博士后科学基金面上资助(2016M590367)

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: xmwang@ecnu.edu.cn

nents. The number of non-native freshwater fish in China totaled 439. However, research papers on freshwater fish invasions in China was only 3.7% of the global total, and these researches were mainly on the distribution and biology of invasive fish species, and very few studies included risk assessments. Therefore, we suggest investigating the history, distribution, and mechanisms of invasive species at the national level, evaluating both the positive and negative effects of freshwater fish invasions, and also reinforcing studies of risk assessments in China.

Key words: freshwater fish invasion; food aquaculture; ornamental fish; risk assessment

生物入侵作为影响全球生态系统结构和功能的重要因素,与气候变化和生物栖息地丧失并列为全球环境面临的三大问题(Sala et al, 2000; Rahel & Olden, 2008; Gozlan et al, 2010)。随着全球经济一体化进程的深化,水产养殖、观赏渔业、生态治理等原因导致的跨国或者跨水系的引种愈加频繁,其中部分外来种逃逸至野外并形成自然种群,导致全球范围内的淡水鱼类入侵问题日益严重。鱼类入侵会破坏入侵地的生态环境,并造成入侵水域生态类型单一及本地物种濒危等负面影响(Gurevitch & Padilla, 2004; Dextrase & Mandrak, 2006; Didham et al, 2007; Rahel & Olden, 2008)。但也有研究表明鱼类入侵带来的生态危害被过分放大,入侵种与本地种的濒危并没有直接联系,且鱼类引种能带来正面的社会经济影响,相关产业提供了淡水渔产品及工作机会,因此应该客观对入侵物种的风险进行评估(Copp et al, 2005b, 2009; Didham et al, 2005; Sagoff, 2005; Gozlan et al, 2008; Jeschke & Strayer, 2008)。针锋相对的学术争论还会持续,但不争的事实是:近20年鱼类入侵问题已被全球广泛关注,相关研究论文数量翻了8倍(图1)。此外,早期鱼类入侵研究主要集中在入侵鱼类生物学特性及其带来的生态影响上,近年来针对鱼类入侵风险评估的研究显著增加,可见全球已经加强了对外来鱼类入侵的防范和管理(图2)。

我国环境保护部门分别于2001–2003年,2008–2010年两次对入侵物种进行全国范围的普查,发现全国入侵物种共529种,其中鱼类31种(万方浩, 2009; 丁晖等, 2011)。Xiong等(2015)通过文献统计我国共有淡水外来鱼类439种,该统计数据远高于全国普查数据及其他统计数据(李振宇和解焱, 2002; Ma et al, 2003; Xu H et al, 2012; Xue HG et al, 2006, 2012)。与其他国家相比,我国对外来鱼类研究力度仍然不够,相关论文数量仅占全球总数的

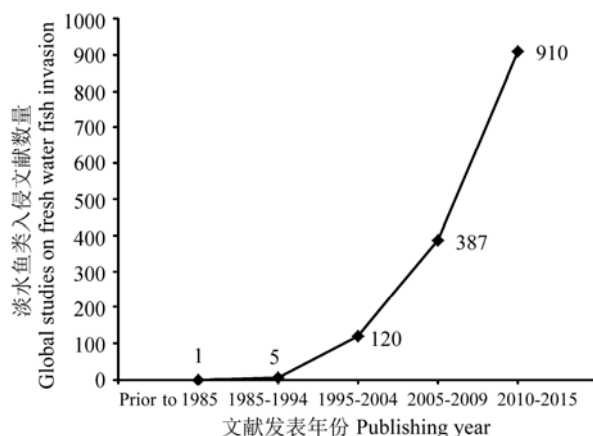


图1 Web of Science 中关于入侵鱼类的文献数量(检索关键词为‘fish’和‘invasive’,数据截止于2015年10月15日)

Fig. 1 Number of global studies on freshwater fish invasion in the world based on Web of Science

3.7%,主要研究方向集中在少数已产生大规模危害的入侵种的地理分布(41.2%)及生物学特性(44.1%)上(该数据远高于全球均值24.2%和27.9%),而缺乏对入侵种的生态影响(8.8%)及风险评估(0)的研究(该数据远低于全球均值26.1%和9.5%) (图2),且未见具体的法律法规对外来鱼类的引进和管理进行约束。

本文综述了全球淡水鱼类入侵的现状和研究进展,包括鱼类入侵的定义及分布、入侵途径和机制、产生的生态和社会经济影响以及预防措施等诸方面的研究进展,并展望了未来我国鱼类入侵的研究方向。

1 鱼类入侵的定义及分布

1.1 鱼类入侵的定义

鱼类入侵是指鱼类由于人类干预到达历史上没有分布的水域系统,并且能够自然繁殖,维持种群稳定的过程。由于行政地理和自然地理的共同作用,鱼类本地种和入侵种的划分还存在困难(Davis

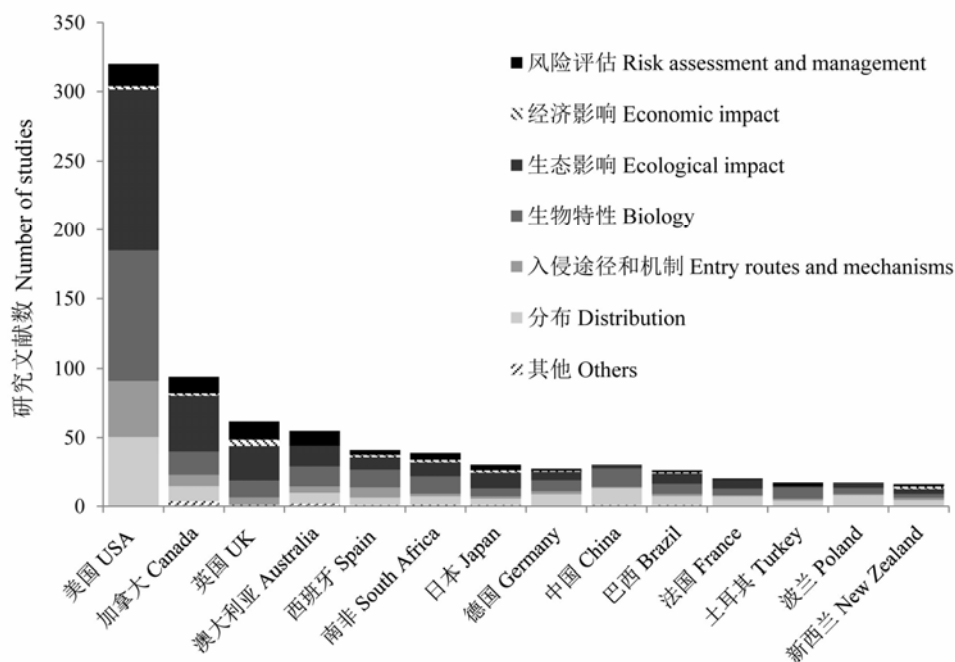


图2 2010–2015年世界各国淡水鱼类入侵文献量及其研究领域(数据来源于Web of Science, 截止于2015年10月15日)

Fig. 2 Fields and number of global studies in freshwater invasion during 2010–2015 (data acquired from Web of Science, by 2015.10.15)

& Thompson, 2000; Copp et al, 2005a; Gozlan et al, 2010)。根据行政地理的定义, 鱼类跨越国界却在同一水系的移动被认为是入侵过程, 而从生态学的定义出发, 并非如此, 鱼类在同一个国家不同水系间的人为移动和建群, 同样能造成捕食、种内种间竞争、杂交、疾病传播等负面生态影响, 也是鱼类入侵(Gozlan et al, 2010)。因此, 世界自然保护联盟(International Union for Conservation of Nature, IUCN)和《生物多样性公约》(Convention on Biological Diversity, CBD)规定入侵物种应基于自然地理而不是行政地理来定义。

1.2 全球外来鱼类的分布

全球外来鱼类共624种, 以丽鱼科和鲤科种类为主(Gozlan et al, 2008)。已在引入地建群的外来种多为大量水产养殖的品种, 如多种鲑鱼和罗非鱼。部分岛国海水外来鱼类较多, 淡水外来鱼类较少。按地域分, 亚洲、南美洲、非洲的外来鱼类数量较多: 亚洲外来鱼类较多的国家有印度(228种)、中国(199种)、越南(149种)等; 南美洲外来鱼类较多的国家有巴西(235种)、玻利维亚(177种)、巴哈马(149种)等; 非洲外来鱼类较多的国家有安哥拉(198种)、埃及(189种)、博茨瓦纳(180种)等(fishbase.org)。除此

之外, 全球外来鱼类较多的国家还有澳大利亚(254种)及美国(224种) (fishbase.org)。欧洲各国外来鱼类的数量都相对较少。由于对外来种定义和调查力度的差异, 以上统计数据可能并不能完全反映各国外来物种的现状, 如亚洲的鱼类总数大约是欧洲的10倍, 然而外来种的统计总数(957种)却与欧洲(705种)相当(Gozlan et al, 2008) (Fishbase.org)。因此, 各国统计数量还有待验证。

2 鱼类入侵途径和机制

2.1 鱼类入侵的路线

全球淡水鱼类入侵路线可分为以下三种: (1)大陆间的鱼类入侵; (2)大陆内的鱼类入侵; (3)同一国家不同水系之间的入侵。

2.1.1 大陆间的鱼类入侵

随着国际间贸易交流的日益深化和航运的发展, 大陆间的鱼类入侵愈发普遍, 且因在引入地的绝对优势, 对本地种和本地生态系统造成严重危害。因欧洲与美洲间贸易交流非常频繁, 导致了鱼类入侵现象严重, 相关研究开始较早。(1)欧洲到北美的入侵。鲤鱼作为最早从亚洲经欧洲引入到北美洲的物种, 于19世纪50年代被有意引入到安大略湖

和哈得孙河。虽然鲤鱼在欧洲的入侵早于北美,但是鲤鱼在北美本土迅速形成了自然繁殖的种群,并且扩散速度和范围远超过欧洲(Krupka et al, 1989)。19世纪后期欧洲褐鳟(*Salmo trutta*)被引入北美,造成了美国其他几种本土鳟鱼种群数的下降。欧洲本土鱼种,如海七鳃鳗(*Petromyzon marinus*)、云斑原吻虾虎(*Proterorhinus marmoratus*)和黑口新虾虎(*Neogobius melanostomus*)经圣劳伦斯河,由船舶压舱水被带入北美五大湖地区,迅速形成自然繁殖种群,严重威胁了本地底栖小型鱼类的生存(Mills et al, 1993)。(2)北美到欧洲的入侵。美国淡水鱼类从19世纪中后期开始因饮食和垂钓的需求被大规模引进到欧洲。例如德国从北美引进的美洲红点鲑(*Salvelinus fontinalis*)、虹鳟(*Oncorhynchus mykiss*)、云斑鲟(*Ameiurus nebulosus*)、小口黑鲈(*Micropterus dolomieu*)、大口黑鲈(*M. salmoides*); 立陶宛从北美引进大口黑鲈、小口黑鲈、小体鲟(*Acipenser ruthenus*)、鲱形白鲑(*Coregonus clupeaformis*); 意大利除引进与德国相似品种,还引进了黑鲟(*Ameiurus melas*)、斑点叉尾鲟(*Ictalurus punctatus*)和突吻红点鲑(*Salvelinus namaycush*); 法国、英国、西班牙从美国引进了驼背太阳鱼(*Lepomis gibbosus*) (Copp et al, 2002; Povž & Šumer, 2005)。(3)南美到欧洲的入侵。食蚊鱼因其对疟疾的控制作用首先从南美被引进到西班牙,后到德国、意大利等国家,因其极强的环境适应性,现已遍布欧洲温水水域,造成了对本地种的危害(Caiola & Sostoa, 2005)。

2.1.2 大陆内的鱼类入侵

人类活动不仅造成了大陆间的鱼类入侵,也造成了大陆内不同水系间的鱼类入侵。(1)欧亚大陆内的入侵。20世纪中叶以后,中国的草鱼(*Ctenopharyngodon idella*)、鲢(*Hypophthalmichthys molitrix*)、鳙(*H. nobilis*)等鲤科鱼类被引进到欧洲罗马尼亚、奥地利等国家,造成了欧洲鲫鱼(*Carassius auratus*)种群数的下降(Scott, 1977; Miksch, 2002; Navodaru et al, 2002)。麦穗鱼(*Pseudorasbora parva*)于20世纪60年代随草鱼、鲢等鲤科鱼类的引进被携带至罗马尼亚(Banareescu, 1964),随后迅速扩散到欧洲各国,如奥地利、意大利等国家(Bianco, 1988)。除了鲤科鱼类之外,葛氏鲈塘鳢(*Perccottus glenii*)、虾虎鱼等其他科鱼类也在近30年从亚洲国家入侵到了欧洲各国(Bogutskaya & Naseka, 2002)。(2)欧洲各国间的

入侵。来源于东欧或中欧的欧洲鲶鱼(*Silurus glanis*)、云斑原吻虾虎、黑口新虾虎、河棲新虾虎(*Neogobius fluviatilis*)、戈拉高加索虾虎(*Ponticola gorlap*)、裸喉虾虎(*Babka gymnotrachelus*)和白梭吻鲈(*Sander lucioperca*),现已入侵到法国、意大利,甚至英格兰、威尔士(Bianco, 1998; Copp et al, 2003; Maitland, 2004)。其中虾虎鱼由于极强的表型适应性(Kováč & Siryova, 2005)、繁殖的优越性(Grabowska, 2005)以及对寄生生物的高抗性(Ondračková et al, 2005),广泛入侵到欧洲各国,人类对河道的改造也促使其成为欧洲入侵最为猖獗的鱼种之一(Naseka et al, 2005)。(3)亚洲各国间的入侵。中国从亚洲其他国家引进水产养殖品种,如多种罗非鱼等,也造成了全国范围内(尤其是南方水系)外来鱼类的入侵(楼允东, 2000)。

2.1.3 同一国家不同水系间的入侵

一些国家幅员辽阔,水体类型多样,仅本国境内就包括多条河流,由于垂钓、饮食、种群保护等原因,鱼种被引进到同一国家的不同水系,形成入侵。如原分布于英格兰东南部的密歇根梅花鲈(*Gymnocephalus cernua*)和拟鲤(*Rutilus rutilus*)现已扩散到岛内各水系(Davies et al, 2004); 多瑙哲罗鱼(*Hucho hucho*)原产于波兰的2条河流,后政府为保护种群将其投放到本国其他淡水水域,造成入侵(Copp et al, 2005a)。原分布于美国落基山脉西侧的鲑鱼因垂钓需求被引进到加拿大,现已广泛入侵加拿大各地区(Crossman, 1991)。中国因水产养殖需求进行了大量不同区域之间的引种,如从长江流域引进,现广布于新疆博斯腾湖的河鲈(*Perca fluviatilis*); 从广东、广西、湖南、湖北等地引入到云南的鳊、太湖新银鱼(*Neosalanx taihuensis*)、虾虎鱼、麦穗鱼等34种外来鱼类(楼允东, 2000)。

2.2 鱼类入侵途径

与植物和鸟类入侵的途径不同,鱼类入侵大多是由有意引种或者随有意引种的无意带入造成的。已有研究表明,鱼类主要通过水产养殖(51%)、观赏渔业(21%)、休闲垂钓(12%)、渔业捕捞运输(7%)等多种途径成功入侵(Gozlan et al, 2010),并对本土鱼类种群造成严重影响,甚至导致了部分地方本土种群的灭绝(Gurevitch & Padilla, 2004; Gozlan et al, 2008)。

(1)水产养殖。外来种由于其低投入、高产出和

对环境高抗压性的优势,被引入到各地作为水产养殖品种,养殖过程中的逃逸和弃养造成了入侵,如罗非鱼和非洲鲶鱼都属于这种入侵方式。统计表明,水产养殖量与外来鱼类数量直接相关,亚洲淡水水产养殖量排名前五的国家为中国(60.5%)、印度(9.9%)、越南(5.4%)、印度尼西亚(5.4%)、孟加拉国(4.0%),而这些国家的外来鱼类数量也位于世界前列,分别为199、228、149、107、132种,以上数据间接验证了水产养殖为外来鱼类入侵的主要途径之一(附录1)。

(2)观赏渔业。欧洲和北美很多国家大量从东南亚、非洲、南美引进颜色鲜艳的观赏型鱼类用于展览和商品养殖,在养殖过程中部分种群形成野外逃逸入侵(Keller & Lodge, 2007),如鲫(*Carassius auratus auratus*)、非洲丽鱼、鲤鱼等。

(3)休闲垂钓。Cambray (2003)指出,垂钓需求也是导致鱼类入侵及水生生物多样性下降的主要原因之一,每年欧洲各国的垂钓业花费已经超过250亿欧元,鲑鱼、鲈鱼等外来鱼类因当地垂钓和食用的需求被引入欧洲,并且已广泛入侵到欧洲各国(Gozlan et al, 2008)。鱼饵的使用也会造成鱼类入侵,例如爱尔兰鲤科鱼种常用于白斑狗鱼(*Esox lucius*)垂钓的鱼饵(Caffrey et al, 2008)。

(4)渔业捕捞运输。渔业捕捞运输会造成外来鱼类无意识带入,其中包括随船舶压舱水带入、因水利工程的修建带入、或者混入引进养殖种类带入等(Bax et al, 2001)。欧洲有大约25%的外来淡水水生生物通过船舶压舱水进入当地水域并成为入侵种(Gollasch, 2007)。美国五大湖地区是世界上入侵物种最多的地区之一,其中海七鳃鳗和虾虎鱼就是通过船舶压舱水被带入到五大湖地区并迅速形成大范围入侵(Wonham et al, 2000)。

(5)其他。部分物种被引进以控制本地生态系统中的其他物种,例如食蚊鱼被世界各国引进控制蚊子和疟疾;亚洲鲤鱼被北美引进控制水生植物和藻类(Ciruna et al, 2004)。我国鱼类入侵还与民间放生及政府增殖放流密切相关。民间放生为我国放流的主要来源之一,大多由民间自发组织,民众从水产市场或观赏鱼市场购买活鱼,在就近水域进行放生。这些放生活动缺乏对放生种类和方法的调研,其中很多放生种并非土著鱼种,其放生对土著鱼类种质资源和当地水生生态环境造成破坏,因此我国

亟需对民间放生活活动进行科学指导和规范管理。另外,从20世纪50年代以来,我国政府加大了内陆及近海的增殖放流,按目的可分为“生态放流”和“生产性放流”。其中,“生态放流”的目标为提高水域的生物多样性(周军等, 2012);“生产性放流”的目标为增加江河湖泊及近海的渔业产量,放流的淡水鱼类主要有青、草、鲢、鲤、鲂、鲑、鳊、鳙、鳊鱼等养殖常见种,成为造成鱼类入侵的主要原因(尹增强和章守宇, 2008)。

综上所述,鱼类入侵大多由人类活动直接或间接造成。

2.3 鱼类成功入侵的机制

2.3.1 入侵鱼类的生物学特性

成功入侵的鱼类有很强的环境适应力(Arbačiauskas et al, 2013)、表型适应性(Reid & Orlova, 2002; Giery et al, 2015)、繁殖力(Grabowska, 2005)和竞争力(MacNeil & Prenter, 2000)。(1)环境适应力。引入地野外环境不一定是入侵种的最优生境,但成功入侵的鱼种往往能迅速找到适合生存的生境。如食蚊鱼表现出了很宽的盐幅和温幅,研究表明霍氏食蚊鱼(*Gambusia holbrooki*)可以在40℃的生境生存,也可以在0℃的生境中越冬,还可以在严重污染的水体及低溶氧的环境中生存(Rees, 1945; Staub et al, 2004)。(2)表型适应性。入侵物种和本地物种在应对相同的环境压力时也可表现出不同的表型适应性,如入侵雄性食蚊鱼可在同一环境压力下表现出不同颜色和花纹的变化,从而在交配中对异性发出更有效的信号(Giery et al, 2015)。(3)繁殖力。入侵鱼类有很强的繁殖力,表现为产卵量高、孵化成功率高、性成熟早、繁殖周期短等方面(Grabowska, 2005)。(4)竞争力。Arbačiauskas等(2013)通过同位素分析发现化学适应力与鱼类捕食习性相关,而化学适应性强的鱼类具备更强的竞争力,入侵鱼类往往具备这种特点。入侵物种在入侵地的竞争中占优势,本地种往往被迫改变习性和栖息地,从而导致本地种数量急剧下降(Bergstrom & Mensinger, 2009)。

2.3.2 入侵地的生态特征

鱼类的成功入侵与入侵地的生物多样性和生态位空缺有密切关系。鱼类的成功入侵往往发生在生物多样性低、生态结构不稳固的地区,如欧洲波罗的海地区和北美五大湖地区相对年轻且物种本

地化程度低, 入侵鱼类易成功入侵(Reid & Orlova, 2002)。成功入侵的鱼类往往填补了入侵地空缺的生态位(Pettitt-Wade & Heath, 2015)。入侵种和本地种虽可能在生态位的多个维度(dimensions of niche)发生重合, 但Hill等(2015)通过同位素的分析得知入侵物种至少填补了入侵地某一维度的空缺生态位。

2.4 我国鱼类入侵途径与现状

我国作为世界上淡水鱼类引种最多的国家, 现有外来鱼类共439种, 隶属于22目67科256属, 该数量远远超过多次统计数据(李振宇和解焱, 2002; Ma et al, 2003; Xu H et al, 2012; Xu HG et al, 2006, 2012; 万方浩, 2009)。其中外来种最多的四目为鲈形目(169种)、脂鲤目(65种)、鲇形目(61种)、鲤形目(49种), 已经确定入侵的外来鱼类共有53种(Xiong et al, 2015)。

2000年之前, 水产养殖为我国鱼类入侵的主要原因(71种, 78.02%), 外来经济鱼类广泛分布在水产养殖量大的地区, 如广东、海南、广西、福建、云南等地, 数量最多的种类为尼罗罗非鱼(*Tilapia nilotica*), 斑点叉尾鮰和四种鲟鱼(俄罗斯鲟 *Acipenser gueldenstaedti*, 西伯利亚鲟 *A. baerii*, 黑海鳇 *Huso huso*, 匙吻鲟 *Polyodon spathula*)。2000年以后, 观赏渔业因市场需求与引进政策的缺失逐渐成为我国鱼类入侵的第一大原因(347种, 79.04%)(Xiong et al, 2015)。因其带来的经济效益, 政府鼓励发展观赏渔业并且提供技术支持, 除了西藏、新疆、宁夏、内蒙古等少数地区, 观赏鱼市场已遍布全国大部分地区, 尤其是北京、上海、广州等大城市, 部分物种由于逃逸或人为放生形成入侵。

我国从国外引进的经济鱼类主要来源于南美洲(156种, 35.54%)、亚洲(101种, 23.01%)、非洲(94种, 21.41%)和北美洲(52种, 11.85%)(Xiong et al, 2015)。其中, 从非洲、越南、泰国等地区引进了多种罗非鱼, 造成了其在中国南方水系的入侵, 如齐式罗非鱼(*T. zillii*)、尼罗罗非鱼、加利亚罗非鱼(*Sarotherodon galilaeus*)等; 虹鳉于1959年由朝鲜引进到中国北方, 现已在中国北方低温淡水水域形成自然种群; 美国红鱼(*Sciaenops ocellata*)原分布于美国东南海岸和墨西哥湾沿岸, 目前已被引入到福建等多个地区养殖, 形成入侵(阮少江, 2002)。除了从国外引进经济鱼类, 国内不同水系之间的引种也不断得到推广, 如现已遍布我国各地的四大家鱼青

鱼(*Mylopharyngodon piceus*)、草鱼、鲢、鳙, 20世纪90年代在全国推广的银鱼科鱼类、银鲫(*Carassius gibelio*)、中华倒刺鲃(*Spinibarbus sinensis*)等(楼允东, 2000)。

国内外来鱼类较多的水系主要有云南和青藏高原的淡水湖泊、新疆的塔里木河、博斯腾湖、额尔齐斯河等。自20世纪60年代以来, 云南先后从广东、广西、湖南、湖北等地引入外来种34种, 如鳙、太湖新银鱼、虾虎鱼、麦穗鱼等, 其中虾虎鱼随四大家鱼被引入到云南和青藏高原淡水湖泊后, 因食物和空间竞争, 造成了本地种数量的急剧减少, 如云南鲃(*Xenocypris yunnanensis*)、大头鲤(*Cyprinus pellegrini*)、裂腹鱼(*Schizothorax* spp.)等(李振宇和解焱, 2002; 潘勇等, 2007)。从额尔齐斯河引入到博斯腾湖的河鲈直接导致了湖中扁吻鱼(*Aspiorhynchus laticeps*)的灭绝(李振宇和解焱, 2002)。

3 鱼类入侵的影响

3.1 生态影响

入侵鱼类一般对本地生态系统和本地种产生以下生态影响: 捕食(Brown & Moyle, 1991; McIntosh & Townsend, 1995; Kitchell et al, 1997; Yonekura et al, 2007)、种间竞争(Gurevitch et al, 1992; Simon et al, 2004; Zimmerman & Vondracek, 2006)、杂交(Scribner et al, 2000; Costedoat et al, 2005; D'Amato et al, 2007)、栖息地破坏(Brown & Moyle, 1991, 1997; Kitchell et al, 1997; McDowall, 2006)和疾病传播(Gaughan, 2001; Gozlan et al, 2005, 2006)等。

(1)捕食。入侵肉食鱼类因其强攻击性, 在本地大量捕食小型鱼类及幼鱼, 使其种群遭受威胁。如丰满叶唇鱼(*Ptychocheilus grandis*)造成美国加州本地幼鱼种群数的下降(Brown & Moyle, 1991); 尼罗河尖吻鲈(*Lates niloticus*)在非洲Victoria湖的入侵导致本地丽鱼种群的大量减少(Kitchell et al, 1997)。一部分本地鱼为躲避入侵捕食者, 改变了原有的生活习性, 而被迫选择了其他生境。

(2)种间竞争。除了对食物网结构和功能的改变以外, 入侵活动还会导致生态位接近的物种间(interspecific)的竞争。比如北美五大湖地区两种入侵虾虎鱼(云斑原吻虾虎、黑口新虾虎)对北美小型淡水鲈类(darter)和鳅类(loach)等底栖鱼类种群造成

了严重的威胁,而黑口新虾虎又因其极强的可塑性(niche plasticity)在入侵范围和程度上超过云斑原吻虾虎(Pettitt-Wade & Heath, 2015)。Caiola和Sostoa (2005)的研究表明霍氏食蚊鱼入侵伊比利亚半岛后与本地两种鲱形目小型鱼类(伊比利亚祕鲱 *Aphanius iberus*, 西班牙鲱 *Valencia hispanica*)竞争栖息地和食物,造成了本地鱼种群数量下降;食蚊鱼由于其极强的攻击性,在入侵地大量食用本地鱼类的卵及幼鱼,造成本地种种群数量严重下降(Goodsell & Kats, 1999)。相近物种在同一入侵过程中可能对本地物种产生不同的影响。如Blanchet等(2007)通过实验室和野外实验研究了美洲红点鲑和虹鳟对本地欧洲褐鳟的生态影响,结果证明虹鳟对欧洲褐鳟造成了危害,而美洲红点鲑并没有对欧洲褐鳟造成生存或者生长的负面影响。

(3)入侵种与本地种的杂交。入侵种与本地种的杂交作为环境压力的一种,导致了鱼类种群和遗传多样性的下降(Allendorf et al, 2004; D'Amato et al, 2007)。比如欧洲鲫鱼与鲫和鲤(*Carpio carpio*)杂交导致了欧洲鲫鱼在本地的种群数量下降(Smartt, 2007)。也有研究表明杂交并不一定总是降低物种多样性,比如入侵法国的一种大鼻软口鱼(*Chondrostoma nasus*)和法国本地弓口副软口鱼(*C. toxostoma*)经过几十年的杂交已经形成了稳定的种群,同时也在同一水系保持了原有种群数量(Costedoat et al, 2005)。

(4)栖息地破坏。入侵物种能够通过改变生态系统的物理条件,例如水生植物或者藻类的种群数量,对生态系统产生长期复杂的影响(Brown & Moyle, 1991; Power, 1992; McDowall, 2006)。鲤科鱼类的入侵范围现已遍布全球,入侵初期可导致生态环境的物理变化,如水生植物、浮游生物和小型脊椎动物的种群数量的明显减少,继而水温、溶氧量、浑浊度等多种物理化学参数产生变化,使底砾重新沉淀(Khan et al, 2003; Koehn, 2004; Miller & Crowl, 2006)。再如食蚊鱼在美国犹他州的入侵造成了本地生态系统破坏,同时被认为直接导致了产卵栖息地环境类似的本地种阴河鱼(*Iotichthys phlegenthontis*)种群数量的下降(Ayala et al, 2007)。栖息地环境的改变也促进了其他适生物种的入侵。

(5)疾病传播。因水产养殖需求引进的外来种还会导致疾病传播(Blanc, 1997; Gozlan et al, 2006,

2008)。外来种作为病原体的载体,将疾病传给本地种,而本地物种往往不具备该种疾病的抗体,大面积的感染导致本地种种群数下降(Gaughan, 2001; Gozlan et al, 2005)。如麦穗鱼于20世纪60年代被引入罗马尼亚并扩散到整个欧洲地区,其携带的病原体 *Sphaerothecum destruens* 对本地物种小赤梢鱼(*Leucaspis delineates*)造成危害,导致了该种在全欧洲范围内濒危(Gozlan et al, 2005, 2008)。有些疾病对本地种和本地生态环境长期缓慢的影响不容易被发现,因而有很多由外来种造成的疾病案例还有待研究。例如,亚洲鲤鱼并没有在所有引入地产生良好的控制水生植物和藻类的效果,反而将其寄生生物带入引入地成为当地生态环境新的问题。再如,寄生于草鱼的鲩属(*Ergasilus* spp.)随鱼类引进被带入英国,对本地鱼种造成危害。

3.2 社会经济影响

在研究入侵物种带来的生态影响的同时,社会经济影响也不可忽视。对同一入侵过程的评价往往因评价的角度不同得到完全相反的结果。

(1)负面影响。Pimentel等(2005)的研究结果表明,美国每年由入侵鱼类造成的直接经济损失为54亿美元,其中还不包括入侵物种的治理费用及本地种的保护费用。圣劳伦斯运河开通后,入侵鱼类对本地经济鱼类造成严重危害,每年用于治理和投苗的花费大约为2,000万美元左右(Lovell & Stone, 2006)。五大湖渔业委员会(the Great Lakes Fishery Commission, GLFC)因七鳃鳗种群数得到控制一度减弱了对其治理的力度,但是其种群数在短期内明显增加,导致巨大的渔业经济损失(Adair & Sullivan, 2014)。这也表明入侵物种一旦形成自然繁殖的种群之后很难根除,并且治理花费大。

(2)正面影响。很多研究仅仅关注入侵活动产生的生态危害和负面社会经济影响,却忽视了其可能带来的正面经济效应,如入侵物种提供的休闲娱乐、食品供给和生态污染治理等功能(Gozlan et al, 2008)。例如三文鱼在引进地智利的产量占世界产量的30%,且给数十万人提供了就业机会(Iizuka & Katz, 2015)。美国每年由入侵鱼类带来的垂钓收益为690亿美元。圣劳伦斯运河开通后,北美五大湖地区年经济收益为40亿美元,且提供了75,000个工作机会(FAO)。

以上案例表明因社会经济需求产生的鱼类引

种不能避免,我们必须从正反两方面论证和评价入侵活动带来的影响,寻找有效的防范管理鱼类入侵的方法(Gozlan et al, 2008)。

4 鱼类入侵的管理和预防

4.1 国际鱼类入侵的管理和预防

4.1.1 入侵管理机构 and 法律法规

世界各国为严格监控和管理包括鱼类入侵在内的生物入侵,成立了很多政府和非政府机构,并制定了相关法案。如世界自然保护联盟的外来入侵种专家组(the Invasive Species Specialist Group, ISSG)专门负责关注生物入侵问题;有178个国家共同签署的《生物多样性公约》呼吁各国慎重引入外来种,并严格控制入侵种的传播;欧洲基于2007年通过的水产养殖过程中外来物种的引进议案,建立了欧洲水产外来物种风险分析预测制度(European Non-native Species in Aquaculture Risk Analysis Scheme, ENSARS)来预测入侵风险;美国于1990年通过的外来有害物种预防控制法案(the Nonindigenous Aquatic Nuisance Prevention and Control Act)严格监控引进种对生态环境的影响,一旦发现某物种达到一定量的生态和经济危害,即宣布其为有害物种,并禁止引入(<https://www.fws.gov/laws/lawsdigest/NONINDI.HTML>)。

4.1.2 预测预警研究

由于经济和社会需求,淡水鱼类引种不可避免,但一旦形成入侵,评价过程复杂且治理花费大;因此,制定全球化的管理和预防机制非常重要(Gozlan et al, 2008, 2010)。鱼类入侵的评价是复杂且主观的,过去往往依赖评价人的主观评价,很多评价体系缺少量化分析(Stohlgren et al, 2006)。近年来随着多种量化分析工具的开发,入侵预警和评价系统帮助生态管理者对外来种和入侵种进行了客观有效的评价和监管(Copp et al, 2005a, b, 2009)。具体的研究方法如Kolar和Lodge(2002)提出的分类回归树(classification and regression tree, CART),该评价体系综合考虑了外来种的生物生态特征,对五大湖的鱼类按建群与否、扩散速度和是否已成为有害种3个阶段进行分析,通过外来种不同阶段不同特征的判别式系统预测外来鱼类可能形成的危害;另一种鱼类入侵评价工具FISK (The Fish Invasiveness Screening Kit)和FISK v2也已被世界各国和地区广

泛应用(Copp, 2013; Copp et al, 2005b, 2009; Onikura et al, 2011; Almeida et al, 2013; Lawson et al, 2013; Vilizzi & Copp, 2013),该工具能较为客观地评价和预测鱼类入侵活动,结合气候环境变化,通过对物种分布、本土化过程、捕食、繁殖及扩散能力分析得出鱼类入侵的临界值,该值可作为判别鱼类入侵与否的重要标准(Copp et al, 2005a, b)。由于不同国家和地区的气候、环境不同,FISK需要在各地区经校准后应用,因而所得临界值不同(Copp et al, 2005b; Almeida et al, 2013; Puntilla et al, 2013; Tarkan et al, 2014)。

4.2 我国鱼类入侵的管理和预防

近年来,我国已充分意识到生物入侵的危害,并在农业部、国家林业局、环境保护部、国家质检总局等多个单位设立了管理外来种的部门,制定了与外来种相关的法律法规,如《中华人民共和国进出境动植物检疫法》、《中华人民共和国渔业法》等。环境保护部在2003年和2010年先后发布了入侵种清单;国家质检总局在海关口岸加强了对外来种的排查;农业部和国家林业局制定了入侵种的应急预案。然而我国重大入侵种的管理与控制研究主要针对与农林业相关的陆生物种,如互花米草(*Spartina alterniflora*)、椰心叶甲(*Brontispa longissima*)、美国白蛾(*Hyphantria cunea*)等(鞠瑞亭等, 2012),入侵鱼类由于其隐蔽性,研究案例较少。力度比较大的一次是2003年对入侵鱼类食人鲳的管控,政府组织了全国范围食人鲳的捕杀,但因我国还并未有专门的生物入侵管理部门,对入侵物种的管控力度仍然不够,因此食人鲳于近些年又偶见于花鸟鱼虫市场。除了物理捕杀外,化学毒杀也是国际常用控制入侵鱼类的方法。尼罗罗非鱼为我国南方水域常见入侵种,中国科学院珠江水产研究所研制了“灭非灵”对其进行毒杀,取得了良好的实验效果,目前未见对其他同水域常见鱼类造成危害(Ma et al, 2014)。然而并未见类似化学药品的使用规范,其对环境的影响评估也有待完善。

入侵风险评价系统能科学管理和预防生物入侵。在这方面,我国已有相关研究:如欧健和卢昌义(2007)以互花米草入侵风险评价为例建立了厦门地区外来植物入侵风险评价体系及方法;丁晖等(2006)结合外来物种的种类、引进途径、生物生态学特征以及危害特点的差异,提出了基于3个层次、

17个指标层构建的外来物种风险评估体系;胡隐昌等(2006)建立了水生动物外来物种信息数据库,包括名录检索、引用文献检索和专家名录检索等相关内容,初步构建了水生动物外来物种入侵风险评估的基础;马英等(2009)建立了外来海洋物种入侵风险评估体系。以上研究多以个别物种在较小的研究区域内的应用和研究为主,缺乏研究深度及普适性。鱼类入侵评价体系的研究很少,仅有窦寅等(2011)初步构建了一套包含5个一级指标、12个二级指标、44个三级指标的外来鱼类入侵风险量化评估指标体系。

由此可见,我国对外来鱼类的管理和预防还远远不够,仍需在科研与管理层面上充分重视鱼类入侵问题。胡隐昌等(2012)指出,我国对外来种入侵的防控存在“自然与经济错位”、“生态系统与行政区域错位”的问题,即防控重视经济效益、忽视生态保护,以行政区域而非生态系统为单位制定相关条例管理外来物种。这也造成了鱼类入侵研究投入经费不足且不集中,各地的管理和监测不规范、投入力度差异大的现象。

5 展望

随着社会经济的发展,生物入侵将持续影响人类环境和物种进化(Davis, 2010)。联合国粮食与农业组织(FAO)在2014年的报告中指出:全球渔业产量在过去的50年翻了5倍,鱼类作为食品的年增长量为3.2%,并且报告开篇就提出中国淡水鱼类养殖量占全球养殖量的60%,是对全球渔业影响最大的国家(FAO, 2014)。因为水产养殖是淡水鱼类入侵的最主要途径(51%),因此我国面临严重的淡水鱼类入侵风险。然而我国在淡水鱼类入侵方面的研究文献数仅占全球的3.7%,并且与全球相比,我国尚无有效的外来鱼类入侵的管理和预防制度,因此我国亟需加强鱼类入侵的研究,制定相关制度和法案,科学防范鱼类入侵。我们在全球的研究基础上,结合中国鱼类入侵的特点和现状,对未来鱼类入侵的研究提出以下几点建议:

