

# 生物多样性

BIODIVERSITY SCIENCE



## 编辑

4300-0100, 1310-0875 (北京)  
010-64616161  
4300-0100 (香港)  
00853-61620000  
4300-0100 (上海)  
021-64616161

Biodiversity Committee, CAS  
Biodiversity Institute, WU-Guang  
Institute of Botany, CAS  
Institute of Zoology, CAS  
Institute of Botany, CAS

010-64616161  
00853-61620000

Vol. 20, No. 5  
July 2022

<https://press.biodiversity-science.net>

•研究报告•

## 欧亚大陆东部毛茛科植物多样性格局及主导因子

李亦超<sup>1</sup>, 陈永生<sup>1</sup>, Denis Sandanov<sup>3</sup>, 罗奥<sup>1</sup>, 吕童<sup>1</sup>, 苏香燕<sup>1</sup>, 刘云鹏<sup>1</sup>, 王庆刚<sup>2</sup>, Viktor Chepinoga<sup>4</sup>, Sergey Dudov<sup>5</sup>, 王伟<sup>6</sup>, 王志恒<sup>1\*</sup>

1. 北京大学城市与环境学院, 北京大学生态研究中心, 北京大学地表过程分析与模拟教育部重点实验室, 北京 100871; 2. 中国农业大学资源与环境学院, 北京市生物多样性与有机农业重点实验室, 北京 100193; 3. Institute of General and Experimental Biology, Siberian Branch, Russian Academy of Sciences, Ulan-Ude 670047, Russia; 4. Institute of Geography, Siberian Branch, Russian Academy of Sciences, Irkutsk 664033, Russia; 5. Moscow State University, Moscow 125009, Russia; 6. 中国科学院植物研究所系统与进化植物学国家重点实验室, 北京 100093

**摘要:** 毛茛科是真双子叶植物的基部类群之一, 包含多种药用植物, 具有较高的保护价值, 但关于毛茛科物种多样性和谱系多样性大尺度格局及其影响因子的研究还比较匮乏, 特别是以较高分辨率分布数据为基础的物种多样性格局研究尚未见报道。本文旨在: (1)建立欧亚大陆东部毛茛科植物分布数据库, 估算不同生活型物种多样性和谱系多样性格局, 并探究格局的形成机制。(2)分析毛茛科物种多样性和谱系多样性的相关关系, 确定多样性热点地区, 为毛茛科保护规划提供依据。根据中国、哈萨克斯坦、吉尔吉斯斯坦、塔吉克斯坦、土库曼斯坦、乌兹别克斯坦、蒙古和俄罗斯等国家的区域和地方植物志, 建立了“欧亚大陆东部地区毛茛科物种分布数据库”。该数据库包含了欧亚大陆东部地区1,688种毛茛科物种的分布数据, 空间分辨率为100 km × 100 km。在此基础上, 估算了毛茛科全部及不同生活型的物种多样性和谱系多样性格局, 并利用广义线性模型和等级方差分离方法分析了毛茛科物种和谱系多样性格局与环境因子的关系。最后比较了物种多样性和谱系多样性的相关关系, 确定了毛茛科的古热点地区。结果显示: (1)欧亚大陆东部毛茛科植物物种和谱系多样性均呈明显的纬度格局, 且在山区具有较高的多样性。(2)毛茛科植物物种和谱系多样性受现代气候、地形异质性和末次冰期以来的气候变化的共同影响, 但不同影响因子的相对贡献率在物种和谱系多样性及不同生活型之间差异显著。(3)中高纬度地区的谱系多样性高于给定物种数的预期, 是毛茛科的古热点地区, 在毛茛科保护规划中应受到重视。

**关键词:** 毛茛科; 草本植物; 木本植物; 物种多样性; 谱系多样性; 生物多样性热点地区

李亦超, 陈永生, Denis Sandanov, 罗奥, 吕童, 苏香燕, 刘云鹏, 王庆刚, Viktor Chepinoga, Sergey Dudov, 王伟, 王志恒 (2021) 欧亚大陆东部毛茛科植物多样性格局及主导因子. 生物多样性, 29, 561–574. doi: 10.17520/biods.2020246.

Li YC, Chen YS, Sandanov D, Luo A, Lü T, Su XY, Liu YP, Wang QG, Chepinoga V, Dudov S, Wang W, Wang ZH (2021) Patterns and environmental drivers of Ranunculaceae species richness and phylogenetic diversity across eastern Eurasia. Biodiversity Science, 29, 561–574. doi: 10.17520/biods.2020246.

## Patterns and environmental drivers of Ranunculaceae species richness and phylogenetic diversity across eastern Eurasia

Yichao Li<sup>1</sup>, Yongsheng Chen<sup>1</sup>, Denis Sandanov<sup>3</sup>, Ao Luo<sup>1</sup>, Tong Lü<sup>1</sup>, Xiangyan Su<sup>1</sup>, Yunpeng Liu<sup>1</sup>, Qinggang Wang<sup>2</sup>, Viktor Chepinoga<sup>4</sup>, Sergey Dudov<sup>5</sup>, Wei Wang<sup>6</sup>, Zhiheng Wang<sup>1\*</sup>

1 College of Urban and Environmental Sciences, Institute of Ecology and Key Laboratory for Earth Surface Process of the Ministry of Education, Peking University, Beijing 100871, China

2 College of Resources and Environmental Sciences and Key Laboratory of Biodiversity and Organic Farming of Beijing City, China Agricultural University, Beijing 100193, China

3 Institute of General and Experimental Biology, Siberian Branch, Russian Academy of Sciences, Ulan-Ude 670047, Russia

4 Institute of Geography, Siberian Branch, Russian Academy of Sciences, Irkutsk 664033, Russia

5 Moscow State University, Moscow 125009, Russia

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

### ABSTRACT

**Aims:** Ranunculaceae, one of the basal clades in eudicots of angiosperms, has a variety of medicinal plants and is of

收稿日期: 2020-06-15; 接受日期: 2020-07-16

基金项目: 中国科学院战略性先导科技专项(XDB31000000)、科技部重点研发计划(2017YFA06051)、国家自然科学基金(31988102; 31911530102)、RFBR & NSFC (19-54-53014)和 Federal Budget (0271-2021-0001 (FWSM-2021-0001))

\* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: zhiheng.wang@pku.edu.cn

high conservation value. However, large-scale patterns in species richness and phylogenetic diversity of Ranunculaceae based on high-resolution distribution data and their environmental determinants remain poorly understood. We aims to: (1) establish a Ranunculaceae distribution database in eastern Eurasia, estimate the species diversity and phylogenetic diversity pattern of different life forms, and explore the formation mechanism of the pattern; (2) analysis the relationship between species diversity and phylogenetic diversity of Ranunculaceae, and determine the diversity hot spots to provide basis for Ranunculaceae conservation planning.

**Methods:** Here, we established the first species distribution database for 1,688 Ranunculaceae species across eastern Eurasia by compiling distribution data from regional and local floral records from across China, Kazakhstan, Kyrgyzstan, Tajikistan, Turkmenistan, Uzbekistan, Mongolia, and Russia at a spatial resolution of 100 km × 100 km. Using this database, we mapped large-scale patterns in species richness and phylogenetic diversity for species with different life forms and explored the mechanisms underlying these patterns. We also quantified the relationship between species richness and phylogenetic diversity and identified hotspots of Ranunculaceae phylogenetic diversity.

**Results:** We found a latitudinal gradient in both species richness and phylogenetic diversity and revealed that Ranunculaceae in eastern Eurasia have particularly high levels of species and phylogenetic diversity in mountainous areas. Contemporary climate, habitat heterogeneity, and climate changes since the Last Glacial Maximum (LGM) all influenced spatial patterns in species richness and phylogenetic diversity, but their relative contributions varied across life forms. Phylogenetic diversity at mid and high latitudes was higher than expected when controlling for species richness, which suggests that these latitudes may represent a paleo-biodiversity hotspot of Ranunculaceae.

**Conclusion:** Consequently, these regions should be considered a key conservation priority for this important family.

**Key words:** herbaceous plants; woody plants; biodiversity hotspots; conservation; species distribution; spatial database

全球生物多样性正面临生境破坏、过度利用、全球变化等多重威胁,有效保护生物多样性已成为挑战之一。物种多样性大尺度格局及其形成机制是宏观生态学和生物地理学研究的核心问题之一(Colwell & Lees, 2000),也是生物多样性保护规划的基础(Stuart-Smith et al, 2013)。随着物种分布数据的积累,以往研究已对多个类群(特别是脊椎动物)的物种多样性大尺度格局进行了较为系统的研究,包括全球哺乳动物(Schipper et al, 2008)、两栖动物(Fritz & Rahbek, 2012)、鸟类(Jetz et al, 2012)和鱼类(Rabosky, 2020),并已绘制了其全球物种多样性格局。这些研究为全球的生物多样性保护提供了重要的数据支撑。

种子植物是陆地植物中最为繁盛的一类,是陆地生态系统的优势类群。种子植物的演化显著影响了陆生植被的演化及其对环境变化的响应(Coiffard et al, 2012; Chaboureau et al, 2014)。随着人类干扰和利用的加剧,大量陆生种子植物成为受威胁物种甚至面临灭绝风险。比如,近年来的评估显示,全球裸子植物中约40%的物种被评估为受威胁物种(包含易危、濒危和极危物种),而在已完成评估的全球被子植物中,41%被评估为受威胁物种(<https://www.iucnredlist.org/>),这说明全球种子植物正面临严峻的灭绝风险。但与大型脊椎动物相比,

有关洲际至全球尺度种子植物物种多样性格局的研究仍不足。制约种子植物物种多样性大尺度格局研究的重要瓶颈即缺乏准确详实的物种分布数据。

物种多样性地理格局受多种因素的共同影响,包括现代气候、生境异质性和地质历史上的气候变化(O'Brien, 1993; Manafzadeh et al, 2017)。现代气候(Cavender-Bares et al, 2005; Morales et al, 2013),特别是温度、降水和气候季节性,对物种多样性大尺度格局具有显著影响,其效应被以往研究广泛证实(Affenzeller et al, 2018; Kinlock et al, 2018)。例如,温度和降水可通过影响植物生理过程而影响植物分布,过高或过低的温度和水分条件都会对植物的生理过程产生限制,从而限制物种的分布(Qian & Ricklefs, 2000; Qian, 2002; 刘庆福等, 2015; 朱桂丽等, 2017)。生境异质性可以为物种共存提供更多的生态位,或者为物种提供避难所(Stein & Kreft, 2015)。比如,中国华中和西南山地地区的地形复杂,为气候适应性不同的物种提供了栖息地;同时,自第三纪以来,华中和西南山地一直是植物多样性的避难所,保存了大量珍稀孑遗植物,如水杉(*Metasequoia glyptostroboides*)、珙桐(*Davidia involucreta*)等。此外,在地形异质性较高的山区,由于受人类活动影响较小,一些山区也可以作为珍稀物种在未来全球变化背景下的避难所(Tang et al,

2018)。第四纪气候变化也会影响物种多样性格局, 一般认为, 第四纪气候变化更剧烈的地区可能拥有较低的物种多样性(Fleishman et al, 2000; Currie, 2001; Kerr, 2001)。尽管以往研究已评估了不同因子对物种多样性格局的影响, 但关于不同因子的相对重要性及其作用在不同生活型之间的差异仍存在争议。

木本植物和草本植物的茎内木质部发达程度不同, 从而造成这两种不同生活型物种具有不同的生长形态和气候生态位(Salinas & Casas, 2007; Li et al, 2010)。木本植物茎内木质部发达, 木质化组织较多, 质地坚硬, 是大多数森林生态系统的建群种(周乃富等, 2018)。相反, 草本植物茎内木质部不发达, 木质化组织较少, 茎干柔软, 是林下植被的重要组成部分(Slezák & Axmanová, 2016; Manish et al, 2017), 也是许多重要中药材的原材料(包金花等, 2018)。不同生活型的植物由于生活史策略不同, 对环境变化的响应也不同(Steinberg et al, 1990; Pretzsch, 2002; Massad, 2013)。一般认为, 草本植物的生活史较短(Gebrehiwot et al, 2019), 分化速率较高(Smith & Donoghue 2008), 因此全球草本植物区系在相对较近的地质历史中显示出更快的物种形成速率(Smith & Beaulieu, 2009; Antonelli et al, 2018)。目前, 国内外对木本植物物种多样性的大尺度格局及其成因已进行了大量研究, 并对不同影响因子的相对作用进行了比较(Weiser et al, 2007; 王志恒等, 2009; Wang et al, 2012), 但有关草本植物物种多样性格局及其成因的研究则相对较少。

生物多样性包含物种多样性、谱系多样性、功能多样性等不同维度(Villéger et al 2017)。其中, 谱系多样性是反映物种间系统进化关系的多样性测度(Faith, 1994, 2016; Jones et al, 2019), 近年来被广泛用于植物多样性分布格局的研究中(Rodrigues & Gaston, 2002; Faith, 2013; Huang et al, 2018; Lu et al, 2018)。群落内的物种组成是进化过程和生态过程共同作用的结果, 分析物种间亲缘关系可以反映现有群落形成的历史过程(Rodrigues & Gaston, 2002; Fritz & Rahbek, 2012)。谱系多样性可在一定程度上反映一个地区物种的分化历史和过去发生的扩散事件对物种组成的影响(Zhang et al, 2015; Tsirogiannis & Sandel, 2016)。同时, 由于不同物种

的进化历史不同, 可能对现代气候产生不同的适应, 因此即使物种数量相同的群落, 由于其组成物种的进化历史、祖先生态位及环境适应性不同, 群落对未来气候变化的响应也可能存在差异(Faith, 1992; Zhu et al, 2006; López-Pujol et al, 2011b)。也正是因为这样的原因, 越来越多的研究提出, 保护生物多样性不应只考虑物种多样性, 还要考虑谱系多样性(陈之端和李德铎, 2018; Miller et al, 2018)。在具有较高谱系多样性的地区建立保护区可以更好地保留物种的进化特征和进化潜力。近期研究已开始关注谱系多样性的研究。比如, 基于山地植物群落的研究显示, 群落谱系多样性沿海拔梯度呈升高、降低或单峰型的变化趋势(Zhu et al, 2019; Zu et al, 2019); 而在洲际至全球尺度, 人们发现北美地区植物(Qian et al, 2017; Mishler et al, 2020)和全球两栖类(Fritz & Rahbek, 2012)的谱系多样性格局均呈明显的纬度格局, 且与物种多样性呈显著正相关。然而, 有关东亚地区植物谱系多样性大尺度格局的研究仍然不足, 制约了基于谱系多样性的植物多样性保护规划(Kareiva & Marvier, 2003; Zhang, 2015)。

毛茛科是真双子叶植物的基部类群之一, 包含多种药用植物, 具有较高的保护价值(Li et al, 2020)。毛茛科绝大多数物种是一年生、两年生或多年生草本植物(Wang et al, 2016), 全球共有约2,300多种, 其中约2/3的物种分布在亚洲温带地区(Chanderbali et al, 2016; Sramkó et al, 2019)。作为被子植物早期分化的类群之一, 毛茛科可能起源于白垩纪早期的温带地区(Ziman & Keener, 1989; Tamura, 1995), 后在亚洲温带地区特别是青藏高原东南部地区经历快速分化(Kong et al, 2017)。因此, 毛茛科是北半球高山生态系统的重要组成部分(Ziman, & Keener, 1989; Tamura, 1995), 对温带山地植物区系和植被的演化具有重要作用。探索毛茛科植物物种多样性的大尺度格局及其形成机制可以为该科物种多样性保护政策的制定提供数据和理论支撑。然而, 关于毛茛科物种多样性和谱系多样性大尺度格局及其影响因子的研究还比较匮乏, 特别是以较高分辨率分布数据为基础的物种多样性格局研究尚未见报道。基于以上背景, 我们提出了以下问题: (1)毛茛科物种多样性和谱系多样性格局如何? 相关关系如何? 主导因子是什么? (2)现代

气候、过去气候变化和地形异质性对毛茛科物种多样性的相对贡献如何？在木本植物和草本植物之间是否有区别？

## 1 材料与方法

### 1.1 物种分布数据

利用中国、哈萨克斯坦、吉尔吉斯斯坦、塔吉克斯坦、土库曼斯坦、乌兹别克斯坦、蒙古和俄罗斯等国家公开的大量区域和地方植物志书，建立了“欧亚大陆东部地区毛茛科植物物种分布数据库”（完整的数据源清单见附录1）。中国物种分布的数据来源均为县级，其他国家分布数据的分辨率均低于100 km × 100 km。我们进一步从提供标本记录的在线数据库中收集了物种的分布数据，包括2019年5月访问的“国家标本资源共享平台”（NSII, <http://www.nsii.org.cn>）、“全球生物多样性信息网络”（GBIF, <http://www.gbif.org/>）等。

数字化后，数据源中的物种分布记录可以分为点和面两种格式。由于上述地区和地方出版物中原始地理单元的中值接近100 km × 100 km，因此在ArcGIS 10.3中，将分布图转换为具有100 km × 100 km空间分辨率的环行投影网格(cylinder)的分布，然后分别按点和面对结果进行整合。删除面格式的重复并叠加数据后，然后将面格式的结果与点格式的数据汇总。以Catalogue of Life (<http://www.catalogueoflife.org>)为准对来自不同数据源的物种名称进行校准，删除栽培种和外来种的记录，并将亚种单位(即亚种和变种)合并为种。

采集到的植物分为两种生活型：木本(包括灌木、矮生灌木、亚灌木和木质藤本植物)和草本(包括草本和草质藤本植物)。生活型数据从已发表的植物区系和在线数据库中收集，包括The Tropicos (<http://www.tropicos.org/Home.aspx>)、eFloras.org ([http://www.efloras.org/project\\_list.aspx](http://www.efloras.org/project_list.aspx))、Scientific Database of China Plant Species (<http://db.kib.ac.cn/eflora/Default.aspx>)和Chinese Plant Subject Databases (<http://www.plant.csdb.cn>)。最终收集到毛茛科植物1,688种，隶属于49属，其中草本植物1,398种，木本植物151种。

谱系多样性的计算采用Faith谱系多样性的方法(Faith, 1994)，即最小生成树的总支长。其计算通过R软件的picante程序包完成。由于当前全球毛茛

科种级系统发育树尚未成功构建，因此本文中使用了Wang等(2016)建立的全球毛茛科属级系统发育树。Wang等(2016)对全球76种毛茛科植物进行取样，并对5个质体基因(*rbcL*, *matK*, *atpB*, *atpA*, *ndhF*)和1个核基因(26S rDNA)进行测序；在此基础上，利用贝叶斯方法建立了毛茛科属级系统发育树，并利用该科3块化石对系统发育树进行了定年。该属级系统进化树涵盖全球毛茛科55属中的50属(占比约91%)，很好地覆盖了毛茛科各主要分支。可见，该系统进化树在属级水平的采样率较高，取样的区域偏差较小。利用该属级系统进化树，根据毛茛科物种的属级分类系统，我们将研究区内的毛茛科物种以属基部多歧分支的形式插入所属的属级分支内；然后利用这一系统进化树计算全部毛茛科植物和草本植物的谱系多样性格局。这一方法已在以往研究中被广泛使用(如Lu et al, 2018)。由于本研究中，毛茛科木本植物只包含铁线莲属(*Clematis*) (部分为木质藤本)，而我们使用的系统发育树为属级树，难以反映属内的种间关系，因此文中没有计算木本植物的谱系多样性。

### 1.2 环境数据

本文使用的气候数据来自WorldClim (<http://www.worldclim.org>)，空间分辨率为2.5'。使用ArcGIS 10.3计算每个网格的气候平均值，并将现代气候因子分为3类：(1)温度变量，包括年均温(MAT)和最冷季均温(月均温最低的连续3个月，在本研究区一般为12月至次年2月，MTCQ)。MAT在以往的研究中被广泛用于表征环境能量，MTCQ用于研究冬季低温对物种多样性的影响。O'Brien (1993)对非洲木本植物和Wang等(2011)对中国木本植物多样性的研究均发现，冬季温度对木本植物物种多样性有显著影响。(2)降水变量，包括年平均降水量(MAP)和最干季降水量(月降水量最低的连续3个月的降水量，PDQ)。PDQ反映了旱季降水的影响。Huang等(2015)研究认为，冬季降水对中国的孑遗植物有显著影响。(3)气候季节性，包括温度季节性(一年内月平均气温的标准差，TSN)和降水季节性(一年内月降水量的变化系数，PSN)。TSN和PSN反映了气温和降水季节变化的影响，是气候异质性的指标。

用网格内的海拔高差(ELER)反映生境异质性。海拔高差即一个网格内最高海拔与最低海拔的差。海拔数据来源于美国地质勘探局(<https://www.usgs>。

gov/)的GTOPO数据, 空间分辨率为1 km × 1 km。利用ArcGIS 10.3计算每个100 km × 100 km网格单元内的海拔高差。

第四纪气候变化以末次冰期(LGM, 约公元前22,000前)以来的温度变化速率(即物种跟踪气候变化所必须的空间迁移距离)来衡量, 是自末次盛冰期以来年均温变化的时间梯度和年均温变化的空间梯度之间的比率(Loarie et al, 2009), 一般认为, 末次冰期以来的气候变化强弱能较好地反映第四纪时期不同地区气候波动的程度(Araújo et al, 2008; Sandel et al, 2011)。由于第四纪古气候数据的全球模拟尚未完成, 以往研究通常用末次冰期以来的气候变化来反映第四纪气候波动。在本文中, 末次冰期时的气候数据采用MPI-ESM-P模型(Watanabe et al, 2011)的重建结果。

### 1.3 分析方法

利用欧亚大陆全部1,688种毛茛科的物种分布数据, 结合系统发育树数据, 估算欧亚大陆毛茛科全部物种、草本植物和木本植物的物种多样性和谱系多样性, 并用ArcGIS 10.3绘制格局图, 其中, 物种多样性以每个网格内的物种数表示。使用一元线性最小二乘回归模型(ordinary least square models, OLS models)拟合谱系多样性与物种多样性的关系, 然后计算二者模型的残差(实际值与预测值之间的差值)并绘制残差格局图。

绘制物种多样性和谱系多样性与环境因子之间的散点图。再利用一元广义线性模型(generalized linear models, GLMs)中的泊松回归分析物种多样性与环境因子之间的关系; 利用一元线性最小二乘回归模型分析谱系多样性与环境因子之间的关系。每个变量对物种多样性或谱系多样性格局的解释率以相应GLM或OLS模型的 $R^2$ 进行衡量。为了消除空间自相关对模型显著性( $P$ 值)的影响, 在模型显著性检验中使用修正 $t$ 检验(Clifford et al, 1989); 只有当校正后的 $P < 0.05$ 时, 才认为GLM和OLS模型的 $R^2$ 显著。

对包含2个变量的环境变量类别, 以其中解释率最高的因子反映该类别变量的作用, 用于多元回归分析。初步结果显示, 年平均降水量、最冷季平均气温、气温季节性分别是水分、能量、气候季节性变量中解释率最高的变量, 可用来反映这些类别

变量的作用。采用等级方差分离模型(hierarchical partitioning) (Mac Nally, 2000)分析各变量对物种多样性和谱系多样性的独立、共同解释率。等级方差分离模型采用R软件中的hier.part程序包完成。

## 2 结果

### 2.1 物种多样性和谱系多样性格局及其关系

欧亚大陆东部毛茛科全部物种、木本植物和草本植物的物种多样性呈明显的纬度梯度格局, 随着纬度的增加, 物种多样性逐渐降低。全部物种和草本植物的物种多样性在云贵高原、川桂交界、秦巴山区等山区最多(图1a、c), 而木本植物物种多样性在横断山区、云南南部、云贵高原、川桂交界、秦巴山区等山区最高(图1b)。

全部物种谱系多样性与物种多样性格局有所不同, 除了低纬度地区谱系多样性较高之外, 中高纬度地区也有较高的谱系多样性(图1d)。草本植物谱系多样性的地理格局与物种多样性格局较为相似, 在云贵高原、秦巴山区较高(图1e)。

谱系多样性与全部物种和草本植物物种多样性均呈现较强的正相关关系(图2a、c)。物种与谱系多样性关系的残差格局图显示, 对于全部物种, 残差在中高纬度地区为正值(图2b), 对于草本植物, 残差在低纬度地区为正值(图2d)。这说明, 这些地区的谱系多样性高于给定物种多样性时的预期。

### 2.2 物种多样性和谱系多样性的影响因子

一元广义线性模型模拟结果表明, 在所有环境因子中, 温度季节性是木本植物物种多样性格局的主导因子, 且其对木本植物的解释率高于草本植物(图3)。在温度季节性弱的地区, 物种多样性较高(图3)。全部物种和草本植物物种多样性格局的主导因子是末次冰期以来的气候变化速率, 且其对草本植物的解释率高于木本植物(图3)。在末次冰期以来气候变化较小的地区, 物种多样性较高(图3)。地形异质性对不同生活型物种多样性均具有显著影响, 在地形异质性较高的地区, 物种多样性较高(图3)。等级方差分离结果与一元广义线性模型拟合结果一致, 末次冰期以来的气候变化速率对全部物种、草本植物物种多样性的独立解释率和总解释率(共同解释率和独立解释率之和)最高, 温度季节性对木本植物物种多样性的总解释率最高(图4)。

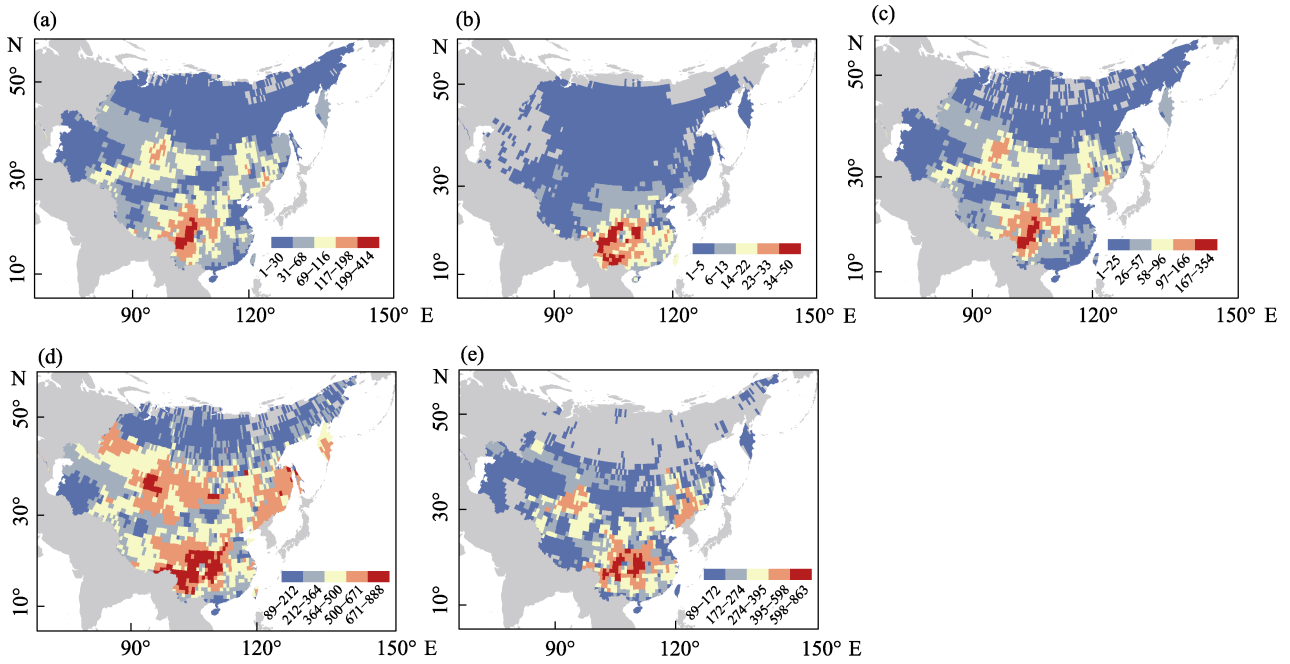


图1 欧亚大陆东部毛茛科全部物种(a)、木本植物(b)、草本植物(c)物种多样性及全部物种(d)、草本植物(e)谱系多样性格局  
 Fig. 1 Geographical patterns in the species richness of all Ranunculaceae species (a), woody species (b), and herbaceous species (c); phylogenetic diversity of all Ranunculaceae species (d) and woody species (e) in East Eurasia estimated in cyclinder grids of 100 km × 100 km

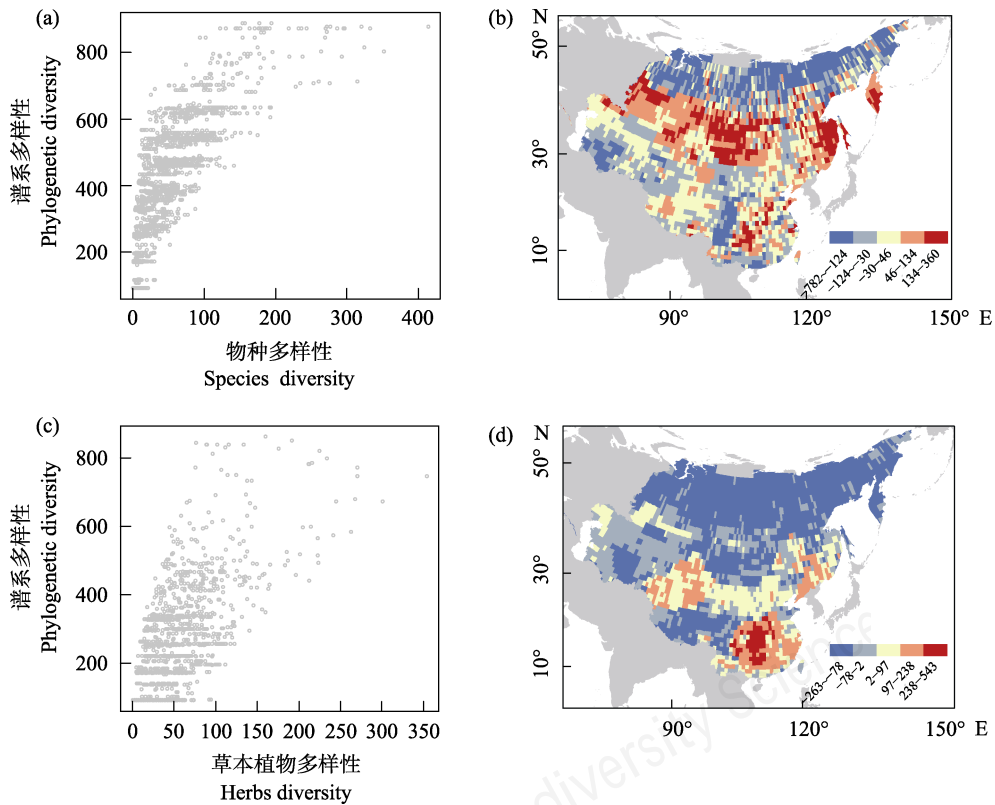


图2 欧亚大陆东部毛茛科谱系多样性与全部物种和草本植物物种多样性的关系(a, c)及残差格局图(b, d)  
 Fig. 2 The relationship between phylogenetic diversity and species diversity of all Ranunculaceae species (a) and herbaceous (c) species and their residual patterns (b, d) in East Eurasia

一元最小二乘回归模型拟合结果表明, 末次冰期以来的气候变化速率是全部物种谱系多样性格局的主导因子, 在末次冰期以来气候变化较小的地区, 谱系多样性较高(图3)。旱季降水是草本植物谱系多样性格局的主导因子, 在旱季降水较多的地区, 谱系多样性较高(图3)。等级方差分离结果与一元广义线性模型拟合结果一致, 末次冰期以来的气候变化速率对全部物种谱系多样性的独立解释率和总解释率最高, 旱季降水对草本植物谱系多样性的独立解释率最高(图4)。

### 3 讨论

#### 3.1 毛茛科物种多样性和谱系多样性格局及其影响因素

欧亚大陆东部毛茛科全部物种的物种多样性和谱系多样性均呈现明显的纬度格局(图 1a、d), 且二者呈显著正相关关系, 这与以往有关植物和两栖

类多样性的研究结果一致(Rodrigues & Gaston, 2002; Fritz & Rahbek, 2012)。末次冰期以来的气候变化是全部植物物种多样性和谱系多样性格局的主导因子, 在末次冰期以来气候变化较小的地区多样性较高, 这与以往的研究结果也是一致的(López-Pujol et al, 2011b; Antonelli et al, 2018; Muellner-Riehl et al, 2019)。与本文结果一致, 对中亚地区木本植物狭域种(Liu et al, 2019)以及欧洲乔木(Svenning & Skov, 2007)的研究均发现, 末次冰期以来的气候变化显著影响了物种多样性格局。第四纪以来冰期和间冰期的反复交替, 特别是末次冰期以来气候的剧烈变化, 使得全球很多地区的植被分布发生改变(Wang SY et al, 2017; Li et al, 2019; 邱浩杰等, 2020)。研究显示, 第四纪特别是末次冰期以来气候变化较小的地区(也即气候较稳定的地区)为物种提供了重要的避难所, 使得大量古老孑遗类群得以保存, 从而提高这些地区的谱系多样性

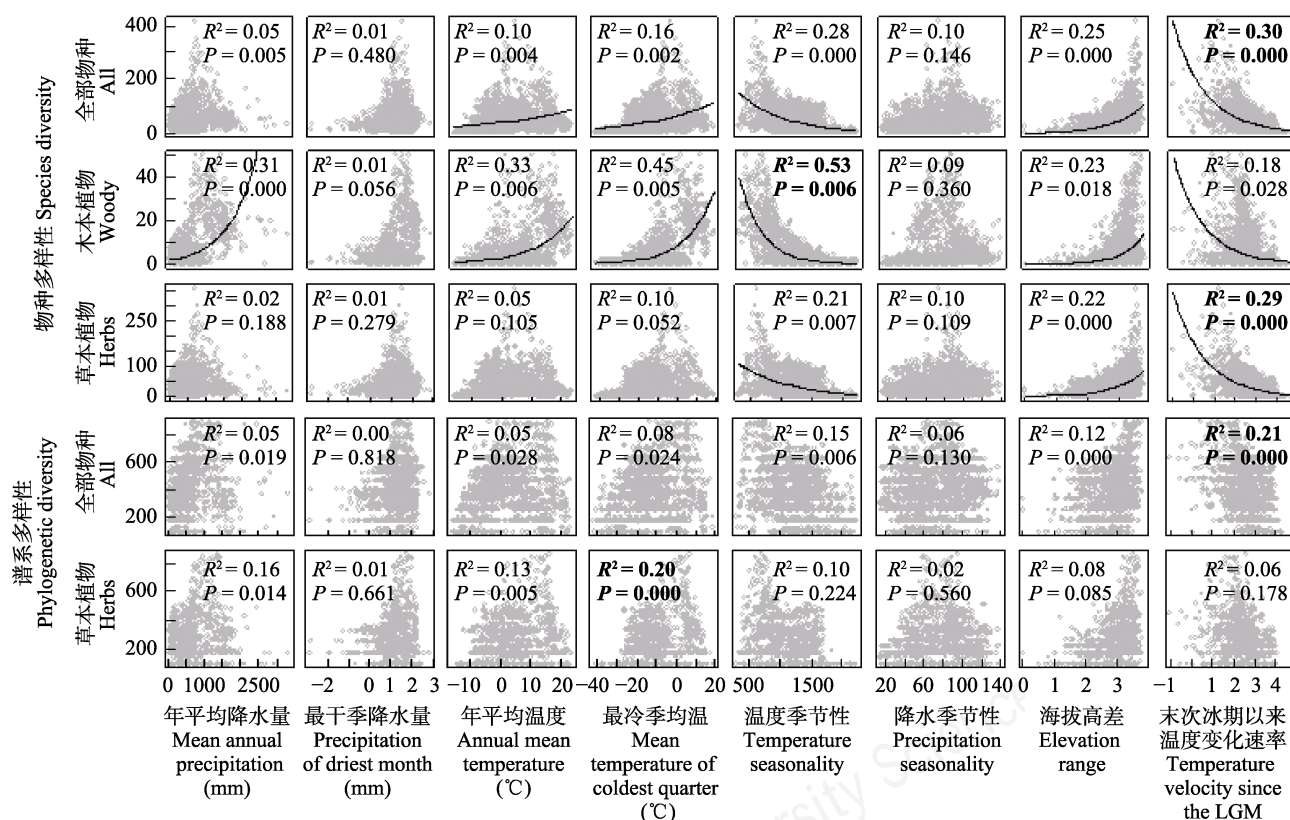


图3 欧亚大陆东部毛茛科全部物种、木本植物、草本植物物种多样性及全部物种和草本植物谱系多样性与现代气候、海拔高差和过去气候变化的关系散点图, 加粗的数值表示一行中 $R^2$ 最大的数值。

Fig. 3 The relationship between the richness of all Ranunculaceae species, woody species, and herbaceous species; and the phylogenetic diversity of all Ranunculaceae species and herbaceous species in East Eurasia and contemporary climate, elevation range, past climate change evaluated by generalized linear models, the value in bold indicates the maximum value of  $R^2$  in a row.

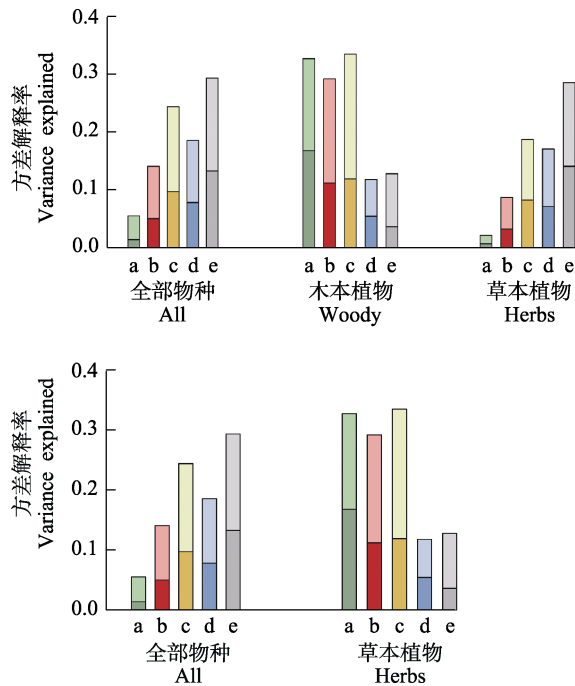


图4 现代气候、海拔高差和过去气候变化对欧亚大陆东部毛茛科全部物种、木本植物和草本植物丰富度和谱系多样性的影响。图中显示了物种多样性和各类影响因子之间的等级方差分离结果。不同柱子分别代表5个不同的解释因子，分别代表水分(a)、能量(b)、温度季节性(c)、海拔高差(d)和末次冰期以来的温度变化速率(e)。深色表示独立解释量，浅色表示共同解释量。

Fig. 4 The effects of contemporary climate, elevation range and past climate change on species richness and phylogenetic diversity of all Ranunculaceae species, woody specie, herbaceous species in East Eurasia. The figure shows the results of hierarchical partitioning between species richness and each selected dominant factor. Different charts respectively represent five different explanatory factors, namely, water (a), energy (b), temperature seasonality (c), elevation range (d) and temperature velocity since the Last Glacial Maximum (LGM) (e). The dark color means independent effect, light color means joint effects.

(Dupont-Nivet et al, 2007; Araújo & Rahbek, 2008; López-Pujol et al, 2011a; Sandel et al, 2011)。相反，在第四纪气候波动较大的地区，物种易发生局地灭绝；同时，较大的第四纪气候波动可能也使得部分类群进化较快，从而更易形成物种年轻且末端支长较短的分支(Weir et al, 2007)；这两个过程可能均使得第四纪气候变化剧烈地区的谱系多样性较低。这在一定程度上解释了毛茛科以及其他类群(如欧洲乔木, Skov & Svenning, 2004; 欧洲两栖和爬行动物, Araújo et al, 2008)物种多样性与末次冰期以来气候变化间的显著负相关关系。

此外，以往研究发现，亲缘关系相近的物种也倾向于具有相同的气候适应性，也即气候生态位的谱系保守性(Li et al, 2020)。气候变化倾向于将亲缘关系较近、生态位相似的物种筛选进入特定群落，使得气候变化较大地区的植物群落通常具有较低的谱系多样性，这也可能使得谱系多样性与末次冰期以来的气候变化幅度间呈显著负相关。在更长的地质历史时间尺度，气候变化也可能通过影响物种的分化过程而影响物种多样性格局。比如，近期研究显示，中新世以来的气候变化，特别是中新世中期以来的全球性变冷、变干趋势显著促进了壳斗科、桤木属(*Alnus*)植物类群在东亚亚热带的快速分化(Zhang et al, 2014; Xu et al, 2016)，进而提高了东亚温带和亚热带木本植物物种多样性。

本研究发现，在物种多样性和谱系多样性格局的影响因子中，温度和降水的作用不显著，这与以往的研究结果有所不同。比如，在中国，最冷季均温是影响木本植物物种多样性地理格局的主要因素(Sakai & Malla, 1981; Wang et al, 2012)，这主要是因为中国木本植物区系中含有较多的热带和亚热带植物区系成分(Fang & Yoda, 1988, 1989)，而这些植物对冬季低温非常敏感(Feldman et al, 2016)，冬季低温通过限制热带和亚热带物种向北扩散而形成了当前的多样性格局(Wang et al, 2011)。再如，水分因子对于中国蔷薇科植物的物种多样性格局也具有较强的作用。蔷薇科可能起源于东亚温带地区，由于有倾向于保留其祖先温带生态位的趋势，对寒冷的耐受性较强，因而冬季低温对其物种多样性影响较弱；与温度相比，水分因子对蔷薇科物种多样性的影响相对较强(邹东廷等, 2019)。而对毛茛科系统发育的研究显示，毛茛科起源于温带，并在北半球温带和寒温带地区广泛分布(Ziman & Keener, 1989; Tamura, 1995; Anderson et al, 2005)，对冬季低温和干旱环境具有较强的适应性，这可能部分解释了为什么冬季低温和年平均降水对毛茛科物种多样性和谱系多样性的作用均较弱。

### 3.2 不同生活型间物种多样性格局影响因子的差异

欧亚大陆东部毛茛科木本和草本植物的物种多样性格局不同：木本植物主要集中分布在低纬度地区，而草本植物分布更为广泛；在中高纬度地区，草本植物的物种多样性高于木本植物(图1b、c)。木

本植物和草本植物物种多样性格局的差异可能主要是由两类生活型不同的生活史策略和环境适应性引起的(Ferreira Ribeiro & Tabarelli, 2002)。一般来说, 草本植物的生活史比木本植物短, 因此对气候变化的敏感性比木本植物强(Francis & Currie, 1998; Smith & Beaulieu, 2009; Song et al, 2019)。

末次冰期以来的气候变化对木本植物物种多样性的影响弱于其对草本植物物种多样性的影响, 这主要是因为草本植物的世代时间通常比木本植物更短, 因而可能拥有更高的进化速率(Smith & Donoghue, 2008; Qi et al, 2014), 而这又使得草本植物拥有较快的微进化适应(Hof et al, 2011; Liu et al, 2019), 使得其适应过去气候变化的滞后时间缩短了(Smith & Donoghue, 2008; Smith & Beaulieu, 2009)。由于草本植物生活史较短, 草本植物可以快速适应新环境(Albuquerque et al, 2011; Liu et al, 2019), 因此对过去气候变化十分敏感。此外, 由于毛茛科木本植物主要分布在中国南部地区, 而这一区域在第四纪气候波动中一直是物种保存的避难所, 这可能也是末次冰期以来的气候变化对木本植物的影响弱于草本植物的原因之一。

地形异质性对木本植物和草本植物的影响都很显著。山区地形异质性和生境破碎化程度高, 复杂的生境除了为物种提供更多生态位之外, 还可以通过促进异域物种形成和生态成种过程, 促进新物种的形成(Xing & Ree, 2017)。但在两种生活型间, 地形异质性对木本植物物种多样性的影响强于其对草本植物物种多样性的影响, 这可能是由于地形异质性对于木本植物和草本植物的影响存在尺度依赖性(Hurlbert & Jetz, 2007)。草本植物由于形态低矮, 林下分布居多, 更容易受到土壤湿度、光照强度等微地形环境因素的影响, 并且与动物运输种子、人类干扰等生物因素也密切相关(Martínez, 2003; Saul-Tcherkas & Steinberger, 2011; Song et al, 2011)。虽然微地形因子在较小的空间尺度中对物种多样性具有较显著影响, 但随着空间尺度的增加, 微地形因子的作用逐渐变弱甚至被其他因子的作用所掩盖。

无论对于木本植物还是草本植物, GLMs结果都表明, 温度季节性对毛茛科物种多样性具有较强作用。在温度季节性强的地区, 平均气温在一年内

变化剧烈(Liu et al, 2019; 邹东廷等, 2019), 对植物的生理活动和生长造成影响, 从而限制植物分布和物种多样性(Jacquemyn et al, 2001; Roscher et al, 2009; Hettenbergerová et al, 2013)。

### 3.3 生物多样性热点地区分析

本研究显示, 位于中国的云贵高原、川桂交界山区、秦巴山区等山区是毛茛科物种多样性和谱系多样性的热点地区。这些结果说明, 毛茛科的多样性热点地区多集中在山区, 这与以往基于其他类群的研究结果一致(Wang QG et al, 2017; Antonelli et al, 2018; Muellner-Riehl et al, 2019)。这可能是由于这些地区巨大的生境异质性所导致。山脉的隆起会给这些地区带来复杂的地形和多样的生境, 为毛茛科植物的分布提供更加多样的生存环境, 从而容纳更多的物种共存(López-Pujol et al, 2011b; Antonelli et al, 2018; 邹东廷等, 2019)。同时, 复杂地形导致的较高的物种分化速率可能也是该地区形成毛茛科生物多样性热点的原因之一。











以往的研究表明, 物种多样性、谱系多样性的热点地区可能表现出不同的空间分布特征(Tucker & Cadotte, 2013)。在确定保护优先区时, 为了保护生物多样性的不同维度, 不应只考虑物种多样性, 也要考虑谱系多样性(Kareiva & Marvier, 2003; Zhang et al, 2015)。根据谱系多样性格局以及物种多样性和谱系多样性关系的残差图可知, 对于毛茛科全部物种而言, 中高纬度地区的谱系多样性较高, 残差也较高, 说明这些地区的谱系多样性高于具有相同物种数的其他地区。这可能在一定程度上说明, 这些地区保存了毛茛科物种独特的进化历史(Kareiva & Marvier, 2003)。一旦这些进化历史丢失, 将会造成某些独立支系的消失, 在生物多样性保护方面造成巨大损失(Faith, 1992)。化石和分子谱系研究显示, 毛茛科起源于白垩纪的温带地区(Tamura, 1995; Ziman & Keener, 1989), 后在欧亚大陆东部中高纬度的亚洲温带地区快速分化并向周边扩散。因此, 欧亚大陆中高纬度地区可能是毛茛科的古热点地区(Cai et al, 2021), 这一地区的毛茛科物种应在该科物种的保护规划中得到重视。

对于草本植物而言, 低纬度地区的谱系多样性较高, 残差也比较高, 这与物种多样性格局较为相似。具体而言, 草本植物谱系多样性高的地区多集

中在山区。在地质历史进程中, 山脉隆起带来的复杂地形除了提供多种生境外, 更促进了物种快速分化并改变了群落物种组成(Chaieb et al, 2019), 从而表现出更高的谱系多样性。

欧亚大陆东部毛茛科植物物种多样性、谱系多样性均呈明显的纬度梯度格局, 由南向北逐渐降低, 在山区具有较高的多样性。毛茛科植物物种和谱系多样性受现代气候、地形异质性和末次冰期以来的气候变化影响, 但不同影响因子的相对作用在物种和谱系多样性之间以及在不同生活型之间差异显著。在所有因子中, 末次冰期以来的气候变化对欧亚东部毛茛科植物物种和谱系多样性的影响最强, 且对草本植物多样性的影响大于木本植物; 现代气候对木本植物分布的影响大于草本植物。地形异质性对不同生活型物种多样性均具有显著影响。我们发现, 在中高纬度地区, 毛茛科的谱系多样性高于具有相同物种数的其他地区, 说明这些地区保存了毛茛科物种独特的进化历史。为保护毛茛科的进化历史, 这些地区在该科的保护规划中应得到重视。

## ORCID

陈永生  <https://orcid.org/0000-0001-5835-8249>  
 Denis Sandanov  <https://orcid.org/0000-0002-8504-3485>  
 吕童  <https://orcid.org/0000-0002-5925-0608>  
 苏香燕  <https://orcid.org/0000-0003-0093-077X>  
 刘云鹏  <https://orcid.org/0000-0001-6188-3511>  
 王庆刚  <https://orcid.org/0000-0002-3975-1560>  
 Viktor Chepinoga  <https://orcid.org/0000-0003-3809-7453>  
 Sergey Dudov  <https://orcid.org/0000-0003-1512-0956>  
 王伟  <https://orcid.org/0000-0001-6901-6375>  
 王志恒  <https://orcid.org/0000-0003-0808-7780>

## 参考文献

- Affenzeller M, Kadereit JW, Comes HP (2018) Parallel bursts of recent and rapid radiation in the Mediterranean and Eritreo-Arabian biodiversity hotspots as revealed by *Globularia* and *Campylanthus* (Plantaginaceae). *Journal of Biogeography*, 45, 552–566.
- Albuquerque FS, Olalla-Tárraga MÁ, Montoya D, Rodríguez MÁ (2011) Environmental determinants of woody and herb plant species richness patterns in Great Britain. *Écoscience*, 18, 394–401.
- Anderson CL, Bremer K, Friis EM (2005) Dating phylogenetically basal eudicots using *rbcL* sequences and multiple fossil reference points. *American Journal of Botany*, 92, 1737–1748.
- Antonelli A, Kissling WD, Flantua SGA, Bermúdez MA, Mulch A, Muellner-Riehl AN, Kreft H, Linder HP, Badgley C, Fjeldsâ J, Fritz SA, Rahbek C, Herman F, Hooghiemstra H, Hoorn C (2018) Geological and climatic influences on mountain biodiversity. *Nature Geoscience*, 11, 718–725.
- Araújo MB, Nogués-Bravo D, Diniz-Filho JAF, Haywood AM, Valdes PJ, Rahbek C (2008) Quaternary climate changes explain diversity among reptiles and amphibians. *Ecography*, 31, 8–15.
- Bao JH, Hong Y, Li XX, Jia JY, Yang HS, Ao WLJ (2018) Wild Mongolian medicine resources and utilization of Ranunculaceae in Horqin sandy land. *Lishizhen Medicine and Materia Medica Research*, 29, 699–701. (in Chinese) [包金花, 红艳, 李旭新, 贾俊英, 杨恒山, 奥·乌力吉 (2018) 科尔沁沙地毛茛科野生蒙药植物资源及其利用. *时珍国医国药*, 29, 699–701.]
- Cai HY, Lyu LS, Shrestha N, Tang ZY, Su XY, Xu XT, Dimitrov D, Wang ZH (2021) Geographical patterns in phylogenetic diversity of Chinese woody plants and its application for conservation planning. *Diversity and Distributions*, 27, 179–194.
- Cavender-Bares J, Cortes P, Rambal S, Joffre R, Miles B, Rocheteau A (2005) Summer and winter sensitivity of leaves and xylem to minimum freezing temperatures: A comparison of co-occurring Mediterranean oaks that differ in leaf lifespan. *New Phytologist*, 168, 597–612.
- Chaboureau AC, Sepulchre P, Donnadieu Y, Franc A (2014) Tectonic-driven climate change and the diversification of angiosperms. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 111, 14066–14070.
- Chanderbali AS, Berger BA, Howarth DG, Soltis PS, Soltis DE (2016) Evolving ideas on the origin and evolution of flowers: New perspectives in the genomic era. *Genetics*, 202, 1255–1265.
- Chaieb G, Abdelly C, Michalet R (2019) Interactive effects of climate and topography on soil salinity and vegetation zonation in North African continental saline depressions. *Journal of Vegetation Science*, 30, 312–321.
- Chen ZD, Li DZ (2018) Phylogenetic diversity and biodiversity conservation. *Kexue*, 70, 22–25. (in Chinese) [陈之端, 李德铎 (2018) 系统发育多样性和生物多样性保护. *科学*, 70, 22–25.]
- Clifford P, Richardson S, Hémon D (1989) Assessing the significance of the correlation between two spatial processes. *Biometrics*, 45, 123–134.
- Colwell RK, Lees DC (2000) The mid-domain effect: Geometric constraints on the geography of species richness. *Trends in Ecology and Evolution*, 15, 70–76.
- Coiffard C, Gomez B, Daviero-Gomez V, Dilcher DL (2012) Rise to dominance of angiosperm pioneers in European Cretaceous environments. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 109, 20955–20959.
- Currie DJ (2001) Projected effects of climate change on patterns of vertebrate and tree species richness in the conterminous United States. *Ecosystems*, 4, 216–225.

- Dupont-Nivet G, Krijgsman W, Langereis CG, Abels HA, Dai S, Fang X (2007) Tibetan Plateau aridification linked to global cooling at the Eocene-Oligocene transition. *Nature*, 445, 635–638.
- Faith DP (1992) Systematics and conservation: On predicting the feature diversity of subsets of taxa. *Cladistics*, 8, 361–373.
- Faith DP (1994) Phylogenetic pattern and the quantification of organismal biodiversity. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B, Biological Sciences*, 345, 45–58.
- Faith DP (2013) Biodiversity and evolutionary history: Useful extensions of the PD phylogenetic diversity assessment framework. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1289, 69–89.
- Faith DP (2016) The PD phylogenetic diversity framework: Linking evolutionary history to feature diversity for biodiversity conservation. In: *Biodiversity Conservation and Phylogenetic Systematics* (eds Pellens R, Grandcolas P). Springer, Cham.
- Fang JY, Yoda K (1988) Climate and vegetation in China (I). Changes in the altitudinal lapse rate of temperature and distribution of sea level temperature. *Ecological Research*, 3, 37–51.
- Fang JY, Yoda K (1989) Climate and vegetation in China (II). Distribution of main vegetation types and thermal climate. *Ecological Research*, 4, 71–83.
- Feldman D, Ruisa S, Rubauskis E, Kaufman E (2016) Winter hardiness of sour cherries influenced by cultivar and soil moisture treatment. *Acta Horticulturae*, 1130, 111–116.
- Ferreira Ribeiro L, Tabarelli M (2002) A structural gradient in Cerrado vegetation of Brazil: Changes in woody plant density, species richness, life history and plant composition. *Journal of Tropical Ecology*, 18, 775–794.
- Fleishman E, Fay JP, Murphy DD (2000) Upsides and downsides: Contrasting topographic gradients in species richness and associated scenarios for climate change. *Journal of Biogeography*, 27, 1209–1219.
- Francis AP, Currie DJ (1998) Global patterns of tree species richness in moist forests: Another look. *Oikos*, 81, 598–602.
- Fritz SA, Rahbek C (2012) Global patterns of amphibian phylogenetic diversity. *Journal of Biogeography*, 39, 1373–1382.
- Gebrehiwot K, Demissew S, Woldu Z, Fekadu M, Desalegn T, Teferi E (2019) Elevational changes in vascular plants richness, diversity, and distribution pattern in Abune Yosef Mountain range, Northern Ethiopia. *Plant Diversity*, 41, 220–228.
- Hettenbergerová E, Hájek M, Zelený D, Jiroušková J, Mikulášková E (2013) Changes in species richness and species composition of vascular plants and bryophytes along a moisture gradient. *Preslia*, 85, 369–388.
- Hof C, Levinsky I, Araújo MB, Rahbek C (2011) Rethinking species ability to cope with rapid climate change. *Global Change Biology*, 17, 2987–2990.
- Huang J, Yang LQ, Yu Y, Liu YM, Xie DF, Li J, He XJ, Zhou SD (2018) Molecular phylogenetics and historical biogeography of the tribe Liliae (Liliaceae): Bi-directional dispersal between biodiversity hotspots in Eurasia. *Annals of Botany*, 122, 1245–1262.
- Huang YJ, Jacques FMB, Su T, Ferguson DK, Tang H, Chen WY, Zhou ZK (2015) Distribution of Cenozoic plant relicts in China explained by drought in dry season. *Scientific Reports*, 5, 14212.
- Hurlbert AH, Jetz W (2007) Species richness, hotspots, and the scale dependence of range maps in ecology and conservation. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 104, 13384–13389.
- Jacquemyn H, Butaye J, Hermy M (2001) Forest plant species richness in small, fragmented mixed deciduous forest patches: The role of area, time and dispersal limitation. *Journal of Biogeography*, 28, 801–812.
- Jetz W, Thomas GH, Joy JB, Hartmann K, Mooers AO (2012) The global diversity of birds in space and time. *Nature*, 491, 444–448.
- Jones HP, Barber NA, Gibson DJ (2019) Is phylogenetic and functional trait diversity a driver or a consequence of grassland community assembly? *Journal of Ecology*, 107, 2027–2032.
- Kareiva P, Marvier M (2003) Conserving biodiversity coldspots: Recent calls to direct conservation funding to the world biodiversity hotspots may be bad investment advice. *American Scientist*, 91, 344–351.
- Kerr JT (2001) Butterfly species richness patterns in Canada: Energy, heterogeneity, and the potential consequences of climate change. *Ecology and Society*, 5, art10.
- Kinlock NL, Prowant L, Herstoff EM, Foley CM, Akin-Fajiye M, Bender N, Umarani M, Ryu HY, Şen B, Gurevitch J (2018) Explaining global variation in the latitudinal diversity gradient: Meta-analysis confirms known patterns and uncovers new ones. *Global Ecology and Biogeography*, 27, 125–141.
- Kong HH, Zhang Y, Hong Y, Barker MS (2017) Multilocus phylogenetic reconstruction informing polyploid relationships of *Aconitum* subgenus *Lycotium* (Ranunculaceae) in China. *Plant Systematics and Evolution*, 303, 727–744.
- Li FR, Peng SL, Chen BM, Hou YP (2010) A meta-analysis of the responses of woody and herbaceous plants to elevated ultraviolet-B radiation. *Acta Oecologica*, 36, 1–9.
- Li M, He J, Zhao Z, Lyu R, Yao M, Cheng J, Xie L (2020) Predictive modelling of the distribution of *Clematis* sect. *Fruticella* s. str. under climate change reveals a range expansion during the Last Glacial Maximum. *PeerJ*, 8, 8729.
- Li MY, Zhang SR, Xu QH, Xiao JL, Wen RL (2019) Spatial patterns of vegetation and climate in the North China Plain

- during the Last Glacial Maximum and Holocene climatic optimum. *Science China Earth Sciences*, 62, 1279–1287.
- Liu QF, Liu Y, Sun XL, Zhang XF, Kang SRL, Ding Y, Zhang Q, Niu JM (2015) The explanation of climatic hypotheses to community species diversity patterns in Inner Mongolia grasslands. *Biodiversity Science*, 23, 463–470. (in Chinese with English abstract) [刘庆福, 刘洋, 孙小丽, 张雪峰, 康萨如拉, 丁勇, 张庆, 牛建明 (2015) 气候假说对内蒙古草原群落物种多样性格局的解释. *生物多样性*, 23, 463–470.]
- Liu YP, Su XY, Shrestha N, Xu XT, Wang SY, Li YQ, Wang QG, Sandanov D, Wang ZH (2019) Effects of contemporary environment and Quaternary climate change on drylands plant diversity differ between growth forms. *Ecography*, 42, 334–345.
- Loarie SR, Duffy PB, Hamilton H, Asner GP, Field CB, Ackerly DD (2009) The velocity of climate change. *Nature*, 462, 1052–1055.
- López-Pujol J, Zhang FM, Sun HQ, Ying TS, Ge S (2011a) Centres of plant endemism in China: Places for survival or for speciation? *Journal of Biogeography*, 38, 1267–1280.
- López-Pujol J, Zhang FM, Sun HQ, Ying TS, Ge S (2011b) Mountains of Southern China as “plant museums” and “plant cradles”: Evolutionary and conservation insights. *Mountain Research and Development*, 31, 261–269.
- Lu LM, Mao LF, Yang T, Ye JF, Liu B, Li HL, Sun M, Miller JT, Mathews S, Hu HH, Niu YT, Peng DX, Chen YH, Smith SA, Chen M, Xiang KL, Le CT, Dang VC, Lu AM, Soltis PS, Soltis DE, Li JH, Chen ZD (2018) Evolutionary history of the angiosperm flora of China. *Nature*, 554, 234–238.
- Mac Nally R (2000) Regression and model-building in conservation biology, biogeography and ecology: The distinction between and reconciliation of ‘predictive’ and ‘explanatory’ models. *Biodiversity and Conservation*, 9, 655–671.
- Manafzadeh S, Staedler YM, Conti E (2017) Visions of the past and dreams of the future in the Orient: The Irano-Turanian region from classical botany to evolutionary studies. *Biological Reviews*, 92, 1365–1388.
- Manish K, Pandit MK, Telwala Y, Nautiyal DC, Koh LP, Tiwari S (2017) Elevational plant species richness patterns and their drivers across non-endemics, endemics and growth forms in the Eastern Himalaya. *Journal of Plant Research*, 130, 829–844.
- Martínez ML (2003) Facilitation of seedling establishment by an endemic shrub in tropical coastal sand dunes. *Plant Ecology*, 168, 333–345.
- Massad TJ (2013) Ontogenetic differences of herbivory on woody and herbaceous plants: A meta-analysis demonstrating unique effects of herbivory on the young and the old, the slow and the fast. *Oecologia*, 172, 1–10.
- Miller JT, Jolley-Rogers G, Mishler BD, Thornhill AH (2018) Phylogenetic diversity is a better measure of biodiversity than taxon counting. *Journal of Systematics and Evolution*, 56, 663–667.
- Mishler BD, Guralnick R, Soltis PS, Smith SA, Soltis DE, Barve N, Allen JM, Laffan SW (2020) Spatial phylogenetics of the North American flora. *Journal of Systematics and Evolution*, 58, 393–405.
- Morales CG, Pino MT, del Pozo A (2013) Phenological and physiological responses to drought stress and subsequent rehydration cycles in two raspberry cultivars. *Scientia Horticulturae*, 162, 234–241.
- Muellner-Riehl AN, Schnitzler J, Kissling WD, Mosbrugger V, Rijdsdijk KF, Seijmonsbergen AC, Versteegh H, Favre A (2019) Origins of global mountain plant biodiversity: Testing the ‘mountain-geobiodiversity hypothesis’. *Journal of Biogeography*, 46, 2826–2838.
- O’Brien EM (1993) Climatic gradients in woody plant species richness: Towards an explanation based on an analysis of southern Africa’s woody flora. *Journal of Biogeography*, 20, 181–198.
- Pretzsch H (2002) A unified law of spatial allometry for woody and herbaceous plants. *Plant Biology*, 4, 159–166.
- Qi W, Bu HY, Liu K, Li WJ, Knops JMH, Wang JH, Li WL, Du GZ (2014) Biological traits are correlated with elevational distribution range of eastern Tibetan herbaceous species. *Plant Ecology*, 215, 1187–1198.
- Qian H (2002) A comparison of the taxonomic richness of temperate plants in East Asia and North America. *American Journal of Botany*, 89, 1818–1825.
- Qian H, Jin Y, Ricklefs RE (2017) Phylogenetic diversity anomaly in angiosperms between eastern Asia and eastern North America. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 114, 11452–11457.
- Qian H, Ricklefs RE (2000) Large-scale processes and the Asian bias in species diversity of temperate plants. *Nature*, 407, 180–182.
- Qiu HJ, Sun JJ, Xu D, Jiao JJ, Xue M, Yuan WG, Shen AH, Jiang B, Li S (2020) The distribution dynamics of *Ormosia mangrove* under different climate change scenarios since the Last Glacial Maximum. *Acta Ecologica Sinica*, 40, 3016–3026. (in Chinese with English abstract) [邱浩杰, 孙杰杰, 徐达, 焦洁洁, 薛敏, 袁位高, 沈爱华, 江波, 李胜 (2020) 末次盛冰期以来红豆树在不同气候变化情景下的分布动态. *生态学报*, 40, 3016–3026.]
- Rabosky DL (2020) Speciation rate and the diversity of fishes in freshwaters and the oceans. *Journal of Biogeography*, 47, 1207–1217.
- Rodrigues ASL, Gaston KJ (2002) Maximising phylogenetic diversity in the selection of networks of conservation areas. *Biological Conservation*, 105, 103–111.
- Roscher C, Beßler H, Oelmann Y, Engels C, Wilcke W, Schulze ED (2009) Resources, recruitment limitation and invader species identity determine pattern of spontaneous invasion in experimental grasslands. *Journal of Ecology*, 97,

- 32–47.
- Sakai A, Malla SB (1981) Winter hardiness of tree species at high altitudes in the east Himalaya, Nepal. *Ecology*, 62, 1288–1298.
- Salinas MJ, Casas JJ (2007) Riparian vegetation of two semi-arid Mediterranean rivers: Basin-scale responses of woody and herbaceous plants to environmental gradients. *Wetlands*, 27, 831–845.
- Sandel B, Arge L, Dalsgaard B, Davies RG, Gaston KJ, Sutherland WJ, Svenning JC (2011) The influence of late quaternary climate-change velocity on species endemism. *Science*, 334, 660–664.
- Saul-Tcherkas V, Steinberger Y (2011) Soil microbial diversity in the vicinity of a Negev desert shrub—*Reaumuria negevensis*. *Microbial Ecology*, 61, 64–81.
- Schipper J, Chanson JS, Chiozza F, Cox NA, Hoffmann M, Katariya V, Lamoreux J, Rodrigues ASL, Stuart SN, Temple HJ, Baillie J, Boitani L, and other 117 authors (2008) The status of the world's land and marine mammals: Diversity, threat, and knowledge. *Science*, 322, 225–230.
- Skov F, Svenning JC (2004) Potential Impact of Climatic Change on the Distribution of Forest Herbs in Europe. *Ecography*, 27, 366–380.
- Slezák M, Axmanová I (2016) Patterns of plant species richness and composition in deciduous oak forests in relation to environmental drivers. *Community Ecology*, 17, 61–70.
- Smith SA, Beaulieu JM (2009) Life history influences rates of climatic niche evolution in flowering plants. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 276, 4345–4352.
- Smith SA, Donoghue MJ (2008) Rates of molecular evolution are linked to life history in flowering plants. *Science*, 322, 86–89.
- Song B, Sun L, Lev-Yadun S, Moles AT, Zhang S, Jiang XL, Gao YQ, Xu Q, Sun H (2019) Plants are more likely to be spiny at mid-elevations in the Qinghai-Tibetan Plateau, south-western China. *Journal of Biogeography*, 47, 250–260.
- Song YY, Zhou CB, Zhang WH (2011) Vegetation coverage, species richness, and dune stability in the southern part of Gurbantünggüet Desert. *Ecological Research*, 26, 79–86.
- Sramkó G, Laczkó L, Volkova PA, Bateman RM, Mlinarec J (2019) Evolutionary history of the *Pasque-flowers* (*Pulsatilla*, Ranunculaceae): Molecular phylogenetics, systematics and rDNA evolution. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 135, 45–61.
- Stein A, Kreft H (2015) Terminology and quantification of environmental heterogeneity in species-richness research. *Biological Reviews*, 90, 815–836.
- Steinberg SL, van Bavel CHM, McFarland MJ (1990) Improved sap flow gauge for woody and herbaceous plants. *Agronomy Journal*, 82, 851–854.
- Stuart-Smith RD, Bates AE, Lefcheck JS, Duffy JE, Baker SC, Thomson RJ, Stuart-Smith JF, Hill NA, Kininmonth SJ, Airoldi L, Becerro MA, Campbell SJ, Dawson TP, Navarrete SA, Soler GA, Strain EMA, Willis TJ, Edgar GJ (2013) Integrating abundance and functional traits reveals new global hotspots of fish diversity. *Nature*, 501, 539–542.
- Svenning JC, Skov F (2007) Ice age legacies in the geographical distribution of tree species richness in Europe. *Global Ecology and Biogeography*, 16, 234–245.
- Tang CQ, Matsui T, Ohashi H, Dong YF, Momohara A, Herrando-Moraira S, Qian SH, Yang YC, Ohsawa M, Luu HT, Grote PJ, Krestov PV, LePage B, Werger M, Robertson K, Hobohm C, Wang CY, Peng MC, Chen X, Wang HC, Su WH, Zhou R, Li SF, He LY, Yan K, Zhu MY, Hu J, Yang RH, Li WJ, Tomita M, Wu ZL, Yan HZ, Zhang GF, He H, Yi SR, Gong HD, Song K, Song D, Li XS, Zhang ZY, Han PB, Shen LQ, Huang DS, Luo K, López-Pujol J (2018) Identifying long-term stable refugia for relict plant species in East Asia. *Nature Communications*, 9, 4488.
- Tamura M (1995) Angiospermae : Ordnung Ranunculales Fam. Ranunculaceae, Die Natürlichen. Pflanzenfamilien, 17, 89–105.
- Tsirogiannis C, Sandel B (2016) PhyloMeasures: A package for computing phylogenetic biodiversity measures and their statistical moments. *Ecography*, 39, 709–714.
- Tucker CM, Cadotte MW (2013) Unifying measures of biodiversity: Understanding when richness and phylogenetic diversity should be congruent. *Diversity and Distributions*, 19, 845–854.
- Villéger S, Maire E, Leprieur F, Vila M (2017) On the risks of using dendrograms to measure functional diversity and multidimensional spaces to measure phylogenetic diversity: A comment on Sobral et al. (2016). *Ecology Letters*, 20, 554–557.
- Wang QG, Su XY, Shrestha N, Liu YP, Wang SY, Xu XT, Wang ZH (2017) Historical factors shaped species diversity and composition of *Salix* in eastern Asia. *Scientific Reports*, 7, 42038.
- Wang SY, Xu XT, Shrestha N, Zimmermann NE, Tang ZY, Wang ZH (2017) Response of spatial vegetation distribution in China to climate changes since the Last Glacial Maximum (LGM). *PLoS ONE*, 12, e0175742.
- Wang W, Lin L, Xiang XG, Ortiz R del C, Liu Y, Xiang KL, Yu SX, Xing YW, Chen ZD (2016) The rise of angiosperm-dominated herbaceous floras: Insights from Ranunculaceae. *Scientific Reports*, 6, 27259.
- Wang ZH, Fang JY, Tang ZY, Lin X (2011) Patterns, determinants and models of woody plant diversity in China. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 278, 2122–2132.
- Wang ZH, Fang JY, Tang ZY, Lin X (2012) Relative role of contemporary environment versus history in shaping diversity patterns of China's woody plants. *Ecography*, 35, 1124–1133.

- Wang ZH, Tang ZY, Fang JY (2009) The species-energy hypothesis as a mechanism for species richness patterns. *Biodiversity Science*, 17, 613–624. (in Chinese with English abstract) [王志恒, 唐志尧, 方精云 (2009) 物种多样性地理格局的能量假说. *生物多样性*, 17, 613–624.]
- Watanabe S, Hajima T, Sudo K, Nagashima T, Takemura T, Okajima H, Nozawa T, Kawase H, Abe M, Yokohata T, Ise T, Sato H, Kato E, Takata K, Emori S, Kawamiya M (2011) MIROC-ESM 2010: Model description and basic results of CMIP<sub>5</sub>-20c3m experiments. *Geoscientific Model Development*, 4, 845–872.
- Weiser MD, Enquist BJ, Boyle B, Killeen TJ, Jørgensen PM, Fonseca G, Jennings MD, Kerkhoff AJ, Lacher TE, Monteagudo A, Vargas MPN, Phillips OL, Swenson NG (2007) Latitudinal patterns of range size and species richness of New World woody plants. *Global Ecology and Biogeography*, 16, 679–688.
- Xing YW, 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 J, Jiang XL, Deng M, Westwood M, Song YG, Zheng SS (2016) Conservation genetics of rare trees restricted to subtropical montane cloud forests in southern China: A case study from *Quercus arbutifolia* (Fagaceae). *Tree Genetics and Genomes*, 12, 90.
- Zhang ZJ, He JS, Li JS, Tang ZY (2015) Distribution and conservation of threatened plants in China. *Biological Conservation*, 192, 454–460.
- Zhang ZS, Ramstein G, Schuster M, Li C, Contoux C, Yan Q (2014) Aridification of the Sahara Desert caused by Tethys Sea shrinkage during the Late Miocene. *Nature*, 513, 401–404.
- Zhou NF, Zhang JP, Liu H, Zha WW, Pei D (2018) New protocols for paraffin sections of heterogeneous tissues of woody plants. *Chinese Bulletin of Botany*, 53, 653–660. (in Chinese with English abstract) [周乃富, 张俊佩, 刘昊, 查巍巍, 裴东 (2018) 木本植物非均质化组织石蜡切片制作方法. *植物学报*, 53, 653–660.]
- Zhu GL, Li J, Wei XH, He NP (2017) Longitudinal patterns of productivity and plant diversity in Tibetan alpine grasslands. *Journal of Natural Resources*, 32, 210–222. (in Chinese with English abstract) [朱桂丽, 李杰, 魏学红, 何念鹏 (2017) 青藏高原高寒草地植被生产力与生物多样性的经度格局. *自然资源学报*, 32, 210–222.]
- Zhu H (2017) A biogeographical study on tropical flora of Southern China. *Ecology and Evolution*, 7, 10398–10408.
- Zhu H, Cao M, Hu HB (2006) Geological history, flora, and vegetation of Xishuangbanna, southern Yunnan, China. *Biotropica*, 38, 310–317.
- Zhu ZX, Nizamani MM, Sahu SK, Kunasingam A, Wang HF (2019) Tree abundance, richness, and phylogenetic diversity along an elevation gradient in the tropical forest of Diaoluo Mountain in Hainan, China. *Acta Oecologica*, 101, 103481.
- Ziman SN, Keener CS (1989) A geographical analysis of the family Ranunculaceae. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 76, 1012–1049.
- Zou DT, Wang QG, Luo A, Wang ZH (2019) Species richness patterns and resource plant conservation assessments of Rosaceae in China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 43, 1–15. (in Chinese with English abstract) [邹东廷, 王庆刚, 罗奥, 王志恒 (2019) 中国蔷薇科植物多样性格局及其资源植物保护现状. *植物生态学报*, 43, 1–15.]
- Zu KL, Luo A, Shrestha N, Liu B, Wang ZH, Zhu XY (2019) Altitudinal biodiversity patterns of seed plants along Gongga Mountain in the southeastern Qinghai-Tibetan Plateau. *Ecology and Evolution*, 9, 9586–9596.

(责任编辑: 星耀武 责任编辑: 黄祥忠)

## 附录 Supplementary Material

### 附录1 物种分布记录数据来源

Appendix 1 Data sources of species distribution records

<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2020246-1.pdf>

•研究报告•

# 不同生活型被子植物功能性状与基因组大小的关系

邵晨<sup>1</sup>, 李耀琪<sup>2</sup>, 罗奥<sup>2</sup>, 王志恒<sup>2</sup>, 席祯翔<sup>1</sup>, 刘建全<sup>1</sup>, 徐晓婷<sup>1\*</sup>

1. 四川大学生命科学学院, 生物资源与生态环境教育部重点实验室, 成都 610065; 2. 北京大学生态研究中心, 北京大学城市与环境学院, 北京大学地表过程分析与模拟教育部重点实验室, 北京 100871

**摘要:** 基因组大小在被子植物物种之间存在着巨大的变异, 但目前对不同生活型被子植物功能性状与基因组大小的关系缺乏统一的认识。本研究基于被子植物245科2,226属11,215个物种的基因组大小数据, 探讨了不同生活型物种种子重量、最大植株高度和叶片氮、磷含量4个功能性状与基因组大小之间的关系。结果表明, 被子植物最大植株高度和种子重量与基因组大小间的关系在草本和木本植物中存在显著差异。草本植物最大植株高度与基因组大小的关系不显著, 但种子重量与其呈极显著的正相关关系。木本植物最大植株高度与基因组大小显著负相关, 但种子重量与其关系不显著。木本植物叶片氮含量与基因组大小呈显著正相关, 但其他生活型植物的叶片氮、磷含量与基因组大小均无显著相关性。本研究表明被子植物功能性状与基因组大小的相关性在不同生活型间存在差异, 这为深入研究植物多种功能性状和植物生活型与基因组大小的权衡关系在植物演化和生态适应中的作用提供了重要依据。

**关键词:** 基因组大小; 生活型; 叶片氮含量; 叶片磷含量; 植物功能性状; 种子重量; 最大植株高度

邵晨, 李耀琪, 罗奥, 王志恒, 席祯翔, 刘建全, 徐晓婷 (2021) 不同生活型被子植物功能性状与基因组大小的关系. 生物多样性, 29, 575–585. doi: 10.17520/biods.2020450.

Shao C, Li YQ, Luo A, Wang ZH, Xi ZX, Liu JQ, Xu XT (2021) Relationship between functional traits and genome size variation of angiosperm with different life forms. Biodiversity Science, 29, 575–585. doi: 10.17520/biods.2020450.

## Relationship between functional traits and genome size variation of angiosperms with different life forms

Chen Shao<sup>1</sup>, Yaoqi Li<sup>2</sup>, Ao Luo<sup>2</sup>, Zhiheng Wang<sup>2</sup>, Zhenxiang Xi<sup>1</sup>, Jianquan Liu<sup>1</sup>, Xiaoting Xu<sup>1\*</sup>

1 Key Laboratory for Bio-resources and Eco-environment of Ministry of Education, College of Life Sciences, Sichuan University, Chengdu 610065

2 Institute of Ecology and Key Laboratory for Earth Surface Processes of the Ministry of Education, College of Urban and Environmental Sciences, Peking University, Beijing 100871

### ABSTRACT

**Aims:** The genome size between species, especially in angiosperms, can be extremely diverse. Here, we compiled genome size data for 11,215 angiosperm species from 2,226 genera and 245 families to explore the relationships between four functional traits (i.e. seed mass, maximum plant height, leaf nitrogen and phosphorus concentrations) with genome size in angiosperms from different life forms (i.e. annual herbs, perennial herbs, and woody plants).

**Method:** We used the 1C-value of DNA content as a measurement for genome size. Genome sizes were obtained from the latest version of Kew Plant DNA C-values Database and Genome Size in Asteraceae Database (GSAD). We also complemented our taxon sampling with data from the literature over the past 10 years. We obtained life form and functional trait from *Flora of China*, *Flora of North America* and the Seed Information Database (SID). We used the most recent updated time-calibrated phylogeny published by Smith and Brown in 2018, and pruned it to the 6,612 species from our species list. We used two indices (i.e. Blomberg's  $K$  and Pagel's  $\lambda$ ) to test for the presence of a phylogenetic signal for the evolution of angiosperm genome size. We performed a standardized major axes (SMA) Model II and focused on the relationships between genome size and the four functional traits. We also conducted a principal components analysis (PCA) to explore trade-offs between functional traits and genome size in angiosperms

收稿日期: 2020-12-05; 接受日期: 2021-02-03

基金项目: 国家自然科学基金(31770566)和国家重点研发计划(2017YFC0505203)

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

with different life forms.

**Results:** The genome size for most angiosperms was small and few species had large genomes. The median value of angiosperm genome size was 1.58 pg with perennial herbs having the largest median genome size (2.5 pg), followed by annual herbs (1.55 pg), and then woody species (1.14 pg). Variation of the genome size was greatest in perennial herbs distributed over a wider range than woody species and then annual herbs. Tests for phylogenetic signals with genome size indicated that evolution was non-random. The value for Blomberg's  $K$  was 0.031 ( $P < 0.001$ ) and the value for Pagel's  $\lambda$  was 0.943 ( $P < 0.001$ ). There was also a significant difference between functional traits and genome size among the three different life forms. Our results from the standardized major axes regression found that there was a significant relationship between seed mass with genome size in herbs but not woody plants. However, the relationship of maximum plant height was significant with genome size in woody plants but not herbs. There were no significant correlations between leaf nitrogen or phosphorus concentration with genome size except for leaf nitrogen concentration in woody plants. When looking at the relationship between four functional traits with genome size, we found a negative correlation between seed mass and maximum plant height with genome size, and saw no significant correlation with leaf nitrogen or phosphorus concentration which is consistent with the SMA results.

