



ISSN 1005-0094  
CODEN SHDUEM

# BIODIVERSITY SCIENCE

# 生物多样性

第28卷 第10期  
2020年10月

Vol. 28 No. 10  
October 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10期 2020年10月

### 目次

#### 研究报告

##### 植物多样性

- 1161 珍稀植物连香树在其中国分布区北缘的种子性状及幼苗更新限制  
李晶 周天阳 鲁雪丽 李新涛 孙斌 孟红杰
- 1174 新建川藏铁路(雅安-昌都段)沿线外来入侵植物种类及分布特征  
邓亨宁 鞠文彬 高云东 张君议 李诗琦 高信芬 徐波

##### 动物多样性

- 1182 有害植物李花蚜螞菊扩张对西沙岛屿陆生软体动物的影响  
颜碧玥 佟富春 况露辉 牟之建 吴文佳 蔡洪月 王俊 简曙光 任海 刘占锋
- 1192 邛崃山水系水鹿的冬季食性  
张全建 杨彪 付强 王磊 龚旭 张远彬
- 1202 丹江口水库鱼类群落特征及其历史变化  
白敬沛 黄耿 蒋长军 章伟成 王齐东 姚伦广
- 1213 滦河上游——白枕鹤西部种群的重要停歇地  
郎雪敏 Gankhuyag Purev-Ochir Oyunchimeg Terbish Dashdorj Khurelbaatar Baasansuren Erdenechimeg Amarkhuu Gungaa 宓春荣 郭玉民
- 1222 榕小蜂温度耐受性及其对种间共存关系的影响  
陈欢欢 李竹梅 唐利洲

- 1229 气候变化和经济发展对肾综合征出血热发生的影响

侯祥 封托 韩宁 王京 陈晓宁  
安晓雷 许磊 刘起勇 常罡

#### 生物编目

- 1238 西藏种子植物分布新资料  
刘成 亚吉东 郭永杰 蔡杰 张挺

#### 论坛

- 1246 国家公园规划制度功能定位与空间属性  
唐小平
- 1255 我国自然保护区历史遗留问题的系统解决方案  
黄宝荣 张丛林 邓冉
- 1266 国外国家公园教育利用研究进展与启示  
陈东军 钟林生
- 1276 哈萨克斯坦的生物多样性保护及中哈合作的对策建议  
吴淼 郝韵 张小云 王丽贤 贺晶晶 段光正
- 1286 IPBES工作进展及我国对策建议  
潘玉雪 张博雅 吴杨 戴逢斌 田瑜
- 1292 《名古屋议定书》在微生物领域的实施:影响、最佳做法及我国立法选择  
张小勇

**封面:** 白枕鹤(*Grus vipio*)是全球易危物种,被列为国家二级重点保护野生动物。内蒙古锡林郭勒盟是白枕鹤西部种群的繁殖地和重要迁徙停歇地,特别是滦河上游的多伦蓝旗一带的栖息地对白枕鹤西部种群至关重要(详见本期1213-1221页郎雪敏等的文章)。封面展示了内蒙古锡林郭勒盟初夏时期白枕鹤与其邻居黑翅长脚鹬(*Himantopus himantopus*)种间关系的一个细节:黑翅长脚鹬飞近并吸引白枕鹤注意,以避免其幼鸟或卵被白枕鹤发现而捕食。(摄影者:闫云)

# BIODIVERSITY SCIENCE

Vol. 28 No. 10 October 2020

## CONTENTS

### Original Papers

#### Plant Diversity

- 1161 **Seed traits and recruitment limitation of northern marginal *Cercidiphyllum japonicum* populations in China**

Jing Li, Tianyang Zhou, Xueli Lu, Xintao Li, Bin Sun and Hongjie Meng

- 1174 **The species composition and distributional characteristics of invasive alien plants along the new Sichuan–Tibet Railway (Ya’an to Changdu section)**

Hengning Deng, Wenbin Ju, Yundong Gao, Junyi Zhang, Shiqi Li, Xinfen Gao and Bo Xu

#### Animal Diversity

- 1182 **The influence of harmful plant *Wedelia biflora* expansion on terrestrial mollusks in Xisha Islands**

Biyue Yan, Fuchun Tong, Luhui Kuang, Zhijian Mou, Wenjia Wu, Hongyue Cai, Jun Wang, Shuguang Jian, Hai Ren and Zhanfeng Liu

- 1192 **The winter diet of sambar (*Rusa unicolor*) in the Qionglai Mountains**

Quanjian Zhang, Biao Yang, Qiang Fu, Lei Wang, Xu Gong and Yuanbin Zhang

- 1202 **Characteristics and historical changes of the fish assemblage in the Danjiangkou Reservoir**

Jingpei Bai, Geng Huang, Changjun Jiang, Weicheng Zhang, Qidong Wang and Lunguang Yao

- 1213 **Luan River upper reaches: The important stopover site of the white-naped crane (*Grus vipio*) western population**

Xuemin Lang, Gankhuyag Purev-Ochir, Oyunchimeg Terbish, Dashdorj Khurelbaatar, Baasansuren Erdenechimeg, Amarkhuu Gungaa, Chunrong Mi and Yumin Guo

- 1222 **Effects of fig wasp temperature tolerance on interspecific coexistence**

Huanhuan Chen, Zhumei Li and Lizhou Tang

- 1229 **Effect of climate change and economic development on hemorrhagic fever with renal syndrome**

Xiang Hou, Tuo Feng, Ning Han, Jing Wang, Xiaoning Chen, Xiaolei An, Lei Xu, Qiyong Liu and Gang Chang

### Bioinventory

- 1238 **Newly recorded species of seed plants from Xizang, China**

Cheng Liu, Jidong Ya, Yongjie Guo, Jie Cai and Ting Zhang

### Forum

- 1246 **Functional orientation and spatial attribute analysis of the National Park Planning System of China**

Xiaoping Tang

- 1255 **The systemic solution to historical problems in China’s natural protected areas**

Baorong Huang, Conglin Zhang and Ran Deng

- 1266 **Educational use in global national parks: Review and implications**

Dongjun Chen and Linsheng Zhong

- 1276 **Biodiversity conservation of Kazakhstan and suggestions on cooperation between China and Kazakhstan**

Miao Wu, Yun Hao, Xiaoyun Zhang, Lixian Wang, Jingjing He and Guangzheng Duan

- 1286 **The latest developments of IPBES and China’s countermeasures**

Yuxue Pan, Boya Zhang, Yang Wu, Fengbin Dai and Yu Tian

- 1292 **Implementation of the Nagoya Protocol in microbial research: Impact, best practices, and China’s legislative options**

Xiaoyong Zhang

---

**Cover Illustration:** As one of the Class-II National Key Protected Species, white-naped crane (*Grus vipio*) is listed as a vulnerable species by the IUCN. Inner Mongolia’s Xilingol League is the crucial breeding site and migration stopover site for white-naped crane western population. In the region of Luan River upper reaches, the habitat in Duolun County and Zhenglan Banner is particularly vital to white-naped crane (see pages 1213–1221 of this issue). This cover picture which taken in Inner Mongolia’s Xilingol League demonstrates a detail in the interspecific relationship between white-naped crane and its’ neighbour black-winged stilt (*Himantopus himantopus*) in the early summer. The black-winged stilt is close to the white-naped crane to draw the crane’s attention so as to protect its chicks or hatching eggs from being found and eaten by the crane. (Photographed by Yun Yan)



•研究报告•

# 珍稀植物连香树在其中国分布区北缘的 种子性状及幼苗更新限制

李晶<sup>1,2,3,4</sup> 周天阳<sup>1,2,3</sup> 鲁雪丽<sup>5</sup> 李新涛<sup>5</sup> 孙斌<sup>6</sup> 孟红杰<sup>1,2\*</sup>

1 (中国科学院水生植物与流域生态重点实验室, 中国科学院武汉植物园, 武汉 430074)

2 (中国科学院核心植物园保护生物学中心, 武汉 430074)

3 (中国科学院大学, 北京 100049)

4 (长江大学, 湖北荆州 434025)

5 (河南栾川县龙峪湾林场, 河南栾川 471500)

6 (甘肃小陇山林业实验局东岔林场, 甘肃天水 741036)

**摘要:** 连香树(*Cercidiphyllum japonicum*)是第三纪孑遗植物, 存在严重的幼苗更新限制。为验证生活史早期(种子萌发)限制中国分布区北缘连香树种群幼苗更新, 并探讨其主要成因, 本研究在秦岭和太行山脉采集不同种源地的种子, 测定其形态性状、营养元素含量和质量、不同贮存时间的活力及不同温度条件下的萌发性状, 通过方差分析、相关分析等方法对不同种源地的种子性状进行分析。结果表明: 在中国分布区北缘, 其种子长度( $P < 0.001$ )、萌发率( $P < 0.001$ )、平均萌发时间( $P < 0.001$ )、氮( $P < 0.05$ )和磷含量( $P < 0.001$ )在不同种源间存在显著差异; 而在区域尺度上(秦岭与太行山), 仅种子碳含量存在显著差异( $P < 0.01$ )。天水种群的种子萌发率最高(21.77%), 平均萌发时间最长(11.12 d); 栾川的萌发率最低(1.38%), 平均萌发时间最短(3.47 d)。在25℃条件下, 济源种群的种子萌发率显著高于10℃、15℃和20℃条件下( $P < 0.05$ ), 而其他种源地的萌发率在不同温度条件下无显著差异。在4个温度条件下, 栾川种群种子的初始萌发时间无显著差异, 而其他4个种源地的初始萌发时间都随温度升高而缩短。相关分析结果表明, 种子萌发率与种子活力密切相关, 而种子活力与种子质量、种子的氮和磷含量显著相关。在中国分布区北缘, 连香树种子的自身属性(质量、氮和磷含量)通过影响种子活力间接影响萌发率; 且种子萌发对温度的响应主要表现在萌发时间上。本研究证实种子萌发是限制连香树种群幼苗更新的关键阶段, 主要原因如下: (1)连香树种子在9月成熟后, 10月的温度仍适宜种子萌发, 但较短生长期的幼苗在冬季低温下不能存活; (2)连香树种子萌发率低(14.4%); (3)第二年春天种子活力骤降。

**关键词:** 连香树; 更新限制; 种子质量; 种子活力; 萌发率; 分布区北缘; 秦岭-太行山脉

## Seed traits and recruitment limitation of northern marginal *Cercidiphyllum japonicum* populations in China

Jing Li<sup>1,2,3,4</sup>, Tianyang Zhou<sup>1,2,3</sup>, Xueli Lu<sup>5</sup>, Xintao Li<sup>5</sup>, Bin Sun<sup>6</sup>, Hongjie Meng<sup>1,2\*</sup>

1 Key Laboratory of Aquatic Botany and Watershed Ecology, Wuhan Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Wuhan 430074

2 Center of Conservation Biology, Core Botanical Gardens, Chinese Academy of Sciences, Wuhan 430074

3 University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049

4 Yangtze University, Jingzhou, Hubei 434025

5 Long Yu Wan Forest Farm of Luanchuan County, Luanchuan, Henan 471500

6 Dongcha Forest Farm of Xiaolongshan Forestry Experimental Bureau of Gansu, Tianshui, Gansu 741036

**Abstract:** *Cercidiphyllum japonicum* is a Tertiary relict tree, and recruitment limitation leads to the population declining dramatically. However, the causes of recruitment limitation are currently unclear. This study tests whether early life history traits (seed germination) may limit seedling recruitment of northern *C.*

收稿日期: 2020-03-12; 接受日期: 2020-06-03

基金项目: 国家自然科学基金(31800347)和中国博士后科学基金(2019M652742)

\* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: menghongjie@wbcas.cn



*japonicum* populations in China. In this study, we collected *C. japonicum* seeds in the Qinling-Taihang Mountains and measured their seed morphological traits, seed nutrient content, seed mass, seed vitality, and seed germination. ANOVA and correlation analysis results showed that: (1) There were significant differences in seed length, germination percentage, mean germination time (MGT), and seed nitrogen and phosphorus contents among *C. japonicum* populations. (2) In the Tianshui population, the percentage of germinating seeds was the highest (21.77%), and MGT was the longest (11.12 d), while the opposite results were found in Luanchuan population (germination percentage = 1.38%, and MGT = 3.47 d). (3) The percentage of germination of the Jiyuan population was higher at 25°C than at other temperatures (10°C, 15°C and 20°C), whereas the germination percentages of Tianshui, Ningshan, Luanchuan and Qinshui populations had no significant differences at these different temperatures. Additionally, there were no significant differences in days of the first germination record ( $T_0$ ) in Luanchuan population at four temperature levels, while  $T_0$  decreased with increasing germination temperature in the other provenances. (4) Germination percentage was significantly correlated with seed vitality, which was positively related with seed mass, and seed nitrogen and phosphorus contents. Seed intrinsic attributes (seed mass, seed nitrogen and phosphorus contents) influenced seed vitality which directly influenced germination percentage. Different provenances had difference germination responses to temperature, notably in  $T_0$  and MGT. In this study, we found evidence of seed germination limiting seedling recruitment of northern Chinese *C. japonicum* populations. The main causes were as follow: (1) Seed may germinate in October after maturation in September, but the seedlings have short growing period and could not survive under low temperature during winter. (2) Seeds have low germination percentage. (3) Seed vitality decrease abruptly in coming spring.

**Key words:** *Cercidiphyllum japonicum*; recruitment limitation; seed mass; seed vitality; germination percentage; northern marginal distribution; Qinling-Taihang Mountains

植物的自然更新过程包括结实、种子萌发、幼苗建成等阶段,对物种分布、种群维持以及群落演替有重要的影响(Fraaije et al, 2015; Huang et al, 2016)。种子是植物生活史周期中的关键阶段,极易受到生物和非生物因素的影响,是自然更新障碍最易发生的阶段(Kubo et al, 2004; 李宁等, 2011)。种子的性状与种子萌发、幼苗建成等自然更新过程密切相关,反映了植物对环境改变的响应(Moles et al, 2007)。通过研究种子性状(形态、萌发、元素性状等)及其影响因子,可以探究植物的更新过程,预测种群动态。但目前通过整合种子的形态、元素(碳、氮和磷)和萌发性状来揭示幼苗更新障碍的相关报道较少。

种子性状受地理、气候因子和遗传差异等因素的影响(Murray et al, 2004; Guo et al, 2010; Sudrajat, 2016)。种子的萌发过程不仅受环境因子(水分、温度和光照等)和遗传差异的影响,也受其自身属性(种子质量、元素含量)的影响(Masaki et al, 2007),已有研究表明环境因子通过影响种子质量和元素含量进而间接影响萌发性状(De Frenne et al, 2011; Wu et al, 2018)。此外,不同种源地的种子对环境的响应存在差异(Cochrane et al, 2015)。萌发率和初始

萌发时间是种子萌发过程的关键指标,常用来表征种子向幼苗过渡的潜力,在自然更新进程中起重要作用(Donohue, 2002; Rosbakh & Poschlod, 2015)。种子萌发性状的差异反映了不同物种对环境的不同适应策略(Bu et al, 2008)。例如,紫花针茅(*Stipa purpurea*)可以通过延长萌发时间以避免种子集中萌发,从而减弱种间的竞争作用,增加幼苗的存活率(Li et al, 2015);较早萌发的拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)具有更长的营养生长期,繁殖个体更大,种子产量也更高(Donohue, 2002)。

我国受第四纪冰川事件的影响较小,古老孑遗植物丰富,主要分布在亚热带山地(吴征镒, 1980; 沈泽昊等, 2000),且大多存在幼苗更新障碍。在物种分布区边缘,植物对环境改变(如气候变暖)的响应更为敏感,因而在这些地区探究植物的更新状况及成因,对预测种群动态及物种保护具有更重要的意义。秦岭山脉呈东西走向,是我国南、北气候的过渡带,是我国生物多样性保护的重点和热点区域(张百平, 2019),也是我国亚热带气候区特有种分布的北缘,该区域是研究植物更新状况及其对环境响应的天然试验场。

连香树(*Cercidiphyllum japonicum*)是连香树科

连香树属落叶乔木, 属第三纪孑遗植物、东亚植物区系特有种, 多以散生单株或丛生的克隆系生长于海拔650–2,700 m的河岸、沟谷两侧(Kubo et al, 2004; 何东等, 2009)。连香树的果实为蓇葖果, 种子带翅, 主要依靠风力、水媒传播(Isagi et al, 2005), 以种子和萌芽繁殖为主。连香树在中国的分布区北缘位于甘肃、陕西、河南、山西境内(图1)。在野外调查中, 我们只在甘肃天水市和陕西宁陕县发现有少量株高低于5 cm的连香树幼苗, 且种群都为大径级(胸径大于20 cm)个体, 说明存在严重的幼苗更新限制。然而, 导致连香树种群发生更新限制的原因并不清楚。不同种源地连香树的种子性状有怎样的变化? 影响种子萌发率的主要因子是什么? 连香树幼苗更新限制是否发生在种子萌发阶段, 主要的原因是什么? 本研究采集了中国分布区北缘(秦岭和太行山脉) 5个种源地的连香树种子, 试图通过比较不同种源地间的种子性状以及不同温度下种子的萌发性状来回答上述问题, 进而为该物种的保护提供科学依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 研究区域概况

研究区域位于秦岭–太行山脉(33.69°–35.44° N, 106.58°–112.15° E), 涵盖了连香树在中国境内的北

缘分布区。该区域处于暖温带和北亚热带的过渡带, 降水季节性和突发性特点显著, 主要集中在6–9月(蒋冲等, 2013)。秦岭为我国南、北地理与气候分界线, 南坡以亚热带植被类型为主, 北坡以温带成分为主; 而太行山脉属暖温带大陆季风气候, 以暖温带植被类型为主。连香树在该区域内主要以斑块状或聚集分布在山地河岸带中(杨荣慧等, 2012), 所处群落类型为落叶阔叶林, 群落优势树种为色木槭(*Acer mono*)、领春木(*Euptelea pleiospermum*)、秦岭栎(*Fraxinus paxiana*)、脱皮榆(*Ulmus lamellosa*)等。

### 1.2 样品采集及性状测量

2018年9–10月, 采集连香树的成熟果实(浅黄色)。在每个种群中至少采集3棵母树(胸径20–40 cm)的果实, 共采集32份样品。去除土壤表层凋落物, 采集0–20 cm土层土壤, 混匀后用四分法留取500 g左右, 在每个种源地至少采集3份土壤样品。因在济源的连香树野生种群中只发现1株母树, 并且种子很少, 故从该地区的人工林中采集种子。本研究中属于秦岭的连香树种源地包括: 甘肃省天水市(TS, 4株)、陕西省宁陕县(NS, 8株)和河南省栾川县(LC, 3株); 属于太行山脉的连香树种源地包括河南省济源市(JY, 6株)和山西省沁水县(QS, 11株)。各个种源地的环境因子见表1。样品带回实验室后置于干燥阴凉处自然风干, 待果实自然开裂后收集种子, 从

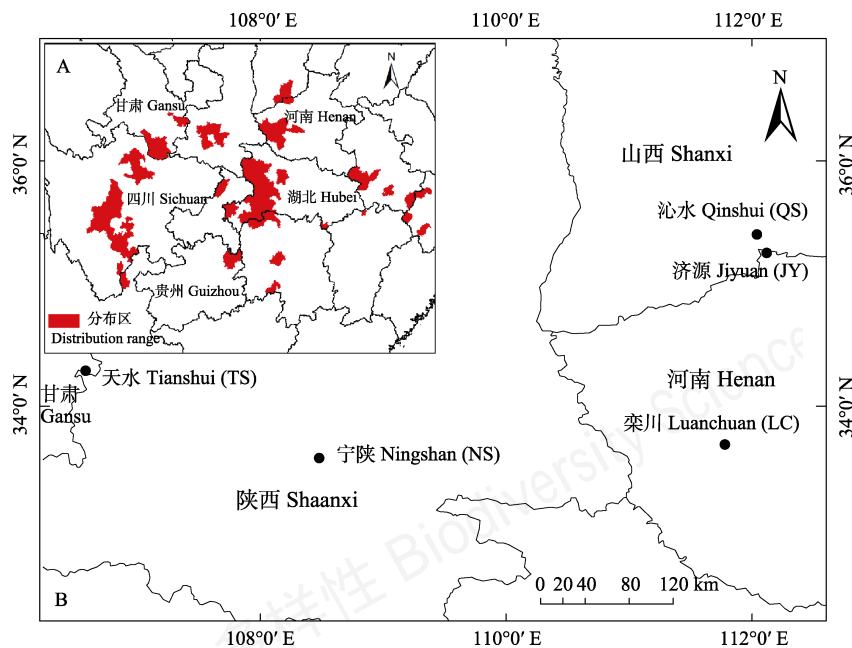


图1 连香树在中国境内的分布范围(A)及本研究样点位置(B)

Fig. 1 The distribution range of *Cercidiphyllum japonicum* in China (A) and site locations in this study (B)

每份样品中随机选取适量种子用于观察是否有休眠现象,其余种子在 4℃ 条件下冷藏保存。

随机选取适量种子(300 粒左右)用扫描仪(CanoScan LiDE 220)进行扫描,并用 Batch 软件计算种子长度和宽度,然后称取种子质量。选取适量种子充分研磨,称取适量样品(0.3 mg 左右),利用稳定同位素质谱仪(Isotope-MS, delta V advantage; ThermoFisher Scientific, Darmstadt, Germany)测定种子中的碳和氮含量;称取适量样品(0.05 mg 左右)加入消化管中,加入 3 mL HNO<sub>3</sub> 和 2 mL H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>,利用微波消解仪(ETHOS ONE, Milestone, Italy)制成溶液,再利用电感耦合等离子体发射光谱仪(IPC-OES) (Optima 8000, PerkinElmer, USA)测定种子的磷含量。土壤元素含量与种子元素含量测定方法相同。

### 1.3 种子活力检测及萌发实验

按照国际种子检验协会(ISTA)的检验规程,采用四唑(1.0%)染色法测定种子活力,设置3个重复,每份50粒种子,染色24 h后用显微镜观察种胚颜色,呈粉红色即为有活力,否则即为无活力。为检验贮藏时间长短是否影响种子活力,分别在2019年2月和5月进行两次种子活力检测实验。为检验温度是否对不同种源地种子萌发有影响,于2019年4月开展4个温度条件(10℃、15℃、20℃、25℃;涵盖研究区域内生长季温度范围,附录1)下的种子萌发实验,3个重复,每份50粒种子。萌发实验前用1.0%的

NaClO溶液对种子消毒3 min,再用蒸馏水冲洗干净,将种子均匀置于直径9 cm的垫有用蒸馏水湿润滤纸的培养皿中,放于人工气候箱(QHX-300BSH-III, 上海)中,分别设置光环境(13 h光照, 11 h黑暗)、温度条件(10℃、15℃、20℃、25℃)。萌发开始后,每24 h观察种子的萌发情况,胚根长度超过1 mm记为萌发成功,连续7天没有新萌发的种子时结束实验。在进行萌发实验前,从每份种子样品中各选取适量未经低温贮藏的种子,参考上述方法在室温下观察萌发情况,发现所有种源地的种子皆可萌发,表明连香树种子无休眠现象。

### 1.4 气候数据采集

降水量和温度数据从 WorldClim 网站(<http://www.worldclim.org/>)下载30'栅格数据(空间分辨率为1 km × 1 km),用ArcGIS 10.2提取年均温、年降水量、月均温等气候数据。

### 1.5 数据分析

用ANOVA分析不同种群间的种子性状差异( $P < 0.05$ );用 $t$ 检验比较秦岭和太行山区的种子性状;用Pearson相关分析检测地理因子(经度、纬度、海拔)、环境因子(年均温、年降水量,土壤碳、氮、磷含量)和种子内在属性(种子大小、质量、活力,种子碳、氮、磷元素含量)以及种子萌发性状(萌发率、萌发时间)间的相关关系( $P < 0.05$ )。其中,5个种源地的种子性状为各种源地内所有采样个体性状的平均值;太行山区和秦岭地区的种子性状为分布于太

表1 秦岭-太行山脉连香树5个种源地的位置及环境因子

Table 1 Locations and environmental factors of five provenances of *Cercidiphyllum japonicum* in Qinling-Taihang Mountains

环境因子 Environmental factors	秦岭 Qinling Mountains			太行山脉 Taihang Mountains	
	天水 Tianshui	宁陕 Ningshan	栾川 Luanchuan	沁水 Qinshui	济源 Jiyuan
纬度 Latitude	34.29° N	33.58° N	33.69° N	35.4° N	35.25° N
经度 Longitude	106.58° E	108.48° E	111.78° E	112.04° E	112.12° E
海拔 Altitude (m)	1,592	1,741	1,478	1,392	589
年均温 Annual mean temperature (°C)	8.8	8.2	8.5	7.1	11.6
年降水量 Annual mean precipitation (mm)	719	919	893	694	612
土壤碳含量 Soil C content (%)	8.87	15.88	8.78	9.31	11.32
土壤氮含量 Soil N content (%)	0.57	1.14	0.86	0.75	0.75
土壤磷含量 Soil P content (mg/g)	0.11	0.09	0.11	0.09	0.13
9月平均温 Mean monthly temperature in September (°C)	14	14	15	13	18
10月平均温 Mean monthly temperature in October (°C)	9	9	9	8	13
11月平均温 Mean monthly temperature in November (°C)	3.2	3	3.3	1.4	5.3
12月平均温 Mean monthly temperature in December (°C)	-1.9	-1.7	-2.2	-5	-0.9

行和秦岭山脉的连香树个体性状的平均值。不同种源地间种子萌发性状的比较为 4 个温度条件下对应性状的平均值。

其中种子萌发指标计算公式如下:

$$\text{萌发率} = (N / a) \times 100\% \quad (1)$$

$$\text{平均萌发时间(MGT)} = \sum[(n_t \times t) / N] \quad (2)$$

$$\text{初始萌发时间}(T_0) = \text{种子萌发开始所需要的天数} \quad (3)$$

其中,  $n_t$  为第  $t$  日的当日萌发数量,  $N$  为最终萌发数量,  $a = 50$ 。

## 2 结果

### 2.1 不同种源间种子性状差异

在中国分布区的北缘, 连香树种子性状的变异系数范围为 1.62%–57.97%, 其中萌发率的变异系数

最大(表 2)。贮存 7 个月的平均活力(15.31%)比贮存 4 个月的平均活力(48.14%)低 32.83% (表 3)。

ANOVA 结果显示, 除种子质量、宽度、 $T_0$  和种子碳含量外, 种子长度、萌发率、平均萌发时间(MGT)、氮和磷含量在不同种源间的差异均达到显著水平(表 2)。多重比较的结果如表 3 所示: 天水、宁陕、栾川和沁水种群的种子长度和宽度均无显著差异, 均显著大于济源的种子长度和宽度; 济源与栾川的种子宽度无显著差异; 天水与宁陕和沁水的种子萌发率无显著差异, 但都显著高于济源和栾川; 栾川的萌发率显著低于其他种源地; 栾川的 MGT 最短, 显著小于其他种源地; 天水、宁陕、沁水和济源的 MGT 无显著差异; 贮存 4 个月后, 栾川与宁陕和沁水的种子活力无显著差异, 却显著低于天水和济源; 贮存 7 个月后所有种源地的种子活力都下

表 2 中国分布区北缘连香树种子性状变异

Table 2 Seed trait variations of *Cercidiphyllum japonicum* in north marginal distribution in China

种子性状 Seed traits	平均值 Mean	最大值 Max.	最小值 Min.	变异系数 Coefficient of variation (%)	df	F	P
种子质量 Seed mass (mg)	0.56	0.67	0.52	11.04	4	0.46	0.678
种子长度 Seed length (cm)	0.52	0.58	0.41	12.66	4	6.53	<0.001
种子宽度 Seed width (cm)	0.26	0.28	0.23	7.45	4	40.36	0.074
种子萌发率 Germination percentage (%)	14.40	21.77	1.38	57.97	4	22.07	<0.001
初始萌发时间 Days of the first germination record (d)	4.48	5.59	2.33	27.93	4	8.14	0.206
平均萌发时间 Mean germination time (d)	7.46	11.12	3.47	37.31	4	31.32	<0.001
种子碳含量 Seed C content (%)	44.50	45.51	43.82	1.62	4	2.33	0.081
种子氮含量 Seed N content (%)	1.22	1.41	0.85	18.66	4	3.36	<0.05
种子磷含量 Seed P content (mg/g)	2.13	3.23	1.09	37.84	4	7.97	<0.001

表 3 中国分布区北缘 5 个种源地间连香树种子性状比较

Table 3 Seed traits of *Cercidiphyllum japonicum* from five provenances in north marginal distribution in China

种子性状 Seed traits	天水 Tianshui (TS)	宁陕 Ningshan (NS)	栾川 Luanchuan (LC)	沁水 Qinsui (QS)	济源 Jiyuan (JY)
种子质量 Seed mass (mg)	0.67 ± 0.05 <sup>a</sup>	0.57 ± 0.04 <sup>a</sup>	0.53 ± 0.12 <sup>a</sup>	0.52 ± 0.09 <sup>a</sup>	0.53 ± 0.05 <sup>a</sup>
种子长度 Seed length (cm)	0.55 ± 0.02 <sup>a</sup>	0.57 ± 0.03 <sup>a</sup>	0.52 ± 0.07 <sup>a</sup>	0.56 ± 0.02 <sup>a</sup>	0.41 ± 0.02 <sup>b</sup>
种子宽度 Seed width (cm)	0.27 ± 0.01 <sup>a</sup>	0.28 ± 0.01 <sup>a</sup>	0.26 ± 0.04 <sup>ab</sup>	0.27 ± 0.01 <sup>a</sup>	0.23 ± 0.01 <sup>b</sup>
萌发率 Germination percentage (%)	21.77 ± 1.62 <sup>a</sup>	18.03 ± 2.07 <sup>a</sup>	1.38 ± 0.37 <sup>c</sup>	19.86 ± 1.80 <sup>a</sup>	10.95 ± 0.91 <sup>b</sup>
初始萌发时间 Days of the first germination record (d)	5.59 ± 0.55	4.75 ± 0.26	2.33 ± 0.55	4.73 ± 0.28	5.01 ± 0.31
平均萌发时间 Mean germination time (d)	11.12 ± 0.63 <sup>a</sup>	6.54 ± 0.72 <sup>a</sup>	3.47 ± 0.64 <sup>b</sup>	8.25 ± 0.32 <sup>a</sup>	7.94 ± 0.32 <sup>a</sup>
贮存 4 个月种子活力 Vitality of seeds stored for 4 months (%)	54.83 ± 3.85 <sup>a</sup>	49.25 ± 5.23 <sup>ab</sup>	37.33 ± 7.07 <sup>b</sup>	47.09 ± 2.22 <sup>ab</sup>	52.22 ± 2.85 <sup>a</sup>
贮存 7 个月种子活力 Vitality of seeds stored for 7 months (%)	26.83 ± 8.28 <sup>a</sup>	15.67 ± 6.92 <sup>ab</sup>	1.11 ± 0.59 <sup>b</sup>	11.82 ± 3.38 <sup>ab</sup>	21.11 ± 4.07 <sup>ab</sup>
种子碳含量 Seed C content (%)	44.22 ± 0.59 <sup>ab</sup>	43.96 ± 0.48 <sup>b</sup>	43.82 ± 0.18 <sup>b</sup>	44.97 ± 0.36 <sup>ab</sup>	45.51 ± 0.34 <sup>b</sup>
种子氮含量 Seed N content (%)	1.39 ± 0.1 <sup>a</sup>	1.26 ± 0.09 <sup>a</sup>	0.85 ± 0.08 <sup>b</sup>	1.17 ± 0.08 <sup>a</sup>	1.41 ± 0.09 <sup>a</sup>
种子磷含量 Seed P content (mg/g)	2.51 ± 0.37 <sup>ab</sup>	2.11 ± 0.28 <sup>bc</sup>	1.09 ± 0.18 <sup>d</sup>	1.72 ± 0.18 <sup>cd</sup>	3.23 ± 0.19 <sup>a</sup>

同一行内不同字母表示在 0.05 水平差异显著。Different lowercase letters indicate significant differences at  $P = 0.05$  level.



表4 秦岭和太行山脉间连香树种子性状比较

Table 4 Comparisons of seed traits of *Cercidiphyllum japonicum* in Qinling and Taihang mountains

种子性状 Seed traits	秦岭山脉 Qinling Mountains	太行山脉 Taihang Mountains	自由度 df	<i>t</i>	<i>P</i>
种子质量 Seed mass (mg)	0.58 ± 0.03	0.52 ± 0.06	30	0.77	0.447
种子长度 Seed length (cm)	0.56 ± 0.02	0.51 ± 0.02	30	1.8	0.08
种子宽度 Seed width (cm)	0.27 ± 0.01	0.25 ± 0.01	30	1.57	0.13
萌发率 Germination percentage (%)	16.48 ± 1.31	14.67 ± 0.98	30	1.1	0.273
初始萌发时间 Days of the first germination record (d)	4.87 ± 0.27	4.89 ± 0.21	30	-0.09	0.931
平均萌发时间 Mean germination time (d)	8.68 ± 0.33	8.07 ± 0.23	30	1.57	0.118
种子碳含量 Seed C content (%)	44.00 ± 0.29	45.16 ± 0.27	30	-2.96	< 0.01
种子氮含量 Seed N content (%)	1.22 ± 0.07	1.26 ± 0.06	30	-0.42	0.678
种子磷含量 Seed P content (mg/g)	2.01 ± 0.22	2.25 ± 0.22	30	-0.78	0.443

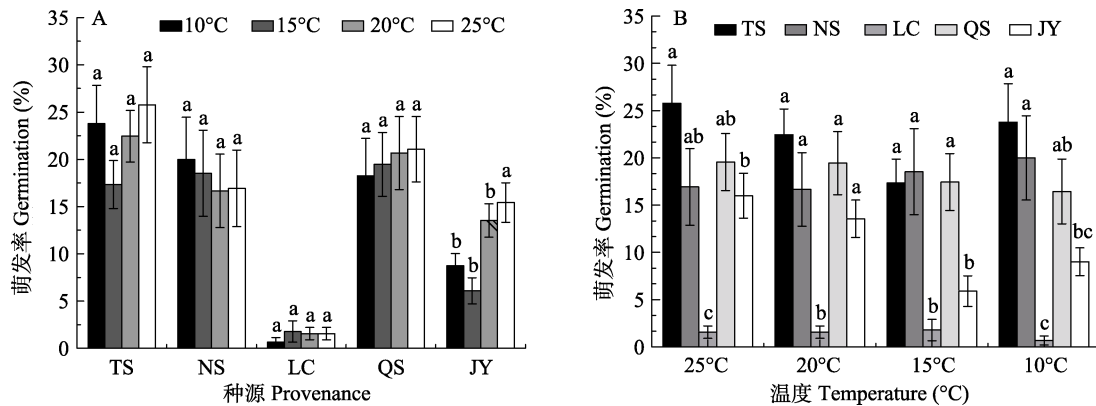


图2 连香树种子萌发率(平均值 ± 标准误)比较。(A)同一种源地不同温度条件;(B)同一温度条件下5个种源地。TS: 天水; NS: 宁陕; LC: 栾川; QS: 沁水; JY, 济源。误差棒上不同字母表示有显著差异( $P < 0.05$ )。

Fig. 2 Comparisons of seed germination percentage (mean ± SE) in *Cercidiphyllum japonicum*. (A) Seed germination percentage at different temperatures in the same provenance; (B) Seed germination percentage among five provenances at the same temperature. TS, Tianshui; NS, Ningshan; LC, Luanchuan; QS, Qinshui; JY, Jiyuan. Bars with different lowercase letters indicate significant differences ( $P < 0.05$ ).

降明显,且栾川的种子活力下降最多,天水的种子活力下降最少;济源与天水和沁水的种子碳含量无显著差异,却显著高于宁陕和栾川;栾川的种子氮含量显著低于其他种源地;栾川与沁水的种子磷含量无显著差异,却显著低于其他种源地;济源与天水的种子磷含量无显著差异,却显著高于宁陕、栾川和沁水;宁陕与沁水的种子磷含量无显著差异。

*t*检验结果表明:太行山区连香树的种子碳含量高于秦岭山区,而其他种子性状在秦岭和太行山区间无显著差异(表4)。

## 2.2 不同温度条件下连香树种子萌发性状

萌发率ANOVA结果表明:天水、宁陕、栾川和沁水种群各自的种子萌发率在4个温度条件下均无显著差异,而济源的萌发率在25°C条件下显著高于10°C、15°C、20°C条件下(图2A)。在25°C和20°C的

萌发条件下,栾川的萌发率都显著低于其他4个种源地;在15°C条件下,栾川与济源的种子萌发率无显著差异,但均显著低于天水、宁陕和沁水;在10°C的萌发条件下,栾川与济源的萌发率无显著差异,却显著低于天水、宁陕和沁水;在10°C的条件下,济源与沁水间的萌发率无显著差异,但济源的萌发率显著低于天水和宁陕的萌发率(图2B)。

MGT的ANOVA结果显示:在25°C条件下,天水种群的MGT长于10°C、15°C、20°C条件下;宁陕和沁水的MGT在4个温度条件下无显著差异;在20°C条件下,栾川的MGT显著大于其他3个温度条件下;在15°C条件下,济源的MGT显著短于20°C和25°C条件下,而与10°C条件下无显著差异(图3)。在15°C条件下天水种群的 $T_0$ 最长,10°C条件下的 $T_0$ 大于20°C和25°C条件下,而在20°C和25°C条件下无显



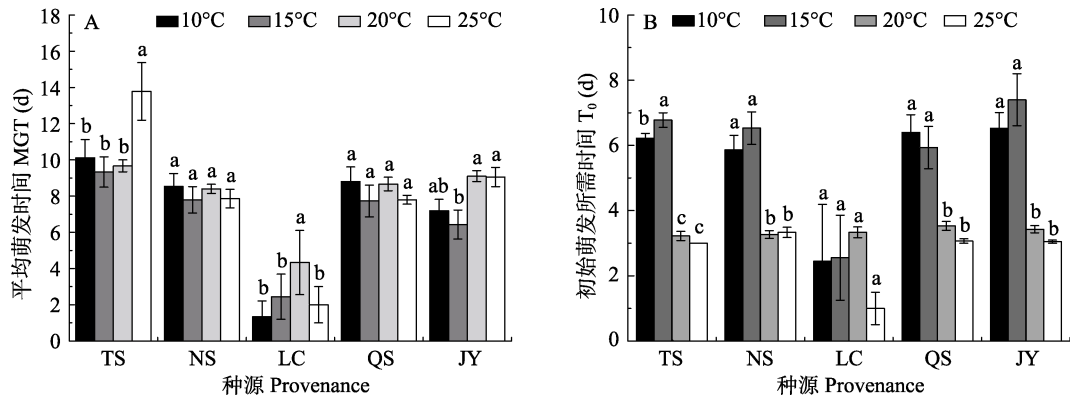


图3 不同温度条件下连香树种子萌发时间比较。TS: 天水; NS: 宁陕; LC: 栾川; QS: 沁水; JY: 济源。误差棒上不同字母表示有显著差异( $P < 0.05$ )。

Fig. 3 Comparisons of seed germination time at different temperatures. TS, Tianshui; NS, Ningshan; LC, Luanchuan; QS, Qinsui; JY, Jiyuan.  $T_0$ , Days of the first germination record. Bars with different lowercase letters indicate significant differences ( $P < 0.05$ ).

表5 种子性状间的相关关系(对角线左下为P值, 右上为r值)

Table 5 Correlations among seed traits (The lower left section below the diagonal are P values and the upper right section are r values)

种子性状 Seed traits	种子质量 Seed mass	种子长度 Seed length	种子宽度 Seed width	萌发率 Germination percentage	贮存7个月 种子活力 Viability of seeds stored for 7 months	种子碳含量 Seed C content	种子氮含量 Seed N content	种子磷含量 Seed P content
种子质量 Seed mass	–	0.579	0.678	0.797	0.398 <sup>*</sup>	–0.484	0.331	0.019
种子长度 Seed length	0.306	–	0.970 <sup>**</sup>	0.224	0.159	–0.743	–0.332	–0.677
种子宽度 Seed width	0.209	<b>0.006</b>	–	0.422	0.183	–0.846	–0.248	–0.579
萌发率 Germination percentage	0.106	0.717	0.479	–	0.718 <sup>**</sup>	–0.391	0.603	0.423
贮存7个月种子活力 Viability of seeds stored for 7 months	<b>0.024</b>	0.385	0.316	<b>0.001</b>	–	0.298	0.683 <sup>**</sup>	0.461 <sup>*</sup>
种子碳含量 Seed C content	0.409	0.150	0.071	0.515	0.097	–	0.559 <sup>**</sup>	0.410 <sup>*</sup>
种子氮含量 Seed N content	0.587	0.586	0.687	0.282	<b>0.001</b>	<b>0.001</b>	–	0.796 <sup>**</sup>
种子磷含量 Seed P content	0.975	0.210	0.306	0.478	<b>0.008</b>	<b>0.02</b>	<b>0.001</b>	–

\*\* $P < 0.01$ ; \* $P < 0.05$ .

著差异(图3); 在10°C和15°C条件下, 宁陕的 $T_0$ 最长且这两个温度条件下无显著差异, 在20°C和25°C条件下最短, 都显著低于10°C和15°C条件下(图3)。在4个温度条件下, 栾川的 $T_0$ 无显著差异(图3)。在20°C和25°C条件下, 沁水的 $T_0$ 无显著差异, 却显著短于10°C和15°C条件下(图3)。济源的 $T_0$ 在10°C和15°C条件下无显著差异, 却显著长于20°C和25°C条件下(图3)。

### 2.3 种子性状间及种子性状与地理、气候因子间的相关关系

相关分析结果表明, 种子的长度和宽度显著正相关, 萌发率与种子活力显著正相关, 种子活力与种子质量、种子氮和磷含量显著正相关(表5)。

种子性状与地理、气候因子间关系如表6所示:

纬度与种子碳含量显著正相关; 经度与种子质量和萌发率显著负相关, 从西到东种子质量和萌发率都呈下降的趋势; 海拔与种子长度和宽度显著正相关; 年均温与种子长度显著负相关; 年降水量与种子碳含量显著负相关; 种子活力、氮含量和磷含量与环境因子间无显著的相关关系。

## 3 讨论

### 3.1 中国分布区北缘连香树种子性状变异及成因

植物表型性状变异是基因和环境因子共同作用的结果(刘志龙等, 2011; Sudrajat, 2016)。在中国分布区的北缘(秦岭和太行山脉), 连香树种子性状的平均变异系数为23.61%, 高于川西云杉(*Picea balfouriana*) (15.96%, 辜云杰等, 2009)、厚朴

表6 种子性状与环境因子间Pearson相关性系数( $r$ )Table 6 Pearson correlation coefficients ( $r$ ) between seed traits and environmental factors

种子性状 Seed traits	纬度 Latitude	经度 Longitude	海拔 Altitude	年均降水量 Annual mean precipitation	年均温度 Annual mean temperature	土壤碳含量 Soil C content	土壤氮含量 Soil N content	土壤磷含量 Soil P content
种子质量 Seed mass	-0.373	-0.957*	0.612	0.172	-0.347	-0.002	-0.131	-0.199
种子长度 Seed length	-0.499	-0.497	0.985**	0.639	-0.925*	-0.087	0.126	0.748
种子宽度 Seed width	-0.588	-0.657	0.982**	0.643	-0.832	0.000	0.152	-0.852
萌发率 Germination percentage	-0.442	-0.938*	0.269	0.157	0.128	0.511	0.248	0.067
初始萌发时间 Days of the first germination record	0.584	-0.068	-0.287	-0.520	0.136	0.022	-0.189	-0.737
平均萌发时间 Mean germination time	0.284	-0.670	-0.146	-0.543	0.272	-0.048	-0.412	0.155
贮存7个月种子活力 Vitality of seeds stored for 7 months	0.561	0.300	-0.265	-0.566	0.402	0.065	-0.320	0.274
种子碳含量 Seed C content	0.928*	0.528	-0.863	-0.906*	0.534	-0.444	-0.324	-0.516
种子氮含量 Seed N content	0.402	-0.416	-0.330	-0.728	0.459	0.037	-0.127	-0.254
种子磷含量 Seed P content	0.441	-0.178	-0.625	-0.758	0.761	0.325	0.228	-0.168

\*\* $P < 0.01$ ; \* $P < 0.05$ .

(*Magnolia officinalis*) (4.35%, 杨志玲等, 2009)、青钱柳 (*Cyclocarya paliurus*) (20.53%, 余诚棋等, 2009)、无患子 (*Sapindus mukurossi*) (7.34%, 刁松锋等, 2014)、浙江楠 (*Phoebe chekiangensis*) (16.99%, 李因刚等, 2014)、枫香树 (*Liquidambar formosana*) (15.83%, 何庆海等, 2018)、领春木 (*Euptelea pleiospermum*) (20.52%, Wu et al, 2018)等。连香树为雌雄异株植物, 决定了其基因交流只能发生在不同植株间, 可能增大种群内遗传变异发生的概率。另外, 该物种的分布范围较小, 零星分布于互不相连的小区域中(王静等, 2010), 且秦岭-太行山区地形复杂, 地理隔离作用较强, 加之连香树花粉传播距离短(袁丽洁等, 2007), 种群间存在基因交流障碍, 基于分子标记的研究已证实连香树种群间遗传分化程度高(王静等, 2010), 导致种群间性状变异较大。

在连香树的种子性状中, 萌发率的变异系数最大, 且初始萌发时间和平均萌发时间的变异系数都高于性状的平均变异系数, 表明连香树的种子萌发性状在种群间有较大的差异。本研究发现萌发率仅与种子活力显著相关, 而种子活力与种子自身属性(质量、氮和磷含量)密切相关。以往的研究发现种子氮和磷含量与萌发率显著正相关, 却并未测定种子活力(De Frenne et al, 2011; Soriano et al, 2011; Wu et al, 2018)。种子营养元素的高低决定种子生理功能的强弱(Caliskan & Makineci, 2020), 氮和磷元素是代谢过程中酶和三磷酸腺苷(ATP)的重要成分,

较高的氮、磷含量有利于种子启动萌发(Fait et al, 2006; Soriano et al, 2011)。另外, 已有研究表明种子中氮含量越高, 对水分的吸收效率也越高, 从而更有利于萌发(Bedi et al, 2009)。本研究发现栾川种群的种子氮和磷含量最低且种子活力下降最快, 因此其种子萌发率最低。种子中的氮和磷含量与光照时间、土壤中可利用元素的含量以及植物对元素的分配策略有关(Groom & Lamont, 2010; De Frenne et al, 2011; 田大栓, 2018)。例如当光资源受限时, 植物倾向于把氮和磷元素更多地运输到叶片, 通过增加光合速率来维持个体的生长(Evans, 1989)。在栾川, 连香树生长于狭窄的沟谷中, 附近陡峭的石壁对太阳的直射光有一定阻挡作用, 因而该地区分布的连香树可能向叶片中分配更多的营养元素从而增加光合速率, 以快速生长的策略来维持个体的生长和存活。同时, 栾川种群种子的平均萌发时间短, 种子活力下降最快, 快速萌发是该地区种子的萌发策略。

另外, 不同种源间繁殖性状的差异也受种源间遗传变异的影响(王葆芳等, 2008), 这些遗传变异往往是植物在不同环境下长期适应的过程中形成的(刘志龙等, 2011; 刘会良等, 2012)。连香树分布在地带中, 靠近河边的连香树个体受夏季洪水的扰动较大, 而离河岸较远的个体受季节性降水的扰动较小。本研究中, 连香树种子萌发性状受温度的影响较小, 而不同种源地季节性降水的差异可能是种子萌发性状出现较大变异的另一原因。可见, 连

香树种子萌发性状呈现较高的变异是其自身属性(种子质量、氮和磷含量)、生境特征和地理隔离等共同作用的结果。

本研究中,连香树种子质量和萌发率在经度上有显著的变化格局,与高山松(*Pinus densata*)、青海云杉(*Picea crassifolia*)等植物在经度上的变化格局相同(毛建丰等, 2007; 王娅丽, 2008),而与经度梯度上领春木(*Euptelea pleiospermum*)的萌发率格局不同(Wu et al, 2018)。在中国分布区内,领春木的种子性状受温度的影响更大,年均温通过影响种子质量间接影响萌发率(Wu et al, 2018)。而本研究发现连香树的种子质量、氮和磷含量通过影响种子活力间接影响萌发率。本研究区域主要位于呈东西走向的秦岭山脉,经度跨度(5.54°)大于纬度跨度(1.82°),因而经度梯度上环境因子的差异可能是性状变异的主要驱动因子。然而,年降水量、年均温和土壤因子等单一环境因子与连香树的种子质量和萌发率并无显著的相关关系,说明本研究中采用的环境因子不是主要的影响因子。连香树生长的山地河岸带受季节性降水的影响较大,推测季节性降水的变化可能是主要的影响因子。另外,光照时间的长短影响光合作用过程和碳水化合物的积累,不同种源地间光照时间长短也会影响种子性状。在未来的研究中应考虑气候的季节性差异以及光照时间长短的作用。

### 3.2 影响连香树种子萌发和种群更新的主要原因

种子萌发率由种子活力和萌发条件共同决定(Ma et al, 2016),任何一个条件不满足都会导致植物发生更新障碍(Hooper et al, 2005; 朱教君等, 2007; 贺一鸣等, 2017)。在中国分布区的北缘,连香树的种子萌发率均很低(平均萌发率为 14.4%),萌发率最高的天水也仅有 21.77%,这与冯朝元(2012)和陈学龙等(2017)的研究结果相似,表明萌发率低是连香树的物种特性之一。本研究发现种子自身属性通过影响种子活力间接影响萌发率。连香树种子质量较小、营养物质含量较低是导致其种子萌发率低的主要原因。种子具有较低的萌发率的特性是限制连香树幼苗更新的主要原因之一。

种群的更新还受到光照、水分、温度、人为砍伐、土壤基质以及植物自身特性的影响(臧润国等, 1999; Masaki et al, 2007; Han et al, 2018)。种子品质

对种子萌发和种群更新有重要影响(Susko & Lovett-Doust, 2000),而种子活力是评估种子品质的重要指标之一(赖江山等, 2003; Bu et al, 2007; Shaban, 2013)。本研究发现种子萌发率主要受种子活力的影响。李文良等(2008)和冯朝元(2012)发现连香树的种子活力低于30%,本研究中连香树的种子活力略高(48.14%),这可能是由于不同种源地的生境差异和繁殖策略的不同。局部地区环境资源的差异影响植物生长和繁殖的权衡策略,进而造成植物繁殖投入的差异(Villellas & García, 2013)。在物种分布区的边缘,环境对气候变化更为敏感,种子繁殖更利于植物应对环境的改变(Dang et al, 2010; Wei et al, 2015)。在中国分布区的北缘,高活力的种子才利于连香树种群的更新与维持,这是边缘分布种群对特有生境的适应策略。另外,本研究发现连香树种子不耐贮存,通过比较贮存7个月(约等于种子成熟到第二年春天的时间间隔)与贮存4个月的种子,发现超过70%的种子丧失活力。结合连香树的生境特征(季节性洪水),即使有少量种子完成萌发过程,在夏季洪水的干扰下也很难存活。在野外调查中,虽然在水和宁陕发现有少量幼苗生长于裸露的土壤基质上,却没有发现幼树。与在日本开展的研究结果相似,即只在无凋落物覆盖的土壤或腐烂的枯倒木上发现有连香树幼苗(Sakio et al, 2002; Masaki et al, 2007)。连香树种子质量小,种子中储备的营养物质较少,林下的落叶层阻碍刚形成的幼苗在短时间内接触到土壤而导致其死亡(Kubo et al, 2004)。Masaki等(2007)认为连香树成功从种子向幼苗的过渡过程就如同中彩票(winning a 'lottery')一样,是偶然事件。连香树种子活力下降快,且生境地特性是造成连香树更新障碍的另一主要原因。

本研究的预实验表明连香树种子无休眠现象。不同温度条件下,除济源连香树人工林中的种子萌发率有较小的差异外,其他种源地的种子萌发率在不同温度下并无差异,表明连香树种子适宜萌发的温度范围较广(熊丹等, 2007; 李文良等, 2008)。在中国分布区北缘,9-10月平均温度在10℃左右,该温度是连香树种子萌发的适宜温度。研究区域内,连香树种子的平均初始萌发时间为4.48 d,平均萌发时间为7.46 d,说明连香树具有低温萌发和快速萌发的物种特性。由于河岸带生境水分相对充足,生境地晚秋和初冬时期的温度条件适宜连香树种



子萌发。当年成熟的种子散落到林下后,有活力的种子在短时间内就可以完成萌发过程,并在适宜的基质上会有少量幼苗成功定植,但幼苗只有短暂的生长周期(11月的温度低于5℃),这样的幼苗在冬季低温条件下不能存活。连香树种群更新障碍现象与“枫香林下没枫香”(王传华等,2011)的问题相似,种子无休眠以及低温的萌发特性是种群更新障碍的第三个主要原因。

### 3.3 连香树天然种群保护的与建议与展望

连香树是亚热带山地河岸带特有的珍稀木本植物,对该区域物种保护以及物种保护成效的评估有重要的指示意义。本研究证实种子萌发是连香树幼苗更新限制的主要阶段,这是由该物种的种子特性(萌发率低、种子活力下降快、种子无休眠和低温萌发)决定的。种子繁殖是物种在分布区边缘应对环境变化最有效的方式,种子萌发限制中国分布区北缘连香树种群的幼苗更新,随着老龄个体的死亡,该物种在局域尺度上的灭绝风险将极大增加。本研究中的连香树种群几乎都位于自然保护区内,但只在甘肃天水和陕西北发现少量幼苗,表明当前对该物种的保护工作还远远不够。特别是河南栾川的连香树种群,由于其种子品质最差(氮和磷含量低且最不耐贮存)导致其萌发率极低,该地区连香树种群存在严重的更新障碍,面临的灭绝风险也更高,因此应该加大保护力度。同时,我们发现天水的种子萌发率最高也最耐贮存,该地区的种质资源有利于人工育苗,也最具有保护价值。由于连香树的种子自身属性和生境地特性限制其幼苗自然更新,因此从最优的种源地(比如天水)采集种子,人工育苗后进行移栽是保护该物种最有效的方式。当前,在河南济源、陕西北和四川茂县开展的人工抚育工作已卓有成效。在未来的研究工作中,应该开展同质园实验并监测不同生活史阶段的生长状况,选育出最具更新潜力的种源,进而更好地服务于该物种以及该区域物种的保护工作。

**致谢:** 感谢山西历山国家级自然保护区、河南济源市林业局、河南栾川县龙峪湾林场、陕西北县宁西林业局、甘肃小陇山林业实验局东岔林场等单位在采样工作中给予的帮助,感谢山西大学张峰教授、西北大学岳明教授、西北农林大学张文辉教授、

陕西中医药大学张明英老师在野外采样过程中给予的协调和支持,感谢中国科学院武汉植物园左娟研究员帮助修改英文摘要,感谢中国科学院武汉植物园江明喜研究员对本研究的支持。

### 参考文献

- Bedi S, Mehta S, Sharma S, Vashist KK (2009) Nitrogen nutrition and efficiency of seed reserve mobilization during germination in winter maize cv. Buland. *Journal of New Seeds*, 10, 57–61.
- Bu HY, Chen XL, Xu XL, Liu K, Jia P, Du GZ (2007) Seed mass and germination in an alpine meadow on the eastern Tsinghai-Tibet Plateau. *Plant Ecology*, 191, 127–149.
- Bu HY, Du GZ, Chen XL, Xu XL, Liu K, Wen SJ (2008) Community-wide germination strategies in an alpine meadow on the eastern Qinghai-Tibet Plateau: Phylogenetic and life-history correlates. *Plant Ecology*, 195, 87–98.
- Caliskan S, Makineci E (2020) Carbon and nitrogen of seed and some germination parameters at different test temperatures in Anatolian black pine populations. *Journal of Sustainable Forestry*, 39, 23–34.
- Chen XL, Wang F, Ding QD (2017) Effect of temperature and hormone of different provenance to *Cercidiphyllum japonicum* Sieb. et Zucc. seed germination. *Journal of Sichuan Forestry Science and Technology*, 38(6), 34–39. (in Chinese with English abstract) [陈学龙, 王飞, 丁全定 (2017) 温度和激素对不同种源连香树种子发芽的影响. *四川林业科技*, 38(6), 34–39.]
- Cochrane A, Yates CJ, Hoyle GL, Nicotra AB (2015) Will among-population variation in seed traits improve the chance of species persistence under climate change? *Global Ecology and Biogeography*, 24, 12–24.
- Dang HS, Zhang YJ, Jiang MX, Zhang QF (2010) Growth performance and range shift of the subalpine fir (*Abies fargesii*) in the Qinling Mountains, China. *International Journal of Sustainable Development and World Ecology*, 17, 162–171.
- De Frenne P, Kolb A, Graae BJ, Decocq G, Baltora S, Schrijver AD, Brunet J, Chabrierie O, Cousina SAO, Dhondt R, Diekmann M, Gruwez R, Heinken T, Hermy M, Liira J, Saguez R, Shevtsova A, Baskin CC, Verheyen K (2011) A latitudinal gradient in seed nutrients of the forest herb *Anemone nemorosa*. *Plant Biology*, 13, 493–501.
- Diao SF, Shao WH, Jiang JM, Dong RX, Sun HG (2014) Phenotypic diversity in natural populations of *Sapindus mukorossi* based on fruit and seed traits. *Acta Ecologica Sinica*, 34, 1451–1460. (in Chinese with English abstract) [刁松峰, 邵文豪, 姜景民, 董汝湘, 孙洪刚 (2014) 基于种实性状的无患子天然群体表型多样性研究. *生态学报*, 34, 1451–1460.]
- Donohue K (2002) Germination timing influences natural

- selection on life-history characters in *Arabidopsis thaliana*. *Ecology*, 83, 1006–1016.
- Evans JR (1989) Photosynthesis and nitrogen relationships in leaves of  $C_3$  plants. *Oecologia*, 78, 9–19.
- Fait A, Angelovici R, Less H, Ohad I, Urbanczyk-Wochniak E, Fernie AR, Galili G (2006) *Arabidopsis* seed development and germination is associated with temporally distinct metabolic switches. *Plant Physiology*, 142, 839–854.
- Feng CY (2012) Study on seed germination characteristic of *Cercidiphyllum japonicum* Sieb. et Zucc. *Hubei Forestry Science and Technology*, (1), 9–12. (in Chinese with English abstract) [冯朝元 (2012) 珍稀树种连香树种子发芽特性的研究. *湖北林业科技*, (1), 9–12.]
- Fraaije RGA, ter Braak CJF, Verduyn B, Breeman, LBS, Verhoeven JTA, Soons MB (2015) Early plant recruitment stages set the template for the development of vegetation patterns along a hydrological gradient. *Functional Ecology*, 29, 971–980.
- Groom PK, Lamont BB (2010) Phosphorus accumulation in Proteaceae seeds: A synthesis. *Plant and Soil*, 334, 61–72.
- Gu YJ, Luo JX, Wu YW, Cao XJ (2009) Phenotypic diversity in natural populations of *Picea balfouriana* in Sichuan, China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 33, 291–301. (in Chinese with English abstract) [辜云杰, 罗建勋, 吴远伟, 曹小军 (2009) 川西云杉天然种群表型多样性. *植物生态学报*, 33, 291–301.]
- Guo H, Mazer SJ, Du GZ (2010) Geographic variation in seed mass within and among nine species of *Pedicularis* (Orobanchaceae): Effects of elevation, plant size and seed number per fruit. *Journal of Ecology*, 98, 1232–1242.
- Han A, Kim H, Jung JB, Park PS (2018) Seed germination and initial seedling survival of the subalpine tree species, *Picea jezoensis* on different forest floor substrates under elevated temperature. *Forest Ecology and Management*, 429, 579–588.
- He D, Wei XZ, Li LF, Jiang MX, Yu J, Yang JY (2009) Population structure and dynamics of *Cercidiphyllum japonicum* in riparian zones of the Shennongjia Mountains region, Central China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 33, 469–481. (in Chinese with English abstract) [何东, 魏新增, 李连发, 江明喜, 喻杰, 杨敬元 (2009) 神农架山地河岸带连香树的种群结构与动态. *植物生态学报*, 33, 469–481.]
- He QH, Yang SZ, Li YG, Shen X, Liu XH (2018) Phenotypic variations in seed and fruit traits of *Liquidambar formosana* populations. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 42, 752–763. (in Chinese with English abstract) [何庆海, 杨少宗, 李因刚, 沈鑫, 柳新红 (2018) 枫香树种群种子与果实表型性状变异分析. *植物生态学报*, 42, 752–763.]
- He YM, Li QF, He X, Fan RY, Duan RH, Liu Y (2018) Effects of environmental factors on seed germination and seedling establishment of *Caryopteris mongolica*. *Acta Ecologica Sinica*, 38, 4724–4732. (in Chinese with English abstract) [贺一鸣, 李青丰, 贺晓, 樊如月, 段茹晖, 刘洋 (2018) 环境因子对蒙古莠种子萌发及幼苗建成的影响. *生态学报*, 38, 4724–4732.]
- Hooper ER, Legendre P, Condit R (2005) Barriers to forest regeneration of deforested and abandoned land in Panama. *Journal of Applied Ecology*, 42, 1165–1174.
- Huang ZY, Liu SS, Bradford KJ, Huxman TE, Venable DL (2016) The contribution of germination functional traits to population dynamics of a desert plant community. *Ecology*, 97, 250–261.
- Isagi Y, Kudo M, Osumi K, Sato T, Sakio H (2005) Polymorphic microsatellite DNA markers for a relictual angiosperm *Cercidiphyllum japonicum* Sieb. et Zucc. and their utility for *Cercidiphyllum magnificum*. *Molecular Ecology Notes*, 5, 596–598.
- Jiang C, Wang F, Yu XY, Mu XM, Yang WM, Liu SJ (2013) Spatial and temporal variation of surface water vapor over northern and southern regions of Qinling Mountains. *Acta Ecologica Sinica*, 33, 3805–3815. (in Chinese with English abstract) [蒋冲, 王飞, 喻小勇, 穆兴民, 杨旺明, 刘思洁 (2013) 秦岭南北近地面水汽时空变化特征. *生态学报*, 33, 3805–3815.]
- Kubo M, Sakio H, Shimano K, Ohno K (2004) Factors influencing seedling emergence and survival in *Cercidiphyllum japonicum*. *Folia Geobotanica*, 39, 225–234.
- Lai JS, Li QM, Xie ZQ (2003) Seed germinating characteristics of the endangered plant *Abies chensiensis*. *Acta Phytocologica Sinica*, 27, 661–666. (in Chinese with English abstract) [赖江山, 李庆梅, 谢宗强 (2003) 濒危植物秦岭冷杉种子萌发特性的研究. *植物生态学报*, 27, 661–666.]
- Li N, Bai B, Lu CH (2011) Recruitment limitation of plant population: From seed production to sapling establishment. *Acta Ecologica Sinica*, 31, 6624–6632. (in Chinese with English abstract) [李宁, 白冰, 鲁长虎 (2011) 植物种群更新限制——从种子生产到幼树建成. *生态学报*, 31, 6624–6632.]
- Li WL, Zhang XP, Hao CY, Zhang H (2008) Characteristics of seed germination of the rare plant *Cercidiphyllum japonicum*. *Acta Ecologica Sinica*, 28, 5445–5453. (in Chinese with English abstract) [李文良, 张小平, 郝朝运, 张慧 (2008) 珍稀植物连香树(*Cercidiphyllum japonicum*)的种子萌发特性. *生态学报*, 28, 5445–5453.]
- Li X, Yin X, Yang SH, Yang YQ, Qian M, Zhou YL, Zhang C, Du Y, Yang YP (2015) Variations in seed characteristics among and within *Stipa purpurea* populations on the Qinghai-Tibet Plateau. *Botany*, 93, 651–662.
- Li YG, Liu XH, Ma JW, Shi CG, Zhu GQ (2014) Phenotypic variations in populations of *Phoebe chekiangensis*. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 38, 1315–1324. (in Chinese with English abstract) [李因刚, 柳新红, 马俊伟, 石从广, 朱光权 (2014) 浙江楠种群表型变异. *植物生态学报*, 38, 1315–1324.]



- Liu HL, Zhang YK, Zhang DY, Yin LK, Zhang YM (2012) Variation in fruit and seed traits and seed germination among different populations of *Eremosparton songoricum*. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 36, 802–811. (in Chinese with English abstract) [刘会良, 张永宽, 张道远, 尹林克, 张元明 (2012) 不同居群准噶尔无叶豆果实和种子特性及种子萌发差异. *植物生态学报*, 36, 802–811.]
- Liu ZL, Yu MK, Ma Y, Tang LZ, Fang SZ (2011) A trend surface analysis of geographic variation in the traits of seeds and seedlings from different *Quercus acutissima* provenances. *Acta Ecologica Sinica*, 31, 6796–6804. (in Chinese with English abstract) [刘志龙, 虞木奎, 马跃, 唐罗忠, 方升佐 (2011) 不同种源麻栎种子和苗木性状地理变异趋势面分析. *生态学报*, 31, 6796–6804.]
- Ma YL, Zhang JH, Li XR, Zhang SY, Lan HY (2016) Effects of environmental stress on seed germination and seedling growth of *Salsola ferganica* (Chenopodiaceae). *Acta Ecologica Sinica*, 36, 456–463.
- Mao JF, Li Y, Liu YJ, Liu H, Wang XR (2007) Cone and seed characteristic of *Pinus densata* and their adaptive fitness implications. *Journal of Plant Ecology (Chinese Version)*, 31, 291–299. (in Chinese with English abstract) [毛建丰, 李悦, 刘玉军, 刘灏, 王晓茹 (2007) 高山松种实性状与生殖适应性. *植物生态学报*, 31, 291–299.]
- Masaki T, Osumi K, Takahashi K, Hoshizaki K, Matsune K, Suzuki W (2007) Effects of microenvironmental heterogeneity on the seed-to-seedling process and tree coexistence in a riparian forest. *Ecological Research*, 22, 724–734.
- Moles AT, Warton DI, Stevens RD, Westoby M (2007) Does a latitudinal gradient in seedling survival favour larger seeds in the tropics? *Ecology Letters*, 7, 911–914.
- Murray BR, Brown AHD, Dickman CR, Crowther MS (2004) Geographical gradients in seed mass in relation to climate. *Journal of Biogeography*, 31, 379–388.
- Rosbakh S, Poschlod P (2015) Initial temperature of seed germination as related to species occurrence along a temperature gradient. *Functional Ecology*, 29, 5–14.
- Sakio H, Kubo M, Shimano K, Ohno K (2002) Coexistence of three canopy tree species in a riparian forest in the Chichibu Mountains, central Japan. *Folia Geobotanica*, 37, 45–61.
- Shaban M (2013) Study on some aspects of seed viability and vigor. *International Journal of Advanced Biological and Biomedical Research*, 1, 1692–1697.
- She CQ, Yang WX, Fang SZ, Shang XL (2009) Phenotypic diversity of natural *Cyclocarya paliurus* populations seed traits. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 20, 2351–2356. (in Chinese with English abstract) [余诚棋, 杨万霞, 方升佐, 尚旭岚 (2009) 青钱柳天然群体种子性状表型多样性. *应用生态学报*, 20, 2351–2356.]
- Shen ZH, Jin YX, Zhao ZE, Wu JQ, Huang HD (2000) The structure and dynamics of the rare plant communities in subtropical mountain of China. *Acta Ecologica Sinica*, 20, 800–807. (in Chinese with English abstract) [沈泽昊, 金义兴, 赵子恩, 吴金清, 黄汉东 (2000) 亚热带山地森林珍稀植物群落的结构与动态. *生态学报*, 20, 800–807.]
- Soriano D, Orozco-Segovia A, Márquez-Guzmán J, Kitajima K, Buen AG, Huante P (2011) Seed reserve composition in 19 tree species of a tropical deciduous forest in Mexico and its relationship to seed germination and seedling growth. *Annals of Botany*, 107, 939–951.
- Sudrajat DJ (2016) Genetic variation of fruit, seed, and seedling characteristics among 11 populations of white jabor in Indonesia. *Forest Science and Technology*, 12, 9–15.
- Susko DJ, Lovett-Doust L (2000) Patterns of seed mass variation and their effects on seedling traits in *Alliaria petiolata* (Brassicaceae). *American Journal of Botany*, 87, 56–66.
- Tian DS (2018) Effects of the supply levels and ratios of nitrogen and phosphorus on seed traits of *Chenopodium glaucum*. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 42, 963–970. (in Chinese with English abstract) [田大栓 (2018) 氮磷供应量及比例对灰绿藜种子性状的影响. *植物生态学报*, 42, 963–970.]
- Villellas J, García MB (2013) The role of the tolerance-fecundity trade-off in maintaining intraspecific seed trait variation in a widespread dimorphic herb. *Plant Biology*, 15, 899–909.
- Wang BF, Zhang JB, Jiang ZP, Yang XH, Zhao YM (2008) Genetic variation of seed traits and its reproductive capacity of *Haloxylon ammodendron*. *Journal of Arid Land Resources and Environment*, 22, 167–173. (in Chinese with English abstract) [王葆芳, 张景波, 江泽平, 杨晓晖, 赵英铭 (2008) 梭梭种子性状和繁殖力的遗传变异与评价. *干旱区资源与环境*, 22, 167–173.]
- Wang CH, Li JQ, Chen FQ, Yang Y (2011) Factors affecting seedling regeneration of *Liquidambar formosana* in the *L. formosana* forests in hilly regions of Southeast Hubei, China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 35, 187–194. (in Chinese with English abstract) [王传华, 李俊清, 陈芳清, 杨莹 (2011) 鄂东南低丘地区枫香林下枫香幼苗更新限制因子. *植物生态学报*, 35, 187–194.]
- Wang J, Zhang XP, Li WL, Wang L, Wu JX, Chen YK (2010) Genetic diversity and genetic variation of populations endangered tree *Cercidiphyllum japonicum*. *Bulletin of Botanical Research*, 30, 208–214. (in Chinese with English abstract) [王静, 张小平, 李文良, 王磊, 吴建勋, 陈一锟 (2010) 濒危植物连香树居群的遗传多样性和遗传分化研究. *植物研究*, 30, 208–214.]
- Wang YL, Li Y (2008) Study on phenotypic diversity of cone and seed in natural populations of *Picea crassifolia* in Qilian Mountain, China. *Journal of Plant Ecology (Chinese Version)*, 32, 355–362. (in Chinese with English abstract) [王娅丽, 李毅 (2008) 祁连山青海云杉天然群体的种实性状表型多样性. *植物生态学报*, 32, 355–362.]
- Wei XZ, Wu H, Meng HJ, Pang CM, Jiang MX (2015)

- Regeneration dynamics of *Euptelea pleiospermum* along latitudinal and altitudinal gradients: Trade-offs between seedling and sprout. *Forest Ecology and Management*, 353, 232–239.
- Wu H, Meng HJ, Wang ST, Wei XZ, Jiang MX (2018) Geographic patterns and environmental drivers of seed traits of a relict tree species. *Forest Ecology and Management*, 422, 59–68.
- Wu ZY (1980) *Vegetation in China*. Science Press, Beijing. (in Chinese) [吴征镒 (1980) 中国植被. 科学出版社, 北京.]
- Xiong D, Chen FJ, Liang HW, Wang YB, Yang TZ (2007) Study on seed germination of the rare endangered plant *Cercidiphyllum japonicum*. *Journal of Fujian Forestry Science and Technology*, 34(1), 36–39. (in Chinese with English abstract) [熊丹, 陈发菊, 梁宏伟, 王玉兵, 杨天忠 (2007) 珍稀濒危植物连香树种子萌发的研究. 福建林业科技, 34(1), 36–39.]
- Yang RH, Sun BS, Liu SY (2012) Resource distribution and endangered mechanism of genus *Cercidiphyllum* in Qinling region. *Journal of Northeast Forestry University*, 40(6), 19–22. (in Chinese with English abstract) [杨荣慧, 孙宝胜, 刘守阳 (2012) 秦岭地区连香树分布现状与濒危机理. 东北林业大学学报, 40(6), 19–22.]
- Yang ZL, Yang X, Tan ZF, Gan GB, Shu X, Yu HH, Liu RN (2009) Variation of seed characters of *Magnolia officinalis* from different provenances and families. *Journal of Central South University of Forestry and Technology*, 29(5), 49–55. (in Chinese with English abstract) [杨志玲, 杨旭, 谭梓峰, 甘光标, 舒泉, 于华会, 刘若楠 (2009) 厚朴不同种源及家系种子性状的变异. 中南林业科技大学学报, 29(5), 49–55.]
- Yuan LJ, Fang XM, Cui B, Cheng XM, Li HY, Ye YZ (2007) Study on pollination biology of endangered plant *Cercidiphyllum japonicum*. *Journal of Henan Agricultural University*, 41, 647–650, 654. (in Chinese with English abstract) [袁丽洁, 方向民, 崔波, 程喜梅, 李红运, 叶永忠 (2007) 濒危植物连香树的传粉生物学研究. 河南农业大学学报, 41, 647–650, 654.]
- Zang RG (1999) *Gap Dynamics and Forest Biodiversity*. China Forestry Publishing House, Beijing. (in Chinese) [臧润国 (1999) 林隙动态与森林生物多样性. 中国林业出版社, 北京.]
- Zhang BP (2019) Ten major scientific issues concerning the study of China's north-south transitional zone. *Progress in Geography*, 38, 305–311. (in Chinese with English abstract) [张百平 (2019) 中国南北过渡带研究的十大科学问题. 地理科学进展, 38, 305–311.]
- Zhu JJ, Kang HZ, Xu ML (2007) Natural regeneration barriers of *Pinus sylvestris* var. *mongolica* plantations in southern Keerqin sandy land, China. *Acta Ecologica Sinica*, 27, 4086–4095. (in Chinese with English abstract) [朱教君, 康宏樟, 许美玲 (2007) 科尔沁沙地南缘樟子松 (*Pinus sylvestris* var. *mongolica*) 人工林天然更新障碍. 生态学报, 27, 4086–4095.]

(责任编辑: 王志恒 责任编辑: 黄祥忠)

## 附录 Supplementary Material

### 附录1 中国分布区北缘连香树研究样点的月均温

Appendix 1 Mean monthly temperature of study sites for the northern marginal *Cercidiphyllum japonicum* populations in China  
<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2020095-1.pdf>

李晶, 周天阳, 鲁雪丽, 李新涛, 孙斌, 孟红杰 (2020) 珍稀植物连香树在在中国分布区北缘的种子性状及幼苗更新限制. 生物多样性, 28, 1161–1173. <http://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2020095>

附录1 中国分布区北缘连香树研究样点的月均温

Appendix 1 Mean monthly temperature of study sites for the northern marginal *Cercidiphyllum japonicum* populations in China

	天水 Tianshui	宁陕 Ningshan	栾川 Luanchuan	沁水 Qinshui	济源 Jiyuan
1月平均温度 Mean monthly temperature in January (°C)	-4	-3	-4	-7	-3
2月平均温度 Mean monthly temperature in February (°C)	-1	-2	-2	-4	0
3月平均温度 Mean monthly temperature in March (°C)	4	3	3	2	6
<b>4月平均温度 Mean monthly temperature in April (°C)</b>	10	9	9	8	13
<b>5月平均温度 Mean monthly temperature in May (°C)</b>	14	13	14	13	18
<b>6月平均温度 Mean monthly temperature in June (°C)</b>	18	17	18	18	23
<b>7月平均温度 Mean monthly temperature in July (°C)</b>	21	20	20	20	24
<b>8月平均温度 Mean monthly temperature in August (°C)</b>	19	19	19	18	23
9月平均温度 Mean monthly temperature in September (°C)	14	14	15	13	18
10月平均温度 Mean monthly temperature in October (°C)	9	9	9	8	13
11月平均温度 Mean monthly temperature in November (°C)	3.2	3	3.3	1.4	5.3
12月平均温度 Mean monthly temperature in December (°C)	-1.9	-1.7	-2.2	-5	-0.9



•研究报告•

# 新建川藏铁路(雅安–昌都段)沿线 外来入侵植物种类及分布特征

邓亨宁<sup>1</sup> 鞠文彬<sup>1,2</sup> 高云东<sup>1,2</sup> 张君议<sup>1</sup> 李诗琦<sup>1,2</sup> 高信芬<sup>1,2\*</sup> 徐波<sup>1,2\*</sup>

1 (中国科学院成都生物研究所山地生态恢复与生物资源利用重点实验室/

生态恢复与生物多样性保育四川省重点实验室, 成都 610041)

2 (中国科学院大学, 北京 100049)

**摘要:** 横断山区为全球生物多样性热点地区之一, 也是全国生态屏障的重要组成部分。新建川藏铁路雅安至昌都段横跨横断山核心地区, 铁路建设形成的交通网络将沿线生物多样性热点区域与外界相连, 导致生物入侵风险陡增。为获得区域内外来入侵植物的种类及分布特征信息, 为即将开始的铁路工程建设、生态保护及生态修复等工作提供参考, 我们在雅安–昌都段内选择43个位点各进行长度1 km、宽度20 m的样线调查。研究结果显示: 雅安–昌都段共发现外来入侵植物58种, 隶属于18科42属, 其中出现频度最高的种类依次是牛膝菊(*Galinsoga parviflora*)、秋英(*Cosmos bipinnatus*)和鬼针草(*Bidens pilosa*)。从危害等级来看, 其中10种为恶性入侵种, 16种为严重入侵种, 8种为局部入侵种, 15种为一般入侵种, 9种为有待观察种, 超过半数种类具有明显入侵性。原产地分析结果显示美洲是该区域外来入侵植物的主要原产地。基于海拔及主要河流区段的比较研究发现: 入侵植物的种类数量呈现出明显的由东向西、由低海拔向高海拔逐渐递减的趋势, 该分布格局是环境因子和人类活动共同作用的结果。结合铁路沿线入侵现状和生境特征, 本文分析了铁路建设可能造成的外来植物入侵风险, 并针对入侵的防范提出了相应的建议。

**关键词:** 新建川藏铁路; 青藏高原; 外来入侵植物; 物种组成; 分布特征

## The species composition and distributional characteristics of invasive alien plants along the new Sichuan–Tibet Railway (Ya’an to Changdu section)

Hengning Deng<sup>1</sup>, Wenbin Ju<sup>1,2</sup>, Yundong Gao<sup>1,2</sup>, Junyi Zhang<sup>1</sup>, Shiqi Li<sup>1,2</sup>, Xinfen Gao<sup>1,2\*</sup>, Bo Xu<sup>1,2\*</sup>

1 CAS Key Laboratory of Mountain Ecological Restoration and Bioresource Utilization, Ecological Restoration and Biodiversity Conservation Key Laboratory of Sichuan Province, Chengdu Institute of Biology, Chinese Academy of Sciences, Chengdu 610041

2 University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049

**Abstract:** Hengduan Mountains is a hotspot of global biodiversity and serves as an important part of the national ecological barrier. The new Sichuan–Tibet Railway (Ya’an to Changdu section) crosses the core area of the Hengduan Mountains. The transportation network formed by the railway connects the biodiversity hotspots along the route to the outside world, leading to an increased risk for biological invasions. In order to obtain information on the composition and distributional characteristics of the invasive alien plants in this region and provide references for upcoming railway construction, ecological protection, and ecological restoration, we selected 43 representative sites (1 km × 0.02 km) in the area to conduct surveys. A total of 58 invasive alien species were identified, belonging to 18 families and 42 genera. The three most frequently occurring species were *Galinsoga parviflora*, *Cosmos bipinnatus*, and *Bidens pilosa*. Ten species were considered to be the malignant invasive species, 16 serious invasions, 8 local invasions, and 15 general invasions. The damage of the remaining 9 species needs further observation. The Americas are the primary

收稿日期: 2020-01-14; 接受日期: 2020-05-12

基金项目: 生物多样性调查评估项目(2019HJ2096001006)、四川省重点研发项目(2018SZ0312)和四川省中医药管理局重大专项(2018PC005)

\* 共同通讯作者 Co-authors for Correspondence. E-mail: xfgao@cib.ac.cn; xubo@cib.ac.cn

geographical origin of invasive alien plant species in this region. A comparative study based on altitude and major rivers found that with increasing altitude and geographic extension, the number of invasive alien plants decreased significantly, and the distributional pattern was the result of the combined effects of environmental factors and human activities. Based on the status and habitat characteristics of the invasions along the railway, this study analyzed the risk of alien plant invasion caused by railway construction, and we make corresponding suggestions to prevent further invasion.

**Key words:** the new Sichuan-Tibet Railway; Tibetan Plateau; invasive alien plants; species composition; distributional characteristics

新建川藏铁路位于我国四川盆地西部和青藏高原东南部(刘孜学等, 2017), 始于成都市, 终于拉萨市, 运营总长度1,932.9 km (黄艳磊等, 2015)。整个工程始于2014年, 预期到2026年可全线通车, 其中成都至雅安段已于2018年底开通运营。雅安至昌都段线路局部具体走向尚处于可行性研究阶段, 该区段运营总长度635.94 km, 线路东起雅安市, 向西经天全县、泸定县、康定县、雅江县、理塘县、巴塘县后跨过金沙江进入西藏自治区境内, 而后经贡觉县、察雅县到达昌都市。川藏铁路雅安-昌都段沿线是全球地形地貌最为复杂、气候垂直分带最为明显的地区之一, 是全球生物多样性重要热点地区, 具有全球意义的保护价值, 也是全国生态屏障的重要组成部分(Zhang et al, 2009; Xing & Ree, 2017)。

随着全球一体化进程加快, 物种的引入、传播与扩散要比过去更为便捷, 外来物种入侵已成为当前环境变化的一个重要组成部分。外来入侵种常常对生态系统的结构和功能产生不良影响, 通过侵占本地物种的生存空间而造成本地生物多样性的丧失, 进而严重影响到当地的自然生态安全、区域经济发展和人类健康(彭少麟和向言词, 1999)。近期研究显示, 入侵植物可入侵山地低海拔地区, 并有向高海拔地区扩散的趋势(Alexander et al, 2016)。川藏铁路是中国国内第二条进藏铁路, 将为沿线的社会发展带来巨大的机遇(格勒多吉, 2019)。然而, 伴随机遇而来的还有严峻挑战, 重大工程建设会加剧对沿线脆弱敏感地区生态环境的影响, 如交通道路建设会造成生境破坏甚至丧失, 生物多样性降低, 生态系统结构和功能不稳定(郑景明等, 2011; 王增琪等, 2012; 涂美珍等, 2016; 杨永鹏等, 2018), 所形成的空白生态位为外来植物入侵创造了机会, 因而更容易遭受外来物种的入侵。此外, 铁路建设形成的交通网络将沿线生物多样性热点区域与外界

相连, 导致生物入侵风险陡增(Spellerberg, 1998; 和太平等, 2011; 杨乐等, 2016)。

一份比较清晰的外来入侵物种多样性本底资料是在国家层面上开展后续科学研究和管理的重要基础(Nel et al, 2004; 闫小玲等, 2014)。目前, 整个青藏高原地区前期的外来入侵植物调查仅涉及到林芝地区和拉萨河流域(许敏, 2015<sup>①</sup>; 杨春蕾等, 2018; 张丽等, 2018), 对于川藏铁路雅安-昌都段这个生态环境异质性突出、抵抗外部干扰能力脆弱而敏感的重要生态安全屏障区域, 外来入侵植物的入侵情况尚不清楚。为了摸清此区域外来入侵植物的本底资料, 本研究沿川藏铁路线路走向开展沿线周围地区入侵植物的调查, 旨在探讨以下问题: (1)铁路沿线外来入侵植物有多少种类? 原产地特征如何? 哪些种具有较强的入侵性? (2)沿线入侵植物的分布格局和扩散趋势如何? (3)铁路建设对当地外来入侵植物的影响如何? 有何应对策略?

## 1 调查方法

沿新建川藏铁路的线路走向, 在其中的雅安-昌都段铁路工程施工区范围内(包括主体工程和辅助工程)进行选点调查(图1)。共选取43个点位进行外来入侵植物的样线调查, 其中雅安段16个, 甘孜藏族自治州段22个, 昌都段5个。调查点位生境类型包括道路、耕地、河滩、林缘、村落、高原湿地、城郊荒地及城市绿化带等。具体信息详见附件1。

在选取的每个调查点位内, 开展长度1 km、宽度20 m的样线调查, 记录样线内外来入侵植物的种类与分布海拔, 以及样线区域的生境信息。外来入侵植物区系分析参考吴征镒(1991)、吴征镒等(2003, 2011), 外来物种危害等级参考闫小玲等(2014)划分为5个等级, 其中1级危害最严重。

<sup>①</sup> 许敏 (2015) 西藏拉萨河流域维管束植物资源调查及评价. 硕士学位论文, 西藏大学, 拉萨。



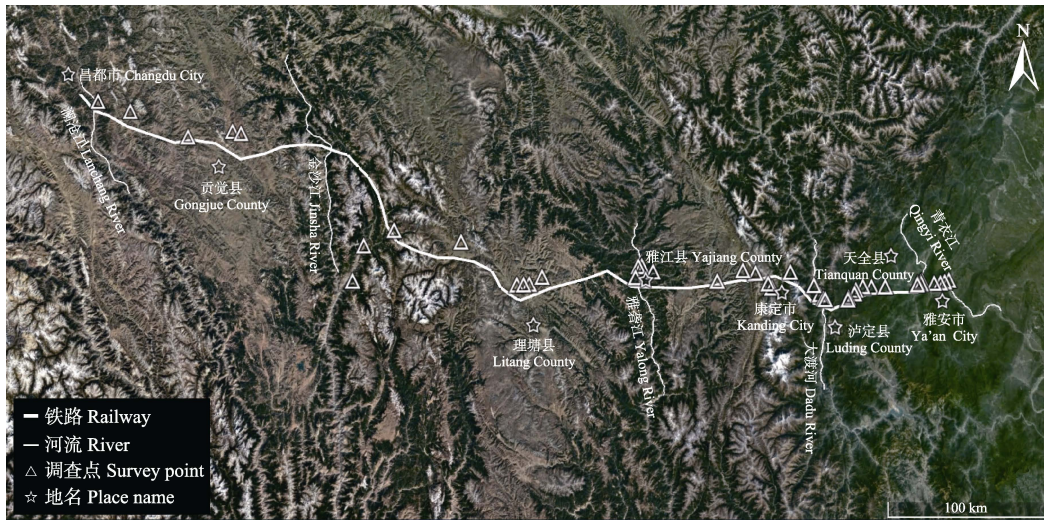


图1 新建川藏铁路(雅安-昌都段)调查点位的地理位置

Fig. 1 Geographic location of investigating sites of the new Sichuan-Tibet Railway (Ya'an to Changdu section)

## 2 结果

### 2.1 外来入侵植物种数与分布统计

在选取的43个调查点位中,有34个有外来入侵植物分布,共调查到外来入侵植物58种,隶属于18科42属(表1);其中雅安段45种,甘孜藏族自治州段38种,昌都段0种。基于主要河流区域分段统计外来入侵植物种类的结果显示,青衣江-大渡河段有45种,大渡河-雅砻江段有36种,雅砻江-金沙江段有5种,金沙江-澜沧江段有0种。在全线调查点位中,外来入侵植物种类出现最多的3个依次是:天全县始阳镇(19种)、天全县两路乡(15种)与泸定县泸桥镇(15种)。此外,全线调查过程中,未发现外来入侵植物分布的点位共有9个,其中甘孜藏族自治州有4个,昌都市有5个(附录1)。

### 2.2 外来入侵植物原产地与危害等级分析

外来入侵植物原产地分析结果显示,有35种来自美洲,占比60.34%;3种来自欧洲,占比5.17%;3种来自非洲,占比5.17%;5种来自亚洲,占比8.62%;1种来自大洋洲,占比1.72%;跨洲域分布的有11种,占比18.97%。根据外来入侵植物危害等级划分,区域内外来入侵植物危害等级从1级至5级分别有10种、16种、8种、15种及9种(表1)。

### 2.3 外来入侵植物科属及区系分析

在本次调查到的58种外来入侵植物中,菊科、豆科和苋科是物种数量最多的3科,分别有20种、7种和7种;单种科有10个:紫草科、仙人掌科、唇形

科、锦葵科、桑科、桃金娘科、紫茉莉科、商陆科、马齿苋科和玄参科。苋属(*Amaranthus*)、飞蓬属(*Erigeron*)和鬼针草属(*Bidens*)是物种数量最多的3属,分别有5种、4种和3种;单种属有紫菀属(*Aster*)、秋英属(*Cosmos*)、野茼蒿属(*Crassocephalum*)、鳢肠属(*Eclipta*)、牛膝菊属(*Galinsoga*)、千里光属(*Senecio*)等32个(表1)。

根据种子植物科的分布区类型统计,调查区域内的外来入侵植物主要为世界广布种,有12科,占比66.67%,其次是泛热带、以南半球为主的泛热带分布和东亚(热带、亚热带)及热带南美间断分布,每种类型均有2科,分别占比11.11%。

根据种子植物属的分布区类型统计,调查区域内的外来入侵植物有13种分布类型,其中世界广布型最多,有10属,占比23.81%,其次是泛热带分布与热带亚洲及热带美洲间断分布,均有7属,分别占比16.67%。

### 2.4 外来入侵植物的分布频度分析

根据43个点位的样线统计结果,出现频度最高的3个物种依次是牛膝菊(*Galinsoga parviflora*) (48.84%)、秋英(*Cosmos bipinnatus*) (37.21%)和鬼针草(*Bidens pilosa*) (34.88%)。出现频度超过10%的物种有19个,仅在其中一条样线出现的外来入侵物种有18种,其出现频度为2.33%(表1,附录1)。

### 2.5 外来入侵植物分布与海拔变化的相关性分析

本研究布设的43条样线分布在海拔598-4,156 m

表1 新建川藏铁路(雅安-昌都段)外来入侵植物种类、原产地、频度(F, %)及危害等级(TD)

Table 1 The species composition, origin, frequency (F, %) and threat grade (TD) of invasive alien plants in the new Sichuan-Tibet Railway (Ya'an to Changdu section)

物种 Species	产地 Origin	F	TD	物种 Species	产地 Origin	F	TD
<b>苋科 Amaranthaceae</b>				<b>土荆芥 D. ambrosioides</b> 美洲 America 4.65 1			
<b>莲子草属 Alternanthera</b>				<b>旋花科 Convolvulaceae</b>			
喜旱莲子草 A. philoxeroides	美洲 America	18.60	1	<b>番薯属 Ipomoea</b>			
刺花莲子草 A. pungens	美洲 America	4.65	2	牵牛 I. nil	美洲 America	4.65	2
<b>苋属 Amaranthus</b>				圆叶牵牛 I. purpurea	美洲 America	16.28	1
凹头苋 A. blitum	美洲 America	9.30	2	<b>豆科 Fabaceae</b>			
老鹳谷 A. cruentus	美洲 America	6.98	3	<b>苜蓿属 Medicago</b>			
绿穗苋 A. hybridus	美洲 America	4.65	2	南苜蓿 M. polymorpha	跨洲 Cross continent	4.65	4
千穗谷 A. hypochondriacus	美洲 America	2.33	3	紫苜蓿 M. sativa	亚洲 Asia	4.65	4
苋 A. tricolor	亚洲 Asia	9.30	3	<b>草木犀属 Melilotus</b>			
<b>菊科 Asteraceae</b>				白花草木犀 M. albus	跨洲 Cross continent	11.63	4
<b>紫菀属 Aster</b>				草木犀 M. officinalis	跨洲 Cross continent	2.33	4
钻叶紫菀 A. subulatus	美洲 America	16.28	1	<b>车轴草属 Trifolium</b>			
<b>鬼针草属 Bidens</b>				红车轴草 T. pratense	跨洲 Cross continent	6.98	2
婆婆针 B. bipinnata	美洲 America	2.33	3	白车轴草 T. repens	跨洲 Cross continent	27.91	2
大狼把草 B. frondosa	美洲 America	2.33	1	<b>野豌豆属 Vicia</b>			
鬼针草 B. pilosa	美洲 America	34.88	1	长柔毛野豌豆 V. villosa	跨洲 Cross continent	2.33	4
<b>金鸡菊属 Coreopsis</b>				<b>唇形科 Lamiaceae</b>			
剑叶金鸡菊 C. lanceolata	美洲 America	2.33	3	<b>鼠尾草属 Salvia</b>			
两色金鸡菊 C. tinctoria	美洲 America	9.30	5	一串红 S. splendens	美洲 America	4.65	5
<b>秋英属 Cosmos</b>				<b>锦葵科 Malvaceae</b>			
秋英 C. bipinnatus	美洲 America	37.21	5	<b>木槿属 Hibiscus</b>			
<b>野茼蒿属 Crassocephalum</b>				野西瓜苗 H. trionum	非洲 Asia	2.33	4
野茼蒿 C. crepidioides	非洲 Africa	25.58	2	<b>桑科 Moraceae</b>			
<b>鳢肠属 Eclipta</b>				<b>大麻属 Cannabis</b>			
鳢肠 E. prostrata	美洲 America	2.33	4	大麻 C. sativa	亚洲 Asia	4.65	4
<b>飞蓬属 Erigeron</b>				<b>桃金娘科 Myrtaceae</b>			
一年蓬 E. annuus	美洲 America	25.58	1	<b>桉属 Eucalyptus</b>			
小飞蓬 E. canadensis	美洲 America	27.91	1	桉 E. robusta	大洋洲 Oceania	2.33	5
苏门白酒草 E. sumatrensis	美洲 America	16.28	1	<b>紫茉莉科 Nyctaginaceae</b>			
香花草 E. bonariensis	美洲 America	25.58	2	<b>紫茉莉属 Mirabilis</b>			
<b>牛膝菊属 Galinsoga</b>				紫茉莉 M. jalapa	美洲 America	2.33	2
牛膝菊 G. parviflora	美洲 America	48.84	2	<b>商陆科 Phytolaccaceae</b>			
<b>千里光属 Senecio</b>				<b>商陆属 Phytolacca</b>			
欧洲千里光 S. vulgaris	欧洲 Europe	20.93	4	垂序商陆 P. americana	美洲 America	11.63	2
<b>苦苣菜属 Sonchus</b>				<b>禾本科 Poaceae</b>			
花叶滇苦菜 S. asper	跨洲 Cross continent	6.98	4	<b>燕麦属 Avena</b>			
苦苣菜 S. oleraceus	跨洲 Cross continent	13.95	4	野燕麦 A. fatua	跨洲 Cross continent	16.28	2
<b>万寿菊属 Tagetes</b>				<b>雀麦属 Bromus</b>			
万寿菊 T. erecta	美洲 America	2.33	5	扁穗雀麦 B. catharticus	美洲 America	4.65	2
<b>蒲公英属 Taraxacum</b>				黑麦草属 Lolium			
药用蒲公英 T. officinale	欧洲 Europe	2.33	4	黑麦草 L. perenne	欧洲 Europe	2.33	4
<b>百日菊属 Zinnia</b>				雀稗属 Paspalum			
百日菊 Z. elegans	美洲 America	9.30	5	毛花雀稗 P. dilatatum	美洲 America	4.65	3
<b>落葵科 Basellaceae</b>				狗尾草属 Setaria			
<b>落葵薯属 Anredera</b>				棕叶狗尾草 S. palmifolia	非洲 Africa	18.60	4
落葵薯 A. cordifolia	美洲 America	9.30	1	<b>马齿苋科 Portulacaceae</b>			
<b>落葵属 Basella</b>				<b>土人参属 Talinum</b>			
落葵 B. alba	跨洲 Cross continent	6.98	5	土人参 T. paniculatum	美洲 America	2.33	4
<b>紫草科 Boraginaceae</b>				<b>玄参科 Scrophulariaceae</b>			
<b>聚合草属 Symphytum</b>				<b>婆婆纳属 Veronica</b>			
聚合草 S. officinale	跨洲 Cross continent	2.33	5	阿拉伯婆婆纳 V. persica	亚洲 Asia	2.33	3
<b>仙人掌科 Cactaceae</b>				<b>茄科 Solanaceae</b>			
<b>仙人掌属 Opuntia</b>				<b>曼陀罗属 Datura</b>			
梨果仙人掌 O. ficus-indica	美洲 America	2.33	2	曼陀罗 D. stramonium	美洲 America	16.28	2
<b>藜科 Chenopodiaceae</b>				<b>假酸浆属 Nicandra</b>			
<b>藜属 Chenopodium</b>				假酸浆 N. physalodes	美洲 America	4.65	3
杖藜 C. giganteum	亚洲 Asia	2.33	5	<b>茄属 Solanum</b>			
<b>刺藜属 Dysphania</b>				喀西茄 S. aculeatissimum	美洲 America	6.98	2



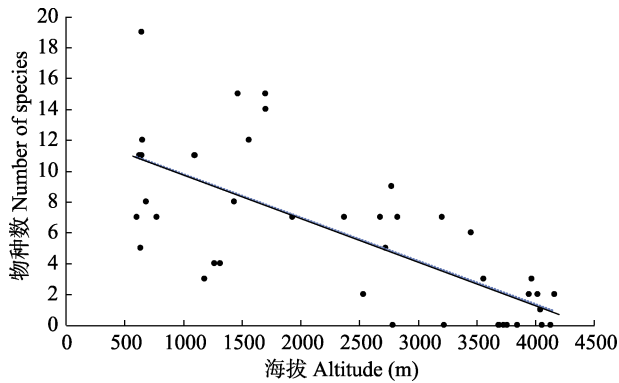


图2 新建川藏铁路(雅安-昌都段)外来入侵植物物种数与海拔相关性分析

Fig. 2 Correlation analysis on the number of invasive alien species and altitude in the new Sichuan-Tibet Railway (Ya'an to Changdu section)

范围内, 跨度3,558 m。区域内外来入侵物种主要分布在海拔3,200 m以下区域, 在9个没有入侵物种记录的样线中, 有8个的海拔高度超过3,200 m。物种分布与海拔变化的相关性分析结果显示二者为负相关性; 伴随海拔高度的提升, 外来入侵植物的种类逐渐减少(图2)。

### 3 讨论

#### 3.1 外来入侵植物种类及危害特征

川藏铁路(雅安-昌都段)沿线入侵植物以陆生草本的菊科、豆科、苋科和禾本科植物为主, 这些植物具有超强的繁殖能力和适应性, 比较容易占领空地和排挤本地植物种类而成为主要外来入侵类群。从入侵植物区系起源来看, 世界分布类型起源的物种具有广泛的气候适应能力, 无论从科级水平还是属级水平都占据最高的比例。从原产地信息来看, 该区域外来入侵植物多数起源于美洲, 这与我国其他地区入侵植物的研究结论一致(徐海根等, 2004; 鞠建文等, 2011; 闫小玲等, 2014; 蒋奥林等, 2017, 2018; 石青等, 2017; 严靖等, 2017; 杨小艳等, 2017), 表明来自美洲的植物种类能在我国找到广泛适生区, 并有可能表现出入侵性。本调查区域内, 外来入侵植物危害等级属于第1级至第3级的种类具有明显入侵性, 共34种, 占总数的56.67%, 表明这一区域外来物种的入侵风险不容小觑, 应引起高度重视。就外来入侵植物在区域内的分布频度而言, 鬼针草、牛膝菊及秋英分布频度最高, 前两种植物在国内大部分地区均表现出很强的入侵性; 秋英在

青藏高原地区也被称作“格桑花”, 具有深远的文化意义, 在高海拔地区被广泛传播, 局部成灾, 在今后的生产及生活中应多加控制。

#### 3.2 地理分布格局和扩散趋势

基于横断山区主要河流对高原陆地由东向西的自然切割分段, 可将本文调查区域依次划分为青衣江-大渡河段、大渡河-雅砻江段、雅砻江-金沙江段及金沙江-澜沧江段, 整个区段由青藏高原的第二级阶梯深入到第三级阶梯腹地(蒋捷和杨昕, 2009) (图1)。按主要河流划分, 铁路沿线各区段内调查到的外来入侵植物种类由东至西随着地形阶梯的跃进, 物种数量呈现明显的递减趋势(45-36-5-0)。其中雅砻江段的阻隔作用最为突出, 可能原因是青衣江-雅砻江区域自古以来较为频繁的人类活动, 为部分外来入侵植物提供了“搭便车服务”。此外, 由于河流的纵向深切, 该区域在局部沟谷地带具有适宜的小气候供外来入侵植物繁殖生长, 而在越过雅砻江进入高原腹地后, 气候环境加剧恶化, 适宜生境消失殆尽, 所以雅砻江至澜沧江段就成了大多数外来入侵植物的“生命禁区”。

由图2可知, 铁路沿线外来入侵植物种类分布与海拔呈现明显的负相关性。由于高原台面的快速隆升及横断山区南北走向的河流的地理阻隔, 多数外来入侵植物被有效阻隔在青衣江至雅砻江段海拔3,200 m以下的区域。本次调查中发现海拔3,200 m以上仍有分布记录的外来入侵植物仅7种, 分别是秋英、牛膝菊、欧洲千里光(*Senecio vulgaris*)、白车轴草(*Trifolium repens*)、黑麦草(*Lolium perenne*)、野燕麦(*Avena fatua*)及两色金鸡菊(*Coreopsis tinctoria*) (附录1)。它们的引入途径可分为以下几种情况: 牛膝菊、欧洲千里光和野燕麦属于杂草, 为无意引入, 可能是伴随当地农牧生产与城镇建设等活动而传播; 黑麦草和白车轴草作为高原牧草有意引入; 秋英和两色金鸡菊均作为高原地区景观植物有意引入。由上可知, 3,200 m的海拔高度可粗略视为该区域大部分外来入侵植物分布的上限, 很难有外来入侵植物仅通过自然传播的方式能入侵更高的海拔区域。

从入侵生境来看, 外来入侵植物种类出现最多的是天全县始阳镇样点, 其生境类型为城郊荒地, 其次是天全县两路乡与泸定县泸桥镇样点, 二者生境类型均为村落; 而林缘、湿地等原始生境类

型入侵种类相对较少(附录1)。在本次调查范围内,城郊荒地及村落周围是入侵植物种类最丰富的区域,这符合外来入侵植物的入侵特性,即在一定自然条件下,人为干扰因子越复杂、干扰程度越强,遭受外来植物入侵的风险越高,外来植物的危害程度也越大。

综上所述,入侵植物的种类数量呈现出由东向西、由低海拔向高海拔逐渐递减的趋势。从大空间尺度来看,入侵植物的分布格局是环境因子和人类活动共同作用的结果,而从小尺度上看,人类活动是影响外来入侵种分布和扩散的主要因素。

### 3.3 铁路建设对当地外来入侵植物的影响及应对策略

道路交通建设在促进城市化和地区经济发展的同时也给生态系统带来不利影响(王辰星等, 2020)。铁路建设对外来入侵植物的影响主要表现在铁路建设过程中和建成运行两个时期。铁路工程施工建设期间对原生植被的干扰和破坏是比较大的,沿线造成的栖息地破坏和形成的裸地可能成为外来物种的入侵通道,特别是那些生活史较短、种子量大且扩散繁殖快的一年生草本植物,将有可能给当地的生态安全和经济造成严重危害。运营过程中频繁的交通运输增加了外来入侵植物种子或其他繁殖体的扩散机会,极易造成一些具有较强生态适应性的物种(如牛膝菊、鬼针草)迅速入侵沿线空旷生境和局部气候适宜地区(如高原腹地较低海拔的干热河谷地带),影响到当地的自然生态安全、区域经济发展和人类健康。此外,铁路的建设和运行必然会带动沿线地区的经济发展和人员聚集,将在一定程度上加大人类活动对生态系统的影响,使外来物种入侵更容易发生。

川藏铁路工程区是全球生物多样性保护热点及关键区域之一,也是我国不可替代的国家生态安全屏障区。虽然外来植物需要经历“传播-定居-建群-扩散-侵占”等一系列过程而最终暴发造成危害,但它们的扩散是非常迅速的。因此,加强入侵前的预防比入侵后的控制会更有效且代价更小。防范应对建议主要包括以下几个方面:(1)在线路设计、临时用地选址和施工过程中应尽量避免和减少对土壤和原生植被的破坏,并及时对施工迹地进行恢复,减少外来入侵植物赖以生存的生境;(2)加强铁路运输过程中外来物种的监管,降低无意引入的概率;

(3)对铁路沿线的土壤、植被等生境改变敏感环节开展长期、定时、定点的观测与监控,提高预警意识;(4)建立外来入侵植物风险评价体系,为制定管理策略和相关政策等提供依据;(5)加强科普教育,培养群众对外来入侵植物的辨识能力,宣讲外来入侵植物对社会经济、生态系统、人类健康等的危害,进而减少和避免外来入侵植物的人为传播途径。

### 参考文献

- Alexander JM, Lembrechts JJ, Cavieres LA, Daehler C, Haider S, Kueffer C, Liu G, McDougall K, Milbau A, Pauchard A, Rew LJ, Seipel T (2016) Plant invasions into mountains and alpine ecosystems: Current status and future challenges. *Alpine Botany*, 126, 89–103.
- Geleduoji (2019) The construction of the regional central city in the construction of the Sichuan-Tibet Railway. *Contemporary County Economy*, 8(1), 54–55. (in Chinese) [格勒多吉 (2019) 以川藏铁路建设培塑区域中心城市. 当代县域经济, 8(1), 54–55.]
- Huang YL, Deng JQ, Zhang HW (2015) Schematic study on limiting gradient of Chengdu-Lhasa Railway. *High Speed Railway Technology*, 6(3), 97–101. (in Chinese with English abstract) [黄艳磊, 邓军桥, 张红伟 (2015) 川藏铁路限制坡度方案研究. 高速铁路技术, 6(3), 97–101.]
- He TP, Li YM, Lu SF, Liu XX, Wen XF, Tang ZG, Chen Y, Luo Q (2011) Investigation and study on the alien invasive plants along Nan-You Expressway of Guangxi. *Guangxi Forestry Science*, 40, 277–280. (in Chinese with English abstract) [和太平, 李玉梅, 陆山风, 刘晓星, 文祥凤, 唐忠国, 陈燕, 罗清 (2011) 广西南友高速公路路域外来入侵植物调查研究. 广西林业科学, 40, 277–280.]
- Jiang AL, Zhu SS, Chen YQ, Guo XM, Wang RJ (2018) Alien invasive plants in Hong Kong, China. *Guihaia*, 38, 289–298. (in Chinese with English abstract) [蒋奥林, 朱双双, 陈雨晴, 郭晓明, 王瑞江 (2018) 中国香港外来入侵植物. 广西植物, 38, 289–298.]
- Jiang AL, Zhu SS, Li XY, Chen YQ, Guo XM, Li SY, Wang FG, Wang RJ (2017) Dynamic changes in alien invasive plants in Guangzhou during 2008–2016. *Journal of Tropical and Subtropical Botany*, 25, 288–298. (in Chinese with English abstract) [蒋奥林, 朱双双, 李晓瑜, 陈雨晴, 郭晓明, 李仕裕, 王发国, 王瑞江 (2017) 2008–2016年间广州市外来入侵植物的变化分析. 热带亚热带植物学报, 25, 288–298.]
- Jiang J, Yang X (2009) Quantitative segmentation of the three gradient terrain of China based on DEM. *Geomatics World*, 7(1), 8–13. (in Chinese with English abstract) [蒋捷, 杨昕 (2009) 基于DEM中国地势三大阶梯定量划分. 地理信息世界, 7(1), 8–13.]
- Ju JG, Wang N, Guo YJ, Zhou XJ, Wu XX (2011) Current situation analysis of invasive plant in Jiangxi Province.

Journal of Jinggangshan University (Natural Science), 32(1), 126–130. (in Chinese with English abstract) [鞠建文, 王宁, 郭永久, 周小军, 吴星星 (2011) 江西省外来入侵植物现状分析. 井冈山大学学报(自然科学版), 32(1), 126–130.]

- Liu ZX, Zeng YP, Zhou S, Yu K (2017) Research and implementation of canyon wind characteristics monitoring system along Sichuan-Tibet Railway. *High Speed Railway Technology*, 8(2), 29–34. (in Chinese with English abstract) [刘孜学, 曾永平, 周帅, 虞凯 (2017) 川藏铁路峡谷风特性监测系统的方案研究及实现高速. *高速铁路技术*, 8(2), 29–34.]
- Nel JL, Richardson DM, Rouget M, Mgidu TN, Mdzeke N, Le Maitre DC, van Wilgen BW, Schonegevel L, Henderson L, Naser S (2004) A proposed classification of invasive alien plant species in South Africa: Towards prioritizing species and areas for management action. *South African Journal of Science*, 100, 53–64.
- Peng SL, Xiang YC (1999) The invasion of exotic plants and effects of ecosystems. *Acta Ecologica Sinica*, 19, 560–568. (in Chinese with English abstract) [彭少麟, 向言词 (1999) 植物外来种入侵及其对生态系统的影响. *生态学报*, 19, 560–568.]
- Sellersberg I (1998) Ecological effects of roads and traffic: A literature review. *Global Ecology and Biogeography*, 7, 317–333.
- Shi Q, Chen X, Luo XJ, Chen FX, Ren XH (2017) Investigation and analysis on alien invasive plants in Beijing, Tianjin, and Hebei Province. *Journal of Biosafety*, 26, 215–223. (in Chinese with English abstract) [石青, 陈雪, 罗雪晶, 陈凤新, 任晓鸿 (2017) 京津冀外来入侵植物的种类调查与分析. *生物安全学报*, 26, 215–223.]
- Tu MZ, Zhang ZX, Dai WW (2016) The impact of mountain highway construction on forest ecological environment along the route. *Journal of Yibin University*, 16(6), 108–111. (in Chinese with English abstract) [涂美珍, 张正雄, 戴伟文 (2016) 山区公路建设对沿线森林生态环境的影响. *宜宾学院学报*, 16(6), 108–111.]
- Wang CX, Xu S, Zhang TH, Zhang XR, Wu G (2020) Relationship analysis on road network expansion and ecological environmental pressure change: Case study of Xiamen. *Acta Ecologica Sinica*, 40(2), 1–5. (in Chinese with English abstract) [王辰星, 徐舒, 张天海, 张小瑞, 吴钢 (2020) 路网扩张与生态环境压力变化的关系研究——以厦门市为例. *生态学报*, 40(2), 1–5.]
- Wang ZQ, Gao JZ (2012) Investigation on alien invasive plants in Henan Expressway. *Soil and Water Conservation in China*, (12), 47–49. (in Chinese) [王增琪, 高均昭 (2012) 河南高速公路中的外来入侵植物调查. *中国水土保持*, (12), 47–49.]
- Wu ZY (1991) Areal-types of the Chinese genera seeds plants. *Acta Botanica Yunnanica*, 13(S4), 1–139. (in Chinese with English abstract) [吴征镒 (1991) 中国种子植物属的分布区类型. *云南植物研究*, 13(S4), 1–139.]
- 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, 李德珠, 彭华 (2011) 中国种子植物区系地理. 科学出版社, 北京.]
- Wu ZY, Zhou ZK, Li DZ, Peng H, Sun H (2003) The areal-types of the world families of seed plants. *Acta Botanica Yunnanica*, 25, 245–257. (in Chinese with English abstract) [吴征镒, 周浙昆, 李德珠, 彭华, 孙航 (2003) 世界种子植物科的分布类型系统. *云南植物研究*, 25, 245–257.]
- Xing Y, Ree RH (2017) Uplift-driven diversification in the Hengduan Mountains, a temperate biodiversity hotspot. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 114, E3444–E3451.
- Xu HG, Qiang S, Han ZM, Guo JY, Huang ZG, Sun HY, He SP, Ding H, Wu HR, Wan FH (2004) The distribution and introduction pathway of alien invasive species in China. *Biodiversity Science*, 12, 626–638. (in Chinese with English abstract) [徐海根, 强胜, 韩正敏, 郭建英, 黄宗国, 孙红英, 何舜平, 丁晖, 吴海荣, 万方浩 (2004) 中国外来入侵物种的分布与传入路径分析. *生物多样性*, 12, 626–638.]
- Yan J, Yan XL, Wang ZH, Li HR, Ma JS (2017) Distribution pattern and rating of alien invasive plants in Anhui Province. *Plant Science Journal*, 35, 679–690. (in Chinese with English abstract) [严靖, 闫小玲, 王樟华, 李惠茹, 马金双 (2017) 安徽省外来入侵植物的分布格局及其等级划分. *植物科学学报*, 35, 679–690.]
- Yan XL, Liu QR, Shou HY, Zeng XF, Zhang Y, Chen L, Liu Y, Ma HY, Qi SY, Ma JS (2014) The categorization and analysis on the geographic distribution patterns of Chinese alien invasive plants. *Biodiversity Science*, 22, 667–676. (in Chinese with English abstract) [闫小玲, 刘全儒, 寿海洋, 曾宪锋, 张勇, 陈丽, 刘演, 马海英, 齐淑艳, 马金双 (2014) 中国外来入侵植物的等级划分与地理分布格局分析. *生物多样性*, 22, 667–676.]
- Yang CL, Luo J, Lan JJ (2018) Index system for risk assessment of alien plant invasion in Nyingchi, Tibet Autonomous Region, China. *Journal of Plateau Agriculture*, (2), 167–175. (in Chinese with English abstract) [杨春蕾, 罗建, 拦继酒 (2018) 西藏林芝市外来植物入侵风险评估指标体系. *高原农业*, (2), 167–175.]
- Yang L, Li JR, Cao J, Cang-Jue ZM, Li LX (2016) A brief analysis of risk of invasive species caused by the Tibetan Plateau railway construction. *The Administration and Technique of Environmental Monitoring*, 28(3), 61–64. (in Chinese with English abstract) [杨乐, 李继荣, 曹建, 仓决卓玛, 李来兴 (2016) 浅析青藏高原铁路建设的外来物种入侵风险. *环境监测管理与技术*, 28(3), 61–64.]
- Yang XY, Deng HP, Guo J, Huang LY (2017) Risk assessment of alien invasive plants in the Jinyun-Mountain National Nature Reserve and countermeasures for their prevent and control. *Journal of Southwest University (Natural Science Edition)*, 39(7), 57–63. (in Chinese with English abstract)



- [杨小艳, 邓洪平, 郭金, 黄龙仪 (2017) 缙云山国家级自然保护区入侵植物风险评估及防控对策研究. 西南大学学报(自然科学版), 39(7), 57-63.]
- Yang YP, Meng JB, Han LW, Li Y, Cai HC, Zhu ZR (2018) The response of the permafrost to the global climate change in the Qinghai-Tibet railway project corridor. *Chinese Railway Science*, 39(1), 1-7. (in Chinese with English abstract) [杨永鹏, 孟进宝, 韩龙武, 李勇, 蔡汉成, 朱兆荣 (2018) 青藏铁路工程走廊多年冻土对全球气候变化的响应. 中国铁道科学, 39(1), 1-7.]
- Zhang DC, Boufford DE, Ree RH, Sun H (2009) The 29° N latitudinal line: An important division in the Hengduan Mountains, a biodiversity hotspot in Southwest China. *Nordic Journal of Botany*, 27, 405-412.
- Zhang L, Qiu XY, Tu YL, Wen XM, Luo J (2018) Three alien species and one new record of wild species in Tibet. *Journal of Plant Resources and Environment*, 27(4), 113-114. (in Chinese with English abstract) [张丽, 仇晓玉, 土艳丽, 文雪梅, 罗建 (2018) 西藏外来植物3种及野生植物新记录1种. 植物资源与环境学报, 27(4), 113-114.]
- Zheng JM, Xu M, Sun Y, Wan HL, Liang TJ (2011) Comparison of roadside alien plant composition inside and outside Lushan Nature Reserve, Jiangxi Province. *Journal of Beijing Forestry University*, 33(3), 51-56. (in Chinese with English abstract) [郑景明, 徐满, 孙燕, 万慧霖, 梁同军 (2011) 庐山自然保护区内外公路路缘外来植物组成对比. 北京林业大学学报, 33(3), 51-56.]
- (责任编辑: 丁建清 责任编辑: 黄祥忠)

## 附录 Supplementary Material

### 附录1 新建川藏铁路(雅安-昌都段)沿线43条样线的基本信息及调查结果

Appendix 1 Basic information and investigate results of 43 line transects along the new Sichuan-Tibet Railway (Ya'an to Changdu section)

<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2020018-1.pdf>

邓亨宁, 鞠文彬, 高云东, 张君议, 李诗琦, 高信芬, 徐波 (2020) 新建川藏铁路(雅安-昌都段)沿线外来入侵植物种类及分布特征. 生物多样性, 28, 1174-1181.