(1)开展全国范围的本底调查并建立数据库,实现数据共享,明确鱼类入侵的历史与分布现状。由于大多数鱼类入侵由人为引种造成,且鱼类入侵通常以不同自然水系为基本单位,我们建议:(a)成立外来鱼类调查组对环保、农业、水产等各部门现有

数据进行整合,进行跨水域、跨地区的全国性调查;(b)突破已有的以省、直辖市为基本调查单位的现状,以自然水域为单位开展调查,调查范围应不仅局限于江河及入海口,而应更深入到各水系上游;(c)在调查方案中明确外来种和入侵种的定义,细化调查范围及步骤,并在调查过程中严格取证,撰写详细可验证的调查报告;(d)因水产养殖及观赏渔业为外来鱼类入侵的主要途径,应对人工养殖场的饲养条件及废弃鱼塘的处理方法进行调查,对易造成鱼类入侵的隐患加以规范。调查结果汇总之后,应对其进行全面深入地分析,聚焦外来鱼类入侵的重点研究区域和物种,为进一步防控和管理提供依据。

(2)深入研究鱼类入侵的机制和影响。只有充分了解鱼类入侵的机制和影响,才能有效合理地控制和防范鱼类入侵。我们建议从以下几个方面开展研究:(a)结合本底调查的结果,重点选择入侵范围广、程度深的物种和研究地,借鉴已知的生物入侵机制,结合鱼类入侵的特性,进行野外和室内实验,由个别案例总结出入侵的普遍规律和机制;(b)建立入侵鱼类基因组数据库,研究决定外来鱼类成功入侵的基因型,基于基因组水平解释鱼类入侵机制;(c)突破以单一物种为研究对象的研究方式,以水生生态系统为单位,综合分析甲壳类、软体动物、水生植物、藻类等多种水生生物门类在鱼类入侵活动中的作用和变化,评价鱼类入侵对整个水生生态系统结构、功能及能量流动的影响;(d)联合多部门进行长期观测,基于现有数据客观评价鱼类入侵的生态及社会经济影响,避免过早定性鱼类入侵活动及其产生的影响。

(3)加强鱼类入侵管理及预警的研究。鱼类入侵一旦发生就无法根除,且持续治理花费大。因此应加大预警系统的研究力度,并在此基础上促进相关法律法规的建立,加强科普宣传,建立合理的管理制度,提高公众防范外来种的意识。我们建议:(a)承担水产管理职责的农业部门不应同时负责外来鱼类的入侵管理,而应由环境保护部门成立专门的鱼类入侵防治部门,该部门应对鱼类入侵严重的水域进行长期监测,对目前鱼类入侵不严重但面临入侵风险的水域进行定期调查,以自然水域为单位撰写调查报告,并量化每年的治理方案;(b)整合现有的数据资源,以自然水域为单位构建外来鱼类入侵风险评价系统,该风险评价系统应对研究地外来鱼

类是否入侵进行量化甄别, 聚焦重点研究物种, 为入侵种的长期跟踪分析提供依据; (c) 严格规范水产养殖和观赏渔业的外来物种引进, 将预防和管理入侵鱼类的具体要求列入到相关部门和机构的工作计划和预算中; (d) 建立公开的、可视的、专业的、合作的外来鱼类信息系统, 实现政府、科研单位、商业机构等多个利益方的数据共享, 从而更好地分析鱼类入侵的途径和机制, 对入侵活动进行实时的监督和报告; (e) 加强科普宣传, 建立科学的管理制度, 对固定的放生活活动, 尤其是大规模的宗教放生进行科学指导和管理, 在现场进行科普宣传, 并在常见放生区域组织科普活动, 树立明显的放生规范及咨询方式标识, 将鱼类入侵防范在源头。

(4) 规范增殖放流。针对我国目前“重放流, 轻管理”的现象, 我们建议: (a) 加强放流技术的研究, 制定科学的种质资源筛选标准, 对放流方法和放流环境进行充分前期调研, 避免放流种群与本地种群形成远缘杂交、遗传同化等负面生态影响; (b) 设立增殖放流的管理机构, 科学有效地管理放流活动, 对放流个体进入渔业阶段后的状况进行长期监测和评估。

致谢: 特别感谢中国科学院水生生物研究所张鹤研究员、何德奎副研究员及华中农业大学杨瑞斌副教授对本文工作的支持; 感谢上海科技馆王娟娟教授对本文初稿提出的宝贵建议。

参考文献

- Adair R, Sullivan P (2014) Sea lamprey control in the Great Lakes. Annual report to the great lakes fishery commission. GLFC annual meeting grand rapids, Michigan. http://www.glfc.org/lakecom/lec/CWTG_docs/annual_reports/CWTG_report_2014.pdf (accessed on 2016-06-24)
- Allendorf FW, Leary RF, Hitt NP, Knudsen KL, Lundquist LL, Spruell AP (2004) Intercrosses and the U. S. Endangered Species Act: should hybridized populations be included as westslope cutthroat trout? *Conservation Biology*, 18, 1203–1213.
- Almeida D, Ribeiro F, Leunda PM, Vilizzi L, Copp GH (2013) Effectiveness of FISK, an invasiveness screening tool for non-native freshwater fishes, to perform risk identification assessments in the Iberian Peninsula. *Risk Analysis*, 33, 1404–1413.
- Arbačiauskas K, Lesutien ĖJ, Gasiūnait ZR (2013) Feeding strategies and elemental composition in Ponto-Caspian peracaridans from contrasting environments: can stoichiometric plasticity promote invasion success? *Freshwater Biology*, 58, 1052–1068.
- Ayala JR, Rader RB, Belk MC, Schaalje GB (2007) Ground-truthing the impact of invasive species: spatio-temporal overlap between native least chub and introduced western mosquitofish. *Biological Invasions*, 9, 857–869.
- Banarescu P (1964) Fauna. Republicii Populare Romine. Pisces-Osteichthyes, Vol. XIII. Academiei Republicii populare Romine, Bucuresti. (in Romanian)
- Bax N, Carlton T, Mathews-Amos A, Headrich RL, Howarth FG, Purcell JE, Rieser A, Gray A (2001) The control of biological invasions in the world's oceans. *Conservation Biology*, 15, 1234–1246.
- Bergstrom MA, Mensinger AF (2009) Interspecific resource competition between the invasive round goby and three native species: logperch, slimy sculpin, and spoonhead sculpin. *Transactions of the American Fisheries Society*, 138, 1009–1017.
- Bianco PG (1988) Occurrence of the asiatic gobionid *Pseudorasbora parva* (Temminck and Schlegel) in south-eastern Europe. *Journal of Fish Biology*, 32, 973–974.
- Bianco PG (1998) Freshwater fish transfers in Italy: history, local modification of fish composition, and a prediction on the future of native populations. In: *Stocking and Introductions of Fishes* (ed. Cowx IG), pp. 165–197. Blackwell, Oxford.
- Blanc G (1997) Introduced pathogens in European aquatic ecosystems: theoretical aspects and realities. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture*, 0, 489–513.
- Blanchet S, Loot G, Grenouillet G, Brosse S (2007) Competitive interactions between native and exotic salmonids: a combined field and laboratory demonstration. *Ecology of Freshwater Fish*, 16, 133–143.
- Bogutskaya NG, Naseka AM (2002) An overview of nonindigenous fishes in inland waters of Russia. *Proceedings of the Zoological Institute*, 296, 21–30.
- Brown LR, Moyle PB (1991) Changes in habitat and microhabitat partitioning within an assemblage of stream fishes in response to predation by Sacramento squawfish (*Ptychocheilus grandis*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 48, 849–856.
- Brown LR, Moyle PB (1997) Invading species in the Eel River, California: successes, failures, and relationships with resident species. *Environmental Biology of Fishes*, 49, 271–291.
- Caffrey J, Acevedo S, Gallagher K, Britton R (2008) Chub (*Leuciscus cephalus*): a new potentially invasive fish species in Ireland. *Aquatic Invasions*, 3, 201–209.
- Caiola N, Sostoa AD (2005) Possible reasons for the decline of two native toothcarps in the Iberian Peninsula: evidence of competition with the introduced eastern mosquitofish. *Journal of Applied Ichthyology*, 21, 358–363.
- Cambray JA (2003) Impact on indigenous species biodiversity caused by the globalisation of alien recreational freshwater fisheries. *Hydrobiologia*, 500, 217–230.
- Ciruna KA, Meyerson LA, Gutierrez A (2004) The ecological

- and socio-economic impacts of invasive alien species in inland water ecosystems. Report to the Conservation on Biological Diversity on behalf of the Global Invasive Species Programme, Washington, D.C. pp. 34.
- Copp GH, Fox MG, Kovac V (2002) Growth, morphology and life history traits of a cool-water European population of pumpkinseed *Lepomis gibbosus*. *Archiv für Hydrobiologie*, 155, 585–614.
- Copp GH (2013) The Fish Invasiveness Screening Kit (FISK) for non-native freshwater fishes: a summary of current applications. *Risk Analysis*, 33, 1394–1396.
- Copp GH, Bianco PG, Bogutskaya NG, Erős T, Falka I, Ferreira MT, Fox MG, Freyhof J, Gozlan RE, Grabowska J, Kovac V, Moreno-Amich R, Naseka AM, Penaz M, Povz M, Orzybylski M, Robillard M, Russell IC, Stakenas S, Summer S, Vila-Gispert A, Wiesner C (2005a) To be, or not to be, a non-native freshwater fish? *Journal of Applied Ichthyology*, 21, 242–262.
- Copp GH, Garthwaite R, Gozlan RE (2005b) Risk identification and assessment of non-native freshwater fishes: a summary of concepts and perspectives on protocols for the UK. *Journal of Applied Ichthyology*, 21, 371.
- Copp GH, Vilizzi L, Mumford J, Fenwick GV, Godard MJ, Gozlan RE (2009) Calibration of FISK, an invasiveness screening tool for nonnative freshwater fishes. *Risk Analysis*, 29, 457–467.
- Copp GH, Wesley KJ, Kovac V, Ives MJ, Carter MG (2003) Introduction and establishment of the pikeperch *Stizostedion lucioperca* (L.) in Stanborough Lake (Hertfordshire) and its dispersal in the Thames catchment. *The London Naturalist*, 82, 139–153.
- Costedoat C, Pech N, Salducci MD, Chappaz R, Gilles A (2005) Evolution of mosaic hybrid zone between invasive and endemic species of Cyprinidae through space and time. *Biological Journal of the Linnean Society*, 85, 135–155.
- Crossman EJ (1991) Introduced freshwater fishes: a review of the North American perspective with emphasis on Canada. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 48, 46–57.
- D'Amato ME, Esterhuysen MM, van der Waal BC, Brink D, Volckaert FA (2007) Hybridization and phylogeography of the Mozambique tilapia *Oreochromis mossambicus* in southern Africa evidenced by mitochondrial and microsatellite DNA genotyping. *Conservation Genetics*, 8, 475–488.
- Davies C, Shelly J, Harding P, McLean I, Gardiner R, Peirson G (2004) *Freshwater Fishes in Britain: the Species and Their Distribution*. Harley Books, Colchester.
- Davis MA (2010) Biological invasions and society's response. *BioScience*, 60, 651–652.
- Davis MA, Thompson K (2000) Eight ways to be a colonizer: two ways to be an invader: a proposed nomenclature scheme for invasion ecology. *Bulletin of the Ecological Society of America*, 81, 226–230.
- Dextrase AJ, Mandrak NE (2006) Impacts of alien invasive species on freshwater fauna at risk in Canada. *Biological Invasions*, 8, 13–24.
- Didham RK, Tylianakis JM, Gemmell NJ, Rand TA, Ewers RM (2007) Interactive effects of habitat modification and species invasion on native species decline. *Trends in Ecology and Evolution*, 22, 489–496.
- Didham RK, Tylianakis JM, Hutchison MA, Ewers RM, Gemmell NJ (2005) Are invasive species the drivers of ecological change? *Trends in Ecology and Evolution*, 20, 470–474.
- Ding H, Shi BQ, Xu HG (2006) Index system and methodology for assessment of alien species. *Journal of Ecology and Rural Environment*, 22(2), 92–96. (in Chinese with English abstract) [丁晖, 石碧清, 徐海根 (2006) 外来物种风险评估指标体系和评估方法. *生态与农村环境学报*, 22(2), 92–96.]
- Ding H, Xu HG, Qiang S, Meng L, Han ZM, Miao JL, Hu BS, Sun HY, Huang C, Lei JC, Le ZF (2011) Status quo and trends of biological invasion into China. *Journal of Ecology and Rural Environment*, 27(3), 35–41. (in Chinese with English abstract) [丁晖, 徐海根, 强胜, 孟玲, 韩正敏, 缪锦来, 胡白石, 孙红英, 黄成, 雷军成, 乐志芳 (2011) 中国生物入侵的现状与趋势. *生态与农村环境学报*, 27(3), 35–41.]
- Dou Y, Wu J, Huang C (2011) Risk assessment system and method for invasion of alien fishes. *Journal of Ecology and Rural Environment*, 27(1), 12–16. (in Chinese with English abstract) [窦寅, 吴军, 黄成 (2011) 外来鱼类入侵风险评估体系及方法. *生态与农村环境学报*, 27(1), 12–16.]
- Food and Agriculture Organization of the United Nations (FAO) (2014) *The State of World Fisheries and Aquaculture*. <http://www.fao.org/3/a-i3720e.pdf> (accessed on 2016-06-18)
- Gaughan DJ (2001) Disease-translocation across geographic boundaries must be recognized as a risk even in the absence of disease identification: the case with Australian Sardinops. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 11, 113–123.
- Giery ST, Layman CA, Langerhans RB (2015) Anthropogenic ecosystem fragmentation drives shared and unique patterns of sexual signal divergence among three species of Bahamian mosquitofish. *Evolutionary Applications*, 8, 679–691.
- Gollasch S (2007) Marine vs. freshwater invaders: is shipping the key vector for species introductions to Europe? In: *Biological Invaders in Inland Waters: Profiles, Distribution, and Threats*. Francesca Gherardi, Springer, Houten.
- Goodsell JA, Kats LB (1999) Effect of introduced mosquitofish on Pacific treefrogs and the role of alternative prey. *Conservation Biology*, 13, 921–924.
- Gozlan RE, Britton JR, Cowx I, Copp GH (2010) Current knowledge on non-native freshwater fish introductions. *Journal of Fish Biology*, 76, 751–786.
- Gozlan RE, Newton AC, Hulme PE, Nentwig W, Pysek P, Vila M (2008) Biological invasions: benefits versus risks. *Science*, 324, 1015.
- Gozlan RE, Peeler EJ, Longshaw M, St-Hilaire S, Feist SW (2006) Effect of microbial pathogens on the diversity of aquatic populations, notably in Europe. *Microbes Infect*, 8,

- 1358–1364.
- Gozlan RE, St-Hilaire S, Feist SW, Martin P, Kent ML (2005) Biodiversity: disease threat to European fish. *Nature*, 435, 1046.
- Grabowska J (2005) Reproductive biology of racer goby *Neogobius gymnotrachelus* in the Włocławski Reservoir (Vistula River, Poland). *Journal of Applied Ichthyology*, 21, 296–299.
- Gurevitch J, Marrow LL, Wallace A, Walsh JS (1992) A meta-analysis of competition in field experiments. *The American Naturalist*, 140, 539–572.
- Gurevitch J, Padilla DK (2004) Are invasive species a major cause of extinctions? *Trends in Ecology and Evolution*, 19, 470–474.
- Hill JM, Jones RW, Hill MP, Weyl OL (2015) Comparisons of isotopic niche widths of some invasive and indigenous fauna in a South African river. *Freshwater Biology*, 60, 893–902.
- Hu YC, Li Y, Luo JR, Tan XC (2006) Risk assessment system for alien aquatic animals. *Journal of Huazhong University of Science and Technology*, 34(10), 113–115. (in Chinese with English abstract) [胡隐昌, 李勇, 罗建仁, 谭细畅 (2006) 水生动物外来物种入侵风险评估系统的建立. *华中科技大学学报*, 34(10), 113–115.]
- Hu YC, Song HM, Mou XD, Luo JR (2012) Invasion of exotic species and their control measures taken in China. *Journal of Biosafety*, 21, 256–261. (in Chinese with English abstract) [胡隐昌, 宋红梅, 牟希东, 罗建仁 (2012) 浅议我国外来物种入侵问题及其防治对策. *生物安全学报*, 21, 256–261.]
- Iizuka M, Katz J (2015) Globalisation, sustainability and the role of institutions: the case of the Chilean salmon industry. *Tijdschrift Voor Economische En Sociale Geografie*, 106, 140–153.
- Jeschke JM, Strayer DL (2008) Are threat status and invasion success two sides of the same coin? *Ecography*, 31, 124–130.
- Ju RT, Li H, Shi ZR, Li B (2012) Progress of biological invasions research in China over the last decade. *Biodiversity Science*, 20, 581–611. (in Chinese with English abstract) [鞠瑞亭, 李慧, 石正人, 李博 (2012) 近十年中国生物入侵研究进展. *生物多样性*, 20, 581–611.]
- Keller RP, Lodge DM (2007) Species invasions from commerce in live aquatic organisms: problems and possible solutions. *BioScience*, 57, 428–436.
- Khan TA, Wilson ME, Khan MT (2003) Evidence for invasive carp mediated trophic cascade in shallow lakes of western Victoria, Australia. *Hydrobiologia*, 506, 465–472.
- Kitchell JF, Schindler DE, Ogutu-Ohwayo R, Reinhalt PN (1997) The Nile perch in Lake Victoria: interactions between predation and fisheries. *Ecological Applications*, 7, 653–664.
- Koehn JD (2004) Carp (*Cyprinus carpio*) as a powerful invader in Australian waterways. *Freshwater Biology*, 49, 882–894.
- Kolar CS, Lodge DM (2002) Ecological predictions and risk assessment for alien fishes in North America. *Science*, 298, 1233–1236.
- Kováč V, Sírýova S (2005) Ontogenetic variability in external morphology of bighead goby *Neogobius kessleri* from the Middle Danube, Slovakia. *Journal of Applied Ichthyology*, 21, 312–315.
- Krupka I, Meszaros J, Rab P, Šlechtová V (1989) Toward the preservation of endangered fish gene pools: example of wild danube carp (*Cyprinus carpio carpio*). *Práce VURHVodnany*, 18, 27–33.
- Lawson LL Jr, Hill JE, Vilizzi L, Hardin S, Copp GH (2013) Revisions of the Fish Invasiveness Screening Kit (FISK) for its application in warmer climatic zones, with particular reference to Peninsular Florida. *Risk Analysis*, 33, 1414–1431.
- Li ZY, Xie Y (2002) *Invasive Alien Species in China*. China Forestry Publishing House, Beijing. (in Chinese) [李振宇, 解焱 (2002) 中国外来入侵种. 中国林业出版社, 北京.]
- Lou YD (2000) Present situation and countermeasures of the fish introduction in China. *Journal of Fisheries of China*, 24, 185–192. (in Chinese) [楼允东 (2000) 我国鱼类引种研究的现状与对策. *水产学报*, 24, 185–192.]
- Lovell SJ, Stone SF (2006) The economic impacts of aquatic invasive species: a review of the literature. *Agricultural and Resource Economics Review*, 35, 195.
- Ma GM, Gu DE, Mou XD, Luo JR, Hu YC (2014) Poison effect of “Mie fei ling” on the alien Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*). *Chinese Journal of Ecology*, 33, 2442–2447. (in Chinese with English abstract) [马光明, 顾党恩, 牟希东, 罗建仁, 胡隐昌 (2014) “灭非灵”对外来鱼类尼罗罗非鱼的毒杀效果. *生态学杂志*, 33, 2442–2447.]
- Ma XF, Xiong BX, Wang YD, Wang MX (2003) Intentionally introduced and transferred fishes in China’s inland waters. *Asian Fisheries Science*, 16, 279–290.
- Ma Y, Xiong HJ, Lin YH, Tang SM (2009) Establishment of risk assessment system of marine invasive species. *Journal of Fisheries of China*, 33, 617–623. (in Chinese) [马英, 熊何健, 林源洪, 唐森铭 (2009) 外来海洋物种入侵风险评估体系的构建. *水产学报*, 33, 617–623.]
- MacNeil C, Prenter J (2000) Differential microdistributions and interspecific interactions in coexisting native and introduced *Gammarus* spp. (Crustacea: Amphipoda). *Journal of Zoology*, 251, 377–384.
- Maitland PS (2004) Keys to the freshwater fish of Great Britain and Ireland with notes on their distribution and ecology. *Aquaculture Research*, 36, 828.
- McDowall RM (2006) Crying wolf, crying foul, or crying shame: alien salmonids and a biodiversity crisis in the southern cool-temperate galaxioid fishes? *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 16, 233–422.
- McIntosh AR, Townsend CR (1995) Contrasting predation risks presented by introduced brown trout and native common river galaxias in New Zealand streams. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 52, 1821–1833.
- Mikschi E (2002) Fische (Pisces). In: *Neobiota in Österreich* (eds Essl F, Rabitsch W), pp. 197–204. Umweltbundesamt,

- Wien.
- Miller SA, Crowl TA (2006) Effects of common carp (*Cyprinus carpio*) on macrophytes and invertebrate communities in a shallow lake. *Freshwater Biology*, 51, 85–94.
- Mills EL, Leach JH, Carlton JT, Secor CL (1993) Exotic species in the Great Lakes: a history of biotic crises and anthropogenic introductions. *Journal of Great Lakes Research*, 19, 1–54.
- Naseka AM, Boldyrev VS, Bogutskaya NG, Delitsyn VV (2005) New data on the historical and expanded range of *Proterorhinus marmoratus* (Pallas, 1814) (Teleostei: Gobiidae) in eastern Europe. *Journal of Applied Ichthyology*, 21, 300–305.
- Navodaru I, Buijse AD, Staras M (2002) Effects of hydrology and water quality on the fish community in Danube delta lakes. *International Review of Hydrobiology*, 87, 329–348.
- Ondračková M, Mávidová M, Pečínková M, Blažek R, Gelnar M, Valová Z, Černý J, Jurajda P (2005) Metazoan parasites of *Neogobius* fishes in the Slovak section of the River Danube. *Journal of Applied Ichthyology*, 21, 345–349.
- Onikura N, Nakajima J, Inui R, Mizutani H, Kobayakawa M, Fukuda S, Mukai T (2011) Evaluating the potential for invasion by alien freshwater fishes in northern Kyushu Island, Japan, using the Fish Invasiveness Screening Kit. *Ichthyological Research*, 58, 382–387.
- Ou J, Lu CY (2007) Research of alien plant invasion risk assessment in Xiamen. *Journal of Xiamen University (Natural Science)*, 45, 883–888. (in Chinese) [欧健, 卢昌义 (2007) 厦门市外来植物入侵风险评价指标体系的研究. *厦门大学学报(自然科学版)*, 45, 883–888.]
- Pan Y, Cao WX, Xu LP, Yin SR, Bai L (2007) Process, mechanism, and research method of fish invasion. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 18, 687–692. (in Chinese with English abstract) [潘勇, 曹文宣, 徐立蒲, 殷守仁, 白璐 (2007) 鱼类入侵的过程、机制及研究方法. *应用生态学报*, 18, 687–692.]
- Pettitt-Wade H, Heath DD (2015) Niche plasticity in invasive fishes in the Great Lakes. *Biological Invasions*, 17, 2565–2580.
- Pimentel D, Zuniga R, Morrison D (2005) Update on the environmental and economic costs associated with alien-invasive species in the United States. *Ecological Economics*, 52, 273–288.
- Povž M, Šumer S (2005) A brief review of non-native freshwater fishes in Slovenia. *Journal of Applied Ichthyology*, 21, 316–318.
- Power ME (1992) Habitat heterogeneity and the functional significance of fish in river food webs. *Ecology*, 73, 1675–1688.
- Puntilla R, Vilizzi L, Lehtiniemi M, Copp GH (2013) First application of FISK, the freshwater fish invasiveness screening kit, in northern Europe: example of southern Finland. *Risk Analysis*, 33, 1397–1403.
- Rahel FJ, Olden JD (2008) Assessing the effects of climate change on aquatic invasive species. *Conservation Biology*, 22, 521–533.
- Rees DM (1945) Supplemental notes on mosquitofish in Utah, *Gambusia affinis* (Baird and Girard). *Copeia*, 4, 236.
- Reid D, Orlova MI (2002) Geological and evolutionary underpinnings for the success of Ponto-Caspian species invasions in the Baltic Sea and North American Great Lakes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 59, 1144–1158.
- Ruan SJ (2002) Research of alien species invasion in Mindong. *Journal of Ningde Teachers College (Natural Science)*, 14, 196–198. (in Chinese with English abstract) [阮少江 (2002) 闽东外来生物入侵的初步研究. *宁德师专学报(自然科学版)*, 14, 196–198.]
- Sagoff M (2005) Do non-native species threaten the natural environment? *Journal of Agricultural and Environmental Ethics*, 18, 215–236.
- Sala OE, Chapin FS, Armesto JJ, Berlow E, Bloomfield J, Dirzo R, Huber-Sanwald E, Huenneke LF, Jackson RB, Kinzig A, Leemans R, Lodge DM, Mooney HA, Oesterheld M, Poff NL, Sykes MT, Walker BH, Walker M, Wall DH (2000) Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science*, 287, 1770–1774.
- Scott B (1977) On the question of the introduction of the grass carp (*Ctenopharyngodon idella* Val.) into the United Kingdom. *Aquaculture Research*, 8, 63–71.
- Scribner KT, Page KS, Bartron ML (2000) Hybridization in freshwater fishes: a review of case studies and cytonuclear methods of biological inference. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 10, 293–323.
- Simon KS, Townsend CR, Biggs BJF, Bowden WB, Frew RD (2004) Habitat-specific nitrogen dynamics in New Zealand streams containing native or invasive fish. *Ecosystems*, 7, 777–792.
- Smartt J (2007) A possible genetic basis for species replacement: preliminary results of interspecific hybridisation between native crucian carp *Carassius carassius* (L.) and introduced goldfish *Carassius auratus* (L.). *Aquatic Invasions*, 2, 59–62.
- Staub BP, Hopkins WA, Novak J, Congdon JD (2004) Respiratory and reproductive characteristics of eastern mosquitofish (*Gambusia holbrooki*) inhabiting a coal ash settling basin. *Archives of Environmental Contamination and Toxicology*, 46, 96–101.
- Stohlgren TJ, Barnett D, Flather C, Fuller P, Peterjohn B, Kartesz J, Master LL (2006) Species richness and patterns of invasion in plants, birds, and fishes in the United States. *Biological Invasions*, 8, 427–447.
- Tarkan AS, Ekmekci FG, Vilizzi L, Copp GH (2014) Risk screening of non-native freshwater fishes at the frontier between Asia and Europe: first application in Turkey of the fish invasiveness screening kit. *Journal of Applied Ichthyology*, 30, 392–398.
- Vilizzi L, Copp GH (2013) Application of FISK, an invasiveness screening tool for non-native freshwater fishes, in the Murray-Darling Basin (southeastern Australia). *Risk Analysis*

- sis, 33, 1432–1440.
- Wan FH (2009) Research of Biological Invasions in China. Science Press, Beijing. (in Chinese) [万方浩 (2009) 中国生物入侵研究. 科学出版社, 北京.]
- Wonham MJ, Carlton JT, Ruiz GM, Smith LD (2000) Fish and ships: relating dispersal frequency to success in biological invasions. *Marine Biology*, 136, 1111–1121.
- Xiong W, Sui XY, Liang SH, Chen YF (2015) Non-native freshwater fish species in China. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 25, 651–687.
- Xu H, Chen K, Ouyang ZY, Pan XB, Zhu SF (2012) Threats of invasive species for China caused by expanding international trade. *Environmental Science and Technology*, 46, 7063–7064.
- Xu HG, Qiang S, Genovesi P, Ding H, Wu J, Meng L, Han ZM, Miao JL, Hu BS, Guo JG, Sun HY, Huang C, Lei JC, Le ZF, Zhang XP, He SP, Wu Y, Zheng Z, Chen L, Jarošík V, Pyšek P (2012) An inventory of invasive alien species in China. *Neobiota*, 15, 1–26.
- Xu HG, Qiang S, Han ZM, Guo JY, Huang ZG (2006) The status and causes of alien species invasion in China. *Biodiversity and Conservation*, 15, 2893–2904.
- Yin ZQ, Zhang SY (2008) Research of freshwater fish breeding and releasing station in China. *China Fisheries*, (3), 9–11. (in Chinese) [尹增强, 章守宇 (2008) 对我国渔业资源增殖放流问题的思考. 中国水产, (3), 9–11.]
- Yonekura R, Kohmatsu Y, Yuma M (2007) Difference in the predation impact enhanced by morphological divergence between introduced fish populations. *Biological Journal of the Linnean Society*, 91, 601–610.
- Zhou J, Zhao ZL, Xu YF, Zhang HP, Li YQ, Fu Z, Gao WB (2012) Current status, issue and suggestions of oceanic stock enhancement in Hebei Province, China. *Chinese Fisheries Economics*, 6(30), 111–117. (in Chinese) [周军, 赵振良, 许玉甫, 张海鹏, 李怡群, 付仲, 高文斌 (2012) 河北省海洋渔业增殖放流现状、问题及建议. 中国渔业经济, 6(30), 111–117.]
- Zimmerman JKH, Vondracek B (2006) Interactions of slimy sculpin (*Cottus cognatus*) with native and nonnative trout: consequences for growth. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 63, 1526–1535.

(责任编辑: 陈小勇 责任编辑: 闫文杰)

附录 Supplementary Material

附录1 2012年鱼类养殖量及淡水鱼类养殖量占世界总量排前15名的国家(数据来源于FAO)

Appendix 1 Farmed food fish production by top 15 producers in 2012 (data acquired from FAO)

<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2015374-1.pdf>

酃珊, 陈家宽, 王小明. 淡水鱼类入侵种的分布、入侵途径、机制与后果. 生物多样性, 2016, **24** (6): 672–685.
<http://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2015374>

附录1 2012年鱼类养殖量及淡水鱼类养殖量占世界总量排前15名的国家
Appendix 1 Farmed food fish production by top 15 producers in 2012 (data acquired from FAO)

国家 Producer	鱼类养殖量 Finfish (t)		内陆鱼类养殖占世界总量 Inland aquaculture share in world total (percentage)	外来鱼类总数 Number of non-native fish
	淡水 Inland aquaculture	海水 Mariculture		
中国 China	23,341,134	1,028,399	60.5	199
印度 India	3,812,420	84,164	9.9	228
越南 Viet Nam	2,091,200	51,000	5.4	149
印度尼西亚 Indonesia	2,097,407	582,077	5.4	107
孟加拉国 Bangladesh	1,525,672	63,220	4.0	132
挪威 Norway	85	1,319,033	0.0	35
泰国 Thailand	380,986	19,994	1.0	101
智利 Chile	59,527	758,587	0.2	64
埃及 Egypt	1,016,629	...	2.6	190
缅甸 Myanmar	822,589	1,868	2.1	18
菲律宾 Philippines	310,042	361,722	0.8	127
巴西 Brazil	611,343	...	1.6	235
日本 Japan	33,957	250,472	0.1	51
韩国 Republic of Korea	14,099	76,307	0.0	47
美国 United States of America	185,598	21,169	0.5	224
前15个国家合计 Top 15 subtotal	36,302,688	4,618,012	94.1	...
世界上其他国家 Rest of the world	2,296,562	933,893	5.9	...

• 综述 •

生态系统与生物多样性经济学(TEEB)研究进展

杜乐山 李俊生 刘高慧 张凤春 徐 靖 胡理乐*

(中国环境科学研究院生物多样性研究中心, 北京 100012)

摘要: 生态系统与生物多样性经济学(The Economics of Ecosystems and Biodiversity, TEEB)是生物多样性与生态系统服务价值评估、示范和政策应用的综合方法体系, 为生物多样性保护和可持续利用提供了新的思路和方法。TEEB在2007年被首次提出, 自2008年以来得到了联合国环境规划署的支持。生态系统服务包括供给服务、调节服务、文化服务和栖息地服务4大类, 价值评估方法多采用市场价值法、显示性偏好法、陈述性偏好法等。本文总结了全球、区域、国家和地方等尺度的生物多样性主流化措施。目前, 有30多个国家开展了TEEB国家研究, 对生物多样性相关政策的制定产生了积极影响, 并推动了TEEB的进一步应用: 在国家层面可应用于绿色经济、可持续发展和企业绿色经营模式等; 在国际层面可为《生物多样性公约》等相关国际行动提供支撑。今后生物多样性价值评估研究应重点关注: (1)在国际层面, 要加强生物多样性跨行业、跨区域合作, 加强科学研究与政策应用的衔接; (2)在我国, 首先要分层次(生态系统、物种、基因)、分尺度(国家、省、地方)构建TEEB方法体系, 其次积极探索将TEEB理念应用于地方发展考核、干部政绩考核、有偿使用制度和生态补偿制度等政策的途径, 促进地区间公平与自然资源的可持续利用。

关键词: 生物多样性; 生态系统服务; 价值评估; 主流化

Progress in the researches on the Economics of Ecosystems and Biodiversity (TEEB)

Leshan Du, Junsheng Li, Gaohui Liu, Fengchun Zhang, Jing Xu, Lile Hu*

Research Center for Biodiversity, Chinese Research Academy of Environmental Sciences, Beijing 100012

Abstract: The Economics of Ecosystems and Biodiversity (TEEB), which provides new insight and approaches for biodiversity conservation and sustainable use, is an integrated approach to assess, demonstrate, and apply policy for biodiversity and ecosystem value. TEEB was firstly proposed in 2007, and has been supported by United Nations Environment Programme (UNEP) since 2008. Ecosystem services include supply services, regulating services, cultural services, and habitat services based on the TEEB framework. The value evaluation methods generally include the direct market value method, revealed preference method and stated preference method. We also summarized the measures to mainstream biodiversity at the global, regional, national and local levels. Presently, more than 30 countries have undertaken studies on TEEB and have produced positive impacts on policy-making and further application of TEEB. For example, at the country level, it can be used to green economy, sustainable development and corporate green management. At the international level, it can support the implementation of the Convention of Biological Diversity and other relevant international action. For the future, this paper suggested TEEB's focuses: (1) At the international level, it is needed to enhance cross-sector and inter-regional cooperation in biodiversity and promote findings at the science-policy interface; (2) In China, it is needed to build TEEB methodology from the sub-levels (ecosystem, species and gene) and sub-scales (national, provincial and local), and explore the application of TEEB concepts in local development assessment, cadre performance appraisal, paying utilization of natural resources, ecological compensation and other policies in order to promote regional equity and sustainable use of natural resources.

