



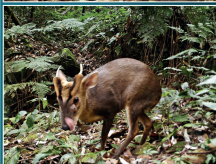
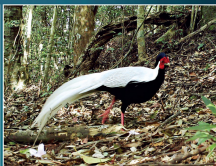
ISSN 1005-0094
CODEN SHDUEM

BIODIVERSITY SCIENCE

生物多样性

第27卷 第3期
2019年3月

Vol. 27 No. 3
March 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3期 2019年3月

目次

野生动物红外相机数据分析专题

- 235 红外相机技术在我国自然保护地野生动物清查与评估中的应用
肖治术
- 237 基于红外相机技术对广东车八岭国家级自然保护区大中型兽类与雉类的编目清查与评估
肖治术 陈立军 宋相金 束祖飞 肖荣高 黄小群
- 243 物种相对多度指数在红外相机数据分析中的应用及局限
陈立军 肖文宏 肖治术
- 249 占域模型的原理及在野生动物红外相机研究中的应用案例
肖文宏 束祖飞 陈立军 姚武韬 马勇 张应明 肖治术
- 257 基于标记-重捕模型开展野生动物红外相机种群监测的方法及案例
肖文宏 胡力 黄小群 肖治术
- 266 应用红外相机数据研究动物活动节律——以广东车八岭保护区鸡形目鸟类为例
陈立军 束祖飞 肖治术

研究报告

植物多样性

- 273 西双版纳热带雨林林窗空间分布格局及其特征指数与林窗下植物多样性的相关性
李强 王彬 邓云 林露湘 达伍扎喜 张志明
- 286 五大连池火山色木槭叶功能性状特征
谢立红 黄庆阳 曹宏杰 杨帆 王继丰 倪红伟

- 297 海南尖峰岭热带山地雨林60 ha大样地木本植物性别系统数量特征
王颖灿 林家怡 许涵 林明猷 李意德
- 306 利用昆虫携带的花粉初探西藏入侵植物印加孔雀草在当地传粉网络中的地位
土艳丽 王力平 王喜龙 王林林 段元文

微生物多样性

- 314 尖峰岭热带山地雨林根部真菌-植物互作网络结构特征
杨思琪 张琪 宋希强 王健 李意德 许涵 郭守玉 丁琼

综述

- 327 杜鹃花属植物的可育性研究进展
庄平

保护论坛

- 339 《生物多样性公约》企业与生物多样性全球平台的发展情况及对中国的政策建议
赵阳 温源远
- 347 生态保护红线修复机制法治化: 定位、困境及其出路
莫张勤

书评

- 353 从《海南植物图志》看中国地方植物志编研的新方向
马克平
- 354 《海南蕨类植物》出版发行

封面: 广东车八岭国家级自然保护区位于我国南岭山脉, 保存有典型的中亚热带常绿阔叶林。自2016年以来, 车八岭保护区建立了野生动物红外相机全境监测网络。封面展示了车八岭保护区的景观和动物照片。(照片提供者: 广东车八岭国家级自然保护区管理局)

BIODIVERSITY SCIENCE

Vol. 27 No. 3 March 2019

CONTENTS

Special Feature: Analysis of Wildlife Camera-Trapping Data

- 235 **Application of camera trapping to species inventory and assessment of wild animals across China's protected areas**
Zhishu Xiao

- 237 **Species inventory and assessment of large- and medium-size mammals and pheasants using camera trapping in the Chebaling National Nature Reserve, Guangdong Province**
Zhishu Xiao, Lijun Chen, Xiangjin Song, Zufeishu, Ronggao Xiao and Xiaoqun Huang

- 243 **Limitations of relative abundance indices calculated from camera-trapping data**
Lijun Chen, Wenhong Xiao and Zhishu Xiao

- 249 **Using occupancy models in wildlife camera-trapping monitoring and the study case**
Wenhong Xiao, Zufeishu, Lijun Chen, Wutao Yao, Yong Ma, Yingming Zhang and Zhishu Xiao

- 257 **Using capture-recapture models in wildlife camera-trapping monitoring and the study case**
Wenhong Xiao, Li Hu, Xiaoqun Huang and Zhishu Xiao

- 266 **Application of camera-trapping data to study daily activity patterns of Galliformes in Guangdong Chebaling National Nature Reserve**
Lijun Chen, Zufeishu and Zhishu Xiao

Original Papers

Plant Diversity

- 273 **Correlation between spatial distribution of forest canopy gaps and plant diversity indices in Xishuangbanna tropical forests**
Qiang Li, Bin Wang, Yun Deng, Luxiang Lin, Zhaxi Dawa and Zhiming Zhang

- 286 **Leaf functional traits of *Acer mono* in Wudalianchi Volcano, China**
Lihong Xie, Qingyang Huang, Hongjie Cao, Fan Yang, Jifeng Wang and Hongwei Ni

- 297 **Numerical characteristics of plant sexual system of the woody plants in the 60 ha plot in the tropical rain forest in Jianfengling, Hainan Island**

Yingcan Wang, Jiayi Lin, Han Xu, Mingxian Lin and Yide Li

- 306 **Status of invasive plants on local pollination networks: A case study of *Tagetes minuta* in Tibet based on pollen grains from pollinators**
Yanli Tu, Liping Wang, Xilong Wang, Linlin Wang and Yuanwen Duan

Microbial Diversity

- 314 **Structural features of root-associated fungus-plant interaction networks in the tropical montane rain forest of Jianfengling, China**
Siqi Yang, Qi Zhang, Xiqiang Song, Jian Wang, Yide Li, Han Xu, Shouyu Guo and Qiong Ding

Review

- 327 **Progress on the fertility of *Rhododendron***
Ping Zhuang

Forum

- 339 **Development of Convention on Biological Diversity's Global Platform for Business & Biodiversity: Policy suggestion for China**
Yang Zhao and Yuanyuan Wen
- 347 **Re-legalizing China's ecological conservation redline: The position, dilemma and path**
Zhangqin Mo

Book Review

- 353 **The *Colored Illustrated Flora of Hainan Province*, a trend for compiling local flora**
Keping Ma
- 354 **A Monograph of Pteridophytes in Hainan**

Cover Illustration: The Guangdong Chebaling National Nature Reserve belongs to Nanling Mountains, China, and is covered by typical mid-subtropical evergreen broadleaved forests. Since 2016, whole-area wildlife monitoring network using camera trapping has been established. The pictures show parts of the landscape and important animals in the nature reserve. (Photo credit: Chebaling National Nature Reserve Administration Bureau)



•编者按•

红外相机技术在我国自然保护地 野生动物清查与评估中的应用

肖治术^{1,2*}

1 (中国科学院动物研究所农业虫害鼠害综合治理研究国家重点实验室, 北京 100101)

2 (中国科学院大学生命科学学院, 北京 100049)

Application of camera trapping to species inventory and assessment of wild animals across China's protected areas

Zhishu Xiao^{1,2*}

1 State Key Laboratory of Integrated Management of Pest Insects and Rodents, Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101

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

生物资源的本底清查和编目评估是我国各类自然保护区科研监测的重要任务之一。经过60多年的建设和发展,我国自然保护区体系已基本形成,为保护生物多样性等自然资源发挥了极为重要的作用。十八大以来,党和政府提出“美丽中国”、“生态文明”体制建设,构建以国家公园为主体的自然保护地体系,亟需对现有保护区内野生动植物本底资源进行全面清查和物种编目评估。然而,我国各类自然保护地在野生动植物本底清查、常规监测和编目评估面临以下共性问题:

(1)国家层面对我国各类自然保护地自然资源本底编目调查和监测缺乏顶层规划。我国自然保护区或保护地类型多,不同类型的保护地空间重叠,功能定位不明确,管理部门多,职能交叉重叠,缺乏各部门、各类型保护地的协调机制,是当前我国自然保护区资源管理和保护面临的突出问题(欧阳志云和徐卫华, 2014; 彭杨靖等, 2018)。2018年国家政府机构改革,组建了自然资源部,其中国家林业和草业局(国家公园管理局)负责对我国以国家公园为主体的自然保护区及其自然资源进行全面监管和保护,有望解决过去“九龙治水”、顶层规划不足等重大问题。

(2)多数自然保护区在建立后多年未开展野生动植物资源本底的全面系统编目调查和常规监测,许多重要物种的生存现状缺乏基础数据,无法提供及时有效的保护管理措施以及生态恢复对策。由于技术、物力和人力等的限制,以往各类自然保护地综合科考的调查范围和覆盖面十分有限,仅集中于少数物种和类群,而多数类群的本底资源及其变化缺乏有效清查编目,真实性存疑。

(3)传统调查技术和方法在资源本底清查和常规监测方面存在明显缺陷,主观性强、重复性差,难以在区域和全国尺度上形成相对统一的抽样标准,且执行要求高、难度大,获得的数据质量不高,严重缺乏可比性和连续性。

(4)许多自然保护地面临领导责任意识不强、技术管理人才严重短缺、专业调查队伍不稳定、技术培训不足等基本问题,难以满足自然保护区基本科研监测能力建设的需要。

近5年,全国绝大多数国家级自然保护区均布设了红外相机用于野生动物调查和评估(李晟等, 2014; 肖治术, 2016)。红外相机技术的广泛应用为“十八大”以来以国家公园为主体的自然保护地体系建设提供了可靠的技术和关键科学数据。然而,在

红外相机监测与研究过程中面临一系列新的问题,如种群和群落相关评价指标的计算和认识仍有待完善,基于红外相机技术的常规监测与动态评估仍有待全面推广和实施。鉴于目前红外相机技术在我国自然保护区野生动物本底清查中的普及应用,《生物多样性》组织了此“红外相机数据分析专题”,包括1篇基于红外相机技术的自然保护区清查与评估的典型案例和4篇数据分析论文。

针对我国自然保护区红外相机清查与编目评估问题,肖治术等(2019)以广东车八岭国家级自然保护区全境清查为例,提出基于红外相机技术逐步建立我国自然保护区野生动物本底清查和评估的解决方案,为我国以国家公园为主体的自然保护地体系开展自然资源监测与评估的标准化体系建设提供参考,并推动我国自然保护区开展基于红外相机技术的陆生脊椎动物规范化监测与动态评估。针对我国目前红外相机数据分析中存在的主要问题,陈立军等(2019b)综述了国内外物种相对多度指数(relative abundance index, RAI)的应用情况,阐述了RAI相关计算方法的优势与局限,分析了RAI相关指数在我国野生动物编目与评估中的应用情况。肖文宏等(2019b)通过综述占域模型在动物种群及分布研究中的应用,对该模型的原理进行简要阐述,并提供了案例分析;肖文宏等(2019a)进一步针对基于可识别个体的物种如何通过空间标记重捕模型来估计种群密度进行阐述。陈立军等(2019a)在野生动物活动节律及其影响因素的基础上,阐述了动物日活动节律的核密度估计方法。这些文章中,以广东车八岭保护区和四川青城山森林公园的相关数据为案例,为占域模型、空间标记重捕模型和活动时节律等野生动物种群参数和行为指标提供了详细分析和R代码,便于国内同行参考应用。

参考文献

- Chen LJ, Shu ZF, Xiao ZS (2019a) Application of camera-trapping data to study daily activity patterns of Galliformes in Guangdong Chebaling National Nature Reserve. *Biodiversity Science*, 27, 266–272. (in Chinese with English abstract) [陈立军, 束祖飞, 肖治术 (2019a) 应用红外相机数据研究动物活动节律——以广东车八岭保护区鸡形目鸟类为例. *生物多样性*, 27, 266–272.]
- Chen LJ, Xiao WH, Xiao ZS (2019b) Limitations of relative abundance indices calculated from camera-trapping data. *Biodiversity Science*, 27, 243–248. (in Chinese with English abstract) [陈立军, 肖文宏, 肖治术 (2019b) 物种相对多度指数在红外相机数据分析中的应用及局限. *生物多样性*, 27, 243–248.]
- Li S, Wang DJ, Xiao ZS, Li XH, Wang TM, Feng LM, Wang Y (2014) Camera-trapping in wildlife research and conservation in China: Review and outlook. *Biodiversity Science*, 22, 685–695. (in Chinese with English abstract) [李晟, 王大军, 肖治术, 李欣海, 王天明, 冯利民, 王云 (2014) 红外相机技术在我国野生动物研究与保护中的应用与前景. *生物多样性*, 22, 685–695.]
- Ouyang ZY, Xu WH (2014) Integrating nature protection system and establishing national parks under legislation. *Biodiversity Science*, 22, 425–426. (in Chinese) [欧阳志云, 徐卫华 (2014) 整合我国自然保护区体系, 依法建设国家公园. *生物多样性*, 22, 425–426.]
- Peng YJ, Fan J, Xing SH, Cui GF (2018) Overview and classification outlook of natural protected areas in mainland China. *Biodiversity Science*, 26, 315–325. (in Chinese with English abstract) [彭杨靖, 樊简, 邢韶华, 崔国发 (2018) 中国大陆自然保护地概况及分类体系构想. *生物多样性*, 26, 315–325.]
- Xiao WH, Hu L, Huang XQ, Xiao ZS (2019a) Using capture-recapture models in wildlife camera-trapping monitoring and the study case. *Biodiversity Science*, 27, 257–265. (in Chinese with English abstract) [肖文宏, 胡力, 黄小群, 肖治术 (2019a) 基于标记-重捕模型开展野生动物红外相机种群监测的方法及案例. *生物多样性*, 27, 257–265.]
- Xiao WH, Shu ZF, Chen LJ, Yao WT, Ma Y, Zhang YM, Xiao ZS (2019b) Using occupancy models in wildlife camera-trapping monitoring and the study case. *Biodiversity Science*, 27, 249–256. (in Chinese with English abstract) [肖文宏, 束祖飞, 陈立军, 姚武韬, 马勇, 张应明, 肖治术 (2019b) 占域模型的原理及在野生动物红外相机研究中的应用案例. *生物多样性*, 27, 249–256.]
- Xiao ZS, Chen LJ, Song XJ, Shu ZF, Xiao RG, Huang XQ (2019) Species inventory and assessment of large- and medium-size mammals and pheasants using camera trapping in the Chebaling National Nature Reserve, Guangdong Province. *Biodiversity Science*, 27, 237–242. (in Chinese with English abstract) [肖治术, 陈立军, 宋相金, 束祖飞, 肖荣高, 黄小群 (2019) 基于红外相机技术对广东车八岭国家级自然保护区大中型兽类与雉类的编目清查与评估. *生物多样性*, 27, 237–242.]
- Xiao ZS, Li XH, Wang XZ, Zhou QH, Quan RC, Shen XL, Li S (2014) Developing camera-trapping protocols for wildlife monitoring in Chinese forests. *Biodiversity Science*, 22, 704–711. (in Chinese with English abstract) [肖治术, 李欣海, 王学志, 周岐海, 权锐昌, 申小莉, 李晟 (2014) 探讨我国森林野生动物红外相机监测规范. *生物多样性*, 22, 704–711.]

(责任编辑: 周玉荣)



•生物编目•

基于红外相机技术对广东车八岭国家级自然保护区大中型兽类与雉类的编目清查与评估

肖治术^{1,3*} 陈立军¹ 宋相金² 束祖飞² 肖荣高² 黄小群¹

1 (中国科学院动物研究所农业虫害鼠害综合治理研究国家重点实验室, 北京 100101)

2 (广东车八岭国家级自然保护区管理局, 广东韶关 512500)

3 (中国科学院大学, 北京 100049)

摘要: 近年来, 红外相机技术已被广泛应用于国内外自然保护地内地栖鸟兽的物种编目和动态评估。本文以广东车八岭国家级自然保护区为例, 探讨基于红外相机技术如何进行保护区全境大中型兽类和雉鸡类的物种编目清查与评估。通过对车八岭保护区全境为期1年的调查, 共记录兽类和雉鸡类18种, 其中兽类15种, 鸡形目鸟类3种。基于物种累计曲线, 采用全年数据所需的最小调查网格数、最少调查相机日均要少于雨季或旱季, 而旱季调查需要的最小调查网格数和最少调查相机日比雨季更少。通过红外相机图像数据获得了车八岭保护区的大中型兽类和地栖雉鸡类物种名录、物种丰富度、每个物种的相对多度、分布图和凭证标本等重要内容。

关键词: 自然保护区; 红外相机技术; 物种编目评估; 大中型兽类与雉类

Species inventory and assessment of large- and medium-size mammals and pheasants using camera trapping in the Chebaling National Nature Reserve, Guangdong Province

Zhishu Xiao^{1,3*}, Lijun Chen¹, Xiangjin Song², Zufei Shu², Ronggao Xiao², Xiaoqun Huang¹

1 State Key Laboratory of Integrated Management of Pest Insects and Rodents, Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101

2 Guangdong Chebaling National Nature Reserve Administration Bureau, Shaoguan, Guangdong 512500

3 University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049

Abstract: Infrared-camera technology (i.e. camera trapping) has been widely used recently for species inventories and related assessment of terrestrial vertebrates in protected areas across the world. In this study, we provide a case study for how to assess species inventory data of terrestrial birds and mammals based on camera trapping in the Chebaling National Nature Reserve, Guangdong Province. Using camera trapping data from 2017 across the whole area with 80 grids (grid size, 1 km²) in the reserve, we recorded 15 medium and large mammal species and three pheasant species. Based on species accumulation curves as a function of grids and camera days when 90% of expected species richness was recorded in the reserve, the minimum grids with fixed camera days and the minimum camera days with fixed grids were less during the wet season (June–August) than during the dry season (October–December). Moreover, the minimum grids with fixed camera days and the minimum camera days with fixed grids during the dry season were less than during the wet season. Based the camera trapping data, the species inventory assessment in the reserve can cover species lists and species richness of terrestrial birds and mammals, as well as relative abundance, distribution and voucher images of each species. Therefore, the Chebaling case based on the whole-area species inventory and assessment can provide technical references for China's natural protected areas.

Key words: nature reserve; species inventory assessment; camera trapping; large- and medium-size mammals and pheasants

收稿日期: 2019-01-11; 接受日期: 2019-03-19

基金项目: 国家重点研发计划(2017YFC0503802; 2016YFC0500105)、中央林业改革发展资金和中国科学院生物多样性监测与研究网络兽类多样性监测网运行经费

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

近年来,红外相机技术在我国自然保护区兽类和鸟类资源的物种编目和科学研究中得到了大力发展(李晟等, 2014; 肖治术等, 2014a; 肖治术, 2016)。目前全国约80%的国家级自然保护区均布设有红外相机,每个保护区的红外相机数量在数十台到500台以上。据不完全统计,全国累计布设红外相机超过30,000台,其中东北虎豹国家公园内布设的红外相机数量已超过了5,000台,且在其未来3-5年的科研监测规划中预计将布设超过30,000台红外相机(见《东北虎豹国家公园总体规划2017-2025》征求意见稿, 2017-12)。可见,红外相机技术的广泛应用为我国近期国家公园体制建设的科学决策和试点提供了科学数据支撑。然而,近期我国的野生动物调查结果显示,许多猫科、犬科、有蹄类等动物类群在各自然保护区出现了局域种群消失,或者种群数量呈现显著下降、分布区严重萎缩等情况(朴正吉等, 2011, 2012; Li et al, 2015)。目前,由原国家林业规划研究院和中国科学院动物研究所等负责起草的《全国陆生野生动物资源调查自动相机法技术细则》已由国家林业与草原局于2017年发布实施,用于全国第二次陆生野生动物资源调查。然而,针对我国各类自然保护区尚未制定基于红外相机技术的有关监测技术规范或标准(肖治术等, 2014a)。因此,我国政府应大力加强以国家公园为主体的各类自然保护地野生动物资源监测体系建设,对重要野生动植物资源进行全面清查编目和常规监测,将为我国自然保护地生态保护提供关键的基础科学数据。

本文以广东车八岭国家级自然保护区(以下简称车八岭保护区)为例,探讨基于红外相机技术如何开展保护区全境地栖鸟兽(即大中型兽类和雉鸡类)的物种清查与编目评估。其主要目标是以2017年保护区全境红外相机调查数据为基础,建立车八岭保护区大中型兽类和雉鸡类等物种编目评估的参考基线,并通过案例分析探讨红外相机技术在自然保护区鸟兽编目清查与评估中的优势和局限性。

1 材料与方法

1.1 研究地概况

车八岭保护区位于广东省始兴县东南部,总面积75.45 km²,地势西北高东南低,最高峰天平架海拔1,256 m,最低处樟栋水海拔330 m。该区年均温

度19.6°C,最高温38.4°C,最低温-5.5°C。年降水量1,150-2,126 mm。森林覆盖率达95%以上,植物区系为南亚热带向中亚热带过渡类型,是南岭山脉南缘保存完整、面积较大、分布集中、原生性较强的具有代表性的中亚热带常绿阔叶林(徐燕千, 1993)。

1.2 保护区全境清查方案

将整个车八岭保护区制作成公里网格地图(网格大小为1 km²),共设置80个调查网格,并对所有网格进行编号(图1)。采用系统抽样调查,每个网格布设1个相机位点(即1台红外相机,型号为猎科Ltl-6511MC)。对陆生大中型兽类和雉鸡类进行为期1年的物种编目调查,时间为2016年12月底至2018年1月初,每隔3-5月采集一批数据(共3批数据),更换电池和SD卡。相机位点通常以每个网格的中心点作为参考坐标点,依据地形、植被和动物活动痕迹等来进行选择,然后根据监测结果对监测位点进行适当调整。相机捆绑在树上,距地面高度约0.5 m,镜头朝向避免阳光直射,设置要求为拍照+录像模式(连拍3张+10 s视频),时间间隔1 s、灵敏度中。每个网格的调查位点均记录GPS信息(经度、纬度和海拔)和其他环境信息。所有调查位点均不放置任何诱饵。所采集的红外相机数据和相机位点信息上传到图像数据管理系统CameraData (<http://cbl.cameradata.ioz.ac.cn/>, 肖治术等, 2014b),全部3次采集数据的序列号分别为CBL201704001-CBL201704080, CBL201709001-CBL201709080和CBL201801001-CBL201801080。通过CameraData对所有采集图像数据进行物种识别和相关数据信息的挖掘,由系统直接导出Excel数据表进行综合评估分析。

1.3 抽样评估

基于车八岭保护区80个网格单元在2017年的调查结果,本文通过稀疏曲线来评估并确定在固定调查网格数量情况下的最少调查时间以及固定调查时间下的最小网格数量,并保证全保护区90%以上的目标物种被记录到。车八岭保护区的目标物种为大中型兽类(但包括松鼠类和华南兔等可识别的小型兽类)和雉鸡类,其余物种在本文中未作分析。

分别对全年(1-12月)、雨季(5-7月)、旱季(10-12月)进行分析,考虑季节对物种抽样的影响。全保护区有部分网格由于相机丢失或未工作而导致数据缺失,其中雨季数据来自61个网格,旱季数据来自

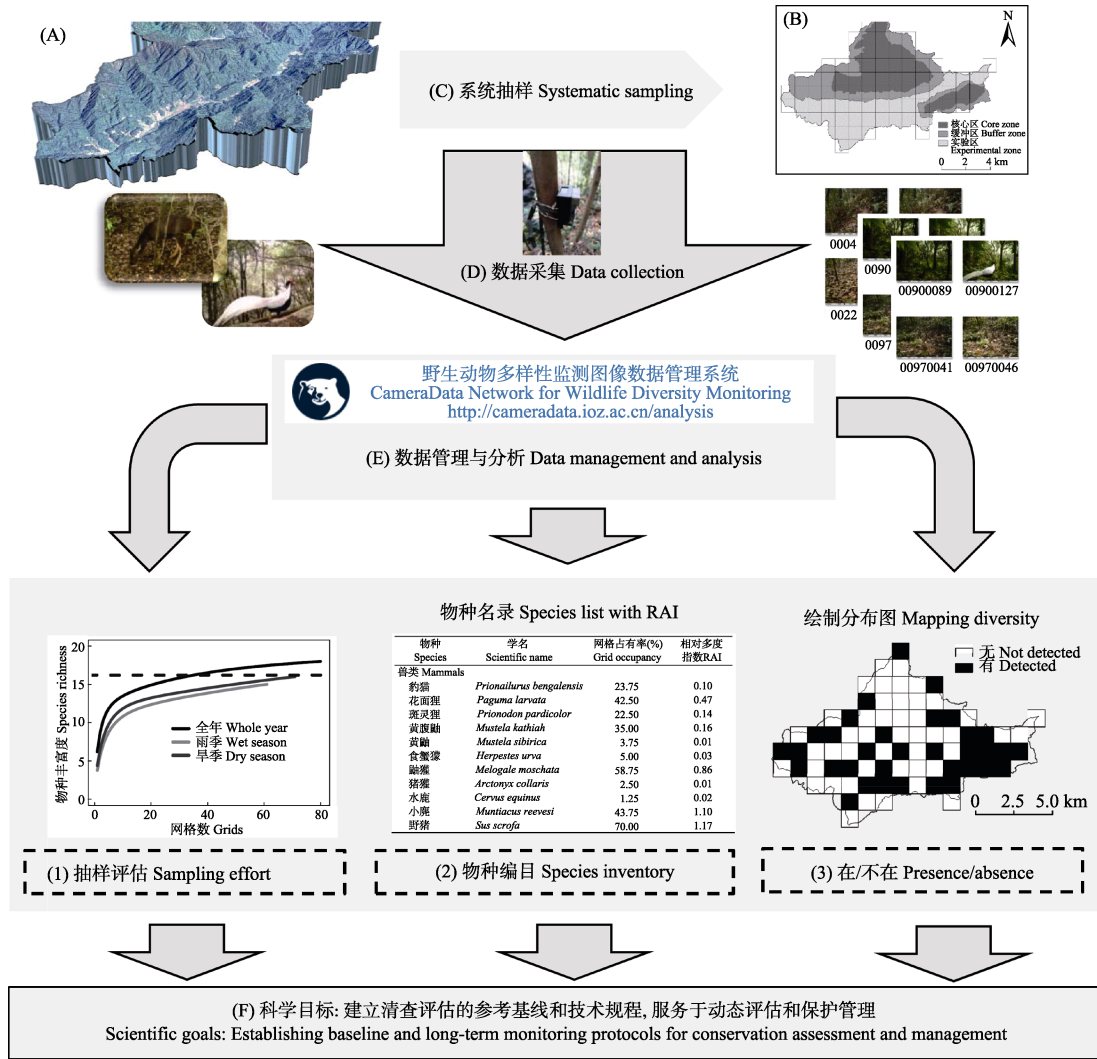


图1 基于红外相机技术对广东车八岭国家级自然保护区地栖鸟兽快速编目评估的流程

Fig. 1 Diagram for the rapid assessment of species inventory of ground-dwelling mammals and birds using camera trapping in the Guangdong Chebaling National Nature Reserve

71个网格。基于物种探测情况, 构建相机日或网格和物种数的分布矩阵, 利用R语言vegan程序包中的specaccum函数和iNEXT包(Hsieh et al, 2016)对车八岭保护区的兽类和雉鸡类的物种丰富度进行稀疏曲线分析, 以此拟合物种-抽样强度之间的关系, 可估计出全年、雨季或旱季各自达到期望90%所记录的物种数时所需的最小调查网格数和最少调查相机日(Si et al, 2014)。稀疏化分析中的抽样单位为1个相机日(每台相机连续有效工作24 h为1个相机日), 或者1个网格单元(网格大小为1 km²)。

1.4 物种编目评估

通过红外相机图像数据获得车八岭保护区的大中型兽类和雉鸡类物种名录、物种丰富度、每个

物种的相对多度指数(relative abundance index, RAI)、网格占有率(grid occupancy, %)、分布图和凭证标本等重要内容(附录1-3)。

RAI为某一调查区域(保护区)内, 每100个单位相机日所获取某一物种在所有相机位点($i = 1, 2, \dots$)的独立有效照片数(Kawanishi et al, 1999; O'Brien et al, 2003; Azlan & Sharma, 2006), 其计算公式如下:

$$RAI = \frac{\sum_{i=1} d_i}{\sum_{i=1} t_{m_i}} \times 100 \quad (1)$$

其中, t_{m_i} 为相机位点*i*的相机工作日, d_i 为相机位点*i*

拍摄某一物种的独立有效照片数。

网格占有率也被称为物种相机位点出现率,指某一调查区域内,某物种被拍到的网格单元数或相机位点数占所有正常工作的网格单元数的百分率。

以花面狸(*Paguma larvata*)在车八岭保护区不同网格的有/无探测以及RAI值的分布情况为例,制作了该物种在全年、雨季和旱季的分布图。

2 结果

2.1 抽样评估

采用全年、雨季或旱季来抽样调查车八岭保护区大中型兽类和鸡形目物种所需的调查强度不同。采用全年数据所需的最小调查网格数、最少调查相机日均要少于雨季或旱季(图2,表1)。记录全保护区90%的物种数时,全年调查所需的最小调查网格数为35个,而旱季调查所需的最小调查网格数为77个(因11%的网格缺失数据),雨季调查所需的最小

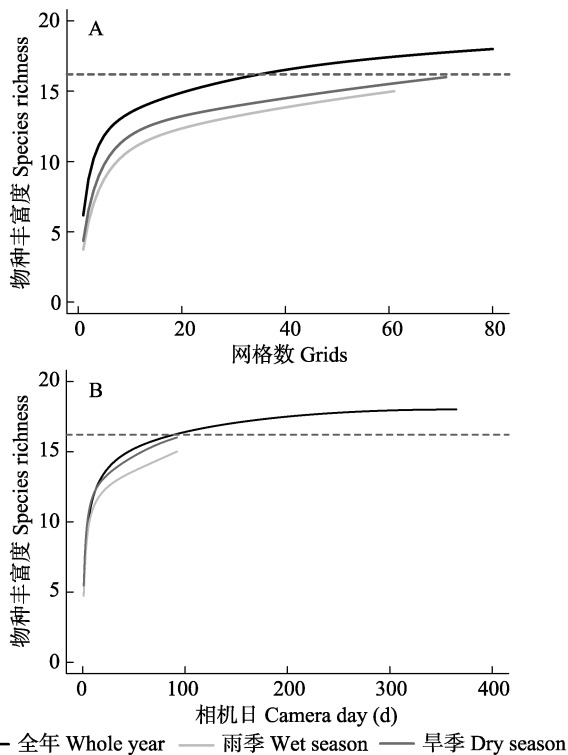


图2 稀疏曲线分析物种与抽样强度之间的关系(2017)。A, 基于调查网格数的物种丰富度累计曲线; B, 基于相机日的物种丰富度累计曲线。虚线为车八岭国家级自然保护区所记录的期望物种数达90% (N = 18)的参考线。

Fig. 2 Species accumulative curve based on grids (A) and camera days (B) (2017). Dash line indicates 90% of expected species richness recorded in the Chebaling National Nature Reserve, Guangdong Province.

表1 广东车八岭国家级自然保护区全境红外相机清查编目结果汇总与稀疏曲线抽样评估(2017年)

Table 1 Summary of species inventory and rarefaction sampling assessments based on camera trapping data in the Chebaling National Nature Reserve, Guangdong Province (2017)

抽样季节 Sampling season	全年 Whole year	雨季 Wet season	旱季 Dry season
网格数 Grids	80	80 (61 [*])	80 (71 [*])
总相机日 Total camera day	25,876	5,612	6,532
物种数 Species richness	18	15	16
稀疏曲线分析 Rarefaction curve analysis [#]			
最小调查网格数 Minimum grids	35	91	77
最少调查相机日 Minimum camera days (≥ 90 d/grid)	7,200	8,845 (≥ 110 d/grid)	7,313 (≥ 92 d/grid)

* 为雨季和旱季有数据的网格数,因部分网格有相机丢失或未工作而造成数据缺失。# 达到评估抽样期望物种数的90%时所需的最小调查网格数(相机日固定)和最少调查相机日(网格数固定)。

* The data were missing for some grids due to camera loss or malfunction during the wet or dry seasons; # The minimum grids with fixed camera days and the minimum camera days with fixed grids when 90% of expected species richness is recorded in a given nature reserve.

调查网格数为91个(因近25%的网格缺失数据)。记录全保护区90%的物种数时,全年和旱季调查所需的最少调查相机日均为不小于90 d(所有网格调查时间累计不低于7,200 d),但雨季调查所需的最少调查相机日略长一些,为不少于110 d(所有网格调查时间累计不低于8,800 d)(表1)。因此,由于部分网格缺失数据,雨季或旱季的最小调查网格数或最少调查相机日均高于全年的抽样强度,而在相同调查相机日时雨季比旱季需要的调查网格数更多或每个调查网格需要的调查时间更长。

2.2 物种编目评估

通过对车八岭保护区全境为期1年的调查,共记录大中型兽类和雉鸡类18种,其中兽类有15种,分别隶属于食肉目(8种)、啮齿目(3种)、兔形目(1种)和偶蹄目(3种);鸡形目鸟类3种,即白鹇(*Lophura nycthemera*)、灰胸竹鸡(*Bambusicola thoracica*)和白眉山鹇(*Arborophila atrogularis*) (附录1),凭证影像见附录3。国家II级重点保护物种有白鹇、水鹿(*Cervus equinus*)和斑灵狸(*Prionodon pardicolor*)等3种,其中水鹿为车八岭保护区2003年开展红外相机调查以来首次获得该物种的清晰影像。与全年的调查结果相比,雨季共记录15种,未记录到赤腹松鼠

(*Callosciurus erythraeus*)、食蟹獾(*Herpestes urva*)和水鹿, 而旱季调查共记录16种, 未记录到黄鼬(*Mustela sibirica*)和赤腹松鼠(附录1)。在雨季或旱季未被记录到物种的RAI指数和网格占有率均较低, 仅分布在保护区的1-4个网格内, 表明对于RAI指数或占域率较低的物种需要更大的抽样强度才能记录这些物种。

每个物种的RAI指数和网格占有率在全年、雨季和旱季均呈现相似的结果。白鹇的RAI指数和网格占有率最高, 其次为红腿长吻松鼠(*Dremomys pyrrhomerus*)、赤麂(*Muntiacus vaginalis*)、野猪(*Sus scrofa*)、鼬獾(*Melogale moschata*)、白眉山鹧鸪和灰胸竹鸡等(附录1)。花面狸在全年、雨季和旱季的分布格局基本相似, 但旱季的网格分布明显低于雨季(附录2)。

3 讨论

通过对车八岭保护区全境红外相机调查所获得的为期一年的物种编目结果进行综合评估分析, 建立了该保护区基于红外相机数据开展全境清查评估的技术方案及参考基线。

相比传统编目调查, 红外相机技术为开展保护区全境资源本底编目评估及进一步制定清查技术规程提供了新的技术方法, 使编目结果具有可重复性、可比性和长效性。通过红外相机技术可全面客观地掌握自然保护区陆生大中型兽类和雉鸡类等重要物种(类群)的种群、群落动态和分布等重要编目内容, 并提供所记录物种的清晰影像作为凭证标本。2017年的红外相机调查结果记录兽类15种和雉鸡类3种, 分别占保护区物种库(徐燕千, 1993)的47%和43%。红外相机技术重点用于大中型兽类和松鼠类等昼行性小兽调查。对鸟类调查来说, 红外相机方法对地栖鸟类(特别是雉鸡类)的调查比较充分, 但对森林中上层活动鸟类的调查极为有限, 应辅以样线调查和其他鸟类调查方法, 以对保护区鸟类进行全面调查。通过物种累计曲线分析, 要达到期望90%以上的物种编目要求, 只需在旱季完成3-4个月的调查即可满足, 除非需进行季节比较分析, 可不必采用全年调查。通过保护区全境编目清查与评估获得了保护区内重要物种种群的详实分布情况, 这是传统编目调查难以实现的。然而, 近30年来, 保护区内缺乏系统监测调查和有效的观测

技术方法, 许多物种的存在与否难以判定, 缺乏实体标本和影像凭证。目前, 貉(*Nyctereutes procyonoides*)、金猫(*Catopuma temminckii*)、云豹(*Neofelis nebulosa*)、豹(*Panthera pardus*)、华南虎(*P. tigris*)、红颊獾(*Herpestes javanicus*)、水獭(*Lutra lutra*)、狗獾(*Meles meles*)、小灵猫(*Viverricula indica*)、毛冠鹿(*Elaphodus cephalophus*)、黑麂(*Muntiacus crinifrons*)、小鹿(*M. reevesii*)、中华斑羚(*Naemorhedus caudatus*)、中华穿山甲(*Manis pentadactyla*)等14种大中型兽类可能已经消失了, 但仍需进一步确证。

本研究基于红外相机技术开展保护区物种清查与评估仍有一定的局限性:

(1)相机由于易受亚热带和热带高热高湿的气候影响而有较为严重的损坏, 容易造成雨季数据存在较多缺失而导致抽样不足。因此, 基于红外相机技术对地栖鸟兽进行编目调查时, 在诸如广东车八岭等类似条件的保护区应尽可能选择在旱季进行调查。当然, 为了保证保护区内一些稀有、隐秘的重要物种被调查到或者确证其存在与否, 在条件许可的情况下增加调查时间或增加每个网格单元的调查位点密度也是非常必要的。

(2)广东车八岭保护区面积不大, 加上地形条件有利, 能实现保护区全境的系统清查编目(浙江古田山的全保护区编目结果也是如此, 见陈声文等, 2016)。但是本文所提出的解决方法在面积超过300 km²或更大面积的保护区如何实现全境物种清查与编目评估时仍面临巨大人力和物力的挑战。根据这些保护区的植被、海拔、地形等环境梯度按分层抽样方法可能更有利于完成这些保护区的系统编目调查和评估。

致谢: 野外调查工作得到了广东车八岭国家级自然保护区管理局和当地村民的积极支持和帮助。图1A的车八岭地形图由中国科学院遥感与数字地球研究所马勇博士提供。

参考文献

- Azlan JM, Sharma DSK (2006) The diversity and activity patterns of wild felids in a secondary forest in Peninsular Malaysia. *Oryx*, 40, 36-41.
- Chen SW, Yu JP, Chen XN, Shen XL, Li S, Ma KP (2016) Camera-trapping survey on the diversity of mammal and pheasant species in Gutianshan National Nature Reserve,

- Zhejiang Province. *Acta Theriologica Sinica*, 36, 292–301. (in Chinese with English abstract) [陈声文, 余建平, 陈小南, 申小莉, 李晟, 马克平 (2016) 利用红外相机网络调查古田山自然保护区的兽类及雉类多样性. *兽类学报*, 36, 292–301.]
- Hsieh TC, Ma KH, Chao A (2016) iNEXT: An R package for rarefaction and extrapolation of species diversity (Hill numbers). *Methods in Ecology and Evolution*, 7, 1451–1456.
- Kawanishi K, Sahak AM, Sunquist M (1999) Preliminary analysis on abundance of large mammals at Sungai Relau, Taman Negara. *Journal of Wildlife and Parks*, 17, 62–82.
- Li S, Wang DJ, Xiao ZS, Li XH, Wang TM, Feng LM, Wang Y (2014) Camera-trapping in wildlife research and conservation in China: Review and outlook. *Biodiversity Science*, 22, 685–695. (in Chinese with English abstract) [李晟, 王大军, 肖治术, 李欣海, 王天明, 冯利民, 王云 (2014) 红外相机技术在我国野生动物研究与保护中的应用与前景. *生物多样性*, 22, 685–695.]
- Li XH, Jiang GS, Tian HD, Xu L, Yan C, Wang ZW, Wei FW, Zhang ZB (2015) Human impact and climate cooling caused range contraction of large mammals in China over the past two millennia. *Ecography*, 38, 74–82.
- O'Brien TG, Kinnaird MF, Wibisono HT (2003) Crouching tigers, hidden prey: Sumatran tiger and prey populations in a tropical forest landscape. *Animal Conservation*, 6, 131–139.
- Piao ZJ, Sui YC, Cui ZG, Zhang GL, Wang Q, Fu XK (2011) The history and current status of felid population in Changbai Mountain Nature Reserve. *Chinese Journal of Zoology*, 46, 78–84. (in Chinese with English abstract) [朴正吉, 睢亚臣, 崔志刚, 张国利, 王群, 傅学魁 (2011) 长白山自然保护区猫科动物种群数量变化及现状. *动物学杂志*, 46, 78–84.]
- Piao ZJ, Piao LG, Wang ZC, Luo YM, Wang C, Sui YC (2012) Population size variation of black bear (*Ursus thibetanus*) and brown bear (*U. arctos*) between 1986 to 2010 in the Changbai Mountain Nature Reserve, China. *Chinese Journal of Zoology*, 47, 66–72. (in Chinese with English abstract)
- [朴正吉, 朴龙国, 王卓聪, 罗玉梅, 王超, 睢亚橙 (2012) 长白山自然保护区黑熊和棕熊种群数量动态分析. *动物学杂志*, 47, 66–72.]
- Si X, Kays R, Ding P (2014) How long is enough to detect terrestrial animals? Estimating the minimum trapping effort on camera traps. *PeerJ*, 2, e374.
- Xiao ZS (2016) Wildlife resource inventory using camera-trapping in nature reserves in China. *Acta Theriologica Sinica*, 36, 270–271. (in Chinese) [肖治术 (2016) 红外相机技术促进我国自然保护野生动物资源编目调查. *兽类学报*, 36, 270–271.]
- Xiao ZS, Li XH, Wang XZ, Zhou QH, Quan RC, Shen XL, Li S (2014a) Developing camera-trapping protocols for wildlife monitoring in Chinese forests. *Biodiversity Science*, 22, 704–711. (in Chinese with English abstract) [肖治术, 李欣海, 王学志, 周岐海, 权锐昌, 申小莉, 李晟 (2014a) 探讨我国森林野生动物红外相机监测规范. *生物多样性*, 22, 704–711.]
- Xiao ZS, Li XH, Jiang GS (2014b) An introduction to CameraData: An online database of wildlife camera trap data. *Biodiversity Science*, 22, 712–716. (in Chinese with English abstract) [肖治术, 李欣海, 姜广顺 (2014b) 红外相机技术在我国野生动物监测研究中的应用. *生物多样性*, 22, 683–684.]
- Xu YQ (1993) A comprehensive report on investigation in Chebaling National Nature Reserve. In: *Collected Papers for Investigation in Chebaling National Nature Reserve* (ed. Editorial Committee of Collected Papers for Investigation in Chebaling National Nature Reserve), pp. 1–7. Guangdong Science and Technology Press, Guangzhou. (in Chinese with English abstract) [徐燕千 (1993) 车八岭国家级自然保护区调查研究综合报告. 见: 车八岭国家级自然保护区调查研究论文集 (车八岭国家级自然保护区调查研究论文集编委会编), 1–7页. 广东科技出版社, 广州.]

(责任编辑: 蒋志刚 责任编辑: 黄祥忠)

附录 Supplementary Material

附录1 广东车八岭国家级自然保护区红外相机所记录的大中型兽类和雉鸡类物种的网格占有率和相对多度指数

Appendix 1 Grid occupancy (%) and relative abundance index (RAI) for each mammal and pheasant species based on camera trapping data in the Chebaling National Nature Reserve, Guangdong Province
<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2019008-1.pdf>

附录2 花面狸(*Paguma larvata*)在广东车八岭国家级自然保护区全年的探测分布图及相对多度分布图(RAI指数)

Appendix 2 Mapping the distribution of *Paguma larvata* based on detection and relative abundance index (RAI) in the Chebaling National Nature Reserve, Guangdong Province
<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2019008-2.pdf>

附录3 广东车八岭国家级自然保护区重要物种的凭证影像标本(基于红外相机图像)

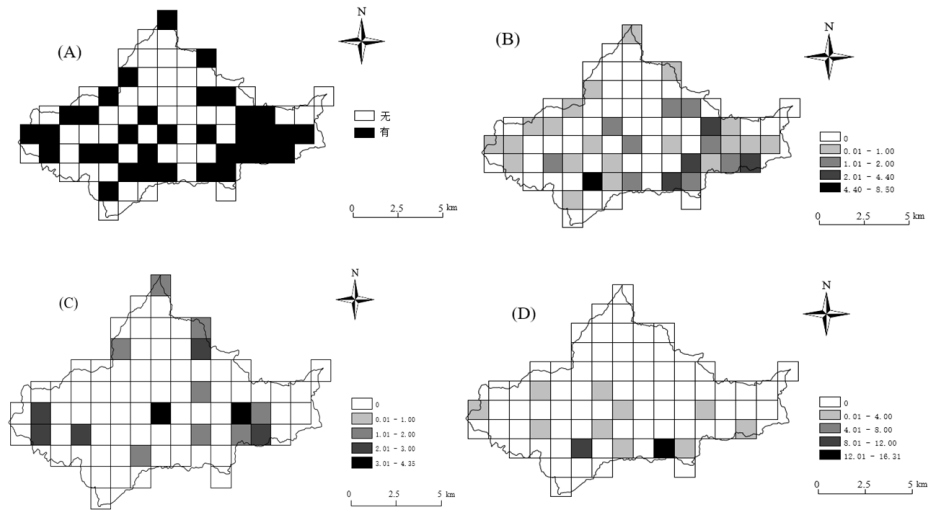
Appendix 3 Voucher images for each mammal and pheasant species recorded by camera trapping in the Chebaling National Nature Reserve, Guangdong Province
<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2019008-3.pdf>

附录1 广东车八岭国家级自然保护区红外相机所记录的大中型兽类和雉鸡类物种的网格占有率和相对多度指数

2 Appendix 1 Grid occupancy (%) and relative abundance index (RAI) for each mammal and pheasant species based on camera trapping data in the Chebaling National Nature Reserve, Guangdong Province

物种 Species	学名 Scientific name	网格占有率 Grid occupancy (%)			相对多度指数 RAI		
		全年 Whole year	雨季 Wet season	旱季 Dry season	全年 Whole year	雨季 Wet season	旱季 Dry season
兽类 Mammal							
豹猫	<i>Prionailurus bengalensis</i>	23.75	8.20	11.27	0.10	0.09	0.14
斑灵狸	<i>Prionodon pardicolor</i>	22.50	3.28	15.49	0.14	0.04	0.24
花面狸	<i>Paguma larvata</i>	42.50	29.51	16.90	0.47	0.64	0.55
黄腹鼬	<i>Mustela kathiah</i>	35.00	14.75	19.72	0.16	0.16	0.26
黄鼬	<i>Mustela sibirica</i>	3.75	1.64	–	0.01	0.02	–
鼬獾	<i>Melogale moschata</i>	58.75	26.23	38.03	0.86	0.73	1.01
猪獾	<i>Arctonyx collaris</i>	2.50	1.64	1.41	0.01	0.02	0.02
食蟹獾	<i>Herpestes urva</i>	5.00	–	2.82	0.03	–	0.03
野猪	<i>Sus scrofa</i>	70.00	45.90	43.66	1.17	1.67	1.13
水鹿	<i>Cervus equinus</i>	1.25	–	1.41	0.02	–	0.08
赤麂	<i>Muntiacus vaginalis</i>	43.75	26.23	30.99	1.10	1.43	1.64
红腿长吻松鼠	<i>Dremomys pyrrhomerus</i>	83.75	63.93	77.46	7.17	9.73	8.70
赤腹松鼠	<i>Callosciurus erythraeus</i>	5.00	–	–	0.05	–	–
倭花鼠	<i>Tamiops maritimus</i>	51.25	19.67	35.21	0.73	0.50	1.13
华南兔	<i>Lepus sinensis</i>	1.25	1.64	1.41	0.08	0.18	0.02
鸟类 Bird							
白鹇	<i>Lophura nycthemera</i>	100.00	90.16	92.96	11.98	15.34	13.93
白眉山鹧鸪	<i>Arborophila atrogularis</i>	43.75	27.87	30.99	0.88	1.55	1.04
灰胸竹鸡	<i>Bambusicola thoracica</i>	23.75	13.11	16.90	0.63	1.03	0.44

4 全年、雨季和旱季为全保护区所有网格为期 1–12 月、5–7 月和 10–12 月的调查结果, 但雨季和旱季部分数据缺失。“–”为在雨季或旱季, 该物种未被记录, 数据缺失。



- 6 附录2 花面狸(*Paguma larvata*)在广东车八岭国家级自然保护区全年的探测分布图及相对多度分布图(RAI指数)。(A)全年探测有无分布图;(B)全年相对多度分布;(C)雨季相对多度分布;(D)旱季相对多度分布。
- 8 Appendix 2 Mapping the distribution of *Paguma larvata* based on detection and relative abundance index (RAI) in the Chebaling National Nature Reserve, Guangdong Province. (A) Whole year with detection data, (B) Whole year RAI, (C) Wet season (May–July), and (D) Dry season (October–December)
- 10

12 附录3 广东车八岭国家级自然保护区重要物种的凭证影像标本(基于红外相机图像)
 Appendix 3 Voucher images for each mammal and pheasant species recorded by camera trapping in the Chebaling National Nature Reserve, Guangdong Province

16 食肉目 Carnivora

猫科 Felidae

18 豹猫 *Prionailurus bengalensis*



20

灵猫科 Viverridae

22 花面狸 *Paguma larvata*



獾科 Herpestidae

食蟹獾 *Herpestes urva*



斑灵狸 *Prionodon pardicolor*



36 鼬科 Mustelidae

鼬獾 *Melogale moschata*



黄腹鼬 *Mustela kathiah*



50

52

54

56

58 黄鼬 *Mustela sibirica*



猪獾 *Arctonyx collaris*



72 偶蹄目 Artiodactyla
鹿科 Cervidae

74 赤麂 *Muntiacus vaginalis*



水鹿 *Cervus equinus*



88 啮齿目 Rodentia

90 猪科 Suidae
野猪 *Sus scrofa*



106 松鼠科 Sciuridae

红腿长吻松鼠 *Dremomys pyrrhomerus*



108

120

赤腹松鼠 *Callosciurus erythraeus*



134

倭花鼠 *Tamiops maritimus*



136 兔形目 Lagomorpha

兔科 Leporidae

138 华南兔 *Lepus sinensis*



152

鸡形目 Galliformes

154 雉科 Phasianidae

白鹇 *Lophura nycthemera*



白眉山鹇 *Arborophila atrogularis*



灰胸竹鸡 *Bambusicola thoracica*





•综述•

物种相对多度指数在红外相机 数据分析中的应用及局限

陈立军¹ 肖文宏¹ 肖治术^{1,2*}¹ (中国科学院动物研究所农业虫害鼠害综合治理研究国家重点实验室, 北京 100101)² (中国科学院大学, 北京 100049)

摘要: 多度是衡量物种种群数量的参数之一, 多度的动态及其影响因素是种群生态学研究经典问题。物种相对多度指数(relative abundance index, RAI)作为一种简单、便利的指标, 广泛应用于动物本底清查中。但RAI易受物种自身特征、探测率和环境因素的影响, 需要结合其他物种数量分析方法, 以验证其与种群大小的相关性。随着红外相机技术在野生动物调查中的广泛应用, 用红外相机数据估计动物种群数量的研究越来越多。目前, 基于红外相机数据计算RAI的方法有多种, 不同计算方法和应用范围存在差异, 亟需对现有方法和应用进行梳理。本文综述了根据红外相机数据计算物种相对多度的4种主要方法: (1)拍摄一张有效照片所需要的天数; (2)基于单位调查强度的物种拍摄率; (3)每个位点每天的物种拍摄率; (4)某一物种的照片数占所有物种的比例。总结了我国野生动物监测调查中采用红外相机方法计算RAI的应用现状。国内的研究主要采用第2种和第4种计算方法, 其中约72.5%的论文应用第2种计算方法, 而第4种方法一般适用于群落中的物种组成比较。我们建议根据红外相机数据计算RAI时尽量使用第2种计算方法, 这有助于研究或管理人员对不同研究中的物种RAI进行比较分析。

关键词: 种群数量调查; 相对多度指数; 红外相机; 物种编目

Limitations of relative abundance indices calculated from camera-trapping data

Lijun Chen¹, Wenhong Xiao¹, Zhishu Xiao^{1,2*}¹ State Key Laboratory of Integrated Management of Pest Insects and Rodents, Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101² University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049

Abstract: Abundance is an important parameter used to estimate the population size of various wildlife species. With the growing application of camera-traps (movement or heat activated) to monitoring wildlife, the relative abundance index (RAI) has become one of the most popular indicators of population abundance for inventories and assessment. Despite a simple and convenient indicator of population size, RAI obtained from camera-trapping data can be greatly affected by many factors such as species traits, detection rates and environmental factors. Therefore, we need verify the correlation between RAI and population density prior to its general application. So far, several types of RAIs have been developed based on camera-trapping data, and it is critical to compare these RAI indices and their applications. In this paper, we summarized the methods calculating RAI with camera-trapping data and reviewed their applications in wildlife monitoring and inventories in China. Four main types of RAIs were identified including (1) the number of days when one animal is photographed, (2) the number of photographs of focal species per 100 trap days, (3) the number of photographs of focal species per trap day, and (4) the proportion of photos from the focal species compared to all photos of all animals. Among them, the second RAI type is the most widely used (72.5%) in wildlife monitoring and inventories in China, and the fourth RAI type is used to compare species components in

收稿日期: 2018-12-12; 接受日期: 2019-04-11

基金项目: 国家重点研发项目(2017YFC0503802)、区域生物多样性综合监测技术与规范研究、中央林业改革发展资金、中国科学院生物多样性监测与研究网络兽类多样性监测网运行经费和中国博士后科学基金(2017M620905)

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

communities. Consequently, we recommend the second RAI type for estimating population abundance in particular when camera-trapping data are used for broad-scale comparisons over different spatial and temporal scales.

Key words: population size estimation; relative abundance index; camera-trapping; species monitoring and inventory

多度(abundance)是在一定区域内特定物种个体的多少,是种群和群落的重要参数。物种多度的动态变化及其维持机制是生态学研究经典问题(孙儒泳, 2001)。物种多度分为绝对数量和相对多度(relative abundance),但大多数野生动物种群的个体绝对数量难以调查,通常采用取样调查法估计(孙儒泳, 2001)。相对多度不是估计种群个体的绝对数量,而是衡量单位空间内动物数量多少的相对指标,通常采用动物的直接数量(个体数)或间接数量(动物粪便和皮毛收购数量等)与调查强度(捕获时间、样线长度或数量)的比值表示(Kawanishi et al, 1999; 孙儒泳, 2001)。相对多度被广泛地用于种群快速评估、入侵物种管理以及种群动态的预测(Sollmann et al, 2013)等方面。

随着红外相机技术在野生动物监测调查中的广泛应用,应用红外相机数据估计动物种群数量的需求越来越多,基于红外相机数据计算物种相对多度的方法也应运而生。目前,应用红外相机数据估计种群数量的指标为相对多度指数(relative abundance index, RAI)。相对多度指数是单位调查时间(拍摄天数)中某一物种独立有效照片的数量,即物种拍摄率(Carbone et al, 2001; Rovero & Marshall, 2009)。基于红外相机数据的RAI作为一种简单、便利的表征动物相对多度大小的指标,广泛用于生物多样性本底清查和物种编目(李晟等, 2014)。但RAI易受物种自身特征、探测率和环境因素的影响(MacKenzie et al, 2002),其在野生动物数量调查中的应用需要结合其他种群数量估计方法,验证与绝对数量或与种群密度之间的相互关系(Carbone et al, 2001)。当前,基于红外相机数据有效估计某一物种的种群数量或相对多度是种群生态学的重要内容(Sollmann et al, 2013)。本文总结了国内外应用红外相机数据计算RAI的有关方法,介绍了RAI的不同计算方法在我国野生动物种群调查中的应用情况,分析了不同计算方法的优势与局限性,为相关研究提供借鉴。

1 相对多度指数的类型及计算方法

相对多度指数的计算不要求进行个体识别,因此应用广泛(Sollmann et al, 2013)。基于红外相机数据估算种群数量的RAI方法已有多种,归纳起来可分为以下4种类型(Carbone et al, 2001; Bengsen et al, 2011; Sollmann et al, 2013)。

第一种为RAI₁。指拍摄目标物种1张有效照片所需要的天数,即天数与有效照片数量的比例来计算(Carbone et al, 2001):

$$RAI_1 = \frac{\sum_{i=1} Trapday_i}{\sum_{i=1} N_i} \quad (1)$$

式中, $Trapday_i$ 为相机位点*i*的拍摄天数, N_i 为相机位点*i*拍摄的某一物种的有效照片数。

第二种为RAI₂。用每天拍摄目标物种的独立有效照片数量来衡量,即 RAI₁的倒数:

$$RAI_2 = \frac{\sum_{i=1} N_i}{\sum_{i=1} Trapday_i} \times 100 \quad (2)$$

通常RAI₂随着动物种群数量的增加而增加,且易于理解,是最常用的计算方法(O'Brien et al, 2003)。在RAI₂的计算中一般以每100天为单位,即每100个相机日所获取目标物种的独立有效照片数(Kawanishi et al, 1999; Azlan & Sharma, 2006)。

根据调查的时间差异,不同研究对RAI₂的计算公式进行了修改,例如时间更改为1,000 d (李晟等, 2016, 公式(3))和1 d (Li et al, 2010, 公式(4))等;在夜行性物种的研究中以捕获夜(trap night)代替捕获天数,RAI₂为物种的独立有效照片数与捕获夜(Azlan & Sharma, 2006)的比值,以1,000 h (1,000 trap hours)为单位(裴家骥等, 1997, 公式(5))。虽然RAI₂有不同的表述方式,但均以调查时间单元的照片数为单位。

$$RAI_2 = \frac{\sum_{i=1} N_i}{\sum_{i=1} Trapday_i} \times 1000 \quad (3)$$

$$RAI_2 = \frac{\sum_{i=1} N_i}{\sum_{i=1} Trapday_i} \quad (4)$$

$$RAI_2 = \frac{\sum_{i=1} N_i}{\sum_{i=1} Traphour_i} \times 1000 \quad (5)$$

第三种为RAI₃。采用综合指数(general index)方法(Engeman, 2005), 计算每个相机位点每天拍摄的目标物种的独立有效照片数(Bengsen et al, 2011)。该方法的优点是可以获得某一位点的相对多度的变化情况(Bengsen et al, 2011)。计算公式为:

$$RAI_3 = \frac{1}{d} \sum_{j=1}^d \frac{1}{s_j} \sum_{i=1}^{s_j} x_{ij} \quad (6)$$

式中, d 为相机位点数, s_j 为拍摄天数, x_{ij} 为 j 位点 i 天拍摄的独立有效照片数。

第四种为RAI₄。由武鹏峰等(2012)和Liu等(2013)基于Kawanishi等(1999)和Azlan和Sharma(2006)的研究提出物种相对丰富度指数(species abundance index), 即目标物种独立有效照片数占所有物种独立有效照片总数的比例:

$$RAI_4 = \frac{A_i}{N} \times 100 \quad (7)$$

式中, A_i 为目标物种的独立有效照片数, N 为所有物种的独立有效照片数。但在一些研究中, RAI₄计算公式变换为物种的独立有效照片数占所有物种独立有效照片总数的百分比(章书声等, 2012; 刁鲲鹏等, 2017; 孙佳欣等, 2018)。

2 RAI在我国野生动物编目调查中的应用

我们通过中国知网和Web of Science数据库分别检索“红外相机”、“自动触发相机”、“物种编目”、“生物多样性”、“infrared camera”、“remote camera”、“species inventory”和“biodiversity”等检索词, 设定搜索时间范围为1994年1月至2018年11月, 汇总我国历年发表的基于红外相机调查的动物编目论文, 其中涉及RAI的论文总数为109篇, 第一篇发表于1997年(图1)。按照RAI类型对论文进行分类统计, 国内基于红外相机数据计算RAI的论文主要使用RAI₂和RAI₄两种类型。其中RAI₂为单位抽样时间内所拍摄的独立有效照片数, 抽样时间分为1,000 h、1,000 d、100 d和1 d。按抽样时间可分为4个亚类型, RAI₂的单位分别对应为“1,000/Th”、

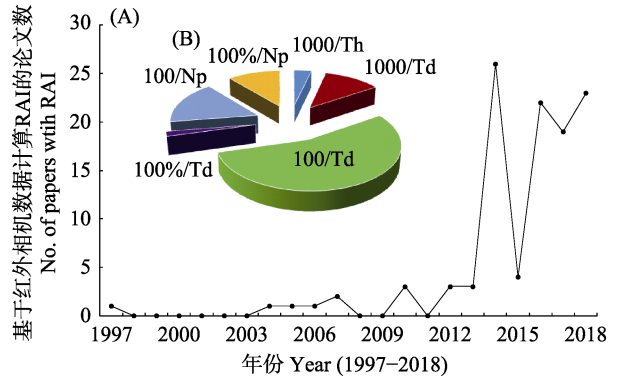


图1 我国基于红外相机数据计算相对多度指数(RAI)的编目论文统计分析(1997–2018)。(A)不同年份发表关于RAI的编目论文总数($N = 109$); (B)不同RAI类型的文章比例, 以单位抽样时间内所拍摄的独立有效照片数来获得RAI₂ ($N = 79$), 包括以1,000 h为单位的论文(1000/Th, $N = 4$)、以1,000 d为单位的论文(1000/Td, $N = 13$)、以100 d为单位的论文(100/Td, $N = 60$)和以1 d为单位的论文(100%/Td, $N = 2$)等4种亚类型; 另一种则主要分析调查区域内每个物种占有所有独立有效照片数的比例($N = 30$), 包括每100或1,000张独立有效照片中的物种照片数(100/Np, $N = 18$)和物种的独立有效照片数占有所有物种独立有效照片总数的比例(100%/Np, $N = 12$)。

Fig. 1 Summary about the papers of species inventory with the relative abundance index based on camera trapping data across China (from 1997 to 2018). (A) The camera-trapping papers in each year ($N = 109$); (B) These inventory papers with two key categories and six subtypes: one is to get the RAI based on the independent photo each unit of trapping effort ($N = 79$) with the unit of 1,000 h (1,000/Th, $N = 4$), 1,000 d (1,000/Td, $N = 13$), 100 d (100/Td, $N = 60$) and 1 d (100%/Td, $N = 2$); the other is to get the relative composition ($N = 30$), including species composition from 100 or 1,000 independent photo from a given site (100/Np, $N = 18$), and the proportion of each species among all independent photo from a given site (100%/Np, $N = 12$).

“1,000/Td”、“100/Td”和“100%/Td”。RAI₄为调查区域内每个物种独立有效照片数量占有所有物种独立有效照片数量的比例, 可分为2个亚类型。第一亚类型为每100或1,000份独立有效照片中的物种的照片数(100/Np或1,000/Np); 第二亚类型为物种的独立有效照片数占有所有物种独立有效照片总数的比例(百分比, 100%/Np) (图1)。

统计以上2个类型和6个亚类型的RAI计算方法占有发表论文总数的比例, RAI₂类型的论文数量为79篇, 占有所有论文的72.5%, 其中以“1,000/Th”为单位的论文4篇, 以“1,000/Td”为单位的论文13篇, 以“100/Td”为单位的论文60篇, 以“100%/Td”为单位的论文2篇。RAI₄类型论文数为30篇, 其中以每100份独立有效照片中的物种照片数(100/Np)计算RAI₄的论文18篇, 物种的独立有效照片数占有

有物种独立有效照片总数的比例($100\%/N_p$)计算RAI_4的为12篇。

RAI_2和RAI_4虽然都能反映物种出现的频率,但二者的计算方式不同。RAI_2是基于调查强度估算,RAI_4是基于群落所有物种照片数估算,而未考虑调查强度(武鹏峰等, 2012; Liu et al, 2013)。计算RAI_2时假定某区域内动物的照片拍摄率与动物的密度呈正相关,强调的是相同调查强度下某物种的相对多度(Carbone et al, 2001)。RAI_2可用于单物种种群数量调查,以及不同地点、不同季节(或年际间)等时空尺度的物种多度比较(Carbone et al, 2001; O'Brien et al, 2003),也可以用于比较群落中相同调查强度下不同物种的多度(李晟等, 2014)。

RAI_4以特定物种的照片数在所有照片数中的比例来衡量物种相对多度,采用该指标的论文数量相对较少(图1),该方法一般适用于比较群落中的物种组成。使用RAI_4对单一物种相对多度进行估计时,依赖群落中其他物种,其他物种(尤其是稀有种等探测率低的物种)的探测率对目标物种的相对多度有较大的影响(Ulrich & Ollik, 2005)。此外,RAI_4不适用于不同研究间进行比较,因为RAI_4的计算依赖其他物种的数量,而不同研究的群落组成和物种数量存在差异,RAI_4不能真实反映物种的动态(Ulrich & Ollik, 2005)。例如目标物种的种群动态变化幅度与群落组成变化幅度相似,则RAI_4的数值可能保持不变,难以反映目标物种的动态;如果目标物种的动态与群落组成变化相反,RAI_4则会高估目标物种的动态变化,难以区分目标物种的实际动态和其他因素的作用(Ulrich & Ollik, 2005)。

值得注意的是,国内研究人员使用“relative abundance index”时,中文名称对应相对多度指数(李晟等, 2014; 肖治术等, 2014)和相对丰富度指数(武鹏峰等, 2012; Liu et al, 2013) 2种,分别对应RAI_2和RAI_4,容易混淆。例如,有的研究将RAI_4误引用为RAI_2(于桂清等, 2018)。相对多度指数是种群尺度的指标,而相对丰富度指数是群落尺度的指标,衡量的是群落中的物种组成比例。我们建议以红外相机数据估计目标物种的RAI时使用基于调查强度的RAI_2,在进行群落物种组成分析时,使用RAI_4。

3 RAI的效用性与局限性

RAI在红外相机中应用的前提假设是红外相机

对物种的拍摄率与物种密度具一定的相关性,并且物种探测率在研究维度上(时间、空间、物种)保持不变(Sollmann et al, 2013)。以红外相机数据计算的RAI与种群密度具相关性在理论研究和野外调查中得到了一定程度的验证(O'Brien et al, 2003; Sollmann et al, 2013)。例如,对于可识别个体的物种,Carbone等(2001)通过随机相遇模型模拟9个地区的虎(*Panthera tigris*)的拍摄率,证明RAI(拍摄率)与种群密度具有显著的正相关关系;对于不可识别个体的物种,Rovero和Marshall(2009)通过对比哈氏小羚羊(*Cephalophus harveyi*)的研究也证实以红外相机数据估计的RAI与样线调查的动物密度正相关。但也有研究表明RAI与物种的密度并不相关,如基于红外相机数据估计巽他云豹(*Neofelis diardi*)和豹猫(*Prionailurus bengalensis*)的RAI与应用空间标记重捕模型估计的种群密度进行比较,发现二者并不相关。不同地区RAI的变化不能反映种群数量的差异(Sollmann et al, 2013)。由于RAI是否可以准确表征种群密度还具有一定争议,因此,在使用前最好对比研究物种的RAI和其他调查方法的关系,以验证RAI对种群数量的反映程度(Carbone et al, 2002; Jennelle et al, 2002)。

RAI对种群数量的反映程度易受物种自身特征、探测率和环境因素的影响。Carbone等(2001)证实相机拍摄率和虎密度之间存在线性关系。然而,种群密度的估算中,由于拍摄率和密度都是基于红外相机数据计算的,二者并不是独立的。拍摄率和它们之间的相关关系是否能应用到其他物种仍有待商榷(Jennelle et al, 2002)。密度和拍摄率的相关性还取决于研究地点和研究物种等因素,RAI在其他物种中的应用可能需要重新验证拍摄率和密度之间的关系(Carbone et al, 2002; Jennelle et al, 2002)。不完全探测和探测率变化也会影响对物种RAI的估计, Sollmann等(2013)模型模拟的结果表明:(1)物种探测率高的物种的RAI与实际值偏差较大;(2)物种家域大的物种拍摄率更高,RAI偏高;(3)有意躲避红外相机的物种探测率较低,RAI也偏低;(4)探测率随时间变化也是RAI偏离真实的物种多度的一个因素。使用未经探测率校准的RAI进行物种内或者物种间比较,容易做出错误的推断(Pollock et al, 2002)。此外,红外相机数据调查中探测率受到环境因素的影响,进行不同研究区域的RAI比较时,不

易区分RAI的变化是由物种多度的实际变化引起, 还是物种探测率的变化引起, 或者二者共同作用的结果(Jennelle et al, 2002)。

虽然RAI的应用存在一定的局限性, 但物种本底调查和编目评估的相关研究仍广泛使用该指数(图1), 最重要的原因是其易用性。其他原因还包括标记重捕等种群估计的方法不能用于难以进行个体识别的物种的研究, 或者研究人员对于其他复杂的种群数量估计方法缺乏了解等(Engeman et al, 2013; Sollmann et al, 2013)。

4 展望

RAI的有关计算方法仍有待进一步评估和完善, 应用红外相机数据分析相对多度时应结合密度估计方法, 验证RAI与种群密度的相关性, 从而有效地估计种群数量(Carbone et al, 2001)。基于红外相机对物种多度的估计方法, 除了RAI外, 其他方法也在不断更新发展, 如对可识别个体的物种利用空间标记重捕模型估算种群数量与密度(Chandler & Royle, 2013; 肖文宏等, 2019a), 适用于不可识别个体的物种的基于有无数据的Royle-Nichols模型(Royle & Nichols, 2003), 基于家域大小和运动模式的随机相遇模型(Rowcliffe et al, 2008)和基于独立有效照片数量的N-mixture模型(Royle, 2004), 以及time- and space-to-event模型(Moeller et al, 2018)等方法, 分别适用于不同数据类型的物种数量的有效评估。还可采用物种对生境的利用程度来表征物种数量的相对多少, 通过占域模型(单季节或多季节的占域模型)来评估物种对生境的利用程度以及动态变化, 从而预测物种或群落的动态(MacKenzie et al, 2002; 肖文宏等, 2019b)。RAI仍有一定的局限性, 并不适用于所有物种。为了提高种群数量评估的准确性, 模型和相关计算方法仍需不断更新和完善, 为保护和管理决策的制定提供科学的依据。

参考文献

- Azlan JM, Sharma DSK (2006) The diversity and activity patterns of wild felids in a secondary forest in Peninsular Malaysia. *Oryx*, 40, 36–41.
- Bengsen AJ, Leung LKP, Lapidge SJ, Gordon IJ (2011) Using a general index approach to analyze camera-trap abundance indices. *Journal of Wildlife Management*, 75, 1222–1227.
- Carbone C, Christie S, Conforti K, Coulson T, Franklin N, Ginsberg JR, Griffiths M, Holden J, Kawanishi K, Kinnaird M, Laidlaw R, Lynam A, Macdonald DW, Martyr D, McDougal C, Nath L, O'Brien T, Seidensticker J, Smith DJL, Sunquist M, Tilson R, Shahruddin WNW (2001) The use of photographic rates to estimate densities of tigers and other cryptic mammals. *Animal Conservation*, 4, 75–79.
- Carbone C, Christie S, Conforti K, Coulson T, Franklin N, Ginsberg JR, Griffiths M, Holden J, Kinnaird M, Laidlaw R, Lynam A, MacDonald DW, Martyr D, McDougal C, Nath L, O'Brien T, Seidensticker J, Smith JLD, Tilson R, Shahruddin WNW (2002) The use of photographic rates to estimate densities of cryptic mammals: Response to Jennelle et al. *Animal Conservation*, 5, 121–123.
- Chandler RB, Royle JA (2013) Spatially explicit models for inference about density in unmarked or partially marked populations. *The Annals of Applied Statistics*, 7, 936–954.
- Diao KP, Li MF, Pan SY, Gu WL, Zhang XO, Wen C (2017) Role of vertebrates in wild animal corpses degradation process by camera trap in Tangjiahe National Nature Reserve. *Sichuan Journal of Zoology*, 36, 616–623. (in Chinese with English abstract) [刁鲲鹏, 李明富, 潘世玥, 顾伟龙, 张晓鸥, 闻丞 (2017) 基于红外相机研究脊椎动物在唐家河国家级自然保护区动物尸体分解过程中的作用. *四川动物*, 36, 616–623.]
- Engeman RM (2005) Indexing principles and a widely applicable paradigm for indexing animal populations. *Wildlife Research*, 32, 203–210.
- Engeman RM, Massei G, Sage M, Gentle MN (2013) Monitoring wild pig populations: A review of methods. *Environmental Science and Pollution Research*, 20, 8077–8091.
- Jennelle CS, Runge MC, MacKenzie DI (2002) The use of photographic rates to estimate densities of tigers and other cryptic mammals: A comment on misleading conclusions. *Animal Conservation*, 5, 119–120.
- Kawanishi K, Sahak AM, Sunquist M (1999) Preliminary analysis on abundance of large mammals at Sungai Relau, Taman Negara. *The Journal of Wildlife and Parks*, 17, 62–82.
- Li S, McShea WJ, Wang DJ, Shao LK, Shi XG (2010) The use of infrared-triggered cameras for surveying phasianids in Sichuan Province, China. *Ibis*, 152, 299–309.
- Li S, Wang DJ, Xiao ZS, Li XH, Wang TM, Feng LM, Wang Y (2014) Camera-trapping in wildlife research and conservation in China: Review and outlook. *Biodiversity Science*, 22, 685–695. (in Chinese with English abstract) [李晟, 王大军, 肖治术, 李欣海, 王天明, 冯利民, 王云 (2014) 红外相机技术在我国野生动物研究与保护中的应用与前景. *生物多样性*, 22, 685–695.]
- Li S, Wang DJ, Bu HL, Liu XG, Jin T (2016) Camera-trapping survey on the mammal diversity in the Laohegou Nature Reserve, Sichuan Province. *Acta Theriologica Sinica*, 36, 282–291. (in Chinese with English abstract) [李晟, 王大军, 卜红亮, 刘小庚, 靳彤 (2016) 四川省老河沟自然保护区兽类多样性红外相机调查. *兽类学报*, 36, 282–291.]

- Liu X, Wu P, Songer M, Cai Q, He X, Zhu Y, Shao X (2013) Monitoring wildlife abundance and diversity with infra-red camera traps in Guanyinshan Nature Reserve of Shaanxi Province, China. *Ecological Indicators*, 33, 121–128.
- MacKenzie DI, Nichols JD, Lachman GB, Droege S, Royle JA, Langtimm CA (2002) Estimating site occupancy rates when detection probabilities are less than one. *Ecology*, 83, 2248–2255.
- Moeller AK, Lukacs PM, Horne JS (2018) Three novel methods to estimate abundance of unmarked animals using remote cameras. *Ecosphere*, 9, e02331.
- O'Brien TG, Kinnaird MF, Wibisono HT (2003) Crouching tigers, hidden prey: Sumatran tiger and prey populations in a tropical forest landscape. *Animal Conservation*, 6, 131–139.
- Pei KJ, Chen CT, Wu ST, Teng MC (1997) Use of auto-trigger camera and geographic information system to study spatial distribution of forest wildlife. *Quarterly Journal of Chinese Forestry*, 30, 279–289. (in Chinese with English abstract) [裴家骥, 陈朝圳, 吴守从, 胜民强 (1997) 利用自动照相机设备与地理资讯系统研究森林野生动物族群之空间分布利用. *中华林学季刊*, 30, 279–289.]
- Pollock KH, Nichols JD, Simons TR, Farnsworth GL, Bailey LL, Sauer JR (2002) Large scale wildlife monitoring studies: Statistical methods for design and analysis. *Environmental Metrics*, 13, 105–119.
- Rovero F, Marshall AR (2009) Camera trapping photographic rate as an index of density in forest ungulates. *Journal of Applied Ecology*, 46, 1011–1017.
- Rowcliffe JM, Field J, Turvey ST, Carbone C (2008) Estimating animal density using camera traps without the need for individual recognition. *Journal of Applied Ecology*, 45, 1228–1236.
- Royle JA (2004) N-mixture models for estimating population size from spatially replicated counts. *Biometrics*, 60, 108–115.
- Royle JA, Nichols JD (2003) Estimating abundance from repeated presence-absence data or point counts. *Ecology*, 84, 777–790.
- Sollmann R, Mohamed A, Samejima H, Wilting A (2013) Risky business or simple solution—relative abundance indices from camera-trapping. *Biological Conservation*, 159, 405–412.
- Sun JX, Li JQ, Wan YQ, Li S, Guan TP, Wang J, Xia WC, Xu HG (2018) Study on the activity rhythms of nine ungulates in summer and autumn in Sichuan. *Journal of Ecology and Rural Environment*, 34, 1003–1009. (in Chinese with English abstract) [孙佳欣, 李佳琦, 万雅琼, 李晟, 官天培, 王杰, 夏万才, 徐海根 (2018) 四川9种有蹄类动物夏秋季活动节律研究. *生态与农村环境学报*, 34, 1003–1009.]
- Sun RY (2001) *Principles of Animal Ecology*, 3rd edn. Beijing Normal University Press, Beijing. (in Chinese) [孙儒泳 (2001) *动物生态学原理*, 第三版. 北京师范大学出版社, 北京.]
- Ulrich W, Ollik M (2005) Limits to the estimation of species richness: The use of relative abundance distributions. *Diversity and Distributions*, 11, 265–273.
- Wu PF, Liu XH, Cai Q, He XB, Songer M, Zhu Y, Shao XM (2012) The application of infrared camera in mammal research in Guanyinshan Nature Reserve, Shaanxi. *Acta Theriologica Sinica*, 32, 67–71. (in Chinese with English abstract) [武鹏峰, 刘雪华, 蔡琼, 何祥博, Songer M, 朱云, 邵小明 (2012) 红外相机技术在陕西观音山自然保护区兽类监测研究中的应用. *兽类学报*, 32, 67–71.]
- Xiao WH, Hu L, Huang XQ, Xiao ZS (2019a) Using capture–recapture models in wildlife camera-trapping monitoring and the study case. *Biodiversity Science*, 27, 257–265. (in Chinese with English abstract) [肖文宏, 胡力, 黄小群, 肖治术 (2019a) 基于标记–重捕模型开展野生动物红外相机种群监测的方法及案例. *生物多样性*, 27, 257–265.]
- Xiao WH, Shu ZF, Chen LJ, Yao WT, Ma Y, Zhang YM, Xiao ZS (2019b) Using occupancy models in wildlife camera-trapping monitoring and the study case. *Biodiversity Science*, 27, 249–256. (in Chinese with English abstract) [肖文宏, 束祖飞, 陈立军, 姚武韬, 马勇, 张应明, 肖治术 (2019b) 占域模型的原理及在野生动物红外相机研究中的应用案例. *生物多样性*, 27, 249–256.]
- Xiao ZS, Li XH, Jiang GS (2014) Applications of camera trapping to wildlife surveys in China. *Biodiversity Science*, 22, 683–684. (in Chinese) [肖治术, 李欣海, 姜广顺 (2014) 红外相机技术在我国野生动物监测研究中的应用. *生物多样性*, 22, 683–684.]
- Yu GQ, Kang ZJ, Liu MS, Chen ZF, Deng ZC (2018) Preliminary survey using infrared camera reveals fauna and avifauna diversity at Hupingshan National Nature Reserve, Hunan, China. *Acta Theriologica Sinica*, 38, 104–112. (in Chinese with English abstract) [于桂清, 康祖杰, 刘美斯, 陈振法, 邓忠次 (2018) 利用红外相机对湖南壶瓶山国家级自然保护区兽类和鸟类多样性的初步调查. *兽类学报*, 38, 104–112.]
- Zhang SS, Bao YX, Wang YN, Fang PF, Ye B (2012) Comparisons of different camera trap placement patterns in monitoring mammal resources in Gutianshan National Nature Reserve. *Chinese Journal of Ecology*, 31, 2016–2022. (in Chinese with English abstract) [章书声, 鲍毅新, 王艳妮, 方平福, 叶彬 (2012) 不同相机布放模式在古田山兽类资源监测中的比较. *生态学杂志*, 31, 2016–2022.]

