



ISSN 1005-0094
CODEN SHDUEM

BIODIVERSITY SCIENCE

生物多样性

第27卷 第2期
2019年2月

Vol.27 No.2
February 2019



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>

生物多样性

SHENGWU DUOYANGXING

第27卷 第2期 2019年2月

目次

中国国家公园建设专题

- 117 中国国家公园体制改革: 回顾与前瞻
王毅 黄宝荣
- 123 我国国家公园体制建设进展
唐芳林 闫颜 刘文国
- 128 以国家公园为主体的自然保护地体系立法思考
吕忠梅
- 137 关于贯彻落实“建立以国家公园为主体的自然保护地体系”的六项建议
杨锐 申小莉 马克平

研究报告

植物多样性

- 140 基于本土最优模型模拟入侵物种水盾草在中国的潜在分布
范靖宇 李汉芑 杨琢 朱耿平
- 149 中国沿海洛氏角毛藻复合群的多样性组成及地理分布
陈作艺 许晓静 朱素英 翟梦怡 李扬
- 159 梅花个体内花柱长度的变异及其对繁殖成功的影响
王晓月 朱鑫鑫 杨娟 刘云静 汤晓辛
- 168 印度蕈菜与无瓣蕈菜形态变异特征的比较及分类关系
涂伟凤 张洋 汤洁 涂玉琴 辛佳佳 姬红利 张南峰 张弢

动物多样性

- 177 秦岭南坡陕西洋县辖区哺乳动物物种多样性的空间分布格局
颜文博 吉晟男 帅凌鹰 赵雷刚 朱大鹏 曾治高
- 186 新疆塔什库尔干野生动物自然保护区马可波罗盘羊潜在生态廊道识别
陈强强 李美玲 王旭 Faisal Mueen Qamer 王鹏 杨建伟 汪沐阳 杨维康
- 200 烟台牟平海洋牧场季节性低氧对大型底栖动物群落的生态效应
杨陆飞 陈琳琳 李晓静 周政权 刘博 宋博 李秉钧 李宝泉

生物编目

- 211 神农架国家公园植物采集史及模式标本名录
谢丹 王玉琴 张小霜 吴玉 杨敬元 张代贵

综述

- 219 叶绿体DNA标记在谱系地理学中的应用研究进展
胡颖 王茜 张新新 周玮 陈晓阳 胡新生

封面: 马可波罗盘羊(*Ovis polii*, 又称帕米尔盘羊)是帕米尔高原的特有种和旗舰种, 在国内主要分布于新疆喀什地区塔什库尔干野生动物自然保护区。该物种是中国国家II级重点保护野生动物。陈强强等(见本期186-199页)基于生境适宜性评价结果, 确定了保护区内马可波罗盘羊夏季和冬季的核心生境斑块, 并运用廊道设计模型Linkage Mapper识别了连接核心生境斑块的生态廊道, 分析了上述核心生境斑块和生态廊道对维持马可波罗盘羊生境连通性的重要作用。(摄影者: 米鲁买买提·努尔军, 汪沐阳)

BIODIVERSITY SCIENCE

Vol. 27 No. 2 February 2019

CONTENTS

Special Feature: China's National Park System Construction

- 117 **Institutional reform for building China's national park system: Review and prospects**
Yi Wang and Baorong Huang
- 123 **Construction progress of national park system in China**
Fanglin Tang, Yan Yan and Wenguo Liu
- 128 **Systematic legislation for nature conservation with national parks as the main body**
Zhongmei Lü
- 137 **Recommendations on building up China's National-park-centric Protected Area System**
Rui Yang, Xiaoli Shen and Keping Ma

Original Papers

Plant Diversity

- 140 **Selecting the best native individual model to predict potential distribution of *Cabomba caroliniana* in China**
Jingyu Fan, Hanpeng Li, Zhuo Yang and Gengping Zhu
- 149 **Species diversity and geographical distribution of the *Chaetoceros lorenzianus* complex along the coast of China**
Zuoyi Chen, Xiaojing Xu, Suying Zhu, Mengyi Zhai and Yang Li
- 159 **Variation in style length and the effect on reproductive success in Chinese plums (*Armeniaca mume*)**
Xiaoyue Wang, Xinxin Zhu, Juan Yang, Yunjing Liu and Xiaoxin Tang
- 168 **Comparison of taxonomic morphological characteristics between *Rorippa indica* and *R. dubia***
Weifeng Tu, Yang Zhang, Jie Tang, Yuqin Tu, Jiajia Xin, Hongli Ji, Nanfeng Zhang and Tao Zhang

Animal Diversity

- 177 **Spatial distribution patterns of mammal diversity in Yangxian County of Shaanxi Province on the southern slope of the Qinling Mountains**
Wenbo Yan, Shengnan Ji, Lingying Shuai, Leigang Zhao, Dapeng Zhu and Zhigao Zeng
- 186 **Identification of potential ecological corridors for Marco Polo sheep in Taxkorgan Wildlife Nature Reserve, Xinjiang, China**
Qiangqiang Chen, Meiling Li, Xu Wang, Faisal Mueen Qamer, Peng Wang, Jianwei Yang, Muya Wang and Weikang Yang
- 200 **Effect of seasonal hypoxia on macrobenthic communities in the Muping Marine Ranch, Yantai, China**
Lufei Yang, Linlin Chen, Xiaojing Li, Zhengquan Zhou, Bo Liu, Bo Song, Bingjun Li and Baoquan Li

Bioinventory

- 211 **A catalogue of plant type specimens and history of plant collecting in Shennongjia National Park**
Dan Xie, Yuqin Wang, Xiaoshuang Zhang, Yu Wu, Jingyuan Yang and Daigui Zhang

Review

- 219 **Advancing phylogeography with chloroplast DNA markers**
Ying Hu, Xi Wang, Xinxin Zhang, Wei Zhou, Xiaoyang Chen and Xincheng Hu

Cover Illustration: Marco Polo sheep (*Ovis polii*), which has been listed as class II national protected animals, is an endemic and flagship species of Pamir Plateau. In China, its distribution area mostly locates in Taxkorgan Nature Reserve, Kashi, Xinjiang. Based on habitat suitability assessment, Chen et al (for details see pages 186–199 of this issue) confirmed the core patches of Marco Polo sheep in summer and winter, respectively, and recognized the ecological corridors between those core patches using corridor design model Linkage Mapper. Finally, they analyzed the importance of each core patch and corridor. (Photographed by Mulimaimaiti · Nuerjun, Muya Wang)



•保护论坛•

中国国家公园体制改革：回顾与前瞻

王毅^{1,2*} 黄宝荣¹

1 (中国科学院科技战略咨询研究院, 北京 100190)

2 (中国科学院大学公共政策与管理学院, 北京 100049)

摘要: 自2013年提出建立国家公园体制, 我国国家公园体制改革已取得了重要进展, 成为整个生态文明体制改革任务中进展最快、成果最显著的综合性改革。过去5年, 通过国家公园体制改革试点, 初步完成了国家公园的顶层设计、明确了管理体制、启动了相关立法程序, 筑就了国家公园建设的基本框架。改革的主要经验可以总结为四个方面: 一是高层引领与改革创新, 二是试点先行和动态调整, 三是问题导向和顶层设计, 四是利益相关方参与和改善治理体系。然而, 未来国家公园体制建设仍然任重道远, 面临众多挑战和困难, 包括国家公园建设区通常人口众多、土地权属复杂、利益相关者众多、缺乏多方参与机制、地方管理能力薄弱等。今后, 应在总结国家公园体制改革经验的基础上, 坚持正确的改革取向, 进一步扩大开放和创新思维, 坚持法治优先、系统推进、分类指导、分阶段实施的基本原则, 采取顶层设计加试点先行的方式, 实现依法办园、科学办园、民主办园、开放办园; 加快推动国家公园和自然保护地立法, 建立国家公园现代化治理体系, 探索建立国家公园生态产品价值实现机制; 最终使以国家公园为主体的自然保护地体系得到整体保护, 人民利益得以最大化, 真正实现人与自然和谐发展。

关键词: 国家公园体制改革; 回顾与展望; 经验、问题与挑战; 建议

Institutional reform for building China's national park system: Review and prospects

Yi Wang^{1,2*}, Baorong Huang¹1 *Institutes of Science and Development, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100190*2 *School of Public Policy and Management, University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049*

Abstract: Since the concept of National Park in China was put forward in 2013, the institutional reform for building China's national park system has made important progress and become the fastest and the most iconic comprehensive reform in the entire reform of the ecological civilization system. In the past five years, China has completed a top-down design, clarified a management system, initiated relevant legislative procedures, and built the basic framework for national park system through pilot programs. There are four important experiences in the institutional reform. The first is the combination of high-level leadership and system innovation. The second is pilot first followed by dynamic adjustment. The third is the problem oriented and top-down design. The fourth is encouraging stakeholder participation to improve governance system. Though progress has been made, the reform still faces many challenges and difficulties, and has a long way to go. National park potential construction areas often have large populations, complex land ownership patterns, numerous stakeholders, lack of multi-participation mechanisms, and weak local management capabilities. In the future, based on the experiences of institutional reform, we should insist on the correct reform orientation, further expand openness and innovate thinking, and follow the basic principles of system promotion, classification guidance, and phased implementation. We should combine top-down design with pilot programs, to establish national park system legally, scientifically, democratically and openly, to accelerate national park legislation, to establish a modern governance system, and to explore value realization mechanism of ecological products produced in national parks. In this way, the natural protected areas system with national parks as the backbone will be protected as a whole, the interests of the people will be maximized, and the harmonious development between man and nature will be realized.

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: wangyi@casipm.ac.cn

Key words: institutional reform for national park; review and prospects; experience, problems and challenges; recommendations

经过60多年的努力,我国已经建立了数量众多、类型丰富、功能多样的自然保护地体系。虽然保护地的数量和面积快速增长,但保护质量不高,保护模式有待转型(王毅,2017)。党的十八届三中全会提出建立国家公园体制,希望借此破解保护地长期面临的问题。2015年1月,国家发展和改革委员会等十三个部门联合发布了《建立国家公园体制试点方案》,拉开了国家公园体制改革的序幕。五年来,我国国家公园体制改革在各方共同努力下,树立理念、厘清方向,逐步达成共识,取得了重要进展,但仍面临一些问题和挑战,需要通过深化改革、扩大开放和持续创新予以解决。本文希望通过总结国家公园体制改革的成功经验,分析改革开放再出发所面临的问题和挑战,在此基础上提出深化体制改革的建议,为建立符合中国国情、保护优先、让人民满意的国家公园提供参考。

1 国家公园体制改革的进展和经验

自2013年党的十八届三中全会决议提出建设国家公园体制,特别是2015年启动国家公园体制试点以来,国家公园体制改革取得了重大进展,积累了一批可复制可推广的制度和经验(彭福伟,2018;田俊量,2018;黄宝荣等,2018)。整体而言,改革成功经验可以总结为四个方面。

1.1 高层引领与改革创新

国家公园体制试点和改革的成功首先得益于高层领导的重视与引领,通过改革创新推动整体进展。习近平总书记高度重视国家公园建设,多次发表重要讲话和作出批示,引领国家公园体制改革方向,推动试点和制度建设不断深入。例如,2016年,在中央财经领导小组第12次会议上,习近平指出“要着力建设国家公园,保护自然生态系统的原真性和完整性,给子孙后代留下一些自然遗产。要整合设立国家公园,更好保护珍稀濒危物种,要研究制定国土开发保护的总体性法律,更有针对性地制定和修订有关法律法规”。在总书记的高度重视和关心下,国家发展改革委协调各部门和咨询专家,统筹推进各项改革任务,国家公园体制改革的各项

工作有条不紊地进行,并且进展迅速、成果丰硕,已成为生态文明建设综合性改革的标杆。

1.2 试点先行和动态调整

国家公园对于我国来说是新生事物,在试点、争论和探索的过程中逐步达成共识并不断深化。中国有几千年的文明史,人和自然长期共存,即便是在西部自然条件极其恶劣的地区都有人长期居住,而东部地区更是人口密集。如何在新的生态保护格局下处理人和自然的关系,是国家公园建设面临的一个重大挑战。

我国建设国家公园的制度背景与欧美国家有较大差异,后者的成功经验可参考但难以复制。在缺少成熟经验借鉴的情况下,倡导地方首创精神,实行试点先行十分必要。在开展试点的同时,国家发展改革委还成立了国家公园体制试点专家组,邀请专家学者参与各试点的调研、实施方案编制与监督评估,并参与国家公园体制改革总体方案的咨询,取得了良好效果。比如关于国家公园和自然保护地的关系,就是通过实践,反复讨论、咨询,最终在建立国家公园体制总体方案中,确立了以国家公园为代表的自然保护地体系的定位。

1.3 问题导向和顶层设计

坚持问题导向是我国平衡发展与保护关系的重要经验,加强顶层设计保证了国家公园试点在重点突破基础上的统筹推进,实现系统保护的目标任务。在生态文明建设的总体目标下,国家公园体制试点把管理体制、责权关系,以及协调、监管、资金、保护、参与机制等重要问题作为改革重点任务,进行深入探讨和试验,力图把问题导向与目标导向有机结合。

正是基于问题导向的试点和研究,并结合目标导向,使国家公园体制改革的顶层设计有了科学依据。这些成果也充分反映在2017年出台的《建立国家公园体制总体方案》中。

1.4 利益相关方参与和改善治理体系

国家公园体制改革从一开始就十分重视利益相关方参与,并把改善治理体系、提高治理能力作

为重要举措。

首先，政府相关部门参与。国家发展改革委联合环保部、住建部、国家林业局共同管理试点工作，并根据专业特点分工负责不同试点，充分发挥了各部门的作用。

其次，充分调动各利益相关方的积极性，促进广泛参与。例如，早在2014年10月，由国务院发展研究中心、世界自然保护联盟、世界自然基金会等机构就联合组织召开了“生态文明建设与国家公园体制论坛”，各政府部门充分利用了这个平台，交流彼此看法，寻求改革共识。此外，全国政协及相关机构也都通过调研、撰写咨询报告，为国家公园体制改革贡献智慧。保尔森基金会、世界自然基金会、桃花源生态保护基金会等国内外组织也分别与国家发展改革委和试点单位签署了国家公园建设合作协议或合作谅解备忘录，共同参与到国家公园体制试点和建设中。

第三，组织开展多种形式的研究项目，包括国家公园治理体系、空间规划、法律法规、资源管理体制、财政事权划分与资金机制、国际案例分析等。这些项目为国家公园体制建设提供了科学支撑。

第四，媒体宣传也发挥了重要作用。自十八届三中全会提出建立国家公园体制后，国家公园建设成为各大媒体关注的热点话题，引发了社会各界的讨论；主管部门也利用各种媒体向社会公众传播国家公园坚持生态保护第一、国家代表性和全民公益性的建设理念。

表1 十个国家公园体制试点区人口分布情况

Table 1 Population distribution in the ten pilot areas of the national park system

试点区域 Pilot areas	乡镇数 Number of township	行政村数 Number of administrative villages	户数 Households	人口 Population ($\times 10^4$)
三江源 Three River Source	12	53	16,621	6.40
神农架 Shennongjia	8	-	-	8.00
大熊猫 Giant Panda	160	-	-	23.2
东北虎豹 Northeast Tiger Leopard	19	417	37,724	9.30
钱江源 Qianjiangyuan	4	19	-	0.97
武夷山 Wuyishan	5	25	-	3.00
南山 Nanshan	6	33	-	2.36
普达措 Potatso	-	-	429	0.23
祁连山 Qilianshan	53	256	-	8.80
长城 Great Wall	-	-	4,119	0.79
合计 Total	-	-	-	63.05

注：2019年1月23日，中央全面深化改革委员会审议批准的“海南热带雨林国家公园体制试点”未列入。

Note: The “Hainan Tropical Rainforest National Park System Pilot”, which was reviewed and approved by the Central Committee for Comprehensive Deepening Reform in January 23, 2019, was not included.

2 面临的问题与挑战

尽管取得了不少成绩，但由于历史积累下的问题、各方面对新生事物理解上的差异、我国面临的社会经济快速转型以及新时代生态文明建设和高质量发展与保护的要求，国家公园建设还需要克服众多困难和挑战。

2.1 人口众多、分布广泛，促进人与自然和谐发展面临巨大挑战

我国具有重要保护价值的自然生态系统及周边地区往往分布着大量人口。以自然保护区为例，截至2014年底，全国1,657个已界定范围边界的自然保护区内共分布有居民1,256万人(徐网谷等, 2016)。如果将周边以自然保护区资源为重要生计来源的社区包含在内，人口规模更大。而且，自然保护区及周边通常也是我国集中连片贫困区，面临较大的脱贫减贫压力。

以最先开展的十个国家公园体制试点区为例，多分布大量人口(表1)。一方面，国家公园实施严格的保护，但保护过程中如何实现人与自然的和谐，如何保障原住民利益、开发替代生计和促进社区发展，仍面临严峻挑战；另一方面，大量人口的长期资源开发，特别是近几十年来的高强度利用，已造成我国具有完整性和原真性的自然生态系统所剩不多，国家公园建设将面对较大的生态修复压力。

2.2 土地权属复杂，获取土地管理权困难

我国大量需要保护的自然资源的土地所有权

为集体所有。以钱江源、武夷山和南山3个国家公园体制试点区为例,集体土地占试点区面积的比例分别高达79.6%、71.3%和58.5% (表2)。同时,很多国有土地被集体承包经营,如三江源国家公园体制试点区土地虽为全民所有,但草地使用权全部被承包到牧户。而且,很多自然区域存在土地权属不清的问题,土地所有权、承包经营权、使用权、管理权、收益权混乱(沈兴兴,2018)。除财政能力外,国家公园管理机构获取公园内土地管理权面临很多困难。同时,在土地三权分置改革的新背景下,怎样考虑国家公园未来土地制度的改革,也将是新的挑战。

2.3 重组自然保护地体系将面临各类利益冲突和阻力

未来我国的国家公园建设,很大程度上将通过整合现有保护地完成,这一过程中难免会遇到各

种阻力。一方面新的国家公园建立将涉及到众多机构和人员的归并整合、财权事权调整和人事变动,影响一些机构和个人的利益,存在抵制的阻力。另一方面很多具有国家代表性的自然和文化遗产,同时具有很高的景观和美学价值,在未建国家公园之前,已经是知名的旅游景点。由于国家公园实施最严格的保护,并强调全民公益性,可能会对旅游收入造成一定的影响,这使得一些地方政府和旅游从业者缺少参与国家公园建设的积极性。

2.4 地方治理能力薄弱,存在社会冲突隐患

当前,我国无论是已有的各类保护地,还是国家公园体制试点区,在区域设立、划定边界、功能分区和管理中,政府均占绝对主导地位,缺少完善的治理结构,市场和社会公众参与不足,独立的咨询评估机制普遍缺乏。已有的关于鼓励社会投入和公众参与的法规规定基本上都是原则性的,没有明

表2 十个国家公园体制试点区土地所有权结构

Table 2 Land ownership structure in the ten pilot areas of the national park system

试点区域 Pilot areas	总面积 Total area (km ²)	国有土地 Nation-owned land (%)	集体土地 Collective land (%)
三江源 Three River Source	123,100	100	0
神农架 Shennongjia	1,170	85.8	14.2
大熊猫 Giant Panda	27,134	—	—
东北虎豹 Northeast Tiger Leopard	14,926	91.4	8.6
钱江源 Qianjiangyuan	252	20.4	79.6
武夷山 Wuyishan	982.59	28.74	71.3
南山 Nanshan	635.94	41.5	58.5
普达措 Potatso	300	78.1	21.9
祁连山 Qilianshan	50,200	—	—
长城 Great Wall	59.91	50.61	49.39

表3 十个国家公园体制试点区中包含的各类保护地数量

Table 3 Number of different types of protected areas in the ten pilot areas of the national park system

试点区域 Pilot areas	自然保护区 Nature reserves	风景名胜区 Scenic spots	森林公园 Forest parks	湿地公园 Wetland parks	地质公园 Geoparks	其他 Others
三江源 Three River Source	4	0	0	0	0	0
神农架 Shennongjia	2	1	1	1	1	0
大熊猫 Giant Panda	42	13	14	0	5	7
东北虎豹 Northeast Tiger Leopard	7	/	3	1	0	1
钱江源 Qianjiangyuan	1	1	1	0	0	0
武夷山 Wuyishan	1	1	1	0	0	1
南山 Nanshan	1	1	1	1	0	0
普达措 Potatso	1	1	0	0	0	1
祁连山 Qilianshan	3	0	4	1	0	0
长城 Great Wall	0	1	1	0	1	1

确的权利义务规定，缺乏可操作的程序和制度保障。政府绝对主导的治理模式，面临管理成本高、国家公园的建设管理与周围的民众矛盾较大、利益相关方的权益得不到保障等问题。

2.5 未形成多元资金投入机制，普遍面临资金短缺问题

目前，原有的各类保护地资金投入不足，现行国家公园体制试点的财政资金也十分有限，没有形成稳定持续的投入机制。尽管一些社会资本有较强的投资意愿，但由于尚未建立规范的特许经营、特许保护等制度，不敢贸然介入。各级试点区开展集体土地赎买和流转、企业退出、矿业权退出、生态移民等均需大量资金，远超地方政府承受能力，因此普遍存在资金短缺问题。

2.6 专业化、差别化、精细化的管理能力薄弱

在现行的自然保护区、森林公园、湿地公园，以及国家公园体制试点区范围内，与专业化、差别化、精细化的管理措施存在明显差距。保护地管理普遍面临自然生态本底不清楚、管理目标不明确、管理方法不规范，以及缺乏现代化的监测管理设备、科学合理的年度管理计划以及专业化管理人员等问题，使保护地管理质量和效率不高。

3 未来展望与建议

从国家公园体制试点和改革实践取得的成效看，国家公园建设在党中央、国务院的坚强领导下，正走在正确的改革道路上。对国家公园建设的未来，一方面我们充满信心，另一方面要实事求是、按科学规律办事，尽力而为、量力而行，保持好改革的战略定力、节奏和力度，一步一个脚印，使人民利益和公共利益得以最大化，真正实现人与自然和谐发展。

我们需要充分总结成功的经验，明确我们做对了什么以及需要始终坚持的做法，按照《建立国家公园体制总体方案》的要求，坚持正确的国家公园建设理念。同时，也要正视存在的问题和挑战，辩证地看待保护与发展的关系，避免走回头路，在国家公园管理职能转隶的新体制下，为改革开放再出发积蓄力量，理顺各方面关系和听取不同意见，尊重科学规律，不断创新工作方法，积极推动利益相关方有序参与，完善治理体系，用严格的制度规范国家公园的设立与管理。

3.1 统筹推动以国家公园为主体的自然保护地体系建设

国家公园体制建设必须考虑改革和发展的宏观背景，特别是在我国处于社会经济转型期、资源环境平台期，以及外部环境不确定性增加的大环境下，需科学谋划国家公园及各类保护地的长期发展。我们要考虑的不仅仅是在2020年依法依规设立第一批国家公园，还要有更长远的目标和规划。

首先，国家公园建设应该坚持几个基本原则，即坚持依法办园、科学办园、民主办园和开放办园，做到保护优先和以人民为中心的有机统一。只有坚持这些原则，国家公园才能实现自然生态系统的真实性、完整性和系统性保护，才能让人民拥有更多获得感，人与自然和谐共生，实现国家所有、全民共享、世代传承的国家公园建设目标。

第二，要做到六个相互结合，即顶层设计与摸石头过河结合，中央和地方结合，政府、市场与社会结合，理论和实践结合，短期和长期结合，国际经验与国内改革创新结合。国家公园的成功也不能仅仅依靠顶层设计，而是要处理好上述几大关系。建设国家公园没有现成的灵丹妙药，实现目标的答案就在我们改革开放的实践行动中，在科学理论的指导和具体实践互动中。我们要建立一个具有专业化、差异化、精细化特点的管理体系，也需要通过实践逐步完善。因此，建议把试点作为未来设立国家公园的重要步骤和前提条件，并加强对试点过程的独立评估。

第三，要做好国家公园体制改革的中长期规划。要系统制定国家公园体制改革的路线图、时间表、优先序，理顺各类保护地的关系，按照决策科学透明、尊重历史传承、便于国际比较、区分保护目标的原则，确定科学的分类标准，加快归并整合。国家公园体系的建立并不一定越快越好，而是要以提高保护质量和突出系统保护为核心，体现国家公园保护的主体价值和代表性的标杆作用，引领整个自然保护地的高质量发展与保护。

3.2 加快推进国家公园和自然保护地立法进程

加快《国家公园法》立法进程，深化管理体制机制改革，明确各相关方法律责任，依法设立国家公园。在当前的生态文明体制改革和建设过程中，包括国家生态文明试验区、国家公园体制试点等工作，都不可避免地遇到各种行政干预。为了减少国

国家公园设立过程中的行政干预,建议在拟制定的《国家公园法》中明确设立国家公园的权限、程序及重要制度的安排。同时,结合我国自然保护地分类和完善治理体系的要求,同步考虑自然保护立法体系设计,统筹制修订相关法律法规,立改废释并举,包括推动《自然保护地法》立法及相关管理条例的修订工作等。

3.3 构建多元共治的国家公园治理体系

国家公园建设需吸取我国自然保护区“先画圈后保护”所带来的管理质量不高、保护与发展矛盾突出等方面的教训,充分重视利益相关方参与,建立现代化治理体系,实现多元共治,促进人与自然和谐发展。我们的研究发现,国内外做得较好的流域治理、区域治理,都具备以下四个相互结合的关键机制:一是建立统筹决策机制,在中央统筹领导下,逐步建立中央和地方政府、社区、行业协会、公益组织等相关方参与的委员会或理事会制度,保障其决策权和监督权。二是明确管理执行机制,由各级林业和草原局/国家公园管理局承担。三是依托科学咨询和评估机制,由独立的科学委员会来执行,为规划、保护和开发策略、绩效评估等提供科学支撑;四是完善社会参与机制,重点确保社会有效参与,保障相关方的基本权益。

3.4 鼓励社会和公益组织参与国家公园建设与管理

国家公园建设需要大量资金支撑,但未来5-10年我国经济将面临下行压力,资金短缺可能成为未来我国国家公园建设面临的一大挑战。但另一方面,社会公益资金快速增长,许多社会公益组织都有很强的参与国家公园建设的意愿。同时,在中国特色国家治理体系下,非国家行为体的作用也在增强。在这一背景下,应制定相关制度促进各类公益组织和资金的参与。比如在国家公园立法中,明确公益组织参与建设和管理的法律地位及可参与的工作范围;建立特许经营和保护制度,形成良性的公益组织鼓励和保障机制;发挥公益组织在推动社区发展、科普和自然教育方面的作用等。

3.5 探索建立国家公园生态产品价值实现机制

为了保障国家公园提供重点生态产品和服务,需建立机制让生态保护者获益,把保护和发展协调起来,在守住绿水青山的同时,收获金山银山,走向保护优先、绿色发展的道路。一是建立国家公园

生态补偿制度,加强对国家公园内及周边由于保护而发展受限地区的财政转移支付和生态补偿。二是建立国家公园产品标识体系,发展生态友好型经济及产业,给符合国家公园功能定位和质量标准的产品授予标识,使其获得明显的绿色价值提升和更好的市场销售前景。三是探索建立生态产品市场化机制,明确生态产品产权归属,建立生态产品价值核算、市场创建、定价和交易机制,使生态保护者能通过市场手段获取经济收益。四是打造生态产品交易平台,充分利用互联网、物联网、大数据等,有效降低生态产品的成本和市场准入门槛,促进生态产品和服务市场的繁荣。

参考文献

- Huang BR, Wang Y, Su LY, Zhang CL, Cheng DW, Sun J, He SY (2018) Pilot programs for national park system in China: Progress, problems and recommendations. *Bulletin of Chinese Academy of Sciences*, 33, 76-85. (in Chinese with English abstract) [黄宝荣, 王毅, 苏利阳, 张丛林, 程多威, 孙晶, 何思源 (2018) 我国国家公园体制试点的进展、问题与对策建议. *中国科学院院刊*, 33, 76-85.]
- Peng FW (2018) Progress and outlook of national park system reform. *China Institutional Reform and Management*, (2), 46-50. (in Chinese) [彭福伟 (2018) 国家公园体制改革的进展与展望. *中国机构改革与管理*, (2), 46-50.]
- Shen XX (2018) Supply-side structural reform research on governance models of Chinese national nature reserve. *Wetland Science*, 16, 24-29. (in Chinese with English abstract) [沈兴兴 (2018) 国家级自然保护区治理模式的供给侧结构性改革研究. *湿地科学*, 16, 24-29.]
- Tian JL (2018) Ideas and explorations of Three-River-Source National Park. *Forestry Construction*, (5), 189-196. (in Chinese) [田俊量 (2018) 三江源国家公园的理念和探索. *林业建设*, (5), 189-196.]
- Wang Y (2017) Practice and innovation for overarching institution design of China's national park. *Biodiversity Science*, 25, 1037-1039. (in Chinese) [王毅 (2017) 中国国家公园顶层制度设计的实践与创新. *生物多样性*, 25, 1037-1039.]
- Xu WG, Gao J, Xia X, Zhou DQ, Li ZL, Jiang KM (2016) Distribution of community residents in nature reserves and its impacts on the reserves in China. *Journal of Ecology and Rural Environment*, 32, 19-23. (in Chinese with English abstract) [徐网谷, 高军, 夏欣, 周大庆, 李中林, 蒋明康 (2016) 中国自然保护区社区居民分布现状及其影响. *生态与农村环境学报*, 32, 19-23.]

(责任编辑: 马克平 责任编辑: 周玉荣)



•保护论坛•

我国国家公园体制建设进展

唐芳林 闫 颜* 刘文国

(国家林业和草原局国家公园规划研究中心, 昆明 650216)

摘要: 建立系统规范高效的中国特色国家公园体制是中国生态文明制度建设的一项重大战略举措, 对强化自然保护地建设管理、保护生物多样性、推动美丽中国建设具有重要而深远的意义。本文对国家公园体制试点以来取得的成效进行了梳理, 全面系统总结分析了2018年以来国家公园体制试点取得的明显进展, 结合相关要求, 提出了推动我国国家公园体制建设的策略建议, 以期为今后我国国家公园体制研究和发

关键词: 国家公园; 自然保护地体系; 体制建设

Construction progress of national park system in China

Fanglin Tang, Yan Yan*, Wenguo Liu

Plan and Research Center for National Park, State Forestry and Grassland Administration, Kunming 650216

Abstract: Establishing a systematic, standardized and efficient national park system with Chinese characteristics is an important strategic measure for the system construction of China's ecological civilization. It is of great significance and far-reaching influences to strengthen the construction and management of nature reserves, protect biodiversity and build a beautiful China. On the basis of combing the achievements of national park system pilot work, especially obvious progress since 2018, this paper puts forward some strategies and suggestions to accelerate its development. It can provide some references for future research and development of national park system.

Key words: national park; protected area system; system construction

中国特色的国家公园体制正处于快速建立的进程中, 2018年是国家公园体制试点关键之年, 中央组建国家林业和草原局并加挂国家公园管理局牌子, 履行统一管理国家公园等各类自然保护地的职责, 标志着国家公园管理机构已经正式建立。国家林业和草原局(国家公园管理局)对建立国家公园体制工作高度重视, 将其作为战略性的政治任务, 系统全面地展开工作, 积极推进国家公园体制试点工作, 各项工作取得了明显进展。

1 我国国家公园体制的顶层设计初步完成

建立国家公园体制是党的十八届三中全会提出的重点改革任务, 是我国生态文明制度建设的重要内容, 对于推进自然资源科学保护和合理利用, 促进人与自然和谐共生, 推进美丽中国建设, 具有

极其重要的意义。党的十九大进一步提出“建立以国家公园为主体的自然保护地体系”的要求。2017年9月26日, 中共中央办公厅、国务院办公厅印发了《建立国家公园体制总体方案》(以下简称《总体方案》), 这是推动我国国家公园体制改革的纲领性文件, 它系统阐明了构建我国国家公园体制的目标、定位与内涵, 明确了推动体制机制改革的路径, 加强了国家公园体制的顶层设计。《总体方案》中确定的十项重点任务, 包括制定国家公园设立标准、确定国家公园布局、优化完善自然保护地体系、建立统一管理机构等都取得了实质性进展。

十项任务环环相扣, 共同构成我国国家公园体制试点的总体设计图, 分别回答了管什么、在哪管、谁来管、怎么管等基本问题(唐芳林等, 2018; 王梦君和孙鸿雁, 2018)。通过制定国家公园设立标准

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: 120551233@qq.com

回答管什么的问题,《国家公园设立标准》在国家代表性、面积适宜性、管理可行性等大原则下,提出设立国家公园应当具备的具体的、可量化的条件,以确定我国有哪些区域可以成为国家公园;确定国家公园空间布局与设立标准相辅相成,只有明确了国家公园设立标准,才能确定国家公园的数量和规模,最终形成我国国家公园空间布局,回答在哪管的问题,目前已形成《全国国家公园空间布局方案(征求意见稿)》;建立统一管理机构是重点,回答谁来管的问题,通过制定国家公园管理机构组建方案,明确管理主体,解决交叉重叠及“九龙治水”问题,目前已提出东北虎豹国家公园管理局组建方案;优化完善自然保护地体系、建立健全监管机制、构建资金保障管理机制、健全严格保护管理制度、实施差别化保护管理方式、建立自然资源资产离任审计制度和制定法律法规等7项内容共同回答了怎么管的问题,从资金保障、制度保障、监督管理等各个方面确保国家公园的建设和管理,目前《建立以国家公园为主体的自然保护地体系指导意见》已经由中央全面深化改革委员会会议审议通过,国家公园生态保护和自然资源管理、事权划分、规划编制及功能分区等其他相关管理办法、制度规定、标准规范等都已起草完成。一系列政策文件、技术标准的制定,标志着国家公园体制顶层设计初步完成。

2 国家公园体制试点工作有序推进

开展国家公园体制试点的目的在于探讨形成可复制可推广的方法,为全面开展国家公园建设提供先导性经验。2015年1月,国家发展改革委等13个部委联合发布了《建立国家公园体制试点方案》,先后在12个省市设立了三江源、东北虎豹、大熊猫、祁连山、神农架、武夷山、钱江源、湖南南山、普达措和北京长城等国家公园体制试点区。2018年5月,国家发展改革委把国家公园体制试点工作整体移交给国家林业和草原局。在国家发展改革委前期工作基础上,国家林业和草原局加大工作力度,全面指导国家公园体制试点工作,针对前期存在的问题进行了全面的梳理,并采取了针对性措施,终止了不符合资源条件和规模标准的北京长城国家公园试点,推动建立了海南雨林国家公园试点。目前在国家公园管理体制、制度构建、建设规划、保护措施、资金来源、合作机制等方面取得了初步进展。

2.1 构建统一事权、分级管理体制

整合组建统一的管理机构,积极探索分级行使所有权和协同管理机制。三江源、东北虎豹、大熊猫、祁连山、武夷山、神农架、湖南南山、钱江源、普达措试点区均成立了国家公园管理局或管委会。东北虎豹国家公园试点区的全民所有自然资源资产所有权由中央政府直接行使,具体依托国家林业和草原局驻长春森林资源监督专员办事处进行管理。祁连山和大熊猫国家公园试点区分别依托国家林业和草原局驻西安森林资源监督专员办事处和国家林业和草原局驻成都森林资源监督专员办事处管理(分别加挂祁连山、大熊猫国家公园管理局牌子)。三江源国家公园试点区探索了委托省级政府代理行使自然资源资产所有权的管理模式。

2.2 积极争取多元化资金投入

探索构建财政投入为主、社会投入为辅的资金保障机制。试点开展以来,中央有关部门通过现有的中央预算内投资渠道和中央财政专项转移支付投入资金91.26亿元,对各个国家公园基础设施建设、生态公益林补偿、野生动植物保护等予以支持。地方政府加大国家公园建设资金投入力度,累计投入达39.51亿元。三江源基金会、中国绿化基金会等组织也为国家公园建设助力(庄优波等,2017)。

2.3 加快各试点规划编制和落界

启动了全国国家公园总体发展规划编制,推进自然资源统一确权登记。各试点区总体规划和专项规划编制工作稳步推进。三江源国家公园总体规划已经由国务院批准、发展改革委印发,神农架、钱江源国家公园总体规划已经省政府批准。东北虎豹国家公园总体规划已编制完成待批,其他试点区总体规划和专项规划正在编制中。三江源、祁连山、武夷山等试点区探索以国家公园作为独立自然资源登记单元,对区域内水流、森林、山岭、草原、荒地、滩涂等所有自然生态空间统一进行确权登记,划清了全民所有和集体所有之间的边界,明晰了自然资源权属,并于2018年通过了自然资源部组织的评审验收。

2.4 加强各试点法规制度建设

制定相应法规及管理制度、标准规范。三江源、武夷山和神农架的国家公园条例已印发实施。各试点区都制定了相关管理制度和标准规范,三江源国家公园制定了科研科普、生态公益岗位、特许

经营等11个管理办法,编制发布了《三江源国家公园管理规范和技术标准指南》;东北虎豹国家公园制定了国有自然资源资产管护、有偿使用、特许经营、调查监测、资产评估等管理制度。

2.5 加强自然生态系统保护

一是做好资源本底调查和生态系统监测,三江源、东北虎豹、祁连山、神农架、钱江源等试点区初步搭建了生态系统监测平台,为实现国家公园立体化生态环境监管格局打下了基础。二是推进生态系统修复,各国家公园试点区分别启动了林(参)地清收还林、生态廊道建设、外来物种清除、茶山专项整治、裸露山体生态治理等工作。三是严格规划管控,初步探索了相关产业退出机制。四是完善责任追究,打击破坏生态行为。

2.6 推动建立海南国家公园试点区

国家林业和草原局与海南省共同启动了海南热带雨林国家公园体制试点规划工作,海南省委省政府成立了国家公园建设工作推进领导小组,国家林业和草原局先后6次到海南实地调研,指导试点方案起草。经过实地调研、认真起草、研讨论证、征求意见和会议审议等过程,形成了《海南热带雨林国家公园体制试点方案》,并于2019年1月23日,由中央全面深化改革委员会第六次会议审议通过。

2.7 建立技术支撑体系

北京师范大学建立了东北虎豹国家公园监测研究中心和保护生态学重点实验室;国家林业和草原局昆明勘察设计院成立了国家林业和草原局国家公园规划设计中心;青海省政府与中国科学院共建了中国科学院三江源国家公园研究院;国家发展改革委与清华大学共建了国家公园研究院。这些科研机构是国家公园科学研究的重要力量,能够为我国国家公园建设和发展提供智力支持。

3 督察调研,找问题提对策

国家公园体制试点建设进展情况如何?当前存在哪些问题需要研究解决?都有哪些成功的经验有待推广?2018年,围绕国家公园试点情况的督察和调研活动密集展开。

自然资源部、国家林业和草原局于2018年6月下旬至9月初对各个国家公园体制试点区开展督导调研和专项督察。组成5个督察组,共有78人次参加专项督察,召开座谈会59次,查阅文件资料4,200余

份,开展谈话50余人次,核查现场428个,入户调查80余次,走访企业40余家,基本掌握了试点情况。督察报告经自然资源部上报到中央全面深化改革委员会。

国家林业和草原局开展了关于国家公园的局领导重大调研,重点聚焦国家公园体制试点存在的主要问题和对策、世界第三极国家公园群、国家公园法制体系建设等。通过对祁连山、三江源、东北虎豹、大熊猫等重点试点区实地调研,深入了解试点进展情况、存在的问题,总结了国家公园体制试点取得的成效和经验,初步提出了对策建议。通过深入西藏、青海、四川、云南等地调研,从国家公园空间布局方面调查论证建立以青藏高原为地理单元的大尺度的国家公园群,形成西部地区生态屏障,分析了建立世界第三极国家公园群的必要性和紧迫性,并提出了初步构想,为建立以国家公园为主体的自然保护地体系提供基础支撑;通过深入12个试点省以及西藏、海南等地开展调研,从宏观角度对国家公园法制建设框架体系进行专门研究,了解各试点单位在立法工作方面的总体思路、进展情况、存在的问题及解决方案,梳理总结借鉴国外相关立法经验,提出我国建立国家层面的国家公园法律框架体系的建议。

4 积极促进社会参与,共同形成正确的国家公园理念

理念是行动的先导,中国的国家公园既要借鉴国际经验,更要结合中国的实际,形成中国特色的国家公园理念。举办一系列研讨会,聚焦改革热点,广泛开展交流,成为国家公园体制建设的一大亮点。2018年7-9月,结合做好国家公园立法相关工作,国家公园管理办公室分别组织召开了国家公园立法工作座谈会、研讨会和咨询会,基本理清了立法的工作思路和程序,为国家公园立法工作奠定了良好基础。8月14-15日,由国家林业和草原局(国家公园管理局)主办的国家公园国际研讨会在昆明召开。会议邀请了中国工程院原副院长沈国舫院士、美国国家公园管理局前局长贾维斯教授等来自美国、巴西、非洲等国的专家,包括联合国环境署、世界自然基金会、自然资源保护学会等国际组织和部分国内国家公园领域的学者约300人与会。研讨会的成功举办,在国内外产生了积极影响。9月28

日,由国家林业和草原局和甘肃省人民政府主办的第三届丝绸之路(敦煌)国际文化博览会“国家公园与生态文明建设”高端论坛在敦煌召开。来自15个国家和地区的150名国内外嘉宾齐聚论坛,共同探讨国家公园与生态文明建设,为推进美丽中国建设出谋划策。

2019年1月19日,由中国科学院科技战略咨询研究院、中国科学院生态环境研究中心、清华大学国家公园研究院、北京林业大学自然保护区学院主办,社会公益自然保护地联盟协办的“国家公园体制改革回顾与展望研讨会”在北京召开。会上多位领导和专家对5年来我国国家公园体制试点工作取得的重要进展从不同角度进行解读。彭福伟回顾了5年来试点的做法。杨超总结了2015年以来国家公园体制建设取得的进展和成就。吕忠梅分析了我国各种保护地的法律体系。王毅、唐芳林、马克平、欧阳志云、朱春泉、苏扬等专家学者从不同角度分享了国家公园体制建设的观点,三江源、神农架、钱江源等国家公园体制试点区负责人介绍了试点情况,部分院校和科研机构专家、社会公益机构负责人参与了研讨。

5 组织培训交流, 不断加强对外合作

人才是国家公园建设的关键。为加强能力建设,国家公园管理办公室组织试点单位及12个试点省(市)管理人员和业务人员开展集中培训,先后举办了5期国家公园相关业务知识培训班,培训人员约500人次,为国家公园人才培养搭建了平台。

建立国家公园体制是一项全新的工作,世界各国有很多建设和管理国家公园的先进经验做法,值得学习借鉴。为加强沟通,促进国家公园对外交流合作,2018年,国家林业和草原局组织专业管理人员分别赴秘鲁、韩国、美国、加拿大等国家学习交流,为我国国家公园建设提供新视角和新思路。国家林业和草原局副局长张永利与加拿大国家公园管理局局长沃森签署了合作协议,促成大熊猫国家公园与加拿大贾斯珀国家公园、麋鹿岛国家公园缔结姐妹国家公园。通过中芬林业工作组第20次会议,探讨中国和芬兰在国家公园管理体制、国有林管理与改革等方面合作的可能性。积极推进国家林业和草原局(国家公园管理局)与美国保尔森基金会关于中国国家公园体制建设合作的框架协议的相关工

作。初步开展了与法国在国家公园建设和管理方面的合作和交流。

6 我国国家公园体制建设展望

我国国家公园体制试点工作将于2020年结束,未来两年,国家公园体制试点建设的步伐将进一步加快,相关工作将加快推进,在关键领域的改革和创新将继续深化。

(1)贯彻落实《指导意见》。《关于建立以国家公园为主体的自然保护地体系的指导意见》是我国自然保护地体系的顶层设计,是指导国家公园体制试点建设、解决自然保护地遗留问题、建立以国家公园为主体的保护地体系的纲领性文件,已于2019年1月23日经中央深改委第六次会议审议通过,公开印发以后就要认真贯彻落实。

(2)完善相关法律法规和政策。加快《国家公园法》立法进程,用法律形式确立国家公园功能定位、保护目标、管理原则,合理划定中央与地方职责,研究制定国家公园特许经营等配套法规,做好与现行法律法规的衔接修订工作。一部国家公园良法,对于国家公园建设的长远健康发展具有不可替代的重要作用,《国家公园法》的发布,将成为中国国家公园建设史上最重要的事件(吴必虎和丛丽,2014;张振威和杨锐,2016;王凤春,2017)

(3)抓紧出台国家公园设立标准。按照自然生态系统的国家代表性、生态重要性、管理可行性要求,制定国家公园设立标准,将拥有独特自然景观和丰富科学内涵的最重要自然生态系统,以及具有全球价值或国家象征、国民认同度高的地域,作为国家公园优先划定区域。抓紧出台国家公园的设立标准和申报程序规范,制定国家公园总体布局方案和发展规划。

(4)开展国家公园空间布局规划。加强重点区域的生态保护。将大江大河源头、重要生态屏障,重点保护物种集中分布区域作为国家公园布局重点区,均衡国家公园的区域格局,综合进行全国生态地理区划,推动各类自然保护地优化整合。

(5)加快编制总体和专项规划。加快总体规划编制和报批。推动完成东北虎豹、大熊猫、祁连山等国家公园总体规划,同步推进专项规划编制工作。

(6)完善自然生态系统保护制度。研究制定国家公园自然资源资产管理办、国家公园巡护管理办

法、国家公园建设项目准入清单。研究建立国家公园监测指标与技术体系、国家公园生物多样性监测巡护系统、生态廊道、生态修复等技术标准规程, 并开展监测试点。

(7)积极构建社区协调发展制度。制定与国家公园整体保护目标相协调的社区发展规划, 鼓励通过签订合作保护协议等方式, 共同保护国家公园周边自然资源。健全生态保护补偿制度, 加大重点生态功能区转移支付力度, 将国家公园内的林地纳入公益林管理, 鼓励受益地区与国家公园所在地区通过资金补偿等方式建立横向补偿关系。完善社会参与机制, 鼓励参与国家公园内特许经营项目。

(8)加快体制试点, 开展试点评估。继续推动各试点区落实各项试点任务。对各试点区进行一次中期评估, 总结可复制、可推广的成功经验, 促进问题整改。确保到2020年, 建立国家公园体制试点基本完成, 整合设立一批国家公园, 分级统一的管理体制基本建立, 国家公园总体布局初步形成的目标顺利实现。

参考文献

Tang FL, Wang MJ, Li Y, Zhang TX (2018) A review of the research on national parks in China. *Journal of Beijing Forestry University (Social Sciences)*, 17(3), 17–27. (in Chinese with English abstract) [唐芳林, 王梦君, 李云, 张天星 (2018) 中国国家公园研究进展. 北京林业大学学

报(社会科学版), 17(3), 17–27.]

Wang FC (2017) Steadily promoting the progress of the national park system reform through the perfectness of national park legislation, China. *Biodiversity Science*, 25, 1045–1046. (in Chinese) [王凤春 (2017) 完善法律法规, 依法保障国家公园体制稳步建设. 生物多样性, 25, 1045–1046.]

Wang MJ, Sun HY (2018) Primary research on establishing protected area system dominated by the national park, China. *Forestry Construction*, (3), 1–5. (in Chinese with English abstract) [王梦君, 孙鸿雁 (2018) 建立以国家公园为主体的自然保护地体系路径初探. 林业建设, (3), 1–5.]

Wu BH, Cong L (2014) Assessing existing legislation system, approaching integrated national park law for China. *National Park & Scenic Areas of China*, (4), 48–59. (in Chinese with English abstract) [吴必虎, 丛丽 (2014) 中国国家公园体系立法评估及综合立法途径. 旅游规划与设计, (4), 48–59.]

Zhang ZW, Yang R (2016) Discussions on the legislation of Chinese national parks and protected areas, China. *Chinese Landscape Architecture*, 32(2), 70–73. (in Chinese with English abstract) [张振威, 杨锐 (2016) 中国国家公园与自然保护地立法若干问题探讨. 中国园林, 32(2), 70–73.]

Zhuang YB, Yang R, Zhao ZC (2017) Preliminary analysis on the Implementation Plans for the Chinese National Park Pilot Areas, China. *Chinese Landscape Architecture*, 33(8), 5–11. (in Chinese with English abstract) [庄优波, 杨锐, 赵智聪 (2017) 国家公园体制试点区试点实施方案初步分析. 中国园林, 33(8), 5–11.]

(责任编辑: 马克平 责任编辑: 周玉荣)



•保护论坛•

以国家公园为主体的自然保护地体系立法思考

吕忠梅*

(清华大学法学院, 北京 100811)

摘要: 实现十九大报告提出的建立以国家公园为主体的自然保护地体系的改革目标需要法治保障。建设自然保护地体系涉及的不同生态系统和多个管理部门、多方利益主体, 是一个巨大的复杂系统, 需要进行整体性、系统性的立法研究。目前, 国家正在推进国家公园体制改革并已将《国家公园法》列入十三届全国人大常委会立法计划。更需要我们从自然保护地立法体系建设的高度, 正确处理《国家公园法》与未来可能制定的《自然保护地法》的关系, 在《国家公园法》制定过程中为今后出台《自然保护地法》预留空间, 并建立相应的衔接机制, 统筹谋划并协同推进国家公园法与自然保护地立法。

关键词: 自然保护地; 国家公园; 自然保护地法; 国家公园法

Systematic legislation for nature conservation with national parks as the main body

Zhongmei Lü*

School of Law, Tsinghua University, Beijing 100811

Abstract: The rule-of-law is necessary to achieve reform goals of establishing a protected area system with national parks as the main body, which was proposed in the Report of the Nineteenth CPC National Congress. The establishment of the protected area system involves various ecosystems, administrative agencies, and stakeholders. It is a very complicated process requiring holistic and systematic legislative research. Currently in China, the State is promoting a reform of the national park system and has listed the National Park Law in the legislative plan of the thirteenth National People's Congress. It is necessary to correctly manage the relationship between the National Park Law and a possible future law of protected areas. Systematic legislation and legislative space for the Law of Protected Areas within the National Park Law are required to establish a connecting mechanism and to coordinate and promote in a concerted manner the National Park Law and the Law of Protected Areas.

Key words: nature conservation land; national parks; Law of Protected Areas; National Park Law

十九大以来, 自然保护地体系建设作为生态文明体制改革的重要内容, 受到党和国家的高度重视, 2019年1月23日, 习近平总书记主持召开中央全面深化改革委员会第六次会议, 审议通过《关于建立以国家公园为主体的自然保护地体系指导意见》(以下简称《意见》), 表明自然保护地建设将以整体性、协调性方式推进。自2004年全国人大常委会首次将《自然保护区法》列入立法计划以来, 到2018年十三届全国人大常委会将《国家公园法》列入立法计

划, 相关法律的制定经历了曲折反复。梳理各种观点发现, 虽然各方面都在呼吁进行“顶层设计”并鼎力推动, 但《国家公园法》或《自然保护地法》始终面目模糊, 共识并未达成。如何站在新时代的新起点上, 以习近平生态文明思想为指引, 全面认识自然保护地体系建设过程中的生态保护与经济、社会发展的关系, 深入研究与自然保护地建设有关的各种利益诉求与保障条件、现行法律冲突与空白, 建立有说服力的《自然保护地法》基础理论与技术

基金项目: “腾讯-清华法学院环境法研究与学人培养计划基金”——《自然保护地立法研究》

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: 250269528@qq.com

方案,是必须回答的现实课题。

1 国家自然保护地体系改革方案提出了整体性立法需求

建立自然保护地是迄今为止最有效的保护自然生态系统、维护生物多样性的理想模式(Lausche, 2016; 唐芳林, 2018)。但建设自然保护地体系涉及森林、湿地、荒漠、海洋等不同生态系统和多个管理部门、多方利益主体,是一个复杂的系统工程。国家公园与自然保护地立法,核心是要将这个复杂的系统工程所涉及的各种利益关系予以妥善调整,建立人与自然、人与人之间的双重和谐秩序(Lausche, 2016)。只有正确认识自然保护地体系的方位与使命,才可能解决立法的基本需求。

1.1 国家公园改革试点是自然保护地体系建设的重要组成部分

回顾自十八大以来的国家公园体制改革进程,从提出国家公园体制改革的任务,到明确提出建立国家公园为主体的自然保护地体系建设目标,将国家公园改革作为自然保护地体系重要组成部分的思路日益清晰。

十八届三中全会《中共中央关于全面深化改革若干重大问题的决定》明确提出要推进国家公园改革,强调“实行最严格的源头保护制度、损害赔偿制度、责任追究制度,完善环境治理和生态修复制度,用制度保护生态环境”。“十三五”规划纲要对国家公园体制改革做了进一步细化,明确以风景名胜区、森林公园、湿地公园、沙漠公园等为国家公园的保护范围;以典型生态系统、物种、基因和景观多样性为保护重点;以构建自然资源资产产权制度、确定产权主体、创新产权实现形式,适度开发公众休闲、旅游观光、生态康养服务和产品,实施生态移民等为保护路径;以保护优先、自然恢复为主,构建生态廊道和生物多样性保护网络为保护原则;以全面提升各类自然生态系统稳定性和生态服务功能,筑牢生态安全屏障为保护目标(http://www.xinhuanet.com/politics/2016lh/2016-03/17/c_1118366322.htm)。《国家公园体制改革总体方案》做出了具体安排,明确了国家公园改革任务是“加强自然生态系统原真性、完整性保护为基础,以实现国家所有、全民共享、世代传承为目标,理顺管理体制,创新运营机制,健全法治保障,强化监

督管理,构建统一规范高效的中国特色国家公园体制,建立分类科学、保护有力的自然保护地体系”(http://politics.people.com.cn/n1/2017/0927/c1001-29561108.html)。改革主要路径是:将创新体制和完善机制放在优先位置,进行相关部门职能整合;既进行总体布局又分布推进,在提出空间布局、明确数量规模的基础上,成熟一个设立一个。确立了生态保护第一、国家代表性、全民公益性的基本原则。并特别强调,进行国家公园体制改革目标是构建以国家公园为代表的自然保护地体系。

十九大报告明确提出要建立“以国家公园为主体的自然保护地体系”,澄清了国家公园与自然保护地不是“替代”关系,进一步强调国家公园改革的“先行先试”性质,改革的最终目标是要建立完整的自然保护地体系。2019年1月,《关于建立以国家公园为主体的自然保护地体系指导意见》进一步强调:要按照山水林田湖草是一个生命共同体的理念,创新自然保护地管理体制机制,实施自然保护地统一设置、分级管理、分区管控,把具有国家代表性的重要自然生态系统纳入国家公园体系,实行严格保护,形成以国家公园为主体、自然保护区为基础、各类自然公园为补充的自然保护地管理体系。这表明,国家公园是中国自然保护地最重要的类型,承担着国家国土生态安全屏障的重任,是社会公共利益的组成部分。通过建立国家公园体制,改革自然保护领域存在的问题,是建立中国自然保护地体系的“先手棋”。

1.2 自然保护地管理体系建设是生态文明制度建设的重要组成部分

从十八大提出国家公园体制改革任务,到十九大报告提出建立以国家公园为主体的自然保护地体系,始终是将国家公园和自然保护地体系建设作为生态文明制度建设的一项内容,并与相关制度平行提出。我们必须从生态文明制度建设的整体性角度来认识国家公园和自然保护地体系建设的方位与使命。

十八届三中全会《决定》将“加快生态文明制度建设”作为一个专题,进行国家公园体制改革是生态文明建设的四项重要改革任务之一。四项改革任务分别是:(1)建立自然资源资产产权制度和用途管制制度(国家自然资源资产管理体制和监管体制);(2)建立生态保护红线制度(主体功能区、国土空间

开发保护、国家公园体制);(3)建立资源有偿使用制度和生态补偿制度(资源税、重点生态功能区生态补偿、地区间生态补偿);(4)建立生态环境保护管理体制(陆海统筹的生态系统保护修复和污染防治区域联动、国有林区经营管理体制、集体林权制度改革)。由此可见,国家公园体制改革从开始就不是一项单独的任务,而是作为生态保护红线制度的重要组成部分,需要与主体功能区制度、国土空间开发保护共同推进。

十九大报告更加突出了改革的系统性、协调性。在“加快生态文明制度改革,建设美丽中国”部分,提出“改革生态环境监管体制。加强对生态文明建设的总体设计和组织领导,设立国有自然资源资产管理和自然生态监管机构,完善生态环境管理制度,统一行使全民所有自然资源资产所有者职责,统一行使所有国土空间用途管制和生态保护修复职责,统一行使监管城乡各类污染排放和行政执法职责。构建国土空间开发保护制度,完善主体功能区配套政策,建立以国家公园为主体的自然保护地体系。坚决制止和惩处破坏生态环境行为”,再次将自然保护地体系建设与国土空间开发保护制度、主体功能区配套政策相并列。

由此可以看出,自然保护地体系建设从来就不是一项孤立的改革。它需要为自然保护地体系建设提供所有权制度安排,以明确国家所有自然资源资产所有权人代表为目标,推进自然资源产权制度改革,形成国有自然资源资产所有权人和管理者相互独立、相互配合、相互监督的新型体制;需要为自然保护地体系建设提供体制机制基础,按照山水林田湖草是一个生命共同体的理念,由一个部门负责对山水林田湖草进行统一保护、统一修复,推进对管辖范围内所有国土空间的用途管制,实现管理体制变革;需要为国家公园和自然保护地立法提供实践经验,以国家公园体制改革为试点示范,优化保护地体系,实施统一事权、分级管理实践,探索建立统一管理机构。只有这些改革措施系统进行、协同发力,才可能完成对自然生态空间和自然资源资产的统一管理改革,实现对生态环境的严格保护、系统保护和整体保护。

1.3 国家公园体制改革实践迫切需要完善自然保护地体系建设的顶层设计

为推进自然保护地体系建设和体制改革,国家

出台国务院机构改革方案,组建新的自然资源部、设立林草局并大力推进国家公园体制改革(http://www.gov.cn/guowuyuan/2018-03/14/content_5273856.htm),力求以“顶层设计+试点示范”的方式系统推进、整体推进。

目前,改革正在迅速展开,国家公园体制改革试点也取得了明显进展。但是,在改革实践中也出现了一些令人忧虑的现象(李将辉,2019)。突出表现为国家公园体制改革试点的推进情况不平衡,各类国家公园与顶层设计之间的关系不清楚,各试点地方“各显神通”与改革目标之间的匹配度缺乏评估与预测。有的试点实际上只是将原有不同形式的保护地简单整合、换个牌子;有的试点虽然探索了地方立法方式,但由于国家公园体制改革本身不属于地方立法权限,既不能解决根本问题,还可能有“越权”之嫌;有的试点由主管部门或地方政府单向推进,未将中央与地方、中央和地方各相关部门、政府与企业和社会等各方面的关系予以统筹考虑并纳入改革范围。更为严重的是,国家公园体制改革方案明确要求进行的财政投入结构性重组、多元化投入渠道等核心改革,试点地区的改革方案基本上没有涉及;改革方案高度重视并置于优先地位的“创新体制机制”要求,因缺乏基础性研究和有效设计也难见清晰的“路线图”。虽然这些问题在改革起步时在所难免,但必须引起高度重视。

国家公园及各种自然保护地的治理体系与治理能力极不统一的管理现状,与国家建设“以国家公园为主体的自然保护地管理体系”的目标和任务还存在较大差距,成为了自然保护地体系建设面临的巨大挑战。可以预见,随着自然保护地体系建设的迅速推进,自然保护地功能实现过程中与经济、社会等各种功能之间的矛盾会更加尖锐,依附于不同功能之上的多元利益也必将产生不同程度的冲突。迫切需要有整体性系统性的制度安排,协调自然保护地体系建设过程中的多种功能以及依附其上的多元利益关系,确定不同类型利益诉求的优先位序,建立保护利益诉求的基本规则和具体制度,协调自然保护地体系建设中可能普遍存在的功能矛盾与多元利益冲突。法律作为国家最正式的制度安排,具有依靠国家机器加以实施的强制性,是统筹协调各种利益关系的最重要的国家治理方式。

在全面实施依法治国,推进社会主义法治国家

建设的改革背景下,也必须以法治思维与法治方法协调自然保护地体系建设过程中复杂的功能矛盾与多元利益冲突,探索自然保护地体系建设与发展的新途径。只有为自然保护地立法,才能为各类保护地的设立与保护建立硬约束,为实现保护自然生态系统的原真性和完整性的目标提供法治保障;也才能将自然保护地体系建设“保护优先、自然恢复”为主的定位通过法律的制度化、规范化、程序化安排落到实处。通过法律制度的合理配置行政权力、界定市场主体的权利边界,建立不同部门之间与不同区域之间的协调制度、监管制度、交易制度、公众参与制度、纠纷解决制度等,形成系统性、整体性运行机制,引领自然保护地体系建设与社会和谐发展。正是在这个意义上,自然保护地体系建设立法先行意义重大,让各项改革都于法有据,不仅可以节约改革成本,更重要的是保证自然保护地体系建设有序推进,避免出现“颠覆性错误”。

2 以国家公园为主体的自然保护地体系立法必须整体谋划

近两年来,为国家公园和自然保护地立法的呼声高涨。尤其是在《国家公园体制改革总体方案》出台以后,国家公园试点的话题升温,各方面更加关注国家公园立法问题。不少学者从不同角度提出要制定《国家公园法》,但有两个方面的争议:一是对《国家公园法》与《自然保护地法》的关系有着不同解读,二是对《国家公园法》的性质定位有不同看法(秦天宝,2018)。在相关改革文件中,也分别提出了制定《国家公园法》与《自然保护地法》的要求。目前,《国家公园法》已被列入十三届全国人大立法计划;《自然保护地法》尚未明确立法时间表。现实提出一个迫切需要解决的问题,即必须在把握好国家公园与自然保护地关系的基础上,厘清《国家公园法》与《自然保护地法》的关系,确定两部法律的基本定位、立法原则、基本制度体系,然后再进入具体立法环节。

2.1 自然保护地体系建设的历史使命决定了必须统筹考虑自然保护地立法

纵观世界各国的自然保护地立法,由于不同政治传统、自然保护法框架以及自然保护地定位,形成了不同的立法模式(Lausche, 2016)。2004年全国人大常委会将《自然保护区法》纳入立法计划(孙佑

海和陈少云,2004),2006年分别由不同部门草拟了《自然保护区法(草案建议稿)》、《自然保护地法(草案征求意见稿)》和《自然保护区域法(草案征求意见稿)》;2013年部分全国人大代表联名提出议案并提出了《自然保护地法(草案建议稿)》。2018年开始,国家林业和草原局积极推动《国家公园法》的制定工作,也提出了草案建议稿。这些草案虽然都未真正进入立法程序,并且有的由立法机关推动,有的由部门推动,有的由社会组织推动,但从中可以看出两种主要的立法模式选择:一是系统性模式——建立以自然保护地法为基础、国家公园法和其他自然保护地法律法规为主体、相关技术标准为支撑的自然保护地立法体系,凸显自然保护地立法的整体性、系统性;二是主体法模式——建立以《国家公园法》为主体,其他自然保护地类型法规为补充的立法,突出国家公园的主体地位。笔者认为,自然保护地法必须定位于系统性,只有统筹谋划其立法体系的框架与内容,才能满足自然保护地建设“保护优先,生态修复为主”的需求,符合“为子孙后代留下更多自然遗产”的保护理念。

自然保护地体系是依托国土空间开发保护制度和主体功能区划的自然保护措施。从生态的角度看,自然保护地的最大特性是一定区域内的各种要素与生物形成一个完整的系统;从管理的角度看,各类自然保护地涉及自然资源、生态保护、文化旅游等多个方面,是一个整体。在保护方面,依托生态红线和自然资源产权制度,对提升保护水平和能力的期望更高;在治理方面,自然保护地功能直接关系到社会经济发展和民生福祉,政府、企业、社会都有权利也有义务,以不同方式参与自然保护地的“改革战”;在生态安全方面,自然保护地事关国家兴衰和民族存亡,是国家安全的重要组成部分(Grazia et al, 2016)。处理好自然保护地涉及的各种法律关系,确保保护地类型完整、面积合理、功能齐全,必须构建政府主导、企业主体、公民主动的新的多元共治体制,探索自然保护的新途径。

自然保护地建设要实现“保护优先、自然恢复为主”的定位,不仅要制定一部将这些因素全面考虑、统筹谋划的综合性法律,还要根据不同自然保护地类型特点和具体功能制定相应的基础性和支撑性法律法规。自然保护地法体系要针对行政区划分割自然地理空间和流域的问题,以系统性思维,

统筹考虑自然保护地建设所涉及各地改革发展、各项区际政策、各领域建设、各种资源要素,建立区域协同、合作机制,促进自然保护地实现流域协同发展、区域互动合作,形成生态文明建设的先行示范区。针对一个保护区多部门分工负责的问题,按照生态系统规律,把自然保护地安全、生物多样性、人居、旅游、适度利用等问题一体考虑,建立自然保护地统一监管制度,切实解决自然保护地无序开发、商业利用等问题。针对规划混乱的状况,建立多规合一制度,优化自然保护地类型布局,坚持多种形式有机结合、多种保护方式综合运用,不断提升自然保护地治理水平与能力。这个意义上的自然保护地法不是一般意义上的自然资源法,也不是自然环境保护法,而是自然保护地体系综合决策、保护与利用统筹考虑、人与自然和谐发展、中央和地方协同联动的法律制度体系,是综合行政、民事、刑事等多种法律调整手段、实体法与程序法相互衔接的法律系统。

2.2 确定自然保护地体系建设的重大利益关系决定了必须统筹考虑自然保护地立法

自然保护地体系建设的国家战略,把保持一个完整的、健康的自然生态系统提升到治国理政的高度,以改变长期存在的生态建设与经济社会发展“不协调、不平衡”的问题。由此,如何调整发展与保护的关系成为了自然保护地立法需要解决的重大利益关系。

从自然保护地体系建设的整体看,各种类型的自然保护地既是以生态要素为纽带和基础的自然单元,同时也是构成人类生产和生活的经济社会单元,是自然系统、管理系统、社会系统、文化系统、法律系统等复合体。自然保护地建设中,生态环境保护与经济、社会发展是一个整体,为此必须统筹考虑自然保护地建设与科学利用自然资源、优化产业布局、推动地区经济社会发展的关系。这就需要树立整体立法的理念与模式,将一定空间范围内各子系统之间的关系统筹考虑,建立综合调控的法律制度体系。

从局部发展与自然保护地体系的关系看,自然保护地可能涉及不同省份、区域,不同类型自然保护地建设诉求不一,不同主体对自然保护地也可能产生特定的功能诉求。随着经济社会发展,自然资源约束趋紧,多元化的诉求将不可避免导致冲突与

博弈的日趋激烈;针对自然保护地的多功能属性,各方面的利益表达不同。比如,随着国家公园体制改革的推进,已经批准建立的国家公园已经初步建成并发挥作用,国家公园逐步走向保护管理的新时期,由于国家公园改革的最终归属是由国家直接管理,中央与地方在国家公园建设过程中的矛盾日益显现,多主体参与治理的压力也不断加大。此外,由于不同地方的国家公园有不同的建设基础,历史发展所形成的产业布局、管理格局、人文传统都可能对国家公园改革产生不同程度的影响,尤其是存在于国家公园范围内的企业、居民的利益诉求与实现国家公园建设目标的矛盾日益突出。如果国家公园体制改革涉及的行政区域和不同行业、部门在思想认识上不能形成一条心,在实际行动中不能形成一盘棋,把国家公园建设成为“生态保护第一、国家代表性、全民公益性”的目标就会变成一句空话。这也需要统筹考虑自然保护地立法体系,建立协同、协调的法律机制,将各类自然保护地建设所涉及的利益关系纳入法律制度,平衡好发展与保护的关系。

2.3 创新自然保护地管理体制、构建多元共治体系决定了必须统筹考虑自然保护地立法

虽然正在推进的机构改革,尤其是自然资源部和国家林草局的组建开启了创新自然保护地管理体制的新窗口,但现行管理体制在很多方面不能适应自然保护地体系建设新要求,如何在本来就脆弱生态环境条件下,依托现有资源,统筹谋划自然保护地类型,建设合理的自然保护地体系,处理好经济建设、社会发展、自然保护的矛盾,贯彻绿色循环低碳发展理念,推动产业结构、增长方式、消费模式向有利于节约能源资源和保护生态环境的目标转型升级,在中国前期准备不足,实践经验欠缺。还有一些部门和地区,因为既得利益而对全面推进自然保护地体制改革、创新管理体制机制认识不到位、有抵触情绪,甚至以各种方式阻碍改革。这更需要以突破部门利益、地方利益的藩篱的决心和勇气强力推进体制改革,通过系统谋划自然保护地立法体系,建立统筹协调、规划引领、市场运作的领导体制和工作机制,促进政府主导、多元主体积极参与、相关利益方通力协作的多元共治格局逐步形成,加快推进政府职能转变,提高公共服务水平,创造良好的自然保护地体系运行环境。

自然保护地建设的首要任务是生态修复，要优先实施重大生态修复工程，把防护林体系建设、水土流失及岩溶地区石漠化治理、退耕还林还草、水土保持、河湖和湿地生态保护修复等作为推动自然保护地建设的优先选项，增强生态系统的水源涵养、水土保持等生态服务功能，涉及到中央与地方的多个管理部门、也涉及多个省(市、区)；但从目前的法律制度看，自然保护地建设方面的中央事权与地方事权、地方之间的事权、中央部门事权与地方部门事权等方面，既缺乏划分依据，也没有评价标准，还欠缺健全的协调、协作机制，造成了自然保护地治理中的不同部门公权力、公权力与私权利、职权与职责等划分不清，导致自然保护地各级政府之间封闭、自利化管理，职能部门之间“七虎争山”，自然保护地管理机构的事权被虚化、弱化，政府与市场、社会、公众之间尚未形成治理合力等问题。这些问题的解决，从根本上有赖于统筹考虑自然保护地立法体系，对自然保护地事权的划分作出系统性、科学性的制度设计和安排。

2.4 重构法律制度、协调沟通法律部门之间的关系决定了必须统筹考虑自然保护地立法

随着自然保护地改革的深入推进，自然保护地内外经济、社会与生态环境之间，地区间和部门间，以及各相关产业之间的矛盾日渐突出，关系协调和利益调整非常复杂，权益纠纷也会越来越多。各利益主体往往立足于自身立场，将多元利益主张通过“法言法语”转化为权利的主张及冲突博弈，力求获取法律的支持。但是现行的立法层级较低和采取分散立法模式，导致法制基础薄弱、法律制度相互冲突和法律空白等问题同时存在，不足以彻底解决自然保护地建设过程中的严重利益冲突问题。

在立法层级方面，自然保护地立法最为薄弱；在生态环境保护的法律法规体系中，与自然保护地有关的法律法规最为薄弱，与加强管理的客观要求特别是自然保护地管理体制改革的现实要求极不适应。一是国家立法滞后，综合性的自然保护地立法长期处于空白状态；二是地方立法层面遭遇困境，随着国家公园体制改革的快速推进，各种矛盾凸显，一些地方加快了相关立法步伐，但由于国家公园体制改革属于中央事权，地方立法在这方面难以真正有所作为。目前，我国有效的自然保护地立法仅有《自然保护区管理条例》，属于立法效力较低的单项

立法，不能满足解决自然保护地问题的法律需求。

在立法模式方面，采取了资源、环境分别立法形式(吕忠梅, 2018)，虽然在自然资源和环境保护的相关法律中，有一些涉及自然保护地的条款，但这些法律制度主要按照资源要素设立，缺乏对自然生态的系统性和完整性考虑，加之各类保护地依据各自的法规建立、运行，缺乏国家法律统一协调，不可避免地出现了自然保护地分类不科学、区域重叠、保护标准不清晰、公益属性不明确、多头交叉管理、权力与责任不明确、保护与开发矛盾难以协调等问题。值得注意的是，由于我国实际上的行政主导立法方式，各涉及自然保护地的管理部门容易从各自的管理职能出发考虑自然保护问题，而导致法律制度间的不一致、不衔接和空白。这些制度运用到自然保护地管理中，不仅缺乏对自然保护地特殊问题的针对性，而且可能导致法律制度实施的负效益，出现各部门“依法打架”，因部门利益竞争而导致自然保护地的保护目标无法实现。

因此，现行的立法体制不能适应建立自然保护地管理体系的需要，必须加以改革，通过采取综合立法方式，统筹考虑自然保护地的立法效力层次，注重自然保护地涉及自然、行业、地区等不同要素，具有社会、经济、文化属性复合交融的特点，系统分析自然保护地生态系统与其他生态系统的关联性、与经济社会发展的同构性，从制度上予以引导、规范、预防，以满足自然保护地区位特征、自然特性与管理特点的现实需求。

3 以整体性思维处理好国家公园法与自然保护地法的关系

按照“国家公园为主体、自然保护区为基础、各类自然公园为补充”的自然保护地格局，我国的自然保护地立法应该是一个综合性的立法体系，理想模式是“基本法 + 专类保护地法 + 技术标准”。该立法体系理应以宪法为基础、以自然保护地基本法为主干、以国家公园等不同类型的自然保护地法规规章为重要组成部分、以各类标准为支撑，是一个相互协调、相互配合的完整系统。但从现实情况看，十三届全国人大常委会已将《国家公园法》列入二类立法计划，并启动了相关立法研究工作，而《自然保护地法》能否进入立法程序还是一个未知数。这意味着，《国家公园法》不仅有可能先于《自

然保护地法》出台,而且在效力等级上还可能与《自然保护地法》平行。这一安排客观上带来了自然保护地立法体系建设的问题,需要我们从自然保护地立法体系的角度,处理好《国家公园法》与未来可能制定的《自然保护地法》的关系,在《国家公园法》中建立必要的衔接机制、预留可能的立法空间,为形成两部法律间的制度衔接、机制协同展开深入研究。

3.1 积极探索《国家公园法》的法律制度创新

国家公园体制改革承担着自然保护地体系改革“先行先试”的重任,《国家公园法》的制定,探索法律制度创新也是其应有之义。系统研究国家公园法的制度创新问题,是当前面临的紧迫任务,也是难点。《国家公园法》既要通过促进国家公园建设实现自然保护地体系的制度破冰,又要以国家公园带动其他保护地向前发展,解决原有痼疾,为中国特色的自然保护地体系建设提供示范和成功案例。

从法律属性上看,《国家公园法》是一部“管理法”,其主要内容是规定国家公园设立、管理、保护和利用的基本原则、标准、职责权限、权利义务、法律责任等等(李博炎等,2017)。在现实情况下,国家公园体制改革作为自然保护地建设的重要组成部分,自然保护地建设需要生态文明体制改革提供支撑,根据我国法律体系现状,至少应从如下方面进行《国家公园法》制度创新的探索:

一是国家公园法中的产权制度创新,形成国家所有自然资源所有权与使用权管理新机制。国家公园体制改革的核心是重新划定保护区域并明确自然资源资产的法律属性,必然涉及到自然资源所有权及其相关法律制度。建立有效的适合国家公园体制改革的新型产权制度,既要以前已经出台的《民法总则》及正在编纂的《民法典物权编》建立的自然资源权属制度为依据,也要以各自然资源法建立的不同类型自然资源权属制度为基础,处理好登记确权、所有权与用益权、发展权与环境权之间的关系。

二是创新体制机制,实现从“行政管理”到“多元共治”的转变。国家公园体制改革的重要任务是在严格管理的同时,在不同程度上满足人民群众旅游休闲的需求,这就会涉及特许经营、特许保护等相关制度。处理好国家公园的规划权、管理权、开发利用权、特许经营权、特别保护权等各种关系,既涉及不同的政府部门现有权力的调整、也涉及各利

益相关方的利益整合,需要按照“职权法定”原则重新配置权力,按照权利保障确认权利,必须要解决事权配置及权利保障的原则、标准、程序、救济等问题,以保证《国家公园法》具有可操作性,具有执行力。

三是创新国家公园法的利益协调机制,形成“共建、共享、共赢”新格局。国家公园体制改革的主要内容是对一定的保护区域进行最严格的管理,这意味着在国家公园法中建立一系列的限制、禁止性制度,这是必须的。但是,国家公园立法必须解决“既见物也见人”的问题,统筹考虑建立国家公园可能对区域内外人民生产生活的影响,考虑限制、禁止措施的正当性与合理性,并建立相应的利益平衡机制,通过建立补偿、赔偿制度,保护好当地居民的生存权、发展权以及文化多样性。

3.2 在《国家公园法》中为自然保护地立法体系预留制度空间

确立《国家公园法》与《自然保护地法》有机衔接原则,统筹考虑两部法律之间的制度关系。充分考虑国家公园在自然保护地体系中的主体地位,按照兼顾特殊性与一般性的思路,设计《国家公园法》的制度体系与主要内容。

在明确了《国家公园法》是自然保护地法体系中的骨干性法律的定位的前提下,结合《国家公园法》先行启动的现实,对国家公园法的制度进行类型化,并按照与自然保护地法的关系密切程度加以区别处理。一是对仅适用于国家公园的特殊性的制度,不必考虑与自然保护地法的衔接问题。主要是关于国家公园的国家属性、划定方法、国家自然资源资产产权、中央政府保障等专门目标、原则、机制和制度。二是可普遍适用于其他保护地类型的一般制度,应该按照“一般与特殊”的原则,适当考虑与自然保护地法的区别,在《国家公园法》中更多规定适用于国家公园的制度,如特许经营制度、地役权制度、生态修复制度、利益相关方参与制度、责任追究制度等。三是体现自然保护地体系基本方向和基本原则的制度,要考虑在《自然保护地法》缺位的情况下,充分发挥国家公园改革先行的意义和价值,有力规制自然保护地其他类型,防止自然保护地改革变性变味,在一定程度上发挥基本法的作用,如生态系统原真性、完整性保护、全民公益性保护的原则、目标和相关制度等(张振威和杨锐,

2016)。

3.3 切实推动自然保护地立法从“单项局部立法”到“多项综合立法”的转变

按照“建设以国家公园为主体的自然保护地体系”的改革要求，自然保护地建设特别需要率先在保护目标、保护原则、类型确定、监管模式等方面完成总体定位与顶层设计。虽然《国家公园法》的出台，会极大推动自然保护地的法律制度建设，健全相关体制机制，但自然保护地立法也有其独特内容，自然保护地体系的一些特殊问题也不会因《国家公园法》的颁布而自然得到解决。我们不能忘记，建立完善的自然保护地体系才是改革的归宿，《国家公园法》的制定并不代表改革任务的完成。另外，我国现行的《自然保护区条例》是典型的“单项局部立法”，不能担负自然保护地立法基础的重任，必须另起炉灶，按照“多项综合立法”的整体性思维，重新构建《自然保护地法》的立法目标、基本原则和制度体系。

一是确立风险预防原则。自然保护地的生态要素与人文因素形成了不同类型自然保护地质与量的特殊性，客观上约束着人类生产、生活与管理活动。鉴于自然和生物多样性保护的极端重要性，自然保护地建设必须坚持保护优先、自然恢复为主的战略定位，自然保护地生态环境只能优化不能恶化，涉及自然保护地的一切人类活动都要以不破坏生态环境为前提。由于体制的惯性，一些地方的发展诉求仍占据上风，违法违规行为时有发生，迫切需要建立风险预防原则，划定行为底线与红线，夯实自然保护地制度基础。因此，根据资源环境承载能力、现有开发状况和保护目标，以提升、保障自然保护地生态服务功能为诉求，通过制定《自然保护地法》，对与自然保护地相关的管理行为、保护行为与利用行为进行类型化，建立相应的调整原则与制度规范，建立负面清单，强化禁止性规定与责任追究，是《自然保护地法》能否取得实效的关键性举措。

二是构建多维面向的制度体系。《自然保护地法》作为自然保护地立法体系中的“基本法”，具有为各种类型自然保护地立法和制定相关技术标准提供依据的功能，理应采取“提取公因式”方式、提炼抽象可适用于不同类型保护地的普遍性制度。根据制度的适用范围，可划分为自然保护地共性制度

与自然保护地个性制度；根据制度的空间面向，划分为适用于自然保护地某一具体方面的“点上”制度、涉及自然保护地某一领域的“线上”制度和广泛运用于各类自然保护地整体的“面上”制度；根据社会关系规范的重要性、典型性，划分为调整重大利益关系的核心制度和调整普通利益关系的一般制度。《自然保护地法》主要规定共性制度、“面上制度”和一般制度(吕忠梅, 2019)。

三是增强制度设计的针对性适用。按照生态文明制度建设的趋势，《自然保护地法》应结合自然保护地体系建设需求，研究创设一些新的制度，包括拓展自然保护地空间管理的多规合一、生态红线、生态承载能力监测评估制度，适应市场经济体制需求的生态补偿、自然资源有偿使用制度，促进多元共治的跨部门衔接会商、鼓励利益相关方参与、信息公开、目标质量考核等制度。

4 结语

根据“建设以国家公园为主体的自然保护地”的整体性改革目标，制定《国家公园法》时绝不能就事论事。一方面，将要制定的《国家公园法》不应是国家公园改革总体方案的“直译”，而是运用法律理性、法律逻辑、法律语言的“意译”。另一方面，先行制定的《国家公园法》既要通过促进国家公园规范化建设实现自然保护地体系的制度破冰，又要以国家公园治理带动其他类型保护地的发展，消除原有痼疾，为中国特色的自然保护地体系建设提供制度示范和成功案例。

与此同时，应加强对自然保护地立法体系的研究，为“形成以国家公园为主体、自然保护区为基础、各类自然公园为补充的自然保护地管理体系”提供法律依据。一方面，认真梳理现有的立法实践，分析已制定的《自然保护区管理条例》、《风景名胜区管理条例》等行政法规、规章以及地方性法规规章的经验与教训，厘清各种各类立法之间的关系。另一方面，深入研究自然保护地立法的基础理论问题，解决自然保护地立法在中国特色社会主义法律体系中的地位、自然保护地立法的性质定位与价值取向、自然保护地立法与环境资源立法的关系、自然保护地立法的内在逻辑与结构、自然保护地立法的制度体系等基础性问题，为未来制定《自然保护地法》及相关法规、规章提供理论支撑。以充分发

挥自然保护地的特殊功能与作用, 实现生物多样性保护领域的“良法善治”。

参考文献

- Grazia BF, Nigel D, Tilman J, Barbara L (translated by Zhu CQ, Li Y, Zhao YT) (2016) IUCN Governance of Protected Areas—From Understanding to Action. China Forestry Publishing House, Beijing. (in Chinese) [Grazia BF, Nigel D, Tilman J, Barbara L (朱春全, 李叶, 赵云涛 译) (2016) IUCN自然保护地治理——从理解到行动. 中国林业出版社, 北京.]
- Lausche B (translated by Wang X, Lu K, Tang T) (2016) Guidelines for Protected Areas Legislation. Law Press China, Beijing. (in Chinese) [Lausche B (王曦, 卢锬, 唐塘 译) (2016) 保护地立法指南. 法律出版社, 北京.]
- Li BY, Li JS, Wei DY, Zhu YP (2017) International experience in legislation of national parks and enlightenments to China. *Environment and Sustainable Development*, 42(5), 20–23. (in Chinese with English abstract) [李博炎, 李俊生, 蔚东英, 朱彦鹏 (2017) 国际经验对我国国家公园立法的启示. 环境与可持续发展, 42(5), 20–23.]
- Li JH (2019) From national park to park country: Dialogue with Jianlong Zhang, Member of the CPPCC National Committee and Director of the State Forestry and Grassland Administration. *Journal of CPPCC*, 2019-3-10(09). (in Chinese) [李将辉 (2019) 从国家公园, 到公园国家——对话全国政协委员、国家林业和草原局局长张建龙. 人民政协报, 2019-3-10期第9版.]
- Lü ZM (2018) Thinking on the research of environmental law in the new era. *Journal of CUPL*, (4), 5–14. (in Chinese) [吕忠梅 (2018) 新时代环境法学研究思考. 中国政法大学学报, (4), 5–14.]
- Lü ZM (2019) Thinking on the legislation of natural protected areas. *Environmental Protection*, 47(3/4), 20–23. (in Chinese) [吕忠梅 (2019) 关于自然保护地立法的新思考. 环境保护, 47(3/4), 20–23.]
- Qin TB (2018) Several dimensions on national parks legislation in China. *Environmental Protection*, 46(1), 41–44. (in Chinese) [秦天宝 (2018) 论我国国家公园立法的几个维度. 环境保护, 46(1), 41–44.]
- Sun YH, Chen SY (2004) Proof of making Law of Natural Reserve. *Environmental Protection*, 32(3), 7–12. (in Chinese) [孙佑海, 陈少云 (2004) 关于制定《自然保护区法》的论证. 环境保护, 32(3), 7–12.]
- Tang FL (2018) National parks enter a new era of development in China. *China Green Times*, 2018-4-2(03). (in Chinese) [唐芳林 (2018) 中国国家公园发展进入新纪元. 中国绿色时报, 2018-4-2第3版.]
- Zhang ZW, Yang R (2016) Discussions on the legislation of Chinese national parks and protected areas. *Chinese Landscape Architecture*, 32(2), 70–73. (in Chinese with English abstract) [张振威, 杨锐 (2016) 中国国家公园与自然保护地立法若干问题探讨. 中国园林, 32(2), 70–73.]