收稿日期: 2016-01-28; 接受日期: 2016-05-05

基金项目: 环保部生物多样性保护专项(2096001006)和环保部生物多样性国际合作及履约(2024004045)

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: hulile@craes.org.cn

Key words: biodiversity; ecosystem services; value assessment; mainstreaming

生物多样性是人类社会赖以生存和发展的基础(Marton-Lefèvre, 2010)。但近年来,栖息地破坏、环境污染、人类过度开发利用和外来物种入侵等威胁,使得生物多样性正在以前所未有的速度丧失,其中重要的原因是生物多样性价值没有纳入经济政策决策(Balmford et al, 2002)。生态系统与生物多样性经济学(The Economics of Ecosystems and Biodiversity, TEEB)被广泛认为是遏制生物多样性丧失的可行手段(MacDonald & Corson, 2012)。TEEB综合了生态、经济和政策领域的专业知识,在揭示生物多样性与人类福祉关系的基础上,评估生态系统服务和生物多样性的价值,为生物多样性资源的管理提供新的理论、方法和技术支撑(Ring et al, 2010)。自2008年启动以来,TEEB迅速得到了联合国相关机构的支持和国际社会的响应。TEEB作为一个综合的、相对成熟的方法体系,实用性较强,已被越来越多的国家所应用。中华人民共和国环境保护部与中国科学院已于2014年联合启动了中国TEEB国家行动。本文详细介绍了TEEB的理论形成与发展、案例研究及其应用,以期加深公众对TEEB这一新兴方法体系的认知与理解,引起研究者和决策者的关注。

1 TEEB概述

生态系统服务的概念早在19世纪后期的生态学及其分支学科中就被提出,但是只停留在定性描述阶段(李文华等, 2008)。20世纪70年代初,首次出现了生态系统服务的科学概念,经过Holdren和Ehrlich (1974)、Ehrlich和Ehrlich (1992)的扩展而逐步被接受。Daily (1997)提出“生态系统服务功能是指整体系统与生态过程中形成的、维持人类生存的自然环境条件及效用”。Costanza等(1997)用生态系统产品和服务表示人类从生态系统服务中直接或者间接获得的效益。随后,De Groot等(2002)探讨了生态系统功能与生态系统产品和服务之间的关系,并将生态系统服务功能定义为自然过程及其组成部分提供产品和服务,从而满足人类直接或者间接需要的能力。进入21世纪后,联合国环境规划署、开发计划署、世界银行等机构以及《生物多样性公

约》、《联合国防治荒漠化公约》、《关于特别是作为水禽栖息地的国际重要湿地公约》等共同发起联合国《千年生态系统评估报告》(The Millennium Ecosystem Assessment, MA)。MA认为生态系统服务是指人类从生态系统获取的福利(United Nations, 2005)。这些均为TEEB的提出奠定了理论基础。

2007年,在德国波茨坦召开的G8+5 (八国集团同发展中国家领导人对话会议)环境部长会议提出“开展全球生物多样性丧失经济学研究”。2008年,德国和欧盟委员会发起了TEEB行动倡议,并迅速得到联合国环境规划署(以下简称UNEP)的支持和国际社会的响应,这是继2001–2005年MA后,联合国组织实施的又一项针对生态系统和生物多样性的研究。目前TEEB由联合国环境规划署主导,由德意志银行的高级银行家Pavan Sukhdev领导。TEEB办公室设在瑞士日内瓦,相关技术由下设的咨询董事会负责,咨询董事会的成员包括来自政策、生态和经济领域的知名专家(<http://www.teebweb.org>)。TEEB理念得到了国际社会的广泛参与和支持,欧盟委员会(European Union, EU)、德国联邦环境和自然保护及核安全部(Federal Ministry for the Environment, Nature Conservation and Nuclear Safety)、英国环境、食品和农村事务部(Department for Environment, Food & Rural Affairs)、世界自然保护联盟(International Union for Conservation of Nature, IUCN)、瑞典国际发展合作署(Swedish International Development Agency)等均为TEEB的合作伙伴与支持者。

TEEB的总体目标是通过经济手段为生物多样性相关政策的制定提供理论依据和技术支持。具体目标包括:提升全社会对生物多样性价值的认知;开发生物多样性和生态系统服务价值评估的方法与工具;开发将生物多样性与生态系统服务价值纳入决策、生态补偿、自然资源有偿使用的指标体系和工具与方法;通过经济手段,推动生物多样性的主流化进程,从而提高生物多样性保护效果。TEEB的应用共分3步:(1)认识生物多样性价值,揭示生物多样性为人类福祉提供的服务;(2)示范生物多样性价值(包括评估价值和宣传价值),揭示生态系统

服务和生物多样性在经济发展中的重要作用; (3) 捕获生物多样性价值(政策应用), 将生物多样性价值纳入区域发展规划和相应政策, 使其主流化。

2 TEEB理论的形成及其研究内容

2.1 发展阶段

TEEB的形成与发展, 从时间上总体分为3个阶段。第一阶段(2007–2008年), 是TEEB起步和探索阶段。2008年5月UNEP发布的《TEEB中期报告》是这一阶段的主要成果(UNEP TEEB Office, 2010)。TEEB第一阶段提升了全世界对生物多样性价值的认同。

第二阶段(2009–2010年), 是TEEB理论和方法形成阶段。重点出版了5部核心专著, 分别为《TEEB的生态和经济基础》、《针对国家和国际决策者的TEEB》、《针对地方和区域决策者的TEEB》、《针对企业的TEEB》和《重视自然经济》(UNEP TEEB Office, 2010), 于2010年提交到《生物多样性公约》第十次缔约方大会。TEEB第二阶段使理论和方法得到了完善和发展。

第三阶段(2011年至今), 是TEEB推广和应用阶段。主要包括: 加强TEEB专家网络建设, 编写TEEB案例研究报告; 促进TEEB推广与交流, 广泛开展国家间研究; 推动全球范围的TEEB国家行动, 提升决策者对生物多样性的认知等。

2.2 研究内容

2.2.1 基于服务的分类

生态系统服务功能分类是其价值评估的基础, 直接影响到价值评估的结果。分类过细或者过粗, 都会影响到评估结果的可重复性或准确性。国内外有关生态系统服务功能也有许多不同的分类体系。De Groot (1992)提出将生态系统服务功能分为4类: 调节功能、承载功能、生产功能和信息功能。Freeman (1993)提出另一种分类方法: 为经济系统输入原材料、维持生命系统、提供舒适性服务, 以及分解、转移和容纳经济活动的副产品。Daily (1997)将生态系统服务功能分为3大类, 即生活与生产物种的提供、生命支持系统的维持和精神生活的享受。Costanza等(1997)将全球生态系统服务功能分为: 气候调节、大气调节、扰动调节、水调节、水供给、控制侵蚀和保持沉积物、土壤形成、养分循环、废物处理、传粉、生物防治、避难所、食物生

产、原材料、基因资源、休闲、文化等17个类型。联合国《千年生态系统评估报告》根据评价和管理的需求, 将生态系统服务功能分为4大类: 供给服务、调节服务、文化服务和支持服务(United Nations, 2005)。TEEB正是沿用MA的分类体系, 将生态系统服务分为供给服务、调节服务、文化服务和栖息地服务共4大类22项服务(附录1, 修改自Kumar, 2010)。

2.2.2 基于价值的分类及评估方法

生态系统的总经济价值通常被划分为使用价值和非使用价值两部分, 使用价值包括直接使用价值、间接使用价值和选择价值, 非使用价值包括遗产价值和存在价值。需要注意的是, 使用价值可以和已经存在的市场定价的私有或者准私有产品联系起来, 但是非使用价值通常与不存在交易市场的道德、宗教或者美学等属性相关, 是由生态系统和人类社会共同产生的, 因此在估值时面临更大的挑战(Kumar, 2010; 李俊生等, 2015)。

有关生态系统服务价值评估方法主要有市场价值法、显示性偏好法、陈述性偏好法3类。Box 1详述了各方法的优缺点以及估值方法与价值类型之间的关系, 并根据已有的文献研究列举了应用实例。例如直接市场法的主要优点是数据来自真实的市场, 可以反映成本和人们的真实偏好, 然而由于不存在现实的生态系统服务市场或者市场扭曲, 这些方法可能有很大的局限性; 显示性偏好法可以根据经济主体的选择“显示”其偏好, 然而当市场不完善或者政策失灵时, 对生态系统服务的货币价值估算会产生偏差; 陈述性偏好法是评估非使用价值的唯一方法, 但是市场的假设会产生与估值有效性相关的若干问题。在生态系统服务价值评估的过程中, 需要根据评估价值类型的不同以及生态系统服务价值分类等选择合适的方法。

2.2.3 基于主流化的应用

全球生物多样性正遭受严重破坏, 由于未将生物多样性及生态系统服务价值纳入政策考量, 这个问题变得更加严重。目前, 国内外专家学者对生物多样性政策应用及主流化进行了大量探索。在国际尺度上, 已建立和完成了《生物多样性公约》、《濒危野生动植物物种国际贸易公约》、《关于特别是作为水禽栖息地的国际重要湿地公约》、《保护迁徙野生动物物种公约》、《千年生态系统评估报告》等; 在

Box 1 生态系统服务价值评估的方法及其优缺点和应用实例(修改自Barbier et al, 1997; Chee, 2004; de Groot et al, 2006; Kumar, 2010; 李俊生等, 2015)

	优点	缺点	适用范围	应用实例
一、市场价值法				
基于价格:				
市场价格法	市场价格可反映人们的支付意愿和交易中的成本和效益。价格数据相对容易获取。	市场不完善/政策失灵可能导致市场价值扭曲, 不能反映产品的价值。	直接和间接使用价值	主要适用于“产品”(如鱼类)、文化(如娱乐)和调节服务(如授粉)
基于成本:				
1. 避免成本法	应用了预防性原则	数据和资源的局限性可能排斥最优评估方法	直接和间接使用价值	通过估算成本引起的损失, 得到防洪等的价值。
2. 替代成本法	当估算损害函数的价值所需的生态数据缺失时, 可用此方法估算间接使用价值。	难以保证该方法得到的净效益不会超过原函数的净效益	直接和间接使用价值	根据从其他来源获得的水的成本(替换成本)估算地下水的补给服务的价值
3. 缓解/恢复成本法	具有用于评估某些环境功能的潜力	因难以恢复现有的生态系统条件和效益递减等因素, 人类对方法的应用存疑。	直接和间接使用价值	如在湿地服务(如防洪)缺失或迁移时的预防性支出
基于生产:				
生产函数法	广泛应用于评估湿地破坏、森林砍伐、水体污染等对渔业、狩猎和农业的影响的价值	需要建立资源和某些经济产出之间具有的“剂量效应”模型。该方法单次使用效果很好, 在用途系统中的应用比较复杂, 存在重复计算。	间接使用价值	土壤肥力如何提高粮食产量, 水质改善如何提高捕鱼量等。
二、显示性偏好法				
旅行成本法	广泛应用于估计估算休闲场地的价值	数据密集; 对消费行为的限制性假设; 评估结果对用于指定供求关系的统计方法高度敏感。	直接(间接)使用价值	如游客在景点所花费的金钱和时间, 可部分反映景点的娱乐价值。
享乐定价法	可用于评估某些湿地服务价值的潜力(如风暴防护、地下水补给等)	在市场失灵、选择收到收入影响、环境条件信息未能有效传播等条件下, 该方法有局限性。	直接和间接使用价值	如清洁的空气、水源和秀美的景色会提高周围房地产的价格。
三、陈述性偏好法				
条件估值法	是度量选择价值和存在价值的唯一方法, 是度量总经济价值的可靠方法。	评估结果容易受调查设计和实施过程中偏差的影响	使用和非使用价值	通常为估算非使用价值的唯一方法。如调查问卷询问提升河水质量会如何影响自己游泳、划船、垂钓等活动的欲望。
选择模型法/联合分析法	比较全面地反映支付意愿	不能单一使用, 一般与条件价值法综合使用。	使用和非使用价值	有不同的应用方法, 包括选择实验, 条件排序, 条件分级和配对比较等。
条件排序	对一系列产品或服务进行估值, 而不在于获得每一项单独的指标	不直接诱导支付意愿, 因此相对其他方法不具备理论优势。	使用和非使用价值	/
协商小组估值法	将陈述偏好与协商过程相结合, 可以弥补显示性偏好法的不足, 如调查中的偏好结构或者调查对象缺乏生态系统服务的了解等。	非使用价值是否可以用货币形式表示, 存在争议。	使用和非使用价值	/

区域和国家尺度上,开展了有益于生物多样性的政策范例,例如《欧盟栖息地和鸟类指令》、《欧盟水框架指令》、《中国生物多样性保护战略与行动计划》、《生态文明体制改革总体方案》等。很多国家设立了专门基金开展研究,例如厄瓜多尔设立“基多淡水项目”,植树350万棵,中国开展“退耕还林工程”再造林1,460万ha,南非开展“开普半岛生物多样性保护项目”,纳米比亚开展“纳米比亚保护工程”等。各国还设立了相关奖励,如“中华环境奖”、“印度尼西亚KEHATI奖”、“南美洲生物多样性报告奖”、“赤道奖”等。这些都从全球、区域、国家和地方等尺度为生物多样性保护的主流化提供了政治基础。

然而,从《生物多样性公约》秘书处组织的“爱知目标”中期评估结果来看,生物多样性保护的进展不尽人意。除目标11陆地自然保护地面积增长态势比较乐观以外,其他19个目标的发展态势都落后于预期,其中目标4的生境丧失和破碎化以及目标8的环境污染状况等继续恶化(<https://www.cbd.int/gbo/>)。为了应对挑战,全球需要大力推动生物多样性保护的主流化进程(马克平, 2015; 张凤春等, 2015),针对不同尺度、不同层面采取不同的应对办法。在国家层面上,TEEB将解决生物多样性问题的政策工具整合为3类:为生物多样性政策提供信息的工具、制定行为转变激励措施的工具、直接管理自然资源利用情况的工具(Brink, 2011; 胡理乐等, 2015)。在地方和区域层面上,TEEB提出通过管理与调控、规划与调控、基于市场的工具等方式将生物多样性与生态系统服务纳入地方决策(Wittmer & Gundimeda, 2011)。

3 TEEB案例研究及应用

3.1 案例研究

TEEB自启动以来,已有30多个国家先后开展了相关研究。在欧洲,英国是最早开展全国生态系统评估的国家之一,于2011年完成了《生态系统评估国家报告》(National Ecosystem Assessment, NEA),该报告重点评估了生态系统服务的生物物理学状态、趋势和价值,并进一步阐述了生态系统对宏观经济、社会文化、政策影响与应用的关系。报告一经完成,迅速得到了政策响应,并作为国家自然环境白皮书(Natural Environment White Paper)的基础

(UK, 2014)。德国是TEEB的发起国,很早就意识到生态系统服务与生物多样性的经济学意义,重视政策制定者与公众之间的关系,并正在撰写《自然资产与农村发展》、《城市生态资产与人类健康》、《自然资产与气候保护》、《自然资产综合报告——共赢与矛盾》4个国家报告,以期发现科学与政策的接口,促成生物多样性保护战略与国际生物多样性相关行动的制定(Federal Ministry for the Environment, Nature Conservation and Nuclear Safety, 2014)。荷兰也是深入开展TEEB研究的国家之一,2011年3个联合部委共同开展TEEB研究,并将生物多样性分为6个领域(城市、农业、地区、健康、文化和商业贸易),希望唤起利益相关方对生物多样性的重视,推动生物多样性主流化(MEA, 2014)。另外,格鲁吉亚、芬兰、瑞典、挪威、丹麦、冰岛等欧洲国家也纷纷开展了前期评估,已提出或准备国家政策导向建议。

在亚洲,印度于2012年完成了TEEB前期评估,并确定将研究重点放在海洋、森林及内陆湿地等生态系统类型,希望提升人们对生态系统服务的认识,进而为可持续发展和生物多样性保护提供指导(Ministry of Environment and Forests, 2011)。中国环境保护部于2013年正式启动了TEEB国家进程,2014年和中国科学院共同编制了《中国生物多样性与生态系统服务价值评估(China-TEEB)行动方案》,旨在建立适用于中国的TEEB方法体系,宣传生物多样性价值,开展地方示范和案例研究,推动生物多样性和生态系统服务价值主流化。目前,中国TEEB组建了技术专家组,构建了TEEB网络平台(<http://202.108.253.203/>),完成了《中国TEEB估值方法指南》,建立了5个TEEB示范县,初步完成《中国生态系统服务价值评估报告》,并开展了多次的宣传培训与意识提升活动。另外,日本、菲律宾、不丹等国家也均已开展了生态系统服务价值评估和案例研究。

在非洲,南非开展了一系列的价值评估与案例研究,探索将生物多样性纳入国家生物多样性经济发展战略(Department of Environmental Affairs, 2012)。另外,利比里亚、坦桑尼亚、纳米比亚等国家也均已开展了生态系统服务价值评估和案例研究。

在美洲,巴西通过TEEB寻求建立与扶贫、能源供应、森林保护等相关的国家发展政策,将生物多

样性与生态系统服务主流化作为经济部门的一个重要考核指标;同时探索了可持续商业模式的环境和经济效应(Conservation International, 2014)。另外,厄瓜多尔、墨西哥、巴西、智利等国家也开展了相关生态系统服务价值评估研究。

3.2 在经济发展和国际行动中的应用

TEEB与社会经济发展密切相关(Braat & Groot, 2012),主要体现在绿色经济、可持续发展和企业绿色经营模式3个方面(Hedden-Dunkhorst et al, 2015)。联合国环境规划署在2008年提出的包容性绿色经济(Inclusive Green Economy)为经济增长、就业和全球减贫提供了一个新动力(UNEP Green Economy, 2014)。TEEB通过对生态系统服务价值进行评估,并将结果纳入经济考量和决策过程,为绿色经济提供了数据和技术支撑。1992年联合国环境与发展大会通过的《21世纪议程》被认为是世界范围内的可持续发展行动计划,TEEB研究可以为当地生态系统服务的合理定价提供工具,同时鼓励利益相关者的参与,为当地可持续发展战略的制定提供支撑。绿色经营模式得到了相关企业的广泛认可,TEEB研究既可以展示生态系统服务为企业提供的价值,引导企业在发展过程中保护生物多样性;也可以引导消费者改变传统的消费理念,这也有利于环保企业模式的产生(Kirkland, 2014)。

作为生物多样性保护的新兴工具,TEEB也被广泛用于国际和地区行动。如国际影响力最大的《生物多样性公约》与TEEB紧密相连,TEEB是落实《生物多样性公约》履约方案中有关激励措施,特别是价值评估方面的重要工具;《生物多样性公约》缔约方大会第十次会议(COP10)发布的《生物多样性战略计划2011-2020》与TEEB关系尤为密切,会上形成的“爱知目标”的目标2、3与TEEB直接相关(Hedden-Dunkhorst et al, 2015)。TEEB也关注自然资源价值评估的相关行动,与实验生态系统核算体系(System of Experimental Ecosystem Accounting, SEEA)和财富核算与生态系统服务价值评估(Wealth Accounting and the Valuation of Ecosystem Services, WAVES)密切相关;TEEB的重要目的是认识并反映生物多样性等自然资源在国家发展中的重要性,推动将自然资源纳入国家发展战略,是上述行动的延伸。同时,TEEB也支持生物多样性主流化的相关行动,如为生物多样性与生态系统服务政

府间科学与政策平台(Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services, IPBES)的发起提供了极大的支持,对IPBES框架下各类主流化活动的实施有极大贡献。

其他TEEB支持或相关的国际行动包括:生物多样性战略与行动计划(National Biodiversity Strategy and Action Plan, NBSAP)、次全球评估网络(Sub-Global Assessment Network, SGAN)、欧盟委员会生态系统及其服务评估与制图工作组(EU Working Group on Mapping and Assessment of Ecosystems and their Services, MAES)、绿色经济行动(UNEP Green Economy Initiative, UNEP-GEI)、联合国开发计划署-环境规划署贫困与环境行动(UNDP-UNEP Poverty-Environment Initiative, PEI)、生物多样性财政支持行动(The Biodiversity Finance Initiative, BIOFIN)、土地退化经济学(The Economics of Land Degradation, ELD)等。

4 展望

目前国际上开展了大量生物多样性和生态系统服务价值评估工作,但并没有产生预期的影响,主要存在如下问题:首先,由于方法不确定、价值认识不足和数据缺失等,导致评估结果的可信度和权威性不足;其次,没有将利益相关方全部纳入进来,缺乏有效的沟通,导致评估过程与结果很难被他们接受和采纳;最后,没有针对政策需求,在时间连续性及空间的可比性上存在不足,导致科学与政策脱节,评估结果难以应用于管理。

今后TEEB研究应重点关注以下几个方面:

在国际上,生物多样性需要全球、各国及各级部门开展跨行业和跨区域的合作,共享研究经验与成果,形成一套被大多数人接受、相对成熟的TEEB理论框架与方法框架。在TEEB项目开展之初,应将利益相关方(政府、科研院所、企业、民众等)充分纳入进来,保证他们的知情权和参与权,为评估与结果应用奠定基础。同时在国家研究中,加强科学研究与政策应用的衔接,保证评估结果的科学性与实用性。

对中国来说,中共十八大报告、十八届三中全会等明确提出了加快生态文明建设,用制度保护生态环境,这为TEEB的发展奠定了基础,也提出了更高的要求。我国应该充分利用这些契机,一方面

完善相关理论方法,分层次(生态系统、物种、基因)、分尺度(国家、省、地方)构建适合中国国情的TEEB方法体系(标准体系、工具或技术方法、操作程序等);另一方面,应结合现有的森林资源清查等数据,定期评估生态系统服务价值并作为考核地方发展和干部政绩的一项重要指标;同时,利用TEEB理念推动生态补偿制度、有偿使用制度等政策的完善,促进地区间公平与自然资源的有序使用。

参考文献

- Balmford A, Bruner A, Cooper P, Costanza R, Farber S, Green RE, Jenkins M, Jefferiss P, Jessamy V, Madden J, Munro K, Myers N, Naeem S, Paavola J, Rayment M, Rosendo S, Roughgarden J, Trumper K, Turner RK (2002) Economic reasons for conserving wild nature. *Science*, 297, 950–953.
- Barbier EB, Acreman M, Knowler D (1997) *Economic Valuation of Wetlands: A Guide for Policy Makers and Planners*. University of York & the Ramsar Convention Bureau, Gland.
- Braat LC, Groot RD (2012) The ecosystem services agenda: bridging the worlds of natural science and economics, conservation and development, and public and private policy. *Ecosystem Services*, 1, 4–15.
- Brink PT (2011) *The Economics of Ecosystems and Biodiversity in National and International Policy Making*. Earthscan, London and Washington.
- Brink PT (2015) *The Economics of Ecosystems and Biodiversity in National and International Policy Making*. China Environmental Science Press, Beijing. (in Chinese) [胡理乐, 翟生强, 李俊生(译) (2015) 国际及国际决策中的生态系统和生物多样性经济学. 中国环境科学出版社, 北京.]
- Chee YE (2004) An ecological perspective on the valuation of ecosystem services. *Biological Conservation*, 120, 549–565.
- Conservation International (2014) *TEEB for Business Brazil*. <http://www.trucost.com/published-research/127/TEEB-Brazil-natural-capital-report>. (accessed on 2016-01-01)
- Costanza R, D'Arge R, Groot RD, Farber S, Grasso M, Hannon B, Limburg K, Naeem S, O'Neill RV, Paruelo J (1997) The value of the world's ecosystem services and natural capital. *Nature*, 387, 253–260.
- Daily GC (1997) *Nature's Services: Societal Dependence on Natural Ecosystems*. Island Press, Washington.
- de Groot RS (1992) *Functions of Nature: Evaluation of Nature in Environmental Planning Management and Decision Making*. Wolters-Noordhoff, Groningen.
- de Groot RS, Wilson MA, Boumans RMJ (2002) A typology for the classification, description and valuation of ecosystem functions, goods and services. *Ecological Economics*, 41, 393–408.
- de Groot RS, Stuij MAM, Finlayson CM, Davidson N (2006) *Valuing Wetlands: Guidance for Valuing the Benefits Derived from Wetland Ecosystem Services*. Ramsar Technical Report No. 3/CBD Technical Series No. 27. Ramsar Convention Secretariat, Gland, Switzerland & Secretariat of the Convention on Biological Diversity, Montreal, Canada.
- Department of Environmental Affairs (2012) *State of Play: Baseline Valuation Report on Biodiversity and Ecosystems Services*. <http://img.teebweb.org/wp-content/uploads/2013/02/STATE-OF-PLAY-South-Africa1.pdf>. (accessed on 2016-01-01)
- Ehrlich PR, Ehrlich AH (1992) The value of biodiversity. *Ambio* (Sweden), 21, 219–226.
- Federal Ministry for the Environment, Nature Conservation and Nuclear Safety (BMUM) (2014) *Natural Capital Germany—TEEB*. <http://www.naturkapital-teeb.de/aktuelles.html>. (accessed on 2016-01-01)
- Freeman AM (1993) *The Measurement of Environmental and Resource Values: Theory and Methods*. Routledge, London.
- Hedden-Dunkhorst B, Braat L, Wittmer H (2015) TEEB emerging at the country level: challenges and opportunities. *Ecosystem Services*, 14, 37–44.
- Holdren JP, Ehrlich PR (1974) Human population and the global environment: population growth, rising per capita material consumption, and disruptive technologies have made civilization a global ecological force. *American Scientist*, 62, 282–292.
- Kirkland JM (2014) *Corporation 2020: transforming business for tomorrow's world*. *Performance Improvement*, 53, 44–46.
- Kumar P (2010) *The Economics of Ecosystems and Biodiversity: Ecological and Economic Foundations*. Earthscan, London and Washington.
- Kumar P (2015) *The Economics of Ecosystems and Biodiversity: Ecological and Economic Foundations*. China Environmental Science Press, Beijing. (in Chinese) [李俊生, 翟生强, 胡理乐(译) (2015) 生态系统和生物多样性经济学生态和经济基础. 中国环境科学出版社, 北京.]
- Li WH (2008) *Valuation on Ecosystem Services: Theory, Method and Application*. Renmin University Press, Beijing. (in Chinese) [李文华等 (2008) 生态系统服务功能价值评估的理论、方法及应用. 中国人民大学出版社, 北京.]
- Ma KP (2015) New opportunities for mainstreaming biodiversity conservation. *Biodiversity Science*, 23, 557–558. (in Chinese) [马克平 (2015) 生物多样性保护主流化的新机遇. 生物多样性, 23, 557–558.]
- MacDonald KI, Corson C (2012) 'TEEB begins now': a virtual moment in the production of natural capital. *Development and Change*, 43, 159–184.
- Marton-Lefèvre J (2010) Biodiversity is our life. *Science*, 327, 1179.
- Ministry of Environment and Forests (2011) *India Launches Major New Study for Valuation of Its Natural Capital and Ecosystem Services*. <http://envfor.nic.in/downloads/public-information/2011-02-23%20Press%20Brief%20-%20TEEB%20India.pdf>. (accessed on 2016-01-01)

- Ministry of Economic Affairs (MEA) (2014) Netherlands country studies <http://themasites.pbl.nl/natuurlijk-kapitaal-nederland/> (accessed on 2016-01-01)
- Ring I, Hansjürgens B, Elmqvist T, Wittmer H, Sukhdev T (2010) Challenges in framing the economics of ecosystems and biodiversity: the TEEB initiative. *Current Opinion in Environmental Sustainability*, 2, 15–26.
- UK (2014) UK National Ecosystem Assessment Follow-on: Synthesis of Key Findings. <http://uknea.unep-wcmc.org/Resources/tabid/82/Default.aspx>. (accessed on 2016-01-01)
- UNEP Green Economy (2014) What is An Inclusive Green Economy? <http://unep.org/greeneconomy/>. (accessed on 2016-01-01)
- UNEP TEEB Office (2010) TEEB Publications. <http://www.teebweb.org/our-publications/all-publications/>. (accessed on 2016-01-01)
- United Nations (2005) Millennium Ecosystem Assessment Synthesis Report. http://www.precaution.org/lib/06/millennium_assessment_main_report.050401.pdf. (accessed on 2016-01-01)
- Wittmer H, Gundimeda H (2011) *The Economics of Ecosystems and Biodiversity in Local and Regional Policy and Management*. Earthscan, London and Washington.
- Zhang FC, Liu WH, Li JS (2015) Current situation and countermeasures of biodiversity mainstreaming in China. *Environment and Sustainable Development*, 40(2), 13–18. (in Chinese with English abstract) [张凤春, 刘文慧, 李俊生 (2015) 中国生物多样性主流化现状与对策. *环境与可持续发展*, 40(2), 13–18.]

(责编编委: 薛达元 责任编辑: 时意专)

附录 Supplementary Material

附录1 生态系统服务分类(修改自Kumar, 2010)

Appendix 1 Classification of ecosystem services (adapted from Kumar, 2010)
<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2016033-1.pdf>

杜乐山, 李俊生, 刘高慧, 张凤春, 徐靖, 胡理乐. 生态系统与生物多样性经济学(TEEB)研究进展. 生物多样性, 2016, 24 (6): 686–693.
<http://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2016033>

附录1 生态系统服务分类(修改自Kumar, 2010)
Appendix 1 Classification of ecosystem services (adapted from Kumar, 2010)

一级分类	二级分类
供给服务	1、食物（鱼、野味、水果等）
	2、水（用于饮用、灌溉、降温等）
	3、原材料（纤维、木材、薪柴（？））、饲料、肥料等）
	4、遗传资源（用于作物改良、制药等）
	5、药用资源（生化产品、模式生物及试验菌等）
	6、观赏资源（艺术作品、观赏植物、宠物等）
调节服务	7、空气质量调节（吸附粉尘、化学物质等）
	8、气候调节（包括碳封存、植被对降水的影响等）
	9、缓和极端事件（防风暴、防洪等）
	10、水流量调节（自然排水、灌溉和抗旱等）
	11、废物处理（特别是水净化）
	12、防侵蚀
	13、保持土壤肥力（包括土壤形成）和养分循环
	14、传粉
	15、生物防治（种子传播、病虫害防治等）
栖息地服务	16、迁徙物种生命周期维护（包括育婴服务）
	17、基因多样性维护（尤其是基因库保护功能）
文化服务	18、美学信息
	19、娱乐和旅游机会
	20、文化、艺术和设计灵感
	21、精神体验
	22、认知发展信息

• 研究简报 •

青海湖地区狗獾分类地位和狗獾属进化历史探讨

罗 晓^{1,2} 李 峰^{1,3} 陈 静^{1,2} 蒋志刚^{1,2*}

1 (中国科学院动物研究所动物生态与保护生物学重点实验室, 北京 100101)

2 (中国科学院大学, 北京 100049)

3 (江苏大学附属第四人民医院, 江苏镇江 212001)

摘要: 本研究选择线粒体细胞色素*b* (cytochrome *b*, Cyt *b*)和控制区(control region, CR)片段作为分子标记, 探讨了青海湖地区狗獾(*Meles* sp.)的系统发育地位和狗獾属分歧时间。研究结果支持目前将狗獾属分为4个种的结论。Cyt *b*和CR片段序列拼接后总长1,652 bp, 23条序列共定义了21个单倍型。研究结果表明欧亚大陆狗獾分为东西两个支系, 每个支系进一步分为两个种: 东部支系包括亚洲狗獾(*M. leucurus*)和日本狗獾(*M. anakuma*); 西部支系包括欧洲狗獾(*M. meles*)和西南亚狗獾(*M. canescens*)。贝叶斯树和单倍型网络关系图都支持青海湖地区狗獾属于亚洲狗獾。分歧时间的估算结果与古生物学证据相符, 东部支系和西部支系在2.24 Ma左右产生分歧, 西南亚狗獾在1.27 Ma左右从欧洲狗獾分出, 而日本狗獾和亚洲狗獾的分化时间为0.99 Ma左右。

关键词: 狗獾; 青海湖地区; 细胞色素*b*; 控制区; 系统发育关系

The taxonomic status of badgers in the Qinghai Lake area and evolutionary history of *Meles*

Xiao Luo^{1,2}, Feng Li^{1,3}, Jing Chen^{1,2}, Zhigang Jiang^{1,2*}

1 Key Laboratory of Animal Ecology and Conservation Biology, Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101

2 University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049

3 The 4th Affiliated Hospital of Jiangsu University, Zhenjiang, Jiangsu 212001

Abstract: To investigate the phylogenetic status of badgers (*Meles* sp.) in the Qinghai Lake area and to estimate the divergence time within Eurasian badgers, the cytochrome *b* gene and the partial control region (CR) of mitochondrial DNA were examined as genetic markers. Our results indicated that *Meles* is divided into four species. Twenty one haplotypes were identified in 23 combined sequences (1,652 bp) of Cyt *b* and CR sequences. Results showed that Eurasian badgers were clearly divided into two major lineages: one of Western lineage, composed of badgers from Europe and Southwest Asia, and the other of Eastern lineage, composed of badgers from North and East Asia (including Japan). Furthermore, the Bayesian tree and the haplotype network indicated that the badgers in the Qinghai Lake area are Asian badgers (*M. leucurus*). The estimated divergence time was consistent with palaeontological evidence. The first split between the Western lineage and Eastern lineage occurred approximately 2.24 Ma. After the separation, the Southwest Asia clade split from Europe approximately 1.27 Ma and the Japan clade split from continental Asia approximately 0.99 Ma.

Key words: badger; *Meles*; Qinghai Lake area; cytochrome *b*; control region; phylogenetic relationship

狗獾属(*Meles*)隶属于食肉目鼬科, 是鼬科动物中分布最广的类群, 现生的狗獾广泛分布于古北界的森林和草原(图1), 北至堪的纳维亚和西伯利亚, 南至伊朗、巴勒斯坦和中国南部, 东达日本岛,

西界延伸到伊比利亚半岛(Wozencraft, 2005)。狗獾起源于上新世亚洲的温带森林, 在晚上新世至早更新世向西扩散到欧洲(Neal & Cheeseman, 1996), 在中更新世地层中发现的狗獾化石的形态与现生狗

收稿日期: 2016-01-03; 接受日期: 2016-05-13

基金项目: 科技基础性专项(2013FY110300)和国家自然科学基金(31372175, 31070348)

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: jiangzg@ioz.ac.cn

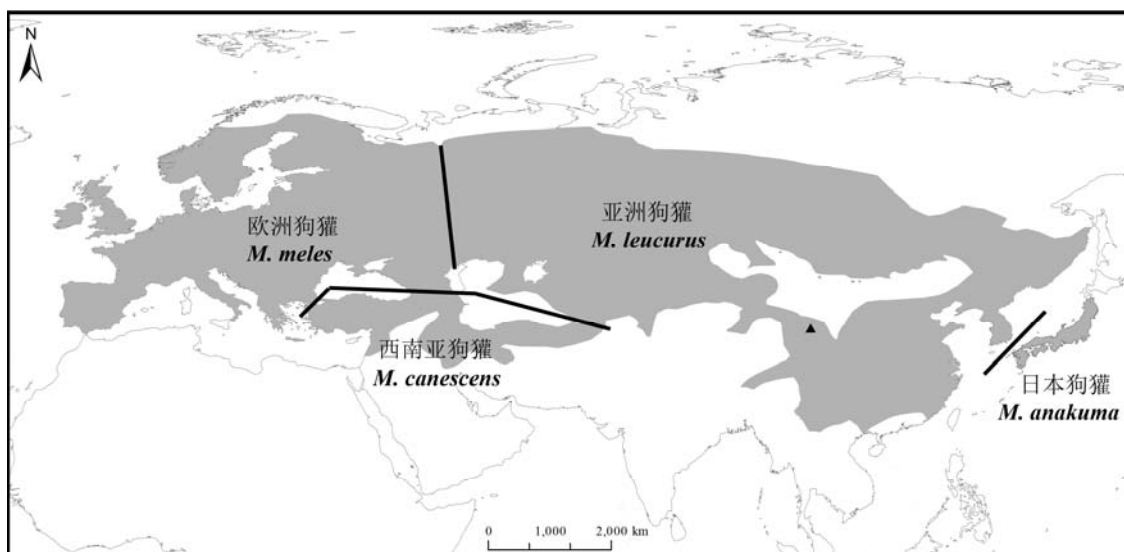


图1 欧亚大陆狗獾分布示意图。灰色区域表示狗獾分布范围, 黑色粗线表示各种群的分界线, 黑色三角符号为采样点。

Fig. 1 Geographic distribution of Eurasian badger. The grey area shows the range of Eurasian badger, the black lines represent geographic boundaries of each phylogenetic group and the black triangle indicates our sampling locality.