(特邀责任编辑: 李晟 责任编辑: 黄祥忠)



•研究报告•

占域模型的原理及在野生动物红外相机研究中的应用案例

肖文宏¹ 束祖飞² 陈立军¹ 姚武韬³ 马勇³ 张应明² 肖治术^{1,4*}

1 (中国科学院动物研究所农业虫害鼠害综合治理研究国家重点实验室, 北京 100101)

2 (广东车八岭国家级自然保护区管理局, 广东韶关 512500)

3 (中国科学院遥感与数字地球研究所, 北京 100094)

4 (中国科学院大学, 北京 100049)

摘要: 占域模型解决了探测率常常被忽略的问题, 所需数据要求简单, 具有数据来源广泛、经济高效等优点, 越来越多地应用在野生动物监测和研究中。本文综述了占域模型的概念、基本原理及其近年来在国内外的应用进展, 并以红外相机数据为基础, 总结了占域模型所要求的数据采集、处理和分析等流程和基本原则, 同时以广东车八岭国家级自然保护区的花面狸(*Paguma larvata*)作为研究案例, 展示了占域模型的数据分析过程。最后根据近年来的发展和应用, 总结了占域模型的应用范围和发展趋势以及研究中存在的主要问题。

关键词: 红外相机; 野生动物; 数据分析; 占域模型; 探测率; 花面狸

Using occupancy models in wildlife camera-trapping monitoring and the study case

Wenhong Xiao¹, Zufei Shu², Lijun Chen¹, Wutao Yao³, Yong Ma³, Yingming Zhang², Zhishu Xiao^{1,4*}

1 State Key Laboratory of Integrated Management of Pest Insects and Rodents in Agriculture, Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101

2 Guangdong Chebaling National Nature Reserve Administration Bureau, Shaoguan, Guangdong 512500

3 Institute of Remote Sensing and Digital Earth, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100094

4 University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049

Abstract: Occupancy models have the advantage of accounting for imperfect detection, they have simple and flexible data requirements as well as high economic efficiency. For these reasons, occupancy models have been increasingly applied in wildlife research. In this paper, we introduced the basic principles and use of the occupancy models. Using camera trap data we outlined the operational procedures and considerations from field investigation to data analysis. Using the masked palm civet (*Paguma larvata*) in the Guangdong Chebaling National Nature Reserve as an example we demonstrate the basic steps of how estimate occupancy and detect probability. Finally, according to occupancy model research from recent years, we summarize use trends and main limitations in the research.

Key words: camera trap; wildlife; data analysis; occupancy models; detectability; masked palm civet

占域(occupancy)是指一个位置或斑块被目标物种占据的概率。占域研究的主要目的是为了了解某个物种占据研究区域的比例、空间分布, 以及环境因素对物种占域状态的影响。长期以来, 物种的

占域信息一直被看成是出现-未出现(presence-absence)信息, 而探测率(detectability, 指探测到物种的概率)问题被大大忽视。MacKenzie等(2002, 2003)通过建立重复探测历史的方式估计探测率,

收稿日期: 2018-07-16; 接受日期: 2018-12-19

基金项目: 国家重点研发项目(2016YFC0500105)、国家自然科学基金(31700469)、中国科学院生物多样性监测与研究网络兽类多样性监测网运行经费和2017年中央林业改革发展资金

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

解决了探测率常常被忽略的问题。近些年估计物种出现和占域动态的模型激增,据统计有超过2,800篇论文引用了MacKenzie的占域模型理论,有关研究涉及兽类(O'Connell et al, 2006)、鸟类(Ruiz-Gutiérrez et al, 2010)、两栖爬行类(Pilliod et al, 2013)、鱼类(Falke et al, 2012)等多个动物类群。研究主要集中在物种分布(Kéry et al, 2013)、物种-栖息地关系(Linkie et al, 2007; Karanth et al, 2011)、集合种群动态(Ferraz et al, 2007; Peterman et al, 2013)、入侵物种动态(Eraud et al, 2007; Santulli et al, 2014)、种间关系(Miller et al, 2012; Wang et al, 2015b)、群落多样性指标和动态(Zipkin et al, 2009; Rovero et al, 2014)等方面。这些模型考虑了实际研究中观测物种过程的不完全性,包括未探测到的可能情况和物种被错误辨识等问题(Miller et al, 2011),被广泛应用于生态学研究,特别是红外相机数据分析中(李晟等, 2014)。

在我国,占域模型主要用于大中型兽类的红外相机研究中。Alexander等(2015)运用红外相机监测甘肃祁连山濒危的雪豹(*Panthera uncia*)种群,运用单季节占域模型检验了海拔、猎物、人类干扰对雪豹生境利用模式的影响。Wang等(2018)基于在中俄边境区域开展的大规模红外相机监测,以占域模型为分析框架,辨识了东北虎(*Panthera tigris altaica*)种群下降及限制其扩散的关键因素为放牧和居民点等人类干扰以及梅花鹿(*Cervus nippon*)种群的减少,为虎种群向中国内陆的扩散和恢复提供了重要科学依据。为了更好地理解大熊猫(*Ailuropoda melanoleuca*)和其他同域大型兽类的相互作用,Wang等(2015a)在中国西南地区开展红外相机调查,运用双物种占域模型分析发现在竹林中散放的家牛限制了大熊猫的分布。Bu等(2016)运用多物种占域模型分析了我国西南地区花面狸(*Paguma larvata*)、豹猫(*Prionailurus bengalensis*)、猪獾(*Arctonyx collaris*)、黄喉貂(*Martes flavigula*)和黄鼬(*Mustela sibirica*)这5种中型食肉动物相互间的共发生(co-occurrence)模式,研究发现只有花面狸和猪獾的空间相互避开,其他物种的出现是相互独立或没有明显的模式。此外,占域模型在两栖动物研究中的应用,万雅琼等(2017)采用样线法调查了广西11种常见两栖动物的空间占域分布,分析了环境因素对占域率和探测率的影响,并为该模型在我国

两栖动物监测中的广泛应用提出了建议。

本文综述了占域模型的概念、基本原理及其近几年在国内外的应用概况,并以红外相机数据为基础,总结了占域数据采集、处理和分析的流程和基本原则,同时以广东车八岭国家级自然保护区的花面狸作为应用案例展示了数据分析的基础内容及过程。最后根据近些年的发展和应用,总结了占域模型的发展趋势以及研究中存在的主要问题。

1 占域模型的基本原理

典型的占域研究包括确定整体样本和选择样本单元,基于样本单元开展调查并得出结论(MacKenzie & Royle, 2005)。在特定的时间段,占据状态可能会发生变化,故需要在一个相对较短的时间内对样本单元反复调查(在此期间占用状态在每一个单元内是恒定的),然后依次记录下每个单元各次调查观测到的占据状态。

传统的单季占域模型(single season occupancy model)需要满足以下4点假设(MacKenzie et al, 2006): (1)调查期间各样本单元的占据状态不变(即符合封闭假设),没有局部灭绝(local extinction)和定居(local colonization)事件发生; (2)采样单元以及采样周期之间相互独立,即不同调查位点以及相同调查位点不同采样周期之间的探测历史互不影响; (3)没有未模拟到的异质性,异质性均可被变量所解释; (4)物种鉴定正确,没有错误的识别。根据研究的目的,占域模型的前提假设可以适当放松,比如当物种的活动范围远远大于相机的间距,需将占域解释为动物对栖息地的利用率(probability of use)。随着模型的应用和改进,发展出一些可以违背封闭模型假设的方法,比如可以容忍错误辨识或伪探测(Miller et al, 2011),解决在同一个样本单元重复探测调查不独立的问题(Guillera-Aroita, 2011)。

占域研究在野外的实现方式是开展重复的“探测到-未探测到”调查,该调查是基于位点水平的计数,而非个体水平。在占域分析中,探测到目标物种的位点占域状态是确定的,但是对于物种未被探测到的位点,占域状态是不确定的(物种有出现和不出现两种可能)。当探测率未被整合到探测-未探测的模型中时,由于计数(物种被探测到的位点数量)和所关注的参数(占据率)之间的关系未知,结论的可信度就大大降低。传统的占域估计(naive

occupancy)即探测到物种的位点所占的百分比因存在一些未知多变的因素而有偏差(Bailey et al, 2004), 往往阻碍了获取真实占据率的趋势从而影响对物种分布状态变化的准确评估。现代占域模型理论明确处理了未探测到的情况, 而且尽量对占据率和相关的动态参数提供无偏的估计(MacKenzie et al, 2006)。MacKenzie等(2002)基于最大似然法发展的占域模型, 基本思路是通过对研究区域的单元样本多次调查, 记录目标物种是否被探测到(探测到记为1, 未探测到记为0), 而不是统计数量, 并构建每个抽样单元的调查历史。比如, 抽样单元*i*通过5次调查建立的调查历史为“00101”。考虑探测率的不完全性, 该历史记录的概率(Pr)为:

$$Pr(00101) = \psi(1-p_1)(1-p_2)p_3(1-p_4)p_5 \quad (1)$$

其中, ψ 表示占域率, p_1, p_2, p_3, p_4, p_5 表示5次的探测率。

对于探测历史为“00000”, 可能有两种原因: 一种是该样本单元被目标物种占据, 但在调查期间没有探测到, 还有一种可能就是该单元未被占据。该观测历史的概率可以表示为:

$$Pr(00000) = \psi(1-p_1)(1-p_2)(1-p_3)(1-p_4)(1-p_5) + (1-\psi) \quad (2)$$

占域模型通常用最大似然法求解, 如果占域概率受环境因素影响, 该模型可以表示为:

$$\logit(\psi_i) = \beta_0 + \beta_1 x_{i1} + \beta_2 x_{i2} + \dots + \beta_U x_{iU} \quad (3)$$

其中, ψ_i 表示抽样单元*i*的占域概率, $x_{i1}, x_{i2}, \dots, x_{iU}$ 分别表示*U*个协变量, $\beta_0, \beta_1, \dots, \beta_U$ 为相应协变量的回归系数, 用来衡量协变量对占域概率的影响程度。

占域模型不仅解决了探测不完全的问题, 收集数据的过程也相对简单, 只需要“观测到-未观测到”数据, 并且取样形式多样, 数据来源广泛。可以直接观测动物(红外相机捕获的照片、样线、样方、毛皮、笼捕), 或观测代表物种出现的一些指标(如粪便、足迹、声音传感、毛发陷阱、环境DNA样本)(MacKenzie et al, 2006; Nichols et al, 2008)。此外, 占域调查比收集多度或密度信息需要投入的时间和经费少, 更容易在不同空间尺度上开展物种分布格局研究, 是一种经济有效的模型方法。

2 基于占域模型框架的红外相机数据收集、分析步骤和操作原则

2.1 野外相机布设

在占域模型应用框架下, 红外相机架设应遵循

随机原则或架设在最易观测到目标物种的位置, 相机之间的最小空间间距应大于目标物种的家域。布设相机前, 最好通过模拟确定需要投入的调查努力, 包括位点数量和重复调查次数(MacKenzie & Royle, 2005)。一般来说, 监测区域布设的红外相机总位点数最少保证40个, 理想情况下应多于100个(Shannon et al, 2014)。大多数易观测的物种, 每个位点的捕获日(相机工作天数)保证不少于30个, 如果观测率小于0.05, 应保证80-100个捕获日。对总捕获日来说, 对于大多数物种应大于1,000个, 稀少或观测率较低的物种应多于5,000个(Wearn & Glover-Kapfer, 2017)。调查周期依目标物种而定, 理想情况下应小于6个月, 以满足种群封闭条件。

2.2 建立观测历史

定时从野外收回数据, 对数据进行整理, 以筛选有效照片并鉴定物种。在此基础上提取占域模型数据分析所需要的信息, 必需的信息包括物种名称、拍摄位点和日期。根据重复采样的次数, 将以上数据转化为以采样单元(即样点或网格)为行名, 以重复调查次数为列名的0-1(未探测到-探测到)格式的数据。目前开发的如CamtrapR、CameraBase等软件可以帮助提取和管理红外相机数据(Scotson et al, 2017)。

另外, 可结合实际情况提取影响占域率和探测率的协变量信息。选择可以解释研究的科学问题和生态过程的协变量, 将可能造成占域率在空间上分布不均的环境因子作为影响占域的协变量, 如森林类型、海拔等。在空间或时间上导致探测率异质性的因素作为探测率的协变量, 如架设位置、相机型号、调查时间等信息(Burton et al, 2015)。

2.3 分析数据

最大似然估计是占域数据分析常用的统计方法, 常用参数化自助法来检验模型的拟合优度, 用赤池信息量准则(Akaike information criterion, AIC)的方法进行模型选择(MacKenzie & Bailey, 2004)。常用的窗口菜单化软件有PRESENCE (MacKenzie et al, 2006)和MARK (White & Burnham, 1999), 还有基于R软件开发的unmarked程序包(Fiske & Chandler, 2011)。复杂的模型通常需要用基于贝叶斯理论的BUGS编程语言, 用贝叶斯*p*值和查看后验分布来检验模型适合度, 用偏差信息量准则(deviance information criterion, DIC)进行模型选择, 常用的软

件有WinBUGS和JAGS (MacKenzie et al, 2017)。

3 应用案例：车八岭保护区花面狸的空间分布和影响因素研究

3.1 研究方法

车八岭国家级自然保护区(以下简称车八岭保护区)位于广东省韶关市始兴县东南部(114°09'04"-114°16'46" E, 24°40'29"-24°46'21" N),属南亚热带与中亚热带的过渡地带,动植物资源丰富。我们将保护区划分为80个1 km × 1 km的单元网格,每个网格作为占域分析的一个采样单元。网格内选取动物经常经过的地方设置1个红外相机观测位点。相机在野外的放置时间为2017年9-12月。

运用R软件中的unmarked软件包对数据进行占域分析。首先,将10 d作为一次重复调查,建立探测历史。以海拔范围、增强型植被指数(enhanced vegetation index, EVI)、坡度和距最近居民点的距离作为影响占域率的环境变量,以海拔范围和EVI作为影响探测率的协变量,分别建立占域模型。其中,海拔范围和坡度数据利用ASTER GDEM提取相机所在网格的信息,海拔范围为每个网格内最高点和最低点的高程差,EVI是基于Landsat 8全年无云数

据提取均值,距最近居民点的距离是根据“高分一号”卫星影像提取居民点信息然后在Arc GIS 10.4中测算获得。运用Pearson相关分析检验变量间的相关性,然后将不显著相关的变量随机组合建立候选模型,基于AIC值对候选模型排序,选择 $\Delta AIC \leq 2$ 的模型作为最优模型。如果最优模型多于1个,则采用模型加权平均的方法对结果进行综合分析(Burnham & Anderson, 2004)。模型的拟合优度通过对饱和模型1,000次参数化bootstrap获得。

3.2 结果与分析

2017年9-12月,车八岭保护区红外相机的总捕获日为1,201 d,80个相机位点中有78个正常工作,其中18个拍摄到花面狸,网格占域率为0.23。

对饱和模型进行拟合优度检验显示, $c-hat = 1.09$, $\chi^2 = 7,557.15$, $P = 0.34$,说明模型拟合良好。

通过选择,有3个模型作为最优模型(表1)。整体来讲,模型估计的花面狸探测率为0.13,占域率为0.56,是网格占域率的2.43倍。其中,花面狸的占域率随海拔范围的升高而下降($\beta = -1.82$),随EVI的增大缓慢增大($\beta = 0.06$);探测率随海拔范围的升高而升高($\beta = 1.29$),随EVI值的增大也缓慢升高($\beta = 0.04$)(表2,图1)。

表1 广东车八岭国家级自然保护区花面狸占域模型的选择结果($\Delta AIC \leq 2$ 的模型)

Table 1 Summary of model selection results for masked palm civet occupancy in the Guangdong Chebaling National Nature Reserve, showing estimated occupancy probability (ψ) and detectability (p) for the models with $\Delta AIC \leq 2$

模型 Model	K	AIC	ΔAIC	AIC权重 AIC weight	$\hat{\psi}$	\hat{p}
p (海拔范围) ψ (海拔范围) p (elevation range) ψ (elevation range)	4	267.61	0	0.30	0.55	0.13
p (海拔范围, EVI) ψ (海拔范围) p (elevation range, EVI) ψ (elevation range)	5	268.99	1.38	0.15	0.55	0.12
p (海拔范围) ψ (海拔范围, EVI) p (elevation range) ψ (elevation range, EVI)	5	269.11	1.51	0.14	0.58	0.13
模型平均 Model average					0.56	0.13

AIC为赤池信息量准则, ΔAIC 为AIC的差值, K指模型参数的数量。AIC, Akaike information criterion; ΔAIC , Relative difference between the best model and each other model in the set; K, Number of model parameters.

表2 基于环境变量估计值和标准误评估变量对花面狸占域率和探测率的影响

Table 2 Covariates influencing masked palm civet occupancy and detectability according to β -coefficients and associated standard errors (SE)

模型成分 Model component	协变量 Covariates	估计值 Estimate	标准误 SE	P
占域 Occupancy	截距 Intercept	0.38	0.85	0.66
	海拔范围 Elevation range	-1.82	1.02	0.07
	EVI	0.06	0.23	0.78
探测 Detection	截距 Intercept	-2.45	0.26	< 0.001
	海拔范围 Elevation range	1.29	0.30	< 0.001
	EVI	0.04	0.12	0.75

EVI为增强型植被指数。EVI, Enhanced vegetation index.

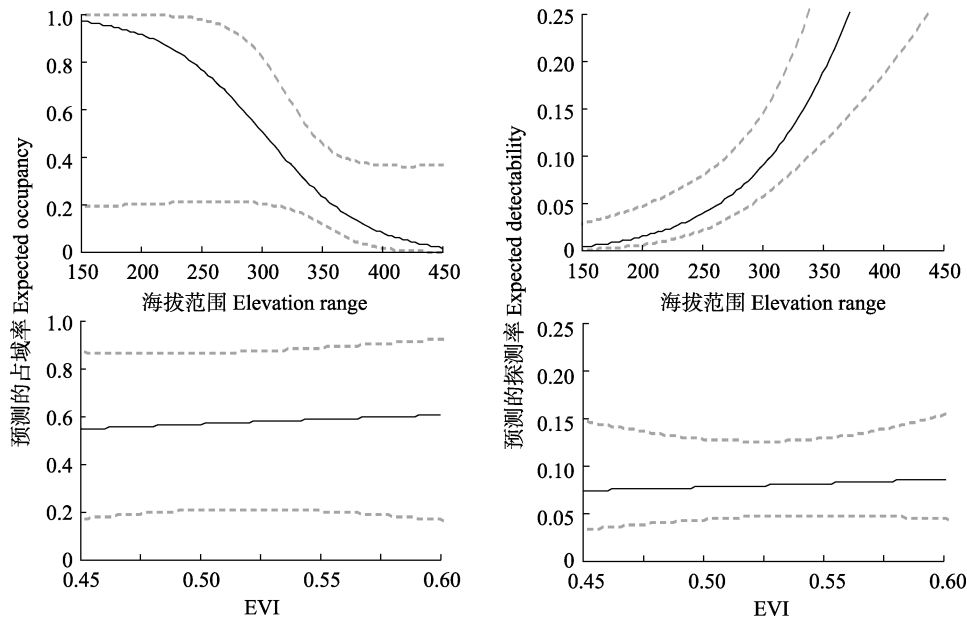


图1 基于最优模型预测的环境变量(海拔范围、EVI)对花面狸占域率和探测率的影响。EVI: 增强型植被指数。

Fig. 1 The effect of covariates (elevation range, EVI) on masked palm civet occupancy probability and detectability under top models. EVI, Enhanced vegetation index.

海拔范围可以在一定程度上代表一个网格内地形的平坦程度,海拔范围越大探测率越大,可能是因为地表不均一增加了动物行动的阻碍,因此增加了暴露在相机拍摄区域的几率;海拔范围越大占域率越小,说明花面狸喜欢出现在地形比较平坦的地方。探测率和占域率都随着EVI的增大而升高,推测是食物多或者阻碍多,导致动物行动变慢,探测率提升;EVI高的地方食物资源多可能是花面狸占域率高的原因。

4 展望

本文综述了占域模型在国内外的应用情况,介绍了其基本原理和数据收集处理的步骤和原则,并以车八岭保护区的花面狸为例展示了数据分析的基本流程。随着多年来模型的改进与发展,占域理论的应用领域也更加丰富。

基于长期监测数据的多季节占域模型(multiple-season occupancy models)可用于了解目标物种空间分布的动态变化,有效地指导保护实践(MacKenzie et al, 2006)。占域的变化速率或者改变趋势通常比某一时间点的占域水平更受关注,它往往是优化保护投入的基础。对于不同栖息地利用情况的变化也是物种-栖息地关系研究的重要内容。多季节的占域模型考虑了局部灭绝和定居等动态参数,

为理解影响占域状态变化的种群动态提供了模型框架(Royle & Kéry, 2007)。可通过变量模拟用于研究环境变量和管理行动对占域率变化、局部灭绝率和定居率的影响。

研究多物种的出现格局是生态学关注的重点之一,特别是辨识物种共同出现的非随机模式。多物种的占域模型可以利用探测到-未探测到的数据,在考虑不同物种的出现或影响因素的同时考虑不完全探测,研究物种共现的格局和机制(MacKenzie et al, 2004)。此类模型主要用于验证3类假说:(1)物种间共出现的水平;(2)所观测到物种的独立性;(3)观测到每个物种是否依赖于其他物种的出现(MacKenzie et al, 2006)。多物种占域模型可用于研究捕食者介导的物种共存机制,竞争物种间的相互作用和分布(Sollmann et al, 2012),决定多物种群落结构和动态的异质性因素等多个方面。该模型还可以扩展为多季节多物种占域模型,如用于了解入侵物种和本地物种间关系的研究,评估入侵物种的影响。

另一种多物种研究则主要关注区域内物种丰富度和多度的动态变化(Dorazio & Royle, 2005)。通常运用占域模型开展群落生态学研究有两种情况:一种是群落样本仅发生在相对较小的空间范围内的一个位点(或者较少数量的位点),主要用于分析该区域物种库中的物种出现在该位点的比例以及

比例和组成随着时间的变化,可以整合物种有关的变量,如体型大小、是否是本地种等特征。另一种情况是群落是在较大尺度的多个位点,这种情况比较常见,比如评估一组相似的物种在不同位点是否具有相似的占据率,可以整合物种和位点有关的变量(Ahumada et al, 2011)。群落水平的占域研究,包括估计丰度和群落的重叠度(Dorazio & Royle, 2005; Tobler et al, 2015),建立以单个个体为基础的物种累积曲线(Dorazio et al, 2006),决定栖息地和景观变量对丰度的影响(Kéry & Royle, 2008, 2009; Russell et al, 2009),栖息地变量对群落内物种占域动态的影响(Ruiz-Gutiérrez et al, 2010)。

随着理论的不断发展和完善,占域模型广泛应用在不同研究对象不同尺度的研究中,占域所代表的生态学意义也受到更多人的关注。尽管一些研究认为占域是多度(动物个体数量)的一个函数,相关参数决定了动物如何在环境中分布的动态过程,许多研究也证实占域和多度之间具有稳健的关系(Clare et al, 2015; Linden et al, 2017),但是需要指出的是,占域仅是分布的量度而非多度,它可能是一个不敏感的多度变化指数,有时会错误地解读多度的变化。比如占域率的改变可能是因为家域或分布范围的变化,多度不一定改变;当衡量占域的尺度大于个体家域面积时,多度变化不一定引起占域率变化(Efford & Dawson, 2012; Steenweg et al, 2018)。因此,在实际应用中还应注意观测尺度对占域的影响以及解释结果时的准确性。

致谢: 感谢广东省车八岭国家级自然保护区管理局对红外相机监测工作的大力支持,并提供案例分析数据。

参考文献

- Ahumada JA, Silva CE, Gajapersad K, Hallam C, Hurtado J, Martin E, McWilliam A, Mugerwa B, O'Brien T, Rovero F (2011) Community structure and diversity of tropical forest mammals: Data from a global camera trap network. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 366, 2703–2711.
- Alexander JS, Shi K, Tallents LA, Riordan P (2015) On the high trail: Examining determinants of site use by the endangered snow leopard *Panthera uncia* in Qilianshan, China. *Oryx*, 50, 231–238.
- Bailey LL, Simons TR, Pollock KH (2004) Spatial and temporal variation in detection probability of *Plethodon* salamanders using the robust capture-recapture design. *Journal of Wildlife Management*, 68, 14–24.
- Bu HL, Wang F, McShea WJ, Lu Z, Wang DJ, Li S (2016) Spatial co-occurrence and activity patterns of mesocarnivores in the temperate forests of Southwest China. *PLoS ONE*, 11, e0164271.
- Burnham KP, Anderson DR (2004) *Model Selection and Multimodel Inference: A Practical Information-Theoretic Approach*, 2nd edn. Springer, New York.
- Burton AC, Neilson E, Moreira D, Ladle A, Steenweg R, Fisher JT, Bayne E, Boutin S, Stephens P (2015) Wildlife camera trapping: A review and recommendations for linking surveys to ecological processes. *Journal of Applied Ecology*, 52, 675–685.
- Clare JDJ, Anderson EM, Macfarland DM (2015) Predicting bobcat abundance at a landscape scale and evaluating occupancy as a density index in central Wisconsin. *Journal of Wildlife Management*, 79, 469–480.
- Dorazio RM, Royle JA (2005) Estimating size and composition of biological communities by modeling the occurrence of species. *Journal of the American Statistical Association*, 100, 389–398.
- Dorazio RM, Royle JA, Soderstrom B, Glimskar A (2006) Estimating species richness and accumulation by modeling species occurrence and detectability. *Ecology*, 87, 842–854.
- Efford MG, Dawson DK (2012) Occupancy in continuous habitat. *Ecosphere*, 3, 1–15.
- Eraud C, Boutin JM, Roux D, Faivre B (2007) Spatial dynamics of an invasive bird species assessed using robust design occupancy analysis: The case of the Eurasian collared dove (*Streptopelia decaocto*) in France. *Journal of Biogeography*, 34, 1077–1086.
- Falke JA, Bailey LL, Fausch KD, Bestgen KR (2012) Colonization and extinction in dynamic habitats: An occupancy approach for a Great Plains stream fish assemblage. *Ecology*, 93, 858–867.
- Ferraz G, Nichols JD, Hines JE, Stouffer PC, Bierregaard RO, Lovejoy TE (2007) A large-scale deforestation experiment: Effects of patch area and isolation on Amazon birds. *Science*, 315, 238–241.
- Fiske IJ, Chandler RB (2011) Unmarked: An R package for fitting hierarchical models of wildlife occurrence and abundance. *Journal of Statistical Software*, 43, 1–23.
- Guillera-Arroita G (2011) Impact of sampling with replacement in occupancy studies with spatial replication. *Methods in Ecology and Evolution*, 2, 401–406.
- Karanth KU, Gopalaswamy AM, Kumar NS, Vaidyanathan S, Nichols JD, MacKenzie DI (2011) Monitoring carnivore populations at the landscape scale: Occupancy modelling of tigers from sign surveys. *Journal of Applied Ecology*, 48, 1048–1056.
- Kéry M, Guillera-Arroita G, Lahoz-Monfort JJ (2013) Analysing

- and mapping species range dynamics using occupancy models. *Journal of Biogeography*, 40, 1463–1474.
- Kéry M, Royle JA (2008) Hierarchical Bayes estimation of species richness and occupancy in spatially replicated surveys. *Journal of Applied Ecology*, 45, 589–598.
- Kéry M, Royle JA (2009) Inference about species richness and community structure using species-specific occupancy models in the national Swiss breeding bird survey MHB. In: *Demographic Processes in Marked Populations* (eds Thomson DL, Cooch EG, Conroy MJ), pp. 639–656. Springer, New York.
- Li S, Wang DJ, Xiao ZS, Li XH, Wang TM, Feng LM, Wang Y (2014) Camera-trapping in wildlife research and conservation in China: Review and outlook. *Biodiversity Science*, 22, 685–695. (in Chinese with English abstract) [李晟, 王大军, 肖治术, 李欣海, 王天明, 冯利民, 王云 (2014) 红外相机技术在我国野生动物研究与保护中的应用与前景. *生物多样性*, 22, 685–695.]
- Linden DW, Fuller AK, Royle JA, Hare MP (2017) Examining the occupancy–density relationship for a low-density carnivore. *Journal of Applied Ecology*, 54, 2043–2052.
- Linkie M, Dinata Y, Nugroho A, Haidir IA (2007) Estimating occupancy of a data deficient mammalian species living in tropical rainforests: Sun bears in the Kerinci Seblat region, Sumatra. *Biological Conservation*, 137, 20–27.
- MacKenzie DI, Nichols JD, Royle JA, Pollock KH, Bailey LL, Hines JE (2006) *Occupancy Estimation and Modeling: Inferring Patterns and Dynamics of Species Occurrence*. Academic Press, San Diego.
- MacKenzie DI, Bailey LL (2004) Assessing the fit of site-occupancy models. *Journal of Agricultural Biological and Environmental Statistics*, 9, 300–318.
- MacKenzie DI, Bailey LL, Nichols JD (2004) Investigating species co-occurrence patterns when species are detected imperfectly. *Journal of Animal Ecology*, 73, 546–555.
- MacKenzie DI, Nichols JD, Hines JE, Knutson MG, Franklin AB (2003) Estimating site occupancy, colonization, and local extinction when a species is detected imperfectly. *Ecology*, 84, 2200–2207.
- MacKenzie DI, Nichols JD, Lachman GB, Droege S, Royle JA, Langtimm CA (2002) Estimating site occupancy rates when detection probabilities are less than one. *Ecology*, 83, 2248–2255.
- MacKenzie DI, Nichols JD, Royle JA, Pollock KH, Bailey LL, Hines JE (2017) *Occupancy Estimation and Modeling: Inferring Patterns and Dynamics of Species Occurrence*, 2nd edn. Academic Press, San Diego.
- MacKenzie DI, Royle JA (2005) Designing occupancy studies: General advice and allocating survey effort. *Journal of Applied Ecology*, 42, 1105–1114.
- Miller DA, Brehme CS, Hines JE, Nichols JD, Fisher RN (2012) Joint estimation of habitat dynamics and species interactions: Disturbance reduces co-occurrence of non-native predators with an endangered toad. *Journal of Animal Ecology*, 81, 1288–1297.
- Miller DA, Nichols JD, McClintock BT, Grant EHC, Bailey LL, Weir LA (2011) Improving occupancy estimation when two types of observational error occur: Non-detection and species misidentification. *Ecology*, 92, 1422–1428.
- Nichols JD, Bailey LL, Talancy NW, Grant EHC, Gilbert AT, Annand EM, Husband TP, Hines JE (2008) Multi-scale occupancy estimation and modelling using multiple detection methods. *Journal of Applied Ecology*, 45, 1321–1329.
- O’Connell AF, Talancy NW, Bailey LL, Sauer JR, Cook R, Gilbert AT (2006) Estimating site occupancy and detection probability parameters for meso- and large mammals in a coastal ecosystem. *Journal of Wildlife Management*, 70, 1625–1633.
- Peterman WE, Rittenhouse TAG, Earl JE, Semlitsch RD (2013) Demographic network and multi-season occupancy modeling of *Rana sylvatica* reveal spatial and temporal patterns of population connectivity and persistence. *Landscape Ecology*, 28, 1601–1613.
- Pilliod DS, Goldberg CS, Arkle RS, Waits LP (2013) Estimating occupancy and abundance of stream amphibians using environmental DNA from filtered water samples. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 70, 1123–1130.
- Rovero F, Martin E, Rosa M, Ahumada JA, Spitalè D (2014) Estimating species richness and modelling habitat preferences of tropical forest mammals from camera trap data. *PLoS ONE*, 9, e103300.
- Royle JA, Kéry M (2007) A Bayesian state-space formulation of dynamic occupancy models. *Ecology*, 88, 1813–1823.
- Ruiz-Gutiérrez V, Zipkin EF, Dhondt AA (2010) Occupancy dynamics in a tropical bird community: Unexpectedly high forest use by birds classified as non-forest species. *Journal of Applied Ecology*, 47, 621–630.
- Russell RE, Royle JA, Saab VA, Lehmkühl JF, Block WM, Sauer JR (2009) Modeling the effects of environmental disturbance on wildlife communities: Avian responses to prescribed fire. *Ecological Applications*, 19, 1253–1263.
- Santulli G, Palazon S, Melero Y, Gosálbez J, Lambin X (2014) Multi-season occupancy analysis reveals large scale competitive exclusion of the critically endangered European mink by the invasive non-native American mink in Spain. *Biological Conservation*, 176, 21–29.
- Scotson L, Johnston LR, Iannarilli F, Wearn OR, Mohd-Azlan J, Wong WM, Gray TNE, Dinata Y, Suzuki A, Willard CE, Frechette J, Loken B, Steinmetz R, Moßbrucker AM, Clements GR, Fieberg J, Rowcliffe M, De Angelo C (2017) Best practices and software for the management and sharing of camera trap data for small and large scales studies. *Remote Sensing in Ecology and Conservation*, 3, 158–172.
- Shannon G, Lewis JS, Gerber BD (2014) Recommended survey designs for occupancy modelling using motion-activated cameras: Insights from empirical wildlife data. *PeerJ*, 2,

- e532.
- Sollmann R, Furtado MM, Hofer H, Jacomo ATA, Torres NM, Silveira L (2012) Using occupancy models to investigate space partitioning between two sympatric large predators, the jaguar and puma in central Brazil. *Mammalian Biology*, 77, 41–46.
- Steenweg R, Hebblewhite M, Whittington J, Mckelvey K, Lukacs P (2018) Sampling scales define occupancy and the occupancy–abundance relationship in animals. *Ecology*, 99, 172–183.
- Tobler MW, Zúñiga A, Carrillo-Percegué SE, Powell GVN, Lukacs P (2015) Spatiotemporal hierarchical modelling of species richness and occupancy using camera trap data. *Journal of Applied Ecology*, 52, 413–421.
- Wan YQ, Wu J, Mo YM, Wu ZJ, Li GF, Xu HG (2017) Distribution and site occupancy analysis of 11 species of amphibians in Guangxi. *Journal of Ecology and Rural Environment*, 33, 281–287. (in Chinese with English abstract) [万雅琼, 吴军, 莫运明, 武正军, 李桂芬, 徐海根 (2017) 广西11种两栖动物的分布及占域分析. *生态与农村环境学报*, 33, 281–287.]
- Wang F, McShea WJ, Wang DJ, Li S (2015a) Shared resources between giant panda and sympatric wild and domestic mammals. *Biological Conservation*, 186, 319–325.
- Wang TM, Royle JA, Smith JLD, Zou L, Lu XY, Li T, Yang HT, Li ZL, Feng RN, Bian YJ, Feng LM, Ge JP (2018) Living on the edge: Opportunities for Amur tiger recovery in China. *Biological Conservation*, 217, 269–279.
- Wang Y, Allen ML, Wilmers CC (2015b) Mesopredator spatial and temporal responses to large predators and human development in the Santa Cruz Mountains of California. *Biological Conservation*, 190, 23–33.
- Wearn OR, Glover-Kapfer P (2017) Camera-trapping for Conservation: A Guide to Best-Practices. WWF-UK, Woking, United Kingdom.
- White GC, Burnham KP (1999) Program MARK: Survival estimation from populations of marked animals. *Bird Study*, 46, 120–139.
- Zipkin EF, DeWan A, Royle JA (2009) Impacts of forest fragmentation on species richness: A hierarchical approach to community modelling. *Journal of Applied Ecology*, 46, 815–822.

(特邀责任编辑: 李晟 责任编辑: 闫文杰)

附录 Supplementary Material

附录1 花面狸占域模型分析数据

Appendix 1 Data for masked palm civet occupancy models
<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2018195-1.txt>

附录2 花面狸占域模型分析R代码

Appendix 2 R code for masked palm civet occupancy models
<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2018195-2.txt>



•研究报告•

基于标记–重捕模型开展野生动物 红外相机种群监测的方法及案例

肖文宏¹ 胡力² 黄小群¹ 肖治术^{1,3*}

1 (中国科学院动物研究所农业虫害鼠害综合治理研究国家重点实验室, 北京 100101)

2 (四川龙溪—虹口国家级自然保护区管理局, 四川都江堰 611830)

3 (中国科学院大学, 北京 100049)

摘要: 红外相机技术的广泛应用推动了动物种群生态学研究方法的发展和革新, 特别是基于标记–重捕模型框架通过非损伤取样方式对物种数量和密度等种群参数的可靠估计, 为保护濒危物种和评估保护成效提供了有力的科学依据。对于身体上具有独特天然标记的动物(如多数猫科动物), 可依据红外相机拍摄身体上的独特斑点或条纹鉴别个体, 再运用标记–重捕模型, 估计动物种群数量、密度等参数。本文概述了标记–重捕模型的基本原理、特点以及国内外的应用, 特别是近年来发展出的空间标记–重捕模型。总结了从相机布设到数据分析的具体流程、操作原则, 并以青城山家猫为实例, 展示了应用红外相机数据通过空间标记–重捕模型估计种群密度和数量的基本步骤。最后展望了该模型在种群动态、景观廊道设计、资源选择等方面的应用和发展趋势。

关键词: 红外相机; 标记–重捕; 数据分析; 密度估计

Using capture-recapture models in wildlife camera-trapping monitoring and the study case

Wenhong Xiao¹, Li Hu², Xiaoqun Huang¹, Zhishu Xiao^{1,3*}

1 State Key Laboratory of Integrated Management of Pest Insects and Rodents in Agriculture, Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101

2 Management Bureau of Longxi-Hongkou National Nature Reserve, Dujiangyan, Sichuan 611830

3 University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049

Abstract: The widespread use of camera trap promoted the development and innovation in wildlife population ecology research. Capture-recapture as a non-invasive sampling method can reliably estimate population parameters such as abundance and density, providing crucial information on endangered species protection and the effectiveness of conservation management. For animals with unique natural markings, such as felids, spots or stripes on the body recorded by camera traps can be used to identify individuals, and in turn to estimate population parameters based on capture-recapture models. In this review paper, we discuss the basic principle and application of capture-recapture research worldwide, with a focus on spatial capture-recapture models. We then summarize the operational procedures and considerations from camera deploy to data analyses. Using stray cat in Qingchengshan as an example we demonstrate the basic steps for using camera trap data to estimate population density and abundance through spatial capture-recapture models. Finally, we discuss the future development of capture-recapture models in studying population dynamics, landscape corridor design and resource selection.

Key words: camera trap; capture-recapture; data analysis; density estimation

收稿日期: 2018-07-16; 接受日期: 2018-10-12

基金项目: 国家重点研发项目(2016YFC0500105)、国家自然科学基金(31700469)、中国科学院生物多样性监测与研究网络兽类多样性监测网运行经费和 2017 年中央林业改革发展资金

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

数量和密度作为种群的基本数量特征,不仅是生态学研究的基本问题,也是管理和保护野生动物的重要科学依据。尤其是珍稀濒危野生动物,了解它们的种群数量、变化趋势及威胁因素是开展针对性保护的基础。然而,这些物种往往数量稀少,行踪神秘且晨昏活动,运用传统的调查方法很难观测到,准确估计种群数量更是一项挑战。红外相机技术的出现为估计具有独特斑纹的动物种群数量提供了可能。大部分猫科动物和一些特征明显的动物,由于个体身上(包括体侧、头部、颈部、腿部、尾部等部位)具有独特的天然标记,可作为鉴别个体的依据,再运用标记-重捕(capture-recapture)模型估计其数量、密度等种群参数。如Karanth(1995)运用红外相机技术拍摄印度Nagarahole National Park的孟加拉虎(*Panthera tigris tigris*),并以虎体侧独特的斑纹特征作为标记-重捕样本的依据,估计其种群数量和密度。随后,更多研究采用了该模型,推动了模型的不断完善与发展(O'Brien et al, 2003; Wegge et al, 2004; Johnson et al, 2006),如今该模型广泛应用于国内外野生动物种群生态学研究。

在国外,标记-重捕模型广泛用于兽类种群研究中,主要概括为以下三大类:(1)虎是最早也是最普遍开展基于红外相机标记-重捕的物种,该方法在各国的虎种群监测与保护中发挥了重要作用(Karki et al, 2015)。如在印度,Karanth等(2006)估计了虎的种群动态变化。Simcharoen等(2007)基于该模型估计了泰国Huai Kha Khaeng保护区虎及其猎物的数量和密度,通过与种群密度较高的印度对比分析,明确了未来的保护方向。Luskin等(2017)在印度尼西亚苏门答腊岛估计了苏门答腊虎(*Panthera tigris sumatrae*)的种群变化趋势,分析了森林采伐对种群存活的影响。(2)基于红外相机数据的标记-重捕模型也广泛应用在其他猫科动物,包括雪豹(Jackson et al, 2006; Sharma et al, 2014)、美洲豹(*Panthera onca*) (Silver et al, 2004; Sollmann et al, 2011)、虎猫(*Leopardus pardalis*)(Trolle & Kéry, 2003)、豹(Gray & Prum, 2012; Goldberg et al, 2015)、美洲狮(*Puma concolor*)(Kelly et al, 2008)、非洲金猫(*Caracal aurata*)、短尾猫(*Lynx rufus*)(Heilbrun et al, 2006)、猞猁(*L. lynx*)(Zimmermann et al, 2013)、云豹(*Neofelis diardi*)(Wilting et al, 2012)、石纹猫(*Pardofelis marmorata*) (Hearn et al, 2016)、南美草原虎猫

(*Leopardus colocolo*)、安第斯山虎猫(*L. jacobita*) (Reppucci et al, 2011)等。(3)除猫科动物外,基于红外相机数据的标记-重捕模型还应用在其他具有天然标记特征的动物中,如条纹鬣狗(*Hyaena hyaena*) (Tichon et al, 2017)、獬类(Rayan et al, 2012; Tobler et al, 2014)、马岛缟狸(*Fossa fossana*)(Gerber et al, 2012)、猩猩(*Pongo pygmaeus morio*)(Spehar et al, 2015)等。另有一些标记-重捕研究则是通过在相机附近放置诱饵的方式,增加拍摄到动物身上独特特征的方法来识别个体。例如,Ngoprasert等(2012)使用食物诱饵来引诱亚洲黑熊(*Ursus thibetanus*)和马来熊(*Helarctos malayanus*)站立以拍摄到喉部独特的条纹。Royle等(2011)通过悬挂食物诱饵来引诱狼獾(*Gulo gulo*)暴露喉部的独特条纹,以此判断个体,估计种群数量和密度。

在我国,红外相机技术越来越多地用于野生动物种群数量调查,特别是根据动物个体身上独特的特征来辨识个体以估计动物数量。此方法在华北豹(*Panthera pardus japonensis*)(宋大昭等, 2014)、雪豹(*P. uncia*)(马鸣等, 2006)、金猫(*Felis temminckii*)(武阿莉等, 2014)等大型猫科动物中都有应用。杨子诚等(2018)还将此方法应用在亚洲象(*Elephas maximus*)中,根据象头部、耳部和尾部的特征判断个体,根据身高判断象群的年龄组成,进而估算出尚勇保护区内亚洲象的最小种群数。

随着标记-重捕模型的发展与完善,基于此模型框架的红外相机监测调查越来越多地应用在动物生态学研究。Alexander等(2015, 2016)运用基于贝叶斯框架的标记-重捕模型估计了甘肃省祁连山国家级自然保护区的雪豹种群密度和数量,评估了猎物、放牧和坡度对雪豹种群空间分布的影响。北京师范大学基于多年在吉林和黑龙江两省建立的东北虎豹及其猎物红外相机监测网络,对我国东北虎(*Panthera tigris altaica*)和东北豹(*P. pardus orientalis*)的种群状况开展了全面评估(Wang et al, 2016, 2017; Xiao et al, 2016),为东北虎豹国家公园的建立提供了科学依据,并首次通过与俄罗斯虎豹数据的联合分析,更新了对全球东北豹种群数量和分布状况的科学认识(Vitkalova et al, 2018)。此外,标记-重捕方法还应用在基于DNA样本的个体鉴别中,Zhu等(2010)根据粪便DNA技术辨识大熊猫(*Ailuropoda melanoleuca*)个体,并运用标记-重捕模

型估计了我国最小且孤立的大熊猫种群数量, 并据此分析了种群濒危原因及保护对策。

本文概述了标记-重捕模型的基本原理、特点及其在国内外的应用, 特别是近年来发展出的空间标记-重捕模型。总结了从相机布设到数据分析的具体流程、操作原则, 并以青城山家猫为实例, 展示了应用红外相机数据通过空间标记-重捕模型估计种群密度和数量的基本步骤。最后展望该模型在种群动态、景观廊道设计、资源选择等方面的应用和发展趋势。

1 标记-重捕模型的基本原理

标记-重捕模型适用于不能对种群中所有个体计数的现实情况, 最早用于人口统计学调查, 后来普遍用于动物数量等种群参数的估计, 其在生物学中的应用最早可追溯到19世纪。Petersen (1896)和Lincoln (1930)提出的Lincoln-Petersen方法假定所研究的种群是封闭的, 采样期间没有个体出生、死亡、迁入和迁出。后来, Sekar和Deming (1949)将这一模型应用到开放种群中, 用以估计出生和死亡个体的数量。20世纪50年代后, 标记-重捕模型快速发展, 特别是Cormack-Jolly-Seber model种群动态模型的出现, 使得该模型广泛应用在多个动物类群, 用于估计存活率、捕获率、种群数量等参数的动态变化(Lebreton et al, 1992)。

1.1 传统的标记-重捕模型

最基础的标记-重捕模型建立的前提是: 在一个种群中捕获部分个体, 标记后释放, 经过一段时间后重捕, 假设重捕个体中已标记个体的比例与种群中已标记个体的比例相等。根据这一假设, 通过多次重采样采集到的个体样本(C), 估计捕获率 p , 进而估计种群数量 N (Otis et al, 1978; White, 1982)。

$$\hat{N} = \frac{C}{\hat{p}} \quad (1)$$

此模型有两个前提假设(Otis et al, 1978): 第一, 调查期间种群是封闭的, 即满足种群上的封闭(没有出生和死亡)和地理上的封闭(没有迁入和迁出); 第二, 捕获概率的变异均可以被解释, 个体的捕获率可以是恒定不变的(M0模型)。该模型还可因捕获时间(Mt模型)、个体异质性(Mh模型), 对捕获事件的行为反应(Mb模型)等因素单独或者共同作用产生变化。

传统的标记-重捕模型只需要采集个体数据建立捕获历史, 通过估计捕获率(p)进而估计种群数量(N), 对于密度(D)的估计则是用种群数量除以调查区域面积。在红外相机监测中, 对于如何定义调查区域的有效采样面积(effective sampling area)一直没有定论(Parmenter et al, 2003; Balme et al, 2009), 通常是在最外层的红外相机围成的多边形外添加缓冲带, 缓冲带的宽度通常采用平均最大移动距离(mean maximum distance moved, MMDM)或平均最大移动距离的一半(1/2 MMDM)这种临时的方法(Karanth & Nichols, 1998; O'Connell et al, 2011)。由于方法不一且缺乏理论依据(Efford, 2004; Royle et al, 2009b), 平均最大移动距离的大小又与个体重捕获的次数相关, 数量稀少的动物重捕获次数往往较低, 可能会过高估计种群密度(Soisalo & Cavalcanti, 2006), 最终会影响保护决策。另外, 由于动物通常具有自己的家域或活动空间范围, 其活动中心位置与相机位点的空间关系是影响捕获率的重要因素, 传统的标记-重捕模型往往忽视了这一问题(Royle et al, 2009a)。

1.2 空间标记-重捕模型

本世纪初发展的空间标记-重捕模型(spatially capture-recapture, SCR)是一个分层模型(Royle & Dorazio, 2008), 它基于点过程模型, 将种群中的每个个体 i 看成是空间中的点, 都具有自己的活动中心 s_i ($i = 1, 2, \dots, N$)。然后, 整合传统的封闭种群模型(用来描述“捕获”动物个体)和描述点过程的模型, 这样对不完美的探测(“捕获”动物个体)和生态学过程(动物个体的空间分布)都有了明确的模型估计(Efford, 2004; Royle et al, 2009b)。由于在模型中明确了相机位点以及捕获个体的空间位置, 建立捕获历史时, 需要整合个体(i)、时间(k)和捕获空间位置(j)信息, 即 $y_{i,j,k}$ 。通常认为探测过程是伯努利过程:

$$y_{i,j,k} \sim \text{Bernoulli}(p_{i,j,k}) \quad (2)$$

$p_{i,j,k}$ 即个体 i 在第 k 个观测周期在相机位点 j 被捕获的概率。SCR考虑了动物的空间活动范围, 并根据家域中心和相机位点的距离关系建立捕获率的函数。捕获率取决于相机位点 x_j 和个体家域中心 s_i 的距离, 呈半正态分布的捕获率过程表示如下:

$$p_{i,j} = p_0 \exp(-\|x_j - s_i\|^2/2\sigma^2) \quad (3)$$

其中, $p_{i,j}$ 为个体 i 在相机位点 j 的捕获率, p_0 为家域

中心与相机位点重合时的探测率, σ 为决定捕获率随家域中心与相机位点距离下降速率的空间尺度参数。

与传统的标记-重捕模型相比, SCR模型除了需要明确相机和动物个体的空间位置外, 不会因为采样面积而影响密度估计的准确性(密度估计对采样范围不敏感)。在调查设计上, 基于SCR方法也更加灵活, 允许相机布设中出现空洞(Royle et al, 2018)。此外, 应用该方法估计的绝对数量和密度在不同空间或时间尺度、相同或不同物种间都具有可比性。由于以上优点, SCR在动物种群生态学研究中得到越来越多的应用。

2 基于标记-重捕框架的红外相机数据收集分析步骤和操作原则

以标记-重捕为目的的红外相机数据收集和处过程可分为野外相机布设、个体辨识、建立个体捕获历史 and 数据分析4个主要环节, 具体操作步骤和原则如下:

(1)野外布设相机。相机应安放在最易观测到目标物种的位置, 布设面积至少应大于1个个体的家域面积, 相机间的空间距离应小于家域半径, 布设位点数不少于40-50个, 考虑种群封闭, 布设时间以90-120 d为宜(Tobler & Powell, 2013)。研究设计应尽可能多地捕获个体, 获得不同位点的重捕获信息, 较多的数据可提高参数估计的精确度, 可以分析影响种群的变量, 如性别、时间、行为等, 以更真实地反映密度(Sollmann et al, 2012)。

(2)辨识个体。从野外收集的红外相机数据中筛选出含有目标动物的照片(或视频)。根据拍摄角度, 对比身体两侧、头部、背部等处的斑纹, 以区分个体。个体数量较少时可以通过人工目视比对, 数量较多时使用识别软件以提高鉴别和管理效率, 如运用3D技术识别斑纹图案的ExtractCompare软件。一些条件下, 还可根据显露的生殖器判别雌雄。

(3)建立捕获历史。对于传统的标记-重捕模型, 需要每个捕获个体在每个采样周期是否捕获的信息, 以“1”表示捕获, “0”表示未捕获。对于SCR模型, 除了个体在每个采样周期是否捕获的信息外, 还需要相机位点以及相机工作情况等信息。根据研究目的, 还可添加性别等变量。

(4)分析数据。标记-重捕数据常用的分析方法

有两种: 一种是基于概率论的最大似然估计(Borchers & Efford, 2008), 常用的软件是以R语言为基础的软件包secr; 另一种是基于贝叶斯统计理论(Royle et al, 2009a), 目前常用的分析工具是R中的SPACECAP、SCRbayes等分析包。此外, 基于BUGS编程语言的数据分析方法近些年也越来越多地用于标记-重捕数据分析中, 特别是较为复杂的模型。

3 应用案例: 四川青城山森林公园野外家猫的数量估计

3.1 研究方法

青城山森林公园(30°54' N, 103°35' E)位于四川省都江堰市, 海拔800-1,200 m。2014年2-4月, 我们布设了20台相机对该区域的兽类和地栖鸟类开展监测。红外相机调查显示青城山景区内分布有一定数量的外来家猫个体。可根据体色和斑纹的差异来判别外来家猫个体, 用以估计其数量和密度。

以10天为1个采样周期, 构建家猫个体的捕获历史, 在最外围的相机周围建立宽度为1 km的缓冲区作为研究区域, 运用R统计软件中的secr包构建SCR模型, 估计家猫的密度和数量, 其中探测率函数定义为半正态分布, 捕获过程定义为二项式分布, 密度、活动中心遇见率和空间尺度参数均为恒定值。

本研究的家猫数据及R代码见附录1和附录2。

3.2 研究结果

经统计, 20台相机累计的相机总捕获天数为1,600, 共拍摄到62次家猫, 经鉴定为8只家猫个体(图1)。

经统计分析, 青城山森林公园外来家猫数量估计为19只(95%置信区间为12-43), 密度估计值为2只/km²(95%置信区间为0.89-4.51只/km²)(表1)。

4 展望

本文介绍了传统的标记-重捕模型和SCR模型的基本原理和概念以及在国内外的应用, 总结了基于红外相机技术的数据采集和处理环节的基本原则和注意事项, 并以青城山家猫为实例展示了数据分析的基本步骤。SCR模型由于在建立个体捕获历史中考虑了精确的生态学过程, 被广泛地应用于野生动物研究中, 为验证生态学假说并了解一些生态

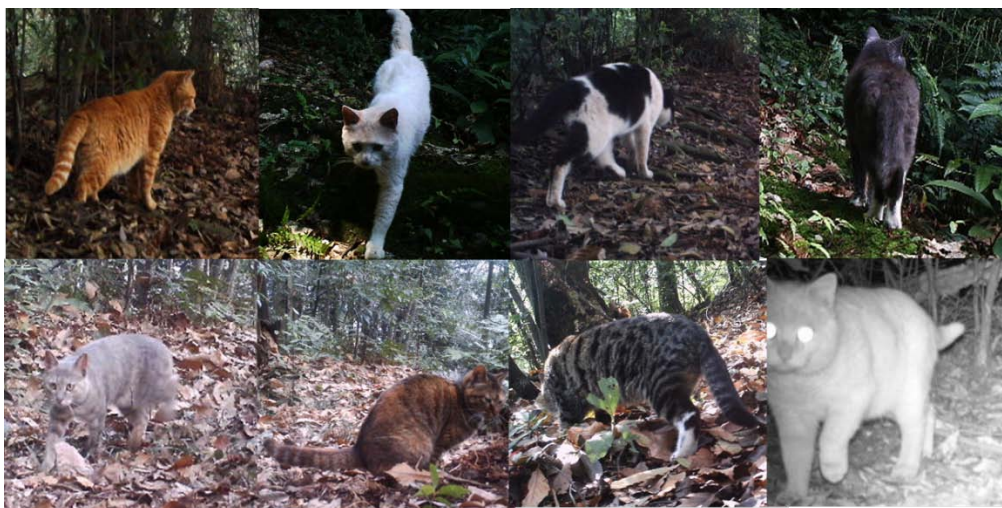


图1 青城山森林公园红外相机捕获的8只家猫个体

Fig. 1 Cat individual identification, showing the different strip patterns and colors of the eight domestic cats recorded by camera traps in Qingchengshan Forest Park

表1 基于空间标记-重捕模型估计青城山森林公园外来家猫数量的种群参数

Table 1 Population parameters of domestic cats in Qingchengshan Forest Park using spatially capture-recapture model

参数 Parameters	估计值 Estimates	标准误 SE	95%置信区间 95% CI
密度 Density (inds./km ²)	2.00	0.87	0.89–4.51
种群数量 Population size	19	7	12–43
活动中心的探测率 Encounter rates when camera sites coincide with home range centers	0.99	0.00	0.99–1.00
空间尺度参数 Spatial scale parameter of detection function (m)	179.40	40.68	115.68–278.23

学现象背后的驱动机制提供了可能。特别是近些年研究者对模型进行了改良和整合,让该方法应用范围更广,适用于研究资源选择、景观连接、种群动态、个体移动与扩散等空间过程。

基于多年的种群监测数据,标记-重捕模型不仅可以估计种群数量和密度,还可用于种群动态的估计(Karanth et al, 2006; Royle et al, 2014)。运用经典的Jolly-Seber和Comack-Jolly-Seber模型框架的稳健设计方法(Pollock, 1982)进行种群统计参数(demographic parameters)分析,研究存活、补充更新等种群参数,以了解种群变化趋势,为确定保护目标和评估保护成效提供科学依据(Gardner et al, 2010; Schaub & Royle, 2014)。如Duangchantrasiri等(2016)通过研究泰国Huai Kha Khaeng保护区在增强执法情况下虎种群动态以及存活率等种群参数,说明2021年虎数量翻倍的保护目标难以实现。

SCR模型还可模拟景观连接性,用于景观管理、廊道设计和保护区设计(Royle et al, 2013, 2014)。景观结构是影响动物活动和分布的重要因素,无偏

估计捕获率需要考虑生态景观的结构特点,以更好地理解动物的空间利用格局。该模型提供了空间明确的种群密度信息,可以为种群的空间分布和成因提供客观推断,用以理解种群的景观利用。特别是结合了连接度的空间模型,可以用于估计密度和连接度(Fuller et al, 2016)。如果提供景观质量信息,运用最小成本路径法(least-cost path distance)根据空间捕获历史估计景观阻力参数,就可以评估从一个区域移动到另一个区域的成本(Royle et al, 2013),以衡量个体景观移动的难易程度,为廊道设计和保护区设计等保护实践提供科学依据。

整合了资源选择的SCR模型是应用的一个重要方向。SCR为模拟动物第二层次和第三层次的资源选择提供了模型框架(Royle et al, 2018)。第二层次的资源选择影响动物个体活动中心的位置。SCR模型中个体的活动中心 S_1, \dots, S_n 都有明确指代,如果个体活动中心的密度是与空间环境变量相关的函数,可以参数化个体活动中心的选择过程,验证第二层次的资源选择假说,理解影响物种密度非均匀

分布的机制(Proffitt et al, 2015)。第三层次的资源选择影响SCR模型的捕获率。将捕获率模拟为与距离和生境结构变量有关的函数(Linden et al, 2018), 可用于模拟栖息地选择, 检验假设并解释相关生态学现象。

通过SCR模型还可以描述个体的空间分布, 用于研究物种内和物种间的相互作用, 特别是用于理解与野生动物密度和个体相互作用有关的疾病扩散传播的研究(Muneza et al, 2017)。另外, 还发展了空间标记-重见模型(spatial mark-resight model), 用于估计只有部分个体可辨识物种的种群参数。未来, 整合多源调查方法的模型也是SCR发展的方向, 如红外相机数据与DNA样本数据(Gopalswamy et al, 2012; Sollmann et al, 2013)的结合, 以及红外相机与GPS项圈的结合。例如, 可以通过无线电项圈追踪技术了解动物的活动范围和家域, 从而定义研究区域(Soisalo & Cavalcanti, 2006), 在种群水平上了解个体移动(Royle et al, 2016)和资源选择(Linden et al, 2018)以及在可部分识别个体模型中的应用。但是功能更多样化的SCR模型分析往往需要大量的数据, 个体重捕获次数少会影响结果的置信度, 数量稀少的物种较难获得足够的样本量是目前实际应用中面临的问题, 因而数据分析的灵活性和易操作性也有待提高。

致谢: 感谢四川省青城山森林公园对红外相机数据收集的大力支持。

参考文献

- Alexander JS, Gopalswamy AM, Shi K, Riordan P (2015) Face value: Towards robust estimates of snow leopard densities. *PLoS ONE*, 10, e0134815.
- Alexander JS, Zhang CC, Shi K, Riordan P (2016) A granular view of a snow leopard population using camera traps in Central China. *Biological Conservation*, 197, 27–31.
- Balme GA, Hunter LTB, Slotow R (2009) Evaluating methods for counting cryptic carnivores. *Journal of Wildlife Management*, 73, 433–441.
- Borchers DL, Efford M (2008) Spatially explicit maximum likelihood methods for capture-recapture studies. *Biometrics*, 64, 377–385.
- Duangchantrasiri S, Umponjan M, Simcharoen S, Pattanavibool A, Chaiwattana S, Maneerat S, Kumar N, Jathanna D, Srivathsa A, Karanth KU (2016) Dynamics of a low-density tiger population in Southeast Asia in the context of improved law enforcement. *Conservation Biology*, 30, 639–648.
- Efford MG (2004) Density estimation in live-trapping studies. *Oikos*, 106, 598–610.
- Fuller AK, Sutherland CS, Royle JA, Hare MP (2016) Estimating population density and connectivity of American mink using spatial capture-recapture. *Ecological Applications*, 26, 1125–1135.
- Gardner B, Reppucci J, Lucherini M, Royle JA (2010) Spatially explicit inference for open populations: Estimating demographic parameters from camera-trap studies. *Ecology*, 91, 3376–3383.
- Gerber BD, Karpanty SM, Kelly MJ (2012) Evaluating the potential biases in carnivore capture-recapture studies associated with the use of lure and varying density estimation techniques using photographic-sampling data of the Malagasy civet. *Population Ecology*, 54, 43–54.
- Goldberg JF, Tempa T, Norbu N, Hebblewhite M, Mills LS, Wangchuk TR, Lukacs P (2015) Examining temporal sample scale and model choice with spatial capture-recapture models in the common leopard *Panthera pardus*. *PLoS ONE*, 10, e0140757.
- Gopalswamy AM, Royle JA, Delampady M, Nichols JD, Karanth KU, Macdonald DW (2012) Density estimation in tiger populations: Combining information for strong inference. *Ecology*, 93, 1741–1751.
- Gray TNE, Prum S (2012) Leopard density in post-conflict landscape, Cambodia: Evidence from spatially explicit capture-recapture. *Journal of Wildlife Management*, 76, 163–169.
- Hearn AJ, Ross J, Bernard H, Bakar SA, Hunter LTB, Macdonald DW (2016) The first estimates of marbled cat *Pardofelis marmorata* population density from Bornean primary and selectively logged forest. *PLoS ONE*, 11, e0151046.
- Heilbrun RD, Silvy NJ, Peterson MJ, Tewes ME (2006) Estimating bobcat abundance using automatically triggered cameras. *Wildlife Society Bulletin*, 34, 69–73.
- Jackson RM, Roe JD, Wangchuk R, Hunter DO (2006) Estimating snow leopard population abundance using photography and capture-recapture techniques. *Wildlife Society Bulletin*, 34, 772–781.
- Johnson A, Vongkhamheng C, Hedemark M, Saithongdam T (2006) Effects of human-carnivore conflict on tiger (*Panthera tigris*) and prey populations in Lao PDR. *Animal Conservation*, 9, 421–430.
- Karanth KU (1995) Estimating tiger *Panthera tigris* populations from camera-trap data using capture-recapture models. *Biological Conservation*, 71, 333–338.
- Karanth KU, Nichols JD (1998) Estimation of tiger densities in India using photographic captures and recaptures. *Ecology*, 79, 2852–2862.
- Karanth KU, Nichols JD, Kumar NS, Hines JE (2006) Assessing tiger population dynamics using photographic capture-recapture

- sampling. *Ecology*, 87, 2925–2937.
- Karki JB, Pandav B, Jnawali SR, Shrestha R, Pradhan NMB, Lamichane BR, Khanal P, Subedi N, Jhala YV (2015) Estimating the abundance of Nepal's largest population of tigers *Panthera tigris*. *Oryx*, 49, 150–156.
- Kelly MJ, Noss AJ, Di Bitetti MS, Maffei L, Arispe RL, Paviolo A, De Angelo CD, Di Blanco YE (2008) Estimating puma densities from camera trapping across three study sites: Bolivia, Argentina, and Belize. *Journal of Mammalogy*, 89, 408–418.
- Lebreton JD, Burnham KP, Clobert J, Anderson DR (1992) Modeling survival and testing biological hypotheses using marked animals: A unified approach with case studies. *Ecological Monographs*, 62, 67–118.
- Lincoln FC (1930) Calculating waterfowl abundance on the basis of banding returns. United States Department of Agriculture, Circular, 118, 1–4.
- Linden DW, Siren APK, Pekins PJ (2018) Integrating telemetry data into spatial capture-recapture modifies inferences on multi-scale resource selection. *Ecosphere*, 9, e02203.
- Luskin MS, Albert WR, Tobler MW (2017) Sumatran tiger survival threatened by deforestation despite increasing densities in parks. *Nature Communications*, 8, 1783.
- Ma M, Xu F, Chundawat RS, Jumabay K, Wu YQ, Ai ZZ, Zhu MH (2006) Camera trapping of snow leopards for the photo capture rate and population size in the Muzat Valley of Tianshan Mountains. *Acta Zoologica Sinica*, 52, 788–793. (in Chinese with English abstract) [马鸣, 徐峰, Chundawat RS, Jumabay K, 吴逸群, 艾则孜, 朱玛洪 (2006) 利用自动照相术获得天山雪豹拍摄率与个体数量. *动物学报*, 52, 788–793.]
- Muneza AB, Linden DW, Montgomery RA, Dickman AJ, Roloff GJ, Macdonald DW, Fennessy JT (2017) Examining disease prevalence for species of conservation concern using non-invasive spatial capture-recapture techniques. *Journal of Applied Ecology*, 54, 709–717.
- Ngoprasert D, Reed DH, Steinmetz R, Gale GA (2012) Density estimation of Asian bears using photographic capture-recapture sampling based on chest marks. *Ursus*, 23, 117–133.
- O'Brien TG, Kinnaird MF, Wibisono HT (2003) Crouching tigers, hidden prey: Sumatran tiger and prey populations in a tropical forest landscape. *Animal Conservation*, 6, 131–139.
- O'Connell AF, Nichols JD, Karanth KU (2011) *Camera Traps in Animal Ecology*. Springer, Tokyo.
- Otis DL, Burnham KP, White GC, Anderson DR (1978) Statistical inference from capture data on closed animal populations. *Wildlife Monographs*, 62, 3–135.
- Parmenter RR, Yates TL, Anderson DR, Burnham KP, Dunnum JL, Franklin AB, Friggens MT, Lubow BC, Miller M, Olson GS (2003) Small-mammal density estimation: A field comparison of grid-based vs. web-based density estimators. *Ecological Monographs*, 73, 1–26.
- Petersen CGJ (1896) The yearly immigration of young plaice into the Limfjord from the German Sea. Report of the Danish Biological Station 1895, 6, 5–84.
- Pollock KH (1982) A capture-recapture design robust to unequal probability of capture. *Journal of Wildlife Management*, 46, 752–757.
- Proffitt KM, Goldberg JF, Hebblewhite M, Russell R, Jimenez BS, Robinson HS, Pilgrim K, Schwartz MK (2015) Integrating resource selection into spatial capture-recapture models for large carnivores. *Ecosphere*, 6, 239.
- Rayan DM, Mohamad SW, Dorward L, Aziz SA, Clements GR, Wong CTC, Traeholt C, Magintan D (2012) Estimating the population density of the Asian tapir (*Tapirus indicus*) in a selectively logged forest in Peninsular Malaysia. *Integrative Zoology*, 7, 373–380.
- Reppucci J, Gardner B, Lucherini M (2011) Estimating detection and density of the Andean cat in the high Andes. *Journal of Mammalogy*, 92, 140–147.
- Royle JA, Chandler RB, Gazenski KD, Graves TA (2013) Spatial capture-recapture models for jointly estimating population density and landscape connectivity. *Ecology*, 94, 287–294.
- Royle JA, Chandler RB, Sollmann R, Gardner B (2014) *Spatial Capture-recapture*. Academic Press, New York.
- Royle JA, Dorazio RM (2008) *Hierarchical Modeling and Inference in Ecology: The Analysis of Data from Populations, Metapopulations and Communities*. Academic Press, San Diego.
- Royle JA, Fuller AK, Sutherland C (2016) Spatial capture-recapture models allowing Markovian transience or dispersal. *Population Ecology*, 58, 53–62.
- Royle JA, Fuller AK, Sutherland C (2018) Unifying population and landscape ecology with spatial capture-recapture. *Ecography*, 41, 444–456.
- Royle JA, Karanth KU, Gopalaswamy AM, Kumar NS (2009a) Bayesian inference in camera trapping studies for a class of spatial capture-recapture models. *Ecology*, 90, 3233–3244.
- Royle JA, Magoun AJ, Gardner B, Valkenburg P, Lowell RE (2011) Density estimation in a wolverine population using spatial capture-recapture models. *Journal of Wildlife Management*, 75, 604–611.
- Royle JA, Nichols JD, Karanth KU, Gopalaswamy AM (2009b) A hierarchical model for estimating density in camera-trap studies. *Journal of Applied Ecology*, 46, 118–127.
- Schaub M, Royle JA (2014) Estimating true instead of apparent survival using spatial Cormack-Jolly-Seber models. *Methods in Ecology and Evolution*, 5, 1316–1326.
- Sekar CC, Deming WE (1949) On a method of estimating birth and death rates and the extent of registration. *Publications of the American Statistical Association*, 44, 101–115.
- Sharma K, Bayrakcismith R, Tumursukh L, Johansson O, Sevger P, McCarthy T, Mishra C (2014) Vigorous dynamics underlie a stable population of the endangered snow leopard *Panthera uncia* in Tost Mountains, South Gobi, Mongolia.

PLoS ONE, 9, e101319.

- Silver SC, Ostro LET, Marsh LK, Maffei L, Noss AJ, Kelly MJ, Wallace RB, Gomez H, Ayala G (2004) The use of camera traps for estimating jaguar *Panthera onca* abundance and density using capture/recapture analysis. *Oryx*, 38, 148–154.
- Simcharoen S, Pattanavibool A, Karanth KU, Nichols JD, Kumar N (2007) How many tigers *Panthera tigris* are there in Huai Kha Khaeng Wildlife Sanctuary, Thailand? An estimate using photographic capture-recapture sampling. *Oryx*, 41, 447–453.
- Soisalo MK, Cavalcanti S (2006) Estimating the density of a jaguar population in the Brazilian Pantanal using camera-traps and capture-recapture sampling in combination with GPS radio-telemetry. *Biological Conservation*, 129, 487–496.
- Sollmann R, Furtado MM, Gardner B, Hofer H, Jacomo AT, Tôres NM, Silveira L (2011) Improving density estimates for elusive carnivores: Accounting for sex-specific detection and movements using spatial capture-recapture models for jaguars in central Brazil. *Biological Conservation*, 144, 1017–1024.
- Sollmann R, Gardner B, Belant JL (2012) How does spatial study design influence density estimates from spatial capture-recapture models? *PLoS ONE*, 7, e34575.
- Sollmann R, Torres NM, Furtado MM, Jacomo ATD, Palomares F, Roques S, Silveira L (2013) Combining camera-trapping and noninvasive genetic data in a spatial capture-recapture framework improves density estimates for the jaguar. *Biological Conservation*, 167, 242–247.
- Song DZ, Wang BP, Jiang JY, Wan SP, Cui SM, Wang TM, Feng LM (2014) Using camera trap to monitor a North Chinese leopard (*Panthera pardus japonensis*) population and their main ungulate prey. *Biodiversity Science*, 22, 733–736. (in Chinese with English abstract) [宋大昭, 王卜平, 蒋进原, 万绍平, 崔士明, 王天明, 冯利民 (2014) 山西晋中庆城林场华北豹及其主要猎物种群的红外相机监测. 生物多样性, 22, 733–736.]
- Spehar SN, Loken B, Rayadin Y, Royle JA (2015) Comparing spatial capture-recapture modeling and nest count methods to estimate orangutan densities in the Wehea Forest, East Kalimantan, Indonesia. *Biological Conservation*, 191, 185–193.
- Tichon J, Rotem G, Ward P (2017) Estimating abundance of striped hyenas (*Hyaena hyaena*) in the Negev Desert of Israel using camera traps and closed capture-recapture models. *European Journal of Wildlife Research*, 63, 5.
- Tobler MW, Hibert F, Debeir L, Richard-Hansen C (2014) Estimates of density and sustainable harvest of the lowland tapir *Tapirus terrestris* in the Amazon of French Guiana using a Bayesian spatially explicit capture-recapture model. *Oryx*, 48, 410–419.
- Tobler MW, Powell GVN (2013) Estimating jaguar densities with camera traps: Problems with current designs and recommendations for future studies. *Biological Conservation*, 159, 109–118.
- Trolle M, Kéry M (2003) Estimation of ocelot density in the Pantanal using capture-recapture analysis of camera-trapping data. *Journal of Mammalogy*, 84, 607–614.
- Vitkalova AV, Feng LM, Rybin AN, Gerber BD, Miquelle DG, Wang TM, Yang HT, Shevtsova EI, Aramilev VV, Ge JP (2018) Transboundary cooperation improves endangered species monitoring and conservation actions: A case study of the global population of Amur leopards. *Conservation Letters*, 11, e12574.
- Wang TM, Feng LM, Mou P, Wu JG, Smith JL, Xiao WH, Yang HT, Dou HL, Zhao XD, Cheng YC, Zhou B, Wu HY, Zhang L, Tian Y, Guo QX, Kou XJ, Han XM, Miquelle DG, Oliver CD, Xu RM, Ge JP (2016) Amur tigers and leopards returning to China: Direct evidence and a landscape conservation plan. *Landscape Ecology*, 31, 491–503.
- Wang TM, Feng LM, Yang HT, Han B, Zhao YH, Juan L, Lü XY, Zou L, Li T, Xiao WH, Mou P, Smith JLD, Ge JP (2017) A science-based approach to guide Amur leopard recovery in China. *Biological Conservation*, 210, 47–55.
- Wegge P, Pokheral CP, Jnawali SR (2004) Effects of trapping effort and trap shyness on estimates of tiger abundance from camera trap studies. *Animal Conservation*, 7, 251–256.
- White GC (1982) Capture-recapture and Removal Methods for Sampling Closed Populations. Los Alamos National Laboratory, Los Alamos, New Mexico.
- Wilting A, Mohamed A, Ambu LN, Lagan P, Mannan S, Hofer H, Sollmann R (2012) Density of the vulnerable Sunda clouded leopard *Neofelis diardi* in two commercial forest reserves in Sabah, Malaysian Borneo. *Oryx*, 46, 423–426.
- Wu AL, Chen P, Zhang XF (2014) Shooting rate of *Catopuma temminckii* by auto-induction infrared camera and estimation of population density in Changqing Nature Reserve. *Shaanxi Forest Science and Technology*, (1), 22–24. (in Chinese with English abstract) [武阿莉, 陈鹏, 张晓峰 (2014) 长青保护区自动感应红外相机金猫拍摄率与种群密度. 陕西林业科技, (1), 22–24.]
- Xiao WH, Feng LM, Mou P, Miquelle DG, Hebblewhite M, Goldberg JF, Robinson HS, Zhao XD, Zhou B, Wang TM, Ge JP (2016) Estimating abundance and density of Amur tigers along the Sino-Russian border. *Integrative Zoology*, 11, 322–332.
- Yang ZC, Chen Y, Li JS, Wang LF, Piao Y, Song ZY, Shi K (2018) Individual identification and population size assessment for Asian elephant based on camera-trapping techniques. *Acta Theriologica Sinica*, 38, 18–27. (in Chinese with English abstract) [杨子诚, 陈颖, 李俊松, 王利繁, 飘优, 宋志勇, 时坤 (2018) 基于红外相机技术对亚洲象个体识别和种群数量的评估. 兽类学报, 38, 18–27.]
- Zhu LF, Zhan XJ, Wu H, Zhang SN, Meng T, Bruford MW, Wei FW (2010) Conservation implications of drastic

reductions in the smallest and most isolated populations of giant pandas. *Conservation Biology*, 24, 1299–1306.

Zimmermann F, Breitenmoser-Wursten C, Molinari-Jobin A, Breitenmoser U (2013) Optimizing the size of the area surveyed for monitoring a Eurasian lynx (*Lynx lynx*)

population in the Swiss Alps by means of photographic capture-recapture. *Integrative Zoology*, 8, 232–243.

