



ISSN 1005-0094
CODEN SHDUEM

BIODIVERSITY SCIENCE

生物多样性

第28卷 第7期
2020年7月

Vol. 28 No. 7
July 2020



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28卷 第7期 2020年7月

目次

研究报告

植物多样性

- 769 气候变化对中国大黄花虾脊兰及其传粉者适生区的影响
余元钧 罗火林 刘南南 熊冬金 罗毅波 杨柏云
- 779 刈割强度对大针茅草原地上生物量时间稳定性的影响
张峰 郑佳华 赵萌莉 陈大岭 杨阳 乔荠蓉 赵天启
- 787 广东兰科植物多样性保育现状
张玲玲 刘子玥 王瑞江

动物多样性

- 796 利用红外相机研究白冠长尾雉日活动节律与人为干扰的关系
石江艳 杨海 华俊钦 赵玉泽 李建强 徐基良

综述

- 806 声景生态学研究进展和展望
赵莹 申小莉 李晟 张雁云 彭任华 马克平
- 821 植物大年结实及其与动物贮食行为之间的关系
杨锡福 张洪茂 张知彬
- 833 桑寄生植物繁殖物候研究概述
李慢如 张玲

罗霄山脉生物多样性专题

- 842 罗霄山脉种子植物区系及其南北分化特征
赵万义 刘忠成 叶华谷 王蕾 陈功锡 刘克明 詹选怀 廖文波

- 854 罗霄山脉种子植物区系的特有现象与残遗现象
赵万义 刘忠成 王蕾 凡强 刘佳 廖文波
- 867 罗霄山脉珍稀濒危重点保护野生植物的生存状况及保护策略
刘忠成 张忠 兰勇 赵万义 刘佳 陈春泉 廖文波 王蕾
- 876 罗霄山脉翼手目物种多样性及适生区预测
胡宜峰 王晓云 邓学建 吴华 黄正澜 鄢岳 黎舫 张秋萍 郭伟健 李锋 陈柏承 徐忠鲜 周全 余文华 吴毅
- 889 罗霄山脉地区鱼类物种多样性
刘雄军 秦佳军 敖雪夫 郭琴 肖文磊 吴小平 欧阳珊
- 896 罗霄山脉大型真菌区系分析与资源评价
邓旺秋 李泰辉 宋宗平 张明 徐隽彦 黄浩 钟祥荣 王超群 贺勇

生物编目

- 905 利用红外相机监测四川大相岭自然保护区鸟兽物种多样性
刘鹏 付明霞 齐敦武 宋心强 韦伟 杨琬婧 陈玉祥 周延山 刘家斌 马锐 余吉 杨洪 陈鹏 侯蓉

论坛

- 913 IPBES框架下的生物多样性和生态系统服务区域评估及政策经验
吴杨 潘玉雪 张博雅 戴逢斌 田瑜

封面: 封面展示了罗霄山脉地区的生态景观及代表性物种。从左到右、由上到下依次为崇安草蜥(*Takydromus sylvaticus*)、铁杉(*Tsuga chinensis*)、绒柄华湿伞(*Sinohygrocybe velutipes*)、台湾钝头蛇(*Pareas formosensis*)、大菊头蝠(*Rhinolophus luctus*)、武功山中山常绿阔叶林、武功山中山草甸、井冈山沟谷常绿阔叶林、桂东锦香草(*Phyllagathis guidongensis*)、井冈纤树蛙(*Gracixalus jinggangensis*)、银杉(*Cathaya argyrophylla*)群落(封面设计: 廖文波, 赵万义, 黄翠莹; 照片提供者: 罗霄山脉生物多样性综合科学考察项目组)。

BIODIVERSITY SCIENCE

Vol. 28 No. 7 July 2020

CONTENTS

Original Papers

Plant Diversity

- 769 **Influence of the climate change on suitable areas of *Calanthe sieboldii* and its pollinators in China**
Yuanjun Yu, Huolin Luo, Nannan Liu, Dongjin Xiong, Yibo Luo and Boyun Yang
- 779 **Effects of mowing intensity on temporal stability of aboveground biomass in the *Stipa grandis* steppe**
Feng Zhang, Jiahua Zheng, Mengli Zhao, Daling Chen, Yang Yang, Jirong Qiao and Tianqi Zhao
- 787 **The conservation status of orchids in Guangdong Province**
Lingling Zhang, Ziyue Liu and Ruijiang Wang

Animal Diversity

- 796 **The relationship between the diurnal activity rhythm of Reeves's pheasant (*Symaticus reevesii*) and human disturbance revealed by camera trapping**
Jiangyan Shi, Hai Yang, Junqin Hua, Yuze Zhao, Jianqiang Li and Jiliang Xu

Reviews

- 806 **Progress and outlook for soundscape ecology**
Ying Zhao, Xiaoli Shen, Sheng Li, Yanyun Zhang, Renhua Peng and Keping Ma
- 821 **Mast seeding and its relationship to animal hoarding behaviour**
Xifu Yang, Hongmao Zhang and Zhibin Zhang
- 833 **Overview of the reproductive phenology of mistletoes**
Manru Li and Ling Zhang

Special Feature: Biodiversity of the Luoxiao Mountains

- 842 **Floristic characteristics and north-south differentiation of seed plants in the Luoxiao Mountains**
Wanyi Zhao, Zhongcheng Liu, Huagu Ye, Lei Wang, Gongxi Chen, Keming Liu, Xuanhuai Zhan and Wenbo Liao

- 854 **The endemism and relict property of spermatophyte flora of the Luoxiao Mountains**
Wanyi Zhao, Zhongcheng Liu, Lei Wang, Qiang Fan, Jia Liu and Wenbo Liao
- 867 **Status and management strategy for rare and endangered key protected wild plants in the Luoxiao Mountains**
Zhongcheng Liu, Zhong Zhang, Yong Lan, Wanyi Zhao, Jia Liu, Chunquan Chen, Wenbo Liao and Lei Wang
- 876 **Species diversity and suitable habitat prediction of Chiroptera in the Luoxiao Mountains**
Yifeng Hu, Xiaoyun Wang, Xuejian Deng, Hua Wu, Zhenglanyi Huang, Yang Yue, Fang Li, Qiuping Zhang, Weijian Guo, Feng Li, Bocheng Chen, Zhongxian Xu, Quan Zhou, Wenhua Yu and Yi Wu
- 889 **Species diversity of fish in the Luoxiao Mountains region**
Xiongjun Liu, Jiajun Qin, Xuefu Ao, Qin Guo, Wenlei Xiao, Xiaoping Wu and Shan Ouyang
- 896 **Floristic analysis and resource evaluation of macrofungi in the Luoxiao Mountains, China**
Wangqiu Deng, Taihui Li, Zongping Song, Ming Zhang, Junyan Xu, Hao Huang, Xiangrong Zhong, Chaoqun Wang and Yong He

Bioinventory

- 905 **Camera-trapping survey of wild mammals and birds in Daxiangling Nature Reserve, Sichuan Province**
Peng Liu, Mingxia Fu, Dunwu Qi, Xinqiang Song, Wei Wei, Wanjing Yang, Yuxiang Chen, Yanshan Zhou, Jiabin Liu, Rui Ma, Ji Yu, Hong Yang, Peng Chen and Rong Hou

Forum

- 913 **Regional assessment on biodiversity and ecosystem services and policy experience within the IPBES framework**
Yang Wu, Yuxue Pan, Boya Zhang, Fengbin Dai and Yu Tian

Cover Illustration: From left to right, from top to bottom, the pictures show the ecological landscape and some representative species of the Luoxiao Mountains: *Takydromus sylvaticus*, *Tsuga chinensis*, *Sinohydrocybe velutipes*, *Pareas formosensis*, *Rhinolophus luctus*, mid-mountain evergreen broadleaved forest of Wugong Mountains, mid-mountain meadow of Wugong Mountains, valley evergreen broadleaved forest of Jinggang Mountains, *Phyllagathis guidongensis*, *Gracixalus jinggangensis* and *Cathaya argyrophylla* community. (Designed by Wenbo Liao, Wanyi Zhao and Cuiying Huang. Photos credit: The Project Team for the Comprehensive Scientific Investigation of Biodiversity in the Luoxiao Mountains)



•研究报告•

气候变化对中国大黄花虾脊兰及其传粉者适生区的影响

余元钧^{1,2} 罗火林¹ 刘南南¹ 熊冬金¹ 罗毅波² 杨柏云^{1*}

1 (南昌大学生命科学学院江西省植物资源重点实验室, 南昌 330031)

2 (中国科学院植物研究所系统与进化植物学国家重点实验室, 北京 100093)

摘要: 大黄花虾脊兰(*Calanthe sieboldii*)是典型的大陆与岛屿间断分布的兰科物种, 适宜分布气候范围狭窄, 同时依赖特殊的传粉者传粉, 包括黄胸木蜂(*Xylocopa appendiculata*)、赤足木蜂(*X. rufipes*)和中华绒木蜂(*X. chinensis*)等3种木蜂属(*Xylocopa*)昆虫。本文通过R语言Biomod2程序包建立物种分布模型(SDM), 预测了2050年和2070年时大黄花虾脊兰及其传粉者在3种代表浓度路径(RCP2.6、RCP4.5与RCP8.5)下的分布格局, 以期为该濒危植物的保育提供参考。结果表明: 降水相关变量比温度相关变量对大黄花虾脊兰分布的平均解释率更高, 两者分别为25.4%和13.9%。当前大黄花虾脊兰适生区主要集中在中华和华东地区, 未来适生区的增减主要受到气候情景的影响, 其变化范围为-59.0%到34.7%, 并可能向更高海拔的地区移动; 未来木蜂适生区将净收缩16.4%–19.7%, 且主要向西北和东北移动; 因而两者共同分布的面积占大黄花虾脊兰适生区的比例未来相比当前的90.0%可能下降0.5%–11.4%, 表明大黄花虾脊兰分布可能受到未来气候变化和传粉者分布减少的双重影响, 因此对该物种或类似特化传粉的兰科植物进行保育时应当充分考虑传粉者因素。

关键词: 大黄花虾脊兰; 木蜂属; 气候变化; 物种分布模型; 传粉

Influence of the climate change on suitable areas of *Calanthe sieboldii* and its pollinators in China

Yuanjun Yu^{1,2}, Huolin Luo¹, Nannan Liu¹, Dongjin Xiong¹, Yibo Luo², Boyun Yang^{1*}

1 Key Laboratory of Plant Resources in Jiangxi Province, School of Life Sciences, Nanchang University, Nanchang 330031

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

Abstract: *Calanthe sieboldii* is an orchid species with a narrow range of suitable habitats that are typically disjunction between continents and islands. *Calanthe sieboldii* relies on specific pollinators such as *Xylocopa* carpenter bees, including *X. appendiculata*, *X. rufipes* and *X. chinensis*. This study built a species distribution model (SDM) using the Biomod2 package of R to predict the distribution patterns of *C. sieboldii* and *Xylocopa* spp. in China under three different representative concentration pathways in 2050 and 2070. The results show the distribution of *C. sieboldii* is better explained by precipitation-related variables than temperature-related variables, 25.4% and 13.9%, respectively. The current suitable habitats for *C. sieboldii* are mainly in Central China and East China. However, future climate change scenarios may shift these habitats, which will shift to higher altitude area, and may change -59.0% to 34.7% dominated by future climate change scenarios. The range of suitable areas for *Xylocopa* spp. will decrease by 16.4%–19.7%, moving to Northwest and Northeast China. Consequently, as the co-distribution areas between plant and pollinators account for suitable areas *C. sieboldii*, the orchid's distribution will decrease by 0.5%–11.4% from 90.0%, indicating that the distribution of *C. sieboldii* will suffer from future climate change and declining pollinators. Therefore, the pollinator should be considered carefully in the conservation of *C.*

收稿日期: 2019-11-20; 接受日期: 2020-03-23

基金项目: 国家林业局野生动植物保护司“大黄花虾脊兰野生资源系统评估及保护策略”项目和上海市绿化和市容管理局项目(G202401)

* 通讯作者 Author for correspondence. yangboyun@163.com

sieboldii or similar specialized-pollination orchid species.

Key words: *Calanthe sieboldii*; *Xylocopa*; climate change; species distribution model; pollination

气候变化已成为改变植物物种地理分布的主要驱动力之一(Parmesan et al, 2011), 植物对于气候变化的响应取决于其遗传多样性对环境的适应能力, 以及物种进入适宜气候区的迁移能力等(Alsos et al, 2012; Suggitt et al, 2014)。对于生境存在不连续或高度斑块化的物种, 尤其是稀有物种而言, 迁移困难或灭绝的风险更高(Heusser, 2000; Maschinski et al, 2010)。气候变化还会使植物与其传粉者的物候脱节, 降低植物繁殖成功率并减少传粉者的食物来源, 从而破坏两者间的重要关系(Jane et al, 2007; Hegland et al, 2009)。对多年生或兼有营养繁殖的植物而言, 它们与传粉者共生关系的破裂短时间内难以被管理者察觉, 但最终可能造成物种的灭绝(Johnson & Steiner, 2000)。

物种分布模型(species distribution modelling, SDM)能计算物种存在点与当地气候变量之间的关系, 并通过不同算法进行函数拟合, 再将函数投影到特定的研究区域和时间, 最后得到目标物种的适生区分布情况(Guisan & Thuiller, 2005; Elith & Leathwick, 2009)。物种分布模型在珍稀物种保护研究中有重要指导意义, 例如Bourg等(2005)通过模型划分珍稀的旱叶草属物种 *Xerophyllum asphodeloides* 在弗吉尼亚州的适生区梯度, 预测发现了8个新的分布斑块。但物种分布模型也有其局限性, 如较少考虑物种间相互作用这一重要因素对物种分布产生的影响(Austin, 1999; Pearson & Dawson, 2003)。Araujo和Luoto (2010)用3种紫堇属(*Corydalis*)寄主植物的分布数据作为预测变量对绢蝶属物种 *Parnassius mnemosyne* 的未来分布格局进行预测, 证明即使在较大空间尺度上种间关系对物种分布也具有显著影响。

大黄花虾脊兰(*Calanthe sieboldii*)是兰科虾脊兰属(*Calanthe*)的多年生半常绿地生草本植物, 生于海拔400–1,500 m的山地林下, 属于大陆与岛屿之间间断分布的物种(陈之端等, 2012), 分布于中国、韩国和日本等东亚地区。该物种被IUCN评估为极危物种(<http://www.iucnredlist.org/>), 同时还被列入极小种群野生植物保护名录。兰科植物的传粉

体系大部分都是特化的, 依赖于一种或数种特殊传粉者(van der Cingel, 2001; Tremblay et al, 2004)。大黄花虾脊兰有性生殖的成功同样完全依赖特定的传粉类群, 其中在日本岛屿的种群传粉机制可能为食源地欺骗(Sugiura, 2013)。我们在中国大陆的野外调查中发现, 只有蜜蜂科木蜂属(*Xylocopa*)的3个物种即中华绒木蜂(*X. chinensis*)、赤足木蜂(*X. rufipes*)和黄胸木蜂(*X. appendiculata*)能为其进行有效传粉(未发表数据), 因此这些木蜂物种是大黄花虾脊兰种群维持和扩张的限制因素之一。

本研究在实地考查大黄花虾脊兰和3种传粉木蜂分布资源的基础上, 结合文献和标本数据等资料, 基于R语言Biomod2程序包建立物种分布模型(Wilfried et al, 2019), 探究气候变化对大黄花虾脊兰及其传粉者分布的影响, 以期为该濒危植物的保育提供参考。具体目标包括: (1)探究不同生物气候因子对大黄花虾脊兰分布的影响; (2)预测中国大黄花虾脊兰当前和未来适生区格局变化; (3)预测大黄花虾脊兰与其有效传粉者适生区重叠变化及对大黄花虾脊兰种群的影响。

1 数据来源与方法

1.1 物种分布数据

通过对江西吉安地区和安徽黄山山脉大黄花虾脊兰分布地进行实地考察, 并结合文献资料(Sugiura, 2013; 谢丹等, 2017; 张孝然等, 2017)、标本馆和数据库资料, 包括中国植物数字标本馆(<http://www.cvh.ac.cn/>)、国家标本资源共享平台(<http://www.nsii.org.cn/>)和全球生物多样性信息网络(<https://www.gbif.org/>, GBIF.org, 2019)等渠道获得全球大黄花虾脊兰存在点记录33个, 3种木蜂存在点记录723个。筛除所有直线距离小于1 km (气候图层栅格大小)的存在点以减少数据重叠造成的偏差, 最终得到25个大黄花虾脊兰和312个木蜂物种存在点记录用于物种分布模型构建(附录1)。模型算法同时需要存在点(presences)与不存在点(absences), 由于缺少不存在点数据, 从中国地理范围内随机选择了1,000个坐标点作为伪不存在点(pseudo-absence)。

1.2 环境变量

1.2.1 当前气候

当前气候数据来自于地球表面高分辨率气候数据网站(<http://chelsa-climate.org/>), 共下载19个生物气候变量(Karger et al, 2017), 空间分辨率均为30", 每个栅格空间大小约为1 km²。将所有变量大致分为3类: (1)温度相关变量9个: 年平均气温、昼夜温差月均值、等温性、温度季节性、最暖月最高温、最冷月最低温、年均温差、最暖季均温和最冷季均温; (2)降水相关变量8个: 年均降水量、最湿月降水量、最干月降水量、降水季节性、最湿季降水量、最干季降水量、最暖季降水量和最冷季降水量; (3)温度与降水耦合变量2个: 最湿季均温和最干季均温。

首先, 提取大黄花虾脊兰每个真实存在点的19个生物气候变量值, 参照Guisan等(2017)的方法用方差膨胀因子(variance inflation factor, VIF)对变量之间的多重共线性进行评估, 筛选出VIF < 10, 即多重共线性不强的环境变量。其次, 计算这些变量之间的Pearson相关系数, 若大于0.7则认为相关性较强(Dormann et al, 2013)。最后, 根据经验法则, 存在点数量与变量的数量比不宜大于10:1, 否则模型自由度过高可能造成过拟合现象(Guisan & Zimmermann, 2000)。另外, 分别对每个变量单独进行广义线性模型(generalized linear model, GLM; McCullagh, 1989)回归分析, 对变量的校正判定系数(adjusted R²)进行计算。最终筛选出解释率最高的5个生物气候变量, 即年平均气温、温度季节性、最湿季均温、最湿月降水量和降水季节性用于大黄花虾脊兰建模。类似地, 选择了相关系数小于0.7的5个解释率最高的生物气候变量, 即等温性、最暖月最高温、最湿季均温、最湿月降水量和降水季节性用于3种木蜂物种的建模。

1.2.2 未来气候

未来气候同样来自于地球表面高分辨率气候数据网站(<http://chelsa-climate.org/>), 从国际耦合模式比较计划第五阶段(CMIP5)全球气候模式中选择3种, 分别是对东亚气候尤其是温度有较好模拟能力的CCSM4模式, 以及对中国地区降水多时间尺度的模拟能力较好的模式FGOALS-g2和HadGEM2-AO (Danabasoglu et al, 2012; 陈晓晨等, 2014)。4种典型浓度目标(representative concentra-

tion pathway, RCP)分别代表不同CO₂排放标准下的未来气候情景(van Vuuren et al, 2011), 本文选用其中3种情景模拟未来气候, 即RCP2.6、RCP4.5与RCP8.5情景下2050和2070年的生物气候数据, 用上文选出的相应变量建模并对未来气候进行投影。

1.3 物种分布模型构建

本研究选择5种模型算法: 广义线性模型、梯度提升模型(gradient boost model, GBM; McCaffrey, 2004)、随机森林(random forest, RF; Liaw & Wiener, 2002)、多元适应回归样条(multivariate adaptive regression splines, MARS; Friedman, 1991)和最大熵模型(maximum entropy model, MaxEnt; Phillips et al, 2006)。每种模型算法运算3次, 模型选项为默认, 共得到15个单一算法模型。

1.4 模型评估方法

对分布数据进行交叉验证, 其中75%作为训练样本, 25%作为测试样本。采用真实技巧统计(true skill statistics, TSS; Allouche et al, 2006)和受试者操作特征(receiver operating characteristic, ROC; DeLong et al, 1988)曲线下面积(area under curve, AUC)作为评估指标, 参照罗玫等(2017)的模型评估标准对所有模型进行评估。

1.5 模型整合方法

采用2种整合方法对单一算法模型进行整合产生整体模型(ensemble model), 并对所有模型的不确定性进行评估。投票平均(committee averaging, CA)是将每个模型的预测概率根据最佳阈值转变为二项分布(有或无)投票后再计算平均值, 此方法能对模型的一致性进行检验。如某坐标点投票平均值接近0或1分别表示所有模型都预测为无或有, 不同模型结果一致; 反之当投票平均值接近0.5表示预测有和無的模型各占一半, 一致性较差; 概率加权平均(weighted mean of probabilities, WM)则根据每个模型评估表现分别给予不同权重后对预测概率取平均值。

1.6 分布格局变化

利用大黄花虾脊兰在未来气候情景下的适生区与当前适生区进行对比, 得出地理分布格局变化, 定义其适生区变化类型为: 非分布区、保留分布区、增加分布区和丢失分布区。将3种木蜂的适生区合并为木蜂适生区, 同理可得木蜂物种分布格局变化。进一步将大黄花虾脊兰适生区与木蜂适生区进

行叠加, 叠加后的区域定义为, (1)非适生区: 大黄花虾脊兰与木蜂均不适生; (2)大黄花虾脊兰适生区: 大黄花虾脊兰适生区中不与木蜂重叠的区域; (3)木蜂适生区: 木蜂适生区不与大黄花虾脊兰重叠的区域; (4)共同分布区: 两者均适生区域。

以上数据处理与分析建模基于R 3.6.0 (R Core Team, 2019), 地理信息处理使用ArcGIS 10.2完成。

2 结果

2.1 模型评估

所有模型算法的TSS和AUC评估平均分都高于0.75, 说明单算法模型也能较好地预测大黄花虾脊兰的适生区, 其中多元适应回归样条、广义线性模型和随机森林的TSS和AUC评估平均得分高于0.9, 而最大熵模型和梯度提升模型的TSS评估平均分低于0.9。根据2种整合方法产生的整体模型评估分数远高于单一算法模型, 其中概率加权平均(TSS = 0.982, AUC = 0.996)评估分数略高于投票平均(TSS = 0.982, AUC = 0.993), 因此下文模型预测结果分析主要基于概率加权平均整合方法。

相对而言木蜂算法模型评估得分较低, 预测效

果较差, 仅有多元适应回归样条、梯度提升模型和随机森林的TSS评估得分均高于0.6, AUC均高于0.8; 而广义线性模型和最大熵模型的TSS和AUC则都分别低于0.6和0.8。概率加权平均整合模型对单一算法模型有较大改善, TSS和AUC得分分别为0.732和0.944。

2.2 环境变量评估

大黄花虾脊兰分布点环境变量之间的方差膨胀因子均大于10 (表1), 筛选后其值小于10的6个变量分别为: 年平均气温、等温性、温度季节性、最湿季均温、最湿月降水量和降水季节性, 这些变量的相关系数值均小于0.6, 表明相关性较弱(附录2)。

所有环境变量中降水相关变量对大黄花虾脊兰分布的平均解释率为25.4%, 温度与降水耦合变量平均解释率为16.4%, 而温度相关变量解释率仅为13.9%。不同算法中气候变量的响应曲线表现出一定的相似性, 以评估分数最高的多元适应回归样条和广义线性模型为例, 当其他变量不变时: 年平均气温在5–20℃均有较高分布概率, 适宜变量区间较宽; 温度季节性在60–80℃左右存在概率较高; 当最湿季均温处于约15–25℃时存在概率最高, 大

表1 大黄花虾脊兰生物气候变量的评估指标(粗体表示变量用于建模)

Table 1 Assessment of biological environmental variables of *Calanthe sieboldii* (Bold font mean variables used for modeling)

编号 Number	变量描述 Variable description	方差膨胀因子 Variance inflation factor	校正判定系数 Adjusted R^2 (%)
Bio1	年平均气温 Annual mean temperature	2,162.4	13.2
Bio2	昼夜温差月均值 Mean diurnal range	968.6	22.1
Bio3	等温性 Isothermality	231.1	9.6
Bio4	温度季节性 Temperature seasonality	3,230.3	19.3
Bio5	最暖月最高温 Max temperature of warmest month	27,969.6	8.1
Bio6	最冷月最低温 Min temperature of coldest month	127,767.6	12.9
Bio7	年均温差 Temperature annual range	146,914.7	21.1
Bio8	最湿季均温 Mean temperature of wettest quarter	11.5	21.5
Bio9	最干季均温 Mean temperature of driest quarter	42.8	11.3
Bio10	最暖季均温 Mean temperature of warmest quarter	2,009.7	6.3
Bio11	最冷季均温 Mean temperature of coldest quarter	11,340.5	12.5
Bio12	年均降水量 Annual precipitation	105.3	29.9
Bio13	最湿月降水量 Precipitation of wettest month	207.9	27.8
Bio14	最干月降水量 Precipitation of driest month	332.1	26.6
Bio15	降水季节性 Precipitation seasonality	20.2	17.7
Bio16	最湿季降水量 Precipitation of wettest quarter	228.8	29.9
Bio17	最干季降水量 Precipitation of driest quarter	382.3	27.0
Bio18	最暖季降水量 Precipitation of warmest quarter	54.5	15.4
Bio19	最冷季降水量 Precipitation of coldest quarter	40.4	28.6

于25℃后迅速下降, 适宜区间变窄; 最湿月降水量约为200–400 mm时存在概率最大; 降水季节性大于60 mm后存在概率显著下降至0附近(附录3)。

2.3 大黄花虾脊兰分布格局变化

整体模型预测当前大黄花虾脊兰适宜度较高的区域主要集中在华中和华东, 包括四川与陕西交界处、湖北西部、湖南西南部与广西交界处、江西中西部、安徽南部到浙江福建交界处等(图1)。未来气候情景下3种全球气候模式表现出了一致的趋势, RCP2.6气候情境下大黄花虾脊兰适生区增长13.8%–34.7%, 而RCP4.5到RCP8.5适生区可能净收缩6.4%–59.0%不等(表2)。出现向贵州西部、云南南部、四川中部和陕西南部等高海拔地区移动的趋势(图2), 其中不同气候情景下的适生区差异为35.1%–87.5%, 大于不同年代间的差异0.8%–39.1%(表2)。

2.4 木蜂分布格局变化

3种木蜂的当前适生区存在于华北、华中、华东和华南等大部分省区, 面积共计3,326,189 km²(图3, 表3)。未来气候情景下木蜂适生区总体呈现收缩并向西北和东北移动的趋势。具体而言, 在CCSM4气候模式下, 木蜂适生区2050年不同情景下面积净收缩16.4%–19.7%, 随着气候变化幅度增

加出现先减少后小幅上升的波动; 2070年不同情景下面积净收缩13.0%–23.0%, 随着碳排放增加逐渐缩减; 气候情景与年代间的适生区面积差异均小于10%(表3)。

2.5 适生区重叠变化

当前大黄花虾脊兰与木蜂共同分布区的面积为382,189 km², 覆盖了90.0%的大黄花虾脊兰现有分布区, 传粉者缺失主要出现在湖南中部(图3, 表3)。未来气候变化情景下大黄花虾脊兰分布区大幅

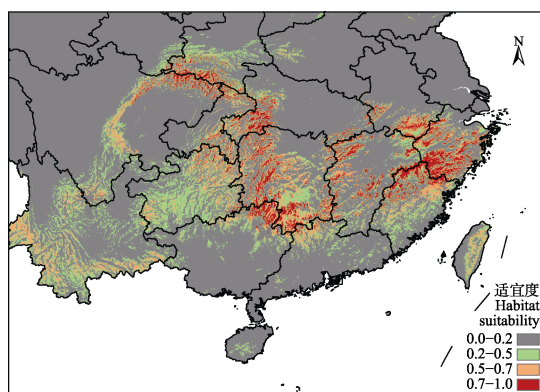


图1 概率加权平均整合模型预测当前大黄花虾脊兰适宜度
Fig. 1 Predicted current habitat suitability of *Calanthe sieboldii* by ensemble model of weighted mean of probabilities

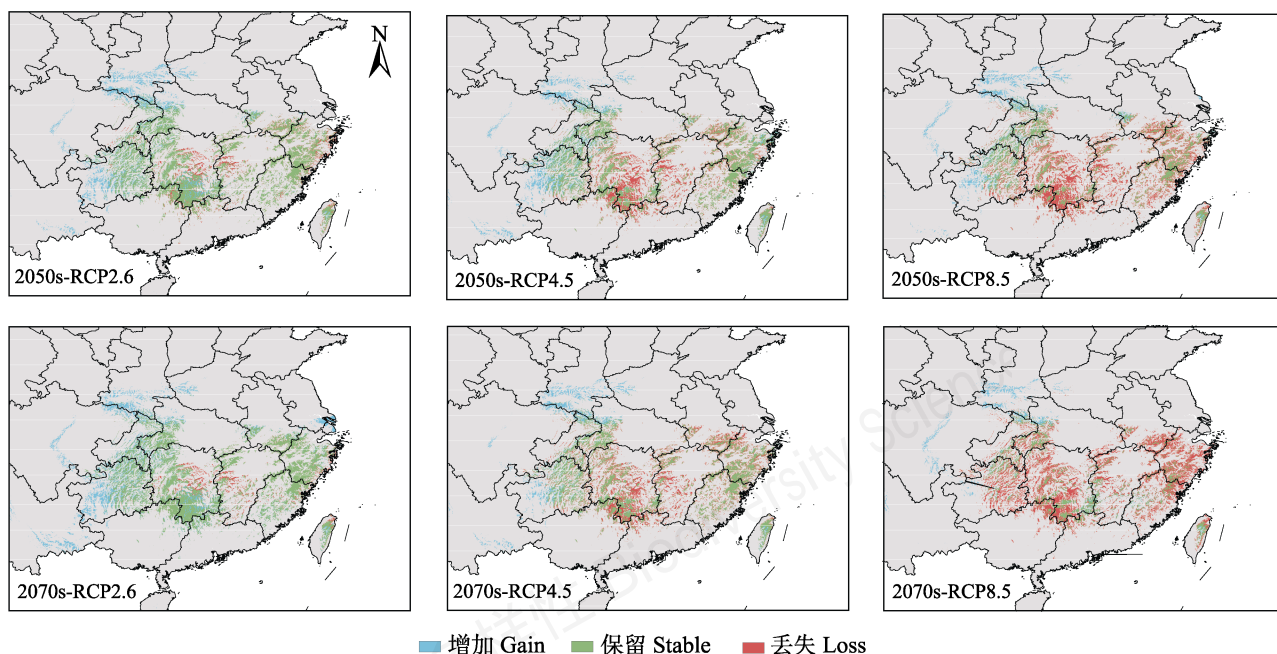


图2 概率加权平均整合模型预测大黄花虾脊兰未来不同气候情景下适生区变化
Fig. 2 Predicted suitable habitats change of *Calanthe sieboldii* by ensemble model of weighted mean of probabilities under different climate change scenarios

表2 不同全球气候模式及气候情景下大黄花虾脊兰适生区的变化

Table 2 Changes of suitable areas of *Calanthe sieboldii* under different global climate models and climatic scenarios

气候模式 Climate models	年代 Time	气候情景 Scenarios	当前分布区 Current range (km ²)	丢失 Loss (km ²)	增加 Gain (km ²)	未来分布区 Future range (km ²)	适生区净变化率 Net changes in suitable area (%)
CCSM4	2050	RCP2.6	424,281	64,782	138,733	498,232	17.4
		RCP4.5	424,281	148,569	121,545	397,257	-6.4
		RCP8.5	424,281	242,163	100,146	282,264	-33.5
	2070	RCP2.6	424,281	40,928	188,254	571,607	34.7
		RCP4.5	424,281	176,090	92,036	340,227	-19.8
		RCP8.5	424,281	303,405	79,212	200,088	-52.8
HadGEM2-AO	2050	RCP2.6	424,281	120,838	185,188	488,631	15.2
		RCP4.5	424,281	188,459	149,785	385,607	-9.1
		RCP8.5	424,281	223,285	138,763	339,759	-19.9
	2070	RCP2.6	424,281	135,160	196,285	485,406	14.4
		RCP4.5	424,281	267,545	120,198	276,934	-34.7
		RCP8.5	424,281	330,576	80,286	173,991	-59.0
FGOALS-g2	2050	RCP2.6	424,281	94,930	153,479	482,830	13.8
		RCP4.5	424,281	148,569	121,545	397,257	-6.4
		RCP8.5	424,281	242,163	100,146	282,264	-33.5
	2070	RCP2.6	424,281	40,928	188,254	571,607	34.7
		RCP4.5	424,281	176,090	92,036	340,227	-19.8
		RCP8.5	424,281	303,405	79,212	200,088	-52.8

表3 整体模型预测CCSM4气候模式中未来不同气候情景下大黄花虾脊兰与木蜂适生区重叠分布区的变化

Table 3 Predicted habitats overlap change of *Calanthe sieboldii* and *Xylocopa* spp. by ensemble model of CCSM4 climate models under different future climate scenarios

年代 Time	气候情景 Scenarios	大黄花虾脊兰适生区 Suitable areas of <i>Calanthe sieboldii</i> (km ²)	木蜂适生区 Suitable areas of <i>Xylocopa</i> spp. (km ²)	共同分布区 Co-distribution areas (km ²)	共同分布区占大黄花虾脊兰适生区比例 Proportion of co-distribution areas among suitable areas of <i>Calanthe sieboldii</i> (%)	
当前	Current	-	424,281	3,326,189	382,189	90.0
2050	RCP2.6	498,232	2,725,353	460,145	92.4	
	RCP4.5	397,257	2,672,072	347,495	87.5	
	RCP8.5	282,264	2,780,090	255,319	90.4	
2070	RCP2.6	571,607	2,895,034	511,387	89.5	
	RCP4.5	340,227	2,747,877	294,294	86.5	
	RCP8.5	200,088	2,561,470	157,259	78.6	

收缩,而木蜂适生区则向内蒙古、辽宁、吉林和黑龙江等地移动。由于两者适生区移动的差异,未来大黄花虾脊兰与传粉者共同分布区占大黄花虾脊兰适生区面积的比例可能比当前下降2.5%–11.4%,同时共同分布区域面积净变化率随着气候变化加剧,从增加33.8%到减少58.6% (表3)。

3 讨论

3.1 整体模型评估

本研究通过整合单一算法模型产生的整体模型的预测准确性远高于单一算法模型,2种整合方法(概率加权平均和投票平均)产生的整体模型的评

估值都有显著提升,说明整体模型能更好地反映物种对于环境变量的需求。其中概率加权平均的评分高于投票平均,这可能是由于不同算法产生的单一算法模型之间优劣不一,一致性不强,而加权后产生了更好的结果。将不同算法产生的模型进行整合能够提高精确度,减少单一算法模型的不确定性,产生更为合理的物种分布预测,尤其对于预测样本量较少的稀有物种而言这更为重要(Lomba et al, 2010; Jones-Farrand et al, 2011; Guo et al, 2015)。

3.2 对气候变化的响应差异

物种对气候变化的响应通常是独特的,大黄花虾脊兰与木蜂对环境变量表现出一定的适应性差

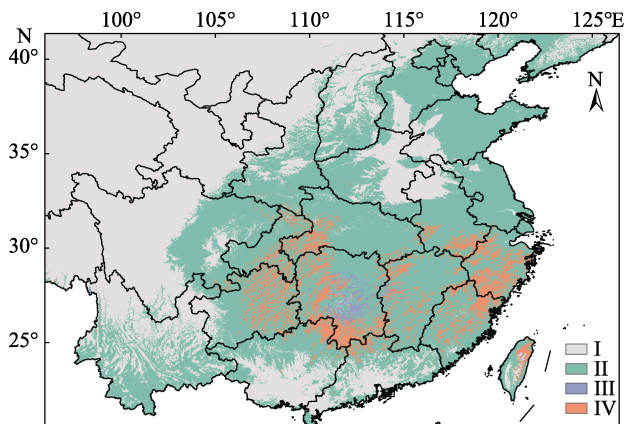


图3 概率加权平均整合模型预测当前大黄花虾脊兰与3种木蜂重叠分布区。I: 非适生区; II: 木蜂适生区; III: 大黄花虾脊兰适生区; IV: 共同分布区。

Fig. 3 Predicted current suitable habitats of *Calanthe sieboldii* and *Xylocopa* spp. by ensembled model of weighted mean of probabilities. I, Non-suitable habitats; II, suitable habitats of *Xylocopa* spp.; III, suitable habitats of *Calanthe sieboldii*; IV, Co-distribution areas.

异,主要体现在两者适生区呈现分歧甚至相反的变化。大黄花虾脊兰适生区面积出现先上升后强烈缩减的情形,可能是由于对气候的适应范围狭窄,其响应曲线显示最湿季均温在15–25℃之间存在概率较高(附录3),在理想情景(RCP2.6)下气温上升不超过2℃,而RCP8.5情景下全球温度上升可达4.8℃,造成现有适生区的丢失。温度不是植物受未来气候变化影响的唯一因素,降水的改变同样影响植物对环境的适应性(Zhao & Running, 2010)。在所有变量中与降水有关的变量对大黄花虾脊兰的分布影响较大,如响应曲线显示最湿月降水量的需求为200 mm以上。野外调查发现大黄花虾脊兰居群主要分布于河岸陡崖下的土壤湿润肥沃处,这可能是由于该物种对于土壤养分和水分的要求较高(张孝然等, 2017)。另外,地生兰种子与附生兰种子相比,前者种皮表面存在疏水层,吸收水分更慢,因此萌发和生长可能需要更多持续降水(Yoder et al, 2000)。

由于对气候适应能力更强,木蜂适生区面积远远大于大黄花虾脊兰,并且在未来气候条件下变化幅度较小(-13.0%到-23.0%),这可能与木蜂物种的生物特性有关。相关研究表明木蜂属主要分布在热带和亚热带,绝大多数木蜂物种都能耐受高温,甚至能在40℃高温下活动(Chappell, 1982; Heinrich & Buchmann, 1986)。随气候变化木蜂适生区总体下降,产生小幅波动,并且模型整体分数较低,可能是由

于木蜂分布受到生物因素尤其是人为活动的较大影响,而现有环境变量未能将其考虑在内,从而影响预测结果。温度的上升将使蜂类物候期提前,从而影响与食源植物物候的匹配关系(Ignasi et al, 2011)。木蜂对未来气候变化的响应也包括其适生区的移动,木蜂适生区在不同气候情景下出现较为一致的移动趋势,即向西北和东北地区移动,分布范围的改变也可能影响木蜂和植物的关系。

3.3 传粉者分布减少的影响

大黄花虾脊兰和木蜂对气候变化的不同响应体现在适生区移动方向的差异上,未来两者在中华和华东的共同分布区大幅减少将直接导致共同分布区占大黄花虾脊兰适生区的比例下降,意味着在一些区域内传粉者可能减少或缺失。特化传粉类型的植物更容易受到传粉者减少的影响(Aguilar et al, 2006),并且这类植物可能与传粉者同步减少(Biesmeijer et al, 2006)。传粉者缺失对大黄花虾脊兰的影响可能来自多个方面,就个体而言,传粉者数量下降或者分布的不连续都可能导致授粉失败和结实率降低。例如将不同生境的手参属物种 *Gymnadenia odoratissima* 居群进行互相移栽后缺少特定传粉者的居群个体结实率出现显著下降(Sun et al, 2014)。对传粉者缺失的大黄花虾脊兰种群而言,由于具有多年生和营养繁殖等补偿性特征,种群也许能在短时间内得以保存(Bond et al, 1994),但无法进行种群间基因交流将降低物种整体遗传多样性。有研究表明,兰科植物能通过无性繁殖克服果实数量不足的困难,但有性繁殖仍然是确保后代遗传多样性的主要途径(Sipes & Tepedino, 1995)。兰科植物的种子通常非常细小而轻盈,可以通过空气、水流或动物携带等方式进行长距离传播(Arditti & Ghani, 2000),因此传粉者缺失还可能限制大黄花虾脊兰种群在未来气候变化情景下迁移到新适生区的能力。相反,分布重叠区减少对于多食性的传粉木蜂影响较小,因为大黄花虾脊兰花朵并不为木蜂提供报酬。

4 模型预测限制

本研究模型的建立和分析存在一些内在的局限性和挑战。首先,实地调查不够全面,所使用的物种分布数据不一定能代表所有物种的典型分布模式,可能产生人为偏向性,如对偏远地区和复杂

地形的调查密度小于交通发达的区域。其次,并未将生物因素作为模型预测变量,因此对物种分布的模拟只停留于环境适宜或者理论生态位,而不是物种的实际生态位。最后,将不同未来气候模式和情景进行整合增加了模型对不确定性的包容性,但将模型用于超出当前训练数据的未来环境条件(即外推法)对预测结果的可靠性也有一定影响(Miller et al, 2004)。此外,物种的迁移能力或迁移障碍以及应对环境变化的进化速率等未被纳入模型的因素也可能影响物种未来的分布(Sheth & Angert, 2014; Ozinga et al, 2005)。因此,相关部门或研究者在应用预测结果进行野外调查和种群保育实践时应当考虑以上原因。

5 保育建议

本研究表明,大黄花虾脊兰的生存情况可能由于未来气候变化而进一步恶化,同时面临适生区大幅收缩、破碎化并且与传粉昆虫共同分布减少等后果。因此对大黄花虾脊兰的保育提出以下建议:(1)对于持续存在的适生区,尤其是现在仍有野生大黄花虾脊兰种群的地区划定保护红线,确保其生态环境、繁育条件和生态功能得到保护,保持乃至增加现有种群数量。(2)对于未来适生区变化的区域,进行迁地保护或移入人工环境中培养,防止种群遗传多样性丧失,再将人工种植的植株回归到野外适宜生境中,建立能够自然更新的新种群。(3)重点关注影响大黄花虾脊兰分布的生物因子。首先,应当对这些木蜂物种进行研究,如其传粉效率和生理特性等;其次,要在共同分布区重点保护这些物种,减少对木蜂栖息所需的木结构房屋的拆除和食源植物的破坏等;最后,当无木蜂分布的地区引入大黄花虾脊兰时,应考虑通过构建人工蜂巢等方式引入木蜂作为传粉媒介。此外,未来对于共生真菌或植食者等生物因子也应进行全面考察,以期制定更为完备的保育策略。

参考文献

- Aguilar R, Ashworth L, Galetto L, Aizen MA (2006) Plant reproductive susceptibility to habitat fragmentation: Review and synthesis through a meta-analysis. *Ecology Letters*, 9, 968–980.
- Allouche O, Tsoar A, Kadmon R (2006) Assessing the accuracy of species distribution models: Prevalence, Kappa and the true skill statistic (TSS). *Journal of Applied Ecology*, 43, 1223–1232.
- Alsos IG, Ehrlich D, Thuiller W, Eidesen PB, Tribsch A, Schönswetter P, Lagaye C, Taberlet P, Brochmann C (2012) Genetic consequences of climate change for northern plants. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 279, 2042–2051.
- Araujo M, Luoto M (2010) The importance of biotic interactions for modelling species distributions under climate change. *Global Ecology & Biogeography*, 16, 743–753.
- Arditti J, Ghani AKA (2000) Numerical and physical properties of orchid seeds and their biological implications. *New Phytologist*, 145, 367–421.
- Austin MP (1999) A silent clash of paradigms: Some inconsistencies in community ecology. *Oikos*, 86, 170–178.
- Biesmeijer JC, Roberts SPM, Reemer M, Ohlemüller R, Edwards M, Peeters T, Schaffers AP, Potts SG, Kleukers R, Thomas CD, Settele J, Kunin WE (2006) Parallel declines in pollinators and insect-pollinated plants in Britain and the Netherlands. *Science*, 313, 351–354.
- Bond WJ, Lawton JH, May RM (1994) Do mutualisms matter? Assessing the impact of pollinator and disperser disruption on plant extinction. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B: Biological Sciences*, 344, 83–90.
- Bourg NA, Mcshea WJ, Gill DE (2005) Putting a CART before the search: Successful habitat prediction for a rare forest herb. *Ecology*, 86, 2793–2804.
- Chappell MA (1982) Temperature regulation of carpenter bees (*Xylocopa californica*) foraging in the Colorado Desert of southern California. *Physiological Zoology*, 55, 267–280.
- Chen XC, Xu Y, Xu CH, Yao Y (2014) Assessment of precipitation simulations in China by CMIP5 multi-models. *Progressus Inquisitiones De Mutatione Climatis*, 10, 217–225. (in Chinese with English abstract) [陈晓晨, 徐影, 许崇海, 姚遥 (2014) CMIP5 全球气候模式对中国地区降水模拟能力的评估. *气候变化研究进展*, 10, 217–225.]
- Chen ZD, Ying JS, Lu AM (2012) Disjunct distribution of seed plants between southwestern China and Taiwan Island of China. *Chinese Bulletin of Botany*, 47, 551–570. (in Chinese with English abstract) [陈之端, 应俊生, 路安民 (2012) 中国西南地区与台湾种子植物间断分布现象. *植物学报*, 47, 551–570.]
- Danabasoglu G, Bates SC, Briegleb BP, Jayne SR, Jochum M, Large WG, Peacock S, Yeager SG (2012) The CCSM4 ocean component. *Journal of Climate*, 25, 1361–1389.
- DeLong ER, DeLong DM, Clarke-Pearson DL (1988) Comparing the areas under two or more correlated receiver operating characteristic curves: A nonparametric approach. *Biometrics*, 44, 837–845.
- Dormann CF, Elith J, Bacher S, Buchmann C, Carl G, Carré G, Marquéz JRG, Gruber B, Lafourcade B, Leitão PJ (2013) Collinearity: A review of methods to deal with it and a

- simulation study evaluating their performance. *Ecography*, 36, 27–46.
- Elith J, Leathwick JR (2009) Species distribution models: Ecological explanation and prediction across space and time. *Annual Review of Ecology, Evolution, & Systematics*, 40, 677–697.
- Friedman JH (1991) Multivariate adaptive regression splines. *The Annals of Statistics*, 19, 1–67.
- GBIF.org (2019) GBIF occurrence download. <https://doi.org/10.15468/dl.8fcyvs/>. (accessed on 2019-01-20)
- Guisan A, Thuiller W (2005) Predicting species distribution: Offering more than simple habitat models. *Ecology Letters*, 8, 993–1009.
- Guisan A, Thuiller W, Zimmermann NE (2017) *Habitat Suitability and Distribution Models: With Applications in R*. Cambridge University Press, Cornwall.
- Guisan A, Zimmermann NE (2000) Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modelling*, 135, 147–186.
- Guo C, Lek S, Ye S, Wei L, Liu J, Li Z (2015) Uncertainty in ensemble modelling of large-scale species distribution: Effects from species characteristics and model techniques. *Ecological Modelling*, 306, 67–75.
- Hegland SJ, Nielsen A, Lázaro A, Bjerknes AL, Totland Ø (2009) How does climate warming affect plant–pollinator interactions? *Ecology Letters*, 12, 184–195.
- Heinrich B, Buchmann SL (1986) Thermoregulatory physiology of the carpenter bee, *Xylocopa varipuncta*. *Journal of Comparative Physiology B*, 156, 557–562.
- Heusser LE (2000) Rapid oscillations in western North America vegetation and climate during oxygen isotope stage 5 inferred from pollen data from Santa Barbara Basin (Hole 893A). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 161, 407–421.
- Ignasi B, Ascher JS, David W, Danforth BN, Sheila C, Sarah K, Rachael W (2011) Climate-associated phenological advances in bee pollinators and bee-pollinated plants. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 108, 20645–20649.
- Jane M, Craze PG, Waser NM, Price MV (2007) Global warming and the disruption of plant-pollinator interactions. *Ecology Letters*, 10, 710–717.
- Johnson SD, Steiner KE (2000) Generalization versus specialization in plant pollination systems. *Trends in Ecology & Evolution*, 15, 140–143.
- Jones-Farrand DT, Fearer TM, Thogmartin WE, Thompson FR, Nelson MD, Tirpak JM (2011) Comparison of statistical and theoretical habitat models for conservation planning: The benefit of ensemble prediction. *Ecological Applications*, 21, 2269–2282.
- Karger DN, Conrad O, Böhner J, Kawohl T, Kreft H, Soria-Auza RW, Zimmermann NE, Linder HP, Kessler M (2017) Climatologies at high resolution for the earth's land surface areas. *Scientific Data*, 4, 170122.
- Liaw A, Wiener M (2002) Classification and regression by randomForest. *R News*, 2, 18–22.
- Lomba A, Pellissier L, Randin C, Vicente J, Moreira F, Honrado J, Guisan A (2010) Overcoming the rare species modelling paradox: A novel hierarchical framework applied to an Iberian endemic plant. *Biological Conservation*, 143, 2647–2657.
- Luo M, Wang H, Lü Z (2017) Evaluating the performance of species distribution models Biomod2 and MaxEnt using the giant panda distribution data. *Journal of Applied Ecology*, 28, 4001–4006. (in Chinese with English abstract) [罗玫, 王昊, 吕植 (2017) 使用大熊猫数据评估Biomod2和MaxEnt分布预测模型的表现. *应用生态学报*, 28, 4001–4006.]
- Maschinski J, Baggs JE, Quintana-Ascencio PF, Menges ES (2010) Using population viability analysis to predict the effects of climate change on the extinction risk of an endangered limestone endemic shrub, Arizona cliffrose. *Conservation Biology*, 20, 218–228.
- McCaffrey DF, Ridgeway G, Morral AR (2004) Propensity score estimation with boosted regression for evaluating causal effects in observational studies. *Psychological Methods*, 9, 403–425.
- McCullagh P (1989) *Generalized Linear Models*. Routledge, New York.
- Miller JR, Turner MG, Smithwick EA, Dent CL, Stanley EH (2004) Spatial extrapolation: The science of predicting ecological patterns and processes. *BioScience*, 54, 310–320.
- Ozinga WA, Schaminée JH, Bekker RM, Bonn S, Poschold P, Tackenberg O, Bakker J, Groenendaal JMV (2005) Predictability of plant species composition from environmental conditions is constrained by dispersal limitation. *Oikos*, 108, 555–561.
- Parmesan C, Duarte C, Poloczanska E, Richardson AJ, Singer MC (2011) Overstretching attribution. *Nature Climate Change*, 1, 2–4.
- Pearson RG, Dawson TP (2003) Predicting the impacts of climate change on the distribution of species: Are bioclimate envelope models useful? *Global Ecology and Biogeography*, 12, 361–371.
- Phillips SJ, Anderson RP, Schapire RE (2006) Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling*, 190, 231–259.
- R Core Team (2019) *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing. <https://www.R-project.org/>. (accessed on 2019-05-13)
- Sheth SN, Angert AL (2014) The evolution of environmental tolerance and range size: A comparison of geographically restricted and widespread *Mimulus*. *Evolution*, 68, 2917–2931.
- Sipes SD, Tepedino VJ (1995) Reproductive biology of the rare

- orchid, *Spiranthes diluvialis*: Breeding system, pollination, and implications for conservation. *Conservation Biology*, 9, 929–938.
- Suggitt AJ, Wilson RJ, August TA, Beale CM, Bennie JJ, Dordolo A, Fox R, Hopkins JJ, Isaac NJB, Jorieux P (2014) Climate Change Refugia for the Flora and Fauna of England. Natural England Commissioned Reports NECR162, London.
- Sugiura N (2013) Specialized pollination by carpenter bees in *Calanthe striata* (Orchidaceae), with a review of carpenter bee pollination in orchids. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 171, 730–743.
- Sun M, Gross K, Schiestl FP (2014) Floral adaptation to local pollinator guilds in a terrestrial orchid. *Annals of Botany*, 113, 289–300.
- Tremblay RL, Ackerman JD, Zimmerman JK, Calvo RN (2004) Variation in sexual reproduction in orchids and its evolutionary consequences: A spasmodic journey to diversification. *Biological Journal of the Linnean Society*, 84, 1–54.
- van der Cingel N (2001) *An Atlas of Orchid Pollination: European Orchids*. CRC Press, Rotterdam.
- van Vuuren DP, Edmonds J, Kainuma M, Riahi K, Thomson A, Hibbard K, Hurtt GC, Kram T, Krey V, Lamarque JF, Masui T, Meinshausen M, Nakicenovic N, Smith SJ, Rose SK (2011) The representative concentration pathways: An overview. *Climatic Change*, 109, 5–31.
- Wilfried T, Damien G, Robin E, Frank B (2019) *biomod2: Ensemble Platform for Species Distribution Modeling*. R package version 3.3–7.1. <https://CRAN.R-project.org/package=biomod2/>. (accessed on 2019-05-27)
- Xie D, Zhang C, Zhang MH, Wu MH, Zhang DG (2017) New records of monocotyledon plants in Hubei. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 37, 815–819. (in Chinese with English abstract) [谢丹, 张成, 张梦华, 吴名鹤, 张代贵 (2017) 湖北单子叶植物新记录. *西北植物学报*, 37, 815–819.]
- Yoder JA, Zettler LW, Stewart SL (2000) Water requirements of terrestrial and epiphytic orchid seeds and seedlings, and evidence for water uptake by means of mycotrophy. *Plant Science*, 156, 145–150.
- Zhang XR, Pu Z, Huang ZH, Zhou X, Xing SH (2017) Habitat characteristics and niche analysis of *Calanthe sieboldii* Decne. survival community. *Plant Science Journal*, 35, 799–806. (in Chinese with English abstract) [张孝然, 蒲真, 黄治昊, 周鑫, 邢韶华 (2017) 大黄花虾脊兰生境特征及生存群落物种生态位分析. *植物科学学报*, 35, 799–806.]
- Zhao MS, Running SW (2010) Drought-induced reduction in global terrestrial net primary production from 2000 through 2009. *Science*, 329, 940–943.

(责任编辑: 张大勇 责任编辑: 黄祥忠)

附录 Supplementary Material

附录1 大黄花虾脊兰和3种木蜂分布的经纬度坐标

Appendix 1 The coordinate of *Calanthe sieboldii* and three *Xylocopa* occurrence

<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2019367-1.pdf>

附录2 方差膨胀因子小于10的环境变量间的相关系数矩阵

Appendix 2 Correlation coefficient matrix between environmental variables with variance inflation factor value less than 10

<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2019367-2.pdf>

附录3 大黄花虾脊兰存在概率对气候变量的响应曲线

Appendix 3 Response curves of occurrence probability of *Calanthe sieboldii* to climate variables

<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2019367-3.pdf>



•研究报告•

刈割强度对大针茅草原地上生物量 时间稳定性的影响

张 峰 郑佳华 赵萌莉* 陈大岭 杨 阳 乔芥瑢 赵天启

(内蒙古农业大学草原与资源环境学院, 呼和浩特 010019)

摘要: 在草地刈割过程中, 群落地上生物量的时间稳定性与物种多样性及物种异步性关系密切。本文基于2014–2018年的野外刈割实验, 研究了围封(对照, 无刈割)、轻度(留茬8 cm)、中度(留茬5 cm)和重度(留茬2 cm)等不同刈割强度对内蒙古大针茅(*Stipa grandis*)典型草原地上生物量时间稳定性的影响。结果表明: (1)与围封相比, 刈割对群落时间稳定性无显著影响, 但对种群平均时间稳定性影响显著, 重度刈割处理的种群平均时间稳定性显著降低; 且种群平均时间稳定性与群落时间稳定性无显著相关关系, 表明这二者独立波动。(2)与围封相比, 重度刈割处理的物种丰富度显著降低, 但它与群落时间稳定性无显著相关关系, 表明物种丰富度不是群落地上生物量时间稳定性的主导因素; 此外, 重度刈割处理的群落抵抗力显著降低, 但也与群落时间稳定性无显著相关关系。(3)异步性与群落稳定性存在极显著正相关关系, 但刈割对异步性无显著影响, 故未造成群落稳定性显著变化。因此, 异步性可能是影响群落时间稳定性的主导效应之一, 在草地管理与利用过程中, 可从物种异步性角度来对草地稳定性进行评价。

关键词: 时间稳定性; 异步性; 功能群; 刈割; 留茬高度; 抵抗力

Effects of mowing intensity on temporal stability of aboveground biomass in the *Stipa grandis* steppe

Feng Zhang, Jiahua Zheng, Mengli Zhao*, Daling Chen, Yang Yang, Jirong Qiao, Tianqi Zhao

College of Grassland, Resource and Environment, Inner Mongolia Agricultural University, Hohhot 010019

Abstract: We conducted a mowing experiment between 2014 and 2018 to test the effects of different mowing intensity on the temporal stability of aboveground biomass in the *Stipa grandis* typical steppe in Inner Mongolia. Four mowing treatments were tested: enclosure (CK, no mowing), light mowing (stubble 8 cm), moderate mowing (stubble 5 cm) and heavy mowing (stubble 2 cm). We found that mowing had no significant effect on the temporal stability of the community compared with the enclosure, but it had a significant impact on the mean temporal stability of species. Under heavy mowing the mean temporal stability of species significantly decreased, and there was no significant correlation between the mean temporal stability of species and the temporal stability of community, indicating that these fluctuated independently. Compared with the enclosure (CK), species richness under heavy mowing reduced significantly, but had no significant correlation with community temporal stability, indicating that species richness was not the dominant factor in the temporal stability of community. In addition, the community resistance reduced significantly under heavy mowing but it also had no significant correlation with the temporal stability of the community. We found that there was a very significantly positive correlation between asynchrony and community temporal stability, but that mowing had no significant effect on asynchrony, so it did not cause significant changes in community stability. Therefore, asynchrony may be one of the dominant effects on the temporal stability of the community. In the process of grassland management and utilization, the stability of grassland could be evaluated from the perspective of species asynchrony.

Key words: temporal stability; asynchrony; functional groups; mowing; stubble height; resistance

收稿日期: 2019-12-23; 接受日期: 2020-07-02

基金项目: 内蒙古自治区科技计划(2019ZD008)和国家自然科学基金(31861143001)

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

由于物种丧失速度加剧造成生态系统稳定性及其功能受到严重影响,生物多样性对生态系统功能的影响已引起广泛关注(Baert et al, 2016)。时间稳定性(temporal stability)指非平衡或近平衡生态系统的功能稳定性(Tilman, 1999),通常利用生态系统功能如密度或生物量在时间尺度上的变异系数的倒数(inverse of variable coefficient, ICV)进行度量(Tilman, 1999; Cardinale et al, 2013; Gross et al, 2014)。许多研究表明,较高的生物多样性能维持较高的时间稳定性(Pimm, 1984; Jiang & Pu, 2009; Gross et al, 2014)。其中主要的潜在机制则是物种异步性,它通过影响种间竞争或对环境的不同响应成为生态系统稳定性的主要驱动力(Isbell et al, 2009)。在受到外界割草或放牧等干扰时,草地群落结构及稳定性发生变化,通过调节物种对干扰的不同响应方式来影响物种间异步性,从而影响其群落时间稳定性(Loreau & de Mazancourt, 2013)。

近年来,由于环境变化及放牧、打草等人为干扰致使草地生态系统结构及功能发生相应变化,造成物种非随机丧失(Isbell et al, 2013a)以及生态系统稳定状态的变化(Saccone et al, 2014),尤其是在干旱半干旱地区,不可持续的畜牧业生产方式被认为是生态系统稳定性下降和多样性丧失的最大驱动力(Ren et al, 2012);但生态系统稳定性的维持机制尚不明确(Hooper et al, 2005; Jiang et al, 2009; Grman et al, 2010)。如今,对稳定性的研究主要集中于多样性-稳定性的关系。有研究表明,物种多样性或物种丰富度增加能提高生态系统的功能及稳定性且能降低其变异性,故能增加其时间稳定性(Isbell et al, 2011, 2013b; Cardinale et al, 2013);但也有研究表明,多样性-稳定性不是简单的线性关系(Goodman, 1975),而可能存在一个多样性阈值(King & Pimm, 1983),可能为饱和和增加模式。物种多样性较低时,增加物种多样性可提高群落的稳定性,但当物种多样性达到一定程度时,物种多样性继续增加则对群落稳定性无明显促进作用(Grime, 1998)。群落由多个物种组成,不同物种均具有不同的属性,其对环境波动的反应方式(Loreau & de Mazancourt, 2013)或反应时间(Hector et al, 2010)不同。当受到外界干扰时,物种丰富度发生相应变化导致物种间竞争作用改变或其对环境的响应会造成种间协方差改变,进而产生异步性效应,使得种

间互补性动态对群落的稳定性造成一定影响(Yang et al, 2012; Mariotte et al, 2013)。刈割干扰不仅可以直接改变草地群落的物种多样性,还可与年度降水等气候因素共同对群落时间稳定性产生影响;此外,不同刈割强度会造成各物种对干扰的响应不同,进而产生异步性效应作用于群落时间稳定性,促使其发生变化。

本研究通过在大针茅(*Stipa grandis*)典型草原开展刈割实验,设置不同刈割留茬高度处理,基于2014–2018年5年的实验结果,对优势物种、功能群及群落地上生物量的时间稳定性进行分析,并对物种丰富度、异步性、种群平均时间稳定性及群落抵抗力进行相应分析,旨在对群落、功能群及种群等层次下时间稳定性及其内在机制进行分析,为草地进一步管理利用提供理论基础。本文试图回答以下几个问题:(1)不同刈割强度下,优势物种、功能群及群落时间稳定性有何变化?(2)刈割是否对物种丰富度及异步性造成影响,进而影响群落稳定性?

1 材料与方法

1.1 研究区概况

实验地位于内蒙古锡林郭勒盟锡林浩特市毛登牧场“43万亩生态保护区”(116°29' E, 44°25'29" N),海拔约1,000 m。该区属温带半干旱大陆性气候,干旱少雨,寒暑差异较大,年均气温约-0.3℃,年降水量在300 mm左右,无霜期90–115 d,≥10℃的年积温1,588℃左右。降水集中在6–8月,其中7月降水最多,1月最少。通过实地本底调查发现,实验区草地为大针茅典型草原,建群种为大针茅,优势种为糙隐子草(*Cleistogenes squarrosa*)、知母(*Anemarrhena asphodeloides*)及羊草(*Leymus chinensis*),常见种还有双齿葱(*Allium bidentatum*)、猪毛菜(*Salsola collina*)、刺穗藜(*Chenopodium aristatum*)等。土壤主要为栗钙土、栗褐土,砂壤质地且沙粒性较重,含水量较低,有机质含量约2%–3%。

1.2 样地选择及实验方法

实验样地于2014年5月围建完成,面积为0.24 ha (60 m × 40 m)。设置围封(对照, CK, 无刈割)、轻度刈割(留茬8 cm)、中度刈割(留茬5 cm)和重度刈割(留茬2 cm) 4种处理;设置9个区组作为9次重复,各区组中4个处理随机排列;每个小区面

积为5 m × 3 m, 间隔1.5 m, 共计36个小区。每年于8月中旬(15–18日)使用割草机进行刈割处理1次。

在2014–2018年间, 每年8月中旬生物量高峰期时进行取样。由于小区面积相对较小, 故各小区均只设置1个1 m × 1 m样方, 次年在相邻处取样; 共36个样方。记录样方中出现的物种数, 并将其分种齐地面剪取, 于65℃烘箱中烘至恒重, 作为各物种地上生物量。在取样完成之后, 按照试验设计的相应刈割高度, 对未取样的小区部分进行刈割。

1.3 数据分析

1.3.1 功能群划分

根据白永飞和陈佐忠(2000)对植物生活型功能群的划分, 将所有物种分为多年生丛生禾草(perennial bunch grasses, PB), 多年生根茎禾草(perennial rhizome grasses, PR), 多年生杂类草(perennial forbs, PF), 一、二年生植物(annual & biennial plants, AB)及灌木、半灌木(shrubs & semi-shrubs, SS)。

1.3.2 指标计算

(1)物种丰富度: 以样方出现的物种数 S 表示(董世魁等, 2017)。

(2)时间稳定性用生态系统功能如密度或生物量在时间尺度上的变异系数的倒数(ICV)表示(Tilman, 1999):

$$ICV = \mu/\sigma \quad (1)$$

其中, μ 为地上生物量的时间平均值, σ 为地上生物量的时间标准差。ICV越大, 时间稳定性越高。

(3)异步性(asynchrony):

$$asynchrony = 1 - \varphi_b \quad (2)$$

$$\varphi_b = \frac{\sigma_{bT}^2}{(\sum_{i=1}^S \sigma_{bi})^2} \quad (3)$$

式中, σ_{bT}^2 是群落地上生物量的时间方差, σ_{bi} 是物种地上生物量时间上的标准差, S 是物种数。0 ≤ φ_b ≤ 1, φ_b 值越大, 表示同步性越强, 而异步性越弱。 $\varphi_b = 1$ 时表示物种波动完全同步; $\varphi_b = 0$ 时, 表示物种波动完全异步(王海东等, 2013)。

(4)抵抗力(resistance):

$$resistance = \ln(\text{Bio}_{Mi} / \text{Bio}_{CK}) \quad (4)$$

其中, 抵抗力是指植物群落生物量沿刈割强度梯度变化的相对速率, Bio_{Mi} 为第 i 个刈割处理下群落地上生物量, Bio_{CK} 为围封处理的群落地上生物量(王

海东等, 2013)。分析2014–2018年的群落抵抗力并进行均值化处理。

采用随机区组设计的两因素方差分析方法进行不同刈割处理效应的统计分析, 方差分析模型包括刈割和区组两个因素, 处理间的差异采用Duncan's法进行多重比较, 统计检验的显著水平以 $P \leq 0.05$ 为基准。所有分析通过SPSS 19.0软件完成。

2 结果

2.1 刈割对优势物种、功能群地上生物量的影响

对前4个优势物种地上生物量组成比例的分析表明, 不同刈割强度下大针茅、糙隐子草与羊草地上生物量比例无显著差异($P > 0.05$), 仅有知母在处理间存在差异($P < 0.05$)。围封处理群落中大针茅占据优势地位, 地上生物量占比为54.77%–62.51%, 糙隐子草为10.94%–15.03%, 知母10.08%–13.17%, 羊草4.95%–7.58%。与围封相比, 重度刈割处理下大针茅地上生物量比例降低8.25%, 羊草地上生物量降低2.26%。知母在中度刈割时地上生物量占比最高, 为17.91%, 显著高于轻度刈割时的10.31% ($P < 0.05$)。与围封相比, 刈割使得糙隐子草地上生物量占比增大, 中度刈割时达到最高, 为15.76%。对功能群地上生物量而言, 群落主要由多年生丛生禾草、根茎禾草和杂类草组成, 一、二年生植物及灌木、半灌木较少, 不同刈割强度下各功能群无显著差异($P > 0.05$), 但随着刈割强度增加, 多年生丛生禾草和根茎禾草逐渐降低, 而多年生杂类草逐渐增加; 与围封相比, 重度刈割处理下, 多年生丛生禾草和根茎禾草分别降低6.89%和2.26%, 多年生杂类草占比增加6.18%; 与围封相比, 轻度与重度刈割处理下, 一、二年生植物占比分别增加4.32%和2.99% (图1)。

2.2 刈割对群落、功能群及优势物种地上生物量时间稳定性的影响

2014–2018年群落、功能群及优势物种地上生物量时间稳定性分析结果表明, 无论是在种群层次还是在功能群与群落层次上, 地上生物量的时间稳定性均无显著差异($P > 0.05$) (图2)。

2.3 刈割对异步性、群落抵抗力、种群平均时间稳定性及物种丰富度的影响

不同刈割强度下异步性、群落抵抗力、种群平均时间稳定性及物种丰富度分析结果表明, 与围封

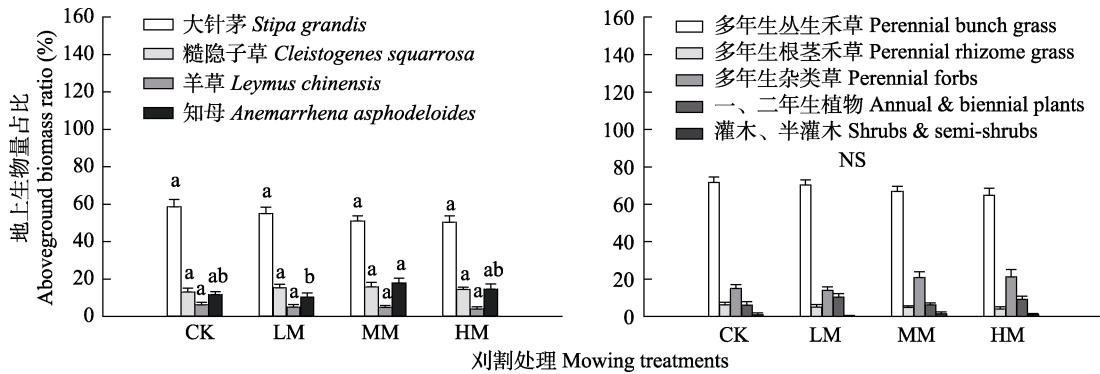


图1 不同刈割强度下优势物种(A)及功能群(B)地上生物量的比例。CK: 对照, 围封不刈割; LM: 轻度刈割; MM: 中度刈割; HM: 重度刈割。不同字母表示差异显著; NS: 不显著。

Fig. 1 Aboveground biomass ratio of dominant species (A) and functional groups (B) to total aboveground biomass under different mowing intensity. CK, Control, enclosure and not mowing; LM, Light mowing; MM, Moderate mowing; HM, Heavy mowing. Different letters indicate significant difference; NS, Not significant.

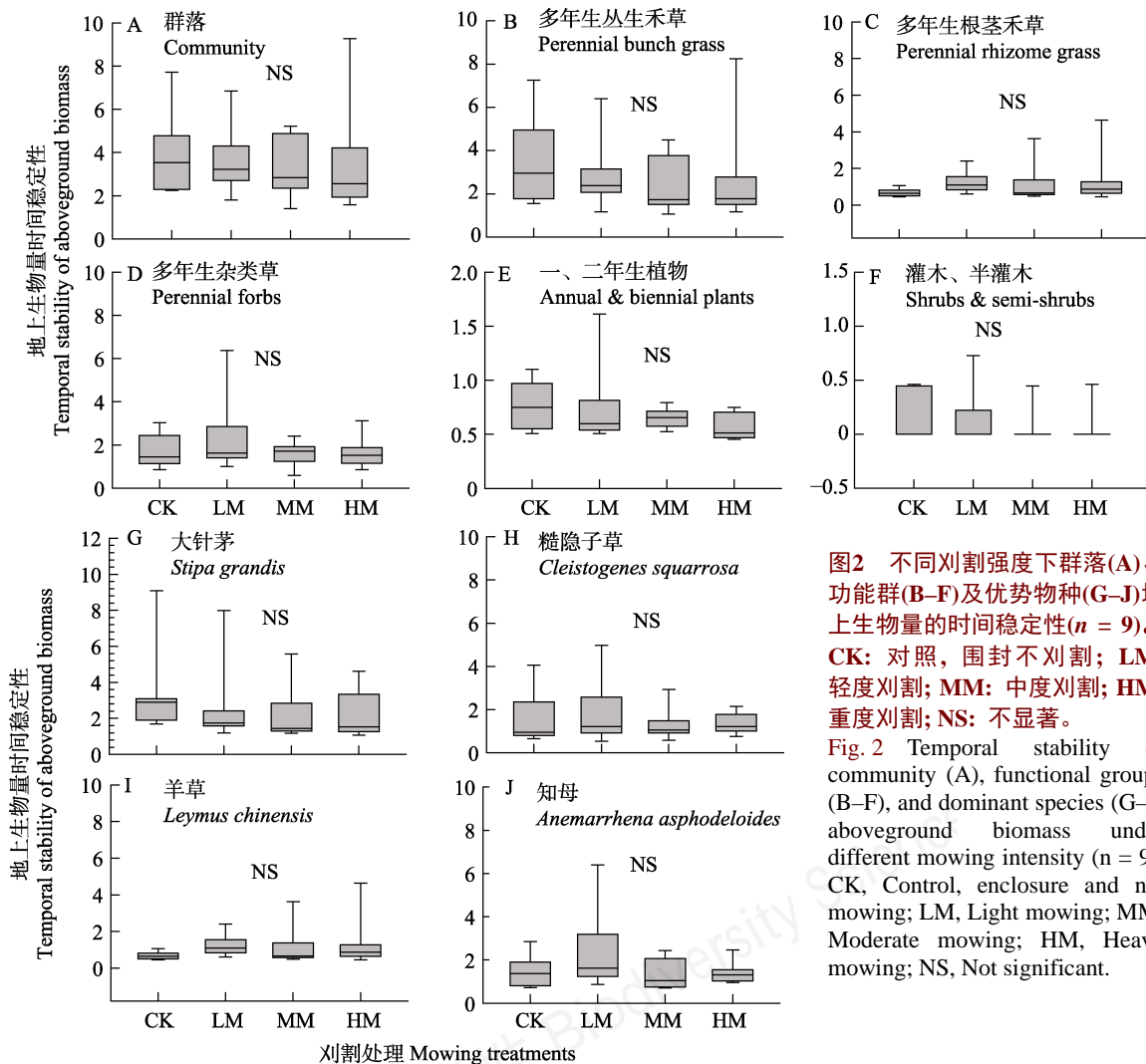


图2 不同刈割强度下群落(A)、功能群(B-F)及优势物种(G-J)地上生物量的时间稳定性(n = 9)。CK: 对照, 围封不刈割; LM: 轻度刈割; MM: 中度刈割; HM: 重度刈割; NS: 不显著。

Fig. 2 Temporal stability of community (A), functional groups (B-F), and dominant species (G-J) aboveground biomass under different mowing intensity (n = 9). CK, Control, enclosure and not mowing; LM, Light mowing; MM, Moderate mowing; HM, Heavy mowing; NS, Not significant.

相比, 轻度与中度刈割处理下物种丰富度无显著变化($P > 0.05$), 并略有增加; 但与围封相比, 重度刈割处理下物种丰富度显著减少($P < 0.05$), 约减少

3.1种。各处理下异步性均小于1, 表明各处理下均存在异步性, 但相互间无显著差异($P > 0.05$), 异步性范围处于0.75–0.83之间。与围封相比, 轻度刈割

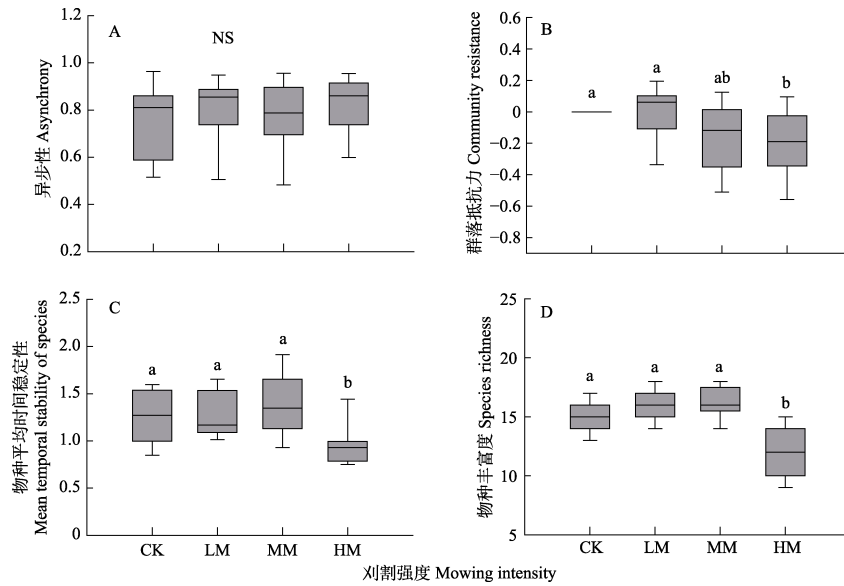


图3 不同刈割强度下异步性(A)、群落抵抗力(B)、物种平均时间稳定性(C)和物种丰富度(D)。CK: 对照, 围封不刈割; LM: 轻度刈割; MM: 中度刈割; HM: 重度刈割。不同字母表示差异显著($n = 9$); NS: 不显著。

Fig. 3 Asynchrony (A), community resistance (B), mean temporal stability of species (C), and species richness (D) under different mowing intensity. CK, Control, enclosure and not mowing; LM, Light mowing; MM, Moderate mowing; HM, Heavy mowing. Different letters indicate significant difference ($n = 9$); NS: Not significant.

处理下群落抵抗力有所增加($P > 0.05$), 中度刈割处理下有所下降($P > 0.05$), 而重度刈割处理下群落抵抗力显著降低($P < 0.05$)。物种平均时间稳定性分析结果表明, 与围封相比, 轻度与中度刈割处理下略有增加($P > 0.05$), 重度刈割处理下显著降低($P < 0.05$); 而不同处理间群落时间稳定性无显著差异($P > 0.05$) (图3)。

2.4 异步性、群落抵抗力、种群平均时间稳定性及物种丰富度与群落时间稳定性间的关系

通过对异步性、群落抵抗力、种群平均时间稳定性及物种丰富度与群落地上生物量时间稳定性进行回归分析发现, 群落抵抗力、种群平均时间稳定性及物种丰富度与群落地上生物量的时间稳定性均无显著相关性(分别为 $R^2 = 0.04$, $P = 0.25$; $R^2 = 0.07$, $P = 0.21$; $R^2 = 0.04$, $P = 0.31$); 而异步性与群落地上生物量的时间稳定性呈极显著正相关关系($R^2 = 0.64$, $P < 0.01$) (图4)。

3 讨论

本研究结果表明, 刈割并没有直接驱动群落时间稳定性的变化, 不同刈割强度下大针茅草原群落、功能群及优势种的时间稳定性均未发生变化; 但重度刈割处理下物种丰富度降低。郭成龙(2017)

在青藏高原对高寒草甸进行刈割和施肥实验的研究结果表明, 刈割显著增加了高寒草甸群落的时间稳定性; 王海东等(2013)对高寒草甸进行刈割和施肥实验及姚天华等(2016)对高寒草甸群落稳定性的研究也与上述结果相同。但其机制均是由于刈割之后造成群落物种竞争释放, 使得物种多样性增加(Bakker & Olf, 2003), 进而使群落稳定性增加。Hooper等(2005)研究生物多样性对生态系统功能影响的结果表明刈割等长期扰动对物种多样性或丰富度有显著影响; Shi等(2015)在北美高草原的长期刈割实验结果表明刈割处理使得物种丰富度增加, 潘石玉等(2015)对高寒草甸刈割与施肥处理下的功能多样性与地上净初级生产力的研究也表明, 刈割之后大量空间得以释放, 使得物种多样性或丰富度增加。Bakker和Olf (2003)对草地底层植物的研究也表明, 刈割降低了物种对光资源的竞争, 使得生存空间及资源再分配进而导致物种多样性增加。并且刈割干扰下优势种对非优势种的竞争有所缓解, 冠层辐射的改善使得幼苗可建植、生长, 以增加物种丰富度(Collins et al, 1998)。本研究发现, 重度刈割处理使得物种丰富度降低, 但群落地上生物量并未改变, 仅有优势种知母的地上生物量占比发生变化。本研究地上生物量占比的结果表明, 多

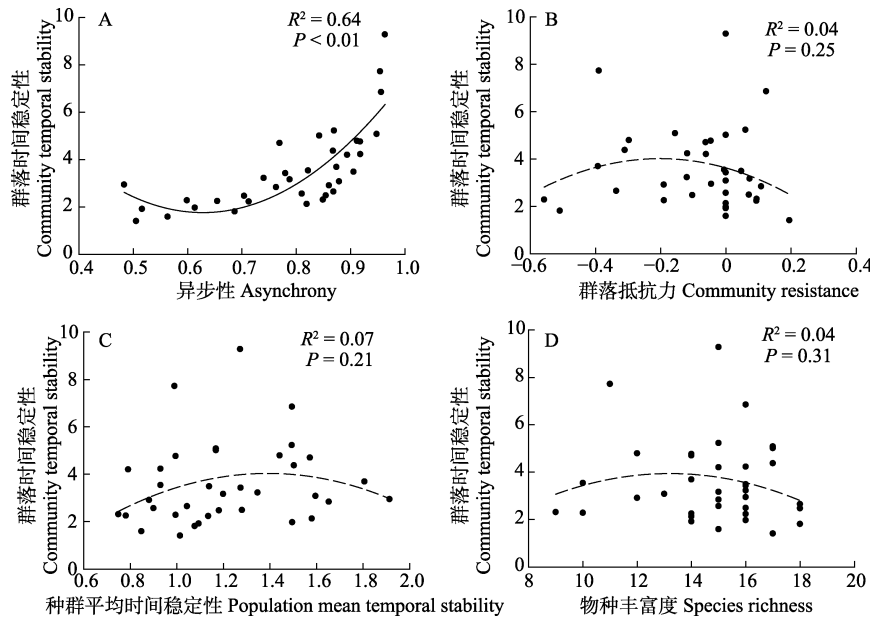


图4 异步性(A)、群落抵抗力(B)、种群平均时间稳定性(C)及物种丰富度(D)与群落时间稳定性间的关系($n = 36$)

Fig. 4 Relationships of community temporal stability with asynchrony (A), community resistance (B), species mean temporal stability (C), and species richness (D) ($n = 36$)

年生丛生禾草对群落地上生物量贡献较大, 但该功能群及其优势物种的时间稳定性均无改变。群落地上生物量不一定取决于多样性(Waide et al, 1999; Adler et al, 2011; Grace et al, 2016)。有研究表明, 优势物种在调节生态系统稳定性中起着关键的作用(Smith & Knapp, 2003; Wilsey & Martin, 2015); 优势物种或功能群而非稀有物种能有效维持生态系统功能(Longo et al, 2013; Winfree et al, 2015)。对物种进行清除实验发现, 主要功能群可以减轻其他功能群的损失, 因此物种多样性的影响可能微不足道(Grace et al, 2007; Pan et al, 2016; Winfree et al, 2015)。如质量比假说(mass ratio hypothesis) (Grime, 1998; Smith & Knapp, 2003; Sandau et al, 2016)认为, 群落中主要的功能群对生物量和丰富度的贡献不成比例。功能群之间的补偿能力可以减轻它们对刈割强度影响的负面反应, 减少生物量生产的变化, 从而在短期内保持草地生态系统的动态稳定性。但本研究表明, 优势物种的时间稳定性均不受刈割强度的显著影响。通常, 在群落控制实验中可发现正相关的多样性-稳定性模式(Cardinale et al, 2006; Gross et al, 2014); 但在天然草地中, 没有一致的多样性-稳定性关系(Adler et al, 2011)。其他生态因素如气候变化和有限的养分资源, 可能是更关键的驱动因素(Hautier et al, 2014; Xu et al, 2015)。本研究发

现, 物种丰富度对刈割存在响应, 造成物种数降低, 但其群落时间稳定性却对刈割强度变化没有响应; 也可说明物种丰富度与群落时间稳定性不存在较强的响应模式, 或物种丰富度变化尚不足以引起群落时间稳定性改变。

物种异步性是由物种对环境条件的独特反应所驱动, 是了解生态系统稳定性的重要机制(Hautier et al, 2014)。本研究中, 群落地上生物量的时间稳定性对刈割干扰没有反应, 这似乎暗示着地上生物量独立于刈割之外的时间稳定性。然而, 对不同刈割强度下的异步性分析结果表明刈割对异步性无显著影响, 但对异步性-群落时间稳定性分析发现, 异步性与群落时间稳定性之间存在显著促进关系。本实验预设是较大的刈割强度会降低物种丰富度, 进而降低群落时间稳定性。然而, 本研究结果不能证实刈割干扰下, 时间稳定性是由物种多样性丧失而引起的, 反而可证实物种异步性与时间稳定性存在正向促进模式; 但物种异步性对刈割干扰不产生响应, 可能是由于本实验研究时间较短, 在5年短期连续刈割下, 物种之间的异步性尚未发生改变。若继续进行刈割处理, 可能引起不同刈割干扰下物种间异步性产生差异, 从而造成时间稳定性发生改变。

本文基于5年的短期刈割实验发现, 刈割对地

上生物量的时间稳定性无显著影响; 大针茅典型草原地上生物量的时间稳定性主要与不同干扰下不同植物物种的异步性有关, 但不同刈割强度下大针茅典型草原的物种异步性均无显著差异。刈割对物种丰富度、群落抵抗力有显著影响, 重度刈割显著降低了植物物种丰富度和群落抵抗力; 但大针茅典型草原地上生物量的时间稳定性与物种丰富度及群落抵抗力无关。在草地管理与利用过程中, 可从物种异步性角度对草地稳定性进行相关评价。

参考文献

- Adler PB, Seabloom EW, Borer ET, Hillebrand H, Hautier Y, Hector A, Harpole WS, O'Halloran LR, Grace JB, Anderson TM, Bakker JD (2011) Productivity is a poor predictor of plant species richness. *Science*, 333, 1750–1753.
- Baert JM, De Laender F, Sabbe K, Janssen CR (2016) Biodiversity increases functional and compositional resistance, but decreases resilience in phytoplankton communities. *Ecology*, 97, 3433–3440.
- Bai YF, Chen ZZ (2000) Effects of long-term variability of plant species and functional groups on stability of a *Leymus chinensis* community in the Xilin River basin, Inner Mongolia. *Acta Phytocologica Sinica*, 24, 641–647. (in Chinese with English abstract) [白永飞, 陈佐忠 (2000) 锡林河流域羊草草原植物种群和功能群的长期变异性及其对群落稳定性的影响. *植物生态学报*, 24, 641–647.]
- Bakker ES, Olff H (2003) Impact of different-sized herbivores on recruitment opportunities for subordinate herbs in grasslands. *Journal of Vegetation Science*, 14, 465–474.
- Cardinale BJ, Srivastava DS, Duffy JE, Wright JP, Downing AL, Sankaran M, Jouseau C (2006) Effects of biodiversity on the functioning of trophic groups and ecosystems. *Nature*, 443, 989–992.
- Cardinale BJ, Gross K, Fritschie K, Flombaum P, Fox JW, Rixen C, Ruijven JV, Reich PB, Scherer-Lorenzen M, Brian J, Wilsey BJ (2013) Biodiversity simultaneously enhances the production and stability of community biomass, but the effects are independent. *Ecology*, 94, 1697–1707.
- Collins SL, Knapp AK, Briggs JM, Blair JM, Steinauer EM (1998) Modulation of diversity by grazing and mowing in native tall grass prairie. *Nature*, 280, 745–747.
- Dong SK, Tang L, Zhang XF, Liu SL, Liu QR, Su XK, Zhang Y, Wu XY, Zhao ZZ, Li Y, Sha W (2017) Relationship between plant species diversity and functional diversity in alpine grasslands. *Acta Ecologica Sinica*, 37, 1472–1483. (in Chinese with English abstract) [董世魁, 汤琳, 张相锋, 刘世梁, 刘全儒, 苏旭坤, 张勇, 武晓宇, 赵珍珍, 李钰, 沙威 (2017) 高寒草地植物物种多样性与功能多样性的关系. *生态学报*, 37, 1472–1483.]
- Goodman D (1975) The theory of diversity-stability relationships in ecology. *The Quarterly Review of Biology*, 50, 237–266.
- Grace JB, Anderson TM, Seabloom EW, Borer ET, Adler PB, Harpole WS, Hautier Y, Hillebrand H, Lind EM, Pärtel M, Bakker JD (2016) Integrative modelling reveals mechanisms linking productivity and plant species richness. *Nature*, 529, 390–393.
- Grace JB, Anderson TM, Seabloom EW, Borer ET, Adler PB, Harpole WS, Hautier Y, Hillebrand H, Lind EM, Pärtel M, Bakker JD (2007) Does species diversity limit productivity in natural grassland communities. *Ecology Letters*, 10, 680–689.
- Grime JP (1998) Benefits of plant diversity to ecosystems: Immediate, filter and founder effects. *Journal of Ecology*, 86, 902–910.
- Grman E, Lau JA, Schoolmaster DR, Gross KL (2010) Mechanisms contributing to stability in ecosystem function depend on the environmental context. *Ecology Letters*, 13, 1400–1410.
- Gross K, Cardinale BJ, Fox JW, Gonzalez A, Loreau M, Wayne Polley H, Reich PB, van Ruijven J (2014) Species richness and the temporal stability of biomass production: A new analysis of recent biodiversity experiments. *The American Naturalist*, 183, 1–12.
- Guo CL (2017) Clipping and Fertilizing Disturbances on the Temporal Stability and Its Maintenance Mechanisms in Alpine Meadow. PhD dissertation, Shaanxi Normal University, Xi'an. (in Chinese with English abstract) [郭成龙 (2017) 刈割和施肥扰动下青藏高原高寒草甸群落的时间稳定性及其维持机制. 博士学位论文, 陕西师范大学, 西安.]
- Hautier Y, Seabloom EW, Borer ET, Adler PB, Harpole WS, Hillebrand H, Lind EM, MacDougall AS, Stevens CJ, Bakker JD, Buckley YM (2014) Eutrophication weakens stabilizing effects of diversity in natural grasslands. *Nature*, 508, 521–525.
- Hector A, Hautier Y, Saner P, Wacker L, Bagchi R, Joshi J, Scherer-Lorenzen M, Spehn EM, Bazeley-White E, Weilenmann M, Caldeira MC (2010) General stabilizing effects of plant diversity on grassland productivity through population asynchrony and overyielding. *Ecology*, 91, 2213–2220.
- Hooper DU, Chapin FS, Ewel JJ, Hector A, Inchausti P, Lavorel S, Lawton JH, Lodge DM, Loreau M, Naeem S, Schmid B, Setälä H, Symstad AJ, Vandermeer J, Wardle DA, Schmid B (2005) Effects of biodiversity on ecosystem functioning: A consensus of current knowledge. *Ecological Monographs*, 75, 3–35.
- Isbell FI, Polley HW, Wilsey BJ (2009) Biodiversity, productivity and the temporal stability of productivity: Patterns and processes. *Ecology Letters*, 12, 443–451.
- Isbell F, Calcagno V, Hector A, Connolly J, Harpole WS, Reich PB, Scherer-Lorenzen MB, Schmid D, Tilman JV,

- Ruijven A, Weigelt BJ, Wilsey ES, Zavaleta, Weigelt A (2011) High plant diversity is needed to maintain ecosystem services. *Nature*, 477, 199.
- Isbell F, Reich PB, Tilman D, Hobbie SE, Polasky S, Binder S (2013a) Nutrient enrichment, biodiversity loss, and consequent declines in ecosystem productivity. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 110, 11911–11916.
- Isbell F, Tilman D, Polasky S, Binder S, Hawthorne P (2013b) Low biodiversity state persists two decades after cessation of nutrient enrichment. *Ecology Letters*, 16, 454–460.
- Jiang L, Pu ZC (2009) Different effects of species diversity on temporal stability in single-trophic and multitrophic communities. *The American Naturalist*, 174, 651–659.
- Jiang L, Joshi H, Patel SN (2009) Predation alters relationships between biodiversity and temporal stability. *The American Naturalist*, 173, 389–399.
- King AW, Pimm SL (1983) Complexity, diversity, and stability: A reconciliation of theoretical and empirical results. *The American Naturalist*, 122, 229–239.
- Longo G, Seidler TG, Garibaldi LA, Tognetti PM, Chaneton EJ (2013) Functional group dominance and identity effects influence the magnitude of grassland invasion. *Journal of Ecology*, 101, 1114–1124.
- Loreau M, de Mazancourt C (2013) Biodiversity and ecosystem stability: A synthesis of underlying mechanisms. *Ecology Letters*, 16, 106–115.
- Mariotte P, Vandenberghe C, Kardol P, Hagedorn F, Buttler A (2013) Subordinate plant species enhance community resistance against drought in semi-natural grasslands. *Journal of Ecology*, 101, 763–773.
- Pan Q, Tian D, Naeem S, Auerswald K, Elser JJ, Bai Y, Huang J, Wang Q, Wang H, Wu J, Han X (2016) Effects of functional diversity loss on ecosystem functions are influenced by compensation. *Ecology*, 97, 2293–2302.
- Pan SY, Kong BB, Yao TH, Wei XH, Li YN, Zhu ZH (2015) Effects of clipping and fertilizing on the relationship between functional diversity and aboveground net primary productivity in an alpine meadow. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 39, 867–877. (in Chinese with English abstract) [潘石玉, 孔彬彬, 姚天华, 卫欣华, 李英年, 朱志红 (2015) 刈割和施肥对高寒草甸功能多样性与地上净初级生产力关系的影响. *植物生态学报*, 39, 867–877.]
- Pimm SL (1984) The complexity and stability of ecosystems. *Nature*, 307, 321–326.
- Ren H, Schönbach P, Wan H, Gierus M, Taube F (2012) Effects of grazing intensity and environmental factors on species composition and diversity in typical steppe of Inner Mongolia, China. *PLoS ONE*, 7, e52180.
- Saccone P, Pyykkonen T, Eskelinen A, Virtanen R (2014) Environmental perturbation, grazing pressure and soil wetness jointly drive mountain tundra toward divergent alternative states. *Journal of Ecology*, 102, 1661–1672.
- Sandau N, Fabian Y, Bruggisser OT, Rohr RP, Naisbit RE, Kehrli P, Aebi A, Bersier LF (2016) The relative contribution of species richness and species composition to ecosystem functioning. *Oikos*, 126, 782–791.
- Shi Z, Sherry R, Xu X, Hararuk O, Souza L, Jiang LF, Xia JY, Liang JY, Luo YQ (2015) Evidence for long-term shift in plant community composition under decadal experimental warming. *Journal of Ecology*, 103, 1131–1140.
- Smith MD, Knapp AK (2003) Dominant species maintain ecosystem function with non-random species loss. *Ecology Letters*, 6, 509–517.
- Tilman D (1999) The ecological consequences of changes in biodiversity: A search for general principles. *Ecology*, 80, 1455–1474.
- Waide RB, Willig MR, Steiner CF, Mittelbach G, Gough L, Dodson SI, Juday GP, Parmenter R (1999) The relationship between productivity and species richness. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 30, 257–300.
- Wang HD, Zhang LL, Zhu ZH (2013) Effects of clipping and fertilizing on the relationships between species diversity and ecosystem functioning and mechanisms of community stability in alpine meadow. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 37, 279–295. (in Chinese with English abstract) [王海东, 张璐璐, 朱志红 (2013) 刈割、施肥对高寒草甸物种多样性与生态系统功能关系的影响及群落稳定性机制. *植物生态学报*, 37, 279–295.]
- Wilsey BJ, Martin LM (2015) Top-down control of rare species abundances by native ungulates in a grassland restoration. *Restoration Ecology*, 23, 465–472.
- Winfree R, Fox JW, Williams NM, Reilly JR, Cariveau DP (2015) Abundance of common species, not species richness, drives delivery of a real-world ecosystem service. *Ecology Letters*, 18, 626–635.
- Xu Z, Ren H, Li MH, van Ruijven J, Han X, Wan S, Li H, Yu Q, Jiang Y, Jiang L (2015) Environmental changes drive the temporal stability of semi-arid natural grasslands through altering species asynchrony. *Journal of Ecology*, 103, 1308–1316.
- Yang H, Jiang L, Li L, Li A, Wu M, Wan S (2012) Diversity-dependent stability under mowing and nutrient addition: Evidence from a 7-year grassland experiment. *Ecology Letters*, 15, 619–626.
- Yao TH, Zhu ZH, Li YN, Pan SY, Kong BB, Wei XH, Du JL (2016) Effects of functional diversity and functional redundancy on the community stability of an alpine meadow. *Acta Ecologica Sinica*, 36, 1547–1558. (in Chinese with English abstract) [姚天华, 朱志红, 李英年, 潘石玉, 孔彬彬, 卫欣华, 杜家丽 (2016) 功能多样性和功能冗余对高寒草甸群落稳定性的影响. *生态学报*, 36, 1547–1558.]