**Conclusion:** Our study highlights that the correlation between functional traits and genome size vary between herbaceous and woody species and suggests that trade-offs between genome size, life forms and functional traits might play an essential role in ecological adaptation and evolution of angiosperms.

**Key words:** genome size; life forms; leaf nitrogen concentrations; leaf phosphorus concentrations; plant functional traits; seed mass; plant height

基因组大小(genome size)是物种内一套完整单倍体DNA含量(DNA 1C值)的总和(Greilhuber et al, 2005; 陈建军和王瑛, 2009), 可用重量单位皮克(picogram, pg)表示, 也可用核苷酸碱基对的数量(million base pair, Mb)表示, 1 pg约等于978 Mb长度的碱基对。基因组大小在物种(特别是被子植物)之间存在巨大的差异(Soltis et al, 2003; Pellicer & Leitch, 2020)。目前已知的被子植物基因组最小的物种是螺旋狸藻(*Genlisea tuberosa*), 仅0.07 pg, 而基因组最大的物种是多年生草本植物重楼百合(*Paris japonica*), 其基因组高达152.2 pg (Pellicer & Leitch, 2020)。丰富的基因组大小多样性可能对被子植物的性状演化、环境适应、物种多样化等过程有着重要影响(倪丽萍和郭水良, 2005; 郭水良等, 2008, 2015; Knight & Beaulieu, 2008)。

早期基于分子或细胞水平的研究发现, 植物基因组大小与细胞分裂持续的时间、细胞大小、植物叶片气孔密度等存在显著相关性(Baetcke et al, 1967; Bennett, 1972, 1973; Edwards & Endrizzi, 1975), 这种基因组大小与细胞水平特征的关系可能会导致物种表型上的差异(Rees et al, 1996; Hesse et al, 2010; Hodgson et al, 2010; Malerba et al, 2020)。也有研究表明, 基因组大小与细胞大小在植物、动物等不同类群的不同组织细胞中呈正相关关系。基于此, 可以推测基因组大的物种可能具有较

大细胞体积的子叶、胚乳等(Bennett, 1972, 1973), 因此种子重量与基因组大小间可能也存在显著的正相关关系(Beaulieu et al, 2007)。然而, Krahulcová等(2017)对无患子科七叶树属(*Aesculus*) 8个物种的研究发现, 种子重量与基因组大小呈负相关关系。Knight和Beaulieu (2008)对被子植物48目139科1,222个物种的研究发现, 基因组大的物种只能发育出较重的种子, 但基因组小的物种不仅可以发育出较轻的种子, 也可以发育出较重的种子。同时, 基因组大小与种子重量的关系在不同的属中差异极大, 既有显著正相关和显著负相关, 也有相关关系不显著的情况(Knight & Beaulieu, 2008)。此外, Bennett (1972, 1973)对24种草本植物的研究发现, 基因组大小随着细胞分裂持续时间的增加而增大, 因而分裂速度越快的物种其基因组越小。而细胞分裂速度越快, 物种生长速率越快, 则植株高度越高, 因此可以推测植株高度与基因组大小可能呈负相关关系。Knight等(2005)对324个被子植物物种基因组大小的研究发现, 最大植株高度与基因组大小存在显著负相关关系, 且物种植株高度与基因组大小的负相关关系随着基因组的增大而增强(Knight et al, 2005)。值得注意的是, 在基因组相对较小的物种中, 植株高度存在较大变异, 即最矮和最高的物种都出现在基因组小的物种中。然而, 这些研究的结果都是基于少量物种, 发现的最大植株高度和种子

重量与基因组大小的关系在被子植物中是否普遍存在, 仍然有着极大的不确定性。

氮和磷是生物体内DNA、RNA和蛋白质的重要组成成分, 在促进植株的光合作用和碳水化合物合成中起着重要的作用, 是植物生长所必需的营养元素(Vitousek & Howarth, 1991; Frink et al, 1999)。然而, 由于自然生态系统长期处在不同氮、磷元素限制的状态, 如果植物减少氮和磷元素在DNA中的分配, 则可以增加RNA和蛋白质中的氮、磷含量, 以便快速完成基因表达和蛋白质的合成, 提高植物的生长速率。因此, 在氮、磷元素限制的环境中, 植物体内的氮和磷元素含量较低, 基因组小的物种更具有竞争优势, 这就是生长速率与基因组大小关系的营养元素限制假说(growth rate-genome size-nutrient limitation hypothesis) (Hessen et al, 2010)。根据该假说, 植物体内的氮、磷元素含量越高, 受到的氮、磷元素限制越小, 基因组越大; 反之则基因组越小。Kang等(2015)对中国喀斯特地区报春苜苔属(*Primulina*) 99个物种的研究发现, 该属物种的叶片氮含量与基因组大小显著正相关, 但叶片磷含量与其关系并不显著。氮、磷元素添加实验发现, 小基因组物种在氮、磷元素受限的群落中更占优势, 而大基因组物种在氮、磷元素充足的群落中占据优势(Guignard et al, 2016)。这些研究表明氮、磷元素限制可能限制了群落中一些具有特定基因组大小的物种的共存, 因此有必要考虑叶片氮、磷含量对基因组大小的影响。

对不同生活型植物基因组大小的比较研究发现, 草本植物比木本植物的表皮细胞面积更大, 保卫细胞更长, 气孔密度更低, 基因组更大(Beaulieu et al, 2008)。此外, 草本植物的基因组大小变异范围超过2,000倍, 而木本植物仅为240倍(Ohri, 2005; 陈建军和王瑛, 2010)。然而, 草本植物与木本植物在细胞水平上及生活史周期的差异是否会影响功能性状与基因组大小之间的关系, 还有待进一步研究。因此, 本研究广泛收集了11,215个被子植物物种的基因组大小数据, 其中有明确生活型记录的物种包括922种一年生草本植物、5,266种两年生及多年生草本植物和3,101种木本植物, 结合最大植株高度、种子重量和叶片氮、磷含量的数据, 拟探讨以下问题: (1)被子植物的基因组大小在不同生活型物种间的差异; (2)验证植株高度、叶片氮含量和叶

片磷含量是否与基因组大小呈负相关关系, 种子重量是否与基因组大小呈正相关关系的假设; (3)比较上述不同生活型的被子植物功能性状与基因组大小间权衡关系的差异。

## 1 数据来源与方法

### 1.1 基因组大小数据来源

本研究将基因组大小定义为物种的DNA 1C值(Greilhuber et al, 2005)。DNA 1C值数据来源于最新版的植物DNA C值数据库(Plant DNA C-values Database, release 7.1, <https://cvalues.science.kew.org/>)和菊科植物基因组大小数据库(Genome Size in Asteraceae Database, GSAD, release 3.0, <https://www.asteraceagenome-size.com/>)。植物DNA C值数据库是目前最完整的植物基因组大小数据库, 其中包含了10,770种(包含种下等级)被子植物的基因组大小数据。菊科植物基因组大小数据库包含了1,555种菊科植物(包含种下等级)的基因组大小数据。此外, 我们还查阅了2008–2019年发表的482篇文献, 补充了新报道的被子植物基因组大小的数据(附录1)。

本研究使用植物名称校对数据库(Taxonomic Names Resolution Service, TNRS, <http://tnrs.iplant-colaborative.org/>)对所有来源的物种名称进行了校对, 并将亚种和变种数据整合到种的阶元。当一个物种有多条基因组大小数据时, 我们用这些数据的中位数来表示该物种的基因组大小。

### 1.2 生活型和功能性状数据来源

本研究使用的物种生活型和最大植株高度数据主要来源于中国植物志(<http://www.iplant.cn/frps/>)、*Flora of China* (<http://www.efloras.org/>)和*Flora of North America* (FNA, <http://beta.floranorthamerica.org/>)。此外, 木本和草本生活型的划分还参考了Zanne等(2014)整理的全球被子植物生活型数据库及Engemann等(2016)整理的新大陆植物生活型数据库; 草本一年生与多年生物种(含两年生物种)的划分依据为植物DNA C值数据库; 最大植株高度数据同时参考了Wang等(2019)公开的数据库。物种的种子重量数据来自邱园种子信息数据库(Seed Information Database, SID, release 7.1, <http://data.kew.org/sid/>)。叶片氮、磷含量数据来自于全球陆生植物叶片氮、磷含量数据库(Tian et al, 2019), 该数据库共收集了3,227种被子植物叶片氮、磷元素的11,354条

记录,本研究使用物种内多条记录的中位数表示对应物种的叶片元素含量。

### 1.3 统计分析

#### 1.3.1 不同生活型物种基因组大小的比较

为比较不同生活型的物种基因组大小的差异,本研究对不同生活型的物种分别绘制了频率直方图并计算了基因组大小分布的偏度(skewness)。因植物基因组大小不服从正态分布,本研究首先采用Kruskal-Wallis检验比较不同生活型物种的基因组大小之间是否存在显著性差异,然后采用Dunn多重检验比较任意两组生活型物种之间基因组大小的差异,并采用Benjamini和Hochberg (1995)提出的hochberg方法对 $P$ 值进行校正(adjusted- $P$ ),以减少多重检验中产生I型错误的概率。基因组大小分布的偏度、基因组大小的频率分布图和皮尔森相关性系数分别使用R软件中的mean函数、hist函数和corr函数进行计算。使用vioplot程序包(Adler & Kelly, 2020)中的vioplot函数绘制小提琴图。Kruskal-Wallis检验和Dunn多重检验使用FSA程序包完成(Ogle et al, 2020)。本文所有统计分析均在R 3.5.3 (R Development Core Team, 2019)中完成。

#### 1.3.2 系统发育树与系统发育信号

为计算被子植物基因组大小的系统发育信号,本文参考最新版本的被子植物系统发育框架(Smith & Brown, 2018)构建了一棵含有6,612个物种(木本物种1,773个,草本物种4,818个)的系统发育树,数据量覆盖249科1,738属。采用Blomberg's  $K$  (Blomberg et al, 2003)和Pagel's  $\lambda$  (Pagel, 1999)检验基因组大小的演化是否存在系统发育信号。系统发育树的提取利用phytools程序包中的keep.tip函数完成(Revell, 2012), Blomberg's  $K$ 和Pagel's  $\lambda$ 的计算利用R软件picante程序包的phylosignal函数完成(Kembel et al, 2010)。

#### 1.3.3 植物功能性状与基因组大小的关系

本研究采用标准化主轴法(standardized major axes, SMA, Model II regression)估计不同功能性状和基因组大小之间的关系。标准化主轴法是针对线性回归中因变量和自变量不确定、均存在测量误差的情况下使用的一种方法,该方法能够找到两个变量的最优线性拟合关系(Warton & Weber, 2002)。为比较不同生活型物种功能性状与基因组大小的关系,本研究分别对所有物种、木本植物、一年生草

本和多年生草本植物的功能性状与基因组大小之间的关系进行了SMA分析,并比较了SMA模型在斜率上的差异(Warton et al, 2006)。SMA分析采用R软件smatr程序包中的sma函数完成(Warton et al, 2012)。为分析被子植物4种功能性状与基因组大小的权衡关系,本研究采用主成分分析(principal components analysis, PCA)方法分析了来自51个科的215个物种(95个木本物种,120个草本物种)的4种功能性状与基因组大小之间的权衡关系。主成分分析采用R软件中的prcomp函数完成。

## 2 结果

### 2.1 不同生活型被子植物基因组大小

本研究共收集来自于被子植物245科2,226属11,215种的基因组大小数据,其中草本植物8,048种,木本植物仅3,101种,有66种生活型不清楚。草本植物中明确为一年生的有922种,明确为多年生的有5,266种,有1,860种的生活型未见明确记录。各类生活型被子植物的基因组大小以小基因组为主,大基因组物种较少,整体明显右偏分布(图1a、b、c)。被子植物基因组大小的中值为1.58 pg,其中多年生草本植物最大,为2.5 pg;其次是一年生草本植物,为1.55 pg;木本植物最小,仅1.14 pg。Kruskal-Wallis检验表明不同生活型之间的基因组大小存在极显著差异( $P < 0.001$ ),Dunn多重检验结果表明多年生草本植物基因组大小极显著大于一年生草本植物(adjusted- $P < 0.001$ ),而一年生草本植物的基因组大小极显著大于木本植物(图1d)。就基因组大小变异范围而言,多年生草本植物最大,其次是木本植物,一年生草本植物最小(表1)。

基于6,612种被子植物物种系统发育树计算得到的基因组大小演化的谱系发育信号Blomberg's  $K$ 为0.031 ( $P < 0.001$ ), Pagel's  $\lambda$ 为0.943 ( $P < 0.001$ ),表明被子植物基因组大小具有极显著的系统发育信号,即被子植物基因组大小是非随机进化的。Blomberg's  $K < 1$ ,说明与随机进化过程相比,亲缘关系越近的物种其基因组大小越相似。

### 2.2 种子重量与基因组大小的关系

基于3,909个被子植物物种的基因组大小和种子重量数据的SMA分析发现,种子重量与基因组大小的相关性在不同生活型间存在显著差异

表1 被子植物不同生活型物种的基因组大小及功能性状信息

Table 1 Quantitative information of genome size and functional traits among angiosperms with different life forms

	生活型 Life form	科样本量 Family number	属样本量 Genus number	物种样本量 Species number	均值 Mean	最小值 Min.	最大值 Max.
基因组大小 Genome size (pg)	所有物种 All species	245	2,226	11,215	4.74	0.07	152.2
	木本植物 Woody species	155	486	3,101	2.33	0.17	83.60
	草本植物 Herbs	151	1,531	8,048	5.76	0.07	152.20
	一年生草本植物 Annual herbs	46	299	922	2.94	0.12	23.62
	多年生草本植物 Perennial herbs	136	1,101	5,266	6.64	0.07	152.20
种子重量 Seed mass (g)	所有物种 All species	189	1,243	3,909	68.37	0.001	25,406
	木本植物 Woody species	118	442	1,061	216.76	0.009	25,406
	草本植物 Herbs	114	866	2,840	12.52	0.001	9,238.6
	一年生草本植物 Annual herbs	46	250	597	13.77	0.003	393.5
	多年生草本植物 Perennial herbs	107	728	2,225	12.19	0.001	9,238.6
最大植株高度 Maximum plant height (m)	所有物种 All species	142	733	1,737	3.55	0.001	60
	木本植物 Woody species	94	277	554	9.34	0.15	60
	草本植物 Herbs	79	494	1,183	0.84	0.001	25
	一年生草本植物 Annual herbs	35	145	268	0.77	0.01	8
	多年生草本植物 Perennial herbs	75	410	915	0.87	0.001	25
叶片氮含量 Leaf nitrogen concentration (mg/g)	所有物种 All species	74	256	437	22.02	3.69	66.80
	木本植物 Woody species	51	118	209	20.85	4.93	66.80
	草本植物 Herbs	33	141	227	23.10	3.69	53.70
	一年生草本植物 Annual herbs	9	36	42	25.76	10.11	53.70
	多年生草本植物 Perennial herbs	31	116	185	22.49	3.69	49.11
叶片磷含量 Leaf phosphorus concentration (mg/g)	所有物种 All species	74	256	437	1.83	0.21	7.30
	木本植物 Woody species	51	118	209	1.59	0.21	5.20
	草本植物 Herbs	33	141	227	2.05	0.32	7.30
	一年生草本植物 Annual herbs	9	36	42	2.51	0.80	5.09
	多年生草本植物 Perennial herbs	31	116	185	1.94	0.32	7.30

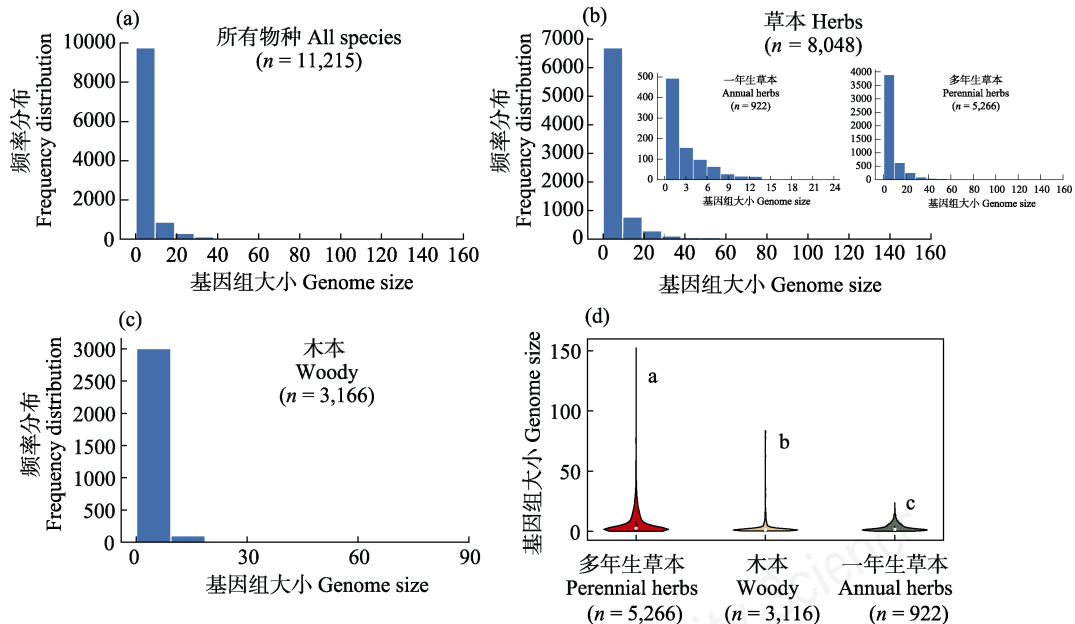
图1 被子植物基因组大小(pg)在不同生活型间的频率分布。(a)所有被子植物;(b)草本植物;(c)木本植物;(d)基因组大小的分布(小提琴图),其中a、b、c表示不同生活型物种的基因组大小之间存在显著性差异( $\text{adjusted-}P < 0.01$ ),圆形点表示各生活型物种的基因组大小的中值。

Fig. 1 Distribution of genome size (pg) for angiosperms with different life forms. (a) All angiosperms; (b) Herbaceous species; (c) Woody species; (d) Violin plot of genome size, in which letter a, b and c indicate significant differences in genome size for species with different life form, and circular dots represent the median values of genome size.

(adjusted- $P < 0.001$ )。整体上, 所有被子植物的种子重量与基因组大小之间存在显著的正相关关系( $n = 3,909$ , slope = 1.962,  $P < 0.05$ ), 即被子植物的种子越大, 基因组也越大(图2a)。划分生活型后, 一年生与多年生草本物种的种子重量与基因组大小之间均存在极显著正相关关系(一年生:  $n = 597$ , slope = 2.231,  $P < 0.001$ ; 多年生:  $n = 2,225$ , slope = 1.559,  $P < 0.001$ ), 与全部被子植物物种的趋势一致(图2b、c)。然而, 木本植物种子重量与基因组大小之间的关系不显著( $n = 1,061$ , slope = -2.774,  $P > 0.1$ ) (图2d)。

### 2.3 植株高度与基因组大小的关系

SMA分析结果表明, 最大植株高度与基因组大小的相关性在不同生活型中存在极显著差异(adjusted- $P < 0.001$ )。整体上, 所有被子植物物种植株高度与基因组大小的关系存在极显著的负相关关系( $n = 1,737$ , slope = -1.246,  $P < 0.001$ ) (图3a)。对

比不同生活型被子植物发现, 只有木本植物的最大植株高度与基因组大小之间极显著负相关( $n = 554$ , slope = -1.526,  $P < 0.001$ ), 而草本植物的最大植株高度与基因组大小无显著相关关系(一年生:  $n = 268$ , slope = 0.872,  $P > 0.1$ ; 多年生:  $n = 915$ , slope = -0.749,  $P > 0.1$ ) (图3b、c)。所有被子植物最大植株高度与基因组大小的相关性主要受木本植物类群影响(图3)。

### 2.4 叶片氮、磷含量与基因组大小的关系

SMA分析结果表明, 叶片氮含量与基因组大小的相关性在不同生活型中存在极显著差异(adjusted- $P < 0.001$ )。对比不同生活型被子植物发现, 叶片氮含量与基因组大小在木本植物中呈显著负相关关系( $n = 209$ , slope = -0.487,  $P < 0.05$ ), 但在一年生草本植物和多年生草本植物及所有被子植物物种中均无显著相关关系(所有物种:  $n = 437$ , slope = -0.371,  $P > 0.1$ ; 一年生:  $n = 42$ , slope = -0.41,  $P$

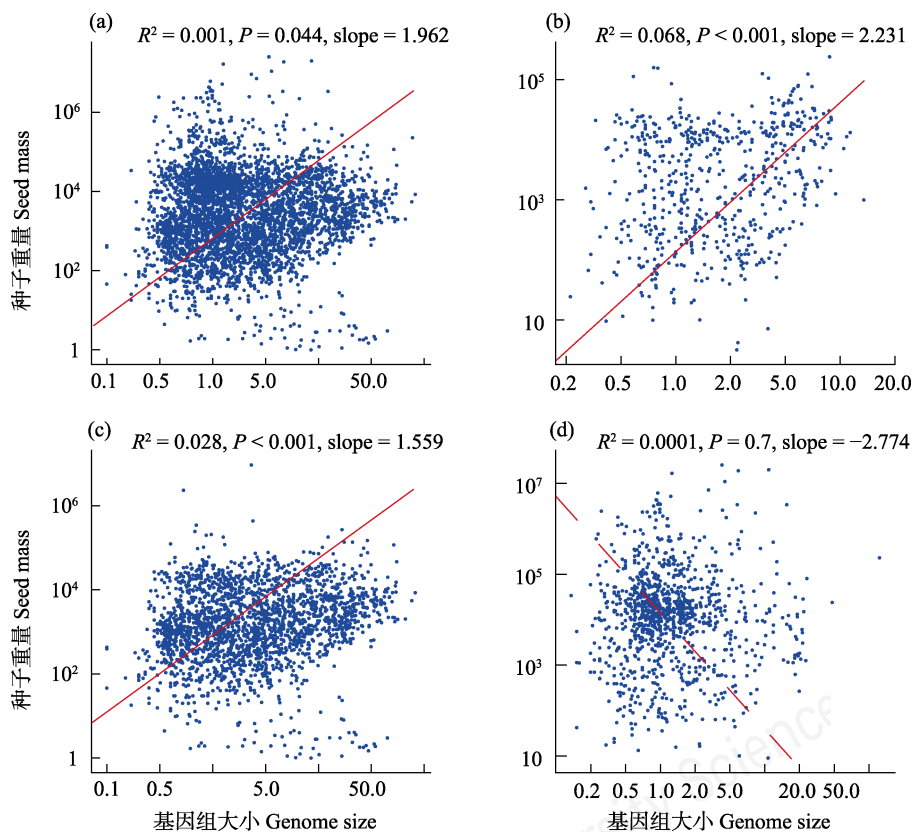


图2 不同生活型被子植物种子重量(经lg转换)与基因组大小(经lg转换)的相关性。(a)所有被子植物; (b)一年生草本植物; (c)多年生草本植物; (d)木本植物。

Fig. 2 Correlations between seed mass (lg scale) and genome size (lg scale) for all angiosperms (a), annual herbs (b), perennial herbs (c), and (d) woody species.

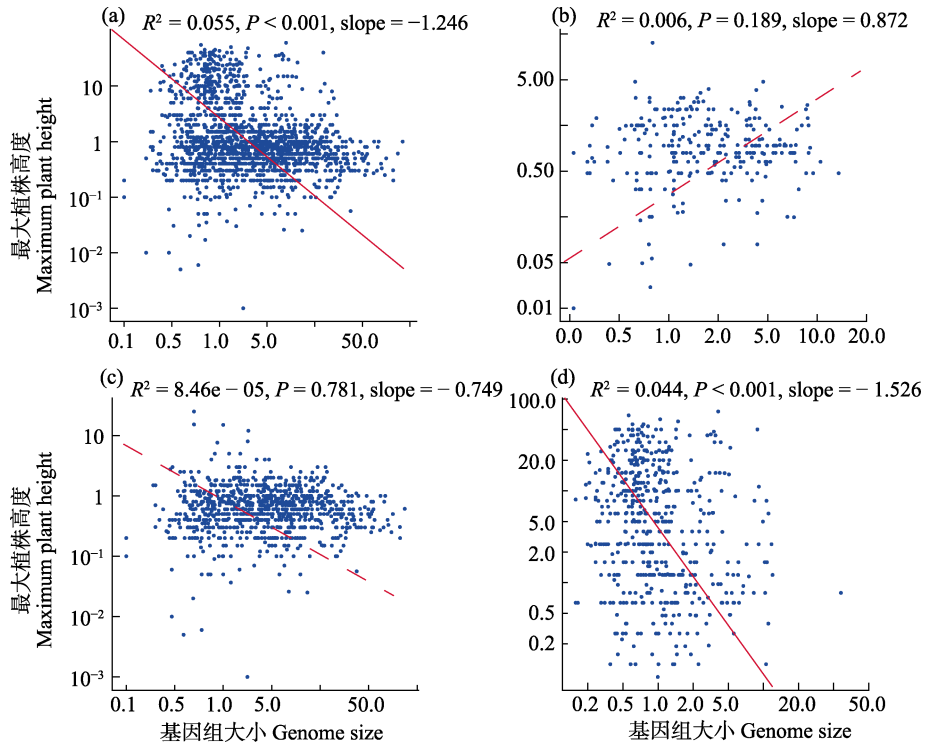


图3 不同生活型被子植物最大植株高度(经lg转换)与基因组大小(经lg转换)的相关性。(a)所有被子植物;(b)一年生草本植物;(c)多年生草本植物;(d)木本植物。

Fig. 3 Correlations between maximum plant height (lg scale) and genome size (lg scale) of different life form angiosperms. (a) All angiosperms; (b) Annual herbs; (c) Perennial herbs; (d) Woody species.

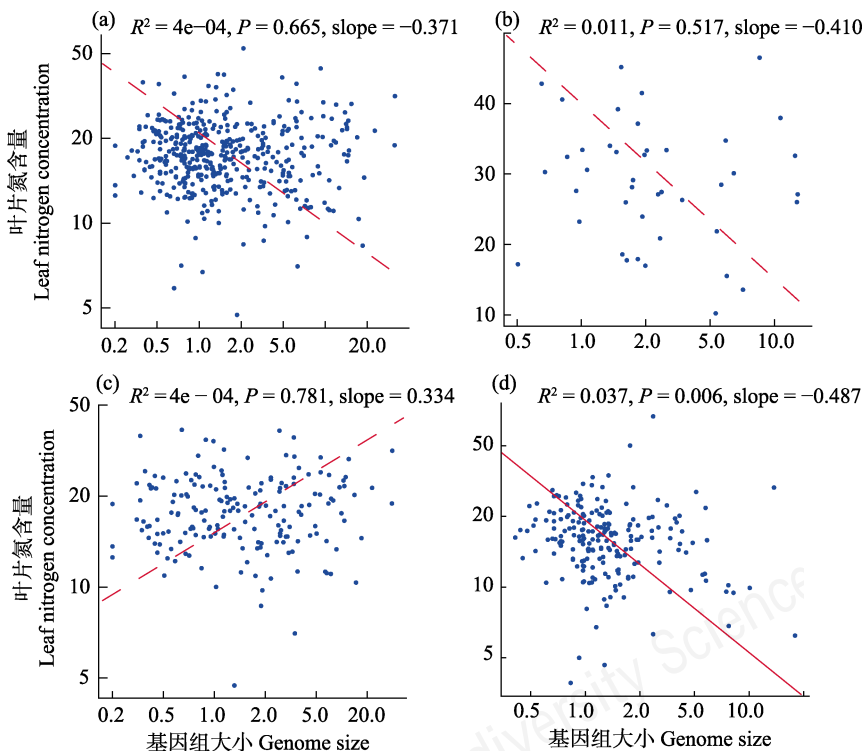


图4 不同生活型被子植物叶片氮含量(经lg转换)与基因组大小(经lg转换)的相关性。(a)所有被子植物;(b)一年生草本植物;(c)多年生草本植物;(d)木本植物。

Fig. 4 Correlations between leaf nitrogen concentration (lg scale) and genome size (lg scale) of different life form angiosperms. (a) All angiosperms; (b) Annual herbs; (c) Perennial herbs; (d) Woody species.

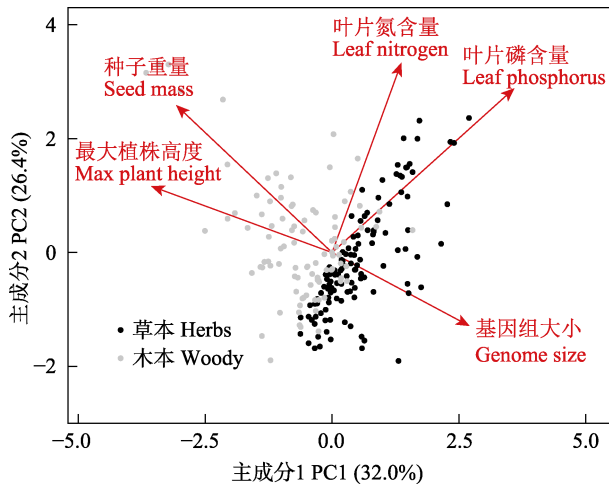


图5 不同生活型被子植物功能性状与基因组大小的权衡  
Fig. 5 Trade-offs between functional traits and genome size among angiosperms with different life forms

> 0.1; 多年生:  $n = 185$ , slope = 0.334,  $P > 0.1$ ) (图4a、b、c)。在所有被子植物及不同生活型物种中, 叶片磷含量与基因组大小均无显著相关关系(附录2)。

### 2.5 功能性状与基因组大小的权衡关系

来自51科的95种木本植物和120种草本植物的4种功能性状与基因组大小的权衡关系表明(图5), 种子重量及最大植株高度与基因组大小呈负相关关系, 而叶片氮、磷含量与基因组大小无显著相关性。木本物种普遍最大植株高度高且种子重量大, 但基因组大小较小; 草本物种则与之相反。

## 3 讨论

### 3.1 被子植物种子重量与基因组大小的关系

本研究发现被子植物的种子重量与基因组大小间的显著正相关关系仅在一年生草本和多年生草本植物中存在, 而在木本植物中未检测到。本结果部分支持了前人对种子重量与基因组大小呈正相关关系的推测(Moles et al, 2005; Beaulieu et al, 2007)。草本植物和木本植物种子重量与基因组大小关系的差异可能与不同生活型物种基因组大小与细胞大小之间的关系不同有关。Edwards和Endrizzi早在1975年就基于基因组大小与细胞大小之间的正相关关系推测出种子重量与基因组大小呈正相关关系(Edwards & Endrizzi, 1975)。Beaulieu等(2008)对41种草本植物、26种灌木和34种乔木的比较研究发现, 乔木和灌木物种的叶表皮细胞大小及其变异范围均显著小于草本植物, 乔木的叶表皮细胞的长

度及面积与基因组大小的关系不显著。由此推测木本植物细胞大小的稳定性可能影响了其基因组大小的稳定性, 从而导致种子重量与基因组大小之间没有显著的相关关系。然而, Beaulieu等(2008)的研究中涉及到的物种数目有限, 关于木本植物叶表皮细胞大小与基因组大小的关系还需要更大范围的取样才能验证。因此, 本研究建议同时对多种植物的基因组大小、叶表皮细胞大小和种子重量进行测量, 以更好地验证细胞大小和种子重量与基因组大小的关系。

本研究与以往研究结果的差异可能有以下几个原因。(1)本研究使用的数据量更多, 更能从总体上揭示被子植物种子重量与基因组大小的关系。如Beaulieu等(2007)也研究了被子植物种子大小与基因组大小的关系, 但该研究只使用了1,087种被子植物。本研究共包括被子植物3,909种, 物种数目接近Beaulieu等(2007)的3倍(表1)。(2)以往的研究通常数据量有限, 有的只关注单一的生活型, 有的不区分生活型。如Leishman (1999)研究了英国分布的16种草地物种, Maranon和Grubb (1993)研究了地中海地区19种一年生草本植物, Knight和Ackerly (2002)研究了148种加利福尼亚地区分布的物种, Thompson (1990)研究了131种英国分布的被子植物。除了Leishman (1999)外, 以往大部分对草本植物的研究均发现, 种子大小与基因组大小呈正相关关系。尽管有关木本被子植物种子大小与基因组大小关系的研究相对较少, 但研究发现被子植物种子大小与基因组大小的关系可能受到木本植物、一年生或多年生草本植物物种取样偏差的影响。(3)种子重量受多种因素控制, 例如光照、土壤营养元素供给、繁殖策略等都可能影响不同物种间的种子重量的差异。使用偏回归分析, 可在控制其他潜在变量后研究基因组大小对种子重量的影响, 这有助于揭示基因组大小对种子重量的独立影响。

### 3.2 被子植物最大植株高度与基因组大小的关系

草本植物和木本植物的最大植株高度存在显著差异(表1), 这种差异可能是物种最大植株高度与基因组大小的三角形关系产生的原因之一。本研究基于1,737种被子植物的研究结果与Knight等(2005)基于324种植物的结果相似: 物种最大高度与基因组大小呈显著的负相关关系, 但基因组小的物种最

大高度变异较大, 既有最矮的物种也有最高的物种。当划分生活型后, 只有木本植物的植株高度与基因组大小呈现显著的负相关关系, 并未出现 Knight等(2005)发现的三角形关系。但是, 草本植物最大植株高度与基因组大小没有显著的相关关系。这可能是由于高大的树木可获得更为丰富的光资源, 能够维持植株更大的生物量, 有助于物种扩展其生态位(niche)。因此, 木本植物植株高度与基因组大小的显著负相关关系可能暗示着木本植物中基因组小的物种更有潜力发育得较大因而更占优势。

### 3.3 被子植物叶片氮、磷含量与基因组大小的关系





本研究发现, 仅木本植物叶片中的氮含量与基因组大小呈负相关关系, 而草本植物的叶片氮含量与基因组大小并没有显著关系, 这部分支持了 Hessen等(2010)提出的生长速率与基因组大小关系的营养元素限制假说。本研究的结果可能受以下因素的影响: (1)取样数据量过小。一年生草本植物的物种数量仅42个, 多年生草本物种仅185个(表1), 可能不足以反映一年生草本植物和多年生草本植物基因组大小与叶片元素含量的关系。(2)本研究使用的叶片氮、磷含量的数据主要以群落水平研究为主, 这会导致对物种(特别是分布范围较大的物种)取样不全, 叶片平均氮和磷含量的估计出现误差。(3)不同物种对氮、磷元素重吸收的量可能更能反映植物受到氮、磷元素限制的状态(Han et al, 2013; Yuan & Chen, 2015; 陈婵等, 2019; He et al, 2020)。未来研究中可通过测量叶片氮、磷元素的重吸收效率, 分析物种基因组大小与叶片氮、磷元素重吸收效率的关系以更好地验证生长速率与基因组大小关系的营养元素限制假说。(4)本研究仅有437个被子植物物种同时具有基因组大小与叶片氮、磷含量的数据, 取样量整体偏小, 也容易发生非随机取样, 这些因素可能导致叶片氮、磷含量与基因组大小关系的不确定性。因此, 对被子植物叶片氮、磷含量与基因组大小的关系及在不同生活型物种之间的差异仍有待进一步验证。

综上, 本研究发现被子植物功能性状与基因组大小的关系在不同生活型之间存在显著性差异。木本植物最大植株高度和叶片氮含量与基因组大小均呈显著的负相关关系, 种子重量与基因组大小关系不显著。一年生和多年生草本植物的种子重量与

基因组大小呈显著的正相关关系, 最大植株高度和叶片氮、磷含量与基因组大小的关系不显著。本研究中涉及的一年生草本植物物种总数仅922种, 同时具有最大高度、种子重量和叶片氮、磷含量的物种数目更少, 因此一年生草本植物物种的功能性状与基因组大小之间的关系还有待进一步的验证。

与前期研究结果一致(Puttick et al, 2015), 本研究也发现基因组大小的演化有明显的系统发育信号。Beaulieu等(2008)对基因组大小与种子重量的谱系独立性分析(phylogenetic independent contrast, PIC)发现, 被子植物基因组大小的变异与种子重量的变异存在显著正相关, 表明基因组大小与种子重量在系统发育上可能存在一定的相关性。虽然本研究中涉及的功能性状较多, 但在系统发育树上覆盖的物种较少, 因此本研究中未考虑系统发育关系的影响。因此, 在未来的研究中, 增加基因组大小和相关性状在系统进化树上的采样数量, 结合谱系独立性分析或者系统发育广义最小二乘法(phylogenetic generalized least squares, PGLS)的分析方法, 能够更准确地研究植物功能性状与基因组大小的关系以及性状与基因组大小关系的演化。另外, 系统发育保守性和环境因素如何共同影响基因组大小以及性状与基因组大小之间的权衡关系也有待进一步研究。

### ORCID

邵晨  <https://orcid.org/0000-0003-4680-789X>  
李耀琪  <https://orcid.org/0000-0001-6540-395X>  
王志恒  <https://orcid.org/0000-0003-0808-7780>  
席祯翔  <https://orcid.org/0000-0002-2851-5474>  
徐晓婷  <https://orcid.org/0000-0001-8126-614X>

### 参考文献

- Adler D, Kelly T (2020) vioplot. R package version 0.3.5. <https://github.com/TomKellyGenetics/vioplot/>. (accessed on 2020-11-25)
- Baetcke KP, Sparrow AH, Nauman CH, Schwemmer SS (1967) The relationship of DNA content to nuclear and chromosome volumes and to radiosensitivity (LD50). *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 58, 533–540.
- Beaulieu JM, Moles AT, Leitch IJ, Bennett MD, Dickie JB, Knight CA (2007) Correlated evolution of genome size and seed mass. *New Phytologist*, 173, 422–437.
- Beaulieu JM, Leitch IJ, Patel S, Pendharkar A, Knight CA (2008) Genome size is a strong predictor of cell size and

- stomatal density in angiosperms. *New Phytologist*, 179, 975–986.
- Benjamini Y, Hochberg Y (1995) Controlling the false discovery rate: A practical and powerful approach to multiple testing. *Journal of the Royal Statistical Society Series B: Statistical Methodology*, 57, 289–300.
- Bennett MD (1972) Nuclear DNA content and minimum generation time in herbaceous plants. *Proceedings of the Royal Society of London Series B: Biological Sciences*, 181, 109–135.
- Bennett MD (1973) Nuclear characters in plants. *Brookhaven Symposia in Biology*, 25, 344–366.
- Blomberg SP, Garland T, Ives AR (2003) Testing for phylogenetic signal in comparative data: Behavioral traits are more labile. *Evolution*, 57, 717–745.
- Chen C, Zhang SJ, Li LD, Liu ZD, Chen JL, Gu X, Wang LF, Fang X (2019) Carbon, nitrogen and phosphorus stoichiometry in leaf, litter and soil at different vegetation restoration stages in the mid-subtropical region of China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 43, 658–671. (in Chinese with English abstract) [陈婵, 张仕吉, 李雷达, 刘兆丹, 陈金磊, 辜翔, 王留芳, 方晰 (2019) 中亚热带植被恢复阶段植物叶片、凋落物、土壤碳氮磷化学计量特征. *植物生态学报*, 43, 658–671.]
- Chen JJ, Wang Y (2009) Recent progress in plant genome size evolution. *Hereditas*, 31, 464–470. (in Chinese with English abstract) [陈建军, 王瑛 (2009) 植物基因组大小进化的研究进展. *遗传*, 31, 464–470.]
- Edwards GA, Endrizzi JE (1975) Cell size, nuclear size and DNA content relationships in *Gossypium*. *Canadian Journal of Genetics and Cytology*, 17, 181–186.
- Engemann K, Sandel B, Boyle B, Enquist BJ, Jørgensen PM, Kattge J, McGill BJ, Morueta-Holme N, Peet RK, Spencer NJ, Violle C, Wiser SK, Svenning JC (2016) A plant growth form dataset for the New World. *Ecology*, 97, 3243–3243.
- Frink CR, Waggoner PE, Ausubel JH (1999) Nitrogen fertilizer, retrospect and prospect. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 96, 1175–1180.
- Greilhuber J, Doležal J, Lysák MA, Bennett MD (2005) The origin, evolution and proposed stabilization of the terms ‘Genome size’ and ‘C - value’ to describe nuclear DNA contents. *Annals of Botany*, 95, 255–260.
- Guignard MS, Nichols RA, Knell RJ, MacDonald A, Romila CA, Trimmer M, Leitch IJ, Leitch AR (2016) Genome size and ploidy influence angiosperm species’ biomass under nitrogen and phosphorus limitation. *New Phytologist*, 210, 1195–1206.
- Guo SL, Chen GQ, Mao LH (2008) Relationship between DNA C-value and invasiveness in 539 angiosperm species in China. *Acta Ecologica Sinica*, 28, 3698–3705. (in Chinese with English abstract) [郭水良, 陈国奇, 毛俐慧 (2008) DNA C-值与被子植物入侵性关系的数据统计分析——以中国境内有分布的539种被子植物为例. *生态学报*, 28, 3698–3705.]
- Guo SL, Yu J, Li DD, Zhou P, Fang Q, Yin LP (2015) DNA C-values of 138 herbaceous species and their biological significance. *Acta Ecologica Sinica*, 35, 6516–6529. (in Chinese with English abstract) [郭水良, 于晶, 李丹丹, 周平, 方其, 印丽萍 (2015) 长三角及邻近地区138种草本植物DNA C-值测定及其生物学意义. *生态学报*, 35, 6516–6529.]
- Han WX, Tang LY, Chen YH, Fang JY (2013) Relationship between the relative limitation and resorption efficiency of nitrogen vs. phosphorus in woody plants. *PLoS ONE*, 8, e83366.
- He MS, Yan ZB, Cui XQ, Gong YM, Li KH, Han WX (2020) Scaling the leaf nutrient resorption efficiency: Nitrogen vs phosphorus in global plants. *Science of the Total Environment*, 729, 138920.
- Hessen DO, Jeyasingh PD, Neiman M, Weider LJ (2010) Genome streamlining and the elemental costs of growth. *Trends in Ecology & Evolution*, 25, 75–80.
- Hodgson JG, Sharafi M, Jalili A, Díaz S, Montserrat-Martí G, Palmer C, Cerabolini B, Pierce S, Hamzehee B, Asri Y, Jamzad Z, Wilson P, Raven JA, Band SR, Basconcelo S, Bogard A, Carter G, Charles M, Castro-Díez P, Cornelissen JHC, Funes G, Jones G, Khoshnevis M, Pérez-Harguindeguy N, Pérez-Rontomé MC, Shirvany FA, Vendramini F, Yazdani S, Abbas-Azimi R, Boustani S, Dehghan M, Guerrero-Campo J, Hynd A, Kowsary E, Kazemi-Saeed F, Siavash B, Villar-Salvador P, Craigie R, Naqinezhad A, Romo-Díez A, de Torres Espuny L, Simmons E (2010) Stomatal vs. genome size in angiosperms: The somatic tail wagging the genomic dog? *Annals of Botany*, 105, 573–584.
- Kang M, Wang J, Huang HW (2015) Nitrogen limitation as a driver of genome size evolution in a group of karst plants. *Scientific Reports*, 5, 11636.
- Kembel SW, Cowan PD, Helmus MR, Cornwell WK, Morlon H, Ackerly DD, Blomberg SP, Webb CO (2010) Picante: R tools for integrating phylogenies and ecology. *Bioinformatics*, 26, 1463–1464.
- Knight CA, Ackerly DD (2002) Variation in nuclear DNA content across environmental gradients: A quantile regression analysis. *Ecology Letters*, 5, 66–76
- Knight CA, Molinari NA, Petrov DA (2005) The large genome constraint hypothesis: Evolution, ecology and phenotype. *Annals of Botany*, 95, 177–190.
- Knight CA, Beaulieu JM (2008) Genome size scaling through phenotype space. *Annals of Botany*, 101, 759–766.
- Krahulcová A, Trávníček P, Krahulec F, Rejmánek M (2017) Small genomes and large seeds: Chromosome numbers, genome size and seed mass in diploid *Aesculus* species (Sapindaceae). *Annals of Botany*, 119, 957–964.
- Leishman MR (1999) How well do plant traits correlate with establishment ability? Evidence from a study of 16 calcareous grassland species. *New Phytologist*, 141, 487–496.

- Maranon T, Grubb PJ (1993) Physiological basis and ecological significance of the seed size and relative growth rate relationship in Mediterranean annuals. *Functional Ecology*, 7, 591–599.
- Malerba ME, Ghedini G, Marshall DJ (2020) Genome size affects fitness in the eukaryotic alga *Dunaliella tertiolecta*. *Current Biology*, 30, 3450–3456.
- Moles AT, Ackerly DD, Webb CO, Tweddle JC, Dickie JB, Pitman AJ, Westoby M (2005) Factors that shape seed mass evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 102, 10540–10544.
- Ni LP, Guo SL (2005) Review on relationship between invasiveness of plants and their DNA C-value. *Acta Ecologica Sinica*, 25, 2372–2381. (in Chinese with English abstract) [倪丽萍, 郭水良 (2005) 论DNA C-值与植物入侵性的关系. *生态学报*, 25, 2372–2381.]
- Ohri D (2005) Climate and growth form, the consequences for genome size in plants. *Plant Biology*, 7, 449–458.
- Ogle DH, Wheeler P, Dinno A (2020) FSA, Fisheries Stock Analysis. R package version 0.8.30.9000. <https://github.com/droglenc/FSA/>. (accessed on 2020-11-25)
- Pagel M (1999) Inferring the historical patterns of biological evolution. *Nature*, 401, 877–884.
- Pellicer J, Leitch IJ (2020) The Plant DNA C - values database (release 7.1): An updated online repository of plant genome size data for comparative studies. *New Phytologist*, 226, 301–305.
- Puttick MN, Clark J, Donoghue PCJ (2015) Size is not everything: Rates of genome size evolution, not C-value, correlate with speciation in angiosperms. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 282, 20152289.
- R Development Core Team (2019) R: A Language and Environment for Statistical Computing. <https://www.R-project.org/>. (accessed on 2019-01-01)
- Rees H, Cameron FM, Hazarika MH, Jones GH (1966) Nuclear variation between diploid angiosperms. *Nature*, 211, 828–830.
- Revell LJ (2012) phytools: An R package for phylogenetic comparative biology (and other things). *Methods in Ecology and Evolution*, 3, 217–223.
- Smith SA, Brown JW (2018) Constructing a broadly inclusive seed plant phylogeny. *American Journal of Botany*, 105, 302–314.
- Soltis DE, Soltis PS, Bennett MD, Leitch IJ (2003) Evolution of genome size in the angiosperms. *American Journal of Botany*, 90, 1596–1603.
- Thompson K (1990) Genome size, seed size and germination temperature in herbaceous angiosperms. *Evolutionary Trends in Plants*, 4, 113–116.
- Tian D, Kattge J, Chen YH, Han WX, Luo YK, He JS, Hu HF, Tang ZY, Ma SH, Yan ZB, Lin QH, Schmid B, Fang JY (2019) A global database of paired leaf nitrogen and phosphorus concentrations of terrestrial plants. *Ecology*, 100, e02812.
- Vitousek PM, Howarth RW (1991) Nitrogen limitation on land and in the sea: How can it occur? *Biogeochemistry*, 13, 87–115.
- Wang ZH, Li YQ, Su XY, Tao SL, Feng X, Wang QG, Xu XT, Liu YP, Michaletz ST, Shrestha N, Larjavaara M, Enquist BJ (2019) Patterns and ecological determinants of woody plant height in eastern Eurasia and its relation to primary productivity. *Journal of Plant Ecology*, 12, 791–803.
- Warton DI, Weber NC (2002) Common slope tests for bivariate errors-in-variables models. *Biometrical Journal*, 44, 161–174.
- Warton DI, Wright IJ, Falster DS, Westoby M (2006) Bivariate line-fitting methods for allometry. *Biological Reviews*, 81, 259–291.
- Warton DI, Duursma RA, Falster DS, Taskinen S (2012) smatr 3: An R package for estimation and inference about allometric lines. *Methods in Ecology and Evolution*, 3, 257–259.
- Yuan ZY, Chen HYH (2015) Negative effects of fertilization on plant nutrient resorption. *Ecology*, 96, 373–380.
- Zanne AE, Tank DC, Cornwell WK, Eastman JM, Smith SA, Fitzjohn RG, McGlenn DJ, O'Meara BC, Moles AT, Reich PB, Royer DL, Soltis DE, Stevens PF, Westoby M, Wright IJ, Aarssen L, Bertin RI, Calaminus A, Govaerts R, Hemmings F, Leishman MR, Oleksyn J, Soltis PS, Swenson NG, Warman L, Beaulieu JM (2014) Three keys to the radiation of angiosperms into freezing environments. *Nature*, 506, 89–92.

(责任编辑: 葛学军 责任编辑: 黄祥忠)

## 附录 Supplementary Material

### 附录1 基因组大小数据收集参考文献

Appendix 1 References of genome size data

<https://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2020450-1.pdf>

### 附录2 不同生活型被子植物叶片磷含量与基因组大小的相关性

Appendix 2 Correlations between genome size and leaf phosphorus concentration of different life form angiosperms

<https://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2020450-2.pdf>

•研究报告•

# 极小种群濒危植物广西火桐、丹霞梧桐的叶绿体基因组特征

陆奇丰<sup>1</sup>, 黄至欢<sup>2</sup>, 骆文华<sup>1\*</sup>

1. 广西壮族自治区中国科学院广西植物研究所, 广西桂林 541006; 2. 南华大学建筑学院, 湖南衡阳 421001

**摘要:** 广西火桐(*Firmiana kwangsiensis*)和丹霞梧桐(*F. danxiaensis*)是我国南方特有物种, 其分布范围狭窄, 种群数量少。为了解其叶绿体基因组结构及系统发生关系, 本文通过高通量测序方法获得广西火桐和丹霞梧桐的浅层基因组数据, 通过生物信息学方法对叶绿体全基因组进行组装, 并对其结构特征进行分析。结果表明: 广西火桐和丹霞梧桐的叶绿体基因组大小分别为160,836 bp和161,253 bp, 具有典型被子植物叶绿体基因组环状四分体结构, 包含长度分别为89,700 bp、90,142 bp的大单拷贝区(large single copy, LSC), 长度分别为19,970 bp、20,067 bp的小单拷贝区(small single copy, SSC)及长度分别为25,583 bp、25,522 bp的2个反向重复序列区(inverted repeat sequence, IR)。两个物种的叶绿体基因组共注释得到131个基因, 包括86个蛋白编码基因、37个tRNA基因和8个rRNA基因。广西火桐的叶绿体基因组中共检测出26个正向重复序列、2个反向重复序列、21个回文重复序列、21个串联重复序列和98个简单重复序列; 丹霞梧桐叶绿体基因组中共检测出23个正向重复序列、5个反向重复序列、21个回文重复序列、30个串联重复序列和107个简单重复序列。系统发生分析结果表明5种梧桐属(*Firmiana*)植物构成两个强烈支持的分支(支持率100%), 一个分支为广西火桐、美丽火桐(*F. pulcherrima*)和火桐(*F. colorata*), 其中广西火桐与美丽火桐构成姐妹群; 另一分支是互为姐妹群的丹霞梧桐和云南梧桐(*F. major*)。综上所述, 广西火桐和丹霞梧桐的叶绿体基因组结构、基因排列及重复序列具有较高的相似性, 系统进化树将5种梧桐属物种分为两个分支, 其中广西火桐和美丽火桐最近; 而丹霞梧桐与云南梧桐关系最近。本研究鉴定的SSR位点可为梧桐属物种系统发生、进化关系的研究提供遗传信息。  
**关键词:** 广西火桐; 丹霞梧桐; 叶绿体全基因组; 高通量测序; 重复序列; 系统发生分析

陆奇丰, 黄至欢, 骆文华 (2021) 极小种群濒危植物广西火桐、丹霞梧桐的叶绿体基因组特征. 生物多样性, 29, 586–595. doi: 10.17520/biods.2020263.  
Lu QF, Huang ZH, Luo WH (2021) Characterization of complete chloroplast genome in *Firmiana kwangsiensis* and *F. danxiaensis* with extremely small populations. Biodiversity Science, 29, 586–595. doi: 10.17520/biods.2020263.

## Characterization of complete chloroplast genome in *Firmiana kwangsiensis* and *F. danxiaensis* with extremely small populations

Qifeng Lu<sup>1</sup>, Zhihuan Huang<sup>2</sup>, Wenhua Luo<sup>1\*</sup>

1 Guangxi Institute of Botany, Guangxi Zhuang Autonomous Region and Chinese Academy of Sciences, Guilin, Guangxi 541006  
2 School of Architecture, University of South China, Hengyang, Hunan 421001

### ABSTRACT

**Aims:** *Firmiana kwangsiensis* and *F. danxiaensis* are endemic plant species with narrow distribution and small population in southern China, which have important ecological and economic value. However, our knowledge of the chloroplast genome level of *F. kwangsiensis* and *F. danxiaensis* are still limited. Also, the phylogenetic relationships among the *Firmiana* genus remain unclear.

**Methods:** The genome skimming sequencing data of *F. kwangsiensis* and *F. danxiaensis* were obtained by using the high-throughput sequencing, and the complete chloroplast genomes were assembled and then the structures were analyzed by bioinformatics methods.

**Results:** The results revealed that complete chloroplast genomes of the *F. kwangsiensis* and *F. danxiaensis* show a

收稿日期: 2020-06-30; 接受日期: 2020-09-10

基金项目: 国家自然科学基金(31960083; 31700196)和国家科技基础资源调查专项(2017FY100100)

\* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: luowenhua2004@163.com

typical quadripartite structure of 160,836 bp and 161,253 bp in length, consisting of a large single copy region (89,700 bp and 90,142 bp) and a small single copy region (19,970 bp and 20,067 bp) that were separated by a pair of inverted repeat regions (25,583 bp and 25,522 bp each). The annotation results showed that chloroplast genomes of both species contain 131 genes, including 86 protein-coding, 37 transfer RNA (tRNA), and eight ribosomal RNA (rRNA) genes. In *F. kwangsiensis*, 26 forward repeats, two reverse repeats, 21 palindromic repeats, 23 tandem repeats, and 98 simple sequence repeats were found, and 23 forward repeats, five reverse repeats, 21 palindromic repeats, 30 tandem repeats, and 107 simple sequence repeats were found in *F. danxiaensis*. Phylogenetic analyses revealed that five *Firmiana* species were clustered into two branches with strong supports. *Firmiana kwangsiensis*, *F. pulcherrima* and *F. colorata* formed a branch, and the *F. kwangsiensis* was a sister relationship to *F. pulcherrima* in this branch, the other branch was *F. danxiaensis* and *F. major*.

**Conclusion:** The structures, gene arrangement and repeat sequences in *F. kwangsiensis* and *F. danxiaensis* chloroplast genome were high similar. Phylogenetic analyses revealed that five *Firmiana* species were clustered into two clades, *F. kwangsiensis* was closely related to *F. pulcherrima*, and *F. danxiaensis* was closely related to *F. major*. In addition, the SSRs in this study will provides important genetic information for phylogenetic, evolution for *Firmiana* species.

**Key words:** *Firmiana kwangsiensis*; *Firmiana danxiaensis*; chloroplast genome; high-throughput sequencing; repeat sequence; phylogenetic analysis

叶绿体是植物细胞内进行光合固碳和胁迫应答的重要半自主性细胞器(Ivanova et al, 2017), 它具有一套可独立自主复制的遗传系统, 可编码与光合作用相关的蛋白。陆生植物中的叶绿体基因组主要为单亲遗传, 其基因组一般为107–218 kb的环状DNA分子, 包括1个大单拷贝区(large single copy, LSC)、1个小单拷贝区(small single copy, SSC)及被其分隔开的2个反向重复区(inverted repeat, IR)(Daniell et al, 2016; 李倩等, 2020)。与核基因组相比, 叶绿体基因组具有重组率较低、后代遗传稳定等特点(Birky, 1995; 于涛等, 2019)。因此, 研究叶绿体基因组数据有助于揭示物种的系统发生关系。然而, 在以往的研究中, 所选择的核基因组和叶绿体基因片段较少且获得有效信息偏少, 对物种进化关系的全面解析产生了一定的影响。随着测序技术的提升和成本的下降, 利用叶绿体全基因组解析物种系统发生关系已成为有效的手段。叶绿体基因组信息的挖掘不仅有助于物种鉴定和分子育种等方面的研究, 还可为重要经济作物、园艺品种改良、珍稀濒危植物保育提供分子基础(Nie et al, 2012)。

梧桐属(*Firmiana*)隶属于锦葵科梧桐亚科, 包含12–18种(Chen et al, 2015), 中国分布有7种, 分别为梧桐(*F. simplex*)、海南梧桐(*F. hainanensis*)、丹霞梧桐(*F. danxiaensis*)、云南梧桐(*F. major*)、火桐(*F. colorata*)、广西火桐(*F. kwangsiensis*)和美丽火桐(*F. pulcherrima*), 其中除梧桐因栽培而分布较广外, 其余6种均为狭域分布种(Wang et al, 2018; Ya et al, 2018; 武星彤等, 2018)。随着观赏植物物种需求的

增加, 梧桐属部分物种因其优美的树形和鲜艳的花色而被推广栽培。有研究发现梧桐属植物的提取物不仅具有抗微生物、抗炎症和抗癌的药理作用(Ajaib et al, 2014; Woo et al, 2015; Lim et al, 2017), 还具有保护神经系统和护肝的作用(Kim et al, 2015; Lim et al, 2017)。目前, 对梧桐属的系统发生关系已有相关报道, 凡强等(2011)利用ITS片段对梧桐属的系统发生关系进行了研究; Abdullah等(2019)基于火桐、云南梧桐和美丽火桐的叶绿体全基因组进行了系统发生关系分析。为了更准确全面地了解梧桐属的系统发生关系, 还需要更多物种的相关基因信息。

广西火桐和丹霞梧桐均为梧桐属内重要的落叶树种, 其自然分布狭窄, 野外种群数量少, 被列为国家二级重点保护野生植物(国家林业局和农业部, 1999)以及《中国物种红色目录》的濒危等级物种(汪松和解焱, 2004), 并被列入《全国极小种群野生植物拯救保护工程规划(2011–2015年)》名录。其中广西火桐仅分布于广西中部至南部的石灰岩地区, 丹霞梧桐主要分布于广东丹霞山自然保护区, 是丹霞山特征种及丹霞地貌特有种。这两种植物树形优美、花色艳丽, 极具园林观赏价值。近年来, 对这两种植物的相关研究主要集中于资源调查和群落特征(骆文华等, 2010; 陈璐等, 2018)、群体遗传分析(Chen et al, 2014; 骆文华等, 2015; 武星彤等, 2018)等方面, 尚未发现利用叶绿体全基因组信息对广西火桐和丹霞梧桐的系统发生进行研究的相关报道。因此, 本文以广西火桐和丹霞梧桐的叶片

为研究材料, 利用高通量测序技术, 对两个物种的叶绿体全基因组进行组装, 并对其结构特征进行分析, 希望有助于理解广西火桐和丹霞梧桐的系统发生关系, 为后续开展其遗传多样性的保护和种群恢复研究提供分子基础信息。

## 1 材料和方法

### 1.1 植物材料及DNA提取

广西火桐叶片样品于2018年6月采集于桂林植物园(25°04' N, 110°17' E), 并使用硅胶干燥保存。丹霞梧桐叶片样品于2019年7月采集于桂林植物园幼苗, 该幼苗为2017年7月引种于广东丹霞山自然保护区(25°02' N, 113°43' E), 叶片样品置于硅胶内干燥保存。利用改良CTAB法(Doyle, 1987)提取广西火桐和丹霞梧桐的叶片DNA。随后, 利用琼脂糖凝胶电泳和NanoDrop2000 (美国赛默飞世尔科技有限公司)评价基因组DNA的质量及浓度, 检验合格的基因组DNA用于文库构建。

### 1.2 叶绿体基因组测序、组装与基因注释

由于广西火桐与丹霞梧桐采样和测序时间不一致, 并考虑到成本及技术的因素, 利用Illumina HiSeq测序平台(上海美吉生物医药科技有限公司)对广西火桐叶绿体进行浅层基因组测序, 而丹霞梧桐叶绿体则利用Illumina NovaSeq平台(南京集思慧远生物科技有限公司)进行浅层基因组测序。两个物种的建库插入长度均为350 bp左右, 测序读长为PE150。

为提高叶绿体基因组后续组装及分析的可靠性, 使用fastp软件(Chen et al, 2018)对测序下机后的原始数据进行过滤, 包括截除reads中的测序接头及引物序列, 并去除低质量reads (平均质量值 $Q < 5$ , 未识别碱基 $N > 5$ )。得到高质量叶绿体基因组测序数据(clean data)后, 用Bowtie2 v2.2.4软件(Langmead et al, 2012)进行比对, 选中比对上的测序序列作为叶绿体基因组的测序序列。随后, 以瑟伯氏棉(*Gossypium thurberi*)叶绿体全基因组(NCBI登录号: GU907100)为参考序列, 通过SPAdes v3.10.1 (Bankevich et al, 2012)组装广西火桐和丹霞梧桐的叶绿体全基因组。

为提高叶绿体基因组注释的准确性, 我们通过以下两种方法对广西火桐和丹霞梧桐的叶绿体基因组进行注释: (1)使用prodigal v2.6.3 (Hyatt et al,

2010)、hmmer v3.1b2 (Wu et al, 2011)和aragorn v1.2.38软件(Laslett & Canbäck, 2004)分别对叶绿体基因组的蛋白编码区(coding sequences, CDS)、核糖体RNA (rRNA)和转运RNA (tRNA)进行注释。(2)提取参考基因组的基因序列, 使用NCBI的blast v2.6软件比对组装序列, 获得第二种注释结果。然后对两种注释结果进行对比, 去除错误及冗余的注释, 确定多外显子的边界, 从而获得最终的叶绿体基因注释。利用OGDRAW工具绘制叶绿体基因组结构图(Lohse et al, 2013)。

### 1.3 重复序列与SSR分析

利用REPuter (Kurtz et al, 2001)软件预测叶绿体基因组内的散在重复序列, 其参数设置为: 最小重复序列为30 bp, 汉明距离(Hamming distance)设置为3 (Liang et al, 2019)。串联重复序列通过在线Tandem Repeats Finder工具进行分析(Benson, 1999)。利用MISA软件(Beier et al, 2017)预测叶绿体基因组的简单重复序列(simple sequence repeats, SSR)的分布, 参数设置如下: 大于或等于10个单核苷酸重复序列; 大于或等于5个二核苷酸重复序列; 大于或等于4个三核苷酸重复序列; 大于或等于3个四核苷酸及以上核苷酸重复序列(Zhao et al, 2019)。

### 1.4 系统发生分析

从NCBI下载12个锦葵目植物的叶绿体全基因组序列, 包括梧桐属的云南梧桐(NC 037242)、美丽火桐(NC 036395)、火桐(BK 010724), 银叶树属(*Heritiera*)的长柄银叶树(*H. angustata*, NC 037784)、*H. fomes* (NC 043924)、银叶树(*H. littoralis*, NC 043923)、蝴蝶树(*H. parvifolia*, NC 038057), 翅子树属(*Pterospermum*)的景东翅子树(*P. kingtungense*, NC 042885), 椴树属(*Tilia*)的紫椴(*T. amurensis*, MH 169579)和少脉椴(*T. paucicostata*, KT 894775), 棉属(*Gossypium*)的*G. harknessii* (NC 033333)和克劳茨基棉(*G. klotzschianum*, NC 033394), 并将本研究中广西火桐和丹霞梧桐的叶绿体基因组纳入分析, 以十字花科的*Braya humilis* (NC 035515)为外类群。利用RAxML (Stamatakis, 2014)构建最大似然法(maximum likelihood, ML)的系统发生树, 碱基替换模型选择GTR+G, 其他参数选择默认设置, 进化树分支的可信度基于bootstrap抽样重复1,000次。

## 2 结果

### 2.1 叶绿体基因组组装与基本特征

对测序原始数据的接头序列和低质量测序数据过滤后, 获得广西火桐和丹霞梧桐的clean data分别约为5.16 G和5.91 G。随后对叶绿体基因组进行组装, 分别获得了广西火桐和丹霞梧桐的叶绿体全基因组 (NCBI 登录号分别为 MN786867、MN480318)。与典型被子植物叶绿体基因组相似, 广西火桐和丹霞梧桐的叶绿体基因组均为闭合环状四分体结构, 包含LSC、SSC及两个IR区(图1), 序列全长分别为160,836 bp和161,253 bp, 其中LSC区长度分别为89,700 bp和90,142 bp, SSC区长度分别为19,970 bp和20,067 bp, IR区长度分别为25,583 bp和25,522 bp。广西火桐与丹霞梧桐的叶绿体基因组GC含量分别为37.04%、36.87%, 且两者的IR区GC含量(42.93%、42.97%)均高于LSC (34.92%、34.68%)和SSC区(31.46%、31.24%) (表1)。

本研究中, 广西火桐与丹霞梧桐的叶绿体基因组注释到的基因总数均为131个, 包括86个蛋白编码序列、37个tRNA基因和8个rRNA基因。其中有17个基因存在两个拷贝, 包括6个蛋白编码序列(*rps7*、

*rpl2*、*rpl23*、*ndhB*、*ycf2*、*ycf15*)、7个tRNA基因(*trnA-UGC*、*trnI-CAU*、*trnI-GAU*、*trnL-CAA*、*trnN-GUU*、*trnR-ACG*、*trnV-GAC*)和4个rRNA基因(*rrn16*、*rrn23*、*rrn4.5*、*rrn5*) (附录1)。在广西火桐和丹霞梧桐的叶绿体基因组中均发现17个基因含有内含子, 其中14个基因含有1个内含子, 包括8个蛋白编码基因(*rps16*、*atpF*、*rpoC1*、*petB*、*petD*、*rpl2*、*ndhB*、*ndhA*)和6个tRNA基因(*trnK-UUU*、*trnG-UCC*、*trnL-UAA*、*trnV-UAC*、*trnI-GAU*、*trnA-UGC*); 有3个基因含有2个内含子(*rps12*、*ycf3*、*clpP*)。 *matK* 基因位于 *trnK-UUU* 的内含子上。另外, *rps12* 为反式剪接基因, 其5'端位于LSC区, 而3'端位于IR区。

### 2.2 SSR分析

利用MISA软件对广西火桐的叶绿体基因组筛选得到98个SSR位点, 包括56个单核苷酸重复类型(主要以A或T碱基重复为主, 只有3个为C碱基重复), 7个双核苷酸、2个三核苷酸、11个四核苷酸、5个五核苷酸和17个复合核苷酸类型; 而在丹霞梧桐叶绿体基因组筛选得到107个SSR位点, 其中64个为A或T组成的单核苷酸重复类型, 11个双核苷酸、1个三核苷酸、9个四核苷酸、9个五核苷酸和13个复合核苷酸类型(图2A)。广西火桐和丹霞梧桐的叶绿体基因组SSR位点主要分布于LSC区(分别为70和82个), 其次为SSC区(分别为18和15个), IR区最少(各10个) (图2B); 另外, SSR位点大部分分布于叶绿体基因组的非编码区上, 且基因间隔区(IGS)分布最多(分别有65和74个), 其次为基因内含子区(19和17个), 而在基因编码区分布较少(14和16个) (图2C, 附录2)。

### 2.3 重复序列分析

利用REPuter软件对广西火桐和丹霞梧桐的叶绿体基因组进行重复序列分析。在广西火桐的叶绿体基因组共鉴定出49个重复序列, 包括26个正向重复(forward repeats)、2个反向重复(reverse repeats)和21个回文重复(palindromic repeats); 在丹霞梧桐的基因组中也鉴定出49个散在重复序列, 包括23个正向重复、5个反向重复和21个回文重复(图3A)。广西火桐和丹霞梧桐叶绿体基因组重复序列长度范围分别在30–65 bp和30–60 bp之间, 且主要分布于30–45 bp之间(图3C, 附录3)。在两个物种的*ycf2*、*psaB*和*ycf1*编码区上均有重复序列的分布, 且*ycf2*

表1 广西火桐和丹霞梧桐的叶绿体基因组特征比较

Table 1 Comparison of chloroplast genome characteristics of *Firmiana kwangsiensis* and *F. danxiaensis*

基因组特征 Genome characteristics	广西火桐 <i>F. kwangsiensis</i>	丹霞梧桐 <i>F. danxiaensis</i>
序列全长 Genome size (bp)	160,836	161,253
LSC区长度 LSC length (bp)	89,700	90,142
SSC区长度 SSC length (bp)	19,970	20,067
IR区长度 IR length (bp)	25,583	25,522
GC含量 GC content (%)	37.04	36.87
LSC区GC含量 GC content of LSC (%)	34.92	34.68
SSC区GC含量 GC content of SSC (%)	31.46	31.24
IR区GC含量 GC content of IR (%)	42.93	42.97
A碱基占比 A base content (%)	30.98	31.13
T碱基占比 T base content (%)	31.98	31.99
C碱基占比 C base content (%)	18.87	18.61
G碱基占比 G base content (%)	18.17	18.26
基因总数 Total genes	131	131
编码蛋白基因数 No. of protein coding sequences	86	86
tRNA	37	37
rRNA	8	8

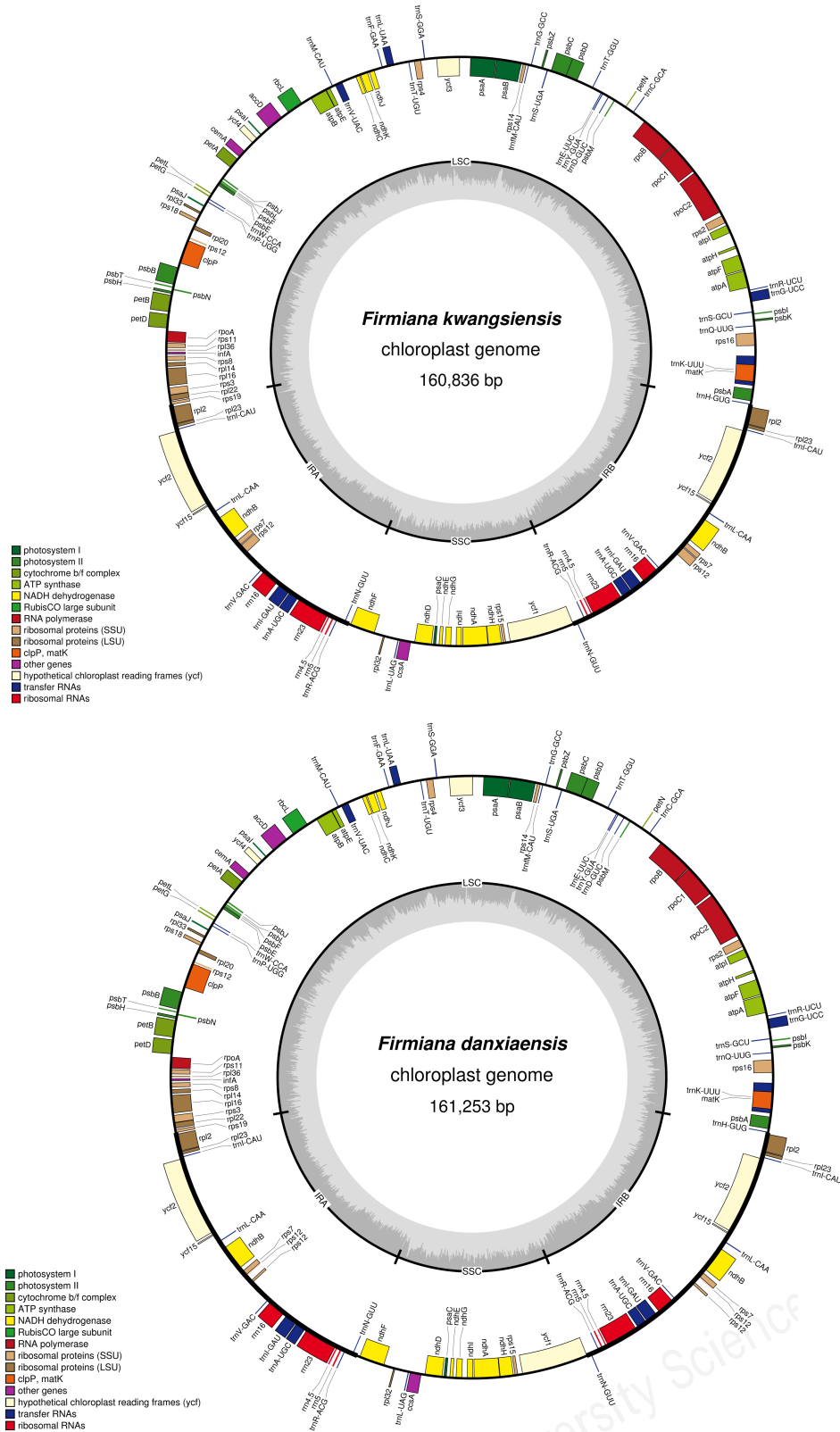


图1 广西火桐和丹霞梧桐叶绿体基因组的基因图谱  
Fig. 1 Gene map of the *Firmiana kwangsiensis* and *F. danxiaensis* chloroplast genome

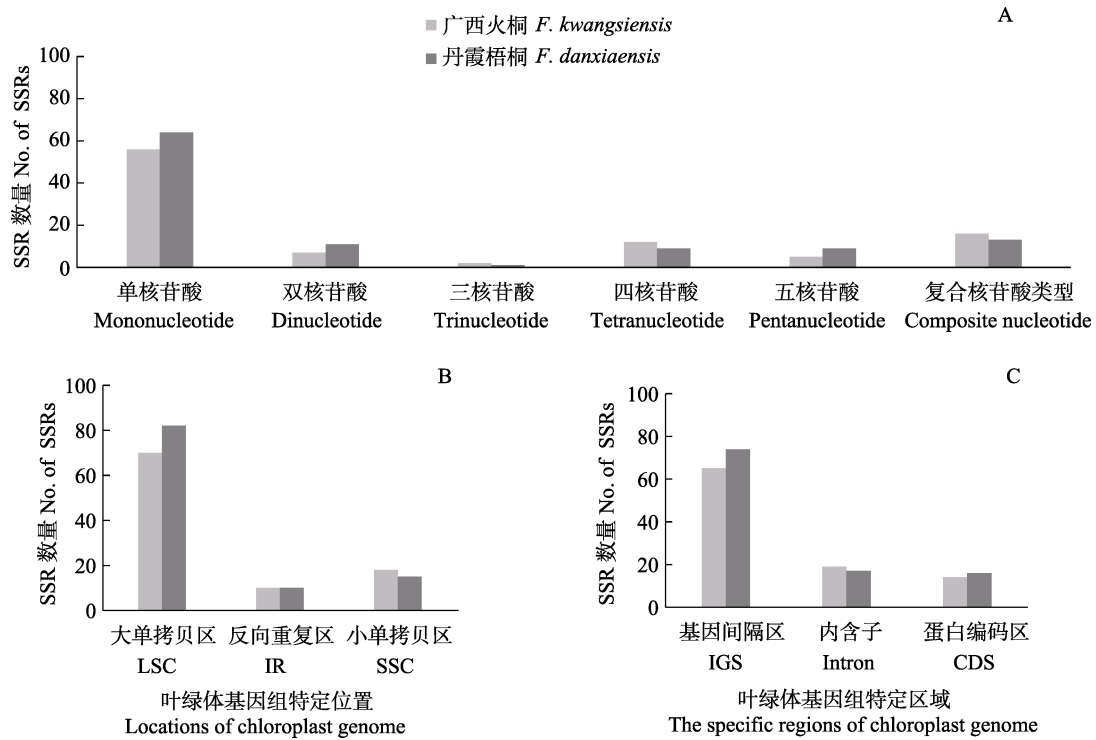


图2 广西火桐和丹霞梧桐的叶绿体基因组SSR分析。(A)不同SSR类型的数量;(B)大单拷贝区(LSC)、反向重复区(IR)和小单拷贝区(SSC)的SSR数量;(C)基因间隔区(IGS)、基因编码区(CDS)及内含子(intron)的SSR数量。  
Fig. 2 SSR analysis of the chloroplast genomes of *Firmiana kwangsiensis* and *F. danxiaensis*. (A) Number of SSRs in different types; (B) Number of SSRs in the LSC (large single copy), SSC (small single copy), and IR (inverted repeat region); (C) Number of SSRs in the intergenic regions (IGS), protein-coding gene (CDS) and introns.

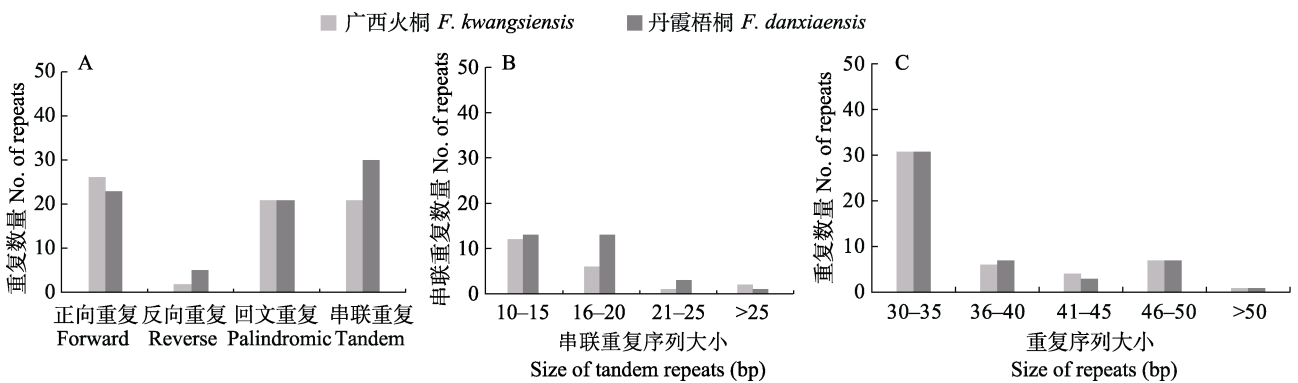


图3 广西火桐和丹霞梧桐的叶绿体基因组重复序列分析。(A)不同重复序列类型的分布数量;(B)串联重复序列长度的分布范围;(C)正向、反向和回文重复序列长度的分布范围。  
Fig. 3 Repeat sequences analysis of *Firmiana kwangsiensis* and *F. danxiaensis* chloroplast genome. (A) Number of different types of repeats; (B) Size of tandem repeats in specific range; (C) Size of forward, reverse and palindromic repeats in specific range.