(责任编辑: 李义明 责任编辑: 闫文杰)

附录 Supplementary Material

附录1 青城山家猫标记-重捕分析数据

Appendix 1 Data for domestic cats capture-recapture analysis
<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2018194-1.txt>

附录2 青城山家猫标记-重捕分析R代码

Appendix 2 R code for domestic cats capture-recapture analysis
<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2018194-2.txt>



•研究报告•

应用红外相机数据研究动物活动节律 ——以广东车八岭保护区鸡形目鸟类为例

陈立军¹ 束祖飞³ 肖治术^{1,2*}

1 (中国科学院动物研究所农业虫害鼠害综合治理研究国家重点实验室, 北京 100101)

2 (中国科学院大学, 北京 100049)

3 (广东车八岭国家级自然保护区, 广东韶关 512500)

摘要: 动物活动节律和时间生态位分化是动物行为在时间维度的分布, 是对时间资源利用的重要体现。动物活动节律受到环境因素和种间作用的影响, 因此, 了解动物活动节律以及时间生态位有助于揭示群落中同域分布物种时间资源利用的差异及共存机制。近10多年来, 红外相机技术在国内野外动物监测研究中得到广泛应用, 积累了大量有时间记录的动物行为数据, 极大地促进了动物活动节律和时间生态位分化的深入研究。本文对动物活动节律研究以及应用红外相机数据研究动物活动节律的方法进行梳理, 采用核密度估计方法, 利用广东车八岭国家级自然保护区的红外相机监测数据, 分析了鸡形目鸟类的活动节律, 以阐述单物种和多物种的活动节律以及种间作用对动物日活动节律的影响。研究结果表明车八岭保护区白鹇(*Lophura nycthemera*)、白眉山鹧鸪(*Arborophila gingica*)和灰胸竹鸡(*Bambusicola thoracica*)等3个鸡形目物种之间存在不同程度的竞争, 物种间的日活动节律呈现中等程度的重叠。最后, 针对动物活动节律分析方法应用的建议及影响因素进行讨论, 希望为国内动物活动节律研究提供参考。

关键词: 日活动节律; 红外相机; 鸡形目; 核密度估计; 物种共存; 广东车八岭国家级自然保护区

Application of camera-trapping data to study daily activity patterns of Galliformes in Guangdong Chebaling National Nature Reserve

Lijun Chen¹, Zufei Shu³, Zhishu Xiao^{1,2*}

1 State Key Laboratory of Integrated Management of Pest Insects and Rodents, Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101

2 University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049

3 Guangdong Chebaling National Nature Reserve, Shaoguan, Guangdong 512500

Abstract: Animal activity patterns and temporal niches can indicate the distribution of animal behavior and the utilization resources over time. Environmental variables and interspecific interactions have important effects on animal activity and temporal niche partitioning. These two factors in turn can help understand mechanisms of niche partitioning among sympatric species as well as species coexistence and community composition. Due to the extensive use and deployment of infrared cameras for nearly a decade, a large amount of time-recorded behavioral data has been accumulated. These data are conducive to studying activity rhythms and temporal niches in depth. In the present paper, we reviewed research on animal activity using infrared cameras in combination with in situ monitoring data from the Guangdong Chebaling National Nature Reserve to better understand three Galliformes species. A kernel density was used to estimate the activity and interspecific effects of a single species as well as for multispecies activity. Our study reveals a moderate overlap among Galliformes species, *Lophura nycthemera*, *Arborophila gingica* and *Bambusicola thoracica*, which may be caused by interspecific competition. We discuss the limitations of daily activity analyses to

收稿日期: 2018-06-26; 接受日期: 2018-10-26

基金项目: 国家重点研发项目(2017YFC0503802; 2016YFC0500105)、中国科学院生物多样性监测与研究网络兽类多样性监测网运行经费、中国博士后科学基金(2017M620905)、2017年中央林业改革发展资金和2016年中央财政林业补助资金

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

[give a reference for similar research.](#)

Key words: daily activity pattern; infrared camera; Galliformes; kernel density estimation; species coexistence; Guangdong Chebaling National Nature Reserve

近10多年来,红外相机技术在国内外野生动物监测研究中得到广泛应用,积累了大量有时间记录的野生动物行为数据,极大地促进了野生动物的活动节律和时间生态位分化的深入研究(O'Connell et al, 2011; 肖治术等, 2014; Steenweg et al, 2017)。因此,了解和掌握动物活动节律的分析方法将有助于揭示群落中同域分布物种在时间、空间的利用差异及其共存机制(Ridout & Linkie, 2009; Rowcliffe et al, 2014; Dominoni et al, 2017)。

目前,国外应用红外相机数据开展动物活动节律的研究多以核密度估计方法(kernel density estimation)分析为主,用于描述单物种和多物种的活动节律以及重叠程度(Ridout & Linkie, 2009; Oliveira-Santos et al, 2013; Rowcliffe et al, 2014),主要类群包括陆生哺乳动物和地栖性鸟类等(Bridges & Noss, 2011)。陆生哺乳动物主要包括食肉类(Di Bitetti et al, 2010; Monterroso et al, 2014)、有蹄类(Ferregueti et al, 2015)、啮齿类(Meek et al, 2012)和灵长类(Gerber et al, 2012),鸟类以鸡形目为主(Li et al, 2010)。采用红外相机数据分析动物活动节律的研究已经证实同域分布物种的时间生态位分化是物种稳定共存的主要机制之一(Ridout & Linkie, 2009; Di Bitetti et al, 2010; Monterroso et al, 2014; Sunarto et al, 2015)。例如,同域分布的美洲豹(*Panthera onca*)和美洲狮(*Puma concolor*)等6种猫科动物具有不同的活动节律,形态相似的长尾虎猫(*Leopardus wiedii*)和美洲山猫(*Puma yagouaroundi*)分别为夜行性和昼行性,其他物种为晨昏性,活动高峰时间因物种体重不同而不同(Di Bitetti et al, 2009)。

国内早期使用红外相机研究动物日活动节律的研究对象为刺鼠(*Niviventer coxingi*)(Pei, 1995)、猕猴(*Macaca mulatta*)、鼬獾(*Melogale moschata*)和蓝腹鹇(*Lophura swinhoii*)(裴家骥, 1998)。到21世纪前10年,研究的动物类群和种类逐渐增加,包括小灵猫(*Viverricula indica*)、花面狸(*Paguma larvata*)、食蟹獾(*Herpestes urva*)和鼬獾(Chen et al, 2009)、扭角羚(*Budorcas taxicolor*, 李明富等, 2011)以及血雉

(*Ithaginis cruentus*)和红腹角雉(*Tragopan temminckii*)等鸡形目鸟类(Li et al, 2010)。近5年来,红外相机技术在我国各级自然保护区的野生动物多样性监测研究中得到广泛应用(Li et al, 2010; 李晟等, 2014; 肖治术等, 2014, 2017)。应用红外相机研究日活动节律的动物种类在迅速增加(附录1),如哺乳动物中的帚尾豪猪(*Atherurus macrourus*, 温立嘉等, 2016)、马鹿(*Cervus elaphus*, 陈琛等, 2017)、蒙新河狸(*Caster fiber birulai*, 刘冬志等, 2015)、普氏野马(*Equus przewalskii*, 吴兵等, 2017)、亚洲狗獾(*Meles leucurus*)、猪獾(*Arctonyx collaris*)、豹猫(*Prionailurus bengalensis*)、貉(*Nyctereutes procyonoides*)、中华斑羚(*Naemorhedus griseus*)和野猪(*Sus scrofa*)(贾晓东等, 2014; 王长平等, 2015; 张源笙等, 2017),鸡形目包括红腹锦鸡(*Chrysolophus pictus*, 刘小斌等, 2017)、白冠长尾雉(*Syrnaticus reevesii*, 赵玉泽等, 2013)和白鹇(*Lophura nycthemera*, 余建平, 2017)等。尽管国内基于红外相机数据开展动物活动节律研究的类群在逐渐增多,但大多数研究是对各类群动物活动节律的描述性分析,而通过活动节律来探讨群落内物种共存的作用机制的研究仍相对较少(Li et al, 2010; Bu et al, 2016)。

本文以广东车八岭国家级自然保护区(以下简称车八岭保护区)白鹇、白眉山鹇(*Arborophila gingica*)和灰胸竹鸡(*Bambusicola thoracica*)为研究对象,采用核密度估计方法,比较分析3种竞争物种之间的活动节律及其重叠程度,以阐述单物种和多物种的活动节律以及种间作用对物种活动节律的影响。

1 材料与方法

1.1 研究地点及数据采集

车八岭保护区位于广东省始兴县东南部,总面积75.45 km²。植物区系为南亚热带向中亚热带过渡类型,是南岭山脉南缘保存完整、面积较大、分布集中、原生性较强的具有代表性的中亚热带常绿阔叶林(徐燕千, 1993)。

我们于2016年底在全区范围布设红外相机对

区内野生动物进行监测。相机布设方案:以整个保护区为单位制作1 km × 1 km网格地图,采用系统抽样对车八岭保护区所有网格(80个)进行调查,即每个网格设置1个相机位点(即1台红外相机,型号为Ltl-6511),对陆生大中型兽类和雉鸡类进行为期1年的物种编目调查,时间为2016年12月底至2018年1月初,每隔3-5个月采集1批数据(共3批数据),更换电池和SD卡。所采集的红外相机数据和相机位点信息上传到图像数据管理系统CameraData,对所有采集图像数据进行物种识别和相关数据信息的挖掘,最后由系统直接导出Excel数据表进行分析。

1.2 数据分析原理及方法

1.2.1 数据分析原理

日活动节律的数据类型是以24 h为周期的数据,对于该类数据的分析主要采用非参数核密度估计方法,假设动物行为以24 h为周期循环的连续时间分布,其行为事件是在连续时间分布中进行随机取样,核密度估计方法对数据分布不附加任何假定,是一种从数据样本本身出发研究数据分布特征的方法(Ridout & Linkie, 2009)。该方法可计算动物平均活动时长、中位数、标准差、方差和密度等日活动节律的主要参数(Lund & Agostinelli, 2007)。该方法对多峰的活动数据处理有一定的局限性,不能准确预测活动时长和活动高峰等参数(Di Bitetti et al, 2010; Norris et al, 2010; Ramesh et al, 2012)。Oliveira-Santos等(2013)提出了条件循环核密度方法计算红外相机数据的活动时长和活动高峰期等参数,通过绘制不同的等值线来表征不同活动集中程度,95%的等值线表征95%的活动事件发生的时间区间,利用50%的等值线表征日活动高峰。

对于多物种活动节律的重叠分析主要基于核密度估计的方法,比较成对物种的日活动节律的重叠系数。重叠系数是通过最少2个周期长度的密度函数的各时间点上的两两比较而获得(Ridout & Linkie, 2009)。Schmid和Schmidt (2006)关于非参数估计的重叠系数(Δ)作了详细的研究,用等价数学表达式计算重叠系数的5个预测值。根据Ridout和Linkie (2009)以及Meredith和Ridout (2014)的模拟结果,重叠系数(Δ)预测值由成对物种中较小的样本数决定,如果较小的样本数少于50个记录, Δ_1 预测值最好;而当较小样本数大于75时, Δ_4 预测值表现最好。

1.2.2 数据分析方法

基于核密度估计方法分析红外相机数据的动物日活动节律,主要涉及R软件的overlap包(Meredith & Ridout, 2014)和activity包(Rowcliffe, 2016)。具体的数据分析步骤包括前期的图像数据鉴定与预处理以及基于R软件进行日活动节律数据分析2个主要步骤:

(1)图像数据鉴定与预处理。每个物种所拍摄照片数不能直接用于动物活动节律分析,首先需要计算独立有效照片数(O'Brien et al, 2003)。本研究设定同一位点30 min内拍到的同种多张照片或视频,记为1张独立有效照片。

(2)基于R软件进行日活动节律数据分析的具体分析流程如下:

(a)将独立有效照片的时间转化为弧度数据,首先由原始时间数据(时:分:秒)转为小数(数值范围0-1),再转化为弧度数据。

(b)导入overlap包,用densityPlot()函数绘制单物种核密度曲线图,曲线的平滑度由densityPlot函数的adjust参数调整(adjust ≥ 1时为默认值,绘制平滑曲线;adjust < 1时,绘制螺旋曲线),调整adjust参数会影响活动节律重叠度的计算结果。根据Ridout和Linkie (2009)模拟结果,建议用adjust = 0.8计算 Δ_1 , adjust = 1计算 Δ_4 。

(c)用overlapEst()函数计算重叠系数。根据成对物种较小的样本数,选取合适的重叠系数,判断重叠程度。

(d)平滑自主抽样(smoothed bootstrap),核密度曲线拟合原始观察值,然后随机取样模拟观察值,采用平滑自主抽样计算重叠系数的置信区间。

(e)活动节律的重叠度是纯描述性的,没有提供一个阈值验证物种的活动节律差异是否显著。activity包的compareCkern()函数利用Wald test对同一分布的循环预测值进行概率检验(Rowcliffe, 2016)。

本研究的数据及R代码见附录2和附录3。

2 结果

2017年调查期间共获得白鹇、灰胸竹鸡、白眉山鹇3种鸟类的独立有效照片2,983张,其中白鹇2,658张,白眉山鹇200张,灰胸竹鸡125张。活动

节律分析表明:白鹇为昼行性,活动高峰在8:00–15:00;白眉山鹇为昼行性,在8:00和17:00出现2个活动高峰;灰胸竹鸡亦为昼行性,在9:00和18:00出现2个活动高峰(图1)。

三种鸡形目鸟类的日活动节律重叠程度的分析结果表明,白鹇与白眉山鹇活动节律的重叠系数为0.80,日活动节律曲线差异显著($\Delta = 0.80, P < 0.01$);白鹇与灰胸竹鸡活动节律的重叠系数为0.86,日活动节律曲线差异显著($\Delta = 0.86, P = 0.02$);灰胸竹鸡与白眉山鹇活动节律的重叠系数为0.87,日活动节律曲线差异不显著($\Delta = 0.87, P = 0.14$) (图1)。以上结果表明白鹇作为优势种与灰胸竹鸡和白眉山鹇等具有明显的日活动节律分化,而灰胸竹鸡和白眉山鹇的活动节律无显著分化。

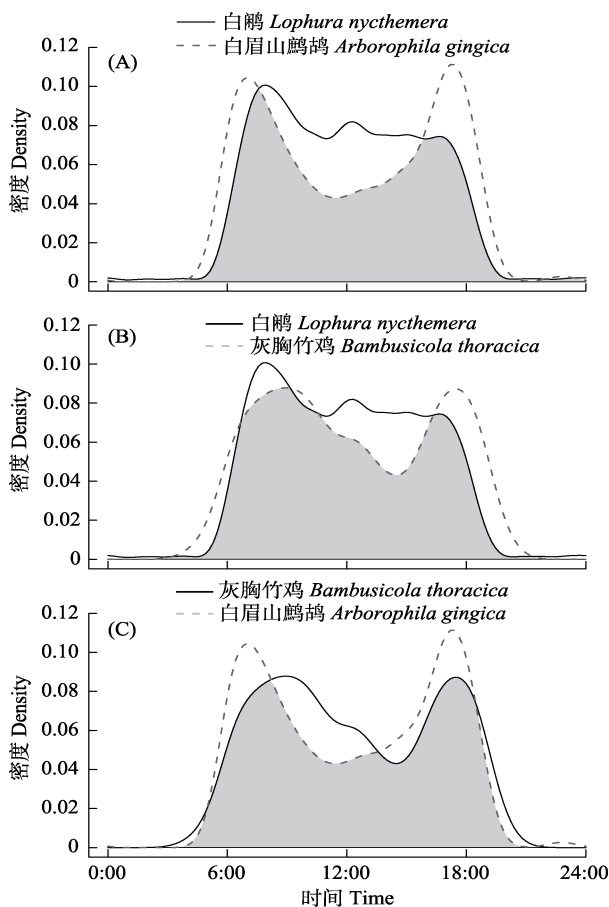


图1 车八岭国家级自然保护区白鹇和白眉山鹇(A)、白鹇和灰胸竹鸡(B)、白眉山鹇和灰胸竹鸡(C)的活动节律曲线比较,灰色为重叠区域。

Fig. 1 Comparison of daily activity patterns of *Lophura nycthemera*, *Arborophila gingica* and *Bambusicola thoracica*, in Chebaling National Nature Reserve. The overlapping coefficient equals the area in grey.

3 讨论

本研究以车八岭保护区的3种鸡形目鸟类为研究对象,采用核密度估计方法对3种鸟类的日活动节律及其重叠程度进行了分析,发现车八岭保护区中白鹇、白眉山鹇和灰胸竹鸡等3个鸡形目物种之间存在不同程度的竞争,物种间活动节律呈现为中等程度的重叠。同时本研究对动物日活动节律及其重叠程度的数据分析相关的R语言软件包进行了详细介绍,为国内动物活动节律研究提供参考。

活动节律分析的结果还受其他因素的影响。动物日活动节律受本地昼夜时长的影响,日出和日落时间的变化导致物种活动高峰提前或延迟,尤其是在高纬度地区,昼夜长度和日出日落时间存在明显的季节性变化,不同季节对同种动物调查结果可能截然不同,因此,不同纬度地区的比较研究中,日出日落时间的动态对动物活动节律的影响不容忽视(Aschoff, 1966; Nouvellet et al, 2012)。此外动物活动节律的比较研究也最好是在同一纬度和相同季节的不同区域间进行。本研究中采用同一研究地点的鸡形目鸟类的活动数据,因此,不用考虑地区日出日落时间差异的影响,但本研究采用的数据集为保护区全年的监测数据,可能存在日出日落时间季节性差异的影响,在进一步的研究中应考虑不同季节的鸡形目鸟类活动节律的差异比较。群落内物种的日活动节律及其重叠程度同时受到环境梯度及人类干扰的影响,环境因素和人为干扰导致活动重叠变化的规律和机制有待进一步研究。

动物活动节律受到实验设计及相机布设方案的影响。目前应用于活动节律分析的数据多来源于以生物多样性监测研究为主的实验设计。此类研究的相机布设方案与以活动节律研究为主的相机布设方案有所不同,后者需要更多地考虑研究对象的活动范围与相机的间隔距离,不同的相机间距适用于不同的动物类群的活动节律研究(O'Connell et al, 2011)。以生物多样性监测调查为目的的相机布设以固定距离监测所有动物类群,不能满足“特定时间段内动物被红外相机记录到的概率与其本身活动强度成正相关”的前提假设,应用该类数据分析动物活动节律时可能会出现偏差(Rowcliffe et al, 2014)。在动物活动节律研究的相机布设方案中,相机间距一般不超过物种家域的直径距离

(Rowcliffe et al, 2014)。此外, 红外相机方法并不适合于所有动物类群, 仅适用于地面活动为主的动物类群(O'Connell et al, 2011)。

在动物活动节律及其生态和进化机制研究中, 红外相机技术应与其他调查方法紧密结合, 综合多种技术优势(Frey et al, 2017)。近年来, 研究人员开始将红外相机、遥测方法和直接观察方法结合起来。Leuchtenberger等(2013)在对大水獭(*Pteronura brasiliensis*)的行为节律研究中, 将红外相机布设在兽穴口附近和排泄点, 记录其全天兽穴的利用和气味标记行为; 此外, 在白天还采用遥测和直接观察(目标取样法)两种方法研究水獭群的行为。Suselbeek等(2014)综合自动遥测系统、手动遥测和红外相机三种方法, 以新热带雨林的中美毛臀刺鼠(*Dasyprocta punctate*)和虎猫(*Leopardus pardalis*)为研究对象, 验证避让捕食风险假说(risk allocation hypothesis)。综合多种方法的研究具有明显的技术优势, 获得的行为数据更加全面完整, 但不同方法获得的行为学数据的整合成为目前急需解决的问题。此外, 动物活动节律和时间生态位与空间生态位的研究结合, 可从时空生态位立体研究物种对环境变化的响应, 以便全面理解种间互作和群落动态过程, 为拓展生态学理论和动物保护决策制定提供科学基础。

利用红外相机技术收集动物的行为及其活动节律数据, 有利于全面掌握动物日活动节律以及物种间的相互作用和群落构建的机制。虽然目前关于动物活动节律的研究以及分析方法有了很大进步, 但仍有许多问题值得探索。首先, 环境因素对活动节律影响的分析方法还不够完善, 较多的研究集中在单个环境因素对活动节律的影响, 而考虑多个环境因素对活动节律影响的研究还较少。其次, 较少有研究评估不同实验设计采集的数据对动物活动节律研究结果的影响; 最后, 人类干扰对野生动物的影响受到极大关注, 导致人类干扰对动物活动节律的影响也成为物种保护研究的重要内容之一。因此, 今后的研究应加强探讨多个环境因素以及人为干扰对动物活动节律和时间生态位分化影响的研究, 这有助于理解物种共存机制以及物种保护政策的制定。

致谢: 感谢广东车八岭国家级自然保护区管理人员以及野外调查人员的支持。

参考文献

- Aschoff J (1966) Circadian activity pattern with two peaks. *Ecology*, 47, 657–662.
- Bridges AS, Noss AJ (2011) Behavior and activity patterns. In: *Camera Traps in Animal Ecology* (eds O'Connell AF, Nichols JD, Karanth KU), pp. 57–69. Springer, Tokyo.
- Bu H, Wang F, McShea WJ, Lu Z, Wang D, Li S (2016) Spatial co-occurrence and activity patterns of mesocarnivores in the temperate forests of Southwest China. *PLoS ONE*, 11, e0164271.
- Chen C, Hu L, Chen ZJ, Jiang XL, Wu LJ, Wang XL, Bao WD (2017) Variations in seasonal activity pattern of red deer in southern part of Daxing'an Ling Mountains, northeastern China. *Journal of Beijing Forestry University*, 39(4), 55–62. (in Chinese with English abstract) [陈琛, 胡磊, 陈照娟, 姜秀丽, 乌力吉, 王晓玲, 鲍伟东 (2017) 大兴安岭南段马鹿日活动节律的季节变化研究. *北京林业大学学报*, 39(4), 55–62.]
- Chen MT, Tewes ME, Pei KJ, Grassman LI (2009) Activity patterns and habitat use of sympatric small carnivores in southern Taiwan. *Mammalia*, 73, 20–26.
- Di Bitetti MS, De Angelo CD, Di Blanco YE, Paviolo A (2010) Niche partitioning and species coexistence in a neotropical felid assemblage. *Acta Oecologica*, 36, 403–412.
- Di Bitetti MS, Di Blanco YE, Pereira JA, Paviolo A, Pérez IJ (2009) Time partitioning favors the coexistence of sympatric crab-eating foxes (*Cerdocyon thous*) and pampas foxes (*Lycalopex gymnocercus*). *Journal of Mammalogy*, 90, 479–490.
- Dominoni DM, Åkesson S, Klaassen R, Spoelstra K, Bulla M (2017) Methods in field chronobiology. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 372, 20160247.
- Ferreguetti AC, Tomás WM, Bergallo HG (2015) Density, occupancy, and activity pattern of two sympatric deer (*Mazama*) in the Atlantic forest, Brazil. *Journal of Mammalogy*, 96, 1245–1254.
- Frey S, Fisher JT, Burton AC, Volpe JP, Rowcliffe M (2017) Investigating animal activity patterns and temporal niche partitioning using camera-trap data: Challenges and opportunities. *Remote Sensing in Ecology and Conservation*, 3, 123–132.
- Gerber BD, Karpanty SM, Randrianantenaina J (2012) Activity patterns of carnivores in the rain forests of Madagascar: Implications for species coexistence. *Journal of Mammalogy*, 93, 667–676.
- Jia XD, Liu XH, Yang XZ, Wu PF, Songer M, Cai Q, He XB, Zhu Y (2014) Seasonal activity patterns of ungulates in Qinling Mountains based on camera-trap data. *Biodiversity*

- Science, 22, 737–745. (in Chinese with English abstract) [贾晓东, 刘雪花, 杨兴中, 武鹏峰, Songer M, 蔡琼, 何祥博, 朱云 (2014) 利用红外相机技术分析秦岭有蹄类动物活动节律的季节性差异. 生物多样性, 22, 737–745.]
- Leuchtenberger C, Zucco CA, Ribas C, Magnusson W, Mourão G (2013) Activity patterns of giant otters recorded by telemetry and camera traps. *Ethology Ecology & Evolution*, 26, 19–28.
- Li MF, Li S, Wang DJ, McShea WJ, Guan TP, Chen LM (2011) The daily activity patterns of takin *Budorcas taxicolor* in winter and spring at Tangjiahe Nature Reserve, Sichuan Province. *Sichuan Journal of Zoology*, 30, 850–855. (in Chinese with English abstract) [李明富, 李晟, 王大军, McShea WJ, 官天培, 谌利民 (2011) 四川唐家河自然保护区扭角羚冬春季日活动模式研究. 四川动物, 30, 850–855.]
- Li S, McShea WJ, Wang DJ, Shao LK, Shi XG (2010) The use of infrared-triggered cameras for surveying phasianids in Sichuan Province, China. *Ibis*, 152, 299–309.
- Li S, Wang DJ, Xiao ZS, Li XH, Wang TM, Feng LM, Wang Y (2014) Camera-trapping in wildlife research and conservation in China: Review and outlook. *Biodiversity Science*, 22, 685–695. (in Chinese with English abstract) [李晟, 王大军, 肖治术, 李欣海, 王天明, 冯利民, 王云 (2014) 红外相机技术在我国野生动物研究与保护中的应用与前景. 生物多样性, 22, 685–695.]
- Liu DZ, Huang XW, Chu HJ, Liu YC, Zhang F, Chen G, Qi YJ (2015) Activity rhythms of Sino-Mongolia beaver (*Caster fiber birulai*) measured with infrared camera traps in Xinjiang, China. *Arid Zone Research*, 32, 205–211. (in Chinese with English abstract) [刘冬志, 黄效文, 初红军, 刘元超, 张帆, 陈刚, 戚英杰 (2015) 基于红外相机陷阱技术的蒙新河狸(*Caster fiber birulai*)活动节律. 干旱区研究, 32, 205–211.]
- Liu XB, Wei W, Zheng XG, Zhao KH, He SW, Zhou WL (2017) Activity rhythms of golden pheasant (*Chrysolophus pictus*) and satyr tragopan (*Tragopan temminckii*) revealed by infrared-triggered cameras. *Chinese Journal of Zoology*, 52, 194–202. (in Chinese with English abstract) [刘小斌, 韦伟, 郑筱光, 赵凯辉, 何少文, 周文良 (2017) 红腹锦鸡和红腹角雉活动节律——基于红外相机监测数据. 动物学杂志, 52, 194–202.]
- Liu XH, Wu PF, Songer M, Cai Q, He XB, Zhu Y, Shao XM (2013) Monitoring wildlife abundance and diversity with infrared camera traps in Guanyinshan Nature Reserve of Shaanxi Province, China. *Ecological Indicators*, 33, 121–128.
- Lund U, Agostinelli C (2007) Circstats: Circular statistics. <https://CRAN.R-project.org/package=CircStats>. (accessed on 2019-01-07)
- Meek PD, Zewe F, Falzon G (2012) Temporal activity patterns of the swamp rat (*Rattus lutreolus*) and other rodents in north-eastern New South Wales, Australia. *Australian Mammalogy*, 34, 223–233.
- Meredith M, Ridout M (2014) Overlap: Estimates of coefficient of overlapping for animal activity patterns. <https://CRAN.R-project.org/package=overlap>. (accessed on 2019-01-07)
- Monterroso P, Alves PC, Ferreras P (2014) Plasticity in circadian activity patterns of mesocarnivores in Southwestern Europe: Implications for species coexistence. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 68, 1403–1417.
- Norris D, Michalski F, Peres CA (2010) Habitat patch size modulates terrestrial mammal activity patterns in Amazonian forest fragments. *Journal of Mammalogy*, 91, 551–560.
- Nouvellet P, Rasmussen GSA, Macdonald DW, Courchamp F, Braae A (2012) Noisy clocks and silent sunrises: Measurement methods of daily activity pattern. *Journal of Zoology*, 286, 179–184.
- O'Brien TG, Kinnaird MF, Wibisono HT (2003) Crouching tigers, hidden prey: Sumatran tiger and prey populations in a tropical forest landscape. *Animal Conservation*, 6, 131–139.
- O'Connell AF, Nichols JD, Karanth KU (2011) *Camera Traps in Animal Ecology: Methods and Analyses*. Springer, New York.
- Oliveira-Santos LGR, Zucco CA, Agostinelli C (2013) Using conditional circular kernel density functions to test hypotheses on animal circadian activity. *Animal Behaviour*, 85, 269–280.
- Pei KJ (1995) Activity rhythm of the spinous country rat (*Niviventer coxingi*) in Taiwan. *Zoological Studies*, 34, 55–58.
- Pei KJ (1998) An evaluation of using auto-trigger cameras to record activity patterns of wild animals. *Taiwan Journal of Forestry Science*, 13, 317–324. (in Chinese with English abstract) [裴家骥 (1998) 利用自动照相设备记录野生动物活动模式之评估. 台湾林业科学, 13, 317–324.]
- Ramesh T, Kalle R, Sankar K, Qureshi Q, Bennett N (2012) Spatio-temporal partitioning among large carnivores in relation to major prey species in Western Ghats. *Journal of Zoology*, 287, 269–275.
- Ridout MS, Linkie M (2009) Estimating overlap of daily activity patterns from camera trap data. *Journal of Agricultural, Biological and Environmental Statistics*, 14, 322–337.
- Rowcliffe JM, Kays R, Kranstauber B, Carbone C, Jansen PA, Fisher D (2014) Quantifying levels of animal activity using camera trap data. *Methods in Ecology and Evolution*, 5, 1170–1179.
- Rowcliffe M (2016) Activity: Animal Activity Statistics. <https://CRAN.R-project.org/package=activity>. (accessed on 2019-01-07)
- Schmid F, Schmidt R (2006) Multivariate extensions of Spearman's rho and related statistics. *Statistics and Probability Letters*, 77, 407–416.
- Steenweg R, Hebblewhite M, Kays R, Ahumada RJ, Fisher JT, Burton C, Townsend SE, Carbone C, Rowcliffe JM, Whittington J, Brodie J, Royle JA, Switalski A, Clevenger AP, Heim N, Rich LN (2017) Scaling-up camera traps:

- Monitoring the planet's biodiversity with networks of remote sensors. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 15, 26–34.
- Sunarto S, Kelly MJ, Parakkasi K, Hutajulu MB (2015) Cat coexistence in central Sumatra: Ecological characteristics, spatial and temporal overlap, and implications for management. *Journal of Zoology*, 296, 104–115.
- Suselbeek L, Emsens WJ, Hirsch BT, Kays R, Rowcliffe JM, Zamora-Gutierrez V, Jansen PA (2014) Food acquisition and predator avoidance in a Neotropical rodent. *Animal Behaviour*, 88, 41–48.
- Wang CP, Liu XH, Wu PF, Cai Q, Shao XM, Zhu Y, Songer M (2015) Research on behavior and abundance of wild boar (*Sus scrofa*) via infrared camera in Guanyinshan Nature Reserve in Qinling Mountains, China. *Acta Theriologica Sinica*, 35, 147–156. (in Chinese with English abstract) [王长平, 刘雪花, 武鹏峰, 蔡琼, 邵小明, 朱云, Songer M (2015) 应用红外相机技术研究秦岭观音山自然保护区内野猪的行为和丰富度. *兽类学报*, 35, 147–156.]
- Wen LJ, Guo YM, Huang J, Song Y (2016) The activity rhythm of the Asiatic brush-tailed porcupine *Atherurus macrourus* and its correlation with the phases of the moon. *Chinese Journal of Zoology*, 51, 347–352. (in Chinese with English abstract) [温立嘉, 郭玉民, 黄建, 宋阳 (2016) 帚尾豪猪活动节律及其与月光周期的相关性. *动物学杂志*, 51, 347–352.]
- Wu B, Chu WW, Wu HP, Ren SB, He L, Ge Y, Bu L, Chu HJ (2017) Activity rhythms of reintroducing Przewalski's horse (*Equus przewalskii*) at watering holes by camera traps. *Chinese Journal of Zoology*, 52, 545–554. (in Chinese with English abstract) [吴兵, 初雯雯, 吴洪潘, 任松柏, 贺雷, 葛炎, 布兰, 初红军 (2017) 卡拉麦里山有蹄类自然保护区水源地野放普氏野马的活动节律: 基于红外相机监测数据. *动物学杂志*, 52, 545–554.]
- Xiao ZS, Li XH, Jiang GS (2014) Applications of camera trapping to wildlife surveys in China. *Biodiversity Science*, 22, 683–684. (in Chinese) [肖治术, 李欣海, 姜广顺 (2014) 红外相机技术在我国野生动物监测研究中的应用. *生物多样性*, 22, 683–684.]
- Xiao ZS, Li XY, Xiang ZF, Li M, Jiang XL, Zhang LB (2017) Overview of the mammal diversity observation network of Sino BON. *Biodiversity Science*, 25, 237–245. (in Chinese with English abstract) [肖治术, 李学友, 向左甫, 李明, 蒋学龙, 张礼标 (2017) 中国兽类多样性监测网的建设规划与进展. *生物多样性*, 25, 237–245.]
- Xu YQ (1993) A comprehensive report on investigation in Chebaling National Nature Reserve. In: *Collected Papers for Investigation in Chebaling National Nature Reserve* (ed. Editorial Committee of Collected Papers for Investigation in Chebaling National Nature Reserve), pp. 1–7. Guangdong Science and Technology Press, Guangzhou. (in Chinese with English abstract) [徐燕千 (1993) 车八岭国家级自然保护区调查研究综合报告. 见: 车八岭国家级自然保护区调查研究论文集 (车八岭国家级自然保护区调查研究论文集编委会编), 1–7页. 广东科技出版社, 广州.]
- Yu JP, Qian HY, Chen XN, Li S, Shen XL (2017) Daily activity pattern of silver pheasant (*Lophura nycthemera*) using camera-traps. *Chinese Journal of Zoology*, 52, 937–944. (in Chinese with English abstract) [余建平, 钱海源, 陈小南, 李晟, 申小莉 (2017) 基于红外相机技术的白鹇日活动节律研究. *动物学杂志*, 52, 937–944.]
- Zhang YS, Jiang J, Jiang WJ, Wang D, Fan YQ, Tang XM, Bao WD (2017) Activity patterns of mammals in Beijing Songshan National Nature Reserve. *Sichuan Journal of Zoology*, 36, 460–467. (in Chinese with English abstract) [张源笙, 蒋健, 蒋万杰, 王丹, 范雅倩, 汤小明, 鲍伟东 (2017) 北京松山国家级自然保护区兽类活动节律初步研究. *四川动物*, 36, 460–467.]
- Zhao YZ, Wang ZC, Xu JL, Luo X, An LD (2013) Activity rhythm and behavioral time budgets of wild Reeves's pheasant (*Syrmaticus reevesii*) using infrared camera. *Acta Ecologica Sinica*, 33, 6021–6027. (in Chinese with English abstract) [赵玉泽, 王志臣, 徐基良, 罗旭, 安丽丹 (2013) 利用红外照相技术分析野生白冠长尾雉活动节律及时间分配. *生态学报*, 33, 6021–6027.]

(责任编辑: 丁平 责任编辑: 闫文杰)

附录 Supplementary Material

附录1 国内基于红外相机数据研究动物活动节律的文献(截至2018年6月)

Appendix 1 The research papers of animal activity pattern using infrared camera in China (before June 2018)
<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2018178-1.pdf>

附录2 广东车八岭国家级自然保护区3种鸡形目鸟类活动节律数据

Appendix 2 The activity data of three Galliformes species in Guangdong Chebaling National Nature Reserve
<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2018178-2.xlsx>

附录3 3种鸡形目鸟类活动节律分析的R代码

Appendix 3 The R code of activity analysis of three Galliformes species
<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2018178-3.txt>

陈立军, 束祖飞, 肖治术. 应用红外相机数据研究动物活动节律——以广东车八岭保护区鸡形目鸟类为例. 生物多样性, 2019, 27 (3): 266–272.
<http://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2018178>

附录1 国内基于红外相机数据研究动物活动节律的文献(截至2018年6月)

Appendix 1 The research papers of animal activity pattern using infrared camera in China (before June 2018)

物种 Species	研究地点 Research sites	科学问题 Scientific objectives	参考文献 References
刺鼠(<i>Niviventer coxingi</i>)	台湾	日活动节律	Pei, 1995
猕猴(<i>Macaca mulatta</i>)、鼬獾(<i>Melogale moschata</i>)、蓝腹鹇(<i>Lophura swinhoii</i>)	台湾	活动节律的研究方法评估	裴家骥, 1998
小鹿(<i>Muntiacus reevesi</i>)	台湾	日活动节律	McCullough et al, 2000
黑熊(<i>Ursus thibetanus</i>)	台湾	日活动节律以及季节性变化	Hwang & Garshelis, 2007
小灵猫(<i>Viverricula indica</i>)、花面狸(<i>Paguma larvata</i>)、食蟹獾(<i>Herpestes urva</i>)、鼬獾(<i>Melogale moschata</i>)	台湾	活动节律和生境利用	Chen et al, 2009
血雉(<i>Ithaginis cruentus</i>)、红腹角雉(<i>Tragopan temminckii</i>)	四川王朗和卧龙国家级自然保护区	日活动节律	Li et al, 2010
扭角羚(<i>Budorcas taxicolor</i>)	四川唐家河	日活动节律	李明富等, 2011
黑麂(<i>Muntiacus crinifrons</i>)	浙江古田山国家级自然保护区	日活动节律以及季节性变化	章书声等, 2012
白冠长尾雉(<i>Syrmaticus reevesii</i>)	湖北省广水市蔡河	日活动节律以及季节性变化	赵玉泽等, 2013
狼(<i>Canis lupus</i>)	新疆卡拉麦里山有蹄类自然保护区	日活动节律	王渊等, 2014
野骆驼(<i>Camelus ferus</i>)	甘肃敦煌西湖国家级自然保护区	日活动节律	薛亚东等, 2015
大熊猫(<i>Ailuropoda melanoleuca</i>)、毛冠鹿(<i>Elaphodus cephalophus</i>)	四川王朗国家级自然保护区	日活动节律与节律重叠	段利娟, 2014
亚洲狗獾(<i>Meles leucurus</i>)	青海湖地区	日活动节律	李峰和蒋志刚, 2014
羚牛(<i>Budorcas taxicolor</i>)、川西斑羚(<i>Naemorhedus griseus</i>)、中华鬣羚(<i>Capricornis milneedwardsii</i>)、毛冠鹿(<i>Elaphodus cephalophus</i>)、小鹿(<i>Muntiacus reevesi</i>)、林麝(<i>Moschus berezovskii</i>)	陕西观音山自然保护区	日活动节律以及季节性变化	贾晓东等, 2014
蒙新河狸(<i>Caster fiber birulai</i>)	新疆布尔根河狸自然保护区	活动模式	刘冬志等, 2015
梅花鹿(<i>Cervus nippon</i>)	吉林珲春国家级自然保护区	日活动节律以及季节性变化	黄沛琳等, 2015
赤麂(<i>Muntiacus muntjak</i>)	广西弄岗国家级自然保护区	日活动节律以及季节性变化	汪国海等, 2015
梅花鹿(<i>Cervus nippon</i>)、野猪(<i>Sus scrofa</i>)、马鹿(<i>Cervus elaphus</i>)、豹(<i>Capreolus pygargus</i>)	吉林汪清国家级自然保护区	日活动节律以及季节性变化	李琦, 2015
野猪(<i>Sus scrofa</i>)	秦岭观音山自然保护区	日活动节律以及季节性变化	王长平等, 2015

陈立军, 束祖飞, 肖治术. 应用红外相机数据研究动物活动节律——以广东车八岭保护区鸡形目鸟类为例. 生物多样性, 2019, 27 (3): 266–272.
<http://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2018178>

花面狸(<i>Paguma larvata</i>)、豹猫(<i>Prionailurus bengalensis</i>)、猪獾(<i>Arctonyx collaris</i>)、黄喉貂(<i>Martes flavigula</i>)、黄鼬(<i>Mustela sibirica</i>)	四川岷山北部	物种共存和活动节律重叠	Bu et al, 2016
帚尾豪猪(<i>Atherurus macrourus</i>)	西藏墨脱县	活动节律与月光周期关系	温立嘉等, 2016
岩松鼠(<i>Sciurotamias davidianus</i>)、中华斑羚(<i>Naemorhedus griseus</i>)、狍(<i>Capreolus pygargus</i>)	北京雾灵山自然保护区	日活动节律	汤小明等, 2016
小泡巨鼠(<i>Leopoldamys edwardsi</i>)、帚尾豪猪(<i>Atherurus macrourus</i>)、赤腹松鼠(<i>Callosciurus erythraeus</i>)、北树鼩(<i>Tupaia belangeri</i>)、赤麂(<i>Muntiacus muntjak</i>)、白鹇(<i>Lophura nycthemera</i>)	广西弄岗森林动态监测样地	日活动节律	李生强等, 2016
北山羊(<i>Capra ibex</i>)	新疆阿尔泰山东部	日活动节律以及季节性变化	胡亮等, 2016
马鹿(<i>Cervus elaphus</i>)	内蒙古赛罕乌拉国家级自然保护区	日活动节律以及季节性变化	陈琛等, 2017
普氏野马(<i>Equus przewalskii</i>)	新疆卡拉麦里山有蹄类自然保护区	日活动节律以及季节性变化	吴兵等, 2017
岩松鼠(<i>Sciurotamias davidianus</i>)、北花松鼠(<i>Tamias sibiricus</i>)、亚洲狗獾(<i>Meles leucurus</i>)、猪獾(<i>Arctonyx collaris</i>)、豹猫(<i>Prionailurus bengalensis</i>)、貉(<i>Nyctereutes procyonoides</i>)、花面狸(<i>Paguma larvata</i>)、中华斑羚(<i>Naemorhedus griseus</i>)、野猪(<i>Sus scrofa</i>)	北京松山国家级自然保护区	日活动节律的季节性变化	张源笙等, 2017
红腹锦鸡(<i>Chrysolophus pictus</i>)、红腹角雉(<i>Tragopan temminckii</i>)	陕西省佛坪国家级自然保护区	日活动节律以及季节性变化	刘小斌等, 2017
白鹇(<i>Lophura nycthemera</i>)	浙江古田山国家级自然保护区	日活动节律	余建平等, 2017
白鹇(<i>Lophura nycthemera</i>)	浙江凤阳山-百山祖国家级自然保护区	日活动节律	吴友贵等, 2017
红腹角雉(<i>Tragopan temminckii</i>)	湖北神农架国家级自然保护区	人为干扰与活动节律	李佳等, 2017
雪豹(<i>Panthera uncia</i>)	四川卧龙国家级自然保护区	日活动节律	唐卓等, 2017a
绿尾虹雉(<i>Lophophorus lhuysii</i>)	四川卧龙国家级自然保护区	日活动节律	唐卓等, 2017b
蒙古野驴(<i>Equus hemionus</i>)	新疆卡拉麦里山有蹄类自然保护区	日活动节律以及季节性变化	吴洪潘等, 2014
绿尾虹雉(<i>Lophophorus lhuysii</i>)	四川小寨子沟国家级自然保护区	日活动节律以及季节性变化	陈俊橙等, 2018

参考文献

Bu H, Wang F, McShea WJ, Lu Z, Wang D, Li S (2016) Spatial co-occurrence and activity patterns of mesocarnivores in the temperate forests of southwest China. PLoS ONE, 11, e0164271.

陈立军, 束祖飞, 肖治术. 应用红外相机数据研究动物活动节律——以广东车八岭保护区鸡形目鸟类为例. 生物多样性, 2019, 27 (3): 266–272.
<http://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2018178>

Chen JC, He F, Peng B, Yu X, Wu YJ, Ran JH (2018) Daily activity pattern of *Lophophorus lhuysii* during spring and summer in Xiaozhaizigou National Nature Reserve, Sichuan. *Sichuan Journal of Zoology*, 37, 241–250. (in Chinese with English abstract) [陈俊橙, 贺飞, 彭波, 余翔, 吴永杰, 冉江洪 (2018) 四川小寨子沟国家级自然保护区绿尾虹雉的日活动行为特征. *四川动物*, 37, 241–250.]

Chen C, Hu L, Chen ZJ, Jiang XL, Wu LJ, Wang XL, Bao WD (2017) Variations in seasonal activity pattern of red deer in southern part of Daxing'an Ling Mountains, northeastern China. *Journal of Beijing Forestry University*, 39(4), 55–62. (in Chinese with English abstract) [陈琛, 胡磊, 陈照娟, 姜秀丽, 乌力吉, 王晓玲, 鲍伟东 (2017) 大兴安岭南段马鹿日活动节律的季节变化研究. *北京林业大学学报*, 39(4), 55–62.]

Chen MT, Tewes ME, Pei KJ, Grassman LI (2009) Activity patterns and habitat use of sympatric small carnivores in southern Taiwan. *Mammalia*, 73, 20–26.

Duan LJ (2014) Study on Activity and Habitat Use of Giant Panda and its Sympatric Species in Wanglang Nature Reserve. Master dissertation, Beijing Forestry University, Beijing. (in Chinese with English abstract) [段利娟 (2014) 王朗自然保护区大熊猫及其同域物种活动节律及栖息地利用研究. 硕士学位论文, 北京林业大学, 北京.]

Hu L, Chu HJ, Wang L, Liu YC, Zhang JY, Chen G (2016) Activity pattern of *Capra ibex* by camera-trapping in the eastern Altai Mountains. *Biotechworld*, (4), 36–39. (in Chinese) [胡亮, 初红军, 王丽, 刘元超, 张钧泳, 陈刚 (2016) 基于红外相机陷阱技术的阿尔泰山东部北山羊(*Capra ibex*)的活动节律. *生物技术世界*, (4), 36–39.]

Huang PL, Xiao WH, Yang HT, Zhou B, Zhao XD, Wu HY, Feng LM, Wang TM (2015) Activity patterns and group behaviors of sika deer (*Cervus nippon mantchuricus*). *Journal of Beijing Normal University (Natural Science)*, 51, 498–503. (in Chinese with English abstract) [黄沛琳, 肖文宏, 杨海涛, 周博, 赵小丹, 武红艳, 冯利民, 王天明 (2015) 东北梅花鹿种群活动节律和集群行为研究. *北京师范大学学报(自然科学版)*, 51, 498–503.]

Hwang MH, Garshelis DL (2007) Activity patterns of Asiatic black bears (*Ursus thibetanus*) in the central mountains of Taiwan. *Journal of Zoology*, 271, 203–209.

Jia XD, Liu XH, Yang XZ, Wu PF, Songer M, Cai Q, He XB, Zhu Y (2014) Seasonal activity patterns of ungulates in Qinling Mountains based on camera-trap data. *Biodiversity Science*, 22, 737–745. (in Chinese with English abstract) [贾晓东, 刘雪华, 杨兴中, 武鹏峰, Songer M, 蔡琼, 何祥博, 朱云 (2014) 利用红外相机技术分析秦岭有蹄类动物活动节律的季节性差异. *生物多样性*, 22, 737–745.]

Li F, Jiang ZG (2014) Is nocturnal rhythm of Asian badger (*Meles leucurus*) caused by human activity? A case study in the eastern area of Qinghai Lake. *Biodiversity Science*, 22, 758–763. (in Chinese with English abstract) [李峰, 蒋志刚 (2014) 狗獾夜间活动节律是受人类活动影响而形成的吗? 基于青海湖地区的研究实例. *生物多样性*, 22, 758–763.]

陈立军, 束祖飞, 肖治术. 应用红外相机数据研究动物活动节律——以广东车八岭保护区鸡形目鸟类为例. 生物多样性, 2019, 27 (3): 266–272.
<http://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2018178>

- Li J, Liu F, Li DQ, Xu HQ, Jiang J (2017) Daily activity rhythm of temminck's tragopan (*Tragopan temminckii*) based on infrared camera monitoring. *Scientia Silvae Sinicae*, 53, 170–176. [李佳, 刘芳, 李迪强, 徐海青, 蒋军 (2017) 基于红外相机监测分析的红腹角雉日活动节律. 林业科学, 53, 170–176.]
- Li MF, Li S, Wang DH, McShea WJ, Guan TP, Chen LM (2011) The daily activity patterns of takin *Budorcas taxicolor* in winter and spring at Tangjiahe Nature Reserve, Sichuan Province. *Sichuan Journal of Zoology*, 30, 850–855. (in Chinese with English abstract) [李明富, 李晟, 王大军, McShea WJ, 官天培, 谌利民 (2011) 四川唐家河自然保护区扭角羚冬春季日活动模式研究. 四川动物, 30, 850–855.]
- Li Q (2015) Population Density and Activity Rhythms of Amur Tiger's Main Prey in Wangqing Nature Reserve, Jilin Province, China. Master dissertation, Northeast Forestry University, Haerbin. (in Chinese with English abstract) [李琦 (2015) 吉林汪清自然保护区东北虎主要猎物种群密度及活动节律的研究. 硕士学位论文, 东北林业大学, 哈尔滨.]
- Li S, McShea WJ, Wang DJ, Shao LK, Shi XG (2010) The use of infrared-triggered cameras for surveying phasianids in Sichuan Province, China. *Ibis*, 152, 299–309.
- Li SQ, Wang GH, Shi ZP, Li XK, Xiao ZS, Zhou QH (2016) Infrared camera traps for monitoring mammal and bird diversity and activity pattern in limestone habitats. *Acta Theriologica Sinica*, 36, 272–281. (in Chinese with English abstract) [李生强, 汪国海, 施泽攀, 李先琨, 肖治术, 周岐海 (2016) 红外相机技术监测喀斯特生境兽类和鸟类多样性及活动节律. 兽类学报, 36, 272–281.]
- Liu DZ, Huang XW, Chu HJ, Liu YC, Zhang F, Chen G, Qi YJ (2015) Activity rhythms of Sino-Mongolia beaver (*Caster fiber birulai*) measured with infrared camera traps in Xinjiang, China. *Arid Zone Research*, 32, 205–211. (in Chinese with English abstract) [刘冬志, 黄效文, 初红军, 刘元超, 张帆, 陈刚, 戚英杰 (2015) 基于红外相机陷阱技术的蒙新河狸(*Caster fiber birulai*)活动节律. 干旱区研究, 32, 205–211.]
- Liu XB, Wei W, Zheng XG, Zhao KH, He SW, Zhou WL (2017) Activity rhythms of golden pheasant (*Chrysolophus pictus*) and satyr tragopan (*Tragopan temminckii*) revealed by infrared-triggered cameras. *Chinese Journal of Zoology*, 52, 194–202. (in Chinese with English abstract) [刘小斌, 韦伟, 郑筱光, 赵凯辉, 何少文, 周文良 (2017) 红腹锦鸡和红腹角雉活动节律——基于红外相机监测数据. 动物学杂志, 52, 194–202.]
- McCullough DR, Pei KJ, Wang Y (2000) Home range, activity patterns, and habitat relations of Reeves' muntjacs in Taiwan. *The Journal of Wildlife Management*, 64, 430–441.
- Pei KJ (1995) Activity rhythm of the spinous country rat (*Niviventer coxingi*) in Taiwan. *Zoological Studies*, 34, 55–58.
- Pei KJ (1998) An evaluation of using auto-trigger cameras to record activity patterns of wild animals. *Taiwan Journal of Forestry Science*, 13, 317–324. (in Chinese with English abstract) [裴家骥 (1998) 利用自动

陈立军, 束祖飞, 肖治术. 应用红外相机数据研究动物活动节律——以广东车八岭保护区鸡形目鸟类为例. 生物多样性, 2019, 27 (3): 266–272.
<http://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2018178>

照相设备记录野生动物活动模式之评估. 台湾林业科学, 13, 317–324.]

Tang XM, Zhang DH, Ma ZH, Wu TL, Zhang YS, Bao WD (2016) Camera trapping survey on ground-dwelling birds and mammals of spring and winter in Beijing Wulingshan Nature Reserve. Chinese Journal of Zoology, 51, 751–760. (in Chinese with English abstract) [汤小明, 张德怀, 马志红, 吴同路, 张源笙, 鲍伟东 (2016) 北京雾灵山自然保护区冬春季地面活动鸟兽红外相机初步调查. 动物学杂志, 51, 751–760.]

Tang Z, Yang J, Liu XH, Wang PY, Li ZY (2017a) Research on snow leopards (*Panthera uncia*) using camera-trapping in Wolong National Nature Reserve, China. Biodiversity Science, 25, 62–70. (in Chinese with English abstract) [唐卓, 杨建, 刘雪华, 王鹏彦, 李周园 (2017a) 基于红外相机技术对四川卧龙国家级自然保护区雪豹(*Panthera uncia*)的研究. 生物多样性, 25, 62–70.]

Tang Z, Yang J, Liu XH, Wang PY, Li ZY, Liu CS (2017b) Activity pattern of *Lophophorus lhuysii* by camera-trapping in Wolong National Nature Reserve, China. Sichuan Journal of Zoology, 36, 582–587. (in Chinese with English abstract) [唐卓, 杨建, 刘雪华, 王鹏彦, 李周园, Liu CS (2017b) 利用红外相机研究卧龙国家级自然保护区绿尾虹雉的活动规律. 四川动物, 36, 582–587.]

Wang CP, Liu XH, Wu PF, Cai Q, Shao XM, Zhu Y, Songer M (2015) Research on behavior and abundance of wild boar (*Sus scrofa*) via infrared camera in Guanyinshan Nature Reserve in Qinling Mountains, China. Acta Theriologica Sinica, 35, 147–156. (in Chinese with English abstract) [王长平, 刘雪华, 武鹏峰, 蔡琼, 邵小明, 朱云, Songer M (2015) 应用红外相机技术研究秦岭观音山自然保护区内野猪的行为和丰富度. 兽类学报, 35, 147–156.]

Wang GH, Shi ZP, Li SQ, Zhou QH (2015) Activity pattern of *Muntiacus muntjak* revealed with infrared camera. Journal of Guangxi Normal University (Natural Science), 33(3), 117–122. (in Chinese with English abstract) [汪国海, 施泽攀, 李生强, 周岐海 (2015) 基于红外相机技术的赤鹿活动模式分析. 广西师范大学学报(自然科学版), 33(3), 117–122.]

Wu YG, Ye ZL, Wu YS, Xu DM, Zhou RF (2017) Activity patterns of *Lophura nycthemera* based on camera trap data. Sichuan Journal of Zoology, 36, 25–29. (in Chinese with English abstract) [吴友贵, 叶珍林, 吴义松, 许大明, 周荣飞 (2017) 基于红外相机技术的野生白鹇活动规律. 四川动物, 36, 25–29.]

Wang Y, Chu HJ, Han LL, Ge Y, Tao YS, Bu L (2014) Activity of *Canis lupus* in the Karamori Mountain Ungulate Nature Reserve based on trap technique of infrared camera. Arid Zone Research, 31, 771–778. (in Chinese with English abstract) [王渊, 初红军, 韩丽丽, 葛炎, 陶永善, 布兰 (2014) 基于红外相机陷阱技术的卡拉麦里山有蹄类自然保护区狼(*Canis lupus*)的活动节律. 干旱区研究, 31, 771–778.]

陈立军, 束祖飞, 肖治术. 应用红外相机数据研究动物活动节律——以广东车八岭保护区鸡形目鸟类为例. 生物多样性, 2019, 27 (3): 266–272.
<http://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2018178>

Wen LJ, Guo YM, Huang J, Song Y (2016) The activity rhythm of the Asiatic brush-tailed porcupine *Atherurus macrourus* and its correlation with the phases of the moon. Chinese Journal of Zoology, 51, 347–352.

(in Chinese with English abstract) [温立嘉, 郭玉民, 黄建, 宋阳 (2016) 帚尾豪猪活动节律及其与月光周期的相关性. 动物学杂志, 51, 347–352.]

Wu B, Chu WW, Wu HP, Ren SB, He L, Ge Y, Bu L, Chu HJ (2017) Activity rhythms of reintroducing Przewalski's horse (*Equus przewalskii*) at watering holes by camera traps. Chinese Journal of Zoology, 52,

545–554. (in Chinese with English abstract) [吴兵, 初雯雯, 吴洪潘, 任松柏, 贺雷, 葛炎, 布兰, 初红军 (2017) 卡拉麦里山有蹄类自然保护区水源地野放普氏野马的活动节律: 基于红外相机监测数据. 动物学杂志, 52, 545–554.]

Wu HP, Chu HJ, Wang Y, Ma JW, Ge Y, Bu L (2014) Monitoring activity rhythms of *Equus hemionus* at watering holes by camera traps in Mount Kalamaili Ungulate Nature Reserve, Xinjiang. Biodiversity

Science, 22, 752–757. (in Chinese with English abstract) [吴洪潘, 初红军, 王渊, 马建伟, 葛炎, 布兰 (2014) 卡拉麦里山有蹄类自然保护区水源地蒙古野驴的活动节律: 基于红外相机监测数据. 生物多样性, 22, 752–757.]

Xue YD, Sun ZC, Wu P, Zhang YG, Li DQ (2015) Time budgets and diurnal activity rhythms of re-introduced wild bactrian camels in semi-free environment during early winter. Scientia Silvae Sinicae, 51,

169–174. (in Chinese with English abstract) [薛亚东, 孙志成, 吴鹏, 张于光, 李迪强 (2015) 散养条件下野生双峰驼初冬活动时间分配及节律. 林业科学, 51, 169–174.]

Yu JP, Qian HY, Chen XN, Li S, Shen XL (2017) Daily activity pattern of silver pheasant (*Lophura nycthemera*) using camera-traps. Chinese Journal of Zoology, 52, 937–944. (in Chinese with English abstract) [余

建平, 钱海源, 陈小南, 李晟, 申小莉 (2017) 基于红外相机技术的白鹇日活动节律研究. 动物学杂志, 52, 937–944.]

Zhang SS, Bao YX, Wang YN, Fang PF, Ye B (2012) Activity rhythms of black muntjac (*Muntiacus crinifrons*) revealed with infrared camera. Acta Theriologica Sinica, 32, 368–372. (in Chinese with English

abstract) [章书声, 鲍毅新, 王艳妮, 方平福, 叶彬 (2012) 基于红外相机技术的黑麂活动节律. 兽类学报, 32, 368–372.]

Zhang YS, Jiang J, Jiang WJ, Wang D, Fan YQ, Tang XM, Bao WD (2017) Activity patterns of mammals in Beijing Songshan National Nature Reserve. Sichuan Journal of Zoology, 36, 460–467. (in Chinese with

English abstract) [张源笙, 蒋健, 蒋万杰, 王丹, 范雅倩, 汤小明, 鲍伟东 (2017) 北京松山国家级自然保护区兽类活动节律初步研究. 四川动物, 36, 460–467.]

Zhao YZ, Wang ZC, Xu JL, Luo X, An LD (2013) Activity rhythm and behavioral time budgets of wild Reeves's pheasant (*Syrnaticus reevesii*) using infrared camera. Acta Ecologica Sinica, 33, 6021–6027. (in

Chinese with English abstract) [赵玉泽, 王志臣, 徐基良, 罗旭, 安丽丹 (2013) 利用红外照相技术分析野生白冠长尾雉活动节律及时间分配. 生态学报, 33, 6021–6027.]



•研究报告•

西双版纳热带雨林林窗空间分布格局及其特征 指数与林窗下植物多样性的相关性

李强¹ 王彬¹ 邓云² 林露湘² 达低扎喜¹ 张志明^{1*}

1 (云南大学生态学与环境学院暨云南省高原山地生态与退化环境修复重点实验室, 昆明 650091)

2 (中国科学院西双版纳热带植物园热带森林生态学重点实验室, 云南勐腊 666303)

摘要: 林窗作为森林群落中一种重要的干扰方式, 对林下物种构成有着重要的影响。开展林窗空间格局及其特征指数与林下植物多样性关系研究对于探讨林窗对林下生物多样性的影响有重要意义, 有助于进一步了解群落动态, 在物种多样性保护方面也具有指导作用。本研究在西双版纳热带雨林地区随机选取3块大小为1 ha的热带雨林为研究样地, 采用轻小型六旋翼无人机搭载Sony ILCE-A7r可见光传感器, 分别获取各个样地的高清数字影像, 结合数字表面高程模型以及各个样地的地形数据用以确定各样区的林窗分布格局, 并进一步提取出各林窗的景观格局指数。结合地面样方基础调查数据, 对各样地各林窗下植物多样性情况进行统计, 旨在分析热带雨林林窗空间分布格局以及林窗下植物多样性对各林窗空间格局特征的响应情况。研究表明, 西双版纳州热带雨林林窗呈大而分散的空间分布, 林窗空间格局特征指数如林窗形状复杂性指数、林窗面积都与林下植物多样性呈显著正相关关系。在面积小的林窗下, 较之林窗形状复杂性因子, 林窗面积大小对林下植物多样性影响更显著; 在面积达到一定程度后, 相对于面积因子, 林窗形状复杂性指数对林下植物多样性影响更显著, 各样地林窗皆趋于向各自所处样地顶极群落发展。

关键词: 林窗; 景观分布格局; 植物多样性; 景观指数; 近地面遥感; 无人机

Correlation between spatial distribution of forest canopy gaps and plant diversity indices in Xishuangbanna tropical forests

Qiang Li¹, Bin Wang¹, Yun Deng², Luxiang Lin², Zhaxi Dawa¹, Zhiming Zhang^{1*}

1 School of Ecology and Environmental Sciences & Yunnan Key Laboratory for Plateau Mountain Ecology and Restoration of Degraded Environments, Yunnan University, Kunming 650091

2 CAS Key Laboratory of Tropical Forest Ecology, Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Mengla, Yunnan 666303

Abstract: Forest gaps are an important disturbance in forest communities and impact the composition of understory species. The research on the relationship between the spatial patterns of forest canopy gap and diversity indices of understory plants is of great significance to understand the impact between forest canopy gap and the biodiversity of understory plants. This will help to further understand community dynamics and also protect species diversity. In this study, three tropical rainforests with a size of one hectare were randomly selected in the Xishuangbanna tropical rain forest. A light and small six-rotor UAs was mounted with a Sony ILCE-A7r visible light sensor to obtain high-definition digital images of each plot. Digital surface elevation models and the topographic data of each plot were used to determine the distribution type of canopy gaps in each plot and to extract landscape pattern indices. Based on ground-based survey data, a statistical survey of plant diversity under each forest canopy gap was carried out to analyze the relationship between the spatial distribution of forest gaps and plant diversity. Results show that the tropical rain forest gaps in Xishuangbanna are large and have a scattered spatial distribution. The spatial characteristics indices, such as the shape and complexity index, and the area were significantly positively correlated with the diversity of

收稿日期: 2018-09-25; 接受日期: 2019-01-16

基金项目: 国家重点研发计划(2016YFC120110、2016YFC0500202)和国家自然科学基金(41761040)

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: zhiming_zhang76@hotmail.com

understory plants. The size of the forest canopy gap had a more significant impact on the plant diversity than the shape. After the area reaches a certain level, the shape and complexity index of the gap is relative to the area factor. The impact on diversity of understory plants is more severe, and all forest gaps tend to recover from the top communities in their respective plots.

Key words: canopy gap; landscape spatial pattern; plant diversity; landscape pattern metrics; near-surface remote sensing; UAV

林窗作为森林群落中的一种小尺度干扰机制(臧润国和徐化成, 1999)在自然生态系统中有着促进森林更新, 加快养分循环的重要作用(Spies et al, 1988; 谭辉等, 2007; 管云云等, 2016)。林窗干扰的尺度、频度和数量等的变化, 不可避免会导致时空异质性(Sakio, 1997; Stohlgren et al, 1998), 为许多动植物提供重要的生境条件(Coates & Burton, 1997; Muscolo et al, 2014; Lachat et al, 2016), 从而影响群落的物种组成。

开展林窗的空间分布格局与对应林窗下植物多样性关系的研究对探讨林窗对林下生物多样性影响、林下物种共存以及森林管理等方面都有着重要的意义。前人针对林窗空间格局对林下物种多样性的影响开展了大量研究。有研究表明林窗面积越大, 环境因子变化越大, 相对应的林下草本植物种类就越多, 林窗大小与林下草本植物种类呈正相关关系(张艳华和王志西, 1999)。同时也有研究表明林窗的面积大小对物种的多样性和物种更新有显著的影响, 它与多样性指数呈负相关关系, 与物种再生(幼苗及幼树密度)呈正相关关系(Devagiri et al, 2016)。但有些种类幼苗的丰富度与林窗面积大小之间没有相关性, 如秘鲁热带湿润森林中的七瓣莲(*Trientalis europaea*) (Karsten et al, 2013)。

此外, 在林窗形状复杂性指数以及叶面积指数方面, Getzin等(2012)在德国温带森林Alb与Hainich地区就林下生物多样性和林窗的面积、周长、周长与面积的比值、林窗形状复杂性指数、斑块分维数等结构特征之间开展过相关研究, 研究结果表明林窗结构特征如样地中面积前3的林窗的形状复杂性指数的中值与其林下物种丰富度之间有很强的正相关关系。崔佳玉等(2015)对银瓶山自然保护区阔叶林冠层结构与辐射消减效应研究表明, 林冠结构与林木胸径、叶面积指数有显著正相关关系, 而乔木层多样性指数与乔木层生物量存在正相关关系, 且乔木层叶面积指数与乔木层生物量存在正相关

关系(黄柳菁等, 2017)。但在方怡然等(2018)对广东粤北地区冰雪灾害后的杉木人工林冠层结构与林下光照及土壤生化特性的关系研究表明, 林冠开度与叶面积指数存在显著负相关关系。所以当前对于林窗的结构和空间格局特征与林下物种多样性之间的关系没有一个明确的认识。

研究林窗格局对森林生物多样性的影响, 如何准确地量化林窗结构及空间分布格局是关键。景观尺度上林窗格局测定的传统方法常常是基于地面样本位置(Schliemann & Bockheim, 2011), 或在地面采用鱼镜头进行冠层开度采集, 这些方法很难准确测定林窗的周长等结构信息。而且这类调查所需的人力物力和地面测量所需的费用较高, 导致了这些调查通常是小尺度范围, 而不是空间连续的, 并且很难长期定量监测林窗的时空格局变化。前人也设想以俯视的视角在高处从冠层对林窗进行研究并提出了用航空摄影测定林窗结构信息(Runkle, 1992; Fox et al, 2000), 但由于费用较为昂贵及摄影测量技术的限制, 相关研究较少。如何准确定量地提取林窗空间格局特征至今仍面临挑战。

当前, 随着无人机技术的日趋成熟和普及, 以及摄影测量与遥感(photogrammetry and remote sensing, PaRS)技术的进步, 无人机近地面遥感技术越来越受到人们的关注(Remondino et al, 2011)。近年来, 也越来越多地将无人机应用于生态学研究(Zhang et al, 2016; 郭庆华等, 2016; 张志明等, 2017; 胡健波和张健, 2018), 特别是在对林窗研究的方法方面, 较之于传统的地面半球摄影法(digital hemispherical photography, DHP) (Cescatti, 2007; 胡理乐等, 2010)和卫星遥感技术(Hobi et al, 2016), 无人机近地面遥感技术能够便捷实时地获取到高分辨率航空影像数据, 而且还能按照不同的研究目的搭载不同的传感器设备(如激光雷达和可见光、高光谱、多光谱设备等)采集不同的数据类型。可见光近地面遥感系统所收集的数据光谱信息更丰富, 纹理

更真实, 所提取到的林窗结构特征如面积、形状等也较地面半球摄影法和卫星遥感更客观和更精确。

一直以来, 林窗结构特征中林窗的大小、林窗的冠层高度、林窗方向、底层地形等因素对林窗下植物多样性的影响广受重视, 却忽略了林窗特征中重要的形状因子对林窗下植物多样性的影响 (Salvadorvan et al, 1998), 认为林窗的形成具有一定的偶然性, 林窗没有固定的形状和形式 (郝再明等, 2017)。本研究运用无人机摄像技术准确量化西双版纳热带雨林地区林窗空间分布格局。在此基础上, 分析林窗特征指数与林窗下物种多样性的相关性, 从而了解林窗对林下群落构建和物种共存的影响。

1 数据与方法

1.1 研究区概况

西双版纳傣族自治州位于云南省南部, 是云南省下辖的一个少数民族自治州。地处 $21^{\circ}10' - 22^{\circ}40' N$, $99^{\circ}55' - 101^{\circ}50' E$ 之间, 属北回归线以南的热带湿润区 (图1)。该地区年平均气温 $18 - 22^{\circ}C$, 年日照 $1,800 - 2,100 h$, 年降水量在 $1,193.7 - 2,491.5 mm$ 。西双版纳州拥有我国现存面积最大的热带雨林区 (杨

大荣等, 2001), 林区海拔高度 $450 - 2,429.5 m$, 植被类型有两大类, 即季节雨林和山地雨林, 其中季节雨林是该区的水平地带性植被, 山地雨林既有垂直地带性植被 (南部), 也有水平地带性植被 (北部)。由于气候和海拔原因, 该区还有季风常绿阔叶林, 但缺乏热带湿润雨林, 所有类型都是东南亚热带雨林的北缘类型 (欧晓昆等, 1997)。所选取的4个样地中, 3个皆为该地区热带季雨林类型样地, 另1个为季风常绿阔叶林类型样地。该区野生动植物极其丰富, 其中脊椎动物总数占全国的 $1/4$, 高等植物约 $5,000$ 余种, 占全国总数的 $1/6$ (杨清等, 2006; 张秋等, 2014)。

1.2 样地选择

在西双版纳州热带雨林区选取3块大小为 $1 ha$ 的热带季雨林样地作为实验区 (图1), 分别为 $44 km$ 样地、茶厂后山样地、勐仑水库样地, 另选取1块 $1 ha$ 常绿阔叶林样地 (大平掌样地) 作为热带雨林样地的参考对照。4个实验区分布在西双版纳州下辖的景洪市、勐海县和勐腊县的热带雨林区, 远离市区, 人为干扰较少, 能较好地代表西双版纳州热带雨林和常绿阔叶林情况。4个样地均由中国科学院西双

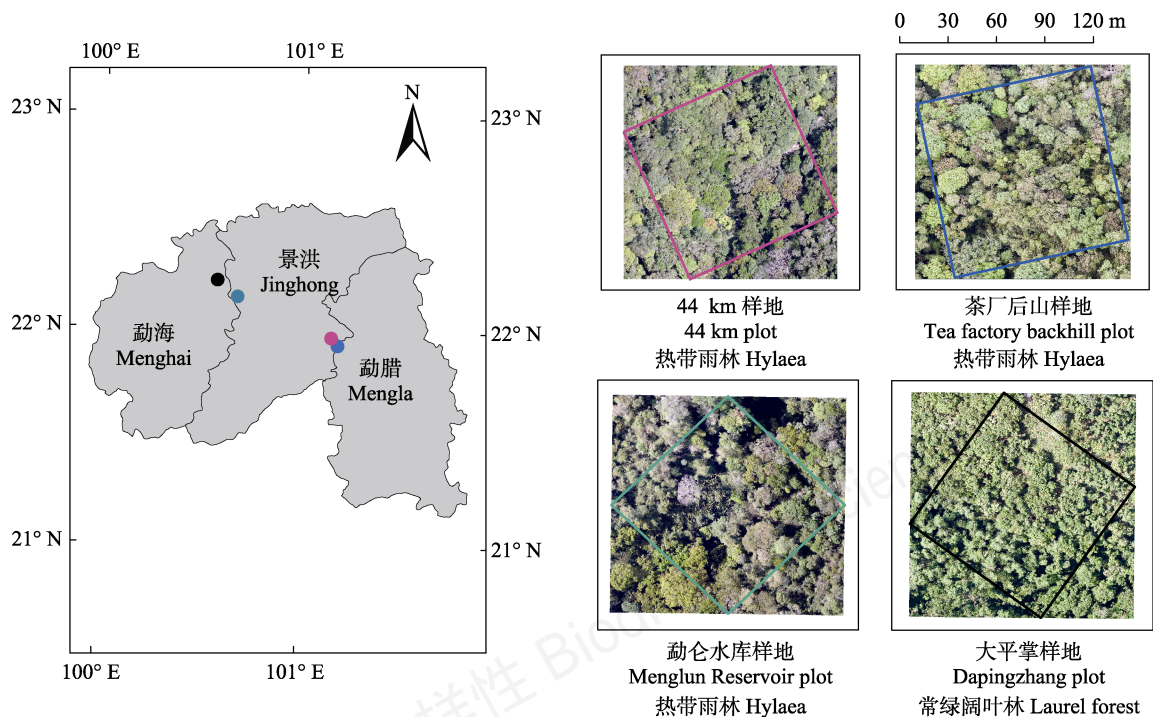


图1 研究区概况图。图中各颜色边框均为样地内 $1 ha$ 范围, 且各颜色对应作图各采样点位置。

Fig. 1 Map of the four sample locations in this study. Each color border in the figure is within 1 hectare of the sample land, and each color corresponds to the position of sampling points in the drawing.