(责任编辑: 王岭 责任编辑: 黄祥忠)



•研究报告•

广东兰科植物多样性保育现状

张玲玲 刘子玥 王瑞江*

(中国科学院华南植物园, 广州 510650)

摘要: 为了使广东省的兰科植物及其遗传多样性得到有效的保育, 保存我国重要野生植物资源, 在2017–2019年间, 采用样线和样地相结合的调查手段、专家快速评估和野外调查相结合的评估技术以及Wilcoxon符号秩检验和Friedman检验的统计方法, 对广东省自然分布的兰科植物进行了全面的调查和濒危等级评估, 并对其在广东省自然保护区中的就地保育情况和全国植物园中的迁地保育情况进行了综合分析。结果表明, 广东省分布有兰科植物80属235种, 其中广东特有种20种; 广东兰科植物受威胁物种有186种, 其中极危11种、濒危114种、易危61种; 就地保育的兰科植物有111种, 迁地保育的兰科植物有156种, 就地和迁地共同保育的兰科植物有96种, 保育的有效程度较低; 另外, 就地、迁地、就地和迁地共同保育的兰科植物之间没有体现出明显的差异, 保育工作缺乏选择性和针对性。基于此, 我们建议广东兰科植物的保育工作应重视基础数据的收集和持续的野外监测、提高保育物种的数量、优化迁地保育物种的选择性和针对性、完善迁地保育和就地保育之间的协同性, 同时也应重视立法和公众教育, 并构建广东兰科植物保育的网络系统。

关键词: 珍稀濒危植物; 就地保育; 迁地保育; 植物园

The conservation status of orchids in Guangdong Province

Lingling Zhang, Ziyue Liu, Ruijiang Wang*

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

Abstract: To ensure Guangdong orchids and the genetic diversity well conserved, we conducted a comprehensive survey of orchids throughout the Guangdong Province and assessed their endangered species categories between 2017 and 2019. Botanical gardens were also surveyed in addition to nature reserves in the province to evaluate *ex situ* conservation versus *in situ* conservation of orchids, respectively. We performed route and plot inventories and identified the endangered species category for each orchid species, and then compared which orchid species were present under *in situ* conservation *ex situ* conservation, or both. Our results indicate that: (1) There are 235 orchid species belonging to 80 genera in Guangdong Province, among which 20 species are endemic. (2) 186 orchid species are threatened species, including 11 Critically Endangered species, 114 Endangered species, and 61 Vulnerable species. (3) 111 orchid species are conserved in nature reserves, 156 species in botanical gardens, and 96 species in both nature reserves and botanical gardens, indicating low conservation efficiency. (4) There was not a significant difference among orchid species under *in situ* conservation, *ex situ* conservation, or both, suggesting that the conservation work of orchids lacks selectivity. Thus, we suggest that the conservation efforts of orchids in Guangdong Province should focus on basic data collection and continuous field monitoring. Furthermore, future work should aim to increase the number of conserved orchid species, to be more selective when identifying orchid species for *ex situ* conservation, and to improve the coordination between *ex situ* conservation and *in situ* conservation. Successful orchid conservation must also involve legislation, public education, and integration of an orchid conservation network in Guangdong Province.

Key words: rare and endangered plants, *in situ* conservation, *ex situ* conservation, botanical garden

收稿日期: 2019-12-18; 接受日期: 2020-07-15

基金项目: 国家林业和草原局广东省兰科植物资源调查项目和国家科学技术部、财政部国家重要野生植物种质资源库平台项目

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: wangrj@scbg.ac.cn

兰科植物是被子植物的第二大科(Cribb et al, 2003; 秦卫华等, 2012), 广泛分布于除两极和极端干旱沙漠地区以外的各种陆地生态系统中(刘强等, 2010; 秦卫华等, 2012), 与生态系统中的树木、昆虫、真菌以及其他微生物形成完整的相互依存的生物链, 是各生态系统的指示性物种。在植物系统演化上, 兰科植物作为比较特化的类群, 是生物学研究的热点类群之一(Liu & Luo, 2010; 张殷波等, 2015)。兰科植物的许多种类具有极高的观赏或药用价值, 如兰属(*Cymbidium*)、石斛属(*Dendrobium*)等。近年来, 在生物多样性丧失的大背景下, 兰科植物成了世界性的濒危物种, 所有种类均已被列入《濒危野生动植物种国际贸易公约》(CITES)中, 占该公约保护植物种类的90%以上(罗毅波等, 2003; 秦卫华等, 2012; 张殷波等, 2015)。兰科植物濒危的主要原因有如下4点: (1)原生境的破碎化、退化甚至丧失(陈宝玲等, 2010; 秦卫华等, 2012; 唐振缙和程式君, 2016); (2)观赏性强和药用价值高的种类被无节制采集(陈宝玲等, 2010; 秦卫华等, 2012; 唐振缙和程式君, 2016); (3)本身的生物学特性, 如兰科植物需要特定的授粉者、种子无胚乳组织、种子萌发初期需要特定真菌种类的协同等(陈宝玲等, 2010; 秦卫华等, 2012; 唐振缙和程式君, 2016); (4)对生境条件的适应范围狭窄, 条件改变就无法生存等(唐振缙和程式君, 2016)。兰科植物的保护在全世界范围内受到广泛的关注, 是全球植物保护的“旗舰”类群(罗毅波等, 2003; Swarts & Dixon, 2009; Seaton, et al, 2010)。中国所有野生兰科植物目前已经全部被列入《中国物种红色目录》(第一卷)之中(汪松和解焱, 2004), 是我国野生植物保护的重点类群(罗毅波等, 2003; 张殷波等, 2015)。

自然保护区是濒危物种的主要栖息地, 也被公认为是就地保护生物多样性的最有效的途径。我国约51.9%的兰科植物在自然保护区内得到了不同程度的就地保育(秦卫华等, 2012)。植物园引种栽培被认为是植物迁地保育最常规及有效的途径和方法(Hawkins et al, 2008), 是生物多样性保护的重要组成部分。我国植物园目前迁地保育本土兰科植物821种, 约占我国兰科植物总数的61.5% (黄宏文和张征, 2012)。植物就地保育与迁地保育相辅相成、互为补充。分析兰科植物的就地和迁地保育状况, 可为兰科植物的有效保育提供基础数据, 也可为政

府有关部门制定兰科植物相关的保育政策和措施提供参考。

广东是我国经济发展最快的地区之一, 当前我国政府正在大力推进粤港澳大湾区建设, 规划在该区域建成世界级城市群。如何解决高速发展和绿色发展的矛盾, 在大湾区建设过程中有效保护本区域的生物多样性, 尤其是珍稀濒危植物, 正成为一个重要的科学问题。本研究对广东省自然分布的野生兰科植物现阶段在本省区自然保护区中的就地保育情况和在全国植物园中的迁地保育情况进行了全面调查和分析, 以期发现兰科植物保育工作中存在的不足并提出针对性的对策, 以提高兰科植物的保育成效。

1 材料与方法

1.1 兰科植物调查方法

在2017–2019年间, 采用样线和样地相结合的方法, 对广东省内的野生兰科植物的种类、种群特征、生境状况、致危因子、受威胁等级等进行了全面调查。

广东兰科植物就地保育的数据来自广东省保育兰科植物最多且有明确兰科植物名录记载的惠州象头山、肇庆鼎湖山和南岭3个国家级自然保护区, 以及龙门南昆山、佛冈观音山、广州陈禾洞、乐昌杨东山–十二度水、仁化高坪、阳春鹅凰嶂和紫金白溪7个省级自然保护区。

广东兰科植物迁地保育的数据来源于中国科学院华南植物园(SCBG)、中国科学院武汉植物园(WHIOB)、深圳市中国科学院仙湖植物园(SZBG)、江苏省中国科学院植物研究所南京中山植物园(CNBG)、中国科学院广西植物研究所(GXIB)、中国科学院西双版纳热带植物园(XTBG)、中国科学院昆明植物研究所(KIB)、中国科学院庐山植物园(LSBG)、中国科学院植物研究所(IBCAS)和厦门市园林植物园(XMBG) 10个主要植物园, 内容包括学名、中文名、引种信息等。由于深圳市兰科植物保护研究中心的相关数据暂时没有对外公开, 故研究中广东兰科植物迁地保育方面的数据仅来源于以上10个植物园的公开数据, 未能包含深圳市兰科植物保护研究中心的数据。

1.2 受威胁等级评估方法

兰科植物受威胁等级评估采用专家快速评估

和野外调查相结合的方法。专家快速评估聘请对广东省兰科植物熟悉的分类学家等专业人士(附录1), 对照调查产生的广东省野生兰科植物名录, 按照IUCN标准(www.iucnredlist.org/technical-documents/Categories-and-criteria)对每个物种进行评估, 并注明物种受威胁的原因。评估兰科植物的受威胁等级是野外调查的重要内容。根据野外调查的实际情况, 对受威胁等级专家快速评估的结果进行校正, 以确保评估的准确性和科学性。受威胁等级评估以广东省为限。

1.3 数据分析方法

采用两配对样本非参数检验(Wilcoxon符号秩检验)的方法(王璐, 2010), 对就地保育兰科植物与广东兰科植物总体的受威胁情况、迁地保育兰科植物与广东兰科植物总体的受威胁情况、就地保育与迁地保育兰科植物的受威胁情况、迁地和就地共同保育兰科植物与广东兰科植物总体的受威胁情况两两之间做差异性检验。采用多配对样本非参数检验(Friedman检验)的方法(王璐, 2010), 对就地保育、迁地保育、迁地和就地共同保育以及广东兰科植物总体的受威胁情况四者之间做差异性检验。检验数据以各受威胁等级物种所占的百分比计算。数据分析采用SPSS 19完成(王璐, 2010)。

2 结果

2.1 广东兰科植物物种多样性

广东省分布有兰科植物235种, 隶属80属, 其中20种为广东特有种(附录2)。包含10个以上物种的属有7属, 占到8.8%; 包含5-9种的属有4属, 占到5.0%; 包含2-4种的属有27属, 占到33.8%。单种属有42个, 占52.5% (表1)。

广东兰科植物主要分布在北部的韶关(225种)和清远(128种), 以及东部的惠州(127种)、西部的茂名(95种)、肇庆(90种)和阳江(59)等地区。主要分布地区的自然保护区均拥有较为丰富和完好的森林植被, 是兰科植物生长的主要场所。

2.2 广东兰科植物的濒危等级

在2013-2017年间, 共对208种兰科植物进行了濒危等级评估, 另外27种由于数据缺乏, 未能进行评估。评估结果表明: 广东省内有受威胁(极危、濒危和易危)物种共186种, 达到了总物种数的79.1% (表2)。广东特有兰科植物中有7种为极危, 12种为濒

危, 1种缺乏评估数据。

广东兰科植物在《中国生物多样性红色名录——高等植物卷》(环境保护部和中国科学院, 2013)中收录的有218种。其中被列为极危的物种有5种(占广东兰科植物总种数的2.3%); 濒危21种(9.6%); 易危37种(17.0%); 近危28种(12.8%); 无危120种(55.0%); 7种缺乏评估数据(3.2%)。受威胁物种数为63种, 占到28.9%。极危种为单唇无叶兰(*Aphyllorchis simplex*)、二色卷瓣兰(*Bulbophyllum bicolor*)、广东异型兰(*Chiloschista guangdongensis*)、细茎石斛(*Dendrobium moniliforme*)和广东石斛(*D. kwangtungense*)。广东兰科植物在2017年发表的《中国高等植物受威胁物种名录》中收录有56种(覃海宁等, 2017), 被列为极危等级的有4种(占广东兰科植物总种数的7.1%); 濒危16种(28.6%); 易危36种(64.3%)。极危种有单唇无叶兰、二色卷瓣兰、南昆虾脊兰(*Calanthe nankunensis*)和广东异型兰。

广东兰科植物的主要致危因子是原生植被破坏导致的生境破碎、退化甚至丧失, 人类活动如旅游开发、修建水库、野外徒步等的干扰, 以及无节制的过度采集, 如许多石斛属(*Dendrobium*)种类、金线莲(*Anoectochilus roxburghii*)、建兰(*Cymbidium ensifolium*)、墨兰(*C. sinense*)等。另外作为原生亚热带常绿阔叶林残留的风水林的严重破坏也是广东兰科植物的致危因素之一。

2.3 广东兰科植物的保育现状

2.3.1 就地保育

广东省内的10个主要自然保护区就地保育了兰科植物111种, 占广东兰科植物总物种数的47.2%, 保育广东特有种13种, 占广东兰科植物特有种的65.0%。其中保育兰科植物最多的是广东紫金白溪省级自然保护区(39种), 其次是广东阳春鹅凰嶂省级自然保护区(32种)、广东南岭国家级自然保护区(31种)、广东仁化高坪省级自然保护区(30种)、鼎湖山国家级自然保护区(22种)和广东象头山国家级自然保护区(16种) (附录2)。

自然保护区就地保育兰科植物的受威胁物种总数为95种, 占总体就地保育物种数的85.6%, 占广东兰科植物总受威胁物种数的51.2%。其中极危6种, 占广东兰科植物总极危物种的54.5%; 濒危53种, 占总濒危物种的46.5%; 易危36种, 占总易危物种的59.0%; 近危12种, 占总近危物种的63.2%; 无

表1 广东兰科植物各属物种数组成

Table 1 Species number of each genus of Guangdong orchids

属 Genus	物种数 Species number	属 Genus	物种数 Species number
虾脊兰属 <i>Calanthe</i>	18	金线兰属 <i>Anoectochilus</i>	1
石豆兰属 <i>Bulbophyllum</i>	17	牛齿兰属 <i>Appendicula</i>	1
羊耳蒜属 <i>Liparis</i>	15	竹叶兰属 <i>Arundina</i>	1
石斛属 <i>Dendrobium</i>	14	白及属 <i>Bletilla</i>	1
兰属 <i>Cymbidium</i>	12	苞叶兰属 <i>Brachycorythis</i>	1
玉凤花属 <i>Habenaria</i>	12	异型兰属 <i>Chiloschista</i>	1
斑叶兰属 <i>Goodyera</i>	11	贝母兰属 <i>Coelogyne</i>	1
阔蕊兰属 <i>Peristylus</i>	8	哈兰属 <i>Conchidium</i>	1
舌唇兰属 <i>Platanthera</i>	6	杜鹃兰属 <i>Cremastra</i>	1
隔距兰属 <i>Cleisostoma</i>	5	宿苞兰属 <i>Cryptochilus</i>	1
美冠兰属 <i>Eulophia</i>	5	隐柱兰属 <i>Cryptostylis</i>	1
拟兰属 <i>Apostasia</i>	4	丹霞兰属 <i>Danxiaorchis</i>	1
鹤顶兰属 <i>Phaius</i>	4	绒兰属 <i>Dendrolirium</i>	1
独蒜兰属 <i>Pleione</i>	4	双耳兰属 <i>Didymoplexis</i>	1
带唇兰属 <i>Tainia</i>	4	无耳沼兰属 <i>Dienia</i>	1
线柱兰属 <i>Zeuxine</i>	4	蛇舌兰属 <i>Diploprora</i>	1
头蕊兰属 <i>Cephalanthera</i>	3	厚唇兰属 <i>Epigeneium</i>	1
叉柱兰属 <i>Cheirostylis</i>	3	虎舌兰属 <i>Epipogium</i>	1
地宝兰属 <i>Geodorum</i>	3	钳唇兰属 <i>Erythrodes</i>	1
齿唇兰属 <i>Odontochilus</i>	3	金石斛属 <i>Flickingeria</i>	1
兜兰属 <i>Paphiopedilum</i>	3	山珊瑚属 <i>Galeola</i>	1
菱兰属 <i>Rhomboda</i>	3	角盘兰属 <i>Herminium</i>	1
安兰属 <i>Ania</i>	2	孟兰属 <i>Lecanorchis</i>	1
无叶兰属 <i>Aphyllorchis</i>	2	血叶兰属 <i>Ludisia</i>	1
黄兰属 <i>Cephalantheropsis</i>	2	葱叶兰属 <i>Microtis</i>	1
吻兰属 <i>Collabium</i>	2	云叶兰属 <i>Nephelaphyllum</i>	1
沼兰属 <i>Crepidium</i>	2	小沼兰属 <i>Oberonioides</i>	1
毛兰属 <i>Eria</i>	2	羽唇兰属 <i>Ornithochilus</i>	1
盆距兰属 <i>Gastrochilus</i>	2	粉口兰属 <i>Pachystoma</i>	1
天麻属 <i>Gastrodia</i>	2	白蝶兰属 <i>Pecteilis</i>	1
全唇兰属 <i>Myrmechis</i>	2	蝴蝶兰属 <i>Phalaenopsis</i>	1
芋兰属 <i>Nervilia</i>	2	苹兰属 <i>Pinalia</i>	1
三蕊兰属 <i>Neuwiedia</i>	2	柄唇兰属 <i>Podochilus</i>	1
鸢尾兰属 <i>Oberonia</i>	2	朱兰属 <i>Pogonia</i>	1
石仙桃属 <i>Pholidota</i>	2	寄树兰属 <i>Robiquetia</i>	1
绶草属 <i>Spiranthes</i>	2	苞舌兰属 <i>Spathoglottis</i>	1
白点兰属 <i>Thrixspermum</i>	2	带叶兰属 <i>Taeniophyllum</i>	1
竹茎兰属 <i>Tropidia</i>	2	万代兰属 <i>Vanda</i>	1
脆兰属 <i>Acampe</i>	1	香荚兰属 <i>Vanilla</i>	1
坛花兰属 <i>Acanthephippium</i>	1	二尾兰属 <i>Vrydagzynea</i>	1

危2种, 占总无危物种的66.7%。

就地保育的兰科植物中, 在5个及以上自然保护区中共同保育的兰科植物仅有2种, 占全部就地保育物种的1.0%, 均为易危物种。在3个及以上自然保护区中共同保育的兰科植物有18种, 占全部就地保育物种的16.2%, 其中濒危5种, 易危13种。仅在

一个自然保护区中保育的兰科植物有71种, 占到全部就地保育物种的64.0%, 其中极危6种, 濒危41种, 易危13种。6种极危兰科植物均未见重复保育(表3)。

对就地保育兰科植物与广东兰科植物总体各濒危等级的百分比进行 Wilcoxon 符号秩检验, 发现

表2 广东兰科植物濒危等级及占全省总种数的比例
Table 2 Endangered category of Guangdong orchids and its proportion to total species of Guangdong

濒危等级 Endangered category	物种数 No. of species	%
极危 Critically Endangered	11	4.7
濒危 Endangered	114	48.5
易危 Vulnerable	61	25.9
近危 Near Threatened	19	8.1
无危 Least Concern	3	1.3
数据缺乏 Data Deficient	27	11.5

表3 自然保护区共同保育广东兰科植物的种数及占就地保育总种数的比例

Table 3 The number of orchids commonly conserved in nature reserves of Guangdong and its proportion to total species of *in situ* conservation

保育同种植物的保护区个数 No. of nature reserves conserving common orchids	共同保育的种数 No. of species under common conservation	%
6	1	0.9
5	1	0.9
4	5	4.5
3	11	9.9
2	22	19.8
1	71	64.0

其差异不显著($Z = -1.214$, $P = 0.225$)。说明自然保护区对兰科植物的就地保育没有明显的选择性。

2.3.2 迁地保育

全国10个主要植物园迁地保育广东兰科植物共156种,占广东兰科植物总物种数的66.4% (表4),这些植物园保育的兰科植物其种源并不只来源于广东省,而是在广东省有自然分布的兰科植物。广

东特有兰科植物中有6种得到了迁地保育,占广东特有兰科植物种数的30.0%。广东兰科植物在广东省内主要植物园中国科学院华南植物园和深圳市中国科学院仙湖植物园迁地保育了138种,占广东兰科植物总物种数的58.7%,其中64种在华南植物园和仙湖植物园均有保育。华南植物园和仙湖植物园保育广东兰科植物特有种4种,占广东兰科植物特有种总数的20.0%。

植物园迁地保育广东兰科植物的受威胁物种总数为124种,占总体迁地保育物种数的79.5%,占广东兰科植物受威胁物种总数的66.7%。其中极危2种,占广东兰科植物总极危物种的18.2%;濒危74种,占总濒危物种的64.9%;易危48种,占总易危物种的78.7%;近危17种,占总近危物种的89.5%;无危2种,占总无危物种的66.7%。

广东兰科植物在5个及以上植物园共同保育的有47种,占全部迁地保育物种的30.1%;其中极危1种,濒危17种,易危18种。在3个及以上植物园共同保育的有81种,占到全部迁地保育物种的52.6%;其中极危1种,濒危33种,易危30种。仅在一个植物园保育的有47种,占到全部迁地保育物种的30.1%;其中极危1种,濒危26种,易危12种(表5)。

对迁地保育兰科植物与广东兰科植物总体各濒危等级的百分比进行Wilcoxon符号秩检验,结果无显著差异($Z = -0.405$, $P = 0.686$)。说明植物园对兰科植物的迁地保育并没有明显的选择性。

对就地保育和迁地保育兰科植物各濒危等级的百分比进行Wilcoxon符号秩检验,结果无显著差

表4 主要植物园迁地保育广东兰科植物的物种数及占广东兰科植物总种数的比例

Table 4 The number of Guangdong orchids conserved in the main botanical gardens and its proportion to total species of Guangdong

植物园 Botanical garden	保育种数 No. of conserved orchids	%
中国科学院华南植物园 South China Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences (CAS)	132	56.2
中国科学院武汉植物园 Wuhan Botanical Garden, CAS	71	30.2
深圳市中国科学院仙湖植物园 Fairy Lake Botanical Garden, Shenzhen & CAS	70	29.8
江苏省中国科学院植物研究所南京中山植物园 Institute of Botany, Jiangsu Province & CAS Nanjing Botanical Garden Mem. Sun Yat-Sen	66	28.1
中国科学院广西植物研究所 Guangxi Institute of Botany, CAS	51	21.7
中国科学院西双版纳热带植物园 Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, CAS	49	20.9
中国科学院昆明植物研究所 Kunming Institute of Botany, CAS	43	18.3
中国科学院庐山植物园 Lushan Botanical Garden, CAS	24	10.3
中国科学院植物研究所 Institute of Botany, CAS	19	8.1
厦门市园林植物园 Xiamen Botanical Garden	19	8.1

异($Z = -1.753, P = 0.08$)。说明自然保护区对兰科植物的就地保育和植物园对兰科植物的迁地保育之间无明显的侧重。

2.3.3 就地和迁地保育

广东兰科植物有93种在广东省内的自然保护区和全国的主要植物园内均有保育,占广东兰科植物总物种数的39.5%。其中保育广东特有种3种,占广东兰科植物特有种的15%。迁地和就地共同保育兰科植物的受威胁物种总数为70种,占广东兰科植物受威胁物种总数的37.6%,占迁地和就地共同保育兰科植物总物种数的75.3%。其中极危2种,占广东兰科植物总极危物种的18.2%;濒危37种,占总濒危物种的32.5%;易危31种,占总易危物种的50.8%;近危12种,占总近危物种的63.2%;无危2种,占总无危物种的66.7%。

广东兰科植物在5个及以上保护区和5个及以上植物园重复保育的只有1种,即建兰;在3个及以上保护区和3个及以上植物园重复保育的有15种,其中濒危4种,易危11种。

广东兰科植物有52种在保护区和植物园内均无保育,占广东兰科植物总物种数的22.1%。其中受威胁物种37种,占广东兰科植物受威胁物种总数的19.9%,包括极危物种4种,濒危24种和易危9种。

对自然保护区和植物园共同保育兰科植物和广东兰科植物各濒危等级的百分比进行Wilcoxon符号秩检验,结果无显著差异($Z = -0.135, P = 0.893$)。说明自然保护区和植物园对兰科植物的共同保育

没有明显的选择性和针对性。

对就地保育、迁地保育、就地和迁地共同保育以及广东总体兰科植物各濒危等级的百分比4项指标进行Friedman检验,结果无显著差异($Chi-Square = 3.000, P = 0.392$)。说明自然保护区的就地保育、植物园的迁地保育、自然保护区和植物园的共同保育之间没有明显的侧重性。

3 讨论

《中国生物多样性红色名录——高等植物卷》(环境保护部和中国科学院,2013)和《中国高等植物受威胁物种名录》(覃海宁等,2017)与我们对广东兰科植物濒危等级的评估呈现出一定的差异。我们的评估结果显示:广东兰科植物中的大部分是濒危种,有114种,占48.5%;受威胁物种186种,占到79.1%。《中国生物多样性红色名录——高等植物卷》的评估结果中广东兰科植物无危种有120种,占55.0%;受威胁物种有63种,占到28.9%。《中国高等植物受威胁物种名录》的评估结果显示广东兰科植物中的易危种有36种,占64.3%。另外三者评估产生的极危物种也显示出了较大的差异,除广东异型兰外,均不重复。以上差异一定程度上与评估的地域范围有关,我们的评估限于广东省内,其他两者的评估是在全国范围内。另一方面也反映出广东省内兰科植物的受威胁情况较全国严重。广东兰科植物在自然保护区中的共同保育情况体现了就地保护对兰科植物的覆盖度,但在一定程度上也受其自然分布的影响。

3.1 广东兰科植物保育中存在的问题

广东省拥有丰富的兰科植物资源,长期以来有利用兰科植物进行食疗和药疗的传统。通过对调查数据的深入分析,发现广东兰科植物保育工作还存在以下5方面的问题:

(1)缺乏全面调查和持续监测。本次研究中广东兰科植物种类及受威胁情况的数据来源于“广东本土植物全覆盖保护计划”项目的调查结果,该计划共调查和评估了广东省244科1,533属6,066种的全部植物,兰科植物只占到其中的3.9%。大范围的面上调查使得针对兰科植物的调查不太详细,信息获取不够全面,如分布、生境、群落情况、株数、GPS位点等,而这些信息是开展保育工作的基础。调查结果中有17个物种如锥囊坛花兰(*Acanthephippium*

表5 广东兰科植物在植物园中共同保育的种数及占迁地保育总种数的比例状

Table 5 The number of Guangdong orchids commonly conserved in botanical gardens and its proportion to total species of *ex situ* conservation

保育同种兰植物的植物园数 No. of botanical gardens conserving the common orchids	共同保育的种数 No. of species under common conservation	%
10	2	1.3
9	5	3.2
8	5	3.2
7	8	5.1
6	14	9.0
5	13	8.3
4	17	10.9
3	17	10.9
2	28	17.9
1	47	30.1

striatum)、玫瑰宿苞兰(*Cryptochilus roseus*)、丛生羊耳蒜(*Liparis cespitosa*)等由于数据缺乏而未能评估。和其他物种一样,兰科植物的濒危情况是动态变化的,而广东省又是中国社会经济高速发展的区域,这使得区域内兰科植物的受威胁情况处在不断的动态变化之中,因此开展持续的监测工作非常必要。

(2)保育程度较低。保育比例和保育的有效性,尤其是极危、受威胁和特有物种的保育比例和保育的有效性可反映兰科植物的保育程度。现阶段,广东兰科植物整体的保育程度还比较低,主要体现在:(1)就地保育比例低。秦卫华等(2012)研究表明全国兰科植物的就地保育比例为51.9%,广东兰科植物的就地保育比例是47.2%,低于全国水平,这就使得迁地和就地共同保育的物种数偏低。(2)迁地保育有效性低。杨清等(2005)认为稀有濒危植物在5个以上的植物园保存较为合适。按以上标准广东兰科植物迁地保育的有效性远低于适宜水平。广东兰科植物在5个及以上保护区和5个及以上植物园共同保育的只有1种,即建兰。(3)保育的极危物种少。就地保育的兰科植物中仅有6种是极危物种,迁地保育的兰科植物中有极危物种2种,迁地和就地共同保育的兰科植物中有极危物种2种,仅占广东兰科植物总极危物种的18.2%。*Global Strategy for Plant Conservation*期待至2010年,全球90%的极危植物能得到迁地保护(CBD, 2002),广东兰科植物极危物种的保育比例远低于这一水平。

(3)缺乏选择性和针对性。广东兰科植物总体的受威胁等级与就地、迁地、以及迁地和就地共同保育兰科植物的受威胁等级之间无明显差异。就地、迁地、以及迁地和就地共同保育兰科植物各受威胁等级的百分比之间也都没有显著的梯度差异。迁地保育比例最高的是近危种,就地和迁地共同保育比例最高的也是近危种。在5个及以上以及3个及以上植物园共同保育比例最高的均是近危种。从以上数据可以看出,广东兰科植物的保育工作,无论就地保育还是迁地保育,都未体现出选择性和针对性,而是有较大的随意性。

(4)就地和迁地保育缺乏协同性。植物就地保育与迁地保育各有优势并互为补充,共同确保植物多样性得到充分保育(黄宏文和张征, 2012)。就地、迁地、迁地和就地共同保育物种的受威胁等级之间无

明显的梯度差异,而且保育比例最高的均为近危物种,表明就地保育和迁地保育并没有发挥各自的优势,也没有显示出各自的侧重点。广东兰科植物就地和迁地共同保育的物种有93种,其中仅包括37.6%的受威胁物种和18.2%的极危物种。广东兰科植物有52种在保护区或者植物园内均无保育,其中37种为受威胁物种。以上数据显示广东兰科植物的迁地和就地保育并未形成相互补充的格局,没有形成各自发挥优势、各有侧重、相互补充的良好的协同机制。

(5)保育网络还需完善。在就地保育方面:广东兰科植物就地保育111种,仅占到总种数的47.2%,这表明广东省内的自然保护区对兰科植物的覆盖度比较低,未形成良好的就地保护网络。在迁地保育方面:广东兰科植物有156种在全国10个主要植物园迁地保育,占到总种数的66.4%。在华南植物园和仙湖植物园中,迁地保育有138种,占广东兰科植物总种数的58.7%,迁地保育比例低于“本土植物物种全覆盖保护计划”要求的对本土珍稀濒危物种70.0%的保存比例。在植物园迁地保育的兰科植物中不乏对某些近危和无危物种的大量重复保育。在数据共享方面:深圳市兰科植物保护研究中心是兰科植物保育的重要机构,收集保存有兰科植物种质资源2万多份,包括了160多万株1,500余种的兰科活体植物,广东省内自然分布的兰科植物也在兰科中心有较丰富的保育。当前,中国科学院系统的植物园和深圳市兰科植物保护研究中心在数据共享方面还需要加强合作。

3.2 广东兰科植物的保育策略

通过研究和分析,我们建议可从以下5个方面提升广东兰科植物的保育成效。

(1)加强立法和公众教育,规范科学采集,打击非法采挖。目前兰科植物在我国的保护缺乏法律依据,《国家重点保护野生植物名录(第一批)》未包括任何兰科植物。滥采滥挖和过度采集是兰科植物受威胁的主要原因之一,而对于这一行为却没有任何法律制约,因此,必须通过立法使兰科植物的保护有法可依。公众教育是植物园的主要职能之一,植物园应加强教育宣传,提高公众对兰科植物及其受威胁情况的认识,激发全社会保护兰科植物的主动性,通过全体民众的共同努力来保护兰科植物。

应当强调的是,针对兰科植物的野外采集行为,

无论是何种用途,都应当得到有效监管,并且必须坚持不损害自然生境和野外居群的原则。如用于兰科植物相关的科学研究,则需确定在个体数量不少于50株的情况下采集不多于2株的个体。如果是为了迁地保育引种收集兰科植物,最佳的方式是收集种子自行繁殖育苗。对于针对兰科植物的随意整株或成片采挖以及非法交易等都应当明令禁止。

(2)开展专项调查。建议开展广东兰科植物的专项调查,摸清其物种多样性及分布情况等详细信息,评估每个物种的濒危状况,分析受威胁物种尤其是极危物种的受威胁原因,确定重要保育地和重点保护种类,为就地和迁地保育提供详细的本底资料。

(3)保护区应对区域内的兰科植物进行长期监测。自然保护区应对区内兰科植物的监测纳入到日常保育工作中,及时跟踪其种群变化动态和受威胁情况。在重点物种的分布区域设置固定样方,进行长期的定株跟踪观测,记录相关因素的变化动态。通过监测评估就地保护成效,及时调整保育措施,对在原生境中生存困难的物种及时引种到植物园中开展迁地保育。

(4)植物园应提高兰科植物保育的有效性。植物园对兰科植物的迁地保育不能仅停留在对引种号数和物种数量的追求上,而应当着重提高迁地保育的有效性。首先,植物园应在调查研究的基础上有针对性地开展引种收集工作,增加对区域特有物种和极危物种的引种收集。其次,应使极危物种在更多的植物园中(5个及以上)得到保育,以达到保种的目的。第三,应当重视对兰科植物遗传多样性的保护,对极危物种和有重要应用价值的物种开展保护性收集。植物园应克服兰科植物繁殖的难题,达到从种子到种子的一般保育标准(许再富,1998)。自然保护区和植物园还应该开展对兰科植物的花粉、种子等种质资源的收集和保存。现阶段,如何提高兰科植物迁地保育的有效性是一个亟待解决的难题。

(5)促进迁地和就地保育的良好协作。兰科植物的保育首先应该是在原生境的就地保育,对在原生境中受威胁的物种在充分研究和风险可控的前提下引种栽培到植物园中开展迁地保育,最终目标依然是回归到原生境去。因此迁地保育和就地保育应当各有侧重、相互协作,形成良好的联动。首先就地保育应该提高对兰科植物的覆盖度,提升对区域

内生境的维持和修复能力以及致危因子的消除能力,为兰科植物在原始生境的保育创造良好的条件。其次,保护区应对辖区内兰科植物的种群动态和受威胁情况进行长期的监测,将在原生境中保育困难的物种及时迁移到植物园开展迁地保育。植物园首先应通过公众教育等方法提升公众对兰科植物保护迫切性的认识,激发公众保护兰科植物的主动性。另外,植物园应在资源有限的条件下尽可能提高兰科植物保育的有效性,对重点保育物种开展遗传多样性的保存,形成对极危物种和有重要应用价值物种的保护性收集,为回归和自然种群的重建提供保障。

(6)构建广东兰科植物保育的网络系统。兰科植物的成功保育需要形成能够进行统一领导和协调的网络系统,并建立相应的监测系统与共享数据库。通过统一的网络系统,对兰科植物受威胁和保育状况的信息进行收集、分析、传播和共享,提供各保护区和植物园兰科植物保育的计划和依据,促进各保护区、植物园之间的协作。构建保育网络的另一个重要作用是避免在兰科植物保育工作中各成一家、数据共享欠缺、工作分散和重复的状况。

(7)确定广东兰科植物的优先保育等级。在对广东兰科植物进行全面调查和长期监测的基础上,根据本省野生兰科植物的种群分布和生长状况以及受威胁程度等,评估广东兰科植物的优先保育等级,对需要优先保育的种类进行抢救性保育。确定优先保育等级,对于提高研究经费的使用效率、精准有效的保育广东兰科植物具有重要的指导意义。

参考文献

- CBD (2002) Global Strategy for Plant Conservation. <https://www.plants2020.net/>. (accessed on 2019-09-26)
- Chen BL, Song XQ, Yu WG, Chen JW, Luo YB (2010) Re-introduction technology and its application in the conservation of endangered orchid. *Acta Ecologica Sinica*, 30, 7055–7063. (in Chinese with English abstract) [陈宝玲, 宋希强, 余文刚, 陈建伟, 罗毅波 (2010) 濒危兰科植物再引入技术及其应用. *生态学报*, 30, 7055–7063.]
- Cribb PJ, Kell SP, Dixon KW, Barrett RL (2003) *Orchid Conservation*. Natural History Publications, Kota Kinabalu Sabah.
- Hawkins B, Sharrock S, Havens K (2008) *Plants and Climate Change: Which Future?* Botanic Gardens Conservation International, Richmond, UK.
- Huang HW, Zhang Z (2012) Current status and prospects of ex

- situ* cultivation and conservation of plants in China. *Biodiversity Science*, 20, 559–571. (in Chinese with English abstract) [黄宏文, 张征 (2012) 中国植物引种栽培及迁地保护的现状与展望. *生物多样性*, 20, 559–571.]
- Liu H, Luo YB (2010) Protecting orchids in nature reserves: Research and restoration needs. *Botanical Review*, 76, 137–139.
- Liu Q, Yin SH, Lan QY (2010) Research advances in population dynamics of Orchidaceae. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 21, 2980–2985. (in Chinese with English abstract) [刘强, 殷寿华, 兰芹英 (2010) 兰科植物种群动态研究进展. *应用生态学报*, 21, 2980–2985.]
- Luo YB, Jia JS, Wang CL (2003) A general review of the conservation status of Chinese orchids. *Biodiversity Science*, 11, 70–77. (in Chinese with English abstract) [罗毅波, 贾建生, 王春玲 (2003) 中国兰科植物保育的现状和展望. *生物多样性*, 11, 70–77.]
- Ministry of Environmental Protection of China, Chinese Academy of Sciences (2013) Red List of Chinese Biodiversity: Plants. (in Chinese) [中国环境保护部, 中国科学院 (2013) 中国生物多样性红色名录——高等植物卷.] <http://www.mee.gov.cn/gkml/hbb/bgg/201309/t20130912260061.htm/>. (accessed on 2019-09-02)
- Qin HN, Yang Y, Dong SY, He Q, Jia Y, Zhao LN, Yu SX, Liu HY, Liu B, Yan YH, Xiang JY, Xia NH, Peng H, Li ZY, Zhang ZX, He XJ, Yin LK, Lin YL, Liu QR, Hou YT, Liu Y, Liu QX, Cao W, Li JQ, Chen SL, Jin XH, Gao TG, Chen WL, Ma HY, Geng YY, Jin XF, Chang CY, Jiang H, Cai L, Zang CX, Wu JY, Ye JF, Lai YJ, Liu B, Lin QW, Xue NX (2017) Threatened species list of China's higher plants. *Biodiversity Science*, 25, 696–744. (in Chinese and in English) [覃海宁, 杨永, 董仕勇, 何强, 贾渝, 赵莉娜, 于胜祥, 刘慧圆, 刘博, 严岳鸿, 向建英, 夏念和, 彭华, 李振宇, 张志翔, 何兴金, 尹林克, 林余霖, 刘全儒, 侯元同, 刘演, 刘启新, 曹伟, 李建强, 陈世龙, 金效华, 高天刚, 陈文俐, 马海英, 耿玉英, 金孝锋, 常朝阳, 蒋宏, 蔡蕾, 臧春鑫, 武建勇, 叶建飞, 赖阳均, 刘冰, 林秦文, 薛纳新 (2017) 中国高等植物受威胁物种名录. *生物多样性*, 25, 696–744.]
- Qin WH, Jiang MK, Xu WG, He ZH (2012) Assessment of *in situ* conservation of 1,334 native orchids in China. *Bio-*
- diversity Science*, 20, 177–183. (in Chinese with English abstract) [秦卫华, 蒋明康, 徐网谷, 贺昭和 (2012) 中国1334种兰科植物就地保护状况评价. *生物多样性*, 20, 177–183.]
- Seaton PT, Hu H, Perner H, Pritchard HW (2010) *Ex situ* conservation of orchids in a warming world. *Botanical Review*, 76, 193–203.
- Swartz ND, Dixon KW (2009) Terrestrial orchid conservation in the age of extinction. *Annals of Botany*, 104, 543–556.
- Tang ZZ, Cheng SJ (2016) The Illustrated Important Wild Orchid in China. Science Press, Beijing. (in Chinese) [唐振缙, 程式君 (2016) 中国主要野生兰手绘图鉴. 科学出版社, 北京.]
- Wang L (2010) Basis, Application and Practice of SPSS Statistical Analysis. Chemical Industry Press, Beijing. (in Chinese) [王璐 (2010) SPSS统计分析基础、应用与实践. 化学工业出版社, 北京.]
- Wang S, Xie Y (2004) China Species Red List, Vol. 1. Higher Education Press, Beijing. (in Chinese) [汪松, 解焱 (2004) 中国物种红色名录 (第一卷). 高等教育出版社, 北京.]
- Xu ZF (1998) Principle and Methodology of *Ex Situ* Conservation for Rare and Endangered Plants. Yunnan Science & Technology Press, Kunming. (in Chinese) [许再富 (1998) 稀有濒危植物迁地保护的原理与方法. 云南科技出版社, 昆明.]
- Yang Q, Han L, Xu ZF (2005) Status of and strategy for *ex-situ* conservation of rare and endangered plants in Chinese botanical gardens. *Rural Eco-Environment*, 21, 62–66. (in Chinese with English abstract) [杨清, 韩蕾, 许再富 (2005) 中国植物园保护稀有濒危植物的现状和若干对策. *生态与农村环境学报*, 21, 62–66.]
- Zhang YB, Du HD, Jin XH, Ma KP (2015) Species diversity and geographic distribution of wild Orchidaceae in China. *Chinese Science Bulletin*, 60, 179–188. (in Chinese with English abstract) [张毅波, 杜昊东, 金效华, 马克平 (2015) 中国野生兰科植物物种多样性与地理分布. *科学通报*, 60, 179–188.]

(责任编辑: 龙春林 责任编辑: 黄祥忠)

附录 Supplementary Material

附录1 评估广东兰科植物受威胁等级的专家

Appendix1 Experts assessed the endangered category of Guangdong orchids
<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2019400-1.pdf>

附录2 广东兰科植物濒危等级评估与保育状况

Appendix2 Assessment of endangered category and conservation status of orchids in Guangdong Province
<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2019400-2.pdf>



•研究报告•

利用红外相机研究白冠长尾雉日活动节律与人为干扰的关系

石江艳¹ 杨海² 华俊钦¹ 赵玉泽¹ 李建强¹ 徐基良^{1*}¹ (北京林业大学生态与自然保护学院, 北京 100083)² (河南连康山国家级自然保护区, 河南新县 465500)

摘要: 白冠长尾雉(*Syrnaticus reevesii*)为我国特有珍稀濒危鸟类,其面临的人为干扰压力日趋严重。为更好地了解白冠长尾雉对不同的人为干扰强度的响应,我们于2018年3月至2019年4月,在其东部分布区的河南连康山国家级自然保护区(连康山)、湖北中华山鸟类省级自然保护区(中华山)和湖北平靖关村及三潭风景名胜区(平靖关),利用红外相机技术研究了其日活动节律,并借助重叠系数测算了其与人干扰在时间上的重叠程度以及与人干扰之间的关系。结果表明,连康山的人为干扰强度最高,而中华山和平靖关的人为干扰强度接近且均低于连康山。雄性白冠长尾雉繁殖期和非繁殖期的日活动节律在三地之间的差异均不显著;雌性白冠长尾雉繁殖期日活动节律在平靖关与连康山之间存在显著差异,而非繁殖期日活动节律在中华山与连康山之间、平靖关与连康山之间均存在显著差异。各地白冠长尾雉日活动高峰和人为干扰出现的高峰也存在差异,呈现出较为明显的错峰活动现象,其中在人为干扰最强的连康山,白冠长尾雉的活动与人干扰的重叠程度最低。这些结果表明白冠长尾雉的日活动节律可能受人为干扰的影响,且在行为方面表现出一定的可塑性,它们可以通过调整日活动节律来适应人为干扰。

关键词: 白冠长尾雉; 日活动节律; 人为干扰; 循环分布; 行为可塑性

The relationship between the diurnal activity rhythm of Reeves's pheasant (*Syrnaticus reevesii*) and human disturbance revealed by camera trapping

Jiangyan Shi¹, Hai Yang², Junqin Hua¹, Yuze Zhao¹, Jianqiang Li¹, Jiliang Xu^{1*}¹ School of Ecology and Nature Conservation, Beijing Forestry University, Beijing 100083² Liankangshan National Nature Reserve, Xinxian, Henan 465500

Abstract: As a rare species endemic to China, Reeves's pheasant (*Syrnaticus reevesii*) is facing increasing pressure from human disturbance. To better understand how Reeves's pheasant responds to human disturbances, we studied the pheasant's diurnal activity rhythm in three areas in its eastern distribution region: Liankang Mountain National Nature Reserve in Henan (hereafter Liankang Mountain), Zhonghua Mountain Birds Provincial Nature Reserve in Hubei (hereafter Zhonghua Mountain), and Pingjingguan Village and Santan Scenic Area in Hubei (hereafter Pingjingguan). From March 2018 to April 2019, we used camera trapping to monitor both the diurnal activity rhythm of Reeves's pheasant and the degree of human disturbance. We calculated the overlapping coefficient between anthropogenic and pheasant activity. The results indicated that Liankang Mountain had a more intense degree of human disturbance, while Zhonghua Mountain and Pingjingguan exhibited a similar intensity of human disturbance. Male Reeves's pheasants' diurnal activity rhythm was similar in all three experimental areas in both breeding and non-breeding seasons. Females' diurnal activity rhythm during non-breeding season differed significantly between Zhonghua Mountain and Liankang Mountain, while it differed significantly in both breeding and non-breeding seasons between Pingjingguan and Liankang Mountain. The activity peak of Reeves's pheasant differed from that of anthropogenic disturbance, implying staggered shifts in the pheasant's activity pattern.

收稿日期: 2019-12-12; 接受日期: 2020-04-22

基金项目: 国家自然科学基金(31872240)和国家重点研发计划(2016YFC0503200)

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: xujiliang@bjfu.edu.cn

Moreover, the overlap between Reeves's pheasant and anthropogenic disturbance was lowest at Liankang Mountain. Our results demonstrated that the diurnal activity rhythm of Reeves's pheasant exhibits a high plasticity in responding to anthropogenic disturbance. This species adjusts its activity rhythm to adapt the anthropogenic disturbance to a certain extent.

Key words: Reeves's pheasant; diurnal activity rhythm; human disturbance; circular distributions; behavioral plasticity

日活动节律是野生动物在一天中的活动强度和变换规律(孙儒泳, 2001; Oberosler et al, 2017)。野生动物日活动节律作为一个重要的行为和生态指标(Rowcliffe et al, 2014), 可以反映物种对所处环境做出的响应(Shamoon et al, 2018)。影响动物日活动节律的因素有很多, 既包括动物的食物选择、天敌躲避、繁殖需要和对干扰的恐惧程度等自身因素(Moretti et al, 2015), 也包括栖息地、天气、温度等环境因素(Fattorini et al, 2019; Luo et al, 2019)。人为干扰能够改变野生动物的活动节律(Ngoprasert et al, 2017; Oberosler et al, 2017; Gaynor et al, 2018; Roy et al, 2019; Shamoon et al, 2018), 对地面活动野生动物的影响更大(O'Connell et al, 2011; Van Doormaal et al, 2015; Ngoprasert et al, 2017; Gaynor et al, 2018)。同时, 不同种类野生动物对人为干扰的响应方式也有差异(Markovchick-Nicholls et al, 2008)。例如, 黑尾鹿(*Odocoileus hemionus*)在人为干扰强的周末会减少活动并回避露营地, 但美洲狮(*Puma concolor*)却对人类活动的增强没有明显的回避反应(Nix et al, 2018)。

白冠长尾雉(*Syrnaticus reevesii*)是我国特有珍稀雉类, 为典型的地栖性森林鸟类, 被列为国家II级重点保护野生动物(郑光美, 2017)、IUCN易危种(IUCN, 2019)和CITES公约附录II物种(CITES, 2019), 其目前所受的威胁可能远远超过我国很多国家I级重点保护野生动物(CITES, 2019)。由于农业用地、居民区、交通道路、旅游设施等人类活动与基础设施日益增加, 白冠长尾雉栖息地范围急剧萎缩, 人为干扰对白冠长尾雉的影响也日益受到关注(Zhou et al, 2015)。但是, 白冠长尾雉生性机警, 研究人员对该物种进行直接观察或监测比较困难(赵玉泽等, 2013; 郑光美, 2015), 因此目前关于人为干扰对这一大型地栖性鸟类活动节律的影响研究相对不足。前期实践表明, 利用红外相机技术监测白冠长尾雉, 进而分析其日活动规律, 具有较强的可

行性(赵玉泽等, 2013)。

为了解白冠长尾雉时间活动节律与人为干扰的关系, 我们于2018年3月至2019年4月在其东部分布区域内选取了3个研究区, 利用红外相机对其活动节律和人为干扰的出现规律进行了监测, 以探讨其对人为干扰的适应能力。

1 材料和方法

1.1 研究地概况

根据白冠长尾雉现有种群的分布状况(Zhou et al, 2015; 郑光美, 2017), 本研究在其分布区的东部片区选择了河南连康山国家级自然保护区(以下简称连康山)、湖北中华山鸟类省级自然保护区(以下简称中华山)、湖北平靖关村及三潭风景名胜(以下简称平靖关)3个地区作为研究区域。

连康山(31°31'–31°40' N, 114°45'–114°55' E)位于河南省信阳市新县, 面积7,426.6 ha, 年均气温15.1℃, 无霜期227 d, 年均降水量1,248 mm, 植被保存较为完好, 但其东边与县城接壤, 且与金兰山国家森林公园所在的区域范围有重叠部分, 区内存在旅游活动, 有常住人口300–350人(薛国庆, 2016)。

中华山(31°37'–31°43' N, 113°54'–113°58' E)位于湖北省随州市应山县, 面积10,580 ha, 年均温15.6℃, 年均无霜期为227 d, 年均降水量为1,021.5 mm, 植被保存完好, 区内未开展任何旅游活动, 有常住人口183人(汪正祥, 2017)。

平靖关(31°49'–31°52' N, 113°49'–113°57' E)位于湖北省广水市蔡河镇, 面积约3,152 ha, 年均温15.5℃, 无霜期220–240 d, 年均降水量865–1,070 mm(赵玉泽等, 2013), 是一个由村庄、茶园、板栗林、农田、旅游区组成的复合景观系统, 有常住人口650–700人, 生态旅游活跃, 野生动物栖息地破碎化严重。

这3个研究区域植被类型均属于常绿阔叶林和针阔混交林(赵玉泽等, 2013; 薛国庆, 2016; 汪正祥,

2017), 均为白冠长尾雉的适宜栖息地(Zhou et al, 2015)。

1.2 数据收集

2018年3月至2019年4月, 我们分别在中华山、连康山、平靖关安放了31台、25台、19台Ltl Acorn-6310WMC型(珠海市猎科电子有限公司)红外相机(图1)。参考赵玉泽等(2013)、王秦韵等(2016)的相机布设规则, 野外相机位点选取郁闭度较高、林下较为开阔且有野生动物路径的乔灌丛中。相机固定在中小型乔灌木上, 离地面20–50 cm, 镜头与地面水平线大致平行; 红外相机全天24 h工作, 拍摄的模式设置为3张照片和15 s视频, 时间间隔为30 s(赵玉泽等, 2013; 王秦韵等, 2016)。根据白冠长尾雉的活动区范围(赵玉泽等, 2013), 相机位点间的距离在400 m左右(O'Connell et al, 2011; 赵玉泽等, 2013)。

1.3 数据处理与分析

1台相机正常工作1天记为1个相机日(O'Brien et al, 2003), 将同一个相机位点含同一物种个体连续拍摄时间的间隔不小于0.5 h的照片和视频作为独立有效照片(independent photographs) (O'Brien et

al, 2003)。由于3个研究地中拍摄到的人及家养动物的独立有效照片数量不均, 不适合单独分析其对白冠长尾雉的影响, 故将红外相机中监测到的上述所有人及家养动物都归入人为干扰。同时, 独立有效照片可以区分不同人, 但不足以区分同一类家养动物的不同个体, 因此以各地记录白冠长尾雉和人为干扰出现的次数用于后续分析。

使用捕获率(capture rate, CR)量化3个研究地内红外相机拍摄到的人为干扰的强度和白冠长尾雉的相对丰度(章书声等, 2012)。

$$CR = \frac{N}{T} \times 100\% \quad (1)$$

其中, N 为拍摄到某一物种的独立有效照片数, T 为总有效相机日。

使用日活动强度指数(diurnal activity intensity index, DII)测度特定时段内白冠长尾雉活动强度或人为干扰强度(Azlan & Sharma, 2006)。公式如下:

$$DII = \frac{N_i}{N} \times 100 \quad (2)$$

式中, i 为时间段, 如05:00–05:59记为5, N_i 为*i*时段拍摄到的白冠长尾雉或人为干扰的独立有效照片数;

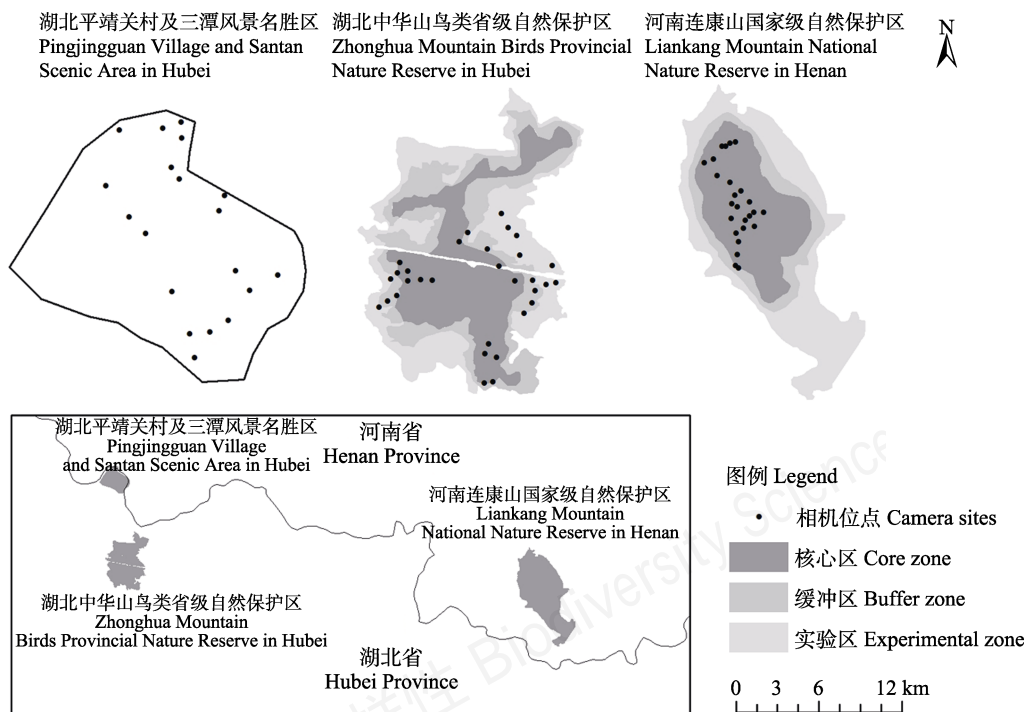


图1 研究区位置及相机位点

Fig. 1 The location of study areas and the camera sites in each study area

N 为拍到的白冠长尾雉或人为干扰的总独立有效照片数。 DII 越大,则表示白冠长尾雉活动或人为干扰在此时段内越强(Azlan & Sharma, 2006)。

为便于数据分析,参考孙全辉等(2003)将研究时间段划分为繁殖期(3–8月)和非繁殖期(9月至次年2月)。

采用循环分布(circular distributions)数据相关方法分析数据(Zar, 1999)。所有白冠长尾雉独立有效照片的准确出现时间划归于一天的24 h中的相应时间段。使用循环数据统计软件Oriana 4.02将白冠长尾雉的活动时间绘制成玫瑰圆形直方图(Kovach, 2012; Karanth et al, 2017)。

在每个研究地内,根据每个时间段中拍摄的独立有效照片数,计算特定时间段内的人为干扰、所有白冠长尾雉以及各性别(雌性或雄性)白冠长尾雉的日活动强度指数。使用Watson双样本检验(Watson's two-sample test)比较同时间段白冠长尾雉日活动节律在研究地点间以及在性别间的差异,分析各时间段研究地点间人为干扰出现规律的差异,并分析人为干扰的出现规律与同时间段所有白冠长尾雉日活动节律的差异和人为干扰出现规律与每一性别的白冠长尾雉日活动节律的差异。该检验在R 3.6.1软件中使用“circular”包进行分析(Zar, 1999; Brodie & Pangau-Adam, 2015)。使用R软件“overlap”包对人为干扰的出现时间与同时间段所有白冠长尾雉或各性别的白冠长尾雉日活动节律进行核密度估计(kernel density estimation)方法分析,并计算人为干扰出现规律与白冠长尾雉日活动节律的重叠系数(coefficient of overlap),其值在0–1之间,两物种的重叠系数越接近于1,表明其日活动节律的重叠程度越高(Ridout & Linkie, 2009)。

2 结果

2.1 白冠长尾雉监测概况及日活动节律

中华山、连康山及平靖关的相机工作日分别为8,548个、6,368个和5,256个,收集到白冠长尾雉独立有效照片数相应为469张、192张和430张,拍摄率分别为5.49%、3.02%、8.18%。繁殖期白冠长尾雉的日活动节律在三地之间没有显著差异(表1, 图2)。在非繁殖期,白冠长尾雉的日活动节律在中华山与连康山之间存在显著差异(表1),其中在连康山的白冠长尾雉仅2个活动高峰,而中华山与平靖关均在中午左右还存在1个活动高峰(图2)。对各性别白冠长尾雉的日活动节律分开分析,雄性白冠长尾雉在繁殖期和非繁殖期的日活动节律在三地之间的差异均不显著(表2, 图3),而雌性白冠长尾雉繁殖期的日活动节律在平靖关与连康山之间存在显著差异,其非繁殖期在中华山与连康山之间、平靖关与连康山之间也存在显著差异(表2, 图3)。在繁殖期,连康山的雌性白冠长尾雉具有明显的上下午2个高峰,而平靖关的雌性白冠长尾雉活动强度在全天相对较为均匀,仅在上午具有2个明显的高峰(图3)。非繁殖期,雌性白冠长尾雉在连康山的日活动节律与其在中华山和平靖关之间的不同在于其在连康山的主要活动高峰集中于16:00–18:00(图3)。

2.2 各研究地点的人为干扰出现规律与白冠长尾雉日活动节律的关系

中华山、连康山、平靖关三地拍摄到人为干扰的独立有效照片分别为201张、609张、284张,其拍摄率相应为2.35%、9.56%、2.40%。连康山所拍摄到的放牧活动较为频繁,偶见当地居民上山采集、游客、巡护人员日常巡护以及家犬和家猫;平靖关

表1 白冠长尾雉日活动节律在三个研究区之间的异同

Table 1 Comparison of diurnal activity patterns of Reeves's pheasants between different study areas

时间范围 Time range	研究区 Study area	U^2	P
繁殖期 Breeding season	中华山 vs. 连康山 Zhonghua Mountain vs. Liankang Mountain	0.177	< 0.1
	中华山 vs. 平靖关 Zhonghua Mountain vs. Pingjingguan	0.071	> 0.1
	平靖关 vs. 连康山 Pingjingguan vs. Liankang Mountain	0.141	> 0.1
非繁殖期 Non-breeding season	中华山 vs. 连康山 Zhonghua Mountain vs. Liankang Mountain	0.190	< 0.05*
	中华山 vs. 平靖关 Zhonghua Mountain vs. Pingjingguan	0.092	> 0.1
	平靖关 vs. 连康山 Pingjingguan vs. Liankang Mountain	0.174	< 0.1

* $P < 0.05$ 代表两区域白冠长尾雉日活动节律有显著差异。 $P < 0.05$ represents diurnal activity patterns of Reeves's pheasants have significant differences.

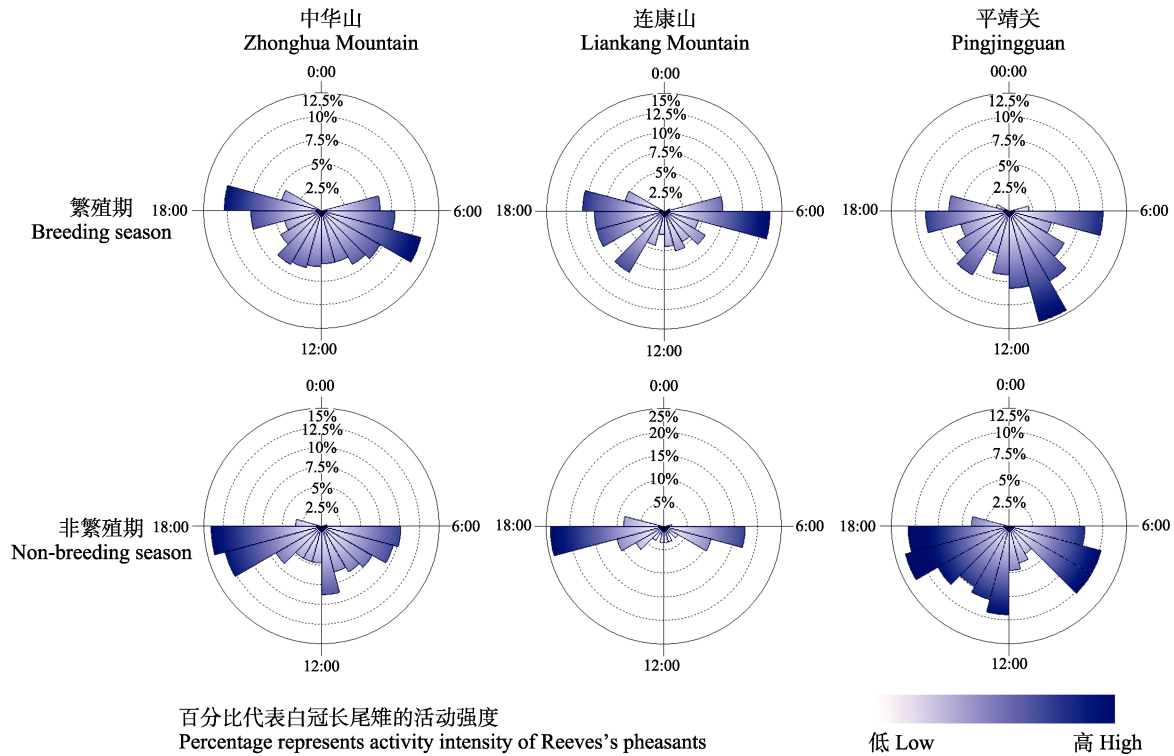


图2 不同研究地区同时期白冠长尾雉的日活动节律比较

Fig. 2 Diurnal activity patterns of Reeves's pheasant in different study areas in the same time period

表2 不同时期内同性别白冠长尾雉日活动节律之间的异同

Table 2 Comparison of diurnal activity patterns of same gender Reeves's pheasants between different study areas in different time periods

时间范围 Time range	性别 Gender	研究区 Study area	U^2	P
繁殖期 Breeding season	雄性 Male	中华山 vs. 连康山 Zhonghua Mountain vs. Liankang Mountain	0.148	> 0.1
		中华山 vs. 平靖关 Zhonghua Mountain vs. Pingjingguan	0.133	> 0.1
		平靖关 vs. 连康山 Pingjingguan vs. Liankang Mountain	0.183	< 0.1
	雌性 Female	中华山 vs. 连康山 Zhonghua Mountain vs. Liankang Mountain	0.171	< 0.1
		中华山 vs. 平靖关 Zhonghua Mountain vs. Pingjingguan	0.052	> 0.1
		平靖关 vs. 连康山 Pingjingguan vs. Liankang Mountain	0.225	< 0.05*
非繁殖期 Non-breeding season	雄性 Male	中华山 vs. 连康山 Zhonghua Mountain vs. Liankang Mountain	0.132	> 0.1
		中华山 vs. 平靖关 Zhonghua Mountain vs. Pingjingguan	0.061	> 0.1
		平靖关 vs. 连康山 Pingjingguan vs. Liankang Mountain	0.157	< 0.1
	雌性 Female	中华山 vs. 连康山 Zhonghua Mountain vs. Liankang Mountain	0.203	< 0.05*
		中华山 vs. 平靖关 Zhonghua Mountain vs. Pingjingguan	0.046	> 0.1
		平靖关 vs. 连康山 Pingjingguan vs. Liankang Mountain	0.203	< 0.05*

* $P < 0.05$ 代表两区域白冠长尾雉日活动节律有显著差异。 $P < 0.05$ represents diurnal activity patterns of Reeves's pheasants have significant differences.

主要拍摄到居民以及游客,有少量的放牧;中华山主要拍摄到放牧以及较少的家犬、家猫和人。中华山和连康山、平靖关和连康山的人为干扰在繁殖期、非繁殖期均存在显著差异(Watson's two-sample test, $P < 0.05$)。

白冠长尾雉在3个地点与人为干扰均具有较高的时间重叠,但也存在一定的错峰活动的现象(图4)。繁殖期与非繁殖期白冠长尾雉日活动节律和人为干扰的重叠系数在中华山分别为0.824和0.800,连康山为0.664和0.567,平靖关为0.806和0.725,各地

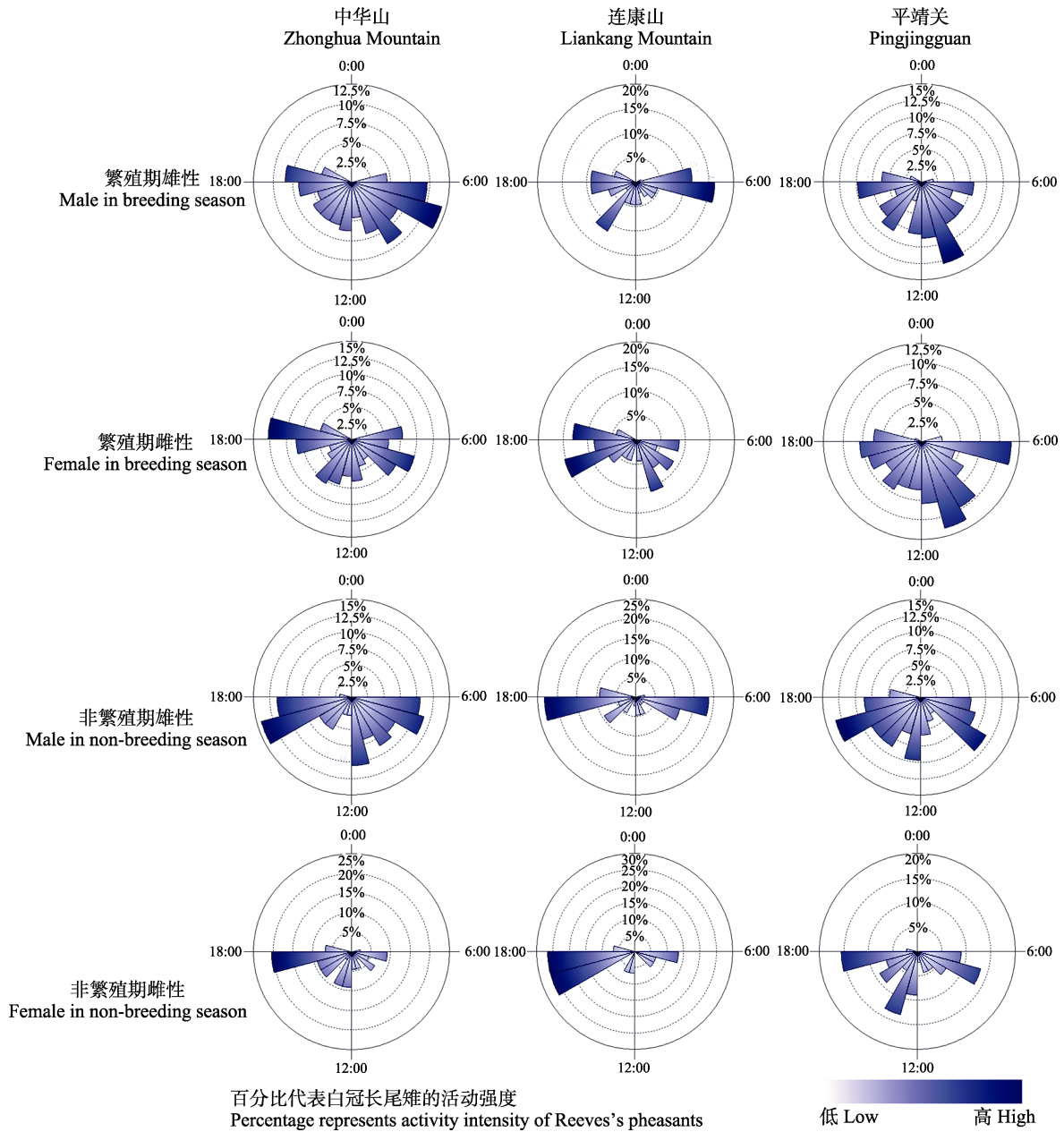


图3 不同研究区域繁殖期与非繁殖期雄性和雌性白冠长尾雉的日活动节律

Fig. 3 Diurnal activity patterns of male and female Reeves's pheasants in different study areas during breeding and non-breeding seasons

繁殖期的重叠系数均高于非繁殖期。其中,人为干扰拍摄率最高的连康山,繁殖期和非繁殖期两个时间段内白冠长尾雉日活动节律与人为干扰出现规律的重叠系数均最低。

对于雄性白冠长尾雉,其繁殖期与非繁殖期的日活动节律与人为干扰的重叠系数在中华山为0.854和0.813,在连康山为0.650和0.602,在平靖关为0.815和0.732。对于雌性白冠长尾雉,其繁殖期与非繁殖期的日活动节律和人为干扰的重叠系数在

中华山为0.793和0.753,在连康山为0.618和0.560,在平靖关为0.802和0.723 (图5)。总体上,三地雄性白冠长尾雉的日活动与人为干扰的重叠程度均比雌性大。

3 讨论

用红外相机监测动物的日活动节律被广泛应用于大、中型的地栖性鸟类,如单垂鹤鸵(*Casuarus unappendiculatus*)与侏鹤鸵(*Casuarus bennetti*)

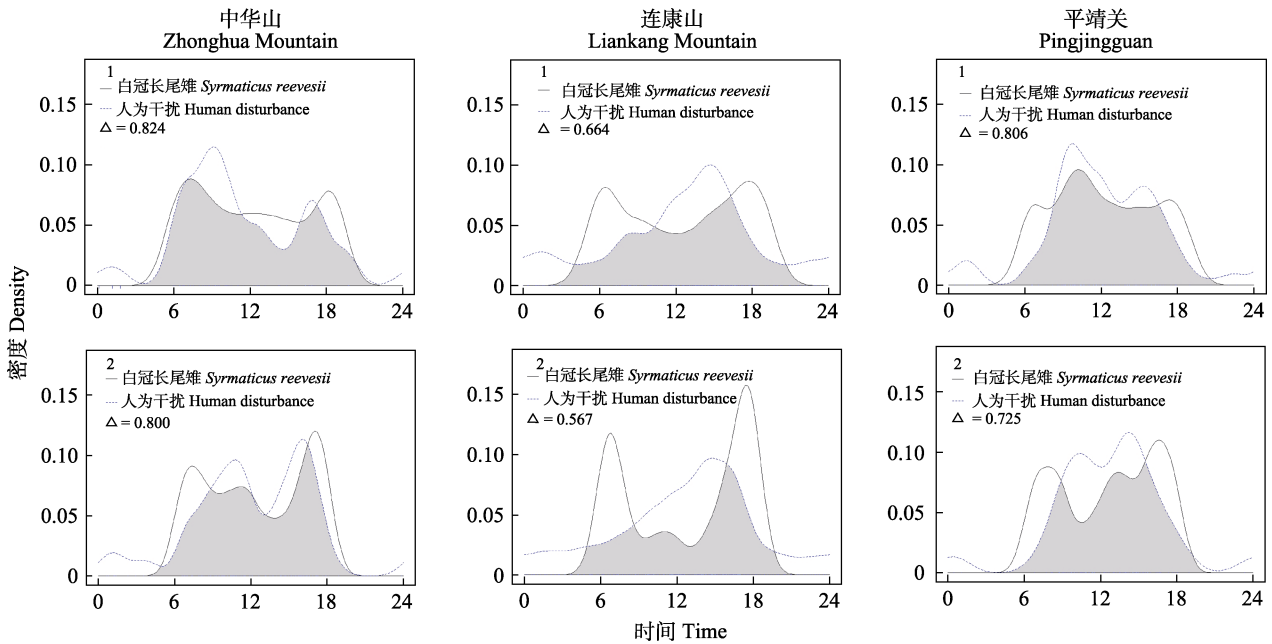


图4 繁殖期和非繁殖期白冠长尾雉的日活动节律与人为干扰的出现规律。1表示繁殖期, 2表示非繁殖期, 阴影部分表示人为干扰出现规律和白冠长尾雉活动节律的重叠值。

Fig. 4 Diurnal activity patterns of Reeves's pheasants and human disturbance during breeding and non-breeding seasons. 1 represents breeding season, and 2 represents non-breeding season. The shadow areas show the overlap of diurnal activity patterns between Reeves's pheasants and human disturbance.

(Brodie & Pangau-Adam, 2015、血雉 (*Ithaginis cruentus*, Li et al, 2010)、白鹇 (*Lophura nythemera*, 余建平等, 2017)、白眉山鹧鸪 (*Arborophila gingica*) 和灰胸竹鸡 (*Bambusicola thoracica*) (陈立军等, 2019)、黄腹角雉 (*Tragopan caboti*, 程松林等, 2015)、藏雪鸡 (*Tetraogallus tibetanus*, Luo et al, 2019) 等。利用红外相机技术监测白冠长尾雉, 在单一地点也已有多年的实践 (赵玉泽等, 2013; 王秦韵等, 2016)。

连康山的人为干扰出现规律与中华山和平靖关两地均存在显著差异, 且连康山的人为干扰拍摄率最大。然而, 以前基于已有资料和经验性判断, 三地人为干扰强度常被主观估计为平靖关的最强、中华山的最低 (赵玉泽等, 2013; 薛国庆, 2016; 汪正祥, 2017), 这表明基于已有资料来衡量研究地的人为干扰强度可能与实际人为干扰强度有偏差 (如 Karanth et al, 2017), 而红外相机实地同步记录的数据能够更好地如实反映研究地点的人为干扰状况, 这对于准确揭示野生动物行为变化与人为干扰的关系具有更为重要的实践价值 (Oberosler et al, 2017; Lee et al, 2019)。

虽然雄性白冠长尾雉各时期的活动节律在三地之间不存在显著差异, 但雌性白冠长尾雉各时期

在三地之间的差异表明, 人为干扰强度的差异可能是导致白冠长尾雉的日活动节律区域间变化的潜在原因。白冠长尾雉的日活动节律与人为干扰的关系还体现在其与各地人为干扰出现规律的重叠性上。三个地点白冠长尾雉日活动节律和人为干扰出现规律的高峰都有一定程度的差别, 显示出错峰活动的现象, 这进一步说明白冠长尾雉可能存在对人为干扰的主动回避。相比雄性白冠长尾雉, 雌性的活动与人为干扰的重叠程度更低, 这可能与雌性白冠长尾雉更为机警有关。

综上所述, 本研究通过分析3个地区白冠长尾雉的日活动节律和人为干扰出现的规律, 初步发现白冠长尾雉的日活动节律可能受到人为干扰的影响并表现出一定的可塑性, 即白冠长尾雉会根据人为干扰的出现规律来调整自身活动节律以适应人为干扰, 这和许多野生动物适应人为干扰的表现相同 (如 Greenberg & Holekamp, 2017; Reilly et al, 2017)。虽然目前尚不了解人为干扰对白冠长尾雉种群生存的影响程度有多大, 但本文的结果说明在白冠长尾雉的保护工作中, 有必要采取措施减少人为干扰对白冠长尾雉的影响。同时本研究中拍摄到的许多人为干扰来自于牛、羊、犬、猫等家养动物, 而

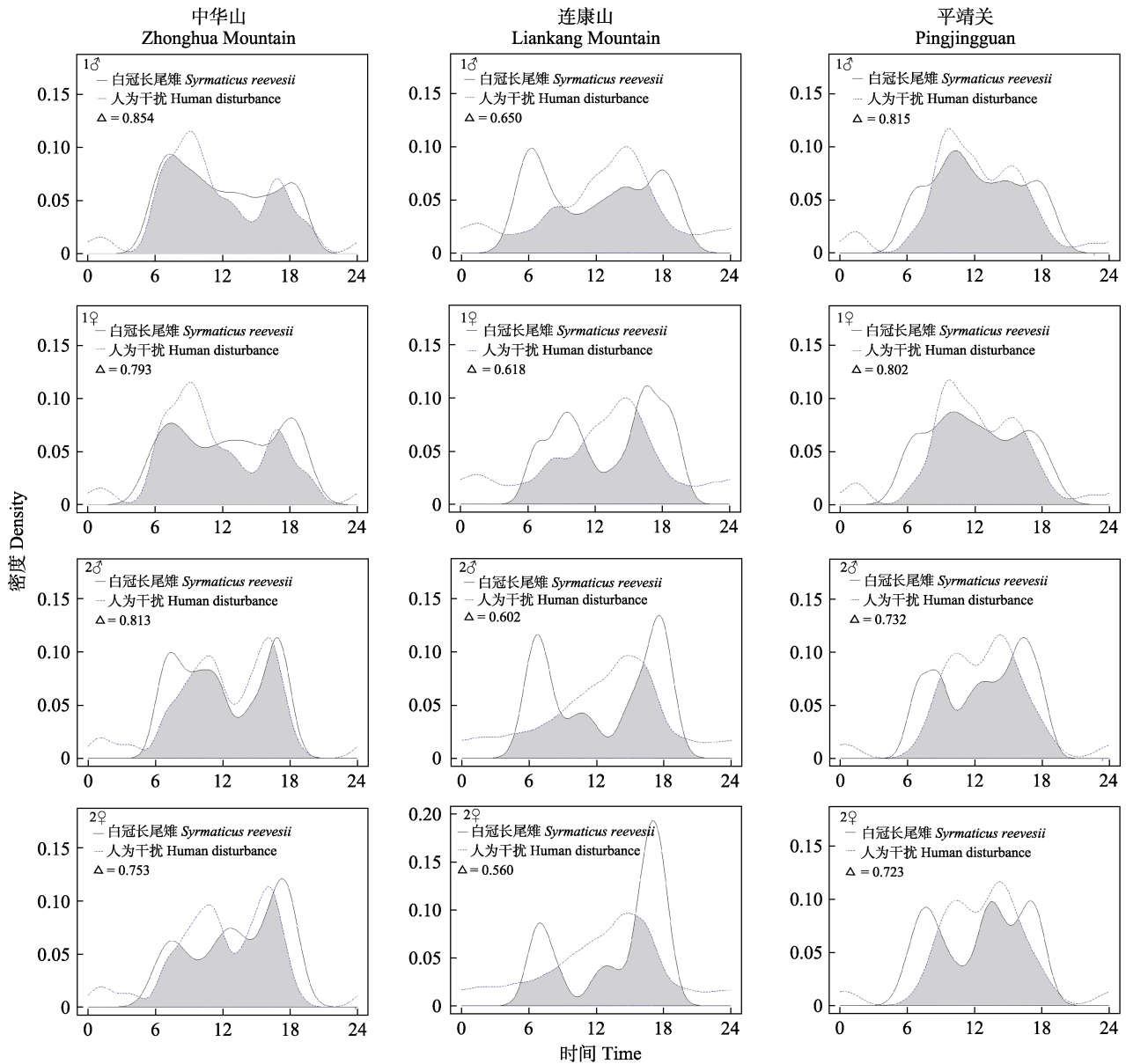


图5 繁殖期与非繁殖期雌性和雄性白冠长尾雉日活动节律与人为干扰的出现规律。1♂表示繁殖期雄性, 1♀表示繁殖期雌性, 2♂表示非繁殖期雄性, 2♀表示非繁殖期雌性, 阴影部分表示人为干扰出现规律和白冠长尾雉活动节律的重叠值。

Fig. 5 Diurnal activity patterns of male and female Reeves's pheasants and human disturbance during breeding and non-breeding seasons. 1♂ represents the males in breeding season, 1♀ represents the females in breeding season, 2♂ represents the males in non-breeding season, and 2♀ represents the females in non-breeding season. The shadow areas show the overlap of diurnal activity patterns between Reeves's pheasants and human disturbance.

国内外很多其他研究也表明放牧(Zhang et al, 2017)、家犬和家猫(Hughes & Macdonald, 2013; Doherty et al, 2017)等家养动物对野生动物的活动产生了影响。因此, 在野生动物保护工作中, 也亟需采取有效措施, 平衡当地经济发展和居民日常生活需求与野生动物保护之间的矛盾, 减少人为干扰在自然生境中的出现。

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.
- Brodie JF, Pangau-Adam M (2015) Human impacts on two endemic cassowary species in Indonesian New Guinea. *Oryx*, 51, 354–360.
- Chen LJ, Shu ZF, Xiao ZS (2019) 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 (2019) 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.]
- Cheng SL, Lei P, Hu EY, Yuan RB, Zou SC (2015) Diurnal behavior of Cabot's tragopan (*Tragopan caboti*) recorded by infrared-triggered cameras in Jiangxi Wuyishan National Nature Reserve, China. *Chinese Journal of Zoology*, 50, 695–702. (in Chinese with English abstract) [程松林, 雷平, 胡尔夷, 袁荣斌, 邹思成 (2015) 江西武夷山自然保护区黄腹角雉昼间行为的红外相机监测. *动物学杂志*, 50, 695–702.]
- CITES (2019) Consideration of Proposals for Amendment of Appendices I and II. <https://www.cites.org/eng/app/appendices.php>. (accessed on 2019-12-02)
- Doherty TS, Dickman CR, Glen AS, Newsome TM, Nimmo DG, Ritchie EG, Vanak AT, Wirsing AJ (2017) The global impacts of domestic dogs on threatened vertebrates. *Biological Conservation*, 210, 56–59.
- Fattorini N, Brunetti C, Baruzzi C, Chiatante G, Lovari S, Ferretti F (2019) Temporal variation in foraging activity and grouping patterns in a mountain-dwelling herbivore: Environmental and endogenous drivers. *Behavioural Processes*, 167, 1–9.
- Gaynor KM, Hohnowski CE, Carter NH, Brashares JS (2018) The influence of human disturbance on wildlife nocturnality. *Science*, 360, 1232–1235.
- Greenberg JR, Holekamp KE (2017) Human disturbance affects personality development in a wild carnivore. *Animal Behaviour*, 132, 303–312.
- Hughes J, Macdonald DW (2013) A review of the interactions between free-roaming domestic dogs and wildlife. *Biological Conservation*, 157, 341–351.
- IUCN (International Union for Conservation of Nature) (2019) The IUCN Red List of Threatened Species <https://www.iucnredlist.org>. (accessed on 2019-12-02)
- Karanth KU, Srivathsa A, Vasudev D, Puri M, Parameshwaran R, Kumar NS (2017) Spatio-temporal interactions facilitate large carnivore sympatry across a resource gradient. *Biological Sciences*, 284, 20161860.
- Kovach WL (2012) Oriana—Circular Statistics for Windows, version. 4.02. Kovach Computing Services, Pentraeth, UK.
- Lee HJ, Ha JW, Park SJ, Kim WY, Cha JY, Park JY, Choi SS, Chung CU, Oh HS (2019) A study on the analysis of mammals' activity patterns and the effect of human hiker interference using camera trapping. *Journal of Asia-Pacific Biodiversity*, 12, 57–62.
- 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.
- Luo G, Yang C, Zhou H, Seitz M, Wu Y, Ran J (2019) Habitat use and diel activity pattern of the Tibetan snowcock (*Tetraogallus tibetanus*): A case study using camera traps for surveying high-elevation bird species. *Avian Research*, 10, 23–31.
- Markovchick-Nicholls L, Regan HM, Deutschman DH, Widyanata A, Martin B, Noreke L, Hunt TA (2008) Relationships between human disturbance and wildlife land use in urban habitat fragments. *Conservation Biology*, 22, 99–109.
- Moretti L, Hentrup M, Kotrschal K, Range F (2015) The influence of relationships on neophobia and exploration in wolves and dogs. *Animal Behaviour*, 107, 159–173.
- Ngoprasert D, Lynam AJ, Gale GA (2017) Effects of temporary closure of a national park on leopard movement and behaviour in tropical Asia. *Mammalian Biology*, 82, 65–73.
- Nix JH, Howell RG, Hall LK, McMillan BR (2018) The influence of periodic increases of human activity on crepuscular and nocturnal mammals: Testing the weekend effect. *Behavioural Processes*, 146, 16–21.
- 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, USA.
- Obersler V, Groff C, Iemma A, Pedrini P, Rovero F (2017) The influence of human disturbance on occupancy and activity patterns of mammals in the Italian Alps from systematic camera trapping. *Mammalian Biology*, 87, 50–61.
- Reilly ML, Tobler MW, Sonderegger DL, Beier P (2017) Spatial and temporal response of wildlife to recreational activities in the San Francisco Bay ecoregion. *Biological Conservation*, 207, 117–126.
- 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 (2014) Quantifying levels of animal activity using camera trap data. *Methods in Ecology and Evolution*, 5, 1170–1179.
- Roy S, Ghoshal A, Bijoor A, Suryawanshi K (2019) Distribution and activity pattern of stone marten *Martes foina* in relation to prey and predators. *Mammalian Biology*, 96, 110–117.
- Shamoon H, Maor R, Saltz D, Dayan T (2018) Increased mammal nocturnality in agricultural landscapes results in fragmentation due to cascading effects. *Biological Conservation*, 226, 32–41.
- Sun QH, Zhang ZW, Zheng GM, Zhang KY, Ruan XF, Zhu JG (2003) Ranging behaviour of territorial male Reeves's pheasants in the breeding season. *Acta Zoologica Sinica*, 49, 318–324. (in Chinese with English abstract) [孙全辉, 张正

- 旺, 郑光美, 张可银, 阮祥峰, 朱家贵 (2003) 繁殖期白冠长尾雉占区雄鸟的活动区. *动物学报*, 49, 318–324.]
- Sun RY (2001) *Principles of Animal Ecology*, 3rd edn. Beijing Normal University Publishing House, Beijing. (in Chinese) [孙儒泳 (2001) *动物生态学* (第三版). 科学出版社, 北京.]
- Van Doormaal N, Ohashi H, Koike S, Kaji K (2015) Influence of human activities on the activity patterns of Japanese sika deer (*Cervus nippon*) and wild boar (*Sus scrofa*) in Central Japan. *European Journal of Wildlife Research*, 61, 517–527.
- Wang QY, Zhao YZ, Luo X, Hua JQ, Li Z, Xu JL (2016) Potential nest predators of *Syrnaticus reevesii* based on camera traps and artificial nests. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 27, 1968–1974. (in Chinese with English abstract) [王秦韵, 赵玉泽, 罗旭, 华俊钦, 李忠, 徐基良 (2016) 基于红外相机技术和人工巢试验分析白冠长尾雉巢潜在捕食者. *应用生态学报*, 27, 1968–1974.]
- Wang ZX (2017) *The Comprehensive Scientific Survey Report in Zhonghua Mountain Birds Nature Reserve*. Hubei University Press, Wuhan. (in Chinese) [汪正祥 (2017) *湖北中华山鸟类自然保护区综合科学考察报告*. 湖北大学出版社, 武汉.]
- Xue GQ (2016) *Scientific Expedition of Liankang Mountain National Nature Reserve in Henan Province*. Northeast Normal University Press, Changchun. (in Chinese) [薛国庆 (2016) *河南连康山国家级自然保护区科学考察集*. 东北师范大学出版社, 长春.]
- 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.]
- Zar JH (1999) *Biostatistical Analysis*, 4th edn. Pearson Prentice Hall, New Jersey.
- Zhang JD, Hull V, Ouyang ZY, Li RG, Connor T, Yang HB, Zhang ZJ, Silet B, Zhang HM, Liu JG (2017) Divergent responses of sympatric species to livestock encroachment at fine spatiotemporal scales. *Biological Conservation*, 209, 119–129.
- Zhang SS, Bao YX, Wang YN, Fang PF, Ye B (2012) Activity rhythms of black muntjac (*Muntiacus crinifrom*) 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.]
- 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.]
- Zheng GM (2015) *Pheasants in China*. Science Press, Beijing. (in Chinese) [郑光美 (2015) *中国雉类*. 科学出版社, 北京.]
- Zheng GM (2017) *A Checklist on the Classification and Distribution of the Birds of China*, 3rd edn. Science Press, Beijing. (in Chinese) [郑光美 (2017) *中国鸟类分类与分布名录* (第三版). 科学出版社, 北京.]
- Zhou CF, Xu JL, Zhang ZW (2015) Dramatic decline of the vulnerable Reeves's pheasant *Syrnaticus reevesii*, endemic to central China. *Oryx*, 49, 529–534.

(责任编辑: 丁平 责任编辑: 闫文杰)



•综述•

声景生态学研究进展和展望

赵莹^{1,2} 申小莉^{1*} 李晟³ 张雁云⁴ 彭任华⁵ 马克平¹

1 (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)

2 (中国科学院大学, 北京 100049)

3 (北京大学生命科学学院, 北京 100871)

4 (北京师范大学生命科学学院, 北京 100875)

5 (中国科学院声学研究所噪声与振动重点实验室, 北京 100190)

摘要: 声景生态学以景观中的声音为研究对象, 探讨其在不同时空维度上的分布和变化模式, 从而揭示自然环境、野生动物和人类活动的相互作用关系。本文通过系统检索声景生态学研究的相关文献, 回顾了该学科的研究框架和研究方法, 总结了目前常用的声学指标, 重点归纳了声景生态学的研究内容, 包括声景组成和各组分间的相互作用, 声景的时空格局, 以及声景生态学在生物多样性监测中的应用。目前, 声景监测中存在的问题主要包括监测的生态系统类型和物种类群有限、声学指标效力有待提高等。建议未来着重推进建立系统性的声景监测网络和数据管理平台, 开发和完善音频数据采集、分析方法和评估指标, 并重视声景数据的采集, 将声景视作一种资源进行研究和保护。

关键词: 声景监测; 声学指标; 声学生态位; 生物多样性监测; 自动录音技术

Progress and outlook for soundscape ecology

Ying Zhao^{1,2}, Xiaoli Shen^{1*}, Sheng Li³, Yanyun Zhang⁴, Renhua Peng⁵, Keping Ma¹1 *State Key Laboratory of Vegetation and Environmental Change, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093*2 *University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049*3 *School of Life Sciences, Peking University, Beijing 100871*4 *College of Life Sciences, Beijing Normal University, Beijing 100875*5 *Key Laboratory of Noise and Vibration Research, Institute of Acoustics, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100190*

Abstract: Soundscape ecology studies sound patterns across different spatial and temporal scales, which reflects coupled natural-human dynamics in a changing landscape. Here, we synthesized a list of peer-reviewed studies on soundscape ecology to summarize the conceptual framework of the field, the methodology used, and acoustic indices developed from these studies. Studies on soundscape ecology are currently focused on the following aspects: (1) acoustic composition of soundscape; (2) acoustic interactions between soundscape components; (3) temporal patterns and spatial variability in the soundscapes; (4) the development of acoustic indices for biodiversity monitoring. We suggest the following as focuses for future studies in soundscape ecology and biodiversity conservation: (1) establishing a systematic acoustic monitoring network and data management platform; (2) developing new methods for data collection and analysis (e.g., recording matrix and machine learning algorithm); and (3) treating soundscape ecology as an important resource for future research and conservation.