(责任编辑: 马克平 责任编辑: 周玉荣)



•保护论坛•

关于贯彻落实“建立以国家公园为主体的自然保护地体系”的六项建议

杨锐^{1*} 申小莉² 马克平²

1 (清华大学国家公园研究院, 北京 100084)

2 (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)

Recommendations on building up China's National-park-centric Protected Area System

Rui Yang^{1*}, Xiaoli Shen², Keping Ma²

1 The National Park Institute, Tsinghua University, Beijing 100084

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

自2013年11月十八届三中全会提出“建立国家公园体制”以来,中国在不到5年时间里,以国家公园体制建设为契机,在全面深化自然保护地体制改革方面取得了里程碑式的重大进展,为实现生态文明和美丽中国国家战略奠定了坚实基础。为了更好地贯彻落实十九大报告提出的“建立以国家公园为主体的自然保护地体系”,我们提出以下六项建议:

一、夯实“生态保护第一、国家代表性、全民公益性”三大基石,在严格控制国家公园准入门槛和总体数量的同时,由中央政府行使所有国家公园事权,真正实现国家公园在自然保护地体系中的主体地位。

“生态保护第一、国家代表性、全民公益性”是生态文明新时代对中国国家公园体制建设的总体要求,是中国国家公园建设的鲜明特征,因此夯实这三块中国国家公园体制建设的基石是第一要务。为此,建议中国国家公园定位为“由中央政府批准设立并行使事权,边界清晰,以保护具有国家代表性、原真性和完整性的大面积生态系统和大规模生

态过程为主要目的,实现科学意义上最严格保护的特定陆地或海洋区域”。这个定位中强调了由中央政府行使所有国家公园的事权,而不是部分国家公园由中央委托省级人民政府行使事权。这是因为,分级事权与国家公园的重要地位不符,也不利于“生态保护第一、国家代表性、全民公益性”三大理念的真正实现。美国约塞米蒂国家公园建园初期的历史就是一个可供借鉴的失败案例。

建议依据生态系统和生态过程特征,将国家全部陆地和海洋划分为不同的生物地理单元,在每一单元内选择最具代表性、原真性和完整性的区域作为国家公园潜在建设地区,列入国家公园预备名录。为了实现所有国家公园由“中央政府行使事权”和“科学意义上最严格保护”,建议中央政府严格控制国家公园准入门槛和数量。由中央政府组织多学科专家根据原真性、完整性和适宜性的要求,制定中国国家公园发展规划;并根据每一个国家公园的特征、管理目标和现状制定该国家公园管理实施细则。

以这种最高标准和最严格程序建立起来的国家公园将成为美丽中国的璀璨明珠,成为生态文明新时代中国自然保护地的杰出代表和保护管理典

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: yru@mails.tsinghua.edu.cn

范,因此也最能体现国家公园在自然保护地体系中的主体地位。

二、根据保护对象特征和保护强度差异,构建系统合理的自然保护地体系,建立金字塔型“以国家公园为主体的自然保护地体系”法律框架,同时分别制定针对不同类型自然保护地差异化管理政策。

中国的自然保护地目前占国土面积的18%,今后还可能进一步增长。不同个体自然保护地其资源特征各不相同(山水林海湖草沙);保护对象各有区别(生态系统、生态过程、物种多样性、文化景观等);占地规模大小不等(从几百平方公里到十几万平方公里);土地权属复杂多样(国有土地、集体土地叠加承包确权);财政事权也不尽相同。因此,如此大规模的自然保护地不可能采取简单、粗放、“一刀切”的管理政策,而应根据保护对象的特征,构建系统合理的自然保护地体系,并分别制定不同类型自然保护地管理政策,进行差异化、精细化、科学化管理。

法律框架是自然保护地持续发展的根本保障。建议中国“以国家公园为主体的自然保护地体系”法律框架由“1+N+X”三层金字塔结构组成。位于最顶层的“1”是指《自然保护地法》,它是整个法律框架的根基;中间层“N”指N项国务院条例,有几类自然保护地就设置几个条例,例如:《国家公园管理条例》、《自然保护区管理条例》(由现有自然保护区条例修订形成)、《自然栖息地管理条例》、《风景名胜管理条例》(由现有风景名胜区条例修订形成)等等;最底层的“X”是指根据《国家公园管理条例》,按照“一园一法”为每个个体国家公园制定的管理实施细则,例如《祁连山国家公园管理实施细则》等。

建议根据保护管理强度和目标制定国家公园功能分区。可分为核心保护区、生态保育区和限制利用区三种类型。核心保护区严格禁止人工设施建设和人类活动干扰;生态保育区仅允许科研活动和栖息地管理等生态保育措施;限制利用区严格限制非保护管理需要的人工设施建设,可进一步分为传统利用区和科普游憩区,需科学制定社区人口和环境教育的承载量。

三、借鉴国际荒野保护的先进理念、政策和技术方法管理自然保护地核心区;建立中国荒野保护制度,抢救性保护原真性最高的国家自然遗产。

中国自然保护地原真性和生态价值最高的部分是国家公园和自然保护区的核心区。最有必要进行“最严格的保护”,且“最严格保护”可行性最高的部分,也是自然保护地的核心区。从某种意义上讲,核心区保护管理的质量决定了中国自然保护地的保护管理质量。核心区如何保护管理是“建立以国家公园为主体的自然保护地体系”中的关键和核心任务之一。

建议中国自然保护地的核心区,尤其是国家公园和自然保护区的核心区,比照国际荒野保护的先进理念、政策和技术方法进行管理。荒野是原真性最高,人类干扰强度最低,也基本没有人类聚居的自然区域。荒野保护区位于IUCN自然保护地分类的第一层次,其保护目标、力度和强度最接近我国国家公园和自然保护区的核心区。

荒野不是某一种类型的自然保护地,不具有行政地位,而是各类自然保护地中实行“最严格保护”的管理政策单元。目前国家公园体制试点中,大多在边界范围内都有数以万计的人口居住生活,因此在较长一段时间内,不可能实行全域范围的“最严格保护”。建议在国家公园等自然保护地内以尽可能大的面积划定荒野保护区域,建立中国荒野保护制度,抢救性保护原真性最高的国家自然遗产。

四、充分重视土地权属的复杂性和社区管理的艰巨性,根据不同地区国家公园建设中土地、人口和社区的 特征、问题、困难及其根源制定专项管理政策,预防“一刀切”政策可能带来的长期隐患。

中国国家公园体制建设中最具挑战性的问题是土地和社区人口。拟建国家公园地区土地权属的复杂程度在世界上都是罕见的。同时,大多数拟建国家公园和自然保护地内外居住生活着大量农牧民、林业职工甚至城市居民。土地、人口和社区三者的特征、问题、困难及其根源如果没有得

到深入调研,并在此基础上针对不同地域、不同情境提出实事求是并富有创造性的一揽子解决方案,中国的国家公园和自然保护地发展将存在长期隐患。

建议组织多学科专家对土地、社区和人口问题进行专题调研和专项研究,尤其要研究国家公园内土地所有权、管理权和使用权现状,土地确权对国家公园管理的影响,实行地役权、保护权、协议共管等社区参与国家公园保护和管理制度的可行性,并在此基础上由国家公园主管部门分别制定国家公园土地管理专项政策,以及社区和人口管理专项政策。

五、充分发挥科学研究和科学家群体在国家公园建设中的独特作用,以科学为准绳实现“最严格的保护”。

“科学”是国家公园体制建设中不可或缺的元素之一,也是目前中国各种类型自然保护地的短板。作为自然保护地体系的主体,国家公园应该在科学立法、科学规划、科学保护、科学管理、科学监测方面做出示范,实现国家公园以科学为准绳的“最严格的保护”。

建议成立“中国国家公园科学指导委员会”,聘任有理想、有操守、有能力、有思路的多学科专家,承担国家公园建设方面的顶层科学咨询工作;施行国家公园首席科学家制度,由国家公园主管部门为每一个国家公园指定首席科学家;建立生态保护科学部门,负责该国家公园的规划、保护、管理和监测工作;尽快依托“双一流”大学或学科来建设“国家公园人才培养基地”,协调教育主管部门落实研究生名额,用以培养国家公园高层次人才。

六、在东部、中部、西部、东北和少数民族自治区各选一个省区,尽快开展省域“建立以国家公园为主体的自然保护地体系”试点。以国家公园建设为契机,激活中国自然保护全局,进而探索不同地区实现生态文明建设与经济建设、政治建设、文化建设和社会建设“五位一体”的方式方法和可行路径。

与“建设国家公园体制”相比,“建立以国家公园为主体的自然保护地体系”是一项更为宏大、艰巨、复杂的任务。不仅影响中国自然生态保护的全球,而且还与脱贫攻坚、城镇和人口布局、产业转型、民族稳定、国防安全、生态红线、主体功能区等有着千丝万缕的联系。兹事体大,实施过程中一定不能草率落实。建议在现有国家公园体制试点基础上,总结经验教训,尽快开展“建立以国家公园为主体的自然保护地体系”省级试点。

中国地域辽阔,人口众多,生态环境丰富多样。在“建立以国家公园为主体的自然保护地体系”的过程中,东部、中部、西部和东北地区分别面临着不同的挑战和矛盾,尤其是不同的土地和社区人口管理问题。建议综合考虑地域特点、保护对象差异、经济发展水平、民族人口构成等因素,在东部、中部、西部、东北和少数民族自治区各选一个省区,尽快启动省域“建立以国家公园为主体的自然保护地体系”试点工作,以国家公园建设为契机,探索不同地区实现生态文明建设与经济建设、政治建设、文化建设、社会建设“五位一体”的方式方法和可行路径。

致谢: 本项研究得到中国环境与发展国际合作委员会“2020后全球生物多样性保护专题研究”的支持,初稿完成于2018年7月13日。其后与Arthur Hanson、李琳、高吉喜、Harvey Locke等国内外专家进行了若干轮讨论,吸收了他们的宝贵意见和建议,特此致谢。

(责任编辑: 周玉荣)



•研究报告•

基于本土最优模型模拟入侵物种 水盾草在中国的潜在分布

范靖宇 李汉芄 杨 琢 朱耿平*

(天津师范大学生命科学院, 天津 300387)

摘要: 生态位模型预测存在不确定性, 不同模型预测结果差别较大。在生态位保守的前提下, 在本土区域构建经典生态位模型, 利用入侵地独立样本数据检验并选择最优模型, 具有独特优势, 可为入侵物种风险分析提供可靠参考。水盾草(*Cabomba caroliniana*)是一种恶性水生入侵杂草, 原产于南美洲, 已在我国多个省市建立种群, 本文基于本土最优模型预测其在我国的潜在分布, 以期为其风险分析和综合治理提供依据, 并通过水盾草案例探讨如何提高生态位模型预测准确性的方法。本文按时间顺序梳理了水盾草在我国的分布记录, 然后根据水盾草已有分布记录和其相关联的环境因子比较了不同地理种群所占有的气候生态空间, 测试水盾草在世界入侵过程中的现实生态位保守性。采用两组环境变量和5种算法在南美洲本土地区构建10种生态位模型, 并将其转移至我国, 基于最小遗漏率和记账错率, 利用我国(入侵地)的样本数据选择最优模型预测水盾草在我国的适宜生态空间和潜在分布。研究发现当前水盾草在我国的分布集中在东部水域充沛地区, 沿京杭运河和南水北调工程等向北扩散。生态空间对比中发现水盾草在亚洲与其他大洲所占有的生态空间具有一定的重叠, 其在我国的入侵过程中生态位是保守的。与本土空间相比, 水盾草在我国所占有的生态空间存在较大的生态位空缺, 表明水盾草在我国的潜在分布范围较大。生态位模型预测显示水盾草的适生区主要分布于我国的北京、上海、山东、浙江、江苏、安徽、湖北和湖南等省(市)。水盾草的潜在分布区多聚集在我国东南部, 该地区河流、湖泊、运河和渠道较为密集, 人类活动及自然天敌的缺乏容易助长其入侵趋势, 应在这些适宜地区开展调查, 及时发现疫情并采取相应措施。

关键词: 生态位模型; 最优模型; 水盾草; 潜在分布; 中国

Selecting the best native individual model to predict potential distribution of *Cabomba caroliniana* in China

Jingyu Fan, Hanpeng Li, Zhuo Yang, Gengping Zhu*

College of Life Sciences, Tianjin Normal University, Tianjin 300387

Abstract: Uncertainty is inherent in ecological niche model predictions and different models yield different predictions. Based on the niche conservatism hypothesis, classic niche models that are calibrated on native areas and transferred to introduced areas for evaluation and prediction have advantages. *Cabomba caroliniana* is a notorious invasive aquatic weed native to South America that has established populations in China. In this study, independent testing points from China were used to validate and select the best individual model to predict the potential distribution, offering reliable and valuable information for risk analyses of *C. caroliniana*. The distributional records of *C. caroliniana* in China were sorted in chronological order, and climate niche dynamics and niche conservatism of *C. caroliniana* invasions across major continents were investigated using environmental variables associated with observed records. A total of 10 models were then calibrated in native area using two environmental datasets and five model algorithms. The best individual model was used to predict distribution, which was tested and selected based on the criteria of low omission and commission errors of independent introduced points. Results showed that present distribution of *C. caroliniana* occurs mainly along the eastern coastal areas of China. It has also dispersed

收稿日期: 2018-08-31; 接受日期: 2018-12-08

基金项目: 国家自然科学基金(31401962; 31870523)

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: gengpingzhu@hotmail.com

northward in rivers and lakes system along Beijing-Hangzhou Grand Canal or South-to-North water diversions. The climate conditions occupied by different continental populations overlap broadly suggesting its climate niche was conserved during the invasion in China. There were many climate spaces that were unfilled when compared to its native niche spaces, suggesting a high invasion potential in these areas. Areas of potential distributions identified by best native individual model include Beijing, Shanghai, Shandong, Zhejiang, Jiangsu, Anhui, Hubei and Hunan provinces. These potential areas were mainly distributed in the southeastern rivers, lakes, canals and channels all with high human activity and no effective natural enemy, which could assist *C. caroliniana* expansion. Our research demonstrates the need for rigorous surveys in these areas, together with an integrative management action to control further expansion of *C. caroliniana*.

Key words: ecological niche model; fine-tuned model; *Cabomba caroliniana*; potential distribution; China

随着全球贸易的增强,生物入侵现象屡见不鲜,越来越多的物种在其本土分布地之外建立种群,危及当地物种群落组成和生物多样性,影响农业生产并造成巨大经济损失(徐承远等,2001)。与陆生入侵物种不同,水生入侵杂草的自然天敌较少,其定殖和扩张在水域生态系统受到的限制较小,种群一旦建立,将不受限制迅速蔓延(丁炳扬等,2007)。入侵种群暴发后很难根除,会对生态系统 and 经济发展造成不可估量的危害和损失。对入侵物种的潜在分布进行预测是进行风险分析和综合治理的重要依据,准确地模拟入侵物种的潜在分布,不仅能为有效地阻断其种群扩散和风险分析提供参考,同时可为其综合治理提供依据(Uden et al, 2015)。生态位模型是利用物种已知的分布数据和相关环境变量,根据一定的算法来推算物种的生态需求,然后将运算结果投射至不同的空间和时间中来预测物种的实际分布和潜在分布,被越来越多地应用在入侵物种风险评估中(朱耿平等,2013, 2014)。

在模拟入侵物种潜在分布区的分析中,生态位模型有两种构建方案,即本土模型方案和全球模型方案,前者在入侵物种本土区域构建模型然后将其转移至入侵地来预测其潜在分布,是一种经典的模型构建方案;后者整合本土和入侵地分布点在全球区域构建模型,这两种模型构建方案各有优劣(Peterson & Soberón, 2012; 朱耿平等, 2013, 2014)。本土模型构建于本土种群平衡状态的基础上,即物种已在所有适合其生存的区域建立种群并达到平衡状态(equilibrium state)(Evans et al, 2007; Živković & Stephan, 2011),使用入侵地分布点作为独立样本数据评估模型转移能力,能够对入侵物种的潜在分布进行全面分析,但在转移至入侵地应用时会出现模型转移能力低(low transferrability)和生态空间溢

出问题(none analogue)。全球模型虽然能够克服转移能力低和生态空间溢出问题,但它是建立在种群非平衡状态的基础上,缺乏独立样本检测数据,预测结果集中在已有物种分布点周围,不能对物种的潜在分布进行分析,模拟结果不具有风险分析的价值(Tingley et al, 2016; Zhu et al, 2017)。

经典生态位模型在模拟入侵物种的潜在分布时,出现了模型的转移能力较低、模拟的结果与物种的实际分布不相符的情况,由此得出了生态位漂移等不恰当的结论。因此,在生态位保守的前提下,提高生态位模型的转移能力就显得十分重要(朱耿平等, 2014)。然而模型的转移能力受物种特性和模型本身等多种因素的复杂影响(朱耿平等, 2014; Yates et al, 2018),不同模型算法的转移能力具有差异,同一种模型在不同场景中其转移能力也是不一致的(Qiao et al, 2018),需要加强对生态位预测起决定性因素的研究(Peterson et al, 2018)。综上,在模拟入侵物种分布时,经典模型对本土区域的预测能力和在入侵地的转移能力应该区别对待,尽量选取在入侵地转移能力强的本土模型来进行风险分析。

与其他生态模型类似,生态位模型预测存在不确定性,这种不确定性源自物种分布点、环境变量的选择、模型算法、模型参数设置和模型构建区域的界定等(Peterson & Soberón, 2012)。国际上通常采用集合预测(ensemble forecasting)的方法来降低单一模型预测的不确定性,整合模型(即集合预测)基于不同算法(如中间值和加权平均值等)来归纳和总结单一模型的预测,以期提高物种分布预测的可靠性(Breiner et al, 2015)。然而整合模型虽然能够降低单一模型预测的不确定性,反映单一模型预测的中心趋势(central tendency),但不能替代单一模型;整合模型的预测效果会优于一些表现较差的单一模

型,但逊于一些表现较好的单一模型(Zhu & Peterson, 2017)。在具有独立样本数据的条件下,基于独立样本数据测试结果可以选择最优的单一模型来进行入侵物种潜在分布分析;在缺乏独立样本测试数据时,可通过集合预测降低模型预测的不确定性。

水盾草(*Cabomba caroliniana*),别名绿菊花草(沈脂红, 2000),属莼菜科,是一种原产南美东部的水生植物,主要生存于平原地带的河流、湖泊、运河和渠道中(丁炳扬等, 2003)。该杂草生长迅速,对水质要求不高,以断枝等方式进行无性繁殖和扩张,繁殖能力较强,每一个节位在适宜的条件下均能发育成完整的植株。当前水盾草主要分布于中国浙江北部、江苏南部和上海西部等地,在局部水域已成为优势种,并有进一步扩散的趋势(张群, 2012)。其大面积发生可导致航道和灌溉渠道堵塞,影响入侵地的水生生态系统、渔业和旅游业发展(丁炳扬等, 2007)。水盾草的入侵和扩散对我国国民经济和生态系统的潜在威胁不可低估,2016年原环境保护部将水盾草列入《中国自然生态系统外来入侵物种名单(第四批)》。

本文以水盾草为案例探讨本土模型和全球模型、单一模型和整合模型的优劣,以及如何选择和利用最优单一模型来模拟入侵物种的潜在分布,促进生态位模型在入侵物种风险分析中的合理运用。

1 材料与方法

1.1 数据来源

水盾草的分布点源于全球生物多样性信息网络(Global Biodiversity Information Facility, GBIF)以及国内外相关文献,这些分布点集中在北美洲、南美洲、欧洲西侧、澳洲和亚洲东南部。为降低采样偏差对生态位模型模拟的影响,按照所选取的环境变量的空间分辨率(5')进行样本点重采样,共计整理出728个水盾草分布点,其中原产地分布点79个,中国分布点41个。在我国分布数据的整理过程中,本文按时间顺序梳理了水盾草在中国的分布记录,以期探讨其在我国的扩张趋势和动态。

以WorldClim数据中心(v2.0, Hijmans et al, 2005) 19种生物气候数据为基础,选取两组环境变量(A组和B组)。首先去除温度和降水偶联的环境变量(即Bio8和Bio9, Bio18和Bio19),将剩余15个变量在

MaxEnt模型中运用刀切法(Jackknife test)进行重要性排序,并结合SDMtoolbox (Brown, 2014)进行相关性测试,筛选环境变量,最终A组和B组各选取7个气候变量(Pearson相关性值< 0.9)。A组环境变量: Bio2(昼夜温差月均值)、Bio3(等温性)、Bio10(最热季节平均温度)、Bio11(最冷季节平均温度)、Bio15(降水季节变异系数)、Bio16(最湿季节降水量)、Bio18(最暖季节降水量)、Bio19(最冷季节降水量)。B组环境变量:依据水盾草生活习性(丁炳扬等, 2003),选择反映极端和年平均值的环境变量组合,即Bio1(年均温)、Bio5(最热月最高温度)、Bio6(最冷月最低温度)、Bio12(年均降水量)、Bio13(最湿月降水量)、Bio14(最干月降水量)、Bio15(降水季节变异系数)。基于5'的分辨率的A组和B组环境变量分别进行生态空间对比和模型构建。

1.2 生态空间对比

主成分分析可以降低空间环境变量的维度,分析各环境变量对地理分布的限制作用,并对各地理种群所占有的生态空间进行比较分析(Soberón & Nakamura, 2009)。在NicheA (v3.0, Qiao et al, 2016)中,利用主成分分析拟合物种分布点所关联的环境变量,模拟物种的生态位,对水盾草在世界5个地理区域(北美洲、南美洲、欧洲西侧、澳洲和亚洲东南部)的物种分布点所占的气候空间进行对比。基于各大洲的物种分布点构建最小凸多边形(minimum convex polygon, MCP),然后对MCP做400 km缓冲处理,用于空间比对及模型构建和评估。基于生态位等价性和相似性测试(Warren et al, 2018),测试水盾草在我国及世界各地入侵过程中的生态位保守性,即物种入侵过程中生态位是否发生了分化。前者用于测试和比较不同地理种群之间是否占有相同的生态位(相似性或差异性),后者则是用来测试这种相似性或差异性是否来自于地理环境。地理种群间生态空间的重叠程度采用Schoener的D值衡量,其值介于0和1之间,“0”表示种群间生态位没有重叠,“1”表示生态位完全重叠(Warren et al, 2018)。Petitpierre等(2012)将空间生态位之间的比较归纳为生态位空缺(unfilling)、生态位稳定区(stability)和生态位扩张(expansion),其中入侵生态空间和本土生态空间重叠部分为生态位稳定区,与本土生态空间相比,入侵生态空间超出的那部分所占的比例为生态扩张,是真正意义的生态位进化,而生态位空缺则

是指入侵生态位还未能与本土生态位重叠的部分。

1.3 模型构建、评价和选择

首先,在水盾草的本土分布地,采用两组环境变量分别构建模型,再将模型转移至入侵地来评价其转移能力并推算水盾草在世界范围的潜在分布。在本土模型构建中,随机选取70%的物种分布点和10,000个拟不存在分布点作为训练数据,剩余30%的数据用于模型的检验和校正。基于两组环境变量,分别采用5种算法构建本土模型,即广义相加模型(GAM)、广义增强模型(GBM)、广义线性模型(GLM)、随机森林模型(RF)和最大熵模型(MaxEnt),这些模型基于R软件Biomod2程序中的默认参数实现(Thuiller, 2003)。本土模型的评价主要采用partial ROC方案(Peterson et al, 2008),与传统AUC值相比,partial ROC方案具有优越性(朱耿平等, 2017),它采用AUC比率来评估模型, AUC比率大于1,表明模型优于随机模型。在入侵地,模型预测和转移能力的评估依据不同阈值下的遗漏率(omission error)和记账错率(commission error),在10个模型中以遗漏率最低同时记账错率较低或适中的模型为最优模型,这种模型选择方案能够最大程度地降低模型预测的遗漏率,同时避免过度预测(over prediction)。由于本次研究缺失不存在物种分布点数据,参照Peterson等(2008),以预测面积占区域面积的比例(proportion of area predicted present)来替代记账错率。

2 结果

2.1 水盾草在我国境内的扩张趋势

通过对各类文献进行检索,本文发现当前水盾草主要分布于我国的浙江省北部、江苏省南部和北部、山东南部,以及上海和北京(图1)。1993年在浙江省宁波市东钱湖镇首次发现水盾草(万志刚等, 1999; 丁炳扬, 1999)、1995年在上海淀山湖流域(万志刚等, 1999)、1998年在江苏省吴县太湖乡以及浙江省余姚河姆渡分别发现(万志刚等, 1999; 丁炳扬, 2000), 2000年在上海浦练塘太浦河、江苏省吴江平望以及浙江省的建德梅城等多处水域发现(丁炳扬, 2000; 丁炳扬等, 2003), 2001年在江苏省桃园镇(丁炳扬等, 2003), 2002年在江苏省无锡锡山与宜兴周铁镇等地相继发现(丁炳扬等, 2003), 2005年在广西柳州(董志德等, 2007), 2009年在江苏盐城沿海、太

湖、高宝邵泊湖、里下河沼泽湿地等多处发现(何金星等, 2011), 2010年在南四湖水域发现(侯元同等, 2012), 2011年在北京圆明园水域发现(张劲林和孟世勇, 2013)。通过梳理这些分布记录,推测水盾草最早在我国长江三角洲地区定殖,然后沿京杭大运河或南水北调途经的淡水水域(河流,淡水湖泊)向北扩张(图1)。

2.2 生态空间比较及生态位保守性测试

基于两组环境变量的生态空间比较均显示,水盾草在各大洲所占有的生态空间与其南美洲本土生态空间均有不同程度的重叠,其中本土种群与亚洲种群所占有的空间重叠较大(图2)。亚洲种群与其余四个洲(北美洲、南美洲、欧洲、澳洲)的生态空间之间亦存在不同程度的重叠,表明水盾草在各大洲所占有的生态空间不同。与本土种群相比,水盾草在我国的入侵过程中并未占有所有适合的生态空间,生态空间显示出空缺及扩张,种群处于非平衡状态(图2)。

水盾草本土种群生态空间与各入侵种群表现出不同程度重叠(A组环境变量: 澳洲 $D = 0.46$, 亚洲 $D = 0.17$, 南美洲 $D = 0.48$, 欧洲 $D = 0.10$; B组环境变量: 澳洲 $D = 0.41$, 亚洲 $D = 0.18$, 南美洲 $D = 0.38$, 欧洲 $D = 0.09$)。在生态位等价性测试中,基于两组环境变量的结果均显示水盾草南美洲本土种群与澳洲、北美洲、亚洲等入侵地种群的生态位重叠符合随机重叠的分布(图3),这说明水盾草在澳洲、北美洲、亚洲的入侵过程中未发生分化,生态位是保守的。与欧洲种群所占有的生态位不同(等价性测试),即实际生态位重叠不符合随机生态位重叠的分布,生态位相似性测试亦支持等价性测试结果(图3),表明水盾草在欧洲入侵过程中生态位已经发生分化。

2.3 潜在分布预测

在本土区域的预测中,除基于A组环境变量构建的GAM模型外(AUC比率 = 0.75),其他9种生态位模型均能相对较好地预测水盾草在南美洲的分布(基于A组变量的AUC比率: GBM = 1.84, GLM = 1.02, MaxEnt = 1.84, RF = 1.80; 基于B组变量的AUC比率: GAM = 1.87, GBM = 1.90, GLM = 1.50, MaxEnt = 1.90, RF = 1.83)。在biomod2生成“伪不存在”记录,重复1,000次后得出AUC(平均值 ± 标准差)值分别为(基于A组变量: GAM = 0.35 ± 0.04,

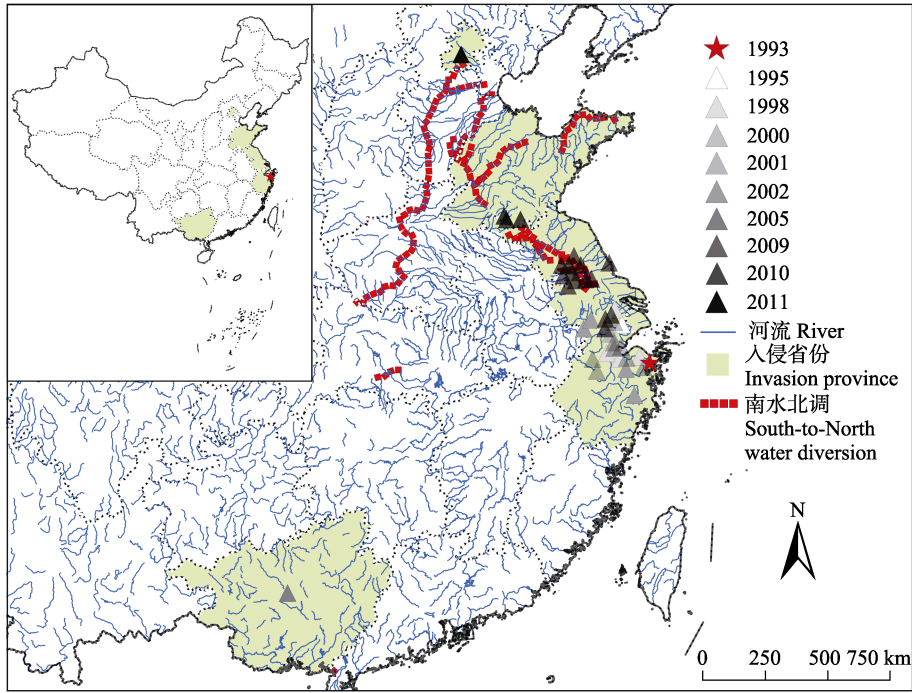


图1 水盾草在中国的分布记录
Fig. 1 Geographic distributional records of *Cabomba caroliniana* in China

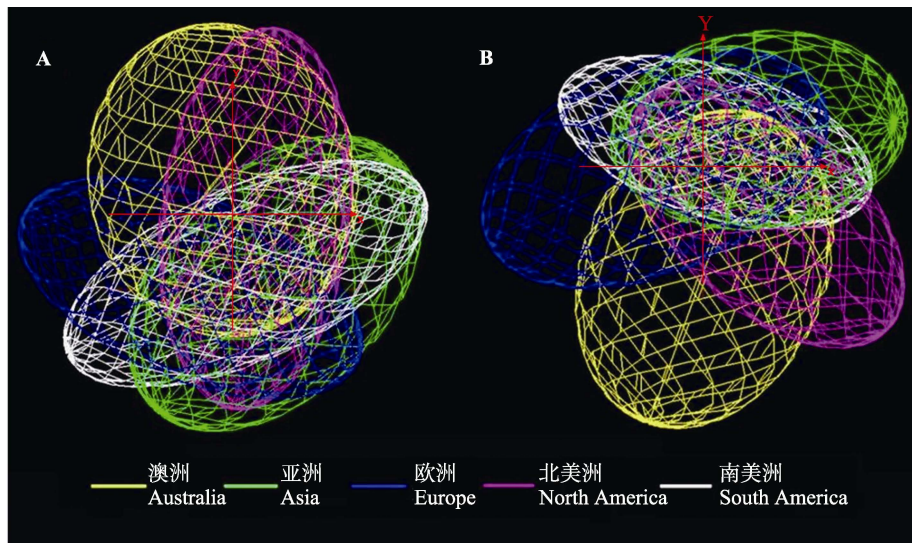


图2 两组环境变量下五个洲水盾草的生态位重叠对比图。左侧: A组环境变量, 包括Bio2, Bio3, Bio10, Bio11, Bio15, Bio16, Bio18和Bio19; 右侧: B组环境变量, 包括Bio1, Bio5, Bio6, Bio12, Bio13, Bio14和Bio15。

Fig. 2 Comparison of climate niche spaces occupied by different populations in five continent. Left: A dataset, including Bio2, Bio3, Bio10, Bio11, Bio15, Bio16, Bio18, and Bio19; Right: B dataset, including Bio1, Bio5, Bio6, Bio12, Bio13, Bio14, and Bio15.

GBM = 0.92 ± 0.06 , GLM = 0.51 ± 0.02 , MaxEnt = 0.92 ± 0.02 , RF = 0.85 ± 0.08 ; 基于B组变量: GAM = 0.94 ± 0.04 , GBM = 0.95 ± 0.06 , GLM = 0.75 ± 0.04 , MaxEnt = 0.95 ± 0.02 , RF = 0.92 ± 0.05 。

基于我国独立样本数据进行遗漏检测的结果

表明, 基于两组环境变量的RF模型均能较好且稳定地预测水盾草在我国的潜在分布, 遗漏率较低, 且基于A组环境变量所构建的RF模型的遗漏率低于B组(图4)。在我国的预测中, 基于两组环境变量所构建的GAM模型和GLM模型的遗漏率相对较高,

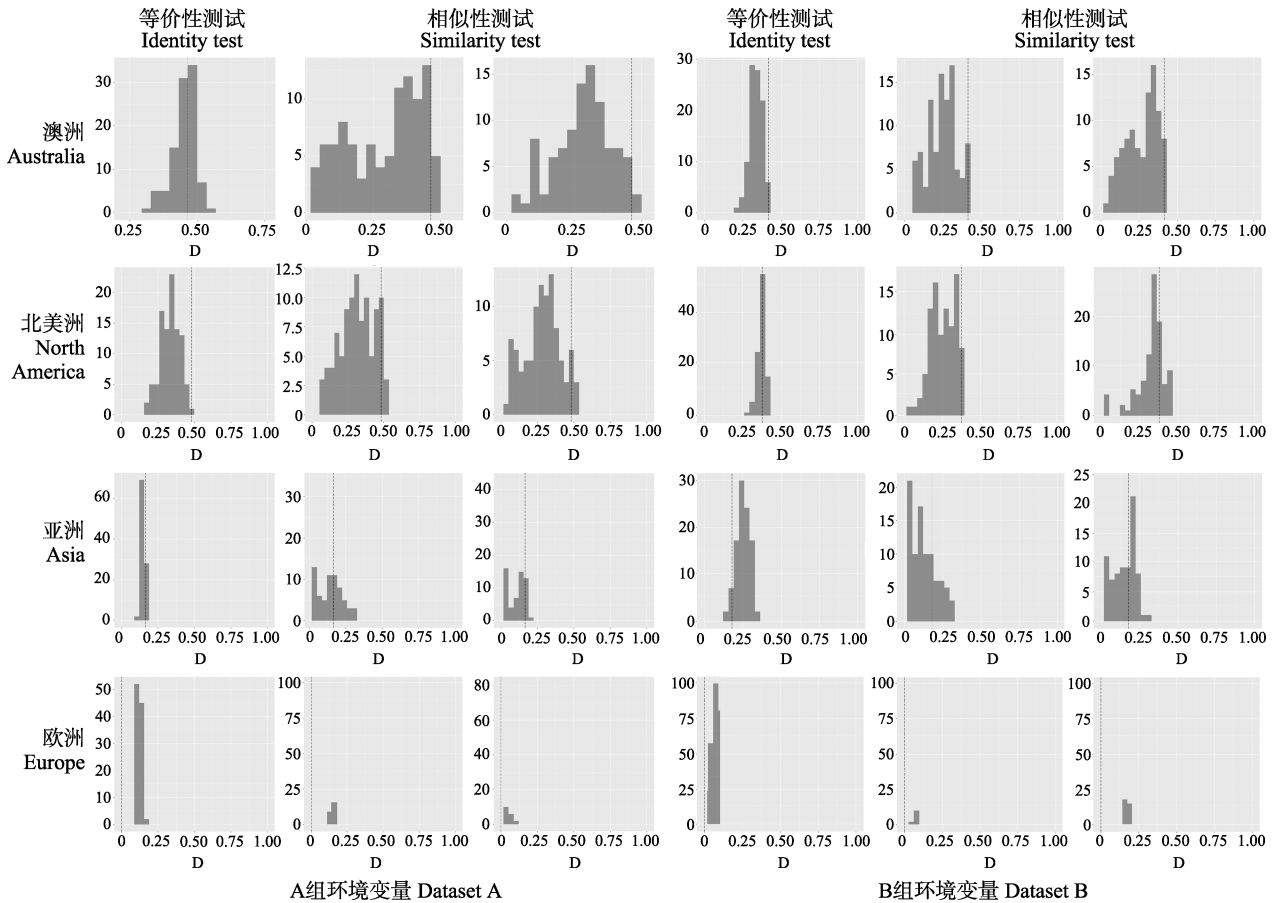


图3 基于两组环境变量不同水盾草地理种群的等价性与相似性测试。黑色虚线代表所观察到的实际生态位重叠值, 黑色柱状代表生态位重叠的随机分布频率。左侧: A组环境变量; 右侧: B组环境变量。A组和B组包含的环境变量见图2。

Fig. 3 Histograms of niche equivalency and similarity tests between continental populations based on the two environmental datasets. Black dotted lines represent the observed niche overlap, whereas black bars represent simulated niche overlaps. Left: A dataset; Right: B dataset. Details of dataset A and B refer to Fig. 2.

GBM模型和RF模型的遗漏率相对较低, MaxEnt模型介于两组之间(图4)。在记账错率检测中, RF、MaxEnt和GBM模型均未表现出过度预测, 但基于A组环境变量的GLM和GAM模型可能存在过度预测, 即其模型预测物种存在分布的区域占所有区域的比例过高(图4)。

我国的预测结果表明, 较之基于A组环境变量所构建的RF模型, 基于B组环境变量所构建的RF模型相对保守(图5)。基于两组环境变量所构建的RF模型均显示水盾草在我国的潜在分布区主要在浙江、江苏、上海、湖北、湖南以及江西等地(图5), 此外在山东、河南、河北以及东部沿海等地也具有一定程度的适生性(图5)。基于A组环境变量所构建的模型还显示福建、广西、广东、重庆、四川东部、海南、台湾东南沿海和广东的雷州半岛具有较高的

适生性(图5)。

3 讨论

环境变量的选择是模型构建中的重要因素, 对模型的转移能力和生态位保守性测试影响较大(朱耿平等, 2013; Zhu & Peterson, 2017; Fan et al, 2018)。本次研究筛选出两组具有限制性的环境变量, 具有不同的生物学意义和空间相关性, 其中基于B组环境变量构建的本土模型, 在我国和世界其他地区的预测均较为保守, 在不同的阈值条件下, 基于A组环境变量构建的本土模型的遗漏率都低于B组(图4), 但记账错率较大。B组环境变量选取的气候因子的平均值和极端值, 对物种分布的限制性相对较大, 因此基于B组环境变量构建模型的预测相对保守。基于两组环境变量的生态空间比对和生态位

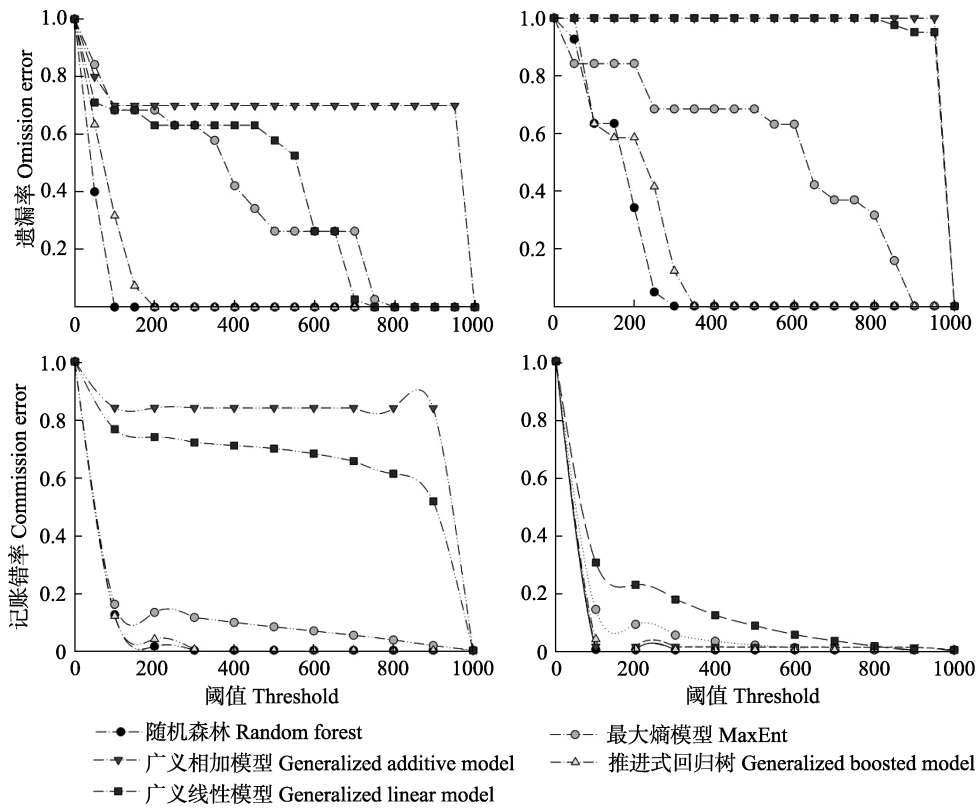


图4 基于两组环境变量构建的本土模型在入侵地(中国)的遗漏率与记账错率比较。左图: A组环境变量, 右图: B组环境变量。A组和B组包含的环境变量见图2。

Fig. 4 Omission and commission error comparisons of native models transferability in China based on the two datasets. Left: A dataset; Right: B dataset. Details of dataset A and B refer to Fig. 2.

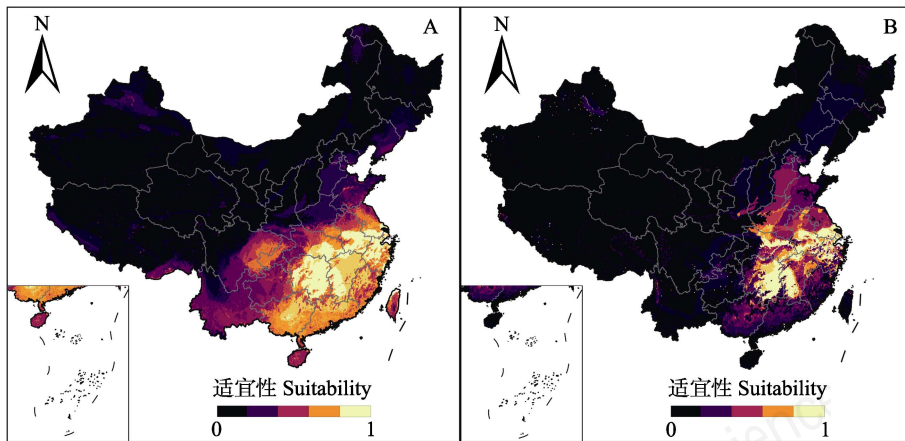


图5 基于本土随机森林模型对水盾草在我国的潜在分布区预测。左侧: A组环境变量, 右侧: B组环境变量。A组和B组包含的环境变量见图2。

Fig. 5 Potential distributions of *Cabomba caroliniana* based on the two native random forest models using two environmental datasets. Left: A dataset; Right: B dataset. Details of dataset A and B refer to Fig. 2.

保守性测试显示, 水盾草在澳洲、北美洲和亚洲入侵过程中, 生态位是保守的, 但在欧洲入侵过程中生态位发生分化(图3)。与本土生态空间相比, 水盾草在我国的种群显示出生态位空缺, 即其在我国的

入侵并未达到饱和, 依然存在入侵的空间, 种群处于扩张和非平衡状态(图2)。

在入侵物种潜在分布模拟中, 我们建议深入分析所模拟物种的生物学特性, 选择多组具有生物学

意义的环境变量分别进行模型构建, 同时进行生态空间比对和生态位保守性测试, 从而对模拟结果进行准确地研判。在模型构建中, 本文推荐使用经典本土模型, 经典本土模型在入侵物种风险分析中具有独特的优势, 这是由于本土模型构建于物种的种群平衡状态基础之上, 能够对物种的生态需求和潜在分布进行全面地分析(Peterson & Soberón, 2012)。生态位模型预测存在不确定性, 不同模型差别较大。本土模型在模型构建区域的预测能力和模型的转移能力不具有相关性, 根据模型在本土区域的预测能力选择模型来模拟入侵物种在入侵地的潜在分布是不可取的。在本土区域构建模型后将其转移至入侵地, 基于入侵地独立样本数据测试结果, 选择最优的单一模型来进行入侵物种潜在分布分析, 具有独特优势(Zhu & Peterson, 2017), 能够对物种在入侵地的潜在分布进行合理地分析。

在本研究中, 以遗漏率最低同时记账错率较小或适中的模型为最优模型, 这种模型选择方案能够最大程度地降低模型的遗漏率, 同时避免模型过度预测, 能够较为合理地模拟入侵物种的潜在分布。白艺珍等(2009)利用CLIMEX软件预测出的黄顶菊(*Flaveria bidentis*)在世界范围及中国的潜在分布, 与Fan等(2018)利用多种模型预测的结果相比, 表现出过度预测, 这主要是由于模型评估和选择时没有充分考虑遗漏率和记账错率, 没有能够权衡分布与不分布, 导致记账错率较大并产生过度预测。本研究基于2组环境变量和5种模型能较好地预测水盾草在南美洲本土种群的分布, 然而当模型转移至我国后不同模型预测的结果差别较大, 其中RF模型的转移能力最高(图4)。RF模型预测结果显示水盾草在我国的潜在分布区主要在浙江、江苏、上海、湖北、湖南以及江西等地, 这些预测可为早期监测和预警提供参考(图5)。水盾草主要分布在平原水网的小河流和小型湖泊中, 这些水域水位较稳定, 水流速度缓慢, 适合其生存, 应针对这些生境开展调查, 明确水盾草在我国的分布范围, 并防止其进一步扩散。

参考文献

- Bai YZ, Cao XF, Chen C, Hu BS, Liu FQ (2009) Potential distribution areas of alien invasive plant *Flaveria bidentis* (Asteraceae) in China. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 20, 2377–2383. (in Chinese with English abstract) [白艺珍, 曹向锋, 陈晨, 胡白石, 刘凤权 (2009) 黄顶菊在中国的潜在适生区. *应用生态学报*, 20, 2377–2383.]
- Breiner FT, Guisan A, Bergamini A, Nobis MP (2015) Overcoming limitations of modelling rare species by using ensembles of small models. *Methods in Ecology and Evolution*, 6, 1210–1218.
- Brown JL (2014) SDMtoolbox: A python-based GIS toolkit for landscape genetic, biogeographic and species distribution model analyses. *Methods in Ecology and Evolution*, 5, 694–700.
- Ding BY (1999) The first occurrence of *Cabomba caroliniana* A. Gray (Cabombaceae) in China. *Journal of Hangzhou University (Nature Science)*, 26, 97. (in Chinese) [丁炳扬 (1999) 绿菊花草在我国首次发现. *杭州大学学报(自然科学版)*, 26, 97.]
- Ding BY (2000) *Cabomba* Aublet (Cabombaceae), a newly naturalized genus of China. *Acta Phytotaxonomica Sinica*, 38, 198–200. (in Chinese with English abstract) [丁炳扬 (2000) 中国水生植物一新归化属——水盾草属(蕹菜科). *植物分类学报*, 38, 198–200.]
- Ding BY, Jin XF, Yu MJ, Yu J, Shen HM, Wang YF (2007) Impact to native species by invaded subaqueous plant *Cabomba caroliniana*. *Oceanologia et Limnologia Sinica*, 38, 336–342. (in Chinese with English abstract) [丁炳扬, 金孝锋, 于明坚, 余建, 沈海铭, 王月丰 (2007) 水盾草(*Cabomba caroliniana*)入侵对沉水植物群落物种多样性组成的影响. *海洋与湖沼*, 38, 336–342.]
- Ding BY, Yu MJ, Jin XF, Yu J, Jiang WM, Dong KF (2003) The distribution characteristics and invasive route of *Cabomba caroliniana* in China. *Biodiversity Science*, 11, 223–230. (in Chinese with English abstract) [丁炳扬, 于明坚, 金孝锋, 余建, 姜维梅, 董柯锋 (2003) 水盾草在中国的分布特点和入侵途径. *生物多样性*, 11, 223–230.]
- Dong ZD, Shi LC, Huang GZ, Qin YC (2007) Investigation and countermeasure of plant invasion in Liuzhou. *Guangxi Plant Protection*, 20(2), 27–29. (in Chinese) [董志德, 石亮成, 黄桂珍, 覃燕城 (2007) 柳州市生态灾害植物外侵种的调查与对策. *广西植保*, 20(2), 27–29.]
- Evans SN, Shvets Y, Slatkin M (2007) Non-equilibrium theory of the allele frequency spectrum. *Theoretical Population Biology*, 71, 109–119.
- Fan JY, Zhao NX, Li M, Wang ML, Zhu GP (2018) What are the best predictors for invasive potential of weeds? Transferability evaluations of model predictions based on diverse environmental data sets for *Flaveria bidentis*. *Weed Research*, 58, 141–149.
- He JX, Huang C, Wan FH, Guo JY (2011) Invasion and distribution of *Cabomba caroliniana* in wetlands of Jiangsu, China. *Chinese Journal of Applied and Environmental Biology*, 17, 186–190. (in Chinese with English abstract) [何金星, 黄成, 万方浩, 郭建英 (2011) 水盾草在江苏省重要湿地的入侵与分布现状. *应用与环境生物学报*, 17, 186–190.]

- Hijmans RJ, Cameron SE, Parra JL, Jones PG, Jarvis A (2005) Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, 25, 1965–1978.
- Hou YT, Shu FY, Dong SX, Liu M, Xie SG (2012) *Cabomba caroliniana*, a new recorded exotic aquatic plant in Nansi Lake and its habitat characters. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 36, 1005–1008. (in Chinese with English abstract) [侯元同, 舒凤月, 董士香, 柳明, 谢松光 (2012) 水盾草——南四湖外来水生植物新记录及其生境特点. *水生生物学报*, 36, 1005–1008.]
- Peterson AT, Papeş M, Soberón J (2008) Rethinking receiver operating characteristic analysis applications in ecological niche modeling. *Ecological Modelling*, 213, 63–72.
- Peterson AT, Cobos ME, Jiménez-García D (2018) Major challenges for correlational ecological niche model projections to future climate conditions. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1429, 66–77.
- Peterson AT, Soberón J (2012) Species distribution modeling and ecological niche modeling: Getting the concepts right. *Brazilian Journal for Nature Conservation*, 10, 1–6.
- Petitpierre B, Kueffer C, Broennimann O, Randin C, Daehler C, Guisan A (2012) Climatic niche shifts are rare among terrestrial plant invaders. *Science*, 335, 1344–1348.
- Qiao HJ, Peterson AT, Campbell LP, Soberón J, Ji LQ, Escobar LE (2016) NicheA: Creating virtual species and ecological niches in multivariate environmental scenarios. *Ecography*, 39, 805–813.
- Qiao HJ, Feng X, Escobar LE, Peterson AT, Soberón J, Zhu GP, Papeş M (2018) An evaluation of transferability of ecological niche models. *Ecography*, 30, 550–560.
- Shen ZH (2000) *Cabomba caroliniana*—New invasive alien species. *Life World*, (2), 37–38. (in Chinese) [沈脂红 (2000) 水盾草——新入侵的外来种. *生命世界*, (2), 37–38.]
- Soberón J, Nakamura (2009) Niches and distributional areas: Concepts, methods and assumptions. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 106, 19644–19650.
- Thuiller W (2003) BIOMOD—Optimizing predictions of species distributions and projecting potential future shifts under global change. *Global Change Biology*, 9, 1353–1362.
- Tingley R, Meiri S, Chapple DG (2016) Addressing knowledge gaps in reptile conservation. *Biological Conservation*, 204, 1–5.
- Uden DR, Allen CR, Angeler DG, Corral LL, Fricke K (2015) Adaptive invasive species distribution models: A framework for modeling incipient invasions. *Biological Invasions*, 17, 2831–2850.
- Wan ZG, Gu YJ, Qian SX (1999) *Cabomba* Aubl. of Nymphaeaceae, a new record genus from China. *Journal of Wuhan Botanical Research*, 17, 215–216. (in Chinese with English abstract) [万志刚, 顾咏洁, 钱士心 (1999) 中国睡莲科一新记录属——水盾草属. *武汉植物学研究*, 17, 215–216.]
- Warren DL, Beaumont L, Dinnage R, Baumgartner J (2018) New methods for measuring ENM breadth and overlap in environmental space. *Ecography*, 42, 444–446.
- Xu CY, Zhang WJ, Lu BR, Chen JK (2001) Progress in studies on mechanisms of biological invasion. *Biodiversity Science*, 9, 430–438. (in Chinese with English abstract) [徐承远, 张文驹, 卢宝荣, 陈家宽 (2001) 生物入侵机制研究进展. *生物多样性*, 9, 430–438.]
- Yates KL, Bouchet PJ, Caley M, Mengersen K, Randin CF, Parnell S, Fielding AH, Bamford AJ, Ban S, Barbosa AM, Dormann CF, Elith J, Embling CB, Ervin GN, Fisher R, Gould S, Graf RF, Gregor EJ, Sequeira AMM (2018) Outstanding challenges in the transferability of Ecological Models. *Trends in Ecology and Evolution*, 33, 790–802.
- Zhang JL, Meng SY (2013) *Cabomba caroliniana* A. Gray found in Beijing water areas. *Weed Science*, 31(2), 45–46. (in Chinese) [张劲林, 孟世勇 (2013) 北京水域发现水盾草. *杂草科学*, 31(2), 45–46.]
- Zhang Q (2012) The aquatic plant of *Cabomba caroliniana*. *Garden*, (8), 74–75. (in Chinese) [张群 (2012) 水生植物水盾草. *园林*, (8), 74–75.]
- Zhu GP, Fan JY, Wang ML, Chen M, Qiao HJ (2017) The importance of the shape of receiver operating characteristic (ROC) curve in ecological model evaluation—Case study of *Hlyphantria cunea*. *Journal of Biosafety*, 26, 184–190. (in Chinese with English abstract) [朱耿平, 范靖宇, 王梦琳, 陈敏, 乔慧捷 (2017) ROC曲线形状在生态位模型评价中的重要性——以美国白蛾为例. *生物安全学报*, 26, 184–190.]
- Zhu GP, Garipey TD, Haye T, Bu WJ (2017) Patterns of niche filling and expansion across the invaded ranges of *Halyomorpha halys* in North America and Europe. *Journal of Pest Science*, 90, 1045–1057.
- Zhu GP, Liu GQ, Bu WJ, Gao YB (2013) Ecological niche modeling and its applications in biodiversity conservation. *Biodiversity Science*, 21, 90–98. (in Chinese with English abstract) [朱耿平, 刘国卿, 卜文俊, 高玉葆 (2013) 生态位模型的基本原理及其在生物多样性保护中的应用. *生物多样性*, 21, 90–98.]
- Zhu GP, Liu Q, Gao YB (2014) Improving ecological niche model transferability to predict the potential distribution of invasive exotic species. *Biodiversity Science*, 22, 223–230. (in Chinese with English abstract) [朱耿平, 刘强, 高玉葆 (2014) 提高生态位模型转移能力来模拟入侵物种的潜在分布. *生物多样性*, 22, 223–230.]
- Zhu GP, Peterson T (2017) Do consensus models outperform individual models? Transferability evaluations of diverse modeling approaches for an invasive moth. *Biological Invasions*, 19, 2519–2532.
- Živković D, Stephan W (2011) Analytical results on the neutral non-equilibrium allele frequency spectrum based on diffusion theory. *Theoretical Population Biology*, 79, 184–191.

(责任编辑: 丁建清 责任编辑: 闫文杰)



•研究报告•

中国沿海洛氏角毛藻复合群的多样性组成及地理分布

陈作艺^{1,2} 许晓静¹ 朱素英¹ 翟梦怡¹ 李扬^{1*}

1 (华南师范大学生命科学学院, 广州市亚热带生物多样性与环境生物监测重点实验室,

广东省水产健康安全养殖重点实验室, 广州 510631)

2 (河北省地矿局第八地质大队, 河北秦皇岛 066001)

摘要: 洛氏角毛藻复合群(*Chaetoceros lorenzianus* complex)指具有与洛氏角毛藻相似形态学特征的物种集合, 它们广泛分布于全球近岸水域。近年国际上关于该复合群的分系统学研究取得新进展, 而我国相关研究仍较为滞后。为了弄清我国沿海洛氏角毛藻复合群的物种多样性, 明确物种信息, 厘清种间界限, 为相关研究提供准确的物种鉴定依据, 本研究陆续在中国沿海建立了该复合群的332个单克隆培养株系, 利用光学显微镜、扫描电镜和透射电镜进行了较为详尽的形态学研究, 基于核糖体大亚基编码基因D1–D3区序列, 构建了分子系统学关系。结果表明其形态聚类与分子系统学结论相一致, 显示我国洛氏角毛藻复合群具有较高的物种多样性, 共鉴定到5个物种, 分别是并基角毛藻(*C. decipiens*)、优美角毛藻(*C. elegans*)、平孢角毛藻(*C. laevisporus*)、曼纳角毛藻(*C. mannai*)和稀树角毛藻(*C. pauciramosus*)。研究表明传统认知的光镜下特征, 如群体特征、角毛走势等易变化, 其分类学价值需谨慎应用。角毛的超微结构, 如角毛孔纹的形状、大小、密度等是有效的种间区别特征, 休眠孢子亦是重要的物种识别依据。并基角毛藻和平孢角毛藻在我国沿岸的分布范围最为广泛, 而稀树角毛藻的分布较为有限。

关键词: 洛氏角毛藻复合群; 物种多样性; 形态学; 分子系统学; 休眠孢子; 中国沿海

Species diversity and geographical distribution of the *Chaetoceros lorenzianus* complex along the coast of China

Zuoyi Chen^{1,2}, Xiaojing Xu¹, Suying Zhu¹, Mengyi Zhai¹, Yang Li^{1*}

1 Guangzhou Key Laboratory of Subtropical Biodiversity and Biomonitoring, Guangdong Provincial Key Laboratory of Healthy and Safe Aquaculture, School of Life Sciences, South China Normal University, Guangzhou 510631

2 The Eighth Geological Brigade, Hebei Geological Prospecting Bureau, Qinhuangdao, Hebei 066001

Abstract: The *Chaetoceros lorenzianus* complex is composed of several planktonic diatom species that share a similar morphology with *C. lorenzianus* Grunow. The complex has been recorded frequently in coastal waters across the world. Recently, new taxonomic information has enriched the known species diversity of the complex from 3 to 7 taxa. However, the identities of many species comprising the complex in China is still unclear. To clarify the species diversity and provide solid identification criteria for further studies, 332 monoclonal strains belonging to the *C. lorenzianus* complex were collected from the coast of China. With light microscopy and scanning and transmission electron microscopy, the morphologies of vegetative cells and resting spores were observed. Hypervariable D1–D3 regions of nuclear large subunit ribosomal encoded genes were amplified to construct the phylogenetic relationship. Morphological clustering was consistent with molecular systematics, which indicated that a total of 5 species are present within the *C. lorenzianus* complex along the coast of China; *C. decipiens*, *C. elegans*, *C. laevisporus*, *C. mannai* and *C. pauciramosus*. The ultrastructure on setae, such as the shape, size and density of the setae pores, can be used as distinguishing features among allied taxa. The morphology of the resting spores also aid in accurate identification. The previous reports identifying the taxa within the *C. lorenzianus* complex in China need to be reexamined. *Chaetoceros decipiens* and *C. laevisporus* are the most widespread taxa along the coast of China, whereas *C. pauciramosus* has the narrowest distribution, having only been recorded in Taishan and Zhuhai of the Guangdong Province.

收稿日期: 2018-09-28; 接受日期: 2019-01-27

基金项目: 国家自然科学基金(31570205)和科技基础资源调查专项(2018FY100200)

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: liyang@scnu.edu.cn

Key words: *Chaetoceros lorenzianus* complex; species diversity; morphology; molecular phylogeny; resting spore; coast of China

角毛藻属(*Chaetoceros*)是物种多样性最为丰富的硅藻类群之一,广泛分布于全球近岸水域(Round et al, 1990; Hasle & Syvertsen, 1997)。洛氏角毛藻复合群(*C. lorenzianus* complex)是指具有与洛氏角毛藻(*C. lorenzianus*)相似形态学特征的物种集合,典型特征是:(1)直链状群体;(2)色素体多数;(3)角毛硬且直;(4)链端角毛异于链中角毛(Hernández-Becerril, 1996; Hasle & Syvertsen, 1997)。以往普遍认为该复合群仅包括3个物种:洛氏角毛藻、并基角毛藻(*C. decipiens*)和密特拉角毛藻(*C. mitra*)。近年基于形态学和分子生物学数据,陆续报道了4个新物种,重塑了物种信息和种间界限(Li et al, 2017; Chen et al, 2018)。

除了密特拉角毛藻是典型的冷水种(Hasle & Syvertsen, 1997)之外,洛氏角毛藻和并基角毛藻在我国近海均有广泛报道(金德祥, 1951; 朱树屏和郭玉洁, 1957; 郭玉洁, 1963; 金德祥等, 1965; 郭玉洁和钱树本, 2003; 王艳等, 2010),是浮游植物的常见种类(林更铭和杨清良, 2007; 王艳等, 2010; 薛冰等, 2016; 杨阳等, 2016)。然而,以往研究多是基于光镜下特征,物种鉴定依据相对有限,部分研究结果存在疑问。例如洛氏角毛藻和并基角毛藻的形态特征十分相似,以往区分依据是:相邻角毛基部是否具有“并行融合”,有则是并基角毛藻,反之就是洛氏角毛藻(朱树屏和郭玉洁, 1957; 金德祥等, 1965; 郭玉洁和钱树本, 2003)。然而近年的研究发现,“相邻角毛基部并行融合”并不是稳定特征,同一个链状群体中存在或长或短的并行融合,同时也存在缺失并行融合的情况(陈作艺和李扬, 2017; Li et al, 2017),从而导致物种信息的重叠,以及种间界限的模糊。那么,我国以往关于这两个物种的报道是否仍然有效?它们在我国近岸海域的地理分布如何?此外,除了洛氏角毛藻和并基角毛藻,我国还有该复合群的哪些物种?它们的地理分布如何?要回答上述问题,需要结合当前国际最新进展,开展二次研究工作,以明确该复合群真实的多样性组成。

翟梦怡等(2017)在广东沿海开展了探索性工作,报道了洛氏角毛藻隐藏有一定的物种多样性,但是

由于洛氏角毛藻物种信息较为混乱,因此并未获得有效结论。在此工作基础之上,本文聚焦中国近岸海域,基于建立的单克隆培养藻株,结合形态学特征和分子系统学数据,开展洛氏角毛藻复合群物种多样性研究,以期能够明确物种信息,厘清种间界限,更新地理分布信息,为相关研究提供有效的物种鉴定依据。

1 材料和方法

1.1 样品采集

于2011–2018年间,在中国沿海进行浮游植物活体样品的持续性采样,站位详见图1。利用浮游植物网(孔径10 μm)进行水平拖网,同步测定水温、盐度等参数。

1.2 单克隆培养株系的建立

以前文描述的洛氏角毛藻复合群特征为依据,

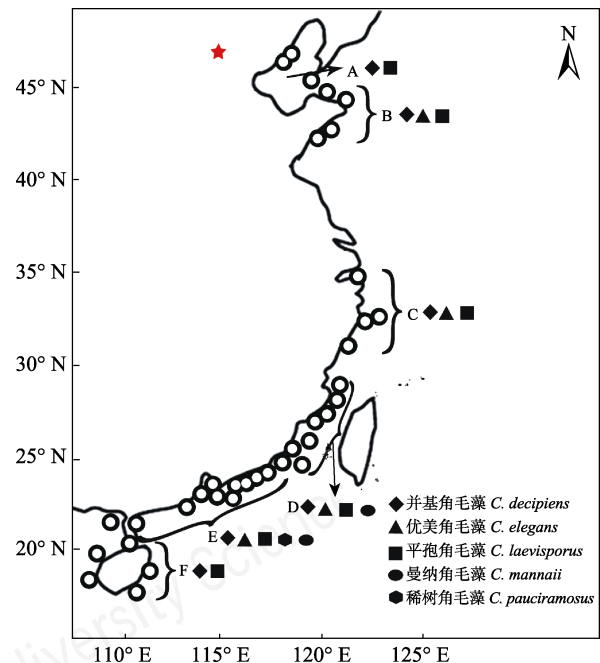


图1 采样站位及中国沿海洛氏角毛藻复合群物种地理分布图。O: 采样站位; A: 渤海; B: 山东半岛; C: 浙江沿岸; D: 台湾海峡; E: 广东沿岸; F: 环海南岛。

Fig. 1 Sampling sites and geographical distribution of the *Chaetoceros lorenzianus* complex along the coast of China. O, Sampling sites; A, Bohai Sea; B, Shandong coast; C, Zhejiang coast; D, Taiwan Strait; E, Guangdong coast; F, Hainan coast.

利用毛细管法在生物倒置显微镜(Mshot MI-12)下挑取目标藻细胞, 转移至L培养液中, 多次复洗后建立单克隆培养株系。单克隆藻株保存于光照培养室内, 培养条件是 $20 \pm 2^\circ\text{C}$ 、12:12光循环、光照强度约为 $50\text{--}80 \mu\text{mol photons m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, 为半连续培养。本文共建立332个单克隆培养株系。以无氮L培养液诱导休眠孢子(Li et al, 2017)。

1.3 形态学特征的观察

取对数生长期藻液, 置于光学显微镜(Olympus BX53)下进行微分干涉(differential interference contrast, DIC)观察。电镜样品处理方法参见陈作艺和李扬(2017), 处理好后分别置于扫描电镜(Zeiss Utras55)和透射电镜(Philips Tecnai10)下观察。

1.4 基于LSU nrDNA部分序列的分子分类学分析

用离心法收集藻细胞, 进行总DNA的提取(Lundholm et al, 2002)。扩增核糖体大亚基编码基因(LSU nrDNA)的D1-D3区序列。PCR产物送往深圳华大基因公司(BGI)完成测序。利用BioEdit软件进行序列的比对和矩阵分析(Hall, 1999)。基于MrModeltest 2.3 (Nylander, 2004)计算, 选择最适模型和参数, 然后分别用RAxML-HPC2 (<http://www.phylo.org/portal2/home.action>) (Miller et al, 2010)和MrBayes 3.2 (Ronquist et al, 2012)构建最大似然树(Maximum Likelihood, ML)和贝叶斯推理树(Bayesian inference, BI)。其中ML分析的自检值(bootstrap test)设定为1,000。选用冕孢角毛藻(*C. diadema*, EF423433)为群外对照。

2 结果

依据形态学特征, 如窗孔形状、壳面特征、角毛的超微结构, 以及休眠孢子特征等, 本文建立的株系可划分为5个类群, 分子系统学结论与之相一致。综合形态学和分子系统学数据, 鉴定到我国洛氏角毛藻复合群的5个物种: 并基角毛藻、优美角毛藻(*C. elegans*)、平孢角毛藻(*C. laevisporus*)、曼纳角毛藻(*C. mannaii*)和稀树角毛藻(*C. pauciramosus*)。这5个物种在中国沿海的地理分布见图1。

2.1 形态学描述

(1)并基角毛藻 *Chaetoceros decipiens* Cleve

常形成直链状群体; 细胞内含多个色素体; 细胞宽环面观呈矩形(图2A)。壳面观宽椭圆形(图2C)。链端壳面有一个中央唇形突(图2D, H)。壳面具辐射

状肋纹(图2H), 延伸至壳套, 肋纹之间散布孔纹(图2I)。环带多数, 环带分布有平行排列的肋纹, 其间散布一些小孔(图2J)。窗孔呈椭圆形(图2A)。相邻角毛基部有或长或短的并行融合(图2B), 有时则无(图2A)。角毛上分布有4-6排纵向交替排列的孔纹和小刺, 孔纹呈椭圆形(图2F, G), 长 $0.3\text{--}0.6 \mu\text{m}$, 密度为 $10 \mu\text{m}$ 内14-25个, 有时光镜下可见(图2E)。壳面长轴 $27.1\text{--}54.2 \mu\text{m}$, 贯壳轴 $8.2\text{--}18.3 \mu\text{m}$, 窗孔高 $4.4\text{--}15.1 \mu\text{m}$ ($n = 50$)。未见休眠孢子。

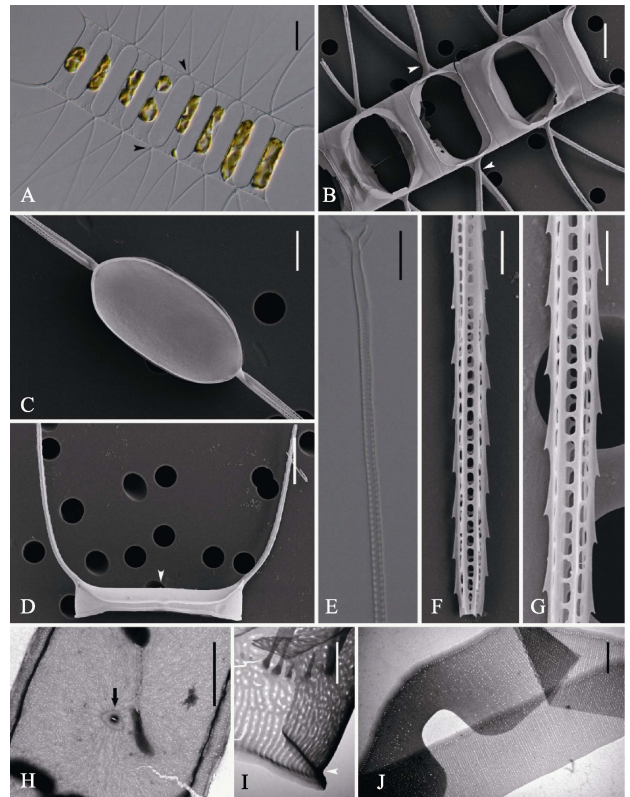


图2 并基角毛藻的光学显微镜(LM) (A, E)、扫描电镜(SEM) (B-D, F, G)和透射电镜(TEM) (H-J)示意图。A-B: 细胞链宽环面观, 分别显示链中角毛无并行融合(A, 箭头)及有并行融合(B, 箭头); C: 壳面观; D: 链端壳面, 示U型端角毛及唇形突(箭头); E-G: 角毛结构; H: 链端壳面, 示唇形突(箭头); I: 壳套; J: 环带。标尺 = $20 \mu\text{m}$ (A), $10 \mu\text{m}$ (B, D, E), $6 \mu\text{m}$ (C), $5 \mu\text{m}$ (H), $2 \mu\text{m}$ (F, G, J), $1 \mu\text{m}$ (I)。

Fig. 2 Morphology of *Chaetoceros decipiens* under light microscopy (LM) (A, E), scanning electron microscopy (SEM) (B-D, F, G) and transmission electron microscopy (TEM) (H-J). A-B, Broad girdle views showing fusing sibling setae base present (B, arrowheads) and not (A, arrowheads); C, Internal view of intercalary valve; D, Terminal valve with rimoportula (arrowhead) and U-shaped terminal setae; E-G, Structure of setae; H, Terminal valve with rimoportula (arrow); I, Mantle; J, Girdle bands. Scale bars, $20 \mu\text{m}$ (A), $10 \mu\text{m}$ (B, D, E), $6 \mu\text{m}$ (C), $5 \mu\text{m}$ (H), $2 \mu\text{m}$ (F, G, J), $1 \mu\text{m}$ (I).