版纳热带植物园热带森林生态学重点实验室按照美国史密森热带森林研究中心(Center for Tropical Forest Science, CTFS)样地建设规范建成永久样地,利用全站仪以10 m为间距测得各实验区地形高程点数据。下文中44 km样地简称为44 km,茶厂后山样地简称为CC,勐仑水库样地简称为SK,大平掌样地简称为DPZ。

1.3 植被调查

对样方内所有胸径(DBH) ≥ 1 cm的木本植物, DBH ≥ 3 cm的个体用胸径尺测量其胸径, $1 \text{ cm} \leq \text{DBH} < 3 \text{ cm}$ 的个体则用数显游标卡尺测量。均在高度1.3 m处测量,以减少误差。调查内容包括每株植物的种类、胸径、冠幅、样格内坐标、样方编号、样格编号、生长状况等。

1.4 林窗的界定

在多数研究中,由于研究目的和研究地点的不同,对林窗测量方法与阈值条件也不同,如特定的高度阈值、最小林窗面积等,往往缺少客观科学的标准来确定林窗的含义(Sen cal et al, 2018)。

林窗的面积和高度是界定林窗及其大小的一个重要指标,依据前人的研究总结以及对西双版纳森林群落的调查(欧晓昆等, 1997; 臧润国和徐化成, 1998; Hubbell et al, 1999; Pedersen & Howard, 2004),我们将面积大于4 m², 小于1,000 m², 树高低于25 m的连续区域界定为林窗的鉴别阈值条件,并进一步按照林窗面积大小将林窗分为5个梯度: 4–25 m²、25–50 m²、50–100 m²、100–200 m²、200–400 m²。

1.5 无人机低空摄影测量

使用大疆 DJI M600 Pro 无人机搭载 Sony ILCE-A7r微单相机和全画幅广角35 mm定焦镜头获取近地面高分辨率可见光影像(约0.02 m/pixel)。事先在各样地内选取8–9个控制点,采用RTK差分计算各地面控制点坐标,飞行时外挂HOLUX M-241型GPS进行轨迹记录,之后通过Holux Logger Utility v1.1.0.48软件匹配时间戳将机位信息叠加至影像。

1.6 影像数据处理

对原始影像进行几何校正及图像增强处理消除光线影响,将图片生成密集点云,进一步提取到该研究区的正射影像及数字表面高程模型(digital surface model, DSM)。利用样条函数法Spline进行内插,获得各样方下地形数据DEM (Nonogaki et al,

2017)。样条函数法是通过数学函数关系对已知点进行拟合,生成一个通过所有点的曲面,且表面总曲率最小。此方法最适合生成平缓变化的表面,例如高程、地下水位高度或污染程度(张琳娜等, 2016)。利用DSM和DEM相减的差值得到树高变化模型CHM (王彬等, 2018),再将生成的正射影像导入eCognition软件中进行多尺度分割(分割尺度50),并采用CART决策树分类法进行分类(分类特征选取目标对象层的平均值和标准差作为分类参数)。对得到的林窗矢量图形进行融合后再拆分,随后根据林窗的定义,以面积为阈值,CHM模型及正射影像为参考,人机交互判读区分获得林窗数据。又由于实验样地大小为1 ha,所以有些林窗会落在样地边缘,以1 ha样地边缘为界限进行裁剪时会改变其几何形状,所以统一去除此类林窗以保证样本准确。以上步骤在Agisoft Lens、Agisoft PhotoScan、eCognition, QGIS软件中完成。

1.7 林窗特征指数计算

景观指数是景观生态学上用以描述景观格局及变化,建立格局与景观过程之间的联系最常用的定量指数(陈文波等, 2002)。我们提取计算了面积(A)、林窗空隙率以及平均形状复杂性指数(mean shape index, MSI)、平均最小邻近距离(ENN)这4个林窗的空间特征指数。其中林窗空隙率是指样地内林窗的面积占样地面积的百分比,对林窗的干扰强度具有指示作用(de Vries, 1986);平均形状复杂性指数(MSI)代表了林窗形状复杂程度,值越大形状越复杂;平均最小邻近距离(ENN)代表了斑块间的聚集程度,值越小,斑块越聚集,反之则越分散。以上步骤在Fragstats v4.2.1及Excel中完成。

1.8 多样性计算

根据物种数、株数、物种样地内坐标等基础样方数据,筛选得到各个样地内各个林窗下的地面植物调查数据,运用Excel进行初步处理,绘制各植株位置分布。因研究主要关注同一群落内不同林窗下物种多样性与对应的林窗空间特征之间的生态学关系,故选取 α 多样性指数进行测度。计算方法如下:

Shannon-Wiener指数:

$$H = -\sum (P_i) (\ln P_i) \quad (1)$$

式中: P_i = 样本中属于第*i*种的个体的比例,如样本总个体数为*N*,第*i*种个体数为*N_i*,则 $P_i = N_i/N$ 。

Simpson指数:

$$D = 1 - \sum (N_i / N)^2 \quad (2)$$

式中, N_i 代表第*i*种的个体数, N 代表样地内所有的个体数。

物种丰富度指数:

$$R = S \quad (3)$$

式中, S 表示样方的物种总数。

1.9 统计分析

计算之后得到每块样地中每个林窗的特征指数及与之相对应的林窗下的植物多样性指数。然后对各样地各林窗特征指数, 包括面积(A)、林窗平均形状复杂性指数(MSI), 与其林下植物多样性指数如物种丰富度指数、Shannon指数及Simpson指数之间按照Pearson相关系数法进行分析, 再进行回归分析用以确定两种变量间的定量关系。以上分析过程

在R v3.4.4和SPSS软件中完成。

2 结果

2.1 林窗特征及空间分布格局

西双版纳地区4个研究地点的林窗空间格局如图2所示。各样地林窗数据如表1。4个样地共提取到林窗146个, 其中3个热带雨林样地共计93个, 常绿阔叶林样地53个。4个样地林窗总面积共4,735.88 m², 占4个样地总面积的11.84%。其中热带雨林3个样地林窗面积共3,095.63 m², 林窗空隙率为10.32%。如表2所示, 热带雨林样地和常绿阔叶林样地林窗分布格局上均表现出小林窗数目占比多, 大林窗面积占比大的特点。平均最小邻近距离在热带雨林样地均大于10, 常绿阔叶林样地DPZ (8.49)最小, 说

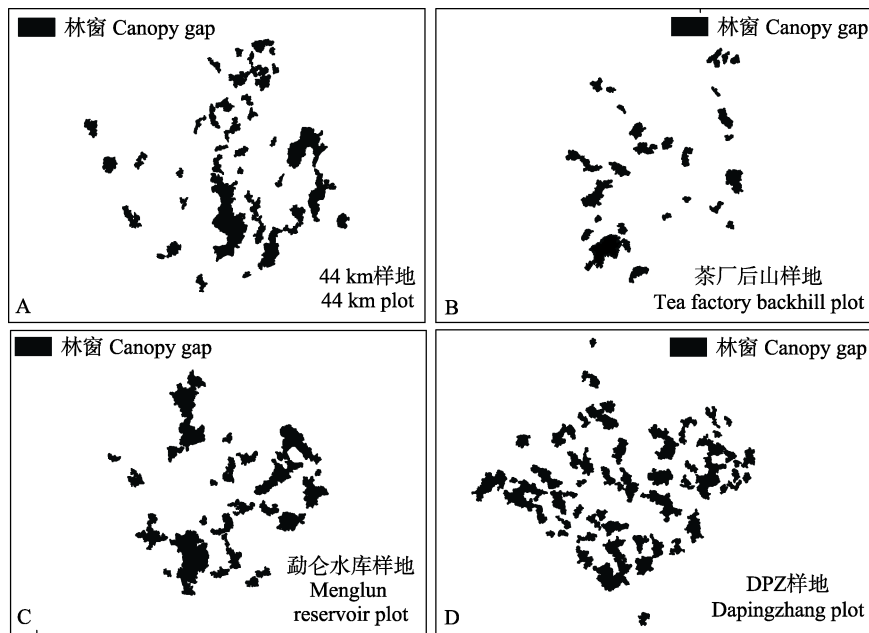


图2 4个样地的林窗分布图

Fig. 2 Distribution of the canopy gaps of four forest plots

表1 4个样地的林窗数据

Table 1 Data of the canopy gaps of four forest plots

	44 km样地 44 km plot	茶厂后山样地 Tea factory backhill plot	勐仑水库样地 Menglun Reservoir plot	大平掌样地 Dapingzhang plot
大林窗数 Large gap number	13	9	12	21
小林窗数 Small gap number	27	18	14	32
林窗数 Gap number	40	27	26	53
最大林窗面积 Largest gap area (m ²)	294.26	121.78	266.42	160.53
最小林窗面积 Smallest gap area (m ²)	4.1	4.64	4.17	4.2
林窗总面积 Total area of gap (m ²)	1,208.72	600.00	1,286.91	1,640.25
林窗空隙率 Gap fraction	12.10%	6%	12.85%	16.40%

明除了常绿阔叶林DPZ林窗呈较聚集分布以外, 3个热带雨林样地(44 km、CC、SK)内林窗都呈现出小林窗多、大林窗少且分散的分布格局。

林窗形状复杂性方面, 热带雨林样地形状复杂性程度多在1.6–3.0之间分布, 平均形状指数为2.47 (图3A), 常绿阔叶林形状复杂性程度多在1.5–2.6之间分布, 平均形状指数为2.19 (图3B)。可见热带雨林样地林窗形状较常绿阔叶林更为复杂。将热带雨林林窗和常绿阔叶林林窗按面积划分为5类(表3), 可以看到, 4个样地内小林窗占比较多, 大林窗占比较少, 热带雨林样地和常绿阔叶林样地林窗总体上呈现出负指数分布的空间格局(图3C, D)。

2.2 林窗特征与物种多样性的相关性

在西双版纳州3个1 ha热带雨林样地共调查到植物13,316株。其中44 km林窗下122种414株, 占样地植物总种数的37.9%; CC样地林窗下植物有105种325株, 占样地植物总种数的31.1%; SK样地林窗下植物有147种735株, 占样地植物总种数的42.4%; 常绿阔叶林DPZ样地林窗下植物51种165株, 占样地植物总种数的54.3% (图4)。从各样地林窗下植物多样性指数(表4)可以看出, 热带雨林林窗下植物多样性较常绿阔叶林高且各样地林窗下重要值前10的物种(附录1)与其所处样地内重要值前10的物种基本一致。

表2 4个样地的林窗空间特征指数

Table 2 Spatial characteristic index of the canopy gaps of four forests

		44 km样地 44 km plot	茶厂后山样地 Tea factory backhill plot	勐仑水库样地 Menglun Reservoir plot	大平掌样地 Dapingzhang plot
数量比例 Quantity ratio	小林窗 Small gap	67.50%	66.70%	53.80%	60.40%
	大林窗 Large gap	32.50%	33.30%	46.20%	39.60%
面积比例 Area ratio	小林窗 Small gap	24%	30.10%	14.10%	23.30%
	大林窗 Large gap	76%	69.90%	85.90%	76.70%
空隙率 Gap fraction	小林窗 Small gap	2.90%	1.80%	1.81%	3.80%
	大林窗 Large gap	9.20%	4.20%	11.05%	12.60%
平均最小邻近距离 Mean Euclidean near-neighbor distance (ENN)	林窗 Gap	10.80	10.02	11.11	8.49
	小林窗 Small gap	11.45	9.74	16.28	9.57
	大林窗 Large gap	17.16	17.89	18.82	14.18

表3 热带雨林和常绿阔叶林样地的林窗数量、面积及其比例

Table 3 The numbers and area of the canopy gaps of the tropical forest plots and the evergreen broad-leaved forest plot

分类面积 Classified by area (m ²)	林窗数量 No. of gaps	数量百分比 %	面积 Area (m ²)	面积百分比 %
热带雨林 Tropical forest				
4–25	59	63.44	648.99	20.96
25–50	19	20.43	588.53	19.01
50–100	8	8.60	541.68	17.50
100–200	4	4.30	523.73	16.92
200–400	3	3.23	792.7	25.61
合计 Total	93	100	3,095.63	100
常绿阔叶林 Evergreen broad-leaved forest				
4–25	32	60.38	382.3	23.31
25–50	10	18.87	375.9	22.92
50–100	9	16.98	599.19	36.53
100–200	2	3.77	282.81	17.24
200–400	0	0	0	0
合计 Total	53	100.00	1,640.2	100.00

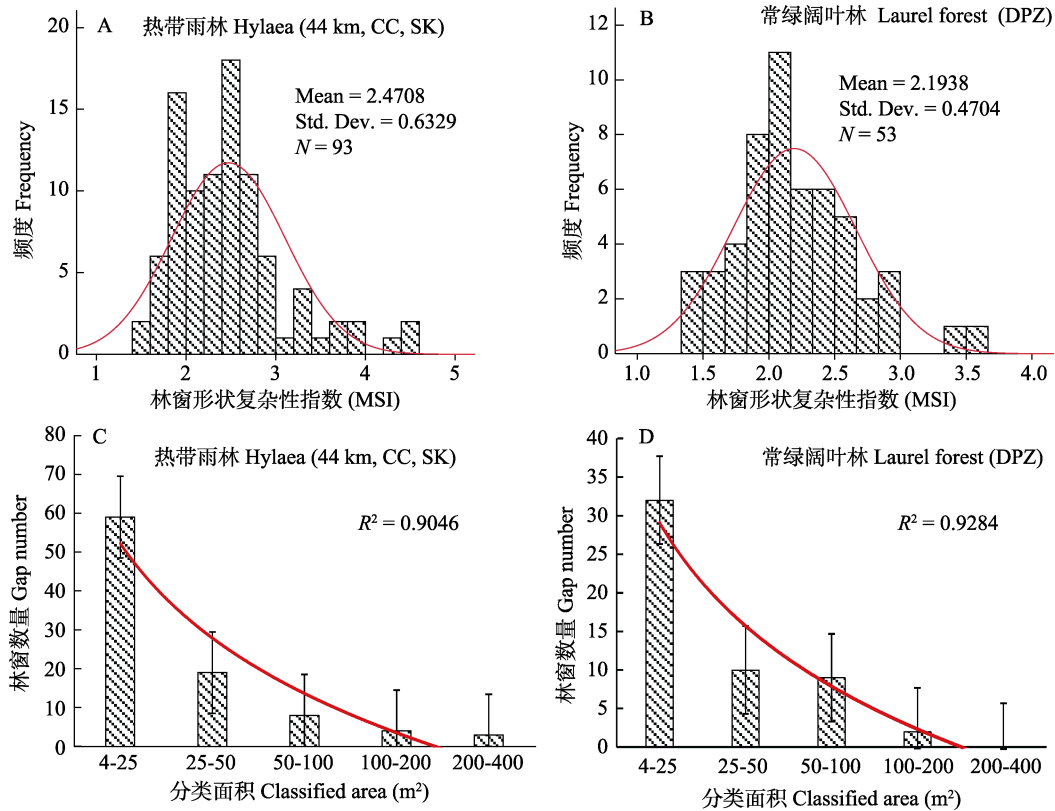


图3 4个样地的林窗形状指数和面积空间分布。44 km: 44 km样地; CC: 茶厂后山样地; DPZ: 大平掌样地; SK: 勐仑水库样地。
 Fig. 3 Shape index and area spatial distribution of the four forest canopy gaps. 44 km, 44 km plot; CC, Tea factory backhill plot; SK, Menglun Reservoir plot; DPZ, Dapingzhang plot.

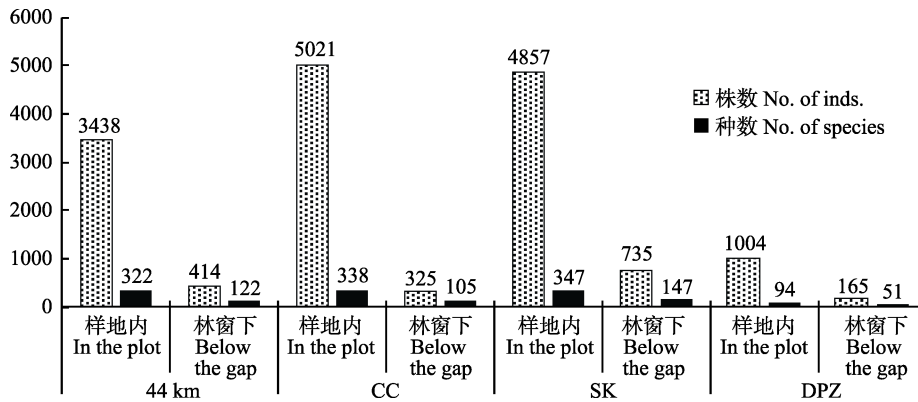


图4 4个样地林窗下与林下植物的个体数和种数(样地代号同图3)
 Fig.4 Number of plant individuals and species under the canopy gaps and under the forests in the four plots. Plot codes are the same as Fig.3.

表4 4个样地林窗下植物的多样性指数

Table 4 Plant diversity indices under the canopy gaps of four forest plots. 44 km, 44 km plot; CC, Tea factory backhill plot; SK, Menglun Reservoir plot; DPZ, Dapingzhang plot.

样地 Samples	物种丰富度 Species richness		Shannon-Wiener指数 Shannon-Wiener index		Simpson指数 Simpson index	
	最大值 Max.	均值 Mean	最大值 Max.	均值 Mean	最大值 Max.	均值 Mean
44 km	145	10.35	3.3698	1.2404	0.959	0.5742
茶厂后山样地 CC	67	10.8519	3.0483	1.7553	0.9417	0.7731
大平掌样地 DPZ	34	3.1132	2.8178	0.5582	0.9291	0.2868
勐仑水库样地 SK	164	28.2692	3.0656	1.8432	0.9452	0.7233

基于无人机高清影像的林窗空间特征与林下植物多样性回归模型决定系数如附录2所示。3个特征指数中,物种丰富度对林窗空间特征与其林下植物多样性之间有很直观响应,在44 km、CC以及SK样地中,林窗的面积与物种丰富度之间呈极显著正相关关系($P < 0.001$, $R^2 = 0.570-0.937$),最大 R^2 (0.937)出现在茶厂后山样地中(图5)。3个热带雨林样地总的来看,林窗面积与物种丰富度呈现极显著正相关关系($P < 0.01$, $R^2 = 0.6$),关系曲线呈对数增长(图6),在小于100 m²林窗下,林窗面积越大,其林下植物多样性就越丰富。代表林窗复杂性指数的平均形状复杂性指数(MSI)与林窗丰富度指数之间有显著正相关关系($P < 0.05$)。最大 R^2 (0.414)发现在茶厂后山样地(图7),林窗形状复杂,有利于提高林下植物多样性。

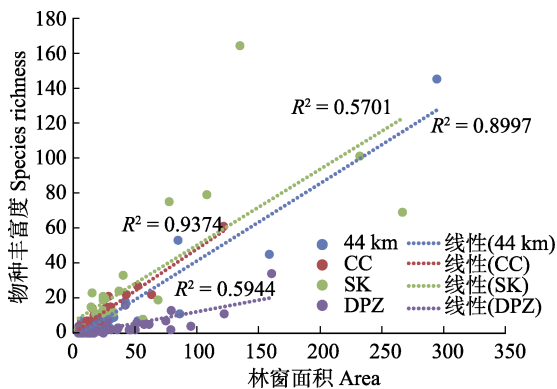


图5 物种丰富度与林窗面积线性关系图(样地代号同图3)
Fig. 5 Linear relationship between species richness and canopy gap area. Plot codes are the same as Fig.3.

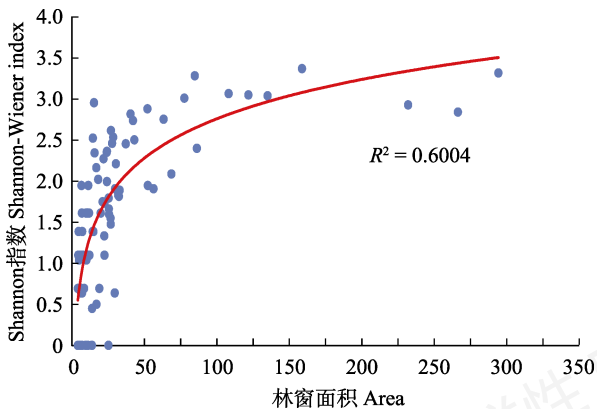


图6 热带雨林样地中Shannon-Wiener指数与林窗面积的线性关系图
Fig. 6 A linear relationship between Shannon-Wiener index and forest canopy gap area in tropical rain forests

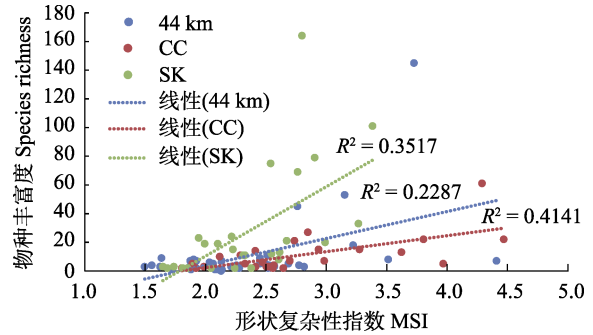


图7 热带雨林林窗下植物物种丰富度与林窗形状复杂性指数(MSI)的线性关系图(样地代号同图3)

Fig. 7 Linear relationship between species richness and shape index (MSI) of the rainforest canopy gaps. Plot codes are the same as Fig.3.

3 讨论

3.1 热带雨林及常绿阔叶林样地林窗格局特征

从林窗分布格局来看,相对于常绿阔叶林样地,3个热带雨林样地的平均最小邻近距离(ENN)值更大,也即其林窗分布较常绿阔叶林样地更为分散。与Lawton和Putz (1988)对雨林中林窗邻近距离介于17-20 m的结果相比,西双版纳3个热带雨林样地中只有大林窗在邻近距离上符合这一分布特征,林窗邻近距离分布平均在11 m左右。这可能是由于传统地面研究方法的不精确所导致的。各样地内均是小林窗数目最多,面积大的林窗较少,整体来看,各样地内林窗面积呈负指数分布,与前人对于常绿阔叶林(隋丹丹等, 2017)、针叶林(夏冰等, 1996)的研究结果一致,总体上热带雨林样地较常绿阔叶林样地呈现出大林窗数量少、面积大、分散分布的特征。其原因可能是:(1)相对于常绿阔叶林,热带雨林树木高、冠幅大,因此在倒伏后所造成的干扰较大,加之热带雨林常年温暖潮湿的林下环境造成林下腐食者活跃(彭少麟和刘强, 2002),土壤疏松,朽木和断木增加,冠层树种倒伏后受到的支撑力较弱,所以较容易形成大面积的林窗。(2)林窗是一个动态的过程,随着时间的推移,大林窗会趋于闭合,小林窗会逐渐消失(Herwitz, 2000),林窗面积趋于变小消失,所以面积大的林窗少而面积小的林窗多,使得林窗面积在样地内呈负指数分布。(3)本研究所选取研究区大小为1 ha,该区常绿阔叶林样地只选取了1块,面积较小,1 ha样地所区分出的林窗有些在边界上被拦腰截断,不能完全地提取,对这部分林窗我们采用舍弃处理,所以也有可能产生影响。

3.2 林窗形状复杂性指数分布与林窗恢复方向

常绿阔叶林平均形状复杂性指数为2.19, 热带雨林样地为2.47, 其中3个热带雨林样地(44 km、CC、SK)林窗形状复杂性指数分别为2.34、2.76、2.37, 均高于常绿阔叶林样地, 林窗下植物株数与种类也较常绿阔叶林样地更为丰富。林窗下植物重要值前10的物种基本也是样地内重要值前10的物种, 说明这4个样地中林窗下植物基本也是朝各自样地的群落顶极类型恢复。

3.3 林窗下植物多样性与林窗面积的相关性分析

我们发现, 林窗下植物多样性与林窗面积总体上呈极显著正相关关系, 关系曲线呈对数分布。这是因为在小面积林窗下, 林窗面积是限制林下植物生长的主要条件, 林窗面积越大, 到达森林下层的光照越多, 对林下植物多样性促进作用越大(陈力等, 2017)。但对于面积大的林窗来说, 足够的面积保证了植物生存的空间, 所以面积相对于其他生态因子的影响作用就小得多。从我们采集到的数据也能看出, 有些林窗虽然面积较大, 但其林下植物多样性却不高, 其原因是多样的: (1)可能是由于林下小环境内的其他因素造成, 如林下其他物种的化感或种间自疏作用, 地形坡度、土壤等对一些物种的不适生引起的。在地形坡度上, 我们发现4块样地中的大林窗都偏爱分布在中低海拔地段(附录3), 高海拔地段大林窗分布较少。而就物种丰富度情况来看, 中低海拔地段林窗下物种丰富度更高, 在陡坡地段由于重力或其他层间植物的作用下, 树木更容易倒塌形成林窗, 所以低海拔沟谷地段水热条件更加充沛, 群落更新速度也会加快, 物种丰富度也较高(包维楷等, 2001; Lobo, 2013)。(2)可能是由于干扰造成群落的断层即林窗以后, 有的随着林下植物生长逐渐恢复, 恢复到一定时期, 冠幅或基本的群落格局已经形成一定规模, 这时林窗下的优势植物能够最优化地利用林窗下的光及其他条件, 对林下光分布就会产生限制, 因为就太阳辐射量来看, 森林内的太阳辐射量小于林窗下的太阳辐射量 < 空地的太阳辐射量(张一平等, 2004)。

3.4 林窗下植物多样性与林窗形状复杂性指数的相关性

形状复杂性指数(MSI)与林窗下植物多样性之间呈显著正相关关系, 说明林窗形状复杂性的增加, 对林下光环境产生了影响, 导致了生境的异质性增

加, 从而使得物种多样性增加(王进欣和张一平, 2002; 张春雨等, 2006)。

在对雨林样地大、小林窗面积和形状复杂性指数对植物多样性的回归分析中我们发现, 在面积小的林窗下, 形状复杂性指数对Shannon-Wiener多样性指数的影响程度相对于面积的影响更小。其结果也印证了上文所说的在小林窗下, 林窗面积是林下植物种生长的基本条件, 因为林窗的产生形成了较周围成熟林分更大的竞争空间格局, 如果我们把每一个林窗斑块当作一个可达性很高的“岛屿”, 而周围的森林群落就是这个“岛屿”的“库”。较大面积的岛屿能容纳更多物种共存, 同面积的小林窗下虽然形状复杂性程度较高, 给更多物种共存带来了机会, 但其种-面积曲线效应也加剧, 过小的面积导致竞争加剧, 物种生存空间减小, 资源短缺(Aizen & Feinsinger, 1994; Offde & Brown, 1994; 杨效东和沙丽清, 2001)。而在面积足够大的林窗下, 由于面积因子的限制较小, 林窗的形状越复杂, 对林下光的分布影响就越大, 林下环境异质性就越高, 植物多样性也就越高。

过程中我们也发现有些林窗形状复杂性高, 但林下植物多样性却不高的情况, 是因为生态因子的综合作用, 除光照等外还有其他如水热、海拔或层间植物等因素的影响(Dewalt et al, 2000; 刘奇等, 2017); 亦或与林窗的形成原因、年龄结构以及亚冠层的生长情况有关。首先, 新的林窗主要是在现有的小型林窗且林下没有稠密的亚冠层的基础上形成的(Senecal, 2018), 而且冠层树木逐渐死亡的过程中增加了下层的光照量, 从而有利于亚冠层树木的生长, 这样一来无论林窗形状多复杂, 对于森林底层的植物物种来说并没有增加它们的生长、再生条件, 所以多样性自然也不高。其次, 就林窗的形成和闭合来说, 小面积的林窗主要是依赖冠层的横向扩展来闭合; 较大的林窗主要是依赖下层植被的恢复填充(Feldmann et al, 2018)。对小林窗来说, 林窗闭合的过程对林下植物种产生的影响较小, 所以林窗形状复杂性对林下植物多样性的影响也较小。但总的来说, 在受面积因子制约较小的大林窗下, 林窗形状复杂性的增加, 确实增加了林窗下特别是林窗边缘的生境复杂性, 从而提高该区域的植物多样性。因为光、热、水等环境因素存在显著而迅速的梯度变化, 特别是在林窗边缘区域, 随着林窗形

状复杂性的增加,会有更丰富的生态位分化及更强烈的边缘效应(庄静静等,2012),能供更多的物种共存。但就本研究来说,由于各样地的建成和监测时限不长,并不能清楚地解释这个问题。未来我们或许能从种子流和演替的角度看到,在林窗的形成到逐渐变小的恢复过程中,林下物种在林窗下、林窗边缘、非林窗区域的分布情况及生长对策。如在林窗下的生存竞争中,是原冠层树种在竞争中更占优势,还是其他一些物种减少在生长上的投入转而向林窗形状更复杂、生境更异质的林窗边缘等地方进行“自然选择”式的迁移传播?

4 结论

本研究尝试利用无人机搭载可见光设备获取西双版纳热带雨林林窗空间分布格局,并分析了林窗空间格局对林下植物多样性的影响。研究结果清楚表明,西双版纳州热带雨林及季风常绿阔叶林林窗面积呈负指数分布,小林窗数多,大林窗面积大;其中热带雨林3个样地林窗呈大而分散的分布格局;林窗形状复杂性也比季风常绿阔叶林高,林下植物多样性也更高,各样地林窗的发展趋势与各样地顶级群落构成一致,热带雨林3个样地林窗的面积与林窗下植物多样性呈对数曲线关系,林窗形状复杂性指数总体上与林窗下植物多样性呈显著正相关关系。在面积小的林窗下,面积是制约林下植物多样性的主要因素;而在面积足够大的林窗下,林窗形状复杂性更能影响林下植物多样性情况。这也澄清了一直以来对林窗形状的误解,虽然形状的形成是随机的过程,但林下光条件的异质性为更多物种的共存提供了条件。且林窗的形成与恢复是一个动态的过程,从最初林窗的形成到林窗不同的恢复时期,林下的物种构成情况及光照、温度、水等因子的变化也不同。这些变化也影响着林窗下植物的生长,使得林窗恢复过程中其形状受某一竞争优势种的影响而变化。但一直以来由于缺少长期的监测数据和客观有效的检测方法,林窗动态的研究一直是个难点,对于亚冠层生长状态是否影响林窗形成,或是对林窗形成、恢复的不同时期林下植物组成的影响,我们仍难以解释这些可能性。研究也佐证了无人机近地面遥感技术在林窗研究方面的巨大潜力,基于无人机近地面遥感所获取的高清影像与传

统的林窗提取方法(如地面法或鱼镜头法及其他如卫星遥感等方法)相比能很好地提取出林窗结构特征与格局分布,并且节省人力物力,数据获取便捷实时,处理结果也更为客观精确。

参考文献

- Aizen MA, Feinsinger P (1994) Habitat fragmentation, native insect pollinators, and feral honey bees in Argentine "Chaco Serrano". *Ecological Applications*, 4, 378–392.
- Bao WK, Liu ZG, Yuan YF, Liu RD, Liu CL (2001) Gap formation features of humid evergreen broad leaved forest in central subtropical Wawushan Mountain, Sichuan Province, China. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 12, 485–490. (in Chinese with English abstract) [包维楷, 刘照光, 袁亚夫, 刘仁东, 刘朝禄 (2001) 瓦屋山中亚热带湿性常绿阔叶林的林窗形成特征. *应用生态学报*, 12, 485–490.]
- Cescatti A (2007) Indirect estimates of canopy gap fraction based on the linear conversion of hemispherical photographs: Methodology and comparison with standard thresholding techniques. *Agricultural and Forest Meteorology*, 143, 1–12.
- Chen L, Liu GH, Liu D, Shi SL (2017) Plant diversity and elevation dynamics in forest gaps of varying sizes in sub-alpine coniferous forest. *Journal of Central South University of Forestry & Technology*, 37(10), 90–97. (in Chinese with English abstract) [陈力, 刘国华, 刘丹, 石松林 (2017) 亚高山针叶林不同大小林窗植物多样性及其海拔动态. *中南林业科技大学学报*, 37(10), 90–97.]
- Chen WB, Xiao DN, Li XZ (2002) Classification, application, and creation of landscape indices. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 13, 121–125. (in Chinese with English abstract) [陈文波, 肖笃宁, 李秀珍 (2002) 景观指数分类、应用及构建研究. *应用生态学报*, 13, 121–125.]
- Coates KD, Burton PJ (1997) A gap-based approach for development of silvicultural systems to address ecosystem management objectives. *Forest Ecology & Management*, 99, 337–354.
- Cui JY, Zeng HC, Wang YQ, Zhang Y, Hu YH, Su ZY (2015) Canopy structure and radiation attenuation effects of broad-leaved forest in Yinpingshan National Nature Reserve. *Journal of Northwest Forestry University*, 30(4), 45–49. (in Chinese with English abstract) [崔佳玉, 曾焕忱, 王永强, 张毅, 胡益珩, 苏志尧 (2015) 银瓶山自然保护区阔叶林冠层结构与辐射消减效应. *西北林学院学报*, 30(4), 45–49.]
- de Vries PG (1986) *Sampling Theory for Forest Inventory*. Springer, Berlin, Heidelberg.
- Devagiri GM, Khaple AK, Mohan S, Venkateshamurthy P, Tomar S, Arunkumar AN, Joshi G (2016) Species diversity, regeneration and dominance as influenced by canopy gaps and their characteristics in tropical evergreen forests of

- Western Ghats, India. *Journal of Forestry Research*, 27, 799–810.
- Dewalt SJ, Schnitzer SA, Denslow JS (2000) Density and diversity of lianas along a chronosequence in a central Panamanian lowland forest. *Journal of Tropical Ecology*, 16, 1–19.
- Fang YR, Pan L, Xue L (2018) Relationship between canopy structure and understory light and soil biochemical property in a *Cunninghamia lanceolata* stand suffering from ice-snow damage. *Ecology and Environmental Sciences*, 27, 609–616. (in Chinese with English abstract) [方怡然, 潘澜, 薛立 (2018) 冰雪灾害后的杉木人工林冠层结构与林下光照及土壤生化特性的关系. *生态环境学报*, 27, 609–616.]
- Feldmann E, Drößler L, Hauck M, Kucbel S, Pichler V, Leuschner C (2018) Canopy gap dynamics and tree understory release in a virgin beech forest, Slovakian Carpathians. *Forest Ecology and Management*, 415, 38–46.
- Fox TJ, Knutson MG, Hines RK (2000) Mapping forest canopy gaps using air-photo interpretation and ground surveys. *Wildlife Society Bulletin*, 28, 882–889.
- Getzin S, Wiegand K, Schöning I (2012) Assessing biodiversity in forests using very high-resolution images and unmanned aerial vehicles. *Methods in Ecology & Evolution*, 3, 397–404.
- Guan YY, Fei F, Guan QW, Chen B (2016) Advances in studies of forest gap ecology. *Scientia Silvae Sinicae*, 52(4), 91–99. (in Chinese with English abstract) [管云云, 费菲, 关庆伟, 陈斌 (2016) 林窗生态学研究进展. *林业科学*, 52(4), 91–99.]
- Guo QH, Wu FF, Hu TY, Chen LH, Liu J, Zhao XQ, Gao S, Pang SX (2016) Perspectives and prospects of unmanned aerial vehicle in remote sensing monitoring of biodiversity. *Biodiversity Science*, 24, 1267–1278. (in Chinese with English abstract) [郭庆华, 吴芳芳, 胡天宇, 陈琳海, 刘瑾, 赵晓倩, 高上, 庞树鑫 (2016) 无人机在生物多样性遥感监测中的应用现状与展望. *生物多样性*, 24, 1267–1278.]
- Hao ZM (2017) A discussion on the characteristics of forest canopy gap and its effect on plant diversity. *Shanxi Forestry Science and Technology*, 46(4), 57–59. (in Chinese) [郝再明 (2017) 浅议林窗的特征及其对植物多样性的影响. *山西林业科技*, 46(4), 57–59.]
- Herwitz SR, Sandler B, Slye RE (2000) Twenty-one years of crown area change in the Jasper Ridge Biological Preserve based on georeferenced multitemporal aerial photographs. *International Journal of Remote Sensing*, 21, 45–60.
- Hobi ML, Ginzler C, Commarmot B, Bugmann H (2016) Gap pattern of the largest primeval beech forest of Europe revealed by remote sensing. *Ecosphere*, 6(5), 1–15.
- Hu JB, Zhang J (2018) Unmanned aerial vehicle remote sensing in ecology: Advances and prospects. *Acta Ecologica Sinica*, 38, 25–35. (in Chinese with English abstract) [胡健波, 张健 (2018) 无人机遥感在生态学中的应用进展. *生态学报*, 38, 25–35.]
- Hu LL, Li JS, Wu XP, Yan BQ, Zhu JJ, Luo JW, Xiao NW (2010) Reviews on methods of measuring geometric characteristics of forest gaps involving gap size, gap shape, and the height of canopy trees surrounding the gap. *Acta Ecologica Sinica*, 30, 1911–1919. (in Chinese with English abstract) [胡理乐, 李俊生, 吴晓菁, 闫伯前, 朱教君, 罗建武, 肖能文 (2010) 林窗几何特征的测定方法. *生态学报*, 30, 1911–1919.]
- Huang LJ, Lin X, Liu XZ, Zhuang CW, Xiao RB (2017) The relation among biomass, at different stand ages biodiversity and LAI of trees in Guangdong Province. *Journal of Southwest Forestry College*, 37(6), 91–98. (in Chinese with English abstract) [黄柳菁, 林欣, 刘兴诏, 庄长伟, 肖荣波 (2017) 广东不同林龄乔木生物量及物种多样性与叶面积指数的关系. *西南林业大学学报*, 37(6), 91–98.]
- Hubbell SP, Foster RB, O'Brien ST, Harms KE, Condit R, Wechsler B, Wright SJ, de Lao SL (1999) Light-Gap disturbances, recruitment limitation, and tree diversity in a neotropical forest. *Science*, 283, 554–557.
- Karsten RJ, Jovanovic M, Meilby H, Perales E, Reynel C (2013) Regeneration in canopy gaps of tierra-firme forest in the Peruvian Amazon: Comparing reduced impact logging and natural, unmanaged forests. *Forest Ecology and Management*, 310, 663–671.
- Lachat T, Chumak M, Chumak V, Jakoby O, Müller J, Tanadini M, Wermelinger B, Wermelinger R, Didham R, Jonsell M (2016) Influence of canopy gaps on saproxylic beetles in primeval beech forests: A case study from the Uholka-Shyrokyi Luh forest, Ukraine. *Insect Conservation and Diversity*, 9, 559–573.
- Lawton RO, Putz FE (1988) Natural disturbance and gap-phase regeneration in a wind-exposed tropical cloud forest. *Ecology*, 69, 764–777.
- Liu Q, Wu HD, Tan YH, Zhang JL (2017) Liana diversity and its climbing situation on trees in Xishuangbanna tropical seasonal rainforest. *Scientia Silvae Sinicae*, 53(8), 1–8. (in Chinese with English abstract) [刘奇, 吴怀栋, 谭运洪, 张教林 (2017) 西双版纳热带季雨林木质藤本多样性及其攀援方式. *林业科学*, 53(8), 1–8.]
- Lobo E (2013) Spatial Distribution of Canopy Gaps in a Tropical Forest Landscape and Its Influence on the Tree Community. PhD dissertation, University of Illinois at Urbana-Champaign, Champaign.
- Musco A, Bagnato S, Sidari M, Mercurio R (2014) A review of the roles of forest canopy gaps. *Journal of Forestry Research*, 25, 725–736.
- Nonogaki S, Masumoto S, Nemoto T (2017) High-speed griding system for geological surfaces using multi-threading technology. *International Journal of Geoinformatics*, 13, 1–10.
- Offde S, Brown VK (1994) Effects of habitat fragmentation on Amazonian termite communities. *Journal of Tropical Ecology*,

- 10, 197–206.
- Ou XK, Jin ZZ, Peng MC, Fang B, Fang JM (1997) Distribution of vegetations in Mengyang Nature Reserve of Xishuangbanna and their ecological characteristics. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 8(s1), 8–19. (in Chinese with English abstract) [欧晓昆, 金振洲, 彭明春, 方波, 房俊民 (1997) 西双版纳勐养自然保护区植被的分布与生态特征. *应用生态学报*, 8(s1), 8–19.]
- Pedersen BS, Howard JL (2004) The influence of canopy gaps on overstory tree and forest growth rates in a mature mixed-age, mixed-species forest. *Forest Ecology and Management*, 196, 351–366.
- Peng SL, Liu Q (2002) The dynamics of forest litter and its responses to global warming. *Acta Ecologica Sinica*, 22, 1534–1544. (in Chinese with English abstract) [彭少麟, 刘强 (2002) 森林凋落物动态及其对全球变暖的响应. *生态学报*, 22, 1534–1544.]
- Remondino F (2011) Heritage recording and 3D modeling with photogrammetry and 3D scanning. *Remote Sensing*, 3, 1104–1138.
- Runkle JR (1992) Guidelines and Sample Protocol for Sampling Forest Gaps. U. S. Forest Service, Portland.
- Sakio H (1997) Effects of natural disturbance on the regeneration of riparian forests in a Chichibu Mountains, central Japan. *Plant Ecology*, 132, 181–195.
- Salvadorvan ED, Bogaert J, Pvan H, Impens I (1998) Influence of tree-fall orientation on canopy gap shape in an Ecuadorian rain forest. *Journal of Tropical Ecology*, 14, 865–869.
- Schliemann SA, Bockheim JG (2011) Methods for studying treefall gaps: A review. *Forest Ecology and Management*, 261, 1143–1151.
- Senécal JF, Doyon F, Messier C (2018) Management implications of varying gap detection height thresholds and other canopy dynamics processes in temperate deciduous forests. *Forest Ecology and Management*, 410, 84–94.
- Senécal JF, Doyon F, Messier C (2018) Tree death not resulting in gap creation: An investigation of canopy dynamics of northern temperate deciduous forests. *Remote Sensing*, 10, 121–138.
- Senécal JF, Doyon F, St-Onge B (2018) Discrimination of canopy gaps and non-regenerating openings in old-growth temperate deciduous forests using airborne LiDAR data. *Canadian Journal of Forest Research*, 48, 774–782.
- Spies TA, Franklin JF, Thomas TB (1988) Coarse woody debris in douglas-fir forests of western Oregon and Washington. *Ecology*, 69, 1689–1702.
- Stohlgren TJ, Bachand RR, Onami Y, Binkley D (1998) Species–environment relationships and vegetation patterns: effects of spatial scale and tree life-stage. *Plant Ecology*, 135, 215–228.
- Sui DD, Wang Y, Lian JY, Zhang J, Hu JB, Ouyang XJ, Fang ZJ, Cao HL, Ye WH (2017) Gap distribution patterns in the south subtropical evergreen broad-leaved forest of Dinghushan. *Biodiversity Science*, 25, 382–392. (in Chinese with English abstract) [隋丹丹, 王悦, 练璐瑜, 张健, 胡健波, 欧阳学军, 范宗骥, 曹洪麟, 叶万辉 (2017) 鼎湖山南亚热带常绿阔叶林林窗分布格局及其成因. *生物多样性*, 25, 382–392.]
- Tan H, Zhu JJ, Kang HZ (2007) A research review on forest gap disturbance. *Chinese Journal of Ecology*, 26, 587–594. (in Chinese with English abstract) [谭辉, 朱教君, 康宏樟 (2007) 林窗干扰研究. *生态学杂志*, 26, 587–594.]
- Wang B, Sun H, Xu Q, Tian J, Li Q, Chen YY, Yang RL, Zhang ZM (2018) Height measurement of a Cedar (*Cedrus deodara*) community based on unmanned aerial vehicles (UAV) 3D photogrammetry technology. *Acta Ecologica Sinica*, 38, 3524–3533. (in Chinese with English abstract) [王彬, 孙虎, 徐倩, 田冀, 李强, 陈盈赞, 杨汝兰, 张志明 (2018) 基于无人机3D摄影技术的雪松(*Cedrus deodara*)群落高度测定. *生态学报*, 38, 3524–3533.]
- Wang JX, Zhang YP (2002) A review on within-gap micro-environmental heterogeneity and species' response. *Journal of Nanjing Forestry University (Natural Science Edition)*, 26, 69–74. (in Chinese with English abstract) [王进欣, 张一平 (2002) 林窗微环境异质性及物种的响应. *南京林业大学学报(自然科学版)*, 26, 69–74.]
- Xia B, Lan TH, Shan A, Deng F, Yao G (1996) Canopy gaps in subalpine spruce-fir forests of the hills around Bitahai Lake, Yunnan Province. *Journal of Plant Resources and Environment*, 5(4), 1–8. (in Chinese with English abstract) [夏冰, 兰涛贺, 善安, 邓飞, 姚淦 (1996) 云南亚高山云冷杉林林窗的研究. *植物资源与环境学报*, 5(4), 1–8.]
- Yang DR, Zhao TZ, Wang RW, Zhang GM, Song QS (2001) Study on pollination ecology of fig wasp (*Ceratosolen* sp.) in the tropical rainforest of Xishuangbanna, China. *Zoological Research*, 22, 125–130. (in Chinese with English abstract) [杨大荣, 赵庭周, 王瑞武, 张光明, 宋启示 (2001) 西双版纳热带雨林聚果榕小蜂的传粉生态学. *动物学研究*, 22, 125–130.]
- Yang Q, Han L, Chen J, Bai ZL (2006) Strategy, protective status and value of tropical rain forest in Xishuangbanna. *Genomics and Applied Biology*, 25, 341–348. (in Chinese with English abstract) [杨清, 韩蕾, 陈进, 白志林 (2006) 西双版纳热带雨林的的价值、保护现状及其对策. *基因组学与应用生物学*, 25, 341–348.]
- Yang XD, Sha LQ (2001) Species composition and diversity of soil mesofauna in the 'Holy Hills' fragmentary tropical rain forest of Xishuangbanna, China. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 12, 261–265. (in Chinese with English abstract) [杨效东, 沙丽清 (2001) 西双版纳“龙山”片断热带雨林中小型土壤动物群落组成与多样性研究. *应用生态学报*, 12, 261–265.]
- Zang RG, Xu HC (1998) Advances in forest gap disturbance research. *Scientia Silvae Sinicae*, 34(1), 90–98. (in Chinese with English abstract) [臧润国, 徐化成 (1998) 林隙(GAP)干扰研究进展. *林业科学*, 34(1), 90–98.]

- Zang RG, Xu HC (1999) Regeneration response of main tree species to gap size and gap development phase in the Korean pine broadleaved forest in Jiaohe, Northeast China. *Scientia Silvae Sinicae*, 35(3), 2–9. (in Chinese with English abstract) [臧润国, 徐化成 (1999) 红松阔叶林主要树种对林窗大小及其发育阶段更新反应规律的研究. 林业科学, 35(3), 2–9.]
- Zhang CY, Gao LS, Zhao XH (2006) Microenvironment heterogeneity of canopy gap and response of species regeneration. *Hebei Journal of Forestry and Orchard Research*, 21, 162–166. (in Chinese with English abstract) [张春雨, 高露双, 赵秀海 (2006) 林窗微环境异质性及物种更新响应研究进展. 河北林果研究, 21, 162–166.]
- Zhang J, Hu JB, Lian JB, Fan ZJ, Ouyang XJ, Ye WH (2016) Seeing the forest from drones, testing the potential of light-weight drones as a tool for long-term forest monitoring. *Biological Conservation*, 198, 60–69.
- Zhang LN, Fan JX, Hou XD, Sun ZY, Chen Q (2016) Comparison of common spatial interpolation methods in stratigraphic data analysis: A case study of the stratigraphic thickness of the Ordovician pagoda formation in the upper Yangtze region. *Journal of Stratigraphy*, 40, 420–428. (in Chinese with English abstract) [张琳娜, 樊隽轩, 侯旭东, 孙宗元, 陈清 (2016) 地层数据的常用空间插值方法介绍和比较分析——以上扬子区宝塔组厚度重建为例. 地层学杂志, 40, 420–428.]
- Zhang Q, Dao JY, Guo H (2014) Xishuangbanna rainforest China's largest realm of tropical fauna and flora. *Cultural Geography*, (11), 58–69. (in Chinese) [张秋, 刀俊云, 郭洪 (2014) 西双版纳热带雨林: 中国最大的热带动植物王国. 环球人文地理, (11), 58–69.]
- Zhang YH, Wang ZX (1999) The influence of gaps to the herb. *Bulletin of Botanical Research*, 19(1), 94–99. (in Chinese with English abstract) [张艳华, 王志西 (1999) 林窗对草本植物的影响. 植物研究, 19(1), 94–99.]
- Zhang YP, Dou JX, Liu YH, Ma YX (2004) Radiation characteristics in a tropical seasonal rain canopy gap. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 15, 929–934. (in Chinese with English abstract) [张一平, 窦军霞, 刘玉洪, 马友鑫 (2004) 热带季节雨林林窗辐射特征研究. 应用生态学报, 15, 929–934.]
- Zhang ZM, Xu Q, Wang B, Sun H, Geng YP, Tian J (2017) Applications of unmanned aerial vehicles remote sensing technology in landscape ecology. *Acta Ecologica Sinica*, 37, 4029–4036. (in Chinese with English abstract) [张志明, 徐倩, 王彬, 孙虎, 耿宇鹏, 田冀 (2017) 无人机遥感技术在景观生态学中的应用. 生态学报, 37, 4029–4036.]
- Zhuang JJ, Liu XJ, Ye YZ, Zhu XL (2012) Study on the gap characteristics and the correlation between gap and gap edge wood of permanent plots in Baotianman Nature Reserve. *Journal of Henan Agricultural University*, 46, 542–548. (in Chinese with English abstract) [庄静静, 刘晓静, 叶永忠, 朱学灵 (2012) 宝天曼固定样地林窗特征及与林窗边缘木的相关性研究. 河南农业大学学报, 46, 542–548.]

(责任编辑: 臧润国 责任编辑: 时意专)

附录 Supplementary Material

附录1 林窗下重要值前10的物种

Appendix 1 The species with top ten importance values under forest canopy gaps

<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2018258-1.pdf>

附录2 多元线性回归模型结果

Appendix 2 The results of the multiple linear regression model

<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2018258-2.pdf>

附录3 4块样地中物种丰富度在海拔高度上的分布

Appendix 3 Distribution of species richness along altitude in four plots

<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2018258-3.pdf>

附录1 林窗下重要值前10的物种

Appendix 1 The species with top ten importance values under forest canopy gaps

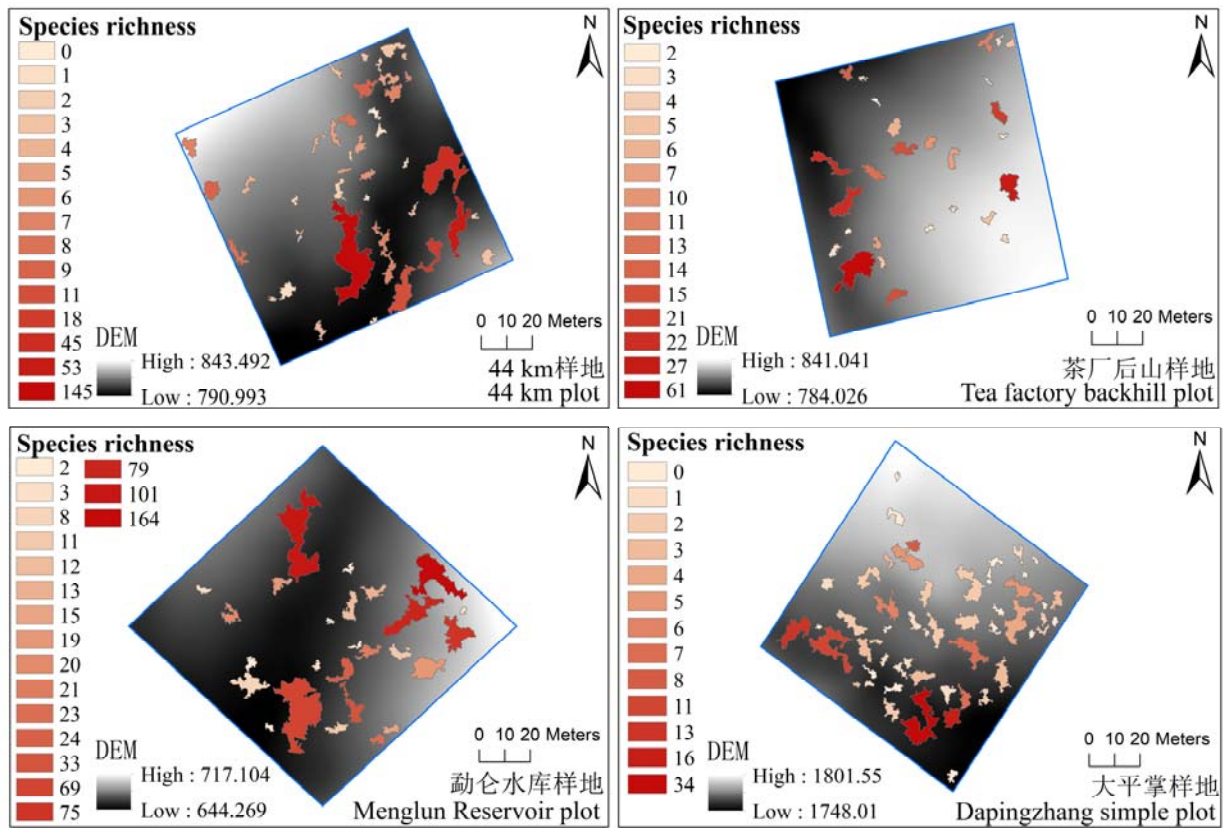
样地内 In the plot	林窗下 In the canopy gap
44 km 样地 44 km plot	
轮叶戟 <i>Lasiococca comberi</i>	番龙眼 <i>Pometia pinnata</i>
棒柄花 <i>Cleidion brevipetiolatum</i>	轮叶戟 <i>Lasiococca comberi</i>
番龙眼 <i>Pometia pinnata</i>	棒柄花 <i>Cleidion brevipetiolatum</i>
缅桐 <i>Sumbaviopsis albicans</i>	棱枝杜英 <i>Elaeocarpus glabripetalus</i>
望谟崖摩 <i>Amoora ouangliensis</i>	岭南臭椿 <i>Ailanthus triphysa</i>
油朴 <i>Celtis philippensis</i>	纤梗腺萼木 <i>Mycetia gracilis</i>
棱枝杜英 <i>Elaeocarpus glabripetalus</i>	缅桐 <i>Sumbaviopsis albicans</i>
网脉核果木 <i>Drypetes perreticulata</i>	网脉核果木 <i>Drypetes perreticulata</i>
岭南臭椿 <i>Ailanthus triphysa</i>	金粟兰 <i>Chloranthus spicatus</i>
假山萝 <i>Harpullia cupanoides</i>	风轮桐 <i>Epiprinus siletianus</i>
茶厂后山样地 Tea factory backhill plot	
假海桐 <i>Pittosporopsis kerrii</i>	绒毛番龙眼 <i>Pometia tomentosa</i>
榕树 <i>Ficus microcarpa</i>	韶子 <i>Nephelium chryseum</i>
水同木 <i>Ficus fistulosa</i>	假海桐 <i>Pittosporopsis kerrii</i>
滇银柴胡 <i>Bupleurum tenue</i>	黄棉木 <i>Metadina trichotoma</i>
染木树 <i>Saprosma ternatum</i>	白颜树 <i>Gironniera subaequalis</i>
蚁花 <i>Mezzettiopsis creaghii</i>	蚁花 <i>Mezzettiopsis creaghii</i>
绒毛番龙眼 <i>Pometia tomentosa</i>	染木树 <i>Saprosma ternatum</i>
红光树 <i>Knema furfuracea</i>	云南黄叶树 <i>Xanthophyllum yunnanense</i>
白颜树 <i>Gironniera subaequalis</i>	香花木姜子 <i>Litsea panamonja</i>
西南木荷 <i>Schima wallichii</i>	红光树 <i>Knema furfuracea</i>
勐仑水库样地 Menglun Reservoir plot	
轮叶戟 <i>Lasiococca comberi</i>	羽叶白头树 <i>Garuga pinnata</i>
腋球苧麻 <i>Boehmeria malabarica</i>	轮叶戟 <i>Lasiococca comberi</i>
红光树 <i>Knema furfuracea</i>	滇茜树 <i>Aidia yunnanensis</i>
滇茜树 <i>Aidia yunnanensis</i>	红光树 <i>Knema furfuracea</i>
缅桐 <i>Sumbaviopsis albicans</i>	假海桐 <i>Pittosporopsis kerrii</i>
番龙眼 <i>Pometia pinnata</i>	腋球苧麻 <i>Boehmeria malabarica</i>
假海桐 <i>Pittosporopsis kerrii</i>	假玉桂 <i>Celtis timorensis</i>
棒柄花 <i>Cleidion brevipetiolatum</i>	云南割舌树 <i>Walsura yunnanensis</i>
思茅崖豆 <i>Millettia leptobotrya</i>	番龙眼 <i>Pometia pinnata</i>
勐仑翅子树 <i>Pterospermum menglunense</i>	毒鼠子 <i>Dichapetalum gelonioides</i>
大平掌样地(DPZ) Dapingzhang plot	
瑞丽山龙眼 <i>Helicia shweliensis</i>	湄公锥 <i>Castanopsis mekongensis</i>
湄公锥 <i>Castanopsis mekongensis</i>	小果锥 <i>Castanopsis fleuryi</i>
厚皮香 <i>Ternstroemia gymnanthera</i>	尼泊尔桤木 <i>Alnus nepalensis</i>

样地内 In the plot	林窗下 In the canopy gap
西南木荷 <i>Schima wallichii</i>	西南木荷 <i>Schima wallichii</i>
普文楠 <i>Phoebe puwenensis</i>	截果柯 <i>Lithocarpus truncatus</i>
截果柯 <i>Lithocarpus truncatus</i>	印度血桐 <i>Macaranga indica</i>
小果锥 <i>Castanopsis fleuryi</i>	密花豆 <i>Spatholobus suberectus</i>
包疮叶 <i>Maesa indica</i>	杨梅 <i>Myrica rubra</i>
尼泊尔桤木 <i>Alnus nepalensis</i>	合果木 <i>Paramichelia baillonii</i>
山香圆 <i>Turpinia montana</i>	山香圆 <i>Turpinia montana</i>

李强, 王彬, 邓云, 林露湘, 达瓦扎喜, 张志明. 西双版纳热带雨林林窗空间分布格局及其特征指数与林窗下植物多样性的相关性, 生物多样性, 2019, 27 (3): 273–285.
<http://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2018258>

附录2 多元线性回归模型结果。图中 $P < 0.05$ 部分用粗体显示, 数字保留至小数点后3位。研究中我们将变量进行相关性分析及回归分析以评估变量面积(AREA)、平均形状复杂性指数(MSI)、对多样性指数的相关关系和它们之间相互依赖的定量关系。
 Appendix 2 The results of the multiple linear regression model. $P < 0.05$ part is shown in bold and the figures are retained to the third decimal place. In the study, we conducted correlation and regression analysis of variables to evaluate the variable area (Area), mean shape complexity index (MSI), correlation to diversity index and quantitative relationship between them. 44 km, 44 km plot; CC, Tea factory backhill plot; SK, Menglun Reservoir plot; DPZ, Dapingzhang plot.

	物种丰富度 Species richness				Shannon Wiener 指数 Shannon -Wiener index				Simpson 指数 Simpson index			
	Beta	SE (B)	Multiple (R ²)	<i>P</i>	Beta	SE(B)	Multiple (R ²)	<i>P</i>	Beta	SE(B)	Multiple (R ²)	<i>P</i>
44 km												
Area	0.949	0.24	0.900	0.000	0.671	0.002	0.45	0.000	0.392	0.001	0.154	0.012
MSI	0.478	5.603	0.208	0.002	0.841	0.207	0.302	0.000	0.444	0.078	0.197	0.004
CC												
Area	0.968	0.025	0.937	0.000	0.751	0.004	0.565	0.000	0.607	0.001	0.368	0.001
MSI	0.643	2.66	0.414	0.000	0.617	0.165	0.381	0.001	0.537	0.036	0.288	0.004
DPZ												
Area	0.771	0.015	0.594	0.000	0.704	0.002	0.495	0.000	0.636	0.001	0.405	0.000
MSI	0.47	1.439	0.221	0.000	0.45	0.207	0.202	0.001	0.445	0.093	0.198	0.001
SK												
Area	0.755	0.077	0.57	0.000	0.572	0.002	0.327	0.002	0.407	0.001	0.166	0.039
MSI	0.593	13.426	0.352	0.001	0.638	0.326	0.408	0.000	0.554	0.096	0.307	0.003



附录3 4块样地中物种丰富度在海拔高度上的分布
 Appendix 3 Distribution of species richness along altitude in four plots



•研究报告•

五大连池火山色木槭叶功能性状特征

谢立红^{1,2} 黄庆阳^{1,2} 曹宏杰^{1,2} 杨帆^{1,2} 王继丰^{1,2} 倪红伟^{1,2*}

1 (黑龙江省科学院自然与生态研究所, 哈尔滨 150040)

2 (湿地与生态保育国家地方联合工程实验室, 哈尔滨 150040)

摘要: 植物功能性状反映了植物对生长环境的响应和适应, 是连接植物与环境的桥梁, 研究植物功能性状特征及其随坡向的变化规律, 对认识不同微地形生境下植物群落空间格局形成及适应机制具有重要意义。本文以五大连池不同历史年代的8座火山共有树种色木槭(*Acer mono*)为研究对象, 测定了9类叶功能性状, 研究了植物叶功能性状在火山间及火山坡向间(阴坡–阳坡)的变化规律, 以期揭示生境对火山植物主要叶功能性状的影响, 以及阴阳坡植物生存策略的变化, 初步探讨了植物对环境的适应机制。结果表明: (1)坡向的变化是造成色木槭叶功能性状差异的重要原因; (2)火山间叶功能性状的差异反映了它们具有不同的资源环境, 色木槭生长主要受氮元素的限制; (3)南北坡向及火山间叶片厚度与叶面积均呈极显著的正相关关系, 叶片厚度与比叶面积在不同火山间均呈显著的正相关关系, 这与色木槭在火山土壤条件下的自我保护密切相关, 色木槭通过这些指标间的功能调节来适应环境的变化, 并形成最佳功能组合。五大连池不同历史年代火山的色木槭采用增加植物叶片干物质浓度、叶面积、叶片厚度、叶氮和叶磷浓度提高固碳能力, 通过降低比叶面积和氮磷比来适应干旱、土壤养分贫瘠的环境。

关键词: 五大连池火山; 坡向; 色木槭; 叶功能性状; 生存策略

Leaf functional traits of *Acer mono* in Wudalianchi Volcano, China

Lihong Xie^{1,2}, Qingyang Huang^{1,2}, Hongjie Cao^{1,2}, Fan Yang^{1,2}, Jifeng Wang^{1,2}, Hongwei Ni^{1,2*}

1 Institute of Natural Resources and Ecology, Heilongjiang Academy of Sciences, Harbin 150040

2 National and Provincial Joint Engineering Laboratory of Wetlands and Ecological Conservation, Harbin 150040

Abstract: Functional traits reflecting responses and adaptations of plants to their environment can be used as a bridge between plants and the changes occurring in their environment. The analysis of the relationship between plant functional traits and environmental gradients present on hill slopes can improve our understanding of adaptation mechanisms of plant communities under different microtopographic habitats. In this paper, nine leaf functional traits of *Acer mono* individuals were studied on eight volcanoes in different historical years in Wudalianchi, China. The main leaf functional traits of volcanic plants on shady and sunny slopes were determined. A change in survival strategy and adaptation mechanisms of shady and sunny slope plants was found. The results were as follows: (1) The change of slope direction is an important reason for the difference of leaf functional characteristics of *Acer mono*. (2) The difference of leaf functional characteristics in volcanoes reflects their different resource environments. At the same time, the growth of *Acer mono* is mainly limited by nitrogen. (3) Leaf thickness had a significant positive correlation with leaf area between the north-south slopes and between volcanoes. There was a significant positive correlation between leaf thickness and specific leaf area between volcanoes, which is related to the self-protection of *Acer mono* under volcanic soil conditions. These results suggest that *Acer mono* can respond to its environment and adapt to express the best combination of functional traits. *Acer mono* individuals from volcanoes of different ages have increased carbon sequestration capacity, leaf dry matter content, leaf area, leaf thickness, nitrogen and phosphorus content, while also having reduced specific leaf area and nitrogen to phosphorus ratio as an adaptation to abundant light, low water content and poor soil nutrients.

Key words: Wudalianchi volcano; slope; *Acer mono*; leaf functional traits; survival strategy

收稿日期: 2018-11-10; 接受日期: 2019-03-11

基金项目: 国家自然科学基金(31770497)和黑龙江省财政基本科研业务费专项(ZNBZ2018ZR05)

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: nihongwei2000@163.com

植物在漫长的进化和发展过程中与环境相互作用, 逐渐形成能够适应外部环境的形态和生理结构, 植物这种能响应环境变化的性状被称为植物功能性状(Cornelissen et al, 2003)。研究表明, 植物的生存策略及其对资源的利用能力与叶功能性状具有紧密的联系, 同时植物适应环境变化形成的生存对策也可以通过叶功能性状反映(Westoby, 1998; 张曦等, 2016)。

在进化过程中, 植物叶片对环境变化相对敏感、可塑性较大, 其结构特征最能体现植物对环境的适应(Diemer, 1998)。在生境条件相对恶劣的情况下, 植物体呈现相对较小的叶面积(leaf size, LS), 在相同的物候条件下, 植物的适应能力、水分吸收运输能力、营养吸收能力等都与叶片大小有着密切关系, 影响其总体变化(Dramini et al, 2002)。比叶面积(specific leaf area, SLA)是反映植物对光照、水分、养分等资源的利用程度和利用能力大小的功能性状, 主要揭示植物对相关环境因子的利用和适应, 一般情况下, 干旱贫瘠的环境条件下生长的植物比叶面积相对较小, 因此, 比叶面积在一定程度上反映了植物生长的环境条件(Garnier et al, 2001)。叶干物质浓度(leaf dry matter content, LDMC)是植物获取资源多少的预测指标(周欣等, 2016), 反映叶片对干旱气候的适应能力, 是资源获取轴上最稳定的变量。叶片厚度(leaf thickness, LT)与叶片的资源获取、水分保存和同化功能等密切相关, 在养分贫瘠环境中植物叶片较厚。Reich和Oleksyn (2004)的研究结果表明比叶面积较小的植物叶常常面积小、厚度大。刘金环和曾德慧(2006)研究发现, 叶干物质浓度与叶片厚度呈负相关。Wright等(2004)的研究表明, 植物的比叶面积与叶氮浓度(leaf nitrogen content, LNC)及植物的最大净光合速率均呈显著的正相关关系, 这一现象也同时说明了植物通过增加或者减少养分循环的方式不断地适应环境变化。任书杰等(2007)通过对中国东部南北样带654种植物叶功能性状的系统研究发现, 除裸子植物和蕨类植物外, 绝大多数植物的叶氮浓度与叶磷浓度(leaf phosphorus content, LPC)显著相关。阴坡和阳坡是最常见的两种生境, 往往营造出局部的微气候生境(党晶晶等, 2015), 影响着生长环境的非生物资源分配(如温湿度、光辐射度和土壤养分再分配), 植物功能性状反映了植物对生长环境的响应和适应, 研

究植物功能性状特征及其随坡向变化规律, 对认识不同微地形生境下植物群落空间格局形成及适应机制具有重要意义(刘旻霞和马建祖, 2013)。

五大连池位于大小兴安岭和松嫩平原的交错地带, 至今历经了7次火山喷发, 时间跨200万年-290年, 形成了14座火山, 拥有大陆上保存完整、分布集中、形态典型、种类最齐全的新老期火山地质地貌(黄庆阳等, 2014)。五大连池火山每次喷发后, 原生演替从裸岩上重新开始, 经过地衣苔藓、草本、灌木、先锋森林、过渡森林, 最后形成稳定森林群落, 完整地保存了代表性的火山生态系统演替过程, 是反映陆地生态系统和动植物群落进化和发展进程中正在进行的生态和生物演化过程的典型范例(周志强等, 2011)。位于黑龙江省的五大连池火山是世界范围内适宜研究物种适应过程和生态过渡区生物群落演替过程的为数不多的几个地区之一(Leith, 1975)。但是有关火山植物功能性状的研究起步较晚, 研究资料较少。仅谢立红等(2018)研究了五大连池新时期火山熔岩台地3种植物叶功能性状及其相互关系, 然而从不同火山及南北坡向环境梯度角度探讨火山植物叶功能性状的研究尚未有报道。

本文以五大连池不同历史年代的8座火山为研究对象, 探讨它们的共有树种色木槭(*Acer mono*)植物叶功能性状如叶干物质浓度、叶面积、比叶面积、叶片厚度、叶碳浓度(leaf carbon content, LCC)、叶钾浓度(leaf kalium content, LKC)、叶氮浓度、叶磷浓度、叶氮磷比(ratio of nitrogen and phosphorus, N/P)在不同火山间及火山坡向间(阴坡-阳坡)的变化规律, 希望可以揭示生境对火山植物叶功能性状的影响, 以及阴阳坡植物生存策略的变化。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

五大连池火山群(126°00'-126°45' E, 48°30'-48°50' N)中心区由新时期火山活动形成的巨大熔岩流——石龙、两座年轻火山和巨大的熔岩形成的石龙台地和火山堰湖群构成。四周由老期火山活动形成的玄武岩台地构成, 其上环布12座老期火山和众多熔岩流(赵文峰, 1987)。

五大连池年平均气温为-0.5℃, 年平均降水量476.33 mm, 多年平均相对湿度69.2%, 年均无霜期121 d。本区位于长白山植物区系和大兴安岭植物区

系交汇地带,既有源自寒温带大兴安岭的落叶松(*Larix gemelinii*)、兴安桧(*Sabina davurica*),同时还生长着源自中温带小兴安岭的红松(*Pinus koraiensis*)、兴安鱼鳞云杉(*Picea jezoensis* var. *microsperma*)、色木槭和紫椴(*Tilia amurensis*)。

1.2 研究方法

1.2.1 野外样品采集

于2016年7月中旬至8月中旬植物生长旺盛期,在东焦得布山、小孤山、笔架山、西焦得布山、尾山、卧虎山、北格拉球山和南格拉球山8座火山(图1)的南坡和北坡的中上部随机选取5株色木槭,每棵树选取生长成熟、未遮阴、完全展开、没有病虫害的叶片30片,用枝剪剪下(均带叶柄),共采集80个个体的2,400片叶片,放入自封袋内带回实验室,随机选取20片用于叶功能性状的测定。

1.2.2 叶功能性状测定

将叶片浸入水中置于5℃的黑暗环境中12 h,取出后迅速用滤纸吸干叶片表面的水分,在1/10000的电子天平上称饱和鲜重(leaf fresh weight, FW)。然后将叶片平铺在扫描仪(LA-S, 杭州万深)上扫描得到叶面积;选取测量完叶面积后的10片叶子用电子数显卡尺(精度为0.01 mm)分别测量叶片前、中、末端(避开叶片主脉)厚度,取三者的平均值作为所

测叶片的厚度值。最后将叶片放于80℃烘箱内烘干24 h后取出称干重(leaf dry weight, DW), $LDMC = DW/FW$, $SLA = LS/DW$ 。叶碳浓度和叶氮浓度的测定采用元素分析仪(EA3000, 意大利欧维特);叶磷浓度的测定采用钼锑抗比色法、叶钾浓度的测定采用火焰光度法(鲍士旦, 2010); $N/P = LNC/LPC$ 。

1.2.3 数据处理

采用Excel 2010和SPSS 20.0软件对数据进行统计分析。采用单因素方差分析(one-way ANOVA)和Duncan法进行叶功能性状方差分析和多重比较($\alpha = 0.05$),用Pearson法对叶功能性状各指标间的相关性进行分析,用主成分分析法筛选叶功能形状的主要指标。

2 结果

2.1 南北坡向叶功能性状的变化

总体上,叶干物质浓度、叶面积、叶片厚度南坡大于北坡(图2),叶碳浓度、叶钾浓度、叶氮浓度和叶磷浓度的最大值都出现在山体的南坡,叶氮磷比的最大值出现在山体的北坡(图2)。叶干物质浓度只有东焦得布山和小孤山是南坡小于北坡,其他都是南坡大于北坡;西焦得布山为南坡最大(337.69 ± 7.77 mg/g),卧虎山为北坡最小(266.55 ± 16.14 mg/g)。叶面积只有南格拉球山是南坡小于北坡,卧虎山为南坡最大($4,859.69 \pm 596.45$ mm²),东焦得布山为北坡最小($3,143.20 \pm 650.34$ mm²)。比叶面积在笔架山、西焦得布山、卧虎山和南格拉球山是南坡小于北坡;卧虎山的北坡最大(24.93 ± 2.18 mm²/mg),南格拉球山的南坡最小(16.08 ± 2.76 mm²/mg)。叶片厚度只有南格拉球山是南坡小于北坡;卧虎山南坡最大(0.126 ± 0.022 mm),东焦得布山北坡最小(0.063 ± 0.024 mm)。叶碳浓度在东焦得布山、西焦得布山、尾山和南格拉球山是南坡小于北坡;笔架山南坡最大(509.54 ± 5.38 mg/g),卧虎山北坡最小(462.72 ± 21.40 mg/g)。叶钾浓度在东焦得布山、笔架山、西焦得布山、尾山和卧虎山是南坡小于北坡;小孤山南坡最大(13.66 ± 2.82 mg/g),卧虎山南坡最小(7.13 ± 2.98 mg/g)。叶氮浓度在西焦得布山、尾山、卧虎山和南格拉球山是南坡小于北坡;笔架山南坡最大(23.66 ± 1.68 mg/g),尾山南坡最小(15.34 ± 2.21 mg/g)。叶磷浓度在小孤山、西焦得布山、卧虎山是南坡小于北坡;北格拉球山南

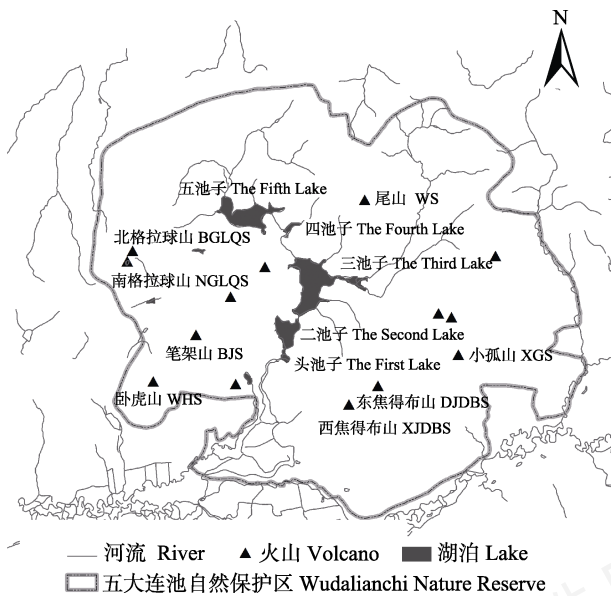


图1 五大连池火山研究区位置示意图

Fig. 1 Location map of research area in Wudalianchi volcanoes. WS, Weishan; BGLQS, Beigelaqiushan; NGLQS, Nange-laqiushan; BJS, Bijiaashan; WHS, Wohushan; XGS, Xiaogushan; DJDBS, Dongjiaodebushan; XJDBS, Xijiaodebushan.

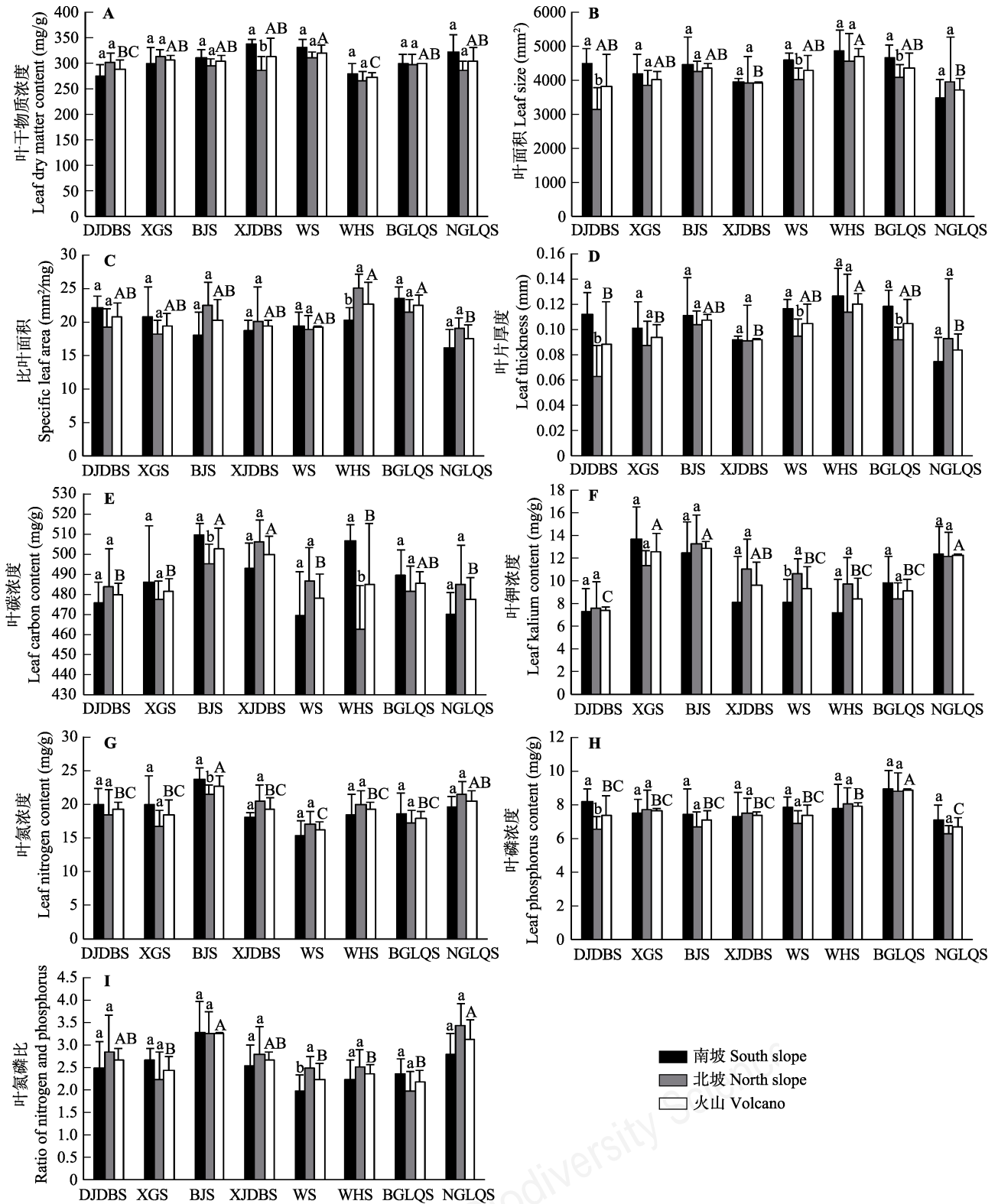


图2 五大连池8座火山色木槭叶功能性状。不同大写字母表示不同火山间叶功能性状差异显著, 不同小写字母表示每座火山南北坡间叶功能性状差异显著($P < 0.05$)。DJDBS、XGS、BJS、XJDBS、WS、WHS、BGLQS和NGLQS的含义见图1。
 Fig. 2 Leaf functional traits of *Acer mono* on eight volcanoes in Wudalianchi. The different capital letter shows that there is significant difference in leaf functional traits between volcanoes, the different small letter shows that there is significant difference in leaf functional traits between north and south slopes ($P < 0.05$). DJDBS, XGS, BJS, XJDBS, WS, WHS, BGLQS and NGLQS are the same as in Fig. 1.