獾十分接近(Kurten, 1968; Petter, 1971)。

由于不同地区狗獾形态差异大, 狗獾的分类一直是科学家们争论的话题, 早期研究认为现生狗獾属仅有1个物种*M. meles* (Corbet, 1978; Wozencraft, 1993; Nowak & Paradiso, 1999)。Baryshnikov和Potapova (1990)基于牙齿形态的差异, 将狗獾分为两个种, 其中欧洲及西南亚地区的狗獾为*M. meles*, 而将俄罗斯、中亚和日本的狗獾定为*M. anakuma*。Lynch (1994)依据头骨的大小和形态差异, 认为只有日本分布的狗獾为*M. anakuma*, 而其余种群都归为*M. meles*。尔后, Abramov等(Abramov, 2001, 2002; Abramov & Puzachenko, 2005, 2006)根据阴茎骨和头骨形态的不同将狗獾分为欧洲狗獾(*M. meles*)、亚洲狗獾(*M. leucurus*)和日本狗獾(*M. anakuma*), 并认为三者之间的差异达到了种的差异水平。近年来, Abramov和Puzachenko (2013)将欧亚大陆狗獾分为东部和西部两个支系, 而每个支系又各分为两个不同的进化支。Marmi等(2006)基于线粒体DNA控制区序列的分析也将欧亚大陆的狗獾分成了4个支系: 即欧洲狗獾、西南亚狗獾、东亚和北亚狗獾以及日本狗獾。基于核基因(Del Cerro et al, 2010)和SRY基因(Tashima et al, 2011a, b)的分析亦证实了上述结论。Del Cerro等(2010)以及Abramov和Puzachenko (2013)提出将西南亚地区分布的狗獾列为独立的种: 高加索狗獾(*M. canescens* Blanford, 1875)。但上述系统发

育研究均不包括中国的狗獾样本。

历史上, 狗獾在中国境内广泛分布, 除台湾和海南省外, 中国其余省份均有分布记录(高耀亭, 1987)。但近几十年来由于栖息地破坏和乱捕滥猎, 狗獾数量锐减, 在部分地区已濒临灭绝(谢志刚, 2011; 徐循等, 2012)。尽管狗獾广泛分布于中国, 但国内对狗獾的研究不多, 且大多集中在食性(叶晓堤等, 2000; Li et al, 2013)和行为(杨会涛等, 2010; 李峰和蒋志刚, 2014)。针对狗獾属的系统进化研究中, 关于中国狗獾的报道只有: Zhou等(2015)测定了1例黑龙江地区狗獾的线粒体基因组并加入鼬科系统发育分析, Koh等(2014)将GenBank数据库中中国狗獾的3条Cyt *b*序列加入亚洲狗獾系统发育分析中。

青海湖地区是已知的狗獾分布区的海拔上限, 为确定青海湖地区狗獾的分类地位, 本研究采集了狗獾样本, 选择线粒体细胞色素*b* (Cyt *b*)和控制区(control region, CR)序列作为分子标记, 并从GenBank数据库中下载其他地区狗獾的序列信息, 对青海湖地区狗獾的系统发育地位进行探讨, 并结合分歧时间估算来讨论狗獾属的进化历史。

1 材料与方法

1.1.1 样本采集

本实验从青海湖湖东地区采集了6只狗獾的组织样本, 所有样本均用无水乙醇浸泡保存。

1.1.2 总DNA提取、目的片段扩增

取采集的组织样本，按照TIANamp Genomic DNA Kit (天根生化科技有限公司)说明书提取总DNA。

本研究对细胞色素*b* (Cyt *b*)及控制区(CR)序列片段进行扩增。扩增Cyt *b*采用Kurose等(2000)设计的引物Cb-M1 (5'-CTCACATGGAATCTAACCATG-AC-3')和Cb-MR1 (5'-TCTTCCTTGAGTCTTAGGG-AG-3'); 扩增CR采用Marmi等(2006)设计的引物MelCR1 (5'-AGCACCCAAAGCTGATATTCT-3') 和MelCR6 (5'-CCATTGACTGAATTGCACCT-3')。

PCR反应总体积为50 μL，其中DNA模板5–10 μL，dNTP 1 μL (20 mmol/L)，10 × PCR loading buffer 5 μL，正反向引物各2.5 μL (20 mmol/L)，Taq DNA聚合酶1–2 U，灭菌ddH₂O 28–33 μL。PCR反应条件为: 95℃预变性5 min; 95℃变性45 s, 52℃退火30 s, 72℃延伸45 s, 共35个循环; 72℃延伸7 min, 4℃终

止反应。

1.1.3 测序和拼接

PCR产物送北京诺赛基因组研究中心进行测序，测序引物与扩增引物相同。序列拼接使用DNASTAR中的SeqMan软件(DNASTAR, Inc.)进行，测序结果在NCBI数据库中进行比对，确定采集样本为狗獾后，使用ClustalX 1.8 (Thompson et al, 2002)进行序列比对。从GenBank数据库中下载17个样本的Cyt *b*和CR序列(表1)，由于线粒体基因为连锁遗传，为增加系统发育树的准确度，将Cyt *b*和CR序列在SequenceMatrix (Vaidya et al, 2011)中进行拼接。

1.2 数据分析

1.2.1 遗传多样性

使用DnaSP v5.0 (Librado & Rozas, 2009)进行遗传多样性检测，计算单倍型数目和核苷酸多样性。基于Kimura's two-parameter (K2P)模型使用

表1 本研究中的线粒体DNA序列信息
Table 1 The mitochondrial DNA sequences information in this study

单倍型 Haplotype	样本代码 Sample code	样本编号 Sample no.	采样点 Sampling locality	序列号 Accession no.	
				Cyt <i>b</i>	Control region
H1	QH1	B1	中国青海 Qinghai, China	KU361236	KU361238
H2	QH2	B2	中国青海 Qinghai, China	KU361237	KU361239
H2	QH3	B3	中国青海 Qinghai, China	KU361237	KU361239
H3	QH4	B4	中国青海 Qinghai, China	–	KU361239
H4	QH5	B5	中国青海 Qinghai, China	–	KU361240
H4	QH6	B6	中国青海 Qinghai, China	–	KU361240
H5	China	–	中国黑龙江 Heilongjiang, China	KU052604	KU052604
H6	Sweden	–	瑞典 Sweden	AM711900	AM711900
H7	Mongolia	45Mo	蒙古 Mongolia	HQ711950	AJ563694
H8	Greece	80Cr	希腊克里特岛 Crete Island, Greece	HQ711947	GU247573
H9	Israel1	49Is	以色列 Israel	HQ711946	AJ563686
H10	Israel2	48Is	以色列 Israel	HQ711945	AJ563685
H11	Spain	35Sp	西班牙 Spain	HQ711943	AJ563676
H12	Russia1	ZIS33	俄罗斯外贝加尔地区 Transbaikalia, Russia	AB049807	AB538995
H13	Russia2	ZIS36	俄罗斯列宁格勒州 Leningrad Province, Russia	AB049808	AB538997
H14	Russia3	ZIS35	俄罗斯列宁格勒州 Leningrad Province, Russia	AB049809	AB538998
H15	Japan1	K1	日本九州大分县 Oita, Kyushu, Japan	AB049806	AB538971
H16	Japan2	K6	日本九州大分县 Oita, Kyushu, Japan	AB049800	AB538971
H17	Japan3	K7	日本九州大分县 Oita, Kyushu, Japan	AB049802	AB538971
H18	Japan4	K8	日本九州福岡县 Fukuoka, Kyushu, Japan	AB049799	AB538971
H19	Japan5	YMG1	日本本州山口县 Yamaguchi, Honshu, Japan	AB049795	AB538983
H20	Japan6	MR1	日本九州岩手县 Iwate, Kyushu, Japan	AB049791	AB538977
H21	Japan7	KPM-NF1002945	日本本州神奈川县 Kanagawa, Honshu, Japan	AB291075	AB291075
	<i>Arctonyx collaris</i>	YP6001		HM106329	HM106329

MEGA 6.0软件(Tamura et al, 2013)计算种内和种间遗传差异。

1.2.2 系统发育分析

以猪獾 (*Arctonyx collaris*) 作为外群, 在 MrBayes v3.2 (Ronquist & Huelsenbeck, 2003) 中构建系统发育树。最佳碱基替换模型在 Modeltest v3.7 软件 (Posada & Crandall, 1998) 中进行计算, 选择赤池信息量准则 (Akaike Information Criterion) 下的最佳模型为 HKY+I+G 模型, 程序运行 1,000 万代, 每隔 1,000 代取样 1 次, 舍弃 (burn in) 前 25% 的结果。采用 Network 4.6 (Bandelt et al, 1999) 中的 Median-joining 法构建单倍型网络图。

1.2.3 分歧时间估算

采用BEAST v1.8软件(Drummond & Rambaut, 2007; Drummond et al, 2012)估算狗獾属分歧时间, 模型设置与贝叶斯分析一致, 分子钟选择strict clock, 碱基替换速率参照伶鼬(*Mustela nivalis*)和白鼬(*M. erminea*)的CR碱基替换速率1.92%/ (Ma · site)

(Marmi et al, 2006), 采用Song等(2009)中的方法, 计算出联合片段的替换速率为 $2.02\%/(\text{Ma} \cdot \text{site})$, 程序运行1,000万代, 每1,000代取样1次。在TRACER 1.6中检验有效性, ESS大于200则结果可信。结果采用TreeAnnotator程序进行总结, 并舍弃前10%的运行结果。

2 结果

通过PCR扩增获得青海湖地区狗獾的3个Cyt *b* 全序列和6个CR序列片段, 并从GenBank数据库中下载17个样本的Cyt *b*和CR片段, 共计23个样本。拼接后线粒体基因全长1,652 bp, 其中Cyt *b*序列为1,140 bp, CR序列为512 bp, 包括1,373个保守位点(conserved sites)、275个可变位点(variable sites)、175个简约信息位点(parsim-informative sites), 核苷酸多样性为 0.026 ± 0.003 , 共定义21个单倍型。

基于线粒体基因构建的贝叶斯系统发育树(图2)分东部和西部两个大的支系,其中东部支系又包

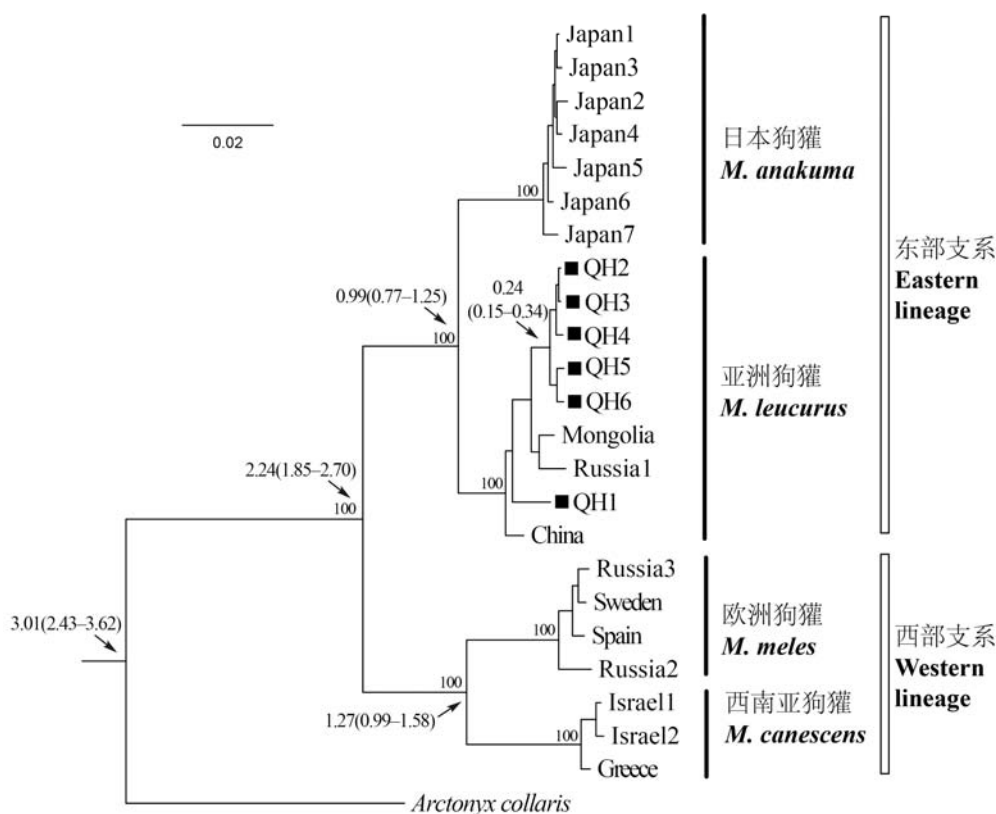


图2 根据线粒体DNA构建的贝叶斯系统发育树。样本代码见表1,其中QH1-6为青海湖地区狗獾,枝上数字为主要分支的贝叶斯后验概率和分歧时间(95%置信区间)。

Fig. 2 Phylogenetic tree of mitochondrial DNA obtained from Bayesian analysis. The sample codes correspond with those in Table 1, in which QH1–6 represent badgers of Qinghai Lake area. The numbers on the branch indicate Bayesian posterior probability and estimated divergence time (with 95% HPD).

表2 欧亚狗獾不同类群间遗传距离
Table 2 Genetic distances among different Eurasian badger groups

	西南亚狗獾 <i>M. canescens</i>	欧洲狗獾 <i>M. meles</i>	日本狗獾 <i>M. anakuma</i>	亚洲狗獾 <i>M. leucurus</i>
欧洲狗獾 <i>M. meles</i>	0.034 ± 0.007			
日本狗獾 <i>M. anakuma</i>	0.042 ± 0.009	0.043 ± 0.008		
亚洲狗獾 <i>M. leucurus</i>	0.040 ± 0.008	0.041 ± 0.008	0.021 ± 0.005	
青海湖地区狗獾 Badger in the Qinghai Lake area	0.038 ± 0.008	0.041 ± 0.008	0.020 ± 0.006	0.017 ± 0.004

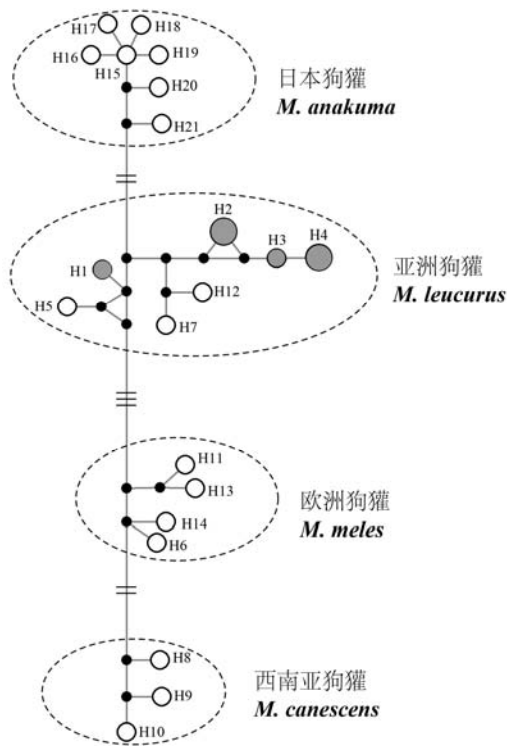


图3 欧亚狗獾线粒体基因21个单倍型的网络关系图。单倍型H1-4为青海湖地区狗獾(灰色)，各单倍型信息见表1，黑色圆点表示缺失单倍型，圆点大小与单倍型频率成正比。对应的4个分支用虚线圈出。
Fig. 3 The network based on 21 haplotypes of Eurasian badgers mitochondrial DNA. H1-4 represent Qinghai badgers (in grey). All haplotypes are displayed in Table 1. The black circles represent missing haplotypes. The sizes of the white circles in the network represent the frequencies of each haplotype. Four badger's groups are circled by dotted line.

括亚洲狗獾和日本狗獾两个分支，而西部支系则包括欧洲狗獾和西南亚狗獾两个分支，每个分支的后验概率均达到100%。单倍型网络图(图3)的结构和系统发育树基本一致，即欧亚大陆狗獾分为4个相对独立的进化支系，分别对应欧洲狗獾、亚洲狗獾、西南亚狗獾和日本狗獾。系统发育树和单倍型网络关系图中，青海湖地区狗獾样本与亚洲狗獾聚到

一起。
计算类群间遗传距离时，我们将青海湖地区的狗獾作为一个单独的类群处理(表2)，结果显示青海湖地区狗獾与亚洲狗獾的遗传距离最近，为0.017，与日本狗獾的遗传距离次之，而与欧洲狗獾和西南亚狗獾的遗传距离均较远，说明青海湖地区狗獾应该归属于亚洲狗獾。
分歧时间的估算结果在图2的进化树节点处显示，狗獾和猪獾在3.01 Ma (95%置信区间: 2.43–3.62 Ma)发生分歧，而东部支系和西部支系的分歧时间是2.24 Ma (95%置信区间: 1.85–2.70 Ma)。欧洲狗獾与西南亚狗獾的分化时间在1.27 Ma (95%置信区间: 0.99–1.58 Ma)，亚洲狗獾和日本狗獾的分化时间在0.99 Ma (95%置信区间: 0.77–1.25 Ma)。青海湖地区狗獾QH2-6的分化时间显示为0.24 Ma (95%置信区间: 0.15–0.34 Ma)。

3 讨论

在系统发育树和单倍型网络关系图中，青海湖地区的狗獾样本都与亚洲狗獾聚在一起，并且两者间的遗传距离最近，说明青海湖地区的狗獾属于亚洲狗獾，通过分子遗传学方法确定了青海湖地区狗獾的分类地位。此外，在数据分析中，我们发现青海湖地区的QH1与其他几个样本具有较大的遗传差异，在系统进化树中并不聚在一起，从单倍型网络关系图中可以更清晰地看出QH1与其他单倍型相距较远，提示青海湖地区狗獾可能起源于多个最近祖先，或者是由多次扩散而来，也可能是与其他地区种群有基因交流。
古生物学研究表明狗獾可能起源于上新世时期中国的*Melodon* (Viret, 1950)，在晚上新世至早更新世向西扩散至欧洲(Neal & Cheeseman, 1996)。本文对狗獾属分歧时间的估算结果与狗獾的起源和进化历史基本一致。基于线粒体DNA序列的分析表

明, 狗獾和猪獾在3.01 Ma (2.43–3.62 Ma)发生分歧, 这与Koepfli等(2008)和Marmi等(2004)的估算结果基本一致。狗獾的化石种在上新世末期就广泛分布于古北界(Madurell-Malapeira et al, 2011), 化石证据表明欧洲狗獾和亚洲狗獾的共同祖先在1.8 Ma前已发生分歧, 这与本文估算的东西部支系的分歧时间(2.24 Ma)接近。西南亚狗獾和日本狗獾均受地理隔离影响而分别与欧洲狗獾、亚洲狗獾发生分歧(Marmi et al, 2006), 分化时间分别为1.27 Ma (0.99–1.58 Ma)和0.99 Ma (0.77–1.25 Ma), 西南亚狗獾受到黑海、里海及高加索山脉的阻隔, 而日本狗獾和亚洲狗獾被日本海峡分隔开来。谱系地理研究认为欧洲狗獾具有较明显的遗传结构, 推测与末次冰期狗獾由伊比利亚和欧洲东南部避难所向北扩散有关(Frantz et al, 2014)。但日本狗獾可能受到末次冰期后种群扩张的影响, 各种群间并没有明显的分化(Marmi et al, 2006; Tashima et al, 2011a), 本研究在青海湖地区采集的6个样本没有形成单独的分支, 由于本研究样本有限, 无法对青海湖地区狗獾的系统分化做出更多解释, 未来需基于更多的中国狗獾样本对其种群遗传结构进行深入分析。

致谢: 感谢青海湖湖东种羊场牧民花青加、桑杰加在野外工作时给予的大力帮助, 感谢本研究组李春旺博士、李忠秋博士、胡军华博士、李春林博士、以及汤宋华和崔绍朋提供的帮助。

参考文献

- Abramov AV (2001) Notes on the taxonomy of the Siberian badgers (Mustelidae: *Meles*). Proceedings of the Zoological Institute, Russian Academy of Sciences, 288, 221–233.
- Abramov AV (2002) Variation of the baculum structure of the Palearctic badger (Carnivora, Mustelidae, *Meles*). Russian Journal of Theriology, 1, 57–60.
- Abramov AV, Puzachenko AY (2005) Sexual dimorphism of craniological characters in Eurasian badgers, *Meles* spp. (Carnivora, Mustelidae). Zoologischer Anzeiger, 244, 11–29.
- Abramov AV, Puzachenko AY (2006) Geographical variability of skull and taxonomy of Eurasian badgers (Mustelidae, *Meles*). Zoologicheskii Zhurnal, 85, 641–655. (in Russian with English abstract)
- Abramov AV, Puzachenko AY (2013) The taxonomic status of badgers (Mammalia, Mustelidae) from Southwest Asia based on cranial morphometrics, with the redescription of *Meles canescens*. Zootaxa, 3681(1), 044–058.
- Bandelt HJ, Forster P, Röhl A (1999) Median-joining networks for inferring intraspecific phylogenies. Molecular Biology and Evolution, 16, 37–48.
- Baryshnikov GF, Potapova OR (1990) Variability of the dental system in badgers (*Meles*, Carnivora) of the USSR fauna. Zoologicheskii Zhurnal, 69, 84–97. (in Russian with English abstract)
- Corbet GB (1978) The Mammals of the Palearctic Region: A Taxonomic Review. Cornell University Press, London and Ithaca.
- Del Cerro I, Marmi J, Ferrando A, Chashchin P, Taberlet P, Bosch M (2010) Nuclear and mitochondrial phylogenies provide evidence for four species of Eurasian badgers (Carnivora). Zoologica Scripta, 39, 415–425.
- Drummond AJ, Rambaut A (2007) BEAST: Bayesian evolutionary analysis by sampling trees. BMC Evolutionary Biology, 7, 214.
- Drummond AJ, Suchard MA, Xie D, Rambaut A (2012) Bayesian phylogenetics with BEAUti and the BEAST 1.7. Molecular Biology and Evolution, 29, 1969–1973.
- Frantz AC, McDevitt AD, Pope LC, Kochan J, Davison J, Clements CF, Elmeros M, Molina-Vacas G, Ruiz-Gonzalez A, Balestrieri A, Berge KVD, Breyne P, Do Linh San E, Gren E, Suchentrunk F, Schley L, Kowalczyk R, Kostka BI, Cirovic D, Sprem N, Colyn M, Ghirardi M, Racheva V, Braun C, Oliveira R, Lanszki J, Stubbe A, Stubbe M, Stier N, Burke T (2014) Revisiting the phylogeography and demography of European badgers (*Meles meles*) based on broad sampling, multiple markers and simulations. Heredity, 113, 443–453.
- Gao YT (1987) Fauna Sinica, Mammalia: Vol. 8, Carnivora, pp. 214–223. Science Press, Beijing. (in Chinese) [高耀亭 (1987) 中国动物志·兽纲: 第八卷, 食肉目, 214–223页. 科学出版社, 北京.]
- Koepfli KP, Deere KA, Slater GJ, Begg C, Begg K, Grassman L, Lucherini M, Veron G, Wayne RK (2008) Multigene phylogeny of the Mustelidae: resolving relationships, tempo and biogeographic history of a mammalian adaptive radiation. BMC Biology, 6, 1–22.
- Koh HS, Kryukov A, Oh JG, Bayarkhagva D, Yang BG, Ahn NH, Bazarsad D (2014) Two sympatric phylogroups of the Asian badger *Meles leucurus* (Carnivora: Mammalia) identified by mitochondrial DNA cytochrome *b* gene sequences. Russian Journal of Theriology, 13, 1–8.
- Kurose N, Abramov AV, Masuda R (2000) Intrageneric diversity of the cytochrome *b* gene and phylogeny of Eurasian species of the genus *Mustela* (Mustelidae, Carnivora). Zoological Science, 17, 673–679.
- Kurten B (1968) The Pleistocene Mammals of Europe. Weidenfeld & Nicolsan, London.
- Li F, Jiang ZG (2014) Is nocturnal rhythm of Asian badger (*Meles leucurus*) caused by human activity? A case study in the eastern area of Qinghai Lake. Biodiversity Science, 22, 758–763. (in Chinese with English abstract) [李峰, 蒋志刚 (2014) 狗獾夜间活动节律是受人类活动影响而形成的吗? 基于青海湖地区的研究实例. 生物多样性, 22,

- 758–763.]
- Li F, Luo ZH, Li CL, Li CW, Jiang ZG (2013) Biogeographical patterns of the diet of Palearctic badger: Is badger an earthworm specialist predator? *Chinese Science Bulletin*, 58, 2255–2261.
- Librado P, Rozas J (2009) DnaSP v5: a software for comprehensive analysis of DNA polymorphism data. *Bioinformatics*, 25, 1451–1452.
- Lynch JM (1994) Morphometric variation in the badger (*Meles meles*): clinal variation in cranial size and shape across Eurasia. *Small Carnivore Conservation*, 10, 6–7.
- Madurell-Malapeira J, Alba DM, Marmi J, Aurell J, Moyà-Solà S (2011) The taxonomic status of European Plio-Pleistocene badgers. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 31, 885–894.
- Marmi J, López-Giráldez F, MacDonald DW, Calafell E, Zholnerovskaya E, Domingo-Roura X (2006) Mitochondrial DNA reveals a strong phylogeographic structure in the badger across Eurasia. *Molecular Ecology*, 15, 1007–1020.
- Marmi J, López-Giráldez JF, Domingo-Roura X (2004) Phylogeny, evolutionary history and taxonomy of the Mustelidae based on sequences of the cytochrome *b* gene and a complex repetitive flanking region. *Zoologica Scripta*, 33, 481–499.
- Neal E, Cheeseman C (1996) Badgers. T & AD Poyser Ltd., London.
- Nowak RM, Paradiso JL (1999) Walker's Mammals of the World. Cambridge University Press, London.
- Petter G (1971) Origine, phylogénie et systématique des blaireaux. *Mammalia*, 35, 567–597. (in French)
- Posada D, Crandall KA (1998) Modeltest: testing the model of DNA substitution. *Bioinformatics*, 14, 817–818.
- Ronquist F, Huelsenbeck JP (2003) MrBayes 3: Bayesian phylogenetic inference under mixed models. *Bioinformatics*, 19, 1572–1574.
- Song G, Qu Y, Yin Z, Li S, Liu N, Lei F (2009) Phylogeography of the *Alcippe morrisonia* (Aves: Timaliidae): long population history beyond late Pleistocene glaciations. *BMC Evolutionary Biology*, 9, 143.
- Tamura K, Stecher G, Peterson D, Filipski A, Kumar S (2013) MEGA6: molecular evolutionary genetics analysis version 6.0. *Molecular Biology and Evolution*, 30, 2725–2729.
- Tashima S, Kaneko Y, Anezaki T, Baba M, Yachimori S, Abramov AV, Saveljev AP, Masuda R (2011a) Phylogeographic sympatry and isolation of the Eurasian badgers (*Meles*, Mustelidae, Carnivora): implications for an alternative analysis using maternally as well as paternally inherited genes. *Zoological Science*, 28, 293–303.
- Tashima S, Kaneko Y, Anezaki T, Baba M, Yachimori S, Abramov AV, Saveljev AP, Masuda R (2011b) Identification and molecular variations of CAN-SINEs from the ZFY gene final intron of the Eurasian badgers (genus *Meles*). *Mammal Study*, 36, 41–48.
- Thompson JD, Gibson T, Higgins DG (2002) Multiple sequence alignment using ClustalW and ClustalX. *Current Protocols in Bioinformatics*, Chapter 2 (Unit 2.3), doi: 10.1002/0471250953.bi0203s00.
- Vaidya G, Lohman DJ, Meier R (2011) SequenceMatrix: concatenation software for the fast assembly of multi-gene datasets with character set and codon information. *Cladistics*, 27, 171–180.
- Viret J (1950) *Meles thoralis* n. sp. du loess villafranchien de Saint-Vallier (Drôme). *Eclogae Geologicae Helvetiae*, 43, 274–287. (in French with English abstract)
- Wozencraft WC (1993) Order Carnivora. In: *Mammal Species of the World: A Taxonomic and Geographic Reference*, 2nd edn. (eds Wilson DE, Reeder DM), pp. 279–348. Smithsonian Institution Press, Washington, DC.
- Wozencraft WC (2005) Order Carnivora. In: *Mammal Species of the World: A Taxonomic and Geographic Reference*, 3rd edn. (eds Wilson DE, Reeder DM), pp. 532–628. Johns Hopkins University Press, Baltimore.
- Xie ZG (2011) Studies on the Population Ecology of Badger (*Meles meles*) in Shanghai. PhD dissertation, East China Normal University, Shanghai. (in Chinese with English abstract) [谢志刚 (2011) 上海地区狗獾生态学研究. 博士学位论文, 华东师范大学, 上海.]
- Xu X, Xie ZG, Cui YY, Chu KL, Jiang WZ, Pei EL, Xu HF (2012) Activity patterns of reintroduced badgers in seminatural area. *Chinese Journal of Zoology*, 47(3), 49–52. (in Chinese with English abstract) [徐循, 谢志刚, 崔勇勇, 褚可龙, 蒋文忠, 裴恩乐, 徐宏发 (2012) 重引入狗獾秋冬季行为的初步研究. *动物学杂志*, 47(3), 49–52.]
- Yang HT, Liu ZS, Xu K, Song CL, Wu MF, Sun JH (2010) Autumn habitat selection of Eurasian badgers (*Meles meles amurensis*): a case of Fangzheng Forestry Bureau, Heilongjiang Province, China. *Acta Ecologica Sinica*, 30, 1875–1881. (in Chinese with English abstract) [杨会涛, 刘振生, 徐坤, 宋丛亮, 吴木芬, 孙景海 (2010) 狗獾秋季对生境的选择——以黑龙江省方正林业局为例. *生态学报*, 30, 1875–1881.]
- Ye XD, Ma Y, Wang RH, Dong AY (2000) Review of the diet of Eurasian badgers. *Chinese Journal of Zoology*, 35(2), 43–50. (in Chinese) [叶晓堤, 马勇, 王润海, 董安渝 (2000) 欧亚大陆狗獾食性的研究概述. *动物学杂志*, 35(2), 43–50.]
- Zhou WW, Yu L, Tan BY, Liu YT, Zhang L, Hua Y (2015) Phylogenetic relationship of Asian badger *Meles leucurus amurensis* revealed by complete mitochondrial genome. *Mitochondrial DNA*, published online, doi: 10.3109/19401736.2015.1127365.

(责任编辑: 蒋学龙 责任编辑: 闫文杰)

• 方法 •

生物多样性野外调查地理信息管理、 路线精细设计和精确导航方法

陈 彬*

(上海辰山植物园, 上海 201602)

摘要: 野外调查是生物多样性研究和保护的基础工作。在野外调查中, 自然地理环境十分复杂, 对相关地理信息的掌握程度、调查路线的设计质量和导航的准确性, 直接影响调查工作的成效, 甚至调查人员的人身安全。使用谷歌地球软件及相关数据转换工具, 能获取海量遥感影像和地形数据, 能将各种地理信息转换、编辑、叠加到三维地球模型上形成地理信息库, 进而精细设计野外考察路线、调查点和调查样方, 并以kml或kmz文件格式保存和分发设计结果。使用Android智能终端设备安装OruxMaps软件, 可以将多种网络地图下载制作成离线地图, 在卫星图上精确显示当前位置、记录走过的轨迹、导入kml或kmz文件进行导航。综合使用这些工具, 可以实现良好的地理信息管理、精细的生物多样性野外调查路线设计和高精度现场导航实施, 有效提高野外调查工作的成效和安全性。

关键词: 野外调查; 地理信息管理; 路线设计; 导航; 谷歌地球; OruxMaps

Geographic data management, refined route design and precise navigation in biodiversity field surveys

Bin Chen*

Shanghai Chenshan Botanical Garden, Shanghai 201602

Abstract: Field surveys are basic methods for biodiversity research and conservation. During field surveys, geographic conditions are usually complex, knowledge about local geographical information, design of routes for surveying, and the precision of field navigation directly influence the efficiency of fieldwork, and even personal security. Using Google Earth, we can convert and edit various geographic data and overlay these onto a 3 dimensional model of the Earth, to create a comprehensive geo-database. Then, we can choose the location of plots and design the routes of field surveys. By using OruxMaps, which can be installed on an Android mobile device, we can download and compile online maps into offline maps, find current locations, auto-record track logs, display designed routes onto the maps and precisely navigate to target locations. By using these tools interactively, we can easily manage the geographic data, design the routes in field survey and precisely navigate in the field. Thus, we not only enhance the efficiency of fieldwork but also improve personal safety during field surveys.

Key words: field survey; geographic data management; route design; navigation; Google Earth; OruxMaps

生物多样性研究和保护离不开野外调查工作。面对大量的生物种类及海量的种群、个体和复杂的空间分布, 开展野外调查工作需耗费大量人力和时间。由于每个物种都只在一定的生境出现, 在复杂的地形、植被、交通等环境条件下, 调查路线对调

查结果起决定性的影响, 对野外地理信息的掌握情况和调查路线的设计质量直接影响调查成效。传统上, 调查人往往对调查区域地理信息掌握不足, 主要依靠个人经验和咨询他人确定调查路线, 难以准确表达、记录、存档和共享路线信息; 调查路线随

收稿日期: 2015-10-21; 接受日期: 2016-03-25

基金项目: 辰山专项——“在线活植物志”的方法研究、平台建设及其在华东地区的应用实践(G162418)

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: chenbin@csnbgsh.cn

意性较大,往往难以到达最理想的调查位置。在实施野外调查时,尽管全球定位技术约20年前已开始引入到我国的生物野外工作(蒋志刚, 1996)且现已较为普及,但常用的GPS手持机功能相对简单,缺乏比较细致的底图信息,野外使用较为不便,大部分使用者仅限于查看坐标,简单记录点、线信息,很少能够充分用于调查路线精确导航。路线模糊、导航不准,不利于时间和精力的有效分配,降低工作成效,甚至发生迷路、失踪等意外情况(<http://news.sohu.com/79/94/news147409479.shtml>),威胁野外工作人身安全。

近年来,随着谷歌地球(Google Earth)等各种在线地图的普及,以及各种地理信息的数字化,地理信息的获取变得简便易行。随着安装有Android操作系统的智能手机和平板电脑的普及,基于标准化的GPS定位和通讯模块、功能丰富的GPS导航地图软件不断推陈出新,广泛应用于交通、购物等领域。但是在野外工作领域,对这些新工具和新数据的利用还比较有限。本文介绍谷歌地球和OruxMaps两个软件的使用方法,附上作者搜集的常用地理数据和数据格式转换工具,希望有助于生物多样性调查人员提前搜集管理详细的野外地理信息,优化设计精细的野外调查路线,有效地存档、备份和分享路线信息,进而实现调查时的精确导航,提高野外工作的效率和安全性。

1 野外调查地理信息管理

1.1 谷歌地球软件及kml数据格式

谷歌地球(Google Company, 2016a)是Google公司于2005年推出的免费数字地球软件,提供海量遥感影像、数字高程模型(digital elevation model, DEM)等数据,以及地理数据可视化和编辑管理功能。其影像数据来源有Geoeye-1、Quick Bird、LANDSAT-7等卫星以及航拍照片,目前仍在不断更新。经检查,我国境内大部分地区的谷歌卫星图分辨率达到1 m左右,能够很好地分辨植被、交通路线(包括仅能徒步通行的羊肠小道)、居民点等各种地物特征,部分区域还有多个时间点的历史图像,可判断植被和地貌变化。谷歌地球提供的DEM数据空间分辨率约为30 m,能形象地体现地形特征。基于这些数据,谷歌地球提供地理数据三维展示、编辑和管理功能,通过鼠标控制可完成大部分操作,十分简便,效果

直观。因此,该软件特别适合生物野外调查工作使用。软件界面和功能简介见图1。

谷歌地球采用简明易读的开放性kml (keyhole markup language)数据格式标准,其非压缩格式文件扩展名为“kml”,压缩格式文件扩展名为“kmz”(Google Company, 2016b)。用户可以将ArcGIS、AutoCAD等其他常用地理信息管理软件的数据通过格式转换,生成kml或kmz格式数据文件。本文作者开发了“Excel表格到谷歌地球kml地标文件转换软件”(见附录1),可以转换Excel格式的点、线、面地理数据为kml地标文件,并可根据位置、边长等简单参数生成所需的多边形地理数据kml地标文件。

电脑上安装谷歌地球软件后,双击kml或kmz格式的文件即可自动调用谷歌地球打开,显示于软件界面“位置”—“临时位置”下。处于此位置的数据在谷歌地球程序关闭时会清空,如需下次运行程序时自动加载数据,可以将“临时位置”下的数据拖动到“我的地点”下。在数据目录或者数据项上单击鼠标右键可进入数据操作快捷菜单,实现添加子目录、编辑修改、另存地标文件等功能。利用这些功能,将各种地理信息打开、导入、添加和编辑到地理数据目录里,可以形成直观的野外工作地理信息库,进而开展路线规划和管理工作的。

1.2 点状地理信息管理

在生物野外调查中,行政地名、车站、食宿场所、采集点、物种分布位置和山峰湖泊等自然标志物都属于点状地理信息。附录1中提供了全国山峰、行政地名等地标文件,在电脑中双击鼠标左键即可调用谷歌地球软件打开浏览,效果如图2。

在地标数据的帮助下,移动调整、缩放地图找到目标调查区域之后,点击工具栏上的“图钉”按钮,进入点地标编辑状态,鼠标点住视图中央出现的地标拖动到合适的位置,然后在编辑窗口输入地标名字、备注等信息,最后点“确定”按钮完成地标添加。根据需要,在地图上可逐个添加考察工作相关地名,建立地名数据集。

如有大量带有经纬度的地点数据,例如一组历史考查采样点的坐标,可以使用两种方式导入谷歌地球。方式1: 使用ArgGIS、DivaGIS等GIS软件的“加载XY点数据”功能导入,然后导出为kml/kmz文件,使用谷歌地球打开;方式2: 打开附录1文件包

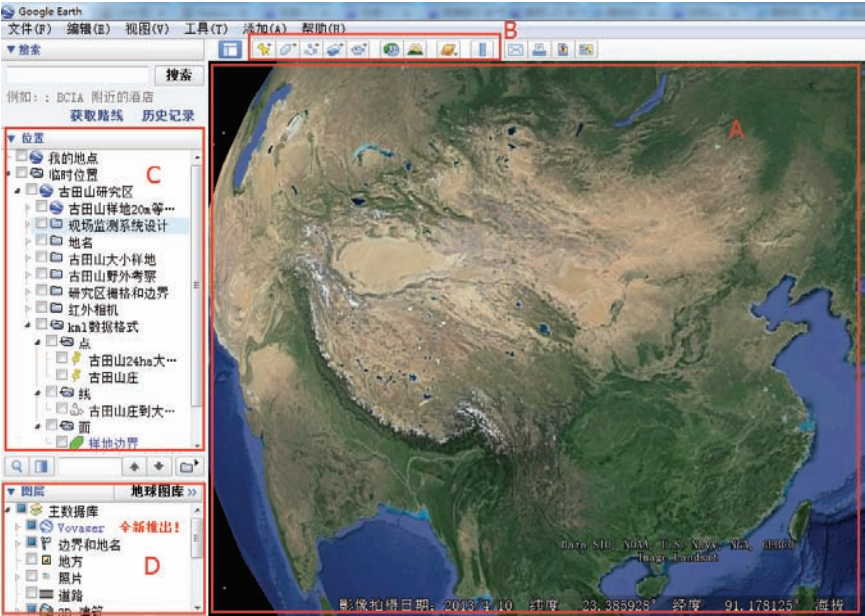


图1 谷歌地球软件界面。(A)地图浏览区:通过鼠标移动和缩放地图,操作地标数据;(B)地标数据编辑和测量工具:点击可调用相关工具进行操作;(C)地标数据管理区:在“我的地点”上点击鼠标右键进入操作菜单,可以建立多级目录结构,保存和管理用户地理数据;(D)谷歌在线数据管理区:可勾选浏览显示谷歌服务器提供的各种数据。

Fig. 1 The interface of Google Earth. (A) Map browser zone: to move or zoom in/out the map and control data items by mouse operations; (B) Place mark data editor and ruler: to select and use by mouse clicks on icons; (C) Geo-data management area: right click on “My places” to enter quick menu to create folders, save and manage user geo-data; (D) Google Earth data layer management area: to choose and display data transferred from Google’s servers.

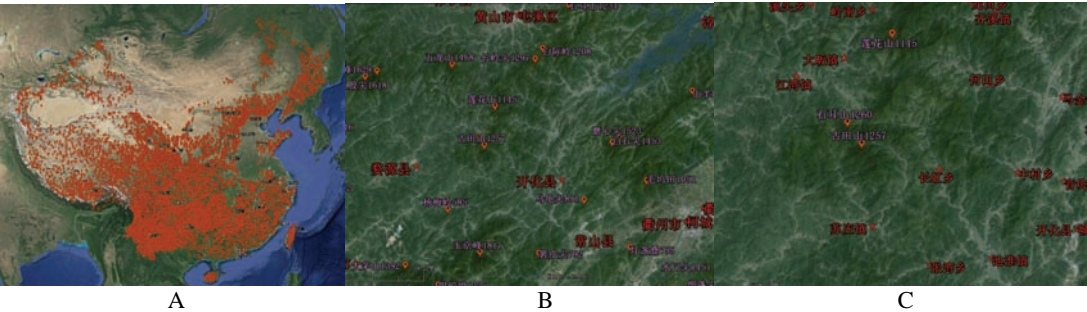


图2 在卫星图上叠加地标数据。(A)全国部分山峰和省会城市;(B)浙江西部局部山峰及县级行政地名;(C)浙江开化县古田山及周围乡镇。

Fig. 2 Adding place-marks onto satellite maps. (A) Mountains and provincial capitals of China; (B) Mountains and county names of western Zhejiang Province; (C) The Gutian Mountain and nearby towns in Kaihua County, western Zhejiang Province.