Key words: soundscape monitoring; acoustic indices; acoustic niche; biodiversity monitoring; automated acoustic recording

“声景”(soundscape)一词由Southworth (1967)提出, 指景观中全部声音信息的总和, 在城市规划

收稿日期: 2020-08-11; 接受日期: 2020-08-28

基金项目: 美丽中国生态文明建设科技工程专项(XDA23080302)

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

(Southworth, 1967)、建筑设计(Thompson, 2004)、音乐作曲(Truax, 2008)等领域均有应用。20世纪60年代末,加拿大作曲家Raymond Murray Schafer主持实施了首个声景研究项目“The World Soundscape Project”,并创立了声学生态学(acoustic ecology),呼吁人们关注环境中声音及其与人类活动的相互作用关系(Schafer, 1969, 1970)。1987年,美国音乐学家和声景生态学家Bernie Krause (1987)提出了“声学栖息地理论”(acoustical-habitat theory),认为每个生态系统有其独特的、反映其内部特征的生物声学谱(acoustic bio-spectrum)。2011年,美国普渡大学的Bryan Pijanowski和意大利乌尔比诺大学的Almo Farina将声学生态学与景观生态学的理论框架结合,主张研究声景的时空分布模式和生态过程(Pijanowski et al, 2011b),并在此研究框架和研究内容的基础上提出了一个新的学科方向——声景生态学(soundscape ecology),也有学者称其为“ecoacoustic”(Farina & Gage, 2017)。

Pijanowski等(2011b)沿用从声音来源角度描述声景构成的方法(Krause, 1987),将声景分为3个组成部分:生物声音(biophony),物理环境声音(geophony,如风声、雨声、流水声),以及人造声音(anthropony)。声景生态学研究声景在不同时空维度上的分布和变化模式,及其与生物和非生物环境之间的关系,以此揭示其所反映的人类活动与生态过程(Pijanowski et al, 2011b)。Pijanowski等(2011a)详细阐述了自然和人为因素改变声景格局的过程和机理:大气动力学改变自然环境,进而影响动物的生活史和栖息地,以及生物多样性,同时影响地形、光周期等地球物理特征。人类通过建筑环境和土地改造与大气过程共同影响声景特征,具体体现在4个方面:(1)声学组成(指声景的频段和振幅大小);(2)声景的时间格局;(3)声景的空间变异性;(4)在自然和人为因素介导下,生物声音、物理环境声音和人造声音间的交互作用。大气动力学和人为活动可以改变声景特性,同时被改变的声景将反作用于生物和人类系统,影响动物的种群和群落动态(Barber et al, 2010),以及人类的健康和对环境的感知。

随着声景生态学概念的传播,越来越多的研究者认识到声景在生态系统中具有重要的生态功能(Farina & Gage, 2017),与声景相关的研究逐步深入开展。我们在Web of Science (www.webofknowledge.

com)上检索“soundscape ecology”或“ecoacoustic*”,截至2019年12月,共获得168篇声景生态学研究论文,相关研究自2014年起快速增加,2014年之后发表的相关论文占该领域论文总数的93.4%。

本文介绍了声景生态学的研究框架、研究方法和研究内容,总结了目前常用的声景评估指标,分析了已有研究的局限性,并对未来声景生态学发展方向提出了建议,以期为此领域研究的开展提供思路和参考。

1 声景生态学研究方法

1.1 数据采集方法

声景生态学主要利用自动录音机(automated acoustic recorders)采集音频数据。近年来,可编程自动录音机的出现促进了声景生态学及其他与声学监测相关学科快速发展(Sugai et al, 2019)。自动录音机利用声学传感器(水听器hydrophone或麦克风microphone)采集环境中的声信号,其中水听器适用于接收水中的声信号,麦克风适用于接收陆地中的声信号。声学传感器将声波转化为电信号(Drafts, 2001),再通过脉冲编码调制法(pulse code modulation, PCM)将电信号量化,转换为数字信号储存在存储介质中。自动录音机可按照用户设定的日程,在固定的时间自动进行声音采集。近年来电池寿命的延长、内存介质容量的增大等技术上的进步,提高了录音设备的野外工作时长,满足了声景生态学大尺度、长时期、自动化的声学监测需求。

根据人类听觉的频带范围,声音信号可以划分为可听声频带(20 Hz–20 kHz)、超声频带(> 20 kHz)以及次声频带(< 20 Hz)。对于可听声频带的声音,研究人员使用普通录音机录制即可。某些动物(例如蝙蝠、某些鲸豚类物种)具有特殊的超声回波定位能力,会发出超声波,对这些动物可以通过以较高采样频率(高达400 kHz)录制音频的方法,探测并记录环境中它们发出的超声波(Fenton & Bell, 1979; Russ, 1999)。此外,亚洲象(*Elephas maximus*)和非洲象(*Loxodonta africana*)会发出次声波进行远距离家族间的联络(Payne et al, 1986; Venter & Hanekom, 2010)。一般使用次声波探测器探测次声波,主要应用于各类地质灾害监测中(吕君等, 2012),在声景生态学研究中的应用较少。

目前常用的自动录音设备有用于监测陆生动

物的 Song Meter (Wildlife Acoustics Inc., Maynard, MA, USA)、ARBIMON (ARBIMON/Sieve Analytics, Puerto Rico) 和 BATLOGGER (Elekon, Switzerland), 用于监测海洋哺乳动物的 C-POD (Chelonia Limited, Cornwall, UK) 等。部分设备结合了新一代传输技术可实时回传数据, 比如 FrogPhone (Garrido et al, 2020)、Robust (Sethi et al, 2018)。近年来也出现了外形更小巧、价格更低廉的迷你自动录音设备, 如 AudioMoth (Hill et al, 2018)、Solo (Whytock & Christie, 2017)、Song Meter Mini (Wildlife Acoustics Inc., Maynard, MA, USA) 等。

自动录音设备通常被布设在野外调查点, 按照预先设定的启动时间和录音时长录制声音。当研究对象是明确的某个动物类群时, 需要有针对性地选择录音位点, 比如以森林鸟类为研究对象时, 可将录音设备布设在离地约 1.5 m 的树干上, 并回避环境声音(如湍急溪流声、录音设备周围树枝摇摆的声音)的干扰。建议在采集录音的同时记录调查日的天气状况, 可在后期数据处理时, 根据需要识别和去除带有较大环境背景噪声(如雨声、风声)的录音, 从源头上削弱噪声对后续音频数据分析处理的影响。

1.2 数据分析处理方法

声波在被声传感器转换为电信号之后, 通过模数转换(analog to digital, AD)芯片转换为数字信号, 一般以时间-幅值形式呈现(图1A), 其中横轴为时

间, 纵轴为幅值。通过短时快速傅里叶变换(short time fast fourier transform, STFT), 原始声音的时域信号被转换为具有随时间变化的不同频率、振幅和相位的正弦波信号的叠加, 构造时间、频率以及振幅这三种变量的三维图就可以得到声谱图(spectrogram)(图1B)。在声谱图中, 横坐标表示时间, 纵坐标表示频率, 不同颜色深度表示振幅大小。声谱图能够清晰地反映频率、振幅随时间的变化关系, 是声景分析中的重要手段。

针对动物类群, 研究者通常希望鉴定出录音数据中的发声物种。传统的方法需要手动扫描声谱图, 人为判读录音中的目标声音(Wimmer et al, 2013), 十分耗时。目前, Kaleidoscope, ARBIMON II, Raven 等软件嵌入了基于机器学习算法的自动识别技术, 能够极大地减少扫描音频数据集时所用的时间, 快速地检测出发声物种(Brandes, 2008)。但目前, 自动识别结果的准确性仍存在假阳性和假阴性比例较高的问题(Swiston & Mennill, 2009; Towsey et al, 2012)。

与传统的录音数据处理方法不同, 声景生态学关注的重点通常不是录音里的物种, 而是用于录音数据的音频频域和时域的特征。这些特征可以使用声景指数(即声学指标)来描述, 比如多样性或复杂度等(Sueur et al, 2008, 2014)。声学指标可以分为两大类: (1) α 声学指标: 用于评估声景或动物群落的

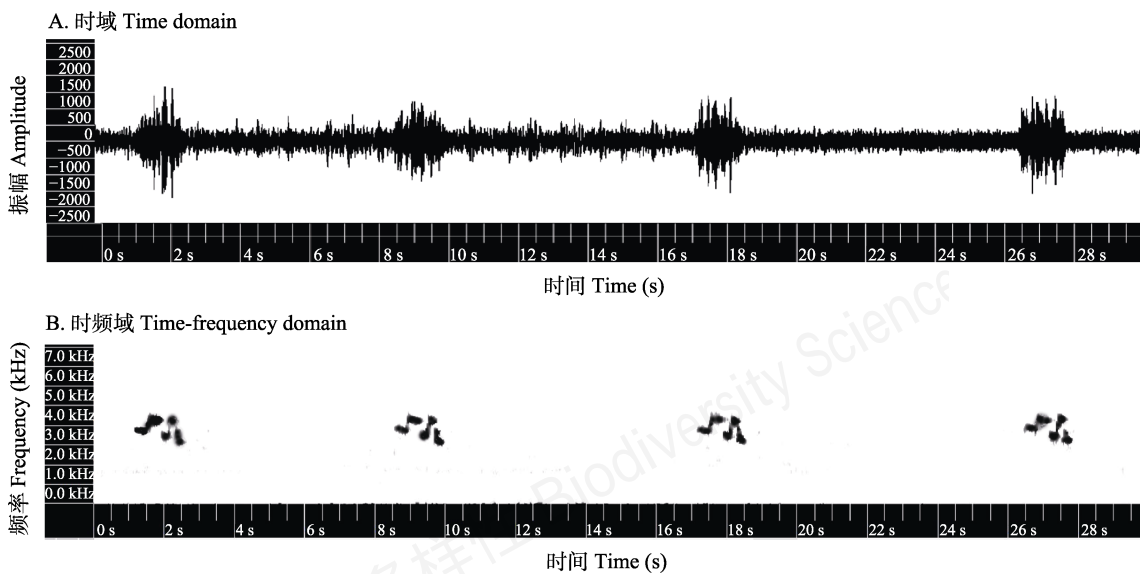


图1 在 Kaleidoscope pro5 软件中显示的褐顶雀鹛 (*Alcippe brunnea*) 鸣唱的波形图(A)和声谱图(B)

Fig. 1 Oscillogram (A) and spectrogram (B) of the song of *Alcippe brunnea* shown in Kaleidoscope pro5 (Wildlife Acoustics Inc., Maynard, MA, USA)

声音多样性或复杂性; (2) β 声学指标: 用于评估不同动物群落间或同一群落不同时段间的声音多样性的差异。Buxton等(2018b)分析了71篇与声学指标有关的文献, 统计了用于不同目的的60余种声学指标。这些指标大部分可在R语言环境中(比如软件包tuneR, seewave, soundecology)实现分析。Box 1列举了研究中较常使用的10个声学指标及其定义和相关研究。

声学指标评价生物多样性的效果受诸多因素

影响, 其中, 背景噪声, 如风声、雨声、人为制造的声音均是重要的影响因素。地震勘测活动可能掩盖声学熵指数(acoustic entropy index, H)与鲸鱼发声频率的线性关系(Parks et al, 2014); 昆虫鸣声、环境背景音、人为噪声数量的增加, 可能增加基于声学指标预测脊椎动物多样性水平的模型的残差(Buxton et al, 2018b)。后期实验室分析时, 通过噪声补偿(Parks et al, 2014)、使用合适滤波器(Farina & Pieretti, 2014)等信号处理方式, 可以达到降噪的目的。

Box 1 常见声学指标定义及其应用案例

声学指标 Acoustic indices	指标定义及其应用案例 Definition of indices and application cases
α声学指标 α acoustic index	
声音复杂度指数 Acoustic complexity index (ACI) (Pieretti et al, 2011)	音频中声强的变异性。Pieretti等(2011)的研究表明, 在飞行器噪声下, ACI与鸟类发声频次呈正相关关系。
生物声学指数 Bioacoustic index (BIO) (Boelman et al, 2007)	声谱图中超过分贝阈值部分的面积。该面积与动物鸣声的声强和占据的频段数有关。Boelman等(2007)用BIO声学指标评估夏威夷山地生态系统中植物入侵对鸟类多度和群落组成的影响。
时间熵指数 Temporal entropy index (H_t) (Sueur et al, 2008)	通过将音频切割为若干等时间间隔的声音片段, 计算每个时间片段内的振幅值 $A(t)$, 然后求振幅值 $A(t)$ 的Shannon均匀度(Shannon evenness): $H_t = -\sum_{t=1}^n A(t) \times \log_2 A(t) \times \log_2(n)^{-1}, H_t \in [0, 1]$
频谱熵指数 Spectral entropy index (H_f) (Sueur et al, 2008)	声信号平均频率谱 $S(f)$ 的Shannon均匀度指数(Shannon evenness), 指示声信号在频率分布上的丰富和均匀程度: $H_f = -\sum_{f=1}^N S(f) \times \log_2 S(f) \times \log_2(N)^{-1}, H_f \in [0, 1]$
声学熵指数 Acoustic entropy index (H) (Sueur et al, 2008)	时间熵指数(H_t)与频谱熵指数(H_f)的乘积, 体现声信号在时频域上的均匀度和复杂度。对于单调纯音, H 趋向于0; 对于随机噪声, H 趋向于1: $H = H_t \times H_f, H \in [0, 1]$ 。Sueur等(2008)的试验表明, 540个模拟声学群落中的 H 值与物种数呈对数相关。
声音丰富度指数 Acoustic richness index (AR) (Depraetere et al, 2012)	基于振幅指数(M)和时间熵指数(H_t)所得指标, 用于评估发声动物多样性与声学活动水平: $M = \text{median}(A(t)) \times 2^{(1-\text{depth})}, 0 \leq M \leq 1, \text{depth为信号数字化的深度}$ $AR = \frac{(\text{rank}(H_t) \times \text{rank}(M))}{n^2}, 0 \leq AR \leq 1, n \text{为音频文件数量}$ Depraetere等(2012)的研究表明, AR的计算结果与通过人工监听录音调查法国巴黎西南部3处温带林地的鸟类物种丰富度结果一致。
声音多样性指数 Acoustic diversity index (ADI) (Villanueva-Rivera et al, 2011)	提取每一频段中超过特定声压级阈值(默认为-50 dBFS)的声信号参数, 计算Shannon指数(Shannon's index), 指示声音多样性: $ADI = \sum_{i=1}^s p_i \ln p_i$, p_i 是声信号在第 i 个频段所占比例, s 是频段数量。Villanueva-Rivera等(2011)应用ADI比较了不同地点间以及一天中不同时段间的声景差异。
声音均匀度指数 Acoustic evenness index (AEI) (Villanueva-Rivera et al, 2011)	提取每一频段中超过特定声压级阈值(默认为-50 dBFS)的声信号参数, 计算基尼指数(Gini index)来表示声信号强度在不同频段的不均等程度。Villanueva-Rivera等(2011)用AEI比较不同土地利用类型录制的音频信号在频谱上的差异性。
标准化声景差异指数 Normalised difference soundscape index (NDSI) (Kasten et al, 2012)	人类产生声音(anthropophony)与生物产生声音(biophony)声学成分间的比率, 评估人为干扰对声景的影响程度。Kasten等(2012)在建立远程声学评价实验室时, 利用NDSI筛选录音。
β声学指标 β acoustic index	
声音差异性指数 Acoustic dissimilarity index (D) (Sueur et al, 2008)	时域差异性指数(temporal dissimilarity index, D_t)和频域差异性指数(spectral dissimilarity index, D_f)的乘积, 评估群落间声信号在时域和频域上的差异性: $D_t = 0.5 \times \sum_{t=1}^n A_1(t) - A_2(t) $, $D_f = 0.5 \times \sum_{f=1}^n S_1(f) - S_2(f) , D = D_t \times D_f, D \in [0, 1]$ Sueur等(2008)用 D 比较坦桑尼亚干旱低地沿海破碎化森林和完整森林动物发声活动的差异。

的。如果无法去除录音中的噪声,可以通过统计学手段屏蔽噪声的影响,比如将信噪比(signal-noise ratio, SNR)设为控制变量进行偏相关分析(Desjonqueres et al, 2015)。此外,声学指标的效果还受到目标鸣声的类型、鸣声间的重叠程度、发声强度、发声频次以及傅里叶变换长度(FFT size)大小的影响(Gasc et al, 2015; Zhao et al, 2019)。如Zhao等(2019)通过模拟实验发现,声学群落中发声频率的下降,会使得声音多样性指数(ADI)、声音均匀度指数(AEI)、声学熵指数(H)等指标的标准差增大。Harris等(2016)用声学指标评估温带珊瑚礁鱼类多样性时,发现傅里叶变换长度从512上升至1,024后,声学熵指数(H)数值显著增加。

2 声景生态学的主要研究内容

声景生态学早期研究集中于描述陆地生态系统中的声景在时间尺度上的动态变化以及在环境梯度上的空间异质性(Krause et al, 2011),并开发了一系列声学指标(Sueur et al, 2008; Villanueva-Rivera et al, 2011)及音频数据分析平台(Kasten et al, 2012)用于野生动物研究(Lillis et al, 2014; Buxton et al, 2016)、栖息地环境质量评价(Gomez et al, 2018)、生物多样性评估(Pieretti et al, 2011; Gasc et al, 2013a)、保护成效评估(Bobryk et al, 2016)以及气候变化和人类开发建设活动对生物多样性影响的调查(Krause & Farina, 2016; Deichmann et al, 2017; Burivalova et al, 2018; Gasc et al, 2018)等领域。随后,声景生态学研究范围从陆地生态系统扩展到淡水和海洋生态系统(Harris et al, 2016; Putland et al, 2017),研究的动物类群从鸟类扩展到鱼类(Parsons et al, 2016)、珊瑚虫(Lillis et al, 2014, 2016)、鸣虫(Roca & Proulx, 2016)等,研究的对象也从单一的物种类群扩展到多物种类群(Ferreira et al, 2018)。

2.1 声景的组成及有效传播

同域生活的动物发出的声音具有多样化的频段范围和特征(图2)。在同一时间、同一地点,不同频率和振幅的声音共同构成了声景,即声景的声学组成(acoustic composition) (Pijanowski et al, 2011a)。研究者提出了相关假说试图解释动物声音多样性的成因,如声学生态位假说(acoustic niche hypothesis, Krause, 1993)和声学适应假说(acoustic adaptation hypothesis, Morton, 1975)。

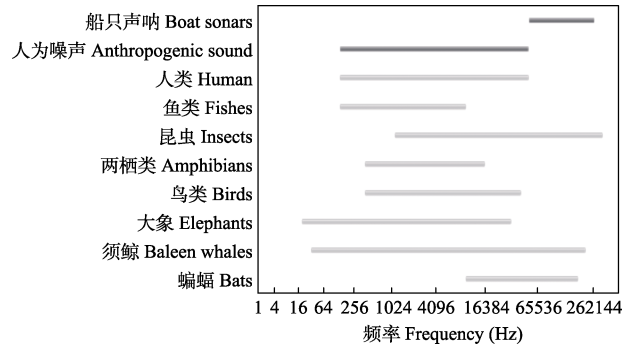


图2 常见人为噪声源与动物发声的频率范围

Fig. 2 The frequency range of common anthropogenic noise and animal vocalization

声学生态位假说认为,物种间的竞争排斥作用会促进不同物种发出的声音在时间和频率上出现分化,以减少种间声信号的重叠,实现对声学空间的高效利用(Krause, 1993)。已有研究发现,鱼类(Ruppé et al, 2015)、两栖类(Villanueva-Rivera, 2014)、鸟类(Halfwerk & Slabbekoorn, 2009)等动物发出的声音存在种间频率分化。比如,在南非东南部海域索德瓦纳湾中,日间和夜间发声的鱼类类群在组成上有所差异,声音在时间上存在分化(Ruppé et al, 2015)。在波多黎各高地中,卵齿蟾属(*Eleutherodactylus*)的不同物种发出的声音占据不同频段(Villanueva-Rivera, 2014)。

声学适应假说认为,环境倾向于筛选和保留传播距离远且保真度损失小的声信号,因此动物发出的声音会根据其所处环境做出适应性改变,以提高声信号传输的效率(Morton, 1975)。Velásquez等(2018)在南美洲8个不同地点收集了南美细趾蟾(*Pleurodema thaul*)的叫声,并在这8个地点分别做声信号传播试验,结果显示叫声在原发地的传播效率最高。声学适应性假说在鸟类和哺乳动物的研究中也得到过验证(Ey & Fischer, 2009)。除此之外,环境过滤作用可能去除部分声信号,也会导致不同栖息地的声景呈现出相异的声学特征。

气候变化正在改变声景的组成。气候变化影响声信号在介质中传递的衰减速率,进而引起生物发声行为的改变。例如,当气温升高时,高频超声波信号的衰减速率增加,在蝙蝠捕食过程中的使用频率有降低的趋势(Luo et al, 2014)。空气湿度上升会造成大气对声音吸收的增加(Snell-Rood, 2012),因此,在高湿环境中,北美的林莺科鸟类物种会降低

叫声的频率带宽和鸣叫持续时长。在海洋环境中,海水酸化减少了海水对低频声信号的吸收,海洋动物因此改变发声频率、持续时长和声强,以避免自己发出的声信号被低频噪声掩盖(Brewer & Hester, 2009)。

2.2 声景组成成分间的相互作用

声景的3个组分(生物声音、物理环境声音和人造声音)间存在相互作用(Pijanowski et al, 2011a)。生物的发声行为会受到物理环境声音的影响。例如,动物通常在刮风或下大雨时停止发声(Feng & Schul, 2007),或者倾向于在一天中风速最低时(例如黎明和黄昏)发出和鸣(Cuthill & Macdonald, 1990; Hutchinson, 2002; Berg et al, 2006; Hardouin et al, 2008)。为了实现有效通讯,动物发出声音的频率往往高于背景风声的频率(Greenfield, 1994);如帝企鵝(*Atenodytes patagonicus*)在强风噪声下,通过提高呼叫频率和单次呼叫的音节数来保持通讯效率(Lengagne et al, 1999)。

近年来,人造声音如何影响生物的发声成为声景生态学的研究热点之一。人造声音来源众多,包括工业、交通、人类的生活娱乐等诸多方面。一些人造声音与动物发出的声信号在频率上重叠(图2),可能干扰两栖类、鸟类和哺乳动物的种内通讯,进而危害动物繁殖(Smott et al, 2018)、栖息地选择(Lecchini et al, 2018)、捕食者识别(Ferrari et al, 2018)等重要行为。有研究表明即使人为噪声与水鼠耳蝠(*Myotis daubentonii*)的发声在频率上不重叠,也会显著降低其觅食效率(Luo et al, 2015b)。噪声环境中生活的动物在发声上会做出适应性改变(如调整发声时长、频率或振幅),以提高声信号的传输效率,即“隆巴德效应(Lombard effect)”(Lombard, 1911)。例如,长期在嘈杂环境中生活的鸟类通过提前和鸣时间、增加鸣唱时长(Sierro et al, 2017)、提高鸣唱频率(Slabbekoorn & Peet, 2003)、增大鸣唱振幅(Cynx et al, 1998; Brumm, 2004)等途径,提高个体间的通讯效率。蝙蝠用增大发声振幅和频率、延长发声时长、增加信号冗余、降低发声复杂程度等方式,来应对噪声对蝙蝠个体之间通讯的干扰(Hage et al, 2013; Luo et al, 2015a; Jiang et al, 2019)。

2.3 声景的时空格局

声景具有典型的时间格局,在温带森林(Depraetere et al, 2012)、热带雨林(Rodriguez et al,

2014)、城市(Botteldooren et al, 2006)、河流(Martin & Popper, 2016)、湖泊(Gage & Axel, 2014)、海洋(Staaterman et al, 2014)等生态系统中,均存在日、月或季节性的变化规律。声景的时间模式与生物的活动节律和生命周期有着密不可分的联系,又被称为“自然的节奏”(rhythms of nature)。例如,鸟类的晨昏和鸣行为使得晨间和傍晚的声学丰富度指数(AR)显著高于一天中的其他时段(Depraetere et al, 2012; Gage & Axel, 2014; Rodriguez et al, 2014)。在特定季节里,昆虫和两栖类动物常会出现夜间发声活跃的现象(Rodriguez et al, 2014)。在海洋中,海胆(Putland et al, 2017)、虾类(Lillis & Mooney, 2018)、鱼类(Rice et al, 2017)、鲸豚类(Au et al, 2000; Guan et al, 2016)均有和鸣现象,并存在昼夜、季节性的规律,同时受到天体运动和环境影响(Lillis & Mooney, 2018)。例如,珊瑚礁声景存在月节律,在新月时增强,满月时减弱(Staaterman et al, 2014);温带沿海声景的夏季声强高于冬季(Radford et al, 2008);在开阔海域中,大型海洋哺乳动物影响季节性声音强度,例如座头鲸(*Megaptera novaeangliae*)在冬春之交繁殖季节发出的声音,会增加海洋声景中100–2,000 Hz频率段的声强(Bittencourt et al, 2016);而在城市和农村生态系统中,声景的时间变化模式主要受人类活动驱动(Liu et al, 2013)。

受自然因素(纬度、海拔、植被类型、植被垂直结构等)和人为因素(土地利用类型、人为噪声等)的影响,声景呈现出空间异质性。由于声景与发声动物的分布紧密相关,因而在较大的空间尺度上,可能呈现出沿纬度梯度和海拔梯度的分布格局。比如,在赤道地区较高的生物多样性环境里,声景的多样性和复杂性也可能更高(Pijanowski et al, 2011a)。与低海拔的常绿阔叶林相比,高海拔针叶林中声音多样性指数(ADI)较低,但季节性变化更为明显(Lin et al, 2017)。声景在不同的植被类型和植被垂直结构中存在着差异。蔡学林等(2010)依据声学特征的差异,建立了不同类型的森林声景资源信息库(包括阔叶林声景、针叶林声景、毛竹林声景、灌木林声景、小溪声景、河流声景、瀑布声景7种类型);Rodriguez等(2014)发现法属圭亚那热带森林中林冠层声音的振幅高于林下层;Lin等(2017)的研究结果显示常绿阔叶林中的生物声音多样性要高于针叶林。

近年来,气候变化正在改变物种分布格局和物候特征,进而改变声景的时空格局。Parmesan (2006)综述了过去几十年来全球变暖引起的物候变化,发现许多生物(特别是两栖动物)的物候受到了温度升高的明显影响。例如,相比于1900年,纽约伊萨卡蛙类繁殖和鸣的时间提前了10–13天(Gibbs & Breisch, 2001);北美繁殖鸟类灰胸丛鸦(*Aphelocoma ultramarina*)的繁殖期提前(Brown et al, 1999)。在北美,由于气候变暖,外来种红嘴相思鸟(*Leiothrix lutea*)的分布范围逐步扩大,与同域分布的黑顶林莺(*Sylvia atricapilla*)和其他鸣禽对声学空间的竞争更为激烈(Farina et al, 2013)。

相比生物声音,人造声音的频率一般较低,但强度较高、持续时间长(Dooley & Brown, 2019)。人造声音可以直接塑造声景格局,进而影响声景环境中的野生动物。研究发现城市化过程中,声景中人造声音的比例增加,生物声音的比例减少(Kuehne et al, 2013)。在海洋环境中,珊瑚礁鱼类在幼年阶段通过感知声环境选择合适栖息地,船只噪声会掩蔽声环境,干扰鱼类在适宜生境定居(Holles et al, 2013)。同时,人类活动也可以通过改变物种及其栖息地的空间分布格局,间接地改变声景的空间格局。例如,被人类开发利用后的森林(如开垦种植棕榈林后)里,声景在晨昏时段的饱和度下降(Burivalova et al, 2018),在空间上的同质性增加(Burivalova et al, 2019)。森林破碎化会改变森林斑块大小和联通性,进而改变生物声音和人造声音的功率水平(Tucker et al, 2014)。声景的声学特征与土地利用类型和距交通密集区的距离紧密相关,在城市到乡村的梯度下,生物声音的功率谱密度(power spectral density)上升,人造声音的功率谱密度下降(Joo et al, 2011)。因此,一些能反映人类活动干扰强度的声学指标可用于评估生态系统质量(Fuller et al, 2015)。

2.4 声景生态学在生物多样性监测中的应用

生物多样性评估作为保护生物学的基础和核心内容(马克平, 2011),常用于评估特定地区的生物多样性、比较不同地区多样性组成的差异和监测生物多样性的动态变化。传统的生物多样性评估方法,如快速生物多样性评估和物种编目调查等,受环境条件、人力、物力的限制,通常存在数据收集耗时

长、数据量匮乏、数据采集标准与数据质量参差不齐等问题(Heywood & Watson, 1995; David, 2005)。

基于“较高的物种丰富度可转化为较高的声学复杂性”假设,声景生态学研究开发了一系列声学指标提取音频中的信息指示生物多样性(Boelman et al, 2007; Sueur et al, 2008; Pieretti et al, 2011; Depraetere et al, 2012)。一方面, α 声学指标(测量声学熵指数,如 H , ACI , ADI , AEI 等)可以评估某一特定群落中的声音多样性。通过建立声学指标与实地调查获得的物种信息,或与从录音提取的声音类型(比如将声音片段按频谱图相似性划分的若干类型, Desjonqueres et al, 2015)信息间的关系,采用声学指标评估发声群落的物种多样性。在陆地环境中,声学指标已被用于评估昆虫群落物种丰富度(Roca & Proulx, 2016)和鸟类群落物种丰富度、多度与组成(Pieretti et al, 2011; Depraetere et al, 2012; Borker et al, 2014; Towsey et al, 2014),如Gasc等(2013a)尝试建立了声学指标与鸟类功能多样性、系统发育多样性间的关系。另一方面, β 声学指标可以度量不同群落间声音多样性的差异。如,声学差异性指数(D)与频域差异性指数(D_f)均能探测到不同群落间物种组成的区别(Sueur et al, 2008; Gasc et al, 2013b)。除了用声学指标指示多样性外,蒋锦刚等(2016)将遥感领域常用的面向对象图像分割技术用于分割语谱图,试图用斑块统计分析方法提取音频中鸟类的多样性信息。

Buxton等(2018b)对声学指标的荟萃分析结果表明,声学指标在大多数情况下(74%, $n = 151$)与生物发声活动水平或生物多样性(如物种丰富度)显著相关;但同时还有部分指标(如 β 声学指标,在50%的情况下)并不能如实反映生物信息。本文作者统计了12篇在陆地环境中研究声学指标与生物多样性水平相关性的文献,结果显示相关性系数绝对值在0.01–0.97之间(图3)。在湖泊环境中,声音丰富度指数(AR)与湖泊中声音类型的丰富度($r = 0.2$)和多度($r = 0.19$)呈显著正相关(Desjonqueres et al, 2015)。在海洋环境中, Parks等(2014)建立了鲸类鸣声频率与噪声补偿后的熵指数(noise-compensated entropy index, H_N)的线性回归模型($R^2 = 0.225$),用于评价海洋中的生物多样性和生境健康状况; Harris等(2016)发现,声音复杂度指数(ACI)是评估温带珊瑚礁鱼类多样性的有效指标, ACI 与鱼类香农指数(H')的相

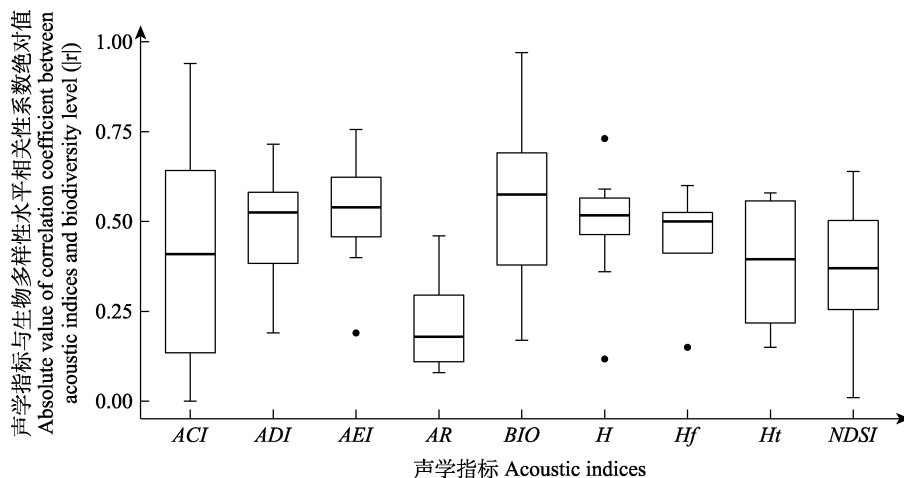


图3 声学指标与生物多样性水平相关性分析结果统计, $|r|$ 为12篇陆生环境中研究声学指标与生物多样性耦合关系的相关性系数绝对值。ACI: 声音复杂度指数; ADI: 声音多样性指数; AEI: 声音均匀度指数; AR: 声音丰富度指数; BIO: 生物声学指数; H: 声学熵指数; H_f : 频谱熵指数; H_t : 时间熵指数; NDSI: 标准化声景差异指数。

Fig. 3 Correlation between acoustic indices and biodiversity level, $|r|$ is the absolute value of the correlation coefficient. ACI, Acoustic complexity index; ADI, Acoustic diversity index; AEI, Acoustic evenness index; AR, Acoustic richness index; BIO, Bioacoustic index; H, Acoustic entropy index; H_f , Spectral entropy index; H_t , Temporal entropy index; NDSI, Normalised difference soundscape index.

关性系数达到0.81。整体而言, 声学指标与动物群落多样性和发声活动水平之间关系的显著性, 在不同研究区域、不同生态系统中并不相同, 目前仍然缺少能用于比较大尺度(比如中国跨生态区)生物多样性差异的指标。

此外, 也有部分研究通过鸣声识别途径开展野生动物个体、种群、群落水平的研究。例如, Chen等(2020)利用深度学习算法开发了Waveman软件程序, 可自动识别东南亚36种蝙蝠的叫声; Xia等(2012)根据鸣唱的特征差异来区分北方中杜鹃(*Cuculus optatus*)和喜马拉雅中杜鹃(*C. saturates*)。对于个体间鸣声差异较大的物种, 可以基于鸣声的声学特征识别个体, 并估算种群数量。Gilbert等(2002)通过鸣声识别大麻鵝(*Botaurus stellaris*)个体, 评估了英国境内大麻鵝繁殖种群大小及存活状况。也有研究在自动识别物种鸣声的基础上计算声学指数来估算种群大小。例如, Perez-Granados等(2019)利用Song Scope 4.1.5 (Wildlife Acoustics 2011)自动辨识黄喉蜂虎(*Merops apiaster*)和杜氏百灵(*Chersophilus duponti*), 并用发声活动频率指数(vocal activity rate index)估算了两物种的种群大小。物种识别途径仅被用于有限物种的研究, 当录音内容涉及大量物种时, 识别出每个物种的难度和时间成本大大增加, 监测整个群落的物种多样性

较为困难。

目前, 国内外已建立起若干区域性的声景监测网络。如日本建立的Cyberforest森林声景监测网络, 该网络曾配合社交媒体开展森林鸟类普查(Saito et al, 2015); 中国台湾林业研究所及资讯科技创新研究中心建立的亚洲声景监测网络(Asian Soundscape Monitoring Network); 美国为量化海洋声景基线水平和评估动态变化趋势建立的国家公园管理局海洋噪声参考站网络(National Park Service Ocean Noise Reference Station Network); 普渡大学为保护自然声学遗址(natural soundscape heritage)建立的声景生态学研究项目(Soundscape Ecology Research Project, <http://centerforglobalsoundscapes.org/pumilio-sites>); 中国科学院植物研究所自2014年起在钱江源国家公园建立的声景监测平台。这些动态化的监测平台为生物多样性和保护研究提供了有力数据支撑。

3 展望

经过近十年的发展, 声景生态学研究已涉及陆地、淡水和海洋生态系统中声景的时空格局、各组分间的相互作用以及人类活动对声景的影响等多个方面。自动录音技术的进步和声学指标的开发促进了该学科的发展。同时, 声景生态学的理论和方

法也已在调查生物多样性(Sueur et al, 2008)、评估生态系统健康状况(Tucker et al, 2014)和保护地管理成效(Borker et al, 2014)等方面得到初步应用。根据该学科的发展态势,我们提出以下几个今后应该重点关注的方向。

3.1 建设声学监测网络

推进建立具有生态系统代表性的声学监测网络,收集长时期、大尺度的音频数据,推动声景和生物多样性、生态系统结构和功能的相互关系的研究。声学监测网络的搭建需要开发低成本的录音设备来满足用户大尺度研究的需求;同时需要搭建数据存储和管理平台,管理数据量庞大的录音文件。也可以基于GIS技术开发声景信息系统(soundscapes information systems, SIS),便于研究人员在线查询、分析和监听音频文件。由于网络平台日常维护成本较高,存储空间需求较大,目前已建立的部分平台难以长期运营,如,普渡大学开发的Pumilio (<http://pumilio.sourceforge.net>)和密歇根州立大学开发的REAL (<http://real.msu.edu>)。

3.2 开发新方法和新指标

鉴于许多现有声学指标的使用效果并不好(Buxton et al, 2018b),开发新方法和新指标,从海量的音频数据中提取有生态学意义的信息,将是未来声景生态学研究的一项关键内容。目前,声景生态学研究调查中调查的生态系统类型和动物类群仍有限,需要开展更多的野外研究,以检验不同生境和物种组合下声学指标评估生物多样性的效果及其影响因素,探讨不同声学指标的适用范围和局限,寻求更为普适的方法和指标,用于大尺度生物多样性的研究和监测。同时,在此过程中需建立声景标准信息库,收集声景各个组分(生物的、物理环境的、人造的声音)的音频资料信息,提升单个项目对声音信息的识别能力。

建立新的数据收集方法和分析方法,从音频数据中获取物种、个体层面更为精细的数据信息,可以深度挖掘声景数据的信息。比如,使用多台录音机建立麦克风阵列,定位、追踪声源具体位置,研究野生动物个体的行为(Payne et al, 2003)、个体间的交互作用(Mennill & Vehrencamp, 2008)、种群的密度、对栖息地的利用等(Kirschel et al, 2011);在自动录音数据的基础上,通过机器学习算法,自动识别录音中包含的鸟类(Aide et al, 2013; Stowell et al,

2019)、两栖爬行类(Ospina et al, 2013)、蝙蝠(Walters et al, 2012)、鲸类(Mellinger et al, 2007)、昆虫(Chesmore & Ohya, 2004)等不同类群的物种,甚至分辨目标物种的不同个体(Terry et al, 2005),获取其性别、年龄(Thompson et al, 2010)等信息。当这些新的或者正在被开发的方法应用到声景生态学研究时,可以拓宽和加深我们对音频数据的解读,更为准确地验证声学指标对生物多样性的指示作用,促进更为有效的声学指标的开发。有必要强调的是,作为一个跨学科的研究方向,声景生态学需要生态学和声学、计算机科学等不同领域研究者的合作,仅生态学家开展此领域的研究会时时感到技术上的困难。

声景监测获得的数据可与传统监测手段和其他监测技术(比如,红外相机技术)所得数据相结合(Bustamante et al, 2016; Campos-Cerqueira & Aide, 2016),用来评估多类群、多物种的空间分布格局,以及识别保护优先区和制定土地利用规划(Rich et al, 2019);研究动物行为和种间关系,识别生物多样性对人为干扰或气候变化的响应(Buxton et al, 2018a)。由于从录音中提取的物种数据与红外相机调查收集的物种数据类似,均为物种在调查点的分布数据(presence数据),在针对物种的研究中可借鉴红外相机技术的数据分析方法,比如,采用占域模型(occupancy model)估算物种栖息地占有率(MacKenzie et al, 2002),随机相遇模型(random encounter model, REM)估算种群密度(Lucas et al, 2015),贝叶斯层次模型(Bayesian hierarchical modeling)评估物种丰富度(Tobler et al, 2015)等。

3.3 记录和保存声景资源

人类活动引起生态环境的改变和生物多样性的丧失正在改变声景的组成。建议采集和保存不同景观(尤其是原生自然景观)中的声景,服务于未来的保护管理、成效评估和科学比较研究。人类社会城镇化、人口增长、交通运输业和制造业的发展,使原本丰富的自然声音逐渐被单调的人造声音所取代。在此背景下,应在有代表性的生态系统内开展系统的声学监测,收集声学基线数据,并通过长期监测记录声景的变化。这样的长期声景监测数据,可以记录下不断变迁的环境里自然、生物和人类活动的信息,今日录制的音频可能成为来日的“声学化石”(Pijanowski et al, 2011a)。尽管目前对音频数

据的分析处理能力有限, 我们仍然可以收集和存储录音数据, 构建典型群落的“声学博物馆”, 如麦考利博物馆(<https://www.macaulaylibrary.org/>)、Borror生物声学实验室(<https://blb.osu.edu/>)、British Library Sounds (<https://sounds.bl.uk/Environment/Soundscapes>)等。同时鼓励公众使用身边的移动录音设备采集声景数据, 并做出描述与标注, 上传至数据库中共享。随着分析技术的进步, 这些数据将在未来的研究和自然教育中发挥作用。如Schafer (1994)所言, 我们应积极倾听自然中的声音, 认识其价值(Murray, 1977), 从而进一步制定和实施有效的声景保护政策。

同时, 声景通过诸多途径为人类和野生动物带来裨益和提供服务, 具有内禀价值, 应将其视作一种资源进行保护和管理(Dumyahn & Pijanowski, 2011), 通过保护自然环境的途径保护承载生物多样性信息、文化价值和对人类健康有益的声景。人类借由与声景的交互作用, 认知和理解周遭环境, 建构起“场所感(sense of place)”。研究表明, 场所内的声景有助于提升个人对视觉景观的体验感(Southworth, 1967)。健康的声环境对人类的生活和野生动物的生存至关重要。噪声有损人体的精神和身体健康(Staples, 1996; Passchier-Vermeer & Passchier, 2000), 影响野生动物对猎物的定位, 对捕食者的趋避和种间的交流(Barber et al, 2010), 导致野生动物的适合度下降(Reijnen et al, 1997; Stone, 2000)。因此, 建议将栖息地声景的质量作为野生动物栖息地保护与管理的一项内容, 保护自然原生景观中的声环境, 促进声音信息在其中的有效传递。此外, 声景具有文化和历史价值, 社会的加速发展正在快速改变文化和历史遗迹中的声景(O'Connor, 2008)。在日本, 声景被视为国家历史文化遗产的一部分, 并被系统采集和记载(比如: 100 Soundscapes of Japan: Preserving Our Heritage, Torigoe, 2003)。应将自然中的健康声环境和对人类而言有历史文化意义的声景视作一种资源进行保护, 避免其遭受人为开发和建设活动的破坏。

参考文献

Aide TM, Corrada-Bravo C, Campos-Cerqueira M, Milan C, Vega G, Alvarez R (2013) Real-time bioacoustics monitoring and automated species identification. *PeerJ*, 1,

- e103.
- Au WWL, Mobley J, Burgess WC, Lammers MO, Nachtigall PE (2000) Seasonal and diurnal trends of chorusing humpback whales wintering in waters off western Maui. *Marine Mammal Science*, 16, 530–544.
- Barber JR, Crooks KR, Fristrup KM (2010) The costs of chronic noise exposure for terrestrial organisms. *Trends in Ecology & Evolution*, 25, 180–189.
- Berg KS, Brumfield RT, Apanius V (2006) Phylogenetic and ecological determinants of the neotropical dawn chorus. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 273, 999–1005.
- Bittencourt L, Barbosa M, Secchi E, Lailson-Brito J, Azevedo A (2016) Acoustic habitat of an oceanic archipelago in the Southwestern Atlantic. *Deep-Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 115, 103–111.
- Bobryk CW, Rega-Brodsky CC, Bardhan S, Farina A, He HS, Jose S (2016) A rapid soundscape analysis to quantify conservation benefits of temperate agroforestry systems using low-cost technology. *Agroforestry Systems*, 90, 997–1008.
- Boelman NT, Asner GP, Hart PJ, Martin RE (2007) Multitrophic invasion resistance in Hawaii: Bioacoustics, field surveys, and airborne remote sensing. *Ecological Applications*, 17, 2137–2144.
- Borker AL, McKown MW, Ackerman JT, Eagles-Smith CA, Tershy BR, Croll DA (2014) Vocal activity as a low cost and scalable index of seabird colony size. *Conservation Biology*, 28, 1100–1108.
- Botteldooren D, Coensel BD, Muer TD (2006) The temporal structure of urban soundscapes. *Journal of Sound and Vibration*, 292, 105–123.
- Brandes TS (2008) Automated sound recording and analysis techniques for bird surveys and conservation. *Bird Conservation International*, 18, S163–S173.
- Brewer PG, Hester K (2009) Ocean acidification and the increasing transparency of the ocean to low-frequency sound. *Oceanography*, 22, 86–93.
- Brown JL, Li SH, Bhagabati N (1999) Long-term trend toward earlier breeding in an American bird: A response to global warming? *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 96, 5565–5569.
- Brumm H (2004) The impact of environmental noise on song amplitude in a territorial bird. *Journal of Animal Ecology*, 73, 434–440.
- Burivalova Z, Towsey M, Boucher T, Truskinger A, Apelis C, Roe P, Game ET (2018) Using soundscapes to detect variable degrees of human influence on tropical forests in Papua New Guinea. *Conservation Biology*, 32, 205–215.
- Burivalova Z, Wahyudi B, Boucher TM, Ellis P, Truskinger A, Towsey M, Roe P, Marthinus D, Griscom B, Game ET (2019) Using soundscapes to investigate homogenization of tropical forest diversity in selectively logged forests. *Journal*

of Applied Ecology, 56, 2493–2504.

- Bustamante MM, Roitman I, Aide TM, Alencar A, Anderson LO, Aragao L, Asner GP, Barlow J, Berenguer E, Chambers J, Costa MH, Fanin T, Ferreira LG, Ferreira J, Keller M, Magnusson WE, Morales-Barquero L, Morton D, Ometto JP, Palace M, Peres CA, Silverio D, Trumbore S, Vieira IC (2016) Toward an integrated monitoring framework to assess the effects of tropical forest degradation and recovery on carbon stocks and biodiversity. *Global Change Biology*, 22, 92–109.
- Buxton RT, Brown E, Sharman L, Gabriele CM, McKenna MF (2016) Using bioacoustics to examine shifts in songbird phenology. *Ecology and Evolution*, 6, 4697–4710.
- Buxton RT, Lendrum PE, Crooks KR, Wittemyer G (2018a) Pairing camera traps and acoustic recorders to monitor the ecological impact of human disturbance. *Global Ecology and Conservation*, 16, e00493.
- Buxton RT, McKenna MF, Clapp M, Meyer E, Stabenau E, Angeloni LM, Crooks K, Wittemyer G (2018b) Efficacy of extracting indices from large-scale acoustic recordings to monitor biodiversity. *Conservation Biology*, 32, 1174–1184.
- Cai XL, Liao WM, Zhang TH, Li XM, Chen FP, Deng RG (2010) Classification and evaluation of forest soundscape types. *Acta Agriculturae Universitatis Jiangxiensis*, 32, 1195–1201. (in Chinese with English abstract) [蔡学林, 廖为明, 张天海, 李小毛, 陈飞平, 邓荣根 (2010) 森林声景类型的划分与评价初探. *江西农业大学学报*, 32, 1195–1201.]
- Campos-Cerqueira M, Aide TM (2016) Improving distribution data of threatened species by combining acoustic monitoring and occupancy modelling. *Methods in Ecology and Evolution*, 7, 1340–1348.
- Chen X, Zhao J, Chen YH, Zhou W, Hughes AC (2020) Automatic standardized processing and identification of tropical bat calls using deep learning approaches. *Biological Conservation*, 241, 108269.
- Chesmore ED, Ohya E (2004) Automated identification of field-recorded songs of four British grasshoppers using bioacoustic signal recognition. *Bulletin of Entomological Research*, 94, 319–330.
- Cuthill IC, Macdonald WA (1990) Experimental manipulation of the dawn and dusk chorus in the blackbird *Turdus merula*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 26, 209–216.
- Cynx J, Lewis R, Tavel B, Tse H (1998) Amplitude regulation of vocalizations in noise by a songbird, *Taeniopygia guttata*. *Animal Behaviour*, 56, 107–113.
- David H (2005) *Handbook of Biodiversity Methods: Survey, Evaluation and Monitoring*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Deichmann JL, Hernandez-Serna A, Campos-Cerqueira M, Aide TM (2017) Soundscape analysis and acoustic monitoring document impacts of natural gas exploration on biodiversity in a tropical forest. *Ecological Indicators*, 74, 39–48.
- Depraetere M, Pavoine S, Jiguet F, Gasc A, Duvail S, Sueur J (2012) Monitoring animal diversity using acoustic indices: Implementation in a temperate woodland. *Ecological Indicators*, 13, 46–54.
- Desjonqueres C, Rybak F, Depraetere M, Gasc A, Le VI, Pavoine S, Sueur J (2015) First description of underwater acoustic diversity in three temperate ponds. *PeerJ*, 3, e1393.
- Dooley JM, Brown MT (2019) The quantitative relation between ambient soundscapes and landscape development intensity in North Central Florida. *Landscape Ecology*, 35, 113–127.
- Drafts B (2001) Acoustic wave technology sensors. *IEEE Transactions on Microwave Theory and Techniques*, 49, 795–802.
- Dumyahn SL, Pijanowski BC (2011) Soundscape conservation. *Landscape Ecology*, 26, 1327–1344.
- Ey E, Fischer J (2009) The “acoustic adaptation hypothesis”—A review of the evidence from birds, anurans and mammals. *Bioacoustics*, 19, 21–48.
- Farina A, Gage SH (2017) *Ecoacoustics: The Ecological Role of Sounds*. Wiley, Hoboken.
- Farina A, Pieretti N (2014) Sonic environment and vegetation structure: A methodological approach for a soundscape analysis of a Mediterranean maqui. *Ecological Informatics*, 21, 120–132.
- Farina A, Pieretti N, Morganti N (2013) Acoustic patterns of an invasive species: The redbilled leiothrix (*Leiothrix lutea* Scopoli 1786) in a Mediterranean shrubland. *Bioacoustics*, 22, 175–194.
- Feng AS, Schul J (2007) Sound processing in real-world environments. *Hearing and Sound Communication in Amphibians*, 28, 323–350.
- Fenton MB, Bell GP (1979) Echolocation and feeding behaviour in four species of *Myotis* (Chiroptera). *Canadian Journal of Zoology*, 57, 1271–1277.
- Ferrari MCO, McCormick MI, Meekan MG, Simpson SD, Nedelec SL, Chivers DP (2018) School is out on noisy reefs: The effect of boat noise on predator learning and survival of juvenile coral reef fishes. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 285, 20180033.
- Ferreira L, Oliveira EG, Lopes LC, Brito MR, Baumgarten J, Rodrigues FH, Sousa-Lima R (2018) What do insects, anurans, birds, and mammals have to say about soundscape indices in a tropical savanna. *Journal of Ecoacoustics*, 2, 1–17.
- Fuller S, Axel AC, Tucker D, Gage SH (2015) Connecting soundscape to landscape: Which acoustic index best describes landscape configuration? *Ecological Indicators*, 58, 207–215.
- Gage SH, Axel AC (2014) Visualization of temporal change in soundscape power of a Michigan lake habitat over a 4-year period. *Ecological Informatics*, 21, 100–109.

- Garrido SA, Bertolelli L, Maria HA, Yebra AM, Munasinghe K (2020) The FrogPhone: A novel device for real-time frog call monitoring. *Methods in Ecology and Evolution*, 11, 222–228.
- Gasc A, Gottesman BL, Francomano D, Jung J, Durham M, Mateljak J, Pijanowski BC (2018) Soundscapes reveal disturbance impacts: Biophonic response to wildfire in the Sonoran Desert Sky Islands. *Landscape Ecology*, 33, 1399–1415.
- Gasc A, Pavoine S, Lellouch L, Grandcolas P, Sueur J (2015) Acoustic indices for biodiversity assessments: Analyses of bias based on simulated bird assemblages and recommendations for field surveys. *Biological Conservation*, 191, 306–312.
- Gasc A, Sueur J, Jiguet F, Devictor V, Grandcolas P, Burrow C, Depraetere M, Pavoine S (2013a) Assessing biodiversity with sound: Do acoustic diversity indices reflect phylogenetic and functional diversities of bird communities? *Ecological Indicators*, 25, 279–287.
- Gasc A, Sueur J, Pavoine S, Pellens R, Grandcolas P (2013b) Biodiversity sampling using a global acoustic approach: Contrasting sites with microendemism in New Caledonia. *PLoS ONE*, 8, e65311.
- Gibbs JP, Breisch AR (2001) Climate warming and calling phenology of frogs near Ithaca, New York, 1900–1999. *Conservation Biology*, 15, 1175–1178.
- Gilbert G, Tyler GA, Smith KW (2002) Local annual survival of booming male great Bittern *Botaurus stellaris* in Britain, in the period 1990–1999. *Ibis*, 144, 51–61.
- Gomez WE, Isaza CV, Daza JM (2018) Identifying disturbed habitats: A new method from acoustic indices. *Ecological Informatics*, 45, 16–25.
- Greenfield MD (1994) Cooperation and conflict in the evolution of signal interactions. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 25, 97–126.
- Guan S, Vignola JF, Lin TH, Chou L (2016) Soundscape Characteristics of the Eastern Taiwan Strait Indo-Pacific Humpback Dolphin Habitat. <https://ieeexplore-ieee-org-443.webvpn.las.ac.cn/document/7890674>. (accessed on 2020-08-27)
- Hage SR, Jiang T, Berquist SW, Feng J, Metzner W (2013) Ambient noise induces independent shifts in call frequency and amplitude within the Lombard effect in echolocating bats. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 110, 4063–4068.
- Halfwerk W, Slabbekoorn H (2009) A behavioural mechanism explaining noise-dependent frequency use in urban birdsong. *Animal Behaviour*, 78, 1301–1307.
- Hardouin LA, Robert D, Bretagnolle V (2008) A dusk chorus effect in a nocturnal bird: Support for mate and rival assessment functions. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 62, 1909–1918.
- Harris SA, Shears NT, Radford CA (2016) Ecoacoustic indices as proxies for biodiversity on temperate reefs. *Methods in Ecology and Evolution*, 7, 713–724.
- Heywood VH, Watson RT (1995) *Global Biodiversity Assessment*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Hill AP, Prince P, Piña CE, Doncaster CP, Snaddon JL, Rogers A (2018) AudioMoth: Evaluation of a smart open acoustic device for monitoring biodiversity and the environment. *Methods in Ecology and Evolution*, 9, 1199–1211.
- Holles S, Simpson SD, Radford AN, Berten L, Lecchini D (2013) Boat noise disrupts orientation behaviour in a coral reef fish. *Marine Ecology Progress Series*, 485, 295–300.
- Hutchinson JMC (2002) Two explanations of the dawn chorus compared: How monotonically changing light levels favour a short break from singing. *Animal Behaviour*, 64, 527–539.
- Jiang JG, Shao XY, Wan HB, Qi JG, Jing CW, Cheng TY (2016) Bird diversity research using audio record files and the spectrogram segmentation method. *Acta Ecologica Sinica*, 36, 7713–7723. (in Chinese with English abstract) [蒋锦刚, 邵小云, 万海波, 齐家国, 荆长伟, 程天佑 (2016) 基于语谱图特征信息分割提取的声景中鸟类生物多样性分析. *生态学报*, 36, 7713–7723.]
- Jiang T, Guo X, Lin A, Wu H, Sun C, Feng J, Kanwal JS (2019) Bats increase vocal amplitude and decrease vocal complexity to mitigate noise interference during social communication. *Animal Cognition*, 22, 199–212.
- Joo W, Gage SH, Kasten EP (2011) Analysis and interpretation of variability in soundscapes along an urban-rural gradient. *Landscape and Urban Planning*, 103, 259–276.
- Kasten EP, Gage SH, Fox J, Joo W (2012) The remote environmental assessment laboratory's acoustic library: An archive for studying soundscape ecology. *Ecological Informatics*, 12, 50–67.
- Kirschel ANG, Cody ML, Harlow ZT, Promponas VJ, Vallejo EE, Taylor CE (2011) Territorial dynamics of Mexican ant-thrushes *Formicarius moniliger* revealed by individual recognition of their songs. *Ibis*, 153, 255–268.
- Krause BL (1987) Bioacoustics, habitat ambience in ecological balance. *Whole Earth Review*, 57, 14–18.
- Krause BL (1993) The niche hypothesis: A virtual symphony of animal sounds, the origins of musical expression and the health of habitats. *The Soundscape Newsletter*, 6, 6–10.
- Krause BL, Farina A (2016) Using ecoacoustic methods to survey the impacts of climate change on biodiversity. *Biological Conservation*, 195, 245–254.
- Krause BL, Gage SH, Joo W (2011) Measuring and interpreting the temporal variability in the soundscape at four places in Sequoia National Park. *Landscape Ecology*, 26, 1247–1256.
- Kuehne LM, Padgham BL, Olden JD (2013) The soundscapes of lakes across an urbanization gradient. *PLoS ONE*, 8, e55661.
- Lecchini D, Bertucci F, Gache C, Khalife A, Besson M, Roux N, Berthe C, Singh S, Parmentier E, Nugues MM (2018)

Boat noise prevents soundscape-based habitat selection by coral planulae. *Scientific Reports*, 8, 9283.

- Lengagne T, Aubin T, Lauga J, Jouventin P (1999) How do king penguins (*Aptenodytes patagonicus*) apply the mathematical theory of information to communicate in windy conditions? *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 266, 1623–1628.
- Lillis A, Bohnenstiehl D, Peters JW, Eggleston D (2016) Variation in habitat soundscape characteristics influences settlement of a reef-building coral. *PeerJ*, 4, e2557.
- Lillis A, Eggleston DB, Bohnenstiehl DR (2014) Soundscape variation from a larval perspective: The case for habitat-associated sound as a settlement cue for weakly swimming estuarine larvae. *Marine Ecology Progress Series*, 509, 57–70.
- Lillis A, Mooney TA (2018) Snapping shrimp sound production patterns on Caribbean coral reefs: Relationships with celestial cycles and environmental variables. *Coral Reefs*, 37, 597–607.
- Lin T, Tsao Y, Wang Y, Yen H, Lu S (2017) Computing biodiversity change via a soundscape monitoring network. 2017 Pacific Neighborhood Consortium Annual Conference and Joint Meetings (PNC), IEEE, 128–133.
- Liu J, Kang J, Luo T, Behm H, Coppack T (2013) Spatiotemporal variability of soundscapes in a multiple functional urban area. *Landscape and Urban Planning*, 115, 1–9.
- Lombard E (1911) Le signe de l'élévation de la voix. *Annales des Maladies de L'Oreille et du Larynx*, 37, 101–119.
- Lucas TCD, Moorcroft EA, Freeman R, Rowcliffe JM, Jones KE (2015) A generalised random encounter model for estimating animal density with remote sensor data. *Methods in Ecology and Evolution*, 6, 500–509.
- Luo J, Goerlitz HR, Brumm H, Wiegrebe L (2015a) Linking the sender to the receiver: Vocal adjustments by bats to maintain signal detection in noise. *Scientific Reports*, 5, 18556.
- Luo J, Siemers BM, Koselj K (2015b) How anthropogenic noise affects foraging. *Global Change Biology*, 21, 3278–3289.
- Luo JH, Koselj K, Zsebok S, Siemers BM, Goerlitz HR (2014) Global warming alters sound transmission: Differential impact on the prey detection ability of echolocating bats. *Journal of the Royal Society Interface*, 11, 20130961.
- Lü J, Guo Q, Feng HN (2012) Anomalous infrasonic waves before an small earthquake in Beijing. *Chinese Journal of Geophysics*, 10, 3379–3385. (in Chinese with English abstract) [吕君, 郭泉, 冯浩楠 (2012) 北京地震前的异常次声波. *地球物理学报*, 10, 3379–3385.]
- Ma KP (2011) Assessing progress of biodiversity conservation with monitoring approach. *Biodiversity Science*, 19, 125–126. (in Chinese) [马克平 (2011) 监测是评估生物多样性保护进展的有效途径. *生物多样性*, 19, 125–126.]
- 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.
- Martin SB, Popper AN (2016) Short- and long-term monitoring of underwater sound levels in the Hudson River (New York, USA). *Journal of the Acoustical Society of America*, 139, 1886–1897.
- Mellinger DK, Stafford KM, Moore SE, Dziak RP, Matsumoto H (2007) An overview of fixed passive acoustic observation methods for cetaceans. *Oceanography*, 20, 36–45.
- Mennill DJ, Vehrencamp SL (2008) Context-dependent functions of avian duets revealed by microphone-array recordings and multispeaker playback. *Current Biology*, 18, 1314–1319.
- Morton ES (1975) Ecological sources of selection on avian sounds. *The American Naturalist*, 109, 17–34.
- Murray SR (1977) *The Soundscape: The Tuning of the World*. Knopf, New York.
- O'Connor P (2008) The sound of silence: Valuing acoustics in heritage conservation. *Geographical Research*, 46, 361–373.
- Ospina OE, Villanueva-Rivera LJ, Corrada-Bravo CJ, Aide TM (2013) Variable response of anuran calling activity to daily precipitation and temperature: Implications for climate change. *Ecosphere*, 4, 1–12.
- Parks SE, Miksis-Olds JL, Denes SL (2014) Assessing marine ecosystem acoustic diversity across ocean basins. *Ecological Informatics*, 21, 81–88.
- Parmesan C (2006) Ecological and evolutionary responses to recent climate change. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 37, 637–669.
- Parsons MJG, Salgado-Kent CP, Marley SA, Gavrillov AN, McCauley RD (2016) Characterizing diversity and variation in fish choruses in Darwin Harbour. *Ices Journal of Marine Science*, 73, 2058–2074.
- Passchier-Vermeer W, Passchier WF (2000) Noise exposure and public health. *Environmental Health Perspectives*, 108, 123–131.
- Payne KB, Langbauer WR, Thomas EM (1986) Infrasonic calls of the Asian elephant (*Elephas maximus*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 18, 297–301.
- Payne KB, Thompson M, Kramer L (2003) Elephant calling patterns as indicators of group size and composition: The basis for an acoustic monitoring system. *African Journal of Ecology*, 41, 99–107.
- Pekin BK, Jung J, Villanueva-Rivera LJ, Pijanowski BC, Ahumada JA (2012) Modeling acoustic diversity using soundscape recordings and LIDAR-derived metrics of vertical forest structure in a neotropical rainforest. *Landscape Ecology*, 27, 1513–1522.
- Perez-Granados C, Bota G, Giralt D, Barrero A, Gomez-Catasus J, Rosa DBL, Traba J (2019) Vocal activity rate index: A useful method to infer terrestrial bird

- abundance with acoustic monitoring. *Ibis*, 161, 901–907.
- Pieretti N, Farina A, Morri D (2011) A new methodology to infer the singing activity of an avian community: The acoustic complexity index (ACI). *Ecological Indicators*, 11, 868–873.
- Pijanowski BC, Farina A, Gage SH, Dumyahn SL, Krause BL (2011a) What is soundscape ecology? An introduction and overview of an emerging new science. *Landscape Ecology*, 26, 1213–1232.
- Pijanowski BC, Villanueva-Rivera LJ, Dumyahn SL, Farina A, Krause BL, Napoletano BM, Gage SH, Pieretti N (2011b) Soundscape ecology: The science of sound in the landscape. *BioScience*, 61, 203–216.
- Putland RL, Constantine R, Radford CA (2017) Exploring spatial and temporal trends in the soundscape of an ecologically significant embayment. *Scientific Reports*, 7, 5713.
- Radford CA, Jeffs AG, Tindle CT, Montgomery JC (2008) Temporal patterns in ambient noise of biological origin from a shallow water temperate reef. *Oecologia*, 156, 921–929.
- Reijnen R, Foppen R, Veenbaas G (1997) Disturbance by traffic of breeding birds: Evaluation of the effect and considerations in planning and managing road corridors. *Biodiversity & Conservation*, 6, 567–581.
- Rice AN, Soldevilla MS, Quinlan JA (2017) Nocturnal patterns in fish chorusing off the coasts of Georgia and eastern Florida. *Bulletin of Marine Science*, 93, 455–474.
- Rich LN, Furnas BJ, Newton DS, Brashares JS (2019) Acoustic and camera surveys inform models of current and future vertebrate distributions in a changing desert ecosystem. *Diversity and Distributions*, 25, 1441–1456.
- Roca IT, Proulx R (2016) Acoustic assessment of species richness and assembly rules in ensiferan communities from temperate ecosystems. *Ecology*, 97, 116–123.
- Rodriguez A, Gasc A, Pavoine S, Grandcolas P, Gaucher P, Sueur J (2014) Temporal and spatial variability of animal sound within a neotropical forest. *Ecological Informatics*, 21, 133–143.
- Ruppé L, Clément G, Herrel A, Ballesta L, Décamps T, Kéver L, Parmentier E (2015) Environmental constraints drive the partitioning of the soundscape in fishes. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 112, 6092–6097.
- Russ J (1999) *The Bats of Britain and Ireland: Echolocation Calls, Sound Analysis and Species Identification*. Alan Books, Powys.
- Saito K, Nakamura K, Ueta M, Kurosawa R, Fujiwara A, Kobayashi HH, Nakayama M, Toko A, Nagahama K (2015) Utilizing the Cyberforest live sound system with social media to remotely conduct woodland bird censuses in Central Japan. *Ambio*, 44, 572–583.
- Schafer RM (1969) *The New Soundscape*. Berandol Music Limited, Toronto.
- Schafer RM (1970) *The Book of Noise*. Price Print, Vancouver.
- Schafer RM (1994) *The Soundscape: Our Sonic Environment and the Tuning of the World*. Destiny Books, Rochester.
- Sethi SS, Ewers RM, Jones NS, Orme CDL, Picinali L (2018) Robust, real-time and autonomous monitoring of ecosystems with an open, low-cost, networked device. *Methods in Ecology and Evolution*, 12, 2383–2387.
- Sierro J, Schloesing E, Pavon I, Gil D (2017) European blackbirds exposed to aircraft noise advance their chorus, modify their song and spend more time singing. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 5, 1–13.
- Slabbekoorn H, Peet M (2003) Ecology: Birds sing at a higher pitch in urban noise. *Nature*, 424, 267.
- Smott S, Monczak A, Miller ME, Montie EW (2018) Boat noise in an estuarine soundscape—A potential risk on the acoustic communication and reproduction of soniferous fish in the May River, South Carolina. *Marine Pollution Bulletin*, 133, 246–260.
- Snell-Rood EC (2012) The effect of climate on acoustic signals: Does atmospheric sound absorption matter for bird song and bat echolocation? *Journal of the Acoustical Society of America*, 131, 1650–1658.
- Southworth MF (1967) *The Sonic Environment of Cities*. PhD dissertation, Massachusetts Institute of Technology, Cambridge.
- Staaterman E, Paris CB, DeFerrari HA, Mann DA, Rice AN, D’Alessandro EK (2014) Celestial patterns in marine soundscapes. *Marine Ecology Progress Series*, 508, 17–32.
- Staples SL (1996) Human response to environmental noise: Psychological research and public policy. *American Psychologist*, 51, 143–150.
- Stone E (2000) Separating the noise from the noise: A finding in support of the “niche hypothesis,” that birds are influenced by human-induced noise in natural habitats. *Anthrozoös*, 13, 225–231.
- Stowell D, Wood MD, Pamuta H, Stylianou Y, Glotin H (2019) Automatic acoustic detection of birds through deep learning: The first bird audio detection challenge. *Methods in Ecology and Evolution*, 10, 368–380.
- Sueur J, Farina A, Gasc A, Pieretti N, Pavoine S (2014) Acoustic indices for biodiversity assessment and landscape investigation. *Acta Acustica*, 100, 772–781.
- Sueur J, Pavoine S, Hamerlynck O, Duvail S (2008) Rapid acoustic survey for biodiversity appraisal. *PLoS ONE*, 3, e4065.
- Sugai LSM, Silva TSF, Ribeiro JJW, Llusia D (2019) Terrestrial passive acoustic monitoring: Review and perspectives. *BioScience*, 69, 15–25.
- Swiston KA, Mennill DJ (2009) Comparison of manual and automated methods for identifying target sounds in audio recordings of Pileated, Pale-billed, and putative Ivory-billed woodpeckers. *Journal of Field Ornithology*, 80, 42–50.
- Terry AMR, Peake TM, McGregor PK (2005) The role of vocal

- individuality in conservation. *Frontiers in Zoology*, 2, 10.
- Thompson EA (2004) *The Soundscape of Modernity: Architectural Acoustics and the Culture of Listening in America*. MIT Press, Cambridge.
- Thompson ME, Schwager SJ, Payne KB (2010) Heard but not seen: An acoustic survey of the African forest elephant population at Kakum Conservation Area, Ghana. *African Journal of Ecology*, 48, 224–231.
- Tobler MW, Zúñiga HA, Carrillo-Percestequi 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.
- Torigoe K (2003) Insights taken from three visited soundscapes in Japan. *The Journal of Acoustic Ecology*, 6, 9–12.
- Towsey M, Planitz B, Nantes A, Wimmer J, Roe P (2012) A toolbox for animal call recognition. *Bioacoustics*, 21, 107–125.
- Towsey M, Wimmer J, Williamson I, Roe P (2014) The use of acoustic indices to determine avian species richness in audio-recordings of the environment. *Ecological Informatics*, 21, 110–119.
- Truax B (2008) Soundscape composition as global music: Electroacoustic music as soundscape. *Organised Sound*, 13, 103–109.
- Tucker D, Gage SH, Williamson I, Fuller S (2014) Linking ecological condition and the soundscape in fragmented Australian forests. *Landscape Ecology*, 29, 745–758.
- Velásquez NA, Moreno-Gómez FN, Brunetti E, Penna M (2018) The acoustic adaptation hypothesis in a widely distributed South American frog: Southernmost signals propagate better. *Scientific Reports*, 8, 6990.
- Venter PJ, Hanekom JJ (2010) Automatic detection of African elephant (*Loxodonta africana*) infrasonic vocalisations from recordings. *Biosystems Engineering*, 106, 286–294.
- Villanueva-Rivera LJ (2014) *Eleutherodactylus* frogs show frequency but no temporal partitioning: Implications for the acoustic niche hypothesis. *PeerJ*, 2, e496.
- Villanueva-Rivera LJ, Pijanowski BC, Doucette J, Pekin B (2011) A primer of acoustic analysis for landscape ecologists. *Landscape Ecology*, 26, 1233–1246.
- Walters CL, Freeman R, Collen A, Dietz C, Fenton MB, Jones G, Obrist MK, Puechmaille SJ, Sattler T, Siemers BM, Parsons S, Jones KE (2012) A continental-scale tool for acoustic identification of European bats. *Journal of Applied Ecology*, 49, 1064–1074.
- Whytock RC, Christie J (2017) Solo: An open source, customizable and inexpensive audio recorder for bioacoustic research. *Methods in Ecology and Evolution*, 8, 308–312.
- Wimmer J, Towsey M, Roe P, Williamson I (2013) Sampling environmental acoustic recordings to determine bird species richness. *Ecological Applications*, 23, 1419–1428.
- Xia C, Lin X, Liu W, Lloyd H, Zhang Y (2012) Acoustic identification of individuals within large avian populations: A case study of the brownish-flanked bush warbler, South-Central China. *PLoS ONE*, 7, e42528.
- Zhao Z, Xu ZY, Bellisario K, Zeng RW, Li N, Zhou WY, Pijanowski BC (2019) How well do acoustic indices measure biodiversity? Computational experiments to determine effect of sound unit shape, vocalization intensity, and frequency of vocalization occurrence on performance of acoustic indices. *Ecological Indicators*, 107, 105588.

(责任编辑: 丁平 责任编辑: 闫文杰)



•综述•

植物大年结实及其与动物贮食行为之间的关系

杨锡福^{1*} 张洪茂² 张知彬^{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 (华中师范大学生命科学院, 武汉 430079)

3 (中国科学院生物互作卓越创新中心, 北京 100049)

摘要: 大年结实(mast seeding)是多生植物种群周期性同步大量繁殖的一种自然现象。大年结实作为植物适应环境条件、提高繁殖能力的一种策略而备受关注,但其驱动机制和进化意义尚存在较大争议。在依赖动物扩散种子的植物中,大年结实被认为是一种调控动物贮食行为、提高种子扩散效率,并最终增加繁殖成功率的一种策略;动物介导的植物间互作可能是促进植物共存的进化驱动力。本文简要梳理了大年结实现象的各种假说,提出了一个包括气候、资源、动植物互作的理解大年结实机制的概念框架,并着重讨论了大年结实和动物贮食行为之间的关系及其进化和生态意义。建议未来研究需要借助长期生态监测和分子生物学方法,揭示植物大年结实与动物贮食行为之间的生态与进化过程。

关键词: 大年结实; 种子扩散; 植物更新; 捕食者饱和假说; 动物扩散假说; 分散贮藏

Mast seeding and its relationship to animal hoarding behaviour

Xifu Yang^{1*}, Hongmao Zhang², Zhibin Zhang^{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 School of Life Sciences, Central China Normal University, Wuhan 430079

3 CAS Center for Excellence in Biotic Interactions, University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049

Abstract: Mast seeding is a natural phenomenon that large seeding perennial plants perform periodic and synchronous reproduction. Mast seeding has been regarded as a strategy to adapt to environmental conditions and improve their reproductive ability, but its underlying mechanism and eco-evolutionary implications remain controversial. In animal dispersed reliant plants, mast seeding is considered as a scatter-hoarding protection strategy to improve dispersal efficiency and ultimately increase reproductive success. However, animal-mediated indirect seed-seed interactions of sympatric tree species may be an evolutionary driver of plant coexistence. Here, we briefly review the various hypotheses that have been suggested to explain the phenomenon of mast seeding, and we propose a conceptual framework integrating climate, resources and interaction between plants and animals to disentangle the mechanism of mast seeding. We also discuss the interaction between mast seeding and animal hoarding behavior and its evolutionary and ecological implications. In the future, long-term ecological monitoring and molecular biology methods should be used to reveal the ecological and evolutionary processes between mast seeding and animal hoarding behaviour.

Key words: mast seeding; seed dispersal; plant regeneration; predator satiation hypothesis; animal dispersal hypothesis; scatter hoarding

许多植物在某些年份同步大量繁殖,而在其他年份很少或根本不繁殖,这一现象普遍存在于自然界中。生物学家将这种多年生植物种群周期性地(如间隔2–5年)同步大量繁殖的现象,称为大年结实

(masting or mast seeding) (Silvertown, 1980; Kelly, 1994; Herrera et al, 1998)。大年结实包含3个关键要素: 变异性(variability)、同步性(synchrony)、周期性(periodicity) (Kelly & Sork, 2002)。由于大年结实带

收稿日期: 2019-10-22; 接受日期: 2020-02-22

基金项目: 国家重点研发计划(2017YFC0503802)、国家自然科学基金(31330013)和中国博士后科学基金(2019M650840)

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

来了一系列明显的选择性劣势,包括在种子小年减少了繁殖机会(Waller, 1993)和在种子大年幼苗更严重的密度制约性死亡(Hett, 1971),例如一些竹类在一次盛花或大量结实后随即死亡的极端现象(Janzen, 1976; Keeley & Bond, 1999),因此阐明大年结实的进化与生态意义,不仅有助于理解物种共存机制,而且对评估物种多样性维持中随机过程和更新生态位(regeneration niche)也具有重要的作用。此外,结合不同纬度的种子产量变化及其种间差异,也可以解释物种多样性的纬度梯度格局(Wright et al, 2005; Usinowicz et al, 2017)。

植物更新是森林生态系统功能维持与健康运转的关键。许多结实大种子的植物通常依赖动物(如鼠类、鸟类)扩散种子,也即在种子成熟季节,贮藏种子的动物会将种子搬离母树埋藏在枯枝落叶或土壤浅层,其中一部分种子会逃脱动物捕食和真菌侵蚀,并遇到合适的环境条件而萌发生成幼苗,帮助植物实现了种子传播和更新。因此,动物的种子贮藏行为对植物更新有重要影响(Vander Wall, 2002; Pesendorfer et al, 2016b)。为了能更好地生存繁殖,植物表现出大年结实,这一现象可能是植物适应环境尤其是生物环境(如种子捕食者)的结果:因为植物必须从大年结实中获益,即植物在高繁殖努力下提高繁殖效率(又称规模经济, economy of scale, EOS) (Norton & Kelly, 1988; Wright et al, 2005; Żywiec et al, 2012),以逃避动物的过度捕食和促进动物分散贮藏。动物根据植物种子产量而改变其贮食行为策略,以适应植物生产的变化。例如,在美国东部落叶森林,大年结实引发鼠类、鹿和舞毒蛾等种群波动(Ostfeld et al, 1996)。此外,植物大年结实常伴有大量的幼苗建成,因此,这种生殖特征影响着植物种群的动态和分布格局,进而可能影响到动植物群落的结构组成,甚至影响整个生态系统,对阐明森林生态系统生物多样性、稳定性维持机制具有重要作用(Kelly, 1994; Kelly & Sork, 2002; Crone et al, 2009; Bogdziewicz et al, 2016)。

自20世纪70年代以来,大年结实现象受到生物学家和生态学家的广泛关注(Janzen, 1971; Kelly, 1994; Norghauer & Newbery, 2011; Koenig et al, 2015),并且相继提出了一些假说(如:资源匹配假

说、捕食者饱和假说、风媒授粉假说、物候同步假说等)以阐明大年结实现象的原因和机制。然而学界一直存在两种争论,即大年结实是气候因子造成的结果,还是一种进化繁殖策略(见: Kelly & Sork, 2002)。为了解决这一争论, Kelly和Sork (2002)试图从植物进化的角度综述之前的研究,重点从资源匹配假说、风媒授粉假说和捕食者饱和假说等方面分析了大年结实现象潜在的原因和驱动机制;他们认为大年结实是植物的一种适应性的繁殖策略,且受气候因素的直接影响。Crone和Rapp (2014)重点从资源预算假说(the resource budget hypothesis, 即大年结实所需要的资源比植物一年累积的还要多)对大年结实的机制进行了概述。Pearse等(2016)提出了一种通过开花诱导、授粉和果实成熟,将气候、资源与大年结实联系起来的概念图,并对大年结实的机制进行了综述。国内,陈波等(2003)对早期植物生殖生态学中大年结实的相关研究进展进行了综述;杜彦君和马克平(2012)对种子产量的时空变化格局进行了概述;殷东生和沈海龙(2016)重点从资源分配的角度就大年结实对营养生长和林木资源消耗的影响及主要影响因素进行了综述。

然而,以上综述主要是从植物的角度来考虑,更多关心的是植物自身的策略,而对大年结实与动物行为策略之间关系的总结较少(Vander Wall, 2010)。本文试图从植物大年结实现象的成因和驱动机制、大年结实和动物贮食行为、大年结实的进化和生态意义,以及现有研究的局限和展望等方面加以概述和分析,以期对未来深入研究大年结实的原因和机制提供参考。

1 大年结实的驱动机制

植物为什么会间断性地生产大量的果实和种子?生物学家和生态学家们曾提出了不同的假说,旨在揭示这一现象的潜在机制。本文梳理了各种解释大年结实现象的假说(表1),重点概述了与动物介导的植物种子传播和更新有关的捕食者饱和假说、动物扩散假说和大种子假说,简要分析了大年结实现象的近因(proximate causes)和远因(ultimate causes),提出了一种综合理解大年结实现象的概念框架。

表1 解释大年结实现象的各种假说

Table 1 Hypotheses which have been proposed to explain the phenomenon of mast seeding

假说 Hypothesis	描述 Description	典型特征 Typical characteristics	评论 Comment
资源匹配(气候跟踪) Resource matching (Weather tracking)	种子产量的变化是由于植物可利用资源的变化造成的 Seed crops vary in response to plant available resources variation (Norton & Kelly, 1988)	在不改变营养生长或储备资源的情况下实现种子产量的变化 Variable seed crops achieved without switching resources from vegetative growth or reserves	较早被提出, 早期采用反证法; 多数支持而少数不完全支持 Put forward earlier, and early adopt proof by contradiction (Kelly & Sork, 2002); more evidence in support (Kelly, 1994; Pearse et al, 2014; Monks et al, 2016) and little in incomplete support (Koenig & Knops, 2000; Żywiec et al, 2012; Nussbaumer et al, 2018)
捕食者饱和 Predator satiation	大量结实使捕食者饱和, 导致个体被捕食的比例降低 Large seed crops satiate seed predators, which thus lead to individuals experience lower proportion seed predation (Salisbury, 1942; Janzen, 1971)	种子大年捕食率较低 Lower predation rate in high-seed years	被多数研究支持; 不过, 取决于功能群的类型 Well supported by many studies (Janzen, 1976; Sork, 1983; Smith et al, 1990; Kon et al, 2005; Fletcher et al, 2010; Xiao et al, 2013b; Wang et al, 2017; Bogdziewicz et al, 2018); however, depends on the types of functional groups.
风媒授粉 Wind pollination	风媒授粉植物同步大量开花可以获得更高的传粉效率 Wind-pollinated plants can achieve greater pollination efficiency through synchronized above-average flowering effort (Nilsson & Wastljung, 1987)	在大量开花年受精比例更高 Higher % fertilization in high flowering years	很好地被验证; 然而, 部分实验结果是模棱两可的 Well documented (Norton & Kelly, 1988; Smith et al, 1990; Kelly, 1994; Kon et al, 2005; Crone et al, 2009; Moreira et al, 2014); however, some test results are ambiguous (Kelly et al, 2001)
动物扩散(捕食者扩散) Animal dispersal (Predator dispersal)	大年结实吸引更多扩散者, 因而刺激分散贮藏动物更多的扩散和贮藏种子 Large fruit production attract more seed dispersers, and result in wider dispersal and hoard by scatter-hoarders (Janzen, 1971; Kelly, 1994)	种子大年扩散率更高或扩散更远 Higher seed dispersal rate or greater dispersal distances in high-seed years	是否有利于持续繁殖取决于扩散者的功能反应; 部分结论支持, 部分反对 Whether favor constant reproduction, depending on functional response of dispersers; some evidences in support (Silvertown, 1980; Vander Wall, 2002; Vander Wall et al, 2005; Li & Zhang, 2007; Pesendorfer & Koenig, 2016; Pesendorfer et al, 2016b; Zwolak et al, 2016) or against (Koenig et al, 1994; Xiao et al, 2013b)
环境预测 Environmental prediction	植物可以“预知”最适气候条件而繁殖和建成 Plants can “predict” favorable climate conditions for reproduction and establishment (Smith et al, 1990; Kelly, 1994)	种子或幼苗在大年结实时生存率更高 Higher seed or seedling survival in mast seeding	部分证据支持, 部分反对 Some evidences in support (Williamson & Ickes, 2002; Piovesan & Adams, 2005; Burns, 2012) or against (Koenig et al, 2010)
大种子 Large seed	生产大种子增加了种子大年间的恢复时间 Selection for larger seed size increases the recovery time between large seed crops (Sork, 1993)	在种子较大的物种中, 种子数随年际变化更大 More variable seed number among years in related species with large seeds	部分结论支持, 部分反对; 其他研究认为种子大小和种子数量存在权衡; 中等大小的种子具有更高的建苗率 Some support (Jansen et al, 2004) or against (Kelly, 1994); other studies have suggested a trade-off between seed size and number (Xiao et al, 2015); medium-sized seeds have a higher rate of seedling establishment (Cao et al, 2016)
动物传粉 Animal pollination	大量开花更易于吸引动物传粉者, 从而提高传粉效率 Large flowering attract animal pollinators, thus enhance pollination efficiency (Norton & Kelly, 1988; Sun et al, 2007)	在大量开花年受精比例更高 Higher % fertilization in high-flowering years	一些分布稀少的植物个体同时产生大量的花, 更有助于种群数量的增加 A few sparsely distributed individuals that simultaneously produce a large number of flowers are more conducive to population growth (Norton & Kelly, 1988)
辅助成本 Accessory cost	较高的固定繁殖成本有利于更少、更大规模的繁殖活动 Higher fixed reproductive costs favor fewer, larger reproductive episodes (Lalonde & Roitberg, 1992; Kelly, 1994)	在植物内进行大量繁殖时, 每粒种子的辅助成本较低 Lower accessory costs per seed for large reproductive efforts within a plant	不需要植物个体之间的同步生产, 因此不能单独解释大年结实; 可能夸大了大小年间的变化 Does not require synchrony between individuals, hence cannot alone explain mast seeding; may exaggerate variation between high and low years (Kelly, 1994)
捕食者净化 Predator cleansing	竹子的同步性死亡降低了以成年树叶为食的植食性动物的密度 The synchronized death of bamboos reduces densities of herbivores feeding on adult leaves (Pearson et al, 1994)	群体开花可能是为了逃避捕食 Gregarious flowering may escape predation	较少验证 Less empirical test

表1 (续) Table 1 (continued)

假说 Hypothesis	描述 Description	典型特征 Typical characteristics	评论 Comment
大年抑制 Mast depression	植物种子产量的周期性变化导致植食性动物种群的周期性波动 The cyclic population fluctuation of herbivores is caused by the cyclic seed crops of plants (Selås, 1997)	高种子产量的生产是以牺牲对植食性动物的化学防御为代价的 The production of high-seed crops is at the cost of chemical defense against herbivores	主要用种子内化学防御物质的多少来解释植物与捕食者间的关系 The relationship between plants and predators is largely explained by the amount of chemical defenses in seeds
异型杂交 Outcrossing	大年结实有利于杂交繁殖 Mast seeding facilitates outbreeding (Tisch & Kelly, 1998)	大量开花可减少近交衰退 Mast seeding may reduce inbreeding depression	没有得到很好验证 Not well supported
竹子火烧循环 Bamboo fire cycle	竹子等无性系种群大年盛花后同步死亡, 这助长了火灾的发生, 从而阻止了树木与竹子之间的竞争 Synchronized death of clonal populations such as bamboos after high flowering encourages fire, which prevents trees from out-competing the bamboo (Keeley & Bond, 1999)	竹类等植物依赖林窗更新和扩散种群的一种适应对策 An adaptive strategy for plants such as bamboo that depends on forest gap regeneration and dispersal	仅是一种推论, 需要实验验证 It is just a inference that needs to be tested experimentally
物候同步 Phenological synchrony	大年结实是由个体的资源限制和环境变化引起的种群范围的花粉可利用性共同导致 The mast seeding is caused by both individual resources limitation and population-wide pollen availability due to environmental variation (Koenig et al, 2015; Pesendorfer et al, 2016a)	物候的作用导致植物同步开花从而增加授粉的有效性 Phenology leads to synchronous flowering of plants, increasing pollination effectiveness	仅在山谷橡树中得到验证, 需更多实验验证 Only documented in the valley oak (Koenig et al, 2015; Pesendorfer et al, 2016a), more experiments are needed

1.1 捕食者饱和假说 (the predator satiation hypothesis)

Salisbury (1942)发现山毛榉(*Fagus crenata*)和橡树的种子在结实大年不会被昆虫全部取食, 据此提出植物周期性大量结实可能是为了避免种子被过度捕食的观点(Salisbury, 1942)。此后, Janzen (1971, 1976)在研究竹类时发现, 捕食者饱和是使竹类物种大年结实的原因之一。这一发现也引发了生物学家对植物大年结实的广泛关注。此后, 捕食者饱和假说被提出, 该假说认为植物大年结实可以使种子捕食者(如昆虫、脊椎动物)的捕食效应饱和, 从而增加种子存活的机会, 提高繁殖适合度(Janzen, 1971)。随后大量的研究证实大年结实时种子被捕食率较低(Smith et al, 1990; Sork, 1993; Kon et al, 2005; Bogdziewicz et al, 2018)。近年来, 在依靠动物扩散种子的植物中, 捕食者饱和效应得到了较好的验证(Fletcher et al, 2010; Xiao et al, 2013b)。例如, Xiao等(2013b)在四川都江堰地区对油茶(*Camellia oleifera*)种子产量、鼠类数量和种子命运等长达8年的研究结果表明, 种子结实大年, 种子被鼠类搬运

和贮藏率更低、有更多种子存留和幼苗生成, 支持捕食者饱和假说(Xiao et al, 2015; Wang et al, 2017)。虽然捕食者饱和假说被普遍认为可以有效解释大年结实现象(Silvertown, 1980; Sork, 1993; Kelly & Sork, 2002), 但仍有不足。例如, 支持捕食者饱和假说的多数证据来自专食性(specialist)的昆虫捕食者(Sork, 1993; Bogdziewicz et al, 2018), 较少来自泛食性(generalist)的脊椎动物捕食者(如鼠类)(Vander Wall, 2010)。

1.2 动物或捕食者扩散假说 (the animal or predator dispersal hypothesis)

该假说认为大年结实通过提高种子在扩散后逃脱捕食的机会, 促进了以动物(如分散贮藏鼠类和鸟类)为媒介的植物的种子扩散(Janzen, 1971; Silvertown, 1980; Vander Wall, 2002)。早期Kelly (1994)将该假说定义为: 大量果实更易吸引泛食性的动物扩散者, 或者诱发分散贮藏者广泛扩散。这个假说包含两个关键的预测: 在种子大年, 种子扩散速率更快、扩散距离更远。一般来说, 鼠类和鸚科鸟类面对大量种子时, 会吃掉部分种子而扩散贮

藏剩余的种子, 是大种子植物的重要扩散者(Vander Wall et al, 2005; Pesendorfer et al, 2016b); 而有些食种子动物却是纯粹的种子捕食者, 因此大年结实可能对依赖食种子动物扩散的植物不利(Vander Wall, 2010)。Vander Wall (2002)通过模拟大年结实, 结果表明动物介导的种子扩散可能是一种选择力, 伴随着捕食者饱和与高效的风媒授粉, 因而导致一些松树种子产量在时空上发生变化。由于一个种子扩散者的潜在效率不仅是对种子数量的反应, 而且取决于扩散者对大年结实的功能反应, 而不同类型的种子扩散者可能对大年结实的功能反应不同, 因而难以完美地验证动物扩散假说(Koenig et al, 1994; Jansen et al, 2004; Xiao et al, 2013b)。近来的几项研究分别通过调查鸦科鸟类如圣岛丛鸦(*Aphelocoma insularis*)和西丛鸦(*A. californica*)对壳斗科植物种子命运的影响(Pesendorfer & Koenig, 2016; Pesendorfer et al, 2016b), 以及黄喉姬鼠(*Apodemus flavicollis*)对欧洲山毛榉(*Fagus sylvatica*)种子的命运的影响(Zwolak et al, 2016), 很好地支持了动物扩散假说。

1.3 大种子假说(the large seed hypothesis)

该假说认为, 一些植物结实大种子年和小种子年交替出现, 大种子有利于种子扩散和幼苗生成, 而且一些栎树的种子会随着大年结实时间间隔的延长而增大(Sork, 1993)。植物倾向于结实大种子的进化动力会增加大年结实的间歇时间, 因为结实大种子需要更多时间积累资源(Sork, 1993), 具有大小种子结实交替习性的植物在结实小种子年积累资源是为了结实大种子。Jansen等(2004)在3年内追踪了616粒首次被鼠类分散贮藏的苦油楝(*Carapa procera*)种子的命运, 发现大种子和高产量会刺激鼠类更多地扮演种子扩散者而不是捕食者, 因此, 分散贮藏的鼠类倾向于选择高产量和大种子, 这将促使植物大量结实。但是, Kelly (1994)认为该假说不能解释大年结实现象。Xiao等(2015)提出了一个基于种子大小和产量的种子存活与扩散权衡框架, 表明种子存活与扩散权衡在种子水平和树个体或种群水平的表现不同: 在种子水平上表现为大种子有利于扩散, 而小种子有利于存活; 在个体或种群水平上表现为种子产量低有利于扩散, 种子产量高有利于存活。Cao等(2016)发现中等大小的假海桐(*Pittosporopsis kerrii*)种子具有更高的建苗率。

1.4 大年结实的近因和远因

在阐明大年结实机制的研究中, 常涉及到近因和远因的探讨。近因是指影响植物在某一年份是否能大量结实的直接和/或间接因素, 而远因则是对植物繁殖进化对策的解释(Kelly, 1994)。研究表明, 有3组近因被认为是重要的: (1)环境因素(Schauber et al, 2002; Perez-Ramos et al, 2015; Bogdziewicz et al, 2020)。例如, Perez-Ramos等(2015)对地中海橡树产量与环境关系的研究表明, 气温升高可能对常绿植物种子产量产生不利影响; 在干旱条件下, 落叶物种的种子产量下降幅度可能会更大。然而, Wright等(1999)在热带雨林中研究厄尔尼诺-南方涛动(El Niño-Southern Oscillation, ENSO)对植物种子产量的影响, 表明厄尔尼诺-南方涛动带来的温暖、干燥和阳光充足的条件会促进种子生产(Detto et al, 2018); Kelly等(2013)研究表明, 年际间温度升高有利于种子大年。(2)传粉有效性与受精成功(Koenig & Knops, 2005; Koenig et al, 2012)。例如, Koenig等(2012)研究表明, 花粉限制严重影响了橡树种子产量, 甚至可能影响其他关键的生活史特征。(3)资源分配的时间模式和生殖的生理成本(Crone et al, 2009; Sala et al, 2012)。例如, Crone等(2009)通过一系列的实验, 表明碳水化合物可控制单株植物的隔年开花; 结实率会耗尽碳水化合物, 从而阻止来年开花; 当植物不同步开花时, 它们会减少生产种子的数量, 从而防止碳水化合物过度消耗。以上这些因素都是非排他性的, 很可能共同起作用。例如, 环境因素可能通过影响每年可供繁殖的资源数量而影响第二年的繁殖成功, 进而影响传粉的有效性(Nussbaumer et al, 2018)。

另一方面, 风媒授粉、捕食者饱和与环境预测等假说可能是造成植物大年结实的远因(如: Kelly, 1994)。Sork (1993)对温带和热带橡树大年结实现象进行研究, 提出一种模型比较了3种不同假说以解释橡树的进化意义, 主要考虑动物与植物互作的因素, 但没有考虑气候、资源限制的因素。Koenig等(1994)对几种栎树的大年结实现象进行研究, 认为这种现象是由风媒授粉和捕食者饱和共同决定; 风媒授粉的有效性和气候条件的变化也是影响风媒树种大年结实的远因(Houle, 2001)。Kelly和Sork (2002)认为, 应从全球视角来研究植物的大年结实

现象, 不仅考虑气候和自然选择的影响, 同时还应考虑纬度、授粉和传播模式的影响(Koenig & Knops, 2000)。Pearse等(2016)对大年结实的机制进行了综述, 并提出了一个概念图, 主要考虑气候和资源限制的因素, 但没有考虑动物与植物互作; 他们认为在理论上, 大年结实可以几乎完全由资源的可利用性来驱动, 或完全由与植物资源无关的环境因素来驱动, 而实际上, 资源和环境因素都是必要的, 因此需共同考虑。最近, Bogdziewicz等(2020)提出, 阐明大年结实的直接动力机制可从资源动态、授粉限制、遗传和激素调节等3个主要过程来讨论, 而环境变化虽然也是大年结实的一个驱动因素, 但它在很大程度上是通过这些过程产生影响的, 因此, 环境变化作为一种大年结实驱动力的讨论可纳入上述3个过程中。

我们的研究发现, 同域树种的同步或异步结实会影响动物介导的植物种子之间的间接相互作用(似然竞争、互惠或捕食); 这一选择压力反过来可能促使大量植物向大年结实演化(Yang et al, 2020)。因此, 这种物种之间的间接相互作用所导致的进化过程值得深入研究。在Sork(1993)和Pearse等(2016)提出的概念模型基础上, 本文提出一个包括气候、资源、动植物互作的理解大年结实机制的概念框架图(图1)。该框架图既考虑生态过程(实线部分), 也考虑了进化过程(虚线部分)。生态作用包括: 大范围适宜的气候提供了外部条件, 可导致植物同步开花, 同步开花可能有利于吸引传粉者(如昆虫、鸟类)异花授粉而提高传粉效率, 进而导致植物大年结实。植物大年结实一方面通过饱和捕食者或刺激扩散者而改变动物贮食行为, 进而促进动物分散贮藏种子。种子被埋藏在适宜生境, 部分被动物遗忘的种子从而有机会萌发、建成幼苗。植物大年结实另一方面会大量消耗植物储备的资源, 导致次年植物生长和繁殖资源匮乏, 形成负反馈调节, 进而抑制植物同步开花。植物通过调控结实的时间间隔, 从而形成植物大小年之分。

进化选择作用包括: 植物在进化过程中, 为了适应环境以使繁殖适合度最大化, 通过遗传变异和分泌激素促使周期性大量同步开花进而吸引大量传粉者以提高传粉效率, 最终导致植物周期性同步大量结实。此过程不仅有利于植物资源的周转, 而

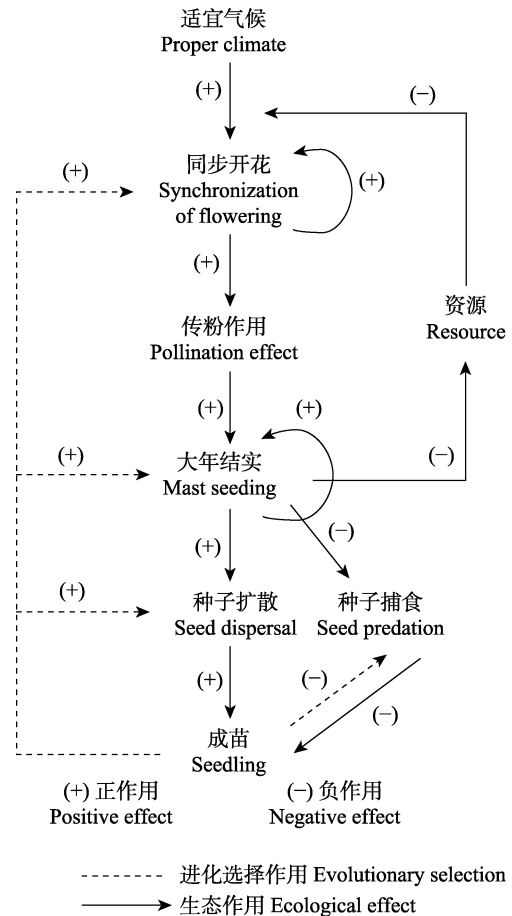


图1 一个整合气候、资源和动植物互作的进化与生态过程的大年结实概念框架图

Fig. 1 A frame-diagram explaining the evolutionary and ecological processes of mast seeding by integrating the climate and resource and plant-animal interactions

且有利于调控动物种群数量及改变动物贮食行为, 促进动物对种子的扩散, 避免动物对种子的过度捕食, 从而使动植物协同进化并处于一种动态平衡状态。这种动态平衡对于维持森林生态系统的生物多样性、稳定性及健康至关重要。

2 大年结实与动物贮食行为

植物间断性地大量结实是多因素综合作用的结果, 而以植物种子(果实)为食的动物也必然会受到植物种子产量波动的影响, 因此动物也会采用相应的适应性策略(Vander Wall, 2010; Selås, 2016)。例如, Granados等(2019)研究发现, 通过砍伐改变植物生物量, 在食物资源较充足的年份增加了脊椎动物的迁移和繁殖。大年结实与动物行为之间的相互关系是一个广泛的话题, 动物行为涉及贮食、领域、

繁殖和社会行为等等。动物贮食行为对植物的自然更新有着非常重要的作用,植物的自然更新包括种子生产、种子扩散、幼苗建成等过程,其中,种子扩散是决定植物更新和扩散的关键阶段(Nathan & Muller-Landau, 2000);动物的贮食行为受植物大年结实影响(Vander Wall, 2010)。限于篇幅,本节重点概述大年结实与动物贮食行为之间的相互关系。

2.1 动物贮藏行为

动物的贮藏行为可分为集中贮藏(larder hoarding)和分散贮藏(scatter hoarding) (Vander Wall, 1990)。集中贮藏是指动物将收集的植物种子集中贮藏在其洞穴或临时栖居场所,通常贮藏点少,每个贮藏位点种子数量多;分散贮藏是指动物将收集的种子贮藏在多个贮藏点,每个贮藏点的种子数量少,通常仅有1粒种子。分散贮藏较集中贮藏更有利于植物种子传播和更新,因为动物往往将种子埋藏在枯枝落叶或土壤浅层等适宜萌发和建成幼苗的微生物境,这些种子一旦逃脱动物捕食和真菌侵蚀,就有机会萌发、建成幼苗,实现植物更新。

种子产量的多少直接影响动物在越冬和繁殖时潜在的食物供应(Vander Wall, 1990)。通过实验室控制性实验如限食,研究贮食动物在不同资源量条件下(模拟种子产量大小年)的贮藏行为不失为一种很好的手段。例如,早期研究表明,西伯利亚仓鼠(*Phodopus sungorus*)在经历限食之后,增加了对食物的贮藏,并且这种增加并不受限食时间长短的影响(Day et al, 1999)。但是,也有一些研究表明动物在限食后的贮藏行为并没有受到显著影响(Wong & Jones, 1985),甚至减少了对食物的贮藏(Demas & Bartness, 1999)。这可能与室内条件局限影响动物情绪、行为等有关。

随着研究的不断深入、技术手段的提升,半自然围栏、野外实验证据也越来越多(Jansen et al, 2004; Fletcher et al, 2010; Xiao et al, 2013a, 2015; Zwolak et al, 2016)。例如, Jansen等(2004)在法属圭亚那采用远程视频监控和线标法连续5年(3年种子大年, 2年种子小年)追踪了3,000粒苦油楝种子的命运,结果表明种子大年促进了鼠类贮藏种子,提高了种子扩散成功率。对鸚科鸟类贮藏行为的研究也表明,种子大年增加了鸟类对种子的贮藏(Pesendorfer & Koenig, 2016; Pesendorfer et al, 2016b)。

2.2 种子扩散速率

Vander Wall (2002)在内华达州西部的研究发现,在不同年间鼠类对人工释放的杰弗里松(*Pinus jeffreyi*)和糖松(*P. lambertiana*)种子的扩散速率差异显著,种子大年鼠类对种子的扩散速度明显比种子小年要快得多。然而,也有很多研究与Vander Wall (2002)的结果相反。例如, Sork (1983)的研究表明,在种子大年野外种子的消失速率比较缓慢,动物仅搬走很少一部分种子。Montiel和Montaña (2000)通过对墨西哥奇瓦瓦沙漠南部的脊椎动物扩散胭脂仙人掌属(*Opuntia*)植物果实的研究,发现果实的消失速率与果实的可获得性成反比:在低密度种群中和干旱的年份果实的消失速率是最快的。一些研究也证实,种子在结实小年比结实大年被鼠类扩散得更快(Li & Zhang, 2007; Fletcher et al, 2010; Cao et al, 2017; Xiao & Huang, 2019)。此外,还有研究表明,在种子大小年间油茶种子被鼠类扩散的速度没有显著差异,但却发现在油茶种群较大的斑块释放的油茶种子被鼠类扩散得更快,因此他们认为油茶种子的绝对数量更能影响种子被扩散的速率(Xiao et al, 2005)。

2.3 动物分散贮藏

动物通过分散贮藏食物资源,不仅有利于自身的生存和繁殖成功,而且也有利于植物种子在合适的生境萌发、幼苗建成和植物的更新(Vander Wall, 1990, 2010; Cao et al, 2017; Pesendorfer & Koenig, 2017)。Li和Zhang (2007)研究发现,种子大年增加了鼠类分散贮藏山杏(*Prunus armeniaca*)种子的数量;而且在种子大年,山杏种子被分散贮藏的数量是种子小年的4倍。Zhang等 (2008)在实验围栏条件下增加油茶种子数量时发现,小泡巨鼠(*Leopoldamys edwardsi*)分散贮藏了更多的种子,支持提出的大年结实促进贮藏假说(the masting-enhanced hoarding hypothesis)。Xiao等(2013a)研究发现,与种子小年相比,在种子大年岩松鼠(*Sciurotamias davidianus*)虽然收获较少的橡子,但贮藏了更多收获的种子。Pesendorfer等(2016b)研究发现,种子大年圣岛丛鸦分散贮藏了更多种子。此外, Vander Wall (2002)研究表明,鼠类在种子大年对埋藏种子的二次埋藏强度低于在种子小年。

然而, Jansen等(2004)认为植物大年结实在饱和捕食者的同时,也会降低扩散动物分散贮藏种子的

比例。Cao等(2017)研究表明,较大的种子数量减少了鼠类对假海桐种子的贮藏,但较大的种子数量对鼠类贮藏落瓣山茶(*Camellia kissi*)种子没有显著影响。其他很多研究也表明,鼠类分散贮藏植物种子的比例在种子大小年间没有显著的差异(Theimer, 2001; Vander Wall, 2002; Xiao et al, 2005)。

2.4 种子扩散距离

一些研究认为,在种子大年时,鼠类有更多的资源能够补充能量的消耗,为降低种子被其他动物盗食的概率,鼠类会将种子扩散更远(Vander Wall, 2002; Li & Zhang, 2007; Vander Wall & Beck, 2012)。这些研究支持动物扩散假说。然而,另一些研究认为,在植物种子大年时,丰富的食物资源降低了贮藏种子被盗食的概率,因此鼠类也会降低对这些种子的管理,导致种子扩散距离较近(Moore et al, 2007)。很多研究证实在种子结实大年,动物对种子的扩散距离显著小于种子结实小年(Theimer, 2001; Jansen et al, 2004; Xiao et al, 2005; Cao et al, 2017; Xiao & Huang, 2019)。例如, Cao等(2017)通过群落水平的研究证实,分散贮藏鼠类对假海桐和落瓣山茶种子的扩散距离在种子大年均极显著小于种子小年。Zwolak等(2016)研究发现,欧洲山毛榉被鼠类扩散的平均距离在种子小年是种子大年的近8倍。以上这两种截然相反的结果可能是因为,动物将植物种子扩散到远离母树的地方贮藏起来,虽然可以降低种子被其他动物盗食的概率,但扩散种子需要消耗大量的能量,因此动物对种子的扩散距离取决于种子资源量、动物扩散种子时的能量消耗,以及贮藏种子被盗食的概率之间的权衡(Moore et al, 2007; Solbreck & Knape, 2017)。

2.5 幼苗建成率

植物大年结实可以使捕食者的食物饱和,从而使更多种子逃脱捕食而存活,增加幼苗建成率(Kelly, 1994; Kelly & Sork, 2002)。研究证实,一些种子的幼苗建成率在种子大年时显著高于小年(Vander Wall, 2002; Jansen et al, 2004)。例如, Vander Wall (2002)发现在种子大年时,西黄松(*Pinus ponderosa*)、糖松和约弗里松种子的幼苗建成率分别为种子小年的2.2倍、4.1倍和6.9倍; Jansen等(2004)发现苦油楝种子的幼苗建成率在种子大年时为小年的4.5倍。多数研究均发现在种子生产大年时种子幼苗建成率比较高,表明植物大年结实能够在

一定程度上促进植物幼苗的更新(Kelly, 1994; Vander Wall, 2002; Joubert et al, 2013)。Zwolak等(2016)连续4年(2 + 2)追踪了1,600粒欧洲山毛榉种子的命运,结果表明种子大年减少了黄喉姬鼠对埋藏种子的找回,增加了幼苗出苗率。

3 大年结实的进化和生态意义

大年结实在植物更新、动植物互作以及许多其他生态过程中起着至关重要的作用(Vacchiano et al, 2018; Bogdziewicz et al, 2020)。大年结实意味着食物资源丰富,因此有更多种子能够逃脱捕食者的捕食(捕食者饱和假说)(Vander Wall, 1990; Jansen et al, 2004; Xiao et al, 2013b; Cao et al, 2017),同时也会刺激动物的贮食行为,贮食动物在种子大年比在种子小年贮藏更多种子(动物扩散假说)(Vander Wall, 2002; Li & Zhang, 2007; Xiao et al, 2013a; Zwolak et al, 2016),动物这种行为可能是对大年结实的进化适应(Zhang et al, 2008);这些被贮藏的种子将更有机会建成幼苗,从而促进植物种子扩散和种群更新(Kelly & Sork, 2002; Fletcher et al, 2010; Joubert et al, 2013)。此外,同域树种的结实同步与否会改变动物(如鼠类)介导的植物种子间的间接关系(Norghauer & Newbery, 2011; Yang et al, 2020),进而可能影响植物物种之间的共存(Chen & Hsu, 2011; Garzon-Lopez et al, 2015)。通过理解像大年结实这类复杂现象是如何发生的,有利于更好地推断形成这种现象的进化过程(West-Eberhardt, 2003)。

总之,研究大年结实的机制和规律,不仅具有重要的理论意义,而且有重大的实践意义。对动物来说,植物周期性地同步结实有助于维持动物多样性(Silvertown, 1980; Kelly, 1994; Bogdziewicz et al, 2016; Granados et al, 2019);对植物来说,大年结实提高了授粉效率,使捕食者饱和,大量种子被动物搬离母树而分散贮藏在浅层土壤中,不仅更易逃脱捕食者的捕食,且有利于种子萌发、幼苗建成,直至完成种群更新(Kelly et al, 2001; Kelly & Sork, 2002; 孙明洋等, 2011; Pearse et al, 2016)。植物周期性大量繁殖以适应环境变化,动物群落对这些变化快速响应,又反过来影响植物空间格局、演替和恢复过程,从而形成协同进化。此外,通过阐明大年结实机制,可以了解其如何以及为何可能对气候变化和宏量营养循环(macronutrient cycles)作出反

应, 以帮助预测植被动态和生物地球化学循环 (Vacchiano et al, 2018; Bogdziewicz et al, 2020)。在农业系统中, 对大年结实机制的认识有助于预测具有商业价值的水果和坚果作物如苹果、柑橘和开心果的种植时间 (Smith & Samach, 2013; 殷东生和沈海龙, 2016)。在野生动物管理和人类健康方面, 更好地理解与大年结实相关的资源脉冲 (resource pulses) 时间, 有助于野生动物管理者掌握动物种群的变化规律和公众预防莱姆病 (Lyme disease) 等潜在的健康风险 (Ostfeld et al, 2006)。

4 展望

尽管以往的研究提出的捕食者饱和、捕食者扩散和大种子等假说为理解植物大年结实及其与动物 (特别是鼠类) 贮食行为之间的关系提供了重要的理论, 但将大年结实作为一种进化特征的很多关键方面还有待阐明。近来的研究多倾向于考虑多种因素的作用, 如 Bogdziewicz 等 (2020) 认为, 要全面剖析大年结实现象的直接动力机制, 需要重点关注3个主要过程: 资源动态、授粉限制、遗传和激素调节。由于相对于多年生植物较长的生活史, 一般研究的时间尺度均较短 (多在10年左右或更短), 显然不足以揭示多年生植物的生长和繁殖变化机制。未来的研究需要通过长期生态监测对植物物种的结实大小年周期进行精确确定, 并在此过程中调查生态系统中动植物群落的变化规律, 以揭示植物大年结实与包括动物贮食行为在内的各种生态过程之间的关系。

建议未来应关注以下4个方面的研究: (1) 在个体和种群水平上, 着重考虑规模经济和资源预算假说, 加强对植物的长期观察研究和改变资源的控制实验; 此外, 从微观水平研究植物遗传和激素对同步开花、大年结实的调控机制, 利用基因组等分子生物学方法深入挖掘植物大年结实的进化机制。(2) 在群落水平上, 探讨为什么有些植物物种的种子产量是相对恒定的, 而同样环境下其他物种却出现大年结实现象? 从动物 (如鼠类、鸟类) 介导的植物种子间的间接相互作用 (即动植物互作层面) 来探讨大年结实机制, 或许是一种新的研究思路。(3) 在景观或全球尺度上, 通过长时间、多种因素共同考虑, 探讨哪些假说是互相排斥的或共同作用的, 哪些因素是占主导作用, 哪些因素是影响大年结实的近因

或远因。(4) 由于森林生态系统受到了人为干扰和全球气候变化影响, 因此研究在人为干扰和全球气候变化下植物的生产和繁殖策略也是未来研究应该加强的方面。

参考文献

- Bogdziewicz M, Ascoli D, Hackett-Pain A, Koenig WD, Pearse I, Pesendorfer M, Satake A, Thomas P, Vacchiano G, Wholgemuth T, Tanentzap A (2020) From theory to experiments for testing the proximate mechanisms of mast seeding: An agenda for an experimental ecology. *Ecology Letters*, 23, 210–220.
- Bogdziewicz M, Espelta JM, Munoz A, Aparicio JM, Bonal R (2018) Effectiveness of predator satiation in masting oaks is negatively affected by conspecific density. *Oecologia*, 186, 983–993.
- Bogdziewicz M, Zwolak R, Crone EE (2016) How do vertebrates respond to mast seeding? *Oikos*, 125, 300–307.
- Burns KC (2012) Masting in a temperate tree: Evidence for environmental prediction? *Austral Ecology*, 37, 175–182.
- Cao L, Guo C, Chen J (2017) Fluctuation in seed abundance has contrasting effects on the fate of seeds from two rapidly germinating tree species in an Asian tropical forest. *Integrative Zoology*, 12, 2–11.
- Cao L, Wang ZY, Yan C, Chen J, Guo C, Zhang ZB (2016) Differential foraging preferences on seed size by rodents result in higher dispersal success of medium-sized seeds. *Ecology*, 97, 3070–3078.
- Chen B, Song YC, Da LJ (2003) A review on mast seeding studies. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 34, 117–120. (in Chinese with English abstract) [陈波, 宋永昌, 达良俊 (2003) 植物大年结实研究概述. *应用生态学报*, 34, 117–120.]
- Chen YY, Hsu SB (2011) Synchronized reproduction promotes species coexistence through reproductive facilitation. *Journal of Theoretical Biology*, 274, 136–144.
- Crone EE, Miller E, Sala A (2009) How do plants know when other plants are flowering? Resource depletion, pollen limitation and mast-seeding in a perennial wildflower. *Ecology Letters*, 12, 1119–1126.
- Crone EE, Rapp JM (2014) Resource depletion, pollen coupling, and the ecology of mast seeding. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1322, 21–34.
- Day DE, Mintz EM, Bartness TJ (1999) Diet self-selection and food hoarding after food deprivation by Siberian hamsters. *Physiology & Behavior*, 68, 187–194.
- Demas GE, Bartness TJ (1999) Effects of food deprivation and metabolic fuel utilization on food hoarding by jirds (*Meriones shawi*). *Physiology & Behavior*, 67, 243–248.
- Detto M, Wright SJ, Calderon O, Muller-Landau HC (2018) Resource acquisition and reproductive strategies of tropical forest in response to the El Niño–Southern Oscillation.