表1 五大连池8座火山及其南北坡向间色木槭叶功能性状变异系数

Table 1 Variation coefficient of leaf functional traits of *Acer mono* on eight volcanoes and its north-south slope in Wudalianchi

	叶干物质浓度 Leaf dry matter content	叶面积 Leaf size	比叶面积 Specific leaf area	叶片厚度 Leaf thickness	叶碳浓度 Leaf carbon content	叶钾浓度 Leaf kalium content	叶氮浓度 Leaf nitrogen content	叶磷浓度 Leaf phosphorus content	叶氮磷比 Ratio of nitrogen and phosphorus
东焦得布山 Dongjiaodebushan (DJDBS)	0.06	0.25	0.10	0.40	0.01	0.03	0.06	0.15	0.10
小孤山 Xiaogushan (XGS)	0.03	0.06	0.09	0.11	0.01	0.13	0.13	0.02	0.12
笔架山 Bijiaoshan (BJS)	0.04	0.03	0.16	0.05	0.02	0.05	0.07	0.08	0.00
西焦得布山 Xijiaodebushan (XJDBS)	0.12	0.01	0.05	0.01	0.02	0.22	0.09	0.02	0.07
尾山 Weishan (WS)	0.04	0.10	0.01	0.14	0.03	0.20	0.07	0.09	0.16
卧虎山 Wohushan (WHS)	0.03	0.05	0.15	0.07	0.06	0.21	0.05	0.02	0.08
北格拉球山 Beigelaqiushan (BGLQS)	0.00	0.10	0.07	0.18	0.01	0.11	0.06	0.01	0.12
南格拉球山 Nangelaqiushan (NGLQS)	0.08	0.09	0.12	0.15	0.02	0.01	0.07	0.08	0.15
南坡 South slope	0.08	0.10	0.12	0.15	0.03	0.27	0.12	0.07	0.15
北坡 North slope	0.05	0.10	0.11	0.16	0.03	0.18	0.11	0.12	0.18
南北坡向间 South /North	0.06	0.08	0.08	0.12	0.02	0.14	0.08	0.06	0.10
火山间 Between volcanoes	0.05	0.08	0.09	0.12	0.02	0.20	0.10	0.09	0.15

坡最大(8.91 ± 1.13 mg/g), 南格拉球山北坡最小(6.29 ± 0.44 mg/g)。叶氮磷比在东焦得布山、西焦得布山、尾山、卧虎山、南格拉球山是南坡小于北坡; 南格拉球山北坡最大(3.43 ± 0.49), 北格拉球山北坡最小(1.98 ± 0.42)。

南坡叶功能性状的变异系数为0.03–0.27, 北坡叶功能性状的变异系数为0.03–0.18, 南北坡向间叶功能性状的变异系数为0.02–0.14 (表1)。南北坡向间植物叶功能性状没有显著差异(表2)。除南坡间叶钾浓度变异系数为0.27外, 南坡、北坡及南北坡向间植物叶功能性状变异系数都小于0.20。

表2 五大连池8座火山色木槭叶功能性状方差分析结果

Table 2 One-way ANOVA for leaf functional traits of *Acer mono* on eight volcanoes in Wudalianchi

变量 Variable	火山间 Between volcanoes		坡向间 Between slopes	
	F	P	F	P
叶干物质浓度 Leaf dry matter content	1.280	0.366	1.558	0.232
叶面积 Leaf size	1.207	0.395	2.983	0.106
比叶面积 Specific leaf area	1.333	0.346	0.339	0.570
叶片厚度 Leaf thickness	1.140	0.425	4.302	0.057
叶碳浓度 Leaf carbon content	0.996	0.496	0.149	0.705
叶钾浓度 Leaf kalium content	4.482	0.026*	0.341	0.569
叶氮浓度 Leaf nitrogen content	3.285	0.059	0.010	0.922
叶磷浓度 Leaf phosphorus content	2.835	0.084	1.397	0.257
叶氮磷比 Ratio of nitrogen and phosphorus	4.065	0.034*	0.464	0.507

2.2 火山间的叶功能性状变化

由图2可知, 叶干物质浓度在尾山最大(320.51 ± 13.76 mg/g), 卧虎山最小(272.53 ± 8.45 mg/g)。叶面积在卧虎山最大($4,700.31 \pm 225.39$ mm²), 南格拉球山最小($3,714.48 \pm 339.00$ mm²)。比叶面积在卧虎山最大(22.61 ± 3.28 mm²/mg), 南格拉球山最小(17.51 ± 2.03 mm²/mg)。叶片厚度在卧虎山最大(0.120 ± 0.008 mm), 南格拉球山最小(0.084 ± 0.012 mm)。叶碳浓度在笔架山最大(502.20 ± 10.39 mg/g), 南格拉球山最小(477.43 ± 10.63 mg/g)。叶钾浓度在笔架山最大(12.85 ± 0.58 mg/g), 东焦得布山最小(7.42 ± 0.22 mg/g)。叶氮浓度在笔架山最大(22.57 ± 1.54 mg/g), 尾山最小(16.18 ± 1.19 mg/g)。叶磷浓度在北格拉球山最大(8.87 ± 0.06 mg/g), 南格拉球山最小(6.69 ± 0.57 mg/g)。叶氮磷比在笔架山最大(3.26 ± 0.02), 北格拉球山最小(2.17 ± 0.26)。

山体间叶功能性状的变异系数为0.02–0.20 (表1)。总体上, 卧虎山的叶面积、比叶面积、叶厚度最大, 尾山的叶干物质浓度最大, 笔架山的叶碳浓度、叶钾浓度、叶氮浓度和叶氮磷比最大, 北格拉球山的叶磷浓度最大; 南格拉球山的叶面积、比叶面积、叶片厚度、叶碳浓度、叶磷浓度和叶氮磷比最小, 卧虎山的叶干物质浓度最小, 东焦得布山的叶钾浓度最小, 北格拉球山的叶氮磷比最小(图2), 山体的叶功能性状的变异性都小(变异系数 ≤ 0.2)

(表1)。

火山间的叶干物质浓度、叶面积、比叶面积、叶片厚度、叶碳浓度和叶磷浓度无显著差异; 叶钾浓度和叶氮磷比有显著差异(表2)。进一步对火山间的钾、氮磷比进行多重比较(表3), 结果表明, 叶钾浓度在东焦得布山与小孤山、笔架山和南格拉球山之间, 小孤山与尾山、卧虎山和北格拉球山之间, 笔架山与西焦得布山、尾山、卧虎山和北格拉球山之间, 卧虎山与南格拉球山之间均差异显著($P < 0.05$)。叶氮磷比在小孤山与笔架山和南格拉球山之间, 笔架山与尾山、卧虎山和北格拉球山之间, 尾山与南格拉球山之间, 卧虎山和南格拉球山之间, 在北格拉球山和南格拉球山之间均差异显著($P < 0.05$)。

2.3 南北坡向和火山间植物叶功能性状的相关性

由表4可知, 北坡向色木槭比叶面积与叶干物质浓度呈显著负相关关系($P < 0.05$); 比叶面积与叶面积呈显著正相关关系($P < 0.05$); 叶片厚度与叶面积呈极显著正相关关系; 叶氮磷比与叶氮浓度呈极显著的正相关关系, 与叶磷浓度呈极显著负相关关系($P < 0.01$); 其他叶性状之间不存在显著的相关关系($P > 0.05$)。南坡向色木槭叶片厚度与叶面积、叶磷浓度与比叶面积、叶氮磷比与叶氮浓度均呈极显著的正相关关系($P < 0.01$); 其他叶性状之间不存在显著相关关系。色木槭叶氮磷比与叶氮浓度在北坡与南坡上都呈极显著正相关关系($P < 0.01$)。

由表5可知, 火山间色木槭比叶面积与叶面积、叶片厚度与比叶面积、叶磷浓度与比叶面积均呈显著正相关关系($P < 0.05$); 叶片厚度与叶面积、叶氮磷比与叶氮浓度均呈极显著正相关关系($P < 0.01$);

表3 五大连池8座火山间色木槭叶钾浓度(LKC)和叶氮磷比(N/P)的多重比较($P = 0.05$)

Table 3 Multiple comparison of leaf kalium content (LKC), ratio of nitrogen and phosphorus (N/P) of *Acer mono* between eight volcanoes in Wudalianchi

变量 Variable		LKC	N/P		
东焦得布山 Dongjiaodebushan (DJDBS)	小孤山 XGS	0.006*	0.425		
	笔架山 BJS	0.004*	0.068		
	西焦得布山 XJDBS	0.158	0.959		
	尾山 WS	0.199	0.154		
	卧虎山 WHS	0.492	0.300		
	北格拉球山 BGLQS	0.251	0.109		
	南格拉球山 NGLQS	0.008*	0.154		
	小孤山 Xiaogushan (XGS)	笔架山 BJS	0.808	0.018*	
西焦得布山 XJDBS		0.064	0.454		
尾山 WS		0.050*	0.485		
卧虎山 WHS		0.018*	0.795		
北格拉球山 BGLQS		0.039*	0.363		
南格拉球山 NGLQS		0.833	0.042*		
笔架山 Bijiaoshan (BJS)		西焦得布山 XJDBS	0.043*	0.063	
		尾山 WS	0.034*	0.006*	
	卧虎山 WHS	0.012*	0.012*		
	北格拉球山 BGLQS	0.026*	0.004*		
	南格拉球山 NGLQS	0.652	0.606		
	西焦得布山 Xijiaodebushan (XJDBS)	尾山 WS	0.880	0.167	
		卧虎山 WHS	0.427	0.322	
		北格拉球山 BGLQS	0.757	0.118	
南格拉球山 NGLQS		0.090	0.143		
尾山 Weishan (WS)		卧虎山 WHS	0.516	0.655	
		北格拉球山 BGLQS	0.874	0.822	
		南格拉球山 NGLQS	0.071	0.014*	
		卧虎山 Wohushan (WHS)	北格拉球山 BGLQS	0.620	0.506
	南格拉球山 NGLQS		0.025*	0.028*	
	北格拉球山 Beigelaqiushan (BGLQS)		南格拉球山 NGLQS	0.055	0.010*

* $P < 0.05$

表4 五大连池8座火山北坡(对角线下部)和南坡(对角线上部)的色木槭叶功能性状相关系数

Table 4 Pearson correlation coefficients among leaf functional traits of *Acer mono* on north (lower diagonal) and south (upper diagonal) slope of eight volcanoes in Wudalianchi

	LDMC	LS	SLA	LT	LCC	LKC	LNK	LPC	N/P
叶干物质浓度 Leaf dry matter content (LDMC)		-0.553	-0.623	-0.528	0.232	0.211	-0.271	-0.492	0.081
叶面积 Leaf size (LS)	-0.516		0.674	0.984**	0.410	-0.489	-0.122	0.684	-0.428
比叶面积 Specific leaf area (SLA)	-0.750*	0.709*		0.612	-0.052	-0.345	-0.168	0.895**	-0.445
叶片厚度 Leaf thickness (LT)	-0.370	0.966**	0.560		0.355	-0.489	-0.200	0.666	-0.492
叶碳浓度 Leaf carbon content (LCC)	0.241	-0.262	-0.376	-0.224		0.039	0.525	0.001	0.382
叶钾浓度 Leaf kalium content (LKC)	0.018	0.448	-0.047	0.522	0.374		0.572	-0.374	0.697
叶氮浓度 Leaf nitrogen content (LNC)	-0.655	0.295	0.370	0.197	0.337	0.539		-0.203	0.929**
叶磷浓度 Leaf phosphorus content (LPC)	-0.149	0.384	0.398	0.300	-0.353	-0.403	-0.468		-0.442
叶氮磷比 Ratio of nitrogen and phosphorus (N/P)	-0.271	-0.079	-0.043	-0.101	0.404	0.543	0.853**	-0.852**	

** $P < 0.01$, * $P < 0.05$.

表5 五大连池8座火山色木槭叶功能性状的相关系数

Table 5 Pearson correlation coefficients among leaf functional traits of *Acer mono* on eight volcanoes in Wudalianchi

	LDMC	LS	SLA	LT	LCC	LKC	LNC	LPC
叶干物质浓度 Leaf dry matter content (LDMC)								
叶面积 Leaf size (LS)	-0.371							
比叶面积 Specific leaf area (SLA)	-0.700	0.732*						
叶片厚度 Leaf thickness (LT)	-0.320	0.978**	0.734*					
叶碳浓度 Leaf carbon content (LCC)	0.104	0.203	0.128	0.196				
叶钾浓度 Leaf kalium content (LKC)	0.439	-0.194	-0.554	-0.284	0.254			
叶氮浓度 Leaf nitrogen content (LNC)	-0.230	-0.114	-0.120	-0.150	0.594	0.506		
叶磷浓度 Leaf phosphorus content (LPC)	-0.306	0.540	0.811*	0.529	-0.034	-0.477	-0.468	
叶氮磷比 Ratio of nitrogen and phosphorus (N/P)	0.069	-0.404	-0.497	-0.406	0.420	0.586	0.906**	-0.756 [†]

** $P < 0.01$, * $P < 0.05$.

表6 五大连池8座火山色木槭叶功能性状在南北坡的主成分分析结果

Table 6 Principal component analysis of leaf functional traits in *Acer mono* on north and south slopes of eight volcanoes in Wudalianchi

指标 Index	北坡 North slope				南坡 South slope		
	主成分1 Principal component 1	主成分2 Principal component 2	主成分3 Principal component 3	公因子方差 Communality	主成分1 Principal component 1	主成分2 Principal component 2	公因子方差 Communality
叶干物质浓度 Leaf dry matter content	-0.774	-0.025	0.571	0.925	-0.582	-0.520	0.609
叶面积 Leaf size	0.918	-0.209	0.324	0.990	0.887	0.310	0.883
比叶面积 Specific leaf area	0.828	-0.287	-0.329	0.876	0.835	0.167	0.726
叶片厚度 Leaf thickness	0.833	-0.180	0.485	0.961	0.885	0.235	0.839
叶碳浓度 Leaf carbon content	-0.225	0.638	0.258	0.524	0.100	0.760	0.588
叶钾浓度 Leaf kalium content	0.424	0.619	0.622	0.949	-0.673	0.375	0.594
叶氮浓度 Leaf nitrogen content	0.593	0.735	-0.280	0.971	-0.414	0.882	0.949
叶磷浓度 Leaf phosphorus content	0.206	-0.872	0.075	0.809	0.837	0.111	0.712
叶氮磷比 Ratio of nitrogen and phosphorus	0.196	0.943	-0.215	0.974	-0.704	0.677	0.953
特征值 Eigenvalue	3.483	3.140	1.357		4.437	2.415	
贡献率 Contribution rate (%)	38.695	34.886	15.083		49.302	26.832	
累计贡献率 Cumulative contribution rate (%)	38.695	73.581	88.663		49.302	76.133	

叶氮磷比与叶磷浓度呈显著负相关关系($P < 0.05$); 其他各叶性状之间不存在显著相关关系。

2.4 南北坡向和火山间叶功能性状主成分分析

由表6可知, 南北坡向色木槭叶功能性状各指标的公因子方差均较大, 最小的公因子方差是叶碳浓度(南坡0.588、北坡0.524)。主成分分析表明, 叶干物质浓度、叶面积、比叶面积和叶片厚度在南北坡均与第1主成分呈显著相关, 为叶功能性状的主要指标。

由表7可知, 8座火山间色木槭叶功能性状各指标的公因子方差均较大, 主成分分析表明, 叶面积、比叶面积、叶片厚度和叶磷浓度与第1主成分

呈显著正相关, 为叶功能性状的主要指标。

3 讨论

3.1 色木槭叶功能性状对坡向的响应

坡向是一种重要的地形因子, 影响坡面接受的太阳光辐射和地面与风向的夹角。坡向与光照强度、光照面积及土壤含水量之间呈负相关(宝乐和刘艳红, 2009), 而地形通过光照、温度和降水等生态因子的再分配间接影响植被的生长。本研究结果显示比叶面积南坡小于北坡, 叶片厚度南坡大于北坡, 这与刘旻霞和马组建(2012, 2013)对阴阳坡植物功能性状与环境因子的变化特征和甘南高寒草甸植

表7 五大连池8座火山色木槭叶功能性状主成分分析结果

Table 7 Principal component analysis of leaf functional traits of *Acer mono* on eight volcanoes in Wudalianchi

指标 Index	主成分1 Principal component 1	主成分2 Principal component 2	主成分3 Principal component 3	公因子方差 Communality
叶干物质浓度 Leaf dry matter content	-0.498	-0.386	0.743	0.949
叶面积 Leaf size	0.761	0.461	0.313	0.890
比叶面积 Specific leaf area	0.893	0.359	-0.178	0.959
叶片厚度 Leaf thickness	0.772	0.425	0.318	0.878
叶碳浓度 Leaf carbon content	-0.143	0.757	0.337	0.707
叶钾浓度 Leaf kalium content	-0.669	0.283	0.421	0.705
叶氮浓度 Leaf nitrogen content	-0.523	0.810	-0.242	0.989
叶磷浓度 Leaf phosphorus content	0.855	-0.044	0.115	0.746
叶氮磷比 Ratio of nitrogen and phosphorus	-0.801	0.540	-0.188	0.969
特征值 Eigen value	4.335	2.274	1.181	
贡献率 Contribution rate (%)	48.170	25.262	13.124	
累计贡献率 Cumulative contribution rate (%)	48.170	73.432	86.557	

物功能性状和土壤因子对坡向响应的研究结论一致。从阳坡到阴坡的生境变化过程中,环境因子发生了显著变化,阳坡的土壤养分含量和水分含量较低,土壤较贫瘠,植物平均比叶面积较小。相比之下阴坡生境资源较充足,植物比叶面积性状显著大于阳坡(刘旻霞和马建祖,2013)。由于比叶面积反映了植物获取和利用资源的能力,与植物的生存对策密切相关,通常情况下,比叶面积较高的植物,其叶片的光捕获面积较大,而比叶面积较低的植物,叶的大部分物质用于构建防御结构,常形成厚度较大的叶片(刘旻霞和马建祖,2012)。本研究结果叶干物质浓度南坡大于北坡,这与党晶晶等(2015)对祁连山高寒草地甘肃臭草(*Melica przewalskyi*)叶性状与坡向间的关系研究和胡耀升等(2014)对长白山不同演替阶段森林植物功能性状及其与地形因子间的关系的研究结论一致。光照条件充足的阳坡并不需要通过叶面积的增加而增大光合速率,反而阳坡上土壤水分最少,水分限制增加,植株可能会将叶生物量投资于机械支持结构与微管结构,而且大叶的呼吸和蒸腾成本更高,不利于其光拦截能力和光合碳获取能力最大化(党晶晶等,2015),叶干物质浓度的增加使叶片内部水分向叶片表面扩散的距离或阻力增大,降低植物内部水分散失(胡耀升等,2014),因此阳坡植被具有较高的叶干物质浓度,这可能提高其对环境的适合度。本研究中叶碳浓度、叶钾浓度、叶氮浓度和叶磷浓度的最大值都出现在

山体的南坡;叶氮磷比的最大值在山体的北坡。面对资源异质性分布的生境和植物生活史中光合产物的供需矛盾,叶片各功能性状的自我调整与适应显得至关重要(许洛山等,2015),叶片厚度的资源投入有利于减少水分的蒸腾散失并提高固碳能力(王先奎和王传宽,2015),干旱地区植物会形成较厚的叶片以提高叶氮浓度和叶磷浓度(Wright et al, 2001)。有研究发现快速生长的潜力一般与较低的氮磷比相关(Niklas et al, 2005),因为快速生长需要磷含量丰富,因此磷增长要比氮快,造成了有机体快速生长时较低的叶氮磷比。可见,坡向的变化是造成五大连池不同历史年代火山色木槭叶功能性状差异的重要原因。

由于物种分布区内不同生境间存在差异,物种要做出适应性变化。本研究中色木槭各叶功能性状的种内变异系数为南坡间0.07-0.27、北坡间0.03-0.18和南北坡向间0.02-0.20,功能性状的变异就是这种适应性变化的表现或反应形式之一。每个物种都有一定的适应幅度,功能性状的变化也是有限的(苏文华等,2015)。Hallik等(2009)的研究表明功能性状的种间变异系数可高达0.95,而种内变异系数则不超过0.30。

3.2 不同火山间色木槭叶功能性状的变化

植物功能性状反映了植物对气候和土壤等环境因子适应的重要信息(孟婷婷等,2007)。本研究中南格拉球山的叶面积、比叶面积、叶片厚度、叶碳

浓度和叶磷浓度都最小,卧虎山有最大的叶面积、比叶面积、叶片厚度和最小的叶干物质浓度,尾山有最大的叶干物质浓度和最小的叶氮浓度,笔架山有最大的叶碳浓度、叶钾浓度和叶氮浓度,这可能是由于卧虎山和笔架山山体较小且有多处火山口,火山灰厚度大,环境资源丰富,而尾山的山体大且南坡有多处的采石塌陷坑,土壤养分贫瘠。叶片比叶面积和叶干物质浓度不仅能够反映植物获取资源的能力,而且可较好地表征植物生长和适应生存环境的重要信息(Garnier et al, 2001),比叶面积高的植物适应资源丰富的环境,比叶面积低的植物适应降水少、蒸发量大、土壤贫瘠的环境(赵红洋等, 2010)。植物生长所需要的90%以上的氮元素来自于凋落物分解过程中的养分释放(Elser et al, 2007),主要的磷来源于岩石的风化(Craigne & Jackson, 2010),降水量少和相对较低的分解速度使得矿质风化速率降低和土壤存储有机物质的能力较小,会导致养分可利用性相对于其他地区明显的降低(Dijkstra et al, 2012),进一步影响植物体内的养分含量。

植物叶片或生物量中的叶氮磷比可作为判断环境对植物生长养分供应状况和植物生长速率的重要指标(吴统贵等, 2010)。研究表明,植物生长受氮和磷限制的叶氮磷比阈值为14和16 (Koerselman & Meuleman, 1996),目前,较低的N/P指示植物生长主要受氮素限制已基本得到了普遍认可(李玉霖等, 2010),本研究中火山间色木槭的叶氮磷比在3.26–2.17,说明五大连池火山色木槭的生长主要受氮限制。

本研究中色木槭各功能性状火山间的种内变异系数是0.02–0.20,且在不同山体间叶钾浓度和叶氮磷比存在显著差异(表2, 表3)。由此可见,种内变异虽然较小却也是生物对不同生境适应性变化的直接体现,因此在研究植物功能性状与环境间相关关系时,不能简单地使用物种水平的性状平均值代替个体数据而忽略种内变异。

3.3 色木槭叶功能性状的相关性及主成分分析

植物功能性状并不是孤立发挥作用的,植物在长期适应环境的过程中,会通过内部不同功能之间的平衡,形成一系列适应特定环境的功能性状组合,各功能性状间具有一定的相关性(施宇等, 2011)。本研究中,北坡向比叶面积与叶干物质浓度呈显著的负相关关系、北坡向及火山间比叶面积与叶面积呈

显著的正相关关系、南坡向叶磷浓度与比叶面积呈极显著的正相关关系、火山间叶磷浓度与比叶面积呈显著的正相关关系,这些结论与国内外许多研究结果基本一致(Garnier et al, 2001; Wright et al, 2001; 赵红洋等, 2010; 胡耀升等, 2014)。本研究中南、北坡向及火山间叶氮磷比与叶氮浓度均呈极显著的正相关关系(南坡0.929、北坡0.853、火山间0.906)、北坡向及火山间叶氮磷比与叶磷浓度呈极显著的负相关关系(北坡-0.852、火山间-0.756),但与叶氮浓度的相关性更强。由此可以推断,五大连池不同历史年代火山色木槭叶氮磷比更多地受到氮元素的限制。本研究中南北坡向及火山间叶片厚度与叶面积均呈极显著的正相关关系,火山间叶片厚度与比叶面积呈显著的正相关关系,这可能与色木槭在火山土壤条件下的自我保护密切相关,色木槭通过这些指标间的功能调节来适应环境的变化,并形成最佳功能组合。

本研究认为,在火山和南北坡向上与它们的第1主成分呈显著相关的叶功能性状如叶干物质浓度、叶面积、比叶面积、叶片厚度和叶磷浓度是影响不同历史年代火山及坡向间色木槭群落结构和性质的主要叶功能性状指标。

本文通过对五大连池不同历史年代的8座火山共有树种色木槭叶功能性状进行研究,揭示了生境对火山植物叶功能性状的影响,以及不同生境植物生存策略的变化。虽然不同火山不同坡向生境不同,但植物采取不同的生存策略来适应坡向梯度(南–北坡)的微生境。

参考文献

- Bao L, Liu YH (2009) Comparison of leaf functional traits in different forest communities in Mt. Dongling of Beijing. *Acta Ecologica Sinica*, 29, 3692–3703. (in Chinese with English abstract) [宝乐, 刘艳红 (2009) 东灵山地区不同森林群落叶功能性状比较. *生态学报*, 29, 3692–3703.]
- Bao SD (2000) *Soil and Agricultural Chemistry Analysis*, pp. 30–84. China Agriculture Press, Beijing. (in Chinese) [鲍士旦 (2000) 土壤农化分析, 30–84页. 中国农业出版社, 北京.]
- Cornelisse JHC, Lavorel S, Garnier E (2003) A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 51, 335–380.
- Craigne JM, Jackson RD (2010) Plant nitrogen and phosphorus limitation in 98 North American grassland soils. *Plant and*

- Soil, 334, 73–84.
- Dang JJ, Zhao CZ, Li Y, Hou ZJ, Dong XG (2015) Relationship between leaf traits of *Melica przewalskyi* and slope aspects in alpine grassland of Qilian Mountains, China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 39, 23–31. (in Chinese with English abstract) [党晶晶, 赵成章, 李钰, 侯兆疆, 董小刚 (2015) 祁连山高寒草地甘肃臭草叶性状与坡向间的关系. *植物生态学报*, 39, 23–31.]
- Diemer M (1998) Leaf lifespans of high-elevation, aseasonal and Andean shrub species in relation to leaf traits and leaf habit. *Global Ecology and Biogeography*, 7, 457–465.
- Dijkstra FA, Pendall E, Morgan JA (2012) Climate change alters stoichiometry of phosphorus and nitrogen in a semi-arid grassland. *New Phytologist*, 196, 807–815.
- Dramini F, Diaz S, Gurevich DE (2002) Leaf traits as indicators of resource-use strategy in floras with succulent species. *New Phytologist*, 154, 147–157.
- Elser JJ, Bracken MES, Cleland EE (2007) Global analysis of nitrogen and phosphorus limitation of primary producers in freshwater, marine and terrestrial ecosystems. *Ecology Letters*, 10, 1135–1142.
- Garnier E, Shipley B, Roumet C (2001) A standardized protocol for the determination of specific leaf area and leaf dry matter content. *Functional Ecology*, 15, 688–695.
- Hallik L, Niinemets W, Wright IJ (2009) Are species shade and drought tolerance reflected in leaf-level structural and functional differentiation in Northern Hemisphere temperate woody flora. *New Phytologist*, 184, 257–274.
- Hu YS, Yao XY, Liu YH (2014) The functional traits of forests at different succession stages and their relationship to terrain factors in Changbai Mountains. *Acta Ecologica Sinica*, 34, 5915–5924. (in Chinese with English abstract) [胡耀升, 么旭阳, 刘艳红 (2014) 长白山不同演替阶段森林植物功能性状及其与地形因子间的关系. *生态学报*, 34, 5915–5924.]
- Huang QY, Zhu DG, Zhong HX, Xie LH, Ni HW (2014) Floristic analysis on spermatophyte genera in Wudalianchi. *Bulletin of Botanical Research*, 34, 200–203. (in Chinese with English abstract) [黄庆阳, 朱道光, 钟海秀, 谢立红, 倪红伟 (2014) 五大连池种子植物属的区系分析. *植物研究*, 34, 200–203.]
- Koerselman W, Meuleman AF (1996) The vegetation N : P ratio: A new tool to detect the nature of nutrient limitation. *Journal of Applied Ecology*, 33, 1441–1450.
- Leith H (1975) Primary productivity of the major vegetation units of the world. *Ecological Studies*, 14, 203–214.
- Li YL, Mao W, Zhao XY, Zhang TH (2010) Leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry in typical desert and desertified regions, North China. *Environmental Science*, 31, 1716–1725. (in Chinese with English abstract) [李玉霖, 毛伟, 赵学勇, 张铜会 (2010) 北方典型荒漠及荒漠化地区植物叶片氮磷化学计量特征研究. *环境科学*, 31, 1716–1725.]
- Liu JH, Zeng DH (2006) Leaf traits and their interrelationships of main plant species in southeast Horqin Sandy Land. *Chinese Journal of Ecology*, 25, 921–925. (in Chinese with English abstract) [刘金环, 曾德慧 (2006) 科尔沁沙地东南部地区主要植物叶片性状及其相互关系. *生态学杂志*, 25, 921–925.]
- Liu MX, Ma JZ (2013) Feature variations of plant functional traits and environmental factor in south- and north-facing slope. *Research of Soil and Water Conservation*, 20, 102–106. (in Chinese with English abstract) [刘旻霞, 马建祖 (2013) 阴阳坡植物功能性状与环境因子的变化特征. *水土保持研究*, 20, 102–106.]
- Liu MX, Ma JZ (2012) Responses of plant functional traits and soil factors to slope aspect in alpine meadow of South Gansu, Northwest China. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 23, 3295–3300. (in Chinese with English abstract) [刘旻霞, 马建祖 (2012) 甘南高寒草甸植物功能性状和土壤因子对坡向的响应. *应用生态学报*, 23, 3295–3300.]
- Meng TT, Ni J, Wang GH (2007) Plant functional traits, environments and ecosystem functioning. *Journal of Plant Ecology (Chinese Version)*, 31, 150–165. (in Chinese with English abstract) [孟婷婷, 倪健, 王国宏 (2007) 植物功能性状与环境及生态系统功能. *植物生态学报*, 31, 150–165.]
- Niklas KJ, Owens T, Reich PB, Cobb ED (2005) Nitrogen/phosphorus leaf stoichiometry and the scaling of plant growth. *Ecology Letters*, 8, 636–642.
- Qin J, Kong HY, Liu H (2016) Stoichiometric characteristics of soil C, N, P and K in different *Pinus massoniana* forests. *Journal of Northwest A & F University (Natural Science Edition)*, 44(2), 68–76. (in Chinese with English abstract) [秦娟, 孔海燕, 刘华 (2016) 马尾松不同林型土壤C, N, P, K的化学计量特征. *西北农林科技大学学报 (自然科学版)*, 44(2), 68–76.]
- Reich PB, Oleksyn J (2004) Global patterns of plant leaf N and P in relation to temperature and latitude. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 101, 11001–11006.
- Ren SJ, Yu GR, Tao B, Wang SQ (2007) Leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry across 654 terrestrial plant species in NSTEC. *Environmental Science*, 28, 2665–2673. (in Chinese with English abstract) [任书杰, 于贵瑞, 陶波, 王绍强 (2007) 中国东部南北样带654种植物叶片氮和磷的化学计量学特征研究. *环境科学*, 28, 2665–2673.]
- Shi Y, Wen ZM, Gong SH (2011) Comparisons of relationships between leaf and fine root traits in hilly area of the Loess Plateau, Yanhe River basin, Shaanxi Province, China. *Acta Ecologica Sinica*, 31, 6805–6814. (in Chinese with English abstract) [施宇, 温仲明, 龚时慧 (2011) 黄土丘陵区植物叶片与细根功能性状关系及其变化. *生态学报*, 31, 6805–6814.]
- Su WH, Shi Z, Yang B, Yang JJ, Zhao GH (2015) Intraspecific functional trait variation in a tree species (*Lithocarpus dealbatus*) along latitude. *Plant Diversity and Resources*, 37, 309–317. (in Chinese with English abstract) [苏文华, 施展,

- 杨波, 杨建军, 赵冠华 (2015) 滇石栎沿纬度梯度叶片功能性状的种内变化. *植物分类与资源学报*, 37, 309–317.]
- Wang XK, Wang CK (2015) Acclimation of leaf phenology and adaptation of photosynthetic capacity of *Larix gmelinii* to environmental changes. *Acta Ecologica Sinica*, 35, 4538–4546. (in Chinese with English abstract) [王先奎, 王传宽 (2015) 兴安落叶松对环境变化的物候驯化和光合能力适应. *生态学报*, 35, 4538–4546.]
- Westoby M (1998) A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme. *Plant and Soil*, 199, 213–227.
- Wright IJ, Reich PB, Westoby M (2004) The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, 428, 821–827.
- Wright IJ, Reich PB, Westoby M (2001) Strategy shifts in leaf physiology, structure and nutrient content between species of high- and low-rainfall and high- and low-nutrient habitats. *Functional Ecology*, 15, 423–434.
- Wu TG, Chen BF, Xiao YH, Pan YJ, Chen Y (2010) Leaf stoichiometry of trees in three forest types in Pearl River Delta, South China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 34, 58–63. (in Chinese with English abstract) [吴统贵, 陈步峰, 肖以华, 潘勇军, 陈勇 (2010) 珠江三角洲3种典型森林类型乔木叶片生态化学计量学. *植物生态学报*, 34, 58–63.]
- Xie LH, Cao HJ, Huang QY, Wang JF, Ni HW (2018) Leaf functional traits and interrelationships of 3 plant species in Lava Plateau of new volcanic in Wudalianchi. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 38(4), 1–9. (in Chinese with English abstract) [谢立红, 曹宏杰, 黄庆阳, 王继丰, 倪红伟 (2018) 五大连池新期火山熔岩台地3种植物叶功能性状及其相互关系. *西北植物学报*, 38(4), 1–9.]
- Xu MS, Huang HX, Shi QR, Yang XD, Zhou LL (2015) Responses of soil water content to change in plant functional traits in evergreen broadleaved forests in eastern Zhejiang Province. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 39, 857–866. (in Chinese with English abstract) [许谔山, 黄海侠, 史青如, 杨晓东, 周刘丽 (2015) 浙东常绿阔叶林植物功能性状对土壤含水量变化的响应. *植物生态学报*, 39, 857–866.]
- Zhao HY, Li YL, Wang XY, Mao W, Zhao XY, Zhang TH (2010) Variations in leaf traits of 52 plants in Horqin Sandy Land. *Journal of Desert Research*, 30, 1292–1298. (in Chinese with English abstract) [赵红洋, 李玉霖, 王新源, 毛伟, 赵学勇, 张铜会 (2010) 科尔沁沙地52种植物叶片性状变异特征研究. *中国沙漠*, 30, 1292–1298.]
- Zhao WF (1987) Volcanic geology in Wudalianchi of Dedu. *Northeastern Seismological Research*, 3(1), 87–92. (in Chinese) [赵文峰 (1987) 德都五大连池火山地质. *东北地震研究*, 3(1), 87–92.]
- Zhang X, Wang ZN, Lu JY, Yang M, Yang HM (2016) Responses of leaf traits to drought at different growth stages of alfalfa. *Acta Ecologica Sinica*, 36, 2669–2676. (in Chinese with English abstract) [张曦, 王振南, 陆姣云, 杨梅, 杨惠敏 (2016) 紫花苜蓿叶性状对干旱的阶段性响应. *生态学报*, 36, 2669–2676.]
- Zhou X, Zuo XA, Zhao XY, Liu C, Lü P (2016) Scale variation and correlation of plant functional traits in the Horqin Sandy Land, China. *Journal of Desert Research*, 36(1), 20–26. (in Chinese with English abstract) [周欣, 左小安, 赵学勇, 刘川, 吕朋 (2016) 科尔沁沙地植物功能性状的尺度变异及关联. *中国沙漠*, 36(1), 20–26.]
- Zhou ZQ, Xu LJ, Zhang YH, Xia CM, Li HG, Liu T, Ma KP (2011) An analysis of the ecological value of Wudalianchi, Heilongjiang Province, China. *Biodiversity Science*, 19, 63–70. (in Chinese with English abstract) [周志强, 徐丽娇, 张玉红, 夏春梅, 李洪光, 刘彤, 马克平 (2011) 黑龙江五大连池的生态价值分析. *生物多样性*, 19, 63–70.]

(责任编辑: 王绪高 责任编辑: 黄祥忠)



•研究报告•

海南尖峰岭热带山地雨林60 ha大样地 木本植物性别系统数量特征

王颖灿¹ 林家怡¹ 许 涵^{2*} 林明献³ 李意德²

1 (华南农业大学林学与风景园林学院, 广州 510642)

2 (中国林业科学研究院热带林业研究所, 广州 510520)

3 (中国林业科学研究院热带林业研究所试验站, 海南乐东 572542)

摘要: 热带山地雨林中植物不同性别系统的数量和空间分布特征如何? 是否受自然环境条件影响? 这些问题的回答有助于更深入理解群落物种多样性是如何形成的。本文以海南尖峰岭热带山地雨林60 ha大样地中胸径大于1 cm的木本植物为研究对象, 描述了样地内木本植物性别系统的数量特征, 分析了雌雄异株植物空间分布与地形因子的相关关系。结果表明: 大样地内289种木本种子植物中有两性花植物176种, 单性花植物113种; 在单性花植物中, 51种为雌雄同株, 62种为雌雄异株。单性花植物植株数占所有植株总数的36.2%; 雌雄异株植物植株数占所有植株总数的21.5%, 占单性花植物植株数的59.5%。在20 m × 20 m样方的空间尺度, 雌雄异株植物呈现聚集分布的物种共有31种。以20 m × 20 m样方为分析单元, 雌雄异株植物种类的性别比例与海拔、凹凸度和坡度呈弱正相关; 个体相对多度仅和海拔呈弱正相关, 与坡度和凹凸度无相关; 而3个性别系统多样性指数与海拔、凹凸度和坡度均无显著关联。可见雌雄异株植物在海南热带山地雨林中占据了较大的比例, 但大部分种类种群较小, 其数量分布特征与地形因素紧密相关, 雌雄异株植物的存在对群落物种多样性的形成有较大贡献。

关键词: 海南; 热带雨林; 固定样地; 多样性; 雌雄异株植物; 地形

Numerical characteristics of plant sexual system of the woody plants in the 60 ha plot in the tropical rain forest in Jianfengling, Hainan Island

Yingcan Wang¹, Jiayi Lin¹, Han Xu^{2*}, Mingxian Lin³, Yide Li²

1 College of Forestry and Landscape Architecture, South China Agricultural University, Guangzhou 510642

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

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

Abstract: How plants with different sexual systems grow and distribute in the community? Are they influenced by environmental factors? The answer to these questions is helpful to understand how species diversity is shaped in the plant community. This study summarized the numerical characteristics of sexual systems and the relationship between the distribution of dioecious plants and the topographical factors. Results showed that of the 289 woody seed plants recorded in the 60 ha plot, 176 species are bisexual plants and 113 species are unisexual plants. Of the 113 unisexual species, 51 are monoecious and 62 are dioecious plants. The abundance of unisexual plants accounts for 36.2% of all individuals recorded in the whole plot. The dioecious plants account for 21.5% of all individuals recorded and 59.5% of all individuals of unisexual plants in the plot. At the 20 m × 20 m quadrat spatial scale, 31 dioecious species showed aggregated distribution. Proportion of number of dioecious species of all species showed weak and positive correlation with altitude, convex and slope, but relative abundance of dioecious plants only showed weak and positive correlation with altitude. Furthermore, three diversity indices of plant sexual system did not show significant correlation with altitude, convex and slope. In sum, dioecious plants occupy a large proportion but most

收稿日期: 2018-08-07; 接受日期: 2019-01-07

基金项目: 中央级公益性科研院所基本科研业务费专项(CAFYBB2017QC003; CAFYBB2017ZE001)、国家自然科学基金(31670628)和尖峰岭国家级森林生态站运行费(2017–2018)

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: hanxu81@gmail.com

species only have relatively small population in the tropical mountain rain forest in Hainan, which are closely correlated with the topographical factors by the changes of numerical characteristics. The existence of dioecious plants has important contribution to the formation of species diversity in the plant community.

Key words: Hainan; tropical rainforest; permanent plot; diversity; dioecious plants; topography

自然界中大多数种子植物都以有性繁殖的方式繁育后代,不同植物类群具有不同形态构造的繁殖器官,繁殖器官的功能也存在巨大差异,这就形成了各式各样的植物性别类型(李同华等, 2004; Pannell, 2017)。雄蕊和雌蕊是植物繁殖器官的两个重要组成部分,当繁殖器官不完整,例如缺乏雄蕊或雌蕊时,都可能会对植物的繁殖及后代的更新演替带来一定的影响(Robinson, 2008)。形态上,一朵花同时具雄蕊和雌蕊的称为两性花(bisexual flower),缺乏雌蕊或雄蕊则的称为单性花(unisexual flower)(James, 1991);另外,虽然有一些花形态上呈现为两性花,但功能上却表现为单性花。根据花的形态,植物的性别系统类型可以分为两性花、雌雄异株和雌雄同株。

群落中不同植物性别系统的丰富程度与植物有性生殖的质量、种群的适应性以及群落的分布格局紧密相关,也会影响植物种群的动态、群落的发展进化方向等(颜立红, 2007)。大体上来说,群落中两性花植物通常占最大比例,而雌雄同株和雌雄异株植物的比例会有较大差异,这种差异与植物所处的生境或植物群落类型息息相关(Ramirez & Brito, 1990; Chen et al, 2004; Ramirez, 2005; Machado et al, 2006)。近年来,人们对雌雄异株植物性别系统进化及其多样性特征的研究越来越重视(陈心脏, 2008; Hultine et al, 2016),探索不同地域或不同类型群落中植物性别系统的数量特征及其空间分布格局形成的影响因素,对于揭示群落物种多样性形成机制和群落结构稳定性等有重要意义(龙茹, 2011; Maxime & Pierre-Olivier, 2015)。

热带雨林作为全球生物多样性研究的热点区域,具有丰富的植物和动物资源,吸引了许多学者在此开展与雌雄异株植物相关的研究(Chen & Li, 2008; Maxime & Pierre-Olivier, 2015)。尖峰岭位于海南岛西南部,植被类型丰富,具有典型的热带北缘雨林特征,海拔从低到高有热带半落叶季雨林、热带常绿季雨林、热带山地雨林和山顶苔藓矮林等,其中以热带山地雨林的分布面积最大(李意德等,

2002; 陶晶等, 2011)。我国虽然已经在其他森林区域不同植被类型中对雌雄异株植物开展了一系列研究,对于热带森林与性别系统有关的传粉生物学也一直极为关注,但是对海南岛热带雨林区域雌雄异株植物的研究却比较缺乏。

本文以海南尖峰岭地区热带山地雨林建立的1个面积为60 ha的大样地内所有胸径大于1 cm的木本植物为研究对象,描述该大样地内不同植物性别系统的数量特征及其空间分布特点,进一步分析在20 m × 20 m小样方水平地形因子与雌雄异株植物的物种性别比例、相对多度和3个性别系统多样性指数间的相关关系,以期阐明该热带山地雨林区域的植物性别系统数量特征,为探索热带森林多物种维持机制提供更多证据。

1 研究区域概况与研究方法

1.1 研究区域概况

尖峰岭地区位于海南省南部乐东黎族自治县和东方市交界处(18°20'–18°57' N, 108°41'–109°12' E),总面积约640 km²。地貌类型为丘陵台地占10%,山地占90%。尖峰岭地属低纬度热带岛屿季风气候,干湿季明显,雨季从5–10月,旱季从11月至次年4月。热带山地雨林是尖峰岭地区分布面积最大的植被类型,这里保存着较完整的热带原始森林(蒋有绪和卢俊培, 1991; 曾庆波等, 1997; 李意德等, 2002, 2012)。

60 ha大样地附近自动气象观测站2010–2012年观测数据显示(站区海拔820 m),年降水量介于1,305–3,686 mm之间,年平均气温为19.8℃,最冷月和最热月平均温度为10.8℃和27.5℃(许涵等, 2015a)。

1.2 样地设置与植被调查

样地整体地势为从较为平缓的西南角向东北角陡峭的山脊逐渐过渡抬升。将样地用全站仪定位分隔成1,500个20 m × 20 m的样方,记录每个样方内胸径 ≥ 1.0 cm的木本植物、藤本植物、枯立木和

倒木的种类、分枝或萌条状况、生长状态, 测量每个植株在样方内的相对坐标、胸径和树高等(许涵等, 2015b)。

1.3 植物物种性别系统的确定

植物名称确定参考《中国植物志》和 *Flora of China* (www.efloras.org)。目前, 依据花的雌蕊和雄蕊有无等属性, 可以细致地将植物物种性别系统划分为: 两性花(hermaphroditism)、雌雄同株(monoecey)、雌雄异株(dioecey)、雄全同株(andromonoecey)、雌全同株(gynomonoecey)、雄全异株(androdioecey)、雌全异株(gynodioecey)、三性花同株(trimonoecey)、三性花异株(trioecey)共9种(黄双全和郭友好, 2000; Renner, 2014)。但在实际划分时, 因为后6种在自然界的物种数量相对较少, 可以将植物的性别系统类型分成3大类型: 两性花、雌雄异株(指具单性花的种子植物的雌花和雄花分别生长在不同植株, 包括雄全异株、雌全异株、三性花异株)、雌雄同株(指具单性花的种子植物的雄花和雌花生于同一植株, 包括雄全同株、雌全同株、三性花同株)(陈心胜, 2008)。

1.4 群落物种及性别系统多样性指标

(1) 物种丰富度指数: 即样方内的物种数(McIntosh, 1967)。

(2) 种群重要值:

$$IV_i(\%) = [DR_i(\%) + FR_i(\%) + CR_i(\%)]/3 \quad (1)$$

式中, IV_i 、 DR_i 、 FR_i 、 CR_i 分别为第*i*种性别系统或第*i*种植物的重要值、相对密度、相对频度和相对胸高断面面积。第*i*种性别系统的相对密度、相对频度、相对胸高断面面积是第*i*种性别系统的多个种相加后所得, 因此第*i*种性别系统重要值也是多个种相加后得到的(龙茹, 2011)。

(3) 相对多度: $P_i(\%) = 100 \times$ 样方中某性别系统植株数/样方植株总数 (2)

(4) 多样性指数:

Shannon-Wiener指数(Shannon, 1949):

$$H = -\sum P_i \log P_i \quad (3)$$

Simpson指数(Simpson, 1949):

$$D = 1 - \sum P_i^2 \quad (4)$$

Pielou均匀度指数(Pielou, 1975):

$$J = H/\ln S \quad (5)$$

式中, P_i 为第*i*种植物性别系统类型的相对多度, S 为

物种数或植物性别系统类型总数。

(5) 性别比例: 某样方雌雄异株植物的物种数占该样方总物种数的百分比。

性别比例(%) = $100 \times$ 样方内雌雄异株植物的物种数/样方内总物种数 (6)

(6) 样方水平的性别系统多样性指数: 根据公式(2)–(4)分析, 但公式中的*i*指第*i*种性别系统, S 代表性别系统的种数(龙茹, 2011)。

1.5 物种空间格局分布形式分析

采用Ripley的L函数来进行空间格局和空间关系分析, 通过 $L(t) = K(t)/\pi - t$ 进行单变量空间分布格局分析, 采用99次Monte Carlo随机模拟构建99%置信区间。当 $L(t)$ 大于上包迹线, 变量在0.01水平上时, 表示物种呈显著聚集分布; $L(t)$ 位于上下包迹线之间, 表示物种呈随机分布; $L(t)$ 小于下包迹线, 表示物种呈均匀分布(Diggle, 1983; 杜荣骞, 2009; 许涵等, 2015b)。

1.6 雌雄异株植物与地形因子的关联性分析

样方水平的地形因子(海拔高度、坡度、凹凸度等)计算方法参考Yamakura等(1995)。

统计样方水平雌雄异株植物的物种性别比例、相对多度、3个性别系统多样性指数, 并与各个样方的海拔、坡度、凹凸度进行偏相关分析, 通过分析得到的相关系数*r*来判断两者间的相关性(杜荣骞, 2009)。当 $0 \leq |r| < 0.3$ 时, 两者无相关; 当 $0.3 \leq |r| < 0.5$ 时, 两者呈弱相关; 当 $0.5 \leq |r| < 0.8$ 时, 两者呈显著相关; 当 $0.8 \leq |r| \leq 1.0$ 时, 两者呈高度相关。

2 结果

2.1 群落物种的基本组成

60 ha大样地内共记录到439,676株确定分类地位的存活乔灌木植株(胸径 ≥ 1.0 cm), 除61个植株未确定种名外, 其他分属于290个物种(含黑桫欏 *Alsophila podophylla*)、155属和62科(含桫欏科)。大样地内重要值大于2.0的有6个种, 即: 大叶蒲葵 (*Livistona saribus*)、白颜树 (*Girardinia subaequalis*)、厚壳桂 (*Cryptocarya chinensis*)、油丹 (*Alseodaphne hainanensis*)、四蕊三角瓣花 (*Prismatomeris tetrandra*) 和海南韶子 (*Nephelium topengii*)。其中, 单性花植株共159,292株, 占有植株数量的36.2%; 雌雄异株植物有94,701株, 占有植株数量的21.5%, 占单性

花植株总数的59.5%。

2.2 物种和科水平的植物性别系统概况

在61个木本种子植物科中,有34个科全部是两性花植物;7个科全部是雌雄异株植物(罗汉松科、交让木科、榆科、冬青科、无患子科、漆树科、柿科);5个科全是雌雄同株植物(桦木科、壳斗科、橄榄科、槭树科、胡桃科);其余15个科的植物包括两种以上的性别系统,其中棕榈科包含了3种性别系统。

在289种木本种子植物中,有176种(60.9%)属于两性花植物,113种(39.1%)属于单性花植物;雌雄同株的物种有51种,雌雄异株的物种有62种,分别占总物种数的17.7%和21.5%。

表1列出了样地内重要值 ≥ 1.0 的雌雄同株和雌雄异株的植物。绝大多数单性花植物种类的重要值在0.01–0.1之间(图1a),雌雄同株性别系统的重要值累加为19.3,雌雄异株性别系统的重要值累加为20.0。大样地中大多数单性花植物的植株数量在1,000以下,而只有1个雌雄同株物种和3个雌雄异株物种的植株数量在8,000以上(图1b)。说明大部分单性花植物在大样地内种群相对较小。

2.3 样方水平的植物性别系统对应的植株数量和相对多度

1,500个样方中有648个样方植株数目在

表1 60 ha大样地内重要值 ≥ 1.0 的雌雄同株和雌雄异株植物
Table 1 Monoecious and dioecious species with importance value larger than 1.0 in the 60 ha plot

性别系统 Sexual system	种名 Species	植株数量 No. of individuals	重要值 Importance value
雌雄同株 Monoecy	红柯 <i>Lithocarpus fenzelianus</i>	1,752	2.0
	变色山槟榔 <i>Pinanga baviensis</i>	14,753	1.4
	杏叶柯 <i>Lithocarpus amygdalifolius</i>	1,360	1.3
	托盘青冈 <i>Cyclobalanopsis patelliformis</i>	1,207	1.1
	海南蕈树 <i>Altingia obovata</i>	1,793	1.1
	雌雄异株 Dioecy	白颜树 <i>Girouneria subaequalis</i>	10,035
海南韶子 <i>Nepelium topengii</i>		11,878	2.1
香果新木姜子 <i>Neolitsea ellipsoidea</i>		15,747	1.9
东方肖榄 <i>Platea parvifolia</i>		6,423	1.3
海岛冬青 <i>Ilex goshiensis</i>		4,550	1.1

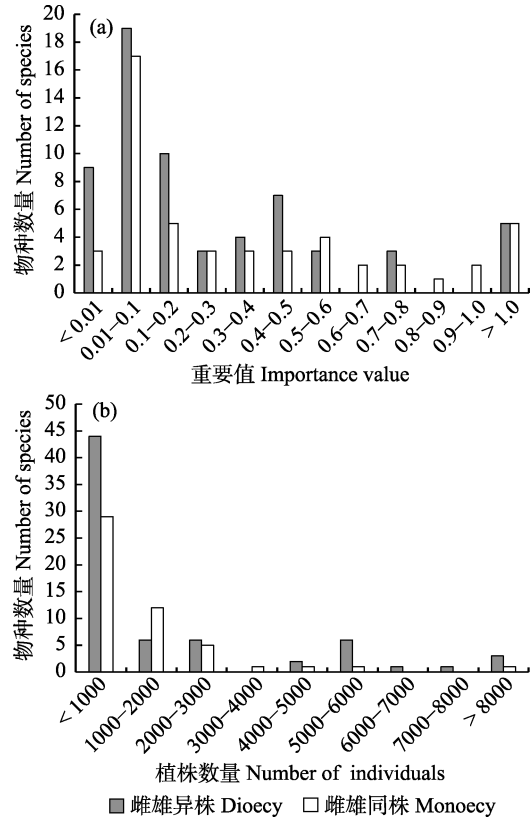


图1 60 ha大样地内不同重要值(a)和不同植株数量(b)的雌雄异株和雌雄同株植物的物种数量

Fig. 1 Number of dioecious and monoecious species with different importance value (a) and number of individuals (b) in the 60 ha plot

200–300株之间(密度0.5–0.75株/ m^2),最多的样方有701个植株(密度1.75株/ m^2),最少的样方有96个植株(密度0.24株/ m^2)。单性花植株数目最多的样方有290个植株(密度0.725株/ m^2),最少的样方有21个植株(密度0.05株/ m^2)。

样方内雌雄同株植株数目在50个(密度0.125株/ m^2)以下的样方有1,034个,超过150个(密度0.375株/ m^2)的样方仅有1个(图2a);植株数目最多的样方有197个植株(密度0.49株/ m^2),最少的样方有3个植株(密度0.0075株/ m^2)。样方内雌雄异株植株在50–100个(密度0.125–0.25株/ m^2)的样方最多,为755个(图2a);植株数目最多的样方有196个植株(密度0.49株/ m^2),最少的样方有10个植株(密度0.025株/ m^2)。

图2b直观地显示出单性花植株的分布状况:相对多度集中在20%–40%和40%–60%间。相对多度最高的样方为75.0%,最低的样方仅有17.2%。单性花所占比例超过50%的样方有42个,占有样方的

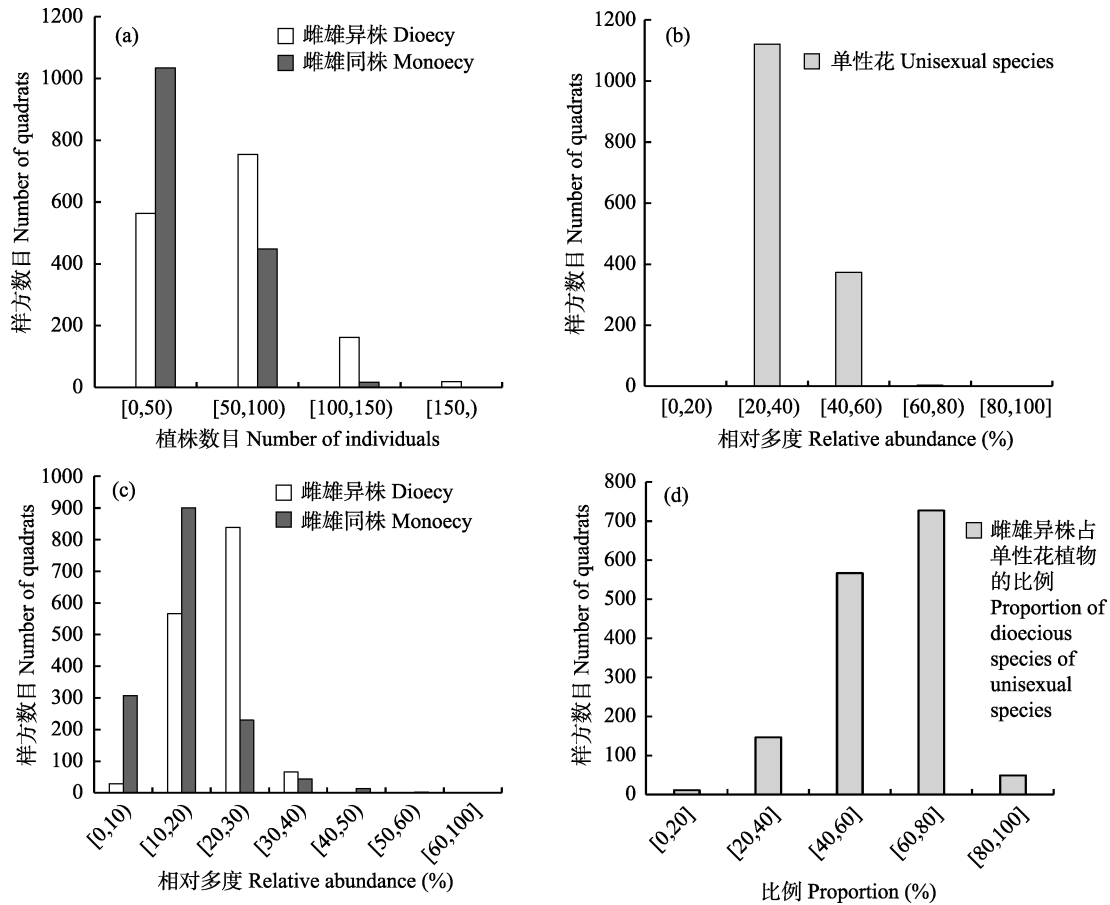


图2 60 ha大样地内20 m × 20 m样方水平各植物性别系统属性的样方数分布。(a)不同性别系统植株数量的样方数分布;(b)单性花植物相对多度的样方数分布;(c)不同性别系统相对多度的样方数分布;(d)雌雄异株植物占单性花比例的比例的样方数分布。

Fig. 2 Characteristics of number of quadrats and number of individuals for different sexual systems; (b) Characteristics of number of quadrats and relative abundance for unisexual species; (c) Characteristics of number of quadrats for and relative abundance for different sexual systems; (d) Characteristics of number of quadrats and proportion of dioecious species of unisexual species.

2.8%。可见在大多数样方中依然是两性花占优势。但相对多度在20%以下的样方仅有2个,说明样方内的单性花植株也是占有一定比例的。

所有样方内的雌雄异株植株的相对多度集中在10%–30%间(图2c);平均不到50%,最高38.0%,最低4.0%;而雌雄同株植株的相对多度超过50%的有4个样方,最高68.4%,最低1.7%。

从图2d来看,雌雄异株植物在单性花植物中具有一定的优势,比例集中在60%–80%和40%–60%间;大于50%的样方有1,148个(76.5%),比例最高达到92.1%,最低为6.7%。

2.4 样方水平的植物性别系统多样性

整个大样地性别系统的Shannon-Wiener指数为0.8992, Simpson指数为0.7290, Pielou均匀度指数为0.8185。

各样方的性别系统多样性指数与样方数量的关系结果显示:样方Shannon-Wiener指数集中在0.8–1.0间(图3a),最高1.0685,最低为0.5553, Shannon-Wiener指数超过整个大样地水平的样方有646个(43.07%)。样方Simpson指数集中在0.7–0.8间(图3b),最高0.8877,最低为0.6194, Simpson指数超过整个大样地水平的样方有831个(55.4%)。样方Pielou均匀度指数集中在0.7–0.9间(图3c),最高0.9726,最低为0.5054, Pielou均匀度指数超过整个大样地水平的样方共有646个(43.07%)。

2.5 与国内外其他4个森林群落的比较

表2比较了海南尖峰岭热带雨林大样地与国内外其他4处森林的不同植物性别系统的比例。结果显示,两性花比例为:国内湖北大老岭落叶阔叶林 > 海南尖峰岭热带雨林 > 云南西双版纳热带

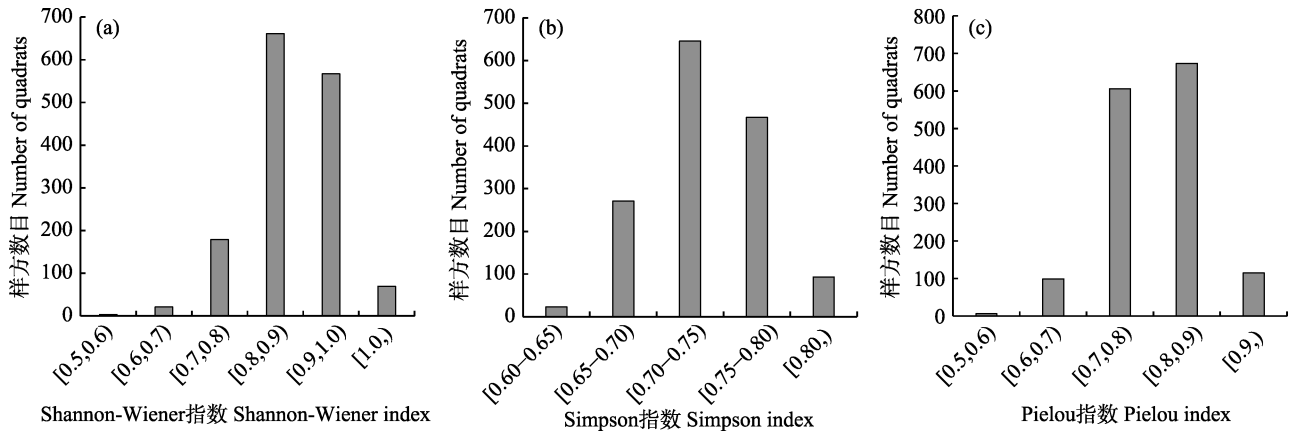


图3 60 ha大样地内20 m × 20 m样方水平的性别系统Shannon-Wiener指数、Simpson指数、Pielou均匀度指数的样方数分布
Fig. 3 Number of quadrats with different Shannon-Wiener index, Simpson index, Pielou index for sexual system diversity at the 20 m × 20 m quadrat scale in the 60 ha plot

表2 海南尖峰岭热带雨林性别系统与国内外4个森林群落的比较

Table 2 Sexual system comparison among Jianfengling tropical rainforest and four forest communities in China and other countries

地点及植物群落 Site and plant community	物种数 No. of species	不同性别系统占比 Proportion of different sexual systems of total number of species (%)		
		两性花 Hermaphroditic species	雌雄同株 Monoecy	雌雄异株 Dioecy
湖北大老岭落叶阔叶林, 中国 Deciduous broad-leaved forest in Hubei, China (Long, 2011)	306	67.0	20.6	12.4
云南西双版纳热带雨林, 中国 Tropical rainforest in Xishuangbanna, Yunnan, China (Chen & Li, 2008)	394	54.0	19.5	26.1
海南尖峰岭热带雨林, 中国 Tropical rainforest in Jianfengling, Hainan, China	290	60.0	17.7	21.5
拉塞尔瓦热带雨林, 哥斯达黎加 Tropical rainforest in La Selva, Costa Rica (Chen & Li, 2008)	333	65.0	11.4	23.1
砂拉越州热带雨林, 马来西亚 Tropical rainforest in Central Sarawak, Malaysia (Chen & Li, 2008)	711	60.0	14.0	26.0

雨林, 而国外哥斯达黎加和马来西亚的热带雨林居中; 雌雄同株比例为: 国内湖北大老岭落叶阔叶林 > 云南西双版纳热带雨林 > 海南尖峰岭热带雨林, 三者比纬度更低的哥斯达黎加和马来西亚的热带雨林具有更高的雌雄同株比例。雌雄异株比例为: 国内云南西双版纳热带雨林 > 海南尖峰岭热带雨林 > 湖北大老岭落叶阔叶林, 而哥斯达黎加和马来西亚的热带雨林总体上具有较高的雌雄异株比例, 但没有呈现出明显的纬度梯度分布规律。

2.6 雌雄异株植物的空间分布格局及其与地形因子的关系

在20 m × 20 m空间尺度上, 大样地内雌雄异株植物聚集分布的物种有31种, 占有所有聚集分布物种(127种)的24.4%; 随机分布的雌雄异株植物共有22种, 占有所有随机分布物种(155种)的14.2%; 均匀分

布的雌雄异株植物有6种, 占有所有均匀分布物种(8种)的75%。此外, 杂色榕(*Ficus variegata*)、微毛柃(*Eurya hebeclados*)、齿叶冬青(*Ilex crenata*) 3种植物在大样地里均仅发现1株。

在20 m × 20 m的空间尺度上, 大样地的3个地形因子均和雌雄异株植物的性别比例呈弱正相关; 而相对多度仅与海拔呈弱正相关, 与坡度和凹凸度无相关(表3)。此外, 3个地形因子与各个样方的性别系统3个多样性指标均无显著关联。

3 讨论

3.1 不同性别系统植物的空间分布

本研究结果显示, 雌雄异株和雌雄同株植物比例在不同区域存在比较明显的变化。与亚热带落叶阔叶林群落相比, 尖峰岭热带雨林大样地雌雄异株

表3 60 ha大样地地形因子与雌雄异株植物多样性的关联性分析**Table 3 Relationships among topographical factors and diversity indices of dioecious plants in the 60 ha plot**

指标 Indices	海拔 Altitude	坡度 Slope	凹凸度 Convex
性别比例 Proportion of dioecious species of all species in the 60 ha plot	0.487 (+)	0.344 (+)	0.313 (+)
相对多度 Relative abundance of dioecious species of all individuals	0.408 (+)	0.278 (n)	0.275 (n)
Simpson指数 Simpson index	-0.019 (n)	-0.162 (n)	0.192 (n)
Shannon-Wiener指数 Shannon-Wiener index	-0.012 (n)	0.163 (n)	-0.187 (n)
Pielou均匀度指数 Pielou index	-0.012 (n)	0.163 (n)	-0.187 (n)

+ 正相关; n: 无相关性。+ Positive correlation with $P < 0.05$; n, No correlation.

植物比例较高, 而雌雄同株植物比例较低; 而与西双版纳、东南亚及美洲的热带雨林相比则相反, 雌雄异株植物比例较低, 而雌雄同株植物比例较高。如果将这种差异与各地的纬度梯度联系起来(纬度梯度: 大老岭 > 西双版纳 > 尖峰岭 > 拉塞尔瓦 > 砂拉越州), 从一定程度上揭示出, 雌雄同株植物物种数目的比例可能与所处的气候带紧密相关, 特别是与纬度梯度相关; 但雌雄异株植物的比例沿纬度梯度没有呈现出明显规律。当然, 不同研究中, 不同学者对雌雄异株植物定义存在一些争议, 这也可能影响不同区域间的相互比较。未来可以采用统一的雌雄异株植物定义标准, 通过进一步综合全球大样地数据及一些已有的森林样地分析结果, 确定是否在全球尺度上雌雄异株和同株植物呈现纬度梯度规律(Chen & Li, 2008)。

3.2 雌雄异株植物的分布与生境的关联

影响雌雄异株植物分布和生长的环境因素是较为复杂多样的(胥晓等, 2007; Juvany & Munné-Bosch, 2015), 本研究虽然探讨了雌雄异株植物与生境因子的关联, 但是仅初步分析了大样地的3种主要地形因子(海拔、坡度、凹凸度)与雌雄异株植物物种性别比例、相对多度和性系统多样性指数的相关性。结果显示, 决定雌雄异株植物多度的主要地理因素是海拔梯度, 3个地形因子与物种性别比例也有一定关联性, 而地形因子对3个性别系统多样性指数无影响。国内外的一些研究也发现单性花植物更倾向于在高海拔的环境中生存, 在干旱等胁迫

环境中, 雄性植株的比例也会增加(Darwin, 1877; Jing & Coley, 1990; 胥晓等, 2007; Chen et al, 2017)。因此, 除地形因子之外, 未来有必要关注大样地内其他土壤、气候或生物等因素(Graff et al, 2013), 探讨不同雌雄异株或同株植物如何适应生境的筛选。海南尖峰岭还是台风的多发区, 台风的干扰是改变群落组成、结构、物种多样性的重要因素(许涵等, 2008), 因而也可以在未来的进一步研究中探讨台风对雌雄异株植物空间分布和数量特征动态变化的影响。

3.3 稀少雌雄异株植物种群的维持

稀少植物的存在是热带雨林高生物多样性得以维持和群落构建的关键。除了环境因素对雌雄异株植物种群维持的影响外, 我们认为还需要关注物种本身种群大小和性别属性对种群维持的影响。图1显示大部分单性花植物在大样地内种群相对较小, 特别是一些雌雄异株植物在样地中非常稀少, 例如在大样地有3种雌雄异株植物(杂色榕、微毛柃、齿叶冬青)均仅有1株。雌雄异株植物需要足够的两种性别的植株才能完成繁衍过程, 那这3种植物以及样地内其他较稀少的雌雄异株植物的繁殖和种群维持就是一个值得关注的问题。

另外, 物种本身的生物学特性及其与其他生物的相互作用也会对植物种群维持产生影响。有研究指出, 尽管严格的雌雄异株可以避免自体受精(self-fertilization)和雌雄功能之间的干扰(male-female interference)(Henry et al, 2018), 但雌雄异株植物的进化只有在传粉者可靠的情况下才变得可能(张大勇, 2004)。这就需要了解雌雄异株植物的传粉方式以及花的更多形态特征, 必要时还需要研究大样地内昆虫和大型动物的活动以及物候等因素在植物繁殖过程中的作用, 比如确定传粉者在性别系统进化中所扮演的角色和重要程度。而对于较为稀少的雌雄异株植物这些传粉过程不易实现, 物种要完成后代繁殖面临更多的挑战。

3.4 研究展望

本研究仅在物种水平区分了物种的雌雄异株或同株属性, 进一步研究可以区分某些雌雄异株植物个体水平的雌或雄的性别属性, 再将雌或雄植物个体水平的空间分布与生境或其他生物学特征联系起来。一些种类基于DNA水平的分子标记已经成功应用于鉴定个体水平的雌雄性状, 但对于自然界

大量存在的雌雄异株种类则普及度不高,无法大批量对所有物种的不同个体性别进行鉴定,有待进一步探索合适的分子标记(尹春英和李春阳, 2007; Heikrujam et al, 2015)。未来,随着分子地理学、遗传多样性研究的大量开展,基于分子水平对于性系统的研究将得到更深入的发展,有望解决一些性别鉴定和性别分化的来源问题,为群落中植物性别系统数量特征研究提供更多方法。

致谢:感谢中山大学何玉琳对文献的核对与补充。

参考文献

- Chen J, Flemming TH, Zhang L, Wang H, Liu Y (2004) Patterns of fruit traits in a tropical rainforest in Xishuangbanna, SW China. *Acta Oecologica*, 26, 157–164.
- Chen J, Han QQ, Duan BL, Korpelainen H, Li CY (2017) Sex-specific competition differently regulates ecophysiological responses and phytoremediation of *Populus cathayana* under Pb stress. *Plant and Soil*, 421, 203–218.
- Chen XS (2008) Community Level Plant Reproductive Traits of Tropical Rain Forest in Xishuangbanna, SW China. PhD dissertation, Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Xishuangbanna, Mengla, Yunnan. (in Chinese with English abstract) [陈心胜 (2008) 西双版纳热带雨林植物群落的繁殖生物学特性研究. 博士学位论文, 中国科学院西双版纳热带植物园, 云南勐腊.]
- Chen XS, Li QJ (2008) Sexual systems and ecological correlates in an azonal tropical forests, SW China. *Biotropica*, 40, 160–167.
- Darwin C (1877) *The Different Forms of Flowers on Plants of the Same Species*. John Murray, London.
- Diggle PJ (1983) *Statistical Analysis of Spatial Point Patterns*. Academic Press, New York.
- Du RQ (2009) *Biostatistics*. Higher Education Press, Beijing. (in Chinese) [杜荣骞 (2009) 生物统计学. 高等教育出版社, 北京.]
- Graff P, Rositano F, Aguiar MR (2013) Changes in sex ratios of a dioecious grass with grazing intensity: The interplay between gender traits, neighbour interactions and spatial patterns. *Journal of Ecology*, 101, 1146–1157.
- Heikrujam M, Sharma K, Prasad M, Agrawal V (2015) Review on different mechanisms of sex determination and sex-linked molecular markers in dioecious crops—A current update. *Euphytica*, 201, 161–194.
- Henry IM, Akagi T, Tao R, Comai L (2018) One hundred ways to invent the sexes: Theoretical and observed paths to dioecy in plants. *Annual Review of Plant Biology*, 69, 553–575.
- Huang SQ, Guo YH (2000) Progress in pollination biology. *Chinese Science Bulletin*, 45, 225–237. (in Chinese with English abstract) [黄双全, 郭友好 (2000) 传粉生物学的研究进展. 科学通报, 45, 225–237.]
- Hultine KR, Grady KC, Wood TE, Shuster SM, Stella JC, Whitham TG (2016) Climate change perils for dioecious plant species. *Nature Plants*, 2, 16109.
- James DM (1991) *Botany: An Introduction to Plant Biology*. Saunders College Publishing, Austin.
- Jiang YX, Lu JP (1991) *Ecosystem of Tropical Forest of Jianfengling Mountain, Hainan Island, China*. Science Press, Beijing. (in Chinese) [蒋有绪, 卢俊培 (1991) 中国海南岛尖峰岭热带林生态系统. 科学出版社, 北京.]
- Jing SW, Coley PD (1990) Dioecy and herbivory: The effect of growth rate on plant defense in *Acer negundo*. *Oikos*, 58, 369–377.
- Juvany M, Munné-Bosch S (2015) Sex-related differences in stress tolerance in dioecious plants: A critical appraisal in a physiological context. *Journal of Experimental Botany*, 66, 6083–6092.
- Li TH, Jiang J, Chen JM, Fan SB (2004) The sexual polymorphism of seed plant. *Journal of Northeast Forestry University*, 32, 48–52. (in Chinese with English abstract) [李同华, 姜静, 陈建名, 范士波 (2004) 种子植物性别的多态性. 东北林业大学学报, 32, 48–52.]
- Li YD, Chen BF, Zhou GY, Wu ZM, Zeng QB, Luo TS, Huang SN, Xie MD, Huang Q (2002) *Research and Conservation of Tropical Forest and the Biodiversity: A Special Reference to Hainan Island, China*. China Forestry Publishing House, Beijing. (in Chinese) [李意德, 陈步峰, 周光益, 吴仲民, 曾庆波, 骆士寿, 黄世能, 谢明东, 黄全 (2002) 中国海南岛热带森林及其生物多样性保护研究. 中国林业出版社, 北京.]
- Li YD, Xu H, Luo TS, Chen DX, Lin MX (2012) *Bio-Checklist of Jianfengling Station*. China Agricultural Press, Beijing. (in Chinese) [李意德, 许涵, 骆士寿, 陈德祥, 林明献 (2012) 尖峰岭生态站生物物种数据集. 中国农业出版社, 北京.]
- Long R (2011) *Study on Community Structure of Deciduous Broad-Leaf Forests and Their Plant Sexual System Diversity in Dalaoling, Hubei Province*. PhD Dissertation, Beijing Forestry University, Beijing. (in Chinese with English abstract) [龙茹 (2011) 湖北大老岭落叶阔叶林群落结构和植物性系统多样性研究. 博士学位论文, 北京林业大学, 北京.]
- Long R, Shang C, Qu S, Zhang ZX (2011) Distribution pattern of plant sexual system diversity in *Populus lasiocarpa* Oliv. community. *Journal of Beijing Forestry University*, 33, 34–41. (in Chinese with English abstract) [龙茹, 尚策, 曲上, 张志翔 (2011) 大叶杨群落植物性系统多样性的分布格局. 北京林业大学学报, 33, 34–41.]
- Machado LC, Vlopes A, Sazima M (2006) Plant sexual systems and review of the breeding system studies in the Caatinga, a Brazilian tropical dry forest. *Annals of Botany*, 97, 277–287.

- Maxime RM, Pierre-Olivier C (2015) High incidence of dioecy in young successional tropical forests. *Journal of Ecology*, 103, 725–732.
- McIntosh RP (1967) The continuum concept of vegetation. *The Botanical Review*, 33, 130–187.
- Pannell JR (2017) Plant sex determination. *Current Biology*, 27, 191–197.
- Pielou EC (1975) *Ecological Diversity*. John Wiley & Sons, New York.
- Ramirez N (2005) Plant sexual systems, dichogamy, and herkogamy in the Venezuelan Central Plain. *Flora Jena*, 200, 30–48.
- Ramirez N, Brito Y (1990) Reproductive biology of a tropical palm swamp community in the Venezuelan Llanos. *American Journal of Botany*, 77, 1260–1271.
- Renner (2014) The relative and absolute frequencies of angiosperm sexual systems: Dioecy, monoecy, gynodioecy, and an updated online database. *American Journal of Botany*, 101, 1588–1596.
- Robinson J (2008) *The Evolution of Flower Size and Flowering Behaviour in Plants: The Role of Pollination and Pre-dispersal Seed Predation*. Master dissertation, University of Southampton, UK.
- Shannon CE (1949) Communication theory of secrecy systems. *The Bell System Technical Journal*, 28, 656–715.
- Simpson EH (1949) Measurement of diversity. *Nature*, 163, 688.
- Tao J, Zang RG, Li YD, Mao PL, Lin MX (2011) Characteristic of plant functional groups based on ecophysiological traits in a tropical montane rain forest of Hainan Island, South China. *Scientia Silvae Sinicae*, 47(8), 14–18. (in Chinese with English abstract) [陶晶, 臧润国, 李意德, 毛培利, 林明献 (2011) 海南尖峰岭热带山地雨林生理生态功能群特征. *林业科学*, 47(8), 14–18.]
- Xu H, Li YD, Lin MX, Wu JH, Luo TS, Zhou Z, Chen DX, Yang H, Li GJ, Liu SR (2015a) Community characteristics of a 60 ha dynamics plot in the tropical montane rain forest in Jianfengling, Hainan Island. *Biodiversity Science*, 23, 192–201. (in Chinese with English abstract) [许涵, 李意德, 林明献, 吴建辉, 骆士寿, 周璋, 陈德祥, 杨怀, 李广建, 刘世荣 (2015a) 海南尖峰岭热带山地雨林60 ha动态监测样地群落结构特征. *生物多样性*, 23, 192–201.]
- Xu H, Li YD, Luo TS, Chen DX, Lin MX, Wu JH, Li YP, Yang H, Zhou Z (2015b) Jianfengling Tropical Mountain Rain Forest Dynamic Plot: Community Characteristics, Tree Species and Their Distribution Patterns. *China Forestry Publishing House, Beijing*. (in Chinese) [许涵, 李意德, 骆士寿, 陈德祥, 林明献, 吴建辉, 李艳朋, 杨怀, 周璋 (2015b) 海南尖峰岭热带山地雨林——群落特征、树种及其分布格局. 中国林业出版社, 北京.]
- Xu H, Li YD, Luo TS, Lin MX, Chen DX, Mo JH, Luo W, Huang H (2008) Influence of typhoon Damrey on the tropical montane rain forest community in Jianfengling, Hainan Island, China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 32, 1323–1334. (in Chinese with English abstract) [许涵, 李意德, 骆士寿, 林明献, 陈德祥, 莫锦华, 罗文, 黄豪 (2008) 达维台风对海南尖峰岭热带山地雨林群落的影响. *植物生态学报*, 32, 1323–1334.]
- Xu X, Yang F, Yin CY, Li CY (2007) Research advances in sex-specific responses of dioecious plants to environmental stresses. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 18, 2626–2631. (in Chinese with English abstract) [胥晓, 杨帆, 尹春英, 李春阳 (2007) 雌雄异株植物对环境胁迫响应的性别差异研究进展. *应用生态学报*, 18, 2626–2631.]
- Yamakura T, Kanzaki M, Itoh A, Ohkubo T, Ogino K, Chai EOK, Lee HS, Ashton PS (1995) Topography of a large-scale research plot established within a tropical rain forest at Lambir, Sarawak. *Tropics*, 5, 41–56.
- Yan LH (2007) Sexual system and environmental adaptability of vines in Hupingshan Mountain, Hunan Province. *Journal of Northeast Forestry University*, 35, 35–36, 39. (in Chinese with English abstract) [颜立红 (2007) 湖南壶瓶山藤本植物的有性系统及其环境适应性. *东北林业大学学报*, 35, 35–36, 39.]
- Yin CY, Li CY (2007) Gender differences of dioecious plants related sex ratio: Recent advances and future prospects. *Chinese Journal of Applied Environmental Biology*, 13, 419–425. (in Chinese with English abstract) [尹春英, 李春阳 (2007) 雌雄异株植物与性别比例有关的性别差异研究现状与展望. *应用与环境生物学报*, 13, 419–425.]
- Zeng QB, Li YD, Chen BF, Wu ZM, Zhou GY (1997) *Research and Management of Tropical Forest Ecosystem*. China Forestry Publishing House, Beijing. (in Chinese) [曾庆波, 李意德, 陈步峰, 吴仲民, 周光益 (1997) 热带森林生态系统研究与管理. 中国林业出版社, 北京.]
- Zhang DY (2004) *Plant Life-History Evolution and Reproductive Ecology*. Science Press, Beijing. (in Chinese) [张大勇 (2004) 植物生活史进化与繁殖生态学. 科学出版社, 北京.]

(责任编辑: 张大勇 责任编辑: 时意专)



•研究报告•

利用昆虫携带的花粉初探西藏入侵植物印加孔雀草在当地传粉网络中的地位

土艳丽¹ 王力平^{2,3} 王喜龙¹ 王林林^{2,3*} 段元文²

1 (西藏自治区高原生物研究所, 拉萨 850001)

2 (中国科学院昆明植物研究所, 昆明 650201)

3 (中国科学院大学, 北京 100049)

摘要: 入侵植物在新生境中成功定殖后, 通过利用当地传粉昆虫促进繁殖可以更好地保证种群的扩张, 但是入侵植物在当地传粉网络中的角色和地位仍不是很清楚。本文利用西藏近年发现的入侵植物印加孔雀草(*Tagetes minuta*), 分析其访花昆虫所携带的植物花粉种类, 构建了植物花粉-传粉者网络, 探讨印加孔雀草快速入侵和扩张的可能机制。结果表明印加孔雀草为泛化传粉系统, 共有13种昆虫访花, 其中12种携带有印加孔雀草花粉, 所有花粉中印加孔雀草花粉数量占比为89.89%。12种印加孔雀草传粉昆虫中, 4种泛化传粉昆虫(1种蜂、2种食蚜蝇和1种蝇)是其主要传粉昆虫。本研究揭示印加孔雀草在较短时间内已经成功利用多种当地泛化传粉昆虫为其授粉, 已顺利融入当地的传粉网络, 今后需要更加重视对印加孔雀草的防控。

关键词: 青藏高原; *Tagetes minuta*; 入侵植物; 传粉网络; 花粉

Status of invasive plants on local pollination networks: A case study of *Tagetes minuta* in Tibet based on pollen grains from pollinators

Yanli Tu¹, Liping Wang^{2,3}, Xilong Wang¹, Linlin Wang^{2,3*}, Yuanwen Duan²

1 Tibet Plateau Institute of Biology, Lhasa 850001

2 Kunming Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Kunming 650201

3 University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049

Abstract: Invasive plants that use local pollinators would better ensure their expansion in the new environment, but the role and status of the invasive plants on local pollination network is still unclear. In this paper, we analyzed the pollen grains of *Tagetes minuta* carried by pollinators and constructed a plant-pollinator network, to explore the roles and impacts of *T. minuta* in local pollination network. The results showed that pollination system of *T. minuta* was generalized, and there were 13 insect species visiting its flowers, 12 of which carried pollen grains of *T. minuta*, and the pollen grains of *T. minuta* accounted for 89.89%. Among the 12 pollinator species of *T. minuta*, one species of bees, two species of scorpion flies and one species of flies are the main pollinators. This study reveals that *T. minuta* has successfully used a variety of local pollinators for pollination in a relatively short period of time, indicating that *T. minuta* has strong adaptability and diffusion ability, and it is necessary to pay more attentions to the prevention and control of *T. minuta* in the future.