中的地标文件转换软件,在表格“生成带目录的点地标”中参照范例格式拷入地标目录、地标名字和坐标信息,点击按钮即可生成所需的kml格式地标文件,进而使用谷歌地球浏览和管理。

1.3 线状地理信息管理

野外调查的交通路线、采集路线、回访路线、区域边界等,在地理信息管理中都属于线元素。在谷歌地球中,点击地标编辑工具栏的“折线”按钮即

可进入线状地理信息编辑状态,使用鼠标左键依次点击路线的起始点、途经点以及终点,然后在编辑对话框上输入路线名称和说明,最后点“确定”按钮完成路线编辑。当需要编辑修改路线时,在“位置”窗口找到目标路线,点击鼠标右键调出快捷菜单,再点“属性”选项进入编辑界面,然后鼠标左键点击选定某个路径点,左键点住路径点拖动可以移动路径点位置,鼠标左键点击空白处可以在当前选点的

路径点之后增加路径点, 点击右键可以删除当前选定的路径点, 最终通过路径点的增、删、移动, 完成路径的编辑修改。

对于历史记录的路径坐标点(例如之前的考察中使用GPS手持机记录的若干个关键点), 在本文附录1中地标文件转换软件的“生成线(路径)地标”表格中按顺序输入坐标点, 可以生成kml格式的路径文件, 进而在谷歌地球软件中浏览和管理。

1.4 面状地理信息管理

在谷歌地球软件中, 点击工具栏上的“多边形”按钮, 可调出多边形编辑功能, 逐个在地图上用鼠标左键点击多边形各顶点所在位置、保存, 即可绘制所需的多边形。在野外调查工作中, 判读植被类型并绘制植被图、设计调查样方时, 都可以使用多边形工具, 直接参照卫星图上的植被、地形、交通路线等信息进行绘制。

谷歌地球软件只能手绘多边形, 难以绘制规则的多边形和圆形。采用本文附录1中的转换软件“生成多边形地标”表格, 按范例格式输入正多边形中心点的经度和纬度、外接圆半径、正多边形的边数, 点击按钮即可生成所需多边形的kml文件。如果需要圆形, 将边数设为超过100的数值, 即可获得近

似的圆, 如图3所示。

在一些特定场合, 例如大样地调查、大范围机械布点设置样方时, 需要制作样地网格地图。在谷歌地球中难以准确手绘大量规则的栅格, 本文所附工具提供了两种方法来制作生成网格。方式1: 在“生成网格地标”表格中输入制图区域的经纬度范围、在此范围内要切分的行数和列数, 点击按钮即可生成所需的网格kml文件; 方式2: 在“生成大样地网格地标”表格中输入大样地中心点的经纬度坐标、样地尺寸和样方大小, 点击“生成”按钮, 程序即生成所需大样地的边界及样方网格kml文件, 并且将样方分别按照行和列分组, 便于管理。双击生成的kml文件, 即可在谷歌地球卫星图上叠加显示, 查看样地的具体情况, 效果见图4, 能显著提高样地选址、勘察工作效率。与地形、植被和其他科研数据相叠加的可视化大样地样方网格也十分有利于开展日常科研工作。

1.5 传统地图的校准和信息提取

各种印刷版地图是重要的地理信息来源, 可以拍照或扫描成图片文件之后, 点击谷歌地球的“图像叠加层”功能按钮, 选择地图图像文件, 调整透明度使之呈半透明状态, 之后选择若干卫星图和地

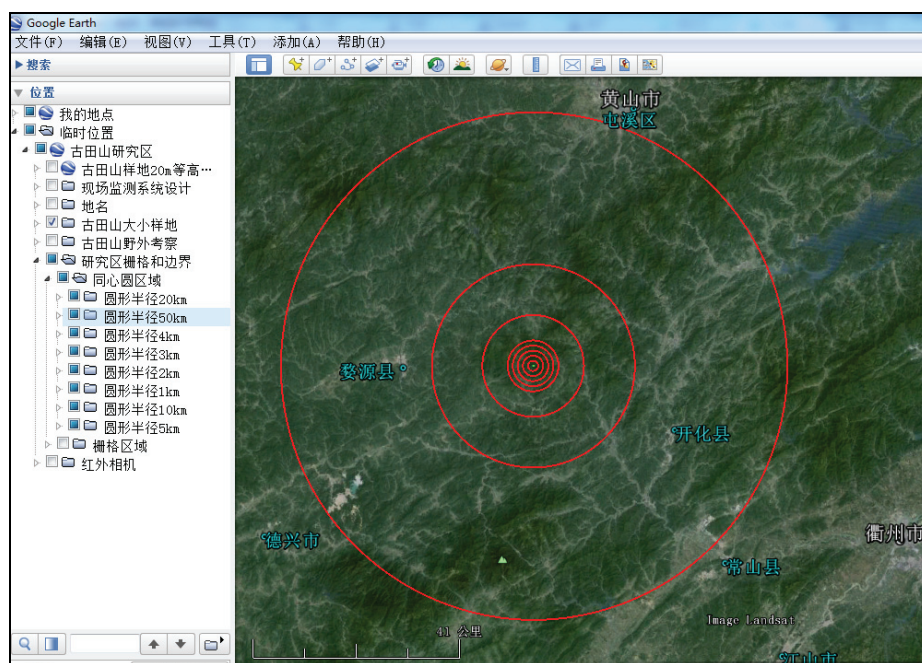


图3 以古田山大样地为中心, 由内向外半径分别为1 km、2 km、3 km、4 km、5 km、10 km、20 km和50 km的圆, 可用于区域生物多样性调查规划和路线设计。

Fig. 3 The circles with radius of 1 km, 2 km, 3 km, 4 km, 5 km, 10 km, 20 km, 50 km and with center points in the 24 ha Gutianshan Forest Plot. These are useful for regional biodiversity survey planning and route design.

图上共有的参照物, 通过移动、缩放、旋转叠加的图层, 令其与背景地图准确重叠, 最后修改叠加的图层为不透明, 保存图层, 即完成地图的空间校准。之后, 使用前述点、路径和多边形地标编辑工具, 将地图上的信息描绘复制, 然后关闭叠加的地图图层, 参照卫星图校正新绘制的地理数据, 即可获得矢量化的地理数据(附录1中包含范例kmz文件), 效果如图5所示。

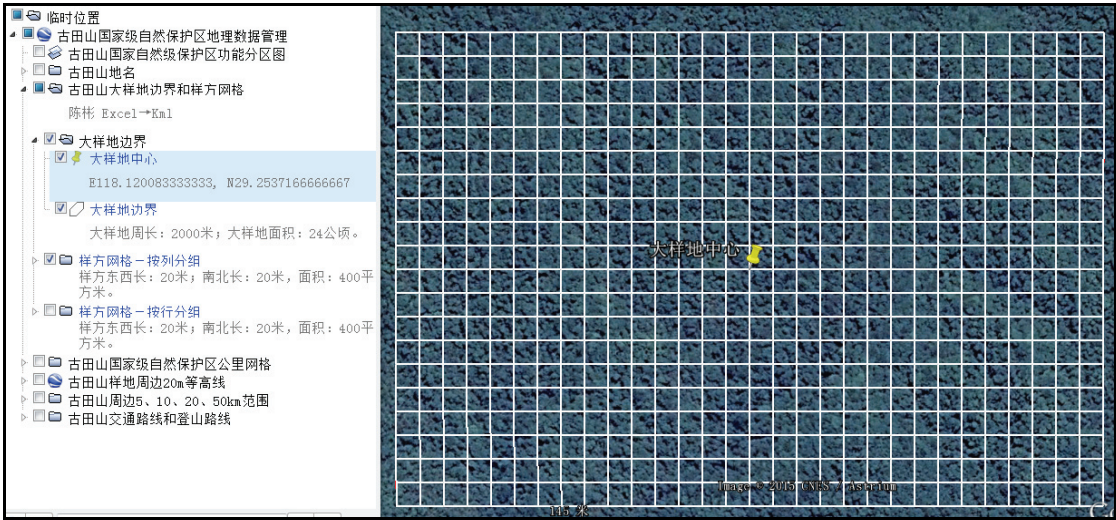


图4 在谷歌地球中与卫星图相叠加的古田山大样地样方网格
Fig. 4 The plot grids of the 24 ha Gutian Mountain Forest Plots displayed upon satellite map by Google Earth



图5 古田山国家级自然保护区纸质图件在谷歌地球卫星图上叠加、校正, 叠加公里网格, 识别并标注地名信息。
Fig. 5 To overlay and correct digitized printed map, kilometer grids of Gutianshan National Nature Reserve on Google Earth, then recognize and mark the location names.

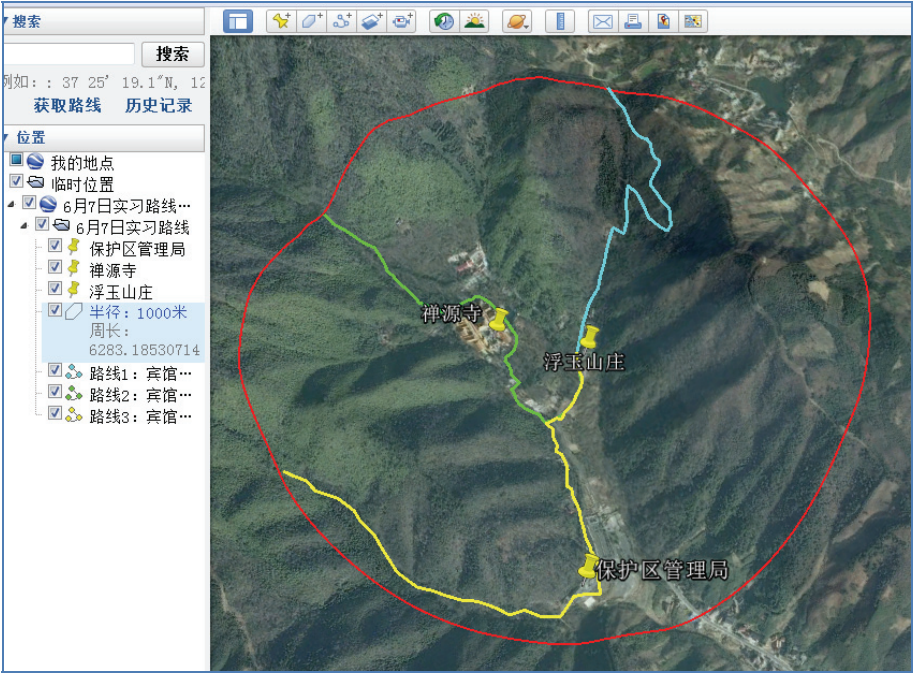


图6 2015年6月7日中国植物园联盟植物分类培训班天目山野外实习调查路线设计。浮玉山庄是实习路线出发点，三条不同颜色的路线代表了三条实习路线，外部圆圈半径为1 km。

Fig. 6 The route design for the Tianmu Mountain field exercise of the Plant Taxonomy Training Course of Chinese Union of Botanical Garden on June 7th, 2015. The Fuyu Hotel is the start point, the three lines with different colors are three routes to different directions, the outer ring with radius 1 km confines the area of field exercise.

1.6 设计野外调查路线

在谷歌地球软件中，通过以上地理信息搜集、转换、制作和整合管理等操作，可以在开展野外调查工作前迅速建立详细的地理信息库，增进对目标调查区域的了解。进而根据交通、地形、植被、调查目标、历史考察路线、后勤条件等信息，分别建立每天的考察计划数据目录，用点地标工具标注住宿、餐饮、考察点等相关地名，用路线工具描出具体的考察路线，用多边形工具绘制考察样方和考察

区域设计，使用附录工具生成所需的考查点、样方网格等数据，最后将设计结果保存为kml或kmz文件，完成调查路线设计，效果如图6（附录1包含相关示例文件）。在高分辨率卫星地图的支持下，野外考察的地点、路线、样方设计的空间误差可控制在10 m左右。保存好的路线文件可备份、发送给相关人员。大型调查项目可通过共享路线文件，实现调查方案、路线设计和实施的分工合作及信息沟通、汇总，进行调查工作的组织协调。



图7 OruxMaps 5.5.22软件主要菜单界面

Fig. 7 The main interface of the software OruxMaps 5.5.22

Box 1 OruxMaps 5.5.22版软件的主要功能、使用方法及其在生物野外调查中的应用

功能名称	使用步骤	生物野外调查中的应用
浏览在线地图并制作离线地图	在移动设备上安装OruxMaps软件, 使用Wifi连接互联网; 运行OruxMaps软件, 依次点击“地图”菜单→“切换地图”→“Online”→选择一个地图→移动地图, 找到拟考察的目标区域; 依次点击“地图”菜单→“下载地图”→点击对角点选定目标区域范围→打勾确定→勾选所需的地图图层→输入离线地图名字→下载	可以下载谷歌地球的卫星图, 单个离线地图包的数据量可达1 GB, 地图包数量不限。在开展野外调查工作之前, 可以对考察区域制作多个不同分辨率的离线地图包, 包括一个较低分辨率但地理范围较大的和若干较高分辨率但地理范围较小的地图包。地图包可以拷出进行备份和共享。
浏览使用离线地图	依次点击“地图”菜单→“切换地图”→“Offline”→点选所需的离线地图包	在野外工作时, 不需要通信流量即可使用高精度离线地图数据。程序会根据当前位置, 自动切换合适的离线地图包。
GPS定位	依次点击“轨迹”菜单→“开启GPS”	野外工作时在地图上定位, 确定当前位置。
记录GPS轨迹	依次点击“轨迹”菜单→“开始记录”	记录野外工作轨迹, 记录走过的路线, 可以转换为导航路线, 用于原路返回导航; 将调查路线存档, 可用于今后回访调查导航。
GPS轨迹数据导出	依次点击“路线”菜单→“管理”→点选目标轨迹→“导出为”→“GPX”	GPS轨迹中包含一系列轨迹点, 每个轨迹点包含时间、经度、纬度、海拔等信息, 可用于调查路线存档、展示和通过时间匹配计算相关调查数据的GPS坐标。
创建路点	依次点击“路点”菜单→“创建”→填写路点信息→保存	创建一条包含经纬度坐标、名称、类型、描述等信息的路点数据, 并在地图上显示。可以定制路点的类型、图标和存储目录, 用于野外数据采集。
创建照片路点	依次点击“路点”菜单→“照片路点”→拍照→保存	创建一条包含照片的路点数据。
导入kml/kmz数据进行导航	将在谷歌地球上设计好的调查路线或者历史调查轨迹保存为kml或kmz文件, 拷入手机OruxMaps\Tracklogs目录; 依次点击“路线”菜单→“载入文件”→选择拷入的kml/kmz/gpx等格式文件→确认导航选项	通过这个功能, 可以在卫星图上随时浏览设计好的野外工作路线或历史调查轨迹, 进行准确导航。

2 野外调查路线精确导航

OruxMaps软件(OruxMaps, 2015)是一款运行于Android操作系统的免费GPS导航工具, 可以安装于智能手机和平板电脑上, 已开始应用于森林资源清查(张军等, 2012; 杨勇长, 2014)、中药资源普查(张植玮等, 2014)等工作中。推荐使用较为稳定的5.5.22版, 其主要菜单界面如图7。

菜单栏图标自左向右分别为软件logo、“轨迹”、“路点”、“路线”、“地图”、“设置”菜单按钮。软件的主要功能、使用方法及其在生物野外调查中的应用见Box 1。

基于以上功能, 建议的野外调查导航工作流程如下:

(1) 选用Android操作系统智能手机, 安装OruxMaps软件。

(2) 将设计好的考察路线地理数据kmz文件拷入手机相应目录。

(3) 运行OruxMaps软件, 通过“路线”菜单加载

拷入的路线文件。

(4) 在办公室通过wifi将手机连接互联网, 找到路线所在的位置, 下载若干不同地理范围、不同精度的离线地图。

(5) 野外工作时, 运行OruxMaps软件, 选用离线地图, 加载路线文件。

(6) 开启程序的GPS定位和轨迹记录功能。

(7) 调查过程中, 根据地图上显示的卫星图、预设考察路线、当前位置和走过的轨迹进行导航。如有需要, 可使用添加路点(way point)的方式, 拍照、定位并录入属性信息。

(8) 考察结束后, 停止轨迹记录, 进入轨迹管理菜单, 将轨迹和路点导出为gpx、kml两种格式的文件, 备份到电脑里。

(9) 在需要时, 使用“路点”功能记录点数据。

(10) 随着调查工作的开展, 根据实地调查获得的信息, 随时修改完善尚未实施的路线设计。

以上流程操作熟练之后并不复杂。在Android设备比较普及的情况下, 不需增加额外的设备投资

即可实现数字地图的制作和使用,进行野外空间定位、路线记录和高精度导航。

3 讨论

随着全球定位技术的成熟和普及,以及地形、行政地名、交通路线、商户等地理数据的大规模采集,基于地理信息的服务蓬勃发展(周傲英等, 2011),为改进野外工作方法提供了坚实基础。谷歌地球和OruxMaps导航软件等最新工具,相对于传统的地理信息获取、管理和应用方法,有革命性的改进,相对于传统GPS手持机,智能手机结合OruxMaps软件功能更强、使用更方便,具有明显的优势,是生物野外调查工作十分理想的工具,值得采用和推广。

野外调查路线设计和实施的质量,依赖于调查项目设计者和调查者能否积极、熟练地使用这些工具,能否全面搜集整理相关资料,综合个人、向导和专家的经验 and 实地踏查获得的信息形成文档化资料,从宏观到微观做出良好设计。较为复杂的考察工作涉及多人协作,需要前方和后方、不同调查团队间保持紧密沟通和协作。特别是在危险区域考察时,应事先设计好考察路线并在后方联络人员处存档,路线有调整时应将新路线文档及时发回给后方,有利于提前判断和规避危险因素,便于万一出现意外情况时准确搜救,从而提高野外工作的安全性。

致谢: 多位审稿人对本论文提出了诸多修改意见,在此表示衷心感谢!

参考文献

- Google Company (2016a) About Google Earth. <http://www.google.com/intl/zh-CN/earth/learn> (accessed on 2016-01-06)
- Google Company (2016b) About KML. https://developers.google.com/kml/documentation/kml_tut (accessed on 2016-01-06)
- Jiang ZG (1996) The use of global positioning system in wild animal study. *Chinese Journal of Zoology*, 31(1), 34–35. (in Chinese) [蒋志刚 (1996) 全球定位系统在野生动物研究中的应用. *动物学杂志*, 31(1), 34–35.]
- OruxMaps (2015) Website. <http://www.OruxMaps.com> (accessed on 2016-01-06)
- Yang YC (2014) Application of OruxMaps software in forest resources inventory. *Fujian Forestry*, (3), 46–48. (in Chinese with English abstract) [杨勇长 (2014) OruxMaps 软件在森林资源清查中的应用. *福建林业*, (3), 46–48.]
- Zhang J, Li CS, Li X (2012) Application of OruxMaps software and Android mobile on continuous forest inventory. *Sichuan Forestry Exploration and Design*, (3), 74–76. (in Chinese with English abstract) [张军, 李长生, 李新 (2012) OruxMaps 软件结合Android系统手机在森林资源一类清查中的应用. *四川林勘设计*, (3), 74–76.]
- Zhang ZW, Wang CH, Wu CC, Liu X (2014) Assistant methods to set the Chinese traditional medicine resource inventory plots in Chongqing City. *Chongqing Journal of Research on Chinese Drugs and Herbs*, (1), 3–6. (in Chinese) [张植玮, 王昌华, 伍淳操, 刘翔 (2014) 重庆市中药资源普查预设样地辅助方法应用. *重庆中草药研究*, (1), 3–6.]
- Zhou AY, Yang B, Jin CQ, Ma Q (2011) Location-based services: architecture and progress. *Chinese Journal of Computers*, 34, 1155–1171. (in Chinese with English abstract) [周傲英, 杨彬, 金澈清, 马强 (2011) 基于位置的服务: 架构与进展. *计算机学报*, 34, 1155–1171.]

(责任编辑: 纪力强 责任编辑: 闫文杰)

附录 Supplementary Material

附录1 共享软件工具和数据清单

Appendix 1 The geo-data and software, tools for share.
<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2015283-1.zip>

文件下载地址: <http://www.cfh.ac.cn/file/ChenPaperAttachents20160205.zip>
The URL for download: <http://www.cfh.ac.cn/file/ChenPaperAttachents20160205.zip>.

• 生物编目 •

利用红外相机调查青海三江源国家级自然保护区 中铁一军功分区兽类资源

李 佳 刘 芳 张 宇 李广良 李迪强*

(中国林业科学研究院森林生态环境与保护研究所/国家林业局森林生态环境重点实验室, 北京 100091)

Using camera traps to survey mammals in Zhongtie-Jungong Area of Sanjiangyuan National Nature Reserve, Qinghai Province

Jia Li, Fang Liu, Yu Zhang, Guangliang Li, Diqiang Li*

Institute of Forestry Ecology, Environment and Protection, Chinese Academy of Forestry / Key Laboratory of Forest Ecology and Environment of State Forestry Administration, Beijing 100091

三江源国家级自然保护区中铁一军功分区位于青海省玛沁、同德、兴海3县交界处的黄河干流峡谷地带(99°14′–101°13′ E, 34°18′–35°29′ N), 是一个以保护和恢复区域自然生态环境, 维持和增强水源涵养能力, 保护生物多样性为主要功能的自然保护区, 总面积77.1万ha。全区以山地地貌为主, 海拔2,900–5,126 m, 最高峰为阿尼玛卿雪山。该区属青藏高原气候系统, 为典型的高原大陆性气候, 年均气温3.7℃, 年均降水量420 mm。保护区内植被可分为森林、灌丛、山地草原和高寒沼泽4种类型。森林主要分布于海拔3,180–3,600 m的峡谷两岸, 以针叶林和针阔混交林为主, 优势树种包括青海云杉(*Picea crassifolia*)、祁连圆柏(*Sabina przewalskii*)、白桦(*Betula platyphylla*)等; 灌丛主要分布于海拔3,100–4,500 m的山地半阳坡、阴坡, 以山生柳(*Salix oritrepha*)、金露梅(*Potentilla fruticosa*)等种类为优势种; 山地草原主要分布于海拔3,100–3,400 m的森林下沿沟谷阳坡, 以早熟禾(*Poa annua*)为优势种; 高寒沼泽分布规律不明显, 整个保护区均有分布, 垭口、阴坡下部、沟谷滩地等处较常见, 一般以嵩草属(*Kobresia*)植物为主。保护区内野生动物有雪豹(*Uncia uncia*)、白唇鹿(*Przewalskium albirostris*)、林

麝(*Moschus berezovskii*)、马麝(*M. chrysogaster*)、蓝马鸡(*Crossoptilon auritum*)、斑尾榛鸡(*Tetrastes sewerzowi*)等(李迪强和李建文, 2002; 国家林业局西北林业调查规划设计院和中国水电顾问集团西北勘测设计研究院, 2014^①)。

自2003年三江源保护区晋升为国家级自然保护区以来, 从未在中铁一军功分区开展过系统的动物资源调查。为了解该区兽类资源状况, 本研究于2015年6–9月, 使用红外相机进行了为期70天的调查, 以摸清该保护区兽类资源及空间分布, 并初步分析放牧对野生动物活动的影响, 为保护区动物资源的保护和长期监测提供基础数据。

1 研究方法

1.1 红外相机设置

2015年6–9月, 在中铁一军功分区选择中铁、军功、洋玉和江群4个林场放置红外相机, 每个林场9–15台, 共47台。相机放置于野生动物经常活动的地点, 如兽径、水源点、取食痕迹较多处等, 固定于离地面80–120 cm的树干上, 相机镜头与地面平行或与之呈小于5°的俯角。每两台相机之间至少相距200 m(图1)。本研究使用Ltl 6210红外相机, 拍照

收稿日期: 2016-02-24; 接受日期: 2016-06-06

基金项目: 青海三江源国家级自然保护区中铁一军功分区野生动植物调查项目

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: lidq@caf.ac.cn

① 国家林业局西北林业调查规划设计院和中国水电顾问集团西北勘测设计研究院 (2014) 黄河玛尔挡水电站工程对青海三江源国家级自然保护区中铁一军功保护分区影响评价报告。

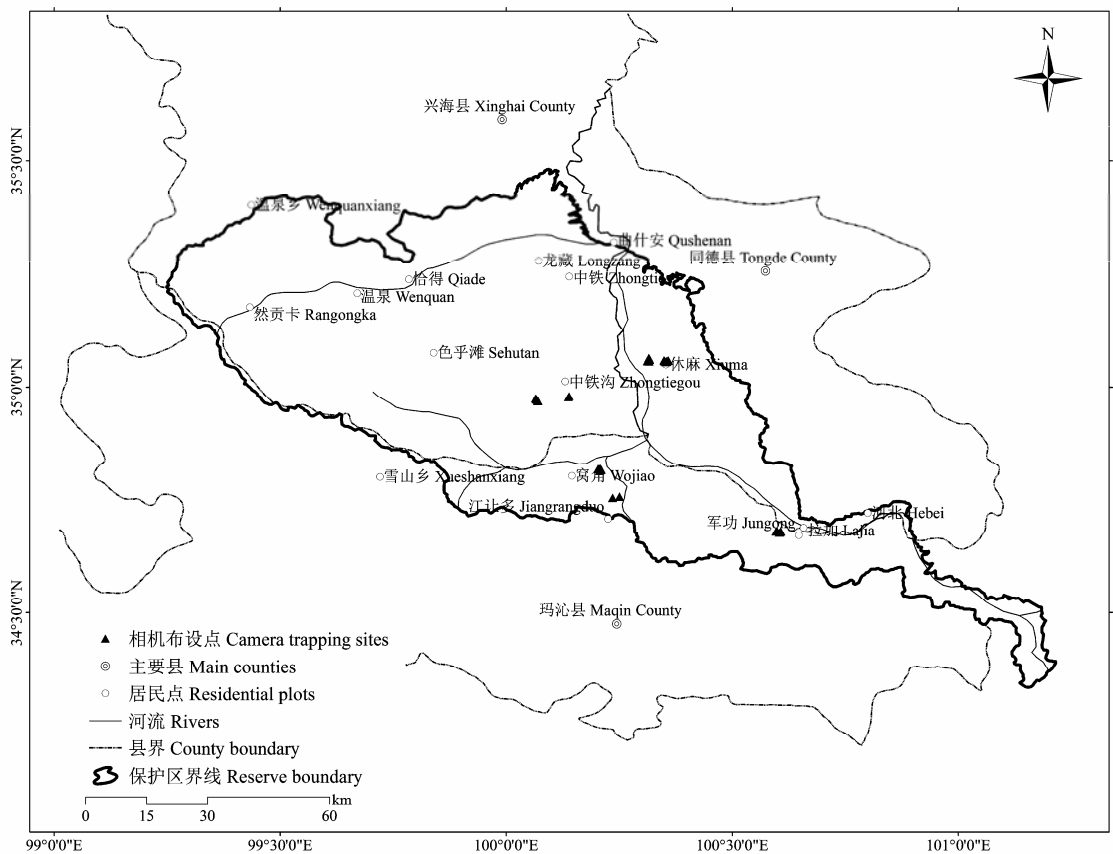


图1 三江源国家级自然保护区中铁—军功分区红外相机安装位点
Fig.1 Camera trapping sites at Zhongtie-Jungong area of Sanjiangyuan National Nature Reserve

像素为1,200万, 视频尺寸为1,080 P, 设置为“拍照+视频”模式, 连续2次拍照最短时间间隔为2 min, 采用24 h监测。

1.2 数据分析

对于获得的相片数据(视频同样被视为照片处理), 去除未拍到兽类的照片; 在处理连续照片时, 为降低同一物种照片的自相关性, 以30 min为间隔分开的照片作为1次独立捕获(Yasuda, 2004; Michalski & Peres, 2007), 即如果同一相机在30 min中内连续多次拍到同一物种, 只保留拍到数量最多的一张照片。拍摄率(capture rate, CR)计算公式如下(Rovero et al, 2014):

$$CR = (N \times 100) / T \tag{1}$$

式中, N 为拍摄到的兽类独立照片数, T 为总有效监测日。

各物种日活动强度指数(DII):

$$DII = (Ni / N) \times 100 \tag{2}$$

式中, i 为时间段, 如6:00–7:59则记为6; Ni 为*i*时间拍摄到某种野生动物的有效照片数; N 为拍摄到对应野生动物的总个体数量; DII 越大, 则表示该动物在*i*时段的活动越强。

为进一步了解野生有蹄类和家畜活动时间的差异, 我们将未拍到家畜的红外相机中野生有蹄类日活动节律, 与拍到家畜的红外相机中野生有蹄类活动节律进行对比分析, 利用Chi-square检验分析野生有蹄类和家畜日活动节律差异; 同时, 利用Kruska-Wallis H检验比较不同放牧强度(以家畜拍摄率作为替代指标)下野生兽类拍摄率的差异。数据分析在SPSS 19.0中进行。

2 结果

调查过程中丢失2台相机, 另有2张内存卡无法读取数据, 故只有43个位点的相机正常工作, 其中37个位点拍摄到野生兽类, 6个位点未拍摄到。调查

累计2,984相机日,共拍到2,486张兽类照片,去除同一物种在同一地点的连续照片,共获得独立照片698张。可以明确鉴定出物种的有效照片660张,其中,野生兽类330张,家畜330张;不能鉴定到种的小型啮齿类照片有15张,无法鉴定的照片有23张。从物种累积曲线可以看出,通过2个多月的红外相机监测,兽类种类数已趋于饱和(图2)。

在中铁一军功分区调查期间,红外相机共拍摄到13种野生兽类,隶属4目7科。其中兔形目1种,啮齿目2种,食肉目6种,偶蹄目4种(附录1)。独立照片位于前5位的野生兽类依次是马鹿(*Cervus elaphus*) (105张)、藏狐(*Vulpes ferrilata*) (62张)、喜马拉雅旱獭(*Marmota himalayana*) (51张)、高原兔(*Lepus oiostolus*) (43张)和马麝(28张)。位点分布前5位的野生兽类依次是马鹿(22个)、藏狐(20个)、马麝(15个)、喜马拉雅旱獭(15个)和高原兔(12个)。在记录到的野生兽类中,国家I级重点保护野生动物有马麝和林麝2种;国家II级重点保护野生动物有金猫(*Catopuma temminckii*)、石貂(*Martes foina*)、岩羊(*Pseudois nayaur*)和马鹿4种;列入CITES附录I的有金猫1种,列入附录II的有狼(*Canis lupus*)、豹猫(*Prionailurus bengalensis*)、马麝和林麝4种,收录附录III的有喜马拉雅旱獭1种;马麝和林麝2种被IUCN红色名录列为濒危物种(EN),金猫和猪獾(*Arctonyx collaris*) 2种被列为近危物种(NT) (IUCN, 2016)。中国特有物种有狼、藏狐、石貂、马麝、马鹿、岩羊、喜马拉雅旱獭和高原兔8种。在地理区系构成上,13种兽类

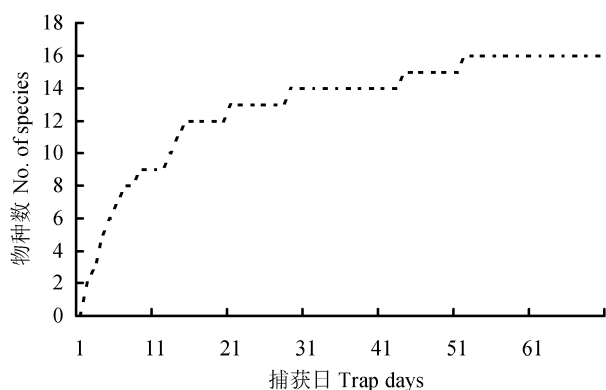


图2 随时间增长监测到兽类数量的增长曲线

Fig. 2 Curves of mammalian species captured by camera traps with increased trap days

中有古北界8种,东洋界3种,广布种2种。

野生有蹄类和家畜日活动节律存在显著差异($\chi^2 = 221.85$, $df = 11$, $P = 0.000$)。野生有蹄类日活动呈现2个高峰期,分别出现在06:00–08:00和20:00–22:00;家畜日活动只有1个高峰期,活动时间较长,集中在10:00–16:00,然后活动强度逐渐下降(图3)。

由于其他野生有蹄类被红外相机拍摄的独立照片数量较少,我们只分析在有无家畜出现的情况下马鹿日活动节律的差异。结果表明,有家畜出现

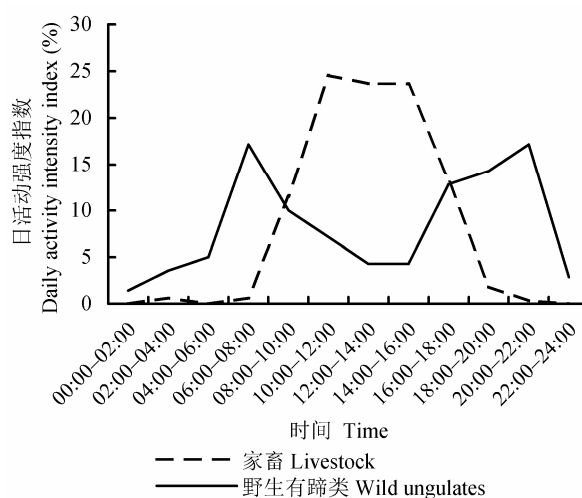


图3 研究区域家畜和野生有蹄类日活动强度指数

Fig. 3 Daily activity intensity index of livestock and wild ungulates in the study area

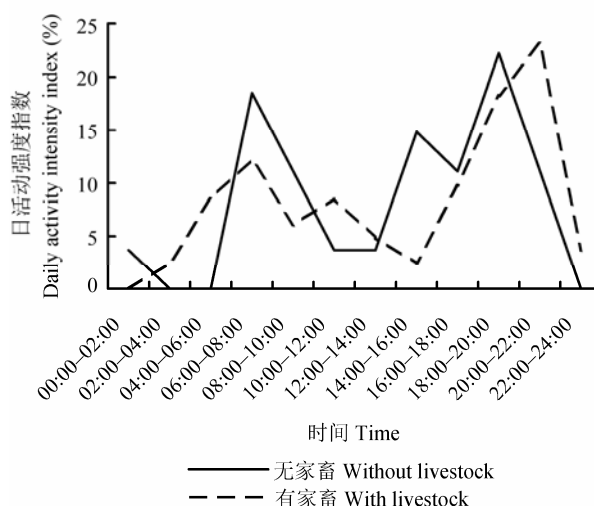


图4 有无家畜出现情况下马鹿日活动强度指数差异

Fig. 4 The daily activity intensity index of red deer when with/without livestock in the same area

与无家畜出现, 马鹿日活动节律无显著差异($\chi^2 = 16.29$, $df = 11$, $P = 0.130$), 但是在无家畜区域, 在14:00–16:00马鹿活动出现1个小高峰, 而在有家畜区域, 此时马鹿活动指数为全天最低(图4)。

在不同放牧强度下, 野生兽类拍摄率无显著差异($\chi^2 = 0.498$, $df = 2$, $P = 0.780$)。家畜拍摄率为0时(无家畜出现), 野生兽类拍摄率为8.76; 家畜拍摄率 < 10 时, 野生兽类拍摄率为10.33; 家畜拍摄率 > 10 时, 野生兽类拍摄率为15.51(附录2)。

3 讨论

本研究是中铁一军功分区有关野生兽类多样性资源的首次报道。相比整个三江源保护区记录到85种野生兽类而言(李迪强和李建文, 2002), 本次在中铁一军功分区拍摄到的野生兽类资源相对较少, 可能有以下3个方面的原因: (1)《三江源保护区科学考察报告》中覆盖了全区31.8万 km^2 的区域和更多的植被类型, 中铁一军功分区只是三江源保护区18个分区之一; (2)红外相机放置时间较短, 相机数量和覆盖的区域有限; (3)红外相机主要放置在林地和灌木丛中, 未能全面记录生活在草地的小型兽类(例如食虫目和啮齿目动物)以及生活在高山裸岩的兽类(如雪豹)。

本研究表明野生有蹄类有2个活动高峰期, 分别出现在6:00–8:00和20:00–22:00, 对比同域分布的家畜(10:00–16:00)日活动节律, 发现两类动物的日活动高峰恰好完全错开, 这种时间生态位分化可能与野生有蹄类生物学特性和物种间共存机制有关。一方面, 大多数野生有蹄类本身具有晨昏性活动节律, 如马鹿^①、马麝(王兆锭和张鹏, 1997)、岩羊(闫永峰等, 2006)、林麝(贾晓东等, 2014)等, 活动高峰都出现在日出和日落前后; 另一方面, 同域共存的家畜和野生有蹄类在栖息生境和食性上重叠, 时间生态位分化可能是这两类物种共存的基础。在无家畜分布区, 马鹿在14:00–16:00出现1个小的活动高峰, 而在有家畜分布区马鹿在14:00–16:00的活动指数降为全天最低, 而14:00–16:00正是家畜活动的高峰期, 因此, 可以推断马鹿为避免与家畜竞争, 调整了活动节律。放牧不可避免地会给野生有蹄类活

动造成影响, 野生有蹄类避开家畜活动高峰期, 也是其采取降低自身暴露风险的策略之一。尤其值得注意的是, 在家畜拍摄率高的位点野生兽类的拍摄率也高, 证明了野生兽类与家畜之间存在激烈的资源竞争关系, 家畜拍摄率较高(> 10)的区域是食物和水源最丰富、隐蔽性最好的区域, 野生兽类也频繁利用这些区域; 而家畜拍摄率较低(< 10)的区域, 栖息地质量偏低, 野生兽类也较少利用这些区域。

鉴于中铁一军功分区海拔较高, 氧气极度稀薄, 加之复杂多样的地形及道路可达性, 利用红外相机进行野生兽类资源调查和长期监测是最有效的手段。但由于调查时间较短, 加之调查区域有限, 无法精确掌握保护区野生兽类资源多样性现状及其分布, 还需在更大区域内展开长期调查和监测。同时, 还需要调查放牧、围栏等干扰对野生兽类造成的影响, 为兽类资源多样性保护和管理提供数据支持。

致谢: 感谢三江源国家级自然保护区全体工作人员对本研究给予的大力支持。

参考文献

- International Union for Conservation of Nature (IUCN) (2015) The IUCN Red List of Threatened Species, Version 2015-4. <http://www.iucnredlist.org>. (accessed on 2016-01-25)
- Jia XD, Liu XH, Yang XZ, Wu PF, Songer M, Cai Q, He XB, Zhu Y (2014) Seasonal activity patterns of ungulates in Qinling Mountains based on camera-trap data. *Biodiversity Science*, 22, 737–745. (in Chinese with English abstract) [贾晓东, 刘雪华, 杨兴中, 武鹏峰, Songer M, 蔡琼, 何祥博, 朱云 (2014) 利用红外相机技术分析秦岭有蹄类动物活动节律的季节性差异. *生物多样性*, 22, 737–745.]
- Li DQ, Li JW (2002) Biodiversity in the Sanjiangyuan Reserve—Sanjiangyuan Nature Reserve Scientific Survey Report. China Science and Technology Press, Beijing. (in Chinese) [李迪强, 李建文 (2002) 三江源生物多样性——三江源自然保护区科学考察报告. 中国科学技术出版社, 北京.]
- Michalski F, Peres CA (2007) Disturbance-mediated mammal persistence and abundance-area relationships in Amazonian forest fragments. *Conservation Biology*, 21, 1626–1640.
- Rovero F, Martin E, Rosa M, Ahumada J, Spitale D (2014) Estimating species richness and modeling habitat preferences of tropical forest mammals from camera trap data. *PLoS ONE*, doi: 10.1371/journal.pone.0103300.
- Wang ZD, Zhang P (1997) Living habits and protective measures of musk deer at Helan Mountain. *Inner Mongolia For-*

① 胡磊 (2013) 基于红外自动相机技术的马鹿和狍活动节律与马鹿集群行为. 硕士学位论文, 北京林业大学, 北京.