Nature Communications, 9, 913.

- Du YJ, Ma KP (2012) Advancements and prospects in forest seed rain studies. *Biodiversity Science*, 20, 94–107. (in Chinese with English abstract) [杜彦君, 马克平 (2012) 森林种子雨研究进展与展望. *生物多样性*, 20, 94–107.]
- Fletcher QE, Boutin S, Lane JE, LaMontagne JM, McAdam AG, Krebs CJ, Humphries MM (2010) The functional response of a hoarding seed predator to mast seeding. *Ecology*, 91, 2673–2683.
- Garzon-Lopez CX, Ballesteros-Mejia L, Ordonez A, Bohlman SA, Olff H, Jansen PA (2015) Indirect interactions among tropical tree species through shared rodent seed predators: A novel mechanism of tree species coexistence. *Ecology Letters*, 18, 752–760.
- Granados A, Bernard H, Brodie JF (2019) The influence of logging on vertebrate responses to mast fruiting. *Journal of Animal Ecology*, 88, 892–902.
- Herrera CM, Jordano P, Guitian J, Traveset A (1998) Annual variability in seed production by woody plants and the masting concept: Reassessment of principles and relationship to pollination and seed dispersal. *The American Naturalist*, 152, 576–594.
- Hett JM (1971) A dynamic analysis of age in sugar maple seedlings. *Ecology*, 52, 1071–1074.
- Houle G (2001) Mast seedling in *Abies balsamea*, *Acer saccharum* and *Betula alleghaniensis* in an old growth, cold temperate forest of north-eastern North America. *Journal of Ecology*, 87, 413–422.
- Jansen PA, Bongers F, Hemerik L (2004) Seed mass and mast seeding enhance dispersal by a neotropical scatter-hoarding rodent. *Ecological Monographs*, 74, 569–589.
- Janzen DH (1971) Seed predation by animals. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 2, 465–492.
- Janzen DH (1976) Why bamboos wait so long to flower. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 7, 347–391.
- Joubert DF, Smit GN, Hoffman MT (2013) The influence of rainfall, competition and predation on seed production, germination and establishment of an encroaching *Acacia* in an arid Namibian savanna. *Journal of Arid Environments*, 91, 7–13.
- Keeley JE, Bond WJ (1999) Mast flowering and semelparity in bamboos: The bamboo fire cycle hypothesis. *The American Naturalist*, 154, 383–391.
- Kelly D (1994) The evolutionary ecology of mast seeding. *Trends in Ecology & Evolution*, 9, 465–470.
- Kelly D, Geldenhuys A, James A, Holland EP, Plank MJ, Brockie RE, Cowan PE, Harper GA, Lee WG, Maitland MJ, Mark AF, Mills JA, Wilson PR, Byrom AE (2013) Of mast and mean: Differential-temperature cue makes mast seeding insensitive to climate change. *Ecology Letters*, 16, 90–98.
- Kelly D, Hart DE, Allen RB (2001) Evaluating the wind pollination benefits of mast seeding. *Ecology*, 82, 117–126.
- Kelly D, Sork VL (2002) Mast seeding in perennial plants: Why, how, where? *Annual Review of Ecology and Systematics*, 33, 427–447.
- Koenig WD, Funk KA, Kraft TS, Carmen WJ, Barringer BC, Knops JMH (2012) Stabilizing selection for within-season flowering phenology confirms pollen limitation in a wind-pollinated tree. *Journal of Ecology*, 100, 758–763.
- Koenig WD, Knops JMH (2000) Patterns of annual seed production by Northern Hemisphere trees: A global perspective. *The American Naturalist*, 155, 59–69.
- Koenig WD, Knops JMH (2005) The mystery of masting in trees. *American Scientist*, 93, 340–347.
- Koenig WD, Knops JMH, Carmen WJ (2010) Testing the environmental prediction hypothesis for mast-seeding in California oaks. *Canadian Journal of Forest Research*, 40, 2115–2122.
- Koenig WD, Knops JMH, Carmen WJ, Pearse IS (2015) What drives masting? The phenological synchrony hypothesis. *Ecology*, 96, 184–192.
- Koenig WD, Mumme RL, Carmen WJ, Stanback MT (1994) Acorn production by oaks in Central Coastal California: Variation within and among years. *Ecology*, 75, 99–109.
- Kon H, Noda T, Terazawa K, Koyama H, Yasaka M (2005) Evolutionary advantages of mast seeding in *Fagus crenata*. *Journal of Ecology*, 93, 1148–1155.
- Lalonde RG, Roitberg BD (1992) On the evolution of masting behavior in trees: Predation or weather? *The American Naturalist*, 139, 1293–1304.
- Li HJ, Zhang ZB (2007) Effects of mast seeding and rodent abundance on seed predation and dispersal by rodents in *Prunus armeniaca* (Rosaceae). *Forest Ecology and Management*, 242, 511–517.
- Monks A, Monks JM, Tanentzap AJ (2016) Resource limitation underlying multiple masting models makes mast seeding sensitive to future climate change. *New Phytologist*, 210, 419–430.
- Montiel S, Montaña C (2000) Vertebrate frugivory and seed dispersal of a Chihuahuan Desert cactus. *Plant Ecology*, 146, 221–229.
- Moore JE, McEuen AB, Swihart RK, Contreras TA, Steele MA (2007) Determinants of seed removal distance by scatter-hoarding rodents in deciduous forests. *Ecology*, 88, 2529–2540.
- Moreira X, Abdala-Roberts L, Linhart YB, Mooney KA (2014) Masting promotes individual- and population-level reproduction by increasing pollination efficiency. *Ecology*, 95, 801–807.
- Nathan R, Muller-Landau HC (2000) Spatial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitment. *Trends in Ecology & Evolution*, 15, 278–285.
- Nilsson SG, Wastljung U (1987) Seed predation and cross-pollination in mast-seeding beech (*Fagus sylvatica*) patches. *Ecology*, 68, 260–265.
- Norghauer JM, Newbery DM (2011) Seed fate and seedling

- dynamics after masting in two African rain forest trees. *Ecological Monographs*, 81, 443–468.
- Norton DA, Kelly D (1988) Mast seeding over 33 years by *Dacrydium cupressinum* Lamb. (rimu) (Podocarpaceae) in New Zealand: The importance of economies of scale. *Functional Ecology*, 2, 399–408.
- Nussbaumer A, Waldner P, Apuhtin V, Aytar F, Benham S, Bussotti F, Eichhorn J, Eickenscheidt N, Fabianek P, Falkenried L, Leca S, Lindgren M, Manzano Serrano MJ, Neagu S, Nevalainen S, Pajtik J, Potočić N, Rautio P, Sioen G, Stakénas V, Tasdemir C, Thomsen IM, Timmermann V, Ukonmaanaho L, Verstraeten A, Wulff S, Gessler A (2018) Impact of weather cues and resource dynamics on mast occurrence in the main forest tree species in Europe. *Forest Ecology and Management*, 429, 336–350.
- Ostfeld RS, Canham CD, Oggenfuss K, Winchcombe RJ, Keesing F (2006) Climate, deer, rodents, and acorns as determinants of variation in lyme-disease risk. *PLoS Biology*, 4, e145.
- Ostfeld RS, Jones CG, Wolff JO (1996) Of mice and mast: Ecological connections in eastern deciduous forests. *BioScience*, 46, 323–330.
- Pearse IS, Koenig WD, Kelly D (2016) Mechanisms of mast seeding: Resources, weather, cues, and selection. *New Phytologist*, 212, 546–562.
- Pearse IS, Koenig WD, Knops JMH (2014) Cues versus proximate drivers: Testing the mechanism behind masting behavior. *Oikos*, 123, 179–184.
- Pearson AK, Pearson OP, Gomez IA (1994) Biology of the bamboo *Chusquea culeou* (Poaceae: Bambusoideae) in Southern Argentina. *Vegetatio*, 111, 93–126.
- Perez-Ramos IM, Padilla-Diaz CM, Koenig WD, Maranon T (2015) Environmental drivers of mast-seeding in Mediterranean oak species: Does leaf habit matter? *Journal of Ecology*, 103, 691–700.
- Pesendorfer MB, Koenig WD (2016) The effect of within-year variation in acorn crop size on seed harvesting by avian hoarders. *Oecologia*, 181, 97–106.
- Pesendorfer MB, Koenig WD (2017) Competing for seed dispersal: Evidence for the role of avian seed hoarders in mediating apparent predation among oaks. *Functional Ecology*, 31, 622–631.
- Pesendorfer MB, Koenig WD, Pearse IS, Knops JMH, Funk KA, Whitney K (2016a) Individual resource limitation combined with population-wide pollen availability drives masting in the valley oak (*Quercus lobata*). *Journal of Ecology*, 104, 637–645.
- Pesendorfer MB, Sillett TS, Morrison SA, Kamil AC (2016b) Context-dependent seed dispersal by a scatter-hoarding corvid. *Journal of Animal Ecology*, 85, 798–805.
- Piovesan G, Adams JM (2005) The evolutionary ecology of masting: Does the environmental prediction hypothesis also have a role in mesic temperate forests? *Ecological Research*, 20, 739–743.
- Sala A, Hopping K, McIntire EJ, Delzon S, Crone EE (2012) Masting in whitebark pine (*Pinus albicaulis*) depletes stored nutrients. *New Phytologist*, 196, 189–199.
- Salisbury EJ (1942) *The Reproductive Capacity of Plants*. G. Bell and Sons, Ltd., London.
- Schauber EM, Kelly D, Turchin P, Simon C, Lee WG, Allen RB, Payton IJ, Wilson PR, Cowan PE, Brockie RE (2002) Masting by eighteen New Zealand plant species: The role of temperature as a synchronizing cue. *Ecology*, 83, 1214–1225.
- Selås V (1997) Cyclic population fluctuations of herbivores as an effect of cyclic seed cropping of plants: The mast depression hypothesis. *Oikos*, 80, 257–268.
- Selås V (2016) Seventy-five years of masting and rodent population peaks in Norway: Why do wood mice not follow the rules? *Integrative Zoology*, 11, 388–402.
- Silvertown JW (1980) The evolutionary ecology of mast seeding in trees. *Biological Journal of the Linnean Society*, 14, 235–250.
- Smith CC, Hamrick JL, Kramer CL (1990) The advantage of mast years for wind pollination. *The American Naturalist*, 136, 154–166.
- Smith HM, Samach A (2013) Constraints to obtaining consistent annual yields in perennial tree crops. I. Heavy fruit load dominates over vegetative growth. *Plant Science*, 207, 158–167.
- Solbreck C, Knappe J (2017) Seed production and predation in a changing climate: New roles for resource and seed predator feedback? *Ecology*, 98, 2301–2311.
- Sork VL (1983) Mammalian seed dispersal of pignut hickory during three fruiting seasons. *Ecology*, 64, 1049–1056.
- Sork VL (1993) Evolutionary ecology of mast-seeding in temperate and tropical oaks (*Quercus* spp.). *Vegetatio*, 107/108, 133–147.
- Sun IF, Chen YY, Hubbell SP, Wright SJ, Noor NSM (2007) Seed predation during general flowering events of varying magnitude in a Malaysian rain forest. *Journal of Ecology*, 95, 818–827.
- Sun MY, Ma QL, Tian SL, Wang JD, Lu JQ (2011) Effects of seed productivity on dispersal of nuts of *Quercus variabilis* by rodents. *Acta Theriologica Sinica*, 31, 265–271. (in Chinese with English abstract) [孙明洋, 马庆亮, 田澍辽, 王建东, 路纪琪 (2011) 种子产量对鼠类扩散栓皮栎坚果的影响. *兽类学报*, 31, 265–271.]
- Theimer TC (2001) Seed scatterhoarding by white-tailed rats: Consequences for seedling recruitment by an Australian rain forest tree. *Journal of Tropical Ecology*, 17, 177–189.
- Tisch PA, Kelly D (1998) Can wind pollination provide a selective benefit to mast seeding in *Chionochloa macra* (Poaceae) at Mt Hutt, New Zealand? *New Zealand Journal of Botany*, 36, 637–643.
- Usinowicz J, Chang-Yang CH, Chen YY, Clark JS, Fletcher C,

- Garwood NC, Hao ZQ, Johnstone J, Lin YC, Metz MR, Masaki T, Nakashizuka T, Sun IF, Valencia R, Wang YY, Zimmerman JK, Ives AR, Wright SJ (2017) Temporal coexistence mechanisms contribute to the latitudinal gradient in forest diversity. *Nature*, 550, 105–108.
- Vacchiano G, Ascoli D, Berzaghi F, Lucas-Borja ME, Caignard T, Collalti A, Mairota P, Palaghianu C, Reyer CPO, Sanders TGM, Schermer E, Wohlgemuth T, Hackett-Pain A (2018) Reproducing reproduction: How to simulate mast seeding in forest models. *Ecological Modelling*, 376, 40–53.
- Vander Wall SB (1990) *Food Hoarding in Animals*. University of Chicago Press, Chicago.
- Vander Wall SB (2002) Masting in animal-dispersed pines facilitates seed dispersal. *Ecology*, 83, 3508–3516.
- Vander Wall SB (2010) How plants manipulate the scatter-hoarding behaviour of seed-dispersing animals. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 365, 989–997.
- Vander Wall SB, Beck MJ (2012) A comparison of frugivory and scatter-hoarding seed-dispersal syndromes. *Botanical Review*, 78, 10–31.
- Vander Wall SB, Kuhn KM, Beck MJ (2005) Seed removal, seed predation, and secondary dispersal. *Ecology*, 86, 801–806.
- Waller DM (1993) How does mast-fruiting get started? *Trends in Ecology & Evolution*, 8, 122–123.
- Wang J, Zhang B, Hou X, Chen XN, Han N, Chang G (2017) Effects of mast seeding and rodent abundance on seed predation and dispersal of *Quercus aliena* (Fagaceae) in Qinling Mountains, Central China. *Plant Ecology*, 218, 855–865.
- West-Eberhardt MJ (2003) *Developmental Plasticity and Evolution*. Oxford University Press, New York.
- Williamson GB, Ickes K (2002) Mast fruiting and ENSO cycles: Does the cue betray a cause? *Oikos*, 97, 459–461.
- Wong R, Jones CH (1985) A comparative analysis of feeding and hoarding in hamsters and gerbils. *Behavioural Processes*, 11, 301–308.
- Wright SJ, Carrasco C, Calderon O, Paton S (1999) The El Niño Southern Oscillation, variable fruit production, and famine in a tropical forest. *Ecology*, 80, 1632–1647.
- Wright SJ, Muller-Landau HC, Calderón O, Hernández A (2005) Annual and spatial variation in seedfall and seedling recruitment in a neotropical forest. *Ecology*, 86, 848–860.
- Xiao ZS, Gao X, Zhang ZB (2013a) Sensitivity to seed germination schedule by scatter-hoarding Pére David's rock squirrels during mast and non-mast years. *Ethology*, 119, 472–479.
- Xiao ZS, Huang XQ (2019) How seed defense and seed abundance predict dispersal and survival patterns in *Camellia*. *Integrative Zoology*, 15, 103–114.
- Xiao ZS, Zhang ZB, Krebs CJ (2013b) Long-term seed survival and dispersal dynamics in a rodent-dispersed tree: Testing the predator satiation hypothesis and the predator dispersal hypothesis. *Journal of Ecology*, 101, 1256–1264.
- Xiao ZS, Zhang ZB, Krebs CJ (2015) Seed size and number make contrasting predictions on seed survival and dispersal dynamics: A case study from oil tea *Camellia oleifera*. *Forest Ecology and Management*, 343, 1–8.
- Xiao ZS, Zhang BZ, Wang YS (2005) The effects of seed abundance on seed predation and dispersal by rodents in *Castanopsis fargesii* (Fagaceae). *Plant Ecology*, 177, 249–257.
- Yang XF, Yan C, Gu HF, Zhang ZB (2020) Interspecific synchrony of seed rain shapes rodent-mediated indirect seed-seed interactions of sympatric tree species in a subtropical forest. *Ecology Letters*, 23, 45–54.
- Yin DS, Shen HL (2016) Research review on the characteristics of mast seeding in forest trees and its influencing factors. *Chinese Journal of Ecology*, 35, 542–550. (in Chinese with English abstract) [殷东生, 沈海龙 (2016) 林木大年结实特征及其影响因素研究进展. *生态学杂志*, 35, 542–550.]
- Zhang HM, Cheng JR, Xiao ZS, Zhang ZB (2008) Effects of seed abundance on seed scatter-hoarding of Edward's rat (*Leopoldamys edwardsi* Muridae) at the individual level. *Oecologia*, 158, 57–63.
- Zwolak R, Bogdziewicz M, Wrobel A, Crone EE (2016) Advantages of masting in European beech: Timing of granivore satiation and benefits of seed caching support the predator dispersal hypothesis. *Oecologia*, 180, 749–758.
- Żywiec M, Holeksa J, Ledwoń M (2012) Population and individual level of masting in a fleshy-fruited tree. *Plant Ecology*, 213, 993–1002.

(责任编辑: 王少鹏 责任编辑: 时意专)



•综述•

桑寄生植物繁殖物候研究概述

李慢如^{1,2} 张玲^{1*}

1 (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)

2 (中国科学院大学, 北京 100049)

摘要: 桑寄生植物是一类自身可以进行光合作用的半寄生性灌木, 作为森林和林地的关键性资源可为鸟类等动物分类群提供重要的食物资源和巢址, 并影响当地的生物多样性。桑寄生植物隶属于檀香目, 包括5科88属约1,600种, 除极地、部分高寒和干旱沙漠地区外均有分布。桑寄生植物繁殖物候的研究对于了解“寄主植物–桑寄生植物–传粉/种子散布者系统”中物种相互作用网络的维持机制、生态系统结构的稳定性具有重要意义。本文综述了桑寄生植物在景观、群落和种群尺度上繁殖物候的表现类型, 发现桑寄生植物主要通过繁殖物候异步的方式延长物候期, 维持与传粉/种子散布者持久的互惠关系以保障自身种群的繁衍。该领域经过近年的发展, 已从单一地描述繁殖物候的表现类型到探究系统中寄主植物、传粉/种子散布者以及桑寄生植物自身生物学特性等因素的分析。通过前人的研究发现桑寄生植物繁殖物候对于该系统内相互作用的双方或多方有重要的适应意义, 今后首先应该对桑寄生植物的基础生物学背景进行研究, 然后还应加强实验验证, 进行多因素综合分析等来探讨桑寄生植物繁殖物候的生态学意义。

关键词: 桑寄生; 繁殖物候; 寄主植物; 传粉者; 种子散布者

Overview of the reproductive phenology of mistletoes

Manru Li^{1,2}, Ling Zhang^{1*}

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

2 University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049

Abstract: Mistletoes are a polyphyletic group of hemi-parasitic shrubs that can conduct photosynthesis. As keystone resources, they provide important food resources and nest sites for many birds and other fauna in forests and woodlands, mediating local biodiversity. This group is comprised of 5 families, 88 genera and about 1,600 species within the Santalales and is broadly distributed across terrestrial ecosystems, absent only in some alpine, desert and polar areas. Research into the reproductive phenology of mistletoes is important for understanding the maintenance of species interaction networks in “host–mistletoe–pollinator/seed disperser” systems and the stability of ecosystem structure. We review the reproductive phenology of mistletoes at landscape, community, and population scales. We begin by describing different forms of mistletoe reproductive phenology, and continue by exploring the evolutionary and developmental drivers of host species, pollinator/seed disperser, and mistletoe biological characteristics. These studies indicate that long-lasting mutualisms between pollinators/seed dispersers and mistletoes are maintained mainly by asynchronous phenology of mistletoes in order to ensure their reproductive success. Previous studies found that the reproductive phenology of mistletoes had important adaptive significance to interacting species in “host–mistletoe–pollinator/seed disperser” systems. Future efforts should first prioritize basic biological research on mistletoes to fill important data gaps, and then couple experimental verification with comprehensive multi-factor analysis to strengthen our understanding of the ecological significance of mistletoe reproductive phenology.

Key words: mistletoes; reproductive phenology; host plants; pollinator; seed disperser

收稿日期: 2019-11-06; 接受日期: 2020-01-25

基金项目: 国家自然科学基金(31670393)

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: zhangl@xtbg.org.cn

植物繁殖时间的安排和组合构成了植物具有季节性和周期性的繁殖物候(reproductive phenology)(Elzinga et al, 2007)。植物的繁殖物候是植物生活史的重要特征,不仅影响植物自身的传粉、种子散布和后代质量(Sun & Frelich, 2011; Craine et al, 2012),同时也影响依赖于这些植物获取资源的动物(Newstrom et al, 1994; Wright & Meagher, 2003)。通常情况下植物的繁殖物候可以分为开花物候和结果物候,通过对植物始花期、盛花期、花期/果期长短、个体/种群的不同步性指数等多个物候参数的量化可以详细地描述植物的繁殖物候(SanMartin-Gajardo & Morellato, 2003)。其中繁殖物候同步(reproductive phenological synchrony)是指植物个体间或个体内水平上花期或果期的重叠现象,重叠程度使用同步性指数(0-1)表示,数值越大表示同步性程度越高,异步性程度越低(Bolmgren, 1998)。与此相反,繁殖物候异步是用来描述物候事件开始时间或持续时长的错开程度,使用数值1减去同步性指数的差值可用来表示异步性程度(Augspurger, 1983; Elzinga et al, 2007)。繁殖物候异步对于植物来说有诸多好处,如改变花及果实资源的时空分配(Quintana-Rodriguez et al, 2018),在天气或资源条件不确定的情况下降低传粉不确定性的风险(Rathcke & Lacey, 1985)、逃避种子捕食者(Pettersson, 1994),以及实现果实的不同步成熟,从而增加种子被成功散布的可能性(Thompson & Willson, 1979; Gorchov, 1988)。

桑寄生植物(mistletoes)是一类自身可以进行光合作用的半寄生性灌木,它们分属于檀香目下的桑寄生科、槲寄生科、羽毛果科、榄仁檀科和檀香科(部分)的88个属,近1,600种植物,除极地、部分高寒和干旱沙漠地区外均有分布(Watson, 2011) (图1),其中桑寄生科和槲寄生科的物种多样性最高(Nickrent, 2011; Liu et al, 2018)。大部分桑寄生植物都能够产生丰富的花蜜和大量颜色鲜艳的果实,为许多传粉和种子散布者提供丰富的食物资源(Watson & Herring, 2012),由于它们半寄生的特性,绝大多数桑寄生植物都需要依靠鸟类或哺乳动物进行种子散布才有可能到达合适的寄主植物完成定殖(Amico & Aizen, 2000; Watson, 2001; Mathiasen et al, 2008)。达尔文也曾将桑寄生植物与动物之间的相互作用关系视为进化适应的早期范例(Burkhardt & Smith, 1990),但由于桑寄生植物与传

粉/种子散布者之间的关系没有“榕-传粉榕小蜂系统”中互惠双方那么专性的相互作用,因此被认为是一种弥散型协同进化(diffuse coevolution)(Reid, 1991; Nickrent, 2002; Watson & Herring, 2012),加之与寄主植物的广泛连接,也形成了“寄主植物-桑寄生植物-传粉/种子散布者系统”(Mathiasen et al, 2008)。

桑寄生植物在森林和林地系统扮演着关键种(keystone species)和关键性资源(keystone resources)的角色(Watson, 2001; Press & Phoenix, 2005; Watson & Herring, 2012)。早在1983年,印度的一项研究就表明同域分布的多种桑寄生植物繁殖物候在不同地点存在异步现象,其可以在景观尺度上延长为传粉者以及种子散布者提供食物资源的时长,还第一次提出了“桑寄生植物繁殖物候的异步是为了维持与传粉者和种子散布者的互利共生关系”这一生态学观点(Davidar, 1983b)。后来澳大利亚生态学家Watson在2001年发表的综述文章中也指出桑寄生植物繁殖物候的特殊性对于维持“寄主植物-桑寄生植物-传粉/种子散布者系统”的持久性和稳定性具有重要作用(Watson, 2001)。然而目前支持这一观点的案例还较少,影响桑寄生植物繁殖物候的因素与寄主植物和传粉者/种子散布者的作用关系也有所差异,并且有关这一观点的生态学意义的分析还较为笼统,国内研究案例更加匮乏。本文以国外相关研究文献为主,总结不同研究尺度下桑寄生植物的繁殖物候表现类型,分析影响繁殖物候的因素,概述它们在与传粉/种子散布者和寄主植物相互作用中所发挥的重要适应意义,并对未来的研究进行展望。

1 桑寄生植物繁殖物候的研究尺度及表现类型

已有的研究发现桑寄生植物有两种主要的开花方式(多表现在桑寄生科):一种是不需要依靠外力作用便可正常开放(Ladley & Kelly, 1995; Ladley et al, 1997);另一种是“爆炸性”开花,即当传粉者拜访时接触到花冠管顶部,花朵突然开放(Feehan, 1985; Ladley & Kelly, 1995)。除了像桑寄生科的 *Dendrophthoe falcata* 等植物花果期同步程度较高外(Davidar, 1983b),桑寄生植物还可通过两种方式实现繁殖物候的异步,即同种桑寄生植物的不同个体

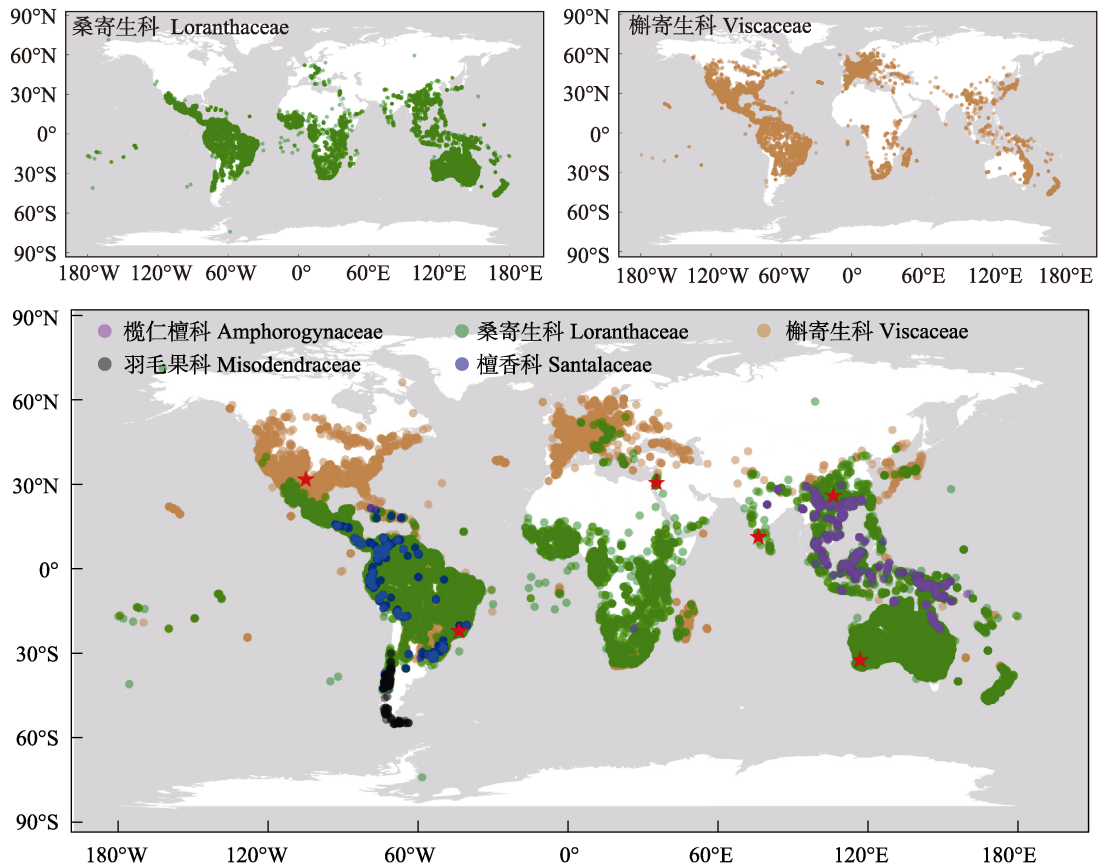


图1 桑寄生植物分布地图(红色星形表示文献中桑寄生植物繁殖物候表现类型的研究地点)。使用RStudio软件maptols和dismo程序包在线获取全球生物多样性信息网络数据库Global Biodiversity Information Facility (GBIF) (<https://www.gbif.org/>) 桑寄生植物属一级的经纬度数据绘制。

Fig. 1 The distribution map (latitude and longitude data) of genera of mistletoes from the Global Biodiversity Information Facility (GBIF) (<https://www.gbif.org/>) is drawn by using maptols and dismo packages in R Studio software.

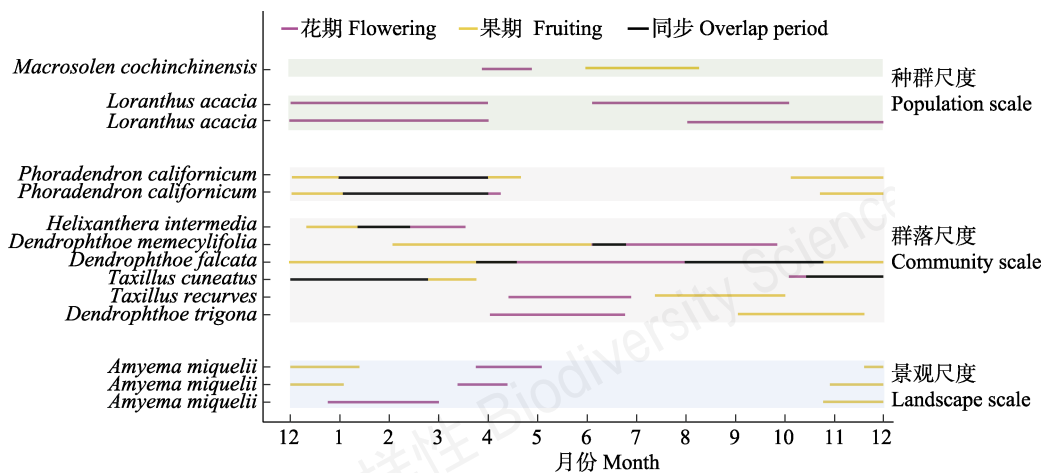


图2 桑寄生植物繁殖物候在不同研究尺度上的表现类型

Fig. 2 Reproductive phenology types of mistletoes at different study scales

开花和果实成熟的不连续以及种群间/内植物个体间花果期的时间错开或持续时长不同(Davidar, 1983b; Watson, 2001), 从而延长单个物种或群落的花果期, 以保证取食花蜜和果实的鸟类或哺乳动物在全年都能获得可利用的食物资源(Davidar, 1983a; Mathiasen et al, 2008)。结合研究观测尺度的大小, 桑寄生植物的繁殖物候类型可体现为以下3个尺度(图2): (1)景观尺度: 同种桑寄生植物 *Amyema miquelii* 在不同地点花果期开始时间和持续时长不同(Napier et al, 2014)。(2)群落尺度: 同一群落内不同桑寄生植物种类 *Dendrophthoe trigona*, *Taxillus recurves*, *Taxillus cuneatus*, *Dendrophthoe falcata*, *Dendrophthoe memecylifolia*, *Helixanthera intermedia* 的花果期彼此错开又有部分重叠(Davidar, 1983b); 同一群落内不同寄主植物上同种桑寄生植物 *Phoradendron californicum* 的花果期不同(Yule & Bronstein, 2018b)。(3)种群尺度: 同种桑寄生植物 *Loranthus acacia* 的不同个体具有不同的开花物候模式(Vaknin et al, 1996); 同种桑寄生植物 *Macrosolen cochinchinensis* 的花期与果熟期之间彼此错开(李慢如和张玲, 2019)。

2 桑寄生植物繁殖物候的影响因素

桑寄生植物处在“寄主植物-桑寄生植物-传粉/种子散布者系统”之中, 它们的繁殖物候除了受到环境因子的影响之外, 还会受到寄主植物、传粉者/种子散布者和自身生物学特性的影响。

2.1 寄主植物的影响

(1)寄主植物种类的影响: 已有研究表明大多数桑寄生植物能同时感染不同种类的寄主植物(Press & Phoenix, 2005; Shen et al, 2006), 最著名的例子就是槲寄生科的白果槲寄生(*Viscum album*), 仅在欧洲地区感染的寄主就达450多种(Barney et al, 1998); 桑寄生科的五蕊寄生(*Dendrophthoe pentandra*)在中国的西双版纳地区也可在200多种植物上寄生(王焯妮和张玲, 2017)。因与寄主植物广泛连接, 它们的繁殖物候可能会受寄主植物种类的影响(Teixeira-Costa et al, 2017; Twyford, 2018)。Overton (1997)对生长在索诺兰沙漠的槲寄生科雌雄异株植物 *Phoradendron californicum* 的繁殖物候进行研究, 结果表明感染在同域分布的不同寄主植物种类上的 *P. californicum* 盛花期相差约42天, 后

来采用现代分子生物学方法证明了不同寄主种类上的 *P. californicum* 已经发生了明显的遗传分化(Yule et al, 2016), 而它的果期物候却没有受到寄主种类的影响(Yule & Bronstein, 2018b)。以上研究表明了寄主植物种类在介导桑寄生植物高度可塑的繁殖物候中可能发挥了重要作用。但对桑寄生科 *Loranthus acacia* 植物花期的研究却发现寄主种类没有显著的影响作用(Vaknin et al, 1996)。相似的结果也在澳洲西南部桑寄生科植物 *Amyema preissii* 上得到验证(Napier et al, 2014)。除了桑寄生植物本身存在的生物学特性差异会影响研究结果外, 样本量大小也会影响物候曲线的拟合, 从而使得桑寄生植物或者寄主植物的繁殖物候格局表现不同(Clark & Thompson, 2011)。

(2)寄主植物物候的影响: 桑寄生植物通过与其寄主植物的木质部相连从而获取水分、矿物质和养分(Aukema, 2003; Shen et al, 2006), 当寄主植物积累一定的物质和能量去完成自身某一生活史事件时, 将会在一定程度上影响桑寄生植物的能量积累(Bannister & Strong, 2001; Wang et al, 2008)。Godschalk (1983)对南非Loskop Dam自然保护区的两种桑寄生科植物 (*Tapinanthus natalitius* 和 *T. leendertziae*) 的研究发现, 随着落叶性寄主植物越冬之后生理活动变得活跃, 其上的桑寄生植物也进入了自身的繁殖周期, 而经过传粉之后发育进程便慢了下来。对西双版纳地区桑寄生科鞘花 (*Macrosolen cochinchinensis*) 的研究也发现, 其始花期与寄主植物木荷 (*Schima superba*) 的始花期相关性较高, 两种植物的繁殖物候基本重叠(李慢如和张玲, 2019)。但也有研究表明, 寄主植物的物候与桑寄生植物的物候没有相关性, 桑寄生植物的开花和结果物候与它们的寄主并没有在时间上保持一致, 也没有相同的物候事件发生顺序(Yule & Bronstein, 2018b)。由此可见, 寄主植物在寄生植物开花物候的进化过程中所产生的选择压力或许起到了重要作用, 但还尚未被充分地研究和证实。

2.2 传粉者和种子散布者的影响

(1)传粉者的影响: 对于那些依赖动物传粉媒介才能完成自身繁殖的桑寄生植物来说, 其物候可能会受到这些传粉者的影响, 或受到与寄主植物竞争这些媒介的限制(Yule & Bronstein, 2018b)。印度南部同域分布的6种桑寄生植物的繁殖物候就表现

为种内花期与果期部分重叠,种间花果期彼此错开(Davidar, 1983b)。当共享传粉和散布种子的啄花鸟属(*Dicaeum*)鸟类时,植物个体选择暂时错开开花时间,减少种内开花时间的重叠,从而达到异花授粉和减少有限传粉者竞争的目的(Ashton et al, 1988; Wright & Calderon, 1995)。

(2)种子散布者的影响:由于桑寄生植物的半寄生性,绝大多数种类都需要依靠体型较小的鸟类和啮齿类动物等散布种子,才有可能到达合适的寄主完成定殖(Reid, 1989; Luo et al, 2016; Amico et al, 2017)。Aizen (2003)对巴塔哥尼亚西北部桑寄生科植物*Tristerix corymbosu*的研究表明,其种子散布者*Dromiciops australis*在夏季最为活跃,因此夏季成熟的果实比春季和冬季有更大的散布机会。当互利共生双方的物候在时间上存在物候错配(phenological mismatch)时,对于双方的代价都较大(Yule & Bronstein, 2018b),因此种子散布者特定的活动阶段将有可能限制相应植物繁殖物候的进化(Aizen, 2003)。

2.3 桑寄生植物个体特性的影响

(1)个体相互作用的影响:对于寄生动物的研究发现,当两种寄生动物共享同一个寄主时,要么一种寄生有利于另一种寄生的定殖(比如,削弱寄主的抵抗力),要么两种寄生会因共享寄主资源产生直接的竞争,这将导致在同一个寄主上不同种类的寄生个体物候发展不一致(Petney & Andrews, 1998)。同理,同种寄生植物的不同个体在同一寄主植物个体上也应存在一定的资源竞争,但根据现有的对沙漠槲寄生的研究,同一寄主个体上不同寄生个体植物的始花期并没有显著的差异(Yule & Bronstein, 2018b)。对于这种靠昆虫传粉才能完成繁殖的桑寄生植物来说,在一定距离内保持花期同步更能保障自身的繁殖成功(Yule & Bronstein, 2018a)。

(2)生物学特性的影响:植物所具有的生物学特性可以预测自身的开花时间(Du et al, 2015),如植物个体大小、高度等生物学特性可能会调节植物的物候模式,并表现在开花时间的高度变异(Bolmgren & Cowan, 2008; Jentsch et al, 2009; Davis et al, 2010; Sun & Frelich, 2011)。花的数量、始花期早晚、花期长短等都可以反映植物的大小(Schmitt,

1983)。如有关沙漠槲寄生植物*P. californicum*的研究就表明,在寄主植物*Prosopis velutina*上的沙漠槲寄生个体较大,能产生更多的花粉和花蜜,盛花期也要晚于在其他寄主植物种类上的盛花期(Yule & Bronstein, 2018b)。但是该研究并没有揭示植物个体大小对于植物的繁殖物候影响的原理。

3 桑寄生植物繁殖物候的适应意义

3.1 桑寄生植物与传粉/种子散布者的相互作用

分布于东非地区的桑寄生科植物*Phragmanthera dshallensis*,只有当取食的鸟类啄开成熟的花冠管后才会产生花蜜(Gill & Wolf, 1975),这种机制保障了鸟在取食花蜜的时候可以携带大量新鲜的花粉,也确保了它们是第一个获取花蜜的拜访者(Ladley et al, 1997)。同时,研究表明访花者对于不是初开的花朵将会减少拜访(Davidar, 1983b),所有传粉者的觅食阶段都与桑寄生植物开花物候阶段相吻合(Quintana-Rodriguez et al, 2018)。在群落中多种桑寄生植物季节性地开花和结果,彼此错开花期和果期(Godschalk, 1983),某些桑寄生植物为了吸引一种食果鸟类拜访其花朵,会延迟果期的到来,以增加自身的繁殖适合度(Davidar, 1983b)。

依靠鸟类和哺乳动物进行种子散布的桑寄生果实大都含有质地粘稠的槲寄生素(viscin),鸟类取食以后通过排泄(defecation)或回吐(regurgitation)的方式将黏性较强的种子放置在合适的寄主植物上(Aukema, 2003; Lomascolo et al, 2010)。由于桑寄生植物能与很多不同种类的寄主植物发生作用,尤其当寄主植物与寄生植物共享种子散布者时,它们之间繁殖物候的重叠将对寄生植物种子的散布和定殖有重要影响(Caraballo-Ortiz et al, 2017)。桑寄生植物果期的延长有利于维持与其专性觅食者的关系(Larson, 1996),从而维持与种子散布者的互利共生(Tanaka & Tokuda, 2017)。

3.2 桑寄生植物与寄主植物的相互作用

迄今,虽然寄主植物与桑寄生植物之间繁殖物候的关系还没有很好地被理解和研究,但是同步观测并记录它们的物候被认为是一种分析寄主与桑寄生植物相互作用的较容易的方式(Teixeira-Costa et al, 2017)。对于桑寄生植物来说,其物候有可能被与其共享传粉者和种子散布者的寄主植物所限制

(Yule & Bronstein, 2018b)。当桑寄生植物与其寄主植物的繁殖物候有部分重叠时,被感染的寄主植物个体的种子雨高于未被感染的同种植物个体(Candia et al, 2014);同时,不同寄主种类上寄生植物的繁殖物候可以促进寄生植物自身种群的繁殖隔离,从而加速桑寄生植物的物种分化(Yule & Bronstein, 2018b)。

4 总结与展望

桑寄生植物不仅能与寄主植物、传粉者和种子散布者发生直接作用,还能通过三者之间的关系间接地影响林下调落物、微生物生物量、土壤湿度等,从而形成地上-地下的有机整体(Watson, 2016)。因此对桑寄生植物开展繁殖物候的研究有助于明确它们为动物提供食物资源的时间范围,为了解含桑寄生植物群落中鸟类的多样性、林业防治中桑寄生植物种群的管理以及自然生态系统中动植物关系的研究都提供了科学依据(Press & Phoenix, 2005; Teixeira-Costa et al, 2017)。

基于“桑寄生植物繁殖物候的异步是为了维持与传粉者和种子散布者的互利共生关系”这一生态学观点的研究表明,该领域已从单一地描述繁殖物候的表现类型到探究系统中寄主植物、传粉/种子散布者以及桑寄生植物自身生物学特性等影响因素。尽管关于寄主植物的种类和物候在影响桑寄生植物繁殖物候的方面有不同的结论,但是随着分子生物学技术的应用,寄主植物对于桑寄生植物的影响在未来的研究中可能会受到更多的重视。另外,根据前人研究的发展情况,以下3个方面也需要进一步加强研究:

(1)加强对桑寄生植物基础生物学背景的研究。世界上约有1,600种桑寄生植物,分布范围也较广(Watson, 2011; Nickrent, 2011),它们作为次级基础物种(secondary foundation species)对于提高生物多样性具有重要意义(Thomsen et al, 2018)。但关于桑寄生植物繁殖生态学的研究还较少,许多背景资料不清楚,这对进一步研究桑寄生植物与传粉者和种子散布者之间的关系,探讨生态系统功能十分不利。Watson (2001)发表专著 *Mistletoes of Southern Australia*, 对于澳洲南部分布的45种桑寄生植物的生物学、生态学、文化价值和森林管理作出了详尽的描述。经笔者对《中国植物志》第二十四卷(中国

科学院中国植物志编辑委员会, 1988)和文献资料(Zhang et al, 2018)的整理,发现中国共分布桑寄生植物3科(桑寄生科、槲寄生科和檀香科)13属(桑寄生属、槲寄生属和重寄生属等)80种和12变种(未发表数据),虽然对五蕊寄生(*D. pentandra*)的繁殖特性进行研究发现该种植物不同的个体具有不同的开花模式^①,但整体而言,桑寄生植物繁殖生态学的研究还相对较少(夏博等, 2010; 随意, 2014^②; 严光荣等, 2019),因此我们需要加强对于该类植物群的基础生物学背景的研究。

(2)实验验证桑寄生植物繁殖物候异步对维持其与传粉/种子散布者互惠关系的作用。由于桑寄生植物生活型的特殊性,目前还没有人为控制实验证明桑寄生的繁殖物候异步性程度降低或者升高将会产生怎样的生态后果。未来可以参照检验鸟类空间记忆和搜索图像研究中对桑寄生植物的叶片和植株的移除实验^③,通过人为去除那些较早开放的花朵,使整个种群达到较高的开花同步性;对果期的验证亦可如此操作,来检测桑寄生植物繁殖物候的异步程度对“寄主植物-桑寄生植物-传粉/种子散布者”系统中一方或多方的影响。

(3)综合多因素分析桑寄生植物繁殖物候的影响因子。桑寄生植物的繁殖物候如何受到寄主植物的种类以及物候、传粉者、种子散布者和自身生物学特性的影响,目前的研究工作还并不充分(Teixeira-Costa et al, 2017; Yule & Bronstein, 2018b)。因此可以考虑选取更多的寄主植物种类进行深入研究,探究桑寄生植物的繁殖物候与寄主植物的关系;除此之外,还应加强非生物因素(温度、光照和湿度等)对桑寄生植物和相应的寄主植物繁殖物候影响的研究。

参考文献

Aizen MA (2003) Influences of animal pollination and seed dispersal on winter flowering in a temperate mistletoe. *Ecology*, 84, 2613–2627.

① 罗亚皇 (2012) 五蕊寄生(*Dendrophthoe pentandra*)的繁殖特性及寄生过程的生态适应性研究. 硕士学位论文, 中国科学院西双版纳热带植物园, 云南勐腊.

② 随意 (2014) 两种泛性寄生的繁殖特性和种子散布过程对其空间分布格局的影响. 硕士学位论文, 中国科学院西双版纳热带植物园, 云南勐腊.

③ Cook ME (2017) Spatial memory, search images and environmental cues: How do frugivores find ripe mistletoes fruits? Master dissertation, Faculty of Science, School of Life Sciences, University of Technology Sydney, Australia.

- Amico GC, Aizen MA (2000) Mistletoe seed dispersal by a marsupial. *Nature*, 408, 929–930.
- Amico GC, Sasal Y, Vidal-Russell R, Aizen MA, Manuel MJ (2017) Consequences of disperser behaviour for seedling establishment of a mistletoe species. *Austral Ecology*, 42, 900–907.
- Ashton PS, Givnish TJ, Appanah S (1988) Staggered flowering in the Dipterocarpaceae: New insights into floral induction and the evolution of mast fruiting in the aseasonal tropics. *The American Naturalist*, 132, 44–66.
- Augsburger CK (1983) Phenology, flowering synchrony, and fruit set of six neotropical shrubs. *Biotropica*, 15, 257–267.
- Aukema JE (2003) Vectors, viscin, and Viscaceae: Mistletoes as parasites, mutualists, and resources. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 1, 212–219.
- Bannister P, Strong GL (2001) Carbon and nitrogen isotope ratios, nitrogen content and heterotrophy in New Zealand mistletoes. *Oecologia*, 126, 10–20.
- Barney CW, Hawksworth FG, Geils BW (1998) Hosts of *Viscum album*. *European Journal of Forest Pathology*, 28, 187–208.
- Bolmgren K (1998) The use of synchronization measures in studies of plant reproductive phenology. *Oikos*, 82, 411–415.
- Bolmgren K, Cowan PD (2008) Time-size tradeoffs: A phylogenetic comparative study of flowering time, plant height and seed mass in a north-temperate flora. *Oikos*, 117, 424–429.
- Burkhardt F, Smith S (1990) *The Correspondence of Charles Darwin*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Candia AB, Medel R, Fonturbel FE (2014) Indirect positive effects of a parasitic plant on host pollination and seed dispersal. *Oikos*, 123, 1371–1376.
- Caraballo-Ortiz MA, Gonzalez-Castro A, Yang S, dePamphilis CW, Carlo TA (2017) Dissecting the contributions of dispersal and host properties to the local abundance of a tropical mistletoe. *Journal of Ecology*, 105, 1657–1667.
- Clark RM, Thompson R (2011) Estimation and comparison of flowering curves. *Plant Ecology & Diversity*, 4, 189–200.
- Craine JM, Wolkovich EM, Towne EG, Kembel SW (2012) Flowering phenology as a functional trait in a tallgrass prairie. *New Phytologist*, 193, 673–682.
- Davidar P (1983a) Birds and neotropical mistletoes: Effects on seedling recruitment. *Oecologia*, 60, 271–273.
- Davidar P (1983b) Similarity between flowers and fruits in some flowerpecker pollinated mistletoes. *Biotropica*, 15, 32–37.
- Davis CC, Willis CG, Primack RB, Miller-Rushing AJ (2010) The importance of phylogeny to the study of phenological response to global climate change. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 365, 3201–3213.
- Delectis Flora Reipublicae Popularis Sinicae Agenda Academiae Sinicae Edita (1998) *Flora Reipublicae Popularis Sinicae*, Tomus 24. Science Press, Beijing. (in Chinese) [中国科学院中国植物志编辑委员会 (1998) 中国植物志(第二十四卷). 科学出版社, 北京.]
- Du YJ, Mao LF, Queenborough SA, Freckleton RP, Chen B, Ma KP (2015) Phylogenetic constraints and trait correlates of flowering phenology in the angiosperm flora of China. *Global Ecology and Biogeography*, 24, 928–938.
- Elzinga JA, Atlan A, Biere A, Gigord L, Weis AE, Bernasconi G (2007) Time after time: Flowering phenology and biotic interactions. *Trends in Ecology & Evolution*, 22, 432–439.
- Feehan J (1985) Explosive flower opening in ornithophily: A study of pollination mechanisms in some Central African Loranthaceae. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 90, 129–144.
- Gill FB, Wolf LL (1975) Foraging strategies and energetics of East African sunbirds at mistletoe flowers. *The American Naturalist*, 109, 491–510.
- Godschalk SKB (1983) The reproductive phenology of three mistletoe species in the Loskop Dam Nature Reserve, South Africa. *South African Journal of Botany*, 2, 9–14.
- Gorchov DL (1988) Does asynchronous fruit ripening avoid satiation of seed dispersers?: A field test. *Ecology*, 69, 1545–1551.
- Jentsch A, Kreyling J, Boettcher-Treschkow J, Beierkuhnlein C (2009) Beyond gradual warming: Extreme weather events alter flower phenology of European grassland and heath species. *Global Change Biology*, 15, 837–849.
- Ladley JJ, Kelly D (1995) Explosive New Zealand mistletoe. *Nature*, 378, 766.
- Ladley JJ, Kelly D, Robertson AW (1997) Explosive flowering, nectar production, breeding systems, and pollinators of New Zealand mistletoes (Loranthaceae). *New Zealand Journal of Botany*, 35, 345–360.
- Larson DL (1996) Seed dispersal by specialist versus generalist foragers: The plant's perspective. *Oikos*, 76, 113–120.
- Li MR, Zhang L (2019) Reproductive phenological characteristics and impact of *Macrosolen cochinchinensis* in Xishuangbanna. *Guihaia*, 39, 1252–1260. (in Chinese with English abstract) [李慢如, 张玲 (2019) 西双版纳地区鞘花的繁殖物候及影响因素. *广西植物*, 39, 1252–1260.]
- Liu B, Chi TL, Barrett RL, Nickrent DL, Chen ZD, Lu LM, Vidal-Russell R (2018) Historical biogeography of Loranthaceae (Santalales): Diversification agrees with emergence of tropical forests and radiation of songbirds. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 124, 199–212.
- Lomascolo SB, Levey DJ, Kimball RT, Bolker BM, Alborn HT (2010) Dispersers shape fruit diversity in *Ficus* (Moraceae). *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 107, 14668–14672.
- Luo YH, Sui Y, Gan JM, Zhang L (2016) Host compatibility interacts with seed dispersal to determine small-scale

- distribution of a mistletoe in Xishuangbanna, Southwest China. *Journal of Plant Ecology*, 9, 77–86.
- Mathiasen RL, Nickrent DL, Shaw DC, Watson DM (2008) Mistletoes: Pathology, systematics, ecology, and management. *Plant Disease*, 92, 988–1006.
- Napier KR, Mather SH, McWhorter TJ, Fleming Patricia A (2014) Do bird species richness and community structure vary with mistletoe flowering and fruiting in Western Australia? *Emu*, 114, 13–22.
- Newstrom LE, Frankie GW, Baker HG (1994) A new classification for plant phenology based on flowering patterns in lowland tropical rain-forest trees at La selva, Costa-rica. *Biotropica*, 26, 141–159.
- Nickrent DL (2002) Mistletoe phylogenetics: Current relationships gained from analysis of DNA sequences. In: *Proceedings of the Western International Forest Disease Work Conference*, p. 253. Waikoloa, Hawai'i.
- Nickrent DL (2011) Santalales (including mistletoes). In: *Encyclopedia of Life Sciences (ELS)*. John Wiley & Sons, Chichester.
- Overton JM (1997) Host specialization and partial reproductive isolation in desert mistletoe (*Phoradendron californicum*). *Southwestern Naturalist*, 42, 201–209.
- Petney TN, Andrews RH (1998) Multiparasite communities in animals and humans: Frequency, structure and pathogenic significance. *International Journal for Parasitology*, 28, 377–393.
- Pettersson MW (1994) Large plant size counteracts early seed predation during the extended flowering season of a *Silene uniflora* (Caryophyllaceae) population. *Ecography*, 17, 264–271.
- Press MC, Phoenix GK (2005) Impacts of parasitic plants on natural communities. *New Phytologist*, 166, 737–751.
- Quintana-Rodriguez E, Gamaliel RA, Ramirez-Chavez E, Molina-Torres J, Camacho-Coronel X, Esparza-Claudio J, Heil M, Orona-Tamayo D (2018) Biochemical traits in the flower lifetime of a Mexican mistletoe parasitizing mesquite biomass. *Frontiers in Plant Science*, 9, 1031.
- Rathcke B, Lacey EP (1985) Phenological patterns of terrestrial plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 16, 179–214.
- Reid N (1989) Dispersal of mistletoes by honeyeaters and flowerpeckers: Components of seed dispersal quality. *Ecology*, 70, 137–145.
- Reid N (1991) Coevolution of mistletoes and frugivorous birds. *Australian Journal of Ecology*, 16, 457–469.
- SanMartin-Gajardo I, Morellato LPC (2003) Inter and intraspecific variation on reproductive phenology of the Brazilian Atlantic forest Rubiaceae: Ecology and phylogenetic constraints. *Revista de Biologia Tropical*, 51, 691–698.
- Schmitt J (1983) Individual flowering phenology, plant size, and reproductive success in *Linanthus androsaceus*, a California annual. *Oecologia*, 59, 135–140.
- Shen H, Ye W, Hong L, Huang H, Wang Z, Deng X, Yang Q, Xu Z (2006) Progress in parasitic plant biology: Host selection and nutrient transfer. *Plant Biology*, 8, 175–185.
- Sun SC, Frelich LE (2011) Flowering phenology and height growth pattern are associated with maximum plant height, relative growth rate and stem tissue mass density in herbaceous grassland species. *Journal of Ecology*, 99, 991–1000.
- Tanaka K, Tokuda M (2017) Phenological specialisation of two ant-dispersed sedges in relation to requirements for qualitative and quantitative dispersal effectiveness. *Ecological Research*, 32, 677–684.
- Teixeira-Costa L, Coelho FM, Ceccantini GCT (2017) Comparative phenology of mistletoes shows effect of different host species and temporal niche partitioning. *Botany*, 95, 271–282.
- Thompson JN, Willson MF (1979) Evolution of temperate fruit–bird interactions: Phenological strategies. *Evolution*, 33, 973–982.
- Thomsen MS, Altieri AH, Angelini C, Bishop MJ, Gribben PE, Lear G, He Q, Schiel DR, Silliman BR, South PM, Watson DM, Wernberg T, Zotz G (2018) Secondary foundation species enhance biodiversity. *Nature Ecology & Evolution*, 2, 634–639.
- Twyford AD (2018) Parasitic plants. *Current Biology*, 28, R857–R859.
- Vaknin Y, Tov YY, Eisikowitch D (1996) Flowering seasonality and flower characteristics of *Loranthus acaciae* Zucc. (Loranthaceae): Implications for advertisement and bird-pollination. *Sexual Plant Reproduction*, 9, 279–285.
- Wang LX, Kgope B, D'Odorico P, Macko SA (2008) Carbon and nitrogen parasitism by a xylem-tapping mistletoe (*Tapinanthus oleifolius*) along the Kalahari Transect: A stable isotope study. *African Journal of Ecology*, 46, 540–546.
- Wang XN, Zhang L (2017) Species diversity and distribution of mistletoes and hosts in four different habitats in Xishuangbanna, Southwest China. *Journal of Yunnan University (Natural Science)*, 39, 701–711. (in Chinese with English abstract) [王焯妮, 张玲 (2017) 西双版纳4种生境下的桑寄生与寄主植物多样性及分布特点. *云南大学学报(自然科学版)*, 39, 701–711.]
- Watson DM (2001) Mistletoe—A keystone resource in forests and woodlands worldwide. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 32, 219–249.
- Watson DM (2011) *Mistletoes of Southern Australia*. CSIRO Publishing, Collingwood.
- Watson DM (2016) Fleshing out facilitation—reframing interaction networks beyond top-down versus bottom-up. *New Phytologist*, 211, 803–808.
- Watson DM, Herring M (2012) Mistletoe as a keystone resource: An experimental test. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 279, 3853–3860.

- Wright JW, Meagher TR (2003) Pollination and seed predation drive flowering phenology in *Silene latifolia* (Caryophyllaceae). *Ecology*, 84, 2062–2073.
- Wright SJ, Calderon O (1995) Phylogenetic patterns among tropical flowering phenologies. *Journal of Ecology*, 83, 937–948.
- Xia B, Tian CM, Luo YQ, Zhao FY, Ma JH, Wang GC, Han FZ (2010) Flowering characteristics and chemical control of the buds of *Arceuthobium sichuanense*. *Scientia Silvae Sinicae*, 46(4), 98–102. (in Chinese with English abstract) [夏博, 田呈明, 骆有庆, 赵丰钰, 马建海, 王国仓, 韩富忠 (2010) 云杉矮槲寄生开花特性及化学防控. *林业科学*, 46(4), 98–102.]
- Yan GR, Yang YQ, Tang AJ (2019) Investigating seed characteristics and parasitic relation establishment of *Scurrula parasitica* var. *graciliflora* characterized by prior selfing. *Acta Ecologica Sinica*, 39, 1019–1029. (in Chinese with English abstract) [严光荣, 杨永清, 唐安军 (2019) 前自交型小红花种子特性及寄生关系的建立. *生态学报*, 39, 1019–1029.]
- Yule KM, Bronstein JL (2018a) Intrapopulation size and mate availability influence reproductive success of a parasitic plant. *Journal of Ecology*, 106, 1972–1982.
- Yule KM, Bronstein JL (2018b) Reproductive ecology of a parasitic plant differs by host species: Vector interactions and the maintenance of host races. *Oecologia*, 186, 471–482.
- Yule KM, Koop JAH, Alexandre NM, Johnston LR, Whiteman NK (2016) Population structure of a vector-borne plant parasite. *Molecular Ecology*, 25, 3332–3343.
- Zhang GF, Li Q, Sun SC (2018) Diversity and distribution of parasitic angiosperms in China. *Ecology and Evolution*, 8, 4378–4386.

(责任编辑: 张大勇 责任编辑: 时意专)



•生物编目•

罗霄山脉种子植物区系及其南北分化特征

赵万义¹ 刘忠成^{1,2} 叶华谷¹ 王 蕾^{2*} 陈功锡³
刘克明⁴ 詹选怀⁵ 廖文波^{1*}

1 (中山大学生命科学院有害生物控制与资源利用国家重点实验室/广东省热带亚热带植物资源重点实验室, 广州 510275)

2 (首都师范大学资源环境与旅游学院, 北京 100048)

3 (吉首大学生物资源与环境科学学院植物资源保护与利用湖南省高校重点实验室, 湖南吉首 416000)

4 (湖南师范大学生命科学学院, 长沙 410081)

5 (中国科学院庐山植物园, 江西省植物迁地保护与利用重点实验室, 江西九江 332900)

摘要: 本文基于野外调查和文献资料整理, 对罗霄山脉种子植物区系及其自北向南5条中型山脉之间的区系过渡性特征进行了系统分析。结果表明: (1)该区域内野生种子植物有179科1,107属4,314种; 区系表征科主要以亚热带山地为现代分布中心。科的区系组成为: 单型科25科, 寡种科61科, 单型属465属, 寡种属432属, 呈现出区系特征上的孑遗性, 也显示出本地区系成分与典型热带成分及典型温带成分间存在密切交流。(2)科的地理成分共分为10个类型, 以热带性成分占明显优势, 热带性科83科及温带性科40科分别占非世界性科总数的67.48%和32.52%; 属的地理成分包括15个分布区类型, 以温带成分占优势, 温带性属534属及热带性属484属分别占非世界性属总数的52.46%和47.54%。属分布区类型以泛热带分布、热带亚洲分布、北温带分布、东亚分布为主, 体现出本地区与古热带植物区系及温带第三纪植物区系的紧密联系。(3)罗霄山脉5条山脉间区系组成呈现出明显的南北分异特征, 自北向南热带属与温带属比值逐渐增大, 北段幕阜山脉温带性成分明显占优势, 与华中区系关联密切, 而南段万洋山脉、诸广山脉热带性属较占优势, 分布有丰富的华南区系成分。罗霄山脉地区是重要的区系交流通道, 历史时期的气候波动是本地区现代区系分布格局形成的主要原因。

关键词: 罗霄山脉; 种子植物区系; 分布区类型; 地理替代

Floristic characteristics and north-south differentiation of seed plants in the Luoxiao Mountains

Wanyi Zhao¹, Zhongcheng Liu^{1,2}, Huagu Ye¹, Lei Wang^{2*}, Gongxi Chen³, Keming Liu⁴, Xuanhuai Zhan⁵, Wenbo Liao^{1*}

1 State Key Laboratory of Biocontrol, Guangdong Provincial Key Laboratory of Plant Resources, School of Life Sciences, Sun Yat-sen University, Guangzhou 510275

2 College of Resource Environment and Tourism, Capital Normal University, Beijing 100048

3 Key Laboratory of Plant Resources Conservation and Utilization, College of Biology and Environmental Sciences, Jishou University, Jishou, Hunan 416000

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

5 Key Laboratory of Plant Ex-situ Conservation and Utilization, Jiangxi Province, Lushan Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Jiujiang, Jiangxi 332900

Abstract: This paper studied the flora of seed plants in the Luoxiao Mountains and revealed the transitional characteristics of five moderate mountains flora from north to south. The results indicated that 4,314 wild seed plants belonging to 1,107 genera and 179 families are distributed in the Luoxiao Mountains. (1) The Luoxiao Mountains flora consists of 25 families and 465 genera which distribute only one species, 61 oligotypic families and 432 oligotypic genera, presenting the relict of flora and intimate exchange between local floristic components and typical tropical and temperate components. (2) The families geographical areal-types were classified into 10 types, included 83 tropical families and 40 temperate families, accounting

收稿日期: 2019-08-20; 接受日期: 2020-02-20

基金项目: 国家科技基础性工作专项(2013FY111500)和中山大学 2014–2019 年度广东省高等学校教学质量和教学改革工程项目

* 共同通讯作者 Co-authors for correspondence. E-mail: lsslbw@mail.sysu.edu.cn; lwang@cnu.edu.cn

for 67.48% and 32.52%, respectively of the non-widespread families. The genus areal-types were classified into 15 types, including 484 tropical genera and 534 temperate genera accounting for 52.46% and 47.54%, respectively of the non-widespread genera. The distribution patterns of genera are abundant with pantropic areal-type, tropical areal-type, North temperate areal-type, and East Asia areal-type, which reflect that the flora of the Luoxiao Mountains, the paleo-tropical flora and temperate tertiary flora are strongly interrelated. (3) The floristic compositions amongst five mountains in the Luoxiao Mountains have marked spatial heterogeneity from north to south, which the R/T value, i.e ratio of tropical genera to temperate genera, increases gradually. The Mufu Mountains experienced stronger temperate elements, which are related to Central China flora, while the Wanyang Mountains and the Zhuguang Mountains contain stronger tropical elements. Climate fluctuations may be the main reason for the formation of the modern floristic distribution pattern in the region.

Key words: the Luoxiao Mountains; flora of seed plants; areal-types; geographical substitute

植物区系是指某一特定地区生长的全部植物种类的总和,是植物科、属、种在历史演化和发展过程中形成的自然综合体(张宏达, 1994; 吴征镒等, 2006)。掌握一个地区植物区系的特点,是进一步探讨该地区植物多样性、迁移扩散过程的基础(王荷生, 1997),也可为植物资源的开发和利用提供理论依据(Vetaas & Grytnes, 2002)。植物的科、属分布区类型组成反映了不同地区间区系发生的亲缘性,且属的分类特征相对稳定,可以更好地反映物种分化与区系发生的过程,因此属的分布区类型组成在区系分析中有着重要意义(吴征镒等, 2011; 应俊生和陈梦玲, 2011)。而优势科、属与表征性科、属则是反映一个地区的区系独特性质及发生过程的重要指标(施苏华, 1987; 陈涛和张宏达, 1994)。

罗霄山脉地区地处中国大陆东南部季风区,跨越中亚热带及北亚热带,是一个相对独立的自然地理单元,同时也是重要的生态交错区,植物种类丰富(廖文波等, 2014)。本地区的植物区系演化受到第三纪以来气候变迁的强烈影响,在第四纪冰期-间冰期的交替过程中成为重要的物种迁徙通道和生物避难所,使得本区域植被及区系组成均表现出明显的多样性、过渡性和差异性,是华东-华南-华中植物区系的交汇中心(Wang et al, 2013)。早在20世纪30年代,胡先骕、秦仁昌、熊耀国等植物学先驱就在罗霄山脉地区开展植物多样性调查,之后学者们在井冈山(林英, 1990; Wang et al, 2013)、桃源洞(刘克旺和侯碧清, 1991)、幕阜山(李家湘等, 2006)、七溪岭(贺利中和刘仁林, 2010)、官山(刘信中和吴和平, 2005)等地陆续开展考察,积累了丰富的本底资料,初步揭示出各局部地区植物区系的古老性、过

渡性等特征。然而,迄今为止尚无任何将罗霄山脉作为一个整体区系进行研究的文献报道,尤其关于本地区植物区系的区系分化、南北差异、整体区划等重要问题有待深入探讨。

本文基于2013-2018年对罗霄山脉地区植物多样性的全面考察和文献整理,从整体上对本区域的植物区系科、属组成,地理成分性质,以及南北山地间的区系替代现象等进行了系统的分析和探讨,以期揭示该地区植物区系的形成过程,为区域自然保护和植物资源合理和管理提供科学依据。

1 研究区域自然概况

罗霄山脉是一座南北走向,纵跨湖北、湖南、江西三省的大型山脉,地理位置为 $25^{\circ}36'-29^{\circ}45' N$, $112^{\circ}57'-116^{\circ}05' E$,在行政区划上涵盖14市55县。区内包括5条东北-西南走向的中型山脉,自北向南依次为幕阜山脉、九岭山脉、武功山脉、万洋山脉和诸广山脉。罗霄山脉最高峰为南风面(江西境内,海拔2,120.46 m),第二高峰为酃峰(湖南境内,海拔2,115.20 m)。

罗霄山脉地处中国大陆东南部湿润季风气候区,夏季高温多雨,冬季温和少雨(郑景云等, 2010)。植被区划上属于东部中亚热带常绿阔叶林带;南段的万洋山脉、诸广山脉为南岭山地栲类(*Castanopsis*)林、蕈树(*Altingia*)林区;中段、北段的武功山脉、九岭山脉及幕阜山脉为湘赣丘陵山地青冈-栎(*Cyclobalanopsis-Quercus*)林、栲类林、马尾松(*Pinus massoniana*)林区(侯学煜, 2001; 陈灵芝等, 2014)。植被表现出明显的垂直地带性,自低海拔向高海拔依次为常绿阔叶林、常绿落叶阔叶混交林、

针阔混交林、中山灌丛, 武功山及齐云山的高海拔地区分布有草坡植被, 为人类活动破坏后次生演替的结果。罗霄山脉地区人类活动历史悠久, 低海拔地区的原生植被遭到严重破坏, 海拔800 m以下广泛种植有杉木(*Cunninghamia lanceolata*)、毛竹(*Phyllostachys edulis*)、油茶(*Camellia oleifera*)等。中高海拔以及山势陡峭的地区尚保存有许多原生性森林群落。

2 数据获取和分析方法

(1) 区系数据的获取和标准化。2013–2019年, 在科技部基础科技专项的资助下, 针对罗霄山脉的植物多样性开展了全面考察, 共采集标本65,000余号, 存放于中山大学植物标本室(Herbarium of Sun Yat-sen University, SYS)、华南植物园标本馆(Herbarium of South China Botanical Garden, IBSC)、吉首大学标本馆(Herbarium of Jishou University, JIU)、庐山植物园标本馆(Herbarium of Lushan Botanical Garden, LGB)、湖南师范大学标本馆(Herbarium of Hunan Normal University, HNNU), 参考《江西植物志》(江西植物志编辑委员会, 2004; 2014)、《湖南植物志》(刘克明, 2000; 李丙贵和刘林翰, 2010)、《中国植物志》(中国植物志编辑委员会, 1959–2004)、《华东种子植物检索表》(李宏庆和田怀珍, 2010)等志书、资料进行标本鉴定, 编制区系名录。此外, 补充收集已出版的区系文献资料, 所涉及的物种名称登录中国数字植物标本馆(CVH, <http://www.cvh.ac.cn/>)进行查询校对, 没有凭证标本记录的种则暂不接受。全面汇总以上资料后编制罗霄山脉地区种子植物名录, 并参照APG IV (2016)系统及李德铎等(2018)的科、属概念对名录进行校正(附录1)。

(2) 数据分析方法。根据罗霄山脉种子植物的科、属、种组成确定优势科、属(李锡文, 1996)。优势科是描述一个地区区系特征的重要指标, 所包含的属、种总数应占区系的50%以上(李锡文, 1996)。区系表征科的确定依据科内属数、种数占世界属、种数的比例, 以及该科在区域植被组成中的重要性(陈涛和张宏达, 1994)。依据吴征镒等(2006)和李德铎等(2018)对种子植物科、属地理成分的划分方法, 统计罗霄山脉区系科、属分布区类型组成。在APG IV (2016)系统科的概念下, 有部分科的范畴和分布

区范围发生了变动, 则按照吴征镒等(2006)分布区类型划分原则做出相应调整。将罗霄山脉自北向南分为幕阜山脉、九岭山脉、武功山脉、万洋山脉及诸广山脉5个并列区系, 比对其共有种及差异种, 探讨罗霄山脉境内南北山地之间的区系差异。

3 罗霄山脉地区植物区系的组成和分异

3.1 科、属区系组成

罗霄山脉地区共有种子植物179科1,107属4,314种(包括种下等级), 分别占中国种子植物科、属、种总数的67.36%、35.44%和14.89%。其中, 裸子植物有6科21属32种; 被子植物有173科1,086属4,282种。

3.1.1 科的数量结构

罗霄山脉种子植物区系科的数量组成如表1和表2所示。含100种以上的科有禾本科(276种)、菊科(231种)、唇形科(206种)、蔷薇科(187种)、豆科(153种)、莎草科(151种)、兰科(137种)和樟科(111种), 这几个科均为世界广布的大科, 占罗霄山脉种子植物区系总科数的4.47%, 总属数的35.50%, 总种数的33.66%, 是罗霄山脉植物区系的重要优势科(表1, 表2)。

罗霄山脉含51–100种的科共10科, 有120属727种, 占罗霄山脉地区总科数的5.59%, 总属数的10.84%, 总种数的16.85%(表1)。分别是茜草科(100种)、毛茛科(89种)、报春花科(79种)、壳斗科(73种)、杜鹃花科(72种)、蓼科(68种)、荨麻科(67种)、葡萄科(62种)、伞形科(61种)和冬青科(56种)(表2)。这些科以泛热带分布科及北温带分布科为主, 是亚热带森林中的重要成分。

含11–50种的中等科共计75科, 占总科数的41.90%, 包含1,833种, 占总种数的42.49%, 其中包括世界广布型29科, 热带分布型31科, 温带分布型15科。包括卫矛科(48种)、夹竹桃科(47种)、锦葵科(43种)、大戟科(43种)、五列木科(41种)、忍冬科(41种)、无患子科(38种)、山矾科(37种)、鼠李科(36种)、山茶科(36种)、苦苣苔科(34种)、猕猴桃科(31种)、安息香科(24种)、木兰科(22种)、虎耳草科(18种)、山茱萸科(18种)、金缕梅科(16种)、五味子科(15种)、桦木科(13种)、胡桃科(11种)等。这些科的植物在罗霄山脉为常见的群落建群种或伴生种。

含2–10种的寡种科共计61科277种, 分别占总

表1 罗霄山脉种子植物科的分级统计

Table 1 Statistics on families of seed plants in the Luoxiao Mountains

科的数量分级 Grade of families	科数 No. of families	占总科数百分比 Percentage of total families (%)	所含种数 No. of species	占总种数百分比 Percentage of total species (%)
大科(>100种) Families more than 100 species	8	4.47	1,452	33.66
较大科(51-100种) Families with 51-100 species	10	5.59	727	16.85
中等科(11-50种) Families with 11-50 species	75	41.90	1,833	42.49
寡种科(2-10种) Families with 2-10 species	61	34.08	277	6.42
单型科(仅分布1种) Families with 1 species	25	13.96	25	0.58

表2 罗霄山脉种子植物区系优势科的属种组成及其占中国及世界属种的比例

Table 2 The genera and species composition of dominant families in the seed flora of the Luoxiao Mountains and its proportion of China and the world

科 Family	属数 No. of genera	占中国比例 % of China	占世界比例 % of the world	种数 No. of species	占中国比例 % of China	占世界比例 % of the world
禾本科 Poaceae	109	48.02	15.36	276	15.57	2.51
菊科 Asteraceae	76	21.53	9.83	231	4.47	0.77
唇形科 Lamiaceae	46	47.92	21.24	206	19.49	2.87
蔷薇科 Rosaceae	25	54.35	19.85	187	27.78	7.42
豆科 Fabaceae	53	31.74	9.15	153	7.06	0.78
莎草科 Cyperaceae	19	57.58	17.46	151	17.92	2.80
兰科 Orchidaceae	54	31.58	10.15	137	7.20	0.48
樟科 Lauraceae	11	44.00	24.94	111	24.44	4.44
茜草科 Rubiaceae	28	27.18	13.46	100	4.56	0.76
毛茛科 Ranunculaceae	12	34.29	9.64	89	21.82	3.52
报春花科 Primulaceae	9	52.94	12.12	79	15.52	3.05
壳斗科 Fagaceae	6	85.71	24.75	73	85.71	8.11
杜鹃花科 Ericaceae	9	39.13	8.60	72	7.26	1.76
蓼科 Polygonaceae	7	58.33	28.81	68	14.00	5.91
荨麻科 Urticaceae	15	57.69	15.58	67	27.27	2.55
葡萄科 Vitaceae	7	77.78	39.74	62	46.67	7.75
伞形科 Apiaceae	26	26.26	9.90	61	5.91	1.63
冬青科 Aquifoliaceae	1	100.00	27.45	56	100.00	13.33
卫矛科 Celastraceae	6	40.00	18.68	48	6.38	3.43
夹竹桃科 Apocynaceae	15	17.24	11.11	47	4.10	0.92
锦葵科 Malvaceae	14	27.45	17.48	43	5.76	1.00
大戟科 Euphorbiaceae	11	19.64	17.00	43	5.07	0.64

科数和总种数的34.08%和6.42%。如松科、桉叶树科、红豆杉科、柏科、杜英科、蕈树科、楝科、蜡梅科、山龙眼科、虎皮楠科、蓝果树科等, 这些寡种科虽包含的种数不多, 但在罗霄山脉地区常形成典型的特征性群落。

仅分布1种的科有25科, 如银杏科、无叶莲科、领春木科、扯根菜科、杨梅科、古柯科、西番莲科、瘦椒树科、叠珠树科、粟米草科、杜仲科等。包括世界广布型3科、热带分布型16科、温带分布型6科,

而且有些科为世界性的单型科或寡种科, 如银杏科、杜仲科、樱井草科等, 它们在系统发生上呈现出孤立、孑遗的性质。

值得注意的是, 罗霄山脉地区植物种系贫乏, 少于10种的科多达84科, 但这些科中世界性的单型科仅2科; 全世界含15种以下的科17科; 而在全世界有100种以上的科达到了42科, 其中藤黄科、杜英科、酢浆草科、紫葳科、西番莲科、檀香科、秋海棠科、棕榈科等21科全世界分布500种以上。说明

有相当数量的世界性大科在罗霄山脉分布的种系并不丰富。

3.1.2 优势科及表征科

罗霄山脉地区的优势科有22科(表2), 包含559属2,360种, 分别占到本地区总属数和总种数的50.50%和54.71%。以世界广布的大科占据绝对优势, 如禾本科、菊科、唇形科、蔷薇科、莎草科、兰科等。泛热带分布科也占据着重要地位, 如樟科、荨麻科、葡萄科、卫矛科、大戟科等。

区系表征科比优势科更能体现一个植物区系的特征。罗霄山脉地区表征科25科(表3), 包含150属1,003种, 分别占该区总科、属、种数的13.97%、

13.55%和23.25%。表征科的地理分布类型主要为泛热带分布(5科)、东亚及热带南美间断分布(6科)和北温带分布(11科), 如樟科、壳斗科、金缕梅科、木通科、安息香科、胡颓子科、山茱萸科、报春花科、胡桃科、杜鹃花科等, 这些科以亚热带山地为分布中心, 均是罗霄山脉地区森林中常见成分。

此外, 本文未列为区系表征科的菖蒲科、领春木科、蕈树科、旌节花科、叠珠树科、三白草科、无叶莲科、癭椒树科、扯根菜科、丝缨花科等单型科及寡种科, 虽然种系不丰富, 在罗霄山脉地区现代区系组成中不占优势, 但它们的系统发育位置孤立, 对于揭示罗霄山脉区系形成历史仍具有重要指

表3 罗霄山脉种子植物区系表征科的属种组成及其占世界属种的比例

Table 3 The genera and species composition of characteristic families of seed plants in the Luoxiao Mountains and its proportion of the world

序号 No.	科 Family	属数 No. of genus (%)	种数 No. of species (%)	科的分布区类型 Areal-types of families
1	蔷薇科 Rosaceae	25 (27.78)	187 (7.42)	世界广布 Cosmopolitan
2	樟科 Lauraceae	11 (24.44)	111 (4.44)	泛热带分布 Pantropic
3	壳斗科 Fagaceae	6 (85.71)	73 (8.11)	北温带分布 North Temperate
4	杜鹃花科 Ericaceae	9 (7.26)	72 (1.76)	北温带分布 North Temperate
5	葡萄科 Vitaceae	7 (46.67)	62 (7.75)	泛热带分布 Pantropic
6	冬青科 Aquifoliaceae	1 (100.00)	56 (13.33)	东亚(热带、亚热带)和热带南美间断分布 Tropics & Subtropics East Asia & Tropical America Disjuncted
7	五列木科 Pentaphragmaceae	6 (50.00)	41 (11.71)	泛热带分布 Pantropic
8	绣球花科 Hydrangeaceae	9 (52.94)	39 (20.53)	北温带分布 North Temperate
9	山矾科 Symplocaceae	1 (100.00)	37 (18.50)	泛热带分布 Pantropic
10	山茶科 Theaceae	4 (44.44)	36 (14.40)	东亚(热带、亚热带)和热带南美间断分布 Tropics & Subtropics East Asia & Tropical America Disjuncted
11	菝葜科 Smilacaceae	1 (100.00)	33 (15.71)	泛热带分布 Pantropic
12	猕猴桃科 Actinidiaceae	2 (66.67)	31 (8.68)	东亚(热带、亚热带)和热带南美间断分布 Tropics & Subtropics East Asia & Tropical America Disjuncted
13	小檗科 Berberidaceae	7 (46.67)	28 (4.31)	北温带分布 North Temperate
14	清风藤科 Sabiaceae	2 (66.67)	27 (27.00)	东亚(热带、亚热带)和热带南美间断分布 Tropics & Subtropics East Asia & Tropical America Disjuncted
15	安息香科 Styracaceae	8 (72.73)	24 (15.00)	东亚(热带、亚热带)和热带南美间断分布 Tropics & Subtropics East Asia & Tropical America Disjuncted
16	木兰科 Magnoliaceae	7 (41.18)	22 (7.33)	东亚及北美间断分布 East Asia & North America Disjuncted
17	木通科 Lardizabalaceae	6 (85.71)	20 (50.00)	东亚(热带、亚热带)和热带南美间断分布 Tropics & Subtropics East Asia & Tropical America Disjuncted
18	山茱萸科 Cornaceae	2 (100.00)	18 (21.18)	北温带分布 North Temperate
19	金缕梅科 Hamamelidaceae	9 (33.33)	16 (15.09)	北温带分布 North Temperate
20	五味子科 Schisandraceae	3 (100.00)	15 (21.43)	东亚及北美间断分布 East Asia & North America Disjuncted
21	榆科 Ulmaceae	3 (37.50)	13 (37.14)	北温带分布 North Temperate
22	桦木科 Betulaceae	4 (66.67)	13 (6.50)	北温带分布 North Temperate
23	胡桃科 Juglandaceae	6 (66.67)	11 (15.49)	北温带分布 North Temperate
24	松科 Pinaceae	6 (54.55)	10 (4.44)	北温带分布 North Temperate
25	红豆杉科 Taxaceae	5 (83.33)	8 (28.57)	北温带分布 North Temperate

示性意义。

3.1.3 属的数量结构

罗霄山脉植物区系共1,107属, 含30种以上的属仅有12属, 包含523种, 分别占总属数和总种数的1.08%和12.12%, 包括悬钩子属(*Rubus*)、薹草属(*Carex*)、冬青属(*Ilex*)、杜鹃花属(*Rhododendron*)、山矾属(*Symplocos*)、堇菜属(*Viola*)、槭属(*Acer*)等。含种数在16–30种间的属有31属, 共计645种, 分别占总属数和总种数的2.80%和14.95%, 包括卫矛属(*Euonymus*)、柃属(*Eurya*)、木姜子属(*Litsea*)、李属(*Prunus*)、柯属(*Lithocarpus*)、山胡椒属(*Lindera*)、润楠属(*Machilus*)、青冈属(*Cyclobalanopsis*)、泡花