<http://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2020018>

### 附录1 新建川藏铁路(雅安-昌都段)沿线43条样线的基本信息及调查结果

#### Appendix 1 Basic information and investigate results of 43 line transects along the new Sichuan-Tibet Railway (Ya'an to Changdu section)

地理位置 Geographical position	海拔 Altitude (m)	生境 Habitat	物种数 No. of species	物种 Species
<b>雅安段 Ya'an section</b>				
青衣江至大渡河段 Qingyi River to Dadu River section				
雅安市北郊镇	591-598	城郊荒地	7	小飞蓬 <i>Erigeron canadensis</i> , 喜旱莲子草 <i>Alternanthera philoxeroides</i> , 鬼针草 <i>Bidens pilosa</i> , 棕叶狗尾草 <i>Setaria palmifolia</i> , 野燕麦 <i>Avena fatua</i> , 香丝草 <i>Conyza bonariensis</i> , 鳢肠 <i>Eclipta prostrata</i>
雅安市北郊镇	630-652	村落旁	5	小飞蓬 <i>Erigeron canadensis</i> , 喜旱莲子草 <i>Alternanthera philoxeroides</i> , 鬼针草 <i>Bidens pilosa</i> , 棕叶狗尾草 <i>Setaria palmifolia</i> , 香丝草 <i>Conyza bonariensis</i>
雅安市北郊镇	613-640	村落旁	11	苏门白酒草 <i>Erigeron sumatrensis</i> , 牛膝菊 <i>Galinsoga parviflora</i> , 喜旱莲子草 <i>Alternanthera philoxeroides</i> , 鬼针草 <i>Bidens pilosa</i> , 落葵薯 <i>Anredera cordifolia</i> , 棕叶狗尾草 <i>Setaria palmifolia</i> , 野苘蒿 <i>Crassocephalum crepidioides</i> , 香丝草 <i>Conyza bonariensis</i> , 喀西茄 <i>Solanum aculeatissimum</i> , 土人参 <i>Talinum paniculatum</i> , 桉 <i>Eucalyptus robusta</i>
天全县始阳镇	646-657	城郊荒地	12	苏门白酒草 <i>Erigeron sumatrensis</i> , 老鸦谷 <i>Amaranthus cruentus</i> , 小飞蓬 <i>Erigeron canadensis</i> , 牛膝菊 <i>Galinsoga parviflora</i> , 喜旱莲子草 <i>Alternanthera philoxeroides</i> , 鬼针草 <i>Bidens pilosa</i> , 白车轴草 <i>Trifolium repens</i> , 圆叶牵牛 <i>Ipomoea purpurea</i> , 野苘蒿 <i>Crassocephalum crepidioides</i> , 香丝草 <i>Conyza bonariensis</i> , 垂序商陆 <i>Phytolacca americana</i> , 凹头苋 <i>Amaranthus blitum</i>
天全县始阳镇	639-646	城郊荒地	19	苏门白酒草 <i>Erigeron sumatrensis</i> , 老鸦谷 <i>Amaranthus cruentus</i> , 小飞蓬 <i>Erigeron canadensis</i> , 绿穗苋 <i>Amaranthus hybridus</i> , 牛膝菊 <i>Galinsoga parviflora</i> , 钻叶紫菀 <i>Aster subulatus</i> , 喜旱莲子草 <i>Alternanthera philoxeroides</i> , 鬼针草 <i>Bidens pilosa</i> , 假酸浆 <i>Nicandra physalodes</i> , 白车轴草 <i>Trifolium repens</i> , 紫茉莉 <i>Mirabilis jalapa</i> , 一串红 <i>Salvia splendens</i> , 百日菊 <i>Zinnia elegans</i> , 落葵薯 <i>Anredera cordifolia</i> , 棕叶狗尾草 <i>Setaria palmifolia</i> , 圆叶牵牛 <i>Ipomoea purpurea</i> , 秋英 <i>Cosmos bipinnatus</i> , 苦苣菜 <i>Sonchus oleraceus</i> , 香丝草 <i>Conyza bonariensis</i>
天全县飞仙关镇	667-678	城郊荒地	8	小飞蓬 <i>Erigeron canadensis</i> , 牛膝菊 <i>Galinsoga parviflora</i> , 喜旱莲子草 <i>Alternanthera philoxeroides</i> , 鬼针草 <i>Bidens pilosa</i> , 落葵薯 <i>Anredera cordifolia</i> , 野苘蒿 <i>Crassocephalum crepidioides</i> , 香丝草 <i>Conyza bonariensis</i> , 垂序商陆 <i>Phytolacca americana</i>
天全县两路乡	1,309-1,464	沟谷林缘	4	白车轴草 <i>Trifolium repens</i> , 牵牛 <i>Ipomoea nil</i> , 一年蓬 <i>Erigeron annuus</i> , 野苘蒿 <i>Crassocephalum crepidioides</i>
天全县飞仙关镇	636-647	城郊荒地	11	苏门白酒草 <i>Erigeron sumatrensis</i> , 绿穗苋 <i>Amaranthus hybridus</i> , 苋 <i>Amaranthus tricolor</i> , 鬼针草 <i>Bidens pilosa</i> , 落葵薯 <i>Anredera cordifolia</i> , 棕叶狗尾草 <i>Setaria palmifolia</i> , 圆叶牵牛 <i>Ipomoea purpurea</i> , 野苘蒿 <i>Crassocephalum crepidioides</i> , 香丝草 <i>Conyza bonariensis</i> , 落葵 <i>Basella alba</i> , 垂序商陆 <i>Phytolacca americana</i>
天全县紫石乡	1,090-1,135	沟谷林缘	11	苏门白酒草 <i>Erigeron sumatrensis</i> , 小飞蓬 <i>Erigeron canadensis</i> , 牛膝菊 <i>Galinsoga parviflora</i> , 钻叶紫菀 <i>Aster subulatus</i> , 鬼针草 <i>Bidens pilosa</i> , 棕叶狗尾草 <i>Setaria palmifolia</i> , 一年蓬 <i>Erigeron annuus</i> , 野苘蒿 <i>Crassocephalum crepidioides</i> , 香丝草 <i>Conyza bonariensis</i> , 垂序商陆 <i>Phytolacca americana</i> , 大麻 <i>Cannabis sativa</i>
天全县两路乡	1,428-1,432	城郊荒地	8	牛膝菊 <i>Galinsoga parviflora</i> , 鬼针草 <i>Bidens pilosa</i> , 白车轴草 <i>Trifolium repens</i> , 秋英 <i>Cosmos bipinnatus</i> , 欧洲千里光 <i>Senecio vulgaris</i> , 一年蓬 <i>Erigeron annuus</i> , 香丝草 <i>Conyza bonariensis</i> , 扁穗雀麦 <i>Bromus catharticus</i>
天全县两路乡	1,450-1,469	村落旁	15	苏门白酒草 <i>Erigeron sumatrensis</i> , 牛膝菊 <i>Galinsoga parviflora</i> , 钻叶紫菀 <i>Aster subulatus</i> , 喜旱莲子草 <i>Alternanthera philoxeroides</i> , 鬼针草 <i>Bidens pilosa</i> , 白车轴草 <i>Trifolium repens</i> , 红车轴草 <i>Trifolium pratense</i> , 牵牛 <i>Ipomoea nil</i> , 欧洲千里光 <i>Senecio vulgaris</i> , 一年蓬 <i>Erigeron annuus</i> , 花叶滇苦菜 <i>Sonchus asper</i> , 长柔毛野豌豆 <i>Vicia villosa</i> , 药用蒲公英 <i>Taraxacum officinale</i> , 杖藜 <i>Chenopodium giganteum</i> , 阿拉伯婆婆纳 <i>Veronica persica</i>

邓亨宁, 鞠文彬, 高云东, 张君议, 李诗琦, 高信芬, 徐波 (2020) 新建川藏铁路(雅安-昌都段)沿线外来入侵植物种类及分布特征. 生物多样性, 28, 1174-1181.

<http://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2020018>

地理位置 Geographical position	海拔 Altitude (m)	生境 Habitat	物种数 No. of species	物种 Species
天全县多营镇	763-768	村落旁	7	小飞蓬 <i>Erigeron canadensis</i> , 牛膝菊 <i>Galinsoga parviflora</i> , 鬼针草 <i>Bidens pilosa</i> , 棕叶狗尾草 <i>Setaria palmifolia</i> , 土荆芥 <i>Dysphania ambrosioides</i> , 野苘蒿 <i>Crassocephalum crepidioides</i> , 香丝草 <i>Conyza bonariensis</i>
天全县飞仙关镇	620-628	河滩耕地	11	小飞蓬 <i>Erigeron canadensis</i> , 牛膝菊 <i>Galinsoga parviflora</i> , 钻叶紫菀 <i>Aster subulatus</i> , 喜旱莲子草 <i>Alternanthera philoxeroides</i> , 鬼针草 <i>Bidens pilosa</i> , 秋英 <i>Cosmos bipinnatus</i> , 一年蓬 <i>Erigeron annuus</i> , 白花草木犀 <i>Melilotus albus</i> , 苦苣菜 <i>Sonchus oleraceus</i> , 两色金鸡菊 <i>Coreopsis tinctoria</i> , 大狼把草 <i>Bidens frondosa</i>
天全县鱼泉乡	1,175-1,198	沟谷林缘	3	小飞蓬 <i>Erigeron canadensis</i> , 牛膝菊 <i>Galinsoga parviflora</i> , 垂序商陆 <i>Phytolacca americana</i>
天全县紫石乡	1,094-1,128	河滩	11	苏门白酒草 <i>Erigeron sumatrensis</i> , 小飞蓬 <i>Erigeron canadensis</i> , 绿穗苋 <i>Amaranthus hybridus</i> , 牛膝菊 <i>Galinsoga parviflora</i> , 钻叶紫菀 <i>Aster subulatus</i> , 一串红 <i>Salvia splendens</i> , 花叶滇苦菜 <i>Sonchus asper</i> , 落葵 <i>Basella alba</i> , 毛花雀稗 <i>Paspalum dilatatum</i> , 大麻 <i>Cannabis sativa</i> , 凹头苋 <i>Amaranthus blitum</i>
天全县紫石乡	1,260-1,282	沟谷林缘	4	牛膝菊 <i>Galinsoga parviflora</i> , 一年蓬 <i>Erigeron annuus</i> , 野苘蒿 <i>Crassocephalum crepidioides</i> , 扁穗雀麦 <i>Bromus catharticus</i>
<b>甘孜段 Ganzi section</b>				
大渡河至雅砻江段 Dadu River to Yalong River section				
泸定县泸桥镇	1,694-1,701	村落旁	15	小飞蓬 <i>Erigeron canadensis</i> , 牛膝菊 <i>Galinsoga parviflora</i> , 钻叶紫菀 <i>Aster subulatus</i> , 鬼针草 <i>Bidens pilosa</i> , 白车轴草 <i>Trifolium repens</i> , 圆叶牵牛 <i>Ipomoea purpurea</i> , 欧洲千里光 <i>Senecio vulgaris</i> , 一年蓬 <i>Erigeron annuus</i> , 苦苣菜 <i>Sonchus oleraceus</i> , 南苜蓿 <i>Medicago polymorpha</i> , 土荆芥 <i>Dysphania ambrosioides</i> , 野苘蒿 <i>Crassocephalum crepidioides</i> , 花叶滇苦菜 <i>Sonchus asper</i> , 紫苜蓿 <i>Medicago sativa</i> , 毛花雀稗 <i>Paspalum dilatatum</i>
泸定县泸桥镇	1,554-1,591	河岸	12	小飞蓬 <i>Erigeron canadensis</i> , 牛膝菊 <i>Galinsoga parviflora</i> , 钻叶紫菀 <i>Aster subulatus</i> , 鬼针草 <i>Bidens pilosa</i> , 圆叶牵牛 <i>Ipomoea purpurea</i> , 一年蓬 <i>Erigeron annuus</i> , 曼陀罗 <i>Datura stramonium</i> , 苦苣菜 <i>Sonchus oleraceus</i> , 野苘蒿 <i>Crassocephalum crepidioides</i> , 香丝草 <i>Conyza bonariensis</i> , 喀西茄 <i>Solanum aculeatissimum</i> , 婆婆针 <i>Bidens bipinnata</i>
泸定县烹坝乡	1,647-1,696	村落旁	14	牛膝菊 <i>Galinsoga parviflora</i> , 白车轴草 <i>Trifolium repens</i> , 棕叶狗尾草 <i>Setaria palmifolia</i> , 圆叶牵牛 <i>Ipomoea purpurea</i> , 一年蓬 <i>Erigeron annuus</i> , 白花草木犀 <i>Melilotus albus</i> , 曼陀罗 <i>Datura stramonium</i> , 千穗谷 <i>Amaranthus hypochondriacus</i> , 苦苣菜 <i>Sonchus oleraceus</i> , 野苘蒿 <i>Crassocephalum crepidioides</i> , 梨果仙人掌 <i>Opuntia ficus-indica</i> , 落葵 <i>Basella alba</i> , 刺花莲子草 <i>Alternanthera pungens</i> , 聚合草 <i>Symphytum officinale</i>
泸定县烹坝乡	1,786-1,924	沟谷林缘	7	老鸦谷 <i>Amaranthus cruentus</i> 鬼针草 <i>Bidens pilosa</i> , 一年蓬 <i>Erigeron annuus</i> , 白花草木犀 <i>Melilotus albus</i> , 南苜蓿 <i>Medicago polymorpha</i> , 紫苜蓿 <i>Medicago sativa</i> , 喀西茄 <i>Solanum aculeatissimum</i>
定市炉城镇	3,198-3,227	村落旁	7	牛膝菊 <i>Galinsoga parviflora</i> , 白车轴草 <i>Trifolium repens</i> , 红车轴草 <i>Trifolium pratense</i> , 秋英 <i>Cosmos bipinnatus</i> , 欧洲千里光 <i>Senecio vulgaris</i> , 一年蓬 <i>Erigeron annuus</i> , 白花草木犀 <i>Melilotus albus</i>
康定市炉城镇	3,552-3,617	路旁	3	白车轴草 <i>Trifolium repens</i> , 秋英 <i>Cosmos bipinnatus</i> , 欧洲千里光 <i>Senecio vulgaris</i>
康定市炉城镇	2,352-2,365	路旁	7	牛膝菊 <i>Galinsoga parviflora</i> , 白车轴草 <i>Trifolium repens</i> , 红车轴草 <i>Trifolium pratense</i> , 秋英 <i>Cosmos bipinnatus</i> , 欧洲千里光 <i>Senecio vulgaris</i> , 野燕麦 <i>Avena fatua</i> , 苦苣菜 <i>Sonchus oleraceus</i>
康定市瓦泽乡	4,050-4,087	路旁	0	
康定市瓦泽乡	3,697-3,723	高原湿地	0	
康定市新都桥镇	3,445-3,449	城郊荒地	6	牛膝菊 <i>Galinsoga parviflora</i> , 白车轴草 <i>Trifolium repens</i> , 秋英 <i>Cosmos bipinnatus</i> , 欧洲千里光 <i>Senecio vulgaris</i> , 两色金鸡菊 <i>Coreopsis tinctoria</i> , 黑麦草 <i>Lolium perenne</i>

邓亨宁, 鞠文彬, 高云东, 张君议, 李诗琦, 高信芬, 徐波 (2020) 新建川藏铁路(雅安-昌都段)沿线外来入侵植物种类及分布特征. 生物多样性, 28, 1174-1181.

<http://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2020018>

地理位置 Geographical position	海拔 Altitude (m)	生境 Habitat	物种数 No. of species	物种 Species
雅江县呷拉镇	2,727-2,768	村落旁	9	老鸦谷 <i>Amaranthus cruentus</i> 牛膝菊 <i>Galinsoga parviflora</i> , 百日菊 <i>Zinnia elegans</i> , 圆叶牵牛 <i>Ipomoea purpurea</i> , 秋葵 <i>Cosmos bipinnatus</i> , 曼陀罗 <i>Datura stramonium</i> , 万寿菊 <i>Tagetes erecta</i> , 千穗谷 <i>Amaranthus hypochondriacus</i> , 野燕麦 <i>Avena fatua</i>
雅江县呷拉镇	2,672-2,691	村落旁	7	牛膝菊 <i>Galinsoga parviflora</i> , 假酸浆 <i>Nicandra physalodes</i> , 白 车轴草 <i>Trifolium repens</i> , 秋葵 <i>Cosmos bipinnatus</i> , 曼陀罗 <i>Datura stramonium</i> , 野燕麦 <i>Avena fatua</i> , 野西瓜苗 <i>Hibiscus trionum</i>
雅江县八角楼乡	2,819-2,924	村落旁	7	牛膝菊 <i>Galinsoga parviflora</i> , 百日菊 <i>Zinnia elegans</i> , 秋葵 <i>Cosmos bipinnatus</i> , 曼陀罗 <i>Datura stramonium</i> , 两色金鸡菊 <i>Coreopsis tinctoria</i> , 剑叶金鸡菊 <i>Coreopsis lanceolata</i> , 草木犀 <i>Melilotus officinalis</i>
雅江县河口镇	2,665-2,717	路旁	5	百日菊 <i>Zinnia elegans</i> , 秋葵 <i>Cosmos bipinnatus</i> , 白花草木犀 <i>Melilotus albus</i> , 曼陀罗 <i>Datura stramonium</i> , 两色金鸡菊 <i>Coreopsis tinctoria</i>
<b>雅砻江至金沙江 Yalong River to Jinsha River section</b>				
理塘县城郊	4036-4075	路旁	1	秋葵 <i>Cosmos bipinnatus</i>
理塘县城内	3939-3946	城市绿地	2	秋葵 <i>Cosmos bipinnatus</i> , 欧洲千里光 <i>Senecio vulgaris</i>
理塘县奔戈乡	4013-4029	路旁	2	秋葵 <i>Cosmos bipinnatus</i> , 野燕麦 <i>Avena fatua</i>
理塘县奔戈乡	3962-3974	村落旁	3	秋葵 <i>Cosmos bipinnatus</i> , 欧洲千里光 <i>Senecio vulgaris</i> , 野燕麦 <i>Avena fatua</i>
理塘县禾尼乡	4156-4168	路旁	2	秋葵 <i>Cosmos bipinnatus</i> , 野燕麦 <i>Avena fatua</i>
巴塘县莫多乡	2779-2786	村落旁	0	
巴塘县竹巴龙乡	2528-2570	路旁	2	曼陀罗 <i>Datura stramonium</i> , 刺花莲子草 <i>Alternanthera pungens</i>
巴塘县德达乡	3680-3729	河滩耕地	0	
<b>昌都段 Changdu section</b>				
<b>金沙江至澜沧江 Jinsha River to Lanchang River section</b>				
昌都市卡若镇	3,190-3,216	路旁	0	
贡觉县哈加乡	3,652-3,686	村落旁	0	
贡觉县莫洛镇	3,752-3,768	村落旁	0	
察雅县扩达乡	4,123-4,179	河滩	0	
察雅县王卡乡	3,840-3,887	河滩耕地	0	





•研究报告•

# 有害植物孪花蓼菊扩张对西沙岛屿 陆生软体动物的影响

颜碧玥<sup>1,3,4</sup> 佟富春<sup>2</sup> 况露辉<sup>1,3,4</sup> 牟之建<sup>1,3,4</sup> 吴文佳<sup>1,3</sup>  
蔡洪月<sup>1,4</sup> 王俊<sup>1</sup> 简曙光<sup>1</sup> 任海<sup>1</sup> 刘占锋<sup>1,3\*</sup>

1 (中国科学院退化生态系统植被恢复与管理重点实验室/中国科学院海岛与海岸带生态修复工程实验室,  
中国科学院华南植物园, 广州 510650)  
2 (华南农业大学林学与风景园林学院, 广州 510642)  
3 (南方海洋科学与工程广东实验室(广州), 广州 511458)  
4 (中国科学院大学, 北京 100049)

**摘要:** 有害植物孪花蓼菊(*Wedelia biflora*)的扩张对我国西沙群岛原生植物群落结构和功能产生了深刻影响, 但陆生软体动物如何响应该扩张却未见报道。本文调查了西沙群岛永兴岛孪花蓼菊不同扩张程度下褐云玛瑙螺(*Achatina fulica*)、钻头螺科、坚齿螺科和拟阿勇蛞蝓科等主要陆生软体动物的残体分布情况, 测定了残体的分布密度和壳高、壳宽、壳重等可量化性状指标, 研究了孪花蓼菊扩张对陆生软体动物种群的影响。结果表明: (1) 随孪花蓼菊扩张程度增加, 钻头螺科和褐云玛瑙螺的种群密度增加, 坚齿螺科种群密度减小, 拟阿勇蛞蝓科种群密度出现先增加后减少的趋势; (2) 陆生软体动物类群的体型分布频率随孪花蓼菊扩张呈现不同的变化趋势, 褐云玛瑙螺较小个体数量增加, 其他陆生软体动物体型分布变化不明显或较大体型残体分布增加; (3) 孪花蓼菊扩张对褐云玛瑙螺体型特征产生抑制作用, 褐云玛瑙螺主要采用r策略来响应有害植物扩张的影响。综上, 有害植物孪花蓼菊在热带珊瑚岛屿植被中的扩张改变了陆生软体动物的形态、密度与种群结构, 不同的软体生物类群表现出不同响应策略, 在海岛有害生物的综合防治过程中应该引起足够重视。

**关键词:** 有害植物; 种群扩张; 褐云玛瑙螺; 种间互作; 热带珊瑚岛屿

## The influence of harmful plant *Wedelia biflora* expansion on terrestrial mollusks in Xisha Islands

Biyue Yan<sup>1,3,4</sup>, Fuchun Tong<sup>2</sup>, Luhui Kuang<sup>1,3,4</sup>, Zhijian Mou<sup>1,3,4</sup>, Wenjia Wu<sup>1,3</sup>, Hongyue Cai<sup>1,4</sup>, Jun Wang<sup>1</sup>, Shuguang Jian<sup>1</sup>, Hai Ren<sup>1</sup>, Zhanfeng Liu<sup>1,3\*</sup>

1 Key Laboratory of Vegetation Restoration and Management of Degraded Ecosystems / CAS Engineering Laboratory for Vegetation Ecosystem Restoration on Islands and Coastal Zones, South China Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510650

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

3 Southern Marine Science and Engineering Guangdong Laboratory (Guangzhou), Guangzhou 511458

4 University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049

**Abstract:** It is well-documented that the expansion of *Wedelia biflora* profoundly impacts the structure and functions of the native plant community in the Xisha Islands, but the effects of this expansion on terrestrial mollusks remain unclear. In this study, we investigated the population density and shell features (e.g. height, width and mass) of the major groups of terrestrial mollusks: *Achatina fulica*, Subulinidae, Camaenidae and Aripphantidae. Mollusk conditions were assessed under different degrees of *W. biflora* expansion on Yongxing Island. Results showed: (1) As the coverage of *W. biflora* increased, the population density of *A. fulica* and

收稿日期: 2020-02-04; 接受日期: 2020-04-27

基金项目: 国家自然科学基金-广东联合基金重点项目(U1701246)、中国科学院战略性先导科技专项(A类)(XDA13020500)、广东省科技计划项目(2019B121201005)、军队后勤开放研究科研项目(AHJ8J003)和中国科学院青年创新促进会优秀会员项目

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

Subulinidae also increased, decreased for Camaenidae, and initially increased and then decreased for Aripphantidae. (2) Population density of *A. fulica* small-sized individuals increased at a disproportionately higher rate with *W. biflora* expansion, while the density of other body size remained unaltered. (3) *W. biflora* expansion inhibited certain shell features of *A. fulica*, which adopted an r strategy to cope with *W. biflora* expansion. In summary, the expansion of *W. biflora* on Yingxing Island altered the body sizes, population density and community structure of terrestrial mollusks. To cope with this expansion, different mollusks adopted different response strategies, a selective process which should be considered when managing the spread of invasive species.

**Key words:** harmful plant; population expansion; *Achatina fulica*; inter species interaction; tropical coral island

我国海域辽阔, 岛屿分布广泛, 是国家海洋战略资源开发的重要基础。热带珊瑚岛屿由于形成年代近, 没有形成真正意义上的土壤, 再加上极端的气候环境胁迫, 植被群落形成与发育通常比较缓慢(周厚诚等, 2001)。此外, 岛上植被群落结构简单, 极为脆弱, 易受外界干扰, 一旦退化或被破坏后极难恢复(任海等, 2019)。随着国家对海洋资源开发与保护的日益重视, 我国海岛生态系统保护也受到更多关注。考虑到其生境的独特性, 研究有害生物扩张对热带珊瑚岛屿的潜在影响不仅有助于丰富岛屿生态学理论, 也对防控岛屿生态系统有害生物具有指导意义。

李花蓼菊(*Wedelia biflora*)是菊科蓼菊属(*Wedelia*)的一种多年生阳性攀援草本植物, 原产于我国台湾、广东南部及其沿海岛屿、广西、云南等地, 在印度、印度尼西亚、马来西亚、菲律宾、日本和大洋洲也有分布。1947年张宏达教授在海岛植被调查中首次发现李花蓼菊在我国西沙群岛分布。该草常见于滨海沙地、路边、草地、林下或灌丛, 后被作为野生滨海沙生植物报道(邢福武等, 1993; 童毅等, 2013; 王清隆等, 2019), 但李花蓼菊迁入西沙群岛的过程尚无相关记载。在最近的对西沙群岛植被调查的过程中, 我们发现李花蓼菊开始向自然植被中快速扩张, 并能攀附在乔木林冠上生长, 表现出一定的“入侵”态势, 危害原生优势物种如抗风桐(*Pisonia grandis*)、海岸桐(*Guettarda speciosa*)、草海桐(*Scaevola sericea*)的生长, 导致原生植被的生物多样性减少和功能退化(任海等, 2017)。因此李花蓼菊被认定为西沙群岛的有害植物, 其快速扩张已威胁到岛屿生态系统的安全。

我们在对西沙群岛的永兴岛陆生软体动物群落进行调查时, 也发现了隶属于玛瑙螺科的外来物

种褐云玛瑙螺(*Achatina fulica*)的入侵。褐云玛瑙螺又被称为非洲大蜗牛, 原产于非洲东部, 适宜生活在湿度大、气候温暖、植被覆盖度高的低海拔地区(尹淦镠, 1965)。褐云玛瑙螺自20世纪初传入我国, 在广东、广西、海南、云南、福建及港澳台地区均有分布(杞桑, 1985; 陈德牛和张卫红, 2004; 郭靖等, 2015), 在农业生产、植物病虫害和生态环境等方面产生一系列危害(李萍等, 2008; Bhattacharyya et al, 2014)。西沙群岛位于热带地区, 气候温暖潮湿, 全年气温均在褐云玛瑙螺的发育零点温度以上, 加之部分岛屿植被覆盖度较高, 非常适宜褐云玛瑙螺种群定殖(周卫川等, 2001; 王森浩等, 2019)。

陆生软体动物的栖息环境依赖于植物群落(陈德牛等, 1997), 新的植物扩张可通过改变本土生态系统的初级生产力与凋落物, 影响陆生软体动物的种群动态和群落组成(Anderson et al, 2007; Podrouzkova et al, 2015)。例如, 外来植物印第安凤仙花(*Impatiens glandulifera*)的凋落物比本土植物凋落物的氮含量低, 使偏好高氮凋落物的蜗牛种群丰富度和多度下降(Horáčková et al, 2014)。外来物种入侵还能够改变地表凋落物覆盖情况、土壤微气候和养分, 从而影响陆生软体动物群落结构(Ruckli et al, 2013)。但目前关于有害植物李花蓼菊扩张如何影响热带珊瑚岛屿的陆生软体动物种群, 尚缺乏基本的调查和针对性的研究(Wu et al, 2007)。软体动物残体的平均密度较特定时间点观测到的生活软体动物数量更能反映某一地点的种群密度(Anderson et al, 2007); 残体的形态、年龄大小可以反映生存环境质量(周卫川, 2006; Kistner & Dybdahl, 2013)。本文通过调查永兴岛李花蓼菊不同扩张程度下陆生软体动物群落残体分布情况, 旨在探究有害植物扩张对岛屿陆生软体动物的影响, 为热带珊瑚岛屿

有害生物的防控提供科学依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 研究区概况

本研究在我国南海西沙群岛东北部的永兴岛(16°50' N, 112°20' E)开展。永兴岛属于热带海洋性季风气候: 年降水量为1,500 mm左右, 年均温为27℃, 年平均相对湿度77.4%; 干湿季分明, 12月至次年5月为干季, 6–11月为湿季(徐贝贝等, 2018)。永兴岛面积为2.6 km<sup>2</sup>, 占西沙群岛总面积的34.2%。岛屿主体由珊瑚的骨骼堆积形成, 成岛时期大约为中全新世晚期, 属于典型的珊瑚岛屿<sup>①</sup>。珊瑚砂土属于碱性土, 主要由石灰土和海滨盐土构成(王瑞等, 2011), 为富磷高钙土壤, 有机质和土壤全氮含量分别介于5%–10%和0.4%–0.6% (龚子同等, 2013)。由于地质形成年代近、岛屿面积较小、土壤养分缺乏和海风盐雾胁迫等原因, 永兴岛形成了独特的珊瑚岛森林植被, 而不是热带雨林或热带季雨林。岛上植物群落分布特点是: 从岛屿外围向内部, 植被覆盖度和植株高度逐渐增加, 呈现从藤本、草本、灌木再过渡到乔木的分布格局(王森浩等, 2019)。李花蓼菊多分布于滨海沙地、路边和草地, 最新的调查发现李花蓼菊开始向岛上自然植被快速扩张(图1a)。李花蓼菊攀附在乔木和灌木冠层生长, 与原生优势植物竞争资源, 并抑制其生长。陆生软体动物生长发育时, 外壳的生长需要摄取一定的钙质(陈德牛等, 1997; Pearce & Örstan, 2006), 珊瑚岛屿上的磷质石灰土为蜗牛壳的形成提供了丰富的钙质, 繁茂的植被为陆生软体动物提供了适宜的生境与丰富的食物(图1b)。

### 1.2 样地设置与样品采集

在研究区内根据李花蓼菊的覆盖程度划分其扩张程度: 原生植被样地, 仅有本地植物生长而无李花蓼菊; 轻度扩张样地, 李花蓼菊盖度小于20%; 重度扩张样地, 李花蓼菊盖度大于40%。这三种类型的样地植被生长良好、土壤基质相同, 并且物种组成相似。每种扩张类型样地随机选择5个5 m × 5 m的样方进行调查, 共计15个样方, 样地间间隔大于50 m。陆生软体动物的调查参照周勇和翟友成(1985)和陈德牛等(1997)的方法。2018年4



图1 西沙群岛永兴岛植物群落中的李花蓼菊(a)和陆生软体动物(b)

Fig. 1 The occurrence of *Wedelia biflora* (a) and terrestrial mollusks (b) in the plant community in Yongxing Island, Xisha Islands

月, 在各样方内随机抛掷30 cm × 30 cm的采样框, 然后收集样框内的陆生软体动物残体, 装入自封袋后带回实验室进行物种鉴定、计数和形态指标测量。

### 1.3 分类鉴定与形态指标测量

采集到的陆生软体动物残体经过清洗晾干后, 参照《中国土壤动物检索图鉴》(尹文英, 1998)进行分类鉴定和计数。采用游标卡尺测量(精确到0.01 mm)壳高(shell height, 指壳顶到底唇下缘的垂直最大距离)和壳宽(shell width, 指垂直于壳轴的贝壳最大宽度)。残体壳重(shell mass)用电子分析天平进行测定(精确到0.0001 g) (朱挺兵等, 2013)。参考周卫川(2006)的方法对采集到的褐云玛瑙螺残体进行螺层数统计, 并划分发育阶段: 幼螺(螺层 ≤ 3.5)、生长螺(4 ≤ 螺层 ≤ 5.5)和成螺(螺层 ≥ 6)。

### 1.4 数据处理与作图

数据分析采用SPSS 20.0软件(SPSS Inc., Chicago, USA)完成。采用双因素方差分析检验李花蓼菊扩张和软体动物类群的交互作用对残体密度、壳高、壳宽和壳重的影响, 单因素方差分析中的Welch近似F检验和Dunnett's T3多重比较检验各指

① 唐杉 (2009) 我国南海热带珊瑚礁岛屿生物多样性研究. 硕士学位论文, 中国科学技术大学, 合肥.



标在不同扩张程度之间的差异。采用 GraphPad Prism 8.0 软件(GraphPad software, Inc., USA)制图。

## 2 结果

### 2.1 陆生软体动物群落组成

在研究区内共采集到 776 个陆生软体动物残体(图 2a), 由于鉴定水平限制, 除玛瑙螺科的褐云玛瑙螺鉴定至种, 其他软体动物残体仅分类至科, 分别隶属于钻头螺科、坚齿螺科和拟阿勇蛞蝓科 3 个科。其中拟阿勇蛞蝓科残体数量最多, 占总残体数的 53.06%; 其次为褐云玛瑙螺, 占总残体数的 28.99%。钻头螺科和坚齿螺科数量较少。

褐云玛瑙螺、钻头螺科、坚齿螺科和拟阿勇蛞蝓科的软体动物在各调查样地内占总体的比例在不同孪花蓼扩张程度的样地间表现出一定的差异。如图 2b 所示, 随孪花蓼扩张程度增加, 褐云玛瑙螺和钻头螺科残体占比逐渐增加, 坚齿螺科呈现减少趋势, 拟阿勇蛞蝓科残体的占比呈现先增大后减小的趋势。在原生植被样地、轻度扩张样地和重度扩张样地中, 褐云玛瑙螺残体数分别占各样地残体总数的 19.70%、27.30% 和 40.00%; 钻头螺科分别占各样地残体总数的 4.93%、6.90% 和 21.78%; 坚齿螺科分别占残体总数的 16.75%、4.31% 和 3.11%; 拟阿勇蛞蝓科分别占残体总数的 58.62%、61.49% 和 35.11%。

### 2.2 陆生软体动物密度

如图 3a, e, i, m 所示, 褐云玛瑙螺、钻头螺科、

坚齿螺科和拟阿勇蛞蝓科的残体密度在不同扩张程度的样地间的差异没有达到统计学显著水平( $P > 0.05$ ), 扩张程度与类群的交互作用的影响也不显著(表 1,  $P > 0.05$ ), 残体密度的差异主要体现在类群间(表 1,  $P < 0.001$ )。随着孪花蓼扩张程度的增加, 钻头螺科的残体密度逐渐增加, 坚齿螺科的残体密度随之降低, 褐云玛瑙螺和拟阿勇蛞蝓科残体密度表现出随孪花蓼扩张程度增加先增加后减少的趋势。褐云玛瑙螺残体密度表现为: 轻度扩张样地 > 重度扩张样地 > 原生植被样地; 拟阿勇蛞蝓科残体密度表现为: 轻度扩张样地 > 原生植被样地 > 重度扩张样地。

### 2.3 陆生软体动物形态特征

双因素方差分析结果表明, 孪花蓼扩张程度整体上对软体动物残体的壳高、壳宽和壳重没有显著影响(表 1,  $P > 0.05$ ), 但是扩张程度与类群的交互作用对软体动物残体壳高、壳宽和壳重影响显著(表 1,  $P < 0.001$ )。原生植被样地中褐云玛瑙螺残体的壳高(图 3b,  $P < 0.001$ )、壳宽(图 3c,  $P < 0.001$ )和壳重(图 3d,  $P = 0.004$ )显著大于孪花蓼扩张的样地, 且随扩张程度增加而减小, 但在轻度扩张和重度扩张样地之间差异不显著。重度扩张样地内的钻头螺科残体的壳高(图 3f,  $P < 0.001$ )和壳宽(图 3g,  $P = 0.004$ )显著大于轻度扩张样地, 壳重无显著差异(图 3h,  $P > 0.05$ )。坚齿螺科残体的壳高随扩张程度的增加而显著增加(图 3j,  $P < 0.001$ ), 壳宽无明显的变化趋势(图 3k,  $P > 0.05$ ), 壳重在重度扩张样地中

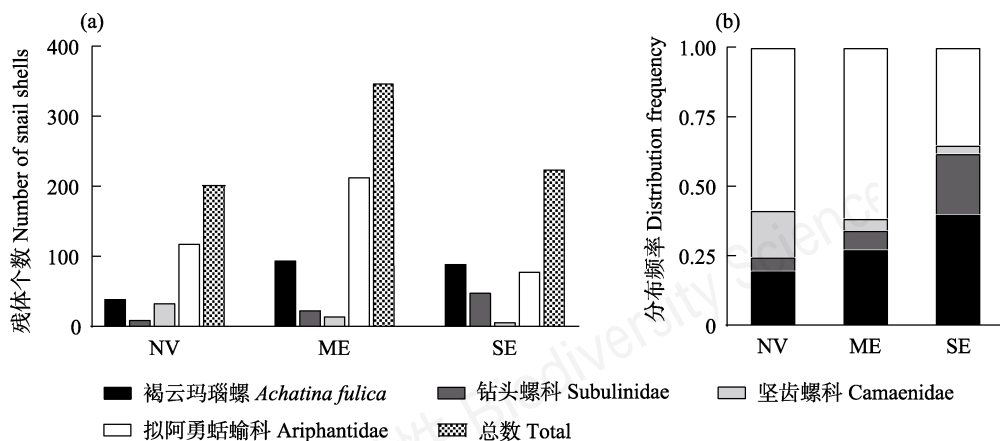


图 2 陆生软体动物在孪花蓼不同扩张程度样地的残体数量(a)和分布频率(b)。NV: 原生植被样地; ME: 轻度扩张样地; SE: 重度扩张样地。

Fig. 2 The shell number (a) and distribution frequency (b) of terrestrial mollusks in the sampling plots with different abundance of *Wedelia biflora*. NV, Native vegetation sample plot; ME, Mild expansion sample plot; SE, Severe expansion sample plot.



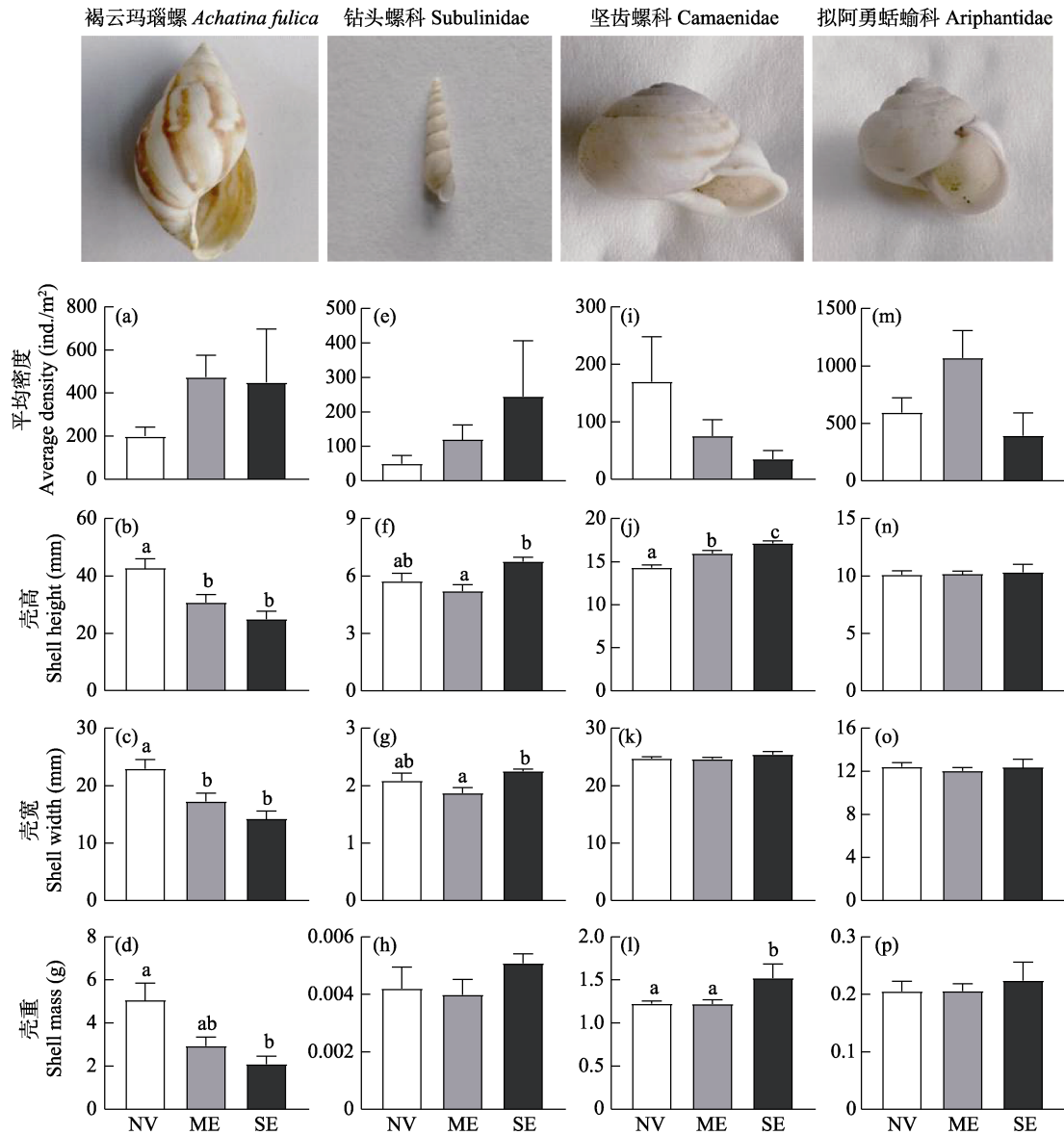


图3 李花虻蜈菊扩张对陆生软体动物密度与形态指标的影响(平均值  $\pm$  标准误), 不同小写字母代表不同扩张程度样地之间差异显著。a-d: 褐云玛瑙螺 *Achatina fulica*; e-h: 钻头螺科 Subulinidae; i-l: 坚齿螺科 Camaenidae; m-p: 拟阿勇蛞蝓科 Aripphantidae。NV: 原生植被样地; ME: 轻度扩张样地; SE: 重度扩张样地。

Fig. 3 Effect of *Wedelia biflora* abundance on the density and morphological properties of terrestrial mollusks (Mean  $\pm$  SE). Columns with different letters indicate significant differences among plots of different *Wedelia biflora* abundance ( $P < 0.05$ ). a-d, *Achatina fulica*; e-h, Subulinidae; i-l, Camaenidae; m-p, Aripphantidae. NV, Native vegetation sample plot; ME, Mild expansion sample plot; SE, Severe expansion sample plot.

表1 李花虻蜈菊扩张程度、软体动物类群及两者交互作用对陆生软体动物残体密度、壳高、壳宽和壳重的影响

Table 1 Effects of *Wedelia biflora* abundance, mollusk taxa and their interaction on the density, shell height, shell width, and shell weight of mollusk

解释变量 Explaining variable	密度 Density	壳高 Shell height	壳宽 Shell width	壳重 Shell mass
扩张 Expansion	2.1 (0.136)	1.6 (0.206)	1.9 (0.151)	2.4 (0.095)
类群 Taxa	12.1 (< 0.001)	109.6 (< 0.001)	94.9 (< 0.001)	77.9 (< 0.001)
扩张 $\times$ 类群 Expansion $\times$ Taxa	2.2 (0.061)	5.3 (< 0.001)	3.9 (0.001)	5.5 (< 0.001)

括号外数值为F值, 括号内数值为P值。The figures outside the brackets are F-value and those in the brackets are P-value.

显著大于其他样地(图31,  $P = 0.010$ )。拟阿勇蛞蝓科的残体壳高、壳宽和壳重在三种扩张程度的样地中均无显著差异(图3n, o, p,  $P > 0.05$ )。

### 2.4 陆生软体动物大小分布频率

由于陆生软体动物残体的三种形态参数的分布频率变化趋势相近, 因此本研究采用壳高的分布频率来反映不同扩张程度的样地内陆生软体动物

历史累积个体大小分布频率变化情况。从图4中可以看出, 随扩张程度增加, 褐云玛瑙螺从大体型向小体型转变, 大体型个体分布频率下降, 而小体型个体数目占总个体数分布频率上升。与褐云玛瑙螺残体的变化趋势相反, 坚齿螺科、拟阿勇蛞蝓科大体型个体分布频率随扩张程度的增加而增加, 钻头螺科的变化趋势不明显。

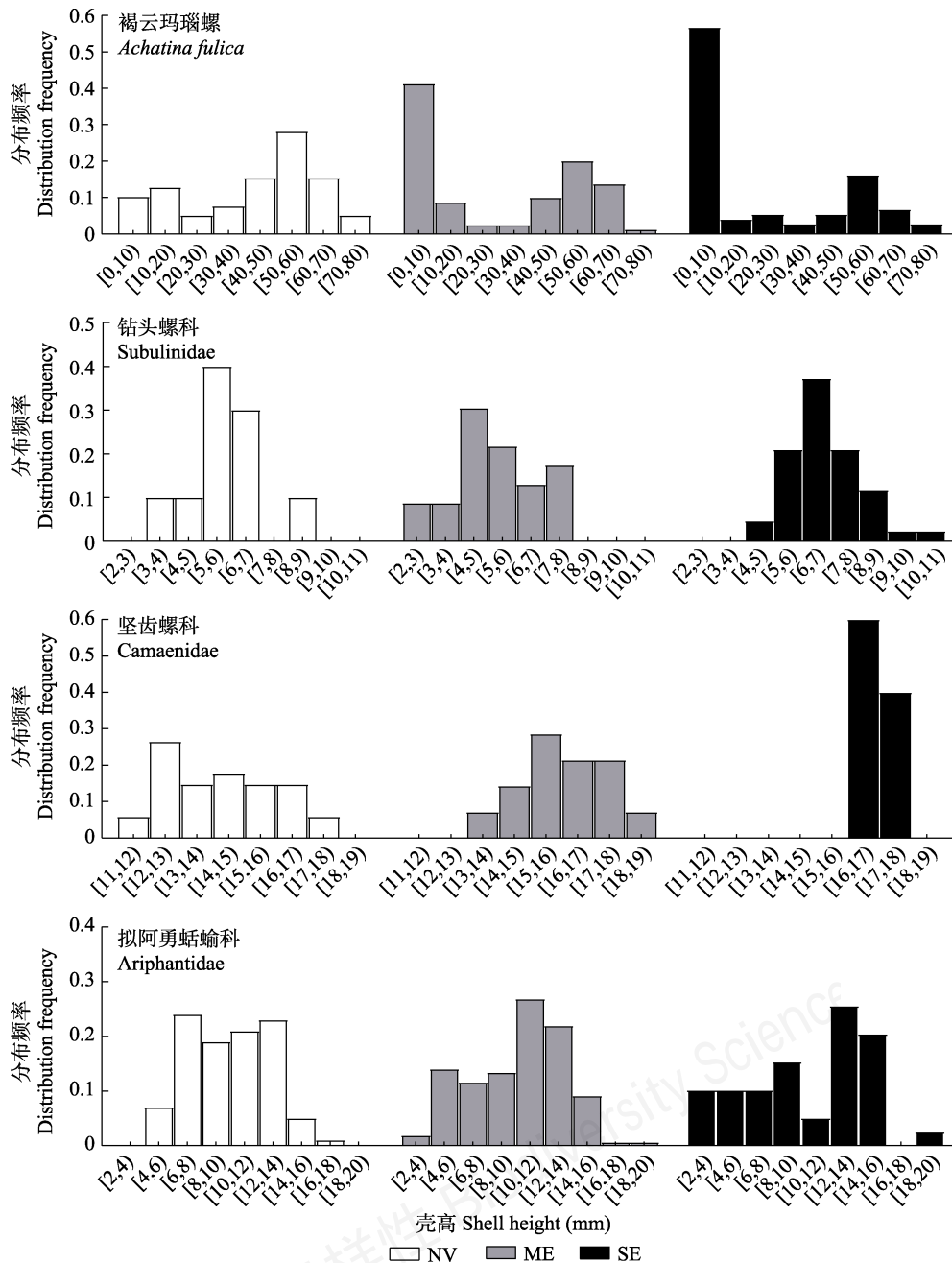


图4 孛花虻蜚菊扩张对陆生软体动物体型分布频率的影响。NV: 原生植被样地; ME: 轻度扩张样地; SE: 重度扩张样地。  
 Fig. 4 Effect of *Wedelia biflora* abundance on body morphological properties of the terrestrial mollusks. NV, Native vegetation sample plot; ME, Mild expansion sample plot; SE, Severe expansion sample plot.

### 3 讨论

植物为地上及地下的生物提供栖息环境和食物,并能够通过分泌次生代谢产物调节生物间的相互关系。外来植物入侵能够改变生境微环境和土壤资源水平,影响土壤生物群落结构(Gerber et al, 2008; McCary et al, 2016)。有研究表明外来植物入侵可以显著降低(Horáčková et al, 2014)或增加(Stoll et al, 2012; Ruckli et al, 2013)本地蜗牛的生物量和多样性。考虑到有害植物的扩张与外来植物入侵过程非常相似,我们推测有害植物李花蓼蓟菊快速扩张可能会通过改变土壤环境、食物输入和次生代谢产物等(Utz et al, 2018),进而影响陆生软体动物的群落结构、种群密度、形态特征和适应策略。本文的研究结果表明,陆生软体动物的残体密度和形态特征主要受有害植物李花蓼蓟菊扩张程度和陆生软体动物类群交互作用的影响,响应方式在外来物种和本土物种之间表现出明显分异。

在李花蓼蓟菊扩张样地内外来物种褐云玛瑙螺残体密度大于原生植被样地,残体占采集的总残体百分比随着李花蓼蓟菊扩张程度增加而增加,这表示李花蓼蓟菊的扩张不仅没有导致褐云玛瑙螺种群中个体数目的抑制和衰退,反而刺激了其种群中个体数目的增长。本地物种钻头螺科软体动物的密度和占总残体百分比表现出与褐云玛瑙螺类似的响应,也随李花蓼蓟菊扩张程度增加而增加。我们在调查中发现李花蓼蓟菊扩张以后其凋落物在地表的积累明显增加,分解过程减慢,这为钻头螺科软体动物提供了地表遮蔽和缝隙等生活环境,有利于其种群的发展(陈德牛和高家祥, 1987; 杜莉, 2015<sup>①</sup>)。而坚齿螺科软体动物的种群密度随李花蓼蓟菊扩张程度增加表现出降低的趋势,这可能与植物组织和凋落物中的次生代谢产物产生的低适口性和毒性相关(曾坤玉等, 2008; Horáčková et al, 2014; 邢树文等, 2015)。随着李花蓼蓟菊扩张程度的增加,本地类群拟阿勇蛞蝓科软体动物的密度表现出先增加后降低的趋势。李花蓼蓟菊扩张初期形成的阴湿环境和较好的养分供应适宜喜欢栖息于阴暗潮湿、多腐殖质环境的拟阿勇蛞蝓科软体动物生存(陈元晓等, 1997; Ruckli et al, 2013)。但是随着

扩张程度增加,资源的限制程度增加,外来物种褐云玛瑙螺在资源竞争方面表现出更强的优势(Raut & Barker, 2002; Lima et al, 2020),导致拟阿勇蛞蝓科物种的种群受到抑制,种群密度降低。

李花蓼蓟菊扩张对陆生软体动物的影响也表现在残体的形态特征方面,主要受植物扩张和软体动物类群相互作用的影响。李花蓼蓟菊扩张初期对3个本地软体动物类群平均体型和分布频率变化趋势影响不明显或倾向向较大个体方向发展。李花蓼蓟菊扩张提供的适宜环境条件使钻头螺科软体动物体型变大,这与Baur和Raboud (1988)和Anderson等 (2007)的研究结果一致,体型较大的成年蜗牛可以产生更多的子代,促进后代种群增长。坚齿螺科软体动物体型随李花蓼蓟菊扩张程度增加而变大,在分布频率上呈现中小体型个体数量减少,但在重度扩张样地内仅发现大体型残体个体。这表明李花蓼蓟菊重度扩张时,成年坚齿螺科软体动物可能在留下子代前死亡,或子代无法正常孵化。与本地物种相比,外来物种褐云玛瑙螺残体形态特征对李花蓼蓟菊扩张的响应表现出相反的趋势,壳高、壳宽和壳重等形态指标随着扩张程度的增加而降低。褐云玛瑙螺体型减小可能与李花蓼蓟菊扩张引起地表温度、湿度变化,土壤有机质和其他微量元素(如钙、镁、钾)含量减少有关(Goodfriend, 1986; Bhattacharyya et al, 2014)。

我们调查发现褐云玛瑙螺的残体体型范围较大,壳高介于4.04 mm至73.54 mm之间,属于大型螺类(Pearce & Örstan, 2006; 杜莉, 2015<sup>①</sup>)。随李花蓼蓟菊扩张程度增加,褐云玛瑙螺个体体型的分布频率向小体型个体方向转移:褐云玛瑙螺小体型残体(壳高: 0–10 mm)分布频率大量增加,而大体型残体(壳高: 60–80 mm)分布频率则明显减少。李花蓼蓟菊扩张也改变了褐云玛瑙螺种群的生长阶段构成,当褐云玛瑙螺生长至58 mm,螺层6层左右后,可视为具有繁殖能力的个体(纪桑, 1985)。从残体壳高的分布频率(图4)和根据螺层划分的生长阶段的分布频率来看(图5),随李花蓼蓟菊扩张程度增加,褐云玛瑙螺在幼螺时期死亡的比率增加,减少了生长期阶段的个体分布频率,但成螺的分布频率大于原生植被样地中成螺的分布频率,意味着在李花蓼蓟菊扩张样地中有更大比例的褐云玛瑙螺成长为具有繁殖能力的成螺(Sidelnikov & Stepanov, 2000)。褐云

<sup>①</sup> 杜莉 (2015) 中国钻头螺总科(Subulinioidea)的比较形态学与分类. 硕士学位论文, 南京大学, 南京.

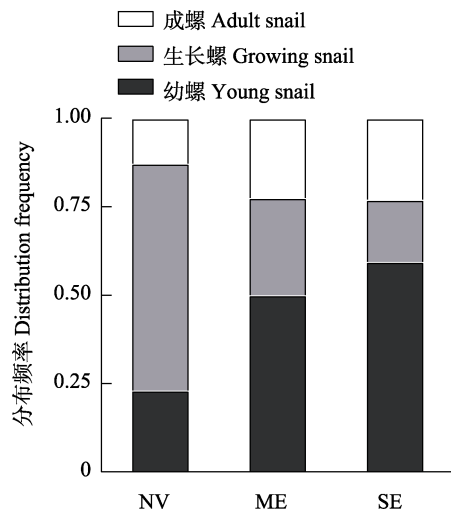


图5 不同生长阶段褐云玛瑙螺在孪花蓼蓟菊不同扩张程度样地的分布频率。NV: 原生植被样地; ME: 轻度扩张样地; SE: 重度扩张样地。

Fig. 5 The distribution frequency of the growth stage of *Achatina fulica* in the plots of a different abundance of *Wedelia biflora*. NV, Native vegetation sample plot; ME, Mild expansion sample plot; SE, Severe expansion sample plot.

玛瑙螺的种群在受到孪花蓼蓟菊扩张的干扰后, 为了应对土壤养分的缺乏或孪花蓼蓟菊植物体中次生代谢产物的毒性作用, 具有繁殖能力的褐云玛瑙螺产出大量螺卵, 进而繁育后代和维持种群, 表明褐云玛瑙螺采用r对策来响应有害植物的扩张 (Bhattacharyya et al, 2014)。

尽管我们的研究发现孪花蓼蓟菊扩张影响陆地软体生物的种群密度和形态特征, 但是由于实验设计定位于调查研究, 再加上已有相关文献的缺乏, 使得我们无法从因果关系的角度在机理上进行更为深入地探讨。今后需要通过针对性的实验设计和全面的数据观测来深入研究有害生物孪花蓼蓟菊扩张影响陆生软体动物的生态学机制。

## 参考文献

Anderson TK, Weaver KF, Guralnick RP (2007) Variation in adult shell morphology and life-history traits in the land snail *Oreohelix cooperi* in relation to biotic and abiotic factors. *Journal of Molluscan Studies*, 73, 129–137.

Baur B, Raboud C (1988) Life history of the land snail *Arianta arbustorum* along an altitudinal gradient. *Journal of Animal Ecology*, 57, 71–87.

Bhattacharyya B, Das M, Mishra H, Nath DJ, Bhagawati S (2014) Bioecology and management of giant African snail, *Achatina fulica* (Bowdich). *International Journal of Plant Protection*, 7, 476–481.

Chen DN, Gao JX (1987) A new species of land snails from China (Stylommatophora: Subulinidae). *Acta Zootaxonomica Sinica*, 12, 20–22. (in Chinese with English abstract) [陈德牛, 高家祥 (1987) 中国陆生贝类一新种(柄眼目: 钻螺科). *动物分类学报*, 22, 20–22.]

Chen DN, Yang LL, Zhang GQ (1997) Species diversity of terrestrial mollusks in different habitats in Xishuangbanna tropical forest region. *Chinese Biodiversity*, 5, 5–13. (in Chinese with English abstract) [陈德牛, 杨龙龙, 张国庆 (1997) 西双版纳热带森林地区不同生境陆生软体动物多样性研究. *生物多样性*, 5, 5–13.]

Chen DN, Zhang WH (2004) An alien species—*Achatina fulica* Ferussac (African giant snail). *Bulletin of Biology*, 39(6), 15–16. (in Chinese) [陈德牛, 张卫红 (2004) 外来物种褐云玛瑙螺(非洲大蜗牛). *生物学通报*, 39(6), 15–16.]

Chen YX, Chen DN, Zhang GQ (1997) A new species of land snail from China (Pulmonata: Stylomma: Ariophantidae). *Acta Zootaxonomica Sinica*, 22, 19–22. (in Chinese with English abstract) [陈元晓, 陈德牛, 张国庆 (1997) 中国陆生贝类一新种(肺螺亚纲: 柄眼目: 拟阿勇蛞蝓科). *动物分类学报*, 22, 19–22.]

Gerber E, Krebs C, Murrell C, Moretti M, Rocklin R, Schaffner U (2008) Exotic invasive knotweeds (*Fallopia* spp.) negatively affect native plant and invertebrate assemblages in European riparian habitats. *Biological Conservation*, 141, 646–654.

Gong ZT, Zhang GL, Yang F (2013) Soils and the soil ecosystem in the South China Sea Island. *Ecology and Environmental Sciences*, 22, 183–188. (in Chinese with English abstract) [龚子同, 张甘霖, 杨飞 (2013) 南海诸岛的土壤及其生态系统特征. *生态环境学报*, 22, 183–188.]

Goodfriend GA (1986) Variation in land-snail shell form and size and its causes: A review. *Systematic Zoology*, 35, 204–223.

Guo J, Zhang JE, Wu RS, Zhao BL, Yang HR (2015) Overview and perspective on the current research status for the giant snail *Achatina fulica* in China. *Journal of Southern Agriculture*, 46, 626–630. (in Chinese with English abstract) [郭靖, 章家恩, 吴睿珊, 赵本良, 杨慧荣 (2015) 非洲大蜗牛在中国的研究现状及展望. *南方农业学报*, 46, 626–630.]

Horáčková J, Juříčková L, Šizling AL, Jarošík V, Pyšek P (2014) Invasiveness does not predict impact: Response of native land snail communities to plant invasions in riparian habitats. *PLoS ONE*, 9, e108296.

Kistner EJ, Dybdahl MF (2013) Adaptive responses and invasion: The role of plasticity and evolution in snail shell morphology. *Ecology and Evolution*, 3, 424–436.

Li P, Huang XD, Li Y, Li WY, Huang HP, Yang XL (2008) Occurrence and control of African giant snail in Yunnan Province. *Plant Quarantine*, 22, 189–190. (in Chinese) [李



- 萍, 黄新动, 李燕, 李文跃, 黄汉培, 杨秀兰 (2008) 非洲大蜗牛在云南的发生规律及防治方法. *植物检疫*, 22, 189–190.]
- Lima MG, Augusto RD, Pinheiro J, Thiengo SC (2020) Physiology and immunity of the invasive giant African snail, *Achatina (Lissachatina) fulica*, intermediate host of *Angiostrongylus cantonensis*. *Developmental and Comparative Immunology*, 105, 103579.
- McCary MA, Mores R, Farfan MA, Wise DH (2016) Invasive plants have different effects on trophic structure of green and brown food webs in terrestrial ecosystems: A meta-analysis. *Ecology Letters*, 19, 328–335.
- Pearce TA, Örstan A (2006) Terrestrial gastropoda. In: *The Mollusks: A Guide to Their Study, Collection, and Preservation* (eds Sturm C, Pearce TA, Valdés A), pp. 261–285. American Malacological Society, Arlington.
- Podrouzkova S, Janovsky Z, Horackova J, Jurickova L (2015) Do snails eat exotic plant species invading river floodplains? *Journal of Molluscan Studies*, 81, 139–146.
- Qi S (1985) Ecological studies on the African giant snail (*Achatina fulica* Ferussac). *Chinese Journal of Ecology*, (5), 15–18. (in Chinese with English abstract) [杞桑 (1985) 褐云玛瑙螺的生态研究. *生态学杂志*, (5), 15–18.]
- Raut SK, Barker GM (2002) *Achatina fulica* Bowdich and other Achatinidae as pests in tropical agriculture. In: *Molluscs as Crop Pests* (ed. Barker GM), pp. 55–114. CABI, Wallingford.
- Ren H, Jian SG, Zhang QM, Wang FG, Shen T, Wang J (2017) Plants and vegetation on South China Sea Islands. *Ecology and Environmental Sciences*, 26, 1639–1648. (in Chinese with English abstract) [任海, 简曙光, 张倩媚, 王发国, 沈彤, 王俊 (2017) 中国南海诸岛的植物和植被现状. *生态环境学报*, 26, 1639–1648.]
- Ren H, Liu Q, Li LH, Liu ZF (2019) *Introduction of Restoration Ecology*, 3rd edn. Science Press, Beijing. (in Chinese) [任海, 刘庆, 李凌浩, 刘占锋 (2019) 恢复生态学导论 (第三版). 科学出版社, 北京.]
- Ruckli R, Rusterholz HP, Baur B (2013) Invasion of *Impatiens glandulifera* affects terrestrial gastropods by altering microclimate. *Acta Oecologica*, 47, 16–23.
- Sidelnikov AP, Stepanov IL (2000) Influence of population density on growth and regenerative capacity of the snail *Achatina fulica*. *Biology Bulletin of the Russian Academy of Sciences*, 27, 438–444.
- Stoll P, Gatzsch K, Rusterholz HP, Baur B (2012) Response of plant and gastropod species to knotweed invasion. *Basic and Applied Ecology*, 13, 232–240.
- Tong Y, Jian SG, Chen Q, Li YL, Xing FW (2013) Vascular plant diversity of the Paracel Islands, China. *Biodiversity Science*, 21, 364–374. (in Chinese with English abstract) [童毅, 简曙光, 陈权, 李玉玲, 邢福武 (2013) 中国西沙群岛植物多样性. *生物多样性*, 21, 364–374.]
- Utz RM, Pearce TA, Lewis DL, Mannino JC (2018) Elevated native terrestrial snail abundance and diversity in association with an invasive understory shrub, *Berberis thunbergii*, in a North American deciduous forest. *Acta Oecologica*, 86, 66–71.
- Wang QL, Tang H, Wang ZN (2019) Investigation and evaluation of plant resources diversity of Xisha Islands, China. *Chinese Journal of Tropical Agriculture*, 39(8), 40–52. (in Chinese with English abstract) [王清隆, 汤欢, 王祝年 (2019) 西沙群岛植物资源多样性调查与评价. *热带农业科学*, 39(8), 40–52.]
- Wang R, Tang WH, Song YM, Zhou SC (2011) Analysis on quality status and characteristics of soil environment in Xisha Islands. *Journal of Anhui Agricultural Sciences*, 39, 5837–5840. (in Chinese with English abstract) [王瑞, 唐文浩, 宋玉梅, 周石池 (2011) 西沙群岛土壤环境质量状况及特征分析. *安徽农业科学*, 39, 5837–5840.]
- Wang SH, Zhu YJ, Wang YF, Mao P, Liu N, Jian SG, Zhu LW, Liu H, Zhang W (2019) Effect of vegetation types on soil physicochemical property in East Island and Yongxing Island of Xisha Islands. *Journal of Tropical and Subtropical Botany*, 27, 383–390. (in Chinese with English abstract) [王森浩, 朱怡静, 王玉芳, 毛鹏, 刘楠, 简曙光, 朱丽薇, 刘慧, 张炜 (2019) 西沙群岛主要岛屿不同植被类型对土壤理化性质的影响. *热带亚热带植物学报*, 27, 383–390.]
- Wu SP, Hwang CC, Huang HM, Chang HW, Lin YS, Lee PF (2007) Land molluscan fauna of the Dongsha Island with twenty new recorded species. *Taiwania*, 52, 145–151.
- Xing FW, Wu DL, Li ZX, Ye HG, Chen BH (1993) Investigation of plant resources in Xisha Islands. *Journal of Plant Resources and Environment*, 2(3), 1–6. (in Chinese with English abstract) [邢福武, 吴德邻, 李泽贤, 叶华谷, 陈炳辉 (1993) 西沙群岛植物资源调查. *植物资源与环境学报*, 2(3), 1–6.]
- Xing SW, Zhu H, Zha GC, Wu RH, Chen P, Pan H, Lin YF (2015) Effects of prevention and control of extracting solution from four invasive plants on *Achatina fulica*. *Acta Oecologica Sinica*, 35, 3067–3075. (in Chinese with English abstract) [邢树文, 朱慧, 查广才, 吴荣浩, 陈萍, 潘瀚, 林银芳 (2015) 四种入侵植物提取液对褐云玛瑙螺的防控效果. *生态学报*, 35, 3067–3075.]
- Xu BB, Liu N, Ren H, Wang XH, Liu N, Jian SG (2018) Stress resistance biological characteristics of *Scaevola sericea* in Paracel Islands. *Guihaia*, 38, 1277–1285. (in Chinese with English abstract) [徐贝贝, 刘楠, 任海, 王馨慧, 刘念, 简曙光 (2018) 西沙群岛草海桐的抗逆生物学特性. *广西植物*, 38, 1277–1285.]
- Yin GL (1965) Observation on the living habits of *Achatina fulica*. *Chinese Journal of Zoology*, (1), 42–43. (in Chinese) [尹淦镠 (1965) 褐云玛瑙螺生活习性的观察. *动物学杂志*, (1), 42–43.]
- Yin WY (1998) *Pictorial Keys to Soil Animals of China*. Science Press, Beijing. (in Chinese) [尹文英 (1998) 中国土壤动物检索图鉴. 科学出版社, 北京.]

- Zeng KY, Hu F, Chen YF, Chen JJ, Kong CH (2008) Effects of four invasive plants with the same origin area of *Ampullaria gigas* (golden snail) on its behaviors and killing activity. *Acta Ecologica Sinica*, 28, 260–266. (in Chinese with English abstract) [曾坤玉, 胡飞, 陈玉芬, 陈建军, 孔垂华 (2008) 四种与福寿螺(*Ampullaria gigas*)同源地扩张植物的杀螺效果. *生态学报*, 28, 260–266.]
- Zhou HC, Ren H, Peng SL (2001) Community dynamics during the process of vegetation restoration on Nan'ao Island, Guangdong. *Acta Phytoecologica Sinica*, 25, 298–305. (in Chinese with English abstract) [周厚诚, 任海, 彭少麟 (2001) 广东南澳岛植被恢复过程中的群落动态研究. *植物生态学报*, 25, 298–305.]
- Zhou WC (2006) A study on the biology of the African giant snail population. *Plant Protection*, 32(2), 86–88. (in Chinese) [周卫川 (2006) 非洲大蜗牛种群生物学研究. *植物保护*, 32(2), 86–88.]
- Zhou WC, Wu YF, Cai JF, Zhan KR (2001) Developmental zero and effective accumulated temperature of African giant snail. *Fujian Journal of Agricultural Sciences*, 16(3), 25–27. (in Chinese with English abstract) [周卫川, 吴宇芬, 蔡金发, 詹开瑞 (2001) 褐云玛瑙螺发育零点和有效积温的研究. *福建农业学报*, 16(3), 25–27.]
- Zhou Y, Zhai YC (1985) Study on spatial distribution pattern and sampling technique of snail. *Plant Protection*, 11(5), 22–23. (in Chinese) [周勇, 翟友成 (1985) 蜗牛空间分布型及抽样技术的研究. *植物保护*, 11(5), 22–23.]
- Zhu TB, Zhang LH, Cheng QW, Li W, Zhang TL (2013) A preliminary study on the shape and shell strength of four kinds of snails in Liangzi Lake, Hubei Province. *Journal of Hydroecology*, 34(5), 91–95. (in Chinese with English abstract) [朱挺兵, 张丽红, 程庆武, 李为, 张堂林 (2013) 湖北梁子湖四种螺的形态与壳强度初步研究. *水生生态学杂志*, 34(5), 91–95.]

(责任编辑: 万方浩 责任编辑: 闫文杰)



• 研究报告 •

# 邛崃山系水鹿的冬季食性

张全建<sup>1,2</sup> 杨彪<sup>3</sup> 付强<sup>4</sup> 王磊<sup>4</sup> 龚旭<sup>1,2</sup> 张远彬<sup>1\*</sup>

1 (中国科学院、水利部成都山地灾害与环境研究所, 成都 610041)

2 (中国科学院大学, 北京 100049)

3 (西华师范大学西南野生动植物资源保护教育部重点实验室, 四川南充 637002)

4 (四川鞍子河省级自然保护区管理处, 四川崇州 611230)

**摘要:** 水鹿(*Rusa unicolor*)为珍稀濒危动物, 属国家II级重点保护野生动物, 其食物匮乏季的食性研究对其保护至关重要。本文以四川邛崃山系鞍子河保护地的水鹿为研究对象, 采用高通量测序(high-throughput sequencing, HTS)技术对其冬季18份有效粪便样品中的摄食植物进行了分析。结果表明: (1)水鹿摄食植物有50科94属; (2)水鹿冬季偏好食物为悬钩子属(*Rubus*)、山茱萸属(*Cornus*)、青荚叶属(*Helwingia*)、马蓝属(*Strobilanthes*)、荚蒾属(*Viburnum*)、清风藤属(*Sabia*)、旌节花属(*Stachyurus*)、菝葜属(*Smilax*)、槭属(*Acer*)和绣球属(*Hydrangea*)植物, 且蔷薇科悬钩子属植物为最重要的食物来源; (3)水鹿在冬季摄食植物多样性高、食物生态位宽; (4)水鹿具有强的环境适应性和资源利用能力, 在冬季会通过摄食更多的植物类型和适当调整生态位而适应环境变化。本研究结论将有利于水鹿及其同域生活的偶蹄目动物的管理策略制定。

**关键词:** 水鹿; 相对读长丰度; 植物多样性指数; 生态位; 高通量测序; 食性

## The winter diet of sambar (*Rusa unicolor*) in the Qionglai Mountains

Quanjian Zhang<sup>1,2</sup>, Biao Yang<sup>3</sup>, Qiang Fu<sup>4</sup>, Lei Wang<sup>4</sup>, Xu Gong<sup>1,2</sup>, Yuanbin Zhang<sup>1\*</sup>

1 Institute of Mountain Hazards and Environment, Chinese Academy of Sciences, Chengdu 610041

2 University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049

3 Ministry of Education Key Laboratory of Southwest China Wildlife Resource Conservation, China West Normal University, Nanchong, Sichuan 637002

4 Management Office of Anzihe Provincial Nature Reserve, Chongzhou, Sichuan 611230

**Abstract:** *Rusa unicolor*, a rare and endangered species, is listed as Class II National Key Protected Species. The study of its feeding habits in the food shortage season is very important for its protection. In this study, 18 valid fecal samples of *R. unicolor* in Anzihe protected area of the Qionglai Mountains in Sichuan were analyzed for its feeding plants by HTS (high-throughput sequencing). The results showed that: (1) The feeding plants of *R. unicolor* belonged to 50 families, 94 genera. (2) The preferred plant types of *R. unicolor* consisted of *Rubus*, *Cornus*, *Helwingia*, *Strobilanthes*, *Viburnum*, *Sabia*, *Stachyurus*, *Smilax*, *Acer* and *Hydrangea*. Among these, the *Rubus* (Rosaceae) is the predominant food source for *R. unicolor*. (3) *Rusa unicolor* feeds on diverse plants and has a wide food niche in winter. (4) *Rusa unicolor* has strong environmental adaptability and resource utilization ability, which feeds on more plant types and adjusts its niche appropriately in winter to adapt to the environmental changes. The results of this study will be helpful for the development of evidence-based management strategies for *R. unicolor* and its sympatric artiodactyls.

**Key words:** *Rusa unicolor*; relative read abundance; plant diversity index; niche; high-throughput sequencing; diet

食物是动物种群发展的一项重要资源(殷宝法等, 2007), 也是营养关系(Sheppard & Harwood,

2005)、营养水平多样性效应(Duffy et al, 2007)、动物对食物的选择与适应性(Severud et al, 2013)、栖息

收稿日期: 2020-02-27; 接受日期: 2020-05-09

基金项目: 四川省重大科技专项课题(2018SZDZX0035)和四川鞍子河保护区偶蹄目种群及生态学专项调查

\* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: zhangyb@imde.ac.cn

地选择与应用模型(Aryal et al, 2015)等相关研究的基础, 能为珍稀濒危动物的保护、人工繁育和资源管理提供理论依据(Delgiudice et al, 2001; 郑荣泉和鲍毅新, 2004)。故在珍稀濒危动物的保护中, 食性分析是重点研究内容之一。

由于气候变化、过度开发等导致的栖息地丧失或破碎化, 大型食草动物数量持续减少(Kowalczyk et al, 2011), 亟需进行保护, 而食性分析是对其进行保护的第一步。偶蹄目动物水鹿(*Rusa unicolor*)为大型食草动物, 是国家Ⅱ级重点保护野生动物, 被IUCN定为易危(Vulnerable, VU)(Timmins et al, 2015)。自20世纪80年代以来, 不同学者利用粪便分析法(Kelton & Skipworth, 1987; Padmalal et al, 2003)、利用法(Johnsingh & Sankar, 1991; Ismail & Jiwan, 2015)、直接观察法(Khan, 1994; Yen et al, 2015)、自助餐法(Semiadi et al, 1995)、胃内容物法(Stafford, 1997; Forsyth & Davis, 2011)和同位素法(Ahrestani et al, 2012)等手段对其食性进行了报道, 但由于这些方法耗时长、食性分析不准确等缺点(Holechek et al, 1982; Williams et al, 2012), 造成了深度研究的缺乏。

食性分析方法的精确性直接关系到食性相关理论的研究(刘刚等, 2018)和珍稀动物资源管理的科学水平(郑荣泉和鲍毅新, 2004), 所以选择合适的食性研究方法至关重要。高通量测序技术(high-throughput sequencing, HTS)是近年来开发出的新方法, 具有工作量小、数据量大、灵敏度高、分类精细等优势(Pompanon et al, 2012; 刘刚等, 2018), 同时基于DNA序列可判断动物对食物取食的相对量和偏好, 鉴定出的食物类型和比例是形态学鉴定无法相比的(刘刚等, 2018), 并可基于生成的可操作分类单元(operational taxonomic unit, OTU)分析研究对象的生态位宽度和生态位重叠情况(Symondson & Harwood, 2014)。因此, 高通量测序技术是目前动物食性分析研究中最具潜力的研究手段之一, 已成功应用于大型食草动物的食性研究(Kartzinel et al, 2015; Gebremedhin et al, 2016; Erickson et al, 2017)。

邛崃山系是水鹿的重要栖息地, 已有学者对该区域水鹿的种群密度(姚刚等, 2017)、舔盐活动(刘明冲等, 2018)、活动节律(孙佳欣等, 2018)、生境利用(王盼等, 2018; 何兴成等, 2019)等进行了报道, 但关于其食性的研究报道较少。本研究采用高通量

测序技术对四川邛崃山系水鹿的冬季食性进行分析, 以期对该区域水鹿食性的研究进行补充, 为该区域水鹿保护策略的制定提供参考。

## 1 研究区概况

研究区为四川省崇州市鞍子河保护地(103°07'–103°17' E, 30°43'–30°51' N), 属于邛崃山系的川西高山峡谷地区, 面积约15,082.70 ha, 由四川鞍子河自然保护区、四川鸡冠山森林公园和岩峰村社区集体林组成。地势西北高东南低, 地貌深切, 坡度较大, 最高海拔3,868 m, 最低海拔1,638 m, 是连接邛崃山系野生大熊猫(*Ailuropoda melanoleuca*)及其同域动物种群的关键走廊带, 是以保护大熊猫、雪豹(*Uncia uncia*)、川金丝猴(*Rhinopithecus roxellana*)、四川羚牛(*Budorcas taxicolor tibetana*)和水鹿等珍稀野生动物及其栖息地为主的森林和野生动物类型保护地。研究区域属中亚热带湿润季风气候, 山地气候类型, 云雾多, 日照少, 湿度大。年平均气温12.3℃, 7月最高温28.5℃。年平均降水量1,000–1,220 mm, 多夜雨, 无显著干旱季节。年平均日照641.06 h, 无霜期200–230 d, 年平均相对湿度86%。保护地内植被垂直带谱明显, 随海拔的升高, 植被依次为常绿阔叶林、常绿与落叶阔叶混交林、针阔叶混交林、亚高山针叶林、亚高山灌丛和高山草甸。

## 2 研究方法

### 2.1 样品采集

2018年11月至2019年1月, 在四川鞍子河保护地内选取水鹿高频活动区域、兽径和盐井等区域, 采集疑似水鹿的新鲜粪便于50 mL采样管中, 并立即浸入无水乙醇密封, 带回实验室于–20℃保存, 在90天内对样品进行DNA提取和分析。在样品收集时, 按采样月将样品划分为初冬(11月)和冬季(12月至翌年1月)两类, 在保证收集独立个体新鲜样品的同时, 确保同天所采集的新鲜样品之间的间距≥500 m。野外共采集粪便样品50份, 其中初冬样品27份, 冬季样品23份。

### 2.2 动物物种鉴定

在实验室对野外采集的50份样品按以下步骤进行物种鉴定: 动物基因组DNA提取–PCR扩增–PCR产物回收–序列测定与分析–物种鉴定。在PCR



扩增中,以稀释后的基因组DNA为模板,采用线粒体细胞色素C氧化酶亚基COI基因序列为识别条形码,以L16457和H16781为特异引物(L16457: 5'-TGT ACC TCT TCT CGC TCC GGG-3'; H16781: 5'-TTA TTG TCC TGT GAC CAT TGA CTG A-3'),并用高效保真酶进行PCR扩增,然后对样品纯化后的PCR产物使用测序仪ABI3730-XL进行DNA测序,并在NCBI (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/>)公共数据库中进行动物物种比对,选择相似度最大的序列作为物种鉴定结果,本研究以99%作为物种相似度的阈值。通过鉴定,本研究共获得水鹿有效粪便样品18份(表1),Mata等(2019)研究认为12个独立粪便样品能记录95%的摄食物种信息,故本研究的样品数筛选结果能满足水鹿冬季食性研究的要求。

### 2.3 样品中植物鉴定

国际生命条形码联盟(CBOL)植物工作组推荐以*rbcL*和*matK*作为陆生植物的DNA条形码(Hollingsworth et al, 2009),鉴于*matK*基因扩增成功率低,而*rbcL*基因不仅扩增成功率高(Zhang et al, 2016; 张玉秀等, 2020),还容易获得高质量的序列(张玉秀等, 2020),故以植物*rbcL*基因为条形码对筛选出的水鹿粪便样品进行高通量测序。实验流程为:粪便样品中植物总DNA提取-以植物*rbcL*基因为条形码-PCR扩增目标片段-扩增产物回收与纯化-扩增产物荧光定量-测序文库制备-上机进行高通量测序-判断样品中各个DNA序列所对应的植物种类。

本实验采用Illumina MiSeq平台对样品DNA片段进行双端测序,具体实验流程可参见

McClenaghan等(2015)对蝗虫、Erickson等(2017)对白尾鹿(*Odocoileus virginianus*)的研究。通过相关研究标准过滤低质量序列(Gill et al, 2006; Chen & Jiang, 2014),即采用滑动窗口法对FASTQ格式的双端序列逐一作质量筛查:以10 bp为窗口大小,1 bp为步长,从其5'端第一个碱基位置开始移动,并要求窗口中碱基平均质量 $\geq$  Q20 (即碱基平均测序准确率阈值为99%),在第一个平均质量值小于Q20的窗口处截断序列,并确保截断后的序列长度 $\geq$  150 bp,且无模糊碱基(ambiguous base)存在。随后,利用FLASH 1.2.7软件(<http://ccb.jhu.edu/software/FLASH/>)根据重叠碱基配对原则对通过质量初筛的双端序列进行连接(Magoc & Salzberg, 2011):保证Read 1和Read 2序列的重叠碱基长度 $\geq$  10 bp,且确保碱基错配数低于重叠碱基长度的10%。最后,根据每个样品所对应的Index信息(即Barcode序列,为用于识别样品的一小段起始碱基序列)将连接后的序列识别配对到对应样品(要求Index序列完全匹配),据此获得每个样品的有效序列。使用QIIME 1.8.0软件(<http://qiime.org/>)识别疑问序列(Caporaso et al, 2010),并使用USEARCH 1.8.0软件(<http://www.drive5.com/usearch/>)检查并删除嵌合体序列,且使用QIIME 1.8.0软件中的UCLUST算法,以97%的序列相似度阈值对前述获得的序列进行归并和划分可操作分类单元(OTU) (Edgar, 2010),并选取OTU中丰度最高的序列作为代表序列。其中,在NCBI数据库中做BLAST比对时,以E值 $<$  0.001进行归并,并获得相应的GenBank登录号(附录1)。

表1 鞍子河保护地经DNA鉴定筛选出的有效水鹿粪便样品

Table 1 The valid fecal samples of *Rusa unicorn* screened out through DNA identification at Anzihe protected area

初冬样品编号 Sample code in early winter	经度 Longitude (E)	纬度 Latitude (N)	海拔 Elevation (m)	采样时间 Sampling time	冬季样品编号 Sample code in winter	经度 Longitude (E)	纬度 Latitude (N)	海拔 Elevation (m)	采样时间 Sampling time
4	103.19°	30.81°	1,990	2018.11.13	1	103.21°	30.79°	1,996	2018.12.1
5	103.15°	30.80°	2,429	2018.11.12	2	103.21°	30.76°	2,138	2018.12.1
6	103.17°	30.81°	2,060	2018.11.13	3	103.21°	30.76°	2,166	2018.12.28
7	103.16°	30.80°	2,280	2018.11.13	12	103.19°	30.76°	2,354	2018.12.1
8	103.19°	30.81°	1,979	2018.11.13	13	103.20°	30.79°	1,932	2018.12.1
9	103.15°	30.80°	2,453	2018.11.12	16	103.22°	30.77°	1,909	2019.1.5
10	103.27°	30.81°	1,734	2018.11.5	17	103.21°	30.77°	1,860	2018.12.4
11	103.27°	30.81°	1,798	2018.11.5	18	103.21°	30.77°	1,891	2018.12.16
14	103.21°	30.77°	1,923	2018.11.5					
15	103.21°	30.76°	1,998	2018.11.5					

为避免过于夸大多样性估计, 以0.005%为OTU平均相对读长丰度(relative read abundance, RRA)阈值进行筛选(Bokulich et al, 2013), 同时结合《四川鞍子河保护地植物种属名录》<sup>①</sup>, 剔除研究区以外的植物类型(附录2)。本研究的原始测序数据已上传至NCBI数据库(序列号: SRP254720)。

## 2.4 数据处理

采用以下方法处理经高通量测序及筛选后的数据, 具体为:

食物多样性分析, 采用Shannon-Wiener多样性指数(Smith, 1982):

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

Pielou均匀度指数(Pielou, 1969):

$$J' = H' / H_{\max} \quad (2)$$

食物生态位宽度, 采用Levin指数(Smith, 1982):

$$B = 1 / \sum_{i=1}^n P_i^2 \quad (3)$$

其中,  $P_i$ 指水鹿某粪便样品中植物*i*在该样品中所占的比重, 这里用植物OTU的相对读长丰度表示;  $H_{\max} = \ln n$ ,  $n$ 为粪便样品中存在的植物物种数, 这里使用粪样中存在的植物OTU类型数量表示。

此外, 为刻画水鹿生态位分异, 使用R 3.6.1软件计算水鹿初冬和冬季样品的Bray-Curtis相异距离, 并据此绘制非度量多维尺度(nonmetric multidimensional scaling, NMDS)图对两时段的生态位分异进行可视化, 且使用Anosim (analysis of similarities)进行显著性分析。为比较样品中OTU类型数在初冬和冬季两时段的差异, 对其做*t*检验。

## 3 结果

### 3.1 摄食植物

18个样品中共获得102个OTU, 确定水鹿摄食植物有50科94属(附录2)。样品中蔷薇科、山茱萸科、忍冬科、虎耳草科、爵床科、清风藤科、旌节花科、百合科(11号样品不含)、槭树科、未知科1和五加科的总相对读长丰度在0.8281–0.9751之间(图1)。其中, 蔷薇科相对读长丰度最大(0.1378–0.8721), 然后为山茱萸科(0.0103–0.2118)、忍冬科(0.0093–0.1444)、虎耳草科(0.0039–0.1568)、爵床科(0.0006–0.1469)、

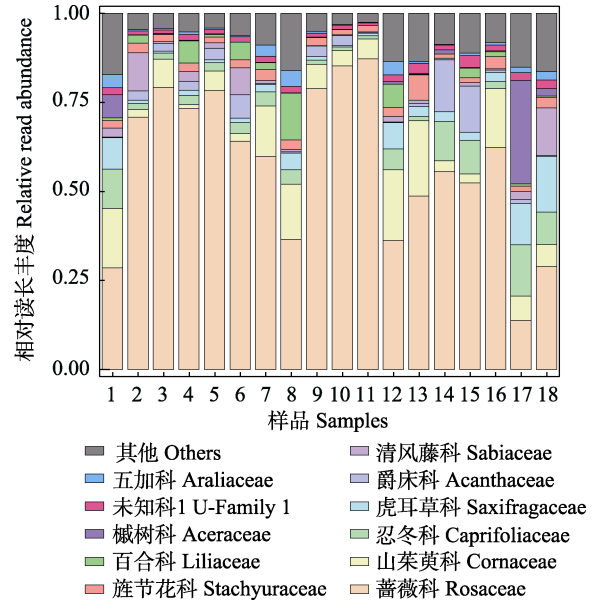


图1 水鹿粪便样品中平均相对读长丰度最高的11科植物

Fig. 1 The 11 families of plants with averagely highest relative read abundance in the fecal samples of *Rusa unicorn*

清风藤科(0.0009–0.1342)、旌节花科(0.0117–0.0713)、百合科(0–0.1319)、槭树科(0.0002–0.2906)和五加科(0.0014–0.0449)(图1)。

在属水平上, 样品中悬钩子属(*Rubus*)、山茱萸属(*Cornus*)、青荚叶属(*Helwingia*)、马蓝属(*Strobilanthes*)、荚蒾属(*Viburnum*)、清风藤属(*Sabia*)、旌节花属(*Stachyurus*)、菝葜属(*Smilax*, 1号、11号和14号样品不含)、槭属(*Acer*)和绣球属(*Hydrangea*)的总相对读长丰度在0.5450–0.9585之间。其中, 悬钩子属的相对读长丰度最高(0.0489–0.8684), 然后为山茱萸属(0.0003–0.1713)、青荚叶属(0.0091–0.1305)、马蓝属(0.0006–0.1469)、荚蒾属(0.0054–0.0842)、清风藤属(0.0009–0.1342)、旌节花属(0.0117–0.0713)、菝葜属(0–0.1306)、槭属(0.0002–0.2906)和绣球属(0.0026–0.0669)(图2)。

### 3.2 植物多样性和生态位

不同样品间植物的Shannon-Wiener指数、Pielou均匀度指数、食物生态位宽度存在差异, 三指数均有一个较大的变动范围(图3): 食物多样性指数变动范围为0.7316–2.9151 (均值 ± 标准误: 1.8212 ± 0.7215)、Pielou均匀度指数变动范围为0.1933–0.6958 (0.4427 ± 0.1665)、食物生态位宽度变动范围为1.3208–12.1201 (3.9782 ± 3.1512)(图3)。

① 四川鞍子河省级自然保护区管理处 (2016) 四川鞍子河保护地植物种属名录. 四川鞍子河省级自然保护区管理处, 崇州.

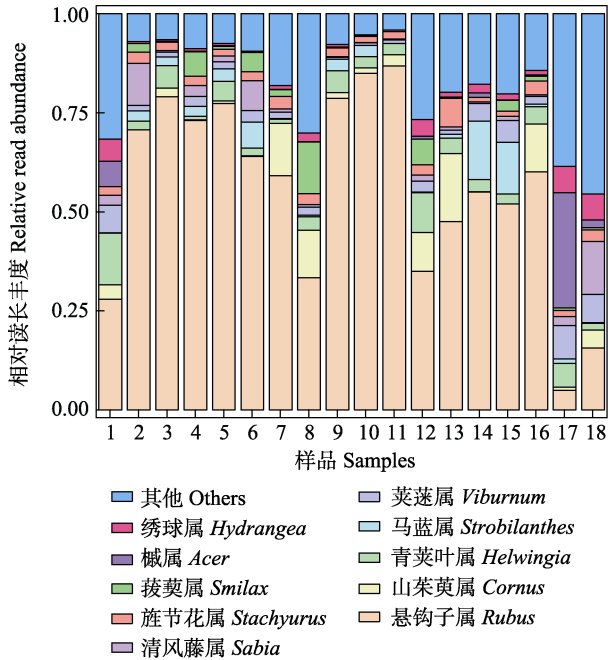


图2 水鹿粪便样品中平均相对读长丰度最高的10属植物  
Fig. 2 The 10 genera of plants with averagely highest relative read abundance in the fecal samples of *Rusa unicorn*

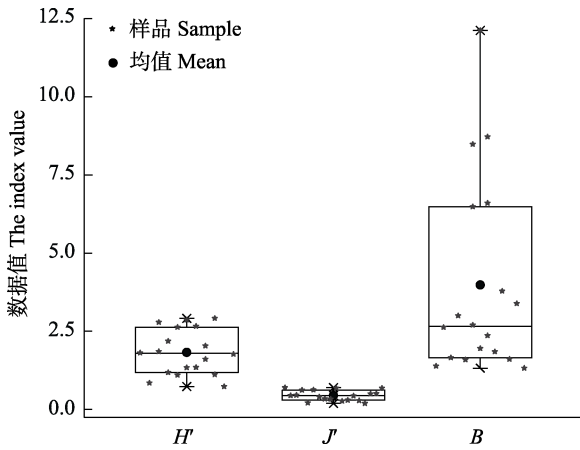


图3 水鹿粪便样品中植物的Shannon-Wiener指数( $H'$ )、Pielou均匀度指数( $J'$ )和食物生态位宽度( $B$ )  
Fig. 3 The Shannon-Wiener index ( $H'$ ), Pielou evenness index ( $J'$ ) and dietary niche breadth ( $B$ ) of plants in the fecal samples of *Rusa unicorn*

NMDS图显示初冬和冬季样品之间存在着显著的生态位分异( $R = 0.2315, P < 0.05$ ), 初冬样品的横、纵坐标范围分别为:  $-0.2$ 至 $0.4, -0.4$ 至 $0.5$ ; 冬季样品的横、纵坐标范围分别为:  $-0.5$ 至 $0.4, -0.3$ 至 $0.5$  (图4)。水鹿在冬季比初冬具有相对更宽的生态位范围。在OTU类型数上, 冬季样品中所含种类数也显著高于初冬样品( $P < 0.05$ , 表2)。

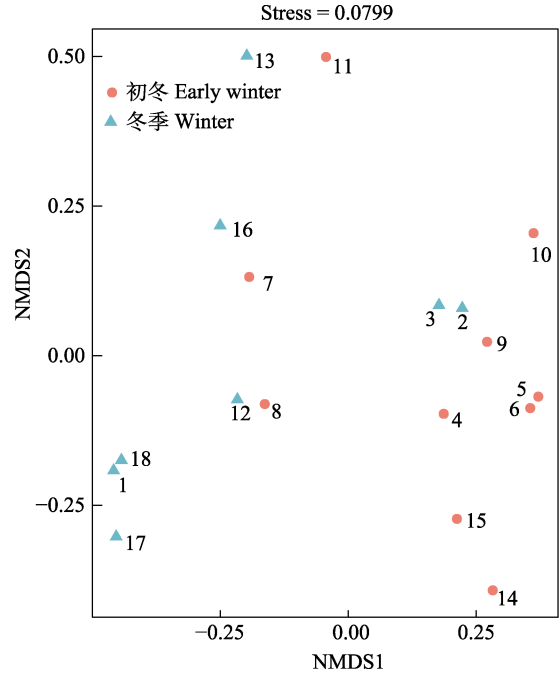


图4 初冬和冬季水鹿粪便样品的生态位分异图(1-18为样品编号)  
Fig. 4 The niche differentiation between the fecal samples of *Rusa unicorn* at early winter and winter (1 to 18 are sample codes)

表2 不同采样期水鹿粪便样品中OTU类型数比较  
Table 2 The comparison of OTU type number in the fecal samples of *Rusa unicorn* between different sampling time

初冬样品编号 Sample code in early winter	OTU类型数 OTU type number	冬季样品编号 Sample code in winter	OTU类型数 OTU type number
4	55	1	66
5	54	2	55
6	53	3	66
7	70	12	55
8	68	13	54
9	53	16	53
10	55	17	70
11	44	18	68
14	52		
15	55		
均值 ± 标准误 Mean ± SE	56 ± 8 <sup>b</sup>	均值 ± 标准误 Mean ± SE	65 ± 8 <sup>a</sup>

不同小写字母表示差异显著( $P < 0.05$ )  
Different lowercase letters mean significant difference at 0.05 level

#### 4 讨论

本研究确定摄食植物科属的精度与以 $rbcL$ 基因为植物DNA条形码标记的分类结果相当(García-Robledo et al, 2013), 得出邛崃山系水鹿摄食植物主要有50科94属, 其中悬钩子属、山茱萸属、

青荚叶属、马蓝属、莢蒾属、清风藤属、旌节花属、菝葜属、槭属和绣球属为其偏好性食物, 且蔷薇科悬钩子属为最重要的食物来源, 表明水鹿摄食植物类型丰富, 也说明高通量测序技术可用于大型食草动物的食性研究, 在水鹿的保护和引种上应重点关注上述植物种类。

本研究得出的水鹿摄食植物“属”多于前人的研究结果, 如中国海南水鹿常食和喜食植物有16科37属(袁喜才和王宝琳, 1983)、印度水鹿摄食植物为10科21属(Khan, 1994)、新西兰水鹿是14科23属(Stafford, 1997)、澳大利亚水鹿为52科86属(Forsyth & Davis, 2011)、马来西亚水鹿是30科70属(Ismail & Jiwan, 2015)、中国台湾水鹿为43科87属(Yen et al, 2015)。比较发现邛崃山系水鹿与新西兰、澳大利亚、马来西亚和中国台湾水鹿的摄食植物具有一定的相似性: 本区域水鹿与新西兰、澳大利亚和中国台湾水鹿均摄食悬钩子属植物, 与新西兰、澳大利亚水鹿均摄食繁缕属(*Stellaria*)植物, 与马来西亚和中国台湾水鹿均摄食木姜子属(*Litsea*)植物, 其他共食植物见表3, 表明不同地域水鹿的食物有一定的相似性。此外, 本研究还发现邛崃山系水鹿会摄食国家级保护植物珙桐属(*Davidia*)和连香树属(*Cercidiphyllum*)植物(附录2); 也证实了水鹿摄食箭竹属(*Fargesia*)植物(附录2)(胡锦涛和王西之, 1984), 说明水鹿摄食植物类型丰富、多样性高。由于动物对保护植物的摄食, 如啃食树皮, 可能对保护植物不利, 因此在对水鹿进行保护的同时, 也需对保护植物进行重点关注, 以维持当地生物多样性。

本研究中水鹿摄食植物的Shannon-Wiener指数、Pielou均匀度指数和食物生态位宽度均显示出

极大的上下波动范围, 说明水鹿摄食植物多样性高, 食物生态位宽度范围大。Shannon-Wiener指数直接与物种数目相关(尚玉昌, 2010), 而其他指数也均以植物在样品中的相对丰度为计算基础, 虽然高通量测序的相对丰度结果已被用于研究动物生态位重叠和食物比较(Kartzinel et al, 2015; Erickson et al, 2017), 但不同样品中同一植物类型的相对丰度不同, 可能会引起同一物种的不同样品显示出差异化的食物多样性和生态位宽度。而同一物种的雌雄个体承担着不同的繁殖任务, 势必会在觅食和食物供应策略上出现差异(Weimerskirch et al, 1997)。同时, 由于大型食草动物的活动可能并不只限于研究区, 其粪便中可能包含非研究区植物, 如本次样品中的李属(*Prunus*)并不存在于研究区中, 但却是水鹿的偏好性食物(附录2), 表明研究得出的水鹿食物偏好和食物多样性有关的结论仍具有保守性, 本研究仅以研究区内植物的相对读长丰度来计算水鹿食物偏好和食物多样性还存在不足, 对大型食草动物食性的研究不能仅局限于特定研究区, 需适当扩大研究区范围, 但研究范围大小的制定仍需经大量研究论证确定。故在水鹿的保护和引种上除关注前述的偏好性植物外, 也应重点考虑研究区外的偏好性植物。

NMDS图显示水鹿在初冬和冬季存在显著的生态位分异, 且后者生态位范围相对更宽(图4), 这表明水鹿在食物生态位宽度上巨大变化的上下差异可能与资源的可利用性有关。OTU类型数比较也显示水鹿在冬季比初冬摄食的植物类型多。由于冬季比初冬食物短缺, 解释了样品间在植物多样性和食物生态位宽度上的差异, 表明水鹿在食物短缺时

表3 邛崃山系水鹿与其他研究地水鹿共食植物表

Table 3 The shared plants of *Rusa unicolor* in the Qionglai Mountains and in other study places

研究对象 Study object	数据来源 Data resource	共食性植物 Shared plants
中国海南水鹿 The <i>Rusa unicolor</i> in Hainan, China	Yuan & Wang, 1983	稗属 <i>Eleusine</i> , 稗属 <i>Echinochloa</i>
新西兰水鹿 The <i>R. unicolor</i> in New Zealand	Stafford, 1997	悬钩子属 <i>Rubus</i> , 繁缕属 <i>Stellaria</i> , 毛茛属 <i>Ranunculus</i> , 酸模属 <i>Rumex</i>
澳大利亚水鹿 The <i>R. unicolor</i> in Australia	Forsyth & Davis, 2011	悬钩子属 <i>Rubus</i> , 繁缕属 <i>Stellaria</i> , 铁线莲属 <i>Clematis</i> , 薊属 <i>Cirsium</i> , 酢浆草属 <i>Oxalis</i>
马来西亚水鹿 The <i>R. unicolor</i> in Malaysia	Ismail & Jiwan, 2015	木姜子属 <i>Litsea</i>
中国台湾水鹿 The <i>R. unicolor</i> in Taiwan, China	Yen et al, 2015	悬钩子属 <i>Rubus</i> , 木姜子属 <i>Litsea</i> , 绣球属 <i>Hydrangea</i> , 杜鹃属 <i>Rhododendron</i> , 茶藨子属 <i>Ribes</i> , 槭属 <i>Acer</i> , 卫矛属 <i>Euonymus</i> , 鹅掌柴属 <i>Schefflera</i> , 忍冬属 <i>Lonicera</i> , 冬青属 <i>Ilex</i> , 勾儿茶属 <i>Berchemia</i> , 刚竹属 <i>Phyllostachys</i> , 小檗属 <i>Berberis</i> , 蔷薇属 <i>Rosa</i> , 旌节花属 <i>Stachyurus</i> , 樟属 <i>Cinnamomum</i> , 莢蒾属 <i>Viburnum</i> , 苹果属 <i>Malus</i>



会通过摄食更多的植物类型,适当调整生态位宽度,以适应环境变化,这符合最优觅食理论(optimal foraging)的观点(Pyke et al, 1977),说明水鹿具有强的环境适应能力和资源利用能力。由于冬季食物匮乏,可能前述的偏好性食物为当地冬季可利用的丰富资源而引起水鹿的大量摄食,鉴于目前并无水鹿其他季节的食性分析,同时尚不清楚研究区这些偏好性食物的营养价值,研究得出的水鹿偏好性植物的结论仍需结合当地资源的可利用性及其营养状况做进一步研究。虽然Mata等(2019)研究认为7个和12个独立粪便样品分别能记录80%和95%的摄食物种信息,而本研究中初冬10个和冬季8个独立样品虽基本能满足在不同时段对水鹿的食性研究要求,但有效样品数量仍显单薄,今后可在更大样品数量上作进一步研究。

不同于粪便分析法、利用法、直接观察法、自助餐法和胃内容物法等手段可成功将摄食食物识别到具体种,高通量测序技术的分辨率尚不能完全实现物种水平的识别(Valentini et al, 2009),这是目前该技术在食性研究中所面临的巨大挑战。但许多食性研究的目的并非简单地进行多样性分析,而是获得物种所消耗的不同食物的相对量的定量数据(Pompanon et al, 2012),这是高通量测序技术所具备的独特优势。虽然经高通量测序技术得到的食物序列数能否定量反映相应食物的摄食量和比例尚存一定争议(Deagle et al, 2013),如低序列数食物可能是主要食物或者偏好性食物(Pompanon et al, 2012),故本研究得出的水鹿偏好植物的结论可能还具有一定的保守性。但在许多情况下,扩增序列被报道为食物组成的半定量代理(Deagle et al, 2013),并已被证明是一种用于半定量食物估计的有用工具(Pompanon et al, 2012)。因此,虽然高通量测序技术量化的食物组成可能具有一定的保守性,但仍可用于食物组成的评估。

研究中扩增区域的选择、引物的选择或组合、PCR的偏好性、扩增效率的差异性、读长的清晰度或解析度、数据库的完善度(王雪芹等, 2017)和污染(刘刚等, 2018)等均影响着高通量技术的测序结果。其中,参考数据库序列的完整性和准确性决定着高通量测序鉴定的质量(Kress et al, 2015)。而由于动物和植物的地理分布存在差异,公共数据库仅收录了研究者上传的局部范围内的部分DNA条形码

(刘刚等, 2018),可能会出现数据比对不全的情况,这也是造成本研究存在未识别植物的主要原因。由于高通量测序技术已成趋势,并将在成本越来越低的情况下走向普遍,因此为进一步确定本研究中水鹿的具体摄食植物物种信息,摸清当地植物的多样性状况,并为后续其他同域分布的偶蹄目动物的食性研究提供参考,建议在邛崃山系建立相关的植物条形码数据库。

开展另一种食性分析方法的平行研究是验证数据准确性的有效途径(刘刚等, 2018),有研究已证实高通量测序技术与摄像机(video camera)结合能起到相互补充和验证的作用(Newmaster et al, 2013),而本研究所得结果仅实现了属水平的识别,且尚存2个科和8个属的植物未确定,并且其中的植物未知科1不仅存在于所有样品中,还为主要食物来源(图1)。故需结合其他食性研究方法对研究结果作进一步补充和验证。

## 参考文献

- Ahrestani FS, Heitkonig IMA, Prins HHT (2012) Diet and habitat–niche relationships within an assemblage of large herbivores in a seasonal tropical forest. *Journal of Tropical Ecology*, 28, 385–394.
- Aryal A, Panthi S, Barraclough RK, Bencini R, Adhikari B, Ji WH, Raubenheimer D (2015) Habitat selection and feeding ecology of dhole (*Cuon alpinus*) in the Himalayas. *Journal of Mammalogy*, 96, 47–53.
- Bokulich NA, Subramanian S, Faith JJ, Gevers D, Gordon JI, Knight R, Mills DA, Caporaso JG (2013) Quality-filtering vastly improves diversity estimates from Illumina amplicon sequencing. *Nature Methods*, 10, 57–59.
- Caporaso JG, Kuczynski J, Stombaugh J, Bittinger K, Bushman FD, Costello EK, Fierer N, Peña AG, Goodrich JK, Gordon JI, Huttley GA, Kelley ST, Knights D, Koenig JE, Ley RE, Lozupone CA, McDonald D, Muegge BD, Pirrung M, Reeder J, Sevinsky JR, Turnbaugh PJ, Walters WA, Widmann J, Yatsunenko T, Zaneveld J, Knight R (2010) QIIME allows analysis of high-throughput community sequencing data. *Nature Methods*, 7, 335–336.
- Chen H, Jiang W (2014) Application of high-throughput sequencing in understanding human oral microbiome related with health and disease. *Frontiers in Microbiology*, 5, 508.
- Deagle BE, Thomas AC, Shaffer AK, Trites AW, Jarman SN (2013) Quantifying sequence proportions in a DNA-based diet study using ion torrent amplicon sequencing: Which counts count? *Molecular Ecology Resources*, 13, 620–633.
- Delgiudice GD, Moen RA, Singer FJ, Riggs MR (2001) Winter nutritional restriction and simulated body condition of

- Yellowstone elk and bison before and after the fires of 1988. *Wildlife Monographs*, 147, 1–60.
- Duffy JE, Cardinale BJ, France KE, McIntyre PB, Thebault E, Loreau M (2007) The functional role of biodiversity in ecosystems: Incorporating trophic complexity. *Ecology Letters*, 10, 522–538.
- Edgar RC (2010) Search and clustering orders of magnitude faster than blast. *Bioinformatics*, 26, 2460–2461.
- Erickson DL, Reed E, Ramachandran P, Bourg NA, McShea WJ, Ottesen A (2017) Reconstructing a herbivore's diet using a novel *rbcl* DNA mini-barcode for plants. *AoB Plants*, 9, plx015.
- Forsyth DM, Davis NE (2011) Diets of non-native deer in Australia estimated by macroscopic versus microhistological rumen analysis. *Journal of Wildlife Management*, 75, 1488–1497.
- García-Robledo C, Erickson DL, Staines CL, Erwin TL, Kress WJ (2013) Tropical plant-herbivore networks: Reconstructing species interactions using DNA barcodes. *PLoS ONE*, 8, e52967.
- Gebremedhin B, Flagstad O, Bekele A, Chala D, Bakkestuen V, Boessenkool S, Popp M, Gussarova G, Schroder-Nielsen A, Nemomissa S, Brochmann C, Stenseth NC, Epp LS (2016) DNA metabarcoding reveals diet overlap between the endangered *Walia* ibex and domestic goats—Implications for conservation. *PLoS ONE*, 11, e0159133.
- Gill SR, Pop M, Deboy RT, Eckburg PB, Turnbaugh PJ, Samuel BS, Gordon JI, Relman DA, Fraser-Liggett CM, Nelson KE (2006) Metagenomic analysis of the human distal gut microbiome. *Science*, 312, 1355–1359.
- He XC, Fu Q, Wu YJ, Wang B, Chen X, Ran JH (2019) Population structure and activity rhythm of sambar deer (*Rusa unicolor*). *Acta Theriologica Sinica*, 39, 134–141. (in Chinese with English abstract) [何兴成, 付强, 吴永杰, 王彬, 陈雪, 冉江洪 (2019) 水鹿的群体结构和活动节律分析. *兽类学报*, 39, 134–141.]
- Holechek JL, Vavra M, Pieper RD (1982) Botanical composition determination of range herbivore diets—A review. *Journal of Range Management*, 35, 309–315.
- Hollingsworth PM, Forrest LL, Spouge JL, Hajibabaei M, Ratnasingham S, van der Bank M, Chase MW, Cowan RS, Erickson DL, Fazekas AJ, Graham SW, James KE, Kim KJ, Kress WJ, Schneider H, van AlphenStahl J, Barrett SCH, van den Berg C, Bogarin D, Burgess KS, Cameron KM, Carine M, Chacon J, Clark A, Clarkson JJ, Conrad F, Devey DS, Ford CS, Hedderson TAJ, Hollingsworth ML, Husband BC, Kelly LJ, Kesanakurti PR, Kim JS, Kim YD, Lahaye R, Lee HL, Long DG, Madrinan S, Maurin O, Meusnier I, Newmaster SG, Park CW, Percy DM, Petersen G, Richardson JE, Salazar GA, Savolainen V, Seberg O, Wilkinson MJ, Yi DK, Little DP (2009) A DNA barcode for land plants. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 106, 12794–12797.
- Hu JC, Wang YZ (1984) *Sichuan Resourceful Fauna* (2nd vol.): Mammal. Sichuan Science and Technology Press, Chengdu. (in Chinese) [胡锦涛, 王酉之 (1984) 四川资源动物志(第2卷): 兽类. 四川科学技术出版社, 成都.]
- Ismail D, Jiwan D (2015) Browsing preference and ecological carrying capacity of sambar deer (*Cervus unicolor* Brookei) on secondary vegetation in forest plantation. *Animal Science Journal*, 86, 225–237.
- Johnsingh AJT, Sankar K (1991) Food plants of chital, sambar and cattle on Mundanthurai Plateau, Tamil-Nadu, south India. *Mammalia*, 55, 57–66.
- Kartzinel TR, Chen PA, Coverdale TC, Erickson DL, Kress WJ, Kuzmina ML, Rubenstein DI, Wang W, Pringle RM (2015) DNA metabarcoding illuminates dietary niche partitioning by African large herbivores. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 112, 8019–8024.
- Kelton SD, Skipworth JP (1987) Food of sambar deer (*Cervus unicolor*) in a Manawatu (New Zealand) flax swamp. *New Zealand Journal of Ecology*, 10, 149–152.
- Khan JA (1994) Food-habits of ungulates in dry tropical forests of Gir Lion Sanctuary, Gujarat, India. *Acta Theriologica*, 39, 185–193.
- Kowalczyk R, Taberlet P, Coissac E, Valentini A, Miquel C, Kaminski T, Wojcik JM (2011) Influence of management practices on large herbivore diet—Case of European bison in Bialowieza Primeval Forest (Poland). *Forest Ecology and Management*, 261, 821–828.
- Kress WJ, Garcia-Robledo C, Uriarte M, Erickson DL (2015) DNA barcodes for ecology, evolution, and conservation. *Trends in Ecology & Evolution*, 30, 25–35.
- Liu G, Ning Y, Xia XF, Gong MH (2018) The application of high-throughput sequencing technologies to wildlife diet analysis. *Acta Ecologica Sinica*, 38, 3347–3356. (in Chinese with English abstract) [刘刚, 宁宇, 夏晓飞, 龚明昊 (2018) 高通量测序技术在野生动物食性分析中的应用. *生态学报*, 38, 3347–3356.]
- Liu MC, Zou XY, Lin YT, Tang Z, Ma LP, Zhang JY, Wang PY (2018) The monitoring of licking salt behavior in takin and sambar in Wolong Nature Reserve. *Bulletin of Biology*, 53(12), 32–35. (in Chinese with English abstract) [刘明冲, 邹晓艳, 林雨婷, 唐卓, 马联平, 张巨意, 王鹏彦 (2018) 卧龙保护区羚牛、水鹿舔盐活动监控统计初报. *生物学通报*, 53(12), 32–35.]
- Magoc T, Salzberg SL (2011) Flash: Fast length adjustment of short reads to improve genome assemblies. *Bioinformatics*, 27, 2957–2963.
- Mata VA, Rebelo H, Amorim F, Mccracken GF, Jarman S, Beja P (2019) How much is enough? Effects of technical and biological replication on metabarcoding dietary analysis. *Molecular Ecology*, 28, 165–175.
- McClenaghan B, Gibson JF, Shokralla S, Hajibabaei M (2015) Discrimination of grasshopper (Orthoptera: Acrididae) diet

and niche overlap using next-generation sequencing of gut contents. *Ecology and Evolution*, 5, 3046–3055.