Key words: Qinghai-Tibet Plateau; *Tagetes minuta*; invasive plants; pollination network; pollen

生物入侵是指外来生物在扩散到新的栖息地后种群发生爆发性扩张, 最终引起严重的经济损失并可能危害生态系统。作为21世纪五大全球性问题之一(Millennium Ecosystem Assessment, 2005), 生

物入侵严重威胁着全球生态系统的功能和服务(Weber & Li, 2008; Jeschke et al, 2015; Kaiser-Bunbury et al, 2017; 孙士国等, 2018)。入侵植物大量侵占当地生境, 能迅速改变农业生态系统并带来严重的经

收稿日期: 2018-10-11; 接受日期: 2019-03-02

基金项目: 西藏自治区科技计划项目(ZD20170021)

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: wanglinlin0328@mail.kib.ac.cn

济损失(Kearns et al, 1998)。此外, 入侵植物能打破入侵地生态系统平衡, 改变动植物多样性及其相互关系(Lopezaraiza-Mikel et al, 2007)。当入侵植物能够在新的栖息地建立种群并利用当地的传粉昆虫开始繁殖后, 当地植物与传粉昆虫的传粉网络被打破, 进而影响当地的生态功能(Eviner et al, 2012; Potts et al, 2016)。例如, Kaiser-Bunbury等(2017)通过对塞舌尔马赫岛上有无入侵植物的植物群落的植物-传粉者网络比较发现, 存在入侵物种的群落具有更低的传粉者物种数量、访问次数和互作多样性, 植物与传粉者互作关系也更为特化, 并且入侵植物的存在降低了当地部分野生植物的繁殖成功。

我国是生物多样性大国, 存在复杂而多样的地理环境、气候和生态系统类型, 使外来物种极易定殖并扩散, 从而成为入侵物种(Xie et al, 2001)。据统计, 我国当前入侵生物数量已达529种(鞠瑞亭等, 2012), 其中入侵植物种类占所有入侵生物比例高达51.04% (Weber et al, 2008)。由于多数菊科植物具有生长发育快、生态幅广、瘦果产量高且易于传播, 并能产生化感物质抑制周边植物生长等特点, 成为我国主要的入侵植物类群(朱世新等, 2005)。已有研究表明, 对依赖传粉者才能繁殖成功的入侵植物来说, 成功利用当地传粉者为其传粉是决定入侵植物能否入侵和扩散的关键(McKinney & Goodell, 2011; Powell et al, 2011)。而菊科植物特有的头状花序能吸引多达25种昆虫为其传粉(Schemske, 1983), 如此泛化的传粉系统为其在入侵地繁殖成功及快速扩张提供了条件, 并可能对群落的稳定性和功能产生重大影响(Bascompte et al, 2006)。但是不同的传粉者(比如膜翅目、双翅目和鳞翅目昆虫)在群落中所处的地位不同, 不同传粉功能群对泛化的入侵植物的访花频率和传粉效率可能存在差异, 从而在传粉网络上表现出不同的连接强度(Olesen, 2007; Wang et al, 2017)。但是到目前为止, 利用花粉网络来分析入侵植物与本土传粉者关系的研究相对较少。

本研究以西藏新近发现的入侵植物印加孔雀草(*Tagetes minuta*)为对象, 通过分析其访花昆虫所携带的花粉网络特征, 试图解答以下科学问题: (1) 印加孔雀草的主要传粉者是什么? 与本土哪些传粉者构建了连接? (2) 印加孔雀草在本地花粉网络

上的角色如何, 是否有可能成为群落的核心物种? 本研究在群落水平上通过量化入侵植物印加孔雀草的访花昆虫所携带的花粉, 为探究入侵植物如何快速融入当地传粉网络提供证据。

1 材料与方法

1.1 研究材料

印加孔雀草为菊科万寿菊属(*Tagetes*)一年生草本植物, 株高0.1–2.5 m, 具有万寿菊属特有的芳香气味。印加孔雀草原产于南美洲南部温带草原和山区, 近年来已在中国台湾、江苏、山东、北京、西藏等地成功定殖(董振国等, 2013; 张劲林等, 2014; 许敏和扎西次仁, 2015)。近年来在西藏拉萨市周边以及山南、林芝等地区发现大量印加孔雀草种群。印加孔雀草在西藏的开花时间为9月初至11月初, 花期长达2个月。盛花期为9月中旬至10月中旬, 这期间当地开花植物主要有龙胆科、唇形科、石竹科和马先蒿属(*Pedicularis*)植物。本实验选择在林芝市朗县附近的一个印加孔雀草群落(92°31' E, 29°8' N, 海拔3,294 m)进行。该群落位于当地栽种苹果树的农田中, 印加孔雀草个体数量较多, 其中正在开花的植株大于1,000株, 大部分植株高0.5–1.5 m, 部分植株高达2.5 m。在印加孔雀草样方内, 本土植物几乎均被排挤, 而在样方附近主要有龙胆科、唇形科以及马先蒿属植物。

1.2 印加孔雀草访花昆虫收集

为了确定印加孔雀草的主要访花昆虫, 我们在群落中选取一个50 m×60 m的样地, 样地内正在开花的植物主要为印加孔雀草。采用截面式观察方法, 沿着样方四周缓慢步行, 观察并捕捉沿途2 m范围内印加孔雀草的访花昆虫。在印加孔雀草的盛花期进行观察, 具体时间为2017年9月24–25日, 观察时间为9:00–19:00, 每次步行时间为60 min, 共计观察10 h。早于9:00和晚于19:00, 由于高原温度较低限制昆虫活动, 少有访花昆虫。当昆虫接触花药或者柱头时才被认定为传粉昆虫并进行捕捉。双翅目和膜翅目昆虫分别放入装有95%酒精的离心管中, 如果采集的传粉昆虫具有携粉足, 则把携粉足取下后保存。鳞翅目昆虫放入装有硅胶的三角包中带回实验室放入冰箱低温保存。观察期间捕捉到13种传粉昆虫计55只, 同时采集正在散粉的花并将花药固定在95%酒精中作为对照。

1.3 花粉分析

除鳞翅目昆虫直接取下头部喷金进行花粉分析外,其他保存在95%酒精内的昆虫用超声波振荡器把虫体上的花粉进行洗脱,然后取出保存在装有95%酒精的离心管中。花粉悬浊液在5,000转速的离心机上离心10 min,移除上清液后把花粉样品转移到电镜样品台上,喷金后在扫描电镜下观察并拍照。由于蜂类的携粉足上的花粉通常不具传粉作用,我们只统计了除携粉足外其他部位的花粉数量和形态。为了分析印加孔雀草的传粉者所携带花粉的植物种类,我们首先通过扫描印加孔雀草的花粉确定其形态特征,然后再统计每一种昆虫虫体上的花粉类别。主要通过花粉的萌发孔数量、花粉大小和表面纹饰来区别植物种类。由于收集的蜂类样品较多且携带花粉数量较大,只选择其中的20只进行电镜扫描分析,最终用于分析的昆虫个体共43只。

1.4 统计分析

首先利用花粉类型和昆虫种类构建数据矩阵,其中植物花粉类型作为行数据,传粉昆虫类型作为列数据,第*i*行与第*j*列对应的单元格则为第*j*种传粉昆虫所携带的第*i*种植物的平均花粉数量;如果所有昆虫均不携带这种花粉,则记为0。利用R软件中的bipartite包来计算花粉网络在网络和物种水平上的相关参数。

在网络水平上主要关注植物和传粉昆虫种类以及两者之间的连接数量和连接度(connectance),以及网络的嵌套结构(nestedness)和特化水平(*H*2)。

网络的连接度和嵌套结构可以指示网络的稳定性,一般来说网络的连接度和网络的嵌套结构越高,网络的稳定性就越强(Bascompte et al, 2003)。嵌套结构用网络的嵌套温度(nestedness temperature)表示,嵌套温度取值范围为0–100,0表示网络具有完全嵌套的结构,100表示完全不存在嵌套现象。另外我们还计算了网络的加权嵌套度(weighted nestedness),取值范围为0–1,0表示网络不存在嵌套结构,1表示网络具有完美的嵌套结构。网络水平特化指数(*H*2)描述的是网络物种间生态位互补程度(niche complementarity),取值范围为0–1,0表示最泛化,1表示最特化。

在物种水平上我们主要关注传粉昆虫以及植物的连接数量和比例,以及物种强度(species strength)和特化水平(*d*)。物种强度是单一物种所有连接的强度之和,又可以分为动物对植物的依赖性和植物对动物的依赖性两种(Bascompte et al, 2006)。物种特化水平指数(*d*)则描述网络内的某个物种与其他物种生态位的互补程度(Bluthgen et al, 2006)。*d*的取值范围为0–1,0表示最泛化,1表示最特化。以上所有参数利用R (3.4.1)中的bipartite包(2.08)进行计算。

2 结果

2.1 物种分析

捕获的印加孔雀草访花昆虫共有13种,其中膜翅目1种(32只),鳞翅目2种(3只),双翅目9种(19只),鞘翅目1种(1只)(图1,表1)。除东方菜粉蝶(*Pieris*

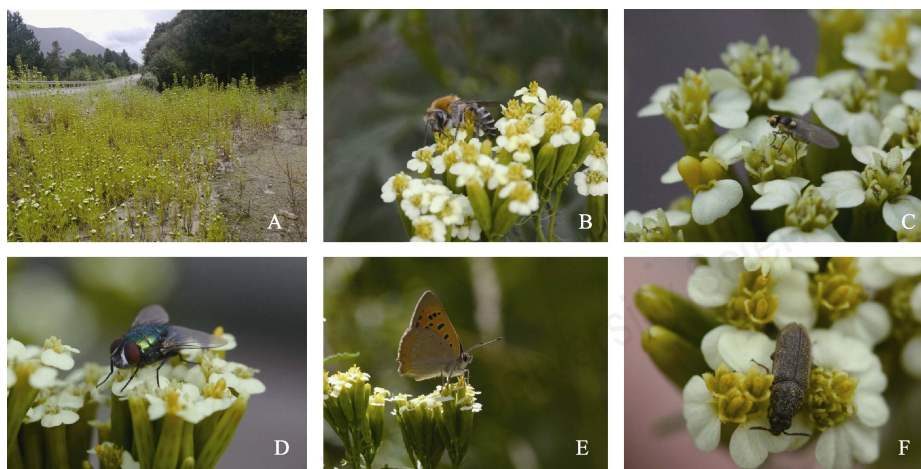


图1 西藏印加孔雀草种群与传粉昆虫。(A)印加孔雀草种群;(B)膜翅目分舌蜂科一种;(C)双翅目蝇类花蝇科一种;(D)双翅目蝇类丽蝇科一种;(E)鳞翅目红灰蝶;(F)鞘翅目拟步甲科一种。

Fig. 1 Population of *Tagetes minuta* in Tibet and its pollinators. (A) *T. minuta* population; (B) Colletidae sp.; (C) Anthomyiidae sp.; (D) Calliphoridae sp.; (E) *Lycaena phlaeas*; (F) Tenebrionidae sp.

canidia)外, 其他12种昆虫均携带有印加孔雀草的花粉(表2)。13种访花昆虫所携带的花粉共存在12种

形态(植物物种)(图2)。所有昆虫上共发现2,614枚花粉, 其中印加孔雀草花粉占89.89%, 其他11种花粉

表1 印加孔雀草种群的传粉网络的群落水平参数

Table 1 Community level parameters of pollination network of *Tagetes minuta* population

特征 Traits	网络参数 Parameters
植物种类数 No. of plant species	12
访花昆虫种类数 No. of visiting species	13
植物与昆虫的连接数量 No. of interactions	63
连接度 Connectance	0.404
嵌套度 Nestedness temperature	14.57
加权嵌套度 Weighted nestedness	0.683
特化水平 Specialization level (H_2)	0.147

表2 印加孔雀草种群的传粉网络中植物物种水平的几个参数

Table 2 Several parameters of plants at the species levels in the pollination network of *Tagetes minuta* population

代码 Codes	植物 Plant species	传粉者种类 Degree	传粉昆虫比例 Normalised degree	物种强度 Species strength	特化水平 Specialization level (d')
A	印加孔雀草 <i>Tagetes minuta</i>	12	0.923	10.312	0.034
B	狭叶荆芥 <i>Nepeta souliei</i>	8	0.615	0.85	0.095
C	无心菜 <i>Arenaria serphyllifolia</i>	5	0.385	0.086	0.11
D	马先蒿属一种 <i>Pedicularis</i> sp.	6	0.462	0.054	0.085
E	龙胆属一种 <i>Gentiana</i> sp.	4	0.308	0.779	0.467
F	紫草科一种 Boraginaceae sp.	6	0.462	0.107	0.046
G	蓝钟花属一种 <i>Cyananthus</i> sp.	5	0.385	0.328	0.289
H	唇形科一种 Lamiaceae sp.	4	0.308	0.197	0.099
I	唇形科一种 Lamiaceae sp.	1	0.077	0.002	0.045
J	唇形科一种 Lamiaceae sp.	3	0.231	0.037	0.332
K	百合科一种 Liliaceae sp.	3	0.231	0.352	0.563
L	甘青老鹳草 <i>Geranium pylzowianum</i>	6	0.462	0.063	0.117

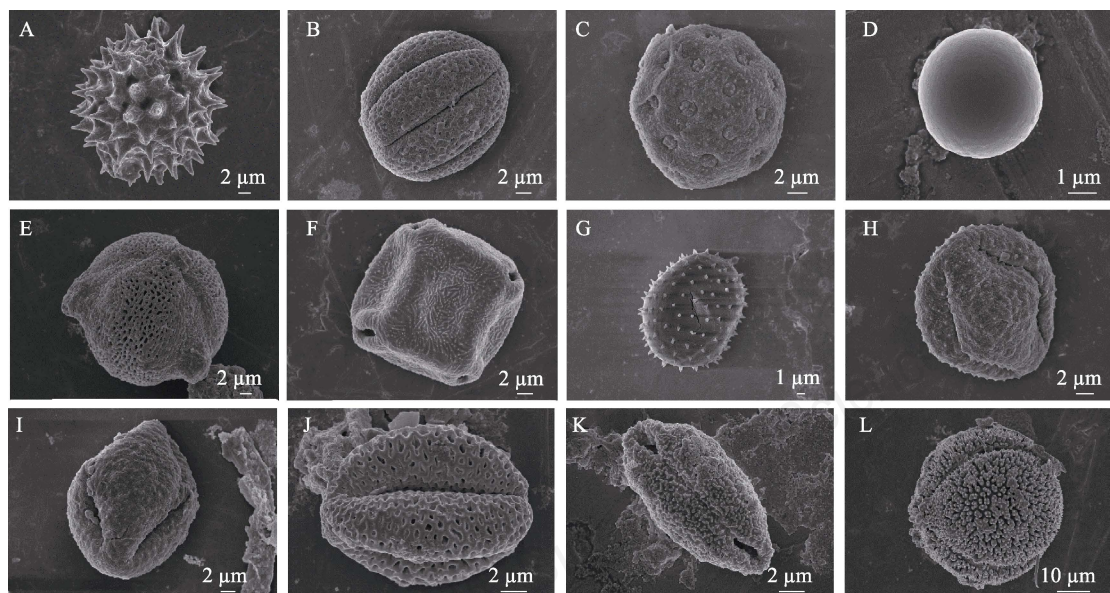


图2 印加孔雀草的传粉昆虫所携带的花粉扫描图。(A)印加孔雀草;(B)狭叶荆芥;(C)无心菜;(D)马先蒿属一种;(E)龙胆属一种;(F)紫草科一种;(G)蓝钟花属一种;(H-J)唇形科;(K)百合科一种;(L)甘青老鹳草。

Fig. 2 A scan of pollens carried by pollinators of *Tagetes minuta*. (A) *Tagetes minuta*; (B) *Nepeta souliei*; (C) *Arenaria serphyllifolia*; (D) *Pedicularis* sp.; (E) *Gentiana* sp.; (F) Boraginaceae sp.; (G) *Cyananthus* sp.; (H-J) Lamiaceae spp.; (K) Liliaceae sp.; (L) *Geranium pylzowianum*.

占总花粉数的10.11%，主要属于龙胆科、唇形科和石竹科等植物类群(图2)。

2.2 花粉网络分析

13种昆虫与12种植物共存在63个连接，占可能的总连接数的40.4% (表1, 图3)。传粉网络的嵌套度为14.57，网络的特化水平为0.147。印加孔雀草的物种强度高达10.312，而其他植物的物种强度都小于1；且印加孔雀草的特化水平在所有物种中最小，

仅为0.034 (表2)。印加孔雀草的传粉者多达12种，占观察到的访花昆虫的92.3%。12种传粉昆虫中有8种携带超过3种植物的花粉，表明印加孔雀草的传粉昆虫主要为泛化传粉者。印加孔雀草具有多种有效传粉者，其中1种膜翅目昆虫(分舌蜂科)和3种双翅目昆虫(食蚜蝇科2种、丽蝇科1种)的物种强度大于1 (表3, 图3)。以上结果表明印加孔雀草的主要传粉者为泛化传粉昆虫中的3种双翅目昆虫和1种膜翅目昆虫。

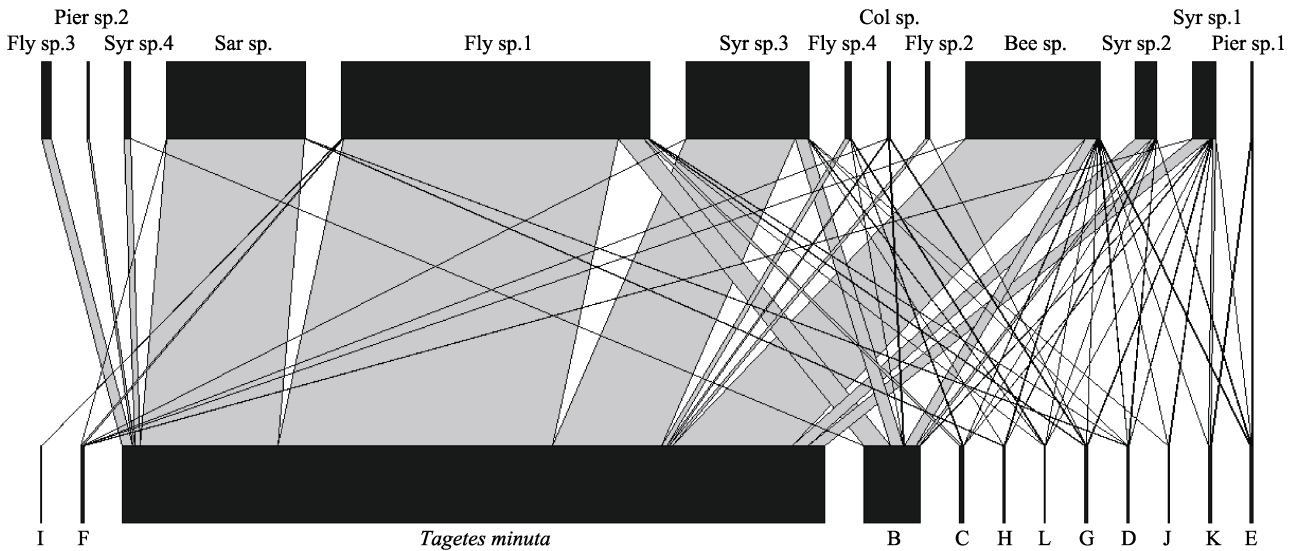


图 3 印加孔雀草的所有访花昆虫携带的花粉网络。上部每个矩形框表示一种传粉者，下部每个矩形框表示一种植物，框的宽度与花粉数量成正比。灰线表示植物与传粉者之间的连接。植物及传粉者各编号代表的物种见表 2 和表 3。

Fig. 3 Pollen network carried by pollinators of *Tagetes minuta*. Upper bars represent insect species and lower bars represent plant species. Bar width is proportional to the frequency of interactions. Lines are relative to the interaction between plants and insects. The codes of species are shown in Table 2 and Table 3.

表 3 印加孔雀草种群的传粉网络中传粉昆虫物种水平的几个参数

Table 3 Several parameters of pollinators at the species level in the pollination network of the *Tagetes minuta* population

代码 Codes	传粉者 Pollinators	昆虫数量 Samples	植物物种 Degree	植物物种比例 Normalised degree	物种强度 Species strength	特化水平 d'
Bee sp.	分舌花蜂科 Colletidae	32	11	0.917	1.611	0.006
Syr sp.1	长尾管蚜蝇 <i>Eristalis tenax</i>	5	10	0.833	2.194	0.102
Syr sp.2	黑带蚜蝇属 <i>Episyrpus</i>	3	7	0.583	0.64	0.024
Syr sp.3	黑带蚜蝇属 <i>Episyrpus</i>	3	7	0.583	1.319	0.012
Syr sp.4	食蚜蝇科 Syrphidae	1	2	0.167	0.013	0
Fly sp.1	丽蝇科 Calliphoridae	2	8	0.667	4.072	0.016
Fly sp.2	丽蝇科 Calliphoridae	1	2	0.167	0.299	0.139
Fly sp.3	蝇科 Muscidae	1	1	0.083	0.014	0.017
Fly sp.4	花蝇科 Anthomyiidae	1	4	0.333	0.303	0.034
Sar sp.	麻蝇科 Sarcophadidae	2	4	0.333	0.823	0.056
Pier sp.1	东方菜粉蝶 <i>Pieris canidia</i>	1	2	0.167	0.501	0.803
Pier sp.2	红灰蝶 <i>Lycaena phlaeas</i>	2	1	0.083	0.003	0.005
Col sp.	拟步甲科 Tenebrionidae	1	4	0.333	0.229	0.119

3 讨论

我们的结果表明印加孔雀草的物种强度比群落中其他所有植物的物种强度之和还高, 而特化水平却极低, 仅为0.034 (表2)。同时印加孔雀草利用当地12种昆虫为其传粉, 携带印加孔雀草花粉最多的几种昆虫都为泛化传粉者, 且其中4种传粉昆虫的物种强度大于1, 表明印加孔雀草属于泛化传粉系统并已顺利利用当地传粉昆虫为其传粉。

印加孔雀草能在较短时间内快速占据新生境并融入当地传粉网络, 可能原因有以下几点: (1) 生境破碎化和农业开垦等人为干扰使原生植被遭到破坏, 为外来生物入侵创造了有利条件(万方浩等, 2002; 鞠瑞亭等, 2012)。我们对西藏入侵植物的调查发现印加孔雀草主要占据人为干扰比较严重的生境, 比如公路两侧和农业生态系统, 这是因为此类生境可以为先锋入侵物种的奠基提供空余生态位(Weber & Li, 2008), 从而使入侵种能更好地利用资源并建立种群(鞠瑞亭等, 2012)。(2) 印加孔雀草具有快速在入侵地建立种群的能力。尽管部分菊科植物的交配系统是自交不亲和的(Brennan et al, 2005; Campbell & Husband, 2007; Hao et al, 2011), 但是有研究表明我国入侵菊科植物中许多种类具有自交亲和或者无融合生殖特性(Hao et al, 2011), 可以保证它们入侵初期在缺少传粉者的情况下快速建立种群。虽然没有对印加孔雀草的交配系统开展详细研究, 但是对印加孔雀草进行套网处理, 结果发现它在套网情况下仍然可以顺利结实, 表明印加孔雀草可能具有自动自交或无融合生殖的能力。(3) 印加孔雀草具有万寿菊属植物特有的挥发性物质, 具有浓烈的气味, 不仅对其他植物的生长发育有抑制作用, 还对病虫害和食草动物等有很强的抵制能力, 而且其头状花序多、结果量大、瘦果小且具冠毛, 极易繁殖和传播(张劲林等, 2014)。由于以上因素, 当印加孔雀草进入新生境后, 既能快速建立种群, 还能通过化感作用排斥其他植物, 从而在入侵地形成单一种群(图1A)。

入侵植物在新生境成功定殖后, 通过与当地植物竞争有限的传粉者, 会降低当地植物的传粉频率和效率, 进而影响当地植物的繁殖成功(Lopezaraiza-Mikel et al, 2007; Kaiser-Bunbury et al, 2017)。例如入侵植物千屈菜(*Lythrum salicaria*)通过大量开

花来吸引当地传粉昆虫为其传粉(Goodell & Parker, 2017), 同时导致同域分布的多种本土植物的传粉者访问频率降低, 进而使部分本土植物的结实率显著降低(Flanagan et al, 2010; Goodell & Parker, 2017)。另外一个著名的例子是Kaiser-Bunbury等(2017)通过对塞舌尔马赫岛上4个移除入侵植物和4个没有移除入侵植物的植物-传粉者网络比较发现, 入侵植物不仅显著降低群落内传粉者的物种数量、访问次数和互作多样性, 而且也降低了当地部分野生植物的繁殖成功。这是因为入侵植物可以和当地的泛化传粉者构建稳定连接, 从而融入当地的传粉网络(Padrón et al, 2009), 甚至成为当地群落的核心物种(Lopezaraiza-Mikel et al, 2007), 从而改变当地植物-传粉者网络的结构和功能。在我们的研究样地内, 印加孔雀草花丰富度占有所有开花植物的98%以上, 当地昆虫主要访问印加孔雀草, 导致本地开花植物的访花昆虫种类、数量及昆虫的访花频率都可能降低, 从而影响当地传粉网络结构和功能。另外, 印加孔雀草种群花期较晚, 主要在每年的9月初至11月初, 并且是大量植株同时开花, 单株开花数量最多可达上千朵(图1)。我们的结果表明印加孔雀草在西藏主要利用当地的泛化传粉者例如蜂、蝇、食蚜蝇等昆虫为其传粉(图1, 表3)。泛化传粉者会在多种植物之间混访, 由于入侵植物引起的异种花粉干扰结实的不利影响比本土植物更严重(Arceo-Gómez & Ashman, 2016), 因此印加孔雀草花粉对当地植物花粉转移网络和雌性和雄性适合度方面都可能产生负面影响。

不过本研究仍有一些需要注意的地方: (1) 我们是通过形态学和孢粉学手段进行的物种鉴定, 不能排除高估种内花粉形态差异大的物种或低估动植物近缘种的物种多度的现象(郎丹丹等, 2018)。今后可结合DNA条形码与高通量测序技术(超级条形码)对昆虫以及花粉混合样品进行定性和定量分析来克服物种的鉴定误差(Richardson et al, 2015)。(2) 本研究是通过观察印加孔雀草的传粉者和分析其所携带的花粉种类和数量来构建的传粉者-花粉网络, 很可能高估印加孔雀草在群落中的作用, 同时低估群落中其他植物的作用。不过我们野外调查发现在印加孔雀草群落中极少见到其他植物生存, 可能的原因是印加孔雀草产生的化感物质对其他植物的生存具有很强的抑制作用(张劲林等, 2014)。(3) 本研

究只探讨了入侵植物印加孔雀草种群的访花昆虫所携带的花粉-植物网络的结构,而没有选取未受印加孔雀草入侵的群落进行花粉网络对比分析。在今后的研究中需要通过对比分析西藏有无印加孔雀草群落的传粉网络结构变化,进一步阐明印加孔雀草对当地定性和定量传粉网络(比如对传粉昆虫丰度和多样性、访花频率以及当地植物繁殖成功等)的影响。目前,我国西藏已发现较多的印加孔雀草群落,且表现出局部生态危害(许敏和扎西次仁, 2015)。因此,在群落水平上量化分析入侵植物在当地传粉网络中的地位和功能和对当地传粉网络的影响(方强和黄双全, 2012),有助于了解其入侵机制并为当地植物群落恢复和生物多样性保护提供理论依据。

致谢: 感谢王浩在花粉扫描中提供的帮助,感谢两位匿名审稿人和编辑对文稿提出的宝贵意见和建议。

参考文献

- Arceo-Gómez G, Ashman TL (2016) Invasion status and phylogenetic relatedness predict cost of heterospecific pollen receipt: Implications for native biodiversity decline. *Journal of Ecology*, 104, 1003–1008.
- Bascompte J, Jordano P, Melián CJ, Olesen JM (2003) The nested assembly of plant–animal mutualistic networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 100, 9383–9387.
- Bascompte J, Jordano P, Olesen JM (2006) Asymmetric coevolutionary networks facilitate biodiversity maintenance. *Science*, 312, 431–433.
- Bluthgen N, Menzel F, Bluthgen N (2006) Measuring specialization in species interaction networks. *BMC Ecology*, 6, 9.
- Brennan AC, Harris SA, Hiscock SJ (2005) Modes and rates of selfing and associated inbreeding depression in the self-incompatible plant *Senecio squalidus* (Asteraceae): A successful colonizing species in the British Isles. *New Phytologist*, 168, 475–486.
- Campbell LG, Husband BC (2007) Small populations are mate-poor but pollinator-rich in a rare, self-incompatible plant, *Hymenoxys herbacea* (Asteraceae). *New Phytologist*, 174, 915–925.
- Dong ZG, Liu QX, Hu J, Deng MB, Xiong YN (2013) New records of naturalized plants from the Chinese Mainland. *Guihaia*, 33, 432–434. (in Chinese with English abstract) [董振国, 刘启新, 胡君, 邓懋彬, 熊豫宁 (2013) 中国大陆归化植物新记录. *广西植物*, 33, 432–434.]
- Eviner VT, Garbach K, Baty JH, Hoskinson SA (2012) Measuring the effects of invasive plants on ecosystem services: Challenges and prospects. *Invasive Plant Science and Management*, 5, 125–136.
- Fang Q, Huang SQ (2012) Progress in pollination networks: Network structure and dynamics. *Biodiversity Science*, 20, 300–307. (in Chinese with English abstract) [方强, 黄双全 (2012) 传粉网络的研究进展: 网络的结构和动态. *生物多样性*, 20, 300–307.]
- Flanagan RJ, Mitchell RJ, Karron JD (2010) Increased relative abundance of an invasive competitor for pollination, *Lythrum salicaria*, reduces seed number in *Mimulus ringens*. *Oecologia*, 164, 445–454.
- Goodell K, Parker IM (2017) Invasion of a dominant floral resource: Effects on the floral community and pollination of native plants. *Ecology*, 98, 57–69.
- Hao J, Sheng Q, Thomas C, Mark VK, Liu Q (2011) A test of baker's law: Breeding systems of invasive species of Asteraceae in China. *Biological Invasions*, 13, 571–580.
- Jeschke JM, Bacher S, Blackburn TM, Dick JTA, Essl F, Evans T, Gaertner M, Hulme PE, Kühn I, Mrugała A (2015) Defining the impact of non-native species. *Conservation Biology*, 28, 1188–1194.
- Ju RT, Li H, Shi CJ, Li B (2012) Progress of biological invasions research in China over the last decade. *Biodiversity Science*, 20, 581–611. (in Chinese with English abstract) [鞠瑞亭, 李慧, 石正人, 李博 (2012) 近十年中国生物入侵研究进展. *生物多样性*, 20, 581–611.]
- Kaiser-Bunbury CN, Mougil J, Whittington AE, Valentin T, Gabriel R, Olesen JM, Bluthgen N (2017) Ecosystem restoration strengthens pollination network resilience and function. *Nature*, 542, 223–227.
- Kearns CA, Inouye DW, Waser NM (1998) Endangered mutualisms: The conservation of plant–pollinator interactions. *Annual Review of Ecology & Systematics*, 29, 83–112.
- Lang DD, Tang M, Zhou X (2018) Qualitative and quantitative molecular construction of plant–pollinator network: Application and prospective. *Biodiversity Science*, 26, 445–456. (in Chinese with English abstract) [郎丹丹, 唐敏, 周欣 (2018) 传粉网络构建的定性定量分子研究: 应用与展望. *生物多样性*, 26, 445–456.]
- Lopezaraiza-Mikel ME, Hayes RB, Whalley MR, Memmott J (2007) The impact of an alien plant on a native plant–pollinator network: An experimental approach. *Ecology Letters*, 10, 539–550.
- McKinney AM, Goodell K (2011) Plant–pollinator interactions between an invasive and native plant vary between sites with different flowering phenology. *Plant Ecology*, 212, 1025–1035.
- Millennium Ecosystem Assessment (2005) *Ecosystems and Human Well-Being: Synthesis*. Island Press, Washington, DC.

- Olesen JM, Bascompte J, Dupont YL, Jordano P (2007) The modularity of pollination networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 104, 19891–19896.
- Padrón B, Traveset A, Biedenweg T, Díaz D, Nogales M, Olesen JM (2009) Impact of alien plant invaders on pollination networks in two archipelagos. *PLoS ONE*, 4, e6275.
- Potts SG, Imperatrizfonseca V, Ngo HT, Aizen MA, Biesmeijer JC, Breeze TD, Dicks LV, Garibaldi LA, Hill R, Settele J (2016) Safeguarding pollinators and their values to human well-being. *Nature*, 540, 220–229.
- Powell KI, Krakos KN, Knight TM (2011) Comparing the reproductive success and pollination biology of an invasive plant to its rare and common native congeners: A case study in the genus *Cirsium* (Asteraceae). *Biological Invasions*, 13, 905–917.
- Richardson RT, Lin CH, Sponsler DB, Quijia JO, Goodell K, Johnson RM (2015) Application of ITS2 metabarcoding to determine the provenance of pollen collected by honey bees in an agroecosystem. *Applications in Plant Sciences*, 3, 235–250.
- Schemske DW (1983) *Limits to Specialization and Coevolution in Plant–Animal Mutualisms*. Chicago University Press, Chicago.
- Sun SG, Lu B, Lu XM, Huang SQ (2018) On reproductive strategies of invasive plants and their impacts on native plants. *Biodiversity Science*, 26, 457–467. (in Chinese with English abstract) [孙士国, 卢斌, 卢新民, 黄双全 (2018) 入侵植物的繁殖策略以及对本土植物繁殖的影响. *生物多样性*, 26, 457–467.]
- Wan FH, Guo JY, Wang DH (2002) Alien invasive species in China: Their damages and management strategies. *Biodiversity Science*, 10, 119–125. (in Chinese with English abstract) [万方浩, 郭建英, 王德辉 (2002) 中国外来入侵生物的危害与管理对策. *生物多样性*, 10, 119–125.]
- Wang H, Cao GX, Wang LL, Yang YP, Zhang ZQ, Duan YW (2017) Evaluation of pollinator effectiveness based on pollen deposition and seed production in a gynodioecious alpine plant, *Cyananthus delavayi*. *Ecology and Evolution*, 7, 8156–8160.
- Weber E, Li B (2008) Plant invasions in China: What is to be expected in the wake of economic development? *BioScience*, 58, 437–444.
- Weber E, Sun SG, Li B (2008) Invasive alien plants in China: Diversity and ecological insights. *Biological Invasions*, 10, 1411–1429.
- Xie Y, Li ZY, Gregg WP, Dianmo L (2001) Invasive species in China—An overview. *Biodiversity and Conservation*, 10, 1317–1341.
- Xu M, Tashi T (2015) A newly naturalized plant in Qinghai-Tibet Plateau. *Guihaia*, 35, 554–555. (in Chinese with English abstract) [许敏, 扎西次仁 (2015) 青藏高原一新归化种. *广西植物*, 35, 554–555.]
- Zhang JL, Lü YF, Bian Y, Liu RS, Jiang L (2014) A new kind of invasive plant from mainland China—*Tagetes minuta* L. *Plant Quarantine*, 28(2), 65–67. (in Chinese with English abstract) [张劲林, 吕玉峰, 边勇, 刘若思, 江璐 (2014) 中国境内(内地)一种新的入侵植物——印加孔雀草. *植物检疫*, 28(2), 65–67.]
- Zhu SX, Qin HN, Chen YL (2005) Alien species of Compositae in China. *Guihaia*, 25, 69–76. (in Chinese with English abstract) [朱世新, 覃海宁, 陈艺林 (2005) 中国菊科植物外来种概述. *广西植物*, 25, 69–76.]

(责任编辑: 黄双全 责任编辑: 时意专)

附录 Supplementary Material

附录1 印加孔雀草花粉数据矩阵

Appendix 1 The matrix of the pollen grains of *Tagetes minuta* and other plant species carried by pollinators

<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2018269-1.pdf>

土艳丽, 王力平, 王喜龙, 王林林, 段元文. 利用昆虫携带的花粉初探西藏入侵植物印加孔雀草在当地传粉网络中的地位, 生物多样性, 2019, 27(3): 306–313.
<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2018269.pdf>

附录 1 印加孔雀草花粉数据矩阵

Appendix 1 The matrix of the pollen grains of *Tagetes minuta* and other plant species carried by pollinators

	分舌花蜂科 Colletidae sp.	长尾管蚜蝇 <i>Eristalis tenax</i>	黑带蚜蝇属 <i>Episyrrus</i> sp.1	黑带蚜蝇属 <i>Episyrrus</i> sp.2	食蚜蝇科 Syrphidae sp.	丽蝇科 Calliphoridae sp.1	丽蝇科 Calliphoridae sp.2	蝇科 Muscidae sp.	花蝇科 Anthomyiidae sp.	麻蝇科 Sarcophadidae sp.	东方菜粉蝶 <i>Pieris</i> <i>canidia</i>	红灰蝶 <i>Lycaena</i> <i>phlaeas</i>	拟步甲科 Tenebrionidae sp.
印加孔雀草 <i>Tagetes minuta</i>	400.73	57.67	54.5	364.33	19	917.5	11	34	18	461	0	6	6
狭叶荆芥 <i>Nepeta souliei</i>	38.09	3	12	42.67	1	85.5	0	0	1	0	0	0	3
无心菜 <i>Arenaria</i> <i>serphyllifolia</i>	1.36	0.67	1	0	0	13	0	0	1	0	0	0	0
马先蒿属一种 <i>Pedicularis</i> sp.	0.45	1.67	1.5	1	0	1.5	0	0	0	3	0	0	0
龙胆属一种 <i>Gentiana</i> sp.	3	0.67	1	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0
紫草科一种 Boraginaceae sp.	0.73	0.33	0	1.33	0	4.5	0	0	0	1	0	0	1
蓝钟花属一种 <i>Cyananthus</i> sp.	0.36	1.33	0	0	0	4.5	3	0	0	0	0	0	1
唇形科一种 Lamiaceae sp.1	2.55	0	0.5	2	0	0	0	0	0	1	0	0	0
唇形科一种 Lamiaceae sp.2	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0
唇形科一种 Lamiaceae sp.3	0.18	2.67	0	0.67	0	0	0	0	0	0	0	0	0
百合科一种 Liliaceae sp.	0.45	7.67	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
甘青老鹳草 <i>Geranium</i> <i>pylzowianum</i>	0.33	0.33	0.5	0.67	0	1.5	0	0	1	0	0	0	0



•研究报告•

尖峰岭热带山地雨林根部真菌–植物 互作网络结构特征

杨思琪¹ 张琪¹ 宋希强¹ 王健¹
李意德² 许涵² 郭守玉³ 丁琼^{1*}

1 (海南大学热带农林学院环南海陆域生物多样性研究中心, 海口 570228)

2 (中国林业科学研究院热带林业研究所, 广州 510520)

3 (中国科学院微生物研究所真菌学国家重点实验室, 北京 100101)

摘要: 不同功能群的根部真菌可能会与植物差异性地互作, 并进一步影响地下真菌与植物群落构建。本研究采用 Illumina Miseq 测序方法检测了海南尖峰岭热带山地雨林中常见植物的根部真菌; 采用网络分析法比较了丛枝菌根(AM)真菌、外生菌根(ECM)真菌, 以及所有根部真菌与植物互作的二分网络(bipartite networks)结构特性。从槭树科、番荔枝科、夹竹桃科、冬青科、棕榈科、壳斗科、樟科和木犀科等8科植物的根系中, 检测到297,831条真菌ITS1序列, 这些序列被划为1,279个真菌分类单元(OTUs), 其中子囊菌门748个、担子菌门354个、球囊菌亚门80个, 以及未知真菌97个。核心根部真菌群落(420个OTUs)中, 至少有三类不同生态功能的真菌常见, 即丛枝菌根真菌(40个OTUs, 占总序列数23.4%)、外生菌根真菌(48个OTUs, 13.9%)和腐生型真菌(83个OTUs, 19.8%)。尖峰岭山地雨林根部真菌–植物互作网络结构特性的指标普遍显著高于/低于假定物种随机互作的零模型期待值。在群落水平, 不同功能型的根部真菌–植物互作网络表现出不同或相反的结构特性, 如丛枝菌根互作网络表现为比零模型预测值高的嵌套性和连接性, 以及比零模型低的专一性, 而外生菌根互作网络呈现出比零模型预测值低的嵌套性和连接性, 以及比零模型高的专一性。在功能群水平, 植物的生态位重叠度在AM互作网络高, 而ECM互作网络低; 真菌的生态位宽度在ECM互作网络窄, 而在AM互作网络较宽。共现(co-occurrence)网络分析进一步揭示, ECM群落的物种对资源的高度种间竞争(植物、真菌高C-score), 以及AM群落的物种无明显种间竞争(低C-score), 可能分别是形成反嵌套ECM互作网络及高嵌套AM互作网络结构的原因。上述结果说明, 尖峰岭山地雨林中至少有两种及以上的种间互作机制调节群落构建: 驱动AM互作网络冗余(nestedness)及ECM互作网络的高生态位分化(专一性)。本研究在同一个森林内探讨了不同功能型的真菌–植物互作特性, 对深入理解热带森林的物种共存机制和生态恢复具有重要意义。

关键词: 根部真菌; 热带山地雨林; 互作网络; 嵌套性; 专一性

Structural features of root-associated fungus–plant interaction networks in the tropical montane rain forest of Jianfengling, China

Siqi Yang¹, Qi Zhang¹, Xiqiang Song¹, Jian Wang¹, Yide Li², Han Xu², Shouyu Guo³, Qiong Ding^{1*}

1 Research Center for Terrestrial Biodiversity of the South China Sea, Institute of Tropical Agriculture and Forestry, Hainan University, Haikou 570228

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

3 State Key Laboratory of Mycology, Institute of Microbiology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101

Abstract: Functionally diverse root-associated fungi may differentially interact with host plants, potentially affecting the assembly processes of belowground plant and fungi communities. Here, we applied the Illumina Miseq sequencing technique to identify root-associated fungi of plants which were co-dominant in a tropical montane rain forest on Hainan Island, China. Structural features of bipartite networks were compared among

收稿日期: 2018-12-25; 接受日期: 2019-02-27

基金项目: 国家自然科学基金(31360107; 31670628)和中国林业科学研究院中央级公益性科研院所基本科研业务费专项资金(CAFYBB2017ZE01)

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: dingqiong@hainu.edu.cn

the whole root-associated, arbuscular mycorrhizal (AM) and ectomycorrhizal (ECM) fungus-plant interactions. A total of 297,831 fungal ITS1 sequences were obtained from eight families including Aceraceae, Annonaceae, Apocynaceae, Aquifoliaceae, Arecaceae, Fagaceae, Lauraceae, and Oleaceae. Fungal sequences were assigned to 1,279 OTUs comprised of Ascomycota (748 OTUs), Basidiomycota (354), Glomeromycota (80), and unidentified fungi (97). At least three functional groups of fungi i.e. putatively ECM (40 OTUs, represented 23.4% of the total fungal reads), AM (40, 13.9%) and saprophyte (83, 19.8%) were prevalent in the core root-associated fungal community (420 OTUs) of the tropical montane rain forest. Network analysis indicated that AM, ECM and root-associated fungus-plant interaction network showed structural features which cannot be predicate by null models assuming species interact randomly. Community level indices behaved differently among different ecotypes of fungus-plant interactions. Specifically, the degree of nestedness (NODF) and connectance were higher, while specialization was lower in the AM interaction network than the expected values from null models. In contrast, the ECM interaction network had a significantly higher degree of specialization and lower nestedness and connectance than the null models. At guild levels, plant niche overlap of AM and ECM interactions are higher and lower than the null model, respectively. Niche breadth of ECM fungi was narrower than that of AM fungi. Co-occurrence patterns of plant and fungus further confirmed competition for resources was intense in ECM interaction network (high C-score of both plants and fungi) and weak in the AM interaction network (low C-score). These findings suggest that at least two modes of interspecific interactions are critical for the assembly and coexistence of root-associated fungal communities, i.e. redundancy (nestedness) of AM interactions, and niche differentiation (specialization) of ECM interactions. Here we provide a comprehensive exploration of the interactions among functionally diverse root-associated fungal guild within a forest, which is key to understand the mechanisms maintaining species coexistence in tropical forests.

Key words: root-associated fungi; tropical montane rain forest; interaction network; nestedness; specialization

根部真菌(root-associated fungi, RAF)通常指生长于植物根系内部、根系表面, 以及受根系分泌物影响的根际范围内的真菌的总称(Toju et al, 2013a)。RAF群落中, 不同谱系与生态功能的真菌共存, 并形成复杂的互作网络, 对陆地生态系统的养分循环及植物群落动态等过程有重要调节作用(Toju et al, 2013a; Almario et al, 2017), 如菌根型真菌促进植物吸收养分(Toju et al, 2013a; Cardoso et al, 2017), 腐生型真菌参与复杂有机质的分解(Cannon & Kirk, 2007; Almario et al, 2017), 病原型真菌通过调节幼苗死亡率而影响植物种群动态(Merges et al, 2018)。这些不同生态类型的真菌之间可能存在竞争或有益的互作, 对生物群落的构建有重要意义。

随着测序技术的进步, 微生物群落的种间互作特性研究不再限于少量物种而逐渐转向复杂群落(complex communities)。网络分析法在研究高度复杂的群落特性方面优于一般的群落分析法(James et al, 2012), 它能在群落、功能群、个体多个层面上分析生物的种间互作特性(Bascompte, 2007), 借助网络分析法, 结合零模型比较, 可以推断生物群落的非随机性构建规律(Ulrich & Gotelli, 2007)。通过结合群落多元统计分析法, 还可以揭示中性过程、生

态与进化如何驱动生物群落构建(Tylianakis, 2009; Vázquez et al, 2009; Chen et al, 2017)。近期的生物种间互作网络研究发现, 生物网络普遍具有一些有利于群落稳定性的结构, 如嵌套性(nestedness)、专一性(specialization)等(Bascompte et al, 2003; Fortuna et al, 2010; Thebault & Fontaine, 2010; Burkle et al, 2013)。嵌套性是指在生物互作的二分网络(bipartite network)中, 双方的偶见种倾向于跟对方的常见种互动, 相比之下, 常见种却能同时与对方的常见种和偶见种互动, 从而形成一种类似于俄罗斯套娃的嵌套结构(Bascompte et al, 2003)。嵌套性的生物互作网络具有较高的冗余性, 生物群落整体上更能适应环境干扰, 有较高的稳定性和持久性(Bascompte et al, 2003; Burkle et al, 2013)。嵌套性的结构可降低种间竞争, 促进多物种共存(Bastolla et al, 2009), 在传粉网络、种子传播网络、食物网中较普遍。专一性是指二分互作网络中, 双方的物种对彼此的互作对象在整体上呈现明显的选择性或偏好性。高专一性意味着高度的生态位分化, 是物种共存的重要机制之一(Blüthgen et al, 2008)。物种共现(co-occurrence)格局是推断有机体之间潜在的种间互作关系, 如竞争(competition)或互利(facilitation)的有效方法

之一,也有助于揭示生物群落构建规律(Gotelli & McCabe, 2002)。

当前有限的根部真菌-植物互作网络结构特性研究中,网络分析法主要应用于单一功能型的真菌与植物的互作网络,如丛枝菌根型(arbuscular mycorrhizal, AM) (Chagnon et al, 2012; Chen et al, 2017; Gao et al, 2019)、外生菌根型(ectomycorrhizal, ECM) (Bahram et al, 2014)、致病型互作网络(Merges et al, 2018)。然而,这些研究忽视了一个事实,即RAF群落中可能同时共存多种营养型的真菌,如壳斗科与松科植物除了被ECM真菌侵染以外,还同时被AM真菌(Dickie et al, 2001)、根部内生真菌侵染(Newsham, 2011; Toju et al, 2013b; Yamamoto et al, 2014)。单一功能型的真菌-植物互作网络必将忽视共存的不同功能型真菌之间的潜在互作,如日本温带次生林的栎幼苗RAF群落中,一些成对的菌根真菌与内生真菌的空间格局呈聚集分布,说明不同功能型的真菌间可能存在竞争、偏利或互惠的互作特性(Yamamoto et al, 2014)。因此,全面揭示根部真菌-植物互作网络,以及不同功能型(AM、ECM)真菌-植物的互作亚网络的结构特性,并且在同一研究地点比较不同互作网络的结构差异,将有助于揭示地下真菌群落的构建规律,从而促进对土壤生态系统的管理。

本研究以海南尖峰岭地区的热带雨林固定样地(60 ha)为平台,广泛地采集样地中常见植物的根系,以高通量测序平台Miseq对真菌的核糖体内转录间隔区(ITS)序列进行测序,以揭示热带山地雨林RAF的多样性。在此基础上,回答如下问题:(1)海南岛热带山地雨林的根部真菌-植物互作网络是否具有生物互作网络的一般特性,如显著高于零模型的嵌套值?(2)不同功能型(如AM、ECM)真菌-植物的种间互作网络结构是否具有差异?

1 材料与方法

1.1 研究地点

海南尖峰岭国家级自然保护区位于海南岛西南部,地跨乐东、东方两县市,地理坐标为108°44′-109°02′ E, 18°23′-18°52′ N,总面积20,170 ha。保护区内最高峰海拔1,412 m。属热带岛屿季风气候,干湿两季明显,5-10月为雨季,11月至翌年4月为旱季,年降水量1,000-3,600 mm,年平均气温24.5℃,最

冷和最温暖的月平均气温分别为19.4℃和27.3℃。土壤类型多样,最常见的是山地红壤或红壤,海拔较高的山顶区域是山地淋溶表潜黄壤(蒋有绪和卢俊培, 1991)。保护区内森林植被类型丰富,植被垂直分布带谱明显,由低至高依次为热带半落叶季雨林、热带常绿季雨林、热带山地雨林、山顶苔藓矮林4个类型。其中,海拔650-1,100 m范围内的热带山地雨林分布最广,面积最大,种类丰富,常见的有樟科、壳斗科、棕榈科、冬青科、夹竹桃科,为热带植物区系的主要科(许涵等, 2015)。

1.2 采样方法与样品前处理

样品采自中国林业科学研究院尖峰岭森林生物多样性动态监测大样地。大样地位于尖峰岭热带山地雨林区内的五分区原始林内,海拔866-1,016 m,总面积60 ha,植株密度达7,328株/ha。首先将大样地沿长轴划分为两个1,000 m × 300 m的子样地,将南侧子样地划分成30个100 m × 100 m网格,从中随机抽取5个网格用于根系采集。在这5个网格中,每个随机设置1个40 m × 40 m的样方,再将每个样方进一步分为64个子样方,并在每个子样方内随机设置1个0.5 m × 1 m的矩形采样框。先去除矩形采样框内地表的凋落物层,用铁铲沿矩形框外围切断根系,然后将框内表层20 cm以上的土壤翻转,轻缓地摇动土层使其松散,从而使根与粘附的土壤分离,挑取4-5段分枝最多、最长的根段,置于塑料封口袋中,当天带回实验室暂存于-20℃冰箱中。提取根系总DNA前,将根系在盆中浸泡1 h,然后在自来水下强力冲洗,以去除根表附着的土壤颗粒及杂质,确保附着于根表面的其他植物细根完全去除。摘取每个根段上的所有一级侧根,用去离子水清洗3遍,转移至离心管中,于-80℃下保存。

1.3 分子检测

1.3.1 DNA提取与植物鉴定

从前期保存的每份根系样品中取出1-3个根尖,用去离子水冲洗两遍,转移到2 mL离心管,加入50 μL的CTAB缓冲液以及2粒直径为5 mm的钢珠,放于-40℃冰箱中预冷冻2 h,将冷冻的样品放于高通量组织研磨仪(TS48),于50 Hz振荡35 s,使组织呈匀浆状。加入650 μL CTAB缓冲液,参考黄彩微等(2017)的方法提取根系总DNA。采用引物 $psbA3$ (5'-GTTATGCATGAACGTAATGCTC-3') 和 $trnH$ (5'-CGCGCATGGTGGATTACAATCC-3') 扩增植

物叶绿体*trnH-psbA*片段,用以鉴定每份根系样品的植物身份。PCR扩增反应体系为25 μL ,含0.5 U *Taq*聚合酶(Aidlab, 北京), 2.5 μL 10 \times PCR 缓冲液, 2 μL (2.5 mM) dNTPs, *trnH*与*psbA3*引物(10 μM)、5% BSA和DNA (10–100 ng/ μL)各1 μL 。PCR反应程序为: 在95 $^{\circ}\text{C}$ 变性5 min, 然后进行30个循环: 95 $^{\circ}\text{C}$ 30 s, 60 $^{\circ}\text{C}$ 30 s和72 $^{\circ}\text{C}$ 2 min, 最后在72 $^{\circ}\text{C}$ 延伸10 min。将*trnH-psbA*序列鉴定为相同科的植物对应的所有DNA样品各取1 μL 混合, 委托北京奥维森生物技术公司在Miseq平台下采用引物ITS1F (5'-CTTGGTCATTTAGAGGAAGTAA-3')和ITS2 (5'-TGCGTTCTTCATCGATGC-3')对真菌的ITS1区进行测序。PCR扩增反应体系为25 μL , 含有30 ng DNA样品, 3 μL BSA (2 ng/ μL), 12.5 μL 2 \times *Taq* Plus Master Mix, ITS1F与ITS2引物(5 μM)各1 μL , 加ddH₂O至25 μL 。PCR反应程序为: 在94 $^{\circ}\text{C}$ 变性5 min, 然后进行32个循环: 94 $^{\circ}\text{C}$ 30 s, 55 $^{\circ}\text{C}$ 30 s和72 $^{\circ}\text{C}$ 1 min, 最后在72 $^{\circ}\text{C}$ 延伸7 min。

1.3.2 序列合并与分析

首先, 根据序列首尾两端的barcode和引物区分样品, 使其调整为5'-3'方向, 过滤原始序列中尾部质量20以下的碱基, 设置50 bp的窗口, 如果窗口内的平均质量值低于20, 从窗口开始截去后端碱基, 过滤50 bp以下的read; 然后, 用PEAR软件(Zhang et al, 2013)将成对reads拼接成一条序列, 最小overlap长度为10 bp, 且overlap区允许的最大错配比率为0.1。使用USEARCH软件(Edgar, 2010)进行序列分析, 先用UPARSE算法对质控后的序列进行聚类, 相似性 $\geq 97\%$ 的不同序列被划分为同一分类单元(operational taxonomic units, OTU) (Edgar, 2013); 再以UNITE真菌数据库(Kõljalg et al, 2013)为参考数据库, 用UCHIME算法剔除嵌合体序列; 接着将OTU的代表序列在UNITE真菌数据库中检索, 根据近缘序列的谱系信息来推断代表序列的谱系地位(Edgar, 2018), 最终创建OTUs表。在后续所有分析中, 除球囊菌亚门采用93%阈值(Thiéry et al, 2016)外, 其他真菌用97%阈值(Smith & Peay, 2014)。对于有明确谱系信息的真菌OTUs, 用FUNGuild软件(Nguyen et al, 2016)注解其生态功能, 如ECM真菌、AM真菌、兰科植物菌根真菌、杜鹃花菌根真菌、内生真菌、病原真菌、腐生真菌(Tedersoo et al, 2014)。约46.4%的真菌OTUs (61.3% reads)的功能可以被解

析。高通量测序结果上传至GenBank数据库, BioSample登录号为SAMN10448655–SAMN10448662。

1.4 数据分析

因为不同科植物检测到的真菌序列数有差异(31,589–50,791), 首先采用稀释法将每科植物的RAF的reads数稀释到31,580 reads。用基于reads的物种累积曲线评估本研究得到的RAF群落物种是否能够较为全面地反映热带山地雨林的RAF物种库, 以及真菌-植物相互作用数的取样是否全面。其次, 根据序列划分的OTUs和FUNGuild软件对真菌生态功能注解的结果, 建立植物为行、真菌为列的相互作用矩阵, 共三个, 分别是: 根部真菌-植物互作、AM真菌-植物互作以及ECM真菌-植物互作矩阵。为了降低互作矩阵的复杂性, 将序列数所占比例低于0.01%的序列对应的OTUs剔除。分别从群落和功能群两个不同的层次分析真菌-植物互作网络的结构特性。群落水平的网络特性指数有嵌套、专一性及平均每物种连接性; 功能群水平的指数有生态位重叠、伙伴多样性、C-score等, 分别对植物和真菌进行计算。

网络的嵌套性用两个指数来度量: 一个是NODF (nestedness metric based on overlap and decreasing fill), 它是基于网络的填充度与成对物种之间伙伴重叠度的嵌套性; 另一个是考虑了物种之间相互作用强弱的加权NODF (weighted NODF, WNODF) (Almeida-Neto & Ulrich, 2011)。采用Patefield's零模型检验真菌-植物互作网络的嵌套性是否显著高于(嵌套)或低于(反嵌套)零模型预测值, 该零模型假定物种间随机互作, 同时又保持互作矩阵的行与列和实际观察到的互作矩阵相同(Patefield, 1981)。

连接性(connectance)是指观察到的相互作用数占总的潜在相互作用数的比例, 是描述网络整体水平专一性的指数, 连接性越高表明网络本身的专一性越低。

专一性是指物种会选择性或偏好性地与潜在的伙伴共生, 它是一个基于生态位的指数。网络水平专一性程度用 H_2 来表示, 取值介于0–1之间, 越大专一性越高。该指数侧重于度量生态位分化程度。组群水平的专一性用 e^H 表示, e 为自然对数底数, H 为某物种的共生伙伴的Shannon多样性指数, 再用行/列之和加权。植物的伙伴多样性称generality, 而真菌的伙伴多样性称vulnerability, 该指数侧重于

展示生态位的宽度。

Checkboard score (C-score)用于指示两个或两个以上的物种在一系列的生态中分布的随机性。C-score极低时,意味着物种在分布上具有高度随机性,即一个物种的分布不受其他物种分布的影响。C-score也是种间竞争程度的一个指针,高C-score对应高强度种间竞争。

所有数据分析在R v3.5.1 (<https://www.R-project.org/>)中进行,使用的软件包有vegan v2.5.2、igraph v1.0.1、ggplot2 v3.1.0、bipartite v2.11。

2 结果

2.1 热带山地雨林根部真菌群落的谱系多样性

对热带山地雨林混生的槭树科、番荔枝科、夹竹桃科、冬青科、棕榈科、壳斗科、樟科和木犀科等8科植物的RAF的ITS1区进行高通量测序,共获得真菌序列达297,831 reads。长度 200 bp以上的序列占75%以上,主要集中于200–320 bp间,每科植物的真菌reads数介于31,589–50,791。稀释(rarefied)曲线显示,当每科植物根系样品的测序深度达到20,000 reads以上时,真菌物种数增加的趋势变平缓(图1)。因此,本研究的样品测序深度能够较为全面地反映热带山地雨林常见植物RAF多样性。

将每科植物的RAF稀释后达31,588或31,589 reads, 8科植物的RAF合计达252,710 reads, 包含1,279个OTUs。尖峰岭热带山地雨林中,槭树科植物的真菌OTUs数最多(701),壳斗科最少(359)。在1,279个真菌OTUs中,reads占总数0.01%以上的真菌有420种,对应96.8%的reads,被称为核心RAF群落。相比之下,余下76%的真菌OTUs仅占总reads的3.2%。核心RAF群落中,真菌的OTUs数介于217

(壳斗科)至334(冬青科)之间。RAF群落物种多样性最高的为冬青科与樟科,其Shannon多样性指数分别为4.05和4.04,最低的是壳斗科和夹竹桃科,均为2.58(表1)。

核心RAF群落中,有406个(96.6%) OTUs鉴定到门,350个(83.3%)鉴定到目,242个(57.6%)鉴定到科,142个(33.8%)鉴定到属。在门级分类单元,核心RAF群落中物种最多的是子囊菌门,在8科植物中平均为 160 ± 9 (平均值±标准误)种。子囊菌门真菌在冬青科中物种最丰富,达194种,占该科全部物种(334种)的58.0%,其序列数(22,312条)占该科真菌序列总数(29,934条)的74.5%;在壳斗科植物中,子囊菌门真菌有115种,占该科全部物种(217种)的52%,然而其序列数(3,681条)仅占该科序列总数(30,983条)的11.8%。其次为担子菌门,平均为 75 ± 4 种真菌。壳斗科中担子菌门真菌有82种,占该科全部物种的37.7%,但其序列数(27,206条)占该科的87.8%。相比之下,夹竹桃科植物中担子菌物种数虽然也比较多(73种),占该科物种数(277种)的26.3%,

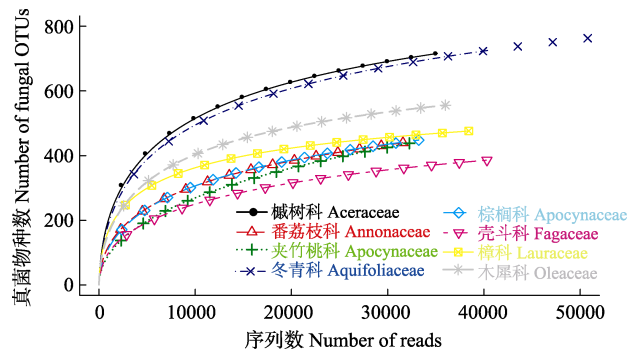


图1 尖峰岭热带山地雨林8科植物根部真菌物种累积曲线
Fig. 1 Rarefaction curves of root-associated fungi of eight plant families in the tropical montane rain forest of Jianfengling

表1 尖峰岭热带山地雨林8科植物的根部真菌群落物种丰富度和多样性

Table 1 Species diversity and richness of root-associated fungal community of eight plant families in the tropical montane rain forest of Jianfengling

宿主植物 Host plant	根样品数 No. of root samples	真菌物种数 / reads No. of fungal species/reads	核心真菌物种数 / reads No. of core fungal species/reads	Shannon多样性指数 Shannon diversity index
槭树科 Aceraceae	34	701 / 31,589	328 / 29,817	3.97
番荔枝科 Annonaceae	32	440 / 31,588	256 / 30,846	2.88
夹竹桃科 Apocynaceae	41	434 / 31,589	277 / 31,134	2.58
冬青科 Aquifoliaceae	39	675 / 31,588	334 / 29,932	4.05
棕榈科 Areaceae	21	436 / 31,589	264 / 30,894	3.12
壳斗科 Fagaceae	31	359 / 31,589	217 / 30,983	2.58
樟科 Lauraceae	35	463 / 31,589	261 / 30,508	4.04
木犀科 Oleaceae	34	546 / 31,589	302 / 30,527	3.72

但是其序列数(841条)仅占该科总序列数(31,134条)的2.7%。球囊菌亚门真菌的物种丰富度在夹竹桃科(35种)和番荔枝科(37种)植物中较高,分别占10.6%和14.4%,序列数更是高达65.1%(20,272条)和57.6%(17,768条)。球囊菌亚门的真菌物种丰富度在壳斗科植物中最低,为13种(占6%),其序列所占比例更低,仅占总序列数的0.2%(76条)。

在目级分类单元,山地雨林8科常见植物的核心RAF群落的谱系组成有明显差异,如以球囊霉目为代表的植物有番荔枝科(34种,占总序列数57%)和夹竹桃科(31种/61.7%);以红菇目为代表的植物有壳斗科(25种/72.1%);以柔膜菌目为代表的植物有槭树科(55种/26%)、冬青科(56种/42.9%)、棕榈科(50种/19.8%)、樟科(47种/22.4%)以及木犀科(56种/46.6%)(图2)。

2.2 热带山地雨林核心根部真菌群落的功能多样性

根据FUNGuild软件分析的结果,在核心RAF群落的420种真菌中,共生型真菌最多(105种),包括ECM真菌48种、AM真菌40种、杜鹃花根根真菌12种、内生真菌1种,还有4种与多类宿主(ECM植物、兰科植物)形成菌根共生关系。这些共生型真菌的序列数占核心RAF总序列数的40.7%(图3)。ECM真菌在壳斗科的RAF群落中最多,占该科总序列数的79.5%(图3),代表性真菌如乳菇(*Lactarius* sp.1)、贝弗菌属(*Rossbeevera* sp.)和红菇属(*Russula* sp.1)(附录1)。相比之下,AM真菌在夹竹桃科和番荔枝科的RAF群落中最多,序列数分别占各自对应的核心RAF总序列数的65.1%和57.6%;其次为木犀科、樟科和槭树科,序列数分别占20.1%、19.7%和11.2%(图3),最常见的AM真菌为球囊霉(*Glomeraceae* sp.1)和(*Glomeraceae* sp.2)(附录1)。

除共生型真菌外,山地雨林核心RAF群落中被确定为腐生型的真菌达83种,其序列数占核心RAF总序列数的19.8%,包括植物腐生-木本腐生、土壤腐生、未知腐生真菌等。其中植物腐生-木本植物腐生型真菌在各科宿主的核心RAF群落中约占总序列数的 $20 \pm 2\%$ 。腐生型真菌在木犀科中最多,序列数占26.7%,在壳斗科中最少,序列数占1.1%(图3)。常见的腐生型真菌有晶杯菌(*Hyaloscyphaceae* sp.1)、*Hyaloscyphaceae* sp.2和葡萄穗霉(*Stachybotryaceae* sp.1)(附录1)。此外,山地雨林RAF群落中少数真菌

(8种)是已知的病原型真菌,其对应序列仅占核心RAF群落总序列数的0.7%(图3)。代表性真菌有柱霉(*Scytalidium* sp.1)、丽赤壳菌(*Calonectria* sp.)和何德毛结节菌(*Piedraia hortae*)(附录1)。核心RAF群落中尚有225种(占总序列数38.7%)真菌具有两种以上的营养型或尚不能根据分类信息推断其生态类型(图3)。

2.3 根部真菌-植物互作网络结构特征

用于网络特征分析的3个互作矩阵为:根部真菌-植物(真菌420 × 植物8)、AM真菌-植物(真菌40 × 植物8)、ECM真菌-植物(真菌48 × 植物8)。网络的嵌套值在AM互作网络中最高(NODF = 68.39),显著高于零模型预测值(NODF_{null} = 60.70, $P = 0.025$);在ECM互作网络中最低(NODF = 26.06),显著低于零模型预测值(NODF_{null} = 58.36, $P = 0.000$);而根部真菌-植物互作网络的嵌套值介于二者之间(NODF = 32.59),显著高于零模型预测值(NODF_{null} = 9.40, $P = 0.000$)(表2,图4)。对于加权的嵌套性指数WNODF(weighted NODF),除了AM互作网络外,其他两类网络表现出与NODF相似的特征。

在专一性方面,ECM互作网络的专一性最高($H_2 = 0.81$),其次是根部真菌-植物互作网络($H_2 = 0.54$),而AM互作网络最低($H_2 = 0.31$),三者的专一性都显著高于各自对应的零模型预测值($P < 0.005$)。网络的连接性在AM互作网络中最高(Connectance_{am} = 0.42),而在ECM互作网络与根部真菌-植物互作网络中相近,分别为0.21和0.26,三者均显著低于物种间随机互作的网络(0.87–0.99, $P = 0.000$)。

从植物或真菌功能群水平看,在生态位分化方面,三个网络中,植物的共生真菌生态位重叠均显著低于零模型预测值($P < 0.001$)。在AM互作网络及根部真菌-植物互作网络中,植物的共生菌生态位重叠度(niche overlap_{amf} = 0.46, niche overlap_{raf} = 0.25)高于真菌的宿主植物生态位重叠度(niche overlap_{amp} = 0.35, niche overlap_{rafp} = 0.19);而ECM互作网络表现出相反的趋势,即植物的共生伙伴生态位重叠度(niche overlap_{emp} = 0.11)低于真菌的共生伙伴生态位重叠度(Niche overlap_{emf} = 0.39)。加权后的植物的伙伴多样性(generality)在3个网络中均高于真菌的伙伴多样性(vulnerability),并且均低于零模型预测值。虽然AM互作网络与ECM互作网络中,植物和真菌的伙伴多样性较接近(5.46 vs. 5.32);但是在伙伴多样性方面,ECM真菌明显低于AM真菌

(1.28 vs. 3.41)。植物的种间共现C-score值在AM互作网络和ECM互作网络中均与零模型预测值无显著差异，而在根部真菌-植物互作网络中(C-score = 0.38)显著低于零模型预测值(C-score_{null} = 0.96, P = 0.000)。真菌的种间共现频度在AM互作网络中

(C-score = 0.24)显著高于零模型(C-score_{null} = 0.02, P = 0.000)，在根部真菌-植物互作网络中(C-score = 0.62)显著低于零模型(C-score_{null} = 0.85, P = 0.000)，而在ECM互作网络中(C-score = 0.52)与零模型预测值无显著差异(C-score_{null} = 0.43, P = 0.153) (表2)。

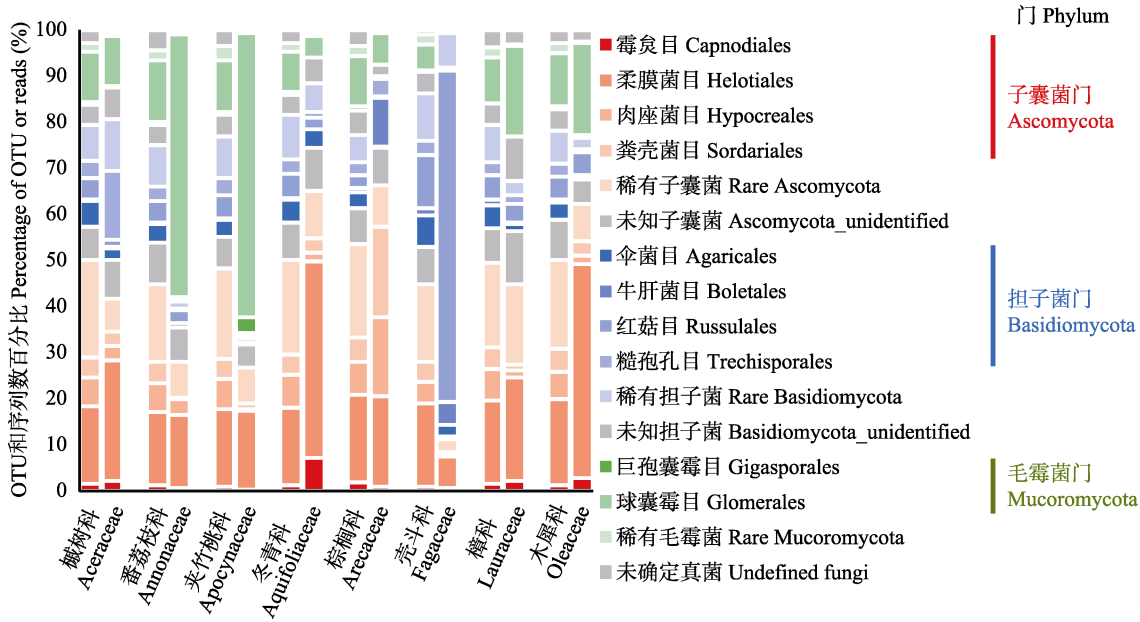


图2 尖峰岭热带山地雨林8种植物的根部真菌目组成差异。每科植物对应的左柱与右柱分别为OTUs和reads百分比。
Fig. 2 Compositional differences of root-associated fungi by order among the eight plant families in the tropical montane rain forest of Jianfengling. For each plant family, left and right column are percentage of OTUs and reads, respectively.

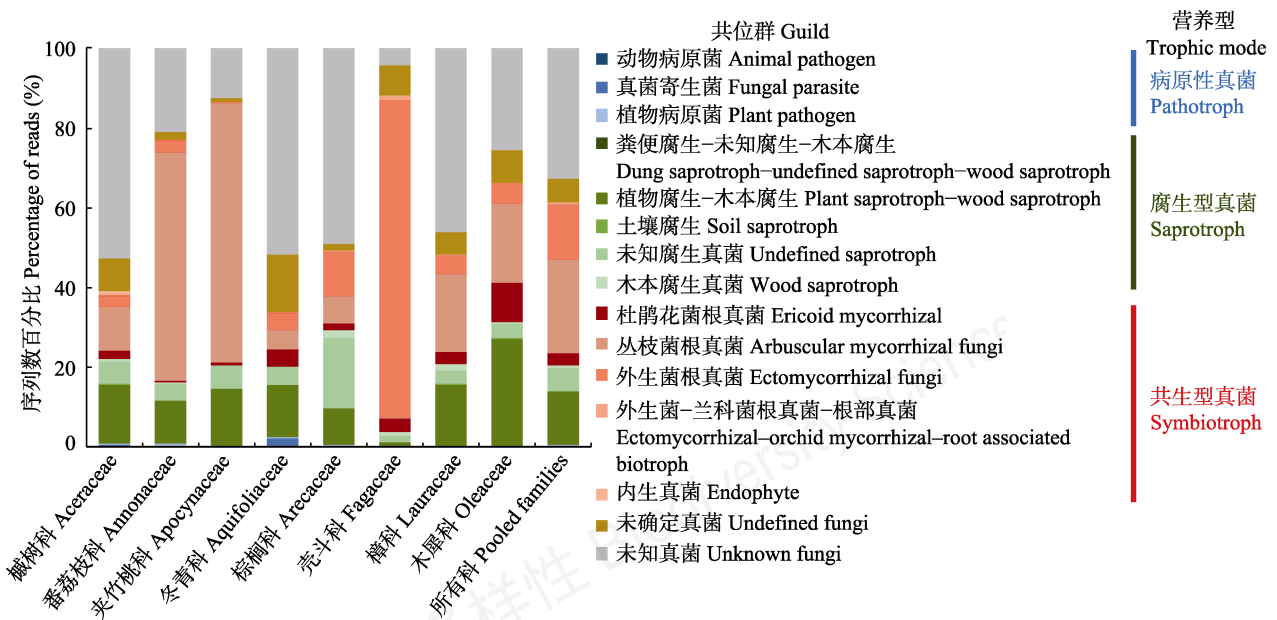


图3 尖峰岭热带山地雨林8种植物的根部不同共位群和营养型真菌的序列百分比组成差异
Fig. 3 Compositional differences in reads of root-associated fungi by guilds and trophic modes of the eight plant families in the tropical montane rain forest of Jianfengling

表2 根部真菌-植物互作网络结构特性指数

Table 2 Structural features of root-associated fungus-plant interaction networks

	丛枝菌根网络 Arbuscular mycorrhizal network		外生菌根网络 Ectomycorrhizal network		根部真菌-植物互作网络 Root-associated fungus-plant network	
	观察值 Observed	零模型 Null model	观察值 Observed	零模型 Null model	观察值 Observed	零模型 Null model
网络嵌套性 Nestedness metric based on overlap and decreasing fill, NODF	68.39	60.70	26.06	58.36	32.59	9.40
网络加权嵌套性 Weighted NODF	45.12	53.76	18.04	48.44	20.46	7.69
网络专一性 Specialization (H_2')	0.31	0.01	0.81	0.01	0.54	0.01
网络连接性 Connectance	0.42	0.88	0.21	0.89	0.26	0.99
植物生态位重叠 Niche overlap of plants	0.46	0.99	0.11	0.99	0.25	0.99
真菌生态位重叠 Niche overlap of fungi	0.35	0.97	0.39	0.98	0.19	0.91
植物的伙伴多样性 Generality of plants	5.46	7.87	5.32	10.92	34.14	87.31
真菌的伙伴多样性 Vulnerability of fungi	3.41	4.84	1.28	2.74	3.16	7.95
植物Checkboard值 C-score of plants	0.17	0.28	0.62	0.48	0.38	0.96
真菌Checkboard值 C-score of fungi	0.24	0.02	0.52	0.43	0.62	0.85

Patefield's零模型(Patefield's null model)算法随机分配真菌与植物的互作次数(Patefield, 1981), 同时确保每种真菌、植物的相互作用总次数与真实网络相同。数字加粗表示网络指数观察值显著高于/低于零模型预测值。

Patefield's null model algorithm randomly distribute interactions to matrix with the number of interactions per plant and fungal species the same as in the real interaction matrix (Patefield, 1981). Numbers in bold indicate the values of network indices are significantly higher/lower than that of the values predicted by null models.