树属(*Meliosma*)等重要的群落建群种, 以及铁线莲属(*Clematis*)、猕猴桃属(*Actinidia*)、蛇葡萄属(*Ampelopsis*)、胡颓子属(*Elaeagnus*)等林中常见的藤本植物。含6–15种的属有167属, 共1,450种, 分别占总属数和总种数的15.09%和33.61%, 其中包括锥属(*Castanopsis*)、樟属(*Cinnamomum*)、山茱萸属(*Cornus*)、安息香属(*Styrax*)、榆属(*Ulmus*)、椴树叶属(*Clethra*)等特征区系成分(表4)。

含2–5种的寡种属及仅包含1种的单型属相当丰富。仅2–5种的属有432属, 共有1,231种, 分别占本地区总属数和总种数的39.02%和28.54%, 包括隶属于厚皮香属(*Ternstroemia*)、木莲属(*Manglietia*)、

表4 罗霄山脉种子植物属的分级统计

Table 4 Statistics on genera of seed plants in the Luoxiao Mountains

属的分级 Grade of genera	裸子植物 Gymnosperm	被子植物 Angiosperm	属合计 Total	占总属数百分比 % of total genera	所含种数 No. of species	占总种数百分比 % of total species
大属(>30种) Genus more than 30 species	–	12	12	1.08	523	12.12
较大属(16–30种) Genus with 16–30 species	–	31	31	2.80	645	14.95
中等属(6–15种) Genus with 6–15 species	–	167	167	15.09	1,450	33.61
少种属(2–5种) Genus with 2–5 species	6	426	432	39.02	1,231	28.54
含1种的属(1种) Genus with 1 species	15	450	465	42.01	465	10.78

表5 罗霄山脉种子植物科、属的分布区类型

Table 5 The areal-types of families and genera of seed plants in the Luoxiao Mountains

分布区类型 Areal-type	科数 No. of family	占总科数百分比 % of total families	属数 No. of genus	占总属数百分比 % of total genera
1. 世界广布 Cosmopolitan	56	–	89	–
2. 泛热带分布 Pantropic	62	50.41	179	17.58
3. 东亚(热带、亚热带)和热带南美间断分布 Tropics & Subtropics East Asia ¹⁴ & Tropical America Disjuncted	14	11.38	23	2.26
4. 旧世界热带分布 Old World Tropics	3	2.44	64	6.29
5. 热带亚洲至热带大洋洲分布 Tropics Asia to Tropics Australasia Oceania	2	1.63	68	6.68
6. 热带亚洲至热带非洲分布 Tropics Asia to Tropics Africa	0	0.00	23	2.26
7. 热带亚洲分布 Tropics Asia	2	1.63	127	12.48
热带成分小计 Tropical elements (2–7)	83	67.48	484	47.54
8. 北温带分布 North Temperate	24	19.51	159	15.62
9. 东亚及北美间断分布 East Asia & North America Disjuncted	9	7.32	78	7.66
10. 旧世界温带分布 Old World Temperate	0	0.00	72	7.07
11. 温带亚洲分布 Temperate Asia	0	0.00	14	1.38
12. 地中海区、西亚至中亚分布 Mediterranean, West to Central Asia	0	0.00	8	0.79
13. 中亚分布 Central Asia	0	0.00	2	0.20
14. 东亚分布 East Asia	5	4.07	148	14.54
15. 中国特有分布 Endemic to China	2	1.63	53	5.21
温带成分小计 Temperate elements (8–15)	40	32.52	534	52.46

核果茶属(*Pyrenaria*)、吴茱萸属(*Tetradium*)、虎皮楠属(*Daphniphyllum*)、水青冈属(*Fagus*)等属的亚热带森林重要建群种。单型属465属,占本区总属数的42.01%,包括冷杉属(*Abies*)、银杉属(*Cathaya*)、福建柏属(*Fokienia*)、鹅掌楸属(*Liriodendron*)、穗花杉属(*Amentotaxus*)、伯乐树属(*Bretschneidera*)、青钱柳属(*Cyclocarya*)等,许多为孑遗属或中国特有属(表4)。

3.2 科的地理成分特点

罗霄山脉种子植物179科可划分为10个分布区类型(表5),其中世界广布科56科,占科总数的31.28%,但其广布性不好评价区系特征,在此做扣除处理。其他的以泛热带分布科占优势,共62科(占非世界科总数的50.41%);第二为北温带分布科,共24科(19.51%);东亚(热带、亚热带)及热带南美间断分布科也占据一定比例,共14科(11.38%)。在罗霄山脉地区缺少热带亚洲至热带非洲分布科,旧世界温带分布科,温带亚洲分布科,地中海区、西亚至中亚分布科,及中亚分布科。

实际上,罗霄山脉地区的世界广布科也有一定的区系意义,不仅包括禾本科、菊科、唇形科、蔷薇科、豆科、莎草科等世界性大科;还包含丰富的水生性科,如眼子菜科、泽泻科、狸藻科、睡菜科、金鱼藻科、睡莲科、香蒲科,以及生态适应性较强的科,如苋科、马齿苋科、车前科等可见于土壤贫瘠的裸地。

热带分布科(分布区类型2-7)合计83科,占非世界性科数的67.48%。其中占比最高的为泛热带分布科,包含种数在10种以上的有27科,如樟科111种、荨麻科67种、夹竹桃科47种、大戟科43种、五列木科41种、山矾科37种;同时不难看出一些典型性的热带大科在罗霄山脉分布的种数极少,如秋海棠科(罗霄山脉9种/世界1,400种,下同)、谷精草科(7/1,400)、胡椒科(6/3,600)、罗汉松科(5/180)、桃金娘科(5/4,620)、番荔枝科(3/2,440)、山龙眼科(3/1,600)。东亚和热带南美间断分布14科,以木本科为主,如冬青科、五加科、山茶科、猕猴桃科、安息香科、青皮木科等。旧世界热带分布3科,分别为海桐科、芭蕉科、水蓼科。热带亚洲至热带大洋洲分布2科,为百部科、叠珠树科。热带亚洲分布2科,即虎皮楠科和无叶莲科。

温带分布科(分布区类型8-15)仅40科,占非世

界性科的32.52%。其中北温带分布科最为丰富,包含20种以上的有壳斗科(73种)、杜鹃花科(72种)、忍冬科(41种)、绣球花科(39种)、小檗科(28种),其他如山茱萸科、金缕梅科、榆科、桦木科、胡桃科、松科、红豆杉科均为群落建群种;东亚北美间断分布9科,为木兰科、五味子科、丝缨花科、鼠刺科、蜡梅科、菖蒲科、三白草科、蓝果树科、扯根菜科;东亚分布5科,为泡桐、青菜叶科、连香树科、旌节花科、领春木科。此外,在APG IV系统概念下,罗霄山脉分布中国特有科2个,即杜仲科和银杏科。

3.3 属的地理成分特点

参照吴征镒等(2006)对属分布区类型的划分标准,罗霄山脉种子植物1,107属可划分为15个分布区类型(表5),体现出区系来源的多样化。包括世界广布属89属,热带性属484属,温带性属534属(其中中国特有属53属),热带性属/温带性属(R/T)比值为0.90,以温带性成分略占优势。

(1)世界广布属一般为扩散能力强的属或包含有多种的大属,且以草本属占绝对优势。其中包含15种以上的属有10个,为悬钩子属、薑草属、珍珠菜属(*Lysimachia*)、铁线莲属、堇菜属、卫矛属、蒿属(*Artemisia*)、黄芩属(*Scutellaria*)、鼠尾草属(*Salvia*)、莎草属(*Cyperus*),这些属所包含的种为林下草本层的重要伴生种。罗霄山脉分布的世界广布属中有许多水生性的属,如慈菇属(*Sagittaria*)、莼菜属(*Brasenia*)、金鱼藻属(*Ceratophyllum*)、浮萍属(*Lemna*)、茨藻属(*Najas*)、狸藻属(*Utricularia*)等。此外广布属中有不少种群扩散能力强的属,包括苋属(*Amaranthus*)、繁缕属(*Stellaria*)、牛膝菊属(*Galinsoga*)、鬼针草属(*Bidens*)、飞蓬属(*Erigeron*)、千里光属(*Senecio*)、苍耳属(*Xanthium*)、车前属(*Plantago*)、老鹳草属(*Geranium*)等。

(2)热带性属(分布区类型2-7)占本地非世界属总数的47.54%。其中泛热带分布属最丰富,共179属(占非世界属总数的17.58%),包括山矾属、安息香属、乌柏属(*Triadica*)等重要群落建群属,灌木层常见拔萼属(*Smilax*)、南蛇藤属(*Celastrus*),以及凤仙花属(*Impatiens*)、冷水花属(*Pilea*)等林下草本。东亚及热带南美间断分布属以木本植物为主,如冬青属、柃属、木姜子属、泡花树属、樟属、桉叶树属、红豆属(*Ormosia*)、树参属(*Dendropanax*)、假卫矛属(*Microtropis*)等。旧世界热带分布属64属(6.29%),包

括木本属野桐属(*Mallotus*)、海桐属(*Pittosporum*)、酸藤子属(*Embelia*)、八角枫属(*Alangium*)、槲寄生属(*Viscum*)、茜树属(*Aidia*)、蒲桃属(*Syzygium*)、梔子属(*Gardenia*)、翼核果属(*Ventilago*)等21属; 草本属丰富, 共43属, 如鸢尾兰属(*Oberonia*)、乌苣苳属(*Cayratia*)、楼梯草属(*Elatostema*)、带叶兰属(*Taeniophyllum*)、水薹属(*Aponogeton*)、水蛇麻属(*Fatoua*)等。热带亚洲至热带大洋洲分布属68属, 其中杜英属(*Elaeocarpus*)、狗骨柴属(*Diplospora*)为罗霄山脉山地森林重要的组成成分, 鸡血藤属(*Callerya*)为森林层间常见的藤本。本分布类型属中, 在罗霄山脉仅见1种的达32属, 仅包含2种的达18属, 是热带性成分属向罗霄山脉范围扩张的有力证据。热带亚洲至热带非洲分布仅23属, 如杨桐属(*Adinandra*)、铁仔属(*Myrsine*)、玉叶金花属(*Mussaenda*)、毛茛泽泻属(*Ranalisma*)、老虎刺属(*Pterolobium*)等。热带亚洲分布属127属(12.48%), 包括山茶属(*Camellia*)、润楠属、青冈属、含笑属(*Michelia*)、核果茶属、蚊母树属(*Distylium*)、木莲属、蕈树属(*Altingia*)、梭罗树属(*Reevesia*)、茶梨属(*Anneslea*)、五列木属(*Pentaphylax*)、赤杨叶属(*Alniphyllum*)、山茱萸属(*Huodendron*)、竹柏属(*Nageia*)、福建柏属、秀柱花属(*Eustigma*)、无叶莲属(*Petrosavia*)、香果树属(*Emmenopterys*)等。

(3) 温带性属(分布区类型8-15)占本地非世界属总数的52.46%, 以北温带分布属及东亚分布属最为丰富。北温带分布属159属(15.62%), 包括丰富的杜鹃花属、荚蒾属(*Viburnum*)、槭属、李属、葡萄属(*Vitis*)、忍冬属(*Lonicera*)、椴属(*Tilia*)、越橘属(*Vaccinium*)、山茱萸属、栎属(*Quercus*)、花楸属(*Sorbus*)等群落优势属, 以及红豆杉属(*Taxus*)、冷杉属、水青冈属、栗属(*Castanea*)等子遗成分。东亚及北美间断分布78属(7.66%), 如柯属、锥属、绣球属(*Hydrangea*)、漆树属(*Toxicodendron*)、八角属(*Illicium*)、紫茎属(*Stewartia*)、铁杉属(*Tsuga*)、枫香树属(*Liquidambar*)、蓝果树属(*Nyssa*)、鹅掌楸属、金缕梅属(*Hamamelis*)等。旧世界温带分布属有72属(7.07%)。以草本植物为主, 如沙参属(*Adenophora*)、橐吾属(*Ligularia*)、筋骨草属(*Ajuga*)、野芝麻属(*Lamium*)、萱草属(*Hemerocallis*)、石竹属(*Dianthus*)、阴行草属(*Siphonostegia*)、菱属(*Trapa*)、牛蒡属(*Arctium*)、绵枣儿属(*Barnardia*)、齿鳞草属

(*Lathraea*)等。温带亚洲分布属在本地区不占优势, 仅14属(1.38%), 如黄鹌菜属(*Youngia*)、诸葛菜属(*Orychophragmus*)、白鹃梅属(*Exochorda*)、虎杖属(*Reynoutria*)、杭子梢属(*Campylotropis*)等。地中海区、西亚至中亚分布属在罗霄山脉地区共8属(0.79%), 包括糙苏属(*Phlomis*)、黄连木属(*Pistacia*)、牻牛儿苗属(*Erodium*)、常春藤属(*Hedera*)。中亚分布属在罗霄山脉范围内仅2属, 即莴苣属(*Lactuca*)和败酱属(*Patrinia*)。东亚分布属本区共分布148属(14.54%), 如猕猴桃属、枳椇属(*Hovenia*)、三尖杉属(*Cephalotaxus*)、白辛树属(*Pterostyrax*)、油杉属(*Keteleeria*)、旌节花属(*Stachyurus*)、宽距兰属(*Yoania*)、刺楸属(*Kalopanax*)、猫儿屎属(*Decaisnea*)、穗花杉属、木瓜红属(*Rehderodendron*)、南天竹属(*Nandina*)、双花木属(*Disanthus*)等。

(4) 中国特有分布属53属(5.21%), 约占中国特有属的22.30%。罗霄山脉所分布的中国特有属种系均较贫乏, 明显体现出区系组成的子遗性和古老性, 并以子遗的木本属占优势, 有银杉属、杉属(*Cunninghamia*)、白豆杉属(*Pseudotaxus*)、拟单性木兰属(*Parakmeria*)、银钟花属(*Perkinsiodendron*)、瘦椒树属(*Tapiscia*)、半枫荷属(*Semiliquidambar*)、青檀属(*Pteroceltis*)、青钱柳属、陀螺果属(*Melioidendron*)、喜树属(*Camptotheca*)等。

3.3 罗霄山脉南北山地间的区系统一性及差异性

3.3.1 罗霄山脉南北5条中型山脉间的共有成分

罗霄山脉地区5条中型山脉间的共有种有1,570种, 隶属于152科685属。所有的共有科中包括广布科56科, 热带性分布科64科, 温带性分布科32科, 共有种所属的科以热带性科占据绝对优势, 表明罗霄山脉整体区系发生与热带区系的关联性。泛热带分布科及以亚洲热带为分布中心的科向罗霄山脉地区扩散现象明显, 尤其是热带性科的广布种, 分布区北界在罗霄山脉地区的较丰富。据前文分析, 最能体现罗霄山脉植物区系特点的科为泛热带分布科及北温带分布科, 罗霄山脉内5条中型山脉间的这两种分布区类型的共有科分别为47科和21科, 但包含种数较丰富的科均为以热带-亚热带山地为分布中心的科, 如樟科、卫矛科、葡萄科、无患子科、五列木科、冬青科、五加科、山茶科; 而典型的热带性大科如桃金娘科、胡椒科、苦苣苔科, 及典型的温带性大科, 如桦木科、罂粟科、秋水仙科,

在罗霄山脉南北均有分布的种系很少。

共有属685属,其中广布属69属、热带性属231属、温带性属385属。此外,5条山脉间共有属表现出明显的亚热带性质,数量优势属主要分布于我国亚热带地区,如冬青属、猕猴桃属、卫矛属、菝葜属、紫珠属(*Callicarpa*)、莢蒾属、猕猴桃属、山胡椒属、槭属、李属、山矾属、柃属、安息香属、杜鹃花属、胡颓子属、葡萄属、青冈属、泡花树属、杜英属、紫堇属(*Corydalis*)、篇蓄属(*Polygonum*)、栲属等。

3.3.2 罗霄山脉南北5条中型山脉间属的替代性

罗霄山脉地区是南北走向的山体,自北向南跨越516 km,区域内存在明显的区系过渡性。从属的地理分布区类型上来看,自北向南热带性属所占比例逐渐增大,热带性属/温带性属比值大小依次为幕阜山脉(0.72) < 九岭山脉(0.89) < 武功山脉(0.92) < 万洋山脉(0.93) < 诸广山脉(1.01) (表6)。同时在整体趋势上,热带性属的数量自北向南逐渐增加,温带性属的数量则相应减少。

在5条中型山脉间的区系组成存在着明显的替代。在罗霄山脉地区,有33属仅分布于最北端的幕阜山脉,其中27个为温带性属,如北温带分布的贝母属(*Fritillaria*)、柳穿鱼属(*Linaria*)、白头翁属(*Pulsatilla*),东亚及北美间断分布的罗布麻属(*Apocynum*)、红毛七属(*Caulophyllum*)、毛核木属(*Symphoricarpos*)、赤壁木属(*Decumaria*),东亚分布的鬼灯檠属(*Rodgersia*)、山兰属(*Oreorchis*)、领春木属(*Euptelea*),中国特有分布的有猬实属(*Kolkwitzia*)、金钱松属(*Pseudolarix*)、串果藤属(*Sinofranchetia*)、双盾木属(*Dipelta*)等。

仅见于九岭山脉的有14属,如桃儿七属(*Sinopodophyllum*)、假繁缕属(*Theligonum*)、琉璃繁

缕属(*Anagallis*)、黄眼草属(*Xyris*)、沼原草属(*Molinia*)等;仅见于武功山脉的11属,如水丝麻属(*Maoutia*)、绣球防风属(*Leucas*)、毛茛泽泻属、异黄精属(*Heteropolygonatum*)、稻属(*Oryza*)等;仅见于万洋山脉的有24属,如藤山柳属(*Clematoclethra*)、蛛网萼属(*Platycrater*)、假沙晶兰属(*Monotropastrum*)、齿鳞草属、无叶莲属、丹霞兰属(*Danxiaorchis*)、铠兰属(*Corybas*)、鸟巢兰属(*Neottia*)、宽距兰属等。

最南部的诸广山脉有35属不见于各北段山地,其中共有热带性属23属,如琼楠属(*Beilschmiedia*)、美冠兰属(*Eulophia*)、风车子属(*Combretum*)、翼核果属、血桐属(*Macaranga*)、拟兰属(*Apostasia*)、岗松属(*Baekkea*)、秀柱花属、山桂花属(*Bennettiodendron*)、腺萼木属(*Mycetia*)、大苞姜属(*Caulokaempferia*)等。其他东亚分布属及中国特有分布属也均以亚热带山地为分布中心,如蔓龙胆属(*Crawfordia*)、木瓜红属、丹麻秆属(*Discocleidion*)、水松属(*Glyptostrobus*)、小花苣苔属(*Chiritopsis*)、棱果花属(*Barthea*)、报春苣苔属(*Primulina*)。

4 罗霄山脉地区种子植物区系的性质

罗霄山脉地区共分布有野生种子植物179科1,107属4,314种,科的地理成分分为10个类型,以热带性科占明显优势,热带性成分与温带性成分的比值(tropical/temperate, R/T)为2.08;属包含15个分布区类型,以温带性成分略占优势(R/T = 0.91)。表明罗霄山脉植物区系虽受热带成分影响,但整体上呈现出明显的亚热带性质,科的分布区类型以泛热带分布、北温带分布为主体;而属的分布区类型中泛热带分布、热带亚洲分布、北温带分布及东亚分布均较为丰富。泛热带分布及北温带分布科、属占

表6 罗霄山脉内5条中型山脉的区系组成

Table 6 Flora composition of five medium-sized mountains in the Luoxiao Mountains

区域 Area	科属种数量 No. of family/genera/species			世界广布属 Widespread genera	热带属 Tropical genera	温带属 Temperate genera	热带属/温带属 Tropical/temperate (R/T)
	裸子植物 Gymnosperm	被子植物 Angiosperm	合计 Total				
罗霄山脉 Luoxiao Mountains	6/21/32	173/1,086/4,282	179/1,107/4,314	89	484	534	0.91
幕阜山脉 Mufu Mountains	4/12/18	160/890/2,747	164/902/2,765	84	343	475	0.72
九岭山脉 Jiuling Mountains	5/12/18	163/880/2,732	168/892/2,750	81	381	430	0.89
武功山脉 Wugong Mountains	4/13/17	158/825/2,490	162/838/2,507	73	366	399	0.92
万洋山脉 Wanyang Mountains	6/18/25	164/943/3,136	170/961/3,161	79	424	458	0.93
诸广山脉 Zhuguang Mountains	5/16/21	163/895/2,813	168/911/2,834	77	420	414	1.01

比较高是亚热带性质区系的特点(沈泽昊和张新时, 2000), 同时罗霄山脉分布的热带亚洲分布、东亚分布属, 也呈现出典型的亚热带山地性质。从罗霄山脉区系科、属的数量级划分来看, 除世界广布科、属外, 本地区包含种系较丰富的科、属也以亚热带山地性质的科、属为主, 代表性的为壳斗科、樟科、木兰科、安息香科、山矾科、杜鹃花属、卫矛属、柃属等。从25个区系表征科以及罗霄山脉地区5条山脉间的共有属分布区类型分析结果, 同样可以看出罗霄山脉区系的特征性成分均以亚热带山地优势属为主。

罗霄山脉贫乏科、属所占比例较大, 仅包含1种的科占比48.05%, 包含2-10种的科占比34.08%, 仅分布1种的属占42.01%, 包含2-5种的属占比39.02%。单种、寡种的科、属占区系组成比例高, 是亚热带地区植物区系的重要特征(沈泽昊和张新时, 2000), 可见罗霄山脉植物区系是中国东南部第三纪孑遗植物群的重要组成部分。丰富的单种及寡种属一方面反映出罗霄山脉区系性质的古老、孑遗性, 如系统地位孤立的银杉(*Cathaya argyrophylla*) (Wang & Ge, 2006)、青钱柳(*Cyclocarya paliurus*) (Kou et al, 2016)、伯乐树(*Bretschneidera sinensis*) (Wang et al, 2018)、资源冷杉(*Abies beshanzenensis* var. *ziyuansensis*)等均是在全球气候降温及第三纪冰期影响下形成的地理孑遗种; 另一方面, 这也体现出南北走向的罗霄山脉是强热带性和强温带性科属交流的通道。如一些热带性较强的大属, 以热带亚洲、热带澳大利亚为起源或现代分布中心, 仅有少数种类的分布区可延伸至罗霄山脉, 如蒲桃属(罗霄山脉3种/世界1,200种, 下同)、西番莲属(1/520)、血桐属(*Macaranga*) (1/260)、古柯属(*Erythroxylum*) (1/200)、蜂斗草属(*Sonerila*) (1/150)、牛奶菜属(*Marsdenia*) (1/100); 同样, 典型的温带性大属在罗霄山脉的种系也不丰富, 如山楂属(*Crataegus*) (3/1,000)、马先蒿属(*Pedicularis*) (2/600)、柳属(*Salix*) (7/521)、婆婆纳属(*Veronica*) (8/450)、虎耳草属(*Saxifraga*) (6/400)、翠雀属(*Delphinium*) (2/390)等。

中新世以来全球曾发生多次气候波动, 影响了植被带的变迁(Qian & Ricklefs, 2004; Sun & Wang, 2005; Zachos et al, 2008), 也促进了典型的热带性及温带性科、属成分沿着罗霄山脉的迁移交流, 如针对大血藤(*Sargentodoxa cuneata*)的谱系地理学研

究显示罗霄山脉既是该种在更新世冰期的气候避难所之一, 在冰期后也是植物向北迁移的主要通道(Tian et al, 2015)。

5 罗霄山脉南北山地间区系分异及其地理学意义

罗霄山脉范围内的区系过渡性现象是第三纪古植物群在气候驱动下演变的结果。现代中国植物区系的来源可追溯至古热带植物群、北极第三纪植物群及古地中海植物群(吴征镒等, 2011), 而古热带植物群存在南北的分异, 中国南部地区在第三纪应属于北方热带植物群(Wolfe, 1975)。在现代植物区系中, 北极第三纪植物群呈现出泛北极、东亚-欧洲-北美间断分布、东亚-北美间断分布、东亚分布、北美分布, 以及欧亚分布的模式, 而古热带成分的后裔则表现出以泛热带、印度-马来西亚新热带分布、印度马来分布、加那利群岛分布模式(Mai, 1991)。罗霄山脉分布有丰富的泛热带、热带亚洲、北温带及东亚分布属, 孕育着典型的亚热带性植被群落, 无疑是北极-第三纪植物群及北方热带植物群的残遗, 而罗霄山脉南北区系科、属组成上的差异, 也暗示出罗霄山脉北段受北极-第三纪成分影响较大, 而南段则保存有更多的北热带成分。

罗霄山脉属的地理成分R/T值为0.91, 以温带性属略占优势, 北段山地区系成分以温带性属为主, 随着纬度的南移, 温带性属的数量及占比均有所减少, 至最南部的齐云山(属诸广山脉)已表现出热带性属占优势。R/T值最初用于评价海拔梯度上的区系替代现象(彭华, 1996), 也可用于解释纬度梯度上的区系地带性格局(沈泽昊和张新时, 2000; 冯建孟和徐成东, 2009)。通过比较南北5条山脉间的区系组成, 发现罗霄山脉南北山地间区系替代现象明显, 在最北部的幕阜山脉有热带性属343属, 而温带性属达到了475属, R/T值0.72, 出现丰富的华中区系特征性成分, 如金钱松属、串果藤属、红毛七属、双盾木属、鬼灯檠属等, 体现出华中区系成分向罗霄山脉地区的渗透。而南端的诸广山脉属的R/T值为1.01, 热带性成分达420属, 温带性属414属, 分布有许多华南植物区系成分特征属, 如琼楠属、岗松属、桃金娘属(*Rhodomyrtus*)、拟兰属、山桂花属、水松属、棱果花属等。

从科、属分布区类型分析结果可以看出, 罗霄

山脉植物区系与中国东部具有统一性,并呈现出明显的亚热带山地性质,整体上反映出中国东部季风区植物区系的基本特征(沈泽昊和张新时,2000);子遗、古老种系的多样化则表明本地区在区系上与北极第三纪植物群和北方热带植物群的亲缘性;而罗霄山脉内南北山地间的区系组成差异,则揭示出本地区在区系演化过程中产生了一定分异。总体上,罗霄山脉区系承袭了大量的第三纪成分,并在全球气候波动的过程中成为重要的物种迁徙通道,不断地收纳一些生态幅适应性强的广布种,从而形成目前的植物区系多样性分布格局。

致谢:感谢江西省林业厅涂晓斌、单纪红等对本次全线野外考察工作的大力支持;感谢江西省、湖南省、湖北省在罗霄山脉境内的各自然保护区管理局的支持;感谢罗霄山脉综合科考各单位参加标本采集和鉴定的各位科研人员和采集员。

参考文献

- APG IV (2016) An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 181, 1–20.
- Chang HT (1994) An outline on the regionalisation of the global flora. *Acta Scientiarum Naturalium Universitatis Sunyatseni*, 33(3), 1–9. (in Chinese with English abstract) [张宏达 (1994) 地球植物区系分区提纲. 中山大学学报 (自然科学版), 33, 1–9.]
- Chen LZ, Sun H, Guo K (2014) *Flora and Vegetation Geography of China*. Science Press, Beijing. (in Chinese) [陈灵芝, 孙航, 郭柯 (2014) 中国植物区系与植被地理. 科学出版社, 北京.]
- Chen T, Chang HT (1994) The floristic geography of Nanling Mountain Range, China. I. Floristic composition and characteristics. *Journal of Tropical and Subtropical Botany*, 2, 10–23. (in Chinese with English abstract) [陈涛, 张宏达 (1994) 南岭植物区系地理学研究. I. 植物区系的组成和特点. 热带亚热带植物学报, 2, 10–23.]
- Editorial Committee of Flora of Jiangxi (2004) *Flora of Jiangxi* (Vol. 2). China Science and Technology Press, Beijing. (in Chinese) [江西植物志编委会 (2004) 江西植物志 (第2卷). 中国科学技术出版社, 北京.]
- Editorial Committee of Flora of Jiangxi (2014) *Flora of Jiangxi* (Vol. 3). Jiangxi Science and Technology Press, Nanchang. (in Chinese) [江西植物志编委会 (2014) 江西植物志 (第3卷). 江西科学技术出版社, 南昌.]
- Editorial Committee of Flora Republicae Popularis Sinicae (1959–2004) *Flora Republicae Popularis Sinicae*. Science Press, Beijing. (in Chinese) [中国植物志编辑委员会 (1959–2004) 中国植物志. 科学出版社, 北京.]
- Feng JM, Xu CD (2009) Flora transition and its biogeographical significance. *Chinese Journal of Ecology*, 28, 108–112. (in Chinese with English abstract) [冯建孟, 徐成东 (2009) 植物区系过渡性及其生物地理意义. 生态学杂志, 28, 108–112.]
- He LZ, Liu RL (2010) *Scientific Survey and Biodiversity Study of the Qixiling Nature Reserve in Jiangxi Province*. Jiangxi Science and Technology Press, Nanchang. (in Chinese) [贺利中, 刘仁林 (2010) 江西七溪岭自然保护区科学考察及生物多样性研究. 江西科学技术出版社, 南昌.]
- Hou XY (2001) *Vegetation Atlas of China (1:1000000)*. Science Press, Beijing. (in Chinese) [侯学煜 (2001) 1:1000000中国植被图集. 科学出版社, 北京.]
- Kou YX, Cheng SM, Tian S, Li B, Fan DM, Chen YJ, Soltis DE, Soltis PS, Zhang ZY (2016) The antiquity of *Cyclocarya paliurus* (Juglandaceae) provides new insights into the evolution of relict plants in subtropical China since the late Early Miocene. *Journal of Biogeography*, 43, 351–360.
- Li BG, Liu LH (2010) *Flora of Hunan* (Vol. 3). Hunan Science and Technology Press, Changsha. (in Chinese) [李丙贵, 刘林翰 (2010) 湖南植物志 (第3卷). 湖南科学技术出版社, 长沙.]
- Li DZ, Chen ZD, Wang H, Lu AM (2018) *A Dictionary of the Families and Genera of Chinese Vascular Plants*. Science Press, Beijing. (in Chinese) [李德铎, 陈之端, 王红, 路安民 (2018) 中国维管植物科属词典. 科学出版社, 北京.]
- Li HQ, Tian HZ (2010) *A Search Handbook of East China Seed Plants*. East China Normal University Press, Shanghai. (in Chinese) [李宏庆, 田怀珍 (2010) 华东种子植物检索手册. 华东师范大学出版社, 上海.]
- Li JX, Lin QZ, Zhao LJ (2006) The flora of seed plants in Pingjiang Mufu Mountain. *Journal of Central South Forestry University*, 26, 93–97. (in Chinese with English abstract) [李家湘, 林亲众, 赵丽娟 (2006) 平江幕阜山种子植物区系. 中南林学院学报, 26, 93–97.]
- Liu KM (2000) *Flora of Hunan* (Vol. 2). Hunan Science and Technology Press, Changsha. (in Chinese) [刘克明 (2000) 湖南植物志 (第2卷). 湖南科学技术出版社, 长沙.]
- Li XW (1996) Floristic statistics and analyses of seed plants from China. *Acta Botanica Yunnanica*, 18, 363–384. (in Chinese with English abstract) [李锡文 (1996) 中国种子植物区系系统分析. 云南植物研究, 18, 363–384.]
- Liao WB, Wang YY, Li Z, Peng SL, Chen CC, Fan Q, Jia FL, Wang L, Liu WQ, Yin GS, Shi XG, Zhang DD (2014) *Integrated Study on Biodiversity of Mount Jinggangshan Regions in China*. Science Press, Beijing. (in Chinese) [廖文波, 王英永, 李贞, 彭少麟, 陈春泉, 凡强, 贾凤龙, 王蕾, 刘蔚秋, 尹国胜, 石祥刚, 张丹丹 (2014) 中国井冈山地区生物多样性综合科学考察. 科技出版社, 北京.]
- Lin Y (1990) *Scientific Survey and Research on Jinggangshan Nature Reserve*. Xinhua Publishing House, Beijing. (in Chinese) [林英 (1990) 井冈山自然保护区考察研究. 新

- 华出版社, 北京.]
- Liu KW, Hou BQ (1991) A study on forest flora of Tao-yuandong Nature Conservation, Hunan. *Journal of Wuhan Botanical Research*, 9, 56–61. (in Chinese with English abstract) [刘克旺, 侯碧清 (1991) 湖南桃源洞自然保护区植物区系初步研究. *武汉植物学研究*, 9, 53–61.]
- Liu XZ, Wu HP (2005) *Scientific Survey and Study on the Guanshan Nature Reserve in Jiangxi Province*. China Forestry Publishing House, Beijing. (in Chinese) [刘信中, 吴和平 (2005) 江西官山自然保护区科学考察与研究. 中国林业出版社, 北京.]
- Mai DH (1991) Paleofloristic changes in Europe and the confirmation of the Arctotertiary-Paleotropical geofloral concept. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 68, 29–36.
- Peng H (1996) The floristic equilibrium point of seed plants in Mt. Wulingshan. *Acta Botanica Yunnanica*, 18, 384–397. (in Chinese with English abstract) [彭华 (1996) 无量山种子植物的区系平衡点. *云南植物研究*, 18, 384–397.]
- Qian H, Ricklefs RE (2004) Geographical distribution and ecological conservatism of disjunct genera of vascular plants in eastern Asia and eastern North America. *Journal of Ecology*, 92, 253–265.
- Shi SH (1987) Floristics study of Heishiding Nature Reserve. *Ecological Science*, 1/2, 44–65. (in Chinese with English abstract) [施苏华 (1987) 黑石顶自然保护区植物区系研究. *生态科学*, 1/2, 44–65.]
- Shen ZH, Zhang XS (2000) A quantitative analysis on the floristic elements of the Chinese subtropical region and their spatial patterns. *Acta Phytotaxonomica Sinica*, 38, 366–380. (in Chinese with English abstract) [沈泽昊, 张新时 (2000) 中国亚热带地区植物区系地理成分及其空间格局的数量分析. *植物分类学报*, 38, 366–380.]
- Sun XJ, Wang PX (2005) How old is the Asian monsoon system? *Palaeobotanical records from China*. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 222, 181–222.
- Tian S, Lei SQ, Hu W, Deng LL, Li B, Meng QL, Soltis DE, Soltis PS, Fan DM, Zhang ZY (2015) Repeated range expansions and inter-/postglacial recolonization routes of *Sargentodoxa cuneata* (Oliv.) Rehd. et Wils. (Lardizabala-ceae) in subtropical China revealed by chloroplast phylogeography. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 85, 238–246.
- Vetaas OR, Grytnes JA (2002) Distribution of vascular plant species richness and endemic richness along the Himalayan elevation gradient in Nepal. *Global Ecology and Biogeography*, 11, 291–301.
- Wang HS (1997) *Floristic Geography of North China*. Science Press, Beijing. (in Chinese) [王荷生 (1997) 华北植物区系地理. 科学出版社, 北京.]
- Wang HW, Ge S (2006) Phylogeography of the endangered *Cathaya argyrophylla* (Pinaceae) inferred from sequence variation of mitochondrial and nuclear DNA. *Molecular Ecology*, 15, 4109–4122.
- Wang L, Liao WB, Chen CQ, Fan Q (2013) The seed plant flora of the Mount Jinggangshan Region, Southeastern China. *PLoS ONE*, 8, e75834.
- Wang MN, Duan L, Qiao Q, Wang ZF, Zimmer EA, Li ZC, Chen HF (2018) Phylogeography and conservation genetics of the rare and relict *Bretschneidera sinensis* (Akaniaceae). *PLoS ONE*, 13, e0189034.
- Wolfe JA (1975) Some aspects of plant geography of the Northern Hemisphere during the late Cretaceous and Tertiary. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 62, 264–279.
- Wu ZY, Sun H, Zhou ZK, Li DZ, Peng H (2011) *Floristics of Seed Plants from China*. Science Press, Beijing. (in Chinese) [吴征镒, 孙航, 周浙昆, 李德铎, 彭华 (2011) 中国种子植物区系地理. 科学出版社, 北京.]
- Wu ZY, Zhou ZK, Sun H, Li DZ, Peng H (2006) *The Areal-Types of Seed Plants and Their Origin and Differentiation*. Yunnan Science & Technology Press, Beijing. (in Chinese) [吴征镒, 周浙昆, 孙航, 李德铎, 彭华 (2006) 种子植物分布区类型及其起源和分化. 云南科技出版社, 昆明.]
- Ying JS, Chen ML (2011) *Plant Geography of China*. Shanghai Science and Technology Press, Shanghai. (in Chinese) [应俊生, 陈梦玲 (2011) 中国植物地理. 上海科学技术出版社, 上海.]
- Zachos JC, Dickens GR, Zeebe RE (2008) An early Cenozoic perspective on greenhouse warming and carbon-cycle dynamics. *Nature*, 451, 279–283.
- Zheng JY, Yin YH, Li BY (2010) A new scheme for Chinese regionalization in China. *Acta Geographica Sinica*, 65, 3–13. (in Chinese with English abstract) [郑景云, 尹云鹤, 李炳元 (2010) 中国气候区划新方案. *地理学报*, 65, 3–13.]

(责任编辑: 王志恒 责任编辑: 黄祥忠)

附录 Supplementary Material

附录1 罗霄山脉种子植物名录

Appendix 1 Checklist of seed plants in the Luoxiao Mountains
<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2019262-1.pdf>



•数据论文•

罗霄山脉种子植物区系的特有现象与残遗现象

赵万义¹ 刘忠成^{1,2} 王 蕾² 凡 强^{1*} 刘 佳¹ 廖文波^{1*}

1 (中山大学生命科学学院有害生物控制与资源利用国家重点实验室/广东省热带亚热带植物资源重点实验室, 广州 510275)

2 (首都师范大学资源环境与旅游学院, 北京 100048)

摘要: 罗霄山脉种子植物区系非常丰富, 是连接华东、华南、华中植物区系的重要通道, 区系组成具有明显的古老性和过渡性特征。本文针对该区域种子植物的特有现象和残遗现象, 分析了其组成特点及形成原因。结果表明: (1)罗霄山脉共有中国特有科3科, 特有属55属, 特有种1,624种, 罗霄山脉区域特有种43种7变种; 特有属中以古特有属为主, 并以温带成分占优势(达55.91%), 体现出明显的古老性和子遗性。(2)罗霄山脉共有子遗属165属, 以热带亚洲分布、东亚-北美间断分布、东亚特有及中国特有成分为主, 包括木本属132属。(3)受中新世气候波动以及第四纪冰期的影响, 许多北方热带植物群的常绿成分、北极-第三纪的落叶成分, 在罗霄山脉得以保存下来成为古特有和子遗成分。特有现象、残遗现象的分析结果表明罗霄山脉是一个重要的生物避难所, 其对中国东部植物区系的保存和重新扩散具有重要意义。

关键词: 罗霄山脉; 特有现象; 残遗现象; 子遗属; 生物避难所

The endemism and relict property of spermatophyte flora of the Luoxiao Mountains

Wanyi Zhao¹, Zhongcheng Liu^{1,2}, Lei Wang², Qiang Fan^{1*}, Jia Liu¹, Wenbo Liao^{1*}

1 State Key Laboratory of Biocontrol, Guangdong Provincial Key Laboratory of Plant Resources, School of Life Sciences, Sun Yat-sen University, Guangzhou 510275

2 College of Resource Environment and Tourism, Capital Normal University, Beijing 100048

Abstract: The Luoxiao Mountains with a bundant spermatophyte flora, which is an important channel connecting the flora of East, South and Centre of China, and was characterized by an prominent antiquity and relict property. This study focuses on endemic and relict genera or species in the Luoxiao Mountains by analyzing their composition, geographical structure and formation. (1) The results show that 3 families, 55 genera and 1,624 species are endemic to China within the Luoxiao Mountains; and 43 species and 7 varieties are endemic to the Luoxiao Mountains. Among the endemic genera, the palaeoendemic and relict genera account for a large proportion, which was dominated by temperate elements (account for 55.91% of total of endemic genera). (2) There are 165 relict genera in the Luoxiao Mountains, including 132 woody genera, and they mainly dominated by a tropics Asia dirtribution genera, East Asian-North American disjuncted distribution genera, East Asian endemic genera and Chinese endemic genera. (3) Additionally, due to climate fluctuations after the Miocene Epoch and during the Quaternary glacial period, the Luoxiao Mountains appears to have inherited a abundant evergreen northern tropical flora and deciduous Arctic or Northern-Tertiary flora. The analysis of endemic and relict characteristic implies that the Luoxiao Mountains is an important biological refuge, which is important to preserve and rediffusion of the flora of eastern China.

Key words: the Luoxiao Mountains; endemism; relict property; relict genus; biological refuge

植物区系地理学是研究一个大陆、一个国家或地区植物区系组成和特点的分支学科(吴征镒等,

2006), 其最主要的目标是揭示植物区系的地理成分、发生成分、迁移成分、历史成分及生态成分的

收稿日期: 2019-08-20; 接受日期: 2020-02-20

基金项目: 国家科技基础性工作专项(2013FY111500)和中山大学2014–2019年度广东省高等学校教学质量和教学改革工程项目

* 共同通讯作者 Co-authors for correspondence. E-mail: lsslwb@mail.sysu.edu.cn; fanqiang@mail.sysu.edu.cn

组成和分化(王荷生, 1992)。特有现象及残遗现象的形成具有明显的区域性, 与地质变迁及古气候波动密切相关, 对于揭示区域生物群历史地理演化途径有着重要作用(Kier et al, 2009; Feng et al, 2016), 是植物区系研究中的重要内容(张光富, 2001)。

特有现象的研究对于植物区系区划和植被区划具有重要价值(应俊生和陈梦玲, 2011)。根据特有现象形成的历史, 可将其分为古特有及新特有(Engler, 1882; Wulff & Brissenden, 1943)。很显然古特有在追溯区域植物的区系发生历史时可作为一个重要的指标(Wulff & Brissenden, 1943; 应俊生和张玉龙, 1994)。应俊生和张玉龙(1994)对中国特有属进行了系统的研究, 提出了确认古特有属的4个要点, 即: 可靠的化石证据、系统发生上的相对古老性、属内间断分布现象的存在、木本生活型。

孑遗种(relict species)是指在地质时期的生物类群, 经历地质历史变迁之后几乎灭绝而仅残留个别类群的现象(Lomolino et al, 2006)。孑遗种体现了区系发生与古地理、古环境有密切关系; 孑遗种(属)的组成可在一定程度上揭示一个地区植物区系的整体发生历史。孑遗种(属)常被划分为两个类型, 即分类学孑遗种和地理学孑遗种, 分类学孑遗种指那些系统发生古老、现代种系极为孤立的类群(Lomolino et al, 2006; 廖文波等, 2014), 而地理学孑遗种通常指那些在历史上有着广泛分布, 而现在分布区仅局限于狭窄范围、具有较长演化历史的类群或其后裔(Wulff & Brissenden, 1943; Lomolino et al, 2006; Habel & Assmann, 2010; 廖文波等, 2014)。

罗霄山脉位于江西、湖南、湖北三省交界处, 地理范围为 $113^{\circ}17'-116^{\circ}09' E$; $25^{\circ}30'-29^{\circ}59' N$, 北抵长江, 南部与南岭山脉相接, 南北纵长达516 km, 为湘江流域、赣江流域上游集水区, 气候带跨越中亚热带及北亚热带(图1), 特殊的地理位置及多样化的生境, 使得罗霄山脉成为重要的物种迁徙和交流通道, 造就了区域内丰富的生物多样性, 其种子植物数量达179科1,107属4,314种(廖文波等, 2014; 赵万义, 2017)。针对罗霄山脉地区各独体山地植物区系的性质(Wang et al, 2013)和特有现象(谢国文等, 1995; 廖铅生等, 2008; 季春峰等, 2010), 曾有零星的研究报道, 然而有关特有成分、残遗成分的系统研究仍属空白。本文以特有现象、残遗现象为研究对象, 探讨罗霄山脉的区系性质及发生历史, 以期



图1 罗霄山脉地理位置

Fig. 1 The geography location of the Luoxiao Mountains

为研究该地区的生物地理学史以及生态保护和管理提供参考。

1 种子植物区系数据收集及处理

罗霄山脉种子植物区系数据是在赵万义(2017)研究的基础上根据本次综合科学考察结果进一步补充完善。并且参考近期出版的《中国生物物种名录(第一卷 植物 总名录I-III)》(王利松等, 2018)及《中国维管植物科属词典》(李德铎等, 2018)两部专著所采用的科、属概念统一拉丁名。中国特有科、属的确定参考应俊生和张玉龙(1994)及吴征镒等(2006)的原则, 即包括分布区主体在中国但可延伸至国境线外不远的一些科、属。中国特有种依据《中国特有种植物的多样性及其地理分布》(黄继红等, 2014)。罗霄山脉地区特有种依据《江西植物志》(江西植物志编委会, 2004, 2014)、《湖南植物志》(刘克明, 2000; 李丙贵和刘林翰, 2010)、《江西种子植物名录》(刘仁林等, 2010)以及本次科考进行校订。孑遗属的确定主要参考廖文波等(2014)及Tang等(2018)的研究成果, 具体标准为: (1)历史时期广泛分布, 在新近纪及更早的地层中已出现化石记录; (2)化石记录缺失, 但属内种系不丰富, 分类地位孤立, 且表现出明显的洲际间断现象。种子植物属的地理成分按照吴征镒等(2006)及李德铎等(2018)。

2 罗霄山脉种子植物区系特有成分

2.1 科的特有现象

罗霄山脉共分布有3个中国特有科, 均为单型科。其中银杏科是东亚植物区系的重要表征科, 被

认为是东亚起源的,并在第四纪之后成为中国特有科(周浙昆和Momohara, 2005)。杜仲科化石记录广布于北半球(周浙昆和Momohara, 2005),目前其现存野生种群多见于华中地区,在罗霄山脉野生种群见于江西武宁县和井冈山自然保护区境内。伯乐树科在APG IV系统中归并入叠珠树科(APG IV, 2016),但科内两个属的形态特征及演化历史均差异巨大(王伟等, 2017),因此仅包含伯乐树(*Bretschneidera sinensis*) 1种的原伯乐树科仍旧是罗霄山脉种子植物区系的重要表征科。

2.2 属的特有现象

罗霄山脉共分布有中国特有属55属,包含74种(表1, 附录1),单型属达29属。古特有属数量较多,共32属,包括银杉属(*Cathaya*)、白豆杉属

(*Pseudotaxus*)、大血藤属(*Sargentodoxa*)、杜仲属(*Eucommia*)、青檀属(*Pteroceltis*)、伞花树属(*Eurycorymbus*)、伯乐树属(*Bretschneidera*)、青钱柳属(*Cyclocarya*)、杉木属(*Cunninghamia*)、瘿椒树属(*Tapiscia*)、半枫荷属(*Semiliquidambar*)、喜树属(*Camptotheca*)等,其系统发育地位均较孤立,但在地质时期曾存在丰富的化石种。新特有属23属,多为草本植物,如阴山芥属(*Yinshania*)、小花苣苔属(*Chiritopsis*)、秦岭藤属(*Biondia*)所包含的种系呈现一定程度分化,且属内各种分布区均较为狭窄。

罗霄山脉地区的各中国特有属在地理分布上主要跨华东、华南、华中、西南等4个地理区,根据韦恩图分析可以看出其大部分集中分布于华东、华南、华中,有21属的分布区可扩展至西南(图2)。55

表1 罗霄山脉地区的中国特有属及其所含种数(罗霄山脉/中国)

Table 1 Genera endemic to China and its species number (Luoxiao Mountains/China) in the Luoxiao Mountains

序号科 No. Family	中国特有属 Genera endemic to China	种数 No. of species	地理分布 Geographical distribution
1 银杏科 Ginkgoaceae	银杏属 <i>Ginkgo</i>	1/1	华东、华中 East China, Central China
2 松科 Pinaceae	银杉属 <i>Cathaya</i>	1/1	华东、华中、华南 East China, Central China, South China
3 松科 Pinaceae	金钱松属 <i>Pseudolarix</i>	1/1	华东、华中 East China, Central China
4 柏科 Cupressaceae	杉木属 <i>Cunninghamia</i>	1/2	华东、华中、华南、西南 East China, Central China, South China, Southwest China
5 柏科 Cupressaceae	水松属 <i>Glyptostrobus</i>	1/1	华南 South China
6 红豆杉科 Taxaceae	白豆杉属 <i>Pseudotaxus</i>	1/1	华东、华中 East China, Central China
7 马兜铃科 Aristolochiaceae	马蹄香属 <i>Saruma</i>	1/1	华东、华中 East China, Central China
8 木兰科 Magnoliaceae	拟单性木兰属 <i>Parakmeria</i>	1/5	华东、华南、西南 East China, South China, Southwest China
9 蜡梅科 Calycanthaceae	蜡梅属 <i>Chimonanthus</i>	3/6	华东、华中、西南 East China, Central China, Southwest China
10 兰科 Orchidaceae	独花兰属 <i>Changnienia</i>	1/2	华东、华中 East China, Central China
11 兰科 Orchidaceae	丹霞兰属 <i>Danxiaorchis</i>	2/2	华东、华南 East China, South China
12 天门冬科 Asparagaceae	异黄精属 <i>Heteropolygonatum</i>	1/7	华东、华中、华南、西南 East China, Central China, South China, Southwest China
13 天门冬科 Asparagaceae	白穗花属 <i>Speirantha</i>	1/1	华东 East China
14 禾本科 Poaceae	短枝竹属 <i>Gelidocalamus</i>	1/9	华东、华中 East China, Central China
15 禾本科 Poaceae	少穗竹属 <i>Oligostachyum</i>	2/15	华东、华南 East China, South China
16 罂粟科 Papaveraceae	血水草属 <i>Eomecon</i>	1/1	华东、华中、西南 East China, Central China, Southwest China
17 木通科 Lardizabalaceae	大血藤属 <i>Sargentodoxa</i>	1/1	华东、华中、华南、西南 East China, Central China, South China, Southwest China
18 木通科 Lardizabalaceae	串果藤属 <i>Sinofranchetia</i>	1/1	华中、华南 Central China, South China
19 蕈树科 Altingiaceae	半枫荷属 <i>Semiliquidambar</i>	1/3	华东、华南 East China, South China
20 金缕梅科 Hamamelidaceae	牛鼻栓属 <i>Fortunearia</i>	1/1	华东、华中 East China, Central China
21 大麻科 Cannabaceae	青檀属 <i>Pteroceltis</i>	1/1	华东、华中 East China, Central China
22 胡桃科 Juglandaceae	青钱柳属 <i>Cyclocarya</i>	1/1	华东、华中、华南 East China, Central China, South China
23 卫矛科 Celastraceae	永瓣藤属 <i>Monimopetalum</i>	1/1	华东 East China
24 杨柳科 Salicaceae	山拐枣属 <i>Poliathyrsis</i>	1/1	华东、华中、华南、西南 East China, Central China, South China, Southwest China
25 大戟科 Euphorbiaceae	地构叶属 <i>Speranskia</i>	2/2	华东、华中、华南、西南、华北 East China, Central China, South China, Southwest China, North China
26 野牡丹科 Melastomataceae	棱果花属 <i>Barthea</i>	1/1	华南 South China

表1(续) Table 1 (continued)

序号 科 No. Family	中国特有属 Genera endemic to China	种数 No. of species	地理分布 Geographical distribution
27 瘦椒树科 Tapisciaceae	瘦椒树属 <i>Tapiscia</i>	1/2	华东、华中、华南、西南 East China, Central China, South China, Southwest China
28 无患子科 Sapindaceae	伞花木属 <i>Eurycorymbus</i>	1/1	华东、华南、西南 East China, South China, Southwest China
29 叠珠树科 Akaniaceae	伯乐树属 <i>Bretschneidera</i>	1/1	华东、华中、华南、西南 East China, Central China, South China, Southwest China
30 十字花科 Brassicaceae	阴山芥属 <i>Yinshania</i>	7/13	华东、华中、西南、西北 East China, Central China, Southwest China, Northwest China
31 蓝果树科 Nyssaceae	喜树属 <i>Camptotheca</i>	1/2	华东、华中、华南 East China, Central China, South China
32 安息香科 Styracaceae	陀螺果属 <i>Melliodendron</i>	1/1	华东、华中、华南 East China, Central China, South China
33 安息香科 Styracaceae	银钟花属 <i>Perkinsiodendron</i>	1/1	华东、华中、华南 East China, Central China, South China
34 安息香科 Styracaceae	秤锤树属 <i>Sinojackia</i>	2/5	华东、华中、华南 East China, Central China, South China
35 猕猴桃科 Actinidiaceae	藤山柳属 <i>Clematoclethra</i>	1/1	华东、华中、西南、西北 East China, Central China, Southwest China, Northwest China
36 杜仲科 Eucommiaceae	杜仲属 <i>Eucommia</i>	1/1	华东、华中 East China, Central China
37 龙胆科 Gentianaceae	匙叶草属 <i>Latouchea</i>	1/1	华东、华南、西南 East China, South China, Southwest China
38 夹竹桃科 Apocynaceae	秦岭藤属 <i>Biondia</i>	2/13	华东、华中、西南、西北 East China, Central China, Southwest China, Northwest China
39 夹竹桃科 Apocynaceae	毛药藤属 <i>Sindechites</i>	1/1	华东、华中、华南 East China, Central China, South China
40 紫草科 Boraginaceae	皿果草属 <i>Omphalotrigonotis</i>	1/2	华东、华中、华南 East China, Central China, South China
41 紫草科 Boraginaceae	车前紫草属 <i>Sinojohnstonia</i>	1/3	华东、华中、华北、西北 East China, Central China, North China, Northwest China
42 紫草科 Boraginaceae	盾果草属 <i>Thyrocarpus</i>	2/2	华东、华中 East China, Central China
43 苦苣苔科 Gesneriaceae	小花苣苔属 <i>Chiritopsis</i>	2/7	华东、华南 East China, South China
44 苦苣苔科 Gesneriaceae	报春苣苔属 <i>Primulina</i>	1/1	华南 South China
45 唇形科 Lamiaceae	毛药花属 <i>Bostrychanthera</i>	1/2	华东、华中、华南 East China, Central China, South China
46 唇形科 Lamiaceae	四轮香属 <i>Hanceola</i>	2/8	华东、华中、西南 East China, Central China, Southwest China
47 唇形科 Lamiaceae	动蕊花属 <i>Kinostemon</i>	2/3	华中、华南、西南 Central China, South China, Southwest China
48 唇形科 Lamiaceae	四棱草属 <i>Schnabelia</i>	2/5	华东、华中、华南 East China, Central China, South China
49 列当科 Orobanchaceae	地黄属 <i>Rehmannia</i>	2/5	华东、华中、华北、东北 East China, Central China, North China, Northeast China
50 菊科 Asteraceae	紫菊属 <i>Notoseris</i>	2/6	华东、华中、华南、西南 East China, Central China, South China, Southwest China
51 菊科 Asteraceae	虾须草属 <i>Sheareria</i>	1/1	华东、华中、华南 East China, Central China, South China
52 忍冬科 Caprifoliaceae	双盾木属 <i>Dipelta</i>	1/3	华东、华中、华南、西南、华北 East China, Central China, South China, Southwest China, North China
53 忍冬科 Caprifoliaceae	猬实属 <i>Kolkwitzia</i>	1/1	华东、华中、华北 East China, Central China, North China
54 五加科 Araliaceae	通脱木属 <i>Tetrapanax</i>	1/1	华东、华中、华南、西南 East China, Central China, South China, Southwest China
55 伞形科 Apiaceae	明党参属 <i>Changium</i>	1/1	华东 East China

个特有属中, 有11属呈华东-华中-华南-西南分布(图2), 如杉木属、瘦椒树属、大血藤属、山拐枣属(*Poliathyrsis*)、伯乐树属、通脱木属(*Tetrapanax*)、异黄精属(*Heteropolygonatum*)、地构叶属(*Speranskia*)等, 它们主产秦岭以南、横断山脉以东的广大地区, 体现出东亚植物区系是以中国大陆东部为主要核心区的属性。有10属呈华东-华中-华南分布(表1, 图2), 广布于武夷山脉、罗霄山脉、南岭山脉及武陵山脉, 分别是四棱草属(*Schnabelia*)、喜树属、皿果草属(*Omphalotrigonotis*)、银杉属、青钱柳属、陀螺果属(*Melliodendron*)、银钟花属(*Perkinsiodendron*)、秤锤树属(*Sinojackia*)、毛药藤

属(*Sindechites*)和虾须草属(*Sheareria*)。

13属呈华东-华中分布(表1, 图2), 即主产南岭以北至秦岭以南地区, 部分可向北延伸至西北、华北地区, 分别是短枝竹属(*Gelidocalamus*)、独花兰属(*Changnienia*)、盾果草属(*Thyrocarpus*)、银杏属(*Ginkgo*)、金钱松属(*Pseudolarix*)、白豆杉属、马蹄香属(*Saruma*)、牛鼻栓属(*Fortunearia*)、青檀属、杜仲属、猬实属(*Kolkwitzia*)、地黄属(*Rehmannia*)和车前紫草属(*Sinojohnstonia*)。

3属呈华东-华南-西南分布(表1, 图2), 分别是少穗竹属(*Oligostachyum*)、小花苣苔属、半枫荷属。4属为华东-华南分布(表1, 图2), 分别是丹霞兰属

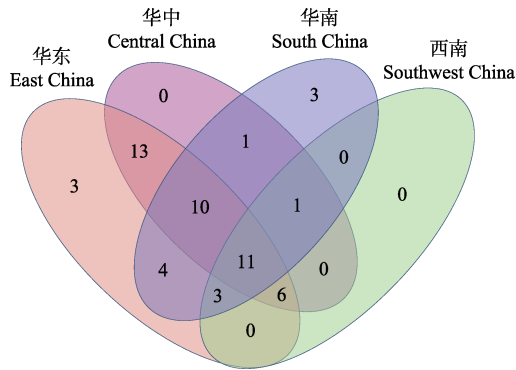


图2 罗霄山脉中国特有属分布韦恩图

Fig. 2 Venn diagram of Chinese endemic genera in the Luoxiao Mountains

(*Danxiaorchis*)、水松属(*Glyptostrobus*)、棱果花属(*Barthea*)和报春苣苔属(*Primulina*)，以上各属主要分布于长江流域及以南。

有3属为华东区系特有属(表1, 图2)，其中白穗花属(*Speirantha*)和明党参属(*Changium*)以浙皖山地为分布中心，向南延伸至罗霄山脉中部，永瓣藤属(*Monimopetalum*)分布于罗霄山脉北段及武夷山脉北段，为华东植物区系的典型代表(Wu & Wu, 1996; 吴征镒等, 2010)。

2.3 种的特有现象

罗霄山脉种子植物特有种共计1,624种(附录2)，占中国特有种总数的10.76%，包括裸子植物4科14属18种，被子植物128科505属1,606种。从特有种所属科的数量结构来看，罗霄山脉含20个以上中国特有种的科有25个，包括唇形科(87种)、蔷薇科(83种)、樟科(62种)、杜鹃花科(49种)、壳斗科(45种)、豆科(39种)、报春花科(38种)、兰科(36种)、冬青科(34种)、毛茛科(34种)、葡萄科(31种)、苦苣苔科(28种)、山茶科(27种)、绣球科(26种)、五列木科(24种)、五福花科(23种)、小檗科(23种)、天门冬科(22种)等。这些包含中国特有种较丰富的科中，大部分也是罗霄山脉植物区系的优势科或表征科，如蔷薇科、杜鹃花科、冬青科、葡萄科等(赵万义, 2017)。

整体上，罗霄山脉包含中国特有种比例在50.00%及以上的科有56科，除杜仲科、伯乐树科、旌节花科等单型科或其种系在中国较稀少的科之外，凤仙花科(特有化比例90.00%)、苦苣苔科(87.50%)、小檗科(85.19%)、黄杨科(80.00%)、杜鹃花科(76.56%)、马兜铃科(72.73%)、绣球花科(70.27%)、安息香科(69.57%)、猕猴桃科(68.57%)、

金缕梅科(66.67%)等包含种系较为丰富，其特有化程度的比例远高于中国种子植物特有率52.1%(Huang et al, 2011)，反映出罗霄山脉地区植物区系得到一定程度的分化。

2.4 罗霄山脉地区本地特有种

罗霄山脉共分布有本地特有种43种7变种，分别是江西小檗(*Berberis jiangxiensis*)、庐山景天(*Sedum lushanense*)、细枝绣球(*Hydrangea gracilis*)、多脉凤仙花(*Impatiens polyneura*)、封怀凤仙花(*I. fenghwaiana*)、井冈山木莲(*Manglietia jinggangshanensis*)、井冈栝楼(*Trichosanthes jinggangshanica*)、厚叶红山茶(*Camellia crassissima*)、汝城毛叶茶(*C. pubescens*)、井冈山厚皮香(*Ternstroemia aubrotundifolia*)、尖叶猕猴桃(*Actinidia callosa* var. *acuminata*)、井冈山猕猴桃(*A. chinensis* var. *jinggangshanensis*)、井冈山绣线梅(*Neillia jinggangshanensis*)、膜叶椴(*Tilia membranacea*)、腺果悬钩子(*Rubus glandulosocarpus*)、庐山山黑豆(*Dumasia ovatifolia*)、武功山冬青(*Ilex wugongshanensis*)、江西羊奶子(*Elaeagnus jiangxiensis*)、井冈葡萄(*Vitis jinggangensis*)、小果吴茱萸(*Euodia rutaecarpa* var. *microcarpa*)、九江三角槭(*Acer buergerianum* var. *jiujiangse*)、粗柱杜鹃(*Rhododendron crassistylum*)、井冈山杜鹃(*R. jinggangshanicum*)、上犹杜鹃(*R. seniavinii* var. *shangyoumicum*)、伏毛杜鹃(*R. strigosum*)、庐山紫金牛(*Ardisia ushanensis*)、江西蒲儿根(*Sinosenecio jiangxiensis*)、庐山疏节过路黄(*Lysimachia remota* var. *lushanensis*)、江西半蒴苣苔(*Hemiboea subacaulis* var. *jiangxiensis*)、永兴小花苣苔(*Chiritopsis yongxingensis*)、花箨唐竹(*Sinobambusa striata*)、井冈寒竹(*Gelidocalamus stellatus*)、井冈唐竹(*Sinobambusa anaurita*)、庐山玉山竹(*Yushania varians*)、九宫山细辛(*Asarum campaniflorum*)和井冈山堇菜(*Viola jinggangshanensis*)，以及2013–2019年间发表的新种，如桂东锦香草(*Phyllagathis guidongensis*)、遂川报春苣苔(*Primulina suichuanensis*)、衡山报春苣苔(*P. hengshanensis*)、张氏野海棠(*Bredia changii*)、罗霄虎耳草(*Saxifraga luoxiaoensis*)、神农虎耳草(*S. shennongii*)、纤秀冬青(*Ilex venusta*)、小果马银花(*Rhododendron microcarpum*)、湖北羽叶毛茛(*Primula hubeiensis*)、九宫山羽叶毛茛(*P. jiugongshanensis*)、绿花白丝草

(*Chamaelirium viridiflorum*)、杨氏丹霞兰(*Danxiaorchis yangii*)、武功山春蓼(*Persicaria wugongshanensis*)和武功山异黄精(*Heteropolygonatum wugongshanensis*)。生境的异质性和多样化可能是罗霄山脉地区特有现象较为丰富的重要原因。特有种江西蒲儿根、小果马银花等均产海拔1,200 m以上山坡;桂东锦香草、神农虎耳草、罗霄虎耳草仅见于山谷溪边的阴湿石壁上;而永兴小花苣苔、遂川报春苣苔、衡山报春苣苔等则仅分布于丹霞地貌中。罗霄山脉分布的各类区域特有种,充分体现出保护该地区自然环境的重要性,而近年来不断发现的新物种,也说明进一步加强该地区生物多样性考察的必要性。

3 罗霄山脉种子植物区系残遗成分

3.1 子遗属的组成

根据子遗种、子遗属的概念和甄别原则(Lomolino et al, 2006; 廖文波等, 2014; Tang et al, 2018),统计得出罗霄山脉地区共有子遗属165属289种,其中裸子植物19属27种,被子植物147属262种(表2,附录3)。从生态型上来看,罗霄山脉地区子遗属以木本属为主,达132属,草本属有33属。

此外,单型属达46属,寡种属(世界仅分布2–5种)52属,表明本区子遗属具有明显的分类学子遗特征,反映出罗霄山脉植物区系的古老性。

3.2 子遗属的地理分布格局

罗霄山脉地区的子遗属地理分布区类型组成有:世界广布属4属,其中有3属为原始的水生植物,即莼菜属(*Brasenia*)、荇菜属(*Nymphoides*)和睡莲属(*Nymphaea*),另有杠柳属(*Periploca*)广布于亚洲、欧洲及热带非洲。热带性分布属32属,除去以美洲、大洋洲为分布中心的罗汉松属(*Podocarpus*)、古柯属(*Erythroxylum*)、芭蕉属(*Musa*)、无患子属(*Sapindus*)外,均为单型属或寡种属,其中热带亚洲分布属占25属。温带性分布属相当丰富,共129属,其中以东亚–北美间断分布属(31属)、东亚特有属(50属)、中国特有属(30属)为主。

属的分布区类型、空间地理分布格局的分析结果表明,子遗属在罗霄山脉地区以及与中国子遗属整体上的地理分布格局相一致(廖文波等, 2014),即以东亚–北美间断分布属、东亚特有属、中国特有属、热带亚洲分布属占优势,主要以东亚大陆东部、南部为分布中心,是为典型的东亚植物区系成分(吴征镒等, 2006)。

表2 罗霄山脉地区种子植物区系子遗属及其种数组成(罗霄山脉/中国/世界)

Table 2 Relict genera of spermatophyte flora and its species number (Luoxiao Mountains/China/world) in the Luoxiao Mountains

序号 No.	科 Family	属 Genus	种数 No. of species	子遗属类型 Relict type	属分布区类型 Genera areal type
1	银杏科 Ginkgoaceae	银杏属 <i>Ginkgo</i>	1/1/1	活化石 Living fossil	中国特有 Endemic to China
2	松科 Pinaceae	冷杉属 <i>Abies</i>	1/20/47	地理子遗 Geo-relict	北温带分布 North Temperate
3	松科 Pinaceae	银杉属 <i>Cathaya</i>	1/1/1	活化石 Living fossil	中国特有 Endemic to China
4	松科 Pinaceae	油杉属 <i>Keteleeria</i>	2/3/3	地理子遗 Geo-relict	东亚分布 East Asia
5	松科 Pinaceae	长苞铁杉属 <i>Nothotsuga</i>	1/1/1	分类子遗 Tax-relict	东亚分布 East Asia
6	松科 Pinaceae	金钱松属 <i>Pseudolarix</i>	1/1/1	地理子遗 Geo-relict	中国特有 Endemic to China
7	松科 Pinaceae	铁杉属 <i>Tsuga</i>	1/4/9	地理子遗 Geo-relict	东亚及北美间断分布 East Asia & North America Disjuncted
8	罗汉松科 Podocarpaceae	竹柏属 <i>Nageia</i>	1/3/5	分类子遗 Tax-relict	热带亚洲分布 Tropics Asia
9	罗汉松科 Podocarpaceae	罗汉松属 <i>Podocarpus</i>	2/7/97	地理子遗 Geo-relict	泛热带分布 Pantropic
10	柏科 Cupressaceae	柳杉属 <i>Cryptomeria</i>	1/1/1	地理子遗 Geo-relict	东亚分布 East Asia
11	柏科 Cupressaceae	杉木属 <i>Cunninghamia</i>	1/2/2	地理子遗 Geo-relict	中国特有 Endemic to China
12	柏科 Cupressaceae	福建柏属 <i>Fokienia</i>	1/1/1	分类子遗 Tax-relict	热带亚洲分布 Tropics Asia
13	柏科 Cupressaceae	水松属 <i>Glyptostrobus</i>	1/1/1	活化石 Living fossil	东亚分布 East Asia
14	柏科 Cupressaceae	刺柏属 <i>Juniperus</i>	2/23/67	分类子遗 Tax-relict	北温带分布 North Temperate
15	红豆杉科 Taxaceae	穗花杉属 <i>Amentotaxus</i>	1/3/6	地理子遗 Geo-relict	东亚分布 East Asia
16	红豆杉科 Taxaceae	三尖杉属 <i>Cephalotaxus</i>	4/6/11	地理子遗 Geo-relict	东亚分布 East Asia

表2 (续) Table 2 (continued)

序号 No.	科 Family	属 Genus	种数 No. of species	孑遗属类型 Relict type	属分布区类型 Genera areal type
17	红豆杉科 Taxaceae	白豆杉属 <i>Pseudotaxus</i>	1/1/1	地理孑遗	Geo-relict 中国特有 Endemic to China
18	红豆杉科 Taxaceae	红豆杉属 <i>Taxus</i>	1/7/12	地理孑遗	Geo-relict 北温带分布 North Temperate
19	红豆杉科 Taxaceae	榧树属 <i>Torreya</i>	1/4/6	地理孑遗	Geo-relict 东亚及北美间断分布 East Asia & North America Disjuncted
20	莼菜科 Cabombaceae	莼菜属 <i>Brasenia</i>	1/1/1	地理孑遗	Geo-relict 世界广布 Cosmopolitan
21	睡莲科 Nymphaeaceae	芡属 <i>Euryale</i>	1/1/1	分类孑遗	Tax-relict 东亚分布 East Asia
22	睡莲科 Nymphaeaceae	睡莲属 <i>Nymphaea</i>	1/5/50	分类孑遗	Tax-relict 世界广布 Cosmopolitan
23	五味子科 Schisandraceae	八角属 <i>Illicium</i>	6/27/40	分类孑遗	Tax-relict 东亚及北美间断分布 East Asia & North America Disjuncted
24	五味子科 Schisandraceae	五味子属 <i>Schisandra</i>	6/19/22	分类孑遗	Tax-relict 东亚及北美间断分布 East Asia & North America Disjuncted
25	三白草科 Saururaceae	三白草属 <i>Saururus</i>	1/1/2	分类孑遗	Tax-relict 东亚及北美间断分布 East Asia & North America Disjuncted
26	马兜铃科 Aristolochiaceae	马蹄香属 <i>Saruma</i>	1/1/1	地理孑遗	Geo-relict 中国特有 Endemic to China
27	木兰科 Magnoliaceae	鹅掌楸属 <i>Liriodendron</i>	1/1/2	分类孑遗	Tax-relict 东亚及北美间断分布 East Asia & North America Disjuncted
28	木兰科 Magnoliaceae	厚朴属 <i>Houpoëa</i>	1/3/9	分类孑遗	Tax-relict 东亚及北美间断分布 East Asia & North America Disjuncted
29	木兰科 Magnoliaceae	木莲属 <i>Manglietia</i>	4/29/40	地理孑遗	Geo-relict 热带亚洲分布 Tropics Asia
30	木兰科 Magnoliaceae	天女花属 <i>Oyama</i>	1/4/4	分类孑遗	Tax-relict 东亚分布 East Asia
31	木兰科 Magnoliaceae	拟单性木兰属 <i>Parakmeria</i>	1/5/5	分类孑遗	Tax-relict 中国特有 Endemic to China
32	木兰科 Magnoliaceae	玉兰属 <i>Yulania</i>	6/18/25	地理孑遗	Geo-relict 东亚及北美间断分布 East Asia & North America Disjuncted
33	蜡梅科 Calycanthaceae	蜡梅属 <i>Chimonanthus</i>	3/6/6	地理孑遗	Geo-relict 中国特有 Endemic to China
34	樟科 Lauraceae	檫木属 <i>Sassafras</i>	1/2/3	地理孑遗	Geo-relict 东亚及北美间断分布 East Asia & North America Disjuncted
35	金粟兰科 Chloranthaceae	草珊瑚属 <i>Sarcandra</i>	1/2/3	分类孑遗	Tax-relict 热带亚洲分布 Tropics Asia
36	菖蒲科 Acoraceae	菖蒲属 <i>Acorus</i>	2/2/2	分类孑遗	Tax-relict 东亚及北美间断分布 East Asia & North America Disjuncted
37	泽泻科 Alismataceae	毛茛泽泻属 <i>Ranalisma</i>	1/1/2	分类孑遗	Tax-relict 热带亚洲至热带非洲分布 Tropics Asia to Tropics Africa
38	无叶莲科 Petrosaviaceae	无叶莲属 <i>Petrosavia</i>	1/2/3	地理孑遗	Geo-relict 热带亚洲分布 Tropics Asia
39	薯蓣科 Dioscoreaceae	裂果薯属 <i>Schizocapsa</i>	1/2/2	分类孑遗	Tax-relict 热带亚洲分布 Tropics Asia
40	藜芦科 Melanthiaceae	丫蕊花属 <i>Ypsilandra</i>	1/4/5	地理孑遗	Geo-relict 东亚分布 East Asia
41	秋水仙科 Colchicaceae	万寿竹属 <i>Disporum</i>	7/15/21	地理孑遗	Geo-relict 东亚分布 East Asia
42	天门冬科 Asparagaceae	绵枣儿属 <i>Barnardia</i>	1/1/2	地理孑遗	Geo-relict 旧世界温带分布 Old World Temperate
43	棕榈科 Arecaceae	棕榈属 <i>Trachycarpus</i>	1/3/8	分类孑遗	Tax-relict 东亚分布 East Asia
44	鸭跖草科 Commelinaceae	竹叶吉祥草属 <i>Spatholirion</i>	1/2/3	地理孑遗	Geo-relict 热带亚洲分布 Tropics Asia
45	芭蕉科 Musaceae	芭蕉属 <i>Musa</i>	1/11/30	地理孑遗	Geo-relict 旧世界热带分布 Old World Tropics
46	领春木科 Eupteleaceae	领春木属 <i>Euptelea</i>	1/1/2	分类孑遗	Tax-relict 东亚分布 East Asia
47	罂粟科 Papaveraceae	血水草属 <i>Eomecon</i>	1/1/1	地理孑遗	Geo-relict 中国特有 Endemic to China
48	罂粟科 Papaveraceae	荷青花属 <i>Hylomecon</i>	1/1/1	地理孑遗	Geo-relict 东亚分布 East Asia
49	木通科 Lardizabalaceae	木通属 <i>Akebia</i>	4/5/6	分类孑遗	Tax-relict 东亚分布 East Asia
50	木通科 Lardizabalaceae	猫儿屎属 <i>Decaisnea</i>	1/1/1	地理孑遗	Geo-relict 东亚分布 East Asia
51	木通科 Lardizabalaceae	大血藤属 <i>Sargentodoxa</i>	1/1/1	分类孑遗	Tax-relict 热带亚洲分布 Tropics Asia
52	木通科 Lardizabalaceae	串果藤属 <i>Sinofranchetia</i>	1/1/1	地理孑遗	Geo-relict 中国特有 Endemic to China
53	防己科 Menispermaceae	蝙蝠葛属 <i>Menispermum</i>	1/1/4	分类孑遗	Tax-relict 东亚及北美间断分布 East Asia & North America Disjuncted
54	防己科 Menispermaceae	风龙属 <i>Sinomenium</i>	1/1/2	分类孑遗	Tax-relict 东亚分布 East Asia
55	小檗科 Berberidaceae	鬼臼属 <i>Dysosma</i>	2/7/7	地理孑遗	Geo-relict 东亚分布 East Asia
56	小檗科 Berberidaceae	南天竹属 <i>Nandina</i>	1/1/1	地理孑遗	Geo-relict 东亚分布 East Asia
57	小檗科 Berberidaceae	桃儿七属 <i>Sinopodophyllum</i>	1/1/2	地理孑遗	Geo-relict 东亚分布 East Asia
58	毛茛科 Ranunculaceae	天葵属 <i>Semiaquilegia</i>	1/2/2	分类孑遗	Tax-relict 东亚分布 East Asia

表2 (续) Table 2 (continued)

序号科 No. Family	属 Genus	种数 No. of species	子遗属类型 Relict type	属分布区类型 Genera areal type
59 黄杨科 Buxaceae	板凳果属 <i>Pachysandra</i>	2/2/3	地理子遗 Geo-relict	东亚及北美间断分布 East Asia & North America Disjuncted
60 蕈树科 Altingiaceae	蕈树属 <i>Altingia</i>	2/8/11	分类子遗 Tax-relict	热带亚洲分布 Tropics Asia
61 蕈树科 Altingiaceae	枫香树属 <i>Liquidambar</i>	2/2/5	分类子遗 Tax-relict	东亚及北美间断分布 East Asia & North America Disjuncted
62 蕈树科 Altingiaceae	半枫荷属 <i>Semiliquidambar</i>	1/3/3	分类子遗 Tax-relict	中国特有 Endemic to China
63 金缕梅科 Hamamelidaceae	蜡瓣花属 <i>Corylopsis</i>	4/20/29	分类子遗 Tax-relict	东亚分布 East Asia
64 金缕梅科 Hamamelidaceae	双花木属 <i>Disanthus</i>	1/1/2	分类子遗 Tax-relict	东亚分布 East Asia
65 金缕梅科 Hamamelidaceae	蚊母树属 <i>Distylium</i>	4/12/18	分类子遗 Tax-relict	热带亚洲分布 Tropics Asia
66 金缕梅科 Hamamelidaceae	秀柱花属 <i>Eustigma</i>	1/3/3	分类子遗 Tax-relict	热带亚洲分布 Tropics Asia
67 金缕梅科 Hamamelidaceae	马蹄荷属 <i>Exbucklandia</i>	1/3/4	分类子遗 Tax-relict	热带亚洲分布 Tropics Asia
68 金缕梅科 Hamamelidaceae	牛鼻栓属 <i>Fortunearia</i>	1/1/1	分类子遗 Tax-relict	中国特有 Endemic to China
69 金缕梅科 Hamamelidaceae	金缕梅属 <i>Hamamelis</i>	1/1/6	分类子遗 Tax-relict	东亚及北美间断分布 East Asia & North America Disjuncted
70 金缕梅科 Hamamelidaceae	榿木属 <i>Loropetalum</i>	1/3/3	分类子遗 Tax-relict	东亚分布 East Asia
71 金缕梅科 Hamamelidaceae	水丝梨属 <i>Sycopsis</i>	2/2/3	分类子遗 Tax-relict	热带亚洲分布 Tropics Asia
72 连香树科 Cercidiphyllaceae	连香树属 <i>Cercidiphyllum</i>	1/1/2	分类子遗 Tax-relict	东亚分布 East Asia
73 扯根菜科 Penthoraceae	扯根菜属 <i>Penthorum</i>	1/1/2	分类子遗 Tax-relict	东亚及北美间断分布 East Asia & North America Disjuncted
74 葡萄科 Vitaceae	地锦属 <i>Parthenocissus</i>	7/9/13	地理子遗 Geo-relict	东亚及北美间断分布 East Asia & North America Disjuncted
75 豆科 Fabaceae	紫荆属 <i>Cercis</i>	3/5/9	地理子遗 Geo-relict	北温带分布 North Temperate
76 豆科 Fabaceae	香槐属 <i>Cladrastis</i>	2/6/8	地理子遗 Geo-relict	东亚及北美间断分布 East Asia & North America Disjuncted
77 豆科 Fabaceae	皂荚属 <i>Gleditsia</i>	3/6/16	地理子遗 Geo-relict	东亚及北美间断分布 East Asia & North America Disjuncted
78 豆科 Fabaceae	肥皂荚属 <i>Gymnocladus</i>	1/1/5	地理子遗 Geo-relict	东亚及北美间断分布 East Asia & North America Disjuncted
79 豆科 Fabaceae	紫藤属 <i>Wisteria</i>	1/4/6	地理子遗 Geo-relict	东亚及北美间断分布 East Asia & North America Disjuncted
80 鼠李科 Rhamnaceae	枳椇属 <i>Hovenia</i>	3/3/3	地理子遗 Geo-relict	东亚分布 East Asia
81 鼠李科 Rhamnaceae	马甲子属 <i>Paliurus</i>	3/5/5	地理子遗 Geo-relict	10. 旧世界温带分布 Old World Temperate
82 榆科 Ulmaceae	刺榆属 <i>Hemiptelea</i>	1/1/1	分类子遗 Tax-relict	东亚分布 East Asia
83 榆科 Ulmaceae	榆属 <i>Ulmus</i>	9/21/40	分类子遗 Tax-relict	北温带分布 North Temperate
84 榆科 Ulmaceae	榉属 <i>Zelkova</i>	3/3/5	分类子遗 Tax-relict	10. 旧世界温带分布 Old World Temperate
85 大麻科 Cannabaceae	青檀属 <i>Pteroceltis</i>	1/1/1	分类子遗 Tax-relict	中国特有 Endemic to China
86 壳斗科 Fagaceae	栗属 <i>Castanea</i>	3/4/12	地理子遗 Geo-relict	北温带分布 North Temperate
87 壳斗科 Fagaceae	水青冈属 <i>Fagus</i>	3/4/10	分类子遗 Tax-relict	北温带分布 North Temperate
88 胡桃科 Juglandaceae	山核桃属 <i>Carya</i>	1/4/15	分类子遗 Tax-relict	东亚及北美间断分布 East Asia & North America Disjuncted
89 胡桃科 Juglandaceae	青钱柳属 <i>Cyclocarya</i>	1/1/1	分类子遗 Tax-relict	中国特有 Endemic to China
90 胡桃科 Juglandaceae	黄杞属 <i>Engelhardia</i>	2/6/8	地理子遗 Geo-relict	热带亚洲分布 Tropics Asia
91 胡桃科 Juglandaceae	胡桃属 <i>Juglans</i>	4/5/20	地理子遗 Geo-relict	北温带分布 North Temperate
92 胡桃科 Juglandaceae	化香树属 <i>Platycarya</i>	1/2/2	分类子遗 Tax-relict	东亚分布 East Asia
93 胡桃科 Juglandaceae	枫杨属 <i>Pterocarya</i>	2/7/8	地理子遗 Geo-relict	1温带亚洲分布 Temperate Asia
94 桦木科 Betulaceae	榛属 <i>Corylus</i>	2/7/20	地理子遗 Geo-relict	北温带分布 North Temperate
95 马桑科 Coriariaceae	马桑属 <i>Coriaria</i>	1/3/15	地理子遗 Geo-relict	北温带分布 North Temperate
96 卫矛科 Celastraceae	永瓣藤属 <i>Monimopetalum</i>	1/1/1	分类子遗 Tax-relict	中国特有 Endemic to China
97 卫矛科 Celastraceae	雷公藤属 <i>Tripterygium</i>	2/3/4	分类子遗 Tax-relict	东亚分布 East Asia
98 古柯科 Erythroxylaceae	古柯属 <i>Erythroxylum</i>	1/2/200	分类子遗 Tax-relict	泛热带分布 Pantropic
99 金丝桃科 Hypericaceae	三腺金丝桃属 <i>Triadenum</i>	1/2/6	地理子遗 Geo-relict	东亚及北美间断分布 East Asia & North America Disjuncted
100 杨柳科 Salicaceae	山桂花属 <i>Bennettiodendron</i>	1/4/6	分类子遗 Tax-relict	热带亚洲分布 Tropics Asia
101 杨柳科 Salicaceae	山桐子属 <i>Idesia</i>	1/1/1	分类子遗 Tax-relict	东亚分布 East Asia
102 杨柳科 Salicaceae	山拐枣属 <i>Poliothyrsis</i>	1/1/1	分类子遗 Tax-relict	中国特有 Endemic to China

表2 (续) Table 2 (continued)

序号 No.	科 Family	属 Genus	种数 No. of species	子遗属类型 Relict type	属分布区类型 Genera areal type
103	叶下珠科 Phyllanthaceae	秋枫属 <i>Bischofia</i>	1/2/2	分类子遗 Tax-relict	热带亚洲分布 Tropics Asia
104	野牡丹科 Melastomataceae	棱果花属 <i>Barthea</i>	1/1/1	地理子遗 Geo-relict	中国特有 Endemic to China
105	省沽油科 Staphyleaceae	野鸦椿属 <i>Euscaphis</i>	2/1/1	地理子遗 Geo-relict	东亚分布 East Asia
106	省沽油科 Staphyleaceae	省沽油属 <i>Staphylea</i>	2/6/13	地理子遗 Geo-relict	北温带分布 North Temperate
107	旌节花科 Stachyuraceae	旌节花属 <i>Stachyurus</i>	2/7/8	地理子遗 Geo-relict	东亚分布 East Asia
108	瘦椒树科 Tapisciaceae	瘦椒树属 <i>Tapiscia</i>	1/2/6	地理子遗 Geo-relict	中国特有 Endemic to China
109	漆树科 Anacardiaceae	南酸枣属 <i>Choerospondias</i>	1/1/1	分类子遗 Tax-relict	东亚分布 East Asia
110	无患子科 Sapindaceae	七叶树属 <i>Aesculus</i>	1/4/13	分类子遗 Tax-relict	北温带分布 North Temperate
111	无患子科 Sapindaceae	伞花木属 <i>Eurycorymbus</i>	1/1/1	地理子遗 Geo-relict	中国特有 Endemic to China
112	无患子科 Sapindaceae	栾属 <i>Koelreuteria</i>	1/3/4	分类子遗 Tax-relict	东亚分布 East Asia
113	无患子科 Sapindaceae	无患子属 <i>Sapindus</i>	1/4/10	地理子遗 Geo-relict	东亚(热带、亚热带)和热带南美间断分布 Tropics & Subtropics East Asia & Tropical America Disjuncted
114	芸香科 Rutaceae	臭常山属 <i>Orixa</i>	1/1/1	地理子遗 Geo-relict	东亚分布 East Asia
115	芸香科 Rutaceae	黄檗属 <i>Phellodendron</i>	2/2/4	地理子遗 Geo-relict	东亚分布 East Asia
116	芸香科 Rutaceae	茵芋属 <i>Skimmia</i>	1/5/6	地理子遗 Geo-relict	东亚分布 East Asia
117	芸香科 Rutaceae	飞龙掌血属 <i>Toddalia</i>	1/1/1	地理子遗 Geo-relict	热带亚洲至热带非洲分布 Tropics Asia to Tropics Africa
118	苦木科 Simaroubaceae	苦木属 <i>Picrasma</i>	1/2/9	地理子遗 Geo-relict	东亚(热带、亚热带)和热带南美间断分布 Tropics & Subtropics East Asia & Tropical America Disjuncted
119	锦葵科 Malvaceae	梧桐属 <i>Firmiana</i>	1/7/16	分类子遗 Tax-relict	东亚分布 East Asia
120	锦葵科 Malvaceae	梭罗树属 <i>Reevesia</i>	2/15/25	地理子遗 Geo-relict	热带亚洲分布 Tropics Asia
121	叠珠树科 Akaniaceae	伯乐树属 <i>Bretschneidera</i>	1/1/1	分类子遗 Tax-relict	热带亚洲分布 Tropics Asia
122	檀香科 Santalaceae	檀梨属 <i>Pyralia</i>	1/1/2	地理子遗 Geo-relict	东亚及北美间断分布 East Asia & North America Disjuncted
123	蓝果树科 Nyssaceae	喜树属 <i>Camptotheca</i>	1/2/2	分类子遗 Tax-relict	中国特有 Endemic to China
124	蓝果树科 Nyssaceae	蓝果树属 <i>Nyssa</i>	1/3/7	地理子遗 Geo-relict	东亚及北美间断分布 East Asia & North America Disjuncted
125	绣球科 Hydrangeaceae	草绣球属 <i>Cardiandra</i>	1/2/3	地理子遗 Geo-relict	东亚分布 East Asia
126	绣球科 Hydrangeaceae	蛛网萼属 <i>Platycrater</i>	1/1/1	分类子遗 Tax-relict	东亚分布 East Asia
127	绣球科 Hydrangeaceae	钻地风属 <i>Schizophragma</i>	4/6/7	地理子遗 Geo-relict	东亚分布 East Asia
128	山茱萸科 Cornaceae	山茱萸属 <i>Cornus</i>	12/25/55	分类子遗 Tax-relict	北温带分布 North Temperate
129	五列木科 Pentaphylacaceae	茶梨属 <i>Anneslea</i>	1/1/3	分类子遗 Tax-relict	热带亚洲分布 Tropics Asia
130	五列木科 Pentaphylacaceae	五列木属 <i>Pentaphyllax</i>	1/1/1	分类子遗 Tax-relict	热带亚洲分布 Tropics Asia
131	山茶科 Theaceae	紫茎属 <i>Stewartia</i>	5/15/20	地理子遗 Geo-relict	东亚及北美间断分布 East Asia & North America Disjuncted
132	安息香科 Styracaceae	赤杨叶属 <i>Alniphyllum</i>	1/3/3	地理子遗 Geo-relict	热带亚洲分布 Tropics Asia
133	安息香科 Styracaceae	山茱萸属 <i>Huodendron</i>	1/3/4	分类子遗 Tax-relict	热带亚洲分布 Tropics Asia
134	安息香科 Styracaceae	陀螺果属 <i>Meliiodendron</i>	1/1/1	地理子遗 Geo-relict	中国特有 Endemic to China
135	安息香科 Styracaceae	银钟花属 <i>Perkinsiodendron</i>	1/1/1	分类子遗 Tax-relict	中国特有 Endemic to China
136	安息香科 Styracaceae	白辛树属 <i>Pterostyrax</i>	2/2/3	地理子遗 Geo-relict	东亚分布 East Asia
137	安息香科 Styracaceae	木瓜红属 <i>Rehderodendron</i>	1/5/6	地理子遗 Geo-relict	东亚分布 East Asia
138	安息香科 Styracaceae	秤锤树属 <i>Sinojackia</i>	2/5/5	地理子遗 Geo-relict	中国特有 Endemic to China
139	猕猴桃科 Actinidiaceae	藤山柳属 <i>Clematoclethra</i>	1/1/1	分类子遗 Tax-relict	中国特有 Endemic to China
140	杜鹃花科 Ericaceae	吊钟花属 <i>Enkianthus</i>	3/7/12	分类子遗 Tax-relict	东亚分布 East Asia
141	杜鹃花科 Ericaceae	珍珠花属 <i>Lyonia</i>	1/5/6	分类子遗 Tax-relict	东亚及北美间断分布 East Asia & North America Disjuncted
142	杜鹃花科 Ericaceae	假沙晶兰属 <i>Monotropastrum</i>	1/2/2	分类子遗 Tax-relict	热带亚洲分布 Tropics Asia
143	杜仲科 Eucommiaceae	杜仲属 <i>Eucommia</i>	1/1/1	分类子遗 Tax-relict	中国特有 Endemic to China
144	丝缨花科 Garryaceae	桃叶珊瑚属 <i>Aucuba</i>	4/10/10	地理子遗 Geo-relict	东亚分布 East Asia
145	茜草科 Rubiaceae	香果树属 <i>Emmenopterys</i>	1/1/1	地理子遗 Geo-relict	热带亚洲分布 Tropics Asia
146	钩吻科 Gelsemiaceae	钩吻属 <i>Gelsemium</i>	1/1/3	地理子遗 Geo-relict	东亚及北美间断分布 East Asia & North America Disjuncted
147	夹竹桃科 Apocynaceae	杠柳属 <i>Periploca</i>	1/6/10	地理子遗 Geo-relict	世界广布 Cosmopolitan
148	夹竹桃科 Apocynaceae	毛药藤属 <i>Sindechites</i>	1/1/1	地理子遗 Geo-relict	中国特有 Endemic to China
149	木犀科 Oleaceae	流苏树属 <i>Chionanthus</i>	2/7/80	地理子遗 Geo-relict	东亚及北美间断分布 East Asia & North America Disjuncted
150	车前科 Plantaginaceae	幌菊属 <i>Ellisiophyllum</i>	1/1/1	地理子遗 Geo-relict	热带亚洲分布 Tropics Asia

表2 (续) Table 2 (continued)

序号 No.	科 Family	属 Genus	种数 No. of species	子遗属类型 Relict type	属分布区类型 Genera areal type
151	车前科 Plantaginaceae	茶菱属 <i>Trapella</i>	1/1/2	地理子遗 Geo-relict	东亚分布 East Asia
152	紫葳科 Bignoniaceae	梓属 <i>Catalpa</i>	1/4/13	分类子遗 Tax-relict	东亚及北美间断分布 East Asia & North America Disjuncted
153	唇形科 Lamiaceae	毛药花属 <i>Bostrychanthera</i>	1/2/2	地理子遗 Geo-relict	中国特有 Endemic to China
154	透骨草科 Phrymaceae	透骨草属 <i>Phryma</i>	1/1/1	地理子遗 Geo-relict	东亚及北美间断分布 East Asia & North America Disjuncted
155	泡桐科 Paulowniaceae	泡桐属 <i>Paulownia</i>	4/6/7	地理子遗 Geo-relict	东亚分布 East Asia
156	青菜叶科 Helwingiaceae	青菜叶属 <i>Helwingia</i>	2/4/4	分类子遗 Tax-relict	东亚分布 East Asia
157	五福花科 Adoxaceae	接骨木属 <i>Sambucus</i>	2/4/10	地理子遗 Geo-relict	北温带分布 North Temperate
158	桔梗科 Campanulaceae	袋果草属 <i>Peracarpa</i>	1/1/1	分类子遗 Tax-relict	东亚分布 East Asia
159	睡菜科 Menyanthaceae	苻菜属 <i>Nymphoides</i>	3/6/57	分类子遗 Tax-relict	世界广布 Cosmopolitan
160	忍冬科 Caprifoliaceae	双盾木属 <i>Dipelta</i>	1/3/3	地理子遗 Geo-relict	中国特有 Endemic to China
161	忍冬科 Caprifoliaceae	猬实属 <i>Kolkwitzia</i>	1/1/1	分类子遗 Tax-relict	中国特有 Endemic to China
162	忍冬科 Caprifoliaceae	锦带花属 <i>Weigela</i>	2/2/10	分类子遗 Tax-relict	东亚分布 East Asia
163	五加科 Araliaceae	刺楸属 <i>Kalopanax</i>	1/1/1	分类子遗 Tax-relict	东亚分布 East Asia
164	五加科 Araliaceae	人参属 <i>Panax</i>	2/8/11	分类子遗 Tax-relict	东亚及北美间断分布 East Asia & North America Disjuncted
165	五加科 Araliaceae	通脱木属 <i>Tetrapanax</i>	1/1/1	地理子遗 Geo-relict	中国特有 Endemic to China

4 罗霄山脉植物区系的残遗性

以中国大陆为主体的东亚地区,尤其是东南部亚热带季风区,是第三纪子遗属、特有属的重要保存中心(Milne & Abbott, 2002; Qian & Ricklefs, 2004; Tang et al, 2018),那些特征属是中国东南部亚热带植物区系的重要特征(沈泽昊和张新时, 2000)。罗霄山脉分布有子遗属 165 属,占罗霄山脉总属数的 14.90%,充分体现了其区系的古老性、残遗性。本地区分布的 55 个中国特有属,同样以具有木本生态型的古特有属占优势,如银杉属、银杏属、青檀属、伯乐树属等,在地质时期均具有丰富而广泛的化石记录,无疑地处中国东南部季风区的罗霄山脉是重要的第三纪子遗植物群重要的保存地之一。