分布: 本文标本采自海南东方市(11月)、儋州市(11月)、文昌市(11月)、三亚湾(11月), 广西涠洲岛(5月), 广东柘林湾(4月)、南澳岛(3月)、台山(8月)、大亚湾(1、3、12月)、万山群岛(4、5、10、12月)、珠海(8月)、湛江(8月), 香港(4、7、12月), 福建厦门(5月), 台湾海峡(3、4、5、7月), 浙江宁波(8、11月)、温州(7月), 山东烟台(5月)、威海(5月)、青岛胶州湾(5、9月), 以及河北秦皇岛(6、7、8月)(图1)。

(2) 优美角毛藻 *Chaetoceros elegans* Yang Li, Boonprakob, Moestrup & Lundholm

细胞链直; 细胞内含4–10个色素体; 细胞宽环面观呈矩形(图3A)。壳面观宽椭圆形(图3C)。壳面分布辐射状硅质肋纹(图3G), 延伸至壳套, 肋纹之间散布孔纹(图3F)。环带多数, 环带分布有平行排列的肋纹, 其间散布一些小孔(图3H)。窗孔大而圆, 呈四边形(图3A, C)。角毛基部明显, 先沿着贯壳轴方向延伸, 后逐渐与之垂直(图3C)。角毛上分布有4–6排纵向交替排列的孔纹和小刺, 孔纹呈水滴形(图3J)或椭圆形(图3I), 长0.3–1.6 μm , 密度为10 μm 内6–27个。链端壳面有一个中央唇形突, 外管短(图3E)。壳面长轴13.2–35.8 μm , 贯壳轴9.4–38.3 μm , 窗孔高5.2–13.1 μm ($n = 50$)。休眠孢子位于母细胞中央(图3B)。初生壳面上有两个锥状突起, 顶生多个二叉分支, 5–6级分叉, 较浓密, 分支末端呈倒钩状。次生壳面有一或两个驼峰状结构(图3D)。

分布: 本文标本采自广东大亚湾(3、11月)、万山群岛(12月)、台山(8月)、珠海(8月)、湛江(8月), 香港(3、4、7、9、12月), 福建厦门(7月), 台湾海峡(3、7月), 浙江宁波(8、11月)及山东青岛胶州湾(5、9月)(图1)。

(3) 平孢角毛藻 *Chaetoceros laevisporus* Yang Li, Boonprakob, Moestrup & Lundholm

细胞链直, 壳面硅质化略重; 细胞内含多个色素体; 细胞宽环面观呈矩形(图4A)。壳面观宽椭圆形(图4C)。壳面分布辐射状硅质肋纹(图4G), 延伸至壳套(图4F)。环带多数, 环带分布有平行排列的肋纹, 未见小孔(图4H)。窗孔椭圆形(图4A)。角毛上分布有4–6排纵向交替排列的孔纹和小刺, 孔纹呈椭圆形(图4I, J), 长0.3–0.9 μm , 密度为10 μm 内11–17个。链端壳面有一个中央唇形突, 无外管, 有时周围有许多小刺(图4E)。壳面长轴26.5–35.3 μm , 贯壳轴13.2–32.1 μm , 窗孔高6.3–12.6 μm ($n = 50$)。

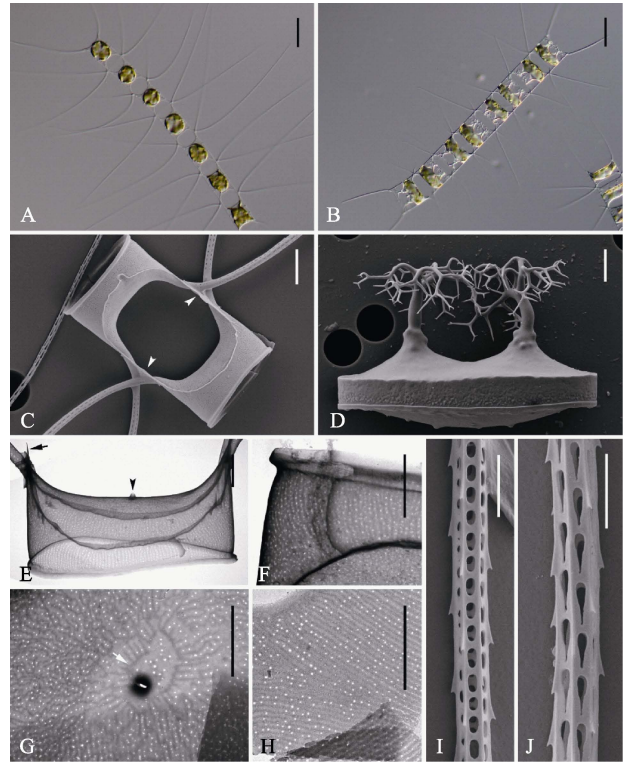


图3 优美角毛藻的光学显微镜(LM) (A–B)、扫描电镜(SEM) (C–D, I–J)和透射电镜(TEM) (E–H)示意图。A: 链状群体; B: 休眠孢子位于母细胞链中; C: 链中壳面, 示硅质翼(箭头); D: 释放的成熟休眠孢子; E: 端壳面, 示唇形突(箭头)和硅质脊(箭型); F: 壳套; G: 链端壳面, 示中央环纹(箭型); H: 环带; I–J: 角毛结构。标尺 = 20 μm (A, B), 6 μm (D), 4 μm (C), 2 μm (E, F, G, H, I, J)。

Fig. 3 Morphology of *Chaetoceros elegans* under light microscopy (LM) (A–B), scanning electron microscopy (SEM) (C–D, I–J) and transmission electron microscopy (TEM) (E–H). A, Chain in broad girdle view; B, Resting spores within the mother cells of a chain; C, Sibling intercalary valves showing overlapping silica ear-like structures (arrowhead); D, Released resting spore. E, Terminal valve with external process of rimoportula (arrowhead) and fringe (arrow); F, Parallel rows of poroids on the mantle; G, Central annulus (arrow) on terminal valve; H, Girdle bands; I and J, Seta structure. Scale bars, 20 μm (A, B), 6 μm (D), 4 μm (C), 2 μm (E, F, G, H, I, J).

休眠孢子位于母细胞中央(图4B), 壳面光滑(图4B, D)。初生壳上有两个驼峰状突起, 次生壳也有1–2个突起(图4D)。

分布: 本文标本采自海南省东方市(11月), 广东柘林湾(4月)、南澳岛(5、10月)、台山(8月)、珠海(11月)、大亚湾(1、5、10、11、12月)、万山群岛(5、11、12月), 香港(4、7、12月), 福建厦门(5月), 台湾海峡(3、7月), 浙江宁波(8月)、温州(7月), 山东青岛胶州湾(5、9月)、烟台(5月), 河北秦皇岛(6、7、8月), 以及辽宁大连的獐子岛(9月)(图1)。

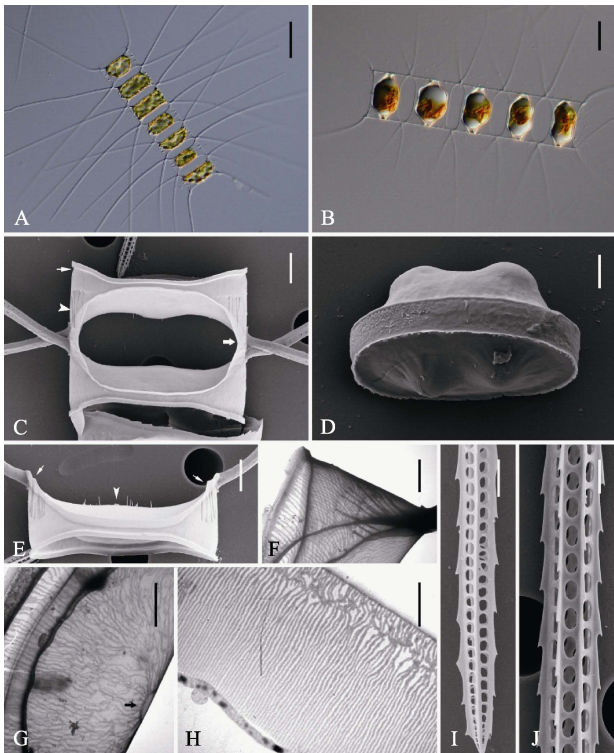


图4 平孢角毛藻的光学显微镜(LM) (A-B)、扫描电镜(SEM) (C-E, I-J)和透射电镜(TEM) (F-H)示意图。A: 链状群体; B: 休眠孢子位于母细胞链中; C: 链中壳面, 示硅质翼(宽箭型), 硅质脊(箭头)及壳套基部凹槽(窄箭型); D: 释放的成熟休眠孢子; E: 链端壳面, 示唇形突(箭头)及硅质肋纹(箭型); F: 壳套; G: 链中壳面, 示中央环纹(箭型); H: 环带; I, J: 角毛结构。标尺 = 50 μm (A), 20 μm (B), 4 μm (C, E), 2 μm (D, F, G, H, I, J)。

Fig. 4 Morphology of *Chaetoceros laevisporus* under light microscopy (LM) (A-B), scanning electron microscopy (SEM) (C-E, I-J) and transmission electron microscopy (TEM) (F-H). A, Chain in broad girdle view; B, Resting spores within the mother cells of a chain; C, Sibling intercalary valves showing overlapping silica wings (broad arrow), silica ridges (arrowhead) and furrow above the basal ring of mantle (arrow); D, A released resting spore; E, Terminal valve with central processes (arrowhead) and silica rib (arrows); F, Mantle; G, Intercalary valve with central annulus (arrow); H, Girdle bands; I and J, Setae structure. Scale bars, 50 μm (A), 20 μm (B), 4 μm (C, E), 2 μm (D, F, G, H, I, J).

(4) 曼纳角毛藻 *Chaetoceros mannaei* Boonprakob, Yang Li, Moestrup & Lundholm

细胞链直; 细胞内含多个色素体; 细胞宽环面观呈矩形(图5A)。壳面观宽椭圆形(图5E)。壳面分布辐射状硅质肋纹(图5F), 延伸至壳套(图5G)。环带多数, 环带分布有平行排列的肋纹, 其间散布一些小孔(图5H)。窗孔呈六边形(图5A, B)。角毛基部短(图5D)。角毛上分布有4-6排纵向交替排列的孔纹和小刺, 孔纹呈椭圆形(图5J), 长0.8-1.5 μm , 密度为

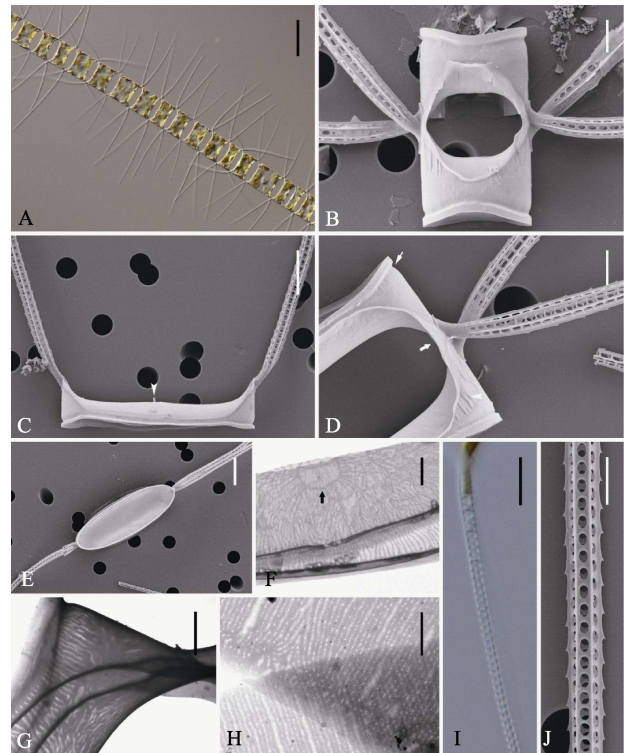


图5 曼纳角毛藻的光学显微镜(LM) (A, D)、扫描电镜(SEM) (B-E, J)和透射电镜(TEM) (F-H)示意图。A: 链状群体; B: 链中壳面; C: 端壳面, 示唇形突(箭头); D: 链中壳面, 示重叠硅质翼(宽箭型), 硅质脊(箭头)及壳套基部凹槽(窄箭型); E-F: 链中壳面, 示中央环纹(F, 箭型); G: 壳套; H: 环带; I, J: 角毛结构。标尺 = 50 μm (A), 10 μm (B, D, I), 5 μm (F), 4 μm (C, E, J), 2 μm (G, H)。

Fig. 5 Morphology of *Chaetoceros mannaei* under light microscopy (LM) (A, I), scanning electron microscopy (SEM) (B-E, J) and transmission electron microscopy (TEM) (F-H). A, Chain in broad girdle view; B, Sibling intercalary valves showing aperture; C, Terminal valve view with external process of rimoportula (arrowhead); D, Intercalary cells with overlapping silica wings (broad arrow), silica ridges (arrowhead) and furrow above the basal ring of mantle (arrow); E, F, Internal view of an intercalary valves, showing central annulus (F, arrow); G, Mantle; H, Girdle bands; I and J, Setae structure. Scale bars, 50 μm (A), 10 μm (B, D, I), 5 μm (F), 4 μm (C, E, J), 2 μm (G, H).

10 μm 内6-10个, 光镜下可见(图5I)。链端壳面有一个中央唇形突, 外管长(图5C)。壳面长轴20.0-47.8 μm , 贯壳轴10.4-21.0 μm , 窗孔高8.3-15.2 μm ($n = 50$)。未见休眠孢子。

分布: 本文标本采自台湾海峡(3、4月)和南海北部海域(5、6月)(图1)。

(5) 稀树角毛藻 *Chaetoceros pauciramosus* Z. Y. Chen, N. Lundholm, Ø. Moestrup, J. Kownacka and Yang Li

细胞链直; 细胞内含4-6个色素体; 细胞宽环

面观呈四边形(图6A)。壳面观呈宽椭圆形(图6C)。壳面分布辐射状硅质肋纹(图6G), 延伸至壳套, 肋纹之间散布孔纹(图6F)。环带多数, 环带分布有平行排列的肋纹, 其间散布一些小孔(图6H)。窗孔呈六边形或花生形; 角毛基部短而不明显; 角毛基部有并行融合现象, 或长或短, 或无(图6A, C)。角毛上分布有4-6排纵向交替排列的孔纹和小刺, 孔纹呈细长形(图6I, J), 长0.1-0.6 μm , 密度为10 μm 内18-44个。链端壳面有一个中央唇形突, 外管短

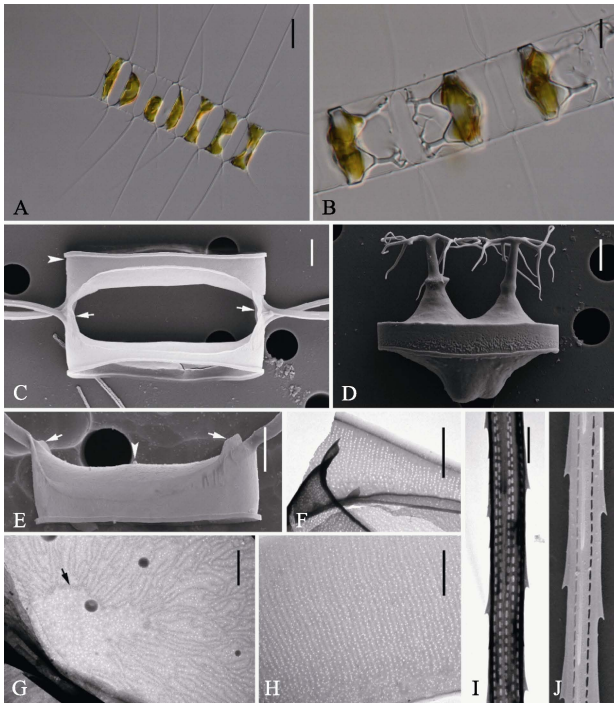


图6 稀树角毛藻的光学显微镜(LM) (A-B)、扫描电镜(SEM) (C-D, I-J)和透射电镜(TEM) (E-H)示意图。A: 链状群体; B: 休眠孢子位于母细胞链中; C: 链中壳面, 示重叠硅质翼(箭型)及壳套基部凹槽(箭头); D: 释放的成熟休眠孢子; E: 链端壳面, 示中央唇形突(箭头)和硅质肋纹(箭型); F: 壳套; G: 链中壳面, 示中央环纹(箭型); H: 环带; I-J: 角毛结构。标尺 = 20 μm (A), 10 μm (D), 4 μm (C, D, E), 2 μm (F), 1 μm (G, H, I, J)。

Fig. 6 Morphology of *Chaetoceros pauciramosus* under light microscopy (LM) (A-B), scanning electron microscopy (SEM) (C-D, I-J) and transmission electron microscopy (TEM) (E-H). A, Chain in broad girdle view; B, Resting spores within the mother cells of a chain; C, Sibling intercalary valves showing overlapping silica ear-like structures (arrows) and furrow above the basal ring of mantle (arrowhead); D, Released resting spore; E, Terminal valve with short external tubes of rimoportulae (arrowhead) and silica rib (arrows); F, Mantle; G, Intercalary valve, showing central annulus (arrow); H, Girdle bands; I and J, Seta structure. Scale bars, 20 μm (A), 10 μm (D), 4 μm (C, D, E), 2 μm (F), 1 μm (G, H, I, J).

(图6E)。壳面长轴12.5-35.4 μm , 贯壳轴高8.3-24.0 μm , 窗孔高4.2-10.4 μm ($n = 50$)。休眠孢子位于母细胞中央(图6B)。初生壳面上有两个锥状突起, 顶生多个二叉分支, 2-3级分叉, 分支末端呈尖刺状结构。次生壳面有1-2个驼峰状结构(图6D)。

分布: 本文标本采自广东台山(8月)和珠海(8月)(图1)。

2.2 基于LSU nrDNA D1-D3区的分子系统学分析

选取了59个代表性LSU nrDNA D1-D3序列, 用于洛氏角毛藻复合群系统学关系的构建, 其中45个来自本研究, 另外14个下载自美国国立生物技术信息中心(National Center for Biotechnology Information, NCBI)。以冕孢角毛藻(EF423433)为外类群, 分别构建ML和BI系统进化树。因两者具有相似的拓扑结构, 继而将两者合并(图7)。分子系统树显示(图7), 59个目标藻株聚成6个类群, 均具有较高的ML和BI置信值。分子聚类支持形态学鉴定结果。平泡角毛藻位于洛氏复合群的最外分支(Clade I, BI = 1.00, ML = 96, KX065240为模式株系), 其次分离出来的是密特拉角毛藻(Clade II, BI = 1.00, ML = 74)。再向内是曼纳角毛藻(Clade III, BI = 1.00, ML = 99, KX065246为模式株系), 以及并基角毛藻(Clade IV, BI = 1.00, ML = 85, KX065223为异模株系)。优美角毛藻(Clade V, BI = 1.00, ML = 74, KX065232为模式株系)和稀树角毛藻(Clade VI, BI = 1.00, ML = 99, MG867583为模式株系)位于最内侧。

基于LSU nrDNA D1-D3序列碱基, 分析了各个物种之间的遗传距离和碱基差异数(表1)。并基角毛藻与优美角毛藻的亲缘关系最近, 遗传距离为0.027, 碱基差异数为17个, 两者的共享形态特征表现为壳面及壳套均具有孔纹。稀树角毛藻与并基角毛藻、优美角毛藻的亲缘关系也比较近, 遗传距离均为0.028, 碱基差异数分别为18个和21个, 稀树角毛藻和并基角毛藻的共享特征是具有相邻角毛基部的并行融合, 而稀树角毛藻和优美角毛藻的共享特征是具有二叉分支的休眠孢子。平泡角毛藻与其他物种的遗传距离均最远, 其中与曼纳角毛藻的遗传距离最远, 为0.105, 碱基差异数为69个。平泡角毛藻的区别特征是休眠孢子仅具有隆起, 但不具有突起及分支结构。

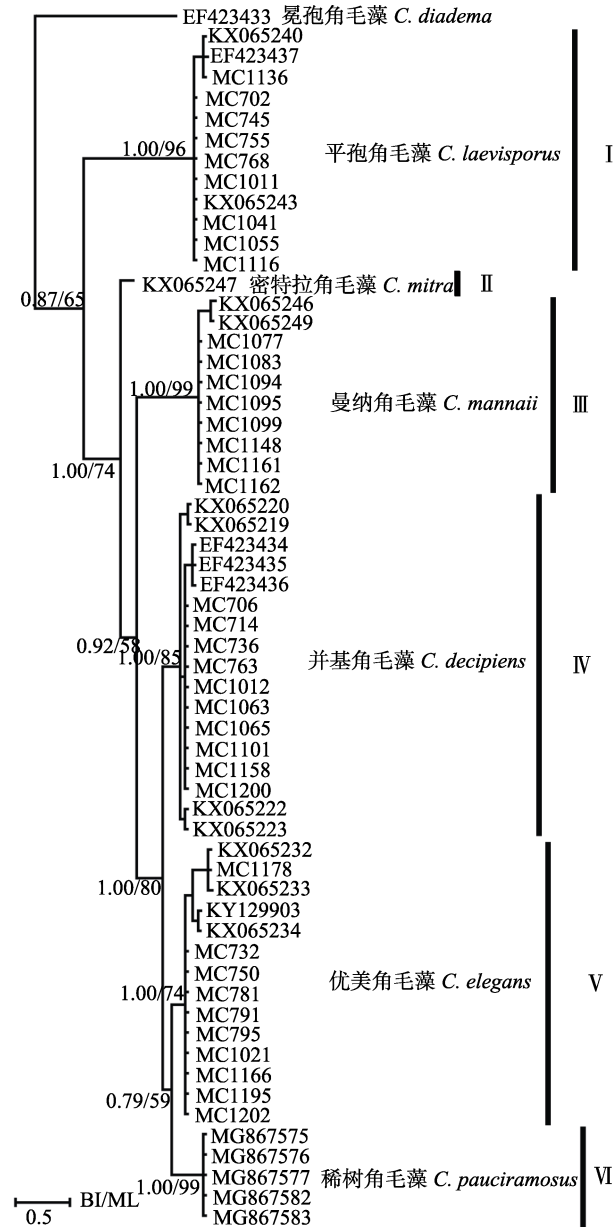


图7 基于核糖体大亚基部分序列的最大似然树。分支上的置信值分别显示贝叶斯分析和最大似然分析。
Fig. 7 Molecular phylogenetic tree inferred from LSU rDNA, with *Chaetoceros diadema* as outgroup. Supporting values on each node are from Bayesian and Maximum Likelihood analysis.

表1 洛氏角毛藻复合群中各个物种之间的遗传距离(括号内为碱基差异数)

Table 1 Genetic distance among allied taxa within the *Chaetoceros lorenzianus* complex (data in the brackets are numbers of different base pairs)

	平孢角毛藻 <i>C. laevisporus</i>	密特拉角毛藻 <i>C. mitra</i>	曼纳角毛藻 <i>C. mannaii</i>	并基角毛藻 <i>C. decipiens</i>	优美角毛藻 <i>C. elegans</i>
密特拉角毛藻 <i>C. mitra</i>	0.081 (52)				
曼纳角毛藻 <i>C. mannaii</i>	0.105 (69)	0.047 (33)			
并基角毛藻 <i>C. decipiens</i>	0.089 (58)	0.028 (20)	0.057 (38)		
优美角毛藻 <i>C. elegans</i>	0.083 (53)	0.036 (25)	0.067 (44)	0.027 (17)	
稀树角毛藻 <i>C. pauciramosus</i>	0.092 (60)	0.040 (26)	0.059 (39)	0.028 (18)	0.028 (21)

3 讨论

3.1 相邻物种的形态学比较

以往关于角毛藻的分类学工作多局限于光镜特征,如群体形态、角毛走势、窗孔形态等,被认为是重要的分类学特征,而电镜技术的应用相对较少。此外,以往的形态学观察集中于自然样品,较少开展基于培养株系的形态学工作,因此存在将自然样品中不同物种的特征错误归入同一物种的情况,继而导致物种信息的混乱(Evesen & Hasle, 1975; Rines & Hargraves, 1988; Jensen & Moestrup, 1998; Kooistra et al, 2010)。随着电镜技术的广泛应用,以及分子生物学信息的补充,一些以往常用的光镜特征,如群体形态、角毛走势等,已被证实是易变特征,不能作为有效分类依据(陈作艺和李扬, 2017)。目前被广泛认可的有效分类特征有:角毛上的超微结构、壳面及壳套有无孔纹、休眠孢子特征等,尤其是角毛上的超微结构以及休眠孢子特征被赋予重要的分类学价值(Li et al, 2017)。

近年来,随着新物种的陆续报道,洛氏角毛藻复合群的物种组成已增加至7个(Li et al, 2017; Chen et al, 2018),各个物种的识别信息都得到了确认和完善。密特拉角毛藻是典型的冷水种,主要分布在北大西洋海域(Hasle & Syvertsen, 1997; Li et al, 2017)。该种角毛相对柔软,向各个方向延伸,链中角毛呈Brunel II型,该特征区别于复合群内其他物种(Brunel I型)(Li et al, 2017)。此外,密特拉角毛藻的角毛孔纹最为细密(表2)。洛氏角毛藻复合群中,并基角毛藻的报道最为广泛,全球各个海域均有分布,该种因链中角毛基部存在并行融合而得名。然而近年研究发现角毛基部的并行融合特征并不稳定,易受环境条件、生活史阶段的影响(陈作艺和李扬, 2017; Li et al, 2017)。目前该种认可的区别特征

表2 洛氏角毛藻复合群相似物种之间的形态学比较

Table 2 Morphological comparison among allied taxa within *Chaetoceros lorenzianus* complex

特征 Character	并基角毛藻 <i>C. decipiens</i>	优美角毛藻 <i>C. elegans</i>	平孢角毛藻 <i>C. laevisporus</i>	曼纳角毛藻 <i>C. mannaii</i>	稀树角毛藻 <i>C. pauciramosus</i>	密特拉角毛藻 <i>C. mitra</i>	洛氏角毛藻 <i>C. lorenzianus</i> type material
角毛孔纹形状 Seta poroid shape	椭圆形 Oval	水滴状 Drop-shaped	椭圆形 Oval	椭圆形 Oval	细长形 Elongated	圆形或椭圆形 Round or oval	圆形 Oval
角毛孔纹大小 Seta poroid size (μm)	0.3–0.6 (0.4 \pm 0.1)	0.3–1.6 (0.7 \pm 0.3)	0.3–0.9 (0.6 \pm 0.1)	0.8–1.5 (1.1 \pm 0.1)	0.1–0.6 (0.3 \pm 0.1)	0.1–0.3 (0.2 \pm 0.1)	Nd Nd
角毛孔纹密度 Seta poroid number in 10 μm	14–25 (20.2 \pm 3.6)	6–27 (18.7 \pm 5.0)	11–17 (14.1 \pm 1.9)	6–10 (7.9 \pm 1.0)	18–44 (31.7 \pm 5.4)	30–56 (39.8 \pm 7.4)	5–9 (7.2 \pm 1.7)
Brunel 型 Brunel group	I I	I I	I I	I I	I I	II II	I I
角毛基部并行融合 Fusion of seta bases	有或无 Present/absent	无 Absent	无 Absent	无 Absent	短或无 Short/absent	无 Absent	有 Present
休眠孢子 Resting spore	未发现 Unknown	有二叉分支 Two branching processes	壳面平滑 Smooth	未发现 Unknown	有二叉分支 Two branching processes	有二叉分支 Two branching processes	有二叉分支? Two branching processes?
窗孔形状 Aperture shape	椭圆形 Oval	圆形或四边形 Rounded or quadrangular	椭圆形 Oval	六边形 Hexagonal	六边形或花生形 Hexagonal or peanut shaped	六边形或花生形 Hexagonal or peanut shaped	圆形或六边形 Oval or hexagonal
角毛基部 Basal part of setae	无 Lacking	有且明显 Distinct	无 Lacking	短 Short	短 Short	无 Lacking	无 Lacking
壳面及壳套孔纹 Poroids on valve face and mantle	有 Yes	有 Yes	无 No	无 No	有 Yes	无 No	nd nd

nd, 无测量数据。

nd, No data available.

主要是角毛孔纹的大小和密度(表2), 壳面和壳套分布有孔纹也可区别于部分物种。优美角毛藻的角毛孔纹呈水滴状, 窗孔较大, 呈四方形, 这两个特征使之显著区别于其他物种。最为粗大的角毛孔纹出现在曼纳角毛藻, 光镜下清晰可见; 端壳面中央唇形突有较长的外管, 也显著区别于其他物种。此外, 曼纳角毛藻的壳面硅质化较重。平孢角毛藻的窗孔为椭圆形至花生形, 壳面未见孔纹, 角毛孔纹较为粗大。稀树角毛藻的区别特征是角毛孔纹细长形, 排列紧密, 仅次于密特拉角毛藻(表2)。

截至目前, 除了并基角毛藻和曼纳角毛藻之外, 其他物种均报道有休眠孢子。其中平孢角毛藻的休眠孢子平滑, 仅具有1–2个隆起结构, 未见二叉分支状突起, 该特征区别于其他物种。密特拉角毛藻的休眠孢子具有二叉分支结构, 但该分支较短, 末端呈短刺状结构。优美角毛藻的休眠孢子具有浓密的二叉分支, 多为5–6级分叉, 分支末端呈倒钩状。而稀树角毛藻休眠孢子的二叉分支相对稀疏, 为2–3级分叉, 分支末端呈尖刺状(表2)。

3.2 洛氏角毛藻的研究不足

洛氏角毛藻也是本复合群的常见物种, 全球多个海域均有报道(Hasle & Syvertsen, 1997), 但近年来的研究发现该种的报道存在相互矛盾、前后不一致的情况, 导致物种信息较为残缺, 已成为相关研究继续推进的制约。首先, 洛氏角毛藻的模式标本信息不清。本种首次报道于亚德里亚海(Grunow, 1863), 但原始文献中仅提供了两个营养细胞壳面的简单手绘图, 并未指定模式标本。经过对Grunow收集标本的逐一比对, Li等(2017)明确了洛氏角毛藻的模式标本, 提供了较为清晰的光镜特征, 但电镜超微特征和分子生物学信息仍然缺失。其次, 异模标本尚未建立。由于洛氏角毛藻模式标本是封片, 不能获取电镜和分子信息, 于是建立可信的异模标本是完善物种信息的唯一途径。近年各国学者陆续开展了该种藻株的建立工作, 但始终未能在亚德里亚海建立洛氏角毛藻的培养株系, 这是目前工作的重要制约。第三, 休眠孢子存在疑问。该种休眠孢子最初报道于日本海域(Okamura, 1911), 仅提供了

具有二叉分支的休眠孢子手绘图。但是其与密特拉角毛藻休眠孢子极为相似, 贯壳轴明显大于壳面长轴。由于没有提供对应的营养细胞图, 所以难以确定该休眠孢子的物种归属。此后, Hasle和Syvertsen (1997)也提供了休眠孢子的手绘图, 与Okamura (1911)相比, 其壳面长轴/贯壳轴比例、角毛藻走势明显不同。哪个才是真正的洛氏角毛藻休眠孢子? 目前难以判断。还有其他学者也描绘过洛氏角毛藻休眠孢子(Evesen & Hasle, 1975; Rines & Hargraves, 1988; Hernández-Becerril, 1996; Hasle & Syvertsen, 1997; Jensen & Moestrup, 1998), 但都来自于自然样品, 也难以确认该休眠孢子是否属于洛氏角毛藻。

基于洛氏角毛藻模式标本获取的最新光镜特征显示(Li et al, 2017), 洛氏角毛藻具有粗大且排列稀疏的角毛孔纹, 密度为10 μm 内7-9个, 在该复合群中最为稀疏。同时, 模式标本的相邻角毛还具有有一定长度的并行融合, 与并基角毛藻极为相似(Li et al, 2017)。然而截至目前, 洛氏角毛藻的物种信息大部分仍然缺失, 亟需在原产地建立其藻株, 补充和完善物种信息。

3.3 中国沿海洛氏角毛藻复合群的组成和分布

我国以往的分类学和生态学研究, 根据传统认知, 即依据“角毛基部是否存在并行融合”, 鉴定到洛氏角毛藻和并基角毛藻。并且证实这两个物种在我国海域广泛分布, 是海洋浮游植物的常见组成(朱树屏和郭玉洁, 1958; 林更铭和杨清良, 2007; 王艳等, 2010; 薛冰等, 2016; 杨阳等, 2016)。本文结果也证实, 洛氏角毛藻复合群物种在我国沿海广泛分布, 但该复合群在我国海域具有较高的物种多样性, 并非局限于洛氏角毛藻和并基角毛藻。随着新的物种信息的完善, 以及种间区别依据的建立, 需要对以往报道物种的有效性进行二次判断。然而, 我国关于洛氏角毛藻和并基角毛藻的记录多见于生态学研究, 单纯的分类学研究不多, 并且仍以光镜特征为主, 缺乏电镜下超微特征, 限制了二次分析工作的推进。

依据本文数据, 我们构建了洛氏角毛藻复合群物种在我国沿海的地理分布图(图1), 以期能够为后续廓清工作提供初步资料。由图1可见, 广东沿岸具有最高的物种多样性, 该复合群的5个物种均有分布, 这或许与该海域的较高采样频次有关。其次是台湾海峡, 分布有4个物种, 山东和浙江沿岸均分

布有3个物种, 渤海和海南岛观察到2个物种。并基角毛藻和平孢角毛藻在我国沿岸的分布范围最为广泛, 6个海域均有检出。优美角毛藻分布在中间的4个海域, 南北两端的渤海和海南未有检出。曼纳角毛藻分布于两个毗邻海域: 广东沿岸和台湾海峡。稀树角毛藻的分布最为有限, 目前仅报道于广东台山和珠海。由于地理距离的原因, 部分海域的采样频次和采样季节有限, 这也对物种分布造成了影响。

除了广东沿海, 稀树角毛藻在波罗的海也有广泛分布, 并且从2003年至今, 每年秋季(9-11月)在波罗的海南部海域引发藻华(Kownacka et al, 2013; Chen et al, 2018)。目前稀树角毛藻仅报道于上述两个海域: 中国广东和波罗的海沿岸, 该种或许是世界广布种, 还需要后续其他海域的报道加以证实。

参考文献

- Chen ZY, Li Y (2017) Preliminary study on some taxonomic puzzles of *Chaetoceros decipiens* Cleve. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 41, 914-922. (in Chinese with English abstract) [陈作艺, 李扬 (2017) 并基角毛藻若干分类学疑问的初步探讨. *水生生物学报*, 41, 914-922.]
- Chen ZY, Lundholm N, Moestrup Ø, Kownacka J, Li Y (2018) *Chaetoceros pauciramosus* sp. nov. (Bacillariophyceae), a widely distributed brackish water species in the *C. lorenzianus* complex. *Protist*, 169, 615-631.
- Chin TG, Chen JH, Huang KG (1965) Marine Planktonic Diatoms from China Sea, p. 115. Shanghai Science and Technology Press, Shanghai. (in Chinese) [金德祥, 陈金环, 黄凯歌 (1965) 中国海洋浮游硅藻类, 见115页. 上海科学技术出版社, 上海.]
- Chin TG (1951) A list of Chinese diatoms from 1847 to 1946. *Amoy Fisheries Bulletin*, 5, 145-230. (in Chinese with English abstract) [金德祥 (1951) 中国硅藻目录. *厦门水产学报*, 5, 145-230.]
- Chu SP, Kuo YC (1957) Studies on the genus *Chaetoceros* Ehrenberg from the fishing ground of the mackerel, *Pneumatophorus japonicus* (Houttuyn), off the Shantung coastal from Chefoo to Weihai. Part I. A systematic study. *Oceanologia et Limnologia Sinica*, 1, 27-87. (in Chinese with English abstract) [朱树屏, 郭玉洁 (1957) 烟台、威海鲈鱼渔场及其附近海区角毛硅藻属的研究. I. 分类的研究. *海洋与湖沼*, 1, 27-87.]
- Chu SP, Kuo YC (1958) Studies on the genus *Chaetoceros* Ehrenberg from the fishing ground of the mackerel, *Pneumatophorus japonicus* (Houttuyn), off the Shanung coast from Chefoo to Weihai. Part II. An ecological study. *Oceanologia et Limnologia Sinica*, 1, 167-179. (in Chinese with English abstract) [朱树屏, 郭玉洁 (1958) 烟台、威海鲈鱼渔场及其附近海区角毛硅藻属的研究. II. 生态的研

究. 海洋与湖沼, 1, 167–179.]

- Evensen DL, Hasle GR (1975) The morphology of some *Chaetoceros* (Bacillariophyceae) species as seen in the electron microscopes. *Nova Hedwigia*, 53, 152–174.
- Grunow A (1863) About some new and insufficiently known species and genera of diatoms. *Negotiations of the Imperial Royal Zoological-Botanical Society in Vienna*, 13, 137–162.
- Guo YJ (1963) The nature of *Chaetoceros* flora of the Yellow Sea. *Oceanologia et Limnologia Sinica*, 5, 322–332. (in Chinese with English abstract) [郭玉洁 (1963) 黄海角毛藻属(Genus *Chaetoceros* Ehrenberg)区系的性质. 海洋与湖沼, 5, 322–332.]
- Guo YJ, Qian SB (2003) *Flora Algarum Marinarum Sinicarum*, Tomus V. Bacillariophyta, No.1 Centricae, pp. 345–346. Science Press, Beijing. (in Chinese) [郭玉洁, 钱树本 (2003) 中国海藻志 (第5卷): 硅藻门 (第一册), 中心纲. 345–346页. 科学出版社, 北京.]
- Hall TA (1999) BioEdit: A user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Window 95/98/NT. *Nucleic Acids Symposium Series*, 41, 95–98.
- Hasle GR, Syvertsen EE (1997) Marine diatoms. In: *Identifying Marine Phytoplankton* (ed. Tomas CR), pp. 5–387. Academic Press, London.
- Hernández-Becerril DU (1996) A morphological study of *Chaetoceros* species (Bacillariophyta) from the plankton of the Pacific Ocean of Mexico. *Bulletin of the Natural History Museum (Botany series)*, 26, 1–73.
- Jensen KG, Moestrup Ø (1998) The genus *Chaetoceros* (Bacillariophyceae) in inner Danish coastal waters. *Nordic Journal of Botany*, 18, 88.
- Kooistra WHCF, Sarno D, Hernández-Becerril DU, Assmy P, Prisco CD, Montresor M (2010) Comparative molecular and morphological phylogenetic analyses of taxa in the Chaetocerotaceae (Bacillariophyta). *Phycologia*, 49, 471–500.
- Kownacka J, Edler L, Gromisz S, Łotocka M, Olenina I, Ostrowska M, Piwosz K (2013) Non-indigenous species *Chaetoceros* cf. *lorenzianus* Grunow 1863—A new, predominant component of autumn phytoplankton in the southern Baltic Sea. *Estuarine Coastal & Shelf Science*, 119, 101–111.
- Li Y, Boonprakob A, Gaonkar CC, Kooistra WHCF, Lange CB, Hernández-Becerril DU, Chen ZY, Moestrup Ø, Lundholm N (2017) Diversity in the globally distributed diatom genus *Chaetoceros* (Bacillariophyceae): Three new species from warm-temperate waters. *PLoS ONE*, 12, 1–38.
- Lin GM, Yang QL (2007) Species diversity and the distribution of micro-phytoplankton in the Taiwan Strait. *Biodiversity Science*, 15, 31–45. (in Chinese with English abstract) [林更铭, 杨清良 (2007) 台湾海峡小型浮游植物的物种多样性和分布特征. 生物多样性, 15, 31–45.]
- Lundholm N, Daugbjerg N, Moestrup Ø (2002) Phylogeny of the Bacillariaceae with emphasis on the genus *Pseudonitzschia* (Bacillariophyceae) based on partial LSU rDNA. *European Journal of Phycology*, 37, 115–134.
- Miller MA, Pfeiffer W, Schwartz T (2010) Creating the CIPRES science gateway for inference of large phylogenetic trees. 2010 Gateway Computing Environments Workshop (GCE), New Orleans, LA, pp. 1–8.
- Nylander JAA (2004) MrModeltest v2. Program distributed by the author. Evolutionary Biology Center, Uppsala University, Uppsala, Sweden.
- Okamura K (1911) Some littoral diatoms of Japan. Report Imperial Fisheries Institute Tokyo Japan. 7, 3–18.
- Rines JEB, Hargraves PE (1988) The *Chaetoceros* Ehrenberg (Bacillariophyceae) flora of Narragansett Bay, Rhode Island, USA. *Bible Phycology*, 79, 5–196.
- Ronquist F, Teslenko M, Mark P, Ayres DL, Darling A (2012) MrBayes 3.2: Efficient Bayesian phylogenetic inference and model choice across a large model space. *Systematic Biology*, 61, 539–542.
- Round FE, Crawford RM, Mann DG (1990) *The Diatoms: Biology and Morphology of the Genera*, p. 747. Cambridge University Press, Cambridge.
- Wang Y, Nie R, Li Y, Lü SH (2010) Species diversity and geographical distribution of *Chaetoceros* in Guangdong coast waters. *Advance in Marine Science*, 28, 342–352. (in Chinese with English abstract) [王艳, 聂瑞, 李扬, 吕颂辉 (2010) 广东沿海角毛藻(*Chaetoceros*)的种类多样性及其地理分布. 海洋科学进展, 28, 342–352.]
- Xue B, Sun J, Li TT (2016) Phytoplankton community structure of northern South China Sea in summer of 2014. *Haiyang Xuebao*, 8, 54–65. (in Chinese with English abstract) [薛冰, 孙军, 李婷婷 (2016) 2014年夏季南海北部浮游植物群落结构. 海洋学报, 8, 54–65.]
- Yang Y, Sun J, Guan XY, Zhai WD, Guo SJ (2016) Seasonal variation of net-phytoplankton community in Bohai Sea. *Marine Science Bulletin*, 35, 121–131. (in Chinese with English abstract) [杨阳, 孙军, 关翔宇, 翟惟东, 郭术津 (2016) 渤海网采浮游植物群集的季节变化. 海洋通报, 35, 121–131.]
- Zhai MY, Zhu SY, Chen ZY, Li Y (2017) Preliminary study on the species diversity of *Chaetoceros lorenzianus* complex from Guangdong coastal waters. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 41, 1282–1290. (in Chinese with English abstract) [翟梦怡, 朱素英, 陈作艺, 李扬 (2017) 广东沿海洛氏角毛藻复合群物种多样性的探究. 水生生物学报, 41, 1282–1290.]

(责任编辑: 孙军 责任编辑: 黄祥忠)



•研究报告•

梅花个体内花柱长度的变异及其对繁殖成功的影响

王晓月^{1,2,3} 朱鑫鑫³ 杨娟³ 刘云静³ 汤晓辛^{1,2,3*}

1 (贵州师范大学国家林业局西南喀斯特山地生物多样性保护重点实验室, 贵阳 550025)

2 (贵州师范大学贵州省植物生理与发育调控重点实验室, 贵阳 550025)

3 (贵州师范大学生命科学学院, 贵阳 550025)

摘要: 植物个体内花型的变异影响繁殖成功, 雌性繁殖性状的变异可能影响雌性的繁殖成功, 也可能作为花粉的受体影响雄性的繁殖成功。然而, 植物个体内不同花柱长度的花产生的花粉是否影响植物的繁殖成功却少有研究。梅(*Armeniaca mume*)是原产我国的重要木本花卉和经济果树, 我们的野外观察发现在同一植株内, 不同花的花柱长度有变异, 存在长柱型、短柱型和雄花型(雌蕊败育)三种花型, 是比较雌性繁殖性状的变异对两性繁殖成功的影响的理想材料。本文主要测量了不同花型的花部特征, 统计花期, 并开展体外花粉萌发以及人工控制授粉实验。结果表明: 长柱型的花冠直径、雌蕊长、单花花粉数、花粉体积显著大于短柱型和雄花型。长柱型的单花期以及雌花期显著长于短柱型。长柱型、短柱型以及雄花型花粉在活体柱头上的萌发率没有显著性差异, 雄花型的花粉管长度显著高于长柱型和短柱型。长柱型为母本的花粉萌发率以及花粉管的长度要显著高于短柱型。长柱型、短柱型、雄花型花粉授粉与自然对照处理的坐果率没有显著性差异, 而长柱型为母本的坐果率要显著高于短柱型为母本的坐果率。这些结果表明野生梅花的长柱型为母本有利于花粉的萌发和花粉管的伸长, 有高的坐果率; 但其作为花粉供体的雄性功能与其他花型没有差异。

关键词: 梅; 花柱长度变异; 个体内花变异; 萌发率; 花粉管长度; 坐果率; 花粉的受精率

Variation in style length and the effect on reproductive success in Chinese plums (*Armeniaca mume*)

Xiaoyue Wang^{1,2,3}, Xinxin Zhu³, Juan Yang³, Yunjing Liu³, Xiaoxin Tang^{1,2,3*}

1 Key Laboratory of State Forestry Administration on Biodiversity Conservation in Karst Mountainous Areas of Southwestern China, Guizhou Normal University, Guiyang 550025

2 Key Laboratory of Plant Physiology and Developmental Regulation, Guizhou Normal University, Guiyang 550025

3 School of Life Sciences, Guizhou Normal University, Guiyang 550025

Abstract: Style length might affect gametophyte competition during pollen germination and pollen tube elongation if pollen quality and quantity deposited on stigmas differs with style length. However, it is unknown whether pollen donors from flowers with different style lengths affect sexual reproduction. Field observation noted that style length of *Armeniaca mume* varied within individuals including those with long-style type, short-style type and male-flower type. Corolla diameters, pistil length, style length, pollen number and pollen volume of long-style type were significantly higher than those of short-style type. Flower longevity and female phase of long-style type were significantly longer than those of short-style type. Pollen germination rates among long-style, short-style and male-flower types were not significantly different. Pollen tube length of the male-flower type was significantly longer than that of long-style and short-style types. Pollen germination rates and pollen tube length of long-style type as pollen recipient were significantly higher than those of short-style type as pollen recipient. Fruit sets did not significantly differ between flowers pollinated by pollen from long-style, short-style and male-flower types with open-pollinated individuals.

收稿日期: 2018-11-27; 接受日期: 2018-03-05

基金项目: 国家自然科学基金(31560184; 31300317)和贵州师范大学博士科研启动经费(11904/0518046)

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: txxfull@163.com

Fruit sets of long-style type as pollen recipient were significantly higher than those of short-style type as pollen recipient.

Key words: *Armeniaca mume*; variation in style length; intraplant floral variation; pollen germination rates; pollen tube length; fruit set; pollen siring success

同一种植株个体上不同花的结构和花型有着各种各样的变异(Bell, 1985; Barrett & Harder, 2005; Barrett & Hough, 2013)。例如榕属(*Ficus*)有雌雄同株或异株的物种,花柱长度的变异往往在雌雄同株中比雌雄异株的大(Ma et al, 2009);分布在青藏高原东缘的小花风毛菊(*Saussurea parviflora*),花柱及其柱头分叉长度随着海拔的升高显著增长(王一峰等, 2008);鸭跖草科鸭跖草(*Commelina communis*)同一个体上不同花的雌蕊有着明显不同的长度,可分为两性花和雄花型(即结构上的雄花),且两性花和雄花的花柱长度在不同居群间存在变异(Ushimaru et al, 2003)。这些植物同一个体上的不同花出现了性别分化,即两性花植物中有些个体出现了雄花,这种性系统为雄花两性花同株(andromonoecy)的种类约占被子植物种类的1.7% (黄双全和郭友好, 2000)。近期对欧洲千里光(*Senecio vulgaris*)的调查也表明花柱长度存在明显变异,分为长柱型和短柱型(Love et al, 2016)。

花柱长度的变异意义可能与花大小、花粉体积、花粉管生长速率、花粉败育的比率等的变化有关(Plitmann, 1993; Johnson et al, 2010; Ramesha et al, 2011; Taylor & Williams, 2012)。Cresswell (2000)用细线替换油菜(*Brassica napus*)的部分雌蕊,模拟了花柱长度的连续变化,实验结果表明花柱长度并不影响花粉从花药中移出,但长花柱落置了较多的花粉,显示柱头长度影响了花粉落置的数量。Lankinen和Skogsmyr (2001)通过模型分析发现花柱的长度会影响花粉管生长的速率。Johnson等(2010)对柳叶菜科*Oenothera*属和*Calylophus*属70多种有性植物和功能上无性植物的分析表明,由有性转变为无性的繁育系统时,植株减少了对雌性(花柱)和雄性(花瓣、花冠管)功能的投资。这些研究表明花柱长度直接或间接地影响了花的雌雄两性功能。

花柱长度变异现象的研究已有许多推断,相对于短花柱,长花柱可能的功能包括:(1)柱头从花冠管中伸出利于接触传粉者身体,促进柱头上花粉的落置(Bernasconi et al, 2007)。(2)提高花粉落置数量,

增加花粉萌发和花粉管伸长过程中配子体的竞争(Mulcahy, 1979; Erbar, 2003; Stephenson et al, 2003),提高到达花柱和子房的花粉的基因质量,也提高完成受精的胚珠的基因质量。Zhang等(2010)研究发现蔷薇科梨属沙梨(*Pyrus pyrifolia*)柱头表面落置更多的花粉提高了花粉萌发率、花粉管生长速率、种子的产量、果实的生长速率、坐果率以及果实的质量。然而,增加柱头上花粉的落置数量并不一定提高种子的数量和后代的质量。Mazer等(2016)对花荵科克拉花属*Clarkia unguiculata*和*C. xantiana* subsp. *xantiana*的研究表明:花柱越长,柱头落置的花粉数量越多;柱头上花粉的数量与柱头表面到柱头与花柱的连接处、从连接处到花柱基部、从柱头表面到花柱基部的花粉衰败的比例显著正相关。花柱长度通过柱头堵塞或花粉之间的相互作用而增加花粉衰败的比率。(3)延长花粉管穿过花柱的距离,花粉质量微小的差异会显著影响后代的繁殖成功(Mazer et al, 2010; Ramesha et al, 2011)。目前少有研究比较同一个体内不同花柱长度的花型对雌雄两性功能的影响。

我们在野外调查时发现,同一植株的梅(*Armeniaca mume*, 也写为*Prunus mume*) (陈俊愉和包满珠, 1992),花柱长度存在明显变异,有花柱突出雄蕊群(定义为长柱型, long-style type),花柱和雄蕊长度几乎一致(短柱型, short-style type),以及花柱发育不良、极短且柱头呈黑色,不具有可授性(雄花型, male-flower type) 3种类型。花柱长度变异从花没有开放至完全开放均容易区分,例如长柱型的梅花,其花柱在花蕾期就突出雄蕊群(图1),方便我们判断花型。前人有研究表明植物个体内花型的变异影响繁殖成功,雌性繁殖性状的变异可能影响雌性的功能(Lankinen & Skogsmyr, 2001; Bernasconi et al, 2007),也可能作为花粉的受体影响雄性的功能。为了研究植物个体内不同花柱长度的花产生的花粉是否影响两性的繁殖成功,本文以梅花为研究对象,探讨以下问题:(1)不同花型哪些花部特征存在差异?花柱长度是否和单花的花期变异有关?(2)不



图1 不同花柱长度花型的梅花。(A)长柱型、短柱型的花苞(花苞期即可区分);(B)长柱型;(C)短柱型;(D)雄花型。L: 长柱型; S: 短柱型; M: 雄花型。

Fig. 1 Flowers of *Armeniaca mume* showing different style lengths. (A) Buds of long-style type and short-style type (different type can be distinguished during the bud phase); (B) Long-style type; (C) Short-style type; (D) Male-flower type. L, Long-style type; S, Short-style type; M, Male-flower type.

同花型的花的雄性功能(花粉的活力、花粉管的生长、坐果率)是否有显著性差异?(3)长柱型、短柱型花的雌性功能(作为母本进行授粉处理,柱头上花粉的萌发率、花粉管在花柱中伸长以及授粉处理后的坐果情况)是否有显著性差异。

1 材料与方法

梅为多年生乔木,高达4–10 m,通常分布在海拔1,700–3,100 m的林坡、疏林、河边、山坡、山地;原产于四川省西部,在我国大部分地区都有栽培。四川、贵州、云南交界的横断山区和云贵高原一带是梅的野生分布中心,同时又是其遗传多样性中心(Lu & Bruce, 2003)。梅花是我国十大传统名花之一,是冬季开花的木本花卉,其果实可食用(梅子)、酿酒等(陈俊愉和包满珠, 1992)。花期在西南山区常为12月至翌年3月,果实成熟期4–7月,成熟时梅果黄绿色。本研究地点位于贵州省荔波县洞塘乡木朝村梅园(106°1'11" E, 25°19'47" N),是梅花典型的野生分

布区域。

1.1 比较不同花型的花部特征

为比较长柱型、短柱型和雄花型的花部特征,随机选取30株梅花植株,每株随机选择3种花型的花各1朵,用游标卡尺测量(精确到0.01 mm)花萼长与宽、花冠直径、花瓣长与宽、雄蕊长、花药长、雌蕊长、花柱长,并统计单花雄蕊数目。各个花部特征测量的具体方法参见附录1。采集每个植株的3种花型尚未开裂的花蕾各1朵,保存在装有福尔马林-醋酸-酒精固定液(FAA, formalin-acetic acid-70% alcohol, 体积比为5 : 5 : 90)的离心管里。在实验室,用镊子将花蕾的花药和子房分开,分装在不同的离心管中,对应标记。用镊子充分研磨花药并定容到2 mL,充分摇匀后取20 μ L液体滴于载玻片,每花取3滴20 μ L花粉溶液,在光学显微镜下统计花粉的数量(a1, a2, a3),花苞中花粉的总数量为(a1 + a2 + a3)/3 \times 100。每个花粉液体样本用荧光显微镜拍照,每张图片随机选择1粒花粉,用图像分析软件

(Digimizer Version 4.6.0)测量其直径(d)。梅花的花粉近球形, 体积($V = 4\pi \times (d/2)^3/3$)。在解剖显微镜下观察花蕾中的胚珠, 并统计数量。

1.2 比较不同花型的花期

为探究花柱长度的变异与花所处的发育阶段以及不同花型的花期是否有关, 随机选择20个植株, 每个植株随机选择长柱型、短柱型、雄花型各1朵进行标记, 花蕾打开标记为雄花第1天, 每隔1天观察花的状态, 直至花萎蔫, 计为单花期。单花的雄期是从花蕾开放开始, 直到花药枯萎脱落的天数。收取不同时期的柱头, 用双氧水检测其活性。如果有活性, 柱头周围会有气泡(红雨等, 2006)。柱头活性实验表明, 梅花柱头膨大后才具有活性。单花的雌期是从柱头膨大到枯萎持续的天数。

1.3 比较不同花型花粉的萌发以及花粉管的生长

为比较不同的花型是否影响花粉的活力和花粉管的生长, 于2018年1月, 分别选择长柱型和短柱型单花作为花粉的受体, 长柱型、短柱型和雄花型的花粉作为供体进行授粉实验。随机选择30个植株, 每个植株随机标记6个花苞(长、短柱型花各3朵, 分别作为母本, 以不同颜色的尼龙线标记区分), 进行去雄套袋处理, 直至柱头成熟处于雌期。然后进行长柱型、短柱型和雄花型花粉授粉处理。从距离花粉受体植株至少30 m的植株上随机选择新鲜开裂的花药, 收集花粉并混合作为花粉源。选择晴朗的天气用小毛笔进行授粉, 每个雌期的柱头上涂满花粉(至少有100粒), 然后重新套袋。根据不同的花粉供体做出相应的标记。每个植株上共6种处理: (1)长柱型为母本, 授长柱型花粉; (2)长柱型为母本, 授短柱型花粉; (3)长柱型为母本, 授雄花型花粉; (4)短柱型为母本, 授长柱型花粉; (5)短柱型为母本, 授短柱型花粉; (6)短柱型为母本, 授雄花型花粉。每种处理1朵花。6 h后收集雌蕊, 储存在装有FAA固定液的1.5 mL离心管。在实验室中, 处理的雌蕊先在蒸馏水中清洗3次, 于室温下在8 mol/L的NaOH溶液中软化4 h。然后置于蒸馏水中漂洗3 min, 再在苯胺蓝溶液(0.1%质量浓度)中染色3 h。用荧光显微镜观察柱头, 统计柱头上花粉的总数量以及萌发的花粉数量(Wang et al, 2012)。花粉管先用荧光显微镜自带的软件拍照, 再用图像分析软件(Digimizer Version 4.6.0)测算花粉管的长度(Wang et al, 2018)。

1.4 人工控制授粉实验

为了比较不同父本(花粉供体)中长柱型、短柱型、雄花型的花粉是否导致结实的差异, 以及长柱型和短柱型作为母本(花粉受体)是否影响梅花的结实, 随机选择30个植株, 每个植株随机选择8个花苞, 长柱型和短柱型各4个, 分别进行4种授粉处理: 自然对照、长柱型花粉、短柱型花粉和雄花型花粉。对于每个植株已标记的花苞, 随机选择3个长柱型花苞, 3个短柱型花苞去雄套袋, 直至柱头膨大进入雌期, 然后分别进行长柱型、短柱型和雄花型花粉授粉处理, 剩余的1个长柱型和1个短柱型花苞作为自然对照处理。一个植株上共8种处理: (1)长柱型为母本, 自然对照; (2)长柱型为母本, 授长柱型花粉; (3)长柱型为母本, 授短柱型花粉; (4)长柱型为母本, 授雄花型花粉; (5)短柱型为母本, 自然对照; (6)短柱型为母本, 授长柱型花粉; (7)短柱型为母本, 授短柱型花粉; (8)短柱型为母本, 授雄花型花粉。每种处理1朵花。授粉后重新套袋以隔绝传粉者。2018年4月中下旬, 收集所有授粉操作处理的梅花果实, 在实验室中统计各种授粉处理的坐果情况。

1.5 数据分析

利用广义线性模型(generalized linear model, GLM)中的正态分布模型-恒定函数比较分析3种花型的花部特征、花粉体积、单花期、雌期及雄期, 其中花部特征、花粉体积、单花期、雌期、雄期作为自变量, 3种花型作为因变量。采用泊松分布模型-对数线性函数分析比较3种花型的花粉数以及胚珠数, 其中花粉数以及胚珠数作为自变量, 3种花型作为因变量。采用二项式分布-Logistic关联函数分析不同花型柱头花粉萌发率, 其中柱头上萌发的花粉数量作为自变量, 柱头落置的总花粉数作为一次实验中总的变量, 不同的花粉来源、不同的母本以及二者的交互作用作为因变量。采用正态分布-恒定函数比较分析不同处理的花粉管长度, 花粉管的长度作为自变量, 不同的花粉来源、不同的母本以及二者的交互作用作为因变量。采用二项式分布-Logistic关联函数分析比较不同授粉处理的梅花坐果率, 果实的数量作为自变量, 授粉的花朵数作为一次实验中总的变量, 不同的授粉处理、不同的母本以及二者的交互作用作为因变量。

所有的数据分析在SPSS 20.0 (IBM Inc., New York, NY)中进行。

2 结果

2.1 三种花型花部特征和花期的比较

广义线性模型(GLM)对长柱型、短柱型和雄花型花部特征分析结果表明: 长柱型的花冠直径、雌蕊长、花柱长、单花的花粉数量以及花粉的体积显著高于短柱型以及雄花型($P < 0.05$, 表1)。短柱型的雄蕊长度显著大于长柱型和雄花型(Wald $\chi^2 = 33.193$, $df = 2$, $P < 0.001$), 而雄花型的雄蕊数目显著高于长柱型和短柱型(Wald $\chi^2 = 8.460$, $df = 2$, $P = 0.015$)。其他花部特征的比较分析结果见表1。长柱型的花柱在花蕾期即突出雌蕊群, 持续整个花期。短柱型的花柱在花蕾期和雌蕊群长度基本一致, 并持续整个花期。雄花型从花蕾期就已雌蕊败育。长柱型和雄花型的单花期没有显著性差异, 但均显著高于短柱型(Wald $\chi^2 = 6.620$, $df = 2$, $P = 0.037$)。长柱型和短柱型的雄花期没有显著差异(Wald $\chi^2 = 0.140$, $df = 2$, $P = 0.079$)。长柱型的雌花期显著长于短柱型(Wald $\chi^2 = 4.670$, $df = 2$, $P = 0.031$)(表1)。

2.2 三种花型的花粉萌发率以及花粉管生长的比较

整体上, 不同的花粉供体, 长柱型、短柱型、雄花型的花粉在活体柱头的萌发率($44.35\% \pm 5.08\%$, $59.81\% \pm 4.66\%$, $51.42\% \pm 5.39\%$)没有显著性差异(Wald $\chi^2 = 1.010$, $df = 2$, $P = 0.604$)(表2, 图2)。长柱型为母本(即花粉授到长柱型的柱头)的花粉萌发率($56.41\% \pm 4.43\%$)显著高于短柱型为母本的萌发率($46.50\% \pm 3.51\%$)(Wald $\chi^2 = 4.110$, $df = 1$, $P = 0.043$), 且花粉供体和花粉受体对梅花的花粉萌发率的影响没有交互作用(Wald $\chi^2 = 3.860$, $df = 2$, $P = 0.145$)(表2), 不同花粉供体对梅花花粉萌发率的影响在不同的花粉受体间是一致的。长柱型、短柱型、雄花型花粉授到长柱型的柱头, 花粉的萌发率($36.19\% \pm 7.80\%$, $72.08\% \pm 5.97\%$, $59.31\% \pm 7.89\%$)没有显著性差异(Wald $\chi^2 = 2.828$, $df = 2$, $P = 0.243$)。长柱型、短柱型、雄花型花粉授到短柱型柱头, 花粉的萌发率($53.62\% \pm 5.84\%$, $43.46\% \pm 5.84\%$, $41.34\% \pm 6.54\%$)没有显著性差异(Wald $\chi^2 = 3.570$, $df = 2$, $P = 0.168$)。

表1 长柱型、短柱型、雄花型梅花花部特征(平均值 \pm 标准误)的比较(广义线性模型)。表中数字加粗表示长柱型的指标显著大于短柱型和雄花型相应的指标。花部特征样本量为30, 花期样本量为20。不同小写字母表明不同花型对应的花部特征有显著性差异。

Table 1 Comparisons of floral traits (mean \pm SE) among long-style, short-style and male-flower types within individuals of *Armeniaca mume* using generalized linear model (GLM). Floral traits of long-style type significantly larger than those of short-style and male-flower types are in bold. The sample size of floral characters and floral phase was 30 and 20, respectively. Different letters indicate significant differences in flower traits among three types in the same row.

花部特征 Flower character	长柱型 Long-style type	短柱型 Short-style type	雄花型 Male-flower type	Wald χ^2	df	P
花萼长 Spur length (mm)	5.30 \pm 0.09 ^a	5.38 \pm 0.08 ^a	4.99 \pm 0.10 ^b	8.970	2	0.011
花萼宽 Spur width (mm)	3.62 \pm 0.05 ^a	3.78 \pm 0.07 ^a	3.76 \pm 0.12 ^a	2.755	2	0.252
花冠直径 Corolla diameter (mm)	24.42 \pm 0.44^a	23.43 \pm 0.23 ^b	21.64 \pm 0.41 ^c	27.656	2	< 0.001
花瓣长 Petal length (mm)	10.44 \pm 0.18 ^a	10.03 \pm 0.16 ^a	9.17 \pm 0.18 ^b	22.160	2	< 0.001
花瓣宽 Petal width (mm)	9.70 \pm 0.20 ^a	9.31 \pm 0.16 ^a	8.05 \pm 0.25 ^b	32.449	2	< 0.001
雄蕊数 Stamen Number	53.71 \pm 0.71 ^b	53.56 \pm 0.79 ^b	56.93 \pm 1.10 ^a	8.460	2	0.015
雄蕊长 Stamen length (mm)	9.25 \pm 0.21 ^b	10.39 \pm 0.18 ^a	8.82 \pm 0.22 ^b	33.193	2	< 0.001
花药长 Anther length (mm)	1.01 \pm 0.02 ^a	1.02 \pm 0.01 ^a	1.01 \pm 0.02 ^a	0.500	2	0.779
雌蕊长 Pistil length (mm)	14.46 \pm 0.20^a	12.34 \pm 0.21 ^b	3.42 \pm 0.16 ^c	8.460	2	0.015
花柱长 Style length (mm)	12.20 \pm 0.19^a	10.18 \pm 0.18 ^b	/	58.394	1	< 0.001
花粉数 Pollen Number	37,522.22 \pm 1,305.85^a	30,386.67 \pm 1,412.62 ^b	32,000.00 \pm 2,003.29 ^b	15.133	2	0.001
花粉体积 Pollen volume (mm ³)	1,213.07 \pm 28.87^a	1,102.47 \pm 31.08 ^b	1,067.13 \pm 49.45 ^b	10.226	2	0.006
胚珠数 Ovule Number	2.00 \pm 0.00 ^a	2.00 \pm 0.00 ^a	0.90 \pm 0.35 ^b	46.620	2	< 0.001
单花期 Flower longevity (days)	10.43 \pm 0.24 ^a	9.29 \pm 0.56 ^b	10.70 \pm 0.30 ^a	6.620	2	0.037
雄花期 Male phase (days)	5.46 \pm 0.35 ^a	5.23 \pm 0.52 ^a	/	0.140	1	0.079
雌花期 Female phase (days)	4.96 \pm 0.30 ^a	4.06 \pm 0.30 ^b	/	4.670	1	0.031

表2 授粉处理(长柱型、短柱型和雄花型的花粉)时花粉受体(长柱型和短柱型分别为母本)及其交互作用对梅花柱头花粉的萌发率、花粉管长度的影响(广义线性模型)

Table 2 Effect of pollination treatments (long-style, short-style and male-flower types) and pollen recipient type (long-style vs short-style), and their interaction on pollen germination rates and pollen tube length in *Armeniaca mume* (generalized linear model)

变量	Source of variation	Wald χ^2	df	P
萌发率 Germination rates				
授粉处理	Pollination treatments	1.010	2	0.604
花粉受体	Pollen recipient type	4.110	1	0.043
交互作用	Interaction	3.860	2	0.145
花粉管长度 Pollen tube length				
授粉处理	Pollination treatments	147.178	2	< 0.001
花粉受体	Pollen recipient type	26.615	1	< 0.001
交互作用	Interaction	19.526	2	< 0.001

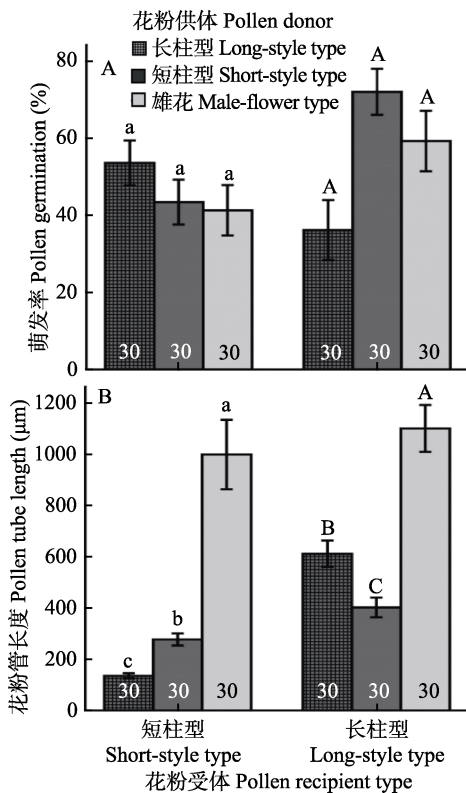


图2 不同处理间梅花的花粉萌发率(A)和花粉管长度(B)的比较(平均值±标准误)。长柱型花粉、短柱型花粉、雄花型花粉分别为花粉供体,短柱型和长柱型梅花分别作为花粉受体。相同字母表示处理间没有显著差异。条形图内部的数字表示处理的样本量。

Fig. 2 Comparisons of in vivo pollen germination rates (A) and pollen tube length (mean \pm SE) (B) of pollen donors from long-style, short-style and male-flower types, with the long-style and short-style types in *Armeniaca mume* as pollen recipients. The same letters indicate no significant difference within the flower type. Numbers of sample size are shown in the bars.

对于花粉管长度而言,雄花型为供体的花粉管长度($1,041.43 \pm 87.37 \mu\text{m}$)显著大于长柱型($386.70 \pm 31.03 \mu\text{m}$)和短柱型($345.37 \pm 23.71 \mu\text{m}$),长柱型和短柱型为供体的花粉管长度没有显著性差异(Wald $\chi^2 = 147.178$, $df = 2$, $P < 0.001$)(表2, 图2)。长柱型为母本的花粉管长度($559.78 \pm 31.39 \mu\text{m}$)显著高于短柱型为母本的花粉管长度($344.35 \pm 29.98 \mu\text{m}$)(Wald $\chi^2 = 26.615$, $df = 1$, $P < 0.001$)(表2, 图2)。花粉供体和花粉受体交互影响梅花的花粉管长度(Wald $\chi^2 = 19.526$, $df = 1$, $P < 0.001$)(表2),不同花粉供体对梅花花粉管生长的影响在不同的花粉受体上不同。

2.3 人工控制授粉实验

对于不同供体的授粉处理的梅花坐果率而言,长柱型($8.33\% \pm 3.43\%$)、短柱型($12.56\% \pm 4.31\%$)、雄花型($16.29\% \pm 5.70\%$)和自然对照($20.97\% \pm 7.16\%$)没有显著性差异(Wald $\chi^2 = 0.704$, $df = 3$, $P = 0.872$)。长柱型为母本的坐果率($20.45\% \pm 4.57\%$)显著高于(Wald $\chi^2 = 3.914$, $df = 1$, $P = 0.048$)短柱型为母本的坐果率($10.31\% \pm 2.93\%$)(表3, 图3),且不同的授粉处理与不同的花粉受体对梅花坐果率没有显著的交互作用(Wald $\chi^2 = 5.920$, $df = 3$, $P = 0.116$),授粉处理对梅花坐果率的影响在不同的花粉受体间是一致的(表3)。长柱型为花粉受体时,授以长柱型($14.58\% \pm 7.28\%$)、短柱型($19.44\% \pm 7.53\%$)、雄花型花粉($26.43\% \pm 11.27\%$)和自然对照($22.73\% \pm 11.90\%$)的梅花的坐果率没有显著差异(Wald $\chi^2 = 3.005$, $df = 3$, $P = 0.391$)。短柱型为花粉受体时,授以长柱型($4.17\% \pm 2.88\%$)、短柱型($9.38\% \pm 5.24\%$)、雄花型花粉($9.52\% \pm 5.58\%$)和自然对照($20.00\% \pm 9.18\%$)的梅花的坐果率没有显著差异(Wald $\chi^2 = 2.920$, $df = 3$, $P = 0.404$)。

表3 授粉处理(自然对照、长柱型、短柱型和雄花型的花粉)时花粉受体(长柱型和短柱型分别为母本)及其交互作用对梅花坐果率的影响(广义线性模型)

Table 3 Effect of pollination treatments (control, long-style type, short-style type, male-flower type) and pollen recipient type (long-style vs short-style), and their interaction on fruit set of *Armeniaca mume* (generalized linear model)

变量	Source of variation	Wald χ^2	df	P
坐果率 Fruit set				
授粉处理	Pollination treatments	0.704	3	0.872
花粉受体	Pollen recipient type	3.914	1	0.048
交互作用	Interaction	5.920	3	0.116

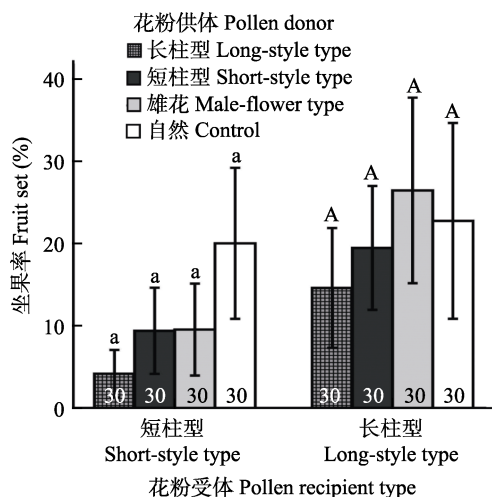


图3 不同处理梅花坐果率比较。花粉供体为长柱型、短柱型、雄花型花粉和自然对照,短柱型和长柱型梅花分别作为花粉受体。相同字母表示处理间没有显著的差异。条形图内部的数字表示处理的样本量。

Fig. 3 Comparison of fruit set between pollen donors from long-style, short-style and male-flower types, with the long-style and short-style types in *Armeniaca mume* as pollen recipients. Bars with the same letters are not significantly different. Numbers of sample size are shown in the bars.