- Newmaster SG, Thompson ID, Steeves RAD, Rodgers AR, Fazekas AJ, Maloles JR, McMullin RT, Fryxell JM (2013) Examination of two new technologies to assess the diet of woodland caribou: Video recorders attached to collars and DNA barcoding. *Canadian Journal of Forest Research*, 43, 897–900.
- Padmalal U, Takatsuki S, Jayasekara P (2003) Food habits of sambar *Cervus unicolor* at the Horton Plains National Park, Sri Lanka. *Ecological Research*, 18, 775–782.
- Pielou EC (1969) *An Introduction to Mathematical Ecology*. Wiley-Interscience, New York.
- Pompanon F, Deagle BE, Symondson WOC, Brown DS, Jarman SN, Taberlet P (2012) Who is eating what: Diet assessment using next generation sequencing. *Molecular Ecology*, 21, 1931–1950.
- Pyke G, Pulliam H, Charnov EL (1977) Optimal foraging: A selective review of theory and tests. *Quarterly Review of Biology*, 52, 137–153.
- Semiadi G, Barry TN, Muir PD, Hodgson J (1995) Dietary preferences of sambar (*Cervus unicolor*) and red deer (*Cervus elaphus*) offered browse, forage legume and grass species. *Journal of Agricultural Science*, 125, 99–107.
- Severud WJ, Windels SK, Belant JL, Bruggink JG (2013) The role of forage availability on diet choice and body condition in American beavers (*Castor canadensis*). *Mammalian Biology*, 78, 87–93.
- Shang YC (2010) *General Ecology*, 3rd edn. Peking University Press, Beijing. (in Chinese) [尚玉昌 (2010) 普通生态学 (第三版). 北京大学出版社, 北京.]
- Sheppard SK, Harwood JD (2005) Advances in molecular ecology: Tracking trophic links through predator-prey food-webs. *Functional Ecology*, 19, 751–762.
- Smith EP (1982) Niche breadth, resource availability, and inference. *Ecology*, 63, 1675–1681.
- Stafford KJ (1997) The diet and trace element status of sambar deer (*Cervus unicolor*) in Manawatu district, New Zealand. *New Zealand Journal of Zoology*, 24, 267–271.
- Sun JX, Li JQ, Wan YQ, Li S, Guan TP, Wang J, Xia WC, Xu HG (2018) Study on the activity rhythms of vine ungulates in summer and autumn in Sichuan. *Journal of Ecology and Rural Environment*, 34, 1003–1009. (in Chinese with English abstract) [孙佳欣, 李佳琦, 万雅琼, 李晟, 官天培, 王杰, 夏万才, 徐海根 (2018) 四川9种有蹄类动物夏秋季活动节律研究. 生态与农村环境学报, 34, 1003–1009.]
- Symondson WOC, Harwood JD (2014) Special issue on molecular detection of trophic interactions: Unpicking the tangled bank introduction. *Molecular Ecology*, 23, 3601–3604.
- Timmins R, Kawanishi K, Gimán B, Lynam A, Chan B, Steinmetz R, Sagar Baral H, Kumar S (2015) *Rusa unicolor* (errata version published in 2015). The IUCN Red List of Threatened Species 2015, e.T41790A85628124. <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2015-2.RLTS.T41790A22156247.en>. (accessed on 2020-02-17)
- Valentini A, Miquel C, Nawaz MA, Bellemain E, Coissac E, Pompanon F, Gielly L, Cruaud C, Nascetti G, Wincker P, Swenson JE, Taberlet P (2009) New perspectives in diet analysis based on DNA barcoding and parallel pyrosequencing: The *trmL* approach. *Molecular Ecology Resources*, 9, 51–60.
- Wang P, Bai WK, Huang JY, Zhang JD, Liu D, Xia SS, Rao J, Zhou CQ (2018) Habitat use of differentiation between sympatric giant panda and sambar. *Acta Ecologica Sinica*, 38, 5577–5583. (in Chinese with English abstract) [王盼, 白文科, 黄金燕, 张晋东, 刘焱, 夏珊珊, 饶佳, 周材权 (2018) 同域分布大熊猫和水鹿生境利用分异特征. 生态学报, 38, 5577–5583.]
- Wang XQ, Wang GH, Qiao F, Gao QK, Heong KL, Zhu ZR, Cheng JA (2017) Progress on high-throughput sequencing and its applications in food web analysis. *Acta Ecologica Sinica*, 37, 2530–2539. (in Chinese with English abstract) [王雪芹, 王光华, 乔飞, 高其康, Heong KL, 祝增荣, 程家安 (2017) 高通量测序及其在食物网解析中的应用进展. 生态学报, 37, 2530–2539.]
- Weimerskirch H, Chérel Y, Cuenot-Chaillet F, Ridoux V (1997) Alternative foraging strategies and resource allocation by male and female wandering albatrosses. *Ecology*, 78, 2051–2063.
- Williams RL, Goodenough AE, Stafford R (2012) Statistical precision of diet diversity from scat and pellet analysis. *Ecological Informatics*, 7, 30–34.
- Yin BF, Huai HY, Zhang YL, Zhou L, Wei WH (2007) Trophic niches of *Pantholops hodgsoni*, *Procapra picticaudata* and *Equus kiang* in Kekexili region. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 18, 766–770. (in Chinese with English abstract) [殷宝法, 淮虎银, 张镜铨, 周乐, 魏万红 (2007) 可可西里地区藏羚羊、藏原羚和藏野驴的营养生态位. 应用生态学报, 18, 766–770.]
- Yao G, Li YH, Zhang JD, Li DY, Yang ZS, Hu J, Shi XG (2017) An investigation on population density and distribution of *Rusa unicolor* in Wolong National Nature Reserve. *Sichuan Journal of Zoology*, 36, 588–592. (in Chinese with English abstract) [姚刚, 李艳红, 张晋东, 黎大勇, 杨志松, 胡杰, 施小刚 (2017) 卧龙国家级自然保护区水鹿种群密度及分布调查. 四川动物, 36, 588–592.]
- Yen SC, Lin CY, Hew SW, Yang SY, Yeh CF, Weng GJ (2015) Characterization of debarking behavior by sambar deer (*Rusa unicolor*) in Taiwan. *Mammal Study*, 40, 167–179.
- Yuan XC, Wang BL (1983) The sambar deer (*Cervus unicolor*) in Hainan Island. *Chinese Wildlife*, (6), 37–39. (in Chinese) [袁喜才, 王宝琳 (1983) 海南岛水鹿. 野生动物, (6), 37–39.]

- Zhang Y, Skaar I, Sulyok M, Liu X, Rao M, Taylor JW (2016) The microbiome and metabolites in fermented Pu-erh tea as revealed by high-throughput sequencing and quantitative multiplex metabolite analysis. PLoS ONE, 11, e0157847.
- Zhang YX, Liu Y, Liu PW, Fu CK, Lu LL, Wei JH (2020) Screening and identification on sequences of original plants of curcuma rhizoma. Guihaia, doi: 10.11931/guihaia.gxzw-201912027. [张玉秀, 刘杨, 刘培卫, 符传坤, 卢丽兰, 魏建和 (2020) 莪术基原植物DNA条形码序列的筛选与鉴定. 广西植物, doi: 10.11931/guihaia.gxzw201912027.]
- Zheng RQ, Bao YX (2004) Study methods and procedures for ungulate food habits. Acta Ecologica Sinica, 24, 1532–1539. (in Chinese with English abstract) [郑荣泉, 鲍毅新 (2004) 有蹄类食性研究方法及其研究进展. 生态学报, 24, 1532–1539.]
- (责任编辑: 吴永杰 责任编辑: 闫文杰)

## 附录 Supplementary Material

### 附录1 水鹿粪便样品中的OTU及其在NCBI数据中对应的GenBank登录号

Appendix 1 The OTUs in fecal samples of *Rusa unicolor* and the relative GenBank accession IDs in NCBI library  
<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2020063-1.pdf>

### 附录2 水鹿粪便样品中的OTU信息

Appendix 2 The information of OTUs in fecal samples of *Rusa unicolor*  
<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2020063-2.pdf>



附录 1 水鹿粪便样品中的 OTU 及其在 NCBI 数据中对应的 GenBank 登录号

Appendix 1 The OTUs in fecal samples of *Rusa unicorn* and the relative GenBank accession IDs in NCBI library

OTU	GenBank 登录号 GenBank accession ID	OTU	GenBank 登录号 GenBank accession ID	OTU	GenBank 登录号 GenBank accession ID	OTU	GenBank 登录号 GenBank accession ID
OTU0	MH826912.1	OTU1655	KJ595636.1	OTU4470	NC_039776.1	OTU7243	MK790138.1
OTU10000	MK030065.1	OTU166	MK526553.1	OTU4473	MK253451.1	OTU7244	KM895541.1
OTU10003	KU748284.1	OTU1661	AB039788.1	OTU4474	JX848471.1	OTU7248	MN830400.1
OTU10004	NC_039973.1	OTU1666	MN516695.1	OTU4475	MF158744.1	OTU7268	DQ133807.1
OTU10005	X83986.1	OTU1667	NC_037485.1	OTU4476	MN117993.1	OTU7269	MK790138.1
OTU10006	NC_044779.1	OTU1673	MG249283.1	OTU4477	AJ402920.1	OTU7271	KY200671.1
OTU10015	MH536614.1	OTU1674	NC_045884.1	OTU4487	MK925451.1	OTU7273	HQ337794.1
OTU10016	KJ595643.1	OTU1675	KR082836.1	OTU4488	MK526447.1	OTU7274	MN794331.1
OTU10017	HQ427213.1	OTU1677	HQ619732.1	OTU449	MK924761.1	OTU7277	LC521969.1
OTU1002	KF602156.1	OTU1678	NC_039623.1	OTU4490	MK309380.1	OTU7278	NC_044841.1
OTU10021	KJ594233.1	OTU1679	NC_039731.1	OTU4494	MH549938.1	OTU728	NC_039623.1
OTU10022	MH826912.1	OTU1681	MF435446.1	OTU4495	LM652998.1	OTU7281	MK749351.1
OTU10025	MK253451.1	OTU1683	KJ841156.1	OTU4497	NC_037485.1	OTU7282	KM606562.1
OTU10027	NC_044779.1	OTU1684	KP094757.1	OTU4500	MK925451.1	OTU7283	KJ593448.1
OTU10030	MK465682.1	OTU1696	MH033832.1	OTU4508	MF435800.1	OTU7285	MK925451.1
OTU10034	MH410123.1	OTU1703	MK449426.1	OTU4520	AJ235788.1	OTU7289	KY200671.1
OTU10039	NC_042148.1	OTU1704	MN830400.1	OTU4524	MH159200.1	OTU7298	MF694690.1
OTU10041	MG383373.1	OTU1706	AJ402920.1	OTU453	KM896083.1	OTU7303	NC_039704.1
OTU10045	MH992400.1	OTU172	MK925451.1	OTU4530	MK925451.1	OTU7312	KR819566.1
OTU1005	NC_040001.1	OTU1721	MK353213.1	OTU4531	MK564061.1	OTU7316	MH536614.1
OTU10060	MK925554.1	OTU1723	KM606428.1	OTU454	MK749320.1	OTU7327	MN830400.1
OTU10062	JX848433.1	OTU1725	MK925451.1	OTU4543	MK925451.1	OTU733	MN601442.1
OTU10064	MK526453.1	OTU1732	NC_045268.1	OTU4545	MT108179.1	OTU7338	MK925451.1
OTU10065	MG718154.1	OTU1733	MK318825.1	OTU4547	NC_045884.1	OTU7341	KM606562.1
OTU10069	MF435824.1	OTU1739	NC_037485.1	OTU455	KF765450.1	OTU7343	MK925451.1
OTU10070	MH826912.1	OTU174	MN836381.1	OTU4550	MK925451.1	OTU7345	NC_044842.1
OTU10077	MK925274.1	OTU1740	MK526617.1	OTU4551	MF158744.1	OTU7346	NC_037485.1
OTU10080	KJ595643.1	OTU1749	MF786598.1	OTU4557	MK925530.1	OTU7349	MN117993.1
OTU10081	MF370556.1	OTU1750	AB586337.1	OTU4558	MG249283.1	OTU735	MN830400.1
OTU10084	KC704830.1	OTU1752	L02432.2	OTU4561	MK790138.1	OTU7360	MN216703.1
OTU10086	MH992400.1	OTU1756	KJ594801.1	OTU4563	LC521812.1	OTU7362	NC_044836.1
OTU10090	KJ594783.1	OTU1759	Z80172.1	OTU4576	MK925451.1	OTU7364	MF786492.1
OTU10092	MN068248.1	OTU1762	MK526613.1	OTU4577	FJ038061.1	OTU7366	MN216633.1
OTU10093	LT222089.1	OTU1764	MN064575.1	OTU458	MK925451.1	OTU7369	NC_039704.1
OTU10101	KY406790.1	OTU1767	MH159200.1	OTU4580	MN561034.1	OTU7370	MK924703.1
OTU10106	MH549975.1	OTU1768	MK526450.1	OTU4581	MF158744.1	OTU7377	MG977443.1
OTU10107	LT222089.1	OTU1904	MN830400.1	OTU4588	AJ419697.1	OTU7378	MK925451.1

OTU	GenBank 登录号 GenBank accession ID	OTU	GenBank 登录号 GenBank accession ID	OTU	GenBank 登录号 GenBank accession ID	OTU	GenBank 登录号 GenBank accession ID
OTU10108	NC_044897.1	OTU1907	MK526450.1	OTU459	NC_045276.1	OTU7390	MK348618.1
OTU10109	MG247259.1	OTU1913	KP723396.1	OTU4590	MF623326.1	OTU7391	MK525891.1
OTU10110	MG246097.1	OTU1914	MN087227.1	OTU4594	MK925228.1	OTU7393	MK925451.1
OTU10111	MH229840.1	OTU1916	MK526453.1	OTU46	MN913565.1	OTU7401	MN064575.1
OTU10113	KY420035.1	OTU1917	NC_039704.1	OTU4600	KF496676.1	OTU7404	NC_042874.1
OTU10135	KT626690.1	OTU1924	MH826912.1	OTU4602	MN216845.1	OTU7411	MK925451.1
OTU10139	LC364369.1	OTU1926	NC_044691.1	OTU4610	KP900651.1	OTU7414	MN561034.1
OTU10147	MH536609.1	OTU1941	MF786598.1	OTU4620	KT626742.1	OTU7415	MK449426.1
OTU10162	FJ670167.1	OTU1944	KJ841156.1	OTU4626	NC_045268.1	OTU7417	MN216755.1
OTU10166	MT108179.1	OTU1946	NC_039776.1	OTU4633	MF786598.1	OTU7426	MK465682.1
OTU10167	MN245282.1	OTU1948	NC_045193.1	OTU4635	MN372205.1	OTU745	MH536627.1
OTU10168	MK449426.1	OTU1955	KC704830.1	OTU464	KR233276.1	OTU7453	LC521969.1
OTU10170	KM606562.1	OTU1958	MH749054.1	OTU4644	KX783826.1	OTU7457	MK318825.1
OTU10180	MN117993.1	OTU1959	GU592210.1	OTU4648	NC_046064.1	OTU7461	MH536609.1
OTU10181	LC439224.1	OTU1961	MH536643.1	OTU4650	MT108179.1	OTU7465	KF181480.1
OTU10182	MK526545.1	OTU1962	MG946827.1	OTU4652	MK425701.1	OTU7466	KJ594801.1
OTU10189	NC_045268.1	OTU1963	MN226946.1	OTU4654	MN631052.1	OTU7472	MK208987.1
OTU1019	MH229840.1	OTU1966	MK449426.1	OTU4656	NC_045884.1	OTU7473	MK925451.1
OTU10192	MK925451.1	OTU1971	MK925451.1	OTU466	KF496438.1	OTU7474	AB586550.1
OTU10197	MK449426.1	OTU198	MK925451.1	OTU4661	MK253462.1	OTU7482	L12672.2
OTU10201	MH749054.1	OTU1981	AF206754.1	OTU4673	MN830400.1	OTU749	MK449426.1
OTU10204	MN830400.1	OTU1982	MK749372.1	OTU4674	MK925579.1	OTU7491	MH536614.1
OTU10208	MK468518.1	OTU1988	MK925451.1	OTU4675	DQ133819.1	OTU7497	MK925451.1
OTU1021	MK925451.1	OTU1993	MG718583.1	OTU468	MK749355.1	OTU750	MH215245.1
OTU10210	MK465682.1	OTU1994	MF786598.1	OTU4687	MK526313.1	OTU7507	MF786288.1
OTU10219	MN216681.1	OTU1996	MK925451.1	OTU4701	MH544228.1	OTU751	MK790138.1
OTU10220	MK925451.1	OTU2002	NC_045276.1	OTU4702	MK318825.1	OTU7516	KC704830.1
OTU10221	MG245916.1	OTU2004	MK925583.1	OTU4711	MK925451.1	OTU7521	KM606562.1
OTU10222	NC_044835.1	OTU2006	MK925451.1	OTU4715	MH390660.1	OTU7526	LC364397.1
OTU1023	MN216694.1	OTU2008	NC_045884.1	OTU4717	KX434802.1	OTU7528	MH536614.1
OTU10236	MF786706.1	OTU2009	MK136965.1	OTU4719	MK449426.1	OTU7532	KY246947.1
OTU10241	NC_044817.1	OTU2014	MK208987.1	OTU4721	MK449426.1	OTU7538	MF623323.1
OTU10247	NC_045054.1	OTU202	MK564061.1	OTU4724	MF786706.1	OTU7546	MN245279.1
OTU10251	MH457118.1	OTU2028	AJ419721.1	OTU4727	MK449426.1	OTU7557	MN216773.1
OTU10253	MK925367.1	OTU2037	NC_044841.1	OTU4739	KP208923.1	OTU7558	MG249283.1
OTU10259	KJ595636.1	OTU204	MN216732.1	OTU4740	HQ619770.1	OTU7562	MK526545.1
OTU10261	MK925451.1	OTU2040	MN830400.1	OTU4741	MK526450.1	OTU7563	KM606562.1
OTU10263	MN117993.1	OTU2043	KF488495.1	OTU4745	KF138221.1	OTU7565	MN836381.1
OTU10331	KY627088.1	OTU2045	NC_045884.1	OTU4747	MH390660.1	OTU7569	MK526692.1
OTU10334	MK318825.1	OTU2048	MK925451.1	OTU4748	KT626742.1	OTU7573	MK352487.1

OTU	GenBank 登录号 GenBank accession ID	OTU	GenBank 登录号 GenBank accession ID	OTU	GenBank 登录号 GenBank accession ID	OTU	GenBank 登录号 GenBank accession ID
OTU10335	MN064575.1	OTU2051	MG249428.1	OTU4750	KM606504.1	OTU7574	MK449426.1
OTU10337	MH749054.1	OTU2056	MK526872.1	OTU4758	MN830400.1	OTU7576	MK925451.1
OTU10344	MK872806.1	OTU2058	MG249428.1	OTU4759	MK925451.1	OTU7582	MK564061.1
OTU10345	MK318825.1	OTU2059	MF786598.1	OTU477	NC_041468.1	OTU7583	MK925546.1
OTU10346	MK465682.1	OTU2067	MK925426.1	OTU4777	MK714016.1	OTU7585	MN601491.1
OTU10352	LC521969.1	OTU2073	MH749054.1	OTU4787	LC364369.1	OTU7586	MF786706.1
OTU10357	MN609762.1	OTU2076	MK925451.1	OTU4788	LC530247.1	OTU7587	LC050453.1
OTU10360	NC_041081.1	OTU208	MN830400.1	OTU4789	MK253460.1	OTU7590	DQ182335.1
OTU10364	U17878.1	OTU2083	NC_037179.1	OTU479	JN893509.1	OTU7597	MN589932.2
OTU10369	HQ619770.1	OTU2084	KF138221.1	OTU4795	NC_045884.1	OTU7598	HQ590116.1
OTU1037	MK525319.1	OTU2087	MF044974.1	OTU4800	BK010677.1	OTU76	NC_041129.1
OTU10371	MF786598.1	OTU2088	NC_039704.1	OTU4801	NC_037485.1	OTU7600	KT740821.1
OTU10375	NC_043829.1	OTU2089	MG245916.1	OTU4806	KJ688421.1	OTU7607	MH549828.1
OTU10386	MK639365.1	OTU2093	MN830400.1	OTU4815	MK925451.1	OTU7608	MF786742.1
OTU10394	KT626733.1	OTU2099	KP723396.1	OTU4821	Z73685.1	OTU7615	MH028816.1
OTU10395	MK526553.1	OTU210	AF089761.1	OTU4826	MK526692.1	OTU7617	NC_040133.1
OTU1040	MN561034.1	OTU2100	KX897128.1	OTU4836	MG249873.1	OTU762	KX246963.1
OTU10404	AF405249.1	OTU211	NC_044802.1	OTU4838	NC_046064.1	OTU7620	X83986.1
OTU10411	JX572906.1	OTU2111	MK925451.1	OTU484	NC_045388.1	OTU7625	L01897.2
OTU10416	MK449426.1	OTU2112	MF786581.1	OTU4849	MK925451.1	OTU7628	KT887477.1
OTU10417	KX282760.1	OTU2116	MN378563.1	OTU485	KJ594863.1	OTU7631	MK465682.1
OTU10418	NC_039383.1	OTU2119	MK449426.1	OTU4852	MF786598.1	OTU7632	MH536627.1
OTU10420	MK449426.1	OTU2122	NC_044841.1	OTU4853	MN117993.1	OTU7633	KR819566.1
OTU10421	MK449426.1	OTU2123	MG228152.1	OTU4854	MG952896.1	OTU764	MK526545.1
OTU10429	MF435857.1	OTU2124	MK925451.1	OTU4855	NC_039704.1	OTU7642	MK526313.1
OTU10434	MN794331.1	OTU2126	MK253462.1	OTU4859	MK925451.1	OTU7651	MH390688.1
OTU1044	MK924693.1	OTU2127	NC_045884.1	OTU4866	NC_041081.1	OTU7656	MK465682.1
OTU10441	MH549796.1	OTU2129	MK925451.1	OTU4868	MH749128.1	OTU7657	MF100672.1
OTU10443	MK925451.1	OTU2136	NC_045865.1	OTU4869	MK925451.1	OTU766	LC364397.1
OTU10444	KR819566.1	OTU2139	MK449426.1	OTU4873	MK572740.1	OTU7660	AM183409.1
OTU10445	MN601458.1	OTU2141	MH826912.1	OTU4876	MK449426.1	OTU7662	LC364369.1
OTU10447	MK526617.1	OTU2145	MN216799.1	OTU488	MK030071.1	OTU7668	NC_041488.1
OTU10456	MF786598.1	OTU2151	JX572514.1	OTU4880	MH549801.1	OTU7676	KY387915.1
OTU10468	MK318825.1	OTU2152	MK925485.1	OTU4882	MN206649.1	OTU7677	MG249873.1
OTU10470	MG833446.1	OTU2153	MH826934.1	OTU4883	NC_044820.1	OTU768	KT153018.1
OTU10471	MK526313.1	OTU2160	MK465682.1	OTU4886	MK465682.1	OTU769	MK925029.1
OTU10474	NC_039653.1	OTU2162	MK925451.1	OTU4888	NC_039704.1	OTU7692	MK924693.1
OTU10478	MK525607.1	OTU2170	MN117993.1	OTU4895	NC_045121.1	OTU7697	MN189946.1
OTU10483	MN026875.1	OTU2176	MK227819.1	OTU4897	KU513437.1	OTU7698	AJ418804.1
OTU10486	KX897128.1	OTU2177	MH536564.1	OTU4898	MN064578.1	OTU7699	MK526692.1

OTU	GenBank 登录号 GenBank accession ID	OTU	GenBank 登录号 GenBank accession ID	OTU	GenBank 登录号 GenBank accession ID	OTU	GenBank 登录号 GenBank accession ID
OTU10488	KM896094.1	OTU218	KP723396.1	OTU49	MF786598.1	OTU770	MK525889.1
OTU10489	U83915.1	OTU219	MF786509.1	OTU4900	MN216694.1	OTU7712	NC_044835.1
OTU10492	MK449426.1	OTU2190	MK015865.1	OTU4901	MK925451.1	OTU772	NC_045884.1
OTU10494	KM895624.1	OTU2192	MK318825.1	OTU4903	MG224636.1	OTU7722	MN836381.1
OTU10498	MN064575.1	OTU2198	NC_045276.1	OTU4908	KM003268.1	OTU7724	MG246941.1
OTU105	MG249283.1	OTU22	MK925451.1	OTU4910	MH749054.1	OTU7727	MN216576.1
OTU10503	MK526545.1	OTU220	MG867568.1	OTU4911	MH215245.1	OTU773	MN661226.1
OTU10507	MT108179.1	OTU2201	MH549828.1	OTU4912	MN830400.1	OTU7734	MN216828.1
OTU10509	JQ003908.1	OTU2206	MF435857.1	OTU4919	MN601496.1	OTU7743	NC_044802.1
OTU10510	KY420005.1	OTU2207	KC704830.1	OTU4922	MK925451.1	OTU7744	NC_044820.1
OTU10514	AM999872.1	OTU2208	KX678309.1	OTU4925	NC_039731.1	OTU775	JQ003908.1
OTU1052	NC_039653.1	OTU2209	MT108179.1	OTU4928	NC_046065.1	OTU7750	MK329223.1
OTU10521	NC_044837.1	OTU221	MF435800.1	OTU4930	MK526450.1	OTU7753	MG661263.1
OTU10533	KU500559.1	OTU2212	KY562677.1	OTU4935	NC_041129.1	OTU7754	MH358133.1
OTU10535	MN216669.1	OTU2218	MK449426.1	OTU4936	KJ594863.1	OTU7755	NC_042716.1
OTU10540	MH988715.1	OTU222	MT108179.1	OTU4947	LM653062.1	OTU7756	NC_045855.1
OTU10541	MH992400.1	OTU2220	MN117993.1	OTU495	MN064575.1	OTU7761	MF435800.1
OTU10542	MH992400.1	OTU2222	MH159200.1	OTU4953	MK526619.1	OTU7762	MN830400.1
OTU10555	MH549781.1	OTU2223	MH826912.1	OTU4957	NC_043829.1	OTU777	MK541016.1
OTU10556	KJ594099.1	OTU2227	MH749046.1	OTU4958	MK925451.1	OTU7775	KU859995.1
OTU10568	MH549940.1	OTU2229	MH549799.1	OTU4961	MN206256.1	OTU7776	L12612.2
OTU10569	MH992400.1	OTU2236	MG247259.1	OTU4964	MK449426.1	OTU7779	KM538822.1
OTU10573	LT222089.1	OTU2237	KX783826.1	OTU4965	MN830400.1	OTU7780	NC_037485.1
OTU10574	MK526652.1	OTU2239	MK925451.1	OTU497	FJ038061.1	OTU7784	NC_046064.1
OTU10579	AF206772.1	OTU2243	NC_043912.1	OTU498	NC_042874.1	OTU7785	JN892893.1
OTU10580	KX911971.1	OTU225	NC_042449.1	OTU4985	MK449426.1	OTU7791	MG249428.1
OTU1059	MK526247.1	OTU2254	NC_041129.1	OTU4986	NC_045230.1	OTU7792	GU592210.1
OTU10590	MG718156.1	OTU2255	MK925140.1	OTU4989	MK119235.1	OTU7794	MF786674.1
OTU10597	KJ593671.1	OTU2257	MK925451.1	OTU4990	MK925027.1	OTU7796	MK318825.1
OTU10599	MH390665.1	OTU2260	NC_043829.1	OTU4995	MG718520.1	OTU7797	KJ595643.1
OTU106	MK144829.1	OTU2269	MK925447.1	OTU5001	KM360688.1	OTU7802	NC_045275.1
OTU10602	KJ688421.1	OTU2275	NC_037485.1	OTU5007	L12645.2	OTU7808	MF786598.1
OTU10706	NC_041129.1	OTU2276	MF158744.1	OTU5008	MK925451.1	OTU7811	MK925579.1
OTU10710	MF786576.1	OTU2282	NC_045920.1	OTU5014	MN064575.1	OTU7814	FJ860343.1
OTU10712	MH708572.1	OTU2284	KM606451.1	OTU5016	MN216567.1	OTU7816	AF052612.3
OTU10715	LM652998.1	OTU2287	U07679.1	OTU5021	MN911165.1	OTU782	JQ933224.1
OTU10718	GU592210.1	OTU229	MN561034.1	OTU5022	DQ133821.1	OTU7820	MH549996.1
OTU10719	MK526872.1	OTU2291	MN216408.1	OTU5024	MH229840.1	OTU7821	KF181566.1
OTU10722	MF786598.1	OTU2292	MK790138.1	OTU5033	MK925451.1	OTU7823	MK468518.1
OTU10726	KU748316.1	OTU2295	KM606562.1	OTU5047	MN206259.1	OTU7825	NC_044691.1



OTU	GenBank 登录号 GenBank accession ID	OTU	GenBank 登录号 GenBank accession ID	OTU	GenBank 登录号 GenBank accession ID	OTU	GenBank 登录号 GenBank accession ID
OTU10727	MH536627.1	OTU230	MK465682.1	OTU5049	MK348618.1	OTU7830	MN206259.1
OTU1073	KJ719880.1	OTU2302	MK925451.1	OTU5056	MN372205.1	OTU7834	MF435800.1
OTU10732	MH992400.1	OTU2308	MH536570.1	OTU506	MH390663.1	OTU7835	NC_039704.1
OTU10734	MF787359.1	OTU2310	MN830400.1	OTU5061	NC_046019.1	OTU7838	KT887477.1
OTU10736	MK526313.1	OTU2312	MH171101.2	OTU5074	KX897128.1	OTU7840	KY420029.1
OTU10744	KM606576.1	OTU2320	MK449426.1	OTU5077	MK925451.1	OTU7844	KP643851.1
OTU10746	MF349750.1	OTU2329	MH536614.1	OTU5079	MH171101.2	OTU7847	MN216842.1
OTU10747	MK526617.1	OTU2337	MH536614.1	OTU5082	NC_031207.1	OTU7858	MF349603.1
OTU10749	MF716523.1	OTU2338	MK925451.1	OTU5090	MH749128.1	OTU7859	DQ133815.1
OTU10756	MH992400.1	OTU2339	MG247432.1	OTU5094	MN601496.1	OTU7860	MF786598.1
OTU10757	MK526450.1	OTU2340	MN911165.1	OTU5095	KM606562.1	OTU7863	MH390667.1
OTU10758	KM606576.1	OTU2345	MH749054.1	OTU5099	NC_044820.1	OTU7865	LT222089.1
OTU10761	KU748316.1	OTU2354	MK526617.1	OTU510	MK925451.1	OTU7868	KY420005.1
OTU10767	KT887491.1	OTU2356	MN601442.1	OTU5101	MK449426.1	OTU7872	MK526567.1
OTU10768	NC_039999.1	OTU2368	MF623323.1	OTU5107	MH536569.1	OTU7875	MH992400.1
OTU10787	KF196052.1	OTU2377	MK525891.1	OTU5115	MG246941.1	OTU7879	MK526545.1
OTU10788	MN245282.1	OTU2378	MN216775.1	OTU5116	MK925449.1	OTU7883	MH992400.1
OTU1079	KY627088.1	OTU2379	LC521969.1	OTU5117	KT887491.1	OTU7884	MK526545.1
OTU10790	MH749086.1	OTU2382	MK526553.1	OTU5118	JQ003908.1	OTU7888	MK465682.1
OTU10793	MK925451.1	OTU2383	MN026875.1	OTU5119	NC_042443.1	OTU7892	KX247002.1
OTU10796	MN830400.1	OTU2384	MH171101.2	OTU5121	LT222089.1	OTU7894	MK526692.1
OTU108	MN790641.1	OTU2389	NC_037485.1	OTU5123	NC_041081.1	OTU7895	KJ688421.1
OTU10802	MK449426.1	OTU2395	MK465682.1	OTU5125	MH549796.1	OTU7898	MH050028.1
OTU10807	MF349341.1	OTU2397	KC704830.1	OTU5126	MK526718.1	OTU7908	KC482102.1
OTU10813	KX783937.1	OTU2400	MK925451.1	OTU5133	KU748316.1	OTU7910	MH998384.1
OTU10814	L12645.2	OTU2406	HQ235547.1	OTU5135	KT887491.1	OTU7911	KM896075.1
OTU10815	MK525990.1	OTU2408	MG867568.1	OTU5143	MH536609.1	OTU7916	NC_040001.1
OTU1082	MF623323.1	OTU2413	MH536614.1	OTU5149	NC_042410.1	OTU7918	NC_039653.1
OTU10820	NC_044802.1	OTU2415	MF564263.1	OTU5159	KY420035.1	OTU7919	KU500559.1
OTU10826	NC_044817.1	OTU2421	JQ014163.1	OTU5162	MK925274.1	OTU7921	MG246941.1
OTU10827	MK924695.1	OTU2428	MH544228.1	OTU5165	MH827001.1	OTU7924	NC_037485.1
OTU10829	MK253459.1	OTU2429	HQ427213.1	OTU5167	HQ235547.1	OTU7932	NC_042161.1
OTU1083	MG247259.1	OTU243	KP723396.1	OTU5170	KM606576.1	OTU7941	MH992400.1
OTU10835	KJ719880.1	OTU2430	Z80208.1	OTU5173	NC_042740.1	OTU7942	X83986.1
OTU10837	MG718088.1	OTU2431	NC_044812.1	OTU5178	NC_045388.1	OTU7952	KY986479.1
OTU10840	MK924708.1	OTU2440	MF564263.1	OTU5180	MK144829.1	OTU7955	KU748316.1
OTU10847	MK801116.1	OTU2442	MF786705.1	OTU5182	NC_044830.1	OTU7960	MH550041.1
OTU10848	MT108179.1	OTU2445	MN216732.1	OTU5184	MH536614.1	OTU7963	JQ592288.1
OTU10849	NC_042449.1	OTU2449	MK925451.1	OTU5186	MH992400.1	OTU7964	X83986.1
OTU1085	MN831471.1	OTU2450	MF694948.1	OTU5188	NC_042410.1	OTU7969	MG246941.1

OTU	GenBank 登录号 GenBank accession ID	OTU	GenBank 登录号 GenBank accession ID	OTU	GenBank 登录号 GenBank accession ID	OTU	GenBank 登录号 GenBank accession ID
OTU10857	MK352487.1	OTU2452	X87388.1	OTU5190	AJ402997.1	OTU7970	KT695597.1
OTU10860	MK425701.1	OTU2454	KT626707.1	OTU5193	MH992400.1	OTU7971	MG867568.1
OTU10863	MK925451.1	OTU2456	MN518847.1	OTU5195	KT887471.1	OTU7975	MF998289.1
OTU10867	MK790138.1	OTU2457	NC_044828.1	OTU5200	MK144829.1	OTU7977	KM606451.1
OTU10870	MK525941.1	OTU2460	L12612.2	OTU5201	MN245282.1	OTU7978	MH992400.1
OTU10875	NC_045884.1	OTU2461	HQ619770.1	OTU5203	MK526651.1	OTU7979	NC_041437.1
OTU10876	JX235348.1	OTU2462	NC_039704.1	OTU5204	MF158744.1	OTU7982	NC_039623.1
OTU10877	MF786509.1	OTU2464	MF435800.1	OTU5205	MN216805.1	OTU7989	NC_039933.1
OTU10878	KP094249.1	OTU2466	MK526450.1	OTU5207	KP900646.1	OTU7995	AF116977.1
OTU1088	MN558596.1	OTU2472	FJ860387.1	OTU521	KU748316.1	OTU7996	MF349527.1
OTU10888	NC_039383.1	OTU2473	MH536627.1	OTU5215	KF683139.1	OTU7999	MK924703.1
OTU10899	MF786598.1	OTU2478	KP094757.1	OTU5221	JQ886575.1	OTU8000	MN794014.1
OTU109	NC_045884.1	OTU2479	NC_046019.1	OTU5224	MN794331.1	OTU8002	KJ594801.1
OTU10902	MK564061.1	OTU2481	MN913565.1	OTU523	LT222089.1	OTU8003	MH536645.1
OTU10907	MH988715.1	OTU2488	NC_044835.1	OTU5231	LT222089.1	OTU8021	MK318825.1
OTU10912	KM364744.1	OTU2489	MK925451.1	OTU5238	MH749197.1	OTU8030	MH536606.1
OTU10915	MK925451.1	OTU2503	MF786706.1	OTU5243	MK465682.1	OTU8031	HQ619770.1
OTU10918	MG248207.1	OTU2505	MN516695.1	OTU5244	MH992400.1	OTU8032	MH549996.1
OTU10919	MK925451.1	OTU2507	MK015865.1	OTU5245	NC_041510.1	OTU8039	MN516695.1
OTU10921	KX163066.1	OTU2511	NC_045268.1	OTU5248	MH992400.1	OTU8045	MK449426.1
OTU10922	KJ594863.1	OTU2522	MK925029.1	OTU5250	MH390660.1	OTU8047	KY419988.1
OTU1093	MT108179.1	OTU2525	MN216851.1	OTU5254	KF981294.1	OTU8050	MN064575.1
OTU10932	JQ003908.1	OTU2529	MH390660.1	OTU5259	NC_039704.1	OTU8055	HM536959.1
OTU10933	MN561034.1	OTU253	AJ404724.1	OTU526	MH549927.1	OTU8064	NC_044835.1
OTU10935	NC_045276.1	OTU2532	NC_037485.1	OTU5267	KM360613.1	OTU8067	JQ592155.1
OTU10937	KJ595643.1	OTU2540	MK449426.1	OTU5272	MF998290.1	OTU807	MN830400.1
OTU10941	KC482282.1	OTU2545	NC_037485.1	OTU5273	MN518846.1	OTU8071	MF786674.1
OTU10952	MK925451.1	OTU2546	MH988715.1	OTU5276	KC608752.1	OTU8073	AF074129.1
OTU10955	NC_045908.1	OTU2553	MN830400.1	OTU5283	MN518846.1	OTU8075	MH749054.1
OTU10958	MH536627.1	OTU2554	MK925451.1	OTU5286	MH703581.1	OTU8082	KY246947.1
OTU1096	HQ590013.1	OTU2558	MK925451.1	OTU5287	MK925389.1	OTU8083	MK015865.1
OTU10960	MK925140.1	OTU2561	JF942062.1	OTU529	MK449426.1	OTU8085	MK925451.1
OTU10964	MN601442.1	OTU2563	NC_037984.1	OTU5290	MK925451.1	OTU8088	MN867687.1
OTU10967	X83668.1	OTU2565	MF786265.1	OTU5297	MK526366.1	OTU8094	MK925451.1
OTU10970	KX911971.1	OTU2578	MG867568.1	OTU5298	MG718139.1	OTU810	MK925451.1
OTU10971	MF349723.1	OTU2581	MN295595.1	OTU5299	X87389.1	OTU8101	NC_044835.1
OTU10974	MF435812.1	OTU2585	KJ594801.1	OTU5302	NC_042672.1	OTU8104	MK925451.1
OTU10977	MG246941.1	OTU2599	MK526545.1	OTU5303	MK309380.1	OTU8105	KC704932.1
OTU10979	JN893746.1	OTU2601	MK925451.1	OTU5306	MK925451.1	OTU8108	KY200671.1
OTU10983	MK925027.1	OTU2604	MK925451.1	OTU5310	GQ436731.1	OTU811	KY853140.1

OTU	GenBank 登录号 GenBank accession ID	OTU	GenBank 登录号 GenBank accession ID	OTU	GenBank 登录号 GenBank accession ID	OTU	GenBank 登录号 GenBank accession ID
OTU10988	MK449426.1	OTU2609	NC_042874.1	OTU5312	MK572740.1	OTU8114	MK449426.1
OTU10993	AB692997.1	OTU2611	AJ286704.1	OTU5317	KM896083.1	OTU8120	NC_044838.1
OTU110	L12612.2	OTU2612	HQ427213.1	OTU5318	MN216755.1	OTU8121	NC_039704.1
OTU11009	DQ133805.1	OTU2615	KC704830.1	OTU5322	MH827001.1	OTU8123	LC522526.1
OTU11015	LC050453.1	OTU2617	MN216851.1	OTU5323	MN200390.1	OTU8125	MH550168.1
OTU11020	NC_046019.1	OTU2620	EU736104.1	OTU5324	MH390665.1	OTU8129	KT887471.1
OTU11023	KP094249.1	OTU2625	MG249671.1	OTU5336	MN120438.1	OTU8130	KX282891.1
OTU11024	MF349750.1	OTU2633	MK925027.1	OTU534	KY420032.1	OTU8138	FJ860376.1
OTU11025	KM360998.1	OTU2645	KF765450.1	OTU5340	AJ419721.1	OTU8144	MN226946.1
OTU11028	AF149000.1	OTU2649	MK526617.1	OTU5342	HQ619770.1	OTU8148	MK924629.1
OTU11029	KM361016.1	OTU2650	MG249428.1	OTU5345	NC_045230.1	OTU815	MG246941.1
OTU11039	MN836381.1	OTU2651	MF349750.1	OTU5346	KC704830.1	OTU8150	KC704830.1
OTU1106	KM895541.1	OTU2654	MN216768.1	OTU5348	NC_045193.1	OTU8151	MK925451.1
OTU11061	MN216848.1	OTU2675	MH171101.2	OTU5351	JQ003908.1	OTU8152	MK924933.1
OTU11068	NC_039704.1	OTU2681	MH549828.1	OTU5356	MN830400.1	OTU8154	AY380347.1
OTU1107	MK790138.1	OTU2684	MH390660.1	OTU5363	MK749362.1	OTU8156	MK449426.1
OTU11072	KT312934.1	OTU2687	MH196562.1	OTU5368	MK526545.1	OTU8160	KY420035.1
OTU11078	MK526553.1	OTU2688	NC_044835.1	OTU5369	MK924703.1	OTU8162	MK318825.1
OTU1108	NC_039704.1	OTU269	NC_039704.1	OTU537	MK030064.1	OTU8163	MH549721.1
OTU11082	NC_041488.1	OTU2698	MG249283.1	OTU5375	MF786598.1	OTU8166	MH536638.1
OTU11089	MN078232.1	OTU27	MK329223.1	OTU5381	KM360613.1	OTU817	JN113415.1
OTU11090	MG226762.1	OTU271	NC_042874.1	OTU5392	NC_046064.1	OTU8170	KR819575.1
OTU11094	AF307929.1	OTU2716	LT576842.1	OTU5402	KJ595643.1	OTU8174	MH536636.1
OTU11095	MN790641.1	OTU2720	MK790138.1	OTU5404	MK925451.1	OTU8176	MK925389.1
OTU11096	NC_037485.1	OTU2728	MH749054.1	OTU5405	MN790641.1	OTU8178	NC_041081.1
OTU11101	LC521968.1	OTU2730	MK449426.1	OTU5408	KY200671.1	OTU8182	HQ619770.1
OTU11105	MN661222.1	OTU2733	MK449426.1	OTU5410	NC_045884.1	OTU8187	MK526545.1
OTU11112	MN968554.1	OTU2742	MK318825.1	OTU5414	MF786576.1	OTU8188	NC_040939.1
OTU11113	MG718394.1	OTU2743	MK465682.1	OTU5415	MK318825.1	OTU8189	MG249494.1
OTU11121	MG963233.1	OTU2745	NC_044779.1	OTU5416	MK525890.1	OTU819	NC_042929.1
OTU11122	MF158744.1	OTU2746	MG245916.1	OTU5417	X69731.1	OTU8190	MN867687.1
OTU11124	MK525943.1	OTU2749	MN918534.1	OTU5418	MH229840.1	OTU8191	MK318825.1
OTU11131	MH536614.1	OTU2751	JQ593988.1	OTU5422	MK318825.1	OTU8199	MN623749.1
OTU11133	MN245282.1	OTU2752	MG718574.1	OTU5428	LC364397.1	OTU82	MF564263.1
OTU11137	MK924820.1	OTU2758	MN794331.1	OTU5430	MK714016.1	OTU8206	MK526617.1
OTU11139	MK924695.1	OTU2764	MH536574.1	OTU5437	MK253459.1	OTU8211	MF998289.1
OTU11140	MK329223.1	OTU2767	NC_037485.1	OTU544	KT960495.1	OTU8225	MN830400.1
OTU11143	FM883634.1	OTU2774	KP723396.1	OTU5441	MN099014.1	OTU8226	MK449426.1
OTU11145	KF296607.1	OTU2778	MH549828.1	OTU5453	MK925108.1	OTU823	MN836381.1
OTU11151	MN216842.1	OTU2780	NC_042443.1	OTU5455	MK258141.1	OTU8230	MN117993.1

OTU	GenBank 登录号 GenBank accession ID	OTU	GenBank 登录号 GenBank accession ID	OTU	GenBank 登录号 GenBank accession ID	OTU	GenBank 登录号 GenBank accession ID
OTU11153	NC_037485.1	OTU2783	MH992400.1	OTU5457	MN830400.1	OTU8234	HE573296.1
OTU11157	KM606562.1	OTU2791	MG718156.1	OTU5460	KP723396.1	OTU8237	MN245282.1
OTU11159	MN064575.1	OTU2802	KP208906.1	OTU5463	MK526613.1	OTU8238	MK526613.1
OTU1116	LC521969.1	OTU2809	MN216845.1	OTU5465	MK764537.1	OTU8239	FJ860380.1
OTU11161	MF158744.1	OTU281	MF786724.1	OTU5466	MN216694.1	OTU8247	MK136966.1
OTU11164	MF623323.1	OTU2811	MH390667.1	OTU5471	MH229840.1	OTU8252	HQ590013.1
OTU11166	MN830400.1	OTU2812	MH749128.1	OTU5473	MK525889.1	OTU8255	MK465682.1
OTU11168	MK318825.1	OTU2817	MF349254.1	OTU5477	MN911165.1	OTU8261	MK465682.1
OTU11170	FJ038061.1	OTU2818	MH992400.1	OTU5479	KT626671.1	OTU8280	MN830250.1
OTU11176	MK525919.1	OTU2820	HQ619770.1	OTU548	MK564061.1	OTU8281	MK525813.1
OTU11180	MK397852.1	OTU2823	MG246941.1	OTU5488	KT312934.1	OTU8282	KF181566.1
OTU11182	KP094790.1	OTU2824	MF114378.1	OTU5490	MK925228.1	OTU8293	MK790138.1
OTU11184	MK925451.1	OTU2835	MN592437.1	OTU5495	MN017437.1	OTU8295	MN601442.1
OTU11194	NC_041488.1	OTU2837	NC_042148.1	OTU5498	MK925027.1	OTU8298	KX897128.1
OTU11195	MN830400.1	OTU2847	KT865194.1	OTU551	NC_043912.1	OTU8307	MK790138.1
OTU11198	NC_037485.1	OTU2849	MG718394.1	OTU5510	MF564263.1	OTU8308	MN836381.1
OTU11199	MK925027.1	OTU2850	MH900512.1	OTU5511	NC_042740.1	OTU8311	MK449426.1
OTU11207	NC_041129.1	OTU2853	KJ594801.1	OTU5517	KT740822.1	OTU8323	MG224572.1
OTU11208	AJ404724.1	OTU2856	NC_044812.1	OTU5518	MF786598.1	OTU8325	MK144829.1
OTU11209	MH536636.1	OTU2860	EU980802.1	OTU5522	MF435857.1	OTU8327	KC628265.1
OTU11213	MK030064.1	OTU2862	MH992400.1	OTU5524	MK790138.1	OTU833	LC530247.1
OTU11215	MF786598.1	OTU2865	LT222089.1	OTU5525	KM606428.1	OTU8330	MK449426.1
OTU1122	JN083761.1	OTU2869	MH992400.1	OTU5530	KY246947.1	OTU8331	MK925451.1
OTU11220	MN830400.1	OTU2873	MH992400.1	OTU5531	KY387915.1	OTU8336	NC_044842.1
OTU11223	AJ419697.1	OTU2874	MH338208.1	OTU5532	MG249283.1	OTU8338	NC_042929.1
OTU11225	MN830400.1	OTU2876	MG718141.1	OTU5535	MF694713.1	OTU834	MK925451.1
OTU11230	MK526366.1	OTU2882	MG249690.1	OTU5536	MK942341.1	OTU8348	MK924695.1
OTU11231	NC_045884.1	OTU2883	MH992400.1	OTU5537	MK526567.1	OTU835	MN562552.1
OTU11232	KM606562.1	OTU2896	MH992400.1	OTU5540	KX162962.1	OTU8350	MN609762.1
OTU1124	MK924693.1	OTU2905	AJ404782.1	OTU5544	NC_040939.1	OTU8353	MK309380.1
OTU11242	MF421523.1	OTU2908	NC_037767.1	OTU555	MK136956.1	OTU8355	MH749116.1
OTU11249	MH549996.1	OTU2913	MN099014.1	OTU5553	NC_039816.1	OTU836	KJ439992.1
OTU11254	AF323196.1	OTU2919	NC_042267.1	OTU5589	KP402682.1	OTU8361	KU748316.1
OTU11261	MK449426.1	OTU2921	MH992400.1	OTU559	MH549988.1	OTU8364	MG245916.1
OTU11265	MK572740.1	OTU2926	NC_042443.1	OTU5592	KY420035.1	OTU8366	MK526313.1
OTU11267	MG718156.1	OTU2927	MF349506.1	OTU5593	KF912881.1	OTU8368	MG383373.1
OTU11272	MK925451.1	OTU2940	AF206761.1	OTU5595	MF435696.1	OTU8374	NC_040001.1
OTU11275	MH390682.1	OTU2941	MH992400.1	OTU5598	KR819566.1	OTU8375	NC_039623.1
OTU11278	MN418389.1	OTU2943	NC_039623.1	OTU56	NC_039973.1	OTU8385	MG246941.1
OTU11288	MG246941.1	OTU295	MK749925.1	OTU5602	JQ593877.1	OTU8387	MH569076.1



OTU	GenBank 登录号 GenBank accession ID	OTU	GenBank 登录号 GenBank accession ID	OTU	GenBank 登录号 GenBank accession ID	OTU	GenBank 登录号 GenBank accession ID
OTU1129	MK925451.1	OTU2951	KM606562.1	OTU5605	MH550041.1	OTU8389	HQ427213.1
OTU11290	NC_046019.1	OTU2952	KP094302.1	OTU561	MH998384.1	OTU839	KJ439992.1
OTU11293	NC_039704.1	OTU2955	KJ688421.1	OTU5612	MK526545.1	OTU8392	JQ670566.1
OTU11294	MK564061.1	OTU2958	KU748316.1	OTU5613	FJ038061.1	OTU8399	KF683144.1
OTU11297	MH749054.1	OTU2959	KC628556.1	OTU5618	LT222089.1	OTU8407	KP190176.1
OTU1130	MH358173.1	OTU2962	NC_037485.1	OTU5619	MN216422.1	OTU8412	MN524603.1
OTU11300	NC_045276.1	OTU2966	MN516695.1	OTU5620	MK526545.1	OTU8413	NC_042410.1
OTU11301	MK449426.1	OTU2968	KT740842.1	OTU5633	MH549784.1	OTU8415	NC_044837.1
OTU11302	KY627114.1	OTU297	AJ402920.1	OTU5640	NC_042707.1	OTU8421	LT222089.1
OTU11304	KJ594863.1	OTU2970	MH549979.1	OTU565	MH536627.1	OTU8429	MK465682.1
OTU11305	MK925451.1	OTU2974	MN064575.1	OTU5659	JN891516.1	OTU843	NC_040001.1
OTU11308	MN539155.1	OTU2977	MK015865.1	OTU566	KP402740.1	OTU8430	MH704468.1
OTU11310	NC_045884.1	OTU298	MH988715.1	OTU5661	MH992400.1	OTU8432	KU041143.1
OTU11316	MN064578.1	OTU2985	MG718156.1	OTU5662	NC_045184.1	OTU8434	LT222089.1
OTU11325	NC_037485.1	OTU2988	KR819566.1	OTU5664	KM360805.1	OTU8435	NC_042443.1
OTU11328	MK526366.1	OTU2989	MF349303.1	OTU5666	MK397852.1	OTU8437	MK525891.1
OTU11329	MH390692.1	OTU2992	KY782040.1	OTU5668	MK925269.1	OTU8438	JQ003908.1
OTU11332	KU739637.1	OTU2996	MK543511.1	OTU5671	MG201560.1	OTU8440	MK526346.1
OTU11338	MG718353.1	OTU2997	MK449426.1	OTU5674	KT887491.1	OTU8443	MK526613.1
OTU1134	MK318825.1	OTU2998	KY420035.1	OTU5675	MH410123.1	OTU8449	MG246420.1
OTU11385	MK925451.1	OTU2999	MK526613.1	OTU568	MH549720.1	OTU8450	MG224636.1
OTU11386	MK030064.1	OTU3002	MK318825.1	OTU5684	LT222089.1	OTU8453	MH992400.1
OTU11388	KT983257.1	OTU3004	MN688989.1	OTU5685	AB726248.1	OTU8455	KX133260.1
OTU11394	MN017437.1	OTU3006	MH749054.1	OTU5687	MN726415.1	OTU8461	KM360805.1
OTU11397	MG718156.1	OTU3008	MH142518.1	OTU5688	KY406783.1	OTU847	NC_037179.1
OTU11398	NC_039704.1	OTU3009	MG718154.1	OTU5690	LM653062.1	OTU8475	MK526850.1
OTU11404	MK925451.1	OTU3013	MG249273.1	OTU5691	MF623323.1	OTU8477	JF265667.1
OTU11406	MK720941.1	OTU3017	MH549964.1	OTU57	KU748316.1	OTU8486	MK526492.1
OTU11412	MG718156.1	OTU3018	AY308540.1	OTU570	MH992400.1	OTU8487	MH270463.1
OTU11414	NC_037485.1	OTU3029	MK318825.1	OTU5703	JN891516.1	OTU8490	MG718431.1
OTU11425	MT108179.1	OTU303	MK318825.1	OTU5710	NC_039776.1	OTU8496	NC_041081.1
OTU11435	MH549784.1	OTU3032	MK449426.1	OTU5712	NC_037485.1	OTU8512	NC_044821.1
OTU11438	MF786598.1	OTU3036	KY627132.1	OTU5723	KJ595638.1	OTU8520	MK525667.1
OTU11439	MN372205.1	OTU3041	MK449426.1	OTU5724	MH749128.1	OTU8526	HQ619761.1
OTU1145	NC_046019.1	OTU3042	MK526718.1	OTU5725	MH826939.1	OTU8527	MH992400.1
OTU11456	MK526617.1	OTU3047	L12612.2	OTU5727	KF181537.1	OTU8536	MN524603.1
OTU11460	NC_045230.1	OTU305	MK925533.1	OTU5732	LT576850.1	OTU8537	KP723396.1
OTU11482	LC364397.1	OTU3052	KF181537.1	OTU5736	MF435524.1	OTU8538	MG833505.1
OTU11488	NC_044825.1	OTU3054	AJ419721.1	OTU5740	MF786674.1	OTU8540	FJ038061.1
OTU11498	MK449426.1	OTU3061	KX133260.1	OTU5741	KP402740.1	OTU8541	KM360805.1

OTU	GenBank 登录号 GenBank accession ID	OTU	GenBank 登录号 GenBank accession ID	OTU	GenBank 登录号 GenBank accession ID	OTU	GenBank 登录号 GenBank accession ID
OTU11499	MK318825.1	OTU3062	MK449426.1	OTU5749	KY100978.1	OTU8545	MG582633.1
OTU1150	MK925451.1	OTU3063	KY420035.1	OTU5750	FJ695249.1	OTU8546	KM606428.1
OTU11500	MH549784.1	OTU3066	MN017437.1	OTU5752	KM895880.1	OTU855	KC704830.1
OTU11508	NC_045850.1	OTU3068	KT887471.1	OTU5757	MK925451.1	OTU8556	MN830400.1
OTU11510	NC_041275.1	OTU307	NC_045276.1	OTU5758	MG581450.1	OTU8558	MK925027.1
OTU11513	NC_039653.1	OTU3073	MK449426.1	OTU576	KJ595643.1	OTU8561	MN216472.1
OTU11517	LC530247.1	OTU3074	MN911165.1	OTU5761	KM609090.1	OTU8565	NC_045061.1
OTU11522	NC_046064.1	OTU3081	MN913565.1	OTU5763	NC_044842.1	OTU8570	AY082697.1
OTU11526	MF998301.1	OTU3084	KM003144.1	OTU5767	AF297122.1	OTU8571	MN026875.1
OTU11528	HQ713389.1	OTU3085	MK925446.1	OTU5771	KY627401.1	OTU8573	MK925451.1
OTU11533	MF786598.1	OTU3095	MK244358.1	OTU5778	MK925579.1	OTU8574	MN661222.1
OTU1154	MH749054.1	OTU3099	MK526553.1	OTU5779	MK790138.1	OTU8582	MN631052.1
OTU11540	MF786706.1	OTU3102	MK925581.1	OTU578	MH168717.1	OTU8584	MH549996.1
OTU11548	NC_044842.1	OTU3108	NC_042447.1	OTU5783	NC_045855.1	OTU8586	MG833446.1
OTU1155	GQ381627.1	OTU3110	MK925418.1	OTU5786	MG249273.1	OTU8605	MK925451.1
OTU11553	KJ667635.1	OTU3123	MK465682.1	OTU5789	MK925274.1	OTU8609	NC_039383.1
OTU11563	MN830400.1	OTU3127	KP643851.1	OTU579	MK488092.1	OTU8618	LC364397.1
OTU11564	KY853140.1	OTU313	MF349750.1	OTU5791	NC_041535.1	OTU8628	MN117993.1
OTU11569	MN372205.1	OTU3132	MK526553.1	OTU5792	NC_044098.1	OTU8631	MK449426.1
OTU11572	MK925451.1	OTU3134	NC_042443.1	OTU5793	MG946827.1	OTU8635	MG249428.1
OTU11573	NC_045884.1	OTU3138	KP110211.1	OTU5798	NC_039776.1	OTU8637	X83668.1
OTU11575	MN561034.1	OTU3139	MG247106.1	OTU580	MK244358.1	OTU8639	MH988715.1
OTU11577	MN206514.1	OTU3144	JQ933224.1	OTU5802	MK925451.1	OTU8643	KR819566.1
OTU11579	JN891516.1	OTU3146	KM606562.1	OTU5807	MK525366.1	OTU8644	MG249873.1
OTU1158	MH115443.1	OTU3148	MG246941.1	OTU5808	MH536627.1	OTU8645	GU817744.1
OTU11592	JQ593604.1	OTU3150	MH028845.1	OTU5809	MK628479.1	OTU8650	MK564061.1
OTU11593	MN790641.1	OTU3152	FJ038061.1	OTU5810	MK465682.1	OTU8653	MN216422.1
OTU11597	NC_039704.1	OTU3154	MK526849.1	OTU5811	MN226946.1	OTU8659	MK925451.1
OTU116	KJ595643.1	OTU3156	KY986479.1	OTU5814	MF786576.1	OTU8663	MK925451.1
OTU11602	MK449426.1	OTU3159	MN026875.1	OTU5815	MG718154.1	OTU8666	KP723396.1
OTU11610	MN601491.1	OTU3165	MG249100.1	OTU5816	MK449426.1	OTU8667	MK925363.1
OTU11612	MF435800.1	OTU3172	MG249148.1	OTU5819	MG246941.1	OTU8669	KF496676.1
OTU11620	NC_039704.1	OTU3179	KU739594.1	OTU582	MF786706.1	OTU8677	AM183409.1
OTU11623	NC_037485.1	OTU3180	MK526247.1	OTU5820	MK465682.1	OTU8678	MF114378.1
OTU11624	MN064575.1	OTU3188	KM606576.1	OTU5823	EU042977.1	OTU8679	KC628214.1
OTU11626	MK525941.1	OTU3189	MH390665.1	OTU5825	MN830400.1	OTU8684	MK136966.1
OTU11627	MK449426.1	OTU3206	FM883634.1	OTU5829	MK925451.1	OTU8687	MK526450.1
OTU11628	MG718156.1	OTU3209	MG224617.1	OTU5834	MT108179.1	OTU8688	NC_037485.1
OTU11629	MN535013.1	OTU3210	NC_039704.1	OTU5838	NC_042874.1	OTU8690	MK329223.1
OTU11634	MK925451.1	OTU3213	MH826912.1	OTU5842	MH549828.1	OTU8713	MK925445.1

OTU	GenBank 登录号 GenBank accession ID	OTU	GenBank 登录号 GenBank accession ID	OTU	GenBank 登录号 GenBank accession ID	OTU	GenBank 登录号 GenBank accession ID
OTU11638	MK925451.1	OTU3217	KP402756.1	OTU5843	MK465682.1	OTU872	MG718156.1
OTU1164	MK449426.1	OTU3218	NC_044846.1	OTU5846	NC_044779.1	OTU8720	AY082697.1
OTU11640	MN216802.1	OTU3223	KJ594489.1	OTU5848	MN216564.1	OTU8729	KX911971.1
OTU11645	LC439227.1	OTU3224	MG718156.1	OTU5849	MK925449.1	OTU8730	MN561034.1
OTU11646	MK526545.1	OTU3228	NC_039999.1	OTU5851	KM197505.1	OTU8731	MK925048.1
OTU11648	MN216742.1	OTU3229	MK136965.1	OTU5853	MK144829.1	OTU8732	MK925584.1
OTU1165	KX344711.1	OTU323	KC628214.1	OTU5855	NC_046065.1	OTU8734	HQ437969.1
OTU11652	MK749351.1	OTU3230	KY434061.1	OTU586	MK924933.1	OTU8738	NC_044645.1
OTU11655	KT626843.1	OTU3232	FJ513158.1	OTU5860	MH749054.1	OTU8739	MK449426.1
OTU11659	KC704830.1	OTU3235	LT222089.1	OTU5861	MH826912.1	OTU8740	KX897128.1
OTU1166	AB332307.1	OTU3243	MH390665.1	OTU5863	MK449426.1	OTU8743	NC_041163.1
OTU11660	MF786674.1	OTU3247	LT222089.1	OTU5865	KT887471.1	OTU8745	MN206709.1
OTU11661	MK526613.1	OTU3249	KC628466.1	OTU5868	NC_046064.1	OTU8747	KP644040.1
OTU11663	MK925451.1	OTU3250	MK525742.1	OTU5870	KX678309.1	OTU8759	NC_040001.1
OTU11666	MH549996.1	OTU3252	MF435800.1	OTU5878	KX610105.1	OTU8764	LT222089.1
OTU11672	MK925451.1	OTU3254	KM606576.1	OTU5879	MK318825.1	OTU8768	L01882.2
OTU11674	MN117993.1	OTU3257	MK309380.1	OTU5880	MF786706.1	OTU8770	NC_044839.1
OTU11678	MN117993.1	OTU3258	MH549979.1	OTU589	MK253467.1	OTU8771	KY420005.1
OTU11681	MH549996.1	OTU3268	MH358173.1	OTU5890	MN623818.1	OTU8775	MG718075.1
OTU11685	KM606428.1	OTU3274	NC_037485.1	OTU5893	MK015865.1	OTU8776	MH549784.1
OTU11688	AJ419699.1	OTU3279	HQ619770.1	OTU5897	MG246941.1	OTU8778	MK526492.1
OTU11691	MG246941.1	OTU3281	MH992400.1	OTU5898	KR819566.1	OTU8779	JN113419.1
OTU11695	MK790138.1	OTU3288	KJ595643.1	OTU5908	LC530247.1	OTU8781	MH536564.1
OTU11696	MG223634.1	OTU3292	MF536708.1	OTU591	MN539155.1	OTU8786	LT222089.1
OTU1170	MN372205.1	OTU3298	LT222089.1	OTU5917	NC_039704.1	OTU879	MG718394.1
OTU11702	MG718156.1	OTU3301	MH229840.1	OTU5921	NC_039704.1	OTU8791	KX518311.1
OTU11703	MK572740.1	OTU3308	KJ594863.1	OTU5922	JQ593021.1	OTU8792	MK208987.1
OTU11705	MK925519.1	OTU3309	NC_040001.1	OTU5923	MK526545.1	OTU8793	MK465682.1
OTU11707	MK577409.1	OTU3315	MH550041.1	OTU5926	MK318825.1	OTU8796	NC_042410.1
OTU11708	MN862495.1	OTU3317	MH992400.1	OTU5932	DQ133812.1	OTU8800	MG246941.1
OTU11711	MK790138.1	OTU3319	MK924693.1	OTU5936	MK925451.1	OTU8803	MH549927.1
OTU1172	NC_042159.1	OTU3320	KF724231.1	OTU5938	MG581450.1	OTU8805	NC_044842.1
OTU11720	NC_044820.1	OTU3324	KY419988.1	OTU594	MN830250.1	OTU8807	KY627540.1
OTU11724	MF786598.1	OTU3335	MK924693.1	OTU5947	MK425701.1	OTU8808	MH536614.1
OTU11726	KM895666.1	OTU3336	MF787384.1	OTU595	FJ695249.1	OTU8809	KR233276.1
OTU11729	MG718574.1	OTU3340	MH992400.1	OTU5952	MK925451.1	OTU8818	MH988715.1
OTU1173	MG246941.1	OTU3341	KT960395.1	OTU5958	MK790138.1	OTU8827	MH549996.1
OTU11733	KF496300.1	OTU3342	NC_045054.1	OTU5959	MK925451.1	OTU8830	NC_039999.1
OTU11734	MK737939.1	OTU3343	KJ594863.1	OTU5961	L01897.2	OTU8835	MH992400.1
OTU11736	MK925451.1	OTU3345	MH708572.1	OTU5965	MK525859.1	OTU8836	KT740821.1

OTU	GenBank 登录号 GenBank accession ID	OTU	GenBank 登录号 GenBank accession ID	OTU	GenBank 登录号 GenBank accession ID	OTU	GenBank 登录号 GenBank accession ID
OTU11739	MK790138.1	OTU3347	KP402635.1	OTU5972	MN518846.1	OTU8844	GU592210.1
OTU11742	MN561034.1	OTU3352	NC_039973.1	OTU5977	MK925556.1	OTU8846	NC_040001.1
OTU11748	MK925451.1	OTU3353	MK060099.1	OTU5985	JQ590920.1	OTU8849	LT222089.1
OTU11749	MH536609.1	OTU3359	MN206259.1	OTU5986	NC_045416.1	OTU885	NC_039973.1
OTU1175	MK925027.1	OTU3366	KT865194.1	OTU5991	KY782040.1	OTU8851	MH992400.1
OTU11750	MF694949.1	OTU3368	MN206700.1	OTU5996	KC479108.1	OTU8859	MG223634.1
OTU11753	NC_041129.1	OTU340	NC_044842.1	OTU5999	MK925451.1	OTU8861	MH536627.1
OTU11758	MG718209.1	OTU3404	NC_042148.1	OTU6004	KM896094.1	OTU8862	NC_044802.1
OTU11768	MK318533.1	OTU3407	MK525615.1	OTU6006	MN830400.1	OTU8864	MH992400.1
OTU11769	MN561034.1	OTU3408	MK924722.1	OTU6007	MK449426.1	OTU8875	MH992400.1
OTU11774	KP319243.1	OTU3419	MG718350.1	OTU6009	MH549828.1	OTU8879	MK526545.1
OTU11777	JX572352.1	OTU3420	KX678960.1	OTU6010	MK925451.1	OTU8880	NC_044820.1
OTU11780	MF998331.1	OTU3422	MK526858.1	OTU6011	MK525891.1	OTU8884	MK526718.1
OTU11799	MN117993.1	OTU3424	NC_044846.1	OTU6014	MN524603.1	OTU8894	KJ595643.1
OTU1180	MH536624.1	OTU3426	MG963263.1	OTU6019	MK465682.1	OTU8895	MH992400.1
OTU11806	JQ014163.1	OTU3435	NC_042410.1	OTU6020	NC_045268.1	OTU89	MF435852.1
OTU11807	MK925462.1	OTU3436	MH992400.1	OTU6032	MK465682.1	OTU8903	MH992400.1
OTU11809	MH536627.1	OTU3437	KJ123824.1	OTU6036	MK136980.1	OTU8906	MN245282.1
OTU1181	NC_043829.1	OTU3438	MK526518.1	OTU6038	MF786598.1	OTU8916	DQ133807.1
OTU11814	MH536614.1	OTU3444	LT222089.1	OTU6039	JQ886575.1	OTU8919	LT222089.1
OTU11817	MK714016.1	OTU3450	MF435800.1	OTU6046	JN892893.1	OTU8928	MK925451.1
OTU11822	MN185459.1	OTU3454	MK526450.1	OTU6048	MK564061.1	OTU8929	MH536609.1
OTU11827	MK925451.1	OTU3455	MG718350.1	OTU6049	NC_046065.1	OTU8933	KM606326.1
OTU11829	MF786706.1	OTU3457	MF564260.1	OTU6057	MH390665.1	OTU8944	MK925451.1
OTU1183	AJ419721.1	OTU346	MF787384.1	OTU6058	MK925027.1	OTU8945	MK309384.1
OTU11831	MK449426.1	OTU3471	KM606576.1	OTU6066	MN245282.1	OTU8947	KT626671.1
OTU11834	KT626690.1	OTU3480	NC_037485.1	OTU6072	MN216422.1	OTU8948	MK925451.1
OTU11837	MG248504.1	OTU3484	NC_042148.1	OTU6076	MF786509.1	OTU895	KT887471.1
OTU11839	MK244358.1	OTU3486	MF786509.1	OTU6081	MK449426.1	OTU8958	MK425701.1
OTU1184	KF496455.1	OTU349	MH536574.1	OTU6083	MF998289.1	OTU8965	MK925076.1
OTU11845	MF786674.1	OTU3491	JX572498.1	OTU6086	NC_045884.1	OTU8968	MK526872.1
OTU11852	MF694953.1	OTU3499	NC_044812.1	OTU6087	MK925451.1	OTU8969	NC_042447.1
OTU11853	MT108179.1	OTU3508	KT626671.1	OTU610	MN378563.1	OTU897	HQ427213.1
OTU11855	MK577409.1	OTU3514	NC_044812.1	OTU6103	MT108179.1	OTU8970	MK342624.1
OTU11858	KJ593448.1	OTU3515	MH826912.1	OTU6105	MK564061.1	OTU8973	MH549996.1
OTU11866	MK526545.1	OTU3518	AB586550.1	OTU6106	MK526553.1	OTU8975	MN561034.1
OTU11870	MK925451.1	OTU352	MG223634.1	OTU6113	MK925538.1	OTU8976	MH826745.1
OTU11876	MH536645.1	OTU3521	MK526450.1	OTU6114	MK449426.1	OTU8979	MN561034.1
OTU11878	MN216681.1	OTU3525	MK526718.1	OTU6115	MK449426.1	OTU8983	LM653062.1
OTU1188	KJ595643.1	OTU3530	MK790138.1	OTU6119	AB586550.1	OTU8987	MK925451.1



OTU	GenBank 登录号 GenBank accession ID	OTU	GenBank 登录号 GenBank accession ID	OTU	GenBank 登录号 GenBank accession ID	OTU	GenBank 登录号 GenBank accession ID
OTU11882	MG248563.1	OTU3533	NC_045230.1	OTU6131	MK526311.1	OTU8989	U50225.1
OTU11884	MF786706.1	OTU3546	MK564061.1	OTU6137	MN524604.1	OTU8991	MH549828.1
OTU11888	MN561034.1	OTU3557	MK526313.1	OTU614	MK318825.1	OTU8993	MK925451.1
OTU11927	MG246097.1	OTU3558	MN794331.1	OTU6145	MK925451.1	OTU8997	MH749138.1
OTU11931	LT576811.1	OTU3564	MK309384.1	OTU6150	KF138187.1	OTU900	KX911971.1
OTU11935	MH749054.1	OTU3566	MK525319.1	OTU6151	MK924722.1	OTU9003	AF206772.1
OTU11937	MG718229.1	OTU3568	MF349254.1	OTU6152	MN794014.1	OTU9005	MK449426.1
OTU11940	KJ688421.1	OTU3571	MN609762.1	OTU617	MN087226.1	OTU9006	KM606562.1
OTU11948	MK144829.1	OTU3572	MK925451.1	OTU6171	KC589830.1	OTU9008	MK465682.1
OTU1195	MK449426.1	OTU3577	MN830400.1	OTU6173	AB586337.1	OTU9013	MK465682.1
OTU11951	MN561034.1	OTU3579	MK925451.1	OTU6174	FJ860380.1	OTU9014	KM606562.1
OTU11952	KY627088.1	OTU358	NC_037485.1	OTU6177	NC_042673.1	OTU9015	NC_044802.1
OTU11955	NC_046064.1	OTU3580	MK526545.1	OTU618	KF981213.1	OTU9024	NC_037485.1
OTU11959	NC_039653.1	OTU3582	MG718209.1	OTU6182	NC_044812.1	OTU9025	MK737940.1
OTU11962	MK425701.1	OTU3584	MF786280.1	OTU6186	MN216826.1	OTU9026	KC628214.1
OTU11969	KJ841156.1	OTU3585	NC_044810.1	OTU619	MN224282.1	OTU9028	NC_041081.1
OTU11973	NC_041129.1	OTU3593	MH749054.1	OTU6192	AJ251366.1	OTU9029	KX712234.1
OTU11981	MK449426.1	OTU3601	MN562550.1	OTU6196	MK925556.1	OTU9037	MK318825.1
OTU11986	MK924761.1	OTU361	MN609747.1	OTU6197	MK318825.1	OTU9038	MF786598.1
OTU11987	MN830400.1	OTU3611	MK449426.1	OTU620	MH549995.1	OTU904	MF435852.1
OTU11991	MF435373.1	OTU3612	MK449426.1	OTU6201	NC_040939.1	OTU9043	MN216422.1
OTU11992	MK144829.1	OTU3620	MK348618.1	OTU6202	KT006355.1	OTU9045	KT312921.1
OTU11997	MN064575.1	OTU3631	MH536633.1	OTU6203	MK942341.1	OTU9048	MG833446.1
OTU11998	MG742511.1	OTU3633	MK449426.1	OTU6208	MK925451.1	OTU9055	KY419988.1
OTU12	MH549996.1	OTU3634	MK790138.1	OTU6217	NC_046018.1	OTU9059	NC_042767.1
OTU12004	X87389.1	OTU3635	JX572773.1	OTU6218	MG823837.1	OTU9062	KX587667.1
OTU12005	MN790641.1	OTU3638	JQ591526.1	OTU6226	MK318825.1	OTU9066	NC_045388.1
OTU12006	MK525580.1	OTU3645	NC_044825.1	OTU623	MN064575.1	OTU9068	MN245282.1
OTU12007	NC_045393.1	OTU3647	MK449426.1	OTU6235	MN601491.1	OTU907	MF786706.1
OTU12012	NC_041081.1	OTU3649	MK465682.1	OTU6236	MF786583.1	OTU9074	KF765450.1
OTU12020	MK449426.1	OTU3651	MK465682.1	OTU6239	MH749054.1	OTU9077	KP094790.1
OTU12021	MN561034.1	OTU3656	MH549996.1	OTU624	NC_044841.1	OTU9078	NC_044779.1
OTU12025	MN216773.1	OTU3662	MK925579.1	OTU6240	DQ133812.1	OTU9080	MK208987.1
OTU12026	NC_039577.1	OTU3667	MK925451.1	OTU6247	AM999872.1	OTU9082	MN064575.1
OTU1204	MK925451.1	OTU3674	NC_041081.1	OTU625	MK526179.1	OTU909	NC_044846.1
OTU12048	MN216592.1	OTU3676	DQ133807.1	OTU6255	MK526850.1	OTU9092	MG952896.1
OTU12050	MN372205.1	OTU368	MK925579.1	OTU6257	NC_040001.1	OTU9094	MK925451.1
OTU12051	DQ133824.1	OTU3682	MN117993.1	OTU6258	KX897128.1	OTU9097	MK526450.1
OTU12056	AF419824.1	OTU3683	MG249428.1	OTU6270	KT626792.1	OTU9098	MK525964.1
OTU12057	LT576824.1	OTU3688	MN830400.1	OTU6275	MH536574.1	OTU9104	MN064575.1

OTU	GenBank 登录号 GenBank accession ID	OTU	GenBank 登录号 GenBank accession ID	OTU	GenBank 登录号 GenBank accession ID	OTU	GenBank 登录号 GenBank accession ID
OTU1206	KP644059.1	OTU3691	NC_037485.1	OTU6279	HQ235559.1	OTU9108	MK526450.1
OTU12062	NC_044835.1	OTU3695	MK925451.1	OTU6285	LT222089.1	OTU9110	HQ235412.1
OTU12063	MK924722.1	OTU3697	MK925451.1	OTU6286	MF786598.1	OTU9112	MK526567.1
OTU12065	MN182619.1	OTU3698	MK525580.1	OTU629	KC628214.1	OTU9118	MN509267.1
OTU12070	MK572740.1	OTU3699	MK925451.1	OTU6291	NC_039999.1	OTU9119	AM235026.1
OTU12073	NC_037485.1	OTU3700	MK925451.1	OTU6293	MF572167.1	OTU9121	NC_037485.1
OTU12081	MH324448.3	OTU3704	MN537809.1	OTU6294	MK060104.1	OTU9123	MG228152.1
OTU12082	NC_042720.1	OTU3708	MK755854.1	OTU6296	MH992400.1	OTU9124	KY387915.1
OTU12085	LC374812.1	OTU3710	NC_037485.1	OTU63	KT312921.1	OTU9127	MK925451.1
OTU12086	HQ619761.1	OTU3713	MF435367.1	OTU6306	AJ390042.1	OTU9130	MN516695.1
OTU1209	MN726413.1	OTU3718	KJ593671.1	OTU6310	JN893746.1	OTU9131	MG249428.1
OTU12094	Z80172.1	OTU3720	MK564061.1	OTU6311	JF265667.1	OTU9132	NC_045855.1
OTU12096	KC589803.1	OTU3721	MG718350.1	OTU6312	KF724351.1	OTU9150	NC_043811.1
OTU12106	KJ688421.1	OTU3725	NC_041509.1	OTU6316	MK714016.1	OTU9151	AM162524.1
OTU12107	MH536611.1	OTU3727	MK449426.1	OTU6319	KR233278.1	OTU9152	MK525730.1
OTU12108	KJ841156.1	OTU3729	MN562552.1	OTU6322	KU748316.1	OTU9159	NC_044694.1
OTU12110	JQ670566.1	OTU3731	MK925451.1	OTU6328	MK526617.1	OTU9161	AY646110.1
OTU12111	MN216567.1	OTU3733	MK925451.1	OTU633	MF435800.1	OTU9166	MN518846.1
OTU12112	MK925531.1	OTU3735	KY853140.1	OTU6332	NC_041129.1	OTU9170	MK525938.1
OTU12115	MK449426.1	OTU3737	MN117993.1	OTU6343	MN548092.1	OTU918	AJ419721.1
OTU12118	KM606562.1	OTU3738	KY085916.1	OTU6344	MH992400.1	OTU9183	MK925451.1
OTU12122	DQ978397.1	OTU3739	KY963901.1	OTU6346	MK526453.1	OTU9184	MN830400.1
OTU12128	KX911971.1	OTU3743	KX530518.1	OTU6347	MG201560.1	OTU9187	KM895624.1
OTU12132	NC_044837.1	OTU3745	MK749379.1	OTU6349	LT222089.1	OTU9190	NC_039577.1
OTU12134	MF179497.1	OTU3747	MK925274.1	OTU635	KT626741.1	OTU9204	NC_037485.1
OTU12138	MK449426.1	OTU3748	MN064575.1	OTU6351	MH550041.1	OTU9215	HQ437969.1
OTU12148	FJ860380.1	OTU3755	AY724354.1	OTU6352	NC_044842.1	OTU9218	NC_031207.1
OTU1215	MK790138.1	OTU3756	AJ494842.1	OTU6353	MK525118.1	OTU922	MK925451.1
OTU12152	MN794335.1	OTU3759	KU304150.1	OTU6354	AY320246.1	OTU9224	MN561034.1
OTU12153	NC_045884.1	OTU3760	L12625.2	OTU6355	MH992400.1	OTU9228	KY420035.1
OTU12154	MK925451.1	OTU3770	MN561034.1	OTU636	KP402767.1	OTU9232	MK526553.1
OTU12155	MK925451.1	OTU3774	DQ133805.1	OTU6360	MG867568.1	OTU924	KC589910.1
OTU12160	NC_037485.1	OTU3775	JX848454.1	OTU6369	KU748316.1	OTU9242	MK465682.1
OTU12165	MN561034.1	OTU3777	MK465682.1	OTU6371	NC_044812.1	OTU9245	MG718156.1
OTU1217	Y15138.1	OTU3783	MK924695.1	OTU6378	MN609747.1	OTU9248	NC_045863.1
OTU12171	MK790138.1	OTU380	MK925451.1	OTU6379	AJ784824.1	OTU9249	MG867568.1
OTU12173	MN117993.1	OTU3801	KY682265.1	OTU6386	MH992400.1	OTU9256	LM653062.1
OTU12175	MF786509.1	OTU3802	MK253449.1	OTU6390	MK925048.1	OTU9259	MN561034.1
OTU12177	MT108179.1	OTU3804	MN502808.1	OTU6393	MF435800.1	OTU9261	MK564061.1
OTU1218	MF786509.1	OTU3808	MF623371.1	OTU6396	MF786598.1	OTU9264	MK318825.1

OTU	GenBank 登录号 GenBank accession ID	OTU	GenBank 登录号 GenBank accession ID	OTU	GenBank 登录号 GenBank accession ID	OTU	GenBank 登录号 GenBank accession ID
OTU12180	MK925451.1	OTU381	MF464344.1	OTU6397	NC_039952.1	OTU9265	HQ427213.1
OTU12189	MK925451.1	OTU3813	MF435852.1	OTU640	NC_042740.1	OTU9267	NC_039623.1
OTU12197	MK925451.1	OTU3816	MK925451.1	OTU6402	MF786598.1	OTU9272	MK526567.1
OTU12199	KP094790.1	OTU3825	MK925451.1	OTU6432	NC_042192.1	OTU9278	MK465682.1
OTU12200	MG718154.1	OTU3832	MF786706.1	OTU6436	MH749054.1	OTU9280	NC_041129.1
OTU12208	NC_044815.1	OTU3839	MK526765.1	OTU6438	MH992400.1	OTU9282	MH749054.1
OTU12209	MK449426.1	OTU384	NC_044835.1	OTU6440	MG224617.1	OTU9283	KU748316.1
OTU1221	X83668.1	OTU3842	KY853140.1	OTU6442	KX247002.1	OTU9284	KY246947.1
OTU12211	MK449426.1	OTU3846	NC_039704.1	OTU6443	MG833687.1	OTU9290	HQ619770.1
OTU12216	MK449426.1	OTU3847	MG581450.1	OTU6445	MH104711.1	OTU9293	NC_037485.1
OTU1222	AY308533.1	OTU3850	NC_044841.1	OTU6448	MF998289.1	OTU9294	KJ841352.1
OTU12220	KM361016.1	OTU3852	MG249671.1	OTU6453	KP900651.1	OTU9295	MK526492.1
OTU12222	MH536609.1	OTU3857	MN117993.1	OTU6460	MH992400.1	OTU9296	AY935725.1
OTU12223	NC_044841.1	OTU3858	MK790138.1	OTU6463	NC_045121.1	OTU9297	MK526148.1
OTU12227	MH549828.1	OTU3862	NC_044836.1	OTU6466	NC_042383.1	OTU930	MG249283.1
OTU12229	MF435852.1	OTU3863	KM360613.1	OTU6469	NC_041449.1	OTU9300	LC364404.1
OTU1223	KU308785.1	OTU3865	KX897128.1	OTU6471	NC_042228.1	OTU9305	KU748316.1
OTU12230	EU980671.1	OTU3868	NC_041535.1	OTU6474	NC_042443.1	OTU9306	NC_041449.1
OTU12231	MG718156.1	OTU3870	MF786509.1	OTU648	KM606562.1	OTU9309	NC_039577.1
OTU12236	KM606562.1	OTU3872	LC500908.1	OTU6483	MK526850.1	OTU9310	MH708572.1
OTU12241	MK925451.1	OTU3882	MN601495.1	OTU6484	NC_040001.1	OTU9315	MH992400.1
OTU12243	MK925451.1	OTU3889	MG246941.1	OTU6495	KY626932.1	OTU9318	KP643687.1
OTU12245	MK144829.1	OTU3891	MK526617.1	OTU6497	KP094836.1	OTU9319	MF435282.1
OTU12246	MK925451.1	OTU3893	MK526007.1	OTU6498	MK962315.1	OTU932	MH390665.1
OTU12248	MK925451.1	OTU3898	MG222250.1	OTU6505	MH992400.1	OTU9323	MN661222.1
OTU1226	MK449426.1	OTU3903	MN216775.1	OTU6517	GQ248577.1	OTU9325	MK924695.1
OTU12260	MK925451.1	OTU3905	JN160604.1	OTU6519	KC704830.1	OTU9328	MK749362.1
OTU12262	MF786605.1	OTU3910	KX886354.1	OTU652	MG581450.1	OTU9329	MN216789.1
OTU12264	MH536614.1	OTU3911	MK449426.1	OTU6523	KM207675.1	OTU9331	MH749054.1
OTU12269	MF349441.1	OTU3915	MK465682.1	OTU653	MF435852.1	OTU9332	NC_040001.1
OTU12271	MK790138.1	OTU3922	KR819575.1	OTU6532	KY782039.1	OTU9333	MK526313.1
OTU12272	LT576799.1	OTU3923	NC_039704.1	OTU6538	KC704830.1	OTU9339	NC_042715.1
OTU12280	NC_044837.1	OTU3926	MK749349.1	OTU6540	MH410123.1	OTU9341	MF786674.1
OTU12284	MK925451.1	OTU3934	KY682265.1	OTU6547	MK526450.1	OTU9345	MH992400.1
OTU12292	MH390660.1	OTU3942	MH168720.1	OTU6550	KM895541.1	OTU9348	KU748316.1
OTU12295	MF435604.1	OTU3943	MK318825.1	OTU6553	KC589838.1	OTU9349	MH545183.1
OTU12298	KJ594686.1	OTU3944	MN539155.1	OTU6555	MH992400.1	OTU9354	NC_039623.1
OTU12299	NC_041509.1	OTU3950	MN099014.1	OTU6556	MG718156.1	OTU9356	KX911971.1
OTU12301	KF181480.1	OTU3953	NC_045276.1	OTU6565	MG581450.1	OTU9360	NC_041509.1
OTU12302	MG718088.1	OTU3955	NC_043811.1	OTU6566	MF786598.1	OTU9368	NC_044835.1

OTU	GenBank 登录号 GenBank accession ID	OTU	GenBank 登录号 GenBank accession ID	OTU	GenBank 登录号 GenBank accession ID	OTU	GenBank 登录号 GenBank accession ID
OTU12315	MK925451.1	OTU3957	U30275.1	OTU657	MK942341.1	OTU9370	NC_044820.1
OTU12317	MF786598.1	OTU3959	KX683214.1	OTU6571	NC_040001.1	OTU9374	KP402738.1
OTU12320	MF694669.1	OTU3961	NC_039383.1	OTU6576	MN794014.1	OTU9384	MK136964.1
OTU12322	MK318825.1	OTU3968	MH549979.1	OTU6578	DQ182335.1	OTU9408	MK925451.1
OTU12323	MK526450.1	OTU3973	MG246891.1	OTU6579	LT222089.1	OTU9410	FJ038061.1
OTU12329	MK525742.1	OTU3975	MK925451.1	OTU6585	MF787384.1	OTU9411	MK925451.1
OTU1233	NC_037179.1	OTU398	KY200671.1	OTU6593	MH988715.1	OTU942	KY420035.1
OTU12330	MK136966.1	OTU3980	NC_041468.1	OTU6596	MH358125.1	OTU9420	EU980751.1
OTU12331	NC_041535.1	OTU3985	MH536609.1	OTU6602	LT222089.1	OTU9424	MK318825.1
OTU12333	MN378563.1	OTU3993	MK925451.1	OTU6606	MK465682.1	OTU9434	MN601442.1
OTU12334	KR819566.1	OTU3994	AJ829907.1	OTU6611	MG833446.1	OTU9435	MN794331.1
OTU12335	KX015744.1	OTU3995	MK564061.1	OTU6612	NC_037485.1	OTU9441	MK925449.1
OTU12338	MK318825.1	OTU3996	MK318825.1	OTU6614	MK924695.1	OTU9443	NC_041436.1
OTU12342	MN830400.1	OTU3997	MK030046.1	OTU6616	NC_045268.1	OTU9447	MK525821.1
OTU12343	KM538821.1	OTU4	MK925451.1	OTU6617	KF496676.1	OTU9449	AF052612.3
OTU12346	KM606562.1	OTU4002	MH549828.1	OTU6618	KY627088.1	OTU945	KM896075.1
OTU12348	MN216841.1	OTU4003	MN216694.1	OTU6626	MK564061.1	OTU9450	KT740858.1
OTU12353	NC_039653.1	OTU4006	EU128736.1	OTU6627	MK449426.1	OTU9453	MN216633.1
OTU12354	L18794.1	OTU4007	MK329223.1	OTU6629	MG383373.1	OTU9457	MK924695.1
OTU12358	NC_045268.1	OTU401	MK526493.1	OTU6633	MK449426.1	OTU9460	MH749196.1
OTU12359	MK925451.1	OTU4016	NC_045193.1	OTU6639	MN830400.1	OTU9461	JQ593021.1
OTU12360	MF435800.1	OTU4017	MN182619.1	OTU6649	JQ593311.1	OTU9466	MK253451.1
OTU12361	MK925451.1	OTU4022	MH168717.1	OTU6654	AF123663.1	OTU9468	MN117993.1
OTU12362	MG223634.1	OTU4023	NC_044838.1	OTU6661	GU592210.1	OTU9470	MK449426.1
OTU12369	MK136966.1	OTU4027	MH536627.1	OTU6664	AF206761.1	OTU9471	MF786706.1
OTU12370	MN216669.1	OTU4033	KY562677.1	OTU6670	JN892893.1	OTU9473	MG246941.1
OTU12371	MK318825.1	OTU4037	MN561034.1	OTU6671	MK449426.1	OTU9474	X69731.1
OTU12375	MF435825.1	OTU4038	MK449426.1	OTU6674	MN117993.1	OTU9478	NC_045884.1
OTU1238	MG718394.1	OTU4047	MK790138.1	OTU6680	KJ594801.1	OTU9479	NC_046019.1
OTU12383	MN087226.1	OTU4052	MK449426.1	OTU6682	MN623818.1	OTU9480	NC_045121.1
OTU12386	MK449426.1	OTU4057	NC_037485.1	OTU6683	NC_044835.1	OTU9487	MF786598.1
OTU12390	MH549828.1	OTU4059	MK925451.1	OTU6684	MN064575.1	OTU9489	MN589932.2
OTU12391	NC_045276.1	OTU406	LC364397.1	OTU6687	MN206523.1	OTU9492	L12612.2
OTU12406	AY663578.1	OTU4065	Y12972.1	OTU6691	MF435852.1	OTU9493	JX572388.1
OTU12413	Z80172.1	OTU4069	MK925451.1	OTU6826	Y15142.1	OTU9498	NC_045230.1
OTU12414	NC_039577.1	OTU4070	LT576842.1	OTU6828	MK925451.1	OTU9499	MK942341.1
OTU12416	LM653062.1	OTU4071	KF138120.1	OTU683	KJ719880.1	OTU95	KJ594233.1
OTU12417	NC_045884.1	OTU4075	MF044974.1	OTU6831	MH549979.1	OTU9514	FJ513158.1
OTU12419	MT108179.1	OTU4076	MG247772.1	OTU6832	JN083761.1	OTU9519	MK749372.1
OTU1242	MK790138.1	OTU4081	MN830400.1	OTU6833	MK525964.1	OTU9524	NC_039704.1



OTU	GenBank 登录号 GenBank accession ID	OTU	GenBank 登录号 GenBank accession ID	OTU	GenBank 登录号 GenBank accession ID	OTU	GenBank 登录号 GenBank accession ID
OTU12422	MK449426.1	OTU4083	KC628214.1	OTU6834	MK465682.1	OTU9525	MN216838.1
OTU12423	MK526313.1	OTU409	MK449426.1	OTU6836	MK925451.1	OTU9526	JQ591214.1
OTU12428	MG383373.1	OTU4091	NC_042673.1	OTU6837	MH549828.1	OTU9533	MK425701.1
OTU12431	MN216747.1	OTU4092	NC_045230.1	OTU6839	MN216855.1	OTU9535	MN182619.1
OTU12434	MK526450.1	OTU4095	MN117993.1	OTU684	MN518846.1	OTU954	NC_042740.1
OTU12436	KJ595643.1	OTU4097	MN862495.1	OTU6847	NC_037485.1	OTU9542	LM653062.1
OTU12445	MF694699.1	OTU4110	KC628466.1	OTU6849	KF602204.1	OTU9547	MN295595.1
OTU1245	MK144829.1	OTU4114	NC_042673.1	OTU6851	MK790138.1	OTU955	MK925451.1
OTU1246	NC_037485.1	OTU4118	NC_039623.1	OTU6857	MF786509.1	OTU9550	MK449426.1
OTU125	MK925451.1	OTU4121	MK925451.1	OTU6864	KJ841156.1	OTU9553	MF623352.1
OTU1254	Z69234.1	OTU4122	MK465682.1	OTU6866	MK425701.1	OTU9563	MK925451.1
OTU1261	MK449426.1	OTU4123	JX978641.1	OTU6873	KJ841352.1	OTU9567	MT108179.1
OTU1267	MF786598.1	OTU4127	MK790138.1	OTU6876	MK714016.1	OTU9583	KT740841.1
OTU127	MK925363.1	OTU4139	MH749128.1	OTU6886	MK318825.1	OTU9594	MH826912.1
OTU1271	MF786726.1	OTU4144	NC_045388.1	OTU6887	MN601442.1	OTU9595	NC_041129.1
OTU1275	MK449426.1	OTU4145	NC_045276.1	OTU6890	MN830400.1	OTU9598	MK925027.1
OTU1289	MK208987.1	OTU4146	MK978775.1	OTU6893	MK749319.1	OTU9604	NC_046065.1
OTU1290	KY432812.1	OTU4153	KX163066.1	OTU6895	MK526553.1	OTU9605	KR819566.1
OTU1293	MG246097.1	OTU4155	MF100694.1	OTU6901	MG383373.1	OTU9608	MN561034.1
OTU1295	MK525891.1	OTU4157	MN561034.1	OTU6902	MK925451.1	OTU961	MN417307.1
OTU1296	KJ594801.1	OTU416	MK158965.1	OTU6906	MN830400.1	OTU9610	MG833446.1
OTU1297	MN245282.1	OTU4161	MN830400.1	OTU6909	MN516695.1	OTU9611	MG264580.1
OTU1299	MK925451.1	OTU4164	MH549979.1	OTU691	NC_039704.1	OTU9616	MK925451.1
OTU130	MK465682.1	OTU4167	MG718156.1	OTU6910	NC_044835.1	OTU9624	MH536606.1
OTU1300	NC_041488.1	OTU4171	MF435385.1	OTU6911	MH549828.1	OTU9625	KM360913.1
OTU1301	MG846197.1	OTU4172	FJ870007.1	OTU6914	KF683144.1	OTU9626	MK925571.1
OTU1302	DQ133812.1	OTU4175	MN068956.1	OTU6915	NC_042716.1	OTU9628	MF435373.1
OTU1304	NC_044841.1	OTU4177	NC_042673.1	OTU6916	MN830400.1	OTU963	MK318825.1
OTU1307	KY562677.1	OTU4182	MN378563.1	OTU6919	MK925451.1	OTU9632	NC_044842.1
OTU131	MG718350.1	OTU4183	MK925451.1	OTU6921	MF349750.1	OTU9633	MN726415.1
OTU1315	MK526662.1	OTU4184	KT150056.1	OTU693	MN117993.1	OTU9636	KY853140.1
OTU1317	MN064575.1	OTU4187	MK526366.1	OTU6930	MK344723.1	OTU9645	MH549828.1
OTU1319	MK449426.1	OTU4188	NC_045276.1	OTU6933	KR819566.1	OTU9647	GU592210.1
OTU132	FJ209068.1	OTU4189	NC_043913.1	OTU6952	MH549995.1	OTU9648	MK925418.1
OTU1323	MH116214.1	OTU4190	MG246941.1	OTU6953	MK925451.1	OTU9654	AY794866.1
OTU1325	NC_037485.1	OTU4192	MK925451.1	OTU6954	MK526718.1	OTU9656	MG718088.1
OTU1328	MF435524.1	OTU4194	MK925451.1	OTU6959	MG718156.1	OTU9663	MK925451.1
OTU133	EU347975.1	OTU4199	MK925451.1	OTU6961	KF765450.1	OTU9664	MK925451.1
OTU1333	FJ038061.1	OTU4201	KJ594863.1	OTU6964	MK136966.1	OTU9666	MF786706.1
OTU134	MH550041.1	OTU4202	NC_042740.1	OTU6965	MN830400.1	OTU9672	NC_039623.1

OTU	GenBank 登录号 GenBank accession ID	OTU	GenBank 登录号 GenBank accession ID	OTU	GenBank 登录号 GenBank accession ID	OTU	GenBank 登录号 GenBank accession ID
OTU1341	NC_044830.1	OTU4205	JX572514.1	OTU6971	AM183409.1	OTU9673	MF435800.1
OTU1346	NC_044897.1	OTU4209	KF683139.1	OTU6977	MK925451.1	OTU9683	NC_045275.1
OTU1357	LM653062.1	OTU4213	AF116963.1	OTU6979	MK925451.1	OTU9687	NC_046019.1
OTU1359	MH536614.1	OTU4214	NC_039704.1	OTU698	MG718394.1	OTU9689	MH749054.1
OTU136	KP318983.1	OTU4216	KX897128.1	OTU6981	NC_042161.1	OTU9693	MF786598.1
OTU1360	KX911971.1	OTU4225	KC628180.1	OTU6990	MK925027.1	OTU9694	KU204900.1
OTU1367	HQ427213.1	OTU4230	NC_045884.1	OTU6991	MN561034.1	OTU9695	KY853140.1
OTU1368	KY200671.1	OTU4234	X87389.1	OTU6993	NC_045898.1	OTU9698	NC_039704.1
OTU1369	NC_037485.1	OTU4239	X83986.1	OTU7	GQ436299.1	OTU9699	MG246941.1
OTU1372	NC_044812.1	OTU4242	MH159200.1	OTU7001	MN216592.1	OTU970	MK329223.1
OTU1377	AY380347.1	OTU4246	MF349254.1	OTU7002	MK924703.1	OTU9700	MF786598.1
OTU1380	MK526247.1	OTU425	KY420035.1	OTU701	MT108179.1	OTU9702	MN562552.1
OTU1385	KM894223.1	OTU4253	NC_039704.1	OTU7011	KX911971.1	OTU9703	MK449426.1
OTU1391	MF786492.1	OTU4254	MH749054.1	OTU7014	MK925140.1	OTU9704	MK525915.1
OTU1396	NC_037485.1	OTU4258	GQ436703.1	OTU7016	MN794331.1	OTU9705	NC_044812.1
OTU1397	MH536614.1	OTU4262	MK526313.1	OTU7022	NC_039653.1	OTU9707	MH229840.1
OTU1400	KP402740.1	OTU4273	MK925451.1	OTU703	DQ133812.1	OTU9709	MF435310.1
OTU1407	LM652998.1	OTU4281	KY200671.1	OTU7038	KM606363.1	OTU9712	MK136966.1
OTU1412	KM606562.1	OTU4286	HQ713389.1	OTU7039	MH749054.1	OTU9713	KY562677.1
OTU1413	LT222089.1	OTU4289	MG867568.1	OTU7040	KF496368.1	OTU9724	MK526617.1
OTU1414	KY406790.1	OTU4293	MG246941.1	OTU7041	MN836381.1	OTU9725	MG249873.1
OTU1416	MK526450.1	OTU43	MN381716.1	OTU7045	MN245282.1	OTU9733	MN223720.1
OTU1418	MK060104.1	OTU4302	LC530247.1	OTU7047	MK309380.1	OTU9736	MF435852.1
OTU1422	KX911971.1	OTU4308	MH536614.1	OTU7051	MH749116.1	OTU9740	MF786706.1
OTU1426	MN182619.1	OTU4309	NC_037179.1	OTU7053	MH536609.1	OTU9741	MH992400.1
OTU1435	KR819566.1	OTU431	KM896203.1	OTU7054	KC251353.1	OTU9742	KP402692.1
OTU1438	NC_039653.1	OTU4314	MN830400.1	OTU7060	NC_041081.1	OTU9750	Y15142.1
OTU1443	HQ590013.1	OTU4324	AF124575.1	OTU7062	MK925451.1	OTU9753	KX897128.1
OTU1445	MF435708.1	OTU4325	MK449426.1	OTU7066	KC704830.1	OTU9754	NC_044645.1
OTU1449	MN524603.1	OTU4326	MG246941.1	OTU7073	KM609085.1	OTU9762	NC_045121.1
OTU1458	MF435310.1	OTU4328	KM360810.1	OTU7078	AB004891.1	OTU9763	MH545183.1
OTU1463	MH992400.1	OTU4334	MK526493.1	OTU7082	KY562677.1	OTU9765	AF093719.1
OTU1472	MN166750.1	OTU4335	MK526545.1	OTU7088	MH749138.1	OTU9766	NC_042447.1
OTU1475	MK468518.1	OTU4337	NC_042673.1	OTU7099	MG718229.1	OTU9768	MH708572.1
OTU1485	MF035997.1	OTU4342	MG249283.1	OTU71	KT626742.1	OTU9778	MF435800.1
OTU1486	KP094249.1	OTU4348	MF435800.1	OTU7106	NC_039704.1	OTU9782	MK526863.1
OTU1492	NC_042223.1	OTU4362	MN601491.1	OTU7108	NC_045276.1	OTU9783	KF602204.1
OTU1496	MK525607.1	OTU4370	MK790138.1	OTU711	NC_037485.1	OTU9791	NC_045276.1
OTU1498	NC_037952.1	OTU4371	KF496855.1	OTU7112	NC_039704.1	OTU9795	NC_037485.1
OTU1504	KT626760.1	OTU4373	MN206259.1	OTU7115	MK450440.1	OTU9798	HQ427213.1

OTU	GenBank 登录号 GenBank accession ID	OTU	GenBank 登录号 GenBank accession ID	OTU	GenBank 登录号 GenBank accession ID	OTU	GenBank 登录号 GenBank accession ID
OTU1506	DQ133814.1	OTU4374	KJ688655.1	OTU7121	FJ860364.1	OTU980	KT793583.1
OTU1510	MG383373.1	OTU4375	NC_039704.1	OTU7123	MK449426.1	OTU9801	MH992400.1
OTU1511	KJ594158.1	OTU4379	KY420005.1	OTU7127	NC_044691.1	OTU9802	AF497112.1
OTU1518	NC_037179.1	OTU4380	MN122132.1	OTU7128	KF496676.1	OTU9804	L12672.2
OTU1519	KC704842.1	OTU4384	NC_044691.1	OTU714	MK925027.1	OTU9808	NC_042447.1
OTU152	MK525366.1	OTU4387	KJ594102.1	OTU7150	KP723396.1	OTU982	MH992400.1
OTU153	NC_042713.1	OTU4388	MK790138.1	OTU7151	NC_041649.1	OTU9821	LT222089.1
OTU1533	LT576842.1	OTU4393	KJ595643.1	OTU7163	DQ133807.1	OTU9822	MG223634.1
OTU1534	MK526613.1	OTU4401	MF786598.1	OTU7164	MN830400.1	OTU9825	MF786576.1
OTU1544	MK465682.1	OTU4404	NC_042688.1	OTU7165	MF179497.1	OTU9826	HQ427135.1
OTU1546	MK525733.1	OTU4411	NC_044802.1	OTU7167	MK925228.1	OTU9827	AF497110.1
OTU1547	MK924722.1	OTU4412	MK526346.1	OTU7168	KY497753.1	OTU9829	MH549995.1
OTU155	MK925451.1	OTU4414	MK525892.1	OTU717	MG249494.1	OTU9832	KT887491.1
OTU1555	KX610105.1	OTU4415	MK925556.1	OTU7170	MN631052.1	OTU9842	MH817881.1
OTU1559	KM606428.1	OTU4417	MK925451.1	OTU7172	MK925274.1	OTU9849	MH550041.1
OTU1569	MG248909.1	OTU4421	MN216681.1	OTU7180	MK449426.1	OTU9858	NC_041129.1
OTU157	NC_037485.1	OTU4423	KC584884.1	OTU7182	KT887471.1	OTU9862	MK526247.1
OTU1570	MK526313.1	OTU4425	NC_042929.1	OTU7183	KJ594801.1	OTU9871	MK465682.1
OTU1573	MN695370.1	OTU4428	KX518310.1	OTU7187	NC_044837.1	OTU9883	MK526247.1
OTU1589	AM183409.1	OTU4429	MG833714.1	OTU7189	MK790138.1	OTU9893	NC_039704.1
OTU1599	MK925451.1	OTU4432	MK790138.1	OTU719	MH159200.1	OTU9896	MH536614.1
OTU16	MK572740.1	OTU4433	KM360724.1	OTU7194	MK925451.1	OTU9898	KT887491.1
OTU1600	NC_041488.1	OTU4435	MK525582.1	OTU7199	KP094902.1	OTU99	MH550041.1
OTU1601	MF435282.1	OTU444	MN539266.1	OTU720	MT108179.1	OTU990	MF786576.1
OTU1604	NC_042715.1	OTU4441	LM652998.1	OTU7206	NC_044802.1	OTU9900	L75849.2
OTU1606	MK790138.1	OTU4447	MK925507.1	OTU721	MF564263.1	OTU9903	JX848400.1
OTU1612	MH390688.1	OTU4449	L13646.1	OTU7214	MK449426.1	OTU9905	MH992400.1
OTU162	MK526366.1	OTU4452	U39268.2	OTU7215	MK925451.1	OTU9910	NC_037485.1
OTU1623	MF786598.1	OTU4456	FJ513158.1	OTU7219	MN117993.1	OTU9914	MH992400.1
OTU1625	MG246941.1	OTU4459	MN867687.1	OTU722	GU817780.1	OTU9920	MH992400.1
OTU1637	NC_041487.1	OTU4460	MK449426.1	OTU7220	NC_045884.1	OTU9922	KU748316.1
OTU1641	MK526366.1	OTU4462	MF786598.1	OTU7224	KY627159.1	OTU9994	KP402738.1
OTU1642	MK925538.1	OTU4465	MH536636.1	OTU7227	KJ594772.1	OTU9998	MK925019.1
OTU1647	MG661263.1	OTU4467	NC_037485.1	OTU724	MN830251.1		
OTU1651	MN124440.1	OTU4469	MN378563.1	OTU7242	MK408938.1		





虎耳草科	绣球属 <i>Hydrangea</i>	597	55	58	75	71	33	114	219	87	40	48	351	108	249	164	105	566	658	①
	山梅花属 <i>Philadelphus</i>	262	48	2	28	5	63	47	158	21	1	12	92	125	48	64	81	77	39	①
	茶藨子属 <i>Ribes</i>	82	7	9	73	16	27	0	27	13	8	22	147	17	0	4	58	327	849	①
	岩白菜属 <i>Bergenia</i>	0	0	2	0	8	0	6	10	4	0	2	9	12	16	13	0	10	33	①
	金腰属 <i>Chrysosplenium</i>	0	0	0	6	5	28	66	37	0	2	0	16	0	0	0	0	0	0	①
桦木科	桦木属 <i>Betula</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	2	0	0	10	0	①
假繁缕科	假繁缕属 <i>Theligonum</i>	59	0	0	0	0	0	25	0	0	0	0	6	0	0	0	0	0	0	①
金缕梅科	蜡瓣花属 <i>Corylopsis</i>	0	8	18	14	15	30	1	12	12	10	0	9	2	26	54	0	13	17	①
旌节花科	旌节花属 <i>Stachyurus</i>	228	325	264	292	217	281	354	259	286	198	199	215	660	135	141	323	130	292	①
菊科	未知 OTU6 U-OTU6	0	1	0	0	0	3	0	2	2	0	0	2	1	14	3	4	1	3	①
	薊属 <i>Cirsium</i>	0	0	0	0	0	0	4	7	0	0	0	6	2	0	0	2	0	3	①
	旋覆花属 <i>Helianthus</i>	9	16	2	0	4	5	7	5	4	1	7	40	26	4	6	33	82	151	①
	橐吾属 <i>Ligularia</i>	102	70	20	59	0	217	23	15	23	8	0	52	8	2	0	0	0	5	①
爵床科	马蓝属 <i>Strobilanthes</i>	11	310	279	320	409	837	24	36	377	377	7	7	87	1693	1405	56	93	18	①
蓝果树科	珙桐属 <i>Davidia</i>	62	32	23	23	24	21	39	46	49	18	26	48	200	49	32	54	60	75	①
连香树科	连香树属 <i>Cercidiphyllum</i>	20	0	0	1	0	0	5	8	0	0	0	17	2	2	2	27	91	103	①
蓼科	荞麦属 <i>Fagopyrum</i>	6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0	0	0	0	6	2	①
	酸模属 <i>Rumex</i>	8	0	0	0	0	0	0	5	0	0	0	3	0	0	0	0	8	0	①
领春木科	领春木属 <i>Euptelea</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	18	0	0	0	0	0	①
龙胆科	龙胆属 <i>Gentiana</i>	0	0	1	0	10	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	2	①
	獐牙菜属 <i>Swertia</i>	0	0	1	0	27	0	0	0	8	3	0	0	0	0	0	0	0	4	①
毛茛科	乌头属 <i>Aconitum</i>	0	0	4	0	0	0	0	0	0	0	6	0	11	0	0	0	0	0	①
	类叶升麻属 <i>Actaea</i>	85	11	3	0	0	0	18	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	①
	银莲花属 <i>Anemone</i>	9	0	0	0	0	0	6	0	0	0	0	0	11	0	0	2	0	0	①
	铁破锣属 <i>Beesia</i>	3	0	0	0	0	0	0	0	0	1	3	0	8	0	0	9	0	0	①
	铁线莲属 <i>Clematis</i>	43	25	10	31	0	45	26	8	0	14	4	13	28	0	0	2	0	0	①