3 讨论

跨界生物的种间互作是影响群落构建的重要因素(Bascompte et al, 2003; Thebault & Fontaine, 2010)。RAF是生态系统的重要功能性真菌(Toju et al, 2013a; Almario et al, 2017), 研究热带森林的植物与RAF的种间互作特性, 有助于揭示热带森林多样性维持机制。

3.1 热带山地雨林植物根部真菌谱系与功能多样性

准确、快速、全面地鉴定RAF及宿主植物是研究二者的种间互作特性的前提。本研究采用Illumina Miseq高通量测序平台检测了海南尖峰岭热带山地雨林的槭树科、番荔枝科、夹竹桃科、冬青科、棕榈科、壳斗科、樟科和木犀科等8科常见植物的RAF。结果表明, 海南岛的热带山地雨林RAF群落除了意料中的高度多样性以外, 多种生态功能的真菌共存于同科近缘宿主植物根部的现象极普遍。在山地雨林的420种核心真菌中, 近一半(46.4%)生态类型较明确。在已知生态型的真菌中, 共生型真菌最常见, 占47.7% (ECM和AM各占24.6%和20.5%), 其次是腐生型真菌(42.5%)及少量的病原型真菌(4.1%)。世界上热带地区报道最广泛的RAF是AM真

菌, 通常认为ECM共生关系在热带地区较少或缺失。近期的研究表明, 虽然大多数的热带森林被AM植物主导, 却也不乏ECM植物种(Corrales et al, 2018)。与世界上其他热带地区不同, 东南亚地区的热带森林中, 已确定能形成外生菌根的植物绝大多数是山龙眼科植物(占已知ECM植物物种数的83%), 而最典型的ECM宿主壳斗科植物仅有少量报道(占5.1%) (Corrales et al, 2018)。海南岛地处东南亚地区热带北缘, 尖峰岭山地雨林具有由热带雨林向亚热带/暖温带雨林过渡的性质, 如在一个1 ha的样方中, 壳斗科竟达3属23种(方精云等, 2004)。正是由于尖峰岭热带山地雨林ECM壳斗科植物种类与数量多, 其RAF群落中ECM真菌多样性也相应较高。据此, 在研究东南亚的热带地区ECM真菌多样性时, 需要考虑热带北缘山地生态系统, 才能较为全面地反映本地区的ECM真菌和宿主植物的多样性。

相对于ECM宿主植物而言, 尖峰岭热带山地雨林中绝大多数物种为AM植物, 因此, 其RAF群落中AM真菌极常见, 最常见的球囊霉(Glomeraceae sp.)和根内球囊霉(*Rhizophagus intraradices*)在多类植物上检测到, 这类真菌被认为通过产生丛枝或根外菌丝体来帮助植物吸收营养(Toju et al, 2013a)。尤

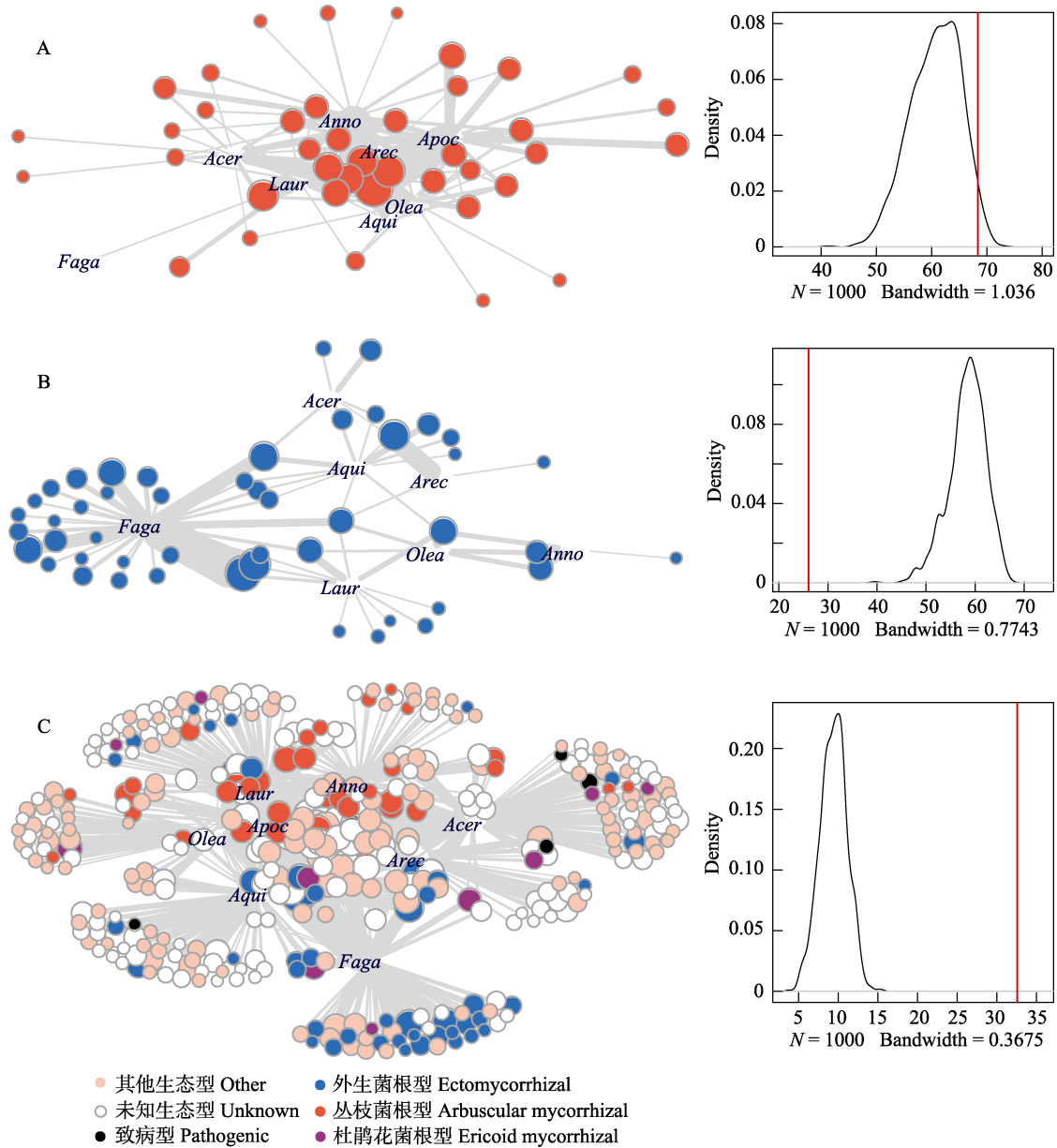


图4 尖峰岭热带山地雨林根部真菌与植物的种间相互作用网络结构(左)与嵌套性(NODF)密度函数图及嵌套性实际观察值(红色垂直线)(右)。(A)丛枝菌根互作网络;(B)外生菌根互作网络;(C)所有根部真菌-植物互作网络。*Acer*: 槭树科; *Anno*: 番荔枝科; *Apoc*: 夹竹桃科; *Aqui*: 冬青科; *Arec*: 棕榈科; *Faga*: 壳斗科; 灰色连线代表真菌与宿主的种间互作, 线宽对应互作强弱。

Fig. 4 Root-associated fungus-plant interaction networks (left) with density plots showing the distribution of nestedness (NODF) predicted by Patefiled's null model (right) and observed nestedness (red vertical line) in tropical montane rain forest of Jianfenling Mountain Hainan Island. (A) and (B) are partial networks of AM and ECM interactions, and (C) is the whole root-associated fungus-plant interaction network. *Acer*, Aceraceae; *Anno*, Annonaceae; *Apoc*, Apocynaceae; *Aqui*, Aquifoliaceae; *Arec*, Arecaceae; *Faga*, Fagaceae; *Laur*, Lauraceae; *Olea*, Oleaceae. Interactions between plant and fungi are indicated by grey lines with thickness proportional to interaction strength.

其是热带地区的土壤通常缺乏磷元素, AM真菌定殖于植物根部皮层细胞可以促进植物吸收磷元素 (Cardoso et al, 2017)。此外, 本研究的山地雨林RAF群落中, 柔膜菌类的小型真菌极常见, 是樟科、冬

青科、棕榈科、槭树科以及木犀科的最有代表性的真菌。柔膜菌类的小型真菌常被报道为腐生型 (Cannon & Kirk, 2007), 近期的一项研究表明, 某种柔膜菌的基因组中包含有两个高亲和性磷

转运系统,在土壤极度缺磷的环境中,这类真菌能有效地促进非菌根植物高山南芥(*Arabis alpine*)的生长以及地上部分P的累积量(Almario et al, 2017)。据此,我们推测本研究的山地雨林绝大多数植物应对环境磷胁迫的策略除了众所周知的AM互作途径以外(Smith & Read, 2008; Cardoso et al, 2017),与柔膜菌目的小型真菌互作也是一条潜在的重要途径。因此,进一步揭示柔膜菌目真菌在热带山地雨林养分循环中的作用,必将有助于加深了解RAF在热带森林物种多样性维持中的作用。

3.2 不同功能型的根部真菌-植物互作网络结构与热带山地雨林物种共存机制

自20世纪初以来,研究人员借助网络分析法揭示了生物的种间互作在群落水平的普遍特性,如嵌套性、模块性、专一性等。这些结构特性被认为能减少种间竞争、增加系统冗余性,或加强生态位分化,从而使生物群落更加稳定(Bascompte et al, 2003; Bastolla et al, 2009)。我们的结果显示,尖峰岭热带山地雨林中,根部真菌-植物互作网络的嵌套性、连接性、专一性等指标均显著高于/低于假定物种随机互作的零模型预测平均值,说明除了生境过滤以外(Blaalid et al, 2014; Kivlin et al, 2014),生物的种间互作是微生物群落构建的重要机制。更重要的是,本研究结果表明,在同一山地雨林样地内,不同功能型的根部真菌-植物互作网络表现出不同甚至相反的结构特性,如在群落水平,AM互作网络表现为高嵌套性和高连接性(NODF = 68.39, Connectance = 0.42)、低专一性($H_2 = 0.31$);相比之下,ECM互作网络呈低嵌套性和低连接性(NODF = 26.06, Connectance = 0.21)、高专一性($H_2 = 0.81$)。嵌套性与专一性是生物互作网络的两个互补的结构特性,前者侧重度量互作网络的冗余性(Burkle et al, 2013),后者侧重描述生态位分化(Blüthgen et al, 2008)。互作网络嵌套性越高的生物群落整体上更能适应环境干扰,有较高的稳定性和持久性(Bascompte et al, 2003; Burkle et al, 2013)。物种间较高的生态位分化使其能利用不同资源,可以避免对有限资源的竞争,从而促进多样的物种共存(Pianka, 1974; Blüthgen et al, 2008)。

在功能群水平,从植物视角看,生态位重叠度在AM互作网络高于ECM互作网络(0.46 vs. 0.11),说明AM植物种间竞争强度弱,生态位分化程度低,

而ECM植物种间竞争强,驱动生态位高度分化;植物生态位宽度在AM互作网络与ECM互作网络中较接近(5.46 vs. 5.32),说明在山地雨林中,ECM植物与AM植物能利用的真菌资源相当。从真菌视角看,生态位重叠度在两类互作(AM与ECM)中较接近(0.35 vs. 0.39),生态位宽度在ECM互作网络低于AM互作网络(1.28 vs. 3.41)。说明AM真菌与ECM真菌群落内部种间竞争强度相近,但ECM真菌在利用宿主植物资源方面的生态位较AM窄,当环境(宿主植物资源)变化时,ECM真菌比AM真菌脆弱,因此,保护热带山地雨林ECM宿主植物多样性对保持ECM真菌多样性而言较为关键。

物种共存格局是推断有机体之间潜在在互作关系(如竞争或互利)的有效方法(Gotelli & McCabe, 2002)。本研究的共现网络分析结果显示,在ECM群落内,真菌或植物的种间对资源的竞争强度极高(C-score: 植物0.62, 真菌0.52),而AM群落的物种无明显种间竞争(C-score: 植物0.17, 真菌0.24),这一结果再次说明高度的种间竞争驱动ECM互作网络的反嵌套性。本研究发现的根部真菌-植物互作网络在群落与功能群水平的互作特性均说明,热带山地雨林AM互作网络与ECM互作网络分别采用两种不同的互作机制来维持群落的稳定性,即AM种间互作的嵌套性(冗余性)和ECM种间竞争驱动的高度生态位分化。

3.3 生态网络分析法应用于微生物-植物互作网络研究中的潜在问题

RAF是生态系统的重要功能性真菌,然而由于其生活场所甚至及其自身形态的隐蔽性,其与植物的互作网络结构特性研究滞后于其他生物互作网络,如传粉网络、种子传播网络、食物网(Bascompte et al, 2003; Fortuna et al, 2010; Thebault & Fontaine, 2010; Burkle et al, 2013)。当前,植物与RAF的互作网络关系研究大部分是在单一菌根型宿主植物为建群种的草地、农田生态系统开展(Chagnon et al, 2012; Gao et al, 2019),温带与亚热带森林的少量研究只关注单一的菌根型(Bahram et al, 2014; Taudiere et al, 2015; Chen et al, 2017)。近期,高通量测序技术揭示了植物的根部能同时被不同功能型真菌群感染(Toju et al, 2013b)。在本研究的热带山地雨林中,AM真菌和ECM真菌可共存于RAF群落。因此,当前主流的单一功能型真菌-植物互作网络的研究,极

可能忽视了不同功能型真菌与植物差异性的种间互作(Yamamoto et al, 2014)对群落构建的潜在影响。

此外,物种极度丰富的热带森林地下根系盘根错节,本研究借助当前常用植物DNA条形码序列鉴定根系身份,从而使抽取到的根系更接近地下根系群落实际组成。然而,即使采用高度变异DNA条形码序列*trnH-psbA* (Kress et al, 2009),本研究显示壳斗科、樟科植物在属以下水平以及少数几个属间缺少变异。因此,本研究在植物科级分类单元研究根部真菌-植物互作网络结构的特性,有可能掩盖科以下分类等级的谱系信号(Chen et al, 2017)。

本研究采用高通量测序技术发现海南尖峰岭热带山地雨林常见植物的RAF群落不仅谱系多样性高,而且生态功能类型丰富。与之前绝大多数只关注单一功能型的根部真菌-植物互作的研究不同,本研究在同一个地点不仅分析根部真菌-植物互作完整网络,还比较不同功能性真菌-植物的互作网络(如AM互作网络、ECM互作网络)的结构特性。本研究表明,尖峰岭山地雨林根部真菌-植物互作网络结构多数指标均不能被假定物种随机互作的零模型预测。在群落水平,不同功能型的根部真菌-植物互作网络表现出不同或相反的结构特性,如AM互作网络表现为高嵌套性和高连接性、低专一性,而ECM互作网络呈低嵌套性和低连接性、高专一性。这一结果意味着热带生物群落可能通过至少两种及以上的种间互作机制调节群落构建。

致谢: 感谢佛罗里达国际大学刘虹教授审阅英文摘要;海南大学罗江涛和刘超协助野外采样;俞瑶、陶静、赵世方和萧芳菲协助植物与真菌分子检测。

参考文献

- Almario J, Jeena G, Wunder J, Langen G, Zuccaro A, Coupland G, Bucher M (2017) Root-associated fungal microbiota of nonmycorrhizal *Arabidopsis thaliana* and its contribution to plant phosphorus nutrition. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 114, 9403–9412.
- Almeida-Neto M, Ulrich W (2011) A straightforward computational approach for measuring nestedness using quantitative matrices. *Environmental Modelling and Software*, 26, 173–178.
- Bahram M, Peay KG, Tedersoo L (2014) Local-scale biogeography and spatiotemporal variability in communities of mycorrhizal fungi. *New Phytologist*, 205, 1454–1463.
- Bascompte J (2007) Networks in ecology. *Basic and Applied Ecology*, 8, 485–490.
- Bascompte J, Jordano P, Melián CJ, Olesen JM (2003) The nested assembly of plant–animal mutualistic networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 100, 9383–9387.
- Bastolla U, Fortuna MA, Pascual-García A, Ferrera A, Luque B, Bascompte J (2009) The architecture of mutualistic networks minimizes competition and increases biodiversity. *Nature*, 458, 1018–1020.
- Blaalid R, Davey ML, Kauserud H, Carlsen T, Halvorsen R, Hoiland K, Eidesen PB (2014) Arctic root-associated fungal community composition reflects environmental filtering. *Molecular Ecology*, 23, 649–659.
- Blüthgen N, Fründ J, Vázquez DP, Menzel F (2008) What do interaction network metrics tell us about specialization and biological traits. *Ecology*, 89, 3387–3399.
- Burkle LA, Marlin JC, Knight TM (2013) Plant–pollinator interactions over 120 years: Loss of species, co-occurrence, and function. *Science*, 339, 1611–1615.
- Cannon PF, Kirk PM (2007) *Fungal Families of the World*. CABI Bioscience, Wallingford.
- Cardoso EJB, Nogueira MA, Zangaro W (2017) Importance of mycorrhizae in tropical soils. In: *Diversity and Benefits of Microorganisms from the Tropics* (eds de Azevedo J, Quecine M), Springer, Cham.
- Chagnon PL, Bradley RL, Klironomos JN (2012) Using ecological network theory to evaluate the causes and consequences of arbuscular mycorrhizal community structure. *New Phytologist*, 194, 307–312.
- Chen L, Zheng Y, Gao C, Mi XC, Ma KP, Wubet T, Guo LD (2017) Phylogenetic relatedness explains highly interconnected and nested symbiotic networks of woody plants and arbuscular mycorrhizal fungi in a Chinese subtropical forest. *Molecular Ecology*, 26, 2563–2575.
- Corrales A, Henkel TW, Smith ME (2018) Ectomycorrhizal associations in the tropics—Biogeography, diversity patterns and ecosystem roles. *New Phytologist*, 220, 1076–1091.
- Dickie KH, Cann C, Norman EC, Bamforth CW, Muller RE (2001) Foam-negative materials. *Journal of the American Society of Brewing Chemists*, 59, 17–23.
- Edgar RC (2010) Search and clustering orders of magnitude faster than BLAST. *Bioinformatics*, 26, 2460–2461.
- Edgar RC (2013) UPARSE: Highly accurate OTU sequences from microbial amplicon reads. *Nature Methods*, 10, 996.
- Edgar RC (2018) Accuracy of taxonomy prediction for 16S rRNA and fungal ITS sequences. *PeerJ*, 6, e4652.
- Fang JY, Li YD, Zhu B, Liu GH, Zhou GY (2004) Community structures and species richness in the montane rain forest of Jianfengling, Hainan Island, China. *Biodiversity Science*, 12, 29–43. (in Chinese with English abstract) [方精云, 李意德, 朱彪, 刘国华, 周光益 (2004) 海南岛尖峰岭山地雨林的群落结构、物种多样性以及在世界雨林中的地位。

- 生物多样性, 12, 29–43.]
- Fortuna MA, Stouffer DB, Olesen JM, Jordano P, Mouillot D, Krasnov BR, Poulin R, Bascompte J (2010) Nestedness versus modularity in ecological networks: Two sides of the same coin? *Journal of Animal Ecology*, 79, 811–817.
- Gao C, Montoya L, Xu L, Madera M, Hollingsworth J, Purdom E, Huttmacher RB, Dahlberg JA, Coleman-Derr D, Lemaux PG, Taylor JW (2019) Strong succession in arbuscular mycorrhizal fungal communities. *The ISME Journal*, 13, 214–226.
- Gotelli NJ, McCabe DJ (2002) Species co-occurrence: A meta-analysis of J. M. Diamond's assembly rules model. *Ecology*, 83, 2091–2096.
- Huang CW, Liao YH, Ding Q (2017) Two sample pooling strategies revealed different root-associated fungal diversity of *Rhododendron* species. *Acta Microbiologica Sinica*, 57, 571–581. (in Chinese with English abstract) [黄彩微, 廖映辉, 丁琼 (2017) 两种混合样品策略对揭示杜鹃花根部真菌多样性的影响. *微生物学报*, 57, 571–581.]
- James A, Pitchford JW, Plank MJ (2012) Disentangling nestedness from models of ecological complexity. *Nature*, 487, 227–230.
- Jiang YX, Lu JP (1991) Tropical Forest Ecosystem of Jianfengling, Hainan Island, China. Science Press, Beijing. (in Chinese) [蒋有绪, 卢俊培 (1991) 中国海南岛尖峰岭热带森林生态系统. 科学出版社, 北京.]
- Kivlin SN, Winston GC, Goulden ML, Treseder KK (2014) Environmental filtering affects soil fungal community composition more than dispersal limitation at regional scales. *Fungal Ecology*, 12, 14–25.
- Kõljalg U, Nilsson RH, Abarenkov K, Tedersoo L, Taylor AFS, Bahram M, Bates ST, Bruns TD, Bengtsson-Palme J, Callaghan TM, Douglas B, Drenkhan T, Eberhardt U, Dueñas M, Grebenc T, Griffith GW, Hartmann M, Kirk PM, Kohout P, Larsson E, Lindahl BD, Lücking R, Martín MP, Matheny PB, Nguyen NH, Niskanen T, Oja J, Peay KG, Peintner U, Peterson M, Põldmaa K, Saag L, Saar I, Schüßler A, Scott JA, Senés C, Smith ME, Suija A, Taylor DL, Telleria MT, Weiss M, Larsson K-H (2013) Towards a unified paradigm for sequence-based identification of fungi. *Molecular Ecology*, 22, 5271–5277.
- Kress WJ, Erickson DL, Jones FA, Swenson NG, Perez R, Sanjur O, Bermingham E (2009) Plant DNA barcodes and a community phylogeny of a tropical forest dynamics plot in Panama. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 106, 18621–18626.
- Merges D, Bálint M, Schmitt I, Böhning-Gaese K, Neuschulz EL (2018) Spatial patterns of pathogenic and mutualistic fungi across the elevational range of a host plant. *Journal of Ecology*, 106, 1545–1557.
- Newsham KK (2011) A meta-analysis of plant responses to dark septate root endophytes. *New Phytologist*, 190, 783–793.
- Nguyen NH, Song Z, Bates ST, Branco S, Tedersoo L, Menke J, Schilling JS, Kennedy PG (2016) FUNGuild: An open annotation tool for parsing fungal community datasets by ecological guild. *Fungal Ecology*, 20, 241–248.
- Patefield WM (1981) Algorithm AS 159: An efficient method of generating random $R \times C$ tables with given row and column totals. *Journal of the Royal Statistical Society, Series C (Applied Statistics)*, 30, 91–97.
- Pianka ER (1974) Niche overlap and diffuse competition. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 71, 2141–2145.
- Smith DP, Peay KG (2014) Sequence depth, not PCR replication, improves ecological inference from next generation DNA sequencing. *PLoS ONE*, 9, e90234.
- Smith SE, Read DJ (2008) *Mycorrhizal Symbiosis*, 3rd edn. Academic Press, London.
- Taudiere A, Munoz F, Lesne A, Monnet AC, Bellanger JM, Selosse MA, Moreau PA, Richard F (2015) Beyond ectomycorrhizal bipartite networks: Projected networks demonstrate contrasted patterns between early- and late-successional plants in Corsica. *Frontiers in Plant Science*, 6, 881.
- Tedersoo L, Bahram M, Põlme S, Kõljalg U, Yorou NS, Wijesundera R, Ruiz LV, Vasco-Palacios AM, Thu PQ, Suija A, Smith ME, Sharp C, Saluveer E, Saitta A, Rosas M, Riit T, Ratkowsky D, Pritsch K, Põldmaa K, Piepenbring M, Phosri C, Peterson M, Parts K, Pärtel K, Otsing E, Nouhra E, Njouonkou AL, Nilsson RH, Morgado LN, Mayor J, May TW, Majuakim L, Lodge DJ, Lee SS, Larsson KH, Kohout P, Hosaka K, Hiiesalu I, Henkel TW, Harend H, Guo LD, Greslebin A, Grelet G, Geml J, Gates G, Dunstan W, Dunk C, Drenkhan R, Dearnaley J, Kesel AD, Dang T, Chen X, Buegger F, Brearley FQ, Bonito G, Anslan S, Abell S, Abarenkov K (2014) Global diversity and geography of soil fungi. *Science*, 346, 1078–1088.
- Thebault E, Fontaine C (2010) Stability of ecological communities and the architecture of mutualistic and trophic Networks. *Science*, 329, 853–856.
- Thiéry O, Vasar M, Jairus T, Davison J, Roux C, Kivistik PA, Metspalu A, Milani L, Saks Ü, Moora M, Zobel M, Öpik M (2016) Sequence variation in nuclear ribosomal small subunit, internal transcribed spacer and large subunit regions of *Rhizophagus irregularis* and *Gigaspora margarita* is high and isolate-dependent. *Molecular Ecology*, 25, 2816–2832.
- Toju H, Sato H, Yamamoto S, Kadowaki K, Tanabe AS, Yazawa S, Nishimura O, Agata K (2013a) How are plant and fungal communities linked to each other in belowground ecosystems? A massively parallel pyrosequencing analysis of the association specificity of root-associated fungi and their host plants. *Ecology and Evolution*, 3, 3112–3124.
- Toju H, Yamamoto S, Sato H, Tanabe AS, Gilbert GS, Kadowaki K (2013b) Community composition of root-associated fungi in a *Quercus*-dominated temperate forest: “Codominance” of mycorrhizal and root-endophytic fungi. *Ecology and Evolution*, 3, 1281–1293.

- Tylianakis JM (2009) Warming up food webs. *Science*, 323, 1300–1301.
- Ulrich W, Gotelli NJ (2007) Null model analysis of species nestedness patterns. *Ecology*, 88, 1824–1831.
- Vázquez DP, Chacoff NP, Cagnolo L (2009) Evaluating multiple determinants of the structure of plant–animal mutualistic networks. *Ecology*, 90, 2039–2046.
- Xu H, Li YD, Lin MX, Wu JH, Luo TS, Zhou Z, Chen DX, Yang H, Li GJ, Liu SR (2015) Community characteristics of a 60 ha dynamics plot in the tropical montane rain forest in Jianfengling, Hainan Island. *Biodiversity Science*, 23, 192–201. (in Chinese with English abstract) [许涵, 李意德, 林明献, 吴建辉, 骆士寿, 周璋, 陈德祥, 杨怀, 李广建, 刘世荣 (2015) 海南尖峰岭热带山地雨林60 ha动态监测样地群落结构特征. *生物多样性*, 23, 192–201.]
- Yamamoto S, Sato H, Tanabe AS, Hidaka A, Kadowaki K, Toju H (2014) Spatial segregation and aggregation of ectomycorrhizal and root-endophytic fungi in the seedlings of two *Quercus* species. *PLoS ONE*, 9, e96363.
- Zhang J, Kobert K, Flouri T, Stamatakis A (2013) PEAR: A fast and accurate Illumina Paired-End reAd mergeR. *Bioinformatics*, 30, 614–620.

(责任编辑: 郭良栋 责任编辑: 黄祥忠)

附录 Supplementary Material

附录1 尖峰岭热带山地雨林核心真菌的谱系和生态类型分类

Appendix 1 Taxonomic affinities and ecological characters of core fungi in the tropical montane rain forest of Jianfengling
<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2018339-1.xls>



•综述•

杜鹃花属植物的可育性研究进展

庄平*

(中国科学院植物研究所华西亚高山植物园, 四川都江堰 611830)

摘要: 结合作者近年来的工作,总结了国内外有关杜鹃花属(*Rhododendron*)植物可育性研究的成果和进展,旨在为相关研究者和技术人员提供参考。(1)杜鹃花属的杜鹃亚属(subgen. *Rhododendron*)和羊躑躅亚属(subgen. *Pentanthera*)中存在多倍化现象,甚至存在同一物种有多种倍性。(2)在自然授粉条件下,除了常见种内杂交及自交情形外,常绿杜鹃亚属(subgen. *Hymenanthes*)、杜鹃亚属和映山红亚属(subgen. *Tsutsusi*)内种间杂交十分普遍,也有跨亚组之间的自然杂交案例。(3)杜鹃花属植物中自交亲和(self compatibility, SC)与自交不亲和(self incompatibility, SI)现象并存,云锦杜鹃亚组(subsect. *Fortunea*)兼具自交败育到高可育性的所有类型,而在映山红亚属与马银花亚属(subgen. *Azaleastrum*)中自交不亲和现象则更为常见。通常自交被认为是杜鹃花物种的被动适应,但对于一些在极端气候条件下分布的局域种而言,则可能是一种主动响应。(4)不同分类等级(亚属、组和亚组)间的人工杂交研究表明,杂交亲和性或可育性与双亲的系统发育关系及染色体倍性具有明显的关联,并反映在发育阶段和各项亲和力和指标的变化之中。常绿杜鹃亚属与杜鹃亚属间的远缘杂交相对比较容易,常绿杜鹃亚属与映山红亚属间、映山红亚属与杜鹃亚属的正反交、映山红亚属与羊躑躅亚属的正交以及常绿杜鹃亚属与羊躑躅亚属的正交、马银花亚属与杜鹃亚属正交等也有亲和的案例。(5)自交不亲和亲本的介入可大幅度增加种间杂交的不育比率,并导致其由双向可育到单向不育再到双向不育方向发展。

关键词: 杜鹃花属; 多倍体; 传粉生物学; 自交; 杂交; 亲和性; 可育性

Progress on the fertility of *Rhododendron*

Ping Zhuang*

West China Subalpine Botanical Garden, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Dujiangyan, Sichuan 611830

Abstract: To provide a reference for researchers, achievements and progress in recent years on the fertility of *Rhododendron* in China and abroad were summarized. (1) There are polyploidy in subgen. *Rhododendron* and subgen. *Pentanthera*, and even various ploidy in the same species. (2) Under natural pollination, in addition to the common intra-specific cross- and self-fertilization, inter-specific cross-fertilization was also widespread in subgen. *Hymenanthes*, subgen. *Rhododendron* and subgen. *Tsutsusi*. There were also some cases of inter-subsection cross. (3) Self compatibility (SC) and self incompatibility (SI) simultaneous exist in *Rhododendron*. Subsect. *Fortunea* shows all types from self sterile to high fertility. Self incompatibility often occurs in subgen. *Tsutsusi* and subgen. *Azaleastrum* and although self-fertilization is usually considered to be a passive adaptation, it could be an active response to the adverse environmental conditions for a few local species. (4) Through artificial crosses between different taxa (subgenera, sections and subsections), the inter-specific crossability was obviously relevant to the relationship of phylogenetic development and chromosomal ploidy of parents. This was reflected in the changes of indices of compatibility in different phases of development and was discovered that hybridization was easier between distant subgen. *Hymenanthes* and subgen. *Rhododendron*. There were also some cases of compatibility such as the reciprocal crosses between subgen. *Hymenanthes* and subgen. *Tsutsusi*, subgen. *Tsutsusi* and subgen. *Rhododendron* as well as the unidirectional compatibility between subgen. *Tsutsusi* and subgen. *Pentanthera*, subgen. *Hymenanthes* and subgen. *Pentanthera*, subgen. *Azaleastrum* and subgen. *Rhododendron*. (5) It leads to increases in the fertility and development from bidirectional fertility to unidirectional sterility and then

收稿日期: 2018-12-29; 接受日期: 2019-03-05

基金项目: 四川省科技支撑计划项目(2013NZ0031)

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: 1452638502@qq.com

bidirectional sterility in inter-specific cross as SI parents get involved.

Key words: *Rhododendron*; polyploid; pollination biology; self-fertilization; hybridization; compatibility; fertility

杜鹃花属(*Rhododendron*)为中国最大的木本植物属,全世界约1,000种,分为8个亚属(Chamberlain et al, 1996)。中国有杜鹃花属植物571种(特有种409种),分属6亚属10组49亚组(Fang et al, 2005),其中常绿杜鹃亚属(subgen. *Hymenanthes*, 259种)和杜鹃亚属(subgen. *Rhododendron*, 184种)之和分别占全球总种数的44.3%和我国种数的77.6%。川西、滇西和藏东南地区是该属植物的现代分布中心和分化中心。马来西亚-巴布亚新几内亚热带山地是杜鹃花属的另一个分布中心,其种类达300种左右,主要为杜鹃亚属越桔杜鹃组(sect. *Vireya*)物种(闵天禄和方瑞征, 1979; 方瑞征和闵天禄, 1995)。

杜鹃花属植物自起源以来已经历了数千万年的进化历程(闵天禄和方瑞征, 1979, 1990)。其类群分化与分布格局(尤其是在现代分布中心区)与源地湿润气候、第三纪渐新世以来青藏高原快速抬升与东亚季风的形成与加强,以及第四纪多次冰川的进退等地质历史事件密切相关(方瑞征和闵天禄, 1981, 庄平, 2012; 庄平等, 2013); 而东南亚岛屿热带山地气候条件下激烈的物种竞争,使得杜鹃花属植物出现了暴发式的物种分化(方瑞征和闵天禄, 1995)。在我国喜马拉雅山地及横断山区杜鹃亚属与常绿杜鹃亚属和东南亚热带岛屿越桔杜鹃的物种多样化分化(Brown et al, 2006), 共同表明杜鹃花属是一个仍处于蓬勃发展过程中的类群。最近 Shrestha等(2018)通过相关分子生物学研究发现,热带与亚热带山地不但是杜鹃花属的多样性与特有性的热点区域,也是该属物种多样性的摇篮。

植物的变异来源包括基因突变、重组和染色体倍性变化。作为世界著名的观赏植物,杜鹃花的生殖生物学尤其是繁殖生物学中的可育性研究显得十分重要。近百年来,随着遗传学的日臻完善和现代分子生物学的发展,杂交育种的理论和技术也取得了长足进展,国外杜鹃花新品种培育已经从杂交育种、多倍体育种逐渐步入分子育种的阶段,公开注册的杜鹃花品种已有2.5万个(兰熙等, 2012)。相比之下,我国作为杜鹃花属种类最多的国家,在培育杜鹃花新品种的数量和水平上,至少落后于发达国

家20年以上(吴荭等, 2013)。据刘晓青等(2010)报道,我国利用的栽培杜鹃品种只有400个左右,其中正式注册的新品种仅34个(兰熙等, 2012; 王定跃等, 2012)。

因此,笔者期望通过梳理近代有关杜鹃花属植物可育性研究的主要进展与成果,并对作者近年来在相关领域的一些研究(庄平, 2017a, b, 2018a, b, c, d, e, 2019)进行总结,以期为我国杜鹃花属植物的可育性研究和实践提供参考。

1 染色体与分子系统学

有关杜鹃花染色体的研究已经历了80余年,但很多物种的染色体资料至今仍是空白。Sax (1930)测定了23个杜鹃花样本的染色体数目,其中包括产自于北美、欧洲、日本及朝鲜的16个种,首次提出杜鹃花属植物的染色体基数 $N = 13$,并发现原产北美的*R. canadense*和*R. calendulaceum*为四倍体; Ammal (1950)对杜鹃花类群开展了更加广泛和深入的研究,指出杜鹃花的多倍体现象出现在有鳞类(杜鹃亚属)和一些羊躑躅亚属(subgen. *Pentanthera*)的类群中,二倍体 $2N = 26$,最高倍性为十二倍体 $2N = 12x = 156$ 。其中杜鹃亚属中的苍白杜鹃亚组(subsect. *Glauca*)、鳞腺杜鹃亚组(subsect. *Lepidota*)和怒江杜鹃亚组(subsect. *Saluenensia*)为二倍体和四倍体物种,高山杜鹃亚组(subsect. *Laponica*)与三花杜鹃亚组(subsect. *Triflora*)则有倍性2、4、6,有鳞大花亚组(subsect. *Maddenia*)的倍性有2、4、6、12,亮鳞杜鹃亚组(subsect. *Heliolepida*)为4、6、8,朱砂杜鹃亚组(subsect. *Cinnabarina*)为4; 羊躑躅亚属羊躑躅组的*R. luteum*和蔷薇杜鹃组(sect. *Rhodora*)的*R. canadense*均为四倍体。Ruth等(2000)对杜鹃亚属越桔杜鹃组7个亚组中的27个种及1个亚组间杂种进行了染色体观察,发现该组所有研究的物种均为 $2N = 26$ 。高连明等(2005)研究了马银花亚属(subgen. *Azaleastrum*)中马银花组(sect. *Azaleastrum*)和长蕊杜鹃组(sect. *Choniastrum*)的6种1变种的染色体数目,发现该亚属物种为二倍体($2N = 26$)。Schepper等(2001)研究的6种映山红亚属(subgen.

Tsutsusi)自然种均为二倍体,而人工品种中有三倍体和四倍体。据美国杜鹃花协会网上(www.rhododendron.org)公布的资料,已查明为多倍体的杜鹃花原始种还有:杜鹃亚属有鳞大花亚组的线萼杜鹃(*R. crassum*)(6、4)、隐脉杜鹃(*R. maddenii*)(6、4)、*R. manipurensense* (6、4)、高山杜鹃亚组的光柱杜鹃(*R. flavidum*) (4、2)、高山杜鹃(*R. lapponicum*) (4、2)、多色杜鹃(*R. rupicola*) (4、2)、怒江杜鹃亚组的美被杜鹃(*R. calostrotum*) (4、2)、亮鳞杜鹃亚组的红棕杜鹃(*R. rubiginosum*) (6、4)、羊躑躅亚属的*R. occidentale* (6)、*R. chameunum* (4、2)和*R. lysolepis* (4、2)。其中绝大多数种类为杜鹃亚属成分,其倍性不固定且从植物外部形态上很难区别。

Ammal等(1950)注意到,多倍体现象主要出现在有鳞类杜鹃中,主要分布在滇西、川西和喜马拉雅亚高山和高山区,因而认为杜鹃花属植物染色体的倍性变化与其由低海拔向高海拔的进化适应有关。而在北美与欧洲,杜鹃花多倍体发生在羊躑躅亚属这类落叶杜鹃类群中,其倍性进化也可能与向山地演化和北半球大陆冰川的进退存在一些联系。

Kurashige等(2001)基于*matK*和*trnK*序列对杜鹃花属的8亚属51个种的分子系统学研究表明,杜鹃花属是一个并系类群,常绿杜鹃亚属、杜鹃亚属和映山红亚属为单系,而马银花亚属和羊躑躅亚属为多系。Goetsch等(2005)基于核基因序列RBP2对杜鹃花属87个种的分析表明,除叶状苞亚属(subgen. *Therorhodion*)外,杜鹃花属可分为3个主要分支,支持马银花亚属和羊躑躅亚属为多系类群。Gillian等(2006)的研究表明,杜鹃组(sect. *Rhododendron*)和越桔杜鹃组均为多系。Milne等(2010)利用叶绿体DNA标记对常绿杜鹃亚属的研究表明,常绿杜鹃亚属可分为两个分支,其中一个主要分布在中国-喜马拉雅的分支包含了一组多样化且古老的成分。

Liu等(2012)利用ISSR和RAPD标记证实了我国长白山地区的牛皮杜鹃(*R. aureum*)具有高的遗传多样性。Huang等(2011)通过分析台湾高山分布的*R. pseudo-chrysanthum*的叶绿体与核DNA研究了该种的遗传多样性水平。Wolf等(2004)利用AFLP研究了分布于比利牛斯和阿尔卑斯山海拔1,600–2,000 m的*R. ferrugineum*的遗传与地理距离的关系,发现沿海拔梯度遗传距离与空间距离呈正相关,从而提出

了小尺度情形下距离隔离可通过种子扩散限制基因流。Jose等(2002)通过研究欧洲伊比利亚半岛南部分布的*R. ponticum*,发现其缺乏幼龄个体,认为该植物是当地一个残遗的复合种群(metapopulation)。

2 传粉生物学

在自然条件下,有性繁殖是杜鹃花属植物最主要的繁殖方式,虽然天然无性繁殖也有一些报道(Pornon et al, 1997; Karlsson & Jacobson, 2001; Stout et al, 2006),但尚未发现无融合生殖现象(张敬丽等, 2007)。杜鹃花为虫媒植物,在天然条件下的自然授粉包括了自交(同株或同基因型个体间的交配)、种内杂交(同种不同基因型个体之间的交配)和种间杂交(如相同亚组内和不同亚组间的种间个体交配),但未见不同亚属间种间自然杂交的报道。

Escaravage和Wagner (2004)研究了高山杜鹃的传粉媒介,认为最频繁和最有效的传粉昆虫是蜜蜂和熊蜂,家蝇也具有较高的访问率,而蝶类传粉的效果可以忽略,食蚜蝇、蚂蚁与甲壳虫对传粉没有功效。Akiko等(2008)和Gaku等(2011)的研究也证实了熊蜂(*Bombus ardens*, *B. honshuensis*)是杜鹃花的重要传粉媒介。Griffin和Eckert (2003)认为,育性与工蜂的活动期密切相关,早期开花的种群缺乏工蜂活动,自交率高,败育率也高。更早些时候Williams等(1990)转述了1974年Leppik在北美的研究结果,即*R. periclymenoides*的访问者主要是野蜂(访问频率85%),而熊蜂仅仅是偶尔光顾,并提到Stevens等学者认为在越桔杜鹃类群集中分布的东南亚热带山地,传粉媒介包括鸟、蝙蝠、蝴蝶、蛾、蜜蜂、螨类等。Ng和Corlett (2000)注意到,中国香港地区6种分别源于映山红亚属和马银花亚属杜鹃花的传粉媒介中还包括多种木晶蜡属(*Xylocopa*)昆虫。张敬丽等(2007)发现中华蜜蜂(*Apis cerana*)是马缨杜鹃(*R. delavayi*)、迷人杜鹃(*R. agastum*)、露珠杜鹃(*R. irroratum*)和大白杜鹃(*R. decorum*)等4种常绿杜鹃的共有传粉媒介,而分舌蜂(*Coalletes* sp.)则为迷人杜鹃与露珠杜鹃的专有传粉媒介。Huang等(2017)对15种分布于东喜马拉雅的杜鹃花的研究发现,鸟类可能是其中10种杜鹃花植物的有效传粉媒介,从而认为当地的杜鹃花区系受益于这些鸟类的演化。Li等(2018)发现大树杜鹃(*R. protistum* var. *giganteum*)的传粉动物包括熊蜂、太阳鸟和啄花鸟,

并指出该种红色的花可能具备鸟媒植物的特征。Song等(2019)发现13种杜鹃花的传粉媒介包括鸟类、蝶类、蛾类等多种。

研究表明,部分杜鹃花物种的自交与异交保持着微妙的平衡。Akira(2010)利用多个位点对常绿杜鹃亚属短果杜鹃(*R. brachycarpum*)后代自然授粉的适合度进行了研究,结果表明该种个体间的自交水平决定着其后代的适合度,亲本间的遗传相似程度决定着后代的自交衰退度。同为常绿杜鹃亚组的牛皮杜鹃也可自花授粉,但在有昆虫媒介的条件下,其坐果率提高,延迟开花有利于异交授粉(Gaku, 1993),其败育与自交和远缘杂交有关(Gaku & Kudo, 2011)。

研究显示自然授粉可产生自然杂交后代,并在有限区域生存。Tagane(2008)发现映山红组生于日本海滨生境的圆叶杜鹃(*R. eriocarpum*)和河岸生境的皋月杜鹃(*R. indicum*)的杂交后代出现在海滨生境中,并形成了较稳定的居群。*R. × sochadzeae*是土耳其北部常见的常绿杜鹃亚属的自然杂交后代,其双亲为同亚组的*R. ponticum*和高加索杜鹃(*R. caucasicum*) (Milne et al, 2003)。张敬丽等(2007)通过去雄不套袋的自由授粉实验发现,马缨杜鹃、迷人杜鹃、露珠杜鹃和大白杜鹃均能种间杂交结实。Zhang等(2007)通过形态特征、核DNA序列ITS、叶绿体DNA *trnL-F*分析,指出常绿杜鹃亚属中的迷人杜鹃(露珠杜鹃亚组subsect. *Irrorata*)是同亚属马缨杜鹃(树形杜鹃亚组subsect. *Arborea*)与大白杜鹃(云锦杜鹃亚组subsect. *Fortunea*)的天然杂交后代。而Zha等(2010)则认为迷人杜鹃是马缨杜鹃与露珠杜鹃的杂交后代。Ma等(2010, 2016)也发现,该亚属中的蓝果杜鹃(*R. cyanocarpum*)(蜜腺杜鹃亚组subsect. *Thomsonia*)与马缨杜鹃存在自然杂交现象,能进行不对称的双向交配,并指出前合子期生殖障碍比后合子期生殖障碍对成种的贡献更大。Yan等(2017, 2018)研究了杜鹃亚属糙叶杜鹃亚组(subsect. *Scabrifolia*)粉红爆杖花(*R. × duclouxii*)的遗传结构与繁殖生物学,发现该类群是碎米花(*R. spiciferum*)和爆仗花(*R. spinuliferum*)之间的自然杂种,亲本种间双向杂交,且呈现不对称基因渐渗,并进一步指出不完全生殖隔离会促进杂种形成及其持续存在,但可延迟通过杂交形成物种。

近年来,庄平(2017a)在四川都江堰龙池基地

(海拔1,700 m)及玉堂基地(海拔700 m)和峨眉山生物试验站(海拔805 m)对5亚属15亚组37种杜鹃花开展了为期4年的自然授粉研究,并以绿苗率为主要指标,绿苗系数、坐果率和单位可育种子数为辅助指标,初步揭示了在迁地保育条件下杜鹃花属植物自然授粉的育性适应及其特征。结果表明,除仅1株开花的黄花杜鹃(*R. lutescens*)未形成种子外,受试的其他36种杜鹃花均能在其保育地点不同程度地完成从种子(幼苗)到种子的生命循环。其中高可育型24种、可育型11种、弱育型1种,有24种出现不同程度的败育现象,推测其原因可能为不同程度的自交或是花期重叠的同亚组内到不同亚组间异种自然交配所引起的遗传不适,也可能与迁地保育区的媒介变化有关,这种现象在一些开花个体有限的种类中尤为突出(Richard et al, 2003),因此认为保证最小存活种群(the minimum viable population, MVP)对于该属植物迁地保育至关重要。

3 自交

自交被定义为同一个体或相同基因型的不同个体之间的交配。有关研究往往需要借助人工套袋,通过同株或同花人工授粉实验来加以证明。许多学者都认为杜鹃花属植物的大多数种类为自交亲和(self compatibility, SC) (Williams et al, 1990; Rouse et al, 1993)。自交亲和或具有一定亲和力的杜鹃花属植物有:常绿杜鹃亚组中的短果杜鹃(Akira, 2010)、牛皮杜鹃(Gaku, 1993)、*R. ponticum* (Jose et al, 2002)、露珠杜鹃(张敬丽等, 2007),杜鹃亚属的木兰杜鹃(*R. uttallii*) (Palser, 1989)、*R. ferrugineum* (Escaravage & Wagner, 2004),羊躑躅亚属的*R. canadense* (Nathannel et al, 2006)。而自交不亲和或亲和力弱的种类包括异蕊杜鹃亚属(subgen. *Mumeazalea*)的*R. semibarbatum* (Akiko et al, 2008);映山红亚属的丁香杜鹃(*R. farrerae*)、映山红(*R. simsii*)、*R. simiarum* (Ng & Corlett, 2000)以及马银花亚属的香港马银花(*R. hongkongense*)、*R. moulmainense*、*R. championiae*;杜鹃亚属越桔杜鹃组中的*R. championce*、*R. amamiense*等(Williams et al, 1990; Rouse et al, 1993)以及常绿杜鹃亚属中的马缨杜鹃、迷人杜鹃和大白杜鹃等(张敬丽等, 2007)。

Williams等(1990)通过对*R. championce*的研究发现,自交不亲和主要源于同型致死基因(lethal

gene)作用所导致的合子后败育(post-zygotic abortion)。Akiko等(2008)对分布在日本的*R. semibarbatum*的研究发现,该种雄蕊先熟(protandrous),为合子前隔离,需要外部传粉者介入才能结实。Hirao(2006)比较*R. aureum*花期昆虫访问、花粉散布、交配模式、有性繁殖的早迟变化,认为花季末期由于自交率增加,种子产量减少。而Escaravage和Wagner(2004)通过对*R. ferrugineum*的研究发现,该种自交亲和系数(self-compatibility index)高达0.95–0.97。

庄平(2017b)对5亚属13亚组32种在迁地保育条件下的自交可育性的阶段研究结果表明,自交可育与不育是杜鹃花属植物有性生殖中的两个并存现象,自交可育型物种或多于不育型。在受试的32种杜鹃花中(其中27种的自交育性为首次报道),自交不育型10种、弱可育型5种、可育型7种、高可育型10种;并通过与自然授粉有关育性指标的比较发现,不同种类的自交可育性指标有大幅度降低及增高两种截然不同的现象。其中毛肋杜鹃(*R. augustinii*)、峨眉银叶杜鹃(*R. argyrophyllum* subsp. *omeiense*)、大王杜鹃(*R. rex*)、云南杜鹃(*R. yunnanense*)、繁花杜鹃(*R. floribundum*)和宝兴杜鹃(*R. moupinense*)等6个种在自交条件下的单位可育种子数量比自然授粉的相应值增加了3.7%–89.8%,而且前4种植物的绿苗率也提高了16.6%–42.7%,从而认为自交可能是部分杜鹃花属植物的适应策略,或者对不利环境(如阴湿等极端环境)和媒介条件的主动响应。云锦杜鹃亚组(subsect. *Fortunea*)含有包括从自交不育到高可育所有类型的物种,然而在映山红亚属、马银花亚属及羊躑躅亚属中,自交不亲和则更为常见。分布区域的生长环境对物种的长期直接作用或通过影响传粉媒介的间接作用可能是最终塑造该属植物自交育性多样化的驱动力。鉴于自交不亲和可以发生在授粉后的各个阶段,而且不能坐果占不育的比率达80%,笔者认为合子后自交败育理论(Williams et al, 1990)不能完全解释这一现象。

4 杂交

杂交的概念包括同一种内不同的基因型个体之间和不同物种之间的交配。在传授粉生物学一节中,已介绍了杜鹃花属植物普遍存在自然杂交现象,但迄今为止尚未见有跨亚属间的自然杂交报道。Williams等(1990)在总结杜鹃花属植物种间杂交研

究时指出,种间杂交出现从完全亲和到完全不亲和的情况属于正常现象,而不亲和的现象可以表现为从花粉不能在柱头上萌发一直到子代种子败育,包含合子前不亲和与合子后败育。杜鹃花属种内杂交和种间杂交在自然条件下普遍存在,本部分将重点介绍人工种间杂交。

4.1 种内杂交

如前文所述,种内的自然杂交普遍存在,是杜鹃花属的主要繁育方式。如张敬丽等(2007)通过同种异株授粉和发芽实验证实,马缨杜鹃、迷人杜鹃、露珠杜鹃和大白杜鹃的种内杂交均能获得很高的结实率和种子发芽率。居群遗传多样性丰富且种内杂交频繁可能是适应环境变化并保持种群延续的基本策略(Levins, 1970),这一理论也适合杜鹃花属植物。

4.2 种间杂交

据Williams等(1990)和Rouse等(1993)报道,越桔杜鹃组内的各亚组间和亚组内的物种间基本上无杂交障碍,并育成了包括‘Wattle Bird’、‘Liberty’等在内的十余个著名园艺杂交品种。越桔杜鹃组内种间杂交的亲合力甚至可以简单地用亲本的雌蕊长度比(SLR值)来衡量。他们认为在 $SLR < 0.2$ 或 $SLR > 6$ 时杂交不能成功,随着SLR接近1.0时成功率增加;当 $SLR < 0.2$ 时,短型花柱种的花粉管不能抵达子房;当 $SLR > 5-6$ 时,长型花柱种能深入子房但很少观察到进入胚珠。因而,在越桔杜鹃组中的全异花柱(disparate style)长度是杂交亲和性的限制因素(Williams & Rouse, 1988)。但除越桔杜鹃组外,目前尚无证据支持杜鹃花属植物的其他类群中或类群间的杂交也遵循此规律。

Rouse等(1993)认为,羊躑躅亚属和映山红亚属(被统称为Azalea类群)间杂交可以亲和,但通常植株弱,后代不能进入花期。有关常绿杜鹃亚属与上述Azalea类群间杂交的资料非常匮乏,无鳞类杜鹃与有鳞类杜鹃杂交通常存在生殖隔离障碍,难以形成种子;越桔杜鹃组与Azalea类群间杂交偶尔可产生后代,但后代的花通常败育,如*R. retusum* × *R. nudiflorum*。杜鹃组植物作为父本与Azalea交配则可产生有生活力的种子,但幼苗羸弱,通常在开花前即死亡。Williams等(1990)也强调,尽管有鳞类与无鳞类杜鹃杂交困难,但也有成功的例子,如‘Grierdal’(*R. griersonianum* × *R. dalhousice*),越桔

杜鹃亚组的品种‘Lord Walsely’与映山红亚属的杂交等。

张长芹等(2002)报道的‘朝晖’和‘红晕’是常绿杜鹃亚属亚组间的马缨杜鹃分别与大白杜鹃和露珠杜鹃经人工杂交育成的新品种。并通过授粉实验和坐果率的统计分析,认为同亚属不同亚组间二倍体之间杂交亲和力强,如露珠杜鹃 × 马缨杜鹃、粗柄杜鹃(*R. pachypodum*) × 基毛杜鹃(*R. rigidum*)的坐果率分别可达到70%和60%,并提供了糙叶杜鹃亚组(subsect. *Scabrifolia*)内2个常见种人工杂交成功的事例(张长芹等, 1998)。常绿杜鹃亚属中不同亚组间通过人工杂交获得著名品种的例子当属喇叭杜鹃(*R. discolor*) × 火红杜鹃(*R. neriiflorum*)育成黄色杜鹃品种‘Bobolink’(余树勋, 1992)。

Tom等(2007)提供了十分有参考价值的映山红亚属分别与杜鹃亚属越桔杜鹃组、常绿杜鹃亚属和羊躑躅亚属的种间杂交结果。研究表明,不同亚属间的杂交组合及正、反交的杂交效果存在差异,其中羊躑躅亚属 × 映山红亚属表现为明显的单向不亲和(unilateral incompatibility),并认为在合子前和合子后均会出现明显的杂交障碍,但也可能获得有生活力或有胚拯救价值的杂交后代。这与张长芹等(1998)有关杜鹃花不同亚属间种间杂交不育的结果不尽一致。

Kenji等(2000, 2006)、Akihide和Kenichi (2004, 2006)、Akihide等(2006)、Kaori等(2008)也先后注意到了单向不育(unilateral sterility)问题。Kenji等(2006)以羊躑躅亚属的*R. japonicum* f. *flavum*为父本,映山红亚属的*R. eriocarpum*以及其他6个种类作为母本,选择高交配能力的花粉,成功实现了上述两个亚属的杂交,并获得了生活力强的杂交后代,但反向杂交则不能成功;而将同样组合产生的F₁代加倍后的四倍体克服了F₁代的花粉不育。Kaori等(2008)用一个映山红的四倍体人工加倍材料代替二倍体的映山红作母本,仍用羊躑躅亚属二倍体的*R. japonicum* f. *flavum*作父本,其交配结果克服了因塑性核基因不亲和而引起的白化苗现象,并认为种间的倍性杂交效果好于种内倍性杂交。刘晓青等(2010)还发现,杜鹃花品种间的正反交结实率也存在差异。

Nobuo等(2008)以常绿芳香为育种目标,成功获得了映山红亚属*R. nakaharae*和其他几个杂种同羊躑躅亚属*R. arborescens*和*R. viscosum*正反交组合

的亚属间杂种。并通过实验证明,有生活力的杂种后代中,叶绿体基因来自羊躑躅亚属种类。Akihide和Kenichi (2004)研究了映山红亚属13个种与羊躑躅亚属间的杂交,结果表明合子前不亲和表现在花粉管生长受阻和不能进入胚珠;合子后不育表现在胚珠不发育、种子不发芽和幼苗死亡。在22个不亲和的组合中,合子前不亲和、合子后不亲和与发育障碍的数量分别为15、6和1,并认为在亚属间存在杂交不亲和的变化,而亲和性存在个体差异。

Li等(2015)以常绿杜鹃亚属的牛皮杜鹃为母本与杜鹃亚属的迎红杜鹃(*R. mucronulatum*)、白花迎红杜鹃(*R. mucronulatum* f. *album*)、亚布力杜鹃杂交有较高的亲和性,与母本的自然授粉坐果率无显著差异,但杂种苗生长势微弱,呈白化状态,有败育迹象,经继代培养2-3次后,生长势得到一定的恢复,且分化率明显高于牛皮杜鹃种胚苗,但植株的颜色仍是黄绿色。而反交时,坐果率明显降低,其中与映山红亚属的大字杜鹃(*R. schlippenbachii*)杂交后不能坐果,但亚布力杜鹃 × 牛皮杜鹃反交时的种胚萌发率为39.81%,显著高于正交,而且种胚苗生长健壮。

郑硕理等(2016)对涉及常绿杜鹃亚属(云锦杜鹃、大白杜鹃、露珠杜鹃、蝶花杜鹃(*R. abercromwayi*))、映山红亚属(映山红)和羊躑躅亚属(羊躑躅)等3亚属的6个种、22个种间杂交组合开展了研究,发现云锦杜鹃与露珠杜鹃正反交双向亲和,云锦杜鹃分别与大白杜鹃、羊躑躅和映山红正交单向亲和,大白杜鹃 × 露珠杜鹃单向亲和,另外云锦杜鹃 × 蝶花杜鹃与大白杜鹃 × 蝶花杜鹃也表现为亲和,并认为云锦杜鹃是作母本的好材料。耿兴敏等(2017)分别以映山红和马银花作母本开展了部分种间杂交实验,共涉及16个种,结果表明,映山红与同亚属的满山红(*R. mariesii*)、大字杜鹃以及常绿杜鹃亚属中的马缨杜鹃均有良好的亲和性,与杜鹃亚属的粗柄杜鹃和基毛杜鹃表现为弱亲和;而马银花只同杜鹃亚属有鳞大花亚组的江西杜鹃(*R. kiangsiense*)有弱亲和,而与同亚属的西施花(*R. ellipticum*)不亲和。

庄平(2018a, b, c)对杜鹃花属部分类群不同分类等级间的杂交开展了系统的研究,通过200个种间杂交组合的实验分析,获得了以下初步结果:(1)对常绿杜鹃亚属内的12个亚组23种杜鹃花的64个杂交组合研究表明(庄平, 2018a),常绿杜鹃亚属内

的异种杂交具有很高的可育性,在64个杂交组合中,可育与高可育组合56个,占87.5%,无弱可育等级;不亲和与败育组合8个,不能坐果、不能结实和结实不发芽之比为3:1:4,初步推断同时存在合子前不亲和与合子后败育;与相应的自然授粉比较,常绿杜鹃亚属内杂交会不同程度地导致可育性降低,但有15个组内与组间杂交组合表现出某种“超亲和”现象,尽管不能完全排除人工干预对于结实与可育性的加强作用。常绿杜鹃亚属内不同种类间杂交存在单向不育现象,但未见双向不育。(2)对杜鹃亚属有鳞大花亚组(subsect. *Maddenia*)、三花杜鹃亚组(subsect. *Triflora*)、亮鳞杜鹃亚组及腋花杜鹃亚组(subsect. *Scabrifolia*)等4亚组10个杜鹃花种类的22个杂交组合(其中18个数据完整组合)的可育性进行了研究(庄平, 2018b)。结果显示,实验所涉及的杜鹃亚属不同亚组间及三花杜鹃亚组内杂交均比较困难,在18个数据完整组合中,高可育与可育组合比率明显偏低,不可育比率高达55.6%;在10个不可育或败育组合中,不能坐果、不能结实和可结实而种子不能发芽的数量分布为6:1:3,其不亲和或败育发生的阶段可能涵盖了从合子前到合子后的整个阶段;亲本一方为多倍体的组合,其可育率仅为41.6%,尤其是母本为多倍体时,比二倍体组合的可育率(50.0%)低且无高可育组合出现。这再次印证了倍性是导致该亚属植物不同种类杂交不亲和、不育与育性下降的重要原因,但并非唯一原因。亚组间杂交的可育率(16.7%)明显低于亚组内(三花杜鹃亚组内58.3%),与相应的母本自然授粉结果相比,杂交明显导致多数可育组合绿苗率比率和单位可育种子数量比率的大幅度下降,可能是双亲遗传差异及多倍体亲本介入后所导致的杂交衰退(hybrid weakness)现象;在多倍体作母本的情况下,杂交单向不育或非对称基因渐渗明显。

对常绿杜鹃亚属、杜鹃亚属、马银花亚属、映山红亚属和羊躑躅亚属间的杂交(庄平, 2018c),共涉及5亚属、15亚组、32种、杂交组合118个。研究表明,亚属间杂交的可育比例仅20.0%,高、中、低与不育比例为2:16:8:92,可育水平与亚属及其类群组合有关;杜鹃亚属与马银花亚属等4个亚属级组合杂交不可育;亲本杂交组合方式对亚属间杂交有不同程度的影响,一些类群组合有明显的向性,即杂交正反交的方向。以杜鹃亚属作母本与常绿杜

鹃亚属云锦杜鹃亚组杂交的可育组合高于反交组合,而且在大王杜鹃、粘毛杜鹃(*R. glischrum*)、露珠杜鹃和马缨杜鹃所涉及的亚组间的杂交亦如此,但与银叶杜鹃亚组(subsect. *Argyrophylla*)杂交则正好相反。研究还发现12对单向可育组合,见于常绿杜鹃亚属与杜鹃亚属等4类亚属级杂交组合中;杜鹃花属的亚属间杂交不亲和与败育现象明显,不可育组合占80%,不能坐果是败育的主要表征,所有可育组合的绿苗率比值和单位种子量比值无一例达到相应母本的自然授粉水平;双亲的系统发育关系对亚属间可交配性具有重要影响并与可育程度呈正相关,染色体倍性也有一定的影响。有关研究也为探索和认识杜鹃花属植物亚属间的系统发育关系提供了新的证据。

另外,过去被认为是同科近缘属的一些类群,曾被作为属间杂交的例子。包括分布于北美洲东部的山月桂属(*Kalmia*)、北半球温带至寒带的杜香属(*Ledum*)和北美与东亚的璎珞杜鹃属(*Menziesia*)。如Pierce (1974)报道了*Kalmia latifolia* × *R. williamsianum*成功杂交;Kehr (1977)声称用*Ledum groenlandicum* × *R. 'Elizabeth'* (著名杜鹃品种)育成了一个属间杂交的新品种‘Brilliant’。但Williams等(1990)对此存疑,其原因在于他们观察到,上述杂交组合情况下,授体花粉的确能被柱头俘获并进入胚囊且显现出受精,但种子无生活力。Koichi等(2005)用*Menziesia multiflora*与九州杜鹃(*R. kiusianum*) (映山红组)互交,并用前者作为母本分别与映山红组的*R. tashiroi*和*R. kaempferi*杂交得到约10%的绿色苗木,其他为白化苗(Koichi et al, 2005)。后又采用PCR-RFLP法分析证明,所有的白化与浅绿色后代均含有杜鹃属的叶绿体DNA,而绿色苗木中含有璎珞杜鹃属的相应DNA。由此认为,杜鹃属的塑性基因与璎珞属的核基因不亲和。当*Menziesia multiflora*作为母本时,大多数后代有质体传递;在两属的杂交中,塑性基因不亲和是独立于ptDNA而遗传的(Koichi et al, 2005)。而基于分子系统的研究结果表明,*Menziesia*和*Ledum*应归入杜鹃花属中(Oetsch et al, 2005)。可见以上情形并非真正属间杂交的例子。

5 讨论

5.1 交配亲和性

亲和性是杜鹃花属植物育性研究的核心问题。

本文所讨论的亲性和包括了合子前与合子后的全部时间段,严格地说是亲和性(合子前)与可育性(合子后)的统称(刘定富和薛永彪, 1997)。

(1)自交亲和性。杜鹃花属是自交亲和与自交不亲和并存的类群(Williams et al, 1990; Rouse et al, 1993)。通常较早演化出来的类群其自交亲和比例更高,这可能对认识杜鹃花属植物自交特性的形成有一定意义,而且自交也可能不仅仅是杜鹃花物种对环境的被动响应(庄平, 2017b)。通常认为自交不亲和为致死基因所导致的合子后不亲和(Williams et al, 1990),但鉴于自交不能坐果的比率可高达80%以上,这一论断值得商榷(庄平, 2018d, e),人工授粉可以增加自交结实率(刘晓青等, 2010)。

(2)杂交亲和性与系统演化关系。总的趋势是亲缘关系越近,其亲和性越高,亲缘关系越远,则亲和性越低。如常绿杜鹃亚属、映山红亚属和越桔杜鹃组内杂交亲和性较强,而无鳞类与有鳞类亲和力较弱(Tom et al, 2007)。庄平(2018e)的研究结果进一步表明,在亚属级之间的杂交中,其亲和性表现为:常绿杜鹃亚属内杂交 > 杜鹃亚属内杂交 > 常绿杜鹃亚属 × 杜鹃亚属 > 杜鹃亚属 × 映山红亚属 > 常绿杜鹃亚属 × 映山红亚属 > 常绿杜鹃亚属 × 羊躑躅亚属 > 常绿杜鹃亚属 × 马银花亚属 > 杜鹃亚属 × 羊躑躅亚属;而在亚组级杂交中,银叶杜鹃亚组 × 同亚属的其他亚组 > 云锦杜鹃亚组内杂交 > 云锦杜鹃亚组 × 银叶杜鹃亚组 > 银叶杜鹃亚组 × 杜鹃亚属各组 > 三花杜鹃亚组内杂交 > 云锦杜鹃亚组 × 同亚属其他亚组 > 云锦杜鹃亚组 × 杜鹃亚属各组 > 常绿杜鹃亚属的其他亚组 × 杜鹃亚属各组。以上结果说明杂交亲和性与系统发育关系存在相关性,不支持二者没有关联的观点(耿兴敏等, 2017)。综合有关亚属间远缘杂交的结果,常绿杜鹃亚属与映山红亚属间的正反交、映山红亚属与杜鹃亚属及常绿杜鹃与杜鹃亚属(迎红杜鹃亚组subsect. *Rhodorastrum*)的正反交、映山红亚属与羊躑躅的正交以及常绿杜鹃亚属与羊躑躅亚属的正交、马银花亚属与杜鹃亚属正交等均表现出一定的亲和性。

(3)染色体倍性与杂交亲和性有关。二倍体之间杂交亲和性较强,杂交子代经加倍后可能提高生活力。有研究表明映山红类群的人工加倍的四倍体材料作母本、二倍体作父本比反交亲和性强(Kaori et

al, 2008),但杜鹃花属内杂交亲本倍性的搭配方向则正好相反,其多倍体作母本的杂交亲和力反而较低(庄平, 2018b)。

(4)杂交不亲和的发生阶段。作者对有关200个杂交组合的研究也表明(庄平, 2018d),杜鹃花属种间杂交的不育组合比例约为54.5%,其不亲和与败育包括不能坐果(Cab型)、坐果但不能形成种子(Sab型)和能形成种子但不能发芽(Sng型)等3种情况,其中Cab与Sab类型均可能是前合子期不亲和与后合子期不亲和的复合表征,Sng型则可以肯定为合子后种子发育阶段败育的情况,Cab : Sab : Sng = 81 : 13 : 15,有关不育类型的分布与杜鹃花属植物亲本类群及其分类与亲缘关系具有明显关联,从同一亚组内、同一亚属内到不同亚属间杂交的不育类型的分布呈Sng→Sab→Cab增加的趋势,杂交双亲分类上亲缘关系越密切,Sng型的频度越高,反之关系越疏远,Cab型的频率越高,亚属间远缘杂交往往止于Cab型。另外“杂种不活”为败育苗的表现形式之一,败育程度也与亲本的亲缘关系有类似的关联,但映山红分别与百合花杜鹃(*R. liliiflorum*)和毛肋杜鹃的亚属间杂交未出现败育苗分布。

(5)单向不亲和是杜鹃花属植物杂交中较为普遍的现象,也与双亲的系统关系与染色体倍性有关。在杜鹃花杂交中,羊躑躅亚属 × 映山红亚属、映山红亚属 × 越桔杜鹃组之间的杂交组合存在单向不亲和现象(Kenji et al, 2000, 2006; Akihida & Kenichi, 2004, 2006; Tom et al, 2007; Kaori et al, 2008);笔者的实验进一步表明,在常绿杜鹃亚属内杂交、杜鹃亚属内杂交、常绿杜鹃亚属 × 杜鹃亚属及其他亚属间杂交也均存在单向不亲和现象,并有依亲本亲缘关系疏远而加剧的趋势,与物种的倍性也有关(庄平, 2018a, b, c)。

5.2 向性

向性指杂交亲本的搭配方式或方向,即正交和反交对亲和性或可育性的响应(孟金陵, 1997)。在以前的研究中,杜鹃花杂交的正反交多有涉及,研究认为胞质不育和多倍化是引起单向不育的重要原因(Akihida & Kenichi, 2004, 2006; Kenji et al, 2006; Tom et al, 2007; Kaori et al, 2008)。笔者依据该属5亚属、3组、12亚组、32种、33对正反交组合与自交性质清楚的186个杂交组合,对有关向性问题进行了初步总结(庄平, 2019)。结果表明,杜鹃花属植

物种间杂交由双向可育→单向不育→双向不育的比率变化可能与物种间的系统发育关系有关, 最早分化的常绿杜鹃亚属内种间比分化较晚的杜鹃亚属内种间易于杂交, 且这两个亚属间杂交的可育比率也高于其他亚属间的搭配。种间杂交单向不育通常无固定的亲本搭配方向, 但常绿杜鹃亚属内、杜鹃亚属内和映山红亚属 × 羊躑躅亚属间的杂交搭配表现出一定的倾向性, 即常绿杜鹃亚属的物种作为母本杂交成功机会更高。种间杂交可育性与自交特性不同的亲本搭配方式相关, 可育性大小的趋势为 $SC \times SC > SI \times SC \geq SC \times SI > SI \times SI$, SI 亲本的介入会大幅度地增加种间杂交的不育比率。

参考文献

- Akihide O, Kenichi S (2004) Cross incompatibility between *Rhododendron* sect. *Tsutsusi* species and *Rhododendron japonicum* (A. Gray) T. V. Suringar f. *flavum* Nakai. *Journal of the Japanese Society for Horticultural Science*, 73, 453–459.
- Akihide O, Hiroshi I, Kenichi S (2006) Variation in crossability among *Rhododendron japonicum* f. *flavum* plants as pollen parents when crossed with evergreen species, *R. eriocarpon*. *Journal of the Japanese Society for Horticultural Science*, 75, 270–272.
- Akihide O, Kenichi S (2006) Crossability of Kurume Azaleas as a seed parent for hybridizing with *Rhododendron japonicum* (A. Gray) J. V. Suringar f. *flavum* Nakai. *Journal of the Japanese Society for Horticultural Science*, 75, 191–198.
- Akiko O, Ikumi D, Takashi S (2008) Bumblebee pollination and reproductive biology of *Rhododendron semibarbatum* (Ericaceae). *Journal of Plant Research*, 121, 319–327.
- Akira SH (2010) Kinship between parents reduces offspring fitness in a natural population of *Rhododendron brachycarpum*. *Annals of Botany*, 105, 637–646.
- Ammal EK (1950) Polyploidy in the genus *Rhododendron*. *The Rhododendron Year Book*, 5, 92–96.
- Ammal EK, Enoch IC, Bridgwater M (1950) Chromosome numbers in species of *Rhododendron*. *The Rhododendron Year Book*, 5, 78–91.
- Brown GK, Craven LA, Udovicic F, Ladiges PY (2006) Phylogeny of *Rhododendron* section *Vireya* (Ericaceae) based on two non-coding regions of cpDNA. *Plant Systematics and Evolution*, 257, 57–93.
- Chamberlain DF, Hyam R, Argent G, Fairweather G, Walter KS (1996) *The Genus Rhododendron, Its Classification and Synonymy*. Royal Botanic Garden Edinburgh, Edinburgh.
- Escaravage N, Wagner J (2004) Pollination effectiveness and pollen dispersal in a *Rhododendron ferrugineum* (Ericaceae) population. *Plant Biology*, 6, 606–615.
- Fang MY, Fang RZ, He MY, Hu LZ, Yang HB (2005) *Rhododendron*. In: *Flora of China* (eds Wu ZY, Raven PH, Hong DY), Vol. 14, pp. 83–87. Science Press, Beijing & Missouri Botanical Garden Press, St. Louis.
- Fang RZ, Min TL (1981) The influence of uplift of Himalayas on the floristic formation of genus *Rhododendron*. *Acta Botanica Yunnanica*, 3, 147–157. (in Chinese with English abstract) [方瑞征, 闵天禄 (1981) 喜马拉雅山脉的隆升对杜鹃属区系形成的影响. *云南植物研究*, 3, 147–157.]
- Fang RZ, Min TL (1995) The floristic study on the genus *Rhododendron*. *Acta Botanica Yunnanica*, 17, 359–379. (in Chinese with English abstract) [方瑞征, 闵天禄 (1995) 杜鹃属植物区系的研究. *云南植物研究*, 17, 359–379.]
- Gaku K (1993) Relationships between flowering time and fruit set of the entomophilous alpine shrub, *Rhododendron aureum* (Ericaceae), inhabiting snow patches. *American Journal of Botany*, 80, 1300–1304.
- Gaku K, Akira SH, Yuka K (2011) Pollination efficiency of bumblebee queens and workers in the alpine shrub *Rhododendron aureum*. *International Journal of Plant Sciences*, 172, 70–77.
- Gao LM, Zhang CQ, Li DZ, Wu D (2005) Chromosome numbers of *Rhododendron* subgen. *Azaleastrum*. *Acta Botanica Yunnanica*, 27, 433–436. (in Chinese with English abstract) [高连明, 张长芹, 李德铎, 吴丁 (2005) 杜鹃花属马银花亚属一些种类染色体数目报道. *云南植物研究*, 27, 433–436.]
- Geng XM, Zhao HJ, Wu YQ, Zhang YM (2017) Cross-compatibility of wild *Rhododendron* and the effective evaluation indicators. *Guihaia*, 37, 979–988. (in Chinese with English abstract) [耿兴敏, 赵红娟, 吴影倩, 张月苗 (2017) 野生杜鹃杂交亲和性及适宜的评价指标. *广西植物*, 37, 979–988.]
- Gilliam KB, Lyn AC, Frank U, Pauline YL (2006) Phylogenetic relationship of *Rhododendron* section *Vireya* (Ericaceae) inferred from the ITS nrDNA region. *Australian Systematic Botany*, 19, 329–342.
- Goetsch L, Eckert AJ, Hall BD (2005) The molecular systematics of *Rhododendron* (Ericaceae): A phylogeny based upon RPB2 gene sequences. *Systematic Botany*, 30, 616–626.
- Griffin CAM, Eckert CG (2003) Experimental analysis of biparental inbreeding in a self-fertilizing plant. *Evolution*, 57, 1513–1519.
- Hirao AS, Kameyama Y, Ohara M, Isagi Y, Kudo G (2006) Seasonal changes in pollinator activities influence pollen dispersal and seed production of the alpine shrub *Rhododendron aureum* (Ericaceae). *Molecular Ecology*, 15, 1165–1173.
- Huang CC, Hung KH, Hwang CC (2011) Genetic population structure of the alpine species *Rhododendron pseudochrysanthum*, sensu lato (Ericaceae) inferred from chloroplast and nuclear DNA. *BMC Evolutionary Biology*, 11, 108–124.