3 讨论

本研究结果表明,梅花同一植株内不同花的花柱长度有变异,可分为长柱型、短柱型和雄花型。长柱型的花、单花花粉数量和花粉体积以及单花期与雌性期显著大于短柱型和雄花型。长柱型为母本有利于花粉在柱头上的萌发以及花粉管的伸长,并能显著提高坐果率。长柱型为花粉供体的雄性功能(例如花粉的萌发率、坐果率)与短柱型和雄花型没有差异。

前人做了大量植物个体内花特征变异、性功能特化的研究(Lloyd, 1980; Diggle, 1995, 1997; Granado-Yela et al, 2017)。例如, Lloyd (1980)提出不同时期的花调整不同的资源配置,主要包括花的性别决定、子房的发育和果实的成熟3个时期。其中,对花性别决定的调节有利于植物雌性投入的调整,保持雌性投入和雄性投入之间恒定的比例; Diggle (1995)提出结构效应假说,即不同的花调整两性资源的配置,是因为处在个体的不同位置。对实验居群不同花型数目统计结果显示梅花中的雄花型数目在2018年1月6日为0,在1月10日为244朵,1月18日为621朵,雄花型在开花后期增多(未发表的数据)。观察显示雄花型随机分布在树枝上,后期花雄

性增多可能是因为植物随时间调配两性资源(Liu & Huang, 2013)。

长花柱可能通过促进花粉的落置或者促进花柱中花粉管的生长而提高植物的繁殖成功(Campbell, 1989; Bernasconi et al, 2007)。花荵科 *Ipomopsis aggregata* 的长雌蕊个体单花的雌期延长,提高了柱头花粉的落置(Campbell, 1989)。Bernasconi等(2007)研究表明唇形科大花夏枯草(*Prunella grandiflora*)花柱的长度与花粉管的数量正相关,花粉管的数量与结实率呈正相关,花柱长度与种子产量间接正相关。然而长的花柱并不总是具有生殖上的优势,例如欧洲千里光(*Senecio vulgaris*),其结实率取决于柱头上花粉的落置量,长花柱的柱头几乎不落置或者只落置很少量自花的花粉,且萌发率低,因此长柱型结实率低;而短柱型能成功落置自身的花粉且亲和,结实率高(Love et al, 2016)。我们的观察结果表明,长柱型梅花的单花期和雌期显著高于短柱型,花期延长增加了传粉者访问的概率,柱头可能落置更多的花粉。长柱型梅花为母本有利于提高花粉的萌发率、花粉管长度和坐果率,说明梅花的长花柱有利于结实。

在物种水平上,花柱长度和花粉大小呈正相关(Roulston et al, 2000; Jürgens et al, 2012),可能个体较小的花粉不能到达长花柱的胚珠从而导致了种子的败育。梅花长短柱花型内(长柱型为母本,接受长柱型的花粉;短柱型为母本,接受短柱型的花粉)及花型间异交授粉(长柱型为母本,接受短柱型的花粉;短柱型为母本,接受长柱型的花粉)的坐果率没有显著性差异,说明长短柱花型之间是亲和的。雄花型的花粉管长度显著大于长柱型和短柱型,可能是因为当单花变异为雄花时,提高了对雄性功能资源的投入,花粉粒大有利于花粉管的伸长,但是花粉管的生长速率的不同还没有造成坐果率显著的差异。梅花的坐果率应该不仅受到花粉萌发和花粉管生长过程的影响,可能还受到授粉后果实生长发育的环境因素以及资源投入的影响。虽然不同花型花粉管的生长速率不同,但是坐果率没有差异。

梅花是冬季开花的木本花卉,对其繁殖特性的了解还很缺乏。我们的野外观察表明梅花有多种访花动物,但传粉贡献受天气影响(未发表的数据)。不同长度的花柱是否影响传粉者的访花行为以及传粉效率,还有待进一步研究。

致谢: 感谢两位审稿专家及编委提出修改意见并指出原稿中的不足。

参考文献

- Barrett SCH, Hough J (2013) Sexual dimorphism in flowering plants. *Journal of Experimental Botany*, 64, 67–82.
- Barrett SCH, Harder LD (2005) The evolution of polymorphic sexual systems in daffodils (*Narcissus*). *New Phytologist*, 154, 45–53.
- Bell G (1985) On the function of flowers. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 224, 223–265.
- Bernasconi G, Lang DJ, Schmid B (2007) Microgametophyte population sizes and plant reproductive output in the insect-pollinated *Prunella grandiflora* (Lamiaceae). *New Phytologist*, 173, 393–400.
- Campbell DR (1989) Measurements of selection in a hermaphroditic plant: Variation in male and female pollination success. *Evolution*, 43, 318–334.
- Cresswell JE (2000) Manipulation of female architecture in flowers reveals a narrow optimum for pollen deposition. *Ecology*, 81, 3244–3249.
- Chen JY, Bao MZ (1992) Botanical classification and horticultural classification of Chinese Mei (*Prunus mume*) resources. *Journal of Zhejiang Forest College*, 9, 119–132. (in Chinese with English abstract) [陈俊愉, 包满珠 (1992) 中国梅(*Prunus mume*)的植物学分类和园艺学分类. 浙江林学院学报, 9, 119–132.]
- Diggle PK (1995) Architectural effects and the interpretation of patterns of fruit and seed development. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 26, 531–552.
- Diggle PK (1997) Ontogenetic contingency and floral morphology: The effects of architecture and resource limitation. *International Journal of Plant Sciences*, 158, 99–107.
- Erbar C (2003) Pollen tube transmitting tissue: Place of competition of male gametophytes. *International Journal of Plant Sciences*, 164, 265–277.
- Granado-Yela C, Balaguer L, Cayuela L, Méndez M (2017) Unusual positional effects on flower sex in an andromonoecious tree: Resource competition, architectural constraints, or inhibition by the apical flower? *American Journal of Botany*, 104, 608–615.
- Hong Y, Fang HT, Na R (2006) Pollen viability and stigma receptivity of *Prunus mongolica* Maxim. *Guihaia*, 26, 589–591. (in Chinese with English abstract) [红雨, 方海涛, 那仁 (2006) 濒危植物蒙古扁桃花粉活力和柱头可授性研究. 广西植物, 26, 589–591.]
- Huang SQ, Guo YH (2000) New advances in pollination biology. *Chinese Science Bulletin*, 45, 225–237. (in Chinese) [黄双全, 郭友好 (2000) 传粉生物学的研究进展. 科学通报, 45, 225–237.]
- Johnson MTJ, Smith SD, Rausher MD (2010) Effects of plant sex on range distributions and allocation to reproduction. *New Phytologist*, 186, 769–779.
- Jürgens A, Witt T, Gottsberger G (2012) Pollen grain size variation in Caryophylloideae: A mixed strategy for pollen deposition along styles with long stigmatic areas? *Plant Systematics and Evolution*, 298, 9–24.
- Lankinen Å, Skogsmyr I (2001) Evolution of pistil length as a choice mechanism for pollen quality. *Oikos*, 92, 81–90.
- Liu CQ, Huang SQ (2012) Does the relative importance of resource competition and architectural effect in floral variation vary with stages of floral ontogeny? *Journal of Systematics and Evolution*, 50, 119–124.
- Lloyd DG (1980) Sexual strategies in plants. I. An hypothesis of serial adjustment of maternal investment during one reproductive session. *New Phytologist*, 86, 69–79.
- Love J, Graham SW, Irwin JA, Ashton PA, Bretagnolle F, Abbott RJ (2016) Self-pollination, style length development and seed set in self-compatible Asteraceae: Evidence from *Senecio vulgaris* L. *Transactions of the Botanical Society of Edinburgh*, 9, 371–379.
- Lu LD, Bruce B (2003) *Armeniaca*. In: *Flora of China* (eds Wu ZY, Raven PH, Hong DY), Vol. 9, pp. 396–401. Science Press, Beijing & Missouri Botanical Garden Press St. Louis.
- Ma WJ, Zhang FP, Peng YQ, Yang DR (2009) Comparison of style length and reproduction success in *Ficus* of different breeding systems. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 33, 911–918. (in Chinese with English abstract) [马文娟, 张凤萍, 彭艳琼, 杨大荣 (2009) 不同繁育系统的榕树雌花的花柱长度和繁殖率比较. 植物生态学报, 33, 911–918.]
- Mazer SJ, Dudley LS, Hove AA, Emms SK, Verhoeven AS (2010) Physiological performance in *Clarkia* sister taxa with contrasting mating systems: Do early-flowering autogamous taxa avoid water stress relative to their pollinator-dependent counterparts? *International Journal of Plant Sciences*, 171, 1029–1047.
- Mazer SJ, Moghaddasi A, Bello AK, Hove AA (2016) Winning in style: Longer styles receive more pollen, but style length does not affect pollen attrition in wild *Clarkia* populations. *American Journal of Botany*, 103, 408–422.
- Mulcahy DL (1979) The rise of the angiosperms: A geneecological factor. *Science*, 206, 20–23.
- Plitmann U (1993) Pollen tube attrition as related to breeding systems in Brassicaceae. *Plant Systematics and Evolution*, 188, 65–72.
- Ramesha BT, Yetish MD, Ravikanth G, Ganeshiah KN, Ghazoul J, Shaanker RU (2011) Stylish lengths: Mate choice in flowers. *Journal of Biosciences*, 36, 229–234.
- Roulston TH, Cane JH, Buchmann SL (2000) What governs protein content of pollen: Pollinator preferences, pollen-pistil interactions, or phylogeny? *Ecological Monographs*, 70, 617–643.
- Stephenson AG, Travers SE, Mena-Ali JI, Winsor JA (2003) Pollen performance before and during the autotrophic-heterotrophic transition of pollen tube growth. *Philosophical*

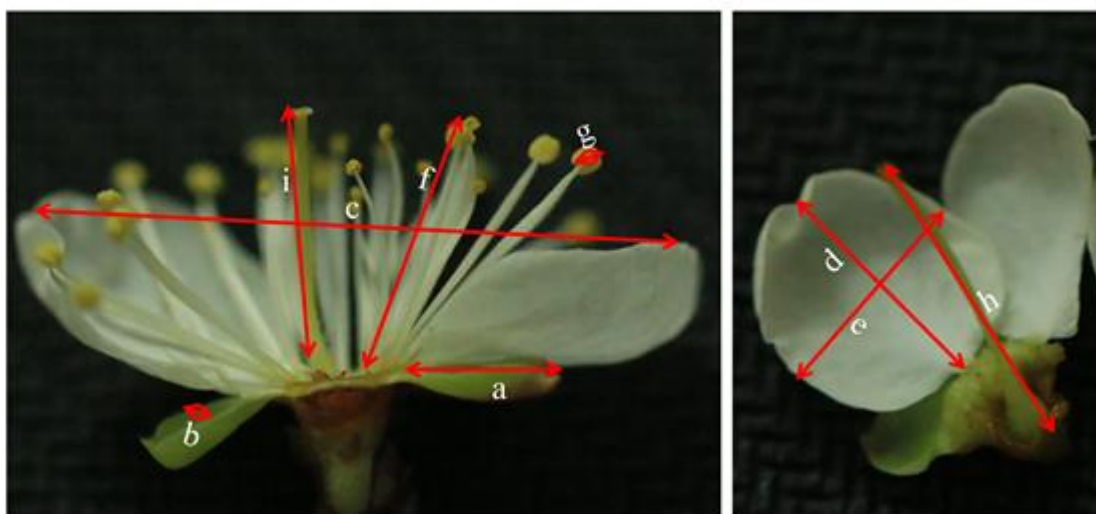
- Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences, 358, 1009–1018.
- Taylor ML, Williams JH (2012) Pollen tube development in two species of *Trithuria* (Hydatellaceae) with contrasting breeding systems. *Sexual Plant Reproduction*, 25, 83–96.
- Ushimaru A, Itagaki T, Ishii HS (2003) Variation in floral organ size depends on function. *Evolutionary Ecology Research*, 5, 615–622.
- Wang XF, Armbruster WS, Huang SQ (2012) Extra-gynoecial pollen-tube growth in apocarpous angiosperms is phylogenetically widespread and probably adaptive. *New Phytologist*, 193, 253–260.
- Wang XY, Quan QM, Wang B, Li YX, Huang SQ (2018) Pollen competition between morphs in a pollen-color dimorphic herb and the loss of phenotypic polymorphism within populations. *Evolution*, 72, 785–797.
- Wang YF, Gao HY, Shi HY, Wang JH, Du GZ (2008) Adaptive significance of *Saussurea parviflora*'s sexual organs, Qinghai-Tibetan Plateau, China. *Journal of Plant Ecology (Chinese Version)*, 32, 379–384. (in Chinese with English abstract) [王一峰, 高宏岩, 施海燕, 王剑虹, 杜国祯 (2008) 小花风毛菊的性器官在青藏高原的海拔变异. *植物生态学报*, 32, 379–384.]
- Zhang CX, Tateishi N, Tanabe K (2010) Pollen density on the stigma affects endogenous gibberellin metabolism, seed and fruit set, and fruit quality in *Pyrus pyrifolia*. *Journal of Experimental Botany*, 61, 4291–4302.

(责任编辑: 黄双全 责任编辑: 黄祥忠)

附录 Supplementary Material

附录1 梅花花部特征测量

Appendix 1 Measurements of floral traits in *Armeniaca mume*
<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2018317-1.pdf>



2 附录 1 梅花花部特征测量。a: 花萼长; b: 花萼宽; c: 花冠开口直径; d: 花瓣长; e: 花瓣宽; f: 雄蕊长; g: 花药长; h: 雌蕊长; i: 花柱长。

4 Appendix 1 Measurements of floral traits in *Armeniaca mume*. a, Spur length; b, Spur width; c, Corolla opening diameter; d, Petal length; e, Petal width; f, Stamen length; g, Anther length; h, Pistil

6 length; i, Style length.



•研究报告•

印度蔊菜与无瓣蔊菜形态变异特征的比较及分类关系

涂伟凤¹ 张洋^{2,3*} 汤洁^{2,3} 涂玉琴^{2,3}
辛佳佳^{2,3} 姬红利⁴ 张南峰² 张致²

1 (江西省农业科学院, 南昌 330200)

2 (江西省农业科学院作物研究所, 南昌 330200)

3 (江西省油料作物生物学重点实验室, 南昌 330200)

4 (中国科学院庐山植物园, 江西九江 332900)

摘要: 印度蔊菜(*Rorippa indica*)与无瓣蔊菜(*R. dubia*)的分类关系仍存在较大争议, 为阐明二者的分类学关系, 本研究综合利用形态指标测量、DNA相对含量检测、体细胞染色体观察和基于SSR分子标记的遗传距离分析等方法, 系统地比较了二者的分类学特征和细胞遗传学差异。结果表明: 印度蔊菜($2n = 48$)为六倍体, 无瓣蔊菜($2n = 32$)为四倍体。同时, 前者DNA相对含量约为150, 是后者的1.5倍。通过45对SSR分子标记的遗传距离分析得出, 相对于球果蔊菜(*R. globosa*)与欧亚蔊菜(*R. sylvestris*), 二者亲缘关系较近, 独立聚类为一支, 但在遗传距离为0.23处可以明确划分为两个种。同时, 利用角果长度和结籽密度两个形态指标可以将二者明显区分为两个种。另外, 二者存在明显的生殖障碍, 通过正反交授粉实验得出: 印度蔊菜与无瓣蔊菜自花授粉的结实率分别为97.73%和95.65%, 而以印度蔊菜为母本的杂交处理结实率为0, 以无瓣蔊菜为母本的杂交处理结实率为47.06%, 但其种子萌发率为0。综上所述, 印度蔊菜与无瓣蔊菜为两个种。

关键词: *Rorippa indica*; *Rorippa dubia*; 进化; 细胞遗传; 分类

Comparison of taxonomic morphological characteristics between *Rorippa indica* and *R. dubia*

Weifeng Tu¹, Yang Zhang^{2,3*}, Jie Tang^{2,3}, Yuqin Tu^{2,3}, Jiajia Xin^{2,3}, Hongli Ji⁴, Nanfeng Zhang², Tao Zhang²

1 Jiangxi Academy of Agricultural Sciences, Nanchang 330200

2 Crops Research Institute of Jiangxi Academy of Agricultural Sciences, Nanchang 330200

3 Jiangxi Province Key Laboratory of Oil Crops Biology, Nanchang 330200

4 Lushan Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Jiujiang, Jiangxi 332900

Abstract: The taxonomic status of *Rorippa indica* and *R. dubia* remains controversial. In order to clarify the taxonomic relationship between them, the differences of taxonomic characteristics and cytogenetic between both of them were systematically investigated by means of morphological index measurement, DNA relative content detection, somatic chromosome observation and genetic distance analysis based on SSR markers. Our results showed that *R. indica* ($2n = 48$) was hexaploid and *R. dubia* ($2n = 32$) was tetraploid. Consistently, the DNA relative content of the former was about 150, which was 1.5 times that of the latter. Genetic distance analysis based on 45 SSR markers indicated sister relationships between *R. indica* and *R. dubia*. However, they could be divided into two species when the threshold of genetic distance was set as 0.23, which was the genetic distance between two well separated species, *R. globosa* and *R. sylvestris*. Meanwhile, the two taxa could be readily distinguished by pod length and seed density. In addition, obvious reproductive barriers were observed between them. The seed setting rates of self-pollinated *R. indica* and *R. dubia* were 97.73% and 95.65%, respectively, while that of *R. indica* cross-fertilized by the pollens from *R.*

收稿日期: 2018-08-13; 接受日期: 2019-01-02

基金项目: 国家自然科学基金(31760348; 3156100418)、江西省自然科学基金(20141513010002)和江西油菜产业技术体系首席专家兼育种岗(JXARS-08)

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: pengzhang_123@163.com

dubia was 0. In comparison, the seed setting rate of *R. dubia* cross-fertilized by the pollen from *R. indica* were 47.06%, but the germination rate of these seeds was zero. In conclusion, *R. indica* and *R. dubia* should be regarded as two species

Key words: *Rorippa indica*; *Rorippa dubia*; evolution; cytogenetics; classification

蔊菜属(*Rorippa*)植物为一年生或两年生,隶属于十字花科南芥族,全世界约有90种(Warwick & Shehbaz, 2006),我国有9种,南北各省区均有分布(马成亮, 2003)。其中,印度蔊菜(*Rorippa indica*)全草可入药,具有润肺、止咳和消炎作用(Lin et al, 2014; Hong et al, 2015),被广泛用于哮喘、支气管炎等呼吸道疾病治疗,其主要有效成分为蔊菜素和蔊菜酰胺(唐宗俭等, 1974; 奚国良等, 1974)。此外,印度蔊菜环境适应性强,具有明显的抗旱(熊任香等, 2011)、抗病(涂玉琴等, 2011)和耐淹(Stift et al, 2008; Sasidharan et al, 2013; Akman et al, 2014)等优良性状,已作为栽培油菜的重要野生近缘物种,用于改良油菜的农艺性状(戴兴临等, 2001, 2005; 汤洁, 2010^①)。

蔊菜属植物之间主要的分类依据是角果、花瓣和叶片这三个形态指标。利用蔊菜属植物分类检索表,可以将不同种清晰区分。但由于印度蔊菜与无瓣蔊菜(*Rorippa dubia*)的生活周期和植株形态特征较接近,所以对二者的分类学界定一直存在争议,也给印度蔊菜的种质资源鉴定、评价和利用带来困难。另外,印度蔊菜与无瓣蔊菜均存在一定环境饰变现象,尤其在干旱条件下角果和花瓣这两个形态指标变异较大,常造成二者难以辨别。据《中国植物志》记载:两者应视为两个种,其重要区别在于无瓣蔊菜植株较柔弱,花无瓣,长角果细而直,种子每室1行;而印度蔊菜植株较粗壮,花瓣黄色,长角果稍短而粗,种子每室2行(中国科学院中国植物志编辑委员会, 2004)。一些学者认为,无瓣蔊菜和印度蔊菜是同一种植物的不同变异式样,应将二者视为同一个种(顾德兴和徐炳声, 1986),或者把无瓣蔊菜作为印度蔊菜的一个变种看待(Stuckey, 1972)。然而,马成亮(1997, 2003)和马成亮等(2000)通过系统调查山东地区蔊菜属植物的叶表皮特征、叶片解剖结构以及种子形态等形态指标得出,印度蔊菜与无瓣蔊菜存在明显差异,应视为两个种。为

了澄清这一问题,本研究拟从细胞遗传学的角度,综合利用DNA相对含量分析、体细胞染色体数目观察、基于SSR分子标记的遗传距离分析和人工栽培条件下的形态指标测量等方法,系统地阐明印度蔊菜与无瓣蔊菜分类学地位。

1 材料与方法

1.1 实验材料

2017和2018年于江西省九江市永修县、赣州市大余县和南昌市3个地理区域随机选择4个印度蔊菜居群和4个无瓣蔊菜居群。另外,在SSR分子标记遗传距离分析实验中又增加6个自然居群作为外类群,以此为参照推断印度蔊菜与无瓣蔊菜的亲缘关系。6个居群分别为:印度蔊菜的安福县岭上居群和永修县内江居群;球果蔊菜(*R. globosa*)的永修吴城居群和永修丁山居群;欧亚蔊菜(*R. sylvestris*)的青海大学校园居群和青海大学实验基地居群。共计14个自然居群(表1)。

1.2 方法

1.2.1 DNA相对含量测定

DNA相对含量分析在物种分类和特征描述方面具有重要作用。由于流式细胞仪测定细胞核DNA含量精确度高,所以本研究参照吴雅琴等(2006)的方法略作修改,用CyFlow Space流式细胞仪(Sysmex Partec)分别对不同蔊菜居群植株的DNA相对含量进行测定。取新鲜叶片0.5 cm²,置于培养皿中,将Sysmex Partec CyStain UV Precise P裂解液400 μL滴在叶片周围,用刀片将叶片切碎,以充分提取出完整的细胞核,将培养皿中的液体用30 μm滤网过滤至样品管中,然后向样品管中加入Sysmex Partec CyStain UV Precise P染液1,600 μL,常温下避光染色10 s,上机测试。

1.2.2 染色体制片与观察

采用幼小雌蕊法(吴建国等, 1999),于8个蔊菜居群中各选取5株长势良好的植株,每株分别采集3簇幼嫩花序,选取幼小花蕾,用尖头镊子剥离雌蕊并置于0.2%的8-羟基喹啉溶液中处理3 h。将处理后

① 汤洁 (2010) 甘蓝型油菜与蔊菜远缘杂交亲和性及后代性状遗传变异研究. 硕士学位论文, 江西农业大学, 南昌.

表1 本研究中印度蔊菜、无瓣蔊菜、球果蔊菜和欧亚蔊菜居群的生境与地理信息

Table 1 Habitat and geographic information of *Rorippa indica*, *R. dubia*, *R. globosa* and *R. sylvestris*

居群代号 Population code	地点 Locality	生境 Habitat	经纬度 Location	海拔 Altitude (m)
印度蔊菜居群 <i>Rorippa indica</i>				
Ri-1	江西省大余县池江镇 Chijiang Town, Dayu, Jiangxi	田埂和排水渠两侧草丛附近 Near the balk and offtake of the brushwood	25.49° N; 114.55° E	174
Ri-2	江西省大余县河洞乡 Hedong Town, Dayu, Jiangxi	空旷的沙土地, 植被较少 Open sandy land with less vegetation	25.31° N; 114.08° E	372
Ri-3	江西省永修县大屋村 Dawu Village, Yongxiu, Jiangxi	溪流旁的碎石滩周围 Near the rocky beach of streams	29.17° N; 115.57° E	32
Ri-4	江西省安福县岭上村 Lingshang Village, Anfu, Jiangxi	废旧房屋墙角碎石缝隙中 Narrow gaps in the rubble near the corner of old houses	27.20° N; 114.58° E	89
Ri-5	江西省永修县内江村 Neijiang Village, Yongxiu, Jiangxi	空旷的沙土地, 植被较少 Open sandy land with less vegetation	29.04° N; 115.81° E	56
Ri-6	江西省农业科学院 Jiangxi Academy of Agricultural Sciences, Nanchang, Jiangxi	有房屋遮阴, 生于排水沟周围 Around the drain and under the eaves	28.56° N; 115.94° E	45
无瓣蔊菜居群 <i>R. dubia</i>				
Rd-1	江西省永修县陈司村 Chensi Village, Yongxiu, Jiangxi	废旧房屋墙角碎石缝隙中 Narrow gaps in the rubble near the corner of old houses	29.31° N; 115.44° E	79
Rd-2	江西省永修县南坑村 Nankeng Village, Yongxiu, Jiangxi	有树木遮阴, 路旁排水沟两侧 Around the drain and under the trees	29.14° N; 115.53° E	203
Rd-3	江西省大余县樟斗镇 Zhangdou Town, Dayu, Jiangxi	冬闲的水稻田内 In the winter leisure farmland	25.58° N; 114.47° E	296
Rd-4	江西省永修县河桥村 Heqiao Village, Yongxiu, Jiangxi	农家菜园内, 土壤肥沃 In the garden with fertile soil	29.29° N; 115.56° E	69
球果蔊菜居群 <i>R. globosa</i>				
Rg-1	江西省永修县吴城村 Wucheng Village, Yongxiu, Jiangxi	空旷的沙土地, 植被较少 Open sandy land with less vegetation	29.18° N; 116.00° E	28
Rg-2	江西省永修县丁山村 Dingshan Village, Yongxiu, Jiangxi	废旧房屋墙角碎石缝隙中 Narrow gaps in the rubble near the corner of old houses	29.14° N; 115.98° E	33
欧亚蔊菜居群 <i>R. sylvestris</i>				
Rs-1	江西省西宁市城北区 Chengbei District, Xining, Qinghai	空旷的沙土地, 植被较少 Open sandy land with less vegetation	36.73° N; 101.75° E	2,206
Rs-2	江西省西宁市城北区 Chengbei District, Xining, Qinghai	空旷的沙土地, 植被较少 Open sandy land with less vegetation	36.76° N; 101.73° E	2,268

的雌蕊用纯水清洗3遍, 然后用吸水纸吸干雌蕊表面的水分, 并置于卡诺固定液(乙醇: 乙酸 = 3:1)内保存。将固定24 h以上的雌蕊用纯水清洗3遍, 然后置于1 N HCl溶液内60°C水浴解离10 min, 常规压片, 卡宝品红染色后观察中期分裂相细胞的染色体形态结构与数目。

1.2.3 基于SSR分子标记的遗传距离分析

本研究利用45对SSR引物分别扩增了6个印度蔊菜自然居群、4个无瓣蔊菜自然居群、2个球果蔊菜自然居群和2个欧亚蔊菜自然居群的叶片总DNA。基于印度蔊菜根、茎、叶、花和角果5个组织转录组测序得到的unigene序列, 运用Primer 3 (默认参数)进行SSR引物设计。采用CTAB法提取蔊菜叶片DNA, 利用多态性高且扩增条带清晰的45对

SSR引物进行常规PCR扩增(附录1), 反应体系为10 μL。具体如下: DNA模板2 μL, 10 × Buffer 1 μL, 25 mM Mg²⁺ 0.8 μL, 10 mM dNTPs 0.2 μL, 5 U/μL *Taq*聚合酶0.2 μL, 100 μM/L引物各0.3 μL, ddH₂O 5.2 μL。PCR反应程序为: 94°C预变性2 min, 94°C变性1 min, 60°C复性30 s, 72°C延伸45 s, 10个循环, 每个循环复性温度降低0.5°C; 94°C变性1 min, 55°C复性30 s, 72°C延伸45 s, 30个循环; 10°C保存。扩增产物采用聚丙烯酰胺凝胶电泳进行检测, 将带型清楚且重复性好的条带按照有和无分别用“1”和“0”标识, 参照Nei和Li (1979)的方法, 利用NTSYSpc2.1软件计算样品间遗传距离。

1.2.4 蔊菜群体温室栽培处理实验

参考顾德兴和徐炳声(1986)的蔊菜栽培处理实

验, 在农科院温室内, 通过盆栽实验分别对印度蔊菜与无瓣蔊菜人工栽培居群进行如下处理: (1)对照处理: 适量浇水, 保持土壤湿润; (2)干旱处理: 土壤干旱时不浇水, 使植株长期处在干旱胁迫的条件下; (3)自然居群: 农科院内的印度蔊菜(生于房屋旁的排水沟周围)与南昌县武阳镇的无瓣蔊菜(生于田埂两侧的排水沟周围)自然居群内的植株。待果实成熟后, 每种处理随机选择10个长势良好的植株, 统计每花花瓣数、每角果种子数、种子列数、角果长度和结籽密度等形态指标。

1.2.5 人工授粉实验

在温室栽培条件下分别选取10株健康的印度蔊菜与无瓣蔊菜植株, 进行如下人工授粉处理: (1)自花授粉, 花蕾期去除已开放的花, 套袋隔离; (2)♀印度蔊菜 × ♂无瓣蔊菜, 以印度蔊菜为母本, 人工去雄1-2 d后, 取无瓣蔊菜花粉涂抹柱头; (3)♀无瓣蔊菜 × ♂印度蔊菜, 以无瓣蔊菜为母本, 人工去雄1-2 d后, 取印度蔊菜花粉涂抹柱头。待果实成熟后, 统计授粉花朵数、结实角果数、每角果种子数、种子列数、角果长度、结实率和种子萌发率等指标。

1.2.6 统计分析

采用SPSS 18.0软件中的One-Way ANOVA方法分析温室栽培和人工授粉实验中不同处理间每花花朵数、每角果种子数、角果长度和结籽密度的差异, 各组间两两比较使用Duncan检验。

2 结果

2.1 印度蔊菜与无瓣蔊菜DNA相对含量与染色体数目的差异

通过流式细胞仪对印度蔊菜与无瓣蔊菜共8个自然居群个体的幼嫩叶片进行了DNA相对含量分析。结果表明: 印度蔊菜4个自然居群幼嫩叶片的DNA相对含量分别为153.43、148.52、155.54和154.98, 而无瓣蔊菜4个自然居群幼嫩叶片的DNA相对含量分别为94.85、100.24、93.60和97.70 (图1)。印度蔊菜的DNA相对含量约为无瓣蔊菜的1.5倍。

体细胞中期分裂相染色体数目和形态观察结果表明: 印度蔊菜与无瓣蔊菜均为小染色体植物, 体细胞染色体绝对长度在1.21-2.37 μm之间。但二者的体细胞染色体数目存在明显差异: 4个印度蔊菜自然居群个体的体细胞染色体数目均为 $2n = 48$, 而4个无瓣蔊菜自然居群个体的染色体数目均为 $2n =$

32 (图2)。与DNA相对含量的结果一致, 印度蔊菜体细胞染色体数目为无瓣蔊菜染色体数目的1.5倍。由于蔊菜属植物的基本染色体数目为 $n = 8$ (Warwick & Shehbaz, 2006; Mudassir et al, 2011), 所以, 结合以上DNA相对含量分析和体细胞染色体数目观察的结果可以得出: 印度蔊菜为六倍体($2n = 48$), 无瓣蔊菜为四倍体($2n=32$)。

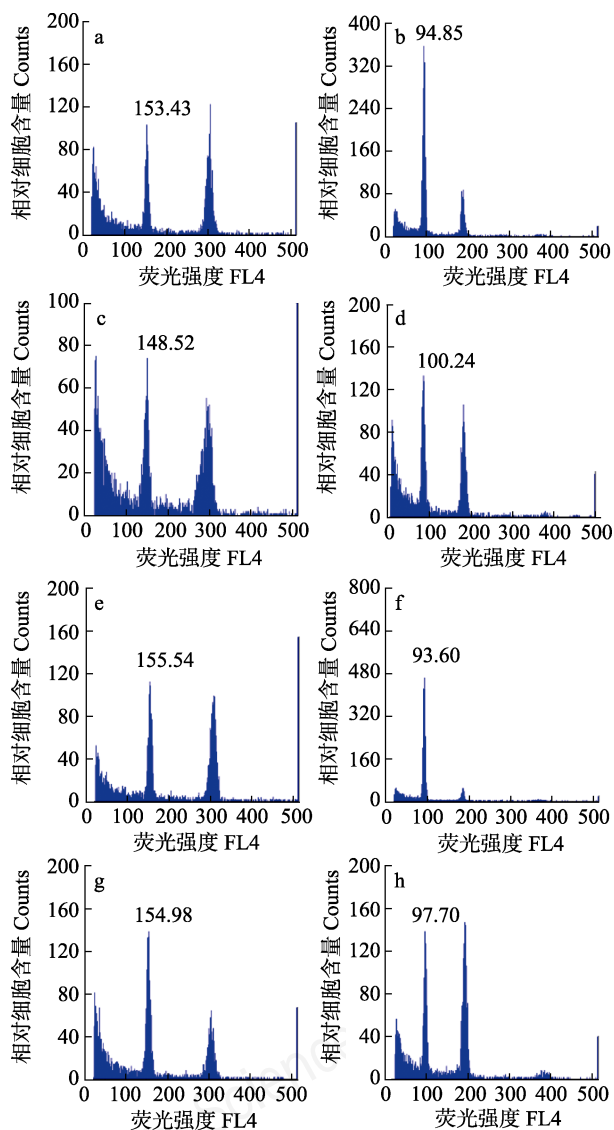


图1 印度蔊菜与无瓣蔊菜叶片DNA相对含量。(a)印度蔊菜居群Ri-2; (b)无瓣蔊菜居群Rd-4; (c)印度蔊菜居群Ri-6; (d)无瓣蔊菜居群Rd-1; (e)印度蔊菜居群Ri-1; (f)无瓣蔊菜居群Rd-2; (g)印度蔊菜居群Ri-3; (h)无瓣蔊菜居群Rd-3。居群代号见表1。

Fig. 1 Relative content of DNA in leaves of *Rorippa indica* and *R. dubia*. (a) *R. indica* Ri-2; (b) *R. dubia* Rd-4; (c) *R. indica* Ri-6; (d) *R. dubia* Rd-1; (e) *R. indica* Ri-1; (f) *R. dubia* Rd-2; (g) *R. indica* Ri-3; h, *R. dubia* Rd-3. Population codes see Table 1.

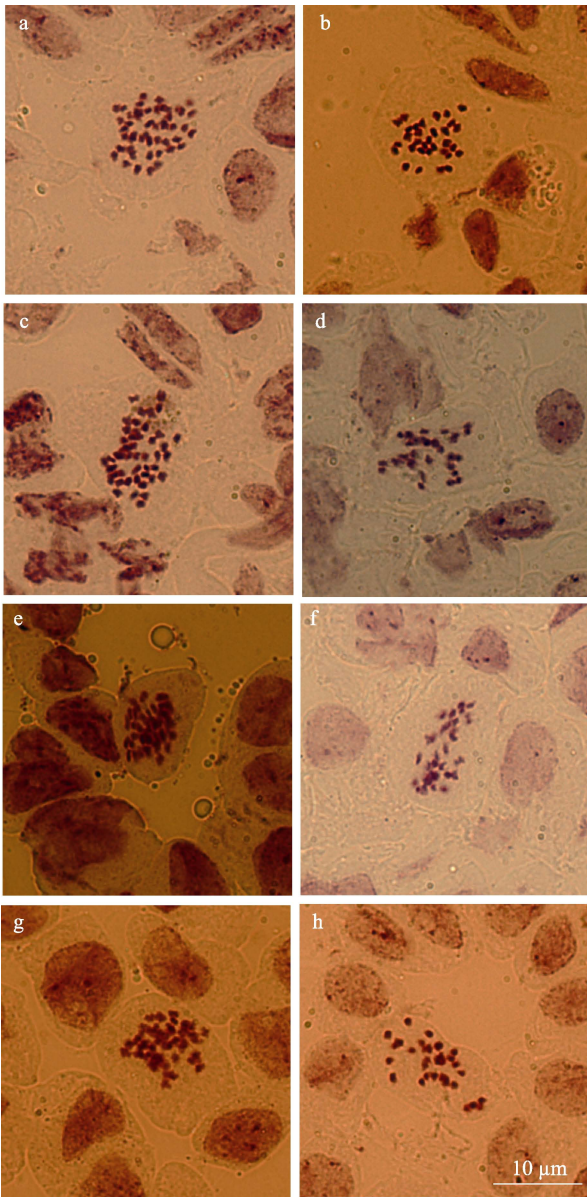


图2 印度蔊菜与无瓣蔊菜子房壁细胞染色体中期分裂相观察。(a)印度蔊菜居群Ri-2; (b)无瓣蔊菜居群Rd-4; (c)印度蔊菜居群Ri-6; (d)无瓣蔊菜居群Rd-1; (e)印度蔊菜居群Ri-1; (f)无瓣蔊菜居群Rd-2; (g)印度蔊菜居群Ri-3; (h)无瓣蔊菜居群Rd-3。居群代号同表1。

Fig. 2 Observation of metaphase division phase from the ovary parietal cells of *Rorippa indica* and *Rorippa dubia*. (a) *R. indica* Ri-2; (b) *R. dubia* Rd-4; (c) *R. indica* Ri-6; (d) *R. dubia* Rd-1; (e) *R. indica* Ri-1; (f) *R. dubia* Rd-2; (g) *R. indica* Ri-3; (h) *R. dubia* Rd-3. Population codes see Table 1.

2.2 印度蔊菜与无瓣蔊菜自然居群遗传距离分析

实验结果表明:虽然印度蔊菜与无瓣蔊菜相对于球果蔊菜与欧亚蔊菜聚为一支,亲缘关系相对较近,但6个印度蔊菜居群与4个无瓣蔊菜居群又分别聚类为两个小支(图3)。显然,无瓣蔊菜与印度蔊菜

存在明显的遗传差异,应将二者视为两个种。由于球果蔊菜与欧亚蔊菜明显为两个种,所以在遗传距离为0.23处划线可以在种的水平上将印度蔊菜和无瓣蔊菜分开。这进一步说明,基于SSR分子标记的自然居群遗传距离分析同样支持将印度蔊菜与无瓣蔊菜分为两个种,二者之间的遗传距离(0.27)略大于球果蔊菜与欧亚蔊菜之间的遗传距离(0.23)。

2.3 生长环境对植株形态指标的影响

实验结果表明:在对照处理和自然生长条件下,印度蔊菜的每花花瓣数分别是 3.94 ± 0.24 和 3.89 ± 0.32 个,干旱处理使其每花花瓣数(3.06 ± 1.24 个)显著下降;而在对照处理和自然生长条件下无瓣蔊菜的每花花瓣数分别是 0.43 ± 0.84 和 0.75 ± 1.20 个,干旱处理使其每花花瓣数显著提高为 1.35 ± 1.11 个(表2)。干旱处理对每角果种子列数影响较小,印度蔊菜与无瓣蔊菜分别为2列和1列。尽管干旱处理可以使无瓣蔊菜角果近果柄端的一小部分种子列数增加至2列,但角果整体上仍可以明显确定为1列。所以,干旱处理并未引起印度蔊菜与无瓣蔊菜每角果种子列数出现明显变化,从分类学形态指标的角度考虑,使用每角果种子列数作为区分二者的形态指标是可靠的。

另外,干旱处理使印度蔊菜与无瓣蔊菜的角果长度和结籽密度2个形态指标出现显著变化。在对照处理和自然生长条件下,印度蔊菜的角果长度分别是 16.01 ± 1.17 mm和 16.98 ± 1.06 mm,干旱处理使角果长度显著下降为 10.19 ± 3.50 mm;同样,干旱处理使无瓣蔊菜的角果长度由 29.51 ± 5.21 mm和 27.30 ± 5.24 mm显著下降至 20.20 ± 2.87 mm。干旱处理对无瓣蔊菜的每角果种子数影响甚微,但使印度蔊菜的每角果种子数由 82.00 ± 7.20 和 93.70 ± 3.92 个显著下降至 43.92 ± 23.76 个。干旱处理使印度蔊菜的结籽密度显著降低至 4.07 ± 1.15 个/cm,而无瓣蔊菜结籽密度显著增加至 3.41 ± 0.38 个/cm(表2)。

干旱处理条件下印度蔊菜和无瓣蔊菜在每个形态指标水平上均存在显著差异(表2),这说明虽然干旱条件下二者形态指标出现了明显变化,容易在分类上出现混淆,但在群体水平上依然存在显著差异。另外,通过角果长度和结籽密度两个形态指标,可以将非干旱处理条件下的印度蔊菜和无瓣蔊菜居群完美分开(图4)。即使将干旱条件下的数据一并考虑,也可以在 $y = 0.166x + 1$ 这条趋势线附近将

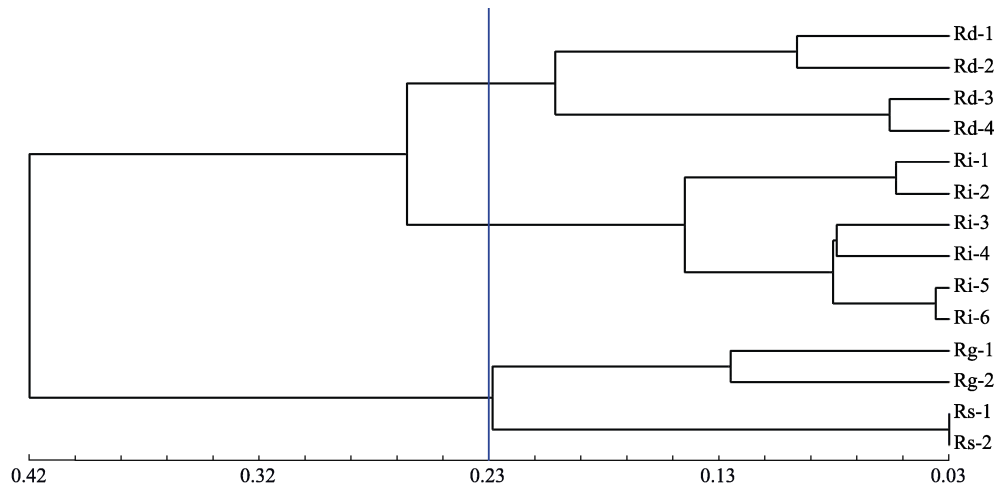


图3 印度蔊菜、无瓣蔊菜、球果蔊菜和欧亚蔊菜居群的遗传距离。居群代号同表1。

Fig. 3 Genetic distance of *Rorippa indica*, *R. dubia*, and *R. globosa* and *R. sylvestris*. Population codes see Table 1.

表2 干旱处理对印度蔊菜与无瓣蔊菜植株形态指标的影响

Table 2 Effects of drought treatments on plant morphology of *Rorippa indica* and *R. dubia*

处理 Treatment	每花花瓣数 Petal number per flower	种子列数 Seed column	角果长度 Pod length (mm)	每角果种子数 Number of seeds per pod	结籽密度 (粒/cm) Seed density (No./cm)
印度蔊菜盆栽对照处理 Control for <i>R. indica</i>	3.94 ± 0.24 ^d	2	16.01 ± 1.17 ^b	82.00 ± 7.20 ^c	5.12 ± 0.15 ^d
印度蔊菜盆栽干旱处理 Drought stress for <i>R. indica</i>	3.06 ± 1.24 ^c	2	10.19 ± 3.50 ^a	43.92 ± 23.76 ^a	4.07 ± 1.15 ^c
印度蔊菜自然条件下生长 Natural condition for <i>R. indica</i>	3.89 ± 0.32 ^d	2	16.98 ± 1.06 ^b	93.70 ± 3.92 ^c	5.45 ± 0.33 ^d
无瓣蔊菜盆栽对照处理 Control for <i>R. dubia</i>	0.43 ± 0.84 ^a	1	29.51 ± 5.21 ^d	65.15 ± 16.13 ^b	2.20 ± 0.31 ^a
无瓣蔊菜盆栽干旱处理 Drought stress for <i>R. dubia</i>	1.35 ± 1.11 ^b	1	20.20 ± 2.87 ^c	68.71 ± 10.38 ^b	3.41 ± 0.38 ^b
无瓣蔊菜自然条件下生长 Natural condition for <i>R. dubia</i>	0.75 ± 1.20 ^a	1	27.30 ± 5.24 ^d	66.17 ± 18.92 ^b	2.39 ± 0.38 ^a

a, b, c, d 代表均值间存在显著差异。a, b, c, d indicate significant difference.

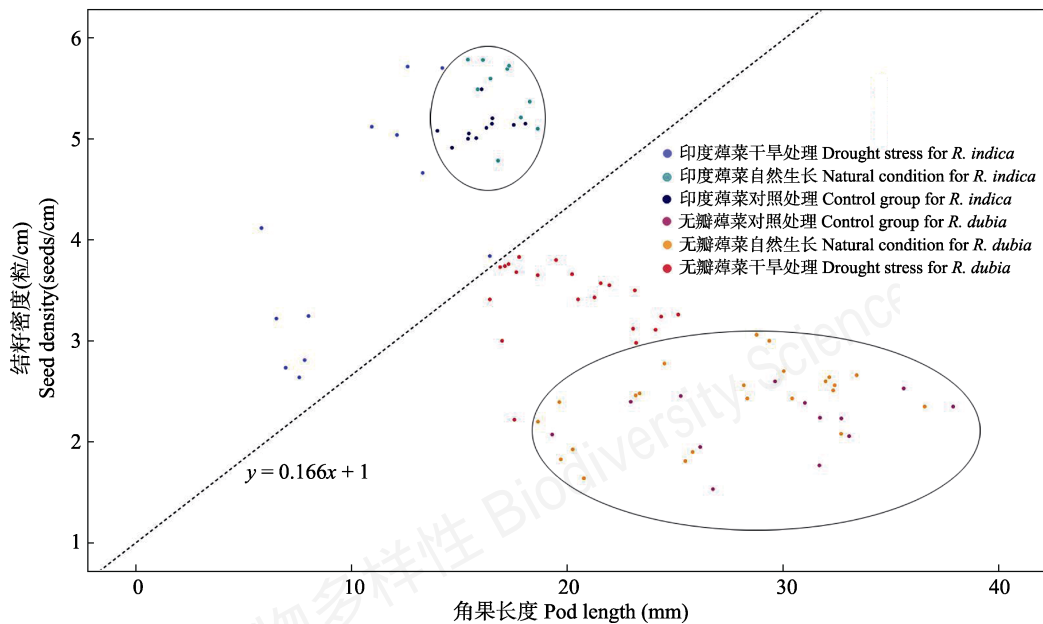


图4 结籽密度与角果长度在印度蔊菜与无瓣蔊菜居群中的分布特点

Fig. 4 Distribution characteristics of seed density and pod length in populations of *Rorippa indica* and *R. dubia*

表3 印度蒺藜菜与无瓣蒺藜菜杂交授粉实验结果

Table 3 Cross pollination experiment of *Rorippa indica* and *R. dubia*

处理 Treatment	授粉花朵数 No. of pollinated flowers	结实角果数 No. of developed pods	结实率 Seed setting rate (%)	种子列数 Seed column	角果长度 Pod length (mm)	每角果 种子数 No. of seeds per pod	种子萌发率 Seed germination rate (%)
印度蒺藜菜自花授粉 Self pollination of <i>R. indica</i>	44	43	97.73	2	15.23 ± 2.16 ^a	90.26 ± 3.89 ^a	96.70
无瓣蒺藜菜自花授粉 Self pollination of <i>R. dubia</i>	46	44	95.65	1	29.45 ± 6.52 ^b	63.28 ± 10.67 ^b	97.80
♀印度蒺藜菜 × ♂无瓣蒺藜菜 ♀ <i>R. indica</i> × ♂ <i>R. dubia</i>	36	0	0	—	—	—	—
♀无瓣蒺藜菜 × ♂印度蒺藜菜 ♀ <i>R. dubia</i> × ♂ <i>R. indica</i>	34	16	47.06	1	23.97 ± 8.83 ^b	46.16 ± 15.37 ^b	0

♀无瓣蒺藜菜 × ♂印度蒺藜菜杂交种子干瘪, 在湿润滤纸和 MS 培养基上均未观察到种子萌发。a, b, c, d 代表均值间存在显著差异。

The hybrid seeds ♀ *R. dubia* × ♂ *R. indica* were aborted, and seed germination was not observed on wet filter paper and MS medium. a, b, c, d indicate significant difference.

印度蒺藜菜和无瓣蒺藜菜居群分开。但从图4可以看出, 在干旱条件下, 印度蒺藜菜和无瓣蒺藜菜的大部分个体的数据分布均向趋势线附近扩散, 使二者的部分个体在极端条件下趋于相似, 这可能是造成印度蒺藜菜与无瓣蒺藜菜在分类学上存在争议的客观原因。

2.4 印度蒺藜菜与无瓣蒺藜菜杂交亲合性分析

通过人工控制授粉实验得出: 印度蒺藜菜与无瓣蒺藜菜自花授粉的结实率分别为97.73%和95.65%, 而以印度蒺藜菜为母本的杂交处理结实率为0, 以无瓣蒺藜菜为母本的杂交处理结实率为47.06% (表3)。可见, 二者之间的杂交处理结实率明显低于各自的自花授粉结实率。另外, 以无瓣蒺藜菜为母本获得的发育角果的种子列数、角果长度和每角果种子数分别为1列、23.97 ± 8.83 mm和46.16 ± 15.37个, 而无瓣蒺藜菜自花授粉的发育角果的种子列数、角果长度和每角果种子数分别为1列、29.45 ± 6.52 mm和63.28 ± 10.67个, 这表明二者之间的杂交亲和性存在明显的亲本依赖性, 即以无瓣蒺藜菜为母本的亲和性更高。

然而, 相对于印度蒺藜菜与无瓣蒺藜菜自花授粉的种子萌发率(分别为96.70%和97.80%), 二者正反交处理后均未获得有活力的杂交后代(表3)。尽管在无瓣蒺藜菜做母本的情况下可以获得一定量的发育角果和杂交种子, 但杂交种子均呈现干瘪状, 不能萌发。很显然, 二者群体内的个体间虽然可以自由交配繁殖后代, 但群体间杂交存在明显的生殖隔离现象。结合二者体细胞中期分裂相染色体观察的实验结果可以推测, 印度蒺藜菜与无瓣蒺藜菜的体细胞染色

体数分别为 $2n = 48$ 和 $2n = 32$ 个, 精细胞与卵细胞的染色体数目不同可能在受精过程中造成染色体不能正常配对, 导致受精卵细胞不能正常进行细胞分裂和分化。综上所述, 本研究认为应该将印度蒺藜菜与无瓣蒺藜菜视为分类学上的两个种。

3 讨论

印度蒺藜菜与无瓣蒺藜菜应视为两个种, 而不是同一物种对不同环境产生的饰变。本研究的结果与其他学者在形态解剖学方面的研究结果相一致, 马成亮(1997, 2003)以及马成亮等(2000)对山东地区蒺藜菜属植物的叶片解剖结构、种子形态和叶表皮特征观察同样得出: 印度蒺藜菜与无瓣蒺藜菜在诸多形态解剖学性状上存在显著差异, 应视为两个种。另外, 根据二者体细胞中期分裂相染色体数目统计和DNA相对含量分析可以看出, 印度蒺藜菜与无瓣蒺藜菜存在明显差异(图1和图2)。通过45对SSR分子标记引物的扩增结果得出, 印度蒺藜菜与无瓣蒺藜菜的10个自然居群明显聚为两大类(图3)。而且, 通过人工授粉实验得出, 印度蒺藜菜与无瓣蒺藜菜间杂交存在明显的繁殖障碍(表3)。虽然无瓣蒺藜菜作为母本与印度蒺藜菜杂交可以获得一定量的杂交种子, 但杂交后代存活率低。综上所述, 印度蒺藜菜与无瓣蒺藜菜是两个天然存在的种, 具有各自相对稳定的染色体组成和DNA含量, 二者之间存在明显的遗传分化并表现出明显的生殖隔离现象。

蒺藜菜属植物环境适应能力强, 分布范围广(Klime et al, 2004)。通过人工栽培处理实验可以看

出: 在干旱条件下, 印度蕹菜与无瓣蕹菜的形态指标均出现显著变化(表2), 即二者对生长条件均表现出一定的环境饰变, 体现了较强的环境适应能力, 尤其是每花花瓣数、角果长度、结籽密度和每角果种子数在干旱条件下变化较大。这一结果与顾德兴和徐炳声(1986)的结论一致。虽然印度蕹菜与无瓣蕹菜均存在一定的环境饰变现象, 但顾德兴等把二者作为同一物种的不同变异式样是不合适的。因为表型可塑性是植物适应不同生境的重要生态对策(潘晓云等, 2006; 黎磊等, 2016; 潘玉梅等, 2017), 而这种环境饰变现象引起的形态指标变化并未达到影响近缘物种分类的程度。我们通过角果长度和结籽密度两个指标的统计发现, 印度蕹菜与无瓣蕹菜明显分别聚集为两大类, 尽管在干旱处理下二者的数据分布有接近的趋势, 但通过 $y = 0.166x + 1$ 这条趋势线仍可以将所有印度蕹菜与无瓣蕹菜数据点分开(图4)。这说明在极端环境下通过形态指标区分印度蕹菜与无瓣蕹菜有一定难度, 这可能也是两者容易混淆, 存在分类学争议的主要原因。鉴于此, 本研究通过细胞遗传学的方法鉴定二者的分类学地位是可行的, 这样可以有效避免环境因素带来的误差, 为明确二者的关系提供确凿的证据。

蕹菜属植物种间染色体数量变异明显, 倍性关系复杂(Warwick & Shehbaz, 2006)。马成亮等(2000)认为印度蕹菜与无瓣蕹菜的气孔指数相近, 二者的亲缘关系较近, 无瓣蕹菜可能是印度蕹菜适应环境变异而形成的一个新物种。从我们的SSR分子标记遗传距离分析也初步得出, 印度蕹菜与无瓣蕹菜亲缘关系较近, 相对于球果蕹菜与欧亚蕹菜独立聚为一支(图3)。另外, 从DNA相对含量和体细胞染色体数目的角度分析, 印度蕹菜的这2个指标均为无瓣蕹菜的1.5倍(印度蕹菜为 $2n = 48$ 条, 无瓣蕹菜为 $2n = 32$ 条。由Warwick等对十字花科植物染色体数目指数的调查可以推断, 蕹菜属大部分植物的基本染色体数应该为 $n = 8$ (Warwick & Shehbaz, 2006; Mudassir et al, 2011), 结合本研究染色体观察的结果可得出, 印度蕹菜应为六倍体, 而无瓣蕹菜应为四倍体。另外, 蕹菜属植物存在大量的天然二倍体、三倍体、四倍体、五倍体和六倍体, 以及复杂的多倍化演化历史(Munro & Mulligan, 1984; Bleeker & Matthies, 2005; Luttkhuizen et al, 2007)。综上所述,

我们推测印度蕹菜与无瓣蕹菜可能是由同一祖先种经不同程度的染色体多倍化过程演化而来。

致谢: 感谢第三次全国农作物种质资源普查与收集项目对本文野外数据收集的支持, 感谢审稿专家提出宝贵意见和建议。

参考文献

- Akman M, Bhikharie A, Mustroph A, Sasidharan R (2014) Extreme flooding tolerance in *Rorippa*. *Plant Signaling & Behavior*, 9, e27847.
- Bleeker W, Matthies A (2005) Hybrid zones between invasive *Rorippa austriaca* and native *R. sylvestris* (Brassicaceae) in Germany: Ploidy levels and patterns of fitness in the field. *Heredity*, 94, 664–670.
- Dai XL, Cheng CM, Pan B, Xiong DT (2001) Preliminary study on compatibility of distant hybridization between rape (*Brassica napus*) and *Rorippa indica*. *Acta Agriculturae Jiangxi*, 13(1), 60–61. (in Chinese with English abstract) [戴兴临, 程春明, 潘斌, 熊德桃 (2001) 油菜与蕹菜远缘杂交亲和性研究初报. 江西农业学报, 13(1), 60–61.]
- Dai XL, Cheng CM, Song LQ, Tang J, Xiong RX, Zhang T, Zou XF, Zhang JM (2005) Germplasm enhancement through wide crosses of *Brassica napus* × *Rorippa indica*. *Journal of Plant Genetic Resources*, 6, 242–244. (in Chinese with English abstract) [戴兴临, 程春明, 宋来强, 汤洁, 熊任香, 张弢, 邹小芬, 张建模 (2005) 油菜×蕹菜远缘杂交创新油菜种质资源研究. 植物遗传资源学报, 6, 242–244.]
- Editorial Board of Flora Republicae Popularis Sinicae of Chinese Academy of Sciences (2004) *Flora Republicae Popularis Sinicae*. Science Press, Beijing. (in Chinese) [中国科学院中国植物志编辑委员会 (2004) 中国植物志. 科学出版社, 北京.]
- Gu DX, Hsu PS (1986) The variation pattern *Rorippa indica* populations in response to different environments. *Acta Botanica Yunnanica*, 8, 421–428. (in Chinese with English abstract) [顾德兴, 徐炳声 (1986) 不同环境对蕹菜群体变异式样的影响. 云南植物研究, 8, 421–428.]
- Hong L, Guo Z, Huang K, Wei S, Liu B, Meng S, Long C (2015) Ethnobotanical study on medicinal plants used by Maonan people in China. *Journal of Ethnobiology and Ethnomedicine*, 11, 32.
- Klime OJ, Martínková J, Varová KM (2004) Biological flora of Central Europe: *Rorippa palustris* (L.) Besse. *Flora*, 199, 453–463.
- Li L, Geng YP, Lan ZC, Chen JK, Song ZP (2016) Phenotypic plasticity of aquatic plants in heterogeneous environments: A review. *Biodiversity Science*, 24, 216–227. (in Chinese with English abstract) [黎磊, 耿宇鹏, 兰志春, 陈家宽, 宋志平 (2016) 异质生境中水生植物表型可塑性的研究进

展. 生物多样性, 24, 216–227.]

- Lin LZ, Sun J, Chen P, Zhang RW, Fan XE, Li LW, Harnly JM (2014) Profiling of glucosinolates and flavonoids in *Rorippa indica* (Linn.) Hiern. (Cruciferae) by UHPLC-PDA-ESI/HRMSⁿ. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 62, 6118–6129.
- Luttikhuisen PC, Stift M, Kuperus P, Tienderen VPH (2007) Genetic diversity in diploid vs. tetraploid *Rorippa amphibia* (Brassicaceae). *Molecular Ecology*, 16, 3544–3553.
- Ma CL (1997) Studies on leaf anatomy of *Rorippa* in Shandong. *Journal of Changwei Teachers College*, 16(2), 17–19. (in Chinese with English abstract) [马成亮 (1997) 山东蔊菜属叶片解剖学研究. 昌潍师专学报, 16(2), 17–19.]
- Ma CL (2003) Studies on the seed morphology of *Rorippa* in Shandong and its systematic taxonomy significance. *Guihaia*, 23, 145–148. (in Chinese with English abstract) [马成亮 (2003) 山东蔊菜属种子形态学研究及其系统分类学意义. 广西植物, 23, 145–148.]
- Ma CL, Zhang FJ, Huang Y (2000) Studies on the leaf epidermal features of *Rorippa* in Shandong and its related genera. *Journal of Liaocheng Teachers University (Natural Science Edition)*, 13(4), 59–64. (in Chinese with English abstract) [马成亮, 张复君, 黄勇 (2000) 山东蔊菜属及近缘属叶表皮特征的研究. 聊城师院学报(自然科学版), 13(4), 59–64.]
- Mudassir JS, Kumari S, Chand GR (2011) New chromosome number reports in some polypetalous species from Kashmir Himalayas. *Chromosome Science*, 14, 9–16.
- Munro DB, Mulligan GA (1984) Chromosome numbers and sexual compatibility in North America of *Rorippa sylvestris* (Cruciferae). *Canadian Journal of Botany*, 62, 575–580.
- Nei M, Li WH (1979) Mathematical model for studying genetic variation in terms of restriction endonucleases. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 76, 5269–5273.
- Pan YM, Tang SC, Wei CQ, Li XQ (2017) Comparison of growth, photosynthesis and phenotypic plasticity between invasive and native *Bidens* species under different light and water conditions. *Biodiversity Science*, 25, 1257–1266. (in Chinese with English abstract) [潘玉梅, 唐赛春, 韦春强, 李象钦 (2017) 不同光照和水分条件下鬼针草属入侵种与本地种生长、光合特征及表型可塑性的比较. 生物多样性, 25, 1257–1266.]
- Sasidharan R, Mustroph A, Boonman A, Akman M, Ammerlaan AM, Breit T, Schranz ME, Voeselek LA, Tienderen VPH (2013) Root transcript profiling of two *Rorippa* species reveals gene clusters associated with extreme submergence tolerance. *Plant Physiology*, 163, 1277–1292.
- Stift M, Luttikhuisen PC, Visser EJ, Tienderen VPH (2008) Different flooding responses in *Rorippa amphibia* and *Rorippa sylvestris*, and their modes of expression in F₁ hybrids. *New Phytologist*, 180, 229–239.
- Stuckey RL (1972) Taxonomy and distribution of the genus *Rorippa* (cruciferae) in North America. *SIDA, Contributions to Botany*, 4, 279–443.
- Tang ZJ, Chen Y, Xi GL (1974) Study on the active ingredients of *Rorippa indica*. *Scientia Sinica*, (1), 15–20. (in Chinese with English abstract) [唐宗俭, 陈嫵, 奚国良 (1974) 蔊菜有效成分的研究. 中国科学, (1), 15–20.]
- Tu YQ, Dai XL, Tu WF, Tang J (2011) Identification of resistance to *Sclerotinia sclerotiorum* and drought resistance, waterlogging tolerance of *Rorippa indica* seedling. *Journal of Plant Resources and Environment*, 20(3), 9–15. (in Chinese with English abstract) [涂玉琴, 戴兴临, 涂伟凤, 汤洁 (2011) 蔊菜幼苗抗菌核病及抗旱和耐湿特性的鉴定. 植物资源与环境学报, 20(3), 9–15.]
- Warwick SI, Shehbaz AIA (2006) Brassicaceae: Chromosome number index and database on CD-Rom. *Plant Systematics and Evolution*, 259, 237–248.
- Wu JG, Li ZY, Liu Y, Shi CH, Fu TD (1999) A cytological method for determining wide hybrid of rapeseed. *Hereditas*, 21(5), 51–52. (in Chinese with English abstract) [吴建国, 李再云, 刘焰, 石春海, 傅廷栋 (1999) 一种鉴定油菜远缘杂种的细胞学方法. 遗传, 21(5), 51–52.]
- Wu YQ, Chang RF, Cheng HH (2006) The principle and method of ploidy analysis by flow cytometry. *Journal of Yunnan Agricultural University*, 21, 407–409. (in Chinese with English abstract) [吴雅琴, 常瑞丰, 程和禾 (2006) 流式细胞术进行倍性分析的原理和方法. 云南农业大学学报, 21, 407–409.]
- Xi GL, Gu KJ, Zhang HL, Lin ZS (1974) Synthesis of similar compounds of rorifore. *Scientia Sinica*, (6), 585–590. (in Chinese with English abstract) [奚国良, 顾坤健, 张鸿良, 林子森 (1974) 蔊菜素类似化合物的合成. 中国科学, (6), 585–590.]
- Xiong RX, Tu WF, Tu YQ, Tang J, Dai XL (2011) Identification and comprehensive evaluation on drought resistance of distant filial generation between *Brassica napus* L. and *Rorippa indica*. *Acta Agriculturae Jiangxi*, 23(12), 1–6. (in Chinese with English abstract) [熊任香, 涂伟凤, 涂玉琴, 汤洁, 戴兴临 (2011) 甘蓝型油菜与蔊菜远缘杂交后代抗旱性鉴定及综合评价. 江西农业学报, 23(12), 1–6.]

(责任编辑: 王艇 责任编辑: 时意专)

附录 Supplementary Material

附录1 本研究中采用的SSR引物序列信息

Appendix 1 SSR primer sequence information in the present study

<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2018224-1.pdf>

涂伟凤, 张洋, 汤洁, 涂玉琴, 辛佳佳, 姬红利, 张南峰, 张骏. 印度焯菜与无瓣焯菜形态变异特征的比较及分类关系. 生物多样性, 2019, 27 (2): 168–176.
<http://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2018224>

附录 1 本研究中采用的 SSR 引物序列信息

Appendix 1 SSR primer sequence information in the present study

正向引物	引物序列(5'-3')	反向引物	引物序列(5'-3')
Forward primer	Primer sequence (5'-3')	Reverse primer	Primer sequence (5'-3')
c85852_g2F	TCAGTGCCACAGTTTGAGAGA	c85852_g2R	TGTGGGTGATGGTGAGAGAA
c77256_g2F	CTATGGGGATCTTCTGCTGC	c77256_g2R	TGTTTCAGACCATCCATCCA
c80988_g2F	TTGGTGAGATTTTGAAGCC	c80988_g2R	CCAGTCTGCATTGTGCTCAT
c80379_g1F	AGAACGAGGAGCTGAGTTCG	c80379_g1R	GATTTCACACCCACCAAAC
c74878_g2F	GGTGTGGAGGATATGGTGC	c74878_g2R	CTCCTTACCACCACCACTT
c84581_g1F	GTCCATTCTCTGGTGGCAT	c84581_g1R	GCCAAAGATGATTGCCTGT
c78555_g1F	TCCATGGTAGGTCGTTGTGA	c78555_g1R	GATGCATCAAGCAGAGCAAA
c79176_g1F	GCCAAACCAAACAGTCCCTA	c79176_g1R	GACTTCCCGATCCTTCTTCC
c79307_g1F	ACGACCACACCGATTGTTCT	c79307_g1R	ATTGTTCCCTGGTTCGTCGTC
c73992_g2F	GGCAGATGAATGGAGAGAGC	c73992_g2R	CCCCTTTTCTCTCCAAGAA
c86801_g1F	AGATCTCGTATTCTGCCGA	c86801_g1R	CTCTCCGCCTCAACAGAAAC
c86637_g1F	GCTACCGAAAGACCAAGCAG	c86637_g1R	GGCGGCGATAGATAATCAAA
c85322_g1F	ACCATTGCTGAATGGAAGC	c85322_g1R	TCAGTCGTGTGGGATTTCAA
c89663_g3F	AATGTGCTGGCGGATTGAAC	c89663_g3R	TTTACGCCATGTGAATCCAA
c82270_g1F	AAGTGCCACAAATAGGACCG	c82270_g1R	CCGTGACTACAAAGGGTGCT
c87943_g3F	TTGCAATCAGAAGAACGACG	c87943_g3R	ATGGAGTGAGTCCCGTTCAG
c84734_g2F	GAAGACAAGAGTGGAGGCG	c84734_g2R	TAGGGCAAAAAGCAAAGAGG
c86626_g1F	CGGTGGAGTTAGGGTTTTGA	c86626_g1R	ATCGAAGCAATCTCAATCGG
c89765_g1F	TTCGTCTCTCTGCTTCCGC	c89765_g1R	TTGGAGGCAATTA AAAACGG
c83569_g1F	ACCATACCCTCCATGAGCTG	c83569_g1R	GATGGGTATGATGGGTCTTG
c85914_g4F	CCAACAGCACTTCTGTCCA	c85914_g4R	TCTTGGGGAGGAGCTAGTGA
c89001_g1F	GGGGTAAACAACGCTGAGAA	c89001_g1R	GCTGGTGAAGCAACAACAA
c88742_g1F	CAATAAATCCCCGTGTTTGC	c88742_g1R	TTTCCCTTGCGAAGACTCAT
c85177_g1F	GAAGCTGTGATACGCCACAA	c85177_g1R	TCCGGCTGAAAAATTAACG
c84063_g2F	TCGAAGGTTCCAGGATCAAG	c84063_g2R	CCTCCCTTATGTATGTGAGCA
c85332_g2F	AACCAAGCGACGATTTAGA	c85332_g2R	GAATCCAAGCAAAAAGACCGA
c74633_g1F	GGTGGGAGAAATAAGCGACA	c74633_g1R	GGAACAAGAAGGCTGGAACA
c85096_g1F	GCTCTTCAAAGCAGAGGGA	c85096_g1R	GCCTTCTCAAGCACGAAAAC
c89600_g1F	CCTCCGTATCTTCCCATCA	c89600_g1R	TCACCGCTTTGTGTTACTGC
c87400_g1F	GTCTCTCCCTCATTCATCGC	c87400_g1R	TCTTGATGATTTCTTGGGGG
c83048_g1F	TTGCACTTTTCTCGTGATGC	c83048_g1R	AAATTGCTGGGTGTTGTGGT
c75348_g1F	CCGGATCATCTTGAACCACT	c75348_g1R	AACTCTGAAACAGCCTCCGA
c77231_g1F	TTCATGAACCCTGACCACAA	c77231_g1R	TCGGTTATATCCCAACTCGC
c78872_g1F	CAGATCCAACGAACGGAGAT	c78872_g1R	GGAACGGTAACGATGTGTTTC
c77690_g1F	ATTGCCGCCTTGTCTAAGAA	c77690_g1R	TTTGGCTTTCAAAAATTCAATG
c76294_g1F	TAAGGTTGAGGCAGAAGGAA	c76294_g1R	ATCCTCAGCAGCAGAACCAT
c74097_g1F	GCAGTCCGGTGTTTTAAAG	c74097_g1R	TGAACTGAGAGAGAGCTTGAGTTG

正向引物	引物序列(5'-3')	反向引物	引物序列(5'-3')
Forward primer	Primer sequence (5'-3')	Reverse primer	Primer sequence (5'-3')
c77761_g1F	GCTGCAGAAAACAAATTGATAA	c77761_g1R	TATTGAGGCTTCCCCAAAAA
c90394_g1F	AGCCACAAAAGCTTCTCCA	c90394_g1R	CAGAGAAGCGAAGCGAAACT
c73899_g1F	CAGACGCATTGGCTCTCATA	c73899_g1R	ATCGGGATTCAGTGTCTGC
c87011_g1F	ACGGCTACATCCATGGCTAC	c87011_g1R	TGGCCTCCGTCTGATCTATT
c9810_g1F	AGTGTTTGAAGCCATCGTCC	c9810_g1R	CACTTTGGGAGCAGGAAGAG
c77651_g1F	AGATTGATCGGCGAGACT	c77651_g1R	TACGTGGCGGATATCTAGGG
c79675_g2F	GCTTTGTCTGAAGGAGGGAA	c79675_g2R	TCCGGTCTCCACCATTTTAG
c47611_g2F	ACCAGACGAGCGGAGATAGA	c47611_g2F	AGTTTCCGGAGATGTGATGC



•研究报告•

秦岭南坡陕西洋县辖区哺乳动物 物种多样性的空间分布格局

颜文博^{1,2} 吉晟男³ 帅凌鹰⁴ 赵雷刚⁵ 朱大鹏⁵ 曾治高^{2*}

1 (陕西理工大学陕西省资源生物重点实验室, 陕西汉中 723001)

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

3 (中国环境科学研究院国家环境保护区域生态过程与功能评估重点实验室, 北京 100012)

4 (淮北师范大学生命科学学院, 安徽淮北 235000)

5 (陕西佛坪国家级自然保护区管理局, 陕西佛坪 723400)

摘要: 物种多样性的空间分布格局一直是生态学和生物地理学研究的一个热点问题。山地生态系统的生境异质性和物种多样性高, 适合研究物种多样性空间分布格局及其相关机制。2016年11月至2017年11月, 本研究选取秦岭南坡陕西洋县辖区作为研究区域, 采用样线法、红外相机法和笼捕/夹捕法, 系统分析了8目21科48种哺乳动物物种多样性的空间分布格局。研究结果发现秦岭南坡洋县辖区哺乳动物物种丰富度的空间分布格局大致是中南部低, 北部和东部高; 物种多样性指数大致是中南部和北部低, 东部高。啮齿类动物和非啮齿类动物的空间分布格局存在差异。哺乳动物物种丰富度和多样性指数的垂直分布格局都符合中峰模式, 但啮齿类动物和非啮齿类动物间存在差异。最优线性模型结果表明, 研究地区哺乳动物物种多样性的空间分布格局受到多种环境因素的共同影响。其中, 年均温与物种多样性的相关性最强, 在6个最优线性模型中贡献都是最大。综上, 秦岭南坡洋县辖区中高海拔区域的物种多样性较高, 应加强对中高海拔地区的保护, 以维系该区域较高的生物多样性。

关键词: 秦岭; 哺乳动物; 物种多样性; 空间分布格局; 垂直分布格局

Spatial distribution patterns of mammal diversity in Yangxian County of Shaanxi Province on the southern slope of the Qinling Mountains

Wenbo Yan^{1,2}, Shengnan Ji³, Lingying Shuai⁴, Leigang Zhao⁵, Dapeng Zhu⁵, Zhigao Zeng^{2*}

1 Shaanxi Key Laboratory of Bio-Resources, Shaanxi University of Technology, Hanzhong, Shaanxi 723001

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

3 State Environmental Protection Key Laboratory of Regional Ecological Processes and Functions Assessment, Chinese Research Academy of Environmental Sciences, Beijing 100012

4 School of Life Sciences, Huaibei Normal University, Huaibei, Anhui 235000

5 Foping National Nature Reserve, Foping, Shaanxi 723400

Abstract: Studies on spatial patterns of biodiversity are of great interest in ecology and biogeography. Mountain ecosystems with high habitat heterogeneity and rich biodiversity are ideal for the study of biodiversity distribution. From November 2016 to November 2017, line transect survey, camera-trapping and cage-trapping/snap-trapping were used to investigate the mammal diversity in Yangxian County of Shaanxi Province, which is located on the southern slope of the Qinling Mountains. A total of 48 mammal species belonging to 21 families and 8 orders were identified in the study area. The spatial distribution of mammal species richness was generally low in the midland and south and high in the north and east of the study area. The spatial distribution of mammal species diversity was generally low in the midland and south and north and high in the east of the study area. The spatial distribution of rodents and non-rodent mammals were different. The elevational distribution of mammal species richness and diversity were unimodal. The

收稿日期: 2018-10-06; 接受日期: 2019-02-13

基金项目: 生态环境部生物多样性保护专项(2017HB2096001006)

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

elevational distribution of rodents and non-rodent mammals were also different. The best model suggests that patterns of mammal species diversity are governed by the integrated effects of different environmental predictors, with annual mean temperature being the most important. Mammal species diversity peaked at mid and high elevation area. To maintain high biodiversity in the region, we should sustainably strengthen protection of mid and high elevation areas.

Key words: Qinling Mountains; mammal; species diversity; spatial distribution; elevational distribution

物种多样性的空间分布格局一直是生态学和生物地理学研究的一个热点问题,也是保护生物学确定多样性热点和保护重点的重要依据之一。物种多样性的分布格局是指在一定地域中物种多样性在三维空间的分布状态,即在经度、纬度和海拔高度(水下深度)的分异情况(吴永杰和雷富民, 2013)。鉴于海拔梯度综合了温度、降雨量、气压等多种环境因子的影响,温度在海拔梯度上的变化速率又是纬度梯度的1,000倍(Barry, 2008),因此成为生态学家研究物种多样性分布规律的重要关注点(郑智等, 2014c)。而在相对较小的空间尺度上,山地生态系统的海拔梯度落差大,成为研究物种多样性空间分布格局的理想场所(McCain, 2005; Rowe et al, 2015)。

对于物种多样性空间分布格局的形成与维持机制,研究者们提出了多种假说和解释,包括面积假说(Rosenzweig & Ziv, 1999)、气候稳定性假说(Stevens, 1989)、能量假说(Hawkins et al, 2003)、生境异质性假说(Heaney, 2010)和中域效应假说(Colwell & Lees, 2000)等。其中中域效应假说重点探讨几何边界对物种多样性空间分布格局的影响,预测在几何边界的中心区域将出现物种多样性的峰值,是解释物种多样性空间分布格局的重要理论,得到了广泛关注(吴永杰和雷富民, 2013; 郑智等, 2014b; 胡一鸣等, 2018)。

秦岭是我国亚热带和暖温带的分界线,也是中国动物地理区划中古北界和东洋界的分界线(张荣祖, 2011)。秦岭为我国重要的生态过渡带,加之山体高大,地形复杂,物种多样性极其丰富,是我国生物多样性分布的中心地区之一;《中国生物多样性保护战略与行动计划》(2011–2030)已将秦岭列为生物多样性保护优先区域之一。目前秦岭地区物种多样性空间分布格局和相关机制的研究仍十分有限,多数研究仅限于局部地区的单个生物类群,且主要集中在植物类群(如唐志尧等, 2004; 唐志尧和

柯金虎, 2004; 刘金虎等, 2011; 王宇超和王得祥, 2013)、鸟类^①、两栖爬行类(郑智等, 2014a, b, c)和哺乳类(李晟等, 2014; Shuai et al, 2017)。陕西省洋县辖区位于秦岭中段南坡,海拔跨度从389 m至3,071 m,境内有长青国家级自然保护区和朱鹮国家级自然保护区,哺乳动物物种多样性丰富(何百锁, 2001; 何百锁等, 2016)。洋县辖区内人口密度和人为干扰比较大,因而动物多样性的空间分布受到较大影响。本研究分析了秦岭地区人为干扰下的物种多样性空间分布格局,为探讨大尺度范围物种多样性空间分布格局的普遍模式、环境影响因素和演化机制等宏生态学研究提供数据支撑。

1 材料与方法

1.1 研究区域

陕西省洋县辖区位于107°11'–108°33' E, 33°02'–33°43' N之间,东西宽约56 km,南北长约76 km,总面积3,206 km² (图1)。昏人坪梁兴隆岭海拔最高(3,071 m),黄金峡镇白沙渡海拔最低(389 m)。研究区域属暖温带向北亚热带过渡地区,气候温暖湿润,冬无严寒,夏无酷暑。年日照时数1,800–2,000 h,年均气温12–14℃,年均降水量900–1,000 mm,无霜期238 d。洋县中南部的汉中盆地是主要人口居住区域,人口密度较高,东部较低,北部最低(图1)。

洋县境内除低海拔地区分布有农作物如水稻(*Oryza sativa*)、小麦(*Triticum aestivum*)和油菜(*Brassica campestris*)外,随海拔从低到高还分布有常绿阔叶林、阔叶混交林、针阔混交林、针叶林、亚高山草甸5种植被类型,共有乔木树种72科152属321种。其中国家重点保护植物有铁杉(*Tsuga chinensis*)、秦岭冷杉(*Abies chensiensis*)、巴山冷杉(*A. fargesii*)、红豆杉(*Taxus chinensis*)、银杏(*Ginkgo biloba*)、香樟(*Cinnamomum camphora*)等。根据洋

^① 田凯 (2017) 鄂西北野生脊椎动物物种多样性及地理分布格局研究. 硕士学位论文, 湖北大学, 武汉.

县志记载, 境内有兽类60多种, 鸟类250余种, 两栖爬行动物20多种, 鱼类18种。被称为秦岭四宝的国家一级重点保护野生动物大熊猫(*Ailuropoda melanoleuca*)、川金丝猴(*Rhinopithecus roxellana*)、秦岭羚牛(*Budorcas bedfordi*)和朱鹮(*Nipponia nippon*)在这里均有分布。

1.2 物种调查方法

根据生态环境部对全国10 km × 10 km网格划分规则, 本研究区域包括42个网格, 我们根据分层取样的原则选择其中的22个作为调查网格(图1)。在每个调查网格内分别采用样线法、红外相机法和样带法调查哺乳动物物种多样性。

(1)样线法: 每个调查网格内设置长2–3 km、宽6 m的调查样线2条。2个人一组, 观测时行进速度为1 km/h, 记录样线上遇到的大中型哺乳动物的实体、足迹链、粪便、食迹、卧迹等, 并判断动物的种类和个体数量。2016年11–12月、2017年3–4月、7月和11月共进行了4次调查, 样线的总长度为464.58 km。

(2)红外相机法: 将每个调查网格划分成25个2 km × 2 km的小网格, 根据分层取样的原则选择小网格布设相机, 每个小网格中布设1台, 每个调查网格内共2台。将红外相机设置在动物痕迹(粪便、足迹和遗落物等)较多的地点(如兽径、水源点等处), 相机固定于离地面50–80 cm的树干上, 镜头基本与地面平行。记录相机放置的日期、GPS位点、海拔、坡度、坡向、动物痕迹以及人为干扰等信息。红外相机数据每3个月读取1次, 然后将相机移动到其他的小网格内。红外相机的有效位点数为141个, 总工作时长为13,871相机日。

(3)样带法: 在每个调查网格内设置1条样带, 样带上每隔5 m布设1个捕鼠笼或鼠夹, 共布设100个, 连续调查3天, 每天检查上夹动物, 总计用300个笼(夹)捕日; 同时在样带上每隔5 m布设1个陷阱(桶), 共15个, 连续3天调查食虫类小型哺乳动物。在2016年秋季(10–11月)及2017年夏秋季(8–10月), 分两次共对22个网格进行了13,320个笼(夹)捕日及530个陷阱日的调查。

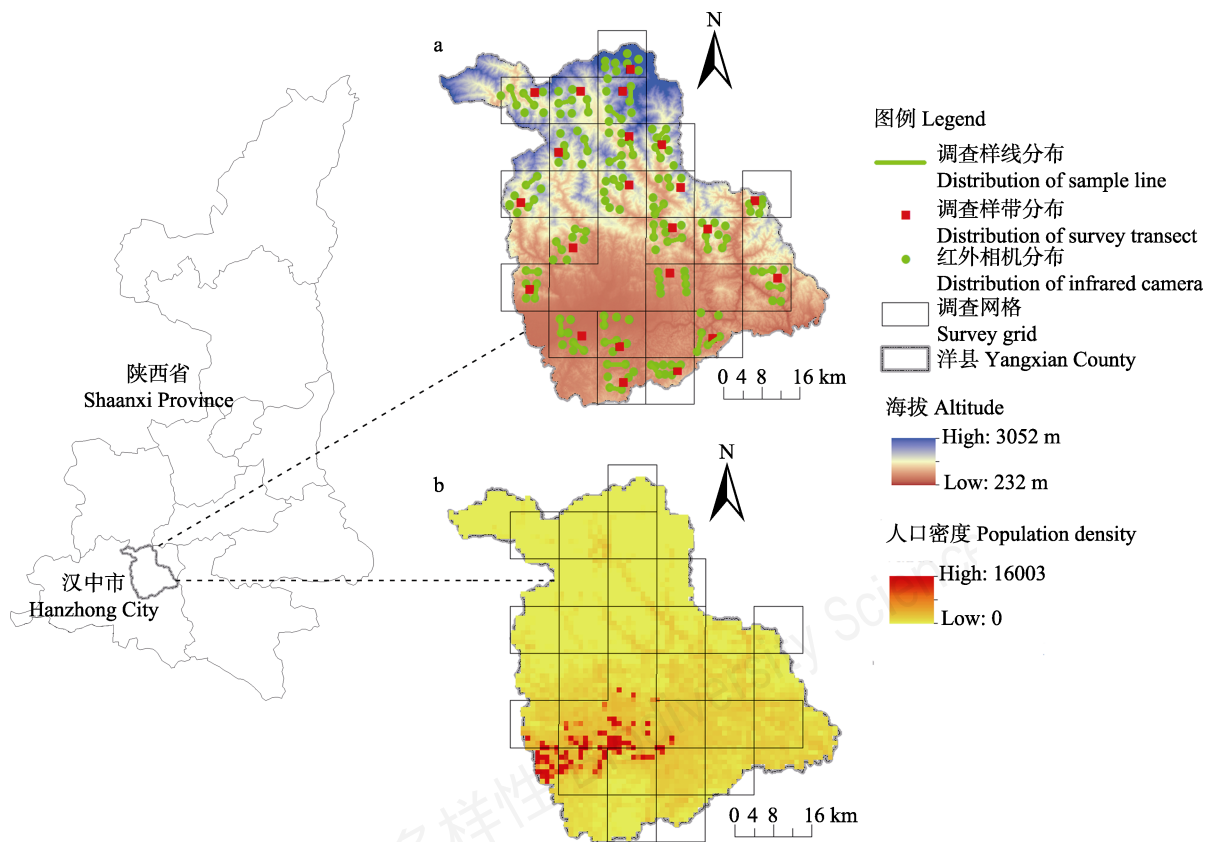


图1 研究地区的位置及调查设置(a)和人口分布(b)情况。数据来源于中国科学院资源环境科学数据中心(<http://www.resdc.cn>)。Fig. 1 Location of study area, the status of survey settings (a) and population distribution (b). The data set is provided by Data Center for Resources and Environmental Sciences, Chinese Academy of Sciences (RESDC) (<http://www.resdc.cn>).