	毛茛属 <i>Ranunculus</i>	32	0	5	0	0	0	2	8	5	2	0	0	34	0	0	0	0	0	①
	唐松草属 <i>Thalictrum</i>	2	2	3	3	0	0	8	0	0	4	0	0	6	0	0	0	0	8	①
猕猴桃科	猕猴桃属 <i>Actinidia</i>	38	6	29	6	2	0	6	200	22	5	0	37	27	7	44	14	32	14	①
	藤山柳属 <i>Clematoclethra</i>	81	19	74	16	8	20	2	136	43	16	4	22	7	32	172	4	33	27	①
木通科	猫儿屎属 <i>Decaisnea</i>	50	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	1	21	0	0	0	15	0	①
	串果藤属 <i>Sinofranchetia</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	30	0	0	0	0	0	①
木犀科	丁香属 <i>Syringa</i>	97	78	4	14	12	38	2	59	37	9	62	100	66	9	87	193	320	218	①
木贼科	木贼属 <i>Equisetum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	65	0	0	0	0	0	①
葡萄科	蛇葡萄属 <i>Ampelopsis</i>	0	6	3	7	11	19	0	2	0	0	0	0	1	25	37	0	5	3	①
	葡萄属 <i>Vitis</i>	1	11	0	0	0	0	0	19	0	0	1	15	73	0	0	23	0	0	①
槭树科	槭属 <i>Acer</i>	682	7	8	18	20	5	12	7	5	8	2	63	23	130	17	25	2463	206	①
茜草科	蛇根草属 <i>Ophiorrhiza</i>	0	0	2	0	2	3	0	2	0	3	0	2	0	1	2	0	1	2	①
	茜草属 <i>Rubia</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	13	0	0	0	0	0	①
	未知 OTU8 U-OTU8	11	0	2	1	2	5	25	16	3	1	0	11	4	0	0	5	6	9	①
蔷薇科	苹果属 <i>Malus</i>	22	12	10	24	69	11	53	25	14	32	7	50	62	57	45	179	668	1230	①
	绣线梅属 <i>Neillia</i>	2	1	0	0	0	0	3	2	0	0	0	13	6	0	0	3	18	8	①
	蔷薇属 <i>Rosa</i>	0	6	14	2	45	5	4	3	8	13	6	3	8	0	1	3	34	11	①
	悬钩子属 <i>Rubus</i>	2973	8419	10137	9293	9950	8114	6694	3222	9974	11218	9539	2908	4401	6341	5619	5654	414	1576	①
	珍珠梅属 <i>Sorbaria</i>	9	2	2	3	6	0	14	10	1	7	6	6	21	3	2	22	16	49	①
	绣线菊属 <i>Spiraea</i>	31	3	5	5	5	4	4	265	5	6	19	28	13	1	2	9	14	33	①
清风藤科	清风藤属 <i>Sabia</i>	271	1270	62	363	192	957	93	60	11	17	22	126	80	46	106	41	194	1351	①
忍冬科	荚蒾属 <i>Viburnum</i>	737	171	155	313	228	365	177	199	68	79	99	232	94	518	606	189	714	714	①
	忍冬属 <i>Lonicera</i>	438	33	68	24	76	34	275	199	78	51	3	254	9	746	409	0	510	198	①
伞形科	独活属 <i>Heracleum</i>	0	0	2	1	0	3	0	0	0	0	0	0	0	7	22	0	0	0	①
	变豆菜属 <i>Sanicula</i>	193	37	90	170	70	31	86	66	83	33	10	102	31	24	196	125	2	16	①
	窃衣属 <i>Torilis</i>	29	7	3	12	3	7	17	33	2	2	0	9	7	23	164	7	0	19	①

莎草科	薹草属 <i>Carex</i>	0	0	4	18	11	8	0	10	0	0	0	0	65	0	9	0	0	10	①
山茶科	山茶属 <i>Camellia</i>	51	7	18	36	10	11	23	65	22	6	0	45	6	5	24	22	10	46	①
山矾科	山矾属 <i>Symplocos</i>	2	0	0	0	0	0	2	7	0	0	0	1	2	0	0	2	0	3	①
山茱萸科	青荚叶属 <i>Helwingia</i>	1387	253	721	116	636	251	120	329	692	380	301	838	368	351	268	416	503	173	①
	山茱萸属 <i>Cornus</i>	382	3	287	15	73	21	1491	1160	183	183	311	807	1587	5	9	1134	77	451	①
	桃叶珊瑚属 <i>Aucuba</i>	0	1	0	0	0	0	1	6	0	0	2	3	7	1	1	0	0	1	①
十字花科	山箭菜属 <i>Eutrema</i>	0	0	3	0	0	0	2	43	0	0	7	39	17	0	0	10	12	10	①
	未知 OTU4 U-OTU4	0	19	15	19	26	42	1	2	26	26	1	1	3	38	30	2	0	0	①
石竹科	繁缕属 <i>Stellaria</i>	0	0	0	0	0	0	20	0	0	0	0	0	22	0	0	0	0	0	①
鼠李科	勾儿茶属 <i>Berberis</i>	0	8	4	0	1	3	7	0	1	8	8	0	9	0	0	0	0	0	①
卫矛科	南蛇藤属 <i>Celastrus</i>	0	0	0	17	0	0	5	4	0	0	15	1	17	0	0	79	34	22	①
	卫矛属 <i>Euonymus</i>	0	0	0	0	0	0	150	12	0	0	0	2	15	0	0	0	15	7	①
	未知 OTU5 U-OTU5	0	0	0	0	0	0	16	0	0	0	1	0	0	0	0	9	6	7	①
未知科 1	未知 OTU1 U-OTU1	217	135	121	218	150	192	195	171	130	149	87	161	258	159	360	151	176	242	①
U-Family1																				
未知科 2	未知 OTU3 U-OTU3	105	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	4	5	0	1	0	0	0	①
U-Family2																				
五加科	楸木属 <i>Aralia</i>	112	10	2	8	3	18	0	0	0	0	0	6	0	0	0	0	12	33	①
	五加属 <i>Eleutherococcus</i>	166	18	41	39	40	17	285	370	48	16	8	228	23	16	39	36	109	173	①
	常春藤属 <i>Hedera</i>	0	0	0	0	0	0	0	5	0	0	0	7	0	0	0	0	3	2	①
	鹅掌柴属 <i>Schefflera</i>	113	13	28	40	14	11	73	59	20	9	7	69	18	3	33	33	9	30	①
小檗科	小檗属 <i>Berberis</i>	0	5	7	16	0	0	130	102	0	6	0	43	15	76	23	6	1	0	①
荨麻科	冷水花属 <i>Pilea</i>	0	2	0	2	0	5	0	0	0	0	0	0	5	3	5	3	13	1	①
	荨麻属 <i>Urtica</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	16	0	0	0	0	0	①
罂粟科	紫堇属 <i>Corydalis</i>	17	0	2	0	0	0	2	10	0	5	0	1	1	0	0	0	0	0	①
	罂粟属 <i>Papaver</i>	16	0	0	0	0	0	0	7	0	0	0	0	0	0	0	0	2	4	①
	未知 OTU7 U-OTU7	5	0	1	0	1	0	7	3	2	0	0	5	0	4	2	0	4	3	①

樟科	樟属 <i>Cinnamomum</i>	12	2	0	1	3	0	1	0	27	8	0	10	0	6	12	2	34	20	①
	木姜子属 <i>Litsea</i>	0	0	3	0	3	0	0	0	31	9	1	3	3	0	0	0	0	0	①
酢浆草科	酢浆草属 <i>Oxalis</i>	93	7	10	21	2	7	16	16	5	10	14	26	28	117	0	42	26	69	①
Comandraceae	<i>Comandra</i>	0	0	0	0	4	0	0	0	2	0	0	0	0	4	8	0	5	4	②
芭蕉科	芭蕉属 <i>Musa</i>	0	0	0	0	0	10	0	0	1	0	0	0	8	31	0	0	0	4	②
棒果木科	毛茛果属 <i>Corynocarpus</i>	0	8	0	1	0	0	19	19	0	3	0	10	5	1	12	5	0	0	②
茶茱萸科	茶茱萸属 <i>Cassinopsis</i>	114	20	3	23	14	33	11	15	3	2	2	22	5	40	133	9	112	137	②
车前科	金鱼草属 <i>Antirrhinum</i>	13	4	5	2	3	3	3	15	9	4	7	19	18	2	11	26	51	48	②
	<i>Penstemon</i>	4	0	0	0	1	0	0	2	0	0	0	5	2	1	0	1	1	0	②
赤苍藤科	赤苍藤属 <i>Erythralum</i>	8	2	0	0	0	3	0	2	1	0	0	1	2	9	0	0	2	11	②
	折帽果属 <i>Heisteria</i>	0	4	5	0	6	15	0	1	2	2	0	0	0	1	1	0	0	0	②
唇形科	<i>Collinsonia</i>	0	2	0	2	2	6	1	0	2	1	0	3	0	22	115	3	2	10	②
	青兰属 <i>Dracocephalum</i>	3	7	0	5	0	9	11	7	0	0	0	4	1	2	17	2	0	3	②
	神香草属 <i>Hyssopus</i>	0	0	0	0	0	2	1	0	0	0	0	0	0	2	22	0	0	0	②
	香茶菜属 <i>Isodon</i>	0	0	0	10	0	0	0	6	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	②
	薰衣草属 <i>Lavandula</i>	3	11	1	5	3	6	2	7	6	2	3	10	4	1	5	9	16	19	②
	石芥苣属 <i>Mosla</i>	1	9	4	3	3	17	0	0	3	3	0	2	3	11	13	0	4	4	②
	罗勒属 <i>Ocimum</i>	1	2	0	0	0	4	5	2	0	0	0	14	2	0	2	1	8	12	②
	密花薄荷属 <i>Pycnanthemum</i>	0	0	6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	40	0	0	0	0	0	②
刺莲花科	羊驼薯属 <i>Schismocarpus</i>	5	0	3	5	6	5	9	5	4	2	0	5	6	5	12	1	6	16	②
兜帽果科	楼果属 <i>Anacolosa</i>	2	9	0	1	0	13	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	5	②
豆科	落花生属 <i>Arachis</i>	0	0	0	12	0	21	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	②
	决明属 <i>Cassia</i>	0	0	0	0	0	0	13	0	0	0	0	4	1	0	0	1	0	2	②
	皂荚属 <i>Gleditsia</i>	0	0	0	0	0	0	4	0	0	0	0	2	0	0	0	0	4	5	②
	灯心草豆属	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	9	34	3	0	1	3	13	10	②
	<i>Hoffmannseggia</i>																			
	<i>Hylodesmum</i>	0	0	0	0	0	0	0	4	0	0	1	10	7	0	0	0	0	1	②

	<i>Sweetia</i>	0	2	0	0	0	0	58	17	0	0	17	76	20	0	1	20	66	52	②
毒羊树科	<i>Aextoxicon</i>	10	2	0	0	1	3	1	17	0	0	1	4	0	0	0	0	2	12	②
杜鹃花科	帚石南属 <i>Calluna</i>	0	2	4	0	4	0	0	0	2	3	2	0	8	0	11	3	0	0	②
	金叶子属 <i>Craibiodendron</i>	0	0	6	0	2	0	33	12	3	4	4	6	15	0	0	12	0	1	②
	<i>Erica</i>	266	87	106	159	121	163	89	81	53	54	52	126	45	156	211	113	208	339	②
	佳露果属 <i>Gaylussacia</i>	0	1	6	0	3	0	0	0	5	2	0	3	2	0	9	4	0	0	②
杜英科	杜英属 <i>Elaeocarpus</i>	10	4	5	6	0	9	3	2	1	7	9	7	11	20	0	13	2	18	②
	猴欢喜属 <i>Sloanea</i>	58	10	12	22	5	12	19	15	9	16	17	35	36	80	0	44	23	59	②
萼囊花科	萼囊花属 <i>Vochysia</i>	0	16	5	12	1	6	12	2	3	0	3	9	19	8	8	18	0	0	②
番荔枝科	美脉玉盘属 <i>Monocarpia</i>	0	0	0	0	0	0	8	2	0	0	1	3	4	0	0	0	0	3	②
钩吻科	钩吻属 <i>Gelsemium</i>	2	0	0	0	0	2	0	5	0	0	0	0	3	0	3	0	0	0	②
禾本科	悬竹属 <i>Ampelocalamus</i>	1	2	4	2	7	6	7	10	2	4	0	3	0	1	0	0	0	0	②
	燕麦草属 <i>Arrhenatherum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	11	2	0	0	0	0	②
	山涧草属 <i>Chikusichloa</i>	0	13	5	0	0	0	0	0	0	0	100	31	689	101	21	46	0	0	②
	寒竹属 <i>Chimonobambusa</i>	3	33	16	24	68	27	46	54	51	41	5	26	10	26	21	8	0	1	②
	稻属 <i>Oryza</i>	0	3	0	10	0	2	0	0	0	0	10	1	28	0	0	0	0	0	②
	<i>Otatea</i>	3	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	5	0	5	0	0	0	0	②
	<i>Potamophila</i>	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	29	5	33	6	2	12	0	0	②
	扭果竺属 <i>Streptogyna</i>	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	9	4	1	2	0	0	②
红木科	<i>Amoreuxia</i>	19	44	40	51	66	64	20	10	24	19	22	17	10	26	33	28	12	19	②
红珊藤科	红珊藤属 <i>Berberidopsis</i>	0	4	0	0	2	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	11	②
胡桃科	山核桃属 <i>Carya</i>	0	0	0	0	0	0	13	0	0	0	8	92	12	0	0	0	9	6	②
	青钱柳属 <i>Cyclocarya</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	17	3	0	0	0	0	0	②
葫芦科	黄瓜属 <i>Cucumis</i>	0	0	0	0	0	9	0	0	4	0	0	0	0	0	0	0	0	7	②
虎耳草科	涧边草属 <i>Peltoboykinia</i>	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	10	0	1	1	2	②
	小花虎耳草属 <i>Micranthes</i>	0	0	51	15	139	0	50	46	90	39	40	63	66	172	145	0	53	166	②



桦木科	虎榛子属 <i>Ostryopsis</i>	20	225	32	108	45	72	184	141	33	0	30	185	543	212	155	392	120	124	②	
剪叶苔科	<i>Herbertus</i>	15	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	②
交让木科	交让木属 <i>Daphniphyllum</i>	3	1	0	0	0	2	0	1	1	1	0	0	0	0	3	0	0	4	②	
胶藤科	胶藤科 <i>Aphanopetalum</i>	3	3	0	0	1	3	2	0	0	2	0	0	0	2	7	4	17	26	②	
金莲木科	<i>Ouratea</i>	0	4	2	1	6	1	3	3	2	2	0	0	2	2	0	0	0	0	②	
金缕梅科	佛塞纪木属 <i>Fothergilla</i>	0	2	0	0	0	0	1	1	0	0	0	13	2	0	1	2	18	8	②	
	金缕梅属 <i>Hamamelis</i>	1	0	0	0	0	0	11	2	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	②	
堇菜科	鼠鞭草属 <i>Hybanthus</i>	0	0	0	0	0	0	0	8	0	0	1	16	1	0	0	3	2	3	②	
锦葵科	<i>Pavonia</i>	2	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	2	0	0	0	0	9	4	②	
	双蝴蝶属 <i>Tripterospermum</i>	33	0	1	1	0	0	8	5	0	0	0	8	0	0	0	0	23	22	②	
	<i>Quararibea</i>	6	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	5	5	②	
菊科	金盏花属 <i>Calendula</i>	65	13	44	20	6	13	42	940	32	36	21	104	196	11	54	71	32	35	②	
蒟蒻薯科	蒟蒻薯属 <i>Tacca</i>	3	19	20	24	44	23	27	23	19	10	19	12	25	28	16	14	0	0	②	
爵床科	单药花属 <i>Aphelandra</i>	5	0	0	1	3	3	0	0	0	1	0	0	1	17	9	0	9	9	②	
	恋岩花属 <i>Echinacanthus</i>	0	10	10	9	20	23	0	6	24	7	0	0	4	25	46	0	4	0	②	
壳斗科	栎属 <i>Quercus</i>	1	2	1	3	1	1	1	2	4	9	22	4	122	0	2	0	4	0	②	
苦苣苔科	浆果岩桐属 <i>Besleria</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	3	0	1	3	24	5	②	
蓝果树科	喜树属 <i>Camptotheca</i>	13	8	0	4	2	3	9	11	2	0	10	32	8	0	6	27	43	45	②	
藜科	藜属 <i>Chenopodium</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	14	0	0	0	0	0	②	
藜芦科	亚眠莲属 <i>Amianthium</i>	6	58	2	15	9	25	4	0	0	0	2	7	3	3	6	2	0	17	②	
	木贼属 <i>Stenanthium</i>	0	1	0	2	5	6	3	3	1	0	0	1	0	3	5	2	3	2	②	
	棋盘花属 <i>Zigadenus</i>	16	12	8	21	12	15	12	2	3	5	6	13	3	11	14	8	8	19	②	
莲科	莲属 <i>Nelumbo</i>	11	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	3	2	②	
蓼科	<i>Bistorta</i>	0	0	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	9	70	0	0	5	0	②	
	冰岛蓼属 <i>Koenigia</i>	10	0	0	0	0	0	3	4	0	0	0	9	0	0	0	0	17	5	②	
	蓼属 <i>Persicaria</i>	585	7	2	0	0	0	96	236	0	6	0	233	73	5	0	18	548	129	②	

列当科	<i>Agalinis</i>	0	6	1	2	2	3	0	1	0	0	0	3	7	11	11	10	5	1	②	
马兜铃科	马蹄香属 <i>Saruma</i>	4	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	12	0	0	0	0	0	0	②	
马钱科	马钱属 <i>Strychnos</i>	70	4	0	6	4	22	1	8	2	0	0	10	4	19	21	0	181	27	②	
毛锦藓科	竹藓属 <i>Aptychella</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	10	3	9	0	0	0	②	
	小锦藓属 <i>Brotherella</i>	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	49	0	0	0	0	0	②	
木兰科	木兰属 <i>Magnolia</i>	2	26	3	7	7	37	0	0	2	1	0	6	0	10	14	1	3	23	②	
木犀科	流苏树属 <i>Chionanthus</i>	0	4	0	1	1	6	0	0	3	1	1	4	4	9	7	3	0	4	②	
	栲属 <i>Fraxinus</i>	15	18	0	4	2	7	1	12	17	0	16	23	12	0	9	49	24	54	②	
钱袋苔科	全萼苔属 <i>Gymnomitrium</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	111	0	0	0	0	②	
茜草科	<i>Dialypetalanthus</i>	3	3	2	4	0	4	6	5	2	3	0	9	7	5	4	3	0	5	②	
蔷薇科	山楂属 <i>Crataegus</i>	0	2	2	0	2	0	0	0	6	5	0	4	2	4	4	2	15	23	②	
	<i>Kelseya</i>	20	0	1	0	5	2	10	87	0	0	9	28	2	3	3	4	34	49	②	
	<i>Lyonothamnus</i>	3	3	3	7	1	5	3	1	4	2	1	2	1	3	2	1	11	11	②	
	<i>Neviusia</i>	1	0	0	0	0	0	0	7	0	0	0	1	0	0	14	0	0	0	②	
	<i>Oemleria</i>	0	0	4	0	8	0	4	4	6	2	1	4	4	4	5	0	2	4	②	
	李属 <i>Prunus</i>	162	991	410	303	318	145	618	377	485	306	2318	3174	1236	326	393	2920	1361	756	②	
	地榆属 <i>Sanguisorba</i>	4	8	11	5	12	5	8	12	7	11	5	5	6	0	4	6	13	68	②	
	鲜卑花属 <i>Sibiraea</i>	5	0	0	0	0	0	2	4	0	0	2	0	0	0	0	0	6	10	②	
	清风藤科	泡花树属 <i>Meliosma</i>	506	4	3	4	7	12	8	979	8	6	21	24	14	14	17	1	55	51	②
	忍冬科	六道木属 <i>Abelia</i>	3	0	0	0	1	0	8	3	0	0	0	2	0	0	3	0	24	26	②
<i>Cephalaria</i>		0	0	0	0	0	0	5	1	0	0	0	0	0	4	23	0	0	2	②	
蝟实属 <i>Kolkwitzia</i>		15	0	0	0	0	0	2	3	0	0	0	2	0	1	3	0	2	0	②	
锦带花属 <i>Weigela</i>		2	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	4	0	0	0	0	5	7	②	
绒球花科	<i>Brunia</i>	7	0	0	0	0	0	11	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	②	
瑞香科	稻花属 <i>Pimelea</i>	0	0	2	0	0	0	0	13	2	0	0	4	3	2	2	2	0	4	②	
伞形科	当归属 <i>Angelica</i>	145	2	4	11	0	3	37	44	1	5	0	48	1	4	13	0	0	3	②	

	峨参属 <i>Anthriscus</i>	26	26	9	47	11	38	52	28	9	5	0	17	29	97	666	16	0	28	②
	<i>Azorella</i>	0	5	0	2	3	8	0	0	3	1	0	0	1	10	48	2	0	0	②
	<i>Donnellsmithia</i>	4	0	0	0	0	0	0	6	0	0	0	8	0	0	0	0	2	0	②
	刺芹属 <i>Eryngium</i>	8	0	0	3	0	0	2	6	0	0	0	0	0	0	3	2	0	1	②
	<i>Homalocarpus</i>	31	4	12	11	9	12	29	20	8	6	0	16	3	14	110	1	0	10	②
	<i>Klotzschia</i>	4	5	1	5	2	5	4	2	0	0	0	3	1	0	8	0	0	4	②
	前胡属 <i>Peucedanum</i>	1	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	30	0	0	0	②
	<i>Pozoa</i>	0	0	0	0	0	0	4	2	0	0	0	0	2	0	0	9	0	0	②
	翅棱芹属 <i>Pterygopleurum</i>	4	32	11	39	11	26	26	9	15	7	3	29	12	31	204	17	0	24	②
	<i>Scandix</i>	0	2	1	4	1	0	5	0	2	0	0	0	1	4	28	2	0	0	②
	糙果芹属 <i>Trachyspermum</i>	4	0	1	3	0	0	2	2	0	1	0	2	0	0	1	0	0	0	②
椴木科	短山茶茱萸属 <i>Curtisia</i>	8	0	0	0	1	0	8	10	0	0	1	11	0	5	3	0	18	13	②
山茶科	杨桐属 <i>Adinandra</i>	0	0	1	0	0	1	6	2	0	1	0	0	3	0	0	1	0	0	②
	大头茶属 <i>Gordonia</i>	45	2	20	6	15	3	90	94	18	19	7	83	61	2	13	42	14	53	②
	木荷属 <i>Schima</i>	3	17	1	4	11	13	1	14	0	0	0	1	0	2	3	0	4	0	②
	紫茎属 <i>Stewartia</i>	12	3	8	2	4	0	3	4	6	1	1	5	6	0	7	2	2	3	②
山柑科	山柑属 <i>Capparis</i>	0	0	0	0	0	0	0	4	0	0	0	4	2	0	0	2	0	2	②
山榄科	紫荆木属 <i>Madhuca</i>	30	8	4	10	15	25	28	24	3	3	5	16	4	50	41	15	54	52	②
	山榄属 <i>Planchonella</i>	6	5	1	1	3	8	3	6	0	1	1	4	3	3	7	3	4	2	②
	桃榄属 <i>Pouteria</i>	6	0	0	0	0	0	9	5	1	0	1	9	0	1	3	1	12	14	②
	铁榄属 <i>Sinosideroxylon</i>	26	13	54	0	15	3	193	73	50	46	57	73	198	35	30	160	15	63	②
山柳科	桤叶树属 <i>Clethra</i>	23	26	73	13	28	21	66	45	60	48	39	45	51	16	35	40	2	22	②
省沽油科	山香圆属 <i>Turpinia</i>	7	0	0	1	0	0	2	0	0	0	0	2	30	2	0	5	12	3	②
十字花科	鼠耳芥属 <i>Arabidopsis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	20	0	0	0	0	0	②
	芸薹属 <i>Brassica</i>	0	1	0	0	2	0	4	4	1	0	6	6	27	17	3	6	0	0	②
柿科	柿属 <i>Diospyros</i>	9	0	4	0	3	0	8	31	0	2	2	6	2	0	1	0	7	3	②

鼠刺科	鼠刺属 <i>Escallonia</i>	45	4	11	26	11	14	26	86	10	2	0	29	2	7	39	4	23	83	②
	<i>Valdivia</i>	2	0	3	10	5	4	0	3	5	1	0	3	0	2	22	1	2	5	②
鼠李科	<i>Crumenaria</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	25	9	②
	枣属 <i>Ziziphus</i>	0	2	2	2	0	5	1	2	0	1	0	2	1	0	0	0	0	0	②
水螅花科	柴龙树属 <i>Apodytes</i>	2	0	2	0	0	0	21	9	1	0	0	9	4	0	0	4	0	4	②
丝粉藻科	二药藻属 <i>Halodule</i>	8	0	0	0	0	0	2	21	0	0	2	3	0	0	0	0	0	0	②
檀榛科	<i>Minuartia</i>	19	3	0	2	0	5	3	18	0	0	4	9	1	0	0	0	17	25	②
天南星科	<i>Filarum</i>	0	1	1	1	2	1	5	3	4	0	0	0	0	0	0	2	0	0	②
铁青树科	蒜头果属 <i>Malania</i>	19	96	16	45	20	77	22	11	2	2	0	19	11	2	4	7	17	93	②
卫矛科	假橄榄属 <i>Elaeodendron</i>	0	0	0	0	0	0	11	2	0	0	1	0	13	0	0	0	2	3	②
	五层龙属 <i>Salacia</i>	0	0	0	0	0	0	27	0	0	0	0	1	6	0	0	2	3	1	②
无患子科	龙眼属 <i>Dimocarpus</i>	350	10	4	13	32	11	28	15	2	16	4	86	56	342	27	72	1014	273	②
	金钱槭属 <i>Dipteronia</i>	7	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	3	4	0	0	3	8	3	②
	车桑子属 <i>Dodonaea</i>	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	17	2	0	11	2	②
	柄果木属 <i>Mischocarpus</i>	50	0	0	1	0	0	0	2	0	1	0	7	1	5	0	3	68	11	②
五福花科	四福花属 <i>Tetradoxa</i>	5	0	0	3	3	0	3	6	0	0	0	3	0	2	6	3	9	6	②
五加科	树参属 <i>Dendropanax</i>	24	2	0	2	4	3	32	101	0	0	0	36	11	4	4	4	648	56	②
	<i>Motherwellia</i>	11	6	3	9	7	11	5	11	4	2	0	5	0	22	26	3	33	21	②
	刺通草属 <i>Trevesia</i>	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	4	0	0	4	4	②
五列木科	茶梨属 <i>Anneslea</i>	2	2	0	0	2	1	4	0	2	1	0	7	5	0	3	3	2	1	②
	猪血木属 <i>Euryodendron</i>	8	4	9	9	8	3	7	12	10	5	3	13	5	3	6	7	8	11	②
五桠果科	<i>Davilla</i>	0	4	0	3	2	2	3	2	2	1	0	0	0	2	31	0	0	3	②
	五桠果属 <i>Dillenia</i>	6	0	3	0	2	2	6	12	2	1	2	11	0	2	0	0	0	11	②
	<i>Doliocarpus</i>	98	86	61	50	49	51	195	91	73	47	69	194	130	16	47	165	94	172	②
	钮扣花属 <i>Hibbertia</i>	0	1	0	7	0	1	0	7	2	0	0	5	0	0	1	2	0	0	②
	<i>Schumacheria</i>	0	0	0	3	2	5	0	0	1	0	0	0	0	5	5	0	0	1	②

小檗科	<i>Ranzania</i>	0	1	3	5	0	0	61	28	0	5	0	11	8	7	7	0	1	0	②
心翼果科	琼榄属 <i>Gonocaryum</i>	18	1	1	2	0	0	6	5	0	0	0	7	3	9	0	9	10	19	②
星叶草科	独叶草属 <i>Kingdonia</i>	8	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	40	12	②
玄参科	<i>Nemesia</i>	3	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	4	0	0	0	0	2	3	②
悬铃木科	悬铃木属 <i>Platanus</i>	17	1	0	4	0	3	6	20	1	0	0	7	0	2	1	1	8	15	②
眼子菜科	<i>Stuckenia</i>	5	0	0	0	0	0	0	14	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	②
杨柳科	<i>Ryania</i>	0	0	0	1	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	7	2	0	②
	薊柎属 <i>Scolopia</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	2	0	0	9	1	②
罂粟科	白屈菜属 <i>Chelidonium</i>	18	2	2	6	2	2	28	17	0	2	0	15	48	2	18	3	26	23	②
	博落回属 <i>Macleaya</i>	3	8	3	10	4	11	11	19	9	4	0	11	8	7	12	6	2	14	②
	<i>Sanguinaria</i>	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	8	2	0	0	6	2	6	②
鱼篓藤科	鱼篓藤属 <i>Ripogonum</i>	0	0	0	5	0	3	0	41	0	0	0	3	0	0	2	0	0	0	②
雨久花科	雨久花属 <i>Monochoria</i>	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	5	0	25	0	0	0	0	0	②
鸢尾科	唐菖蒲属 <i>Gladiolus</i>	72	17	10	0	0	3	7	3	9	2	20	21	132	63	0	27	3	22	②
	庭菖蒲属 <i>sisyrinchium</i>	0	0	0	1	3	4	1	1	0	0	0	0	0	8	8	0	9	0	②
芸香科	<i>Cneorum</i>	6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	14	0	②
樟科	厚壳桂属 <i>Cryptocarya</i>	4	0	0	0	3	0	3	3	3	0	0	2	3	2	2	6	37	69	②
	无根藤属 <i>Hypodaphnis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	3	0	2	0	0	2	5	②
	樟桂属 <i>Ocotea</i>	0	0	19	4	18	0	6	2	84	37	7	32	13	0	0	9	2	12	②
棕榈科	<i>Pseudophoenix</i>	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	17	2	②
Asteliaceae	<i>Astelia</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	③
Bathycoccaceae	<i>Bathycoccus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	6	0	0	0	0	0	0	0	0	③
Cleomaceae	<i>Tarenaya</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	4	0	0	③
Cyclanthaceae	未知 OTU9 U-OTU9	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	③
Strombosiaceae	<i>Strombosia</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0	③
安息香科	木瓜红属 <i>Rehderodendron</i>	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	③
报春花科	报春花属 <i>Primula</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	7	0	0	0	0	0	③



冰沼草科	冰沼草属 <i>Scheuchzeria</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	③
茶茱萸科	<i>Sarcostigma</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	③
车前科	<i>Anarrhinum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	③
	腹水草属 <i>Veronicastrum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	12	0	③	
怪柳树科	红砂属 <i>Reaumuria</i>	0	0	0	0	0	0	1	4	0	0	0	0	0	0	0	1	0	③	
翅萼木科	<i>Cliftonia</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	③	
唇形科	美国薄荷属 <i>Monarda</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	③	
	<i>Dicerandra</i>	0	0	0	2	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	③	
	薄荷属 <i>Mentha</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	1	③	
	<i>Plectranthus</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	③	
大戟科	大戟属 <i>Euphorbia</i>	0	1	0	0	0	1	0	0	0	4	0	0	0	0	0	0	2	③	
	白树属 <i>Suregada</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	③	
大麻科	<i>Lozanella</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	1	③	
豆科	香槐属 <i>Cladrastis</i>	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	③	
	刺桐属 <i>Erythrina</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	6	0	0	0	0	③	
	<i>Guilandina</i>	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	2	2	③	
	<i>Jacqueshuberia</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	2	0	1	③	
	菜豆属 <i>Phaseolus</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	6	0	0	0	2	0	③	
	牧豆树属 <i>Prosopis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	③	
	紫檀属 <i>Pterocarpus</i>	0	0	0	3	0	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	③	
	槐属 <i>Sophora</i>	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	2	0	0	0	0	0	0	③	
	<i>Vachellia</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	10	0	0	0	0	0	③	
	<i>Zollernia</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0	0	0	0	3	0	0	③	
独尾草科	凤尾百合属 <i>Bulbinella</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	2	0	0	0	0	③	
	阿福花属 <i>Asphodelus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	③	
	山菅属 <i>Dianella</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0	0	0	0	0	0	③	
杜鹃花科	<i>Archeria</i>	0	1	0	0	1	0	0	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	③	

	吊钟花属 <i>Enkianthus</i>	0	0	2	0	0	0	2	0	1	0	0	0	0	2	0	2	1	③
	鹿蹄草属 <i>Pyrola</i>	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	2	0	0	0	③
	越橘属 <i>Vaccinium</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	③
番荔枝科	<i>Sageraea</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	③
番木瓜科	番木瓜属 <i>Carica</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	4	0	0	0	1	③
钩药茶科	钩药茶科 <i>Oncotheca</i>	1	0	0	0	0	0	0	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	③
海人树科	<i>Stylobasium</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	③
禾本科	<i>Anisopogon</i>	0	0	0	0	0	0	1	2	0	0	0	0	0	5	0	0	0	③
	<i>Austrostipa</i>	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	③
	燕麦属 <i>Avena</i>	0	0	0	0	0	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	③
	<i>Hakonechloa</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	③
	鸭嘴草属 <i>Ischaemum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	10	0	0	0	③
	臭草属 <i>Melica</i>	0	0	5	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	③
	黍属 <i>Panicum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	③
	显子草属 <i>Phaenosperma</i>	0	1	2	0	0	0	0	5	0	0	0	1	0	0	0	0	0	③
	早熟禾属 <i>Poa</i>	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	③
	<i>Podagrostis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	③
	<i>Styppeiochloa</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0	0	0	0	③
	磨擦草属 <i>Tripsacum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	5	0	0	0	③
	未知 OTU11 U-OTU11	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	4	1	4	0	0	0	0	③
	菰属 <i>Zizania</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	5	0	0	0	③
葫芦科	<i>Echinocystis</i>	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	③
	绞股蓝属 <i>Gynostemma</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	③
花柱草科	<i>Phyllachne</i>	0	0	0	1	0	0	0	2	0	0	0	0	1	0	1	2	1	3
桦木科	鹅耳枥属 <i>Carpinus</i>	0	2	0	1	0	0	0	0	3	0	2	0	0	0	0	0	1	③
	铁木属 <i>Ostrya</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	③
灰藓科	<i>Austrohondaella</i>	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	③









丝缨花科	丝缨花属 <i>Garrya</i>	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	1	0	0	0	0	0	③
松科	冷杉属 <i>Abies</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	③
	落叶松属 <i>Larix</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	3	8	0	0	0	0	0	0	0	③
锁阳科	锁阳属 <i>Cynomorium</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	③
檀香科	沙针属 <i>Osyris</i>	0	2	1	1	2	0	1	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	③
天门冬科	山麦冬属 <i>Liriope</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	③
	万年青属 <i>Rohdea</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	8	0	0	0	0	0	③
天南星科	菖蒲属 <i>Acorus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	③
	广东万年青属 <i>Aglaonema</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	③
	臭菘属 <i>Symplocarpus</i>	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	③
	<i>Wolffiella</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	9	0	0	0	0	③
天芥菜科	天芥菜属 <i>Heliotropium</i>	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	③
通泉草科	通泉草属 <i>Mazus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	3	0	5	0	0	0	③
卫矛科	<i>Empleuridium</i>	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	③
	<i>Pterocelastrus</i>	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	1	0	③
五福花科	五福花属 <i>Adoxa</i>	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	③
	接骨木属 <i>Sambucus</i>	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	③
五加科	<i>Plerandra</i>	5	1	2	0	0	0	0	2	0	0	0	0	2	0	0	0	0	③
	南洋参属 <i>Polyscias</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	1	③
五列木科	厚皮香属 <i>Ternstroemia</i>	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	③
五膜草科	五膜草属 <i>Pentaphragma</i>	0	1	0	0	0	2	1	0	0	0	0	2	0	0	4	0	0	③
荨麻科	楼梯草属 <i>Elatostema</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	2	2	③
亚麻科	<i>Hebepetalum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	5	0	0	2	3	0	③
罂粟科	海罂粟属 <i>Glaucium</i>	0	0	0	0	0	0	2	2	0	0	0	2	0	0	0	0	2	③
	金罂粟属 <i>Stylophorum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	③
榆科	榆属 <i>Ulmus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	③
鸢尾科	<i>Cyanixia</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	③

	<i>Libertia</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	③	
芸香科	<i>Euodia</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	③
	花椒属 <i>Zanthoxylum</i>	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	③
樟科	<i>Dahlgrenodendron</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	3	8	③	
	楠属 <i>Phoebe</i>	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	③
紫葳科	<i>Argyria</i>	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	3	0	2	1	0	0	0	0	0	③
棕榈科	琼棕属 <i>Chuniophoenix</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	③
	<i>Drymophloeus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	③
	昆士兰椰属 <i>Oraniopsis</i>	3	0	0	0	0	1	0	2	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	3	②

① 表示研究区植物, ②表示非研究区植物, ③表示平均相对读长丰度低于 0.005% 的植物。① represents the plant in the study area, ② represent the plant out of the study area, ③ represent the plant with mean relative read abundance < 0.005%.



•研究报告•

# 丹江口水库鱼类群落特征及其历史变化

白敬沛<sup>1</sup> 黄耿<sup>1\*</sup> 蒋长军<sup>1</sup> 章伟成<sup>1</sup> 王齐东<sup>2</sup> 姚伦广<sup>1\*</sup>

1 (南阳师范学院南水北调中线水源区水安全河南省协同创新中心, 河南省南水北调中线水源区生态安全重点实验室,

河南省南水北调水源区水安全院士工作站, 河南南阳 473061)

2 (中国科学院水生生物研究所淡水生态与生物技术国家重点实验室, 武汉 430072)

**摘要:** 为了解丹江口水库鱼类群落现状及历史变化, 作者于2018–2019年采用多网目复合刺网采样和渔民渔获物调查的方式对丹江口水库进行了鱼类群落调查。本次调查共采集鱼类33种, 隶属5目11科29属, 以鲤科鱼类为主, 占总数的63.6%。基于多网目复合刺网采样的鱼类群落多样性指数和单位努力捕捞量(catch per unit effort, CPUE,  $\text{g}\cdot\text{day}^{-1}\cdot\text{m}^{-2}$ )在各采样点间具有一定的差异。目前丹江口水库以定居性、喜静缓流、杂食性和肉食性鱼类为主。与20世纪50年代和80年代的历史资料相比, 丹江口水库鱼类物种丰富度先升高后下降; 而生态类型则呈现杂食性鱼类、喜流水性鱼类和洄游性鱼类比例持续下降的趋势。2018–2019年丹江口水库鱼类组成与20世纪80年代的相似性指数为0.35 (中等不相似), 与20世纪50年代的相似性指数为0.29 (中等不相似)。调查结果表明半个世纪以来丹江口水库鱼类群落结构发生了较大变化, 目前趋于小型化和简单化。这些变化可能是由大坝建设、渔业放养、不合理捕捞、外来鱼类引入等人类活动所致。

**关键词:** 鱼类群落; 历史变化; 生态类型; 人类活动; 丹江口水库

## Characteristics and historical changes of the fish assemblage in the Danjiangkou Reservoir

Jingpei Bai<sup>1</sup>, Geng Huang<sup>1\*</sup>, Changjun Jiang<sup>1</sup>, Weicheng Zhang<sup>1</sup>, Qidong Wang<sup>2</sup>, Lunguang Yao<sup>1\*</sup>

1 Collaborative Innovation Center of Water Security for Water Source Region of Mid-line of South-to-North Diversion Project of Henan Province, Henan Provincial Key Laboratory of Ecological Security for Water Source Region of Mid-line of South-to-North Diversion Project, Henan Provincial Academician Workstation of Water Security, Nanyang Normal University, Nanyang, Henan 473061

2 State Key Laboratory of Freshwater Ecology and Biotechnology, Institute of Hydrobiology, Chinese Academy of Sciences, Wuhan 430072

**Abstract:** To quantify the fish assemblage and its historical change, we conducted surveys in the Danjiangkou Reservoir in 2018 and 2019 based on multi-mesh gillnet samplings and catch by fisheries. A total of 33 fish species were collected, belonging to 5 orders, 11 families, and 29 genera, among which Cyprinidae were dominant, accounting for 63.6% of the total species captured. Spatial variation of diversity indices and catch per unit effort (CPUE,  $\text{g}\cdot\text{day}^{-1}\cdot\text{m}^{-2}$ ) based on gillnet samplings were calculated among sampling sites. Currently, the Danjiangkou Reservoir is dominated by sedentary, lentic, omnivorous and carnivorous fishes. Compared with historical data from the 1950s and 1980s, the number of total fish species in the reservoir increased and then subsequently decreased. Whereas the proportion of omnivorous species, lotic species, and migratory species showed a continuous decline. The similarity indices of species composition between the present and the 1950s and 1980s were 0.35 and 0.29, respectively (both medium dissimilarity). These results indicate that the current fish assemblage in the Danjiangkou Reservoir has undergone significant changes in the last half-century trending toward smaller species and simpler assemblages, which may be attributed to human activities such as dam construction, fish stocking, overfishing, and the introduction of non-native fish species.

**Key words:** fish assemblage; historical change; ecological type; human activity; the Danjiangkou Reservoir

收稿日期: 2020-01-08; 接受日期: 2020-05-19

基金项目: 河南省重点研发与推广专项(192102310305)和南阳师范学院博士专项(2019ZX025)

\* 共同通讯作者 Co-authors for correspondence. E-mail: wangyoukl@126.com; lunguangyao@163.com

南水北调工程是优化我国水资源配置的重大战略工程, 有效地缓解了我国水资源分布不均的局面(张全发等, 2007)。丹江口水库(110°34'47"–110°47'53" E, 32°14'10"–32°58'10" N)是南水北调中线工程的唯一水源地, 位于汉江中上游, 水域横跨鄂、豫两省, 也是国家一级水源保护区。丹江口水利枢纽于1958年开始修建, 1974年初竣工。为实施南水北调中线工程, 2005年9月, 丹江口大坝加高工程开工, 2012年丹江口大坝加高后继续蓄水, 坝顶高程从162 m加高至176.6 m, 正常蓄水位由初期工程的157 m提高到170 m, 总库容达到339亿 $\text{m}^3$ , 水面面积达到1,050  $\text{km}^2$  (付建军等, 2015)。目前, 丹江口水库生态系统也面临一些问题。由于大坝的修建, 以及实施引水工程后水量的再分配, 使调出区水文情势发生变化, 不可避免地对丹江口水库生态系统造成影响; 同时, 其他人类干扰如渔业利用、过度捕捞等也在不同程度上影响着丹江口水库生态系统。

鱼类是水域生态系统中重要的水生生物资源之一, 属于水域生态系统食物网的主要消费者, 与水库环境相互作用、相互影响(Lyons et al, 2000)。鱼类群落结构往往是衡量和决定水库生态状况的重要指标, 目前已广泛地运用到世界各种水体的水域生态系统评价中(Drake & Valley, 2005; Vehanen

et al, 2010)。目前关于丹江口水库鱼类的研究不多, 且仅限于鱼类种类组成(E.B.波鲁茨基等, 1959; 袁凤霞和黄道明, 1989; 伦峰等, 2016; 廖传松等, 2018), 丹江口大坝修建对鱼类资源的影响分析(余志堂, 1982; 包洪福, 2013), 库区重要经济鱼类资源及其历史变化(Yuan et al, 2016)以及几种特定鱼类的生物学特征(邢东耀和杨干荣, 1992; 张家波, 1999; 杨战伟等, 2012)等, 缺乏对库区鱼类群落结构特征及时空变化的研究。本文通过对丹江口水库鱼类群落进行调查, 并结合历史数据, 以期了解丹江口水库鱼类群落现状及变化趋势, 为丹江口水库鱼类资源的保护和可持续利用提供科学依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 研究区域

研究区域为丹江口水库主要库区。共选取河南省淅川县马蹬镇、中线渠首, 以及湖北省丹江口市(坝前)、凉水河镇、均县镇等5个采样点(图1)。

### 1.2 数据采集

分别于2018年10月(秋季)、2019年1月(冬季)、2019年4月(春季)、2019年7月(夏季)对丹江口水库进行了鱼类群落调查, 采用刺网采样和渔民渔获物调查两种方法进行, 每个采样点每次调查持续3天(次)。刺网采样采用多网目复合刺网进行, 每条多

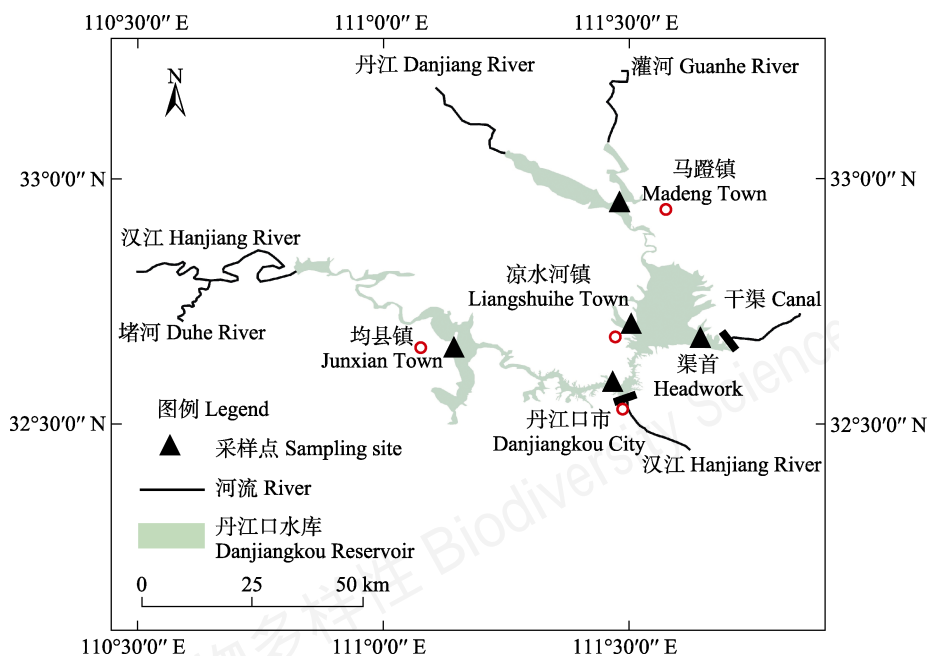


图 1 丹江口水库鱼类群落调查位点分布

Fig. 1 Distribution of sites for fish assemblage sampling in the Danjiangkou Reservoir

网目复合刺网高3 m, 长30 m, 由12种网目的网片拼接而成, 每种网目长度为2.5 m, 网目大小分别为4.3、2.0、0.6、1.0、5.5、0.8、1.3、2.4、1.6、0.5、3.5、2.9 cm。单次采样时间为18:00至次日6:00 (12 h), 各采样点敷设浮网和沉网各6条。刺网采样期间同时开展渔民渔获物调查, 在渔船停靠密集的码头, 以船为单位进行渔具种类、数量、渔具敷设方法、渔获物种类、数量与生物量调查。鱼类鉴定及种属划分参照朱松泉(1995)、陈宜瑜(1998)、褚新洛等(1999)和乐佩琦(2000), 个别鱼类(主要为外来养殖逃逸鱼类)的物种鉴定及种属划分也参考了世界鱼类数据库(<https://www.fishbase.org/>)。测量鱼类体长和体重, 分别精确到1 mm和0.01 g。

### 1.3 数据处理

#### 1.3.1 群落多样性分析

基于多网目复合刺网采样的鱼类群落多样性采用物种丰富度指数( $D$ , 即单次采样采集的鱼类物种数)、Shannon-Wiener多样性指数( $H'$ ) (Ludwig & Reynolds, 1988)、Pielou均匀度指数( $J$ ) (Pielou, 1975)、Pinkas相对重要性指数( $IRI$ ) (Pinkas et al, 1970)进行分析, 计算公式如下:

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

$$J = H' / \ln S \quad (2)$$

$$IRI = (N\% + W\%) \times F\% \times 10000 \quad (3)$$

式中,  $S$ 为群落中鱼类的总种数;  $N$ 为群落中鱼类的个体总数;  $P_i$ 为群落中某一种鱼类个体数与鱼类总个体数的比值, 即 $P_i = N_i / N$ 。  $W\%$ 为群落中某一种鱼类重量与鱼类总重量的比值,  $F\%$ 为某一种鱼类出现的采样点数与总采样点数的百分比,  $IRI > 1,000$ 为优势种,  $100-1,000$ 为重要种,  $10-100$ 为常见种,  $1-10$ 为一般种,  $IRI < 1$ 的为少见种。

#### 1.3.2 生态类型划分

参照殷名称(1995), 将丹江口水库鱼类按营养结构分为肉食性、植食性、杂食性3类。参考相关文献(湖北省水生生物研究所鱼类研究室, 1976; 茹辉军等, 2010; 贾银涛等, 2013), 将丹江口水库鱼类按栖息类型分为上层、中层、底栖鱼类3种。参考相关文献(湖北省水生生物研究所鱼类研究室, 1976; 陈锋等, 2012; 贾银涛等, 2013), 将丹江口水库鱼类按照流水亲和性分为喜流水性鱼类和喜静缓水性鱼类。依据殷名称(1995), 将丹江口水库鱼类按照洄游习性分为洄游性鱼类和定居性鱼类。

#### 1.3.3 群落相似性分析

采用Jaccard相似性指数( $JSI$ ) (Jaccard, 1912)对采集的鱼类群落进行相似性分析。其计算公式为:

$$JSI = c / (a + b - c) \quad (4)$$

式中,  $a$ 和 $b$ 为A、B两次调查采集鱼类的种数;  $c$ 是A、B两次采集的共有鱼类种数。当 $JSI$ 的值在0-0.25之间时, 为极不相似; 在0.25-0.50之间时, 为中等不相似; 在0.50-0.75之间时, 为中等相似; 在0.75-1.00之间时, 为极相似(Krebs, 1999)。

#### 1.4 统计分析

各采样点间鱼类群落多样性差异检验采用单因素方差分析(One way ANOVA), 首先采用Shapiro-Wilk test对各组数据进行正态性检验, 若不正态则先进行 $\lg(x)$ 对数转换, 直至其符合正态分布。然后采用最小显著性差异法(least significant difference, LSD test)进行多重比较。统计显著性水平为0.05。统计分析软件为SPSS 20.0。

## 2 结果

### 2.1 鱼类群落现状

#### 2.1.1 种类组成

本次调查共采集到鱼类33种, 隶属5目11科29属, 其中鲤形目2科20属22种, 鲇形目3科3属5种, 鲈形目4科4属4种, 鲑形目、颌针鱼目均为1科1属1种(附录1)。鲤科鱼类为丹江口水库鱼类的重要组成部分, 物种数占比63.6%, 其次为鳊科鱼类, 物种数占比9.1%, 银鱼科、鳅科、鮡科、鲃科、鲴科、虾虎鱼科、鳢科、太阳鱼科、鱖科物种数各占3.0%。空间上, 2018-2019年马蹬镇、渠首、凉水河、丹江口市、均县镇5个采样点分别调查到鱼类16、19、19、20、22种; 季节上, 春季、夏季、秋季、冬季分别调查到鱼类22、27、24、18种。

#### 2.1.2 生物多样性及单位努力捕捞量

基于多网目复合刺网采样的丹江口水库鱼类群落多样性指数、单位努力捕捞量如表1所示(各采样点的数值为4个季节的平均值)。物种丰富度在空间上表现为均县镇 > 渠首 > 凉水河镇 > 丹江口市 > 马蹬镇, 季节上整体表现为夏秋高、春冬低; 多样性指数在空间上也表现为均县镇 > 渠首 > 凉水河镇 > 丹江口市 > 马蹬镇, 季节上也整体呈现夏秋高、春冬低的趋势; 均匀度指数在空间上表现为马蹬镇 > 均县镇 > 凉水河镇 > 丹江口市 > 渠首; 季节



**表1** 基于多网目复合刺网采样的2018–2019年丹江口水库鱼类群落多样性指数及单位努力捕捞量的空间差异(不同小写字母表示各地点间具有显著性差异)

Table 1 Spatial variations of biodiversity indexes and catch per unit effort (CPUE) of fish in the Danjiangkou Reservoir in 2018–2019 based on multi-mesh gillnet samplings. Different lowercase letters indicate the significant differences among sites.

地点 Sampling site	马蹬镇 Madeng Town	丹江口市 Danjiangkou City	凉水河镇 Liangshuihe Town	渠首 Headwork	均县镇 Junxian Town
物种丰富度 Species richness ( <i>D</i> )	7.000 ± 0.892 <sup>a</sup>	8.000 ± 1.033 <sup>a</sup>	8.000 ± 0.813 <sup>a</sup>	10.000 ± 0.433 <sup>a</sup>	12.000 ± 1.031 <sup>b</sup>
Shannon-Wiener多样性指数 Shannon-Wiener diversity index ( <i>H'</i> )	1.374 ± 0.173 <sup>a</sup>	1.408 ± 0.169 <sup>a</sup>	1.424 ± 0.182 <sup>a</sup>	1.436 ± 0.076 <sup>a</sup>	1.574 ± 0.226 <sup>a</sup>
Pielou均匀度指数 Pielou evenness index ( <i>J</i> )	0.769 ± 0.067 <sup>a</sup>	0.636 ± 0.083 <sup>a</sup>	0.641 ± 0.069 <sup>a</sup>	0.614 ± 0.037 <sup>a</sup>	0.644 ± 0.070 <sup>a</sup>
单位努力捕捞量 CPUE (g·day <sup>-1</sup> ·m <sup>-2</sup> )	2.568 ± 0.977 <sup>a</sup>	3.735 ± 1.108 <sup>ab</sup>	3.846 ± 1.112 <sup>ab</sup>	4.298 ± 1.096 <sup>ab</sup>	4.841 ± 0.586 <sup>b</sup>

上整体为夏秋冬较高、春季低。单位努力捕捞量空间上表现为均县镇 > 渠首 > 凉水河镇 > 丹江口市 > 马蹬镇, 季节上呈现春夏秋较高、冬季低的趋势。

另外, Pinkas相对重要性指数分析表明, 马蹬镇的优势种为鲫(*Carassius auratus*, *IRI* = 8,930)、红鳍原鲌(*Cultrichthys erythropterus*, *IRI* = 8,397)、鳊(*Hemiculter leucisculus*, *IRI* = 2,723)、太湖新银鱼(*Neosalanx taihuensis*, *IRI* = 2,720)、翘嘴鲌(*Culter alburnus*, *IRI* = 1,349); 渠首的优势种为鳊(*IRI* = 8,918)、鲫(*IRI* = 3,138)、太湖新银鱼(*IRI* = 1,234); 凉水河的优势种为蒙古鲌(*Culter mongolicus*, *IRI* = 3,648)、红鳍原鲌(*IRI* = 1,021); 丹江口市的优势种为蒙古鲌(*IRI* = 5,116)、鳊(*IRI* = 2,471)、红鳍原鲌(*IRI* = 1,725); 均县镇的优势种为鲫(*IRI* = 3,722)、银鲌(*Squalidus argentatus*, *IRI* = 2,602)、太湖新银鱼(*IRI* = 2,556)、蒙古鲌(*IRI* = 1,779)、蛇鲌(*Saugogobio dabryi*, *IRI* = 1,381)。

### 2.1.3 生态类型

从营养结构上看, 丹江口水库的杂食性鱼类(16种, 48.5%) = 肉食性鱼类(16种, 48.5%) > 植食性鱼类(1种, 3.0%); 从栖息类型上看, 中层鱼类(15种, 45.5%) > 底层鱼类(12种, 36.4%) > 上层鱼类(6种, 18.2%); 从流水亲和性上看, 喜静缓水性鱼类(30种, 90.9%) > 喜流水性鱼类(3种, 9.1%); 从洄游习性上看, 定居性鱼类(27种, 81.8%) > 洄游性鱼类(6种, 18.2%)。目前丹江口水库以中下层、定居性、喜静缓流、杂食性和肉食性鱼类为主(附录1)。

## 2.2 历史变化

### 2.2.1 物种组成历史变化

20世纪50年代共调查到鱼类43种, 隶属7目11科36属(图2)。其中鲤科鱼类最多, 为28种, 占物种

总数的65.1%; 鲮科、鲴科鱼类各3种, 均占物种总数的7.0%; 平鳍鳅科鱼类共2种, 占物种总数的4.7%; 鲟科、鳊科、鳊科、鲴科、合鳃鱼科、虾虎鱼科、塘鳢科鱼类各1种, 均占物种总数的2.3%(E.B.波鲁茨基等, 1959)。

20世纪80年代共调查到鱼类67种, 隶属4目12科53属(图2)。其中鲤科鱼类最多, 为43种, 占物种总数的64.2%; 鲮科鱼类9种, 占物种总数的13.4%; 鲴科、鳅科鱼类各3种, 均占物种总数的4.5%; 鲴科2种, 占物种总数的3.0%; 平鳍鳅科、鲴科、合鳃鱼科、刺鳅科、虾虎鱼科、鳢科、塘鳢科各1种, 均占物种总数的1.5%(袁凤霞和黄道明, 1989)。

本次调查(2018–2019年)与20世纪80年代相比, 丹江口水库鱼类减少了34种, 其中鲤科鱼类减少了24种, 鲮科鱼类减少了6种, 鲴科、刺鳅科、塘鳢科鱼类均没有采集到; 新增太湖新银鱼、间下鱊(*Hyporhamphus intermedius*)、乐山小鰾鲌(*Microphysogobio kiatingensis*), 以及外来网箱养殖逃逸鱼类大口黑鲈(*Micropterus salmoides*)和斑点叉尾鲌(*Ictalurus punctatus*)。与20世纪50年代相比, 丹江口水库鱼类减少了10种, 其中鲤科鱼类减少了7种, 鲟科、鳊科、鳊科、平鳍鳅科等鱼类没有采集到。20世纪80年代与50年代相比, 丹江口水库鱼类增加了24种, 其中鲤科鱼类增加了14种、鲮科增加了6种, 而鲟科、鳊科、鳊科等鱼类消失。

本次调查(2018–2019年)与20世纪80年代调查共有鱼类26种, 物种相似性指数为0.35, 为中等不相似; 与20世纪50年代共有鱼类为17种, 物种相似性指数为0.29, 为中等不相似; 20世纪50年代和80年代调查共有鱼类34种, 相似性指数为0.45, 为中等不相似(表2)。



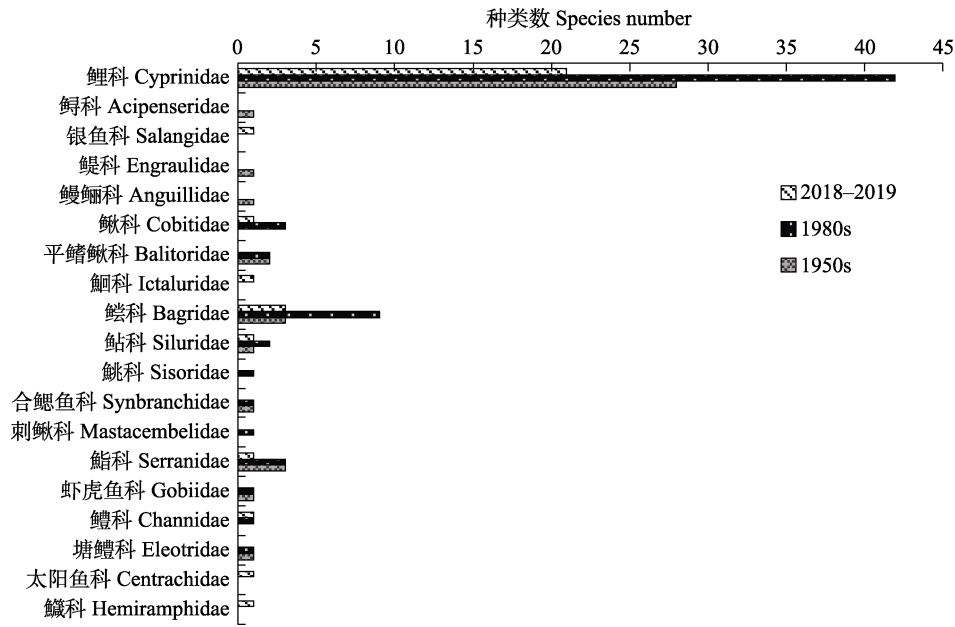


图2 丹江口水库不同时期鱼类种类组成

Fig. 2 Composition of fish species in different time periods in the Danjiangkou Reservoir

### 2.2.2 生态类型历史变化

丹江口水库鱼类群落生态类型变化如图3所示。

营养结构: 丹江口水库20世纪50年代杂食性鱼类比例(26种, 60.5%) (种类数和所占比例, 下同) > 肉食性鱼类(16种, 37.2%) > 植食性鱼类(1种, 2.3%); 20世纪80年代杂食性鱼类比例(39种, 58.2%) > 肉食性鱼类(27种, 40.3%) > 植食性鱼类(1种, 1.5%); 本次调查(2018–2019年)杂食性鱼类比例(16种, 48.5%) = 肉食性鱼类(16种, 48.5%) > 植食性鱼类(1种, 3.0%)。20世纪50年代至今, 丹江口水库鱼类营养结构呈现杂食性鱼类比例持续下降, 肉食性比例持续上升的趋势, 植食性鱼类变化不大。

栖息类型: 丹江口水库20世纪50年代中层鱼类(22种, 51.2%) > 底栖鱼类(17种, 39.5%) > 上层鱼类(4种, 9.3%); 20世纪80年代中层鱼类(31种, 46.3%) > 底栖鱼类(30种, 44.8%) > 上层鱼类(6种, 9.0%); 本次调查(2018–2019年)中层鱼类(14种, 42.4%) > 底栖鱼类(13种, 39.4%) > 上层鱼类(6种, 18.2%); 3个时期都以中层、底栖鱼类为主。

流水亲和性: 丹江口水库20世纪50年代喜静缓水性鱼类(29种, 67.4%) > 喜流水性鱼类(14种, 32.6%); 20世纪80年代喜静缓水性鱼类(50种, 74.6%) > 喜流水性鱼类(17种, 25.4%); 本次调查(2018–2019年)喜静缓水性鱼类(30种, 90.9%) > 喜

流水性鱼类(3种, 9.1%)。20世纪50年代至今, 丹江口水库鱼类呈现喜流水性鱼类比例持续下降, 喜静缓水性鱼类比例持续上升的趋势。

洄游习性: 丹江口水库20世纪50年代定居性鱼类(29种, 67.4%) > 洄游性鱼类(14种, 32.6%); 20世纪80年代定居性鱼类(55种, 82.1%) > 洄游性鱼类(12种, 17.9%); 本次调查(2018–2019年)定居性鱼类(27种, 81.8%) > 洄游性鱼类(6种, 18.2%)。20世纪50年代至今, 洄游性鱼类种类数持续减少, 定居性鱼类种类数持续增多。目前丹江口水库以定居性鱼类为主。

## 3 讨论

### 3.1 丹江口水库鱼类群落现状

丹江口水库鱼类群落现状主要表现为以下几个特征:

(1)物种丰富度低。本次调查(2018–2019年)采集到鱼类33种, 远少于伦峰等(2016)于2013–2014年在河南库区调查到的62种, 但略多于廖传松等(2018)于2016年调查到的25种。少于伦峰等(2016)的原因推测如下: (a)由于调查强度的原因, 部分不常见鱼类在本次调查中没有采集到, 如三角鲂(*Magalobrama tarminalis*)、鱧(*Ochetobibus elongatus*)、尖头鲌(*Culter oxycephalus*)等; (b)伦峰等

表2 丹江口水库不同时期鱼类组成相似性指数

Table 2 Variations of fish similarity index in different time periods in the Danjiangkou Reservoir

科 Family	种类数 Species number			三个时期共有种数 Number of mutual species	相似性指数 Jaccard similarity index		
	1950s	1980s	2018–2019		1950s vs. 1980s	1950s vs. 2018–2019	1980s vs. 2018–2019
鲤科 Cyprinidae	28	42	21	12	0.46	0.36	0.43
鲟科 Acipenseridae	1	0	0	0	0.00	0.00	0.00
银鱼科 Salangidae	0	0	1	0	0.00	0.00	0.00
鲢科 Engraulidae	1	0	0	0	0.00	0.00	0.00
鳗鲡科 Anguillidae	1	0	0	0	0.00	0.00	0.00
鲈科 Cobitidae	0	3	1	0	0.00	0.00	0.33
平鳍鳅科 Balitoridae	2	2	0	0	1.00	0.00	0.00
鮠科 Ictaluridae	0	0	1	0	0.00	0.00	0.00
鲮科 Bagridae	3	9	3	3	0.33	0.20	0.33
鲃科 Siluridae	1	2	1	1	0.50	1.00	0.00
鲮科 Sisoridae	0	1	0	0	0.00	0.00	0.00
合鳃鱼科 Synbranchidae	1	1	0	0	1.00	0.00	0.00
刺鲃科 Mastacembelidae	0	1	0	0	0.00	0.00	0.00
鲈科 Serranidae	3	3	1	1	1.00	0.33	0.33
虾虎鱼科 Gobiidae	1	1	1	1	1.00	1.00	0.00
鳢科 Channidae	0	1	1	0	0.00	0.00	1.00
塘鳢科 Eleotridae	1	1	0	0	1.00	0.00	0.00
太阳鱼科 Centrachidae	0	0	1	0	0.00	0.00	0.00
鱮科 Hemiramphidae	0	0	1	0	0.00	0.00	0.00
合计 Total	43	67	33	18	0.45	0.29	0.35

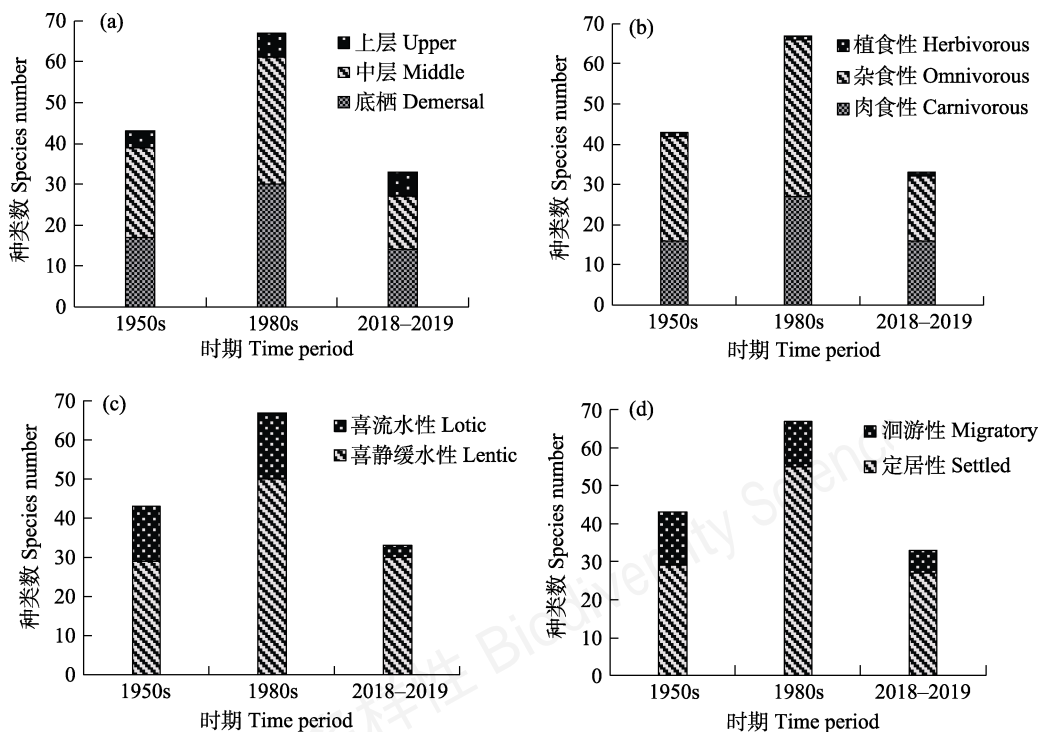


图3 丹江口水库不同生态类型鱼类组成比例的时间变化

Fig. 3 Temporal variations of fish species proportional composition for different ecological types in the Danjiangkou Reservoir

(2016)的工作中存在一些种属划分的争议,以及某些鱼由于古今异名被错划分为几种的情况,例如大鳍刺鲃(*Acanthorhodeus macropterus*)和大鳍鲃(*Acheilognathus macropterus*)在该研究中被划分为2种不同的鱼;(c)伦峰等(2016)的研究主要集中在2013–2014年,而2014年后水库再次加高蓄水位(Pan et al, 2018),导致库区流水生境进一步丧失,部分鱼类(特别是喜流水性鱼类如马口鱼*Opsariichthys bidens*、宽鳍鱲*Zacco platypus*等)在本研究中没有采集到;(d)调查方法的不同可能也导致了调查结果的差异,该研究采用的撒网、迷魂阵等渔具渔法可能对部分鱼类(尤其是不常见鱼类)的选择性更低、捕捞效率更高。本研究调查到的鱼类种类数略多于廖传松等(2018)的调查结果,增加的种类为中华花鳅(*Cobitis sinensis*)、子陵吻虾虎鱼(*Rhinogobius giurinus*)等小型鱼类和大口黑鲈(*Micropterus salmoides*)、斑点叉尾鮰(*Ictalurus punctatus*)等外来鱼类,其主要原因可能是本研究的调查样点和调查次数略多于后者,调查方法也相对更为丰富(附录2)。

(2)鱼类个体趋向于小型化。相对重要性指数分析表明目前丹江口水库主要优势鱼类为鳊、鲫、鲤(*Cyprinus carpio*)、红鳍原鲃、蒙古鲃、瓢鱼(*Pseudolaubuca sinensis*)等十几种鱼类,鱼类资源存在小型化趋势。有研究认为鱼类资源小型化与人类活动密切相关(徐楠楠等, 2019),如大坝建设、过度捕捞、小型鱼类引种、水域污染等(范振华等, 2012)。本研究中,丹江口水利工程的修建、捕捞、太湖新银鱼等小型鱼类的引入等可能是造成丹江口水库鱼类小型化的原因。丹江口水库鱼类群落多样性指数在0.94–2.25之间,略低于Magurran (1989)提出的多样性指数的一般范围(1.5–3.5),表明目前丹江口水库的鱼类多样性指数不高。同时,丹江口水库的Pielou均匀度指数也不高(0.5–0.91),可能原因是小型优势种如鳊、太湖新银鱼等的比例较高。

(3)群落多样性指数呈现一定的时空差异。空间上,渠首、凉水河、均县镇的物种丰富度指数、多样性指数和单位努力捕捞量高于丹江口市和马蹬镇。可能原因是库区水域开阔,饵料资源丰富,生境异质性高,适合鱼类生存;而马蹬镇位于库区上游,丹江口市位于两个库区交汇处,河面较窄,两处地点生境较为单一。季节上,物种丰富度指数、

多样性指数和单位努力捕捞量一般表现为夏秋高、春冬低。可能原因是夏秋季水温较高,鱼类的快速生长繁殖导致鱼类丰度相对较高(Brandt, 1993; Wolter, 2007);另一方面,水温较高时鱼类通常更为活跃(Johnson & Kelsch, 1998),因此被网具捕捞的几率增加。

### 3.2 丹江口水库鱼类群落历史变化

丹江口水库鱼类群落历史变化的显著特征是物种丰富度呈现先上升后下降的趋势。本次调查(2018–2019年)仅采集到33种,远低于20世纪80年代的67种,以及20世纪50年代的43种鱼类。

建坝前汉江、丹江及其支流上游江段多峡谷、险滩、岩洞,且水流湍急,当时采集到的达氏鲟(*Acipenser dabryanus*)、白甲鱼(*Onychostoma sima*)、瓣结鱼(*Tor (Foliter) brevifilis brevifilis*)、中华倒刺鲃(*Spinibarbus sinensis*)、吻鮰(*Rhinogobio typus*)、铜鱼(*Coreius heterodon*)等喜流水性鱼类,以及鳗鲡(*Anguilla japonica*)、银鲌(*Xenocypris argentea*)等洄游性鱼类在本次调查中未发现。丹江口水库第一阶段蓄水后,建坝蓄水显著改变了丹江口水库部分水体原有的环境条件,如水流、水温、水深、栖息地等,几处开阔水域已呈静水状态,导致成库初期库区生态位出现严重空缺,特别是在静水状态的开阔水域,适应新环境的部分外来机会主义者迅速增殖(Stanford et al, 1986; Roberts, 2001),例如翘嘴鲃、蒙古鲃、大鳍鲃、麦穗鱼(*Pseudorasbora parva*)、银鲌等适应静缓水的鱼类。但另一方面,汉江、丹江上游库段仍有一定流速,特别是在每年6月以后的洪水期,水流陡增(袁凤霞和黄道明, 1989)。这些水生生态条件仍适合许多流水性鱼类生长、繁殖。因此,相比于20世纪50年代,80年代喜静缓水性鱼类大幅增多,但流水性鱼类依旧有较大比重(袁凤霞和黄道明, 1989),导致鱼类物种丰富度较高。

而库区大坝二次加高后(2012年),坝高由原来的162 m升至176.6 m,库区已几乎无流水生境;2014年再次加高蓄水位,导致库区面积进一步加大,部分喜流水性鱼类繁殖摄食生境遭到破坏,进一步改变了库区鱼类群落结构。导致库区喜流水性鱼类基本绝迹,鱼类物种丰富度显著降低,广适性鱼类及喜静缓水性鱼类比例上升。本研究调查发现丹江口水库现以鲫、鲤、红鳍原鲃、翘嘴鲃等喜静缓水鱼类和广适性鱼类为主,同时鱼类群落在库区

不同水域呈现同质化趋势(廖传松等, 2018)。

库区鱼类营养结构的多样性取决于不同种类间的捕食、竞争及人为因素的影响(张国华和曹文宣, 1997; 刘其根, 2005)。丹江口水库鱼类营养结构呈现杂食性鱼类比例持续下降, 肉食性比例持续上升的趋势, 植食性鱼类变化不大。杂食性鱼类持续下降的可能原因是建坝后消失的杂食性鱼类多为大鳍鲩 (*Mystus macropterus*)、细鳞斜颌鲷 (*Xenocypris microlepis*)、中华纹胸鲃 (*Glyptothorax sinensis*)等喜流水性鱼类或洄游性鱼类; 肉食性鱼类比例持续上升可能是因人类活动增多导致, 如20世纪90年代引入的太湖新银鱼(杨战伟等, 2012), 及网箱养殖逃逸的大口黑鲈、斑点叉尾鲷等肉食性鱼类(Yuan et al, 2016)。由于杂食性鱼类被认为是增加水域食物网复杂性和调节水域生态系统的重要因素(Petchev et al, 2004; Bruno & O'Connor, 2005), 其比例持续下降可能导致丹江口水库水生生态系统复杂度和稳定性降低。

丹江口水库喜流水性和洄游性鱼类比例的持续下降则可能由人类活动特别是建坝所导致。大坝的修建通常会导致生态环境改变、阻隔、生境破碎化等一系列问题(常剑波等, 2008; Dugan et al, 2010)。丹江口水库建坝之前采集到的喜流水性和洄游性鱼类如吻鲈、鳊鲂等在后来的两次调查中均未发现, 而且本次采集到的喜流水性鱼类已经减少到了3种, 洄游性鱼类种数减少到了6种。建坝前, 一些江海洄游性鱼类可以正常生长, 在建坝后江海洄游性鱼类逐渐减少。随着时间的流逝, 江海洄游的通道彻底被阻, 使其不能洄游产卵, 一些遗留下来的个体也因为无法繁衍而消亡。而且在汉江采集到的江河洄游性鱼类, 如短颌鲚 (*Coilia brachygnathus*)、达氏鲟等在后来的调查中均未出现, 一些鱼类也因为无法适应环境而逐渐消亡。与此相反, 大坝修建后形成的库区生境导致喜静缓水鱼类和定居性鱼类比例增加。

### 3.3 丹江口水库鱼类群落变化原因分析

我们认为造成丹江口水库鱼类群落变化的主要原因有以下几方面:

(1)大坝建设。鱼类洄游通道被阻, 导致洄游性鱼类大量减少, 部分已经消失。历史调查中丹江口水库盛产的鳊(*Luciobrama macrocephalus*)、大鳍鲩、宽鳍鱮、马口鱼, 在大坝建设初期还有少量存在,

而在本次调查中没有采集到。近半个世纪以来丹江口水利工程的修建带来了巨大的经济效益, 但同时也对丹江口水库的生态系统造成了影响。水坝建设阻碍了洄游通道, 改变了库区的水文状况, 破坏了库区的自然环境, 使库区鱼类的洄游产卵和生活习性发生了改变(余志堂, 1982)。

(2)渔业放养。20世纪90年代初期, 受到人类大规模商业放养等活动的影响, 鲢、鳙、鲤、鲫等经济鱼类数量和生物量明显增加, 丹江口水库渔产量由1983年的20 kg/ha增长到2012年的75 kg/ha (Yuan et al, 2016)。这些放养的经济鱼类与库区的天然鱼类竞争栖息地和饵料生物资源, 致使鱼类群落结构进一步发生变化。

(3)不合理捕捞。近年来, 相关部门为了库区鱼类资源的保护和可持续发展, 实行了增殖放流、禁渔期管理等措施, 都起到了积极作用(包洪福, 2013)。但是本研究(2018–2019年)的数次野外调查发现, 渔民偷捕、滥捕现象仍较为严重, 迷魂阵捕鱼、电鱼等违禁渔具渔法仍偶有发生, 致使丹江口水库鱼类资源继续衰退。

(4)外来鱼类。丹江口水库从20世纪80年代末期开始发展网箱养殖, 年产量由1983年的不足200 t迅速增长到2012年的超过30,000 t (Yuan et al, 2016)。虽然为了实施南水北调工程, 网箱已于2014年年底前全部拆除, 但由于网箱养殖的外来鱼类的逃逸, 库区自然水体中也存在相当比例的外来鱼类。本次调查也采集到了部分网箱养殖逃逸鱼类, 如来自北美地区的大口黑鲈、斑点叉尾鲷等。另外, 丹江口水库于20世纪90年代引入太湖新银鱼, 现已形成近3,000 t的种群规模(杨战伟等, 2012)。本次调查的Pinkas相对重要性指数分析也表明太湖新银鱼为丹江口水库的优势鱼类。一般来说, 外来鱼类通常会通过捕食(Yonekura et al, 2007)、种间竞争(Costedoat et al, 2005)、破坏栖息地(Kitchell et al, 1997)和传播疾病(Gozlan et al, 2005)等方式影响本地物种和水生生态系统。因此, 外来鱼类可能也是导致丹江口水库鱼类群落多样性下降的原因之一。

### 参考文献

Bao HF (2013) Influence Analysis on Biological Diversity of Danjiangkou Reservoir at the Middle Route South-to-North Water Transfer Project. PhD dissertation, Northeast Forestry University, Harbin. (in Chinese with English abstract) [包洪



- 福 (2013) 南水北调中线工程对丹江口库区生物多样性的影响分析. 博士学位论文, 东北林业大学, 哈尔滨.]
- Bolotskiy EB, Wu XW, Bai GD, Ge MS, Wang QL, Wang SD, Chen SZ (1959) Hydrobiological survey of the region of the projected dam-reservoir of Danjiangkou, with propositions for fisheries management. *Acta Hydrobiologica Sinica*, (1), 33–56. (in Chinese with English abstract) [E.B.波鲁茨基, 伍献文, 白国栋, 戈敏生, 王乾麟, 王士达, 陈受忠 (1959) 丹江口水库库区水生生物调查和渔业利用的意见. *水生生物学报*, (1), 33–56.]
- Brandt SB (1993) The effect of thermal fronts on fish growth: A bioenergetics evaluation of food and temperature. *Estuaries*, 16, 142–159.
- Bruno JF, O'Connor MI (2005) Cascading effects of predator diversity and omnivory in a marine food web. *Ecology Letters*, 8, 1048–1056.
- Chang JB, Chen YB, Gao Y, Zhu B, Qiao Y (2008) The influence of water conservancy and hydropower project on fish and countermeasures. In: *Proceedings of the 2008 Annual Conference of Chinese Hydraulic Engineering Society (Vol. 1)*, pp. 685–696. China Water & Power Press, Beijing. (in Chinese) [常剑波, 陈永柏, 高勇, 朱滨, 乔晔 (2008) 水利水电工程对鱼类的影响及减缓对策. 见: 中国水利学会2008年学术年会论文集(上册), 685–696页. 中国水利水电出版社, 北京.]
- Chen F, Zhao XF, Zhao JY, Li M (2012) Investigation of fish resources in the Oujiang River and its protection strategy. *Resources and Environment in the Yangtze Basin*, 21, 934–941. (in Chinese with English abstract) [陈锋, 赵先富, 赵进勇, 李敏 (2012) 瓯江鱼类资源调查及保护对策. *长江流域资源与环境*, 21, 934–941.]
- 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.]
- Chu XL, Zheng BS, Dai DY (1999) *Fauna Sinica · Osteichthyes · Siluriformes*. Science Press, Beijing. (in Chinese) [褚新洛, 郑葆珊, 戴定远 (1999) 中国动物志 · 硬骨鱼纲 · 鲇形目. 科学出版社, 北京.]
- Costedoat C, Pech N, Salducci MD, Chappaz R, Gilles A (2005) Evolution of mosaic hybrid zone between invasive and endemic species of Cyprinidae through space and time. *Biological Journal of the Linnean Society*, 85, 135–155.
- Drake M, Valley R (2005) Validation and application of a fish-based index of biotic integrity for small central Minnesota lakes. *North American Journal of Fisheries Management*, 25, 1095–1111.
- Dugan PJ, Barlow C, Agostinho AA, Baran E, Cada GF, Chen DQ, Cowx GI, Ferguson JW, Jutagate TT, Marmulla G, Nestler J, Petriere M, Welcomme RL, Winemiller KO (2010) Fish migration, dams, and loss of ecosystem services in the Mekong basin. *Ambio*, 39, 344–348.
- Fan ZH, Ba JW, Duan XB (2012) Studies on fish resources and species diversity in the middle reaches of the Yangtze River from Yichang to Chenglingji section. *Freshwater Fisheries*, 42, 20–25. (in Chinese with English abstract) [范振华, 巴家文, 段辛斌 (2012) 长江宜昌至城陵矶江段鱼类资源现状及物种多样性研究. *淡水渔业*, 42, 20–25.]
- Fish Laboratory of Institute of Hydrobiology in Hubei Province (1976) *Yangtze River Fish*. Science Press, Beijing. (in Chinese) [湖北省水生生物研究所鱼类研究室 (1976) 长江鱼类. 科学出版社, 北京.]
- Fu JJ, Wang ML, Wang BH, Xie DX (2015) Operational management of Danjiangkou hydro-complex and its heightening works. *Yangtze River*, 46(6), 14–16. (in Chinese with English abstract) [付建军, 王梦凉, 王保红, 谢丹雄 (2015) 丹江口大坝加高施工和枢纽运行管理. *人民长江*, 46(6), 14–16.]
- Gozlan RE, St-Hilaire S, Feist SW, Martin P, Kent ML (2005) Biodiversity: Disease threat to European fish. *Nature*, 435, 1046.
- Jaccard P (1912) The distribution of flora in the alpine zone. *New Phytologist*, 11, 37–50.
- Jia YT, Chen YF, Tao J, He DK (2013) Current status and historical changes in fish assemblages of the Zengjiang River. *Resources Science*, 35, 1490–1498. (in Chinese with English abstract) [贾银涛, 陈毅峰, 陶捐, 何德奎 (2013) 增江鱼类群落特征及其历史变化. *资源科学*, 35, 1490–1498.]
- Johnson JA, Kelsch SW (1998) Effects of evolutionary thermal environment on temperature-preference relationships in fishes. *Environmental Biology of Fishes*, 53, 447–458.
- Kitchell JF, Schindler DE, Ogutu-Ohwayo R, Reinhalt PN (1997) The Nile perch in Lake Victoria: Interactions between predation and fisheries. *Ecological Applications*, 7, 653–664.
- Krebs CJ (1999) *Ecological Methodology*. Harper Collins, New York.
- Liao CS, Xiong MT, Yin Z, Liu JS (2018) Studies on the fishery fishing and community structure of fish in the Danjiangkou Reservoir. *Journal of Anhui Agricultural Sciences*, 46, 87–90. (in Chinese with English abstract) [廖传松, 熊满堂, 殷战, 刘家寿 (2018) 丹江口水库渔业捕捞及鱼类群落结构研究. *安徽农业科学*, 46, 87–90.]
- Liu QG (2005) *Aquatic Environmental Protection Oriented Fishery in Lake Qiandaohu and Its Influences on Lake Ecosystem*. PhD dissertation, East China Normal University, Shanghai. (in Chinese with English abstract) [刘其根 (2005) 千岛湖保水渔业及其对湖泊生态系统的影响. 博士学位论文, 华东师范大学, 上海.]
- Ludwig JA, Reynolds JF (1988) *Statistical Ecology: A Primer on Methods and Computing*. John Wiley & Sons, New York.
- Lun F, Li Z, Zhou BX, Wang CX, Li YY (2016) Investigation of fish resources in Danjiangkou Reservoir in Henan

- Province. Journal of Henan Agricultural Sciences, 45, 150–155. (in Chinese with English abstract) [伦峰, 李峥, 周本翔, 王晨溪, 李玉英 (2016) 丹江口水库(河南辖区) 鱼类资源调查. 河南农业科学, 45, 150–155.]
- Lyons J, Gutiérrez-Hernández A, Díaz-Pardo E, Soto-Galera E, Medina-Nava M, Raúl PL (2000) Development of a preliminary index of biotic integrity (IBI) based on fish assemblages to assess ecosystem condition in the lakes of central Mexico. Hydrobiologia, 418, 57–72.
- Magurran AE (1989) Ecological diversity and its measurement. Biometrics, 46, 81–99.
- Pan YD, Guo SJ, Li YY, Yin W, Qi PC, Shi JW, Hu LQ, Li B, Bi SG, Zhu JY (2018) Effects of water level increase on phytoplankton assemblages in a drinking water reservoir. Water, 10, 256–274.
- Petchey OL, Downing AL, Mittelbach GG, Persson L, Steiner CF, Warren PH (2004) Species loss and the structure and functioning of multitrophic aquatic systems. Oikos, 104, 467–478.
- Pielou EC (1975) Ecological Diversity. John Wiley & Sons, New York.
- Pinkas L, Oliphant MS, Iverson LK (1970) Food habits of albacore, bluefin tuna, and bonito in California waters. Scripps Institution of Oceanography Library. Fish Bulletin, 152, 1–105.
- Roberts TR (2001) On the river of no returns: Thailand's Pak Mun Dam and its fish ladder. Natural History Bulletin of the Siam Society, 492, 189–230.
- Ru HJ, Wang HJ, Zhao WH, Shen YQ, Wang Y, Zhang XK (2010) Fishes in the mainstream of the Yellow River: Assemblage characteristics and historical changes. Biodiversity Science, 18, 179–186. (in Chinese with English abstract) [茹辉军, 王海军, 赵伟华, 沈亚强, 王勇, 张晓可 (2010) 黄河干流鱼类群落特征及其历史变化. 生物多样性, 18, 179–186.]
- Stanford JA, Ward JV, Zimmermann HJ, Cline LD (1986) Fish of the Colorado River system. In: The Ecology of River Systems (eds Davies BR, Walker KF), pp. 385–402. Dr W. Junk Publishers, Dordrecht.
- Vehanen T, Sutela T, Korhonen H (2010) Environmental assessment of boreal rivers using fish data—A contribution to the Water Framework Directive. Fisheries Management & Ecology, 17, 165–175.
- Wolter C (2007) Temperature influence on the fish assemblage structure in a large lowland river, the lower Oder River, Germany. Ecology of Freshwater Fish, 16, 492–503.
- Xing DY, Yang GR (1992) The diet of six fierce fish in Danjiangkou Reservoir. Fishery of Water Conservancy, (3), 10–14. (in Chinese with English abstract) [邢东耀, 杨干荣 (1992) 丹江口水库六种凶猛鱼的食性. 水利渔业, (3), 10–14.]
- Xu SN, Guo JZ, Chen ZZ, Zhang K, Xu YW, Cai YC, Li CH (2019) Tempo-spatial distribution characteristics of fish resources in Jiaozhou Bay. Journal of Fisheries of China, 43, 1615–1625. (in Chinese with English abstract) [徐姗姗, 郭建忠, 陈作志, 张魁, 许友伟, 蔡研聪, 李纯厚 (2019) 胶州湾鱼类资源量的时空分布特征. 水产学报, 43, 1615–1625.]
- Yang ZW, Li ZJ, Liu JS, Zhang TL, Ye SW, Zhang H (2012) A comparative study on reproductive characteristics of different spawning stocks of the icefish (*Neosalanx taihuensis*) in the Danjiangkou Reservoir. Freshwater Fisheries, 42, 58–62. (in Chinese with English abstract) [杨战伟, 李钟杰, 刘家寿, 张堂林, 叶少文, 张华 (2012) 丹江口水库太湖新银鱼不同繁殖群体的繁殖特征比较. 淡水渔业, 42, 58–62.]
- Yin MC (1995) Fish Ecology. China Agriculture Press, Beijing. (in Chinese) [殷名称 (1995) 鱼类生态学. 中国农业出版社, 北京.]
- Yonekura R, Kohmatsu Y, Yuma M (2007) Difference in the predation impact enhanced by morphological divergence between introduced fish populations. Biological Journal of the Linnean Society, 91, 601–610.
- Yu ZT (1982) Investigation of fish resources in the middle and lower reaches of the Hanjiang River and the impact assessment of the Danjiangkou water conservancy project on fish resources in the Hanjiang River. Fishery of Water Conservancy, (1), 19–27. (in Chinese with English abstract) [余志堂 (1982) 汉江中下游鱼类资源调查以及丹江口水利枢纽对汉江鱼类资源影响的评价. 水库渔业, (1), 19–27.]
- Yuan FX, Huang DM (1989) Analysis of fish resources and composition in the Danjiangkou Reservoir. Fishery of Water Conservancy, (2), 35–36. (in Chinese with English abstract) [袁凤霞, 黄道明 (1989) 丹江口水库鱼类资源及组成分析. 水利渔业, (2), 35–36.]
- Yuan J, Xia YG, Li ZJ, Yin Z, Liu JS (2016) Changes in fisheries resources in the Hanjiang River and Danjiangkou Reservoir, China. American Fisheries Society Symposium, 84, 179–191.
- 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 GH, Cao WX (1997) Effects of fish stocking on lake ecosystems in China. Acta Hydrobiologica Sinica, 21, 271–280. (in Chinese with English abstract) [张国华, 曹文宣 (1997) 湖泊放养渔业对我国湖泊生态系统的影响. 水生生物学报, 21, 271–280.]
- Zhang JB (1999) Analysis of clustering on growth of predatory fish guild in the Danjiangkou Reservoir. Acta Hydrobiologica Sinica, 23, 689–695. (in Chinese with English abstract) [张家波 (1999) 丹江口水库凶猛鱼集团生长特性组型的聚类分析. 水生生物学报, 23, 689–695.]
- Zhang QF, Su RH, Jiang MX, Li SY (2007) The South-to-north Water Transfer Project and its ecological security: The



priorities. *Resources and Environment in the Yangtze Basin*, 16, 217–221. (in Chinese with English abstract) [张全发, 苏荣辉, 江明喜, 李思悦 (2007) 南水北调工程及其生态安全: 优先研究领域. *长江流域资源与环境*, 16, 217–221.]

Zhu SQ (1995) *Synopsis of Freshwater Fishes of China*.

Jiangsu Science and Technology Publishing House, Nanjing. (in Chinese) [朱松泉 (1995) 中国淡水鱼类检索表. 江苏科技出版社, 南京.]

(责任编辑: 陈小勇 责任编辑: 闫文杰)

## 附录 Supplementary Material

附录1 丹江口水库不同时期鱼类名录及生态类型

Appendix 1 List and ecological types of fish species in different time periods in the Danjiangkou Reservoir

<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2020009-1.pdf>

附录2 伦峰等(2016)、廖传松等(2018)和本研究鱼类组成差异及成因分析

Appendix 2 Differences of fish composition with cause analysis among Lun et al (2016), Liao et al (2018) and the present study

<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2020009-2.pdf>

白敬沛, 黄耿, 蒋长军, 章伟成, 王齐东, 姚伦广 (2020) 丹江口水库鱼类群落特征及其历史变化. 生物多样性, 28, 1202–1212. <http://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2020009>

附录1 丹江口水库不同时期鱼类名录及生态类型。U: 上层; M: 中层; D: 底栖; C: 肉食性; H: 植食性; O: 杂食性; LO: 喜流水性; LE: 喜静缓水性; MI: 洄游性; SE: 定居性。

Appendix 1 List and ecological types of fish species in different time periods in the Danjiangkou Reservoir. U, Upper; M, Middle; D, Demersal; C, Carnivorous; H, Herbivorous; O, Omnivorous; LO, Lotic; LE, Lentic; MI, Migratory; SE, Settled.

种 Species	1950s (E.B.波鲁茨基 等, 1958)	1980s (袁凤霞等, 1989)	2013–2014 (伦峰等, 2016)	2017 (廖传松等, 2018)	2018–2019 (本研究)	生态类型 Ecological type				
<b>I 鲟形目 Acipenseriformes</b>										
(一) 鲟科 Acipenseridae										
1. 达氏鲟 <i>Acipenser dabryanus</i>	+					O	M	LE	MI	
<b>II 鲑形目 Salmoniformes</b>										
(二) 银鱼科 Salangidae										
2. 太湖新银鱼 <i>Neosalanx taihuensis</i>			+	+	+	C	U	LE	SE	
3. 长江银鱼 <i>Hemisanalx brachyrostralis</i>			+			C	U	LE	SE	
4. 寡齿短吻银鱼 <i>Neosalanx oligodoitis</i>			+			C	U	LE	SE	
<b>III 鲱形目 Clupeiformes</b>										
(三) 鲱科 Engraulidae										
5. 短颌鲚 <i>Coilia brachygnathus</i>	+					O	M	LE	MI	
<b>IV 鳗鲡目 Anguilliformes</b>										
(四) 鳗鲡科 Anguillidae										
6. 鳗鲡 <i>Anguilla japonica</i>	+					C	U	LO	MI	
<b>V 鲤形目 Cypriniformes</b>										
(五) 鲤科 Cyprinidae										
7. 宽鳍鱮 <i>Zacco platypus</i>	+	+	+			O	M	LO	SE	
8. 马口鱼 <i>Opsariichthys bidens</i>	+	+	+			C	M	LO	SE	
9. 中华细鲫 <i>Aphyocypris chinensis</i>		+				O	M	LE	SE	
10. 青鱼 <i>Mylopharyngodon piceus</i>	+	+	+	+	+	C	D	LE	MI	
11. 草鱼 <i>Ctenopharyngodon idellus</i>	+	+	+	+	+	H	M	LE	MI	
12. 赤眼鲮 <i>Squaliobarbus curriculus</i>	+	+	+	+	+	O	M	LE	MI	
13. 鳊 <i>Ochetobius elongatus</i>	+	+	+			O	M	LE	MI	
14. 鲮 <i>Luciobrama macrocephalus</i>	+	+				C	M	LE	MI	
15. 鳊 <i>Elopichthys bambusa</i>	+	+	+	+	+	C	M	LO	MI	
16. 飘鱼 <i>Pseudolaubuca sinensis</i>	+	+	+	+	+	O	U	LE	SE	
17. 鲮 <i>Hemiculter leucisculus</i>	+	+	+	+	+	O	U	LE	SE	
18. 贝氏鲮 <i>Hemiculter bleekeri</i>		+	+			O	U	LE	SE	
19. 似鲮 <i>Toxabramis swinhonis</i>			+			O	M	LE	SE	
20. 红鳍原鲃 <i>Cultrichthys erythropterus</i>	+	+	+	+	+	C	M	LE	SE	
21. 翘嘴鲃 <i>Culter alburnus</i>		+	+	+	+	C	M	LE	SE	
22. 蒙古鲃 <i>Culter mongolicus</i>		+	+	+	+	C	M	LE	SE	
23. 达氏鲃 <i>Culter dabryi</i>	+			+	+	C	M	LE	SE	
24. 尖头鲃 <i>Culter oxycephalus</i>		+	+			C	M	LE	SE	
25. 青梢红鲃 <i>Erythroculter dabryi</i>			+			C	M	LE	SE	

种 Species	1950s (E.B.波鲁茨基 等, 1958)	1980s (袁凤霞等, 1989)	2013–2014 (伦峰等, 2016)	2017 (廖传松等, 2018)	2018–2019 (本研究)	生态类型 Ecological type			
						C	M	LE	SE
26. 拟尖头鲌 <i>Culter oxycephaloides</i>		+				C	M	LE	SE
27. 鳊 <i>Parabramis pekinensis</i>	+	+	+			O	U	LE	SE
28. 团头鲂 <i>Megalobrama amblycephala</i>		+	+		+	O	M	LE	SE
29. 三角鲂 <i>Magalobrama tarminalis</i>			+			O	M	LE	SE
30. 鲂 <i>Megalobrama skolkovii</i>		+				O	M	LE	SE
31. 银鲌 <i>Xenocypris argentea</i>	+		+			O	M	LE	MI
32. 细鳞斜颌鲷 <i>Xenocypris microlepis</i>		+	+			O	M	LO	MI
33. 圆吻鲷 <i>Distoechodon tumirostris</i>		+	+			O	M	LO	MI
34. 似鳊 <i>Pseudobrama simoni</i>		+		+	+	O	U	LE	SE
35. 鲢 <i>Hypophthalmichthys molitrix</i>	+	+	+	+	+	O	M	LE	MI
36. 鳊 <i>Aristichthys nobilis</i>	+	+	+	+	+	O	M	LE	MI
37. 唇鲮 <i>Hemibarbus labeo</i>	+	+	+			O	M	LO	SE
38. 花鲮 <i>Hemibarbus maculatus</i>	+	+	+			O	M	LO	SE
39. 麦穗鱼 <i>Pseudorasbora parva</i>		+	+		+	O	U	LE	SE
40. 黑鳍鲈 <i>Sarcocheilichthys nigripinnis</i>		+	+			O	M	LE	SE
41. 嘉陵颌须鲈 <i>Gnathopogon herzensteini</i>		+				O	M	LO	SE
42. 银鲈 <i>Squalidus argentatus</i>		+	+	+	+	O	D	LE	SE
43. 铜鱼 <i>Coreius heterodon</i>	+	+	+			O	D	LO	MI
44. 圆筒吻鲈 <i>Rhinogobio cylindricus</i>		+				O	D	LO	MI
45. 吻鲈 <i>Rhinogobio typus</i>	+		+			O	D	LO	SE
46. 棒花鱼 <i>Abbottina rivularis</i>		+	+			O	D	LE	SE
47. 乐山小鰕鲯 <i>Microphysogobio kiatingensis</i>					+	O	D	LO	SE
48. 似鲈 <i>Pseudogobio vaillanti</i>	+	+	+			O	D	LO	SE
49. 蛇鲈 <i>Saurogobio dabryi</i>	+	+	+		+	O	D	LE	SE
50. 南方长须鰕鲯 <i>Gobiobotia longibarba meridionalis</i>		+				O	D	LE	SE
51. 大鳍鱮 <i>Acheilognathus macropterus</i>		+	+		+	O	M	LE	SE
52. 彩副鱮 <i>Paracheilognathus imberbis</i>		+	+			O	M	LE	SE
53. 高体鱮 <i>Rhodeus ocellatus</i>	+	+				O	M	LE	SE
54. 中华倒刺鲃 <i>Spinibarbus sinensis</i>	+					O	D	LE	SE
55. 多鳞白甲鱼 <i>Onychostoma macrolepis</i>	+	+				O	D	LO	SE
56. 白甲鱼 <i>Onychostoma sima</i>	+					O	D	LO	MI
57. 瓣结鱼 <i>Tor (Foliter) brevifilis brevifilis</i>	+					O	D	LE	SE
58. 鲤 <i>Cyprinus carpio</i>	+	+	+	+	+	O	M	LE	SE
59. 鲫 <i>Carassius auratus</i>	+	+	+	+	+	O	M	LE	SE
(六) 鲈科 Cobitidae									
60. 紫薄鲈 <i>Leptobotia taeniaps</i>		+				O	D	LO	SE
61. 中华花鲈 <i>Cobitis sinensis</i>		+	+		+	O	D	LE	SE
62. 泥鲈 <i>Misgurnus anguillicaudatus</i>		+	+			O	D	LE	SE

种 Species	1950s (E.B.波鲁茨基 等, 1958)	1980s (袁凤霞等, 1989)	2013–2014 (伦峰等, 2016)	2017 (廖传松等, 2018)	2018–2019 (本研究)	生态类型 Ecological type				
63. 花斑副沙鳅 <i>Parabotia fascoata</i>			+			O	D	LE	SE	
64. 大鳞副泥鳅 <i>Paramis-gurnus dabryannus</i> (七)平鳍鳅科 Balitoridae			+			O	D	LE	SE	
65. 犁头鳅 <i>Lepturichthys fimbriata</i>	+	+				O	D	LO	SE	
<b>VI 鲇形目 Siluriformes</b>										
(八) 鲇科 Ictaluridae										
66. 斑点叉尾鲇 <i>Ictalurus punctatus</i>					+	C	D	LE	SE	
(九) 鲿科 Bagridae										
67. 黄颡鱼 <i>Pelteobagrus fulvidraco</i>	+	+	+	+	+	C	D	LE	SE	
68. 瓦氏黄颡鱼 <i>Pelteobagrus vachelli</i>		+	+	+	+	C	D	LE	SE	
69. 光泽黄颡鱼 <i>Pelteobagrus nitidus</i>		+	+	+	+	C	D	LE	SE	
70. 粗唇鲿 <i>Leiocassis crassilabris</i>	+	+	+			C	D	LO	SE	
71. 叉尾鲿 <i>Leiocassis tenuifurcatus</i>		+				C	D	LE	SE	
72. 盎堂拟鲿 <i>Pseudobagrus ondon</i>		+				C	D	LE	SE	
73. 圆尾拟鲿 <i>Pseudobagrus tenuis</i>		+				C	D	LE	SE	
74. 凹尾拟鲿 <i>Pseudobagrus emarginatus</i>		+				C	D	LE	SE	
75. 大鳍鲿 <i>Mystus macropterus</i>	+	+	+			C	D	LO	SE	
(十) 鲇科 Siluridae										
76. 鲇 <i>Silurus asotus</i>	+	+	+		+	C	D	LE	SE	
77. 大口鲇 <i>Silurus meridionalis</i>		+		+		C	D	LE	SE	
78. 南方大口鲇 <i>Silurus soldatovi meridionalis</i>			+			C	D	LE	SE	
(十一) 鮡科 Sisoridae										
79. 中华纹胸鮡 <i>Glyptothorax sinensis</i>		+				O	D	LO	SE	
<b>VII 合鳃鱼目 Synbranchiformes</b>										
(十二) 合鳃鱼科 Synbranchidae										
80. 黄鳝 <i>Monopterus albus</i>	+	+	+			O	D	LE	SE	
<b>VIII 鲈形目 Perciformes</b>										
(十三) 鲈科 Serranidae										
81. 鳊 <i>Siniperca chuatsi</i>	+	+	+	+	+	C	M	LE	SE	
82. 大眼鳊 <i>Siniperca kneri</i>	+	+	+			C	M	LE	SE	
83. 斑鳊 <i>Siniperca scherzeri</i>	+	+	+			C	M	LE	SE	
(十四) 虾虎鱼科 Gobiidae										
84. 子陵吻虾虎鱼 <i>Rhinogobius giurinus</i>	+	+	+		+	C	D	LE	SE	
(十五) 鲢科 Channidae										
85. 乌鲢 <i>Channa argus</i>		+	+	+	+	C	D	LE	SE	
(十六) 刺鲃科 Mastacembelidae										
86. 刺鲃 <i>Mastacembelus aculeatus</i>		+	+			C	D	LE	SE	
(十七) 塘鳢科 Eleotridae										

白敬沛, 黄耿, 蒋长军, 章伟成, 王齐东, 姚伦广 (2020) 丹江口水库鱼类群落特征及其历史变化. 生物多样性, 28, 1202–1212. <http://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2020009>

种 Species	1950s (E.B.波鲁茨基 等, 1958)	1980s (袁凤霞等, 1989)	2013–2014 (伦峰等, 2016)	2017 (廖传松等, 2018)	2018–2019 (本研究)	生态类型 Ecological type			
87. 小黄魮鱼 <i>Micropercops swinhonis</i>	+	+	+			C	D	LE	SE
(十八)太阳鱼科 Centrachidae									
88. 大口黑鲈 <i>Micropterus salmoides</i>					+	C	D	LE	SE
<b>IX 颌针鱼目 Beloniformes</b>									
(十九)鱖科 Hemiramphidae									
89. 间下鱖 <i>Hyporhamphus intermedius</i>					+	O	U	LO	SE

## 附录 2 伦峰等(2016)、廖传松等(2018)和本研究鱼类组成差异及成因分析

Appendix 2 Differences of fish composition with cause analysis among Lun et al (2016), Liao et al (2018) and the present study

### 1 鱼类组成差异

伦峰等(2016)调查共采集到鱼类62种, 隶属5目11科49属, 鲤形目鱼类有2科36属44种, 占总数的71.0%; 鲇形目2科5属7种, 占总数的11.3%; 鲈形目5科5属7种, 占总数的11.3%; 鲑形目1科2属3种, 占总数的4.8%; 合鳃目1科1属1种, 占总数的1.6%。鲤科在各科鱼类中种类最多, 共有40种(原文中为32种), 占总数的64.5%(原文中为51.6%); 其次是鳢科, 共有5种, 占8.1%; 鳅科4种, 占6.5%; 银鱼科和鮡科各3种, 分别占4.8%; 鲇科2种, 占3.2%; 合鳃鱼科、刺鳅科、虾虎鱼科、鱧科、塘鱧科等均为1种, 分别占1.6% (附录1)。

廖传松等(2018)调查共采集到鱼类25种, 隶属4目6科21属, 鲤形目鱼类有1科16属18种, 占总数的72.0%; 鲇形目2科2属4种, 占总数的16.0%; 鲈形目2科2属2种, 占总数的8.0%; 鲑形目1科1属1种, 占总数的4.0%。鲤科在各科鱼类中种类最多, 共有18种, 占总数的72.0%; 其次是鳢科, 共有3种, 占12.0%; 银鱼科、鲇科、鮡科、鱧科均为1种, 分别占4.0% (附录1)。

本研究(2018-2019年)调查共采集到鱼类33种, 隶属5目11科29属, 鲤形目鱼类2科20属22种, 占总数的66.7%; 鲇形目3科3属5种, 占总数的15.2%; 鲈形目4科4属4种, 占总数的12.1%; 鲑形目、颌针鱼目均为1科1属1种, 占总数的3.0%。鲤科在各科鱼类中种类最多, 共有21种, 占总数的63.6%; 其次是鳢科, 共有3种, 占9.1%; 银鱼科、鳅科、鮡科、鲇科、鮡科、虾虎鱼科、鱧科、太阳鱼科、鱖科均为1种, 分别占3.0% (附录1)。

本研究(2018-2019年)与伦峰等(2016)相比, 调查到的丹江口水库鱼类少29种, 其中鲤科鱼类少19种, 鳢科鱼类少2种, 鳅科鱼类少3种, 银鱼科和鮡科鱼类各少2种, 鲇科鱼类少1种, 刺鳅科鱼类没有采集到。本研究(2018-2019年)与廖传松等(2018)相比, 调查到的丹江口水库鱼类多8种, 其中鲤科鱼类多3种, 鳅科、鮡科、虾虎鱼科、太阳鱼科、鱖科各多1种。廖传松等(2018)与伦峰等(2016)相比, 调查到的丹江口水库鱼类少37种, 其中鲤科鱼类少22种, 鳢科鱼类少2种, 银鱼科和鮡科鱼类均少2种, 鲇科鱼类少1种, 合鳃鱼科、刺鳅科、虾虎鱼科、塘鱧科未采集到。

### 2 差异成因分析

本研究(2018-2019年)采集到鱼类33种, 远少于伦峰等(2016)于2013-2014年在河南库区调查到的62种, 但略多于廖传松等(2018)于2016年调查到的25种。造成差异的原因可能有以下几个方面:

(1)调查强度。可能由于调查强度相对低的原因, 伦峰等(2016)调查到的不常见鱼类如三角鲂(*Magalobrama tarminalis*)、鳊(*Ochetobius elongatus*)、尖头鲂(*Culter oxycephalus*)等在廖传松等(2018)和本研究(2018-2019年)中均没有采集到。另如, 作者前期和本研究(2018-2019年)期间, 在丹江口水库均只采集到1种银鱼科鱼类, 即太湖新银鱼(*Neosalanx taihuensis*), 这也与丹江口水库的银鱼引种历史及其他研究结果一致(杨战伟等, 2012; 包洪福, 2013; Yuan et al, 2016; 廖传松等, 2018), 但伦峰等(2016)的研究中还采集到寡齿短吻银鱼(*Neosalanx oligodoitis*)和长江银鱼(*Hemisanx brachystralis*)。

(2)种属划分。伦峰等(2016)中存在一些种属划分的争议, 以及某些鱼由于古今异名被错划分为几种的情况, 例如大鳍刺鳊(*Acanthorhodeus macropterus*)和大鳍鱮(*Acheilognathus macropterus*)在该研究中被划分为两种不同的鱼。

(3)生境变化。伦峰等(2016)的研究主要集中在2013-2014年, 而2014年后水库再次加高蓄水位(Pan et al, 2018), 导致库区流水生境进一步丧失, 可能也是导致部分鱼类(特别是喜流水性鱼类如马口鱼*Opsariichthys bidens*、宽鳍鱮*Zacco platypus*等)在廖传松等(2018)和本研究(2018-2019年)中没有被采集到的原因之一。

(4)调查区域及采样点设置。(a)调查区域: 伦峰等(2016)仅涉及到河南库区, 廖传松等(2018)和本研究(2018-2019年)的采样点大致覆盖了整个库区, 代表性相对更强(图A1)。(b)采样点数目: 伦峰等(2016)为6个, 廖传松等(2018)为4个, 本研究(2018-2019年)的采样点为5个(图A1及表A1)。(c)采样点位置: 伦峰等(2016)



白敬沛, 黄耿, 蒋长军, 章伟成, 王齐东, 姚伦广 (2020) 丹江口水库鱼类群落特征及其历史变化. 生物多样性, 28, 1202–1212. <http://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2020009>

的采样点也主要集中于库区, 且其采样点S4、S5、S6较为集中, 与本研究(2018–2019年)的马蹬镇采样位点大致位于同一区域(见图A1蓝色椭圆标出部分); 而本研究(2018–2019年)的采样点与廖传松等(2018)的采样点较为一致, 但多1个马蹬镇采样点。因此, 调查区域及采样点设置可能不是导致本研究与伦峰等(2016)调查结果差异的主要原因。

(5)调查次数。伦峰等(2016)为5次, 廖传松等(2018)为1次, 本研究(2018–2019年)为4次; 本研究(2018–2019年)与廖传松等(2018)的调查次数相差较大, 而与伦峰等(2016)调查次数相差不大。因此, 调查次数的不同很可能是导致本研究(2018–2019年)与廖传松等(2018)调查结果存在差异的因素之一, 但可能不是导致本研究(2018–2019年)与伦峰等(2016)调查结果差异的主要原因。

(6)调查方法。调查方法的差异可能也导致了三者调查结果的不同, 伦峰等(2016)主要以撒网为主, 辅以迷魂阵、垂钓、渔民渔获物调查、走访和资料收集等; 廖传松等(2018)主要基于渔民渔获物调查数据; 本研究(2018–2019年)为多网目复合刺网定量采样和渔民渔获物调查。伦峰等(2016)研究中采用的撒网、迷魂阵等渔具渔法可能对鱼类(特别是不常见鱼类的)选择性更低、捕捞效率更高, 导致调查到的鱼类种类最多; 而廖传松等(2018)的调查方法相对较为单调, 因而导致调查到的种类数较少。

综上所述, 本研究(2018–2019年)与伦峰等(2016)调查到的鱼类种类差异成因可能有调查强度、种属划分、生境变化、调查方法等方面; 而本研究(2018–2019年)与廖传松等(2018)相比, 调查次数和采样点数目多于后者, 调查方法也相对较后者丰富, 可能导致了本研究调查到的鱼类种类数多于后者。

## 参考文献

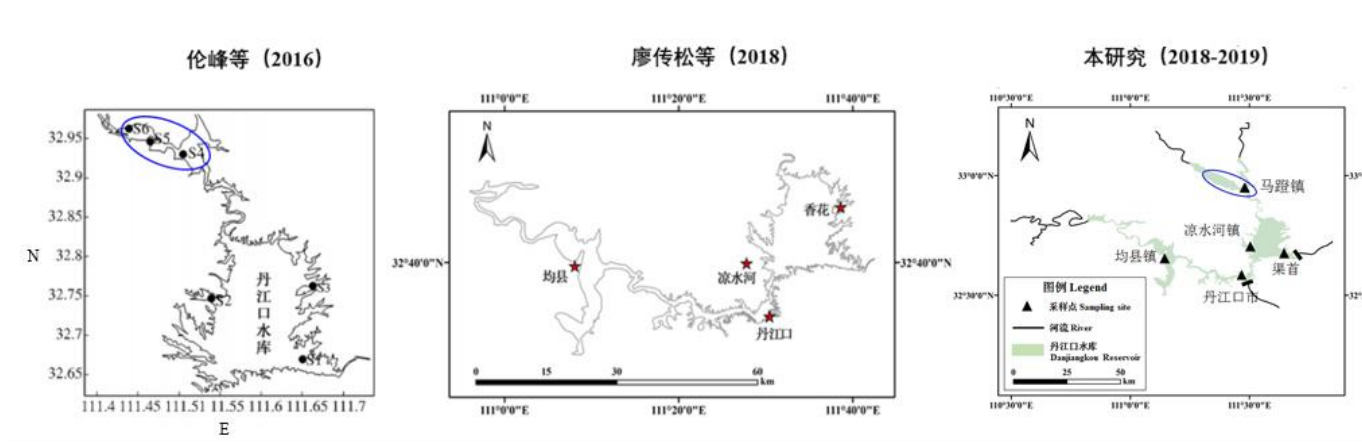
- Bao HF (2013) Influence Analysis on Biological Diversity of Danjiangkou Reservoir at the Middle Route South-to-North Water Transfer Project. PhD dissertation, Northeast Forestry University, Harbin. (in Chinese with English abstract) [包洪福 (2013) 南水北调中线工程对丹江口库区生物多样性的影响分析. 博士学位论文, 东北林业大学, 哈尔滨.]
- Liao CS, Xiong MT, Yin Z, Liu JS (2018) Studies on the fishery fishing and community structure of fish in the Danjiangkou Reservoir. *Journal of Anhui Agricultural Sciences*, 46, 87–90. (in Chinese with English abstract) [廖传松, 熊满堂, 殷战, 刘家寿 (2018) 丹江口水库渔业捕捞及鱼类群落结构研究. *安徽农业科学*, 46, 87–90.]
- Lun F, Li Z, Zhou BX, Wang CX, Li YY (2016) Investigation of fish resources in Danjiangkou Reservoir in Henan Province. *Journal of Henan Agricultural Sciences*, 45, 150–155. (in Chinese with English abstract) [伦峰, 李峥, 周本翔, 王晨溪, 李玉英 (2016) 丹江口水库(河南辖区)鱼类资源调查. *河南农业科学*, 45, 150–155.]
- Yang ZW, Li ZJ, Liu JS, Zhang TL, Ye SW, Zhang H (2012) A comparative study on reproductive characteristics of different spawning stocks of the icefish (*Neosalanx taihuensis*) in the Danjiangkou Reservoir. *Freshwater Fisheries*, 42, 58–62. (in Chinese with English abstract) [杨战伟, 李钟杰, 刘家寿, 张堂林, 叶少文, 张华 (2012) 丹江口水库太湖新银鱼不同繁殖群体的繁殖特征比较. *淡水渔业*, 42, 58–62.]
- Yuan J, Xia YG, Li ZJ, Yin Z, Liu JS (2016) Changes in fisheries resources in the Hanjiang River and Danjiangkou Reservoir, China. *American Fisheries Society Symposium*, 84, 179–191.