罗霄山脉地区所分布的子遗属、古特有属是第三纪时期的北方热带植物群(boreotropical flora) (Wolfe, 1975)及北极-第三纪植物群(Arcto-Tertiary flora) (Engler, 1879; Mai, 1991)的残遗成分,在地质时期气候波动的影响下进一步演化、变迁形成了现代分布格局。古近纪古植物群研究表明,罗霄山脉北段曾受干旱气候带的严重影响,发展成为副热带干旱植物区,而南段则孕育出常绿-落叶阔叶林植被型(陶君容,1992)。这里所指的常绿-落叶阔叶林植被型,与Wolfe (1975)提出的第三纪北方热带植物群中温植物(mesotherms flora),以及现代亚热带起源性质的华夏植物区系(张宏达, 1962)是相一致的。以现代分布中心在南岭、云贵高原地区的常绿植物为代表,如蕈树属(*Altingia*)、水丝梨属(*Sycopsis*)、

秀柱花属(*Eustigma*)、茶梨属(*Anneslea*)、五列木属(*Pentaphylax*)、马蹄荷属(*Exbucklandia*)、木莲属(*Manglietia*)、棱果花属、油杉属(*Keteleeria*)等,属于热带亚洲分布的子遗属,这可能是第三纪时期的北方热带植物区系成分向罗霄山脉渗入的结果。

青藏高原抬升之后,东亚季风气候逐步形成(An et al, 2001, Sun & Wang, 2005),中国中部的干旱带范围西移(陶君容, 2000),使得罗霄山脉地区进一步成为北极-第三纪成分和北热带成分的交汇、保存中心。北极-第三纪植物群是晚白垩纪和古近纪时期分布于泛北极地区的落叶阔叶林植被(Engler, 1879; Chaney, 1947; Mai, 1991),在中新世以来的气候波动的影响下逐渐破碎化,其现代分布区类型呈现出泛北极、东亚-欧洲-北美间断分布、东亚北美间断分布、东亚分布、北美分布、欧亚分布等模式(Mai, 1991)。罗霄山脉分布的子遗属中,如胡桃属(*Juglans*)、七叶树属(*Aesculus*)、山茱萸属(*Cornus*)、冷杉属(*Abies*)、鹅掌楸属(*Liriodendron*)、紫茎属(*Stewartia*)、银钟花属、金钱松属、蓝果树属(*Nyssa*)、檫木属(*Sassafras*)、枳椇属(*Hovenia*)、刺楸属(*Kalopanax*)、金缕梅属(*Hamamelis*)等均是北极-第三纪植物群的特征性成分(Engler, 1882; Chaney, 1947; 孙航, 2002; 周浙昆和Momohara, 2005),其中在新世以来的全球气候整体降温的影响下,因分布区逐渐缩减而残存至罗霄山脉地区。

第四纪的气候波动造成大陆东南部植被带向南迁移,大量古老子遗属、特有属的分布区在冰期的影响下,不断退缩至中国亚热带山地避难所(Harrison

et al, 2001; Manchester et al, 2009; Wang et al, 2009)。子遗种、古特有种的丰富程度是判断一个地区是否为生物避难所的参考指标(胡忠俊, 2013), 廖文波等(2014)针对井冈山、武夷山、峨眉山等地区子遗种的丰富程度进行了比较, 认为地处罗霄山脉中段的井冈山地区是重要的生物避难所。近年来针对银杉(*Cathaya argyrophylla*) (Wang & Ge, 2006)、大血藤(*Sargentodoxa cuneata*) (Tian et al, 2015)、青钱柳属(Kou et al, 2016)、欏木(*Loropetalum chinense*) (Gong et al, 2016)、血水草(*Eomecon chionantha*) (Tian et al, 2018)、福建柏(Yin et al, 2020)等子遗种的谱系地理学研究, 亦证实罗霄山脉在冰期-间冰期是重要的生物保存地及重新扩散的源头。

罗霄山脉地区植物区系的特有及残遗现象形成受到了历史时期气候带变迁的强烈影响, 既保存有丰富的北方热带植物群子遗成分, 同时也有丰富的北极-第三纪子遗成分。这使得本地区种子植物古特有属和子遗现象非常明显, 包括丰富的系统地位孤立、古老的裸子植物、被子植物类群。尤其是许多特征性的子遗植物群落, 如在低海拔地区保存有大果马蹄荷(*Exbucklandia tonkinensis*)、蕈树(*Altingia chinensis*)、木莲(*Manglietia fordiana*)等季雨林性质的常绿阔叶林群落; 中海拔分布有蓝果树(*Nyssa sinensis*)、檫木(*Sassafras tzumu*)、伯乐树、银钟花(*Perkinsiodendron macgregorii*)等落叶性阔叶林群落; 以及温性、暖温性的福建柏(*Fokienia hodginsii*)、穗花杉(*Amentotaxus argotaenia*)、资源冷杉、银杉、长苞铁杉(*Nothotsuga longibracteata*)等占优势的针叶林、针阔叶混交林群落。毫无疑问, 罗霄山脉尤其是其中、南段是一个典型避难所性质的第三纪子遗植物群, 具有重要的生物多样性研究和保护价值。

参考文献

- An Z, Kutzbach JE, Prell WL, Porter SC (2001) Evolution of Asian monsoon and phased uplift of the Himalaya-Tibetan Plateau since late Miocene time. *Nature*, 411, 62–66.
- APG IV (2016) An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 181, 1–20.
- Chaney RW (1947) Tertiary centers and migration routes. *Ecological Monographs*, 17, 139–148.
- Chang HD (1962) Floristic characteristics of Guangdong Province. *Acta Scientiarum Naturalium Universitatis Sunyatseni*, 7(1), 1–34. (in Chinese with English abstract) [张宏达 (1962) 广东植物区系的特点. 中山大学学报(自然科学版), 7(1), 1–34.]
- Editorial Committee of Flora of Jiangxi (2004) *Flora of Jiangxi* (Vol. 2). China Science and Technology Press, Beijing. (in Chinese) [江西植物志编委会 (2004) 江西植物志 (第2卷). 中国科学技术出版社, 北京.]
- Editorial Committee of Flora of Jiangxi (2014) *Flora of Jiangxi* (Vol. 3). Jiangxi Science and Technology Press, Nanchang. (in Chinese) [江西植物志编委会 (2014) 江西植物志 (第3卷). 江西科学技术出版社, 南昌.]
- Engler A (1879) Versuch einer Entwicklungsgeschichte der Pflanzenwelt, insbesondere der Florengebiete seit der Tertiärperiode, 1. die extratropischen Gebiete der nördlichen Hemisphäre. Leipzig, W. Engelmann.
- Engler A (1882) Versuch einer Entwicklungsgeschichte der Pflanzenwelt, insbesondere der Florengebiete seit der Tertiärperiode, Vol. Leipzig, W. Engelmann.
- Feng G, Mao LF, Sandel B, Swenson N, Svenning J (2016) High plant endemism in China is partially linked to reduced glacial-interglacial climate change. *Journal of Biogeography*, 43, 145–154.
- Gong Q, Liu WZ, Gu L, Kaneko S, Koch MA, Zhang DX (2016) From glacial refugia to wide distribution range: Demographic expansion of *Loropetalum chinense* (Hamamelidaceae) in Chinese subtropical evergreen broadleaved forest. *Organisms Diversity and Evolution*, 16, 23–38.
- Habel JC, Assmann T (2010) *Relict Species: Phylogeography and Conservation Biology*. Springer-Verlag, New York.
- Harrison SP, Yu G, Takahara H, Prentice IC (2001) Diversity of temperate plants in East Asia. *Nature*, 413, 129–130.
- Hu ZJ, Zhang YL, Liu LS, Yu HB (2013) Refugia and their identification methods: A review. *Chinese Journal of Ecology*, 32, 3397–3406. (in Chinese with English abstract) [胡忠俊, 张懿理, 刘林山, 于海彬 (2013) 生物避难所及其识别方法评述. 生态学杂志, 32, 3397–3406.]
- Huang JH, Chen JH, Ying JS, Ma KP (2011) Features and distribution patterns of Chinese endemic seed plant species. *Journal of Systematics and Evolution*, 49, 81–94.
- Huang JH, Ma KP, Chen B (2014) *Diversity and Geographical Distributions of Chinese Endemic Seed Plants*. Higher Education Press, Beijing. (in Chinese) [黄继红, 马克平, 陈彬 (2014) 中国特有种子植物的多样性及其地理分布. 高等教育出版社, 北京.]
- Ji CF, Qian P, Yang QP, Yang GY, Qiu LH, Yu F, Jie ZP (2010) Reaearch on floristic characteristics, geographical distributions and life-forms of plants endemic to Jiangxi Province. *Journal of Wuhan Botanical Research*, 28, 153–160. (in Chinese with English abstract) [季春峰, 钱萍, 杨清培, 杨光耀, 裘利洪, 于芬, 揭正平 (2010) 江西特有植物区系、地理分布及生活型研究. 武汉植物研究, 28, 153–160.]
- Kier G, Kreft H, Lee TM, Jetz W, Ibisch PL, Nowicki C,

- Mutke J, Barthlott W (2009) A global assessment of endemism and species richness across island and mainland regions. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 106, 9322–9327.
- Kou YX, Cheng SM, Tian S, Li B, Fan DM, Chen YJ, Soltis DE, Soltis PS, Zhang ZY (2016) The antiquity of *Cyclocarya paliurus* (Juglandaceae) provides new insights into the evolution of relict plants in subtropical China since the late Early Miocene. *Journal of Biogeography*, 43, 351–360.
- Li BG, Liu LH (2010) *Flora of Hunan* (Vol. 3). Hunan Science and Technology Press, Changsha. (in Chinese) [李丙贵, 刘林翰 (2010) 湖南植物志 (第3卷). 湖南科学技术出版社, 长沙.]
- Li DZ, Chen ZD, Wang H, Lu AM (2018) *A Dictionary of the Families and Genera of Chinese Vascular Plants*. Science Press, Beijing. (in Chinese) [李德铎, 陈之端, 王红, 路安民 (2018) 中国维管植物科属词典. 科学出版社, 北京.]
- Liao QS, Liu JH, Xiong MZ (2008) The diversity and protection of the rare and endangered endemic plant species in Wugong Mountain. *Journal of Pingxiang College*, 25(3), 79–83. (in Chinese with English abstract) [廖铅生, 刘江华, 熊美珍 (2008) 萍乡市武功山稀有濒危、特有植物的多样性及其保护. 萍乡高等专科学校学报, 25(3), 79–83.]
- Liao WB, Wang YY, Li Z, Peng SL, Chen CC, Fan Q, Jia FL, Wang L, Liu WQ, Yin GS, Shi XG, Zhang DD (2014) *Integrated Study on Biodiversity of Mount Jinggangshan Regions in China*. Science Press, Beijing. (in Chinese) [廖文波, 王英永, 李贞, 彭少麟, 陈春泉, 凡强, 贾凤龙, 王蕾, 刘蔚秋, 尹国胜, 石祥刚, 张丹丹 (2014) 中国井冈山地区生物多样性综合科学考察. 科学出版社, 北京.]
- Liu KM (2000) *Flora of Hunan* (Vol. 2). Hunan Science and Technology Press, Changsha. (in Chinese) [刘克明 (2000) 湖南植物志 (第2卷). 湖南科学技术出版社, 长沙.]
- Liu RL, Zhang ZX, Liao WM (2010) *Plant List of Jiangxi Seed Plants*. China Forestry Publishing House, Beijing. (in Chinese) [刘仁林, 张志翔, 廖为明 (2010) 江西种子植物名录. 中国林业出版社, 北京.]
- Lomolino MV, Riddle BR, Brown JH (2006) *Biogeography*. Sinauer Associates, Sunderland.
- Mai DH (1991) Paleofloristic changes in Europe and the confirmation of the Arctotertiary-Paleotropical geofloral concept. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 68, 29–36.
- Manchester SR, Chen ZD, Lu AM, Uemura K (2009) Eastern Asian endemic seed plant genera and their paleogeographic history throughout the Northern Hemisphere. *Journal of Systematics and Evolution*, 47, 1–42.
- Milne RL, Abbott RJ (2002) The origin and evolution of Tertiary relict flora. *Advances in Botanical Research*, 38, 281–314.
- Qian H, Ricklefs RE (2004) Geographical distribution and ecological conservatism of disjunct genera of vascular plants in eastern Asia and eastern North America. *Journal of Ecology*, 92, 253–265.
- Shen ZH, Zhang XS (2000) A quantitative analysis on the floristic elements of the Chinese subtropical region and their spatial patterns. *Acta Phytotaxonomica Sinica*, 38, 366–380. (in Chinese with English abstract) [沈泽昊, 张新时 (2000) 中国亚热带地区植物区系地理成分及其空间格局的数量分析. 植物分类学报, 38, 366–380.]
- Sun H (2002) Evolution of Arctic-Tertiary flora in Himalayan-Hengduan Mountains. *Acta Botanica Yunnanica*, 24, 671–688. (in Chinese with English abstract) [孙航 (2002) 北极-第三纪成分在喜马拉雅-横断山的发展及演化. 云南植物研究, 24, 671–688.]
- Sun XJ, Wang PX (2005) How old is the Asian monsoon system? *Palaeobotanical records from China*. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 222, 181–222.
- Tang CQ, Matsui T, Ohashi H, Dong YF, Momohara A, Herrando-Moraira Sonia, Qian SQ, Yang YC, Ohsawa M, Luu HT, Grote PJ, Krestov PV, LePage B, Werger M, Robertson K, Hobohm C, Wang CY, Peng MC, Chen X, Wang HC, Su WH, Zhou R, Li SF, He LY, Yan K, Zhu MY, Hu J, Yang RH, Li WJ, Tomita M, Wu ZL, Yan HZ, Zhang GF, He H, Yi SR, Gong HD, Song K, Song D, Li XS, Zhang ZY, Han PB, Shen LQ, Huang DS, Luo K, López-Pujol J (2018) Identifying long-term stable refugia for relict plant species in East Asia. *Nature Communications*, 9, 4488.
- Tao JR (1992) The Tertiary vegetation and flora and floristic regions in China. *Acta Phytotaxonomica Sinica*, 30, 25–43. (in Chinese with English abstract) [陶君容 (1992) 中国第三纪植被和植物区系历史及分区. 植物分类学报, 30, 25–43.]
- Tao JR (2000) *The Evolution of the Late Cretaceous-Cenozoic Floras in China*. Science Press, Beijing. (in Chinese) [陶君容 (2000) 中国晚白垩世至新生代植物区系发展演变. 科学出版社, 北京.]
- Tian L, Kou YX, Zhang Z, Yuan L, Li DR, López-Pujol J, Fan DM, Zhang ZY (2018) Phylogeography of *Eomecon chionantha* in subtropical China: The dual roles of the Nanling Mountains as a glacial refugium and a dispersal corridor. *BMC Evolutionary Biology*, 18, 20.
- Tian S, Lei SQ, Hu W, Deng LL, Meng QL, Soltis DE, Soltis PS, Fan DM, Zhang ZY (2015) Repeated range expansions and inter-/postglacial recolonization routes of *Sargentodoxa cuneata* (Oliv.) Rehd. et Wils. (Lardizabalaceae) in subtropical China revealed by chloroplast phylogeography. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 85, 238–246.
- Wang HS (1992) *Floristic Geography*. Science Press, Beijing. (in Chinese) [王荷生 (1992) 植物区系地理. 科学出版社, 北京.]
- Wang HW, Ge S (2006) Phylogeography of the endangered *Cathaya argyrophylla* (Pinaceae) inferred from sequence variation of mitochondrial and nuclear DNA. *Molecular Ecology*, 15, 4109–4122.
- Wang J, Gao PX, Kang M, Lowe AJ, Huang HW (2009) Refugia within refugia: The case study of a canopy tree (*Eurycorymbus cavaleriei*) in subtropical China. *Journal of*

- Biogeography, 336, 2156–2164.
- Wang L, Liao WB, Chen CQ, Fan Q (2013) The seed plant flora of the Mount Jinggangshan region, Southeastern China. *PLoS ONE*, 8, e75834.
- Wang LS, Jia Y, Zhang XC, Qin HN (2018) Species Catalogue of China (Vol. 1: Plants, A Synoptic Checklist I–III). Science Press, Beijing. (in Chinese) [王利松, 贾渝, 张宪春, 覃海宁 (2018) 中国生物物种名录 (第一卷 植物总名录 I–III) 科学出版社, 北京.]
- Wang W, Zhang XX, Chen ZD, Lu AM (2017) Comments on the APG's classification of angiosperms. *Biodiversity Science*, 25, 418–426. (in Chinese with English abstract) [王伟, 张晓霞, 陈之端, 路安民 (2017) 被子植物APG分类系统评论. 生物多样性, 25, 418–426.]
- Wolfe JA (1975) Some aspects of plant geography of the Northern Hemisphere during the late Cretaceous and Tertiary. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 62, 264–279.
- Wu ZY, Sun H, Zhou ZK, Li DZ, Peng H (2010) Floristics of Seed Plants from China. Science Press, Beijing. (in Chinese) [吴征镒, 孙航, 周浙昆, 李德铎, 彭华 (2010) 中国种子植物区系地理. 科学出版社, 北京.]
- Wu ZY, Wu SG (1996) A proposal for a new floristic kingdom (realm)—The E. Asiatic kingdom, its delineation and characteristics. In: Floristic Characteristics and Diversity of East Asian Plants (eds Zhang AL, Wu SG), pp. 3–4. Higher Education Press, Beijing, and Springer Verlag, Berlin.
- Wu ZY, Zhou ZK, Sun H, Li DZ, Peng H (2006) The Areal-types of Seed Plants and Their Origin and Differentiation. Yunnan Science & Technology Press, Kunming. (in Chinese) [吴征镒, 周浙昆, 孙航, 李德铎, 彭华 (2006) 种子植物分布区类型及其起源和分化. 云南科技出版社, 昆明.]
- Wulff EV, Brissenden E (1943) An Introduction to Historical Plant Geography. *Chronica Botanica*, Waltham.
- Xie GW, Wang HY, Lai XR, Tan CM, Nong ZL (1995) Diversity and conservation of Chinese endemic genera of the flora in Jiuling-Mufu Mountains. *Chinese Bulletin of Botany*, 12, 90–95. (in Chinese with English abstract) [谢国文, 汪红燕, 赖小荣, 谭策铭, 农植林 (1995) 九岭幕阜山植物区系中的特有属的多样性及其保护. 植物学通报, 12, 90–95.]
- Yin QY, Fan Q, Li P, Truong DV, Zhao WY, Zhou RC, Chen SF, Liao WB (2020) Neogene and Quaternary climate changes shaped the lineage differentiation and demographic history of *Fokienia hodginsii* (Cupressaceae s.l.), a Tertiary relict in East Asia. *Journal of Systematics and Evolution*, doi.org/10.1111/jse.12582.
- Ying JS, Chen ML (2011) Plant Geography of China. Shanghai Science and Technology Press, Shanghai. (in Chinese) [应俊生, 陈梦玲 (2011) 中国植物地理. 上海科学技术出版社, 上海.]
- Ying JS, Zhang YL (1994) Endemic Genus to Chinese Seed Plants. Science Press, Beijing. (in Chinese) [应俊生, 张玉龙 (1994) 中国种子植物特有属. 科学出版社, 北京.]
- Zhang GF (2001) Some notable questions of studies on flora—to discuss with Mr. Sun Ye-gen. *Bulletin of Botanical Research*, 21, 31–33. (in Chinese with English abstract) [张光富 (2001) 植物区系研究中值得注意的几个问题——兼与孙叶根先生商榷. 植物研究, 21, 31–33.]
- Zhao WY (2017) The Floristic Phytogeography of Spermatophyte Flora in Luoxiao Range. PhD dissertation, Sun Yat-sen University, Guangzhou. (in Chinese with English abstract) [赵万义 (2017) 罗霄山脉种子植物区系地理学研究. 博士学位论文, 中山大学, 广州.]
- Zhou ZK, Momohara A (2005) Fossil history of some endemic seed plants of East Asia and its phytogeographical significance. *Acta Botanica Yunnanica*, 27, 449–470. (in Chinese with English abstract) [周浙昆, Momohara A (2005) 一些东亚特有种子植物的化石历史及其植物地理学意义. 云南植物研究, 27, 449–470.]

(责任编辑: 王志恒 责任编辑: 黄祥忠)

附录 Supplementary Material

附录1 罗霄山脉种子植物区系的中国特有属

Appendix 1 Chinese endemic genera of seed plants in the Luoxiao Mountains
<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2019263-1.pdf>

附录2 罗霄山脉种子植物区系的中国特有种

Appendix 2 Chinese endemic species of seed plants in the Luoxiao Mountains
<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2019263-2.pdf>

附录3 罗霄山脉种子植物区系的子遗种

Appendix 3 Relict species of seed plants in the Luoxiao Mountains
<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2019263-3.pdf>



•数据论文•

罗霄山脉珍稀濒危重点保护野生植物的生存状况及保护策略

刘忠成^{1,2} 张忠³ 兰勇⁴ 赵万义² 刘佳² 陈春泉⁵ 廖文波² 王蕾^{1*}

1 (首都师范大学资源环境与旅游学院, 北京 100048)

2 (中山大学生命科学学院, 广东省热带亚热带植物资源重点实验室, 广州 510275)

3 (江西井冈山国家级自然保护区长古岭林场, 江西井冈山 343601)

4 (江西官山国家级自然保护区管理局, 江西宜春 330063)

5 (江西吉安市林业局, 江西吉安 343000)

摘要: 为加强对罗霄山脉地区珍稀濒危植物的保护和管理, 作者在对该区域的植被和植物区系全面调查的基础上, 针对珍稀濒危植物的组成、种群数量、生存状态等进行了深入调查和评估。结果表明: (1)整体上, 罗霄山脉各类珍稀濒危植物共59科142属279种, 其中: 被IUCN红色名录收录17种, 包括极危种(CR) 2种, 濒危种(EN) 3种, 易危种(VU) 12种; 被《中国生物多样性红色名录: 高等植物卷》收录的共105种, 包括极危种9种, 濒危种33种, 易危种63种; 被《国家重点保护野生植物名录》收录的共257种, 包括I级8种, 即银杏(*Ginkgo biloba*)、资源冷杉(*Abies beshanensis* var. *ziyuanensis*)、南方红豆杉(*Taxus wallichiana* var. *mairei*)、莼菜(*Brasenia schreberi*)、伯乐树(*Bretschneidera sinensis*)、细叶石斛(*Dendrobium hancockii*)、铁皮石斛(*D. officinale*)、细茎石斛(*D. moniliforme*)等, II级249种; 被CITES收录的有71种。(2)在局部区域, 罗霄山脉自北至南由5条中型山脉组成, 其珍稀濒危植物的数量分布由北向南呈现梯级变化, 显示出与该地区植被和植物区系的丰富度和保存状况密切相关, 其中幕阜山脉147种、九岭山脉138种、武功山脉133种、万洋山脉207种、诸广山脉192种。(3)从珍稀濒危植物属种组成看, 保存有大量古老、孑遗和特有的类群, 并且受到气候和地理环境的影响, 其中有单型属19属, 中国特有种129种。本文针对各珍稀濒危植物的生存现状, 提出了按分布区域和濒危性质进行群落监测或适度进行人工干预等保护措施。

关键词: 罗霄山脉; 珍稀濒危植物; 物种红色名录; 极危种; 濒危种; 保护措施

Status and management strategy for rare and endangered key protected wild plants in the Luoxiao Mountains

Zhongcheng Liu^{1,2}, Zhong Zhang³, Yong Lan⁴, Wanyi Zhao², Jia Liu², Chunquan Chen⁵, Wenbo Liao², Lei Wang^{1*}

1 College of Resource Environment and Tourism, Capital Normal University, Beijing 100048

2 Guangdong Key Laboratory of Plant Resources, School of Life Sciences, Sun Yat-sen University, Guangzhou 510275

3 Changguling Forestry Farm, Jinggangshan National Nature Reserve, Jinggangshan, Jiangxi 343601

4 Administration Bureau of Guanshan Nature Reserve, Yichun, Jiangxi 330063

5 Ji'an Forestry Bureau of Jiangxi Province, Ji'an, Jiangxi 343000

Abstract: In order to strengthen the protection and management of rare and endangered plants in the Luoxiao Mountains, we made extensive investigations on the species composition, population size, and survival status of the rare and endangered plants based on vegetation and floristic surveys. The results are as follows: (1) A total of 279 rare and endangered plant species from 142 genera and 59 families were recorded in the Luoxiao Mountains. Among them, 17 species were included in the IUCN Red List, i.e. 2 critical species (CR), 3 endangered species (EN), and 12 vulnerable species (VU); and 105 species were included in the China Biodiversity Red List: Higher Plants, i.e. 9 critical species, 33 endangered species, 63 vulnerable species; 257

收稿日期: 2020-06-17; 接受日期: 2020-07-23

基金项目: 国家科技基础性工作专项(2013FY111500)

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: lwang@cnu.edu.cn

species in the National Key Protected Wild Plants List, i.e. Grade I 8 species, i.e. *Ginkgo biloba*, *Abies beshanensis* var. *ziyuanensis*, *Taxus wallichiana* var. *mairei*, *Brasenia schreberi*, *Bretschneidera sinensis*, *Dendrobium hancockii*, *D. officinale*, and *D. moniliforme*, and Grade II 249 species; 71 species were listed in Appendix II of CITES. (2) The Luoxiao Mountains are composed of five medium-sized mountains, and across these mountains, the number of rare and endangered plants changed from north to south, indicating that their survival status was closely related to the species richness and the preservation of vegetation and flora in the areas. Mt. Mufu had 147 species, Mt. Jiuling 138 species, Mt. Wugong 133 species, Mt. Wanyang 227 species, and Mt. Zhuguang 192 species. (3) According to the species composition of rare and endangered plants, there were a large number of ancient, relict and endemic taxa, which are affected by climate and geographical environment, including 19 monotypic genera and 129 species endemic to China. According to the survival status, and distribution of rare and endangered species, this paper puts forward some protection measures, such as community monitoring or appropriate artificial intervention, etc.

Key words: Luoxiao Mountains; rare and endangered plants; species red list; critical species (CR); endangered species (EN); protection measures

国民经济的发展、资源利用的增加、人类活动的干扰、全球气候变化或温室效应等明显加剧等,都是当前生物多样性面临的威胁(万加武等, 2019)。据2017年国内的统计数据,有3,879种植物处于濒危或受威胁状态,并且已调查发现有40种植物已经灭绝(覃海宁和赵莉娜, 2017)。因此,珍稀濒危植物的保护迫在眉睫。

罗霄山脉是亚洲东部亚热带地区重要的生物多样性丰富区,据统计,本地区有维管植物276科1,293属5,226种,其中蕨类植物49科119属488种、裸子植物10科21属34种、被子植物217科1,153属4,704种(赵万义, 2017)。关于罗霄山脉各局部区域的珍稀濒危植物有不少研究报道,如王蕾等(2013)报道了井冈山地区国家珍稀濒危野生维管植物共47科111属199种;肖佳伟等(2018)报道了武功山地区国家珍稀濒危重点保护植物共58科92属113种;万加武等(2019)报道了庐山国家级自然保护区珍稀濒危野生植物38科59属69种,并从濒危系数、遗传系数、物种价值系数等角度进行了优先保护的定量评价。臧敏等(2018)统计了江西省全境的珍稀濒危植物,包括三清山、黄岗山、井冈山、庐山等地在内,有78科208属422种。目前,罗霄山脉作为一个整体,涵盖江西西部、湖南东部,以及湖北南部,关于罗霄山脉珍稀濒危植物的总体组成、种群生存现状、群落状况、区系地理分化差异等尚缺乏数据。本文在2013–2019年对罗霄山脉地区广泛考察的基础上,针对上述问题进行了分析评估,以期制定合理的保护措施提供依据。

1 研究区域概况

罗霄山脉位于中国大陆东南部,主体山脉处于湖北、湖南、江西三省交界处,地理位置为112°57′–116°05′ E, 25°30′–30°16′ N,是一条历史悠久、成因复杂、总体呈南北走向的大型山脉。自北向南由5条中型山脉(即幕阜山脉、九岭山脉、武功山脉、万洋山脉和诸广山脉)组成,最高峰为江西省境内的南风面,海拔2,122 m,其次为湖南省境内的酃峰,海拔2,115 m,两峰相距仅约1 km。罗霄山脉是赣江和湘江的主要发源地,东坡为赣江流域,西坡为湘江流域,也是鄱阳湖和洞庭湖的山地集水区,整体上属于中亚热带湿润气候区(郑景云等, 2010)。夏季高温多雨,冬季温和少雨。在植被区划上属于中国东部亚热带常绿阔叶林区,地带性植被类型为亚热带季风常绿阔叶林。

2 研究方法

2.1 考察范围和数据收集

(1)以罗霄山脉内各级自然保护区、森林公园、地质公园、风景名胜区及其邻近独体山地等为主要考察点,如齐云山、毛鸡仙、八面山、桃源洞、井冈山、南风面、七溪岭、大围山、官山、九岭山、武功山、连云山、伊山、官山等,基本覆盖了罗霄山脉全境范围。通过线路标本采集和群落调查,记录各珍稀植物的生境信息、种群大小、生存现状、群落状况(附录1)。

(2)查阅文献以及馆藏标本如《江西植物志》(江西植物志编委会, 2000, 2014)、《湖南植物志》(湖

南植物志编委会, 2000, 2010), 相关学位论文(李家湘, 2005^①; 赵万义, 2017), 以及中国科学院庐山植物园、华南植物园等标本馆的标本, 摘录在罗霄山脉地区采集的各珍稀濒危植物的物种名称、采集信息、生境信息等。

2.2 珍稀濒危植物统计的依据和标准

以下列文献为依据, 收集、统计极危种(CR)、濒危种(EN)、易危种(VU)或各类保护级别的珍稀植物: (1)《国家重点保护野生植物名录(第一批)》(国家林业局和农业部, 1999), 确定野生重点保护植物(I、II级); (2)《IUCN物种红色名录》(IUCN, 2019)、《中国生物多样性红色名录》(高等植物卷)(环境保护部和中国科学院, 2013)和《中国高等植物受威胁物种名录》(覃海宁等, 2017); (3)《中国植物红皮书——稀有濒危植物》(第一册)(傅立国和金鉴明, 1992); (4)《濒危野生动植物种国际贸易公约》(CITES 2017)附录I、II、III (<https://cites.org/eng/app/interpret.php>)。汇总以上资料后编制罗霄山脉地区珍稀濒危植物名录, 参照PPG (The Pteridophyte Phylogeny Group, 2016)、GPG (Christenhusz et al, 2011)和APG IV系统(APG IV, 2016)进行科属统计。

3 珍稀濒危植物的生存现状和性质分析

3.1 珍稀濒危植物的组成

根据对罗霄山脉全境的野外考察和统计, 各类珍稀濒危植物共有60科145属284种, 包括蕨类植物5科5属5种, 裸子植物6科17属18种, 被子植物49科123属261种。具体构成如下:

(1)被IUCN物种红色名录(IUCN, 2019)收录的罗霄山脉珍稀濒危植物有27种, 包括:

极危种(CR) 2种, 即台湾泡桐(*Paulownia kawakamii*)、铁皮石斛(*Dendrobium officinale*)。

濒危种(EN) 3种, 即银杏(*Ginkgo biloba*)、伯乐树(*Bretschneidera sinensis*)、独花兰(*Changnienia amoena*)。

易危种(VU) 12种, 即篦子三尖杉(*Cephalotaxus oliveri*)、白豆杉(*Pseudotaxus chienii*)、黄山玉兰(*Yulania cylindrica*)、八角莲(*Dysosma versipellis*)、瘦椒树(*Tapiscia sinensis*)、水青冈(*Fagus*

longipetiolata)、白桂木(*Artocarpus hypargyreus*)、银钟花(*Perkinsiodendron macgregorii*)、天麻(*Gastrodia elata*)等。

(2)被《中国生物多样性红色名录——高等植物卷》和《中国高等植物受威胁物种名录》收录的有105种, 其中:

极危种(CR) 9种, 即水松(*Glyptostrobus pensilis*)、蕹菜(*Brasenia schreberi*)、银杏、红壳锥(*Castanopsis rufotomentosa*)、广东石斛(*Dendrobium wilsonii*)、长苞羊耳蒜(*Liparis inaperta*)、大黄花虾脊兰(*Calanthe sieboldii*)、斑叶杜鹃兰(*Cremastra unguiculata*)、中华盆距兰(*Gastrochilus sinensis*)。

濒危种(EN) 33种, 如资源冷杉(*Abies beshanensis* var. *ziyuanensis*)、湖南木姜子(*Litsea humanensis*)、栎叶柯(*Lithocarpus quercifolius*)、独花兰、黄花白及(*Bletilla ochracea*)、井冈山杜鹃(*Rhododendron jingangshanicum*)、武功山冬青(*Ilex wugongshanensis*)、大果安息香(*Styrax macrocarpus*)、狭果秤锤树(*Sinojackia rehderiana*)、金柑(*Citrus japonica*)、宽距兰(*Yuania japonica*)等。

易危种(VU) 64种, 如水蕨(*Ceratopteris thalictroides*)、银杉(*Cathaya argyrophylla*)、长苞铁杉(*Tsuga longibracteata*)、篦子三尖杉、乐东拟单性木兰(*Parakmeria lotungensis*)、花榈木(*Ormosia henryi*)、半枫荷(*Semiliquidambar cathayensis*)、杜仲(*Eucommia ulmoides*)、春兰(*Cymbidium goeringii*)、寒兰(*C. kanran*)、建兰(*C. ensifolium*)、台湾独蒜兰(*Pleione formosana*)、日本对叶兰(*Neottia japonica*)等。

(3)被《国家重点野生保护植物(1999)》收录的257种, 其中:

国家I级重点保护植物8种, 即银杏、资源冷杉、南方红豆杉(*Taxus wallichiana* var. *mairei*)、蕹菜、伯乐树、铁皮石斛、细叶石斛(*Dendrobium hancockii*)、细茎石斛(*D. moniliforme*)。

国家II级重点保护植物249种, 其中蕨类4种, 即蛇足石杉(*Huperzia serrata*)、金毛狗(*Cibotium barometz*)、粗齿桫欏(*Alsophila denticulata*)、水蕨; 裸子植物9种, 即银杉、金钱松(*Pseudolarix amabilis*)、长苞铁杉、铁坚油杉(*Keteleeria davidiana*)、福建柏(*Fokienia hodginsii*)、篦子三尖杉、白豆杉; 被子植物有236种, 如武当玉兰(*Yulania*

^① 李家湘 (2005) 湖南平江幕阜山种子植物区系研究. 硕士学位论文, 中南林学院, 长沙.

sprengeri)、乐昌含笑(*Michelia chapensis*)、连香树(*Cercidiphyllum japonicum*)、金花猕猴桃(*Actinidia chrysantha*)、红椿(*Toona ciliata*)、武功山冬青、狭果秤锤树、大果安息香、七叶一枝花(*Paris polyphylla*)等,其中兰科植物有130种,如日本全唇兰(*Myrmecis japonica*)、日本对叶兰、象鼻兰(*Nothodoritis zhejiangensis*)、狭叶鸢尾兰(*Oberonia caulescens*)、长轴白点兰(*Thrixspermum saruwatarii*)、二尾兰(*Vrydagzynea nuda*)、宽距兰等。

(4)被CITES列入的有71种,均为附录II收录。包括南方红豆杉、粗齿桫欏、金毛狗以及兰科植物68种,如铁皮石斛、细茎石斛、独花兰、黄花白及、金兰(*Cephalanthera falcata*)、银兰(*C. erecta*)、流苏贝母兰(*Coelogyne fimbriata*)、台湾兜兰(*Collabium formosanum*)、杜鹃兰(*Cremastra appendiculata*)、春兰、寒兰、建兰、扇脉杓兰(*Cypripedium japonicum*)、长唇羊耳蒜(*Liparis pauliana*)等。

依据不同的文献或评估机构和标准评估的结果有明显的差异(附录2)。例如IUCN红色名录收录的罗霄山脉17个珍稀濒危植物中,只有6个被中国生物多样性红色名录所收录;而中国生物多样性红色名录收录的105种中,有8个极危种、32个濒危种和59个易危种未被IUCN红色名录所收录。CITES所收录的71个物种中,均已收录为国家II级重点保护植物,而按照中国物种红色名录的标准,这些物种中有1种为极危种(CR),5种为濒危种(EN),8种为易危种(VU),而其他种为近危种(NT)或无危种

(LC)。相应地,被此4个名录均收录的只有1种,即兰科独花兰,被列为濒危种。鉴于现阶段尚不大可能对全部物种均进行全国范围的区域调查或专项调查,因此,就罗霄山脉而言,根据线路调查、点面调查、群落调查,结合生态优势度,判断各物种的生存状况和本地区保护级别就显得尤其重要。附录1所列的建群种、优势种、常见种、偶见种、稀有种和罕见种等6个生态多度等级就反映了各珍稀植物在罗霄山脉的生存现状。

3.2 珍稀濒危植物种群或群落的分布特征

罗霄山脉南北跨纬度约5°,自北向南分布着近平行的5条中型山脉,各山脉珍稀濒危植物的数量分布呈梯次变化(表1)。自北至南,幕阜山脉有珍稀濒危植物144种、九岭山脉135种、武功山脉129种、万洋山脉202种、诸广山脉189种。纬度较高的北部幕阜、九岭、武功山脉的物种数量比纬度较低的南部万洋、诸广山脉要少,但显然幕阜山脉又较九岭山脉、武功山脉更丰富。分析原因,一方面,包括庐山、九宫山在内的幕阜山脉早年保护较好;另一方面,武功山脉、九岭山脉尽管也有数量较多的保护区,但整体植被破碎化较严重,尤其是武功山近40年来因受人为干扰,其高海拔地带已沦为草坡。

珍稀濒危植物在5条中型山脉的数量分布与种子植物区系组成有相类似的特征。根据赵万义(2017)的统计,5条中型山脉种子植物的组成分别为:幕阜山脉种子植物2,765种(珍稀植物144种,下同)、九岭山脉2,750种(135种)、武功山脉2,507种(129种)、万

表1 罗霄山脉各类珍稀濒危植物在5条中型山脉的物种数量分布

Table 1 Species richness of rare and endangered plants in five medium-sized mountains of the Luoxiao Mountains (CR: Critically Endangered, EN: Endangered)

	《IUCN物种红色名录》IUCN Species Red List			《中国生物多样性红色名录》China Biodiversity Red List			国家重点保护植物 National Key Protected Plants		CITES附录II CITES Appendix II	总计 Total
	极危 CR	濒危 EN	易危 VU	极危 CR	濒危 EN	易危 VU	I级 Grade I	II级 Grade II		
罗霄山脉 Luoxiao Mts	2	3	12	9	33	63	8	249	71	279
幕阜山脉 Mufu Mts	2	3	9	4	13	31	6	129	48	144
九岭山脉 Jiuling Mts	1	3	10	2	14	25	5	117	48	135
武功山脉 Wugong Mts	1	2	9	1	14	25	4	112	43	129
万洋山脉 Wanyang Mts	2	3	12	6	21	53	8	174	63	202
诸广山脉 Zhuguang Mts	2	3	10	6	16	38	8	164	59	189

洋山脉3,161种(202种)、诸广山脉2,834种(189种)。以万洋山脉最为丰富,高于诸广山脉;然后为幕阜山脉,略高于九岭山脉和武功山脉。

5条中型山脉中,珍稀濒危植物的数量分别在万洋山脉、幕阜山脉、诸广山脉出现小峰值(表1),这种差异与生态边缘效应以及植被保护状况相关。万洋山脉处于罗霄山脉中段,境内有两大主峰,正好也处于热带成分、温带成分的交汇点(中亚热带平衡点, R/T值(Tropical/Temperate) = 1),低海拔保存有典型的沟谷季雨林成分,中高海拔保存有典型的常绿阔叶林、常绿落叶混交林、落叶阔叶林、亚高山草甸等,如偏热性或暖温性的粗齿桫欏、金毛狗、罗汉松(*Podocarpus macrophyllus*)、小叶买麻藤(*Gnetum parvifolium*)等,兰科中偏热性属种,如伞花石豆兰(*Bulbophyllum shweliense*)、马齿毛兰(*Eria szetschuanica*)、黄松盆距兰(*Gastrochilus japonicus*)、小叶白点兰(*Thrixspermum japonicum*)等。北部的幕阜山脉处于北亚热带和中亚热带的交汇过渡区域,比典型中亚热带的九岭山脉、武功山脉分布有更多的温性成分,如金钱松、元宝槭(*Acer truncatum*)、天目木姜子(*Litsea auriculata*)、南方兔儿伞(*Syneilesis australis*),以及北亚热带的斑叶杜鹃兰、风兰(*Neofinetia falcata*)、日本全唇兰、长叶山兰(*Oreorchis fargesii*)、角盘兰(*Herminium monorchis*)等。诸广山脉面积最小,但因位于最南部,区系组成和珍稀植物数量均比武功山脉、九岭山脉、幕阜山脉略高。

3.3 珍稀濒危植物的种群大小和生存现状

根据种群大小以及其生存现状,将罗霄山脉地区各珍稀濒危植物划分为3个主要类型。

(1)狭域稀有种有150种。种群数量小,在罗霄山脉为零散分布,分布点大多不超过5-8处。其一表现为受气候、地理、生态、自身植物特性等综合因子形成的狭域分布种,如银杉、长苞铁杉、资源冷杉、水松、乐东拟单性木兰、山橘(*Fortunella hindsii*)、条叶猕猴桃(*Actinidia fortunei*)、金柑、狭果秤锤树、大果安息香、浙江冬青(*Ilex zhejiangensis*)、井冈山杜鹃、江西马先蒿(*Pedicularis kiangsiensis*)。其二是早期受人类活动干扰较大,主要群落受到破坏或野生资源被过度采挖等,导致分布区缩减,如红椿、杜仲、川黄檗(*Phellodendron chinense*)、马蹄香(*Saruma henryi*)、黄连(*Coptis*

chinensis)、巴戟天(*Morinda officinalis*)、八角莲等;大部分狭域分布的兰科植物也属于这种情况,如铁皮石斛、细茎石斛、台湾盆距兰(*Gastrochilus formosanus*)、绒叶斑叶兰(*Goodyera velutina*)、黄花鹤顶兰(*Phaius flavus*)、小花鸢尾兰(*Oberonia manii*)、北插天天麻(*Gastrodia peichatieniana*)。

(2)星散式局限种,有106种。拥有一定的稳定种群,分布点多于10处,但有一定的局限分布区域。其种群或构成的优势群落常常受到人为干扰,种群数量呈减少趋势。这些种类有一定的生态适应性,在罗霄山脉常分布在中低海拔的常绿阔叶林中,许多在经济林、竹林、果林等开垦地呈残存分布状态,生境破坏较严重,幼苗更新不足,大部分种群呈衰退趋势,如香果树(*Emmenopterys henryi*)、台湾泡桐、闽楠(*Phoebe bournei*)、花榈木、瘿椒树、白桂木、南方红豆杉等。

(3)片层式优势种,有23种。有一定的种群数量,分布点多于20处,在局部区域形成片层式优势群落,或集中分布于有限区域。这一类型的珍稀濒危植物在罗霄山脉有少量种群,如福建柏、紫果槭(*Acer cordatum*)、美丽马醉木(*Pieris formosa*)、阔叶猕猴桃(*Actinidia latifolia*)等。

3.4 珍稀植物的区域分化特征和保存模式

物种濒危是由多方面因素综合作用造成的,某一区域珍稀濒危植物的形成是该地区长期的地质演化和气候地理变迁的综合反映。罗霄山脉作为古近世以来古老、孑遗物种的避难所(赵万义, 2017),其珍稀濒危植物在分类学、地理学模式上有明显的区域分化特征。

(1)种系的古老性和孑遗性明显。罗霄山脉珍稀濒危植物中,受古地理、古地质和冰期影响,亚热带、温带区系向南部、东部迁移,冰后期据此重新扩张,如蛇足石杉、福建柏、鹅掌楸(*Liriodendron chinense*)、南方红豆杉等。其他包括有单型属19属,多为古老、原始的种系,如银杏、银杉、金钱松、资源冷杉、柳杉(*Cryptomeria japonica* var. *sinensis*)、白豆杉、蕤菜、杜仲、伯乐树、喜树(*Camptotheca acuminata*)等;或为系统发育过程中各个科的较原始类群,如苦苣苔科的报春苣苔属(*Primulina*)、兰科的风兰属(*Neofinetia*)、独花兰属(*Changnienia*),蕁树科的半枫荷等。木兰科有4属9种,许多为孑遗种,如鹅掌楸、黄山玉兰、天目玉兰(*Yulania amoena*)等。

近期研究表明(Yin et al, 2020), 福建柏属(*Fokienia*)的现存谱系十分古老, 分化时间可追溯到早中新世(19.34–19.95 Ma)。由于东亚季风的影响, 福建柏在第四纪冰期时表现出明显的“就地避难”(in situ survival)模式, 在冰后期仅发生了区域内的局部扩张, 以罗霄山脉为其避难所。

(2)种系的特有化程度较高。罗霄山脉珍稀濒危植物中, 中国特有种有129种, 占珍稀濒危植物总数的46.2%, 其中极危种、濒危种共32种, 如水松、银杏、白豆杉、伯乐树、栎叶柯、台湾泡桐、江西杜鹃(*Rhododendron kiangsiense*)、独花兰、铁皮石斛、细叶石斛、广东石斛、黄花白及等。丰富的中国特有种反映出罗霄山脉在中国植物区系分化过程中的独特性, 是华东植物区系的重要成分, 有着重要的生物地理学价值。

(3)种系受植被和气候地带性的影响明显。罗霄山脉珍稀濒危植物中, 有单种属(寡种属或多种属, 但在罗霄山脉仅1种) 46属(种)。这些类型明显地受到该属生态地理分布格局的影响, 或为生态交错区、植被过渡性, 植物区系成分向边界扩散, 如乐东拟单性木兰、乐昌含笑、竹柏(*Nageia nagi*)、小叶买麻藤, 以及许多兰科植物如无柱兰(*Amitostigma gracile*)、竹叶兰(*Arundina graminifolia*)、独花兰、大序隔距兰(*Cleisostoma paniculatum*)、流苏贝母兰、扇脉杓兰、单叶厚唇兰(*Epigeneium fargesii*)、马齿毛兰、美冠兰(*Eulophia dubia*)等, 这些类群均处于其现代分布中心的边缘地带, 是其种群地带性扩展的结果。罗霄山脉珍稀濒危植物中包含了许多亚热带地带性植被较典型的特征属或优势种。其中, 冬青属(*Ilex*) 3种, 该属为泛热带分布, 主产长江流域以南地区。兰科植物在罗霄山脉分布有相当多的种类, 如舌唇兰属(*Platanthera*) 6种、兰属(*Cymbidium*) 7种、石豆兰属(*Bulbophyllum*) 7种、玉凤花属(*Habenari*) 8种、石斛属(*Dendrobium*) 8种、斑叶兰属(*Goodyera*) 9种、羊耳蒜属(*Lipari*) 12种、虾脊兰属(*Calanthe*) 12种, 这些成分常见于泛热带至亚热带低海拔沟谷潮湿地带。此外, 槭属(*Acer*) 9种、杜鹃属(*Rhododendron*) 9种、马醉木属(*Pieris*) 2种, 这些属常见于亚热带中高海拔山地的常绿–落叶混交林或山顶灌丛中; 猕猴桃属(*Actinidia*) 17种, 主要分布于亚热带山地的常绿阔叶林中。

4 珍稀濒危植物的致濒因素与保护策略

4.1 珍稀濒危植物的区域分布差异及其原因

罗霄山脉境内的珍稀濒危植物数量分布呈现与纬度地带相关的梯度变化, 主要有三方面的原因:

(1)气候与植被的地带性分化。在整体上, 珍稀濒危植物数量在低纬度地区多于高纬度地区, 在诸广山脉和万洋山脉均多于幕阜山脉, 这与生物多样性丰富度水平的纬度梯度相符合。臧敏等(2018)研究了江西5个主要山地珍稀濒危植物的数量和物种丰富度指数, 结果显示南部山地高于北部山地。在本文中, 珍稀濒危植物在万洋山脉、幕阜山脉、诸广山脉出现小峰值, 既是纬度地带性的体现, 也是气候和生态交错区的综合体现, 处于气候与植被交汇地带的区域具有更丰富和复杂的生物多样性。

(2)植被保存现状以及人为干扰程度差异。北部幕阜山脉为北亚热带过渡区, 热量、雨量较少, 但潮湿多雾, 九宫山、庐山等保护区长期以来得到了较好的保护, 北亚热带常绿阔叶林、混交林占相当大面积, 珍稀濒危植物相对丰富。相应地, 中部武功山脉山地环境受到了旅游开发的影响, 山顶1,500 m以上的矮林、灌丛逐渐沦为灌草丛和草地植被, 而海拔800–1,000 m以下的天然林植被在20世纪下半叶林业生产活动的干扰下, 基本已被改造成杉木林或毛竹林, 破坏较严重, 珍稀濒危植物保存明显较少; 中南部万洋山脉在井冈山–桃源洞、南风面地区, 尽管也受到了人为破坏, 但因该地区为罗霄山脉东西坡主峰, 山体高耸、沟壑纵横、交通不便、垂直山地环境复杂、小生境多样, 在低海拔沟谷中分布有亚热带性质的沟谷雨季林、低地季雨林, 中海拔有各类常绿林, 植被垂直带明显, 物种多样性丰富。自1980年开始就建立了多个省级、国家级保护区, 如井冈山、桃源洞、南风面等保护区, 自然植被整体保护良好, 珍稀濒危植物最为丰富。南部诸广山脉整体山地比万洋山脉低, 仅在齐云山、八面山等地区保存有较好的植被, 再加上山地面积较小, 珍稀濒危植物数量比万洋山脉少。

(3)物种自身的生态生物学特性, 主要是生殖障碍。这是珍稀濒危植物普遍存在的问题, 是长期历史演化过程中逐渐形成的。例如, 南方红豆杉种皮较厚, 种子在自然状况下难以冲破种皮萌发, 但

通过沙藏、低温春化(软化种皮)或直接剪破种皮就很容易萌发(廖文波等, 2002)。白豆杉、杜仲、资源冷杉等都存在类似的问题。

当然, 上述各类原因中, 植被、自然环境的保护状况至关重要。环境破坏首先是摧毁了土壤种子库, 这是物种赖以生存的物质条件, 土壤的结构、土壤微生物环境, 以及环境的温度、湿度、季节变化等都会对种子的萌发产生一系列连锁效应。因此, 建立各类自然保护区和国家森林公园就是一个重要手段, 而那些濒临灭绝的物种, 亟须加强人为干预, 使其种群恢复。

4.2 自然保护和管理对策建议

针对罗霄山脉地区丰富的各类珍稀濒危植物, 开展有效的保护工作必不可少。依据珍稀濒危植物的生存现状、种群分布以及以上原因, 笔者认为应该从以下几方面开展工作, 落实保护政策和措施, 提升保护力度。

(1)加强自然保护区建设和封山育林保护。依据自然资源、生物资源情况, 升级一批自然保护区, 对于省、县级自然保护区, 在条件许可的情况下, 扩大其面积, 或将符合“具有丰富生物多样性、特殊生物种群的区域”抢救式地列为自然保护区, 应特别关注特殊种群、极小种群。当物种在群落中的地位和功能作用尚未明确的条件下, 建立自然保护区是保护野生动植物最有效的途径(王蕾等, 2013)。罗霄山脉整体植被覆盖率高, 有部分山地的原始或次生植被保存很好, 如齐云山国家级保护区的西侧山体、湘赣交界处的赵公亭东侧沟谷, 可能因为行政界线原因未划入保护区范围, 附近村民可随意进林区采挖各类珍贵保护药材、兰科植物等, 如七叶一枝花、春兰、杜鹃兰等, 这类区域需要优先进行保护区建设规划。处于江西、湖南交界的江西坳, 山梁至山顶大片区域未划入保护区, 不应作为宜林地开发, 而应尽快划入邻近区域的保护区范围。

(2)加强野生种质资源收集与繁育研究。珍稀濒危植物是重要的种质遗传资源, 打破生殖障碍是人类协助物种解决生存危机的一个手段。针对极危(CR)、濒危(EN)的受威胁物种和重要的古老、子遗种, 应该优先开展保育研究, 如对银杉、白豆杉、铁坚油杉等加强种子的收集, 但应注意在不破坏植株和生境状况的前提下。以往曾经发生过因资源冷杉成株高大, 采种不易, 采种者采用了砍树取种的

粗暴方式, 应该严禁。其他如杜仲、喜树、鹅掌楸、川黄檗、竹柏、巴戟天, 以及兰科植物如铁皮石斛、细茎石斛、黄松盆距兰等也应加强收集, 开展繁育研究。

(3)加强极小种群研究和群落监测。种群遗传多样性研究可揭示各类珍稀濒危植物的致濒机制, 从而为有效保护和管理提供依据。珍稀濒危植物是其种群生存力不断降低造成的, 群落环境也直接影响各种群间的竞争关系, 某一种群的致濒或灭绝会直接或间接地威胁其他珍稀植物种群的生存和发展(Vos & Chardon, 1998), 尤其是一些古老、原始、特有、子遗的种群, 其繁衍与群落的生态因子息息相关。因此, 建立适当的生态监测样点, 加强对极小种群和珍稀濒危植物所在群落的监测, 可以有效地预知种群的生长走向。如对于桃源洞大院和南风面的资源冷杉种群、桃源洞九曲水和永新县七溪岭的穗花杉种群、梨树洲鄱峰和南风面中高海拔的日本对叶兰种群、江西坳和武功山顶的江西马先蒿种群等, 均可优先预设生态监测点, 以加强就地保护。

(4)抢救式人工干预, 定向开展生态环境修复。在桃源洞大院农场, 在海拔800 m以下, 毛竹明显过度扩张, 甚至已严重地威胁到资源冷杉、南方铁杉种群的生存。应开展人工干预, 在资源冷杉群落周围定向间砍毛竹, 恢复适当的阔叶树种、乔灌木树种, 恢复林地环境和土壤环境, 以利于幼苗、幼树的生长。其他重要的子遗种、珍稀种出现类似状况时均应及时进行适当干预。但是总体上, 应该针对群落退化区域进行生态修复整治, 消除不利因素, 遏止环境退化, 促进植被的正向演替。

致谢: 江西省林业厅涂晓斌、单纪红以及江西省、湖南省各自然保护区的领导和技术人员在野外调查时提供了极大的帮助, 特此鸣谢。中国科学院华南植物园叶华谷研究员、湖南师范大学刘克明教授, 中科院庐山植物园詹选怀、彭炎松研究员等, 中山大学2012-2017级本科生、研究生参加部分野外调查工作, 在此致以衷心的感谢。

参考文献

APG IV (2016) An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. *Botanical Journal of the Linnean Society*,

181, 1–20.

- Christenhusz MJM, Reveal JL, Farjon A, Gardner MF, Mill RR, Chase MW (2011) A new classification and linear sequence of extant gymnosperms. *Phytotaxa*, 19, 55–70.
- Editorial Committee of Flora of Hunan (2000) *Flora of Hunan* (Vol. 2). Hunan Science and Technology Press, Changsha. (in Chinese) [湖南植物志编辑委员会 (2000) 湖南植物志 (第2卷). 湖南科学技术出版社, 长沙.]
- Editorial Committee of Flora of Hunan (2010) *Flora of Hunan* (Vol. 3). Hunan Science and Technology Press, Changsha. (in Chinese) [湖南植物志编辑委员会 (2010) 湖南植物志 (第3卷). 湖南科学技术出版社, 长沙.]
- Editorial Committee of Flora of Jiangxi (2004) *Flora of Jiangxi* (Vol. 2). China Science and Technology Press, Beijing. (in Chinese) [江西植物志编辑委员会 (2004) 江西植物志 (第2卷). 中国科学技术出版社, 北京.]
- Editorial Committee of Flora of Jiangxi (2014) *Flora of Jiangxi* (Vol. 3). Jiangxi Science and Technology Press, Nanchang. (in Chinese) [江西植物志编辑委员会 (2014) 江西植物志 (第3卷). 江西科学技术出版社, 南昌.]
- Fu LK, Jin JM (1992) *Red Book of Chinese Plants: Rare and Endangered Plants* (Vol. 1). Science Press, Beijing. (in Chinese) [傅立国, 金鉴明 (1992) 中国植物红皮书——稀有濒危植物(第一册). 科学出版社, 北京.]
- IUCN (2019) IUCN Red List of Threatened Species. <http://www.iucnredlist.org>. (accessed on 2020-03-01)
- Liao WB, Zhang ZQ, Chen ZM, Tang CG, Deng SF (2002) Community types, phenology and propagation characteristics of *Taxus mairei* in north Guangdong. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 13, 795–801. (in Chinese with English abstract) [廖文波, 张志权, 陈志明, 唐长根, 邓世福 (2002) 粤北南方红豆杉的群落类型及物候与繁殖生物学特性. *应用生态学报*, 13, 795–801.]
- Ministry of Environmental Protection, PRC, Chinese Academy of Sciences (2013) *China Red List of Biodiversity (Higher Plants)* (in Chinese) [中华人民共和国环境保护部, 中国科学院 (2013) 中国生物多样性红色名录(高等植物卷)] <http://bc.zo.ntu.edu.tw/upload/30821.pdf>. (accessed on 2019-08-30)
- Qin HM, Zhao LN (2017) Evaluating the Threat Status of Higher Plants in China. *Biodiversity Science*, 25, 689–695. (in Chinese with English abstract) [覃海宁, 赵莉娜 (2017) 中国高等植物濒危状况评估. *生物多样性*, 25, 689–695.]
- Qin HN, Yang Y, Dong SY, He Q, Jia Y, Zhao LN, Yu SX, Liu HY, Liu B, Yan YH, Xiang JY, Xia NH, Peng H, Li ZY, Zhang ZX, He XJ, Yin LK, Liu QR, Hou YT, Liu Y, Liu QX, Cao W, Li JQ, Chen SL, Jin XH, Gao TG, Chen WL, Ma HY, Geng YY, Jin XF, Chang CY, Jiang H, Cai L, Zang CX, Wu JY, Ye JF, Lai YJ, Lin B, Lin QW, Xue NX (2017) Threatened Species List of China's Hight Plants. *Biodiversity Science*, 25, 696–744. (in Chinese and in English) [覃海宁, 杨永, 董仕勇, 何强, 贾渝, 赵莉娜, 于胜祥, 刘慧圆, 刘博, 严岳鸿, 向建英, 夏念和, 彭华, 李振宇, 张志翔, 何兴金, 尹林克, 林余霖, 刘全儒, 侯元同, 刘演, 刘启新, 曹伟, 李建强, 陈世龙, 金效华, 高天刚, 陈文俐, 马海英, 耿玉英, 金孝锋, 常朝阳, 蒋宏, 蔡蕾, 臧春鑫, 武建勇, 叶建飞, 赖阳均, 刘冰, 林素文, 薛纳新 (2017) 中国高等植物受威胁物种名录. *生物多样性*, 25, 696–744.]
- State Forestry Administration and the Ministry of Agriculture, P. R. C. (1999) List of Wild Plants Under State Protection (First Batch). Decree No. 4. (in Chinese) [国家林业局和农业部令(第4号) (1999) 国家重点保护野生植物名录(第一批)] http://www.gov.cn/gongbao/content/2000/content_60072.html. (accessed on 2014-03-01)
- The Pteridophyte Phylogeny Group (2016) A community-derived classification for extant lycophytes and ferns. *Journal of Systematics and Evolution*, 54, 563–603.
- Vos CC, Chardon JP (1998) Effects of habitat fragmentation and road density on the distribution pattern of the moor frog *Rana arvalis*. *Journal of Applied Ecology*, 35, 44–56.
- Wan JW, Xia HL, Zhou SX, Zhang L, Peng YS (2019) Quantitative study on conservation priority of rare and endangered plants in Lushan National Nature Reserve, Jiangxi. *Journal of Tropical and Subtropical Botany*, 27, 171–180. (in Chinese with English abstract) [万加武, 夏海林, 周赛霞, 张丽, 彭焱松 (2019) 江西庐山国家级自然保护区珍稀濒危植物优先保护定量研究. *热带亚热带植物学报*, 27, 171–180.]
- Wang L, Shi S, Liao WB, Chen CQ, Li Z (2013) Rare and endangered plants in Mount Jinggangshan region. *Biodiversity Science*, 21, 163–169. (in Chinese with English abstract) [王蕾, 施诗, 廖文波, 陈春泉, 李贞 (2013) 井冈山地区珍稀濒危植物及其生存状况. *生物多样性*, 21, 163–169.]
- Xiao JW, Xiang XM, Chen GX (2018) Studies on Flora of Seed Plants and the Rare and Endangered Species in Wugongshan Area. Scientific and Technical Documentation Press, Beijing. (in Chinese) [肖佳伟, 向晓媚, 陈功锡 (2018) 武功山地区种子植物区系及珍稀濒危保护植物研究. 科学技术文献出版社, 北京.]
- Yin QY, Fan Q, Li P, DoVan Truong, Zhao WY, Zhou RC, Chen SF, Liao WB (2020) Neogene and Quaternary climate changes shaped the lineage differentiation and demographic history of *Fokienia hodginsii* (Cupressaceae s. l.), a Tertiary relict in East Asia. *Journal of Systematics and Evolution*, doi: 10.1111/jse.12582.
- Zang M, Zeng H, Yu CY, Wu MP, Liu LJ, Zeng L, Zhang YL (2018) The geographic distribution differences of rare and endangered plants in Jiangxi Province. *Journal of Fujian Forestry Science and Technology*, 45(3), 10–17. (in Chinese with English abstract) [臧敏, 曾欢, 于彩云, 吴梦萍, 刘凌姣, 曾玲, 张一林 (2018) 江西珍稀濒危植物的地理分布差异. *福建林业科技*, 45(3), 10–17.]
- Zhang YB, Ma KP (2008) Geographic distribution

characteristics of the national key protected wild plants in China. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 19, 1670–1675. (in Chinese with English abstract) [张殷波, 马克平 (2008) 中国国家重点保护野生植物的地理分布特征. *应用生态学报*, 19, 1670–1675.]

Zhao WY (2017) *The Floristic Phytogeography of Spermatophyte Flora in Luoxiao Range*. PhD dissertation, Sun Yat-sen University, Guangzhou. (in Chinese with English abstract) [赵万义 (2017) 罗霄山脉种子植物区系

地理学研究. 博士学位论文, 中山大学, 广州.]

Zheng JY, Yin YH, Li BY (2010) A new scheme for climate regionalization in China. *Acta Geographica Sinica*, 65, 3–12. (in Chinese with English abstract) [郑景云, 尹云鹤, 李炳元 (2010) 中国气候区划新方案. *地理学报*, 65, 3–12.]

(责任编辑: 唐志尧 责任编辑: 时意专)

附录 Supplementary Material

附录1 罗霄山脉珍稀濒危植物的野外调查记录汇总

Appendix 1 Summary of field investigation records of rare and endangered plants in the Luoxiao Mountains

<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2019303-1.pdf>

附录2 罗霄山脉珍稀濒危野生植物的濒危等级、保护级别、生态多度等级及其空间分布

Appendix 2 Endangered grade, protection level, ecological abundance level and geographical distribution of rare and endangered key protection wild plants in the Luoxiao Mountains

<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2019303-2.xlsx>



•研究报告•

罗霄山脉翼手目物种多样性及适生区预测

胡宜峰¹ 王晓云¹ 邓学建² 吴 华³ 黄正澜¹ 岳 阳¹ 黎 舫¹ 张秋萍¹
郭伟健¹ 李 锋¹ 陈柏承¹ 徐忠鲜¹ 周 全¹ 余文华^{1*} 吴 毅^{1*}

1 (广州大学生命科学学院, 广州 510006)

2 (湖南师范大学生命科学学院, 长沙 410081)

3 (华中师范大学生命科学学院, 武汉 430079)

摘要: 罗霄山脉位于中国大陆东南部, 是一条南北走向的大型山脉, 面积约6.76万km²。该山脉位于欧亚大陆东部季风区, 生物多样性丰富, 是亚洲东部第三纪冰期动物重要的避难所。为了解罗霄山脉翼手目物种多样性状况, 本研究组于2013–2018年, 使用雾网、手网和竖琴网等工具开展了针对性调查与标本采集, 同时运用形态分类学和分子系统发生学方法鉴定物种。根据调查结果并结合文献记载: 罗霄山脉地区现有翼手目物种4科14属40种, 其中罗霄山脉翼手目新记录种25种, 省级翼手目分布新记录种9种。同时, 本研究基于5年的调查采集位点, 使用生物多样性与气候变化虚拟实验室(the Biodiversity & Climate Change Virtual Laboratory)在线生境预测平台, 对罗霄山脉翼手目物种当前的适生区, 以及3种不同量温室气体排放情景下(representative concentration pathway, RCP 2.6 / 6.0 / 8.5) 2050年的适生区进行预测, 其中随机森林算法(random forest)的模型解释力较优, 其预测结果显示: 影响该区域翼手目分布的主要环境因子为降水季节性和年平均温度; 山脉中部及南部为翼手目的高适生区, 面积约为罗霄山脉的30%; 与当前适生区相比, RCP 2.6情景下2050年该类群适生区有所扩增, RCP 6.0和RCP 8.5情景下均会导致翼手目适生区急剧缩减, 且分布区将迁移至高海拔区域以响应气候变化。而本项目的开展不仅初步掌握了罗霄山脉翼手目物种多样性本底状况, 也为开展后续的翼手目研究和保护管理提供了参考。

关键词: 翼手目(蝙蝠); 罗霄山脉; 物种多样性; 生境预测

Species diversity and suitable habitat prediction of Chiroptera in the Luoxiao Mountains

Yifeng Hu¹, Xiaoyun Wang¹, Xuejian Deng², Hua Wu³, Zhenglanyi Huang¹, Yang Yue¹, Fang Li¹, Qiuping Zhang¹, Weijian Guo¹, Feng Li¹, Bocheng Chen¹, Zhongxian Xu¹, Quan Zhou¹, Wenhua Yu^{1*}, Yi Wu^{1*}

1 School of Life Sciences, Guangzhou University, Guangzhou 510006

2 School of Life Sciences, Hunan Normal University, Changsha 410081

3 School of Life Sciences, Central China Normal University, Wuhan 430079

Abstract: The Luoxiao Mountains are a main chain of north-south mountains in southeast China, covering approximately 67,600 km². It is considered a biodiversity hot spot that served as glacial refuge during the Tertiary period for eastern Eurasia. Starting in 2013, we investigated chiropteran diversity in the Luoxiao Mountains by conducting five-year surveys using mist nets, hand nets and harp traps. We identified 40 chiropteran species belonging to 4 families, 14 genera through morphological examination, phylogenetic inference, comparing to species identification from the literatures. Of the species we identified, 25 are primarily found in the region, and 9 belong to new provincial records. Current and potential future distribution area for bats was predicted based on all occurrence coordinates using the online platform “the Biodiversity & Climate Change Virtual Laboratory”. The random forest algorithm performed better than all other methods, and further indicates that precipitation seasonality and annual mean temperature contribute

收稿日期: 2020-06-03; 接受日期: 2020-09-11

基金项目: 国家自然科学基金(31672258; 31670381; 31970394)、国家自然科学基金国际合作重大项目(31110103910)、国家科技基础性工作专项(2013FY111500)和广州大学青年拔尖人才培养计划项目(BJ201707)

* 共同通讯作者 Co-authors for correspondence. E-mail: wenhua_yu@gzhu.edu.cn, wuyizhouq@263.net

the most in models. Additionally, we found that the central and southern region (about 30% of the Luoxiao Mountains area) are hot spots for bats. The future distribution prediction for 2050 illustrates a trend of range expansion under the lowest greenhouse gas emissions conditions (RCP 2.6). Nevertheless, suitable habitats for bats will dramatically contract and transfer to higher regions under RCP 6.0 and RCP 8.5. We hope this study benefits future research, conservation and management for chiropteran in the Luoxiao Mountains.

Key words: Chiroptera (bats); Luoxiao Mountains; species diversity; habitat prediction

罗霄山脉位于中国大陆东南部, 纵跨湖北、湖南和江西三省(112°20'–115°50' E, 25°20'–30°00' N), 是一条历史悠久、成因复杂、呈东北–西南方向的大型山脉, 面积约6.75万km², 主要包括诸广山脉、万洋山脉(井冈山、南风面、七溪岭)、武功山脉(羊狮幕)、九岭山脉和幕阜山脉等5个中型山脉。该区域为中国大陆东部第三阶梯最重要的气候和生态交错区, 具有较高的生物多样性, 同时该区域也是亚洲东部最重要的脊椎动物聚集地与东西替代、南北迁徙的生物地理通道(廖文波等, 2014; 魏识广等, 2015; 宫辉力等, 2016), 具有重要的研究价值和保护意义。目前对于罗霄山脉的本底调查主要集中在昆虫与植物类群(吕泽侃, 2015^①; 谢喃喃, 2015^②; 陈宜平, 2016^③; 赵万义, 2017), 而哺乳动物调查记录尚较零散, 缺乏系统性研究。

翼手目是哺乳纲中仅次于啮齿目的第二大目(Simmons, 2005), 是生态系统中的关键成员, 具有重要生态作用(Williamsguillén et al, 2008; Kunz et al, 2011; Boyles et al, 2011; Wanger et al, 2014; Maine & Boyles, 2015)。然而, 由于翼手目种类具有飞行能力, 且生活环境隐蔽, 故本底资料相对匮乏。除廖文波等(2014, 2018)分别对万洋山脉的井冈山地区与湖南桃源洞国家级自然保护区的翼手目资源有所报道, 迄今未见针对性的专项调查。从2013年到2018年, 我们对罗霄山脉的5个中型山脉及自然保护区开展了翼手目物种多样性实地调查, 获得该区域翼手目物种多样性名录与分布状况。此外, 我们也运用物种分布模型(species distribution modeling, SDM, Hallgren et al, 2015)对罗霄山脉翼手目当下及未来的适生区分别进行预测, 以期为后续针对性调查提供引导, 同时也为该类群的研究、保护管理及疾病

防控提供基础资料。

1 研究方法

1.1 蝙蝠野外调查方法

2013–2018年, 使用网捕法(包括雾网、手网和竖琴网)完成对罗霄山脉地区33个样点的翼手目调查(图1)。洞穴型蝙蝠的调查采取架设雾网或直接进洞捕获方式采集; 树栖型蝙蝠通过在蝙蝠潜在飞行路线架设竖琴网或雾网采集; 房屋型蝙蝠则通过在保护区内的保护站及村庄附近林道中架设雾网, 同时结合手网采集。

1.2 标本鉴定方法及依据

对采集的蝙蝠标本进行外部形态的测量, 包

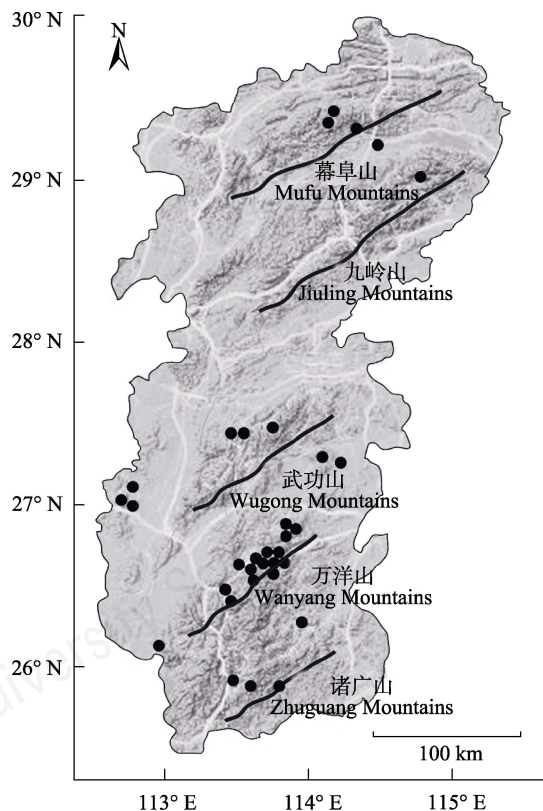


图1 2013–2018年罗霄山脉翼手目调查样点示意图

Fig. 1 The site of Chiropteran investigation in the Luoxiao Mountains between 2013 and 2018

①吕泽侃 (2015) 中国罗霄山脉昆虫区系特征及多样性初步调查. 硕士学位论文, 上海师范大学, 上海.

②谢喃喃 (2015) 中国罗霄山脉隐翅虫科区系特征及多样性初步研究. 硕士学位论文, 上海师范大学, 上海.

③陈宜平 (2016) 中国罗霄山脉昆虫区系特征及多样性初步研究(二). 硕士学位论文, 上海师范大学, 上海.

括: 前臂长(forearm length)、尾长(tail length)、后足长(hindfoot length)、胫骨长(tibia length)、耳长(ear length) (Bates & Harrison, 1997; 杨奇森等, 2007)。依据《中国哺乳动物种和亚种分类名录与分布大全》(王应祥, 2003)和《中国兽类图鉴》(刘少英和吴毅, 2019)进行物种的鉴定。对于部分难以通过外部形态特征鉴定的物种, 运用头骨形态学与分子系统发育学分析方法辅助鉴定。

鉴于体型较小的鼠耳蝠(*Myotis*)、伏翼(*Pipistrellus*)、管鼻蝠(*Murina*)等类群的外部形态极为相似, 除检视头骨特征外, 还借助分子系统发育学方法辅助物种鉴定。剪取肌肉或肝脏组织约20 mg, 使用DNA提取试剂盒(Tiangen, 天津)提取总DNA。根据类群在NCBI-nt (GenBank)数据库中的信息丰度与覆盖度选择合适的分子标记及外群, 对管鼻蝠(外群: *Pipistrellus subflavus*)及伏翼(外群: 圆耳管鼻蝠(*Murina cyclotis*))使用线粒体COI基因, 对鼠耳蝠类群(外群: 普通伏翼(*Pipistrellus pipistrellus*))则使用Cyt b基因。其扩增引物分别为: COI基因(F: 5'-ACA GCC TAA TAC CTA CTC GGC CAT-3'; R: 5'-AGG CTC GGG TGT CTA CGT CCA-3'), Cyt b基因(F: 5'-AAA TCA CCG TTG TAC TTC AAC-3'; R: 5'-TAG AAT ATC AGC TTT GGG TG-3')。扩增产物送至上海美吉生物科技公司测序, 使用GENEIOUS 5.4 (Drummond et al, 2011)对测序结果进行目测校对与拼接, 结合GenBank数据库中下载的基因序列使用Muscle (Edgar, 2004)进行排序, 运用ModelTest (Posada & Crandall, 1998)确定最优化核苷酸替换模型, 使用RAxML (Stamatakis, 2014)构建COI和Cyt b基因的最大似然系统发育树(maximum likelihood tree, ML tree), 自展法自展100次评估节点支持度。

1.3 翼手目多样性编目及适生分布区预测

在本研究组5年翼手目资源调查的基础上, 整合梳理该类群在罗霄山脉已有分布记录(丁铁明和王作义, 1989; 江廷磊等, 2007; 郭新春等, 2010; 徐忠鲜等, 2013; 廖文波等, 2014, 2018; 张秋萍等, 2014; 陈柏承等, 2015; 李锋等, 2015; 党飞红等, 2016; 任锐君等, 2017; 王英永等, 2017; 冯磊等, 2017, 2019; 黄正澜懿等, 2018; 余子寒等, 2018; 岳阳等, 2019), 对该区域翼手目物种多样性进行编目, 并根据《中国动物地理》(张荣祖, 1999)和《中国脊椎动物红色名录》(蒋志刚等, 2016)对其进行地理区

系划分和濒危等级评估。

同时, 以野外调查的29个采集位点信息为依据(附录1), 在生物多样性与气候变化虚拟实验室平台(the Biodiversity & Climate Change Virtual Laboratory, BCCVL; <https://app.bccvl.org.au/>)对适生区进行预测, 预测模型包括框架模型(profile models)中的Bioclim; 机器学习模型(machine learning models)中的人工神经网络模型(artificial neural network, ANN)、决策树算法(classification tree, CT)、最大熵模型(MaxEnt)、随机森林算法(random forest, RF); 统计回归模型(statistical models)中的多变量自适应回归样条算法(flexible discriminant analysis, FDA)、广义线性模型(generalized linear model, GLM)等3类7种模型进行适生区预测, 参考李玉春等(2005)和胡宜峰等(2019)筛选10个气候因子(WorldClim, 1950–2000, 精度为25 arcmin)作为输入变量: 年平均温度(annual mean temperature, b01)、最热月最高温(max temperature of warmest month, b05)、最冷月最低温(min temperature of coldest month, b06)、最湿季度平均温度(mean temperature of wettest quarter, b08)、最干季度平均温度(mean temperature of driest quarter, b09)、最热季度平均温度(mean temperature of warmest quarter, b10)、年平均降水量(annual precipitation, b12)、降水季节性(precipitation seasonality, b15)、最热季度降水量(precipitation of warmest quarter, b18)和最冷季度降水量(precipitation of coldest quarter, b19), 着重关注气候因素对于翼手目适生区的影响。通过ROC曲线(受试者工作特征曲线)下面积(area under the receiving operator curve, AUC)、真阳性率(true positive rate, TPR)、真实技巧统计法(true skill statistic, TSS)和准确率(accuracy)等4项指标筛选最优模型(Hallgren et al, 2015), 根据响应曲线(response curves)明确影响翼手目分布的重要气候因子。使用最优模型的结果, 结合2050年3种碳排放量预测情景(representative concentration pathway, RCP) (WorldClim, future projection using Beijing Climate Center Climate System Model, BCC-CSM 1.1, 精度10 arcmin): RCP 2.6 (最低温室气体排放情景)、RCP 6.0 (较高温室气体排放情景)和RCP 8.5 (最高温室气体排放情景), 使用投影技术预测在不同温室气体排放量下罗霄山脉翼手类适生区。

2 结果

2.1 罗霄山脉翼手目物种多样性

调查期间共捕获翼手目标本575只, 根据其外部形态及头骨特征鉴定出菊头蝠科7种, 即中菊头蝠(*Rhinolophus affinis*)、华南菊头蝠(*R. huananus*)、大菊头蝠(*R. luctus*)、大耳菊头蝠(*R. macrotis*)、皮氏菊头蝠(*R. pearsoni*)、小菊头蝠(*R. pusillus*)和中华菊头蝠(*R. sinicus*); 蹄蝠科4种, 即大蹄蝠(*Hipposideros armiger*)、中蹄蝠(*H. larvatus*)、普氏蹄蝠(*H. pratti*)和无尾蹄蝠(*Coelops frithii*); 蝙蝠科11种, 即中华鼠耳蝠(*Myotis chinensis*)、渡濑氏鼠耳蝠(*M. rufoniger*)、金黄鼠耳蝠(*M. formosus*)、东亚水鼠耳蝠(*M. petax*)、灰伏翼(*Hypsugo pulveratus*)、大棕蝠(*Eptesicus serotinus*)、中华山蝠(*Nyctalus plancyi*)、褐扁颅蝠(*Tylonycteris robustula*)、斑蝠(*Scotomanes ornatus*)、暗褐彩蝠(*Kerivoula furva*)和毛翼管鼻蝠(*Harpiocephalus harpia*); 长翼蝠科1种, 即亚洲长翼蝠(*Miniopterus fuliginosus*) (图2, 表1)。

在基于Cyt b基因构建的鼠耳蝠属系统发育树中, 本研究采集到的鼠耳蝠属标本分别与GenBank中的渡濑氏鼠耳蝠(*Myotis rufoniger*)、西南鼠耳蝠(*M. altarium*)、长指鼠耳蝠(*M. longipes*)、大卫鼠耳蝠(*M. davidii*)、华南水鼠耳蝠(*M. laniger*)、鼠耳蝠1 (*Myotis* sp. 1)、鼠耳蝠2 (*Myotis* sp. 2)和鼠耳蝠3 (*Myotis* sp. 3)等序列聚成较高支持率的8个独立支系(图3A); 在基于COI序列构建的伏翼属系统发育树中, 本研究所采集到的伏翼属标本与东亚伏翼(*Pipistrellus abramus*)、伏翼1 (*Pipistrellus* sp.1)和伏翼2 (*Pipistrellus* sp.2)聚成较高支持率的3个独立支系(图3B); 对于管鼻蝠属COI基因系统发生树而言, 其结果显示本研究的管鼻蝠标本与艾氏管鼻蝠(*Murina eleryi*)、哈氏管鼻蝠(*M. harrisoni*)、中管鼻蝠(*M. huttoni*)和水甫管鼻蝠(*M. shuipuenensis*)聚成高支持率的4个独立支系(图3C)。结合通过外部形态以及头骨特征鉴定出的23种, 本研究共采集到38种(图2)。

另有文献记录但在本次调查中未能采集到的2种: 长尾鼠耳蝠(*Myotis frater*)、爪哇伏翼(*Pipistrellus javanicus*) (廖文波等, 2014)。结合本研究采集到的38种, 罗霄山脉现记录翼手目种类4科14属40种(表1), 其中蝙蝠科种类最多(28种), 占总

数的70.0%; 菊头蝠科7种, 占17.5%; 蹄蝠科4种, 占10.0%; 长翼蝠科最少(1种), 占总数的2.5%。在属级物种组成上: 鼠耳蝠属最多(13种, 32.5%), 其次是菊头蝠属(*Rhinolophus*) (7种, 17.5%)、蹄蝠属(*Hipposideros*) (4种, 10.0%)、伏翼属(4种, 10.0%)、管鼻蝠属(4种, 10.0%), 而无尾蹄蝠属(*Coelops*)、高级伏翼属(*Hypsugo*)、棕蝠属(*Eptesicus*)、山蝠属(*Nyctalus*)、扁颅蝠属(*Tylonycteris*)、斑蝠属(*Scotomanes*)、毛翼管鼻蝠属(*Harpiocephalus*)、彩蝠属(*Kerivoula*)、长翼蝠属(*Miniopterus*)最少, 各1种(2.5%)。

根据蒋志刚等(2016)评估结果, 无尾蹄蝠、金黄鼠耳蝠和渡濑氏鼠耳蝠3种为易危种, 占总数的7.5%; 华南菊头蝠、大菊头蝠、普氏蹄蝠、西南鼠耳蝠、中华鼠耳蝠、大足鼠耳蝠、爪哇伏翼、灰伏翼、褐扁颅蝠、亚洲长翼蝠、毛翼管鼻蝠和艾氏管鼻蝠等12种为近危种, 占总数的30.0%; 数据缺乏的种类有5种, 即长尾鼠耳蝠、东亚水鼠耳蝠、哈氏管鼻蝠、水甫管鼻蝠和暗褐彩蝠, 共占12.5% (表1)。

2.2 罗霄山脉翼手目分布新记录及分布组成特征

罗霄山脉现记录的40种翼手类动物中, 有9种为近年来发表的省级分布新记录, 即褐扁颅蝠(江西, 张秋萍等, 2014)、暗褐彩蝠(江西, 李锋等, 2015)、水甫管鼻蝠(江西, 王晓云等, 2016)、中蹄蝠(湖南, 冯磊等, 2017)、大卫鼠耳蝠(湖南, 任锐君等, 2017)、中管鼻蝠(湖北, 黄正澜懿等, 2018)、长指鼠耳蝠(湖南, 余子寒等, 2018)、毛翼管鼻蝠(江西, 陈柏承等, 2015; 湖南, 余文华等, 2017; 湖北, 岳阳等, 2019)、东亚水鼠耳蝠(湖南, 冯磊等, 2019), 25种为罗霄山脉翼手目分布新记录, 如华南菊头蝠、普氏蹄蝠、大棕蝠等(表1)。

从翼手目的昼间栖息类型看, 罗霄山脉的翼手目可以分为房屋型(2种, 5.0%)、洞穴型(20种, 50.0%)和树栖型(18种, 45.0%) 3类; 从动物区系划分来看, 主要包括5种分布类型: 东洋型(15种, 37.5%)、南中国型(8种, 20.0%)、季风型(2种, 5.0%)、古北型(3种, 7.5%)和不易归类分布型(5种, 12.5%) (表1)。按照不同山脉汇总结果来看, 万洋山脉翼手目多样性最为丰富(31种, 77.5%), 其次是武功山脉(25种, 62.5%)和幕阜山脉(11种, 27.5%), 最后是九岭山脉(4种, 10%) (图4), 诸广山脉则由于调查过程中的天气原



图2 罗霄山脉翼手目物种外形图。1: 中菊头蝠; 2: 华南菊头蝠; 3: 大菊头蝠; 4: 大耳菊头蝠; 5: 皮氏菊头蝠; 6: 小菊头蝠; 7: 中华菊头蝠; 8: 大蹄蝠; 9: 中蹄蝠; 10: 普氏蹄蝠; 11: 无尾蹄蝠; 12: 西南鼠耳蝠; 13: 中华鼠耳蝠; 14: 长指鼠耳蝠; 15: 大卫鼠耳蝠; 16: 金黄鼠耳蝠; 17: 华南水鼠耳蝠; 18: 东亚水鼠耳蝠; 19: 大足鼠耳蝠; 20: 渡濑氏鼠耳蝠; 21: 鼠耳蝠1; 22: 鼠耳蝠2; 23: 鼠耳蝠3; 24: 东亚伏翼; 25: 伏翼1; 26: 伏翼2; 27: 灰伏翼; 28: 大棕蝠; 29: 中华山蝠; 30: 褐扁颅蝠; 31: 斑蝠; 32: 毛翼管鼻蝠; 33: 艾氏管鼻蝠; 34: 哈氏管鼻蝠; 35: 中管鼻蝠; 36: 水甫管鼻蝠; 37: 暗褐彩蝠; 38: 亚洲长翼蝠。

Fig. 2 Bats sampled from the Luoxiao Mountains. 1, *Rhinolophus affinis*; 2, *Rhinolophus huananus*; 3, *Rhinolophus luctus*; 4, *Rhinolophus macrotis*; 5, *Rhinolophus pearsoni*; 6, *Rhinolophus pusillus*; 7, *Rhinolophus sinicus*; 8, *Hipposideros armiger*; 9, *Hipposideros larvatus*; 10, *Hipposideros pratti*; 11, *Coelops frithii*; 12, *Myotis altarium*; 13, *Myotis chinensis*; 14, *Myotis longipes*; 15, *Myotis davidii*; 16, *Myotis formosus*; 17, *Myotis laniger*; 18, *Myotis petax*; 19, *Myotis pilosus*; 20, *Myotis rufoniger*; 21, *Myotis* sp.1; 22, *Myotis* sp.2; 23, *Myotis* sp.3; 24, *Pipistrellus abramus*; 25, *Pipistrellus* sp.1; 26, *Pipistrellus* sp.2; 27, *Hypsugo pulveratus*; 28, *Eptesicus serotinus*; 29, *Nyctalus plancyi*; 30, *Tylonycteris robustula*; 31, *Scotomanes ornatus*; 32, *Harpiocephalus harpia*; 33, *Murina eleryi*; 34, *Murina harrisoni*; 35, *Murina huttoni*; 36, *Murina shuiyuensis*; 37, *Kerivoula furva*; 38, *Miniopterus fuliginosus*.

因以及采集工具的限制, 目前暂无相关报道。

2.3 罗霄山翼手目适生区预测

根据BCCVL在线适生区预测结果: 基于随机森林算法的模型具有更优的预测效果(AUC = 0.999;

TPR = 0.999; TSS = 0.999; Accuracy = 0.999) (表2)。环境因子响应曲线显示降水季节性(b15)、年平均温度(b01)、年平均降水量(b12)、最冷季度降水量(b19)对罗霄山脉地区翼手目分布具有重要的影响(图5)。

表1 罗霄山脉翼手目物种多样性
Table 1 List of Chiroptera diversity in the Luoxiao Mountains

物种 Species	分布型 Distribution	濒危等级 Endangered category	栖息环境 Habitat	分布区域 Location	资料来源 Sources
菊头蝠科 Rhinolophidae					
1.中菊头蝠 <i>Rhinolophus affinis</i>	W	LC	洞穴 Cave	c, d	标本 Specimen
2.华南菊头蝠 <i>Rhinolophus huananus</i> *	—	NT	洞穴 Cave	c, d	标本 Specimen
3.大菊头蝠 <i>Rhinolophus luctus</i>	W	NT	洞穴 Cave	a, b, c, d	标本 Specimen
4.大耳菊头蝠 <i>Rhinolophus macrotis</i>	W	LC	洞穴 Cave	c, d	标本 Specimen
5.皮氏菊头蝠 <i>Rhinolophus pearsoni</i>	W	LC	洞穴 Cave	c, d	标本 Specimen
6.小菊头蝠 <i>Rhinolophus pusillus</i>	S	LC	洞穴 Cave	a, c, d	标本 Specimen
7.中华菊头蝠 <i>Rhinolophus sinicus</i>	W	LC	洞穴 Cave	a, b, c, d	标本 Specimen
蹄蝠科 Hipposideridae					
8.大蹄蝠 <i>Hipposideros armiger</i>	W	LC	洞穴 Cave	d	标本 Specimen
9.中蹄蝠 <i>Hipposideros larvatus</i> #	W	LC	洞穴 Cave	c	标本 Specimen; Feng et al, 2017
10.普氏蹄蝠 <i>Hipposideros pratti</i> *	W	NT	洞穴 Cave	c	标本 Specimen
11.无尾蹄蝠 <i>Coelops frithii</i>	W	VU	洞穴 Cave	d	标本 Specimen; Xu et al, 2013
蝙蝠科 Vespertilionidae					
12.西南鼠耳蝠 <i>Myotis altarium</i>	S	NT	洞穴 Cave	c, d	标本 Specimen
13.中华鼠耳蝠 <i>Myotis chinensis</i>	U	NT	洞穴 Cave	a	标本 Specimen
14.长指鼠耳蝠 <i>Myotis longipes</i> #	O	LC	洞穴 Cave	c, d	标本 Specimen; Yu et al, 2018
15.大卫鼠耳蝠 <i>Myotis davidii</i> #	E	LC	洞穴 Cave	a, b, c, d	标本 Specimen; Ren et al, 2017
16.长尾鼠耳蝠 <i>Myotis frater</i>	O	DD	洞穴 Cave	c, d	Liao et al, 2014
17.金黄鼠耳蝠 <i>Myotis formosus</i> *	S	VU	森林 Forest	c	标本 Specimen
18.华南水鼠耳蝠 <i>Myotis laniger</i> *	O	LC	森林 Forest	c, d	标本 Specimen
19.东亚水鼠耳蝠 <i>Myotis petax</i> #	O	DD	洞穴 Cave	c	标本 Specimen; Feng et al, 2019
20.大足鼠耳蝠 <i>Myotis pilosus</i> *	U	NT	洞穴 Cave	c	标本 Specimen
21.渡濑氏鼠耳蝠 <i>Myotis rufoniger</i> *	S	VU	洞穴 Cave	d	标本 Specimen
22.鼠耳蝠 1 <i>Myotis</i> sp.1*	—	—	森林 Forest	d	标本 Specimen
23.鼠耳蝠 2 <i>Myotis</i> sp.2*	—	—	森林 Forest	d	标本 Specimen
24.鼠耳蝠 3 <i>Myotis</i> sp.3*	—	—	森林 Forest	d	标本 Specimen
25.东亚伏翼 <i>Pipistrellus abramus</i>	E	LC	房屋 House	a, d	标本 Specimen
26.爪哇伏翼 <i>Pipistrellus javanicus</i>	S	NT	森林 Forest	d	Liao et al, 2014
27.伏翼 1 <i>Pipistrellus</i> sp.1*	—	—	森林 Forest	c, d	标本 Specimen
28.伏翼 2 <i>Pipistrellus</i> sp.2*	—	—	森林 Forest	d	标本 Specimen
29.灰伏翼 <i>Hypsugo pulveratus</i> *	S	NT	森林 Forest	c	标本 Specimen
30.大棕蝠 <i>Eptesicus serotinus</i> *	U	LC	森林 Forest	a	标本 Specimen
31.中华山蝠 <i>Nyctalus plancyi</i> *	S	LC	房屋 House	d	标本 Specimen
32.褐扁颅蝠 <i>Tylonycteris robustula</i> #	W	NT	森林 Forest	c, d	标本 Specimen; Zhang et al, 2014
33.斑蝠 <i>Scotomanes ornatus</i> *	S	LC	森林 Forest	a	标本 Specimen
34.毛翼管鼻蝠 <i>Harpiocephalus harpia</i> #	W	NT	森林 Forest	a, c, d	标本 Specimen; Chen et al, 2015; Yu et al, 2017; Yue et al, 2019
35.艾氏管鼻蝠 <i>Murina eleryi</i> *	W	NT	森林 Forest	c, d	标本 Specimen
36.哈氏管鼻蝠 <i>Murina harrisoni</i> *	W	DD	森林 Forest	d	标本 Specimen
37.中管鼻蝠 <i>Murina huttoni</i> #	W	LC	森林 Forest	a, b, c, d	标本 Specimen; Huang et al, 2018
38.水甫管鼻蝠 <i>Murina shuipiensis</i> #	—	DD	森林 Forest	d	标本 Specimen; Wang et al, 2016
39.暗褐彩蝠 <i>Kerivoula furva</i> #	W	DD	森林 Forest	c, d	标本 Specimen; Li et al, 2015
长翼蝠科 Miniopteridae					
40.亚洲长翼蝠 <i>Miniopterus fuliginosus</i>	O	NT	山洞 Cave	a, c, d	标本 Specimen

①分布型(张荣祖, 1999): W: 东洋型; S: 南中国型; E: 季风型; U: 古北型; O: 不易归类, 分布较广; “—”表示缺少数据; ②濒危等级(中国脊椎动物红色名录, 蒋志刚等, 2016): VU: 易危; NT: 近危; LC: 无危; DD: 数据缺乏; ③* 罗霄山分布新记录; # 省级分布新记录; ④分布区域: a: 幕阜山脉; b: 九岭山脉; c: 武功山脉; d: 万洋山脉。

①Distribution: W, Oriental realm; S, South China region; E, Monsoon type; U, Palearctic realm (Zhang, 1999); O, Difficult to categorize with wide distribution; “—”, missing data; ②Endangered category (Red list of China’s Vertebrates, Jiang et al, 2016): VU, Vulnerable; NT, Near threatened; LC, Least concern; DD, Data deficient; ③* New record of the Luoxiao Mountains; # New record of province; ④Location: a, Mufu Mountains; b, Jiuling Mountains; c, Wugong Mountains; d, Wanyang Mountains.