1.3 数据分析

1.3.1 物种多样性空间分布格局图的构建

在ArcGIS 10.1软件中,根据22个调查网络的物种丰富度和多样性指数数据,采用Kriging插值方法构建研究地区物种丰富度和多样性指数的空间分布格局图。物种丰富度采用物种的数目。物种多样性采用Shannon-Wiener多样性指数,计算公式如下:

$$H' = -\sum_{i=1}^S P_i \ln P_i \quad (1)$$

式中, S 为调查到的物种数; P_i 为物种 i 的个体数占所有物种个体数的比例。

1.3.2 物种多样性垂直分布模式的检验

在ArcGIS 10.1软件中,计算每个调查网络的平均海拔。将每个调查网络的平均海拔作为自变量,物种丰富度和多样性指数作为因变量,构建多项式回归模型,并根据校正赤池信息准则AICc (the corrected Akaike information criterion)的最小值,从一阶和二阶的多项式(分别代表线性和单峰曲线)中选出最优模型来确定物种丰富度和多样性指数的垂直分布格局模式。海拔数据来源于<https://earthexplorer.usgs.gov/>网站,空间分辨率是30 m × 30 m。

1.3.3 物种多样性与环境因子的关系检验

在R 3.5.0 (R Development Core Team, 2018)中,使用scatterplotMatrix函数分析环境因子与物种丰富度和多样性指数的拟合曲线。根据拟合曲线分析结果,对每个环境因子变量增加二次项提高预测精度。然后使用regsubsets函数进行全子集回归,以校正后的模型拟合优度(adjusted R^2)为依据,分别在物种丰富度和多样性指数与环境因子的多元线性回归模型中,筛选出拟合优度最大的最优线性模型。再使用lm函数拟合物种丰富度和多样性指数与环境因子的多元线性回归模型,并通过 t 检验值比较环境因子对模型的相对贡献大小。

本研究采用以下环境因子:增强植被指数(enhanced vegetation index, EVI)、年均温(annual mean temperature, T_{mean})、年降水量(mean annual precipitation, AP)、植被类型数(vegetation number, Vegn)。EVI数据选用2016年10月至2017年10月的MODIS数据,空间分辨率是250 m × 250 m,来源于<https://earthexplorer.usgs.gov/>网站。 T_{mean} 、AP和Vegn数据的空间分辨率是1,000 m × 1,000 m,来源于中国科

学院资源环境科学数据中心(<http://www.resdc.cn>)。在ArcGIS 10.1软件中,计算每个调查网络的EVI、 T_{mean} 和AP的平均值,以及Vegn的数值。

2 结果

本次调查共鉴定哺乳动物48种(附录1),隶属8目21科42属,其中啮齿类动物6科17属22种,占哺乳动物总种数的45.83%。

2.1 哺乳动物物种多样性的空间分布格局

哺乳动物总体物种丰富度的空间分布格局大致是中南部低,北部和东部高(图2)。但是,啮齿类动物和非啮齿类动物的物种丰富度空间分布格局存在差异:啮齿类动物是中南部和北部低,东部高;而非啮齿类动物是中南部低,北部高。哺乳动物总体多样性指数的空间分布格局大致是中南部和北部低,东部高(图2)。啮齿类动物和非啮齿类动物的物种多样性指数空间分布格局也存在差异:啮齿类动物是中南部和东部高,北部低;而非啮齿类动物是中南部低,北部和东部高。

2.2 哺乳动物物种多样性的垂直分布格局

哺乳动物总体物种丰富度垂直分布格局为正中峰模式,物种丰富度在海拔1,500 m左右最高(图3a);而总体物种多样性指数为左偏倚的中峰模式,在海拔1,000 m左右最高(图3d)。啮齿类动物的物种丰富度和多样性指数垂直分布格局都为左偏倚的中峰模式,在海拔1,000 m左右最高(图3b, e)。非啮齿类动物的物种丰富度垂直分布格局为右偏倚的中峰模式,物种丰富度在海拔1,800 m左右最高(图3c);而物种多样性指数为正中峰模式,在海拔1,500 m左右最高(图3f)。

根据AICc最小值选出的最优多项式回归模型都为二次方模型(表1),即秦岭南坡洋县辖区哺乳动物的物种多样性垂直分布格局都是单峰模式。

2.3 影响哺乳动物物种多样性空间分布格局的环境因子

最优线性模型筛选结果显示由环境因子 T_{mean} 、 T_{mean}^2 、Vegn、Vegn²、EVI和EVI²的组合模型对研究地区哺乳动物总体物种丰富度空间分布格局的解释率最高,其中 T_{mean}^2 、EVI和EVI²具有显著影响(表2)。 T_{mean}^2 为负相关,表明年均温对物种丰富度格局的影响效果为倒钟型,在中域温度区域具有最高的

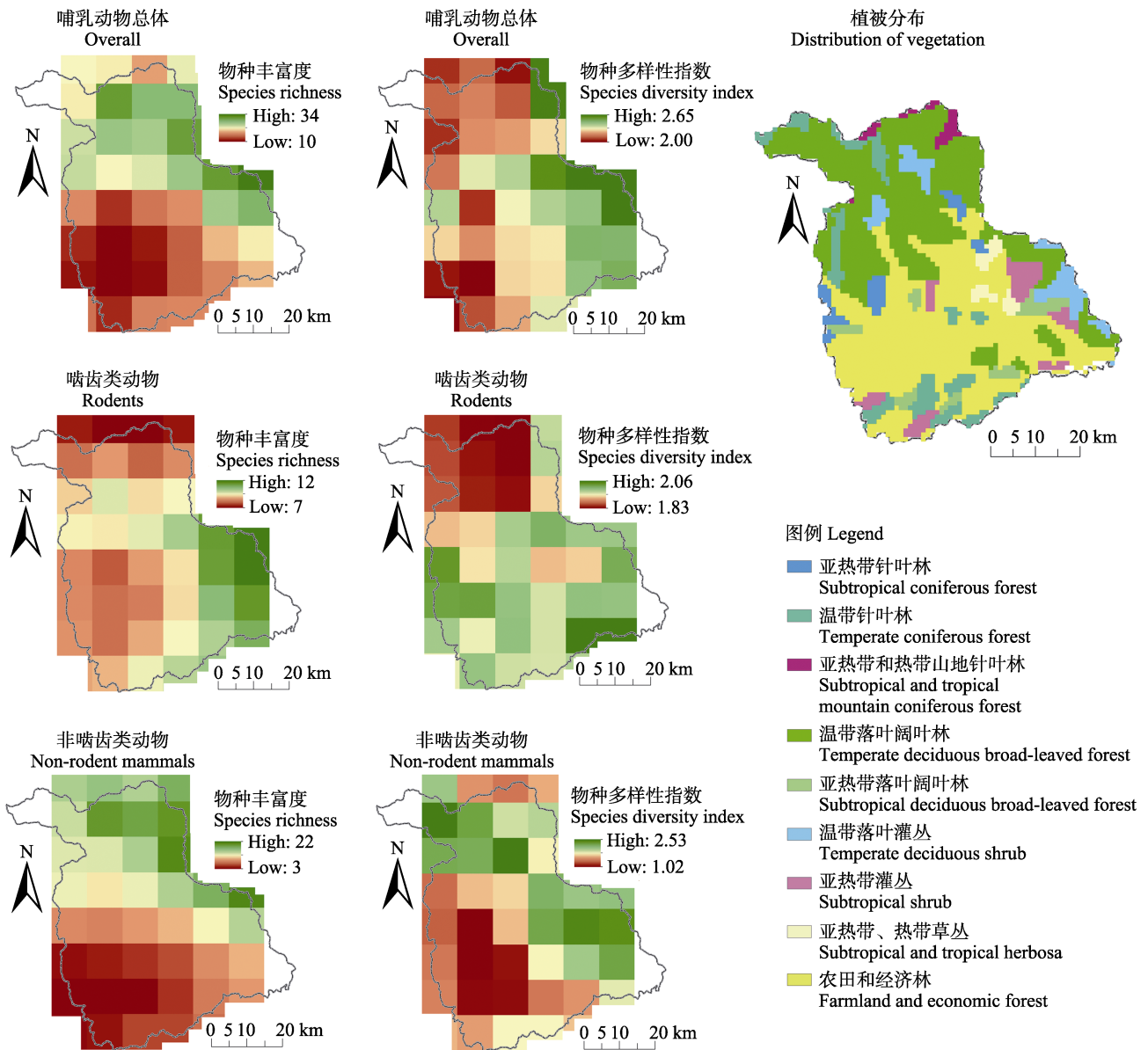


图2 秦岭南坡洋县辖区哺乳动物物种多样性的空间分布格局

Fig. 2 Spatial distribution patterns of mammal species diversity in Yangxian County on the southern slope of the Qinling Mountains

物种丰富度。EVI²为正相关, 表明增强植被指数对物种丰富度格局的影响效果为钟型, 在中域增强植被指数的区域具有较低的物种丰富度。EVI²对模型解释率的贡献最大, 表明增强植被指数对哺乳动物总体物种丰富度空间分布格局起主导作用。由 T_{mean}、T_{mean}²、AP、AP²和Vegn²组成的模型对哺乳动物总体多样性指数空间分布格局的解释率最高(表2)。T_{mean}²是负相关, 而AP²和Vegn²是正相关, 表明年平均降水量和植被类型复杂性对物种多样性指数格局的影响效果是钟型, 在中域年平均降水量

和植被类型复杂区域具有最低的物种多样性指数。AP²对模型解释率的贡献最大, 表明年平均降水量对哺乳动物总体物种多样性指数空间分布格局起主导作用。

最优线性模型筛选结果显示, T_{mean}、T_{mean}²、AP²、Vegn、EVI和EVI²的组合对啮齿类动物的物种丰富度空间分布格局解释率最高(表2)。T_{mean}²为负相关, 而AP²和EVI²是正相关。物种丰富度与植被类型数显示为正相关关系。T_{mean}对模型解释率的贡献最大, 表明年均温对啮齿类动物的物种丰富度空间分布

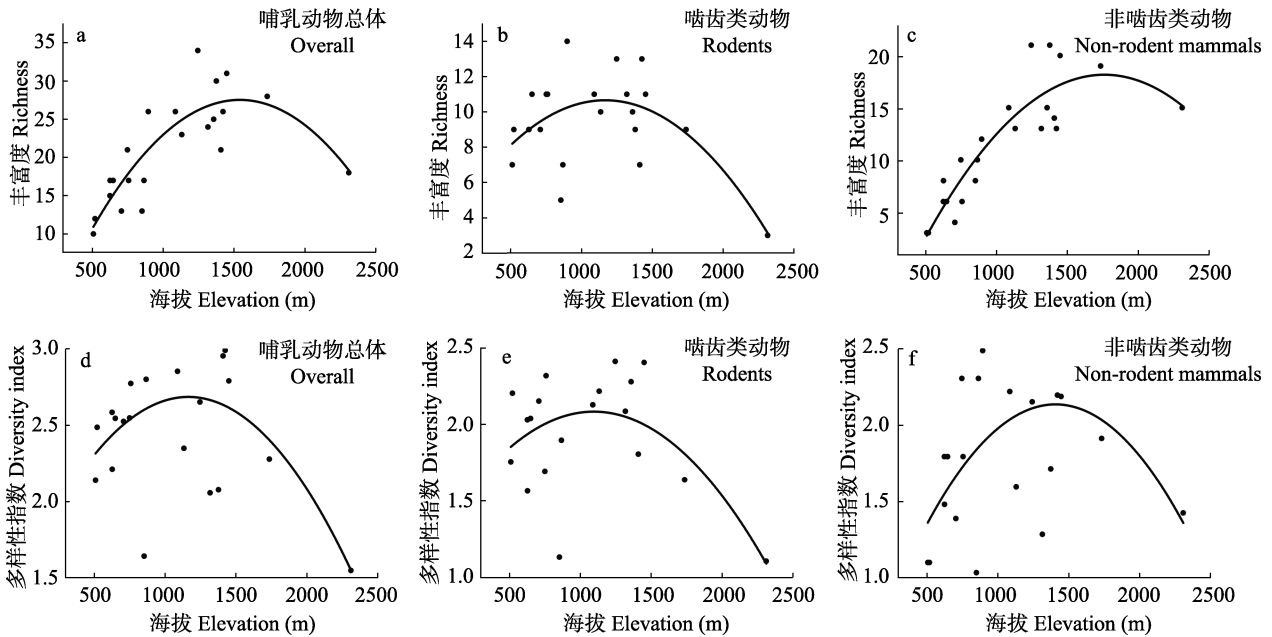


图3 秦岭南坡洋县辖区哺乳动物物种多样性的垂直分布格局

Fig. 3 Elevational distribution patterns of mammal species diversity in Yangxian County on the southern slope of the Qinling Mountains

表1 秦岭南坡洋县辖区哺乳动物物种多样性垂直分布的多项式回归

Table 1 Polynomial regressions for the mammal species diversity along the elevational gradients in Yangxian County on the southern slope of the Qinling Mountains

物种分组 Species groups	多样性 Diversity	校正赤池信息准则模型差值(一阶) Corrected Akaike information criterion (Order 1)	校正赤池信息准则模型差值(二阶) Corrected Akaike information criterion (Order 2)
哺乳动物总体 Overall	丰富度 Richness	16.82	0
	多样性指数 Diversity index	5.06	0
啮齿类动物 Rodents	丰富度 Richness	7.82	0
	多样性指数 Diversity index	1.66	0
非啮齿类动物 Non-rodent mammals	丰富度 Richness	14.46	0
	多样性指数 Diversity index	5.13	0

格局起主导作用。由 T_{mean} 、 T_{mean}^2 、 AP^2 、 $Vegn^2$ 、 EVI 和 EVI^2 组成的模型对啮齿类动物的物种多样性指数空间分布格局解释率最高, 但仅 T_{mean} 具有显著影响(表2), 且呈正相关关系。

最优线性模型筛选结果显示, T_{mean}^2 、 $Vegn$ 、 $Vegn^2$ 和 EVI^2 的组合对非啮齿类动物的物种丰富度空间分布格局的解释率最高, 其中 T_{mean}^2 和 EVI^2 具有显著影响(表2)。 T_{mean}^2 为负相关, EVI^2 为正相关; T_{mean}^2 对模型解释率的贡献最大。 T_{mean} 、 T_{mean}^2 、 $Vegn^2$ 和 EVI^2 的组合对非啮齿类动物的物种多样性指数空间分布格局的解释率最高, 其中 T_{mean} 、 T_{mean}^2 和 $Vegn^2$ 具有显著影响(表2)。 T_{mean} 为负相关; $Vegn^2$ 是正相关, 且对模型解释率的贡献最大。

3 讨论

由于取样困难、数据难于获得等原因, 目前关于哺乳动物物种多样性空间分布格局的研究主要集中于物种丰富度方面(McCain, 2005; 王新建等, 2007; 林鑫等, 2009; Hu et al, 2017), 而关于物种多样性指数的研究相对较少(吴永杰和雷富民, 2013)。本研究综合采用了样线法、红外相机法和笼捕/夹捕法, 不仅获得哺乳动物的物种数, 还调查到每物种的数量, 因而不仅能探讨哺乳动物物种丰富度的空间分布格局, 也能研究其物种多样性指数状况。本次调查共确认分布48种哺乳动物, 其中20种为大中型哺乳动物(包括灵长类、食肉类和有蹄类; 曾治高

表2 秦岭南坡洋县辖区哺乳动物物种多样性与环境因子最优线性模型

Table 2 Determinants of species diversity for mammals from best-fit explanatory models in Yangxian County on the southern slope of the Qinling Mountains

多样性 Diversity	环境因子 Environment variables	因子系数 Coefficient	<i>t</i>	<i>P</i>
哺乳动物总体 Overall				
丰富度 Richness	T_{mean}	5.71	1.63	0.12
	T_{mean}^2	-0.32	-2.14	< 0.05
	Vegn	8.96	2.09	0.05
	Vegn^2	-0.99	-1.71	0.11
	EVI	-2.38e+03	-2.17	< 0.05
	EVI^2	3.62e+03	2.25	< 0.05
多样性指数 Diversity index	T_{mean}	1.02	2.55	< 0.05
	T_{mean}^2	-4.73e-02	-2.21	< 0.05
	AP	-0.16	-2.31	< 0.05
	AP^2	9.05e-05	2.34	< 0.05
	Vegn^2	2.59e-02	2.28	< 0.05
啮齿类动物 Rodents				
丰富度 Richness	T_{mean}	7.11	3.12	< 0.01
	T_{mean}^2	-0.33	-3.10	< 0.01
	AP^2	2.60e-05	2.36	< 0.05
	Vegn	1.04	2.73	< 0.05
	EVI	-1.45e+03	-2.68	< 0.05
	EVI^2	2.10e+03	2.70	< 0.05
多样性指数 Diversity index	T_{mean}	1.43	2.13	< 0.05
	T_{mean}^2	-6.41e-02	-2.06	0.06
	AP^2	3.79e-06	1.19	0.25
	Vegn^2	1.85e-02	1.24	0.24
	EVI	-2.62e+02	-1.66	0.12
	EVI^2	3.66e+02	1.61	0.13
非啮齿类动物 Non-rodent mammals				
丰富度 Richness	T_{mean}^2	-0.09	-5.81	< 0.01
	Vegn	5.97	1.92	0.07
	Vegn^2	-0.74	-1.79	0.09
	EVI^2	1.84e+02	3.22	< 0.01
多样性指数 Diversity index	T_{mean}	0.94	2.35	< 0.05
	T_{mean}^2	-0.04	-2.47	< 0.05
	Vegn^2	0.04	3.19	< 0.01
	EVI^2	-16.74	-1.49	0.16

EVI: 增强植被指数; T_{mean} : 年均温; AP: 年降水量; Vegn: 植被类型数。

EVI, Enhanced vegetation index; T_{mean} , Annual mean temperature; AP, Mean annual precipitation; Vegn, Vegetation number.

等, 2006)。何百锁(2001)经1997–2000年的野外调查确认长青国家级自然保护区内分布52种哺乳动物。

何百锁等(2016)基于红外相机确定长青国家级自然保护区内分布17种大中型哺乳动物。可见, 本调查结果基本反映了研究地区的哺乳动物群落组成。

人类活动干扰对研究地区哺乳动物物种多样性的空间分布格局具有较大影响。在人口密度最高的中南部地区, 哺乳动物总体物种丰富度和多样性指数都最低(图1, 2)。物种丰富度和多样性指数的空间分布格局在啮齿类动物和非啮齿类动物之间存在差异。啮齿类动物在人口密度较小的东部地区丰富度最高, 而非啮齿类动物则在人口密度最小的北部地区高。由于边缘效应, 适度人类干扰生境中小型啮齿类动物的物种多样性可能最高(肖治术等, 2002)。据此推测, 可能是近年来的天然林保护工程和移民搬迁工程, 使洋县东部地区的次生林和灌木林受到的干扰减弱, 且出现了大量的弃耕地, 隐蔽条件较好, 导致森林型鼠类和农田型鼠类多在此处出没, 前者如大林姬鼠(*Apodemus peninsulae*)、齐氏姬鼠(*A. chevrieri*)和白腹巨鼠(*Leopoldamys edwardsi*), 后者如大仓鼠(*Tscheskia triton*)、北社鼠(*Niviventer confucianus*)。因此, 适度人类干扰的东部地区啮齿类动物的物种丰富度和多样性指数最高。而大中型野生动物对人类活动干扰敏感(张跃等, 2012), 其物种丰富度和多样性指数在人口密度最高的中南部地区最低, 而在人口密度最小的北部地区最高。

秦岭南坡洋县辖区不同生物类群的物种丰富度垂直分布格局不同: 哺乳动物总体符合正中峰模式, 啮齿类动物符合左偏倚的中峰模式, 非啮齿类动物符合右偏倚的中峰模式。这一结果与秦岭太白山南坡啮齿类动物物种丰富度随海拔升高而呈现单调递减模式存在一定的差异(Shuai et al, 2017), 其原因可能是本研究的海拔跨度从389 m至3,071 m, 啮齿类动物物种丰富度在海拔1,000 m左右最高, 而Shuai等(2017)研究的秦岭南坡最低起始海拔是1,200 m, 可能不足以展示出中峰模式。李晟等(2014)的研究显示洋县辖区长青国家级自然保护区内有蹄类动物物种丰富度的垂直分布格局呈现中峰模式, 本研究结果与之相似。不同物种类群分布格局的差异受各自格局潜在环境因素的影响(Wu et al, 2013)。本研究中啮齿类动物的空间分布格局受到年均温、降水量、增强植被指数和植被类型数等环境因子的显著影响, 而非啮齿类动物只受到年均温和增强植被指数的显著影响。

秦岭南坡洋县辖区哺乳动物的物种多样性与丰富度的垂直分布格局存在差异。Shannon-Wiener多样性指数相比物种丰富度更能解释物种分布的均匀度(Spellerberg, 2008)。因此, Shannon-Wiener多样性指数对常见种敏感, 而物种丰富度对稀有种敏感(马克平和刘玉明, 1994)。野猪(*Sus scrofa*)和小鹿(*Muntiacus reevesi*)等常见种在本研究地区主要分布在中低海拔, 而大熊猫、川金丝猴和秦岭羚牛等稀有种主要分布在较高海拔。所以, 哺乳动物总体和非啮齿类动物的物种多样性指数垂直分布格局相比物种丰富度表现出向低海拔偏倚的模式。影响物种多样性指数空间分布格局的环境因子与物种丰富度也存在明显差异。

秦岭南坡洋县辖区哺乳动物物种多样性的空间分布格局受到多种环境因素的共同影响。其中, 年均温与物种多样性的相关性最强, 在6个最优线性模型中贡献最大。根据物种多样性地理格局的环境热量假说, 温度越高, 越有利于促进物种分化并提高物种多样性(Currie, 1991)。但是, 本研究结果显示温度对物种多样性的影响呈现中峰模式, 这与环境热量假说存在差异。这种差异可能是由于高山生态系统虽然随海拔变化形成的环境差异与纬度相似, 但是还是存在一定的差异, 而环境热量假说是基于纬度的地理差异提出的(Currie, 1991)。

综上, 秦岭南坡洋县辖区哺乳动物物种多样性的空间分布格局受到人为干扰、海拔、温度等多种因素的影响。北部和东部的中高海拔地区具有较高的物种多样性, 为此, 应加强对洋县辖区中高海拔地区的保护, 以维系该区域较高的生物多样性。

致谢: 感谢参与野外动物调查工作的巩会生、段延、刘红红、王子星、李冬森、杜晨、李凯亮、王江涛、李林宇等多位人员, 特别感谢巩会生帮助制作哺乳动物标本。

参考文献

- Barry RG (2008) *Mountain Weather and Climate*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Colwell RK, Lees DC (2000) The mid-domain effect: Geometric constraints on the geography of species richness. *Trends in Ecology & Evolution*, 15, 70–76.
- Currie DJ (1991) Energy and large-scale patterns of animal- and plant-species richness. *The American Naturalist*, 137, 27–49.
- Hawkins BA, Field R, Cornell HV, Currie DJ, Kaufman DM, Kerr JT, Mittelbach GG, Oberdorff T, O'Brien EM (2003) Energy, water, and broad-scale geographic patterns of species richness. *Ecology*, 84, 3105–3117.
- He BS (2001) Animal resources in Changqing Nature Reserve. *Sichuan Journal of Zoology*, 20(3), 132–134. (in Chinese) [何百锁 (2001) 长青自然保护区的兽类资源. *四川动物*, 20(3), 132–134.]
- He BS, Sun RQ, Chen P, Dong W, Wang J, Wang DJ, Li S (2016) Baseline survey of mammal and bird diversity using camera-trapping in the Changqing National Nature Reserve of Shaanxi Province. *Acta Theriologica Sinica*, 36, 348–356. (in Chinese with English abstract) [何百锁, 孙瑞谦, 陈鹏, 董伟, 王军, 王大军, 李晟 (2016) 基于红外相机技术调查长青国家级自然保护区兽类和鸟类多样性. *兽类学报*, 36, 348–356.]
- Heaney LR (2010) Small mammal diversity along elevational gradients in the Philippines: An assessment of patterns and hypotheses. *Global Ecology & Biogeography*, 10, 15–39.
- Hu YM, Jin K, Huang ZW, Ding ZF, Liang JC, Pan XY, Hu HJ, Jiang ZG (2017) Elevational patterns of non-volant small mammal species richness in Gyirong Valley, Central Himalaya: Evaluating multiple spatial and environmental drivers. *Journal of Biogeography*, 44, 2764–2777.
- Hu YM, Liang JC, Jin K, Ding ZF, Zhou ZX, Hu HJ, Jiang ZG (2018) The elevational patterns of mammalian richness in the Himalayas. *Biodiversity Science*, 26, 191–201. (in Chinese with English abstract) [胡一鸣, 梁健超, 金崑, 丁志锋, 周智鑫, 胡慧建, 蒋志刚 (2018) 喜马拉雅山哺乳动物物种多样性垂直分布格局. *生物多样性*, 26, 191–201.]
- Li S, Zhang XF, Chen P, Wang J, Xiang DQ, Dong W, Zhang XM, He BS, Sun RQ, Zhao NX, Wang DJ (2014) The community structure and elevational patterns of forest ungulates at the southern slope of the Qinling Mountains, China. *Chinese Journal of Zoology*, 49, 633–643. (in Chinese with English abstract) [李晟, 张晓峰, 陈鹏, 王军, 向定乾, 董伟, 张希明, 何百锁, 孙瑞谦, 赵纳勋, 王大军 (2014) 秦岭南坡森林有蹄类群落组成与垂直分布特征. *动物学杂志*, 49, 633–643.]
- Lin X, Wang ZH, Tang ZY, Zhao SQ, Fang JY (2009) Geographic patterns and environmental correlates of terrestrial mammal species richness in China. *Biodiversity Science*, 17, 652–663. (in Chinese with English abstract) [林鑫, 王志恒, 唐志尧, 赵淑清, 方精云 (2009) 中国陆栖哺乳动物物种丰富度的地理格局及其与环境因子的关系. *生物多样性*, 17, 652–663.]
- Liu JH, Wang DX, Wang YC, Hu YN (2011) Changes in plant species diversity of natural coniferous forests along the altitudinal gradient in the Youshui River, Qinling Mountains. *Journal of Northwest Forestry University*, 26(3), 6–11. (in Chinese with English abstract) [刘金虎, 王得祥, 王宇超, 胡有宁 (2011) 秦岭西水河天然针叶林物种多样性的垂直格局. *西北林学院学报*, 26(3), 6–11.]
- 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.]
- McCain CM (2005) Elevational gradients in diversity of small mammals. *Ecology*, 86, 366–372.
- Rosenzweig ML, Ziv Y (1999) The echo pattern of species diversity: Pattern and processes. *Ecography*, 22, 614–628.
- Rowe RJ, Heaney LR, Rickart EA (2015) Scale effects on the pattern and predictors of small mammal diversity along a local elevational gradient in the Great Basin. *Journal of Biogeography*, 42, 1964–1974.
- Shuai LY, Ren CL, Yan WB, Song YL, Zeng ZG (2017) Different elevational patterns of rodent species richness between the southern and northern slopes of a mountain. *Scientific Reports*, 7, 8743.
- Spellerberg IF (2008) Shannon-Wiener index. In: *Encyclopedia of Ecology* (eds Jørgensen SE, Fath BD), pp. 3249–3252. Academic Press, Oxford.
- Stevens GC (1989) The latitudinal gradient in geographical range: How so many species coexist in the tropics. *The American Naturalist*, 133, 240–256.
- Tang ZY, Fang JY, Zhang L (2004) Patterns of woody plant species diversity along environmental gradients on Mt. Taibai, Qinling Mountains. *Biodiversity Science*, 12, 115–122. (in Chinese with English abstract) [唐志尧, 方精云, 张玲 (2004) 秦岭太白山木本植物物种多样性的梯度格局及环境解释. 生物多样性, 12, 115–122.]
- Tang ZY, Ke JH (2004) Altitudinal patterns of plant species diversity in Mt. Niubeiliang, Qinling Mountains. *Biodiversity Science*, 12, 108–114. (in Chinese with English abstract) [唐志尧, 柯金虎 (2004) 秦岭牛背梁植物物种多样性垂直分布格局. 生物多样性, 12, 108–114.]
- Wang XJ, Zhou LZ, Zhang YY, Xing YJ, Gu CM (2007) Distribution patterns and species diversity of mammals in Anhui Province. *Acta Theriologica Sinica*, 27, 175–184. (in Chinese with English abstract) [王新建, 周立志, 张有瑜, 邢雅俊, 顾长明 (2007) 安徽省兽类物种多样性及其分布格局. 兽类学报, 27, 175–184.]
- Wang YC, Wang DX (2013) Study on elevational patterns of plant species diversity and community complexity in Foping Natural Reserve. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 33, 169–176. (in Chinese with English abstract) [王宇超, 王得祥 (2013) 佛坪自然保护区植物群落物种多样性和复杂性的海拔格局研究. 西北植物学报, 33, 169–176.]
- Wu YJ, Lei FM (2013) Species richness patterns and mechanisms along the elevational gradients. *Chinese Journal of Zoology*, 48, 797–807. (in Chinese with English abstract) [吴永杰, 雷富民 (2013) 物种丰富度垂直分布格局及影响机制. 动物学杂志, 48, 797–807.]
- Wu YJ, Yang QS, Wen ZX, Xia L, Zhang Q, Zhou HM (2013) What drives the species richness patterns of non-volant small mammals along a subtropical elevational gradient? *Ecography*, 36, 185–196.
- Xiao ZS, Wang YS, Zhang ZB, Ma Y (2002) Preliminary studies on the relationships between communities of small mammals and habitat types in Dujiangyan Region, Sichuan. *Biodiversity Science*, 10, 163–169. (in Chinese with English abstract) [肖治术, 王玉山, 张知彬, 马勇 (2002) 都江堰地区小型哺乳动物群落与生境类型关系的初步研究. 生物多样性, 10, 163–169.]
- Zeng ZG, Gong HS, Song YL, Miao T, Ma SR (2006) Resource, fauna and ecological distribution of large- and medium-sized mammals in Majiashan Nature Reserve, Shaanxi. *Sichuan Journal of Zoology*, 25(1), 87–91. (in Chinese with English abstract) [曾治高, 巩会生, 宋延龄, 缪涛, 马顺荣 (2006) 陕西马家山自然保护区大中型兽类的资源及区系与生态分布. 四川动物, 25(1), 87–91.]
- Zhang RZ (2011) *Zoogeography of China*. Science Press, Beijing. (in Chinese) [张荣祖 (2011) 中国动物地理. 科学出版社, 北京.]
- Zhang Y, Lei KM, Zhang YK, Xiao CL, Yang YH, Sun HO, Li SJ (2012) Effects of vegetation, elevation and human disturbance on the distribution of large- and medium-sized wildlife: A case study in Jiuzhaigou Nature Reserve. *Acta Ecologica Sinica*, 32, 4228–4235. (in Chinese with English abstract) [张跃, 雷开明, 张语克, 肖长林, 杨玉花, 孙鸿鸥, 李淑君 (2012) 植被、海拔、人为干扰对大中型野生动物分布的影响——以九寨沟自然保护区为例. 生态学报, 32, 4228–4235.]
- Zheng Z, Gong DJ, Sun CX (2014a) Elevational pattern of species richness and species range size of herpetofauna in Baishuijiang Nature Reserve: A test of Rapoport's rule. *Chinese Journal of Ecology*, 33, 537–546. (in Chinese with English abstract) [郑智, 龚大洁, 孙呈祥 (2014a) 白水江自然保护区两栖爬行动物物种丰富度和种域海拔梯度格局及对Rapoport法则的验证. 生态学杂志, 33, 537–546.]
- Zheng Z, Gong DJ, Sun CX, Li XJ, Li WJ (2014b) Elevational pattern of amphibian and reptile diversity in Qinling range and explanation. *Biodiversity Science*, 22, 596–607. (in Chinese with English abstract) [郑智, 龚大洁, 孙呈祥, 李晓军, 李万江 (2014b) 秦岭两栖、爬行动物物种多样性海拔分布格局及其解释. 生物多样性, 22, 596–607.]
- Zheng Z, Gong DJ, Zhang Q (2014c) Explanation of elevational patterns of amphibian and reptile species richness in the Baishuijiang Nature Reserve: Water-energy dynamic hypothesis and habitat heterogeneity hypothesis. *Chinese Journal of Ecology*, 33, 3332–3338. (in Chinese with English abstract) [郑智, 龚大洁, 张乾 (2014c) 白水江自然保护区两栖、爬行动物物种丰富度的海拔梯度格局的解释: 水分能量动态假设和生境异质性假设. 生态学杂志, 33, 3332–3338.]

(责任编辑: 李晟 责任编辑: 闫文杰)

附录 Supplementary Material

附录1 秦岭南坡陕西洋县辖区的哺乳动物名录

Appendix 1 List of mammal species in Yangxian County of Shaanxi Province on the southern slope of the Qinling Mountains

<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2018266-1.pdf>

颜文博, 吉晟男, 帅凌鹰, 赵雷刚, 朱大鹏, 曾治高. 秦岭南坡陕西洋县辖区哺乳动物物种多样性的空间分布格局. 生物多样性, 2019, 27 (2): 177–185.

<http://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2018266>

附录1 秦岭南坡陕西洋县辖区的哺乳动物名录

Appendix 1 List of mammal species in Yangxian County of Shaanxi Province on the southern slope of the Qinling Mountains

中文名	学名	目	科	保护等级	记录方式
Chinese name	Latin name	Order	Family	Protection level	Recording
东北刺猬	<i>Erinaceus amurensis</i>	Erinaceomorpha	Erinaceidae		样线、夹捕
林猬	<i>Mesechinus hughi</i>	Erinaceomorpha	Erinaceidae		样线、夹捕
陕西鼯鼠	<i>Sorex sinalis</i>	Soricomorpha	Soricidae		样线、夹捕
马铁菊头蝠	<i>Rhinolophus ferrumequinum</i>	Chiroptera	Rhinolophidae		样线
普通伏翼	<i>Pipistrellus pipistrellus</i>	Chiroptera	Vespertilionidae		样线
中华山蝠	<i>Nyctalus plancyi</i>	Chiroptera	Vespertilionidae		样线
川金丝猴	<i>Rhinopithecus roxellana</i>	Primates	Cercopithecidae	I	红外相机
貉	<i>Nyctereutes procyonoides</i>	Carnivora	Canidae		红外相机
黑熊	<i>Selenarctos thibetanus</i>	Carnivora	Ursidae	II	红外相机
大熊猫	<i>Ailuropoda melanoleuca</i>	Carnivora	Ailuropodidae	I	红外相机、样线
黄喉貂	<i>Martes flavigula</i>	Carnivora	Mustelidae	II	红外相机
黄鼬	<i>Mustela sibirica</i>	Carnivora	Mustelidae		红外相机、样线
鼬獾	<i>Melogale moschata</i>	Carnivora	Mustelidae		红外相机、样线
猪獾	<i>Arctonyx collaris</i>	Carnivora	Mustelidae		红外相机、样线
水獭	<i>Lutra lutra</i>	Carnivora	Mustelidae	II	红外相机
果子狸	<i>Paguma larvata</i>	Carnivora	Viverridae		红外相机
金猫	<i>Pardofelis temmincktt</i>	Carnivora	Felidae	II	红外相机
豹猫	<i>Prionailurus bengalensis</i>	Carnivora	Felidae		红外相机
金钱豹	<i>Panthera pardus</i>	Carnivora	Felidae	I	红外相机
野猪	<i>Sus scrofa</i>	Artiodactyla	Suidae		红外相机、样线
林麝	<i>Moschus berezovskii</i>	Artiodactyla	Moschidae	I	红外相机
毛冠鹿	<i>Elaphodus cephalophus</i>	Artiodactyla	Cervidae		红外相机
小鹿	<i>Muntiacus reevesi</i>	Artiodactyla	Cervidae		红外相机
秦岭羚牛	<i>Budorcas bedfordi</i>	Artiodactyla	Bovidae	I	红外相机、样线
中华斑羚	<i>Naemorhedus griseus</i>	Artiodactyla	Bovidae		红外相机

颜文博, 吉晟男, 帅凌鹰, 赵雷刚, 朱大鹏, 曾治高. 秦岭南坡陕西洋县辖区哺乳动物物种多样性的空间分布格局. 生物多样性, 2019, 27 (2): 177–185.

<http://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2018266>

中文名	学名	目	科	保护等级	记录方式
Chinese name	Latin name	Order	Family	Protection level	Recording
中华鬣羚	<i>Capricornis milneedwardsii</i>	Artiodactyla	Bovidae	II	红外相机
珀氏长吻松鼠	<i>Dremomys pernyi</i>	Rodentia	Sciuridae		红外相机、样线
岩松鼠	<i>Sciurotamias davidianus</i>	Rodentia	Sciuridae		红外相机、样线
隐纹花松鼠	<i>Tamias swinhoei</i>	Rodentia	Sciuridae		红外相机、样线
复齿鼯鼠	<i>Trogopterus xanthipes</i>	Rodentia	Sciuridae		红外相机
灰头小鼯鼠	<i>Petaurista caniceps</i>	Rodentia	Sciuridae		红外相机
大仓鼠	<i>Tscheskia triton</i>	Rodentia	Cricetidae		夹捕
甘肃仓鼠	<i>Cansumys canus</i>	Rodentia	Cricetidae		夹捕
秦岭鼯鼠	<i>Myospalax rufescens</i>	Rodentia	Cricetidae		夹捕
苛岚绒鼠	<i>Caryomys inez</i>	Rodentia	Cricetidae		夹捕
滇攀鼠	<i>Vernaya fulva</i>	Rodentia	Muridae		夹捕
大林姬鼠	<i>Apodemus peninsulae</i>	Rodentia	Muridae		夹捕
黑线姬鼠	<i>A. agrarius</i>	Rodentia	Muridae		夹捕
齐氏姬鼠	<i>A. chevrieri</i>	Rodentia	Muridae		夹捕
黄胸鼠	<i>Rattus tanezumi</i>	Rodentia	Muridae		夹捕
褐家鼠	<i>R. norvegicus</i>	Rodentia	Muridae		夹捕
北社鼠	<i>Niviventer confucianus</i>	Rodentia	Muridae		夹捕
白腹巨鼠	<i>Leopoldamys edwardsi</i>	Rodentia	Muridae		夹捕
针毛鼠	<i>Niviventer fulvescens</i>	Rodentia	Muridae		夹捕
小家鼠	<i>Mus musculus</i>	Rodentia	Muridae		夹捕
中华竹鼠	<i>Rhizomys sinensis</i>	Rodentia	Rhizomyidae		样线
马来豪猪	<i>Hystrix brachyura</i>	Rodentia	Hystricidae		红外相机、样线
蒙古兔	<i>Lepus tolai</i>	Lagomorpha	Leporidae		样线



•研究报告•

新疆塔什库尔干野生动物自然保护区 马可波罗盘羊潜在生态廊道识别

陈强强^{1,2} 李美玲^{1,3} 王旭⁴ Faisal Mueen Qamer⁵
王鹏⁶ 杨建伟⁶ 汪沐阳¹ 杨维康^{1*}

1 (中国科学院新疆生态与地理研究所中国科学院干旱区生物地理与生物资源重点实验室, 乌鲁木齐 830011)

2 (中国科学院大学, 北京 100049)

3 (新疆大学资源与环境科学学院, 乌鲁木齐 830046)

4 (新疆林业科学院, 乌鲁木齐 830063)

5 (国际山地综合发展中心, 加德满都, 尼泊尔 999098)

6 (塔什库尔干野生动物自然保护区管理局, 新疆喀什 844000)

摘要: 识别野生动物的适宜生境并在适宜生境之间构建生态廊道能够提高生境连通性, 有利于加强种群间基因交流并缓解生境破碎化带来的不利影响。本研究基于生境适宜性评价结果确定了塔什库尔干野生动物自然保护区内马可波罗盘羊(*Ovis polii*)的核心生境斑块, 运用廊道设计模型Linkage Mapper识别最低成本廊道并确定其优先级。结果表明, 马可波罗盘羊适宜生境主要分布在保护区西北部, 核心生境斑块少且破碎化明显, 夏冬两季核心生境斑块均为28个, 潜在生态廊道分别为45和47条。采用成本加权距离与欧几里得距离之比(CWD : EucD)以及成本加权距离与最低成本路径长度之比(CWD : LCP)两种度量方法评估了生态廊道的质量与重要性。以CWD : EucD来衡量, 夏季质量最高的4条廊道分别是皮斯岭至帕日帕克、同库至马尔洋、科克吐鲁克至帕日帕克, 以及哈尔努孜至同库; 冬季质量最高的3条廊道分别是其克尔克尔至亚希洛夫、萨提曼至依西代尔、其克尔克尔至科克吐鲁克。CWD : LCP分析表明, 夏季质量最高的廊道分别是哈尔努孜至阔克加尔和阔克加尔至马尔洋; 冬季质量最高的廊道分别是爱勒米希至塔萨拉、沙尔比列西南至依西代尔。利用流中心性评估各核心生境斑块和廊道的重要性表明, 帕日帕克、塔萨拉和马尔洋这三个斑块在促进马可波罗盘羊迁移扩散方面的贡献值最高。夏季皮斯岭至帕日帕克、同库至马尔洋和马拉特至其克尔克尔这3条廊道的贡献值最高; 冬季爱勒米希至塔萨拉、沙尔比列至沙尔比列西南和铁尔布尔列至沙尔比列这3条廊道的贡献值最高, 上述核心生境斑块和生态廊道在维持保护区马可波罗盘羊种群迁徙扩散中发挥着关键作用。此外, 赞坎、沙尔比列等斑块虽然面积小、贡献值低, 但起到了维持景观中重要斑块连通的踏脚石作用, 其重要性也不可忽略。研究结果可为塔什库尔干野生动物保护区马可波罗盘羊有效保护、保护区功能区划优化以及当地基础建设项目的规划选址提供科学指导。

关键词: 马可波罗盘羊; 最小成本路径; 生境适宜性指数; 生态廊道; 塔什库尔干野生动物自然保护区

Identification of potential ecological corridors for Marco Polo sheep in Taxkorgan Wildlife Nature Reserve, Xinjiang, China

Qiangqiang Chen^{1,2}, Meiling Li^{1,3}, Xu Wang⁴, Faisal Mueen Qamer⁵, Peng Wang⁶, Jianwei Yang⁶, Muyang Wang¹, Weikang Yang^{1*}

1 CAS Key Laboratory of Biogeography and Bioresources in Arid Land, Xinjiang Institute of Ecology and Geography, Urumqi 830011, China

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

3 College of Resources and Environment Science, Xinjiang University, Urumqi 830046, China

4 Xinjiang Academy of Forestry Sciences, Urumqi 830063, China

收稿日期: 2018-10-05; 接受日期: 2019-02-01

基金项目: 国家自然科学基金(31661143019; 41661144001)和国家重点研发计划(2016YFC0503307)

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: yangwk@ms.xjb.ac.cn

5 International Centre for Integrated Mountain Development, Kathmandu 999098, Nepal
6 Taxkorgan Wildlife Nature Reserve Administration, Kashi, Xinjiang 844000, China

Abstract: Identifying suitable habitats for wildlife and building corridors between those habitats increases the connectivity of suitable habitat patches, enhancing gene communication, and mitigating the adverse effects of habitat fragmentation. In this study, the core distribution areas of Marco Polo sheep (*Ovis polii*) were determined based on a suitability index model. The lowest cost corridors were then identified using the Linkage Mapper model and their priorities were determined. Results showed that the suitable habitats of Marco Polo sheep were mainly distributed in the northwestern areas of the Taxkorgan Wildlife Nature Reserve. A total of 28 core patches (CPs) (core patches were defined as habitat patches with an area of larger than 10 km² in summer and 5 km² in winter) were confirmed both in summer and winter, which is a lower number and demonstrates fragmentation of suitable habitat. In total, 45 and 47 potential corridors for Marco Polo sheep habitat were identified for summer and winter habitats, respectively. The ratio of the cost-weighted distance and the Euclidean distance ratio (CWD : EucD), and ratio of cost-weighted distance and the least-cost path length (CWD : LCP) were used to evaluate the quality and importance of each corridor. Using the CWD : EucD, the top four highest quality corridors in summer were Tongku to Maeryang, Keketuluke to Paripake, Pisiling to Paripake and Haernuzi to Tongku; the top three highest quality corridors in winter were Qikeerkeer to Yaxiluofu, Satiman to Yixidaier and Qikeerkeer to Keketuluke. In comparison, using the CWD : LCP, the only two highest quality corridors were identified in summer and winter, i.e. Haernuzi to Kuokejiaer and Kuokejiaer to Maeryang in summer and Ailemixi to Tasala, the southwest of Shaerbilie to Yixidaier in winter. Current flow centrality was used to evaluate the contribution of each core patch and corridor to facilitate sheep movement. The highest contributions were from patches in Paripake, Tasala and Maeryang in summer and patches Paripake, Tasala and Maeryang in winter. The highest corridors were between patches Tongku to Maeryang, Malate to Qikeerkeer and Pisiling to Paripake in summer, and Ailemixi to Tasala, Shaerbilie to the southwest of Shaerbilie and Tierbuerlie to Shaerbilie in winter. These results suggest that the above-mentioned CPs and corridors play key roles in maintaining connectivity of Marco Polo sheep habitats. Patches such as Zancan and Shaerbilie that are small in area and contribution little, still play an important role in maintaining the connectivity of important patches in the landscape. The results of present study will optimize understanding of functional zones and improve management schemes for conservation of this endangered species in the Taxkorgan Nature Reserve.

Key words: Marco Polo sheep; least-cost path; habitat suitability index; ecological corridor; Taxkorgan Wildlife Nature Reserve

“野生动物生态廊道(wildlife corridor)”的概念于1974年由Willis首次提出(Willis, 1974)。构建野生动物生态廊道不仅有利于野生动物的迁徙扩散,提高生境斑块间的连接性,还能促进濒危物种异质种群间的基因交流、缓解生境破碎化造成的不利影响,从而降低种群灭绝风险(Crooks & Sanjayan, 2006; Lees & Peres, 2008)。因此在过去十多年里有关野生动物廊道识别、预测和建立的研究工作得到了迅猛发展(Abrahms et al, 2017)。近年来,国内外学者运用最小成本路径原理(least-cost path theory)和电流理论(circuit theory)开展了一系列具有代表性的濒危物种生态廊道研究工作(Douglas-Hamilton et al, 2005; Dutta et al, 2016; 青菁等, 2016)。虽然有研究证实只有部分野生动物个体利用廊道,但廊道仍能有效改善生境破碎化的负面效应(Feng et al, 2009)。目前常用的廊道构建方法大多基于模型,如专家意

见模型(Sawyer et al, 2011; 李维平等, 2017)、最小成本路径分析(Adriaensen et al, 2003; 诸葛海锦等, 2015; Hashmi et al, 2017)、电流分析(Pelletier et al, 2014; Pierik et al, 2016)、基于个体的模型(Kanagaraj et al, 2013; Allen et al, 2016)、资源选择函数模型(Boyce & McDonald, 1999; Abrahms et al, 2017)、生态位因子模型(Titeux et al, 2007)等,但它们在应用方面均存在一定的局限性。最小成本路径模型基于图论测定多种空间运动过程,反映了异质景观对某种空间运动过程的综合阻力(Knaapen et al, 1992),被认为是分析异质性景观连接性方面的一种有效的、可操作的、灵活的方法(Adriaensen et al, 2003; Hashmi et al, 2017),已经成为当前野生动物生态廊道识别的主流方法,被广泛应用于物种保护、自然保护区规划、区域生态安全格局设计等景观优化工程。

马可波罗盘羊(又称帕米尔盘羊, *Ovis polii*)(蒋

志刚等, 2015)分布于中国、阿富汗、塔吉克斯坦、巴基斯坦和吉尔吉斯斯坦五国边境相邻的帕米尔高原(Valdez et al, 2016), 在中国主要分布于塔什库尔干野生动物自然保护区(以下简称保护区), 是国家II级重点保护野生动物, 《中国脊椎动物红色名录》易危级物种(蒋志刚等, 2016)。近年来由于气候变化以及人类活动加剧(过牧、矿业开发、过度狩猎、盗猎等), 马可波罗盘羊生境破碎化严重, 种群数量显著下降(王玉涛等, 2016)。再加上国道314线穿越保护区, 居民定居点及其周围高强度的人类活动势必严重影响该物种的生境连续性。因此开展马可波罗盘羊的生境适应性分析, 有效识别该物种的潜在生态廊道迫在眉睫。

基于上述原因, 本研究在开展马可波罗盘羊生境质量评价的基础上, 运用Linkage Mapper软件(McRae & Kavanagh, 2011), 使用最小成本原理分析识别其核心生境斑块间的潜在生态廊道, 旨在探讨以下问题: (1)马可波罗盘羊的核心生境斑块在保护区是如何分布的? (2)核心生境斑块间是否有潜在迁徙廊道分布? (3)哪些核心生境斑块和生态廊道在维持马可波罗盘羊季节迁徙和基因交流方面非常重要? 以期为相关保护管理部门构建生态廊道、维持马可波罗盘羊生境连通性、实现该物种的有效保护提供科学指导。

1 研究区概况

保护区位于中国新疆喀什地区, 西部与巴基斯坦、阿富汗、塔吉克斯坦三国接壤, 地理位置为 $35^{\circ}38' - 37^{\circ}30' N$, $74^{\circ}30' - 77^{\circ}00' E$ (图1), 总面积约 $15,836 \text{ km}^2$, 是我国唯一以马可波罗盘羊为主要保护对象的自然保护区(梁果栋, 1984)。该区域海拔最高 $8,387 \text{ m}$, 最低 $2,074 \text{ m}$, 平均海拔 $4,000 \text{ m}$ 以上, 地势高差悬殊, 总体从西北向东南倾斜。该地区为典型的大陆性高原干旱荒漠气候, 空气稀薄、日照充足。气候极端寒冷干旱, 年均气温低于 0°C , 年均降水量在 70 mm 左右。研究区内野生动植物资源丰富, 分布有典型的高寒荒漠植物, 常见的植物有紫花针茅(*Stipa purpurea*)、垫状驼绒藜(*Ceratoides compacta*)、中麻黄(*Ephedra intermedia*)、南疆点地梅(*Androsace flavescens*)、青藏薹草(*Carex moorcroftii*)等(龚明昊等, 2007)。保护区分布有雪豹(*Panthera uncia*)、北山羊(*Capra sibirica*)、胡兀鹫

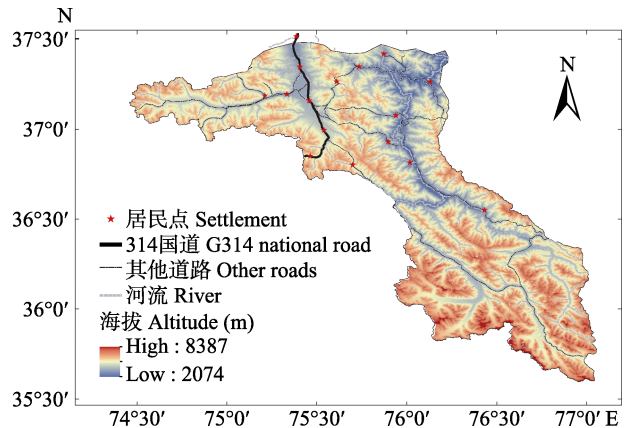


图1 塔什库尔干野生动物自然保护区位置
Fig. 1 Location of Taxkorgan Wildlife Nature Reserve

(*Gypaetus barbatus*)、金雕(*Aquila chrysaetos*)等10种国家I级重点保护动物, 以及马可波罗盘羊、豺(*Cuon alpinus*)、藏原羚(*Procapra picticaudata*)、岩羊(*Pseudois nayaur*)、藏雪鸡(*Tetraogallus tibetanus*)、暗腹雪鸡(*T. himalayensis*)、秃鹫(*Aegypius monachus*)等25种国家II级重点保护动物(王玉涛等, 2016)。国道314线贯穿保护区西北部, 两侧均有围栏、防护林等人工设施, 多数居民点亦沿该国道两侧分布。

2 研究方法

2.1 方法和原理

首先, 采用生境适宜性指数(habitat suitability index, HSI)评估保护区内马可波罗盘羊的生境质量, 确定核心生境。其次, 基于生境质量确定阻力系数, 构建阻力图层。阻力系数表示物种个体穿过某一特定的景观单元的意愿或对景观单元的适宜度(吴昌广等, 2009)。在穿过特定环境的过程中, 如果物种个体能量和时间消耗少, 死亡率低, 意味着该环境阻力低, 则动物从该区域通过的可能性较大(Zeller et al, 2012)。最后, 基于整合电流理论和最小成本路径分析的Linkage Mapper程序(McRae & Kavanagh, 2011)进行廊道识别分析。Linkage Mapper能够识别相邻的核心区域, 利用邻近的核心区域和距离数据创建核心区域网络, 计算成本加权距离和最小成本路径, 最后将成本最低的廊道组合成一张地图。

2.2 数据收集与处理

基于马可波罗盘羊的习性及其生境需求, 选取影响其生境适宜性的关键因子, 即海拔、坡度、坡向、

植被类型、距水源距离、距道路距离、距居民点距离。数据来源如下: (1)研究区域30 m × 30 m的海拔数据来源于中国科学院计算机网络信息中心地理空间数据云平台(<http://www.gscloud.cn>); 坡度、坡向数据由本区域的数字高程经ArcGIS空间分析处理得到; (2)植被类型矢量数据, 截取于1:100万植被图; (3)道路、居民点、水系分布数据以及国界线矢量数据均来源于2017版全国基础地理数据库; (4)保护区边界与范围数据由保护区提供。

在开展马可波罗盘羊野外调查之前, 咨询当地牧民和保护区工作人员, 初步确定其分布区域, 参照保护区的地形地貌沿主要沟谷布设16条样线(陈强强等, 2018)。2016–2017年沿样线驾车或徒步行进, 用8 × 42双筒望远镜和20–60倍单筒望远镜观测, 发现马可波罗盘羊后记录观测点的经纬度坐标、马可波罗盘羊与观测点间的角度、距离。根据观测点经纬度、距离以及夹角计算出马可波罗盘羊实际分布位点的经纬度信息(宓春荣等, 2017)。统计盘羊实际分布数据, 确定该物种对不同植被类型、地形因子等的偏好性。

结合野外调查报告以及相关文献和专家建议将不同的植被类型、海拔、坡度、坡向、坡位及距水源距离按照马可波罗盘羊对其的适宜性分别赋予不同的值。距居民点、道路的不同距离能够反映人类活动对马可波罗盘羊的不同影响程度, 因此本研究针对道路和居民点建立不同等级的缓冲区, 并为每个缓冲区赋值, 最终转化为栅格图层。相关方法详见田波等(2008)和诸葛海锦等(2014)。前人研究表明, 马可波罗盘羊喜好植被密度较低的碎石地, 该类型生境中分布的主要物种为禾本科和莎草科植物, 此外也有小丛红景天(*Rhodiola rosea*)和驼绒藜(*Ceratoides latens*); 马可波罗盘羊分布区域均远离公路和居民点(余玉群等, 2008; 王玉涛等, 2016; Salas et al, 2017)。

2.3 潜在生态廊道识别

2.3.1 核心生境斑块(源)的划定

利用生境适宜性指数表征马可波罗盘羊的生境需求与其分布环境之间的关系(诸葛海锦等, 2014)。计算公式如下:

$$HSI = \left(\prod F_i \right)^{\frac{1}{n}} \quad (1)$$

式中, F_i 代表每个因子对马可波罗盘羊的适宜性取

值(表1), 适宜性得分依据野外采集的马可波罗盘羊分布点数据(164个位点), 以及前人的研究结果, 并结合专家打分法确定。 F_i 介于0–100%, 其值越高表示生境适宜性越高。 n 表示生境因子个数, 此处 $n = 6$ 。为避免因子之间可能高度自相关而干扰模型分析结果, 本文运用ArcGIS中的“波段集统计”空间分析工具, 对6种生境因子进行了相关性分析, 结果表明各因子间相关系数均小于0.5, 不存在相关性。

仅考虑自然因素的理想条件下, 获得的是野生动物的潜在生境, 但潜在生境往往受多种因素干扰而无法被野生动物有效利用, 因此不能客观反映出野生动物的实际生境状况。基于此, 本文选用距国道314线距离、距乡道距离、距居民点距离以及距牧场距离为主要人为干扰因子(表1), 修正马可波罗盘羊的潜在生境而获得实际生境。

采用ArcGIS中自带的Natural Breaks方法将所得的HSI划分为不适宜生境、一般生境、较适宜生境、最适宜生境4个等级。HSI模型建立后, 利用2018年从野外调查的马可波罗盘羊位点、粪便等夏冬两季分布点数据(81、50)验证适宜性分析结果的准确度(王志强等, 2009; 刘慧明等, 2016)。参照前人在塔吉克斯坦对马可波罗盘羊的研究以及专家意见, 夏季约10 km²的最适宜生境面积能够维持大约20只马可波罗盘羊个体; 冬季20只个体的集群至少需要约5 km²的面积(Yeganeh et al, 2016)。本文将夏季最适宜生境中面积 > 10 km²的生境斑块作为核心生境斑块(core patches, CPs); 将冬季最适宜生境中面积 > 5 km²的斑块作为核心生境斑块。

2.3.2 阻力栅格构建

根据生境适宜性指数的结果设置阻力值(李维平等, 2017), 设定最高阻力为100, 最低为1。此外依据马可波罗盘羊对生境的实际需求, 参考前人的研究结果, 以及人类活动干扰强度(王玉涛等, 2016; Salas et al, 2017), 在ArcGIS中将各因子统一设定4个适宜性级别并分别赋阻力值: 最适宜生境(1)、较适宜生境(30)、一般生境(60)和不适宜生境(100)。阻力图层的每一个值反映的是当物种经过该栅格时遇到的阻碍, 阻力值越大, 说明阻碍越强, 迁移成本越高。

2.3.3 廊道质量及其与核心生境斑块的重要性分析

将上述所得马可波罗盘羊核心生境斑块和计算所得的阻力图层共同导入Linkage Mapper廊道模

表1 影响马可波罗盘羊的生境因子取值(F_i)
Table 1 Values of habitat factors of Marco Polo sheep

生境因子 Habitat factors	范围 Range	F_i (%)		生境因子 Habitat factors	范围 Range	F_i (%)		
		夏季 Summer	冬季 Winter					
海拔 Elevation (m)	≤ 3,500	2	0	距国道314线距离 Distance to G314 national road (m)	≤ 1,000	0		
	3,501–4,000	65	65		1,001–2,000	25		
	4,001–4,500	100	100		2,001–3,000	50		
	4,501–5,000	10	14		3,001–4,000	75		
	≥ 5,001	5	0		≥ 4,001	100		
坡度 Slope (°)	≤ 10	35	100	距乡道距离 Distance to village road (m)	≤ 400	0		
	11–20	100	83		401–600	25		
	21–30	40	44		601–800	50		
	≥ 31	30	35		801–1,000	75		
坡位 Slope position	上 Top	60	69	距居民点距离 Distance to settlement (m)	≥ 1,001	100		
	中 Middle	100	100		≤ 400	0		
	下 Bottom	40	63		401–800	25		
坡向 Slope aspect	东 East	100	73	距牧场距离 Distance to pastures (m)	801–1,200	50		
	南 South	60	100		1,201–1,600	75		
	西 West	35	16		≥ 1,601	100		
	北 North	65	50		≤ 750	0		
植被类型 Vegetation type	垫状驼绒藜高寒荒漠 ^a	5	0	1,501–2,250	25			
	风毛菊、红景天稀疏植被 ^b	10	0		2,251–3,000	75		
	羊茅高寒草原 ^c	20	22			≥ 3,001	100	
	短花针茅荒漠草原 ^d	25	30		距水源距离 Distance to water (m)		≤ 1,000	100
	麻黄荒漠 ^e	30	17				1,001–2,000	65
	驼绒藜荒漠 ^f	45	17			≥ 2,001	55	
	高山绢蒿、高山紫菀高寒荒漠 ^g	100	100			63		

a, *Ceratoides compacta* alpine desert; b, *Saussurea* spp.+ *Rhodiola* spp. sparse vegetation; c, *Festuca* spp. alpine grassland; d, *Stipa breviflora* desert steppe; e, *Ephedra* spp. desert; f, *Ceratoides latens* desert; g, *Seriphidium rhodanthum* + *Aster alpinus* alpine desert.

拟软件, 识别并分析马可波罗盘羊的潜在廊道。

运用两种不同的度量方法描述每条廊道的质量(Dutta et al, 2016)。第一种是基于每一对相邻核心生境斑块间廊道的成本加权距离与欧几里得距离(Euclidean Distance, EucD)的比值(CWD : EucD)。比值越大, 意味着该廊道的阻力也越大。对于具有最高质量的廊道其成本加权距离等于欧几里得距离, 因此比值为1。这一比值表示相对于相邻核心生境斑块间的距离, 盘羊在两者之间移动的困难程度。第二种是利用成本加权距离与最小成本路径的比值(CWD : LCP), 该比值反映出个体在一对相邻的核心生境斑块之间迁移时, 在所选择的最佳路径上

遇到的平均阻力。

廊道绘制完成后, 运行 Centrality Mapper (McRae, 2012)模块调用电路理论程序Circuitscape (McRae & Shah, 2009)估算每个生境斑块与廊道的中心性值。中心性值表示每个核心生境斑块和走廊在维护整个生境斑块网络连通性的重要性, 值越高, 重要性越高(Carroll et al, 2012)。

3 结果

3.1 马可波罗盘羊适宜生境与核心生境斑块

依据生境适宜性指数模型计算结果可知(图2), 马可波罗盘羊的一般适宜生境、较适宜生境与最适

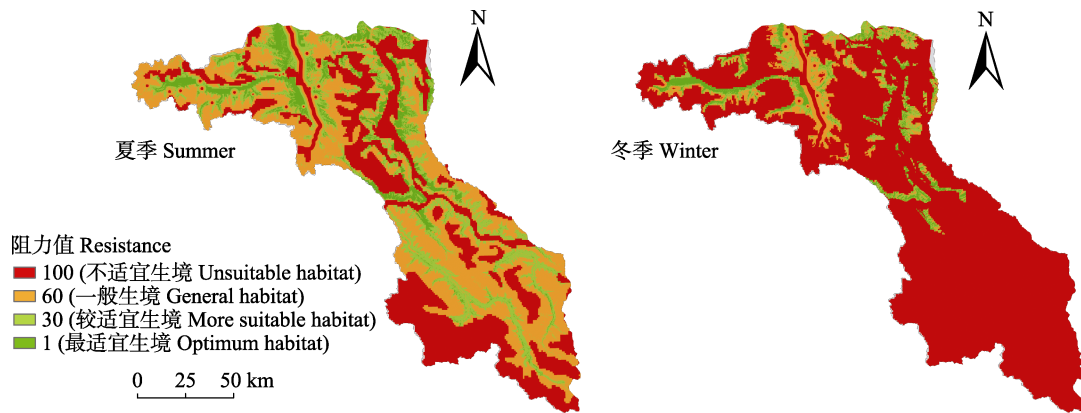


图2 马可波罗盘羊栖息地阻力(适宜性等级)栅格图

Fig. 2 Grid in resistance (habitat suitability) of Marco Polo sheep' habitat

宜生境主要分布于保护区西北部。夏季三者的面积分别为 $5,988.44 \text{ km}^2$ 、 $3,191.72 \text{ km}^2$ 、 $1,268.76 \text{ km}^2$ ，合计 $10,436.92 \text{ km}^2$ ，占保护区总面积的65.79%；冬季三者的面积分别为 $1,193.95 \text{ km}^2$ 、 $1,005.41 \text{ km}^2$ 、 652.33 km^2 ，合计 $2,851.69 \text{ km}^2$ ，占保护区总面积的17.97%。夏季适宜生境总面积显著高于冬季(图2)。

保护区西北部是马可波罗盘羊核心生境斑块分布最集中且面积相对较大的区域。夏冬两季马可波罗盘羊核心生境斑块较少，均为28(图3)，总面积分别为 $1,075.42 \text{ km}^2$ 和 454.66 km^2 ，占整个保护区面积的6.78%和2.87%。适宜性分析的准确度验证结果表明，夏冬两季分别有93.62%、76%的盘羊分布点落在适宜生境内，表明生境适宜性评价结果比较准确。

3.2 核心生境斑块间的潜在生态廊道质量

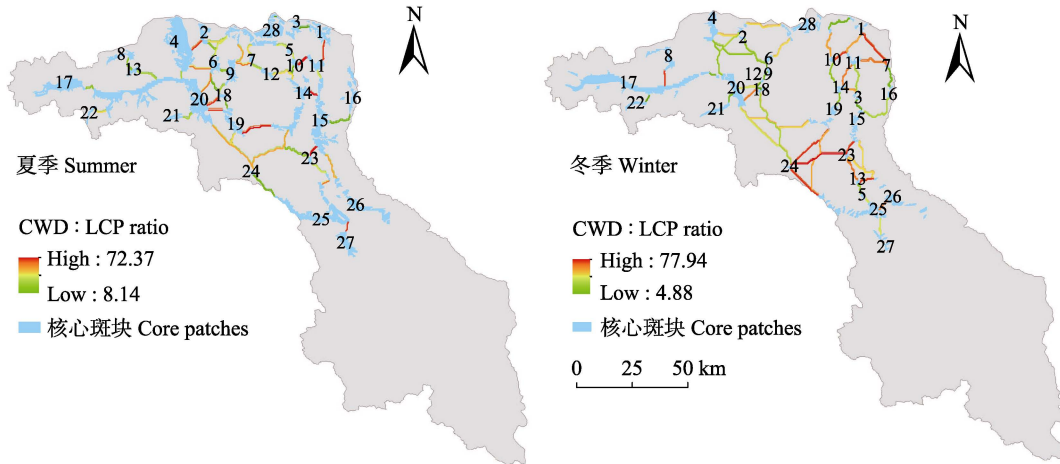
夏季连接28个核心生境斑块的潜在廊道有45条，冬季有47条(图3)，总长度分别为 417.55 km 和 701.36 km ，廊道平均长度分别为 9.28 km 和 14.92 km 。廊道大多集中在保护区西北部，且长度大多小于 9 km 。多数核心生境斑块间有数条廊道连接，例如在夏季斑块4-6、19-20间分别有3条及3条以上可供盘羊移动的廊道(图4)。

夏季45条廊道的欧几里得距离平均值为 $20.87 \pm 10.40 \text{ km}$ ($5.93-53.19 \text{ km}$)，加权成本距离平均值为 $299.72 \pm 23.67 \text{ km}$ ($9.60-1,056.31 \text{ km}$)，最小成本路径平均值为 $9.28 \pm 6.44 \text{ km}$ ($0.90-30.62 \text{ km}$)(表2)。夏季廊道中，欧几里得距离、最小成本路径及加权平均距离最小的3条廊道是5-10、6-9和3-28斑块间，最大的是14-24和17-20斑块间。冬季47条廊道的欧几里得距离平均值为 $20.72 \pm 11.26 \text{ km}$ ($4.22-48.11$

km)，加权成本距离平均值为 $726.63 \pm 599.11 \text{ km}$ ($28.32-2,136.49 \text{ km}$)，最小成本路径平均值为 $14.92 \pm 10.49 \text{ km}$ ($2.22-41.54 \text{ km}$)(表3)。冬季欧几里得距离、最小成本路径及加权平均距离最小的3条廊道是12-18、6-9和9-12斑块间，最大的是17-20、19-25、20-19和20-24斑块间。

从加权平均距离与欧几里得距离的比值(CWD : EucD)来分析，夏季45条廊道的平均值为 15.12 ± 9.72 。比值最低的廊道是3-28、17-20、4-20和1-3斑块间，表明这4条廊道质量较高，盘羊在其中迁移的成本较低；而比值较高的廊道是10-11、1-11、10-12斑块间，这3条廊道质量较低，盘羊在其中迁移的成本较高(表2)。冬季47条廊道的平均值为 32.87 ± 18.20 。其中比值较低的廊道是17-20、3-15和17-22斑块间，廊道质量较高；比值较高的廊道是23-24和19-24，表明盘羊在其中迁移的成本较高(表3)。夏季廊道中，7-28 (EucD = 12.60)和18-19 (EucD = 12.59)的欧几里得距离几乎相等，但是在7-28中迁移消耗的成本(CWD : EucD = 15.68)要比18-19 (5.71)大很多(表2)。

从加权成本距离与最小成本路径的比值(CWD : LCP)来分析，夏季45条廊道的平均值为 32.82 ± 17.07 。其中比值较低的廊道是1-3和3-28，表明这2条廊道质量较高，盘羊在其中迁移的成本较低。比值较高的廊道是10-11、15-23和14-15，表明盘羊在其中迁移的成本较高。以夏季廊道10-14和7-9为例，二者最小成本路径基本相同(分别为 7.37 km 和 7.47 km)，盘羊沿最低成本路径移动时，在10-14所遇到的平均阻力要比7-9小很多(CWD :



地名 Name	地名 Name
1 哈尔努孜 Haernuzi	15 可莫达坂 Kemodaban
2 沙依地库 Shayidiku	16 萨提曼 Satiman
3 同库 Tongku	17 科克吐鲁克 Keketuluke
4 皮斯岭 Pisiling	18 依西代尔 Yixidaier
5 马拉特 Malate	19 喀拉苏 Kalasu
6 赞坎 Zankan	20 帕日帕克 Paripake
7 也尔赫特 Yeerhete	21 打吾拉克 Dawulake
8 排依克 Paiyike	22 明铁盖 Mingtiegai
9 沙尔比列 Shaerbilie	23 千里克库 Qianlikeku
10 其克尔克尔 Qikeerkeer	24 铁干里克 Tieganlike
11 亚希洛夫 Yaxiluofu	25 色克布拉克 Sekebulake
12 古木喀克 Gumukake	26 穷托卡依 Qiongtuokayi
13 恰恩阿勒 Qiaenale	27 塔吐鲁 Tatulu
14 库塔孜 Kutazi	28 马尔洋 Maeryang

地名 Name	地名 Name
1 哈尔努孜 Haernuzi	15 塔萨拉 Tasala
2 沙依地库 Shayidiku	16 萨提曼 Satiman
3 爱勒米希 Ailemishi	17 科克吐鲁克 Keketuluke
4 阔克加尔 Kuokejiaer	18 依西代尔 Yixidaier
5 热斯喀木 Resikamu	19 卡大肯 Kadaken
6 铁尔布尔列 Tierbuerlie	20 帕日帕克 Paripake
7 哈拉巴吐 Halabatu	21 打吾拉克 Dawulake
8 排依克 Paiyike	22 群沙拉 Qunshala
9 沙尔比列 Shaerbilie	23 千里克库 Qianlikeku
10 其克尔克尔 Qikeerkeer	24 铁干里克 Tieganlike
11 亚希洛夫 Yaxiluofu	25 色克布拉克 Sekebulake
12 沙尔比列西南 Southwest Shaerbilie	26 穷托卡依 Qiongtuokayi
13 乌如克 Wuruke	27 塔吐鲁 Tatulu
14 多扎克 Duozhake	28 马尔洋 Maeryang

图3 马可波罗盘羊核心生境斑块及成本加权距离(CWD)与最小成本路径(LCP)之比所示的廊道质量。红色表示沿着最小成本路径移动的成本较高,绿色表示在最小成本路径上连接的质量更高。图中数字代表核心生境斑块。
 Fig. 3 Core habitat areas of Marco Polo sheep and the quality of linkages shown by the ratio of cost-weighted distance (CWD) to least-cost path (LCP). Red lines indicate higher cost of movement along the path of least resistance and green lines indicate higher quality along the least-cost path. The numbers in the figure represent core patches.

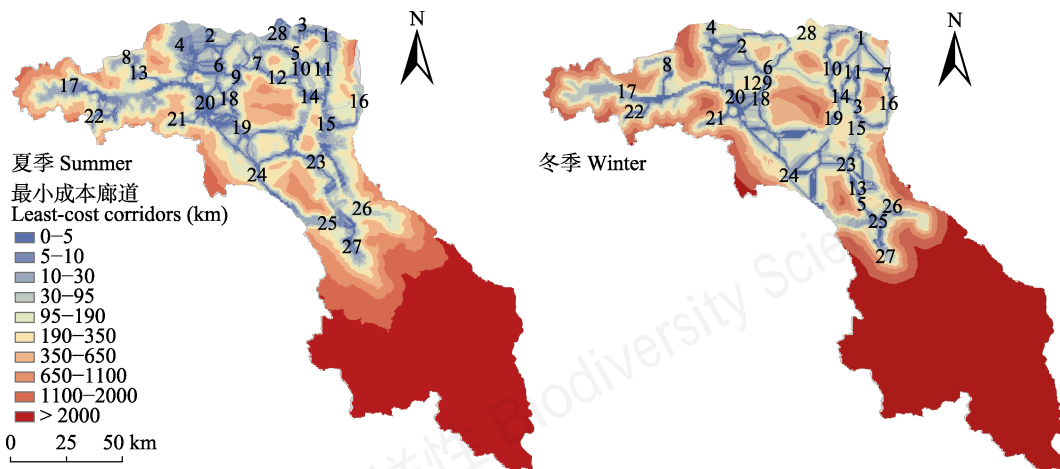


图4 马可波罗盘羊的最小成本廊道分布图。蓝色区域表示阻力较低的路径,红色区域表示成本加权距离非常大。数字含义同图3。
 Fig. 4 Maps showing least-cost corridors for the Marco polo sheep in the study area. Lower resistance paths are shown in blue, and red areas represent higher cost-weighted distance.