白敬沛, 黄耿, 蒋长军, 章伟成, 王齐东, 姚伦广 (2020) 丹江口水库鱼类群落特征及其历史变化. 生物多样性, 28, 1202–1212. <http://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2020009>

表A1 不同研究间采样点设置及调查方法比较

Table A1 Comparison of sampling sites and survey methods among different studies

差异比较	伦峰等 (2016)	廖传松等 (2018)	本研究 (2018–2019年)
调查区域	河南库区	湖北库区、河南库区	湖北库区、河南库区
采样点个数	6	4	5
采样点位置	杨岗(S1)、李沟(S2)、宋岗码头(S3)、狮子岗码头(S4)、双河镇(S5)、王家山码头(S6)	香花镇、凉水河镇、丹江口市、均县镇	马蹬镇、中线渠首、凉水河镇、丹江口市、均县镇
调查次数	5	1	4
采样方法	以撒网为主、辅以迷魂阵、垂钓; 渔民渔获物调查; 探访水库工作人员、当地居民	渔民渔获物调查	多网目复合刺网定量采样; 渔民渔获物调查



图A1 不同研究间采样点位置比较

Fig. A1 Differences in sampling sites among different studies



• 研究报告 •

# 滦河上游——白枕鹤西部种群的重要停歇地

郎雪敏<sup>1</sup> Gankhuyag Purev-Ochir<sup>2</sup> Oyunchimeg Terbish<sup>3</sup> Dashdorj Khurelbaatar<sup>3</sup>  
Baasansuren Erdenechimeg<sup>1</sup> Amarkhuu Gungaa<sup>2</sup> 宓春荣<sup>4</sup> 郭玉民<sup>1\*</sup>

1 (北京林业大学生态与自然保护学院, 北京 100083, 中国)

2 (蒙古鸟类保护中心, 乌兰巴托 14201, 蒙古)

3 (蒙古东方省保护区管理局, 乔巴山 21060, 蒙古)

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

**摘要:** 白枕鹤(*Grus vipio*)为国家II级重点保护野生动物, 被IUCN列为易危(VU)物种。白枕鹤西部种群繁殖于中蒙俄交界处的达乌尔地区, 数量呈下降趋势。我们于2017–2018年在蒙古国东部给白枕鹤西部种群的50只个体佩戴了GPS-GSM跟踪设备。截至2019年5月, 获得春季和秋季迁徙路径各48条。分析结果显示: 春季91.67%和秋季72.91%的跟踪个体在滦河上游(河北省沽源–内蒙古正蓝旗–多伦区域)停歇, 春季停留时间 $36.16 \pm 15.00$ 天、秋季 $20.26 \pm 11.08$ 天, 分别占春季和秋季迁徙时间的75%和67%, 确定了这一区域是西部种群迁徙途中最重要的停歇地。迁徙路线栖息地选择模型结果显示, 白枕鹤常在距离湖泊较近( $< 210$  km)、海拔1,200–1,500 m, 且坡度小( $< 1^\circ$ )的区域停歇。而滦河上游和整条迁徙路线停歇位点比较的模型结果显示, 滦河上游停歇地的海拔1,200–1,500 m与整条迁徙路线栖息地选择模型的结果一致; 此外这个区域离河流更近( $< 70$  km), 不仅有湿地和水体的栖息环境, 还有草地和农田可供觅食和栖息。保护空缺分析发现滦河上游现有四处保护地, 但在保护地内的迁徙停歇点不超过总位点的1.63%。综上, 我们建议将滦河上游整体纳入保护地体系进行管理, 为这一受胁物种及其栖息地管理和保护提供可靠保障。

**关键词:** 白枕鹤; 迁徙停歇地; 滦河上游; 卫星跟踪; 保护空缺

## Luan River upper reaches: The important stopover site of the white-naped crane (*Grus vipio*) western population

Xuemin Lang<sup>1</sup>, Gankhuyag Purev-Ochir<sup>2</sup>, Oyunchimeg Terbish<sup>3</sup>, Dashdorj Khurelbaatar<sup>3</sup>, Baasansuren Erdenechimeg<sup>1</sup>, Amarkhuu Gungaa<sup>2</sup>, Chunrong Mi<sup>4</sup>, Yumin Guo<sup>1\*</sup>

1 School of Ecology and Nature Conservation, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China

2 Mongolian Bird Conservation Center, Ulaanbaatar 14201, Mongolia

3 Eastern Mongolia Protected Areas Administration, Choibalsan 21060, Mongolia

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

**Abstract:** The white-naped crane (*Grus vipio*) is listed as a vulnerable species by the IUCN. The western population of white-naped cranes continues to decline. In 2017 and 2018, we fitted 50 individuals from the western population with GPS-GSM satellite transmitters in eastern Mongolia. From July 2017 to May 2019, we obtained 48 migration routes in spring and autumn, respectively. We found that during migrations, 91.67% (spring) and 72.91% (autumn) of tracked individuals chose the Luan River upper reaches (Guyuan–Zhenglanqi–Duolun) as their stopover site, where they stayed for  $36.16 \pm 15.00$  days (75%) in the spring, and  $20.26 \pm 11.08$  days (67%) in the autumn. Habitat selection model showed that water (specifically distance to lake) was the main environmental variable which affects the migration route choice for white-naped cranes. The cranes preferred the stopover site that was close to lake ( $< 210$  km) and had gentle slopes ( $< 1^\circ$ ) at an altitude between 1,200–1,500 m. The Luan River upper reaches was close to river ( $< 70$

收稿日期: 2020-03-17; 接受日期: 2020-08-15

基金项目: 北京市科学技术委员会资助项目(D171100007217002)和科学技术部战略科技发展规划类引智项目(G20190001114)

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

km) and the altitude at 1,200–1,500 m is consistent with preferred migration routes. Additionally, there are large areas of grassland and farmland for foraging and roosting. We found that there were protected areas in the Luan River upper reaches, while no more than 1.63% of the migration stopover points were within these protected areas. From our results, we argue that Luan River upper reaches was the most important stopover site for the western population of white-naped crane. Unfortunately, the cranes in this area are not well protected based on their stopover points. Therefore, we highly recommend that the Luan River upper reaches should be included as part of a conservation management system. This will be beneficial for this threatened species.

**Key words:** white-naped crane; migratory stopover site; the Luan River upper reaches; satellite tracking; conservation gap

迁徙是候鸟生命周期的一个显著特征,通过追踪鸟类的迁徙活动可以认识其完整生活史(Newton, 2008; Fiedler, 2009)。研究鸟类迁徙的传统方法主要包括野外观察和环志,这两种方法的局限在于只能在有限的活动区域开展调查,无法准确描述鸟类的整个迁徙过程(伍和启等, 2008; 马志军, 2009)。近20年来,随着卫星跟踪、无线电跟踪和雷达跟踪技术的发展,越来越多的候鸟迁徙活动被追踪,使得观测数据的数量和类型不断增加,实现了在大的空间尺度上精确描述鸟类的全年迁徙轨迹(Bridge et al, 2011; Dokter et al, 2018; Panuccio et al, 2019)。在鸟类迁徙研究中,卫星跟踪已成为研究迁徙鸟类如鹤类、雁类等水鸟以及猛禽的时空变化规律、种群动态、迁徙机制的有效途径(Si et al, 2015; 郭玉民和何芬奇, 2017; Mi et al, 2018; Sergio et al, 2019)。

白枕鹤(*Grus vipio*)是国家II级重点保护野生动物,被IUCN列为易危(VU)物种。白枕鹤全球种群数量为6,250–6,750只(BirdLife, 2020, <http://datazone.birdlife.org/>),分为东部和西部种群:东部种群繁殖于中俄交界处的黑龙江流域、我国三江平原和松嫩平原,迁徙经过朝鲜半岛,越冬于朝韩非军事管理区和日本南部九州岛出水市(钱法文, 2005);西部种群在中蒙俄交界处的达乌尔地区繁殖,迁徙途经我国渤海湾、华北平原,最终在长江中下游地区越冬。在中国长江中下游地区越冬的白枕鹤西部种群数量为500–1,000只(8%–14.8%)(BirdLife, 2020, <http://datazone.birdlife.org/>),且呈下降的趋势(Gilbert et al, 2016; International Crane Foundation, 2019, <https://www.savingcranes.org/>),需要更多的研究和保护。

Higuchi等(1996)对白枕鹤的东部种群进行卫星跟踪研究,分析了白枕鹤东部种群迁徙停歇的重要

区域和停留时间并提出了重要区域的保护问题;随后,研究确定了在俄罗斯东部繁殖的白枕鹤越冬地以及中途停歇地的位置(Higuchi et al, 2004)。Harris等(2000)和Fujita等(2004)研究了白枕鹤西部种群的迁徙路径、重要停歇地、越冬地位置以及路线选择与适宜栖息地分布间的关系。目前基于卫星跟踪的白枕鹤迁徙研究尚有空白,且以往的研究中跟踪个体样本量小,获得的数据有限。近年来,对白枕鹤西部种群的研究主要集中于越冬期活动区分析、越冬地生境选择、繁殖栖息地分布模型预测及验证等(程雅畅, 2015<sup>①</sup>; 温立嘉, 2017<sup>②</sup>; 吴海峰等, 2018),而迁徙停歇地的研究较少。为了解白枕鹤迁徙停歇状况及停歇地保护现状,本研究于2017–2018年在蒙古国东部完成了50只白枕鹤的跟踪工作,获得春秋各48条迁徙路径,旨在分析以下问题:(1)白枕鹤西部种群的重要停歇地和迁徙时空规律;(2)迁徙路线选择和重要栖息地选择的原因;(3)迁徙停歇地保护空缺,以期为保护和管理栖息地提供科学建议。

## 1 研究方法

### 1.1 数据来源

我们于2017–2018年夏季在蒙古国东部的克鲁伦河(Kerulen River)和乌勒兹河(Ulz River)的沿河湿地开展白枕鹤跟踪工作。使用抄网捕捉,佩戴跟踪器后在原地释放。采用的腿环式跟踪器由湖南环球信士科技有限公司生产,型号为HQLG4021S。跟踪器和卡扣合计重量为44 g,不超过个体体重(2–5 kg)的1%,低于动物遥测技术中跟踪器重量不超过

①程雅畅(2015)基于GPS遥测的江西鄱阳湖越冬白枕鹤(*Grus vipio*)活动区和栖息地选择研究. 硕士学位论文,北京林业大学,北京。

②温立嘉(2017)白枕鹤繁殖栖息地分布模型及GPS-GSM跟踪数据验证. 硕士学位论文,北京林业大学,北京。



体重3%–5%的经验值(Barron et al, 2010)。所用跟踪器采用GPS进行卫星定位, 利用全球移动通讯系统(global system for mobile communications, GSM)传输信息, 数据包括每个位点的时间、经度、纬度、瞬时速度和定位精度等。共给50只白枕鹤佩戴了GPS-GSM跟踪设备, 2017年夏天跟踪了10只白枕鹤幼鸟, 有1只个体没有数据传回; 2018年共跟踪个体40只(成鸟21只, 幼鸟19只), 有3只个体没有数据传回; 其余46只均从蒙古国东部繁殖地飞到中国境内。

### 1.2 数据处理

每只跟踪个体的数据收集时间为开始跟踪之日起至2019年5月12日, 46只跟踪个体的总数据集包含了265,411个GPS位点。数据采集频率多数为每小时1个位点, 详细信息见附录1。数据定位精确度分为6个等级: A ( $\pm 5$  m)、B ( $\pm 10$  m)、C ( $\pm 20$  m)、D ( $\pm 100$  m)、E ( $\pm 2,000$  m)和无效位点。为确保迁徙轨迹的准确性, 在本研究中只使用等级为A、B、C的位点信息, 合计占总数据量的98.7%。将筛选后的数据导入ArcGIS 10.2, 绘制迁徙路线及热力图(heat map)。

### 1.3 迁徙状态判定

在迁徙期间, 当跟踪位点的瞬时速度为0时, 识别为迁徙停歇位点; 当瞬时速度大于10 km/h时, 判定为迁徙飞行状态(Mi et al, 2018)。将停歇48 h以上且活动半径在30 km范围内的区域定义为迁徙停歇地(Kölzsch et al, 2016)。本研究中的白枕鹤都在蒙古东部的繁殖地进行跟踪, 迁徙轨迹显示这些跟踪个体均迁往鄱阳湖地区越冬。我们通过跟踪位点的瞬时速度和纬度变化来判断迁徙开始和结束日期。在春季2–3月和秋季9–11月, 当跟踪个体某天内突然出现瞬时速度连续大于10 km/h的位点, 同时迁徙移动纬度大于 $1^\circ$  (约100 km), 而之前1个月内未出现连续几小时瞬时速度大于10 km/h的跟踪位点, 则确定该日期为个体迁徙开始日期; 在春季5–6月和秋季11–12月, 当跟踪个体某天内连续出现瞬时速度小于10 km/h的跟踪位点、移动纬度小于 $1^\circ$ , 且之后1个月内不再出现连续几小时瞬时速度大于10 km/h的位点, 则确定该日期为个体迁徙结束日期。滦河上游停歇时间由到达滦河上游区域的第1个瞬时速度为0的位点与离开该区域的第1个瞬时速度大于10 km/h的位点所对应的日期确定。迁徙时间指

迁徙持续时间, 由迁徙开始日期与结束日期确定。其他停歇地时间指在除滦河上游区域外的其他停歇地停留的总时间。

### 1.4 统计分析

为了分析白枕鹤迁徙路线选择的潜在原因和重要停歇地的特征, 我们利用Salford Predictive Modeler (SPM) v8.0中的random forest (随机森林)和TreeNet两种机器学习模型, 选取了水源(距河流距离、距湖泊距离)、地形(海拔、坡度、坡向)、干扰因子(人为干扰、距道路距离)和土地覆盖8个环境因子(图层来源见附录2), 建立了迁徙路线环境因子选择偏好和比较迁徙路线和滦河上游区域环境因子的统计模型。选取这些环境因子是因为水源、食物和隐蔽场所是野生动物生存的基本要素(魏辅文等, 1998)。

本研究共有46只跟踪个体, 样本量较大, 数据采集频率多数为每小时1个位点, 独立性较好, 共获得迁徙位点76,888个。在这些位点中, 随机选择了1,000个, 以简化运算。根据所有的迁徙位点在ArcGIS中绘制一个最小凸多边形, 在这个区域内生成1,000个随机点, 与上述1,000个迁徙位点比较, 以此建立白枕鹤迁徙路线环境选择偏好模型。跟踪个体在滦河上游区域内迁徙位点共41,796个, 约占所有迁徙位点的一半。在这些位点中随机选择500个, 与上述1,000个迁徙位点进行比较, 以此建立滦河上游和整条迁徙路线环境因子比较的模型。

为了了解重要停歇地保护现状, 统计了滦河上游区域白枕鹤迁徙停歇点在保护地内的比例, 分析该区域的保护现状。由于没有滦河源国家森林公园和蔡木山省级自然保护区的边界矢量图层, 我们依据文献提供的经纬度绘制了这两处保护地的矢量范围(邓立斌, 2012; 王献溥等, 2012)。

## 2 结果

### 2.1 迁徙概况

2017–2019年间, 获得白枕鹤西部种群春季迁徙路线48条(图1A)。跟踪个体均稳定往返于蒙古国东部的繁殖地(度夏)和我国江西鄱阳湖越冬地之间, 且成功跟踪一年的白枕鹤在翌年春季会回到前一年的繁殖地或距前一年繁殖地较近的地方。跟踪记录显示春季迁徙于3月4–13日开始, 4月20日至5月25日结束, 持续 $52.52 \pm 18.60$ 天。获得秋季迁徙路线

48条(图1B),发现秋季迁徙于9月23日至10月9日开始,10月30日至11月20日结束,持续 $31.79 \pm 14.68$ 天(表1)。

## 2.2 迁徙停歇

白枕鹤在春季迁徙过程中有3处停歇地,分别是天津北大港、北京野鸭湖和滦河上游区域。秋季迁徙有5处停歇地,分别为锡林浩特市、克什克腾旗、滦河上游区域、天津北大港、黄河三角洲(图1)。根据停歇位点确定了白枕鹤沿滦河上游的停歇区域(图2)。91.67%的春季迁徙个体(48只次)和72.91%的秋季迁徙个体(48只次)选择在滦河上游区域停歇。春季于3月8–28日迁到,4月7–25日迁离( $36.16 \pm$

15.00天),停留时间占春季迁徙期的75%;成鸟停留 $24.58 \pm 8.31$ 天,亚成体停留 $37.83 \pm 19.34$ 天。秋季9月25日至10月24日迁到,10月25日至11月8日迁离( $20.26 \pm 11.08$ 天),停留时间占秋季迁徙期的67%,成鸟和亚成体分别停留 $22.45 \pm 11.60$ 天和 $18.50 \pm 10.34$ 天。在滦河上游区域停歇时间长于其他停歇地停留时间(表1)。以上结果说明滦河上游区域是白枕鹤西部种群最重要的迁徙停歇地。

## 2.3 白枕鹤迁徙路线和停歇地选择

白枕鹤迁徙路线选择模型的结果显示,random forest和TreeNet模型准确性值(area under the curve of receiver operator characteristic (ROC) curves,

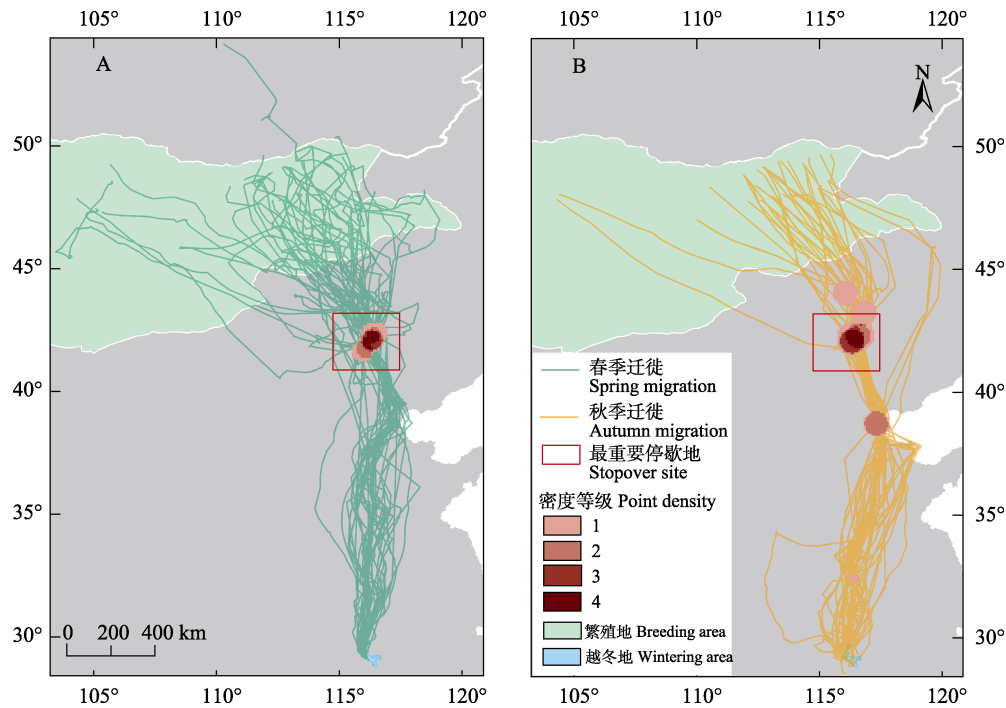


图1 白枕鹤迁徙路线和迁徙停歇地(A为春季迁徙,B为秋季迁徙)

Fig. 1 Migration routes and stopover sites of white-naped crane. A shows spring migration; B shows autumn migration.

表1 白枕鹤迁徙持续时间和停歇地停留时间

Table 1 Duration of migration and staging time at stopover sites of white-naped crane

序号 Number	迁徙参数 Parameter	春季迁徙 Spring migration (n = 48)	标准差 SD	秋季迁徙 Autumn migration (n = 48)	标准差 SD
1	迁徙开始日期 Start date of migration	03-10	3.8	10-05	10.95
2	迁徙结束日期 End date of migration	05-01	18.07	11-01	11.75
3	迁徙时间 Duration of migration (d)	52.52	18.60	31.79	14.68
4	滦河上游停留时间 Staging time at Luan River upper reaches (d)	36.16	15.00	20.26	11.08
5	其他停歇地停留时间 Staging time at other stopover sites (d)	6.43	6.43	7.20	10.72



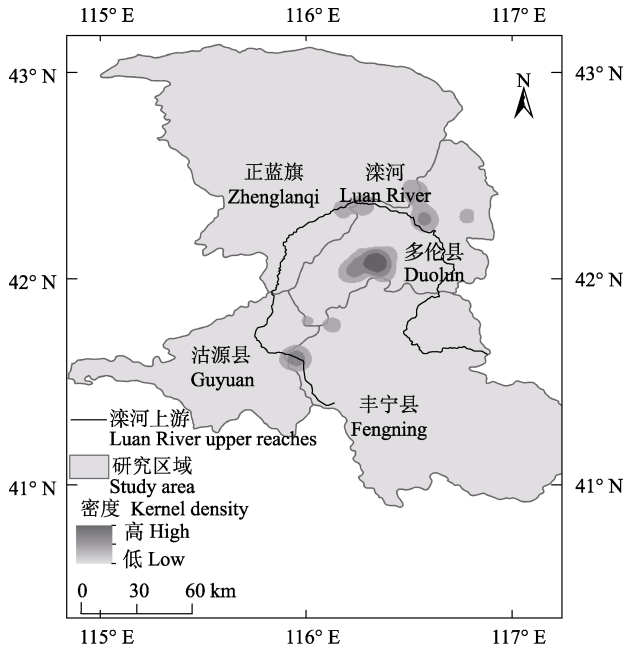


图2 滦河上游区域白枕鹤停歇位点核密度分析结果  
Fig. 2 Kernel density result of white-naped crane in the Luan River upper reaches staging area

AUC)分别为0.94和0.96, 模型准确性为优。两种模型结果的环境因子重要值排序显示(附录3), 距湖泊距离、海拔和坡度是影响白枕鹤迁徙路线选择的三个主要环境因子, 其中距湖泊距离是最重要的环境因子。环境因子响应曲线显示, 白枕鹤在迁徙途中偏好距湖泊近( $< 210 \text{ km}$ , 图3A)、海拔在1,200–1,500 m之间(图3B)且坡度小( $< 1^\circ$ , 图3C)的区域。

我们对滦河上游区域和整条迁徙路线的栖息地选择进行了比较。random forest和TreeNet模型的准确性AUC值分别为0.72和0.73。两种模型结果的环境因子重要值排序显示(附录3, 附录4), 海拔、距河流距离和距湖泊距离是影响白枕鹤滦河上游区域停歇地选择的三个主要环境因子, 其中海拔是最重要的环境因子。响应曲线显示白枕鹤所选择的滦河上游停歇地海拔为1,200–1,500 m (图3D), 与白枕鹤在整个迁徙途中偏好1,200–1,500 m的地方(图3B)一致; 这个区域距河流的距离更近( $< 70 \text{ km}$ , 图3E), 距湖泊距离也更近(100–175 km, 图3F)。

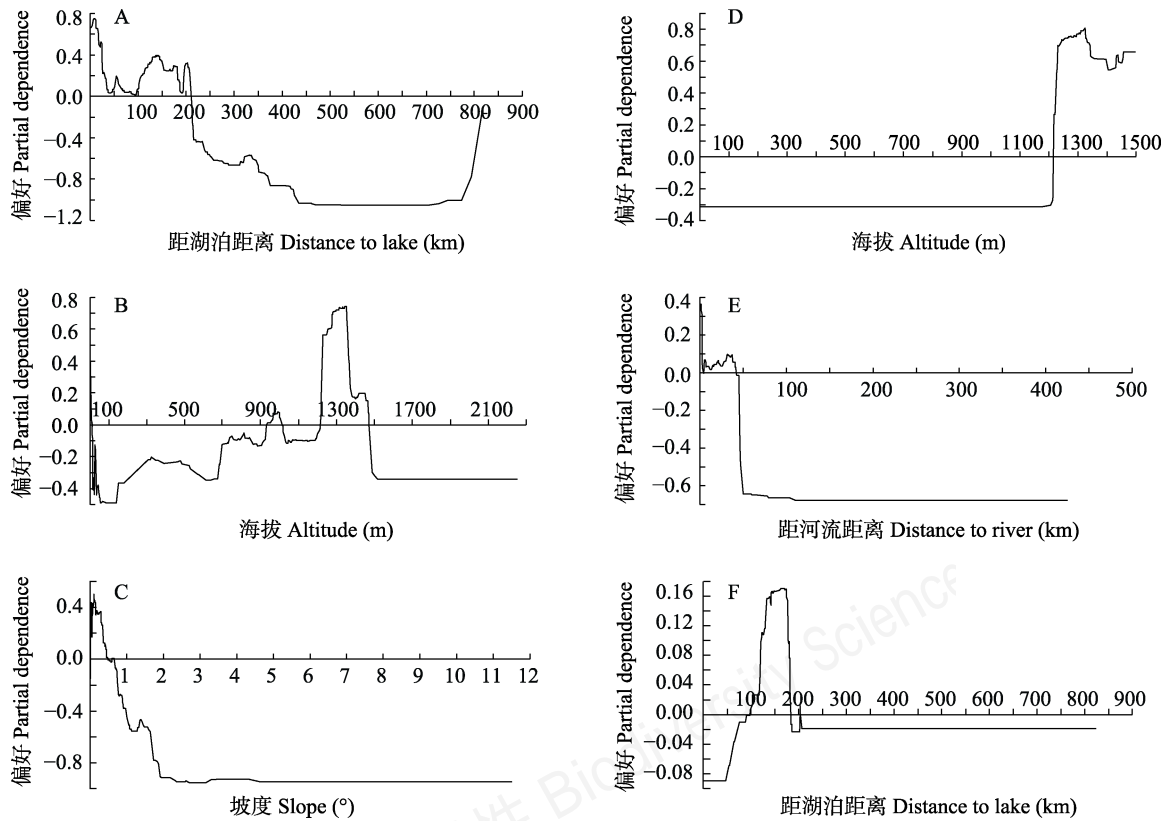


图3 白枕鹤整条迁徙路线(A–C)和滦河上游区域(D–F)最重要迁徙停歇地选择的主要环境因子响应曲线  
Fig. 3 Environmental factor response curves for the selection of migration route (A–C) and the Luan River upper reaches staging area of white-naped crane

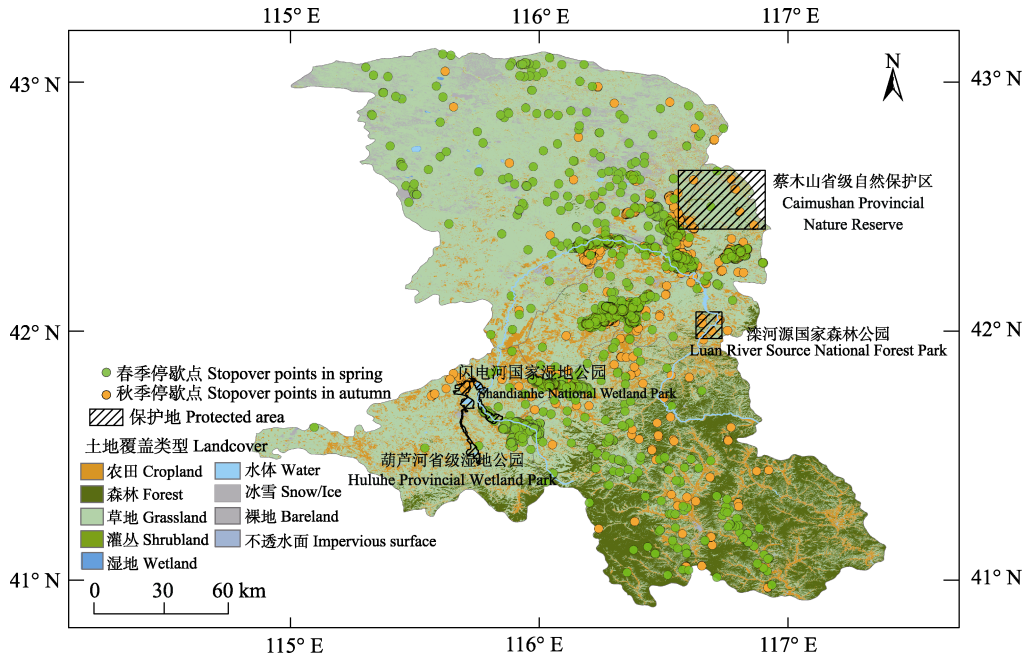


图4 滦河上游区域白枕鹤停歇点分布和现有保护地

Fig. 4 Distribution of staging points of white-naped crane and protected area at the Luan River upper reaches staging area

## 2.4 保护空缺

滦河上游(沽源-正蓝旗-多伦)区域内现有四处保护地(图4), 分别是闪电河国家湿地公园、滦河源国家森林公园、葫芦河省级湿地公园、蔡木山省级自然保护区。白枕鹤春季迁徙在此处的停歇位点共有34,227个, 而在保护区内的位点只有196个(0.57%); 秋季迁徙在此处的停歇位点有12,653个, 在保护区内的位点只有207个(1.63%)(图4)。

## 3 讨论

### 3.1 春秋迁徙时间差异

我们的研究表明白枕鹤春季迁徙持续时间平均52天、秋季迁徙平均32天, 春季迁徙时间长于秋季。这与Kölzsch等(2016)、Deng等(2019)的研究结果一致。他们发现一些长距离迁徙水鸟春季迁徙时间长于秋季, 甚至是秋季迁徙持续时间的两倍, 主要是因为在中途停歇地停留的时间不同。白枕鹤西部种群在春季迁徙途中停歇时间约42天, 秋季约27天。在春季迁徙时途中选择的停歇地较少, 有些个体只选择滦河上游区域长时间停留。滦河上游是白枕鹤西部种群停留时间最长的迁徙停歇地。白枕鹤在此区域春季停留36天左右(图2), 比秋季停留时间长约16天, 与春秋迁徙时间差异一致。因此我

们推断可能是春季在滦河上游区域停留时间长造成了春秋迁徙时间的差异。此外, 不同年龄阶段的个体在迁徙表现上存在一定差异, 如幼鸟的迁徙停歇时间比成鸟长(Monti et al, 2018)。白枕鹤亚成体春季迁徙在滦河上游区域停歇时间约42天, 因此我们推测白枕鹤春季在滦河上游区域停留时间长可能是受亚成体的影响, 亚成体因没有繁殖任务, 春季迁徙时间拖延, 迁徙停歇时间比成鸟更长。

### 3.2 重要迁徙停歇地的选择

对于多数迁徙鸟类来说, 其大部分迁徙时间实际上都花费在中途停歇地, 以获得后续飞行所需能量(Newton, 2008)。此外, 鸟类在进入繁殖地前期会进行能量积累, 以增加进入繁殖地后的繁殖成功率(Prop et al, 2003; Kölzsch et al, 2016)。迁徙停歇地的可利用性对于确定沿迁徙路线分布的停歇地的地理位置以及理解鸟类迁徙策略有重要意义(Giunchi et al, 2019)。本研究发现白枕鹤迁徙期选择滦河上游区域作为其最重要的迁徙停歇地(图1, 图2, 图4), 也是迁徙路径经过滦河上游区域的成鸟进入繁殖地前的最后一个停歇地。

Harris等(2000)对繁殖于俄罗斯达乌尔斯基自然保护区(Daurski Nature Reserve)的白枕鹤进行了卫星跟踪, 发现白枕鹤飞往我国江西鄱阳湖地区越

冬,并且在迁徙途中选择山东省黄河入海口地区、天津与河北交界处以及渤海附近停歇。其中4只在渤海附近停歇时间约占迁徙期时长的70%,仅有1只没有在渤海附近停歇,表明天津东部与渤海相邻区域和黄河三角洲地区是白枕鹤最重要的迁徙停歇地。本研究中的跟踪个体均繁殖于蒙古东部沿河湿地,在迁徙途中也会在天津东部渤海附近和黄河三角洲短时间停留(2–5天),而在滦河上游区域停留时间最长。由此推测白枕鹤的繁殖地不同可能造成迁徙途中最重要停歇地的差异。此外迁徙途中停歇地的质量也会影响鸟类的迁徙停歇地选择和停留时间(Nilsson et al, 2013),停歇地植被类型、农业种植结构、湿地湖泊水位这些环境因素变化都可能导致栖息地质量改变(Orellana-Macías et al, 2020)。由此我们推测滦河上游区域是白枕鹤西部种群受停歇地质量影响而选择的一处更适宜的停歇地。

白枕鹤迁徙途中适宜的栖息地数量和类型影响其迁徙路线的选择(Fujita et al, 2004)。栖息地选择模型结果显示白枕鹤选择滦河上游作为其停歇地,并且是最重要停歇地,可能是该区域距河流较近(< 70 km, 图3E),满足白枕鹤对栖息地水源条件的需求,同时也为其提供了夜栖地。白枕鹤在迁徙途中偏好选择的海拔在1,200–1,500 m的区域(图3B)就是滦河上游停歇地(图3D),说明了滦河上游区域在整条迁徙路线上的重要性。此外这一区域不仅拥有较多湿地和水体,还有大量的草地和部分农田(附录5),属于典型的农牧交错带(翟夏杰, 2018)。草地和农田可以给白枕鹤提供丰富的食物资源。通过实地调查发现沽源–正蓝旗–多伦县主要种植燕麦(*Avena sativa*)、玉米(*Zea mays*)和莜麦(*Avena chinensis*),农田和草地为白枕鹤提供了日间活动和觅食地,河湖边湿地为夜栖地。

### 3.3 重要停歇地保护建议

当前滦河上游(沽源–正蓝旗–多伦县境内)虽已有四处保护地(图4),但是46,000多个停歇位点中超过98%的位点不在保护地内,说明这些保护地未能覆盖白枕鹤在此区域停歇的主要范围,存在区域重要性和现有保护地设置状况不匹配的问题。候鸟集中分布区域如果保护力度不够更易出现盗猎现象。对于白枕鹤西部种群来说,在滦河上游区域停歇同时也存在一定风险。候鸟依赖繁殖地、迁徙停歇地和越冬地维持其完整生活史,任何一个区域的栖息

地丧失或退化都可能对迁徙活动带来致命影响,维持迁徙停歇地栖息环境质量是维持种群稳定的关键(Hostetler et al, 2015; Xu et al, 2019)。因此,我们建议将滦河上游作为一个整体,作为重要生态区域加强保护和监管力度,维护白枕鹤栖息地质量,并作为重要保护地纳入保护管理体系,在各地生态红线的划定上予以充分考虑。如能规划建立跨省区的滦河上游国家公园,实现内蒙古和河北省的保护地跨省区管理或为更好的选择。

**致谢:**感谢国家林业和草原局、Whitley Fund for Nature给予的资助,感谢北京林业大学研究生王子建和蒙古鸟类保护中心Bundaa先生参与部分野外工作,感谢中国科学院动物研究所李欣海老师在数据分析上予以的指点。

### 参考文献

- Barron DG, Brawn JD, Weatherhead PJ (2010) Meta-analysis of transmitter effects on avian behaviour and ecology. *Methods in Ecology & Evolution*, 1, 180–187.
- Bridge SE, Thorup K, Bowlin SM, Chilson BP, Diehl HR, Fléron WR, Hartl P, Kays R, Kelly FJ, Robinson DW, Wikelski M (2011) Technology on the move: Recent and forthcoming innovations for tracking migratory birds. *BioScience*, 61, 689–698.
- Deng LB (2012) Research on forest park tourism development based on SWOT analysis: A case study of Luanheyuan National Forest Park in Inner Mongolia. *Journal of Central South University of Forestry & Technology (Social Sciences)*, 6(3), 16–19. (in Chinese) [邓立斌 (2012) 基于SWOT分析的森林公园旅游开发研究——以内蒙古滦河源国家森林公园为例. *中南林业科技大学学报(社会科学版)*, 6(3), 16–19.]
- Deng XQ, Zhao QS, Fang L, Xu ZG, Wang X, He HR, Cao L, Fox AD (2019) Spring migration duration exceeds that of autumn migration in Far East Asian greater white-fronted geese (*Anser albifrons*). *Avian Research*, 10, 19.
- Dokter AM, Farnsworth A, Fink D, Ruiz-Gutierrez V, Hochachka WM, La Sorte FA, Robinson OJ, Rosenberg KV, Kelling S (2018) Seasonal abundance and survival of North America's migratory avifauna determined by weather radar. *Nature Ecology & Evolution*, 2, 1603–1609.
- Fiedler W (2009) New technologies for monitoring bird migration and behaviour. *Ringling & Migration*, 24, 175–179.
- Fujita GO, Guan HL, Ueta M, Goroshko O, Krever V, Ozaki K, Mita N, Higuchi H (2004) Comparing areas of suitable habitats along travelled and possible shortest routes in



- migration of white-naped cranes *Grus vipio* in East Asia. *Ibis*, 146, 461–474.
- Gilbert M, Buuveibaatar B, Fine AE, Jambal L, Strindberg S (2016) Declining breeding populations of white-naped cranes in Eastern Mongolia, a ten-year update. *Bird Conservation International*, 26, 490–504.
- Giunchi D, Baldaccini NE, Lenzoni A, Luschi P, Sorrenti M, Cerritelli G, Vanni L (2019) Spring migratory routes and stopover duration of satellite-tracked Eurasian teals *Anas crecca* wintering in Italy. *Ibis*, 161, 117–130.
- Guo YM, He FQ (2017) Preliminary results of satellite tracking on Ordos demoiselle cranes. *Chinese Journal of Wildlife*, 38, 141–143. (in Chinese with English abstract) [郭玉民, 何芬奇 (2017) 鄂尔多斯蓑羽鹤迁徙线路初探. *野生动物学报*, 38, 141–143.]
- Harris J, Su LY, Higuchi H, Ueta M, Zhang ZW, Zhang YY, Ni XJ (2000) Migratory stopover and wintering locations in eastern China used by white-naped cranes *Grus vipio* and hooded cranes *G. monacha* as determined by satellite tracking. *Forktail*, 16, 93–99.
- Higuchi H, Ozaki K, Fujita GO, Minton J, Ueta M, Soma M, Mita N (1996) Satellite tracking of white-naped crane migration and the importance of the Korean demilitarized zone. *Conservation Biology*, 10, 806–812.
- Higuchi H, Pierre JP, Krever V, Andronov V, Fujita GO, Ozaki K, Goroshko O, Ueta M, Smirensky S, Mita N (2004) Using a remote technology in conservation: Satellite tracking white-naped cranes in Russia and Asia. *Conservation Biology*, 18, 136–147.
- Hostetler JA, Sillett TS, Marra PP (2015) Full-annual-cycle population models for migratory birds. *The Auk*, 132, 433–449.
- Kölzsch A, Müskens GJDM, Kruckenberg H, Glazov P, Weinzierl R, Nolet BA, Wikelski M (2016) Towards a new understanding of migration timing: Slower spring than autumn migration in geese reflects different decision rules for stopover use and departure. *Oikos*, 125, 1496–1507.
- Ma ZJ (2009) Research methods and progress of bird migration. *Bulletin of Biology*, 44(3), 5–9. (in Chinese) [马志军 (2009) 鸟类迁徙的研究方法和研究进展. *生物学通报*, 44(3), 5–9.]
- Mi CR, Møller AP, Guo YM (2018) Annual spatio-temporal migration patterns of hooded cranes wintering in Izumi based on satellite tracking and their implications for conservation. *Avian Research*, 9, 23.
- Monti F, Grémillet D, Sforzi A, Dominici JM, Bagur RT, Navarro AM, Fusani L, Klaassen RHG, Alerstam T, Duriez O (2018) Migration distance affects stopover use but not travel speed: Contrasting patterns between long- and short-distance migrating ospreys. *Journal of Avian Biology*, 49, e01839.
- Newton I (2008) *Migration Ecology of Birds*. Academic Press, London.
- Nilsson C, Klaassen RH, Alerstam T (2013) Differences in speed and duration of bird migration between spring and autumn. *The American Naturalist*, 181, 837–845.
- Orellana-Macías JM, Bautista LM, Merchán D, Causapé J, Alonso JC (2020) Shifts in crane migration phenology associated with climate change in southwestern Europe. *Avian Conservation and Ecology*, 15, 16.
- Panuccio M, Dell’Omo G, Bogliani G, Catoni C, Sapir N (2019) Migrating birds avoid flying through fog and low clouds. *International Journal of Biometeorology*, 63, 231–239.
- Prop J, Black JM, Shimmings P (2003) Travel schedules to the high arctic: Barnacle geese trade-off the timing of migration with accumulation of fat deposits. *Oikos*, 103, 403–414.
- Qian FW (2005) Investigation on the status of crane conservation in China. *Forest & Humankind*, (5), 31–38. (in Chinese) [钱法文 (2005) 中国鹤类保护现状调查. *森林与人类*, (5), 31–38.]
- Sergio F, Tavecchia G, Tanferna A, Blas J, Blanco G, Hiraldo F (2019) When and where mortality occurs throughout the annual cycle changes with age in a migratory bird: Individual vs population implications. *Scientific Reports*, 9, 17352.
- Si YL, Xin QC, Prins HHT, de Boer WF, Gong P (2015) Improving the quantification of waterfowl migration with remote sensing and bird tracking. *Science Bulletin*, 60, 1984–1993.
- Wang XP, Yu SL, Fang WW (2012) The protected values and effective managed approach for Caimushan Reserve in Duolun County, Inner Mongolia Autonomous Region. *Beijing Agriculture*, 27, 109–111. (in Chinese with English abstract) [王献溥, 于顺利, 方伟伟 (2012) 内蒙古多伦县蔡木山保护区的保护价值和有效管理途径. *北京农业*, 27, 109–111.]
- Wei FW, Feng ZJ, Wang ZW (1998) Review of habitat selection by wildlife. *Chinese Journal of Zoology*, 33(4), 48–52. (in Chinese) [魏辅文, 冯祚建, 王祖望 (1998) 野生动物对生境选择的研究概况. *动物学杂志*, 33(4), 48–52.]
- Wu HF, Jin JF, Batbayar N, Li FS, Ding CQ (2018) Wintering home range variation of white-naped cranes *Grus vipio* and its correlation with water level and temperature in Poyang Lake. *Chinese Journal of Zoology*, 53, 497–506. (in Chinese with English abstract) [吴海峰, 金杰锋, Nyambayar Batbayar, 李凤山, 丁长青 (2018) 鄱阳湖越冬白枕鹤活动区面积与水位和气温的关系. *动物学杂志*, 53, 497–506.]
- Wu HQ, Yang XJ, Yang JX (2008) Review of satellite tracking in bird migratory studies. *Zoological Research*, 29, 346–352. (in Chinese with English abstract) [伍和启, 杨晓君, 杨君兴 (2008) 卫星跟踪技术在候鸟迁徙研究中的应用. *动物学研究*, 29, 346–352.]
- Xu YJ, Si YL, Takekawa J, Liu Q, Prins HHT, Yin SL, Prosser

DJ, Gong P, De Boer WF (2019) A network approach to prioritize conservation efforts for migratory birds. *Conservation Biology*, 34, 416–426.

Zhai XJ (2018) Study on the Functional Characteristics and Evolution of the Main Ecosystems in the Agro-pastoral Ecotone. PhD dissertation, China Agricultural University,

Beijing. (in Chinese with English abstract) [翟夏杰 (2018) 农牧交错带主要生态系统的功能特征及演变研究. 博士学位论文, 中国农业大学, 北京.]

(责任编辑: 丁平 责任编辑: 闫文杰)

## 附录 Supplementary Material

### 附录1 白枕鹤GPS-GSM跟踪数据信息

Appendix 1 The GPS-GSM tracking data information of white-naped crane  
<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2020100-1.pdf>

### 附录2 白枕鹤迁徙路线和滦河上游停歇地选择模型所选环境变量的描述

Appendix 2 Description of environmental variables used in the selection model of migration route and the Luan River upper reaches staging area of white-naped crane  
<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2020100-2.pdf>

### 附录3 白枕鹤迁徙路线选择模型的环境因子重要值排序(random forest和TreeNet模型的均值)

Appendix 3 Permutation importance of environmental variables in the selection model of migration route of white-naped crane (Mean of random forest and TreeNet models)  
<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2020100-3.pdf>

### 附录4 白枕鹤滦河上游区域停歇地选择模型的环境因子重要值排序(random forest和TreeNet模型的均值)

Appendix 4 Permutation importance of environmental variables in the selection model of the Luan River upper reaches staging area of white-naped crane (Mean of random forest and TreeNet models)  
<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2020100-4.pdf>

### 附录5 白枕鹤迁徙路线选择模型和滦河上游停歇地选择模型的环境因子响应曲线

Appendix 5 Environmental factor response curves for the selection of migration route and the Luan River upper reaches staging area of white-naped crane  
<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2020100-5.pdf>

郎雪敏, Gankhuyag Purev-Ochir, Oyunchimeg Terbish, Dashdorj Khurelbaatar, Baasansuren Erdenechimeg, Amarkhuu Gungaa, 宓春荣, 郭玉民 (2020) 滦河上游——白枕鹤西部种群的重要停歇地. 生物多样性, 28, 1213–1221. <http://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2020100>

附录1 白枕鹤GPS-GSM跟踪数据信息

Appendix 1 The GPS-GSM tracking data information of white-naped crane

个体编号 ID	跟踪起始时间 Start date	数据截止时间 End date	年龄 Age	捕捉位置(纬度\经度) Location (Latitude\Longitude)	采集频率 Frequency	位点数 Points	2017秋季 2017 Autumn	2018春季 2018 Spring	2018秋季 2018 Autumn	2019春季 2019 Spring
23	2017/7/19	2019/5/12	幼	49.42° N 113.25° E	*	4,147	+	-	+	-
24	2017/7/22	2018/4/11	幼	49.16° N 112.79° E	1 h	3,872	+	-	-	-
25	2017/7/22	2019/5/12	幼	49.16° N 112.79° E	*	7,834	+	+	+	+
26	2017/7/22	2019/5/12	幼	49.34° N 113.63° E	*	6,862	+	+	-	+
27	2017/7/24	2019/4/20	幼	49.52° N 114.65° E	*	6,368	+	+	-	+
29	2017/7/28	2019/5/12	幼	48.27° N 114.95° E	*	6,387	+	+	+	+
30	2017/7/29	2019/5/12	幼	48.02° N 114.29° E	*	7,671	+	+	+	+
31	2017/7/29	2017/11/24	幼	48.01° N 114.20° E	1 h	2,315	+	-	-	-
32	2017/7/29	2019/5/12	幼	48.01° N 114.20° E	*	5,395	+	+	+	+
36	2018/7/10	2019/5/9	成	47.78° N 112.63° E	*	4,091	-	-	+	+
37	2018/7/10	2019/5/12	幼	48.25° N 113.21° E	*	4,889	-	-	+	+
38	2018/7/11	2019/5/12	成	49.17° N 112.75° E	*	3,661	-	-	+	+
39	2018/7/11	2019/5/12	成	49.17° N 112.75° E	1 h	6,982	-	-	+	+
40	2018/7/11	2019/5/12	成	49.10° N 112.77° E	1 h	7,835	-	-	+	+
41	2018/7/11	2019/5/12	幼	49.10° N 112.77° E	1 h	7,844	-	-	+	+
42	2018/7/11	2019/5/12	成	49.39° N 112.26° E	1 h	6,861	-	-	+	+
44	2018/7/13	2019/5/12	成	49.10° N 112.51° E	1 h	7,304	-	-	+	+
45	2018/7/13	2019/5/12	成	49.10° N 112.77° E	1 h	7,040	-	-	+	+



郎雪敏, Gankhuyag Purev-Ochir, Oyunchimeg Terbish, Dashdorj Khurelbaatar, Baasansuren Erdenechimeg, Amarkhuu Gungaa, 宓春荣, 郭玉民 (2020) 滦河上游——白枕鹤西部种群的重要停歇地. 生物多样性, 28, 1213–1221. <http://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2020100>

个体编号 ID	跟踪起始时间 Start date	数据截止时间 End date	年龄 Age	捕捉位置(纬度\经度) Location (Latitude\Longitude)	采集频率 Frequency	位点数 Points	2017秋季 2017 Autumn	2018春季 2018 Spring	2018秋季 2018 Autumn	2019春季 2019 Spring
46	2018/7/17	2019/5/12	幼	49.51° N 114.62° E	1 h	6,838	–	–	+	+
47	2018/7/17	2019/5/12	幼	49.51° N 114.62° E	1 h	7,113	–	–	+	+
48	2018/7/18	2019/5/12	成	49.49° N 114.64° E	1 h	6,601	–	–	+	+
49	2018/7/19	2019/5/12	成	49.55° N 114.66° E	*	6,222	–	–	+	+
50	2018/7/20	2019/5/12	成	49.56° N 114.60° E	1 h	6,744	–	–	+	+
51	2018/7/20	2019/5/12	成	49.56° N 114.60° E	1 h	6,667	–	–	+	+
52	2018/7/21	2019/5/12	成	49.55° N 114.51° E	1 h	6,608	–	–	+	+
53	2018/7/23	2019/5/12	幼	49.40° N 114.43° E	*	6,000	–	–	+	+
54	2018/7/23	2019/5/12	成	49.17° N 112.75° E	1 h	7,199	–	–	+	+
55	2018/7/24	2019/5/12	幼	48.72° N 111.98° E	1 h	6,903	–	–	+	+
56	2018/7/24	2019/5/12	成	48.71° N 111.94° E	1 h	6,428	–	–	+	+
57	2018/7/24	2019/4/25	成	48.71° N 111.94° E	*	5,706	–	–	+	+
58	2018/7/24	2019/5/12	成	48.71° N 111.94° E	1 h	7,214	–	–	+	+
59	2018/7/24	2019/5/12	成	48.71° N 111.94° E	*	5,874	–	–	+	+
61	2018/7/24	2018/11/16	成	48.71° N 111.94° E	1 h	2,969	–	–	–	+
62	2018/7/24	2019/5/12	幼	47.79° N 112.33° E	1 h	7,127	–	–	+	+
63	2018/7/26	2019/5/12	幼	47.80° N 112.70° E	1 h	7,170	–	–	+	+
64	2018/7/25	2019/5/12	幼	47.80° N 112.70° E	1 h	7,130	–	–	+	+
65	2018/7/27	2019/5/12	幼	48.01° N 113.38° E	1 h	6,996	–	–	+	+
66	2018/7/27	2019/5/12	幼	48.01° N 113.38° E	*	5,918	–	–	+	+

郎雪敏, Gankhuyag Purev-Ochir, Oyunchimeg Terbish, Dashdorj Khurelbaatar, Baasansuren Erdenechimeg, Amarkhuu Gungaa, 宓春荣, 郭玉民 (2020) 滦河上游——白枕鹤西部种群的重要停歇地. 生物多样性, 28, 1213–1221. <http://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2020100>

个体编号 ID	跟踪起始时间 Start date	数据截止时间 End date	年龄 Age	捕捉位置(纬度\经度) Location (Latitude\Longitude)	采集频率 Frequency	位点数 Points	2017秋季 2017 Autumn	2018春季 2018 Spring	2018秋季 2018 Autumn	2019春季 2019 Spring
67	2018/7/27	2019/5/12	幼	48.03° N 113.67° E	1 h	6,964	–	–	+	+
68	2018/7/31	2019/5/12	幼	48.01° N 114.29° E	1 h	2,524	–	–	–	+
69	2018/7/31	2019/5/12	幼	48.01° N 114.29° E	1 h	2,023	–	–	–	+
70	2018/8/3	2019/5/12	幼	47.00° N 110.01° E	1 h	6,678	–	–	+	+
71	2018/8/3	2019/5/12	幼	47.00° N 110.01° E	1 h	6,774	–	–	+	+
72	2018/8/3	2019/5/12	幼	47.00° N 110.01° E	1 h	6,784	–	–	+	+
73	2018/8/9	2019/5/12	幼	47.84° N 104.30° E	*	5,541	–	–	+	+
74	2018/8/9	2019/5/5	幼	47.84° N 104.33° E	*	6,277	–	–	+	+

“+”代表当年数据完整, “–”代表当年没有数据或数据缺失、不完整。少数个体的跟踪数据在一段时间内采集频率为2、3、6、12 h一个位点, 用“\*”表示, 不代表迁徙数据缺失。

郎雪敏, Gankhuyag Purev-Ochir, Oyunchimeg Terbish, Dashdorj Khurelbaatar, Baasansuren Erdenechimeg, Amarkhuu Gungaa, 宓春荣, 郭玉民 (2020) 滦河上游——白枕鹤西部种群的重要停歇地. 生物多样性, 28, 1213–1221. <http://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2020100>

附录2 白枕鹤迁徙路线和滦河上游停歇地选择模型所选环境变量的描述

Appendix 2 Description of environmental variables used in the selection model of migration route and the Luan River upper reaches staging area of white-naped crane

环境图层 Environmental layers	描述 Description	年份 Year	数据来源 Data sources
Landcover	土地覆盖	2017	<a href="http://data.ess.tsinghua.edu.cn/">http://data.ess.tsinghua.edu.cn/</a>
Distance to river	距河流的距离(m)	2018	<a href="http://www.naturalearthdata.com/">http://www.naturalearthdata.com/</a>
Distance to lake	距湖泊的距离(m)	2018	<a href="http://www.naturalearthdata.com/">http://www.naturalearthdata.com/</a>
HII	人为干扰	2005	<a href="https://sedac.ciesin.columbia.edu/data/">https://sedac.ciesin.columbia.edu/data/</a>
Altitude	海拔(m)	2000	<a href="http://www.worldclim.org">http://www.worldclim.org</a>
Slope	坡度(°)	2000	<a href="http://www.worldclim.org">http://www.worldclim.org</a>
Aspect	坡向	2000	<a href="http://www.worldclim.org">http://www.worldclim.org</a>
Distance to road	距公路距离(m)	2018	<a href="http://www.naturalearthdata.com">http://www.naturalearthdata.com</a>

郎雪敏, Gankhuyag Purev-Ochir, Oyunchimeg Terbish, Dashdorj Khurelbaatar, Baasansuren Erdenechimeg, Amarkhuu Gungaa, 宓春荣, 郭玉民 (2020) 滦河上游——白枕鹤西部种群的重要停歇地. 生物多样性, 28, 1213–1221. <http://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2020100>

附录3 白枕鹤迁徙路线选择模型的环境因子重要值排序(random forest和TreeNet模型的均值)

Appendix 3 Permutation importance of environmental variables in the selection model of migration route of white-naped crane (Mean of random forest and TreeNet models)

环境因子 Variable	相对重要值 Score
距湖泊距离 Distance to lake	100
海拔 Altitude	71.58
坡度 Slope	56.1
距河流距离 Distance to river	50.18
土地覆盖 Landcover	34.58
距公路距离 Distance to road	23.49
人为干扰 Human influence index (HII)	22.73
坡向 Aspect	15.82

郎雪敏, Gankhuyag Purev-Ochir, Oyunchimeg Terbish, Dashdorj Khurelbaatar, Baasansuren Erdenechimeg, Amarkhuu Gungaa, 宓春荣, 郭玉民 (2020) 滦河上游——白枕鹤西部种群的重要停歇地. 生物多样性, 28, 1213–1221. <http://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2020100>

附录4 白枕鹤滦河上游区域停歇地选择模型的环境因子重要值排序(random forest和TreeNet模型的均值)  
Appendix 4 Permutation importance of environmental variables in the selection model of the Luan River upper reaches staging area of white-naped crane (Mean of random forest and TreeNet models)

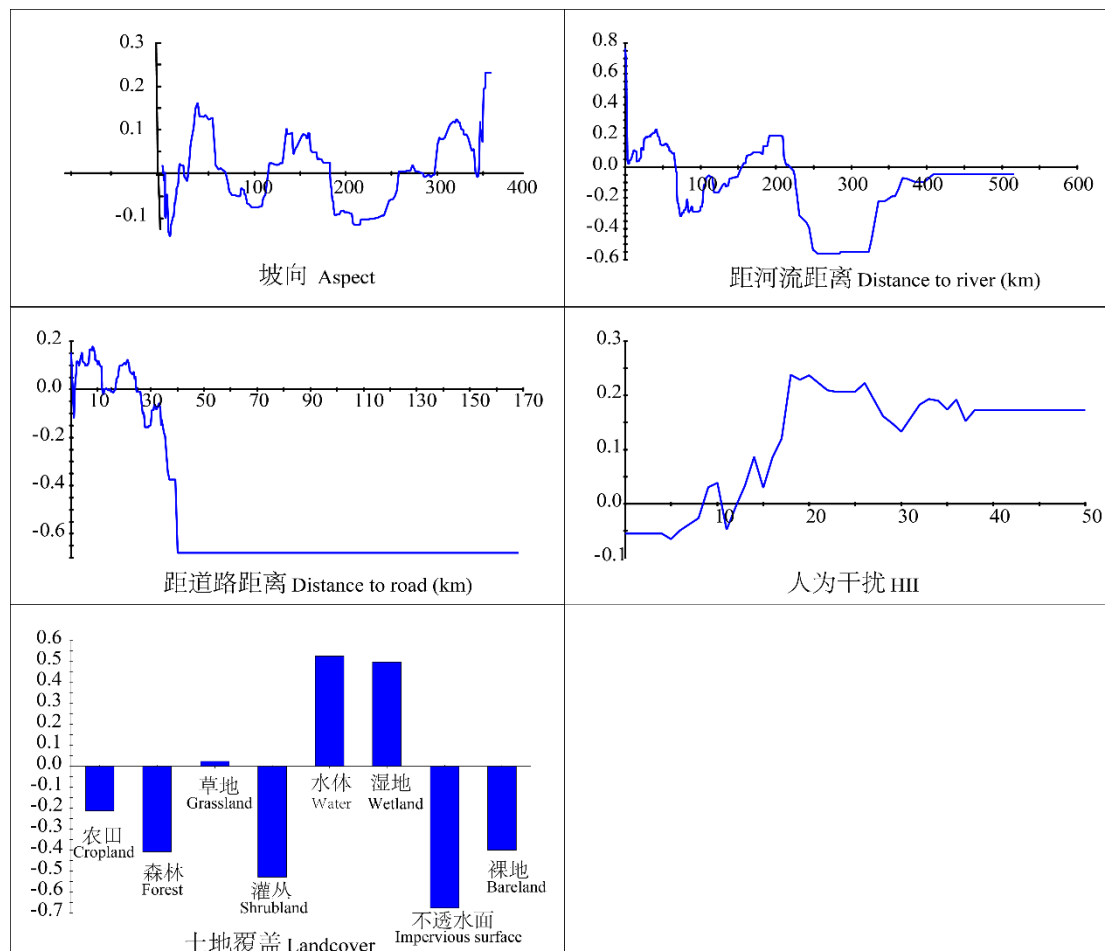
环境因子 Variable	相对重要值 Score
海拔 Altitude	100
距河流距离 Distance to river	68.73
距湖泊距离 Distance to lake	40.70
坡度 Slope	29.27
坡向 Aspect	16.42
土地覆盖 Landcover	16.42
距公路距离 Distance to road	15.22
人为干扰 Human influence index (HII)	7.35

郎雪敏, Gankhuyag Purev-Ochir, Oyunchimeg Terbish, Dashdorj Khurelbaatar, Baasansuren Erdenechimeg, Amarkhuu Gungaa, 宓春荣, 郭玉民 (2020) 滦河上游——白枕鹤西部种群的重要停歇地. 生物多样性, 28, 1213–1221. <http://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2020100>

附录5 白枕鹤迁徙路线选择模型和滦河上游停歇地选择模型的环境因子响应曲线

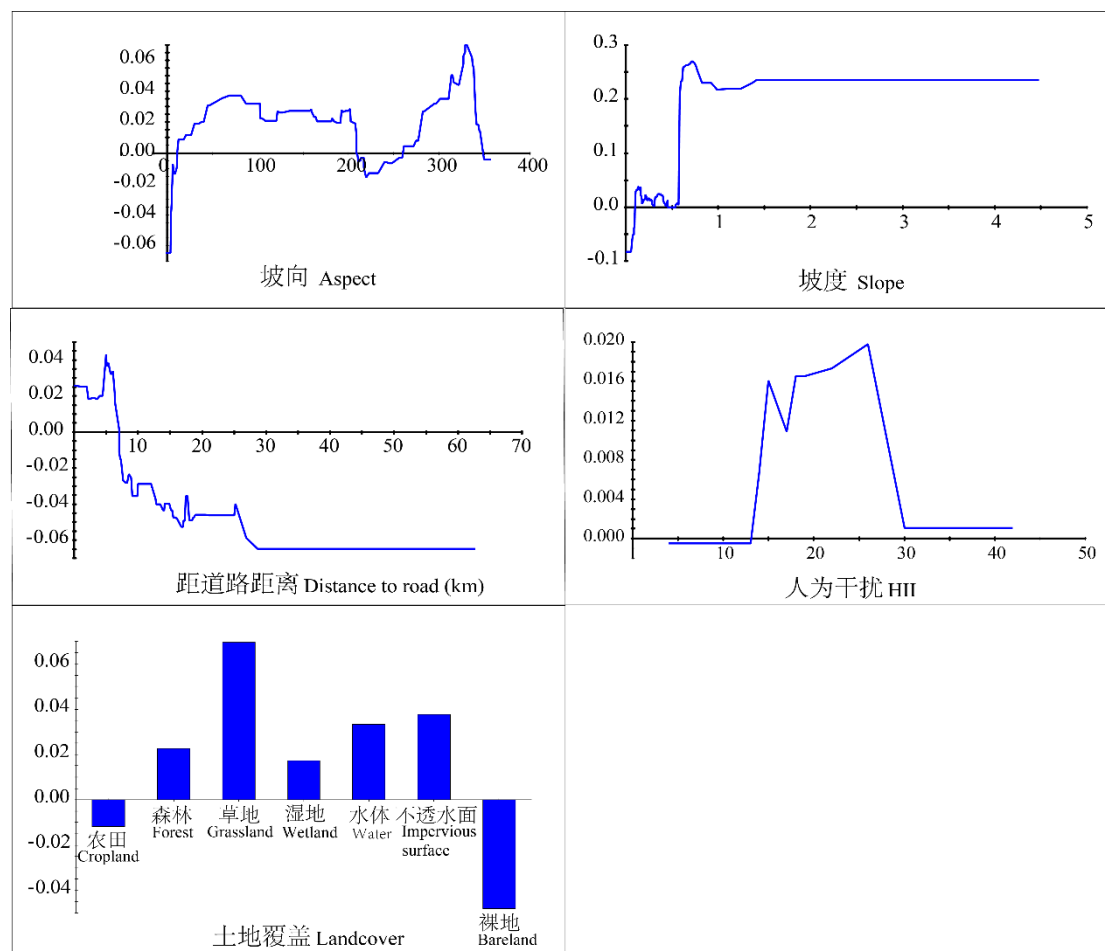
Appendix 5 Environmental factor response curves for the selection of migration route and the Luan River upper reaches staging area of white-naped crane

A 迁徙路线选择模型环境因子响应曲线





B 滦河上游停歇地选择模型的环境因子响应曲线





•研究报告•

# 榕小蜂温度耐受性及其对种间共存关系的影响

陈欢欢<sup>1,2</sup> 李竹梅<sup>1</sup> 唐利洲<sup>1\*</sup>

1 (曲靖师范学院云南高原生物资源保护与利用研究中心/生物资源与食品工程学院/云南省高校云贵高原动植物多样性及生态适应性进化重点实验室, 云南曲靖 655011)

2 (中国科学院西双版纳热带植物园综合保护中心, 云南勐腊 666303)

**摘要:** 全球已知有约800种榕属(*Ficus*)植物, 主要分布在热带, 部分种类延伸至亚热带地区。温度是限制榕-蜂共生系统分布北界的主要因素, 也显著影响榕树及其榕小蜂的繁殖成功, 其中榕小蜂对温度的响应更加敏感。榕小蜂只有在一定的温度范围内才能保持正常的生理机能, 其对温度耐受能力直接影响榕果内小蜂种群数量和群落内种间关系。然而目前对榕小蜂温度耐受性的研究尚少, 榕小蜂的温度耐受能力如何影响榕果内小蜂的共存关系还未见报道。本文研究了分布于西双版纳的2种雌雄同株和1种雌雄异株榕树果内传粉榕小蜂和非传粉小蜂的温度耐受能力。结果表明: 3种传粉榕小蜂对高温的耐受性极差, 相对于雌雄同株的高榕(*F. altissima*)和聚果榕(*F. racemosa*)传粉榕小蜂, 雌雄异株的鸡嗉子榕(*F. semicordata*)传粉榕小蜂对低温有增强的耐受趋势。聚果榕小蜂群落结构显示: 在适宜其生长的西双版纳地区, 传粉榕小蜂的数量占绝对优势, 在温度较低的季节其数量显著减少; 而非传粉榕小蜂呈相反模式, 较强的温度耐受能力使其在低温的雾凉季维持了较高的种群数量。鸡嗉子榕果内非传粉小蜂 *Sycosapter trifemmensis* 相对于 *Philotrypesis dunia* 有更强的温度耐受能力, 在种群数量和种间关系上有更多的竞争优势及数量。榕小蜂的温度耐受性差异在物种分布、种间关系的维持和共存上起了重要作用, 本研究结果为阐明榕小蜂种间共存的维持机制提供了科学依据。

**关键词:** 榕小蜂; 生理特性; 温度耐受性; 群落动态

## Effects of fig wasp temperature tolerance on interspecific coexistence

Huanhuan Chen<sup>1,2</sup>, Zhumei Li<sup>1</sup>, Lizhou Tang<sup>1\*</sup>

1 Center for Yunnan Plateau Biological Resources Protection and Utilization/College of Biological Resource and Food Engineering/Key Laboratory of Yunnan Province University of the Diversity and Ecological Adaptive Evolution for Animals and Plants on Yungui Plateau, Qujing Normal University, Qujing, Yunnan 655011

2 Center for Integrative Conservation, Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Mengla, Yunnan 666303

**Abstract:** There are about 800 species of fig trees in the world, which are mainly distributed in tropics, some species extend to subtropics. Fig trees rely on agaonid fig wasps to pollinate and are also exploited by some non-pollinating fig wasps. Fig wasps depend heavily on temperature who can only maintain normal physiological functions within a certain temperature range that is more sensitive than fig trees. Temperature directly affects the fig wasp's abundance and interspecific relationships. However, lack of research leaves a knowledge gap in our understanding of how fig wasp temperature tolerance affects the coexistence of wasps in fig. We conducted the experiment of temperature tolerance on six species of fig wasps from monocious *Ficus altissima* and *F. racemosa*, and dioecious *F. semicordata* in Xishuangbanna. Our results show that high temperature tolerance of all pollinating fig wasps was low, while the tolerance of *Ceratosolen graveleyi* on *F. semicordata* to low temperature was enhanced. When looking at fig wasp community composition on *F. racemosa*, the pollinating fig wasp are dominant species, but the population was decreased significantly in low temperature seasons in Xishuangbanna. While non-pollinating fig wasps showed the opposite pattern, which maintained high abundances during the cool-foggy season with low temperature due to greater

收稿日期: 2019-12-04; 接受日期: 2020-02-22

基金项目: 国家自然科学基金(31860620; 31260145)、云南省科技厅项目(2017FG001(-051))和云南省高校滇西昆虫资源保护与利用重点实验室建设项目(云教发[2019]57号)

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

temperature tolerances. On *F. semicordata*, non-pollinating fig wasps *Sycoscapter trifemmensis* had stronger temperature tolerance than *Philotrypesis dunia* so that the former had competitive advantage and large population. Differences in temperature tolerance of fig wasps plays an important role in species distribution, maintaining interspecific relationships and coexistence. Our results provide scientific evidence for understanding fig wasp coexistence.

**Key words:** fig wasp; physiology; temperature tolerance; community dynamic

榕-蜂互惠系统稳定性维持机制一直是研究的热点(Cruaud et al, 2012; Chen et al, 2015, 2018)。榕树与榕小蜂之间稳定的互惠关系是长期进化的结果。榕树与其专一的传粉榕小蜂在繁殖上相互依赖, 构成了生物界最为经典的互惠系统。除了传粉榕小蜂, 榕果内还共生着1-32种不等的非传粉榕小蜂, 构成一个互惠、共存的榕-蜂微生态系统(Peng et al, 2010)。全球已知约800种榕属(*Ficus*)植物的分布局限在热带、亚热带地区(Zhou & Michael, 2003)。已有的研究表明温度限制了榕-蜂互惠系统北界的分布, 榕树及其榕小蜂的繁殖显著受温度影响, 其中榕小蜂对温度的响应更加敏感(Chen et al, 2018)。榕小蜂只有在一定的温度范围内才能保存正常的生理机能(Jevanandam et al, 2013), 传粉榕小蜂羽化后的存活时间对榕-蜂互惠系统的维持有重要的影响。高温可导致榕小蜂死亡, 同时榕小蜂在低温时会进入可恢复的昏迷状态, 但是这个温度对其寄主榕树没有影响。非传粉榕小蜂有更强的生理耐受能力, 因而比传粉榕小蜂有更大的分布范围, 前人的研究发现它们可在无传粉榕小蜂的榕果中发育(Kjellberg et al, 1987; Sutton et al, 2016)。

榕小蜂的温度耐受能力影响其出蜂后的产卵时间, 进而影响榕小蜂在榕果内的种群数量, 且表现出明显的季节性(Warren et al, 2010)。在西双版纳热带地区, 季节性气候变异较大, 干季繁殖种子和传粉榕小蜂更为成功, 雨季则繁殖更多的非传粉小蜂(Peng et al, 2010)。在台北亚热带气候环境中, 小叶榕(*Ficus microcarpa*)夏季结果量大, 传粉榕小蜂种群也最大, 冬季传粉榕小蜂种群最小, 进入春季后种群迅速恢复(Yang et al, 2013)。榕小蜂温度耐受能力直接影响榕果内榕小蜂种群数量和群落内种间关系, 适当的种群大小和错综复杂的种间关系在维系这个共生系统平衡上起了关键的作用(Kerdelhué et al, 2000; 谷海燕和杨大荣, 2003; Xu et al, 2003; Yadav & Borges, 2018)。Warren等(2010)

用生态位模型研究了同时进入榕树*Ficus sycomorus* 榕果内的两种小蜂*Ceratosolen arabicus*和*C. galili*的共存关系, 结果表明尽管二者的分布区存在重叠, 但由于传粉榕小蜂*C. arabicus*对温度有更高的生理耐受能力从而在榕果内有更高的丰富度。West等(1996)的研究发现榕果内非传粉小蜂的种群数量受温度的影响, 温度同时影响非传粉榕小蜂之间的竞争排斥关系。杨大荣等(2000, 2001)对聚果榕(*F. racemosa*)榕果内小蜂群落结构研究发现榕小蜂存在明显的季节性变化。由此可见温度对小蜂群落构成和小蜂共存有直接影响。但由于目前对榕小蜂本身温度耐受性的研究尚少, 温度对榕果内的小蜂数量及其共存关系的影响还未有报道, 截至目前, 仅Jevanandam等(2013)报道过3种雌雄异株榕树*Ficus grossularioides*、*F. fistulosa*、*F. variegata*和1种雌雄同株榕树*F. microcarpa*传粉榕小蜂对高温的耐受能力, 有关传粉榕小蜂对低温的耐受性以及非传粉榕小蜂的温度耐受能力目前则未见报道。相对于雌雄同株的榕树, 雌雄异株榕树更适应分布北缘的环境, 有更广的分布范围(Bain et al, 2014), 常延伸到亚热带地区。这种分布差异是否与不同起源榕树榕果内榕小蜂温度耐受能力不同有关还未有报道。

西双版纳的榕树种类极其丰富, 这里自然分布着81个种(32个雌雄同株, 49个雌雄异株)。为探明温度对该地区榕果内榕小蜂群落构成有何影响, 以及传粉榕小蜂和非传粉榕小蜂在榕果内的共存关系, 本研究选择自然分布于西双版纳的两种雌雄同株榕树高榕(*F. altissima*)、聚果榕(*F. racemosa*)以及一种雌雄异株榕树鸡嗉子榕(*F. semicordata*), 对存在于榕果内的传粉小蜂和非传粉小蜂进行温度耐受性实验, 同时调查统计榕果内的小蜂群落动态, 以期回答如下问题: (1)传粉榕小蜂对温度的耐受能力如何? (2)非传粉榕小蜂对温度的耐受能力如何? (3)榕小蜂的生理耐受能力对榕小蜂群落有哪些影响?

## 2 材料与方法

### 2.1 样地概况

研究样地位于云南省西双版纳傣族自治州中国科学院西双版纳热带植物园及其所在勐仑镇(101°15' E, 21°55' N)周边地区, 样地的平均海拔约600 m。西双版纳位于东南亚热带北缘, 干旱季分明, 降雨主要集中在雨季(5–10月), 旱季为3–4月, 雾凉季从11月到次年2月。属于典型的热带季风型气候, 年平均气温21.8℃, 年平均相对湿度86%, 年降雨量为1,557 mm。其中1月份为最冷月份, 平均气温11.2℃, 4月份最热, 平均气温为33.5℃。图1为实验期间的温度图。

### 2.2 研究材料

高榕为雌雄同株, 是桑科榕属榕亚属(subgen. *Urostigma*)的高大乔木, 主要分布于印度至中国南部、缅甸、印度支那半岛、泰国、印度尼西亚等地区(Zhou & Michael, 2003)。单株树一年内可多次结果, 树内花期大多同步, 但树间花期异步。榕果的发育经历5个时期, 即雌花前期(A期)、雌花期(B期)、间花期(C期)、雄花期(D期)和花后期(E期)。传粉榕小蜂在雌花期进入榕果内产卵, 雄花期从榕果内羽化后出蜂, 继续寻找雌花期榕果。非传粉榕小蜂在果外产卵, 羽化时间与传粉榕小蜂相同。高榕的传粉榕小蜂为*Eupristina altissima*, 高榕榕果内的非传粉榕小蜂丰富, 多达32种。

聚果榕为雌雄同株, 隶属于聚果榕亚属(subgen. *Sycomorus*)。树高可达30 m, 高大乔木, 树

干结果。分布于亚洲热带的大部分地区。其传粉者为*Ceratosolen* sp., 为主动传粉类型。聚果榕中的非传粉榕小蜂包括*Sycophaga testacea*, *S. mayri*, *S. agransensis*, *Apocrypta westwoodi*和*Apocrypta* sp. 等5种。

鸡嗉子榕为雌雄异株, 隶属于聚果榕亚属(subgen. *Sycomorus*)。树高可达15 m。广泛分布于亚洲热带地区。榕果生于老茎上, 果枝下垂至根部或穿入土中, 常见于海拔600–1,600 m的路旁、林缘或沟谷。鸡嗉子榕榕树每年大约能结2–3批果, 一般在温暖季节结果, 树内榕果同步而树间异步。鸡嗉果的传粉榕小蜂为*Ceratosolen graveleyi*, 与之共存的还有4种非传粉榕小蜂, 包括*Sycophaga cunia*, *Sycoscapter trifemmensis*, *Philotrypesis dunia*和*Apocrypta* sp.。

### 2.3 研究方法

#### 2.3.1 榕小蜂生理耐受实验

分别选择3株进入雄花期的高榕、聚果榕和鸡嗉子榕树, 高榕每株随机采集30个榕果, 聚果榕、鸡嗉子榕每株随机采集20个榕果。分装在120目的纱网隔离袋内, 让果内榕小蜂在室温下自然羽化1.5 h进入袋中, 以保证榕小蜂处于相同的年龄阶段以及减少榕小蜂对环境的适应。将羽化后的榕小蜂分装在不同的纱网袋中, 每种小蜂的个体数在10个以上。该实验在Grant GRD1-LH多室温度梯度培养箱中进行, 温度从10–36℃每个梯度温度以2℃ ± 0.5℃递增, 每个梯度下置以PDA培养基以保证培养箱内的相对湿度。将分装好的榕小蜂分别放置于不同的温度梯度室内, 每2 h记录每个温度梯度下榕小蜂的存活情况直至榕小蜂死亡或进入不可逆转的不能移动状态。在温度为36℃时, 每小时对榕小蜂的存活情况进行记录。

#### 2.3.2 自然果收集榕小蜂

从2013年8月到2014年11月对西双版纳的高榕、聚果榕及鸡嗉子榕的物候进行定树、定时系统观测, 每周观察1次。其中高榕12株, 聚果榕23株, 鸡嗉子榕雄树14株。两株树间的距离从数米到数千米。每次观测中, 发现树上有雄花期的果就及时采摘, 每棵树上随机采30个榕果, 每一批榕果的采集在榕果达到D期时的3天内完成。采集的榕果带回实验室单果分装在120筛目(20 cm × 20 cm)的绢纱网中让其自然羽化出蜂, 最后收集每个榕果内羽化出来的榕小

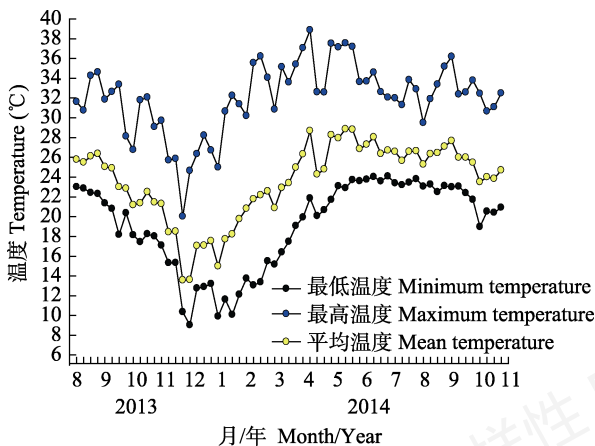


图1 实验期间的最低温度、最高温度和平均温度

Fig. 1 Minimum temperature, maximum temperature and average temperature in the study site at Xishaungbanna during the period of the study



蜂,置于75%的酒精中保存。在实验室内借助Leica S8APO体视显微镜,对高榕、聚果榕以及鸡嗉子榕榕果内的传粉榕小蜂和非传粉榕小蜂进行分类鉴定,并统计每种蜂的个体数量。

### 3 结果

#### 3.1 3种传粉榕小蜂的存活时间

持续记录3种传粉榕小蜂的存活时间,结果表明(图2):在温度达到36℃时,3种传粉榕小蜂的存活时间仅有4 h,温度高于30℃时,3种传粉榕小蜂的寿命均小于24 h。而当温度低于30℃时,高榕传粉榕小蜂的存活时间显著增加,温度为28℃时,其存活时间已达44 h,在温度为16℃时可达150 h之久。之后随着温度的继续降低,高榕传粉榕小蜂的存活时间有所降低,但仍有较长的存活时间。与之相比,聚果榕和鸡嗉子榕传粉榕小蜂的存活时间在14–30℃之间随着温度降低逐步增加,在温度为14℃时二者的存活时间分别为46 h和44 h。随着温度继续降低,聚果榕和鸡嗉子榕传粉榕小蜂的存活时间显著增加,在10℃时分别为94 h和124 h,其中鸡嗉子榕传粉榕小蜂的存活时间增加更为明显。

#### 3.2 聚果榕榕小蜂的存活时间

持续记录聚果榕中的两种非传粉榕小蜂的存活时间,结果显示(图3):在温度大于34℃时,两种非传粉榕小蜂的寿命为16 h;当温度在24–34℃时,*Sycophaga mayri*比*S. testacea*有较长的存活时间,温度为24℃时,*S. mayri*和*S. testacea*的存活时间分别

为76 h和70 h。当温度低于24℃时,*S. testacea*的存活时间则较*S. mayri*更长,两者的存活时间在16℃时均达到最长,*S. mayri*和*S. testacea*的存活时间分别能达到150 h和186 h。当温度为10℃时,两种小蜂处于可恢复的不移动状态,随着低温的持续,榕小蜂则变得丧失生理机能。*S. mayri*和*S. testacea*在温度为10℃时的存活时间分别为136 h和178 h(图3)。

#### 3.3 鸡嗉子榕榕小蜂的存活时间

持续记录鸡嗉子榕中的两种非传粉榕小蜂的存活时间,结果显示(图4):当温度达到36℃时,*S. trifemmensis*与*P. dunia*的存活时间分别为26 h和22 h;在温度为30℃时,两者的存活时间延长至36 h和26 h;在温度为24℃时,*S. trifemmensis*与*P. dunia*的存活时间分别为64 h和56 h。当温度低于24℃时,*S. trifemmensis*的存活时间比*P. dunia*增加更为明显。随着温度继续降低,两种非传粉榕小蜂的存活时间有显著增加的趋势。*S. trifemmensis*的存活时间在10℃时已高达294 h,*P. dunia*的存活时间达224 h(图4)。

#### 3.4 3种榕树榕果内小蜂群落结构特征

共采集高榕榕果183个,收集传粉榕小蜂21,131只。传粉榕小蜂羽化成熟集中在温度较低的月份,1–3月单个榕果内传粉榕小蜂平均为91.1、133.7、169.8只。4–6月榕果内未发现传粉榕小蜂,7、8、9、11月份,传粉榕小蜂重新出现,单果内传粉榕小蜂数量平均为81.4、180、209.4、39.6只。

共采集聚果榕榕果173个,收集传粉榕小蜂133,009只。样树上除了1月份没有收集到传粉榕小蜂外,其余月份均有传粉榕小蜂活动。4–9月单果传

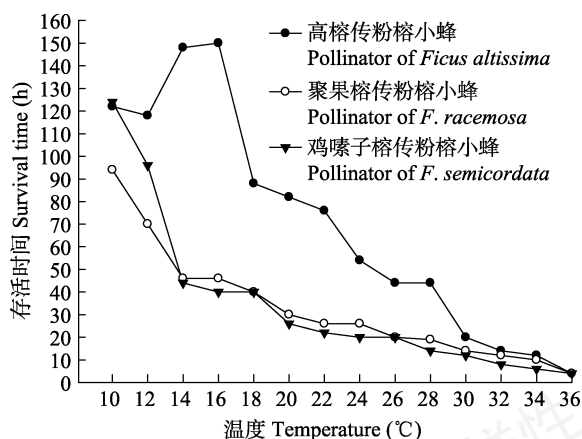


图2 高榕、聚果榕、鸡嗉子榕中传粉榕小蜂在不同温度下的存活时间

Fig. 2 Pollinator lifespan of *Ficus altissima*, *F. racemosa* and *F. semicordata* at different temperature

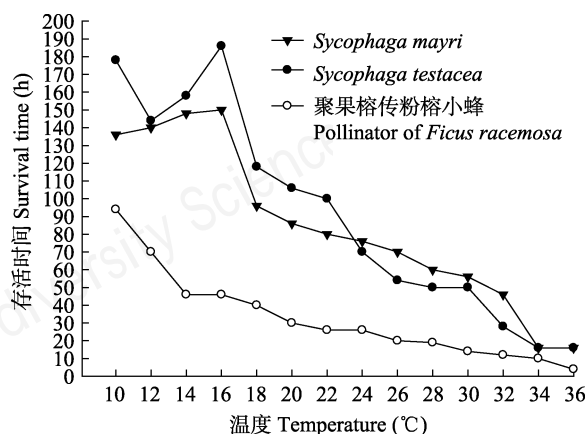


图3 聚果榕榕小蜂在不同温度下的存活时间

Fig. 3 Fig wasp lifespan of *Ficus racemosa* at different temperature

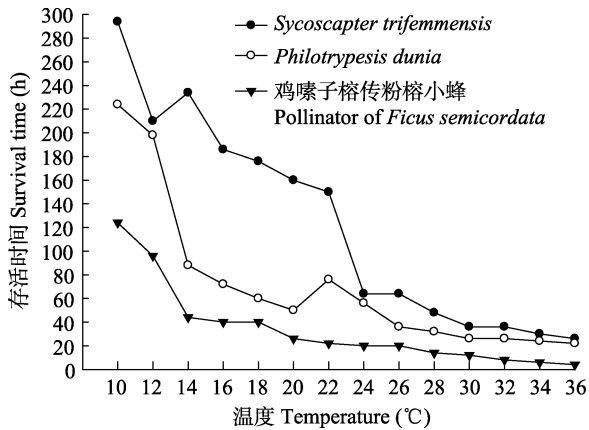


图4 鸡嗉子榕榕小蜂在不同温度下的存活时间  
Fig. 4 Fig wasp lifespan of *Ficus semicordata* at different temperature

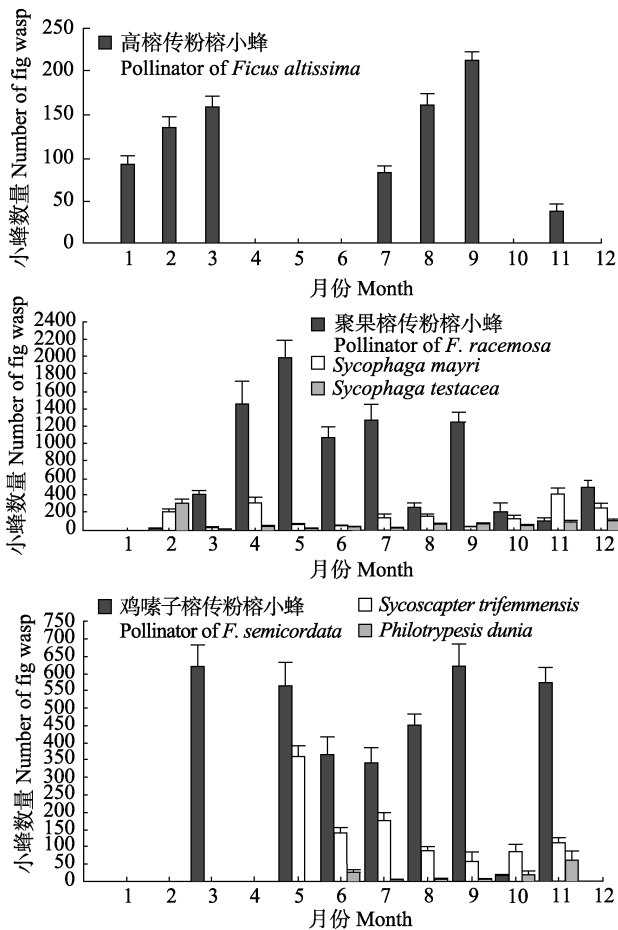


图5 高榕、聚果榕、鸡嗉子榕榕果内小蜂群落结构  
Fig. 5 Fig wasp community structure of *Ficus altissima*, *F. racemosa* and *F. semicordata*

粉榕小蜂平均数量较多, 分别为1,434.9、1,854.9、1,067.4、1,274.9、222.6、1,265.4只。在温度较低的雾凉季和干旱季(10、11、12、2、3月), 聚果榕单果

内传粉榕小蜂的平均数量较少, 分别为217.5、86.6、518.7、8.3、404.9只。

共采集鸡嗉子榕榕果136个, 收集传粉榕小蜂60,171只。其中1、2、4月及12月未采集到传粉榕小蜂, 3月及5-11月单果内平均传粉榕小蜂数量为621.7、555.7、359.3、332.2、448.8、621.0、16.6、519.8只。其中在温度较低的3月和11月, 榕果内传粉榕小蜂的平均数量也较大(图5)。

收集的鸡嗉子榕榕果内, *S. trifemmensis*有16,623只, *P. dunia* 1,734只。其中6-11月, 榕果内这两种非传粉榕小蜂同时出现, 单果内*S. trifemmensis*的平均数量显著大于*P. dunia*。采集的聚果榕榕果内, *S. mayri*有25,927只, *S. testacea*有10,842只。样树上除了1月没有采集到两种小蜂外, 其余月份榕果内两种非传粉榕小蜂均同时出现, 单果内*S. mayri*的平均数量多于*S. testacea* (图5)。

#### 4 讨论

榕树的分布局限在热带、亚热带地区。温度是其地理分布的主要限制因素(Chen et al, 2018), 相对于榕树, 榕小蜂对温度更为敏感。榕-蜂互惠系统的成功繁殖很大程度上取决于传粉榕小蜂的温度耐受能力。研究不同温度下高榕、聚果榕、鸡嗉子榕3种传粉榕小蜂的存活时间, 结果显示传粉榕小蜂对高温的生理耐受性极差, 当温度升高到36°C时, 3种传粉榕小蜂的存活时间仅有4 h。温度高于30°C时, 3种榕小蜂的存活时间均小于24 h, 该结果与Jevanandam等(2013)对新加坡4种传粉榕小蜂温度耐受性的研究结果相一致。温度低于14°C时, 随着温度的降低, 鸡嗉子榕传粉榕小蜂的存活时间相较于聚果榕传粉榕小蜂明显增加, 而高榕的传粉榕小蜂在温度低于16°C时, 存活时间有下降的趋势。高榕和聚果榕是典型的热带分布种, 鸡嗉子榕广泛分布于亚热带地区(Berg & Corner, 2005), 不同物种的分布差异反映在传粉榕小蜂生理耐受性上, 可能与其对低温的生理耐受能力有关, 正如研究结果所显示, 鸡嗉子榕的传粉榕小蜂对低温有增强的生理耐受趋势。该结果也与鸡嗉子榕有更广的分布相吻合。而同为热带分布种, 高榕上的传粉榕小蜂相对于聚果榕传粉榕小蜂有极长的存活时间, 早期的研究发现在高榕上存在罕见的小蜂等待现象(Suleman



et al, 2011; Zhang et al, 2014), 即在榕果进入接收期之前, 高榕叶片上发现成千上万提前到达榕果的传粉榕小蜂。这一现象的出现可能与榕树与榕小蜂对气候变化的响应不同步有关, 以至于在繁殖衔接上出现了问题, 而高榕传粉榕小蜂进化出极长的存活时间则保证了其繁殖的成功。

西双版纳位于亚洲热带北缘, 季节性气候变化明显。该区有大量的聚果榕分布, 并且温度也适合榕小蜂生存, 聚果榕榕果内传粉榕小蜂和非传粉榕小蜂同时存在(Wang & Sun, 2009)。由于温度耐受能力的差异, 传粉榕小蜂数量占绝对优势。向北延伸到亚热带的六库地区, 随着温度降低, 榕果内的传粉榕小蜂丰富度明显降低, 而能耐受更低温度的非传粉榕小蜂则保持了较大的种群数量(Chen et al, 2018)。由于非传粉榕小蜂一般是在果外产卵, 受温度影响更大, 因此进化出更强的温度耐受性(Peng et al, 2010)。研究表明, 聚果榕内传粉榕小蜂的数量在温度较低的10月到次年3月份数量显著减少, 而两种非传粉榕小蜂*S. mayri*和*S. testacea*的种群数量则恰恰相反, 在温度较低的月份种群数量相对较大。产生这种季节性差异的原因是由于传粉榕小蜂在温度低于10°C时已处于可恢复的不移动状态, 而非传粉榕小蜂由于更强的温度耐受性则维持了较大的种群数量。这一结果也与非传粉榕小蜂有更广的分布相一致: 例如*F. carica*在其自然分布区法国蒙彼利埃没有传粉榕小蜂(Kjellberg et al, 1987), 此外, 还有大量被种植于自然分布区外的榕树种没有发现传粉榕小蜂, 但却有1-2种非传粉榕小蜂(Lin et al, 2008)。

与聚果榕类似, 鸡嗉子榕榕果内传粉榕小蜂和非传粉榕小蜂也呈现出明显的季节性, 且种群间的数量差异较大。共存于榕果内的传粉榕小蜂数量较多, 而非传粉榕小蜂种群数量较少。在西双版纳地区, 鸡嗉子榕榕果内的小蜂羽化出蜂集中在温度较高的月份, 除了5月外, 两种非传粉小蜂*S. trifemmensis*和*P. dunia*共存于榕果, 且*S. trifemmensis*的数量显著大于*P. dunia*。这一结果与鸡嗉子小蜂群落中*S. trifemmensis*有更大的种群数量相一致(王秋艳等, 2003; 宋波等, 2008)。榕果内小蜂适度的种群数量和种间关系对这个共生系统的维持至关重要(Yadav & Borges, 2018), 榕小蜂的温度耐受能力

在种间关系维持上起了关键作用, 直接影响了榕果内小蜂的数量。榕小蜂温度耐受性研究结果显示, *S. trifemmensis*有更强的温度耐受能力, 保证了其在果外有更长的产卵时间。种间竞争关系的存在对榕果内小蜂群落的稳定共存起了重要作用(Warren et al, 2010), 榕小蜂自身通过长期进化而具有的不同的温度耐受能力是种间关系发挥作用的基础。鸡嗉子榕榕果内温度耐受能力较强的*S. trifemmensis*有更多的种群数量, 不同属的小蜂*P. dunia*由于相对较低的温度耐受性在种间竞争上表现出劣势。

榕小蜂羽化出蜂后的存活时间对榕小蜂的飞行距离以及能否找到接收期的榕果并完成传粉有重要影响(Warren et al, 2010), 而榕小蜂的存活时间取决于其温度耐受性, 由此, 榕小蜂的温度耐受性与榕树的分布直接相关。榕小蜂自身的温度耐受性也是其与环境及其寄主榕树之间长期进化的结果。从榕树与榕小蜂系统发育的角度出发, 结合榕小蜂的温度耐受数据, 可进一步探讨不同种榕树中榕小蜂与榕树的起源演化。目前榕树分布模型是基于榕树本身对环境的适应性进行拟合的, 榕树与榕小蜂作为专性互惠系统, 榕小蜂生理耐受数据的缺乏使得榕树分布模拟的工作受到很大的限制。我们的实验结果揭示了传粉榕小蜂对低温和高温的耐受能力以及不同种榕树中非传粉榕小蜂的温度耐受性, 更多榕小蜂生理耐受性实验可为榕树分布的模拟以及榕-蜂互惠系统对气候变化的响应提供依据, 对进一步阐明在全球气候变化过程中物种共存关系及榕树分布区的变化提供有力的支撑。

**致谢:** 感谢中国科学院昆明植物研究所中国西南野生生物种质资源库郭云刚老师在实验中提供设备帮助。

## 参考文献

- Bain A, Chou LS, Tzeng HY, Ho YC, Chiang YP, Chen WH, Chio YT, Li GY, Yang HW, Kjellberg F, Hossaert-McKey M (2014) Plasticity and diversity of the phenology of dioecious *Ficus* species in Taiwan. *Acta Oecologica*, 57, 124-134.
- Chen HH, Peng YQ, Zhang Y, Corlett RT (2015) Winter cropping in *Ficus tinctoria*: An alternative strategy. *Scientific Reports*, 5, 16496.
- Chen HH, Zhang Y, Peng YQ, Corlett RT (2018) Latitudinal

effects on phenology near the northern limit of figs in China. *Scientific Reports*, 8, 4320.

- Cruaud A, Rønsted N, Chantarasuwan B, Chou LS, Clement WL, Couloux A, Cousins B, Genson G, Harrison RD, Hansson PE, Hossaert-Mckey M, Jabbour-Zahab R, Jousset E, Kerdelhué C, Kjellberg F, Lopez-Vaamonde C, Peebles J, Peng YQ, Pereira RAS, Schramm T, Ubaidillah R, van Noort S, Weiblen GD, Yang DR, Yodpinyanee A, Libeskind-Hadas R, Cook JM, Rasplus JY, Savolainen V (2012) An extreme case of plant insect co-diversification: Figs and fig-pollinating wasps. *Systematic Biology*, 61, 1029–1047.
- Gu HY, Yang DR (2003) Community structure and species diversity of fig wasps from *Ficus altissima*. *Biodiversity Science*, 11, 188–196. (in Chinese with English abstract) [谷海燕, 杨大荣 (2003) 高榕小蜂群落结构及物种多样性的初步研究. *生物多样性*, 11, 188–196.]
- Jevanandam N, Goh AGR, Corlett RT (2013) Climate warming and the potential extinction of fig wasps, the obligate pollinators of figs. *Biology Letters*, 9, 20130041.
- Kerdelhué C, Rossi JP, Rasplus JY (2000) Comparative community ecology studies on old world figs and fig wasps. *Ecology*, 81, 2832–2849.
- Kjellberg F, Gouyon PH, Ibrahim M, Raymond M, Valdeyron G (1987) The stability of the symbiosis between dioecious figs and their pollinators: A study of *Ficus carica* L. and *Blastophaga psenes* L. *Evolution*, 41, 693–704.
- Lin SL, Zhao NX, Chen YZ (2008) Phenology and the production of seeds and wasps in *Ficus microcarpa* in Guangzhou, China. *Symbiosis*, 48, 101–105.
- Peng YQ, Yang DR, Compton SG (2010) The reproductive success of *Ficus altissima* and its pollinator in a strongly seasonal environment: Xishuangbanna, Southwestern China. *Plant Ecology*, 209, 227–236.
- Song B, Peng YQ, Guan JM, Yang P, Yang DR (2008) Sex ratio adjustment of a non-pollinating fig wasp species on *Ficus semicordata* in Xishuangbanna. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 19, 588–592. (in Chinese with English abstract) [宋波, 彭艳琼, 管俊明, 杨培, 杨大荣 (2008) 西双版纳鸡嗉果榕内一种非传粉小蜂的性比调节. *应用生态学报*, 19, 588–592.]
- Suleman N, Raja S, Zhang Y, Compton SG (2011) Sexual differences in the attractiveness of figs to pollinators: Females stay attractive for longer. *Ecological Entomology*, 36, 417–424.
- Sutton TL, Riegler M, Cook JM (2016) One step ahead: A parasitoid disperses farther and forms a wider geographic population than its fig wasp host. *Molecular Ecology*, 25, 882–894.
- Wang QY, Yang DR, Peng YQ (2003) Pollination behaviour and propagation of pollinator wasps on *Ficus semicordata* in Xishuangbanna, China. *Acta Entomologica Sinica*, 46, 27–34. (in Chinese with English abstract) [王秋艳, 杨大荣, 彭艳琼 (2003) 西双版纳鸡嗉果榕小蜂繁殖和传粉行为. *昆虫学报*, 46, 27–34.]
- Wang RW, Sun BF (2009) Seasonal change in the structure of fig-wasp community and its implication for conservation. *Symbiosis*, 47, 77–83.
- Warren M, Robertson MP, Greeff JM (2010) A comparative approach to understanding factors limiting abundance patterns and distributions in a fig tree-fig wasp mutualism. *Ecography*, 33, 148–158.
- West SA, Herre EA, Windsor DM, Green PRS (1996) The ecology and evolution of the New World non-pollinating fig wasp communities. *Journal of Biogeography*, 23, 447–458.
- Xu L, Yang DR, Peng YQ, Wang QY, Zhang GM (2003) The community structure and the interspecific relationship of the fig wasps in syconia of *Ficus racemosa* L. in Xishuangbanna, China. *Acta Ecologica Sinica*, 23, 1554–1560. (in Chinese with English abstract) [徐磊, 杨大荣, 彭艳琼, 王秋艳, 张光明 (2003) 西双版纳聚果榕隐头果内小蜂群落结构及种间关系. *生态学报*, 23, 1554–1560.]
- Yadav P, Borges RM (2018) Host-parasitoid development and survival strategies in a non-pollinating fig wasp community. *Acta Oecologica*, 90, 60–68.
- Yang DR, Wang RW, Song QS, Zhang GM, Zhao TZ (2000) Rule of seasonal changes of the *Ceratosolen* sp. in the tropical rainforest of Xishuangbanna, China. *Forest Research*, 13, 477–484.
- Yang DR, Zhao TZ, Wang RW, Zhang GM, Song QS (2001) Study on pollination ecology of fig wasp (*Ceratosolen* sp.) in the tropical rainforest of Xishuangbanna, China. *Zoological Research*, 20, 125–130. (in Chinese with English abstract) [杨大荣, 赵庭周, 王瑞武, 张光明, 宋启示 (2001) 西双版纳热带雨林聚果榕小蜂的传粉生态学. *动物学研究*, 20, 125–130.]
- Yang HW, Tzeng HY, Chou LS (2013) Phenology and pollinating wasp dynamics of *Ficus microcarpa* L. f.: Adaptation to seasonality. *Botanical Studies*, 54, 11.
- Zhang Y, Peng YQ, Compton SG, Yang DR (2014) Premature attraction of pollinators to inaccessible figs of *Ficus altissima*: A search for ecological and evolutionary consequences. *PLoS ONE*, 9, e86735.
- Zhou ZK, Michael GG (2003) *Ficus* through Moraceae. In: *Flora of China*, Vol. 5 (eds Wu ZY, Peter HR, Hong DY), pp. 37–71. Science Press, Beijing & Missouri Botanical Garden Press, St. Louis.

(责任编辑: 朱朝东 责任编辑: 时意专)



•研究报告•

# 气候变化和经济发展对肾综合征出血热发生的影响

侯祥<sup>1</sup> 封托<sup>1</sup> 韩宁<sup>1</sup> 王京<sup>1</sup> 陈晓宁<sup>1</sup> 安晓雷<sup>1</sup>  
许磊<sup>2\*</sup> 刘起勇<sup>2\*</sup> 常罡<sup>1\*</sup>

1 (陕西省动物研究所陕西省秦岭珍稀濒危动物保育重点实验室, 西安 710032)

2 (中国疾病预防控制中心传染病预防控制所传染病预防控制国家重点实验室, 北京 102206)

**摘要:** 肾综合征出血热(hemorrhagic fever with renal syndrome, HFRS)是一种啮齿动物传播的自然疫源性疾病, 危害严重, 已成为全球重要的公共卫生问题。本研究采用数理统计模型及小波分析方法, 对陕西省西安市鄠邑区1984–2016年HFRS的发生与鼠类、气候和经济因素的关系进行分析, 探讨气候和经济因素对HFRS发生的影响。小波分析结果表明, 该地区的HFRS暴发史可能分为两个时期, 推测每个时期具有不同的主要宿主, 在2002年褐家鼠(*Rattus norvegicus*)可能取代黑线姬鼠(*Apodemus agrarius*)成为HFRS疫源地的主要宿主。广义可加模型模拟结果表明, HFRS的发生与1984–2001年黑线姬鼠密度间存在极显著非线性效应( $F_{2,06,9,02} = 102.415, P < 0.01$ ), 两者间显现为正相关; 与2002–2016年的褐家鼠密度间呈正相关( $F_{1,67,9,02} = 73.929, P < 0.01$ ); HFRS主要宿主的这种变化可能与当地气候变化和经济发展有关: HFRS的发生与年平均温度存在极显著的非线性效应( $F_{2,93,9,02} = 12.164, P < 0.01$ ), 两者间呈负相关; 同样, HFRS的发生与上一年的国内生产总值(GDP)也存在显著非线性效应( $F_{1,70,9,02} = 2.917, P < 0.05$ ), 两者间也呈负相关。结构方程模型通过直接和间接的影响途径证明了这种转移机制, 发现温度对HFRS发生有显著的直接负向影响以及通过褐家鼠的间接正向影响; GDP对HFRS发生有直接的负向影响。本研究表明HFRS的发生与气候变化和经济发展相关, 两者均能影响HFRS的暴发, 该结论有助于今后更好地对HFRS疾病进行预防和控制。

**关键词:** 气候变化; 经济发展; 肾综合征出血热; 鼠类密度; 广义可加模型; 结构方程模型; 小波分析

## Effect of climate change and economic development on hemorrhagic fever with renal syndrome

Xiang Hou<sup>1</sup>, Tuo Feng<sup>1</sup>, Ning Han<sup>1</sup>, Jing Wang<sup>1</sup>, Xiaoning Chen<sup>1</sup>, Xiaolei An<sup>1</sup>, Lei Xu<sup>2,\*</sup>, Qiyong Liu<sup>2,\*</sup>, Gang Chang<sup>1,\*</sup>

1 Shaanxi Key Laboratory for Animal Conservation, Shaanxi Institute of Zoology, Xi'an 710032

2 State Key Laboratory of Infections Disease Prevention and Control, National Institute for Communicable Disease Control and Prevention, Chinese Center for Disease Control and Prevention, Beijing 102206

**Abstract:** Hemorrhagic fever with renal syndrome (HFRS) is a natural focus disease transmitted via contact with infected rodents and is a global public health threat. Using statistical models and wavelet analysis, we analyzed the effects that rodent density, climate and economic variations on HFRS cases in the Huyi District of Xi'an City, Shaanxi Province from 1984–2016. We found that the outbreak history could be divided into two periods, each of which with a different major reservoir. We found that *Rattus norvegicus* may have replaced *Apodemus sagrarius* as the major reservoir of HFRS around 2002, using wavelet analysis. Generalized additive models show that incidence of HFRS was positively associated with *Apodemus sagrarius* densities from 1984 to 2001 ( $F_{2,06,9,02} = 102.415, P < 0.01$ ) and with *Rattus norvegicus* densities

收稿日期: 2020-07-03; 接受日期: 2020-10-08

基金项目: 陕西省林业科学院科技创新计划(SXLK2020-0209)、陕西省科学院重大科学研究专项(2014K-38; 2018K-04)、陕西省重点研发计划(2018NY-135)、陕西省科学院科技计划(2017K-11; 2020k-21)和陕西省科学院高层次人才引智计划项目(2018nk-12)

\* 共同通讯作者 Co-authors for correspondence. E-mail: snow1178@snnu.edu.cn; liuqiyong@icdc.cn; xulei@icdc.cn



from 2002 and 2016 ( $F_{1.67,9.02} = 73.929, P < 0.01$ ). We also found that the shift in major reservoir for HFRS was associated with local climate variation (quantified by annual average temperature), and economic activity (quantified by gross domestic product, GDP). We found negative correlations between temperature and incidence of HFRS ( $F_{2.93,9.02} = 12.164, P < 0.01$ ) and between GDP and incidence of HFRS ( $F_{1.70,9.02} = 2.917, P < 0.05$ ). We used a structural equation model to demonstrate this shift in reservoir through direct and indirect pathways, and found that temperature had a direct negative effect on HFRS incidence and an indirect positive effect via *Rattus norvegicus*. GDP has a direct negative effect on HFRS incidence. This study has demonstrated how changes in climate and economic factors have affected outbreak of HFRS. Knowledge of these effects can contribute in helping develop better strategies for controlling the spread of HFRS.