编码区分布数量最多(均有17个); *tRNA-GCU*基因上各分布有1个重复序列; 在*ycf3*、*clpP*和*ndhA*的内含子上也发现有重复序列分布。此外, 在丹霞梧桐的叶绿体*rrn4.5*基因上发现有4个重复序列, 而广西火桐的rRNA基因则无重复序列(附录3)。

通过Tandem Repeats Finder软件(<https://tandem>。

[www.biodiversity-science.net](https://www.biodiversity-science.net))鉴定出广西火桐和丹霞梧桐的叶绿体基因组的串联重复序列分别有21个和30个(图3A), 长度在10-32 bp之间(图3B, 附录4)。这些串联重复序列的重复次数基本为2次, 但在丹霞梧桐叶绿体基因组发现1个重复次数为3的串联重复序列。两个物种的叶绿体基因组均有3个串联重复序列分布于*clpP*

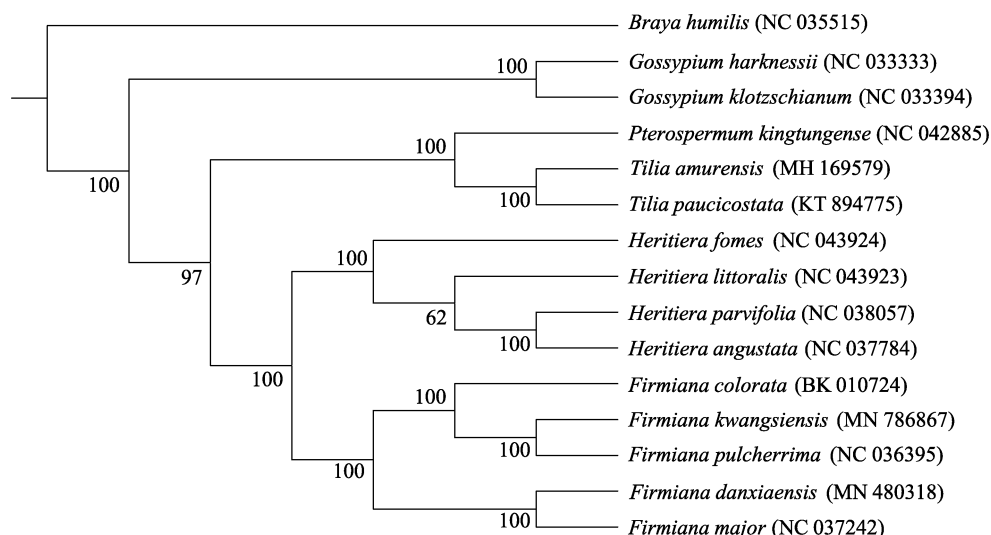


图4 基于叶绿体全基因组序列最大似然法构建的15个物种的系统发生树

Fig. 4 Phylogenetic tree of 15 species based on chloroplast genome using maximum likelihood (ML) method

和*rpl2*的内含子上,其余均分布于基因间隔区(IGS)(附录4)。

#### 2.4 系统发生分析

基于15个物种的叶绿体全基因组序列构建的系统树显示(图4):棉属(*Gossypium*)、银叶树属(*Heritiera*)、梧桐属(*Firmiana*)和椴树属(*Tilia*)的单系性得到强烈支持(支持率均为100%),景东翅子树(*P. kingtungense*)与椴树属形成姐妹群,并得到100%支持,共同构成银叶树属和梧桐属分支的姐妹群,支持率为97%。在梧桐属内部,丹霞梧桐和云南梧桐构成一支,其余3种(广西火桐、美丽火桐和火桐)构成一支,其中广西火桐和美丽火桐为姐妹群关系。

### 3 讨论

本研究利用二代高通量测序技术对梧桐属内濒危极小种群植物广西火桐和丹霞梧桐的叶绿体全基因组进行组装与注释。两个物种叶绿体基因组与大多数被子植物的叶绿体基因组结构相似,均为典型的四分体式结构(Cheng et al, 2020; Tan et al, 2020),其长度分别为160,836和161,253 bp。二者的叶绿体基因组均编码131个基因,包括86个蛋白编码序列,37个tRNA和8个rRNA基因。此外,广西火桐和丹霞梧桐的叶绿体基因组结构、基因数量和类型、GC含量等与已公布的梧桐属植物(Ya et al, 2018)、美丽火桐(Wang et al, 2018)和火桐(Abdullah et al, 2019)的叶绿体基因组相似,表明梧桐属内相

关物种的叶绿体基因组结构相对保守。

有研究发现叶绿体基因组的重排决定了重复序列的数量(Haberle et al, 2008; Gao et al, 2009; Somaratne et al, 2019)。因此,重复序列为基因组重排的研究提供了有效信息。本研究中,虽然在广西火桐和丹霞梧桐的叶绿体基因组中均鉴定出49个重复序列,但在正向重复和反向重复的数量上有一定的差异,在其他梧桐属植物如云南梧桐、美丽火桐和火桐也发现类似现象(Abdullah et al, 2019)。这些重复序列为梧桐属系统进化的进一步深入研究提供了重要依据。此外,我们还发现串联重复序列的数量及长度在两个物种中也存在差异,丹霞梧桐叶绿体基因组大于15 bp以上的串联重复序列数量要多于广西火桐,目前关于串联重复序列的起源机制尚不清楚,可能与DNA重排、变异和基因复制相关(Chen et al, 2019)。

叶绿体基因组的SSRs是一种被应用于群体遗传结构和谱系地理学等研究的高效标记工具(Du et al, 2012; Chmielewski et al, 2015)。本研究中,在广西火桐和丹霞梧桐的叶绿体基因组中分别获得98个和107个SSR位点,这些SSR位点可以为濒危梧桐属植物的遗传多样性和保护遗传学等研究提供候选分子标记。与大多数被子植物的叶绿体基因组SSR位点分布相似(Abdullah et al, 2019; 乔永刚等, 2019; 张明英等, 2020),本文两个物种的叶绿体基因组SSR位点主要分布于LSC区,且主要以A/T碱

基组成。此外, 非编码区(IGS和内含子)的SSR位点出现的数量远多于编码区(CDS), 这可能与编码区的保守性高于非编码区有关(乔永刚等, 2019)。

植物叶绿体基因组序列(如*matK*、*psbA-trnH*、*trnL-trnF*、*ndhF*和*ycf1*等)常被用于物种的系统发生关系研究(蒋明等, 2020)。但对于梧桐亚科等一些复杂类群, 有限的DNA片段信息并不能充分揭示其系统发生关系(Wilkie et al, 2006), 需要更多的分子信息。本研究基于叶绿体全基因组构建系统发生关系, 将14个锦葵科物种明确划分为5个分支(支持率100%), 其中锦葵科棉属与梧桐亚科构成姐妹群; 梧桐亚科的梧桐属与银叶树属互为姐妹群, 表明这两个属的亲缘关系较近, 印证了Wilkie等(2006)的结论。此外, 梧桐属内部分为两个分支, 其中广西火桐、火桐和美丽火桐聚为一支, 丹霞梧桐和云南梧桐构成一支, 与凡强等(2011)基于ITS片段的梧桐属内系统发育关系研究结论一致。但目前受限于梧桐亚科内其他物种的叶绿体基因组尚未测序公布, 尚未能整体重构其系统发生关系。本研究报道的广西火桐和丹霞梧桐的叶绿体基因组特征为梧桐属乃至梧桐亚科物种系统发生、进化和保护遗传学等研究提供了重要的遗传信息。

## 参考文献

- Abdullah, Shahzadi I, Mehmood F, Ali Z, Malik MS, Waseem S, Mirza B, Ahmed I, Waheed MT (2019) Comparative analyses of chloroplast genomes among three *Firmiana* species: Identification of mutational hotspots and phylogenetic relationship with other species of Malvaceae. *Plant Gene*, 19, 100199.
- Ajaib M, Wahla SQ, Khan KM (2014) *Firmiana simplex*: A potential source of antimicrobials. *Journal of the Chemical Society of Pakistan*, 36, 744–753.
- Bankevich A, Nurk S, Antipov D, Gurevich AA, Dvorkin M, Kulikov AS, Lesin VM, Nikolenko SI, Pham S, Prjibelski AD, Pyshkin AV, Sirotkin AV, Vyahhi N, Tesler G, Alekseyev MA, Pevzner PA (2012) SPAdes: A new genome assembly algorithm and its applications to single-cell sequencing. *Journal of Computational Biology*, 19, 455–477.
- Beier S, Thiel T, Münch T, Scholz U, Mascher M (2017) MISA-web: A web server for microsatellite prediction. *Bioinformatics*, 33, 2583–2585.
- Benson G (1999) Tandem repeats finder: A program to analyze DNA sequences. *Nucleic Acids Research*, 27, 573–580.
- Birky CW (1995) Uniparental inheritance of mitochondrial and chloroplast genes: Mechanisms and evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 92, 11331–11338.
- Chen L, Zhou H, Wang MQ, Wu XT, Lin XY, Zhang Y, Wen YF (2018) Community characteristics comparison of *Firmiana danxiaensis* species. *Chinese Wild Plant Resources*, 37(2), 46–49. (in Chinese with English abstract) [陈璐, 周宏, 王敏求, 武星彤, 林雪莹, 张原, 文亚峰 (2018) 丹霞梧桐群落特征比较研究. *中国野生植物资源*, 37(2), 46–49.]
- Chen Q, Wu XB, Zhang DQ (2019) Phylogenetic analysis of *Fritillaria cirrhosa* D. Don and its closely related species based on complete chloroplast genomes. *PeerJ*, 7, e7480.
- Chen SF, Li MW, Hou RF, Liao WB, Zhou RC, Fan Q (2014) Low genetic diversity and weak population differentiation in *Firmiana danxiaensis*, a tree species endemic to Danxia landform in northern Guangdong, China. *Biochemical Systematics and Ecology*, 55, 66–72.
- Chen SF, Zhou YQ, Chen YR, Gu J (2018) Fastp: An ultra-fast all-in-one FASTQ preprocessor. *Bioinformatics*, 34, i884–i890.
- Chen SF, Li MW, Jing HJ, Zhou RC, Yang GL, Wu W, Fan Q, Liao WB (2015) De novo transcriptome assembly in *Firmiana danxiaensis*, a tree species endemic to the Danxia landform. *PLoS ONE*, 10, e0139373.
- Cheng Y, Zhang LM, Qi JM, Zhang LW (2020) Complete chloroplast genome sequence of *Hibiscus cannabinus* and comparative analysis of the Malvaceae family. *Frontiers in Genetics*, 11, 227.
- Chmielewski M, Meyza K, Chybicki IJ, Dzialuk A, Litkowiec M, Burczyk J (2015) Chloroplast microsatellites as a tool for phylogeographic studies: The case of white oaks in Poland. *iForest*, 8, 765–771.
- Daniell H, Lin CS, Yu M, Chang WJ (2016) Chloroplast genomes: Diversity, evolution, and applications in genetic engineering. *Genome Biology*, 17, 134.
- Doyle JJ (1987) A rapid DNA isolation procedure for small quantities of fresh leaf tissue. *Phytochemical Bulletin*, 19, 11–15.
- Du QZ, Wang BW, Wei ZZ, Zhang DQ, Li BL (2012) Genetic diversity and population structure of Chinese white poplar (*Populus tomentosa*) revealed by SSR markers. *Journal of Heredity*, 103, 853–862.
- Fan Q, Guo W, Chen SF, Liao WB (2011) Phylogeny of *Firmiana* (Sterculiaceae) based on nrDNA ITS analysis. In: *The 10th Youth Academic Seminar of National System and Evolutionary Botany* (ed. Botanic Society of Yunnan), p. 68. Kunming. (in Chinese with English abstract) [凡强, 郭微, 陈素芳, 廖文波 (2011) 基于nrDNA ITS序列探讨梧桐属的系统发育. 见: 2011年全国系统与进化植物学暨第十届青年学术研讨会论文集(云南植物学会编), 68页. 昆明.]
- Gao L, Yi X, Yang YX, Su YJ, Wang T (2009) Complete chloroplast genome sequence of a tree fern *Alsophila*

- spinulosa*: Insights into evolutionary changes in fern chloroplast genomes. *BMC Evolutionary Biology*, 9, 130.
- Haberle RC, Fourcade HM, Boore JL, Jansen RK (2008) Extensive rearrangements in the chloroplast genome of *Trachelium caeruleum* are associated with repeats and tRNA genes. *Journal of Molecular Evolution*, 66, 350–361.
- Hyatt D, Chen GL, Locascio PF, Land ML, Larimer FW, Hauser LJ (2010) Prodigal: Prokaryotic gene recognition and translation initiation site identification. *BMC Bioinformatics*, 11, 119.
- Ivanova Z, Sablok G, Daskalova E, Zahmanova G, Apostolova E, Yahubyan G, Baev V (2017) Chloroplast genome analysis of resurrection tertiary relict *Haberlea rhodopensis* highlights genes important for desiccation stress response. *Frontiers in Plant Science*, 8, 204.
- Jiang M, Wang JF, Ying MH, Yang RM, Ma JY (2020) Assembly and sequence analysis of *Tetrastigma hemsleyanum* chloroplast genome. *Chinese Traditional and Herbal Drugs*, 51, 461–468. (in Chinese with English abstract) [蒋明, 王军峰, 应梦豪, 杨如棉, 马佳莹 (2020) 三叶崖爬藤叶绿体基因组的组装与序列分析. *中草药*, 51, 461–468.]
- Kim JW, Yang H, Cho N, Kim B, Kim YC, Sung SH (2015) Hepatoprotective constituents of *Firmiana simplex* stem bark against ethanol insult to primary rat hepatocytes. *Pharmacognosy Magazine*, 11(41), 55–60.
- Kurtz S, Choudhuri JV, Ohlebusch E, Schleiermacher C, Stoye J, Giegerich R (2001) REPuter: The manifold applications of repeat analysis on a genomic scale. *Nucleic Acids Research*, 29, 4633–4642.
- Langmead B, Salzberg SL (2012) Fast gapped-read alignment with Bowtie 2. *Nature Methods*, 9, 357–359.
- Laslett D, Canback B (2004) ARAGORN, a program to detect tRNA genes and tmRNA genes in nucleotide sequences. *Nucleic Acids Research*, 32, 11–16.
- Li Q, Guo QQ, Gao C, Li HE (2020) Characterization of complete chloroplast genome of *Camellia weiningensis* in Weining, Guizhou Province. *Acta Horticulturae Sinica*, 47, 779–787. (in Chinese with English abstract) [李倩, 郭其强, 高超, 李慧娥 (2020) 贵州威宁红花油茶的叶绿体基因组特征分析. *园艺学报*, 47, 779–787.]
- Liang CL, Wang L, Lei J, Duan BZ, Ma WS, Xiao SM, Qi HJ, Wang Z, Liu YQ, Shen XF, Guo S, Hu HY, Xu J, Chen SL (2019) A comparative analysis of the chloroplast genomes of four *Salvia* medicinal plants. *Engineering*, 5, 907–915.
- Lim SY, Subedi L, Shin D, Kim CS, Lee KR, Kim SY (2017) A new neolignan derivative, balanophonin isolated from *Firmiana simplex* delays the progress of neuronal cell death by inhibiting microglial activation. *Biomolecules & Therapeutics*, 25, 519–527.
- Luo WH, Mao SZ, Ding L, Huang YS, Deng T (2010) Study on community characteristics of endangered species *Erythropsis kwangsiensis*. *Journal of Fujian Forestry Science and Technology*, 37(4), 6–10. (in Chinese with English abstract) [骆文华, 毛世忠, 丁莉, 黄俞淞, 邓涛 (2010) 濒危植物广西火桐群落特征研究. *福建林业科技*, 37(4), 6–10.]
- Luo WH, Dai WJ, Liu J, Hu XH, Li XJ, Huang SX (2015) Comparison of genetic diversity of natural and *ex-situ* conservation populations of *Erythropsis kwangsiensis*. *Journal of Central South University of Forestry & Technology*, 35(2), 66–71. (in Chinese with English abstract) [骆文华, 代文娟, 刘建, 胡兴华, 李祥军, 黄仕训 (2015) 广西火桐自然种群和迁地保护种群的遗传多样性比较. *中南林业科技大学学报*, 35(2), 66–71.]
- Lohse M, Drechsel O, Kahlau S, Bock R (2013) OrganellarGenomeDRAW—A suite of tools for generating physical maps of plastid and mitochondrial genomes and visualizing expression data sets. *Nucleic Acids Research*, 41, W575–W581.
- National Forestry Administration, Ministry of Agriculture (1999) List of Key State Protected Wild Plants (The first batch). *Plant Journal*, (5), 4–11. [国家林业局, 农业部 (1999) 国家重点保护野生植物名录(第一批). *植物杂志*, (5), 4–11.]
- Nie XJ, Lü SZ, Zhang YX, Du XH, Wang L, Biradar SS, Tan XF, Wan FH, Song WN (2012) Complete chloroplast genome sequence of a major invasive species, crofton weed (*Ageratina adenophora*). *PLoS ONE*, 7, e36869.
- Qiao YG, He JX, Wang YF, Cao YP, Jia MJ, Zhang XR, Liang JP, Song Y (2019) Analysis of chloroplast genome and its characteristics of medicinal plant *Sophora flavescens*. *Acta Pharmaceutica Sinica*, 54, 2106–2112. (in Chinese with English abstract) [乔永刚, 贺嘉欣, 王勇飞, 曹亚萍, 贾孟君, 张鑫瑞, 梁建萍, 宋芸 (2019) 药用植物苦参的叶绿体基因组及其特征分析. *药科学报*, 54, 2106–2112.]
- Somaratne Y, Guan DL, Wang WQ, Zhao L, Xu SQ (2019) Complete chloroplast genome sequence of *Xanthium sibiricum* provides useful DNA barcodes for future species identification and phylogeny. *Plant Systematics and Evolution*, 305, 949–960.
- Stamatakis A (2014) RAxML version 8: A tool for phylogenetic analysis and post-analysis of large phylogenies. *Bioinformatics*, 30, 1312–1313.
- Tan W, Gao H, Zhang HY, Yu XL, Tian XX, Jiang WL, Zhou K (2020) The complete chloroplast genome of Chinese medicine (*Psoralea corylifolia*): Molecular structures, barcoding and phylogenetic analysis. *Plant Gene*, 21, 100216.
- Wang JH, Cai YC, Zhao KK, Zhu ZX, Zhou RC, Wang HF (2018) Characterization of the complete chloroplast genome sequence of *Firmiana pulcherrima* (Malvaceae). *Conservation Genetics Resources*, 10, 445–448.
- Wang S, Xie Y (2004) China Species Red List (Vol. 1). Higher Education Press, Beijing. (in Chinese) [汪松, 解焱 (2004) 中国物种红色名录(第一卷). 高等教育出版社, 北京.]
- Wilkie P, Clark A, Pennington RT, Cheek M, Bayer C, Wilcock CC (2006) Phylogenetic relationships within the

- subfamily Sterculioideae (Malvaceae/Sterculiaceae-Sterculieae) using the chloroplast gene *ndhF*. *Systematic Botany*, 31, 160–170.
- Woo KW, Choi SU, Kim KH, Lee KR (2015) Ursane saponins from the stems of *Firmiana simplex* and their cytotoxic activity. *Journal of the Brazilian Chemical Society*, 26, 1450–1456.
- Wu ST, Zhu ZW, Fu LM, Niu BF, Li WZ (2011) WebMGA: A customizable web server for fast metagenomic sequence analysis. *BMC Genomics*, 12, 444.
- Wu XT, Chen L, Wang MQ, Zhang Y, Lin XY, Li XY, Zhou H, Wen YF (2018) Population structure and genetic divergence in *Firmiana danxiaensis*. *Biodiversity Science*, 26, 1168–1179. (in Chinese with English abstract) [武星彤, 陈璐, 王敏求, 张原, 林雪莹, 李鑫玉, 周宏, 文亚峰 (2018) 丹霞梧桐群体遗传结构及其遗传分化. *生物多样性*, 26, 1168–1179.]
- Ya JD, Yu ZX, Yang YQ, Zhang SD, Zhang ZR, Cai J, Yang JB, Yu WB (2018) Complete chloroplast genome of *Firmiana major* (Malvaceae), a critically endangered species endemic to southwest China. *Conservation Genetics* Resources, 10, 713–715.
- Yu T, Zhang YY, Gao J, Ke L, Ma WB, Li JQ (2019) Complete chloroplast genome sequence of *Betula halophila*, a plant species with extremely small populations. *Scientia Silvae Sinicae*, 55(2), 41–49. (in Chinese with English abstract) [于涛, 张宇阳, 高健, 柯蕾, 马文宝, 李俊清 (2019) 极小种群濒危植物盐桦叶绿体基因组特征分析. *林业科学*, 55(2), 41–49.]
- Zhang MY, Wang XF, Gao J, Liu AP, Yan YG, Yang XJ, Zhang G (2020) Complete chloroplast genome of *Paeonia mairei* H. Lév.: Characterization and phylogeny. *Acta Pharmaceutica Sinica*, 55, 168–176. (in Chinese with English abstract) [张明英, 王西芳, 高静, 刘阿萍, 颜永刚, 杨新杰, 张岗 (2020) 美丽芍药叶绿体全基因组解析及系统发育分析. *药学学报*, 55, 168–176.]
- Zhao XQ, Yan M, Ding Y, Huo Y, Yuan ZH (2019) Characterization and comparative analysis of the complete chloroplast genome sequence from *Prunus avium* ‘Summit’. *PeerJ*, 7, e8210.

(责任编辑: 葛学军 责任编辑: 时意专)

## 附录 Supplementary Material

### 附录1 广西火桐和丹霞梧桐的叶绿体基因组注释基因

Appendix 1 List of the annotated genes in chloroplast genome of *Firmiana kwangsiensis* and *F. danxiaensis*  
<https://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2020263-1.pdf>

### 附录2 广西火桐和丹霞梧桐的叶绿体基因组SSR位点信息

Appendix 2 SSR sequences identified in *Firmiana kwangsiensis* and *F. danxiaensis* chloroplast genome  
<https://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2020263-2.pdf>

### 附录3 广西火桐和丹霞梧桐的叶绿体基因组重复序列

Appendix 3 The repeat sequences identified in *Firmiana kwangsiensis* and *F. danxiaensis* chloroplast genome  
<https://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2020263-3.pdf>

### 附录4 广西火桐和丹霞梧桐的串联重复序列

Appendix 4 The tandem repeat sequences identified in *Firmiana kwangsiensis* and *F. danxiaensis* chloroplast genome  
<https://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2020263-4.pdf>

•研究报告•

# 贵州典型自然保护区内外外来入侵草本植物的比较

郭朝丹<sup>ID</sup>, 朱金方<sup>ID</sup>, 柳晓燕, 赵彩云<sup>ID\*</sup>, 李俊生

中国环境科学研究院生态研究所, 北京 100012

**摘要:** 自然保护区是抵御外来物种入侵的重要屏障, 然而人类活动可能增加外来入侵物种扩散的风险, 导致自然保护区面临不同程度的入侵。为了对比研究自然保护区内外以及不同保护区之间外来入侵草本植物的分布格局及其与人类活动的关系, 本文基于贵州省四个国家级自然保护区(赤水桫欏、习水、梵净山和麻阳河) 380个样方的调查数据, 运用双因素方差分析和非度量多维标度分析方法分析了保护区内外的外来入侵草本植物多样性和物种组成差异, 并利用冗余分析探讨了影响不同保护区内外外来入侵草本植物分布的关键人类活动因子。赤水桫欏、习水、梵净山和麻阳河4个保护区共调查发现外来入侵草本植物46种, 隶属于18科37属, 其中, 4个保护区内分别有16、18、7和20种, 保护区外分别有17、10、24和20种。赤水桫欏和梵净山保护区外的外来入侵草本植物丰富度、Shannon-Wiener多样性指数和Simpson优势度指数显著高于保护区内, 而习水和麻阳河保护区内外差异不显著。梵净山保护区内的Pielou均匀度指数显著高于保护区外, 其余保护区内外差异不显著。四个保护区内外的外来入侵草本植物物种组成无明显差异。保护区内的居民量和道路长度是影响保护区内外外来入侵草本植物分布格局差异的主要原因。研究结果表明, 不同保护区对外来草本植物入侵的抵御能力不同, 而人类活动程度的差异是导致其不同的原因之一。建议加强自然保护区内及周边区域人类活动管控, 减缓外来入侵植物的扩散。

**关键词:** 自然保护区; 外来入侵植物; 物种多样性; 人类干扰

郭朝丹, 朱金方, 柳晓燕, 赵彩云, 李俊生 (2021) 贵州典型自然保护区内外外来入侵草本植物的比较. 生物多样性, 29, 596–604. doi: 10.17520/biods.2020292.

Guo CD, Zhu JF, Liu XY, Zhao CY, Li JS (2021) Contrasting biodiversity of invasive herbs inside and outside nature reserves in Guizhou. Biodiversity Science, 29, 596–604. doi: 10.17520/biods.2020292.

## Contrasting biodiversity of invasive herbs inside and outside nature reserves in Guizhou

Chaodan Guo<sup>ID</sup>, Jinfang Zhu<sup>ID</sup>, Xiaoyan Liu, Caiyun Zhao<sup>ID\*</sup>, Junsheng Li

Institute of Ecology, Chinese Research Academy of Environmental Sciences, Beijing 100012

### ABSTRACT

**Aims:** Nature reserves are important barriers against invasive species. Human activities, however, can increase the risk of species invasions in these reserves and beyond. Comparative studies on the biodiversity and distribution patterns of invasive plant species within and outside nature reserves, as well as differences among nature reserves, may help elucidate the level of resistance among nature reserves and reveal the factors driving these differences.

**Methods:** We surveyed the invasive herbs from 380 plots of four national nature reserves (Chishui Alsophila, Xishui, Fanjingshan, and Mayanghe), in Guizhou Province. We contrasted the diversity of invasive herbs inside and outside the four nature reserves using a two-way analysis of variance, and explored differences in species composition with non-metric multidimensional scaling. Redundancy analysis was used to evaluate the key anthropogenic factors to explain these differences.

**Results:** A total of 46 invasive herbs were recorded and classified into 37 genera and 18 families. At each of the four reserves, between 7 and 20 invasive herb species were identified inside the reserve and between 10 and 24 invasive species were observed outside the reserve. The richness, Shannon-Wiener diversity index, and Simpson dominance index of invasive herbs outside Chishui and Fanjingshan nature reserves were significantly higher than those inside

收稿日期: 2020-07-21; 接受日期: 2021-02-24

基金项目: 生物多样性调查评估项目(2019HJ2096001006)和国家重点研发计划(2016YFC1201100)

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

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

nature reserves, while there were no significant differences between invasive herbs inside and outside Xishui and Mayanghe nature reserves. Pielou's evenness index inside Fanjingshan Nature Reserve was significantly higher than that outside the reserve, but no differences in evenness were found in the other nature reserves. In terms of invasive herb species composition, no significant differences inside and outside the four nature reserves were discovered. Redundancy analysis results showed that the residents and the length of roads were the key anthropogenic factors underlying the distribution pattern of invasive herbs.

**Conclusions:** Our results suggest that different reserves have different resistance to plant invasion, which results from differences in anthropogenic activity. We recommend that restriction of human activities in and around nature reserves can help to prevent the spread of invasive plant species.

**Key words:** nature reserve; invasive alien plant; plant diversity; human disturbance

随着全球经济一体化、交通和旅游的发展,各地的外来入侵植物数量显著增加(Van Kleunen et al, 2015)。外来入侵植物与本地物种竞争生存空间和养分、分泌具有抑制作用的化感物质、与本地种杂交等,对全球生物多样性、生态系统等构成了严重威胁(类延宝等, 2010)。自然保护区是生物多样性保护的热点地区,在生物多样性保护中起着重要作用,也被认为是阻止外来物种入侵的有效屏障(Foxcroft et al, 2011)。然而,越来越多的研究表明,自然保护区正面临着不同程度的外来物种入侵问题(Foxcroft et al, 2013)。对中欧44个自然保护区的调查研究发现,每个保护区平均有 $11.2 \pm 6.9$ 种外来入侵植物(Braun et al, 2016)。西班牙阿纳加乡村公园自然保护区内有116种外来入侵植物(Expósito et al, 2018)。我国53个国家级自然保护区均受到不同程度的外来植物入侵(宫璐等, 2017)。根据《2019年中国生态环境状况公报》(<http://www.mee.gov.cn/hjzl/sthjzk/>),目前已有215种外来入侵物种侵入国家级自然保护区。外来植物入侵保护区所引起的生态问题是生物多样性保护面临的新挑战(Moodley et al, 2020)。

人类活动是外来入侵物种进入自然保护区的重要影响因素(Vardarman et al, 2018)。国内外对人为干扰因素如旅游、道路、耕作等对保护区外来(入侵)植物分布扩散的影响已开展了大量研究,发现人为干扰主要通过驱动扩散压力对外来入侵植物扩散产生促进作用(Foxcroft et al, 2019)。对南非克鲁格国家公园外来植物入侵的驱动因素研究发现,根据道路密度可以很好地预测保护区内外来入侵植物的分布(Jarošík et al, 2011)。张渊媛等(2012)以5个自然保护区为例探讨了环境和人为因子与外来入侵植物分布格局的关系,发现道路长度、农田面积、游客周转量等因素在一定程度上解释了保护区

外来入侵植物的分布。Spear等(2013)以土地使用时间、人口密度、道路数量等人类活动因子建立模型预测了南非国家公园系统中物种入侵的潜在因素,发现人口密度是解释保护区内外来物种丰富度的有力指标。除此之外,保护区内的农业活动也促进了外来物种的入侵(Valls et al, 2014)。游客在保护区内的各种娱乐活动如骑行、登山等(Bouchard et al, 2015)都可能将外来入侵植物的种子散布到保护区。

目前对自然保护区外来植物入侵的关注仍然不足,缺少对其分布格局以及不同保护区间的对比研究(Hulme et al, 2014; Hulme, 2018)。本研究以贵州赤水桫欏、习水、梵净山和麻阳河4个国家级自然保护区为研究区域,通过调查保护区内及保护区外周边区域的外来入侵草本植物状况,比较了不同自然保护区内外的外来入侵草本植物分布状况的差异,分析了人类活动干扰程度对不同保护区之间外来入侵草本植物分布格局差异的影响,以期为贵州省自然保护区外来入侵植物管理提供基础数据。

## 1 材料与方法

### 1.1 研究区概况

贵州赤水桫欏国家级自然保护区( $105^{\circ}57' - 106^{\circ}07' E, 28^{\circ}20' - 28^{\circ}28' N$ , 简称赤水桫欏)是以桫欏(*Alsophila spinulosa*)及其生境为主要保护对象的自然保护区,是世界上拥有桫欏数量较多、面积较广的桫欏林区之一(刘钦等, 2019);习水国家级自然保护区( $105^{\circ}50' - 106^{\circ}29' E, 28^{\circ}07' - 28^{\circ}34' N$ , 简称习水)是贵州省面积最大的国家级自然保护区,也是中国研究亚热带常绿阔叶林生态系统的代表性区域(张磊等, 2011);梵净山国家级自然保护区( $108^{\circ}45' - 108^{\circ}48' E, 27^{\circ}49' - 28^{\circ}01' N$ , 简称梵净山)是长江上游森林生态区生物多样性保护优先区之

一, 这里是黔金丝猴(*Rhinopithecus brelichi*)的全球唯一栖息地, 并拥有藏酋猴(*Macaca thibetana*)、黑熊(*Ursus thibetanus*)、毛冠鹿(*Elaphodus cephalopus*)、白颈长尾雉(*Syrnaticus ellioti*)、白冠长尾雉(*S. reevesii*)等珍稀物种(张明明等, 2019); 麻阳河国家级自然保护区(108°03'–108°19' E, 28°37'–28°54' N, 简称麻阳河)是以保护国家 I 级保护动物黑叶猴(*Trachypithecus francoisi*)及其栖息地为主的野生动物类型保护区(张鹏等, 2015)。

## 1.2 研究方法

### 1.2.1 样方调查

2016年8月, 对贵州省4个国家级自然保护区内及保护区外周边区域主要交通道路沿线的外来入侵植物开展调查, 对农田、村寨、撂荒地、景点、宾馆农家乐、旅游设施等人类活动频繁的区域进行重点调查, 每个样点设置3–4个1 m × 1 m的样方, 赤水桫欏、习水、梵净山和麻阳河4个保护区分别设置23、24、22和39个样点, 91、84、76和129个样方(附录1)。采用GPS定位记录样点的经纬度和海拔, 统计样方中外来入侵草本植物的种类及其株高、盖度和个体数量, 同时记录生境类型。依据《中国外来入侵植物名录》(马金双和李惠茹, 2018)及专家鉴定筛选外来入侵草本植物物种并区分其入侵等级, 本文仅考虑已造成危害的物种, 即该书中前4级外来入侵草本植物。

### 1.2.2 人类活动影响因子

以居民量、村庄数量、耕地面积、游客量、道路长度、保护区建立时间、景区面积作为影响保护区内外来入侵草本植物分布的人类活动干扰因子。每个保护区相关干扰因子数据以保护区名和影响因子名为主题或关键词在中国知网(<https://www.cnki.net/>)搜集获取, 以最接近2016年的数据为准, 部分知网文献无法获取的由网上相关报道等资料获取(附录2)。

### 1.2.3 指标计算方法

计算每个样方外来入侵草本植物的丰富度( $D$ )、Shannon-Wiener多样性指数( $H'$ )、Simpson优势度指数( $R$ )和Pielou均匀度指数( $J$ ), 具体公式如下(马克平和刘玉明, 1994):

$$D = S \quad (1)$$

$$H' = -\sum_{i=1}^S P_i \ln P_i \quad (2)$$

$$R = 1 - \sum_{i=1}^S P_i^2 \quad (3)$$

$$J = (1 - \sum_{i=1}^S P_i^2) / (1 - 1/S) \quad (4)$$

其中,  $S$ 为出现在样方内的外来入侵草本植物的物种数;  $P_i$ 是样方中第 $i$ 种外来入侵草本植物的个体数占样方内所有外来入侵草本植物个体总数的比例。

### 1.2.4 数据处理

采用PAST 3软件计算多样性指数(Hammer et al, 2001)。采用SPSS 26软件进行双因素方差分析, 采用Duncan法进行多重比较, 以检验外来入侵草本植物多样性在保护区内外以及保护区之间的差异。在双因素方差分析之前对所有数据进行方差齐性检验, 方差不齐的先进行 $\log(1+x)$ 标准化转换。利用R version 4.0.3的vegan包进行基于物种多度数据的非度量多维标度分析(non-metric multidimensional scaling analysis, nMDS)和相似度分析(analysis of similarities, ANOSIM)检验保护区内外外来入侵草本植物组成的差异(胡家欣等, 2020); 胁强系数(stress value)小于0.2时表示nMDS二维点图有一定解释意义。运用Canoco 4.5软件先对样方数据进行去趋势对应分析(detrended correspondence analysis, DCA)。由于稀有种对排序结果影响较大, 本文选择外来入侵草本植物个体数大于10的物种进行分析(李婷婷等, 2015)。鉴于4个排序轴的梯度长度最大值小于3, 因此本文使用线性排序方法, 即约束性的冗余分析(redundancy analysis, RDA)研究保护区内主要外来入侵草本植物的分布与环境因子的关系, 并利用Monte Carlo方法检验环境因子相关性的显著性(ter Braak & Smilauer, 2002)。

## 2 结果

### 2.1 4个保护区内外外来入侵草本植物种类组成

4个保护区共记录46种外来入侵草本植物, 隶属于18科37属, 其中菊科种类最多, 有12种, 占比26.09%; 其次为苋科, 有7种, 占比15.22%。原产美洲的有31种, 占比67.39%。1级恶性外来入侵草本植物16种, 2级严重外来入侵草本植物15种, 3级局部外来入侵草本植物3种, 4级一般外来入侵草本植物12种。1级和2级外来入侵草本植物种类占总种数的67.39%。

赤水桫欏共有23种外来入侵草本植物, 隶属12科20属; 保护区内外分别有16种和17种, 其中共有种10种。习水共有19种外来入侵草本植物, 隶属10科16属; 保护区内外分别有18种和10种, 其中共有种9种。梵净山共有24种外来入侵草本植物, 隶属8科19属; 保护区内外分别有7种和24种, 其中共有种7种。麻阳河共有30种外来入侵草本植物, 隶属12科21属, 保护区内外各有20种, 其中共有种10种。保护区内的外来入侵草本植物广泛分布于农田、撂荒地、建筑旁和路边, 保护区外的外来入侵草本植物则主要分布在道路边、住宅边和村旁(附录3)。

## 2.2 4个保护区内外外来入侵草本植物多样性比较

双因素方差分析结果表明, 不同保护区之间的外来入侵草本植物丰富度和Pielou均匀度指数差异不显著, 保护区内外的外来入侵草本植物丰富度和Pielou均匀度指数差异显著, 保护区和样地位置的交互作用对丰富度影响显著, 但对Pielou均匀度指数无显著影响(表1)。Duncan多重比较结果表明, 4个保护区之间无论保护区内还是保护区外的外来入侵草本植物丰富度和Pielou均匀度指数差异均不显著; 赤水桫欏和梵净山保护区外的外来入侵草本植物丰富度显著高于保护区内, 梵净山保护区外的

Pielou均匀度指数显著低于保护区内, 其他保护区内外差异不显著(图1A、D)。

双因素方差分析结果表明, 不同保护区之间以及保护区内外的外来入侵草本植物Shannon-Wiener多样性指数和Simpson优势度指数差异显著, 且交互影响显著(表1)。Duncan多重比较结果表明, 从保护区内的角度来看, 麻阳河的外来入侵草本植物Shannon-Wiener多样性指数和Simpson优势度指数显著高于赤水桫欏和梵净山, 习水、赤水桫欏、梵净山3个保护区之间、习水与麻阳河间无显著差异; 从保护区外的角度来看, 4个保护区之间无显著差异。赤水桫欏和梵净山保护区外的外来入侵草本植物Shannon-Wiener多样性指数和Simpson优势度指数显著高于保护区内, 而习水和麻阳河保护区内外差异不显著(图1B、C)。

## 2.3 保护区内外外来入侵草本植物组成相似性

赤水桫欏、习水、梵净山和麻阳河4个保护区nMDS排序的胁强系数分别为0.111、0.097、0.097和0.145, 说明排序结果具有一定解释意义; 显著性检验结果表明, 除习水 $P > 0.05$ 外, 其余保护区 $P < 0.05$ , 表明检验的可信度较高。排序结果表明, 4个保护区内外的外来入侵草本植物组成均无明显差

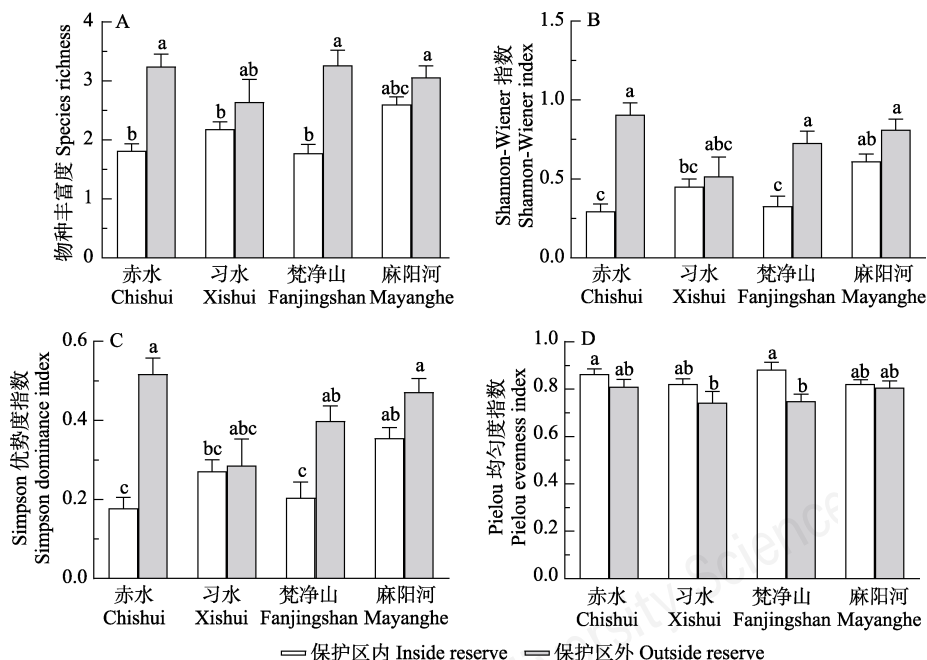


图1 贵州4个国家级自然保护区内外外来入侵草本植物多样性指数(平均值 ± 标准误)。不同小写字母表示差异显著( $P < 0.05$ )。

Fig. 1 Diversity index of invasive herbs inside and outside the four national nature reserves in Guizhou (mean ± SE). Different lowercase letters represent significant differences ( $P < 0.05$ ).

表1 贵州4个国家级自然保护区内外及不同保护区对外来入侵草本植物多样性影响的双因素方差分析结果

Table 1 Two-way ANOVA results of the effects of inside and outside the four national nature reserves and different nature reserves in Guizhou on the diversity of invasive herbs

	保护区 Reserves (R)		样地位置 Plot location (P)		保护区 × 样地位置 R × P	
	F	P	F	P	F	P
df	(3, 372)		(1, 372)		(3, 372)	
物种丰富度 Species richness	2.572	0.054	46.38	< 0.001	4.61	0.004
Shannon-Wiener指数 Shannon-Wiener index	4.36	0.005	39.06	< 0.001	4.99	0.002
Simpson优势度指数 Simpson dominance index	4.83	0.003	32.28	< 0.001	4.86	0.003
Pielou均匀度指数 Pielou evenness index	0.82	0.484	10.07	0.002	1.56	0.200

异(图2)。

### 2.4 人类活动因子对保护区内外来入侵草本植物分布的影响

RDA排序结果表明, 第一轴和第二轴对保护区内外来入侵草本植物分布和环境因子相关性的累计解释量为68.1% (图3), 保护区内的居民量和道路长度是影响保护区内外来入侵草本植物分布的主要环境因子( $P < 0.05$ ), 二者分别解释了45.3%和44.8%; 其他因子经Monte Carlo检验为不显著( $P > 0.05$ ), 不能独立解释保护区内外来入侵草本植物的分布差异。三叶鬼针草(*Bidens pilosa*)、小蓬草(*Erigeron canadensis*)、野苘蒿(*Crassocephalum crepidioides*)、一年蓬(*Erigeron annuus*)等与居民量和道路长度呈正相关, 二者对这些物种的影响较明显。

### 3 讨论

赤水桫欏和梵净山保护区内的外来入侵草本植物丰富度、Shannon-Wiener多样性指数和Simpson优势度指数显著低于保护区外, 与以往保护区内外外来入侵植物丰富度存在差异的研究结果一致(Pyšek et al, 2002), 表明保护区对外来入侵物种具有一定的抵御能力。自然保护区内比其他生境更不容易受到入侵(Usher, 1986; 刘佳凯等, 2012), 究其原因是自然保护区内的人为压力如人口密度等通常低于保护区外部(Brambilla & Ronchi, 2016; Moustakas et al, 2018), 本研究同样发现赤水桫欏和梵净山内部的人为干扰程度低于保护区外, 保护区外的外来入侵草本植物繁殖体压力高于保护区内

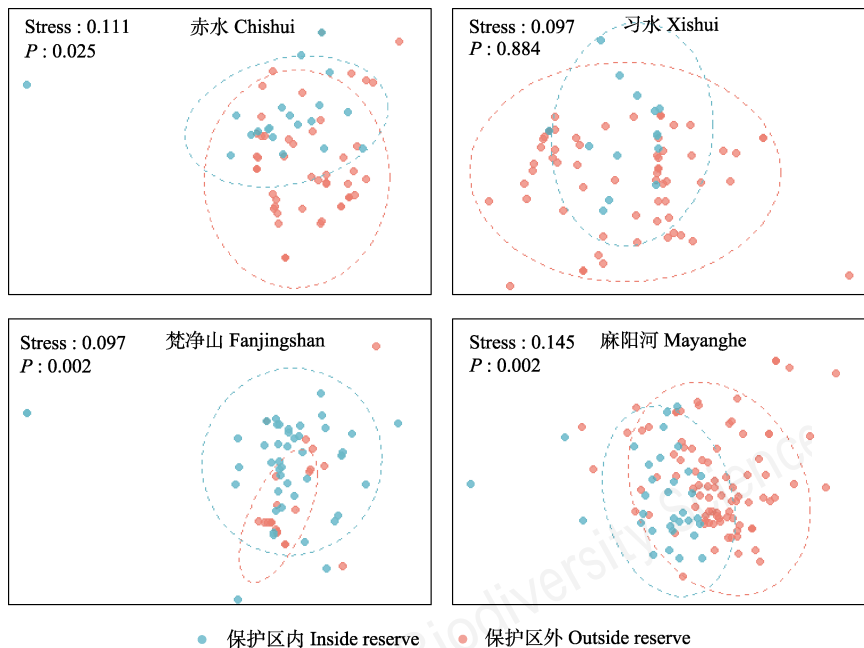


图2 贵州4个国家级自然保护区内外外来入侵草本植物组成非度量多维标度分析(nMDS)结果

Fig. 2 Non-metric multidimensional scaling analysis (nMDS) ordination for composition of invasive alien herbs inside and outside the four national nature reserves in Guizhou

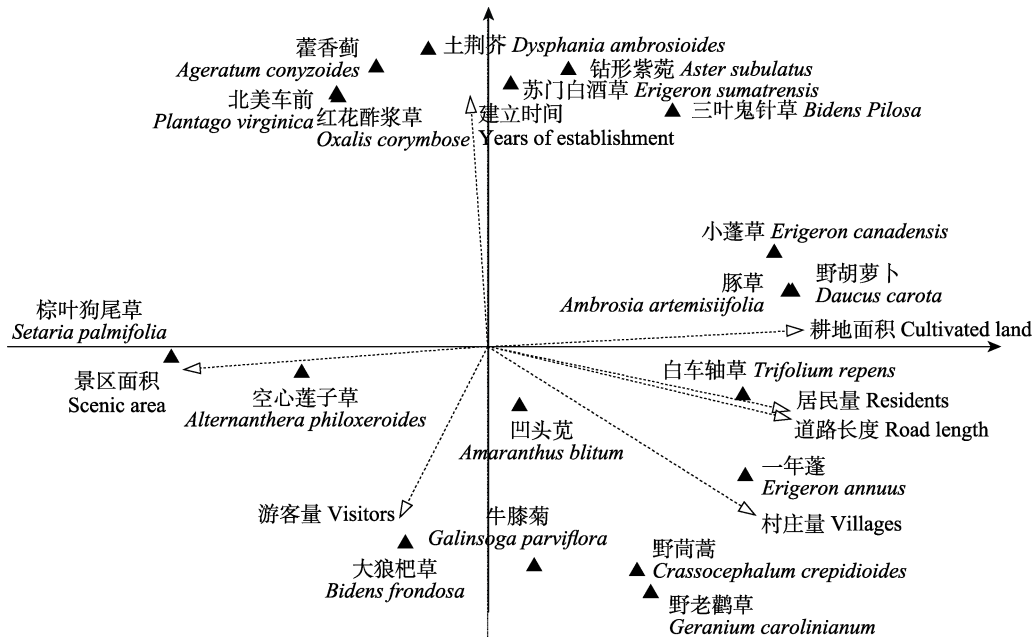


图3 贵州4个国家级自然保护区内外外来入侵植物影响因素的冗余分析(RDA)排序图

Fig. 3 Redundancy analysis (RDA) of influencing factors on invasive alien plants inside the four national nature reserves in Guizhou

(Riitters et al, 2018)。赤水桫欏国家级自然保护区绝大部分位于赤水丹霞地貌世界自然遗产地内的核心区,地势险峻,人类活动难以到达,且游客较少,外来植物不易入侵;而保护区边缘紧邻赤枫公路,且分布有村庄,人类活动较频繁,外来植物入侵较容易。梵净山国家级自然保护区内的样方调查主要沿着旅游小道(大部分在核心区)进行,而核心区海拔较高,不利于外来植物入侵(高珂晓等, 2019),因此保护区内外来入侵草本植物数量相对较少。此外,梵净山保护区内虽有旅游活动,但宾馆农家乐等旅游接待设施主要密集分布在保护区外周边区域。人类活动差异是造成赤水桫欏和梵净山保护区内外外来入侵草本植物多样性差异显著的重要原因。习水和麻阳河保护区内外的外来入侵草本植物多样性差异不显著,原因是习水国家级自然保护区内的村民开垦了大面积农田发展传统种植和养殖业(谢镇国等, 2016),麻阳河国家级自然保护区缓冲区和核心区的居民占到保护区总人口量的78.7%,保护区内麻阳河中下游沿岸地区的修路、建房和耕种等人类活动频繁(牛克锋等, 2016),保护区内外的人类活动均较频繁,使得保护区内外来的外来入侵草本植物多样性差异不大。

对比研究发现4个保护区外的外来入侵草本植

物多样性差异不显著,保护区内仅麻阳河的外来入侵草本植物Shannon-Wiener多样性指数和Simpson优势度指数显著高于赤水桫欏和梵净山。不同保护区在自然生态环境、人为干扰强度等方面存在差异,导致其对外来入侵草本植物入侵的抵御能力不同(Shackleton et al, 2020)。研究发现外来入侵植物在热带和亚热带湿润阔叶林保护区中通常具有较大的入侵扩散潜力(Wan & Wang, 2018);在人口密度很低、建立时间久或得到良好管理的自然保护区内较少见,在人类可及性较高的保护区中入侵程度较高(Gallardo et al, 2017)。本研究中,4个保护区之间的外来入侵草本植物丰富度无显著差异,但这4个保护区都为热带或亚热带湿润森林生态系统,自然环境相似可能是主要原因。麻阳河保护区内的Shannon-Wiener多样性指数和Simpson优势度指数显著高于赤水桫欏和梵净山保护区,说明麻阳河保护区内外来入侵草本植物分布较均匀,物种多样性较高,区内无明显优势外来入侵草本植物存在。物种丰富度只反映了物种在群落中的存在与否,但Shannon-Wiener多样性指数和Simpson优势度指数还包含了物种个体数量(蔡在峰等, 2019),而物种个体数量又与人为干扰密切相关(Lee et al, 2018)。麻阳河保护区内的人为干扰如居民量和耕地面积等

均远高于赤水桫欏和梵净山, 这导致麻阳河保护区内外外来入侵草本植物Shannon-Wiener多样性指数和Simpson优势度指数高于其他两个保护区。

nMDS结果表明4个保护区内外的外来入侵草本植物组成均无明显差异, 这与郑景明等(2011)对庐山自然保护区内外公路路缘外来植物组成的研究结果相反, 但与Baran等(2018)对波兰83个保护区内样地和132个保护区外样地调查结果相似。本研究中, 保护区内外样点均布设在人类活动干扰区域, 采样点局域环境差异较小可能造成了保护区内外的外来入侵草本植物组成无显著差异(李志鹏等, 2019)。根据保护区内外的外来入侵草本植物分布(附录1、附录2)情况, 保护区内的大部分外来入侵草本植物在保护区外也可找到, 可以推断保护区内大部分外来入侵草本植物可能是随着人类活动和道路交通扩散进入。


本研究发现保护区内外外来入侵草本植物分布与人口规模和道路长度密切相关, 主要原因可能是:(1)保护区内人口密度越大, 人为干扰越强, 一定程度上促进和加速了外来入侵植物的扩散(McKinney, 2002; Foxcroft et al, 2008)。(2)保护区内的道路既是外来植物的重要生境也是传播通道, 保护区内道路的修建使道路两侧产生连续的、更大面积的适合外来入侵植物定殖的生境, 使其随车辆和人类活动的扩散更方便快速, 扩散范围更广泛; 且较长的道路降低了森林覆盖度, 分割完整生境, 可能导致保护区对外来入侵物种的抵御能力降低(Jules et al, 2002; Mortensen et al, 2009; Allen et al, 2013)。此外, 其他因素诸如外来入侵植物自身的生活史特征, 其他道路性质如路旁生境、宽度、跨越的海拔范围等以及保护区内其他人类活动因素等也会对外来入侵植物的入侵有所影响, 还有待下一步深入研究(Lelong et al, 2009; Lembrechts et al, 2014; Baard & Kraaij, 2019)。

贵州省生物多样性丰富, 是我国的生物多样性关键地区之一。我国正在大力实施生物多样性保护工程, 外来入侵物种是导致生物多样性丧失的第二大因素, 其对自然保护区的潜在威胁应当受到关注。本研究结果表明自然保护区对外来入侵植物具有一定的阻挡作用, 但人类活动仍是外来入侵植物进入保护区的重要因素。为更好发挥自然保护区的

作用, 建议加强自然保护区内及周边区域人类活动的监管, 防止外来植物的扩散传播。

**致谢:** 感谢赤水桫欏、习水、梵净山和麻阳河国家级自然保护区管理人员对调查工作的支持! 感谢赵相建博士在野外采样中辛苦的付出!

## ORCID

郭朝丹  <https://orcid.org/0000-0003-1648-1497>

朱金方  <https://orcid.org/0000-0002-5478-4424>

赵彩云  <https://orcid.org/0000-0002-7371-6654>

## 参考文献

- Allen JM, Leininger TJ, Hurd JD, Civco DL, Gelfand AE, Silander JA (2013) Socioeconomics drive woody invasive plant richness in New England, USA through forest fragmentation. *Landscape Ecology*, 28, 1671–1686.
- Baard JA, Kraaij T (2019) Use of a rapid roadside survey to detect potentially invasive plant species along the Garden Route, South Africa. *Koedoe*, 61, a1515.
- Baran J, Pielech R, Bodziarczyk J (2018) No difference in plant species diversity between protected and managed ravine forests. *Forest Ecology and Management*, 430, 587–593.
- Bouchard EH, Little LE, Miller CML, Rundell SM, Vlodayer EM, Maciejewski K (2015) Undeclared baggage: Do tourists act as vectors for seed dispersal in fynbos protected areas? *Koedoe*, 57, a1323.
- Brambilla M, Ronchi S (2016) The park-view effect: Residential development is higher at the boundaries of protected areas. *Science of the Total Environment*, 569/570, 1402–1407.
- Braun M, Schindler S, Essl F (2016) Distribution and management of invasive alien plant species in protected areas in Central Europe. *Journal for Nature Conservation*, 33, 48–57.
- Cai ZF, Qu WX, Hong YW, Liu XM (2019) Analysis of plant diversity characteristics in Beidagang Wetland Nature Reserve of Tianjin. *Acta Agriculturae Boreali-Occidentalis Sinica*, 28, 1326–1334. (in Chinese with English abstract) [蔡在峰, 曲文馨, 洪宇薇, 刘雪梅 (2019) 天津市北大港湿地自然保护区植物多样性特征分析. *西北农业学报*, 28, 1326–1334.]
- Expósito AB, Siverio A, Bermejo LA, Sobrino-Vesperinas E (2018) Checklist of alien plant species in a natural protected area: Anaga Rural Park (Tenerife, Canary Islands); effect of human infrastructures on their abundance. *Plant Ecology and Evolution*, 151, 142–152.
- Foxcroft LC, Jarošík V, Pyšek P, Richardson DM, Rouget M (2011) Protected-area boundaries as filters of plant invasions. *Conservation Biology*, 25, 400–405.
- Foxcroft LC, Richardson DM, Pyšek P, Genovesi P (2013) Invasive alien plants in protected areas: Threats, opportunities, and the way forward. In: *Plant Invasions in Protected Areas*, vol. 7 (eds Foxcroft L, Pyšek P, Richardson D, Genovesi P), pp. 621–639. Springer, Dordrecht.
- Foxcroft LC, Richardson DM, Wilson JR (2008) Ornamental plants as invasive aliens: Problems and solutions in Kruger

- National Park, South Africa. *Environmental Management*, 41, 32–51.
- Foxcroft LC, Spear D, Wilgen NJV, McGeoch M (2019) Assessing the association between pathways of alien plant invaders and their impacts in protected areas. *NeoBiota*, 43, 1–25
- Gallardo B, Aldridge DC, González-Moreno P, Pergl J, Pizarro M, Pyšek P, Thuiller W, Yesson C, Vilà M (2017) Protected areas offer refuge from invasive species spreading under climate change. *Global Change Biology*, 23, 5331–5343.
- Gao KX, Li FF, Liu XY, Xiong YQ, Li JS, Zhao CY (2019) Elevational patterns of invasive nonnative and native herbaceous species in Jiawan Mountain National Nature Reserve of Guangxi. *Biodiversity Science*, 27, 1047–1055. (in Chinese with English abstract) [高珂晓, 李飞飞, 柳晓燕, 熊搵琦, 李俊生, 赵彩云 (2019) 广西九万山国家级自然保护区外来入侵和本地草本植物多样性垂直分布格局. *生物多样性*, 27, 1047–1055.]
- Gong L, Li JS, Liu XY, Zhao XJ, Zhao CY (2017) Analysis of invasive alien species in Chinese national nature reserves. *Ecological Science*, 36, 210–216. (in Chinese with English abstract) [宫璐, 李俊生, 柳晓燕, 赵相健, 赵彩云 (2017) 我国部分国家级自然保护区外来入侵物种的分布概况. *生态科学*, 36, 210–216.]
- Hammer Y, Harper DA, Ryan PD (2001) PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica*, 4, 1–9.
- Hu JX, Peng SL, Zhang D, Ge ZW, Yang N (2020) Effects of nitrogen addition on arbuscular mycorrhizal fungi community in poplar plantations at different ages. *Ecology and Environmental Sciences*, 29, 1768–1775. (in Chinese with English abstract) [胡家欣, 彭思利, 张栋, 葛之葳, 杨楠 (2020) 氮添加对不同林龄杨树人工林丛枝菌根真菌群落的影响. *生态环境学报*, 29, 1768–1775.]
- Hulme PE (2018) Protected land: Threat of invasive species. *Science*, 361, 561–562.
- Hulme PE, Pyšek P, Pergl J, Jarošík V, Schaffner U, Vilà M (2014) Greater focus needed on alien plant impacts in protected areas. *Conservation Letters*, 7, 459–466.
- Jarošík V, Pyšek P, Foxcroft LC, Richardson DM, Rouget M, MacFadyen S (2011) Predicting incursion of plant invaders into Kruger National Park, South Africa: The interplay of general drivers and species-specific factors. *PLoS ONE*, 6, e28711.
- Jules ES, Kauffman MJ, Ritts WD, Carroll AL (2002) Spread of an invasive pathogen over a variable landscape: A nonnative root rot on Port Orford cedar. *Ecology*, 83, 3167–3181.
- Lee JW, Kim SJ, An JB, Nam KB, Shin HT, Jung SY (2018) Distribution characteristics of invasive alien plants in Jeju. *Journal of Asia-Pacific Biodiversity*, 11, 276–283.
- Lei YB, Xiao HF, Feng YL (2010) Impacts of alien plant invasions on biodiversity and evolutionary responses of native species. *Biodiversity Science*, 18, 622–630. (in Chinese with English abstract) [类延宝, 肖海峰, 冯玉龙 (2010) 外来植物入侵对生物多样性的影响及本地生物的进化响应. *生物多样性*, 18, 622–630.]
- Lelong B, Lavoie C, Thériault M (2009) What are the factors that facilitate the spread of common reed (*Phragmites australis*) along roads in southern Quebec? *Ecoscience*, 16, 224–237.
- Lembrechts JJ, Milbau A, Nijs I (2014) Alien roadside species more easily invade alpine than lowland plant communities in a subarctic mountain ecosystem. *PLoS ONE*, 9, e89664.
- Li TT, Zhang QD, Duan XM, Bi RC, Kang YL (2015) Comparative study concerning the effects of rare species treatments on RDA ordination. *Guihaia*, 35, 539–545, 585. (in Chinese with English abstract) [李婷婷, 张钦弟, 段晓梅, 毕润成, 康艳玲 (2015) 稀有种处理对RDA排序结果影响的比较研究. *广西植物*, 35, 539–545, 585.]
- Li ZP, Zhao J, Chen YB, Chen H, Lin N, Qiu RZ (2019) Spatial variation and driving factors of invasive plants in Fujian Province, China. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 30, 2682–2690. (in Chinese with English abstract) [李志鹏, 赵健, 陈业滨, 陈宏, 林娜, 邱荣洲 (2019) 福建省主要入侵植物空间分异及其影响因素. *应用生态学报*, 30, 2682–2690.]
- Liu JK, Yao KK, Zhang R, Xia Y, Wang HH, Zhang ZM, Wu JG, Jiang WJ (2012) The research of alien invasive plant in Beijing Songshan Nature Reserve. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 28(31), 91–95. (in Chinese with English abstract) [刘佳凯, 姚可侃, 张容, 夏阳, 王慧慧, 张振明, 吴计贵, 蒋万杰 (2012) 北京松山自然保护区外来入侵植物研究. *中国农学通报*, 28(31), 91–95.]
- Liu Q, Deng HP, Li ZF, Liang S, Li QL, Ni DP (2019) Characteristics of plant community in the Guizhou Chishui *Alsophila spinulata* National Nature Reserve, southwestern China. *Journal of Beijing Forestry University*, 41(1), 19–31. (in Chinese with English abstract) [刘钦, 邓洪平, 李宗峰, 梁盛, 李丘霖, 倪东萍 (2019) 贵州赤水桫欏国家级自然保护区植物群落特征. *北京林业大学学报*, 41(1), 19–31.]
- Ma JS, Li HR (2018) The Checklist of the Alien Invasive Plants in China. Higher Education Press, Beijing. (in Chinese) [马金双, 李惠茹 (2018) 中国外来入侵植物名录. 高等教育出版社, 北京.]
- Ma KP, Liu YM (1994) Measurement of biotic community diversity. I.  $\alpha$  diversity (part 2). *Chinese Biodiversity*, 2, 231–239. (in Chinese) [马克平, 刘玉明 (1994) 生物群落多样性的测度方法. I.  $\alpha$ 多样性的测度方法(下). *生物多样性*, 2, 231–239.]
- McKinney ML (2002) Influence of settlement time, human population, park shape and age, visitation and roads on the number of alien plant species in protected areas in the USA. *Diversity and Distributions*, 8, 311–318.
- Moodley D, Foxcroft LC, Novoa A, Pyšková K, Pergl J, Pyšek P (2020) Invasive alien species add to the uncertain future of protected areas. *NeoBiota*, 57, 1–5.
- Mortensen DA, Rauschert ESJ, Nord AN, Jones BP (2009) Forest roads facilitate the spread of invasive plants. *Invasive Plant Science and Management*, 2, 191–199.
- Moustakas A, Voutsela A, Katsanevakis S (2018) Sampling alien species inside and outside protected areas: Does it matter? *Science of the Total Environment*, 625, 194–198.
- Niu KF, Xiao Z, Wang B, Yang D, Tan CL, Zhang P, Yan XG, Wang H, Yu B, Yang TY, Fan JD, Cui DY, Zou QX, Wu AK, Wei LM, Zou H, Gamba M, Giacoma C, Yang YQ (2016) Population estimates and distribution of François’ Langurs (*Trachypithecus francoisi*) in Mayanghe National Nature Reserve, China. *Chinese Journal of Zoology*, 51, 925–938. (in Chinese with English abstract) [牛克锋, 肖志,

- 王彬, 杨德, Chia L Tan, 张鹏, 颜修刚, 王华, 余波, 杨天友, 樊均德, 崔多英, 邹启先, 吴安康, 魏鲁明, 邹浩, Marco Gamba, Cristina Giacomini, 杨业勤 (2016) 中国麻阳河国家级自然保护区黑叶猴种群数量估计与分布. 动物学杂志, 51, 925–938.]
- Pyšek P, Jarošík V, Kučera T (2002) Patterns of invasion in temperate nature reserves. *Biological Conservation*, 104, 13–24.
- Riitters K, Potter K, Iannone III BV, Oswalt C, Fei SL, Guo QF (2018) Landscape correlates of forest plant invasions: A high-resolution analysis across the eastern United States. *Diversity and Distributions*, 24, 274–284.
- Shackleton RT, Foxcroft LC, Pyšek P, Wood LE, Richardson DM (2020) Assessing biological invasions in protected areas after 30 years: Revisiting nature reserves targeted by the 1980s SCOPE programme. *Biological Conservation*, 243, 108424.
- Spear D, Foxcroft LC, Bezuidenhout H, McGeoch MA (2013) Human population density explains alien species richness in protected areas. *Biological Conservation*, 159, 137–147.
- ter Braak CJF, Smilauer P (2002) CANOCO Reference Manual and Cano Draw for Windows User's Guide: Software for Canonical Community Ordination (Version 4.5). Microcomputer, Ithaca.
- Usher MB (1986) Invasibility and wildlife conservation: Invasive species on nature reserves. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 314, 695–710.
- Valls L, Rueda J, Mesquita-Joanes F (2014) Rice fields as facilitators of freshwater invasions in protected wetlands: The case of Ostracoda (Crustacea) in the Albufera Natural Park (E Spain). *Zoological Studies*, 53, 1–10.
- Van Kleunen M, Dawson W, Essl F, Pergl J, Winter M, Weber E, Kreft H, Weigelt P, Kartesz J, Nishino M, Antonova LA, Barcelona JF, Cabezas FJ, Cárdenas D, Cárdenas-Toro J, Castaño N, Chacón E, Chatelain C, Ebel AL, Figueiredo E, Fuentes N, Groom QJ, Henderson L, Inderjit, Kupriyanov A, Masciadri S, Meerman J, Morozova O, Moser D, Nickrent DL, Patzelt A, Peller PB, Baptiste MP, Poopath M, Schulze M, Seebens H, Shu WS, Thomas J, Velayos M, Wieringa JJ, Pyšek P (2015) Global exchange and accumulation of non-native plants. *Nature*, 525, 100–103.
- Vardarman J, Berchová-Bímová K, Pěkníková J (2018) The role of protected area zoning in invasive plant management. *Biodiversity and Conservation*, 27, 1811–1829.
- Wan JZ, Wang CJ (2018) Expansion risk of invasive plants in regions of high plant diversity: A global assessment using 36 species. *Ecological Informatics*, 46, 8–18.
- Xie ZG, Yu DH, Liao J, Li XC, Li P, Fu ZY (2016) Current situation of forest ecosystem in Xishui Nature Reserve. *Agriculture of Jilin*, (13), 114–115. (in Chinese) [谢镇国, 余德会, 廖佳, 李兴春, 李萍, 付梓源 (2016) 习水自然保护区森林生态系统现状. *吉林农业*, (13), 114–115.]
- Zhang L, Xie SX, Wu ZW, Wang YF (2011) The similarity and cluster analysis of forest communities in Xishui National Nature Reserve of Guizhou Province. *Guizhou Agricultural Sciences*, 39(6), 170–172, 177. (in Chinese with English abstract) [张磊, 谢双喜, 吴志文, 王艳芳 (2011) 贵州习水国家级自然保护区森林群落相似性与聚类分析. *贵州农业科学*, 39(6), 170–172, 177.]
- Zhang MM, Yang CH, Wang C, Wang JJ, Hu CS, Lei XP, Shi L, Su HJ, Li JQ (2019) Camera-trapping survey on mammals and birds in Fanjingshan National Nature Reserve, Guizhou, China. *Biodiversity Science*, 27, 813–818. (in Chinese with English abstract) [张明明, 杨朝辉, 王丞, 王娇娇, 胡灿实, 雷孝平, 石磊, 粟海军, 李佳琦 (2019) 贵州梵净山国家级自然保护区鸟兽红外相机监测. *生物多样性*, 27, 813–818.]
- Zhang P, Xiao Z, Yan XG (2015) A survey of forest resources in Mayanghe National Nature Reserve. *Journal of Anhui Agricultural Sciences*, 43(27), 135–137, 177. (in Chinese with English abstract) [张鹏, 肖志, 颜修刚 (2015) 麻阳河国家级自然保护区森林资源调查研究. *安徽农业科学*, 43(27), 135–137, 177.]
- Zhang YY, Feng JC, Sang WG, Xue DY (2012) Distribution of invasive plant species in relation to environmental and anthropogenic factors in five nature reserves in Northern China. *Journal of Resources and Ecology*, 3, 278–283.
- 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: 于飞海 责任编辑: 黄祥忠)

## 附录 Supplementary Material

### 附录1 贵州4个国家级自然保护区草本调查样方信息

Appendix 1 Plots investigation of herbs in four national nature reserve in Guizhou  
<https://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2020292-1.pdf>

### 附录2 贵州4个国家级自然保护区人为干扰因子参考文献及资料来源

Appendix 2 References and sources of human disturbance factors in four national nature reserves in Guizhou  
<https://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2020292-2.pdf>

### 附录3 贵州4个国家级自然保护区内外外来入侵草本植物名录

Appendix 3 List of invasive alien herbs inside and outside four national nature reserves in Guizhou  
<https://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2020292-3.pdf>

•研究报告•

# 海南岛淡水蟹类分布格局与多样性保护

郝希阳<sup>1#</sup>, 贺妮<sup>1#</sup>, 楚克林<sup>2</sup>, 申志新<sup>3</sup>, 赵强<sup>1</sup>, 高伟<sup>1</sup>, 潘达<sup>1\*</sup>, 孙红英<sup>1\*</sup>

1. 南京师范大学生命科学学院江苏省生物多样性与生物技术重点实验室, 南京 210023; 2. 生态环境部南京环境科学研究所自然保护地研究中心, 南京 210042; 3. 海南省海洋与渔业科学院淡水渔业研究所, 海口 571126

**摘要:** 热带岛屿生物多样性是全球生物多样性保护研究的热点之一。海南岛是中国面积最大的热带岛屿, 丰富独特的淡水蟹类是维持岛内淡水生态系统功能完整性的关键类群。本文通过多年野外调查, 综合历史及最新文献资料, 对海南岛淡水蟹类物种多样性及其现状进行调查和评估, 并对淡水蟹类物种多样性保护现状进行了分析讨论。研究发现, 海南岛淡水蟹类物种多样性分布中心位于中南部山地, 主要集中于中部的霸王岭、鹦哥岭和猕猴岭, 南部的五指山和吊罗山, 以及西南部的尖峰岭一带。其物种多样性整体上呈现中南部山地高、平原台地低的特点。根据《IUCN物种红色名录濒危等级和标准》对海南岛淡水蟹类物种现状的评估结果显示, 全岛受威胁淡水蟹类物种的占比为16.7%。基于分布区预测, 以海南热带雨林国家公园为主体的保护地对淡水蟹类潜在适宜分布区的覆盖度明显优于此前碎片化的各级保护区。本文研究结果显示, 海南岛淡水蟹类的总体生存状况良好, 但一部分山地或平原种类处于受胁状态。国家公园体制的建立有望为岛内淡水蟹类物种多样性保护提供前所未有的机遇。基于物种多样性分布格局开展淡水蟹类等淡水生物多样性监测, 有助于促进海南岛淡水生态系统完整性的长效保护与可持续发展。

**关键词:** 海南岛; 淡水蟹类; 空间分布格局; IUCN红色名录; 物种分布区预测; 海南热带雨林国家公园

郝希阳, 贺妮, 楚克林, 申志新, 赵强, 高伟, 潘达, 孙红英 (2021) 海南岛淡水蟹类分布格局与多样性保护. 生物多样性, 29, 605–616. doi: 10.17520/biods.2020326.

Hao XY, He C, Chu KL, Shen ZX, Zhao Q, Gao W, Pan D, Sun HY (2021) The distribution pattern and biodiversity conservation of freshwater crabs in Hainan Island. Biodiversity Science, 29, 605–616. doi: 10.17520/biods.2020326.

## The distribution pattern and biodiversity conservation of freshwater crabs in Hainan Island

Xiyang Hao<sup>1#</sup>, Cha He<sup>1#</sup>, Kelin Chu<sup>2</sup>, Zhixin Shen<sup>3</sup>, Qiang Zhao<sup>1</sup>, Wei Gao<sup>1</sup>, Da Pan<sup>1\*</sup>, Hongying Sun<sup>1\*</sup>

1 Jiangsu Key Laboratory for Biodiversity and Biotechnology, College of Life Sciences, Nanjing Normal University, Nanjing 210023

2 Protected Areas Research Center, Nanjing Institute of Environmental Sciences, Ministry of Ecology and Environment, Nanjing 210042

3 Freshwater Fisheries Research Institute, Hainan Academy of Ocean and Fisheries Sciences, Haikou 571126

### ABSTRACT

**Aims:** The biodiversity of tropical islands is a popular topic in global biodiversity conservation research. Hainan Island is the largest tropical island in China. Freshwater crabs are a keystone species for freshwater ecosystems in Hainan Island. The aims of this study were thus to identify the distribution pattern and assess the threat status of freshwater crabs in Hainan Island.

**Methods:** In this study, we used field surveys and conducted a literature review to investigate the species diversity and conservation status for freshwater crabs in Hainan.

**Results:** Our results indicate that the diversity hotspots for freshwater crab species on Hainan Island are located in the south-central mountainous area (especially Bawangling, Yinggeling, Mihouling, Wuzhi Mountain, Diaoluo Mountain and Jianfengling). Freshwater crab diversity is higher in the central and southern mountains and lower in the plains. According to the IUCN Red List Categories and Criteria, 16.7% of freshwater crab species on Hainan Island are

收稿日期: 2020-08-12; 接受日期: 2020-10-16

基金项目: 国家自然科学基金(31772427)

# 共同第一作者 Co-first authors

\* 共同通讯作者 Co-authors for correspondence. E-mail: sunhongying@njnu.edu.cn; dapan@njnu.edu.cn

threatened. Diversity conservation effectiveness analyses demonstrate that the Hainan Tropical Rainforest National Park system as leading part of Hainan's protected area system is better than the previous system (which was several fragmented nature reserves) for covering the potential distribution areas of freshwater crabs. Overall, conservation status for freshwater crabs in Hainan Island is favorable, but some species are threatened.

**Conclusion:** The establishment of the national park system is expected to provide unprecedented opportunities for the conservation of freshwater crab species diversity in Hainan Island. Monitoring freshwater biological diversity based on the distribution pattern of species diversity will promote the long-term protection and sustainable development for freshwater ecosystems on Hainan Island.