表2 夏季28个核心生境斑块(CPs)之间45条廊道的特征

Table 2 Characteristics of the 45 mapped corridors between the 28 core patches in the summer

廊道 Corridor	欧几里 得距离 EuclD (km)	加权成 本距离 CWD (km)	最小成 本路径 LCP (km)	CWD : EuclD	CWD : LCP	中心 性值 CFC (Amps)	廊道 Corridor	欧几里 得距离 EuclD (km)	加权成本 距离 CWD (km)	最小成本 路径 LCP (km)	CWD : EuclD	CWD : LCP	中心 性值 CFC (Amps)
3-28	13.68	9.60	0.90	0.70	10.67	75.06	19-20	33.96	378.30	6.30	11.14	60.05	35.23
5-10	5.93	59.95	2.35	10.12	25.53	69.68	9-28	21.94	345.53	10.56	15.75	32.71	34.34
4-20	25.24	65.65	2.95	2.60	22.27	68.02	7-28	12.60	197.59	6.77	15.68	29.20	33.65
5-28	14.41	151.92	5.55	10.55	27.40	67.89	20-24	53.19	1,024.50	28.79	19.26	35.59	32.74
25-26	19.42	150.66	3.62	7.76	41.61	66.95	14-23	24.48	457.02	23.16	18.67	19.74	32.55
24-25	34.96	239.04	15.21	6.84	15.72	62.88	18-20	27.22	389.17	6.59	14.30	59.05	32.32
11-15	26.88	118.06	4.35	4.39	27.17	59.10	6-20	27.56	424.47	10.39	15.40	40.86	32.26
10-14	19.88	109.08	7.37	5.49	14.81	56.77	12-14	20.13	391.45	13.74	19.45	28.49	31.20
1-3	13.30	39.67	4.87	2.98	8.14	56.26	15-23	17.21	380.47	5.32	22.10	71.54	29.35
18-19	12.59	71.92	4.87	5.71	14.76	53.08	10-11	9.67	402.79	5.57	41.64	72.37	28.81
13-20	16.96	222.02	10.49	13.09	21.16	52.00	4-6	18.49	407.77	9.67	22.05	42.16	27.89
7-12	9.33	128.15	5.37	13.74	23.87	51.24	8-13	8.31	113.96	6.39	13.72	17.82	27.00
6-9	8.20	66.22	3.37	8.08	19.64	49.61	15-16	20.48	187.68	12.66	9.16	14.82	27.00
9-18	11.71	126.48	5.19	10.81	24.35	46.89	17-20	44.94	79.65	4.65	1.77	17.15	27.00
2-28	26.20	301.39	10.17	11.50	29.64	44.66	20-21	11.31	125.54	5.67	11.10	22.14	27.00
23-26	30.33	214.05	8.39	7.06	25.51	43.61	20-22	33.10	174.76	5.85	5.28	29.90	27.00
7-9	10.44	304.11	7.47	29.14	40.72	42.75	25-27	19.13	240.98	4.57	12.60	52.71	27.00
14-15	13.17	282.16	4.05	21.42	69.76	40.14	14-19	29.39	895.98	13.97	30.49	64.15	26.42
1-11	14.26	507.33	9.32	35.58	54.43	38.09	2-6	14.56	172.00	9.06	11.81	18.98	26.31
6-28	25.55	347.54	13.21	13.60	26.30	38.01	6-18	14.43	187.94	11.52	13.03	16.32	26.30
19-24	24.20	663.07	22.25	27.39	29.81	36.52	10-12	13.10	451.88	14.46	34.50	31.24	21.91
15-26	40.58	457.27	13.74	11.27	33.28	35.96	14-24	35.42	1,056.31	30.62	29.82	34.49	19.06
2-4	11.42	366.32	6.24	32.07	58.71	35.74	平均 Average	20.54	282.52	8.79	14.79	32.78	41.00

廊道一列中数字代表的地名同图3, 例如3-28表示核心斑块3和28之间的廊道。

The names of location represented by numbers in the column of corridors are the same as Fig. 3. CWD, Cost-weighted distance; EuclD, Euclidean distance; LCP, Least-cost path; CFC, Current flow centrality.

LCP比值分别为14.81和40.72, 表2)。冬季47条廊道的CWD : LCP平均值为45.45 ± 20.66, 比值较低的廊道是3-15和12-18, 表示这2条廊道质量较高。而比值较高的2条廊道是23-24和19-24, 表明盘羊在其中迁移的成本较高(表3, 图4)。

夏季多数廊道的CWD : LCP值较低, 而冬季多数廊道的CWD : LCP值较高, 但冬夏两季国道314线两侧的马可波罗盘羊生境斑块间廊道的移动成本均比较高, 而且冬季的廊道质量普遍更低(表2, 表3)。

3.3 核心生境斑块与廊道的中心性值

夏季的核心生境斑块中, 20和28的中心性值最高, 其次是6、9和14, 而处于研究区边缘地带的斑

块8、16、17、21和27的中心性值均很低(图5)。冬季20、15、28这三个核心生境斑块中心性值最高, 其次是6和14, 同样处于边缘地带的4、8、22、21和27这几个核心生境斑块的中心性值均很低(图5)。这一结果表明夏季20、28、6和冬季20、15、28是维持马可波罗盘羊核心生境之间相互联系的重要斑块。相应的, 冬夏各廊道的中心性值也显示斑块20在整个区域网络连接中占据重要地位。

夏季廊道中, 3-28、5-10和4-20这3条廊道的中心性值较高; 14-24和10-12这2条廊道的中心性值较低(表2, 图5)。冬季廊道中, 3-15、9-12和6-9的中心性值较高, 而廊道19-24和4-6的中心性值较低(表3, 图5)。

表3 冬季28个核心生境斑块(CPs)之间47条廊道的特征

Table 3 Characteristics of the 47 mapped corridors between the 28 core patches in winter

廊道 Corridor	欧几里 得距离 EuclD (km)	加权成 本距离 CWD (km)	最小成 本距离 LCP (km)	CWD : EuclD	CWD : LCP	中心 性值 CFC (Amps)	廊道 Corridor	欧几里 得距离 EuclD (km)	加权成 本距离 CWD (km)	最小成 本距离 LCP (km)	CWD : EuclD	CWD : LCP	中心 性值 CFC (Amps)
3-15	13.49	30.95	6.34	2.29	4.88	91.46	25-26	20.05	412.09	6.17	20.55	66.83	36.05
9-12	5.48	88.06	4.05	16.08	21.77	80.38	18-24	36.71	1,636.84	41.54	44.59	39.40	34.71
6-9	5.48	28.32	2.22	5.17	12.74	79.90	23-13	12.86	803.84	11.82	62.49	68.04	34.00
17-20	48.11	45.08	3.07	0.94	14.67	75.00	4-20	30.13	593.00	18.69	19.68	31.74	33.77
1-28	24.28	195.34	13.51	8.04	14.46	73.43	20-19	43.16	2,051.04	38.53	47.53	53.24	31.33
14-19	14.25	183.03	7.37	12.84	24.85	71.63	18-19	31.93	1,837.59	37.42	57.54	49.10	30.64
12-18	4.22	45.40	5.19	10.76	8.74	65.19	1-7	21.97	1,361.46	19.17	61.96	71.01	30.56
6-28	21.66	619.93	12.31	28.62	50.35	63.12	11-10	9.71	518.61	7.32	53.43	70.90	27.77
15-23	13.68	480.66	6.64	35.14	72.37	61.96	8-17	20.23	499.82	6.85	24.71	72.99	27.00
14-3	8.23	355.53	6.02	43.20	59.05	59.63	17-22	10.07	41.90	3.50	4.16	11.98	27.00
5-25	6.81	111.03	2.42	16.31	45.86	53.14	20-21	12.28	97.28	4.57	7.92	21.28	27.00
13-5	6.66	154.23	5.72	23.14	26.96	47.54	25-27	17.96	377.52	8.07	21.03	46.79	27.00
24-25	35.90	1,235.26	17.20	34.41	71.83	46.03	19-25	43.78	2,136.49	35.55	48.80	60.10	26.56
2-28	28.36	858.78	16.54	30.29	51.91	45.31	2-4	13.89	570.71	11.37	41.08	50.20	26.53
10-28	18.74	711.69	12.36	37.98	57.57	44.83	2-6	16.72	557.02	17.43	33.31	31.95	24.45
7-16	11.57	179.77	12.06	15.54	14.90	44.40	2-20	25.92	1,015.82	25.60	39.18	39.69	23.94
16-15	21.83	686.87	19.66	31.47	34.94	43.52	11-7	15.35	914.29	13.97	59.57	65.47	23.56
11-3	16.52	529.36	15.44	32.04	34.29	43.31	13-26	20.94	503.17	7.05	24.02	71.42	22.93
10-14	13.56	379.56	13.02	28.00	29.16	41.61	23-24	26.53	2,109.18	27.06	79.51	77.94	22.45
1-11	15.50	700.52	12.51	45.20	56.00	40.67	23-26	31.65	987.18	19.18	31.19	51.46	22.23
20-12	12.83	508.98	11.14	39.68	45.68	38.35	11-14	14.05	740.74	11.41	52.71	64.91	20.86
20-18	11.71	507.04	7.99	43.30	63.47	37.17	4-6	29.28	955.24	30.68	32.62	31.14	18.96
15-26	39.21	1,204.82	23.79	30.73	50.65	36.48	19-24	28.16	1,815.86	24.56	64.49	73.92	17.89
20-24	42.64	1,774.72	37.30	41.62	47.58	36.14	平均 Average	20.72	726.63	14.92	32.87	45.45	41.22

廊道一列中数字代表的地名同图3。

The names of location represented by numbers in the column of corridors are the same as Fig. 3. CWD, Cost-weighted distance; EuclD, Euclidean distance; LCP, Least-cost path; CFC, Current flow centrality.

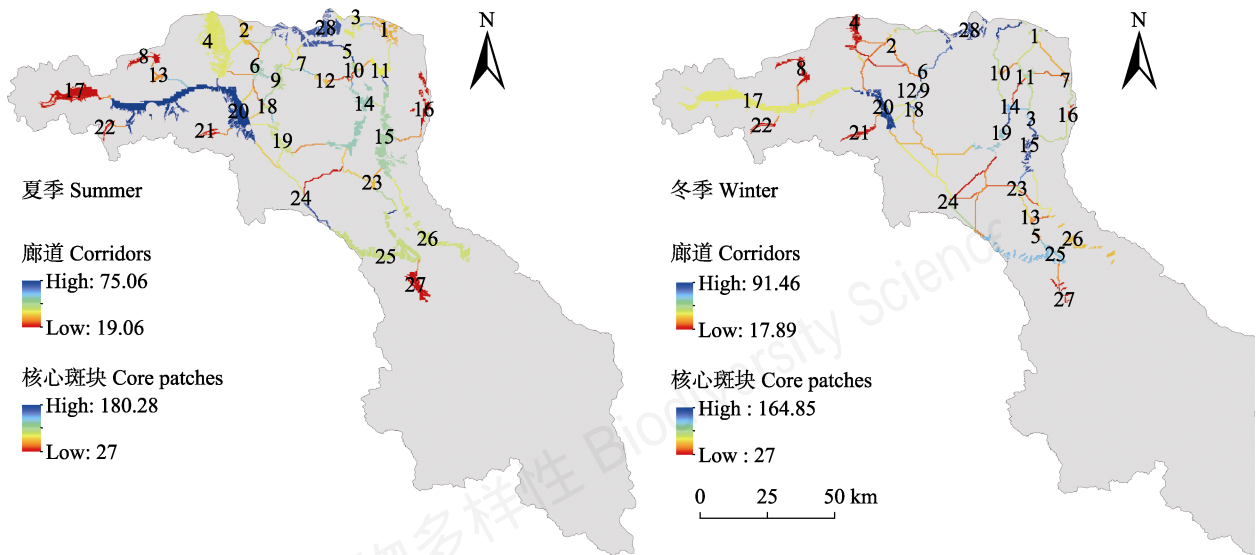


图5 研究区域核心生境斑块(CPs)和各廊道中心性值(色块显示的数值)

Fig. 5 Current centrality for core patches (CPs) and corridors in the study area

4 讨论

4.1 核心生境的地理分布特征

本文的研究结果表明,夏、冬两季马可波罗盘羊适宜生境主要集中分布于保护区西北部及中部较小的区域范围内,且核心生境斑块较分散,破碎化较严重,在保护区东部几乎没有适宜生境分布(图2)。Salas等(2017)研究发现马可波罗盘羊偏好坡度较缓的开阔峡谷,而保护区的西北部和中部为开阔的峡谷和相对平缓的台地(图4)。冬季马可波罗盘羊的适宜生境面积明显低于夏季,主要原因如下:(1)保护区冬季植被覆盖度明显低于夏季,植物枯萎,加之积雪遮盖,地上可利用生物量远远低于夏季;(2)保护区冬季气候条件恶劣,气温极低,尤其是保护区南部地形起伏,山峰陡峭,沟谷纵横,气候条件更加恶劣。而马可波罗盘羊对低温较敏感,所以在冬季保护区东部大部分地区不适合其生存。Khan等(2016)亦证实分布于中国和巴基斯坦交界处的马可波罗盘羊在冬季主要选择植被覆盖度较高的区域来躲避低温。

Schaller等(1987)曾于1959年在红其拉甫地区记录过65只雄性马可波罗盘羊,但是我们在近几年野外调查中并未在此处发现马可波罗盘羊,龚明昊等(2007)也仅发现了盘羊的头骨。以此判断,马可波罗盘羊在保护区内的分布范围有向北退缩的趋势。保护区位于帕米尔高原东缘,是马可波罗盘羊世界分布区的最东南边缘地带。如果保护区生境持续恶化,人为干扰持续增加,最终可能导致马可波罗盘羊在中国境内消失。综上所述,保护区西北部是马可波罗盘羊的重点保护区域,应及时在该区域维持和建立斑块之间的连通廊道,以确保盘羊种群间的基因交流,维持种群繁衍生存。

4.2 核心生境斑块与廊道的中心性值

夏季核心生境斑块20和28,以及冬季核心生境斑块20、15、28的中心性值最高,因此应确保这些斑块的连续性和完整性,加强与周围其他景观类型的连接,以扩大斑块面积,提高斑块质量,促进马可波罗盘羊的迁移和交流。夏季4-20、3-28和5-10,以及冬季3-15、9-12和6-9这6条廊道的中心性值较高,这些廊道对于维持整个廊道网络的连通性最为重要。此外,这些廊道的最小成本距离相对较短,极有可能是盘羊的迁移廊道。虽然上述廊道中心性

值很高,但就保护区整体而言,夏冬两季核心生境斑块基本重叠,且大多数廊道沿沟谷分布,因此在没有人为干扰和大型水体阻隔的情况下,廊道质量主要与其最小成本路径上的欧几里得距离远近相关。此外,根据CWD: EucD、CWD: LCP以及廊道的中心性三个值得出,冬夏季共同的最优廊道是17-20,该廊道欧几里得距离短,且连接着两个主要的核心生境斑块,因此在未来的保护工作中应重点关注这些廊道和斑块。

马可波罗盘羊主要分布在中国与吉尔吉斯斯坦、塔吉克斯坦、阿富汗和巴基斯坦等四国的边境地带(Schaller & Kang, 2008; Salas et al, 2017),有季节性迁徙的习性(Valdez et al, 2016)。保护区内马可波罗盘羊种群的繁衍与发展主要依靠跨境基因交流而维持。阿富汗境内的马可波罗盘羊主要集中于瓦罕走廊(Smallwood et al, 2011),已有研究表明在保护区内中国瓦罕走廊区域的皮斯岭、卡拉奇古等地存在马可波罗盘羊的跨境迁移廊道(Schaller & Kang, 2008)。因此,需要强调的是,虽然本研究中所识别的位于保护区边缘的生境斑块和廊道中心性值较低,但并不意味着其重要性不足。原因如下:(1)夏季斑块8、17、21、22及冬季斑块8、22、21分别位于中国与阿富汗和塔吉克斯坦边境沿线一带,在维持马可波罗盘羊种群跨境基因交流方面起着重要的桥梁作用。(2)虽然北部的1、2、4等斑块中心性值也不高,但它们是连接保护区内外种群基因交流的桥梁。(3)虽然夏季斑块6、9、18、11和冬季斑块10、9的面积较小,中心性值较低,但地理位置重要,起到保证整个廊道网络中几个重要斑块连通的踏脚石作用。如果没有这些小面积斑块,则廊道会因斑块之间距离太远受到干扰被中断,因此这些斑块的重要性也不容忽视。

4.3 廊道的有效性和廊道宽度

本研究表明夏季核心生境斑块4与6,19与20之间存在多条廊道连接,另外大多相邻斑块对之间都有可替代的廊道(图4)。Dutta等(2016)认为当有更多的廊道可供选择时,物种在景观中移动时有可选择的替代路径,可提高种群之间的连接性。本研究结果表明保护区马可波罗盘羊生境斑块间的连通性相对较好,但有待进一步评估上述廊道的功能状况和可利用性。建议当地政府在实验区建设检查站点,以及在边境区域建设公安边防检查哨所时,尽量回

避廊道所在区域和邻近区域。遗憾的是, 本文仅展现了马可波罗盘羊的线性廊道, 并未进一步计算廊道的具体宽度, 今后在研究工作中设计生态廊道时, 要充分考虑到多方面因素, 合理设计廊道宽度, 以避免廊道过窄产生的边缘效应, 或廊道过宽导致物种在生态廊道中移动缓慢。

4.4 国道对生态廊道有效性的影响

当核心生境斑块间的欧几里得距离较大或廊道穿过河谷或交通道路时, 连接质量最低(Dutta et al, 2016)。本研究中与国道314线相交的廊道质量均很低(图4), 主要是因为道路的存在显著增大了盘羊在斑块间迁移的阻力(Tischendorf & Fahring, 2000), 使迁移难度大大增加, 不利于种群交流和扩散。当生态廊道与交通线交叉时, 交叉区域会形成生态断裂点, 生物难以跨越, 因车辆撞击导致的动物死亡数量和概率也很高(池源等, 2015)。Schaller等(1987)也曾指出随着喀喇昆仑公路的建成, 马可波罗盘羊在保护区边界的巴基斯坦境内数量持续降低。诸多研究表明, 道路对野生动物迁移具有明显的阻隔作用, 且道路等级越高, 阻隔作用越大(李帅等, 2018)。因此需要重视生态断裂点的修复, 加快建设下穿式和上跨式通道, 恢复和维持较高的景观连通性, 促进生境斑块间物质、能量和信息的正常流通。

保护区夏季斑块20与24, 17与20, 15与26之间的廊道, 冬季斑块17与20, 19与25之间的廊道虽然没有人为干扰, 但廊道欧几里得距离较大, 因此很容易受到其他因素的影响而导致连接中断。保护区的盘羊主要集中在西北部, 在今后廊道建设中应优先考虑西北部各斑块之间的连通性, 尤其是国道314线两侧, 其次考虑东南侧的潜在廊道区。国道314线达布达尔、麻扎向南至红其拉甫边防哨所路段, 历史上记录有盘羊分布迁移跨越, 因此可考虑在G314线横切廊道处建设上跨式或者下穿式野生动物通道(图6), 将两侧的马可波罗盘羊生境斑块连接起来。

4.5 本研究的理论预测、实用性分析与局限性

本研究基于最小成本距离原理与电流理论的Linkage Mapper模型模拟识别了马可波罗盘羊的潜在生态廊道。与其他任何模型一样, 本研究由于建模者的某些主观选择而存在局限性。虽然在研究区存在很多潜在廊道, 但并非本文所确定的所有廊道都适合马可波罗盘羊迁移。由于没有指定任何最大的廊道长度或成本, 我们的连接分析只确定了一个最好的连接选择, 并没有进一步考虑盘羊能否在识别的廊道中迁移。因此这里建议: (1)未来通过给盘羊佩戴无线电跟踪项圈, 精准筛选盘羊的迁移廊道;

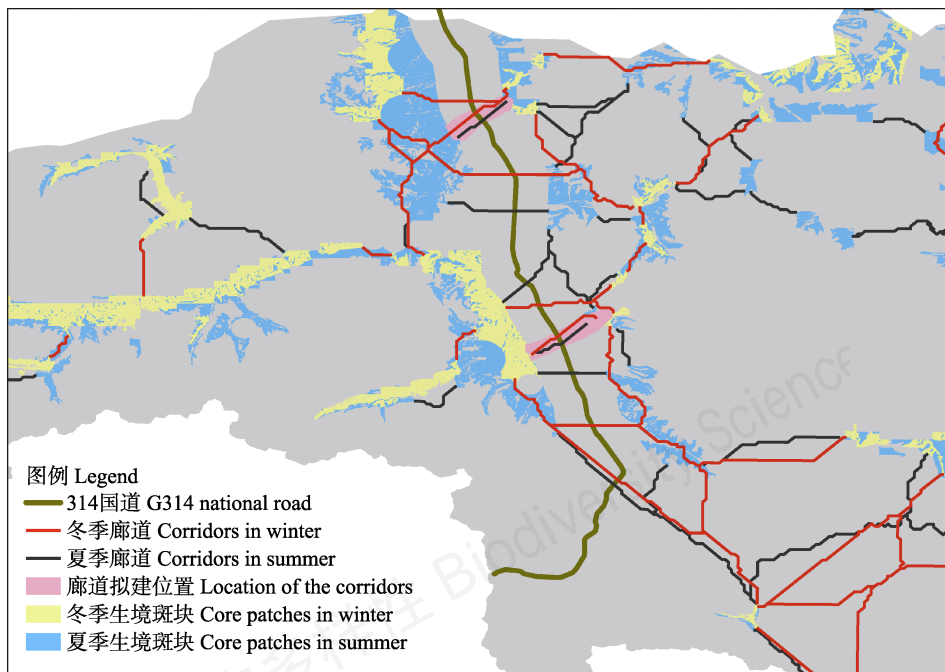


图6 塔什库尔干野生动物自然保护区内国道314线两侧拟建廊道位置

Fig. 6 Proposed corridor location on both sides of G314 in Taxkorgan Wildlife Nature Reserve

(2)基于分子生物学手段测定各种群基因流,以此判断盘羊在各斑块间的迁移规律;(3)有必要赴实地验证上述廊道是否有马可波罗盘羊存在和迁移。我们所分析的景观要素均基于马可波罗盘羊的生境偏好,然而马可波罗盘羊很可能越过本研究区至保护区外活动,因此部分结果的准确性(例如中心性值)可能会受到人为确定边界的影响。例如有些核心生境斑块可能在更大尺度区域中非常重要,但是在本研究中因为处于保护区边缘而被判定为不重要的斑块。研究区地形复杂,受数据分辨率的影响,某些影响廊道分布的微地形、小尺度的水系分布等因素可能被忽略,这些因素都会在一定程度上影响廊道模拟的结果。此外,由于保护区内马可波罗盘羊种群的健康发展不仅依赖于对保护区的有效管理与保护,亦更依赖于可持续稳定迁入/迁出保护区的外部种群。因此为确保保护区内马可波罗盘羊种群的持续健康发展,今后研究工作中应更加注重大尺度上马可波罗盘羊生态廊道的识别与分析,例如保护区内与保护区外马可波罗盘羊的廊道识别,中国种群与阿富汗、巴基斯坦和塔吉克斯坦种群的跨境廊道识别。另外,保护区内与马可波罗盘羊同域分布的野生动物还有雪豹、北山羊等,维护马可波罗盘羊迁移廊道对保护上述物种也至关重要。

致谢: 感谢塔什库尔干保护区管理局米鲁、依明江、尕娃尔夏和周莉主任在野外调查中的大力支持和帮助,感谢喀什大学王玉涛教授对野外调查的指导与帮助。

参考文献

- Abrahms B, Sawyer SC, Jordan NR, McNutt JW, Wilson AM, Brashares JS, Hayward M (2017) Does wildlife resource selection accurately inform corridor conservation? *Journal of Applied Ecology*, 54, 412–422.
- Adriaensen F, Chardon JP, De Blust G, Swinnen E, Villalba S, Gulinck H, Matthysen E (2003) The application of ‘least-cost’ modelling as a functional landscape model. *Landscape and Urban Planning*, 64, 233–247.
- Allen CH, Parrott L, Kyle C (2016) An individual-based modelling approach to estimate landscape connectivity for bighorn sheep (*Ovis canadensis*). *PeerJ*, 4, 1–22.
- Boyce MS, McDonald LL (1999) Relating populations to habitats using resource selection functions. *Trends in Ecology & Evolution*, 14, 268–272.
- Carroll C, McRae BH, Brookes A (2012) Use of Linkage Mapping and Centrality analysis across habitat gradients to conserve connectivity of gray wolf populations in western North America. *Conservation Biology*, 26, 78–87.
- Chen QQ, Li ML, Han F, Wang MY, Xu WX, Yang WK (2018) Population survey of *Ovis ammon polii* in Taxkorgan Nature Reserve, Xinjiang. *Sichuan Journal of Zoology*, 37, 637–645. (in Chinese with English abstract) [陈强强, 李美玲, 韩芳, 汪沐阳, 徐文轩, 杨维康 (2018) 新疆塔什库尔干野生动物自然保护区马可波罗盘羊种群调查. *四川动物*, 37, 637–645.]
- Chi Y, Shi HH, Feng AP (2015) Typical island landscape ecological network establishment—A case study of Chongming Island. *Marine Environmental Science*, 34, 433–440. (in Chinese with English abstract) [池源, 石洪华, 丰爱平 (2015) 典型海岛景观生态网络构建——以崇明岛为例. *海洋环境科学*, 34, 433–440.]
- Crooks KR, Sanjayan MA (2006) Connectivity conservation: Maintaining connections for nature. In: *Connectivity Conservation* (eds Crooks KR, Sanjayan M), pp. 1–20. Cambridge University Press, Cambridge.
- Douglas-Hamilton I, Krink T, Vollrath F (2005) Movements and corridors of African elephants in relation to protected areas. *Naturwissenschaften*, 92, 158–163.
- Dutta T, Sharma S, McRae BH, Roy PS, DeFries R (2016) Connecting the dots: Mapping habitat connectivity for tigers in central India. *Regional Environmental Change*, 16, 53–67.
- Feng TT, Manen FT, Zhao NX, Li M, Wei FW (2009) Habitat assessment for giant pandas in the Qinling Mountain region of China. *Journal of Wildlife Management*, 73, 852–858.
- Gong MH, Dai ZG, Zeng ZG, Zhang Q, Song YL (2007) A preliminary survey of population size and habitats of Marco Polo sheep (*Ovis ammon polii*) in Taxkorgan Nature Reserve. *Acta Theriologica Sinica*, 27, 317–324. (in Chinese with English abstract) [龚明昊, 戴志刚, 曾治高, 张琼, 宋延龄 (2007) 新疆塔什库尔干自然保护区马可波罗盘羊种群数量和栖息地初步调查. *兽类学报*, 27, 317–324.]
- Hashmi MM, Frate L, Nizami SM, Carranza ML (2017) Assessing transhumance corridors on high mountain environments by least cost path analysis: The case of yak herds in Gilgit-Baltistan, Pakistan. *Environmental Monitoring and Assessment*, 189, 488–497.
- Jiang ZG, Jiang JP, Wang YZ, Zhang E, Zhang YY, Li LL, Xie F, Cai B, Cao L, Zheng GM, Dong L, Zhang ZW, Ding P, Luo ZH, Ding CQ, Ma ZJ, Tang SH, Cao WX, Li CW, Hu HJ, Ma Y, Wu Y, Wang YX, Zhou KY, Liu SY, Chen YY, Li JT, Feng ZJ, Wang Y, Wang B, Li C, Song XL, Cai L, Zang CX, Zeng Y, Meng ZB, Fang HX, Ping XG (2016) Red list of China’s vertebrates. *Biodiversity Science*, 24, 501–551. (in Chinese and in English) [蒋志刚, 江建平, 王跃招, 张鹗, 张雁云, 李立立, 谢锋, 蔡波, 曹亮, 郑光美, 董路, 张正旺, 丁平, 罗振华, 丁长青, 马志军, 汤宋

华, 曹文宣, 李春旺, 胡慧建, 马勇, 吴毅, 王应祥, 周开亚, 刘少英, 陈跃英, 李家堂, 冯祚建, 王燕, 王斌, 李成, 宋雪琳, 蔡蕾, 臧春鑫, 曾岩, 孟智斌, 方红霞, 平晓鸽 (2016) 中国脊椎动物红色名录. 生物多样性, 24, 501–551.]

Jiang ZG, Ma Y, Wu Y, Wang YX, Feng ZJ, Zhou KY, Liu SY, Luo ZH, Li CW (2015) China's mammalian diversity. *Biodiversity Science*, 23, 351–364. (in Chinese with English abstract) [蒋志刚, 马勇, 吴毅, 王应祥, 冯祚建, 周开亚, 刘少英, 罗振华, 李春旺 (2015) 中国哺乳动物多样性. 生物多样性, 23, 351–364.]

Kanagaraj R, Wiegand T, Kramer-Schadt S, Goyal SP (2013) Using individual-based movement models to assess inter-patch connectivity for large carnivores in fragmented landscapes. *Biological Conservation*, 167, 298–309.

Khan B, Ablimit A, Khan G, Jasra AW, Ali H, Ali R, Ahmad E, Ismail M (2016) Abundance, distribution and conservation status of Siberian ibex, Marco Polo and Blue sheep in Karakoram-Pamir Mountain area. *Journal of King Saud University – Science*, 28, 216–225.

Knaapen JP, Scheffer M, Harms B (1992) Estimating habitat isolation in landscape. *Landscape and Urban Planning*, 23, 1–16.

Lees AC, Peres CA (2008) Conservation value of remnant riparian forest corridors of varying quality for Amazonian birds and mammals. *Conservation Biology*, 22, 439–449.

Li S, Zhang XF, Shi JB, Dong SK, Gao XX (2018) Effects of highway from Inner Mongolia to Xinjiang on habitat suitability of ungulates in Alashan desert. *Chinese Journal of Ecology*, 37, 103–110. (in Chinese with English abstract) [李帅, 张相锋, 石建斌, 董世魁, 高晓霞 (2018) 蒙新高速公路对阿拉善荒漠区有蹄类野生动物生境适宜性的影响. 生态学报, 37, 103–110.]

Li WP, Bao H, Zhang MH (2017) Habitat analysis and design of potential ecological corridors for Amur tiger in North-eastern China. *Acta Theriologica Sinica*, 37, 317–326. (in Chinese with English abstract) [李维平, 包衡, 张明海 (2017) 中国东北虎栖息地分析与潜在生态廊道构建. 兽类学报, 37, 317–326.]

Liang GD (1984) The Taxkorgan Nature Reserve was established. *Xinjiang Forestry*, (5), 26. (in Chinese) [梁果栋 (1984) 塔什库尔干野生动物保护区成立. 新疆林业, (5), 26.]

Liu HM, Liu XM, Wang CZ, Wang Q (2016) Assessment and conservation strategy on habitat suitability of *Syrnaticus humiae* in Jinzhongshan National Nature Reserve. *Journal of Geo-information Science*, 18, 526–536. (in Chinese with English abstract) [刘慧明, 刘晓曼, 王昌佐, 王桥 (2016) 金钟山国家级自然保护区黑颈长尾雉生境适宜性评价. 地球信息科学学报, 18, 526–536.]

McRae BH (2012) Centrality Mapper Connectivity Analysis Software. The Nature Conservancy, Fort Collins.

McRae BH, Kavanagh DM (2011) Linkage Mapper Connectivity

Analysis Software. The Nature Conservancy, Fort Collins.

McRae BH, Shah VB (2009) Circuit Scape Users' Guide. The University of California, Santa Barbara.

Mi CR, Guo YM, Huettmann F, Han XS (2017) Species distribution model sampling contributes to the identification of target species: Take black-necked crane and hooded crane as two cases. *Acta Ecologica Sinica*, 37, 4476–4482. (in Chinese with English abstract) [宓春荣, 郭玉民, Huettmann F, 韩雪松 (2017) 基于物种分布模型的精确采样提高目标物种发现率: 以黑颈鹤(*Grus nigricollis*)、白头鹤(*Grus monacha*)为例. 生态学报, 37, 4476–4482.]

Pelletier D, Clark M, Anderson MG, Rayfield B, Wulder MA, Cardille JA (2014) Applying circuit theory for corridor expansion and management at regional scales: Tiling, pinch points, and omni directional connectivity. *PLoS ONE*, 9, e84135.

Pierik ME, Dell'Acqua M, Confalonieri R, Bocchi S, Gomasca S (2016) Designing ecological corridors in a fragmented landscape: A fuzzy approach to circuit connectivity analysis. *Ecological Indicators*, 67, 807–820.

Qing J, Xu C, Yang B, Yang ZS, Qi DW, Yang XY, Gu XD, Dai Q (2016) Corridor design for the giant panda in the Xiaoxiangling Mountains. *Acta Ecologica Sinica*, 36, 1125–1133. (in Chinese with English abstract) [青菁, 胥池, 杨彪, 杨志松, 齐敦武, 杨旭煜, 古晓东, 戴强 (2016) 小相岭山系大熊猫廊道规划. 生态学报, 36, 1125–1133.]

Salas EAL, Valdez R, Michel S (2017) Summer and winter habitat suitability of Marco Polo argali in southeastern Tajikistan: A modeling approach. *Heliyon*, 3, e00445.

Sawyer SC, Epps CW, Brashares JS (2011) Placing linkages among fragmented habitats: Do least-cost models reflect how animals use landscapes? *Journal of Applied Ecology*, 48, 668–678.

Schaller GB, Kang A (2008) Status of Marco Polo sheep *Ovis ammon polii* in China and adjacent countries: Conservation of a vulnerable subspecies. *Oryx*, 42, 100–106.

Schaller GB, Li H, Ta LP, Lü H, Ren JR, Qiu MJ, Wang HB (1987) Status of large mammals in the Taxkorgan Reserve, Xinjiang, China. *Biological Conservation*, 42, 53–71.

Smallwood P, Shank C, Dehgan A, Zahler P (2011) Wildlife Conservation ... in Afghanistan? *BioScience*, 61, 506–511.

Spear SF, Balkenhol N, Fortin M, McRae BH, Scribner KIM (2010) Use of resistance surfaces for landscape genetic studies: Considerations for parameterization and analysis. *Molecular Ecology*, 19, 3576–3591.

Tian B, Zhou YX, Zhang LQ, Ma ZJ, Yang B, Tang CD (2008) A GIS and remote sensing based analysis of migratory bird habitat suitability for Chongming Dongtan Nature Reserve. *Acta Ecologica Sinica*, 28, 3049–3059. (in Chinese with English abstract) [田波, 周云轩, 张利权, 马志军, 杨波, 汤臣栋 (2008) 遥感与GIS支持下的崇明东滩迁徙鸟类生境适宜性分析. 生态学报, 28, 3049–3059.]

Tischendorf L, Fahring L (2000) On the usage and mea-

- surement of landscape connectivity. *Oikos*, 90, 7–19.
- Titeux N, Dufrene M, Radoux J, Hirzel AH, Defourny P (2007) Fitness-related parameters improve presence-only distribution modelling for conservation practice: The case of the red-backed shrike. *Biological Conservation*, 138, 207–223.
- Valdez R, Michel S, Subbotin A, Klich D (2016) Status and population structure of a hunted population of Marco Polo argali *Ovis ammon polii* (Cetartiodactyla, Bovidae) in Southeastern Tajikistan. *Mammalia*, 80, 49–57.
- Wang YT, Dai ZG, Yang SJ, Luo YZ (2016) The distribution of Marco Polo sheep and their habitat vegetation dynamics in east Pamir. *Acta Ecologica Sinica*, 36, 209–217. (in Chinese with English abstract) [王玉涛, 戴志刚, 杨世杰, 罗玉柱 (2016) 东帕米尔高原盘羊分布与栖息地植被覆盖时空变化. *生态学报*, 36, 209–217.]
- Wang ZQ, Chen ZC, Hao CY (2009) Breeding habitat suitability evaluation of red-crown crane in Zhalong National Nature Reserve by the method of habitat suitability index. *Wetland Science*, 7, 197–201. (in Chinese with English abstract) [王志强, 陈志超, 郝成元 (2009) 基于HSI模型的扎龙国家级自然保护区丹顶鹤繁殖生境适宜性评价. *湿地科学*, 7, 197–201.]
- Willis EO (1974) Populations and local extinctions of birds on Barro Colorado Island, Panama. *Ecological Monographs*, 44, 153–169.
- Wu CG, Zhou ZX, Wang PC, Xiao WF, Teng MJ, Peng L (2009) Evaluation of landscape connectivity based on Least Cost Model. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 20, 2042–2048. (in Chinese with English abstract) [吴昌广, 周志翔, 王鹏程, 肖文发, 滕明君, 彭丽 (2009) 基于最小费用模型的景观连接度评价. *应用生态学报*, 20, 2042–2048.]
- Yeganeh KZ, Faryadi S, Yavari A, Kamali Y, Shabani AA (2016) Habitat suitability & connectivity of Alborz wild sheep in the east of Tehran, Iran. *Open Journal of Ecology*, 6, 325–342.
- Yu YQ, Ji MZ, Liu CG, Li KC, Guo ST (2008) Geographical distribution and vicissitude of argali, *Ovis ammon*, in China. *Biodiversity Science*, 16, 197–204. (in Chinese with English abstract) [余玉群, 姬明周, 刘楚光, 李克长, 郭松涛 (2008) 中国盘羊的地理分布和历史变迁. *生物多样性*, 16, 197–204.]
- Zeller KA, McGarigal K, Whiteley AR (2012) Estimating landscape resistance to movement: A review. *Landscape Ecology*, 27, 777–797.
- Zhuge HJ, Li XW, Zhang X, Gao F, Xu DH (2014) Identification and conservation assessment of suitable habitats for Tibetan antelope in the alpine desert, Qinghai-Tibet Plateau. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 25, 3483–3490. (in Chinese with English abstract) [诸葛海锦, 李晓文, 张翔, 高峰, 许东华 (2014) 青藏高原高寒荒漠区藏羚适宜生境识别及其保护状况评估. *应用生态学报*, 25, 3483–3490.]
- Zhuge HJ, Lin DQ, Li XW (2015) Identification of ecological corridors for Tibetan antelope and assessment of their human disturbances in the alpine desert of Qinghai-Tibet Plateau. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 26, 2504–2510. (in Chinese with English abstract) [诸葛海锦, 林丹琪, 李晓文 (2015) 青藏高原高寒荒漠区藏羚生态廊道识别及其保护状况评估. *应用生态学报*, 26, 2504–2510.]

(责任编辑: 蒋志刚 责任编辑: 闫文杰)



•研究报告•

烟台牟平海洋牧场季节性低氧对大型底栖动物群落的生态效应

杨陆飞^{1,2} 陈琳琳² 李晓静² 周政权² 刘 博^{1,2}
宋 博^{1,2} 李秉钧^{1*} 李宝泉^{2*}

1 (烟台大学海洋学院, 山东烟台 264003)

2 (中国科学院烟台海岸带研究所海岸带生物学与生物资源保护实验室, 山东烟台 264003)

摘要: 由于气候变化和人类活动的影响, 世界许多海区尤其是近岸海区发生了不同程度的低氧现象, 导致海洋动物大量死亡, 对海洋生态系统产生了不同程度的影响。为明确烟台牟平海洋牧场低氧对大型底栖动物的生态效应, 我们于2016年夏季(6月、8月、9月共3个航次)在该海域进行现场调查, 分析低氧对大型底栖动物群落时空变化的影响。结果表明: 牟平海洋牧场8月低氧事件发生时, 大型底栖动物群落的优势种为短叶索沙蚕(*Lumbrinereis latreilli*)、不倒翁虫(*Sternaspis scutata*)和内肋蛤(*Endopleura lubrica*)。低氧在一定程度上改变了大型底栖动物的群落结构, 表现为物种组成和优势种变化上。例如, 耐受低氧的机会种数量增加, 如短叶索沙蚕; 敏感种数量减少, 如微小海螂(*Leptomya minuta*)、长吻沙蚕(*Glycera chirori*)、大螯蛄虾(*Upogebia major*)、极地蚤钩虾(*Pontocrates altamarinus*)、塞切尔泥钩虾(*Eriopisella sechellensis*)等。同时, 低氧也导致了物种多样性的降低, 但丰度和生物量受其影响不明显, 这主要是由于机会种短叶索沙蚕丰度和生物量的剧增所致。大型底栖动物不同物种耐受低氧的阈值不同。例如, 短叶索沙蚕在溶解氧(DO) < 1.0 mg/L受影响最大, 在DO = 2.0 mg/L时受到的影响不明显, 而其他敏感种如微小海螂、大螯蛄虾、极地蚤钩虾、塞切尔泥钩虾等在DO < 2.5 mg/L时, 已表现出明显的不适。低氧事件之后, 大型底栖动物群落得到一定程度的恢复, 其恢复程度和需要的时间长短与低氧发生的程度有关。

关键词: 低氧; 群落结构; 群落恢复; 敏感种; 机会种

Effect of seasonal hypoxia on macrobenthic communities in the Muping Marine Ranch, Yantai, China

Lufei Yang^{1,2}, Linlin Chen², Xiaojing Li², Zhengquan Zhou², Bo Liu^{1,2}, Bo Song^{1,2}, Bingjun Li^{1*}, Baoquan Li^{2*}

1 School of Ocean, Yantai University, Yantai, Shandong 264003

2 Key Laboratory of Coastal Biology and Bioresource Utilization, Yantai Institute of Coastal Zone Research, Chinese Academy of Sciences, Yantai, Shandong 264003

Abstract: Hypoxia is a common phenomenon in the world's oceans, especially in the shallow waters of coastal zones. Rates of hypoxia are increasing due to global climatic changes and anthropogenic activities. Hypoxia can cause mass mortality of marine animals and can have severe negative impacts on marine ecosystems. To better understand the effects of hypoxia on macrobenthic communities, a survey was carried out in the Muping Marine Ranch (Yantai) during June, August and September of 2016. Results showed that seasonal hypoxia led to changes in benthic community structure, especially in terms of species composition and dominant species. The dominant species were Polychaeta *Lumbrinereis latreilli*, *Sternaspis scutata* and Mollusca *Endopleura lubrica* in summer. The opportunistic species *Lumbrinereis latreilli* increased, whereas, sensitive species such as *Leptomya minuta*, *Glycera chirori*, *Upogebia major*, *Pontocrates altamarinus*, *Eriopisella sechellensis* decreased during the hypoxic period of August. Hypoxia also reduced biodiversity indices. The effect of hypoxia on abundance and biomass were not significant, mainly because of the increase

收稿日期: 2019-01-16; 接受日期: 2019-02-26

基金项目: 中国科学院战略性先导科技专项(XDA11020403; XDA11020702)、美丽中国生态文明建设科技工程专项(XDA23050304; XDA23050202)和中国科学院特别交流项目

* 共同通讯作者 Co-authors for correspondence. E-mail: Li6234307@163.com; bqli@yic.ac.cn

in the opportunistic *Lumbrinereis latreilli*, which counteracted the decline in abundance and biomass of other species. Individual physiological tolerance to hypoxia was different among species. *Lumbrinereis latreilli* showed higher tolerance to hypoxia in dissolved oxygen (DO) = 1.0 mg/L compared to other species. Some sensitive species, such as *Leptomya minuta*, *Upogebia major*, *Pontocrates altamarimus* and *Eriopisella sechellensis* showed lower tolerance when DO < 2.5 mg/L. When DO increased to 2.5 mg/L, the macrobenthic community start to recover gradually. The recovery extent and time needed were closely related to the degree of seasonal hypoxia.

Key words: hypoxia; community structure; community recovery; sensitive species; opportunistic species

低氧(hypoxia)通常是指水体中的溶解氧(dissolved oxygen, DO)浓度小于2 mg/L (Gray et al, 2002)。低氧的类型包括周期性低氧、季节性低氧和持续性低氧(Diaz & Rosenberg, 2008)。亚得里亚海是最早记录发生低氧的海域(Diaz & Rosenberg, 1995)。工业时代以来,随着人类活动的加剧,环境污染和水体富营养化也日益严重,致使全球低氧海域以每年5.54%的速率高速增长(Vaquer-Sunyer & Duarte, 2008)。研究显示,浅海、半封闭海湾及海口更容易发生低氧(Steckbauer et al, 2011)。

目前报道的低氧现象主要发生在欧洲、美国及日本等海域,其中波罗的海是全球最大的“死亡区”,其20%的海域至少有40年一直处于缺氧状态(Conley et al, 2002);黑海在150–250 m水层,90%的海域出现低氧现象(Diaz, 2001);美国墨西哥湾北部海域,1985–1992年夏季底层缺氧面积为8,000–9,000 km²,1993–2000年达到16,000–20,000 km²,而2002年增加至22,000 km²(叶丰和黄小平, 2010)。至2008年,全球报道的低氧区已经超过400个,总面积超过245,000 km²(Diaz & Rosenberg, 2008)。

我国对海洋低氧现象的研究主要集中在长江口、珠江口海域。1959年全国海洋普查第一次观察到长江口存在低氧现象,底层溶解氧最低只有0.49 mg/L,面积约为1,800 km²(顾孝连和徐兆礼, 2009);该低氧区在长江口外继续扩大,至1999年时面积为13,700 km²,厚度为20 m, DO最低值仅1 mg/L(李道季等, 2002);截至2015年长江口夏季DO < 3 mg/L的海域面积约14,800 km²,造成长江口底层水体低氧的主要问题是水体层化和有机物质的大量分解(张莹莹等, 2007; Chi et al, 2017)。珠江口自1981年开始观测到低氧现象,最低溶氧范围长期保持在0.93–1.77 mg/L,也是水体层化和生化耗氧过程共同作用的结果(罗琳等, 2008; 王巧宁等, 2012)。近

年来,辽河口、辽东湾海域、小清河口、乳山湾等海域也存在不同程度的低氧区(王继龙, 2004^①; 孟春霞等, 2005; 李艳云和王作敏, 2006; 冉祥滨等, 2012)。

水体缺氧会对海洋底栖生态系统产生一系列的严重影响,包括改变生物行为、造成生物死亡甚至改变生物群落结构。不同种类的生物耐受低氧能力不同,表现为:鱼类 < 甲壳类 < 棘皮动物 < 环节动物 < 软体动物(Gray et al, 2002)。当水体中的DO < 4 mg/L时,养殖鱼类就会受到有害的影响,当DO < 2 mg/L时,海洋中的大部分水生生物将面临死亡,海底拖曳无法捕捉到鱼虾种群(刘海霞, 2012)。我国对低氧的研究起步较晚,研究内容多关注于低氧区发生时间与空间以及低氧发生机制,而关于低氧对海洋生态系统以及对海洋底栖生物群落生态效应的研究较少。

大型底栖生物是指能被0.05 mm网筛截留的底栖生物,大部分大型底栖生物活动能力较弱或营固着生活,其生活范围有限,与游泳和浮游生物相比,大型底栖动物对不利环境的逃避相对迟缓,对海洋环境较敏感,受环境压力的影响深刻(李新正等, 2010),因此受低氧的影响更为严重。已有研究表明,海洋水体的低氧会显著影响大型底栖动物群落的物种组成和生物多样性,如在巴基斯坦水域的低氧区,物种多样性显著下降,多毛类成为该区域的优势类群,软体动物和棘皮动物物种种类显著下降甚至消失,丰度也显著降低(Gooday et al, 2009);美国路易斯安那大陆架,低氧显著改变了大型底栖动物的摄食习性和生物扰动作用(Briggs et al, 2015);墨西哥北部海湾在发生低氧后,以多毛类为优势种的动物群落,其密度和物种多样性仅为低氧发生前的

^① 王继龙 (2004) 辽河口水质调查及低氧区形成机理研究. 硕士学位论文,北京化工大学,北京.

1/3, 其中耐低氧物种奇异稚齿虫(*Paraprionospio pinnata*)在低氧发生后数量显著增加, 而其他敏感种数量显著下降(Baustian & Rabalais, 2009)。

目前关于低氧阈值的界定仍存在争议, 大部分将低氧的阈值定为2 mg/L, 因为当DO < 2 mg/L时, 鱼类开始转移栖息地, 底层拖网渔获量几乎为零; 但也有研究者指出, 当DO < 3 mg/L时, 某些鱼类就开始出现生理反应, 故把3 mg/L作为低氧阈值(龚松柏等, 2017)。Diaz和Rosenberg (1995)将低氧阈值定为2.0 mL/L (25°C, 1个大气压), 约为2.8 mg/L。不同的生物有不同的氧耐受值, 甲壳动物是最脆弱的生物类群之一, 在溶解氧为2.45 mg/L时, 大部分的甲壳动物开始出现高死亡率(Vaquer-Sunyer & Duarte, 2008)。我们根据低氧发生区域及调查实际情况将底层海水DO < 2.5 mg/L的站位作为季节性低氧的范围。

烟台市牟平海洋牧场占地面积12 km², 人工鱼礁投放0.58 km², 总投资1.6亿人民币, 主要养殖种类为海参和扇贝, 所在海域平均年产海参苗种25,000 kg, 商品参400 t (杨东等, 2017), 是重要的海水养殖基地, 区域内有辛安河、沁水河、初河等多条河流在此入海。近年来, 该海域夏季连续出现底层季节性缺氧现象, 给养殖活动带来严重的危害, 造成了大量的经济损失。为明确低氧对大型底栖生

物群落的影响以及低氧发生后群落的恢复情况, 我们根据2016年6月、8月和9月三个月的现场调查结果, 探讨低氧对大型底栖动物群落结构和生物多样性的影响, 评估低氧的生态效应。

1 材料与方法

1.1 样品采集与处理

烟台市牟平海洋牧场位于烟台市牟平区姜格庄镇云溪村, 地处北黄海海域, 是该海域重要的养殖基地, 我们于2016年夏季(6月、8月、9月)在该海域进行三个航次大型底栖动物定量采集。采集站位共25个, 覆盖低氧发生区及邻近海域。6月航次由于海况较差只成功采集到23个站位。为了进行比较分析, 根据发生低氧的区域及空间距离划分为4个区域: 低氧区(3/7/9/13/14/Y5)、低氧边缘区(2/5/11/C3/Y3)、养殖区(16/17/18/19/21/23)、外海区(29/S1/S4/S6/S8/S10/S11/S12)(图1)。

采用0.05 m²箱式采泥器采集沉积物样品, 每站成功采集3次, 并用0.5 mm网筛现场分选后用75%乙醇固定, 带回实验室进行种类鉴定、个体计数和湿重称量。生物样品的处理、保存、计数及称重均按照《海洋调查规范》(GB/T12763.6-2007)进行。温度、盐度、浊度、叶绿素、溶解氧等水体底层环境因子由SBE911温盐深仪(CTD)现场测得。

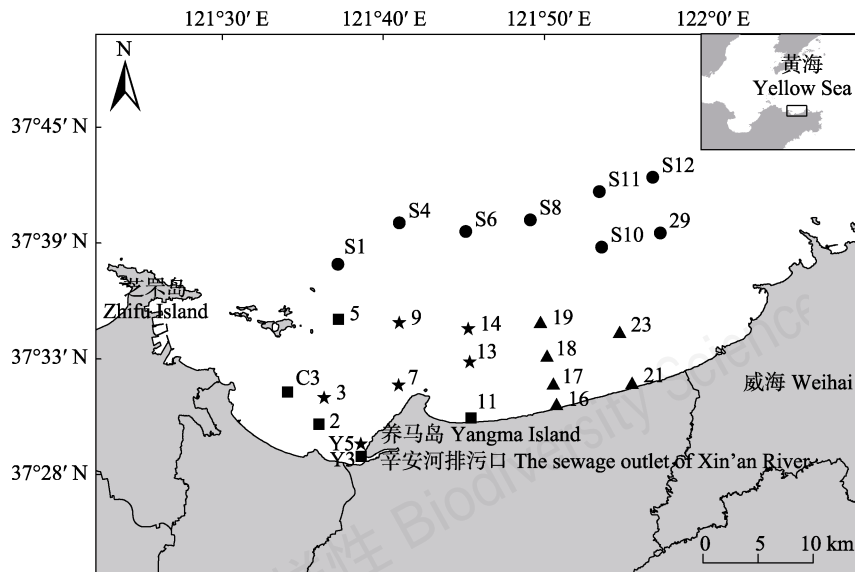


图 1 烟台牟平海洋牧场 2016 年夏季大型底栖动物调查站位及低氧分区。★ 低氧区; ■ 低氧边缘区; ▲ 养殖区; ● 外海区。
Fig. 1 Sampling stations of macrobenthos in the Muping Marine Ranch (Yantai) during summer 2016. ★ Hypoxic zone; ■ Marginal area of hypoxic zone; ▲ Aquaculture zone; ● Offshore zone.

1.2 数据分析

1.2.1 群落多样性分析

采用以下指数对大型底栖动物群落多样性进行分析:

优势度指数(Y) (陈亚瞿等, 1995):

$$Y = \left(\frac{n_i}{N}\right) \times f_i \quad (1)$$

定义 $Y > 0.02$ 的种为优势种。

Margalef物种丰富度指数(d) (Margalef, 1968):

$$d = (S - 1) / \ln N \quad (2)$$

Shannon-Wiener多样性指数(H') (Shannon & Weaver, 1949):

$$H' = -\sum_{i=1}^S P_i \times \log_2 P_i \quad (3)$$

Pielou物种均匀度指数(J') (Pielou, 1975):

$$J' = H' / \log_2 S \quad (4)$$

其中, S 为样品物种数, N 为所有物种个体数之和, n_i 为第 i 种的总个体数, f_i 为该物种在各调查站位中的出现频率, P_i 为该站位第 i 种的个体数占总个体数的比例。

1.2.2 群落结构分析

利用SPSS 18.0软件对6月、8月、9月大型底栖动物多样性指数进行单因素方差分析, 显著性水平为 $\alpha = 0.05$ 。使用PRIMER 6.0软件进行群落结构分析, 为了平衡优势种和稀有种在群落中的影响, 大型底栖动物丰度数据经 $\log(x + 1)$ 转换后计算Bray-Curtis相似性系数, 构建相似性矩阵。通过相似性百分比分析(SIMPER)计算种类对组内相似性的平均贡献率。

2 结果

2.1 调查海域夏季底层溶解氧情况

牟平海洋牧场2016年夏季3个航次溶解氧调查结果如下: 6月底层水体溶解氧基本维持在5 mg/L以上; 8月底层水体溶解氧水平较低, 大部分站位均处于4 mg/L以下, 处于2.5 mg/L以下的共6个站位, 分别为3、7、9、13、14和Y5站位, 最低溶解氧为1.02 mg/L, 低氧面积约200 km²; 9月底层水溶解氧逐渐回升(表1)。

2.2 物种组成

2016年6月调查海域共发现大型底栖动物63种, 低氧区有34种; 8月共发现87种, 低氧区为33种; 9月共发现93种, 低氧区为40种。各月低氧区物种均以多毛类为主, 其次是甲壳类和软体动物, 除8月外, 6月和9月低氧区均有棘皮动物出现(表2)。

2016年8月海洋牧场出现季节性低氧, 对8月调查海域分区分析发现: 各海区大型底栖动物物种数大小顺序为: 养殖区 > 低氧边缘区 > 外海区 > 低氧区。各海区主要优势类群均为多毛类, 多毛类所占比例大小依次为: 低氧区 > 养殖区 > 低氧边缘区 > 外海区。甲壳类在4个海域中所占比例大小依次为: 外海区 > 养殖区 > 低氧边缘区 > 低氧区; 除低氧区外, 各区均有棘皮动物出现(表3)。

2.3 丰度和生物量

2016年夏季3个航次调查结果显示, 大型底栖动物群落的丰度和生物量均呈现出明显的时空变化特征。在时间上: 8月除低氧区外的其他3个海区物种丰度和生物量较6月有所下降; 9月除低氧区外

表1 烟台牟平海洋牧场2016年夏季底层水溶解氧值(mg/L)

Table 1 Dissolved oxygen (mg/L) of bottom water in the Muping Marine Ranch (Yantai) during summer 2016

站位 Station	6月 June	8月 August	9月 September	站位 Station	6月 June	8月 August	9月 September	站位 Station	6月 June	8月 August	9月 September
2	5.20	4.25	4.24	17	6.68	2.54	3.78	S1	7.77	2.73	3.62
3	6.44	2.00	4.23	18	6.96	2.96	4.04	S4	7.13	3.39	3.53
5	7.43	3.30	4.38	19	6.96	3.23	4.74	S6	7.08	3.26	-
7	4.43	1.02	4.15	21	7.26	3.59	7.79	S8	7.71	3.56	-
9	6.36	2.50	8.28	23	7.11	2.71	7.33	S10	7.05	3.18	-
11	6.41	5.99	4.22	29	7.45	3.04	4.42	S11	7.15	3.74	3.65
13	4.93	2.03	3.94	C3	5.93	3.54	4.51	S12	6.72	2.63	5.10
14	5.28	2.25	4.19	Y3	5.68	3.84	4.04	平均值 Average	6.56	3.25	4.78
16	7.53	8.02	6.97	Y5	5.29	1.95	3.93				

的其他3个海区丰度有所增加, 除外海区外, 生物量持续下降, 主要是由于外海区出现了体型较大的麦杆虫(*Caprella* sp.)。调查海域整体丰度下降, 生物量上升(表4)。6-9月各海区丰度和生物量贡献最大的均为多毛类, 特别是8月低氧区多毛类占该海区总丰度高达92% (表5)。

在空间上, 以发生季节性低氧的8月进行分析。

表2 烟台牟平海洋牧场2016年夏季低氧区大型底栖动物群落组成

Table 2 Composition of macrobenthic community in hypoxic zone in the Muping Marine Ranch (Yantai) during summer 2016

	物种数 Species number (%)		
	6月 June	8月 August	9月 September
多毛类 Polychaeta	23(67.6)	21(63.6)	25(62.5)
甲壳类 Crustacea	5(14.7)	4(12.1)	6(15)
软体动物 Mollusca	4(11.8)	6(18.2)	6(15)
棘皮动物 Echinodermata	1(2.9)	-	2(5)
其他 Others	1(2.9)	2(6.1)	1(2.5)
总计 Total	34(100)	33(100)	40(100)

结果显示, 大型底栖动物平均丰度和生物量的高值区均出现在低氧区(图2), 溶解氧最低的7号站在此次调查中丰度(7,440 ind./m²)和生物量(21.25 g/m²)达到最高值。耐低氧机会种短叶索沙蚕(*Lumbrineris latreilli*)在低氧区的数量剧增是主要原因。低氧边缘区的多毛类动物丰度也高于其他两个海区。

表3 烟台牟平海洋牧场2016年8月不同海区大型底栖动物群落组成

Table 3 Composition of macrobenthic community in different zones in the Muping Marine Ranch (Yantai) during August 2016

	物种数 Species number (%)			
	低氧区 Hypoxic zone	低氧边缘区 Marginal area of hypoxic zone	养殖区 Aquaculture zone	外海区 Offshore zone
多毛类 Polychaeta	21(63.6)	20(52.6)	31(55.4)	18(50)
甲壳类 Crustacea	4(12.1)	7(18.4)	11(19.6)	8(22.2)
软体动物 Mollusca	6(18.2)	8(21.1)	10(17.9)	8(22.2)
棘皮动物 Echinodermata	-	2(5.3)	3(5.4)	1(2.8)
其他 Others	2(6.1)	1(2.6)	1(1.8)	1(2.8)
总计 Total	33(100)	38(100)	56(100)	36(100)

表4 烟台牟平海洋牧场2016年夏季不同海区大型底栖动物丰度和生物量

Table 4 The macrobenthic abundance and biomass in different zones in the Muping Marine Ranch (Yantai) during summer 2016

月份 Month	低氧区 Hypoxic zone		低氧边缘区 Marginal area of hypoxic zone		养殖区 Aquaculture zone		外海区 Offshore zone		总计 Total	
	丰度 Abundance (ind./m ²)	生物量 Biomass (g/m ²)	丰度 Abundance (ind./m ²)	生物量 Biomass (g/m ²)	丰度 Abundance (ind./m ²)	生物量 Biomass (g/m ²)	丰度 Abundance (ind./m ²)	生物量 Biomass (g/m ²)	丰度 Abundance (ind./m ²)	生物量 Biomass (g/m ²)
6	2,183.33	5.84	2,573.33	10.31	853.33	9.69	855.83	5.71	1,500.3	7.41
8	2,102.22	12.16	1,645.33	5.01	496.67	5.02	444.17	2.92	1,094.9	6.06
9	1,216.67	7.96	1,972	4.79	595	2.16	533.33	13.62	999.97	7.75

表5 烟台牟平海洋牧场2016年8月不同海区丰度和生物量组成

Table 5 Composition of macrobenthic abundance and biomass in different zones in the Muping Marine Ranch (Yantai) during August 2016

	低氧区 Hypoxic zone		低氧边缘区 Marginal area of hypoxic zone		养殖区 Aquaculture zone		外海区 Offshore zone	
	丰度 Abundance (ind./m ²)	生物量 Biomass (g/m ²)	丰度 Abundance (ind./m ²)	生物量 Biomass (g/m ²)	丰度 Abundance (ind./m ²)	生物量 Biomass (g/m ²)	丰度 Abundance (ind./m ²)	生物量 Biomass (g/m ²)
多毛类 Polychaeta	1,933.33	6.96	1,048	3.45	397.78	3.66	270.83	1.56
甲壳类 Crustacea	16.67	2.31	44	0.33	24.44	0.61	17.50	0.085
软体动物 Mollusca	147.78	0.55	542.67	1.02	68.89	0.27	153.33	1.20
棘皮动物 Echinodermata	-	-	5.33	0.06	4.44	0.39	1.67	0.049
其他 Others	4.45	2.34	5.33	0.15	1.11	0.09	0.83	0.018

2.4 物种多样性

单因素方差分析结果显示:物种丰富度指数在6、8、9月之间存在显著差异($F = 3.539, P < 0.05$), Shannon-Wiener多样性指数和物种均匀度指数均无显著性差异($P > 0.05$)。8月物种丰富度指数、Shannon-Wiener多样性指数和物种均匀度指数较6月均大幅度下降,9月3种多样性指数均有所上升。8月各海区大型底栖动物调查结果显示:物种丰富度指数(d)、Shannon-Wiener多样性指数(H')、物种均匀度指数(J')在4个海区的变化趋势相同,均为养殖区 > 外海区 > 低氧边缘区 > 低氧区(图3)。

2.5 低氧区大型底栖动物群落结构的变化

大型底栖动物群落优势种组成在3个月份间并

不相同,其中6月低氧区优势种有6种,分别为短叶索沙蚕、中蚓虫属一种(*Mediomastus* sp., 0.46)、内肋蛤(*Endopleura lubrica*, 0.12)、不倒翁虫(*Sternaspis scutata*, 0.07)、寡鳃齿吻沙蚕(*Micronephthys oligobranchia*, 0.03)、尖叶长手沙蚕(*Magelona cincta*, 0.02); 8月低氧区优势种有3种,分别为短叶索沙蚕(0.77)、不倒翁虫(0.05)和内肋蛤(0.05); 9月低氧区优势种有7种,分别为中蚓虫属一种(0.28)、短叶索沙蚕(0.25)、不倒翁虫(0.10)、内肋蛤(0.09)、寡鳃齿吻沙蚕(0.02)、尖叶长手沙蚕(0.02)和深沟毛虫(*Sigambra bassi*, 0.02)。低氧持续期间优势种只有3种,溶氧恢复后寡鳃齿吻沙蚕、尖叶长手沙蚕、中蚓虫属一种重新成为群落优势种。

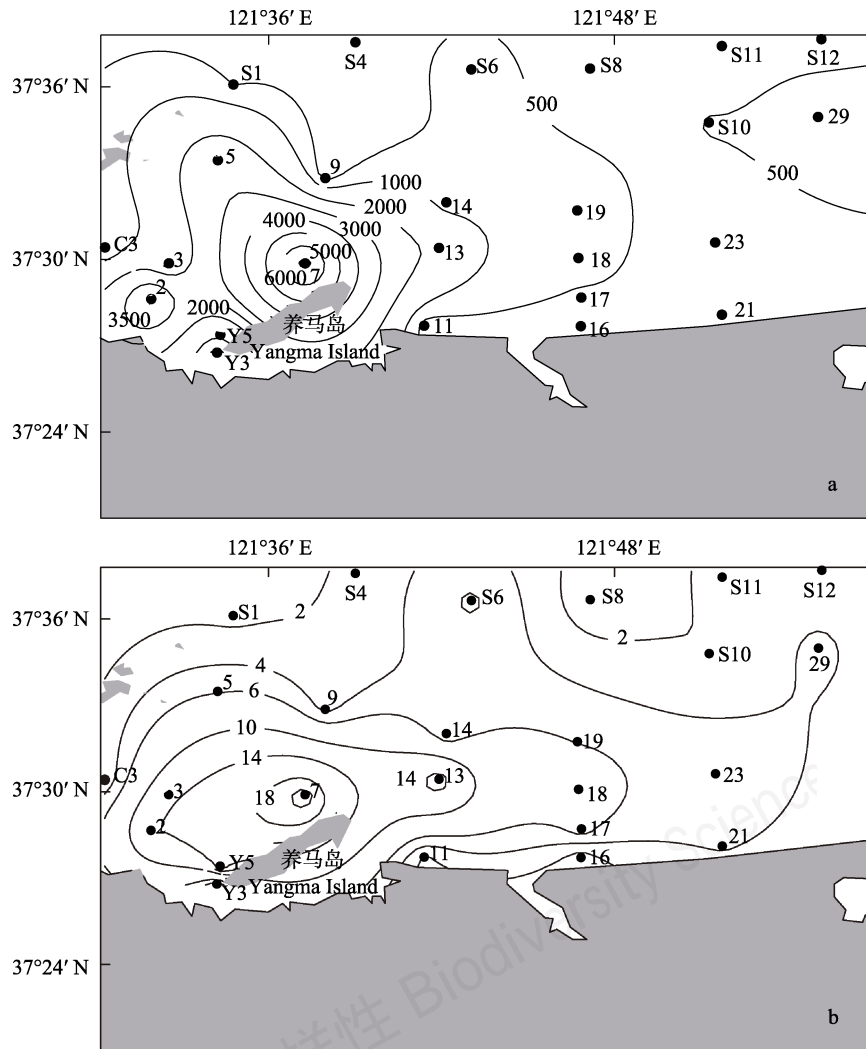


图2 烟台牟平海洋牧场2016年8月大型底栖动物丰度(a, ind./m²)和生物量(b, g/m²)空间分布

Fig. 2 Spatial distribution of macrobenthic abundance (a, ind./m²) and biomass (b, g/m²) in the Muping Marine Ranch (Yantai) during August 2016

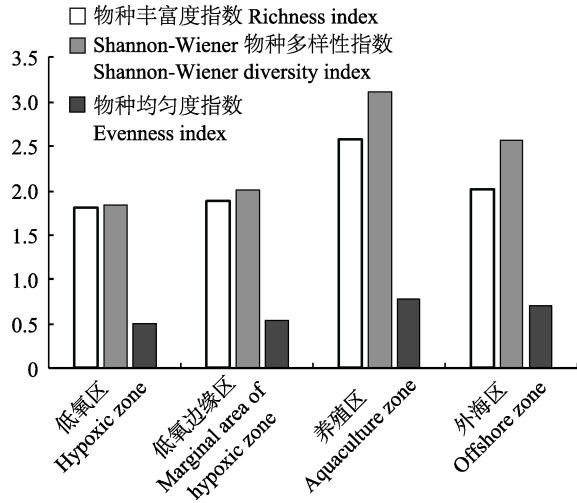


图3 烟台牟平海洋牧场2016年8月不同海区大型底栖动物群落多样性指数

Fig. 3 Diversity indices of macrobenthic community in different zones in the Muping Marine Ranch (Yantai) during August 2016

非度量多维尺度(NMDS)分析表明, 2016年6月、8月、9月低氧区大型底栖动物物种组成存在月份间差异(图4)。SIMPER分析显示6月低氧区物种相似度最高, 达60.19%, 其次为9月(55.28%), 8月最低(48.55%)。8月低氧期大部分底栖生物丰度有不同程度的下降, 9月增加; 不倒翁虫、深沟毛虫、内肋蛤、微小海螂(*Leptomya minuta*)等的丰度一直呈下降趋势; 短叶索沙蚕、中蚓虫属一种和寡鳃齿吻沙蚕的丰度在不同溶解氧浓度站位变化不同: 短叶索沙蚕丰度在低氧程度最严重的7号站(DO: 1.02 mg/L)先是剧增之后骤减; 与此相反, 中蚓虫属一种和寡鳃齿吻沙蚕均是先骤减再剧增。在底层溶解氧接近2.0 mg/L的3、13、Y5站位则呈现了与7号站位不同的变化趋势: 在这3个站位, 6月短叶索沙蚕处于高丰度水平, 8月和9月丰度持续下降但相较于其他物种丰度仍然偏高; 寡鳃齿吻沙蚕也呈现下降趋势; 中蚓虫属一种在3和Y5站位丰度一直低于30 ind./m², 在13号站位变化趋势与7号站位相似, 先骤减后剧增。在底层溶解氧为2.0–2.5 mg/L的9和14站位, 短叶索沙蚕、中蚓虫属一种和寡鳃齿吻沙蚕在低氧前后丰度均较低, 无明显变化(图5)。

此外, 长吻沙蚕(*Glycera chirori*)、大螯蛄虾(*Upogebia major*)、极地蚤钩虾(*Pontocrates altamarinus*)、塞切尔泥钩虾(*Eriopisella sechellensis*)只在6月调查中发现, 在随后的8月和9月各站位均未

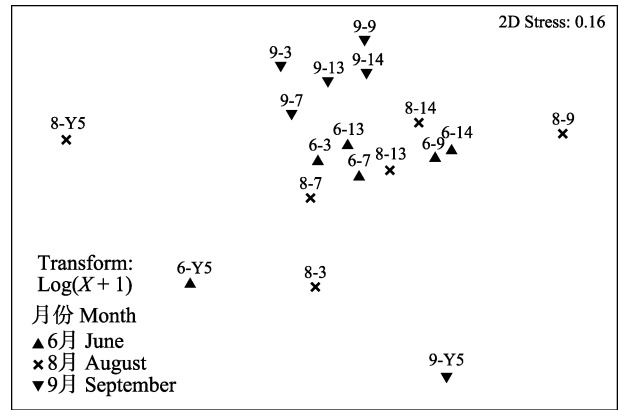


图4 烟台牟平海洋牧场低氧区大型底栖动物非度量多维尺度分析。“6-3”表示6月份的3号站位, 以此类推。

Fig. 4 Analysis of NMDS on macrobenthos in hypoxic zone in the Muping Marine Ranch (Yantai) during summer 2016. “6-3” represents for the third sampling station in June, the others are likewise.

发现; 微小海螂在6月丰度偏高, 8月和9月丰度极低; 巴氏无齿蟹(*Sestrostoma balssi*)、哈式美人虾(*Nihonotrypaea harmandi*)、锯齿长臂虾(*Palaemon serrifer*)、鹰爪虾(*Trachysalambria curvirostris*)、中华螺赢蜚(*Corophium sinense*)及棘皮动物滩栖阳遂足(*Amphiura vadicola*)在低氧发生后的9月调查中开始出现(图5)。

3 讨论

海洋底栖生物群落受多种因素的影响, 包括温度、溶解氧(DO)、水深、盐度、沉积物特性等, 其中DO浓度是影响底栖生物群落结构和组成的重要因素。季节性低氧现象通常伴随着水体的富营养化和层化现象。近年牟平海洋牧场养殖带来的污染日益加剧, 水体有机物质大量增加, 随着夏季水体温度升高, 加剧了海底有机物质的矿化分解。水体层化作用抑制了海表与海底的水气物质交换, 使底层溶解氧含量减少。从2013年开始夏季连续观察到底层水体缺氧现象, 2016年夏季低氧现象最为严重。6月整体海域底层水DO > 5 mg/L, 8月大部分海域底层水DO < 3 mg/L。与6月相比, 8月低氧边缘区、养殖区、外海区3个海区大型底栖动物丰度大幅下降, 低氧区(DO < 2.5 mg/L)大型底栖动物总体丰度并没有显著变化, 主要是由于8月耐氧机会种短叶索沙蚕在7号站位暴发式增多所致。王延明等(2008)在研究长江口大型底栖动物分布时发现底栖生物的生物量和丰度的高值区对应着底层水溶解氧的低值

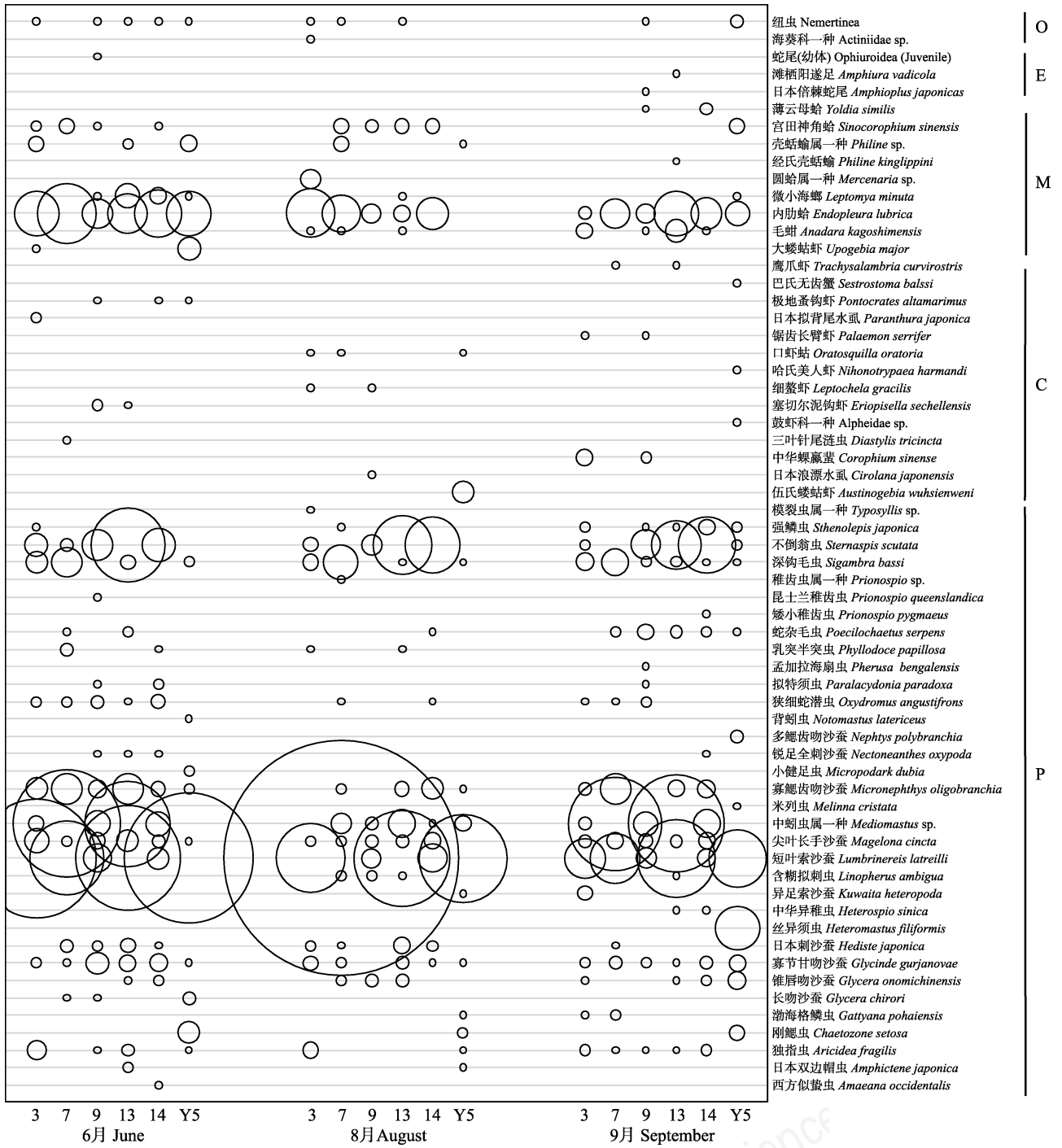


图5 烟台牟平海洋牧场夏季低氧区大型底栖动物丰度(丰度与圆圈直径成正比)。P: 多毛类; C: 甲壳类; M: 软体动物; E: 棘皮动物; O: 其他动物。

Fig. 5 The macrobenthic abundance in hypoxic zone in the Muping Marine Ranch (Yantai) during summer 2016. Abundance value increases linearly with the circle diameter. P, Polychaeta; C, Crustacea; M, Mollusca; E, Echinodermata; O, Others.