**Key words:** climate change; economic development; hemorrhagic fever with renal syndrome (HFRS); rodent density; generalized additive model; structural equation model; wavelet analysis

肾综合征出血热(hemorrhagic fever with renal syndrome, HFRS)是一种经啮齿动物传播的自然疫源性疾病, 主要由鼠类携带传播的汉坦病毒(Hantaviruses)引起, 该病毒属于布尼亚病毒科汉坦病毒属(*Hantavirus*), 引起HFRS的病毒主要有汉滩病毒(Hantaan virus, HTNV)、汉城病毒(Seoul virus, SEOV)、普马拉病毒(Puumala virus, PUUV)和多不拉伐病毒(Dobrava virus, DOBV)等。HFRS的临床症状主要包括发热、出血、头痛、低血压休克及肾脏损害等(Sargianou et al, 2012)。该病的传播主要通过接触宿主动物排泄物、伤口感染、气溶胶、被病鼠排泄物污染的食物等途径, 还可通过媒介生物(螨类)传播或通过母体垂直传播(Nichol et al, 1993)。近年来, 全球汉坦病毒感染发病率呈现逐年上升的趋势, 欧美国家尤为明显, 在美洲发现的汉坦病毒肺综合征(Hantavirus pulmonary syndrome, HPS)是由汉坦病毒中的辛诺柏病毒(Sin Nombre virus, SNV)、安第斯病毒(Andes virus, ANDV)引起, 具有高致病性、高传染性及高致死率的特点。HFRS和HPS的死亡率分别为12%和60%, 遍及世界各大洲, HFRS主要分布于欧亚大陆, HPS主要分布于美洲大陆(Kariwa et al, 2007; Tian et al, 2017b)。

我国是受HFRS影响最为严重的国家, 在全国34个省、自治区、直辖市、特别行政区中, 31个均有该病例报告(Watson et al, 2014; Xiao et al, 2015)。陕西省是受HFRS危害较严重的省份之一, 发病数一直居全国前列(Liang et al, 2018)。陕西省西安市一直是HFRS高发疫区, 发病率占陕西省的90%以上, 主要集中在鄠邑区、长安区及周至县(Xiao et al, 2015; Tian et al, 2017b)。鄠邑区于1956年报告首例

HFRS病例, 20世纪80年代该地区发病急剧上升(Xiao et al, 2015)。

影响HFRS的因素较多, 如气候、社会经济(如国内生产总值(GDP)、人口密度、粮食产量)、生态环境(啮齿动物种群数量)(Xiao et al, 2013a)、啮齿动物病毒携带率(Li et al, 2014)等。气候因素通过影响病毒的感染率、宿主动物的种群密度以及人类与宿主动物的接触率而影响HFRS的发生(McMichael et al, 2006; Tian et al, 2017b), 其中温度和降水是影响HFRS的最重要因素之一(Xiao et al, 2013b; Tian et al, 2017b)。研究发现, 在西欧, 汉坦病毒感染堤岸田鼠(*Myodes glareolus*)引发的鼠传性疾病暴发与当地平均温度的升高正相关(Clement et al, 2009)。在北美, 大量降雨后草场产量的增加与拉布拉多白足鼠(*Peromyscus maniculatus*)种群数量的增加有关, 该鼠携带的辛诺柏病毒可引发疾病发生(Engelthaler et al, 1999)。然而, 在中国中部的渭河平原, HFRS发病率与夏季气温呈较强的负相关, 而与夏季降水呈正相关(Tian et al, 2017b)。在中国的东北地区, 大量的降水破坏了鼠类的栖息环境, 降低了HFRS的发生(Bi et al, 2002)。除气候因素外, 经济活动的增加会改变当地主要宿主的种群结构及栖息环境, 啮齿动物的数量可能会减少(张美文等, 2003)。鼠类可直接引起HFRS的发生, 通过增加与人类的接触几率进行传播(Kallio et al, 2009; Tian et al, 2017b)。此外, 经济发展改善了人类生活条件和居住环境, 促进自我保护意识的提升, 导致当地主要宿主种群结构和HFRS疾病传播发生变化(Habtemariam et al, 2017)。同时, 经济发展可能会增加其他病毒性疾病(如流感、肠胃炎和水痘等)的传

播率(Adda, 2016)。随着全球气候变化和经济发展的加速, 啮齿动物的分布和种群密度可能会发生变化(Bayram et al, 2017), 从而可能会导致鼠传性疾病的暴发, 已有大量研究关注气候变化如何影响HFRS的暴发(McMichael et al, 2006; Xiao et al, 2013b; Tian et al, 2017b)。然而, 关于经济发展如何影响HFRS发生的报道较少(Xiao et al, 2014b; Tian et al, 2018), 仍需要进一步的研究。

以往关于HFRS发生的研究主要关注HFRS年际间的变化与外部因素(如气候和鼠类密度)的关系(Tian et al, 2015, 2017a, b), 在此基础上, 我们继续分析了HFRS的流行病学特征, 并从生态、经济和气候因素三个方面对HFRS的发生进行研究。本文通过模型拟合和小波分析, 分析了1984–2016年陕西省西安市鄠邑区气候变化和经济发展对HFRS发生所起的作用, 拟探讨气候变化、经济发展、鼠类种群密度与HFRS之间的关系, 评估气候变化和经济发展对HFRS的影响, 从而为疾病防控提供依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 研究地点

本研究选择陕西省西安市鄠邑区(108°22′–108°46′ E, 33°46′–34°16′ N, 1,282 km<sup>2</sup>)。该地区处于关中平原中部, 是HFRS高发疫区, 野外优势鼠种是黑线姬鼠(*Apodemus agrarius*), 携带汉滩病毒, 居住区优势鼠种是褐家鼠(*Rattus*

*norvegicus*), 携带汉城病毒, 两种病毒在研究区均有存在并均可引起HFRS发生(Xiao et al, 2015; Zhang et al, 2010), 其中汉滩病毒感染较为普遍(Xiao et al, 2014a; Tian et al, 2017a)。

### 1.2 疾病监测与鼠类种群监测资料

1984–2016年HFRS疾病监测资料和鼠类种群监测资料均来自于中国疾病预防控制中心传染病预防控制所(图1)。疾病监测资料中收集的HFRS数据为年际病例数, 鼠类的年际种群密度近似以捕获率计算, 捕获率(%) = (捕鼠只数 / 夹总数) × 100%。

### 1.3 气象和经济资料

年平均气温(图1)、年降水量等数据均来自于国家气象信息中心(<http://data.cma.cn/site/index.html>)。采用距离该研究地区最近的气象站数据进行匹配。经济指标中的人口数量(万人)、国内生产总值(GDP, 亿元)(图1)、粮食产量(万吨)、耕地面积(万公顷)等数据均来自于鄠邑区统计年鉴。

### 1.4 研究方法

#### 1.4.1 小波分析

利用小波分析方法研究了生态因子与疾病发生时间序列之间的相关性(Zhang et al, 2009; Tian et al, 2017b)。利用R软件(V3.3.3)的“biwavelet”软件包进行双变量小波分析来研究鼠类种群密度与HFRS发生的周期性和相关性。

#### 1.4.2 广义可加模型

广义可加模型(generalized additive models,

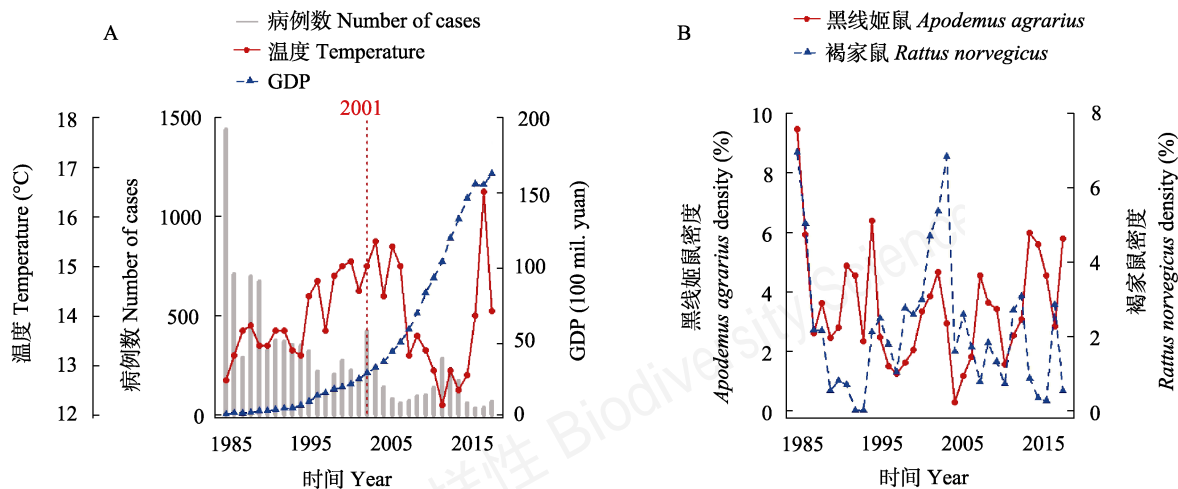


图1 1984–2016年陕西省西安市鄠邑区肾综合征出血热(HFRS)病例数、温度、国内生产总值(GDP)及鼠密度时间序列图  
Fig. 1 Yearly time series of cases of hemorrhagic fever with renal syndrome (HFRS), temperature, gross domestic product (GDP) and rodent density in the Hui District of Xi'an City, Shaanxi Province from 1984 to 2016

GAM)是一种非线性统计模型(Wood, 2006; 侯祥等, 2019)。采用广义可加模型作为数理统计分析方法, 可以发现疾病发生与生态因子、环境变量间的复杂非线性关系。建立以HFRS为响应变量的模型, 分析响应变量和黑线姬鼠密度、褐家鼠密度、气温(年平均温度)、GDP、人口、耕地、粮食产量间的非线性关系。使用R软件(V3.3.3)的“mgcv”软件包(1.8–12)完成。以广义交互验证指数(generalized cross validation, GCV)和赤池信息准则(akaike information criterion, AIC)作为筛选参数, GCV和AIC值越低, 模型越优, 拟合越好(Stige et al, 2006; Wood, 2006)。分别对筛选后的模型进行残差分析, 通过检验时间序列上残差的自相关性作为判定模型优劣的重要标准(Xu et al, 2011)。在最初的模型中加入时间平滑函数。模型采用广义可加模型中的高斯分布进行分析, 为了使响应变量更接近于正态分布, 对该变量进行对数转化(log-transformed)。经过模型筛选, 得到最优模型方程如下:

$$\log(HFRS_i) = a + f_1(\log Roednt_{i \leq 2001}^w) + f_2(\log Roednt_{i > 2001}^r) + f_3(Temp_i) + f_4(\log GDP_{i-1}) + \varepsilon_i \quad (1)$$

该模型为鼠密度变量的分段模型, 其中鼠密度在1984–2001年为黑线姬鼠密度, 在2002–2016年为褐家鼠密度, 而HFRS、温度和GDP为1984–2016年数据。变量HFRS<sub>i</sub>是第i年研究区域的HFRS病例数; a为模型截距; Rodent<sub>i</sub><sup>w</sup>为研究区域第i年(i ≤ 2001)野

外优势鼠种黑线姬鼠密度; Rodent<sub>i</sub><sup>r</sup>为研究区域第i年(i > 2001)居住区优势鼠种褐家鼠密度; Temp<sub>i</sub>表示研究区域第i年的平均气温; GDP<sub>i-1</sub>表示研究区域第i-1年GDP; f<sub>1</sub>、f<sub>2</sub>、f<sub>3</sub>、f<sub>4</sub>是自然样条平滑函数; f<sub>1</sub>、f<sub>2</sub>、f<sub>4</sub>中的自由度knot设置为3, f<sub>3</sub>中的自由度knot设置为4; ε<sub>i</sub>是随机误差项。

### 1.4.3 结构方程模型

结构方程模型(structural equation model, SEM)可以分析多变量之间的结构性关系(Steiger, 1990; Yan & Yang, 2018)。利用结构方程模型分析HFRS、气候因子(年平均气温)、社会经济因子(GDP, 对数转化)、生态因子(黑线姬鼠、褐家鼠, 对数转化)之间的结构性关系。将气候和经济因素对HFRS的影响分为直接影响和由生态因子介导的间接影响。同时, 在模型中评估各因素之间的相关性。使用R软件(V3.3.3)的“lavaan”软件包(Rosseel, 2012)完成, 以近似误差均方根(root mean square error of approximation, RMSEA)和比较拟合指数(comparative fit index, CFI)作为模型的筛选参数, RMSEA值越小越好, CFI的取值范围为0–1, 其值越大越好(Yan & Yang, 2018)。

## 2 结果

### 2.1 HFRS与生态因子间时间序列的相关性

小波分析结果发现, 1984–2001年黑线姬鼠和褐家鼠种群密度之间存在小波相关性(图2A), 并且

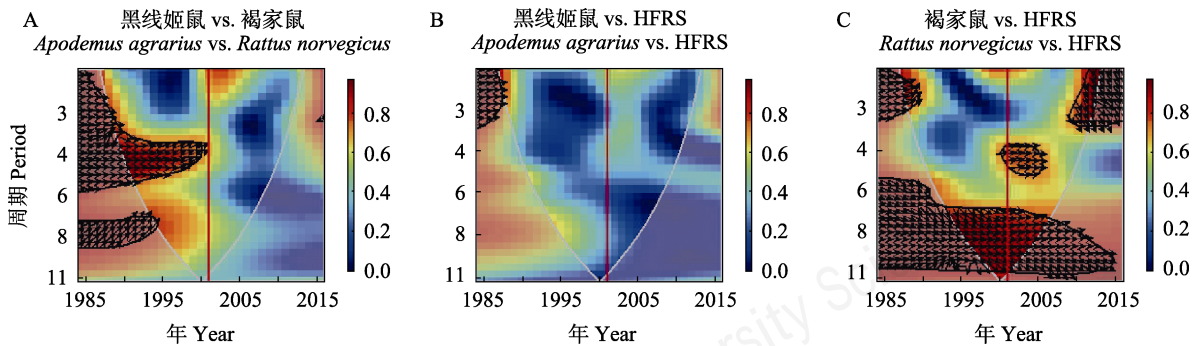


图2 黑线姬鼠密度、褐家鼠密度和肾综合征出血热(HFRS)之间的小波相关性。箭头方向代表两者间周期同步性关系, 箭头指向右代表两者处于同一周期; 箭头指向左代表两者处于不同周期; 箭头指向上代表后者领先于前者1/2周期; 箭头指向下代表后者落后于前者1/2周期; 箭头存在区域代表 $P < 0.05$ 显著性水平, 颜色代表相关性系数。

Fig. 2 Wavelet coherence between the density of *Apodemus agrarius* and *Rattus norvegicus* and hemorrhagic fever with renal syndrome (HFRS) cases. Arrows' direction indicates periodic synchronicity between the former and the latter, arrows pointing to the right mean that the former and the latter are in phase; arrows pointing to the left mean that the former and the latter are in anti-phase; arrows pointing up mean that the latter leads the former by  $\pi/2$ ; arrows pointing down mean that the former leads the latter by  $\pi/2$ ;  $\pi/2$  indicates half of the period; arrows' region indicates significance levels  $P < 0.05$ , color indicates the coefficient of coherence.



HFRS 与鼠类种群密度之间也存在小波相关性, 2001 年以前 HFRS 与黑线姬鼠种群密度存在小波相关性(图 2B), 1984–2016 年间, HFRS 与褐家鼠种群密度之间存在小波相关性(图 2C)。因此, HFRS 的发生历史可分为两个时期, 分别存在不同的宿主动物: 1981–2001 年间, 黑线姬鼠为 HFRS 的主要宿主; 2002 年开始, 褐家鼠取代黑线姬鼠成为主要宿主。

## 2.2 生态环境因素对 HFRS 发生的影响

在广义可加模型中, 根据 GCV 和 AIC 值越低模型越优的标准, 选择了 GCV 和 AIC 值最低的模型(分别为 0.144 和 28.61), 同时检测了时间序列残差的自相关性, 发现模型不具有明显的自相关性, 拟合的最优模型为分段模型, 反映了 1984–2001 年黑线姬

鼠和 2002–2016 年褐家鼠对 HFRS 的动态变化。结果发现, 鼠类对 HFRS 的分段效应可能与当地气候变化(年平均气温)和经济发展(GDP)有关。该模型结果显示, 在鼠类种群密度方面, HFRS 与 1984–2001 年黑线姬鼠密度间存在非线性效应( $F_{2.06,9.02} = 102.415$ ,  $P < 0.01$ ; 图 3A), 两者间表现为正相关; 与 2002–2016 年的褐家鼠密度间呈现正相关( $F_{1.67,9.02} = 73.929$ ,  $P < 0.01$ ; 图 3B)。在气候因素方面, HFRS 与温度间存在极显著的非线性效应( $F_{2.93,9.02} = 12.164$ ,  $P < 0.01$ ; 图 3C), 两者间呈现负相关。在经济发展方面, HFRS 与上一年的 GDP 间存在显著非线性效应( $F_{1.70,9.02} = 2.917$ ,  $P < 0.05$ ; 图 3D), 两者间呈现负相关。

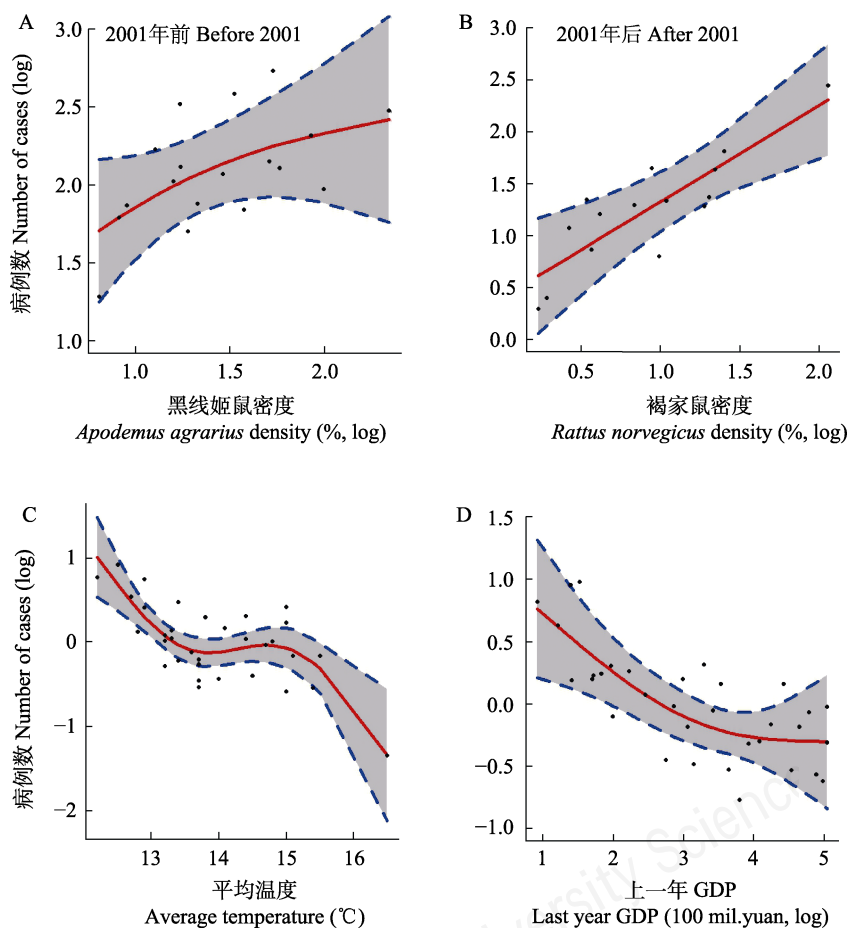


图 3 利用广义可加模型分析鼠密度、气候及经济因素对肾综合征出血热(HFRS)发生的影响效应(灰色区域为 95% 置信区间)。(A) 1984–2001 年黑线姬鼠密度对 HFRS 发生的影响效应; (B) 2002–2016 年褐家鼠密度对 HFRS 发生的影响效应; (C) 当年平均温度对 HFRS 发生的影响效应; (D) 上一年当地国内生产总值(GDP)对 HFRS 发生的影响效应。

Fig. 3 The effects of rodent density, climate and economic factors on the cases of hemorrhagic fever with renal syndrome (HFRS) by generalized additive models (Shaded areas are 95% confidence bands). (A) The effects of *Apodemus agrarius* density on the cases of HFRS from 1984–2001; (B) The effects of *Rattus norvegicus* density on the cases of HFRS from 2002–2016; (C) The effects of annual average temperature on the cases of HFRS; (D) The effects of local gross domestic product (GDP) in previous year on the cases of HFRS.

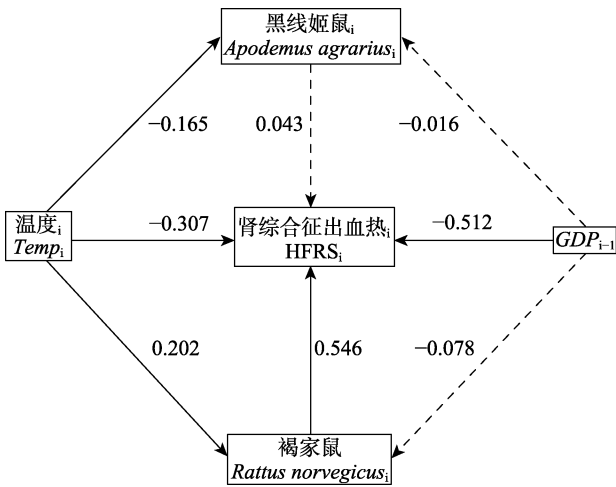


图4 利用结构方程模型分析气候和经济因素对肾综合征出血热(HFRS)发生的直接和间接影响路径。数字代表生态效应和相关性系数,黑色实线代表 $P < 0.05$ 的通路,黑色虚线代表 $P > 0.05$ 的通路。

Fig. 4 Structural equation model analysis revealed direct and indirect climatic and economic effects on hemorrhagic fever with renal syndrome (HFRS) cases. Numbers indicate ecological effects and standardized coefficients, black solid line indicates statistically significant levels  $P < 0.05$  pathways, and black dash line indicates statistically no significant levels  $P > 0.05$  pathways.

### 2.3 HFRS发生的直接和间接影响途径

结构方程模型结果表明,褐家鼠对HFRS有显著直接的正向影响;温度对HFRS有显著直接的负向影响以及通过褐家鼠的显著间接正向影响;GDP对HFRS有显著直接的负向影响(图4) ( $P = 0.228$ ,  $df = 1$ ,  $\chi^2 = 7.58$ ,  $RMSEA = 0.132$ ,  $CFI = 0.990$ )。

## 3 讨论

在本研究中,我们采用数理统计模型及小波分析方法,利用研究地区33年的HFRS发生与环境因素(包括温度、黑线姬鼠密度、褐家鼠密度、人口数量、粮食产量、耕地面积、GDP)数据,研究了环境及鼠类因素对HFRS发生的影响效应。结果表明,1984–2016年我国西安鄠邑地区的HFRS暴发历史可分为两个时期,分别存在不同的宿主动物。2002年开始,褐家鼠取代黑线姬鼠成为HFRS的主要宿主。此外,我们发现HFRS自然疫源地的这种变化与当地气候变化(温度)和经济发展(GDP)有关。同时我们还采用结构方程模型通过直接和间接的影响途径证明了这种转移机制。

### 3.1 鼠密度越高HFRS发病数越高

研究表明, HFRS的发病数1984–2001年与黑线姬鼠密度、2002–2016年与褐家鼠密度存在显著的正相关,鼠类种群密度越高HFRS发病数越高。这一结果与前人的研究相一致(Al-Shorbaji et al, 2016; Tian et al, 2017a, b)。通过结构方程模型分析HFRS–鼠类之间的结构关系,发现鼠类种群密度对HFRS有直接的正向影响,褐家鼠对HFRS有显著直接的正向影响,而黑线姬鼠没有显著影响,可能原因是黑线姬鼠在广义可加模型中的非线性效应或在整个周期上作用变弱。有研究表明,啮齿动物的活动在HFRS传播中起着重要作用, HFRS主要通过携带汉坦病毒的啮齿动物排泄物的气溶胶传播(Tian et al, 2015, 2017b)。我国大部分野外环境条件适合鼠类生存繁殖,鼠类密度较高(张美文等, 2003)。人们在野外会不经意地接触啮齿动物,容易感染HFRS。在居住区,人们更加容易接触鼠类排泄物而导致感染HFRS(张美文等, 2003; Bai et al, 2015)。大量研究表明, HFRS与黑线姬鼠和褐家鼠密度存在显著正相关(Xiao et al, 2013a; Tian et al, 2015, 2017b),这与本文的结果相一致,但鼠密度低于1%时可控制HFRS的传播(Bai et al, 2015)。

### 3.2 HFRS的自然疫源地从姬鼠型转变成家鼠型

本研究的主要发现为HFRS的自然疫源地可能从姬鼠型转变成家鼠型。小波分析结果表明, HFRS暴发历史可能分为两个时期,存在不同的宿主动物。1984–2001年,黑线姬鼠对HFRS影响较大,为主要的宿主动物;而2002–2016年,褐家鼠为主要的宿主动物。2002年开始,褐家鼠取代黑线姬鼠成为HFRS的主要宿主,表明HFRS自然疫源地类型之间可能存在相互转换现象。因此,我们采用广义可加模型拟合分段模型,揭示1984–2001年黑线姬鼠与2002–2016年褐家鼠分别对HFRS的影响效应。结果发现,疫源地类型的进化可能与当地气候变化(温度)和经济发展(GDP)有关,温度和GDP均对HFRS发生具有负向影响。此外,采用结构方程模型通过直接和间接的影响途径证明了这种转变机制:温度对HFRS有显著的直接负向影响,还通过直接影响鼠类种群密度间接地对HFRS有显著的正向影响;而GDP对HFRS有显著的直接负向影响。同时,我们发现研究地区的GDP从2001年以后快速增长,

这可能推动了HFRS疫源地从姬鼠型向家鼠型的转变。经济增长可改善人类居住环境, 改变鼠类栖息地生境, 导致其种群密度及结构发生变化(Sun et al, 2016)。此外, 温度会影响鼠类种群数量波动及地理分布, 因为鼠类更喜欢温暖的地区(Ge et al, 2016)。

### 3.3 温度影响HFRS的发生

温度通过影响宿主动物种群密度及人类与鼠类之间的接触率来影响HFRS的发生(Xiao et al, 2015; Tian et al, 2015, 2017b)。本研究中, 广义可加模型分析结果表明, HFRS与温度存在显著的非线性效应, 总体呈现负相关; 结构方程模型分析结果显示, 温度对HFRS具有双重影响效应, 这可能是因为温度与HFRS存在非线性效应。总的来说, 温度对HFRS的发生是负向影响。温度可影响鼠类繁殖率、产仔数、存活率及病毒的传播(Ge et al, 2016)。当温度处于10–25°C之间, 鼠类的繁殖率最高, 温度过高或过低均会抑制鼠类的繁殖。户外活动或工作均会增加人与鼠类接触的机会, 而人们在户外活动和在工作时的最佳温度为17°C (Lin et al, 2014), 温度过高或过低会减少人们户外活动和工作时间, 从而减少与鼠类接触的机会, 降低HFRS发生。有研究发现, HFRS的发生与温度呈负相关(Liu et al, 2011; Tian et al, 2017b), 也有一些研究表明HFRS与温度间呈正相关(Guan et al, 2009; Wang et al, 2015), 这种差异可能是由研究区域的环境和气候、鼠类组成的差异或病毒血清型的差异所导致。随着全球气候变暖, 重要病媒传播疾病的传播时间可能会延长, 其地理分布范围也将会发生变化(Pinkerton & Rom, 2014)。可见, 全球气候变化将持续影响鼠传性疾病的发生。

### 3.4 经济发展影响HFRS的发生

大量研究表明, 经济发展(如城镇化建设、人口迁徙等)能够改善人类居住环境及提升自我保护意识, 同时也可改变鼠类群落结构、种群数量及栖息环境, 使HFRS发生机制有所变化(Xiao et al, 2014b; Sun et al, 2016; Tian et al, 2018)。本研究结果表明, 经济发展直接影响HFRS发生。广义可加模型分析发现, HFRS与当地GDP存在非线性效应, 呈现负相关。同时, 结构方程模型结果显示, GDP直接驱动并负向影响HFRS。有研究发现, HFRS的发生随当地GDP的升高而下降(Xiao et al, 2014b)。城市化、城

镇化引起的生态环境的改变会对鼠类生存条件和食物来源产生直接或间接的影响, 从而导致鼠类种群密度、种群结构及HFRS疾病传播的改变(张美文等, 2003; Habtemariam et al, 2017)。此外, 经济快速发展, 城市卫生环境大大改善, 人们在城市与鼠类接触的几率远远低于农村地区。大量农村人口迁移到城市可能是HFRS逐年下降的原因之一。经济的快速增长进一步改善了临床基础设施并提高了人们对疾病预防控制的认知能力, 也有助于降低HFRS疾病的发生。

本研究结果表明, 2002年开始, HFRS自然疫源地发生了变化, 而这种变化可能与当地气候变化(温度)和经济发展(GDP)有关, 气候变化和经济发展(GDP)对HFRS发生具有显著的影响。

### 参考文献

- Adda J (2016) Economic activity and the spread of viral diseases: Evidence from high frequency data. *The Quarterly Journal of Economics*, 131, 891–941.
- Al-Shorbaji F, Roche B, Gozlan R, Britton R, Andreou D (2016) The consequences of reservoir host eradication on disease epidemiology in animal communities. *Emerging Microbes and Infections*, 5, e46.
- Bai YT, Xu ZG, Lu B, Sun QH, Tang WG, Liu XB, Yang WZ, Xu XY, Liu QY (2015) Effects of climate and rodent factors on hemorrhagic fever with renal syndrome in Chongqing, China, 1997–2008. *PLoS ONE*, 10, e0133218.
- Bayram H, Bauer AK, Abdalati W, Carlsten C, Pinkerton KE, Thurston GD, Balmes JR, Takaro TK (2017) Environment, global climate change, and cardiopulmonary health. *American Journal of Respiratory and Critical Care Medicine*, 195, 718–724.
- Bi P, Tong S, Donald K, Parton K, Ni J (2002) Climatic, reservoir and occupational variables and the transmission of haemorrhagic fever with renal syndrome in China. *International Journal of Epidemiology*, 31, 189–193.
- Clement J, Vercauteren J, Verstraeten WW, Ducoffre G, Barrios JM, Vandamme AM, Maes P, Ranst MV (2009) Relating increasing Hantavirus incidences to the changing climate: The mast connection. *International Journal of Health Geographics*, 8, 1–11.
- Engelthaler DM, Mosley DG, Cheek JE, Levy CE, Komatsu KK, Ettestad P, Davis T, Tanda DT, Miller L, Frampton JW, Porter R, Bryan RT (1999) Climatic and environmental patterns associated with Hantavirus pulmonary syndrome, Four Corners region, United States. *Emerging Infectious Diseases*, 5, 87–94.
- Ge L, Zhao YL, Zhou K, Mu XM, Yu HB, Wang YF, Ning W,



Hong F, Guo LQ, Huo XX (2016) Spatio-temporal pattern and influencing factors of hemorrhagic fever with renal syndrome (HFRS) in Hubei Province (China) between 2005 and 2014. *PLoS ONE*, 11, e0167836.

Guan P, Huang DS, He M, Shen TF, Guo JQ, Zhou BS (2009) Investigating the effects of climatic variables and reservoir on the incidence of hemorrhagic fever with renal syndrome in Huludao City, China: A 17-year data analysis based on structure equation model. *BMC Infectious Diseases*, 9, 109.

Habtemariam LT, Kassa GA, Gandorfer M (2017) Impact of climate change on farms in smallholder farming systems: Yield impacts, economic implications and distributional effects. *Agricultural Systems*, 152, 58–66.

Hou X, Liu KK, Liu XB, Chang G, Xu L, Liu QY (2019) Nonlinear effects of climate factors on dengue epidemic in Guangdong Province, China. *Chinese Journal of Vector Biology and Control*, 30, 25–30. (in Chinese with English abstract) [侯祥, 刘可可, 刘小波, 常罡, 许磊, 刘起勇 (2019) 气候因素对广东省登革热流行影响的非线性效应. *中国媒介生物学及控制杂志*, 30, 25–30.]

Kallio ER, Begon M, Henttonen H, Koskela E, Mappes T, Vaheri A, Vapalahti O (2009) Cyclic Hantavirus epidemics in humans-predicted by rodent host dynamics. *Epidemics*, 1, 101–107.

Kariwa H, Yoshimatsu K, Arikawa J (2007) Hantavirus infection in East Asia. *Comparative Immunology Microbiology and Infectious Diseases*, 30, 341–356.

Li Q, Zhao WN, Wei YM, Han X, Han ZY, Zhang YB, Qi SX, Xu YG (2014) Analysis of incidence and related factors of hemorrhagic fever with renal syndrome in Hebei Province, China. *PLoS ONE*, 9, e101348.

Liang WF, Gu X, Li X, Zhang KJ, Wu KJ, Pang MM, Dong JH, Merrill HR, Hu T, Liu K (2018) Mapping the epidemic changes and risks of hemorrhagic fever with renal syndrome in Shaanxi Province, China, 2005–2016. *Scientific Reports*, 8, 749.

Lin HL, Zhang ZT, Lu L, Liu QY (2014) Meteorological factors are associated with hemorrhagic fever with renal syndrome in Jiaonan County, China, 2006–2011. *International Journal of Biometeorology*, 58, 1031–1037.

Liu XD, Jiang BF, Gu WD, Liu QY (2011) Temporal trend and climate factors of hemorrhagic fever with renal syndrome epidemic in Shenyang City, China. *BMC Infectious Diseases*, 11, 331.

McMichael AJ, Woodruff RE, Hales S (2006) Climate change and human health: Present and future risks. *Lancet*, 367, 859–869.

Nichol ST, Spiropoulou C, Morzunov S, Rollin PE, Ksiazek TG, Feldmann H, Sanchez A, Childs J, Zaki S, Peters C (1993) Genetic identification of a Hantavirus associated with an outbreak of acute respiratory illness. *Science*, 262, 914–917.

Pinkerton KE, Rom WN (2014) *Global Climate Change and*

*Public Health*. Springer, London.

Rosseel Y (2012) lavaan: An R package for structural equation modeling. *Journal of Statistical Software*, 48, 1–36.

Sargianou M, Watson DC, Chra P, Papa A, Panos G (2012) Hantavirus infections for the clinician: From case presentation to diagnosis and treatment. *Critical Reviews in Microbiology*, 38, 317–329.

Steiger JH (1990) Structural model evaluation and modification: An interval estimation approach. *Multivariate Behavioral Research*, 25, 173–180.

Stige LC, Ottersen G, Brander K, Chan KS, Stenseth NC (2006) Cod and climate: Effect of the North Atlantic Oscillation on recruitment in the North Atlantic. *Marine Ecology Progress Series*, 325, 227–241.

Sun J, Wang JN, Wei YQ, Li YR, Liu M (2016) The haze nightmare following the economic boom in China: Dilemma and tradeoffs. *International Journal of Environmental Research and Public Health*, 13, 1–12.

Tian HY, Hu SX, Cazelles B, Chowell G, Gao LD, Laine M, Li YP, Yang HS, Li YD, Yang QQ, Tong X, Huang R, Bjornstad ON, Xiao H, Stenseth NC (2018) Urbanization prolongs Hantavirus epidemics in cities. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 115, 4707–4712.

Tian HY, Yu PB, Bjørnstad ON, Cazelles B, Yang J, Tan H, Huang SQ, Cui YJ, Dong L, Ma CF, Ma CA, Zhou S, Laine M, Wu XX, Zhang YY, Wang JJ, Yang RF, Stenseth NC, Xu B (2017a) Anthropogenically driven environmental changes shift the ecological dynamics of hemorrhagic fever with renal syndrome. *PLoS Pathogens*, 13, e1006198.

Tian HY, Yu PB, Cazelles B, Xu L, Tan H, Yang J, Huang SQ, Xu B, Cai J, Ma CF, Wei J, Li S, Qu JH, Laine M, Wang JJ, Tong SL, Stenseth NC, Xu B (2017b) Interannual cycles of Hantaan virus outbreaks at the human-animal interface in Central China are controlled by temperature and rainfall. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 114, 8041–8046.

Tian HY, Yu PB, Luis AD, Bi P, Cazelles B, Laine M, Huang SQ, Ma CF, Zhou S, Wei J, Li S, Lu XL, Qu JH, Dong JH, Tong SL, Wang JJ, Grenfell B, Xu B (2015) Changes in rodent abundance and weather conditions potentially drive hemorrhagic fever with renal syndrome outbreaks in Xi'an, China, 2005–2012. *PLOS Neglected Tropical Diseases*, 9, e0003530.

Wang T, Zhou YP, Wang L, Huang ZS, Cui F, Zhai SY (2015) Using autoregressive integrated moving average model to predict the incidence of hemorrhagic fever with renal syndrome in Zibo, China, 2004–2014. *Japanese Journal of Infectious Diseases*, 69, 279–284.

Watson DC, Sargianou M, Papa A, Chra P, Starakis I, Panos G (2014) Epidemiology of Hantavirus infections in humans: A comprehensive, global overview. *Critical Reviews in Microbiology*, 40, 261–272.

Wood SN (2006) *Generalized Additive Models: An*

- Introduction with R. Chapman & Hall/CRC, Boca Raton.
- Xiao D, Wu KJ, Tan X, Le J, Li HT, Yan YP, Xu ZK (2015) Modeling and predicting hemorrhagic fever with renal syndrome trends based on meteorological factors in Hu County, China. *PLoS ONE*, 10, e0123166.
- Xiao D, Wu KJ, Tan X, Yan TC, Li HT, Yan YP (2014a) The impact of the vaccination program for hemorrhagic fever with renal syndrome in Hu County, China. *Vaccine*, 32, 740–745.
- Xiao H, Tian HY, Gao LD, Liu HN, Duan LS, Basta N, Cazelles B, Li XJ, Lin XL, Wu HW, Chen BY, Yang HS, Xu B, Grenfell B (2014b) Animal reservoir, natural and socioeconomic variations and the transmission of hemorrhagic fever with renal syndrome in Chenzhou, China, 2006–2010. *PLoS Neglected Tropical Diseases*, 8, e2615.
- Xiao H, Gao LD, Li XJ, Lin XL, Dai XY, Zhu PJ, Chen BY, Zhang XX, Zhao J, Tian HY (2013a) Environmental variability and the transmission of haemorrhagic fever with renal syndrome in Changsha, People's Republic of China. *Epidemiology and Infection*, 141, 1867–1875.
- Xiao H, Tian HY, Cazelles B, Li XJ, Tong SL, Gao LD, Qin JX, Lin XL, Liu HN, Zhang XX (2013b) Atmospheric moisture variability and transmission of hemorrhagic fever with renal syndrome in Changsha City, Mainland China, 1991–2010. *PLoS Neglected Tropical Diseases*, 7, e2260.
- Xu L, Liu QY, Stige LC, Ari TB, Fang XY, Chan KS, Wang SC, Stenseth NC, Zhang ZB (2011) Nonlinear effect of climate on plague during the third pandemic in China. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 108, 10214–10219.
- Yan X, Yang YY (2018) RMSEA, CFI, and TLI in structural equation modeling with ordered categorical data: The story they tell depends on the estimation methods. *Behavior Research Methods*, 51, 409–428.
- Zhang MW, Wang Y, Li B, Chen AG (2003) The rodent pest control of the social–economical–natural complex ecosystem. *Acta Theriologica Sinica*, 23, 250–258. (in Chinese with English abstract) [张美文, 王勇, 李波, 陈安国 (2003) “社会–经济–自然复合生态系统”中的鼠害治理. *兽类学报*, 23, 250–258.]
- Zhang YZ, Zou Y, Fu ZF, Plyusnin A (2010) Hantavirus infections in humans and animals, China. *Emerging Infectious Diseases*, 16, 1195–1203.
- Zhang ZB, Cazelles B, Tian HD, Stige LC, Bräuning A, Stenseth NC (2009) Periodic temperature-associated drought/flood drives locust plagues in China. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 276, 823–831.

(责任编辑: 肖治术 责任编辑: 黄祥忠)



•生物编目•

# 西藏种子植物分布新资料

刘成 亚吉东 郭永杰 蔡杰 张挺\*

(中国科学院昆明植物研究所, 昆明 650201)

**摘要:** 本文报道了分布于西藏的4个中国新记录种, 即须弥四带芹(*Tetrataenium wallichii*)、巴洛特栎(*Quercus baloot*)、尼泊尔姜味草(*Clinopodium nepalense*)和喜马拉雅耳稃草(*Garnotia emodi*); 以及24个西藏新记录种, 即翼叶棱子芹(*Pleurospermum decurrens*)、线叶球兰(*Hoya linearis*)、尼泊尔菊三七(*Gynura nepalensis*)、一枝黄花(*Solidago decurrens*)、拟游藤卫矛(*Euonymus vaganoides*)、云南木鳖(*Momordica subangulata* subsp. *renigera*)、马兜儿(*Zehneria japonica*)、攀援胡颓子(*Elaeagnus sarmentosa*)、四棱猪屎豆(*Crotalaria tetragona*)、大叶千斤拔(*Flemingia macrophylla*)、毛喉鞘蕊花(*Coleus forskohlii*)、独龙木姜子(*Litsea taronensis*)、长序大苞兰(*Bulbophyllum purpureofuscum*)、球花石豆兰(*B. repens*)、黄兰(*Cephalantheropsis obcordata*)、双角厚唇兰(*Dendrobium forrestii*)、密花兰(*Diglyphosa latifolia*)、云南盆距兰(*Gastrochilus yunnanensis*)、扁茎羊耳蒜(*Liparis assamica*)、耳唇兰(*Otochilus porrectus*)、疏花无叶莲(*Petrosavia sakurii*)、长序羊角藤(*Gynochthodes lacunosa*)、黑蒴(*Alectra avensis*)和赤杨叶(*Alniphyllum fortunei*), 其中无叶莲科为西藏新记录科, 一枝黄花属(*Solidago*)、马兜儿属(*Zehneria*)、千斤拔属(*Flemingia*)、鞘蕊花属(*Coleus*)、密花兰属(*Diglyphosa*)、无叶莲属(*Petrosavia*)、羊角藤属(*Gynochthodes*)、黑蒴属(*Alectra*)和赤杨叶属(*Alniphyllum*)等9个属为西藏新记录属。凭证标本均存放于中国科学院昆明植物研究所标本馆(KUN)。

**关键词:** 中国; 西藏; 种子植物; 新记录

## Newly recorded species of seed plants from Xizang, China

Cheng Liu, Jidong Ya, Yongjie Guo, Jie Cai, Ting Zhang\*

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

**Abstract:** Four species, *Tetrataenium wallichii*, *Quercus baloot*, *Clinopodium nepalense* and *Garnotia emodi* are reported as newly recorded species in China. Twenty-four species, *Pleurospermum decurrens*, *Hoya linearis*, *Gynura nepalensis*, *Solidago decurrens*, *Euonymus vaganoides*, *Momordica subangulata* subsp. *renigera*, *Zehneria japonica*, *Elaeagnus sarmentosa*, *Crotalaria tetragona*, *Flemingia macrophylla*, *Coleus forskohlii*, *Litsea taronensis*, *Bulbophyllum purpureofuscum*, *Bulbophyllum repens*, *Cephalantheropsis obcordata*, *Dendrobium forrestii*, *Diglyphosa latifolia*, *Gastrochilus yunnanensis*, *Liparis assamica*, *Otochilus porrectus*, *Petrosavia sakurii*, *Gynochthodes lacunosa*, *Alectra avensis* and *Alniphyllum fortunei* are reported as newly recorded species in Xizang. Notably, the family Petrosaviaceae as well as the genera *Solidago*, *Zehneria*, *Flemingia*, *Coleus*, *Diglyphosa*, *Petrosavia*, *Gynochthodes*, *Alectra* and *Alniphyllum* have not been previously recorded in Xizang and are reported herein. The voucher specimens for each reported species were collected and deposited in the Herbarium of Kunming Institute of Botany (KUN), Chinese Academy of Sciences.

**Key words:** China; Xizang; seed plants; newly recorded species

西藏地处我国西南边陲, 地域辽阔、地形复杂, 昆仑山脉、唐古拉山脉、冈底斯山脉、喜马拉雅山

脉东西横穿全区, 平均海拔在4,000 m以上, 有着独特的高原气候类型。作为青藏高原的主体部分, 具

收稿日期: 2020-04-20; 接受日期: 2020-07-15

基金项目: 中国西南野生生物种质资源库和国家重要野生植物种质资源库项目

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



有从热带到寒带的多种植被类型, 野生植物资源异常丰富, 位于全球36个生物多样性热点地区之一的喜马拉雅山脉的东部及北部(Myers et al, 2000; <https://www.cepf.net>)。虽然经过早期一系列的科学考察, 尤其是20世纪70年代的第一次青藏高原综合科学考察, 获得了大量的第一手资料, 填补了青藏高原一些地区和学科研究的空白(孙鸿烈, 1984), 加之后来对西藏东南部雅鲁藏布江下游墨脱地区的多次植物资源考察等(陈伟烈等, 1981; 韩维栋等, 1992; 孙航和周浙昆, 2002), 人们对西藏的植物资源有了较全面的了解和认识。但受到交通条件的限制, 部分地区如喜马拉雅南坡的亚东沟、陈塘沟、嘎玛沟、樟木沟和吉隆沟, 以及高山带极端环境、羌塘和可可西里地区等, 调查仍不够充分。

2013–2019年间, 在中国西南野生生物种质资源库和国家重要野生植物种质资源库项目的支持下, 我们先后对西藏的墨脱县、定日县、聂拉木县和吉隆县等进行了多次野生植物种质资源的调查采集, 在对所采集的标本进行整理和鉴定过程中, 通过查阅《中国植物志》、*Flora of China*、《西藏植物志》、《云南植物志》、相邻国家和地区的植物志(Hooker, 1879; Nasir, 1976; Grierson & Long, 1999), 相关类群的植物分类学文献资料(王喜龙等, 2018a, b; 弓莉等, 2019a, b; 郝培玉等, 2019; 周鹿等, 2019), 以及物种2000中国节点数据库(<http://www.sp2000.org.cn/2019>), 发现了分布于西藏的4个中国新记录种和24个西藏新记录种, 其中无叶莲科为西藏新记录科, 一枝黄花属(*Solidago*)、马兜儿属(*Zehneria*)、千斤拔属(*Flemingia*)、鞘蕊花属(*Coleus*)、密花兰属(*Diglyphosa*)、无叶莲属(*Petrosavia*)、羊角藤属(*Gynochthodes*)、黑蒴属(*Alectra*)和赤杨叶属(*Alniphyllum*)等9个属为西藏新记录属, 现予以报道。本文新分布资料的物种名依据最新的分类学处理, 并按科拉丁名字母顺序进行排序, 凭证标本均存放于中国科学院昆明植物研究所标本馆(KUN)。

## 1 中国新记录种

### (1) 须弥四带芹(新拟) (伞形科 *Apiaceae*)

*Tetrataenium wallichii* (DC.) Manden., Zametki Sist. Geogr. Rast. 41: 47 (1986): (1987).

异名: *Heracleum wallichii* DC., Prodr. [A. P. de

Candolle] 4: 195 (1830).

模式标本: Nepal. *N. Wallich* s. n. (Holotype, BM; Isotypes, E, K, M).

西藏: 吉隆县吉隆镇拉托拉垭口至萨嘎乡途中, 生于杜鹃(*Rhododendron* sp.)林下, 海拔3,575 m, 2018年9月16日, 张挺、刘成、亚吉东18CS17682和18CS17685。

分布: 不丹、印度(Hooker, 1879; Grierson & Long, 1999)。在西藏的分布为中国新记录。

四带芹属(*Tetrataenium* (DC.) Manden.)在*Flora of China* (Pu & Watson, 2005)和不丹植物志(Grierson & Long, 1999)中被并入独活属(*Heracleum* L.)。但分子系统学研究表明独活属并不是单系, 其属下分类存有争议, 部分种的归属与邻近属间的关系不甚清楚, 形态特征和分子特征差异较大(Yu et al, 2011), Yu等(2011)恢复了四带芹属, 并将二管独活(*H. bivittatum*)、尼泊尔独活(*H. nepalense* (原为尼泊尔四带芹 *T. nepalense*))、贡山独活(*H. kingdonii*)、云南独活(*H. yunnanense*)、大叶独活(*H. olgae* (原为大叶四带芹 *T. olgae*))并入四带芹属。

### (2) 巴洛特栎(新拟) (壳斗科 *Fagaceae*)

*Quercus baloot* Griff., Itin. Pl. Khasiyah Mts. 328 (1848).

模式标本: India. East Bengal, W. Griffith 4448 (Isotype, P).

西藏: 吉隆县吉隆镇至口岸途中虐拉桥, 生于沟谷边, 海拔2,440 m, 2018年9月15日, 张挺、刘成、亚吉东18CS17670。

分布: 阿富汗、印度、巴基斯坦等喜马拉雅山脉周边国家1,800–3,000 m的干旱河谷(Hooker, 1890; Brandis, 1972; Nasir, 1976; Sharma et al, 2013)。在西藏的分布为中国新记录。

### (3) 尼泊尔姜味草(新拟) (唇形科 *Lamiaceae*)

*Clinopodium nepalense* (Kitam. & Murata) Bräuchler & Heubl, Taxon 55(4): 979 (2006).

异名: *Micromeria nepalensis* Kitam. & Murata, Acta Phytotax. Geobot. 16(1): 3 (1955).

模式标本: Nepal, Bangu Khola, 3,400 m, 11 June 1953, S. Nakao s. n. (Holotype, TI).

西藏: 吉隆县吉隆镇吉普大峡谷吊桥边, 生于林缘路边灌丛, 海拔2,740 m, 2018年9月11日, 刘成、张挺、亚吉东18CS17458。

分布: 尼泊尔(Kitamura, 1955)。在西藏的分布为中国新记录。

标本由向春雷博士和陈亚萍博士鉴定为尼泊尔姜味草(*Micromeria nepalensis* Kitam. & Murata)。根据分子系统学证据, *Micromeria*的旧世界种类已并入风轮菜属(*Clinopodium* L.) (Bräuchler et al, 2008)。

#### (4)喜马拉雅耳稃草(新拟)(禾本科 Poaceae)

*Garnotia emodi* (Arn. & Nees) Janowski, Repert. Spec. Nov. Regni Veg. 17: 86 (1921).

异名: *Miquelia emodi* Arn. & Nees, Nov. Actorum Acad. Caes. Leop.-Carol. Nat. Cur. 19 (Suppl. 1): 178 (1843); *Berghausia emodi* Endl. ex Miq., Anal. Bot. Ind. 2: 32 (1851).

模式标本: India. Emodi iugo, Royle 33 (Holotype, unknown).

西藏: 吉隆县吉隆镇至口岸途中91-92 km, 路边潮湿岩壁上, 海拔2,015 m, 2018年9月11日, 刘成、张挺、亚吉东18CS17488。

分布: 不丹、尼泊尔、印度(Hooker, 1897; Noltie, 2000; Clayton et al, 2006)。在西藏的分布为中国新记录。

## 2 西藏新记录种

#### (1)翼叶棱子芹(伞形科 Apiaceae)

*Pleurospermum decurrens* Franch., Bull. Annuel Soc. Philom. Paris sér. 8, 6: 138 (1894).

西藏: 吉隆县吉隆镇开热瀑布, 高山栎(*Quercus semecarpifolia*)和密叶红豆杉(*Taxus contorta*)林下, 海拔3,245 m, 2018年9月14日, 张挺、刘成、亚吉东18CS17648。

分布: 云南西北部, 模式标本采自云南丽江玉龙山。西藏分布新记录。

#### (2)线叶球兰(夹竹桃科 Apocynaceae)

*Hoya linearis* Wall. ex D. Don, Prodr. Fl. Nepal. 130 (1825).

西藏: 墨脱县加热萨乡附近, 生于路边大树上, 海拔1,290 m, 2018年11月13日, 刘成、亚吉东、李昌洪18CS17180。

分布: 云南西北部(贡山); 印度、缅甸和尼泊尔也有分布, 模式标本采自尼泊尔。西藏分布新记录。

#### (3)尼泊尔菊三七(菊科 Asteraceae)

*Gynura nepalensis* DC., Prodr. 6: 300 (1838).

西藏: 墨脱县加隆瀑布观景台附近, 公路边, 海拔920 m, 2018年5月14日, 郭永杰、王雨华、杨立新等18CS16964。

分布: 贵州(罗甸、赤水、望谟、荔波)和云南(镇康、腾冲); 不丹、印度、缅甸、尼泊尔和泰国也有分布, 模式标本采自尼泊尔。西藏分布新记录。

#### (4)一枝黄花(菊科 Asteraceae)

*Solidago decurrens* Lour., Fl. Cochinch. 2: 501 (1790).

西藏: 吉隆县吉隆镇吉普村, 生于乔松(*Pinus wallichiana*)和密叶红豆杉林林缘路边, 海拔2,660 m, 2018年9月13日, 刘成、张挺、亚吉东18CS17631。

分布: 安徽、福建、广东、广西、贵州、湖北、湖南、江苏、江西、陕西、山东、四川、台湾、云南和浙江等地; 在印度、日本、韩国、老挝、尼泊尔、菲律宾、越南等也有分布。

一枝黄花属约120种, 主要集中于北美洲, 部分分布于亚洲、欧洲和南美洲, 我国有6种。西藏分布新记录属、种。

#### (5)拟游藤卫矛(卫矛科 Celastraceae)

*Euonymus vaganoides* C. Y. Cheng ex J. S. Ma, Harvard Pap. Bot. 10: 93 (1997).

西藏: 墨脱县背崩乡布裙湖, 生于常绿阔叶林中, 海拔1,370 m, 2018年11月19日, 刘成、亚吉东18CS17214。

分布: 广西、湖南和云南, 模式标本采自云南屏边。西藏分布新记录。

#### (6)云南木鳖(葫芦科 Cucurbitaceae)

*Momordica subangulata* subsp. *renigera* (Wall. ex G. Don) W. J. de Wilde, Bot. Zhurn. 87: 147 (2002).

西藏: 墨脱县城至德兴乡途中, 生于林缘路边灌木丛中, 海拔760 m, 2016年11月12日, 刘成、亚吉东、何华杰等16CS11853; 墨脱县加热萨乡更帮村, 村边间歇玉米地, 海拔1,170 m, 2018年5月9日, 郭永杰、王雨华、杨立新等18CS16874; 墨脱县达果桥至帮兴乡途中, 林缘路边灌丛, 海拔1,618 m, 2018年11月11日, 刘成、亚吉东、李昌洪18CS17165。

分布: 主要分布于云南西北部及东南部; 孟加拉国、印度、缅甸和泰国也有分布。西藏分布新记录。

**(7) 马脰儿(葫芦科 Cucurbitaceae)**

**Zehneria japonica** (Thunb.) H. Y. Liu, Bull. Natl. Mus. Nat. Sci., Taichung 1: 40 (1989).

西藏: 墨脱县德兴乡至荷扎村途中, 生于林缘路边, 海拔1,020 m, 2016年11月17日, 刘成、亚吉东、何华杰等16CS11949; 墨脱县德兴乡德兴村, 路边, 海拔920 m, 2018年5月7日, 郭永杰、王雨华、杨立新等18CS16826。

分布: 安徽、福建、广东、广西、贵州、湖北、湖南、江苏、江西、四川、台湾、云南和浙江; 印度、印度尼西亚、日本、朝鲜、尼泊尔、菲律宾和越南也有分布。

马脰儿属约55种, 主要分布于旧热带亚洲和非洲, 我国有4种。西藏分布新记录属、种。

**(8) 攀援胡颓子(胡颓子科 Elaeagnaceae)**

**Elaeagnus sarmentosa** Rehder in Sargent, Pl. Wilson. 2(2): 417 (1915).

西藏: 墨脱县背崩乡德尔贡, 林缘路边, 海拔1,490 m, 2018年11月23日, 刘成、亚吉东、李昌洪18CS17248。

分布: 广西和云南, 模式标本采自云南蒙自。西藏分布新记录。

**(9) 四棱猪屎豆(豆科 Fabaceae)**

**Crotalaria tetragona** Roxb. ex Andr., Bot. Repos. t. 9: 593 (1812).

西藏: 墨脱县林多至卡布村小路途, 路边, 海拔1,050 m, 2016年11月16日, 郭永杰、张桥蓉、秦少发等16CS14472。

分布: 广东、广西、四川和云南; 孟加拉国、不丹、印度、老挝、缅甸、尼泊尔、菲律宾、泰国和越南也有分布。西藏分布新记录。

**(10) 大叶千斤拔(豆科 Fabaceae)**

**Flemingia macrophylla** (Willd.) Kuntze ex Merr., Philip. J. Sci. C 5:130 (1910).

西藏: 墨脱县背崩乡江新村后山, 生于杂木林下, 海拔1,060 m, 2018年11月18日, 刘成、亚吉东18CS17208。

分布: 福建、广东、广西、贵州、海南、江西、四川、台湾和云南; 孟加拉国、不丹、柬埔寨、印度、印度尼西亚、老挝、马来西亚、缅甸、尼泊尔、泰国和越南也有分布。

千斤拔属约30种, 分布于热带亚洲、非洲和大

洋洲, 我国产15种。西藏分布新记录属、种。

**(11) 毛喉鞘蕊花(唇形科 Lamiaceae)**

**Coleus forskohlii** Briq. in Engl. u. Prantl, Nat. Pflanzenfam. 4(3a): 359 (1897).

西藏: 吉隆县吉隆镇吉隆口岸, 生于路边山坡, 海拔1,878 m, 2018年9月11日, 刘成、张挺、亚吉东18CS17467。

分布: 国内记录仅分布于云南东川; 不丹、印度、尼泊尔、斯里兰卡及热带非洲也有分布。

鞘蕊花属90 (-150)种, 产东半球热带及澳大利亚, 我国有6种, 产云南、贵州、广西、广东、福建、台湾等省区。西藏分布新记录属、种。

**(12) 独龙木姜子(樟科 Lauraceae)**

**Litsea taronensis** H. W. Li, Acta Phytotax. Sin. 16(4): 47 (1978).

西藏: 墨脱县巴日村至仁钦棚老路, 常绿阔叶林林缘, 海拔2,070 m, 2018年11月16日, 刘成、亚吉东、李昌洪18CS17196, 调查中在墨脱县背崩乡江新村后山也发现有分布。

分布: 仅分布于云南西北部的独龙江。西藏分布新记录。

**(13) 长序大苞兰(兰科 Orchidaceae)**

**Bulbophyllum purpureofuscum** J. J. Verm., Schuit. & de Vogel, Phytotaxa 166(2): 105 (2014).

西藏: 墨脱县仁钦崩, 生于亚热带常绿阔叶林林中树上, 海拔2,000 m, 2018年11月13日, 刘成、亚吉东、何华杰等16CS11892。

分布: 云南(六库和独龙江); 不丹、印度、缅甸也有分布。西藏分布新记录。

长序大苞兰(*Sunipia cirrhata* (Lind.) P. F. Hunt) 为2008年发表的中国新记录种(金效华和樊杰, 2008), 但根据分子生物学证据, 已被处理为 *Bulbophyllum purpureofuscum* J. J. Verm., Schuit. & de Vogel 的异名(Vermeulen et al, 2014)。

**(14) 球花石豆兰(兰科 Orchidaceae)**

**Bulbophyllum repens** Griff., Not. Pl. Asiat. 3: 293 (1851).

西藏: 墨脱县德尔贡, 常绿阔叶林中, 海拔1,600 m, 2018年11月24日, 亚吉东、刘成18HT2408; 墨脱县格当乡, 河边杂木林, 海拔1,800 m, 2018年11月27日, 亚吉东、刘成18HT2574。

分布: 海南; 印度、越南也有分布。西藏分布



新记录。

由于球花石豆兰野外植株个体稀少,仅拍摄了照片、采集了分子材料和少量个体进行引种,凭证标本待后期扩繁后补采。

#### (15)黄兰(兰科 *Orchidaceae*)

***Cephalantheropsis obcordata*** (Lindl.) Ormerod, *Orchid Digest* 62(4): 157 (1998).

西藏:墨脱县背崩乡德尔贡,生于亚热带常绿阔叶林下,海拔1,750 m,2018年11月24日,刘成、亚吉东等18CS17278;墨脱县背崩乡,生于亚热带常绿阔叶林下,海拔1,370 m,2018年12月1日,刘成、亚吉东18CS17150。

分布:福建南部、广东、海南、台湾、云南南部和东南部;印度(东北部)、印度尼西亚、日本、老挝、马来西亚、缅甸、菲律宾、泰国和越南也有分布,模式标本采自印度东北部。西藏分布新记录。

#### (16)双角厚唇兰(兰科 *Orchidaceae*)

***Dendrobium forrestii*** (Ormerod) Schuit. & P. B. Adams, *Muelleria* 29(1): 66 (2011).

西藏:墨脱县仁钦崩,亚热带常绿阔叶林中,海拔2,000 m,2018年11月16日,亚吉东、刘成18HT2302。

分布:云南西部(恩梅开江和怒江分水岭)。西藏分布新记录。

双角厚唇兰(*Epigeneium forrestii* Ormerod)为2007年发表的新种(Ormerod, 2007),但根据最新的分子系统学证据,已被组合为*Dendrobium forrestii* (Ormerod) Schuit. & P. B. Adams (Schuiteman and Adams, 2011)。由于野外植株个体稀少,仅拍摄了照片、采集了分子材料和少量个体进行引种,凭证标本待后期扩繁后补采。

#### (17)密花兰(兰科 *Orchidaceae*)

***Diglyphosa latifolia*** Blume, *Bijdr. Fl. Ned. Ind.* 7: 336, t. 60 (1825).

西藏:墨脱县背崩乡,生于亚热带常绿阔叶林下,海拔1,370 m,2018年12月1日,亚吉东、刘成18HT2582。

分布:云南东南部(屏边);印度(东北部)、印度尼西亚、马来西亚、巴布亚新几内亚和菲律宾也有分布。

密花兰属3种,分布于热带喜马拉雅至东南亚和新几内亚岛,我国仅有密花兰1种。由于野外植株

个体稀少,仅拍摄了照片、采集了分子材料和少量个体进行引种,凭证标本待后期扩繁后补采。西藏分布新记录属、种。

#### (18)云南盆距兰(兰科 *Orchidaceae*)

***Gastrochilus yunnanensis*** Schltr., *Repert. Spec. Nov. Regni Veg. Beih.* 4: 76 (1919).

西藏:墨脱县背崩乡西让附近,林缘路边树上,海拔794 m,2018年11月20日,刘成、亚吉东、李昌洪18CS17220。

分布:云南南部(普洱);孟加拉国、泰国(北部)和越南(北部)也有分布。西藏分布新记录。

#### (19)扁茎羊耳蒜(兰科 *Orchidaceae*)

***Liparis assamica*** King & Pantl., *Ann. Roy. Bot. Gard. (Calcutta)* 8: 36 (1898).

西藏:墨脱县达木乡至格当乡途中,生于林下阴湿处,海拔1,600 m,2016年11月13日,郭永杰、张桥蓉、秦少发等16CS14421;墨脱县80 km至达果桥途中,公路边悬崖上,海拔1,320 m,2016年11月21日,郭永杰、张桥蓉、秦少发16CS14540。

分布:云南南部和西部;印度也有分布,模式标本采自印度阿萨姆。西藏分布新记录。

#### (20)耳唇兰(兰科 *Orchidaceae*)

***Otochilus porrectus*** Lindl., *Gen. Sp. Orchid. Pl.* 36 (1830).

西藏:墨脱县达果桥至帮兴乡途中,岩壁上,海拔1,610 m,2018年11月11日,亚吉东、刘成18HT2229;墨脱县背崩乡江新村后山,常绿阔叶林中,海拔1,790 m,2018年11月18日,亚吉东、刘成18HT2334;墨脱县背崩乡德尔贡,亚热带常绿阔叶林中大树上,海拔1,690 m,2018年11月25日,刘成、亚吉东18CS17289;

分布:《西藏植物志》中记录的耳唇兰(*O. lancilabius* Seidenf.)实为宽叶耳唇兰。耳唇兰(*O. porrectus* Lindl.)分布于云南西北部至东南部;印度、缅甸、尼泊尔、泰国和越南也有分布。西藏分布新记录。

#### (21)疏花无叶莲(无叶莲科 *Petrosaviaceae*)

***Petrosavia sakuraii*** (Makino) J. J. Sm. ex Steenis, *Trop. Natuur* 23: 52 (1934).

西藏:墨脱县背崩乡德尔贡,生于亚热带常绿阔叶林林下,海拔1,730 m,2018年11月26日,刘成、亚吉东18CS17291。

分布: 主要分布于广西、四川、台湾和云南; 在印度尼西亚、日本、缅甸和越南也有分布。

无叶莲属最早被置于百合科(Liliaceae A. L. Juss.), APG III (APG, 2009)和APG IV (APG, 2016)系统均独立为无叶莲目(Petrosaviales Takht.)下的无叶莲科(Petrosaviaceae Hutch.), 本属有3种, 分布于亚洲热带至亚热带, 印度尼西亚、日本、马来西亚、缅甸、泰国、越南和我国, 我国有无叶莲(*P. sinii* (K. Krause) Gagnep.)和疏花无叶莲(*P. sakurarii* (Makino) J. J. Sm. ex Steenis) 2种。西藏分布新记录科、属、种。

### (22)长序羊角藤(茜草科 Rubiaceae)

*Gynochthodes lacunosa* (King & Gamble) Razafim. & B. Bremer, *Adansonia*, 33(2): 291 (2011).

西藏: 墨脱县背崩乡德尔贡, 生于亚热带常绿阔叶林林缘, 海拔1,730 m, 2018年11月24日, 刘成、亚吉东18CS17279。

分布: 云南南部和东南部; 马来西亚和泰国也有分布。

标本由吴磊博士鉴定为巴戟天属(*Morinda*)的长序羊角藤(*Morinda lacunosa* King & Gamble), 根据最新分子系统学证据, 广义*Morinda*已被拆分(Razafimandimbison et al, 2009), *M. lacunosa* King & Gamble被组合为羊角藤属(*Gynochthodes* Blume)下*G. lacunosa* (King & Gamble) Razafim. & B. Bremer (Razafimandimbison & Bremer, 2011), 羊角藤属93种, 分布于非洲(马达加斯加)、热带大洋洲和亚洲, 我国有21种。西藏分布新记录属、种。

### (23)黑蒴(列当科 Orobanchaceae)

*Alectra avensis* (Benth.) Merr., *Philipp. J. Sci.*, C 12(2): 109 (1917).

西藏: 墨脱县朱村至帮兴乡途中, 生于路上方草坡, 海拔1,760 m, 2018年11月11日, 刘成、亚吉东、李昌洪18CS17172。

分布: 广东、广西、台湾和云南; 不丹、印度、印度尼西亚、缅甸、菲律宾也有分布。

黑蒴属在《中国植物志》中为*Melasma* P. J. Bergius, 而实际上此属产于非洲和美洲, 中国不产, *Flora of China*将黑蒴属名更正为*Alectra* Thunb.并将*Melasma* P. J. Bergius作为其异名处理。修正后的黑蒴属约30种, 分布于热带非洲和亚洲, 我国有1种。西藏分布新记录属、种。

### (24)赤杨叶(安息香科 Styracaceae)

*Alniphyllum fortunei* (Hemsl.) Makino, *Bot. Mag. (Tokyo)* 20: 93 (1906).

西藏: 墨脱县达木乡至格当乡途中约10 km处, 生于林下阴湿处, 海拔1,600 m, 2016年11月13日, 郭永杰、张桥蓉、秦少发等16CS14423。

分布: 安徽、福建、广东、广西、贵州、海南、湖北、湖南、江苏、江西、四川、云南和浙江; 印度、老挝、缅甸和越南也有分布。

赤杨叶属有3种, 分布于亚洲东南部和我国南部, 我国均产。西藏分布新记录属、种。

## 3 讨论

我国是世界上植物多样性最丰富的国家之一, *Flora of China*第一卷统计有维管植物31,362种, 随着近几年全国植物资源调查的不断深入, 自2013年*Flora of China*完成编写至2019年底, 仍有1,300多个新物种被描述和报道(<https://www.ipni.org>), 这些新物种大多分布于中缅边境地区(Indo-Burma)、西南山地(Mts. of SW China)、喜马拉雅山脉(Himalaya)和中亚山地(Mts. of Central Asia)等生物多样性热点地区(Myers et al, 2000; Cai et al, 2019; <https://www.cepf.net/>)。本次西藏种子植物分布新资料的报道, 进一步丰富了我国植物区系的内容, 对西藏地区植物多样性和保护等方面的研究具有重要意义。

本次报道的新分布物种主要集中在墨脱县和吉隆县。早在1980年和1990年, 陈伟烈等(1981)和韩维栋等(1992)就分别对具“植被类型的天然博物馆”和“生物资源基因库”之称的墨脱县进行了植物资源的调查, 到1992-1993年间, 孙航和周浙昆等再次进行了为期8个月的植物区系越冬考察, 调查并记录了种子植物180科726属1,679种(孙航和周浙昆, 2002)。由于受限于当时季节、交通和地理等条件, 部分地区调查仍不够充分。随着2013年10月底扎墨公路的正式通车, 墨脱县结束了中国最后一个不通公路的县的历史, 大量科研人员得以进入并开展生物多样性相关的科学考察, 有很多新类群被发现和报道(Liu et al, 2019; Wang et al, 2019; Ya et al, 2019a, b), 墨脱也成了当前科学考察的热点地区。而位于我国生物多样性热点地区的中缅、中尼、中印、中越等边境地区的调查还比较薄弱, 仍需进一步开展调查和研究。

另外, 西藏的兰科植物资源非常丰富, 《西藏植物志》中就记录有64属191种及2变种(吴征镒, 1987), 结合王喜龙等(2018b)对西藏野生兰科植物名录的整理和修订, 以及最新的文献资料(Li et al, 2019; 向振勇等, 2019; Ya et al, 2019a, b), 西藏记载的野生兰科植物已接近400种, 本文报道的长序大苞兰、球花石豆兰、黄兰、双角厚唇兰、密花兰、云南盆距兰、扁茎羊耳蒜和耳唇兰, 又进一步丰富了西藏的兰科植物资料。兰科植物对生境的要求较为苛刻并具有复杂的繁育系统, 对环境的影响敏感, 许多物种已处于受威胁状态, 加之兰科植物具有很高的观赏价值和经济价值, 在经济利益的驱使下, 常遭到人类过度采挖, 如秀丽兜兰(*Paphiopedilum venustum*)和暖地杓兰(*Cypripedium subtropicum*)等物种的野生居群在墨脱已很难找到。因此, 在生物多样性保护中, 兰科植物应被作为优先保护的對象。建议在进行深入调查、摸清家底、充分发掘其利用价值的同时, 加强科学管理和保护, 有关部门应尽快出台相关的法律法规制度, 杜绝野生兰科植物资源的非法采挖和线上线下的交易。

**致谢:** 感谢西藏林业和草原局、林芝市林业和草原局、墨脱县林业和草原局、吉隆县林业和草原局等单位在野生植物种质资源调查过程中的大力支持和帮助; 感谢同事何华杰工程师、秦少发工程师、李昌洪先生、李欣先生、杨忠兰女士和张凤琼女士, 西南林业大学的张桥蓉女士, 以及中国科学院青藏高原研究所的张林研究员、崔光帅博士、胡兆国博士、赵旺林先生和杨柳女士等在野外种质资源采集和材料整理中的帮助; 感谢李锡文研究员、彭华研究员、邓敏研究员、刘全儒教授、李洪涛高级工程师、陈亚萍博士、姜利琼博士、蒋伟博士、吴磊博士、向春雷博士、周静博士、杜诚先生、潘博先生、王文广先生、郑继业先生等帮忙鉴定标本; 感谢袁冬琼女士、赵文华女士和范长丽女士帮忙查找、装订和拍摄凭证标本; 感谢向春雷博士、郁文彬博士和谭治刚先生对中国新记录物种的描述提出的宝贵建议; 感谢编辑老师和几位审稿专家提出的宝贵修改意见!

## 参考文献

- APG (The Angiosperm Phylogeny Group) (2009) An update of the angiosperm phylogeny group classification for the orders and families of flowering plants: APG III. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 161, 105–121.
- APG (The Angiosperm Phylogeny Group) (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.
- Brandis D (1972) *The Forest Flora of North-West and Central India: A Hand Book of the Indigenous Trees and Shrubs of Those Countries*. Bishen Singh Mahendra Pal Singh, Dehra Dun.
- Bräuchler C, Ryding O, Heubl G (2008) The genus *Micromeria* (Lamiaceae), a synoptical update. *Willdenowia*, 38, 363–410.
- Cai J, Yu WB, Zhang T, Wang H, Li DZ (2019) China's biodiversity hotspots revisited: A treasure chest for plants. *Phytokeys*, 130, 1–24.
- Chen WL, Li BS, Wang YZ, Wang MZ (1981) Vegetation investigation on Motuo in Xizang. *Acta Phytocologica et Geobotanica Sinica*, 5, 232–233. (in Chinese) [陈伟烈, 李渤生, 王裕珠, 汪楣芝 (1981) 西藏墨脱的植被考察. *植物生态学与地植物学丛刊*, 5, 232–233.]
- Clayton WD, Vorontsova MS, Harman KT, Williamson H (2006) *GrassBase—The Online World Grass Flora*. <http://www.kew.org/data/grasses-db.html/>. (accessed on 2006–11–08)
- Gong L, Luo J, Lin L (2019a) New records of the distribution of Orchidaceae in Tibet, China. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 39, 1325–1328. (in Chinese with English abstract) [弓莉, 罗建, 林玲 (2019a) 西藏兰科植物分布新记录. *西北植物学报*, 39, 1325–1328.]
- Gong L, Luo J, Lin L (2019b) Newly recorded 5 species of *Oberonia* Lindl. (Orchidaceae) from Xizang Autonomous Region, China. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 39, 740–744. (in Chinese with English abstract) [弓莉, 罗建, 林玲 (2019b) 西藏鸢尾兰属(兰科)植物5个新记录种. *西北植物学报*, 39, 740–744.]
- Grierson AJC, Long DG (1999) *Flora of Bhutan, Volume 2 part 2*, p. 501. Royal Botanic Garden, Edinburgh.
- Han WD, Yao G, Xu FX, Zheng WL (1992) Investigation of plant resources in Motuo, Xizang. *Journal of Plant Resources and Environment*, 1, 62–64. (in Chinese with English abstract) [韩维栋, 姚淦, 徐凤翔, 郑维列 (1992) 西藏墨脱的植物资源调查. *植物资源与环境*, 1, 62–64.]
- Hao PY, Yan YY, Quan H, Lan XZ (2019) Four new records of angiosperm species from Tibet. *Life Science Research*, 23, 476–478. (in Chinese with English abstract) [郝培玉, 阎莹莹, 权红, 兰小中 (2019) 西藏被子植物4种新记录. *生命科学研究*, 23, 476–478.]
- Hooker JD (1879) *Flora of British India, Vol. 2*, pp. 712–713. L. Reeve & Co., London.
- Hooker JD (1890) *Flora of British India, Vol. 5*, p. 602. L. Reeve & Co., London.
- Hooker JD (1897) *Flora of British India, Vol. 7*, p. 243. L. Reeve & Co., London.
- Jin XH, Fan J (2008) Miscellaneous notes on Orchidaceae from China. *Acta Botanica Yunnanica*, 30, 531–532. (in Chinese) [金效华, 樊杰 (2008) 中国兰科植物研究杂记. *云南植物研究*, 30, 531–532.]
- Kitamura S (1955) New species from Nepal collected by

APG (The Angiosperm Phylogeny Group) (2009) An update of



- Sasuke Nakao, a member of the Japanese Himalayan Expedition IV. *Acta Phytotaxonomica et Geobotanica*, 16, 3–4.
- Li JW, Wang XL, Wang CW, Pan B, Song ZQ, Jin XH (2019) *Bulbophyllum yarlungzangboense* (Orchidaceae; Epidendroideae; Malaxideae), a new species from Tibet, China. *Phytotaxa*, 404, 79–84.
- Liu C, Ya JD, Tan YH, He HJ, Dong GJ, Li DZ (2019) *Marsdenia yarlungzangboensis* (Apocynaceae, Asclepiadoideae), a new species from Xizang, China. *Phytokeys*, 130, 85–92.
- Myers N, Mittermeier RA, Mittermeier CG, da Fonseca GA, Kent J (2000) Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, 403, 853–858.
- Nasir Y (1976) *Flora of Pakistan*, Vol. 104, p. 7. Missouri Botanical Garden Press, St. Louis.
- Noltie HJ (2000) *Flora of Bhutan*, Vol. 3 part 2, The Grasses of Bhutan, pp. 751–753. Royal Botanic Garden, Edinburgh.
- Ormerod P (2007) Orchidaceous additions to the Flora of China and Vietnam (II). *Taiwania*, 52, 307–314.
- Pu FD, Watson MF (2005) *Heracleum* L. In: *Flora of China*, Vol. 14 (eds Wu ZY, Raven PH, Hong DY), pp. 194–202. Science Press, Beijing & Missouri Botanical Garden Press, St. Louis.
- Razafimandimbison SG, Bremer B (2011) Nomenclatural changes and taxonomic notes in the tribe Morindeae. *Adansonia*, 33, 283–309.
- Razafimandimbison SG, McDowell TD, Halford DA, Bremer B (2009) Molecular phylogenetics and generic assessment in the tribe Morindeae (Rubiaceae-Rubioideae): How to circumscribe *Morinda* L. to be monophyletic? *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 52, 879–886.
- Schuiteman A, Adams PB (2011) New combinations in *Dendrobium* (Orchidaceae). *Muelleria*, 29(1), 62–68.
- Sharma E, Bushan U, Sharma G, Sharma N (2013) Distribution and cytology of *Quercus baloot* Griff.: An endemic tree species of North-West Himalayas. *The Nucleus*, 56, 191–195.
- Sun H, Zhou ZK (2002) Seed Plants of the Big Bend Gorge of Yalu Tsangpo in SE Tibet, E Himalayas. Yunnan Science and Technology Press, Kunming. (in Chinese) [孙航, 周浙昆 (2002) 雅鲁藏布江大峡弯河谷地区种子植物. 云南科技出版社, 昆明.]
- Sun HL (1984) The history of comprehensive scientific investigation on Tibet Plateau. *China Historical Materials of Science and Technology*, 5(2), 10–19. (in Chinese) [孙鸿烈 (1984) 西藏高原的综合科学考察史. 中国科技史料, 5(2), 10–19.]
- Vermeulen JJ, Schuiteman A, De Vogel EF (2014) Nomenclatural changes in *Bulbophyllum* (Orchidaceae; Epidendroideae). *Phytotaxa*, 166, 101–113.
- Wang WG, Lang XA, Yang LL, Wu H, Zhang SZ (2019) *Begonia zhongyangiana*, a new species of *Begonia* (Begoniaceae) from western China. *Phytotaxa*, 407, 51–58.
- Wang XL, Li JW, Wang CW, Jin XH (2018a) New information of orchids in Tibet, China. *Guihaia*, 38, 1440–1445. (in Chinese with English abstract) [王喜龙, 李剑武, 王程旺, 金效华 (2018a) 中国西藏兰科植物新资料. 广西植物, 38, 1440–1445.]
- Wang XL, Tu YL, Zhu RJ, Wen XM (2018b) Checklist and revision of Orchidaceae in Tibet. *Journal of Agriculture*, 8(3), 78–86. (in Chinese with English abstract) [王喜龙, 土艳丽, 朱荣杰, 文雪梅 (2018b) 西藏野生兰科植物名录整理和修订. 农学学报, 8(3), 78–86.]
- Wu ZY (1987) *Flora of Tibet*, Vol. 5. Science Press, Beijing. (in Chinese) [吴征镒 (1987) 西藏植物志(第五卷). 科学出版社, 北京.]
- Xiang ZY, Kong JJ, Hua M, Zhao LM, Zhang WP, Fang Y, Hai X, Fang ZD, Han ZD, Jiang H (2019) An additional note on two species of *Pleione* (Orchidaceae) from China. *Journal of Tropical and Subtropical Botany*, 27, 461–464. (in Chinese with English abstract) [向振勇, 孔继君, 华梅, 赵黎明, 张维平, 方晔, 海仙, 方震东, 韩周东, 蒋宏 (2019) 中国兰科独蒜兰属植物增补. 热带亚热带植物学报, 27, 461–464.]
- Ya JD, Guo YJ, Liu C, Cai J, Dong GJ, Jiang H, Li DZ (2019a) *Bulbophyllum reflexipetalum* (Orchidaceae, Epidendroideae, Malaxideae), a new species from Xizang, China. *Phytokeys*, 130, 33–39.
- Ya JD, Jin XH, Liu C (2019b) Two new species of *Cylindrolobus* (Orchidaceae) from the eastern Himalayas. *Phytokeys*, 130, 107–113.
- Yu Y, Downie SR, He XJ, Deng XL, Yan L (2011) Phylogeny and biogeography of Chinese *Heracleum* (Apiaceae tribe Tordylieae) with comments on their fruit morphology. *Plant Systematics and Evolution*, 296, 179–203.
- Zhou L, Zhao FY, Quan H, Zheng WL, Lan XZ (2019) New plants records of Nyingchi County in Tibet. *Journal of Plateau Agriculture*, 3, 249–254. (in Chinese with English abstract) [周鹿, 赵芳玉, 权红, 郑维列, 兰小中 (2019) 西藏植物分布新记录. 高原农业, 3, 249–254.]

(责任编辑: 陈又生 责任编辑: 黄祥忠)

## 附录 Supplementary Material

### 附录1 分布于西藏的4个中国新记录种及其形态描述

Appendix 1 Four newly recorded species from China and their diagnosis

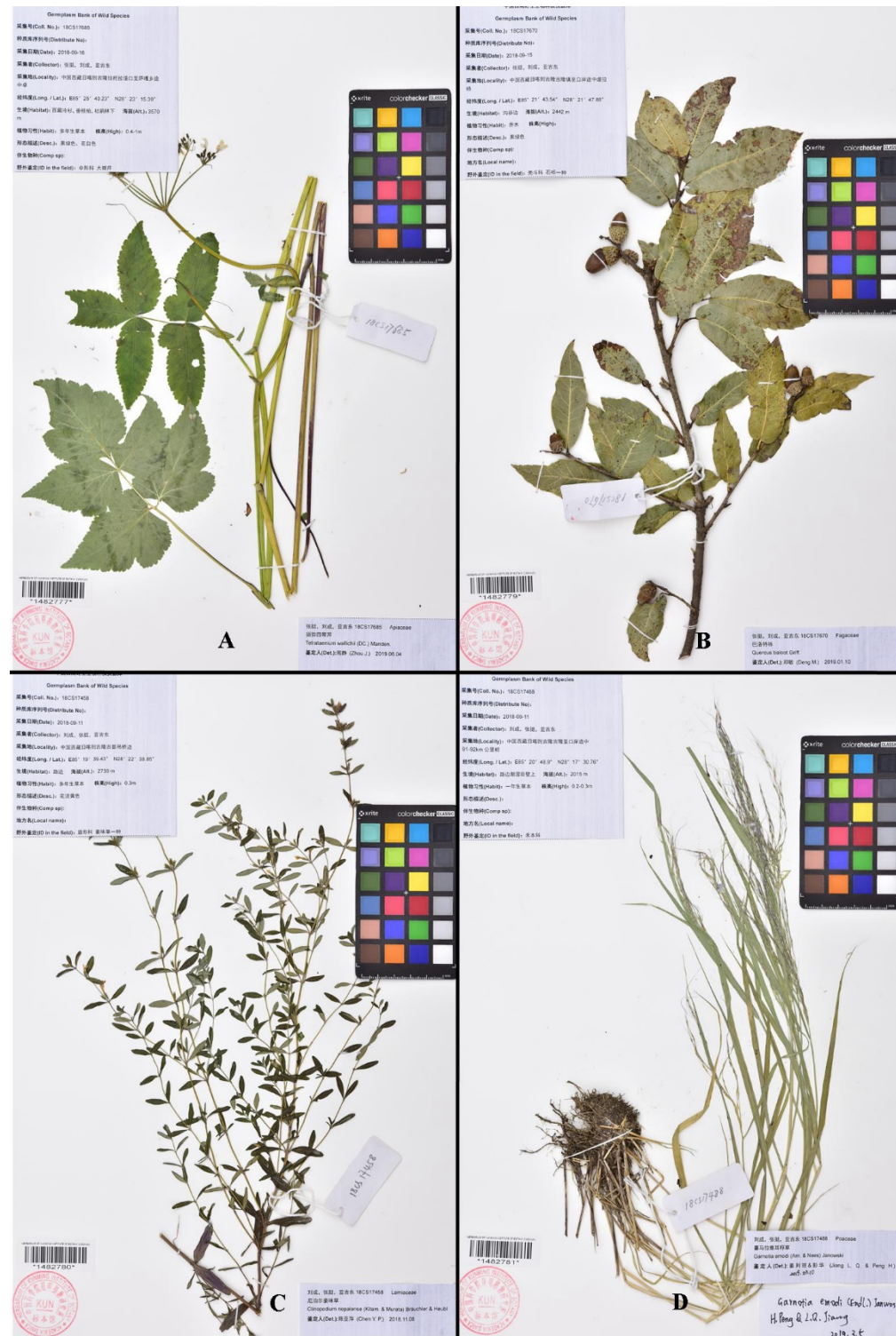
<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2020161-1.pdf>

### 附录2 24个西藏分布新记录种

Appendix 2 24 newly recorded species from Xizang

<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2020161-2.pdf>

附录1 分布于西藏的4个中国新记录种及其形态描述  
 Appendix 1 Four newly recorded species from China and their diagnosis



A 须弥四带芹 *Tetrataenium wallichii*

描述: 多年生草本, 高(30-)40–80 cm。根圆柱形, 淡褐色。茎纤细, 单一, 中空, 被白色柔毛。基生叶有长柄, 叶柄基部具叶鞘, 一至二回羽状分裂, 具3–5小叶, 顶生小叶较大, 深三裂或几乎为三出, 裂片卵状披针形至长圆状椭圆形, 长1.5–7 cm, 宽1–3.7 cm (顶生裂片最大), 先端锐尖或渐尖, 基部截形或钝, 边缘有锯齿, 不内卷, 两面被白色柔毛, 尤以叶脉毛较多。茎上部叶逐渐减小, 较小, 边缘有锯齿。复伞形花序顶生, 直径3–8 cm, 伞辐(6–)9–30, 长1.5–3.5 cm, 果期可伸长至7 cm, 被白色柔毛; 总苞片早落, 1–3, 可达2 cm, 小总

苞片线形, 1–5, 约5 mm; 萼齿线形; 花瓣白色或略带紫色, 二型, 外缘花瓣增大为辐射瓣, 达2.5×2 mm。花柱基深紫色, 圆锥形, 花柱丝状, 长1–1.5 mm。分生果椭圆形或近圆形, 背部扁平, 长7–10 mm, 宽6–8 mm, 顶端微缺, 被毛; 背部油管4, 合生面油管2。花期7–8月, 果期9–10月。

#### B 巴洛特栎 *Quercus baloot*

描述: 常绿灌木或小乔木, 高可达15 m, 小枝被灰色绒毛, 后渐脱落。叶片革质, 形态多样, 长圆状卵形、倒卵形、椭圆形或近圆形, 长3–8 cm, 宽2–6 cm, 顶端渐尖或圆形, 基部圆形或浅心形, 叶全缘或有刺状锯齿, 反卷, 上面绿色, 下面浅绿色, 侧脉每边6–12条, 叶柄长3–6 mm, 幼时被柔毛, 后渐脱落。雄花茱萸花序长3.3–5 cm, 疏松而被短柔毛, 雄蕊5–7, 花药多毛, 长方形, 长约1.2 mm, 花丝长2 mm。雌花生于2–4.2 cm的花序梗上, 花柱3–5。壳斗杯形, 包着坚果1/2–3/4, 直径1–1.4 cm, 高0.8–1.2 cm。坚果椭圆形, 直径0.8–1.2 cm, 高1.5–2.5 cm, 黄棕色, 光滑。花期4–5月, 果期9月。

#### C 尼泊尔姜味草 *Clinopodium nepalense*

描述: 半灌木, 具芳香。茎直立, 四棱状, 上部多分枝, 高30–45 cm, 粗1–3 mm, 密被卷曲白色微柔毛。茎叶具短柄, 柄长约1 mm, 叶片宽披针形, 长10–23 mm, 宽1.5–6 mm, 先端钝, 基部楔形, 全缘, 侧脉3–4对, 与中脉在上面和下面隆起, 上面绿色, 微粗糙, 无毛, 下面灰白色, 无毛, 两面密布腺点。苞片线形, 长2–4 mm, 小苞片钻形, 长1–1.5 mm。花萼短管状, 连齿长达4 mm, 外面在脉上被微柔毛, 内面在喉部有白色长柔毛, 13脉, 萼齿5, 近等大, 三角形, 长约1.5 mm, 先端钻形, 外向。花冠淡黄色, 檐部浅白, 长7–9 mm, 外被短柔毛, 内面无毛, 冠檐二唇形, 上唇直伸, 椭圆形, 扁平, 长2 mm, 先端微缺, 下唇开张, 长2.5 mm, 三裂, 裂片近等大或中裂片稍大, 全缘。雄蕊4, 前对较长, 内藏或微伸出, 花药2室, 室略叉开, 长0.4–0.5 mm, 花丝无毛。花柱与上唇近等长或略伸出花冠筒外, 先端2浅裂。花盘平顶。子房无毛。花期8–9月, 果期10–11月。

#### D 喜马拉雅耳稃草 *Garnotia emodi*

描述: 多年生草本。秆细弱, 丛生, 高30–55 cm, 节无毛。叶鞘被疣基长柔毛。叶舌膜质, 长0.2–0.5 mm, 顶端啮蚀状, 无纤毛。叶片扁平或内卷, 长8–18 cm, 宽3–6 mm, 两面疏生疣基长柔毛。圆锥花序紧缩, 线形或披针形, 长8–20 cm, 分支基部着生小穗; 小穗单生, 含1可育小花, 披针形, 背腹压扁, 长3–3.5 mm, 基部被长1–2 mm的毛, 具小穗柄, 小穗轴不延伸。两颖近相等, 长3–3.5 mm, 具3脉, 颖片膜质、薄于稃片, 披针形、先端渐尖, 具长6–15 mm的芒。外稃长圆形, 长3–3.5 mm, 棕黑色, 无脊, 具3脉, 边缘内卷, 先端具2裂齿, 裂齿顶端具1–1.5 mm长的小芒尖, 芒从齿间伸出, 膝曲, 下部扁平, 芒柱扭转, 芒针长12–26 mm。内稃与外稃等长, 具2脉, 近基部边缘具耳, 有脊, 脊具狭翅。鳞被2, 楔形, 肉质。花果期7–9月。



附录2 24个西藏新记录种。A: 翼叶棱子芹; B: 线叶球兰; C: 尼泊尔菊三七; D: 一枝黄花; E: 拟游藤卫矛; F: 云南木鳖; G: 马兜儿; H: 攀援胡颓子; I: 四棱猪屎豆; J: 大叶千斤拔; K: 毛喉鞘蕊花; L: 独龙木姜子; M: 长序大苞兰; N: 黄兰; O: 云南盆距兰; P: 扁茎羊耳蒜; Q: 耳唇兰; R: 疏花无叶莲; S: 长序羊角藤; T: 黑蒴; U: 赤杨叶; V: 球花石豆兰; W: 双角厚唇兰; X: 密花兰。

Appendix 2 24 newly recorded species from Xizang. A, *Pleurospermum decurrens*; B, *Hoya linearis*; C, *Gynura nepalensis*; D, *Solidago decurrens*; E, *Euonymus vaganoides*; F, *Momordica subangulata* subsp. *renigera*; G, *Zehneria japonica*; H, *Elaeagnus sarmentosa*; I, *Crotalaria tetragona*; J, *Flemingia macrophylla*; K, *Coleus forskohlii*; L, *Litsea taronensis*; M, *Bulbophyllum purpureofuscum*; N, *Cephalantheropsis obcordata*; O, *Gastrochilus yunnanensis*; P, *Liparis assamica*; Q, *Otochilus porrectus*; R, *Petrosavia sakurarii*; S, *Gynochthodes lacunosa*; T, *Alectra avensis*; U, *Alniphyllum fortunei*; V, *Bulbophyllum repens*; W, *Dendrobium forrestii*; X, *Diglyphosa latifolia*.











•论坛•

# 国家公园规划制度功能定位与空间属性

唐小平\*

(国家林业和草原局调查规划设计院/国家公园监测评估研究中心, 北京 100714)

**摘要:** 我国将构建统一的国土空间规划体系, 整体谋划国土空间开发保护格局, 强化对各类专项规划的指导约束, 这必将对国家公园保护制度产生重大影响。本文分析了国土空间规划视角下国家公园规划制度的定位, 阐述了国家公园规划承载空间规划与发展规划两大体系的基本属性, 应在国土空间规划体系中具有优先权和前置权; 重点分析了各国家公园总体规划在国家规划体系中的功能与属性特征, 作为空间规划应承接好上位空间规划对国家公园的控制指标和管控要求, 作为建设规划应承接好上位或同域国民经济发展规划等对国家公园的目标任务要求, 作为管理规划要明确国家公园顺畅运行的要求。国家公园应在分区规划、控制性详细规划等专项规划方面寻求创新, 探索国家公园用途管制的实现模式。

**关键词:** 国家公园; 自然保护地; 国土空间规划; 总体规划; 用途管制

## Functional orientation and spatial attribute analysis of the National Park Planning System of China

Xiaoping Tang\*

*Academy of Forest Inventory and Planning/National Park Monitoring and Evaluation Research Center, State Forestry and Grassland Administration, Beijing 100714*

**Abstract:** China will construct a unified land and space planning system, plan the overall pattern of land and space development and protection, and increase the amount of guidance and restraint on various spatial plans. These changes will have a significant impact on the national park protection system. Here, we analyze the national park planning system from a land and space planning perspective. The national park planning system includes attributes for space planning and development planning. Therefore, there should be a priority placed on the land space and planning systems. In addition, there should be a focus on the analysis of the function of the overall national park master plan for the space planning system. As a spatial plan, it is necessary to implement the control indicators and management requirements of a higher-level spatial plan for national parks. As a construction plan, it is important to undertake the higher-level or national economic development planning requirements for the target tasks in national parks. Finally, as a management plan, there must be clear requirements for smoothly running the national parks. National parks should seek innovation in special planning such as zone planning, regulatory detailed planning, and exploring the implementation mode for national park use control.

**Key words:** national park; nature protected area; land and space planning; master plan; use control

2019年5月, 中共中央、国务院印发了《关于建立国土空间规划体系并监督实施的若干意见》(以下简称《若干意见》), 将目前的主体功能区规划、土地利用规划、城乡规划等空间规划融合为统一的国土空间规划, 实现多规合一, 强化国土空间规划对

各专项规划的指导约束作用。国家公园作为最重要、保护最严格的自然生态空间, 是新时代整体谋划国土空间开发保护格局的焦点, 构建并实施国土空间规划体系必将对国家公园规划制度起到积极作用并形成重大影响。在国土空间规划视角下, 研

收稿日期: 2020-02-13; 接受日期: 2020-05-19

基金项目: 中国科学院战略性先导科技专项(A类)美丽中国生态文建设科技工程的全国自然保护地状况调查与保护成效专题(2019K-2)

\* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: tang8043@126.com

究确立国家公园规划制度构成及内涵,理顺国家公园总体规划与同域空间规划、发展规划的关系,明确国家公园总体规划功能属性,对于加快构建国家公园保护制度,实现我国自然保护地治理体系和治理能力现代化具有重要意义。

## 1 国家公园规划制度

### 1.1 构建国家公园规划制度

国家公园规划制度就是确保国家公园建设管理策略能够科学落图、落地、实施的一系列规章、条例、规则、办法等行为规范的集合,从宏观到微观、从长远到近期构建统一、分层的国家公园规划体系是主线。目前,我国正在构建以发展规划、总体规划、专项规划(管理计划)和年度计划组成的两个序列、四个层级的国家公园规划体系(唐小平等,2019)。发展规划在横向上承接国家的社会经济发展规划、国土空间规划、自然保护地体系规划等,向下指导各国家公园建设管理。在实体国家公园层面,总体规划作为每个国家公园的纲领性文件应涉及所有规划期需要开展的建设管理项目、活动或要求,但这应该是纲领性的、原则性的,而不是执行或操作层面的,还应通过配套编制系列专项规划、管理计划、实施方案等落地性的规划设计文件来实现。

目前开展的三江源、东北虎豹等10个国家公园试点都是采用“总体规划+专项规划+项目设计”的模式推进,常见的专项规划有生态修复、基础设施建设、移民搬迁等,但在国土空间规划视角下,还需要在分区控制性规划和政策细化方面寻求突破。专项规划应针对特殊问题制定一系列更加详细的政策措施,如资源管理规划的目标是明晰管理行为的责任与程序,以解决资源利用方式、强度和可控性指标等问题;服务规划是游客活动管理过程的一部分,在符合资源与遗产保护规定的同时,通过市场定位综合考虑公园游客的需求、期望和满意度来制定。服务规划要确定国家公园游览项目的方向和优先顺序,将管理规划中概念性的内容转化为提供给公众的切实的服务以及相应的执行策略等(许学工,2001;马之野等,2019)。

### 1.2 国家公园总体规划性质定位

总体规划是国家公园规划制度的重要一环,目

前专家学者对其性质定位仍然存在不同的理解。

《若干意见》明确了包含国家公园在内的自然保护地规划作为国土空间专项规划的定位,是“为体现特定功能,对特定区域的空间开发保护利用作出的专门安排”。但按照《建立国家公园体制总体方案》(简称《总体方案》),国家公园总体规划的性质可理解为保护管理规划,是决定每个国家公园在未来较长时间内发展方向的综合性规划,它包含了国家公园的典型特征和保护愿景。国家公园总体规划不仅会划出边界,还会划出利益结构,指明发展方式,提出国家公园的基本原则、功能定位、管理目标、范围分区。既从空间和职能上明确了利益结构,也明确了相关各方在管理国家公园和处理与国家公园管理机构关系时的规则(苏杨,2018)。国家公园总体规划主要用于国家公园资源保护与发展建设指导,是公园发展建设过程中的主要规划指导文件,关键是协调分区保护强度与发展之间的辩证关系;协调各项建设项目与土地利用之间的关系;布局与协调基础与服务类专项规划发展规模与容量之间的关系;研究近期项目的发展规模、用地规模及投资估算等(严国泰和沈豪,2015)。

从国际经验来看,美国是设立国家公园最早并采用总体规划指导国家公园建设管理最早的国家。1932年,美国国家公园管理局正式采用总体规划(master plan, MP)一词。1975年开始采用总体管理规划(general management plans, GMP)替代总体规划(杨锐,2003),更加强调资源保护、环境监测、游客影响管理和公众参与等方面的内容及要求。在美国国家公园规划体系中,总体管理规划是统领全局的纲领性文件,是制定国家公园管理决策的基础。20世纪90年代至今的决策体系阶段是美国国家公园规划的又一次变革,强调不同层次的规划解决不同的问题,规划成果包括:总体管理规划、项目规划、战略规划、实施规划、年度执行计划等。2016年开始,美国国家公园管理局全面推行为每个国家公园编制基础性文件(foundation document, FD)的新规划体系,以取代当前强调层次性的既有规划体系(扬子江等,2015)。FD作为每个国家公园的纲领文件,在确立国家公园的目的、意义、主题和目标以及指导后续规划的启动与开展方面取代了总体管理规划(GMP)的指导性地位,对于总体管理规划中



涉及的相对具体的环境影响评估、自然人文资源保护、游客体验规划等内容,则在能落实到场地的具体规划中按需开展,不作为基础性文件中的章节重复出现(杨伊萌, 2016)。

借鉴国际经验,我国国家公园总体规划将越来越趋于综合性、基础性和层次性,是国家公园范围内最基础的“多规合一”成果,是国家公园空间管理和发展的纲领性文件,区域内其他各类规划应遵从并根据总体规划进行修编和调整,同时具有空间属性、建设属性和管理属性(表1)。

从表1看,总体规划一方面要承接上位空间规划对国家公园的控制指标和管控要求,明确国家公园这个特定区域的特定保护利用安排,作为明确国家公园四至边界、管控分区及用途管制的依据;另一方面,我国国家公园区别于美国、加拿大等国家,尚处于开始设立和急需建设时期,还要承接上位或同域国民经济和社会发展规划等对国家公园目标任务要求,作为指导国家公园发展和确定建设项目的依据,以及确定和考核生态资源保护管理目标、计划与任务的依据;同时,还要明确保障国家公园顺畅运行的要求,作为确定国家公园治理体系、管理计划、人员编制、投资和财政经费的依据。因此,应强化规划的权威性,经批准的国家公园规划是国家公园保护、利用和管理的纲领性文件,任何机构和个人不得违反国家公园规划审批、开展各类建设、生产经营活动。

## 2 国家公园规划制度在国家规划体系中的定位

### 2.1 国土空间规划视角下的国家公园规划制度

《若干意见》对自然保护地在国土空间规划体系中的定位论述清晰,基本有三个含义:(1)我国国土空间规划体系包括总体规划、详细规划和相关专项规划三类,自然保护地规划属于专项规划;(2)国家、省、市县编制国土空间总体规划,各地结合实际编制乡镇国土空间规划,自然保护地专项规划由所在区域或上一级自然资源主管部门牵头组织编制;(3)国土空间总体规划是相关专项规划的基础,相关专项规划要与详细规划做好衔接。但国家公园如何嵌入国土空间规划体系中,如何理顺国家公园规划与同域空间规划的关系还需要在实践中进一步明晰。

国土空间是自然资源与生态系统的载体,国土空间规划是对一定区域国土空间开发保护在空间和时间上作出的安排。欧洲理事会(The European Council)认为“区域空间规划是经济、社会、文化和生态政策在空间上的体现,目标是为了实现区域的平衡发展以及空间安排,是一种跨领域的、综合性的规划方法”。空间规划的职能不再局限于用地空间的安排,而被视为整合各类政策的重要空间手段(许景权等, 2017)。按照国家现行技术标准及指南的相关要求,首先应体现国家意志和国家发展规划的战略性,自上而下编制各级国土空间规划;二是在

表1 国家公园总体规划的属性及规划要点

Table 1 Attributes and planning points of the National Park Master Plan

属性 Attribute	规划要点 Planning points
空间属性 Spatial attribute	(1)统筹考虑自然生态系统完整性和周边经济社会发展的需要,合理划定国家公园边界;(2)划定核心保护区与一般控制区边界;(3)连接公园内外的生态廊道;(4)明确差别化管控措施,实行用途管制。 (1) Considering the integrity of the natural ecosystem and the needs of the circumjacent area economic and social development as a whole, the boundary of the national park should be delimited reasonably; (2) Delimiting the boundary between the core protection areas and the general control areas; (3) Connecting the ecological corridor inside and outside the park; (4) Defining differentiated control measures and implement use control.
建设属性 Construction attribute	(1)确定保护、教育、科研、游憩、社区发展等功能的重点项目;(2)基础设施及建设安排;(3)国家公园保护管理能力建设。 (1) Determining the key projects of protection, education, scientific research, recreation, community development and other functions; (2) Infrastructure and construction arrangement; (3) Capacity building of national park protection and management.
管理属性 Management attribute	(1)明确国家公园及各区域管理目标;(2)明确公园管理体系(管护站点、管理机构与人员编制);(3)明晰自然资源资产产权,落实土地权属,明确自然资源资产管理体制;(4)明确自然保护地资源利用管理要求与模式;(5)构建自然保护地运行机制(协调、监督、特许经营等)。 (1) Defining the management objectives of national parks and regions; (2) Construction of management system (management and protection site, management organization and staffing); (3) Clarifying the property rights of natural resources assets, implementing the ownership of land, and clarify the management system of natural resources assets; (4) Making clear the requirements and models of resource utilization and management; (5) Construction of operation mechanism (coordination, supervision, franchise, etc.).

资源环境承载能力评价和国土空间开发适宜性评价的基础上,科学有序统筹布局生态、农业、城镇等功能空间,“双评价”是空间规划编制的科学基础。这种编制思路充分体现了空间规划的战略性和科学性,但对于国家公园空间布局和总体规划会形成几个关键制约:(1)“双评价”的出发点更多是基于国土空间的开发利用而不是自然保护价值,目前相关技术指南选择的指标还是侧重于资源环境要素、生态功能、生态敏感性等方面,而国家公园承担的责任是要以保护具有国家代表性的自然生态系统为主要目的,把我国自然生态系统中最重要、自然景观最独特、自然遗产最精华、生物多样性最富集的区域采取最严格的措施保护起来,使当代和后代能够享受大自然带来的生态福祉,评价的聚焦点应该是自然生态系统、自然景观、自然遗产和生物多样性的重要程度。目前,资源环境承载力评价过程中的生态要素承载力判断缺乏逻辑关系(岳文泽等,2019),“双评价”技术路线和方法还不能很好地解决自然保护价值的评估问题。(2)国土空间规划实行的是层层传导的五级垂直控制方式,自上而下层层控制下一级规划,但国家级总体规划侧重于战略性,省级总体规划侧重于协调性,只有市县级乃至乡镇级才能细化落实。而国家公园事关国家事权,规划权更是中央事权,必须改变以往地方申报、地方规划的传统做法,打破行政界线,按照生态系统完整性统筹规划,如果在低层级受制于市县甚至乡镇空间规划、没有优先权,则难以完整地嵌入国土空间规划体系。(3)我国将构建以国家公园为主体的自然保护地体系,这种主体地位不是简单的面积最大,而是所处的生态区位最为关键、代表性更强、保护更加严格,管理事权最高(唐小平等,2017),在低层级衔接空间规划难以凸显国家公园的主体属性。

解决问题的最佳途径是将国家公园作为独立单元,参照一级行政区域编制总体规划,赋予其空间规划的地位和作用。早期实行空间规划制度的欧洲大多数国家就是将国家公园独立规划,如英国1972年的《当地政府法》规定国家公园是独立的规划单元(刘红纯,2015)。实际上,国家公园本来就是一个边界清晰、跨行政区域的独立空间,具有相当大的体量和复杂性。即使按《若干意见》定位为国土空间规划体系的专项规划,也应该在层次定位方

面成为贯穿国家、省、市县三级国土空间规划体系的专项规划,在时序定位方面成为在国家和省域层面上前置的专项规划(赵智聪等,2019)。同时,在各个层面将国家公园规划制度与国土空间规划体系对接,在国家层面基于国家生态安全格局和生态地理区划成果,独立开展自然生态空间保护价值评估,将具有国家代表性的典型生态系统、自然遗迹、自然景观和生物多样性富集区作为国家公园空间布局的潜在区,优先纳入全国国土空间规划纲要;在省级层面,基于更详细的自然生态本底和自然遗迹调查摸底成果,结合自然保护地整合优化,对潜在区进一步研究形成国家公园边界范围,优先纳入省级空间规划的生态空间;在市县详细规划层面,国家公园总体规划承接省级空间规划对园区空间范围提出的管控要求,落实相关控制指标,代替市县级空间规划对国家公园内城镇区和农村居民点的建设实施调控作用。在乡镇层面,考虑到国家公园内城镇和农村社会等事务仍然归属于地方政府,也可同步编制乡镇级空间规划与国家公园社区等分区专项规划,将空间管控指标、传统生产、集体建设用地布局和分区准入标准等协调一致(图1)。

## 2.2 国民经济和社会发展规划视角下的国家公园规划制度

我国的国民经济和社会发展规划是中国特色社会主义制度的重要组成部分,其作用难以被其他规划所替代,今后一段时期内发展规划与空间规划两大体系可能是并行的。空间规划以发展规划为依据,按照发展规划所确定的目标任务与相关要求,合理确定国土空间的开发与保护格局;发展规划的制定要结合空间规划所确定的目标指标、管控边界及空间要素配置等科学合理地确定经济社会发展目标与任务(许景权等,2017)。

国家公园规划制度不应只考虑空间规划要素,也要明确建设发展任务。因此,国家公园发展规划必须全方位纳入国家经济社会发展规划体系,将发展目标、空间布局、阶段任务和重点项目在国家层面予以明确。同时,国家编制并颁发实施的非空间类专项规划明确的目标、任务、措施等也应纳入国家公园规划范畴,如自然保护地发展规划、天然林保护修复中长期规划、湿地保护修复规划、草原保护修复规划、野生动植物保护利用规划等(图1)。



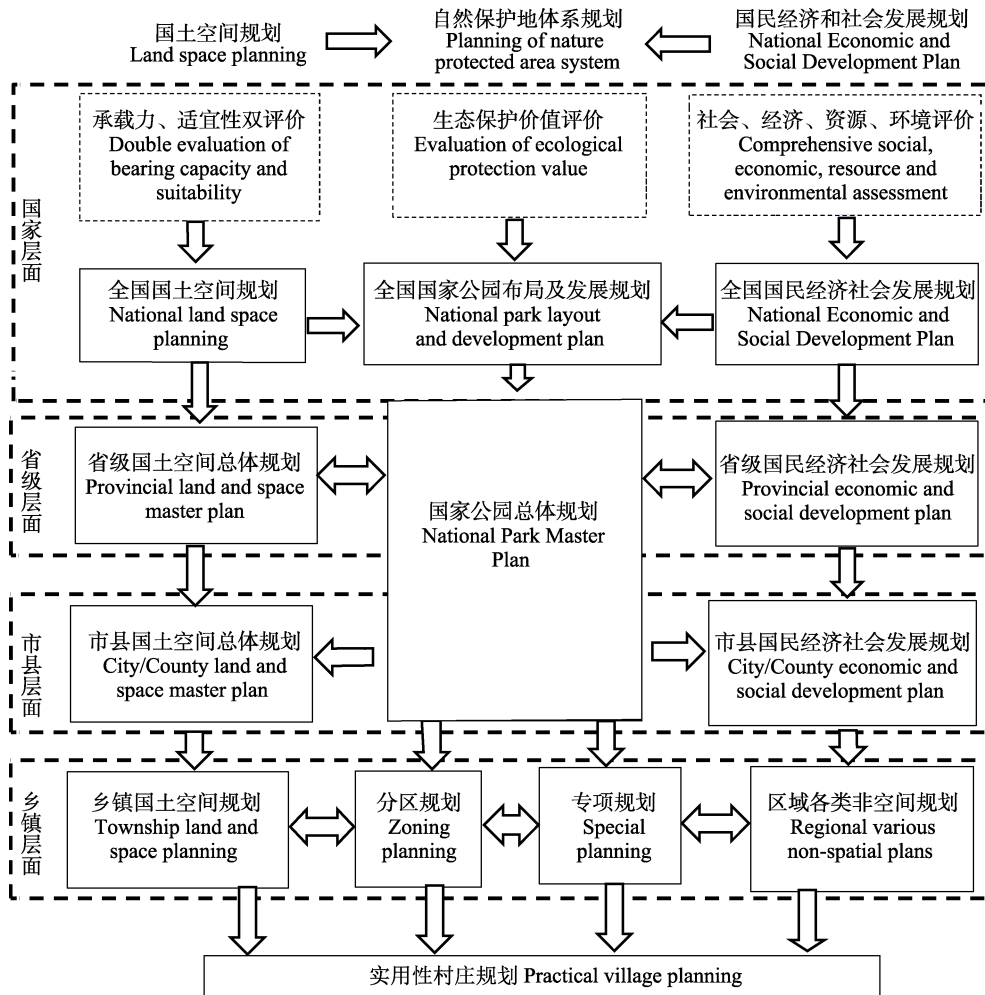


图1 国家公园规划、空间规划与发展规划关系图

Fig. 1 Relationship between national park planning, spatial planning and development planning

每个国家公园的总体规划，一方面应指导和控制地方国民经济和社会发展规划的编制，将国家公园“生态保护第一、国家代表性、全民公益性”的核心理念融入各级发展规划；另一方面应将需要地方政府承担的事权纳入同域行政区域国民经济与社会发展规划，主要包括社会发展、经济转型、公共服务、防灾减灾等。国家公园同域还存在若干不同类型、不同实施范围的非空间类规划，由于各类规划编制的逻辑思路和目标任务存在差异并且在空间上形成重叠，容易出现责任交叉、内容嵌套等问题，需要由国家公园管理机构与地方政府、相关部门建立规划协同机制，在国家公园总体规划中作好融合或整合。对于生态保护、资源利用、公共服务等内容，原则上直接整合进入总体规划，多规合一；凡是国家或地方层面发展规划明确的重大项目规划，应评估与国家公园保护目标的协调性，目

标基本一致或影响可控的工程项目原则上以融合为主，各规划之间统一目标、实施范围和任务要求，但分列资金渠道、分设建设标准、分别管理要求。如在三江源国家公园体制试验区，除颁发实施了《三江源国家公园总体规划》外，还实施了三江源国家生态保护综合试验区总体方案、三江源生态保护和建设二期工程规划、天然林保护实施方案、自然保护区总体规划，以及地方各项规划、方案等，前三项是国家公园编制总体规划的依据和融合对象，而自然保护区总体规划等内容应整合纳入国家公园总体规划。

### 3 国家公园总体规划的空间属性

#### 3.1 关于国家公园四至边界问题

国家公园是边界清晰的生态保护红线区域，界定的对象为具有国家代表性的自然生态系统。如何

划定国家公园的四至边界,既是一个技术问题,也是一个政策问题,是协调人地关系的重要手段,可以使宏观层面的国家公园概念细化为各利益相关方认同的保护管理共识。《总体方案》要求:“确保面积可以维持生态系统结构、过程、功能的完整性……统筹考虑自然生态系统的完整性和周边经济社会发展的需要,合理划定单个国家公园范围”。在具体界定国家公园边界范围时需要坚持几个基本原则:(1)保持生态系统的完整性,能够保护一个或多个完整的自然生态系统;(2)考虑生态系统的原真性,尽量选择人为干扰少的自然区域,呈现典型自然风貌;(3)体现国家公园的公益性,可以作为公共财产、公有土地实现全民共享,个人、集体自然资源资产也应具有实现统一管理、严格保护的可行性;(4)有利于现有自然保护地的整合和国有林区、垦区、牧区、渔场、苇场的经济转型;(5)统筹考虑管理可行性,保持在自然村层级的边界完整,特别是考虑历史遗留问题、民生问题、资金支持问题等,做好与现有或规划工程项目、基础设施的衔接。

具体到不同区域、不同生态系统类型,国家公园划界考虑因素会有所不同。如东北虎豹国家公园划界重点考虑了东北虎(*Panthera tigris ssp. altaica*)、东北豹(*Panthera pardus orientalis*)野生种群从俄罗斯向我国内陆渗透、定居、繁殖和扩散的完整路线需求,选择最有希望定居繁衍的老爷岭种群及其栖息地划定国家公园,兼顾重点国有林区的改革与发展转型,整合了已有的12个自然保护地,国有土地占比超过92%,重点国有林区占83%,规划区域实行中央政府垂直管理的基础非常好。祁连山国家公园划界重点考虑了祁连山生态系统的完整保护和水源涵养过程的完整性,将祁连山地冰川、雪山、高山草甸、湿地、源头汇水区、水源涵养林、河流、生态草地等全部纳入了保护范围,包括祁连山东部森林、中部草原、西部荒漠、冰川、湿地等典型生态系统。钱江源国家公园试点区因面积较小、低海拔常绿阔叶林完整性不够,在2019年试点评估中提出了“一园两区”的构想,即在浙江丽水凤阳山、百山祖的成片天然林分布区单独划定一部分,两块区域虽然不相连但都属于中亚热带东南沿海山地生态系统的典型区域,是华东植物区系起源、演化的关键地区,组合在一起可以呈现高-中-低海拔常绿阔叶林的完整垂直带谱。

有学者从以“多规合一”为技术平台的国土空间用途管制、以景观生态学为理念构建生命共同体的双重视角,提出国家公园双层边界划定的构想,即以刚性管控为主的内层边界和以弹性管理为主的外层边界,来适应生态系统的动态性、满足利益主体诉求的多元性、体现规划管理的层次性,类似于自然保护区外围的缓冲带,在我国也有一定的实践意义(陈曦等,2019)。

### 3.2 关于国家公园管控与功能区划问题

分区是实现空间用途管控的重要手段,其作用是界定园区每一块土地受保护的严格程度和主要功能,在管理政策上平衡资源保护与利用的关系。经过长期争论,《建立以国家公园为主体的自然保护地体系指导意见》明确了国家公园实行核心保护区和一般控制区的两区管控,这种“二分法”模式改变了现有自然保护地功能区划多样化的管理机制,这是我国自然保护地管理理念首次从功能目标为主线向管控要求为主线的转变,实现了全方位对接国土空间规划体系。如大熊猫国家公园四川片区的两区划定模式,将试点初期的严格保护区、生态保育区、传统利用区、游憩展示区整合为核心保护区和一般控制区,其中核心保护区占四川片区总面积的77%(图2)。这种基于管控要求的分区,一是便于分类分区制定建设项目和资源利用清单,有效缓解不同使用者或利益群体间的矛盾,同时最大可能地保护原有自然环境不受侵害并且使严格而有差别化的管控制度容易落地;二是可以充分考虑到我国人多地少的基本国情,管理机制更加灵活,有利于协调自然保护与资源利用的关系,如在一般控制区内扶持和规范原住民从事环境友好型经营活动,划定适当区域开展生态教育、自然体验、生态旅游等活动和经营性的特许经营项目;三是给解决历史遗留问题留有余地,体现了实事求是、尊重历史的思想(唐小平,2019)。

功能区划是满足国家公园多目标管理需求的一种有效管理路径,可以在管控分区的框架下进行。与管控区比较,功能区有几个典型特征:(1)因已经存在严格意义的管控区划,基本没有承载用途管制职能,对区划边界的要求不严格,可以只划出一个大致界线而不需要划定落地的边界;(2)根据管理目标而设,一旦管理条件或管理需求发生变化,可以随时改变或取消,也就是说功能区可以实行动

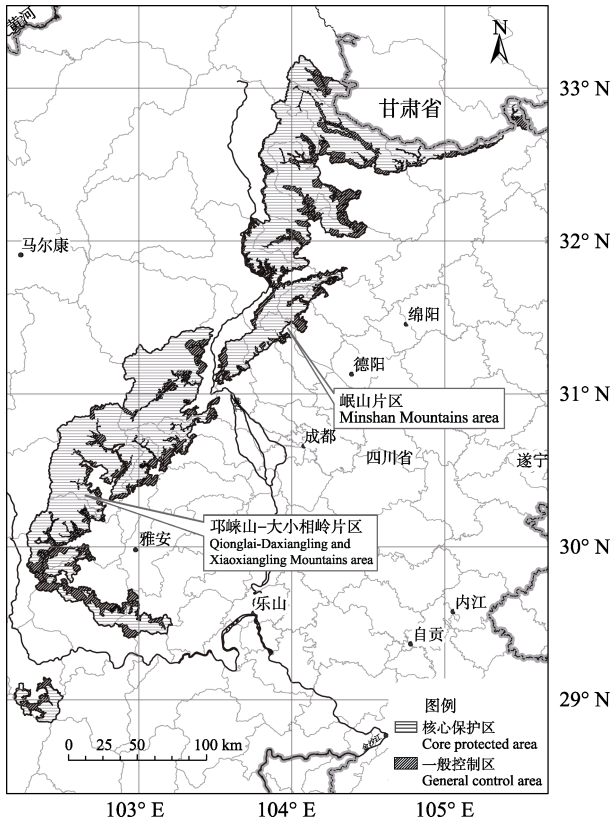


图2 大熊猫国家公园四川片区管控区划图

Fig. 2 Control zoning map of Sichuan area of giant panda National Park

态区划、动态管理; (3)管理措施主要是为了增强或凸显国家公园某一方面的功能与作用, 但应遵从上位管控区的要求; (4)可以根据管理需要设置线状、带状、点状等功能区, 如穿越的道路、管线, 沿河流设置的缓冲带, 以及连接同一功能斑块的生态廊道等。

因此, 国家公园功能区划的目的和管理可以多样化: (1)实现不同的管理目标。国家公园主要的管理目标包括保护、修复、科研、教育、游憩、社区发展等方面, 管理目标不同就可以实行分区管理。我国台湾的国家公园按照资源特性与土地利用形态, 划分为生态保护区、特别景观区、史迹保存区、游憩区、一般管制区等区域, 分区以点线面等不同的空间形态存在于公园之内(张全洲和陈丹, 2016); 俄罗斯国家公园一般划为核心区、特殊保护区、休闲娱乐区、文化遗产保护区、经营管理区、自然资源初级利用区, 每个区域实现不同的管理目标(唐小平等, 2018)。(2)实施精细化管理。日本自然公园为更好地规范公园不同区域的使用强度, 按照生态

系统完整性和风光秀丽等级、人类影响程度、游客使用的重要性等指标将土地划分为特别区域和普通区域, 其中特别区域是国立公园中最核心的保护区, 实施最严格的保护控制措施, 特别区域又细分为特别保护区及一、二、三类特别区域(赵人镜等, 2018)。(3)实施不同的经营利用强度。南非国家公园按照野生动物及栖息地保护要求针对访客密度划分为偏远核心区、偏远区、安静区、低强度休闲利用区、高强度休闲区, 建立了一个国家公园内及周边连贯整体的空间框架, 来指导和协调生物多样性保护、旅游和游客体验活动, 降低这些活动之间的冲突。(4)明确不同的管理责任。德国的《森林法》规定森林所有者无权拒绝游人入林, 即使是私有林, 人们也可以随意进入。一般在国家公园内专门划出旅游休闲区域和进入系统, 访客在区内活动时由国家公园管理机构提供安全保障, 但超出区域的活动则不保障人身安全。

### 3.3 关于国家公园分区规划问题

分区规划是总体规划的细化, 也是空间规划的新趋势。国家公园通过分区规划可以明确特定管控区域或功能区的边界和保护利益规定, 约束或对接同域空间规划。国家公园应重点在两个区域做好与空间规划的对接: 一是乡镇及村庄集中区, 即“社区空间”。《若干意见》提出: “各地结合实际编制乡镇国土空间规划”; “在城镇开发边界外的乡村地区, 以一个或几个行政村为单元, 由乡镇政府组织编制“多规合一”的实用性村庄规划, 作为详细规划”。国家公园范围内、天窗或边界上都有较大规模的城镇、社区居民点或林场(牧场、渔场)场址, 人地情况较为复杂, 体现在生活、生产、生态空间关系上的矛盾十分集中。例如传统农牧业生产活动与物种保育的关系、社区自主经营活动与访客管理的关系等, 需要通过分区编制详细规划确定乡村建设边界、传统利用政策等, 并对接当地乡镇空间规划或村庄规划。二是国家公园的入口或门户城镇, 即“门户空间”, 虽然不在国家公园范围内, 但其建设发展高度依赖国家公园运营, 随着游客人数的增加以及为了追求更好生活质量而从大都市搬迁来的新家庭人数的聚集, 门户城镇和国家公园在共享利益的同时也面临着许多问题和挑战, 需要国家公园主管机构深度参与与地方政府的空间规划, 在全方位为国家公园提供科研、教育、游憩等公共服务的同时体现



门户小镇特色(刘辉亮, 2016)。

### 3.4 关于国家公园的用途管制问题

不同于一般私有产权, 自然资源产权具有公益性。为了实现某些自然资源的公益目的, 必须对自然资源的用途予以一定的限制。

国土空间用途管制立足于自然资源的载体使用监管, 是自然资源监管体制的起始点和自然资源生产监管的基础。构建空间规划体系是国土空间用途管制的基本依据, 对自然资源监管体制的完善具有决定性的作用(林坚等, 2018)。国家公园作为自然资源的重要载体, 需要纳入国土空间用途管制制度, 按照《若干意见》的要求, “对以国家公园为主体的自然保护地、重要海域和海岛、重要水源地、文物等实行特殊保护制度”。目前, 国家印发了《关于在国土空间规划中统筹划定落实三条控制线的指导意见》, 将国家公园全部纳入生态保护红线, 核心保护区原则上禁止人为活动, 其他区域严格禁止开发性、生产性建设活动, 在符合现行法律法规的前提下, 除国家重大战略项目外, 仅允许对生态功能不造成破坏的“八类”有限人为活动。因此, 国家公园用途管制的特殊保护制度已经明确为“管控区+许可清单”的模式。但这个制度框架还是很难落地的, 如“零星的原住民在不扩大现有建设用地和耕地规模前提下, 修缮生产生活设施, 保留生活必需的少量种植、放牧、捕捞、养殖”, 是否在一般控制区都允许? 是相对集中的“不扩大”还是高度分散的“不扩大”?