**Key words:** Hainan Island; freshwater crabs; spatial distribution pattern; IUCN Red List; species distribution prediction; Hainan Tropical Rainforest National Park

海南岛是中国面积最大的热带岛屿,发育和保存了中国生物量最大的岛屿热带雨林和季雨林,并借以支撑和维持了丰富独特的生物区系,是中国最具有保护价值与可持续发展潜力的生物多样性热点地区之一。岛内优异的热带湿润气候和复杂的地理环境孕育了大量的岛屿特有动物。其中受到广泛关注和保护的动物类群大多为脊椎动物(郑作新和谭耀匡, 1973; 中国水产科学研究院, 1986; 黄勇和王跃招, 2011; Bryant et al, 2016),淡水无脊椎动物多样性的保护研究一直未受到足够重视。

淡水蟹类是一类营淡水底栖生活的大型无脊椎动物,它们大多生活于热带、亚热带至暖温带的内陆和岛屿的淡水环境中,喜活动于清洁的流动水体如溪流、河流、湖泊,也在水田、池塘、沟渠以及热带雨林和季雨林低洼的积水林地中活动,对水质条件极其敏感。中国淡水蟹类的物种多样性居全球第一(Cumberlidge et al, 2009; 楚克林等, 2018),分布于台湾岛和海南岛的岛屿物种是其中重要的组成部分。

海南岛独特的地理位置和热带海岛生物区系,为淡水蟹类的繁衍生息提供了适宜的环境条件。然而,近年来随着岛内人口增长和经济活动加剧,城镇化建设和耕地面积增加使土地利用形式发生巨大改变,加之过度使用杀虫剂等农药造成的水质污染,导致海南岛淡水栖息地衰退、热带雨林和季雨林生境破碎化,岛内独特的淡水生物如淡水蟹类等类群的生存状况受到威胁。其中,海南岛特有的一种淡水蟹类东方海南溪蟹(*Hainanpotamon orientale*)已被列入IUCN濒危物种红色名录(Cumberlidge et al, 2009)。此外,因缺乏相关的数据资料,岛内其他淡水蟹类的生存状况尚未得到有效评估,在《中国物种红色名录(第三卷):无脊椎动物》(汪松和解焱,

2005)中,并没有评估包括海南岛淡水蟹类在内的中国任何一种淡水蟹。

2020年4月,国家林业和草原局(国家公园管理局)与海南省人民政府联合颁布了《海南热带雨林国家公园规划(2019–2025年)》(<http://www.forestry.gov.cn>) (以下简称《规划》)。《规划》整合了海南中部山区各类自然保护地,拟建立统一规范的热带雨林国家公园管理保护体系。本文以2008–2019年期间在海南岛进行淡水蟹类多样性调查获得的标本数据为基础,汇总相关文献记载,综合分析海南岛淡水蟹类物种多样性及其空间分布格局;依据《IUCN物种红色名录濒危等级和标准(3.1版)》,全面评估海南岛淡水蟹类物种濒危等级;针对当前《规划》制定的国家公园空间布局,评估该热带雨林国家公园在海南岛淡水蟹类物种多样性保护中的潜在作用。

本文系统调查和分析了海南岛淡水蟹类的地理分布与物种多样性现状,期望推进海南岛淡水蟹类等淡水生物的多样性监测和生物多样性保护,并为海南岛热带雨林国家公园等保护区的生物多样性保护管理与决策提供科学依据和可靠建议。

## 1 材料和方法

### 1.1 调查区域、标本采集与分类鉴定

本文于2008年、2012年及2019年调查了海南岛淡水蟹类生物多样性。依据相关文献记录(戴爱云和邢定介, 1993, 1994; 戴爱云和拍文·乃亚内, 1994; Dai, 1995; 戴爱云, 1999; Yeo & Naruse, 2007),在全岛范围内布设调查样线与样点,以全面覆盖已有海南岛淡水蟹类历史记录的市县和地点。同时,在前人调查未曾涉足的偏远地区和高海拔山地、台地和山间盆地等地区着重展开调查。实际的野外调查

样点数是文献记录样点数的3倍以上。

使用GPS记录采样点的经纬度等数据,使用数码相机记录采样点生境,使用地笼、D型抄网或者徒手法进行样品采集。采集获得的淡水蟹类标本浸置于含95%乙醇溶液的样品瓶中,室温保存。标本保存时,按照采样点编号分别保存在样品瓶中,在硫酸纸标签上填写各样点编号、采样地点、采集日期和采集人等信息,置于瓶中,在样品瓶外贴上同样信息的标签。

使用实体显微镜Nikon SMZ1500、Nikon SMZ645对标本及其附肢构造进行观察。参照《中国动物志》(戴爱云, 1999)以及相关文献(Yeo & Naruse, 2007; Huang et al, 2020)对采集获得的标本进行分类鉴定。通过与中国科学院国家动物标本馆馆藏的模式标本进行比对,对溪蟹科物种进行鉴定。除2019年采集的部分标本外,其余标本均保存于南京师范大学生命科学学院生物多样性与生物技术重点实验室。

## 1.2 数据分析

### 1.2.1 物种多样性空间分布格局分析

整理野外调查采样记录点和文献历史记录点的经纬度数据,编制海南岛淡水蟹类物种分布数据集,根据各属内物种的分布点位,绘制各属淡水蟹类在海南岛的地理分布区;采用 $0.2^{\circ} \times 0.2^{\circ}$ 的网格划分,利用地理信息系统(Geographical Information Systems, GIS)的渔网功能和空间关联分析功能,衡量每个网格区域的物种丰富度(species richness, SR),分析海南岛淡水蟹类的物种丰富度格局。

采用最大熵分布模型MaxEnt (v3.4.1) (Phillips et al, 2006)对海南岛淡水蟹类的潜在适生区进行生态位建模(ecological niche modeling, ENM)。考虑到MaxEnt模型得出较为准确的结果需要每个物种至少5个不同的坐标值,本文将6个点作为计算物种分布时的最低标准。对分布点数超过6个(含6个)的11种淡水蟹类的潜在适生区进行生态位建模模拟分析,获得海南岛淡水蟹类潜在物种丰富度(potential species richness, PSR)。选择22个能够反映地形与气候特征的环境变量(附录1)。其中19个反映当今气候的变量(Bio1–Bio19)来自于Worldclim 2.0数据库(www.worldclim.org) (Stephen & Hijmans, 2017); 海拔(altitude)、坡度(slope)、坡向(aspect) 3个地形变量来源于SRTM (Shuttle Radar Topography Mission)

(<https://eosps0.gsfc.nasa.gov>)。海南岛边界数据来源于中国科学院资源环境科学数据中心(<http://www.resdc.cn>)。海南热带雨林国家公园图层来源于《规划》(审图号:琼S(2019)129号),该图层通过ArcGIS数字化后导入地图。将所有环境变量的栅格像元精度重采样至30弧秒,进行模型构建。

对于可建模物种,首先使用MaxEnt进行初步建模以筛选对模型贡献率大于零的变量。然后,使用R 4.0.0 (<http://www.r-project.org>)中的ENMTools软件包(Warren et al, 2019)对环境变量的共线性进行检测,对于两两Pearson相关系数大于0.9的变量,仅选择对模型贡献度较大者以降低模型的复杂度。最终,每个物种保留3–8个环境变量进行最终建模。设置随机测试数据的百分比为25%,使用MaxEnt模型的自举重复(bootstrap)功能产生10个子模型,计算10个子模型在每个像元上输出的平均值作为该物种的最终预测结果。为了识别潜在分布区,使用最大测试灵敏度和特异性(maximum test sensitivity plus specificity)作为区分适宜分布区与非适宜分布区的阈值,将物种分布概率图转化为0/1二值分布图。最大测试灵敏度和特异性被广泛应用于物种分布模型的阈值选择,可以最大化减少选择不适宜地区的概率(Pearce & Ferrier, 2000; Manel et al, 2001; Liu et al, 2011)。建模完成后使用受试者工作特征曲线(receiver operating characteristic curve, ROC曲线)下的面积值——AUC值(area under curve, AUC)作为模型模拟结果优良度的评判(Fielding & Bell, 1997)。本研究中,使用MaxEnt建模的结果检验其AUC值,所预测的11个物种的AUC值均大于0.75(附录2),说明其模型的预测能力良好。

对于物种分布记录点个数小于6的4个物种,使用HydroSHEDS全球水文数据集(Lehner & Grill, 2013)中的子流域(sub-basin)作为这4个物种的适宜栖息地的“替代模型”。该数据集是一系列多边形图层,它在全球范围内以分层嵌套的方式描绘了不同级别(1–12级)子流域的边界,目前已广泛应用于流域分析、水文建模与淡水水生生物的保护研究(Heiner et al, 2011; Tognelli et al, 2019)。本文使用第12级子流域图层,以满足海南岛较小的土地面积及部分狭域分布物种的特点。将该物种的所有分布点构成的最小外部包络多边形(minimum convex polygon, MCP)映射入HydroSHEDS的第12级子流

域, 以由此构成的子流域集合作为该物种的适宜分布区。对于只有1个记录点的物种, 以其分布点所在的HydroSHEDS数据集的第12级子流域作为其适宜分布区。将该适宜分布区图层转化为0/1二值分布图。最终, 将15种海南岛淡水蟹类物种的二值分布图在ArcGIS中使用栅格叠加功能进行分布区的叠加计算, 得到潜在物种丰富度图层。所有分布区的制图均在ArcGIS 10.2中完成。

根据二值分布图中值为1的适宜分布区域像元数量的大小, 按照所有物种分布区大小的中位数(6.585)将海南岛淡水蟹类分为狭域分布种和广域分布种(Chen et al, 2019)。

### 1.2.2 物种受胁状况分析

依据《IUCN物种红色名录濒危等级和标准(3.1版)》(IUCN, 2001, 2012a, b)对海南岛淡水蟹类的受胁等级进行评估。IUCN将物种濒危等级列为: 绝灭(Extinct, EX)、野外绝灭(Extinct in the Wild, EW)、极危(Critically Endangered, CR)、濒危(Endangered, EN)、易危(Vulnerable, VU)、近危(Near Threatened, NT)、无危(Least Concern, LC)、数据缺乏(Data Deficient, DD)和未予评估(Not Evaluated, NE)等9个等级。其中, CR、EN和VU三个等级被列为受威胁(Threatened)等级。采用标准B, 应用各物种的分布区(extend of occurrence, EOO)和占有面积(area of occupancy, AOO), 综合野外调查所获得的种群分布现状和生境变化情况, 对各物种的受胁等级进行评估。对部分分布区狭窄的小种群物种, 若使用标准B进行评估则会不可避免地提高其受胁等级。为了避免这种情况, 按照*Guidelines for Using the IUCN Red List Categories and Criteria* (IUCN Standards and Petitions Committee, 2019), 对这类物种使用标准D2进行评估。标准D2是通过占有面积(AOO)或分布点数量, 同时结合目标物种是否有可能在外界条件干扰下处于极危(CR)、甚至绝灭(EX)的风险进行评估。

*Guidelines for Using the IUCN Red List Categories and Criteria*明确规定(IUCN Standards and Petitions Committee, 2019), 对低于物种水平的分类单元(如亚种、种群)进行评估之前, 需要对整个物种进行详尽的评估。鉴于此前IUCN对海南非仿溪蟹(*Apotamonautes hainanensis*)的评估结果为数据缺乏, 故本文单独将海南非仿溪蟹作为一种进行评估, 而不以各亚种分别评估。因此, 本文评估的海

南岛淡水蟹类物种共计12种。

## 2 结果

### 2.1 海南岛淡水蟹类的物种多样性与生态分布

共采集淡水蟹类标本700余号, 经鉴定, 隶属于2科5属15种(及亚种)(表1), 覆盖全部文献记述的种类。海南岛淡水蟹类以溪蟹科为主, 包括非仿溪蟹属(*Apotamonautes*)、海南溪蟹属(*Hainanpotamon*)、新内溪蟹属(*Neotiwariopotamon*)和岩溪蟹属(*Calcipotamon*)共4属11种(及亚种), 占全部物种数的73%; 拟地蟹科仅有束腰蟹属(*Somanniathelphusa*)1属4种, 占27%。除海南溪蟹属和束腰蟹属之外, 其余3个属均为海南岛特有属。已记述的全部15种(及亚种)淡水蟹类均为海南岛特有(表1)。

统计本文野外调查记录的标本采集样点(合计124个), 合并文献记载的历史样点, 总计获得海南岛淡水蟹类分布样点164个, 调查样点遍及全省19个市县中的16个, 覆盖了海南岛已知有淡水蟹类分布的区域, 以及此前未曾涉足调查淡水蟹类的区域(图1A)。比较各属淡水蟹类在海南岛的地理分布区(图1B–E), 可见分布最广的是束腰蟹属, 其地理分布遍及中南部山地、西南滨海平原和丘陵、台地, 向北直抵南渡江下游冲积平原, 在海南岛15个市县均有分布(图1E), 该属物种主要分布于农田田埂、沟渠、池塘、溪流、河流或湖泊岸边的泥洞中。分布较广的是非仿溪蟹属(图1B)和海南溪蟹属(图1D), 两者的分布区主要集中于中南部山地, 并向北延伸至南渡江下游冲积平原。非仿溪蟹属物种是典型的河流生态型淡水蟹类, 多在山间溪流以及河流、湖泊等水域栖息。该属的分布区向东可延伸至万泉河下游的丘陵、台地和冲积平原, 遍及11个市县; 该属的物种其成体常栖息于山溪、河流与湖泊的石块下, 也会藏匿于河岸边石块下的缝隙中, 幼体也见于雨林地表积水的浅洞中, 洞深不足5 cm。海南溪蟹属的分布区遍及13个市县, 常在山区丘陵、台地的山坡上或河流冲积平原的田埂、地头掘穴而居, 在山地生境中其洞穴可深达1 m余, 且蟹洞密集, 常成群穴居, 为典型的山地生态型淡水蟹。新内溪蟹属与岩溪蟹属分布区狭窄, 前者集中分布于中南部山地(图1C), 后者仅见于霸王岭南部山间盆地。新内溪蟹属与岩溪蟹属物种都属于典型的山地热带雨林和季雨林生态型, 善于爬树, 常藏匿于雨林

表1 海南岛淡水蟹类物种名录

Table 1 A checklist of the freshwater crabs in Hainan Island, China

分类地位 Classification	物种名 Species name
<b>溪蟹科 Potamidae</b>	
非仿溪蟹属 <i>Apotamonautes</i> *	海南非仿溪蟹泮水亚种 <i>Apotamonautes hainanensis banshuiensis</i> *
	海南非仿溪蟹霸王岭亚种 <i>Apotamonautes hainanensis bawanglingensis</i> *
	海南非仿溪蟹指名亚种 <i>Apotamonautes hainanensis hainanensis</i> *
	海南非仿溪蟹南林亚种 <i>Apotamonautes hainanensis nanlinensis</i> *
海南溪蟹属 <i>Hainanpotamon</i>	戴氏海南溪蟹 <i>Hainanpotamon daiae</i> *
	府城海南溪蟹 <i>Hainanpotamon fuchengense</i> *
	和乐海南溪蟹 <i>Hainanpotamon helense</i> *
	东方海南溪蟹 <i>Hainanpotamon orientale</i> *
新内溪蟹属 <i>Neotiwariopotamon</i> *	白氏新内溪蟹 <i>Neotiwariopotamon whiteheadi</i> *
	尖峰新内溪蟹 <i>Neotiwariopotamon jianfengense</i> *
岩溪蟹属 <i>Calcipotamon</i> *	紫光岩溪蟹 <i>Calcipotamon puglabrum</i> *
<b>拟地蟹科 Gecarcinucidae</b>	
束腰蟹属 <i>Somanniathelphusa</i>	坝王束腰蟹 <i>Somanniathelphusa bawangensis</i> *
	海南束腰蟹 <i>Somanniathelphusa hainanensis</i> *
	琼山束腰蟹 <i>Somanniathelphusa qiongsanensis</i> *
	通什束腰蟹 <i>Somanniathelphusa tongzhaensis</i> *

\*海南岛特有属种 Endemic to Hainan Island, China

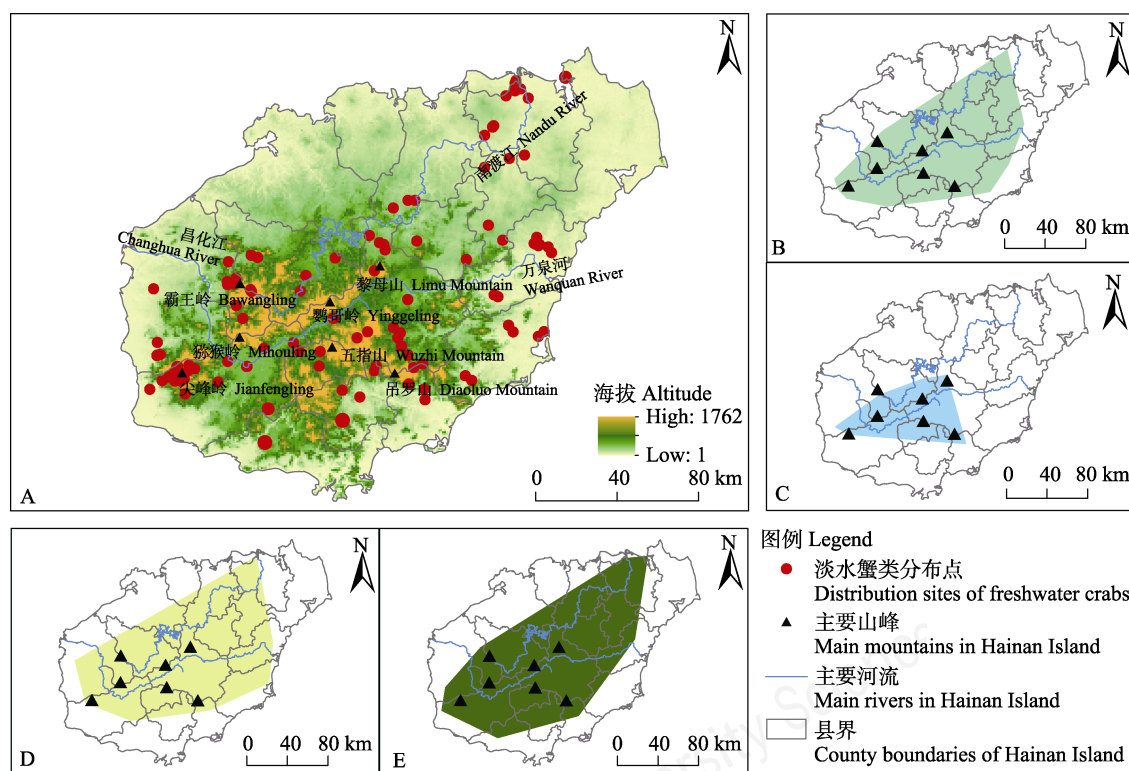


图1 海南岛淡水蟹类各属物种地理分布区域。A: 淡水蟹类分布点; B: 非仿溪蟹属物种分布区; C: 新内溪蟹属与岩溪蟹属物种分布区; D: 海南溪蟹属物种分布区; E: 束腰蟹属物种分布区。

Fig. 1 Distribution area of different genera of freshwater crabs in Hainan Island. A, Distribution sites of freshwater crabs; B, *Apotamonautes* species distribution area; C, *Neotiwariopotamon* and *Calcipotamon* species distribution area; D, *Hainanpotamon* species distribution area; E, *Somanniathelphusa* species distribution area.

和季雨林中含水的树洞或岩石露头的缝隙中。

## 2.2 淡水蟹类物种丰富度分布格局

### 2.2.1 基于 $0.2^\circ \times 0.2^\circ$ 网格的物种丰富度格局

基于 $0.2^\circ \times 0.2^\circ$ 网格对物种丰富度格局的分析显示,海南岛淡水蟹类在空间分布上有5个物种多样性分布中心(图2: a–e),物种丰富度中南部地区较高。这5个分布中心是:(1)霸王岭–鹦哥岭–猕猴岭多样性中心(图2: a),包括霸王岭、鹦哥岭和猕猴岭及其间的山间丘陵和盆地,在东北方沿南渡江延伸至黎母山附近的山地、丘陵和台地。该中心淡水蟹类物种共计8种(隶属2科5属)。(2)五指山–吊罗山多样性中心(图2: b),包括五指山、吊罗山以及山间和周围的丘陵、台地。该中心物种丰富度达到7种(隶属2科4属)。(3)尖峰岭多样性中心(图2: c),包括尖峰岭山地及其周围的丘陵、台地。该中心物种丰富度达到5种(隶属2科4属)。另外两个物种多样性中心分别位于万泉河和南渡江下游的丘陵、台地和河流冲积平原(图2: d, e)。两者物种丰富度均达到了5种,均隶属2科3属。

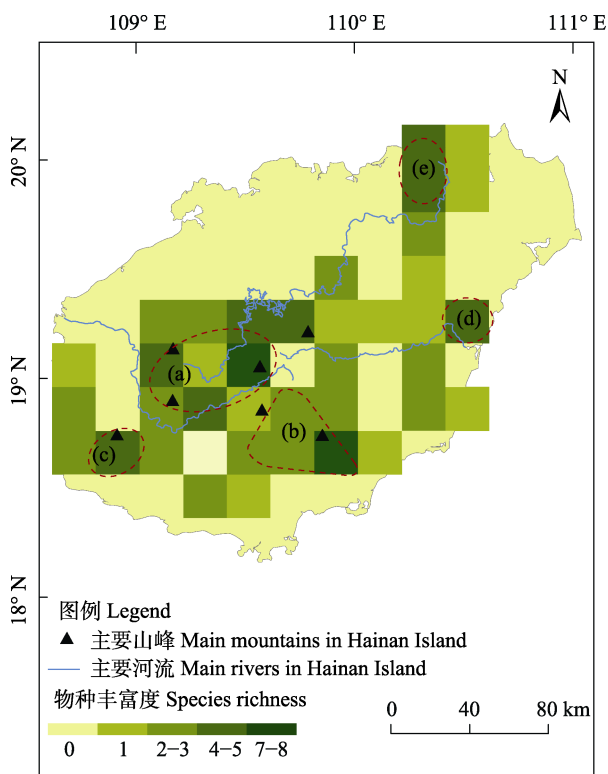


图2 以 $0.2^\circ$ 网格为操作单元的海南岛淡水蟹类物种丰富度格局。a–e: 物种多样性分布中心。  
Fig. 2 The species richness pattern of freshwater crabs of Hainan Island based on  $0.2^\circ$  grids. a–e, Diversity hotspots.

### 2.2.2 潜在物种丰富度及其分布格局

基于MaxEnt预测的海南岛淡水蟹类潜在物种丰富度显示,潜在物种丰富度热点地区集中在中南部山地,可划分为3个物种多样性中心(图3: a–c)。其一为霸王岭–鹦哥岭–猕猴岭中心(图3: a),该中心平均海拔672 m,年均降雨量1,528 mm,最冷月最低温为 $12.0^\circ\text{C}$ ,区域内淡水蟹类物种多样性最高,共计2科5属7种;其二为五指山–阿陀岭吊罗山(图3: b),该中心平均海拔579 m,年均降雨量1,544 mm,最冷月最低温为 $12.8^\circ\text{C}$ ,区域内淡水蟹类共计2科4属7种;第三为尖峰岭及其周边的山间丘陵和台地(图3: c),该中心平均海拔685 m,年均降雨量1,436 mm,最冷月最低温为 $12.9^\circ\text{C}$ ,区域内淡水蟹类共计2科4属6种。此外,与吊罗山毗邻的东南部丘陵、台地,以及南渡江下游冲积平原地区的淡水蟹类物种多样性也较高,分别达到了2科3属4种和2科3属5种。总体来看,海南岛淡水蟹类物种多样性的空间分布呈现南高北低,物种丰富度从集中分布的中南部山地向外围丘陵、台地和滨海平原辐射并逐级降低的格局。

对环境因子的评估分析进一步显示,影响海南

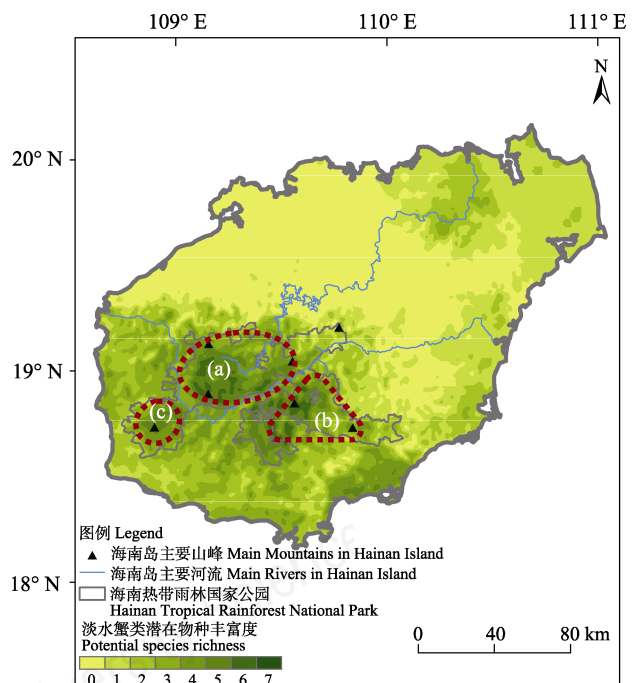


图3 海南岛淡水蟹类潜在物种丰富度。a–c: 潜在的物种多样性分布中心。  
Fig. 3 a–c, Potential diversity hotspots.

表2 海南岛淡水蟹类物种受胁等级评估

Table 2 Threatened categories of freshwater crabs in Hainan Island

种名 Species name	受胁等级 Threatened categories	所依据的标准 IUCN Redlist Criteria
海南非仿溪蟹 <i>Apotamonautes hainanensis</i>	LC	
戴氏海南溪蟹 <i>Hainanpotamon daiae</i>	LC	
府城海南溪蟹 <i>Hainanpotamon fuchengense</i>	VU	B1ab(i, ii, iii) + 2ab(i, ii, iii)
和乐海南溪蟹 <i>Hainanpotamon helense</i>	LC	
东方海南溪蟹 <i>Hainanpotamon orientale</i>	VU	B1ab(iii) + 2ab(iii)
白氏新内溪蟹 <i>Neotiwariopotamon whiteheadi</i>	NT	
尖峰新内溪蟹 <i>Neotiwariopotamon jianfengense</i>	LC	
紫光岩溪蟹 <i>Calciopotamon puglabrum</i>	NT	
坝王束腰蟹 <i>Somanniathelphusa bawangensis</i>	LC	
海南束腰蟹 <i>Somanniathelphusa hainanensis</i>	LC	
琼山束腰蟹 <i>Somanniathelphusa qiongsanensis</i>	LC	
通什束腰蟹 <i>Somanniathelphusa tongzhaensis</i>	LC	

岛淡水蟹类分布的主要环境因子包括最湿季度均温(Bio8)、温度季节性变化(Bio4)、最暖季度降水量(Bio18)与坡向(aspect) (附录3)。

### 2.3 海南岛淡水蟹类物种濒危等级评估

对海南岛12种淡水蟹类濒危等级的评估结果显示(表2), 东方海南溪蟹和府城海南溪蟹(*Hainanpotamon fuchengense*)的等级为易危(VU), 其余10种均为近危(NT)或无危(LC)。受胁物种的占比为16.7%。

## 3 讨论

### 3.1 海南岛淡水蟹类多样性分布格局

本研究在2008–2019年期间, 共采集到15种(及亚种)海南岛淡水蟹类, 占中国全部淡水蟹类物种总数的4.5%; 占中国岛屿淡水蟹类物种总数的26%。在全国25个有淡水蟹类分布的省份(包括直辖市、自治区和特别行政区)中, 海南省淡水蟹类物种多样性排名第11位。

本研究基于网格的物种丰富度空间分布格局分析与基于生态位模型的适宜分布区预测分析显示出基本一致的物种丰富度空间分布特点。中南部山地的淡水蟹物种多样性最为丰富, 物种数共计14种(及亚种)(隶属2科5属), 占海南岛已记述物种(含亚种)的93%, 是岛内淡水蟹物种多样性分布的热点区域。这些种类主要集中分布于以霸王岭、尖峰岭、五指山等山地和山间丘陵、盆地组成的3个分布中心, 包括霸王岭–鹦哥岭–猕猴岭, 五指山–吊罗山,

以及尖峰岭。从地质历史和古气候的变化上看, 更新世冰期、间冰期交替旋回和与之相应的海平面高度的变化致使周期性的海侵与海退事件发生(张兰生, 2012)。推测在间冰期的大海侵期间, 海拔较高的海南岛中南部山地为淡水蟹类等依赖岛屿淡水生境的生物提供了避难所。冰期海退后, 一部分淡水蟹类由高海拔山区向低海拔的山间丘陵、盆地扩散, 并拓展至海水退却后露出的广大河流冲积平原或滨海平原。因而, 海南岛海拔较高的山地区域成为淡水蟹类物种多样性分布的中心。另一方面, 海南岛中南部山地的植被主要为热带雨林性常绿阔叶林、热带常绿阔叶雨林和热带半常绿阔叶季雨林(刘明光, 2010), 这为喜温暖的淡水蟹类提供了优越的栖息地条件。从环境质量来看, 海南岛中南部山地热带雨林与季雨林生态系统的人类扰动指数明显低于其外围农田和建设用地密布的丘陵、台地与河流冲积平原、滨海平原等地区(侯鹏等, 2018), 适宜的环境条件为该地区淡水蟹类的种群繁衍和多样性可持续发展提供了重要保障。

本文使用MaxEnt对分布样点信息丰富的11种(及亚种)海南岛淡水蟹类的潜在适生区进行了成功模拟。另外4种(及亚种)因掌握的分布样点较少, 仅采用水文生态学中的“子流域”作为此类物种潜在适生区的替代模型。虽然使用子流域模拟淡水生物分布区的做法在国际上已被广泛接受, 但相较于统计学模型对物种分布区的模拟, 其结果仍然存在一定程度的不确定性。因此, 有必要通过后续的定期野

外调查获得更多一手的物种分布数据,从而丰富和完善海南岛淡水蟹类物种分布的本底资料。

### 3.2 海南岛淡水蟹多样性保护现状

本研究对早期文献记载的淡水蟹类分布样点进行了实地调查,以确认各物种的种群现状。调查发现,文献记载的14种淡水蟹类在野外实地调查中均被再次捕获并记录,这提示海南岛绝大多数淡水蟹类物种的生存状况良好。值得注意的是,2008年,基于当时文献资料的记载,东方海南溪蟹被 IUCN 物种红色名录评估为濒危 (EN) (Cumberlidge et al, 2009)。Esser和Cumberlidge (2008)提出,该种淡水蟹类自1979年后未再被发现,认为造成这种淡水蟹类濒危的主要因素是大规模砍伐森林造成的栖息地破坏。本文调查期间,对东方海南溪蟹的种群现状进行了周密地野外调查。结果显示,该种淡水蟹类广泛见于白沙县、昌江县、琼中县和屯昌县等地,实际有收获的样点共计6个(见于4县5镇),获得标本(经形态分类鉴定确认)共计33号。据此认为,2008年IUCN对东方海南溪蟹评估得出的濒危等级是在该物种文献数据相对不完善、缺乏深入野外实地调查情况下得出的,其结论存在一定局限性。本次重新评估针对该种开展了大量野外调查,获得了基于凭证标本水平的详实分布数据。调查还发现,该物种的分布区主要集中于霸王岭周边山地与山间盆地,以及黎母山北部的山间丘陵与台地,其中,霸王岭周边原生林地环境受到较好保护,植被覆盖程度明显优于黎母山。海南岛自1994年全面禁伐天然林以来,岛内森林覆盖率逐年上升,2010年岛内森林生态系统占全省生态系统的面积已达63.72% (林媚珍和张镜铨, 2000; 徐海根等, 2013)。十余年来,岛内山地森林植被覆盖率的大面积回升,为淡水蟹类的种群恢复提供了良好条件。依据《IUCN物种红色名录濒危等级和标准》中对于受胁等级调整的规则,综合本文野外调查所得的分布数据与栖息地环境质量等信息,对该物种进行重新评估,结果将其等级由濒危调整至易危。该种目前面临的主要威胁是人类活动所导致的栖息地退化或丧失。比如在黎母山周边地区,区内村镇密布,植被覆盖呈现小斑块状。对原生植被的过度开垦、砍伐等活动导致直接的土地利用形式的改变与间接的环境污染,对该物种的存续造成不利影响。

此外,本文基于调查获得的标本数据,对其余

海南岛淡水蟹类进行了物种红色名录重新评估。本轮评估显示,府城海南溪蟹由数据缺乏调整为易危;白氏新内溪蟹(*Neotiwariopotamon whiteheadi*)由数据缺乏调整为近危;紫光岩溪蟹(*Calcipotamon puglabrum*)评估为近危;海南非仿溪蟹等8种由数据缺乏调整为无危。海南岛淡水蟹类受胁物种共计2种,占比为16.7%。易危种府城海南溪蟹主要分布于南渡江下游的冲积平原,常栖息于河漫滩、农田、池塘及水渠的岸梗边。根据本文实际野外调查,该物种的若干历史分布点位的生境条件已改变为城镇建设用地,栖息地退化、丧失、片断化的情况严重,且该区域是海南岛人口密度最大的区域,人类活动对该种造成了极大影响。

需要注意的是,白氏新内溪蟹与紫光岩溪蟹为典型的山地生态型淡水蟹,均分布于中南部山地与山间盆地区域。虽然这两个物种分布点数均较少,特别是紫光岩溪蟹分布范围极其狭窄,但综合野外实地采样情况,该两种淡水蟹目前所处生境均为海南岛南部较为原始的热带雨林区域,处于霸王岭国家级自然保护区与海南热带雨林国家公园的庇护中,极少受到人类活动干扰。该区域近年来受到干旱影响。但综合分析海南岛以往数十年干旱历史,发现干旱在海南岛并非罕见极端气候,1961–2004年的四十余年间曾发生过4次较大规模的严重干旱(俞胜宾等, 2006)。野外调查发现,在干旱季节,河流、溪流水位大幅下降时,淡水蟹类会迁往低洼阴凉处或藏匿于岩石下以躲避干旱(戴爱云, 1999)。紫光岩溪蟹栖息于由风化形成的充满水的石灰岩露头的缝隙中或充满水的树洞中,表明该种对栖息环境的选择具有多样性,并不仅限于单一的栖息环境。由于该种于近期被发现,对其生态和生物学研究尚不透彻,需要通过进一步野外实地调查加深对该种的认知。

因此,有必要对海南岛北部地区的淡水蟹类尤其是南渡江中下游冲积平原的受胁淡水蟹类进行持续的野外调查与监测,及时掌握其多样性状况。

### 3.3 海南岛淡水蟹类多样性保护成效的预测与分析

海南岛1960年建立第一个自然保护区——尖峰岭国家级自然保护区,截至2015年底,已建立49个各级自然保护区以及数量众多的诸如森林公园等的自然保护地,共同构建了海南岛多样化的自然

保护地体系。在海南热带雨林国家公园建立以前,海南热带雨林国家公园范围内共有各级自然保护区和森林公园19个,其面积之和约占国家公园总面积的55.51%。但各个碎片化的保护地人为削弱了海南岛热带雨林-季雨林的生态完整性,在保护管理上相互独立的保护地之间形成保护空缺地带,这在一定程度上加剧了生境破碎化对野生动物保护造成的不利影响,阻碍了野生动物的种群扩散和基因交流。海南热带雨林国家公园的建立,整合优化了现有的其他类型保护地,构建了新的以国家公园为主体的自然保护地体系,使海南岛中南部保护地面积显著扩展;景观类型的多样性增加,涵盖了山地和山地间的丘陵、台地和山间盆地等,将过去碎片化的栖息地连接起来,强化了热带雨林-季雨林的生态完整性,为野生动物的生存提供了足够空间,为种群扩散和交流拓宽了生态廊道。本文应用GIS的栅格叠加分析功能,对比建立海南热带雨林国家公园前后两种保护区布局对海南岛淡水蟹类适宜分布区的覆盖程度,以此预测和评估以国家公园为主体的保护地体系对淡水蟹类的保护成效(表3)。可以发现,在原有的保护地体系中,已有的国家级与地方各级保护区对区域内各种淡水蟹类适宜分布区的覆盖度极其有限(均低于30%),平均覆盖度仅

10.83%。而国家公园布局下,淡水蟹类适宜分布区的受覆盖程度大幅提升,平均覆盖度达到30.39%。尤其是对分布区仅局限于海南岛中南部山地的部分呈狭域分布的淡水蟹类,如紫光岩溪蟹、白氏新内溪蟹、尖峰新内溪蟹(*Neotiwariopotamon jianfengense*)和东方海南溪蟹,其适宜分布区受保护区覆盖的程度超过40%。可以预见,海南热带雨林国家公园的建立将有利于海南岛淡水蟹类物种多样性的恢复,有利于海南岛特有淡水蟹类多样性的长效保护。

需要指出的是,在海南岛仍有部分淡水蟹类的适宜分布区未受到国家公园或保护区的良好庇护。其中受胁物种——府城海南溪蟹仅分布于海南岛北部南渡江河流冲积平原与熔岩台地的部分区域。当前,不论是各级保护区还是海南热带雨林国家公园均未对其潜在分布区起到保护作用。和乐海南溪蟹(*Hainanpotamon helense*)、琼山束腰蟹(*Somanniathelphusa qionghansensis*)及海南束腰蟹(*S. hainanensis*)经过评估虽未在红色名录受胁等级内,但这些种的潜在分布区被各级保护区和海南热带雨林国家公园覆盖的比例均未超过2%。因此,南渡江下游平原是海南岛淡水蟹类保护最为显著的空缺地带。

表3 海南热带雨林国家公园内各级保护区与海南热带雨林国家公园对海南岛淡水蟹类潜在适宜分布区的覆盖程度  
Table 3 The coverage of nature reserves and Hainan Tropical Rainforest National Park on the distribution of Hainan freshwater crab species

种名 Species name	分布区像元数 Pixel of presence	NRs覆盖像元数 Pixel of presence covered by NRs	NRs覆盖比例 Coverage of NRs (%)	NP覆盖的像元数 Pixel of presence covered by NP	NP覆盖比例 Coverage of NP (%)
紫光岩溪蟹 <i>Calciopotamon puglabrum</i> *	203	55	27.09	203	100.00
府城海南溪蟹 <i>Hainanpotamon fuchengense</i> *	1,125	0	0.00	0	0.00
白氏新内溪蟹 <i>Neotiwariopotamon whiteheadi</i> *	2,233	328	14.69	1,312	58.76
和乐海南溪蟹 <i>Hainanpotamon helense</i> *	3,752	0	0.00	0	0.00
尖峰新内溪蟹 <i>Neotiwariopotamon jianfengense</i> *	5,729	1,534	26.78	3,354	58.54
东方海南溪蟹 <i>Hainanpotamon orientale</i> *	6,317	1,338	21.18	2,694	42.65
琼山束腰蟹 <i>Somanniathelphusa qionghansensis</i>	6,853	0	0.00	0	0.00
海南束腰蟹 <i>Somanniathelphusa hainanensis</i>	7,023	0	0.00	0	0.00
坝王束腰蟹 <i>Somanniathelphusa bawangensis</i>	7,872	65	0.83	441	5.60
通什束腰蟹 <i>Somanniathelphusa tongzhaensis</i>	12,175	1,254	10.30	3,190	26.20
海南非仿溪蟹 <i>Apotamonautes hainanensis</i>	12,323	1,835	14.89	4,621	37.50
戴氏海南溪蟹 <i>Hainanpotamon daiae</i>	14,331	2,044	14.26	5,073	35.40
均值 Average	6,661.33	704	10.83	1,741	30.39

\*狭域分布种; NP: 海南热带雨林国家公园; NRs: 海南热带雨林国家公园范围内的自然保护区。

\* Narrowly distributed species; NP, Hainan Tropical Rainforest National Park; NRs, Nature reserves.

### 3.4 保护建议

海南省北部南渡江下游平原与台地等地区保护区数量极少,因此,对该地区淡水蟹类多样性及其赖以生存的淡水水源地和淡水生态环境的保护应予以关注,从而有效弥补该地区淡水生态系统多样性保护的空缺。


当前,中国尚无一个自然保护区和国家公园将淡水蟹类列入其保护对象。淡水蟹类作为淡水底栖大型无脊椎动物群的关键功能物种,在淡水生态系统的能量流动、物质循环和生态服务中起到极为重要的作用。Ng等(2015b)对新加坡特有的极危种淡水蟹*Johora singaporensis*的野外调查发现,土壤酸化、其他动物类群的捕食和竞争很可能是导致该物种在其原生栖息地消失的原因。在被评估为极危状态后,该物种成为新加坡重点保护物种,Ng等随即为其制定了一项包含物种野外种群监测、室内育种等的多方面的保护策略。在保护行动实施后,通过大量针对该物种的野外调查与监测,发现了该物种在原先武吉知马保护区内一新的健康繁殖的种群(Li et al, 2015; Ng et al, 2015a, b),虽然目前该物种尚未脱离极危级别,但是对其采取的保护行动为该物种的存续提供了新的保障。这是目前在保护区内针对单个无脊椎动物开展保护行动的生动案例(Kawai & Cumberlidge, 2016)。国家公园建设需要关注包括淡水生态系统在内的整个热带雨林生态系统的功能完整性。针对淡水生态系统的保护是热带雨林生态系统保护中的重要一环,而针对淡水蟹类等淡水底栖动物类群的保护是淡水生态系统保护的重要组成部分。因而需要着重关注淡水蟹类等淡水底栖动物类群的生存状况。如将国家公园范围内受胁与近危物种(如东方海南溪蟹、紫光岩溪蟹)等典型山地生态型淡水蟹类纳入国家公园重要保护物种名录,针对性开展相关物种监测与保护工作。目前国内针对淡水蟹类的相关保护行动处于空白状态,而本次海南国家公园的建设有望为海南岛淡水蟹类的保护提供新的机遇。


建立淡水水源地优先保护区或相关的淡水水生动物保护地是开展淡水水生动物特别是淡水蟹类保护的重要措施。由于海南岛北部平原与台地地区人为干扰强度较大,且该地区分布着诸如府城海南溪蟹、东方海南溪蟹、海南非仿溪蟹、琼山东腰蟹、海南束腰蟹、通什束腰蟹(*Somanniathelphusa*

*tongzhaensis*)等多种淡水蟹类,其中府城海南溪蟹和东方海南溪蟹为受胁种,因此该地区淡水蟹类及其生境同样需要受到重视。自然保护区的建设应该建立在与区域经济发展相协调的基础上(蒋志刚等, 1997),考虑到海南岛北部地区环境与经济发展状况,在此地全面建立保护区的可行性较小。但是可以通过建立淡水水源地优先保护区或相关的淡水水生动物保护地以完善海南岛北部地区陆地保护体系。如南渡江流域水库密布,承担着流域内防洪、蓄水灌溉、供水等重要功能。可依托这些相邻贯通的水库、渠道等水源地保护区域,建立完整相连通的淡水水生动物保护地,改善零散的森林或植被斑块之间的连通性,以达到对淡水蟹类等淡水水生生物的保护效果。淡水蟹类物种对环境变化敏感,并且依赖森林斑块所维持的良好水质(Cumberlidge et al, 2009),因此保护淡水蟹类尤其要注重原生林地的保护。同时,还需要对处于受胁状态的淡水蟹类进行长期监测,以尽可能早地探查物种在野外所受到的威胁,以便及时开展相应的物种保育行动。如对于分布在中南部山地的部分近危物种,需要定期开展种群生存状况的调查与评估工作。

**致谢:** 海南省海口市林业局二级调研员郭建博士、中国热带农业科学院热带作物品种资源研究所首席专家王祝年研究员、海南师范大学王力军教授、梁伟教授等在野外标本采集与调查工作中给予指导和帮助,黄超博士提供紫光岩溪蟹生态照片,鲁士悦先生参与部分野外调查工作,一并谨致谢忱!

### ORCID

潘达  <https://orcid.org/0000-0001-5445-6423>

孙红英  <https://orcid.org/0000-0003-2311-1814>

### 参考文献

- Bryant JV, Gottelli D, Zeng X, Hong X, Chan BPL, Fellowes JR, Zhang Y, Luo J, Durrant C, Geissmann T, Chatterjee HJ, Turvey ST (2016) Assessing current genetic status of the Hainan gibbon using historical and demographic baselines: Implications for conservation management of species of extreme rarity. *Molecular Ecology*, 25, 3540–3556.
- Chen CW, Chen CS, Wang YP (2019) Ecological correlates of extinction risk in Chinese amphibians. *Diversity and Distributions*, 25, 1586–1598.

- Cheng TH, Tan YK (1973) On the birds of Hainan. II. *Acta Zoologica Sinica*, 19, 405–416. (in Chinese with English abstract) [郑作新, 谭耀匡 (1973) 海南岛的鸟类. II. 动物学报, 19, 405–416.]
- Chinese Academy of Fishery Sciences (1986) The Freshwater and Estuary Fishes of Hainan Island. Guangdong Science and Technology Press, Guangzhou. (in Chinese) [中国水产科学研究院 (1986) 海南岛淡水及河口鱼类志. 广东科技出版社, 广州.]
- Chu KL, Ma XP, Zhang ZW, Wang PF, Lü LN, Zhao Q, Sun HY (2018) A checklist for the classification and distribution of China's freshwater crabs. *Biodiversity Science*, 26, 274–282. (in Chinese with English abstract) [楚克林, 马晓萍, 张泽伟, 王鹏飞, 吕琳娜, 赵强, 孙红英 (2018) 中国淡水蟹分类与分布名录(十足目: 拟地蟹科, 溪蟹科). 生物多样性, 26, 274–282.]
- Cumberlidge N, Ng PKL, Yeo DCJ, Magalhães C, Campos MR, Alvarez F, Naruse T, Daniels SR, Esser LJ, Attipoe FYK, Clotilde-Ba FL, Darwall W, McIvor A, Baillie JEM, Collen B, Ram M (2009) Freshwater crabs and the biodiversity crisis: Importance, threats, status, and conservation challenges. *Biological Conservation*, 142, 1665–1673.
- Dai AY (1995) On a new genus and two new species of freshwater crabs from Hainan Island, China (Crustacea: Decapoda: Brachyura: Potamidae). *Acta Zootaxonomica Sinica*, 20, 391–397.
- Dai AY (1999) *Fauna Sinica · Arthropoda · Crustacea · Malacostraca · Decapoda · Parathelphusidae, Potamidae*. Science Press, Beijing. (in Chinese with English abstract) [戴爱云 (1999) 中国动物志·节肢动物门·甲壳动物亚门·软甲纲·十足目·束腹蟹科, 溪蟹科. 科学出版社, 北京.]
- Dai AY, Naiyanetr P (1994) A revision of genus *Tiwaripotamon* Bott, 1970, the freshwater crabs from China (Decapoda: Brachyura: Potamidae). *Sinozoologia*, 11, 47–72. (in Chinese with English abstract) [戴爱云, 拍文·乃亚内 (1994) 中国淡水蟹类内溪蟹属的修订(十足目: 短尾派: 溪蟹科). 动物学集刊, 11, 47–72.]
- Dai AY, Xing DJ (1993) A study on *Apotamonautes* from Hainan Island, China (Decapods: Brachyura). *Sinozoologia*, 10, 63–72. (in Chinese with English abstract) [戴爱云, 邢定介 (1993) 海南岛非仿溪蟹的研究(十足目, 短尾派). 动物学集刊, 10, 63–72.]
- Dai AY, Xing DJ (1994) On *Somanniathephusa* from Hainan Island, China (Decapods: Parathelphusidae). In: Memorial Volume Dedicated to the Hundredth Anniversary of the Birthday of the Late Prof. Sisan CHEN (Z. CHEN) (ed. Chen YZ), pp. 97–108. China Science and Technology Press, Beijing. (in Chinese with English abstract) [戴爱云, 邢定介 (1994) 海南岛束腰蟹属的研究. 见: 纪念陈祯教授诞辰一百周年论文集(陈阅增主编), 97–108页. 中国科学技术出版社, 北京.]
- Esser L, Cumberlidge N (2008) *Hainanpotamon orientale*. The IUCN Red List of Threatened Species 2008: e. T134773A4011437. <https://www.iucnredlist.org/species/134773/4011437.html>. (accessed on 2020-06-08)
- Fielding AH, Bell JF (1997) A review of methods for the assessment of prediction errors in conservation presence/absence models. *Environmental Conservation*, 24, 38–49.
- Heiner M, Higgins J, Li XB (2011) Identifying freshwater conservation priorities in the Upper Yangtze River Basin. *Freshwater Biology*, 56, 89–105.
- Hou P, Zhai J, Cao W, Yang M, Cai MY, Li J (2018) Evaluation on ecosystem changes and protection of the national key ecological function zones in mountainous areas of central Hainan Island. *Acta Geographica Sinica*, 73, 429–441. (in Chinese with English abstract) [侯鹏, 翟俊, 曹巍, 杨旻, 蔡明勇, 李静 (2018) 国家重点生态功能区生态状况变化与保护成效评估——以海南岛中部山区国家重点生态功能区为例. 地理学报, 73, 429–441.]
- Huang C, Huang SZ, Shen ZX (2020) A new long-legged terrestrial freshwater crab, *Calcipotamon puglabrum* gen. nov. et sp. nov. (Crustacea: Decapoda: Potamidae), from Hainan Island, China. *Zootaxa*, 4766, 447–456.
- Huang Y, Wang YZ (2011) Progress in the biogeography of amphibian and reptile in Hainan Island. *Sichuan Journal of Zoology*, 30, 304–309. (in Chinese with English abstract) [黄勇, 王跃招 (2011) 海南岛两栖爬行动物生物地理学研究进展. 四川动物, 30, 304–309.]
- IUCN (2001) IUCN Red List Categories and Criteria: Version 3.1. IUCN, Gland, Switzerland & Cambridge, UK.
- IUCN (2012a) IUCN Red List Categories and Criteria, Version 3.1, 2nd edn. IUCN, Gland, Switzerland & Cambridge, UK.
- IUCN (2012b) Guidelines for Application of IUCN Red List Criteria at Regional and National Levels, Version 4.0. IUCN, Gland, Switzerland & Cambridge, UK.
- IUCN Standards and Petitions Committee (2019) Guidelines for Using the IUCN Red List Categories and Criteria. Version 14. <http://www.iucnredlist.org>. (accessed on 2020-06-01)
- Jiang ZG, Ma KP, Han XG (1997) *Conservation Biology*. Zhejiang Science and Technology Press, Hangzhou. (in Chinese with English summary) [蒋志刚, 马克平, 韩兴国 (1997) 保护生物学. 浙江科学技术出版社, 杭州.]
- Kawai T, Cumberlidge N (2016) *Conservation First: Strategic Planning to Save the Critically Endangered Singapore Freshwater Crab, Johora singaporensis*. Springer International Publishing, Cham, Switzerland.
- Lehner B, Grill G (2013) Global river hydrography and network routing: Baseline data and new approaches to study the world's large river systems. *Hydrological Processes*, 27, 2171–2186.
- Li TJ, Lim WH, Cai YX (2015) A new locality of the Singapore freshwater crab *Johora singaporensis* (Crustacea: Brachyura: Potamidae) in the Bukit Timah Nature Reserve.

- Nature in Singapore, 8, 53–56.
- Lin MZ, Zhang YL (2000) Dynamic changes of forest resources in Hainan and its sustainable development. *Ecological Science*, 19, 84–89. (in Chinese with English abstract) [林媚珍, 张镫锂 (2000) 海南岛森林资源的动态变化及其可持续发展. *生态科学*, 19, 84–89.]
- Liu CR, White M, Newell G (2011) Measuring and comparing the accuracy of species distribution models with presence-absence data. *Ecography*, 34, 232–243.
- Liu MG (2010) Atlas of Physical Geography of China. SinoMaps Press, Beijing. (in Chinese) [刘明光 (2010) 中国自然地理图集. 中国地图出版社, 北京.]
- Manel S, Williams HC, Ormerod SJ (2001) Evaluating presence-absence models in ecology: The need to account for prevalence. *Journal of Applied Ecology*, 38, 921–931.
- Ng DJJ, Sivasothi N, Cai YX, Davison GWH, Yeo DCJ (2015a) A new locality of the Singapore freshwater crab, *Johora singaporensis* (Crustacea: Brachyura: Potamidae). *Nature in Singapore*, 8, 31–35.
- Ng DJJ, Yeo DCJ, Sivasothi N, Ng PKL (2015b) Conservation challenges and action for the Critically Endangered Singapore freshwater crab *Johora singaporensis*. *Oryx*, 49, 345–351.
- Pearce J, Ferrier S (2000) Evaluating the predictive performance of habitat models developed using logistic regression. *Ecological Modelling*, 133, 225–245.
- Phillips SJ, Anderson RP, Schapire RE (2006) Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling*, 190, 231–259.
- Stephen FE, Hijmans RJ (2017) WorldClim 2: New 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, 37, 4302–4315.
- Tognelli MF, Anderson EP, Jiménez SLF, Chuctaya J, Chocano L, Maldonado OJA, Mesa SL, Mojica JI, Carvajal VFM, Correa V, Ortega H, Rivadeneira RJF, Sánchez DP, Cox NA, Hidalgo M, Jiménez PP, Lasso CA, Sarmiento J, Velásquez MA, Villa NFA (2019) Assessing conservation priorities of endemic freshwater fishes in the Tropical Andes region. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 29, 1123–1132.
- Wang S, Xie Y (2005) China Species Red List, Vol. III. Invertebrates. Higher Education Press, Beijing. (in Chinese) [汪松, 解焱 (2005) 中国物种红色名录(第三卷): 无脊椎动物. 高等教育出版社, 北京.]
- Warren DL, Matzke N, Cardillo M, Baumgartner J, Beaumont L, Huron N, Simões M, Iglesias TL, Dinnage R (2019) ENMTools. <https://github.com/danlwarren/ENMTools>. (accessed on 2020-05-01)
- Xu HG, Cao MC, Wu J, Ding H (2013) An Inventory of Biodiversity of China. Science Press, Beijing. (in Chinese) [徐海根, 曹铭昌, 吴军, 丁晖 (2013) 中国生物多样性本底评估报告. 科学出版社, 北京.]
- Yeo DCJ, Naruse T (2007) A revision of the freshwater crab genus *Hainanpotamon* Dai, 1995 (Crustacea: Decapoda: Brachyura: Potamidae: Potamiscinae), with a redescription of *Potamon (Potamon) orientale* (Parisi, 1916) and descriptions of three new species. *Zoological Science*, 24, 1143–1158.
- Yu SB, Zhai PM, Zhang Q (2006) Variation of characteristics of drought in Hainan Island during 1961–2004. *Chinese Journal of Tropical Crops*, 27, 113–115. (in Chinese with English abstract) [俞胜宾, 翟盘茂, 张强 (2006) 1961–2004海南岛干旱演变特征分析. *热带作物学报*, 27, 113–115.]
- Zhang LS (2012) Paleogeography of China: The Formation of China's Natural Environment. Science Press, Beijing. (in Chinese) [张兰生 (2012) 中国古地理: 中国自然环境的形成. 科学出版社, 北京.]

(责任编辑: 李新正 责任编辑: 闫文杰)

## 附录 Supplementary Material

### 附录1 19个生物气候因子和3个地形因子的描述

Appendix 1 The description of 19 bioclimatic variables and 3 topographic factors

<https://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2020326-1.pdf>

### 附录2 基于MaxEnt模型模拟海南岛11种淡水蟹类预测分布结果的AUC值

Appendix 2 The AUC value of predicted distribution of 11 freshwater crabs in Hainan Island based on MaxEnt model

<https://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2020326-2.pdf>

### 附录3 海南岛11种基于MaxEnt建模的淡水蟹类物种主要环境因子贡献率

Appendix 3 The contribution of the main environment variables of the 11 freshwater crab species based on MaxEnt in Hainan Island

<https://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2020326-3.pdf>

•研究报告•

# 基于InVEST与倾向评分匹配模型评估秦岭国家级自然保护区水源涵养服务保护成效

曹明<sup>1,2</sup>, 李俊生<sup>1,2</sup>, 王伟<sup>1,2\*</sup>, 夏聚一<sup>1,2,3</sup>, 冯春婷<sup>1,2</sup>, 付刚<sup>1,2</sup>, 黄文婕<sup>1,2</sup>, 刘方正<sup>1,2</sup>

1. 中国环境科学研究院国家环境保护区域生态过程与功能评估重点实验室, 北京 100012; 2. 中国环境科学研究院生物多样性研究中心, 北京 100012; 3. 中国人民大学环境学院, 北京 100872

**摘要:** 自然保护区在保障水源涵养等生态系统服务方面发挥了重要作用, 对区域水资源的可持续利用具有重要意义。然而, 自然保护区水源涵养服务保护成效的主要影响因素仍然不清, 不利于自然保护区的有效管理和区域可持续发展目标的实现。本文拟探讨: (1)秦岭区域水源涵养服务的总体情况; (2)自然保护区对水源涵养服务的保护成效; (3)自然保护区水源涵养服务保护成效的主要影响因素是什么。本文采用InVEST模型计算秦岭区域19个国家级自然保护区2010–2015年的水源涵养量, 基于倾向评分配比法研究了自然保护区水源涵养服务保护成效, 并通过随机森林回归判断自然保护区水源涵养服务保护成效的主要影响因素。研究表明, 虽然在2010–2015年秦岭区域水源涵养服务整体降低, 但与自然保护区外的配对样本相比, 大多数自然保护区(63.16%)水源涵养服务保护成效显著( $N = 12, P < 0.05$ ); 少数保护区(26.32%)在减缓水源涵养服务降低的作用不如自然保护区外( $N = 5, P < 0.05$ ); 也有个别自然保护区(10.52%)对水源涵养服务保护成效不明显( $N = 2, P > 0.05$ )。从主要影响因素来看, 自然保护区水源涵养服务保护成效主要受降水量变化和自然保护区资金投入的影响。结果显示: (1)2010–2015年间秦岭区域水源涵养量减少较为明显, 但总体来看自然保护区在减缓水源涵养服务降低方面取得了积极成效。(2)降水量变化对水源涵养服务保护成效起到主导作用; (3)管理因素也对保护区水源涵养服务保护成效有一定影响, 在管理因素中资金投入的大小对水源涵养服务保护效果影响最大。因此, 建议进一步增加资金投入, 以提升自然保护区水源涵养服务的保护成效。

**关键词:** 保护成效评估; 倾向评分配比; 生态系统服务; 随机森林; 资金投入

曹明, 李俊生, 王伟, 夏聚一, 冯春婷, 付刚, 黄文婕, 刘方正 (2021) 基于InVEST与倾向评分匹配模型评估秦岭国家级自然保护区水源涵养服务保护成效. 生物多样性, 29, 617–628. doi: 10.17520/biods.2020271.

Cao M, Li JS, Wang W, Xia JY, Feng CT, Fu G, Huang WJ, Liu FZ (2021) Assessing the effectiveness of water retention ecosystem service in Qinling National Nature Reserve based on InVEST and propensity score matching model. Biodiversity Science, 29, 617–628. doi: 10.17520/biods.2020271.

## Assessing the effectiveness of water retention ecosystem service in Qinling National Nature Reserve based on InVEST and propensity score matching model

Ming Cao<sup>1,2</sup>, Junsheng Li<sup>1,2</sup>, Wei Wang<sup>1,2\*</sup>, Juyi Xia<sup>1,2,3</sup>, Chunting Feng<sup>1,2</sup>, Gang Fu<sup>1,2</sup>, Wenjie Huang<sup>1,2</sup>, Fangzheng Liu<sup>1,2</sup>

1 State Environmental Protection Key Laboratory of Regional Eco-process and Function Assessment, Chinese Research Academy of Environmental Sciences, Beijing 100012

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

3 School of Environment & Natural Resources, Renmin University of China, Beijing 100872

### ABSTRACT

**Aims:** Nature reserves (NRs) play an important role in ensuring ecosystem services such as water retention, which are of great significance for the sustainable use of regional water resources. However, the main factors influencing the

收稿日期: 2020-07-07; 接受日期: 2020-11-04

基金项目: 国家重点研发计划(2016YFC0503304)

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

effectiveness of water retention in NRs are still unclear, which is not conducive to the effective management of NRs and the achievement of regional sustainable development goals. Therefore, the aims of this research are to explore: (1) the overall situation of water retention services in Qinling Mountains; (2) the conservation effectiveness of water retention services in NRs; and (3) the key influencing factors of the conservation effectiveness of water retention services in NRs.

**Methods:** Here, we used the InVEST model to calculate the water retention between 2010 and 2015 in Qinling Mountains related to 19 national nature reserves. Based on the propensity score matching approach, we assessed the conservation effectiveness of these nature reserves in ensuring the ecosystem service of water retention. We then used the random forest regression model to identify the factors that mainly affect the conservation effectiveness.

**Results:** The results showed that the water retention ecosystem service in Qinling Mountains generally reduced between 2010 and 2015. Compared with the matched samples outside the NRs, most reserves (63.16%) showed significant positive effects on water retention ( $N = 12, P < 0.05$ ), while some reserves (26.32%) showed significant negative effects ( $N = 5, P < 0.05$ ). There were also two reserves (10.52%) that had no significant effects on water retention ( $N = 2, P > 0.05$ ). In addition, the conservation effectiveness of reserves in ensuring water retention was mainly affected by changes in precipitation and funding investment.

**Conclusions:** (1) Between 2010 and 2015, the water retention rate was reduced remarkably in Qinling Mountains, but the NRs had achieved positive effectiveness in mitigating the reduction of water retention in general; (2) Changes in precipitation play a dominant role in sustaining the ecosystem service of water retention; and (3) The management factors also affect the conservation effectiveness to certain extent, in which the amount of investment is the most important. Therefore, we suggest increasing capital investment in the future to improve the conservation effectiveness of water retention service of NRs.

**Key words:** conservation effectiveness assessment; propensity score matching; ecosystem services; random forest model; funding investment

生态系统服务是维持人类与动植物生存的自然环境基础,自工业革命以来,全球范围内生物多样性不断丧失,生态系统服务能力也在不断下降(Briggs, 2016)。其中,水源涵养是生态系统的一种重要调节服务(Finlayson et al, 2005),是指生态系统通过植物冠层截留、枯落物截留、土壤入渗蓄积等方式保持水分的能力与过程,对调节水分循环、防止水旱灾害、增加水资源补给具有重要意义<sup>①</sup>。水源涵养能力的强弱在一定程度上可反映整个区域的生态系统状况。建立自然保护区是目前公认的保护生物多样性和维持生态系统功能的最有效手段(Dudley, 2008; Li et al, 2020)。自然保护区不仅对特定的保护对象起着保护作用,对生态系统服务的维持也有重要意义(Xu et al, 2017)。准确科学地评估自然保护区对水源涵养服务的保护成效及其影响因素,对自然保护区的发展与科学管理具有重要意义。

为了探索创新的自然保护区管理解决方案,研究人员对将生态系统服务纳入自然保护区管理和决策以实现区域可持续发展的想法越来越感兴趣(Bridgewater & Babin, 2017; Schirpke et al, 2017)。生

态系统服务的方法为自然保护区生物多样性保护和生态系统管理决策提供了更好的支持(Ingram et al, 2012)。针对生态系统服务的研究较多地关注于区域尺度、国家尺度以及全球尺度,无论从生态系统类型、研究尺度还是模型都较为成熟(巩杰等, 2020),其中InVEST模型在研究中应用最为广泛(黄从红等, 2013)。随着生态系统服务研究的日益成熟,人们开始关注以自然保护区为单元的生态系统服务研究,但多数研究集中于静态地评估自然保护区生态系统服务功能或价值(金辛, 2015; 缪建群等, 2017)及其在不同时间序列上的变化情况(金良, 2008; 吴楠等, 2019),而对于自然保护区对生态系统服务保护效果的研究较少。有研究者开始探索自然保护区对生态系统服务是否存在保护效果。例如,于博威等(2016)将海南岛自然保护区内外1988–2008年的土壤保持功能进行了比较,发现保护区对土壤保持功能的保护效果显著优于保护区外。在水源涵养服务方面,大多数研究是在一个区域尺度上估算水源涵养服务(于法展等, 2014, 邢汉, 2016<sup>②</sup>),识别水源涵养服务时空分布的差异(宁亚洲等, 2020),但在区域自然保护区对水源涵养服务

<sup>①</sup> 荣检 (2017) 基于 InVEST 模型的广西西江流域生态系统产水与固碳服务功能研究. 硕士学位论文, 广西师范学院, 广西桂林.

<sup>②</sup> 邢汉 (2016) 基于“3S”技术的天马自然保护区森林土壤涵养水源功能研究. 硕士学位论文, 安徽农业大学, 合肥.

的保护成效及其影响因素等方面的研究几乎为空白。

秦岭是我国地理和气候的南北分界线,是众多河流补给区和重要水源涵养区,也是周边城市重要的水源地。秦岭区域为我国心脏地带重要的生态屏障,是我国自然保护区最集中的区域之一,其中国家级自然保护区更是保护生物多样性和维持生态系统服务的核心区域。因此对秦岭区域国家级自然保护区水源涵养服务的保护成效进行准确、科学的评估具有十分重要的意义。目前,秦岭区域水源涵养服务研究有一定的基础(卓静等, 2015; 范亚宁等, 2017; 宁亚洲等, 2020),但多集中于区域水源涵养功能量或价值量的计算,针对自然保护区对水源涵养服务保护成效的关注不足。为此,本文以秦岭区域19个国家级自然保护区为研究对象,通过计算自然保护区内外2010–2015年的水源涵养量变化情况,并结合倾向评分匹配模型、随机森林回归分析等方法,以期探讨以下问题:(1)秦岭区域水源涵养服务的总体情况如何;(2)自然保护区对水源涵养服务的保护成效如何;(3)自然保护区水源涵养服务保护成效的主要影响因素是什么。以期为未来自然保护区精细化管理提供参考。

## 1 研究区概况

秦岭山脉是我国暖温带和亚热带的过渡带,南坡属亚热带季风气候,北坡属暖温带半湿润气候。整个山脉走势西高东低,主脊偏北,北坡陡峻,南坡平缓。秦岭区域河流众多,多呈南北走向,以秦岭主脊为分水岭,南坡属于长江流域,北坡属于黄河流域。秦岭地区是中国35个生物多样性保护优先区域之一,位于我国古北界和东洋界动物的交汇过渡地带和分界线,分布有国家一级保护动物大熊猫(*Ailuropoda melanoleuca*)、川金丝猴(*Rhinopithecus roxellana*)、羚牛(*Budorcas taxicolor*)、朱鹮(*Nipponia nippon*)等珍稀濒危物种。本文所研究的秦岭区域主要为秦岭生物多样性保护优先区(李俊生等, 2016)范围所涉及的西安、商洛等11个地级市中的50个县级行政区(图1)。截至2019年底,该区域已建立国家级自然保护区25个,其中18个陆生野生动植物和森林生态系统自然保护区,1个地质遗迹自然保护区,6个水生野生生物自然保护区。本文主要以18个保护陆生野生动植物和森林生态系统为主的以及1个

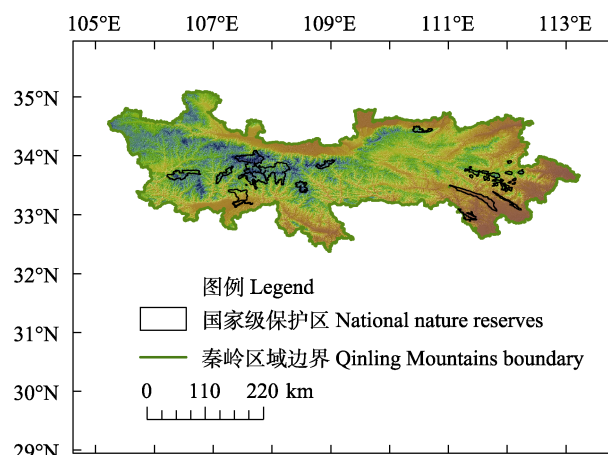


图1 秦岭区域的国家级自然保护区分布图

Fig.1 Distribution map of national nature reserves in Qinling Mountains

保护地质遗迹的自然保护区为研究对象。

## 2 研究方法

### 2.1 数据来源

本文以水源涵养量来表征水源涵养服务大小。水源涵养量计算采用InVEST模型,模型参数及数据来源见表1。对获取的原始数据进行整理,将不同分辨率栅格数据进行重采样至30 m分辨率,进行统一投影。

### 2.2 秦岭区域水源涵养服务评估

InVEST模型是由斯坦福大学、大自然保护协会(The Nature Conservancy, TNC)和世界自然基金会(World Wildlife Fund, WWF)联合开发的生态系统服务功能评估模型。该模型适用于全球范围河流流域或景观尺度上生态系统服务功能的评估,模型允许用户输入研究地区相关数据,具有简单便捷、操作灵活、可推广性强、输出结果具有较强空间表达能力等特性,在国内外广泛应用于生态系统服务功能评估(唐尧等, 2015)。考虑到秦岭区域19个自然保护区晋升国家级自然保护的时间均在2006年12月之前;再加上2010–2015年环境保护部开展了全国生态状况变化遥感调查与评估项目,数据来源可靠,因此,我们以2010年作为此次评估的起始年份,对2010–2015年秦岭区域各自然保护区水源涵养服务的变化进行了分析,以评估各自然保护区在水源涵养服务方面的保护成效。

本文根据InVEST模型的产水模块获得产水量,

再通过地形指数、土壤饱和导水率和流速系数对产水量进行修正获得水源涵养量(包玉斌等, 2016)。具体算法如下:

$$\text{Retention} = \min\left(1, \frac{249}{\text{Velocity}}\right) \times \min\left(1, \frac{0.9 \times TI}{3}\right) \times \min\left(1, \frac{K_{\text{sat}}}{300}\right) \times \text{Yield} \quad (1)$$

式中: Retention为水源涵养量(mm); Velocity为流速系数; TI为地形指数, 无量纲, 由式(2)计算;  $K_{\text{sat}}$ 为土壤饱和导水率(cm/d), 采用Vereecken模型(廖凯华等, 2012; 刘继龙等, 2013), 由式(3)计算; Yield为产水量, 由InVEST模型产水模块计算(Sharp et al, 2015)。

$$TI = \lg\left(\frac{\text{Drainage\_Area}}{\text{Soil}_{\text{Depth}} \times \text{Percent}_{\text{Slope}}}\right) \quad (2)$$

式中: Drainage\_Area为集水区栅格数量, 无量纲;  $\text{Soil}_{\text{Depth}}$ 为土壤深度(mm);  $\text{Percent}_{\text{Slope}}$ 为百分比坡度。

$$\ln K_{\text{sat}} = 20.62 - 0.96 \ln \text{clay} - \ln \text{sand} - 0.46 \ln \text{OM} - 8.43\rho \quad (3)$$

式中: clay为土壤粘粒含量; sand为砂粒含量; OM为有机质含量;  $\rho$ 为容重。

由于研究区只包含了商洛市一个完整的地级市, 本文根据陕西省水资源公报显示的商洛市2010年和2015年产水量数据验证InVEST模型计算的产水量。

表1 数据获取来源与参数计算

Table 1 Data sources<sup>®</sup> and parameters

数据类型 Data type	来源与获取方法 Data sources
土地利用数据(2010, 2015年) Land use data (2010, 2015)	2010–2015年全国生态状况变化遥感调查与评估项目 2010–2015 Remote Sensing Investigation and Assessment Project of Ecological Status Change in China
数字高程模型数据 Digital elevation model (DEM) data	地理空间数据云GDEM V2数据(30 m分辨率) GDEM V2 data from Geospatial data cloud with 30 m resolution
子流域数据 Sub-watersheds data	根据数字高程模型数据进行水文提取 Hydrological information extraction based on DEM data
降雨数据 Precipitation data	数据来源于资源环境数据云平台(分辨率1 km) Precipitation data with 1 km resolution obtained from the website of www.resdc.cn
蒸散数据 Evapotranspiration	数据来源于谷歌地球引擎平台, MOD16A2产品(500 m分辨率) Data were extracted from the MOD16A2 products (500 m resolution), which were obtained from the Google Earth Engine.
土壤数据 Soil data	数据来源于第二次土壤普查, 国家青藏高原数据科学中心(上官微和戴永久, 2013) Data were obtained from the second soil census of National Tibetan Plateau Data Center (Shangguan & Dai, 2013)
植物有效含水量 Plant available water capacity (PAWC)	根据土壤普查数据采用土壤质地数据进行计算得到 The data were calculated from the soil texture data based on the soil census.
根系深度 Root depth	第二次土壤普查土壤剖面, 结合研究区文献校正得到(刘兆谦, 1983; 游松财等, 2009; 上官微和戴永久, 2013) Adjusted from the soil profile in the second soil census combined with related literature in the study area (Liu, 1983; You et al, 2009; Shangguan & Dai, 2013)
Zhang系数 Zhang coefficient	根据自然径流反复计算, 结合研究区文献(范亚宁, 2017 <sup>①</sup> ; 魏星涛, 2018 <sup>②</sup> )反复校验得到, 估算数值为4.35 According to the repeated calculation of natural runoff, combined with repeated verification of the literature in the study area <sup>①②</sup> , the estimated value was 4.35.
流速系数 Velocity coefficient	查阅相关文献(包玉斌等, 2016) Extracted from related literature (Bao et al, 2016)
地形指数 Terrain index	根据数字高程模型数据计算 Calculated from DEM
土壤饱和导水率 Soil saturated hydraulic conductivity	根据Vereecken模型计算(Vereecken et al, 1992) Calculated according to Vereecken model (Vereecken et al, 1992)
自然保护区边界 Nature reserves' boundaries	生态环境部 Ministry of Ecology and Environment of the People's Republic of China
自然保护区相关管理数据 Management data of nature reserves	现场调查, 查阅资料 On-site investigation and archives searching
路网数据 Roads data	Open Street Map (www.openstreetmap.org)

① 范亚宁 (2017) 秦岭北麓及周边生态系统水源涵养与水质净化功能评估. 硕士学位论文, 西北大学, 西安.

② 魏星涛 (2018) 基于 InVEST 模型的祁连山南坡水源涵养功能研究. 硕士学位论文, 青海师范大学, 西宁.

## 2.3 统计分析

### 2.3.1 国家级自然保护区内外水源涵养服务对比

首先, 将秦岭区域划分为1 km × 1 km的网格, 自然保护区内网格作为试验样本。为了避免保护区的溢出效应影响, 本文定义自然保护区外0–10 km范围内的区域为溢出效应区域(Zhao et al, 2019), 以溢出效应区域以外的秦岭区域网格作为对照样本。本文采用倾向评分分配比模型消除自然保护区内外网格的环境因子差异, 使自然保护区内外样本尽量在相同条件下进行比较。倾向评分分配比模型是指在给定条件下, 研究对象被分配到试验组或对照组的条件概率(Rosenbaum, 1989), 主要用于试验组中协变量因素的事后均衡处理, 对协变量因素进行类似随机化的均衡处理(陈亨贵等, 2017)。倾向评分分配比是从对照组中选取与试验组中倾向评分相同或相近的对象进行配对, 从而使组间的协变量达到均衡(张亮等, 2012; 陈亨贵等, 2017)。本文以高程、坡度、坡向、土壤类型4个因子作为协变量, 通过倾向评分模型对保护区内外网格进行一对一匹配, 卡钳值( $\delta$ )设为0.02 (Austin & Mamdani, 2006; Chiu et al, 2016), 在R 3.5.3语言MatchIt包中完成。本文以水源涵养量变化率 $Ratio_i$ 作为比较的指标, 其算法如下:

$$Ratio_i = \frac{Retention_{i(2015)} - Retention_{i(2010)}}{Retention_{i(2010)}}$$

式中:  $Ratio_i$  为第*i*个网格水源涵养量变化率,  $Retention_{i(2015)}$ 为2015年第*i*个网格的水源涵养量,  $Retention_{i(2010)}$ 为2010年第*i*个网格的水源涵养量。

计算完成每个配对网格水源涵养量变化率之后, 采用Wilcoxon符号秩检验分析保护区内外水源涵养量变化率是否存在显著性差异, 在SPSS 26.0中完成。最后用单个保护区内外配对样本水源涵养量变化率的差异平均值 $\mu$ 表示该保护区的保护成效, 其算法如下:

$$\mu_j = \frac{\sum_{i=1}^{N_j} (insideRatio_i - outsideRatio_{i1})}{N_j}$$

式中:  $\mu_j$ 表示第*j*个保护区水源涵养服务保护成效,  $insideRatio_i$ 表示第*j*个保护区内第*i*个网格水源涵养量变化率,  $outsideRatio_{i1}$ 表示第*j*个保护区外第*i*个网格的配对样本水源涵养量变化率,  $N_j$ 表示第*j*个保护

区的配对网格数量。

### 2.3.2 国家级自然保护区水源涵养服务保护成效的影响因素

本文选取可能影响保护区保护效果的因素, 分为自然因素和管理因素两类。自然因素选取保护区总降水量变化和平均海拔高度两个因素; 管理因素选取保护区每平方公里巡护人员的数量、每平方公里工作人员数量、保护区每年资金投入、保护区建立时长、保护区内路网密度(2015年数据)、保护区形状特征等6个因素。其中工作人员与巡护人员数量(2015年数据)、资金投入(2017年数据)、保护区建立时长(自保护区始建年份至2015年)。上述数据来自我们2019年6–11月开展的秦岭19个自然保护区实地调查, 并通过查阅各个保护区的历史档案资料获得。由于2017年19个自然保护区中资金投入数据统计较为齐全, 故资金投入使用2017年数据。此外, 由于河南伏牛山国家级自然保护区分为多个管理片区, 各片区管理机构档案资料情况不统一, 评估使用了黑烟镇管理局的数据。保护区的形状特征采用景观指数中的形状指数(*LSI*)表示(李斌和张金屯, 2010)。

然后, 将秦岭各保护区水源涵养服务保护成效 $\mu$ 与各项自然、管理影响因素进行Spearman相关分析, 在SPSS 26.0中完成。最后, 本文通过随机森林回归模型筛选出对自然保护区水源涵养服务保护效果产生影响的因素, 并判断这些因素的重要程度(Grömping, 2009), 在R 3.5.3语言randomForest包中完成。

## 3 结果

### 3.1 秦岭区域与国家级自然保护区水源涵养服务总体分布情况

基于陕西省水资源公报与模型计算的结果精度验证情况显示, 商洛市2010年和2015年的产水量分别为68.41亿 $m^3$ 和31.08亿 $m^3$ , 而本文模型所计算的2010年和2015年商洛市产水量分别为68.30亿 $m^3$ 和30.35亿 $m^3$ , 与公报统计的产水量之间的误差分别为0.1%和2.4%, 总体精度较为准确。

基于模型计算结果, 秦岭区域2010年与2015年水源涵养量在空间分布上大体相似: 水源涵养量较高的区域主要分布在山区, 而在北部和东南部城市区域水源涵养量较低, 总体呈现南坡高北坡低的格

局(图2)。且整个秦岭区域2015年水源涵养量相比于2010年有所降低。

秦岭区域19个国家级自然保护区中,桑园在2010年(2,171.67 m<sup>3</sup>/ha)和2015年(1,429.55 m<sup>3</sup>/ha)每公顷水源涵养量最高,其次是太白山;而单位面积水源涵养量最低的是南阳恐龙蛋化石群国家级自然保护区,2010年为312.49 m<sup>3</sup>/ha,2015年仅为

110.43 m<sup>3</sup>/ha (图3)。在2010–2015年保护区水源涵养量总体呈减少趋势,其中南阳恐龙蛋化石群国家级自然保护区每公顷水源涵养量减少比例最大(64.7%),其次是伏牛山(62.1%)和宝天曼(59.3%),周至减少比例最小(24.0%) (图3)。

### 3.2 自然保护区水源涵养服务保护成效

总体来看,2010–2015年水源涵养量变化率在

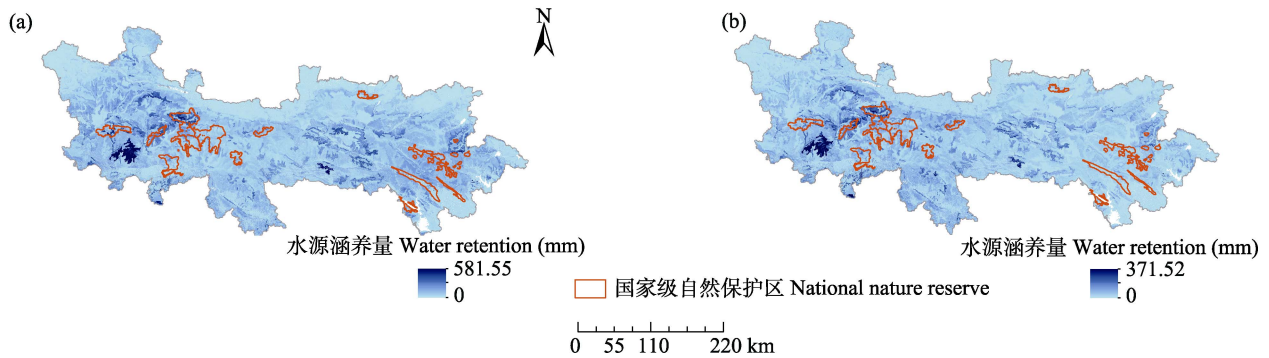


图2 秦岭区域水源涵养量空间分布图。(a) 2010年; (b) 2015年  
Fig. 2 The spatial distribution map of water retention in Qinling Mountains. (a) 2010; (b) 2015.

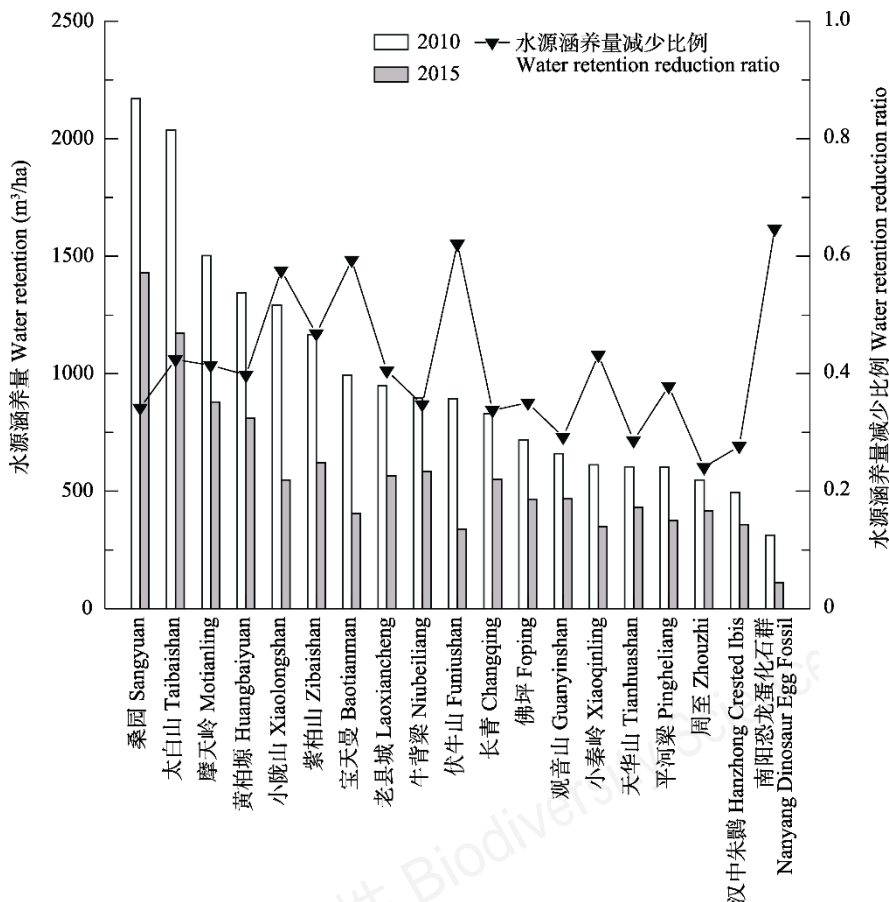


图3 秦岭区域19处国家级自然保护区单位面积水源涵养量分布图(m<sup>3</sup>/ha)  
Fig. 3 Water retention of 19 national nature reserves in Qinling Mountains (m<sup>3</sup>/ha)

表2 秦岭19处自然保护区2010–2015年水源涵养量变化率内外配对Wilcoxon符号秩检验

Table 2 Paired Wilcoxon sign rank tests for the change rate of water retention of 19 national nature reserves in Qinling region between 2010 and 2015

自然保护区 Nature reserve	对比结果 Comparison results (E)	N	P	自然保护区 Nature reserve	对比结果 Comparison results (E)	N	P
周至 Zhouzhi	+	358	0.000**	太白山 Taibaishan	+	185	0.006**
汉中朱鹮 Hanzhong Crested Ibis	+	349	0.000**	天华山 Tianhuashan	+	170	0.000**
观音山 Guanyinshan	+	97	0.000**	小陇山 Xiaolongshan	-	199	0.000**
佛坪 Foping	+	223	0.000**	紫柏山 Zibaishan	-	110	0.009**
黄柏塬 Huangbaiyuan	+	108	0.000**	宝天曼 Baotianman	-	53	0.000**
老县城 Laoxiancheng	+	67	0.020*	伏牛山 Funiushan	-	471	0.000**
长青 Changqing	+	178	0.000**	南阳恐龙蛋化石群 Nanyang Dinosaur Egg Fossil	-	650	0.000**
牛背梁 Niubeiliang	+	81	0.000**	摩天岭 Motianling	不显著 Nonsignificant	49	0.689
平河梁 Pingheliang	+	140	0.000**	小秦岭 Xiaoaqinling	不显著 Nonsignificant	132	0.213
桑园 Sangyuan	+	82	0.000**	总体 Overall	+	3,721	0.018**

E为保护区水源涵养变化率内外配对样本对比结果: +表示保护区内水源涵养量减少程度低于保护区外, -表示保护区内水源涵养量减少程度高于保护区外, “不显著”表示自然保护区内外无显著差异; N为配对样本个数。\*  $P < 0.05$ ; \*\*  $P < 0.01$ 。

E is the paired comparison of the change rate of water retention inside and outside nature reserves. + indicates the changes of water retention within the reserve are better than that outside the reserve; - indicates the changes of water retention within the reserve are worse than that outside the reserve; and “nonsignificant” indicates that there is no significant difference in the changes of water retention inside and outside the reserves. N is the number of matched samples. \*  $P < 0.05$ ; \*\*  $P < 0.01$ .