区, 但并未指出具体的物种变化。本文的低氧区和低氧边缘区部分站位靠近烟台四十里湾养殖场, 整体丰度和生物量均比养殖区和外海区高, 这与烟台近海大型底栖动物的调查结果一致(王全超和李宝泉,

2013)。

低氧在一定程度上改变了大型底栖动物群落结构, 致使群落物种多样性降低、优势种单一、低氧敏感种消失(Dauer, 1993; Chu & Tunnicliffe,

2015)。本次调查结果显示在8月低氧胁迫期,物种丰富度指数、Shannon-Wiener多样性指数、物种均匀度指数均较6月明显下降,低氧区较周边海区生物多样性指数也明显偏低;低氧区优势种较6月减少了1/2,主要优势种为短叶索沙蚕,与国外报道的低氧区优势种有所不同(Diaz & Rosenberg, 1995; Baustian & Rabalais, 2009; Sturdivant et al, 2013),但总丰度和生物量较周边海区偏高,说明牟平海洋牧场夏季季节性低氧虽然改变了大型底栖动物的群落结构,但并没有完全破坏该区域的底栖生态系统。

不同物种耐受低氧的阈值不同,当水体发生低氧时,活动能力强的生物有能力逃避低氧水体,从而表现出相对较高的低氧耐受阈值;移动能力弱的生物可以通过改变自身的行为和代谢来抵御低氧(Vaquar-Sunyer & Duarte, 2008)。研究表明,水体低氧时,底栖鱼类会游到近水面呼吸,甲壳类则会向更浅的水域移动,移居到沉积物表面或者降低挖掘深度,多毛类动物是低氧海域的主要物种(Nilsson & Rosenberg, 1994; Wu, 2002)。季节性缺氧有利于生命周期短、体型较小的机会种生存(Diaz & Rosenberg, 1995)。此次调查中,大螯蛄虾、极地蚤钩虾、塞切尔泥钩虾在 $DO < 2.5$ mg/L时未被发现,中蚓虫属一种、狭细蛇潜虫(*Oxydromus angustifrons*)、微小海螂、内肋蛤在 $DO < 2.5$ mg/L时丰度开始出现下降;寡鳃齿吻沙蚕、尖叶长手沙蚕在 $DO < 2$ mg/L时丰度开始大量减少;在溶解氧最低的7号站位($DO: 1.0$ mg/L),短叶索沙蚕急剧增多,成为该站位的绝对优势种,其他底栖生物较低氧前丰度均大幅下降。

低氧结束后,生物群落的恢复时间远比低氧发生时间要长得多,主要依赖于底层水体低氧的程度、持续时间、受影响的底栖群落的复杂性以及其他人为因素(如捕捞)的影响,群落恢复时间短则几个月,长则达数十年之久(Diaz & Rosenberg, 1995)。水体中溶解氧的增加主要依赖于:有机质和营养盐的减少、水体层化的降低以及径流冲淡水的减少(Diaz & Rosenberg, 2008)。当水体中的溶解氧升高至 $DO > 3$ mg/L,生物群落开始恢复,体型小、寿命短的机会种先出现,丰度迅速增加(Stachowitsch, 1991; Diaz & Rosenberg, 1995)。例如,日本的Tomoe海湾,随着水中溶解氧的回升,机会种小头虫(*Capitella capitata*)迅速增多(Diaz & Rosenberg, 1995);荷

兰科学家进行40天低氧实验后发现,低氧结束后,腹足类动物最先开始恢复,其次为多毛类动物中的线虫和沙蚕科,最后是双壳类动物(Steckbauer et al, 2011)。牟平海洋牧场2016年夏季低氧时间持续不长,随着9月水体层化现象减轻,底层水溶解氧($DO > 3$ mg/L)逐渐回升,大型底栖动物群落开始恢复,巴氏无齿蟹、哈式美人虾、锯齿长臂虾、鹰爪虾、中华螺赢蜚等机会种迅速增加,多毛类动物所占比例逐渐下降;低氧边缘区、养殖区、外海区大型底栖动物丰度开始缓慢增加,生物量仍然持续下降,说明低氧过后牟平海洋牧场大型底栖动物群落以个体较小的物种为主。低氧恢复后的站位优势种种类逐渐增加,寡鳃齿吻沙蚕、尖叶长手沙蚕、中蚓虫属一种重新成为群落优势种;耐低氧机会种短叶索沙蚕在7号站位迅速下降,其他物种丰度逐渐上升;甲壳动物和一些软体动物(如微小海螂等)丰度仍然偏低,大螯蛄虾、极地蚤钩虾、塞切尔泥钩虾等甲壳动物在低氧恢复后仍未出现,这也说明底栖动物群落结构恢复到低氧前还需要一段时间。

参考文献

- Baustian MM, Rabalais NN (2009) Seasonal composition of benthic macroinfauna exposed to hypoxia in the northern gulf of Mexico. *Estuaries and Coasts*, 32, 975–983.
- Briggs KB, Cartwright G, Friedrichs CT, Shivarudruppa S (2015) Biogenic effects on cohesive sediment erodibility resulting from recurring seasonal hypoxia on the Louisiana shelf. *Continental Shelf Research*, 93, 17–26.
- Chen YQ, Xu ZL, Wang YL (1995) An ecological study on zooplankton in plume front zone of Changjiang (Yangtze) River estuarine area. I. Biomass distribution of dominant species. *Journal of Fishery Sciences of China*, 2, 49–58. (in Chinese with English abstract) [陈亚瞿, 徐兆礼, 王云龙 (1995) 长江口河口锋区浮游动物生态研究. I. 生物量及优势种的平面分布. *中国水产科学*, 2, 49–58.]
- Chi LB, Song XX, Yuan YQ, Wang WT, Zhou P, Fan X, Cao XH, Yu ZM (2017) Distribution and key influential factors of dissolved oxygen off the Changjiang River Estuary (CRE) and its adjacent waters in China. *Marine Pollution Bulletin*, 125, 440–450.
- Chu JWF, Tunnicliffe V (2015) Oxygen limitations on marine animal distributions and the collapse of epibenthic community structure during shoaling hypoxia. *Global Change Biology*, 21, 2989–3004.
- Conley DJ, Humborg C, Rahm L, Savchuk OP, Wulff F (2002) Hypoxia in the Baltic Sea and basin-scale changes in phosphorus biogeochemistry. *Environmental Science &*

- Technology, 36, 5315–5320.
- Dauer DM (1993) Biological criteria, environmental health and estuarine macrobenthic community structure. *Marine Pollution Bulletin*, 26, 249–257.
- Diaz RJ (2001) Overview of hypoxia around the world. *Journal of Environment Quality*, 30, 275–281.
- Diaz RJ, Rosenberg R (1995) Marine benthic hypoxia: A review of its ecological effects and the behavioural response of benthic macrofauna. *Oceanography and Marine Biology*, 33, 245–303.
- Diaz RJ, Rosenberg R (2008) Spreading dead zones and consequences for marine ecosystems. *Science*, 321, 926–929.
- Gong SB, Gao AG, Ni GT, Zhu XX, Zhang YP, Hou YT (2017) Progress in research of hypoxia in estuaries and coastal areas in China. *Water Resources Protection*, 33(4), 62–69. (in Chinese with English abstract) [龚松柏, 高爱国, 倪冠韬, 朱旭旭, 张延颇, 侯昱廷 (2017) 中国部分河口及其近海水域缺氧现象研究. *水资源保护*, 33(4), 62–69.]
- Gooday AJ, Levin LA, Silva AAD, Bett BJ, Cowie GL (2009) Faunal responses to oxygen gradients on the Pakistan margin: A comparison of foraminiferans, macrofauna and megafauna. *Deep-Sea Research II: Topical Studies in Oceanography*, 56, 488–502.
- Gray JS, Wu RSS, Ying Y (2002) Effects of hypoxia and organic enrichment on the marine environment. *Marine Ecology Progress*, 238, 249–279.
- Gu XL, Xu ZL (2009) A review on the effects of hypoxia on aquatic animals in estuaries. *Marine Fisheries*, 31, 426–437. (in Chinese with English abstract) [顾孝连, 徐兆礼 (2009) 河口及近岸海域低氧环境对水生动物的影响. *海洋渔业*, 31, 426–437.]
- Li DJ, Zhang J, Wu Y, Liang J, Huang DJ (2002) Loss of oxygen outside the Changjiang Estuary. *Science in China*, 32, 686–694. (in Chinese) [李道季, 张经, 吴莹, 梁俊, 黄大吉 (2002) 长江口外氧的亏损. *中国科学*, 32, 686–694.]
- Li XZ, Liu LS, Li BQ (2010) *The Macrobenthic Assemblages in China: Research and Practice*. China Ocean Press, Beijing. (in Chinese) [李新正, 刘录三, 李宝泉 (2010) 中国海洋大型底栖生物: 研究与实践. 海洋出版社, 北京.]
- Li YY, Wang ZM (2006) The relation among dissolution oxygen (DO) to COD, inorganic nitrogen, reactive phosphate and primary yield-power in the Liaodong Gulf and seaport of Daliaohe. *Environmental Monitoring in China*, 22(3), 70–72. (in Chinese with English abstract) [李艳云, 王作敏 (2006) 大辽河口和辽东湾海域水质溶解氧与 COD、无机氮、磷及初级生产力的关系. *中国环境监测*, 22(3), 70–72.]
- Liu HX (2012) Study on main influencing factors of formation and deterioration of summer hypoxia off the Yangtze River Estuary. *Advance in Marine Science*, 30, 186–197. (in Chinese with English abstract) [刘海霞 (2012) 长江口夏季低氧区形成及加剧的成因分析. *海洋科学进展*, 30, 186–197.]
- Luo L, Li SY, Wang DX (2008) Modelling of hypoxia in the Pearl River Estuary in summer. *Advances in Water Science*, 19, 729–735. (in Chinese with English abstract) [罗琳, 李适宇, 王东晓 (2008) 珠江河口夏季缺氧现象的模拟. *水科学进展*, 19, 729–735.]
- Margalef R (1968) *Perspectives in Ecological Theory*. University of Chicago Press, Chicago.
- Meng CX, Deng CM, Yao P, Zhang XQ, Mi TZ, Chen HT, Yu ZG (2005) Dissolved oxygen in the Xiaoqinghe Estuary and adjacent waters. *Marine Environmental Science*, 24(3), 25–28. (in Chinese with English abstract) [孟春霞, 邓春梅, 姚鹏, 张欣泉, 米铁柱, 陈洪涛, 于志刚 (2005) 小清河口及邻近海域的溶解氧. *海洋环境科学*, 24(3), 25–28.]
- Nilsson HC, Rosenberg R (1994) Hypoxic response of two marine benthic communities. *Marine Ecology Progress*, 115, 209–217.
- Pielou EC (1975) *Ecology Diversity*. Wiley-Inters, New York.
- Ran XB, Zang JY, Wei QS, Guo JS, Yin XF, Liu W, Liu J (2012) Hypoxia and its cause of formation in the adjacent waters of Rushan Bay. *Advances in Marine Science*, 30, 347–356. (in Chinese with English abstract) [冉祥滨, 臧家业, 韦钦胜, 郭景松, 尹晓斐, 刘玮, 刘军 (2012) 乳山湾邻近海域低氧现象及成因浅析. *海洋科学进展*, 30, 347–356.]
- Shannon CE, Weaver W (1949) *The Mathematical Theory of Communication*. University of Illinois Press, Urbana.
- Stachowitsch M (1991) Anoxia in the Northern Adriatic Sea: Rapid death, slow recovery. *Modern & Ancient Continental Shelf Anoxia*, 58, 119–129.
- Steckbauer A, Duarte CM, Carstensen J, Vaquer-Sunyer R, Conley DJ (2011) Ecosystem impacts of hypoxia: Thresholds of hypoxia and pathways to recovery. *Environmental Research Letters*, 6, 025003.
- Sturdivant SK, Seitz RD, Diaz RJ (2013) Effects of seasonal hypoxia on macrobenthic production and function in the Rappahannock River, Virginia, USA. *Marine Ecology Progress Series*, 490, 53–68.
- Vaquer-Sunyer R, Duarte CM (2008) Thresholds of hypoxia for marine biodiversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 105, 15452–15457.
- Wang QC, Li BQ (2013) Community structure of macrobenthos in coastal water off Yantai, East China. *Oceanologia et Limnologia Sinica*, 44, 1667–1680. (in Chinese with English abstract) [王全超, 李宝泉 (2013) 烟台近海大型底栖动物群落特征. *海洋与湖沼*, 44, 1667–1680.]
- Wang QN, Yan T, Zhou MJ (2012) Research progress on cause of hypoxia and its influence in coastal and estuary region. *Marine Environmental Science*, 31, 775–778. (in Chinese with English abstract) [王巧宁, 颜天, 周名江 (2012) 近岸和河口低氧成因及其影响的研究进展. *海洋环境科学*, 31, 775–778.]
- Wang YM, Li DJ, Fang T, Liu ZG, He SQ (2008) Study on relation of distribution of benthos and hypoxia in Yangtze

- River Estuary and adjacent sea. *Marine Environmental Science*, 27(2), 41–66. (in Chinese with English abstract) [王延明, 李道季, 方涛, 刘志刚, 何松琴 (2008) 长江口及邻近海域底栖生物分布及与低氧区的关系研究. *海洋环境科学*, 27(2), 41–66.]
- Wu RSS (2002) Hypoxia: From molecular responses to ecosystem responses. *Marine Pollution Bulletin*, 45, 35–45.
- Yang D, Zhou ZQ, Zhang JS, Liu TT, Li XJ, Ai BH, Li BQ, Chen LL (2017) Characteristics of macrobenthic communities at the Muping Marine Ranch of Yantai in summer. *Marine Sciences*, 41(5), 136–145. (in Chinese with English abstract) [杨东, 周政权, 张建设, 刘甜甜, 李晓静, 艾冰花, 李宝泉, 陈琳琳 (2017) 烟台牟平海洋牧场夏季大型底栖动物群落特征. *海洋科学*, 41(5), 136–145.]
- Ye F, Huang XP (2010) The status, causes, and ecological effects of coastal hypoxia. *Transactions of Oceanology and Limnology*, (3), 91–99. (in Chinese with English abstract) [叶丰, 黄小平 (2010) 近岸海域缺氧现状、成因及其生态效应. *海洋湖沼通报*, (3), 91–99.]
- Zhang YY, Zhang J, Wu Y, Zhu ZY (2007) Characteristics of dissolved oxygen and its affecting factors in the Yangtze Estuary. *Environmental Science*, 28, 1649–1654. (in Chinese with English abstract) [张莹莹, 张经, 吴莹, 朱卓毅 (2007) 长江口溶解氧的分布特征及影响因素研究. *环境科学*, 28, 1649–1654.]

(责任编辑: 李新正 责任编辑: 闫文杰)



•生物编目•

神农架国家公园植物采集史及模式标本名录

谢 丹^{1,2} 王玉琴³ 张小霜^{3,4} 吴 玉⁵ 杨敬元⁶ 张代贵^{3*}

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 (中国科学院大学生命科学学院, 北京 100049)

3 (吉首大学生物资源与环境科学学院, 湖南吉首 416000)

4 (中国科学院昆明植物研究所, 云南昆明 650201)

5 (湖南师范大学生命科学学院, 湖南长沙 410081)

6 (神农架国家公园管理局, 湖北神农架 442421)

摘要: 本文基于标本及文献数据对神农架国家公园高等植物标本采集史进行简要概述。该地区有着近140年的标本采集历史, 最早对神农架地区进行植物标本采集的是爱尔兰植物学家Augustine Henry。中国科学院武汉植物园标本馆(HIB)收藏了采自该地区的21,402份标本, 居首位; 其次为中国科学院植物研究所标本馆(PE) 16,483份、华中农业大学博物馆(CCAU) 1,851份。标本采集年份主要集中在1956–1959、1976–1981、1985–1987三个时间段, 其中以1976年采集数量为最多。标本采集月份主要集中在4–11月, 8月采集量最大。不同植物的标本数量两极分化严重, 标本量多的如桦叶荚蒾(*Viburnum betulifolium*), 高达295份, 然而有612种植物的标本量仅1份, 约2/3的植物标本量少于10份。因而, 在今后的采集工作中我们应该将重心置于标本数量不足的物种和类群, 而标本数量过剩的类群则应减少或停止采集; 植物标本的采集过程应尽可能全覆盖, 突出对高海拔、峡谷、石壁、无人区等特殊生境的调查。采集时间上应该注重春、冬二季。此外, 我们对该地区的维管植物模式标本进行了考证, 编制了《神农架国家公园维管植物模式标本名录》。该地区共有维管植物模式标本39种2变种3变型, 隶属24科34属。对神农架国家公园维管植物模式标本的整理为履行联合国教科文组织世界遗产中心的要求及进一步开展神农架遗产的管理与保护提供了依据。

关键词: 分类学; 湖北; 模式标本; 新种; 标本馆

A catalogue of plant type specimens and history of plant collecting in Shennongjia National Park

Dan Xie^{1,2}, Yuqin Wang³, Xiaoshuang Zhang^{3,4}, Yu Wu⁵, Jingyuan Yang⁶, Daigui Zhang^{3*}

1 State Key Laboratory of Systematic and Evolutionary Botany, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093

2 College of Life Science, University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049

3 College of Biology and Environmental Sciences, Jishou University, Jishou, Hunan 416000

4 Kunming Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Kunming, Yunnan 650201

5 College of Life Sciences, Hunan Normal University, Changsha, Hunan 410081

6 Administration of Shennongjia National Park, Shennongjia, Hubei 442421

Abstract: Here we provide a brief overview of the history of higher plant collection in the Shennongjia National Park based on a literature review and specimen data. The local history of collecting dates back 140 years to when Irish botanist Augustine Henry first visited the area. Since then, 21,402 specimens collected in the Shennongjia region have been added to the herbarium of the Wuhan Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences (HIB); 16,483 specimens are in the herbarium of the Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences (PE) and 1,851 specimens are in the museum of Huazhong Agricultural University (CCAU). Most of the specimens were collected during three periods: 1956–1959, 1976–1981, and 1985–1987; with a peak

收稿日期: 2018-09-21; 接受日期: 2019-01-30

基金项目: 湖北省技术创新重大专项(2018ACA132)、神农架金丝猴保育生物湖北省重点实验室开放性课题基金(2018SNJ0009)和国家标本资源共享平台植物子平台项目(2005DKA21401)

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: zdg634278@126.com

of collecting in 1976. Most specimens were collected between April and November, with August being the month with maximum collection. The number of specimens of each varies greatly, from the 295 specimens of *Viburnum betulifolium* to a single specimen of 612 species; nearly 2/3 of the species are represented by fewer than ten specimens. Thus, more effort should be focus on collecting insufficiently sampled taxa rather than on those already well represented. All areas should be covered as thoroughly as possible, especially difficult to reach habitats at high elevations, in valleys, on cliffs, and in less-populated areas. Additional fieldwork should be undertaken in less favorable growing seasons, such as in winter and early spring. Thirty nine species, two varieties, and three forms, representing 34 genera in 24 families have been described from Shennongjia. The checklist provides references for meeting the requirements for United Nations World Natural Heritage Site status and for its management and conservation.

Key words: taxonomy; Hubei; type specimens; new species; herbarium

神农架位于湖北西北部31°15′–31°57′ N, 109°56′–110°58′ E的区域, 由兴山县、房县、巴东县的边缘部分组成。它地处我国西南高山(青藏高原余脉–峨眉山)向东部低山丘陵过渡地带, 整个山体为秦岭–大巴山脉的延伸, 平均海拔1,800 m, 主峰神农顶高达3,106.2 m, 下谷坪乡石柱河仅398 m, 海拔高差达2,708.2 m。气候上具明显的东西过渡特征, 季风北迁亦途经此地, 加上特殊的地质环境, 该区小气候特征显著。南北植物在此汇聚, 低海拔处分布有部分亚热带物种, 高海拔处物种温带特征显著(Bartholomew et al, 1983)。2011–2013年神农架开展了第四次全国中药资源普查及本底调查, 共统计到维管束植物222科1,184属3,550种(含种下单位), 其中蕨类植物38科85属289种, 裸子植物9科27属50种, 被子植物175科1,072属3,211种(谢丹等, 2017b)。此外, 该地区植物区系起源古老, 连香树(*Cercidiphyllum japonicum*)、水青树(*Tetracentron sinense*)、领春木(*Euptelea pleiosperma*)等第三纪孑遗植物在此有分布(樊大勇等, 2017)。同时, 该地还有大量的特有植物, 如珙麻属(*Zhengyia*) (Deng et al, 2013)、膜叶贯众(*Cyrtomium membranifolium*) (孔宪需和王培善, 1997)、神农架紫菀(*Aster shennongjiaensis*) (Li & Zhang, 2004)等。该区珍稀植物亦不在少数, 如珙桐(*Davidia involucrata*)、红豆杉(*Taxus wallichiana* var. *chinensis*)、南方红豆杉(*T. wallichiana* var. *mairei*)等国家一级重点保护野生植物, 有台湾水青冈(*Fagus hayatae*)、秦岭冷杉(*Abies chensiensis*)、鹅掌楸(*Liriodendron chinense*)等国家二级重点保护野生植物。该地区拥有当今世界中纬度地区保持完好的亚热带森林生态系统, 拥有大量的珍稀动植物, 被列为联合国教科文组织“人与生物圈计

划”(MAB)成员之一(于倩等, 2008)。2016年7月17日在土耳其伊斯坦布尔举行的UNESCO世界遗产委员会第40届会议上, 湖北神农架被正式列入《世界遗产名录》。

作为我国生物多样性热点地区之一, 该区已经开展了一系列的生物多样性研究(于倩等, 2008; 谢宗强等, 2017; 周友兵等, 2017)。植物研究也引起了较多的关注。标本是植物采集历史的记录者和传承者, 能直接客观地反映植被状况、采集活动等信息。本文基于标本数据以及文献资料对神农架地区植物标本的采集情况进行了梳理, 以期详实了解该地区植物标本的采集状况。

1 资料收集与统计

1.1 数据来源及模式标本处理

数字化标本信息主要来源于中国数字植物标本馆(CVH, <http://www.cvh.ac.cn/>)、国家标本资源共享平台(NSII, <http://www.nsii.org.cn/2017/home.php>)以及JSTOR (<https://plants.jstor.org/>)和GBIF (<https://www.gbif.org/>)。文献方面的数据主要来源于中国知网(<http://www.cnki.net/>)、百度学术(<http://xueshu.baidu.com/>)、BHL (<http://www.biodiversitylibrary.org/>)和Botanicus (<http://www.botanicus.org/>)等数据库。此外, 还查阅了Bretschneider (1898)编制的*History of European Botanical Discoveries in China*以及《中国植物采集简史》(王印政等, 2004)等描述我国植物采集历史的书籍。数据收集截止于2018年4月10日, 共获得1930–2015年间采自神农架地区的45,552条标本数据(附录1)。

借助The International Plant Names Index (IPNI) (<http://www.ipni.org/>)搜索模式标本采自湖北的植物

名称,对采自神农架的模式种一一进行考证;查阅 Bartholomew (1983)在 *Journal of the Arnold Arboretum* 中记录的中美联合鄂西考察采集的物种以及 Sargent (1917)在 *Plantae Wilsonianae* 中记载的早期 Wilson 和 Henry 采自鄂西的物种,对采自该区域的模式种进行梳理和统计。

1.2 数据标准化及统计分析

数据的标准化整理尤为重要。同号标本在不同标本馆经过不同人的数字化整理,常会出现不同的数据条;甚至同一个人记录同一个事件,有时前后亦会有所差别。如1980年的中美联合考察就有多种录入格式(中美联合鄂西考察队、中美考察队、中美神农架植物考察队、中美联合鄂西植考队、中美联合鄂西植物考察队、Sino-Amer. Bot. Exped., 1980、Sino-American Botanical Expedition等);鄂神农架植考队就有鄂神考队、鄂神农架队、鄂神农架植改队等近70种名称。此外,同一采集人、同一采集号的标本经不同人鉴定也会出现不同的鉴定结果,可能是该采集号包括两种极其相近的植物而混淆所致,也有可能是其他人为因素导致。如 Nowicke 将 1980 Sino-Amer. Bot. Exped. No. 723号标本鉴定为 *Phytolacca cf. polyandra* Batalin (Bartholomew et al, 1983)。从 CVH 数据库的数据来看既有鉴定为商陆 (*Phytolacca acinosa*) 的,也有鉴定为多雄蕊商陆 (*P. polyandra*) 的。然而, Xie 等(2017)研究发现,该种实为商陆属一新种鄂西商陆 (*Phytolacca exiensis*)。

个人采集则相对较好,通常记录为中文全称或英文缩写,如吴鹏程(P. C. Wu)、张宪春(X. C. Zhang)等;但常因字体复杂、书写潦草造成记载错误。如傅国勋常写成付国勋、付口勋、付国勳等;石世贵写成石世贡、石州贵等。我们对1930–2015年间采自神农架地区的45,552条标本数据基于现有数据资料库(CVH, IPNI)对采集人/队进行了标准化整理,基于《中国生物物种名录(植物卷)》(中国生物物种名录编委会, 2013–2018)、TROPICOS (<http://www.tropicos.org/>)及The Plant List (<http://www.theplantlist.org/>)等对拉丁学名进行校正。我们利用处理过的数据对神农架标本在各地馆藏情况、不同年月植物标本采集情况、不同类群标本采集情况及不同阶段主要植物采集活动进行了分析。图表均在OriginPro 2017中完成。

2 结果

2.1 不同年月标本采集情况

规范采集日期后共获得44,089条记载有详细采集日期的标本数据,另有218条记录了年月,152条仅记载年,剩余1,093条未记载日期。对采集年份进行分析发现,标本采集主要集中在1956–1959年、1976–1981年、1985–1987年三个时间段(图1),我们通过查阅相关资料发现这三个阶段均有较为大型的标本采集活动,如神农架植物考察、1980中美联合考察以及神农架作物种质资源调查等。尤以1976年采集规模最大,鄂神农架植考队在这一时期采集了2万余份标本,其余年份多为零散采集。从采集月份来看(图2),标本采集主要集中在4–11月,8月采集量最大;而12月几乎没有采集记录,1–3月也仅有寥寥数份标本。这与植物物候有着密切的关系。标本常要求具花或果等重要识别特征,植物花果期主要集中在夏、秋二季,因而该时期常为标本采集的高峰段。相反,冬、春二季气候较为寒冷,多数草本植物枯萎,部分木本植物落叶,因而能够采集的标本数量偏少,植物考察活动也偏少,但该季节仍是植物采集过程中不容忽视的一个时段。如孙航通泉草 (*Mazus sunhangii*) (Deng et al, 2016), 神农架淫羊藿 (*Epimedium shennongjiaensis*) (Zhang & Li, 2009) 等众多植物种类正是在该时间段处于生长繁殖期。

2.2 不同类群标本采集情况

对植物学名进行初步整理后得到43,596条鉴定到种的数据,另有265条鉴定到属、1,431条鉴定到科、260条未鉴定。对数据去重并基于《中国生物

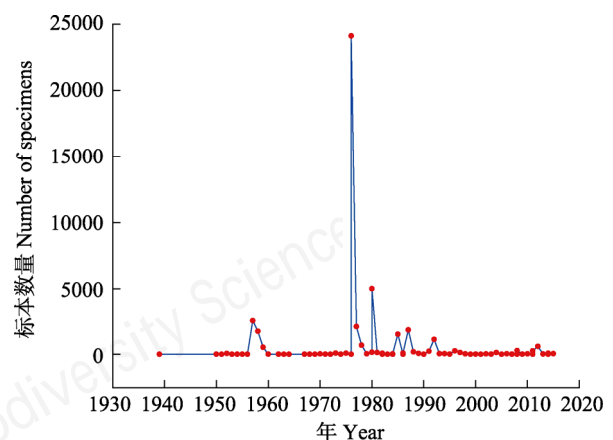


图1 神农架标本采集年份统计

Fig. 1 Number of specimen collected in different years in Shennongjia National Park

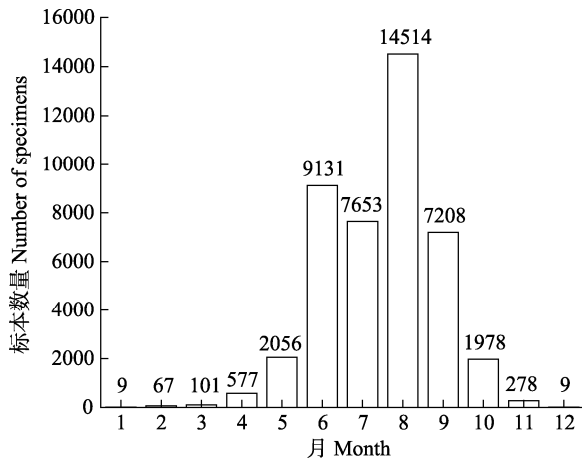


图2 神农架标本采集月份统计

Fig. 2 Number of specimen collected in different months in Shennongjia National Park

物种名录(植物卷)》进行学名校正,共获得3,040条接受名,学名对应218科939属。结果显示该区域标本采集量最多的科为蔷薇科,标本数高达3,633份;其次为菊科2,219份、毛茛科1,291份。标本采集量前三的属依次为莢蒾属(*Viburnum*) 985份、忍冬属(*Lonicera*) 642份、卫矛属(*Euonymus*) 557份。16种植物的标本采集量超过100份,其中采集量最多的种为桦叶莢蒾(*Viburnum betulifolium*) 295份,其次为卫矛(*Euonymus alatus*) 182份、蜡子树(*Ligustrum leucanthum*) 145份;159种植物的标本采集量逾50份;采集量在10份以上的物种数量占据全部物种的1/3 (1,085/3,040);近2/3的物种标本数量少于10份,有612种标本采集量仅1份。标本采集数量多的类群或者物种通常占据较广的分布区,它们更容易为采集者所关注。

2.3 标本馆馆藏情况

从目前收录的标本数据记录来看,中国科学院武汉植物园以21,402份居首位,其次为中国科学院植物研究所标本馆(PE, 16,483)和华中农业大学博物馆(CCAU, 1,851)。阿诺德植物标本馆(A)、纽约植物园标本馆(NY)、爱丁堡植物园标本馆(E)及密苏里植物园标本馆(MO)等也馆藏了部分采自该地的标本。这些标本多为1980年中美联合鄂西考察时所采集。具体馆藏情况见附录2。标本的采集对了解地区植被及其分类情况提供了第一手资料,为后续研究打下了良好的基础。

2.4 标本模式考证

基于标本数据以及文献信息对模式标本采自

神农架地区的物种进行统计,我们编制了《神农架国家公园维管植物模式标本名录》(附录3)。Sargent (1917)在*Plantae Wilsonianae*中记录了大量Wilson和Henry在鄂西考察时采集的标本,其中不乏新物种,书中记载了较多模式标本采自房县(Fang Hsien)的物种,如糙柄菝葜(*Smilax trachypoda*)、房县柳(*Salix rhoophila*)、多枝柳(*S. polyclona*)等;模式标本采自兴山(Hsing-shan)的物种,如椅杨(*Populus wilsonii*)、兴山柳(*Salix mictotricha*)、兴山五味子(*Schisandra incarnate*)等;模式标本采自巴东县(Patung Hsien [Badong Xian])的巴柳(*Salix etosia*)、珊瑚朴(*Celtis julianae*)、巴东风毛菊(*Saussurea henryi*)等;还有较多没有详细地址,统记为鄂西,如E. H. Wilson n. 2061的鄂西虎耳草(*Saxifraga unguipetala*)、A. Henry 7690的湖北紫珠(*Callicarpa gracilipes*)以及A. Henry 4725的鄂西天胡荽(*Hydrocotyle wilsonii*)等。

神农架林区于1970年经国务院批准建制,是中国唯一以林区命名的县级行政区,由巴东县、房县、兴山县三县的边缘地带组成。由于之前的标本采集缺乏详细的记录,因此较多之前采自巴东、房县、兴山三县的模式标本是否属于神农架林区已无从考证。本文仅对文献可考据且模式标本采于神农架地区的物种进行统计,共涉及39种2变种3变型,隶属24科34属(见附录3)。

从模式标本所属科来看,以鳞毛蕨科为最多,发表新种8个;其次为菊科(3种)、蹄盖蕨科(3种);水龙骨科、小檗科、玄参科、毛茛科、蔷薇科各2种;蜡梅科发表1新变种1新变型,其他各科均为1种;

从主模式所存放标本馆来看,PE以22份居首位,其次为HIB (4份)、KUN (4份)、WUBI (2份)、湖南农业大学理学院生物技术系标本室(2份),其他各标本馆各占1份。

从采集年份和采集人员来看,1980年的中美联合考察采集新种15种,其次是1976–1977年的神农架植物考察队(8种)以及神农架本底资源调查(3种)。

从原始文献所在期刊及志书来看,主要为*Journal of the Arnold Arboretum* (14种),《植物研究》(5种),《植物分类学报》(4种),*Phytotaxa* (4种);*Novon*、《云南植物研究》、《湖南农业大学学报》、《中国植物志》各描述2种;其他如*Taxon*、*PLoS ONE*等期刊亦有神农架地区新种的描述。

这些新物种的发现为之后的生物多样性研究

提供了基础数据,同时模式标本的整理为神农架世界自然遗产地履行联合国教科文组织世界遗产中心的要求,进一步开展神农架遗产的管理与保护提供了依据。

3 采集简史及讨论

结合前人的研究结果,通过分析大量的标本及文献资料,我们对神农架地区的植物采集历史进行了简要的补充。早在1983年,Bartholomew在中美联合科考报告中对神农架植物标本采集史进行了简要概述。书中记载最早对神农架地区进行植物采集的是爱尔兰的植物学家Augustine Henry。1882–1888年,他作为中国海事官员驻扎于湖北宜昌,期间采集了大量的植物标本。其中部分标本可能是由他雇佣的中国工人所采集,他本人的采集范围大致在以宜昌为中心,半径为10–15英里的区域内(Bretschneider, 1898)。1888年,他在去保康县、房县、巫山县的旅行途中,抵达了一处海拔为10,000英尺(约3,000 m)的地方,有绵延不断的高山和丰富的植被,没有外国人,甚至没有罗马天主教传教士曾到达过(Henry in Thiselton-Dyer, 1889, p. 226)。从他写给英国皇家植物园邱园馆长的信笺以及所提及的植物来看,可以大致推测该地区为神农架。第二个抵达该区域的是英国植物学家E. H. Wilson。早在1900年,他就开始了在湖北西部及四川东部的标本采集工作。他有过4次在中国考察的经历,从他第一次考察的旅行地图我们可以看出他曾抵达过现神农架地区。同时在Wilson (1913)的著作*A Naturalist in Western China*中提及了大龙潭、小龙潭、大九湖等现今属于神农架的地区。

我国学者从20世纪20年代开始神农架的植物学考察。陈焕镛、钱崇澍和秦仁昌为我国最早对该区域进行标本采集的植物学家。1922年7月,他们离开宜昌县前往兴山西部的万朝山、小龙潭等地,历经2个月采集了1,000多号植物标本。然而不幸的是,存放在上海招商局仓库中最完善的一套标本于1924年失火被焚,其他复份零散存放于南京大学植物标本馆(N)、中国科学院植物研究所标本馆(PE)、阿诺德植物标本馆(A)、美国国家植物标本室(US)。Y. Chen于1926年采集了将近3,000号标本,其中部分采自神农架林区,由于采集记录的遗失,具体地点无从考证。这些标本存放于南京大学及南京林业

大学树木标本室(NF)。1930–1950期间有些许零散的标本采集记录。1943年7至8月,神农架开展了一次林业考察,王战作为其中一员参加了去万县和磨刀溪的考察,正是在这次考察中他发现了古老珍稀子遗“活化石”植物——水杉(*Metasequoia glyptostroboides*),成为第一个采集到水杉标本的植物学家;该区域后来被胡秀英总结为“水杉植物区系”,吸引了一大批国外学者,如R. W. Chaney和J. L. Gressitt等。1950–1976年期间有几次较小规模的标本采集行动,如傅国勋、李洪钧、钱敏之、黄仁煌、赵子恩、陈封怀以及吕志松等,详细采集情况见附录4。

1976–1978年,神农架植物科考队对该地区的植被和植物资源进行了初步调查,采集了10,000多号标本,主要存放于中国科学院武汉植物园标本馆(HIB)和中国科学院植物研究所标本馆(PE), CVH记录有8,784号16,795份,约90%的标本采于1976年;“236-6”部队在该阶段亦采集了一定量的标本,其中1976年标本采集数量达973份,同年吴鹏程在该地采集苔藓标本457份。1980年,中美植物学家联合对鄂西进行了为期3个月的植物考察(8月15日至11月15日),这是自1949年建国以来美国植物学家首次到中国进行考察,这次考察采集了大量的植物标本并收集了部分种质资源(Bartholomew et al, 1983; Dosmann & Tredici, 2005)。6周的野外工作共采集标本2,085号,其中维管植物1,715号,全套标本存放于中国科学院武汉植物园(HIB), CVH收录有1,344号2,034份;其次为阿诺德植物标本馆(A) 1,695号(CVH收录5号5份; GBIF收录46号51份);中国科学院植物研究所标本馆(PE) 1,605号(CVH收录1,229号1,425份);中国科学院昆明植物研究所标本馆(KUN) 1,431号(CVH收录596号600份);江苏省中国科学院植物研究所标本馆(NAS) 1,466号(CVH收录78号82份);纽约植物园标本馆(The New York Botanical Garden, NY) 1,433号(JSTOR收录8号8份; GBIF收录17号23份);爱丁堡植物园标本馆(Royal Botanic Garden, Edinburgh, E) 872号(JSTOR收录2号2份; GBIF收录28号29份);京都大学植物标本馆(KYO) 454号;密苏里植物园标本馆(Missouri Botanical Garden, MO) 173号(GBIF收录11号11份);卡内基自然历史博物馆(Carnegie Museum of Natural History, CM) 1,413号;美国国家植物园(NA) 1,441号;加利福尼亚大学植物标本馆(UC) 1,489号;

武汉大学植物标本馆(WH) 1,199号; (SFDH) 1,309号。这次考察过程发现13个新种, 1个新变种及1个新变型(Bartholomew et al, 1983)。1985年杨仕煊采集植物标本930份, 刘少祥于1987年采集植物标本905份, 此后更有太阳坪考察队、陈龙清等采集了大量标本。自2001年以来, 神农架开始作为武汉大学野外科考实习基地, 迄今已采集标本32,000余份(标本数量由武汉大学汪小凡教授提供。标本数据尚未上传至CVH或NSII网站, 因而未基于该数据进行统计分析)。

在标本的采集过程中, 大量新物种及新分布被发现, 为了解该地的植被情况提供了良好的基础。如沈泽昊和赵子恩(2005)基于其2001年于金丝燕垭采集的8,594号标本发表了神农架无心菜(*Arenaria shennongjiaensis*); Li和Zhang (2004)基于Wei-Ping Li 0776695发表了神农架紫菀, Chen等(2012)基于Henry 1885-1888在鄂西地区采集的A. Henry 6,487号发表了湖北蟹甲草(*Parasenecio dissectus*)等。2011年神农架本底资源调查项目正式启动, 这是该地区一次较为全面的资源普查活动, 采集范围涉及包括大面积无人区在内的各类生境, 采集时间尽可能覆盖各个时段。历时2年采集了植物标本6,660号(CVH收录的数据化标本约726号。已数字化的标本数量与资料记载尚存在较大的出入)。这一阶段发现了新属征镒麻属; 新种孙航通泉草、鄂西商陆等; 新记录科星叶草科(杨敬元等, 2013); 新记录属冷蕨属(*Cystopteris*)、金线兰属(*Anoectochilus*)、双果芥属(*Megadenia*)、顶冰花属(*Gagea*)、筒距兰属(*Tipularia*)等以及大量新记录种(谢丹等, 2017a, 2017b, 2018; 刘群等, 2017; 吴玉等, 2017)。

尽管在神农架地区已开展了数次大规模的植物采集活动, 近年来仍有不少新物种被发现, 该地区或仍有较多的物种有待研究。我们应在今后的工作中加大对该地区的研究力度, 加强对这些物种的保护工作, 为神农架世界自然遗产地保护的具体实施提供科学建议(谢宗强等, 2017)。

标本数据清理仍是一项重要的任务。现有标本虽然已经在很大程度上对数据进行了规范化整理, 但各类问题仍层出不穷, 如采集人/队杂乱、采集日期格式多样、鉴定力度不足等。物种采集上两极分化严重, 多者可达数百份, 少者仅1份或无。文献资料记载的标本数量与现有数字化标本量之间存在

较大的差距, 这可能是海外标本信息无法获得、国内标本数字化尚未完全所导致的。通过对标本数据的整理和分析, 我们发现了标本采集方面的不足, 这些信息为今后采集工作的开展提供了参考。采集力度上我们应将重心置于标本数量不足的物种和类群, 尤其应该增加对模式标本的补充采集和调查, 并对物种模式产地进行定点保护; 而标本数量过剩的类群则应减少或停止采集, 确保区域内每种植物均能在神农架标本室及该省从事分类学研究的权威机构找到对应的标本。模式标本的数量与地区物种多样性水平、研究力度、调查频次均有较大的关系。物种多样性水平越高、研究力度越强、调查频次越多, 记录的模式标本数量也越多。标本采集过程中详细的原始记录显得尤为重要, 这是后续研究的重要凭证。植物标本的采集过程应尽可能全覆盖, 突出对高海拔、峡谷、石壁、无人区等特殊生境的调查、采集时间上应该注重春、冬二季, 标本应尽可能具备花、果等重要识别特征。

致谢: 感谢中国科学院植物研究所覃海宁研究员、张志耘研究员以及哈佛大学 David E Boufford 教授对本文修改提出的宝贵意见!

参考文献

- Bartholomew B, Boufford DE, Chang AL, Cheng Z, Dudley T, He SA, Jin YX, Li LY, Luteyn JL, Spongberg SA, Sun SC, Tang YC, Wan JX, Ying TS (1983) The 1980 Sino American Botanical Expedition to western Hubei Province, People's Republic of China, Journal of the Arnold Arboretum, 64, 1-99.
- Bretschneider EV (1898) History of European Botanical Discoveries in China, Vol. I-II. Sampson Low, Marston and Company, London.
- Chen YS (2012) A new species and a new combination in *Parasenecio* (Asteraceae). Annales Botanici Fennici, 48, 166-168.
- Deng T, Kim C, Zhang DG, Zhang JW, Li ZM, Nie ZL, Sun H (2013) *Zhengyia shennongensis*: A new bulbiferous genus and species of the nettle family (Urticaceae) from Central China exhibiting parallel evolution of the bulbil trait. Taxon, 62, 89-99.
- Deng T, Zhang XS, Kim C, Zhang JW, Zhang DG, Volis S (2016) *Mazus sunhangii* (Mazaceae), a new species discovered in Central China appears to be highly endangered. PLoS ONE, 11, e0163581.
- Dosmann MS, Tredici PD (2005) The Sino-American

- Botanical Expedition of 1980: A retrospective analysis of success. *Hort Sciences*, 40, 302–303.
- Fan DY, Gao XM, Yang Y, Xiong GM, Shen GZ, Zhao CM, Xu WT, Zhou YB, Xie ZQ (2017a) Archaic nature of seed plants from Shennongjia World Heritage Site, China. *Plant Science Journal*, 35, 835–843. (in Chinese with English abstract) [樊大勇, 高贤明, 杨永, 熊高明, 申国珍, 赵常明, 徐文婷, 周友兵, 谢宗强 (2017) 神农架世界自然遗产地种子植物科属的古老性. *植物科学学报*, 35, 835–843.]
- Kong XX, Wang PS (1997) New materials for the *Cyrtomium* Presl of China. *Chinese Journal of Applied and Environmental Biology*, 3, 23–25. (in Chinese with English abstract) [孔宪需, 王培善 (1997) 中国贯众属的新资料. *应用与环境生物学报*, 3, 23–25.]
- Li WP, Zhang ZG (2004) *Aster shennongjiaensis* (Asteraceae), a new species from Central China. *Botanical Bulletin of Academia Sinica*, 45, 95–99.
- Liu Q, Xie D, Chen YX, Yang KH, Zhang DG (2017) Three newly recorded genera of Brassicaceae in Hubei. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 37, 1672–1676. (in Chinese with English abstract) [刘群, 谢丹, 陈庸新, 杨开华, 张代贵 (2017) 湖北十字花科3新记录属. *西北植物学报*, 37, 1672–1676.]
- Sargent CS (1917) *Plantae Wilsonianae*, Vol. 3. The University Press, Cambridge.
- Shen ZH, Zhao ZE (2005) *Arenaria shennongjiaensis*, a new species of the Caryophyllaceae from Hubei, China. *Acta Phytotaxonomica Sinica*, 43, 73–75. (in Chinese with English abstract) [沈泽昊, 赵子恩 (2005) 湖北无心菜属(石竹科)一新种——神农架无心菜. *植物分类学报*, 43, 73–75.]
- Species Catalogue of China Editorial Board (2013–2018) *Species Catalogue of China: Volume Plants*. Science Press, Beijing. (in Chinese) [中国生物物种名录编委会 (2013–2018) 中国生物物种名录(植物卷). 科学出版社, 北京.]
- Wang YZ, Qin HN, Fu DZ (2004) A brief collection history of Chinese plants. In: *Flora Reipublicae Popularis Sinicae*, Tomus 1 (eds Wu ZY, Chen XQ), pp. 658–733. Science Press, Beijing. (in Chinese) [王印政, 覃海宁, 傅德志 (2004) 中国植物采集简史. 见: *中国植物志* 第一卷第六章(吴征镒, 陈心启编), 658–733页. 科学出版社, 北京.]
- Wilson EH (1913) *A Naturalist in Western China*, Vol. 1. Methuen, London.
- Wu Y, Pan HX, Duan XY, Zhang B, Xie ZX, Zhang DG (2017) Eight plant new records in Hubei Province. *Journal of Yunnan Agricultural University (Natural Science)*, 32, 727–730. (in Chinese with English abstract) [吴玉, 潘茴香, 段晓云, 张博, 谢正新, 张代贵 (2017) 湖北植物新记录8种. *云南农业大学学报(自然科学)*, 32, 727–730.]
- Xie D, Qian D, Zhang MH, Wang YQ, Wu Y, Huang LQ, Zhang DG (2017) *Phytolacca exiensis*, a new species of Phytolaccaceae from west of Hubei Province, China. *Phytotaxa*, 331, 224–232.
- Xie D, Wu MH, Zhang B, Xun M, Zhang DG (2018) New record of ferns in Hubei Province. *Guihaia*, 38, 1480–1485. (in Chinese with English abstract) [谢丹, 吴名鹤, 张博, 寻敏, 张代贵 (2018) 湖北蕨类植物新记录. *广西植物*, 38, 1480–1485.]
- Xie D, Wu Y, Xiao JW, Xie ZX, Chen YX, He WQ, Zhang DG (2017a) New records of medicinal plants in Hubei. *China Journal of Chinese Materia Medica*, 42, 4436–4440. (in Chinese with English abstract) [谢丹, 吴玉, 肖佳伟, 谢正新, 陈庸新, 贺文琪, 张代贵 (2017a) 湖北药用植物新记录. *中国中药杂志*, 42, 4436–4440.]
- Xie D, Zhang C, Zhang MH, Wu MH, Zhang DG (2017b) New records of monocotyledon plants in Hubei. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 37, 815–819. (in Chinese with English abstract) [谢丹, 张成, 张梦华, 吴名鹤, 张代贵 (2017b) 湖北单子叶植物新记录. *西北植物学报*, 37, 815–819.]
- Xie ZQ, Shen GZ, Zhou YB, Fan DY, Xu WT, Gao XM, Du YJ, Xiong GM, Zhao CM, Zhu Y, Lai JS (2017) The outstanding universal value and conservation of the Shennongjia World Natural Heritage Site. *Biodiversity Science*, 25, 490–497. (in Chinese with English abstract) [谢宗强, 申国珍, 周友兵, 樊大勇, 徐文婷, 高贤明, 杜彦君, 熊高明, 赵常明, 祝燕, 赖江山 (2017) 神农架世界自然遗产地的全球突出普遍价值及其保护. *生物多样性*, 25, 490–497.]
- Yang JY, Yang KH, Liao MY, Zhou JJ, Chu ZF, Chen YX, Deng T, Zhang DG (2013) *Circaeasteraceae*—A new recorded angiosperm family from Hubei. *Amino Acids & Biotic Resources*, 35(1), 25–27. (in Chinese with English abstract) [杨敬元, 杨开华, 廖明尧, 周建军, 储昭福, 陈庸新, 邓涛, 张代贵 (2013) 星叶草科——湖北被子植物一新记录科. *氨基酸和生物资源*, 35(1), 25–27.]
- Yu Q, Xie ZQ, Xiong GM, Chen ZG, Yang JY (2008) Community characteristics and population structure of dominant species of *Abies fargesii* forests in Shennongjia National Nature Reserve. *Acta Ecologica Sinica*, 28, 1931–1941. (in Chinese with English abstract) [于倩, 谢宗强, 熊高明, 陈志刚, 杨敬元 (2008) 神农架巴山冷杉(*Abies fargesii*)林群落特征及其优势种群结构. *生态学报*, 28, 1931–1941.]
- Zhang YJ, Li JQ (2009) A new species of *Epimedium* (Berberidaceae) from Hubei, China. *Novon*, 19, 567–569.
- Zhou YB, Yu XL, Wu N, Shen GZ, Xiong GM, Xu WT, Fan DY, Zhao CM, Xie ZQ (2017) A catalogue of animal type specimens from the Shennongjia World Natural Heritage Site, China. *Biodiversity Sciences*, 25, 513–517. (in Chinese with English abstract) [周友兵, 余小林, 吴楠, 申国珍, 熊高明, 徐文婷, 樊大勇, 赵常明, 谢宗强 (2017) 神农架世界自然遗产地动物模式标本名录. *生物多样性*, 25, 513–517.]

(责任编辑: 严岳鸿 责任编辑: 时意专)

附录 Supplementary Material

附录1 神农架国家公园高等植物标本数据

Appendix 1 Specimen data of higher plants from the Shennongjia National Park

<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2018255-1.xlsx>

附录2 神农架国家公园高等植物标本馆藏单位

Appendix 2 List of herbaria with specimens of higher plants from the Shennongjia National Park

<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2018255-2.pdf>

附录3 神农架国家公园维管植物模式标本名录

Appendix 3 Catalogue of vascular plant type specimens from the Shennongjia National Park

<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2018255-3.pdf>

附录4 不同时段神农架国家公园主要标本采集人/队

Appendix 4 Main collectors/teams of the specimen from Shennongjia National Park in different period of time

<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2018255-4.pdf>

附录 2 神农架国家公园高等植物标本馆藏单位

Appendix 2 Herbaria with specimens of higher plants from the Shennongjia National Park

标本馆	标本份数
Herbarium	Number of specimens
中国科学院武汉植物园标本馆 Herbarium, Wuhan Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences (HIB)	21,402
中国科学院植物研究所标本馆 Herbarium, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences (PE)	16,483
华中农业大学博物馆植物标本馆 Museum of Huazhong Agricultural University(CCAU)	1,851
中国科学院昆明植物研究所标本馆 Herbarium, Kunming Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences(KUN)	951
中国科学院华南植物园标本馆 Herbarium, South China Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences (IBSC)	823
吉首大学生物系植物标本室 Herbarium of Jishou university (JIU)	729
台湾林业研究所 Taiwan Forestry Research Institute (TAIF)	547
北京大学药学院中药标本馆 Herbarium, Peking University School of Pharmaceutical Sciences(PEM)	501
广西植物研究所标本馆 Herbarium, Guangxi institute of botany, Chinese Academy of Sciences (IBK)	499
江西省中国科学院庐山植物园标本馆 Herbarium, Lushan Botanical Garden (LBG)	330
西北农林科技大学生命科学院植物研究所标本馆 Herbarium, College of Life Sciences, Northwest Agriculture and Forestry University (WUK)	328
江苏省·中国科学院植物研究所标本馆 Herbarium, Institute of Botany, Jiangsu Province and Chinese Academy of Sciences (NAS)	246
中国科学院成都生物研究所植物标本室 Herbarium, Institute of Biology, Chinese Academy of Science (CDBI)	145
九江森林植物标本馆 Herbarium of Jiujiang Forestry Institute (JIF)	105
四川大学生物系植物标本室 Herbarium, College of Life Sciences, Sichuan University (SZ)	100
北京林业大学博物馆 Museum of Beijing Forestry University (BJFC)	90
中南林业科技大学林学院森林植物标本 Herbarium, Central South University of Forestry and Technology (CSFI)	83
阿诺德植物标本馆 Herbarium of the Arnold Arboretum(A)	56
纽约植物园标本馆 The William and Lynda Steere Herbarium of the New York Botanical Garden (NY)	40
爱丁堡植物园标本馆 Royal Botanic Garden Edinburgh (E)	34
湖南科技大学植物标本室 Herbarium, Hunan University of Science and technology (HUST)	31
北京师范大学生命科学院植物标本室 Herbarium, College of Life Sciences, Beijing Normal University (BNU)	31
中国科学院沈阳应用生态研究所东北生物标本馆 (IFP)	30
陕西省西安植物园植物标本室 Herbarium, Xian Botanical Garden in Shanxi Province (XBGH)	19
密苏里植物园标本馆 Missouri Botanical Garden (MO)	17
上海辰山植物园标本室 Herbarium, Shanghai Chen Shan Botanical Garden (CSH)	15
加利福尼亚大学标本馆 University of California (UC)	9
中国科学院西北高原生物研究所植物标本馆 Herbarium, Northwest Institute of Plateau Biology, Chinese Academy of Sciences (HNWP)	8
深圳市中国科学院仙湖植物园植物标本馆 Herbarium, FairyLake Botanical Garden, Shenzhen & Chinese Academy of Sciences (SZG)	7

标本馆 Herbarium	标本份数 Number of specimens
内蒙古大学生命科学学院植物标本馆 Herbarium, College of Life Science, Inner Mongolia University (HIMC)	5
南京大学生物系植物标本室 Herbarium, School of Life Sciences, Nanjing University (N)	4
北京自然博物馆植物标本室 Herbarium, Beijing Museum of Natural History (BJM)	4
中国科学院西双版纳热带植物园植物标本馆 Herbarium, Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences (HITBC)	3
邱园植物园 Royal Botanic Gardens (K)	3
英国自然历史博物馆 Natural History Museum (BM)	2
北京大学生物系植物标本室 Herbarium, Department of Biology, Peking University (PEY)	2
河南师范大学生命科学学院生物标本馆 Herbarium, College of Life Sciences, Henan Normal University (HENU)	1
巴黎自然历史博物馆 Muséum National d'Histoire Naturelle (P)	1
格拉利茨森根堡自然博物馆 Herbarium Senckenbergianum Görlitz (GLM)	1
布拉格大学植物标本馆 Charles University in Prague Herbarium (PRC)	1

附录3 神农架国家公园维管植物模式标本名录

Appendix 3 Catalogue of vascular plant type specimens from the Shennongjia National Park

序号 No.	物种 Species	科 Family	原始文献 Origin Literature	采集号 Collect Number	主模式 Holotype	发表时间 Publication time
1	神农架铁线莲 <i>Clematis shenlungchiaensis</i> M. Y. Fang	毛茛科	Flora Reipublicae Popularis Sinicae 28: 355, 1980. (Wang et al, 1980)	Shennong. Exped. 10720	PE	1980
2	神农架唇柱苣苔 <i>Chirita shennungjiaensis</i> W.T. Wang = <i>Chirita tenuituba</i> (W.T. Wang) W.T. Wang]	苦苣苔科	Bulletin of Botanical Research, Harbin 1(4): 66-67, 1981. (Wang, 1981)	Shennong. Exped. 34256	W	1981
3	鄂西沙参 <i>Adenophora hubeiensis</i> D. Y. Hong	桔梗科	Flora Reipublicae Popularis Sinicae 73(2): 123, 186-187, 1983. (Hong et al, 1983)	Shennong. Exped. 31976	PE	1983
4	<i>Pyrrosia pseudocalvata</i> Ching, Boufford, & Shing <i>Pyrrosia calvata</i> (Baker) Ching]	水龙骨科	Journal of the Arnold Arboretum 64(1): 38, 1983. (Bartholomew et al, 1983)	1980 Sino-American Bot. Exp. 1100	PE	1983
5	鄂西绵果悬钩子 <i>Rubus lasiostylis</i> var. <i>hubeiensis</i> Yu, Spongberg & Lu	蔷薇科	Journal of the Arnold Arboretum. 64(1): 21, 1983. (Bartholomew et al, 1983)	1980 Sino-American Bot. Exp. 114	PE	1983
6	<i>Pyrrosia caudifrons</i> Ching, Boufford & Shing = <i>Pyrrosia lingua</i> (Thunberg) Farwell	水龙骨科	Journal of the Arnold Arboretum 64(1): 37, 1983. (Bartholomew et al, 1983)	1980 Sino-American Bot. Exp. 1159	PE	1983
7	神农耳蕨 <i>Polystichum shennongense</i> Ching, Boufford & Shing = <i>Polystichum braunii</i> (Spenner) Fée Mém.	鳞毛蕨科	Journal of the Arnold Arboretum 64(1): 33-34, 1983. (Bartholomew et al, 1983)	1980 Sino-American Bot. Exp. 1236	PE	1983
8	长芒耳蕨 <i>Polystichum longiaristatum</i> Ching, Boufford & Shing	鳞毛蕨科	Journal of the Arnold Arboretum 64(1): 33-34, 1983. (Bartholomew et al, 1983)	1980 Sino-American Bot. Exp. 1248	PE	1983
9	<i>Dryopteris submarginalis</i> Ching, Boufford & Shing = <i>Dryopteris whangshangensis</i> Ching]	鳞毛蕨科	Journal of the Arnold Arboretum 64(1): 30, 1983. (Bartholomew et al, 1983)	1980 Sino-American Bot. Exp. 1356	PE	1983
10	<i>Lunathyrium vermiforme</i> Ching, Boufford & Shing = <i>Deparia vermiformis</i> (Ching, Boufford & K. H. Shing) Z.R. Wang	蹄盖蕨科	Journal of the Arnold Arboretum 64(1): 23, 1983. (Bartholomew et al, 1983)	1980 Sino-American Bot. Exp. 2025	PE	1983
11	华中蛾眉蕨 <i>Lunathyrium shennongense</i> Ching, Boufford & Shing = <i>Deparia shennongensis</i> (Ching, Boufford & K. H. Shing) X. C. Zhang]	蹄盖蕨科	Journal of the Arnold Arboretum 64(1): 21, 1983. (Bartholomew et al, 1983)	1980 Sino-American Bot. Exp. 353	PE	1983

谢丹, 王玉琴, 张小霜, 吴玉, 张代贵. 神农架自然遗产地植物标本采集史. 生物多样性, 2019, 27(2): 211–218.
<http://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2018255>

序号 No.	物种 Species	科 Family	原始文献 Origin Literature	采集号 Collect Number	主模式 Holotype	发表时间 Publication time
12	<i>Dryopteris apicifixa</i> Ching, Boufford & K. H. Shing = <i>Dryopteris fructuosa</i> (Christ) C. Christensen	鳞毛蕨科	Journal of the Arnold Arboretum 64(1): 27–28, 1983. (Bartholomew et al, 1983)	1980 Sino-American Bot. Exp. 543	PE	1983
13	神农架冬青 (<i>Ilex shennongjiaensis</i> T. R. Dudley & S. C. Sun)	冬青科	Journal of the Arnold Arboretum 64(1): 63–65, 1983. (Bartholomew et al, 1983)	1980 Sino-American Bot. Exp. 554	PE	1983
14	<i>Dryopteris infrapuberula</i> Ching, Boufford, & Shing = <i>Dryopteris namegatae</i> (Sa. Kurata) Sa. Kurata	鳞毛蕨科	Journal of the Arnold Arboretum 64(1): 28–30, 1983. (Bartholomew et al, 1983)	1980 Sino-American Bot. Exp. 619	PE	1983
15	<i>Athyrium amplissimum</i> Ching, Boufford & Shing = <i>Athyrium omeiense</i> Ching	蹄盖蕨科	Journal of the Arnold Arboretum 64(1): 20, 1983. (Bartholomew et al, 1983)	1980 Sino-American Bot. Exp. 914	PE	1983
16	<i>Matteuccia orientalis</i> f. monstra Ching & Shing = <i>Pentarhizidium orientale</i> (Hooker) Hayata	球子蕨科	Journal of the Arnold Arboretum 64(1): 25–26, 1983. (Bartholomew et al, 1983)	1980 Sino-American Bot. Exp. 720	PE	1984
17	神农架蒿 <i>Artemisia shennongjiaensis</i> Y. Ling & Y. R. Ling	菊科	Bulletin of Botanical Research, Harbin 4(2): 24–25, 1984. (Lin, 1984)	Shennong. Exped. 11832	PE	1984
18	洪平杏 <i>Armeniaca hongpingensis</i> C. L. Li	蔷薇科	Acta Phytotaxonomica Sinica 23: 209, 1985. (Yu et al, 1985)	Shennong. Exped. 34031	WUBI	1985
19	神农架花楸 <i>Sorbus yuana</i> Spongberg	蔷薇科	Journal of the Arnold Arboretum 67(2): 257–261, 1986. (Spongberg et al, 1986)	1980 Sino-American Bot. Exp. 1728	A	1986
20	叉毛阴山荠 <i>Yinshania furcatopilosa</i> (K. C. Kuan) Y. H. Zhang	十字花科	Acta Phytotaxonomica Sinica 25(3): 214, 1987. (Zhang, 1986)	Shennong. Exped. 21332	PE	1987
21	鄂西黄堇 <i>Corydalis shennongensis</i> H. Chuang	罂粟科	Acta Botanica Yunnanica 12(3): 285–286, 1990. (Wu & Zhuang, 1990)	1980 Sino-American Bot. Exp. 399	KUN	1990
22	鄂西阴山荠 <i>Yinshania exiensis</i> Y.H.Zhang = <i>Yinshania zayuensis</i> Y. H. Zhang]	十字花科	Acta Botanica Yunnanica 15(4): 364–365, 1996. (Zhang, 1996)	Shennong. Exped. 20597	WUBI	1996
23	卵叶牡丹 <i>Paeonia qiu</i> Y. L. Pei & D. Y. Hong	芍药科	Acta Phytotaxonomica Sinica 33(1): 91–93, 1995. (Pei & Hong, 1995)	J.Z. Qiu PB88034	PE	1995
24	木鱼坪淫羊藿 <i>Epimedium franchetii</i> Stearn	小檗科	Kew Bulletin 51(2): 396–398, 1996.	M. Ogisu 87001	HT	1996

谢丹, 王玉琴, 张小霜, 吴玉, 张代贵. 神农架自然遗产地植物标本采集史. 生物多样性, 2019, 27(2): 211-218.
<http://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2018255>

序号 No.	物种 Species	科 Family	原始文献 Origin Literature	采集号 Collect Number	主模式 Holotype	发表时间 Publication time
			(William, 1996)			
25	膜叶贯众 <i>Cyrtomium membranifolium</i> Ching & K. H. Shing	鳞毛蕨科	Chinese Journal of Applied & Environmental Biology 3(01):23-25, 1997. (Kong and Wang, 2007)	Shennong. Exped. 33209	PE	1997
26	神农岩蕨 <i>Woodsia shennongensis</i> D. S. Jiang et D. M. Chen	岩蕨科	Journal of Hunan Agricultural University 26(2):88,2000. (Jiang et al, 2000)	蒋道松 (1992-08) 0083		2000
27	新正字耳蕨 <i>Polystichum neoliuii</i> D. S. Jiang	鳞毛蕨科	Journal of Hunan Agricultural University 26(2):89, 2000. (Jiang et al, 2000)	蒋道松 (1992-10) 0225		2000
28	神农架紫菀 <i>Aster shennongjiaensis</i> W.P.Li & Z.G.Zhang	菊科	Bulletin of Botanical Research, Harbin 45(1): 96 (95-99), 2004. (Li & Zhang, 2004)	Wei-Ping Li 0776695	HNNU	2004
29	神农架崖白菜 <i>Triaenophora shennongjiaensis</i> Xiao D.Li, Y.Y.Zan & J.Q.Li	玄参科	Novon 15(4): 559-561, 2005. (Li et al, 2005)	Yanyan Zan 238	HIB	2005
30	神农架无心菜 <i>Arenaria shennongjiaensis</i> Z.E.Chao & Z.H.Shen	石竹科	Acta Phytotaxonomica Sinica 43(1): 73-75, 2005. (Shen and Zhao, 2005)	Z.H.Shen, Z.E.Zhao 8594	HIB	2005
31	卷瓣蜡梅 <i>Chimonanthus praecox</i> var. <i>reflexus</i> B. Zhao = <i>Chimonanthus praecox</i> (Linnaeus) Link]	蜡梅科	Bulletin of Botanical Research, Harbin 27(2): 131-132, 2007. (Zhao et al, 2007)	Z.B & M X.Gong 121802	PE	2007
32	跳枝蜡梅 <i>Chimonanthus praecox</i> f. <i>versicolor</i> B. Zhao = <i>Chimonanthus praecox</i> (Linnaeus) Link]	蜡梅科	Bulletin of Botanical Research, Harbin 27(2): 132, 2007. (Zhao et al, 2007)	Z.B & M X.Gong 121813	PE	2007
33	神农架乌头 <i>Aconitum shennongjiaense</i> Q.Gao & Q.E.Yang	毛茛科	Botanical Studies (Taipei) 50(2): 251-259, 2009. (Gao and Yang, 2009)	Qi Gao & Y. S Chen 62	PE	2009
34	卵叶卫矛 <i>Celastrus obovatifolius</i> X. Y. Mu & Z. X. Zhang	卫矛科	Nordic journal of botany. 30(1):53-57, 2009. (Mu et al, 2012)	Xian-Yun Mu 20081002	BJFC	2009
35	神农架淫羊藿 <i>Epimedium shennongjiaensis</i> Yan J. Zhang & J.Q.Li	小檗科	Novon 19(4): 567-569, 2009. (Zhang et al, 2009)	Y. J. Zhang 148	HIB	2009
36	短茎蒲公英 <i>Taraxacum abbreviatulum</i> Kirschner & Štěpánek	菊科	Flora of China 20-21: 306, 2011. (Ge et al, 2011)	JŠ 6344	PRA	2011

谢丹, 王玉琴, 张小霜, 吴玉, 张代贵. 神农架自然遗产地植物标本采集史. 生物多样性, 2019, 27(2): 211–218.
<http://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2018255>

序号 No.	物种 Species	科 Family	原始文献 Origin Literature	采集号 Collect Number	主模式 Holotype	发表时间 Publication time
37	重瓣川鄂獐耳细辛 <i>Hepatica henryi</i> f. <i>pleniflora</i> X. D. Li et J. Q. Li	毛茛科	Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 31(11):2333-2334,2011. (Li et al, 2011)	Li 20080180	HIB	2011
38	湖北耳蕨 <i>Polystichum hubeiense</i> Liang Zhang & Li Bing Zhang	鳞毛蕨科	Annales Botanici Fennici. 50(1-2): 107, 2013. (Zhang et al, 2013)	Liang Zhang & Zhang-Ming Zhu 1044	CDBI	2013
39	征镒麻 <i>Zhengyia shennongensis</i> T.Deng, D.G.Zhang & H.Sun	荨麻科	Taxon 62(1): 94, 2013. (Deng et al, 2013)	T. Deng, D.G. Zhang & H. Sun 2295	KUN	2013
40	神农凤仙花 <i>Impatiens shennongensis</i> Q.Wang & H.P.Deng	凤仙花科	Phytotaxa 244 (1): 96–100, 2016. (Wang et al, 2016)	Q.Wang 20130808	SWU	2015
41	孙航通泉草 <i>Mazus sunhangii</i> D.G.Zhang & T.Deng	通泉草科	PLoS ONE 11(10): e0163581 (4), 2016. (Deng et al, 2016)	Dai-Gui Zhang et al. 4142	KUN	2016
42	大苞冰岛蓼 <i>Koenigia hedbergii</i> B. Li & W. Du	蓼科	Phytotaxa 272 (2): 115–124, 2016. (Li et al, 2016)	W. Du 2129	WH	2016
43	鄂西商陆 <i>Phytolacca exiensis</i> D.G.Zhang, L.Q.Huang & D.Xie	商陆科	Phytotaxa 331(2): 227, 2017. (Xie et al, 2017b)	zdg10065	JIU	2017
44	大齿玄参 <i>Scrophularia jinii</i> P. Li	玄参科	Phytotaxa 350 (1): 001–014, 2018. (Wang et al, 2018)	LP150472	HZU	2018

附录4 不同时段神农架国家公园主要标本采集人/队

Appendix 4 Main collectors/teams of the specimen from Shennongjia National Park in different period of time

年	采集人	份数	年	采集人	份数
Year	Collectors	Numbers	Year	Collectors	Numbers
1957	傅国勋等	1267	1981	杜年生等	81
	李洪均等	560	1982	蒋祖德&陶光复	57
	胡啟明	457	1985	杨仕煊	930
	刘瑛	81		姚习山	172
	张志林等	57		王清泉等	78
1958	黄仁煌等	581		龚山美	50
	钱敏之	441	1987	刘小祥	905
	陈封怀	314		陈龙清	482
	刘克荣	153		王少华	125
	李洪均等	70		饶均四	79
1959	吕志松	257		舒金树等	73
	赵子恩	156	1988	黄汉东	131
1973	刘克荣	69	1991	赵子恩	221
1976	鄂神农架植考队	22511	1992	太阳坪考察队	1028
	236-6 部队	973	1996	石世贵等	189
	吴鹏程	391		谭仲明&韦若勋	60
	周&董	89	1997	谭策铭等	92
	吴鹏程	76	2004	张宪春	125
1977	鄂神农架植考队	2060	2008	喻勋林等	239
1978	鄂神农架植考队	635	2011	张代贵	229
1980	中美联合鄂西植考队	4861	2012	张代贵	497
				吴增源等	92

参考文献

- Chen YS (2012) A new species and a new combination in *Parasenecio* (Asteraceae). *Annales Botanici Fennici*, 48, 166–168.
- Deng T, Kim C, Zhang DG, Zhang JW, Li ZM, Nie ZL, Sun H (2013) *Zhengyia shennongensis*: A new bulbiferous genus and species of the nettle family (Urticaceae) from Central China exhibiting parallel evolution of the bulbil trait. *Taxon*, 62, 89–99.
- Deng T, Zhang XS, Kim C, Zhang JW, Zhang DG, Volis S (2016) *Mazus sunhangii* (Mazaceae), a new species discovered in central China appears to be highly endangered. *PLoS ONE*, 11, e0163581.
- Gao Q, Yang QE (2009) *Aconitum shennongjiaense* (Ranunculaceae), a new species from Hubei, China. *Botanical Studies*, 50, 251–259.
- Ge XJ, Kirschner J, Štěpánek J (2011) *Taraxacum* F. H. Wiggers. In: *Flora of China* (eds Wu ZY, Raven PH, Hong DY), pp. 306. Science Press, Beijing & Missouri Botanical Garden Press, St. Louis.
- Hong DY, Kang YS, Shen LD (1983) Campanulaceae. In: *Flora Reipublicae Popularis Sinicae*, Tomus 73(2), (eds Yu DJ, Wu ZY, Cui HB), pp. 123, 186–187. Science Press, Beijing. (in Chinese) [洪德元, 康永善, 沈联德 (1983) 桔梗科. 见: 中国植物志第七十三卷第二分册(俞德浚, 吴征镒, 崔鸿宾编), 123+186–187. 科学出版社, 北京]
- Jiang DS, Zhou PH, Chen DM (2000) Two new species of Pteridophytes from Shennongjia. *Journal of Hunan Agricultural University*, 26(2), 88–89. (in Chinese with English abstract) [蒋道松, 周朴华, 陈德懋 (2000) 神农架蕨类植物二新种. 湖南农业大学学报, 26(2), 88–89.]
- Kong XX, Wang PS (1997) New materials for the *Cyrtomium* Presl of China. *Chinese Journal of Applied and Environmental Biology*, 3, 23–25. (in Chinese with English abstract) [孔宪需, 王培善 (1997) 中国贯众属的新资料. 应用与环境生物学报, 3, 23–25.]
- Li B, Chen SF, Li Y, Wang DX, Du W (2016) *Koenigia hedbergii* (Polygonaceae: Persicarieae), a distinct new species from Shennongjia National Nature Reserve, Central China. *Phytotaxa*, 272, 115–124.
- Li WP, Zhang ZG (2004) *Aster shennongjiaensis* (Asteraceae), a new species from Central China. *Botanical Bulletin of Academia Sinica*, 45, 95–99.
- Li XD, Li JQ, Zan Y (2005) A new species of *Triaenophora* (Scrophulariaceae) from China. *Novon*, 15, 559–561.
- Li XD, Zan YY, Liu HT, Li JQ (2011) A new form of *Hepatica henryi* (Oliv.) Steward. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 31, 2333–2334. (in Chinese with English abstract) [李晓东, 咎艳燕, 刘宏涛, 李建强 (2011) 川鄂獐耳细辛一新变型. 西北植物学报, 31, 2333–2334.]
- Lin YR (1984) *Materiae novae generis Artemisiae Chinensis* (I). *Bulletin of Botanical Research*, 4(2), 14–34. (in Chinese and Latin) [林有润 (1984) 中国蒿属植物新资料(I). 植物研究, 4(2), 14–34.]
- Mu X, Xia X, Zhao L, Zhang Z (2012) *Celastrus obovatifolius* sp. nov. (Celastraceae) from China. *Nordic Journal of Botany*, 30, 53–57.
- Pei YL, Hong DY (1995) *Paeonia qiui*—A new woody species of *Paeonia* from Hubei, China. *Acta Phytotaxonomica Sinica*, 33, 91–93. (in Chinese with English abstract) [裴颜龙, 洪德元 (1995) 卵叶牡丹——芍药属一新种. 植物分类学报, 33, 91–93.]
- Shen ZH, Zhao ZE (2005) *Arenaria shennongjiaensis*, a new species of the Caryophyllaceae from Hubei, China. *Acta Phytotaxonomica Sinica*, 43, 73–75. (in Chinese with English abstract) [沈泽昊, 赵子恩 (2005) 湖北无心菜属(石竹科)一新种——神农架无心菜. 植物分类学报, 43, 73–75.]
- Spongberg SA (1986) Notes on simple-leaved Chinese species of *Sorbus* (Rosaceae) from Hubei Province. *Journal of the Arnold Arboretum*, 67, 252–261.
- Wang Q, Gadagkar SR, Deng HP, Yang ZM, Yu FQ (2016) *Impatiens shennongensis* (Balsaminaceae): A new species from Hubei, China. *Phytotaxa*, 244: 96–100.
- Wang WC, Liu L, Wang SX, Zhang MZ, Ding ZZ, Ling PP, Fang MY, Tomus 28, (1980) Ranunculaceae. In: *Flora Reipublicae Popularis Sinicae* (eds Yu DJ, Wu ZY, Cui HB), p. 355. Science Press, Beijing. (in Chinese) [王文采, 刘亮, 王蜀秀, 张美珍, 丁志遵, 凌莘莘, 方明渊 (1980) 桔梗科. 见: 中国植物志第二十八卷(俞德浚, 吴征镒, 崔鸿宾编), 355页. 北京, 科学出版社.]
- Wang WC (1981) *Notulae de Gesneriaceis Sinensibus* (II). *Bulletin of Botanical Research*, 1(4), 35–75. (in Chinese with English abstract) [王文采 (1981) 中国苦苣苔科的研究(II). 植物研究, 1(4), 35–75.]
- William TS (1996) *Epimedium acuminatum* and allied Chinese species (Berberidaceae). *Kew Bulletin*, 51, 396–398.
- Wu ZY, Zhuang X (1990) A new section of *Corydalis* Sect. *Davidianae*. *Acta Botanica Yunnanica*, 12, 285–286. (in Chinese with English abstract) [吴征镒, 庄璇 (1990) 紫堇属一新组——南黄堇组. 云南植物研究, 12, 285–286.]
- Xie D, Qian D, Zhang MH, Wang YQ, Wu Y, Huang LQ, Zhang DG (2017) *Phytolacca exiensis*, a new species of Phytolaccaceae from west of Hubei Province, China. *Phytotaxa*, 331, 224–232.
- Yu DJ, Lu LT, Gu CZ, Li CL (1985) *Taxa Nova Rosacearum Sinicarum* (V). *Acta Phytotaxonomica Sinica*, 23, 209–215. (in Chinese with English abstract) [俞德浚, 陆玲娣, 谷粹芝, 李朝奎 (1985) 中国蔷薇科植物分类之研究(五). 植物分类学报, 23, 209–215.]
- Zhang L, Zhu ZM, Gao XF, Zhang LB (2013) *Polystichum hubeiense* (Dryopteridaceae), a new fern species from Hubei, China. *Annales Botanici Fennici*, 50, 107–110.

谢丹, 王玉琴, 张小霜, 吴玉, 张代贵. 神农架自然遗产地植物标本采集史. 生物多样性, 2019, 27(2): 211-218.
<http://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2018255>

Zhang YJ, Li JQ (2009) A new species of *Epimedium* (Berberidaceae) from Hubei, China. *Novon*, 19, 567-569.

Zhang YH (1986) A revision of genus *Yinshania* (Cruciferae). *Acta Phytotaxonomica Sinica*, 25, 204-219. (in Chinese with English abstract) [张渝华 (1986) 阴山芥属的校订. 植物分类学报, 25, 204-219.]

Zhang YH (1996) A study on the genus *Yinshania*.

Bulletin of Botanical Research, 15, 364-365. (in Chinese with English abstract) [张渝华 (1996) 阴山芥属的研究. 植物研究, 15, 364-365.]

Zhao B, Gong MX, Zhang QX (2007) A new variety and a new forma of *Chimonanthus* Lindl. from Shennongjia, China. *Bulletin of Botanical Research*, 27, 131-132. (in Chinese with English abstract) [赵冰, 龚梅香, 张启翔 (2007) 中国神农架蜡梅属一新变种和新变型. 植物研究, 27, 131-132.]



•综述•

叶绿体DNA标记在谱系地理学中的应用研究进展

胡颖^{1,2} 王茜^{1,2} 张新新^{1,2} 周玮^{1,2} 陈晓阳^{1,2} 胡新生^{1,2*}

1 (广东省植物种质资源与利用重点实验室, 广州 510642)

2 (华南农业大学林学与风景园林学院, 广州 510642)

摘要: 谱系地理学研究旨在探究历史上发生的影响目前遗传谱系系统发育和空间分布格局关系的生态与进化过程。叶绿体DNA具有单亲遗传、低突变率、单倍体等特征, 其分子标记不同程度地保留着植物长期进化的历史遗传痕迹, 有助于深度解析谱系地理变异的形成机制。本文探讨了上述特征是怎样影响分子标记的选择、扩大或缩小群体遗传结构分化、延长或缩短空间基因溯祖时间、促进或阻碍种间基因渐渗及谱系分选(复系、并系和单系形成)进程, 重点阐述了这些影响过程的理论基础, 并结合实际例子阐述谱系地理研究进展。由于位点间在突变率、选择强度及它们与漂变互作等方面存在异质性, 今后一个研究重点就是基于叶绿体全基因组序列分析谱系地理变化格局, 包括分析DNA位点间的基因渐渗或基因流动程度差异分布及沿着叶绿体DNA序列上谱系分选差异分布。

关键词: 叶绿体; 谱系地理学; 杂交带; 基因溯祖理论; 物种形成

Advancing phylogeography with chloroplast DNA markers

Ying Hu^{1,2}, Xi Wang^{1,2}, Xinxin Zhang^{1,2}, Wei Zhou^{1,2}, Xiaoyang Chen^{1,2}, Xinsheng Hu^{1,2*}1 *Guangdong Key Laboratory for Innovative Development and Utilization of Forest Plant Germplasm, South China Agricultural University, Guangzhou 510642*2 *College of Forestry and Landscape Architecture, South China Agricultural University, Guangzhou 510642*

Abstract: Phylogeography seeks to identify the historical ecological and evolutionary processes underlying modern-day phylogenetic relationships across a spatial gradient. Owing to the characteristics of uniparental inheritance, low mutation rates and haploid, chloroplast DNA (cpDNA) markers record the events occurring in historical long-term evolutionary processes to different extents, and hence aid in understanding the mechanisms for phylogeographic variation. Here we discuss how these characteristics affect cpDNA marker selection, how they increase or reduce population genetic differentiation, how they lengthen or shorten the average gene coalescent times, how they promote or impede gene introgression among species and how the process of lineage sorting functions from polyphyly to paraphyly to monophyly. We reviewed the theoretical bases of these mechanisms, as well as the progress made in empirical studies regarding the theories of phylogeographic variation. Because of the heterogeneity of DNA sites in mutation rate, selection strength and interactions with genetic drift effects, one study to examine the genome-wide pattern of phylogeography will be necessary in the future. This must include the analysis of differential gene introgression and gene flow among sites, as well as the distribution of the differential phases of lineage sorting along the chloroplast genome.