另外, 国家公园用途管控实质上是对自然资源利用的限制, 应以自然资源资产产权管理为基础, 以空间资源的合理配置和有效利用为核心, 协调各类资源在空间上的衔接, 解决各类资源在空间上的矛盾和冲突, 实现保护、利用、建设活动在空间分布上的不重不漏、不矛盾、不冲突(韩爱惠, 2019)。因此, 有必要借鉴目前风景名胜区“总体规划+控制性详细规划+土地类型”的管控模式, 对国家公园在“管控区”的框架下进一步细化分区, 分区按照控制性详细规划的要求编制分区规划, 细化到具体地类、资源类型, 特别是要对接好园地、宅基地、公共设施用地、建设用地等地类, 以及森林、草原、水体、湿地、动物栖息地等资源, 形成国家公园“一张图”, 按照土地和资源属性进行用途管制。

## 4 结语

我国2020年基本完成了国家公园体制试点, 进入正式设立国家公园的新阶段。为确保“国家所有、全民共享、时代传承”的根本宗旨在中国国家公园建设管理过程中不走样, 为子孙后代传承珍贵的自然资产, 就需要在起步之初加强顶层设计, 构建好符合中国国情的国家公园保护制度。

国家公园规划体系是国家公园制度的重要组成部分, 规划制度的设计不仅需要厘清内部逻辑关系, 更重要的是落实好国家生态文明建设重大战略, 特别是对接好国土空间规划体系、国民经济和社会发展规划制度、国土空间用途管制制度、以国家公园为主体的自然保护地等重大制度改革要求。但目前空间规划路径还满足不了国家公园作为国家事权的要求, 建议将国家公园作为一级行政区单独编制国土空间总体规划, 或者在现有空间规划体系中赋予国家公园规划优先权。

本文探讨了在国土空间规划和国民经济和社会发展规划视角下如何构建国家公园规划制度, 如何定位国家公园总体规划的功能作用, 重点分析了国家公园总体规划的空间属性。国家公园总体规划应该承担空间规划、建设规划和管理规划的三重责任, 在分区规划、控制性详细规划、用途管制模式等方面有所创新。但因篇幅所限没有涉及国家公园规划审批、实施监管等问题, 有待今后进一步讨论。

## 参考文献

- Chen X, Tang B, Liang SB (2019) Delimitation idea and suggestion of national park boundary from double perspectives. *Planners*, 35(17), 17-22. (in Chinese) [陈曦, 唐波, 梁松斌 (2019) 国家公园双层边界划定思路与建议. *规划师*, 35(17), 17-22.]
- Han AH (2019) Discussion on natural resources asset management in national parks. *Forestry Resources Management*, (1), 1-5. (in Chinese) [韩爱惠 (2019) 国家公园自然资源资产管理探讨. *林业资源管理*, (1), 1-5.]
- Lin J, Wu YX, Wu JY, Liu SY (2018) Construction of the spatial planning system. *City Planning Review*, (5), 9-17. (in Chinese) [林坚, 吴宇翔, 吴佳雨, 刘诗毅 (2018) 论空间规划体系的构建——兼析空间规划、国土空间用途管制与自然资源监管的关系. *城市规划*, (5), 9-17.]
- Liu HC (2015) References of national park legal system in main countries. *Chinese Landscape Architecture*, (11),

- 73–77. (in Chinese) [刘红纯 (2015) 世界主要国家国家公园立法和管理启示. 中国园林, (11), 73–77.]
- Liu HL (2016) Experience and inspiration from construction of United States national parks and gateway communities. *China Engineering Science*, 18(5), 100–108. (in Chinese) [刘辉亮 (2016) 美国国家公园与门户城镇的建设经验与启示. 中国工程科学, 18(5), 100–108.]
- Ma ZY, Yang R, Zhao ZC (2019a) Considerations on national park planning management mechanism under the territorial and spatial planning background. *Design Community*, (6), 16–19. (in Chinese) [马之野, 杨锐, 赵智聪 (2019a) 国土空间规划背景下的国家公园规划管理机制思考. 住区, (6), 16–19.]
- Ma ZY, Yang R, Zhao ZC (2019b) Study on spatial regulatory function of national park general management plan. *Landscape Architecture*, 26(4), 17–19. (in Chinese) [马之野, 杨锐, 赵智聪 (2019b) 国家公园总体规划空间管控作用研究. 风景园林, 26(4), 17–19.]
- Su Y (2018) Planning, demarcation, zoning, how to divide interests? *China Development Observation*, (9), 42–47. (in Chinese) [苏杨 (2018) 规划、划界、分区, 利益如何划分? 中国发展观察, (9), 42–47.]
- Tang XP (2019) Historical changes in the field of natural protection in China. *China Land*, (8), 9–13. (in Chinese) [唐小平 (2019) 中国自然保护领域的历史性变革. 中国土地, (8), 9–13.]
- Tang XP, Chen JZ, Han AH, Wang FK (2018) The management system and experiences of nature reserves in Russia. *Forestry Resources Management*, (4), 154–159. (in Chinese) [唐小平, 陈君帆, 韩爱惠, 王凤昆 (2018) 俄罗斯自然保护地管理体制及其借鉴. 林业资源管理, (4), 154–159.]
- Tang XP, Luan XF (2017) Developing a nature protected area system composed mainly national parks. *Forestry Resources Management*, (6), 1–8. (in Chinese) [唐小平, 栾晓峰 (2017) 构建以国家公园为主体的自然保护地体系. 林业资源管理, (6), 1–8.]
- Tang XP, Zhang YY, Liang BK, Song TY, Chen JZ (2019) Construction of the Planning System of China's National Parks. *Journal of Beijing Forestry University (Social Sciences)*, 18(1), 5–12. (in Chinese) [唐小平, 张云毅, 梁兵宽, 宋天宇, 陈君帆 (2019) 中国国家公园规划体系构建研究. 北京林业大学学报(社会科学版), 18(1), 5–12.]
- Xu JQ, Shen C, Hu TX, Du S, Zhang XM (2017) General concept and main tasks of building spatial planning system in China. *Planners*, 33(2), 5–11. (in Chinese) [许景权, 沈迟, 胡天新, 杜澍, 张晓明 (2017) 构建我国空间规划体系的总体思路和主要任务. 规划师, 33(2), 5–11.]
- Xu XG (2001) Enlightenment from planning of natural protected areas in Canada. *Biodiversity Science*, 9, 306–309. (in Chinese with English abstract) [许学工 (2001) 加拿大自然保护区规划的启迪. 生物多样性, 9, 306–309.]
- Yan GT, Shen H (2015) Study on planning system of national park series of China. *Chinese Landscape Architecture*, (2), 15–18. (in Chinese) [严国泰, 沈豪 (2015) 中国国家公园系列规划体系研究. 中国园林, (2), 15–18.]
- Yang R (2003) Comments on the national park planning system of USA. *Chinese Landscape Architecture*, (1), 44–47. (in Chinese) [杨锐 (2003) 美国国家公园规划体系述评. 中国园林, (1), 44–47.]
- Yang YM (2016) Inspiration from the new development trend of national park planning system in the United States. In: 60 Years of Planning: Achievements and Challenges—Proceedings of 2016 China Urban Planning Annual Meeting, pp. 132–140. China Construction Industry Press, Shenyang. (in Chinese) [杨伊萌 (2016) 美国国家公园规划体系发展新动向的启示. 规划60年: 成就与挑战——2016中国城市规划年会论文集, 132–140页. 中国建筑工业出版社, 沈阳.]
- Yang ZJ, Lin L, Wang YJ (2015) US national park management planning. *Planners*, 31(11), 135–138. (in Chinese) [杨子江, 林雷, 王雅金 (2015) 美国国家公园总体规划的解读与启示. 规划师, 31(11), 135–138.]
- Yue WZ, Wang TY (2019) Logical problems on the evaluation of resources and environment carrying capacity for territorial spatial planning. *China Land Science*, 33(3), 1–8. (in Chinese) [岳文泽, 王田雨 (2019) 资源环境承载力评价与国土空间规划的逻辑问题. 中国土地研究, 33(3), 1–8.]
- Zhang QZ, Chen D (2016) Research on zoning management of Taiwan regional national parks and its enlightenment on mainland natural reserve areas. *China Forest Products Industry*, (6), 59–62. (in Chinese) [张全洲, 陈丹 (2016) 台湾地区国家公园分区管理对大陆自然保护区的启示. 林产工业, (6), 59–62.]
- Zhao RJ, Shang QQ, Li X (2018) Concepts, management mechanism and enlightenment of ecological planning for national park in Japan. *Journal of Chinese Urban Forestry*, 16(4), 71–74. (in Chinese) [赵人镜, 尚琴琴, 李雄 (2018) 日本国家公园的生态规划理念、管理体制及其借鉴. 中国城市林业, 16(4), 71–74.]
- Zhao ZC, Yang R (2019) On the positioning of protected area planning in national spatial planning. *Chinese Landscape Architecture*, 35(8), 5–11. (in Chinese) [赵智聪, 杨锐 (2019) 论国土空间规划中自然保护地规划之定位. 中国园林, 35(8), 5–11.]

(责任编辑: 徐卫华 责任编辑: 时意专)





•论坛•

# 我国自然保护地历史遗留问题的系统解决方案

黄宝荣<sup>1</sup> 张丛林<sup>1</sup> 邓冉<sup>2\*</sup>

1 (中国科学院科技战略咨询研究院, 北京 100190)

2 (成都理工大学地球科学学院, 成都 610059)

**摘要:** 近年来, 我国自然保护地内存在的大量的人口密集区域、民生设施、矿业活动、开发建设项目、农牧业生产活动等历史遗留问题在中央环保督察中集中暴露出来。为采取针对性政策措施解决这些遗留问题, 本研究首先将其分为三大类: (1)保护越位与保护空缺并存; (2)生态保护和大量原住居民生计改善间的矛盾突出; (3)保护地内存在大量生产经营活动。在此基础上, 深入剖析了各类遗留问题产生的体制机制原因。为合理化解历史遗留问题导致的一系列矛盾, 提高保护地建设和管理质量, 本文从加强保护地体系的顶层设计、推动相关法律法规的制修订、采取多元化手段解决保护地内土地权属和矿业权问题、建立健全平衡保护与发展关系的体制机制等4个方面提出了历史遗留问题的系统性解决方案。

**关键词:** 自然保护地; 历史遗留问题; 产生原因; 系统性解决方案

## The systemic solution to historical problems in China's natural protected areas

Baorong Huang<sup>1</sup>, Conglin Zhang<sup>1</sup>, Ran Deng<sup>2\*</sup>

1 Institutes of Science and Development, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100190

2 College of Earth Sciences, Chengdu University of Technology, Chengdu 610059

**Abstract:** Recently, the Chinese central government identified key problems in their history that has resulted in poor care for naturally protected areas. Some examples of these problems include having densely populated areas, community livelihood facilities, mining activity, and construction projects occurring in these naturally protected areas. In an attempt at finding solutions to these problems, we first classify these problems into three major categories: (1) both of overprotection and protection gap is existing; (2) conflict between conservation efforts and improving the livelihood of residents living near or in protected areas; (3) a great deal of business activity in protected areas. This study then describes an in-depth analysis on the institutional reasons for each category of historical problems. Finally, in order to rationally resolve these problems and improve the quality of protected area construction and management this study proposes the following systematic solutions from four aspects: (1) strengthening the top-level design of planning and construction of China's protected areas; (2) formulating and revising relevant laws and regulations for protected areas; (3) taking measures to resolve problems dealing with land tenure and mining rights in protected areas; (4) establishing institutional mechanisms to balance both conservation and development of protected areas.

**Key words:** natural protected area; problems left over by history; institutional reason; system solution

我国自然保护地始建于1956年, 在此后40多年里, 其数量和面积均稳步增长。1998年全国特大洪涝灾害进一步坚定了我国加大生态环境保护力度

的决心, 保护地的建设速度进一步加快。截至2018年, 我国已建成包括自然保护区、风景名胜区、森林公园、湿地公园等在内的各类保护地1.18万处,

收稿日期: 2020-08-07; 接受日期: 2020-10-15

基金项目: 第二次青藏高原综合科学考察研究(2019QZK0401)和2018年度教育部哲学社会科学研究重大课题攻关项目(18JZD059)

\* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: 1173793435@qq.com

各类陆域保护地总面积占陆地国土面积的18%以上(高吉喜等, 2019)。这些保护地在保护我国重要生态系统和生物多样性中发挥了重要作用。

但长期以来, 我国保护地实行的基本是“抢救式保护”策略, 缺乏顶层设计和整体规划, 注重数量和面积的扩张, 忽视管理质量和能力的提升。特别是近年来, 随着中央环保督察、“绿盾”自然保护区监督检查专项行动和“绿剑”专项打击行动的开展, 保护地内的历史遗留问题集中暴露出来, 如存在大量的人口聚集区、开发建设项目、农牧业生产活动等。这些历史遗留问题一方面是我国保护地建设管理中的重要制约因素; 另一方面成为影响社会稳定的潜在因素, 一些保护地生态保护和社会经济发展的矛盾十分尖锐。

当前, 我国正在推动以国家公园为主体的自然保护地体系建设。2019年6月, 中共中央办公厅、国务院办公厅印发了《关于建立以国家公园为主体的自然保护地体系的指导意见》, 其中第十六条为分类有序解决保护地历史遗留问题指明了方向, 但仍缺乏具体可操作的细化方案。在此背景下, 深入剖析历史遗留问题产生的原因, 提出系统性的解决方案, 对于科学有序地化解这些遗留问题, 将我国保护地建设好、管理好具有重要意义。

## 1 国内外自然保护地历史遗留问题研究现状

发达国家建立自然保护地的时间较早, 其历史遗留问题主要体现在保护地内的私有土地和原住民等方面。对于私有土地, 一方面通过赎买、置换等方式, 将土地所有权集中到保护地管理机构, 从而实现土地的统一管理(Grazia et al, 2013; Worboys et al, 2015); 另一方面通过与土地所有者签订协议, 以地役权限制其土地利用方式, 并鼓励土地所有者参与到保护地管理中(Jacobs, 2014; Korngold, 2010)。对于原住民居民问题, 则通过立法规定原住民参与保护地管理的权利和义务, 如加拿大通过《宪法法案》确定印第安人对保护地内部分土地可以行使的权利, 并由保护地管理机构与原住民签订社区共管协议(蓝楠和包旭, 2019)。

相比发达国家, 我国保护地建设起步较晚, 人口众多、经济社会发展滞后、区域发展不平衡等原因使我国保护地所面临的历史遗留问题更严峻。已

有研究认为我国保护地存在的主要历史遗留问题包括: 保护地内存在大量的人口、种植和养殖活动、矿业权、水利水电设施等(王智等, 2008; 徐网谷等, 2016; 张博和利广杰, 2017)。这些问题产生的原因主要为: 管理体制不完善、相关法律法规缺失、保护地管理机构不享有土地所有权和使用权等(欧阳志云等, 2002; 王灿发, 2006; 周建华和温亚利, 2006; 夏欣等, 2016)。已有研究从加强法律保障、完善管理体制、倡导社区共管、建立生态补偿制度、加强资金保障、重视并引入管理人才等方面提出对策建议(马燕, 2006; 肖建华和周训芳, 2009; 陈红梅和王智, 2011; 钱者东等, 2016)。在实践层面, 有关部门积极探索, 出台了相关政策(Box 1)。

但总体而言, 如何科学系统地解决历史遗留问题, 还需要进一步深入研究。限于国情和发展阶段的差异, 国外相关经验难以直接借鉴。而国内学术和实践层面所提出的解决方案, 一方面对历史遗留问题产生的深层次原因剖析尚有不足, 难以从根源上精准施策; 另一方面多从某一部门、某一角度提出解决方案, 缺乏统筹, 难以系统性解决这些问题。

## 2 自然保护地历史遗留问题及其产生原因

《关于建立以国家公园为主体的自然保护地体系的指导意见》中指出, 我国自然保护地的历史遗留问题主要包括: 保护地范围内包含大量保护价值低的建制城镇、村屯或人口密集区域、社区民生设施; 大量原住居民; 大量探矿采矿、水电开发、工业建设等项目; 大量耕地及农业生产活动等。根据其造成的负面影响和产生的体制机制原因, 可以将其进一步归为具有一定因果关系的三大类: 保护越位与保护空缺并存; 生态保护和大量原住居民生计改善间的矛盾突出; 保护地内存在大量生产经营活动。

### 2.1 保护越位与保护空缺并存

#### 2.1.1 问题分析

一方面, 长期以来我国实行“抢救性保护”策略, 许多保护地在划定时将大量生态保护价值低的区域, 如建制城镇、村屯、耕地、民生设施等划入保护范围, 造成保护越位。据统计, 在我国474个国家级自然保护区内, 分布有29个城市建成区、531个建制乡镇建成区、5,779个行政村、374万人口(<https://www.cenews.com.cn/opinion/201907/t201907>

**Box 1 解决自然保护地历史遗留问题的相关政策文件**

(1) 2013年12月, 国务院发布《国家级自然保护区调整管理规定》, 相关内容: 在批准建立之前区内存在建制镇或城市主城区等人口密集区, 且不具备保护价值的自然保护区, 可申请对自然保护区进行调整。

(2) 2015年5月, 原环境保护部等十部门发布《关于进一步加强涉及自然保护区开发建设活动监督管理的通知》, 相关内容: 对自然保护区设立之前已存在的合法矿业权, 以及自然保护区设立之后各项手续完备且已征得保护区主管部门同意设立矿业权, 要分类提出差别化的补偿和退出方案, 在保障矿业权人合法权益的前提下, 依法退出自然保护区核心区和缓冲区。

(3) 2017年7月, 原国土资源部发布《自然保护区内矿业权清理工作方案》, 相关内容: 对保护区内的矿业权进行全面调查摸底、分类梳理、系统分析, 做好矿业权分类处置、稳妥有序退出保护区基础工作, 并确保新设矿业权不再进入自然保护区。

(4) 2018年3月, 原国土资源部发布《关于全面实行永久基本农田特殊保护的通知》, 相关内容: 位于国家自然保护区核心区内的永久基本农田, 经论证确定可逐步退出, 按照永久基本农田划定规定, 原则上在该县域内补划。

(5) 2019年6月, 中共中央办公厅、国务院办公厅发布《关于建立以国家公园为主体的自然保护地体系的指导意见》, 相关内容: (1)科学评估, 合理调整保护区范围, 原住民应实施有序搬迁; (2)分类处置, 有序退出探矿采矿、水电开发、工业建设等项目; (3)依法界定各类自然资源资产产权主体的权利和义务, 保护原住民权益。

(6) 2019年7月, 自然资源部、财政部、生态环境部、水利部、国家林业和草原局发布《自然资源统一确权登记暂行办法》, 相关内容: (1)国家批准各类自然保护地应当优先作为独立登记单元划定; (2)明确自然保护区、自然公园等自然保护地范围内各类自然资源的数量、质量、种类、分布等自然状况, 及所有权主体、所有权代表行使主体、所有权代理行使主体以及权利内容等权属状况。

15\_902180.html.2019-07-15)。省级以下自然保护区更是如此(向玉国等, 2019), 如山西汾河上游省级自然保护区在农民完全不知情的情况下, 将7个乡镇71个行政村划入到保护区(王跃文, 2019)。保护越位不仅造成保护地管理的困难, 激化保护和发展间的尖锐矛盾, 也导致大量保护资金投入到低保护价值的区域, 造成资金浪费。

另一方面, 我国还有大量具有重要保护价值的区域未纳入保护地体系, 造成保护空缺。据研究, 我国现有保护地体系只覆盖了已识别的生物多样性关键区总面积的48.1%和生物多样性保护优先区的23.1%; 各级陆地自然保护区仅分别覆盖了13.1%、17.9%、16.4%、10.0%和8.4%的植物、哺乳动物、鸟类、两栖动物和爬行动物生境(Xu et al, 2017); 截至2014年, 我国仍有约1,744种脊椎动物受到较少或未受就地保护(周大庆等, 2016)。海洋类型保护地面积仅占我国管辖海域面积的4%左右, 与保护目标仍有明显差距。

**2.1.2 问题产生的制度和政策原因**

保护地保护越位和空缺并存, 既有国家层面体制和政策方面的原因, 也有地方政府发展思路和政策执行方面的原因。

(1) 国家层面体制和政策方面。在体制方面, 长

期以来, 我国保护地管理职能分散在不同部门, 使保护地体系缺乏科学系统的顶层设计和整体规划, 缺乏各类保护地建设的远景目标和路径, 各部门根据不同保护目的分别规划、设置各类保护地, 造成保护地交叉、重叠的同时, 难免造成大量保护空缺。在政策方面, 由于要实施抢救性保护, 不少保护地在划定之初带有强制色彩, 要在较短时间内完成基础资料的调查和勘察定界工作; 一些保护地在未进行科学考察的情况下匆忙设立, 甚至在地图上直接圈画确定。在技术层面, 很长一段时间内缺乏具体可操作的保护地划定标准与指南, 使保护地划定依据不足; 早期勘查测绘技术也比较落后, 客观上造成了保护地范围划分不精确。

(2) 地方政府保护地建设思路和政策执行方面。在建设思路, 一些地方政府对保护地建设的理解不到位, 导致保护地划定出现偏差。如自然保护区建立的主要目的是保护珍稀濒危野生动植物物种分布区和具有代表性的生态系统, 而地方政府却将大量低保护价值区划入。在政策执行方面, 一些地方政府为了争取更多的中央或省级财政转移支付, 尽可能划大保护地 ([http://www.iziran.net/pinglun/20190813\\_120788.shtml](http://www.iziran.net/pinglun/20190813_120788.shtml)), 导致很多低生态保护价值区域被划入; 一些地方政府在设立保护地



时没有与农业、国土等部门沟通衔接,造成划定的范围与农村居民点、基本农田和矿业权等交叉重叠(罗怀斌和蒙彬,2014)。

## 2.2 生态保护和大量原住居民生计改善间的矛盾突出

### 2.2.1 问题分析

我国各类保护地内及其周边居住着大量的原住居民。截至2014年底,全国已明确边界的1,657个自然保护区内,分布有1,256万人口(徐网谷等,2016);10个国家公园体制试点范围内分布有60余万原住居民(十个国家公园体制试点方案,部分未公开);一些森林公园和风景名胜区内也分布众多原住居民(王淑芳,2010;宋志伟,2018)。各类保护地周边更是分布着数量众多的以保护地自然资源为重要生计来源的社区和居民(孙润等,2017;王会等,2017;刘奕汝和许碧果,2019)。以孟津黄河湿地国家级自然保护区为例,其周边分布有包括近10万人口的农村社区,大量居民以保护区内的耕地和鱼塘作为主要生计来源。保护地保护和原住居民生计改善之间的矛盾突出,并造成社区贫困问题(刘霞等,2011;王昌海,2017;Ma et al, 2019; Zhang et al, 2020)。我国592个国家级贫困县中,99%都在距离保护区100 km范围内。大量居住在保护区内和周边的农户,其家庭收入和生活水平均低于贫困线(马奔等,2017)。

### 2.2.2 问题产生的制度和政策原因

造成保护地及周边生活着大量原住居民的主要原因,除了我国人口众多、保护地广泛分布于地处偏远的自然区域的客观事实外,还有社会经济和体制机制层面的原因。

(1)社会经济与政策环境不利于原住居民迁出。一是城乡二元结构、区域发展不平衡、不充分。一方面,保护地及周边往往教育资源短缺,原住居民受教育程度低,生计资本和非农就业技能缺乏,难以摆脱对保护地自然资源的生计依赖(段伟等,2015;王会等,2017);另一方面,保护地往往地处偏远,所在县域社会经济发展水平低,非农就业机会少,原住居民在县域内实现就地城镇化难度大。二是生态移民政策的推动实施面临很大困难。当前我国生态移民的配套政策如生态补偿、产业扶持、文化传承、职业技能培训、教育保障等尚不健全,造成原住居民对移民政策心存后顾之忧,政策实施难度大,

一些保护地甚至出现移民回迁的现象(谭伟福等,2016)。

(2)缺乏具体的利益相关方参与制度。我国保护地的利益相关方参与制度十分薄弱,已有制度中关于利益相关方参与的条款基本上是原则性的,缺乏具体的制度安排。保护地主要由地方政府管理,较少吸纳社区居民的意见,极易造成与原住居民间的矛盾和隔阂。尽管一些保护地探索了社区共管制度并取得了一些成效,但仍面临法律和资金保障不足的问题,并未在全国范围内推行。近年来,我国社会公益组织投入保护地生态保护的意愿强烈,但由于缺乏法律授权,工作推动难度较大。

(3)生态产品价值实现机制不健全。一是当前针对保护地的生态补偿机制不健全。我国针对保护地的生态补偿资金依然不足,原住居民受到的损失没有得到合理补偿,特别是保护地周边在保护地内没有自然资源所有权或承包经营权而发展机会受限的原住居民,更难以获得补偿。二是保护地特许经营制度不健全。我国风景名胜区和国家公园体制试点区开展了一些特许经营制度的探索,但无论是特许经营程序的规范性还是利益分配机制均存在较多问题(张晓,2012)。保护地的旅游、商业经营活动长期由当地政府或外来投资者主导,作为产权所有者的原住居民获益较少(李文军和马学蓉,2009;赵刚等,2013)。三是生态产品实现的市场机制不健全。保护地重点生产生态产品,但由于自然资源产权制度、生态产品价格机制和市场交易机制不健全,好的产品没有卖出好的价钱,绿水青山的守护者没有收获金山银山。

## 2.3 保护地内存在大量生产经营活动

### 2.3.1 问题分析

我国保护地存在大量的耕种、放牧、水电开发、矿产资源开发、采石采砂等生产经营性活动,对保护地生态环境造成了严重破坏(徐网谷等,2016;张博和利广杰,2017;曹巍等,2019;孟宝等,2019)。这些生产经营性活动在历次中央环保督察和“绿盾”、“绿剑”专项行动中暴露出来:如2017年中央督察组发现祁连山国家级自然保护区存在大量违法违规开发矿产资源、兴建水电设施的现象;内蒙古兴安盟图牧吉国家级自然保护区内有大量常年性的耕种、放牧、捕捞等生产经营性活动,违规面积达保护区总面积的95%以上;湖南大义山省级自然保护

区内违规设置探矿、采矿权,且试图通过调整保护区范围替代矿山清理等。

### 2.3.2 问题产生的制度和政策原因

各类生产经营活动在保护地内大量存在且难以根除,主要有两方面原因。

(1)保护地的法律位阶低、法律保障与授权不足。长期以来,我国保护地主要依据《自然保护区条例》和《风景名胜区条例》两个国务院条例进行管理,法律位阶低,当与其他位阶更高的法律发生冲突时,难以依法对保护地内的生产经营性活动进行处理。同时,未对保护地历史遗留问题的解决原则和方式等作出明确规定。对保护地管理机构的行政执法授权也不足,造成执法困难。此外,保护地自然资源产权、国土空间用途管制等制度未纳入《物权法》《不动产登记条例》《土地管理法》等相关法律法规,使保护地管理机构在处理历史遗留的土地权属问题时缺乏法律依据。以《自然保护区条例》为例,未对如何处理保护区内历史遗留的土地权属问题作出明确规定,土地权属长期按照《土地管理法》和《自然保护区土地管理办法》中的相关规定执行。特别是《自然保护区土地管理办法》规定“依法确定的土地所有权和使用权,不因自然保护区的划定而改变”,造成保护区管理机构无法获取集体土地使用权而使用用途管制缺乏合法性。

(2)土地权属混乱,保护地管理机构难以获取土地管理权。我国保护地管理普遍面临土地所有权、使用权、经营权、管理权归属不清的制约。一是保护地内存在众多全民所有和集体所有之间、不同集体所有者之间边界不清的问题。二是一些地区地籍管理混乱,很多国有土地没有经过合法的土地承包经营程序而被村集体或个人使用。以吉林向海国家级自然保护区为例,农户在保护区内的耕地除了法律认可的口粮地、机动地外,还有大量缺乏法律授权但被村集体认可的“手指地”;土地承包经营权流转常以口头协议的形式进行,没有正式合同,甚至出现同一块土地多次流转或同时流转给多人的现象。三是地方政府和多个部门依据不同的法规均对保护地内所有或部分土地拥有管理权限,如农业部门对耕地、水利部门对河道等有一定的管理权限。复杂的土地权属问题给保护地管理机构通过征收、流转等途径获取土地使用权和管理权带来巨大困难。

很多保护地在划定之初土地大多已划归集体,国有土地也被大量承包经营。在我国经济下行压力加大的背景下,完全依赖财政资金征收、流转这些土地面临很大困难。以国家公园体制试点区为例,大熊猫、武夷山和南山3个试点区内分别分布有约6,754、701、372 km<sup>2</sup>的集体土地,一次性征收或流转这些集体土地几无可能。以河南孟津黄河湿地国家级自然保护区为例,截至2017年,该保护区核心区和缓冲区内共有耕地70,170亩、鱼塘8,609亩。这些耕地是周边社区集体所有,也是社区居民的基础生计来源,如果参照类似区域实施的550–1,200元/亩/年的补偿标准对其进行流转,则每年需要的补偿金额高达2,500–5,400万元;渔业是当地经济发展的重要支柱和一些农户的主要收入来源,若全面清理鱼塘,也需支付高额的补偿资金。若没有中央财政的支持,地方政府将面临巨大的财政和民生压力。

同时,我国各类保护地内分布着大量的矿业权。仅国家级自然保护区内就有探矿权1,855个,重叠面积约69,107 km<sup>2</sup>;采矿权782个,重叠面积2,421 km<sup>2</sup>,矿产资源开发与自然保护区管理冲突明显。很多矿业权是在保护地划定之前取得,一些在保护地划定之后取得的矿业权在程序上也具有合法性,处置难度较大。

## 3 系统性解决方案

保护地历史遗留问题涉及范围广、主体多、层次深,造成问题的原因是系统性和体制机制性的,单一的政策措施难以从根源上彻底解决这些问题。因此,需根据问题产生的深层次体制机制原因,加强顶层设计,从战略规划、法律保障、体制建设、政策优化等全方位构建一个相互统筹协调的系统性解决方案(图1)。

### 3.1 加强保护地体系规划建设的顶层设计

#### 3.1.1 制定我国自然保护地建设的中长期战略

加强保护地体系顶层设计的首要任务是制定保护地建设的中长期战略,明确到2035和2050年与我国社会主义现代化强国建设相适应的各类保护地建设远景目标,以提前做好部署,逐步有序地提高我国保护地面积比例,避免“抢救式保护”造成的低质量发展。在中长期规划编制之前,需要加强保护地建设远景目标的前瞻研究,明确不同阶段需要划定的最小的陆域和海洋保护地面积比例。2009年,



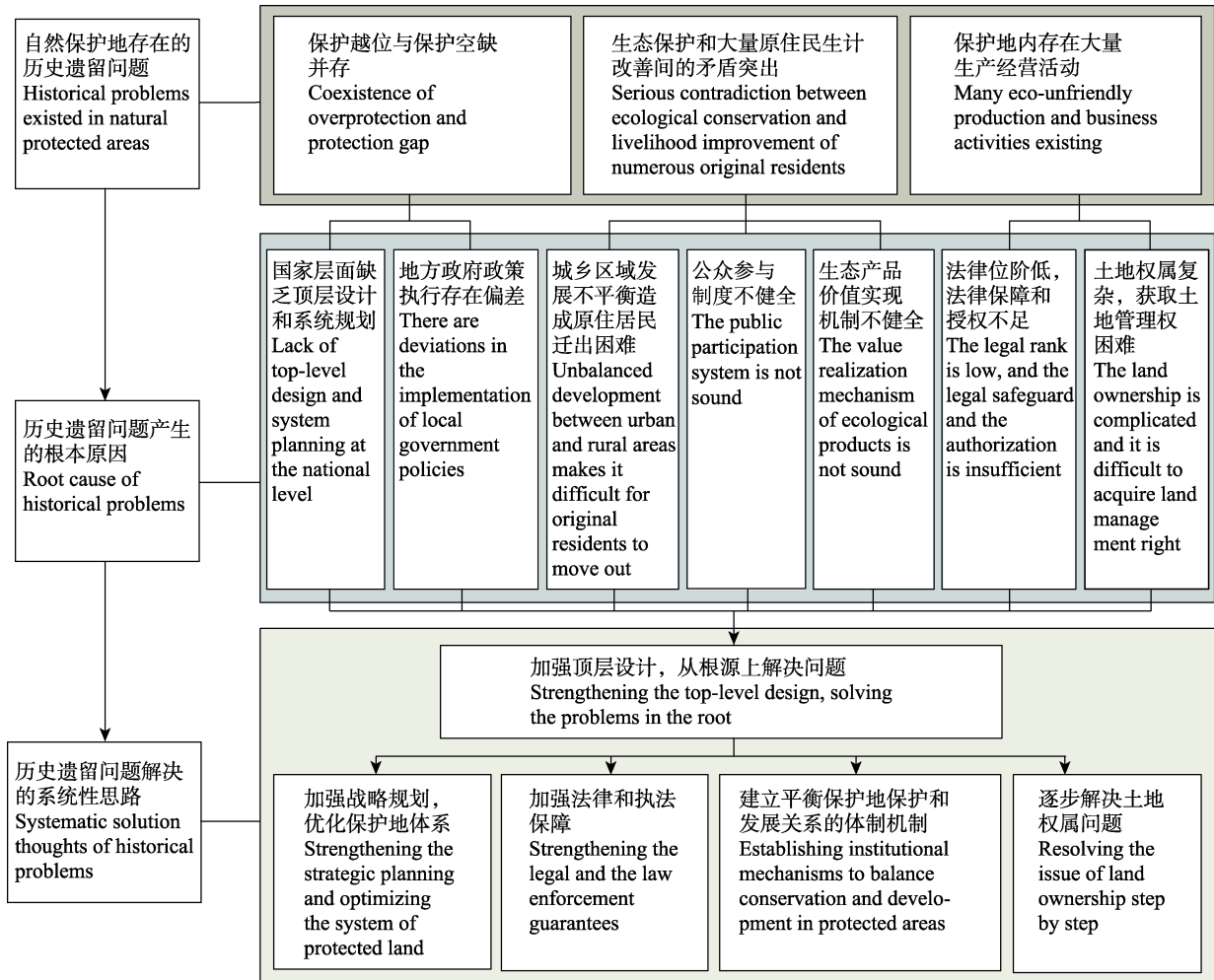


图1 我国自然保护地历史遗留问题剖析及系统性解决方案

Fig. 1 Analysis and the systematic solution of the historical problems in China's natural protected areas

荒野基金会(WILD Foundation)发起了“自然需要一半”倡议, 提出应该将地球至少50%的陆地和50%的海洋区域作为某种形式的保护地(曹越等, 2019)。近年来, 这一倡议开始进入全球环境政策的主流讨论之中。我国作为生物多样性最丰富和受威胁最严重的国家之一, 需加快部署相关研究, 以免未来在相关国际公约签订和履行中处于被动地位。

### 3.1.2 推动保护地体系的优化重组

新建一批保护地, 填补主要保护空缺。尽快启动全国重要自然生态系统、重要野生动植物栖息地和迁徙廊道、重要自然遗迹和自然景观的调查评估, 识别保护空缺, 通过新建一批保护地或就近纳入现有保护地, 填补主要保护空缺。结合国土空间规划编制, 衔接生态保护红线的划定、调整; 根据生态重要性, 协调推进新建保护地和永久基本农田核实整改工作, 避免交叉重叠。

启动一批保护地的范围和功能区调整。首先, 制订历史遗留问题认定技术规范, 避免以解决历史遗留问题的名义而压缩保护空间。其次, 根据生态系统完整性和原真性保护要求, 将与现有保护地生态系统过程联系紧密、保护价值较高的区域纳入保护范围; 将保护价值较低的建制镇、村屯等人口密集区域调整出保护范围。再者, 结合自然保护区三区变两区调整工作, 将保存完好的天然状态的生态系统, 珍稀、濒危动植物的集中分布地, 珍稀、濒危动物可能活动的区域调整到核心保护区, 禁止人为活动; 将受到一定人类活动干扰, 但基本实现人地协调、相对维持较好的生态状态的区域调整到一般控制区, 限制人类活动, 维持自然教育、科研、游憩等功能。

### 3.2 推动相关法律法规的制定和修订

在正在推动的《自然保护地法》和《国家公园

法》的立法中, 建议增加保护地历史遗留问题的界定和处理原则条款, 并在下位法如《自然保护区条例》今后的修订中细化相应条款, 明确各类历史遗留问题的具体解决方式。加强法律之间的协调性, 如分别在《自然保护地法》《土地管理法》《基本农田保护条例》中明确保护地内各类土地权属的规定, 并保持协调一致。推动《物权法》《不动产登记条例》等已有相关法律法规的修订, 增加关于保护地内自然资源产权、国土空间用途管制等问题的条款。

推进保护地执法改革, 建立以保护地管理机构为主、相关部门参与的统一执法机制, 在保护地范围内实行资源环境综合执法。在相关法律法规中明确违法犯罪行为, 提高相应的处罚标准, 并视情况追究民事或刑事责任。严格执法监督, 加强行政执法与刑事司法的衔接, 授权检察院对保护地内的资源环境综合执法司法活动开展法律监督。

### 3.3 采取多元化手段解决保护地内土地权属和矿业权问题

#### 3.3.1 推动保护地自然资源资产确权登记

根据《自然资源统一确权登记暂行办法》, 优先启动各类保护地内的土地、水流、森林、山岭、

草原、荒地、滩涂等所有自然生态空间的统一确权登记, 明确保护地范围内各类自然资源的数量、质量、种类、分布等自然状况, 及所有权主体、所有权代表行使主体、所有权代理行使主体以及权利内容等权属状况, 建立权责明确的自然资源产权体系, 解决土地及附着于土地的各类自然资源权属争议问题。

#### 3.3.2 依法有序解决土地权属问题

保护地内土地权属问题要依法有序解决。对于非法侵占使用保护地土地的生产经营性行为一律依法清退。对于当前依法拥有的保护地土地所有权、承包经营权或管理权, 根据保护地的类别、级别和功能分区, 因地制宜采取多元化措施解决其土地权属问题(表1)。如国家公园保护我国最具生态重要性、代表性的自然资源, 为了确保对这些自然资源的严格保护, 并根据《建立国家公园体制总体方案》中提出的“确保全民所有的自然资源资产占主体地位”, 建议尽可能逐步通过征收、置换、赎买等收回核心区所有土地的所有权、使用权和管理权。一方面, 从必要性来看, 可避免未来权属问题制约核心区最重要生态系统的严格保护; 另一

表1 我国自然保护地土地权属问题的分区分类解决方案

Table 1 Zoning and classification solutions for the problems of land ownership in China's natural protected areas

权属类型 Types of land ownership	国家公园、国家级自然保护区 National parks, national nature reserves	核心保护区 Core protected area	一般控制区 General control area	省级以下自然保护区、各级各类自然公园 Provincial and municipal nature reserves, various types of natural parks
全民所有(未被承包经营, 但管理权归属于其他部门) Ownership by the whole people (it is not contracted for operation, but the management right belongs to other departments)	将管理权从其他部门划拨给保护地管理机构 Transferring management authority from other departments to protected area management agencies	将土地管理权从其他部门划拨给保护地管理机构 Transferring land management rights from other departments to protected area management agencies		与其他部门建立共管机制 Establishing co-management mechanism with other departments
全民所有(被单位或者个人承包经营) Ownership by the whole people (contracted for operation by units or individuals)	买断承包经营权, 使用权和管理权划归保护地管理机构 Buying out the contracted management right, right of use and management belongs to protected area management agencies	承包经营权到期之前, 通过流转获取土地管理权; 承包经营权到期后, 不再续签 Acquiring the land management right by transferring before the contract management right expires; no longer to renew after the contract management right expires		通过流转获取土地管理权 Acquiring the land management right by transferring
集体所有 Collective ownership	通过征收、置换等方式, 获取土地所有权 Acquiring land ownership by the ways of collection and replacement	a. 通过流转, 获取土地管理权; 但限制土地利用方式 Acquiring the land management right by transferring; b. Don't acquire land use rights, but restrict land-use type by easement agreement	a. 通过地役权协议, 不获取土地使用权, 但限制土地利用方式 a. Don't acquire land use rights, but restrict land-use type by easement agreement; b. Implementing protocol protection, the right of manage land is taken by public interest organizations or communities; c. Promoting sustainable land use by condominium agreement	a. 通过地役权协议, 不获取土地使用权, 但限制土地利用方式; b. 实施协议保护, 土地管理权交由公益组织或社区; c. 通过共管协议, 促进土地可持续利用 a. Don't acquire land use rights, but restrict land-use type by easement agreement; b. Implementing protocol protection, the right of manage land is taken by public interest organizations or communities; c. Promoting sustainable land use by condominium agreement

方面,从可行性来看,划为国家公园核心保护区的区域一般自然生态系统的比例高,集体土地和承包经营的国有土地相对较少,全面收回所有权、使用权和管理权相对容易。

### 3.3.3 分步骤、分类别解决保护地内矿业权问题

对于保护地内违法设立的矿业权一律依法清理退出。对于依法设置的矿业权,全面评估各类探矿、采矿活动对生态环境的影响,据此分别建立针对不同类别、不同级别保护地采矿活动正面或负面清单,明确少数允许设置的对生态环境影响小的采矿权,并推动其绿色转型;同时,建立探矿活动负面清单,清退一批对生态环境影响较大的探矿权。尽快制定保护地矿业权退出制度,明确补偿机制和补偿标准,在矿业权退出中,保障矿业权人的合法权益,做好补偿工作,并设置过渡期,给利益相关方相应的准备时间(表 2)。

## 3.4 建立健全平衡保护地保护与发展关系的体制机制

### 3.4.1 完善有利于保护地及周边区域原住民迁出的体制机制

一方面,着力解决保护地及周边社区教育不充分问题,提高保护地原住民主动迁出意愿和能力。建议在面临大面积贫困的保护地及周边社区推动十二年制义务教育,并加强适龄劳动力的职业教育培训,提升保护地及周边原住民的生计资本和能力及年轻一代主动迁出保护地及周边区域的意愿和能力。另一方面,调查确定需重点优先开展生

态移民的保护地,并完善生态移民配套政策。全面调查在保护地内有自然资源所有权、承包经营权的居民数量和分布,分析原居民对保护地内自然资源的生计依赖及其生产生活对保护地的生态环境影响,结合保护地类型、级别和分区,明确需要优先实施生态移民的保护地,结合精准扶贫、生态扶贫逐步有序搬迁。完善失地补偿、产业扶持、教育保障、居民医疗保险、社会养老保险、文化传承等生态移民配套政策,确保生态移民搬得出、住得下、不返迁。

### 3.4.2 建立多元共治的保护地治理体系

要实现保护地更好地治理和相关决策的有效执行,需改变当前政府绝对主导的治理模式,建立保护地管理机构、所在地各级政府、社区、公益组织等多元主体共同参与的治理体系。一方面,需保障保护地所在地及周边基层政府、社区居民对保护地管理决策的知情权、参与权、表达权和监督权,培育当地基层政府、社区对保护地的认同与归属感,消除矛盾和隔阂;另一方面,建议将保护地的治理拓展到保护地外,保护地管理机构有义务参与周边乡镇的重大决策,并为其可持续发展提供教育、扶贫、保护地友好型产业发展等方面的支撑;推动保护地管理机构参与当地的村民议事会,共同推动社区的可持续发展。

### 3.4.3 建立多元化生态产品价值实现机制,改善保护地内及周边原住民生计

建立健全的生态产品价值实现机制,是改善保

表2 我国自然保护地矿业权问题的分区分类解决方案

Table 2 Zoning and classification solutions for the problems of mining rights ownership in China's natural protected areas

权属类型 Types of land ownership	国家公园、国家级自然保护区 National parks, national nature reserves		省级以下自然保护区、各级各类自然公园 Provincial and municipal nature reserves and various types of natural parks	
	核心保护区 Core protected area	一般控制区 General control area		
采矿权 Mining rights	推动所有采矿权全部退出 Promoting to quit all mining rights	a. 建立采矿活动正面清单,推动正面清单之外所有采矿权的全面退出;b. 正面清单内的采矿权,推动绿色矿山建设 a. Establishing positive lists of mining activities, promoting the exit of all mining rights except the positive list; b. Focusing on building green mines in positive lists of mining right	a. 重点推动绿色矿山建设;b. 建立采矿活动负面清单,推动清单中所有采矿权的退出 a. Focusing on building green mines; b. Establishing a negative list of mining activities and promoting the exit of all mining rights in the list	
探矿权 Exploration rights	保留少数关系到国家战略安全的矿产资源的探矿权,推动其余探矿权的全部退出 Reserving the exploration right of a few mineral resources that concern national strategic security and promoting the exit of all exploration rights in the negative list the other exploration rights	建立探矿活动负面清单,推动负面清单中所有探矿权的全面退出 Establishing a negative list of exploration activities and promoting the exit of all	规范探矿活动,减轻其生态环境影响 Regulating prospecting activities and alleviating its ecological environmental impact	



护地内及周边原住居民生计, 协调好保护与发展关系的有效途径。针对当前我国保护地生态产品价值实现模式单一的问题, 未来需建立政府补偿、市场交易、公益捐赠等多元化模式相结合的价值实现机制。

(1)健全保护地生态补偿机制。一是加大对实施严格保护的国家公园和国家级自然保护区的财政转移支付和生态补偿力度, 加强因保护利益受损和丧失发展机会的原住居民的直接补偿。二是拓展补偿资金来源, 探索构建生态受益地区政府、企业投资购买保护地生态系统服务的机制和途径; 探索生态债券、生态彩票、生态基金、信托基金、国际资助、社会捐助等形式作为补偿资金的辅助来源。三是探索多元化的补偿方式, 因地制宜, 采取项目补偿、飞地经济、人才培养、就业机会等方式, 改善原住居民生计。

(2)建立健全原住居民参与的特许经营制度。总结我国国家公园特许经营体制试点经验, 并进一步在各类保护地深化特许经营制度改革试点, 建立符合各类保护地功能定位、鼓励原住居民和自然资源所有者参与收益分配的特许经营制度, 并将原住居民受益情况作为保护地管理成效评估的重要指标。

(3)探索生态产品价值实现的市场化机制。一是通过建立生态产品交易体系促进生态产品价值实现。(i)推动保护地自然资源资产产权制度改革, 明晰各类生态产品的所有权、使用权、收益权, 激活转让权, 为生态产品产权交易奠定基础(马永欢等, 2020); (ii)制定保护地生态产品价值核算标准, 完善基于生态产品价值和稀缺性的定价机制; (iii)建立保护地生态产品交易市场、搭建交易平台, 逐步建立能有效降低交易成本、实现供给双方的平等协商、公平交易的交易机制; (iv)建立有利于保护地生态产品价值实现的金融机制, 如建立生态产品产权抵押贷款、证券化、远期交易、股权交易等制度。二是通过发展保护地友好型产业, 促进生态产品价值实现。根据各类、各级保护地功能定位和保护级别, 适当、有序发展特色农业、生态旅游、生态康养等产业, 促进产业间的融合, 带动一批“绿水青山”的守护者收获“金山银山”。为了体现保护地高品质生态产品的真正价值, 建议建立全国统一的针对各类保护地的产品标识体系, 如国家公园产品标识、国家级自然保护区产品标识, 遴选全生命周期内对保护地生态环境影响小, 同时产品质量达到绿

色、有机标准的产品授予标识, 使生态产品获得明显的增值和更好的市场销售前景, 将资源环境优势转化为产品品质优势、价格优势和销量优势, 实现“绿水青山”向“金山银山”的转化。

## 参考文献

- Cao W, Huang L, Xiao T, Wu D (2019) Effects of human activities on the ecosystems of China's national nature reserves. *Acta Ecologica Sinica*, 39, 1338–1350. (in Chinese with English abstract) [曹巍, 黄麟, 肖桐, 吴丹 (2019) 人类活动对中国国家级自然保护区生态系统的影响. *生态学报*, 39, 1338–1350.]
- Cao Y, Yang R, Martin VG (2019) Nature needs half: A new vision for global protected areas. *Landscape Architecture Journal*, 26(4), 39–44. (in Chinese with English abstract) [曹越, 杨锐, 万斯·马丁 (2019) 自然需要一半: 全球自然保护区新愿景. *风景园林*, 26(4), 39–44.]
- Chen HM, Wang Z (2011) How to treat and deal with the issue of land ownership in nature reserves. *Environmental Protection*, (4), 27–29. (in Chinese) [陈红梅, 王智 (2011) 怎样看待和处理自然保护区土地权属问题. *环境保护*, (4), 27–29.]
- Duan W, Ren YM, Feng J, Wen YL (2015) Study on natural resource dependence based on livelihood assets—Example from nature reserve in Hubei Province. *Issues in Agricultural Economy*, 36(8), 74–82, 112. (in Chinese with English abstract) [段伟, 任艳梅, 冯冀, 温亚利 (2015) 基于生计资本的农户自然资源依赖研究——以湖北省保护区为例. *农业经济问题*, 36(8), 74–82, 112.]
- Gao JX, Xu MJ, Zou CX (2019) Development achievement of natural conservation in 70 years of new China. *Chinese Journal of Environmental Management*, 11(4), 25–29. (in Chinese with English abstract) [高吉喜, 徐梦佳, 邹长新 (2019) 中国自然保护区70年发展历程与成效. *中国环境管理*, 11(4), 25–29.]
- Grazia B, Nigel D, Tilman J, Barbara L, Neema P, Adrián P, Trevor S (2013) *Governance of Protected Areas: From Understanding to Action*. IUCN, Gland, Switzerland.
- Jacobs HM (2014) *Conservation Easements in the U.S. and Abroad: Reflections and Views Toward the Future*. Lincoln Institute of Land Policy, Lincoln.
- Korngold G (2010) Globalizing conservation easements: Private law approaches for international environmental protection. *Wisconsin International Law Journal*, 28, 585–638.
- Lan N, Bao X (2019) Extraterritorial experience and legislative reference of land. *Environmental Protection*, 47(2), 68–71. (in Chinese) [蓝楠, 包旭 (2019) 自然保护区土地管理的域外经验及立法借鉴. *环境保护*, 47(2), 68–71.]
- Li WJ, Ma XR (2009) Local government dominated tourism operational right transfer: Effects on the community's ability

- to benefit. *Journal of Peking University (Philosophy and Social Sciences)*, 46(5), 146–154. (in Chinese with English abstract) [李文军, 马雪蓉 (2009) 自然保护地旅游经营权转让中社区获益能力的变化. *北京大学学报(哲学社会科学版)*, 46(5), 146–154.]
- Liu X, Wu JP, Song WM, Zhang DH, Zhang Y (2011) A comparative study on benefit share mechanism between models of community co-management in China's nature reserve. *Forestry Economics*, (12), 42–47. (in Chinese with English abstract) [刘霞, 伍建平, 宋维明, 张大红, 张岩 (2011) 我国自然保护区社区共管不同利益分享模式比较研究. *林业经济*, (12), 42–47.]
- Liu YR, Xu BG (2019) Study on economic survey and development strategies for local communities of Yinggeling Nature Reserve. *Forestry Economics*, 41(5), 121–124. (in Chinese with English abstract) [刘奕汝, 许碧果 (2019) 鹦哥岭自然保护区社区经济状况调查与发展对策研究. *林业经济*, 41(5), 121–124.]
- Luo HB, Meng B (2014) Scope and functional regions adjustment and ecological impact on Gongbu Nature Reserve in Tibet. *Central South Forest Inventory and Planning*, 33(2), 31–33. (in Chinese with English abstract) [罗怀斌, 蒙彬 (2014) 西藏工布自然保护区范围和功能区调整及生态影响. *中南林业调查规划*, 33(2), 31–33.]
- Ma B, Cai Z, Zheng J, Wen YL (2019) Conservation, ecotourism, poverty, and income inequality—A case study of nature reserves in Qinling, China. *World Development*, 115, 236–244.
- Ma B, Ding HL, Wen YL (2017) Research on the impact of biodiversity conservation on multidimensional poverty—Based on the data of surrounding communities in protected areas in 7 provinces in China. *Journal of Agrotechnical Economics*, (4), 116–128. (in Chinese) [马奔, 丁慧敏, 温亚利 (2017) 生物多样性保护对多维贫困的影响研究——基于中国7省保护区周边社区数据. *农业技术经济*, (4), 116–128.]
- Ma Y (2006) The status and existing problems of legislation on nature reserves. *Environmental Protection*, (21), 42–47. (in Chinese) [马燕 (2006) 我国自然保护区立法现状及存在的问题. *环境保护*, (21), 42–47.]
- Ma YH, Wu CG, Cao TY, Tang WH, Kong DK, Ding WW (2020) Basic thinking on the realization mechanism of China's ecological product value. *Environmental Protection*, 48(Z1), 68–71. (in Chinese) [马永欢, 吴初国, 曹庭语, 汤文豪, 孔登魁, 丁问微 (2020) 对我国生态产品价值实现机制的基本思考. *环境保护*, 48(Z1), 68–71.]
- Meng B, Zhang JF, Ye H, Chang F, Jiang YG (2019) Current situation and protection enlightenment of the function of fishing spawning grounds in the national nature reserve for the rare and endemic fishes, upper reaches of the Yangtzi River. *Resources and Environment in the Yangtzi River Basin*, 28, 2772–2785. (in Chinese with English abstract) [孟宝, 张继飞, 叶华, 常飞, 蒋应刚 (2019) 长江上游珍稀特有鱼类国家级自然保护区鱼类产卵场功能现状分析及保护启示. *长江流域资源与环境*, 28, 2772–2785.]
- Ouyang ZY, Wang XK, Miao H, Han NY (2002) Problems of management system of China's nature preservation zones and their solution. *Science and Technology Review*, (1), 49–52. (in Chinese with English abstract) [欧阳志云, 王效科, 苗鸿, 韩念勇 (2002) 我国自然保护区管理体制所面临的问题与对策探讨. *科技导报*, (1), 49–52.]
- Qian ZD, Guo C, Wu RH, Liang YT, Yang QG, Pan ZP, Pan H, Gao J, Jiang MK (2016) Characteristics and problems in economic investment in nature reserves of China. *Journal of Ecology and Rural Environment*, 32(1), 35–40. (in Chinese with English abstract) [钱者东, 郭辰, 吴儒华, 梁宇彤, 杨泉光, 潘子平, 潘鸿, 高军, 蒋明康 (2016) 中国自然保护区经济投入特征与问题分析. *生态与农村环境学报*, 32(1), 35–40.]
- Song ZW (2018) Study on community co-management mechanism of national forest park—A case of Zhuhai National Forest Park in Chishui County. *Central South Forest Inventory and Planning*, 37(4), 58–61. (in Chinese with English abstract) [宋志伟 (2018) 国家森林公园社区共管机制研究——以赤水竹海国家森林公园为例. *中南林业调查规划*, 37(4), 58–61.]
- Sun R, Wang SL, Wu LQ, An H, Qin SY, Liu YJ, Tan WF (2017) How to balance development between nature reserves and community: A case study in Shiwandashan National Nature Reserve, Guangxi. *Biodiversity Science*, 25, 437–448. (in Chinese with English abstract) [孙润, 王双玲, 吴林巧, 安辉, 覃世赢, 刘有军, 谭伟福 (2017) 保护区与社区如何协调发展: 以广西十万大山国家级自然保护区为例. *生物多样性*, 25, 437–448.]
- Tan WF, An H, Tan XN (2016) Why ecological migrants move back to nature reserves: A case study in Shiwandashan National Nature Reserve, Guangxi. *Biodiversity Science*, 24, 729–732. (in Chinese with English abstract) [谭伟福, 安辉, 谭夏妮 (2016) 为什么自然保护区的生态移民要回迁: 以广西十万大山保护区为例. *生物多样性*, 24, 729–732.]
- Wang CF (2006) The comparison of the legislation of foreign nature reserves and the perfection of Chinese legislation. *Environmental Protection*, (21), 73–78. (in Chinese) [王灿发 (2006) 国外自然保护区立法比较与我国立法的完善. *环境保护*, (21), 73–78.]
- Wang CH (2017) What do China's nature reserves give to surrounding communities?—Based on survey data of farmers in Shaanxi, Sichuan and Gansu from 1998 to 2014. *Management World*, (3), 63–75. (in Chinese) [王昌海 (2017) 中国自然保护区给予周边社区了什么?——基于1998–2014年陕西、四川和甘肃三省农户调查数据. *管理世界*, (3), 63–75.]
- Wang H, Zhao YW, Wen YL (2017) Evaluation on the dependence of rural household on the natural resources based on factor return: A case study on six natural reserves in Yunnan Province. *China Population, Resources and*



- Environment, 27(12), 146–156. (in Chinese with English abstract) [王会, 赵亚文, 温亚利 (2017) 基于要素报酬的农户自然资源依赖度评价研究——以云南省六个自然保护区为例. 中国人口·资源与环境, 27(12), 146–156.]
- Wang SF (2010) A research on the pattern of harmonious development of scenic areas and indigenous inhabitants in China. Human Geography, 25(3), 139–143. (in Chinese with English abstract) [王淑芳 (2010) 我国风景名胜区内原居民和谐发展模式探讨. 人文地理, 25(3), 139–143.]
- Wang YW (2019) The management issues and countermeasures of provincial nature reserves in the upper Fenhe River of Shanxi Province. Journal of Green Science and Technology, (20), 29–30. (in Chinese) [王跃文 (2019) 山西汾河上游省级自然保护区管理问题及对策建议. 绿色科技, (20), 29–30.]
- Wang Z, Jiang MK, Qin WH, He ZH, Xu WG (2008) The problem and strategy of protected areas in China. Ecological Environment, (6), 144–146. (in Chinese with English abstract) [王智, 蒋明康, 秦卫华, 贺昭和, 徐网谷 (2008) 我国自然保护区的问题分析与对策. 生态经济, (6), 144–146.]
- Worboys GL, Lockwood M, Kothari A, Feary S, Palsford I (2015) Protected Area Governance and Management. Australian National University Press, Canberra.
- Xia X, Wang Z, Xu WG, Zhang HN, Zhou DQ, Jiang MK (2016) Problems in construction of management system of nature reserves in China and countermeasures. Journal of Ecology and Rural Environment, 32(1), 30–34. (in Chinese with English abstract) [夏欣, 王智, 徐网谷, 张昊楠, 周大庆, 蒋明康 (2016) 中国自然保护区管理机构建设面临的问题与对策探讨. 生态与农村环境学报, 32(1), 30–34.]
- Xiang YG, Chen XL, Wang ZY, Tan ZY, Yang BX (2019) Discussion on conservation management of nature reserve in Xiangxi Autonomous Prefecture. Forestry Construction, (5), 25–29. (in Chinese with English abstract) [向玉国, 陈衔凌, 王宗永, 谭子幼, 杨必祥 (2019) 湖南湘西自治州自然保护区保护管理探讨. 林业建设, (5), 25–29.]
- Xiao JH, Zhou XF (2009) The collective land management and community co-management contract in nature reserves. Seeker, (2), 5–7. (in Chinese) [肖建华, 周训芳 (2009) 自然保护区集体土地管理与社区共管契约. 求索, (2), 5–7.]
- Xu WG, Gao J, Xia X, Zhou DQ, Li ZL, Jiang MK (2016) Distribution of community residents in nature reserves and its impacts on the reserves in China. Journal of Ecology and Rural Environment, 32, 19–23. (in Chinese with English abstract) [徐网谷, 高军, 夏欣, 周大庆, 李中林, 蒋明康 (2016) 中国自然保护区社区居民分布现状及其影响. 生态与农村环境学报, 32, 19–23.]
- Xu WH, Xiao Y, Zhang JJ, Yang W, Zhang L, Hull V, Wang Z, Zheng H, Polasky S, Jiang L, Xiao Y, Shi XW, Rao EM, Lu F, Wang XK, Daily G, Ouyang ZY (2017) Strengthening protected areas for biodiversity and ecosystem services in China. Proceedings of the National Academy of Sciences, USA, 114, 1601–1606.
- Zhang B, Li GJ (2017) Problems and countermeasures of mineral right withdrawal in nature reserve. China Mining Magazine, 26(4), 1–3. (in Chinese with English abstract) [张博, 利广杰 (2017) 自然保护区内矿业权退出面临的问题及对策. 中国矿业, 26(4), 1–3.]
- Zhang X (2012) Franchising or monopoly: One of perspectives on tourism management in our country's world heritage sites. Tourism Tribune, 27(5), 6–8. (in Chinese with English abstract) [张晓 (2012) 特许经营还是垄断经营: 我国世界遗产地旅游经营透视之一. 旅游学刊, 27(5), 6–8.]
- Zhang YX, Hu YX, Zhang B, Li YX, Zhang XY, Yi X (2020) Conflict between nature reserves and surrounding communities in China: An empirical study based on a social and ecological system framework. Global Ecology and Conservation, 21, e00804.
- Zhao G, Lü B, Zhang L (2013) Research on the business model of scenic area under the participation of residents—A case study of Three Gorges Scenic Area of Yangtzi River. Chinese Journal of Agricultural Resources and Regional Planning, 34(6), 58–64. (in Chinese with English abstract) [赵刚, 吕斌, 张俐 (2013) 基于村民参与的风景区经营模式研究——以长江三峡风景名胜区为例. 中国农业资源与区划, 34(6), 58–64.]
- Zhou DQ, Gao J, Qian ZD, Zhang HN, Xu WG, Jiang MK (2016) Evaluation of *in-situ* conservation of vertebrates in China. Journal of Ecology and Rural Environment, 32, 7–12. (in Chinese with English abstract) [周大庆, 高军, 钱者东, 张昊楠, 徐网谷, 蒋明康 (2016) 中国脊椎动物就地保护状况评估. 生态与农村环境学报, 32, 7–12.]
- Zhou JH, Wen YL (2006) The current condition and development trend of land ownership management in nature reserves in China. Environmental Protection, (21), 60–63. (in Chinese) [周建华, 温亚利 (2006) 中国自然保护区土地权属管理现状及发展趋势. 环境保护, (21), 60–63.]

(责任编辑: 徐卫华 责任编辑: 黄祥忠)



•论坛•

# 国外国家公园教育利用研究进展与启示

陈东军<sup>1,2</sup> 钟林生<sup>1,2\*</sup>

1 (中国科学院地理科学与资源研究所, 中国科学院区域可持续发展分析与模拟重点实验室, 北京 100101)

2 (中国科学院大学, 北京 100049)

**摘要:** 教育是国家公园的主要功能之一, 教育利用是国家公园的公益性和国家主导性要求。我国国家公园体制建设起步较晚, 国家公园教育利用的实践经验和理论探讨相对不足。本文基于Web of Science核心合集数据库相关文献, 系统回顾了国外国家公园教育利用的研究进展, 并对国内未来研究进行展望。21世纪以来, 国外的国家公园教育利用研究进展加快, 相关文献多发表在环境科学和地球科学类期刊, 研究内容主要包括教育资源评估以及教育目的、教育管理、教育成效及其影响因素。国家公园教育资源丰富, 教育价值评估和教育利用适宜性评价是对其合理利用及保护管理的前提。教育目的主要包括争取保护支持、缓解社区冲突、提供文化及教育服务和防范旅游伤害, 多样化的教育媒介使用及针对性的教育设计、良好的教育合作共同促进教育成效的最佳实现。教育成效围绕教育目标分类的认知/意识、情感/态度、行为等维度评估教育受众在教育前后的表现差异, 主要受个体特征与教育管理两方面因素影响。国外国家公园教育利用研究已初步形成研究内容体系, 并呈现研究区域集中、学科理论交叉、研究方法趋于定性与定量综合运用、研究内容丰富且涉及领域广等特点。本文提出未来中国应重点加强国家公园教育资源评价、教育内容体系、教育媒介应用、教育合作与管理、教育成效及其影响因素分析等研究议题。

**关键词:** 国家公园; 教育功能; 教育价值; 教育利用; 研究进展

## Educational use in global national parks: Review and implications

Dongjun Chen<sup>1,2</sup>, Linsheng Zhong<sup>1,2\*</sup>

1 Institute of Geographic Sciences and Natural Resources Research, Key Laboratory of Regional Sustainable Development Modeling, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101

2 University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049

**Abstract:** Education is one of the most important functions of national parks, and its use in national parks is underscored by the parks' characteristics of public welfare and national ownership. China's national park system was established only recently. Consequently, the practice and theory of educational use in China's national parks is poorly understood. We analyze the available literature using the core compilation of Web of Science to systematically review educational use in national parks globally and to establish further research directions that can be pursued in China. Research on educational use in national parks has developed rapidly since the 21st century. Most relevant literature was published in environmental science and earth science journals. Research on educational use mainly focus on educational resources assessment, purpose, management, effectiveness, and their influencing factors. National parks are rich in educational resources, and the evaluation of educational potential and suitability are necessary for their appropriate utilization, protection, and management. Education mainly seeks to protection support, buffer community conflicts, provide cultural services, and increase visitor safety. The use of diversified media for education, targeted educational materials, and favorable cooperation are important factors that maximize the effectiveness of education programs. The evaluation of educational effectiveness on the cognition/awareness, emotions/attitudes, and behaviors is mainly influenced by individual characteristics and educational management. International research on educational use of national parks develop interdisciplinary theories, qualitative and quantitative comprehensive applications of research methods, and rich research content across a wide range of fields. Our review suggests that China should strengthen research and evaluation of

收稿日期: 2020-01-09; 接受日期: 2020-04-19

基金项目: 国家重点研发计划(2017YFC0506401)和第二次青藏高原综合科学考察研究(SQ2019QZK2001)

\* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: zhongls@igsnrr.ac.cn

educational resources, construct a set of educational content systems, use a diversity of educational approaches and media, facilitate educational cooperation and management, evaluate educational effectiveness programs, and analyze additional factors influencing educational use.

**Key words:** national park; educational function; educational value; educational use; research progress

我国国家公园体制建设起步较晚。2017年,中共中央办公厅、国务院办公厅印发《建立国家公园体制总体方案》,指出国家公园的首要功能是自然生态保护,同时兼具科研、教育、游憩等功能。围绕国家公园的各项功能定位,国内学者主要从法律(刘超,2019)、政策(刘思源等,2019)、保护措施(韩璐等,2015)、实现模式(李芬等,2016)及相关技术(刘某承等,2019)等方面探讨了国家公园的生态保护功能优化,从适宜性(肖练练等,2019)、经营机制(张朝枝,2017)、公共管理(高燕等,2017)、发展模式(赵西君和李佐军,2019)、可持续性(程绍文等,2013)等方面讨论了国家公园的游憩利用。

国家公园教育利用是指依托国家公园资源开展相关教育活动,以激发民众自然保护意识、增强民族自豪感等,体现国家公园的公益性和国家主导性(陈耀华等,2014; Lukas et al, 2019)。国家公园建设在我国虽然刚起步,但其他类型自然保护地(包括风景名胜、水利风景区、自然保护区、地质公园、湿地公园、森林公园等)结合自身优势已开展一些特色教育活动,整体上成效显著,但同时也存在教育内容形式单一、缺乏创新和吸引力、评价体系和立法体系不够健全等问题(梦梦等,2020)。自然保护地教育利用的研究始于国内外经验总结及借鉴,例如香港米埔自然保护区(游云和咎启杰,2004)、日本演习林制度(徐诗涛等,2018)、国外青年旅馆模式(李敏,2001)及自然保护高等教育(刘晶岚,2009)等,对我国自然保护地的教育实践都有重要启示。随着教育实践的逐渐深入,国内学者主要从教育解说系统(张建萍等,2008)、动力机制(连玉奎,2011; 李云珠和黄秀娟,2013)、教育成效(姜建华,2014; 夏凌云等,2016)、教育模式(陈静杰等,2017)以及公众对自然保护地教育功能的感知与认识(严海等,2010; 何小芊等,2018)、满意度(张镒等,2014)等方面探讨自然保护地教育功能的最佳实现。这些研究为我国国家公园教育的实践与研究奠定了一定基础。

我国国家公园的教育利用尚处于起步探索阶段,尽管三江源国家公园、钱江源国家公园等都有

进行相关教育专项规划、探索教育功能价值实现路径,但国内仅有少数学者从经验总结介绍、教育解说、教育体系等方面进行初步的探讨。例如孙燕(2012)和王辉等(2016)基于美国国家公园教育解说发展经验,指出我国国家公园应充分认识并因地制宜地发展教育解说项目;陈丹和彭蓉(2019)阐述了我国台湾国家公园的环境教育体系构成,并总结其形成基础及作用。国家公园显著的教育成效已得到充分的科学认证,国家公园已经成为不少国家的重要教育场所,在国家教育服务体系中占有重要地位,例如美国国家公园强调生态保护与教育利用并重,成为科学、历史、环境和爱国主义教育的重要场所(国家林业局森林公园管理办公室,2015)。国外研究基于环境学、教育学、心理学、社会学等多学科视角,主要从教育资源评估、教育管理、教育成效等方面进行了相关探讨,为国家公园的教育利用提供了科学依据。

如何科学合理地国家公园进行教育利用以实现其教育功能价值最大化,是当前我国国家公园体制建设亟需解答的重要问题。本文系统梳理了国外相关研究成果,概述国家公园教育利用研究的主要内容,总结和评述对国内研究的启示,以促进国内国家公园教育利用的相关研究,为我国国家公园教育功能实现、国家公园体制建设提供科学参考。

## 1 文献来源与概况

本文使用系统综述方法(Systematic Review)对相关文献进行系统收集。文献数据来源于Web of Science核心合集,于2019年8月22日以“national park”和“education”为主题词进行文献检索,初步得到403篇文献。剔除与研究主题不相关文献,最后整理得到130篇文献用于本文研究。

基于对上述文献整理,从文献数量的年际变化看(图1),国家公园教育利用研究在21世纪以前进展缓慢,在21世纪初呈现加速态势,2010年后进一步加快。相关文献主要发表在环境科学与地球科学类

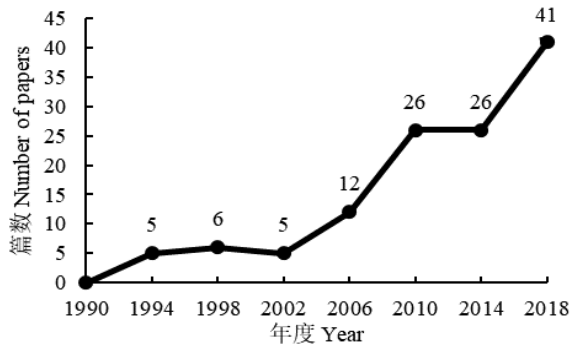


图1 1991-2018年文献数量

Fig. 1 Number of research papers between 1991 and 2018

期刊, 期刊多源于美、英等较早进行国家公园体制建设的国家(表1)。

在研究方法方面, 定性研究中基于参与观察、问卷访谈等田野调查的描述性分析、案例分析和SWOT分析方法较多, 研究内容主要集中在教育资源评估、利益相关者态度与教育目的及教育管理等内容; 定量研究中运用ArcGIS空间分析、相关分析、数学建模等方法较多, 研究内容主要集中在教育资源评估、教育成效评估及其影响因素分析。

## 2 研究内容

基于对上述文献的分析总结, 将国家公园教育利用的主要研究内容归纳为教育资源评估、教育目的、教育管理、教育成效及其影响因素4个方面。

### 2.1 教育资源评估

国家公园被誉为“没有围墙的大学”, 具有丰富的自然与人文类教育资源, 包括地质地貌、动植物、土著知识、人为景观、宗教与信仰等(表2)。为公众

提供教育机会是国家公园的重要任务与使命(Keiter, 2010), 而教育资源评估是国家公园教育利用的前提, 为其合理利用及保护管理提供科学依据。

教育资源评估包括教育价值评估和教育利用适宜性评价。教育价值是指教育客体对社会或个体发展需要的一定满足(王卫东, 1996), 在不同场景及教育主体间具有主观性与相对性。例如, 美国大烟山既是切罗基人(Cherokees)地方传统的传承载体, 也是公众环境教育的重要素材(Bernbaum, 2006)。主观性与相对性使得教育价值评估变得困难, 现有研究多从生态系统服务角度使用支付意愿、价值转移、协商估值等方法(Sherrouse & Semmens, 2014; Orchard-Webb et al, 2016; Soy-Massoni et al, 2016)进行价值量(用货币单位)评估, Hutcheson等(2018)估算纽约哈德逊河(Hudson River)公园环境教育计划的年度经济价值约为60万美元。在物质质量(非货币单位)评估方面, Mocior和Kruse (2016)在回顾相关研究基础上, 总结了教育价值评估的常用指标, 这些指标包括: 不同层面的景观/生态系统特征的稀有性、完整性/干扰程度/保存水平、过程/现象的代表性(典型性)、多样性/有趣特征的数量、科学知识/科学相关性、作为过程示例的有用性(示例)、古地理价值等。教育价值评估表现了国家公园教育利用的内在价值, 而教育利用适宜性评价则描述了其内在教育价值实现的外部条件可行性。教育利用适宜性的定性评价方法以SWOT分析为主, 例如Nazaruddin (2016)对马来西亚塔曼尼加拉国家公园(Taman Negara National Park)地质遗迹教育资源的分析评估。定量评价多采用多指标综合评价方法,

表1 国家公园教育利用研究刊文主要期刊

Table 1 Main journals of published papers on educational use in national parks

期刊名称 Journal name	篇数 No. of published papers	所在地 Country	JCR类别 Categories of Journal Citation Reports
Environmental Management	8	美国 USA	Environmental Sciences
Geoheritage	7	德国 Germany	Geosciences
Environmental Conservation	6	美国 USA	Environmental Sciences
Environmental Education Research	5	英国 UK	Educational Research
Journal of Environmental Management	5	英国 UK	Environmental Sciences
Wilderness Environmental Medicine	4	美国 USA	Public, Environmental & Occupational Health
American Journal of Primatology	3	美国 USA	Zoology
Earth Sciences History	3	美国 USA	Geosciences
Journal of Sustainable Tourism	3	英国 UK	Green & Sustainable Science & Technology
Society Natural Resources	3	美国 USA	Sociology



表2 国家公园教育资源案例

Table 2 Cases of education resource in national parks

类型 Type	案例 Case	参考文献 Reference	
自然类 Natural	地质地貌 Geology and landforms	岩石, 化石, 喀斯特地貌, 火山湖 Rock, fossil, karst landform, and volcanic lake	Och & Graham, 2011; Santucci, 2017; Pate & Kerbo, 2017
	动植物 Plants and animals	萤火虫, 森林植被, 宽头蛇 Fireflies, forest vegetation, and broad-headed snakes	Nyhus et al, 2003; Faust, 2004; Hayes & Goldingay, 2012; Tribess et al, 2015; Ndumeya, 2019
人文类 Human	土著知识 Local knowledge	地方传统药用知识, 对野生动物的命名 Knowledge of local traditional medicine, and naming of wild animals	
	人为景观 Human landscape	交通网络, 人为改变的地貌和植物群落, 考古遗迹, 试验站 Transportation networks, anthropogenic landscapes and plant communities, archaeological sites, and test stations	Pessis & Guidon, 2007; Youngs et al, 2008; Latocha, 2015; Stevens & Gilson, 2016
	宗教与信仰 Religion and belief	山的精神与文化含义 The spiritual and cultural meaning of mountains	Bernbaum, 2006

常用指标有: 可进入性、有趣功能/观点的可见性、教育站点数量/大小、脆弱性、安全性、使用限制、与其他价值的关联性、解释性潜力等(Brilha, 2016; Mocior & Kruse, 2016)。

## 2.2 教育目的

概括地说, 国家公园各类教育计划的教育目的主要包括以下方面:

(1) 争取保护支持。尽管国家公园体制被视为自然保护及社会福祉保障的优秀制度, 但因公众对国家公园的认知与态度未能达成一致而面临建设或管理困难(Brooks et al, 1999; Heinen & Shrivastava, 2009; Tessema et al, 2010)。如园区居民的环境意识缺乏(Pyrovetsi & Daoutopoulos, 1999; Khan et al, 2011)、访客的不合理行为(Burgin & Hardiman, 2012)都会造成国家公园的环境退化, 一些濒危动植物也需要更多的关注与保护(Breda et al, 2008)。因此, 旨在争取公众保护的相关教育计划显得尤为必要。

(2) 缓解社区冲突。国家公园不合理的保护管理政策可能引发社区冲突。过于苛刻的保护政策影响社区居民生计、过度的旅游开发侵扰社区居民生活等(高燕等, 2017)。针对社区冲突, 国家公园开展了相关教育项目以增进社区居民的国家公园认识, 促进社区居民与国家公园管理者的沟通协商, 保障社区居民权利。

(3) 提供文化及教育服务。在保护典型性、代表性的自然与人文景观的同时, 国家公园也为公众提供亲近自然、游憩、教育等社会福利。国家公园实行相关教育项目以传播国家公园的自然与人文知识, 提升公众游园体验, 完善科研、教育等文化服

务(Boshoff et al, 2007; Powell & Ham, 2008; Taff et al, 2014)。文化及教育服务体现了国家公园的公益性, 对公众的国民自豪感提升有重要意义。

(4) 防范旅游伤害。随旅游活动的多样化, 不少游客尝试冒险旅游活动, 源于荒野思想的国家公园成为其旅游目的地选择之一。Heggie和Heggie (2009)依据美国国家公园搜救服务的年度报告指出, 徒步、划船、游泳和攀登是使旅游者受伤害的主要活动, 山区、湖泊、河流、海洋和沿海是最为常见的救援环境。国家公园应开展园区游览安全教育, 介绍伤害发生的物理环境条件以减少旅游伤害(McIntosh et al, 2012)。

## 2.3 教育管理

### 2.3.1 教育方式

教育媒介与教育设计影响国家公园的教育方式。教育媒介是指教育过程中承载和传递教育信息的媒体, 国家公园的教育媒介日益多样化, 包括纸质媒体(Ferreira, 2012; Guo et al, 2015)、光学投影媒体和电声媒体(Breuer et al, 2017; Leeds et al, 2017)。鉴于不同教育媒介特点及教育主体偏好, 国家公园的教育媒介日趋组合使用。研究表明, 图书、电影及课程讲解在国家公园教育中的综合使用取得了良好的教育成效(Bizerril et al, 2011)。教育设计是指根据教育目的提出具体规划或方案的过程, 对教育成效有重要影响(Powell & Ham, 2008)。教育设计应考虑国家公园资源、教育受众、教育目的等因素。Mugica和DeLucio (1996)认为, 环境教育设计应结合访客景观偏好; Santangelo等(2015)基于意大利 Cilento Vallo Di Diano国家公园的地质资源设计了



适用于不同教育层次(高中师生、大学生、地质旅游者、导游等)课程教学的教育行程,并阐明各教育站点的重点教育内容。

### 2.3.2 教育合作

国家公园的教育利用涉及多方利益群体,其教育管理举措应争取多方支持与合作,包括社区、学校、科研单位、政府等。在教育合作中,国家公园是教育场地与教育资源的提供者,政府制定相关政策并提供支持(Stevens & Gilson, 2016);科研机构依托国家公园资源开展相关研究,并与社区、教育机构共同实施相关教育项目(Kling & Hopkins, 2015; Clayborn et al, 2017)。社区在教育合作中的角色较为特殊,当教育目的是为了争取保护支持或缓解社区冲突时,社区成为教育受众;当教育目的是为了提供文化及教育服务时,社区成为文化及教育服务方。良好的教育合作不仅促进国家公园生态保护与科研教育功能的发挥,也有利于当地的经济社会发展。对波兰国家公园自然保护功能与旅游功能关系的研究指出,市政当局与国家公园之间的良好合作不仅保护了自然生态,也促进了区域的经济社会发展(Kulczyk-Dynowska & Bal-Domanska, 2019)。

### 2.4 教育成效及其影响因素

作为反馈环节,教育成效通过受众在教育前后某方面的表现差异来体现,教育成效评估为国家公园的教育目标实现及教育成效最优化提供科学依据。围绕教育目标分类的认知/意识、情感/态度、行为等维度,相关研究多从单一或多个维度评估国家公园的教育成效(表 3)。例如 Papageorgiou (2001)

以访客对国家公园相关知识的掌握(即认知)评估了国家公园的环境教育成效,指出环境教育可在短期内增进访客的国家公园知识并长期促进其保护态度的转变;Gore 等(2006)以与熊相关投诉(即行为)数量评估了旨在减少人熊冲突教育计划的成效,并建议继续实施相关教育计划以保护和管理熊类。一般而言,认知/意识、情感/态度、行为三者呈递进关系,即对国家公园教育的认知/意识越多/强,则情感/态度越积极,相关的积极行为越容易发生(Papageorgiou, 2001; Hovardas & Poirazidis, 2006; Powell & Ham, 2008; Kling & Hopkins, 2015)。

影响国家公园教育成效的因素可归为个体特征与教育管理两个方面。个体特征包括性别、年龄、受教育程度、与国家公园的利益关系等。研究表明,受过高等教育者通常能更好记住教育计划信息(Breuer & Mavinga, 2010; Keane et al, 2011),男性、年龄较大者表现出更高的知识水平(Keane et al, 2011),国家公园教育的利益获得者表现出更好的教育成效(Western et al, 2019)。教育管理方面的媒介选用及组合(Bizerril et al, 2011)、教育分工协作以及教育设计的合理性(Santangelo et al, 2015)直接影响教育成效。例如实验证明,视频和戏剧在保护大猩猩教育计划中的使用显著提高和改善了周边村民的知识水平和态度(Breuer et al, 2017)。

## 3 研究评述

根据以上研究内容梳理可知,国外国家公园教育利用研究的内容体系已初步形成(图2)。围绕国家

表3 教育成效评估指标设置

Table 3 Indicators setting for educational effectiveness evaluation

教育目的 Educational purpose	参考文献 References	教育成效评估指标及维度 Indicators and dimensions of educational effectiveness evaluation
争取保护支持 Drum up protection support	Papageorgiou, 2001; Powell et al, 2009; Lee et al, 2015	对国家公园相关知识的掌握(认知); 环境责任行为(行为); 国家公园认知、对园区管理的态度及环境行为(认知、态度、行为) Master knowledge of national park (awareness); environmental responsibility behavior (behavior); national park cognition, attitude to park management and environmental behavior (awareness, attitude and behavior)
缓解社区冲突 Buffer community conflicts	Gore et al, 2006; Moorman, 2006	与熊相关的投诉(行为); 对生态知识的了解、狩猎行为(认知、行为) Complaints related to bears (behavior); knowledge of ecology and hunting behavior(awareness and behavior)
提供文化及教育服务 Provide cultural and educational services	Adara, 1996; Boshoff et al, 2007	旅游满意度(情感/态度); 教师在环境教育方面的意识、知识、技能、行动和承诺/参与(认知/意识、情感/态度、行为) Travel satisfaction (emotions); teachers' awareness, knowledge, skills, actions and commitment/participation in environmental education (cognition/awareness, emotions/attitudes, behaviors)
防范旅游伤害 Prevent travel injuries	Weichenthal et al, 2011	对闪电安全相关知识的了解, 认知 Knowledge of lightning safety, awareness

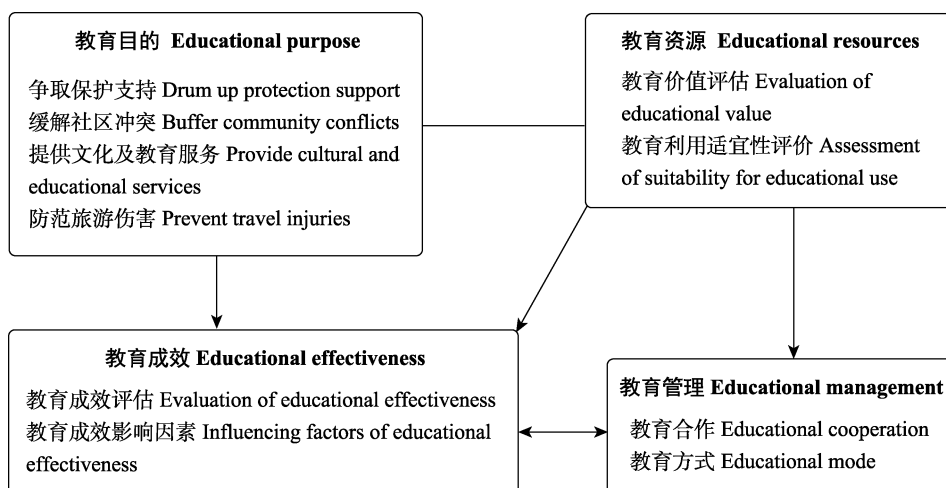


图2 国家公园教育利用研究内容体系

Fig. 2 Content system of educational use in national park research

公园教育利用问题, 相关研究主要评估国家公园教育资源、设定教育目的、制定教育计划、评估教育成效并据此改进教育管理措施以实现国家公园教育服务功能最优化。总体而言, 国外国家公园教育利用研究体现出以下特征:

(1) 研究区域集中在国家公园体制建设较早的国家, 主要有美国(61篇)、英国(10篇)、澳大利亚(9篇)、南非(9篇)、德国(5篇)等。随着国家公园体制在世界范围内的传播与推广及其教育利用的不断深入, 研究区域将进一步扩大。

(2) 研究理论主要涉及心理学、教育学、社会学等学科。随公众教育需求的日益增长及多样化, 国家公园的教育利用目的、利用方式、媒介使用及教育受众等越加丰富, 更多学科理论被应用于相关研究, 学科交叉性和集成性特征进一步显现。

(3) 研究方法趋于定性 with 定量方法的综合运用。随国家公园教育利用实践与研究的深入, 对研究问题描述和解释的准确性及合理性以及研究结论的科学性及实用性要求不断提高, 研究方法也从定性研究为主转向定性 with 定量研究方法相结合。

(4) 研究内容丰富、涉及领域较广, 初步形成体系, 但需要进一步完善, 包括: 国家公园教育内容体系研究不足; 教育资源的价值评估对各类教育需求的满足有欠考虑, 且多限于定性研究; 教育成效评估忽略了时间因素, 即教育时长以及教育成效的持续性; 教育管理研究未能充分结合社会发展条件, 考虑在不同文化、科技、制度等背景下的管理创新。

#### 4 对中国国家公园教育利用研究的启示

2019年, 中共中央办公厅、国务院办公厅印发《建立以国家公园为主体的自然保护地体系的指导意见》, 从总体要求、管理体制、保护措施等方面提出相关意见以加快建立以国家公园为主体的自然保护地体系; 同时, 国家林业和草原局发布《充分发挥各类保护地社会功能, 大力开展自然教育工作的通知》, 凸显了自然保护地教育利用的重要性。在中国生态文明建设大力推进及国民教育需求日益增长的时代背景下, 自然保护地的教育利用将进一步加强, 其教育功能价值将进一步凸显, 自然保护地体系主体定位的国家公园的教育利用势在必行。应充分借鉴国外研究成果, 结合我国自然保护地教育利用实践与研究现状, 加强中国国家公园教育利用的理论研究, 构建并完善国家公园教育利用研究内容体系, 为国家公园体制建设、国家公园教育服务功能的实现提供参考。国内国家公园教育利用的后续研究可重点关注以下议题:

(1) 教育资源评价研究。从内在教育价值-外在利用适宜性综合评价国家公园教育资源, 为国家公园教育资源开发提供科学依据。充分考虑价值的相对性, 结合教育目的、教育主体特征及具体教育场景, 尝试运用经济学、社会学、心理学等学科理论对国家公园各类教育资源进行定量与定性综合的教育价值评估; 综合考虑自然承载力、社会环境、相关设施等外在条件, 分析国家公园各类资源的教

育利用适宜性。

(2)教育内容体系研究。从要素、结构、构建理论及方法完善国家公园教育内容体系研究。对教育内容的研究不应局限于环境教育或科普教育,国家公园在地方感、民族自豪感、国家认同等方面的情感教育作用也值得重视。可尝试基于教育需求、教育目的、教育资源现状等构建国家公园教育内容体系,从教育学、心理学、社会学角度提出教育内容体系构建的理论与方法。

(3)教育媒介应用研究。分析各类媒介在国家公园教育实践中的优劣性,为国家公园教育媒介使用提供科学参考。教育媒介形态经历了教具化、多媒体化、智能化阶段,并呈现虚拟化的演变态势(徐鑫鑫, 2015)。可采用实验法比较各种媒介在国家公园教育中的成效;结合相关实践案例,分析在虚拟现实(Virtual Reality, VR)、增强现实(Augmented Reality, AR)、5G等技术背景下的国家公园教育媒介应用适宜性与创新性。

(4)教育合作与管理研究。探讨国家公园教育合作机制与管理创新,为国家公园教育利用的可持续发展提供保障。国家公园教育利用涉及多方利益群体,应综合分析社区、教育主体、教育机构等多方利益诉求;结合相关案例分析国内外国家公园合作管理的成功经验,如美国自然地标计划(Eggleston & Connors, 2017),并结合我国具体国情分析国外经验的适用性;基于利益群体社会关系及国内外相关经验,探讨合作管理创新机制。

(5)教育成效评估及影响因素研究。评估国家公园教育成效并分析其影响因素,为实现教育目的及提升教育成效提供科学依据。结合教育学、心理学、社会学等学科理论,根据教育目标构建评估体系、分析国家公园教育成效,并进一步分析影响教育成效的相关因素,探讨各因素之间的相互作用关系。

## 参考文献

Adara OA (1996) Impact of an outdoor educational strategy on teacher profile in environmental education. *International Journal of Educational Development*, 16, 309–317.

Bernbaum E (2006) Sacred mountains: Themes and teachings. *Mountain Research and Development*, 26, 304–309.

Bizerril MXA, Soares CC, Santos JP (2011) Linking community communication to conservation of the maned wolf in central Brazil. *Environmental Education Research*, 17,

815–827.

Boshoff AF, Landman M, Kerley GIH, Bradfield M (2007) Profiles, views and observations of visitors to the Addo Elephant National Park, Eastern Cape, South Africa. *South African Journal of Wildlife Research*, 37, 189–196.

Breda G, Faria-Correa MA, Balbuena RA, Hartz SM (2008) Occurrence of the *Puma concolor* (Linnaeus, 1771) in the metropolitan region of Porto Alegre, RS, Brazil. *Natureza & Conservacao*, 6, 136–152.

Breuer T, Mavinga FB (2010) Education for the conservation of Great Apes and other wildlife in Northern Congo—The importance of nature clubs. *American Journal of Primatology*, 72, 454–461.

Breuer T, Mavinga FB, Evans R, Lukas KE (2017) Using video and theater to increase knowledge and change attitudes—Why are gorillas important to the world and to Congo? *American Journal of Primatology*, 79, 1–10.

Brilha J (2016) Inventory and quantitative assessment of geosites and geodiversity sites: A review. *Geoheritage*, 8, 119–134.

Brooks JJ, Warren RJ, Nelms MG, Tarrant MA (1999) Visitor attitudes toward and knowledge of restored bobcats on Cumberland Island National Seashore, Georgia. *Wildlife Society Bulletin*, 27, 1089–1097.

Burgin S, Hardiman N (2012) Extreme sports in natural areas: Looming disaster or a catalyst for a paradigm shift in land use planning? *Journal of Environmental Planning and Management*, 55, 921–940.

Chen D, Peng R (2019) Analysis on environmental education system in China's Taiwan national parks: Take Jinmen National Park as an example. *China Forest Products Industry*, 46(5), 62–64. (in Chinese with English abstract) [陈丹, 彭蓉 (2019) 台湾地区国家公园环境教育体系浅析——以金门国家公园为例. *林产工业*, 46(5), 62–64.]

Chen JJ, Wang LL, Zheng YF, Ling MS, Wu SD (2017) Research on the innovation of environmental education model in nature reserves under the national park concept: Taking Longqishan National Nature Reserve in Fujian Province as an example. *Fujian Tribune*, (12), 196–201. (in Chinese) [陈静杰, 王莉莉, 郑逸凡, 林明水, 伍世代 (2017) 国家公园理念下自然保护区环境教育模式创新研究——以福建省龙栖山自然保护区为例. *福建论坛*, (12), 196–201.]

Chen YH, Huang D, Yan SQ (2014) Discussions on public welfare, state dominance and scientificity of national park. *Scientia Geographica Sinica*, 34, 257–264. (in Chinese) [陈耀华, 黄丹, 颜思琦 (2014) 论国家公园的公益性、国家主导性和科学性. *地理科学*, 34, 257–264.]

Cheng SW, Zhang J, Hu J Xu F-F (2013) Comparative evaluation of tourism sustainability between national parks in the UK and China: A case study of Jiuzhaigou National Park. *Human Geography*, 28(2), 20–26. (in Chinese) [程绍文, 张捷, 胡静, Xu Fei-fei (2013) 中英国家公园旅游可持续性比较研究——以中国九寨沟和英国新森林国家公



- 园为例. 人文地理, 28(2), 20–26.]
- Clayborn J, Koptur S, O'Brien G, Whelan KRT (2017) The Schaus Swallowtail Habitat Enhancement Project: An applied service-learning project continuum from Biscayne National Park to Miami-Dade County public schools. *Southeastern Naturalist*, 16, 26–46.
- Eggleston H, Connors T (2017) Shared conservation of America's geological heritage through the Natural Landmarks Program. *Earth Sciences History*, 36, 190–196.
- Faust LF (2004) Fireflies as a catalyst for science education. *Integrative and Comparative Biology*, 44, 264–265.
- Ferreira S (2012) Moulding urban children towards environmental stewardship: The Table Mountain National Park experience. *Environmental Education Research*, 18, 251–270.
- Forest Park Management Office of State Forestry Administration, China (2015) A Comparative Study of National Park System. China Forestry Publishing House, Beijing. (in Chinese) [国家林业局森林公园管理办公室 (2015) 国家公园体制比较研究. 中国林业出版社, 北京.]
- Gao Y, Deng Y, Zhang H, Wang JY, Liang B (2017) Community conflicts of the national park overseas: Performance, tracing origins and enlightenment. *Tourism Tribune*, 32(1), 111–122. (in Chinese) [高燕, 邓毅, 张浩, 王建英, 梁滨 (2017) 境外国家公园社区管理冲突: 表现、溯源及启示. 旅游学刊, 32(1), 111–122.]
- Gore ML, Knuth BA, Curtis PD, Shanahan JE (2006) Education programs for reducing American black bear-human conflict: Indicators of success? *Ursus*, 17, 75–80.
- Guo T, Smith JW, Leung YF, Seekamp E, Moore RL (2015) Determinants of responsible hiking behavior: Results from a stated choice experiment. *Environmental Management*, 56, 765–776.
- Han L, Wu HM, Cheng BD, Weng YL (2015) South Africa's biodiversity conservation and its enlightenment to China: A case study of Kruger National Park. *World Forestry Research*, 28(3), 75–79. (in Chinese with English abstract) [韩璐, 吴红梅, 程宝栋, 温亚利 (2015) 南非生物多样性保护措施及启示——以南非克鲁格国家公园为例. 世界林业研究, 28(3), 75–79.]
- Hayes IF, Goldingay RL (2012) Visitors' knowledge of the broad-headed snake in Royal National Park. *Proceedings of the Linnean Society of New South Wales*, 134, B135–B146.
- He XQ, Li CN, Xu JJ (2018) The features of tourists perception of popular science education in Mount Longhu Global Geopark. *Journal of Arid Resources and Environment*, 32, 202–208. (in Chinese) [何小芊, 李超男, 许甲甲 (2018) 龙虎山世界地质公园科普教育的游客感知特征研究. 干旱区资源与环境, 32, 202–208.]
- Heggie TW, Heggie TM (2009) Search and rescue trends associated with recreational travel in US national parks. *Journal of Travel Medicine*, 16, 23–27.
- Heinen JT, Shrivastava RJ (2009) An analysis of conservation attitudes and awareness around Kaziranga National Park, Assam, India: Implications for conservation and development. *Population and Environment*, 30, 261–274.
- Hovardas T, Poirazidis K (2006) Evaluation of the environmentalist dimension of ecotourism at the Dadia Forest Reserve (Greece). *Environmental Management*, 38, 810–822.
- Hutcheson W, Hoagland P, Jin D (2018) Valuing environmental education as a cultural ecosystem service at Hudson River Park. *Ecosystem Services*, 31, 387–394.
- Jiang JH (2014) An empirical study on the effect evaluation of ecotourism environmental education. *Travel Overview*, (20), 292. (in Chinese) [姜建华 (2014) 生态旅游环境教育效果评价实证研究. 旅游纵览, (20), 292.]
- Keane A, Ramarolahy AA, Jones JPG, Milner-Gulland EJ (2011) Evidence for the effects of environmental engagement and education on knowledge of wildlife laws in Madagascar. *Conservation Letters*, 4, 55–63.
- Keiter RB (2010) The national park system: Visions for tomorrow. *Natural Resources Journal*, 50, 71–110.
- Khan B, Abdukadir A, Qureshi R, Mustafa G (2011) Medicinal uses of plants by the inhabitants of Khunjerab Park, Gilgit, Parkistan. *Parkistan Journal of Botany*, 43, 2301–2310.
- Kling KJ, Hopkins ME (2015) Are we making the grade? Practices and reported efficacy measures of primate conservation education programs. *American Journal of Primatology*, 77, 434–448.
- Kulczyk-Dynowska A, Bal-Domanska B (2019) The national parks in the context of tourist function development in territorially linked municipalities in Poland. *Sustainability*, 11, 1–22.
- Latocha A (2015) Past human activities recorded in the landscape: A case study from the Glenveagh National Park, Ireland. *Landscape Research*, 40, 338–358.
- Lee TH, Jan FH, Huang GW (2015) The influence of recreation experiences on environmentally responsible behavior: The case of Liuqiu Island, Taiwan. *Journal of Sustainable Tourism*, 23, 947–967.
- Leeds A, Lukas KE, Kendall CJ, Slavin MA, Ross EA, Robbins MM, van Weeghel D, Bergl RA (2017) Evaluating the effect of a year-long film focused environmental education program on Ugandan student knowledge of and attitudes toward great apes. *American Journal of Primatology*, 79, 1–9.
- Li C (2019) Legal expression of the natural reserve system with national park as the main body. *Journal of Jishou University (Social Sciences)*, 40(5), 81–92. (in Chinese with English abstract) [刘超 (2019) 以国家公园为主体的自然保护地体系的法律表达. 吉首大学学报(社会科学版), 40(5), 81–92.]
- Li F, Zhang LB, Li DQ (2016) National park: New pattern for ecological and environmental protection in the Three-River Headwaters Area. *Ecological Economy*, 32(1), 191–193. (in Chinese with English abstract) [李芬, 张林波, 李岱青 (2016) 国家公园: 三江源地区生态环境保护新模式. 生

态经济, 32(1), 191–193.]

- Li M (2001) Youth hostel and eco-tourism: An analysis of applicability of the mode of youth hostel in nature reserves in China. *Journal of Social Science of Hunan Normal University*, (1), 38–42. (in Chinese) [李敏 (2001) 青年旅馆与生态旅游——青年旅馆模式在我国自然保护区的适用性分析. *湖南师范大学社会科学学报*, (1), 38–42.]
- Li YZ, Huang XJ (2013) Analysis on environmental education mechanism of forest park and research on the strategies for developing the mechanism. *Issues of Forestry Economics*, 33, 373–378. (in Chinese with English abstract) [李云珠, 黄秀娟 (2013) 森林公园环境教育机制分析及策略研究. *林业经济问题*, 33, 373–378.]
- Lian YR (2011) An empirical study of environment education scenic areas. *Tourism Forum*, 4(5), 107–112. (in Chinese) [连玉鑫 (2011) 生态旅游景区环境教育实证研究——以四川省为例. *旅游论坛*, 4(5), 107–112.]
- Liu JL (2009) Comparison of higher education on nature on servation among the United States, Germany and China. *World Forestry Research*, 22(3), 64–68. (in Chinese with English abstract) [刘晶岚 (2009) 中美德三国自然保护高等教育比较. *世界林业研究*, 22(3), 64–68.]
- Liu MC, Wang JR, Liu WW, Yang L, Sang WG (2019) Policy framework and key technologies of ecological protection compensation to national park. *Acta Ecologica Sinica*, 39, 1330–1337. (in Chinese) [刘某承, 王佳然, 刘伟玮, 杨伦, 桑卫国 (2019) 国家公园生态保护补偿的政策框架及其关键技术. *生态学报*, 39, 1330–1337.]
- Liu SY, Tang XL, Sun YF (2019) An overview of forest ecological conservation system in natural protected areas of developed countries. *World Forestry Research*, 32(3), 1–6. (in Chinese with English abstract) [刘思源, 唐晓岚, 孙彦斐 (2019) 发达国家自然保护地森林资源生态保育制度综述. *世界林业研究*, 32(3), 1–6.]
- Lukas KE, Leeds A, Slavin MA, Tinka J, Kendall CJ (2019) Impact of teacher training in conservation education on student learning in primary schools adjacent to Kibale National Park, Uganda. *Oryx*, 53, 497–504.
- McIntosh SE, Campbell A, Weber D, Dow J, Joy E, Grissom CK (2012) Mountaineering medical events and trauma on Denali, 1992–2011. *High Altitude Medicine & Biology*, 13, 275–280.
- Meng M, Liu X, Zhao YN, Zhou XH (2020) Analysis of practice and research status of environmental education related to protected areas in China. *World Forestry Research*, 33(2), 1–7. (in Chinese with English abstract) [梦梦, 刘鑫, 赵英男, 周学红 (2020) 自然保护地环境教育实践与研究现状. *世界林业研究*, 33(2), 1–7.]
- Mocior E, Kruse M (2016) Educational values and services of ecosystems and landscapes: An overview. *Ecological Indicators*, 60, 137–151.
- Moorman RS (2006) Benefits of local residents visiting La Selva Biological Station, Costa Rica. *Environmental Conservation*, 33, 89–99.
- Mugica M, DeLucio JV (1996) The role of on-site experience on landscape preferences: A case study at Donana National Park (Spain). *Journal of Environmental Management*, 47, 229–239.
- Nazaruddin DA (2016) Geoheritage from the remote rainforest: Hidden treasures in the upstream of the Pertang River, Taman Negara Kuala Koh (National Park), Kelantan, Malaysia. *Environmental Earth Sciences*, 75, 1201–1212.
- Ndumeya N (2019) Nature, conservation and conflict in Eastern Zimbabwe: Chirinda Forest, 1980–2000. *Journal of Southern African Studies*, 45, 253–271.
- Nyhus PJ, Sumianto, Tilson R (2003) Wildlife knowledge among migrants in southern Sumatra, Indonesia: Implications for conservation. *Environmental Conservation*, 30, 192–199.
- Och DJ, Graham IT (2011) Preservation of the rocky beach blueschist-eclogite outcrop, Port Macquarie, NSW as a geoheritage reserve. *Proceedings of the Linnean Society of New South Wales*, 132, 109–114.
- Orchard-Webb J, Kenter JO, Bryce R, Church A (2016) Deliberative democratic monetary valuation to implement the ecosystem approach. *Ecosystem Services*, 21, 308–318.
- Papageorgiou K (2001) A combined park management framework based on regulatory and behavioral strategies: Use-of visitors' knowledge to assess effectiveness. *Environmental Management*, 28, 61–73.
- Pate DL, Kerbo RC (2017) Understanding and preserving caves and karst landscapes. *Earth Sciences History*, 36, 318–336.
- Pessis AM, Guidon N (2007) Serra da Capivara National Park, Brazil: Cultural heritage and society. *World Archaeology*, 39, 406–416.
- Powell RB, Ham SH (2008) Can ecotourism interpretation really lead to pro-conservation knowledge, attitudes and behaviour? Evidence from the Galapagos Islands. *Journal of Sustainable Tourism*, 16, 467–489.
- Powell RB, Kellert SR, Ham SH (2009) Interactional theory and the sustainable nature-based tourism experience. *Society & Natural Resources*, 22, 761–776.
- Pyrovetsi M, Daoutopoulos G (1999) Farmers' needs for nature conservation education in Greece. *Journal of Environmental Management*, 56, 147–157.
- Santangelo N, Romano P, Santo A (2015) Geo-itineraries in the Cilento Vallo di Diano Geopark: A tool for tourism development in Southern Italy. *Geoheritage*, 7, 319–335.
- Santucci VL (2017) Preserving fossils in the national parks: A history. *Earth Sciences History*, 36, 245–285.
- Sherrouse BC, Semmens DJ (2014) Validating a method for transferring social values of ecosystem services between public lands in the Rocky Mountain region. *Ecosystem Services*, 8, 166–177.
- Soy-Massoni E, Langemeyer J, Varga D, Saez M, Pinto J (2016) The importance of ecosystem services in coastal agricultural landscapes: Case study from the Costa Brava, Catalonia. *Ecosystem Services*, 17, 43–52.