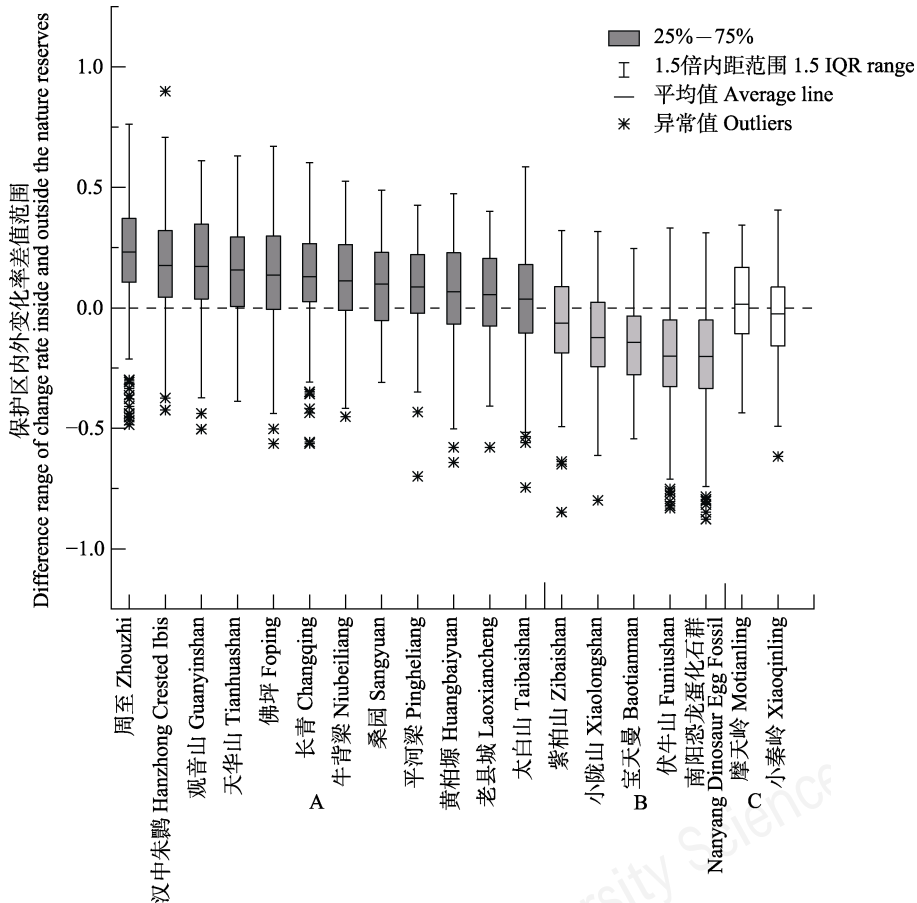


图4 秦岭国家级自然保护区内外水源涵养量变化率差值分布图。A组表示自然保护区内水源涵养量减少程度低于自然保护区外; B组表示自然保护区内水源涵养量减少程度高于保护区外; C组表示自然保护区内外水源涵养变化无显著差异。

Fig. 4 Difference of changes in water retention inside and outside nature reserves in Qinling Mountains. Group A shows that the changes of water retention inside the nature reserves are better than that outside nature reserves; Group B shows that the changes of water retention inside the nature reserves are worse than that outside nature reserves; Group C shows that there is no significant difference in the changes of water retention inside and outside the nature reserves.

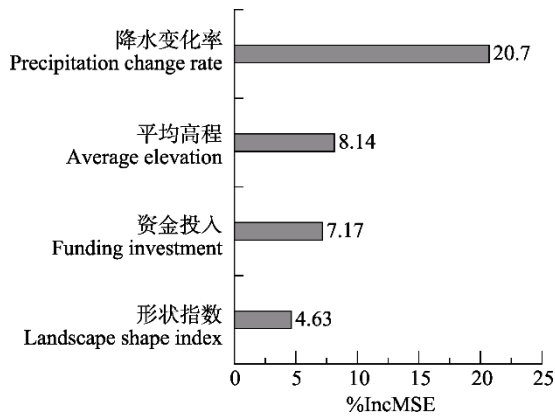


图5 秦岭区域国家级自然保护区水源涵养服务保护成效的主要影响因子。%IncMSE越大表示影响效果越大。

Fig. 5 The main factors influencing the conservation effectiveness of national nature reserves in ensuring water retention in Qinling Mountains. The greater the %IncMSE is, the more important the factor is.

保护区内外存在显著性差异( $P < 0.05$ ), 且保护区内水源涵养量减少的程度比保护区外低(表2)。倾向评分分配比后的配对样本分析结果显示, 在19个国家级自然保护区中有17个保护区水源涵养量变化率在保护区内外存在显著性差异( $P < 0.05$ ), 仅有陕西摩天岭与河南小秦岭2个自然保护区例外( $P > 0.05$ )。在17个存在显著性差异的国家级自然保护区中, 与保护区外的配对样本相比, 12个保护区水源涵养量减少程度低于自然保护区外( $P < 0.05$ ), 占保护区总数的63.16%; 而5个国家级自然保护区水源涵养量减少程度高于自然保护区外( $P < 0.05$ ), 占保护区总数的26.32% (表2)。

根据自然保护区水源涵养保护成效( $\mu$ )结果显示, 周至国家级自然保护区对水源涵养服务保护效果最好, 其次是汉中朱鹮、观音山、天华山, 保护效果较差的是伏牛山与南阳恐龙蛋化石群国家级自然保护区(图4)。

### 3.3 国家级自然保护区水源涵养服务保护成效的影响因素

基于Spearman相关分析结果表明, 自然保护区水源涵养服务保护成效与保护区内总降水量变化之间的相关性最强( $P < 0.01$ ), 与保护区内资金投入也呈显著正相关( $P < 0.05$ ); 但与保护区的平均高程等自然因素关系不显著( $P > 0.05$ ), 与单位面积工作人员数量、单位面积巡护人员数量、保护区建立时长、路网密度、保护区形状指数等管理因素关系也不显著( $P > 0.05$ ) (表3)。

表3 秦岭19处自然保护区水源涵养保护成效与影响因素的Spearman相关性分析

Table 3 Spearman correlation coefficients between the influencing factors and the conservation effectiveness of water retention in 19 nature reserves in Qinling Mountains

影响因素	Spearman相关系数	$P$
Influencing factor	Spearman correlation coefficient	
降水变化率	0.926	0.000**
Precipitation change rate		
平均高程	0.235	0.363
Average elevation		
形状指数	-0.260	0.314
Landscape shape index		
资金投入	0.542	0.025*
Funding investment		
路网密度	0.047	0.859
Road density		
单位面积工作人员数量	-0.056	0.83
Number of staff per km <sup>2</sup>		
单位面积巡护人员数量	-0.105	0.687
Number of patrolling personnel per km <sup>2</sup>		
保护区建立时长	-0.205	0.430
Period from the establishment of nature reserves		

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

基于随机森林回归模型的分析表明, 路网密度、单位面积工作人员数量、单位面积巡护人员数量、保护区建立时长4个因素在回归模型中为负值, 表明这4种因素对自然保护区水源涵养服务保护成效影响程度较低。在剔除上述4个因素之后, 随机森林回归模型解释率为58.42%, 结果显示, 保护区水源涵养服务保护成效主要受自然因素影响, 其中影响最大的是降水变化率, 其次是平均高程, 而管理因素也有一定影响, 其中资金投入的大小对保护效果影响最大, 其次是保护区形状指数(图5)。

## 4 讨论

本研究基于倾向评分分配比法和随机森林回归模型构建了自然保护区水源涵养服务保护成效及其影响因素的评估方法, 并针对秦岭区域19处国家级自然保护区对水源涵养服务的保护成效进行了量化评估。首先根据InVEST模型计算了秦岭区域2010–2015年水源涵养量, 并以商洛市为例, 与陕西省水资源公报数据进行了对比, 总体结果较为准确。本研究与采用InVEST模型结合地形指数、流速系数等参数计算水源涵养量(陈姗姗等, 2016; 范亚宁等, 2017)或采用水量平衡法计算水源涵养量(卓静等, 2015)的类似研究结论相近。总体来看, 秦岭区域水源涵养服务呈现出山区高而北部、东南部城市区域低, 以及南坡高、北坡低的趋势, 且整个秦

岭区域2015年水源涵养服务相对于2010年有所降低。

本文采用了倾向评分配比的方法对自然保护区内外2010–2015年水源涵养量变化率进行了对比分析,避免了环境变量等因素的协同影响,较一般直接进行自然保护区内外对比的方法更加准确(Joppa & Pfaff, 2011)。本研究发现,虽然2010–2015年秦岭区域水源涵养量减少较为明显,但保护区总体对水源涵养量的减少起到了减缓作用,这与于博威等(2016)在海南岛自然保护区土壤保持功能的变化分析结论相似。其原因可能是自然保护区内的生态系统较保护区外往往更加完整,提供的生态系统服务更加稳定(Kandziora et al, 2013)。在单个保护区尺度上,基于倾向评分配比的配对样本分析结果表明,大部分保护区(63.16%)体现了较好的水源涵养保护成效,但也有部分保护区不显著,甚至一些保护区内的水源涵养量变化率不如保护区外。其原因可能是不同保护区之间的自然因素存在差异,同时,保护区的管理强度也不一致(Amin et al, 2019; Pearson & Dare, 2019)。

研究表明,秦岭区域自然保护区水源涵养保护成效主要取决于保护区的自然因素,其中影响最大的是降水变化率,这与水源涵养服务主要受降水等气候变化因素影响的研究结论一致(Su & Fu, 2013; Xiao & Ouyang, 2019)。考虑到森林生态系统的面积和结构不同会对降水的分配、拦截和贮存等生态过程产生不同影响,保护区内较为完整的林冠层、灌草层与枯枝落叶层的截留作用延缓了降水形成径流的时间,使森林水文效应产生时滞,从而使得保护区在降水减少的年份对水源涵养服务的减少起到了减缓效果(杨新华和郭荣发, 2002; 王尧等, 2018)。此外,本研究还发现保护区的平均高程也对水源涵养服务的保护成效起着较为显著的作用,海拔高的保护区其自然生态系统往往相对较好,受到的干扰也相对较少(Wang et al, 2013),这与海拔高的保护区对生物多样性保护成效更好的结论相似(Hansen & Rotella, 2002)。

除了自然因素对水源涵养服务保护成效起主导作用以外,人类对保护区的管理因素也有一定的作用。在一定程度上可以通过管理人为可控制的因素来减缓自然因素的影响。例如,周至国家级自然保护区水源涵养服务的保护成效最好,原因一方面

是保护区内自然环境变化较小,且生态系统较为完整与稳定;另一方面,保护区管理机制健全、队伍结构合理、技术力量较强、行政执法机构完善、对保护区内生态系统管理的力度大,因而生态系统受外界的干扰相对较小(陈凯华和张孝远, 2006);而南阳恐龙蛋化石群国家级自然保护区由于其主要保护对象为古遗迹化石,对生态系统状况关注较少、管理强度弱、保护区内生态系统结构和功能有所退化,一定程度上导致保护区内的水源涵养服务保护成效较差。本研究还发现资金投入与水源涵养保护成效呈显著正相关,且较其他因素具有更重要的影响(表3, 图5)。其原因可能是,保护区资金投入的多少间接反映了生态系统管理力度的大小(Ian et al, 2012; Lehrer et al, 2019; Machado et al, 2020),这也与类似研究结论相近(Burgess et al, 2007)。建议在未来保护区的发展中,进一步增加保护区的资金投入,同时可以考虑与社会公益组织开展合作,争取更多的运行资金。在其他人为影响因素中,例如旅游、砍伐、放牧等人为干扰活动也对自然保护区生态系统有直接影响(柳江华等, 2007),但旅游、砍伐等数据在时间延续上难以获取与量化,本文没有进行着重介绍,在未来研究中可以考虑。此外,在未来研究中可以增加自然保护区对其他类型生态系统服务的保护成效评估,为自然保护区发展与科学管理提供参考。

## 参考文献

- Amin A, Choumert-Nkolo J, Combes JL, Combes Motel P, Kéré EN, Ongono-Olinga JG, Schwartz S (2019) Neighborhood effects in the Brazilian Amazônia: Protected areas and deforestation. *Journal of Environmental Economics and Management*, 93, 272–288.
- Austin PC, Mamdani MM (2006) A comparison of propensity score methods: A case study estimating the effectiveness of post-AMI statin use. *Statistics in Medicine*, 25, 2084–2106.
- Bao YB, Li T, Liu H, Ma T, Wang HX, Liu K, Shen X, Liu XH (2016) Spatial and temporal changes of water conservation of Loess Plateau in northern Shaanxi Province by InVEST model. *Geographical Research*, 35, 664–676. (in Chinese with English abstract) [包玉斌, 李婷, 柳辉, 马涛, 王怀香, 刘康, 沈茜, 刘心浩 (2016) 基于InVEST模型的陕北黄土高原水源涵养功能时空变化. *地理研究*, 35, 664–676.]
- Bridgewater P, Babin D (2017) UNESCO-MAB Biosphere Reserves already deal with ecosystem services and sustainable development. *Proceedings of the National*

- Academy of Sciences, USA, 114, E4318.
- Briggs J (2016) Global biodiversity loss: Exaggerated versus realistic estimates. *Environmental Skeptics and Critics*, 5(2), 20–27.
- Burgess ND, Butynski TM, Cordeiro NJ, Doggart NH, Fjeldså J, Howell KM, Kilahama FB, Loader SP, Lovett JC, Mbilinyi B, Menegon M, Moyer DC, Nashanda E, Perkin A, Rovero F, Stanley WT, Stuart SN (2007) The biological importance of the Eastern Arc Mountains of Tanzania and Kenya. *Biological Conservation*, 134, 209–231.
- Chen HG, Pan XF, Huang YY, He BC, Chen F, Pan A (2017) Propensity score matching method and its implementation in Stata software. *Chinese Journal of Health Statistics*, 34, 987–990. (in Chinese) [陈亨贵, 潘雄飞, 黄媛媛, 何保昌, 陈法, 潘安 (2017) 倾向评分分配比法及其在Stata软件实现. *中国卫生统计*, 34, 987–990.]
- Chen KH, Zhang XY (2006) Research on system of comprehensive evaluation of Zhouzhi National-level Nature Reserve. *Resource Development & Market*, 22(2), 118–120. (in Chinese with English abstract) [陈凯华, 张孝远 (2006) 周至国家级自然保护区综合评价体系研究. *资源开发与市场*, 22(2), 118–120.]
- Chen SS, Liu K, Bao YB, Chen H (2016) Spatial pattern and influencing factors of water conservation service function in Shangluo City. *Scientia Geographica Sinica*, 36, 1546–1554. (in Chinese with English abstract) [陈姗姗, 刘康, 包玉斌, 陈海 (2016) 商洛市水源涵养服务功能空间格局与影响因素. *地理科学*, 36, 1546–1554.]
- Chiu M, Rezai MR, Maclagan LC, Austin PC, Shah BR, Redelmeier DA, Tu JV (2016) Moving to a highly walkable neighborhood and incidence of hypertension: A propensity-score matched cohort study. *Environmental Health Perspectives*, 124, 754–760.
- Dudley N (2008) Guidelines for Applying Protected Area Management Categories. IUCN, Gland, Switzerland.
- Fan YN, Liu K, Chen SS, Yuan JG (2017) Spatial pattern analysis on water conservative functionality of land ecosystem in northern slope of Qinling Mountains. *Bulletin of Soil and Water Conservation*, 37(2), 50–56. (in Chinese with English abstract) [范亚宁, 刘康, 陈姗姗, 袁家根 (2017) 秦岭北麓陆地生态系统水源涵养功能的格局. *水土保持通报*, 37(2), 50–56.]
- Finlayson M, Cruz R, Davidson N, Alder J, Cork S, Groot RS, Lévêque C, Milton GR, Peterson G, Pritchard D (2005) Millennium Ecosystem Assessment: Ecosystems and Human Well-being: Wetlands and Water Synthesis. Island Press, Washington, DC.
- Gong J, Yan LL, Xu CX, Guo QH (2020) A comparative review of research highlights on ecosystem services of China and USA in the past 30 years. *Acta Ecologica Sinica*, 40, 3537–3547. (in Chinese with English abstract) [巩杰, 燕玲玲, 徐彩仙, 郭青海 (2020) 近30年来中美生态系统服务研究热点对比分析. *生态学报*, 40, 3537–3547.]
- Grömping U (2009) Variable importance assessment in regression: Linear regression versus random forest. *The American Statistician*, 63, 308–319.
- Hansen AJ, Rotella JJ (2002) Biophysical factors, land use, and species viability in and around nature reserves. *Conservation Biology*, 16, 1112–1122.
- Huang CH, Yang J, Zhang WJ (2013) Development of ecosystem services evaluation models: Research progress. *Chinese Journal of Ecology*, 32, 3360–3367. (in Chinese with English abstract) [黄从红, 杨军, 张文娟 (2013) 生态系统服务功能评估模型研究进展. *生态学杂志*, 32, 3360–3367.]
- Ian G, Richard G, Sharif J, Maaik M, Ian M, Gill B, Pierre C, Nina M, John W, Naamal S, Tesfay W, Matt F, Neil B, Nigel V (2012) Eastern Afromontane Biodiversity Hotspot. Birdlife International, Nairobi, Kenya.
- Ingram JC, Redford KH, Watson JEM (2012) Applying ecosystem services approaches for biodiversity conservation: Benefits and challenges. *Sapiens*, 5, 1–10.
- Jin L (2008) Evaluation of Ecosystem Services of Xilingol Grassland Nature Reserve. PhD dissertation, Inner Mongolia Agricultural University, Hohhot. (in Chinese with English abstract) [金良 (2008) 锡林郭勒草原自然保护区生态系统服务功能价值评估研究. 博士学位论文, 内蒙古农业大学, 呼和浩特.]
- Jin X (2015) Valuation of Ecosystem Services of Hongxing Wetland National Nature Reserve in Heilongjiang Province. PhD dissertation, Northeast Forestry University, Harbin. (in Chinese with English abstract) [金辛 (2015) 黑龙江红星湿地国家级自然保护区生态系统服务功能价值评估. 博士学位论文, 东北林业大学, 哈尔滨.]
- Joppa LN, Pfaff A (2011) Global protected area impacts. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 278, 1633–1638.
- Kandziora M, Burkhard B, Müller F (2013) Interactions of ecosystem properties, ecosystem integrity and ecosystem service indicators—A theoretical matrix exercise. *Ecological Indicators*, 28, 54–78.
- Lehrer D, Becker N, Bar P (2019) The drivers behind nature conservation cost. *Land Use Policy*, 89, 104222.
- Li B, Zhang JT (2010) Patch shape indices and scale fractal analysis of steppe landscape in the Loess Plateau. *Acta Aegrestia Sinica*, 18(2), 141–147. (in Chinese with English abstract) [李斌, 张金屯 (2010) 黄土高原草原景观斑块形状的指数和分形分析. *草地学报*, 18(2), 141–147.]
- Li JS, Jin YC, Wang W, Zhao ZP, Wu XP (2016) Conservation of Terrestrial Biodiversity in China. Science Press, Beijing. (in Chinese) [李俊生, 靳勇超, 王伟, 赵志平, 吴晓莆 (2016) 中国陆域生物多样性保护优先区域. 科学出版社, 北京.]
- Li SC, Zhang H, Zhou XW, Yu HB, Li WJ (2020) Enhancing protected areas for biodiversity and ecosystem services in the Qinghai-Tibet Plateau. *Ecosystem Services*, 43, 101090.

- Liao KH, Xu SH, Wu JC, Shi XQ (2012) Uncertainty analysis for spatial prediction of soil saturated hydraulic conductivity. *Advances in Water Science*, 23, 200–205. (in Chinese with English abstract) [廖凯华, 徐绍辉, 吴吉春, 施小清 (2012) 土壤饱和导水率空间预测的不确定性分析. *水科学进展*, 23, 200–205.]
- Liu JH, Zhang H, Zhao AQ (2007) Preliminary research on sustainable development of Taibai Mountain National Nature Reserve. *Forest Resources Management*, (2), 15–19. (in Chinese with English abstract) [柳江华, 张海, 赵爱青 (2007) 太白山国家级自然保护区可持续发展初步研究. *林业资源管理*, (2), 15–19.]
- Liu JL, Ma XY, Zhang ZH, Zhao WS (2013) Multi-scale prediction model and transformation relation of soil saturated hydraulic conductivity. *Advances in Water Science*, 24, 568–573. (in Chinese with English abstract) [刘继龙, 马孝义, 张振华, 赵伟森 (2013) 土壤饱和导水率的多尺度预测模型与转换关系. *水科学进展*, 24, 568–573.]
- Liu ZQ (1983) The distribution of soil zones in Shaanxi. *Journal of Shaanxi Normal University (Natural Science Edition)*, 11, 131–137. (in Chinese with English abstract) [刘兆谦 (1983) 陕西土壤地带性分布规律. *陕西师范大学学报(自然科学版)*, 11, 131–137.]
- Machado M, Young CEF, Clauzet M (2020) Environmental funds to support protected areas: Lessons from Brazilian experiences. *Parks*, 26, 47–62.
- Miao JQ, Sun S, Wang ZQ, Huang GQ (2017) Evaluating the ecosystem services of Gaotianyan Nature Reserve in Lianhua County, Jiangxi Province. *Acta Ecologica Sinica*, 37, 6422–6430. (in Chinese with English abstract) [缪建群, 孙松, 王志强, 黄国勤 (2017) 江西高天岩自然保护区生态系统服务功能价值评估. *生态学报*, 37, 6422–6430.]
- Ning YZ, Zhang FP, Feng Q, Wei YF, Ding JB, Zhang Y (2020) Temporal and spatial variation of water conservation function in Qinling Mountain and its influencing factors. *Chinese Journal of Ecology*, 39, 3080–3091. (in Chinese with English abstract) [宁亚洲, 张福平, 冯起, 魏永芬, 丁家宝, 张元 (2020) 秦岭水源涵养功能时空变化及其影响因素. *生态学杂志*, 39, 3080–3091.]
- Pearson LJ, Dare M (2019) Framing up the “stretching” of co-management. *Society & Natural Resources*, 32, 363–381.
- Rosenbaum PR (1989) Optimal matching for observational studies. *Journal of the American Statistical Association*, 84, 1024–1032.
- Schirpke U, de Marino D, Marucci A, Palmieri M, Scolozzi R (2017) Operationalising ecosystem services for effective management of protected areas: Experiences and challenges. *Ecosystem Services*, 28, 105–114.
- Shangguan W, Dai YJ (2013) A China Dataset of Soil Properties for Land Surface Modeling. National Tibetan Plateau Data Center, Lhasa. (in Chinese) [上官微, 戴永久 (2013) 面向陆面模拟的中国土壤数据集. 国家青藏高原科学数据中心, 拉萨.]
- Sharp R, Tallis HT, Ricketts T, Guerry AD, Wood SA, Chapin-Kramer R, Nelson E, Ennaanay D, Wolny S, Olwero N, Vigerstol K, Pennington D, Mendoza G, Aukema J, Foster J, Forrest J, Cameron D, Arkema K, Lonsdorf E, Kennedy C, Verutes G, Kim CK, Guannel G, Papenfus M, Toft J, Marsik M, Bernhardt J, Griffin R, Gowinski K, Chaumont N, Perelman A, Lacayo M, Mandle L, Hamel P, Vogl AL, Rogers L, Bierbower W (2015) InVEST 3.2.0 User’s Guide. The Natural Capital Project, Stanford University, University of Minnesota, The Nature Conservancy, and World Wildlife Fund, Palo Alto, California.
- Su CH, Fu BJ (2013) Evolution of ecosystem services in the Chinese Loess Plateau under climatic and land use changes. *Global and Planetary Change*, 101, 119–128.
- Tang Y, Zhu WP, Zhang H, Song Y (2015) A review on principle and application of the InVEST model. *Ecological Science*, 34, 204–208. (in Chinese with English abstract) [唐尧, 祝炜平, 张慧, 宋瑜 (2015) InVEST模型原理及其应用研究进展. *生态科学*, 34, 204–208.]
- Vereecken H, Diels J, van Orshoven J, Feyen J, Bouma J (1992) Functional evaluation of pedotransfer functions for the estimation of soil hydraulic properties. *Soil Science Society of America Journal*, 56, 1371–1378.
- Wang W, Pechacek P, Zhang MX, Xiao NW, Zhu JG, Li JS (2013) Effectiveness of nature reserve system for conserving Tropical Forests: A statistical evaluation of Hainan Island, China. *PLoS ONE*, 8, e57561.
- Wang Y, Xu P, Fu B, Wang W, Wang HW (2018) Water conservation function assessment models of forest ecosystem: A review. *Ecological Economy*, 34, 158–164, 169. (in Chinese with English abstract) [王尧, 徐佩, 傅斌, 王威, 王海雯 (2018) 森林生态系统水源涵养功能评估模型研究进展. *生态经济*, 34, 158–164, 169.]
- Wu N, Chen N, Wang ZG (2019) Evaluating conservation effectiveness of ecological protected areas in Anhui Province based on ecosystem services value. *Journal of Anhui Agricultural University*, 46, 75–82. (in Chinese with English abstract) [吴楠, 陈凝, 王在高 (2019) 基于生态系统服务价值的安徽省生态保护区保护成效评估. *安徽农业大学学报*, 46, 75–82.]
- Xiao Y, Ouyang ZY (2019) Spatial-temporal patterns and driving forces of water retention service in China. *Chinese Geographical Science*, 29, 100–111.
- Xu WH, Xiao Y, Zhang JJ, Yang W, Zhang L, Hull V, Wang Z, Zheng H, Liu JG, Polasky S, Jiang L, Xiao Y, Shi XW, Rao EM, Lu F, Wang XK, Daily GC, Ouyang ZY (2017) Strengthening protected areas for biodiversity and ecosystem services in China. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 114, 1601–1606.
- Yang XH, Guo RF (2002) Study on the relationship between precipitation and forest ecosystem. *Forestry Science &*

- Technology, 27(6), 11–15. (in Chinese with English abstract) [杨新华, 郭荣发 (2002) 论森林生态系统与降水的关系. 林业科技, 27(6), 11–15.]
- You SC, Di SC, Yuan Y (2009) Study on soil field capacity estimation in the Loess Plateau Region. *Journal of Natural Resources*, 24, 545–552. (in Chinese with English abstract) [游松财, 邸苏闯, 袁晔 (2009) 黄土高原地区土壤田间持水量的计算. 自然资源学报, 24, 545–552.]
- Yu BW, Rao EM, Chao XL, Shi JK, Zhang CP, Xu WH, Xiao Y, Ouyang ZY (2016) Evaluating the effectiveness of nature reserves in soil conservation on Hainan Island. *Acta Ecologica Sinica*, 36, 3694–3702. (in Chinese with English abstract) [于博威, 饶恩明, 晁雪林, 史建康, 张翠萍, 徐卫华, 肖焱, 欧阳志云 (2016) 海南岛自然保护区对土壤保持服务功能的保护效果. 生态学报, 36, 3694–3702.]
- Yu FZ, Zhang ZQ, Chen LQ, Shen ZP, You HM (2014) Study on water conservation function of different forestlands in Lushan Nature Reserve, Jiangxi Province. *Research of Soil and Water Conservation*, 21, 255–259. (in Chinese with English abstract) [于法展, 张忠启, 陈龙乾, 沈正平, 尤海梅 (2014) 江西庐山自然保护区不同林地水源涵养功能研究. 水土保持研究, 21, 255–259.]
- Zhang L, Li CJ, Xia JL, Wang YJ, Wang L, Jiang ZW (2012) Study on propensity score interval matching in non-randomization controlled trials. *Chinese Journal of Health Statistics*, 29(1), 53–57. (in Chinese with English abstract) [张亮, 李婵娟, 夏结来, 王永吉, 王陵, 蒋志伟 (2012) 倾向得分区间匹配法用于非随机对照试验的探索与研究. 中国卫生统计, 29(1), 53–57.]
- Zhao HW, Wu RD, Long YC, Hu JM, Yang FL, Jin T, Wang JJ, Hu PJ, Wu W, Diao YX, Guo Y (2019) Individual-level performance of nature reserves in forest protection and the effects of management level and establishment age. *Biological Conservation*, 233, 23–30.
- Zhuo J, He HJ, Wang J (2015) Assessment of water conservation capacity in Qinling Mountains area. *Journal of Shaanxi Meteorology*, (3), 12–16. (in Chinese) [卓静, 何慧娟, 王娟 (2015) 秦岭地区水源涵养能力评估. 陕西气象, (3), 12–16.]

(责任编辑: 唐志尧 责任编辑: 时意专)

•综述•

# 主流分子钟定年方法的原理、误差来源和使用建议

陈旻康<sup>1</sup>, 王益<sup>1</sup>, 李家亮<sup>1</sup>, 王文韬<sup>1</sup>, 冯端宇<sup>2</sup>, 毛康珊<sup>1\*</sup>

1. 四川大学生命科学学院生物资源与生态环境教育部重点实验室, 成都 610065; 2. 四川大学数学学院, 成都 610065

**摘要:** 近年来, 分子钟定年方法(molecular dating methods)得以广泛运用, 为宏观进化研究尤其是生物多样性及其格局形成历史的相关研究提供了不可或缺且十分详尽的进化时间框架。贝叶斯方法(Bayesian methods)和马尔可夫链蒙特卡罗方法(Markov chain Monte Carlo)可容纳多维度、多类型的数据和参数设置, 因此以BEAST、PAML-MCMCTree等软件为代表的贝叶斯节点标记法(Bayesian node-dating methods)逐渐成为分子钟定年方法中最为广泛使用的类型。贝叶斯框架的优势之一在于其可以利用复杂模型考虑各种不确定性因素, 但是该类方法中各类模型和参数的设置都可能引入误差, 从而影响进化分化时间估算的可靠性。本文介绍了贝叶斯分子钟定年方法的原理和主要类型, 并以贝叶斯节点标记法为例, 重点讨论了分子钟模型、化石标记的选择与放置、采样频率及化石标记点年龄先验分布等因素对节点定年的影响; 提供了贝叶斯时间树构建软件的使用建议、节点年龄的讨论原则和不同模型下时间树的比较方法, 针对常见的引起节点年龄潜在高估和低估风险的情况作了分析并给出了合理化建议。我们认为, 合理整合多种贝叶斯方法和模型得出的结果并从中择优, 能够提高定年结果的可靠性; 研究人员应对时间树构建结果与其参数设置的关系开展讨论, 从而为其他学者提供参考; 化石记录的更新与分子钟定年方法的改进应同步不断跟进。

**关键词:** 分子钟; 分子定年; 贝叶斯节点标记法; 系统发育; 进化时间框架; 分化时间

陈旻康, 王益, 李家亮, 王文韬, 冯端宇, 毛康珊 (2021) 主流分子钟定年方法的原理、误差来源和使用建议. 生物多样性, 29, 629–646. doi: 10.17520/biods.2020273.

Chen YK, Wang Y, Li JL, Wang WT, Feng DY, Mao KS (2021) Principles, error sources and application suggestions of prevailing molecular dating methods. Biodiversity Science, 29, 629–646. doi: 10.17520/biods.2020273.

## Principles, error sources and application suggestions of prevailing molecular dating methods

Yangkang Chen<sup>1</sup>, Yi Wang<sup>1</sup>, Jialiang Li<sup>1</sup>, Wentao Wang<sup>1</sup>, Duanyu Feng<sup>2</sup>, Kangshan Mao<sup>1\*</sup>

1 Key Laboratory of Bio-resources and Eco-environment of Ministry of Education, College of Life Sciences, Sichuan University, Chengdu 610065

2 College of Mathematics, Sichuan University, Chengdu 610065

### ABSTRACT

**Background & Aims:** Molecular dating methods have been applied widely in recent years and provide an indispensable and detailed evolutionary timescale for macroevolutionary researches, particularly for studies on the evolutionary history of biodiversity patterns. Bayesian methods and Markov chain Monte Carlo methods can accommodate multi-dimensional and various type of data and parameter settings, which have helped the node-dating methods implemented in softwares such as BEAST, PAML-MCMCTree to become the most widely used molecular dating methods. One of the advantages of Bayesian frameworks is that they can employ complex models to consider a variety of uncertainty factors to make more accurate estimations of evolutionary divergence times.

**Progress:** We review the principles and main types of Bayesian molecular dating methods and use Bayesian node-dating methods as an example to discuss potential errors in molecular clock models, selection and placement of fossil calibrating points, frequency of sampling, and setting a prior distribution for node calibrations based on fossils. We further describe advantages associated with different Bayesian time tree reconstruction software packages, the discussing principle of node age, and the comparison method of time tree under different models. We also provide suggestions for overcoming the challenges of overestimation and underestimation bias of node ages. Integration of the

收稿日期: 2020-07-08; 接受日期: 2020-08-18

基金项目: 国家自然科学基金(31622015)和中央高校基础科研经费(SCU2019D013; SCU2018D006)

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

output of various Bayesian methods and models and selection of the best among them often improve the reliability of molecular dating results.

**Prospect:** Researchers should explicitly assess the relationship between model output of time tree construction and model parameter settings, which increases transparency and provides documentation and reference for future researches. We recommend that future research simultaneously focus on updating fossil records and improving molecular dating methods.

**Key words:** molecular clock; molecular dating; Bayesian node-dating; phylogeny; evolutionary timescale; divergence age

分子钟定年方法(molecular dating approach)是近年来宏观生物学尤其是生物多样性及其格局形成历史相关研究最为重要的手段之一。该方法的基础假设——分子钟假设最早可以追溯至20世纪中叶。1962年, Pauling和Zuckerandl提出分子钟假设(molecular clock hypothesis; Pauling & Zuckerandl, 1962), 随后Margoliash等(1963)对其进行了正式的描述: “从两个物种最初分化开始, 它们的细胞色素C残基(residue)序列之间的差异, 是由二者分化后经历时间的长短决定的”。分子钟模型的核心原理是: 在一定时间范围内, 特定生物大分子的序列在不同类群间的差异与其分化后经历的时间呈近似正线性关系。分子钟为进化生物学者提供了将微观证据和宏观进化历史结合起来的、全新的重要方法论。此前, 地球生命的进化历史重建主要结合化石记录和地质历史进行, 但是由于化石埋藏形成的偶然性等因素, 化石记录在不同类群中的稀缺程度大不相同。事实上, 多数生物类群的化石记录, 尤其是大化石记录(macrofossil)十分稀缺(Greenwood, 1991), 导致基于化石记录的进化历史研究较难开展。以分子钟定年方法为代表的整合进化历史重建方法, 可以同时考虑分子证据、形态证据、时间信息等, 通过与分子系统发育与进化等相关的算法和模型, 整合现生生物和古生物的进化历史数据(Donoghue & Moore, 2003), 形成一棵同时包含现生生物和古生物类群的生命之树(tree of life), 从而打破现生生物研究和古生物研究之间的藩篱, 更加全面地揭示地球生物多样性形成的时间框架。

自1965年分子钟定年方法提出伊始, 许多学者对这一方法提出质疑, 他们认为大分子序列的变化是随机且无规律的(Morgan, 1998)。近二十多年来, 随着DNA测序技术的进步和各类模型算法的不断完善, 分子钟定年方法不断进步, 在各个领域的应用中认可度不断提高(Kumar, 2005; dos Reis et al, 2016)。如今分子钟已经被广泛用于生物学研究的各

个领域, 从体细胞突变、癌症细胞进化等微观研究到生物多样性形成历史等宏观研究, 其提供的进化时间框架不可或缺(Kumar & Hedges, 2016; Graham & Sottoriva, 2017)。因此, 如何提高分子钟的可靠性一直是进化生物学和生物地理学等研究领域的重要议题。

利用分子钟模型进行系统发育树构建的方法众多, 如贝叶斯法(Bayesian)、最大似然法(maximum likelihood, ML)、最大简约法(maximum parsimony, MP)、邻接法(neighbor-joining, NJ)等, 而在时间树构建方面以贝叶斯法和最大似然法更为可靠、主流、且衍生方法多样(Hall, 2005; Brooks et al, 2007; Yang & Rannala, 2012)。由于贝叶斯方法在20世纪末才被引入分子系统学领域, 国内介绍贝叶斯框架下分子钟定年方法基本理论框架并提供使用建议的文献仍存在一些空白。21世纪初, 有部分国内学者较早地报道了贝叶斯方法在时间树构建与物种分化时间估计中的应用(张原和陈之瑞, 2003), 后逐渐有学者对贝叶斯框架下分子钟假说及其应用展开报道与论述(鲁丽敏等, 2014; 李可群, 2015; 刘晓枫和张爱兵, 2016; 朱天琪, 2019), 并提供了各类贝叶斯软件的使用流程(鲁丽敏等, 2014; Zhang, 2019), 但对于复杂模型的参数及先验设置的选择讨论较少, 且仍然缺少对于目前最常使用的贝叶斯节点标记法(Bayesian node-dating method)程序的详细介绍。

本文以贝叶斯节点标记法为例, 详细阐述了分子钟定年方法的原理、误差来源, 以及如何规避这些误差, 重点分析了多种情况下节点标记对分化时间估计的影响, 并提供了合理的模型和软件使用建议。

## 1 贝叶斯节点标记法的基本原理和主要类型

贝叶斯算法自20世纪末被引入分子系统发育与进化领域以来, 随着计算效率的提升和马尔可夫

链蒙特卡罗方法的引入(Markov chain Monte Carlo, MCMC; Yang & Rannala, 1997; Chen & Shao, 1999), 它在该领域的应用逐年递增, 目前已经成为分子系统发育与进化领域中可信度和准确度最高的方法之一(Yang & Rannala, 2012; Brower, 2018)。贝叶斯算法整合各项不确定性因素, 随着数据量的增加, 参数收敛到真值。对于每一个参数的概率分布, 观测者都具有一定的经验认知, 即先验分布(prior distribution), 体现了观测者经验的总结和主观预测的结果。通过整合先验分布、给定数据集(data set)以及其他参数, 可以得到各参数的后验分布(posterior distribution)及均值, 体现了主观经验与客观数据的结合。在数据量不足的情况下, 后验由先验主导; 而当数据量逐渐累积, 先验产生的影响逐渐减小, 后验将由客观数据主导(Wasserman, 2004)。然而, 由于生物学数据的局限性, 即便使用全基因组数据也往往难以使后验分布收敛到单一真值, 因此先验分布的设置变得至关重要, 尤其是在数据量较小的分析中(Yang & Rannala, 2006)。

在分子钟模型下使用贝叶斯法进行计算时, 需要设置序列数据(sequence data)、进化模型(evolutionary model)和模型先验(prior; Bromham et al, 2018)。进化模型由核酸(蛋白质)替换模型(substitution model)和树模型(tree model)组成, 两类模型又分别需要进行众多先验值及其分布的设定。替换模型涉及的参数有碱基间替换速率(rate of transition between bases)、碱基频率(base frequencies)、不同位点间替换速率(rate across sites)的分布模型参数以及不变位点(invariant sites)的比例。树模型由树的拓扑(topology)和支长(branch lengths)两部分组成, 支长又由分支时长(branch durations)和分支进化速率(branch rates)共同决定。其中, 不同的参数可以施加不同的先验分布, 而对于其中的一些先验分布的参数还可以进一步设置超先验(hyperprior; Friston et al, 2013), 所有这些设置构成了一个进化模型, 如图1所示。最终, 通过将数据集应用于进化模型, 进行MCMC的抽样和统计分析, 得出时间树和各类参数的后验分布及可信区间(credible intervals)。

在使用分子数据进行系统发育树的构建时, 尽管分子序列数据的增加能够提高系统发育树的准确度和精确度(dos Reis et al, 2012; Warnock et al,

2017), 但由于核酸(蛋白质)替换速率在不同进化分支(evolutionary lineages)间的差异、不同地质时期古环境因素导致进化速率的不同(Harwood et al, 2007; Laws, 2010)、世代时间各异(Thomas et al, 2010)等因素, 只能得到系统发育树的拓扑以及相对物种分化时间, 而无法得到谱系间的绝对物种分化时间, 即只知道树的拓扑和相对支长(遗传距离)而不知绝对支长。分支时长由树先验(tree prior)和校准信息(calibration, 包括节点标记(node calibration)和端点标记(tip calibration))共同决定, 在没有化石证据等提供校准信息时, 仅依靠树先验得到相对年龄参考价值较低。因此, 在贝叶斯框架下得到相对分化时间后, 要进一步得到绝对分化时间, 最好的方法是进行化石标定(fossil calibration; Barba-Montoya et al, 2017)。在获得某个类群的化石及其年龄后, 就可以在相对分化时间框架的基础上整合化石年龄, 得出进化时间树, 从而得出该类群进化树上各个节点的绝对分化时间及其可信区间。

在贝叶斯框架下常用的化石标记方法包括节点标记法(node-dating)、全证据法(total-evidence method; Ronquist et al, 2012)以及化石生灭进程法(fossilized birth-death process; Heath et al, 2014)等。节点标记法使用化石年龄数据标定系统发育树上的相应节点; 全证据法和化石生灭进程法属于端点标记法(tip-dating), 将化石视作系统发育树上的进化分支进行树的构建, 充分利用了化石类群的形态特征, 而不仅限于整合其年龄数据。三类方法各有利弊(Grimm et al, 2015): 节点标记法虽然考虑了树的结构和化石标记的不确定性(uncertainty), 但对化石年龄先验(作为时间先验)的设置往往武断(Sauquet, 2013), 只考虑使用年龄最老的化石, 且得到的系统发育树中只包含现存类群; 全证据法基于系统发育关系进行化石定位, 同时考虑了化石类群和现存类群的定年, 但需要依赖化石及现存类群的形态矩阵(morphological matrix), 这一条件有时难以满足, 且往往需要花费大量时间对现存物种的形态学数据进行编码(Guillerme & Cooper, 2016); 化石生灭进程法能够运用所有的化石类群, 并且不需要形态学矩阵, 但没有考虑到系统发育树的结构和化石年龄的不确定性。根据其不同的特性, 以上三种方法分别适用于化石记录贫乏的类群、形态性状丰富的类群, 以及化石记录丰富的类群(Grimm et

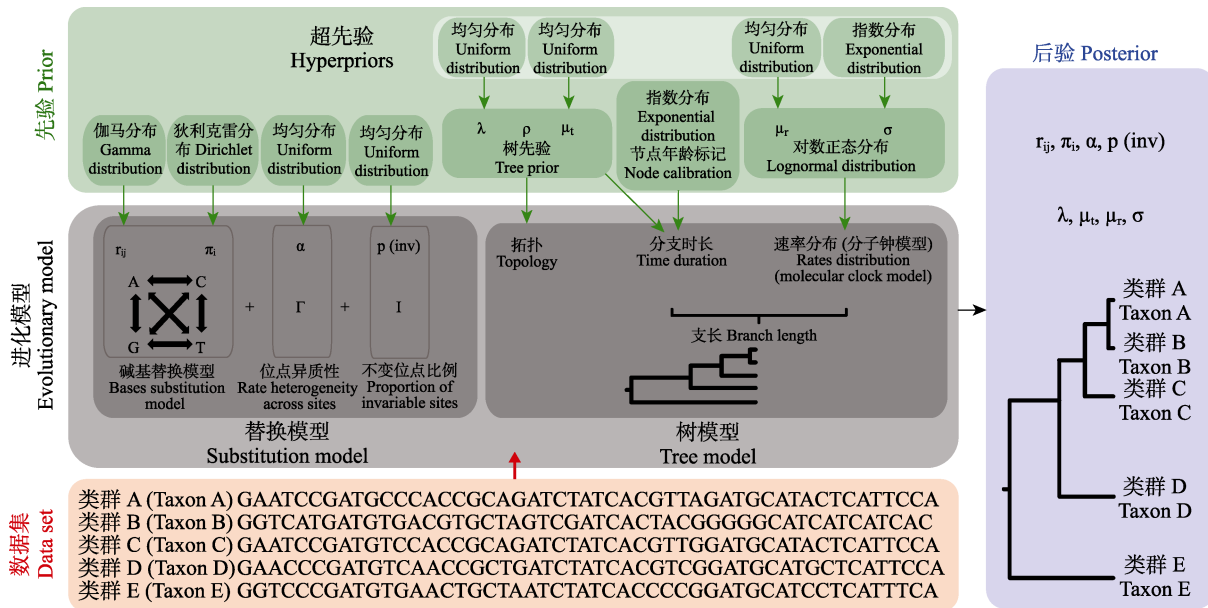


图1 贝叶斯法时间树构建过程示意图(改编自: Bromham et al, 2018)。进化模型的参数设置是贝叶斯法系统发育树构建的关键步骤, 由替换模型和树模型组成。替换模型包括了碱基替换模型(包括碱基转换速率 $r_{ij}$ 和碱基频率 $\pi_i$ 参数)、速率的位点(sites)异质型(如 $\Gamma$ 分布)以及不变位点的比例 $p(inv)$ 。树模型可以解构为结构与支长两个组份。结构由树先验决定, 图中使用的是生灭过程模型, 包含物种生成率( $\lambda$ )、物种灭绝率( $\mu_e$ )和取样频率( $\rho$ )三个参数。在“两步法”中, 结构还可以来自于树文件的输入。支长由分支时长与速率分布共同决定。分支时长一方面受树先验的影响, 另一方面与节点年龄标记密切相关; 速率分布即分子钟模型, 决定了进化速率在不同支上的分布格局。数据集与进化模型共同计算得到各参数的后验及时间树。

Fig. 1 Schematic diagram of Bayesian time tree construction (modified from: Bromham et al, 2018). The parameter setting of evolutionary models is the key step of constructing phylogenetic tree based on Bayesian method, which is composed of substitution model and tree model. The substitution model includes base substitution model (including base conversion rate  $r_{ij}$  and base frequency  $\pi_i$  as parameters), site heterogeneity of rate (such as  $\Gamma$  distribution) and proportion of invariant sites  $p(inv)$ . The tree model can be decomposed into two components: structure and branch lengths. The structure is determined by tree priors (in this case the birth and death process model), which includes three parameters: species generation rate ( $\lambda$ ), species extinction rate ( $\mu_e$ ) and sampling frequency ( $\rho$ ). In the “two-step” method, the structure can also come from the input of the tree file. The branch length is determined by the branch duration and the rate distribution across branches. The branch duration is influenced by tree priors and node age calibration. The rate distribution is recognized as clock models, which determine the distribution pattern of evolution rate on different branches. The data set is applied to the evolutionary model to generate posteriors of each parameter and the time tree.

al, 2015)。尽管在某些情况下, 节点标记法并不是最好的方法(Ronquist et al, 2012), 但由于目前多数类群的化石记录较为匮乏、形态学特征编码困难等问题, 节点标记法仍然是目前适用范围最广、最常用的化石标记方法。此外, 由于目前整合了形态学数据的系统发育研究得出的关键节点年龄有时过于古老, 令研究人员难以接受, 其算法的可靠性有待验证和进一步改进(dos Reis et al, 2015)。因此, 在下文中我们主要讨论影响节点标记法准确度(accuracy)与精确度(precision)的因素以及如何提高物种分化时间分子定年的可靠性。

## 2 贝叶斯节点标记方法的主要误差来源

主流贝叶斯节点标记方法的主要误差来源有3个方面: (1)替换速率模型(substitution rates models)

和系统发育树结构(tree topology)引入的误差; (2)分子钟模型(molecular clock models)引入的误差; (3)节点年龄标记方式(calibrations)引入的误差。

### 2.1 替换速率模型和系统发育树结构引入的误差

不同类群生物的核酸、蛋白质替换速率不同(类群世代长度、DNA修复机制不同等), 同一物种的不同位点的替换速率也不同, 这要求研究者在设置分子钟模型时需要同时考虑多个维度的位点替换概率分布。通常来说, 在比较物种之间的基因编码区核酸序列差异时, 第一位、第二位密码子的突变率与时间具有良好的共线性, 而第三位密码子的突变率远高于第一、第二密码子, 且与时间之间呈现非线性关系。Strugnell等(2005)研究发现, 第三密码子明显存在饱和信号, 表明其结果并不可靠。因此在研究进化速率变异较大的类群以及类群跨度较大

的系统发育树时,可以考虑排除第三密码子。同理,当一个基因位点或密码子位点的替换速率与其他位点有显著差异、数值异常,且对后验概率的整合产生严重影响时,可以考虑去除该位点(Ronquist et al, 2012),也可以对各部分数据采取不同的分组(partitions)替换速率模型。诸如 PartitionFinder (Lanfear et al, 2012)等软件能够对不同基因、不同密码子位点的组合进行比较,每个组合使用不同的替换速率模型,从而寻找最合适的分组模型,其结果可以直接应用于BEAST、MrBayes等主流贝叶斯分析软件。

另外, DNA序列中同一位点的4种碱基之间的替换速率并不相同,因此出现了许多不同的替换模型。目前最常用的替换模型是 general time-reversible模型家族,包括JC69模型(Jukes & Cantor, 1969)、HKY85模型(Hasegawa et al, 1985)、K80模型(Kimura, 1980)、F81模型(Felsenstein, 1981)和GTR模型(Tavaré, 1986)等,其中GTR模型最为复杂,它允许每一种核酸替换都有不同的替换速率。该家族其余模型的区别在于不同核酸间的替换速率有多少是相同的(例如JC模型假设所有替换速率都是相同的; Jukes & Cantor, 1969)。位点间异质性(site heterogeneity)可以体现为伽马分布(Gamma distribution,  $\Gamma$ , 假设位点间替换速率符合伽马分布)、恒定速率(invariable, I, 假设位点间替换速率独立且恒定)以及I +  $\Gamma$ 模型等。不同的模型组合可以被描述为诸如JC69+ $\Gamma$ 、HKY85+ $\Gamma$ 和GTR+ $\Gamma$ +I等模式。目前多个软件能够根据数据集对替换模型的适合度进行检验,例如JModelTest (Darriba et al, 2012)、Modelgenerator (Keane et al, 2006)、bModelTest (Bouckaert & Drummond, 2017)等,从而得出特定数据集最优的碱基替换模型或者数据集不同部分碱基替换模型的最优组合。Shapiro等(2006)使用酵母和病毒的序列对不同替换模型、位点异质性模型和密码子位点模型等组合进行了检验,结果显示,考虑了密码子位点异质性的模型往往是最好的,而HKY、GTR、I和 $\Gamma$ 模型组合的适合度各有差异,模型组合在不同类群中的适合度也不同。

在开展分子钟应用时,系统发育树相对支长和结构是最基础的信息,一般需要利用现存物种的生物大分子序列信息来构建系统发育树。然而,在主流的系统发育树构建方法中,相较于距离法

(distance methods)、简约法(parsimony methods)和似然法(likelihood methods),贝叶斯法能够利用复杂模型最大程度地考虑系统发育树构建中存在支长和结构的不确定性,具有较好的准确度和可靠性(Beerli, 2006; Yang & Rannala, 2012)。

利用贝叶斯软件构建时间树时,树的拓扑可以来自导入的物种树文件,也可以来源于集成性贝叶斯软件(如BEAST; Drummond et al, 2012)的计算结果,后者主要包括两类:一类基于溯祖理论(coalescent theory),另一类基于物种形成理论(speciation theory)。目前常用的树先验设置主要基于物种形成理论,包括生灭模型(birth-death model)和尤尔模型(Yule model)等。在设置树先验时,由于不用树先验的假设不同,可能会引入误差。例如生灭模型和尤尔模型在苏铁类进化时间框架构建过程中,二者得出的分化时间差异明显,后者得出的节点年龄普遍更大(Condamine et al, 2015)。

拓扑误差最典型的例子是长支吸引(long branch attraction, LBA)。长支吸引是系统发育树构建中常遇到的问题之一(Susko, 2015),在2000年前后其陆续被发现存在于真核生物众多类群的系统发育分析研究中(Reyes et al, 2000; Brinkmann et al, 2005)。如果一棵树的真实情况是有两个外部长支被一个内部短支连接并隔开,那么最后结果可能会得到两个长支聚在一起的错误的树结构。这一现象可能在利用简约法以及模型过于简单且未考虑位点替换速率异质性的最大似然法和贝叶斯法建树的过程中出现(Yang & Rannala, 2012)。产生这一现象的原因是,序列中某些位点产生了多次的替换,因此分析的位点越多,长支吸引现象就越有可能发生。长支吸引的解决方案之一是,尽量使用全似然法(full likelihood method, 包含最大似然法和贝叶斯法),使用合理位点替换模型,并剔除进化速率过快的位点,同时比较多次运算产生的系统发育树,进行交叉检验(Susko, 2015)。因为树的拓扑关乎物种之间的共祖关系和化石标记点放置等,所以在进行节点标记前应确保拓扑的准确性。

## 2.2 分子钟模型引入的误差

不同分子钟模型处理不同分支间进化速率差异的方式不同,可能影响时间树上的节点年龄。

简单的分子钟模型得出的时间树上,姊妹分支之间的绝对支长是相等的,但是它们的相对支长存

在差异,二者之间的进化速率也存在差异,因此需要进行相应的优化。依照速率优化方式的不同,主流的分子钟模型可以分为严格分子钟(strict clock)、多速率分子钟(multi-rate clock)和松弛分子钟(relaxed clock; Ho & Duchêne, 2014)。近年来由于核酸和氨基酸替换速率在不同位点、不同类群间的差异问题受到越来越多的关注,某些特定的松弛分子钟模型如非自相关对数正态分布松弛分子钟模型(uncorrelated lognormal relaxed clock, ULRC),越来越受欢迎(Miller & Bergsten, 2012)。

严格分子钟模型(图2b)规定系统发育树中所有谱系的替换速率为一个恒定的单一的值,主要应用于近缘物种,如同属或序列差异小于5%的物种(Yang, 2006)和种下单元之间的系统发育构建,因为各分支之间的替换速率变化往往很小(Brown & Yang, 2011; Ho & Duchêne, 2014),这种情况下严格分子钟相较松弛分子钟具有更为显著的优势

(Brown & Yang, 2011)。但对于替换速率变化较大的类群,严格分子钟模型的准确度则很低(Wertheim et al, 2010)。多速率分子钟模型允许多于一种、但少于总物种数的速率设定存在于系统发育树中,这意味着部分谱系将共享位点替换速率。在一些多速率分子钟模型中,聚在一起的类群具有相同或相似的替换速率,称为局部分子钟(local multi-rate clock; 图2c);在另一些多速率模型中,速率的变化则贯穿整棵树,称为离散多速率分子钟(discrete multi-rate clock; 图2d; Ho & Duchêne, 2014)。

松弛分子钟模型允许每一个谱系具有独特的替换速率,考虑了每一个谱系的独立性。该模型要求给出先验以便对支长进行模拟(branching process prior),这一过程中常用的有生灭进程模型(同时考虑物种的生成和灭绝)和尤尔模型(生灭进程模型的特殊情况,仅考虑物种生成率)等。在很多情况下生灭进程模型比尤尔模型更符合实际情况,尤其是在

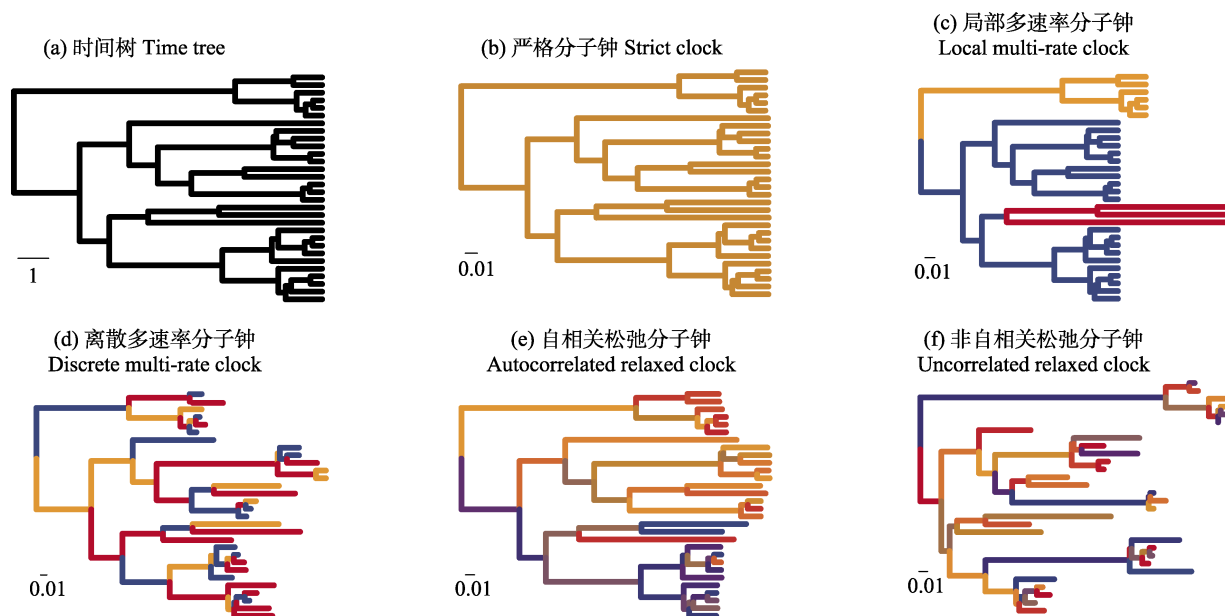


图2 不同的分子钟模型示意图(改编自: Ho & Duchêne, 2014)。图中的6个时间树具有相同的结构,但由于分子钟模型选择的不同,支长有很大差异。(a)未添加分子钟模型的时间树,比例尺显示了1个时间单位。(b)严格分子钟模型,所有支的速率相等。(c)局部多速率分子钟,允许一定量的速率存在,并根据拓扑的聚类情况设置速率,同一类群具有相同或相似的速率。(d)离散多速率分子钟,允许一定量的速率存在,不考虑拓扑聚类情况的模型。(e)自相关松弛分子钟,允许最多等于支数的速率存在,且邻近支的速率相关。(f)非自相关松弛分子钟,没有任何对速率的数量、分布格局的限制,是最宽松自由的模型设置。

Fig. 2 Schematic diagram of different molecular clock models (modified from Ho & Duchêne, 2014). The six time trees in this figure have the same structure, but the branch length varies greatly due to different selection of molecular clock models. (a) The time tree without applying molecular clock model. The scale bar indicates one time unit. (b) In strict molecular clock model, all branches have the same rate. (c) Local multi-rate molecular clock allows a certain amount of rate and sets the rate according to the clustering situation of topology. The related branches have the same or similar rate. (d) Discrete multi-rate molecular clock, which also allows a certain amount of rate, does not consider the topological clustering. (e) The autocorrelated relaxed molecular clock allows the existence of a rate at most equal to the number of branches, and the rate dependence of adjacent branches. (f) The uncorrelated relaxed molecular clock, without any restrictions on the number and distribution pattern of rates, is the most relaxed and free model setting.

物种灭绝率较高的类群中(Condamine et al, 2015), 并且使用后者得到的节点年龄极有可能比前者大(Wang & Mao, 2016)。在贝叶斯框架下, 常见的松弛分子钟模型又可以分为自相关松弛分子钟(*autocorrelated relaxed clock*, 图2e; Thorne et al, 1998)和非自相关松弛分子钟(*uncorrelated relaxed clock*, 又称独立速率分子钟; 图2f; Drummond et al, 2006)两种: 自相关模型中, 相邻谱系之间的替换速率是相关联的, 体现了谱系之间的生物学特性; 而非自相关模型中, 任何分支之间的替换速率都是独立的, 能够避免某些快速进化事件对分化年龄估算带来的影响。自相关松弛分子钟有多种速率分布可以选择, 常见的有对数正态分布、伽马分布等, 每个分支上的速率都来自于速率分布, 速率的变化和时间成正比, 因此自相关松弛分子钟能够体现数量性状的进化过程。它的缺陷之一在于其对替换速率的变化范围没有限制, 即替换速率可能随时间不断提高。为了消除这一不稳定状态, 可以使用内置于RevBayes (Höhna et al, 2016)等软件中的更加复杂的Ornstein-Uhlenbeck模型(Cooper et al, 2016; Halliday & Goswami, 2016)和Cox-Ingersoll-Ross模型(Lepage et al, 2006; Ho & Duchêne, 2014)等。非自相关分子钟每个分支上的速率都来源于速率先验分布。与自相关分子钟模型不同的是, 其分支之间的速率相对独立, 相互之间没有关联。非自相关分子钟模型更适用于研究快速进化事件对物种分化的影响, 并考虑到了系统发育关系与化石标记的不确定性(Smith et al, 2010)。自相关模型和非自相关模型各有优缺点, 在条件允许的情况下可分别使用两种模型构建系统发育树, 并比较其差异, 选择较优模型。

需要注意的是, 上述各类模型没有优劣之分, 只是各自适用的情况不同(Lee, 2016), 需要通过实践, 利用客观参数(如贝叶斯因子)进行比较后慎重选择。除了上述的替代模型和速率先验外, 节点年龄标记方式也会对系统发育树的构建产生巨大影响, 节点年龄标记方式设置不合理将直接导致物种分化时间估算产生误差。

### 2.3 节点年龄标记方式引入的误差

节点年龄标记是节点标记法时间树构建的必要步骤, 绝对时间信息的来源主要包含: (1)化石标记(*fossil calibration*); (2)二次标记(*secondary*

*calibration*); (3)使用生物地理学事件年龄进行标定(*biogeographic/vicariance calibration*)等。

#### 2.3.1 化石标记

(1)标记化石选择。分子数据(氨基酸、DNA序列)只能提供相对的进化时间框架, 而绝对分化时间的最终来源是从相关化石中提取的年龄信息(Warnock et al, 2017)。分子数据量的增加能够提供更多信息, 从而提高系统发育拓扑和相对分化时间框架的可靠性, 但物种分化时间估算的准确度和精密密度主要由化石标记的质量决定, 因此化石标记是物种分化时间估算中最为重要的环节之一(Parham et al, 2012)。

由于化石记录是一个不断挖掘、动态更新的集合, 因此研究者在使用化石标记时必须格外小心地筛选和采用可靠的化石记录。随着古生物学的发展, 不断有新的化石被发掘出并被标定年龄, 我们无法知道某一个化石是否为该类群在地球上存在的最古老的化石, 而只知道该类群分化产生的时间至少早于该类群目前已知的、最古老化石的年龄。因此, 使用贝叶斯化石节点标记的主流策略之一, 是使用目前已知最古老的化石作为一个或多个冠部节点(*crown node*)的年龄下限(*minimum age constraint*), 并往往使用至少一个公认、相对确定的年龄作为根节点(*root node*)或接近根部的节点的年龄上限(*maximum age constraint*), 两者同时作为时间边界, 从而使系统发育树的节点年龄结构逐渐趋于稳定(Marshall, 2008)。如果没有最大年龄限制, 那么所得的时间树中, 多数节点的年龄都有高估的潜在可能性(Claramunt & Cracraft, 2015)。

虽然实践中通常选择一个类群中已知最古老的化石, 但在选择分子钟标记化石时, 化石本身的特性也是需要权衡的重要因素。对于化石的选择主要考虑两个指标: (i)其年龄是否能够代表一个类群的最大年龄(代表性, *representative*); (ii)其分类学特征是否符合系统发育分析的需求(分类学可分析性, *taxonomic solution*; Sauquet et al, 2012)。具有代表性的化石需要能够在该类群刚刚分化出来时就能够形成、留存到现在并得以被挖掘和发表; 化石的可分析性则需要化石既拥有足够的、便于聚类的共有衍征(*synapomorphies*), 除此之外, 又需要足够的与其他类群的差异性特征, 才能将化石可靠地放置在系统发育树中相应的标记节点上。化石的可分析性

由其完整度、可比数据集的采样频率等共同决定(Fikáček et al, 2020)。Fikáček等(2020)依据系统发育分辨率将化石分为3类: (a)依据形态特征能明显将其放在进化树上的某一位置, 且无其他备选项; (b)在进化树上有几个接近的备选位置, 支持度相近并存在一定冲突(例如由于趋同演化, convergent evolution); (c)在进化树上有众多的备选位置, 后验概率都很低, 表明化石的形态特征信息缺失较多、其系统发育位置分辨率低。(a)和(b)类化石是节点年龄标记的较优选择, 在使用系统发育的方法进行辨析后即可确定位置, 而(c)类化石难以提供有效且准确的信息。

能够同时满足代表性和可分析性两个特征的化石是最理想的, 但遗憾的是大多数的化石只能满足其中一项, 这两类化石分别被描述为“古老但有风险(old but risky)”和“年轻但可靠(young but safe)”。“古老但有风险”的化石的年龄能够代表该类群已知的最大年龄, 即该类群刚刚分化产生便有化石并能够较为完整地留存到现在, 然而其分类学特征往往难以满足系统发育分析的需要(如花粉化石), 这类化石常由于其形态的模糊性(如上文中的c类化石)而只能使用直觉法(一种较为主观的方法, 见下文)确定标记节点, 适合用于标定类群早期分化的节点(如根节点); “年轻但可靠”的化石往往无法准确体现(通常会低估)该类群分化产生的时间, 但是其性状具有很强的可分析性(如上文中的a类化石), 使用上较为安全(并不等于准确), 能够进行更加复杂的系统发育分析, 例如多数叶、花、果实的化石(Sauquet et al, 2012)。此外, 对于(b)类化石, 应该将其放置在不同位置上进行标记, 并将得出的结果进行比较与讨论。

当上文描述的两个指标不能两全时, 总体来说, 我们倾向于使用“年轻但可靠”的化石进行标记, 因为其具有很好的系统发育解析度, 不容易产生错置, 尽管其未必能很好地代表整个类群的分化时间。如果在使用“年轻但可靠”化石的基础上再使用“古老但有风险”的化石进行标记, 节点年龄会有增大的趋势(Sauquet et al, 2012)。但这一结果并不代表“古老但有风险”的化石的放置是错误的, 因为其系统发育解析的准确性是不可知的。因此, 在进行标记之前, 应对相关类群的化石进行系统描述, 包括离群化石(outliers), 在此基础之上, 筛选标定使用

的化石(Parham et al, 2012)。对于“古老但有风险”的化石, 建议在标记系统发育树基部的节点(如根节点)时使用, 并设置最大年龄限制(Sauquet et al, 2012)。反之, “年轻但可靠”的化石适合使用在系统发育树的冠部, 并且其年龄往往小于冠部节点的实际年龄。

对于一些化石稀缺的类群, 是否选择采用不可靠的化石进行节点标记是一个值得讨论的问题(Sanders & Lee, 2007)。一般情况下, 单个不可靠化石标记可能会导致一定的误差, 在极端情况下可能会导致其标记节点的年龄明显大于该节点未标记的情形。但是, 尽管某些化石的年龄信息并不可靠, 化石标记节点数量的增加仍然能够提高时间树的可靠性, 尤其是在根节点或近根节点没有化石标记的情况下(Duchêne et al, 2014; Nie et al, 2020)。因此, 建议同时计算不可靠化石标记和不标记两种情形, 进行比较与讨论, 并阐述采信其一的理由。

**(2)标记节点选择。**贝叶斯化石节点标记的第一步是将化石合理地放置于系统发育树中相应的节点或进化分支上, 主要包括直觉法(intuitive methods)、衍征法(apomorphy-based methods)和系统发育法(phylogenetic methods; Sauquet et al, 2012)。直觉法根据化石类群所能观测到的所有特征, 依靠直觉在现存类群中寻找与之最为相似的类群。该方法在早期研究中使用较多, 但由于其判断往往过于主观, 因此随着学科发展逐渐被弃用。衍征法依照化石与现存物种之间是否至少有一个共同衍征(synapomorphy)以及何时出现共同衍征进行化石位置放置的推断(Renner, 2005)。具有共同衍征的化石和现存物种聚为一个单系群, 并以化石年龄作为其干节点的最小年龄限制(图3)。但由于仅依靠共同衍征对化石关系进行判断, 该方法也存在一些缺陷, 例如趋同演化(convergent evolution)、衍征数量选择多少合适以及没有量化的数据分析(例如分子序列信息和形态学矩阵, morphological matrix) (Sauquet, 2013)。系统发育法则完全依赖系统发育分析重建化石类群与现存类群之间的关系, 在系统发育分析中同时使用现存类群和化石类群的数据集, 可以完全使用形态学数据, 也可以加入现存类群的分子序列数据进行分析(全证据法)。然而, 这三种化石关系的评估方法都是建立在化石拥有足够多的差异性形态特征的基础之上, 否则就无法得出有效的系统发

育位置信息(Sauquet et al, 2012)。

另一点需要注意的是, 在一棵系统发育树上确定一个类群的年龄时, 有冠年龄(crown age)与干年龄(stem age)之分: 前者代表该类群现存物种最近共同祖先的年龄, 而后者代表该类群最近共同祖先与其姊妹类群的最近共同祖先的年龄。不同的化石适用于不同的节点年龄类型。如图3所示, 无论是基于衍征法还是系统发育法进行化石放置, 位于类群干节点和冠节点之间的化石适合作为类群干节点的最小年龄限制, 位于亚类群干节点和冠节点之间的化石适合作为类群冠节点的最小年龄限制, 若使用介于类群干节点和冠节点之间的化石(基于最小年龄限制)标记冠节点往往导致节点年龄被高估(Parham et al, 2012)。另外, 因为化石标记点的定位几乎完全依赖形态学特征(Fikáček et al, 2020), 化石的完整性是合理确定化石位置的必要条件, 保存不完整、破碎程度高的化石很可能导致定位不准确, 从而对节点定年产生极大影响(Donoghue et al,

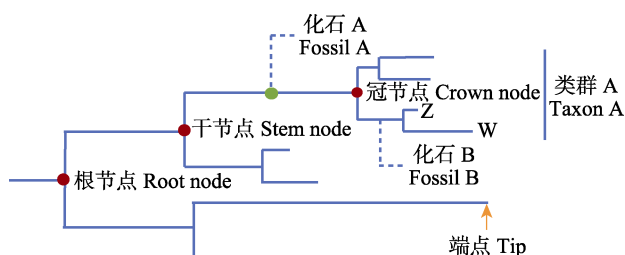


图3 系统发育树中部分术语示意图。图中冠节点的年龄代表了类群A现存所有物种最近共同祖先的节点, 而干节点代表了该类群最近共同祖先与其最近缘类群共祖的节点。以衍征法为例, 图中的化石A与类群A现存物种存在共同衍征, 因此可以作为类群A干节点的最小年龄限制; 而要为类群A的冠节点添加年龄限制, 需要获得与类群A的亚类群具有共同衍征的化石记录, 如图中的物种Z、W和化石B所表示的关系。系统发育法同理。

Fig. 3 Schematic diagram of some terms in phylogenetic tree. The age of the crown node in the figure represents the node of the nearest common ancestor of all species in group A, while the stem node represents the node of the nearest common ancestor of the group A and its nearest related group. Taking the apomorphy-based method as an example, fossil A in the figure has synapomorphies with the extant species of group A, so it can be used as the minimum age constraint for the stem node of group A. To apply age constraint to the crown node of group A, it is necessary to obtain fossil records sharing synapomorphies with subgroups of group A, as indicated by the relationship of species Z, W and fossil B in the figure. The same is true of phylogenetic method.

1989)。在实际操作中, 增加化石标记节点的数量以及尽量选用接近根节点的化石标记都会改善分化

时间估计的可靠性(Duchêne et al, 2014)。

在研究大尺度系统发育时, 研究人员往往会进行非随机的、覆盖面广的现存类群取样, 但很可能忽略了一些亚类群(subclade)的取样(如一个大科或一个大属仅由少数物种代表), 导致得出的取样不全类群的冠节点年龄实际上为其亚类群的冠节点年龄(Magallón & Castillo, 2009), 从而导致年龄低估的现象。因此现存类群和相关化石的取样不仅应该使分支取样的覆盖面广, 在选择冠节点进行标记时还尤其需要对亚系(sublineage)、亚类群进行取样以保证准确性和代表性。已有研究表明, 化石类群和现存类群的取样覆盖度偏低都会导致低估节点年龄(Linder et al, 2005; Sauquet et al, 2012)。

此外, 依据节点之间的拓扑关系将有化石标记节点的年龄信息附加于无化石节点之上, 也是一种标记的策略。Barba-Montoya等(2017)使用了三种策略进行化石标记: (a)对无化石的节点不进行标记; (b)使用有化石节点的年龄上限、下限来标记相邻的无化石节点; (c)使用有化石节点的年龄上限、下限来标记所有其他节点, 这样所有的节点都有一对上下限的设置。结果表明, 方案(c)得到的年龄大于方案(b), 而(b)大于(a)。但目前来说, 这类标记策略的可靠性难以验证, 因此提高化石的采样频率才是提高定年准确度的根本途径。

### 2.3.2 二次标记

二次标记是在相应类群化石记录匮乏的情况下, 使用前人系统发育研究中已经得到的节点年龄或替换速率进行标定的方法。在实际操作中往往选择一个或多个节点进行二次标记, 或设置前人研究得出的替换速率作为先验。由于前人研究选择的标定策略未必一定合理、准确, 再者由于有更多新的化石被发现、化石年龄得到更新, 二次标记得到的节点年龄往往比化石标记得到的节点年龄年轻, 其导致的分支替换速率误差甚至能达到2到3倍之多(Sauquet et al, 2012)。因此二次标记不是最好的选择, 在相关类群有合适的化石的情况下应优先选择化石标记。如果确实需要使用二次标记, 应注意选择从最新发表或者化石标记相对合理的进化时间树上提取相应节点的年龄。另外, 因为标记节点的增加有助于提高整体时间计算的准确度(Conroy & van Tuinen, 2003; Marshall, 2008; Sauquet et al, 2012), 因此可以考虑采用多个节点进行二次标定。

### 2.3.3 使用生物地理学事件年龄进行标定

在没有合适的化石标记的情况下,使用生物地理学事件发生的年代进行节点标记也是可行的方法之一。这往往涉及大陆与板块的运动,例如澳大利亚与新西兰的分离可以解释某些物种的隔离分化事件(Martin & Dowd, 1993)。如果我们能知道两个地理区域较为准确的分离时间,即某些地质事件年代,就可以认为分别在两地分布的一对姊妹类群至少在地质事件发生后产生了分化,换言之就知道了二者最近共同祖先节点年龄的下限。然而,与化石标记相比,这种方法无法考虑物种长距离扩散等由于扩散分布而非隔离分化产生的姊妹类群分化的情况,因此这种情况下物种分化的实际时间常晚于地理事件年龄,利用地理事件年龄标记得到的类群的物种分化时间往往比化石标记时间古老(高估)(Sauquet et al, 2012)。

### 2.3.4 其他节点标定和替换速率的信息来源

节点年龄标定的原理在于基于某种证据确定某一时间节点早于或晚于物种形成事件,从而对物种形成时间进行限制。此处所述的证据包括但不限于化石标记、二次标记和地理隔离标记。其他的设置方法还有: (1)使用海洋岛屿形成时间作为该地特有种的年龄上限(Schaefer et al, 2009); (2)使用古DNA的年龄作为某一现存后代类群的时间先验(Korber et al, 2000); (3)使用宿主之间分化的年龄作为相应严格寄生物种之间分化的年龄上限(Rector et al, 2007)等。此外,若使用其他研究得出的传代绝

对替换速率作为速率先验,就可以避免部分时间先验的设置。例如,可以通过比较父代和子代之间的遗传差异计算出世代替换速率,再除以世代时间就可得出绝对替换速率。但是,除了模式物种与部分细菌(Kuo & Ochman, 2009)、病毒(Vijgen et al, 2005),绝大多数类群的绝对替换速率往往难以获得(Sauquet, 2013)。

### 2.3.5 节点年龄概率分布的选择

由于化石记录提供的年龄信息具有不确定性和时效性(图4),在利用化石标记设置节点年龄时,人们倾向于使用带有概率分布(probability distribution)的先验。概率分布允许节点的时间标记存在一定的误差,体现了人类对化石信息的不确定性的认识。常见的概率分布有均匀分布(uniform)、对数正态分布(lognormal)、正态分布(normal)、指数分布(exponential)和伽马分布(Gamma)等(图5)。在此基础上,可以选择设置严格年龄限制(strict age constraint, 又称硬边界, hard bound)和宽松年龄限制(soft age constraint, 又称软边界, soft bound; Yang & Rannala, 2006)。宽松年龄限制允许存在一个较小的可能性(比如5%或10%),使得节点年龄可以突破设定的边界(Yang & Rannala, 2006)。从实际角度出发,人们目前获得某一类群最古老化石即为该类群实际上最古老化石的可能性几乎为零,宽松年龄限制以及概率分布曲线可以为研究人员探究更加接近类群的真实年龄提供途径,从而避免单一依赖其年龄下限(dos Reis et al, 2016)。通常对于非根部节

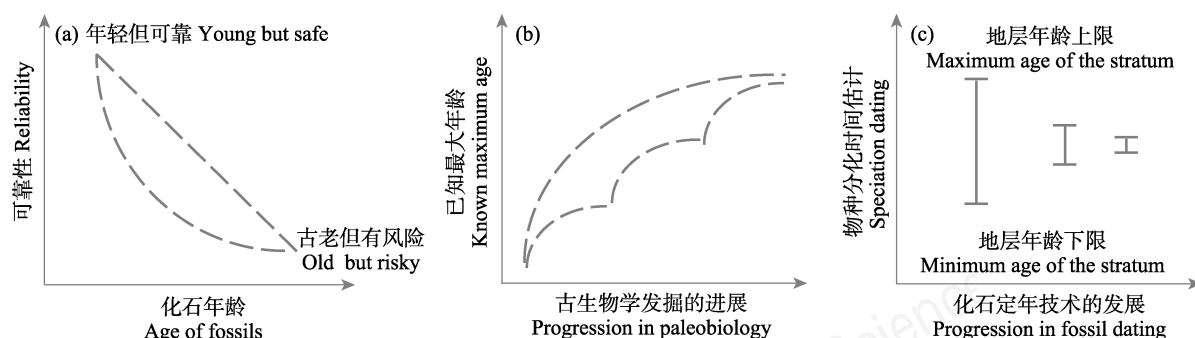


图4 化石年龄不确定性的3种情形。(a)“年轻但可靠”和“古老但有风险”的两种化石在化石年龄和可靠性两个维度上的分布,其他大多数化石分布于两虚线围成的区域中。(b)某个类群已知最古老化石的年龄随着古生物学发掘过程不断扩展补充、逐步接近类群真实分化时间的趋势。(c)随着化石定年技术的发展,化石年龄的精确度不断提升。

Fig. 4 Three cases of fossil age uncertainty. (a) The present of “young but safe” and “old but risky” fossils in two dimensions: age of fossils and reliability. Most of the other fossils are distributed in the area surrounded by the two dotted lines. (b) The age of the oldest known fossil of a certain group tends to be close to the real divergence time of the group as the paleobiological excavation continues to expand. (c) With the development of fossil dating technology, the accuracy of fossil age has been improved.