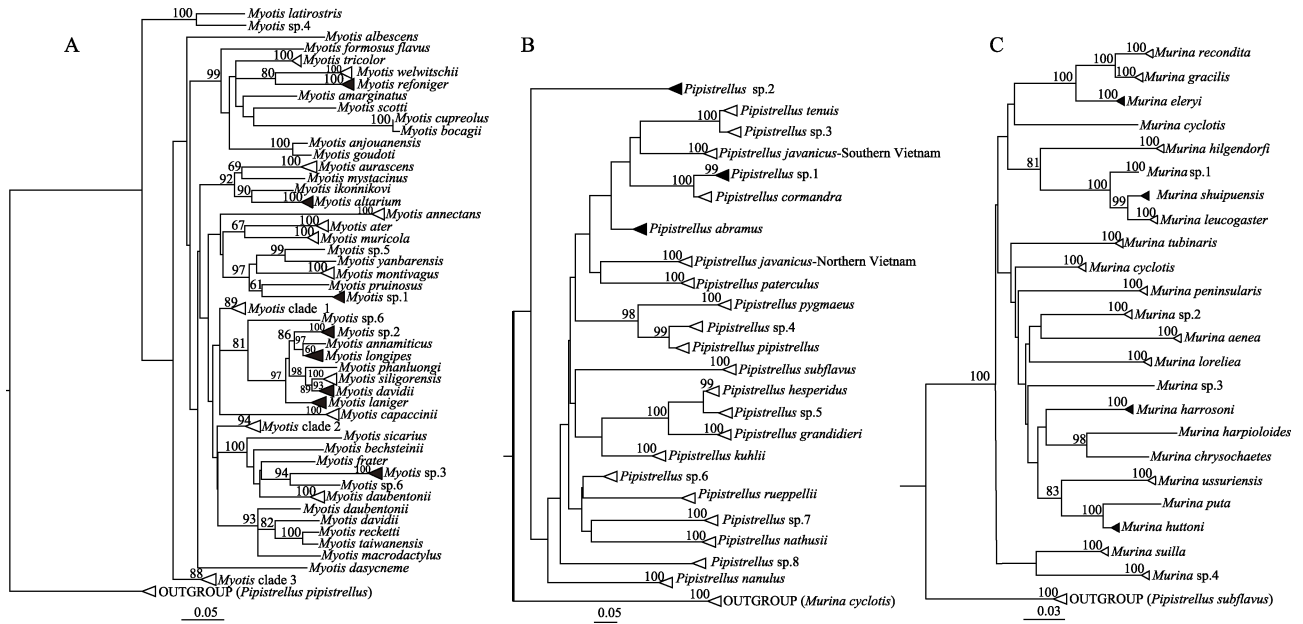


图3 罗霄山脉鼠耳蝠、伏翼和管鼻蝠三属系统发生树。A: 基于线粒体*Cyt b*基因构建的鼠耳蝠属最大似然树; B: 基于线粒体*COI*基因构建的伏翼属最大似然树; C: 基于线粒体*COI*基因构建的管鼻蝠属最大似然树。

Fig. 3 Phylogenetic tree of three genera *Myotis*, *Pipistrellus* and *Murina* in the Luoxiao Mountains. A, Maximum likelihood tree of *Myotis* based on *Cyt b* gene; B, Maximum likelihood tree of *Pipistrellus* based on *COI* gene; C, Maximum likelihood tree of *Murina* based on *COI* gene.

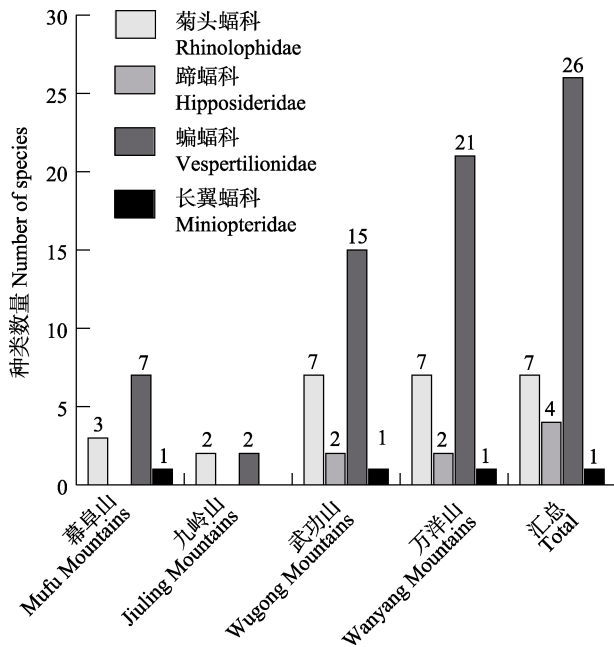


图4 罗霄山脉不同山脉翼手目物种多样性

Fig. 4 Chiroptera species diversity in different mountains of the Luoxiao Mountains

此外, 随机森林模型预测结果显示, 罗霄山脉中部及南部为翼手目高适生区(适生性 $\geq 50\%$), 面积约为罗霄山脉的30% (图6a), 是该类群保护工作的重要现场。

基于随机森林模型的生境预测结果, 本研究对2050年3种不同的碳排放情景下罗霄山脉翼手目适生区进行了预测。结果显示: RCP 2.6情景下(最低温室气体排放情景) 2050年罗霄山脉翼手目适生区(适生性 $\geq 50\%$)将增加至该区域总面积的35% (图6b); 但在RCP 6.0情景下(较高温室气体排放情景), 适生区(适生性 $\geq 50\%$)将明显收缩, 其面积约为整个罗霄山脉的10%, 且主要集中于武功山脉和九岭山脉 (图6c); 在RCP 8.6情景下(最高温室气体排放情景), 适生区(适生性 $\geq 50\%$)将急剧收缩, 面积仅约为整个罗霄山脉的5%, 且主要集中于武功山脉 (图6d)。相比现今适生区, 后两种情景下罗霄山脉翼手目适生区均有往山区缩减和北部迁移的趋势 (图6)。

3 讨论

罗霄山脉是北半球亚热带东段陆地生物南北向迁徙、扩散的重要通道, 为生物多样性富集区(张荣祖, 1999; 廖文波等, 2014; 魏识广等, 2015; 宫辉力等, 2016)。目前, 罗霄山脉记录到翼手目14属40种, 其中以东洋型和南中国型物种为主, 具有较强的华中区-华南区特点, 但也存在西南区成分的渗透; 从濒危等级上可以看出, 除5个未定种无法确定等

表2 不同适生区预测模型之间的预测效果对比

Table 2 Habitat distribution prediction analysis from different models

	框架模型 Profile models	机器学习模型 Machine learning models				统计回归模型 Statistical models	
	Bioclim	ANN	CT	MaxEnt	RF	FDA	GLM
真阳性率 True positive rate	0.999	0.998	0.833	0.944	0.999	0.972	0.917
真实技巧统计法 True skill statistic	0.889	0.998	0.750	0.896	0.999	0.917	0.917
准确度 Accuracy	0.944	0.998	0.875	0.951	0.999	0.958	0.958
受试者特征曲线下面积 Area under the receiving operator curve	0.970	0.998	0.880	0.970	0.999	0.980	0.980

Bioclim: 框架模型; ANN: 人工神经网络模型; CT: 决策树算法; MaxEnt: 最大熵模型; RF: 随机森林算法; FDA: 多变量自适应回归样条算法; GLM: 广义线性模型。

Bioclim, Profile models; ANN, Artificial neural network; CT, Classification tree; MaxEnt, Maximum entropy; RF, Random forest; FDA, Flexible discriminant analysis; GLM, Generalized linear model.

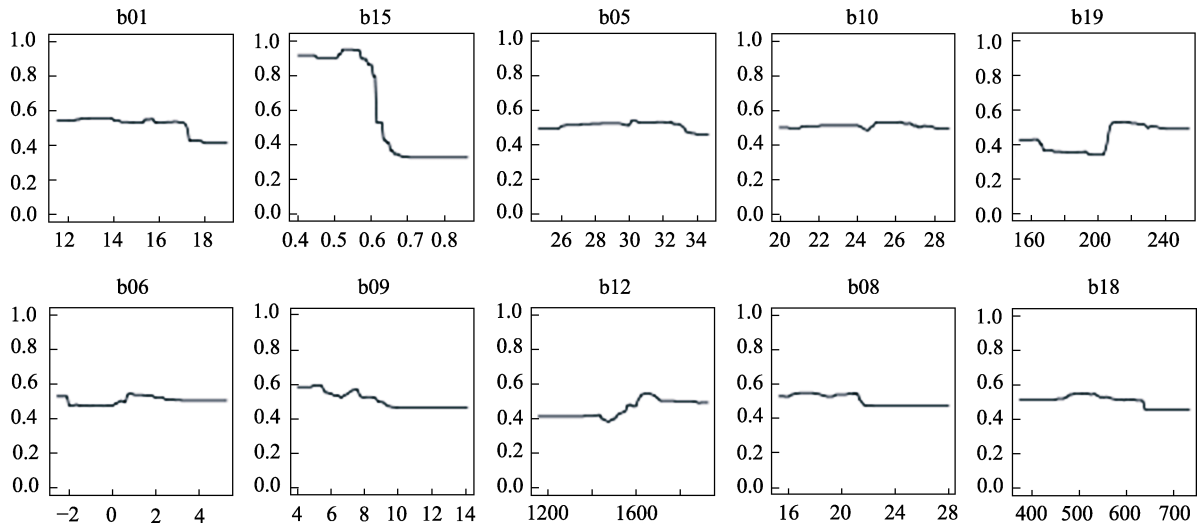


图5 随机森林算法的响应曲线。b01: 年平均温度; b15: 降水季节性; b05: 最热月最高温; b10: 最热季度平均温度; b19: 最冷季度降水量; b06: 最冷月最低温; b09: 最干季度平均温度; b12: 年平均降水量; b08: 最湿季度平均温度; b18: 最热季度降水量。

Fig. 5 Response curves for random forest. b01, Annual mean temperature; b15, Precipitation seasonality; b05, Max temperature of warmest month; b10, Mean temperature of warmest quarter; b19, Precipitation of coldest quarter; b06, Min temperature of coldest month; b09, Mean temperature of driest quarter; b12, Annual precipitation; b08, Mean temperature of wettest quarter; b18, Precipitation of warmest quarter.

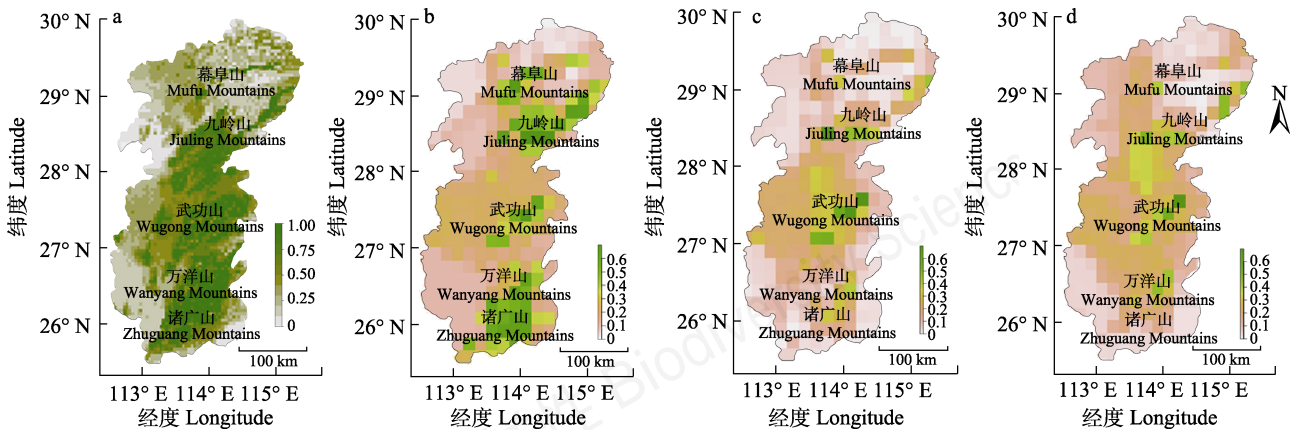


图6 罗霄山脉翼手目分布生境预测。a: 当前环境下; b: 2050年RCP 2.6情景下; c: 2050年RCP 6.0情景下; d: 2050年RCP 8.6情景下。

Fig. 6 Suitable habitat distribution predictions of Chiroptera in the Luoxiao Mountains. a, Present; b, RCP 2.6-2050; c, RCP 6.0-2050; d, RCP 8.5-2050.

级外,罗霄山脉翼手目有易危(VU)物种3种、近危(NT)物种12种和数据缺乏(DD)物种5种,共20种,占罗霄山脉翼手目种类的50.0%。本研究实际调查与蒋志刚等(2016)在全国尺度上对翼手目濒危等级评估结果基本一致,如3种易危(VU)等级蝙蝠(无尾蹄蝠、金黄鼠耳蝠和渡濑氏鼠耳蝠),在罗霄山脉极难发现,野外调查数量极少;大多数无危(LC)等级翼手目物种在罗霄山脉具有较稳定的种群数量,且分布范围也相对较广。但我们发现评估为无危(LC)等级的中蹄蝠和大棕蝠,在罗霄山脉5年的实地调查中极少发现,而评估为“数据缺乏”等级的哈氏管鼻蝠、水甫管鼻蝠和暗褐彩蝠在罗霄山脉却有一定的种群数量,特别是暗褐彩蝠在竹林环境数量稳定。这种不同尺度上的差异表明,我国翼手目物种多样性调查尚待加强,濒危等级评估有待进一步修订、补充和完善。同时,也表明罗霄山脉翼手目资源较为丰富,对罗霄山脉翼手目资源(特别是森林树栖型蝙蝠)的专项研究及保护有待开展。

早期翼手目本底调查受采集工具的限制,主要集中于洞穴型蝙蝠类群,本次调查中新使用了蝙蝠竖琴网,采集到树栖型蝙蝠18种,占罗霄山脉翼手目种类的45.0%,在罗霄山脉原仅有1种森林型蝙蝠(廖文波等,2014)的基础上增加了17种,丰富了其翼手目物种的多样性。而森林型蝙蝠种类大多为易危、近危以及数据缺乏等级(共9种),是翼手目研究及保护中不可或缺的类群。同时在调查中也发现褐扁颅蝠、暗褐彩蝠、水甫管鼻蝠、中蹄蝠、大卫鼠耳蝠、中管鼻蝠、长指鼠耳蝠、毛翼管鼻蝠、东亚水鼠耳蝠9个省级新记录,以及25种罗霄山脉分布新记录,另有3种鼠耳蝠(*Myotis* sp.1、*Myotis* sp.2、*Myotis* sp.3)和2种伏翼(*Pipistrellus* sp.1、*Pipistrellus* sp.2)为待定种,均证实了罗霄山脉地区具有较高的翼手目多样性,也与纪维红和陈服官(1990)、李玉春等(2005)提出的海南岛、台湾、罗霄山脉以及武陵山脉都具有较高分布密度的结论相吻合。目前,海南岛(8科20属41种;胡宜峰等,2018)、台湾(6科21属33种;郑锡奇等,2015)、武陵山脉(4科16属39种;张佩玲等,2019)以及罗霄山脉(本研究,4科14属40种)等热点区域均相继被证实,可加深对中国区域翼手目地理分布格局与历史进程的理解(李迪强和宋延龄,2000)。

同时,罗霄山脉翼手目的适生区预测结果显示,

当前环境下翼手目分布热点区主要集中于罗霄山脉核心区域。在影响蝙蝠分布的重要环境因素方面,李玉春等(2005)和胡宜峰等(2019)均发现年平均温度、年平均降水量、海拔、最热季度平均温度、最热月最高温为影响翼手目分布的重要环境因素,本研究的结果也与之相符。我们认为年均温度与蝙蝠的温度耐受性,区域的植被类型、生长与组成相关,进而影响蝙蝠的新陈代谢速率、冬眠栖息地选择以及生殖期时间(Webb et al, 1995; Rebelo et al, 2010);而年平均降水量则与局部植被特征及昆虫的发育相关,潜在性影响蝙蝠的食物组成与丰富度(Bronrier et al, 1999; 李玉春等, 2005; Arthur et al, 2014)。

温室气体的持续排放导致全球性气候急剧变化(Griffiths et al, 2005; Rusticucci, 2012),因此预测其影响的范围与程度具有重要的生物保护意义(Solomon et al, 2007)。而温室气体排放量(RCP)是一项重要的评估指标(Moss et al, 2010),胡婷等(2017)指出在3种不同情景(RCP 2.6、RCP 6.0、RCP 8.5)下2050年中国年均温将激增1.9℃、2.9℃与5.5℃,年均降水量分别增加0.12 mm/d、0.21 mm/d、0.32 mm/d,与古温度在较长时间尺度上的变化相比,这种短期急剧变化极易引起气候整体性剧变、增加极端气候事件发生的频率,最终引起生态灾难(Voigt & Kingston, 2016; Foster et al, 2017)。本研究结果提示:在RCP 2.6情景下(最低温室气体排放情景),2050年罗霄山脉翼手目适生区较当前情况下有所扩大(约16.7%),这可能得益于温度上升及降水量缓慢增加,热带向两极延伸,植被类型增加,多样性提高,翼手目的种群数量增加并向四周扩散所致,但其物种多样性是否增加仍不明确;在另外两种较高温室气体排放情景下,由于气温急速升高,翼手目适生区将受到挤压而急剧减少(RCP 6.0情景下减少约66.7%,RCP 8.6情景下约减少83.3%),蝙蝠将向武功山脉以及万洋山脉迁移以躲避不良环境(图6),而适生区的迁移、减少与重叠必然导致种内与种间竞争的加剧,增加部分物种短期灭绝的风险;同时,温度的升高和相关生存压力的快速产生可导致蝙蝠这一类群的性别比例扭曲与蝙蝠种类组成和数量的变化(Cameron, 2004; Adams, 2010, 2017; Adams & Hayes, 2018)。目前,蝙蝠作为哺乳动物中的第二大类群,具有极为重要的生态作用,包括:

害虫防控、传授花粉、通过食物网加速生态系统的物质循环与能量流动,生态价值极大(Law, 1996; Walsh & Morton, 2009; Fenton & Simmons, 2014; Maine & Boyles, 2015),因此该类群的种类和数量急剧变化无疑将会对罗霄山脉的生态系统造成难以预测的影响(Williamsguillén et al, 2008; Kunz et al, 2011)。

此外,蝙蝠是多种致病病毒的天然宿主,当前已知的如埃博拉病毒(Ebola virus)会出现在部分食果蝙蝠中(*Epomophorus wahlbergi*、*Hypsignathus monstrosus*等)、乙型冠状病毒SARS (Severe Acute Respiratory Syndrome virus)会出现在部分菊头蝠类群中(中华菊头蝠、大耳菊头蝠、皮氏菊头蝠等)以及狂犬病病毒(Rabies virus)会出现在绝大多数蝙蝠类群中(Calisher et al, 2006; Daszak, 2010; Wong et al, 2010; Olival et al, 2017),因此,完善翼手目本底信息以及未来分布区的预测无疑对该类群的保护管理和疾病防控有重要的参考意义。

致谢: 感谢江西井冈山国家级自然保护区、湖南桃源洞国家级自然保护区等在野外调查中给予的支持与帮助。感谢广州大学Sanjan Thapa博士在论文撰写及部分标本鉴定中的帮助,感谢湖南师范大学冯磊及华中师范大学曹阳在野外调查及数据收集上提供的帮助和建议,感谢各校部分本科生参与野外科考及室内标本鉴定和制作等工作。

参考文献

- Adams RA (2010) Bat reproduction declines when conditions mimic climate change projections for western North America. *Ecology*, 91, 2437–2445.
- Adams RA (2017) Dark side of climate change: Species-specific responses and indications of disruption in spring altitudinal migration in *Myotis* bats. *Journal of Zoology*, 304, 1–7.
- Adams RA, Hayes MA (2018) Assemblage-level analysis of sex-ratios in Coloradan bats in relation to climate variables: A model for future exceptions. *Global Ecology and Conservation*, 14, e00379.
- Arthur L, Lemaire M, Dufrene L, Viol IL, Julien JF, Kerbiriou C (2014) Understanding bat-habitat associations and the effects of monitoring on long-term roost success using a volunteer dataset. *Acta Chiropterologica*, 16, 397–411.
- Bates PJJ, Harrison DL (1997) Bats of the Indian Subcontinent. Harrison Zoological Museum Publication, Sevenoaks.
- Boyles JG, Cryan PM, McCracken GF, Kunz TH (2011) Economic importance of bats in agriculture. *Science*, 332, 41–42.
- Bronrier GN, Maloney SK, Buffenstein R (1999) Survival tactics within thermally-challenging roosts: Heat tolerance and cold sensitivity in the Angolan free-tailed bat, *Mops condylurus*. *South African Journal of Zoology*, 34, 1–10.
- Calisher CH, Childs JE, Field HE, Holmes KV, Schountz T (2006) Bats: Important reservoir hosts of emerging viruses. *Clinical Microbiology Reviews*, 19, 531–545.
- Cameron EZ (2004) Facultative adjustment of mammalian sex ratios in support of the Trivers-Willard hypothesis: Evidence for a mechanism. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 271, 1723–1728.
- Chen BC, Yu WH, Wu Y, Li F, Xu ZX, Zhang QP, Harada M, Motokawa M, Peng HY (2015) New record and sexual dimorphism of *Harpiocephalus harpia* in Guangxi and Jiangxi, China. *Sichuan Journal of Zoology*, 34, 211–215, 222. (in Chinese with English abstract) [陈柏承, 余文华, 吴毅, 李锋, 徐忠鲜, 张秋萍, 原田正史, 本川雅治, 彭红元 (2015) 毛翼管鼻蝠在广西和江西分布新纪录及其性二型现象. *四川动物*, 34, 211–215, 222.]
- Cheng HC, Fang YP, Chou CH (2015) A Photographic Guide to the Bats of Taiwan, 2nd edn. Endemic Species Research Institute, Taizhong. (in Chinese) [郑锡奇, 方引平, 周政翰 (2015) 台湾蝙蝠图鉴(第2版). “行政院农业委员会”特有生物研究保育中心, 台中.]
- Dang FH, Yu WH, Wang XY, Guo WJ, Zhuang ZS, Mei TY, Zhang QP, Li F, Li YC (2016) Taxonomic clarification of *Myotis rufoniger* from China. *Sichuan Journal of Zoology*, 36, 7–13. (in Chinese with English abstract) [党飞红, 余文华, 王晓云, 郭伟健, 庄卓生, 梅廷媛, 张秋萍, 李锋, 李玉春 (2016) 中国渡濂氏鼠耳蝠种名订正. *四川动物*, 36, 7–13.]
- Daszak P (2010) Bats, in black and white. *Science*, 329, 634–635.
- Ding TM, Wang ZY (1989) *Scotomanes ornatus* found in Jinggangshan Nature Reserve. *Jiangxi Forestry Science and Technology*, (1), 32. (in Chinese) [丁铁明, 王作义 (1989) 井冈山自然保护区发现斑蝠. *江西林业科技*, (1), 32.]
- Drummond MJ, McCarthy JJ, Sinha M, Spratt HM, Volpi E, Esser KA, Rasmussen BB (2011) Aging and microRNA expression in human skeletal muscle: A microarray and bioinformatics analysis. *Physiological Genomics*, 43, 595–603.
- Edgar RC (2004) MUSCLE: Multiple sequence alignment with high accuracy and high throughput. *Nucleic Acids Research*, 32, 1792–1797.
- Feng L, Wu QQ, Shi SC, Ren RJ, Liu YM, Yu ZH, Deng XJ (2017) Morphostructure and phylogenesis of Horsfield's leaf-nosed bat (*Hipposideros larvatus*) from Hunan Province. *Life Science Research*, 21, 515–518. (in Chinese with English abstract) [冯磊, 吴倩倩, 石胜超, 任锐君, 刘

宜敏, 余子寒, 邓学建 (2017) 湖南发现的中蹄蝠形态结构及系统发育研究. 生命科学研究, 21, 515–518.]

- Feng L, Wu QQ, Yu ZH, Liu Z, Deng XJ, Liu Y (2019) Eastern Daubenton's myotis (*Myotis petax*) discovered in Hengdong County, Hunan Province. Chinese Journal of Zoology, 54, 22–29. (in Chinese with English abstract) [冯磊, 吴倩倩, 余子寒, 刘钊, 邓学建, 柳勇 (2019) 湖南衡东发现东亚水鼠耳蝠. 动物学杂志, 54, 22–29.]
- Fenton MB, Simmons NB (2014) Bats: A World of Science and Mystery. University of Chicago Press, Chicago.
- Foster GL, Royer DL, Lunt DJ (2017) Future climate forcing potentially without precedent in the last 420 million years. Nature Communications, 8, 14845.
- Gong HL, Zhuang WY, Liao WB (2016) Comprehensive scientific investigation on biodiversity in Luoxiao Mountains. China Science and Technology Achievements, 17(22), 9–10. (in Chinese) [宫辉力, 庄文颖, 廖文波 (2016) 罗霄山脉地区生物多样性综合科学考察. 科技计划成果, 17(22), 9–10.]
- Griffiths GM, Chambers LE, Haylock MR, Manton MJ, Nicholls N, Baek HJ, Choi Y, Dellamarta PM, Gosai A, Iga N, Lata R, Laurent V, Mairtrepierre L, Nakamigawa H, Ouprasitwong N, Solofa D, Tahani L, Thuy DT, Tibig L, Trewin B, VEDIAPAN K, Zhai P (2005) Change in mean temperature as a predictor of extreme temperature change in the Asia-Pacific region. International Journal of Climatology, 25, 1301–1330.
- Guo XC, Lu GJ, Sun KP, Huang GS, Feng J (2010) Characteristics of echolocation call and morphology of five sympatric bats species. Journal of Jiangxi Normal University (Natural Science), 34, 84–88. (in Chinese with English abstract) [郭新春, 卢冠军, 孙克萍, 黄赣生, 冯江 (2010) 5种共栖蝙蝠的形态和回声定位声波特征. 江西师范大学学报(自然科学版), 34, 84–88.]
- Hallgren W, Beaumont L, Bowness A, Chambers L, Graham E, Holewa H, Laffan S, Mackey B, Nix H, Price J, Vanderwal J, Warren R, Weis G (2015) The Biodiversity and Climate Change Virtual Laboratory: Where ecology meets big data. Environmental Modeling & Software, 76, 182–186.
- Hu T, Sun Y, Zhang XB (2017) Temperature and precipitation projection at 1.5 and 2°C increase in global mean temperature. Chinese Science Bulletin, 62, 3098–3111. (in Chinese with English abstract) [胡婷, 孙颖, 张学斌 (2017) 全球1.5和2°C升温时的气温和降水变化预估. 科学通报, 62, 3098–3111.]
- Hu YF, Yu WH, Yue Y, Huang ZLY, Li YC, Wu Y (2019) Species diversity and potential distribution of Chiroptera on Hainan Island, China. Biodiversity Science, 27, 400–408. (in Chinese with English abstract) [胡宜峰, 余文华, 岳阳, 黄正澜懿, 李玉春, 吴毅 (2019) 海南岛翼手目物种多样性现状与分布预测. 生物多样性, 27, 400–408.]
- Huang ZLY, Hu YF, Wu H, Cao Y, Liu BQ, Zhou JJ, Wu Y, Yu WH (2018) New distribution record of *Murina huttoni* in Hubei and Zhejiang provinces. Journal of West China Forestry Science, 47(6), 73–77. (in Chinese with English abstract) [黄正澜懿, 胡宜峰, 吴华, 曹阳, 刘宝权, 周佳俊, 吴毅, 余文华 (2018) 中管鼻蝠在湖北和浙江的分布新纪录. 西部林业科学, 47(6), 73–77.]
- Ji WH, Chen FG (1990) The relationship between the species density of Chiroptera and environmental factor. Acta Theriologica Sinica, 10, 23–30. (in Chinese with English abstract) [纪维红, 陈服官 (1990) 翼手目物种密度分布与环境因素的关系. 兽类学报, 10, 23–30.]
- Jiang TL, Feng J, Sun KP, Zhao YJ, Zhang ZZ (2007) A new record of the Chiroptera in Jiangxi Province—*Myotis formosus*. Acta Theriologica Sinica, 27, 203–205. (in Chinese with English abstract) [江廷磊, 冯江, 孙克萍, 赵云蛟, 张楨珍 (2007) 江西省翼手目新纪录——绯鼠耳蝠. 兽类学报, 27, 203–205.]
- Jiang ZG, Jiang JP, Wang YZ, Zhang E, Zhang YY, Li LL, Xie F, Cai B, Cao L, Zheng GM, Dong L, Zhang ZW, Ding P, Luo ZH, Ding CQ, Ma ZJ, Tang SH, Cao WX, Li CW, Hu HJ, Ma Y, Wu Y, Wang YX, Zhou KY, Liu SY, Chen YY, Li JT, Feng ZJ, Wang Y, Wang B, Li C, Song XL, Cai L, Zang CX, Zeng Y, Meng ZB, Fang HX, Ping XG (2016) Red List of China's Vertebrates. Biodiversity Science, 24, 500–551. (in Chinese and in English) [蒋志刚, 江建平, 王跃招, 张鹞, 张雁云, 李立立, 谢锋, 蔡波, 曹亮, 郑光美, 董路, 张正旺, 丁平, 罗振华, 丁长青, 马志军, 汤宋华, 曹文宣, 李春旺, 胡慧建, 马勇, 吴毅, 王应祥, 周开亚, 刘少英, 陈跃英, 李家堂, 冯祚建, 王燕, 王斌, 李成, 宋雪琳, 蔡蕾, 臧春鑫, 曾岩, 孟智斌, 方红霞, 平晓鸽 (2016) 中国脊椎动物红色名录. 生物多样性, 24, 500–551.]
- Kunz TH, Torrez EBD, Bauer D, Lobova T, Fleming TH (2011) Ecosystem services provided by bats. Annals of the New York Academy of Science, 1223, 1–38.
- Law BS (1996) The ecology of bats in south-east Australian forests and potential impacts of forestry practices: A review. Pacific Conservation Biology, 2, 363–374.
- Li DQ, Song YL (2000) Review on hot spot and GAP analysis. Chinese Biodiversity, 8, 208–214. (in Chinese with English abstract) [李迪强, 宋延龄 (2000) 热点地区与GAP分析研究进展. 生物多样性, 8, 208–214.]
- Li F, Yu WH, Wu Y, Chen BC, Zhang QP, Xu ZX, Wang YY, Chen CQ, Harada M (2015) *Kerivoula titania* discovered in Jiangxi Province, China. Chinese Journal of Zoology, 50, 1–8. (in Chinese with English abstract) [李锋, 余文华, 吴毅, 陈柏承, 张秋萍, 徐忠鲜, 王英永, 陈春泉, 原田正史 (2015) 江西省发现泰坦尼亚彩蝠. 动物学杂志, 50, 1–8.]
- Li YC, Meng YH, Zhang LC, Ye Q (2005) Analysis of environmental factors on geographical distribution of Chinese Chiroptera. Acta Zoologica Sinica, 51, 413–422. (in Chinese with English abstract) [李玉春, 蒙以航, 张利存, 叶青 (2005) 中国翼手目地理分布的环境因子影响分析.

- 动物学报, 51, 413–422.]
- Liao WB, Wang L, Wang YY, Liu WQ, Jia FL, Shen HX, Fan Q, Li QH, Yang SL (2018) Study on Biodiversity of the Taoyuandong National Nature Reserve in Hunan Province. Science Press, Beijing. (in Chinese) [廖文波, 王蕾, 王英永, 刘蔚秋, 贾凤龙, 沈红星, 凡强, 李秦辉, 杨树林 (2018) 湖南桃源洞国家级自然保护区生物多样性综合科学考察. 科学出版社, 北京.]
- Liao WB, Wang YY, Li Z, Peng SL, Chen CQ, Fan Q, Jia FL, Wang L, Liu WQ, Yin GS, Shi XG, Zhang DD (2014) Integrated Study on Biodiversity of Mount Jinggangshan Regions in China. Science Press, Beijing. (in Chinese) [廖文波, 王英永, 李贞, 彭少麟, 陈春泉, 凡强, 贾凤龙, 王蕾, 刘蔚秋, 尹国胜, 石祥刚, 张丹丹 (2014) 中国井冈山地区生物多样性综合科学考察. 科学出版社, 北京.]
- Liu SY, Wu Y (2019) Handbook of the Mammals of China. The Straits Publishing & Distributing Group, Fuzhou. (in Chinese) [刘少英, 吴毅 (2019) 中国兽类图鉴. 海峡书局出版社, 福州.]
- Maine JJ, Boyles JG (2015) Bats initiate vital agroecological interactions in corn. Proceedings of the National Academy of Sciences, USA, 112, 12438–12443.
- Moss RH, Edmonds JA, Hibbard KA, Manning MR, Rose SK, Vuuren DP, Carter TR, Emori S, Kainuma M, Kram T, Meehl GA, Mitchell JFB, Nakicenovic N, Riahi K, Smith SJ, Stouffer RJ, Thomson AM, Weyant JP, Wilbanks TJ (2010) The next generation of scenarios for climate change research and assessment. Nature, 463, 747–756.
- Olival KJ, Hosseini PR, Zambrana-Torrel C, Ross N, Bogich TL, Daszak P (2017) Host and viral traits predict zoonotic spillover from mammals. Nature, 546, 646–650.
- Posada D, Crandall KA (1998) Modeltest: Testing the model of DNA substitution. Bioinformatics, 14, 817–818.
- Rebelo H, Tarroso P, Jones G (2010) Predicted impact of climate change on European bats in relation to their biogeographic patterns. Global Change Biology, 16, 561–576.
- Ren RJ, Shi SC, Wu QQ, Deng XJ, Chen YZ (2017) David's myotis (*Myotis davidii*) found in Hengdong County, Hunan Province, China. Chinese Journal of Zoology, 53, 870–876. (in Chinese with English abstract) [任锐君, 石胜超, 吴倩倩, 邓学建, 陈意中 (2017) 湖南省衡东县发现大卫鼠耳蝠. 动物学杂志, 53, 870–876.]
- Rusticucci M (2012) Observed and simulated variability of extreme temperature events over South America. Atmospheric Research, 106, 1–17.
- Simmons NB (2005) Order Chiroptera. In: Mammal Species of the World: A Taxonomic and Geographic Reference, 3rd edn. (eds Wilson DE, Reeder DM), pp. 312–529. The Johns Hopkins University Press, Baltimore.
- Solomon SD, Qin D, Manning M, Chen Z, Marquis M, Avery KB, Tignor M, Miller HL (2007) Climate Change 2007: The Physical Science Basis: Working Group I Contribution to the Fourth Assessment Report of the IPCC. Cambridge University Press, Cambridge.
- Stamatakis A (2014) RAxML version 8: A tool for phylogenetic analysis and post-analysis of large phylogenies. Bioinformatics, 30, 1312–1313.
- Voigt CC, Kingston T (2016) Bats in the Anthropocene: Conservation of Bats in a Changing World. Springer International Publishing, Cham.
- Walsh AL, Morton PA (2009) Methods to promote bats conservation, outreach, and education through science and research-based activities. In: Ecological and Behavioral Methods for the Study of Bats, 2nd edn. (eds Kunz TH, Parsons S), pp. 868–885. The Johns Hopkins University Press, Baltimore.
- Wang XY, Zhang QP, Guo WJ, Li F, Chen BC, Xu ZX, Wang YY, Wu Y, Yu WH (2016) Discovery of *Murina shuipuensis* outside of its type locality—New record from Guangdong and Jiangxi provinces, China. Acta Theriologica Sinica, 36, 118–122. (in Chinese with English abstract) [王晓云, 张秋萍, 郭伟健, 李锋, 陈柏承, 徐忠鲜, 王英永, 吴毅, 余文华 (2016) 水甫管鼻蝠在模式产地外的发现——广东和江西省新纪录. 兽类学报, 36, 118–122.]
- Wang YX (2003) A Complete Checklist of Mammal Species and Subspecies in China: A Taxonomic and Geographic Reference. China Forestry Publishing House, Beijing. (in Chinese) [王应祥 (2003) 中国哺乳动物物种与亚种分类名录与分布大全. 中国林业出版社, 北京.]
- Wang YY, Chen CQ, Zhao J, Wu Y, Lü ZT, Yang JH, Yu WH, Lin JS, Liu ZY, Wang J, Du Q, Zhang Z, Song YZ, Wang ZR, He GQ (2017) Colored Atlas of Terrestrial Vertebrates of the Jinggangshan Region in China. Science Press, Beijing. (in Chinese) [王英永, 陈春泉, 赵健, 吴毅, 吕植桐, 杨剑焕, 余文华, 林剑声, 刘祖尧, 王健, 杜卿, 张忠, 宋玉赞, 汪志如, 何桂强 (2017) 中国井冈山地区陆生脊椎动物彩色图谱. 科学出版社. 北京.]
- Wanger TC, Darras K, Bumrungsri S, Tschantke T, Klein AM (2014) Bat pest control contributes to food security in Thailand. Biological Conservation, 171, 220–223.
- Webb PI, Speakman JR, Racey PA (1995) How hot is a hibernaculum? A review of the temperatures at which bats hibernate. Canadian Journal of Zoology, 74, 761–765.
- Wei SG, Li L, Xu R, Huang ZL, Cao HL (2015) Spatial pattern and interspecific relationship of dominant species in plant community in Jinggang Mountain. Journal of Tropical and Subtropical Botany, 23, 74–80. (in Chinese with English abstract) [魏识广, 李林, 许睿, 黄忠良, 曹洪麟 (2015) 井冈山植物群落优势种空间分布格局与种间关联. 热带亚热带植物学报, 23, 74–80.]
- Williamsguillén K, Prefecto I, Vandermeer J (2008) Bats limit insects in a neotropical agroforestry system. Science, 320, 70.
- Wong S, Lau S, Woo P, Yuen KY (2010) Bats as a continuing

source of emerging infections in humans. *Reviews in Medical Virology*, 17, 67–91.

- Xu ZX, Yu WH, Wu Y, Wang YY, Chen CQ, Zhao J, Zhang Z, Li YC (2013) A new record bat of *Coelops frithii* in Jiangxi Province, China. *Sichuan Journal of Zoology*, 32, 263–266. (in Chinese with English abstract) [徐忠鲜, 余文华, 吴毅, 王英永, 陈春泉, 赵健, 张忠, 李玉春 (2013) 江西省翼手目一新纪录——无尾蹄蝠. *四川动物*, 32, 263–266, 268.]
- Yang QS, Xia L, Feng ZJ, Ma Y, Quan GQ, Wu Y (2007) A guide to the measurement of mammal skull. *Insectivora and Chiroptera*. *Chinese Journal of Zoology*, 42(2), 56–62. (in Chinese with English abstract) [杨奇森, 夏霖, 冯祚建, 马勇, 全国强, 吴毅 (2007) 兽类头骨测量标准V: 食虫目、翼手目. *动物学杂志*, 42(2), 56–62.]
- Yu WH, Hu YF, Guo WJ, Li F, Wang XY, Li YC, Wu Y (2017) New discovery of *Harpiocephalus harpia* in Hunan Province and its potential distribution area in China. *Journal of Guangzhou University (Natural Science Edition)*, 16(3), 15–20. (in Chinese with English abstract) [余文华, 胡宜峰, 郭伟健, 黎舫, 王晓云, 李玉春, 吴毅 (2017) 毛翼管鼻蝠在湖南的新发现及中国适生分布区预测. *广州大学学报(自然科学版)*, 16(3), 15–20.]
- Yu ZH, Wu QQ, Shi SC, Ren RJ, Liu YM, Feng L, Deng XJ (2018) The Kashmir cave myotis (*Myotis longipes*) was found in Hengdong County, Hunan Province, China. *Chinese Journal of Zoology*, 53, 701–708. (in Chinese with English abstract) [余子寒, 吴倩倩, 石胜超, 任锐君, 刘宜敏, 冯磊, 邓学建 (2018) 湖南衡东县发现长指鼠耳蝠. *动物学杂志*, 53, 701–708.]
- Yue Y, Hu YF, Lei BY, Wu Y, Wu H, Liu BQ, Yu WH (2019) Sexual dimorphism in *Harpiocephalus harpia* and its new records from Hubei and Zhejiang, China. *Acta Theriologica Sinica*, 39, 142–154. (in Chinese with English abstract) [岳阳, 胡宜峰, 雷博宇, 吴毅, 吴华, 刘宝权, 余文华 (2019) 毛翼管鼻蝠性二型特征及其在湖北和浙江的分布新纪录. *兽类学报*, 39, 142–154.]
- Zhang PL, Huang TF, Zhang YX, Liu ZX (2019) The checklist, distribution and conservation of Chiroptera in Wulingshan Region, China. *International Journal of Ecology*, 8(2), 57–64. (in Chinese with English abstract) [张佩玲, 黄太福, 张佑祥, 刘志霄 (2019) 武陵山区翼手目物种名录、分布及保护. *世界生态学*, 8(2), 57–64.]
- Zhang QP, Yu WH, Wu Y, Xu ZX, Li F, Chen BC, Harada M, Motokawa M, Wang YY, Li YC (2014) A new record of *Tylonycteris robustula* in Jiangxi Province, China and its karyotype. *Sichuan Journal of Zoology*, 33, 746–749, 757. (in Chinese with English abstract) [张秋萍, 余文华, 吴毅, 徐忠鲜, 李锋, 陈柏承, 原田正史, 本川雅治, 王英永, 李玉春 (2014) 江西省蝙蝠新纪录——褐扁颅蝠及其核型报道. *四川动物*, 33, 746–749, 757.]
- Zhang RZ (1999) *Zoogeography of China*. Science Press, Beijing. (in Chinese) [张荣祖 (1999) 中国动物地理. 科学出版社, 北京.]
- Zhao WY (2017) *The Floristic Phytogeography of Spermatophyte Flora in Luoxiao Range*. PhD dissertation, Sun Yat-Sen University, Guangzhou. (in Chinese with English abstract) [赵万义 (2017) 罗霄山脉种子植物区系地理学研究. 博士学位论文, 中山大学, 广州.]

(责任编辑: 蒋学龙 责任编辑: 闫文杰)

附录 Supplementary Material

附录1 罗霄山脉翼手目调查位点

Appendix 1 The coordinate points of chiropteran investigation in the Luoxiao Mountains
<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2019259-1.pdf>



•生物编目•

罗霄山脉地区鱼类物种多样性

刘雄军[#] 秦佳军[#] 敖雪夫 郭 琴 肖文磊 吴小平 欧阳珊^{*}

(南昌大学生命科学学院, 南昌 330031)

摘要: 罗霄山脉是赣江和修水流域与湘江流域的分水岭, 是中国生物多样性保护的关键地区之一。然而, 罗霄山脉地区的鱼类缺乏系统性的研究, 其鱼类物种组成、分布以及受威胁因素尚不清楚。为此, 我们于2014–2018年对罗霄山脉地区11条河流的鱼类进行了系统的调查。结果表明, 该地区共有鱼类5目17科64属113种, 山脉东坡鱼类108种, 高于西坡的72种。从生态类型看, 罗霄山脉鱼类以肉食性、底栖性、定居性类群为主。区系组成上以东亚江河平原类群为主。从物种多样性看, 遂川江、袁水、蜀水和修河的鱼类物种多样性较高, 锦江和富水的鱼类物种多样性较低; β 多样性指数揭示遂川江与锦江、禾水、富水间鱼类物种出现一定的分化现象。

关键词: 罗霄山脉; 鱼类; 多样性; 区系

Species diversity of fish in the Luoxiao Mountains region

Xiongjun Liu[#], Jiajun Qin[#], Xuefu Ao, Qin Guo, Wenlei Xiao, Xiaoping Wu, Shan Ouyang^{*}

School of Life Sciences, Nanchang University, Nanchang 330031

Abstract: The Luoxiao Mountains is a key area of biodiversity conservation in China, and is also watershed of the Ganjiang River and Xiuhe River basins and Xiangjiang River basin. However, there is little research on fish diversity in the Luoxiao Mountains, and species composition, distribution and threat factors are unclear. Here, fish specimens were collected in eleven streams of the Luoxiao Mountains between 2014 and 2018. The fish specimens collected from the Luoxiao Mountains belonged to 113 species, 64 genera, 17 families and 5 orders. A total of 108 fish species were found in the eastern slope of the Luoxiao Mountains, which were more than those from the western slope (72 species). The ecological types of fish was mainly settlement, demersal and carnivorous, and fauna was mainly the endemic fishes of the river plain in East Asia. From the perspective of species diversity, the Suichuan River, Yuanshui River, Shushui River and Xiuhe River had a high diversity in fish species, and a low diversity occurred in the Jinjiang River and Fushui River. The analysis of beta diversity showed that some differentiation in fish species was found between the Suichuan River and Jinjiang River, Heshui River, Fushui River.

Key words: Luoxiao Mountain; fish; diversity; fauna

鱼类是脊椎动物中种类最多、数量最大、分布最广的一个类群; 同时, 鱼类具有重要的经济与社会价值, 也是水生生态系统的环境指示物种(Nogueira et al, 2010; Yan et al, 2011)。然而, 由于过度捕捞、水体污染、水利枢纽的建设等人类活动的影响, 鱼类生存不断受到威胁, 资源量急剧减少, 因而成为受威胁最严重的类群之一(Fu et al, 2003; Arthington et al, 2016; Liu et al, 2017)。

罗霄山脉北与长江相依, 南与南岭相连, 是中国大陆东部第三级阶梯最为重要的生态交错区与脆弱区。罗霄山脉作为一道天然屏障, 在夏季截留了来自东南方向的海洋暖气流, 形成大量降水, 在冬季阻挡了西北方向的南下寒潮, 并带来丰厚的雪水。罗霄山脉及其周邻河流和湖泊较多, 是赣江和修水流域与湘江流域的集水区与分水岭, 是中国最大的两个淡水湖鄱阳湖、洞庭湖的重要水源地, 是

收稿日期: 2019-08-20; 接受日期: 2020-06-20

基金项目: 国家科技基础性工作重点专项(2013FY111500)

[#] 共同第一作者 Co-first authors^{*} 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: ouys1963@qq.com

长江中下游渔业资源不可或缺的重要组成部分(赵万义, 2017), 也是许多特有、濒危鱼类的聚居地(王春林, 1998; 赵万义, 2017)。因此, 罗霄山脉鱼类多样性对于维持和补充长江鱼类多样性和资源量具有重要意义。

对于罗霄山脉地区的鱼类缺乏系统性的研究(李晴等, 2008; 胡茂林等, 2009; 黄亮亮和吴克强, 2010; 苏念等, 2012), 其物种组成、分布以及受威胁因素尚不清楚。为此, 作者对罗霄山脉地区鱼类进行系统调查, 全面了解罗霄山脉地区鱼类多样性与分布格局, 并对鱼类物种多样性形成机制进行探讨, 旨在为罗霄山脉地区鱼类资源的保护和利用提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 研究区域

罗霄山脉(112°57'–116°05' E, 25°36'–29°45' N)位于中国大陆东南部, 纵跨湖北、湖南和江西三省, 是一条呈南北走向的大型山脉。其地理位置独特、组成复杂, 包括幕阜山脉、九岭山脉、武功山脉、万洋山脉和诸广山脉; 海拔范围为82–2,122 m。罗霄山脉地区的河流呈放射状, 东南部的修河与赣江支流(上犹江、遂川江、蜀水、禾水、袁水、锦江等)流入鄱阳湖, 西北部的汨罗江与湘江支流(洙水、浏阳河等)流入洞庭湖, 自南向北的富水独自汇入长江。

1.2 采样方法

依据鱼类生物学特性和栖息地特征, 于2014–2018年分别对罗霄山脉地区的锦江(JJ)、袁水(YS)、禾水(HS)、蜀水(SS)、遂川江(SC)、上犹江(SY)、修河(XH)、洙水(MS)、汨罗江(ML)、富水(FS)和浏阳河(LY)鱼类标本采集(图1)。11条河流共设置68个采样点, 其中锦江设置5个、袁水14个、禾水7个、蜀水8个、遂川江10个、上犹江3个、修河6个、洙水5个、汨罗江4个、富水3个和浏阳河3个, 采样点具体位置见附录1和附录2。雇佣当地渔民捕捞采样点的鱼类, 统计捕获的鱼类种类和数量, 记录捕捞工具(刺网、粘网和地笼网)。此外, 沿着河流的乡镇农贸市场调查、收集鱼类, 补充没有捕获的鱼类物种信息。鱼类样本鉴定参照《中国动物志·硬骨鱼纲·鲤形目》(陈宜瑜, 1998; 乐佩琦, 2000)、《中国动物志·硬骨鱼纲·鲇形目》(褚新洛等, 1999)和《中

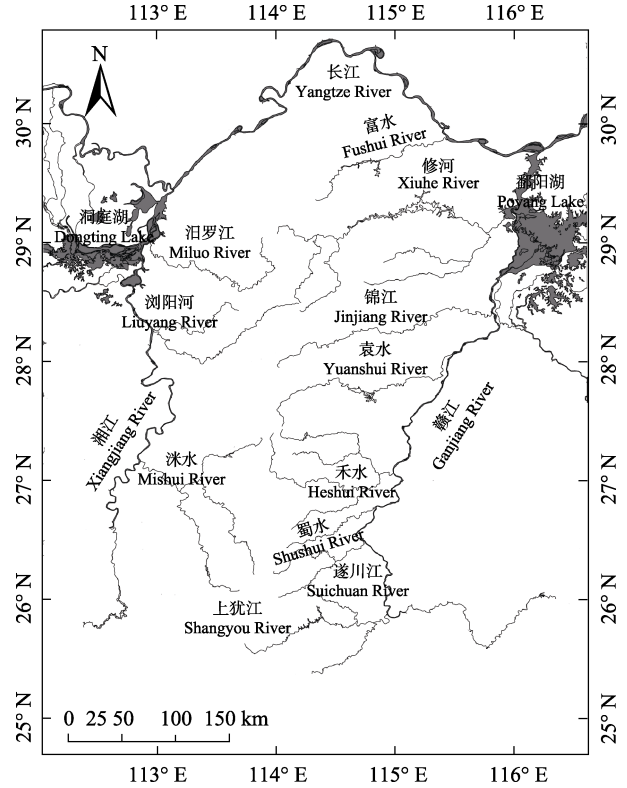


图1 罗霄山脉采样河流的位置示意图

Fig. 1 Location of sampled rivers of the Luoxiao Mountains

国动物志·硬骨鱼纲·鲈形目(五)虾虎鱼亚目》(伍汉霖和钟俊生, 2008)。疑难种用10%甲醛溶液固定, 带回实验室, 用分子标记并参照《中国动物志·硬骨鱼纲·鲤形目》(陈宜瑜, 1998; 乐佩琦, 2000)、《中国动物志·硬骨鱼纲·鲇形目》(褚新洛等, 1999)和《中国动物志·硬骨鱼纲·鲈形目(五) 虾虎鱼亚目》(伍汉霖和钟俊生, 2008)鉴定。

1.3 生态类型划分

根据湖北省水生生物研究所鱼类研究室(1976), 叶富良和张健东(2002)和茹辉军等(2008)划分生态类型, 食性分为肉食性、植食性和杂食性; 栖息水层分为中下层性、中上层性和底栖性; 生活习性分为洄游性、定居性和山溪性。

1.4 濒危状况

根据《中国脊椎动物红色名录》(蒋志刚等, 2016)和世界自然保护联盟(IUCN)濒危物种红色名录(IUCN, 2017)评估罗霄山脉鱼类濒危状况。

1.5 数据分析

1.5.1 G-F多样性指数

采用G-F指数分析物种多样性(蒋志刚和纪力

强, 1999), 即利用野外调查得到的鱼类名录计算一个地区(水系/河流)的 F 指数(D_F)、 G 指数(D_G)以及 $G-F$ 指数。 F 指数代表科的多样性, G 指数代表属的多样性, $G-F$ 指数代表物种多样性。

$$D_F = \sum_{k=1}^m D_{FK} = - \sum_{k=1}^m \sum_{i=0}^n P_i \ln P_i \quad (1)$$

式中, $P_i = S_{ki}/S_k$, S_{ki} 为 k 科 i 属中的物种数, S_k 为 k 科中的物种数, n 为 k 科中的属数, m 为科数。

$$D_G = \sum_{j=1}^p D_{Gj} = - \sum_{j=1}^p q_j \ln q_j \quad (2)$$

其中, $q_j = S_j/S$, S_j 为鱼类 j 属中的物种数, S 为鱼类的物种数, p 为鱼类的属数。

$D_{G-F} = 1 - D_G/D_F$; 非单种科越多, $G-F$ 指数越高。

1.5.2 β 多样性指数

Routledge指数(β_r)表示不同河流间的鱼类分化程度(Routledge, 1977), 计算公式如下:

$$\beta_r = [S^2 / (2r + S)] - 1 \quad (3)$$

S 为A和B两条河流总的鱼类物种数, r 表示A和B两条河流共有的鱼类物种数。

1.5.3 单因素方差分析

用单因素方差分析(one-way ANOVA)解析不同河段间鱼类物种多样性的差异, 该分析在SPSS 22.0中完成, 视 $P < 0.05$ 为显著性水平。

2 罗霄山脉鱼类区系分析及其生态类型

2.1 鱼类种类组成与分布特征

罗霄山脉地区有鱼类113种, 隶属于5目17科64属(附录3)。其中鲤形目77种(占总种数的68.1%), 鲇形目和鲈形目各有16种(占总种数的14.2%), 合鳃鱼目3种(占总种数的2.7%), 颌针鱼目仅1种(占总种数的0.9%)。从科级水平看, 鲤科种类最多, 有62种, 占总种数的54.9%; 其次为鳅科, 9种, 占总种数的8.0%; 亚口鱼科、斗鱼科、沙塘鳢科、合鳃鱼科、鱖科、鮡科和胡子鲶科各有1种, 分别占总种数的0.9%。从分布上看, 遂川江和袁水种类较多, 分别有69种和62种; 锦江和富水种类较少, 均为22种。

罗霄山脉东坡河流属鄱阳湖水系, 西坡河流属洞庭湖水系。因不同水系间存在明显的隔离, 我们将东西坡河流作为两个相对独立的单元, 对鱼类区系构成分别进行统计。罗霄山脉东坡有鱼类108种, 隶属于4目16科62属; 西坡有鱼类72种, 隶属于5目

15科46属。

2.2 鱼类区系特征

根据鱼类区系划分标准, 罗霄山脉鱼类包括3个类群(附录3), 其中属于东亚江河平原类群的鱼类有51种, 占总种数的45.1%, 主要是鮡亚科、鲃亚科、鲢亚科、鳅亚科、鳊亚科以及雅罗鱼亚科和鮡亚科的一些特殊种属等; 属于老第三纪原始类群的有39种, 占总种数的34.5%, 主要是鲃亚科、鱼丹亚科、鲮科、沙塘鳢科鱼类等; 属于南亚暖水性类群的有23种, 占总种数的20.4%, 主要包括亚口鱼科、平鳍鳅科、鳅科、鳢科、胡子鲶科、鮡科、鱖科、合鳃鱼科和斗鱼科等。从东西坡鱼类区系看, 均以东亚江河平原类群为主, 分别占总种数的43.52%和52.78%, 其次为老第三纪原始类群, 南亚暖水性类群最少。

2.3 鱼类濒危状况

根据《中国脊椎动物红色名录》评估罗霄山脉鱼类濒危状况(附录3), 无危(Least Concern)鱼类有89种, 占总种数的78.76%; 数据缺乏(Data Deficient)的物种有16种, 占总种数的14.16%; 受威胁的鱼类有8种, 占总种数的7.08%, 其中极危(Critically Endangered)鱼类为胭脂鱼(*Myxocyprinus asiaticus*); 易危(Vulnerable)鱼类为长薄鳅(*Leptobotia elongata*)、凹尾拟鲿(*Pseudobagrus pratti*)、白缘鳅(*Liobagrus marginatus*)和长身鳅(*Siniperca roulei*); 近危(Near Threatened)鱼类为短须白甲鱼(*Onychostoma brevibarba*)、暗鳅(*Siniperca obscura*)和波纹鳅(*S. undulata*)。根据IUCN物种红色名录(IUCN, 2017)评估罗霄山脉鱼类濒危状况(附录3), 数据缺乏的鱼类有61种, 占总种数的53.98%, 无危鱼类有46种, 占总种数的40.71%; 受威胁的鱼类有6种, 占总种数的5.31%, 其中濒危(Endangered)鱼类为黑尾鳅(*Liobagrus nigricauda*); 易危鱼类为南方拟鲿(*Pseudohemiculter dispar*)、鲤(*Cyprinus carpio*)和长薄鳅; 近危鱼类为鲢(*Hypophthalmichthys molitrix*)和波纹鳅。

2.4 鱼类生态类型

从食性看(附录3), 罗霄山脉肉食性鱼类有56种, 占总种数的49.56%; 杂食性鱼类有44种, 占总种数的38.94%; 植食性鱼类有13种, 占总种数的11.50%。从栖息水层看, 底栖鱼类有56种, 占总种数的49.56%; 中下层鱼类有34种, 占总种数的

30.09%; 中上层鱼类有23种, 占总种数的20.35%。从生活习性看, 定居性鱼类有79种, 占总种数的69.91%; 山溪性鱼类有23种, 占总种数的20.35%; 洄游性鱼类仅有11种, 占总种数的9.73%。

2.5 物种多样性

罗霄山脉水系间鱼类物种多样性呈现显著差异($P < 0.05$)。其中, 遂川江鱼类科数、属数、物种数、 F 指数和 $G-F$ 指数均最高, 说明遂川江不仅鱼类种类较多, 而且单科、单属的种较少, 分布较为均匀。袁水、蜀水和修河鱼类科数、属数、物种数、 F 指数、 G 指数和 $G-F$ 指数也较高, 说明这些河流鱼类物种多样性也较为丰富。锦江和富水鱼类科数、属数、物种数、 F 指数、 G 指数和 $G-F$ 指数均较低, 说

明这些河流鱼类物种多样性较低(表1)。东坡鱼类的 F 指数(8.79)、 G 指数(3.94)和 $G-F$ 指数(0.55)值高于西坡鱼类的 F 指数(5.10)、 G 指数(3.55)和 $G-F$ 指数(0.30)值, 说明东坡鱼类物种多样性高于西坡。

2.6 β 多样性分析

从河流间的 β_r 指数看, 遂川江与锦江、禾水、富水间的 β_r 指数较高, 说明这些河流间鱼类物种出现一定的分化现象。锦江与禾水、富水, 汨罗江与富水间的 β_r 指数较低(表2)。

3 罗霄山脉鱼类区系的性质及其保护

3.1 罗霄山脉鱼类物种组成及形成机制

罗霄山脉水系复杂, 生物多样性丰富, 是亚洲

表1 罗霄山脉水系间鱼类物种多样性比较

Table 1 Comparison of fish species diversity among streams in the Luoxiao Mountains

河流 River	科数 Family	属数 Genus	种数 Species	F 指数 F index	G 指数 G index	$G-F$ 指数 $G-F$ index
东坡 Eastern slope	16	62	108	8.79	3.94	0.55
锦江 Jinjiang River (JJ)	8	22	22	2.71	3.08	-0.14
袁水 Yuanshui River (YS)	14	48	62	6.27	3.82	0.39
禾水 Heshui River (HS)	8	23	27	3.32	3.07	0.08
蜀水 Shushui River (SS)	12	34	45	5.27	3.41	0.35
遂川江 Suichuan River (SC)	14	52	68	7.58	3.77	0.50
上犹江 Shangyou River (SY)	8	28	33	2.93	3.22	-0.10
修河 Xiuhe River (XH)	10	33	43	7.08	6.71	0.05
西坡 Western slope	15	46	72	5.10	3.55	0.30
洙水 Mishui River (MS)	12	30	40	3.73	3.27	0.12
汨罗江 Miluo River (ML)	9	25	28	4.02	3.18	0.21
富水 Fushui River (FS)	7	20	22	2.88	3.00	-0.04
浏阳河 Liuyang River (LY)	5	30	37	3.98	3.37	0.15

表2 罗霄山脉水系间鱼类 β_r 指数。河流代号见表1。

Table 2 The analysis of β_r index among streams in the Luoxiao Mountains. River codes are the same as in Table 1.

	锦江 JJ	袁水 YS	禾水 HS	蜀水 SS	遂川江 SC	上犹江 SY	修河 XH	洙水 MS	汨罗江 ML	富水 FS
袁水 YS	39.2									
禾水 HS	18.4	42.7								
蜀水 SS	35.5	39.5	31.4							
遂川江 SC	54.5	48	61.3	44.2						
上犹江 SY	24.9	38.3	29.3	33.3	40.3					
修河 XH	25.6	43.6	31.3	40.2	48.6	31.7				
洙水 MS	29.3	41.1	28.8	36.1	49.2	32.2	31.5			
汨罗江 ML	23.9	41.9	23.4	33.8	45.4	23.8	29	26.6		
富水 FS	20.4	47.1	23.1	32	56.6	24.9	31.9	29.3	20.7	
浏阳河 LY	25.2	41.6	24.8	36.7	49.9	29.7	33.5	34	28.6	25.2

东部最重要的脊椎动物聚集和冰期避难所(王春林, 1998; 赵万义, 2017)。本次调查共记录鱼类5目17科64属113种。与十万大山地区、武夷山脉-仙霞岭地区和青藏高原地区比较, 罗霄山脉地区鱼类资源较丰富(武云飞和谭齐佳, 1991; 赵亚辉和张春光, 2001; 宋小晶等, 2017)。

复杂的栖息地可为鱼类提供避难所(Babbitt & Tanner, 1998; Liu et al, 2017)。罗霄山脉河流的河床多碎石, 河道蜿蜒曲折, 水流变化复杂, 急缓结合, 深潭与浅滩交错, 这为不同生态类型的鱼类提供了良好的栖息场所。罗霄山脉鱼类生态类型多样, 以肉食性、底层性和定居性鱼类为主。

根据地史和化石资料分析, 欧亚大陆现代的淡水鱼类区系起源于第三纪的早期, 鲟亚科、鲃亚科的一些原始类群的原始种类是东亚区域主要成分(陈宜瑜等, 1986; 王春林, 1998)。第四纪冰期后, 东亚区域老第三纪原始类群鱼类减少(陈宜瑜等, 1986; 唐文乔等, 2001)。随着青藏高原的抬升, 我国东部发育了较大范围的冲积平原, 在东亚季风的影响下, 产生了大江、大湖交错相连的特殊生境, 适应较冷气候环境的原始雅罗鱼亚科和鮡亚科逐步衍生出鲢亚科、鲂亚科、鲴亚科、鱮亚科、鳊亚科以及雅罗鱼亚科和鮡亚科的一些特殊种属等东亚特有的江河平原鱼类(陈宜瑜等, 1986; 唐文乔等, 2001), 偕同在东南亚起源的沙鳅亚科、胡子鲇科、钝头鮠科、斗鱼科、鳢科和刺鳅科等南亚暖水性鱼类, 沿着水系向四周扩散(王春林, 1998; 唐文乔等, 2001)。罗霄山脉地区鱼类区系和欧亚大陆现代的淡水鱼类区系组成相似, 包括45.1%的东亚江河平原鱼类群, 34.5%的老第三纪原始类群和20.4%的南亚暖水性类群鱼类。

3.2 罗霄山脉物种多样性分析

罗霄山脉河流间鱼类物种的多样性差异较大。遂川江、袁水、蜀水和修河鱼类物种多样性较为丰富, 锦江和富水鱼类物种多样性较低。鱼类物种多样性程度与栖息地生境有关(Babbitt & Tanner, 1998)。罗霄山脉水系间的鱼类栖息地生境显然不同, 遂川江、袁水、蜀水和修河生境更为复杂, 营养物质更为丰富, 水文动荡弱, 这也使它们的鱼类物种更多样化。 β_r 指数反映了不同河流间的物种分化程度(Routledge, 1977)。遂川江与锦江、禾水、富水间的 β_r 指数较高, 说明这些河流间鱼类物种出现一定

的分化现象。

3.3 鱼类物种多样性受威胁因素

罗霄山脉地区是湘江流域、赣江流域上游的集水区、分水岭, 是中国最大的两个淡水湖区鄱阳湖、洞庭湖上游的水源地。河源溪流栖息地结构较为简单、营养物质贫乏、水文动荡更为明显、鱼类物种多样性较低, 但特有性高(Grossman et al, 1990; Meyer et al, 2007)。因此, 河源溪流生态系统更为脆弱, 对外界干扰的抵抗力和恢复力都较低, 一旦受到人为破坏将更难恢复。鱼类作为河源溪流的高级消费者, 对溪流生态系统结构的稳定和功能的维持至关重要。在长期的进化过程中, 溪流鱼类已经逐步形成了相应的形态特征、物候节律和生活史对策, 使其能够耐受甚至受益于河源溪流这种独特的自然环境(Lytle & Poff, 2004)。然而受栖息地改变、水体污染、外来物种入侵、森林过度采伐、气候因素改变、过度捕捞等多种危害的影响, 我国多数溪流鱼类资源已受到严重威胁, 而河源溪流成为地球上受影响最严重的生态系统之一(Allan & Castillo, 2007)。罗霄山脉水系有8种受威胁鱼类。现场调查发现, 罗霄山脉地区91%的河流有水电站的建设、82%有水体污染, 每条河流都有非法捕捞, 水电站建设阻断鱼类洄游通道, 改变溪流栖息地的多样性和复杂性, 水体污染改变鱼类栖息环境, 非法捕捞破坏了鱼类的种群结构, 减少了补充种群的数量, 这些因素严重威胁着鱼类的生存(Fu et al, 2003; Liu et al, 2017)。因此, 水电站的建设、水体污染和非法捕捞是造成鱼类资源受威胁的主要因素。

3.4 罗霄山脉鱼类保护对策

目前, 虽然公众对于鱼类多样性的保护意识有所提高, 但是中国有关鱼类多样性的保护对策主要集中在濒危和经济鱼类(Fu et al, 2003)。同时, 我国对鱼类研究主要集中于湖泊和大江大河, 不利于山区河源溪流鱼类资源的恢复和发展(张晓可等, 2017)。罗霄山脉地区已经建立了数十处自然保护区, 其中国家级自然保护区有5处, 为鱼类提供了良好的栖息地。完整的森林能为水源提供涵养作用, 保护区内环境基本保持原始自然状态, 使得自然保护区成为当地生物资源的避难所。

基于罗霄山脉鱼类资源受威胁因素, 提出以下几点鱼类资源保护对策。(1)提高公众保护意识, 杜绝炸鱼、毒鱼、电鱼等违法行为; (2)加强河流连通

性, 拆除效率低下的水电站; (3) 加强溪流鱼类人工繁殖及养殖技术研究, 满足当地居民对溪流鱼类的偏爱, 从而降低对野生鱼类的捕捞; (4) 加大保护区或替代生境建设的力度, 在遂川江等鱼类丰富的河流建立水产种质资源保护区, 为鱼类提供栖息地和避难所。

参考文献

- Allan JD, Castillo MM (2007) *Stream Ecology: Structure and Function of Running Waters*. Springer-Verlag, New York.
- Arthington AH, Dulvy NK, Gladstone W, Winfield IJ (2016) Fish conservation in freshwater and marine realms: Status, threats and management. *Aquatic Conservation Marine & Freshwater Ecosystems*, 26, 838–857.
- Babbitt KJ, Tanner GW (1998) Effects of cover and predator size on survival and development of *Rana utricularia* tadpoles. *Oecologia*, 114, 258–262.
- Chen YY (1998) *Fauna Sinica • Osteichthyes • Cypriniformes. II*. Science Press, Beijing. (in Chinese) [陈宜瑜 (1998) 中国动物志 • 硬骨鱼纲 • 鲤形目 (中卷). 科学出版社, 北京.]
- Chen YY, Cao WX, Zheng CY (1986) Ichthyofauna of the Zhujiang River with a discussion on zoogeographical divisions for freshwater fishes. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 10, 228–236. (in Chinese with English abstract) [陈宜瑜, 曹文宣, 郑慈英 (1986) 珠江的鱼类区系及其动物地理区划的讨论. *水生生物学报*, 10, 228–236.]
- Chu XL, Zheng BS, Dai DY (1999) *Fauna Sinica • Qsteichthyes • Siliuriformes*. Science Press, Beijing. (in Chinese) [褚新洛, 郑葆珊, 戴定远 (1999) 中国动物志 • 硬骨鱼纲 • 鲴形目. 科学出版社, 北京.]
- Fu C, Wu J, Chen J, Wu Q, Lei G (2003) Freshwater fish biodiversity in the Yangtze River basin of China: Patterns, threats and conservation. *Biodiversity and Conservation*, 12, 1649–1685.
- Grossman GD, Dowd JF, Crawford M (1990) Assemblage stability in stream fishes: A review. *Environmental Management*, 14, 661–671.
- Hu ML, Wu ZQ, Liu YL (2009) The fish fauna of mountain streams in the Guanshan National Nature Reserve, Jiangxi, China. *Environmental Biology of Fishes*, 86, 23–27.
- Huang LL, Wu ZQ (2010) Stream fish fauna composition and biogeographical analysis of the northwestern Jiangxi Province. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 34, 448–504. (in Chinese with English abstract) [黄亮亮, 吴志强 (2010) 赣西北溪流鱼类区系组成及其生物地理学特征分析. *水生生物学报*, 34, 448–504.]
- Institute of Hydrobiology, Chinese Academy of Sciences (1976) *Fish of Yangtze River*. Science Press, Beijing. (in Chinese) [中国科学院水生生物研究所 (1976) 长江鱼类. 科学出版社, 北京.]
- IUCN (International Union for Conservation of Nature) (2017) *The IUCN Red List of Threatened Species*. <http://www.iucnredlist.org>. (accessed on 2017-01-22).
- Jiang ZG, Ji LQ (1999) Avian-mammalian species diversity in nine representative sites in China. *Chinese Biodiversity*, 7, 220–225. (in Chinese with English abstract) [蒋志刚, 纪力强 (1999) 鸟兽物种多样性测度的 *G-F* 指数方法. *生物多样性*, 7, 220–225.]
- Jiang ZG, Jiang JP, Wang YZ, Zhang E, Zhang YY, Li LL, Xie F, Cai B, Cao L, Zheng GM, Dong L, Zhang ZW, Ding P, Luo ZH, Ding CQ, Ma ZJ, Tang SH, Cao WX, Li CW, Hu HJ, Ma Y, Wu Y, Wang YX, Zhou KY, Liu SY, Chen YY, Li JT, Feng ZJ, Wang Y, Wang B, Li C, Song XL, Cai L, Zang CX, Zeng Y, Meng ZB, Fang HX, Ping XG (2016) Red List of China's Vertebrates. *Biodiversity Science*, 24, 500–551. (in Chinese and in English) [蒋志刚, 江建平, 王跃招, 张鹗, 张雁云, 李立立, 谢锋, 蔡波, 曹亮, 郑光美, 董路, 张正旺, 丁平, 罗振华, 丁长青, 马志军, 汤宋华, 曹文宣, 李春旺, 胡慧建, 马勇, 吴毅, 王应祥, 周开亚, 刘少英, 陈跃英, 李家堂, 冯祚建, 王燕, 王斌, 李成, 宋雪琳, 蔡蕾, 臧春鑫, 曾岩, 孟智斌, 方红霞, 平晓鸽 (2016) 中国脊椎动物红色名录. *生物多样性*, 24, 500–551.]
- Li Q, Wu ZQ, Huang LL, Chen HM, Lu HJ (2008) Fish resources of Qiyunshan Natural Reserve, Jiangxi, China. *Acta Zootaxonomica Sinica*, 32, 324–329. (in Chinese with English abstract) [李晴, 吴志强, 黄亮亮, 陈辉敏, 卢和军 (2008) 江西齐云山自然保护区鱼类资源. *动物分类学报*, 32, 324–329.]
- Liu XJ, Hu XY, Ao XF, Wu XP, Ouyang S (2017) Community characteristics of aquatic organisms and management implications after construction of Shihutang Dam in the Gangjiang River, China. *Lake and Reservoir Management*, 34, 1–16.
- Lytle DA, Poff NL (2004) Adaptation to natural flow regimes. *Trends in Ecology and Evolution*, 19, 94–100.
- Meyer JL, Strayer DL, Wallace JB, Eggert SL, Helfman GS, Leonard NE (2007) The contribution of headwater streams to biodiversity in river networks. *Journal of the American Water Resources Association*, 43, 86–103.
- Nogueira C, Buckup PA, Menezes NA, Oyakawa OT, Kasecker TP, Ramos Neto MB, da Silva JMC (2010) Restricted-range fishes and the conservation of Brazilian freshwaters. *PLoS ONE*, 5, e11390.
- Routledge RD (1977) On Whittaker's components of diversity. *Ecology*, 58, 1120–1127.
- Ru HJ, Liu XQ, Huang XR, Ning YZ, Wang HZ (2008) Diversity of fish species and its spatio-temporal variations in Lake Dongting, a large Yangtze-connected lake. *Journal of Lake Science*, 20, 93–99. (in Chinese with English abstract) [茹辉军, 刘学勤, 黄向荣, 宁应之, 王洪铸 (2008) 大型通江湖泊洞庭湖的鱼类物种多样性及其时空变化. *湖泊科学*, 20, 93–99.]
- Song XJ, Tang WQ, Zhang Y (2017) Freshwater fish fauna and

- zoogeographical divisions in the Wuyi-Xianxialing Mountains of eastern China. *Biodiversity Science*, 25, 1331–1338. (in Chinese with English abstract) [宋小晶, 唐文乔, 张亚 (2017) 华东武夷山-仙霞岭地区淡水鱼类区系特征及其动物地理区划. *生物多样性*, 25, 1331–1338.]
- Su N, Li L, Xu ZQ, Xiao D (2012) Status of fish resources in Xiajiang to Nanchang section of Ganjiang River. *Journal of Huazhong Agricultural University*, 31, 756–764. (in Chinese with English abstract) [苏念, 李莉, 徐哲奇, 肖舵 (2012) 赣江峡江至南昌段鱼类资源现状. *华中农业大学学报*, 31, 756–764.]
- Tang WQ, Chen YY, Wu HL (2001) Fish species diversity of Wuling Mountains region and its zoogeographic analyses. *Journal of Shanghai Ocean University*, 10, 6–15. (in Chinese with English abstract) [唐文乔, 陈宜瑜, 伍汉霖 (2001) 武陵山区鱼类物种多样性及其动物地理学分析. *上海水产大学学报*, 10, 6–15.]
- Wang CL (1998) Formation of Luoxiao Mountains and development of its Danxia land feature. *Journal of Xiangtan Normal University*, 19, 110–115. (in Chinese with English abstract) [王春林 (1998) 罗霄山脉的形成及其丹霞地貌的发育. *湘潭师范学院学报*, 19, 110–115.]
- Wu HL, Zhong JS (2008) *Fauna Sinica • Osteichthyes • Perciformes. V. Gobioidae*. Science Press, Beijing. (in Chinese) [伍汉霖, 钟俊生 (2008) 中国动物志•硬骨鱼纲•鲈形目(五)虾虎鱼亚目. 科学出版社, 北京.]
- Wu YF, Tan QJ (1991) Characteristics of the fish-fauna in the Qinghai-Xizang Plateau and its geological distribution and formation. *Acta Zoologica Sinica*, 37, 135–152. (in Chinese with English abstract) [武云飞, 谭齐佳 (1991) 青藏高原鱼类区系特征及其形成的地史原因分析. *动物学报*, 37, 135–152.]
- Yan YZ, Xiang XY, Chu L, Zhan YJ, Fu CZ (2011) Influences of local habitat and stream spatial position on fish assemblages in a dammed watershed, the Qingyi Stream, China. *Ecology of Freshwater Fish*, 20, 199–208.
- Ye FL, Zhang JD (2002) *Fish Ecology*. Guangdong Higher Education Press, Guangzhou. (in Chinese) [叶富良, 张健东 (2002) 鱼类生态学. 广东高等教育出版社, 广州.]
- Yue PQ (2000) *Fauna Sinica • Osteichthyes • Cypriniformes III. Science Press, Beijing*. (in Chinese) [乐佩琦 (2000) 中国动物志•硬骨鱼纲•鲤形目(下卷). 科学出版社, 北京.]
- Zhang XK, Wang HL, Wan A, Fang YX, Liu ZG, Zheng AF, Chen MM, Yu DP (2017) Fishes in headwater streams of the Pihe River Basin: Spatial distribution pattern and its main influencing factors. *Journal of Lake Sciences*, 29, 176–185. (in Chinese with English abstract) [张晓可, 王慧丽, 万安, 方云祥, 刘志刚, 郑爱芳, 陈敏敏, 于道平 (2017) 渭河流域河源溪流鱼类空间分布格局及主要影响因素. *湖泊科学*, 29, 176–185.]
- Zhao YH, Zhang CG (2001) Fish fauna and zoogeographical analysis of Shi Wan Da Shan Mountains, Guangxi, China. *Biodiversity Science*, 9, 336–344. (in Chinese with English abstract) [赵亚辉, 张春光 (2001) 广西十万大山地区的鱼类区系及其动物地理学分析. *生物多样性*, 9, 336–344.]
- Zhao WY (2017) *The Floristic Phytogeography of Spermatophyte Flora in Luoxiao Range*. PhD dissertation, Sun Yat-Sen University, Guangzhou. (in Chinese with English abstract) [赵万义 (2017) 罗霄山脉种子植物区系地理学研究. 博士学位论文, 中山大学, 广州.]
- Zheng CY (1989) *Fishes of the Pearl River*. Science Press, Beijing. (in Chinese) [郑慈英 (1989) 珠江鱼类志. 科学出版社, 北京.]

(责任编辑: 陈小勇 责任编辑: 时意专)

附录 Supplementary Material

附录1 罗霄山脉地区鱼类采样点设置

Appendix 1 Sampling sites in the Luoxiao Mountains
<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2019260-1.pdf>

附录2 罗霄山脉地区河流特征、生境特征及人类活动情况

Appendix 2 River characteristics, habitat characteristics and human activity in the Luoxiao Mountains
<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2019260-2.pdf>

附录3 罗霄山脉水系的鱼类种类组成、分布、生态类型、濒危状况和区系

Appendix 3 Fish species composition, distribution, ecological types, endangered status and fauna in the Luoxiao Mountains
<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2019260-3.pdf>



•生物编目•

罗霄山脉大型真菌区系分析与资源评价

邓旺秋 李泰辉* 宋宗平 张明 徐隽彦
黄浩 钟祥荣 王超群 贺勇

(广东省微生物研究所华南应用微生物国家重点实验室/广东省菌种保藏与应用重点实验室/
广东省微生物应用新技术公共实验室; 广东省科学院, 广州 510070)

摘要: 本文采用踏查法对罗霄山脉地区大型真菌资源进行了为期5年的调查, 共采集标本5,100多号。结合形态学与分子生物学方法, 鉴定出大型真菌2门7纲20目72科218属672种, 其中幕阜山脉115种、九岭山脉168种、武功山脉77种、万洋山脉220种、诸广山脉193种; 新增罗霄山脉新记录属37个、新记录种514种。对罗霄山脉大型真菌物种组成分析表明, 含10种以上的优势科有18科, 其物种数占物种总数的73.36%, 为多孔菌科、蘑菇科、粉褶蕈科等; 含5种以上的优势属有34属, 其物种数占物种总数的55.36%, 包括粉褶蕈属(*Entoloma*)、鹅膏属(*Amanita*)、小皮伞属(*Marasmius*)等; 在该山脉发现中国特有属2个, 中国特有种46个。大型真菌资源利用价值评估表明, 罗霄山脉有食用菌133种、药用菌136种、毒菌87种, 部分种类具有良好的应用前景。本研究为该地区大型真菌资源的保护、利用和管理提供了较重要的科学依据。

关键词: 真菌区系; 多样性; 优势类群; 经济真菌

Floristic analysis and resource evaluation of macrofungi in the Luoxiao Mountains, China

Wangqiu Deng, Taihui Li*, Zongping Song, Ming Zhang, Junyan Xu, Hao Huang, Xiangrong Zhong, Chaoqun Wang, Yong He

State Key Laboratory of Applied Microbiology Southern China, Guangdong Provincial Key Laboratory of Microbial Culture Collection and Application, Guangdong Open Laboratory of Applied Microbiology, Guangdong Institute of Microbiology; Guangdong Academy of Sciences, Guangzhou 510070

Abstract: The resources of macrofungi in the Luoxiao Mountains have been investigated for 5 years, and more than 5,100 specimens were collected. A total of 672 species of macrofungi, belonging to 20 orders, 72 families and 218 genera, have been identified based on morphological and molecular analyses. Among them, there were 115 species in the Mufu Mountains, 168 species in the Jiuling Mountains, 77 species in the Wugong Mountains, 220 species in the Wanyang Mountains and 193 species in the Zhuguang Mountains. There were 37 newly recorded genera and 514 newly recorded species in the Luoxiao Mountains. The species composition of macrofungi in the Luoxiao Mountains showed that there were 18 dominant families with more than 10 species, accounting for 73.36% of the total species, including Polyporaceae, Agaricaceae, Entolomataceae, and so on. There were 34 dominant genera with more than 5 species, accounting for 55.36% of the total species, such as *Entoloma*, *Amanita*, *Marasmius*, and so on. There were 2 genera and 46 species endemic to China in this mountain range. The assessment of utilization value of the macrofungi showed that there were 133 edible species, 136 medicinal species and 87 poisonous species in the Luoxiao Mountains, indicating the resources have good application prospects. This study provides important scientific basis for the protection, utilization and management of macrofungal resources in this area.

Key words: fungal flora; diversity; dominant taxa; economic fungi

收稿日期: 2019-12-11; 接受日期: 2020-02-18

基金项目: 国家科技基础性工作专项(2013FY111500)、国家自然科学基金(31670018)和广东省科技计划项目(2018B020205001; 2018B030324001)

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

罗霄山脉位于中国大陆东南部, 总体成南北走向, 地处湖南、湖北、江西三省交界处, 自北向南包括五列山脉, 北段为幕阜山脉和九岭山脉, 中段是武功山脉和万洋山脉, 南段是诸广山脉。罗霄山脉地处中亚热带南缘, 属亚热带湿润季风气候, 雨量丰沛, 四季分明, 是中国大陆东部第三级阶梯最重要的气候区。该区域植被类型丰富, 汇集有北半球湿润区的各种植被类型, 是亚洲东部亚热带常绿阔叶林最典型的代表, 包括暖、温性针叶林, 暖、温性阔叶林, 常绿阔叶林, 落叶阔叶林, 针阔叶混交林, 亚高山矮曲林, 竹林, 山地灌草丛, 亚高山草甸, 苔原等。然而, 罗霄山脉仅有少数自然保护区开展了大型真菌的初步调查研究。林英等(1990)报道了井冈山大型真菌187种; 朱鸿等(2004)报道了武功山的食用菌、药用菌、毒菌61种, 隶属于27科41属; 何宗智和肖满(2006)报道了江西官山自然保护区大型真菌132种; 李振基(2009)报道了九岭山大型真菌9目28科73属144种; 刘小明等(2010)报道了齐云山大型真菌182种; 廖文波等(2018)报道了桃源洞大型真菌98种, 其中食用菌25种、药用菌39种、毒菌12种。此外, 在罗霄山脉地区木材腐朽真菌调查方面, 目前已报道47属92种(Wang et al, 2009; Dai, 2010; Jia & Cui, 2012; Zhou & Dai, 2012; Cui et al, 2019)。经统计, 罗霄山脉地区已报道大型真菌470种, 而幕阜山、万洋山、七溪岭、南风面、诸广山等区域都未见大型真菌调查研究的报道。

大型真菌的多样性与高等植物多样性密切相关。罗霄山脉高等植物种类非常丰富并具大量特有类群, 该山脉同时也蕴藏着丰富的大型真菌资源, 且有不少特有种类。但目前已报道的种类显然不足以反映该区域大型真菌资源的多样性与特色。因此, 作者在罗霄山脉地区全面系统地开展大型真菌资源调查, 以期发掘该区域的重要经济价值菌类和新特有资源, 为其后续开发利用提供种质资源和科学依据。

1 调查与研究方法

1.1 调查方法

野外调查采用踏查法。调查区域以国家级和省级的森林公园和自然保护区为主, 兼顾罗霄山脉生境良好的小地区, 涉及了自北向南五列山脉的43个采集地。野外采集时拍摄生境和子实体照片, 标本

带回室内进行内业整理, 记录采集信息, 包括标本号、照片号、采集时间、采集地点、子实体宏观形态特征等。新鲜标本在烘箱中于50℃烘干, 并长期保存在广东省微生物研究所真菌标本馆(Fungal Herbarium of Guangdong Institute of Microbiology, GDGM)中。

1.2 鉴定方法

采用形态学和分子生物学相结合的方法对大型真菌标本进行分类鉴定。形态学方法包括宏观形态和显微结构特征观察(李玉等, 2015), 其中标本的宏观形态观察包括子实体大小、颜色、菌盖及菌柄表面特征、菌肉厚度及颜色变化、菌褶颜色及宽度(或菌管颜色及长度)、每厘米菌褶数量(或菌孔大小)、菌褶(菌管)着生方式、菌环形态及位置、菌托颜色及形状等特征; 标本的微观形态观察包括在光学显微镜下观察标本的菌髓菌丝走向, 孢子层细胞形状、担子形状、大小, 担子小梗数量和长度, 担孢子大小、形状、表面特征、是否淀粉质, 囊状体有无及大小形状, 菌盖皮层, 菌柄皮层, 以及菌丝是否具锁状联合及色素。担孢子大小在100倍物镜下, 测量其侧面观的长度和宽度, 每个标本测量20个以上的成熟担孢子。用梅氏试剂(Melzer's reagent)检测其担孢子壁是否为淀粉质。各组织的形状和锁状联合主要在5% KOH和1%刚果红中进行; 色素在KOH中易溶解消失, 因此一般在无菌水中进行观察。

采用真菌基因组DNA快速抽提试剂盒进行DNA提取, 针对不同目的片段(nLSU和ITS)选择对应的扩增引物和反应体系进行PCR扩增(White et al, 1990; Eberhardt, 2012), 扩增产物送华大基因公司测序, 将测序结果良好的序列在GenBank数据库中进行Blast序列比对。最后, 综合标本的形态分类和序列比对结果进行种类鉴定。学名主要参照《孢子植物名词及名称》(郑儒永等, 1990), 分类系统依据第10版*Dictionary of the Fungi* (Kirk et al, 2008)和真菌学名索引数据库 Index Fungorum (<http://www.indexfungorum.org>)的真菌分类系统。区系组成的统计和分析方法参考图力古尔和李玉(2000)。

1.3 区系分析与资源评价方法

根据物种分类鉴定结果, 对罗霄山脉的科、属以及种的数量进行统计, 采用Excel将各科所含的属数以及各属所含的种数递减排序, 参考图力古尔

和李玉(2000), 将物种数 ≥ 10 种的科定为优势科, 物种数 ≥ 5 种的属定为优势属。大型真菌资源的食、药用性及有毒种类的分析参考文献(戴玉成和杨祝良, 2008; 戴玉成等, 2010; 图力古尔等, 2014; 陈作红等, 2016; Wu et al, 2019)所报道的食用菌、药用菌以及毒菌的物种名录。

2 结果

作者于2013–2018年在罗霄山脉共采集大型真菌标本5,100多号, 目前鉴定至种级分类单元的有672种(附录1), 隶属于真菌界2门7纲20目72科218属。这些物种在罗霄山脉从北至南的五大山脉分布依次为: 幕阜山脉115种, 九岭山脉168种, 武功山脉77种, 万洋山脉220种, 诸广山脉193种。本次调查新增了罗霄山脉新记录属37个、新记录种514种, 较大地丰富了该山脉大型真菌已知物种的数据信息。

2.1 大型真菌优势科属组成

2.1.1 优势科组成

罗霄山脉大型真菌优势科分析结果显示(表1), 种类最多的优势科为多孔菌科, 共包含25属68种,

表1 罗霄山脉大型真菌优势科列表

Table 1 The dominant families of macrofungi in the Luoxiao Mountains

科 Family	属数 No. of genus	种数 No. of species (%)
多孔菌科 Polyporaceae	25	68 (10.12)
蘑菇科 Agaricaceae	14	43 (6.40)
粉褶蕈科 Entolomataceae	2	42 (6.25)
牛肝菌科 Boletaceae	18	39 (5.80)
类脐菇科 Omphalotaceae	5	39 (5.80)
红菇科 Russulaceae	4	36 (5.36)
小皮伞科 Marasmiaceae	5	35 (5.22)
锈革菌科 Hymenochaetaceae	10	32 (4.76)
鹅膏科 Amanitaceae	1	30 (4.46)
蜡伞科 Hygrophoraceae	4	20 (2.98)
泡头菌科 Physalacriaceae	9	19 (2.83)
小脆柄菇科 Psathyrellaceae	5	22 (3.27)
小菇科 Mycenaceae	4	15 (2.23)
球盖菇科 Strophariaceae	5	13 (1.93)
鸡油菌科 Cantharellaceae	2	10 (1.49)
虫草科 Cordycipitaceae	3	10 (1.49)
韧革菌科 Stereaceae	3	10 (1.49)
口蘑科 Tricholomataceae	7	10 (1.49)
合计 Total	126	493 (73.36)

占总种数的10.12%; 第二大科是蘑菇科, 共包含14属43种, 占总种数的6.40%; 第三大科是粉褶蕈科42种, 占总种数的6.25%。经统计, 含10种以上的优势科有18科, 包含126属493种, 占目前罗霄山大型真菌种类总数的73.36%。

2.1.2 优势属组成

罗霄山脉优势属分析结果显示(表2), 含5种以

表2 罗霄山脉大型真菌优势属列表

Table 2 Dominant genera of macrofungi in the Luoxiao Mountains

属 Genus	种数 No. of species	%
粉褶蕈属 <i>Entoloma</i>	39	5.80
鹅膏属 <i>Amanita</i>	30	4.46
小皮伞属 <i>Marasmius</i>	30	4.46
裸脚伞属 <i>Gymnopus</i>	28	4.17
红菇属 <i>Russula</i>	23	3.42
湿伞属 <i>Hygrocybe</i>	17	2.53
小脆柄菇属 <i>Psathyrella</i>	14	2.08
乳菇属 <i>Lactarius</i>	12	1.79
小菇属 <i>Mycena</i>	12	1.79
栓孔菌属 <i>Trametes</i>	12	1.79
集毛孔菌属 <i>Coltricia</i>	9	1.34
环柄菇属 <i>Lepiota</i>	9	1.34
多孔菌属 <i>Polyporus</i>	9	1.34
附毛孔菌属 <i>Trichaptum</i>	8	1.19
蘑菇属 <i>Agaricus</i>	7	1.04
灵芝属 <i>Ganoderma</i>	7	1.04
马勃属 <i>Lycoperdon</i>	7	1.04
微皮伞属 <i>Marasmiellus</i>	7	1.04
木层孔菌属 <i>Phellinus</i>	7	1.04
韧革菌属 <i>Stereum</i>	7	1.04
金牛肝菌属 <i>Aureoboletus</i>	6	0.89
鸡油菌属 <i>Cantharellus</i>	6	0.89
虫草属 <i>Cordyceps</i>	6	0.89
裸伞属 <i>Gymnopilus</i>	6	0.89
小孔菌属 <i>Microporus</i>	6	0.89
线虫草属 <i>Ophiocordyceps</i>	6	0.89
小奥德蘑属 <i>Oudemansiella</i>	6	0.89
光柄菇属 <i>Pluteus</i>	6	0.89
靴耳属 <i>Crepidotus</i>	5	0.74
炭角菌属 <i>Xylaria</i>	5	0.74
蜡蘑属 <i>Laccaria</i>	5	0.74
硬皮马勃属 <i>Scleroderma</i>	5	0.74
密孔菌属 <i>Pycnoporus</i>	5	0.74
灼孔菌属 <i>Laetiporus</i>	5	0.74
合计 Total	372	55.36

上的优势属有34个, 合计372种, 占总种数的55.36%。种类最多的优势属为粉褶蕈属(*Entoloma*), 共包含39种, 占总种数的5.80%; 第二大属是鹅膏属(*Amanita*)和小皮伞属(*Marasmius*), 各包含30种, 各占总种数的4.46%; 其次是裸脚伞属(*Gymnopus*) 28种、红菇属(*Russula*) 23种、湿伞属(*Hygrocybe*) 17种等。

2.2 罗霄山脉大型真菌的中国特有类群

罗霄山脉特殊的地理位置、气候和植被, 孕育了丰富而具特色的大型真菌资源。本研究在罗霄山脉发现中国特有属2属, 即红褶牛肝菌属(*Erythrophylloporus*)和华湿伞属(*Sinohygrocybe*); 特有种46种, 包括粉褶蕈属8种, 鹅膏属5种, 灵芝属(*Ganoderma*) 3种, 大环柄菇属(*Macrolepiota*)和层蘑菇属(*Xanthagaricus*)各2种, 以及牛肝菌属

(*Boletus*)、辣牛肝菌属(*Chalciporus*)、裘氏牛肝菌属(*Chiua*)、集毛孔菌属(*Coltricia*)、毛皮伞属(*Crinipellis*)、花耳属(*Dacrymyces*)、冬菇属(*Flammulina*)、湿伞属、产丝齿菌属(*Hyphodontia*)、褐牛肝菌属(*Imleria*)、灼孔菌属(*Laetiporus*)、环柄菇属(*Lepiota*)、小皮伞属、大孢孔菌属(*Megasporia*)、绿僵虫草属(*Metacordyceps*)、新牛肝菌属(*Neoboletus*)、歪盘菌属(*Phillipsia*)、红菇属、喇叭菌属(*Craterellus*)、红褶牛肝菌属、牛舌菌属(*Fistulina*)、小奥德蘑属(*Oudemansiella*)、褶孔牛肝菌属(*Phylloporus*)、桑黄属(*Sanghuangporus*)、华湿伞属和口蘑属(*Tricholoma*)各1种(图1, 表3)。由于全世界的真菌多样性研究还很不充分, 本文所提到的这些特有种目前只在中国有报道, 或许今后通过进一步广泛调查研究后, 在其他地区也可能被发现。



图1 罗霄山脉中国特有大型真菌部分种类形态图。A: 裂皮鹅膏; B: 茶褐新牛肝菌; C: 黄喇叭菌; D: 丛生粉褶蕈; E: 紫芝; F: 脱皮大环柄菇; G: 戴氏绿僵虫草; H: 中华歪盘菌; I: 华苦口蘑。

Fig. 1 Some endemic macrofungi to China from Luoxiao Mountains. A, *Amanita rimosa*; B, *Neoboletus brunneissimus*; C, *Craterellus luteus*; D, *Entoloma caespitosum*; E, *Ganoderma sinense*; F, *Macrolepiota detersa*; G, *Metacordyceps taii*; H, *Phillipsia chinensis*; I, *Tricholoma sinoacerbum*.