- estry Survey Design, (1), 19–22. (in Chinese with English abstract) [王兆锭, 张鹏 (1997) 贺兰山林区马麝的生活习性及其保护措施. 内蒙古林业调查设计, (1), 19–22.]
- Yan YF, Wang LC, Zhu J, Ni ZY, Luo TW, Liu NF (2006) Preliminary study on ecological behavior of blue sheep in Dongdashan Nature Reserve, China. *Chinese Journal of Zoology*, 41(4), 53–59. (in Chinese with English abstract) [闫永峰, 王留臣, 朱杰, 倪自银, 雒天伟, 刘迺发 (2006) 甘肃东大山自然保护区岩羊生态行为的初步观察. 动物学杂志, 41(4), 53–59.]
- Yasuda M (2004) Monitoring diversity and abundance of mammals with camera traps: a case study on Mount Tsukuba, central Japan. *Mammal Study*, 29, 37–46.

(责任编辑: 蒋学龙 责任编辑: 闫文杰)

附录 Supplementary Material

附录1 2015年6–9月三江源自然保护区中铁一军功分区红外相机拍摄的兽类名录

Appendix 1 Mammalian species captured by infrared camera in Sanjiangyuan National Nature Reserve from June to September, 2015.

<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2016053-1.pdf>

附录2 不同放牧强度下野生兽类拍摄率

Appendix 2 The capture rates of wild mammalian under different grazing intensities

<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2016053-2.pdf>

李佳, 刘芳, 张宇, 李广良, 李迪强. 利用红外相机调查青海三江源国家级自然保护区中铁一军功分区兽类资源. 生物多样性, 2016, **24** (6): 709–713.
<http://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2016053>

附录1 2015年6–9月中铁-军功保护区红外相机拍摄的兽类名录

Appendix 1 Mammalian species captured by infrared camera in Zhongtie-Jungong Nature Reserve from June to September, 2015

物种 Species	分布型 Distribution type	保护等级 Protection class	IUCN红色名录等级 Category of IUCN Red List	CITES Appendix	特有种 Endemic	独立照片数 No. of independent photographs	位点数 No. of sites	拍摄率 Capture rate
食肉目 Carnivora								
犬科 Canidae								
狼 <i>Canis lupus</i>	G		LC	II	+	10	10	0.3351
藏狐 <i>Vulpes ferrilata</i>	P		LC		+	62	20	2.0777
猫科 Felidae								
豹猫 <i>Prionailurus bengalensis</i>	G		LC	II		1	1	0.0335
金猫 <i>Catopuma temminckii</i>	O	II	NT	I		1	1	0.0335
鼬科 Mustelidae								
猪獾 <i>Arctonyx collaris</i>	O		NT			8	7	0.2681
石貂 <i>Martes foina</i>	P	II	LC		+	2	1	0.0670
偶蹄目 Artiodactyla								
鹿科 Cervidae								
马麝 <i>Moschus chrysogaster</i>	P	I	EN	II	+	28	15	0.9383
林麝 <i>Moschus berezowskii</i>	O	I	EN	II		1	1	0.0335
马鹿 <i>Cervus elaphus</i>	P	II	LC		+	105	22	3.5188
牛科 Bovidae								
岩羊 <i>Pseudois nayaur</i>	P	II	LC		+	5	2	0.1676
兔形目 Lagomorpha								
兔科 Leporidae								
高原兔 <i>Lepus oiostolus</i>	P		LC		+	43	12	1.4410
啮齿目 Rodentia								
松鼠科 Sciuridae								
喜马拉雅旱獭 <i>Marmota himalayana</i>	P		LC	III	+	51	15	1.7091
西伯利亚花鼠 <i>Tamias swinhoi</i>	P		LC			13	3	0.4357
家畜 Livestock								
牦牛 <i>Bos mutus</i>	–					179	15	5.9987
绵羊 <i>Ovis aries</i>	–					148	26	4.9598
马 <i>Equus caballus</i>	–					3	1	0.1005

O: 东洋界; P: 古北界; G: 广布种; LC: 无危物种; NT: 近危物种; EN: 濒危物种

O, Oriental species; P, Palearctic species; G, Widespread species; LC, Least Concern; NT, Near Threatened; EN, Endangered

李佳, 刘芳, 张宇, 李广良, 李迪强. 利用红外相机调查青海三江源国家级自然保护区中铁一军功分区兽类资源. 生物多样性, 2016, **24** (6): 709–713.
<http://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2016053>

附录2 不同放牧强度下野生兽类拍摄率

Appendix 2 The capture rate of wild mammals under different grazing intensities					
家畜拍摄率 Capture rates of livestock	独立照片数 No. of independent photographs	相机日 No. of camera days	位点数 No. of sites	野生兽类拍摄率 Capture rate of wild mammals	
0	84	959	14	8.76	
< 10	136	1,316	19	10.33	
> 10	110	709	10	15.51	

• 生物编目 •

中国蔷薇科、荨麻科和壳斗科植物新组合

童毅华 夏念和*

(中国科学院华南植物园, 广州 510650)

New combinations of Rosaceae, Urticaceae and Fagaceae from China

Yihua Tong, Nianhe Xia*

South China Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510650

笔者在编研《中国生物物种名录》第一卷第五分册(蔷薇科至叶下珠科)的过程中, 根据最近的研究结果, 对《中国植物志》及*Flora of China*中一些属的概念做了调整, 有22个名称需要进行重新组合, 现报道如下。

1 蔷薇科(Rosaceae)

广义的李属(*Prunus s.l.*)包括了桃属(*Amygdalus*)、杏属(*Armeniaca*)、樱属(*Cerasus*)、桂樱属(*Lauro-cerasus*)、稠李属(*Padus*)及狭义的李属(*Prunus s.s.*)等多个属。最近的分子系统学研究支持广义李属的单系性质, 但樱属、桂樱属、稠李属等属却都不是单系类群, 各属之间的关系还不十分清楚(Potter et al, 2007; Chin et al, 2010, 2014; Shi et al, 2013)。在广义李属内, 传统分类使用的形态性状并不能很好地区分各属或者各亚属, 给鉴定造成了困扰, 以致两三百年来不同学者对于这一类群的系统发育关系有着不同的看法, 分类意见一直不能统一(Kalkman, 1965; Bortiri et al, 2001, 2006)。但相对于分为桃属、杏属、樱属、桂樱属、稠李属和狭义李属等多个属的处理来说, 有更多证据支持广义的李属概念, 因此*Flora Europaea* (Webb, 1978)、*Flora of North America* (Phipps, 2014)以及国内很多地方志如《西藏植物志》(俞德浚等, 1985)、《贵州植物志》(陈谦海, 1989)、《福建植物志》(张永田, 1985)、《广东植物志》(陈伟球, 2000)、*Flora of Hong Kong* (Xia & Deng, 2008)等志书也都使用广义李属。有鉴于此,

我们在编研《中国生物物种名录》的时候也沿用广义李属的概念, 故有下列20个名称需组合至李属。

(1) 陕梅杏

Prunus armeniaca L. var. *meixianensis* (J. Y. Zhang, T. Z. Li, X. J. Li & Y. He) Y. H. Tong & N. H. Xia, **comb. nov.**

Basionym: *Armeniaca vulgaris* Lam. var. *meixianensis* J. Y. Zhang, T. Z. Li, X. J. Li & Y. He, Bull. Bot. Res., Harbin 9(3): 66, f. 3 (1989). **Type:** China, Shaanxi Province, Meixian, alt. 700 m, 15 Jun. 1982, J. Y. Zhang et al. B21104 (holotype, Herbarium of Liaoning Institute of Pomology).

(2) 熊岳大扁杏(熊岳杏)

Prunus armeniaca L. var. *xiongyueensis* (T. Z. Li, J. Y. Zhang, X. J. Li & Y. He) Y. H. Tong & N. H. Xia, **comb. nov.**

Basionym: *Armeniaca vulgaris* Lam. var. *xiongyueensis* T. Z. Li, J. Y. Zhang, X. J. Li & Y. He, Bull. Bot. Res., Harbin 9(3): 65, f. 2 (1989). **Type:** China, Liaoning Province, Xiongyue, alt. 22 m, 25 Jul. 1985, T. Z. Li et al. C21201 (holotype, Herbarium of Liaoning Institute of Pomology).

(3) 志丹杏

Prunus armeniaca L. var. *zhidanensis* (C. Z. Qiao & Y. P. Zhu) Y. H. Tong & N. H. Xia, **comb. nov.**

Basionym: *Armeniaca zhidanensis* C. Z. Qiao &

收稿日期: 2016-03-14; 接受日期: 2016-06-06

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: nhxia@scib.ac.cn

Y. P. Zhu, Acta Phytotax. Sin. 31(2): 188 (1993). –*Armeniaca vulgaris* Lam. var. *zhidanensis* (C. Z. Qiao & Y. P. Zhu) L. T. Lu, Acta Phytotax. Sin. 38(3): 281 (2000). **Type:** China, Shaanxi Province, Zhidan County, Taipingshan, C. Z. Qiao & Y. P. Zhu 890176 (holotype, Herbarium of the Second Military Medical University).

(4) 武夷红樱

Prunus campanulata Maxim. var. **wuyiensis** (X. R. Wang, X. G. Yi & C. P. Xie) Y. H. Tong & N. H. Xia, **comb. nov.**

Basionym: *Cerasus campanulata* (Maxim.) A. N. Vassiljeva var. *wuyiensis* X. R. Wang, X. G. Yi & C. P. Xie, Acta Bot. Yunnan. 29(6): 616, f. 1 (2007). **Type:** China, Fujian Province, Wuyishan, alt. 900 m, on forests evergreen, 6 Mar. 2006, X. G. Yi 30604 (holotype, NF).

(5) 华仁杏

Prunus cathayana (D. L. Fu, B. R. Li & J. Hong Li) Y. H. Tong & N. H. Xia, **comb. nov.**

Basionym: *Armeniaca cathayana* D. L. Fu, B. R. Li & J. Hong Li, Bull. Bot. Res., Harbin 30: 1 (2010). **Type:** China, Hebei Province, Zhuolu County, 11 Jul. 2008, D. L. Fu 2008071101 (holotype, CAF).

(6) 长叶桂樱

Prunus dolichophylla (T. T. Yu & L. T. Lu) Y. H. Tong & N. H. Xia, **comb. nov.**

Basionym: *Lauro-cerasus dolichophylla* T. T. Yu & L. T. Lu, Bull. Bot. Res., Harbin 4(4): 50, f. 2 (1984). **Type:** China, Yunnan Province, Xichou County, alt. 1,300–1,500 m, 24 Sep. 1947, K. M. Feng 11997 (holotype, PE barcode no. 00004582!).

(7) 新疆桃(吕宛桃, 大宛桃)

Prunus ferganensis (Kostina & Rjabov) Y. Y. Yao ex Y. H. Tong & N. H. Xia, **comb. nov.**

Basionym: *Prunus persica* (L.) Batsch subsp. *ferganensis* Kostina & Rjabov, Trudy Prikl. Bot., Ser. 8, Polodovye Jagodnye Kul't. 1: 323, f. 27 II (1932). –*Persica ferganensis* (Kostina & Rjabov) Kovalev & Kostina, Trudy Prikl. Bot., Ser. 8, Polodovye Jagodnye Kul't. 4: 75 (1935). –*Amygdalus ferganensis* (Kostina & Rjabov) T. T. Yu & L. T. Lu, Fl. Reipubl. Popularis

Sin. 38: 20 (1986). –*Prunus ferganensis* (Kostina & Rjabov) Y. Y. Yao, Fl. Desert. Reipubl. Popul. Sin. 2: 158 (1987), nom. inval. **Type:** unknown.

姚育英(1987)在发表新组合*Prunus ferganensis* (Kostina & Rjabov) Y. Y. Yao时未引证基名*Prunus persica* subsp. *ferganensis* Kostina & Rjabov的文献出处, 而只引证了基于该名称的另一组合*Persica ferganensis* (Kostina & Rjabov) Kovalev & Kostina的文献出处。根据*International Code of Nomenclature for Algae, Fungi, and Plants (Melbourne Code)*条款41.5的规定(McNeill et al, 2012), 姚育英(1987)没有清楚地指出其基名, 因此其组合为不合格发表。

(8) 鹤峰樱

Prunus hefengensis (X. R. Wang & C. B. Shang) Y. H. Tong & N. H. Xia, **comb. nov.**

Basionym: *Cerasus hefengensis* X. R. Wang & C. B. Shang, Ann. Bot. Fennici 44: 151 (2007). **Type:** China, Hubei Province, Hefeng County, alt. 800–1,000 m, roadside on edge of forest, 11 Apr. 1996, X. R. Wang 96069 (holotype, NF).

(9) 洪平杏

Prunus hongpingensis (T. T. Yu & C. L. Li) Y. H. Tong & N. H. Xia, **comb. nov.**

Basionym: *Armeniaca hongpingensis* T. T. Yu & C. L. Li, Acta Phytotax. Sin. 23(3): 209, pl. 1, f. 1 (1985). **Type:** China, Hubei Province, Hongping County, alt. 1,800 m, 31 Jul. 1977, *Shennongjia Exped.* 34031 (holotype, HIB barcode no. 0096980!).

(10) 钝核甘肃桃

Prunus kansuensis Rehder var. **obtusinucleata** (Y. F. Qu, X. L. Chen & Y. S. Lian) Y. H. Tong & N. H. Xia, **comb. nov.**

Basionym: *Amygdalus kansuensis* (Rehder) Skeels var. *obtusinucleata* Y. F. Qu, X. L. Chen & Y. S. Lian, Acta Bot. Boreal.-Occident. Sin., 29(6): 1281 (2009). **Type:** China, Gansu Province, Kangxian, alt. 1,500 m, 1 Aug. 2008, Y. S. Lian et al. 080024 (holotype, NWTC).

(11) 李梅杏

Prunus limeixing (J. Y. Zhang & Z. M. Wang) Y. H. Tong & N. H. Xia, **comb. nov.**

Basionym: *Armeniaca limeixing* J. Y. Zhang &

Z. M. Wang, Acta Phytotax. Sin. 37(1): 107, f. 2 (1999). **Type:** China, Liaoning Province, Xiongyue, in cultivation, 15 Aug. 1996, J. Y. Zhang et al. 96-2 (holotype, Herbarium of Liaoning Institute of Pomology; isotype, PE barcode no. 01790027!).

(12) 北亚稠李

Prunus padus L. var. **asiatica** (Kom.) Y. H. Tong & N. H. Xia, **comb. nov.**

Basionym: *Padus asiatica* Kom., Fl. URSS 10: 578 (1941). –*Padus racemosa* (Lam.) Gilib. var. *asiatica* (Kom.) T. T. Yu & T. C. Ku, Fl. Reipubl. Popularis Sin. 38: 98 (1986). –*Padus avium* var. *asiatica* (Kom.) T. C. Ku & B. M. Barthol., Fl. China 9: 423 (2003). **Type:** unknown.

(13) 泰山野樱

Prunus serrulata Lindl. var. **taishanensis** (Yi Zhang & C. D. Shi) Y. H. Tong & N. H. Xia, **comb. nov.**

Basionym: *Cerasus serrulata* (Lindl.) Loudon var. *taishanensis* Yi Zhang & C. D. Shi, Acta Phytotax. Sin. 37(1): 87 (1999). **Type:** China, Shandong Province, Tai'an City, Mt. Taishan, alt. 1,000 m, 29 May 1998, Y. Zhang & C. D. Shi 98001 (holotype, Herbarium of Shandong Institute of Pomology; isotype, PE barcode no. 01438567!).

(14) 辽海杏

Prunus sibirica L. var. **pleniflora** (J. Y. Zhang, T. Z. Li, X. J. Li & Y. He) Y. H. Tong & N. H. Xia, **comb. nov.**

Basionym: *Armeniaca sibirica* (L.) Lam. var. *pleniflora* J. Y. Zhang, T. Z. Li, X. J. Li & Y. He, Bull. Bot. Res., Harbin 9(3): 65, f. 1 (1989). **Type:** China, Liaoning Province, Beipiao, Daheishan, alt. 800 m, 10 Apr. 1981, J. Y. Zhang et al. B10401 (holotype, Herbarium of Liaoning Institute of Pomology).

(15) 仙居杏(杏梅)

Prunus xianjuxing (J. Y. Zhang & X. Z. Wu) Y. H. Tong & N. H. Xia, **comb. nov.**

Basionym: *Armeniaca xianjuxing* J. Y. Zhang & X. Z. Wu, Bull. Bot. Res., Harbin 29(1): 1 (2009). **Type:** China, Zhejiang Province, Xianju County, Baita, Mt. Kuocangshan, alt. 50–500 m, 16 May 2008,

J. Y. Zhang et al. 2008-1 (holotype, Herbarium of Liaoning Institute of Pomology).

(16) 雪落樱

Prunus xueluoensis (C. H. Nan & X. R. Wang) Y. H. Tong & N. H. Xia, **comb. nov.**

Basionym: *Cerasus xueluoensis* C. H. Nan & X. R. Wang, Ann. Bot. Fennici 50: 79 (2013). **Type:** China, Hubei Province, Enshi Tujia and Miao Autonomous Prefecture, Xuan'en County, Xueluozhai Mt., in alpine shrubbery beside road, alt. 1,430 m, 3 Apr. 2009, C. H. Nan 040301 (holotype, NF).

(17) 姚氏樱(西藏樱桃)

Prunus yaoiana (W. L. Zheng) Y. H. Tong & N. H. Xia, **comb. nov.**

Basionym: *Cerasus yaoiana* W. L. Zheng, Acta Phytotax. Sin. 38(2): 195, pl. 1 (2000). **Type:** China, Xizang Province, Nyingchi City, alt. 2,950 m, in forests, 4 Jun. 1989, G. Yao et al. 1152 (holotype, Herbarium of Xizang Institute of Plateau Ecology; isotypes, PE barcode no. 01821794! & no. 01821795!).

(18) 政和杏

Prunus zhengheensis (J. Y. Zhang & M. N. Lu) Y. H. Tong & N. H. Xia, **comb. nov.**

Basionym: *Armeniaca zhengheensis* J. Y. Zhang & M. N. Lu, Acta Phytotax. Sin. 37(1): 105 (1999). **Type:** China, Fujian Province, Zhenghe County, Waitun, Mt. Chouling, alt. 780–940 m, 17 Jul. 1996, J. Y. Zhang et al. 96-1 (holotype, Herbarium of Liaoning Institute of Pomology; isotype, PE barcode no. 01790028!).

2 荨麻科(Urticaceae)

陈家瑞(1982)发表了疣果冷水花(*Pilea verrucosa* Hand.-Mazz.)的两个亚种闽北冷水花(*P. verrucosa* Hand.-Mazz. subsp. *fujianensis* C. J. Chen)和离基脉冷水花(*P. verrucosa* Hand.-Mazz. subsp. *subtriplinervia* C. J. Chen)。Chen和Monro (2003)将纤细冷水花(*P. gracilis* Hand.-Mazz.)并入*P. verrucosa* Hand.-Mazz., 而且将闽北冷水花和离基脉冷水花作为变种处理, 并引证了它们的原始文献。根据 *International Code of Nomenclature for Algae, Fungi, and Plants* (Melbourne Code) 条款 41.6 的规定

(McNeill et al, 2012), Chen和Monro (2003)无意中合格发表了两个新等级中的名称(name at new rank), 即*Pilea verrucosa* Hand.-Mazz. var. *fujianensis* (C. J. Chen) C. J. Chen & Monro 和 *Pilea verrucosa* Hand.-Mazz. var. *subtriplinervia* (C. J. Chen) C. J. Chen & Monro。但随后Chen等(2007)发现*P. verrucosa* Hand.-Mazz.是*P. verrucosa* Killip (1925)的晚出同名, 于是接受纤细冷水花(*P. gracilis* Hand.-Mazz.)为这个实体的正确名称, 将*P. verrucosa* Hand.-Mazz. (1929)处理为纤细冷水花的异名。通过文献查阅和标本研究, 我们也认同这两个名称实为同种, 接受*P. gracilis* Hand.-Mazz.为正确名称, 但由于Chen等(2007)未对原先发表在*P. verrucosa*之下的两个亚种进行处理, 现因编辑名录所需, 在此重新组合。

(19) 闽北冷水花

Pilea gracilis Hand.-Mazz. subsp. *fujianensis* (C. J. Chen) Y. H. Tong & N. H. Xia, **comb. nov.**

Basionym: *Pilea verrucosa* Hand.-Mazz. subsp. *fujianensis* C. J. Chen, Bull. Bot. Res., Harbin 2(3): 55 (1982). –*Pilea verrucosa* Hand.-Mazz. var. *fujianensis* (C. J. Chen) C. J. Chen & Monro, Fl. China 5: 101 (2003). **Type:** China, Fujian Province, Jianning County, Wangpingdong, alt. 1,000 m, 3 Jun. 1978, Z. Y. Li 10880 (holotype, PE barcode no. 00023976!).

(20) 离基脉冷水花

Pilea gracilis Hand.-Mazz. subsp. *subtriplinervia* (C. J. Chen) Y. H. Tong & N. H. Xia, **comb. nov.**

Basionym: *Pilea verrucosa* Hand.-Mazz. subsp. *subtriplinervia* C. J. Chen, Bull. Bot. Res., Harbin 2(3): 56 (1982). –*Pilea verrucosa* Hand.-Mazz. var. *subtriplinervia* (C. J. Chen) C. J. Chen & Monro, Fl. China 5: 101 (2003). **Type:** China, Hainan Province, Changjiang County, Qicha Xiang, Qichaling, alt. 400–600 m, 27 Nov. 1956, S. H. Chen 11391 (holotype, IBSC barcode no. 0001393!).

3 壳斗科(Fagaceae)

广义栎属(*Quercus* s.l.)常包括青冈属(*Cyclobalanopsis*)和狭义栎属(*Quercus* s.s.)。最近大多数的系统学证据表明, 广义的栎属是一个自然的单系类群, 青冈属也是单系类群, 但去除了青冈属

的栎属是一个并系类群(Manos et al, 2001; Oh & Manos, 2008; Hubert et al, 2014)。Hubert等(2014)还对近年来广义栎属的系统发育研究进行了总结, 发现不同外类群的选取会影响青冈类群的系统位置, 但这些研究均支持广义栎属的分类处理。有鉴于此, 在编研《中国生物物种名录》时, 我们采用广义栎属的概念将以下2个仅在青冈属中发表的名称组合至栎属。

(21) 昌化岭青冈

Quercus changhualingensis (G. A. Fu & X. J. Hong) N. H. Xia & Y. H. Tong, **comb. nov.**

Basionym: *Cyclobalanopsis changhualingensis* G. A. Fu & X. J. Hong, Guihaia, 27(1): 29 (2007), as ‘*changhuaglingensis*’. **Type:** China, Hainan Province, Changjiang County, Changhualing, alt. 180–220 m, 4 Oct. 2004, G. A. Fu 11283 (holotype, HFB).

(22) 燕千青冈

Quercus yanqianii (G. A. Fu) N. H. Xia & Y. H. Tong, **comb. nov.**

Basionym: *Cyclobalanopsis yanqianii* G. A. Fu, Bull. Bot. Res., Harbin, 27(1): 1 (2007), as ‘*yin-qianii*’. **Type:** China, Hainan Province, Changjiang County, Changhualing, alt. 160–200 m, 5 Oct. 2004, G. A. Fu 11287 (holotype, HFB).

符国瓒(2007)在文中明确指出本种的种加词是为了纪念我国林学家华南农业大学的徐燕千教授, 按照现代汉语的拼音规则“燕千”的正确拼法是“*yanqian*”, “*yinqian*”属于印刷错误, 需要更正, 且根据*International Code of Nomenclature for Algae, Fungi, and Plants (Melbourne Code)*条款60.9的规定(McNeill et al, 2012), 连字符仅在组成加词的单词通常独立存在或连字符前后的字母相同时使用, 因此这里的连字符是应改正的错误, 故予以删除。

致谢: 感谢中国科学院华南植物园邓云飞研究员在论文写作过程中提供的修改意见, 感谢几位审稿专家的建议, 中国科学院植物研究所的杨拓博士帮助查阅了部分种类的模式标本信息, 在此一并感谢。

参考文献

Bortiri E, Oh SH, Jiang JG, Baggett S, Granger A, Weeks C, Buckingham M, Potter D, Parfitt DE (2001) Phylogeny and systematics of *Prunus* (Rosaceae) as determined by se-

- quence analysis of ITS and the chloroplast *trnL-trnF* spacer DNA. *Systematic Botany*, 26, 797–807.
- Bortiri E, Heuvel BV, Potter D (2006) Phylogenetic analysis of morphology in *Prunus* reveals extensive homoplasy. *Plant Systematics and Evolution*, 259, 53–71.
- Chen JR (1982) A monograph of *Pilea* (Urticaceae) in China. *Bulletin of Botanical Research*, 2(3), 1–132. (in Chinese) [陈家瑞 (1982) 中国荨麻科冷水花属的研究. *植物研究*, 2(3), 1–132.]
- Chen JR, Monro AK (2003) *Pilea*. In: *Flora of China*, Vol. 5 (eds Wu ZY, Raven PH), pp. 92–121. Science Press, Beijing & Missouri Botanical Garden Press, St. Louis.
- Chen JR, Monro AK, Chen L (2007) Name changes for Chinese *Pilea* (Urticaceae). *Novon*, 17, 24–26.
- Chen QH (1989) Prunoideae. In: *Flora of Guizhou*, Vol. 7 (ed. Li YK), pp. 257–290. Sichuan Ethnic Publishing House, Chengdu. (in Chinese) [陈谦海 (1989) 李亚科. 见: *贵州植物志*(第七卷), 李永康主编, pp. 257–290. 四川民族出版社, 成都.]
- Chen WC (2000) Rosaceae. In: *Flora of Guangdong*, Vol. 4 (ed. Wu TL), pp. 167–242. Guangdong Science and Technology Press, Guangzhou. (in Chinese) [陈伟球 (2000) 蔷薇科. 见: *广东植物志*(第四卷), 吴德邻主编, pp. 167–242. 广东科技出版社, 广州.]
- Chin SW, Wen J, Johnson G, Potter D (2010) Merging *Maddeinia* with the morphologically diverse *Prunus* (Rosaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society*, 164, 236–245.
- Chin SW, Shaw J, Haberle R, Wen J, Potter D (2014) Diversification of almonds, peaches, plums and cherries—molecular systematics and biogeographic history of *Prunus* (Rosaceae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 76, 34–48.
- Fu GA (2007) One new species of the *Cyclobalanopsis* (Fagaceae) from Hainan Island. *Bulletin of Botanical Research*, 27, 1–2. (in Chinese) [符国瑗 (2007) 海南岛青冈属(壳斗科)一新种. *植物研究*, 27, 1–2.]
- Handel-Mazzetti HREv (1929) *Symbolae Sinicae*, part 7, Anthophyta. Verlag von Julius Springer, Wien.
- Hubert F, Grimm GW, Joussetin E, Berry V, Franc A, Kremer A (2014) Multiple nuclear genes stabilize the phylogenetic backbone of the genus *Quercus*. *Systematics and Biodiversity*, 12, 1–19.
- Kalkman C (1965) The Old World species of *Prunus* subg. *Lauro-cerasus* including those formerly referred to *Pygeum*. *Blumea*, 13, 1–115.
- Killip EP (1925) Notes on Peruvian Urticaceae of the Marshall Field exploration. *Journal of the Washington Academy of Sciences*, 15, 48–56.
- Manos PS, Zhou ZK, Cannon CH (2001) Systematics of Fagaceae: phylogenetic tests of reproductive trait evolution. *International Journal of Plant Sciences*, 162, 1361–1379.
- McNeill J, Barrie FR, Buck WR, Demoulin V, Greuter W, Hawksworth DL, Herendeen PS, Knapp S, Marhold K, Prado J, Prud'homme van Reine WF, Smith GF, Wiersema JH, Turland NJ (2012) International Code of Nomenclature for Algae, Fungi, and Plants (Melbourne Code), Adopted by the Eighteenth International Botanical Congress Melbourne, Australia, July 2011. *Regnum Vegetabile* 154. Koeltz Scientific Books, Königstein.
- Oh SH, Manos PS (2008) Phylogenetics and cupule evolution in Fagaceae as inferred from nuclear CRABS CLAW sequences. *Taxon*, 57, 434–451.
- Phippis JB (2014) Rosaceae. In: *Flora of North America*, North of Mexico, Vol. 9 (ed. Flora of North America Editorial Committee), pp. 18–662. Oxford University Press, New York & Oxford.
- Potter D, Eriksson T, Evans RC, Oh SH, Smedmark JEE, Morgan DR, Kerr M, Robertson KR, Arsenault M, Dickinson TA, Campbell CS (2007) Phylogeny and classification of Rosaceae. *Plant Systematics and Evolution*, 266, 5–43.
- Shi S, Li JL, Sun JH, Yu J, Zhou SL (2013) Phylogeny and classification of *Prunus sensu lato* (Rosaceae). *Journal of Integrative Plant Biology*, 35, 1069–1079.
- Webb DA (1978) *Prunus*. In: *Flora Europaea*, Vol. 2 (eds Tutin TG, Heywood VH, Burges NA, Moore DM, Valentine DH, Walters SM, Webb DA), pp. 77–80. Cambridge University Press, London.
- Xia NH, Deng YF (2008) Rosaceae. In: *Flora of Hong Kong*, Vol. 2 (eds Hu QM, Wu DL), pp. 19–36. Agriculture, Fisheries and Conservation Department, Government of the Hong Kong Special Administrative Region, Hong Kong.
- Yao YY (1987) Rosaceae. In: *Flora in Deserti Reipublicae Populorum Sinarum*, Vol. 2 (ed. Liu YX), pp. 92–168. Science Press, Beijing. (in Chinese) [姚育英 (1987) 蔷薇科. 见: *中国沙漠植物志*(第二卷), 刘嫫心主编, pp. 92–168. 科学出版社, 北京.]
- Yu TT, Lu LT, Ku TC (1985) Rosaceae. In: *Flora Xizangica*, Vol. 2 (ed. Wu CY), pp. 539–701. Science Press, Beijing. (in Chinese) [俞德浚, 陆玲娣, 谷粹芝 (1985) 蔷薇科. 见: *西藏植物志*(第二卷), 吴征镒主编, pp. 539–701. 科学出版社, 北京.]
- Zhang YT (1985) Rosaceae. In: *Flora Fujianica*, Vol. 2, pp. 263–337. Fujian Science and Technology Press, Fuzhou. (in Chinese) [张永田 (1985) 蔷薇科. 见: *福建植物志*(第二卷), pp. 263–337. 福建科学技术出版社, 福州.]

(责任编辑: 陈又生 责任编辑: 黄祥忠)

• 生物编目 •

中国唇形科植物的一些新组合和新异名

向春雷¹ 胡国雄² 彭 华^{1*}¹ (中国科学院昆明植物研究所东亚植物多样性与生物地理学重点实验室, 昆明 650201)² (贵州大学生命科学学院, 贵阳 550025)

New combinations and new synonyms in Lamiaceae from China

Chunlei Xiang¹, Guoxiong Hu², Hua Peng^{1*}¹ Key Laboratory for Plant Diversity and Biogeography of East Asia, Kunming Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Kunming 650201² College of Life Sciences, Guizhou University, Guiyang 550025

唇形科是有花植物的第6大科, 具有重要的经济价值(Drew & Sytsma, 2012)。该科植物全球广泛分布, 共236属7,200余种(Harley et al, 2004), 我国有该科植物96属970余种(Li & Hedge, 1994), 为唇形科的6个多样性中心之一(Harley et al, 2004)。近年来, 我们对国内唇形科和一些重要类群进行了分类修订及系统学研究, 并随之作了相应的命名处理(Xiang & Peng, 2008; Xiang et al, 2008, 2009, 2010, 2013, 2014; Hu & Peng, 2015)。最近, 在编写《中国生物物种名录》(植物卷)第9册的过程中, 我们发现有必要对一些名称作出新组合或处理为新异名。

1 新组合

(1)粗壮小野芝麻

Matsumurella chinense (Benth.) Bendiksby var. **robustum** (C. Y. Wu) C. L. Xiang & H. Peng, **comb. nov.**

Galeobdolon chinense (Benth.) C. Y. Wu var. **robustum** C. Y. Wu, Acta Phytotax. Sin. 10(2): 158 (1965).

中国, 福建: 永福, 采集时间不详, 钟心煊 2642 (AU)。

(2)近无毛小野芝麻

Matsumurella chinense (Benth.) Bendiksby var. **subglabrum** (C. Y. Wu) C. L. Xiang & H. Peng,

comb. nov.

Galeobdolon chinense (Benth.) C. Y. Wu var. **subglabrum** C. Y. Wu, Acta Phytotax. Sin. 10(2): 158 (1965).

中国, 江西: 吉安, 采集时间不详, 张宗绪, 无号(PE)。

最近的分子系统学研究结果表明(Scheen et al, 2010; Bendiksby et al, 2011), 小野芝麻属(*Galeobdolon* Adans.)不是一个自然的类群, 应并入*Matsumurella* Makino属中。尽管Bendiksby等(2011)对中国该属大部分种类的名称也进行了命名处理, 但仍遗漏了上述2个变种名称。为方便使用, 在此对其进行了新组合。在外部形态上, 粗壮小野芝麻(*Matsumurella chinense* var. **robustum**)与原变种的主要区别在于其植株粗壮矮小, 高仅为60 cm, 叶片4–12 cm × 3–6 cm, 花为白色(原变种植株较细弱, 高60–100 cm, 叶片大小不超过4 cm × 2.2 cm, 花红色); 近无毛小野芝麻(*Matsumurella chinense* var. **subglabrum**)与原变种的区别在于具菱形叶、具稀疏的硬毛、叶缘具粗齿(原变种具卵圆形或卵圆形至宽披针形叶片, 叶片两面被短硬毛, 叶缘具牙齿状锯齿)。

2 新异名

(1)白花寸金草

收稿日期: 2016-01-20; 接受日期: 2016-03-29

基金项目: 国家自然科学基金(31370229)和中国科学院青年创新促进会人才项目(2013253)

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: hpeng@mail.kib.ac.cn

Clinopodium megalanthum (Diels) C. Y. Wu et S. J. Hsuan ex H. W. Li, Acta Phytotax. Sin. 12(2): 220 (1974).

Calamintha chinensis Benth. var. *megalantha* Diels, Notes Roy. Bot. Gard. Edinburgh 5(25): 233 (1912).

中国, 云南: 丽江, 海拔3,350 m; G. Forrest 2476 (E)。

Clinopodium megalanthum f. *leucanthum* H. Y. Su, Bull. Bot. Res., Harbin 20: 253 (2000), **syn. nov.**

中国, 云南: 大理, 苍山, 海拔2,400 m, 1999年6月25日, 苏鸿雁 0018 (大理大学生物系)。

寸金草(*Clinopodium megalanthum*)地理分布广泛, 形态变异较大。苏鸿雁和杨晓霞(2000)报道了产自云南大理的一新变型, 该变型因具白色花而易于区别。但在野外调查过程中, 我们发现该种花色不是一个稳定的性状, 多为紫红至深红, 但也有粉红、粉白至白色花, 故将其处理为寸金草的异名。

(2) 香薷重圆锯齿变种

Elsholtzia ciliata (Thunb.) Hyl., Bot. Not. 1941: 129 (1941).

Sideritis ciliata Thunb., Syst. Veg. ed. 14. 523 (1784).

日本, 具体产地不详, 采集时间不详, C. P. Thunberg 13375 (主模式: S; 合模式: BM, E)。

Elsholtzia ciliata var. *duplicatocrenata* C. Y. Wu & S. C. Huang, Acta Phytotax. Sin. 12(3): 345 (1974), **syn. nov.**

中国, 云南: 德钦, 海拔2,600 m, 采集时间不详, 俞德俊 10414 (PE)。

在野外, 香薷(*Elsholtzia ciliata*)可分布于不同的生境中, 且形态变异较大。吴征镒和黄蜀琼(1974)因其具有叶缘具重锯齿而描述了一新变种, 即香薷重圆锯齿变种。然而, Li和Hedge (1994)在*Flora of China*中并没有收录这一变种。该变种与原变种及其他变种间的差异仅为叶缘锯齿上的一点变化, 未达到变种的级次水平, 故将其处理为原变种的异名。

(3) 白花木香薷

Elsholtzia stauntonii Benth., Labiat. Gen. Spec. 2: 161 (1833).

产地不详, G. Staunton, 无号 (BM)。

Elsholtzia stauntonii f. *albiflora* H. W. Jen & Y. J. Chang, J. Beijing Forest. Univ., 13(3): 2 (1991), **syn. nov.**

中国, 北京: 松山, 海拔800 m, 1988年7月20日, 刘振玉 89957 (BJFC)。

任宪威等(1991)因其具白色花冠, 描述了这一新变型, 即白花木香薷(*Elsholtzia stauntonii* f. *albiflora*)。然而在野外调查中我们发现, 即使同一植株上的花色也存在粉红、粉白至白色的变异, 故将其处理为木香薷的异名。

(4) 翅柄假糙苏

Paraphlomis javanica (Blume) Prain var. *javanica*, Ann. Roy. Bot. Gard. (Calcutta), 9(1): 59 (1901).

Leonurus javanicus Blume, Bijdr. Fl. Ned. Ind. 14: 828 (1828).