点,化石标记节点年龄的各类先验概率分布都可以设置一个严格的最小年龄限制(strict minimum age constraint),表示化石的年龄绝对不小于这一年龄限制。严格最小年龄限制和宽松最大年龄限制(soft maximum age constraint; Benton & Donoghue, 2007)是节点定年中常用的设置组合。近年来,除了对最大年龄设置宽松上限以外,很多研究者还会对最小年龄也设置宽松下限(Barba-Montoya, 2017; Nie, 2020),以减少其他因素带来的影响(如化石定年的误差)。在MCMCTree等软件中,正态分布、伽马分布、对数正态分布和指数分布的内在逻辑都包含一个宽松最大年龄限制(图5c-f),相应分布模型中年龄概率分布的参数可以由用户设置。不同的概率分布对节点年龄的影响有倾向性。

与其他分布相比,正态分布的特点是其允许双向的不确定性,即节点年龄可能大于校准信息年龄,也可能小于校准信息年龄。正态分布尤其适用于某些利用生物地理学证据进行标记的情况,因为研究者往往无法确定遗传分化开始于地理隔离之前还是之后(Heads, 2005),正态分布为这一问题的解决提供了可能。正态分布也适合于二次标记。

相对来讲,对数正态分布是与古生物学研究现状较为匹配的一种先验设置(Ho & Phillips, 2009),其包含3个参数:均值、标准差和最小年龄限制。如图5所示,对数正态分布允许节点的年龄概率峰值大于所用化石的年龄,认为所用化石即为该类群最古老化石的可能性几乎为零(将当前化石年龄设置为最小年龄限制),这与实际情况是吻合的。但其实际的均值仍然是未知的,因此其设置难免主观、武断。过渡类群的化石适合使用对数正态分布,因为这类化石在具有较好的系统发育解析度的同时,其特征性状往往被认为是短时间内演化而来的,因此能够对该类群的分化时间有较好的预测(作为均值进行设置; Slack et al, 2006)。此外,有研究表明,基于分子数据得到的节点年龄是对数正态分布的,因此使用对数正态分布导入基于分子数据的二次标记能够考虑前人数据的误差(Ho & Phillips, 2009)。

伽马分布的表现形式与对数正态分布十分相似,也包含3个参数:形状指数(alpha)、尺度参数(beta)和最小年龄限制。其参数设置和适用条件可以参考对数正态分布。指数分布有2个参数:均值和最小年龄限制。它是伽马分布的极端例子,相比于

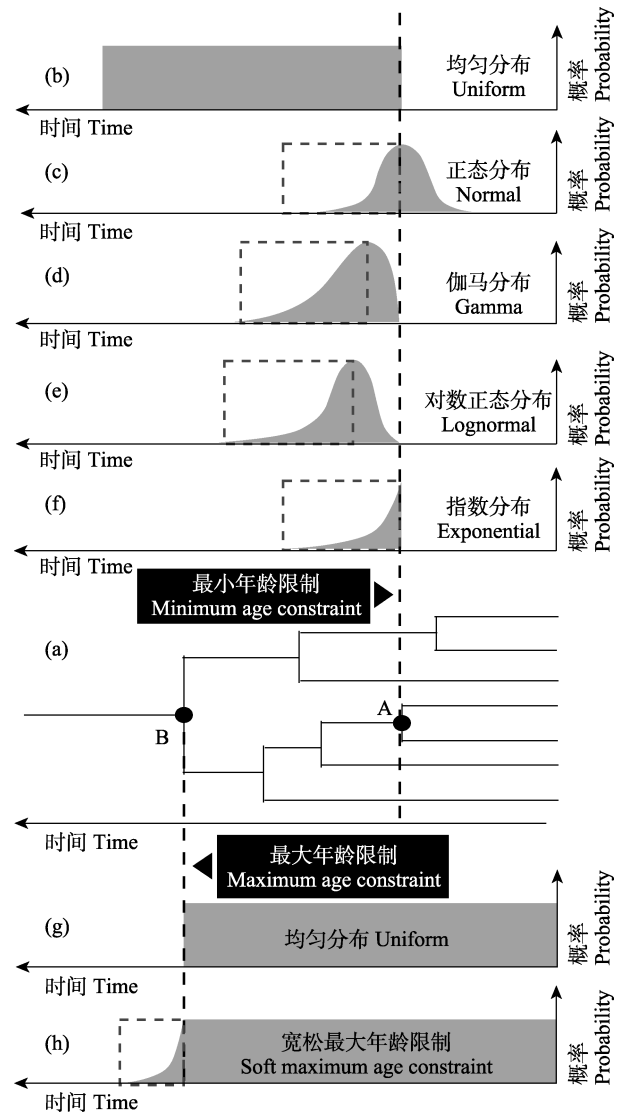


图5 节点年龄的概率分布。在不同节点设置最大或最小年龄限制,可以采用不同的概率分布。其中(a)图表示系统发育树上设置最小和最大年龄限制的两个节点,(b)-(f)强调均匀、正态、伽马、对数正态和指数分布中的最小年龄限制,而(g)和(h)则分别表示了均匀分布中的严格和宽松最大年龄限制(虚线及虚线框)。另外,(c)-(f)中虚线框强调的部分等同于宽松最大年龄限制。图中的soft maximum/minimum constraint又称软边界(soft bound)。

Fig. 5 Probability distribution of node age. The maximum or minimum age constraint can be set on different nodes, and different probability distribution can be adopted. Where (a) shows two nodes with minimum and maximum age constraint, respectively, in phylogenetic tree; (b)-(f) emphasize the minimum age constraints in uniform, normal, gamma, lognormal and exponential distribution, while (g) and (h) represent strict and relaxed maximum age constraints on uniform distribution, respectively. In addition, the part highlighted by the dotted box in (c)-(f) is equivalent to the relaxed maximum age constraint. The soft maximum/minimum constraint in the figure is also called soft bound.

伽马分布和对数正态分布少了一个参数的设置,因此适用于化石信息不太完整的情况。在使用指数分布时,研究者相信所使用的化石几乎就是该类群最古老的化石(Ho & Phillips, 2009)。

值得注意的是,“年轻但可靠”的化石适合使用均匀分布,使其实质上仅发挥最小年龄限制的作用;因为最小年龄现实标记某节点时,其年龄上限存在很大的弹性空间,同时施加一个宽松最大年龄限制(如对数正态分布、正态分布、指数分布和伽马分布等)可能会导致节点年龄的低估。同时,在根节点可以考虑使用严格或者宽松最大年龄限制。为了避免节点年龄无限增大的可能性,应至少对根节点进行最大年龄的限制。有研究表明,在化石标记覆盖面广的情况下,根节点的最大年龄限制的小幅波动对多数节点、尤其是冠部节点的影响十分有限(95%最高后验概率密度区间基本重叠;Mao et al, 2012)。最后,在实际开展分子钟节点标记时,强烈建议研究人员在论文的材料和方法部分提供详细、合理的依据以说明为什么每个化石标记节点选择相应的节点年龄概率分布。

### 3 解读贝叶斯节点标记分子钟估算节点年龄结果的建议

利用贝叶斯节点标记分子钟获得时间树之后,应谨慎解读节点年龄,建议基于节点年龄的贝叶斯可信区间(credible intervals)进行相关讨论,并尽量避免使用节点年龄的均值进行讨论。一般来说,分子钟估算软件产生的结果是由众多先验分布、模型参数和数据集共同作用得到的,其中存在着若干未知参数的影响,充满了不确定性。因此,若仅用均值来讨论节点的年龄并不合适(Wang & Mao, 2016)。Crisp等(2011)的综述阐述了可信区间对于生物地理学假设检验的重要意义。例如,假设某一对姊妹类群的分化是由于某一个地质事件而引发,则可比较姊妹类群分化时间的可信区间与地质事件发生时间二者之间是否存在显著差异。若存在显著差异,可以拒绝该假设;否则,视为二者存在相关性,不能拒绝该假设。置信区间(confidence intervals)和可信区间是频率学派与贝叶斯学派对同一问题的不同阐释,其数值上的表现往往是相近的(Chen & Shao, 1999)。前者不能对参数的概率分布进行评估,而后者可以。在模型单一(单峰)时,贝叶斯可信

区间等同于最高后验概率密度区间(highest posterior density (HPD) intervals)。

### 4 分子钟估算软件选择和使用的建议

使用贝叶斯化石节点标记法进行物种分化时间估算可以分为两大类:一类采用先建树后定年的方法,即先构建具有拓扑的系统发育树,然后利用化石对节点定年得出绝对分化时间树,MultiDivTime、PAML-MCMCTree等软件使用的就是此类方法,其优点是速度快(Ho & Duchêne, 2014);另一类方法则同时进行建树和定年,其运行速度慢,但在定年时能充分考虑系统发育树拓扑的不确定性(Sauquet, 2013),BEAST、MrBayes等软件主要使用的就是此类方法(各类软件的功能及内置模型可见参考文献:Ho & Duchêne, 2014)。化石标记的各类先验和参数设定引入的不确定性可能引起系统发育树结构差异,因此在时间和计算资源充裕的情况下,使用同时建树和定年的方法,可以提高构建系统发育树结构的准确性;但在分子数据量或类群数量过多时,由于其模型过于复杂,可能使得同时建树和定年方法的MCMC链收敛困难。与之相比,只要数据集的信息量足够大,先建树后定年的方法不会对系统发育树的拓扑产生影响(Ho & Phillips, 2009),因此目前利用全基因组水平数据构建时间树时通常使用此类软件,如PAML-MCMCTree等(朱天琪, 2019)。

下面以BEAST v1.10.4软件为例介绍同时建树和定年类软件的使用。用户需首先在BEAUti软件中对进化模型参数进行设置,在BEAUti主界面中可见到Partitions、Taxa、Tips、Traits、Sites、Clocks、Trees、States、Priors、Operators、MCMC等分界面,其具体设置可参考本文各章节给出的建议。需要注意的是,在Clocks分界面中,除了对数、指数等常规分布外还可以选择“模型平均化”(model averaging),能够对多个松弛模型进行平均化,这在对分子钟模型的选择难以决断时十分实用(Duchêne et al, 2014)。在Trees界面中可以对树模型和树先验进行设置,树模型既可以通过BEAST软件自动计算得出的树作为起始树(starting tree; 随机选取的树或使用UPGMA算法的树),也可以导入NEXUS格式的树文件作为起始树。在MCMC分界面中除了可以设置MCMC链的长度等参数外,还可以选择评估边缘似

然值的方法(marginal likelihood estimation), 用于后续的模型比较。此后, 将BEAUti生成的XML文件作为输入文件导入BEAST软件并运算。得到的结果可以用Tracer软件查看, 包括后验及其他各参数的均值、标准差、95%HPD等。

关于BEAST软件使用的入门指南和释疑文档很多, 例如BEAST软件官方网站的使用指南(Suchard et al, 2018)、福建农林大学高芳銮科学网博客相关博文(<http://blog.sciencenet.cn/home.php?mod=space&uid=460481>)、捷克分子进化培训班(Workshop on Molecular Evolution, Český Krumlov, Czech Republic, <http://evomics.org>)于2013年发布的BEAST详细使用指南等。软件全部为图形界面设置, 操作较为简便, 读者可以选择合适的指南和释疑文档作为参考。值得注意的是, 近年来BEAST2(Bouckaert et al, 2014)的使用越来越广泛, 它是BEAST软件的改写版本, 是一款更加注重模块化及衍生功能的软件。

随着基因组学与测序技术的发展, 用全基因组数据建立时间树的方法逐渐得到广泛认可, 这要求计算机具有较强的计算能力、软件算法更加精巧且具有较快计算速度。MCMCTree是PAML 4 (Yang, 2007)中的软件包, 与BEAST一样支持多种分子钟模型、核酸替换模型和年龄先验分布, 支持节点标记和端点标记的设置, 使用时需要用户提供一棵系统发育树, 属于先建树后定年类方法。该软件最大的优势在于可以选择快速近似似然法(fast approximate likelihood)对时间树进行计算评估, 该方法效率高并且占用计算资源小, 在利用数据量庞大的基因组进行贝叶斯物种分化时间估计时, 可极大提高运算速度。与BEAST的可视化界面不同, MCMCTree软件目前没有可视化界面, 需输入代码进行运算。此外, 由于计算中涉及密码子的3个位点, 因此不建议使用氨基酸序列进行计算。软件详细操作可见PAML4官方说明文件(<http://abacus.gene.ucl.ac.uk/software/paml.html>)。

## 5 不同模型、先验设置得到的贝叶斯时间树的比较方法

贝叶斯因子(Bayes factor)是检测两个模型间有无显著差异的统计量。在比较贝叶斯节点分子钟定年方法中两个不同的模型得出的时间树时, 主流的

比较方法都需要计算贝叶斯因子(Sinsheimer et al, 1996; Suchard et al, 2001), 计算公式如下(Jeffreys, 1935):

$$B_{10} = \frac{p(Y|M_1)}{p(Y|M_0)} \quad (1)$$

其中, 贝叶斯因子 $B_{10}$ 是模型 $M_1$  (备择假设, alternative hypothesis)与模型 $M_0$  (零假设, null hypothesis)的边缘似然值(marginal likelihood)之比,  $p(Y|M_1)$ 和 $p(Y|M_0)$ 分别是给定模型 $M_1$ 和 $M_0$ 后, 数据集 $Y$ 的边缘似然值(具体数学阐述可见参考文献: Good & Hardin, 2012)。利用贝叶斯因子检验模型的参数设置, 相当于回答下列问题: 基于给定数据集计算时间树时, 零假设(相比于备择假设的特定参数设置的差异)的可信度(credibility)是否更高? 当被运用于模型比较时, 给出的数据集在哪个模型中更加有可能出现?

从20世纪90年代开始, 对贝叶斯法时间树构建模型进行评估的统计方法层出不穷, 具有深远影响的包括调和平均估计量(harmonic mean estimator, HME; Newton & Raftery, 1994)、赤池信息量准则(Akaike's information criterion, AIC; Raftery et al, 2006)、路径抽样(path sampling, PS; Lartillot & Philippe, 2006)、垫脚石抽样(stepping-stone sampling, SS; Xie et al, 2011)、广义垫脚石抽样(generalized stepping-stone sampling; Fan et al, 2011)等。这些方法和估计量都致力于解决边缘似然值的复杂计算问题。HME法与AIC法由于表现不佳(Lartillot & Philippe, 2006; Xie et al, 2011; Baele et al, 2012a), 其使用频率逐渐降低, 而准确度更高的PS、SS等方法则为BEAST等主流贝叶斯系统发育分析软件所采纳运用, 从而得到更好的推广(Baele et al, 2012b)。

除了主流的贝叶斯因子模型比较法以外, 还可以利用使用频率相对较低的一些基于其他因子进行的模型评估方法。例如Wagenmakers等(2020)提出了支持区间(support interval)的概念, 其所衡量的是“给定数据集对观测者的预设产生了多大的影响”。在该方法中, 贝叶斯因子是一个主观设定的参数, 表现了研究者对支持区间呈现范围的预期, 该方法已应用于bayestestR软件(Makowski et al, 2019)。另外, Duchêne等(2017)提出了标准差预测距离(standard deviation predictive distance, SDPD)来更准确地衡量

模型间差异的信号。然而,相比于主流的比较方法,这些新兴的贝叶斯模型比较方法有待进一步检验。

有时不同的因子(如贝叶斯因子和支持区间)或者不同的计算方法对模型的支持倾向有所不同,需要综合考虑。Van den Bergh等(2021)认为,当不同评估参数对模型的评估结果差异较大时,不必拘泥于选择某一个模型或参数进行评估,而可以对两者的后验概率取均值(根据边缘似然值加权),获得联合后验概率。在现实的系统发育分析中,依照研究的需求,模型与实际数据集并不一定要保证100%符合,而应该在简洁高效与数据的绝对真实性之间寻求平衡,从而更好地揭示数据的关键特征(Steel, 2005)。

## 6 总结

贝叶斯节点标记法中的不确定性因素有很多,初学者宜遵循每一个步骤和每一个参数设置都有据可循(如参考文献支持)的原则来尽量控制不确定性。我们将提高贝叶斯节点标记法可靠性的建议归纳为以下几点:

(1)对于不同的替换模型、分子钟模型和先验设置(尤其是化石标记节点年龄的先验设置)的选择要慎重,对于争议较大的情况,最好分别按照不同的模型设置和参数设置对实际数据进行分析,并基于贝叶斯因子等对结果进行统计分析和横向对比,选择最优的模型和参数设置进行最终分析(Ho & Duchêne, 2014)。在此基础上,研究者应立足于所研究的案例,针对上述争议提出相应意见与观点,从而为相应类群乃至相应领域的研究提供改进建议,进而不断提高节点标记的准确度和精密度(Parham et al, 2012)。例如,随着分子数据量的增加,应尽量使用宽松分子钟模型而避免使用严格分子钟模型(Ho & Duchêne, 2014)。其他不同的情况下模型与化石标记的使用导致的年龄估算偏差,可参见相关参考文献(Wang & Mao, 2016; Sauquet et al, 2012; Shapiro et al, 2006; Wu et al, 2013; Warnock et al, 2017)。

(2)在年龄标记信息准确可靠的基础上,可以尽量采用多重标记(multi-calibration)进行时间校准。例如,对多个节点进行化石标记,整合使用具有时间异质性(heterochronous)的序列数据(如古DNA或不同时期的病毒序列)等(Ho & Duchêne, 2014)。有

研究表明,总体上年龄标记数量越多,节点定年越准确(Conroy & van Tuinen, 2003),但须尽量保证这些标记年龄是相对准确可靠的(Ho & Duchêne, 2014)。

(3)在开展化石标记时,应仔细收集和比较与目标类群相关的化石,详细阐述重要的化石类群,在考虑到主要化石类群的优缺点的基础上,选择合适的化石类群开展化石标记。最好能够与古生物学家和分类学家合作,由其依据已有的、广泛接受的化石标记原则,系统、严谨地描述和选择化石类群,并根据形态学矩阵利用系统发育方法重建现存类群和化石类群之间的系统发育关系,从而更合理、更客观地确定化石标定的节点位置(Parham et al, 2012)。对于引起时间估算争议的关键化石可以分别计算有(激进)、无(保守)两种情况,并进行比较与深入讨论。

(4)应注意更新化石信息(尤其是埋藏点的最新定年年龄),并不断更新分子钟定年方法(Parham et al, 2012)。若新发现的化石与以前发表的分子钟定年方法得出的时间树不一致,不应急于否定分子钟定年方法(Wilf & Escapa, 2015),而应该不断整合最新发现的、年龄更古老的化石类群作为标记信息,更新相应类群的时间树(Parham et al, 2012; Wang & Mao, 2016)。虽然化石记录是绝大多数生物类群获取绝对分化时间的唯一可靠来源,但是化石记录本身是一个不断动态更新、具有时效性的集合(图4),而特定时间发表的、基于当时化石记录利用分子钟得出的时间树,也同样具有时效性;因此,新发现的化石记录对过去化石记录的否定,只代表对信息时效性的否定与更新,而不能将现有化石与以前发表的、分子钟得出的时间树之间的不一致性,作为证据否定分子钟定年方法,否则便落入了诡辩的循环。

(5)由于各种先验和分子数据的复杂相互作用,在讨论进化分支分化时间时,应尽量使用贝叶斯可信区间和最高后验密度区间,避免使用均值。因为贝叶斯可信区间和最高后验密度区间代表了整个贝叶斯分子钟估算过程中的各类不确定性,而均值则无法体现。

(6)在条件允许的情况下,应选择不同类型的贝叶斯方法(节点标记法、全证据法、化石生灭进程等)估算时间树并比较不同方法得出的重要节点的


估算年龄。近年来部分软件支持同时使用节点标记和端点标记, 并且已有研究表明二者并不冲突且可优势互补, 从而可以提高节点年龄的准确度和可信度(O'Reilly et al, 2015; O'Reilly & Donoghue, 2016)。需要注意的是, 在软件内开展化石标记时, 可以进行两类方法单独或者混合使用的比较, 尝试不同组合并择优采纳, 但择优时不宜主观, 应有统计学数据支持(如计算与比较贝叶斯因子)。


总之, 利用分子钟定年方法估算进化时间框架的要义在于从不确定性中寻找确定性, 不断更新化石记录与分子钟定年方法, 从而无限接近于真理, 即真实发生的、地球生物多样性产生的进化时间框架。

**致谢:** 本文主要框架出自2018年第三届生物系统学大会上通讯作者题为“关于提升主流分子钟方法可靠性的建议”的学术报告。感谢中国科学院微生物研究所蔡磊老师和大会组委会的邀请。

## ORCID

陈昶康  <https://orcid.org/0000-0003-4996-0881>

李家亮  <https://orcid.org/0000-0003-1700-131X>

毛康珊  <https://orcid.org/0000-0002-0071-1844>

## 参考文献

- Baele G, Lemey P, Bedford T, Rambaut A, Suchard MA, Alekseyenko AV (2012a) Improving the accuracy of demographic and molecular clock model comparison while accommodating phylogenetic uncertainty. *Molecular Biology and Evolution*, 29, 2157–2167.
- Baele G, Li WLS, Drummond AJ, Suchard MA, Lemey P (2012b) Accurate model selection of relaxed molecular clocks in Bayesian phylogenetics. *Molecular Biology and Evolution*, 30, 239–243.
- Barba-Montoya J, dos Reis M, Yang ZH (2017) Comparison of different strategies for using fossil calibrations to generate the time prior in Bayesian molecular clock dating. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 114, 386–400.
- Berli P (2006) Comparison of Bayesian and maximum-likelihood inference of population genetic parameters. *Bioinformatics*, 22, 341–345.
- Benton MJ, Donoghue PCJ (2007) Paleontological evidence to date the tree of life. *Molecular Biology and Evolution*, 24, 26–53.
- Bouckaert R, Heled J, Kühnert D, Vaughan T, Wu CH, Xie D, Suchard MA, Rambaut A, Drummond AJ (2014) BEAST 2: A software platform for Bayesian evolutionary analysis. *PLoS Computational Biology*, 10, e1003537.
- Bouckaert RR, Drummond AJ (2017) bModelTest: Bayesian phylogenetic site model averaging and model comparison. *BMC Evolutionary Biology*, 17, 42.
- Brinkmann H, van der Giezen M, Zhou Y, De Raucourt GP, Philippe H (2005) An empirical assessment of long-branch attraction artefacts in deep eukaryotic phylogenomics. *Systematic Biology*, 54, 743–757.
- Bromham L, Duchêne S, Hua X, Ritchie AM, Duchêne DA, Ho SYW (2018) Bayesian molecular dating: Opening up the black box. *Biological Reviews*, 93, 1165–1191.
- Brooks DR, Bilewicz J, Condy C, Evans DC, Folinsbee KE, Fröbisch J, Halas D, Hill S, McLennan D, Mattern M, Tsuji LA, Ward J, Wahlberg N, Zamparo D, Zannata D (2007) Quantitative phylogenetic analysis in the 21st century. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 78, 225–252.
- Brower AVZ (2018) Statistical consistency and phylogenetic inference: A brief review. *Cladistics*, 34, 562–567.
- Brown RP, Yang ZH (2011) Rate variation and estimation of divergence times using strict and relaxed clocks. *BMC Evolutionary Biology*, 11, 271.
- Chen MH, Shao QM (1999) Monte Carlo estimation of Bayesian credible and HPD intervals. *Journal of Computational and Graphical Statistics*, 8, 69–92.
- Claramunt S, Cracraft J (2015) A new time tree reveals Earth history's imprint on the evolution of modern birds. *Science Advances*, 1, e1501005.
- Condamine FL, Nagalingum NS, Marshall CR, Morlon H (2015) Origin and diversification of living cycads: A cautionary tale on the impact of the branching process prior in Bayesian molecular dating. *BMC Evolutionary Biology*, 15, 1–18.
- Conroy CJ, van Tuinen M (2003) Extracting time from phylogenies: Positive interplay between fossil and genetic data. *Journal of Mammalogy*, 84, 444–455.
- Cooper N, Thomas GH, Venditti C, Meade A, Freckleton RP (2016) A cautionary note on the use of Ornstein Uhlenbeck models in macroevolutionary studies. *Biological Journal of the Linnean Society*, 118, 64–77.
- Crisp MD, Trewick SA, Cook LG (2011) Hypothesis testing in biogeography. *Trends in Ecology & Evolution*, 26, 66–72.
- Darriba D, Taboada GL, Doallo R, Posada D (2012) jModelTest 2: More models, new heuristics and parallel computing. *Nature Methods*, 9, 772.
- Donoghue MJ, Doyle JA, Gauthier J, Kluge AG, Rowe T (1989) The importance of fossils in phylogeny reconstruction. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 20, 431–460.
- Donoghue MJ, Moore BR (2003) Toward an integrative historical biogeography. *Integrative and Comparative Biology*, 43, 261–270.
- dos Reis M, Donoghue PCJ, Yang ZH (2016) Bayesian molecular clock dating of species divergences in the genomics era. *Nature Reviews Genetics*, 17, 71–80.
- dos Reis M, Inoue J, Hasegawa M, Asher RJ, Donoghue PCJ, Yang ZH (2012) Phylogenomic datasets provide both precision and accuracy in estimating the timescale of placental mammal phylogeny. *Proceedings of the Royal*

- Society B: Biological Sciences, 279, 3491–3500.
- dos Reis M, Thawornwattana Y, Angelis K, Telford MJ, Donoghue PCJ, Yang ZH (2015) Uncertainty in the timing of origin of animals and the limits of precision in molecular timescales. *Current Biology*, 25, 2939–2950.
- Drummond AJ, Ho SYW, Phillips MJ, Rambaut A (2006) Relaxed phylogenetics and dating with confidence. *PLoS Biology*, 4, e88.
- Drummond AJ, Suchard MA, Xie D, Rambaut A (2012) Bayesian phylogenetics with BEAUti and the BEAST 1.7. *Molecular Biology and Evolution*, 29, 1969–1973.
- Duchêne DA, Duchêne S, Ho SYW (2017) New statistical criteria detect phylogenetic bias caused by compositional heterogeneity. *Molecular Biology and Evolution*, 34, 1529–1534.
- Duchêne S, Lanfear R, Ho SYW (2014) The impact of calibration and clock-model choice on molecular estimates of divergence times. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 78, 277–289.
- Fan Y, Wu R, Chen MH, Kuo L, Lewis PO (2011) Choosing among partition models in Bayesian phylogenetics. *Molecular Biology and Evolution*, 28, 523–532.
- Felsenstein J (1981) Evolutionary trees from DNA sequences: A maximum likelihood approach. *Journal of Molecular Evolution*, 17, 368–376.
- Fikáček M, Beutel RG, Cai C, Lawrence JF, Newton AF, Solodovnikov A, Šlipiński A, Thayer MK, Yamamoto S (2020) Reliable placement of beetle fossils via phylogenetic analyses—Triassic *Leehermania* as a case study (Staphylinidae or Myxophaga?). *Systematic Entomology*, 45, 175–187.
- Friston KJ, Lawson R, Frith CD (2013) On hyperpriors and hypopriors: Comment on Pellicano and Burr. *Trends in Cognitive Sciences*, 17, 1.
- Good PI, Hardin JW (2012) *Common Errors in Statistics (and How to Avoid Them)*. John Wiley & Sons, Hoboken.
- Graham TA, Sottoriva A (2017) Measuring cancer evolution from the genome. *The Journal of Pathology*, 241, 183–191.
- Greenwood DR (1991) The taphonomy of plant macrofossils. In: *The Processes of Fossilization* (ed. Donovan SK), pp. 141–169. Columbia University Press, New York.
- Grimm GW, Kapli P, Bomfleur B, McLoughlin S, Renner SS (2015) Using more than the oldest fossils: Dating Osmundaceae with three Bayesian clock approaches. *Systematic Biology*, 64, 396–405.
- Guillerme T, Cooper N (2016) Assessment of available anatomical characters for linking living mammals to fossil taxa in phylogenetic analyses. *Biology Letters*, 12, 20151003.
- Hall BG (2005) Comparison of the accuracies of several phylogenetic methods using protein and DNA sequences. *Molecular Biology and Evolution*, 22, 792–802.
- Halliday TJ, Goswami A (2016) The impact of phylogenetic dating method on interpreting trait evolution: A case study of Cretaceous-Palaeogene eutherian body-size evolution. *Biology Letters*, 12, 20160051.
- Harwood DM, Nikolaev VA, Winter DM (2007) Cretaceous records of diatom evolution, radiation, and expansion. *The Paleontological Society Papers*, 13, 33–59.
- Hasegawa M, Kishino H, Yano T (1985) Dating of the human-ape splitting by a molecular clock of mitochondrial DNA. *Journal of Molecular Evolution*, 22, 160–174.
- Heads M (2005) Dating nodes on molecular phylogenies: A critique of molecular biogeography. *Cladistics*, 21, 62–78.
- Heath TA, Huelsenbeck JP, Stadler T (2014) The fossilized birth-death process for coherent calibration of divergence-time estimates. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 111, E2957–E2966.
- Ho SYW, Duchêne S (2014) Molecular-clock methods for estimating evolutionary rates and timescales. *Molecular Ecology*, 23, 5947–5965.
- Ho SYW, Phillips MJ (2009) Accounting for calibration uncertainty in phylogenetic estimation of evolutionary divergence times. *Systematic Biology*, 58, 367–380.
- Höhna S, Landis MJ, Heath TA, Boussau B, Lartillot N, Moore BR, Huelsenbeck JP, Ronquist F (2016) RevBayes: Bayesian phylogenetic inference using graphical models and an interactive model-specification language. *Systematic Biology*, 65, 726–736.
- Jeffreys H (1935) Some tests of significance, treated by the theory of probability. *Mathematical Proceedings of the Cambridge Philosophical Society*, 31, 203–222.
- Jukes TH, Cantor CR (1969) Evolution of protein molecules. In: *Mammalian Protein Metabolism* (ed. Munro HN), pp. 21–132. Academic Press, New York.
- Keane TM, Creevey CJ, Pentony MM, Naughton TJ, McInerney JO (2006) Assessment of methods for amino acid matrix selection and their use on empirical data shows that ad hoc assumptions for choice of matrix are not justified. *BMC Evolutionary Biology*, 6, 29.
- Kimura M (1980) A simple method for estimating evolutionary rates of base substitutions through comparative studies of nucleotide sequences. *Journal of Molecular Evolution*, 16, 111–120.
- Korber B, Muldoon M, Theiler J, Gao F, Gupta R, Lapedes A, Hahn BH, Wolinsky S, Bhattacharya T (2000) Timing the ancestor of the HIV-1 pandemic strains. *Science*, 288, 1789–1796.
- Kumar S (2005) Molecular clocks: Four decades of evolution. *Nature Reviews Genetics*, 6, 654–662.
- Kumar S, Hedges SB (2016) Advances in time estimation methods for molecular data. *Molecular Biology and Evolution*, 33, 863–869.
- Kuo CH, Ochman H (2009) Inferring clocks when lacking rocks: The variable rates of molecular evolution in bacteria. *Biology Direct*, 4, 35.
- Lanfear R, Calcott B, Ho SYW, Guindon S (2012) PartitionFinder: Combined selection of partitioning schemes and substitution models for phylogenetic analyses. *Molecular Biology and Evolution*, 29, 1695–1701.
- Lartillot N, Philippe H (2006) Computing Bayes factors using thermodynamic integration. *Systematic Biology*, 55,

- 195–207.
- Laws B (2010) *Fifty Plants that Changed the Course of History*. Firefly Books, Richmond Hill.
- Lee MSY (2016) Multiple morphological clocks and total-evidence tip-dating in mammals. *Biology Letters*, 12, 20160033.
- Lepage T, Lawi S, Tupper P, Bryant D (2006) Continuous and tractable models for the variation of evolutionary rates. *Mathematical Biosciences*, 199, 216–233.
- Li KQ (2015) Quantitative analysis of relationship between absolute evolutionary rates and taxa divergence times. *Journal of Biology*, 32(2), 70–75, 79. (in Chinese with English abstract) [李可群 (2015) 分子绝对进化速率与物种分歧时间之间的定量关系. *生物学杂志*, 32(2), 70–75, 79.]
- Linder HP, Hardy CR, Rutschmann F (2005) Taxon sampling effects in molecular clock dating: An example from the African Restionaceae. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 35, 569–582.
- Liu XF, Zhang AB (2016) The basic principle and application of the molecular clock hypothesis. *Acta Palaeontologica Sinica*, 55, 393–402. (in Chinese with English abstract) [刘 晓枫, 张爱兵 (2016) 分子钟假说的基本原理及在古生物等学科中的应用. *古生物学报*, 55, 393–402.]
- Lu LM, Sun M, Zhang JB, Li HL, Lin L, Yang T, Chen M, Chen ZD (2014) Tree of life and its applications. *Biodiversity Science*, 22, 3–20. (in Chinese with English abstract) [鲁丽敏, 孙苗, 张景博, 李洪雷, 林立, 杨拓, 陈闽, 陈之端 (2014) 生命之树及其应用. *生物多样性*, 22, 3–20.]
- Magallón S, Castillo A (2009) Angiosperm diversification through time. *American Journal of Botany*, 96, 349–365.
- Makowski D, Ben-Shachar M, Lüdtke D (2019) bayestestR: Describing effects and their uncertainty, existence and significance within the Bayesian framework. *Journal of Open Source Software*, 4, 1541.
- Mao KS, Milne RI, Zhang LB, Peng YL, Liu JQ, Thomas P, Mill RR, Renner SS (2012) Distribution of living Cupressaceae reflects the breakup of Pangea. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 109, 7793–7798.
- Marshall CR (2008) A simple method for bracketing absolute divergence times on molecular phylogenies using multiple fossil calibration points. *The American Naturalist*, 171, 726–742.
- Martin PG, Dowd JM (1993) Using sequences of *rbcL* to study phylogeny and biogeography of *Nothofagus* species. *Australian Systematic Botany*, 6, 441–447.
- Miller KB, Bergsten J (2012) Phylogeny and classification of whirligig beetles (Coleoptera: Gyrinidae): Relaxed-clock model outperforms parsimony and time-free Bayesian analyses. *Systematic Entomology*, 37, 706–746.
- Morgan GJ (1998) Emile Zuckerkandl, Linus Pauling, and the molecular evolutionary clock, 1959–1965. *Journal of the History of Biology*, 31, 155–178.
- Newton MA, Raftery AE (1994) Approximate Bayesian inference with the weighted likelihood bootstrap. *Journal of the Royal Statistical Society: Series B (Statistical Methodology)*, 56, 3–26.
- Nie Y, Foster CSP, Zhu TQ, Yao R, Duchêne DA, Ho SYW, Zhong BJ (2020) Accounting for uncertainty in the evolutionary timescale of green plants through clock-partitioning and fossil calibration strategies. *Systematic Biology*, 69, 1–16.
- O'Reilly JE, Dos Reis M, Donoghue PCJ (2015) Dating tips for divergence-time estimation. *Trends in Genetics*, 31, 637–650.
- O'Reilly JE, Donoghue PCJ (2016) Tips and nodes are complementary not competing approaches to the calibration of molecular clocks. *Biology Letters*, 12, 20150975.
- Parham JF, Donoghue PCJ, Bell CJ, Calway TD, Head JJ, Holroyd PA, Inoue JG, Irmis RB, Joyce WG, Ksepka DT, Patane JSL, Smith ND, Tarver JE, van Tuinen M, Yang ZH, Angielczyk KD, Greenwood JM, Hipsley CA, Jacobs L, Makovicky PJ, Müller J, Smith KT, Theodor JM, Warnock RCM, Benton MJ (2012) Best practices for justifying fossil calibrations. *Systematic Biology*, 61, 346–359.
- Pauling L, Zuckerkandl E (1962) Molecular paleontology. *Acta Chemica Scandinavica*, 17, S9–S16.
- Raftery AE, Newton MA, Satagopan JM, Krivitsky PN (2006) Estimating the integrated likelihood via posterior simulation using the harmonic mean identity. *Bayesian Statistics*, 8, 1–45.
- Rector A, Lemey P, Tachezy R, Mostmans S, Ghim SJ, Van Doorslaer K, Roelke M, Bush M, Montali RJ, Joslin J, Burk RD, Jenson AB, Sundberg JP, Shapiro B, van Ranst M (2007) Ancient papillomavirus-host co-speciation in Felidae. *Genome Biology*, 8, 1–12.
- Renner SS (2005) Relaxed molecular clocks for dating historical plant dispersal events. *Trends in Plant Science*, 10, 550–558.
- Reyes A, Pesole G, Saccone C (2000) Long-branch attraction phenomenon and the impact of among-site rate variation on rodent phylogeny. *Gene*, 259, 177–187.
- Ronquist F, Klopfstein S, Vilhelmsen L, Schulmeister S, Murray DL, Rasnitsyn AP (2012) A total-evidence approach to dating with fossils, applied to the early radiation of the Hymenoptera. *Systematic Biology*, 61, 973–999.
- Sanders KL, Lee MSY (2007) Evaluating molecular clock calibrations using Bayesian analyses with soft and hard bounds. *Biology Letters*, 3, 275–279.
- Sauquet H (2013) A practical guide to molecular dating. *Comptes Rendus Palevol*, 12, 355–367.
- Sauquet H, Ho SYW, Gandolfo MA, Jordan GJ, Wilf P, Cantrill DJ, Bayly MJ, Bromham L, Brown GK, Carpenter RJ, Lee DM, Murphy DJ, Sniderman JMK, Udovicic F (2012) Testing the impact of calibration on molecular divergence times using a fossil-rich group: The case of *Nothofagus* (Fagales). *Systematic Biology*, 61, 289–313.
- Schaefer H, Heibl C, Renner SS (2009) Gourds afloat: A dated phylogeny reveals an Asian origin of the gourd family (Cucurbitaceae) and numerous oversea dispersal events. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*,

- 276, 843–851.
- Shapiro B, Rambaut A, Drummond AJ (2006) Choosing appropriate substitution models for the phylogenetic analysis of protein-coding sequences. *Molecular Biology and Evolution*, 23, 7–9.
- Sinsheimer JS, Lake JA, Little RJA (1996) Bayesian hypothesis testing of four-taxon topologies using molecular sequence data. *Biometrics*, 52, 193–210.
- Slack KE, Jones CM, Ando T, Harrison GL, Fordyce RE, Arnason U, Penny D (2006) Early penguin fossils, plus mitochondrial genomes, calibrate avian evolution. *Molecular Biology and Evolution*, 23, 1144–1155.
- Smith SA, Beaulieu JM, Donoghue MJ (2010) An uncorrelated relaxed-clock analysis suggests an earlier origin for flowering plants. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 107, 5897–5902.
- Steel M (2005) Should phylogenetic models be trying to ‘fit an elephant’? *Trends in Genetics*, 21, 307–309.
- Strugnell J, Norman M, Jackson J, Drummond AJ, Cooper A (2005) Molecular phylogeny of coleoid cephalopods (Mollusca: Cephalopoda) using a multigene approach: The effect of data partitioning on resolving phylogenies in a Bayesian framework. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 37, 426–441.
- Suchard MA, Lemey P, Baele G, Ayres DL, Drummond AJ, Rambaut A (2018) Bayesian phylogenetic and phylodynamic data integration using BEAST 1.10. *Virus Evolution*, 4, vey016.
- Suchard MA, Weiss RE, Sinsheimer JS (2001) Bayesian selection of continuous-time Markov chain evolutionary models. *Molecular Biology and Evolution*, 18, 1001–1013.
- Susko E (2015) Bayesian long branch attraction bias and corrections. *Systematic Biology*, 64, 243–255.
- Tavaré S (1986) Some probabilistic and statistical problems in the analysis of DNA sequences. *Lectures on Mathematics in the Life Sciences*, 17, 57–86.
- Thomas JA, Welch JJ, Lanfear R, Bromham L (2010) A generation time effect on the rate of molecular evolution in invertebrates. *Molecular Biology and Evolution*, 27, 1173–1180.
- Thorne JL, Kishino H, Painter IS (1998) Estimating the rate of evolution of the rate of molecular evolution. *Molecular Biology and Evolution*, 15, 1647–1657.
- Van den Bergh D, Haaf JM, Ly A, Rouder JN, Wagenmakers EJ (2021) A cautionary note on estimating effect size. *Advances in Methods and Practices in Psychological Science*, 4, 1–8.
- Vijgen L, Keyaerts E, Moës E, Thoelen I, Wollants E, Lemey P, Vandamme AM, Van Ranst M (2005) Complete genomic sequence of human coronavirus OC43: Molecular clock analysis suggests a relatively recent zoonotic coronavirus transmission event. *Journal of Virology*, 79, 1595–1604.
- Wagenmakers EJ, Gronau QF, Dablander F, Etz A (2020) The support interval. *Erkenntnis*, <https://doi.org/10.1007/s10670-019-00209-z>.
- Wang Q, Mao KS (2016) Puzzling rocks and complicated clocks: How to optimize molecular dating approaches in historical phytogeography. *New Phytologist*, 209, 1353–1358.
- Warnock RCM, Yang ZH, Donoghue PCJ (2017) Testing the molecular clock using mechanistic models of fossil preservation and molecular evolution. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 284, 20170227.
- Wasserman L (2004) Bayesian Inference. In: *All of Statistics, A Concise Course in Statistical Inference* (ed. Wasserman L), pp. 175–190. Springer, New York.
- Wertheim JO, Sanderson MJ, Worobey M, Bjork A (2010) Relaxed molecular clocks, the bias-variance trade-off, and the quality of phylogenetic inference. *Systematic Biology*, 59, 1–8.
- Wilf P, Escapa IH (2015) Green Web or megabiased clock? Plant fossils from Gondwanan Patagonia speak on evolutionary radiations. *New Phytologist*, 207, 283–290.
- Wu CH, Suchard MA, Drummond AJ (2013) Bayesian selection of nucleotide substitution models and their site assignments. *Molecular Biology and Evolution*, 30, 669–688.
- Xie WG, Lewis PO, Fan Y, Kuo L, Chen MH (2011) Improving marginal likelihood estimation for Bayesian phylogenetic model selection. *Systematic Biology*, 60, 150–160.
- Yang ZH (2006) *Computational Molecular Evolution*. Oxford University Press, Oxford.
- Yang ZH, Rannala B (1997) Bayesian phylogenetic inference using DNA sequences: A Markov Chain Monte Carlo Method. *Molecular Biology and Evolution*, 14, 717–724.
- Yang ZH (2007) PAML 4: Phylogenetic analysis by maximum likelihood. *Molecular Biology and Evolution*, 24, 1586–1591.
- Yang ZH, Rannala B (2006) Bayesian estimation of species divergence times under a molecular clock using multiple fossil calibrations with soft bounds. *Molecular Biology and Evolution*, 23, 212–226.
- Yang ZH, Rannala B (2012) *Molecular phylogenetics: Principles and practice*. *Nature Reviews Genetics*, 13, 303–314.
- Zhang C (2019) Molecular clock dating using MrBayes. *Vertebrata PalaAsiatica*, 57, 241–252.
- Zhang Y, Chen ZD (2003) Recent progress of sequences analysis methods in molecular evolutionary biology. *Chinese Bulletin of Botany*, 20, 462–467. (in Chinese with English abstract) [张原, 陈之端 (2003) 分子进化生物学中序列分析方法的新进展. *植物学通报*, 20, 462-467.]
- Zhu TQ (2019) Bayesian molecular dating with genomic data. *Scientia Sinica Vitae*, 49, 472–483. (in Chinese with English abstract) [朱天琪 (2019) 使用基因组数据进行贝叶斯物种分化时间估计. *中国科学: 生命科学*, 49, 472-483.]

(责任编辑: 星耀武 责任编辑: 时意专)

•综述•

# 无人机高光谱影像与冠层树种多样性监测

徐岩<sup>1#</sup>, 张聪伶<sup>1#</sup>, 降瑞娇<sup>1</sup>, 王子斐<sup>1</sup>, 朱梦晨<sup>1</sup>, 沈国春<sup>1\*</sup>

华东师范大学生态与环境科学学院, 浙江天童森林生态系统国家野外科学观测研究站, 上海 200241

**摘要:** 冠层树种多样性是自然森林生态系统功能和服务的重要基础。及时掌握冠层多样性的现状及变化趋势, 是探讨诸多重要生态学问题的前提, 更是制定合理生物多样性保护策略的基础。但受制于传统的多样性信息采集方法, 区域尺度的高精度冠层多样性监测发展较为缓慢; 许多在气候变化和人类干扰下的生物多样性分布信息得不到及时更新。近年来基于无人机的冠层高光谱影像收集与分析技术的发展, 使得冠层多样性监测迎来了新的发展契机。本文从森林冠层高光谱影像出发, 介绍了与多样性监测相关的无人机航拍和基于深度学习的图像处理技术, 并结合已有文献, 探讨了无人机高光谱应用于森林冠层树种多样性监测的研究现状、可行性、优势及缺陷等。我们认为冠层高光谱影像为多样性监测提供了不可或缺且丰富的原始信息; 而无人机与高光谱相机的结合, 使得区域化高频率(如每周)、高精度(如分米乃至厘米级)的冠层多样性信息自动化收集成为可能。然而高光谱影像数据量大、数据维度高与数据结构非线性的特点为影像处理带来了挑战, 而深度学习技术的飞跃, 使得从冠层高光谱影像中提取个体及物种信息达到了极高精度。恰当地使用这些技术将大大提升冠层树种多样性的自动化监测水平, 由此也将帮助我们在当前剧变环境下及时掌握森林冠层多样性的现状与变化, 为生物多样性研究与保护提供可靠的数据支撑。

**关键词:** 冠层多样性; 多样性监测; 高光谱影像; 无人机遥感; 深度学习

徐岩, 张聪伶, 降瑞娇, 王子斐, 朱梦晨, 沈国春 (2021) 无人机高光谱影像与冠层树种多样性监测. 生物多样性, 29, 647–660. doi: 10.17520/biods.2021013.

Xu Y, Zhang CL, Jiang RJ, Wang ZF, Zhu MC, Shen GC (2021) UAV-based hyperspectral images and monitoring of canopy tree diversity. Biodiversity Science, 29, 647–660. doi: 10.17520/biods.2021013.

## UAV-based hyperspectral images and monitoring of canopy tree diversity

Yan Xu<sup>1#</sup>, Congling Zhang<sup>1#</sup>, Ruijiao Jiang<sup>1</sup>, Zifei Wang<sup>1</sup>, Mengchen Zhu<sup>1</sup>, Guochun Shen<sup>1\*</sup>

Zhejiang Tiantong Forest Ecosystem National Observation and Research Station, School of Ecological and Environmental Sciences, East China Normal University, Shanghai 200241

### ABSTRACT

**Background & Aims:** The species diversity of canopy trees is important for the function and service of natural forest ecosystems. To be able to formulate reasonable biodiversity conservation strategies, it is important to understand patterns of forest canopy diversity through time. However, the development of high-precision forest canopy diversity monitoring at a regional scale is slow due to a limitation in diversity information collection methods. A lot of biodiversity patterns may substantially change due to climate change and human disturbance. However, updating these changes in biodiversity cannot be done in a timely manner. In recent years, the development of canopy hyperspectral image collection based on unmanned aerial vehicle (UAV) and analysis technology has provided an opportunity for the development of new tools for canopy diversity monitoring.

**Progresses:** Here, we propose using the hyperspectral image of forest canopy for biodiversity monitoring and conservation, development of UAV aerial photography and spatial positioning technology, and the development of hyperspectral image processing technology with deep learning. We use the existing literature to discuss the research status, feasibility, advantages, and disadvantages of using UAV hyperspectral imaging for monitoring of species diversity of forest canopy trees. We believe that canopy hyperspectral images provide indispensable and abundant

收稿日期: 2021-01-12; 接受日期: 2021-03-16

基金项目: 国家自然科学基金(31870404)

# 共同第一作者 Co-first authors

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

information for forest biodiversity monitoring. The combination of UAVs and hyperspectral cameras makes it possible to automate the collection of canopy diversity information with both high frequency (e.g., weekly) and high precision (e.g., decimeter- or centimeter-level) at the regional scale. At the same time, the leap in image processing technology made possible through deep learning enables the extraction of individual and species information from canopy hyperspectral images with extremely high precision.

**Prospects:** Hyperspectral images have rich spectral and spatial information, which greatly improves the identification accuracy of plant species. The combination of UAVs and hyperspectral cameras greatly reduces the difficulty and cost for acquisition of this data. Applying deep learning methods to hyperspectral image processing can effectively collect species diversity information contained in hyperspectral images, and accelerate the research on forest canopy diversity monitoring on a large-scale. However, due to an insufficient sample size of hyperspectral data for species and a limitation in common deep learning models not being fully optimized for hyperspectral images remains a challenge. Future challenges for research include: how to build the hyperspectral species database, how to combine the characteristics of hyperspectral data, and how to optimize the automatic species recognition algorithm.

**Key words:** canopy diversity; diversity monitoring; hyperspectral image; UAV remote sensing; deep learning

在当前人类纪世代, 全球气候与土地利用方式正经历剧烈的变化, 由此导致的物种分布和数量也都在快速地改变。人类赖以生存的生态系统有60%正处于退化或者不可持续利用状态(<http://www.millenniumassessment.org/zh/Condition.html>)。据预测, 在日益加剧的人类活动影响下, 现在的生物物种灭绝速度至少是自然灭绝的1,000倍, 比形成速度快100万倍(赵士洞和张永民, 2006)。在此背景下, 如何更好地开展生物多样性调查、研究与保护是亟待解决的重要生态学问题。20世纪中叶至今, 生物多样性调查研究取得了长足的进步, 比如相关研究表明, 多类型的栖息地常常拥有丰富的物种(Kerr & Ostrovsky, 2003; Luoto et al, 2004); 物种多样性分布与气候因子(温度、降水和能量等)和地形因子(高程、坡度等)存在一定的关系(单峰或降低趋势)(Bradford et al, 2003; Duro et al, 2007)等。但由于时间与空间尺度的限制, 许多基本的物种多样性保护问题尚未得到很好的解答。例如, 在物种多样性快速丧失的今天, 仍然缺乏一张准确且及时更新的物种分布地图, 用于反映哪些物种的种群数量在急剧减少、哪些物种的分布范围在快速变化。尽管中国科学院和环境保护部已经联合编写了《中国生物多样性红色名录》、《中国生物物种名录》等, 但数据缺乏等级的物种仍达上千种, 这些物种缺乏研究和野外调查工作, 人类对其生存现状了解甚少(<http://www.sp2000.org.cn/>); 特别是对于那些生长在森林深处的濒危植物而言, 它们的种群现状及动态信息极度缺乏。这些关键信息的缺失给物种多样性的保护实践带来极大的不确定性与风险。例如在

缺乏主要或关键物种分布信息的背景下, 如何精确合理地规划自然保护区界线与功能分区? 如何实现社会发展与生态保护的共赢? 在气候变化背景下, 是否有必要调整已有保护区界线和功能划分?

同样, 因为缺乏详细且及时更新的物种分布信息, 生物多样性研究领域的许多重要生态学理论问题也都悬而未决。例如, 受经典野外样方调查面积的限制, 植物群落生态研究的样方尺度很少突破25 ha (Anderson-Teixeira et al, 2015), 因此很难实现区域范围(特别是在人迹罕至的边远地区)的物种多样性监测, 这就限制了生态学家对于种子扩散等具有较大空间尺度的生态过程的详细研究与理解(Wang & Smith, 2002)。此外, 受野外人工调查的限制, 生态学家较难开展时间和空间上较为密集的多性调查, 也很难获得区域范围的植物群落功能性状等的空间格局特征(张志明等, 2017), 这在很大程度上妨碍了研究者们对生境破碎化如何影响群落动态和生物多样性的理解。在有限的人力与物力条件下, 许多物种多样性调查样方仅覆盖了研究区域面积的1%以下; 而且由于许多调查数据更新周期长, 难以真实反映当今剧烈环境变化下物种多样性的现状。为克服这些难题, 已有一大批理论生态学家致力于探索不同时空尺度下生物多样性格局的尺度推绎(scaling)规律(Chesson et al, 2005)。然而由于在不同时空尺度上占主导地位的格局和过程不同、空间异质性因尺度而异等原因, 影响物种分布的因素纷繁复杂, 尺度推绎理论进展缓慢; 并且精确检验这些理论依然需要较大尺度的生物多样性调查数据作为依据(邬建国, 2007)。

在此背景下, 发展一种自动高效的多样性调查方法对于生物多样性研究与保护具有重要理论与实践意义。本研究聚焦于利用森林冠层影像开展林冠层植物多样性监测的最新发展趋势。森林林冠层植物不仅在地球生态系统的碳氮养分循环中扮演着极其重要的角色, 而且是人类社会许多生产资料(如木材)的提供者以及区域生态安全的重要屏障(宋永昌, 2001)。研究与监测森林林冠层植物多样性对了解整个森林生物多样性具有重要的意义。

但通过冠层影像开展冠层物种多样性监测并非易事。第一, 绝大部分树种的林冠都呈现相似的绿色(图1A), 使得基于普通RGB影像的物种识别极其困难(谭炳香等, 2008)。这种限制在物种多样性较高的群落中尤为突出。第二, 虽然不同物种的林冠在不同物候期可能会呈现不同的色彩, 但受限作为冠层影像来源的卫星访问周期, 要获得丰富、连续的不同物候期冠层影像数据成本较高, 而且这些影像分辨率往往在米级别或以上(郭庆华等, 2016), 这使得基于冠层影像的物种识别更加困难。第三, 即使获取了高时空精度的冠层影像, 如何从中准确提取植物物种和个体信息又是一道难题。

近些年各种技术的飞速发展使得解决上述三个难点成为可能, 为基于冠层影像的植物多样性监测提供了新方法。首先, 高光谱相机成本降低, 这

使得收集冠层高光谱影像不再是极其昂贵的步骤, 大量高光谱冠层影像为物种识别和个体定位提供了原始数据; 其次, 无人机和空间定位技术的发展使得生态学家也能轻松操控无人机进行冠层影像拍摄, 这为大面积、高频率的冠层多样性监测提供了数据收集的技术方案; 最后, 更强大的计算机硬件和便于掌握的深度学习应用算法框架, 为图像分析带来了革命性的改变, 使得从冠层影像中提取个体及物种信息成为可能(Wäldchen & Mäder, 2018)。

本文将从森林冠层高光谱影像出发, 介绍与多样性监测相关的无人机航拍和基于深度学习的图像处理技术; 并结合已有文献, 探讨应用无人机高光谱摄影对森林冠层树种多样性监测的研究现状、可行性、优势等; 最后基于现有研究的难点和缺陷, 探讨该领域今后发展的重要研究方向。

## 1 森林冠层高光谱影像

典型的冠层高光谱影像与普通相机拍摄的RGB影像没有本质区别。但普通RGB图片只有红绿蓝3个颜色通道(图1A), 而高光谱影像有几百个颜色通道, 其中每一个颜色通道代表某一波段光的相对反射强度(图1B)。将图像中的某一个像素包含的所有光谱信息组合起来, 就可以得到该像素点所在林冠位置的近乎连续的光谱反射曲线(图1C)。

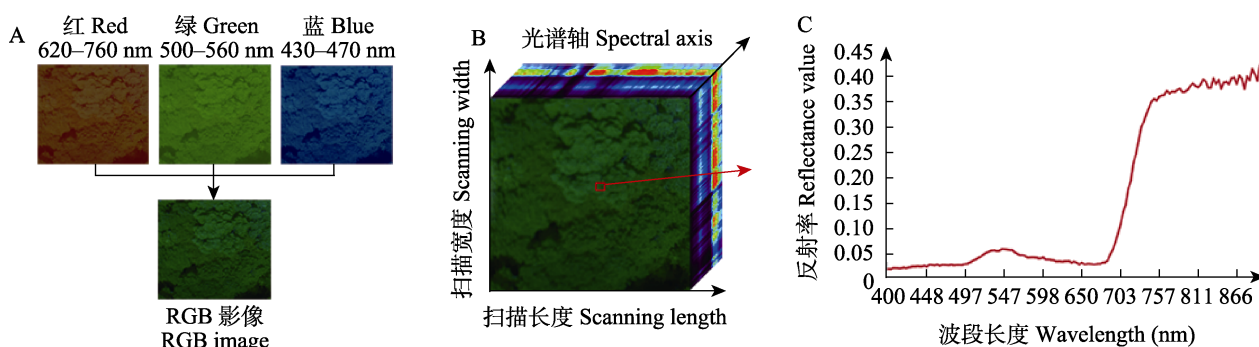


图1 浙江天童亚热带常绿阔叶林典型森林冠层RGB影像与高光谱影像示意图。(A)普通RGB影像, 仅包含红(620–760 nm)、绿(500–560 nm)、蓝(430–470 nm) 3层信息, 因此在RGB影像中多数常绿树种的冠层呈现近乎相同的绿色, 给冠层树种的识别造成了极大的困难;(B)冠层高光谱影像的三维立体展示, x轴为扫描长度, y轴为扫描宽度, z轴为光谱轴;(C)选定像素的光谱反射曲线, 横坐标代表波长, 纵坐标代表波段反射率值, 该像素在不同的波段下表现出不同的反射率值, 组成了一条近乎连续的光谱曲线。

Fig. 1 RGB image and hyperspectral image of typical forest canopy of the subtropical evergreen broad-leaved forest in Tiantong, Zhejiang Province. (A) Ordinary RGB images only contain three layers of information: red (620–760 nm), green (500–560 nm) and blue (430–470 nm). Therefore, the canopy of most evergreen tree species is almost the same green in RGB images, which makes it very difficult to identify the canopy species; (B) Three dimensional display of canopy hyperspectral image, x-axis is the scanning length, y-axis is the scanning width, z-axis is the spectral axis; (C) The spectral reflection curve of selected pixel, abscissa represents the wavelength, ordinate represents the band reflectance value, the pixel shows different reflectance values in different bands, forming a nearly continuous spectral curve.

以图2的冠层高光谱影像为例,在普通RGB冠层影像上几乎无法区分不同物种的冠层信息。通过主成分分析(principal component analysis, PCA)提取冠层高光谱影像的主要信息后,就能看到不同树种的林冠呈现出不同的颜色(图2)。这就意味着在普通RGB影像上都是绿色的植物,在不同的光谱曲线上存在可区分的颜色差异,说明高光谱影像具备充分潜力,能够反映出不同树种之间的细微差异。

不同物种和不同树木个体间存在可测量的光谱差异,是基于冠层高光谱影像的物种多样性监测的基础。具体而言,当太阳辐射到达植物时,可能被反射、吸收或转化。所有植物都含有能形成反射光谱的基本成分,包括叶片色素、水分、蛋白质、淀粉、蜡和其他结构分子,如木质素和纤维素。常用于物种分类的高光谱波段范围为400–2,500 nm,其中包括可见光部分(VIS, 400–700 nm)、近红外部分(NIR, 700–1,000 nm)和短波红外部分(SWIR, 1,000–2,500 nm) (Adam et al, 2010)。在绿叶中,光合色素(叶绿素 $a$ 和叶绿素 $b$ )和辅助色素在可见光波段范围内表现出较高的吸收率;水分则在近红外较窄波段表现出吸收特征(Rivard et al, 2008);在短红外波段内,具有高信噪比的高光谱传感器可以探测到木质素、纤维素、蛋白质等吸收特征信息(Clark & Roberts, 2012)。除化学组成外,影响光谱的因素还包括植物组织内部和表面的结构,这些会影响光子的散射和传输。植物的独特生化和结构特性可以转化为物种水平的光谱特性,而高光谱传感器可以探测到这些光谱特异性(Adam et al, 2010)。目前已有越来越多的证据表明,不同植物物种所具有的独特光谱特征能被高光谱传感器所探测(Asner et al, 2009)。图3展示了4个不同物种(包含5个不同个体)的光谱特征曲线,从中可以清晰地看到,这些物种的光谱具有明显差异,同一物种不同个体间也存在光谱差异,这虽然向基于高光谱的物种分类提出了挑战,但也为种间与种内的物种多样性监测提供了丰富的数据基础。

## 2 无人机航拍与空间定位

生物多样性监测不仅需要收集物种的光谱信息,还需要知道具体有哪些物种,并了解这些物种的时空分布。这些时空信息需要自动高效的数据收集手段作为支撑。近些年来,无人机近地面遥感技

术不断发展完善(无人机近地面遥感系统工作示意图见附录1),具有系统性、即时性、非破坏性的遥感技术可实现长期标准化地重复对地观测,为多样性监测提供了及时并且相对准确的信息(Adam et al, 2010; 唐志尧等, 2018)。相较于传统的实地样方调查,利用无人机成像平台进行冠层植物多样性监测可以节省大量的人力物力;与传统卫星与有人机遥感手段相比,无人机近地面遥感平台具有高时效/高机动性、高时空分辨率和低费用等优势(胡健波和张健, 2018),能够获得更高质量的野外观测数据。因此,无人机遥感是一种高性价比的工具,使得生态学研究能够以鸟瞰的视角获取森林冠层的数据。

随着我国北斗导航网络的建成和千寻位置服务的普及,无人机的空间定位能力有了极大的提升。在手机移动网络信号较好的区域,无人机可以实现厘米级的实时空间定位。我们不仅可以使无人机定期拍摄冠层影像,而且可以拍摄同一位置同一角度的不同时期影像,从而大大简化了后期冠层多样性监测影像的比较分析流程。在无手机信号的偏远山区,同样可以通过后差分技术获得厘米级的空间位置信息。此外,目前无人机飞控系统已经能够实现全程自主飞行(兼容手动飞行)、多元化空间数据获取、精准地形变高飞行等功能。国内无人机技术已处于世界顶尖行列,已有平台开发出多种机型的无人机,能搭载如激光雷达、一般可见光、多光谱、高光谱在内的多款相机,以及最近开发的无人机自动起降平台,能满足生态学家对于研究区域多源、多时相的监测需求(<https://enterprise.dji.com/cn/surveying/natural-resource-management?site=enterprise&from=nav>);某些具有测绘级别的无人机还可实现对研究区域的精准定位,显著提升了图像元数据的绝对精度(<http://www.feimarobotics.com/zhcn/industryAppDetail?newsID=11>)。

然而,利用无人机收集高光谱数据需要考虑光照、风速等天气因素;在实际飞行过程中,为了覆盖大片区域,一般需要设定多条飞行路线,这些路线会受到采集时间、太阳角度、天气条件和潜在的不同植物物候状态的影响(Fricke et al, 2019),所以在飞行之前需要进行一定量的前期准备工作,如无人机飞行航线预设、反射率设置,飞行安全保障等,以保证高光谱影像的质量。相对于RGB影像,高光谱影像具有丰富的光谱信息,对太阳高度角等外界

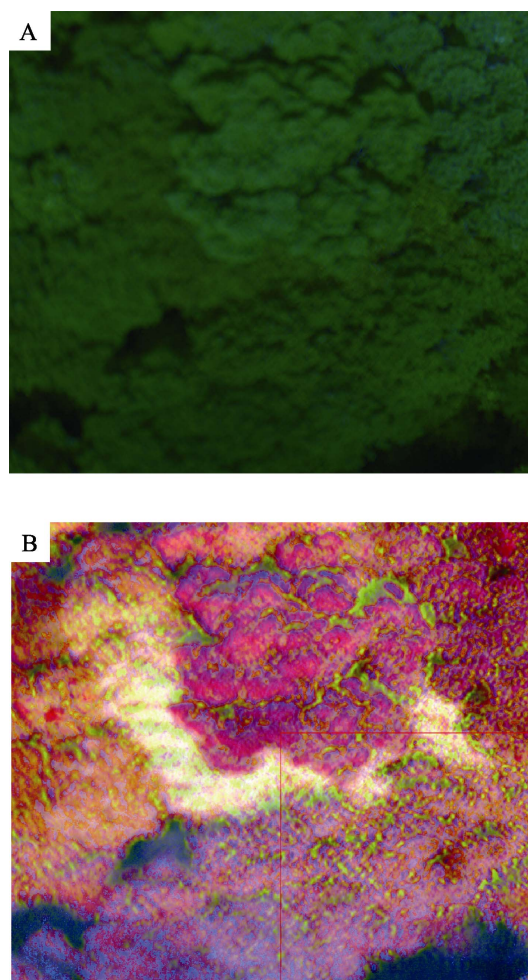


图2 冠层RGB影像与主成分分析(PCA)处理后的冠层高光谱影像对比图。(A)冠层RGB影像,各树种冠层呈现相近的绿色;(B)通过PCA处理后的前三轴的冠层高光谱影像,不同树种的林冠呈现不一样的颜色,这意味着高光谱影像具备充分的潜力,能够反映出不同树种之间的细微差异。

Fig. 2 Comparison of canopy RGB image and canopy hyperspectral image processed by principal component analysis (PCA). (A) The canopy RGB image shows that the canopy of each tree species is similar in green; (B) Through PCA processing of the first three axes of the canopy hyperspectral image, the canopy hyperspectral image of different tree species shows different colors, which means that the hyperspectral images have full potential to reflect the subtle differences between different tree species.

环境因素很敏感,所以在飞行过程中也需要不断采集白帧与暗背景以便于后续校准。对于不同类型的高光谱相机收集到的数据,处理方法有所不同。对于内置推扫式高光谱相机,图像拍摄结束后,相片需要依次进行镜头校正、反射率校正、大气校正等。镜头校正主要用以纠正高光谱镜头成像的畸变;反射率校正用来校正当前光照条件下物体的真实反射率;大气校正用于消除水汽等大气因素对于物

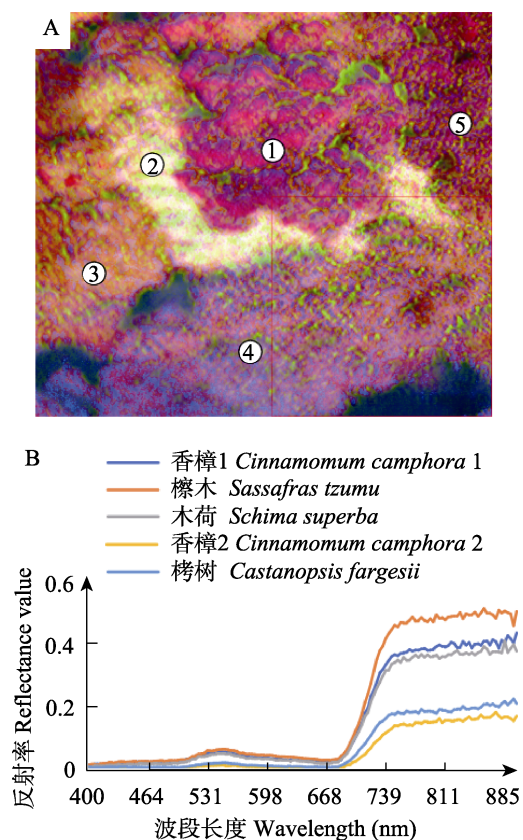


图3 个体的林冠层光谱特征曲线。(A)主成分分析(PCA)处理后的冠层高光谱影像,其中数字①-⑤分别代表不同的个体。(B)5个林冠个体的光谱反射曲线。不同的植物因其化学性质和结构的不同,表现出不同的光谱反射曲线,这是基于光谱物种分类的基础。

Fig. 3 Individual canopy spectral characteristic curve. (A) In the hyperspectral images of forest canopy processed by principal component analysis (PCA), the numbers ①-⑤ represent different individuals; (B) Spectral reflectance curves of five canopy individuals. Different plants show different spectral reflectance curves because of their different chemical properties and structures, which is the basis of spectral species classification.

体反射的影响<sup>①</sup>。相片校正结束后,需要将数据集导入专业的拼接软件进行图像拼接。一般的拼接软件利用经纬度信息及重投影(reprojection)算法细化高光谱相机参数,从而实现影像拼接(黄宇等,2019)。但这种处理方式忽略了高光谱内丰富的光谱信息。如果定位不够精准,就会产生偏差;当然也存在一些商用软件可以利用高光谱的光谱特性辅助拼接,但目前仍处于不断发展过程中,软件的功能与稳定性逐步提升。对于画幅式高光谱相机,所

① 陆嘉辉 (2020) 基于林冠高光谱影像的树种分类研究. 硕士学位论文, 华东师范大学, 上海.

得的高光谱影像不需要经过镜头校正, 一般会在采集高光谱影像的同时采集分辨率更高的灰度图像, 先将两者融合, 再与校正后的灰度图像进行影像配准, 得到校正融合影像, 通过影像镶嵌、拼接、感兴趣区域提取、平滑等步骤得到最终影像(秦占飞等, 2016)。而对于随飞行外置推扫式高光谱相机而言, 除了之前的镜头校正、反射率校正和大气校正外, 还需要利用二项反射分布函数 (bidirectional reflection distribution function, BRDF) 进行正射归一化校正, 采集的图像并不需要拼接, 而是直接利用航带进行分析(英文等, 2017)。当前无人机图像以及多源数据处理技术日益强大, 一站式行业软件(常用的一站式行业航测图像分析软件见附录2)的进步, 使得后期图像拼接、数据处理有了基本保障, 从而使生态学家们能将更多精力投入到数据分析层面。

高光谱影像因无人机的优势在时间和空间分辨率上得到了很大的提升; 高精度定位技术的发展使得高光谱影像精度有了很大改善。无人机航拍与空间定位技术的快速发展, 使高光谱相机有了更广泛的应用平台。在完成初始航线规划和首次监测后, 后期的定期定点冠层多样性监测仅需要将搭载高光谱相机的无人机放在室外, 其他过程都可以通过一站式软件自动化完成。因此, 高光谱相机与无人机的结合, 使森林冠层多样性监测的时空尺度进入一个全新的阶段<sup>①</sup>。

### 3 基于冠层影像的多样性信息提取

高光谱影像在具有丰富光谱信息与空间信息的同时, 也面临着数据量大、数据维度高与数据结构非线性的挑战。高光谱影像的每个像素都包含了数以百计的连续窄带光谱信息, 相邻波段的光谱高度相关, 因而收集到的高光谱往往包含大量冗余信息, 这极大地增加了数据处理的复杂性。不仅如此, 高光谱影像的大量波段数目会大幅度增加高光谱数据的维度, 导致用于参数训练所需的样本数也急剧增加。而在实际数据收集过程中, 样本量往往无法满足需求, 过少的样本量无法保证参数的精度, 使得分类结果不理想。在成像过程中, 太阳发出的电磁波经过折射、散射、吸收等作用后, 部分到达目标区域并和周围地物进行交互作用, 被反射后的

部分电磁波再次经过大气到达传感器, 这些复杂的成像过程也导致了高光谱数据的复杂性<sup>②</sup>。这意味着高光谱影像面临着数据量急剧增加、计算量增大、信息冗余和非线性程度高等挑战, 这就对数据处理方法提出了更高的要求。

近年来我们共同目睹了深度学习给植物分类带来的巨大进步与便利。人们可以通过手机app(如花伴侣、形色等)拍照识别身边的花草植物。这些app的后台都有强大的深度学习模型作为支撑。冠层物种多样性监测也可以采用深度学习模型从冠层高光谱影像中提取物种信息。深度学习模型类似于我们熟悉的简单线性回归模型。这两类模型都需要给定初始的模型结构, 其中包含待求解的未知参数; 这些未知参数需要通过自变量和因变量相关的观测数据来估计; 参数估计方法也都是基于目标函数的梯度下降法。但它们存在几点重要的区别: 第一, 线性回归模型结构简单, 参数少( $\leq 30$ 个), 仅能建立自变量和因变量间的线性关系(Crawley, 2012); 第二, 深度学习模型结构复杂, 往往包含多个隐藏层和上千万个参数; 第三, 模型中包含许多非线性单元, 能建立变量间复杂的非线性关系(Ghamisi et al, 2018)。复杂的结构、海量的参数和非线性单元的联合赋予深度学习模型极强的表达力, 因此它特别适合描述人类感觉上简单但又无法通过线性函数关系描述的变量联系。例如, 植物物种间存在许多差异, 这些差异可以通过人眼和深度学习模型辨认, 但它们很难通过人工定义的函数来表示。

深度学习模型中还有专门模拟生物处理图像信息的网络结构, 例如卷积神经网络模型(convolutional neural network, CNN), 它非常适合从影像中提取重要的特征信息, 相关实例可见下文5.2节。卷积神经网络通过多层网络架构提取特征, 旨在模拟从视网膜到大脑皮层的传导过程, 这些深层结构在图像分类和目标检测方面有巨大潜力(Chen et al, 2016)。如图4所示, 一个完整的卷积神经网络主要包括输入层、隐藏层和输出层。其中输入层一般用于接收固定大小的影像; 输出层一般是分类目标的概率输出; 中间的隐藏层包含卷积层、池化层和全连接层。其中卷积层主要用于表示图像中各种复杂的特征; 池化层一般紧随卷积层, 主要

<sup>①</sup> 涂晔昕 (2017) 基于近地高光谱遥感数据的茶树分类和生化参数反演. 硕士学位论文, 武汉大学, 武汉.

<sup>②</sup> 林洲汉 (2014) 基于自动编码器的高光谱图像特征提取及分类方法研究. 硕士学位论文, 哈尔滨工业大学, 哈尔滨.

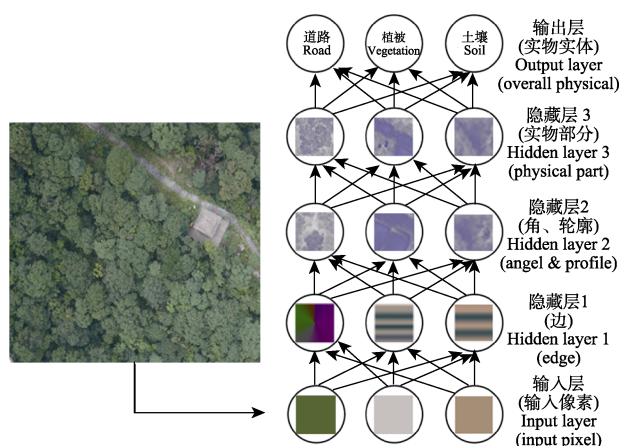


图4 基于深度学习网络的分类模型。模型中包括输入层、隐藏层和输出层,隐藏层用于提取图像特征,层数越高,隐藏层提取的特征越高级。

Fig. 4 Classification model based on deep learning network. The model includes input layer, hidden layer and output layer. Hidden layer is used to extract image features. The higher the number of layers is, the higher the features can be extracted by hidden layer.

用于从各种复杂特征中提取主要特征;全连接层则当作分类器,将传递到网络后端的重要特征与分类目标紧密联系起来。具体的有关深度学习模型及在生态学中的应用的相关介绍可参考Waldchen和Mäder (2018)、Christin等(2019, 2021)等。

## 4 研究现状

我们在Web of Science中分别输入“hyperspect\*”“deep learning”“UAV”或“unmanned aerial vehicle”,并限定搜索类别为“ecology”,分别对2000年以来生态学研究领域使用高光谱、深度学习以及无人机的文献进行检索,得到的结果如图5所示。从图中我们可以看出,近些年来该领域的文献数量整体呈上升趋势,特别是2015年及以后发表的文献数量大幅增加,说明高光谱、无人机以及深度学习的研究越来越受到生态学家的重视。下面我们将从不研究尺度分别对高光谱、无人机以及深度学习应用于生物多样性的研究现状展开介绍。

### 4.1 基于冠层光谱多样性的物种多样性调查

由于生化特性与结构不同,林冠层不同物种间存在可测量的光谱差异,所以光谱的多样性在某种程度上可以直接反映物种多样性。有研究证明,利用高光谱特定波段计算出的植被指数与植物多样性之间存在显著相关性(Fairbanks & McGwire,

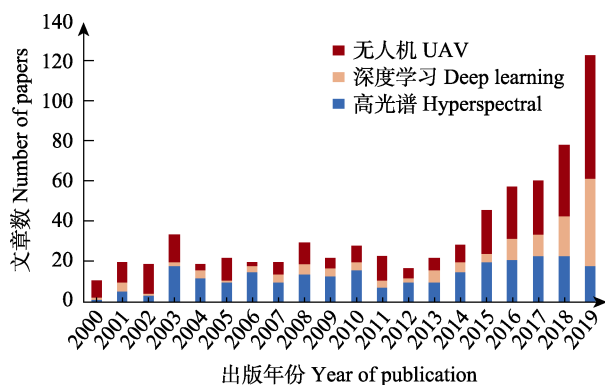


图5 2000–2019年间生态学领域中分别使用无人机(UAV)、深度学习、高光谱进行研究的文章统计结果

Fig. 5 From 2000 to 2019, the statistical results of articles in the field of ecology using unmanned aerial vehicle (UAV), deep learning and hyperspectral, respectively

2004; Cayuela et al, 2006), 如归一化植被指数(normalized difference vegetation index, NDVI)、增强植被指数(enhanced vegetation index, EVI)等,可以解释区域内物种丰富度或多样性的变化。高光谱以上百个连续且细分的光谱波段对目标区域同时成像,光谱分辨率非常高(Nagendra, 2001),这就为大尺度生物多样性监测提供了更为直接、简便的方式(Oindo & Skidmore, 2002; Turner et al, 2003)。

无人机和卫星是目前大面积高光谱数据采集最主要的两个平台。近年来,有许多研究应用星载或机载高光谱进行区域尺度的物种多样性的研究,并已取得重要进展。Kalacska等(2007)根据不同植物叶片的光谱特征不同,并结合物候变化,利用高光谱卫星图像研究了热带森林的结构与植物区系多样性;根据不同树种的光谱异质性, Kayet等(2020)利用星载高光谱遥感对Sarandé地区的矿区森林进行了基于Shannon多样性指数的多样性评估,实现了对矿区森林的有效监测与管理。与卫星遥感相比,无人机作为近地面遥感平台,具有小型化、数据收集周期短以及空间分辨率高等优势,能获得更高质量的高光谱影像。随着无人机机载技术的不断发展,越来越多的生态学家更倾向于利用无人机来进行生物多样性研究。例如在生物多样性监测和物种分类领域, Vaglio Laurin等(2013)利用不同植物间的光谱异质性,通过机载高光谱测绘了塞拉利昂国家公园内林区冠层树种的 $\alpha$ 多样性;董文雪<sup>①</sup>基于不同植

① 董文雪 (2018) 基于机载激光雷达及高光谱数据的亚热带森林乔木物种多样性遥感监测研究。硕士学位论文,中国科学院遥感与数字地球研究所,北京。

物间的结构与光谱特征的差异,利用高光谱数据提取筛选植被指数,在神农架国家级自然保护区开展了亚热带森林乔木物种多样性监测,实现了森林乔木物种多样性的区域成图。一些学者还通过无人机高光谱遥感进行了多样性格局及其驱动力的研究,如Bongalov等(2019)在马来西亚热带雨林中利用机载高光谱数据成功估算了该区域的 $\beta$ 多样性指数,证明了高光谱遥感可用于 $\beta$ 多样性测算。在群落构建理论的研究中,无人机高光谱遥感还能从多样性的各个维度(如功能、谱系等)助力群落构建过程的理解,如Asner等(2015)结合机载高光谱和激光雷达技术,评估了安第斯山79个样地的冠层叶片的生化特征,并将研究扩展到整个秘鲁的热带雨林中,测量了不同冠层树种的叶片氮、磷含量等7个功能属性,获得了该区域的功能多样性指数,并绘制了大区域尺度的森林冠层功能特征图(Asner et al, 2016, 2017)。此外,在生物多样性保护领域,由于外来物种的光谱曲线一般与本地物种有所差别,高光谱遥感可以准确地探测到外来入侵种,并预测其分布区以及对当地物种多样性的影响(Underwood et al, 2003)。Asner和Vitousek (2005)根据固氮植物叶片氮含量较高这一特征,利用机载可见/红外高光谱成像仪AVIRIS监测了夏威夷火山国家公园中入侵种火杨梅(*Myrica faya*)的入侵现状。以上案例表明,光谱多样性是衡量植物生物多样性的一个新兴维度,它整合了物种内部和物种之间的性状变异,即使在缺乏分类、功能、系统发育或丰度信息的条件下,也可开展高时空分辨率的调查与监测。

#### 4.2 基于物种自动识别的物种多样性调查

除了直接使用光谱多样性反映物种多样性,也有一部分生态学家尝试使用机器学习算法处理高光谱数据,得到更精准的物种分类信息,以进一步开展物种多样性定量化研究。与区域尺度的光谱多样性研究相比,鉴别出区域内每个物种的空间分布信息对生态学研究的意义更大,但这也对研究技术提出了更高的要求。首先要解决的问题是如何获得物种的类别信息。在过去的10年中,各种机器学习算法在树种分类的应用上取得了显著进展(Fricker et al, 2019),常见的分类算法如支持向量机(support vector machine, SVM)、随机森林(random forest, RF)等,已应用于(亚)热带干湿森林(Shen & Cao, 2017),温带、寒带森林(Dalponte et al, 2014, 2019; Ballanti

et al, 2016),人工种植林、农业林(Ghosh et al, 2014; Dalponte et al, 2015; Graves et al, 2016)和城市森林(Pu, 2009; Zhang & Qiu, 2012)等生态系统中。在处理高光谱数据时,上述这些传统的分类算法尽管取得了一定的成果,但由于仅提取低级特征并且过分依赖人工选取的特征等原因,分类精度还有待提高(奚雪峰和周国栋, 2016)。

近年来,随着计算机技术的不断成熟及机器学习领域的不断发展,深度学习可以有效弥补传统分类算法的不足,在高光谱影像处理领域中表现出色。研究发现,利用深度学习网络提取的判别特征可以明显提高对高光谱影像的物种分类性能(Signoroni et al, 2019)。Hu等(2015)提出了基于光谱数据的深度学习模型,将其应用于3个公开的数据集上,分类表现均优于传统的方法,最终分类准确率超过了90%; Xi等(2019)在中国长白山对7个树种进行了基于高光谱影像的物种分类,结果表明利用卷积神经网络搭建的分类模型精度(85.04%)要显著大于利用随机森林搭建的树种分类模型(80.16%)。以上案例说明深度学习是进行高光谱树种分类的有效方法。为了更直观地展示深度学习在物种分类领域的优势,我们收集了近15年来利用高光谱遥感对植物进行物种识别的66个案例。使用Wilcoxon符号秩检验对图6所示4组数据进行统计检验,得到 $P = 0.01429$ 。结果显示,在不同的待分类物种数量下,深度学习的分类精度均显著高于非深度学习(图6)。

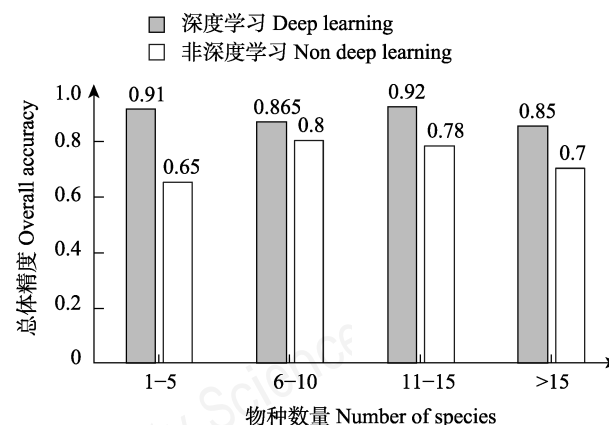


图6 深度学习与非深度学习算法在高光谱树种分类中的表现。通过统计检验结果可看出,深度学习算法在物种分类中有明显优势。

Fig. 6 The performance of deep learning and non deep learning algorithms in hyperspectral tree species classification. The statistical test results show that the deep learning algorithm has obvious advantages in species classification.