表3 罗霄山脉分布的中国特有大型真菌

Table 3 The macrofungi endemic to China from the Luoxiao Mountains

种 Species	模式产地 Type locality	罗霄山脉分布 Distribution in the Luoxiao Mountains
褐烟色鹅膏 <i>Amanita brunneofuliginea</i>	云南 Yunnan	湖南神农谷森林公园 Shennonggu FP, Hunan
灰褶鹅膏 <i>A. griseofolia</i>	云南 Yunnan	湖南八面山自然保护区和九龙江森林公园; 江西井冈山自然保护区 Bamianshan NR and Jiulongjiang FP, Hunan; Jinggangshan NR, Jiangxi
灰疣鹅膏 <i>A. griseoverrucosa</i>	云南 Yunnan	湖南九龙江森林公园 Jiulongjiang FP, Hunan
裂皮鹅膏 <i>A. rimosa</i>	湖南 Hunan	江西阳岭自然保护区 Yangling NR, Jiangxi
中华鹅膏 <i>A. sinensis</i>	四川 Sichuan	湖南幕阜山森林公园; 江西阳岭自然保护区 Mufushan FP, Hunan; Yangling NR, Jiangxi
辐射辣牛肝菌 <i>Chalciporus radiatus</i> *	湖南 Hunan	湖南九龙江森林公园 Jiulongjiang FP, Hunan
绿盖裘氏牛肝菌 <i>Chiuia vires</i>	云南 Yunnan	湖南九龙江森林公园 Jiulongjiang FP, Hunan
厚集毛孔菌 <i>Coltricia crassa</i>	云南 Yunnan	湖南九龙江森林公园、幕阜山森林公园、神农谷森林公园; 江西井冈山自然保护区 Jiulongjiang FP, Mufushan FP and Shennonggu FP, Hunan; Jinggangshan NR, Jiangxi
魏氏集毛孔菌 <i>C. weii</i>	湖南 Hunan	湖南八面山自然保护区和神农谷森林公园; 江西阳岭自然保护区 Bamianshan NR and Shennonggu FP, Hunan; Yangling NR, Jiangxi
黄喇叭菌 <i>Craterellus luteus</i>	广东 Guangdong	湖南九龙江森林公园 Jiulongjiang FP, Hunan
丛毛毛皮伞 <i>Crinipellis floccosa</i> *	江西 Jiangxi	江西阳岭自然保护区 Yangling NR, Jiangxi
云南花耳 <i>Dacrymyces yunnanensis</i>	云南 Yunnan	湖南云阳山 Yunyang Mountain, Hunan
蓝鳞粉褶蕈 <i>Entoloma azureosquamulosum</i>	广东 Guangdong	湖南八面山自然保护区 Bamianshan NR, Hunan
蓝黄粉褶蕈 <i>E. caeruleoflavum</i>	云南 Yunnan	江西阳岭自然保护区 Yangling NR, Jiangxi
丛生粉褶蕈 <i>E. caespitosum</i>	海南 Hainan	湖南九龙江森林公园; 江西阳岭自然保护区 Jiulongjiang FP, Hunan; Yangling NR, Jiangxi
肉褐粉褶蕈 <i>E. carneobrunneum</i>	海南 Hainan	湖南九龙江森林公园 Jiulongjiang FP, Hunan
靴耳状粉褶蕈 <i>E. crepidotoides</i>	海南 Hainan	湖南桃源洞自然保护区 Taoyuandong NR, Hunan
辽宁粉褶蕈 <i>E. liaoningense</i>	辽宁 Liaoning	江西官山自然保护区 Guanshan NR, Jiangxi
极脆粉褶蕈 <i>E. praegracile</i>	贵州 Guizhou	湖南大云山森林公园、浏阳市 Dayunshan FP and Liuyang City, Hunan
近薄囊粉褶蕈 <i>E. subtenuicystidium</i> *	广西 Guangxi	湖南浏阳市 Liuyang City, Hunan
红褶牛肝菌 <i>Erythrophylloporus cinnabarinus</i>	海南 Hainan	湖南九龙江森林公园 Jiulongjiang FP, Hunan
亚牛舌菌 <i>Fistulina subhepatica</i>	云南 Yunnan	江西阳岭自然保护区 Yangling NR, Jiangxi
云南冬菇 <i>Flammulina yunnanensis</i>	云南 Yunnan	湖南幕阜山森林公园 Mufushan FP, Hunan
海南灵芝 <i>Ganoderma hainanense</i>	海南 Hainan	江西井冈山自然保护区 Jinggangshan NR, Jiangxi
灵芝 <i>G. lingzhi</i>	湖北 Hubei	湖南神农谷森林公园 Shennonggu FP, Hunan
紫芝 <i>G. sinense</i>	海南 Hainan	湖南八面山自然保护区 Bamianshan NR, Hunan
稀褶湿伞 <i>Hygrocybe sparsifolia</i>	广东 Guangdong	江西井冈山自然保护区 Jinggangshan NR, Jiangxi
热带丝齿菌 <i>Hyphodontia tropica</i>	台湾 Taiwan	湖南幕阜山森林公园 Mufushan FP, Hunan
亚高山褐牛肝菌 <i>Imleria subalpina</i>	云南 Yunnan	湖南大云山森林公园 Dayunshan FP, Hunan
环纹灼孔菌 <i>Laetiporus zonatus</i>	云南 Yunnan	湖南八面山自然保护区、大云山森林公园、九龙江森林公园、神农谷森林公园 Bamianshan NR, Dayunshan FP, Jiulongjiang FP and Shennonggu FP, Hunan
拟冠状环柄菇 <i>Lepiota cristatanea</i>	云南 Yunnan	湖南大云山森林公园 Dayunshan FP, Hunan
脱皮大环柄菇 <i>Macrolepiota detersa</i>	安徽 Anhui	湖南幕阜山森林公园、浏阳市 Mufushan FP and Liuyang City, Hunan
近黄褶大环柄菇 <i>M. subtrotrophylla</i>	云南 Yunnan	湖南大云山森林公园 Dayunshan FP, Hunan
拟聚生小皮伞 <i>Marasmius subabundans</i>	广东 Guangdong	江西阳岭自然保护区 Yangling NR, Jiangxi
大孢孔菌 <i>Megasporia major</i>	广东 Guangdong	湖南八面山自然保护区; 江西井冈山自然保护区 Bamianshan NR, Hunan; Jinggangshan NR, Jiangxi
戴氏绿僵虫草 <i>Metacordyceps taii</i>	贵州 Guizhou	江西井冈山自然保护区 Jinggangshan NR, Jiangxi
茶褐新牛肝菌 <i>Neoboletus brunneissimus</i>	云南 Yunnan	湖南省浏阳市 Liuyang City, Hunan
毕氏小奥德蘑 <i>Oudemansiella bii</i>	广东 Guangdong	湖南九龙江森林公园 Jiulongjiang FP, Hunan
中华歪盘菌 <i>Phillipsia chinensis</i>	四川 Sichuan	湖南大围山森林公园、九龙江森林公园; 江西阳岭自然保护区 Daweishan FP and Jiulongjiang FP, Hunan; Yangling NR, Jiangxi
潞西褶孔牛肝菌 <i>Phylloporus luxiensis</i>	云南 Yunnan	湖南幕阜山森林公园 Mufushan FP, Hunan
小红菇小变种 <i>Russula minutula</i> var. <i>minor</i>	广东 Guangdong	湖南九龙江森林公园; 江西官山自然保护区 Jiulongjiang FP, Hunan; Guanshan NR, Jiangxi
桑黄 <i>Sanghuangporus sanghuang</i>	吉林 Jilin	江西井冈山自然保护区 Jinggangshan NR, Jiangxi
绒柄华湿伞 <i>Sinohygrocybe velutipes</i> *	四川 Sichuan	湖南桃源洞自然保护区 Taoyuandong NR, Hunan
华苦口蘑 <i>Tricholoma sinoacereum</i>	广东 Guangdong	江西井冈山自然保护区 Jinggangshan NR, Jiangxi
蔚蓝层蘑菇 <i>Xanthagaricus caeruleus</i> *	江西 Jiangxi	江西宜春市 Yichun City, Jiangxi
黄丛毛层蘑菇 <i>X. flavosquamosus</i> *	江西 Jiangxi	江西宜春市 Yichun City, Jiangxi

(1) * 本研究过程中发现并已发表的新分类群 The new taxa discovered and published in the study (Xia et al, 2015; Zhang et al, 2015; Hosen et al, 2017a, b; Wang et al, 2018; Zhang & Li, 2018). (2) FP表示森林公园, NR表示自然保护区。FP represents forest park, and NR represents nature reserve.

2.3 罗霄山脉大型真菌资源评价

罗霄山脉具有较为丰富的野生食用菌、药用菌及毒菌资源,其中食用种类较多的有红菇属10种,蜡蘑属(*Laccaria*) 9种,小奥德蘑属6种;药用种类较多的有灵芝属和木层孔菌属(*Phellinus*),各7种,其次是虫草属(*Cordyceps*)和线虫草属(*Ophiocordyceps*),各6种,栓孔菌属(*Trametes*) 5种;毒蘑菇种类较多的类群为鹅膏属17种,红菇属5种,粉褶蕈属、裸伞属(*Gymnopilus*)、斑褶菇属(*Panaeolus*)各3种。

2.3.1 食用菌资源

基于本研究结果,作者对罗霄山脉的食用菌资源进行统计分析,结果表明该地区有食用菌133种,具较好食用价值的种类包括毛木耳(*Auricularia cornea*)、茶褐新牛肝菌(*Neoboletus brunneissimus*)、淡蜡黄鸡油菌(*Cantharellus cerinoalbus*)、小鸡油菌(*C. minor*)、金黄喇叭菌(*Craterellus aureus*)、花脸香蘑(*Lepista sordida*)、卵孢小奥德蘑(*Oudemansiella raphanipes*)、长裙竹荪参照种(*Phallus* cf. *indusiatus*)、糙皮侧耳(*Pleurotus ostreatus*)、脱皮大环柄菇(*Macrolepiota detersa*)、金耳(*Naematelia aurantialba*)、铜绿红菇(*Russula aeruginea*)、间型鸡枞(*Termitomyces intermedius*)、银耳(*Tremella fuciformis*)等,其中毛木耳、卵孢小奥德蘑、糙皮侧耳、花脸香蘑、金耳、银耳是可人工栽培驯化的食用菌资源,淡蜡黄鸡油菌在我国很少被记载,具有很好的食用价值(宋宗平等,2017)。

2.3.2 药用菌资源

经统计,罗霄山脉药用菌有136种,其中具较好药用价值的种类包括有消炎、利尿、益胃、抑肿瘤作用的假芝(*Amauroderma rugosum*)和紫芝(*Ganoderma sinense*);具增强免疫力、治疗失眠和抑肿瘤的蜜环菌(*Armillaria mellea*);具止血化痰、抑肿瘤、抗菌、补肾、治疗支气管炎等功效的蛹虫草(*Cordyceps militaris*);具祛风、除湿、抑肿瘤作用的红缘拟层孔菌(*Fomitopsis pinicola*);具健脑、抑肿瘤、降血压、抗血栓、增强免疫等作用的灵芝(*Ganoderma lingzhi*);具抗炎、抑制肿瘤和抗氧化作用的桑黄(*Sanghuangporus sanghuang*);具清热、消炎、抑肿瘤和治疗肝病的云芝(*Trametes versicolor*);以及具利便、补肾、增强免疫力的黑柄炭角菌(*Xylaria nigripes*)(戴玉成和杨祝良,2008)。

2.3.3 毒蘑菇资源

本研究调查显示,罗霄山脉毒蘑菇有87种,常见的毒蘑菇有灰花纹鹅膏(*Amanita fuliginea*)、裂皮鹅膏(*A. rimosa*)、异味鹅膏(*A. kotohiraensis*)、欧氏鹅膏(*A. oberwinklerana*)、假褐云斑鹅膏(*A. pseudoporphyria*)、残托鹅膏有环变型(*A. sychonopyramis* f. *subannulata*)、近江粉褶蕈(*E. omiense*)、臭粉褶蕈(*E. rhodopolium*)、长沟盔孢伞(*Galerina sulciceps*)、裂丝盖伞(*Inocybe rimosa*)、变蓝灰斑褶伞(*Panaeolus cyanescens*)、疸黄粉末牛肝菌(*Pulveroboletus icterinus*)和点柄黄红菇(*Russula senecis*),其中灰花纹鹅膏、裂皮鹅膏和长沟盔孢伞为剧毒菌,含极毒的鹅膏毒素,为肝脏损害型,有很高的致死率;异味鹅膏、欧氏鹅膏、假褐云斑鹅膏为急性肾衰竭型毒菌;残托鹅膏有环变型、裂丝盖伞、变蓝灰斑褶伞为神经精神型毒菌;近江粉褶蕈、臭粉褶蕈、疸黄粉末牛肝菌、点柄黄红菇为胃肠炎型毒菌。

2.4 罗霄山脉大型真菌区系成分分析

罗霄山脉植物区系研究表明,在中低海拔地区种子植物区系的优势种以丰富的热带成分为主。本研究调查的罗霄山脉大型真菌也同样显示具有不少明显热带成分的属种,如,子囊菌中炭角菌科的炭角菌属(*Xylaria*),肉杯菌科的毛杯菌属(*Cookeina*)和歪盘菌属;担子菌中木耳科的木耳属(*Auricularia*);孔状或耙齿菌类中多孔菌科的小孔菌属(*Microporus*)和微孔菌属(*Microporellus*),灵芝科的假芝属(*Amauroderma*);伞菌中粉褶蕈科的斜盖伞属(*Clitopilus*),小皮伞科的小皮伞属和微皮伞属(*Marasmiellus*),离褶伞科的鸡枞属(*Termitomyces*)以及小菇科的胶孔菌属(*Favolaschia*)都是热带性较强的属,其中鸡枞属是典型的热带亚洲和热带非洲分布的与白蚁共生的类群;罗霄山脉大型真菌热带成分的种也较为丰富,如黑柄炭角菌、大孢毛杯菌(*Cookeina insititia*),这些种广布于南亚及东南亚(杨祝良和臧穆,2003),卵孢鹅膏(*Amanita ovalispora*)和东方斜盖伞(*Clitopilus orientalis*)之前仅在热带东南亚至我国华南、西南等地有报道。古热带分布的腐生种类有翘鳞香菇(*Lentinus squarrosulus*),它广泛分布于热带非洲、南亚、东南亚,南至巴布亚新几内亚、所罗门群岛、新喀里多尼亚等太平洋岛屿,以及澳大利亚的昆士兰等地(Pegler, 1983)。此外,罗霄山脉也有一些世界广布的属,如粉褶蕈属、红

菇属、小脆柄菇属(*Psathyrella*)、栓孔菌属、多孔菌属(*Polyporus*)、密孔菌属(*Pycnoporus*); 以及北温带分布的乳菇属(*Lactarius*)等。已有研究表明, 罗霄山脉是亚洲大陆第三纪古植被、生物区系的重要避难所, 更是冰后期物种重新扩张的发源地, 保存了中生代以来相当数量的古老孑遗物种、活化石、特有种。作者在罗霄山脉的大型真菌调查中发现的小托柄鹅膏(*Amanita farinosa*)和黄粉末牛肝菌(*Pulveroboletus ravenelii*)间断分布于东亚、北美温带及亚热带, 其分布式样也是一种孑遗分布(Halling, 2001)。

2.5 罗霄山脉大型真菌资源保护与可持续性利用

大型真菌是生态系统中不可或缺的组成部分, 在地球生物圈的物质循环和能量流动中发挥着不可替代的作用, 具有重要的生态价值; 许多食药菌与人类生产生活密切相关, 具有重大的社会经济价值。我国是生物多样性受威胁最严重的国家之一。资源过度利用、环境污染、气候变化、生境丧失与破碎化等因素, 不仅导致部分动、植物多样性降低, 也同样威胁大型真菌的多样性(姚一建等, 2020)。罗霄山脉部分生态系统(如亚热带红壤丘陵山地森林生态系统)面临土层变薄、肥力瘠薄、土地严重过垦、土壤质量下降等问题, 对当地大型真菌的生存产生严重影响。如, 我国著名真菌学家戴芳澜先生1944年在井冈山麓(江西省泰和县)发现的子囊菌特有物种——细小地舌菌(*Geoglossum pusillum*) (Tai, 1994), 自发表以来再无报道, 已成为极危物种, 本次调查也未发现。细小地舌菌分布范围有限, 难以适应环境的快速变迁, 栖息地丧失和退化都可能导致其濒危或灭绝(庄文颖等, 2020)。另一方面, 由于人们对大型真菌保护意识薄弱, 过度采挖和不当的采挖方式是食药菌大型真菌受威胁的主要原因(刘冬梅等, 2018)。例如, 易危物种竹黄(*Shiraia bambusicola*)是我国著名药用菌, 应用历史较长, 曾在武功山被报道(朱鸿等, 2004), 但本次调查同样未发现。竹黄的分布范围相对较广, 但作为重要的传统中药材, 主要依赖于野生资源, 大量的人工采摘已对其物种生存造成了严重威胁。朱鸿等(2004)也曾报道武功山有著名食用菌猴头菇(*Hericium erinaceus*), 该物种属易危物种, 本次调查也未发现。虽然猴头菇已经开始规模化人工栽培, 但其野生资源有限, 种群显著衰减, 同样面临着严

重威胁。

对于我国大型真菌资源保护和可持续利用, 菌物学家李玉院士提出在菌物多样性调查的基础上, 构建“一区一馆五库”体系, 这对全面、持续和平衡地保护菌物物种多样性、遗传多样性和生态多样性等具有重要作用。该体系从菌种驯化、发酵生产、生物活性物质筛选及功能基因筛选等方面, 研发菌物资源可持续利用的关键技术, 从而推动保护区菌物资源的可持续发展(宋斌等, 2018)。另外, 由于绝大多数保护区未将大型真菌纳入保护范畴, 大型真菌的保护几近空白。因此, 掌握大型真菌受威胁物种的地理分布和种群现状, 对合理布局大型真菌自然保护地体系具有重要意义(姚一建等, 2020)。对于就地保护无法达到保护目的的物种, 应加强迁地保护的标本和菌种资源保藏工作。本研究在对罗霄山脉大型真菌物种多样性调查的过程中, 将采集鉴定的5,100多号标本进行了数据信息录入, 并长期保存在国际认可的广东省微生物研究所真菌标本馆中, 同时也分离了一些具有重要经济价值的菌种进行保藏, 可为其后续研究和开发利用提供标本材料和种质资源, 这对于该地区大型真菌的异地保护和可持续利用具有重要意义。

参考文献

- Bau T, Bao HY, Li Y (2014) A revised checklist of poisonous mushrooms in China. *Mycosystema*, 33, 517–548. (in Chinese with English abstract) [图力古尔, 包海鹰, 李玉 (2014) 中国毒蘑菇名录. 菌物学报, 33, 517–548.]
- Bau T, Li Y (2000) Study on fungal flora diversity in Daqinggou Nature Reserve. *Chinese Biodiversity*, 8, 73–80. (in Chinese with English abstract) [图力古尔, 李玉 (2000) 大青沟自然保护区大型真菌区系多样性的研究. 生物多样性, 8, 73–80.]
- Chen ZH, Yang ZL, Bau T, Li TH (2016) *Poisonous Mushrooms: Recognition and Poisoning Treatment*. Science Press, Beijing. (in Chinese) [陈作红, 杨祝良, 图力古尔, 李泰辉 (2016) 毒蘑菇识别与中毒防治. 科学出版社, 北京.]
- Cui BK, Li HJ, Ji X, Zhou JL, Song J, Si J, Dai YC (2019) Species diversity, taxonomy and phylogeny of Polyporaceae (Basidiomycota) in China. *Fungal Diversity*, 97, 137–392.
- Dai YC (2010) Hymenochaetaceae (Basidiomycota) in China. *Fungal Diversity*, 45, 131–343.
- Dai YC, Yang ZL (2008) A revised checklist of medicinal fungi in China. *Mycosystema*, 27, 801–824. (in Chinese with English abstract) [戴玉成, 杨祝良 (2008) 中国药用真菌名录及部分名称的修订. 菌物学报, 27, 801–824.]

- Dai YC, Zhou LW, Yang ZL, Wen HA, Bau T, Li TH (2010) A revised checklist of edible fungi in China. *Mycosystema*, 29, 1–21. (in Chinese with English abstract) [戴玉成, 周丽伟, 杨祝良, 文华安, 图力古尔, 李泰辉 (2010) 中国食用菌名录. 菌物学报, 29, 1–21.]
- Eberhardt U (2012) Methods for DNA barcoding of fungi. *DNA Barcodes: Methods in Molecular Biology*, 858, 183–205.
- Halling RE (2001) Ectomycorrhizae: Co-evolution, significance, and biogeography. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 88, 5–13.
- He ZZ, Xiao M (2006) A list of macrofungi in Guanshan Nature Reserve of Jiangxi. *Jiangxi Science*, 24(1), 83–88. (in Chinese with English abstract) [何宗智, 肖满 (2006) 江西省官山自然保护区大型真菌名录. 江西科学, 24(1), 83–88.]
- Hosen MI, Song ZP, Gates G, Li TH (2017a) *Xanthagaricus caeruleus*, a new species with ink-blue lamellae from southeast China. *Mycoscience*, 59, 188–192.
- Hosen MI, Song ZP, Gates G, Karunarathnac SC, Chowdhury MSM, Li TH (2017b) Two new species of *Xanthagaricus* and some notes on *Heinemannomyces* from Asia. *Mycology*, 28, 1–18.
- Jia BS, Cui BK (2012) *Ceriporia* (Basidiomycota, Polyporales) from China with a description of two new species. *Mycotaxon*, 121, 305–312.
- Kirk PM, Cannon PF, Minter DW, Stalpers JA (2008) *Dictionary of the Fungi*, 10th edn. CAB International, Wallingford.
- Li Y, Li TH, Yang ZL, Bau T, Dai YC (2015) *Atlas of Chinese Macrofungal Resources*. Central China Farmers' Publishing House, Zhengzhou. (in Chinese) [李玉, 李泰辉, 杨祝良, 图力古尔, 戴玉成 (2015) 中国大型菌物资源图鉴. 中原农民出版社, 郑州.]
- Li ZJ (2009) Report of Scientific Survey on Jiulingshan Nature Reserve of Jiangxi. Science Press, Beijing. (in Chinese) [李振基 (2009) 江西九岭山自然保护区综合科学考察报告. 科学出版社, 北京.]
- Liao WB, Wang L, Wang YY, Liu WQ, Jia FL, Shen HX, Fan Q, Li TH, Yang SL (2018) Study on Biodiversity of the Taoyuandong Nature Reserve in Hunan Province. Science Press, Beijing. (in Chinese) [廖文波, 王蕾, 王英永, 刘蔚秋, 贾凤龙, 沈红星, 凡强, 李泰辉, 杨书林 (2018) 湖南炎陵桃源洞自然保护区自然资源综合科学考察报告. 科学出版社, 北京.]
- Lin Y, Lu ZG, Yang FX (1990) Scientific Survey and Research on Jinggangshan Nature Reserve. Xinhua Publishing House, Beijing. (in Chinese) [林英, 陆中光, 杨方西 (1990) 井冈山自然保护区考察研究. 新华出版社, 北京.]
- Liu DM, Cai L, Wang K, Li JS, Wei TZ, Yao YJ (2018) Threat assessments, problems and countermeasures of China's macrofungi. *Biodiversity Science*, 26, 1236–1242. (in Chinese with English abstract) [刘冬梅, 蔡蕾, 王科, 李俊生, 魏铁铮, 姚一建 (2018) 中国野生大型真菌受威胁程度评估、问题和对策. 生物多样性, 26, 1236–1242.]
- Liu XM, Guo YR, Liu RL (2010) The Collection of Scientific Exploration of Jiangxi Qiyunshan Nature Reserve. China Forestry Publishing House, Beijing. (in Chinese) [刘小明, 郭英荣, 刘仁林 (2010) 江西齐云山自然保护区综合科学考察集. 中国林业出版社, 北京.]
- Pegler DN (1983) The genus *Lentinus*, a world monograph. *Kew Bulletin Additional Series*, 10, 1–281.
- Song B, Deng WQ, Zhang M, Li TH (2018) The macrofungal diversity in the Nanling Mountains. *Tropical Geography*, 38, 312–320. (in Chinese with English abstract) [宋斌, 邓旺秋, 张明, 李泰辉 (2018) 南岭大型真菌多样性. 热带地理, 38, 312–320.]
- Song ZP, Zhang M, Li TH (2017) *Cantharellus cerinoalbus*—An edible fungus newly recorded in China. *Acta Edulis Fungi*, 24(1), 98–102. (in Chinese with English abstract) [宋宗平, 张明, 李泰辉 (2017) 淡蜡黄鸡油菌——中国食用菌新记录. 食用菌学报, 24(1), 98–102.]
- Tai FL (1944) Studies in the Geoglossaceae of Yunnan. *Lloydia*, 7, 146–162.
- Wang B, Dai YC, Du P, Li HJ, Cui BK (2009) Wood-rotting fungi in eastern China. 4. Polypores from Dagang Mountains, Jiangxi Province. *Cryptogamie Mycologie*, 30, 233–241.
- Wang CQ, Zhang M, Li TH, Liang XS, Shen YH (2018) Additions to tribe Chromosereae (Basidiomycota, Hygrophoraceae) from China, including *Sinohygrocybe* gen. nov. and a first report of *Gloioxanthomyces nitidus*. *Mycology*, 38, 59–76.
- White TJ, Bruns T, Lee S, Taylor J (1990) Amplification and direct sequencing of fungal ribosomal RNA genes for phylogenetics. In: PCR Protocols: A guide to Methods and Applications (eds Innis MA, Gelfand DH, Sninsky JJ, White TJ), pp. 315–322. Academic Press, San Diego.
- Wu F, Zhou LW, Yang ZL, Bau T, Li TH, Dai YC (2019) Resource diversity of Chinese macrofungi: Edible, medicinal and poisonous species. *Fungal Diversity*, 98, 1–76.
- Xia YW, Li TH, Deng WQ, Xu J (2015) A new *Crinipellis* species with floccose squamules from China. *Mycoscience*, 56, 476–480.
- Yang ZL, Zang M (2003) Tropical affinities of higher fungi in Southern China. *Acta Botanica Yunnanica*, 25, 129–144. (in Chinese with English abstract) [杨祝良, 臧穆 (2003) 中国南部高等真菌的热带亲缘. 云南植物研究, 25, 129–144.]
- Yao YJ, Wei JC, Zhuang WY, Cai L, Liu DM, Li JS, Wei TZ, Li Y, Wang K, Wu HJ (2020) Development of red-list assessment of macrofungi in China. *Biodiversity Science*, 28, 4–10. (in Chinese with English abstract) [姚一建, 魏江春, 庄文颖, 蔡蕾, 刘冬梅, 李俊生, 魏铁铮, 李熠, 王科, 吴海军 (2020) 中国大型真菌红色名录评估研究进展. 生物多样性, 28, 4–10.]
- Zhang M, Li TH (2018) *Erythrophylloporus* (Boletaceae,

- Boletales), a new genus inferred from morphological and molecular data from subtropical and tropical China. *Mycosystema*, 37, 1111–1126.
- Zhang M, Wang CQ, Li TH, Song B (2015) A new species of *Chalciporus* (Boletaceae, Boletales) with strongly radially arranged pores. *Mycoscience*, 57, 20–25.
- Zheng RY, Wei JC, Hu HJ, Yu YN, Wu PC, Xing GX, Liu B (1990) A Glossary of Terms and Names of Cryptogamia. Science Press, Beijing. (in Chinese) [郑儒永, 魏江春, 胡鸿钧, 余永年, 吴鹏程, 邢公侠, 刘波 (1990) 孢子植物名词及名称. 科学出版社, 北京.]
- Zhou LW, Dai YC (2012) Phylogeny and taxonomy of *Phylloporia* (Hymenochaetales): New species and a worldwide key to the genus. *Mycologia*, 104, 211–222.
- Zhu H, Liu PA, Lin DP (2004) Macrofungi resources in Wugong Mountain. *Edible Fungi*, 26(3), 5–6. (in Chinese) [朱鸿, 刘平安, 林德培 (2004) 武功山野生大型真菌资源. 食用菌, 26(3), 5–6.]
- Zhuang WY, Li Y, Zheng HD, Zeng ZQ, Wang XC (2020) Threat status of macro-ascomycetes in China and analysis of its threatening factors. *Biodiversity Science*, 28, 26–40. (in Chinese with English abstract) [庄文颖, 李熠, 郑焕娣, 曾昭清, 王新存 (2020) 中国非地衣型大型子囊菌受威胁现状评估及致危因素. 生物多样性, 28, 26–40.]

(责任编辑: 杨祝良 责任编辑: 闫文杰)

附录 Supplementary Material

附录1 罗霄山脉大型真菌名录

Appendix 1 List of macrofungi in the Luoxiao Mountains

<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2019393-1.xlsx>



•生物编目•

利用红外相机监测四川大相岭自然保护区 鸟兽物种多样性

刘 鹏^{1,2} 付明霞³ 齐敦武^{1,2} 宋心强³ 韦 伟⁴ 杨琬婧⁴
陈玉祥^{1,2} 周延山^{1,2} 刘家斌^{1,2} 马 锐^{1,2} 余 吉³
杨 洪³ 陈 鹏^{1,2*} 侯 蓉^{1,2*}

1 (成都大熊猫繁育研究基地, 四川省濒危野生动物保护生物学重点实验室, 成都 610086)

2 (四川省大熊猫科学研究院, 成都 610086)

3 (四川大相岭自然保护区管理局, 四川荣经 625200)

4 (西华师范大学生命科学学院, 四川南充 637002)

摘要: 红外相机调查技术已成为地栖兽类与鸟类物种多样性研究的重要手段之一, 2017年10月至2018年10月, 我们在四川大相岭自然保护区布设167台红外相机进行生物多样性监测。红外相机累计工作6,738个工作日, 共获得独立有效照片3,317张, 其中野生兽类2,673张、野生鸟类644张。鉴定出野生兽类5目14科23种, 野生鸟类5目11科33种。国家一级重点保护野生动物有3种, 即大熊猫(*Ailuropoda melanoleuca*)、四川羚牛(*Budorcas tibetanus*)和林麝(*Moschus berezovskii*); 国家二级重点保护野生动物有10种, 分别是藏酋猴(*Macaca thibetana*)、黑熊(*Ursus thibetanus*)、小熊猫(*Ailurus fulgens*)、黄喉貂(*Martes flavigula*)、中华鬃羚(*Capricornis milneedwardsii*)、水鹿(*Cervus equinus*)、血雉(*Ithaginis cruentus*)、白腹锦鸡(*Chrysolophus amherstiae*)、白鹇(*Lophura nycthemera*)和红腹角雉(*Tragopan temminckii*)。其中, 属于《中国脊椎动物红色名录》中极危的有1种, 即林麝, 易危的有9种, 近危的有10种; 被IUCN红色名录评估为濒危的有2种, 易危的有5种, 近危的有3种; 被CITES附录I收录的有4种, 附录II收录的有6种。新记录物种7种, 分别是灰鼯鼠(*Petaurista xanthotis*)、水鹿、黄颈啄木鸟(*Dendrocopos darjellensis*)、星鸦(*Nucifraga caryocatactes*)、白眉鹀(*Turdus obscurus*)、蓝短翅鸫(*Brachypteryx montana*)和红翅噪鹛(*Trochalopteron formosum*)。物种相对丰富度最高的3种动物分别是毛冠鹿(*Elaphodus cephalophus*, RAI = 125.26)、藏酋猴(RAI = 64.71)和红腹角雉(RAI = 43.34)。本次监测初步掌握了四川大相岭自然保护区内大中型兽类和林下活动鸟类的种类组成和相对多度, 为野生动物的研究与保护管理提供了参考依据。

关键词: 红外相机; 大相岭自然保护区; 物种多样性; 相对丰富度

Camera-trapping survey of wild mammals and birds in Daxiangling Nature Reserve, Sichuan Province

Peng Liu^{1,2}, Mingxia Fu³, Dunwu Qi^{1,2}, Xinqiang Song³, Wei Wei⁴, Wanjing Yang⁴, Yuxiang Chen^{1,2}, Yanshan Zhou^{1,2}, Jiabin Liu^{1,2}, Rui Ma^{1,2}, Ji Yu³, Hong Yang³, Peng Chen^{1,2*}, Rong Hou^{1,2*}

1 Chengdu Research Base of Giant Panda Breeding, Sichuan Key Laboratory of Conservation Biology for Endangered Wildlife, Chengdu 610086

2 Sichuan Academy of Giant Panda, Chengdu 610086

3 Administrative Bureau of Daxiangling Nature Reserve, Yingjing, Sichuan 625200

4 College of Life Sciences, China West Normal University, Nanchong, Sichuan 637002

Abstract: Camera-tapping is one of the most efficient tools for surveying terrestrial mammals and birds. Between October 2017 and October 2018, we placed 167 infrared-triggered cameras to investigate the

收稿日期: 2019-12-04; 接受日期: 2020-05-09

基金项目: 四川省科技计划(2018JY0096)、成都大熊猫繁育研究基金会资助项目(CPF Research2014-02, 2014-05)和成都大熊猫繁育研究基地自立课题(CPB2018-02; CPB2018-01)

* 共同通讯作者 Co-authors for correspondence. E-mail: capricorncp@163.com; 405536517@qq.com

biodiversity of wild mammals and birds in Daxiangling Nature Reserve, Sichuan Province. A total of 3,317 independent wildlife photographs were collected with an extensive survey effort of 6,738 camera-days. These included 2,673 photographs of 23 mammal species belonging to 5 orders and 14 families, and 644 photographs of 33 bird species from 5 orders and 11 families. Among these, 3 species including *Ailuropoda melanoleuca*, *Budorcas tibetanus*, *Moschus berezovskii* are listed as national first-class protected wild animals, and 10 species including *Macaca thibetana*, *Ursus thibetanus*, *Ailurus fulgens*, *Martes flavigula*, *Capricornis milneedwardsi*, *Cervus equinus*, *Ithaginis cruentus*, *Chrysolophus amherstiae*, *Lophura nycthemera*, *Tragopan temminckii* are listed as national second-class protected wild animals in China. Of the species identified, *Moschus berezovskii* is Critically Endangered (CR), 9 species are Vulnerable (VU), and 10 species are Near Threatened (NT) in the Red List of China's Vertebrates. Among the recorded species, 2 species are listed as Endangered (EN), 5 species are listed as Vulnerable (VU), 3 species are listed as Threatened (NT) by the IUCN Red List. Four species are also listed in Appendix I and six other species are in Appendix II of the CITES regulations. *Petaurista xanthotis*, *Cervus equinus*, *Dendrocopos darjellensis*, *Nucifraga caryocatactes*, *Turdus obscurus*, *Brachypteryx montana* and *Trochalopteron formosum* are new record species in Daxiangling Nature Reserve. We found that *Elaphodus cephalophus* (RAI = 125.26) had the highest relative abundance, followed by *Macaca thibetana* (RAI = 64.71) and *Tragopan temminckii* (RAI = 43.34). This study provides basic information on the species composition and relative abundance of large and mid-sized mammals and terrestrial birds in Daxiangling Nature Reserve; it will also provide information and references to wildlife management and protection.

Key words: infrared-triggered camera; Daxiangling Nature Reserve; species diversity; relative abundance index

四川大相岭自然保护区(以下简称大相岭保护区)位于四川省荥经县西南(102°29'36"-102°52'24"E、29°28'33"-29°43'54"N),大相岭南段余脉东北侧。其南北长28.6 km,东西宽36.7 km,总面积29,000 ha,其中核心区为12,730 ha,缓冲区为5,380 ha,实验区为10,890 ha。气候以亚热带季风气候为基带的山地气候为主,气温偏低,年均温13.6℃,年降水量1,790 mm以上,冬季温暖干燥、夏季高温湿润;总日照数不足700 h,1月、6月日照偏多,平均霜期在60天左右,无霜期在300天左右,在海拔2,000 m以上山地冬季有冻土现象。植被具有明显垂直分布,从山麓向上依次为常绿阔叶林(1,500 m以下)、常绿与落叶阔叶混交林(1,500-2,100 m)、针阔混交林(2,100-2,600 m)、针叶林(2,600-3,100 m)、亚高山草甸(3,100 m以上),此外分布有温性竹林(1,900-2,500 m)(符建荣等,2008)。

大相岭保护区拥有丰富的动植物资源,以大熊猫(*Ailuropoda melanoleuca*)、四川羚牛(*Budorcas tibetanus*)、珙桐(*Davidia involucrata*)、红豆杉(*Taxus wallichiana* var. *chinensis*)等珍稀濒危野生动植物及其栖息环境为主要保护对象。大相岭保护区最近一次综合科学考察是在2007年,其报告中记录该区共有兽类7目27科79种(国家重点保护兽类17种,其中

国家I级重点保护兽类4种,国家II级重点保护兽类13种),鸟类17目53科263种(国家重点保护鸟类27种,其中国家I级重点保护鸟类3种,国家II级重点保护鸟类3种)^①。此后,未开展大规模野生动物多样性调查与监测。然而,受到调查手段等限制,一些物种记录并不十分准确,历史记录数据不能完全反映该区域当前动物资源的现状。随着生态保护力度进一步加大,天然林资源保护工程的实施及野生动物保护工作不断完善,重新调查评估保护区内的野生动物资源非常必要,可以为之后的野生动物保护及科研积累宝贵资料。

红外相机调查技术具有“准确性、长期性、非损伤性”等优点,已成为野生动物本底资源调查和生物多样性监测的重要手段(李晟等,2014)。本研究于2017年10月至2018年10月,对大相岭保护区野生兽类和鸟类开展红外相机监测,以了解该区野生动物资源现状,掌握区内大中型哺乳动物与地面活动鸟类的种类、相对多度与分布,为该区域大中型哺乳动物与地栖鸟类的研究和管理提供最新的本底资料。同时,该保护区是大熊猫野外放归重点区域之一,对其生物多样性的监测结果能为大熊猫的保

^①扶志宏,符建荣(2008)2007年四川大相岭自然保护区综合科学考察报告。

护提供科学依据。

1 研究方法

1.1 红外相机布设与数据采集

2017年10月至2018年10月,我们使用167台红外相机对大相岭保护区进行野生动物多样性调查与监测(图1,附录1)。调查前采用公里网格预设红外相机架设位点,在GIS软件中将整个保护区划分为若干个 $2\text{ km} \times 2\text{ km}$ 的公里网格,每一个网格作为一个调查样方,共99个。在实际架设过程中,考虑到地形因素,对其中4个样方按照 $1\text{ km} \times 1\text{ km}$ 的公里网格再次划分为16个样方,故一共划分了111个(其中有4个在保护区外)调查样方(图1)。

红外相机的架设按照1台/公里网格的标准进行,位点选择在野生动物经常活动的地点(如兽径、水源点、取食痕迹较多处),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。相机固定于离地面50–100 cm的树干上,相机镜头与地面平行或与地面呈小于 5° 的俯角,要求相机固定牢固、取景适宜,避免日光直射,不放置任何诱饵,并清除镜头前的杂草、遮挡物。为了保证数据的独

立性和有效性,相邻的两个布设位点间至少相距500 m。

本次使用的红外相机品牌为Ltl Acorn (100台)、Loreda (30台)、Bestguarder (37台),架设前按照统一标准对其技术参数、性能进行调试,确保三者工作性能一致。红外相机拍照像素设置为800万,模式设置为“拍照 + 视频”,连拍3张照片后录像10 s,灵敏度设置为“中”,拍照时间间隔1 s,采用24 h监测。每间隔3–6个月收集存储卡数据、更换电池、检查机体是否正常,更换电池时查看相机拍摄的内容,对于拍摄野生动物活动较多的位点,直接更换存储卡和电池;而拍摄野生动物活动较少的位点,则在附近区域另选合适位点重新架设红外相机,并更换存储卡和电池。

在地形、气候、植被等因素影响下,本次调查实际共在62个调查样方(占调查样方总数的55.86%)内布设红外相机,架设位点海拔高度为1,307–2,809 m,其中有27台位于保护区边界外附近的大熊猫等珍稀濒危野生动物栖息地内(图1)。

1.2 数据分析

监测数据回收后,筛选出有物种的独立有效照

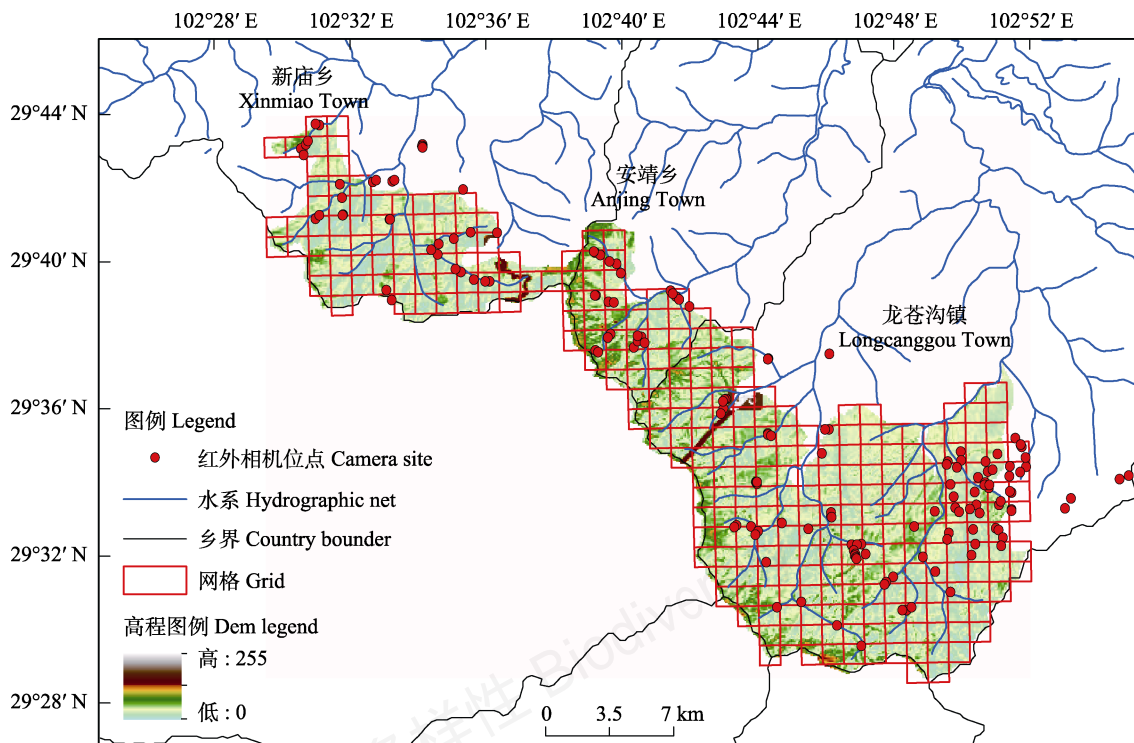


图1 大相岭自然保护区红外相机布设位点
Fig. 1 Camera-trapping sites in Daxiangling Nature Reserve

片(视频也当作照片处理),确定相应位点的环境、物种等信息。采用O'Brien等(2003)的标准定义独立有效照片,即同一相机所拍摄的另一物种在相隔30 min以上的照片确定为独立有效照片(李晟等,2016;田成等,2018)。鸟兽物种的鉴定和分类分别参考《中国鸟类野外手册》(约翰·马敬能等,2000)、《中国兽类野外手册》(Smith和解焱,2009)、《中国鸟类分类与分布名录(第3版)》(郑光美,2017)和《中国哺乳动物多样性》(蒋志刚等,2017)。物种保护级别参考CITES附录(<http://www.cites.gov.cn/>)与《国家重点保护野生动物名录》(<http://www.forestry.gov.cn>),濒危等级参考《中国脊椎动物红色名录》(蒋志刚等,2016)与IUCN红色名录(<https://www.iucnredlist.org/>)。使用相对丰富度指数(relative abundance index, RAI)评估物种相对种群数量(李晟等,2016;陈立军等,2019),其计算公式为:

$$RAI = A_i / N \times 1000 \quad (1)$$

其中, A_i 代表第*i*类($i = 1, 2, \dots$)动物出现的独立有效照片数, N 为总有效相机工作日。

2 结果

红外相机累计工作6,738个工作日,共获得有效照片24,073张。除去家畜(1,305张)、工作人员(5,075张)、其他人员(2,100张)照片,以及无法鉴定的照片(72张),野生动物照片共15,521张。其中野生哺乳动物照片13,349张(鉴定不到种的小型啮齿类或食虫类照片774张),野生鸟类照片2,172张(鉴定不到种的雉科类照片2张、鹰科类3张)。经鉴别,本次调查共获得野生动物独立有效照片3,317张,其中野生兽类2,673张、鸟类644张。共鉴定野生动物10目25科56种,包括兽类5目14科23种,鸟类5目11科33种(附录2,附录3)。

在记录到的野生动物中,有国家一级重点保护野生动物3种,即大熊猫、四川羚牛、林麝(*Moschus berezovskii*),国家二级重点保护野生动物10种,即藏酋猴(*Macaca thibetana*)、黑熊(*Ursus thibetanus*)、小熊猫(*Ailurus fulgens*)、黄喉貂(*Martes flavigula*)、中华鬣羚(*Capricornis milneedwardsii*)、水鹿(*Cervus equinus*)、血雉(*Ithaginis cruentus*)、白腹锦鸡(*Chrysolophus amherstiae*)、红腹角雉(*Tragopan temminckii*)、白鹇(*Lophura nycthemera*)(附录3)。

CITES附录I收录的野生动物有4种,即黑熊、小熊猫、大熊猫、中华鬣羚;附录II收录的有6种,即林麝、四川羚牛、豹猫(*Prionailurus bengalensis*)、藏酋猴、血雉、红嘴相思鸟(*Leiothrix lutea*)(附录3)。其中,被《中国脊椎动物红色名录》列为极危(CR)的有1种,即林麝;被列为易危(VU)的有9种,即大熊猫、四川羚牛、小熊猫、藏酋猴、黑熊、豹猫、小鹿(*Muntiacus reevesi*)、中华鬣羚、毛冠鹿(*Elaphodus cephalophus*);被列为近危(NT)的有10种,即黄喉貂、鼬獾(*Melogale moschata*)、猪獾(*Arctonyx collaris*)、果子狸(*Paguma larvata*)、水鹿、红腹角雉、血雉、白腹锦鸡、眼纹噪鹛(*Garrulax ocellatus*)、三趾鸦雀(*Cholornis paradoxus*)(附录3)。被IUCN红色名录评估为濒危的有2种(EN),即小熊猫和林麝;被评估为易危(VU)的有5种,即黑熊、大熊猫、猪獾、水鹿、四川羚牛;被评估为近危(NT)的有3种,即藏酋猴、毛冠鹿、中华鬣羚。本研究还发现了之前调查未被发现的物种7种,其中兽类2种,即灰鼯鼠(*Petaurista xanthotis*)和水鹿;鸟类5种,即白眉鸫(*Turdus obscurus*)、黄颈啄木鸟(*Dendrocopos darjellensis*)、星鸦(*Nucifraga caryocatactes*)、蓝短翅鸫(*Brachypteryx montana*)、红翅噪鹛(*Trochalopteron formosum*)(附录3)。

在大相岭保护区调查期间,相对丰富度排前5位的野生动物是毛冠鹿($RAI = 125.26$)、藏酋猴($RAI = 64.71$)、红腹角雉($RAI = 43.34$)、野猪(*Sus scrofa*)($RAI = 35.77$)、中华鬣羚($RAI = 35.17$) (附录3)。毛冠鹿、藏酋猴、野猪、中华鬣羚、岩松鼠(*Sciurotamias davidianus*) ($RAI = 33.99$)是相对丰富度前5位的野生兽类(附录3),红腹角雉、白腹锦鸡($RAI = 17.07$)、紫啸鸫(*Myophonus caeruleus*)($RAI = 8.16$)、白鹇($RAI = 6.38$)、眼纹噪鹛($RAI = 4.60$)是相对丰富度前5位的野生鸟类(附录3)。红外相机拍摄位点数排前5位的兽类依次是毛冠鹿(103个)、中华鬣羚(80个)、藏酋猴(76个)、野猪(60个)、岩松鼠(59个),前5位的鸟类是红腹角雉(60个)、白腹锦鸡(21个)、眼纹噪鹛(18个)、紫啸鸫(14个)、红翅噪鹛(13个)(附录3)。

物种累积曲线显示:在2,000个工作日以下时,兽类的物种数增长较快,之后其增长缓慢,并在6,000个工作日时停止增长(稳定在23种)(图2)。鸟类的物种数在4,000个工作日之前增长较快,之后增

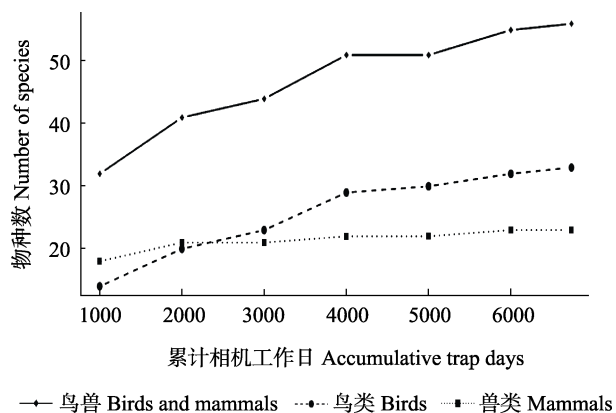


图2 大相岭自然保护区红外相机工作量与拍摄到物种数量间的关系

Fig. 2 Relationship between the camera-trapping efforts and the number of species recorded in Daxiangling Nature Reserve

长缓慢, 整体呈上升趋势(图2)。在2,400个工作日之前, 监测的兽类种数高于鸟类, 之后兽类低于鸟类; 整体鸟类的物种数增长快于兽类, 并一直处于上升状态(图2)。这表明本次调查对兽类的监测较为充分, 对鸟类的监测不够充分。鸟兽物种数的增长曲线与鸟类的相似, 但总体来讲, 前者的增长速度高于后者, 这表明鸟兽物种数的增长主要与鸟类的增长有关(图2)。

3 讨论

红外相机适合监测地面活动的兽类和林下鸟类(李晟等, 2016; 朱淑怡等, 2017; 李佳等, 2018; 胡茜茜等, 2018), 本次调查通过6,738个有效工作日在大相岭保护区监测记录到56种鸟兽, 与卧龙国家级自然保护区(施小刚等, 2017)、四姑娘山国家级自然保护区(胡茜茜等, 2018)、白水河国家级自然保护区(杨纬和等, 2019) 3个同属四川盆地与青藏高原过渡地带的保护区相比, 取得较好的监测效果。

本次调查在大相岭保护区记录到9种国家重点保护兽类, 占保护区总数的52.94% (在2007年大相岭保护区综合考察中, 发现17种国家重点保护兽类), 均为林下活动的大中型兽类, 仅监测到白腹锦鸡等4种地栖型国家重点二级保护鸟类。由于该保护区的国家重点保护兽类以林下地面活动大中型兽类为主, 而鸟类以猛禽与涉禽为主, 其生态类型不属地栖型, 且生境一般不在森林和灌丛^①。因此,

本次调查对国家重点保护兽类的监测效果比较好, 而鸟类相对较差, 提示我们红外相机布控需要考虑选择多样化的生境, 以更为全面地调查不同生境类型中的鸟类。本次调查发现水鹿等7种新记录种(附录3), 体现了红外相机技术适合用于探测行为隐蔽、种群密度低的物种的优势(李晟等, 2016; 房以好等, 2018; 张倩雯等, 2018; 钱海源等, 2019)。Zhang等(2007)认为大相岭山系特殊的地貌空间分布格局可能使大熊猫在邛崃山系与本地区具有明显的廊道阻隔效应, 全国大熊猫调查也显示邛崃山系和大相岭山系的大熊猫都在向泥巴山走廊带扩散, 该区域被认定为大相岭山系与邛崃山系大熊猫种群的连接通道(四川省林业厅, 2015)。因此, 对于新记录到的水鹿是否是通过潜在的生态廊道从周围山系(邛崃山系)扩散过来的, 还需进一步验证。本次调查对穴居、飞行、树栖生活的小型兽类, 以及林间、林冠活动鸟类的监测效果不好, 与其他地区的结果类似(李晟等, 2016; 房以好等, 2018; 张倩雯等, 2018; 王丞等, 2019)。针对这些动物类群, 保护区在后续的监测工作中需要采用与其他方法(样线法、铗日法、笼捕法、网捕法、录音法等)结合的方式进行综合调查。

与邻近的邛崃山系的四川卧龙国家级自然保护区、四姑娘山国家级自然保护区相比, 大相岭保护区同样具有丰富的有蹄类动物资源, 但缺乏食物链顶端的大中型肉食动物。卧龙最新记录到有豺(*Cuon alpinus*)、狼(*Canis lupus*)、金钱豹(*Panthera pardus*)、雪豹(*P. uncia*) 4种大型食肉动物(施小刚等, 2017; 张冬玲等, 2019), 在所有大熊猫保护区中为最多; 四姑娘山最新记录到有狼、雪豹2种(胡茜茜等, 2018); 本次调查中未见大相岭保护区本底名录上原有记录的豹、金猫(*Pardofelis temminckii*)等大中型肉食动物, 仅发现黑熊这一杂食性的大型食肉动物。因此, 我们认为保护区有蹄类动物资源丰富, 可能主要跟区内栖息地质量较高与缺乏食肉动物捕食压力有关。对卧龙、四姑娘山两个区域的研究表明, 缺乏食肉动物捕食压力是有蹄类动物资源丰富的重要原因(施小刚等, 2017; 胡茜茜等, 2018)。胡茜茜等(2019)的研究认为有蹄类动物资源丰富可能与栖息地质量较高有关, 因此, 大相岭保护区食草动物栖息地质量与有蹄类动物种群数量的关系还需进一步的研究。

① 扶志宏, 符建荣 (2008) 2007 年四川大相岭自然保护区综合科学考察报告

大中型食肉兽类在生态系统中具有重要作用,可以通过捕食来调控处于较低营养级的食草动物种群,进而间接对植被的结构和更新产生影响;其存在与否和数量多少可以作为整个生态系统健康程度的快速评价指标(施小刚等, 2017; 杨纬和等, 2019; 胡茜茜等, 2019)。大型食肉动物缺失可能会导致食草动物种群过度,进而对生态系统结构及功能产生不利的影响(Terborgh et al, 2001; Dexter et al, 2013)。其他的研究表明,大中型肉食动物的红外相机监测发现率低,与栖息地破坏、偷猎与报复性猎杀等人为干扰有关,也可能与架设红外相机的过程产生的干扰有关,还可能与架设位点数量不足、未深入其栖息地、监测时间过短等因素有关(胡茜茜等, 2018, 2019; 杨纬和等, 2019)。因此,我们在未来需要加强对有蹄类动物、大中型肉食动物的监测,增加红外相机在其栖息地的架设率、监测时间,以确认保护区内金猫、豹等食肉动物是否还有分布,了解其栖息地与生存状态,进而评估该保护区生态系统的健康程度。

从物种累积曲线看,物种数(主要是鸟类)的增长还没有完全稳定,这种情况的出现是由于如下几个原因:(1)监测时间不够长,仅为1年;(2)监测未实现对不同生境分层取样,存在抽样误差;(3)在保护区物种丰富的核心区布设的位点过少,部分位点在保护区边界附近;(4)架设的监测位点不能对林间层和林冠层鸟类实现有效监测。因此,为更好地监测大相岭保护区鸟兽的生物多样性,需要做到如下几个方面:(1)延长监测时间,实现对不同生境的分层取样监测;(2)增加核心区监测位点,实现对保护区不同功能区的分层取样;(3)调整监测方案,使其能监测栖息于不同林层的鸟类。

致谢: 野外调查工作得到了四川大相岭自然保护区领导、工作人员及当地村民的积极支持和帮助,在此一并致谢。

参考文献

- Chen LJ, Xiao WH, Xiao ZS (2019) 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 (2019) 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.]
- Dexter N, Hudson M, James S, MacGregor C, Lindenmayer DB (2013) Unintended consequences of invasive predator control in an Australian forest: Overabundant wallabies and vegetation change. *PLoS ONE*, 8, e69087.
- Fang YH, Ren GP, Gao Y, Zhang SX, Wang HH, Li YP, Huang ZP, Cui LW, Xiao W (2018) Impact of ground and canopy camera-trapping installation on wildlife monitoring. *Biodiversity Science*, 26, 717–726. (in Chinese with English abstract) [房以好, 任国鹏, 高颖, 张淑霞, 王浩瀚, 李延鹏, 黄志旁, 崔亮伟, 肖文 (2018) 红外相机安放于地面和林冠层对野生动物监测结果的影响. 生物多样性, 26, 717–726.]
- Fu JR, Sun ZY, Liu SY, Fu ZH, Liu Y, Wang X, Zhao J, Cai G (2008) A survey of bird resources in Daxiangling Nature Reserve in Sichuan Province. *Journal of Sichuan Forestry Science and Technology*, 29(3), 342. (in Chinese with English abstract) [符建荣, 孙治宇, 刘少英, 扶志宏, 刘洋, 王新, 赵杰, 蔡国 (2008) 四川大相岭自然保护区的鸟类资源. 四川林业科技, 29(3), 36–42.]
- Hu XX, Li JQ, Luo X, Zewengtaxu, Chen X, Zhang LS, Guan TP (2019) Preliminary survey of mammal and bird biodiversity using camera traps in the Yading National Nature Reserve of Sichuan Province, China. *Acta Theriologica Sinica*, 39, 333–343. (in Chinese with English abstract) [胡茜茜, 李佳琦, 罗旭, 泽翁他许, 陈星, 张卢水, 官天培 (2019) 基于红外相机的四川亚丁国家级自然保护区鸟兽多样性初报. 兽类学报, 39, 333–343.]
- Hu XX, Zheng WC, Li JQ, Li S, Yang H, Chen X, Guan TP (2018) Preliminary survey on mammal and bird diversity at Siguniang Mountains National Nature Reserve, Sichuan, China. *Biodiversity Science*, 26, 1325–1331. (in Chinese with English abstract) [胡茜茜, 郑维超, 李佳琦, 李晟, 杨晗, 陈星, 官天培 (2018) 四姑娘山国家级自然保护区鸟兽多样性初步调查. 生物多样性, 26, 1325–1331.]
- Jiang ZG, Jiang JP, Wang YZ, Zhang E, Zhang YY, Li LL, Xie F, Cai B, Cao L, Zheng GM, Dong L, Zhang ZW, Ding P, Luo ZH, Ding CQ, Ma ZJ, Tang SH, Cao WX, Li CW, Hu HJ, Ma Y, Wu Y, Wang YX, Zhou KY, Liu SY, Chen YY, Li JT, Feng ZJ, Wang Y, Wang B, Li C, Song XL, Cai L, Zang CX, Zeng Y, Meng ZB, Fang HX, Ping XG (2016) Red List of China's Vertebrates. *Biodiversity Science*, 24, 500–551. (in Chinese and in English) [蒋志刚, 江建平, 王跃招, 张鹗, 张雁云, 李立立, 谢锋, 蔡波, 曹亮, 郑光美, 董路, 张正旺, 丁平, 罗振华, 丁长青, 马志军, 汤宋华, 曹文宣, 李春旺, 胡慧建, 马勇, 吴毅, 王应祥, 周开亚, 刘少英, 陈跃英, 李家堂, 冯祚建, 王燕, 王斌, 李成, 宋雪琳, 蔡蕾, 臧春鑫, 曾岩, 孟智斌, 方红霞, 平晓鸽 (2016) 中国脊椎动物红色名录. 生物多样性, 24, 500–551.]
- Jiang ZG, Liu SY, Wu Y, Jiang XL, Zhou KY (2017) China's mammal diversity (2nd edition). *Biodiversity Science*, 25, 886–895. (in Chinese with English abstract) [蒋志刚, 刘少英, 吴毅, 蒋学龙, 周开亚 (2017) 中国哺乳动物多样性

- (第2版). 生物多样性, 25, 886–895.]
- Li J, Liu F, Ye LX, Liu SL, Peng H, Li DQ (2018) Camera-trapping survey of the diversity of mammals and birds in Fengyang Mountain of Zhejiang Province, China. *Acta Theriologica Sinica*, 38, 95–103. (in Chinese with English abstract) [李佳, 刘芳, 叶立新, 刘胜龙, 彭辉, 李迪强 (2018) 利用红外相机调查浙江省凤阳山兽类和鸟类多样性. 兽类学报, 38, 95–103.]
- Li S, Wang DJ, Bu HL, Liu XG, Jin T (2016) Camera-trapping survey on the mammal diversity of 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.]
- 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.]
- MacKinnon J, Phillipps K, He FQ (2000) *A Field Guide to the Birds of China*. Hunan Education Publishing House, Changsha. (in Chinese) [约翰·马敬能, 卡伦·菲利普斯, 何芬奇 (2000) 中国鸟类野外手册. 湖南教育出版社, 长沙.]
- 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.
- Qian HY, Yu JP, Shen XL, Ding P, Li S (2019) Diversity and composition of birds in the Qianjiangyuan National Park pilot. *Biodiversity Science*, 27, 76–80. (in Chinese with English abstract) [钱海源, 余建平, 申小莉, 丁平, 李晟 (2019) 钱江源国家公园体制试点区鸟类多样性与区系组成. 生物多样性, 27, 76–80.]
- Shi XG, Hu Q, Li JQ, Tang Z, Yang J, Li WJ, Shen XL, Li S (2017) Camera-trapping surveys of the mammal and bird diversity in Wolong National Nature Reserve, Sichuan Province. *Biodiversity Science*, 25, 1131–1136. (in Chinese with English abstract) [施小刚, 胡强, 李佳琦, 唐卓, 杨建, 李文静, 申小莉, 李晟 (2017) 利用红外相机调查四川卧龙国家级自然保护区鸟兽多样性. 生物多样性, 25, 1131–1136.]
- Sichuan Provincial Bureau of Forestry (2015) *The Pandas of Sichuan: The 4th Survey Report on Giant Panda in Sichuan Province*. Sichuan Science and Technology Press, Chengdu. (in Chinese) [四川省林业厅 (2015) 四川的大熊猫: 四川省第四次大熊猫调查报告. 四川科技出版社, 成都.]
- Smith AT, Xie Y (2009) *A Guide to the Mammals of China*. Hunan Education Publishing House, Changsha. (in Chinese) [Smith AT, 解焱 (2009) 中国兽类野外手册. 湖南教育出版社, 长沙.]
- Terborgh J, Lopez L, Nuez P, Rao M, Shahabuddin G, Orihuela G, Riveros M, Ascanio R, Adler GH, Lambert TD, Balbas L (2001) Ecological meltdown in predator-free forest fragments. *Science*, 294, 1923–1926.
- Tian C, Li JQ, Yang XY, Yu L, Yuan D, Li YX (2018) Preliminary surveys of wild animals using infrared camera in Wanglang National Nature Reserve, Sichuan Province. *Biodiversity Science*, 26, 620–626. (in Chinese with English abstract) [田成, 李俊清, 杨旭煜, 余麟, 袁丹, 黎运喜 (2018) 利用红外相机技术对四川王朗国家级自然保护区野生动物物种多样性的初步调查. 生物多样性, 26, 620–626.]
- Wang C, Zhou DQ, Liang S, Su HJ, Hu CS, Zhang MM (2019) Camera-trapping survey on mammals and birds in Guizhou Chishui *Alsophila* National Nature Reserve. *Biodiversity Science*, 27, 1147–1152. (in Chinese with English abstract) [王丞, 周大庆, 梁盛, 粟海军, 胡灿实, 张明明 (2019) 贵州赤水桫欏国家级自然保护区鸟兽多样性红外相机初步监测. 生物多样性, 27, 1147–1152.]
- Yang WH, Chen YL, Deng Y, Wang XZ, Chen LJ, Hu DM, Luo XH, Song DZ, Xiao ZS (2019) Preliminary surveys of mammals and birds by infrared camera traps in the Sichuan Baishuihe National Nature Reserve. *Biodiversity Science*, 27, 1012–1015. (in Chinese with English abstract) [杨伟和, 陈月龙, 邓玥, 王兴哲, 陈立军, 胡大明, 罗秀海, 宋大昭, 肖治术 (2019) 利用红外相机对四川白水河国家级自然保护区鸟兽资源的初步调查. 生物多样性, 27, 1012–1015.]
- Zhang BW, Li M, Zhang ZJ, Goossens B, Zhu LF, Zhang SN, Hu JC, Bruford MW, Wei FW (2007) Genetic viability and population history of the giant panda, putting an end to the “evolutionary dead end”? *Molecular Biology and Evolution*, 24, 1801–1810.
- Zhang DL, He K, Yang ZS (2019) An investigation on the biodiversity of large and medium mammals in Wolong National Nature Reserve. *Journal of China West Normal University (Natural Sciences)*, 40, 15–21. (in Chinese with English abstract) [张冬玲, 何可, 杨志松 (2019) 卧龙国家级自然保护区大中型兽类多样性调查. 西华师范大学学报(自然科学版), 40, 15–21.]
- Zhang QW, Gong YN, Song XJ, Wang XC, Yang CT, Shu ZF, Zou FS (2018) Comparing the effectiveness of camera trapping to traditional methods for biodiversity surveys of forest birds. *Biodiversity Science*, 26, 229–237. (in Chinese with English abstract) [张倩雯, 龚粤宁, 宋相金, 王新财, 杨昌腾, 束祖飞, 邹发生 (2018) 红外相机技术与其他几种森林鸟类多样性调查方法的比较. 生物多样性, 26, 229–237.]
- Zheng GM (2017) *A Checklist on the Classification and Distribution of Birds in China*, 3rd edn. Science Press, Beijing. (in Chinese) [郑光美 (2017) 中国鸟类分类与分布名录(第三版). 科学出版社, 北京.]
- Zhu SY, Duan F, Li S (2017) Promoting diversity inventory and monitoring of birds through the camera-trapping network in China: Status, challenges and future outlook.

Biodiversity Science, 25, 1114–1122. (in Chinese with English abstract) [朱淑怡, 段菲, 李晟 (2017) 基于红外相机网络促进我国鸟类多样性监测: 现状、问题与前景.

生物多样性, 25, 1114–1122.]

(责任编委: 李晟 责任编辑: 闫文杰)

附录 Supplementary Material

附录1 大相岭自然保护区红外相机位点与野生动物监测记录

Appendix 1 Coordinate of camera traps and wildlife monitoring records in Daxiangling Nature Reserve

<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2019381-1.xlsx>

附录2 大相岭自然保护区红外相机拍摄的部分兽类和鸟类照片

Appendix 2 Some photographs of mammals and birds recorded by camera trapping in Daxiangling Nature Reserve

<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2019381-2.pdf>

附录3 大相岭自然保护区红外相机监测到的物种名录

Appendix 3 List of species recorded by camera trapping in Daxiangling Nature Reserve

<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2019381-3.xlsx>



•论坛•

IPBES框架下的生物多样性和生态系统服务 区域评估及政策经验

吴 杨 潘玉雪 张博雅 戴逢斌 田 瑜*

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

摘要: 生物多样性和生态系统服务为人类的生计和良好的生活质量奠定了重要基础。然而, 越来越多的研究表明, 生物多样性和生态系统服务在全球范围内的持续下降使自然对人类的贡献大幅降低。多尺度评估能够说明不同尺度下生物多样性的现状, 有利于制定适合区域特点、符合国情的决策建议。2013年12月, 生物多样性和生态系统服务政府间科学政策平台(Intergovernmental Science–Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services, IPBES)通过第一轮工作方案, 决定开展“区域/次区域生物多样性和生态系统服务评估”(简称“区域评估”), 即评估亚洲–太平洋(简称亚太)、美洲、非洲以及欧洲–中亚四大地理区域的生物多样性和生态系统服务。区域评估报告及其决策者摘要已在IPBES第六次全体会议上(2018年3月, 哥伦比亚麦德林)审议通过。本文概述了四大地理区域的生物多样性的的重要性、生物多样性保护领域取得的进展、面临的主要危机和机遇, 探讨了评估对其他国际进程的影响, 综合分析了各区域生物多样性和生态系统服务的特点以及各区域评估结果的差别, 总结了评估的政策经验, 以期为中国生物多样性保护提供科学参考。

关键词: IPBES; 区域; 生物多样性; 生态系统服务; 评估

Regional assessment on biodiversity and ecosystem services and policy experience within the IPBES framework

Yang Wu, Yuxue Pan, Boya Zhang, Fengbin Dai, Yu Tian*

State Environment Protection Key Laboratory of Regional Eco-process and Function Assessment, Chinese Research Academy of Environmental Sciences, Beijing 100012

Abstract: Biodiversity and ecosystem services have laid important foundations for human livelihoods that impact quality of life. However, recent studies have shown a continuous decline globally, thereby reducing human interaction with nature. Multi-scale assessments can explain the current status of biodiversity at different scales which can help formulate decision-making recommendations for regional and national agencies. In December 2013, the Intergovernmental Science–Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services (IPBES) adopted the first work programme and decided to undertake “regional/sub-regional assessment on biodiversity and ecosystem services” (regional assessment). Biodiversity and ecosystem services in the four geographic regions of Asia–Pacific, the Americas, Africa and Europe–Central Asia were assessed. The four regional assessment reports and their summary for policymakers were adopted at the 6th Session of the IPBES Plenary (held March 2018 in Medellin, Colombia). This paper summarizes the importance of biodiversity in each of the four geographic regions and the progress made in biodiversity conservation, the major crises and opportunities, and explores the impact of the assessment on other international processes. This research analyzes the characteristics of biodiversity and ecosystem services in each region and the differences between regions, along with a summary of the policy experience of the assessment to provide important scientific reference for China’s biodiversity conservation.

Key words: IPBES; regional; biodiversity; ecosystem services; assessment

收稿日期: 2019-10-24; 接受日期: 2020-02-22

基金项目: 生态环境部生物多样性保护专项(22110404001)

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

生物多样性和生态系统服务是人类生计和良好生活质量的基础。然而,近年来,由于人类活动不断加剧,生物多样性正以前所未有的速度丧失(马克平,2016),自然对人类的贡献(如能源、传粉、气候调节)大幅降低,全球有100万个物种可能面临灭绝的风险(IPBES,2019)。随着国际社会对生物多样性保护和人类福祉关注度的不断提高,评估人类活动对生物多样性的影响,预测生物多样性丧失对人类福祉的影响及保护应对措施,成为当前国际社会、各国政府和科学界普遍关注的热点问题(Butchart et al,2010)。生物多样性和生态系统服务政府间科学政策平台(Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services, IPBES)于2012年4月在巴拿马宣布正式成立,现有136个成员国。作为生物多样性领域第一个独立的政府间机制,IPBES旨在通过加强科学政策对生物多样性和生态系统服务的影响,从而实现生物多样性保护与可持续利用,以及人类的长期福祉与可持续发展。在中国、挪威、联合国环境规划署、泛欧平台、世界自然保护联盟(IUCN)及《生物多样性公约》等国家、机构和组织的积极影响下,IPBES在其第二次全体会议上决定,在区域尺度上对有关生物多样性和生态系统服务的知识状况及其相互联系开展评估。2014年,IPBES启动了四大地理区域评估工作。2018年3月,四大地理区域关于生物多样性和生态系统服务的四份评估报告的决策者摘要在第六次全体会议上正式发布,评估报告由来自全球100多个国家的550多位专家共同撰写(张博雅等,2018)。

IPBES区域评估报告是具有里程碑意义的科学报告,评估准则为全球评估范围界定和工具等提供了科学依据(田瑜等,2015)。评估的成果可能对各区域的经济发展、生计、粮食安全、自然贡献和人类福祉等领域产生重要影响,从而有利于推动各区域为实现联合国可持续发展目标做出贡献。此外,评估可对相关公约未来决策和履约走向发挥重要引导作用。评估报告将引领生物多样性和生态系统服务相关科学领域的发展,为各国在生物多样性领域进行对话、权衡与博弈,实现本国利益最大化提供一个高效的平台。

本文在IPBES概念框架基础上,通过对四个区域评估报告的概述和分析,结合各区域特点探讨各

区域生物多样性和生态系统服务的状况及差别,并了解各区域立场提供有力支撑,为未来履约谈判提供科学建议。

1 评估内容和结果

依据生物地理特征、地理邻近性、生态和气候相似性、陆地和水生生态系统及生态特征相似性等原则,IPBES将全球范围分为四大地理区域,即亚太区域、美洲区域、非洲区域、欧洲和中亚区域。国家管辖范围以外的海域不单独做评估,将涵盖在全球评估中(田瑜等,2015)。IPBES区域评估就是对这四大地理区域范围内的生物多样性和生态系统服务开展评估,具体包括:生物多样性和生态系统服务的最新状况和趋势;生物多样性和生态系统服务的丧失对人类福祉的潜在影响,以及改变生态系统的直接和间接驱动因素;有哪些政策和措施有利于从生物多样性和生态系统服务的角度提高人类福祉及其有效性。

1.1 亚太区域评估

亚太区域分布的国家和领土最多,社会文化多元化,地方和土著社区密度最大(IPBES,2015)。全球约90%的水产养殖位于亚太区域,因此该区域人民严重依赖渔业产品。丰富的生物多样性和生态系统服务为45亿居民提供了粮食、水、能源、文化和精神支撑,为亚太地区的经济增长作出了重要贡献,使该区域成为城市化速度最快的区域之一(IPBES,2018a)。然而,高速经济增长和快速城市化导致了生物多样性加剧退化和丧失。除东北亚和南亚一些地区的状况维持较好之外,多数区域的生物多样性和生态系统状况正在恶化。我国位于东北亚地区,由于实行了生态系统服务付费、退耕还林、保护区管理及脱贫等政策,该地区1990–2015年森林覆盖率增加了22.9%,保护区的覆盖率也大幅增加,是亚太区域贫困率(1.8%)最低的次区域。

要实现粮食、水和能源安全的可持续发展目标,亚太区域国家需考虑将生物多样性纳入国家发展政策和计划,构建综合管理框架,并制定可持续生产、消费和废物管理政策。亚太区域评估进程将与《生物多样性公约》《濒危野生动植物种国际贸易公约》等多边环境协定的区域特定活动以及太平洋区域环境方案等区域机构建立起密切联系,为实现《爱知生物多样性目标》、联合国可持续发展目标

(2015–2030年)以及《巴黎协定》目标提供建议及参考案例,例如在森林及保护区管理方面的进展(IPBES, 2018b)。

1.2 美洲区域评估

美洲是一个生物多样性极高的区域,拥有20%的关键生物多样性区域和26%的陆地生物多样性热点区域。陆地生态系统每年至少带来24.3万亿美元的经济价值,为美洲发展经济、保障民生、消除贫困和提高生活质量做出了重要贡献。此外,美洲土著人民和地方拥有丰富的文化,提供大量的土著和地方知识来管理生物多样性和自然对人类的贡献(IPBES, 2015)。美洲作为全球最大的粮食出口地和最大的生物能源交易地,其人均资源量是世界平均水平的3倍(IPBES, 2018c)。美洲淡水资源丰富,但由于水质下降,人均淡水占有量逐年下降。此外,美洲横跨南北极,次区域的社会、经济和生态状况差异较大,存在资源分配不均的现象,特别是中美洲、加勒比和南美洲地区仍存在不少贫困人口和弱势群体。

评估结果表明,虽然一些退化的生境因采取恢复措施已得到改善,但是美洲的大部分生态系统仍在退化。例如虽然加勒比地区的森林覆盖率提高,然而已恢复的地区仍只占美洲区域很小一部分。生物多样性持续丧失阻碍了可持续发展目标及与气候相关的目标的实现,该区域大多数国家似乎难以在2020年这一最后期限前实现大部分的爱知目标(IPBES, 2018d)。

1.3 非洲区域评估

丰富的生物多样性和生态系统服务以及土著和地方知识财富是非洲区域可持续发展的战略资源。非洲是地球上最后一个拥有众多大型哺乳动物的区域,拥有沙漠、高山、海洋和热带雨林等丰富多样的生态系统,为非洲人民提供了粮食、水、能源等至关重要的供给服务,该区域人民的生计需求高度依赖于生态系统服务。在过去20年中,非洲经济得到了发展,但依旧摆脱不了极端贫困的困境,粮食、水和能源得不到保障,严重影响到非洲人民的生计(IPBES, 2015),导致社会关系紧张,引起人与人的不平等,这种不平等是非洲大陆许多冲突的根源(IPBES, 2018e)。

非洲国家正在制定生物多样性战略和行动计划,虽然在履行《2011–2020年全球生物多样性战略

计划》的承诺方面取得了一些进展,但是由于资金和能力建设等限制,许多非洲国家的行动进展仍然缓慢,为实现《爱知生物多样性目标》做出的贡献较少,非洲联盟难以如期完成《2063年议程》目标(IPBES, 2018e)。因此,非洲须充分发挥该区域生物多样性的价值,采取可持续和公平的利用方式,以减少非洲大陆生物多样性丧失、不平等和贫穷的现象(IPBES, 2018f)。

1.4 欧洲和中亚区域评估

欧洲和中亚区域的生物多样性独一无二,具有重大的经济、社会和文化价值。自然为人类提供食物和药材,并提供绿色空间保障人类身心健康。土著人民和地方社区的知识和习俗可以保护文化遗产,从而提高人们的生活质量。调节服务的价值最高,其中调节淡水质量的价值每年高达1,965美元/ha。然而,欧洲和中亚区域的生物多样性正在持续丧失,许多调节作用(土壤形成、传粉和淡水质量调节)大幅下降(IPBES, 2018g),欧盟25%、中亚23%的农业用地的土壤受到侵蚀,影响了粮食生产;中亚大约有15%的居民无法获得安全的饮用水。淡水物种和内陆地表水生境受到的威胁尤为严重,71%的鱼类和60%的两栖动物的数量在过去10年持续减少,湖泊和溪流逐渐消失。部分地区的生物承载力不再能够承受居民的生态足迹,尤其是中欧和西欧地区,因此这些地区的粮食和木材等不得不依赖进口,大批量的进口对世界其他地区造成了一些不利影响,比如全球年度森林砍伐量中有10%是欧盟27个成员国的消费造成的。

近年来,欧洲和中亚采取的可持续发展和保护行动有助于扭转生物多样性减少的趋势。就实现可持续发展目标而言,欧洲和中亚(特别是欧洲)在环境保护、人类健康、粮食安全和水安全方面总体上取得了一些积极的进展,渔业的可持续管理使得西欧北海的鱼群数量增加,马卡罗尼亚西亚林地等生境已大幅恢复。继续加大保护力度并采取更积极、有针对性的治理方式,将有效促进生物多样性目标的实现(IPBES, 2018h)。

2 四大区域评估结果对比分析

四大区域生物多样性的评估结果基于数千篇科学文献和报告以及土著和地方知识。尽管在四个区域有许多共同的发现,但由于社会、文化、经济、

地理环境等方面的特性不同,各区域在自然对人类的贡献、生物多样性丧失的驱动因素以及面临的挑战和威胁等方面仍存在差异。

2.1 自然对人类的贡献

在区域评估报告中,IPBES首次提出了自然对人类的贡献(Nature's Contributions to People, NCP)这一概念,旨在更全面地考虑自然与人类的关系。自然对人类共有18种贡献(IPBES, 2019),不仅涵盖了自然对人类生活质量的积极贡献,还包括了自然对人类的消极贡献(例如疾病和灾害),其中许多贡献和生态系统服务的分类密切对应。NCP对于维持良好的生活质量至关重要。自然为各区域的居民提供了调节贡献(传粉、气候调节和淡水调节等)、物质贡献(食物、水和能源等)和非物质贡献(学习和体验等)。受地理环境和社会经济差异的影响,自然为各区域提供的最重要的贡献有所不同。除了满足居民的生计需求,亚太区域的生物多样性和生态系统还满足居民的文化和精神需求;美洲区域的生态系统在调节服务和文化服务方面做出了重要贡献;欧洲和中亚区域的生态系统的调节贡献具有很高的经济价值,例如调节淡水(1,965美元/ha·年)、生境维护(765美元/ha·年)、调节气候(464美元/ha·年)、调节空气质量(289美元/ha·年)等;非洲区域最重要的NCP就是食物、能源、医疗资源等物质贡献,因此居民生计高度依赖大自然。然而,由于生物多样性丧失的状况不断加剧,各区域NCP普遍呈现下降趋势,将对居民的生活质量造成消极影响。

2.2 生物多样性丧失的驱动因素

在众多因素的驱动下,四大区域的生物多样性和生态系统服务都受到了较为严重的影响(图1)。人口增长、经济增长、快速城市化是各区域生物多样性丧失最重要的间接驱动因素,人类对自然资源的需求增加,导致土地用途改变,对自然造成了极大的破坏。气候变化、外来物种入侵、资源过度利用、农业集约化、污染等是最主要的直接驱动因素。气候变化影响气温和降水,将引起冰川融化、洪水、旱灾、疾病传播等一系列极端事件,今后可能成为全球面临的最紧迫的挑战。因此,全球各国都有责任和义务植树造林、减少温室气体排放,为缓解气候变化做出努力,协助国际社会观测和预测气候变化的影响,助力实现《巴黎协定》的目标。同时,外来入侵物种的数量和丰度增加,也是造成各区域生

物多样性减少的重要因素,需要加强监督和管理。

然而,对各区域来说,生物多样性丧失的关键驱动因素各有不同。对亚太区域来讲,外来物种入侵和资源不可持续利用是造成生物多样性减少最重要的原因,亚太区域的许多国家仍然面临长期贫困,正通过扩大贸易来谋求经济快速发展,增加了外来物种入侵的风险。土地用途改变和气候变化是美洲区域以及欧洲和中亚区域生物多样性减少的最主要的驱动因素,为了提高粮食和生物燃料的生产,这些区域采用了集约式农业和林业,进而引发生境退化、湿地退化、城市化和资源开采,对生物多样性造成了巨大的威胁。在未来,气候变化和其他驱动因素共同作用,破坏力将非常大。非洲区域也极易受气候变化的影响,所有非洲国家的气温上升速度预计高于全球平均速度,造成非洲动植物物种(高达50%以上)严重损失、湖泊生产力下降以及海洋生态系统破坏。

2.3 威胁和挑战

受不同驱动因素的影响,各区域面临的威胁和挑战具有区域差异性。亚太区域国家快速城市化以及人口增多使得资源消耗问题加重,进而引发了粮食、水、能源的安全问题,因此亚太区域非常重视可持续发展;亚太区域塑料废物占全球海洋废物总量的95%,全球塑料废物最多的10条河流中有8条在亚洲,水源和空气污染给人类健康造成了持久的威胁,废物管理也成为一项重大挑战;珊瑚礁和海洋生态系统面临严重的威胁,须采取跨界区域合作的方式对严重濒危的生物景观、文化景观和海洋景观进行保护。美洲区域同样存在快速城市化的问题,造成了严重的环境污染和土地退化。虽然美洲淡水资源丰富,但是由于淡水资源分配不均和水质下降,使得美洲有一半以上的居民用水得不到保障,因此美洲区域须重视资源公平分配的问题。欧洲和中亚区域长期面临大量可再生资源依赖进口的问题,因此该区域十分注重可持续生产和节约资源,欧洲和中亚区域拥有丰富的政策经验和先进的生态技术(例如自然资本核算工具),有利于解决该区域生态和经济权衡取舍的问题,但是由于资源生产力的明显限制,该区域的问题并不能在短时期内得到有效解决。非洲人民高度依赖自然,该区域的生计问题显得尤为严峻,可持续利用农业生物多样性将有效解决该区域粮食短缺的难题,因此较其他区域来

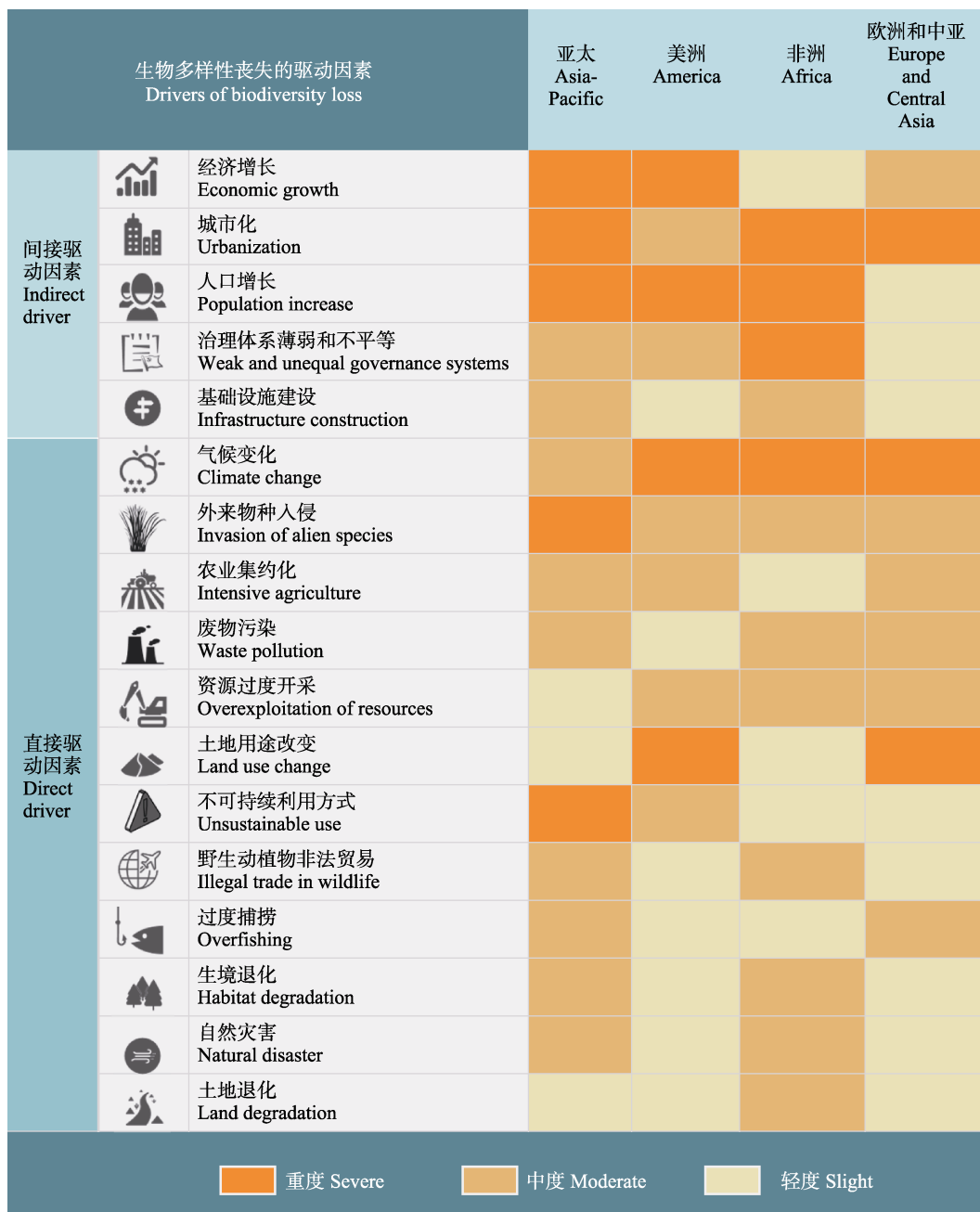


图1 四大区域生物多样性丧失的驱动因素分析
Fig. 1 Analysis of the driving factors of biodiversity loss in four regions

说, 非洲区域面临的问题和挑战相对简单。

3 政策经验

3.1 推进生物多样性主流化

《生物多样性公约》第十三次缔约方大会上提出“为实现人类福祉, 推动生物多样性主流化”, 并在墨西哥坎昆高级别会议上通过了《将保护和可持续利用生物多样性纳入主流化以增进福祉的坎昆

宣言》。把生物多样性纳入到国家或地方政府的政治、经济、社会、军事、文化及环境保护等经济社会发展建设的主流, 将极大地推动区域实现可持续发展。从各区域的政策选择来看, 均反映了对生物多样性主流化的迫切需求: 亚太区域和非洲区域需要将保护和可持续利用生物多样性纳入到金融、农业、能源和水资源等部门和机构的决策进程中; 美洲区域以及欧洲和中亚区域采用生态系统服务付

费、自愿性生态认证等环境政策工具调动企业和社会的积极性(IPBES, 2018d)。中国政府首次将生物多样性和生态系统服务价值纳入政绩考核和干部离任审计,重庆市、安徽省安庆市和云南省景东县等地已经开始实行。该政策从根本上解决了当地经济发展与生物多样性保护的矛盾,下一步可考虑在全国范围推进实施。

3.2 鼓励多方参与

加强多方参与,有助于在政策制定和决策中整合不同形式的知识,促进责任分担。各区域均意识到多方参与的重要性。亚太区域重视与私营部门、个人和非政府组织建立伙伴关系,为各项保护工作提供了资金保障(IPBES, 2018b);欧洲和中亚区域将环境治理的决策权逐步下放给私人管理,提高了环境治理的成效和公平性;非洲区域及美洲很多地区强调要确保土著人民、地方社区及弱势群体的权利,增加把土著和地方知识纳入生态系统管理和决策的机会。近年来,我国一些企业积极参与生物多样性保护尝试,阿里巴巴与国际野生生物贸易研究组织(TRAFFIC)合作,遏制网络非法野生生物贸易;社区和公众参与也是我国生物多样性保护的关键力量,如三江源国家公园在社区牧民中招募公益巡护员,实现了共治和共享。

3.3 加强国际合作与交流

国际合作是促进全球生物多样性保护的必要手段。生物多样性面临的很多威胁(例如海洋酸化、海洋塑料污染、气候变化以及野生动植物的非法贸易等)实际上是跨国界的,可以通过多边协定和国际合作来有效解决。亚太区域在海洋景观跨界保护过程中鼓励多边签订《关于珊瑚礁、渔业和粮食安全的珊瑚三角区倡议》和《冈仁波齐神山圣地景观保护和开发倡议》,推动了海洋景观的协作管理(IPBES, 2018b);非洲区域在保护淡水和海洋系统及动物迁徙的生态系统时开展了次区域合作。近年来,我国不断推动多边、双边和南南合作,深化国际合作与交流,加强在“一带一路”倡议下支撑和保障全球生物多样性的保护和研究,推进生物多样性履约与国际合作,在国际合作和交流方面取得了显著成效。

3.4 推动转型变革

IPBES指出,若要实现2030年或者更长期的自然保护目标,转型变革势在必行(IPBES, 2019)。亚

太区域在社会经济快速发展过程中付出了巨大的环境代价,如果按照现有的保护模式,生物多样性保护和可持续发展目标将无法实现,引入与社会经济体制匹配的转型方案和政策(例如绿色增长和低碳),有利于解决这一问题;美洲区域希望通过消费转型减轻对自然界的压力;欧洲和中亚区域提出通过不断开展教育、知识共享和参与式决策实现长期社会转型;非洲联盟《2063年议程》旨在推动必要的变革、发展和转型,实现大幅度减贫。中国的生物多样性保护形势依旧严峻,需要通过法律、行政、市场、技术、社会等五方面推动变革(杨锐等, 2019),例如,进一步完善生物多样性保护的法律法规体系建设,加强人才培养和科学研究,注重生态资本核算,建立生态系统服务的交易市场;立足脚下,从小事出发,可以是价值观和饮食习惯的转变,也可以是资源利用方式和垃圾分类方式的转变,只有将生物多样性保护真正与每个公民的切身利益挂钩,凝聚全民力量才能实现真正的变革。

4 问题与展望

区域评估取得了丰富的成果和经验,然而,在评估过程中也发现了一些不足之处。(1) IPBES评估是对现有科学知识进行分析整理,形成有价值的评估报告,而IPBES目前正在起步阶段,评估的工具和方法有待完善。(2)评估的关键信息和数据存在空缺,甚至存在严重的知识空缺,例如自然对人类的贡献多重价值有待进一步量化和综合监测,对土著和地方知识的贡献了解不足,缺乏综合性情景模拟研究等。如果今后的评估要更全面地阐述自然及其对人类贡献的状态和趋势,就需要填补攻克这些知识空缺。(3)评估在一定程度上暴露出资金和能力空缺,资金缺乏和机构能力不足是保护生物多样性的重要制约因素,对非洲区域的影响最大,而且评估不涉及国家尺度,各个国家需要单独开展国内评估,这对于经济技术发展落后的国家来说存在一定困难。因此未来评估需加大资金投入以支持研究、培训、能力建设、教育和监测活动。

生物多样性丧失属于环境问题,同时也映射出道德、社会和经济发展的问題。当前各国政府、私营部门和公众的决定和行动将直接影响后代的生存环境质量。2020年是《2011–2020生物多样性战略计划》实施的收官之年,但爱知目标完成情况并

不理想,全球生物多样性丧失问题依旧严峻,全球生物多样性保护需要得到高度重视,转型变革不失为一种很好的解决途径。当务之急须考虑为全球下一阶段的生物多样性保护制定出有效的、具有指导性的战略目标及行动计划。

参考文献

- Butchart SHM, Walpole M, Collen B, Strien A, Scharlemann JPW, Almond REA, Baillie JEM, Bomhard B, Brown C, Bruno J, Carpenter KE, Carr GM, Chanson J, Chenery AM, Csirke J, Davidson NC, Dentener F, Foster M, Galli A, Galloway JN, Genovesi P, Gregory RD, Hockings M, Kapos V, Lamarque JF, Leverington F, Loh J, McGeoch MA, McRae L, Minasyan A, Morcillo MH, Oldfield TEE, Pauly D, Quader S, Revenga C, Sauer JR, Skolnik B, Spear D, Smith DS, Stuart SN, Symes A, Tierney M, Tyrrell TD, Vié JC, Watson R (2010) Global biodiversity: Indicators of recent declines. *Science*, 328, 1164–1168.
- IPBES (2015) Report on the Regional Scoping Process for a Set of Regional and Subregional Assessments (IPBES/3/6). <https://www.ipbes.net/event/ipbes-3-plenary>. (accessed on 2019-08-06)
- IPBES (2018a) The IPBES Regional Assessment Report on Biodiversity and Ecosystem Services for Asia and the Pacific. Bonn, Germany. <https://ipbes.net/assessment-reports/asia-pacific>. (accessed on 2019-08-06)
- IPBES (2018b) Summary for Policymakers of the Regional Assessment Report on Biodiversity and Ecosystem Services for Asia and the Pacific of the Intergovernmental Science–Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services. Bonn, Germany. <https://ipbes.net/assessment-reports/asia-pacific>. (accessed on 2019-08-06)
- IPBES (2018c) The IPBES Regional Assessment Report on Biodiversity and Ecosystem Services for the Americas. Bonn, Germany. <https://ipbes.net/assessment-reports/americas>. (accessed on 2019-08-06)
- IPBES (2018d) Summary for Policymakers of the Regional Assessment Report on Biodiversity and Ecosystem Services for Americas of the Intergovernmental Science–Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services. Bonn, Germany. <https://ipbes.net/assessment-reports/americas>. (accessed on 2019-08-06)
- IPBES (2018e) The IPBES Regional Assessment Report on Biodiversity and Ecosystem Services for Africa. Bonn, Germany. <https://ipbes.net/assessment-reports/africa>. (accessed on 2019-08-06)
- IPBES (2018f) Summary for Policymakers of the Regional Assessment Report on Biodiversity and Ecosystem Services for Africa of the Intergovernmental Science–Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services. Bonn, Germany. <https://ipbes.net/assessment-reports/africa>. (accessed on 2019-08-06)
- IPBES (2018g) The IPBES Regional Assessment Report on Biodiversity and Ecosystem Services for Europe and Central Asia. Bonn, Germany. <https://ipbes.net/assessment-reports/eca>. (accessed on 2019-08-06)
- IPBES (2018h) Summary for Policymakers of the Regional Assessment Report on Biodiversity and Ecosystem Services for Europe and Central Asia of the Intergovernmental Science–Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services. Bonn, Germany. <https://ipbes.net/assessment-reports/eca>. (accessed on 2019-08-06)
- IPBES (2019) Summary for Policymakers of the Global Assessment Report on Biodiversity and Ecosystem Services of the Intergovernmental Science–Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services. Bonn, Germany. <https://ipbes.net/global-assessment-report-biodiversity-ecosystem-services>. (accessed on 2019-10-08)
- Ma KP (2016) Hot issues in biodiversity science. *Biodiversity Science*, 24, 1–2. (in Chinese) [马克平 (2016) 生物多样性科学的热点问题. *生物多样性*, 24, 1–2.]
- Tian Y, Li JS, Lan CZ, Li XS (2015) Interpretation of the work programme of Intergovernmental Science–Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services for the period 2014–2018. *Biodiversity Science*, 23, 543–549. (in Chinese with English abstract) [田瑜, 李俊生, 兰存子, 李秀山 (2015) 生物多样性和生态系统服务政府间科学–政策平台2014–2018年工作方案解析. *生物多样性*, 23, 543–549.]
- Yang R, Peng QY, Cao Y, Zhong L, Hou SY, Zhao ZC, Huang C (2019) Transformative changes and paths toward biodiversity conservation in China. *Biodiversity Science*, 27, 1032–1040. (in Chinese with English abstract) [杨锐, 彭钦一, 曹越, 钟乐, 侯姝彧, 赵智聪, 黄澄 (2019) 中国生物多样性保护的变革性转变及路径. *生物多样性*, 27, 1032–1040.]
- Zhang BY, Pan YX, Xu J, Tian Y (2018) The sixth plenary meeting of the Intergovernmental Science–Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services was held in Colombia. *Biodiversity Science*, 26, 282. (in Chinese) [张博雅, 潘玉雪, 徐靖, 田瑜 (2018) 生物多样性和生态系统服务政府间科学政策平台第六次全体会议在哥伦比亚召开. *生物多样性*, 26, 282.]

(责任编辑: 薛达元 责任编辑: 时意专)