- Huang ZH, Song YP, Huang SQ (2017) Evidence for passerine bird pollination in *Rhododendron* species. *AoB Plant*, 9, 1–10.
- Jose AM, Juan A, Fernando O (2002) Reproductive ecology of *Rhododendron ponticum* (Ericaceae) in relict Mediterranean populations. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 140, 297–311.
- Kaori S, Ozaki Y, Ureshino K, Miyajima I, Wakana A, Okubo H (2008) Interploid crossing overcomes plastome-nuclear genome incompatibility in intersubgeneric hybridization between evergreen and deciduous azaleas. *Scientia Horticulturae*, 115, 268–274.
- Karlsson PS, Jacobson A (2001) Onset of reproduction in *Rhododendron lapponicum* shoots: The effect of shoot size, age, and nutrient status at two subarctic sites. *Oikos*, 94, 279–286.
- Kehr AE (1977) Azaleodendron breeding. *Journal of American Rhododendron Society*, 31, 226–232.
- Kenji U, Miyoko K, Ikuo M (2000) Factors of intersectional unilateral cross incompatibility between several evergreen azalea species and *Rhododendron japonicum* f. *flavum*. *Journal of the Japanese Society for Horticultural Science*, 69, 261–265.
- Kenji U, Yoshiko T, Yuka T, Takeru Ii, Ikue M, Masaru A (2006) Cross compatibility of intersubgeneric hybrids of azaleas on backcross with several evergreen species. *Journal of the Japanese Society for Horticultural Science*, 75, 403–409.
- Koichi K, Yuji K, Tomohisa Y, Shigeo N, Takashi H (2005) Plastid inheritance and plastome-genome incompatibility of intergeneric hybrids between *Menziesia* and *Rhododendron*. *Journal of the Japanese Society for Horticultural Science*, 74, 318–323.
- Kurashige Y, Etoh JI, Handa T, Takayamagi K, Yukawa T (2001) Section relationships in genus *Rhododendron* (Ericaceae): Evidence from *matK* and *trnK* intron sequences. *Plant Systematic Evolution*, 228, 1–14.
- Lan X, Zhang LH, Zhang JZ, Cui HX, Jiang CD, Shi L (2012) Research progress of *Rhododendron* breeding. *Acta Horticulturae Sinica*, 39, 1829–1838. (in Chinese with English abstract) [兰熙, 张乐华, 张金政, 崔红霞, 姜闯道, 石雷 (2012) 杜鹃花育种研究进展. *园艺学报*, 39, 1829–1838.]
- Levins R (1970) Extinction. In: *Some Mathematical problems in Biology* (ed. Gerstenhaber M), pp. 77–107. American Mathematical Society Rhode Island, Providence.
- Li SH, Sun WB, Ma YP (2018) Current conservation status and reproductive biology of the giant tree *Rhododendron* in China. *Nordic Journal of Botany*, doi: 10.1111/njb.01999.
- Li XS, Ba CY, Cao HN, Zong CG, Qu L, Zhang JZ (2015) Interspecific cross compatibility of *Rhododendron* in Changbai Mountain. *Agricultural Science & Techno*, 16, 1617–1620.
- Liu DF, Xue YB (1997) Plant self-incompatibility. In: *Genetics of Plant Reproduction* (ed. Meng JL), pp. 214–277. Science Press, Beijing. (in Chinese) [刘定富, 薛永彪 (1997) 植物自交不亲和性, 214–277页. 见: 植物生殖遗传学(孟金陵主编). 科学出版社, 北京.]
- Liu XQ, Su JL, Li C, Liu XH (2010) Study on the fruitfulness of hybridization, selfing and open pollination of *Rhododendron*. *Acta Agriculture Shanghai*, 26, 145–148. (in Chinese with English abstract) [刘晓青, 苏家乐, 李畅, 刘晓宏 (2010) 杜鹃花自交、杂交及开放授粉结实性研究. *上海农业学报*, 26, 145–148.]
- Liu YF, Xing M, Zhao W, Fan RY, Luo S, Chen X (2012) Genetic diversity analysis of *Rhododendron aureum* Georgi (Ericaceae) located on Changbai Mountain using ISSR and RAPD markers. *Plant Systematic Evolution*, 298, 921–930.
- Ma YP, Zhang CQ, Zhang JL, Yang YB (2010) Natural hybridization between *Rhododendron delavayi* and *R. cyanocarpum* (Ericaceae), from morphological, molecular and reproductive evidence. *Journal of Integrative Plant Biology*, 52, 844–851.
- Ma YP, Xie WJ, Sun WB, Marczewski T (2016) Strong reproductive isolation despite occasional hybridization between a widely distributed and a narrow endemic *Rhododendron* species. *Scientific Reports*, 6, 19146.
- Meng JL (1997) *Genetics of Plant Reproduction*, pp. 296–357. Science Press, Beijing. (in Chinese) [孟金陵 (1997) 植物生殖遗传学, 296–357页. 科学出版社, 北京.]
- Milne RI, Terzioglu S, Abbott RJ (2003) A hybrid zone dominated by fertile F₁s: Maintenance of species barriers in *Rhododendron*. *Molecular Ecology*, 12, 2719–2729.
- Milne RI, Davies C, Prickett R, Inns LH (2010) Phylogeny of *Rhododendron* subgenus *Hymenanthus* based on chloroplast DNA markers: Between-lineage hybridisation during adaptive radiation? *Plant Systematic Evolution*, 285, 233–244.
- Min TL, Fang RZ (1979) On the origin and geographic distribution of genus *Rhododendron* L. *Acta Botanica Yunnanica*, 1, 121–127. (in Chinese with English abstract) [闵天禄, 方瑞征 (1979) 杜鹃属 *Rhododendron* L. 的地理分布及起源问题的探讨. *云南植物研究*, 1, 121–127.]
- Min TL, Fang RZ (1990) The phylogeny and evolution of genus *Rhododendron*. *Acta Botanica Yunnanica*, 12, 353–365. (in Chinese with English abstract) [闵天禄, 方瑞征 (1990) 杜鹃属的系统发育与进化. *云南植物研究*, 12, 353–365.]
- Nathannel TW, Erin ED, Joseph BF, Stefan HG, David AM, Justin GS, Timothy MS, Sarah LR, Andrew GZ (2006) Pollinator limitation, autogamy and minimal inbreeding depression in insect-pollinated plants on a boreal island. *American Midland Naturalist*, 155, 19–38.
- Ng SC, Corlett RT (2000) Comparative reproductive biology of the six species of *Rhododendron* (Ericaceae) in Hong Kong, South China. *Canadian Journal of Botany*, 78, 221–229.
- Nobuo K, Daiki M, Akira N, Masaru A (2008) Attaining inter-subgeneric hybrids in fragrant azalea breeding and the

- inheritance of organelle DNA. *Euphytica*, 159, 67–72.
- Oetsch LG, Eckert AJ, Hall BD (2005) The molecular systematics of *Rhododendron* (Ericaceae): A phylogeny based upon RPB2 gene sequences. *Systematic Botany*, 30, 616–626.
- Palser BF, Rouse JL and Williams EG (1989) Coordinated timetables for megagametophyte development and pollen tube growth in *Rhododendron nuttallii* from anthesis to early post-fertilization. *American Journal of Botany*, 76, 1167–1202.
- Pierce L (1974) An unusual intergeneric cross. *Journal of American Rhododendron Society*, 28, 45–50.
- Pornon A, Escaravage N, Boche TB (1997) Variation of reproductive traits in *Rhododendron ferrugineum* L. (Ericaceae) population along a successional gradient. *Plant Ecology*, 130, 1–11.
- Richard JA, Juliet KJ, Richard IM, Amanda CM (2003) Plant introduction, hybridization and gene flow. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 358, 1123–1132.
- Rouse JL, Knox RB, Williams EG (1993) Inter- and intra-specific pollinations involving *Rhododendron* species. *Journal of American Rhododendron Society*, 47, 23–28.
- Ruth A, Kwiton J, George A (2000) Chromosome numbers of some tropical *Rhododendrons* (Section *Vireya*). *Edinburgh Journal of Botany*, 57, 1–7.
- Sax K (1930) Chromosome stability in the genus *Rhododendron*. *American Journal of Botany*, 17, 247–251.
- Schepper SD, Leus L, Mertens M, Bockstaele EV, Loose MD, Debergh P, Heursel J (2001) Flow cytometric analysis of ploidy in *Rhododendron* (subgenus *Tsutsusi*). *Hortscience*, 36, 125–127.
- Shrestha, N, Wang ZH, Su XY, Xu XT, Lyu L, Liu YP, Dimitrov D, Kennedy JD, Wang QG, Tang ZY, Feng XJ (2018) Global patterns of *Rhododendron* diversity: The role of evolutionary time and diversification rates. *Global Ecology and Biogeography*, 27, 913–924.
- Song YP, Huang ZH, Huang SQ (2019) Pollen aggregation by viscin threads in *Rhododendron* varies with pollinator. *New Phytologist*, 221, 1150–1159.
- Stout JC, Parnell JA, Arroyo J, Crowe TP (2006) Pollination ecology and seed production of *Rhododendron ponticum* in native and exotic habitats. *Biodiversity and Conservation*, 15, 755–777.
- Tagane S, Hiramatsu M, Okubo H (2008) Hybridization and asymmetric introgression between *Rhododendron eriocarpon* and *R. indicum* on Yakushima Island, southwest Japan. *Journal of Plant Research*, 121, 387–395.
- Tom E, Ellen DK, Johan VH, Jan DR, Erik VB (2007) Application of embryo rescue after interspecific crosses in the genus *Rhododendron*. *Plant Cell, Tissue and Organ Culture*, 89, 29–35.
- Wang DY, Liu YJ, Bai YQ, Xie LJ (2012) The breeding research progress of *Rhododendron* plants. *Journal of Anhui Agriculture Science*, 40, 15622–15625, 15627. (in Chinese with English abstract) [王定跃, 刘永金, 白宇清, 谢利娟 (2012) 杜鹃花属植物育种研究进展. *安徽农业科学*, 40, 15622–15625, 15627.]
- Williams EG, Rouse JL (1988) Lengths contribute to isolation of species in *Rhododendron*. *Australian Journal of Botany*, 36, 183–191.
- Williams EG, Rouse JL, Palser BF, Knox RB (1990) Reproductive biology of rhododendron. *Horticultural Reviews*, 12, 1–67.
- Wolf PG, Doche B, Gielly L, Taberlet P (2004) Genetic structure of *Rhododendron ferrugineum* at a wide range of spatial scale. *Journal of Heredity*, 95, 301–308.
- Wu H, Yang XM, Shao HM, Wang F (2013) Germplasm resource base for rhododendron horticulture: Status, problems and countermeasures. *Biodiversity Science*, 21, 628–634. (in Chinese with English abstract) [吴蕊, 杨雪梅, 邵慧敏, 王飞 (2013) 杜鹃花产业的种质资源基础: 现状、问题与对策. *生物多样性*, 21, 628–634.]
- Yan LJ, Burgess KS, Milne R, Fu CN, Li DZ, Gao LM (2017) Asymmetrical natural hybridization varies among hybrid swarms between two diploid *Rhododendron* species. *Annals of Botany*, 120, 51–61.
- Yan LJ, Burgess KS, Zheng W, Tao ZB, Li DZ, Gao LM (2018) Incomplete reproductive isolation between *Rhododendron* taxa enables hybrid formation and persistence. *Journal of Integrative Plant Biology*, 61, 433–448.
- Yu SX (1992) *Rhododendron*, pp. 100–113. Jindun Press, Beijing. (in Chinese) [余树勋 (1992) 杜鹃花, 100–113页. 金盾出版社, 北京.]
- Zha HG, Milne RI, Sun H (2010) Asymmetric hybridization in *Rhododendron agastum*: A hybrid taxon comprising mainly F₁s in Yunnan, China. *Annals of Botany*, 105, 89–100.
- Zhang CQ, Feng BJ, Lü YL (1998) Hybridization study of the genus *Rhododendron*. *Acta Botanica Yunnanica*, 20, 94–96. (in Chinese with English abstract) [张长芹, 冯宝钧, 吕元林 (1998) 杜鹃花属植物的杂交研究. *云南植物研究*, 20, 94–96.]
- Zhang CQ, Luo JF, Feng BJ (2002) New rhododendron hybrid-‘Zhaohui’ and ‘Hongyun’. *Acta Horticulturae Sinica*, 29, 296. (in Chinese with English abstract) [张长芹, 罗吉凤, 冯宝均 (2002) 杜鹃花新品种‘朝晖’和‘红晕’. *园艺学报*, 29, 296.]
- Zhang JL, Zhang CQ, Wu ZQ, Qiao Q (2007) The potential roles of interspecific pollination in natural hybridization of *Rhododendron* species in Yunnan, China. *Biodiversity Science*, 15, 658–665. (in Chinese with English abstract) [张敬丽, 张长芹, 吴之坤, 乔琴 (2007) 探讨种间传粉在杜鹃花属自然杂交物种形成中的作用. *生物多样性*, 15, 658–665.]
- Zhang JL, Zhang CQ, Gao LM, Yang JB, Li HT (2007) Natural hybridization origin of *Rhododendron agastum* (Ericaceae) in Yunnan, China: Inferred from morphological and molecular

- evidence. *Journal of Plant Research*, 120, 457–463.
- Zheng SL, Yi CR, Liu Q, Zhang JL (2016) Primary study on hybridization breeding among several *Rhododendron* species in Yunnan Province. *Journal of Yunnan Agricultural University (Natural Science)*, 31, 1052–1057. (in Chinese with English abstract) [郑硕理, 易陈燃, 刘巧, 张敬丽 (2016) 云南几种杜鹃杂交育种初探. *云南农业大学学报 (自然科学版)*, 31, 1052–1057.]
- Zhuang P (2012) Discussion on the *Rhododendron* geographical distribution types and their cause of formation in China. *Guihaia*, 32, 150–156. (in Chinese with English abstract) [庄平 (2012) 中国杜鹃花属植物地理分布型及其成因的探讨. *广西植物*, 32, 150–156.]
- Zhuang P, Wang F, Shao HM (2013) Comparative study on *Rhododendron* and their distribution in W-Sichuan and SE-Tibet. *Guihaia*, 33, 791–797. (in Chinese with English abstract) [庄平, 王飞, 邵慧敏 (2013) 川西与藏东南地区杜鹃花属植物及其分布的比较研究. *广西植物*, 33, 791–797.]
- Zhuang P (2017a) Natural pollination of 37 *Rhododendron* species under *ex situ* conservation. *Guihaia*, 37, 947–958. (in Chinese with English abstract) [庄平 (2017a) 37种杜鹃花属植物在迁地保育下的自然授粉研究. *广西植物*, 37, 947–958.]
- Zhuang P (2017b) Self-fertilization of 32 *Rhododendron* species under *ex situ* conservation. *Guihaia*, 37, 959–968. (in Chinese with English abstract) [庄平 (2017b) 32种杜鹃花属植物在迁地保育条件下的自交研究. *广西植物*, 37, 959–968.]
- Zhuang P (2018a) Cross fertility of intra-subgen. *Hymenanthes* of 23 *Rhododendron* species. *Guihaia*, 38, 1545–1557. (in Chinese with English abstract) [庄平 (2018a) 23种常绿杜鹃亚属植物种间杂交的可育性研究. *广西植物*, 38, 1545–1557.]
- Zhuang P (2018b) Cross fertility of intra-subgen. *Rhododendron* of 10 *Rhododendron* species. *Guihaia*, 38, 1558–1565. (in Chinese with English abstract) [庄平 (2018b) 10种杜鹃亚属植物种间杂交的可育性研究. *广西植物*, 38, 1558–1565.]
- Zhuang P (2018c) Cross fertility of inter-subgenera of 32 *Rhododendron* species. *Guihaia*, 38, 1566–1580. (in Chinese with English abstract) [庄平 (2018c) 32种杜鹃花属植物亚属间杂交的可育性研究. *广西植物*, 38, 1566–1580.]
- Zhuang P (2018d) Distribution of hybrid incompatibility and sterility of *Rhododendron*. *Guihaia*, 38, 1581–1587. (in Chinese with English abstract) [庄平 (2018d) 杜鹃花属植物杂交不亲和与败育分布研究. *广西植物*, 38, 1581–1587.]
- Zhuang P (2018e) Crossability and its characteristics of *Rhododendron*. *Guihaia*, 38, 1588–1594. (in Chinese with English abstract) [庄平 (2018e) 杜鹃花属植物种间可交配性及其特点. *广西植物*, 38, 1588–1594.]
- Zhuang P (2019) Preliminary study on the direction of inter-specific cross of *Rhododendron*. *Guihaia*, doi: 10.11931/guihaia.gxzw20183003. (in Chinese with English abstract) [庄平 (2019) 杜鹃花属植物种间杂交向性的初步研究. *广西植物*, doi: 10.11931/guihaia.gxzw20183003.]

(责任编辑: 高连明 责任编辑: 黄祥忠)



•保护论坛•

《生物多样性公约》企业与生物多样性全球平台的发展情况及对中国的政策建议

赵 阳¹ 温源远^{1,2*}

1 (生态环境部环境保护对外合作中心, 北京 100035)

2 (北京师范大学环境学院, 北京 100875)

摘要: 《生物多样性公约》(以下简称《公约》)是国际社会协力保护生物多样性最主要的公约, 也是中国参与和引领全球生态文明建设的重要平台。《公约》一直不断推动企业参与生物多样性保护的相关工作和国际体系建设。该国际体系主要包括两大支柱: 一是“企业与生物多样性全球伙伴关系”国际机制(Global Partnership on Business and Biodiversity, 以下简称GPBB机制); 二是“企业与生物多样性全球伙伴关系”资源平台(Global Platform for Business and Biodiversity, 以下简称GPBB平台)。前者是工作组织和资金机制, 后者是前者的技术支持和保障机制, 二者相辅相成, 协同增效。总体来看, 自1996年《公约》第三次缔约方大会(COP-3)以来, GPBB平台的相关概念和机制不断发展完善, 至今已形成了一个GPBB平台在线数据库, 可为我国推进相关工作提供技术支撑。通过梳理总结GPBB平台及其相关机制等的发展情况, 得出: (1)企业参与生物多样性保护的意愿及对GPBB平台的需求日益增强; (2)《公约》对企业参与的要求更加明确; (3)《公约》对如何促进企业参与生物多样性的路线图更加清晰; (4)GPBB机制已基本建立; (5)GPBB平台已基本完善。展望未来, GPBB平台发展将有望继续保持以下三大趋势: (1)平台建设力度将不断加强; (2)平台的影响将不断提升; (3)平台发展将向重点部门倾斜。目前, GPBB平台可提供相关最新研究成果、方法学、工具、自愿性标准和指引、简报、最佳实践案例等免费信息, 以及一系列项目实施过程中的企业参与机会, 以支持企业在决策和运营中纳入生物多样性, 并鼓励支持各国政府、企业、非政府组织和学术科研机构等多利益相关方共同参与、贡献与受益。中国自2015年正式加入GPBB机制后, 对各成员国的企业参与倡议开展了较为深入的研究, 为成立发起“中国企业与生物多样性伙伴关系”(CBBP)联盟倡议做出有益探索。但总体而言, 对GPBB平台的研究借鉴以及参与建设还有很多工作可做。我们建议: (1)在制度贡献方面, 应加强政策研究, 研提COP-15企业参与新决议草案; (2)在机制建设方面, 积极参与和逐渐引领GPBB机制建设, 协力支撑一带一路等中国倡议; (3)在人员保障方面, 加强人才队伍建设, 提升引领能力; (4)在GPBB平台方面, 加强研究借鉴和技术参与, 为GPBB平台建设提供技术支持。

关键词: 生物多样性保护; 国际经验; 全球伙伴关系; 生物多样性公约; 企业参与

Development of Convention on Biological Diversity's Global Platform for Business & Biodiversity: Policy suggestion for China

Yang Zhao¹, Yuanyuan Wen^{1,2*}

1 Foreign Economic Corporation Office, Ministry of Ecology and Environment of People's Republic of China, Beijing 100035

2 School of Environment, Beijing Normal University, Beijing 100875

Abstract: The Convention on Biological Diversity (CBD) is the most important international convention committed to the protection of biodiversity. It is also the most significant platform for China to participate and lead in the construction of a global ecological civilization. As an important entity for enterprises engaging in biodiversity conservation, the CBD has been strengthening efforts to build a consistent international system over the last two decades. The international system consists of two main pillars: (1)

Global Partnership on Business and Biodiversity (GPBB mechanism), and (2) Global Platform for Business & Biodiversity (GPBB platform). The GPBB mechanism provides the organization and financial arrangement, while the GPBB platform mainly provides technical and intellectual support. These two pillars complement and provide synergies to one other. By looking into the formation background, development process, current situation and future trends of the GPBB platform, this paper systematically summarizes various resources that have been intentionally made available by the GPBB platform gradually over a long period of time. It also puts forward relevant policy recommendations for China in how to better participate in, contribute to and benefit from the CBD. Since COP-3 in 1996, related concepts, methodologies, and mechanisms have been continuously built up and made publicly available through an online database of the current GPBB platform through the official website of the Convention. These resources can be used by governments and enterprises of all countries, and China should increase its application of the resources available. Based on our research, we came to the following conclusions: (1) Willingness of enterprises to participate in biodiversity conservation and the demand for the GPBB platforms is growing; (2) CBD's requirements for enterprise participation are explicit; (3) Roadmap on how to promote business engagement in biodiversity protection is straightforward; (4) GPBB mechanism allowing national governments to become members has already been established; and (5) GPBB platform as resource bank has been greatly substantiated. Looking forward to the future, the development of GPBB platforms is expected to continue maintaining the following three momentums: (1) GPBB platform will be continuously improved; (2) The impact will be further strengthened; and (3) More significant sectors will be highlighted. The GPBB platform has provided opportunities for enterprises to implement a range of CBD projects and promoted up-to-date information dissemination on latest research findings, methodology, technical tools, voluntary standards, guidelines, briefings and business best practices. It has also supported inputs and contributions from GPBB members of national governments, corporations, NGOs, academic researchers and other institutional stakeholders. China formally joined the GPBB in 2015 and carried out an in-depth study on GPBB and membership countries. A national initiative of China Business & Biodiversity Partnership (CBBP) is in progress, however in general, there is still much work to do. The paper makes the following suggestions: (1) China should introduce new draft resolutions to further strengthen the international system in COP-15 based on improved policy research; (2) China should be active in and gradually lead the GPBB development; (3) Capacity building in human resources is needed to make the CBBP stand out in the GPBB; and (4) Draw on the GPBB platform to better benefit from and contribute to it.

Key words: biodiversity conservation; international experience; global partnership; Convention on Biological Diversity (CBD); business participation

《生物多样性公约》(以下简称《公约》)是国际社会协力保护生物多样性的最重要公约(庄国泰和沈海滨, 2013)。新时期下, 大力创新推动《公约》履约相关工作, 是深入贯彻落实十九大精神, 推进国内生态环境保护和生态文明建设, 引领全球生态文明建设的重要方面。企业是开发和利用生物多样性的主体, 也是实现生物多样性可持续发展必不可少的推动力量(张风春等, 2014)。为推动企业参与, 《公约》根据历届缔约方大会决议要求, 通过完善制度、体制、机制和资源网络, 逐步建立了促进企业参与生物多样性保护的全球体系。该体系由两大支柱构成: 一是作为国际机制的“企业与生物多样性全球伙伴关系”(Global Partnership on Business and Biodiversity, 简称 GPBB 机制); 二是作为公共在线资源网络的“企业与生物多样性全球平台”(GI-

lobal Platform for Business and Biodiversity, 简称 GPBB 平台)。前者是工作组织和资金机制, 后者是前者的技术支持和保障机制, 二者相辅相成, 协同增效。

关于 GPBB 机制的发展情况及国际经验, 赵阳等(2018b)已有较为具体的介绍。简言之, 为加强生物多样性保护, 国际社会逐渐形成共识, 需要全社会共同努力以保护生物多样性, 尤其是企业的参与。《公约》也不断推进企业参与生物多样性保护工作。1996年召开的公约缔约方大会第三次会议(COP-3)首次提出了企业参与生物多样性的概念(王爱华等, 2015); 2000年召开的COP-5将企业参与列入《公约》议题; 2002年的COP-6将企业参与纳入《公约》的战略内容; 2006年的COP-8首次将企业参与生物多样性单独纳入《公约》决议; 2009年的COP-9

拟定了首个企业参与行动框架;2010年的COP-10将企业参与纳入战略目标,并要求国家和区域层面制定相关倡议和努力建设GPBB;2012年COP-11通过的决议要求利用GPBB为框架促进企业界、政府和其他利益攸关方之间的对话;2014年COP-12的决议要求与GPBB及其相关国家和区域倡议协作以支持企业界的能力建设;2016年COP-13发起了《企业与生物多样性承诺书》倡议。笔者通过分析德国、印度、加拿大、秘鲁、澳大利亚、南非、日本和韩国构建企业参与GPBB的实践情况,发现主要有以下特点:(1)政府发挥着重要的指引作用和服务功能;(2)各国工作和资金筹措方式多样;(3)成员加入需要签署《生物多样性保护宣言》;(4)推动企业参与的GPBB平台已基本建立;(5)大量企业表现出参与生物多样性伙伴关系倡议的积极意愿。

以下将重点介绍GPBB平台的发展情况及对中国的政策建议。GPBB平台的建设流程是:(1)各国加入GPBB后,向《公约》提交成果和知识产品;(2)这些成果和知识产品经审核后,正式纳入GPBB平台供其他国家或地区借鉴。经多年逐步充实发展,GPBB平台已成为为成员国提供技术和智力支持、企业示范机会和最佳实践展示窗口的综合性资源网络,辐射并惠益全球各地企业。本文首先介绍公约GPBB平台的相关发展进程和现状,然后分析中国相关工作的进展,最后研提对中国的政策建议,为充分利用GPBB平台建立健全国内相关工作机制,办好2020年《公约》缔约方大会第十五次会议(COP-15)提供参考。

1 GPBB平台的形成与发展

1.1 GPBB平台的发展进程

2010年COP-10提出建立GPBB平台,为落实相关决议要求,《公约》决定开展全球企业参与多样性对话论坛,并于2011年12月在日本举行了“全球企业界参与生物多样性平台论坛”第一次会议(GPBB-1)。2012年10月COP-11召开期间,该论坛举行第二次会议(GPBB-2)并改名为“全球企业界参与生物多样性伙伴关系论坛”。2013年10月,GPBB-3在加拿大召开,中国代表第一次受邀参加。2014年10月,COP-12会议期间,GPBB-4召开并宣布成立GPBB执行委员会。2014年《公约》秘书处正式成立了GPBB。目前已有包括中国在内的17个国家和3

个区域(欧盟、东南亚与中美洲)加入该机制。

GPBB机制和GPBB平台是相伴相生的,在不断推进GPBB的同时,《公约》也对GPBB平台的建设提出了一系列要求。《公约》促进GPBB机制内的各成员国政府、国际组织、企业、NGO和学术科研机构等多利益相关方参与、贡献并受益于该公共资源网络,提供国际最新研究成果、方法学、工具、自愿性标准、简报、案例和数据库,以及一系列项目实施过程中的企业参与机会,支持企业在决策和运营中纳入生物多样性。例如,2010年COP-10通过《X/21企业界的参与》决议,要求“编辑最佳做法,促进企业界参与采用这些做法”并“改进各种机制和工具,帮助企业界理解、评估和采取管理生物多样性风险的解决方案”。2012年COP-11通过的《生物多样性促进消除贫困和发展》和《XI/7企业界与生物多样性》决议则要求《公约》秘书处成立为国家和区域提供分享和对话的全球平台,促进私营部门主流化。2014年COP-12《XII/10企业界的参与》决议则强调要“鼓励工商界分析企业决策和运营对生物多样性和生态系统功能和服务的影响,并编制将生物多样性纳入其运营的行动计划”。

2017年,经秘书处多年争取,《公约》批准新设一个企业事务项目官员的长期职位,主要负责落实《公约》两大支柱工作:一是持续发展GPBB的国家与区域成员;二是继续实施一系列项目,促进企业参与、贡献和受益于GPBB平台。

1.2 GPBB平台的总现状

通过梳理总结,GPBB平台现状有以下特点:

(1)企业参与生物多样性保护的意愿及对GPBB平台的需求日益增强。生物多样性维系着人类经济发展、社会福祉和个人生计,提供人类所需的食物、建筑材料、医药和能源等自然资本已成为社会共识,它已从单一的环境议题提升为可持续发展主题,这使得企业更为重视承担相关的社会责任,维护其社会声誉。国际社会将生态系统服务指标纳入责任投资、绿色供应链、可持续消费、战略环评、公共采购、信息披露、生态城市等相关国际或本国倡议、标准和指引中,企业也逐步意识到生物多样性保护对其获得相关认证认可、特许经营、许可证和配额等存在的潜在风险与机会,正加快推动企业核算生态系统服务价值、评估对生物多样性的影响与依赖,并披露相关信息。

(2)对企业的要求更加明确。以前《公约》要求企业“采取切实行动,将生物多样性纳入到运营与决策当中”,目前则进一步要求:“不论出于规避风险或寻求商业机会的动机,还是考虑业务流程或价值链,生物多样性都是关键要素”。

(3)对如何促进企业参与生物多样性的路线图更加清晰。即“支持企业学习、应用,帮助企业了解、评价与核算对生物多样性、生态系统服务的依赖和影响以及相关风险与机会”。

(4)引导企业参与生物多样性保护的国际机制(GPBB)已基本建立。GPBB承上启下,弥合了国际《公约》与微观企业间的鸿沟。特别是很多国家的加入,不仅带动了本国企业的参与,通过试点示范和推动拉动因素的倍增效应,还将辐射和影响世界各地企业的意识、态度和行为,深度参与和不断加强生物多样性保护工作。

(5)支持企业参与的GPBB平台已基本完善。企业参与的实际需求须运用具体知识产品,包括理论方法学、技术工具和实践案例等,同时要遵循法律法规、部门监管、认证认可、行业指引和市场标准等不同层面的自愿性标准。《公约》通过其官网数据库已提供关于上述内容的资源与试点机会。目前GPBB平台的网络工具已非常系统,仅“工具/机制”一个分类,就已包括核算、缓解、抵偿、报告、指引、法规、认证和监测与评估等一百多种工具。

1.3 GPBB平台的发展趋势

展望未来,GPBB平台的发展将有望继续保持以下三大趋势:

(1)GPBB平台建设力度将不断加强。《公约》将继续推动更多国家加入GPBB机制,其作用和意义必将在新缔约方大会的决议中得到巩固和加强。随着GPBB机制的加强,GPBB平台的建设力度将不断增强。

(2)GPBB平台的作用将不断增大。《公约》将继续推动各成员国在GPBB平台上提交成果,共同分享,相互借鉴并加强合作,提高各国服务企业的水平能力和作用。其中,评估企业对生态系统服务和自然资本的依赖和影响,披露信息与传播企业最佳实践,是促进全球企业参与履行《公约》和《联合国可持续发展议程》的重要技术路线。

(3)GPBB平台发展将向重点部门倾斜。根据《公约》谈判达成的有关共识,GPBB与GPBB平台

将继续对重点企业部门倾斜,主要有三类:生态影响型(如采掘、水电等)、资源利用型(如生物勘探、制药、化妆品、农林渔等),以及议定书特定议题相关行业(如检验检疫等)。

2 GPBB平台所提供的主要信息和资源

根据《公约》决议要求,在《公约》官网上开设了GPBB平台专栏,提供国际最新研究成果、方法学、工具、自愿性标准、简报、案例和数据等免费信息,以及一系列项目实施过程中的企业参与机会,支持企业在决策和运营中纳入生物多样性,鼓励支持各国政府、企业、非政府组织和学术科研机构等多利益相关方共同参与、贡献并受益(张凤春等,2015)。

《公约》在GPBB平台专栏首页提出的相关商业风险包括:资源稀缺、合规监管、责任投资、生态补偿所带来的配额、成本、公司形象受损甚至产品遭受抵制等;机会包括:市场份额增加、迎合责任消费、利益相关方沟通改善、员工忠诚度提高、技术和产品创新、更精益或可持续的生产工艺或商业模式等。专栏建议:“企业采取切实行动,将之纳入到运营与决策当中”;“提供信息知识、技术工具、最佳实践案例、研究成果、方法学和自愿性标准以及可参与的项目、宣传对话等资源和渠道,支持企业学习、应用,帮助企业了解、评价与核算对生物多样性、生态系统服务的依赖和影响以及相关风险与机会”。

目前GPBB平台主要提供以下资源和参与机会:

2.1 开发企业贡献《爱知目标》的最佳实践案例,并制定企业参与通用导则

针对企业对国际议程缺乏了解而无法参与的呼声,COP-12《XII/10企业界的参与》决议3(d)要求:“与企业界和生物多样性全球伙伴关系及相关国家和地区倡议协作,通过查明关键的进度指标和为企业界制定支持执行《生物多样性战略计划》(2011-2020年)的指导方针,推动企业部门对实现爱知生物多样性目标做出贡献”。目前秘书处正在实施“制定企业参与实现《爱知目标》的商业框架和案例项目”,旨在向工商界解释爱知生物多样性目标并提供指导建议,支持企业为贡献这些目标、指标采取措施,对已采取了一项或多项爱知目标相关行动的公司进行一系列案例研究,总结经验教训,

传播最佳实践案例,制定通用技术导则,促进私营部门对《公约》议程的认知和参与。

2.2 激励企业核算生物多样性价值,并推荐方法学与工具

2014年《全球环境变化杂志》报告指出,“经核算,世界生态系统服务总价值已达到全球GDP的两倍,即每年124.8万亿美元”。2014年COP-12《XII/10企业界的参与》决议3(f)要求:“汇编有关生物多样性和生态系统功能和服务以及这些服务的价值的信息,并分析这方面的最佳做法、标准和研究,促进评估企业界对实现《公约》各项目标和爱知生物多样性目标的贡献,并协助向各相关论坛传播这些信息”。这将生物多样性、生态系统服务价值评估与自然资本核算直接联系起来,已获得全球各界,尤其工商企业界的广泛认同。《公约》推荐由自然资本联盟(Natural Capital Coalition)、联合国环境规划署、IUCN和世界可持续发展工商理事会(WBCSD)共同发起了“世界自然资本论坛”,以便于企业获取更多信息与技术。目前各国倡议多有运用和引进《自然资本议定书》(Natural Capital Protocol),帮助本国企业评估其对生态系统服务的影响和依赖,以及相关风险与机会。生态环境部环境保护对外合作中心(Foreign Economic Cooperation Office, FEEO)作为“中国企业与生物多样性伙伴关系”(CBBP)的管理和运营机构,目前正在翻译和出版该议定书,推动国内试点行业和企业实施。

2.3 鼓励企业披露信息,并发起《企业与生物多样性承诺书》倡议

企业运用工具、方法学和案例,了解、评估与核算对生物多样性、生态系统服务的影响、依赖和价值后,针对如何报告相关信息的问题,2014年COP-12《XII/10企业界的参与》决议强调:“鼓励工商界分析企业决策和运营对生物多样性和生态系统功能和服务的影响,并编制将生物多样性纳入其运营的行动计划”;“将与生物多样性和生态系统功能和服务相关的问题纳入其报告框架,确保了解公司所采取的行动,包括通过其供应链,同时考虑到《公约》的各目标、《生物多样性战略计划》(2011–2020年)和爱知生物多样性目标”;“企业与生物多样性全球伙伴关系与相关的国家和区域倡议合作,以便协助企业界报告其实施《公约》及其议定书的目标以及战略计划的进展”;敦请执行秘书

“支持企业界与生物多样性全球伙伴关系及其相关国家和区域倡议并与其协作,编制关于企业界将生物多样性纳入主流的进度报告”。公约秘书处则通过企业承诺书等倡议,号召世界各地的企业报告履行承诺所采取的行动和进展。

2016年墨西哥召开的COP-14发起了《企业与生物多样性承诺书》倡议,已有100多个来自不同国家、多个部门的企业和金融机构签署加入。中国生态环境部环境保护对外合作中心推动伊利集团加入了该倡议。《承诺书》指出:“……可持续的消费和生产模式,可为企业带来切实的利益,包括更加可靠的材料和产品供应、节约成本和自然灾害防护。这种转变是实现《生物多样性战略计划》以及执行《2030年可持续发展议程》及其可持续发展目标的必要条件”。《承诺书》呼吁:“了解、计量并在可行的情况下估算公司对生物多样性和生态系统服务的影响和依赖”,“制定生物多样性管理计划,包括管理供应链的举措”,“定期报告公司对生物多样性和生态系统服务的影响和依赖”,并“将生物多样性因素更好地纳入企业决策”。目前秘书处已开发了问卷和报告格式,供签署企业定期报告履行承诺的进展情况。

2.4 发布大宗商品生产的生物多样性影响指标与指南

2014年,COP-12《XII/10企业界的参与》决议3(e)明确提出:“促进与其他论坛在与生物多样性和企业界参与相关问题上进行指标和可持续生产和消费方面的合作和协同增效”。针对目前许多国家栖息地丧失的主要原因是土地用途转做农产品生产的事实与挑战,《公约》研究了不同国家与地区不同种类作物对不同生态系统服务的影响和依赖,纳入了相关主要国际自愿性可持续标准,编制了《自愿性标准与生物多样性报告》。该报告研究了不同国家和地区的8种农产品(茶、甘蔗、可可、棉花、咖啡、谷物、棕榈树和大豆),并从水质、水体富营养化、土壤肥力、生物需氧量、温室气体排放、用水量、自然植被丧失、栖息地质量、减缓气候变化、土地管理、燃料等生态系统服务方面,编制了一套基础性、普适性农产品生产对生物多样性影响指标和指南,可作为企业最低生物多样性绩效标准,帮助企业更好地理解产品生命周期所涉及的生态价值、风险影响和外部不经济性。例如,该报告指

出,气候变化和土地用途(由保护地变更为农业生产用地)是发展中国家生物多样性丧失的最大驱动力。当前,大部分自愿性标准都已纳入了关于温室气体排放、土地用途公共治理以及其他可持续发展指标,所以基于市场的认证认可有利于预防和减缓生物多样性丧失。例如,非洲土地肥力处于持续下降趋势,而良好的可可、咖啡种植标准要求“树荫下间作”,这种农林混作模式无疑有利于保护森林。再例如:《更好的棉花倡议》(Better Cotton Initiative, BCI)标准强调水循环利用和高效灌溉,2014年已认证棉花产量达190万吨,占全球棉花总产量的7%。棕榈油、大豆的需求旺盛造成马来西亚、印尼和南美洲的自然栖息地改作种植园,而认证有利于遏制这一趋势。

2.5 发布《卡塔赫纳生物安全议定书》相关技术信息

资源网站提供了知识产品、出版物、简报和信息交换所等免费资源,帮助企业了解《卡塔赫纳生物安全议定书》所涉及的关于现代生物技术产生的“改性活生物体”(LMO)跨境转移所造成的损害责任、补救和赔偿等运营风险,以及包括抽样与检测、运输和包装、风险评估与管理、向监管部门报告等具体措施。针对企业发布了《生物安全技术系列工具》,包括《改性活生物体运输标准》、《审查损害赔偿责任和补救工具》、《改性活生物体风险评估和监测指南》和《九个国家风险评估方法摘要和比较分析》等技术工具与指南。

2.6 发布《名古屋议定书》相关技术信息

资源网站提供了知识产品、出版物、简报和信息交换所等免费资源,帮助企业了解《名古屋议定书》关于获取遗传资源并公平和公正地分享其利用所产生惠益所涉及的“事先知情同意”(Prior Informed Consent, PIC)、“共同商定条件”(Mutually Agreed Terms, MAT)和“相关传统知识”(Associated Traditional Knowledge, ATK)等概念,国际公约、各国立法和政府监管等进展情况,特许经营、许可证和配额等市场手段,企业最佳实践、成功故事的案例分析等。针对不同部门的企业发布了一系列政策简报,涵盖农业、植物制剂、化妆品、食品与饮品、工业生物技术和制药等多个行业,并提供中文等多个语言版本。所有信息目前被秘书处整合在生物多样性获取与惠益分享(ABS)倡议网站中,分为出版物、知识中心、指南、案例研究和视听资料等部分,

并提供搜索功能。

2.7 建立在线数据库并提供信息搜索与分类服务

资源网站将其数据库建立在《公约》官网上,囊括了全球范围行之有效支持企业开展生物多样性和生态系统服务相关的工具/机制(289个)、案例研究(45个)、信息简报(21个)、组织机构(428个)、会议活动等免费信息资源,并提供分类与搜索功能。

2.7.1 工具/机制

在众多工具中,《自然资本核算体系》排在搜索首位,显示出其应用已是国际大势所趋。页面提供索引功能,可按照部门(包括农、林、渔、采掘、能源、基建、化妆品、银行、旅游等十几个行业)和国家进行搜索,主要包括以下几类工具:(1)减缓(Mitigation),例如《缓解层次实施导则》;(2)核算(Valuation),例如《企业生态系统服务核算》;(3)信息披露(Reporting),例如《生物多样性作为企业报告资源指引》;(4)技术指南(Guideline),例如《生物多样性私营部门指南》;(5)指引(Guidebook),例如《海岸自然资本核算指南》;(6)认证认可(Certification & Accreditation),例如《可持续渔业行为准则》和《最佳水产养殖实践认证》;(7)跨部门综合工具,例如《企业与生物多样性》;(8)特定行业工具,例如《石油天然气行业水工具》和《水泥行业生物多样性管理计划指南》。引擎可搜索到与日本相关的内容9个,都与机制(机构)相关,且大多是非政府组织,例如致力于有机稻米认证的日本生态系统农业协会、日本生态旅游协会、促进负责任金枪鱼渔业组织、国家林业管理改进和传播组织、可持续能源政策研究所、市民环境基金会等。但搜索中国结果为零。

2.7.2 案例研究

与工具一样,案例研究也提供了国家与行业分类搜索,包括全球各地企业参与生物多样性的成功故事。例如陶氏化学运用自然资本核算遴选最佳污水处理工艺(赵阳和王影,2018),力拓集团将生物多样性保护提升到公司战略的系列行动(赵阳等,2018a),联合利华在农业标准中纳入生物多样性指标,卡特彼勒、塔塔钢铁和施乐等公司将生态系统服务作为实施《联合国可持续发展议程》重要途径等最佳实践。引擎可搜索到日本相关内容9个,包括小型树栖动物迁移廊道、塞舌尔群岛珊瑚礁保护、利用钢铁生产中废渣和林业废弃木片恢复沿海生态系统、无农药棉花农场等企业项目案例研究报

告。而搜索中国结果仍为零。

2.7.3 相关组织

数据库提供的相关组织数据也提供了国家与行业的分类搜索,部分与“工具/机制”重合。里面既有IUCN、WBCSD、WRI、WWF、FAO、GIZ等国际机构,也有全球报告倡议组织(GRI)、森林管理委员会(FSC)、公平贸易(Fair Trade)等标准组织,也有一批不知名的地方本土非政府组织。自然资本联盟排在首页,他们开发的《自然资本核算体系》已取代《生态系统服务与生物多样性经济学》(TEEB),具有国际权威地位。经测试,可搜索到12个日本组织,包括几乎与中国同时加入《公约》“全球伙伴关系”的“日本企业倡议”(Japan Business Initiative for Biodiversity, JBIB)。而搜索中国为零。

2.7.4 《公约》企业简报

数据库提供了《公约》企业简报。简报每期侧重不同主题,如当年的缔约方大会(COP)、《名古屋议定书》、《联合国可持续发展议程》(SDG)和气候变化等;或特定领域,如金融、采掘和生态旅游等;或活跃国家,如加拿大、印度等。

2.7.5 会议和活动

数据库提供了秘书处和其他国际机构组织的相关论坛、研讨会和活动信息,2018年最重大活动是11月7-8日在埃及举办的《公约》“企业全球论坛”。

3 中国加入GPBB机制和利用GPBB平台的相关情况

2015年,中国正式加入GPBB国际机制。生态环境部授权环境保护对外合作中心(FECO)负责构建“中国企业与生物多样性伙伴关系”(CBBP)。FECO对各成员国的企业倡议,从政府职能、组织架构、成员招募、技术服务、资金平衡和主要挑战等方面开展了深入研究,为成立发起CBBP倡议,推动企业参与做出了有益探索和持续努力。包括借鉴《公约》GPBB平台上的资源,开展了国内TEEB研究工作,在中医药行业推广价值评估的试点项目;为国家标准委和商务部五矿化工商会在《社会责任标准GB36000》与《海外矿业投资社会责任指引》中纳入生物多样性保护的原则提供技术支持;2015年FECO支持浙江省仙居国家公园成功获得法国开发署提供的7,500万欧元生物多样性保护贷款,标志着地方政府与国际组织之间在生物多样性领域的

合作进入了崭新模式;2016年与北京环境交易所《生物多样性友好型森林碳汇标准》,探索出一条生物多样性融资的创新之路;2017年,《自然资本议定书》替代《生态系统服务与生物多样性经济学》(TEEB)成为国际发展主流,FECO也正在积极翻译和出版该议定书。同年初,生态环境部发布《生物遗传资源获取与惠益分享管理条例(草案)》,作为中国履行《名古屋议定书》的重要举措。

尽管已取得上述重要进展,但总体而言,中国仍然对《公约》提供的各类资源(如企业贡献《爱知目标》框架导则和实践案例),正在进行的各种项目(如自然资本核算、商品生产影响指标和信息披露),正在变化的机制(推动国家加入GPBB)、体制(秘书处新增企业事务官员职位与预算),以及正在演变的企业有关谈判与决议等仍缺乏深度研究和理解。

2020年将在北京召开《公约》缔约方大会第15次会议(COP-15),这对促进企业参与GPBB的机制化构建和服务平台搭建提出了更高要求。企业的参与将有力地推动中国在国际政治经济格局中从旁观者、参与者到引领者的角色转换,同时有利于增加转移支付资金、推动科技创新、产业升级与绿色供应链等生态文明建设任务。中国应积极研究和利用GPBB平台上的各种资源与机会,研究、吸收和借鉴国际经验,推动CBBP机制建设,加快推进国内企业参与生物多样性、私营部门主流化等工作。

4 对中国的政策建议

2015年中国加入GPBB国际机制,对推动国内企业参与生物多样性保护产生了积极促进作用。但与进展较快的国家相比,中国并没有参与到国际重大方法学、工具与标准的开发过程中,中国国内相关领域成果和企业实践案例也没有被介绍和纳入到GPBB平台的网络中。如何充分利用该资源网络,以及如何引导中国企业、行业协会、学术研究机构和非政府组织更好地参与、贡献并受益于《公约》资源体系,仍有大量工作要做。

结合中国国情和在生物多样性保护方面的重点工作,提出如下建议:

(1)在制度贡献方面,应加强政策研究,研提COP-15企业参与新决议草案。中国应充分利用公约资源网络平台,深入研究公约大会历经数届通过的企业相关决议,包括全球伙伴关系、国家与区域倡

议、企业贡献爱知目标、生物多样性和生态系统服务价值评估、信息披露等,确保新的企业决议有的放矢、循序渐进并且符合国际发展趋势。总结企业贡献《爱知目标》的成果和不足,利用2020年COP-15的时间节点,承前启后地提出《公约》新十年企业战略,尤其注意深化与《联合国可持续发展目标》(SDG)的内在关联性,提出全球企业通过参与《公约》而贡献SDG的技术路线图与时间表。

(2)在机制建设方面,积极参与和逐渐引领GPBB机制建设,协力支撑“一带一路”等中国倡议。深刻理解《公约》秘书处顶层设计的深远用意,并预判发展动向。支持秘书处继续推动更多国家、地区加入GPBB机制。紧密配合秘书处促进成员国之间沟通协作。积极参与GPBB主席国和执行委员会竞选,参加、新建和领导有利于中国的工作组,支持每年“企业全球论坛”等活动。加强和其他成员国交流与合作,探索利用GPBB机制和平台的20多个国家与区域成员优势,支持“一带一路”、“南南合作”和“企业走出去”等议程。

(3)在人员保障方面,加强人才队伍建设,提升引领能力。针对《公约》秘书处已增设企业事务官员的新变化,建议中国国内增编相关工作人员,具体负责与秘书处和全球伙伴关系各成员国之间的沟通与合作,加强中国在该机制中的作用,促进中国国内企业、行业学习、运用公约资源网络,推动中国各部门的最佳实践被纳入到该网络中传播和借鉴。有条件的情况下,还可考虑为秘书处输送技术支持人员。

(4)在GPBB平台方面,加强研究借鉴和技术参与,为GPBB平台建设提供技术支持。借鉴国际GPBB平台网络提供的有关信息,支持加快研究中国和全球企业参与生物多样性保护的方法学与工具开发。具体措施包括:(a)加强已有GPBB平台网络提供的相关研究成果的翻译和引进,促进相关部门、行业通过制定指引、指南或在已有规划中更多纳入生物多样性保护目标;(b)鼓励国内企业进行先进试点示范,利用GPBB平台推广宣传最佳实践案例;(c)通过鼓励国内公司试点,推荐中方专家加入

和支持相关研讨会等在华召开等方式,支持中国参与GPBB平台重大方法学(工具)开发并做出贡献;(d)探索继承发扬《爱知目标》、符合《联合国可持续发展议程》且协同增效的“2020后企业参与十年”国际纲领性文件或战略框架。

参考文献

- Wang AH, Wu JY, Liu JX (2015) Business and biodiversity: A review of the negotiation progress of a new issue under the Convention on Biological Diversity. *Biodiversity Science*, 23, 689–694. (in Chinese with English abstract) [王爱华, 武建勇, 刘纪新 (2015) 企业与生物多样性:《生物多样性公约》新议题的产生与谈判进展. *生物多样性*, 23, 689–694.]
- Zhang FC, Fang J, Yin GF (2014) Enterprises' participation in biodiversity: Question, situation and approach. *China WTO Tribune*, (11), 71–75. (in Chinese) [张凤春, 方菁, 殷格非 (2014) 企业参与生物多样性的问题、现状与路径. *WTO经济导刊*, (11), 71–75.]
- Zhang FC, Liu WH (2015) Multi-stakeholder engaging mechanism for biodiversity conservation in China. *Environmental Protection*, (5), 29–33. (in Chinese) [张凤春, 刘文慧 (2015) 生物多样性保护多方利益相关者参与现状与机制构建研究. *环境保护*, (5), 29–33.]
- Zhao Y, Sun Z, Wang Y (2018a) Rio Tinto Group: The creativity in Biodiversity Bank. *WTO Tribune*, (3), 45–46. (in Chinese) [赵阳, 孙祯, 王影 (2018) 力拓集团:“生物多样性银行”的创意. *WTO经济导刊*, (3), 45–46.]
- Zhao Y, Wang Y (2018) Why should companies consider natural capital? *WTO Tribune*, (9), 34–36. (in Chinese) [赵阳, 王影 (2018) 企业为什么需要考量自然资本? *WTO经济导刊*, (9), 34–36.]
- Zhao Y, Wen YY, Yang LR, Li HT (2018b) Learning from international experience to promote the Global Partnership Between Business and Biodiversity (GPBB) in China. *Biodiversity Science*, 26, 1249–1254. (in Chinese with English abstract) [赵阳, 温源远, 杨礼荣, 李宏涛 (2018) 推动中国企业参与《生物多样性公约》全球伙伴关系的机制建设. *生物多样性*, 26, 1249–1254.]
- Zhuang GT, Shen HB (2013) Biodiversity conservation: New problems and challenges. *World Environment*, (4), 16–21. (in Chinese) [庄国泰, 沈海滨 (2013) 生物多样性保护面临的新问题和新的挑战. *世界环境*, (4), 16–21.]

(责任编辑:薛达元 责任编辑:时意专)



•保护论坛•

生态保护红线修复机制法治化： 定位、困境及其出路

莫张勤*

(浙江大学光华法学院, 杭州 310000)

摘要: 生态保护红线以生态系统的完整性、生态系统服务功能的一致性与生态空间的连续性为核心, 致力于保护国家的生态安全。生态保护红线修复分区分类展开, 以修复受损生态系统为目标, 具有自然修复和社会修复双重内涵。生态保护红线存在脆弱性、敏感性、复杂性与极易破坏性等特征, 它在建立修复机制法治化过程中遇到空间不可置换、治理费用高昂和治理主体责任错乱等困境。生态保护红线修复机制应建立“明确预防为主原则为指导、成立修复专项资金为手段、确定修复主体顺位为责任保障”的法治化的基本路径, 以实现重要生态系统保护和修复重大工程, 构建生态廊道和生物多样性保护网络。

关键词: 生态修复; 生态保护红线; 生态安全; 预防为主原则

Re-legalizing China's ecological conservation redline: The position, dilemma and path

Zhangqin Mo*

Guanghua Law School, Zhejiang University, Hangzhou 310000

Abstract: The ecological conservation redline centers on protecting the integrity and continuity of the ecosystem and the consistency of ecosystem service functions. Overall, the policy is committed to protecting the country's ecological security. Re-instating the ecological conservation redline should assist in targeting the restoration of damaged ecosystem, in the context of both natural and social restoration. The ecological conservation redline has characteristics of the vulnerability, sensitivity, complexity and extreme destructibility of ecosystems. It has problems such as the irreplaceable space, high governance costs, and chaotic governance responsibility on the path of establishing legalization of repairing mechanism. According to the base rule of legalization, a core system should be established through clarifying the principle of prevention as the main guide, establishing special funds for repair, and determining the responsibility of repairing the subject as the responsibility guarantee, to achieve the environmental goal of protecting and restoring key ecosystem and developing ecological corridors and biodiversity protection networks.

Key words: ecological restoration; ecological conservation redline; ecological security; precautionary principle

2018年8月28日, 全国首例野生动物保护预防性环境民事公益诉讼在昆明市中级人民法院开庭审理。原告(北京市朝阳区自然之友环境研究所)认为被告(新平公司和昆明勘查设计研究院有限公司)在生态保护红线范围内建设水电站将会对绿孔雀(*Pavo muticus*)这一国家一级保护动物的栖息地造

成淹没并导致绿孔雀区域性灭绝。此外, 戛洒江水电站建设施工和淹没区域的生态价值极高, 生物多样性极其丰富, 水电站建成后会对国家重点保护植物陈氏苏铁(*Cycas chenii*)以及热带雨林造成重大损害风险, 基于此, 原告请求法院判令被告立即停止对水电站的建设。此案件引起了高度关注, 在生态

收稿日期: 2018-09-06; 接受日期: 2018-11-28

基金项目: 重庆市社会科学规划项目(2018BS120)和国家社科基金青年项目(18CFX002)

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: xiaone320@126.com

红线保护与修复机制法治化过程中起到了推动作用。

1 生态保护红线修复机制法治化的定位

1.1 生态保护红线的分类与修复范围

国际上通行的做法是将天然或近天然的区域划作保护地,建立生态空间体系对物种及其生境进行保护(刘冬等,2015)。我国生态保护红线(简称生态红线)是在新时代背景下制定的与生态文明相适应的创新制度,体现了国家以强制手段强化生态保护的决心和政策导向。

2017年中共中央办公厅、国务院办公厅印发《关于划定并严守生态保护红线的若干意见》(以下简称《若干意见》)规定,“生态保护红线是指在生态空间范围内具有特殊重要生态功能,必须强制严格保护的区域,是保障和维护国家生态安全的底线和生命线。通常包括具有重要水源涵养,生物多样性保护……”。它可划分为重点生态功能区、生态敏感区、脆弱区、禁止开发区等区域,实行分区分类管理(邹长新等,2015)。重点生态功能区的生态系统具有举足轻重的地位,其生态恢复能力较强,限制程度较低。生态敏感区受外界干扰强,容易受到人类活动影响,生态恢复能力较弱,原则上禁止开发利用。生态脆弱区与禁止开发区的生态系统组成结构不稳定,自我恢复能力弱,禁止开发利用。

《若干意见》第11条规定,“实施生态保护红线保护与修复,作为山水林田湖生态保护与修复工程的重要内容。优先保护良好生态系统和重要物种栖息地,建立和完善生态廊道,提高生态系统完整性

和连通性。分区分类开展受损生态系统修复,采取封禁为主的自然恢复措施,辅以人工修复,改善和提升生态功能”。生态保护红线管理的目标是以生态系统为导向,尽可能地减少生态系统损害并降低生态环境风险,预防人类行为对生态保护红线产生不必要的干扰和生态损害的风险(杨治坤,2017)。根据生态保护红线的主要类型及其生态恢复能力、限制程度,对于良好生态系统和重要物种栖息地应优先保护;对于受损生态系统应分区分类进行修复,整体以封禁为主的自然修复为原则,以人工修复为辅。如生态敏感区和生态脆弱区、禁止开发区的生态恢复能力较弱,一旦生态退化,自然恢复困难,需要人工辅助修复,修复机制的规范化和法治化具有重要的现实意义(图1)。对于优良生态系统服务功能的保护问题已有较多文献进行研究,但对于红线区生态系统退化如何修复的问题关注较少,在实践中出现较多问题,亟需法律层面的回应。

1.2 生态保护红线修复机制法治化功能定位

生态保护红线的划定是根据国家或区域生态系统状况、功能和特征,在充分考虑生态系统完整性和稳定性的基础上,结合国家和区域经济发展需要,对特殊地区划定边界的过程(施业家和吴贤静,2016)。“生态系统”是生态保护红线划定的考虑基础,也是修复过程中的考量标准。生态保护红线修复机制是指通过人工治理或重建举措逐步恢复红线区已退化的生态系统,在合理分配社会资源基础上,实现人与自然的和谐共处并整体实现国家生态安全的系统工程。它主要着重以下方面:

(1)修复红线区生态系统和重要物种栖息地。生

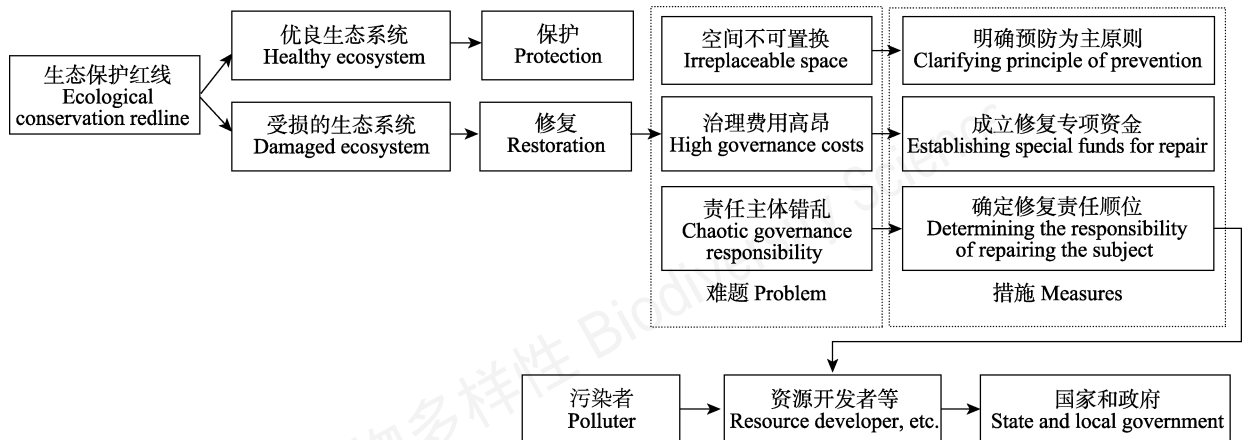


图1 生态保护红线修复机制法治化整体思路

Fig.1 The overall structure path of legalization of restoration mechanism of ecological conservation redline

态保护红线关注生态系统内部及其与外部各要素之间的关系和各项功能,构建生态廊道和生物多样性保护网络。传统的观点大多片面强调生态系统的经济价值,而经济价值一般通过简单地使用金钱就可得到恢复,但生态系统损害修复必须着眼于生态系统这个宏观整体,依靠生态环境的自我调节、自我组织进而实现自体恢复。生态系统服务产生的生态过程、相互关系及其驱动因素,为红线区生态系统服务的发挥和优化管理提供了科学依据(高吉喜,2015)。红线区生态功能修复注重原有的区域生态服务功能的修复,即充分尊重、发挥某种生态要素与其他生态要素间的相互联系与相互作用,本质上体现为事物之间供养支持的相互关系。

(2)减少因自然生态系统而引发的人与自然及人类自身关系的传导性损害。前者包含原住民因生态保护红线划定被迫离开家园,失去了生产生活资料,无法生存;后者体现为污染施加方与环境受害者之间的矛盾对立、生态保护红线所在地的政府与群众关系恶化。因此,这种生态修复通过环境正义的手段体现了对社会正义的探索。

生态保护红线修复机制法治化是法治完善状态下生态修复法制的有效运作(吴鹏,2013)。它包含自然修复和社会修复双重内涵。从自然修复角度而言,依靠人类治理手段协助红线区生态系统实现自我复原,或者兴建生态修复建设工程推动生态系统重新达到平衡。如禁止开发区限制人类活动,利用自然的承载力与自净能力达到红线区生态的持续循环运转及平衡。

从社会修复角度而言,经过公平划分生态修复中各主体的权利与义务,协调不同区域、不同社会成员间资源的再分配,以构建合理化生态修复责任承担机制来推进环境公平、社会可持续发展的过程。实现生态修复法治化,其核心价值在于以公平合理划分法律责任承担标准达到社会主体间经济利益的再分配,进而实现环境利益的分配正义价值,彰显环境正义。生态保护红线修复机制通过社会修复实现分配正义,用生态修复法治手段确保分配正义价值的有效表达。分配正义正是社会经济发展(财富与福利)标准的规范化法律表达形式。生态保护红线修复机制法治化使国内不同地区实现生存权与发展权的平等分配,进而实现财富与福利等相关经济利益的公平分配,促进环境、经济、社会协调

发展。

因此,实现生态保护红线修复机制的法治化,须构建生态利益、经济利益和社会利益和谐发展的多元法益体系,遵循以生态利益为首位,以经济利益为补充,以社会利益为归宿的价值追求。对红线区的修复,既要恢复已受到破坏的生态系统,也须正视因自然环境受损而造成的人与自然、人与人之间关系的损害,提前预见相关利害关系人对治理方案甄选、执行中的利益诉求及修复标准的选择,全面统筹,深入贯彻以生态环境保护为第一位,兼顾、允许、尊重、促进生态好转所衍生的经济利益和社会效益(魏旭,2016)。在实现修复自然环境的同时,也逐步建立人类社会与环境之间的良性互动、互为供养的循环机制。

2 生态保护红线修复机制法治化的困境

2.1 空间不可替换增加修复难度

2014年《关于“十三五”市县经济社会发展规划改革创新指导意见》规定我国国土空间可分为城镇空间、农业空间和生态空间。生态空间是生态保护红线的上位概念,以提供生态产品与生态服务为主要特色与功能的国土空间。它依据“生态底线”导向的直接管制作用机理,可以分为生态保护红线和弹性生态空间。二者的区别在于,弹性生态空间与其他空间可以相互转换(沈悦等,2017)。而生态保护红线从定义来看,必须是空间意义上的划分,是依据国家统一的技术性规范而达成的、地理意义上的划线。生态保护红线的自然生态用地不可转换成非生态用地,它的边界保持相对固定,区域面积规模不可随意减少,它不具有空间置换性的问题,特别是重要物种栖息地较难空间互换。

因此,生态保护红线与耕地红线不同,它的保护对象与空间边界相对固定,不能随意更改,更改必须经过国务院审批。生态保护红线划定时须全局考虑全国与区域生态系统以及人类与生态环境的相互作用,同时将生态自身变化与人为造成的生态系统退化加以区分以明晰生态系统保护区。生态红线的管理工作也应依据生态系统的特点、功能定位、恢复能力制定相应的管理规范,适用综合生态系统方法应对人类活动对生态系统的干扰与影响。生态保护红线的空间不可替换性给其修复工作加大了难度。

2.2 治理费用高昂加重修复困境

在漫长的诉讼或处罚当中,红线区受损的生态系统及时修复至关重要。目前,生态修复治理需耗费大量人力物力,仅单纯依靠某一责任人的资金来源修复生态系统难以实现。2014年最高人民法院、民政部、环境保护部联合发布《关于贯彻实施环境民事公益诉讼制度的通知》,基于生态修复成本的双重性,被告承担的生态环境修复费用有可能是天价的。著名的“泰州污染案”中,一审法院判决污染企业承担环境的修复费用是1.6亿。污染企业无力支付,判决处于一纸空文的状态,二审法院进行了改判(吕忠梅和窦海阳, 2017)。哈佛商学院案例库和清华经管学院中国工商管理案例库共同完成了亿利资源集团库布其沙漠生态修复项目,该项目实施时间长达25年,单自然修复部分(不计社会修复成本)先后投入治沙资金高达30多亿元(吴鹏, 2015)。

生态保护红线的修复费用如前文所述由自然成本与社会成本组成。生态系统包括自然生态系统及社会生态系统两方面,修复自然并不意味着社会修复也随之自动完成。要彻底修复生态保护红线,仍需要从自然与社会两方面同时发力。简单地恢复自然生态环境并不能解决问题,应清晰认识到存在的社会问题。社会问题若不能妥善处理,生态保护红线的环境问题也就无法从根源上解决。

2.3 治理责任错乱引发修复主体选择困境

生态问题的产生有自然因素,但更多的是人为因素。发达地区和欠发达地区社会经济发展不平衡是我国的基本国情,而这一基本国情的产生是国家政策或者说是国家发展战略的历史演进的结果。所以生态保护红线修复机制必须区别对待不同发展地区和人民的利益,这是一种解决红线区修复问题上的缓冲地带和缓和方式。生态修复是一种直接的自然应对手段,是从自然修复着手寻找生态保护红线恢复机制与主要措施,避免了人类活动造成的负面影响。发达地区对红线区应当负有生态修复技术开发和资金资助的义务,而欠发达地区如中西部红线区现阶段最重要的是生态保护与可持续发展,利用生态修复工程更好地使生态环境得到明显改善,以协调生态保护之间的矛盾。“先富带动后富”是国家战略的庄严承诺,生态保护红线修复工程中的投资、援助、补偿、直接赔偿都是国家承诺履行的过程。

生态保护红线修复机制所追求的目标是恢复和重建生态系统,使得生态系统能够恢复到均衡状态。而这种恢复或重建需要多重工程、技术措施,大量人员投入,成本巨大,更是一个长期的过程。从权利义务分配正义的角度分析,造成红线区生态系统受损的资源开发方、资源使用方或是相关产业的利益链群体,乃至国家和政府都要承担应尽的责任。但如何分配这种责任,需要在具体制度构建层面进行妥善解决。

3 生态保护红线修复机制法治化的基本路径

3.1 明确预防为主原则

在上文所述全国首例野生动物保护预防性公益诉讼案件中,关键在于其“预防性”。原告并没有科学完整的证据证明水电厂的建设一定会造成绿孔雀灭绝,但仍可提起环境公益诉讼。预防为主原则在生态保护红线修复中起到了重要作用,它是指为了保护环境,应当采用预防措施,在遇到严重威胁生态环境的风险时,不得以缺乏科学充分证据为由,延迟或不采取符合成本效益的措施。它包含以下内容:一是生态保护红线所面临的是潜在的、科学暂时无法预计的但又关系重大的环境风险;二是生态保护红线的环境风险防范对象包含两个方面——环境污染的风险和生态系统破坏的风险,后者所占比重更大;三是作为调整对象的风险并不是指所有的风险,而是不可逆转、极难恢复的环境损害。生态保护红线涉及到我国生态安全,它的空间不可置换性和极难恢复性要求在严守与修复过程中遵循预防为主原则。

生态保护红线适用预防为主原则应当包含以下几个方面:(1)开展定期评估。《若干意见》第13条规定,建立红线功能评价指标体系和方法应当从生态系统格局、功能和质量考虑。对生态保护红线的定期评估可及时发现了解严重的环境风险,以便采取必要措施及早预防。(2)逐步推进生态移民。在有条件的地区应当采取预防措施,逐步推进生态移民以降低人类活动强度,减少生态压力。(3)建立监测网络和监管平台。目前,结合国务院有关部门生态环境监管平台(包括大数据、云计算)等信息手段,强化生态保护红线建设数据集成分析,运用科技手段及时接收和反馈生态环境信息,预警生态风险。(4)举证责任倒置。当风险不确定时,应当由资源开

发者或利用者等承担其行为不会引起生态保护红线环境损害的举证责任。

3.2 成立生态保护红线修复专项资金

《若干意见》规定,应当多渠道筹集生态保护红线保护资金,利用市场化、社会化投融资机制,充分发挥资金合力。不同利益、不同区域的人们对于自然资源有着自身利益诉求,资源的稀缺性、功能修复的周期性都使得利益诉求差异发生尖锐且较难调和的矛盾。这些利益关系总是跟自然资源联系在一起,体现着对财产利益需求,红线制度中的生态补偿机制能在不同群体之间达成缓冲。

生态保护红线修复专项资金包含以下几个要素:(1)专项资金必须以实现生态保护红线修复为目的,以生态系统服务及其所依附的红线区自然资源为依托。专项资金以提供生态服务为支持,是伴随着社会对生态红线功能性保护以及对生态系统重要性认知的深入而出现的制度性安排。生态系统的服务并不是凭空出现的,它依赖于红线区所保护的特定自然资源,自然资源为生态系统提供着多种功能并由此使社会受益。(2)专项资金的标准须考虑生态保护红线的修复成本、生态系统服务价值、日常管理成本三方面的因素,是以经济激励为主要特征的经济环境政策的制度安排。(3)生态系统服务的手段是行政与市场相结合,以自愿协商为原则。(4)生态保护红线修复专项资金具体内容体现为调整人与自然、人与人之间的紧张关系。自然资源在符合生态系统健康发展的前提下保障和维持良好状态,可再生资源能够在满足人们需要的情况下持续供应,是经济发展的坚实基础。生态保护红线修复问题是一个巨大的工程,建立生态保护红线专项资金,必须结合污染者、开发者、政府、社会乃至整个国家的共同参与才能完成。

3.3 确定生态保护红线修复主体的顺位

(1)污染者是红线区修复第一顺位义务主体。污染者履行直接的修复义务是“污染者付费、受益者补偿原则”的诠释。依据《环境保护法》规定,企事业单位或其他经营者对环境污染、生态破坏负有防止、减少的义务,且对其造成的损害应承担法律责任。该条款虽未明确污染者承担责任的具体方式,却厘清了责任主体归属。生态修复的个体责任主要是通过对环境侵权进行界定,从而确定污染发生后实施者应负的法律义务及责任。然而,鉴于红线区

一旦发生污染结果往往是不可逆转、极难恢复的。即使可以修复,事后修复成本极高,因此预防性修复义务便成为日后保护生态红线的重点方向,在制定法律、设定规则时,应事先将生态修复义务与环境开发进行绑定,使修复义务成为社会主体开发、利用环境资源的前提条件,通过建立环境保证金制度可有效预防损害发生。行政制裁乃至刑事责任多为事后追责,事前与事后防治措施互相配合。

(2)资源开发者、利用者及相关产业利益链群体为第二义务承担主体。资源的开发者与利用者在某些时候是相互对应而存在。资源的开发方享有资源买卖利润,而利用者享有资源使用获取的间接利润,例如发电获得的利润。由此,这种直接利润与间接利润的取得就是不同的利益获取方式,他们权利享有的程度和范围也是不同的,对此,义务的承担方式也应有所不同。开发方应当直接从利润中核算红线区修复所需的相应数额,利用方则应当通过资源转让价格承担相应的生态修复义务。而对于相关产业利益链群体可以通过直接参与生态修复工程、开发生态修复技术、投资生态修复产业等形式承担相应社会义务。也就是说资源利用的主体与资源直接开发者都应当直接或间接参与生态红线的修复,保障生态修复工程运行。许多情况下资源开发方也同样是利用方,这是权利竞合基础上的义务竞合,须承担相对更多的义务。此外,生态发展区虽然是直接受益方,但理应承担仅次于污染者、利用者义务的生态修复义务。资源的获益群体积极履行修复生态环境的义务,帮助资源开发区重新获得可持续发展的机会。

(3)国家与地方政府是生态保护红线修复责任的补充主体。有学者认为,我国现有的环境污染赔偿责任机制主要适用《侵权责任法》的相关规定,对受害人的人身权和财产权进行赔偿。而对环境损害的污染治理和生态恢复责任一直由国家买单,这既不公平又不合理。生态修复义务是环境污染的责任人和地方政府应共同承担的法定义务。当企业等社会主体的行为造成生态破坏时,根据污染者负担原则,其应履行生态修复义务;当某区域环境质量全面性恶化,对当地人们的身体健康及财产权益造成普遍威胁时,当地政府应承担治理环境污染、改善生态质量的重担。但是,两者的责任各有分工侧重,社会主体主要是为自身的行为买单,而政府是在个

人责任无法厘清,或责任主体缺位,或丧失履行能力的情况下承担责任。企业治理污染的责任源自该行为给予生态环境造成的损害,而政府的污染治理责任是源于国家保护义务的“兜底”责任。

“社会制度的运行目的就是人们组织起来实现有序的生活状态,并在实践中产生利益和负担进行分配”(Rawls, 2009)。“不在于对具有‘反社会’行为的制裁,而在于对危险事故所致之不幸损害之合理分配,即所谓分配正义”(刁晓东, 2012)。生态保护红线修复主体的确定是整个制度构架的难点也是关键点。生态保护红线修复过程的权利义务承担应当是相互对应的,根据法律分配正义价值要求,广泛的承担主体并不意味着权利义务的平均分配,而是根据获得利益多少,依据市场的需求进行直接的义务承担,或者间接的义务再分配。

参考文献

- Dou XD (2012) On the reorganization of environmental legal responsibility mechanism. *Law Review*, (1), 125–142. (in Chinese) [刁晓东 (2012) 论环境法律责任机制的重整. 法学评论, (1), 125–142.]
- Gao JX (2015) Exploring the delineation and supervision of ecological protection redlines in China. *Biodiversity Science*, 23, 705–707. (in Chinese) [高吉喜 (2015) 探索我国生态保护红线划定与监管. 生物多样性, 23, 705–707.]
- Liu D, Lin NF, Zou CX, You GY (2015) Development of foreign ecological protected areas and linkages to ecological protection redline delineation and management in China. *Biodiversity Science*, 23, 708–715. (in Chinese with English abstract) [刘冬, 林乃峰, 邹长新, 游广永 (2015) 国外生态保护地体系对我国生态保护红线划定与管理的启示. 生物多样性, 23, 708–715.]
- Lv ZM, Dou HY (2017) Empirical analysis of remediation of ecological environment responsibility. *Chinese Journal of Law*, (3), 125–142. (in Chinese with English abstract) [吕忠梅, 窦海阳 (2017) 修复生态环境责任的实证解析. 法学研究, (3), 125–142.]
- Rawls J (translated by He HH, He BG, Liao SB) (2009) *Theory of Justice*, p. 51. China Social Sciences Press, Beijing. (in Chinese) [何怀宏, 何包钢, 廖申白 (译) (2009) 正义论. 中国社会科学出版社, 北京.]
- Shi YJ, Wu XJ (2016) Discussion on the standardization of the concept of ecological red line. *Journal of South-Central University for Nationalities*, 36(3), 149–152. (in Chinese) [施业家, 吴贤静 (2016) 生态红线概念规范化探讨. 中南民族大学学报, 36(3), 149–152.]
- Shen Y, Liu TK, Zhou P (2017) Theoretical analysis and strategies of natural ecological space use control. *China Land Sciences*, 31(12), 18–22. (in Chinese with English abstract) [沈悦, 刘天科, 周璞 (2017) 自然生态空间用途管制理论分析及管制策略研究. 中国土地科学, 31(12), 18–22.]
- Wu P (2013) The primary research about ecological restoration legal system. *Hebei Law Science*, 31(5), 171–174. (in Chinese with English abstract) [吴鹏 (2013) 生态修复法制初探. 河北法学, 31(5), 171–174.]
- Wei X (2016) A preliminary study on the basic categories of ecological restoration system. *Journal of Gansu Political Science and Law Institute*, (1), 5–6. (in Chinese) [魏旭 (2016) 生态修复制度基本范畴初探. 甘肃政法学院学报, (1), 5–6.]
- Wu P (2015) Misunderstanding and correction of ecological restoration system by judicial interpretation of the Supreme Court. *Journal of China University of Geosciences*, (4), 49–52. (in Chinese) [吴鹏 (2015) 最高法院司法解释对生态修复制度的误解与矫正. 中国地质大学学报, (4), 49–52.]
- Yang ZK (2017) Probe into attributes of the ecological red line as a legal system. *Journal of Nanjing Tech University (Social Science Edition)*, 16(3), 57–63. (in Chinese with English abstract) [杨治坤 (2017) 生态红线法律制度的属性探析. 南京工业大学学报(社会科学版), 16(3), 57–63.]
- Zou CX, Wang LX, Liu JH (2015) Classification and management of ecological protection redlines in China. *Biodiversity Science*, 23, 716–724. (in Chinese with English abstract) [邹长新, 王丽霞, 刘军会 (2015) 论生态保护红线的类型划分与管控. 生物多样性, 23, 716–724.]

(责任编辑: 薛达元 责任编辑: 时意专)



• 书评 •

从《海南植物图志》看中国地方植物志编研的新方向

马克平*

(中国科学院植物研究所植被与环境变化国家重点实验室, 北京 100093)

The Colored Illustrated Flora of Hainan Province, a trend for compiling local flora

Keping Ma*

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

很高兴看到印刷精美的14卷本《海南植物图志》由科学出版社2015年正式出版发行。《海南植物图志》收录了海南有历史记录的维管植物6,036种(含亚种和变种), 隶属243科1,895属。其中木本植物2,781种, 草本植物2,773种, 藤本植物482种; 蕨类植物33科127属516种, 裸子植物9科24属76种, 被子植物201科1,744属5,444种; 海南本地野生植物4,679种(海南特有植物483种), 外来栽培植物1,294种, 外来入侵植物57种。该套书是海南大学杨小波教授等20多年艰苦努力取得的成果, 基本摸清了海南省植物家底, 值得祝贺。

《海南植物图志》是我国第一部省级植物图志, 为其他省级植物图志的编研树立了样板。“样板”一说是中国林科院蒋有绪院士为本图志所写的序言中提到的, 我完全同意, 并认为这是今后地方植物志编研中兼顾科学研究和科普教育需求的一个新方向。概览全书, 这套书有几个特点值得关注:

第一, 通过大量的野外考察和广泛的文献查阅, 更新了海南植物名录。1964–1977年出版的《海南植物志》(陈焕镛主编) 1–4卷记录维管植物3,581种; 2012年出版的《海南植物物种多样性编目》(邢福武等主编) 收录5,081种(包括亚种和变种), 其中野生植物4,453种。本套书物种数增加955种, 其中野生植物增加226种。考虑一些物种种名的变化, 实际更

新超过千种。涉及到命名学和分类学的问题, 依据最新的研究成果如*Flora of China*等作出数百处修改, 为科学研究和植物资源保护与利用提供了翔实的基础资料。

第二, 通过编研过程, 对海南植物区系有了新的认识和新的发现。例如, 曾被《IUCN濒危物种红色名录》收录的两种灭绝植物又被重新发现, 即缘毛红豆(*Ormosia howii*)和瓜耳木(*Lepisanthes unilocularis*), 分别分布在吊罗山和乐东县。此外, 还收录了新发现的4个新种, 分别是五指山石斑木(*Rhaphiolepis wuzhishanensis*)、芳香白点兰(*Thrixspermum odoratum*)、海南天麻(*Gastrodia longitubularis*)和昌化岭青冈(*Cyclobalanopsis changhualingensis*)。

第三, 科学研究与知识普及结合。既有一定的科学考证, 又有彩色图片和线描图展示, 以及物种、生境、分布和用途等信息, 可以同时满足专业人士和普通公众的需求。加之, 六千多种植物都配以图片很不容易。相对于众多植物识别手册而言, 如此大型的图志, 不仅照片的搜集耗时费力, 而且照片的准确鉴定也是很难做到的。

第四, 系统全面的海南植物信息的汇集, 为海南生物多样性保护和资源的可持续利用等决策提供了有力的支持。海南省刚刚开始建设以热带雨林国家公园为主体的自然保护地体系, 需要植物种类

* 通讯作者 Author for correspondence. kpma@ibcas.ac.cn

及其分布的信息,特别是受威胁植物和资源植物的信息。本套书是重要的参考资料和工具书。

海南位于热带北缘,植物区系非常丰富,物种数在中国的省区中排在十名以内,能够完成如此鸿篇巨著实属不易。为了使本书发挥更大的作用,提出三点建议,供作者和有关方面参考:

第一,争取尽快数字化,做成网络版,以方便更多的用户使用。14卷本志书很重也很贵,很多用户难以购买,而且借着数字化的过程还可以改正其中的问题,例如前言第iii页倒数第四行的“两南部”应为“西南部”、第xi页第五行“西双版纳植物园”应为“西双版纳热带植物园”,第七卷第32页鱼腥草的拉丁学名误写为齐头绒的学名等问题需要未来加

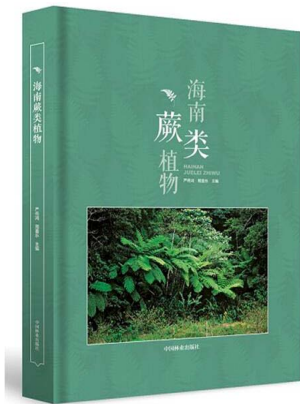
以修改。

第二,有些观赏植物的学名没有文献出处,如多种仙人掌科植物,最好在数字化版本中补上,使本套书的内容更加完整。目前网上有些开放获取的资源可以使用,补起来不是太难。总体上,学名及其文献考证需要进一步加强。

第三,搜集海南省新种、新记录和新的类群修订的成果,及时更新数字化的《海南植物图志》。也可以在数字化图志的基础上,与国家标本资源共享平台(NSII)合作,建立海南数字植物标本馆,利用NSII千万份数字化植物标本资源将绝大部分海南植物都配上植物标本图像和采集信息。如此,将大大提高本套书的科学价值和用户体验。

•新书介绍•

海南蕨类植物 (严岳鸿和周喜乐 主编)



全书分为海南蕨类植物概况、各论及附录(包括存疑种、参考文献、中文名索引、拉丁名索引)。收录了海南石松类和蕨类植物34科122属506种,是海南蕨类植物系统分类研究的最新资料。中科院华南植物园邢福武研究员为该书作序。

该书科属系统采用了*Flora of China*使用的现代分子生物学分类系统,并根据新系统描述了各科的形态特征;编制了分种检索表,但略去了详细的物种特征描述。该书是作者十余年来对海南各地蕨类植物野外实地考察、标本研究和文献考证的系统研究成果,在物种考证和记录方面主要有以下特点:

(1)物种名称使用了*Flora of China*出版后最新的分类修订成果。不仅包括了众多最近新发表的物种(如芽孢鳞毛蕨、海南耳蕨、海南车前蕨、尖峰岭膜叶铁角蕨、海南滨禾蕨等),而且还包括近年来发表的海南新记录资料(如线裂凤尾蕨、龙津蕨等)。(2)系统考证了有关海南蕨类植物的研究文献,将所有记录和报道海南蕨类植物的名称或异名以“作者+年代”的文献引证方式加以记录;纠正了之前大量错误报道和记录,对过去文献报道的没有凭证依据或无法考证的名称以存疑种的方式列入附录。(3)所有物种附有拍自海南的野生植物彩色照片。对于部分没有拍到照片的,采用了海南采集的标本照片;对于部分来自非海南地区的照片,作者说明了来源。(4)所收录物种均引证有海南标本采集记录,并根据标本记录逐一绘制了其地理分布图;根据分布记录、野外生存状态等资料对所有种类进行了IUCN濒危等级评估。(5)在物种评述方面,本书对所收录物种的分类学地位、与近缘种的区别、野外生存状况、标本采集及鉴定状况以及目前国内外对该物种的研究进展进行了综述并表达了作者的观点。

全书612千字,定价168元,由中国林业出版社2018年出版发行。各新华书店及网上书店均可购买。