越来越多的研究表明, 随着深度学习技术的不断完善与成熟, 基于深度学习的分类模型在不同森林类型的树种分类任务中都有着良好的表现。在挪威的亚寒带针叶林中, Trier等(2018)利用卷积神经网络对云杉(*Spruce*)、松树(*Pinus*)、桦树(*Birch*) 3个树种进行了基于高光谱像素的分类, 准确度达到87%; 在北美西部的温带混合针叶林中, Fricker等(2019)使用卷积神经网络和机载高光谱, 对白冷杉(*Abies concolor*)、北美翠柏(*Calocedrus decurrens*)、美国黑松(*Pinus contorta*)在内的7个物种进行了识别, 准确率达到87%; 在波兰东南部的温带阔叶林中, Raczko和Zagajewski (2018)在国家公园内对桤木(*Alnus cremastogyne*)、落叶松(*Larix gmelinii*)等6种温带阔叶林树种进行了基于高光谱和深度学习的树种分类, 分类精度达到87%; 在亚热带地区, 陆嘉辉<sup>①</sup>研究发现, 利用光谱和纹理信息的树种分类模型精度优于仅用单一信息的模型, 并且将高光谱应用于162个上海亚热带树种分类任务时, 深度学习模型总体分类精度超过80%。这些案例说明, 通过高光谱遥感和深度学习这两种新兴技术的结合, 冠层树种的分类调查有望变得更加简便、高效, 这将极大地拓展生物多样性调查的广度与深度。

## 5 发展方向

高光谱影像具有丰富的光谱信息与空间信息, 使植物物种识别精度从原始数据上得到了很大程度的提升; 无人机与高光谱相机结合大大降低了数据获取的难度与成本; 将深度学习方法应用于高光谱影像处理, 能够有效提取高光谱影像中包含的物种多样性信息, 加速森林冠层多样性监测研究向自动化、大范围的全新阶段迈进。但由于物种高光谱数据样本量不足、常见的深度学习模型未针对高光谱影像进行充分优化等问题, 该领域的发展受到了限制。在之后的研究中, 如何构建高光谱物种数据库, 如何结合高光谱数据的特征优化物种自动识别算法, 是无人机高光谱冠层多样性监测所面临的主要挑战。

### 5.1 构建高光谱物种数据库

深度学习为冠层植物分类提供了一套强大而客观的工具, 具有巨大的潜力。但是深度学习模型

需要大量的训练数据, 因此建立冠层物种光谱特征库是当前基于冠层高光谱影像进行物种多样性监测的迫切需求, 直接影响到无人机高光谱遥感在群落及生态系统尺度中的应用。

然而, 目前公开的高光谱数据库较少, 且仅包含少量的物种数, 这极大地限制了深度学习在高光谱影像上的应用。在研究中应用较多的是由机载可见/红外成像光谱仪(AVIRIS)传感器在一片印第安农业松林试验场收集得到的数据集Indian Pines, 它含有695个训练集样本(像素)与9,671个测试集样本(像素), 仅包含各类农作物与不同类型的耕地信息。另一个常用的数据集是位于意大利的帕维亚城的Pavia Centre and University, 该数据集通过反射光学光谱成像系统机载仪器捕获, 由不同的类别组成, 包括树木、沥青、砾石、金属片、砖块、草地和土壤。这个数据集包括3,921个训练集样本(像素)与40,002个测试集样本(像素)。第三个应用较多的数据集为grss\_dfc\_2013, 于2012年6月由小型航空光谱成像仪(compact airborne spectrographic imager, CASI)在美国德克萨斯州休斯顿大学校园及其邻近城市地区捕获, 包括2,832个训练集样本(像素)与12,197个测试集样本(像素), 空间分辨率为2.5 m。该数据集由0.38–1.05 nm范围的144个光谱波段组成, 包括草地、树木、土壤、水、住宅、商业地区、公路等15个类别(Ghamisi et al, 2018)。此外, 美国国家生态观测站网络(United States National Ecological Observatory Network, NEON)还从2013年开始记录光谱影像, 每年连续观测, 站点覆盖全美区域, 覆盖范围广、持续时间长, 其中的高光谱分辨率为1 m (<https://data.neonscience.org/data-products/explore>)。但NEON站点只提供了原始的高光谱数据, 还未形成一个大量的含完整物种标记信息的高光谱数据集(少量标记的数据集可见<https://zenodo.org/record/3934932#.YDXiIlegzY2x>)。

但是目前现有的高光谱数据集对森林冠层多样性研究的适用性低。例如Indian Pines可用于植物物种识别研究的样本量较少、空间分辨率较低且针对性不强。而且不同的物种分类研究结果也因使用不同高光谱数据等原因, 难以进行比较和归纳(Thenkabail et al, 2018)。此外, 植被的生长发育具有物候特性, 其光谱信息会随季节的变化而改变(杨超等, 2018)。因生长发育阶段、土壤、降水和地形

<sup>①</sup> 陆嘉辉 (2020) 基于林冠高光谱影像的树种分类研究. 硕士学位论文, 华东师范大学, 上海。

等因素不同, 同一个物种在不同的时空尺度下其光谱也会发生变化。针对这个难题, 我们认为, 未来可以借助公众科学(citizen science)的方式让大量科学爱好者或志愿者共同参与物种信息标记, 随着信息时代的到来和互联网技术的不断发展, 公众科学在生态保护和监测等领域中的作用将越来越受到重视(张健等, 2013), 借助公众科学的力量, 可以构建大型公开且含有不同物候期植物物种的高光谱数据集, 这将能极大促进森林冠层多样性的监测与研究。

## 5.2 针对高光谱影像特征构建合理的深度学习模型

遥感技术在物种分类方面的快速发展得益于模式识别、机器学习等领域的进步, 但现阶段该领域仍处于快速发展阶段, 算法技术仍未成熟, 极大地限制了物种分类精度的提高(孔嘉鑫等, 2019)。例如, 如何充分挖掘高光谱遥感数据隐含的丰富信息, 是当前一个技术难题(张扬建等, 2017); 如何设计一个合适的卷积神经网络模型, 是机器学习和遥感领域讨论的热门话题之一(Ghamisi et al, 2018)。现有的卷积神经网络模型大多是一维或二维, 仅能提取光谱特征或提取每个像素的局部空间特征, 导致物种分类结果不佳(Chen et al, 2016)。三维卷积神经网络可以利用空间光谱联合信息来处理高光谱影像, 在一定程度上可以削弱同物异谱或者同谱异物的影响, 并且引入了空间背景信息、纹理、对象、形状等特征和知识, 可以部分解决空间同质性与异质性的问题, 提高分类精度(杜培军等, 2016)。因此, 在此基础上进一步发展和完善三维卷积神经网络模型十分必要。目前比较简单、可以广泛应用的深度学习工具还比较少, 比如可视化的流程式深度学习工具。所以, 寻找适合冠层高光谱影像的深度学习网络结构是有待解决的主要问题之一。此外, 相比于高精度的高光谱影像, 冠层反射率(canopy reflectance, CR)数据较容易获得, 而许多冠层反射率模型可以很好地描述植被的关键生化参数(如叶面积指数、叶绿素含量、水分含量等)与冠层反射率之间的物理机制(全兴文, 2017), 未来设想可以将冠层反射率模型与深度学习相结合, 通过反射率模型得到冠层光谱信息和植被关键生化参数, 进而进行树种分类。

上述的模型只是对图像中的树种进行识别分类, 但在实际的生物多样性监测与保护中, 还需要

对植物个体进行分割, 计算每个树种的个体数量。因此在基于高光谱影像的树种分类中, 个体分割也是十分重要的一个环节。为了使深度学习模型可以实现这个目标, 首先需要我们在标记时以个体为单位, 并一一标明物种名称; 其次需要通过学科交叉的方式来改进适合高分辨率高光谱影像的深度学习模型, 如生态学家贡献出高光谱数据库或者物种标记数据库, 以组织类似Kaggle竞赛的形式, 与专业研究深度学习模型的图像分析人士合作, 开发出更实用、更完善的物种分类模型。

## 5.3 多元数据融合

尽管高光谱数据有光谱分辨率高、能够识别森林物种细小的波谱差异等优势, 但相比于无人机普通RGB影像, 也存在着空间分辨率低、飞行条件要求高、采集效率低等劣势。近些年来, 随着物种分类识别研究的不断深入, 复杂物种信息的提取需要通过多元数据融合发挥出各类数据的优势。如融合RGB影像可以得到更高的空间分辨率, 更好地获取物种冠层的纹理信息; 激光点云可获得林冠内部的三维结构信息, 通过结合三维信息也可用于区分不同物种的林冠。例如, 基于传统光学数据, 光谱特征差异明显的森林类型——针叶林和阔叶林分类精度较高, 但是当森林物种类型较多时, 难以获得理想的分类结果。而在结构复杂的森林生态系统中, 激光雷达由于穿透性好, 可以深入到冠层内部获取数据, 提供森林冠层的三维结构信息。因此, 将高光谱与激光雷达技术结合, 可获得植物的光谱特征和结构特征, 实现高精度的植物分类。所以通过数据融合可以实现多源数据协同作业, 解决在复杂生境的结构参数提取、生物量估测以及植物物种识别等领域的难题。但是在多源数据融合过程中存在数据结构、精度等是否匹配的问题, 这些问题的解决既需要更好的数据融合算法, 也需要从源头着手, 不断升级无人机硬件设备, 使无人机得以搭载多种遥感仪器, 同时同地进行数据收集; 或进一步提升每一种数据的空间定位精度, 以方便不同数据的后续结合。

综上所述, 高光谱影像具有丰富的光谱信息与空间信息, 无人机航拍与空间定位技术的快速发展使高光谱遥感越来越广泛地应用于生态学研究。将无人机高光谱遥感数据与能自动提取特征的卷

积神经网络相结合, 在森林冠层多样性研究领域有着巨大的潜力。未来还需要在高光谱数据库、模型结构、数据融合等方面进行进一步的研究, 以实现大尺度、自动化、高精度的树种分类。这些技术在降低野外监测的人力和物力成本的同时, 可为复杂的尺度推绎和大尺度生物多样性的估算提供数据支持, 并为种群分布与动态监测、种间相互作用等方面的研究提供真实可靠的观测数据, 最终为生物多样性管理和保护等领域提供有力支撑。

**致谢:** 在本次研究过程中, 特别感谢华东师范大学公共创新服务平台的仪器支持, 十分感谢对这篇文章提供宝贵意见的各位专家!

## ORCID

沈国春  <https://orcid.org/0000-0001-9853-6062>

## 参考文献

- Adam E, Mutanga O, Rugege D (2010) Multispectral and hyperspectral remote sensing for identification and mapping of wetland vegetation: A review. *Wetlands Ecology and Management*, 18, 281–296.
- Anderson-Teixeira KJ, Davies SJ, Bennett AC, Gonzalez-Akre EB, Muller-Landau HC, Wright SJ, Salim KA, Almeyda AM, Alfonso A, Baltzer JL, Basset Y, Bourg NA, Broadbent EN, Brockelman WY, Bunyavejchewin S, Burslem DFRP, Butt N, Cao M, Cardenas D, Chuyong GB, Clay K, Cordell S, Dattaraja HS, Deng XB, Detto M, Du XJ, Duque A, Erikson DL, Ewango CEN, Fischer GA, Fletcher C, Foster RB, Giardina CP, Gilbert GS, Gunatilleke N, Gunatilleke S, Hao ZQ, Hargrove WW, Hart TB, Hau BCH, He FL, Hoffman FM, Howe RW, Hubbell SP, Inman-Narahari FM, Jansen PA, Jiang MX, Johnson DJ, Kanzaki M, Kassim AR, Kenfack D, Kibet S, Kinnaird MF, Korte L, Kral K, Kumar J, Larson AJ, Li YD, Li XK, Liu SR, Lum SKY, Lutz JA, Ma KP, Maddalena DM, Makana JR, Malhi Y, Marthews T, Mat Serudin R, McMahon SM, McShea WJ, Memiaghe HR, Mi XC, Mizuno T, Morecroft M, Myers JA, Novotny V, de Oliveira AA, Ong PS, Orwig DA, Ostertag R, den Ouden J, Parker GG, Phillips RP, Sack L, Sainge MN, Sang WG, Sri-Ngernyuan K, Sukumar R, Sun IF, Sungpalee W, Suresh HS, Tan S, Thomas SC, Thomas DW, Thompson J, Turner BL, Uriarte M, Valencia R, Vallejo MI, Vicentini A, Vrška T, Wang XH, Wang XG, Weiblen G, Wolf A, Xu H, Yap S, Zimmerman J (2015) CTFIS-ForestGEO: A worldwide network monitoring forests in an era of global change. *Global Change Biology*, 21, 528–549.
- Asner GP, Vitousek PM (2005) Remote analysis of biological

- invasion and biogeochemical change. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 102, 4383–4386.
- Asner GP, Martin RE, Ford AJ, Metcalfe DJ, Liddell MJ (2009) Leaf chemical and spectral diversity in Australian tropical forests. *Ecological Applications*, 19, 236–253.
- Asner GP, Martin RE, Anderson CB, Knapp DE (2015) Quantifying forest canopy traits: Imaging spectroscopy versus field survey. *Remote Sensing of Environment*, 158, 15–27.
- Asner GP, Knapp DE, Anderson CB, Martin RE, Vaughn N (2016) Large-scale climatic and geophysical controls on the leaf economics spectrum. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 113, E4043–E4051.
- Asner GP, Martin RE, Knapp DE, Tupayachi R, Anderson CB, Sinca F, Vaughn NR, Llactayo W (2017) Airborne laser-guided imaging spectroscopy to map forest trait diversity and guide conservation. *Science*, 355, 385–389.
- Ballanti L, Blesius L, Hines E, Kruse B (2016) Tree species classification using hyperspectral imagery: A comparison of two classifiers. *Remote Sensing*, 8, 445.
- Bongalov B, Burslem DFRP, Jucker T, Thompson SED, Rosindell J, Swinfield T, Nilus R, Clewley D, Phillips OL, Coomes DA (2019) Reconciling the contribution of environmental and stochastic structuring of tropical forest diversity through the lens of imaging spectroscopy. *Ecology Letters*, 22, 1608–1619.
- Cayuela L, Benayas JMR, Justel A, Salas-Rey J (2006) Modelling tree diversity in a highly fragmented tropical montane landscape. *Global Ecology and Biogeography*, 15, 602–613.
- Chen YS, Jiang HL, Li CY, Jia XP, Ghamisi P (2016) Deep feature extraction and classification of hyperspectral images based on convolutional neural networks. *IEEE Transactions on Geoscience and Remote Sensing*, 54, 6232–6251.
- Chesson P, Donahue MJ, Melbourne B, Sears ALW (2005) Scale Transition Theory for Understanding Mechanisms in Metacommunities. University of Chicago Press, Chicago.
- Christin S, Hervet É, Lecomte N (2019) Applications for deep learning in ecology. *Methods in Ecology and Evolution*, 10, 1632–1644.
- Christin S, Hervet É, Lecomte N (2021) Going further with model verification and deep learning. *Methods in Ecology and Evolution*, 12, 130–134.
- Clark ML, Roberts DA (2012) Species-level differences in hyperspectral metrics among tropical rainforest trees as determined by a tree-based classifier. *Remote Sensing*, 4, 1820–1855.
- Crawley MJ (2012) *The R Book*, 2nd edn. Wiley, New Jersey.
- Dalponete M, Ørka HO, Ene LT, Gobakken T, Næsset E (2014) Tree crown delineation and tree species classification in boreal forests using hyperspectral and ALS data. *Remote Sensing of Environment*, 140, 306–317.
- Dalponete M, Ene LT, Marconcini M, Gobakken T, Næsset E

- (2015) Semi-supervised SVM for individual tree crown species classification. *ISPRS Journal of Photogrammetry and Remote Sensing*, 110, 77–87.
- Dalponte M, Frizzera L, Gianelle D (2019) Individual tree crown delineation and tree species classification with hyperspectral and LiDAR data. *PeerJ*, 6, e6227.
- Du PJ, Xia JS, Xue ZH, Tan K, Su HJ, Bao R (2016) Review of hyperspectral remote sensing image classification. *Journal of Remote Sensing*, 20, 236–256. (in Chinese with English abstract) [杜培军, 夏俊士, 薛朝辉, 谭琨, 苏红军, 鲍蕊 (2016) 高光谱遥感影像分类研究进展. *遥感学报*, 20, 236–256.]
- Duro DC, Coops NC, Wulder MA, Han T (2007) Development of a large area biodiversity monitoring system driven by remote sensing. *Progress in Physical Geography: Earth and Environment*, 31, 235–260.
- Fairbanks DHK, McGwire KC (2004) Patterns of floristic richness in vegetation communities of California: Regional scale analysis with multi-temporal NDVI. *Global Ecology and Biogeography*, 13, 221–235.
- Fricke GA, Ventura JD, Wolf JA, North MP, Davis FW, Franklin J (2019) A convolutional neural network classifier identifies tree species in mixed-conifer forest from hyperspectral imagery. *Remote Sensing*, 11, 2326.
- Ghamisi P, Maggiori E, Li ST, Souza R, Tarabla Y, Moser G, De Giorgi A, Fang LY, Chen YS, Chi MM, Serpico SB, Benediktsson JA (2018) New frontiers in spectral-spatial hyperspectral image classification: The latest advances based on mathematical morphology, Markov random fields, segmentation, sparse representation, and deep learning. *IEEE Geoscience and Remote Sensing Magazine*, 6(3), 10–43.
- Ghosh A, Fassnacht FE, Joshi PK, Koch B (2014) A framework for mapping tree species combining hyperspectral and LiDAR data: Role of selected classifiers and sensor across three spatial scales. *International Journal of Applied Earth Observation and Geoinformation*, 26, 49–63.
- Graves SJ, Asner GP, Martin RE, Anderson CB, Colgan MS, Kalantari L, Bohlman SA (2016) Tree species abundance predictions in a tropical agricultural landscape with a supervised classification model and imbalanced data. *Remote Sensing*, 8, 161.
- Guo QH, Wu FF, Hu TY, Chen LH, Liu J, Zhao XQ, Gao S, Pang SJ (2016) Perspectives and prospects of unmanned aerial vehicle in remote sensing monitoring of biodiversity. *Biodiversity Science*, 24, 1267–1278. (in Chinese with English abstract) [郭庆华, 吴芳芳, 胡天宇, 陈琳海, 刘瑾, 赵晓倩, 高上, 庞树鑫 (2016) 无人机在生物多样性遥感监测中的应用现状与展望. *生物多样性*, 24, 1267–1278.]
- Hu JB, Zhang J (2018) Unmanned aerial vehicle remote sensing in ecology: Advances and prospects. *Acta Ecologica Sinica*, 38, 20–30. (in Chinese with English abstract) [胡健波, 张健 (2018) 无人机遥感在生态学中的应用进展. *生态学报*, 38, 20–30.]
- Hu W, Huang YY, Wei L, Zhang F, Li HC (2015) Deep convolutional neural networks for hyperspectral image classification. *Journal of Sensors*, 2015(2), 1–12.
- Huang Y, Chen XH, Liu YL, Sun M, Su QC, Li YD (2019) UAV hyperspectral built-in push-scan image fast splicing method. *Journal of Geomatics*, 44(5), 24–28. (in Chinese with English abstract) [黄宇, 陈兴海, 刘业林, 孙梅, 苏秋城, 李艳大 (2019) 基于无人机高光谱影像的引黄灌区水稻叶片全氮含量估测. *测绘地理信息*, 44(5), 24–28.]
- Jia W, Pang Y, Ju HB, Li ZY (2018) A BRDF normalization correction method for airborne push broom hyperspectral images in forest areas: China, CN201711429219.3. (in Chinese) [荚文, 庞勇, 鞠洪波, 李增元 (2018) 林区机载推扫式高光谱影像的BRDF归一化校正方法: 中国, CN201711429219.3.]
- Kalacska M, Sanchez-Azofeifa GA, Rivard B, Caelli T, White HP, Calvo-Alvarado JC (2007) Ecological fingerprinting of ecosystem succession: Estimating secondary tropical dry forest structure and diversity using imaging spectroscopy. *Remote Sensing of Environment*, 108, 82–96.
- Kayet N, Pathak K, Chakrabarty A, Kumar S, Singh CP, Chowdary VM (2020) Assessment of mining activities on tree species and diversity in hilltop mining areas using Hyperion and Landsat data. *Environmental Science and Pollution Research*, 27, 42750–42766.
- Kerr JT, Ostrovsky M (2003) From space to species: Ecological applications for remote sensing. *Trends in Ecology and Evolution*, 18, 299–305.
- Kong JX, Zhang ZC, Zhang J (2019) Classification and identification of plant species based on multi-source remote sensing data: Research progress and prospect. *Biodiversity Science*, 27, 796–812. (in Chinese with English abstract) [孔嘉鑫, 张昭臣, 张健 (2019) 基于多源遥感数据的植物物种分类与识别: 研究进展与展望. *生物多样性*, 27, 796–812.]
- Luoto M, Virkkala R, Heikkinen RK, Rainio K (2004) Predicting bird species richness using remote sensing in boreal agricultural-forest mosaics. *Ecological Applications*, 14, 1946–1962.
- Nagendra H (2001) Using remote sensing to assess biodiversity. *International Journal of Remote Sensing*, 22, 2377–2400.
- Oindo BO, Skidmore AK (2002) Interannual variability of NDVI and species richness in Kenya. *International Journal of Remote Sensing*, 23, 285–298.
- Pu RL (2009) Broadleaf species recognition with *in situ* hyperspectral data. *International Journal of Remote Sensing*, 30, 2759–2779.
- Qin ZF, Chang QR, Xie BN, Shen J (2016) Rice leaf nitrogen content estimation based on hyperspectral imagery of UAV

- in Yellow River diversion irrigation district. *Transactions of the Chinese Society of Agricultural Engineering*, 32(23), 77–85. (in Chinese with English abstract) [秦占飞, 常庆瑞, 谢宝妮, 申健 (2016) 基于无人机高光谱影像的引黄灌区水稻叶片全氮含量估测. *农业工程学报*, 32(23), 77–85.]
- Quan XW (2017) Research on weak sensitive parameters retrieval using vegetation canopy reflectance model. PhD dissertation, University of Electronic Science and Technology of China, Chengdu. (in Chinese with English abstract) [全兴文 (2017) 植被冠层反射率模型弱敏感参数遥感反演方法. 博士学位论文, 电子科技大学, 成都.]
- Raczko E, Zagajewski B (2018) Tree species classification of the UNESCO Man and the Biosphere Karkonoski National Park (Poland) using artificial neural networks and APEX hyperspectral images. *Remote Sensing*, 10, 1111.
- Rivard B, Sanchez-Azofeifa GA, Foley S, Calvo-Alvarado J (2008) Species classification of tropical tree leaf reflectance and dependence on selection of spectral bands. In: *Hyperspectral Remote Sensing of Tropical and Sub-tropical Forests* (eds Kalacska M, Sanchez-Azofeifa GA), pp. 141–157. CRC Press, Florida.
- Shen X, Cao L (2017) Tree-species classification in subtropical forests using airborne hyperspectral and LiDAR data. *Remote Sensing*, 9, 1180.
- Signoroni A, Savardi M, Baronio A, Benini S (2019) Deep learning meets hyperspectral image analysis: A multidisciplinary review. *Journal of Imaging*, 5, 52.
- Song YC (2001) *Vegetation Ecology*. East China Normal University Press, Shanghai. (in Chinese) [宋永昌 (2001) 植被生态学. 华东师范大学出版社, 上海.]
- Tan BX, Li ZY, Chen EX, Pang Y, Wu HG (2008) Research advance in forest information extraction from hyperspectral remote sensing data. *Forest Research*, 21(A1), 105–111. (in Chinese with English abstract) [谭炳香, 李增元, 陈尔学, 庞勇, 武红敢 (2008) 高光谱遥感森林信息提取研究进展. *林业科学研究*, 21(A1), 105–111.]
- Tang ZY, Jiang MW, Zhang J, Zhang XY (2018) Applications of satellite and air-borne remote sensing in biodiversity research and conservation. *Biodiversity Science*, 26, 807–818. (in Chinese with English abstract) [唐志尧, 蒋旻炜, 张健, 张新悦 (2018) 航空航天遥感在物种多样性研究与保护中的应用. *生物多样性*, 26, 807–818.]
- Thenkabail PS, Lyon JG, Huete A (2018) *Biophysical and Biochemical Characterization and Plant Species Studies*, 2nd edn. CRC Press, Taylor & Francis Group, Florida.
- Trier ØD, Salberg AB, Kermit M, Rudjord Ø, Gobakken T, Næsset E, Aarsten D (2018) Tree species classification in Norway from airborne hyperspectral and airborne laser scanning data. *European Journal of Remote Sensing*, 51, 336–351.
- Turner W, Spector S, Gardiner N, Fladeland M, Sterling E, Steininger M (2003) Remote sensing for biodiversity science and conservation. *Trends in Ecology and Evolution*, 18, 306–314.
- Underwood E, Ustin S, DiPietro D (2003) Mapping nonnative plants using hyperspectral imagery. *Remote Sensing of Environment*, 86, 150–161.
- Vaglio Laurin G, Liesenberg V, Chen Q, Guerriero L, Del Frate F, Bartolini A, Coomes D, Wilebore B, Lindsell J, Valentini R (2013) Optical and SAR sensor synergies for forest and land cover mapping in a tropical site in West Africa. *International Journal of Applied Earth Observation and Geoinformation*, 21, 7–16.
- Wäldchen J, Mäder P (2018) Machine learning for image based species identification. *Methods in Ecology and Evolution*, 9, 2216–2225.
- Wang BC, Smith TB (2002) Closing the seed dispersal loop. *Trends in Ecology and Evolution*, 17, 379–386.
- Wu JG (2007) *Landscape Ecology: Pattern, Process, Scale and Hierarchy*, 2nd edn. Higher Education Press, Beijing. (in Chinese) [邬建国 (2007) 景观生态学——格局、过程、尺度与等级 (第二版). 高等教育出版社, 北京.]
- Xi XF, Zhou GD (2016) A survey on deep learning for natural language processing. *Acta Automatica Sinica*, 42, 1445–1465. (in Chinese with English abstract) [奚雪峰, 周国栋 (2016) 面向自然语言处理的深度学习研究. *自动化学报*, 42, 1445–1465.]
- Xi YB, Ren CY, Wang ZM, Wei SQ, Bai JL, Zhang B, Xiang HX, Chen L (2019) Mapping tree species composition using OHS-1 hyperspectral data and deep learning algorithms in Changbai Mountains, Northeast China. *Forests*, 10, 818.
- Yang C, Wu GF, Li QQ, Wang JL, Qu LQ, Ding K (2018) Research progress on remote sensing classification of vegetation. *Geography and Geo-Information Science*, 34(4), 24–32. (in Chinese with English abstract) [杨超, 邬国锋, 李清泉, 王金亮, 渠立权, 丁凯 (2018) 植被遥感分类方法研究进展. *地理与地理信息科学*, 34(4), 24–32.]
- Zhang CY, Qiu F (2012) Mapping individual tree species in an urban forest using airborne lidar data and hyperspectral imagery. *Photogrammetric Engineering & Remote Sensing*, 78, 1079–1087.
- Zhang J, Chen SB, Chen B, Du YJ, Huang XL, Pan XB, Zhang Q (2013) Citizen science: Integrating scientific research, ecological conservation and public participation. *Biodiversity Science*, 21, 738–749. (in Chinese with English abstract) [张健, 陈圣宾, 陈彬, 杜彦君, 黄晓磊, 潘绪斌, 张强 (2013) 公众科学: 整合科学研究、生态保护和公众参与. *生物多样性*, 21, 738–749.]
- Zhang YJ, Fan CK, Huang K, Liu YJ, Zu JX, Zhu JT (2017) Opportunities and challenges in remote sensing applications to ecosystem ecology. *Chinese Journal of Ecology*, 36, 809–823. (in Chinese with English abstract) [张扬建, 范春捆, 黄珂, 刘瑶杰, 俎佳星, 朱军涛 (2017) 遥感在生态系统生态学上应用的机遇与挑战. *生态学杂志*, 36, 809–823.]

Zhang ZM, Xu Q, Wang B, Sun H, Geng YP, Tian J (2017) Applications of unmanned aerial vehicles remote sensing technology in landscape ecology. *Acta Ecologica Sinica*, 37, 4029–4036. (in Chinese with English abstract) [张志明, 徐倩, 王彬, 孙虎, 耿宇鹏, 田冀 (2017) 无人机遥感技术在景观生态学中的应用. *生态学报*, 37, 4029–4036.]

Zhao SD, Zhang YM (2006) Ecosystems and human well-being: The achievements, contributions and prospects

of the millennium ecosystem assessment. *Advances in Earth Science*, 21, 895–902. (in Chinese with English abstract) [赵士洞, 张永民 (2006) 生态系统与人类福祉——千年生态系统评估的成就、贡献和展望. *地球科学进展*, 21, 895–902.]

(责任编辑: 唐志尧 责任编辑: 黄祥忠)

## 附录 Supplementary Material

### 附录1 高光谱无人机近地面遥感系统

Appendix 1 Hyperspectral UAV near ground remote sensing system  
<https://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2021013-1.pdf>

### 附录2 常用的一站式行业航测图像分析软件

Appendix 2 Commonly used one-stop industry aerial survey image analysis software  
<https://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2021013-1.pdf>

•研究简报•

# 贵州花溪大学城破碎化林地鸟类多样性与嵌套分布格局

郑进凤<sup>1</sup>, 唐蓉<sup>1</sup>, 贺霜<sup>1</sup>, 陈月红<sup>1</sup>, 伍素<sup>1</sup>, 张凯<sup>1</sup>, 徐雨<sup>1\*</sup>, 邹晓<sup>2</sup>

1. 贵州师范大学生命科学学院, 贵阳 550025; 2. 贵州大学生命科学学院, 贵阳 550025

**摘要:** 为揭示城镇化进程中生境破碎化对鸟类多样性及分布格局的影响, 本研究于2017–2019年每年的4–8月使用样线法对贵州花溪大学城26块破碎化林地(面积介于0.3–290.4 ha)中的鸟类群落进行了10次调查。共记录到鸟类78种, 隶属于11目37科。其中, 东洋界物种数占56.4%, 古北界物种数占32.1%, 广布种占11.5%; 有中国特有种1种。剔除高空飞行、非森林鸟类及偶然出现物种后, 不同斑块中的鸟类物种数介于12–55之间, 平均每个斑块有 $23.2 \pm 10.5$ 种。线性回归分析显示, 鸟类物种丰富度与林地斑块的面积有显著相关性, 斑块面积越小, 鸟类物种丰富度越低; 斑块隔离度对物种丰富度没有显著影响。基于物种多度分布矩阵的WNODF (weighted nestedness metric based on overlap and decreasing fill)嵌套分析显示, 不同斑块中鸟类群落呈现出反嵌套结构。小斑块中鸟类物种丰富度较低可能与植物丰富度较低、食物资源稀缺和繁育条件不足有关, 但短距离的隔离对鸟类迁入或扩散影响有限。环境过滤效应、种间竞争或优先效应可能导致不同斑块间存在较大的物种组成差异, 从而导致反嵌套格局。因此, 本研究建议在城市规划建设应注重维持栖息地的完整性, 对不同面积大小的破碎化斑块都应加以保护。

**关键词:** 斑块; 面积; 隔离度; 嵌套格局; 物种丰富度; 生物多样性; 城市化

郑进凤, 唐蓉, 贺霜, 陈月红, 伍素, 张凯, 徐雨, 邹晓 (2021) 贵州花溪大学城破碎化林地鸟类多样性与嵌套分布格局. 生物多样性, 29, 661–667. doi: 10.17520/biods.2020336.

Zheng JF, Tang R, He S, Chen YH, Wu S, Zhang K, Xu Y, Zou X (2021) Bird diversity and nestedness on fragmented woodlots in Huaxi University Town, Guizhou Province. Biodiversity Science, 29, 661–667. doi: 10.17520/biods.2020336.

## Bird diversity and nestedness on fragmented woodlots in Huaxi University Town, Guizhou Province

Jinfeng Zheng<sup>1</sup>, Rong Tang<sup>1</sup>, Shuang He<sup>1</sup>, Yuehong Chen<sup>1</sup>, Su Wu<sup>1</sup>, Kai Zhang<sup>1</sup>, Yu Xu<sup>1\*</sup>, Xiao Zou<sup>2</sup>

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

2 School of Life Sciences, Guizhou University, Guiyang 550025

### ABSTRACT

**Aim:** To examine the impact of habitat fragmentation stemming from urbanization on bird diversity and distribution patterns.

**Methods:** We surveyed bird assemblages on 26 fragmented woodlots with areas of 0.3–290.4 ha in Huaxi University Town, Guizhou Province from April to August between 2017 and 2019. We surveyed birds by establishing line transects in each woodlot, with transect length roughly proportional to the woodlot area. We surveyed each line transect 10 times over the course of the study period, and recorded birds detected within 50 m of either side of the line transects.

**Results:** In total, we recorded 78 bird species belonging to 11 orders and 37 families. Species of Oriental origin, Palearctic origin, and widespread species accounted for 56.4%, 32.1%, and 11.5% of observations, respectively. We observed one species endemic to China. After excluding birds detected as fly-overs (e.g., swallows and swifts), non-forest dwelling birds (e.g., waterbirds), and birds that were only recorded once in the survey, we found that the number of bird species in different woodlots ranged from 12 to 55 species, with an average of  $23.2 \pm 10.5$  species per

收稿日期: 2020-08-20; 接受日期: 2020-12-27

基金项目: 国家自然科学基金委员会-贵州省人民政府喀斯特科学研究中心项目(U1812401)

\* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: xuyu608@gznu.edu.cn

woodlot. Linear regression analysis showed that bird species richness was significantly positively correlated with woodlot area, with larger woodlots having higher bird richness. A metric of isolation, measured as the distance to the nearest neighboring woodlot, had no significant effect on bird species richness. The analysis of nestedness, based on the metric WNODF (weighted nestedness metric based on overlap and decreasing fill), conducted on the species-by-site abundance matrix, revealed that the observed WNODF for sites of birds was significantly lower than expected from the null model, indicating that bird assemblages were anti-nested among the woodlots.

**Conclusion:** Our results suggest that plant richness, food resources and breeding conditions in small woodlots may be diminished compared to larger woodlots, making it difficult for some bird species to meet their survival needs. However, the relatively short distance between woodlots in our study sites combined with the stronger dispersal ability of birds may mask the biological importance of isolation. The anti-nested structure of bird communities may be the result of larger differences in species composition between woodlots being driven by environmental filtering, interspecific competition, or priority effects, but further research is needed to determine the likely causal mechanism of anti-nestedness. Nevertheless, given that rapid urban expansion has caused substantial habitat fragmentation in recent decades in our study area, we recommend that habitat integrity should be prioritized and maintained in urban planning when possible, and that fragmented woodlots of different sizes be protected.

**Key words:** patch; area; isolation; nestedness; species richness; biodiversity; urbanization

生境破碎化是指一片连续的生境由于人类活动或自然过程被缩小、分割为多个面积不等、彼此隔离的小斑块的现象(Fahrig, 2003)。研究生境破碎化对生物多样性的影响,是生态学和保护生物学的重要课题之一(张明海和马建章, 2014; 吴倩倩等, 2017; Miller-Rushing et al, 2019)。

陆桥岛屿、森林斑块和城市绿地是常被研究的破碎化生境。早期研究主要依据岛屿生物地理学理论(Wilson & MacArthur, 1967)分析生境破碎化后不同面积和隔离度的斑块内物种丰富度的差异。通常认为,面积是影响物种丰富度的最重要因素(Watling & Donnelly, 2006; 吴倩倩等, 2017)。在面积较小的斑块中,由于空间范围较小、生境多样性较低、食物资源量较少,一些物种难以生存,因此物种丰富度较低(面积效应)。生境破碎化后的斑块往往也表现出不同程度的地理隔离,影响物种迁移、扩散和基因流交换,导致物种丰富度随斑块隔离度的增加而减少(隔离效应)。目前,大量案例分析证实了面积效应(Watling & Donnelly, 2006; 吴倩倩等, 2017; Miller-Rushing et al, 2019)。但是,隔离效应是否存在尚有一定争议。比如,鸟类具有极强的扩散能力,斑块隔离度可能对其物种丰富度没有影响或影响很小(Watling & Donnelly, 2006; 吴奕如等, 2016)。

除了物种丰富度外,学者也从群落组成与变化角度分析了生境破碎化对生物多样性的影响。其中,嵌套分析是研究群落物种组成和分布格局最常用的手段(Wang et al, 2010)。嵌套格局是由Darlington

(1957)提出的物种分布模式,它描述低丰富度斑块中的物种是高丰富度斑块中物种集合的子集。通常认为,嵌套格局的产生与被动取样(Andrén, 1994)、物种选择性灭绝(Patterson & Atmar, 1986)、选择性迁入(Cook & Quinn, 1995)及生境嵌套(Blake, 1991)有关。目前,已有不少学者报道了破碎化生境中的动物群落呈现嵌套格局,并从栖息地特征、物种生活史特征等角度验证了上述的假说(张竞成等, 2008; Wang et al, 2013; Chen et al, 2019; Li et al, 2019)。但是,一些研究也指出,受竞争作用、环境过滤(environmental filtering)、优先效应(priority effect)等因素的影响,破碎化生境中的动物群落可能不会嵌套,甚至呈现出反嵌套结构(Gutiérrez-Cánovas et al, 2013; Matthews et al, 2015; Chen et al, 2018)。

近年来,由城镇发展导致的生境破碎化现象日益严重(Liu et al, 2019)。城市破碎化生境主要是指被建筑物和人工设施分割的绿地或公园,它们与陆桥岛屿相比情况可能更加复杂,遭受人类干扰的程度也较大(Fernández-Juricic, 2002; González-Oreja et al, 2012; Wang et al, 2013)。为了进一步丰富有关城市生境破碎化的研究内容,合理指导城市规划、建设和实施物种保护,本文对贵州省花溪大学城破碎化自然林地中的鸟类多样性和嵌套分布格局进行了研究。

## 1 材料与方法

### 1.1 研究区概况

研究区位于贵州省贵安新区东南部,紧邻贵阳

市花溪区(26°22'–26°24' N, 106°36'–106°40' E; 图1), 面积约 10 km<sup>2</sup>。该区域为喀斯特地貌, 海拔约 1,200 m, 属于亚热带湿润温和型气候, 年平均气温约为 15°C, 年平均降水量约为 1,130 mm。大学城修建以前, 这片区域为农田环绕的自然林地。自 2009 年大学城动工修建至后期投入使用, 自然林地进一步被建筑物、道路所分割。残留的林地斑块中的植被相对比较简单, 主要由暖性松林、常绿落叶阔叶林、落叶阔叶灌丛和禾草灌丛组成。常见的乔木有马尾松(*Pinus massoniana*)、锐齿槲栎(*Quercus aliena* var. *acutiserrata*)、化香树(*Platycarya strobilacea*)等; 灌木有火棘(*Pyracantha fortuneana*)、马桑(*Coriaria nepalensis*)、小果蔷薇(*Rosa cymosa*)等; 形成群系的草本主要有芒(*Miscanthus sinensis*)、狗尾草(*Setaria viridis*)等。本研究选择破碎化景观中的 26 个斑块为研究样地, 面积介于 0.3–290.4 ha (图1, 附录1)。

## 1.2 野外调查

从 Google 地球下载研究区的卫星影像, 使用 ArcGIS 10.2 勾勒出每个斑块的边界, 计算面积。同时, 计算每个斑块边缘到最近斑块边缘的距离, 以此衡量其隔离度(吴奕如等, 2016; Xu et al, 2017)。在每个斑块中设置长度与斑块面积成正比的样线(样线数量和长度见附录1; 样线长度与斑块面积的相关系数  $r = 0.99$ ), 样线尽可能穿越斑块的中心点, 以减少取样不均衡和取样偏差等问题(斯幸峰,

2014)。在 2017–2019 年每年的 4–8 月, 选择无雨、无雾的晴好天气进行鸟类调查。平均每 1.5–2 个月开展 1 轮调查, 共计开展 10 轮(2017–2018 年每年 3 轮, 2019 年 4 轮)。一般由 2 名固定人员协作完成一轮调查后, 轮换 2 名人员继续开展下一轮, 前后共计 14 人参与调查。调查时间为鸟类活动相对频繁的 7:00–10:00 和 16:00–18:00。在调查时, 调查者在样线上的行进速度为 1–1.5 km/h, 使用 10 × 42 双筒望远镜观测样线两侧 50 m 范围内的鸟类, 记录物种、数量、行为等信息。野外鸟类识别参考《中国鸟类野外手册》(约翰·马敬能等, 2000)等工具书。

## 1.3 数据分析

依据《中国鸟类分类与分布名录(第三版)》(郑光美, 2017)的分类系统, 统计研究区的总体鸟类组成。按照《中国动物地理》统计鸟类的区系组成(张荣祖, 2011)。然后, 剔除燕子、雨燕、水鸟等高空飞行或非森林鸟类以及调查中仅记录到 1 次的偶然出现物种(Chen et al, 2018; Wagner & Reynolds, 2019), 分析 26 个林地斑块中鸟类物种丰富度特征和嵌套分布格局。在 R.4.0.2 中, 利用 *lm* 函数构建物种丰富度与斑块面积、距最近斑块距离的线性回归模型, 使用 *visreg* 程序包绘制模型的偏残差图(Breheeny & Burchett, 2020)。

将 10 次调查的数据累积构建斑块与鸟类物种多度矩阵, 使用 WNODEF (weighted nestedness metric based on overlap and decreasing fill) 方法分析

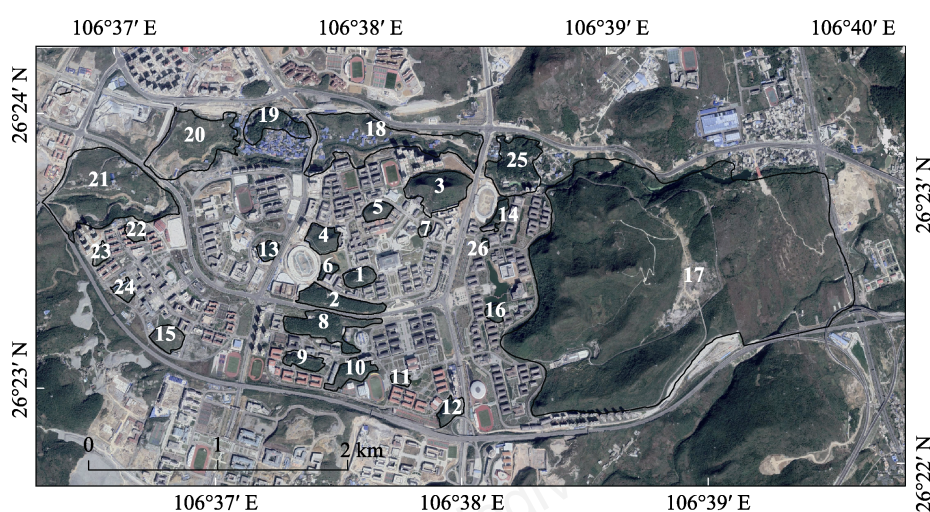


图1 贵州花溪大学城的位置及Google卫星影像下26个破碎化林地斑块的分布

Fig. 1 Google map imagery showing location of the study site and distribution of 26 fragmented woodlots in Huaxi University Town, Guizhou Province

鸟类群落的嵌套格局 (Almeida-Neto & Ulrich, 2011)。与其他方法相比, WNODEF法不仅可以对整个矩阵进行分析, 还能分别计算物种(WNODEFr)和斑块(WNODEFc)的嵌套值。此外, 该方法对矩阵大小和填充度不敏感, 且能有效避免统计错误。在 NODF2.0 软件中执行数据分析 (Almeida-Neto & Ulrich, 2011); 为避免统计错误, 同时设置行列固定 (rc)、总数固定(aa)及总物种丰富度固定(ss)等3种重采样零模型, 依据软件随机产生1,000个矩阵, 对输入矩阵的嵌套程度进行显著性检验。

在上述统计分析中,  $P < 0.05$ 时视为具有统计显著意义。

## 2 结果

### 2.1 物种组成

在10次调查中, 共记录到鸟类78种, 隶属于11目37科(附录2)。从区系来看, 东洋界物种数占56.4%, 古北界占32.1%, 广布种占11.5%。有中国特有种1种, 即乌鸫(*Turdus mandarinus*)。

### 2.2 物种丰富度

在剔除燕子、雨燕、水鸟等高空飞行或非森林鸟类以及调查中仅记录到1次的偶然出现物种后, 统计发现不同斑块中鸟类物种数介于12–55, 平均每个斑块有  $23.2 \pm 10.5$  (mean  $\pm$  SD)种。线性回归分

析表明(图2), 鸟类物种丰富度与斑块面积呈显著正相关( $\beta = 0.20$ ,  $P < 0.001$ ), 与距最近斑块距离没有显著相关性( $\beta = -0.07$ ,  $P = 0.150$ )。

### 2.3 嵌套格局

采用rc和aa零模型的WNODF嵌套分析显示(表1), 26个林地斑块中鸟类物种多度矩阵的嵌套程度显著低于随机产生的1,000个分布矩阵(rc零模型:  $Z = -4.36$ ,  $P < 0.001$ ; aa零模型:  $Z = -3.71$ ,  $P < 0.001$ ), 表明存在显著的反嵌套结构。其中, 物种(rc零模型:  $Z = -4.83$ ,  $P < 0.001$ ; aa零模型:  $Z = -3.65$ ,  $P < 0.001$ )对这一分布格局的贡献高于林地斑块(rc零模型:  $Z = -0.61$ ,  $P = 0.272$ ; aa零模型:  $Z = -1.62$ ,  $P = 0.053$ )。ss零模型分析的结果表明(表1), 26个林地斑块中鸟类群落存在近显著性的反嵌套结构( $Z = -1.36$ ,  $P = 0.088$ ), 物种( $Z = -1.41$ ,  $P = 0.080$ )对这一分布格局的贡献也高于林地斑块( $Z = -0.88$ ,  $P = 0.189$ )。

## 3 讨论

本研究发现, 在贵州花溪大学城10 km<sup>2</sup>的区域, 春夏季记录到鸟类78种, 占贵州省已知鸟类种数(贵州省环境科学研究设计院, 2010)的15.4%。数据分析表明鸟类物种丰富度与林地斑块的面积呈显著正相关, 符合岛屿生物地理学理论提出的“面积效应”(Wilson & MacArthur, 1967)。由于城镇建设,

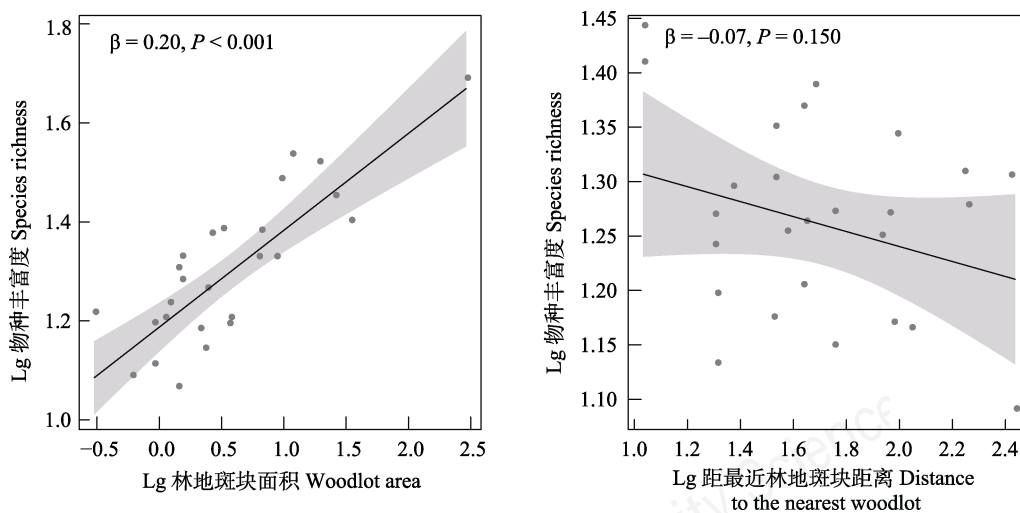


图2 贵州花溪大学城26个破碎化林地中鸟类物种丰富度(10为底对数转换)与林地斑块面积(10为底对数转换; 单位: ha)和距最近斑块距离(10为底对数转换; 单位: m)的线性回归偏残差图。黑线表示拟合值, 灰色区域表示95%置信区间。

Fig. 2 Partial residuals showing the effect of woodlot area (Lg transformed, unit: ha) and distance to the nearest woodlot (Lg transformed, unit: m) on species richness (Lg transformed) of birds recorded on 26 fragmented woodlots in Huaxi University Town, Guizhou Province, according to the linear regression analyses. The black lines are model fits, and the grey bands represent 95% confidence intervals.

表1 贵州花溪大学城26个破碎化林地中鸟类物种多度矩阵的嵌套格局分析结果

Table 1 Results of nestedness analyses for species-by-sites abundance matrix of birds recorded on 26 fragmented woodlots in Huaxi University Town, Guizhou Province

嵌套度量化 Nestedness metric	观测值 Observed	期望值 Expected	标准差 SD	Z	P
<b>零模型 Null model: rc</b>					
WNODF	45.92	51.36	1.25	-4.36	<0.001
WNODFc	46.98	48.00	1.68	-0.61	0.272
WNODFr	45.71	52.05	1.31	-4.83	<0.001
<b>零模型 Null model: aa</b>					
WNODF	45.92	51.75	1.57	-3.71	<0.001
WNODFc	46.98	49.61	1.63	-1.62	0.053
WNODFr	45.71	52.2	1.78	-3.65	<0.001
<b>零模型 Null model: ss</b>					
WNODF	45.92	53.37	5.50	-1.36	0.088
WNODFc	46.98	50.31	3.78	-0.88	0.189
WNODFr	45.71	54.01	5.90	-1.41	0.080

自然林地被道路与房屋等人工设施进一步分割、缩小。小斑块中的生境丰富度和资源量可能较低,难以满足一些物种的生存需求,因此鸟类物种丰富度较低(王本耀等, 2012; Wang et al, 2013; De la Hera, 2019)。但是,本研究发现鸟类物种丰富度与最近斑块距离的相关性不显著,表明不存在隔离效应。本研究区内不同斑块之间隔离度较低,一些斑块仅仅只被一条公路所隔离。再者,破碎的自然林地斑块间镶嵌有人工绿地或栽培有行道树,一定程度上也可能减弱隔离程度。由于鸟类具有极强的飞行能力,短距离的隔离对其迁入或扩散影响有限,因此没有产生隔离效应(Ewers & Didham, 2006; Watling & Donnelly, 2006; 吴奕如等, 2016)。

进一步分析揭示,不同林地斑块间鸟类群落呈现出反嵌套结构,暗示斑块间具有较高的物种替换。该结果与大多数城市的破碎化生境的研究结果不同(王本耀等, 2012; González-Oreja et al, 2012; Wang et al, 2013; De la Hera, 2019)。一般认为,嵌套格局的产生与选择性迁入(Cook & Quinn, 1995)、选择性灭绝(Patterson & Atmar, 1986)和生境嵌套(Blake, 1991)有关。由于本研究区内不同林地斑块之间隔离度较低,对鸟类难以形成阻隔,因此出现选择性迁入的可能性不大。选择性灭绝假说认为在生境破碎化过程中,一些对面积敏感的物种会率先


在小斑块中消失,从而导致嵌套格局出现(Patterson & Atmar, 1986)。虽然本研究揭示鸟类物种丰富度随林地斑块面积减小而降低,但强烈的种间竞争作用(比如,繁殖期鸟类竞争巢址、防护领域等)可能造成单纯通过面积无法有效解释的斑块间物种组成差异,从而削弱嵌套格局或导致反嵌套格局(Matthews et al, 2015; Chen et al, 2018)。

由于缺乏调查,尚不清楚不同斑块间是否存在生境嵌套。虽然本研究区植被组成相对简单,但喀斯特特殊的地质地貌可能造成局部小生境和植物种类差异(调查已发现不同斑块中木本植物的组成差异较大)。在生境破碎化过程中,物种受小生境和植物种类差异的筛选,出现在各自适应的特定生境中,即环境过滤作用(Gutiérrez-Cánovas et al, 2013),从而导致反嵌套格局出现。再者,优先效应也可能导致反嵌套格局产生。当一些物种优先占据某一特定生境后,可能排斥后续到达的物种,进而导致不同斑块间具有较高的物种替换(Fukami, 2015; Chen et al, 2018)。究竟是什么机制引发反嵌套格局的形成还有待进一步研究。

综上,本研究建议在城市规划建设中应注重维持鸟类栖息地的完整性,对不同面积的破碎化林地斑块都应加以保护。

**致谢:** 感谢龙盛尧、冉小东、田俊、郇合、朱芸、任云芳、雷小琴等同学在野外鸟类调查工作中所付出的努力。

## ORCID

徐雨  <https://orcid.org/0000-0002-9437-3267>

## 参考文献

- Almeida-Neto M, Ulrich W (2011) A straightforward computational approach for measuring nestedness using quantitative matrices. *Environmental Modelling & Software*, 26, 173–178.
- Andrén H (1994) Can one use nested subset pattern to reject the random sample hypothesis? Examples from boreal bird communities. *Oikos*, 70, 489–491.
- Blake JG (1991) Nested subsets and the distribution of birds on isolated woodlots. *Conservation Biology*, 5, 58–66.
- Brehehy P, Burchett W (2020) Package ‘visreg’ Version 2.7.0. <https://cran.r-project.org/web/packages/visreg/>. (accessed on 2020-10-25)

- Chen CW, Holyoak M, Si XF, Wang YP, Ding P (2018) Do seasonal species assemblages differ in their biogeography? Evidence from the spatial structure of bird communities on land-bridge islands. *Journal of Biogeography*, 45, 473–483.
- Chen CW, Xu AC, Ding P, Wang YP (2019) The small-island effect and nestedness in assemblages of medium- and large-bodied mammals on Chinese reservoir land-bridge islands. *Basic and Applied Ecology*, 38, 47–57.
- Cook RR, Quinn JF (1995) The influence of colonization in nested species subsets. *Oecologia*, 102, 413–424.
- Darlington PJ (1957) *Zoography: The Geographical Distribution of Animals*. John Wiley & Sons, New York.
- De la Hera I (2019) Seasonality affects avian species distribution but not diversity and nestedness patterns in the urban parks of Vitoria-Gasteiz (Spain). *Animal Biodiversity and Conservation*, 42, 279–291.
- Ewers RM, Didham RK (2006) Confounding factors in the detection of species responses to habitat fragmentation. *Biological Reviews*, 81, 117–142.
- Fahrig L (2003) Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 34, 487–515.
- Fernández-Juricic E (2002) Can human disturbance promote nestedness? A case study with breeding birds in urban habitat fragments. *Oecologia*, 131, 269–278.
- Fukami T (2015) Historical contingency in community assembly: Integrating niches, species pools, and priority effects. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 46, 1–23.
- González-Oreja JA, De La Fuente-Díaz-Ordaz AA, Hernández-Santín L, Bonache-Regidor C, Buzo-Franco D (2012) Can human disturbance promote nestedness? Songbirds and noise in urban parks as a case study. *Landscape and Urban Planning*, 104, 9–18.
- Gutiérrez-Cánovas C, Millán A, Velasco J, Vaughan IP, Ormerod SJ (2013) Contrasting effects of natural and anthropogenic stressors on beta diversity in river organisms. *Global Ecology and Biogeography*, 22, 796–805.
- Li CL, Zhao BB, Wang YP (2019) Nestedness of waterbird assemblages in the subsidence wetlands recently created by underground coal mining. *Current Zoology*, 65, 155–163.
- Liu JJ, Coomes DA, Gibson L, Hu G, Liu JL, Luo YQ, Wu CP, Yu MJ (2019) Forest fragmentation in China and its effect on biodiversity. *Biological Reviews*, 94, 1636–1657.
- MacKinnon J, Phillipps K, He FQ (2000) *A Field Guide to the Birds of China*. Hunan Education Publishing House, Changsha. (in Chinese) [约翰·马敬能, 卡伦·菲利普斯, 何芬奇 (2000) 中国鸟类野外手册. 湖南教育出版社, 长沙.]
- Matthews TJ, Cottee-Jones HEW, Whittaker RJ (2015) Quantifying and interpreting nestedness in habitat islands: A synthetic analysis of multiple datasets. *Diversity and Distributions*, 21, 392–404.
- Miller-Rushing AJ, Primack RB, Devictor V, Corlett RT, Cumming GS, Loyola R, Maas B, Pejchar L (2019) How does habitat fragmentation affect biodiversity? A controversial question at the core of conservation biology. *Biological Conservation*, 232, 271–273.
- Patterson BD, Atmar W (1986) Nested subsets and the structure of insular mammalian faunas and archipelagos. *Biological Journal of the Linnean Society*, 28, 65–82.
- Research and Design Institute of Environmental Science of Guizhou Province (2010) *The Current Status of Biodiversity in Guizhou Province*. Guizhou Science and Technology Press, Guiyang. (in Chinese) [贵州省环境科学研究设计院 (2010) 贵州省生物多样性现状. 贵州科技出版社, 贵阳.]
- Si XF (2014) *Species Turnover and Beta Diversity of Breeding Bird Communities in Fragmented Habitats*. PhD dissertation, Zhejiang University, Hangzhou. (in Chinese with English abstract) [斯幸峰 (2014) 片段化生境中繁殖鸟类群落的物种周转与β多样性. 博士学位论文, 浙江大学, 杭州.]
- Wagner MA, Reynolds JD (2019) Salmon increase forest bird abundance and diversity. *PLoS ONE*, 14, e0210031.
- Wang BY, Wang XM, Wang TH, Ding YZ (2012) Nested analysis of urban woodlot bird communities in Minhang District of Shanghai. *Acta Ecologica Sinica*, 32, 2788–2795. (in Chinese with English abstract) [王本耀, 王小明, 王天厚, 丁由中 (2012) 上海闵行区园林鸟类群落嵌套结构. 生态学报, 32, 2788–2795.]
- Wang YP, Bao YX, Yu MJ, Xu GF, Ding P (2010) Nestedness for different reasons: The distributions of birds, lizards and small mammals on islands of an inundated lake. *Diversity and Distributions*, 16, 862–873.
- Wang YP, Ding P, Chen SH, Zheng GM (2013) Nestedness of bird assemblages on urban woodlots: Implications for conservation. *Landscape and Urban Planning*, 111, 59–67.
- Watling JI, Donnelly MA (2006) Fragments as islands: A synthesis of faunal responses to habitat patchiness. *Conservation Biology*, 20, 1016–1025.
- Wilson EO, MacArthur RH (1967) *The Theory of Island Biogeography*. Princeton University Press, Princeton.
- Wu YR, Si XF, Chen CW, Zeng D, Zhao YH, Li JQ, Ding P (2016) Effects of dispersal abilities on community dynamics of breeding birds on the land-bridge islands in the Thousand Island Lake, China. *Biodiversity Science*, 24, 1135–1145. (in Chinese with English abstract) [吴奕如, 斯幸峰, 陈传武, 曾頔, 赵郁豪, 李家琦, 丁平 (2016) 千岛湖陆桥岛屿繁殖鸟类的扩散能力差异对群落动态的影响. 生物多样性, 24, 1135–1145.]
- Wu QQ, Liang ZS, Liu JJ, Yu MJ, Hu G (2017) Effects of habitat fragmentation on biodiversity in China. *Chinese Journal of Ecology*, 36, 2605–2614. (in Chinese with English abstract) [吴倩倩, 梁宗锁, 刘佳佳, 于明坚, 胡广 (2017) 中国生境片段化对生物多样性影响研究进展. 生态学杂志, 36, 2605–2614.]

- Xu AC, Han XF, Zhang XM, Millien V, Wang YP (2017) Nestedness of butterfly assemblages in the Zhoushan Archipelago, China: Area effects, life-history traits and conservation implications. *Biodiversity and Conservation*, 26, 1375–1392.
- Zhang JC, Wang YP, Jiang PP, Li P, Yu MJ, Ding P (2008) Nested analysis of Passeriform bird assemblages in the Thousand Island Lake region. *Biodiversity Science*, 16, 321–331. (in Chinese with English abstract) [张竞成, 王彦平, 蒋萍萍, 李鹏, 于明坚, 丁平 (2008) 千岛湖雀形目鸟类群落嵌套结构分析. *生物多样性*, 16, 321–331.]
- Zhang MH, Ma JZ (2014) A theoretical review of wildlife habitat fragmentation. *Chinese Journal of Wildlife*, 35, 6–14. (in Chinese with English abstract) [张明海, 马建章 (2014) 野生动物生境破碎化理论探讨. *野生动物学报*, 35, 6–14.]
- Zhang RZ (2011) *Zoogeography of China*. Science Press, Beijing. (in Chinese) [张荣祖 (2011) 中国动物地理. 科学出版社, 北京.]
- Zheng GM (2017) *A Checklist on the Classification and Distribution of the Birds of China*, 3rd edn. Science Press, Beijing. (in Chinese) [郑光美 (2017) 中国鸟类分类与分布名录(第三版). 科学出版社, 北京.]
- (责任编辑: 王彦平 责任编辑: 闫文杰)

## 附录 Supplementary Material

### 附录1 贵州花溪大学城26个林地斑块的地理特征、样线数量与长度和记录的鸟类物种数

Appendix 1 Characteristics of 26 fragmented woodlots, number and length of line-transects and number of bird species recorded in Huaxi University Town, Guizhou Province

<https://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2020336-1.pdf>

### 附录2 贵州花溪大学城26个林地斑块中物种多度排列矩阵

Appendix 2 Species-by-sites abundance matrix of birds recorded on 26 fragmented woodlots in Huaxi University Town, Guizhou Province

<https://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2020336-2.pdf>

•数据论文•

# 中国牛科动物分布与种群现状：基于文献计量数据

陈星<sup>1,2</sup>, 官天培<sup>1\*</sup>, 蒋文乐<sup>2</sup>, 李丹丹<sup>2</sup>, 杨孔<sup>1</sup>, 李晟<sup>3\*</sup>

1. 西南民族大学青藏高原研究院, 成都 610225; 2. 绵阳师范学院, 四川绵阳 621000; 3. 北京大学生命科学学院, 北京 100871

**摘要:** 牛科是哺乳纲中物种数量最多的有蹄类动物类群, 在全球广泛分布, 在陆地生态系统中具有重要的生态功能与作用。我国的牛科动物多样性较高, 据历史文献记载共有33种。然而, 自20世纪中期以来, 我国人口快速扩张, 社会经济高速发展, 对环境改造强度空前, 许多野生牛科动物的种群和栖息地受到了极大的影响。因此, 历史资料记载的物种分布是否依然符合现状, 至今未见系统和全面的评估, 不利于对我国动物资源情况的掌握和保护。为此, 我们系统检索并分析了2008年至今(2020年8月31日)在国内外公开发表的432篇学术论文, 以近年报道的红外相机调查结果为核心, 对28种牛科动物的分布以及15种牛科动物的种群现状进行了初步评估。经整理分析: (1)近年公开发表的研究显示, 中国目前有确凿分布证据的野生牛科动物有28种, 包括16种国家I级和11种国家II级重点保护野生动物, 涉及20个生物多样性优先保护区域。其中, 红鬃羚(*Capricornis rubidus*)属于中国新记录物种。(2)在省级区划层面, 记录到牛科动物物种数量最多的是西藏( $n = 11$ )和甘肃( $n = 11$ ), 其次是新疆( $n = 10$ )、青海( $n = 7$ ), 以及四川、内蒙古和云南(均为6种)。(3)分布省域最多的牛科动物是中华鬃羚(*Capricornis milneedwardsii*, 省区,  $n = 16$ ), 其次是中华斑羚(*Naemorhedus griseus*,  $n = 11$ )和岩羊(*Pseudois nayaur*,  $n = 8$ )。(4)据历史资料记载, 6种未见分布报道的牛科动物主要分布在西藏、新疆、云南, 分别是阿尔泰盘羊(*Ovis ammon*)、哈萨克盘羊(*O. collium*)、大额头牛(*Bos frontalis*)、野水牛(*B. arnee*)、爪哇野牛(*B. javanicus*)和缅甸斑羚(*Naemorhedus evansi*)。(5)中华斑羚、赤斑羚(*Naemorhedus baileyi*)、中华鬃羚、岩羊、北山羊(*Capra sibirica*)、野牦牛(*Bubalus arnee*)在IUCN公布的分布区外有新分布记录, 建议及时修订和更新。本研究首次对中国牛科动物的分布以及种群现状进行了较客观和全面的评价, 为后续调查需要重点关注的物种和区域以及未来的研究提供参考。

**关键词:** 物种多样性; 偶蹄目; 有蹄类; 生物多样性监测; 物种编目; 优先保护区域

陈星, 官天培, 蒋文乐, 李丹丹, 杨孔, 李晟 (2021) 中国牛科动物分布与种群现状: 基于文献计量数据. 生物多样性, 29, 668–679. doi: 10.17520/biods.2020393.

Chen X, Guan TP, Jiang WL, Li DD, Yang K, Li S (2021) Distribution and population status of bovine species in China based on bibliometric analysis. Biodiversity Science, 29, 668–679. doi: 10.17520/biods.2020393.

## Distribution and population status of bovine species in China based on bibliometric analysis

Xing Chen<sup>1,2</sup>, Tianpei Guan<sup>1\*</sup>, Wenle Jiang<sup>2</sup>, Dandan Li<sup>2</sup>, Kong Yang<sup>1</sup>, Sheng Li<sup>3\*</sup>

1 Institute of Qinghai-Tibetan Plateau, Southwest Minzu University, Chengdu 610225

2 Mianyang Teacher's College, Mianyang, Sichuan 621000

3 School of Life Sciences, Peking University, Beijing 100871

### ABSTRACT

**Aims:** Bovine species are the most abundant ungulates. They are widely distributed all over the world and are an important part of terrestrial ecosystems. According to historical records, there have 33 bovine species recorded in China. Since the mid 20th century, however, anthropogenic activities related to human population expansion and socio-economic development have dramatically transformed the environment, with a significant impact on the habitat of many bovine species in China. A systematic and comprehensive evaluation of the distribution and status of bovine species in China is still lacking, which may halt bovine biodiversity conservation.

**Method:** We took advantage of fast-growing records of species distribution data and systematically searched related

收稿日期: 2020-10-09; 接受日期: 2021-02-09

基金项目: 国家自然科学基金(31300319)

\* 共同通讯作者 Co-authors for correspondence. E-mail: tp-guan@hotmail.com; shengli@pku.edu.cn

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

papers ( $n = 432$ ) published in various academic journals between 2008 and August 31, 2020. We extracted relevant data that included study sites, species identified, and relative abundance, which allowed us to analyze and evaluate the distribution and population status of bovine species in China. We also used IUCN species distribution data and generated a heatmap of bovine species diversity in China.

**Results:** (1) There were 28 bovine species recorded in these papers including national levels I ( $n = 16$ ) and II ( $n = 11$ ) key protected animals, involving 20 priority conservation areas. Red serow (*Capricornis rubidus*) is a new record in China. (2) The bovine species diversity was found to be highest in Tibet and Gansu ( $n = 11$ ), followed by Xinjiang ( $n = 10$ ), Qinghai ( $n = 7$ ), Sichuan ( $n = 6$ ), Inner Mongolia ( $n = 6$ ) and Yunnan ( $n = 6$ ). (3) The most widely distributed species at the province level is Chinese serow (*Capricornis milneedwardsii*,  $n = 16$ ), followed by Chinese goral (*Naemorhedus griseus*,  $n = 11$ ) and blue sheep (*Pseudois nayaur*,  $n = 8$ ); (4) Six bovine species that lacked distribution and population data are mainly distributed in Qinghai, Xinjiang and Yunnan, including Altai argali (*Ovis ammon*), Kazakhstan argali (*Ovis collium*), gayal (*Bos frontalis*), wild yak (*Bos arnee*), banteng (*Bos javanicus*) and Burmese goral (*Naemorhedus evansi*); (5) There are new distribution records on Chinese goral, red goral (*Naemorhedus baileyi*), Chinese serow, blue sheep, Siberian ibex (*Capra sibirica*) and wild yak (*Bubalus arnee*) outside the distribution range published by IUCN, which need timely revision and updated.

**Conclusion:** Our analysis provides an objective evaluation of distribution and population status of bovine species in China. Species that have been less studied or surveyed should be the priority of future conservation research. To better evaluate species distribution status, we strongly recommend that data holders publish or share any species distribution data obtained from recent regional surveys.