模式标本暂不详, 可能需要指定新模式。

Paraphlomis javanica var. *pteropoda* D. Fang et K. J. Yan, J. Trop. Subtrop. Bot. 17(1): 91 (2009), **syn. nov.**

中国, 广西: 百色, 海拔420 m, 1977年6月4日, 卢信昌 3-22054 (GXMI)。

假糙苏(*Paraphlomis javanica*)是假糙苏属中分布最为广泛、形态变异也最大的一个物种。严克俭和方鼎(2009)描述了翅柄假糙苏(*Paraphlomis javanica* var. *pteropoda*)这一新变种, 并认为其因叶柄基部下延伸成狭翅状而与其他变种相区别。事实上, 该种下的几个变种间的区分性状都不稳定, 各变种间的分类关系也有待澄清, 仅叶柄基部下延伸这一不稳定的性状难以使其达到变种的次级水平, 故将其处理为原变种的异名。

(5) 白脉狭叶假糙苏

Paraphlomis javanica (Blume) Prain var. *angustifolia* (C. Y. Wu) C. Y. Wu et H. W. Li ex C. L. Xiang, E. D. Liu et H. Peng, Nordic J. Bot. 28: 668 (2010).

Paraphlomis rugosa (Benth.) Prain var. *angustifolia* C. Y. Wu, Acta Phytotax. Sin. 8(1): 38 (1959).

中国, 四川: 峨眉山, 1939年8月30日, 姚仲吾 4920 (PE)。

Paraphlomis javanica var. *angustifolia* f. *albinervia* D. Fang et K. J. Yan, J. Trop. Subtrop. Bot.

17(1): 91 (2009), **syn. nov.**

中国, 广西: 凤山, 1977年9月24日, 凤山队 4-7-6 (IBK)。

严克俭和方鼎(2009)认为白脉狭叶假糙苏 (*Paraphlomis javanica* var. *angustifolia* f. *albinervia*) 这一变型的主要鉴别特征为叶片两面中脉为白色, 且二级脉延伸至叶片顶端。如前所述, 假糙苏这一物种是该属内分布最为广泛、形态变异最大的物种, 该物种下已经被描述了3个变种, 且各变种间的关系目前并不明了。一方面, 确实没必要在变种下再描述新的变型, 另一方面叶脉颜色上的差异也不是一个稳定的分类学性状, 故将其处理为狭叶假糙苏的异名更为妥当。

(6) 甘西鼠尾草白花变型

Salvia przewalskii E. Peter var. *alba* X. L. Huang & H. W. Li, Acta Phytotax. Sin. 19(2): 245. (1981)

中国, 云南: 丽江, 海拔2,600–3,000 m, 1978年10月26日, 采集人详 78102 (SHMMI)。

Salvia przewalskii f. *albiflora* Y. H. Wu, J. Wuhan Bot. Res. 23(3): 235 (2005), **syn. nov.**

中国, 四川: 壤塘, 海拔3,500 m, 2004年8月1日, 吴玉虎 31010 (HNWP)。

吴玉虎(2005)报道了产自四川壤塘县的甘西鼠尾草白花变型, 认为其具白色的花与其他变种或变型而不同。实际上, 在此之前, 黄秀兰和李锡文(1981)已经发表了该属的一个新变种, 即白花甘西鼠尾草(*Salvia przewalskii* var. *alba*), 其主要特征也是花冠为白色。该物种是作为变种还是变型, 这一区分本身意义不是太大, 但这两个名称实际上是同一物种, 故将甘西鼠尾草白花变型处理为白花甘西鼠尾草这一变种的异名。

(7) 川西鼠尾草

Salvia tricuspsis Franch., Bull. Soc. Philom. Paris 3: 150 (1891) 中国, 四川: 打箭炉(康定), 采集时间不详, J. A. Soulié 627 (K)。

Salvia chuanxiensis Z. Y. Zhu, B. Q. Min & Q. L. Wang, Bull. Bot. Res., Harbin 31(1): 1 (2011), **syn. nov.**

中国, 四川: 宝兴, 海拔2,260 m, 闵伯清和王秋玲 1988 (EMA)。

在外部形态上, 川西鼠尾草(*Salvia tricuspsis*)与粘毛鼠尾草(*Salvia roborowskii*)较近(祝正银等,

2011), 但因其花冠管内被长约5 mm的柔毛而与之相区别。经过仔细比较, 我们发现川西鼠尾草与黄鼠狼花(*Salvia tricuspsis*)在形态上更为接近。二者的主要区别在于川西鼠尾草是多年生, 花序具2至6(或8)朵花, 而黄鼠狼花为一年生或二年生, 花序具2–4朵花。另外, 黄鼠狼花的原始描述并不完全, 我们经近几年的野外调查和对馆藏标本的调查发现, 该种花冠外部也具长柔毛和腺毛, 花序通常具有2–4朵花, 但也有不少标本聚伞花序为6朵, 其花冠筒内也具长柔毛环。如此, 二者间的形态差异并不明显, 且在地理分布上黄鼠狼花也在四川宝兴等地有分布。故建议将川西鼠尾草处理为黄鼠狼花的异名。

参考文献

- Bendiksby M, Thorbek L, Scheen AC, Lindqvist C, Ryding O (2011) An updated phylogeny and classification of Lamiaceae subfamily Lamioideae. *Taxon*, 60, 471–484.
- Drew BT, Sytsma KJ (2012) Phylogenetics, biogeography, and stamina evolution in the tribe Mentheae (Lamiaceae). *American Journal of Botany*, 99, 933–953.
- Harley RM, Atkins S, Budantsev AL, Cantino PD, Conn BJ, Grayer R, Harley MM, de Kok R, Krestovskaja T, Morales R, Paton AJ, Ryding O, Upson T (2004) Lamiaceae. In: *The Families and Genera of Vascular Plants* (ed. Kubitzki K), Vol. 7, pp. 167–275. Springer, Berlin.
- Hu GX, Peng H (2015) Identity of *Salvia weihaiensis* (Lamiaceae) from China. *Phytotaxa*, 202, 298–300.
- Huang XL, Li HW (1981) Notes on *Salvia* Linn. in China. *Acta Phytotaxonomica Sinica*, 19, 245–249. (in Chinese) [黄秀兰, 李锡文 (1981) 鼠尾草属一些种类的增订. 植物分类学报, 19, 245–249.]
- Li HW, Hedge IC (1994) Lamiaceae. In: *Flora of China* (eds Wu CY, Raven PH), Vol. 17, pp. 50–299. Science Press, Beijing & Missouri Botanical Garden Press, St. Louis.
- Ren XW, Zhang YJ, Wang YQ, Li XY, Wang MZ, Zhao H, Liu ZY (1991) A study on the plants of Mt. Songshan, Beijing. *Journal of Beijing Forestry University*, 13, 1–6. (in Chinese with English abstract) [任宪威, 张玉钧, 王艳青, 李晓云, 王民中, 赵红, 刘振玉 (1991) 北京松山植物的研究. 北京林业大学学报, 13, 1–6.]
- Scheen AC, Bendiksby M, Ryding O, Mathiesen C, Albert VA, Lindqvist C (2010) Molecular phylogenetics, character evolution and suprageneric classification of Lamioideae (Lamiaceae). *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 97, 191–219.
- Su HY, Yang XX (2000) New form of *Clinopodium megalanthum* from Yunnan. *Bulletin of Botanical Research*, 20, 253. (in Chinese) [苏鸿雁, 杨晓霞 (2000) 云南寸金草新变型. 木本植物研究, 20, 253.]

- Wu CY, Huang SC (1974) *Materiae Ad floram Labiatrum Sinensium* (4). *Acta Phytotaxonomica Sinica*, 12, 337–346. (in Chinese) [吴征镒, 黄蜀琼 (1974) 中国植物志唇形科资料(四). *植物分类学报*, 12, 337–346.]
- Wu YH (2005) A new form of *Salvia przewalskii* Maxim. *Journal of Wuhan Botanical Research*, 23, 235. (in Chinese) [吴玉虎 (2005) 甘西鼠尾草一新变型. *武汉植物学研究*, 23, 235.]
- Xiang CL, Dong HJ, Hu GX, Zhou J, Peng H (2014) Taxonomic notes on the genus *Phlomoidea* (Lamiaceae: Lamioideae) from China. *Plant Diversity and Resources*, 36, 551–560.
- Xiang CL, Liu ED, Peng H (2008) A key to the genus *Chelonopsis* (Lamiaceae) and two new combinations: *C. rosea* var. *siccanea* and *C. souliei* var. *cashmerica* comb. nov. *Nordic Journal of Botany*, 26, 31–34.
- Xiang CL, Liu ED, Peng H (2010) Nomenclatural notes on the genus *Paraphlomis* (Lamiaceae: Lamioideae) from China. *Nordic Journal of Botany*, 28, 667–669.
- Xiang CL, Liu ZW, Xu J, Peng H (2009) Validation of the name *Chelonopsis chekiangensis* (Lamiaceae), a species from Eastern China. *Novon*, 19, 133–134.
- Xiang CL, Peng H (2008) Validation of the name *Paraphlomis hispida* C. Y. Wu (Lamiaceae). *Bangladesh Journal of Plant Taxonomy*, 15, 73–74.
- Xiang CL, Zhang Q, Scheen AC, Cantino PD, Funamoto T, Peng H (2013) Molecular phylogenetics of *Chelonopsis* (Lamiaceae: Gomphostemmateae) as inferred from nuclear and plastid DNA and morphology. *Taxon*, 62, 375–386.
- Yan KJ, Fang D (2009) A supplement to the *Paraphlomis* (Lamiaceae) from Guangxi, China. *Journal of Tropical and Subtropical Botany*, 17, 91–92. (in Chinese with English abstract) [严克俭, 方鼎 (2009) 广西假糙苏属植物增补. *热带亚热带植物学报*, 17, 91–92.]
- Zhu ZY, Min BQ, Wang QL (2011) Taxa nova Salviorum Labiatarum. *Bulletin of Botanical Research*, 31, 1–3. (in Chinese with English abstract) [祝正银, 闵伯清, 王秋玲 (2011) 唇形科鼠尾草属新植物. *植物研究*, 31, 1–3.]

(责任编辑: 陈又生 责任编辑: 时意专)

• 生物编目 •

中国莎草科新组合与新名称

张树仁^{1*} 毕海燕²

1 (中国科学院植物研究所系统与进化植物学国家重点实验室, 北京 100093)

2 (北京自然博物馆, 北京 100050)

A new combination and a replacement name of Cyperaceae from China

Shuren Zhang^{1*}, Haiyan Bi²

1 State Key Laboratory of Systematic and Evolutionary Botany, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093

2 Beijing Museum of Natural History, Beijing 100050

在编写《中国生物物种名录》第一卷第二分册莎草科的过程中, 作者发现先前发表于莎草科水莎草属(*Juncellus* (Griseb.) C. B. Clarke)中的一个变种——头状水莎草(*Juncellus serotinus* (Rottb.) C. B. Clarke var. *capitatus* D. Z. Ma) (马德滋和刘惠兰, 1988)属于莎草属(*Cyperus*)植物; 先前发表于藨草属(*Scirpus* L.)中的一个杂种——中间藨草(*Scirpus ×intermedius* Tang & F. T. Wang) (唐进和汪发缙, 1961), 违反“International Code of Nomenclature for Algae, Fungi, and Plants (Melbourne Code)” (McNeill et al, 2012)的规则H.3.3, 名称不合法(见规则53.1), 且该杂种属于水葱属(*Schoenoplectus*)植物, 需用新名称替代(见规则6.11)。相关的命名变动报道如下:

1 新组合

头状水莎草

***Cyperus serotinus* Rottb. var. *capitatus* (D. Z. Ma) S. R. Zhang & H. Y. Bi, comb. nov.**

Basionym: *Juncellus serotinus* (Rottb.) C. B. Clarke var. *capitatus* D. Z. Ma, Fl. Ningxia 2: 522 (1988). **Type:** China, Ningxia, Yinchuan, Dongmenwai, Aug. 1963, D. Z. Ma s.n. (holotype, NXAC).

本变种仅分布于宁夏银川, 为我国特有, 生于水沟或池沼边。

头状水莎草最初由马德滋和刘惠兰(1988)发表在水莎草属中, 根据Dai等(2010)和Goetghebeur(1998), 该属应该归并到莎草属。因此, 本变种也应该组合到莎草属中。

头状水莎草(*Cyperus serotinus* Rottb. var. *capitatus* (D. Z. Ma) S. R. Zhang & H. Y. Bi)与原变种水莎草(*Cyperus serotinus* Rottb. var. *serotinus*)的区别在于: 小穗卵球形或长卵球形, 长3–5 mm, 宽约2 mm, 紧密排列于辐射枝的顶端, 几乎呈头状。

2 新名称

中间水葱(中间藨草)

***Schoenoplectus ×intermedius* S. R. Zhang & H. Y. Bi, nom. nov.**

Replaced synonym: *Scirpus ×intermedius* Tang & F. T. Wang, Fl. Reipubl. Popularis Sin. 11: 34, 224 (1961), non Thuill. (1799). **Type:** China, Yunnan, Dongchuan, 2 Sept. 1932, H. T. Tsai 51973B (holotype, PE!).

***Schoenoplectiella ×intermedia* Hayas., J. Jap. Bot. 87(3): 183 (2012), syn. nov.**

该杂种产于云南省东川市, 生长在湖边等湿地上, 海拔约2,300 m。其外形酷似滇水葱(*S. schoofii* (Beetle) Sojak), 但小坚果的性状与萤蔺(*Schoenoplectus juncooides* (Roxb.) Palla)极为近似。

收稿日期: 2016-04-21; 接受日期: 2016-06-25

基金项目: 国家自然科学基金(30970178, 31570200)

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: srzhang@ibcas.ac.cn

因此,唐进和汪发纘(1961)认为可能是滇水葱和萤蔺的杂交种。我们研究了该杂种的模式标本,其形态特征确如唐进和汪发纘(1961)的描述,而且目前对于该杂种尚无更深入的研究,所以这里仍然将其处理为杂种。

Scirpus ×intermedius Tang & F. T. Wang发表于1961年(唐进和汪发纘, 1961), 为*Scirpus intermedius* Thuill. (1799)的晚出同名。日本学者Hayasaka (2012)曾基于该杂种发表替代名称*Schoenoplectiella ×intermedia* Hayas., 但*Schoenoplectiella*属的范围及其与水葱属的系统关系目前尚不十分清晰(Shiels et al, 2014), 暂时不宜承认该属。根据Dai等(2010), 该杂种的亲本萤蔺和滇水葱均属水葱属。因此, 这里将其转移至水葱属中, 发表新名称*Schoenoplectus ×intermedius* S. R. Zhang & H. Y. Bi来替代*Scirpus ×intermedius* Tang & F. T. Wang这一非法名称, 并将 Hayasaka (2012) 发表的 *Schoenoplectiella ×intermedia* Hayas.处理为一个新异名。

致谢: 感谢中国科学院植物研究所朱相云研究员在命名法方面给予的热忱帮助。

参考文献

- Dai LK, Liang SY, Zhang SR, Tang YC, Koyama T, Tucker GC, Simpson DA, Noltie HJ, Strong MT, Bruhl JJ, Wilson KL, Muasya AM (2010) Cyperaceae. In: Flora of China, Vol. 23 (eds Wu CY, Raven PH, Hong DY), pp. 164–461. Science Press, Beijing & Missouri Botanical Garden Press, St. Louis.
- Goetghebeur P (1998) Cyperaceae. In: Families and Genera of Vascular Plants, Vol. 4 (ed. Kubitzki K), pp. 141–190. Springer, Berlin.
- Hayasaka E (2012) Delineation of *Schoenoplectiella* Lye (Cyperaceae), a genus newly segregated from *Schoenoplectus* (Rchb.) Palla. Journal of Japanese Botany, 87, 169–186.
- Ma DZ, Liu HL (1988) Flora Ningxiaensis, Vol. 2. Ningxia People's Publishing House, Yinchuan. (in Chinese) [马德滋, 刘惠兰 (1988) 宁夏植物志(第二卷). 宁夏人民出版社, 银川.]
- McNeill J, Barrie FR, Buck WR, Demoulin V, Greuter W, Hawksworth DL, Herendeen PS, Knapp S, Marhold K, Prado J, Prud'Homme van Reine WF, Smith GF, Wiersema JH, Turland NJ (2012) International Code of Nomenclature for algae, fungi, and plants (Melbourne Code) adopted by the Eighteenth International Botanical Congress Melbourne, Australia, July 2011. Regnum Vegetabile 154. Koeltz Scientific Books, Koenigstein.
- Shiels DR, Hurlbut DL, Lichtenwald SK, Monfils AK (2014) Monophyly and phylogeny of *Schoenoplectus* and *Schoenoplectiella* (Cyperaceae): evidence from chloroplast and nuclear DNA sequences. Systematic Botany, 39, 132–144.
- Tang T, Wang FT (1961) Flora Reipublicae Popularis Sinicae, Vol. 11. Science Press, Beijing. (in Chinese) [唐进, 汪发纘 (1961) 中国植物志(第十一卷). 科学出版社, 北京.]

(责任编辑: 严岳鸿 责任编辑: 黄祥忠)

• 生物编目 •

浅议中国高等植物多样性在世界上的排名

李春香^{1*} 苗馨元^{1,2}

1 (中国科学院南京地质古生物研究所现代古生物学和地层学国家重点实验室, 南京 210008)

2 (中国科学院大学, 北京 100049)

Notes on the rank of China in the world in terms of higher plant diversity

Chunxiang Li^{1*}, Xinyuan Miao^{1,2}

1 State Key Laboratory of Palaeobiology and Stratigraphy, Nanjing Institute of Geology and Palaeontology, Chinese Academy of Sciences, Nanjing 210008

2 University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049

《中国高等植物多样性》一文已经发表, 内容更为完整的《高等植物名称和分布》一书也即将由科学出版社正式出版(王利松等, 2015)。《中国高等植物多样性》一文基于名录数据对中国高等植物多样性情况进行了总结分析, 并与世界上主要的生物多样性国家进行比较, 指出在17个世界生物多样性大国中, 按物种多样性排序, 中国略低于巴西, 位列第4。关于中国高等植物物种数在世界上的排序, 笔者有机会查阅了南美的文献资料, 在此略作补充。

我国是世界上植物种类比较丰富的国家之一, 但要准确地回答究竟有多少种还比较困难。一方面, 新种、新属乃至新科还在不断被发现; 另一方面, 伴随着新技术新方法的不断变革, 新的研究成果不断涌现, 原来的属种不断地被修订、组合, 致使这一数字一直处于动态变化中。2013年出版的*Flora of China* (FOC)第一卷统计中国有维管植物31,362种, 而时隔两年的《中国高等植物多样性》(王利松等, 2015)统计中国高等植物已达35,112种, 如果除去苔藓植物3,045种, 那么中国的维管植物为32,067种, 较FOC增加了705种。中国的情况如此, 全世界的情况更为复杂, 如2010年出版的《巴西植物和真菌名录》记载32,364种维管植物(Forzza et al, 2010), 但是截止到2015年10月, 这一数字已经更新到34,114种

(详见巴西植物志网站<http://floradobrasil.jbrj.gov.br/>)。因此, 要回答中国高等植物物种数在世界上的排序并非易事。

长期以来, 我国《植物学》和《植物分类学》等教科书中讲到中国植物多样性时一般描述为中国高等植物有3万余种, 物种数在世界上居第3位, 仅次于马来西亚(约4.5万)和巴西(约4万), 但并没有指明文献出处(如浙江农业大学植物教研组, 1989; 张爱芹等, 2006; 姜在民和贺学礼, 2009); 也有些教科书描述为中国有种子植物3万余种, 在世界上也居第3位(如周世双和马恩伟, 1995; 傅承新和丁炳扬, 2002; 李春奇和罗丽娟, 2011; 胡金良, 2012)。更有数不清的各种期刊论文、报刊杂志描述为中国植物多样性在世界上居第3位(如贾建生, 2014; 刘冬梅, 2015), 甚至国际植物分类学会(International Association of Plant Taxonomy, IAPT)的旗舰期刊*Taxon*亦如此(Duan & Zhang, 2014; Zhang & Gilbert, 2015)。因此中国的植物物种数在世界上居第3位这一观念早已根深蒂固, 似乎成为很多国人的常识。

但是需要特别强调的是, 植物种类的统计和对比首先要明确所要统计和对比的类群范围, 是维管植物、高等植物(具有胚胎构造, 包括苔藓植物和维管植物)、还是指整个植物类群(包括藻类和陆生植物), 只有在相同的范畴内才能进行对比。以巴西为

收稿日期: 2015-12-28; 接受日期: 2016-04-26

基金项目: 现代古生物学和地层学国家重点实验室项目(Y626040108)和上海市绿化和市容管理局攻关项目(G162422)

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: cxli@nigpas.ac.cn

例, 56,108种植物是指藻类和陆生植物(包括苔藓植物和维管植物, 表1第1列), 32,364种则仅指维管植物(即石松类、蕨类和种子植物, 表1第3列)。如果具体到某科某属的种数统计, 则由于分类观点不同而出现不同的数字, 在此不再赘述。另外, 在统计时最好说明数字的来源和年代, 因为如前所述, 物种数目一直处于动态变化中。

巴西是世界上植物种类最丰富的国家, 这是毋庸置疑的。2010年, 巴西出版了里程碑式的巨著 *Catálogo das Plantas e Fungos do Brasil* (巴西植物和真菌名录, Forzza et al, 2010), 记录巴西高等植物 33,885种(苔藓植物和维管植物), 维管植物32,364种(石松类、蕨类和种子植物, 表1第3列), 从此结束了巴西植物物种数量仅靠估测的历史(如表1中的物种数¹和物种数²均为估计数目)。作者同时也指出, 一旦新的种类被发现, 这一目录也就随之过时, 但是网络版本会在网站上实时更新, 如截止到2015年10月, 巴西高等植物已经更新为35,638种(<http://floradobrasil.jbrj.gov.br/>)。《巴西植物和真菌名录》分

第一卷和第二卷, 用葡萄牙文写成, 在第一卷的概述中, 作者列出了17个生物多样性大国高等植物多样性的比较(表1第3列)。表1中除了巴西的数据是根据《巴西植物和真菌名录》外, 其他的均来自于 Giam等(2010), 而后的数据主要来自 Pitman 和 Jorgensen (2002)的估算。Pitman和Jorgensen (2002)估算的数据所采用的类群范围比较模糊(只笼统地指植物, 并没有指明是维管植物还是高等植物), 需要各个国家以实际物种名录的出版加以订证(如巴西和中国)。

根据表1的第3列, 按维管植物物种多样性, 中国低于巴西, 位列第二; 如果根据FOC第一卷的统计: 中国维管植物为31,362种, 也是略低于巴西, 位列第二; 如果包括苔藓植物, 中国高等植物共 35,112种(数据来源于王利松等, 2015), 同样截止到2015年10月, 巴西高等植物已经更新为35,638种(<http://floradobrasil.jbrj.gov.br/>), 中国已接近巴西, 但略低于巴西, 也位列第二。因此, 无论从维管植物还是高等植物的物种多样性来说, 中国均略低于

表1 17个生物多样性大国的高等植物多样性及特有性

Table 1 Higher plant diversity and endemism in 17 megadiverse countries

国家 Country	物种数 ¹ No. of plant species ¹	物种数 ² No. of plant species ²	维管植物物种数 ³ No. of vascular plant species ³	特有种数 ³ No. of endemic species ³	特有种数比例 ³ Ratio of Endemism (%) ³
巴西 Brazil	56,108	56,000	32,364	18,082	56
哥伦比亚 Colombia	38,110	25,000	24,500	10,500	43
中国 China	29,650	27,100	29,650	14,013	47
印度尼西亚 Indonesia	29,375	29,375	29,375	13,750	47
墨西哥 Mexico	25,036	24,000	25,036	11,250	45
南非 South Africa	23,420	23,420	20,407	13,265	65
美国 United States	18,737	18,000	18,737	4,036	22
委内瑞拉 Venezuela	18,212	15,350	15,820	2,964	19
秘鲁 Peru	18,055	18,966	18,055	5,676	31
印度 India	17,832	17,000	17,832	6,113	34
厄瓜多尔 Ecuador	17,517	15,671	17,517	4,179	24
玻利维亚 Bolivia	17,367	17,367	—	—	—
澳大利亚 Australia	15,638	15,638	15,638	14,182	91
马来西亚 Malaysia	15,250	15,000	15,250	3,600	24
巴布亚新几内亚 Papua New Guinea	14,522	17,500	14,522	13,250	91
俄罗斯联邦 Russian Federation	11,400	17,500	—	—	—
泰国 Thailand	11,313	11,000	—	—	—
刚果 Congo	—	—	11,004	1,100	10
马达加斯加 Madagascar	—	—	9,753	7,250	74
菲律宾 Philippines	—	—	8,931	3,500	39

1, Giam et al, 2010; 2, Pitman & Jorgensen, 2002; 3, Forzza et al, 2010.

巴西, 位列第二。另外, 对于传统上认为植物物种数目超过中国的哥伦比亚和印度尼西亚, 由于这两个国家至今未能完成并出版植物物种目录, 其物种数目只能依靠估计; 而即使根据表1所进行的估计, 这两个国家的植物物种数目也均低于中国。如果按照维管植物特有物种数, 中国低于巴西和澳大利亚, 位列第三; 按照维管植物特有物种数所占百分比排序, 澳大利亚和巴布亚新几内亚并列第一(91%), 而中国与印度尼西亚并列第5(47%)(表1)。

致谢: 中国科学院上海辰山植物科学研究中心马金双研究员提供相关资料, 谨表谢忱。

参考文献

- Duan YF, Zhang LB (2014) Eight new names and lectotypification of six names in Lamianae (asterids I) for the Flora of China. *Phytotaxa*, 170, 278–282.
- Forzza RC, Baumgratz JFA, Bicudo CEM, Carvalho Jr AA, Costa A, Costa DP, Hopkins M, Leitman PM, Lohmann LG, Maia LC, Martinelli G, Menezes M, Morim MP, Coelho MAN, Peixoto AL, Pirani JR, Prado J, Queiroz LP, Souza VC, Stehmann JR, Sylvestre LS, Walter BMT, Zappi D (2010) *Catálogo das Plantas e Fungos do Brasil*, Vol. 1, pp. 1–39. Andrea Jakobsson Estúdio and Rio de Janeiro Botanical Garden, Rio de Janeiro. (in Portuguese)
- Fu CX, Ding BY (2002) *Botany*. Zhejiang University Press, Hangzhou. (in Chinese) [傅承新, 丁炳扬 (2002) 植物学. 浙江大学出版社, 杭州.]
- Giam X, Bradshaw CJA, Tan HTW, Sodhi NS (2010) Future habitat loss and the conservation of plant biodiversity. *Biological Conservation*, 143, 1594–1602.
- Hu JL (2012) *Botany*. China Agricultural University Press, Beijing. (in Chinese) [胡金良 (2012) 植物学. 中国农业大学出版社, 北京.]
- Jia JS (2014) Protect biodiversity, we should first protect wild-life resources and their habitats. *Forestry of China*, 10, 10. (in Chinese) [贾建生 (2014) 保护生物多样性, 首先应保护好野生动植物资源及其栖息地. 中国林业, 10, 10.]
- Jiang ZM, He XL (2009) *Botany*. Northwest Agriculture and Forestry University Press, Xianyang. (in Chinese) [姜在民, 贺学礼 (2009) 植物学. 西北农林科技大学出版社, 咸阳.]
- Li CQ, Luo LJ (2011) *Botany*. Chemical Industry Press, Beijing. (in Chinese) [李春奇, 罗丽娟 (2011) 植物学. 化学工业出版社, 北京.]
- Liu DM (2015) Protect the genetic resources from losing. *World Environment*, A01, 46–47. (in Chinese) [刘冬梅 (2015) 别再让遗传资源丢失. 世界环境, A01, 46–47.]
- Pitman NCA, Jorgensen PM (2002) Estimating the size of the world's threatened flora. *Science*, 298, 989.
- Wang LS, Jia Y, Zhang XC, Qin HN (2015) Overview of higher plant diversity in China. *Biodiversity Science*, 23, 217–224. (in Chinese with English abstract) [王利松, 贾渝, 张宪春, 覃海宁 (2015) 中国高等植物多样性. 生物多样性, 23, 217–224.]
- Zhang AQ, Wang CX, Ma RX (2006) *Botany*. Southwest Jiaotong University Press, Chengdu. (in Chinese) [张爱芹, 王彩霞, 马瑞霞 (2006) 植物学. 西南交通大学出版社, 成都.]
- Zhang LB, Gilbert MG (2015) Comparison of classifications of vascular plants of China. *Taxon*, 64, 17–26.
- Zhejiang Agricultural University Teaching and Research Group (1989) *Botany*. Zhejiang Agricultural University Press, Hangzhou. (in Chinese) [浙江农业大学植物教研组 (1989) 植物学. 浙江农业大学出版社, 杭州.]
- Zhou SS, Ma EW (1995) *Plant Taxonomy*. China Forestry Publishing House, Beijing. (in Chinese) [周世双, 马恩伟 (1995) 植物分类学. 中国林业出版社, 北京.]

(责任编辑: 马克平 责任编辑: 黄祥忠)

• 保护论坛 •

三个“哪些”：植物园的使命

洪德元*

(中国科学院植物研究所系统与进化植物学国家重点实验室, 北京 100093)

Three “What”: mission of a botanic garden

Deyuan Hong*

State Key Laboratory of Systematic and Evolutionary Botany, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093

2016年5月16日上海辰山植物园学术委员会举行年会, 审议该园执行主任胡永红的“关于辰山植物园十三五规划”的报告。委员们讨论热烈, 充分肯定了永红的报告, 并提出许多建设性的建议。会议剩下的时间不多, 作为学术委员会主任的我, 只好用三五分钟发言。我说: 各位委员对永红报告的肯定和建议我很同意。一个植物园当然应有美丽的园林, 百花齐放的美景, 使人流连忘返, 并在欣赏美景的同时丰富自己的植物科学知识。但从长远来看, 一个植物园给人印象最深的是三个“哪些”。我用三个“哪些”阐述了我对植物园使命的见解。令我意外的是, 黄宏文等委员赞许我的三个“哪些”。《生物多样性》主编马克平委员当场邀我把这一简短发言发表于他所主编的刊物。兴奋之下, 我欣然受命。下面的文字是对当时的即兴发言略作修饰的结果, 供参考。

1 引种收集了哪些

如今, 人们有如此多的奇花异草, 美丽庭园, 植物园功不可没。我国植物异常丰富, 绚丽多彩, 被西方学者誉为“花园之母”。我国的植物园在搜集中国本土植物方面做出了突出成绩, 相信将来会有更大作为。因此, 我认为, 植物园的重要使命之一是引种搜集植物资源, 特别是本土植物。既是出于植物保护的目的, 也是植物资源可持续利用不可或缺的基础性工作。

2 培育开发了哪些

我指的不仅有花卉、林木, 还有农作物、果蔬、药用植物等等。我国是北半球植物最丰富的国家, 有取之不尽的资源。植物园已经并可继续为发展经济、满足人类各方面需求发挥不可替代的作用, 这也是植物园的重任和光荣的使命。

3 挽救了哪些

按《中国植物志》和 *Flora of China*, 中国有维管束植物(蕨类和种子植物)31,000多种, 按我的估计, 其中15–20%受威胁。以野生牡丹(*Paeonia*)为例, 我们团队的研究表明, 9种野生牡丹全部为中国特有, 其中大多数处于高度濒危状态。香港英文报纸《南华早报》正确地解读了我们团队发表在英国皇家学会会刊上关于栽培牡丹起源的文章, 说: “-----最喜爱的花卉, 牡丹, 要成孤儿了!”。胡永红团队正在研究牡丹, 我希望他们承担起挽救候选国花‘牡丹’野生种的光荣使命, 不要让未来的国花真的成为孤儿。

植物园的人才建设和研究项目的设立似应与三个“哪些”相配合。

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: hongdy@ibcas.ac.cn

• 保护论坛 •

为什么自然保护区的生态移民要回迁: 以广西十万大山保护区为例

谭伟福¹ 安 辉^{2*} 谭夏妮³

1 (广西壮族自治区林业勘测设计院, 南宁 530028)

2 (广西十万大山国家级自然保护区管理局, 广西防城港 538001)

3 (广西大学公共管理学院, 南宁 530004)

Why ecological migrants move back to nature reserves: a case study in Shiwandashan National Nature Reserve, Guangxi

Weifu Tan¹, Hui An^{2*}, Xiani Tan³

1 Guangxi Forestry Survey and Design Institute, Nanning 530028

2 Guangxi shiwandashan National Nature Reserve, Fangchenggang 538001

3 School of Public Administration, Guangxi University, Nanning 530004

十万大山是我国南部近海的著名大山, 是广西南部最高的山地。广西十万大山国家级自然保护区位于十万大山地区的核心位置, 总面积达5.8万ha, 尚保存有大面积的常绿阔叶林, 特别是具有全球保护意义的热带季雨林, 如沟谷雨林的狭叶坡垒 (*Hopea chinensis*) 林、海南风吹楠 (*Horsfieldia hainanensis*) 林等。这些季雨林(或标志种)在海拔900 m以下山地沟谷几乎随处可见, 类型较多, 保存较完好(谭伟福等, 2014)。同时, 保护区具有气候温暖湿润、光照充足、无霜期长、雨量充沛等气候特点, 植物生长期长。保护区社区群众收入以木材、甘蔗、畜牧业、药材、八角、肉桂等的经营为主, 属典型的山区农业经济, 对自然资源的依赖性很强。

1 问题与背景

早在1976年, 为了改善贫困山区群众生产生活条件, 上思县人民政府就对十万大山地区(1982年划建为自然保护区)内的南屏乡渠坤村顿龙, 米强村龙因、板旧、米本、旧米强、天白、板良和板浅等8个屯的村民进行了搬迁。然而, 从1980年开始, 移民便开始陆续回迁, 到1983年, 这8个村屯的人

口全部返回原居住地。2015年, 在国家实施精准扶贫战略背景下, 上思县人民政府再次实施十万大山自然保护区生态移民, 对南屏乡的米强、常隆、枯叫、渠坤、岂乃等5个自然环境恶劣、生存条件差、符合精准扶贫条件的群众进行搬迁安置, 安置群众享受各级政府的危旧房改造、少数民族补贴等政策, 且提供后续的生活保障(陶琦等, 2015)。

十万大山自然保护区40年的移民工作历史以及在移民过程中的回迁教训让我们认识到, 早期移民回迁后, 显然重新加重了居民对保护区资源的依赖, 加大了对生物多样性的威胁, 加上居民综合素质不高、生活贫困等因素, 极容易让保护区居民成为“生态难民”, 既不利于自然保护, 也不利于社会的稳定和发展。同时, 随着国家对生态建设的重视, 自然保护区作为野生动植物为数不多的避难所, 迫切需要从历史的角度审视再次实施生态移民的问题, 并确保自然保护区移民搬得出、住得下、发展得起来, 防止再次出现移民回迁现象, 还野生动植物完整的家园。因此, 在当今生态问题严峻、生态保护与民生问题倍受关注的形势下, 研究移民回迁问题, 对确保当前实施精准扶贫中移民工作的顺利

收稿日期: 2016-03-03; 接受日期: 2016-03-29

基金项目: 2014 年度广西北部湾经济区优秀中青年专业技术人才培养项目

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: anhui7948@126.com

开展具有重要的现实意义。

2 自然保护区居民现状及回迁原因

本次调查研究对象包括自然保护区内涉及的南屏、大菟和垌中等3个乡(镇)4个村22个屯共1,845人,其中8个屯属于早期回迁村屯,按目前统计有97户共438人,占调查研究总人数的23.7%。通过对相关材料进行综合分析,掌握了当前保护区内居民的生活状况和早期移民回迁的基本原因。

2.1 现状

2.1.1 人口组成

在自然保护区的功能分区中,核心区涉及南屏乡米强村板楼、天白屯。缓冲区涉及南屏乡渠坤村的念洗、顿龙屯,米强村龙因、板旧、米本、旧米强、邕相、板良、板浅屯;大菟镇坡稔村大沟龙一屯。实验区涉及垌中镇稔牌村棕木、争那、那丈、横利、高叱一、高叱二、高里、枫木、淡耕、板蒙屯等。根据调查(表1),保护区内居民绝大部分是少数民族,其中瑶族占人口总数的50%,集中分布在保护区的核心区和缓冲区。居民主要是中青年,青壮年劳动力较多;居民中长期外出打工者只有301人,仅占总人口的16.3%,大部分居民依靠在居住地耕种劳作维持生计。可以想象,这些居民的生产生活对保护区生态保护的威胁是非常大的。

2.1.2 收入状况

在保护区内的居民中,一半以上的人口年收入低于1,000元,年收入在1,000–2,000元之间的占40%,年收入在2,000–3,000元之间的只占5%,没有年收入超过3,000元的居民(表2)。与防城港市同期收入水平相比,保护区一半以上的居民收入只占全市农村人口年均收入(10,429元)的1/10左右,居民最高收入也没有超过全市农村人口年均收入的1/5。

2.1.3 受教育情况

从表3可见,保护区居民文盲比例高达30.3%,受教育程度以小学文化占绝大多数。而低文化水平的村民在搬迁后对新的生产技术和生活方式的适应能力和学习能力明显不足,接受再教育也困难,生活水平很难得到提高(刘成斌和风笑天,2007)。

2.2 回迁原因

2.2.1 政策措施

早期十万大山的移民,政府为了让群众摆脱恶劣的自然环境、极其不便的交通和简陋的木屋住房条件,在交通便利地区划出一定的生产生活用地,让移民自力更生改善生计。当时自建房均就地取材,只有劳动成本,因此政府并没有在住房方面给予移民帮助,更没有完备的政策配套。在搬迁之后移民的生产资料和生活资源大部分需要现金购买,但当时的后续管理、扶持产业发展等跟不上,基本生活缺乏保障,导致移民回迁(李培林和王晓毅,2013)。目前,移民人均住房、生产用地和搬迁补助均有刚性的标准规定,对移民子女职业教育有3年免学费的优惠,在产业扶持、社会保障等方面都有比当地居民更优惠的政策。但是,在生产生活条件特别艰苦的十万大山地区,国家规定的补偿标准仍难以达到移民预期,如果片面强调国家移民政策和规定,往往导致许多特殊问题无法解决。帮助移民尽早适应生产劳动方式的巨大变化,提高经济收入,是安置地政府要高度重视的问题(风笑天,2004)。

2.2.2 保护区移民的特殊性

实施十万大山自然保护区移民,其早期的出发点是改善群众生产生活条件,目前则既要考虑生态保护的需要也要考虑群众的脱贫致富。目前国家启动实施的精准扶贫战略,要求覆盖全部贫困群众并精准到户,但并没有针对自然保护区或生态特别重要

表1 广西十万大山自然保护区生态移民对象基本情况一览表(单位:户、人)
Table 1 Basic information of ecological migrants in Shiwandashan National Nature Reserve (Unit: household, person)

功能区 Functional areas	户数 House- holds	总人口 Population	外出务工 Migrant workers	民族 Nationality			年龄 Age			
				汉族 Han	壮族 Zhuang Minority	瑶族 Yao Minority	20岁以下 Under 20	20–40岁 20–40	40–60岁 40–60	60岁以上 Over 60
核心区 Core area	47	236	15	–	–	236	66	67	85	18
缓冲区 Buffer zone	180	923	119	30	207	686	313	270	245	95
实验区 Experimental zone	166	686	167	–	686	–	177	205	201	103
合计 Total	393	1,845	301	30	893	922	556	542	531	216

表2 广西十万大山保护区内各村生态移民人口数以及不同年收入(元/年)的人数

Table 2 Population and number of ecological migrants with different annual income (RMB Yuan/year) in the villages of Shiwandashan National Nature

村名 Village	总人口 Population	20岁以下 Under 20 years old			20-40岁 20-40 years old				40-60岁 40-60 years old				60岁以上 Over 60 years old	
		小计	<¥1,000	¥1,000-2,000	小计	<¥1,000	¥1,000-2,000	¥2,000-3,000	小计	<¥1,000	¥1,000-2,000	¥2,000-3,000	小计	<¥1,000
		Total			Total				Total				Total	
渠坤 Qukun	313	120	106	14	100	28	63	12	65	19	36	10	28	28
米强 Miqiang	816	240	194	46	234	61	165	8	259	78	166	15	83	83
坡稔 Poren	30	19	17	2	3	1	2	0	6	3	3	0	2	2
稔牌 Renpai	686	177	141	36	205	78	106	21	201	75	96	30	103	103
合计 Total	1,845	556	458	98	542	168	333	41	531	175	301	55	216	216

表3 广西十万大山保护区内各村生态移民不同受教育层次的人数(单位：人)

Table 3 Number of ecological migrants with different educational levels in the villages in Shiwandashan National Nature (Unit: person)

村名 Village	总人口 Population	20岁以下 Under 20 years old					20-40岁 20-40 years old					40-60岁 40-60 years old				60岁以上 Over 60 years old		
		文盲	小学	初中	高中	小计	文盲	小学	初中	高中	小计	文盲	小学	初中	小计	文盲	小学	小计
		I	PM	JMI	SM	Subtotal	I	PS	JM	SM	Subtotal	I	PS	JM	Subtotal	I	PS	Subtotal
渠坤 Qukun	313	6	72	37	5	120	17	67	15	1	100	33	31	1	65	23	5	28
米强 Miqiang	816	28	130	74	8	240	82	111	41	0	234	138	103	18	259	72	11	83
坡稔 Poren	30	2	10	7	1	19	2	1	0	0	3	3	3	0	6	2	0	2
稔牌 Renpai	686	18	83	69	7	177	16	118	63	8	205	41	127	33	201	77	26	103
合计 Total	1,845	53	295	187	21	556	117	297	119	9	542	215	264	52	531	174	42	216

I, Illiteracy; PM, Primary school; JM, Junior middle school; SM, Senior middle school.