- Stevens MT, Gilson GG (2016) An exploration of field-station partnerships: University-operated field stations located in US national parks. *BioScience*, 66, 693–701.
- Sun Y (2012) The rise of interpretation in US national parks and its inspirations. *Chinese Landscape Architecture*, 28(6), 110–112. (in Chinese with English abstract) [孙燕 (2012) 美国国家公园解说的兴起及启示. *中国园林*, 28(6), 110–112.]
- Taff D, Newman P, Lawson SR, Bright A, Marin L, Gibson A, Archie T (2014) The role of messaging on acceptability of military aircraft sounds in Sequoia National Park. *Applied Acoustics*, 84, 122–128.
- Tessema ME, Lilieholm RJ, Ashenafi ZT, Leader-Williams N (2010) Community attitudes toward wildlife and protected areas in Ethiopia. *Society & Natural Resources*, 23, 489–506.
- Tribess B, Pintarelli GM, Bini LA, Camargo A, Funez LA, de Gasper AL, Bertarello Zeni AL (2015) Ethnobotanical study of plants used for therapeutic purposes in the Atlantic Forest region, Southern Brazil. *Journal of Ethnopharmacology*, 164, 136–146.
- Wang H, Zhang JC, Liu XY, Wang L (2016) Interpretation and education in the US national park: A case study of the Theodore Roosevelt National Park. *Tourism Tribune*, 31(5), 119–126. (in Chinese) [王辉, 张佳琛, 刘小宇, 王亮 (2016) 美国国家公园的解说与教育服务研究——以西奥多·罗斯福国家公园为例. *旅游学刊*, 31(5), 119–126.]
- Wang WD (1996) The historical investigation and theoretical analysis of the concept of educational value. *Journal of Beijing Normal University (Social Sciences)*, (2), 29–35. (in Chinese) [王卫东 (1996) 教育价值概念的历史考察与理论分析. *北京师范大学学报(社会科学版)*, (2), 29–35.]
- Weichenthal L, Allen J, Davis KP, Campagne D, Snowden B, Hughes S (2011) Lightning safety awareness of visitors in three California national parks. *Wilderness & Environmental Medicine*, 22, 257–261.
- Western G, Macdonald DW, Loveridge AJ, Dickman AJ (2019) Creating landscapes of coexistence: Do conservation interventions promote tolerance of lions in human-dominated landscapes? *Conservation & Society*, 17, 204–217.
- Xia LY, Yu HX, Wang HC, Ju YF (2016) Impact of eco-education on visitor's environmental behavior intentions in Wetland Park: A case study of 5 Wetland Parks in Harbin. *Wetland Science*, 14(1), 72–81. (in Chinese with English abstract) [夏凌云, 于洪贤, 王洪成, 鞠永富 (2016) 湿地公园生态教育对游客环境行为倾向的影响——以哈尔滨市5个湿地公园为例. *湿地科学*, 14(1), 72–81.]
- Xiao LL, Zhong LS, Yu H, Zhou R (2019) Assessment of recreational use suitability of Qianjiangyuan National Park pilot under the zoning constraints. *Acta Ecologica Sinica*, 39, 1375–1384. (in Chinese with English abstract) [肖练练, 钟林生, 虞虎, 周睿 (2019) 功能约束条件下的钱江源国家公园体制试点区游憩利用适宜性评价研究. *生态学报*, 39, 1375–1384.]
- Xu ST, Song XQ, Ling P, Chen YJ, Ren MX (2018) The University Forests of Japan and implications for biodiversity conservation and national park development in China. *Biodiversity Science*, 26, 96–104. (in Chinese with English abstract) [徐诗涛, 宋希强, 凌鹏, 陈元君, 任明迅 (2018) 日本演习林制度对中国生物多样性保护与国家公园建设的启示. *生物多样性*, 26, 96–104.]
- Xu XX (2015) New trends in the development of educational media forms. *New Media Research*, 1(1), 122–123, 107. (in Chinese) [徐鑫鑫 (2015) 教育媒介形态发展新趋势. *新媒体研究*, 1(1), 122–123, 107.]
- Yan H, Chen J, He H (2010) Preliminary investigation on function recognition and image perception in public upon botanical gardens. *Biodiversity Science*, 18, 516–522. (in Chinese with English abstract) [严海, 陈进, 贺赫 (2010) 公众对植物园功能定位和形象认知的初步调查. *生物多样性*, 18, 516–522.]
- You Y, Chu QJ (2004) Environment education in Maipo Nature Reserve, Hong Kong. *Biology Teaching*, 29(7), 42–44. (in Chinese) [游云, 曾启杰 (2004) 香港米埔自然保护区的环境教育. *生物学教学*, 29(7), 42–44.]
- Youngs YL, White DD, Wodrich JA (2008) Transportation systems as cultural landscapes in National Parks: The case of Yosemite. *Society & Natural Resources*, 21, 797–811.
- Zhang CZ (2017) Reform of management mechanism of national parks based on tourism. *Environment Protection*, 45(14), 28–33. (in Chinese) [张朝枝 (2017) 基于旅游视角的国家公园经营机制改革. *环境保护*, 45(14), 28–33.]
- Zhang JP, Liang YY, Zhu L (2008) An analysis of problems in environmental promotion system in Baihua Mountain Nature Reserve: A case study with countermeasures. *Journal of Beijing Jiaotong University (Social Sciences Edition)*, (4), 108–112. (in Chinese) [张建萍, 梁莺莺, 朱亮 (2008) 百花山自然保护区环境解说系统问题分析及对策. *北京交通大学学报(社会科学版)*, (4), 108–112.]
- Zhang Y, Su XW, Huang DY (2014) Satisfaction of Hong Kong residents on ecological education function of Hong Kong wetland park and its influence factors. *Wetland Science*, 12, 656–661. (in Chinese with English abstract) [张镒, 苏欣慰, 黄冬盈 (2014) 香港居民对湿地公园生态教化功能的满意度及其影响因素研究. *湿地科学*, 12, 656–661.]
- Zhao XJ, Li ZJ (2019) Research on tourism development model under national park management system. *Jianghuai Tribune*, (1), 31–36. (in Chinese) [赵西君, 李佐军 (2019) 国家公园管理体制下的旅游发展模式研究. *江淮论坛*, (1), 31–36.]



•论坛•

# 哈萨克斯坦的生物多样性保护及中哈合作的对策建议

吴森<sup>1,2\*</sup> 郝韵<sup>1,2</sup> 张小云<sup>1</sup> 王丽贤<sup>1</sup> 贺晶晶<sup>1,2</sup> 段光正<sup>3</sup>

1 (中国科学院新疆生态与地理研究所, 乌鲁木齐 830011)

2 (中国科学院中亚生态与环境研究中心, 乌鲁木齐 830011)

3 (生态环境部对外合作与交流中心(中国-上海合作组织环境保护合作中心), 北京 100035)

**摘要:** 哈萨克斯坦位于欧亚大陆腹地, 地处丝绸之路经济带的重要位置。中国与哈萨克斯坦开展生物多样性保护合作, 有助于解决地区生态环境问题和推动“一带一路”倡议的顺利实施。目前国内尚缺乏对哈萨克斯坦生物多样性及其保护状况的了解。本文在文献的基础上通过定量和定性分析方法, 从地理环境特征、生物多样性状况、保护成效和需求等维度对哈萨克斯坦生物多样性及其保护的总体情况进行了分析。分析结果表明, 哈萨克斯坦的生物多样性丰富, 但也存在着较严重的丧失问题; 哈萨克斯坦政府重视生物多样性保护, 积极承担相关国际履约义务; 在保护管理方面实行多级管理体制, 并与社会经济发展需求相结合, 取得了一定成效。

**关键词:** 哈萨克斯坦; 生物多样性; 保护; 中哈合作; “一带一路”; 对策建议

## Biodiversity conservation of Kazakhstan and suggestions on cooperation between China and Kazakhstan

Miao Wu<sup>1,2\*</sup>, Yun Hao<sup>1,2</sup>, Xiaoyun Zhang<sup>1</sup>, Lixian Wang<sup>1</sup>, Jingjing He<sup>1,2</sup>, Guangzheng Duan<sup>3</sup>

1 Xinjiang Institute of Ecology and Geography, Chinese Academy of Sciences, Urumqi 830011

2 Research Center for Ecology and Environment of Central Asia, Chinese Academy of Sciences, Urumqi 830011

3 Foreign Environmental Cooperation Center, Ministry of Ecology and Environment (China Center for SCO Environmental Cooperation), Beijing 100035

**Abstract:** Kazakhstan is located in the hinterlands of Eurasia and is an important part of the Silk Road Economic Belt. Cooperation between China and Kazakhstan that is focused on the conservation of biodiversity will help solve regional ecological and environmental problems and promote the smooth implementation of the “One Belt, One Road” initiative. China still lacks a basic understanding of Kazakhstan’s biodiversity and the conservation status of different organisms. Using both quantitative and qualitative analyses, we used geographic environmental characteristics, biodiversity status, and different levels of conservation effectiveness to understand the degree of biodiversity present in Kazakhstan. We found that Kazakhstan is rich in biodiversity, but is also at serious risk of losing biodiversity. Kazakhstan’s government emphasizes the importance in protecting biodiversity and is active in complying with international obligations. The government has been able to combine the social and economic needs of the nation in implementing a multi-level management system that has been achieved certain results.

**Key words:** Kazakhstan; biodiversity; conservation; China-Kazakhstan cooperation; One Belt One Road; Countermeasure and Suggestion

近年来在全球气候变化和“一带一路”背景下的中亚生态环境状况及其保护问题引起了国内学术

界的关注, 学者们分别对中亚干旱区的生态环境状况(周可法等, 2006; 胡汝骥等, 2014)、哈萨克斯坦

收稿日期: 2019-12-28; 接受日期: 2020-03-18

基金项目: 中国科学院中亚生态与环境研究中心国际合作项目(RCEECA-2018-003)、国家重点研发项目(2018YFE0207200)和生态环境部国际合作及履约项目(22110106029)

\* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: wm\_xj@126.com

与新疆的生物多样性差异(张小云等, 2010)、塔吉克斯坦的动物多样性特点等方面进行了研究(李叶等, 2013), 并对推进“一带一路”过程中有关生物多样性保护等问题进行了探讨(孟宏虎和高晓阳, 2019)。但总体而言, 有关哈萨克斯坦生物多样性现状及其保护管理机制、体系的研究仍然较为缺乏。

哈萨克斯坦是中亚国土面积最大和世界第九大内陆国家。哈萨克斯坦还是“西方-西伯利亚-阿富汗”和“中亚-印度”迁徙鸟的两大重要通道以及 121 个具有全球意义的鸟类栖息地。生物多样性是生态环境变化的重要指示, 哈萨克斯坦与相邻的中国新疆共处于同一地理单元, 通过对其生物多样性构成、变化和保护措施等方面的研究, 可为了解该区域生物多样性的演化趋势提供借鉴, 从而为在“一带一路”倡议下开展双边环保合作和制订区域生态环境保护政策提供科学支撑。

## 1 概况

### 1.1 地理概况

哈萨克斯坦总面积为 272.5 万 km<sup>2</sup>, 人口近 1,828 万(World Bank, 2019)。其国土位于欧亚大陆腹地, 东部与中国新疆接壤, 远离海洋, 为典型的大陆性气候。

### 1.2 自然环境特征

哈萨克斯坦由于地域广阔, 局部气候具有明显的差异性。南部为暖温带荒漠区, 中部为温带干旱-半干旱区, 北部为寒温带半干旱区。景观的自然地带性明显, 主要有沙漠、荒漠草原、低山草原、山地森林和高山草甸等, 其中干旱和半湿润地带约占国土面积的 75%, 森林覆盖率 4.61%。地貌属典型的山盆结构, 北部是西阿尔泰山和半干旱森林草原区, 南部是西天山或荒漠半荒漠区, 中部为平原, 由荒漠草原和荒漠构成。

## 2 生物多样性概况

### 2.1 生态系统多样性现状

哈萨克斯坦的自然生态系统多样性较为丰富(Крайнюк et al, 2005), 主要包括森林草原、草原、荒漠、山地和水-湿地及海洋生态系统(表 1)。

其中山地生态系统、水-湿地和海洋生态系统与中国的新疆有着密切联系, 有些属于同一生态系统, 如哈萨克斯坦东南部的天山山地、东部的塔尔巴合台山地、伊犁河和额尔齐斯河的水-湿地生态系统等。同时由于咸海干涸对生态环境造成的负面影响已不仅局限于沿岸国家而且波及包括中国西部在内的域外区域, 使咸海生态问题成为区域乃至

表 1 哈萨克斯坦自然生态系统多样性概况

Table 1 The situation of ecosystem diversity in Kazakhstan

生态系统类型 Ecosystem type	空间分布 Spatial distribution	主要植物类群 Main plants	主要动物类群 Main animals	景观变化特征 Landscape change
森林草原 Forest steppe	哈萨克斯坦北部(70 × 10 <sup>4</sup> ha) Northern Kazakhstan (70 × 10 <sup>4</sup> ha)	森林、草本植物 Forests, herbs	啮齿类、飞禽 Rodents, birds	变化不大 Slightly changed
草原 Steppe	48°-52° N 之间 (1.1 × 10 <sup>8</sup> ha) Between 48°-52° N (1.1 × 10 <sup>8</sup> ha)	旱生禾本植物、灌木 Xerophytes, shrubs	草原植食鸟类 Grassland herbivorous birds	农业开垦强度大、原生植被破坏严重 High intensity of agricultural reclamation, original vegetation were seriously damaged
荒漠 Desert	从里海沿岸至塔尔巴哈台山麓(1.2 × 10 <sup>8</sup> ha) From the coast of the Caspian Sea to the foothills of Talbatai (1.2 × 10 <sup>8</sup> ha)	荒漠和盐生植物 Eremophytes and halophytes	啮齿类及其天敌、爬行类、鸟类 Rodents and their natural enemies, reptiles, birds	荒漠化威胁 Threat of desertification
山地 Mountain land	东部、南部的山地(0.2 × 10 <sup>8</sup> ha) Eastern and southern mountains (0.2 × 10 <sup>8</sup> ha)	乔灌木植物大量分布, 植被垂直变化显著 A large number of trees, shrubs, herbs, and significant vertical changes in vegetation	哺乳动物丰富 Rich in mammals	西阿尔泰山脉的西伯利亚动物区系数减少 Decreased Siberian fauna in western Altai Mountain
水-湿地和海洋 Water-wetland and ocean	河流、湖泊(含里海)等 Rivers, lakes (including Caspian Sea)	山核桃、苦草及海藻等 Pecan, eel grass, seaweed, etc.	水鸟等 waterfowls	三角洲盐渍化、咸海干涸等 Salinization of delta, drying up of the Aral Sea

世界性共同关注的焦点。对生态系统多样性的保护和发展已不能仅仅依靠单一国家解决, 必须通过利益相关方的双边和多边国际合作才能提升治理效果, 这为今后中国与哈萨克斯坦在该领域开展互惠合作提供了契机。

## 2.2 物种多样性现状

哈萨克斯坦多样化的地形地貌和气候特征决定了丰富的物种多样性, 是中亚国家中最重要的生物多样性分布区。其物种丰富度从西部草原区向东部沙漠区, 北部的阿尔泰山至西南部的西天山和卡拉套山呈逐渐增加趋势。

目前, 在已记录的植物种类中, 有约6,000种高等植物、5,000种菌类、485种苔藓、2,000余种藻类等(Паршина et al, 2012)。在高等植物中包含了多种药用、饲料、经济、食用和观赏类植物, 其中药用植物大多分布在外伊犁阿拉套山、昆格山、准噶尔-阿拉套山、吉尔吉斯山脉、阿尔泰山脉等山区。

已探明的野生动物中共有890种脊椎动物(表2), 分属5纲50目129科, 其中哺乳类178种、禽(鸟)类500种、爬行类49种、两栖类13种、鱼类147种、无颌动物3种; 无脊椎动物超过10万种, 其中昆虫约占50%。已被列入哈萨克斯坦红皮书名录的有128种脊椎动物和96种无脊椎动物, 其中包括85种昆虫、1种甲壳类动物、6种软体动物和2种蠕虫(MCX PK, 2018)。

哈萨克斯坦还拥有独特的具有全球意义的农业遗传资源, 其中包括决定了24种农作物潜力的226种野生近缘植物。目前, 得到世界广泛认可的有野苹果 (*Malus sieversii*) 和普通杏 (*Armeniaca vulgaris*), 其中前者的基因几乎存在于现有全部现代商业苹果品种之中。阿月浑子(*Pistacia vera*)、巴旦杏(*Amygdalus communis*)和葡萄(*Vitis vinifera*)具

有良好的耐寒基因; 醋栗(*Ribes* spp.)和醋栗(*Glossularia* spp.)对弥补哈萨克斯坦浆果产量的不足具有现实意义。此外, 哈萨克斯坦还有多种蔬菜植物(胡萝卜 *Daucus carota*、马齿苋 *Portulaca oleracea*、芦笋 *Asparagus* spp.、葱 *Allium* spp.)、30余种观赏植物(郁金香 *Tulipa* spp.)、经济植物(亚麻 *Linum* spp.、红花 *Carthamus* spp.)和饲料植物(苜蓿 *Medicago* spp.)等具有全球性遗传资源保护价值的植物物种(Министерство окружающей среды водных ресурсов Республики Казахстан, 2014)。

## 2.3 生物多样性变化状况

在物种多样性方面, 由于人类活动和动物栖息地环境的变化、捕杀(狼和豺)数量的增多以及偷猎等, 哈萨克斯坦目前的主要狩猎动物物种数呈减少趋势, 有些物种减少了30%–50%。该国489种鸟类中, 有140多种分布于鸟类狩猎场, 43种为可被猎取物种。在35种食肉鸟中, 有半数在20世纪50–60年代就已成为珍稀或灭绝物种(张小云等, 2010)。根据哈萨克斯坦《第六期国家生物多样性报告》, 有224种动物被列为国家级濒危物种, 有110种被纳入《濒危野生动植物物种国际贸易公约》附录(CITES)(MCX PK, 2018)。一些国际组织将生物多样性面临的威胁列为该国最严重的5个生态问题之一(Региональный экологический центр Центральной Азии, 2009)。哈萨克斯坦植物中的松柏和被子植物是丧失情况较严重的物种, 动物中的两栖类、爬行类和哺乳类的状况不容乐观(图1); 在2009–2016年间, 被列入珍稀濒危的哺乳动物和鸟类在2010年出现了较大增长, 而鱼类的情况保持稳定(图2)(ЮНЕП, 2003; НИЦ МКУР, 2007; ИАЦООС, 2017)。

在遗传多样性方面, 尽管哈萨克斯坦拥有较丰

表2 哈萨克斯坦物种多样性概况

Table 2 The situation of biodiversity in Kazakhstan

植物多样性 Plant diversity	种数 Species no.	动物多样性 Animal diversity	种数 Species no.
高等植物 Higher plants	5,754	脊椎动物 Vertebrate	890
低等植物 Lower plants	8,000	无脊椎动物 Invertebrate	100,000
珍稀濒危植物 Rare and endangered plants	600 (404*)	珍稀濒危动物 Rare and endangered animals	224 (128**)
外来种 Exotic species	500	外来种 Exotic species	–
总计 Total	> 13,000	总计 Total	> 100,000

\* 指被列入哈萨克斯坦红皮书; \*\* 指脊椎动物 \* Listed in the Red Book of Kazakhstan; \*\* Vertebrate



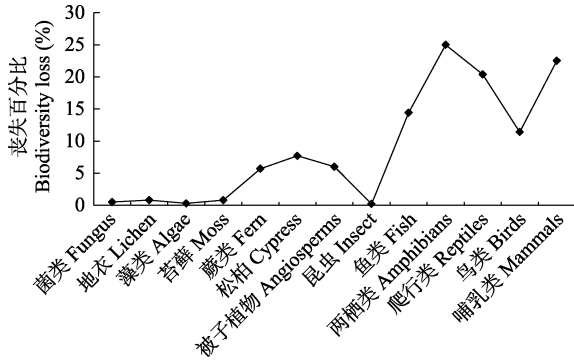


图1 哈萨克斯坦不同生物类群的物种丧失百分比(НИЦ МКУР, 2007)  
 Fig. 1 Percentage of species loss in Kazakhstan (НИЦ МКУР, 2007)

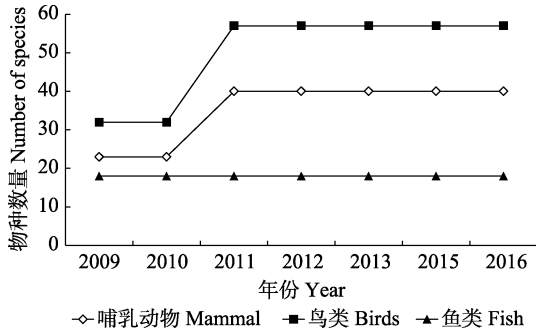


图2 2009–2016年哈萨克斯坦部分珍稀濒危动物的物种数量变化  
 Fig. 2 The changes in rare and endangered species of some animal species in Kazakhstan from 2009 to 2016

富的农业遗传多样性资源,但依然有不少野生近缘品种正在遭受遗传侵蚀的威胁(Алимгазинова et al, 2012)。例如哈萨克斯坦的小麦、大麦和燕麦的野生近缘植物至今仍被用来作为饲草,这将导致这些物种的灭绝。

在生态系统方面,由于大规模的垦荒使全国范围的地质质量遭受影响,国土面积的70% (主要是草原带)存在不同程度的荒漠化和其他退化现象,使不少原生植物濒临灭绝。草原带(北部、中部和西部)的动物栖息地也因此受到破坏,山地生态系统中的天山山麓和低山山区的生物多样性保护面临着更为复杂的状况。由于滥砍盗伐、泥石流和火灾等因素,森林生态系统也面临着严峻的挑战。水生生态系统中的一些三角洲(如咸海)出现严重的盐渍化现象。

### 3 生物多样性保护和需求

#### 3.1 生物多样性保护管理体系

哈萨克斯坦在生物多样性保护管理方面由中央立法和执行机构与地方执行机构共同发挥管理职能,同时还有专业组织和国际组织的参与。综合哈萨克斯坦实施的几部与生物多样性保护相关的主要法律,总结出哈萨克斯坦实施生物多样性保护管理机制的大致框架(图3)。

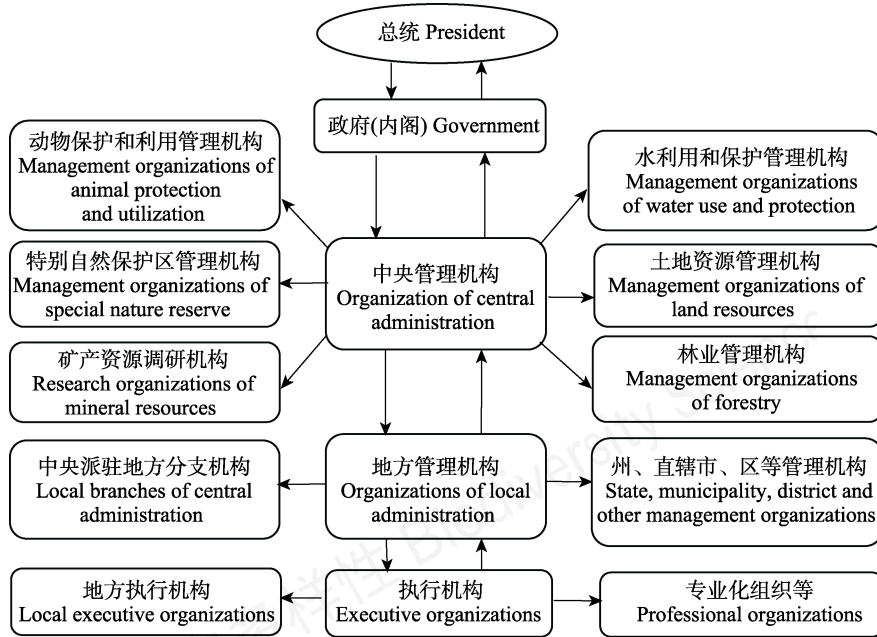


图3 哈萨克斯坦生物多样性保护管理体系  
 Fig. 3 The system of Kazakhstan's biodiversity conservation management



在哈萨克斯坦生物多样性保护管理体系中, 总统作为最高决策者, 负责签署与包括生物多样性保护在内的生态环境领域相关的国家法律法规和国际协议、公约、议定书等文件, 使之产生效力。

哈萨克斯坦政府(内阁)负责主要方针与国家政策的制定并保障实施, 并向总统提交相关生态保护领域的政策、法规草案; 批准下级机构提交的珍稀濒危物种目录、落实政府签署的相关国际协议并开展国际合作等。

中央层级国家管理机构包含了若干专业性的机构(如生态、地质和自然资源部、农业部、教育和科学部、工业和基础设施发展部), 负责实施该领域的国家政策, 协调部门间的关系, 制定、实施和向政府提交生物多样性保护领域的法律规范、标准、保护物种清单, 组织开展相关科学研究工作, 对下级机构的相关工作进行监督检查、开展国家生态监管等。

地方层级管理机构负责批准职权范围内的计划、专项指标、行政管理规范等, 听取地方执行机构和其他相关组织的生态状况汇报, 执行国家颁布的相关法律法规等。地方执行机构负责执行国家、地方相关政策法规, 制定并向地方管理机构提交有关生态保护规范、标准, 与其他相关方共同制定并向上级管理机构提交有关税费标准等(Министерство энергетики Республики Казахстан, 2015)。

哈萨克斯坦生态、地质和自然资源部(原能源部)

是全权负责生物多样性保护和自然资源合理利用管理的国家职能机关, 其职责包括实施国家层面签署的生物多样性领域的国际合作协议。其余部委负责各职权范围内与生物多样性保护相关的业务。

## 3.2 生物多样性保护状况

### 3.2.1 红皮书收录物种情况

1978年1月, 哈萨克斯坦出版了前苏联的第一部红皮书, 书中收录了87种(亚种)脊椎动物, 分为稀有种和濒危物种两个等级。1996年起, 哈萨克斯坦开始出版其在苏联解体后的第一部红皮书(总第三部), 收录了125种脊椎动物。该红皮书第一部分得到了美国雪佛龙公司的资助(Банк рефератов, 2016)。目前, 哈萨克斯坦红皮书中计有404种植物, 其中33种为极度濒危物种、25种濒危物种、21种脆弱物种(张小云等, 2010)。

### 3.2.2 就地/迁地保护

在就地保护方面, 哈萨克斯坦主要通过建设国家自然综合保护区、国家自然公园、自然保留地、禁伐禁猎区等多种类型、等级的特别自然保护区等发挥保护功能。哈萨克斯坦早在1926年就建立了其第一个自然综合保护区“阿克苏-扎巴戈利”, 也是中亚地区的第一个自然保护区, 用于保护和研究当地的自然环境与发展进程、典型生态系统、动植物多样性及其遗传资源等(Садвакасова АТ, 2012)。

目前哈萨克斯坦全国的特别自然保护区面积已从1990年的13.83万km<sup>2</sup>增加到2017年的24.43万km<sup>2</sup>, 保护区类别也从比较单一的自然综合保护区

表3 2013–2017年哈萨克斯坦各类特别自然保护区面积分布

Table 3 The areas of special nature reserves in Kazakhstan between 2013 and 2017

类别 Category	2013	2014	2015	2016	2017
特别自然保护区总面积 Total area of special nature reserves ( × 10 <sup>3</sup> ha)	23,873.2	23,873.2	24,018.8	24,428.7	24,428.7
各类保护区所占比例 Proportion of various types of protected areas (%)					
综合自然保护区(严控的自然保留地和野生环境) Comprehensive nature reserves (strictly controlled natural reserves and natural environments) (%)	6.7	6.7	6.7	6.6	6.6
自然保留地 Natural reserve (%)	9.7	9.7	9.6	11.1	11.1
国家公园 National park (%)	10	10	10.5	10.3	10.3
植物园 Botanical garden (%)	0.002	0.002	0.002	0.002	0.002
地区级自然公园 Regional natural park (%)	0.8	0.8	0.8	0.8	0.8
自然纪念地 Natural monument (%)	0.002	0.002	0.002	0.002	0.002
物种或栖息地管理区(禁伐禁猎区等) Species or habitat management area (zone forbidden to tree cutting and hunting) (%)	72.8	72.8	72.4	71.2	71.2

扩大到国家自然公园、自然保留地、禁伐禁猎区等多种类型(表3)(Айдапкелов, 2018)。根据《第六期国家生物多样性报告》的规划,到2050年全国各类特别自然保护区的面积将达到35.6万km<sup>2</sup>,占国土面积的13%。

迁地保护多用于哈萨克斯坦相关部委(如教育科学部和农业部)所属的研究机构、植物园,以及其他部门和地方政府所属的动物园、苗圃等。植物园在植物生物多样性保护方面具有十分重要的意义。目前哈萨克斯坦全国共有5座较大型的植物园(享有特别保护区地位),分别位于不同的自然区。其中最具有代表性的是哈萨克斯坦植物与植物引种研究所的主植物园,收集有超过7,000种的草本植物和895种木本植物(来自49科129属)(Айдапкелов, 2018)。

但由于资金缺乏和专业人才流失,哈萨克斯坦的迁地保护区发展停滞,一些地方植物园甚至丧失了特别保护区地位(如卡拉干达植物园和铁米尔套植物园),这对珍稀物种的保护造成了不利影响。

### 3.2.3 加入国际公约情况及相应政策措施

1992年,独立后不久的哈萨克斯坦就正式在巴西里约热内卢签署了《生物多样性公约》(1994年正式批准)(Данченко & Кабанова, 2007)。之后又陆续加入了《跨境河流和国际湖泊保护与利用公约》(1992年)、《防治荒漠化公约》(1997年)、《濒危野生动植物国际贸易公约》(1999年)、《作为水鸟栖息地的跨国水-湿地公约》(2005年)、《里海海洋环境保护框架公约》(2003年)、《保护迁徙野生动物公约》(2005年)等。哈萨克斯坦2008年6月17日颁布的《关于批准应对生物多样性公约的卡塔赫纳生物安全议定书》,标志着哈萨克斯坦正式履行卡塔赫纳生物安全议定书的责任和义务(Государственный Фонд экологической информации, 2019)。上述加入与生物多样性保护相关的国际公约的行为,表明哈萨克斯坦希望借此促进以国际化的标准开展生物多样性保护工作,并得到国际社会的帮助。

为了切实落实和履行各项公约所赋予的责任与义务,哈萨克斯坦出台了一系列法律法规和政策措施:

在法律层面,为了确保生物多样性公约的顺利实施以及相应措施的权威性和严肃性,哈萨克斯坦相继出台了《环境法》和《环境保护法》(1997年)、

《特别自然保护区法》(1997年)、《动物保护、再生和利用法》(1993年)、《森林法》(2003年修订)、《环境影响评估法》(1999年)、《水法》(2003年)、《生态法》(2007年)、《行政犯罪法》(2001年)、《刑法》(1997年)及其他相关法律法规(Министерство окружающей среды водных ресурсов Республики Казахстан, 2014),这些法律文件从不同角度对保护和利用生物多样性的行为进行了规范。

在国家政策措施方面,相继出台了《国家环境保护行动计划》《生物多样性保护及可持续利用国家战略和行动计划》《遗传植物资源中长期发展战略》以及其他具体的部门和地方与生物多样性保护相关的文件(Министерство окружающей среды водных ресурсов Республики Казахстан, 2014)。

此外,根据《生物多样性公约》的责任和义务,哈萨克斯坦从1999年起在联合国环境规划署和全球环境基金等国际组织的支持下开始定期发布国家生物多样性报告,截至2018年已发布了6期。

“哈萨克斯坦-2050”战略和向“绿色经济”过渡构想是哈萨克斯坦中远期战略发展方针(Official Site of the President of the Republic of Kazakhstan & Greenkaz, 2019)。前者提出到2050年要大幅提升国民福祉和社会经济发展水平,进入世界最发达30国之列;后者提出要改变传统经济结构和发展模式,走环境友好型的绿色可持续发展之路,优先任务是提高资源(水、土地和生物等资源)的利用和管理效率、实现基础设施的现代化改造和建设、通过减轻环境压力来提升人民生活水平和环境质量以及提高包括水和粮食等在内的国家安全。这两项战略方针及其所规划的目标也已成为哈萨克斯坦今后各项生物多样性保护措施的基础性纲领文件。

### 3.3 生物多样性保护需求

由于哈萨克斯市场机制尚未完全建立,社会经济发展虽然取得一定成就,但除了能源领域外的农业、科技和教育等方面依然有待发展。其在生物多样性保护方面的首要任务就是在国际社会的帮助下摸清生物多样性本底情况。即首先对现有珍稀濒危物种的全面清查和保护;其次,在保护的基础上研究探讨对重点区域生物多样性的恢复、更新和合理利用,如北咸海地区、里海沿岸和其他发生大面积盐渍化、荒漠化的灌溉区和草场等分布区;第三,在可持续开发的基础上,挖掘生物资源对提高人民

生活福祉、改善生态环境和提高国家在水、粮食和生物资源安全方面的潜力。

因此,哈萨克斯坦在生物多样性保护领域的需求是全方位的,涵盖从生物多样性保护制度、保护方法、资金筹措、保护区网络建设、科学研究、人才培养等各领域。目前主要在以下几个方面需要扩大和加强与国际社会的合作:(1)建立具有代表性且符合国际标准的可促进生物多样性保护的国家生态(监测、管理)网络,并纳入国际生态保护相关体系,如“联合国教科文组织世界自然与文化遗产名录”、“人与生物圈”计划等;(2)保护和恢复珍稀濒危物种的先进方法和技术并对国内生物多样性状况进行系统性清查;(3)保障生物多样性保护、再生产和可持续利用的法律法规、标准规范以及国家和地区层面生物多样性保护战略规划、纲要的制定与落实;(4)合理地综合利用多样性的生物资源;(5)研究将生态系统方法应用于生态系统管理;(6)对农业生物多样性的保护(通过对退化土地、撂荒地的恢复以及有机耕作等方法);(7)生物多样性保护领域的人才培养以及多渠道的资金筹措等。

## 4 小结

### 4.1 生物多样性丰富,但存在较严重的丧失问题

哈萨克斯坦虽然拥有丰富、多样的生物物种资源和遗传资源,但由于自然和人为因素的共同影响,哈萨克斯坦的动植物物种存在较严重的丧失情况,其中最严重的是两栖类和爬行类,哺乳动物物种的情况也不乐观;植物中松柏和被子植物的丧失情况需引起严重关切。

### 4.2 重视生物多样性保护,积极承担相关国际履约义务

哈萨克斯坦是中亚地区最早建立自然保护区和发布红皮书的国家之一。独立伊始即参加了包括联合国《生物多样性公约》在内的多种国际公约和保护议定书,并与联合国、欧盟、全球生态基金等国际组织积极开展合作,彰显了哈萨克斯坦在该领域的开放与合作立场。

### 4.3 实施生物多样性多级管理,保护成效日渐凸显

在生物多样性保护与管理方面,哈萨克斯坦采用了中央和地方的自上而下多级管理机制,在具体职能方面,以生态、地质和自然资源部为主要部门,

农业部、教育和科学部以及工业和基础设施发展部负责各自专业领域与生物多样性保护相关的职能的多部门参与的形式开展具体工作,保护成效逐年显现,为区域生物多样性保护作出了示范。

### 4.4 生物多样性保护与社会经济发展相结合,体现了区域特色

由于哈萨克斯坦的社会经济发展目前仍处于转型阶段,地区之间和行业之间的差距依然十分显著,为了实现到2050年进入世界最发达国家之列的战略目标,哈萨克斯坦生物多样性保护工作重点突出服务于国家战略的需求,将生物多样性保护工作与当地的社会经济发展、生态环境稳定保持以及居民的健康有机结合,体现了良好的区域特色。但是,由于国家独立时间较短,保护资金短缺、人才不足仍是制约生物多样性保护的瓶颈。

## 5 中哈生物多样性保护合作的几点思考

### 5.1 推进中哈生物多样性保护合作,助力“一带一路”倡议

“一带一路”倡议提出已逾5年,受到了多数沿线国家的积极响应。但仍有一些国家不断在各方面掣肘这一倡议的推进,生态环境领域就是其中之一。如一些国外专家和媒体就对“一带一路”倡议对中亚水安全的影响表示了关注(吴淼编译,2018;王丽贤编译,2019)。

人类活动、外来种入侵和气候变化等对中亚地区大国哈萨克斯坦的生态系统带来巨大威胁,也是造成生物多样性丧失的主要因素,但其中首要的是人类活动,这一点在社会经济尚处于发展中阶段且地处生态脆弱的干旱区的哈萨克斯坦尤为突出。而“一带一路”建设的重点内容之一就是基础设施,如高速公路、高速铁路、油气管线的建设等。这些建设活动如果未经详细的环境影响评价、生态环境保护配套措施和积极与当地社区沟通,极易引起当地民众的反对,从而对“一带一路”倡议的推动造成负面影响。因此,应重视对哈萨克斯坦等“一带一路”沿线国家生物多样性的研究并通过合作提出有效的保护对策。

### 5.2 满足中哈生物多样性保护合作需求

第十五次生物多样性缔约方大会将在中国举办,如何达成“2020后生物多样性框架”并使之得到有效落实,了解各缔约国的生物多样性保护诉求和



关切点是不可或缺的一环。

与哈萨克斯坦乃至其他“一带一路”国家开展生物多样性保护合作,要以共赢为原则,找到合作契合点。要充分了解哈萨克斯坦生物多样性的现状、特点以及生物多样性保护工作的管理机制、国家政策和主要关注点,做到有的放矢,加强针对性,以提高合作效率。

当前中哈在该领域的合作应以双边跨境区域生物多样性调查、珍稀和濒危物种的保护与恢复、生物多样性资源的保护和可持续综合利用、专业人才培养,以及解决包括“咸海危机”在内的区域性重大生态问题等为抓手,逐步深化和扩大。

在具体合作方式上可采取:(1)建立生物多样性长效保护体系,包括监测、评估与预警体系,基于社区保护的能力框架与管理体系,全国性的宣传保育体系等;(2)制定相应的联合保护政策和行动计划,建立跨境自然保护区,实施生物多样性跨区域联合保护;(3)建立中哈生物多样性长效保护机制,开展共同监测和联合评估,推进两国的生物多样性保护合作进程等。

### 5.3 抓住机遇做好顶层设计

2018年6月,在中国青岛举行的上海合作组织成员国元首理事会上发表了《上海合作组织成员国元首理事会青岛宣言》。《宣言》指出,“成员国基于维护上合组织地区生态平衡、恢复生物多样性的重要性,为居民生活和可持续发展创造良好条件,造福子孙后代,通过了《上合组织成员国环保合作构想》”。这标志着包括生物多样性保护在内的环保合作被纳入了上海合作组织框架内区域合作的重要领域(中国-上海合作组织环境保护中心,2018)。

包括哈萨克斯坦在内的上合组织成员国均属于“一带一路”沿线国家,在国家层面达成环保合作共识,为各国今后在该领域的合作提供了政策保障。我国的政府部门、科研机构和企业应积极行动起来,加紧做好顶层设计并依此制订战略规划和具体行动计划,落实高层达成的环保合作共识。在上合组织框架内顺利开展包括生物多样性保护在内的环保合作,也可为与“一带一路”沿线其他国家开展类似的合作提供范例。

### 5.4 推进跨地区合作和共同保护

世界银行、欧洲复兴开发银行、亚洲开发银行、全球生态基金等国际组织以及联合国所属的环境

规划署等机构较早就与哈萨克斯坦在生态环境领域开展合作,此外哈萨克斯坦与亚太经济合作组织经社委员会、欧盟委员会、欧洲环境局、北约、世界自然保护联盟、世界自然基金会、世界保护监测中心、欧洲自然保护中心合作也非常密切。这些机构在生态政策制定、环保战略规划、项目设计和制度建设、人才培养等方面为哈萨克斯坦在生态领域的国际化建设方面给予了很大帮助,也积累了丰富的经验。

此外,基于解决区域性生态环境问题而成立的拯救咸海国际基金会、中亚区域生态中心等地区性组织在国际组织的支持下,在改善地区生态环境方面也做了大量工作。

中国在与包括哈萨克斯坦在内的中亚国家开展生物多样性保护合作时,应加强与这些机构的联系,利用他们丰富的国际合作经验、技术和资金,推进该领域工作的开展。

### 参考文献

- Aidapkelov NC (2018) Environmental Protection and Sustainable Development in Kazakhstan, Ministry of Economy of Kazakhstan, Astana, pp. 187-190. (in Russian) [Айдапкелов НС (2018) Охрана Окружающей Среды и Устойчивое Развитие Казахстана, Министерство Национальной Экономики Республики Казахстан, Астана, pp. 187-190.]
- Alymagazynova BSH, Ehimbekova MA (2012) Kazakhstan plant genetic resources: Current situation and prospects. Vavilov Journal of Genetics and Breeding, 3, 648-651. (in Russian) [Алимагазинова БШ, Есимбекова МА (2012) Генетические ресурсы растений Казахстана: Состояние и перспективы. Вавиловский журнал генетики и селекции, 3, 648-651.]
- Center of Information Analysis of Environmental Protection (2017) State Report on the Condition of Environment and Natural Resource Utilization. Ministry of Energy of Kazakhstan, Astana, pp. 85-96. (in Russian) [Информационно-аналитический центр охраны окружающей среды (2017) Национальный доклад о состоянии окружающей среды и об использовании природных ресурсов. Министерством энергетики Республики Казахстан, Астана, pp. 85-96.]
- China-Shanghai Cooperation Organization Environmental Protection Center (2018) “SCO Member States Environmental Protection Cooperation Concept” passed, member countries will strengthen multilateral and bilateral cooperation in the field of environmental protection. [http://www.csecc.org.cn/zhxx/zxyw/201806/t20180612\\_442986.shtml](http://www.csecc.org.cn/zhxx/zxyw/201806/t20180612_442986.shtml). (in Chinese)

- with English versions) [中国-上海合作组织环境保护中心 (2018) 《上合组织成员国环保合作构想》通过, 成员国将加强环保领域的多双边合作.] [http://www.csecc.org.cn/zhxx/zxyw/201806/t20180612\\_442986.shtml](http://www.csecc.org.cn/zhxx/zxyw/201806/t20180612_442986.shtml). (accessed on 2019-07-20)
- Danqinko AM, Kabanova SA (2007) Especially protected natural territories and problems of biodiversity conservation in Kazakhstan. *Boreal Coniferous Forest*, (2/3), 179–182. (in Russian) [Данченко АМ, Кабанова СА (2007) Особо охраняемые природные территории Республики Казахстан и проблемы сохранения биоразнообразия. *Хвойные бореальной зоны*, (2/3), 179–182.]
- Greenkaz (2019) Conception of Transition to Green Economy of Kazakhstan. [https://www.greenkaz.org/images/for\\_news/pdf/npa/koncepciya-po-perehodu.pdf](https://www.greenkaz.org/images/for_news/pdf/npa/koncepciya-po-perehodu.pdf). (in Russian) [Greenkaz (2019) Концепция по переходу Республики Казахстан к «зеленой экономике». [https://www.greenkaz.org/images/for\\_news/pdf/npa/koncepciya-po-perehodu.pdf](https://www.greenkaz.org/images/for_news/pdf/npa/koncepciya-po-perehodu.pdf). (accessed on 2019-05-11)
- Hu RJ, Jiang FQ, Wang YJ, Li JL, Li YM, Abdimijit Ablekim, Luo GP, Zhang JM (2014) Arid ecological and geographical conditions in five countries of Central Asia. *Arid Zone Research*, 31, 1–12. (in Chinese with English abstract) [胡汝骥, 姜逢清, 王亚俊, 李均力, 李耀明, 阿布都米吉提·阿布力克木, 罗格平, 张建明 (2014) 中亚(五国)干旱生态地理环境特征. *干旱区研究*, 31, 1–12.]
- Krainiuk V, Abisheva K, Valyhanova A (2005) Thematic Review: Biodiversity. Ministry of Environmental Protection of Kazakhstan. UNDP, GEF, Astana, pp. 9–22. (in Russian) [Крайнюк В, Абишева К, Валиханова А (2005) Тематический обзор: Биологическое разнообразие. ПРООН-ГЭФ-МООС, Астана, pp. 9–22.]
- Li Y, Zhou L, Kadirov TA, Shi L (2013) Bird community diversity in Khujand region of Tajikistan in summer. *Journal of Xinjiang Agricultural University*, 36, 472–477. (in Chinese with English abstract) [李叶, 周鹿, 卡迪诺夫TA, 时磊 (2013) 塔吉克斯坦苦盏市周边地区夏季鸟类群落多样性. *新疆农业大学学报*, 36, 472–477.]
- Literature Database (2016) The Redbook of Kazakhstan. <https://bankreferatov.kz/ecologiya/4297-krasnaya-kniga-kazhastana.html>. (in Russian) [Банк рефератов (2016) Красная книга Казахстана. <https://bankreferatov.kz/ecologiya/4297-krasnaya-kniga-kazhastana.html>.] (accessed on 2019-07-10)
- Meng HH, Gao XY (2019) Global biodiversity and conservation along the Belt and Road Initiative. *Bulletin of Chinese Academy of Sciences*, 34, 818–824. (in Chinese with English abstract) [孟宏虎, 高晓阳 (2019) “一带一路”上的全球生物多样性与保护. *中国科学院院刊*, 34, 818–824.]
- Ministry of Agriculture of Kazakhstan (2018) Sixth National Report of Biodiversity. GEF and UNDP, Astana. (in Russian) [МСХ РК (2018) Шестой национальный доклад Республики Казахстан о биологическом разнообразии. GEF and UNDP, Астана.]
- Ministry of Energy of Kazakhstan (2015) Conception of Biodiversity Conservation and Sustainable Use in Kazakhstan to 2030. GEF and UNDP, Astana. (in Russian) [Министерство энергетики Республики Казахстан (2015) Концепция по сохранению и устойчивому использованию биологического разнообразия Республики Казахстан до 2030 года. GEF and UNDP, Астана.]
- Ministry of Environment and Water Resources of Kazakhstan (2014) Fifth National Report of Biodiversity. Kazakhstan Biodiversity Conservation Association, Astana. (in Russian) [Министерство окружающей среды и водных ресурсов Республики Казахстан (2014) Пятый национальный доклад Республики Казахстан о биологическом разнообразии. Казахстанская ассоциация сохранения биоразнообразия, Астана.]
- National Ecological Information Fund (2019) International Conventions in the Field of Environmental Protection Ratified and Signed by Kazakhstan. <http://ecogofond.kz/orhusskajakonvencija/dostup-k-jekologicheskoy-informacii/haly-araly-untyma-tasty>. (in Russian) [Государственный Фонд экологической информации (2019) Перечень Международных конвенций в области охраны окружающей среды, ратифицированных, подписанных Республикой Казахстан. <http://ecogofond.kz/orhusskajakonvencija/dostup-k-jekologicheskoy-informacii/haly-araly-untyma-tasty>.] (accessed on 2019-07-10)
- Parshina GN, Mukiyanova U, Shbanova LV (2012) Biodiversity conservation and management in Kazakhstan: Issues and tasks. *KazNU Bulletin: Biology Series*, (2), 16–20. (in Russian) [Паршина ГН, Мукиянова У, Шабанова ЛВ (2012) Сохранение и управление биоразнообразием в Республике Казахстан: проблемы и задачи. *KazNU Bulletin: Biology Series*, (2), 16–20.]
- Regional Ecology Centre of Central Asia (2009) Information Review on Five Ecological Issues in Kazakhstan, pp. 3–50. CARNET, Almaty. (in Russian) [Региональный экологический центр Центральной Азии (2009) Информационно-аналитический обзор по пяти экологическим вопросам Республики Казахстан, pp. 3–50. CARNET, Алматы.]
- Sadvakasov AT (2012) Especially protected natural territories of Kazakhstan: Current situation and development prospects. In: *Proceedings of the Symposium on Geography Education and Cartography*, Kharkov, pp. 110–112. (in Russian) [Садвакасова АТ (2012) Особо охраняемые природные территории Казахстана: Современное состояние и Перспективы Развития. *Проблеми Безперервної Географічної Освіти і Картографії*, Збірник Наукових Праць, Харків, pp. 110–112.]
- Scientific Information Centre of the Inter-State Commission on Sustainable Development (2007) Comprehensive Assessment of the Situation of the Environment in Central



- Asia. UNEP, Ashgabat. (in Russian) [НИЦ МКУР (2007) Интегрированная оценка состояния окружающей среды ЦА. UNEP, Ашхабад.]
- UNEP (2003) Environment and Security—A Case Study of Central Asia and South-eastern Europe. Transformation of Crisis and Cooperation. UNDP and OSCE, Chatelaine, pp.10–15. (in Russian) [ЮНЕП (2003) Окружающая среда и безопасность—Примеры из Центральной Азии и Юго-Восточной Европы. Трансформация Рисков в Сотрудничество. ПРООН and ОБСЕ, Chatelaine, pp. 10–15.]
- Wang LX (translator) (2019) Political economic analysis of Central Asian water security under the background of the Belt and Road Initiative. The Information Monitoring Express of Science and Technology in Central Asia, (3), 1–5. (in Chinese) [王丽贤(编译) (2019) “一带一路”倡议背景下中亚水安全的政治经济学分析. 中亚科技信息监测快报, (3), 1–5.]
- World Bank (2019) Countries and Economies. <http://data.worldbank.org/cn/country>. (accessed on 2019-08-10)
- Wu M (translator) (2018) China’s “Belt and Road” project and the consequences of the Central Asian water crisis. The Information Monitoring Express of Science and Technology in Central Asia, (3), 3–5. (in Chinese) [吴淼(编译) (2018) 中国的“一带一路”项目与中亚水危机的后果. 中亚科技信息监测快报, (3), 3–5.]
- Zhang XY, Wu M, Chen X, Luo GP (2010) Biological diversity in Kazakhstan and Xinjiang. Arid Land Geography, 33, 183–185. (in Chinese with English abstract) [张小云, 吴淼, 陈曦, 罗格平 (2010) 哈萨克斯坦生物多样性及其与中国新疆的比较. 干旱区地理, 33, 183–185.]
- Zhou KF, Zhang Q, Chen X (2006) The characteristics and trend of the change of ecological environment in arid areas of central Asia. Science in China (Series D), 36(A2), 133–139. (in Chinese with English abstract) [周可法, 张清, 陈曦 (2006) 中亚干旱区生态环境变化的特点和趋势. 中国科学: D辑, 36(增刊2), 133–139.]
- Official Site of the President of the Republic of Kazakhstan (2019) The Strategy for Development of the Republic of Kazakhstan. [http://www.akorda.kz/ru/official\\_documents/strategies\\_and\\_programs](http://www.akorda.kz/ru/official_documents/strategies_and_programs). (accessed on 2019-05-11)

(责任编辑: 徐靖 责任编辑: 时意专)



•论坛•

# IPBES工作进展及我国对策建议

潘玉雪 张博雅 吴 杨 戴逢斌 田 瑜\*

(中国环境科学研究院环境基准与风险评估国家重点实验室, 北京 100012)

**摘要:** 作为生物多样性保护领域的首个政府间机制, 生物多样性和生态系统服务政府间科学政策平台(IPBES)正在对全球生物多样性和生态系统保护政策的制定和实施产生重要影响, 其评估成果大大提升了全球决策者对生物多样性的关注。2019年4月, IPBES在法国巴黎召开第七次全体会议, 会议总结了第一轮工作方案(2014–2019)各目标的实现情况, 通过了第二轮工作方案(2019–2030), 为未来10年重点工作和评估方向提供指导。本文结合两轮工作方案的具体目标, 分析研判了IPBES工作及评估进展, 对各成员国主要观点进行了梳理, 提出了中国的应对策略。IPBES评估发现, 人类面临的生物多样性问题越来越多元化、复杂化, IPBES正通过发布一系列的评估报告, 将生物多样性保护问题进一步主流化、政治化。我们建议, 作为全球生物多样性最为丰富的国家之一, 中国应该充分认识到IPBES的作用, 积极参与有关进程, 加强跨部门跨学科协助, 促进国际合作与交流, 提升我国在生物多样性领域相关谈判中的主动权和话语权。

**关键词:** 生物多样性; 生态系统服务; 第二轮工作方案(2019–2030); 生物多样性和生态系统服务平台

## The latest developments of IPBES and China's countermeasures

Yuxue Pan, Boya Zhang, Yang Wu, Fengbin Dai, Yu Tian\*

*State Key Laboratory of Environmental Criteria and Risk Assessment, Chinese Research Academy of Environmental and Sciences, Beijing 100012*

**Abstract:** The Intergovernmental Science–Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services (IPBES) is the first intergovernmental policy mechanism for biodiversity conservation. To date, IPBES has greatly affected the development and implementation of global biodiversity and ecosystem protection policies and has significantly increasing global policymakers' concern on biodiversity. IPBES held its 7th Plenary Session in April 2019 in Paris, France. The plenary summarized the achievements of the goals in its first work programme (2014–2019), and approved the second work programme (2019–2030), which will guide the crucial work and assessments of the next decade. This paper analyzed IPBES progress and main points of IPBES members based on objectives in the two work programmes, and proposed China's countermeasures. Based on the IPBES assessments, biodiversity related issues are becoming more diversified and complex. IPBES is further mainstreaming and politicizing biodiversity conservation issues by launching a series of deliverables. As China is one of the most biodiverse countries in the world, we recommend China recognize the important role of IPBES and enhance its initiative and voice in relevant negotiations by encouraging active participation in IPBES processes, strengthening cross-sectoral and interdisciplinary collaboration, and promoting international cooperation and exchanges.

**Key words:** biodiversity; ecosystem services; Second Work Programme (2019–2030); IPBES

2019年4月, 在法国巴黎召开的生物多样性和生态系统服务政府间科学政策平台(The Intergovernmental Science–Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services, IPBES)第七次全体会议上,

各成员国审议通过了2019–2030年工作方案(即第二轮工作方案), 确定了平台未来十年将以滚动的方式开展工作。该工作方案将接替2013年通过的2014–2019年工作方案(第一轮工作方案) (田瑜等,

收稿日期: 2019-11-25; 接受日期: 2020-03-19

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

2015), 指导IPBES未来的工作重点和评估方向。目前IPBES第一轮工作方案有关目标已经基本达成, 其核心目标, 即生物多样性和生态系统服务全球评估, 亦于此次全体会议上获得通过并正式发布。

第二轮工作方案将科学评估2030年全球生物多样性目标、《2030年可持续发展议程》(包括可持续发展目标)和《巴黎协定》的阶段进展, 促进各方努力实现有关目标。《生物多样性公约》(CBD)第14次缔约方大会(COP14)对IPBES第二轮工作方案的进程及评估专题十分重视, 设立了专门的议题进行讨论, 并提出要充分利用IPBES全球评估报告为2020后全球生物多样性框架(以下简称“2020后框架”)提供建议。

为保障第二轮工作方案的包容性、公正性和透明度, IPBES秘书处向各成员国和利益攸关方及有关公约就IPBES第二轮工作方案的编制步骤和内容征集了建议, 并在第七次全体会议上进行了激烈的讨论与谈判, 最后一致通过。该工作方案的通过对IPBES未来发展具有重要指导意义, 标志着IPBES新一轮评估工作的开始。分析研判IPBES发展现状及其评估进展, 了解其未来评估目标及方向, 有助于我国调整应对策略, 更好地参与IPBES工作, 提升话语权。本文通过总结IPBES第一轮工作方案的实施情况, 结合第二轮工作方案的重点评估专题及各方关注焦点, 就我国继续参与IPBES相关工作提出建议。

## 1 第一轮工作方案的成果及影响

IPBES第二次全体会议通过的第一轮工作方案(2014–2019), 不仅体现了IPBES的四项基本职能(开展评估、能力建设、政策支持和创造新知识), 同时反映了各成员国、利益攸关方和多边环境协定的关注点。

### 1.1 取得的成果

IPBES第一轮工作方案共包含了四项跨领域综合目标(田瑜等, 2015), 并在此目标指导下确定了IPBES在2014–2019年期间所要开展的工作, 包括5项多尺度生物多样性和生态系统服务综合评估、4项专题评估及2项方法评估。截至2019年10月, IPBES已经陆续发布了其第一轮工作方案计划的大部分评估报告, 包括《传粉者、传粉和粮食生产评估》(IPBES, 2016a)、《生物多样性和生态系统服务

情景和模型方法评估》(IPBES, 2016b)、《土地退化和恢复评估》(IPBES, 2018a)、非洲(IPBES, 2018b)、美洲(IPBES, 2018c)、亚洲–太平洋(IPBES, 2018d)和欧洲–中亚(IPBES, 2018e) 4个区域尺度的评估报告以及《生物多样性和生态系统服务全球评估》的决策者摘要(IPBES, 2019)。“野生物种的可持续利用和生物多样性”和“生态系统服务多元价值概念化”这2项评估已完成第一轮外部审查, “外来入侵物种”评估已经启动。此外, 为了第一轮工作方案的顺利开展, IPBES还成立了三个特别工作组(task force)(即能力建设、土著和地方知识及知识数据工作组)及若干技术支持机构(technical support unit)。

通过开展第一轮工作方案, IPBES逐渐确立了其在生物多样性和生态系统服务领域的重要科学地位。一系列IPBES评估报告的发布, 为了解和掌握全球生物多样性和生态系统服务相关现状、变化趋势及其驱动因素提供了科学依据, 也为决策者提供了政策支持工具和方法, 成功创造了一批新概念和新方法, 如自然及自然对人类贡献、土著和地方知识持有者合作模式等(Díaz et al, 2015; Pascual et al, 2017); 同时也促成了一些新的科学工作的开展, 如生物多样性和生态系统服务情景设定和模型的研究与开发(Pascual et al, 2017)。通过编写IPBES评估报告, 所有参与者都在这一大规模的联合学术研究中受益匪浅, 增进了国际学术合作和交流, 也为成功制定IPBES第二轮工作方案奠定了良好的基础。此外, IPBES在第一轮工作方案期间通过开展一系列能力建设活动, 为提高发展中国家研究人员的专业水平和数据获取能力做出了重要贡献。

### 1.2 存在问题

毫无疑问, IPBES第一轮工作方案取得了丰硕的成果, 但在开展过程中也发现了一些关键问题。

(1)经费来源无法保障, 使平台一度面临财政赤字问题。由于IPBES资金机制是各成员国自愿捐款, 资金主要依赖于发达国家的捐助, 经费来源不稳定, 导致话语权长期掌握在捐款较多的发达国家手中。

(2)四项基本职能发展不均衡。IPBES开展评估这一职能成效显著, 但其他三项职能, 尤其是“政策支持”职能未能达到预期目标。由于IPBES对开展评估职能在成果产出、人力资源和预算方面的投入均优先于其他三项职能; 且IPBES将评估报告作为

影响政策的最终成果,有时甚至规避提供政策选择这一棘手却非常重要的问题,认为知识只要“存在”,就会产生影响,政策支持职能则主要通过开发广泛的在线政策支持工具清单来实现。然而,评估结果能否产生长期、持久的变革性影响,很大程度上取决于其他三项职能能否成功发挥作用。

(3)缺乏灵活性。灵活性缺失主要体现在两方面:一是制定方案时未考虑人力、经费等多种因素,过早确定了评估专题和方法,各缔约方和利益攸关方准备不足,导致3项评估延迟开展;二是在制定方案的初始阶段便明确了方案目标和评估专题等要点,且平台与各成员国间缺少互动和交流,导致尽管已发现四项基本职能协同增效不理想,但因方案缺乏灵活性而无法调整。

(4)工作方案涉及的评估报告还存在一些共性问题。比如,有些用于评估的数据较为陈旧,报告评估周期一般为3—4年,所用数据甚至有10年前的,降低了评估结果的可参考性和对政策的现实指导意义;由于考虑区域等各方面平衡问题,导致入选为评估报告作者的专家水平参差不齐;由于评估作者背景文化差异、语言限制等,导致数据和信息等评估证据的置信度低;未能充分利用四个联合国伙伴组织(联合国粮食及农业组织、联合国开发计划署、联合国环境署和联合国教育、科学及文化组织)及其他多边环境协定的潜在价值,利益攸关方参与工作的程度有限。尽管如此,IPBES已经在有限的资源和条件下尽量做到了科学、合理与公平,同时识别了现有知识的空缺。

## 2 IPBES第二轮工作方案(2019–2030)

第一轮工作方案存在的问题为完善第二轮工作方案提供了经验教训。IPBES第二轮工作方案采用了灵活的“滚动式”方案,即在方案执行的过程中,根据需要或新出现的问题,灵活地确定方案要点和评估专题,而不是在方案的起始阶段就明确未来十年将要开展的工作。此外,为了加强IPBES四大职能间的协同增效作用,IPBES将以更加综合的方式构建第二轮工作方案,对于IPBES选定的任何评估专题,都将有完整的评估内容、能力建设、政策建议和知识生成四个方面的配套计划和内容,以促进IPBES四项基本职能均衡发挥。在第一轮工作方案的基础上,第二轮工作方案将进一步帮助人类了解

人与自然之间的关系,特别是自然对良好生活品质的贡献。此外,为了保障第二轮工作方案的顺利开展,IPBES开始寻求更广的资金来源,如与私营部门建立合作伙伴关系等。

### 2.1 制定过程及各方关注焦点

2018年,为保障IPBES未来工作方案的包容、公正、透明,根据IPBES第六次全体会议的决议<sup>①</sup>,多学科专家组和主席团在秘书处的支持下,分别就“IPBES第二轮工作方案草案”的编制步骤和范围、优先主题和具体内容(包括总体结构、目标、可交付成果和体制安排)等方面,两次征求各成员国和利益攸关方意见,编制形成“IPBES第二轮工作方案草案(2019–2030)”(文件IPBES/7/6)<sup>②</sup>供第七次全体会议审议。

在IPBES第七次全体会议上,各方基本认同方案的优先评估主题,但由于利益诉求及侧重点不同,各方在评估专题的时间安排及预算、与联合国政府间气候变化专门委员会(IPCC)的合作形式和成果发布方式及是否开展生态连通性评估等问题上存在分歧。

关于时间安排,美国、南非及日本等国代表对资金和人力资源是否充裕表示担忧,认为同时开展多项评估将造成较大的资金及人力资源压力,可能影响IPBES的正常运作,建议推迟一年启动商业对生物多样性和自然贡献的影响和依赖的评估(以下简称“商业评估”)。欧盟、荷兰等对此表示反对,同时建议提前一年开展“生物多样性丧失的根本原因和实现2050年生物多样性愿景所需转型变革的决定因素及备选方案”专题评估(以下简称“转型变革评估”)。全会最终决定,商业评估启动由2019年推迟至2020年,转型变革评估则由2020年提前至2019年启动。

关于与IPCC合作编写《生物多样性和气候变化》技术文件,美国提出应该明确合作形式及成果发布方式,主张由IPBES独立发布该项技术文件,IPCC以协助方的角色参与相关工作。欧盟、土耳其、英国等表示支持弱化IPCC在此次合作中发挥的作用。此外,由于合作双方在一些具体细节上还没有

① IPBES 6/2: Development of a Draft Strategic Framework up to 2030 and Elements of the Rolling Work Programme of the Platform. [https://www.ipbes.net/system/tdf/decisions\\_ipbes\\_6\\_2\\_en\\_0.pdf?file=1&type=node&id=29492](https://www.ipbes.net/system/tdf/decisions_ipbes_6_2_en_0.pdf?file=1&type=node&id=29492).

② IPBES/7/6: Future Work Programme of the Platform. <https://ipbes.net/event/ipbes-7-plenary>.



达成一致,所以该项工作的启动在一定程度上也受到了影响。

关于是否开展生态连通性评估<sup>①</sup>,《联合国防治荒漠化公约》(UNCCD)代表首次提出增设生态连通性评估专题,加纳、沙特阿拉伯等表示支持,认为生态连通性这一专题对整合2030年可持续发展目标具有重要意义,但美国、英国和瑞典等指出增加新的评估将加大资金及人力资源压力,建议推迟讨论是否增设生态连通性评估问题;UNCCD、西班牙、摩洛哥、加纳、沙特阿拉伯、玻利维亚和《湿地公约》最终同意将问题推迟至IPBES第九次全体会议上讨论。

## 2.2 优先主题及主要内容

第二轮工作方案确定的三个优先主题包括:(1)生物多样性在实现2030年可持续发展议程方面的重要性;(2)生物多样性丧失的根本原因和实现2050年生物多样性愿景所需转型变革的决定因素及备选方案;(3)商业对生物多样性和自然贡献的影响和依赖。

在优先主题的基础上,第二轮工作方案设置了六项目标,包括开展评估、能力建设、加强知识基础、政策支持、交流和外联以及提升效率,这些目标将由一系列预期成果支撑,并于5年内完成已确

定的专题评估工作。第二轮工作方案是一个开放性方案,IPBES将不定期调整评估专题,因此目前方案实施内容仅安排至2025年,2026–2030年的工作计划将在IPBES第十次全体会议上进行讨论。

根据各项评估的时间安排(图1),2019年开展“生物多样性、水、粮食和健康之间的相互联系”专题评估(以下简称“联系评估”)、“转型变革评估”和“生物多样性与气候变化之间的关联性”技术报告(以下简称“气候变化报告”);2020年开展“商业评估”。第一轮工作方案中未完成的3项评估将延迟至第二轮工作方案中继续开展,其中,《野生物种可持续利用》专题评估报告和《生物多样性和生态系统服务多元价值概念化》评估报告将在IPBES第九次全体会议上进行审议;《外来入侵物种》评估报告将在IPBES第十次全体会议上进行审议。

此外,为有效支撑评估,设立了五个特别工作组,实现除评估职能外的五个职能。

## 3 对中国参与IPBES工作的建议

IPBES第二轮工作方案的时间与《2030年可持续发展议程》及其目标、《生物多样性公约》“2020后框架”,以及其他环境协定阶段性目标的时间相重合,且应这些相关公约和环境协定的要求,

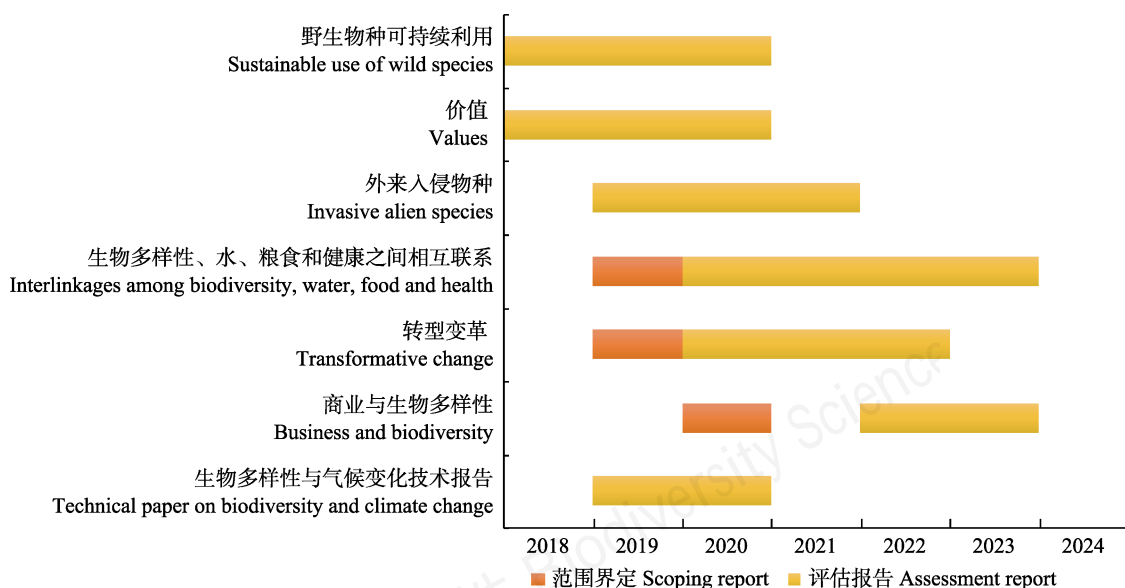


图1 IPBES未来评估时间表

Fig. 1 The timeline of IPBES assessments in future

① 连通性评估: 评估景观对生态网络的基本组成部分(例如土壤、水、生物群)间的流动和联系的促进作用,提供政策和实践建议。评估主要包括:景观连通性、生态连通性、栖息地连通性、进化过程连通性、社会生态连通性以及多尺度生态系统管理与连通性。



IPBES 对其目标实现情况和成果进行评估, 将其谈判磋商提供科学的证据(Bridgewater, 2019)。《生物多样性公约》第 15 次缔约方大会(COP15)将于 2021 年在中国举办, 其主题为: “生态文明: 共建地球生命共同体”, 会议的重要议题之一将是围绕“2020 后框架”进行磋商, 以期制定出至 2030 年的全球生物多样性保护目标及行动计划, 接替《2011–2020 生物多样性战略计划》及其爱知生物多样性目标。“2020 后框架”关系到我国未来生物多样性保护工作的重点发展方向, 框架能否达成一致, 直接关系到我国能否在保障国家利益的基础上顺利举办 COP15 (刘文静等, 2018)。由此可见, IPBES 对全球生物多样性与生态系统服务的可持续利用与保护、经济社会可持续发展以及人类福祉等产生的影响越发深远。基于此, 对中国参与 IPBES 工作提出以下几点建议:

(1) 加强多部门多学科协作。IPBES 与《生物多样性公约》、《联合国防治荒漠化公约》和《保护世界文化和自然遗产公约》等 7 个国际环境公约相关, 其评估领域涉及多个行业和部门, 评估结果将以“评估报告–政府关注–限制性措施”的模式对全球相关政策产生深远影响(贾翔宇等, 2018)。第二轮工作方案中计划开展的联系评估、转型变革评估和商业评估更是涉及到社会、经济和文化多个领域, 需要农业、渔业、林业和商务等多个部门的支持。因此, 建立健全相关部门的生物多样性管理机构 and 跨部门协调机制, 加强多部门多学科协作, 充分利用各部门的资源和能力, 吸纳更多学科专家参与 IPBES 的评估工作尤为重要。通过建设和完善各领域专家库、数据库以及全国生物多样性信息网络系统, 协调使用各部门现有数据库, 建立信息交换和共享机制, 可大大提高各部门工作效率及资源利用率。

(2) 加强国际合作与交流。近年来, 中国把生态文明建设作为最优先的战略之一, 充分认识到了尊重自然、顺应自然、保护自然的重要性, 采取了一系列走在世界前列的政策。“构建人类命运共同体, 实现共赢共享”的中国方案、“绿水青山就是金山银山”的理念、“生态保护红线”的划定及“污染防治攻坚战”等一系列的“中国智慧”充分展示了中国推动全球可持续发展进程, 保护生物多样性的决心。然而这些理念在国际平台上的宣传还有很大空间。积极参与 IPBES, 与各国及相关国际组织建立并加强

生物多样性领域的合作与交流, 将生态文明建设的“中国智慧”通过高层对话、国际论坛、交流研讨会等形式向国际社会宣传推广, 树立我国的大国形象, 有助于提升我国在生物多样性领域相关谈判中的主动权和话语权。与此同时, 加强国际协作与交流也将大大促进我国学习国际上的成功案例及政策工具和方法。

(3) 提升国内研究能力。《生物多样性公约》等环境公约针对 IPBES 第二轮工作方案提出了建议, 提出开展相关专题评估以满足“2020 后框架”和《2030 年可持续发展议程》涉及的有关生物多样性和生态系统服务的评估需求。各成员国在参与 IPBES 评估的同时, 也是在向全球展现各自在相关领域的科研实力。在第一轮工作方案实施进程中发现, 我国在相关领域缺乏本土的研究基础, 研究成果不具国际竞争力, 研究能力(如生物多样性和生态系统服务情景和模型)尚待提高(潘玉雪等, 2018), 甚至有些评估专题(如传粉者、传粉和粮食生产)处于本底不清状态(田瑜等, 2016)。鉴于 IPBES 的相关评估正受到越来越多政府和国际组织的关注, 且能够影响相关公约的谈判进程, 建议在国内积极开展第二轮工作方案相关专题评估, 针对研究空缺发展学科建设和基础研究, 加大对相关专题的资金投入, 提升国内研究能力。同时要加快建设国内生物多样性综合信息平台, 进一步做好数据的存储、管理和应用, 为今后的评估工作提供数据基础。

(4) 加强能力建设, 扩大宣传。能力建设是 IPBES 的四项基本职能之一, IPBES 全体会议设立专门的能力建设特别工作组, 并启动了能力建设滚动计划和奖学金计划。IPBES 将为第二轮工作方案的每项评估专题配备相应的能力建设活动。其中, IPBES 青年学者项目是 IPBES 能力建设工作组的突出成果之一。该项目在每次筛选评估报告作者时启动, 在全球选拔优秀的青年学者为 IPBES 评估报告的撰写提供协助, IPBES 将为其安排一名导师, 并邀请其参加评估报告的作者会议和能力建设研讨会, 为青年学者提供与国际杰出专家交流学习的机会。《生物多样性公约》对 IPBES 的能力建设工作给予了充分肯定。充分参与相关能力建设活动, 吸收借鉴 IPBES 能力建设工作经验对国内工作有极大的指导意义, 包括考虑设立奖学金计划和青年学者项目, 培养和推荐一批优秀的青年学者参与

IPBES 或国内的相关工作, 并通过培训、对话会、研讨会和媒体宣传等形式提升能力, 同时扩大生物多样性的社会影响力, 提升公众认知和参与。针对即将开展的商业评估, 应加强对企业管理人员的宣传和培训, 提升其保护意识, 鼓励企业参与到生物多样性保护工作中来。

## 参考文献

- Bridgewater P, Loyau A, Schmeller DS (2019) The Seventh Plenary of the Intergovernmental Platform for Biodiversity and Ecosystem Services (IPBES-7): A global assessment and a reshaping of IPBES. *Biodiversity and Conservation*, 28, 2457–2461.
- Díaz S, Demissew S, Carabias J, Joly C, Lonsdale M, Ash N, Larigauderie A, Adhikari JR, Arico S, Báldi A, Bartuska A, Baste IA, Bilgin A, Brondizio E, Chan KMA, Figueroa VE, Duraipapp A, Fischer M, Hill R, Koetz T, Leadley P, Lyver P, Mace GM, Martin-Lopez B, Okumura M, Pacheco D, Pascual U, Pérez ES, Reyers B, Roth E, Saito O, Scholes RJ, Sharma N, Tallis H, Thaman R, Watson R, Yahara T, Hamid ZA, Akosim C, Al-Hafedh Y, Allahverdiyev R, Amankwah E, Asah ST, Asfaw Z, Bartus G, Brooks LA, Caillaux J, Dalle G, Darnaedi D, Driver A, Erpul G, Escobar-Eyzaguirre P, Failler P, Fouda AMM, Fu BJ, Gundimeda H, Hashimoto S, Homer F, Lavorel S, Lichtenstein G, Mala WA, Mandivenyi W, Matczak P, Mbizvo C, Mehrdadi M, Metzger JP, Mikissa JB, Moller H, Mooney HA, Mumby P, Nagendra H, Nesshover C, Oteng-Yeboah AA, Pataki G, Roué M, Rubis J, Schultz M, Smith P, Sumaila R, Takeuchi K, Thomas S, Verma M, Youn YC, Zlatanova D (2015) The IPBES Conceptual Framework—Connecting nature and people. *Current Opinion in Environmental Sustainability*, 14, 1–16.
- IPBES (2016a) The Assessment Report of the Intergovernmental Science–Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services on Pollinators, Pollination and Food Production. IPBES, Bonn, Germany. <https://www.ipbes.net/assessment-reports>. (accessed on 2020-10-17)
- IPBES (2016b) The Methodological Assessment Report on Scenarios and Models of Biodiversity and Ecosystem Services. IPBES, Bonn, Germany. <https://www.ipbes.net/assessment-reports>. (accessed on 2020-10-17)
- IPBES (2018a) The assessment report on Land Degradation and Restoration. IPBES, Bonn, Germany. <https://www.ipbes.net/assessment-reports>. (accessed on 2020-10-17)
- IPBES (2018b) The IPBES Regional Assessment Report on Biodiversity and Ecosystem Services for Africa. IPBES, Bonn, Germany. <https://www.ipbes.net/assessment-reports>. (accessed on 2020-10-17)
- IPBES (2018c) The IPBES Regional Assessment Report on Biodiversity and Ecosystem Services for the Americas. IPBES, Bonn, Germany. <https://www.ipbes.net/assessment-reports>. (accessed on 2020-10-17)
- IPBES (2018d) The IPBES Regional Assessment Report on Biodiversity and Ecosystem Services for Asia and the Pacific. IPBES, Bonn, Germany. <https://www.ipbes.net/assessment-reports>. (accessed on 2020-10-17)
- IPBES (2018e) The IPBES Regional Assessment Report on Biodiversity and Ecosystem Services for Europe and Central Asia. IPBES, Bonn, Germany. <https://www.ipbes.net/assessment-reports>. (accessed on 2020-10-17)
- IPBES (2019) Global Assessment on Biodiversity and Ecosystem Services. IPBES, Bonn, Germany. <https://www.ipbes.net/event/ipbes-7-plenary>. (accessed on 2020-10-17)
- Jia XY, Bai B, Zhang JQ, Huang Y (2018) The effects of IPBES deliverables on global biodiversity conservation strategy—An analysis based on the U. S. pollinator protection policy. *Biodiversity Science*, 26, 527–534. (in Chinese with English abstract) [贾翔宇, 白彬, 张洁清, 黄艺 (2018) IPBES评估报告对全球生物多样性保护的影响——以美国传粉者保护政策为例. *生物多样性*, 26, 527–534.]
- Liu WJ, Xu J, Geng YJ, Tian Y, Yin SL (2018) Progress in negotiations on the Post-2020 Global Biodiversity Framework and suggestions for Chinese government. *Biodiversity Science*, 26, 1358–1364. (in Chinese with English abstract) [刘文静, 徐靖, 耿宜佳, 田瑜, 银森录 (2018) “2020年后全球生物多样性框架”的谈判进展及对我国的建议. *生物多样性*, 26, 1358–1364.]
- Pan YX, Tian Y, Xu J, Zhang BY, Li JS (2018) Methodological assessment on scenarios and models of biodiversity and ecosystem services and its impact on China within the IPBES framework. *Biodiversity Science*, 26, 89–95. (in Chinese with English abstract) [潘玉雪, 田瑜, 徐靖, 张博雅, 李俊生 (2018) IPBES框架下生物多样性和生态系统服务情景和模型方法评估及对我国的影响. *生物多样性*, 26, 89–95.]
- Pascual U, Balvanera P, Díaz S, Pataki G, Roth E, Stenseke M, Watson RT, Başak DE, Islar M, Kelemen E, Maris V, Quaa M, Subramanian SM, Wittmer H, Adlan A, Ahn SE, Al-Hafedh YS, Amankwah E, Asah ST, Berry P, Bilgin A, Breslow SJ, Bullock C, Cáceres D, Daly-Hassen H, Figueroa E, Golden CD, Gómez-Baggethun E, González-Jiménez D, Houdet J, Keune H, Kumar R, Ma KP, May PH, Mead A, O’Farrell P, Pandit R, Pengue W, Pichis-Madruga R, Popa F, Preston S, Pacheco-Balanza D, Saarikoski H, Strassburg BB, van den Belt M, Verma M, Wickson F, Yagi N (2017) Valuing nature’s contributions to people: The IPBES approach. *Current Opinion in Environmental Sustainability*, 26/27, 7–16.
- Tian Y, Lan CZ, Xu J, Li XS, Li JS (2016) Assessment of pollination and China’s implementation strategies within the IPBES framework. *Biodiversity Science*, 24, 1084–1090. (in Chinese with English abstract) [田瑜, 兰存子, 徐靖, 李秀山, 李俊生 (2016) IPBES框架下的全球传粉评估及我国对策. *生物多样性*, 24, 1084–1090.]
- 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.]

(责任编辑: 薛达元 责任编辑: 时意专)



•论坛•

# 《名古屋议定书》在微生物领域的实施： 影响、最佳做法及我国立法选择

张小勇\*

(中国社会科学院大学法学院, 北京 102488)

**摘要:** 《名古屋议定书》继承了《生物多样性公约》在规范遗传资源的获取和惠益分享问题上采取的双边路径。但是, 这一路径不能完全按照《生物多样性公约》和《名古屋议定书》预设的前提和模式在微生物领域得到实施, 已有的旨在实施《名古屋议定书》的措施对微生物研究和开发活动产生了消极的影响。世界微生物菌种保藏联合会致力于推动《生物多样性公约》及其《名古屋议定书》在微生物领域的有效实施, 并为此制定了相关的行为守则和准则。2016年世界微生物菌种保藏联合会推出的TRUST准则代表了微生物领域的获取和惠益分享最佳做法, 该准则针对微生物遗传资源的原生境获取、保藏、非原生境获取以及惠益分享等问题提出了一系列务实的建议。为了实施《名古屋议定书》, 我国启动了遗传资源的获取和惠益分享立法进程, 当前立法已经进入到一个关键阶段。TRUST准则对我国遗传资源的获取和惠益分享立法具有重要的启示。立法机关可以借鉴TRUST准则提出的受规制活动类型及相对应的建议, 并结合我国国情构建一套适用于微生物遗传资源的获取和惠益分享法律规则。这套法律规则将对植物、动物和微生物遗传资源都予以适用的法律规则和仅对微生物遗传资源适用的法律规则构成, 后者可被纳入我国获取和惠益分享立法的实施细则之中。

**关键词:** 微生物遗传资源; 《名古屋议定书》; 获取和惠益分享; 菌种保藏库; TRUST准则

## Implementation of the Nagoya Protocol in microbial research: Impact, best practices, and China's legislative options

Xiaoyong Zhang\*

School of Law, University of Chinese Academy of Social Sciences, Beijing 102488

**Abstract:** Following the steps of the Convention on Biological Diversity (CBD), the Nagoya Protocol (NP) continues to adopt a bilateral approach to regulate access to genetic resources and benefit-sharing (ABS). The approach cannot be implemented wholly in accordance with the premise and model that the CBD has presupposed. The measures being taken to implement the NP have negatively impacted microbial research and development activities. The World Federation for Culture Collections (WFCC) has dedicated its work to promoting the effective implementation of the CBD and the NP in microbial research, and formulated relevant code of conduct and guidelines for this purpose. In 2016, the WFCC published the TRUST Guidelines that represent sector specific ABS best practices. The TRUST Guidelines provide a range of pragmatic recommendations for *in situ* and *ex situ* access to MGRs, depositing MGRs, and benefit-sharing. In order to implement the NP, China has initiated the ABS legislative process, and the current legislation process has entered into a critical phase. The TRUST Guidelines have significant benefits for China's ABS legislation. The legislative body may draw on different types of regulated activities and corresponding recommendations put forward by the TRUST Guidelines. Based on actual circumstances in China, the legislative body should build a set of legal rules applicable to accessing microbial genetic resources and benefit-sharing. This set of legal rules will be comprised of two groups: legal rules applicable to plant, animal and microbial genetic resources and legal rules specifically applicable to microbial genetic resources. It should be noted that the latter may be incorporated into the detailed rules for the implementation of the ABS legislation.

收稿日期: 2020-02-24; 接受日期: 2020-04-27

\* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: zhang.xy@cass.org.cn



**Key words:** microbial genetic resources; the Nagoya Protocol; access and benefit-sharing; culture collections; the TRUST Guidelines

微生物资源是人类赖以生存和发展的一类重要生物资源,它们构成了生命科学研究和生物技术产业发展的物质基础。1992年缔结的《生物多样性公约》(Convention on Biological Diversity, CBD)明确提出了遗传资源(包括微生物来源的遗传资源)的概念,并且建立了遗传资源的获取和惠益分享(Access and Benefit-sharing, ABS)国际法律制度。2010年通过的《名古屋议定书》(以下简称《议定书》)是国际社会专门为落实CBD中关于获取和惠益分享的原则而缔结的一份国际条约。《议定书》针对遗传资源的跨境获取和利用确立了一系列的规则。鉴于科学研究是微生物遗传资源跨境获取和利用的最直接目的,《议定书》的实施必然会对微生物研究活动产生很大的影响。相应地,从事微生物遗传资源的采集、保藏、交换等活动的机构和个人需要考虑如何在日常操作中符合《议定书》中的各项要求。就此而言,世界微生物菌种保藏联合会(World Federation for Culture Collections, WFCC)对《议定书》的实施作出了积极的回应,并提出了在微生物领域实施《议定书》的倡议和具体建议。

我国已于2016年9月加入《议定书》,作为缔约方有义务在国家层面上实施《议定书》,而这要求我国制定关于遗传资源的获取和惠益分享的法律。就微生物遗传资源的ABS而言,WFCC一直在发挥践行CBD相关原则的表率作用,并努力追求不同利益间的平衡。WFCC关于实施《议定书》的建议代表了微生物领域的ABS最佳做法,对我国ABS立法具有重要的启示,值得我国在制定ABS立法及其实施细则,以及起草相关示范协议文本的过程中借鉴。基于推动在微生物领域实施《议定书》的考虑,本文首先阐述《议定书》在微生物领域的实施产生的影响,接着介绍并评论WFCC实施《议定书》的最佳做法,最后在考虑我国实际国情的基础上分析并提出我国ABS立法的选择和建议。

## 1 《名古屋议定书》在微生物领域实施产生的影响

在ABS问题上,《议定书》继承了CBD的“双边路径”。但由于微生物具有不同于动植物的独特性,

“双边路径”不能完全按照CBD和《议定书》预设的前提和模式在微生物领域得到实施。一些僵化、被动的措施对微生物研究和开发活动产生了消极的影响。

### 1.1 《名古屋议定书》的ABS“双边路径”

CBD为规范遗传资源的跨境获取和利用建立了一套基本国际法律原则,这就是遗传资源国家主权权利、事先知情同意、共同商定条件和惠益分享。作为CBD的补充协定,《议定书》继承了这些原则,更重要的是,《议定书》通过引入具体规则进一步发展了事先知情同意、共同商定条件和惠益分享原则,而且确立了全新的关于遵守(compliance)措施的规则(薛达元,2011; Morgera et al, 2012)。

需要强调的是,统领这些原则和规则的中心观念是所谓的“双边路径”。根据这一路径,遗传资源的获取和惠益分享发生在遗传资源的提供方和外国利用方之间,利用方应向提供方所在国提出申请,并经其事先知情同意,利用方还应与提供方进行谈判,以便就获取以及分享利用这些资源所产生的惠益的事项达成共同商定条件。实际上,这一路径体现了将遗传资源当作财产进行交易的思维,即提供方以提供遗传资源的获取来交换利用方与其分享利用资源所产生的惠益。“双边路径”特别适合于一国特有的具有化学或医药用途的野生植物遗传资源,原产国可基于其独占地位,有权针对获取遗传资源的申请要求事先知情同意,并与利用方订立包括惠益分享在内的共同商定条件。但“双边路径”在微生物领域的实施与动植物领域具有很大的不同。

### 1.2 “双边路径”在原生境获取中的实施及影响

获取微生物遗传资源是推进微生物研究的前提条件。就原生境获取而言,按照《议定书》的要求,利用方(往往是研究人员)不仅需要就采集样品(如土壤、水、沉积物)取得原产国或提供国主管部门的事先知情同意,而且需要在研究还未展开及惠益尚不能预期之时,与原产国或提供国相关主体就分享惠益进行谈判并达成协议。这对研究人员,尤其是从事上游研究的人员来说是比较沉重的负担,相应的交易成本无疑是高昂的。

针对原生境获取要求逐案谈判并达成惠益分

享协议并不符合当前的一些科学认知。首先,期待获取的遗传资源产生重大的研究突破不现实,从事公共研究的科学家就原生境和非原生境遗传资源创造的价值是有待分享的惠益产出过程中的一个必要条件(Reichman et al, 2016)。其次,微生物遗传资源本身很少拥有市场价值,而是被当作基础和竞争研究之前的投入(Reichman et al, 2016)。第三,不同于动植物的生物多样性热点地区和本地特有分布的概念,微生物往往是遍布世界各地的(Overmann & Scholz, 2017),与微生物相关的创新过程更是依赖来自不同区域大量遗传资源的研究利用,例如,为了找到一个先导化合物,需要对遗传资源多达几万份样品进行高通量筛选。在大多数情况下,原生境获取首先服务于基础研究(如分类学研究),而这距离开发和商业应用还很遥远,要求就这些资源的惠益分享事先进行谈判并达成协议,明显会阻碍基础或上游科学研究。

### 1.3 “双边路径”在非原生境获取中的实施及影响

相对于原生境获取,研究人员更倾向于从公共非原生境菌种保藏库(public *ex situ* culture collection)获取微生物遗传资源。这是因为这些保藏库的资源已经经历了分离、提纯、分类和鉴定等基础研究工作,并且具有稳定的质量保障和可靠的关联数据。如果没有这些支持服务,研究人员不得不经常在新的研究开始前进行需要专业技能和昂贵费用的分离和鉴定工作(Kamau et al, 2015)。很长时间以来,公共微生物菌种保藏库在“公共物品模式”下运作,这个模式强调的是向学术界提供服务而非创收。但由于CBD已经改变了个人、科学机构和公司获取遗传资源的方式,保藏库相应地意识到了因CBD和《议定书》的实施引发的遵守ABS要求以及自身可能面临的法律责任问题。作为回应,隶属于WFCC的公共保藏库采取了一些防御性措施。在遵守《议定书》的ABS要求上,公共保藏库对于新加入的材料往往要求披露地理原产地以及关于事先知情同意和共同商定条件的信息;保藏库通常依据更为复杂的“材料转让协议”进行材料的转让,此类协议往往限制利用方自身的利用和相关材料的进一步转让,并告知利用方可能面临的违反ABS要求的责任。大多数保藏库明显意识到它们对所保存材料并不拥有法律上的权利,因此定义自身为只发挥提供方和利用方之间中介角色的保管方,并拒绝对于非

原生境微生物材料主张“所有权”(Reichman et al, 2016)。

然而,这些措施造成了消极的后果。一方面,包括位于发展中国家和发达国家的很多WFCC的成员保藏库为跨境交换微生物遗传资源设计了“材料转让协议”,但这些协议不断地限制包括为了公共研究目的而获取微生物遗传资源的活动。事实上,公共保藏库持有的大量微生物资源并不拥有已知或可能的商业价值,设置限制性条件会使科学研究难以开展(Reichman et al, 2016)。另一方面,保藏库为了规避责任将自身界定为提供方和利用方之间的中介(intermediary),将遵守ABS要求的责任转嫁给获取非原生境资源的研究人员,这种做法在《议定书》的实施中对各方造成的不利影响已经有所显现,已经成为对研究和生物勘探的一个严重阻碍(Greiber et al, 2012)。尽管很多保藏库将履行ABS要求的责任转移给利用方,但这种做法并不能满足《议定书》的规定,并且会对微生物遗传资源的跨境交换带来更多的法律不确定性,不仅如此,这种体现在材料转让协议中的中介角色可能会逐渐失去提供方国家的信任(Reichman et al, 2016)。可见,公共保藏库既有的运作模式已经受到了来自不同方面的质疑,有必要考虑设计新的模式来回应《议定书》的实施提出的挑战。

## 2 《名古屋议定书》在微生物领域实施的最佳做法

针对微生物的非原生境保存,各国基本上都建立了规范化运作的菌种保藏库,其中很多是1970年成立的WFCC的成员,WFCC的一项使命是:“促进和支持建立菌种保藏库和相关服务,以及提供联络和在保藏库与其用户之间建立一个信息网络”。

鉴于菌种保藏库从事的跨国采集和交换微生物遗传资源的活动属于ABS法律制度的监管范围,WFCC承诺实施CBD关于ABS的规定,为此在1999年制定了自愿性行为守则——《微生物可持续利用和获取国际行为守则》(以下简称《守则》)。制定《守则》旨在便利获取微生物遗传资源,并协助相关主体在转让微生物遗传资源时订立适当的协议。在《议定书》通过后,为有效回应《议定书》提出的要求,WFCC联合一些国家的菌种保藏机构决定采取措施支持《议定书》的实施,并计划建构



一个“透明用户友好转让系统”(Transparent User-friendly System of Transfer), 这个系统被简称为TRUST, 其目的是方便微生物材料的获取、转让和可持续利用, 同时促成《议定书》所要求的适当的惠益分享。2016年3月发布了《守则》的修订版——TRUST准则, 该准则被定位为微生物领域的ABS最佳做法。TRUST准则主要规范微生物学家从事与《议定书》的实施有关的活动, 包括: 获得事先知情同意; 界定关于微生物遗传资源的最低限量数据集(minimum data set); 保藏微生物遗传资源; 为了转让微生物遗传资源以及分享惠益而订立材料转让协议。以下从原生境获取、保藏、非原生境获取以及惠益分享等四个方面介绍TRUST准则提出的建议。

### 2.1 获取原生境微生物遗传资源的程序

TRUST准则首先明确了事先知情同意的定义和内容。事先知情同意被当作批准获取原生境微生物遗传资源的记录, 它正式确定了微生物遗传资源的原生境出处(*in situ* origin), 是便利获取和转让微生物遗传资源程序的起点。TRUST准则建议, 希望获取原生境微生物遗传资源的学者在国家立法要求事先知情同意的国家申请一项事先知情同意; 最好在获取之前获得该同意; 必须基于申请人提供的在法律上准确和可信的信息; 必须由获取发生地的国家主管部门(“事先知情同意提供方”)根据国家立法和程序授予。此外, TRUST准则就事先知情同意文件或记录包含的信息提出了建议。

考虑到在寻求原生境获取时“事先知情同意”提供方并不总是可以查明的, TRUST准则建议学者要尽最大努力在获取前查明“事先知情同意提供方”并取得事先知情同意; 保留为获得事先知情同意所付出努力和采取措施的证据; 从查明的权利持有人获得书面许可; 如缺少正式表格, 要求“事先知情同意提供方”使用TRUST准则建议的事先知情同意文件清单。

TRUST准则还阐明了样品和资源的关系。事先知情同意批准的是微生物遗传资源的取样(sampling), 一个事先知情同意可能涵盖多份样品, 从这些样品中可以分离一份或多份微生物遗传资源。TRUST准则专门提到了全球唯一标识符(Global Unique Identifier)的问题, 在配发标识符时要对包含许多微生物遗传资源的生态样品和一个微生物

菌株的纯培养物加以区分, 样品的全球唯一标识符在原生境采集时配发, 菌株的全球唯一标识符在菌种保藏库保藏时配发。

从以上建议来看, TRUST准则将事先知情同意的申请和获得确定为实施《议定书》关于ABS规定的重心, 为方便基础研究, 并没有在原生境获取这个阶段提出惠益分享的有关要求。因为就微生物遗传资源而言, 并不适于在原生境获取时全面考虑并处理惠益分享的问题。

### 2.2 在非原生境保存设施中保藏的程序

TRUST准则指出, 菌种保藏库可要求保藏者提供最低限量数据集, 同时会配发一个附着在微生物遗传资源上的全球唯一标识符, 以检索与该菌株相关的必要最低限量数据及更多的数据。最低限量数据集是清楚地鉴别一个特定菌株所必需的一组数据, 包括与《议定书》目的相关的信息, 即学名、出处、取样时间、保藏者。这些数据被记录在一份“保藏表”(deposit form)中, 作为与保藏菌株相关联的第一份文件, 也是材料保藏协议的组成部分。

TRUST准则就材料保藏协议的结构和内容提出了建议。材料保藏协议由两部分组成。第一部分即“保藏表”, 这是材料保藏协议的行政和技术部分, 记载着最低限量数据集。第二部分为狭义的材料保藏协议, 这是材料保藏协议的法律部分, 也是保藏者和菌种保藏库之间的合同。材料保藏协议中的合同条款界定了保藏者和菌种保藏库各自的权利和责任。保藏者的最重要的责任是履行《议定书》的义务, 并且要确认已经合法地获得了原始材料。

从上述建议来看, TRUST准则就微生物材料的保藏提出了遵守《议定书》的要求。实际上, 按照有关要求和实际做法, 微生物材料经常会发生跨国保藏的问题, 相应地, 在保藏来自他国的材料时, 有必要确定保藏者是否遵守了该国ABS法律规定, 这是《议定书》在微生物领域实施的具体表现。

TRUST准则还在保藏程序中提及和处理了两个问题, 即记录最低限量数据集和分配全球唯一标识符, 这两个问题虽然属于科学上的常规操作, 但它们对实现《议定书》要求的适当的惠益分享具有非常重要的意义。按照TRUST准则的设想, 隶属于WFCC的世界微生物数据中心开发的“全球微生物菌种目录”(Global Catalogue of Microorganism)构成了TRUST的支柱。“全球微生物菌种目录”对分散在

不同国家的菌种保藏库的菌种目录进行了整合,并将资源的相关数据与菌种保藏库的目录连接起来。人们可以检索到有关这些微生物遗传资源的所有类型的数据(包括核酸、蛋白质、基因组序列、参考文献、衍生专利等),还包括资源的转让、后续研究和利用的相关状况。这意味着被分配了全球唯一标识符的“全球微生物菌种目录”中的资源,都可以通过所有相关的专利文献、科学出版物和在线数据库等加以跟踪。可见,“全球微生物菌种目录”便利了ABS的适用。

### 2.3 获取非原生境微生物遗传资源的程序

在非原生境获取的问题上,TRUST准则提出了便利的、记录的和合法的获取原则。为此,TRUST准则建议,希望获取非原生境微生物遗传资源的学者与《欧洲议会和理事会关于在联盟内的名古屋议定书利用方遵守措施的第511/2014号条例》界定的“登记保藏库”(registered collections)和非欧盟国家的类似机构一起工作;当无法在任何“登记保藏库”获得材料时,可查询原产国或全球唯一标识符或国际公认的遵守证书等信息;当与非原生境保藏机构交涉时,要保留联络文件;要在科学论文或出版物中提及提供方、全球唯一标识符和原产国;检查有关微生物遗传资源的必要最低限量信息的附加情况或通过全球唯一标识符的可检索性。与此同时,TRUST准则建议微生物遗传资源的提供方一并转让微生物遗传资源及相关原生境出处的最低限量信息。

TRUST准则建议必须根据材料转让协议转让所有微生物遗传资源,协议的条款在提供方(保藏库)和接受方之间共同商定。协议至少应含有:原生境出处或来源的信息;提供方和接受方的信息;就获取和转让微生物遗传资源、获取和转让技术、公正公平分享惠益以及技术和科学合作达成的共同商定条件。这些信息和条件可以被纳入到示范材料转让协议或标准材料转让协议或订制的材料转让协议之中。TRUST准则针对材料转让协议中的三类条款提供了必要建议,涉及利用的类型、向第三方分发材料以及分享货币和非货币惠益。TRUST准则建议,对材料进行商业利用需要由接受方事先通知保藏库并取得其书面授权。关于惠益分享问题,下文将专门介绍。

首先要作的评论是,TRUST准则上述建议针对

的是实践中常见的一种非原生境获取情形,即研究人员从公共菌种保藏库获取微生物遗传资源。为了确保这种获取符合《议定书》的要求并被认定为合法,TRUST准则对保藏库设定了标准,如这些保藏库位于欧盟成员国内,它们应当是欧盟条例界定的“登记保藏库”。而且它们应当具备欧盟条例所要求的相关能力,其中的一项能力是,“只附着文献记录为了第三方的利用而向其提供遗传资源和相关信息,这些文献记录提供了遗传资源和相关信息根据适用的ABS立法或监管要求而获取的证据,以及相关时根据共同商定条件而获取的证据”。欧盟条例在遵守提供方国家的ABS立法或监管要求方面为欧盟境内的利用方施加了合理注意(due diligence)的义务,但同时规定,利用方如从“登记保藏库”获取资源,将被认定为履行了这一义务。

如果从这些“登记保藏库”无法获取所需的材料,TRUST准则建议研究人员问询并了解有关材料的原产国或全球唯一标识符或国际公认的遵守证书的信息,以追溯到初始的事先知情同意或材料保藏协议文件,从而通过非欧盟国家的保藏机构实现获取。从这些建议来看,TRUST准则明确提倡研究人员从事合法的非原生境获取活动,同时要求菌种保藏库采取更有效的措施遵守《议定书》,而不单单扮演原产国和利用方之间的中介角色。

最后还要说明两个问题。其一,TRUST准则在非原生境获取上并未提出获得事先知情同意的要求,因为按照其设想,菌种保藏库的保藏程序已经能够确保当利用方从保藏库获得菌株时,不再需要进一步的事先知情同意。其二,TRUST准则要求研究人员从菌种保藏库获取材料时必须签订材料转让协议,这是实施《议定书》相关规定的关键措施。材料转让协议中的一个重要内容涉及限制接受方再分发材料的权利,TRUST准则借鉴了欧洲菌种保藏组织“核心材料转让协议”中关于“合法交换”(legitimate exchange)的条款,即接受方只有在“合法交换”的情形,即当材料的转让发生在一个研究团队的成员之间或不同的菌种保藏库之间时,才允许再分发材料。随同再分发材料一并转让的还有先前材料转让协议中的义务。这主要是为了便利提供方跟踪材料以及确保分发材料的质量和属性。

### 2.4 分享非货币和货币惠益

TRUST准则建议提供方和接受方在材料转让



协议中商定关于惠益分享的条款。尽管使用示范或标准材料转让协议能够降低交易成本、方便交换和利用以及最终的惠益分享,但它们不能对惠益分享问题作出具体和灵活的安排,TRUST准则因此提出了补充的共同商定条款或额外条款的概念。根据TRUST准则,额外条款的存在及具体的构成将取决于每一个特定的资源获取和利用场合(例如涉及的国家和组织、涉及的微生物遗传资源的性质和价值、商业或非商业利用等)。

TRUST准则列举了额外条款要处理的不同主题,分别是:与微生物遗传资源和衍生技术有关的知识产权;培训、技术和科学合作、技术的获取和转让、信息交流和出版政策;保存微生物遗传资源的地点和方式;涉及除提供方和接受方之外的其他利益相关方的伙伴关系;货币条款。TRUST准则还就这些主题提出了必要的建议。

总体上说,上述建议体现出了广泛性和灵活性。然而,TRUST准则对于惠益分享问题的处理也存在模糊的地方,特别是没有专门处理原产国惠益分享权利实现的途径和方式,这与《守则》有所不同。实际上,由于原产国在很多情形下并不是材料转让协议的当事方,需要专门处理原产国参与分享惠益的问题,但在TRUST准则中没有相关的表述。此外,TRUST准则使用了术语“伙伴签约方”(partners signatory)指代材料转让协议的主体,但伙伴签约方包括哪些主体?不同签约方之间的关系如何?TRUST准则并没有作出说明,这会影响相关建议的可操作性。

### 3 我国ABS立法的选择及建议

《议定书》的实施要求各个缔约方在国内采取立法、行政或政策措施。只有在国家层面建立了完善的ABS制度,《议定书》的原则和规定才能得到有效的实施(武建勇和薛达元,2017)。目前我国的ABS立法已经进入到一个关键阶段,由于我国现行立法基本上未对微生物遗传资源的ABS问题进行规制,这要求立法机构构建一套新的法律规则。这套法律规则将由两部分构成,即对植物、动物和微生物遗传资源都适用的ABS法律规则和仅对微生物遗传资源适用的ABS法律规则。作为微生物领域的ABS最佳做法,TRUST准则提出的受规制活动的类型和相应建议对我国ABS立法具有重要的启示。

当然,我国ABS立法也要结合我国的国情。具体而言,可以从采集、保藏、对外提供和惠益分享等四个方面构建专门适用于微生物遗传资源的ABS法律规则。从技术层面上,这些规则不适宜进入ABS立法,可通过制定实施细则予以承载。

#### 3.1 在我国境内采集微生物遗传资源的要求和程序

为了落实CBD和《议定书》关于遗传资源国家主权权利,我国ABS立法需要规定,意欲在我国境内采集微生物遗传资源的外国自然人或法人应当向我国主管部门提出申请,并取得主管部门颁发的许可证。这个要求就是关于原生境获取的事先知情同意制度。立法可以引入以下三项制度要素。

(1)申请人及应提交相关信息的规定。ABS立法中的事先知情同意的申请人按理应该是外国自然人或法人,但基于加强我国生物遗传资源管理的需要,ABS立法可以考虑要求在我国境内采集微生物遗传资源的活动采取中外合作的形式,并进而要求事先知情同意的申请人为中外合作的双方当事人或中方当事人。ABS立法应当明确规定事先知情同意申请人提交的信息类别,这些信息尤其应包括:申请人自身的信息、采集目的、寻求获取的样品的数量和数量、采集涉及的地理区域、采集开始日期和持续时间、预计的用途、可能的惠益分享安排。

(2)国家主管部门的设置。我国现行法未规定原生境条件下微生物遗传资源采集活动的行政管理部门及权限,ABS立法需要对此加以明确。可以考虑由相关的行政部门行使管理采集样品活动的权力。具体而言,根据目前的行政管理体制,从土地、矿产(如矿井)、森林、草原、湿地、水、海洋采集样品的活动由自然资源部管理,采集含有农作物根瘤菌、兽医微生物菌的样品的活动由农业农村部管理。

(3)获取许可证的颁发及其内容。我国ABS立法需要对颁发许可证的时限、许可证的形式以及向ABS信息交换所的提交问题作出规定。ABS立法还要规定许可证的内容,TRUST准则的建议以及《议定书》第17.4条的规定可供借鉴。另外要强调的是,《议定书》就获取所要求的共同商定条件可以反映在许可证中,也可以含有事先知情同意申请人必须接受的有关条件,例如涉及材料保藏和分发利用的条件。某些无需经谈判达成的惠益分享条件也可以写入许可证之中,但初期分享的主要惠益是,将分

离和鉴定后的微生物遗传资源在我国公共菌种保藏库进行保藏并供分发利用。

### 3.2 在我国菌种保藏库保藏非原产于我国的微生物遗传资源的要求和程序

在我国菌种保藏库保藏非原产于我国的微生物遗传资源属于跨国保藏,由于关系到原产国或提供国的ABS立法或监管要求是否得到遵守的问题,我国ABS立法需要对其进行规制。目前国内的一些菌种保藏库已在实践中要求保藏者提供与《议定书》的实施相关的信息,ABS立法可以考虑将这些操作规范提升为法律规则。

我国ABS立法中的保藏程序可以由两项要素构成。首先,保藏者应当事先与菌种保藏库签订材料保藏协议。其次,可以借鉴TRUST准则关于材料保藏协议内容的建议,将材料保藏协议在内容上区分为作为技术部分的“保藏表”和作为法律部分的材料保藏协议,并规定协议必备的最低限量信息以及保藏者和菌种保藏库各自的权利义务条款。也可以指示各菌种保藏库统一或分别拟定并使用示范或标准材料保藏协议,此类材料保藏协议也应包含以上信息以及条款。其中原产国为必备的最低限量信息,保藏者有义务提交从原产国或提供国取得的证明事先知情同意和共同商定条件的文件。此外,由于某些原因(如原产国不具备ABS立法或为取得这些文件与该国外联络点进行联络但未获回复),保藏者无法提交这些证明文件,ABS立法可以考虑要求保藏者作出说明或提交为取得这些文件所作努力的证据。

### 3.3 我国菌种保藏库对外提供微生物遗传资源的要求和程序

我国菌种保藏库对外提供非原生境微生物遗传资源为典型的跨国获取,也是实践中大量发生的获取活动,我国ABS立法需要将其作为规制的重点。

首先有必要提出一个重要问题,即外国自然人或法人从我国菌种保藏库获取原产于我国的微生物遗传资源前,是否须经我国主管部门事先知情同意?尽管《议定书》赋予了缔约方要求事先知情同意的权利,但同时也给缔约方提供了必要的自主决定的空间,缔约方对于获取特定类型的遗传资源可以不提出事先知情同意要求(Kamau et al, 2015)。事实上,对于非原生境微生物遗传资源,保藏库已经掌握了相关基础数据,当其被纳入公共菌种目录后

应提供给国内外利用方研究利用,法律对非原生境获取进行规制的重心应放在惠益分享上。因此,为了便利获取和交换及推进研究利用,我国ABS立法可以考虑对非原生境获取免于事先知情同意要求。

在对外提供资源的问题上,立法应当引入三项制度要素。

(1)签订材料转让协议的要求。菌种保藏库在对外提供微生物遗传资源时应与接受方签订材料转让协议。

(2)材料转让协议的必备条款。ABS立法可进一步就此作出规定。对于原产于我国的微生物遗传资源,为了保障我国作为原产国的利益,ABS立法要将涉及允许进行的利用、向第三方的转让(再分发)以及惠益分享安排等三类条款确定为材料转让协议的必备条款。考虑到ABS立法无法规定过于具体的条款内容,可以指示各菌种保藏库统一或分别拟定并使用示范或标准材料转让协议。这些条款的内容可借鉴TRUST准则的建议以及相关的行业惯例。就允许进行的利用条款而言,接受方只能对我国菌种保藏库提供的材料进行非商业利用,如要进行商业利用应取得我方的授权。就向第三方转让的条款而言,接受方不能向第三方转让我国菌种保藏库提供的材料,如允许转让,可考虑引入“合法转让”的概念,不过此种转让也需要接受方将材料转让协议中的其他义务移转给第三方。关于惠益分享安排的条款,下文将作分析说明。

(3)涉及非原产于中国的微生物遗传资源的特殊安排。ABS立法可以要求菌种保藏库设计并使用能够保障原产国利益的材料转让协议。具体而言,对于那些在保藏时提交了完整信息和文件(原产国等基础信息以及证明事先知情同意和共同商定条件的文件)的材料,我国菌种保藏库可以在签订材料转让协议后予以提供,材料转让协议要尊重最初获取该资源时原产国就其利用、向第三方转让及惠益分享等所设定的条件。对于那些在保藏时只提交了原产国等基础信息但未提交证明事先知情同意和共同商定条件的文件的材料,我国菌种保藏库也可以在签订材料转让协议后予以提供,但这份材料转让协议只能允许接受方进行非商业利用以及禁止向第三方转让,材料转让协议还要明确,如涉及从非商业利用转为商业利用以及嗣后的惠益分享安排,接受方应联系原产国并与其进行谈判和协商。



### 3.4 分享非货币和货币惠益的安排

如果我国菌种保藏库通过材料转让协议向外国利用方提供了原产于我国的微生物遗传资源,就要考虑如何制定分享利用其产生的惠益的法律规则。由于实践中的惠益分享安排是由菌种保藏库与接受方在逐案基础上谈判所达成的,ABS立法无法规定适用于所有场合的惠益分享安排。ABS立法可以进一步列出材料转让协议中的惠益分享安排条款所要处理的不同主题,例如知识产权。值得注意的是,《议定书》第6.3(g)款就采取了这种方式。我国ABS立法有必要在区分非货币惠益和货币惠益分享安排的基础上处理这个问题。

对于非货币惠益分享的安排,由于我国菌种保藏库与接受方签订的材料转让协议只允许非商业利用,ABS立法要将各种与非货币惠益分享安排有关的主题列举出来,以供双方在谈判中作具体化处理。通过借鉴TRUST准则的建议,ABS立法需要将以下主题以列举的方式加以规定:与微生物遗传资源和衍生技术相关的知识产权;能力建设;科学技术合作;技术的获取和转让;信息交流;研究成果的发表;保存微生物遗传资源的地点和方式;伙伴关系。

对于货币惠益分享安排,首先ABS立法要将利用类型的转变条件(即改变意向的条件)作为材料转让协议的必备条款,以便与协议中关于接受方如进行商业利用应取得我国菌种保藏库授权的条款进行衔接。其次,ABS立法可以将预付费和阶段性付费列举出来,以供双方在谈判中考虑。最后,ABS立法要明确规定,在满足法定条件的情形下,例如接受方商业化的产品利用了我国菌种保藏库提供的原产于我国的微生物遗传资源,则应向我国建立的专门基金支付一定比例的产品销售收入。这个比例可以由ABS立法事先规定,无需双方谈判。支付使用费的要求可以在接受方取得菌种保藏库的授权时

以合同义务的形式确立下来。最后要指出的是,为了推动惠益分享的实现,我国菌种保藏库的微生物遗传资源可以加入世界微生物数据中心的“全球微生物菌种目录”,这将有力地支持跟踪其研究利用状况,从而为实现惠益分享提供数据支持。

### 参考文献

- Greiber T (2012) An Explanatory Guide to the Nagoya Protocol on Access and Benefit-Sharing, p. 12. IUCN, Gland.
- Kamau EC, Winter G, Stoll PT (2015) Research and Development on Genetic Resources: Public Domain Approaches in Implementing the Nagoya Protocol, p. 238, 323. Routledge, New York.
- Morgera E, Buck M, Tsioumani E (2012) The 2010 Nagoya Protocol on Access and Benefit-Sharing in Perspectives: Implication for International Law and Implementation Challenges, pp. 29–43. Martinus Nijhoff Publishers, Leiden.
- Overman J, Scholz AH (2017) Microbiological research under the Nagoya Protocol: Facts and fiction. Trends in Microbiology, 25, 85–88.
- Reichman JH, Uhler PF, Dedeurwaerdere T (2016) Governing Digitally Integrated Genetic Resources, Data, and Literature: Global Intellectual Property Strategies for A Redesigned Microbial Research Commons, p. 106, 114, 228, 255. Cambridge University Press, New York.
- Wu JY, Xue DY (2017) Important issues concerning the national legislation of access to genetic resources and benefit-sharing. Biodiversity Science, 25, 1156–1160. (in Chinese with English abstract) [武建勇, 薛达元 (2017) 生物遗传资源获取与惠益分享国家立法问题. 生物多样性, 25, 1156–1160.]
- Xue DY (2011) Analysis for the main elements and potential impact of Nagoya Protocol. Biodiversity Science, 19, 113–119. (in Chinese with English abstract) [薛达元 (2011) 《名古屋议定书》的主要内容及潜在影响. 生物多样性, 19, 113–119.]

(责任编辑: 薛达元 责任编辑: 时意专)