Key words: chloroplast; phylogeography; hybrid zone; gene coalescent theory; speciation

谱系地理学是指比较遗传谱系(genetic lineages)系统进化及与其对应的谱系地理位置的关系, 以寻找影响现有谱系(基因、群体或物种)进化关系与空

间分布的主要机制(Avise et al, 1987; Avise, 2000), 重点研究历史上发生的生态与进化过程(漂变、迁移、突变和选择)对目前谱系遗传变异分布格局的影

收稿日期: 2018-12-02; 接受日期: 2019-02-12

基金项目: 华南农业大学人才引进启动项目(No.4400-K16013)

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: xinsheng@scau.edu.cn

响,因此谱系地理研究包含谱系遗传进化时间和谱系分布空间两方面的信息(Freeland et al, 2011)。目前研究植物谱系地理变异过程中发生的历史事件,除了参考地质运动、气候变化和古化石资料等外,分子遗传标记的应用提供了一个重要分析途径。这与分子标记的遗传变异特点紧密相关,如分子标记的遗传方式、突变与重组率及选择适应性或中性等,这些特点使得分子标记不同程度地保留着谱系长期进化的遗传痕迹,有助于深度解析谱系遗传分化形成历史。最近20多年来,尤其是高通量测序技术的应用和发展,使得部分或全基因组序列分析在非模式植物上成为可能,可获得在群体和种水平上大量的单核苷酸位点(SNP)及大样本数据,可在基因组水平上深入解析谱系地理变异,研究单物种或多物种遗传谱系地理变异模式(Lexer et al, 2013; Garrick et al, 2015)。

已有的相关文献显示叶绿体DNA (cpDNA)标记的应用对谱系地理变异研究有显著的贡献(Garrick et al, 2015)。与核DNA (nDNA)标记相比,cpDNA标记具有以下特点:(1)单亲遗传,在裸子植物中呈父系遗传,群体间基因流可通过花粉和种子流来实现,种间可通过授粉杂交进行基因交换。在被子植物中,cpDNA多数呈母系遗传,群体间基因流只通过种子流动实现,少数呈双亲遗传,基因流可通过花粉和种子流来实现。Corriveau和Coleman (1988)在所调查的235种被子植物中估计有14%的质粒DNA呈双亲遗传。(2)基因组较小,在高等植物中为120–220 kb,在绿藻中为85–292 kb (Palmer, 1985),基因组所含的功能基因数目少。目前植物cpDNA全基因组测序在基因库中持续增加,为种间和种内的地理变异与进化研究提供了基础。(3)突变率低,年单核苷酸位点同义密码子突变率一般在 $(1.0-3.0) \times 10^{-9}$ (Wolfe et al, 1987),但许多植物cpDNA也存在多态的卫星DNA区域(Provan et al, 2001; Chmielewski et al, 2015),可用于研究种内谱系地理变异。(4)有效群体 N_{ef} (母系遗传)或 N_{em} (父系遗传)小,可以是nDNA有效群体(N_e)的1/4(亲本性比1:1时),因而表现出较大的遗传漂变效应($1/N_{ef}$ 或 $1/N_{em}$)。例如,从现存群体分布中随机抽取的2个cpDNA基因来自同一祖先拷贝的平均时间(N_{ef} 或 N_{em}),即平均溯祖时间(mean coalescent time),要比随机抽取的2个nDNA基因的平均溯祖时间

($4N_e$)短(Tajima, 1983),可导致cpDNA与nDNA在种内遗传变异和种间遗传分化不一致的结果。以上特征为cpDNA标记在谱系地理变异研究中的应用奠定了基础。

Beheregaray (2008)和Hickerson等(2010)对谱系地理学发展做了较全面的综述,内容包括多个物种的实际调查、谱系地理学科形成的理论基础与统计检验、谱系地理学与生态和进化生物学不同研究领域的整合(如与群落生态学和生态新种形成的整合)。本文将从cpDNA标记的应用角度来探讨其所能揭示的谱系地理变异信息,在已发表的综述基础上做更为具体的理论与分子标记应用分析。首先讨论叶绿体基因组结构与分子标记选择的关系,因为筛选合适的分子标记是谱系地理研究的前提,其次讨论遗传谱系在空间分布的群体结构与基因溯祖(gene coalescence)进化的关系,然后分析谱系在特定遗传结构下的地理变异,即杂交带(hybrid zone)与基因渐渗(gene introgression),最后讨论由种内群体结构分化的微观进化(microevolution)延伸到更大群体遗传分化下的宏观进化(macroevolution),即物种形成,探讨cpDNA在谱系分选(lineage sorting)与物种形成进程方面的研究进展,分析相关应用的理论基础,并展望叶绿体DNA标记今后的应用。

1 基因组结构与分子标记

寻找cpDNA在种内或种间变异的多态性标记是谱系地理变异研究的前提(Schaal et al, 2010)。至今有关叶绿体基因组的结构已有大量报道,但基本认识没有太大变化(邢少辰和Liu, 2008)。大多数植物叶绿体DNA为闭环双链DNA,一般由4部分组成,即2个反向重复区(IR_A 和 IR_B),其上编码2套rRNA的基因,1个大单拷贝区(LSC)和1个小单拷贝区(SSC)。少数植物没有IR区,即仅有一段编码1套rRNA基因的序列区,如蝶形花冠植物(Lavin et al, 1990)和松科树种(Strauss et al, 1988)。在裸藻(*Euglena gracilis*)等低等植物中却有3个同向重复区,共编码了3套rRNA基因拷贝(Palmer, 1985)。IR扩张或丢失的机理过程(倒位与重复)比较复杂,很少有研究报道(Wang et al, 2008)。至今仍认为叶绿体多数基因通过与核内共生基因转移方式(endosymbiotic gene transfer)转到核DNA上(Huang et al, 2003),cpDNA本身只保留了很少的基因(Martin et al,

2002)。已知LSC和SSC区的单个位点的平均突变率要比IR区要大(Perry & Wolfe, 2002), IR区比LSC和SSC区更趋于保守。

cpDNA不同区域存在异质突变率, 为选择合适的分子标记提供了基础。由于IR区单位点的平均突变率要比LSC或SSC区低, 用于研究种内基因或群体谱系地理变异的多数分子标记选在LSC非编码区, 少数在SSC非编码区, 而用于种间谱系进化的多数分子标记选在LSC或SSC区的编码区域。Byrne和Hankinson (2012)调查了澳洲檀香(*Santalum spicatum*)、尖萼相思树(*Acacia acuminata*)、斜脉桉(*Eucalyptus loxophleba*)、边缘桉(*E. marginata*)、肖牙刷树(*Calothamnus quadrifidus*)及圆叶金银花(*Lambertia orbifolia*)等不同种内的13个被认为有高度变异的非编码区域, 发现在LSC区的基因间隔区(*trnV-ndhC*、*trnQ-rps16*、*rpl32-trnL*、*ndhF-rpl32*、*psbD-trnT*和*trnS-trnG*)、内含子(*atpF*、*petB*、*rpl16*和*petD*)及SSC区*ndhA*内含子标记都可用于研究这些植物种的谱系地理变异。LSC编码区也包含简单重复序列(simple sequence repeats, SSR)变异, 可用于种内谱系地理变异研究, 至今已有较多报道(Provan et al, 2001; Huang et al, 2015)。目前, 常用于种间进化关系的标记或作为物种识别的条形码有LSC区编码基因*rbcL*、*matK*、*psbA*和*trnL-F*基因间隔区, 及LSC和IR连接区标记*psbA-trnH* (Wang et al, 2013)。应用 IR内的编码或非编码区域的多态性标记的研究很少。

除突变率差异外, 标记的选择适应性会影响其通用性。一般认为内含子和基因间隔区的标记为中性标记, 容易在种内呈现出多态性, 适合多数植物种的谱系地理研究(Yang et al, 2015); 但如果中性标记与选择适应性基因或有害突变基因紧密连锁的话, 遗传搭乘效应(genetic hitchhiking effect, Flood et al, 2016)或背景选择效应(background selection, Charlesworth et al, 1993)会使得这些标记呈现出适应性基因的特征。遗传搭乘效应指随着适应位点上有益突变基因频率的升高, 其附近紧密连锁的中性位点遗传多样降低; 背景选择效应指随着适应位点上有害突变基因频率的降低, 紧密连锁的中性位点遗传多样降低。这种现象在麦瓶草属(*Silene*) cpDNA中的LSC区*trnT-trnL-trnF*非编码区有报道(Muir & Filatov, 2007), 存在选择性清除效

应(selective sweep effects), 即某核苷酸位点强的正选择导致其附近位点的遗传变异降低或消除。这些标记在种内的遗传变异小, 不适合种内基因或群体地理变异研究。以功能基因编码区或编码片段为标记, 种内多态性都小, 一般不适合种内谱系地理变异分析, 但适合于种间系统进化分析。若突变等位基因有益或有害, 如LSC区的*rbcL*和*matK*等基因(Bock et al, 2014), 正选择(positive/Darwin selection)或纯化选择(purifying selection)使有益等位基因快速趋于固定, 以这些基因或其片段作为分子标记, 适合用作种间识别条形码。

遗传漂变也会影响分子标记选择, 当物种种群小时, 中性标记遗传多样性小, 筛选到有效分子标记的概率变小。对于适应性基因标记, 遗传漂变可降低自然选择的作用, 提高有害突变等位基因的固定概率, 使得小群体与大群体间趋于固定不同的等位基因, 导致种间条形码的筛选和应用分析复杂化。

与遗传漂变效应不同, 种内群体间基因流(单倍体的花粉流和二倍或多倍体的种子流)导致群体间遗传组成趋于同化, 而通过杂交实现的种间基因流(花粉流)导致种间谱系分化程度减小, 两者都有助于维持cpDNA多态性和标记筛选。但与遗传漂变作用过程一样, 基因流作用于整个叶绿体基因组的遗传变异, 来自遗传分化群体的迁移基因组可提高接受群体的遗传多样性。

2 群体结构与基因溯祖

谱系地理分析中的一个重要部分就是揭示谱系在空间的分布特点以及其空间分布怎样影响谱系遗传进化关系。植物种在地理空间的分布可以是离散、连续或二者的混合, 其形成原因既有物理因素(如山体与河流阻隔), 又有生物因素(如异质生境和物种竞争)。在同质生境和群体连续分布情况下, 有限的基因流可形成内在的群体遗传结构。考虑从物种分布区内随机抽取 n 个基因(连续分布)或抽取 L 个样本, 每个样本 n 个基因(离散分布), 其群体遗传结构可以用遗传分化系数 F_{st} 来表示。连续分布群体的 F_{st} 计算需要应用邻近个体数(neighbourhood size; 一定范围内的个体数量, 该范围内的中心区域个体的亲本数类似于随机抽取的样本, 相当于 N_e) (Wright, 1969)。胡新生(2002)对群体结构的理解有

详细评述。若在时间上回溯,所有抽取的基因样本都可追溯到最近共同祖先(most recent common ancestor),种内基因扩散(连续分布)或群体间基因流(离散分布)除了改变基因地理空间位置关系外,也可以改变整个样本的溯祖时间(谱系进化关系)。

一个隔离的随机交配群体在纯漂变(中性)过程中,2个cpDNA基因的平均溯祖时间为 N_e 世代(群体雌雄性比1:1),2个nDNA基因的平均溯祖时间为 $4N_e$ (Tajima, 1983)。群体结构的存在不同程度地改变了它们在中性条件下的相对平均溯祖时间。理论上已证明,对于离散分布群体,中性cpDNA基因的群体遗传结构分化延长了其平均溯祖时间 $E(T)$:

$$E(T) = \frac{2\tilde{N}L}{1-G_{st}} \left(1 - \frac{1}{n}\right) \quad (1)$$

式中, G_{st} 为群体遗传分化系数(在单个位点存在多于2个等位基因情况下的遗传分化系数),其计算公式如下:

$$G_{st} = \left(1 + 2\tilde{N} \frac{L}{L-1} \left(\frac{L}{L-1} \tilde{m} + \mu\right)\right)^{-1} \quad (2)$$

式中, $\tilde{N} = N_e$,对于父系遗传 $\tilde{m} = m_s + m_p$ 或对于母系遗传 $\tilde{m} = m_s$ (Hu, 2000)。相对于一个隔离的随机交配群体,虽然基因流有缩短平均溯祖时间的趋势,但群体结构的存在($G_{st} > 0$)仍进一步延长了谱系平均溯祖时间(对于cpDNA, $> N_e$)。

对于连续分布群体,有限的基因扩散导致隐含的群体结构也会延长样本的平均溯祖时间,理论上, n 个中性cpDNA基因样本在一个邻近群体内的 $E(T)$ 可近似为:

$$E(T) = \sum_t \binom{n}{2} \frac{1}{2N_b} \left(1 - \binom{n}{2} \frac{1}{2N_b} \sum_{i=1}^{t-1} \frac{1}{i}\right) \quad (3)$$

式中,邻近个体数 $N_b = 2\pi(\sigma_s^2 + \sigma_p^2)d$ (父系遗传)或 $2\pi\sigma_s^2d$ (母系遗传), σ_s^2 和 σ_p^2 为种子和花粉扩散方差(根据亲本与花粉或种子迁移距离计算), d 为二维空间群体密度(Hu, 2000)。邻近个体数在一维空间上有不同的计算公式(Wright, 1969)。

可以证明群体在连续或离散分布下,父系遗传方式的单倍体基因的平均溯祖时间 $E(T)$ 要比母系遗传方式的单倍体基因的平均溯祖时间 $E(T)$ 短,中性核基因的平均溯祖时间 $E(T)$ 介于两者之间。上述结论有助于深入理解群体结构对cpDNA谱系系统进化或谱系分选的影响。至今已有许多研究证实离散

群体结构下cpDNA与nDNA中性标记谱系地理进化树不一致 (Schonswetter et al, 2007; Ikeda & Setoguchi, 2013),反映了不同的溯祖进程,但在群体连续分布下的例子报道很少。

自然选择会影响基因的谱系地理结构和溯祖时间,理论上,适应性cpDNA基因标记与中性的非编码区标记应表现出不同的谱系地理结构。至今比较同一物种叶绿体DNA上中性和非中性区域谱系地理的研究很少,较多的报道分析自然选择怎样影响nDNA基因谱系地理结构 (Ikeda & Setoguchi, 2009)。

对于单个群体,cpDNA突变率高的区域(LSC中的非编码区标记)一般用于分析进化时间相对短的种内基因谱系地理变异,而突变率低的区域(LSC、SSC及IR区的功能基因标记)用于分析进化时间相对长的基因谱系地理变异,同一叶绿体DNA上的两种标记可反映不同的谱系地理结构和溯祖过程。在群体遗传结构存在的情况下($F_{st} \neq 0$),高突变率可增强群体遗传结构分化($1/F_{st} = 1 + 4N_e(m + u)$, m 为迁移率, u 为突变率;Wright, 1969),从而增强基因谱系地理结构和推迟基因溯祖进程,如延长基因样本的平均溯祖时间 $E(T)$ 。类似地,至今比较cpDNA不同突变率区域的基因谱系地理变异的研究报道很少 (Vachon & Freeland, 2011)。

由于细胞内cpDNA之间很少发生重组,在不同的进化动力(漂变、选择和迁移)作用下,突变形成的多态性“等位基因”可以被维持,因此叶绿体DNA可逐渐累积不同的碱基突变。这些不同的突变碱基在cpDNA上组合形成单倍型(同一染色体上具有统计测定显著关联的多个SNP等位基因组成),不同单倍型在种间或种内个体间具有不同的年龄(从突变开始到分析时,单倍型在谱系中存在的时间)。在实际基因谱系地理分析中,结合群体结构与cpDNA单倍型频率或碱基序列差异的空间分布,可应用基因溯祖理论推测:(1)单倍型网络结构;(2)现有群体起源和历史形成路径;(3)嵌套分支系统地理分析(nested clade phylogeographical analysis, NCPA)或嵌套分支分析(NCA) (Templeton, 1998)。这方面的谱系地理分析一直受到关注,已有大量的报道 (Ekhvaia et al, 2018; Guo et al, 2018)。

从cpDNA单倍型群体结构分析入手,通过比较单倍型频率和单倍型碱基序列差异在群体内和群

体间的遗传多样性(N_{st} , G_{st} , h_t , h_s)来检测谱系地理结构变异是否存在,这方面的研究有长足进展。以中国的研究为例, Wu和Wu (1996)总结了三个植物亚区(青藏高原植物亚区、中国-喜马拉雅森林植物亚区及中国-日本森林植物亚区),在此大框架内有系列研究报道。Qiu等(2011)对青藏高原和中国-喜马拉雅森林植物亚区内的现有植物群体遗传结构进行了详细评述,认为在第四纪冰期气候、地形及海平面等变化影响下,一些物种的谱系地理模式支持已有的3种生物地理或古生态学假设:(1)青藏高原植物冰期后的重建是从东南面的冰期避难所开始;(2)中国西南地区群体隔离与濒危物种是由于地壳及河道运动造成;(3)中国亚热带(中、东、南部)、温带及暖温带地区,植物群体和物种长期隔离和生存于落叶林内局部避难所。但对青藏高原高寒草本和

森林植物在冰期时生存、温带常绿植物长期的避难所隔离、中国北部温带和寒温带落叶林内隐秘避难所存在,以及在中国东部-日本-韩国区域,不同谱系异域-隔离的深度分化(在第四纪末/早至中更新世)等问题存在争议。于海彬和张镱锂(2013)总结了36种青藏高原亚区内的植物谱系地理模式,支持Qiu等(2011)观点。近期Renner (2016)根据含有部分植物cpDNA单倍型的谱系地理变异模式,对青藏高原隆升时间及可能的避难所进行了分析。表1列出了在中文期刊上发表的相关论文及所推测的谱系地理形成机制。以上这些结论为研究中国及东亚区域其他植物谱系地理变异、生物多样性及遗传资源保护提供了参考。

应用cpDNA全基因组序列可进一步推测不同中性区域的突变影响(如比较cpDNA上非编码区

表1 基于cpDNA单倍型在群体内与群体间的变异检测谱系地理结构

Table 1 Testing phylogeographic structure based on the variation of cpDNA haplotypes within and among populations

物种 Species	主要谱系分析 Main phylogeographic analysis	谱系地理形成机制 Mechanisms of forming phylogeographic structure	参考文献 References
海仙报春 <i>Primula poissonii</i>	$N_{st} > G_{st}$	异域片断化 Allopatric fragmentation	Song et al, 2011
绵参 <i>Eriophyton wallichii</i>	$N_{st} = G_{st}$	无谱系结构、地形和环境及“孤岛效应”形成 No phylogeographic structure due to the effects of topography, environments and “isolated islands” of habitats	Wang YZ et al, 2011
蒙古绣线菊 <i>Spiraea mongolica</i>	$N_{st} > G_{st}$, NCA	第四纪冰期-间冰期气候动荡, 青藏高原隆升的共同作用 Joint effects of climate oscillation in Quaternary glacial-interglacial periods and the rise of the Qinghai-Tibetan Plateau	Wang JL et al, 2014; Zhang FQ et al, 2012
手参 <i>Gymnadenia conopsea</i>	$N_{st} < G_{st}$	无谱系地理分化、群体未经历扩张 Insignificant phylogeographic structure and no population expansion	Bao et al, 2016
肋果沙棘 <i>Hippophae neurocarpa</i>	$N_{st} > G_{st}$, NCA	避难所隔离分化及邻域扩张 Allopatric isolation of refugia and contiguous range expansion	Meng et al, 2008
远志 <i>Polygala tenuifolia</i>	$N_{st} > G_{st}$	地理隔离 Geographic isolation	Han et al, 2014
祁连圆柏 <i>Juniperus przewalskii</i>	G_{st}	多个避难所、瓶颈效应和奠基者效应 Multiple refugia, bottleneck and founder effects	Zhang et al, 2005
虎耳草 <i>Saxifraga stolonifera</i>	$N_{st} = G_{st}$	无谱系地理结构、多个微型避难所、群体片断化 No phylogeographic structure, multiple small refugia, and population fragmentation	Gengji et al, 2018
半日花 <i>Helianthemum soongoricum</i>	$N_{st} > G_{st}$	地理隔离 Geographic isolation	Han et al, 2017
伯乐树 <i>Bretschneidera sinensis</i>	G_{st}	生境破碎化、地理隔离 Habitat fragmentation and geographic isolation	Wang MN, et al, 2011
南方红豆杉 <i>Taxus wallichiana</i> var. <i>Mairei</i>	G_{st} , NCA	弱谱系地理结构、片断化和隔离 Weak phylogeographic structure, fragmentation and isolation	Zhang XM, et al, 2012

N_{st} : 根据单倍型碱基序列差异在群体内和群体间的分布估计的群体遗传分化系数; G_{st} : 根据单倍型的频率在群体间的分布估计的群体遗传分化系数; NCA: 嵌套分支分析。

N_{st} , Population differentiation coefficient estimated from the distribution of DNA base sequence differences among cpDNA haplotypes within and among populations; G_{st} , Population differentiation coefficient estimated from the distribution of cpDNA haplotype frequencies among populations; NCA, Nested clade analysis.

与编码区的 F_{st} 分布模式)和遗传搭乘效应或背景选择效应的定位(Hu & He, 2005),更精细地分析基因组结构、群体遗传结构、谱系地理分布及进化关系。随着高通量测序技术的应用,今后cpDNA全基因组序列的谱系地理研究会日益增加。

3 杂交带与基因渐渗

在前面讨论的群体遗传结构中,基因分布与地理位置的关系是不明确的。有一种特定的群体遗传结构是基因频率随空间地理距离表现出梯度变化(cline),基因分布与地理距离有明确的关系模式。这种地理变异模式常发生在杂交带,当两个遗传分化的群体或种迁移到同一个地理区域时会产生杂交个体,例如,冰期后两个避难所群体沿相逆方向扩张发生二次接触(secondary contact)时形成杂交带,杂交个体形成后,基因通过回交方式从一个物种/群体渐渗到另一个物种/群体的基因组中。由于多数物种不同程度地存在自然杂交,杂交带现象在谱系地理变异研究中占有一定位置。cpDNA标记在杂交带研究的应用主要体现在3个方面:杂交个体识别、基因流推测及基因渐渗评价。

在自然杂交带,杂交个体识别是研究这一地理变异模式的一个基本环节。可根据cpDNA单亲遗传、基因组无重组及细胞核质不平衡(cytonuclear linkage disequilibrium)特点来确定杂交个体。例如,根据山松复合体(*Pinus montezumae* complex)cpDNA的父系遗传及其单倍型多态性在种间的分布推测杂交种的存在(Matos & Schaal, 2010)。若nDNA与cpDNA或mtDNA来自不同物种,该个体可视为杂交个体(Renoult et al, 2009)。这方面已有许多报道,例如,张辉(2005)^①利用沙棘属(*Hippophae*)植物母系遗传的叶绿体基因组(*trnL-F*和*trnS-G*序列)和核基因组标记(*nepGS*序列),研究了包括中国沙棘(*H. rhamnoides* subsp. *sinensis*)和肋果沙棘(*H. neurocarpa* subsp. *neurocarpa*)在内的沙棘属6个物种10个类群,根据核质基因树的不一致性和杂交个体在基因树上的分支行为两种方法检验棱果沙棘(*H. goniocarpa* subsp. *goniocarpa*)的杂交起源,并揭示青海祁连棱果沙棘自然群体建立过程中基因渗

入的方向。王莹等(2015)用单拷贝核DNA序列*CRY2exon3*和叶绿体DNA序列*rbcL*、*atpA*、*atpB*、*trnL-F*、*rps4-trnS*等鉴定云南元江产梅山铁线蕨(*Adiantum meishanianum*)存疑种,证明其为以苍山铁线蕨(*A. sinicum*)为母本、孟连铁线蕨(*A. menglianense*)为父本的自然杂交种。Meirmans等(2017)利用93个nDNA和17个cpDNA单核苷酸位点多态性标记识别大叶钻天杨(*Populus balsamifera*)与毛果杨(*P. trichocarpa*)两物种杂合子及二次接触的杂交带,并发现大叶钻天杨自然分布中,东西部地理分布区的基因频率有不同的梯度变化模式。

实际应用时,少部分被子植物的cpDNA也有双亲遗传的(Barnard-Kubow et al, 2017)。在针叶树中,cpDNA单亲遗传方式也可能具母系遗传或双亲遗传现象,导致原来的父系或母系遗传方式在少数个体中出现母系/父系遗传,如欧洲山松(*Pinus mugo*)的cpDNA呈现母系遗传(Kormutak et al, 2018),这时需要结合cpDNA、mtDNA及nDNA三种DNA标记同时判断杂合性。

从一个物种/群体到杂交带再到另一个物种/群体的空间变化过程中,若cpDNA标记是中性,基因频率在空间上会暂时呈现渐变式的变化,这种渐变模式随时间推移而消失,漂变只是使得渐变模式波动或延长基因扩散时间,但不会改变中性基因穿越杂交带的结果。在同质的生境条件下,母系遗传方式(种子流)比父系遗传方式(种子和花粉流)的cpDNA基因频率渐变模式维持时间要长,但都会成功跨越杂交带进行扩散(Barton & Gale, 1993),因此理论上可预期群体间/种间cpDNA非编码区中(如LSC区的内含子片段或可能的SSR)差异很小,群体间遗传分化小(Ramos-Ortiz et al, 2016)。

花粉和种子流可导致细胞核质基因连锁不平衡(cytonuclear linkage disequilibrium),在杂交中心区域表现最强。若核基因为适应性基因时,在选择-迁移作用下,核基因频率会呈现稳定的渐变模式。核质连锁不平衡变化可使得cpDNA中性位点基因频率产生相对稳定的渐变模式(尽管中性基因最终会渐渗穿越过杂交带),理论上该结果在与环境无关的杂交带(tension zone,由遗传背景差异导致杂合子适应性弱)或在与环境有关的生态杂交带(ecological zone,环境选择导致杂合子适应性弱)都

^① 张辉 (2005) 棱果沙棘的同倍体杂交起源: 来自叶绿体基因组和核基因组的证据. 硕士学位论文, 西北师范大学, 兰州.

会出现(Hu, 2008)。虽然这两类杂交带从基因频率的渐变模式上难以区分,但可用基因连锁不平衡值的空间变化特点加以区别(Hu, 2005)。此外,在生态杂交带,即使核基因扩散存在对称的物理障碍,核质连锁不平衡也可导致父系或母系遗传的cpDNA中性基因扩散产生非对称的障碍,因此在用cpDNA中性标记分析时应注意解析这些差异,有关结论尚待验证。

对于适应性的cpDNA位点,如Bock等(2014)报道的案例,迁移-自然选择联合作用可产生稳定的基因频率渐变模式,其父系遗传方式的基因频率渐变的特征长度(基因频率稳定不变的地理长度或范围)为:

$$l_{\text{paternal}} = \tilde{\sigma} / \sqrt{s} \quad (4)$$

式中, $\tilde{\sigma}^2 = \sigma_s^2 + \sigma_p^2$, σ_s^2 和 σ_p^2 依次为种子和花粉扩散方差, s 为选择系数。母系遗传方式的基因频率渐变的特征长度为:

$$l_{\text{maternal}} = \sigma_s / \sqrt{s} \quad (5)$$

而核基因频率渐变的特征长度为:

$$l_{\text{biparental}} = \tilde{\sigma} / \sqrt{s} \quad (6)$$

式中, $\tilde{\sigma}^2 = \sigma_s^2 + \sigma_p^2 / 2$ (Hu & Li, 2002)。cpDNA与nDNA适应性基因在杂交带的扩散速度和渐渗程度不一致,核质基因连锁不平衡进一步限制了cpDNA基因的渐渗。至今已有许多以动物为材料的研究证明同一杂交带内种间/群体间核质基因交换/渐渗存在不一致现象(Arntzen et al, 2017),但在植物杂交带的研究报道相对较少(Young, 1996; Watano et al, 2004)。适应性基因渐渗不一致间接地反映了迁移-自然选择的联合作用在维持种间/群体间核质基因组群体遗传分化上的差异。

中国近二十年在以cpDNA为标记研究植物种间基因渐渗方面有快速发展,植物种类包括木本、藤本、灌木等。例如,张田等(2006)利用猕猴桃属(*Actinidia*)植物的cpSSR标记分析表明中华/美味猕猴桃复合体(*A. chinensis/A. deliciosa* complex)近缘种间存在明显的共祖多态性和杂交渐渗现象。Zeng等(2012)利用核微卫星标记和cpDNA序列分析了新疆阿勒泰地区额尔齐斯河流域银白杨(*Populus alba*)和欧洲山杨(*P. tremula*)杂交带的基因渐渗。类似的研究还有Bai等(2014)的野核桃(*Juglans cathayensis*)

系统地理学研究,及Sun等(2014)有关青藏高原的紫果云杉(*Picea purpurea*)起源主要途径的研究。应用cpDNA条形码(*matK*, *rpoC1*, *rpoB*, *accD*, *nhdJ*, *YCF5*等)鉴定物种及种间渐渗已有许多报道(CBOL Plant Working Group, 2009),这里就不详细阐述。

估算杂交带基因流对于深入理解基因渐渗程度、评价和研究cpDNA转基因逃逸与环境风险等问题有重要实际意义(卢宝荣等, 2009; Hu, 2011)。至今基因流的间接估算方法已有许多报道,如基于基因频率和DNA序列的计算方法(表2)。这些方法根据中性标记和不同的模型假设建立,可以用于估计杂交带群体间的基因流。例如,从跨越杂交带多群体抽样,根据cpDNA标记在多群体的基因型/基因频率变化,计算 F_{st} 并估计群体间基因流,这方面已有大量研究报道,但其前提是假设群体漂变-迁移达到平衡。另一种基于杂交带多群体的估计方法就是直接根据基因型/基因频率建立似然函数来估算迁移率,该方法有待完善。大量的研究证明cpDNA中性标记在种内群体间的遗传分化要比nDNA中性标记的大,这主要与cpDNA的单亲遗传和单倍性有关,该结论在杂交带群体间分化研究中也同样成立(Meirmans et al, 2017)。与nDNA标记联合应用时,可估计花粉和种子流对基因流的相对贡献及评价杂交带维持机制,这方面研究同样有许多报道(Zhang et al, 2017)。若采用多群体cpDNA序列样本,

表2 基因流间接估算模型与方法

Table 2 Models and methods for indirect estimation of gene flow

模型 Models	参考文献 References
基因频率 Gene frequency	
F_{st} (岛屿模型) F_{st} (Island model)	Wright, 1969
基于私有基因途径 Private allele	
极大似然估计 Maximum likelihood estimate	Barton & Slatkin, 1986
DNA序列 DNA sequence	Slatkin & Barton, 1989
F_{st} (基因树途径) F_{st} (gene tree approach)	Hudson et al, 1992
隔离-迁移模型 Isolation-with-migration (IM) model	Hey & Nielsen, 2007; Wang & Hey, 2010
起始隔离-迁移模型 Initial-isolation-with-migration (IIM) model	Costa & Wilkinson-Herbots, 2017

也有报道检测基因迁移率(Ge et al, 2015)。需要注意的是如果仅用cpDNA序列检测种间基因流的话,由于cpDNA为单倍体,无重组且单亲遗传,所检测到的基因流理论上应该指物种分化前发生的基因交换或分化后物种cpDNA的截获概率(organelle genome capture)(Bock et al, 2014),怎样解析基于cpDNA序列所估计的种间基因流有待进一步探讨,至今更多的研究是根据nDNA序列或经过长期适应分化的基因组序列来估计种间基因交换(Hu & Filatov, 2016)。

4 谱系分选与物种形成

当种内群体遗传结构分化到一定程度时,高度分化的群体在进化驱动作用下向新物种形成(incipient speciation)阶段发展,最终成为新物种。例如,起先的一个群体分裂成两个后裔群体时,在无基因流的情况下,后裔群体通过进化动力作用(漂变、突变和选择)逐渐分化形成新的物种,这一过程即通常所指的谱系分选过程(Avise, 2000)。从谱系的遗传亲缘关系变化看,分选过程由起初的复系(polyphyly, 一个群体或物种不都共有相同的新近祖先)到并系(paraphyly, 一个群体或物种包含一些但不是全部的一个新近祖先的后裔)再到单系(monophyly, 一个群体或物种全部共有同一个祖先,并且这个祖先的所有后裔在该群体或物种中都可以找到)(Freeland et al, 2011)。整个分选过程涉及到从微观进化沿着群体适应值(population fitness)分化转移到宏观进化过程。单系或新物种形成后,各群体达到不同的适应峰值(Wright, 1977; Gavrillets, 2004),因此单系阶段物种基因组间差异趋于极大,趋于固定不同的适应性等位基因。

cpDNA标记在评价谱系分选进程研究中起着重要作用。已知的溯祖理论证明对于一个隔离群体,在漂变过程中,从复系到单系平均需要 $4N_e$ 世代(nDNA)(Tajima, 1983)或 N_e 世代(单倍体cpDNA或mtDNA),cpDNA单系形成要比nDNA单系形成早 $3N_e$ 世代(Palumbi et al, 2001)。Hudson和Coyne(2002)进一步发现要达到50%的核基因单系需要 $4-7N_e$ 世代,95%的核基因单系需要 $9-12N_e$ 世代,他们建议不用mtDNA或cpDNA识别群体长期分化后的谱系物种(genealogical species)。Rosenberg(2003)更具体地证明,在中性的谱系分选过程中,复系维持的概率随时间逐渐下降,并系形成的概率开始略微升高

然后再下降,而单系形成的概率由小逐渐升高并趋于固定,与Tajima(1983)分析DNA序列进化关系的结论类似。这些中性过程下的结论可作为无效假设来测定其他非中性过程是否存在(Palumbi et al, 2001),但其随后的应用研究很少。

在新物种形成过程中,一般认为漂变效应对物种形成贡献不大(Coyne & Orr, 2004)。因此除突变过程外,基因流和自然选择在物种形成过程中是两个重要且相互作用的过程:当选择强度高于基因流时,即使基因流存在,物种形成仍然在进行;但当基因流超过一定的阈值时,基因流可淹没(swamping)局域适应性等位基因,导致新物种形成概率下降。核基因和叶绿体基因有不同的基因流阈值(Hu, 2011),因而存在不同的谱系分选进程。注意这里讨论的基因流是与物种分选过程相关的适应性基因交换,种间中性基因流仍不受影响或受弱选择(与适应性基因紧密连锁时)影响。关于基因流与物种形成的关系,刘义飞和黄宏文(2009)及李忠虎等(2014)有详细综述。

除漂变过程产生nDNA和cpDNA单系形成时间差异外,分裂选择(disruptive selection, 选择有利于2个或多个极端表型个体,比表型值位于中间的个体有更高的适应值)可增强nDNA或cpDNA适应性基因的分化(如适应辐射形成不同的生态新种(ecological speciation)),从而改变中性条件下期望的单系形成时间差异,有可能导致不完全的谱系分选,这方面以动物为材料的研究中已有较多的报道支持nDNA和mtDNA单系形成进程差异(Brown et al, 2010),但在植物谱系分选差异方面报道少。

同样,基因重组或种间杂交导致同一染色体上的不同区域来源于不同祖先,形成网状进化(reticulated evolution)模式,改变单系形成过程,这对nDNA影响较大,对cpDNA影响较小(几乎无重组发生),但有害突变的累积在cpDNA上更为严重,选择将导致cpDNA快速进化。不同的基因流载体也是导致nDNA(种子和花粉流)和cpDNA(母系遗传:种子流;父系遗传:种子和花粉流)单系进程差异的原因之一。当中性区域或中性标记与适应基因连锁时,连锁不平衡也可改变纯中性条件下期望的单系形成时间差异。此外,交配系统作用过程复杂,可通过与基本进化动力互作,如改变有效群体 N_e 及核质基因的选择功效(Hu, 2011),阻碍群体间基因流(Hu,

2015), 改变单系形成时间, 这些理论预测尚待实际验证。以上分析说明不同的进化过程可改变cpDNA的单系形成及其与nDNA单系形成的进程差异。

至今已有大量的研究同时采用cpDNA和nDNA标记进行谱系分选分析, 界定物种或确定物种分类地位。理论上, 根据nDNA或表型值与cpDNA谱系分选进程可产生9种不同组合(表3), 核质基因组揭示谱系分选进程一致的有3种, 不一致的有6种。已有的文献显示, nDNA谱系分选分析多数采用ITS或ITS1-5.8S-ITS2 (非编码区域)作标记, cpDNA谱系分选研究多数采用非编码区域作标记, 少数用功能基因序列作标记(如*matK*与*rbcL*基因)。核质基因组谱系分选进程一致的研究报道较多(表3), 可能是在测定时核质基因组都早已进入单系阶段。核质基因组谱系分选进程不一致的研究报道少, 可能的原因是nDNA需要更长时间到达单系, 但由于cpDNA单位点平均突变率比nDNA或动物mtDNA的单位点突变率要低, 因此用相对高突变率的nDNA中性标记

与低突变率cpDNA标记时在到达单系阶段的时间差异小, 或产生一致的复系和并系。中性或近中性标记的应用排除了自然选择的干扰, 理论上核质基因谱系分选进程不一致的可能性更大, 应该有更多报道。在动物谱系分选进程分析时, Funk和Omland (2003)调查了2,319种, 估计出23%的并系或复系, 但对于nDNA与mtDNA基因组谱系分选差异没作具体分析。

联系到谱系地理变异, 群体空间分布和遗传结构与核质谱系分选过程有重要关系, 尤其是在复系阶段。物种地理分布与新物种形成有复杂的关系(Nosil, 2012)。虽然物种形成不一定需要地理隔离, 如同域物种形成(sympatric speciation, 一个群体在无地理障碍下分裂成两个或多个生殖隔离物种), 但地理障碍(山脉, 河流等)可以弱化群体间的nDNA和cpDNA基因流, 如地理分隔(vicariance)产生不同的自然生境和自然选择系统, 促进新物种形成。在物种分布特征长度 $l = \tilde{\sigma} / \sqrt{s}$ ($\tilde{\sigma}$ 为基因

表3 cpDNA和nDNA谱系分选进程比较及可能的进化过程

Table 3 Comparison of lineage sorting phases between cpDNA and nDNA and the possible evolutionary processes

nDNA/表型性状 nDNA/ Phenotypic traits	cpDNA	可能的进化过程 Possible evolutionary processes	nDNA标记 nDNA markers	cpDNA标记 cpDNA markers	分类群 Taxonomic groups	参考文献 References
复系 Polyphyly	复系 Polyphyly	物种形成初期, nDNA和cpDNA均以漂变过程为主 Lineage sorting is mainly driven by drift process for both nDNA and cpDNA in the incipient stage of speciation.	LBD6	<i>matK</i> , <i>trnD-T</i>	葛藤属(豆科) <i>Pueraria</i> (Leguminosae)	Egan et al, 2016
				<i>trnK</i> intron, <i>trnL-F</i>	姜味草属(唇形科) <i>Micromeria</i> (Lamiaceae)	Brauchler et al, 2005
			ITS1-5.8S-ITS2	<i>trnL-F</i> , <i>trnD-T</i>	长喙薹属(青藓科) <i>Rhynchostegium</i> (Brachytheciaceae)	Huttunen & Ignatov, 2010
			ITS	<i>atpB-rbcL</i>	丁香蓼属(柳叶菜科) <i>Ludwigia</i> (Onagraceae)	Hung et al, 2009
			ITS, 表型 Phenotype	<i>trnL-F</i>	唇柱苣苔属 <i>Chirita</i>	Wang YZ, et al, 2011
	ITS	<i>trnT-L</i>	火把莲属(独尾草科) <i>Kniphofia</i> (Asphodelaceae)	Ramdhani et al, 2009		
	ITS	<i>trnL-F</i> , <i>psbA-trnH</i>	瓦苇属(独尾草科) <i>Haworthia</i> (Asphodelaceae)	Ramdhani et al, 2011		
	并系 Paraphyly	cpDNA以漂变或自然选择过程为主; nDNA存在杂交或渐渗过程 Lineage sorting is mainly driven by drift or selection process for cpDNA but by hybridization or introgression process for nDNA.	-	-	-	-
	单系 Monophyly	cpDNA以漂变或自然选择为主; nDNA存在杂交或渐渗过程 Lineage sorting is mainly driven by drift or selection process for cpDNA but by hybridization or introgression process for nDNA.	-	-	-	-

表3 (续) Table 3 (continued)

nDNA/表型cpDNA 性状 nDNA/ Phenotypic traits	可能的进化过程 Possible evolutionary processes	nDNA标记 nDNA markers	cpDNA标记 cpDNA markers	分类群 Taxonomic groups	参考文献 References	
并系 Paraphyly	复系 Polyphyly	nDNA以自然选择过程为主; cpDNA存在 渐渗过程 Lineage sorting is mainly driven by selection process for nDNA but by introgression process for cpDNA.	-	-	-	
	并系 Paraphyly	nDNA和cpDNA均以漂变过程为主, 或存 在渐渗/基因流过程 Lineage sorting is mainly driven by drift process or introgression/gene flow process for both nDNA and cpDNA.	ITS, ETS 卫星DNA Microsatellites DNA ITS	<i>trnQ-rps16</i> , <i>rpl32-trnL</i> , <i>rps16</i> , <i>trnS-G</i> , <i>trnH-psbA</i> <i>atpL-H</i> , <i>rps16-trnK</i> <i>matK</i> , <i>rbcL</i>	可草拟库氏金鱼花 (苦苣苔科) <i>Columnea kuczyniakii</i> (Gesneriaceae) 穗花杉(红豆杉科) <i>Amentotaxus argotaenia</i> (Taxaceae) 松属单维管束松亚属(松科) <i>Pinus</i> subgenus <i>Strobus</i> (Pinaceae)	Smith et al, 2018 Ge et al, 2015 Syng et al, 2007; Gernandt et al, 2005
	单系 Monophyly	cpDNA以漂变或自然选择过程为主 Lineage sorting for cpDNA is mainly driven by drift or selection process.	-	-	-	
单系 Monophyly	复系 Polyphyly	nDNA以自然选择过程为主; cpDNA以漂 变过程为主或存在渐渗过程 Lineage sorting is mainly driven by selection process for nDNA but by drift or introgression process for cpDNA.	ITS	<i>trnL-F</i> , <i>rpl16</i>	克非亚草属(千屈菜科) <i>Cuphea</i> (Lythraceae) Barber et al, 2010	
	并系 Paraphyly	nDNA以自然选择过程为主; cpDNA以漂 变过程为主, 或存在渐渗过程 Lineage sorting is mainly driven by selection process for nDNA but by drift or introgression process for cpDNA.	-	-	-	
	单系 Monophyly	nDNA和cpDNA均以漂变过程为主, 或均 存在自然选择过程 Lineage sorting for both nDNA and cpDNA is mainly driven by drift or selection process.	ITS, 表型 ITS, phenotype 表型 Phenotype ITS 表型 Phenotype ITS ITS1-5.8S-ITS2	<i>trnT-L</i> <i>rbcL</i> , <i>ndhF</i> <i>matK</i> , <i>trnL</i> , <i>trnL-F</i> , <i>trnS-G</i> , <i>trnD-T</i> , <i>psbM-trnD</i> <i>rbcL</i> , <i>rps16</i> , <i>atpB-rbcL</i> <i>rbcL</i> , <i>trnL-F</i> , <i>trnK-matK</i> , <i>psbA-trnH</i> <i>trnL-F</i>	常春藤(五加科) <i>Hedera</i> (Araliaceae) 柳叶菜科 Onagraceae 花荵科 Polemoniaceae 茜草属(茜草科) <i>Kelloggiatorrey</i> (Rubiaceae) 春蓼属(蓼科) <i>Persicaria</i> (Polygonaceae) 红杉花属(花荵科) <i>Ipomopsis</i> (Polemoniaceae)	Valcarcel et al, 2003 Levin et al, 2003 Johnson et al, 2008 Nie et al, 2005 Kim & Donoghue, 2008 Porter et al, 2010

扩散方差平方根, s 为选择系数)之外, 如一些边缘群体, 自然选择或突变在复系和并系阶段有重要作用(Funk & Omland, 2003), 对邻域(parapatric speciation, 在基因流存在的条件下, 一个空间分布很广的群体内形成新物种)或异域物种形成(allopatric speciation, 由于地理隔离导致群体分化并形成生殖隔离物种)起作用。在同域物种形成过程中, 分裂选择, 如降低核基因杂合子的适应值或提高纯合子的适应值, 或对叶绿体不同等位基因产生差异选择,

产生不同分离的后代群体。由于nDNA和cpDNA改变程度和速度不一致, 它们在整个谱系分选过程中形成单系时间不一致的概率大。

Wen等(2014)综述了中国青藏高原植物亚区的植物多元化形成过程, 认为多种机制促使物种形成, 如通过地理隔离、气候循环运动与分化、传粉载体隔离、杂交与渐渗及多倍化途径导致异域物种形成, 涉及的物种有马先蒿属(*Pedicularis*)、云木香(*Saussurea*)、杜鹃花(*Rhododendron*)、樱草属(*Primula*)、

绿绒蒿属(*Meconopsis*)、红景天属(*Rhodiola*)及一些裸子植物。所列的有关研究应用cpDNA和nDNA或仅用cpDNA标记分析谱系结构的植物种都已处于单系阶段,不完全谱系分选的植物种研究有待报道(Wen et al, 2014)。青藏高原植物生态辐射(ecological radiation)或适应性辐射(adaptive radiation)与青藏高原隆起与冰期-间冰期气候变化等提供的多样化生态位有关(Wellborn & Langerhans, 2015),漂变和分裂选择可能是两个重要过程。

实际分析时需要注意到基因树与物种树的差异(Degnan & Rosenberg, 2006),用cpDNA与nDNA标记构建的系统树可以不一致(Renoult et al, 2009),同样,用cpDNA非编码区域或中性标记构建系统进化树与物种系统进化树可能也会有偏差。此外,需注意一些cpDNA基因转移到核基因组上(Stegemann et al, 2003),使用cpDNA引物从整个混合基因组进行PCR扩增时,PCR产物有可能来自核质基因组两部分,从而影响谱系分选结论(Funk & Omland, 2003),这点在应用叶绿体DNA标记的谱系地理变异中报道很少。随着高通量测序技术的应用,用cpDNA全基因组序列分析谱系地理变异成为可能,上述两种错误概率可以降至最低,如用70%以上的序列变异位点来进行谱系分选分析就有可能产生稳定的结果,从而提高基于基因组序列谱系分选与物种系统树的一致性。

5 展望

叶绿体基因组在组织结构、遗传方式、突变率、基因流载体及有效群体数等方面与核及线粒体基因组有显著差异,这些差异决定了应用叶绿体DNA分子标记与应用nDNA或mtDNA标记分析谱系地理变异时可能得到不同的结果。已有的数据证明叶绿体DNA标记在谱系地理研究中占有重要地位。本文分析了这些特征是怎样影响分子标记的选择,扩大或缩小种内群体遗传结构分化,延长或缩短空间基因溯祖时间,促进或阻碍种间基因渐渗及谱系分选(复系、并系和单系形成)进程。本文着重阐述了这些影响的理论基础,并分析了叶绿体分子标记在这些方面的应用研究进展。至今的实际研究在验证谱系地理变异理论模型方面相对滞后。

虽然细胞内cpDNA间无重组,不同cpDNA区域的谱系地理变异有可能存在异质性,主要原因可

概括为以下三点:(1)编码与非编码区突变率不同,可导致不同区域的群体遗传结构不同(Hu et al, 2017);(2)中性区域与功能基因区域因自然选择强度不同,可导致不同区域等位基因在群体中的固定概率和群体间的分化不同;(3)有害突变基因与漂变的联合作用可导致有害等位基因在不同群体中的固定概率出现差异。此外,因核质互作影响,cpDNA某些区域基因与核基因存在共同的父系或母系遗传方式(Wolf, 2009),从而制约cpDNA特定区的突变和选择。

今后一个研究重点就是应用叶绿体全基因组序列样本研究谱系地理变异。Cutter (2013)阐述了有关分析方法,这里我们建议分析DNA不同区域基因渐渗程度差异分布,并结合核DNA标记谱系变异结果揭示谱系分选进程等,在基因组水平上解析谱系地理变异沿着叶绿体DNA序列变化特点,深入理解形成物种谱系地理结构的生态与进化过程。

参考文献

- Arntzen J, Vries W, Canestrelli D, Martinez-Solano I (2017) Hybrid zone formation and contrasting outcomes of secondary contact over transects in common toads. *Molecular Ecology*, 26, 5663–5675.
- Avice JC (2000) *Phylogeography: The History and Formation of Species*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- Avice JC, Arnold J, Ball RM, Bermingham E, Lamb T, Neigel JE, Reeb CA, Saunders NC (1987) Intraspecific phylogeography: The mitochondrial DNA bridge between population genetics and systematics. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 18, 489–522.
- Bai WN, Wang WT, Zhang DY (2014) Contrasts between the phylogeographic patterns of chloroplast and nuclear DNA highlight a role for pollen-mediated gene flow in preventing population divergence in an East Asian temperate tree. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 81, 37–48.
- Bao WY, Zhang Y, Lin PC, Nan P, Huang YY, Jin HF, Zhong Y (2016) Study on the pedigree geography of plant ginseng in Qinghai-Tibet Plateau. *Biotechnology Bulletin*, 32(12), 96–102. (in Chinese with English abstract) [鲍武印, 张阳, 林鹏程, 南蓬, 黄艳燕, 靳浩飞, 钟扬 (2016) 青藏高原植物手参的谱系地理学研究. *生物技术通报*, 32(12), 96–102.]
- Barber JC, Ghebretinsae A, Graham SA (2010) An expanded phylogeny of *Cuphea* (Lythraceae) and a North American monophyly. *Plant Systematics and Evolution*, 289, 35–44.
- Barnard-Kubow KB, McCoy MA, Galloway LF (2017) Biparental chloroplast inheritance leads to rescue from cytonuclear

- incompatibility. *New Phytologist*, 213, 1466–1476.
- Barton NH, Gale KS (1993) Genetic analysis of hybrid zones. In: *Hybrid Zones and the Evolutionary Process* (ed. Harrison RG). Oxford University Press, New York.
- Barton NH, Slatkin M (1986) A quasi-equilibrium theory of the distribution of rare alleles in a subdivided population. *Heredity*, 56, 409–415.
- Beheregaray LB (2008) Twenty years of phylogeography: The state of the field and the challenges for the Southern Hemisphere. *Molecular Ecology*, 17, 3754–3774.
- Bock DG, Andrew RL, Rieseberg LH (2014) On the adaptive value of cytoplasmic genomes in plants. *Molecular Ecology*, 23, 4899–4911.
- Brauchler C, Meimberg H, Abele T, Heubl G (2005) Polyphyly of the genus *Micromeria* (Lamiaceae): Evidence from cpDNA sequence data. *Taxon*, 54, 639–650.
- Brown JKM, Maan ME, Cummings ME, Summers K (2010) Evidence for selection on coloration in a Panamanian poison frog: A coalescent-based approach. *Journal of Biogeography*, 37, 891–901.
- Byrne M, Hankinson M (2012) Testing the variability of chloroplast sequences for plant phylogeography. *Australian Journal of Botany*, 60, 569–574.
- Charlesworth B, Morgan MT, Charlesworth D (1993) The effect of deleterious mutations on neutral molecular variation. *Genetics*, 134, 1289–1303.
- CBOL Plant Working Group (2009) A DNA barcode for land plants. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 106, 12794–12797.
- Chmielewski M, Meyza K, Chybicki IJ, Dzialuk A, Litkowiec M, Burczyk J (2015) Chloroplast microsatellites as a tool for phylogeographic studies: The case of white oaks in Poland. *iForest-Biogeosciences & Forestry*, 8, 765–771.
- Corriveau JL, Coleman AW (1988) Rapid screening methods to detect potential biparental inheritance of plastid DNA and results for over 200 angiosperm species. *American Journal of Botany*, 75, 1443–1458.
- Costa RJ, Wilkinson-Herbots H (2017) Inference of gene flow in the process of speciation: An efficient maximum-likelihood method for isolation-with-initial-migration model. *Genetics*, 205, 1597–1618.
- Coyne JA, Orr HA (2004) *Speciation*. Sinauer Associates, Inc, Sunderland, MA.
- Cutter AD (2013) Integrating phylogenetics, phylogeography and population genetics through genomes and evolutionary theory. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 69, 1172–1185.
- Degnan JH, Rosenberg NA (2006) Discordance of species trees with their most likely gene trees. *PLoS Genetics*, 2, e68.
- Egan AN, Vatanparast M, Cagle W (2016) Parsing polyphyletic *Pueraria*: Delimiting distinct evolutionary lineages through phylogeny. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 104, 44–59.
- Ekhvaia J, Simeone MC, Silakadze N, Abdaladze O (2018) Morphological diversity and phylogeography of the Georgian durmast oak (*Q. petraea* subsp. *iberica*) and related Caucasian oak species in Georgia (South Caucasus). *Tree Genetics & Genomics*, 14, 17.
- Flood PJ, Heerwaarden JV, Becker F, Snoo CBD, Harbinson J, Aarts MGM (2016) Whole-genome hitchhiking on an organelle mutation. *Current Biology*, 26, 1306–1311.
- Freeland JR, Kirk H, Petersen SD (2011) *Molecular Ecology*. Wiley-Blackwell, West Sussex, UK.
- Funk DJ, Omland KE (2003) Species-level paraphyly and polyphyly: Frequency, cause, and consequences, with insights from animal mitochondrial DNA. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 34, 397–423.
- Garrick RC, Bonatelli IA, Hyseni C, Morales A, Pelletier TA, Perez MF, Rice E, Satler JD, Symula RE, Thomé MT, Carstens BC (2015) The evolution of phylogeographic data sets. *Molecular Ecology*, 24, 1164–1171.
- Gavrilets S (2004) *Fitness Landscapes and the Origin of Species*. Princeton University Press, Princeton.
- Ge XJ, Hung KH, Ko YZ, Hsu TW, Gong X, Chiang TY, Chiang YC (2015) Genetic divergence and biogeographical patterns in *Amentotaxus argotaenia* species complex. *Plant Molecular Biology Reporter*, 33, 264–280.
- Gengji ZM, Li Y, Jia LK, Xia MZ, Gao QB (2018) Study on the geography of *T. chinensis*. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 38, 370–380. (in Chinese with English abstract) [更吉卓玛, 李彦, 贾留坤, 夏铭泽, 高庆波 (2018) 唐古特虎耳草谱系地理学研究. *西北植物学报*, 38, 370–380.]
- Gernandt DS, Lopez GG, Garcia SO, Liston A (2005) Phylogeny and classification of *Pinus*. *Taxon*, 54, 29–42.
- Guo W, Ng WL, Wu H, Li W, Zhang L, Qiao S, Yang X, Shi X, Huang Y (2018) Chloroplast phylogeography of a widely distributed mangrove species, *Excoecaria agallocha*, in the Indo-West Pacific region. *Hydrobiologia*, 807, 333–347.
- Han BC, Wei L, Yang XY, Liang XH, Wulanbateer, Shi SD (2017) Genetic diversity and lineage geographical structure of endangered plants. *Inner Mongolia Forestry Science and Technology*, 43(2), 16–19. (in Chinese with English abstract) [韩宝翠, 魏磊, 杨新英, 梁晓慧, 乌兰巴特尔, 史树德 (2017) 濒危植物半日花的遗传多样性和谱系地理结构研究. *内蒙古林业科技*, 43(2), 16–19.]
- Han XT, Fang MF, Li ZH, Yang J, Feng L, Zhao GF (2014) Geographical study of the distant pedigree based on the variation of the *trnL* intron sequence of chloroplast DNA. *Chinese Traditional and Herbal Drugs*, 62, 3311–3316. (in Chinese with English abstract) [韩雪婷, 房敏峰, 李忠虎, 杨佳, 冯力, 赵桂仿 (2014) 基于叶绿体DNA *trnL*内含子序列变异的远志谱系地理学研究. *中草药*, 62, 3311–3316.]
- Hey J, Nielsen R (2007) Integration within the Felsenstein equation for improved Markov chain Monte Carlo methods

- in population genetics. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 104, 2785–2790.
- Hickerson MJ, Carstens BC, Cavenderbares J, Crandall KA, Graham CH, Johnson JB, Rissler L, Victoriano PF, Yoder AD (2010) Phylogeography's past, present, and future: 10 years after Avise 2000. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 54, 291–301.
- Hu XS (2000) A preliminary approach to the theory of geographical gene genealogy for plant genomes with three different modes of inheritance and its application. *Acta Genetica Sinica*, 27, 440–448.
- Hu XS (2002) A review on understanding the genetic structure of population. *Scientia Silvae Sinicae*, 38(2), 119–128. (in Chinese with English abstract) [胡新生 (2002) 群体遗传结构的理解. *林业科学*, 38(2), 119–128.]
- Hu XS (2005) Tension versus ecological zones in a two-locus system. *Theoretical Population Biology*, 68, 119–131.
- Hu XS (2008) Barriers to the spread of neutral alleles in the cytonuclear system. *Evolution*, 62, 2260–2278.
- Hu XS (2011) Mating system and the critical migration rate for swamping selection. *Genetics Research*, 93, 233–254.
- Hu XS (2015) Mating system as a barrier to gene flow. *Evolution*, 69, 1158–1177.
- Hu XS, Filatov D (2016) Large-X effect in plants: Increased species divergence and reduced gene flow on *Silene* X-chromosome. *Molecular Ecology*, 25, 2609–2619.
- Hu XS, He FL (2005) Background selection and population differentiation. *Journal of Theoretical Biology*, 235, 207–219.
- Hu XS, Li BL (2002) Seed and pollen flow and cline discordance among genes with different modes of inheritance. *Heredity*, 88, 212–217.
- Hu XS, Yeh FC, Hu Y, Deng LT, Ennos RA, Chen XY (2017) High mutation rates explain low population genetic divergence at copy-number-variable loci in *Homo sapiens*. *Scientific Reports*, 7, 43178.
- Huang CY, Ayliffe MA, Timmis, Jeremy N (2003) Direct measurement of the transfer rate of chloroplast DNA into the nucleus. *Nature*, 422, 72–76.
- Huang J, Yang X, Zhang C, Yin X, Liu S, Li X (2015) Development of chloroplast microsatellite markers and analysis of chloroplast diversity in Chinese jujube (*Ziziphus jujuba* Mill.) and wild jujube (*Ziziphus acidojujuba* Mill.). *PLoS ONE*, 10, e0134519.
- Hudson RR, Coyne JA (2002) Mathematical consequences of the genealogical species concept. *Evolution*, 56, 1557–1565.
- Hudson RR, Slatkin M, Maddison WP (1992) Estimation of levels of gene flow from DNA sequence data. *Genetics*, 132, 583–589.
- Hung KH, Schaal BA, Hsu TW, Chiang YC, Peng CI, Chiang TY (2009) Phylogenetic relationships of diploid and polyploid species in *Ludwigia* sect. *Isnardia* (Onagraceae) based on chloroplast and nuclear DNAs. *Taxon*, 58, 1216–1225.
- Huttunen S, Ignatov MS (2010) Evolution and taxonomy of aquatic species in the genus *Rhynchostegium* (Brachytheciaceae, Bryophyta). *Taxon*, 59, 791–808.
- Ikedo H, Setoguchi H (2009) The homogenous genetic structure and inferred unique history of range shifts during the Pleistocene climatic oscillations of *Arctica nana* (Maxim.) Makino (Ericaceae). *Journal of Plant Research*, 122, 141–151.
- Ikedo H, Setoguchi H (2013) A multilocus sequencing approach reveals the cryptic phylogeographical history of *Phyllodoce nipponica* Makino (Ericaceae). *Biological Journal of the Linnean Society*, 110, 214–226.
- Johnson LA, Chan LM, Weese TL, Busby LD, McMurry S (2008) Nuclear and cpDNA sequences combined provide strong inference of higher phylogenetic relationships in the phlox family (Polemoniaceae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 48, 997–1012.
- Kim ST, Donoghue MJ (2008) Molecular phylogeny of *Persicaria* (Persicarieae, Polygonaceae). *Systematic Botany*, 33, 77–86.
- Kormutak A, Galgoci M, Sukenikova D, Bolecek P, Libantova J, Gomory D (2018) Maternal inheritance of chloroplast DNA in *Pinus mugo* Turra: A case study of *Pinus mugo* × *Pinus sylvestris*. *Plant Systematics and Evolution*, 304, 71–76.
- Lavin M, Doyle JJ, Palmer JD (1990) Evolutionary significance of the loss of the chloroplast-DNA inverted repeat in the Leguminosae subfamily Papilionoideae. *Evolution*, 44, 390–402.
- Levin RA, Wagner WL, Hoch PC, Nepokroeff MM, Pires JC, Zimmer EA, Sytsma KJ (2003) Family-level relationships of Onagraceae based on chloroplast *rbcL* and *ndhF* data. *American Journal of Botany*, 90, 107–115.
- Lexer C, Mangili S, Bossolini E, Forest F, Stolting KN, Pearson PB, Zimmermann NE, Salamin N (2013) Next generation' biogeography: Towards understanding the drivers of species diversification and persistence. *Journal of Biogeography*, 40, 1013–1022.
- Li ZH, Liu ZL, Wang ML, Qian ZQ, Zhao P, Zhu J, Yang YX, Yan XH, Li YJ, Zhao GF (2014) Review of speciation formation in the presence of gene flow: Evolution of reproductive isolation mechanism. *Biodiversity Science*, 22, 88–96. (in Chinese with English abstract) [李忠虎, 刘占林, 王玛丽, 钱增强, 赵鹏, 祝娟, 杨一欣, 阎晓昊, 李银军, 赵桂仿 (2014) 基因流存在条件下的物种形成研究述评: 生殖隔离机制进化. *生物多样性*, 22, 88–96.]
- Liu YF, Huang HW (2009) Advances in research on gene flow dynamics and adaptive evolution of plant populations. *Chinese Bulletin of Botany*, 44, 351–362. (in Chinese with English abstract) [刘义飞, 黄宏文 (2009) 植物居群的基因流动态及其相关适应进化的研究进展. *植物学报*, 44, 351–362.]
- Lu BR, Xia H, Yang X, Jin X, Liu P, Wang W (2009) The significance of hybridization-introgression evolution theory in transgenic escape and its environmental risk assessment

- and research. *Biodiversity Science*, 17, 362–377. (in Chinese with English abstract) [卢宝荣, 夏辉, 杨箫, 金鑫, 刘苹, 汪魏 (2009) 杂交-渐渗进化理论在转基因逃逸及其环境风险评价和研究中的意义. 生物多样性, 17, 362–377.]
- Martin W, Rujan T, Richly E, Hansen A, Cornelsen S, Lins T, Leister D, Stoebe B, Hasegawa M, Penny D (2002) Evolutionary analysis of *Arabidopsis*, cyanobacterial, and chloroplast genomes reveals plastid phylogeny and thousands of cyanobacterial genes in the nucleus. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 99, 12246–12251.
- Matos JA, Schaal BA (2010) Chloroplast evolution in the *Pinus montezumae* complex: A coalescent approach to hybridization. *Evolution*, 54, 1218–1233.
- Meirmans PG, Godbout J, Lamothe M, Thompson SL, Isabel N (2017) History rather than hybridization determines population structure and adaptation in *Populus balsamifera*. *Journal of Evolutionary Biology*, 30, 2044–2058.
- Meng LH, Yang HL, Wu GL, Wang YJ (2008) Study on the pedigree geography of *Hippophae rhamnoides* L. based on chloroplast DNA *trnL-F* sequence. *Journal of Systematics and Evolution*, 46, 32–40. (in Chinese with English abstract) [孟丽华, 杨慧玲, 吴桂丽, 王玉金 (2008) 基于叶绿体 DNA *trnL-F* 序列研究肋果沙棘的谱系地理学. 植物分类学报, 46, 32–40.]
- Muir G, Filatov D (2007) A selective sweep in the chloroplast DNA of dioecious *Silene* (section *Elisanthe*). *Genetics*, 177, 1239–1247.
- Nosil P (2012) *Ecological Speciation*. Oxford University Press, Oxford.
- Nie ZL, Wen J, Sun H, Bartholomew B (2005) Monophyly of *Kelloggia torrey* ex Benth. (Rubiaceae) and evolution of its intercontinental disjunction between Western North America and Eastern Asia. *American Journal of Botany*, 92, 642–652.
- Palmer JD (1985) Comparative organization of chloroplast genomes. *Annual Review of Genetics*, 19, 325–354.
- Palumbi SR, Cipriano F, Hare MP (2001) Predicting nuclear gene coalescence from mitochondrial data: The three-times rule. *Evolution*, 55, 859–868.
- Perry AS, Wolfe KH (2002) Nucleotide substitution rates in legume chloroplast DNA depend on the presence of the inverted repeat. *Journal of Molecular Evolution*, 55, 501–508.
- Porter JM, Johnson LA, Wilke D (2010) Phylogenetic systematics of *Ipomopsis* (Polemoniaceae): Relationships and divergence times estimated from chloroplast and nuclear DNA sequences. *Systematic Botany*, 35, 181–200.
- Provan J, Powell W, Hollingsworth PM (2001) Chloroplast microsatellites: New tools for studies in plant ecology and evolution. *Trends in Ecology and Evolution*, 16, 142–147.
- Qiu YX, Fu CX, Comes HP (2011) Plant molecular phylogeography in China and adjacent regions: Tracing the genetic imprints of Quaternary climate and environmental change in the world's most diverse temperate flora. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 59, 225–244.
- Ramdhani S, Barker NP, Baijnath H (2009) Rampant non-monophyly of species in *Kniphofia* Moench (Asphodelaceae) suggests a recent Afromontane radiation. *Taxon*, 58, 1141–1152.
- Ramdhani S, Barker NP, Cowling RM (2011) Revisiting monophyly in *Haworthia duval* (Asphodelaceae): Incongruence, hybridization and contemporary. *Taxon*, 60, 1001–1014.
- Ramos-Ortiz S, Oyama K, Rodrigue-Correa H, Gonzalez-Rodriguez A (2016) Geographic structure of genetic and phenotypic variation in the hybrid zone between *Quercus affinis* and *Q. laurina* in Mexico. *Plant Species Biology*, 31, 219–232.
- Renner SS (2016) Available data point to a 4-km-high Tibetan Plateau by 40 Ma but 100 molecular-clock papers have linked supposed recent uplift to young node ages. *Journal of Biogeography*, 43, 1479–1487.
- Renoult JP, Kjellberg F, Grout C, Santoni S, Khadari B (2009) Cyto-nuclear discordance in the phylogeny of *Ficus* section *Galoglychia* and host shifts in plant-pollinator associations. *BMC Evolutionary Biology*, 9, 248.
- Rosenberg NA (2003) The shapes of neutral gene genealogies in two species: Probabilities of monophyly, paraphyly, and polyphyly in a coalescent model. *Evolution*, 57, 1465–1477.
- Schaal BA, Hayworth DA, Olsen KM, Rauscher JT, Smith WA (2010) Phylogeographic studies in plants: Problems and prospects. *Molecular Ecology*, 7, 465–474.
- Schonswetter P, Suda J, Popp M, Weiss-Schneeweiss H, Brochmann C (2007) Circumpolar phylogeography of *Juncus biglumis* (Juncaceae) inferred from AFLP fingerprints, cpDNA sequences nuclear DNA content and chromosome numbers. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 42, 92–103.
- Slatkin M, Barton NH (1989) A comparison of three indirect methods for estimating average levels of gene flow. *Evolution*, 43, 1349–1368.
- Smith JF, Ooi MTY, Clark JL (2018) Incipient speciation in a neotropical Gesneriaceae: *Columnea kuczyniakii* is nested within *C. strigose*. *Plant Systematics and Evolution*, 304, 511–519.
- Song MS, Yue JP, Sun H, Li ZM (2011) Phylogeographical study on *Primula poissonii* (Primulaceae) from Hengduan Mountains. *Plant Diversity and Resources*, 33, 91–100. (in Chinese with English abstract) [宋敏舒, 乐霁培, 孙航, 李志敏 (2011) 横断山地区海仙报春的谱系地理学研究. 植物分类与资源学报, 33, 91–100.]
- Stegemann S, Hartmann S, Ruf S, Bock R (2003) High-frequency gene transfer from the chloroplast genome to the nucleus. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 100, 8828–8833.
- Strauss SH, Palmer JD, Howe GT, Doerksen AH (1988)

- Chloroplast genomes of two conifers lack a large inverted repeat and are extensively rearranged. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 85, 3898–3902.
- Sun YS, Abbott RJ, Li LL, Li L, Zou JB, Liu JQ (2014) Evolutionary history of purple cone spruce (*Picea purpurea*) in the Qinghai-Tibet Plateau: Homoploid hybrid origin and pleistocene expansion. *Molecular Ecology*, 23, 343–359.
- Syring J, Farrell K, Businsky R, Cronn R, Liston A (2007) Widespread genealogical nonmonophyly in species *Pinus* subgenus *Strobus*. *Systematic Botany*, 56, 163–181.
- Tajima F (1983) Evolutionary relationships of DNA sequences in finite populations. *Genetics*, 105, 437–460.
- Templeton AR (1998) Nested clade analysis of phylogeographic data: Testing hypotheses about gene flow and population history. *Molecular Ecology*, 7, 381–397.
- Vachon N, Freeland JR (2011) Phylogeographic inferences from chloroplast DNA: Quantifying the effects of mutations in repetitive and non-repetitive sequences. *Molecular Ecology Resources*, 11, 279–285.
- Valcarcel V, Fiz O, Vargas P (2003) Chloroplast and nuclear evidence for multiple origins of polyploids and diploids of *Hedera* (Araliaceae) in the Mediterranean basin. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 27, 1–20.
- Wang JL, Gao QB, Fu PC, Gulzar K, Chen SL, Zhang FQ (2014) Phylogeography of *Spiraea mongolica* (Rosaceae) on the Qinghai-Tibetan Plateau and adjacent highlands. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 34, 1981–1991. (in Chinese with English abstract) [王久利, 高庆波, 付鹏程, Khan Gulzar, 陈世龙, 张发起 (2014) 青藏高原及其毗邻山区蒙古绣线菊谱系地理学研究. *西北植物学报*, 34, 1981–1991.]
- Wang M, Zhao HX, Wang L, Wang T, Yang RW, Wang XL, Zhou YH, Ding CB, Zhang L (2013) Potential use of DNA barcoding for the identification of *Salvia* based on cpDNA and nrDNA sequences. *Genetics*, 528, 206–215.
- Wang MN, Qiao Q, Zhang RJ, Hu PW, Yang G, Chen HF (2011) Studies on the community feature comparison and phylogeography of relic plant *Bretschneidera sinensis* in Nankun and Daling Mountains, Guangdong Province. *Guhaia*, 31, 789–794. (in Chinese with English abstract) [王美娜, 乔琦, 张荣京, 胡普炜, 杨国, 陈红锋 (2011) 广东南昆山与大岭山孑遗植物伯乐树群落特征比较与谱系地理学研究. *广西植物*, 31, 789–794.]
- Wang RJ, Cheng CL, Su TM, Chang CC, Wu CL, Chaw SM (2008) Dynamics and evolution of the inverted repeat/large single copy junctions in the chloroplast genomes of monocots. *BMC Evolutionary Biology*, 8, 36.
- Wang XX, Yue JP, Sun H, Li ZM (2011) Phylogeographical study on *Eriophyton wallichii* (Labiatae) from alpine scree of Qinghai-Tibetan Plateau. *Plant Diversity and Resources*, 33, 605–614. (in Chinese with English abstract) [王晓雄, 乐霁培, 孙航, 李志敏 (2011) 青藏高原高山流石滩特有植物绵参的谱系地理学研究. *植物分类与资源学报*, 33, 605–614.]
- Wang Y, Hey J (2010) Estimating divergence parameters with small samples from a large number of loci. *Genetics*, 184, 363–379.
- Wang Y, Shang H, Gu YF, Wei HJ, Zhao GH, Dai XL, Yan YH (2015) A new cryptic hybrid species of *Adiantum* L. (Pteridaceae) identified by nuclear and chloroplast DNA sequences. *Chinese Science Bulletin*, 60, 922–932. (in Chinese with English abstract) [王莹, 商辉, 顾钰峰, 韦宏金, 赵国华, 戴锡玲, 严岳鸿 (2015) 用核DNA和叶绿体DNA序列鉴别铁线蕨属 *Adiantum* L. (凤尾蕨科) 新的隐性杂交种. *科学通报*, 60, 922–932.]
- Wang YZ, Mao RB, Liu Y, Li JM, Dong Y, Li ZY, Smith JF (2011) Phylogenetic reconstruction of *Chirita* and allies (Gesneriaceae) with taxonomic treatments. *Journal of Systematics and Evolution*, 49, 50–64.
- Watano Y, Kanai A, Tani N (2004) Genetic structure of hybrid zones between *Pinus pumila* and *P. parviflora* var. *pentaphylla* (Pinaceae) revealed by molecular hybrid index analysis. *American Journal of Botany*, 9, 65–72.
- Wellborn GA, Langerhans RB (2015) Ecological opportunity and the adaptive diversification of lineages. *Ecology and Evolution* 5, 176–195.
- Wen J, Zhang JQ, Nie ZL, Zhong Y, Sun H (2014) Evolutionary diversifications of plants on the Qinghai-Tibetan Plateau. *Frontiers in Genetics*, 5, 4.
- Wolf JB (2009) Cytonuclear interactions can favor the evolution of genomic imprinting. *Evolution*, 63, 1364–1371.
- Wolfe KH, Li WH, Sharp PM (1987) Rates of nucleotide substitution vary greatly among plant mitochondrial, chloroplast, and nuclear DNAs. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 84, 9054–9058.
- Wright S (1969) *Evolution and the Genetics of Populations. Vol. 2. The Theory of Gene Frequencies*. University Chicago Press, Chicago.
- Wright S (1977) *Evolution and the Genetics of Populations. Vol. 3. Experimental Results and Evolutionary Deductions*. University Chicago Press, Chicago.
- Wu ZY, Wu SG (1996) A proposal for a new floristic kingdom (realm)—the E. Asiatic kingdom, its delimitation and characteristics. In: *Proceedings of the First International Symposium on Floristic Characteristics and Diversity of East Asian Plants* (eds Zhang AL, Wu SG), pp. 3–42. Higher Education Press, Beijing & Springer-Verlag, Berlin.
- Xing SC, Liu CJ (2008) Progress in chloroplast genome analysis. *Progress in Biochemistry and Biophysics*, 35(1), 1–8. (in Chinese with English abstract) [邢少辰, Liu CJ (2008) 叶绿体基因组研究进展. *生物化学与生物物理进展*, 35(1), 1–8.]
- Yang YC, Kung TL, Hu CY, Lin SF (2015) Development of primer pairs from diverse chloroplast genomes for use in plant phylogenetic research. *Genetics and Molecular Research*, 14, 14857–14870.

- Young ND (1996) Concordance and discordance: A tale of two hybrid zones in the Pacific Coast irises (Iridaceae). *American Journal of Botany*, 83, 1623–1629.
- Yu HB, Zhang YL (2013) Advances in phylogeography of alpine plants in the Tibetan Plateau and adjacent regions. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 33, 1268–1278. (in Chinese with English abstract) [于海彬, 张懿铨 (2013) 青藏高原及其周边地区高山植物谱系地理学研究进展. *西北植物学报*, 33, 1268–1278.]
- Zeng YF, Zhang JG, Duan AG, Abuduhamiti B (2012) Genetic structure of *Populus* hybrid zone along the Irtysh River provides insight into plastid-nuclear incompatibility. *Scientific Reports*, 6, 28043.
- Zhang FQ, Gao QB, Duan YZ, Zhang DJ, Chen SL (2012) Phylogeography of *Spiraea alpine* (Rosaceae) in Hengduan Mountain. *Guihaia*, 32, 617–623. (in Chinese with English abstract) [张发起, 高庆波, 段义忠, 张得钧, 陈世龙 (2012) 横断山区高山绣线菊的谱系地理学研究. *广西植物*, 32, 617–623.]
- Zhang T, Li ZZ, Liu YL, Jiang ZW, Huang HW (2007) Genetic diversity, gene introgression and homoplasy in sympatric populations of the genus *Actinidia* as revealed by chloroplast microsatellite markers. *Biodiversity Science*, 15, 1–22. (in Chinese with English abstract) [张田, 李作洲, 刘亚令, 姜正旺, 黄宏文 (2007) 猕猴桃属植物的cpSSR遗传多样性及其同域分布物种的杂交渐渗与同塑. *生物多样性*, 15, 1–22.]
- Zhang Q, Yang R, Wang Q, Liu JQ (2005) Phylogeography of *Juniperus przewalskii* (Cupressaceae) inferred from the chloroplast DNA *trnT-trnF* sequence variation. *Acta Phytotaxonomica Sinica*, 43, 503–512. (in Chinese with English abstract) [张茜, 杨瑞, 王钦, 刘建全 (2005) 基于叶绿体DNA *trnT-trnF*序列研究祁连圆柏的谱系地理学. *植物分类学报*, 43, 503–512.]
- Zhang X, Shen S, Wu F, Wang Y (2017) Inferring genetic variation and demographic history of *Michelia yunnanensis* Franch. (Magnoliaceae) from chloroplast DNA sequences and microsatellite markers. *Frontiers in Plant Sciences*, 8, 583.
- Zhang XM, Li DZ, Gao LM (2012) Phylogeographical study on *Taxus wallichiana* var. *mairei* (Lemee & Leveille) L.K.Fu & Nan Li. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 32, 1983–1989. (in Chinese with English abstract) [张雪梅, 李德铎, 高连明 (2012) 南方红豆杉谱系地理学研究. *西北植物学报*, 32, 1983–1989.]

(责任编辑: 王艇 责任编辑: 黄祥忠)