地区制定更加优惠的移民政策，也没有体现生态移民的特殊性，甚至相对于一些国家重点建设工程项目移民来说，移民政策和条件不够优厚和完备。此外，十万大山自然保护区社区居民以丰富的自然资源为生存依托，一些“财富”只需要社区群众“拿来”而无需创造，即便经营林业也能取得较高的回报率，一旦搬迁离开自然保护区，需要付出更多的努力才能适应和保障生计。

2.2.3 耕作习惯

回迁人口主要为瑶族同胞，而迁入地是以农耕稻作为主的壮族地区。瑶族同胞祖祖辈辈以山林为生，生产方式局限于人工林种植、上山打猎、采药、割松脂等，缺乏耕作技术和耕作兴趣，更缺乏其他谋生技能和外出打工能力。在现代农业中，水稻新品种、新技术和新方法层出不穷，移民在生产资料和资源的竞争中处于劣势，生产条件得不到保障，这也促使移民回到原住地进行林地种植活动。

2.2.4 思想观念

瑶族人长期保留着传统的刀耕火种的耕作方式，食尽一山徙一山，在不断的迁徙中获得足够的

资源和生存空间，因而更希望长期在十万大山范围内活动，而不愿意迁到外面(廖国一和徐靖彬，2004)。在早期迁出的438位居民中，1/3的人在40岁以上，难以改变其固定的文化认同，接受新的文化；而这部分人在家族中的话语权较大，他们安于现状的思想影响了整个家庭乃至整个社区，导致移民的文化适应过程较长，成为影响移民在迁入地安居的因素(风笑天，2008)。在目前国家实施精准扶贫背景下的移民意愿调查中，仍有大部分村民不接受移民，他们表示害怕重蹈40年前搬迁出去的覆辙。

2.2.5 文化教育

在文盲和小学文化水平的1,457位村民中，仅有463位村民愿意移民，约占31.8%；初中文化水平的358位村民中，有143位愿意移民，约占40%；而在为数不多的高中水平的30位村民中，有19位愿意移民，约占63.3%。这说明越是低文化水平的村民越难接受移民，而回迁移民的文化程度大多处于小学水平。由于瑶、壮之间的文化差异，早期移民难以融合甚至排斥迁入地的文化，无法建立认同感和归属感；同时，他们的文化水平无法理解政府移民政

策和生态环境问题,看不到生态移民后的好处,不愿意放弃自家八角、肉桂等经济林的眼前利益。

3 建议与对策

为了避免回迁现象,让居民出于改善生活、改变子孙命运的目的而自愿搬迁,需要做好政府与村民之间的有效沟通,实现从“动员-选址-后续发展”这一过程的全面、系统控制。首先,要充分考虑移民在民族、语言、年龄、受教育程度等方面的不同特点,采用不同的方式进行动员,让移民了解到移民与扶贫、生态保护之间的关系,真正接受和建立移民意识。其次,在政策制定的过程中要保证作为利益相关主体的保护区居民参与,并通过文化宣讲和文艺表演等多种活动弘扬生态文明,宣扬生态移民的光荣角色。再则,可通过举办知识培训班,提高移民的政策理解能力和文化适应力(陆远权, 2002),以促进民族间的沟通交流,重新建立移民后所损失的人力资产和社会关系,建立社区认同感。

在迁入地选择上,除考虑迁入地的资源承载力外,还应考虑周边的居民情况,确保移民原住地文化风俗的延续和发展,并积极做好迁入地社区的思想工作,为移民营造和谐融洽的邻里关系,从源头上避免矛盾的产生(王洪军和王茂福, 2003)。

此外,在国家关于移民搬迁政策性条件的基础上,应建立政府、企业、个人等各方面的投入渠道和机制,甚至引进非政府组织特别是国际自然保护组织等社会力量的帮助,弥补国家移民政策和规定条件的不足,改善移民生产生活条件。同时,要妥善解决搬迁移民教育、医疗、养老、就业等社会保障问题,在地方政府和部门的发展规划中,要充分考虑移民的需求,尽可能提供充分的工作机会和工作技能培训,使移民平等地享受公共服务(周华坤等, 2010),保证村民在离开自己长期发展的土地之后,能看到在新环境的发展空间和发展潜力。

参考文献

- Feng XT (2004) Fall and take root: social adaptation of rural migrants in Sanxia area. *Sociological Studies*, 19(5), 19–27. (in Chinese with English abstract) [风笑天 (2004) “落地生根”?——三峡农村移民的社会适应. *社会学研究*, 19(5), 19–27.]
- Feng XT (2008) Resettlement forms, interpersonal communication, and migrants' adaptation: a comparative study on the 343 rural migrant households from the Three Gorges that resettled in the provinces of Jiangsu and Zhejiang. *Chinese Journal of Sociology*, 28(2), 152–161. (in Chinese with English abstract) [风笑天 (2008) 安置方式、人际交往与移民适应: 江苏、浙江343户三峡农村移民的比较研究. *社会*, 28(2), 152–161.]
- Liao GY, Xu JB (2007) On the changes of the dietary culture of Yao Minority in Round BeiPu Gulf area—a case study of Nanping Township of Yao Minority in Shangsi County. *Journal of Nanning Polytechnic*, 12(4), 1–5. (in Chinese with English abstract) [廖国一, 徐靖彬 (2007) 环北部湾地区瑶族饮食文化的变迁——以广西上思县南屏瑶族乡为例. *南宁职业技术学院学报*, 12(4), 1–5.]
- Liu CB, Feng XT (2007) Degree of satisfaction on migration of the Three-Gorges migrants: transition and causes. *Population Research*, 31(1), 76–85. (in Chinese with English abstract) [刘成斌, 风笑天 (2007) 三峡移民迁移满意度的转变及其根源. *人口研究*, 31(1), 76–85.]
- Lu YQ (2002) On reasons of emigrants' return to hometown and some effective suggestions. *Journal of Chongqing University (Social Science Edition)*, 8(1), 14–18. (in Chinese with English abstract) [陆远权 (2002) 水库移民返迁的成因及对策研究. *重庆大学学报(社会科学版)*, 8(1), 14–18.]
- Li PL, Wang XY (2013) Migration, poverty alleviation and ecological civilization construction—research report on ecological migration in Ningxia. *Social Sciences in Ningxia*, (3), 52–60. (in Chinese) [李培林, 王晓毅 (2013) 移民、扶贫与生态文明建设——宁夏生态移民调研报告. *宁夏社会科学*, (3), 52–60.]
- Tao Q, Lu Z, Wei ZJ (2015) Move to the rich land—Ecological resettlement project for poverty alleviation carry out by Guangxi land and resources system. *Nanfang Guotu Ziyuan*, (7), 10–11. (in Chinese) [陶琦, 陆照, 韦智军 (2015) 搬到走向富裕的土地上——广西国土资源系统服务扶贫生态移民工程记略. *南方国土资源*, (7), 9–11.]
- Tan WF, Jiang YH, Jiang B (2014) *Guangxi Nature Reserve*, China Environmental Science Press, Beijing. (in Chinese) [谭伟福, 蒋迎红, 蒋波 (2014) 广西自然保护区. 中国环境出版社, 北京.]
- Wang HJ, Wang MF (2003) The effect of reservoir migrants' reverse migration. *Journal of Huazhong University of Science & Technology (Social Sciences Edition)*, (2), 99–103. (in Chinese with English abstract) [王洪军, 王茂福 (2003) 水库移民返迁的后果. *华中科技大学学报(社会科学版)*, (2), 99–103.]
- Zhou HK, Zhao XQ, Zhang YC, Xing XF, Zhu BW, Du FC (2010) The predicament of ecological migrants and sustainable development strategy in the source area of Three Rivers. *China Population, Resources and Environment*, 20(s1), 185–188. (in Chinese with English abstract) [周华坤, 赵新全, 张超远, 邢小方, 朱宝文, 杜发春 (2010) 三江源区生态移民的困境与可持续发展策略. *中国人口·资源与环境*, 20(s1), 185–188.]

(责任编辑: 时意专)

• 书评 •

《中国植物区系与植被地理》书评

宋永昌

(华东师范大学环境科学系, 上海 200241)

主编: 陈灵芝

出版: 科学出版社

页数: 580

定价: 268元

本书为“十一五”国家重点图书出版规划项目

我国是世界上植物种类最丰富的国家之一, 植被类型复杂多样, 既有寒温带植被, 也有热带植被; 既有水生植被, 也有极端干旱植被, 而且还有青藏高原上的高寒植被, 以及人类活动产生的多种衍生植被和栽培植被。如此丰富的类型是世界各国所少有。这与我国幅员辽阔, 海陆兼备, 地貌和气候类型多种多样, 第四纪冰川影响相对较弱, 以及文明历史悠久等因素密切相关。

植物及其组成的植被是自然地理要素中具有生命的、最活跃的部分, 植物与其他要素构成的生物圈, 决定着人类的生存和发展, 并且影响着人类和地球的未来。半个世纪以来, 由于国家建设需要, 我国植物学工作者热忱地投入一系列相关研究, 积累了大量资料。20世纪80年代出版了由吴征镒和侯学煜两位院士分别主编的《中国自然地理: 植物地理》(上册)(中国植物区系地理)》和《中国自然地理: 植物地理(下册)(中国植被地理)》, 作为《中国自然地理丛书》的组成部分。两本著作吸收了当时国内外主要研究成果, 充分展示了他们的研究心得和学术观点, 为我国植物区系学和植被生态学研究奠定了坚实基础, 发挥了重要的指导作用。

近30年来, 植物区系和植被生态学研究领域取得了许多新成果。《中国植物志》全部完成出版(获得国家自然科学一等奖); 在《中国植被》(1980)的基础上, 组织全国力量编辑出版了《中华人民共和国植被图》(1:100万)及其说明书(2007)(获得国家自然科学二等奖); 许多省(市、自治区)的植物志和植

被专著相继出版; 物种分布与多样性资料更为丰富, 定位观察积累了大量数据, 新技术的应用取得了许多新认识和新成果。在此基础上, 为配合《中国自然地理系列专著》出版, 由陈灵芝、孙航和郭柯三位教授编辑出版了《中国植物区系与植被地理》(简称新版)。此书在继承《中国植物地理》主要思想和内容的同时, 吸收了近30年来我国植物区系和植被地理及相关领域的最新研究成果, 并结合作者的长期研究积累, 对相关内容和理论体系进行了补充和完善。该书主要内容简介如下:

第一篇: 中国植物区系地理。开篇是我国种子植物区系形成的自然地理背景与历史演变过程。根据近年来化石植物研究成果, 重点介绍了晚白垩世以来中国植物区系的分区和变迁(第一章); 接着论述了我国植物区系植物种类丰富、起源古老、进化系列完整、地理成分复杂、特有种繁多等特征(第二章); 按照现代地理分布和历史发生相结合的原则, 对我国种子植物3,244属进行了分布区类型划分, 共得出15个分布区型及32个亚型, 分析了每一分布区型及亚型的地理范围、区系组成和发生发展进程以及特有成分的起源。根据近期研究成果, 增加了研究属数(先前为2,980属), 调整了部分亚型划分, 增添了新的内容(第三章)。

植物区系分区是植物区系地理研究的重点内容, 集中反映分布区类型的研究成果, 也是植物资源利用、保护等实际应用的科学依据(第四章)。这一章的引言较详细地介绍了中国植物区系分区的研究历史, 陈述了吴征镒院士对我国植物区系研究所做的贡献。在论述中国植物区系分区原则和方法的基础上, 提出了中国植物区系分区的4级(区、亚区、地区、亚地区)系统, 将中国植物区系划分为4大植物区、7亚区、24地区和49亚地区, 分区介绍了它们的地理范围、气候特征、科属种的数量、特有

种状况,以及化石植物等。进一步完善和细化了中国植物区系区划的内容。

第二篇:中国植被地理。首先分析了自然地理要素,包括地貌、气候、土壤,以及人类活动对中国植被形成和分布的影响(第五章),特别指出全国地貌组合中的三大平原、四大高原、五大盆地,以及西南部分布的高原、高山,东南部分布的丘陵平原和近海岛屿,深刻影响着中国植被形成和分布格局;疆域所处的经纬度、海陆位置、大气环流,以及区域地形等特征,决定了辐射、气温、降水对植被的影响,特别指出大陆性季风气候对我国植被分布的显著作用。土壤既是植被赖以生长的基础,同时又是在植被参与下发育的,文中概述了主要土壤类型与主要植被类型之间的联系;在人类活动对中国植被多方面的影响中,重点陈述了农业垦殖、林业生产、过度放牧、工程建设对植被的影响,以及植树造林、退耕还林和自然保护区建设等在植被恢复和重建中的作用。

植被地理学研究的基础是植被分类(第六章),新版作者沿用《中国植被》(1980)一书和《中华人民共和国植被图》(2007)中的植被分类原则——“植物群落学—生态学原则”,即主要以植物群落本身特征作为分类的依据,但又十分注意群落的生态关系,力求利用所有能够利用的全部特征。高级分类单位偏重于生态外貌,而中、低级单位则着重种类组成和群落结构。中国植被分类原则代表了当今植被分类的一种趋势,这一点也体现在美国地理数据委员会植被分会所制定的美国国家植被分类标准(FGDC-VS, 2008; Faber-Langendoen et al, 2012)中。该系统的高级单位是以外貌为依据,低级和中级单位以种类组成为基础,其基本思路与上述思想是一致的。新版中的分类单位和《中国植被》(1980)一书相同,高级的核心单位为“植被型”,中级的核心单位为“群系”,基本单位为“群丛”,它们的上下各设若干辅助单位,进一步明确了各级单位的分类原则和依据,重新拟定了植被分类的系统方案,确定了统一的植被类型命名方法。这里要特别指出的是,新版在木本植物群落分类中,将生活型中的落叶与常绿以及系统发育中针叶与阔叶的差别放在同一等级看待,改变了以往先分针叶和阔叶,而后再分常绿和落叶,调整了以前森林群落的划分结果。这种处理方法较接近联合国教科文组织制定的《国际

植被分类和制图》方案(UNESCO,1973)和《美国植被分类规范》(FGDC-VS, 2008),它们都是先按常绿或落叶划分大类,而将针叶、阔叶划分置于从属地位。这种划分严格贯彻了生态外貌原则,也有利于遥感分类。此外,新版对于草原、草甸和荒漠群落的分类,加强了优势层片生活型(丛生草、根茎草、杂类草、半灌木小灌木)在分类中的地位,降低了典型草原、草甸草原、荒漠草原,高寒草原,以及典型草甸、高寒草甸、沼泽草甸等的分类位置,并将原干热河谷稀树草原调整到草甸和草丛大类之中。这种处理方式倾向于《国际植被分类和制图》方案,将草本植被按生态外貌划分为高禾草植被、中高禾草植被、低禾草植被、杂类草植被,以及水生淡水植被;并将温带草原、热带稀树草原、草甸等群落皆按生态外貌分别置于以上各类之中。调整后的中国植被分类系统中共设7个植被型组,40个植被型,书中简要介绍了各植被型的基本特征和其中的主要类型。

根据划分出的植被类型,结合影响植被分布的主要自然地理要素的空间分异特点,分析和阐述了中国植被的经度、纬度、海拔高度三向地带性分布规律及其与自然环境的密切关系(第七章)。在此进行了中国植被区划,沿袭《中国植被》(1980)和《中华人民共和国植被图》(2007)的区划原则和单位,将中国划分为8大植被区域,27个地带,对区划原则和依据作了相应的修订和完善,根据最新资料 and 认识对区划边界作了调整。如调整了温带草原区东部边界、青海湖周边地区草原区范围、青藏高原东缘和青藏高原西北部地区的部分边界等(第八章)。以后数章(第九至十六章)系统阐述了各个植被区域、植被地带和植被区的植被特征和分布规律。作为本篇总结的第十七章,介绍了植被地理学在生态系统管理中的应用,在扼要介绍了各类植被及其所属生态系统的现状和面临问题后,重点阐述植被科学在森林、草原、荒漠等植被恢复和重建中的作用,以及植被在全球变化背景下的响应和人类可采取的策略。

现今地球面临着气候暖化、环境污染、生物多样性锐减、资源匮乏等一系列严重问题,激发植物区系和植被地理研究向多尺度地纵深发展。此外,当今世界进入了全球化时代,具有鲜明特色的植物区系和植被研究也在扩大视野走向融合。中国植

物区系和植被是世界植物区系和植被的重要组成部分,它的研究必然具有全球意义,《中国植物区系与植被地理》一书的出版正是适应了这种形势。为了使中国植被研究融合于全球植被研究,中国植被分类系统及其相关术语概念需尽量与国际接轨以便交流和进一步统合。例如,广泛使用的“Formation”(群系)一词,我们的理解就与国际上很不相同,此外,在类型划分和命名上也需沟通,取得共识。如此,方能发挥我国植物种类丰富、植被类型复杂的优势,在进行全球植物区系和植被统合中发挥作用。

《中国植物区系与植被地理》一书是在《中国自然地理—植物地理》(上、下册)基础上再次对我国植物区系和植被地理研究成果的全面系统总结,内容丰富翔实,有所发展创新,文字严谨流畅,图表清晰美观,是一部研究中国植物区系和植被的不可或缺的重要参考书。该书对从事生物地理学、植被生态学、农林牧业、生物多样性保护和生态文明建

设等方面的研究人员及相关专业的师生也极具参考价值。

参考文献

- Federal Geographic Data Committee, Vegetation Subcommittee (FGDC-VS) (2008) The National Vegetation Classification Standard, Version 2. Washington, D.C., USA. FGDC-STD-005-2008 (Version 2). p. 126.
- Faber-Langendoen D, Keeler-Wolf T, Meidinger D, Josse C, Weakley A, Tart D, Navarro G, Hoagland B, Ponomarenko S, Saucier JP, Fulps G, Helmer E (2012) Classification and Description of World Formation Types. Part I. (Introduction) and Part II (Description of Formation Types). Hierarchy Revisions Working Group, Federal Geographic Data Committee, FGDC Secretariat, U.S. Geological Survey. Reston, VA, and NatureServe, Arlington, VA. pp. p.65, p.151.
- United Nations Educational, Scientific and Cultural Organization (UNESCO) (1973) International classification and mapping of vegetation. Series 6. Ecology and Conservation. United Nations, Paris. pp.15–37.

《生物多样性》投稿须知

《生物多样性》(*Biodiversity Science*)于1993年创刊,是中国科学院生物多样性委员会、中国植物学会、中国科学院植物研究所、动物研究所和微生物研究所共同主办的生物多样性科学领域的综合性学术刊物。2016年起变更为月刊。本刊旨在报道生物多样性科学领域的创新性研究成果,具引领和示范作用的保护实践案例或新范式,热点地区、调查空白地区或重要生物类群的生物编目,有新观点的高水平综述,以及履行相关国际公约的进展。

基本要求

1 主要栏目

综述 (1)选题有新意,具前瞻性,能引起读者广泛的兴趣,对读者具有启发和参考价值。(2)有述有评,有自己独到的观点。结合文献评述国内外学者在所阐述领域的研究进展,总结该领域存在的主要问题以及今后的发展方向。避免罗列文献、内容空泛、缺乏观点,切忌写成读书报告。(3)鼓励作者自己设计图表,以帮助读者理解所阐述内容。(4)引用原始文献,应包括近5年的国内外最新文献。

研究报告、研究简报和方法 是指生物多样性科学领域基础理论和应用基础研究方面具有创造性的、高水平的原始论文。要求有明确的科学问题、完整的研究方法和普遍的学术价值。其中研究简报可以是阶段性、局部性的创新成果,正文长度为2–3印刷页,要体现“新、短、快”的特点。

数据论文 旨在推动原始数据共享。要求数据具有一定的科学意义,数据结构完整、真实可靠,并达到一定的数据量。数据类型包括植被样方调查数据集、物种分布数据集、物种性状数据集、组学数据、DNA序列数据等。论文正文分为两部分:一是数据集元数据的描述,包括数据集概述、数据采集和处理方法、数据格式、数据凭证(如凭证标本号等)、数据集链接等信息,数据集本身仅在线发表;二是对数据集的初步分析。

生物编目 由正文和附录两部分组成。正文为生物多样性编目信息的简要分析,力求简明,一般为2,000–3,000字(2个印刷页,不要求写摘要);附录为所调查地区完整的生物名录和群落调查样方等,突出原始资料性价值,仅在网站上在线发表。生物编目理论、方法和应用研究的学术论文没有字数限制。

保护论坛 针对我国生物多样性保护与利用的政策、现状、存在问题,以及生物多样性科学相关热点问题的看法和评论。鼓励发表不同的观点、见解和方法。要求短小、精炼、观点明确。特别欢迎对本刊发表的论文展开学术争鸣。

2 排版格式

为缩短稿件处理时间,各类文章均请严格按照我刊格式及投稿须知要求撰写,格式不符合要求的论文,编辑部将退回作者修改后重新投稿。

编排顺序 按照投稿信、题目、摘要、引言(不列标题)、材料与方法、结果、讨论、致谢、参考文献、表、图、图注等顺序编排。

作者署名 网上注册的通讯作者应与文章中一致。所有署名作者应对稿件内容、署名顺序没有异议。如属于多个单位,要求单位之间无署名先后、知识产权等方面的争议。

字体、字号 文本用五号字,1.5倍行距,页边距3–5 cm,中文用宋体,英文用Times New Roman字体。

计量单位、拉丁名、序列号、公式、变量、统计量、数

字、标点等的详细要求参见网站。

3 投稿办法

稿件原则上文责自负。投稿必须清稿、定稿,需论点明确、数据可靠、文字流畅、结构严谨。无一稿两投、抄袭、剽窃等学术不端行为。投稿前应请英文水平较高的学者对英文进行把关。请登录我刊网站注册后上传稿件,并可随时上网查询稿件审理情况。

注册 (1)作者人数和顺序要与文章中一致,每位作者的信息要填写完整、准确。(2)如果已经拥有用户名和密码,不要重复注册,否则可能导致您的信息不一致,查询不便。(3)建议同时上传版权转让协议(要求每位作者签字)。如果有些作者不方便签署,可用邮件向编辑部说明同意署名。

投稿信 (1)重点说明文稿的创新性;(2)申明无一稿两投等问题;(3)建议的责任编委和审稿人(3–5人)(附单位、通讯地址、邮编、E-mail地址),但应回避本单位同事、导师等专家;也可以提出希望回避或有竞争关系的其他专家(最多3人);(4)通讯作者联系方式。

投稿文件 (1)文稿简要信息:要求为Word文件,包含文章题目、作者信息、基金项目、致谢。(2)文稿正文:要求Word文件和PDF文件中均删除作者、作者单位、联系方式、基金项目和致谢的内容,连续标注偶数行号;文件大小不超过10M。(3)附录或附图:在网上以附件的格式上传。

如果两周内没有收到编辑部回复,请咨询编辑部(010-62836137, biodiversity@ibcas.ac.cn)。

4 审稿流程

《生物多样性》稿件处理实行责任编委负责制,即受理的每篇稿件均由责任编委推荐审稿专家,并向副主编/主编提出退稿或推荐发表的建议。具体流程为:稿件→编辑部初筛(必要时请副主编初审)→责任编委初审并提交审稿专家→审稿专家审阅→责任编委二审→作者修改→责任编委复审→副主编终审(决定是否录用)。

不采用的稿件在2个月内通知作者。在没有收到编辑部的正式退稿通知之前,请不要转投其他刊物,以免造成一稿两投等不必要的麻烦。

稿件录用后1周内在线发表,并尽快安排印刷版发表。本刊的发表周期(投稿到印刷版刊出的时间)为5个月左右。

5 审稿费、版面费和稿费

稿件录用后,编辑部将收取审稿费和版面费(网上的附录资料免收)。凡是没有录用的稿件,不收取审稿费。建议通过银行汇款。开户银行:中国工商银行北京分行海淀西区支行;帐号:0200004509088100989;收款单位:中国科学院植物研究所,请注明《生物多样性》编辑部及文章稿号。汇款后请通过电子邮件通知编辑部,本部收到后即挂号寄去报销凭据。稿件一经刊登,酌付作者稿酬(包括印刷版、光盘版和网络版稿酬),赠送当期期刊2册。

6 其他说明

以下两类稿件编辑部不再受理:

(1)简单的资源调查和区系分析;(2)单纯的以RAPD和ISSR为标记开展的种群遗传多样性分析。

7 封面

本刊封面采用彩色照片,欢迎作者在投稿时将与论文有关的、科学性和艺术性俱佳的彩色照片提供给本刊。

撰稿指南

题目 简洁明了, 突出文章创新之处, 一般不超过20个字。应该是所研究的主题以及具体方面, 用尽可能少的字句准确清楚地描述文章的内容。

摘要 必须写清楚研究目的、材料与方法、主要结果、结论和科学意义, 特别明确地提出研究的主要发现或认识。综述类文章的摘要需要清楚阐明综述的目的、主要的进展、存在的问题及未来的研究方向。中文简洁正式, 英文可适当扩展, 但以一个印刷版面为限。

关键词 5-8个, 选择能准确反映文章的主要内容, 能引起读者的兴趣, 并被业界公认的专业词汇作为关键词, 以使文章能被准确检索, 并尽量不要与题目重复。

引言 阐述为什么要进行此项研究。基于前人的研究结果或结论提出所要研究的问题或验证的假设, 应能反映相关研究领域的进展状况和存在的问题, 并将研究目的与上述研究背景相结合。

材料与方法 阐述本研究是如何进行的。陈述需详细, 要提供足够的信息使读者能重复实验, 并假设读者具备该领域的基本实验常识; 按时间的先后顺序叙述。数据分析(统计)方法叙述要详尽。

结果 叙述要求简洁明了, 列出数据需要进行消化和浓缩, 总结重要的趋势或规律。图表要求精心设计, 力求美观, 并互不重复, 有些背景数据可以作为附录材料。避免出现讨论部分的内容。

讨论 评论文中所报道结果的重要性和创新性, 并与其他相关的工作进行比较, 指出对原有结论有何新的启示, 或从实验数据归纳出一般规律。讨论部分应围绕结果进行, 但不要重复结果, 并与引言中所提出的问题呼应; 叙述要简明扼要, 推测要有依据, 不能得出超出本文结果所能够支持的结论。不要在本节中介绍新的结果。

参考文献 正文内的著录格式: (1)采用“著者, 出版年”制, 如“Li & Durbin, 2011; 宋永昌等, 2015”; (2)未阅读过的文献不要列入; (3)每个观点后引用文献数不要超过4条, 并按年代先后排序; (4)与文后一一对应。(5)两位作者的文献在文中引用格式示例: (马克平和陈灵芝, 1999)或(Lawton & Brown, 1993); 三位及三位以上作者的文献在文中的引用格式示例: (宋永昌等, 2015)或(Brown et al, 2001)。文后著录格式: (1)中文文献用中、英文两种语言列出, 英文在前, 中文附在后面的方括号内, 日文、俄文文献同此; (2)文章题目、书名、出版社名请引用作者原文或查对标准译文, 不宜自行翻译; (3)作者列全, 姓前名后, 名后一律不加缩写点; 作者间用逗号隔开; (4)刊名要求正体、全称; 书需要注明版次, 初版不注, 书名要求正体、实词首字母大写; (5)按作者姓氏的第一个字母顺序排列; (6)每卷连续编页码的期刊不引用期号; 同一卷内每期均从第一页开始编页码的期刊附期号; (7)含与不含英文摘要的文献分别用“in Chinese with English abstract”和“in Chinese”标明。示例如下:

期刊

Song YC, Yan ER, Song K (2015) Synthetic comparison of eight dynamics plots in evergreen broadleaf forests, China. *Biodiversity Science*, 23, 139–148. (in Chinese with English abstract) [宋永昌, 阎恩荣, 宋坤 (2015) 中国常绿阔叶林8大动态监测样地植被的综合比较. *生物多样性*, 23, 139–148.]

Li H, Durbin R (2011) Inference of human population history from individual whole-genome sequences. *Nature*, 475, 493–496.

书(专著、论文集、会议录等)

Begon M, Harper JL, Townsend CR (1990) *Ecology: Individuals, Populations and Communities*, 2nd edn. Blackwell Scientific Publications, Boston.

Jiang ZG, Ma Y, Wu Y, Wang YX, Zhou KY, Liu SY, Feng ZJ (2015) *China's Mammal Diversity and Geographic Distribution*. Science Press, Beijing. (in Chinese) [蒋志刚, 马勇, 吴毅, 王应祥, 周开亚, 刘少英, 冯祚建 (2015) 中国哺乳动物多样性及地理分布. 科学出版社, 北京.]

Lawton BH, Brown VK (1993) Redundancy in ecosystems. In: *Biodiversity and Ecosystem Function* (eds Schulze ED, Mooney HA), pp. 255–270. Springer-Verlag, New York.

译文(出版年为译作出版年)

Mueller-Dombois D, Ellenberg H (translated by Bao XC Zhang S, Yang BS, Jin ZZ, Tang TG, Yao BJ, Jiang HQ) (1986) *Aims and Methods of Vegetation Ecology*, pp. 153–188. Science Press, Beijing. (in Chinese) [鲍显诚, 张绅, 杨邦顺, 金振洲, 唐廷贵, 姚璧君, 姜汉侨 (译) (1986) 植被生态学的目的和方法. 科学出版社, 北京.]

博士学位论文(硕士论文在文内用脚注注出即可)

Yu FH (2002) *Adaptive Strategies of Clonal Plants Growing in Heterogeneous Environments*. PhD dissertation, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing. (in Chinese with English abstract) [于飞海 (2002) 克隆植物对异质性环境的生态应对策略. 博士学位论文, 中国科学院植物研究所, 北京.]

网络文献

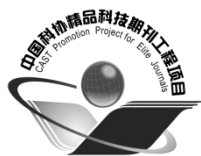
International Union for Conservation of Nature (IUCN) (2000) *Authority Files for Habitats & Threats*. <http://www.iucn.org/themes/ssc/sis/authority.html> (accessed 2015-10-22)

图、表 图表要求精心设计, 按照在文中出现的顺序编号, 力求精简, 图与表内容切忌重复。尽量避免使用带有国界线、省界线的地图。如果必须使用, 请到国家测绘局网站“地图服务”下载最新版本的地图文件作为底图绘制, 并标注原始图件的审图号。如果是其他来源的图件, 请注明原始图件来源。群落调查和编目的论文请附上样方和标本名录的详细资料, 附录中引用的文献按正文中文献格式在附录中列出。如果引用文献中的图表, 要取得原出版商的授权许可, 分辨率要求达到印刷要求。

图题、表题尽量详尽, 图表所包含的信息应以读者不读原文也能看懂为原则, 图题、表题和图表内各项内容均需中、英文(或拉丁文)对照。图(表)请附在文后, 切勿插入文内。

表格一律用三线表。要求设计合理, 符合阅读习惯。如果数据较少(如只有1行), 或数据的变化规律明显, 建议直接用文字叙述。表中数据共用的单位标于表题或表头中, 缺失的数据用“-”表示。建议按照个位数或小数点对齐方式排列。

图可按印刷时的实际大小绘制, 半栏图≤80 mm, 通栏图≤170 mm。黑白线条图分辨率不低于600 dpi, 照片图分辨率不低于350 dpi。如果一幅图中包含多个小图, 建议在Powerpoint或Photoshop软件下组合, 而不是直接在Word软件中组合。图中一般不加外框和网线。线条粗细要适中, 函数线的粗细一般是坐标轴的两倍为宜。刻度线位于坐标轴内侧, 粗细可等于或稍细于坐标轴。如果是黑白印刷的图件, 所选图例的颜色要求在印刷版上能够区分开。坐标轴的标题能排一行的不要转行, 中、英文间空开一个英文字符。图中文字中文使用宋体, 英文和数字使用Times New Roman字体。字号的大小为8磅, 数字和单位之间要有空格, 图如需缩小, 本字号要求为编制后的大小。图中的术语、符号、单位等应与表格及文字表述所用的一致。



中国科协精品科技期刊TOP50 (2015–2017)
中国科协精品科技期刊择优支持(2008–2014)
中国科学院科学出版基金择优支持(2013–2015)
百种中国杰出学术期刊(2007–2010, 2012–2013)
中国精品科技期刊(2008–2017)
北京大学《中文核心期刊要目总览》收录期刊
中国科技核心期刊(中国科技论文统计源期刊)
RCCSE中国核心学术期刊(2013–2016年A类期刊)
中国国际影响力优秀学术期刊(2012, 2014, 2015)

《生物多样性》2014年引证指标

	数值	学科排名
核心影响因子	1.017	生物学基础学科类 1
核心总被引频次	1813	生物学基础学科类 3
核心综合评价总分	88.4	生物学基础学科类 2

根据中国科学技术信息研究所2015年版《中国科技期刊引证报告(核心版)》

生物多样性
SHENGWU DUOYANGXING
(月刊, 1993年10月创刊)
第24卷 第6期 2016年6月

BIODIVERSITY SCIENCE
(Monthly)
(Started in October, 1993)
Vol. 24 No. 6 June, 2016

编辑 《生物多样性》编辑部
(北京香山南辛村20号, 邮政编码: 100093)
电子信箱: biodiversity@ibcas.ac.cn
网址: www.biodiversity-science.net
电话: 010-62836137, 62836665

主编 马克平
主管单位 中国科学院
主办单位 中国科学院生物多样性委员会
中国植物学会
中国科学院植物研究所
中国科学院动物研究所
中国科学院微生物研究所

出版 《生物多样性》编辑部
印刷 北京科信印刷有限公司
发行 北京报刊发行局
订购 全国各地邮局
国外总发行 中国国际图书贸易总公司
(北京399信箱, 邮政编码: 100044)
广告经营许可证 京海工商广字第8010号

Edited by the Editorial Office of Biodiversity Science
(20 Nanxincun Xiangshan, Beijing 100093, China)
E-mail: biodiversity@ibcas.ac.cn
http: //www.biodiversity-science.net
Tel: 86-10-62836137, 62836665

Editor-in-Chief: Keping Ma
Responsible Institution: The Chinese Academy of Sciences
Sponsored by Biodiversity Committee of the Chinese Academy of Sciences (CAS), Botanical Society of China, Institute of Botany, Institute of Zoology and Institute of Microbiology, CAS

Published by the Editorial Office of Biodiversity Science
Printed by Beijing Kexin Printing Company
Distributed by

Domestic: Beijing Bureau for Distribution of Newspapers and Journals
Foreign: China International Book Trading Corporation
(P.O. Box 399, Beijing 100044, China)
E-mail: zw@www.cibtc.com.cn

国内外公开发行

ISSN 1005-0094
CN 11-3247/Q

国内邮发代号: 82-858

国外发行代号: 1395 BM

国内定价: 80.00元



生物多样性官网



生物多样性微信号

ISSN 1005-0094



9 771005 009169