**Key words:** species diversity; Artiodactyla; ungulate; biodiversity monitoring; species inventory; priority protected areas

牛科动物属哺乳纲偶蹄目, 其角中空, 不分叉, 固定不脱落, 故又称之为洞角科。目前, 全球共有牛科动物279种, 是有蹄类中物种多样性最丰富的科(Castelló, 2016)。据记载, 我国的野生牛科动物有13属33种, 是偶蹄目中物种数最多的一科(蒋志刚等, 2017), 其中7种为中国特有。在中国, 牛科动物分布广泛, 栖息地类型多样, 包括森林、草地、荒漠和裸岩等生境。文献记载, 超过85%的省(直辖市、自治区)均分布有野生牛科动物, 目前仅山东省、海南省、天津市、香港特别行政区和澳门特别行政区尚无分布记录(蒋志刚等, 2015)。

在生物多样性极其丰富的青藏高原区域, 牛科动物是雪豹(*Panthera uncia*)等大中型食肉动物的最主要食物来源之一(刘楚光等, 2003; 邵昕宁等, 2019)。由于牛科动物的活动能力强, 移动范围大(吴建平, 2008; 官天培等, 2015)、对人为干扰敏感、野外遇见率低, 以往对牛科动物的调查和研究, 尤其是在森林生态系统中, 大多依赖粪便、足迹以及采食痕迹等间接证据(申定健等, 2009; 吴鹏举等, 2009)。这些方法容易受到时间、空间、调查目标种群数量的限制, 导致野外调查的难度大、成效低(肖治术等, 2014; 肖治术, 2019)。因此, 调查方法和技术的进步和完善将能够提高我们评价生物多样性水平的能力。

虽然历史上的各种调查、科考和局域研究已经为我国牛科动物的大致分布情况提供了基础资料(国家林业局, 2009), 且有不少物种在科学研究上受到了持续关注, 例如四川羚牛(*Budorcas tibetanus*, 官天培等, 2015)、普氏原羚(*Procapra przewalskii*, 平晓鸽等, 2018)、藏羚(*Pantholops hodgsonii*, George et al, 2006)、岩羊(*Pseudois nayaur*, 骆颖, 2011)等珍稀濒危物种, 也有专著提及牛科动物在中国的分布和种群(蒋志刚, 2004; 蒋志刚等, 2015)。但这些资料仅仅是对少数受广泛关注的重点保护对象的调查研究, 针对全国尺度的牛科动物的分布与种群现状的研究也源于这些相对有限的的数据。可以说, 目前对中国牛科动物分布和种群现状的了解尚存较大提升空间, 应依据调查和科研进展进行及时的评价和更新。

自20世纪90年代中期起, 红外相机作为一种有效的技术方法开始被用于我国野生动物监测与研究(马世来和里查德·何里来, 1996)。2010年后, 随着相机技术的迅速发展, 红外相机性能提高的同时造价降低, 更加促进了红外相机技术在全国范围的普及(李晟等, 2014)。相较于物种调查的传统方法, 红外相机技术作为一种非损伤性野生动物监测技术, 因具有对动物干扰小、能捕获难以发现的物种、全天候不间断工作、资料便于存储、数据客观真实等

特点, 迅速成为物种多样性调查、物种种群监测、种群密度评估、动物行为以及栖息地选择研究的常用手段(O'Connell et al, 2011; 李晟等, 2014)。近年来, 红外相机数据的积累以及与传统调查方法的结合(胡一鸣等, 2014; 张鹏等, 2014), 使得绝大部分大中型地栖物种都能够被准确地记录到, 其中也不乏调查区域的新记录(胡一鸣等, 2014), 为更新物种分布与评价种群多度提供了重要依据(邱宝鸿等, 2017)。

随着新技术和新方法的广泛应用, 基于红外相机技术的调查报道以及其他相关专题研究陆续在各类学术期刊发表, 例如直接观察、遗传学分析和肠道微生物等可以确定目标物种研究地点(采样点)空间信息的文献, 均可以作为物种分布的重要依据。另外, 红外相机对于物种多样性的监测和调查, 特别是对于大中型哺乳动物而言, 相对于传统监测方法优势非常明显(Li et al, 2010; 张履冰等, 2014)。因此, 红外相机能够较高效地记录到体型普遍较大的牛科动物, 可以为牛科动物的分布和种群评价提供大量可靠数据。基于此, 我们针对中国牛科动物物种进行了全面、系统的文献检索, 汇总了2008–2020年发表的涉及中国牛科动物的研究论文, 从中提取牛科动物物种及分布记录, 通过梳理分析, 更新并完善中国牛科动物的分布和种群多度信息。

## 1 研究方法

### 1.1 数据来源

首先, 在中国知网(CNKI)中文期刊数据库(<https://www.cnki.net/>)中, 以“红外相机”或“自动感应系统”作为主题检索词、“生物学”作为学科领域、发表时间限定在2008年1月1日至2020年8月31日, 系统检索并收集所有与兽类调查研究相关的中文文献; 在Web of Science™期刊论文数据库中, 以“camera trap (或camera trapping)”和“China”为主题检索词, 以生态学(ecology)、动物学(zoology)、生物多样性保护(biodiversity conservation)、环境科学(environmental science)、生物学(biology)、林学(forestry)、进化生物学(evolutionary biology)和行为学(behavior)作为检索学科领域、发表时间限定在2008年至2020年, 系统检索并收集相关外文文献。以上收集的文献仅限于发表在专业学术刊物上的研究性论文以及硕士博士毕业论文, 不包括会议摘

要、学术专著、科普著作和新闻报道。为保证牛科类群各物种种群调查的完整性, 我们利用各物种的中文名、英文名和拉丁学名, 以“中国(China)”作为限定检索词, 在上述两个数据库中, 分别对各物种的文献进行检索, 整理了红外相机领域以外对各物种的研究文献, 如种群数量调查、肠道微生物研究、行为学研究、遗传学分析等。

共检索到相关文献逾4,800份, 筛选后得到包含牛科动物且研究区在中国境内的文献共432篇(附录1)。从包含牛科动物的文献中提取相关信息, 包括文献类型(学术论文/学位论文)、发表年份、文献来源(期刊/院校)、研究区域(保护区、国家公园或风景区等)及其所在省级行政区(含直辖市、自治区)、县级行政区、物种名称(中文名、英文名、拉丁学名)。同时, 将文献所涉及的研究领域分为微观和宏观两类。微观是指涉及遗传学分析、疫源疫病、肠道微生物分析和基于粪便显微镜法的食性分析等; 宏观方面包括行为、栖息地选择与评价、物种多样性、种群数量等。

### 1.2 物种编目与分布

物种的分布数据来源于红外相机专项调查以及其他所有包含明确的物种名称和物种分布信息的研究论文。由于大部分遗传多样性方面的研究未准确描述样品采集的空间位置, 且该类型的研究占较大比例。为尽可能最大化文献数据的利用率, 故物种的分布数据以县为最小行政区划单元。文中所涉及的物种分布范围参考IUCN物种红色名录所公布的物种全球分布范围和《中国哺乳动物多样性及地理分布》(蒋志刚等, 2015), 利用ArcGIS 10.2, 以10 km × 10 km为空间分辨率, 对所有已评估牛科动物的国内分布绘制了物种丰富度的热图。根据2015年12月30日环境保护部发布的《中国生物多样性保护区优先区域范围》(<http://www.mee.gov.cn/gkml/>), 对文献所涉及研究区域的调查关注度进行了比较。

### 1.3 种群相对多度

针对以红外相机为研究手段的专题报道文献, 进一步提取相机工作日、相机数量和物种的相对多度指数(relative abundance index, RAI)等数据和结果, 并以相对多度指数作为衡量牛科动物种群相对数量的指标。文中所涉及的种群多度评价和比较仅限于已开展红外相机系统调查和监测的区域。当文献中所使用的独立有效探测数不是以30 min为间隔时

(王亮等, 2014; 何志超等, 2015; 龙华等, 2017)以及文献中所列出的数据无法计算相对多度指数时, 不将其与其他文献进行对比。

由于不同文献中对相对多度指数的计算方法存在细微差异, 为了便于文献之间的对比, 本研究所使用的相对多度指数以李晟等(2016)所使用的计算公式为准。根据文献中提供的基础数据将所有相对多度指数统一, 具体为:  $RAI = (\text{有效探测数}/\text{总有效工作日}) \times 1,000$ 。独立有效探测数以30 min为间隔, 30 min内同一台相机出现的同一物种记为1份独立探测(胡茜茜等, 2018)。

#### 1.4 分类及濒危等级

鉴于哺乳动物分类系统的修订和中国哺乳动物多样性编目的更新, 文中所涉及物种及拉丁学名参考《中国哺乳动物多样性(第二版)》(蒋志刚等,

2017), 濒危等级参考IUCN濒危物种红色名录(<https://www.iucnredlist.org/>)和《中国脊椎动物红色名录》(蒋志刚等, 2016), 国家保护级别参考《国家重点保护野生动物名录》([http://www.moa.gov.cn/xw/bmdt/202102/t20210205\\_6361296.htm](http://www.moa.gov.cn/xw/bmdt/202102/t20210205_6361296.htm))。

## 2 结果

经统计, 公开报道的中国境内牛科动物共覆盖了23个省(直辖市、自治区)、240个县、169个保护地等管理单元(国家公园、保护区、世界自然遗产和旅游风景区等), 仅海南、河南、吉林、辽宁、江苏、山东、香港、澳门、上海、重庆和天津等11个省级行政区尚未有研究报道野生牛科物种的分布记录(表1, 图1)。文献总计432篇, 包括宏观领域研究336篇, 微观领域99篇, 其中3篇文献同时涉及两个领

表1 各省(直辖市、自治区)牛科动物调查情况

Table 1 Survey details on bovine in China

省(直辖市、自治区) Provinces	物种数 No. of species	县域数 No. of counties	区域数 No. of areas	总文献数 No. of publications	红外相机文献数 No. of camera trapping publications	相机工作日 Camera-days	位点数 No. of detected locations
西藏 Tibet	11	28	10	26	5	4,050	173
甘肃 Gansu	11	12	13	22	6	24,828	251
新疆 Xinjiang	10	40	26	72	4	19,418	91
青海 Qinghai	7	21	17	75	5	17,532	249
内蒙古 Inner Mongolia	6	12	8	43	6	738	130
四川 Sichuan	6	35	27	70	29	207,933	3,303
云南 Yunnan	6	22	15	35	26	167,053	1,369
宁夏 Ningxia	4	7	4	30	3	5,160	178
陕西 Shaanxi	3	11	14	36	18	144,661	1,470
贵州 Guizhou	2	5	3	6	4	32,180	217
湖北 Hubei	2	2	2	2	2	11,507	89
湖南 Hunan	2	1	2	1	1	19,592	20
浙江 Zhejiang	1	6	7	10	9	220,603	1,396
安徽 Anhui	1	8	6	3	3	7,106	163
北京 Beijing	1	2	3	9	6	30,044	191
台湾 Taiwan	1	13	2	2	2	113,646	1,283
广西 Guangxi	1	4	2	4	4	51,839	250
广东 Guangdong	1	4	2	2	2	11,399	172
河北 Hebei	1	3	2	2	2	26,860	224
福建 Fujian	1	1	1	1	1	19,924	60
黑龙江 Heilongjiang	1	1	1	1	0	0	0
江西 Jiangxi	1	1	1	1	1	6,720	16
山西 Shanxi	1	1	1	1	0	0	0
总计 Total	28	240	169	-	-	1,142,793	11,295

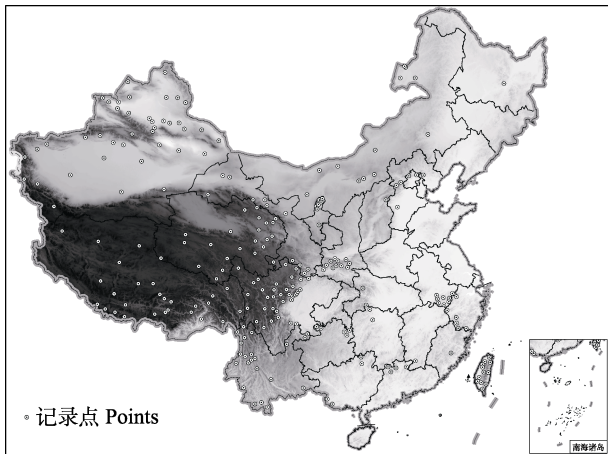


图1 中国牛科动物的研究记录点分布

Fig. 1 Distribution of surveys reported Bovine in China

域(骆颖, 2011; 张明明, 2013; Liu et al, 2019)。2008年至今, 公开报道的红外相机调查和研究至少设置了11,295个红外相机位点, 累计相机工作日超过1,142,793天(表1, 附录1)。

在环境保护部公布的35个生物多样性优先保护区域中, 有20个记录到牛科动物的分布, 占陆地优先保护区域总数的66.67%, 数据来源于339篇文章(78.47%, 部分文章涉及多个优先保护区), 而优先保护区外的文献有93篇(附录1)。这些优先保护区分别是羌塘-三江源(文献数,  $n = 72$ )、岷山-横断山北段( $n = 60$ )、横断山南段( $n = 37$ )、秦岭( $n = 36$ )、西鄂尔多斯-贺兰山-阴山( $n = 36$ )、祁连山( $n = 25$ )、天山-准噶尔盆地西南部( $n = 24$ )、呼伦贝尔( $n = 12$ )、太行山( $n = 11$ )、喜马拉雅东南部( $n = 9$ )、黄山-怀玉山( $n = 8$ )、武陵山( $n = 8$ )、西双版纳( $n = 8$ )、武夷山( $n = 5$ )、桂西南山地( $n = 4$ )、塔里木河流域( $n = 4$ )、南岭( $n = 3$ )、库木塔格( $n = 2$ )、大巴山( $n = 1$ )和小兴安岭( $n = 1$ )。

## 2.1 中国牛科物种组成

经统计, 432篇文章共确认了28种牛科动物的分布(表2)。记录到的牛科动物中, 国家I级和II级重点保护野生动物分别为16种和11种; 7种为中国特有(表2)。另外, 这28种牛科动物中, 红外相机调查共记录到22种(表2)。在文献最终发表的时间范围内(2008年至2020年8月31日), 未见分布记录的物种分别是阿尔泰盘羊(*Ovis ammon*)、哈萨克盘羊(*O. collium*)、大额牛(*Bos frontalis*)、野水牛(*B. arnee*)、爪哇野牛(*B. javanicus*)、缅甸斑羚(*Naemorhedus*

*evansi*), 共6种。

根据IUCN濒危物种红色名录, 这28种牛科物种中被评为“极危CR”“濒危EN”“易危VU”“近危NT”和“无危LC”的物种数分别为1种、2种、10种、11种和4种; 根据《中国脊椎动物红色名录》, 被评估为“野外灭绝EW”“极危CR”“濒危EN”“易危VU”“近危NT”和“无危LC”的物种分别为1种、7种、4种、9种、4种和2种, 具体物种信息见表2。

## 2.2 中国牛科动物的分布现状

结果显示(图2), 中华鬣羚(*Capricornis milneedwardsii*)是分布省域最多的牛科动物, 涉及16个省(直辖市、自治区)、83个县域; 其次是中华斑羚(*Naemorhedus griseus*), 涉及11个省(直辖市、自治区)、56个县域, 再次是岩羊, 涉及8个省(直辖市、自治区)、85个县域。有16种牛科动物仅分布在1个省(直辖市、自治区), 即不丹羚牛(*Budorcas whitei*)、喜马拉雅鬣羚(*Capricornis thar*)、喜马拉雅斑羚(*Naemorhedus goral*)、赤斑羚(*N. baileyi*)、塔尔羊(*Hemitragus jemlahicus*)仅见于西藏; 雅布赖盘羊(*Ovis jubata*)、蒙原羚(*Procapra gutturosa*)仅分布在内蒙古; 印度野牛(*Bos gaurus*)、贡山羚牛(*Budorcas taxicolor*)、红鬣羚(*Capricornis rubidus*)仅见于云南; 秦岭羚牛(*Budorcas bedfordi*)仅分布在陕西; 台湾鬣羚(*Capricornis swinhoei*)仅分布在台湾; 帕米尔盘羊(*Ovis polii*)、天山盘羊(*O. karelini*)仅见于新疆; 普氏原羚仅分布在青海; 高鼻羚羊(*Saiga tatarica*)仅见于甘肃。对于县级行政区而言, 有13种牛科动物分布的县域低于5个, 分别是不丹羚牛(县域数,  $n = 2$ )、贡山羚牛( $n = 3$ )、雅布赖盘羊( $n = 1$ )、帕米尔盘羊( $n = 3$ )、天山盘羊( $n = 3$ )、戈壁盘羊(*Ovis darwini*,  $n = 4$ )、印度野牛( $n = 3$ )、塔尔羊( $n = 4$ )、红鬣羚( $n = 1$ )、长尾斑羚(*Naemorhedus caudatus*,  $n = 2$ )、蒙原羚( $n = 4$ )、普氏原羚( $n = 4$ )、高鼻羚羊( $n = 1$ )。与IUCN公布的物种分布数据相比, 中华斑羚、赤斑羚、中华鬣羚、岩羊、野牦牛(*Bos mutus*)和北山羊(*Capra ibex*)有新的分布记录(图2)。

依据IUCN物种红色名录空间分布数据, 中国牛科动物物种多样性最高的区域( $\geq 6$ 种)集中在青藏高原及西藏与新疆、四川交界区域和藏东南区域; 东北与华东各省多样性最低, 西北各省及华南南部次之(图3)。

表2 中国野生牛科动物名录  
Table 2 Wild bovine species in China

物种 Species	分布记录 Distribution records	中国特有 Endemic to China	IUCN红色名录 IUCN Red List	中国脊椎动物 红色名录 Red List of China's Vertebrates	保护等级 National protected category	红外相机文献数 No. of camera trapping publications	总文献数(宏观/微观) No. of publication (macro/micro)
四川羚牛 <i>Budorcas tibetanus</i>	Yes	Yes	VU	VU	I	19	40(37/3)
秦岭羚牛 <i>B. bedfordi</i>	Yes	Yes	VU	VU	I	17	35(30/5)
不丹羚牛 <i>B. whitei</i>	Yes	No	VU	VU	I	1	3(2/1)
贡山羚牛 <i>B. taxicolor</i>	Yes	No	VU	VU	I	3	4(4/0)
野牦牛 <i>Bos mutus</i>	Yes	No	VU	VU	I	3	19(17/2)
印度野牛 <i>B. gaurus</i>	Yes	No	VU	CR	I	5	6(6/0)
大额牛 <i>B. frontalis</i>	No	No		CR		0	0
爪哇野牛 <i>B. javanicus</i>	No	No	EN	CR	I	0	0
野水牛 <i>B. arnee</i>	No	No	EN	EW		0	0
藏羚 <i>Pantholops hodgsonii</i>	Yes	Yes	EN	NT	I	2	51(27/24)
北山羊 <i>Capra ibex</i>	Yes	No	LC	NT	II	3	24(21/3)
赤斑羚 <i>Naemorhedus baileyi</i>	Yes	No	VU	EN	I	1	2(1/1)
喜马拉雅斑羚 <i>N. goral</i>	Yes	No	NT	EN	I	2	3(2/1)
中华斑羚 <i>N. griseus</i>	Yes	No	VU	VU	II	54	74(65/9)
长尾斑羚 <i>N. caudatus</i>	Yes	No	VU	CR	II	0	2(1/1)
缅甸斑羚 <i>N. evansi</i>	No	No		DD	II	0	0
台湾鬣羚 <i>Capricornis swinhoei</i>	Yes	Yes	LC	LC	I	1	1(1/0)
中华鬣羚 <i>C. milneedwardsii</i>	Yes	No	NT	VU	II	88	95(93/2)
喜马拉雅鬣羚 <i>C. thar</i>	Yes	No	NT	EN	I	2	3(2/1)
红鬣羚 <i>C. rubidus</i>	Yes	No	NT		II	2	2(2/0)
塔尔羊 <i>Hemitragus jemlahicus</i>	Yes	No	NT	CR	I	1	1(1/0)
高鼻羚羊 <i>Saiga tatarica</i>	Yes	No	CR	EW	I	0	5(1/4)
普氏原羚 <i>Procapra przewalskii</i>	Yes	Yes	EN	CR	I	0	24(14/10)
藏原羚 <i>P. picticaudata</i>	Yes	Yes	NT	NT	II	4	36(31/5)
蒙原羚 <i>P. gutturosa</i>	Yes	No	LC	CR	II	0	13(11/2)
岩羊 <i>Pseudois nayaur</i>	Yes	No	LC	LC	II	29	100(75/28)
塔里木鹅喉羚 <i>Gazella yarkandensis</i>	Yes	No	VU	VU	II	6	35(25/10)
西藏盘羊 <i>Ovis hodgsoni</i>	Yes	Yes	NT	NT	I	4	9(8/1)
戈壁盘羊 <i>O. darwini</i>	Yes	No	NT	CR	II	2	7(6/1)
雅布赖盘羊 <i>O. jubata</i>	Yes	No	NT	CR		1	2(1/1)
帕米尔盘羊 <i>O. polii</i>	Yes	No	NT	VU	II	0	7(7/0)
天山盘羊 <i>O. karelini</i>	Yes	No	NT	EN	II	0	6(4/2)
阿尔泰盘羊 <i>O. ammon</i>	No	No	NT		II	0	0
哈萨克盘羊 <i>O. collium</i>	No	No	NT		II	0	0

四川羚牛(*Budorcas tibetanus*)、秦岭羚牛(*B. bedfordi*)、不丹羚牛(*B. whitei*)、贡山羚牛(*B. taxicolor*) (指名亚种)、塔里木鹅喉羚(*Gazella yarkandensis*)、戈壁盘羊(*Ovis darwini*)、雅布赖盘羊(*O. jubata*)、西藏盘羊(*O. hodgsoni*)在IUCN Red List of Threatened Species的评估中均未作为独立物种进行评估,但羚牛、鹅喉羚、盘羊作为整体进行评估过,故将其视为亚种的濒危等级。

Sichuan takin (*Budorcas tibetanus*), golden takin (*B. bedfordi*), Bhutan takin (*B. whitei*), Mishmi takin (*B. taxicolor*), Goitred gazell (*Gazella yarkandensis*), wild sheep (*Ovis darwini*), Gansu argali (*O. jubata*) and Tibetan argali (*O. hodgsoni*) were not assessed as an independent species by IUCN, we therefore adopt the assessments on Takin, Gazelle and Argali.

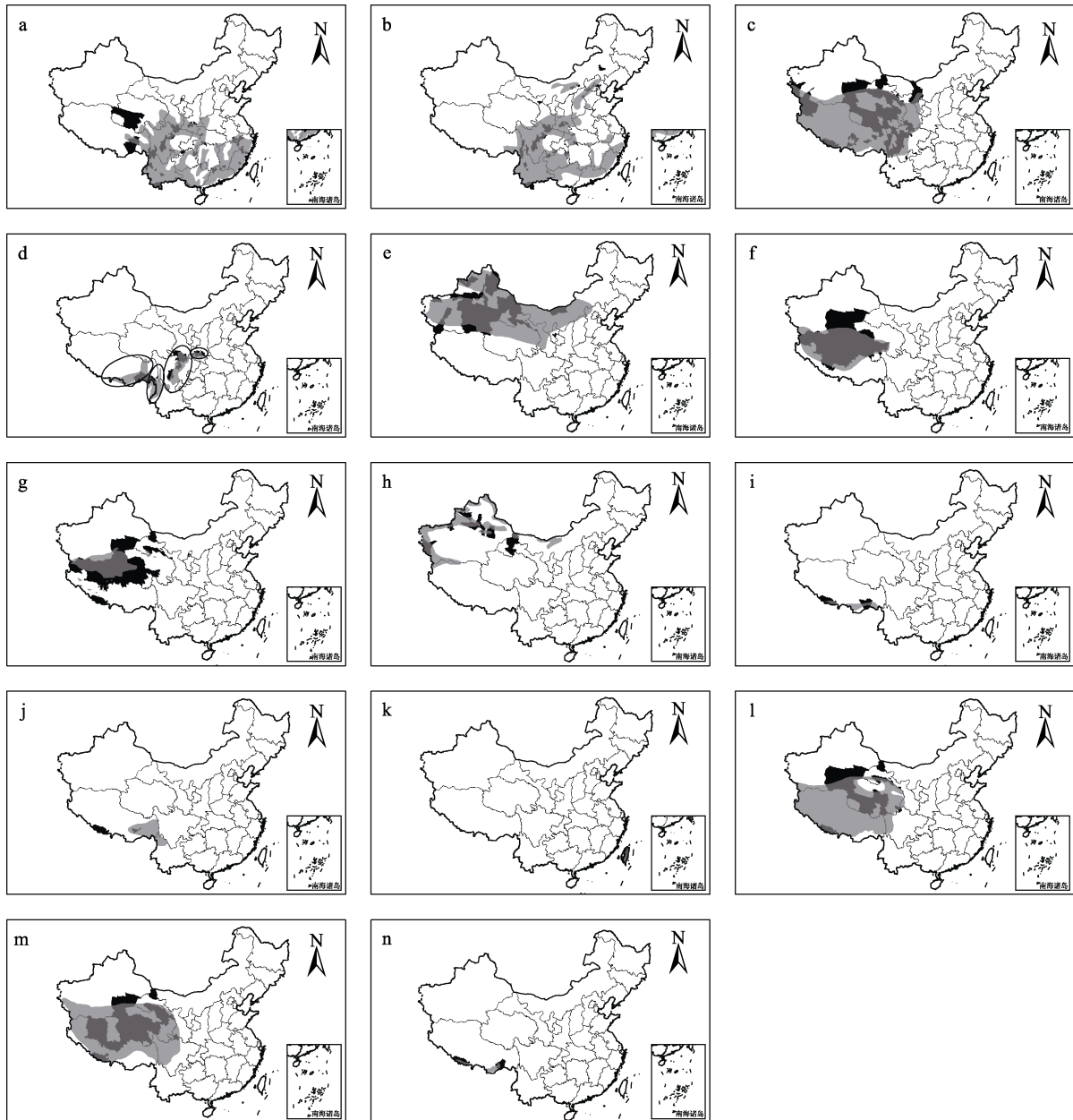


图2 牛科物种的调查记录分布(县域,  $n \geq 5$ )。物种分布数据来源于IUCN。图中灰色部分表示动物在中国的分布范围, 黑色表示红外相机记录到的区域。a: 中华鬣羚; b: 中华斑羚; c: 岩羊; d: 羚牛(图中画圈部分从左至右分别是不丹羚牛、贡山羚牛、四川羚牛和秦岭羚牛的分布范围); e: 塔里木鹅喉羚; f: 藏羚; g: 野牦牛; h: 北山羊; i: 喜马拉雅鬣羚; j: 赤斑羚; k: 台湾鬣羚; l: 西藏盘羊; m: 藏原羚; n: 喜马拉雅斑羚。

Fig. 2 Distribution at county level of bovine species recorded ( $n \geq 5$ ). Distribution data were obtained from IUCN. Gray area in maps represent the distribution status in China, black area represents distribution records by camera traps at county level. a, Chinese serow; b, Chinese goral; c, Blue sheep; d, Takin (areas with oval from left to right represent Bhutan takin, Mishmi takin, Sichuan takin and golden takin); e, Goitred Gazelle; f, Chiru; g, Wild yak; h, Ibex; i, Himalayan serow; j, Red goral; k, Formosan serow; l, Tibetan argali; m, Tibetan gazelle; n, Himalayan goral.

### 2.3 中国牛科动物的种群现状

红外相机专项调查的结果显示(附录2), 22种由红外相机调查确认分布记录的牛科物种中, 有15种可以据报道结果计算相对多度指数, 分别是中华鬣

羚、喜马拉雅鬣羚、中华斑羚、喜马拉雅斑羚、岩羊、四川羚牛、秦岭羚牛、不丹羚牛、塔里木鹅喉羚(*Gazella yarkandensis*)、印度野牛、野牦牛、西藏盘羊(*Ovis hodgsoni*)、戈壁盘羊、藏原羚(*Procapra*

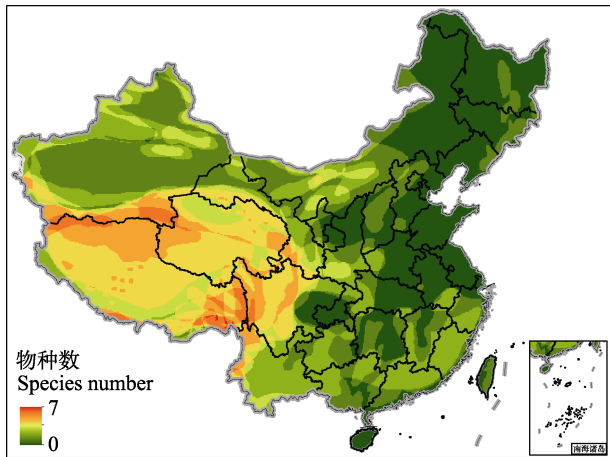


图3 中国牛科物种分布热图(基于IUCN物种分布数据)  
Fig. 3 China's bovine species diversity heatmap (based on IUCN's species distribution data)

*picticaudata*)、北山羊。相对多度指数最高的牛科物种是四川羚牛(RAI = 804.50, 龙溪-虹口国家级自然保护区, 四川都江堰), 其次是中华鬣羚(551.30, 王朗国家级自然保护区, 四川平武)、秦岭羚牛(288.37, 长青国家级自然保护区, 陕西洋县)、中华斑羚(199.4, 王朗国家级自然保护区)、岩羊(182.37, 祁连山国家公园青海片区, 青海), 其余牛科物种相对多度指数较低(附录2)。

### 3 讨论

牛科是我国有蹄类中物种最多的科, 在生态系统和生物多样性保护中发挥着重要作用。牛科动物的种群发展状况在一定程度上也能够反映出生态系统的健康状态, 是科学研究和保护均应关注的类群。本文系统梳理了12年来的调查、研究, 首次整理了中国牛科物种的相关调查现状和研究趋势, 为了解中国牛科动物的分布以及种群状态提供了较客观和全面的数据, 也可以为后续调查需要重点关注的物种和区域, 以及未来的研究方向提供参考。

经过大量的论文检索和数据分析, 我们发现在《中国哺乳动物多样性(第2版)》(蒋志刚等, 2017)中记载的33种牛科动物中, 27种在近年的研究和调查报道中找到了分布证据, 另有1个中国分布新记录种(红鬣羚, Chen et al, 2019)。结果表明, 青藏高原及其周边地区(包括横断山区、祁连山脉等)是中国牛科物种多样性最高的区域(图3), 也是关于牛科物种(或生物多样性调查)调查研究最集中的区域。

就牛科动物分布较为集中的生物多样性优先保护区而言, 分别涉及了羌塘-三江源、岷山-横断山北段、横断山南段、祁连山、喜马拉雅东南部、库木塔格等6个优先保护区, 因为超过半数的文献均源于这些优先保护区的调查和研究。同时, 这些区域也调查到18种牛科动物, 包括四川羚牛、贡山羚牛、不丹羚牛、藏羚、普氏原羚、印度野牛、野牦牛、喜马拉雅斑羚、赤斑羚、高鼻羚羊、西藏盘羊和喜马拉雅鬣羚等12种国家I级重点保护野生动物以及藏原羚、中华鬣羚、中华斑羚、岩羊、塔里木鹅喉羚和北山羊等6种国家II级重点保护野生动物, 说明了这些保护优先区在生物多样性保护上的重要价值。需要指出的是, 高鼻羚羊重引入甘肃的种群处于半野放状态(王德忠等, 1998; 蒋志刚等, 2001; 王红军等, 2018), 本文中所提到的关于高鼻羚羊的研究也是对其半野放状态下的研究(吕晨阳等, 2014; Liu et al, 2019), 圈养种群的放归和野生种群恢复是未来值得关注的领域。

此外, 在已报道的分布记录中, 有6种牛科动物(赤斑羚、中华斑羚、中华鬣羚、岩羊、北山羊、野牦牛)(胡天华和李元刚, 2013; 胡一鸣等, 2014; 王亮等, 2014; Wei et al, 2016; 蔡振媛等, 2019; 杨婧等, 2019)超出了IUCN公布的物种分布区, 应属于分布新记录, 建议IUCN及时更新。笔者认为新分布记录出现的原因可能有以下几个方面: (1)已有知识不全面, 历史调查不充分; (2)牛科动物本身的迁徙能力较强, 加之近年来保护水平的提高, 野生动物受到的威胁减少, 分布范围逐渐恢复和扩张; (3)新调查方法红外相机在物种监测上具优势, 能够探测到部分地区不常见的物种。随着红外相机技术在野生动物研究领域的推广和应用, 相信会有越来越多的区域发现物种的新分布信息并以影像资料的形式记录下来。建议在物种评估中体现分布新记录。此外, 在省域层面, 相较于蒋志刚等(2015)的记载, 新增了6个无牛科动物分布记录的省区。这些省区有的是未检索到相关文献, 也有的是红外相机专项调查中未发现牛科动物。建议对相关地区进行深入调查, 以明确相关物种的分布现状。

虽然我国牛科动物资源丰富, 但也有不少物种的生存现状令人担忧。在尚未被调查到的6种牛科动物中, 大额牛的线粒体DNA比较研究结果表明, 其是与印度野牛、瘤牛(*Bos indicus*)和家牛平行演化

的一种牛科物种(Ma et al, 2007), 在原分布区已被人类驯化, 其野生种群已经灭绝(蒋志刚等, 2018); 野水牛被评为野外灭绝(EW), 在IUCN的评估中认为野水牛在中国已经无分布(Kaul et al, 2019); 爪哇野牛在IUCN的评估上中国仅为可能分布区(Gardner et al, 2016); 哈萨克盘羊和阿尔泰盘羊在IUCN被评为近危(NT)物种。文中盘羊属(*Ovis*)的牛科物种, 其分布数据是对照IUCN和《中国哺乳动物多样性及地理分布》(蒋志刚等, 2015)公布的分布数据确定的。由于IUCN对盘羊的评估是以单个物种进行的, 未将其亚种提升为种而进行评估; 而在第一版《中国哺乳动物多样性及地理分布》(蒋志刚等, 2015)上也未收录哈萨克盘羊和阿尔泰盘羊(蒋志刚等(2017)发表的《中国哺乳动物多样性(第2版)》中收录, 但无分布区数据)。因此, 这两种盘羊在中国的分布区域还需要通过调查和研究进一步明晰。缅甸斑羚虽然在本研究的文献检索期间内并无确凿证据, 但在最新发表的基于红外相机的生物多样性调查报告中, 已在云南纳板河流域国家级自然保护区发现其分布证据(贺如川等, 2020), 但由于该研究在本文所检索的文献时间段之外, 故未将其纳入统计结果。




随着我国生物多样性优先保护区的规划、识别以及国家公园的建立, 准确有效地保护管理措施无疑是以全面、准确的生物多样性本底信息为基础的(Wang et al, 2006)。根据牛科物种的调查结果以及研究热度(表2), 建议学者增加对不丹羚牛、贡山羚牛、赤斑羚、喜马拉雅斑羚、长尾斑羚、塔尔羊、台湾鬣羚、喜马拉雅鬣羚、雅布赖盘羊等物种的调查和研究(文献数 < 5), 加强其分布区如小兴安岭、长白山、横断山南段、喜马拉雅东南部、中缅边界处等区域的调查。就宏观和微观两个研究领域而言, 绝大部分物种的研究都集中在宏观领域, 对微观领域的研究较少, 岩羊、中华鬣羚、中华斑羚、四川羚牛和秦岭羚牛的研究偏重宏观, 建议研究者兼顾微观领域的研究。

与传统的调查方法相比, 红外相机技术在物种调查中的优势很明显, 调查到23种牛科物种(包括缅甸斑羚), 且弥补了红鬣羚和缅甸斑羚在我国分布证据的缺失(Chen et al, 2019; Li et al, 2019; 贺如川等, 2020)。红外相机技术是掌握大中型哺乳动物种群与分布最有效的手段之一, 可为我国生物多样

性保护提供客观、科学的依据。建议相关机构和研究团队多关注高山和极高山区域的调查和研究, 充分利用红外相机的优势开展持续监测, 弥补相关区域生物多样性信息的空白和缺失。虽然不少区域开展了红外相机的专项监测和调查, 也通过网络媒体发现了一些牛科动物的分布记录, 例如鬣羚和斑羚在部分省份的分布, 但仅散见于新闻报道和其他形式的媒体。因此, 为了充分掌握我国的动物资源水平, 更加全面客观地评价物种生存和分布现状, 我们强烈呼吁学者和数据持有者尽快将调查结果以学术论文、新记录或数据文件的形式报道和公布。中国迫切需要建立一个中国哺乳动物观察记录网, 即发布公众哺乳动物观察记录。公众可以上传照片, 经专家鉴定后确定为中国哺乳动物观察记录网有效记录。由于本研究数据来源的限制, 例如已经开展调查但尚未发表的记录以及保护区自身开展监测未公开的数据并未在本研究中体现, 可能存在一定的数据疏漏和局限。

**致谢:** 感谢审稿过程中专家对论文结构和内容完善提出的宝贵建议!

## ORCID

陈星  <https://orcid.org/0000-0002-9979-9144>  
官天培  <https://orcid.org/0000-0002-4229-6423>  
李晟  <https://orcid.org/0000-0001-7200-9539>

## 参考文献

- Cai ZY, Qin W, Gao HM, Wu T, Chi XW, Yang JD, Miao ZY, Zhang JJ, Song PF, Lian XM, Su JP, Zhang TZ (2019) Species diversity and fauna of mammals in Sanjiangyuan National Park. *Acta Theriologica Sinica*, 39, 410–420. (in Chinese with English abstract) [蔡振媛, 覃雯, 高红梅, 吴彤, 迟翔文, 杨俊东, 苗紫燕, 张婧捷, 宋鹏飞, 连新明, 苏建平, 张同作 (2019) 三江源国家公园兽类物种多样性及区系分析. *兽类学报*, 39, 410–420.]
- Castelló JR (2016) *Bovids of the World: Antelopes, Gazelles, Cattle, Goats, Sheep, and Relatives*. Princeton University Press, Princeton.
- Chen Y, Xiao Z, Zhang L, Wang X, Xiang Z (2019) Activity rhythms of coexisting red serow and Chinese serow at Mt. Gaoligong as identified by camera traps. *Animals*, 9, 1071.
- China's State Forestry Administration (2009) *National Survey on Key Terrestrial Wildlife Resources in China*. China Forestry Publishing House, Beijing. (in Chinese) [国家林业局 (2009) 中国重点陆生野生动物资源调查. 中国林业

- 出版社, 北京.]
- Gardner P, Hedges S, Pudyatmoko S, Gray TNE, Timmins RJ (2016) *Bos javanicus*. The IUCN Red List of Threatened Species 2016: e.T2888A46362970. <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2016-2.RLTS.T2888A46362970.en>. (accessed on 2021-01-16)
- Guan TP, Ge BM, Shen LM, You ZQ, Tang ZH, Liu H, Song YL (2015) Home range and fidelity of Sichuan takin. *Acta Ecologica Sinica*, 35, 1862–1868. (in Chinese with English abstract) [官天培, 葛宝明, 谌利民, 游章强, 唐中海, 刘昊, 宋延龄 (2015) 四川羚牛的家域与忠诚度. *生态学报*, 35, 1862–1868.]
- George BS, Kang AL, Cai XB, Liu YL (2006) Migratory and calving behavior of Tibetan antelope population. *Acta Theriologica Sinica*, 26, 105–113.
- He RC, Wang L, Quan RC (2020) Introduction to transboundary animal diversity monitoring platform of Southern Yunnan, China and Southeast Asia. *Biodiversity Science*, 28, 1097–1103. (in Chinese with English abstract) [贺如川, 王林, 权锐昌 (2020) 中国滇南-东南亚跨境动物多样性监测平台概述. *生物多样性*, 28, 1097–1103.]
- He ZC, Bi JH, Chen SY, Huo MC, Jie ZL, Fu MX (2015) Research on argali (*Ovis ammon*) from the E'ren Nao'er Region of Inner Mongolia using infrared camera. *Chinese Journal of Wildlife*, 36, 5–10. (in Chinese with English abstract) [何志超, 毕俊怀, 陈绍勇, 霍明晨, 揭志良, 付明霞 (2015) 基于红外相机对额仁淖尔苏木盘羊(*Ovis ammon*)生存现状的研究. *野生动物学报*, 36, 5–10.]
- Hu TH, Li YG (2013) Application of infrared triggered cameras to monitoring of wild animal in Helan Mountain Nature Reserve. *Ningxia Journal of Agriculture and Forestry Science and Technology*, 54(8), 57–59. (in Chinese with English abstract) [胡天华, 李元刚 (2013) 红外触发相机在贺兰山自然保护区野生动物监测中的应用研究. *宁夏农林科技*, 54(8), 57–59.]
- Hu XX, Zheng WC, Li JQ, Li S, Yang H, Chen X, Guan TP (2018) Preliminary survey on mammal and bird diversity at Siguniang Mountains National Nature Reserve, Sichuan, China. *Biodiversity Science*, 26, 1325–1331. (in Chinese with English abstract) [胡茜茜, 郑维超, 李佳琦, 李晟, 杨晗, 陈星, 官天培 (2018) 四姑娘山国家级自然保护区鸟兽多样性初步调查. *生物多样性*, 26, 1325–1331.]
- Hu YM, Yao ZJ, Huang ZW, Tian Y, Li HB, Pu Q, Yang DD, Hu HJ (2014) Mammalian fauna and its vertical changes in Mt. Qomolangma National Nature Reserve, Tibet, China. *Acta Theriologica Sinica*, 34, 28–37. (in Chinese with English abstract) [胡一鸣, 姚志军, 黄志文, 田园, 李海滨, 普琼, 杨道德, 胡慧建 (2014) 西藏珠穆朗玛峰国家级自然保护区哺乳动物区系及其垂直变化. *兽类学报*, 34, 28–37.]
- Jiang ZG (2004) Przewalski's gazelle. China Forestry Publishing House, Beijing. (in Chinese) [蒋志刚 (2004) 中国普氏原羚. 中国林业出版社, 北京.]
- Jiang ZG, Jiang JP, Wang YZ, Zhang E, Zhang YY, Li LL, Xie F, Cai B, Cao L, Zheng GM, Dong L, Zhang ZW, Ding P, Luo ZH, Ding CQ, Ma ZJ, Tang SH, Cao WX, Li CW, Hu HJ, Ma Y, Wu Y, Wang YX, Zhou KY, Liu SY, Chen YY, Li JT, Feng ZJ, Wang Y, Wang B, Li C, Song XL, Cai L, Zang CX, Zeng Y, Meng ZB, Fang HX, Ping XG (2016) Red List of China's Vertebrates. *Biodiversity Science*, 24, 500–551. (in Chinese and in English) [蒋志刚, 江建平, 王跃招, 张鹞, 张雁云, 李立立, 谢锋, 蔡波, 曹亮, 郑光美, 董路, 张正旺, 丁平, 罗振华, 丁长青, 马志军, 汤宋华, 曹文宣, 李春旺, 胡慧建, 马勇, 吴毅, 王应祥, 周开亚, 刘少英, 陈跃英, 李家堂, 冯祚建, 王燕, 王斌, 李成, 宋雪琳, 蔡蕾, 臧春鑫, 曾岩, 孟智斌, 方红霞, 平晓鸽 (2016) 中国脊椎动物红色名录. *生物多样性*, 24, 500–551.]
- Jiang ZG, Li CW, Peng JJ, Hu HJ (2001) Structure, elasticity and diversity of animal behavior. *Biodiversity Science*, 9, 265–274. (in Chinese with English abstract) [蒋志刚, 李春旺, 彭建军, 胡慧建 (2001) 行为的结构、刚性和多样性. *生物多样性*, 9, 265–274.]
- Jiang ZG, Liu SY, Wu Y, Jiang XL, Zhou KY (2017) China's mammal diversity (2nd edition). *Biodiversity Science*, 25, 886–895. (in Chinese with English abstract) [蒋志刚, 刘少英, 吴毅, 蒋学龙, 周开亚 (2017) 中国哺乳动物多样性 (第2版). *生物多样性*, 25, 886–895.]
- Jiang ZG, Li LL, Hu YM, Hu HJ, Li CW, Ping XG, Luo ZH (2018) Diversity and endemism of ungulates on the Qinghai-Tibetan Plateau: Evolution and conservation. *Biodiversity Science*, 26, 158–170. (in Chinese with English abstract) [蒋志刚, 李立立, 胡一鸣, 胡慧建, 李春旺, 平晓鸽, 罗振华 (2018) 青藏高原有蹄类动物多样性和特有性: 演化与保护. *生物多样性*, 26, 158–170.]
- Jiang ZG, Ma Y, Wu Y, Zhou KY, Liu SY, Feng ZJ (2015) China's Mammal Diversity and Geographic Distribution. Science Press, Beijing. (in Chinese) [蒋志刚, 马勇, 吴毅, 周开亚, 刘少英, 冯祚建 (2015) 中国哺乳动物多样性及地理分布. 科学出版社, 北京.]
- Kaul R, Williams AC, Rithe K, Steinmetz R, Mishra R (2019) *Bubalus arnee*. The IUCN Red List of Threatened Species 2019: e.T3129A46364616. <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2019-1.RLTS.T3129A46364616.en>. (accessed on 2020-11-30)
- Li F, Huang XY, Zhang XC, Zhao XX, Yang JH, Chan BPL (2019) Mammals of Tengchong section of Gaoligongshan National Nature Reserve in Yunnan Province, China. *Journal of Threatened Taxa*, 11, 14402–14414.
- Li S, Wang DJ, Bu HL, Liu XG, Jin T (2016) Camera-trapping survey on the mammal diversity of the Laohegou Nature Reserve, Sichuan Province. *Acta Theriologica Sinica*, 36, 282–291. (in Chinese with English abstract) [李晟, 王大军, 卜红亮, 刘小庚, 靳彤 (2016) 四川省老河沟自然保护区兽类多样性红外相机调查. *兽类学报*, 36, 282–291.]
- Li S, Wang DJ, Gu XD, McShea WJ (2010) Beyond pandas,

- the need for a standardized monitoring protocol for large mammals in Chinese nature reserves. *Biodiversity and Conservation*, 19, 3195–3206.
- Li S, Wang DJ, Xiao ZS, Li XH, Wang TM, Feng LM, Wang Y (2014) Camera-trapping in wildlife research and conservation in China: Review and outlook. *Biodiversity Science*, 22, 685–695. (in Chinese with English abstract) [李晟, 王大军, 肖治术, 李欣海, 王天明, 冯利民, 王云 (2014) 红外相机技术在我国野生动物研究与保护中的应用与前景. *生物多样性*, 22, 685–695.]
- Liu CG, Zheng SW, Ren JR (2003) Research foods and food source about snow leopard (*Panthera uncia*). *Journal of Shaanxi Normal University (Natural Science Edition)*, 31(S2), 154–159. (in Chinese with English abstract) [刘楚光, 郑生武, 任军让 (2003) 雪豹的食性与食源调查研究. *陕西师范大学学报(自然科学版)*, 31(S2), 154–159.]
- Liu X, Mawolo JB, Du X, Zhou Y, Wang H, Liu F, He Z, Marela HA (2019) Investigation of biochemical and physiological parameters of the newborn Saiga antelope (*Saiga tatarica*) in Gansu Province, China. *PLoS ONE*, 14, e0224822.
- Long H, Li QT, Chen YC, Lu J, Zhang YS (2017) Mammal survey in Baimaxueshan based on infra-red camera monitoring. *Bulletin of Biology*, 52(4), 6–8. (in Chinese) [龙华, 李庆涛, 陈永春, 陆斤, 张永生 (2017) 基于红外相机监测的白马雪山哺乳动物资源调查. *生物学通报*, 52(4), 6–8.]
- Luo Y (2011) Comparing the Diet and Habitat Selection of Sympatric Blue Sheep (*Pseudois nayaur*) and Red Deer (*Cervus elaphus alxaicus*) in Helan Mountains, China. PhD dissertation, Northeast Forestry University, Harbin. (in Chinese with English abstract) [骆颖 (2011) 贺兰山岩羊 (*Pseudois nayaur*) 和马鹿 (*Cervus elaphus alxaicus*) 的食性及生境选择比较研究. 博士学位论文, 东北林业大学, 哈尔滨.]
- Lü CY, Jin K, Wang XL (2014) Potential habitat evaluation of Saiga antelope in Wuwei Dongshawo Region, Gansu. *Ecological Science*, 33, 931–936. (in Chinese with English abstract) [吕晨阳, 金崑, 王秀磊 (2014) 武威东沙窝地区赛加羚羊潜在生境适宜性评价. *生态科学*, 33, 931–936.]
- Ma G, Chang H, Li S, Chen H, Ji D, Geng R, Chang C, Li Y (2007) Phylogenetic relationships and status quo of colonies for gayal based on analysis of cytochrome *b* gene partial sequences. *Journal of Genetics and Genomics*, 34, 413–419.
- Ma SL, Harris RB (1996) Use of remote camera systems to document wildlife species presence in forested areas of Yunnan. *Zoological Research*, 17, 360, 370. (in Chinese) [马世来, 里查德·何里来 (1996) 自动感应照像系统在野生动物调查中的应用. *动物学研究*, 17, 360, 370.]
- O'Connell AF, Nichols JD, Karanth KU (2011) *Camera Traps in Animal Ecology: Methods and Analyses*. Springer, New York.
- Ping XG, Li CW, Li CL, Tang SH, Fang HX, Cui SP, Chen J, Wang EG, He YB, Cai P, Zhang Y, Wu YL, Jiang ZG (2018) The distribution, population and conservation status of Przewalski's gazelle, *Procapra przewalskii*. *Biodiversity Science*, 26, 177–184. (in Chinese with English abstract) [平晓鸽, 李春旺, 李春林, 汤宋华, 方红霞, 崔绍朋, 陈静, 王恩光, 何玉邦, 蔡平, 张毓, 吴永林, 蒋志刚 (2018) 普氏原羚分布、种群和保护现状. *生物多样性*, 26, 177–184.]
- Qiu BH, Shi GQ, Luo YM, Wang ZC (2017) Preliminary survey and monitoring for mammals in fixed monitoring line transects of Changbai Mountain Nature Reserve. *Journal of Beihua University (Natural Science)*, 18, 576–580. (in Chinese with English abstract) [邱宝鸿, 史国强, 罗玉梅, 王卓聪 (2017) 长白山自然保护区固定监测样线兽类初步调查与监测. *北华大学学报(自然科学版)*, 18, 576–580.]
- Shao XN, Song DZ, Huang QW, Li S, Yao M (2019) Fast surveys and molecular diet analysis of carnivores based on fecal DNA and metabarcoding. *Biodiversity Science*, 27, 543–556. (in Chinese with English abstract) [邵昕宁, 宋大昭, 黄巧雯, 李晟, 姚蒙 (2019) 基于粪便DNA及宏条形码技术的食肉动物快速调查及食性分析. *生物多样性*, 27, 543–556.]
- Shen DJ, Zheng HX, Wang Y, Ge L, Zeng GW, Huang YC, Li KJ, Tang L (2009) Winter habitats of dwarf blue sheep (*Pseudois schaeferi*) and goral (*Naemorhedus goral*) in Batang County, Sichuan, China. *Acta Ecologica Sinica*, 29, 2320–2330. (in Chinese with English abstract) [申定健, 郑合勋, 王涓, 格来, 曾国伟, 黄艺川, 李开俊, 唐伦 (2009) 四川省巴塘县矮岩羊与斑羚冬季生境比较. *生态学报*, 29, 2320–2330.]
- Wang DZ, Luo N, Gu JH, Zhang GQ (1998) The introduction and domestication of Saiga (*Saiga tatarica*) in its original distribution area of China. *Chinese Biodiversity*, 6, 69–71. (in Chinese with English abstract) [王德忠, 罗宁, 谷景和, 张国祺 (1998) 赛加羚羊 (*Saiga tatarica*) 在我国原产地的引种驯养. *生物多样性*, 6, 69–71.]
- Wang DJ, Li S, McShea WJ, Li MF (2006) Use of remote-trip cameras for wildlife surveys and evaluating the effectiveness of conservation activities at a nature reserve in Sichuan Province, China. *Environmental Management*, 38, 942–951.
- Wang HJ, Zhao JY, He ZQ, Niu YX, Lu W, Wang ZJ, Zhang CL, Li Y (2018) Study on the reproductive characteristics of *Saiga tatarica* in semi-wild state. *China Herbivore Science*, 38(5), 1–5. (in Chinese with English abstract) [王红军, 赵建友, 何志清, 牛永秀, 卢伟, 王兆君, 张春林, 李岩 (2018) 赛加羚羊在半放野状态下的繁殖规律研究. *中国草食动物科学*, 38(5), 1–5.]
- Wang L, Yang ZW, Tian RX, Tao JD, Bao XK (2014) Application of infrared triggered cameras to monitoring of wild animal in desert areas: Take An'xi Extreme-arid Desert Nature Reserve as an example. *Forest Resources*

- Management, (4), 137–141. (in Chinese with English abstract) [王亮, 杨增武, 田瑞祥, 陶金鼎, 包新康 (2014) 红外触发相机在荒漠区野生动物监测中的应用: 以安西极旱荒漠自然保护区为例. 林业资源管理, (4), 137–141.]
- Wei YR, Yang XY, Li YG, Wei J, Ma WG, Ren ZG, Guo HL, Wang TC, Mi XY, Adili G, Miao SK, Shaha A, Gao YW, Huang J, Xia XZ (2016) Serological survey of avian influenza virus infection in non-avian wildlife in Xinjiang, China. *Archives of Virology*, 161, 867–872.
- Wu JP, Zhang Y, Fu DF, Lan WX (2008) Comparison of home range of Siberian musk deer and goral in winter. *Journal of Northeast Forestry University*, 36(1), 58–60. (in Chinese with English abstract) [吴建平, 张勇, 付东风, 兰文旭 (2008) 原麝与斑羚冬季家域的对比. 东北林业大学学报, 36(1), 58–60.]
- Wu PJ, Guo GP, Zhang ED (2009) Study on interspecific relationship of habitat use by *Budorcas taxicolor* and *Capricornis sumatraensis* in south East Tibet, China. *Chinese Journal of Zoology*, 44(4), 64–69. (in Chinese with English abstract) [吴鹏举, 郭光普, 张恩迪 (2009) 藏东南地区羚牛和鬣羚栖息地利用的种间关系. 动物学杂志, 44(4), 64–69.]
- Xiao ZS, Li XH, Jiang GS (2014) Applications of camera trapping to wildlife surveys in China. *Biodiversity Science*, 22, 683–684. (in Chinese) [肖治术, 李欣海, 姜广顺 (2014) 红外相机技术在我国野生动物监测研究中的应用. 生物多样性, 22, 683–684.]
- Xiao ZS (2019) Application of camera trapping to species inventory and assessment of wild animals across China's protected areas. *Biodiversity Science*, 27, 235–236. (in Chinese) [肖治术 (2019) 红外相机技术在我国自然保护区野生动物清查与评估中的应用. 生物多样性, 27, 235–236.]
- Yang J, Chen ZJ, Wu LJ, Wang XL, Mu LG, Xiang CL, Liu B, Chen C, Bao WD (2019) Preliminary observation on behavioral rhythm of *Naemorhedus griseus* in Inner Mongolia Saihanwula National Nature Reserve. *Sichuan Journal of Zoology*, 38, 256–262. (in Chinese with English abstract) [杨婧, 陈照娟, 乌力吉, 王晓玲, 穆丽光, 向昌林, 刘波, 陈琛, 鲍伟东 (2019) 内蒙古赛罕乌拉国家级自然保护区中华斑羚行为节律初步研究. 四川动物, 38, 256–262.]
- Zhang LB, Cui SP, Huang YJ, Chen DQ, Qiao HJ, Li CW, Jiang ZG (2014) Infrared camera traps in wildlife research and monitoring in China: Issues and insights. *Biodiversity Science*, 22, 696–703. (in Chinese with English abstract) [张履冰, 崔绍朋, 黄元骏, 陈代强, 乔慧捷, 李春旺, 蒋志刚 (2014) 红外相机技术在我国野生动物监测中的应用: 问题与限制. 生物多样性, 22, 696–703.]
- Zhang MM (2013) Research on the Sexual Segregation of Blue Sheep (*Pseudois nayaur*) in the Helan Mountains, China. PhD dissertation, Northeast Forestry University, Harbin. (in Chinese with English abstract) [张明明 (2013) 贺兰山岩羊 (*Pseudois nayaur*) 性别分离机制研究. 博士学位论文, 东北林业大学, 哈尔滨.]
- Zhang P, Jiang GS, Xiao ZS (2014) Preliminary survey of mammal diversity by camera traps and line transects in Shuanghe National Nature Reserve, Northeast China. *Biodiversity Science*, 22, 773–775. (in Chinese) [张鹏, 姜广顺, 肖治术 (2014) 运用红外相机和样线法调查黑龙江双河自然保护区兽类资源. 生物多样性, 22, 773–775.]

(责任编辑: 蒋志刚 责任编辑: 闫文杰)

## 附录 Supplementary Material

附录1 含有中国牛科动物分布信息的文献列表(截至2020年8月31日)

Appendix 1 List of literature reported bovine species (Published by 31 August, 2020)

<https://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2020393-1.pdf>

附录2 各牛科动物调查区域相对多度指数

Appendix 2 Relative abundance index of bovine species

<https://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2020393-2.pdf>

•生物编目•

# 广东车八岭国家级自然保护区大型底栖动物多样性

易祖盛<sup>1\*</sup>, 黄元骏<sup>1</sup>, 易晖<sup>2</sup>, 张新旺<sup>3</sup>, 李文俊<sup>1</sup>

1. 广州大学生命科学学院, 广州 510006; 2. 广州工程技术职业学院, 广州 510075; 3. 广东车八岭国家级自然保护区管理局, 广东韶关 512500

**摘要:** 大型底栖动物在当地生物多样性、食物链构成、水质指示和物质循环中有重要的作用, 但目前国内对森林内陆水体(湖泊、水库、溪流)中的大型底栖动物综合调查较少。作者于2019、2020年对广东车八岭国家级自然保护区的9个采样点开展了大型底栖动物的定性调查, 采样点涵盖保护区不同功能区、海拔、水体环境和水体底质。共鉴定出大型底栖动物4门6纲18目38科57种, 水生昆虫稚虫占大多数, 且多喜好清洁流动水体。在低海拔实验区即可采集到种类与数量可观的清洁水体指示物种。当地的大型底栖动物以亚热带森林典型物种为主, 多偏好栖息于流动水体, 反映了保护区的物种区系及其水体环境。本研究可为保护区的物种编目、环境评估和长期监测提供基础资料。

**关键词:** 车八岭; 自然保护区; 大型底栖动物; 多样性调查

易祖盛, 黄元骏, 易晖, 张新旺, 李文俊 (2021) 广东车八岭国家级自然保护区大型底栖动物多样性. 生物多样性, 29, 680–687. doi: 10.17520/biods.2020304.

Yi ZS, Huang YJ, Yi H, Zhang XW, Li WJ (2021) Biodiversity of macrozoobenthos in the Chebaling National Nature Reserve, Guangdong Province. Biodiversity Science, 29, 680–687. doi: 10.17520/biods.2020304.

## Biodiversity of macrozoobenthos in the Chebaling National Nature Reserve, Guangdong Province

Zusheng Yi<sup>1\*</sup>, Yuanjun Huang<sup>1</sup>, Hui Yi<sup>2</sup>, Xinwang Zhang<sup>3</sup>, Wenjun Li<sup>1</sup>

1 School of Life Sciences, Guangzhou University, Guangzhou 510006

2 Guangzhou Institute of Technology, Guangzhou 510075

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

### ABSTRACT

**Aim:** Zoobenthos are important components of local biodiversity, food webs, and biogeochemical circulation processes, and are important water quality indicators. Despite their recognized importance, current research on freshwater macrozoobenthic fauna in forested inland water bodies (reservoirs, lakes, streams) in China is lacking. To better understand macrozoobenthic communities and their ecosystem services in these habitats, we choose a typical subtropical forest reserve, the Chebaling National Nature Reserve for investigation.

**Methods:** We conducted a two-year (2019–2020) systematic field survey across nine sampling sites of different substrates in the Chebaling National Nature Reserve, Guangdong Province. These sites encompassed experimental, buffer, and core zones, and elevations stretched from 345 m to 751 m. The surveyed habitats included forested rivers, mountain streams, ponds, reservoirs, paddy fields, and ditches, which contained substrates comprising rock, gravel, sand, hardened riverbed, and silt. We applied multiple methods to survey the various habitats, including dip netting in shallow water, brushes and tweezers to isolate attached species under rocks, and baits and shrimp cages to capture species in deep water. During field surveys, we measured species composition and their population levels. We then analyzed metrics of species composition, spatial distribution, environmental indicators, and ecosystem function.

**Results:** In total, we identified 57 species of macrobenthic fauna (belonging to 4 phylum, 6 classes, 18 orders, and 38 families) in the reserve. Eighty percent of species were arthropods, and 90% of arthropods were aquatic insects and their nymphs. We recorded 22 species and 8 families of nymphs in Odonata (dragonflies and damselflies), which constituted 38% of all captured species. Nymphs of EPT (Ephemeroptera, Plecoptera, and Trichoptera) species

收稿日期: 2020-07-31; 接受日期: 2021-01-25

基金项目: 《车八岭鱼类及常见底栖动物图谱》编撰项目 (CBLHT-201973)

\* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: 13533015500@139.com

constituted 22% of all species. We commonly recorded *Semisulcospira libertina* in various flowing water bodies, along with a considerable population of pristine water indicator species in the low-altitude experimental area.

**Conclusion:** Macrozoobenthic fauna in Chebaling National Nature Reserve comprised species typical of subtropical forest freshwater ecosystems. Large proportions of species that favored flowing water conditions were recorded in sites with various water bodies and elevations, and were even recorded in disturbed sites (i.e., in both experimental areas and artificial water bodies). Most species were water quality indicators that reflected the major water forms and overall quality of the reserve. The high diversity of aquatic predatory insects we recorded indicates that there is a sufficient amount of small prey in the ecosystem. Furthermore, our results suggest that the diverse and abundant macrozoobenthos can serve as considerable source of prey to predators in the reserve. Overall, our results provide data to inventory zoobenthic species and perform environmental assessments, which can further be enhanced by continued long-term monitoring of zoobenthos in the Chebaling National Nature Reserve.

**Key words:** Chebaling; nature reserve; macrozoobenthos; biodiversity; community composition; ecosystem services

底栖动物是指生活史中大部分时间在水体底部活动的无脊椎动物(生态学名词审定委员会, 2006), 既包含附着于水体底质的定栖物种(如贝类、涡虫), 也包含在水体底部自由活动的物种(如节肢动物)。大型底栖动物是指其中能被0.5 mm网筛截留, 即体长或宽度大于0.5 mm的种类(李新正, 2011)。大型底栖动物的门类繁多, 在当地物质循环和能量流动上发挥着重要作用(杨明生, 2009; 蒋小明等, 2011; 李斌等, 2013; 邢圆等, 2019)。此外, 底栖动物是捕食性昆虫、鱼类、两栖类及湿地鸟类的重要食物, 是当地食物链和食物网的基础组成及重要环节, 对维持当地生物多样性有着重要作用(杨明生, 2009; 李玲, 2018<sup>①</sup>)。

目前国内保护区的底栖动物多样性调查大多集中于滨海红树林、河口、河流等大型水体, 对内陆水体, 尤其是亚热带森林内陆水体(湖泊水库、溪流)的底栖动物综合调查较少(汪兴中, 2012)。广东车八岭国家级自然保护区(以下简称车八岭保护区)属于亚热带季风气候, 保存有较完整的中亚热带常绿阔叶林(徐燕千, 1993), 其水体的底栖动物具备一定多样性和地域特色。早在20世纪末, 车八岭保护区就组织了动植物资源的综合调查, 并在1993年汇编了保护区调查研究论文集(徐燕千, 1993), 涵盖植物、真菌、陆生脊椎动物、鱼类、昆虫等诸多门类, 但至今尚未见底栖动物的系统调查。近年来, 车八岭保护区多次发现新物种记录或新物种, 特别是以当地地名命名、稚虫营底栖生活的车八岭星齿蛉(*Protohermes chebalingensis*)和车八岭越南蜉(*Vietnamella chebalingensis*)的发现(杨定和刘星月,

2010; Luo et al, 2020), 表明该地区的底栖动物有待进一步研究。

受广东车八岭保护区管理局所托, 我们于2019–2020年对保护区9个不同环境水体中的大型底栖动物多样性进行了系统调查, 涵盖实验区至核心区。从物种构成、空间分布、环境指示、生态系统功能四个方面分析了保护区底栖动物的群落结构特征及其作用, 以期为保护区乃至类似环境的物种编目、环境评价、生物多样性保护提供参考。

## 1 调查区域及方法

### 1.1 调查区域概况

车八岭保护区位于始兴县东南部, 东面与江西全南县相接。其地理坐标为24°40′–24°46′ N, 114°07′–114°16′ E, 面积约75.45 km<sup>2</sup>。年均气温19.6 °C, 年均降水量1,468 mm。全年热量充足, 冷暖交替明显。春季低温阴雨寡照, 夏季炎热高温多雨, 秋季昼暖夜凉, 冬季有霜稀雨(宋相金等, 2017; 肖治术等, 2019)。

保护区是珠江最大支流暨珠江三角洲的重要水源地——北江的上游东北支流发源地。由于保护区山地切割强烈, 坡陡谷深, 加之区内降水较为丰富, 形成多处溪流与深潭, 并汇于保护区中部形成保护区内的主要河流——樟栋水(宋相金等, 2017)。此外, 在车八岭附近, 地势略有隆起, 造成山中溪流汇集于保护区中部后分为东西两支, 一支向东经樟栋水汇入都亨罗坝河, 一支向西南流入清化河。多种类型的水体造就了丰富的水生生物生境。

### 1.2 野外调查与标本采集

根据海拔梯度, 选取保护区中不同生境特征的9个水体作为采样点(图1), 海拔由低到高依次为:

<sup>①</sup> 李玲 (2018) 冬季长白山源头溪流生境类型对凋落叶分解与底栖动物定殖的影响. 硕士学位论文, 东北师范大学, 长春。

樟栋水(车八岭村, 海拔345 m)、细坝(海拔388 m)、松树坑(海拔425 m)、大坑口(海拔450 m)、黄竹山水库(海拔480 m)、仙人洞(海拔487 m)、企岭下(海拔490 m)、火龙径(海拔538 m)、桐木坑(海拔751 m)。其中松树坑、仙人洞、桐木坑位于核心区, 企岭下位于实验区与缓冲区交界, 其余位于实验区。

保护区的水体以山涧溪流和森林河道为主(图2), 故采样地以此生境为主, 伴以稻田、水库、沟渠等人工水体作为对比。其中, 樟栋水(车八岭村)采样地有居民点, 故既有山涧溪流和森林河道, 又有池塘、沟渠、水田等人工水体; 黄竹山水库和细坝以静水深潭的人工水体为主; 大坑口兼有稻田与山涧溪流; 松树坑、企岭下、火龙径、仙人洞、桐木坑均以森林河道、山涧溪流为主, 涵盖砂石、砾石、岩石底质, 伴以瀑布, 水流湍急。采样点涵盖水稻田、溪流、天然河道、水库等水体流速不同的生境, 反映淤泥、砂石、砾石、岩石、水泥硬化等不同水体底质类型。

分别于2019年10月和2020年5月进行大型底栖动物调查。结合多种方法定性采集不同生境的大型底栖动物: 针对水体底质颗粒较小(如砂石、淤泥)、

水较浅的生境(如浅滩、溪流、水稻田、沟渠)主要运用抄网法, 直接使用中孔型(网格直径2–3 mm)手抄网从底质或水生植物周边捞取; 针对水体底质颗粒较大(如砾石、底岩)、水较深的生境(如河道中游), 则结合翻石法翻查底石, 再用毛笔或镊子将附着的底栖动物分离; 针对底质为硬化河床、水较深的水体(如水库、池塘)则结合诱饵法, 投放少许新鲜鸡、鱼内脏等腥臭物于水体中静置过夜, 再使用抄网捞取吸引而来的腐食性底栖动物; 对于较深水体中体型较大的种类(如长臂虾、淡水蟹), 则结合地笼进行捕捉。每地点至少采集30网次, 每种采集不超出30枚个体, 根据每网捕获数和目测来判断物种的种群数量级别(附录1)。

对采集的底栖动物拍摄生活照, 并对部分标本身上附着的共生底栖动物进行分离。冲洗干净后, 进行编号、登记和记录, 放入85%酒精中固定。一天后更换75%酒精长期保存, 存放于广州大学生命科学学院。

### 1.3 标本鉴定

根据生活形态和标本形态, 使用连续变倍体视显微镜对标本的关键特征(如体节、口器、尾器、生

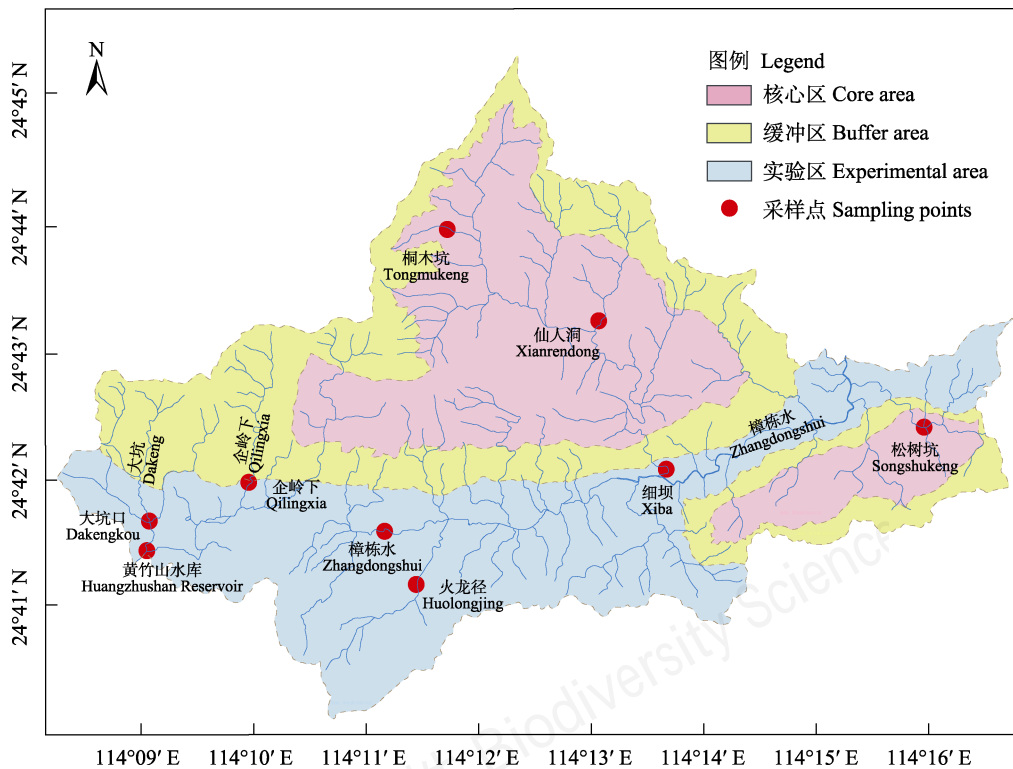


图1 车八岭国家级自然保护区水系图及采样点

Fig. 1 Sampling points and drainage map of the Chebaling National Nature Reserve



图2 采样点的典型环境。1: 樟栋水河; 2: 黄竹山水库; 3: 仙人洞; 4: 桐木坑; 5: 火龙径。

Fig. 2 Typical environments of sampling points. 1, Zhangdongshui River; 2, Huangzhushan Reservoir; 3, Xianrendong; 4, Tongmukeng; 5, Huolongjing.

殖附肢等)进行观察比对, 检索出所属类群。再通过文献、专家问询等形式进行物种鉴定。物种名称、分类地位、生态习性主要基于《中国动物志》、《中国动物图谱》等经典专著(齐钟彦等, 1985; 戴爱云, 1999; 杜德俊和高力行, 2004; 梁象秋, 2004; 李新正, 2007; 杨定和刘星月, 2010), 再根据近年出版的专著、论文进行更新(张浩淼, 2012, 2019; 贾铭宇等, 2014; Chen et al, 2015; 李珊, 2015<sup>①</sup>; 周长发等, 2015; 姜永生, 2016; Shih et al, 2016)。

## 2 结果

### 2.1 大型底栖动物的种类构成

共采集标本800余号, 鉴定出大型底栖动物57种(含19个未定种), 隶属于4门6纲18目38科, 主要为涡虫、贝类、甲壳类及水生昆虫(附录1), 其中节肢动物有46种, 约占所获物种总数的80% (图3)。水生昆虫占大多数, 达8目25科43种, 约占所获底栖节肢动物总数的90%、占全部种类的73%, 涵盖了水生昆虫的主要目科。除半翅目和部分鞘翅目外, 所

捕获的水生昆虫基本为各类群的水生稚虫, 其中种类最多的是蜻蜓目的稚虫, 涵盖8科: 色蟌科、溪蟌科、蜓科、春蜓科、裂唇蜓科、大蜓科、大伪蜻科、蜻科, 共22种, 约占节肢动物总数的48%、占全部种类的38% (图3)。清洁水体的指示类群, 即蜉蝣目、襁翅目、毛翅目(Ephemeroptera、Plecoptera、Trichoptera, EPT)的稚虫合计9科13种, 约占节肢动物的28%、占全部种类的22% (图3)。采集到了车八岭星齿蛉的稚虫。采集到与底栖动物共生、寄生的物种共两种, 分别为在安远龙溪蟹(*Longpotamon anyuanense*)关节上共生的辛氏切头涡虫(*Temnocephala semperi*), 以及营寄生习性的铁线虫属一种(*Gordius* sp.)。

从数目及习性上来看, 调查所见、所获的大型底栖动物大多为偏好流动清洁水体物种(附录1)。在扁形动物中, 常见种为中国三角涡虫(*Dugesia sinensis*) (图3), 附着于溪流、河道浅水区中的砾石背后; 在贝类中, 放逸短沟蜷(*Semisulcospira libertina*) (图3)的数量占绝大多数, 为各流动水体的优势种, 静水、缓水水体中则分布有少量椭圆萝卜螺(*Radix swinhoei*)及尖膀胱螺(*Physa acuta*), 双壳类均较罕见; 在甲壳类中, 米虾(*Caridina* spp.)在各水体较常见, 沼虾(*Macrobrachium* spp.)只在部分较深的流动水体中罕见, 淡水蟹均罕见; 在水生昆虫中, 蜻蜓目和蜉蝣目的稚虫是流动水体中的优势类群, 在较深的流动水体中也发现较多的广翅目稚虫。所获底栖节肢动物大多数为肉食或杂食性, 其余类群多为碎屑食性(附录1)。

### 2.2 保护区内大型底栖动物的分布差异

在低海拔实验区即可采集到本次记录的大部分(47种, 约80%)大型底栖动物。水生昆虫的稚虫在大部分砂石至底岩基质的水体均可采集到。淤泥或人工硬化底质的采样点如大坑口周边稻田、细坝、黄竹山水库则可零星采集到椭圆萝卜螺、尖膀胱螺、扁旋螺(*Gyraulus compressus*)、尖口圆扁螺(*Hippeutis cantori*)等静水、缓水种类。

从海拔梯度上来看, 保护区中不同海拔的生境间物种组成具有一定差异。海拔较低的采样点( $\leq 425$  m)物种丰富度较高, 基本能采集到已获的水生昆虫种类, 襁翅目、毛翅目的稚虫在低海拔尤为常见。其中达60% (25种)的水生昆虫仅在海拔最低的采样点樟栋水(海拔345 m)采集到。非昆虫种类中, 集中分

① 李珊 (2015) 河南省襁科稚虫分类研究. 硕士学位论文, 河南科技学院, 河南新乡。

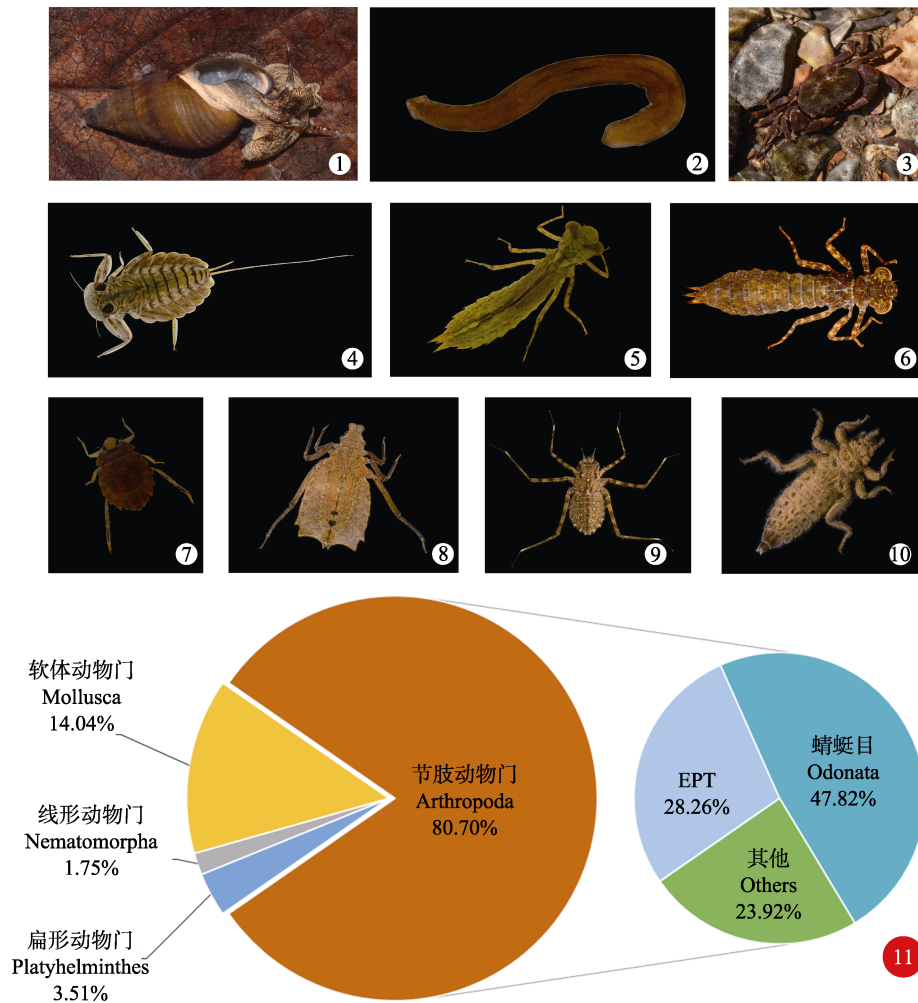


图3 调查所获大型底栖动物部分物种活体照以及各类群比例。1: 放逸短沟蜷; 2: 中国三角涡虫; 3: 安远龙溪蟹; 4: 美丽高翔蜉; 5: 漳州佩蜓; 6: 遂昌黑额蜓; 7: 广盖蜉; 8: 折尾施春蜓; 9: 福建大伪蜻; 10: 显著闽春蜓; 11: 所获大型底栖动物的各类群比例及其水质指示昆虫“EPT”(蜉蛄目Ephemeroptera、襉翅目Plecoptera、毛翅目Trichoptera)的比例。

Fig. 3 Photos of selected living specimens and species proportion of collected macrozoobenthos. 1, *Semisulcospira libertina*; 2, *Dugesia sinensis*; 3, *Longpotamon anyuanense*; 4, *Epeorus melli*; 5, *Periaeschna zhangzhouensis*; 6, *Planaeschna suichangensis*; 7, *Aphelochelrus cantonensis*; 8, *Sieboldius deflexus*; 9, *Macromia malleifera*; 10, *Fukienogomphus promineus*; 11, Species and EPT (Water quality indicator insects, E = Ephemeroptera, P = Plecoptera, T = Trichoptera) proportion of collected macrozoobenthos.

布在低海拔的有中国三角涡虫、石田螺(*Sinotaia quadrata*)、扁旋螺、胖掌沼虾(*Macrobrachium inflatum*)等。中等海拔(425–538 m)的采样点虽多(4个),但特色种类较少。特色物种河蚬(*Corbicula fluminea*)仅在海拔487 m的仙人洞水体中具有一定数量,背角无齿蚌(*Sinanodonta woodiana*)则仅在海拔450 m的大坑口偶见;均为双壳类。即便在海拔较高(≥ 538 m)的采样点中,也采集了适应静水的大蚊幼虫。

### 3 讨论

相比以软体、甲壳动物为底栖动物群落主体的滨海红树林及河流生态系统,森林生态系统的内陆

水体主要以溪流、湖泊、水库等形式存在,故其底栖动物群落以水生昆虫为主(汪兴中, 2012)。从本文结果来看,车八岭保护区的大型底栖动物大多属于亚热带森林的典型物种,其中又以蜻蜓目稚虫种类最为丰富。从区系上看,蜻蜓基本属于亚热带区系种类:溪螳属(*Euphaea*)、闽春蜓属(*Fukienogomphus*)、佩蜓属(*Periaeschna*)、大伪蜻属(*Macromia*)为典型的华南分布属(张浩淼, 2019)。此外,种群数量占优势的贝类——放逸短沟蜷是温带及亚热带森林丘陵山溪的典型物种。其他类群中,安远龙溪蟹、广东米虾(*Caridina cantonensis*)、车八岭星齿蛉、中华越南蜉(*Vietnamella sinensis*)等则是

华南或亚热带地区狭域分布种,体现了亚热带森林淡水生态系统的特色。

目前国内对森林内陆水体底栖动物的综合调查较少。与本调查环境较相近的研究有神农架林地溪流(汪兴中, 2012)、湘鄂交界的黄盖湖水系(蒋小明等, 2011), 以及中温带的长白山林地溪流<sup>①</sup>、吉林省红旗河(宋聘等, 2020)等, 物种构成以蜉蝣、石蛾稚虫等为主, 蜻蜓稚虫的记录较少。其他内陆水体如武汉市南湖(杨明生, 2009)、赣江水系(邢圆等, 2019)、北京凉水河(常松等, 2019)、白洋淀(孙泉琼等, 2019)则以摇蚊幼虫、水生寡毛类、椎实螺类等广适性静水种为主。其中赣江水系中寡毛类、蜉蝣稚虫、摇蚊幼虫、蜻蜓、软体动物均有丰富的物种记录, 体现了其范围大、水文环境多样的流域特征。国外森林生态系统的底栖动物调查较多集中在欧洲及北美地区, 如奥地利的卡林西亚(Carinthia)山地森林溪流中以钩虾类、双翅类幼虫及EPT稚虫为主(Weinländer & Füreder, 2011); 捷克的波希米亚森林(Bohemian Forest)溪流中也以双翅类幼虫和EPT稚虫为主(Svobodová et al, 2012), 蜻蜓类均很少记述。值得注意的是, 发达地区的底栖动物调查重点已从本底调查转向污染评估上, 许多调查案例并不一定反映原生群落, 也会对水质指示类群有更侧重的调查与记述。同时, 由于底栖动物门类跨度大, 虽有部分研究报道了类似生境的底栖生物种类, 但是以某一类群为专题(如蜻蜓、贝类)、而不是以底栖动物去综合开展(如张浩淼, 2012), 因而在整体群落比较上存在困难。

从生态系统功能上来看, 鉴于蜻蜓目稚虫和成虫均为捕食性, 故除反映水体小型水生动物丰富外, 结果也揭示了保护区的陆生无脊椎动物丰富, 足以供养多种蜻蜓并维持健康的种群繁殖。此外, 丰富的底栖节肢动物可为保护区中的鱼类等捕食者提供食物。登陆羽化的水生稚虫实质上可将水底的能量转移到陆上, 为诸多陆生食虫物种提供食物。

从环境指示角度上来看, 保护区调查所获的大型底栖动物主要是洁净流动水体的中、高需氧种类, EPT昆虫占比已超过20%。贝类优势种为对水体流动性、洁净性具有一定要求的放逸短沟蜷, 且数量非常大; 偏好静水、广适性的贝类物种则仅零散出现

于人工水体(如水稻田、水库、沟渠)当中。这反映保护区中多处自然水体流动性较强, 有相当的含氧量。低海拔实验区能采集到种类、数量均较多的蜉蝣目、襁翅目、毛翅目等对水质要求高的昆虫类群, 显示出该保护区中有人类活动的水体受污染程度较低。

鉴于底栖动物具水质指示及生态系统功能, 我们建议保护区建立底栖动物长期监测体系, 以定期比较评估保护区生态系统健康程度。监测指标应涵盖清洁水体指示昆虫(EPT)的物种构成比、流动洁净水体的物种构成比、物种丰富度、优势种监测等。可考虑根据以下三方面系统设立监测样点: (1)人类活动程度: 从保护区的实验区、缓冲区、核心区分别选取多个环境相似的水体进行定性、定量的底栖动物群落监测, 以比较、评估人类活动的影响, 也可据核心区监测结果建立环境标准参考值; (2)海拔梯度: 鉴于不同海拔梯度底栖动物的构成差异, 可考虑沿海拔设立3-4个梯度(如300 m、400 m、500 m、500 m以上)的系列样点进行监测, 定期监测不同海拔的环境质量; (3)水文属性: 可考虑在横贯保护区的主河流樟栋水的上、中、下游河段选取定性、定量的监测样段, 监测不同水量、流速、沉积物条件下的底栖动物群落动态, 可对水体污染物扩散进行快速的生态系统影响评估。在监测频次方面, 可分别选取春夏丰水期(约4-9月)、秋冬枯水期(约10月至次年3月)的某月中旬, 每年进行两次监测; 如条件允许, 也可选取每季某月中旬(如3、6、9、12月中旬)进行一年四次的季节性监测。

总的来说, 车八岭保护区的大型底栖动物群落能在一定程度上反映亚热带森林生态系统的物种特色, 结果可为国内森林内陆水体底栖动物的综合研究、建立保护区底栖动物长期观测体系提供基础资料。然而, 由于各类群研究深度不一, 对底栖动物各类群都进行鉴定存在难度, 这可能导致物种编目中对某些类群有所侧重, 也会对洁净水体指示种的构成比例造成偏差。同时, 比较和对照是利用底栖动物群落进行环境评估的基本手段, 但是当前国内底栖生物调查较为零散, 各调查地的覆盖范围、气候水文、人类活动差异较大。加之, 尽管各类群的研究程度不一, 部分地区的底栖动物调查已从本底资源编目转向环境评估应用, 导致其物种既不一定反映天然群落, 也对水质指示物种产生侧重性的

<sup>①</sup> 李玲 (2018) 冬季长白山源头溪流生境类型对凋落叶分解与底栖动物定殖的影响. 硕士学位论文, 东北师范大学, 长春.

记述;此外,一些调查也以某类群为专题开展。这些因素都会降低多地间调查结果的可比性,难以客观评估当地本底资源情况。因而笔者建议在各典型生态系统设立底栖动物的标准监测样地,对底栖动物各类群进行更全面的编目,并建设长期且指标完善的监测体系。只有充分摸清我国各生态系统底栖动物的本底资源及其动态,才能准确发挥其环境指示与评估功能。

**致谢:**感谢广东车八岭国家级自然保护区管理局对本工作的支持。感谢贾凤龙教授、张浩淼博士、黄超博士协助物种的鉴定。感谢编辑部和审稿专家在审阅本文时所提出的宝贵建议。

## ORCID

易祖盛  <https://orcid.org/0000-0002-9966-7889>

黄元骏  <https://orcid.org/0000-0001-7166-905X>

## 参考文献

- Chang S, Li XH, Wang PJ, Li ZX, Zhao LX (2019) Investigation and evaluation on zoobenthos in Liangshui River of Beijing. *Beijing Water*, (2), 35–39. (in Chinese with English abstract) [常松, 黎小红, 王培京, 李兆欣, 赵立新 (2019) 北京市凉水河底栖动物现状调查与评价. *北京水务*, (2), 35–39.]
- Chen YH, Chen XM, Wu CC, Wang AT (2015) A new species of the genus *Dugesia* (Tricladida: Dugesiidae) from China. *Zoological Systematics*, 40, 237–249.
- Committee for Terms in Ecology (2006) Chinese Terms in Ecology. Science Press, Beijing. (in Chinese) [生态学名词审定委员会 (2006) 生态学名词. 科学出版社, 北京.]
- Dai AY (1999) Fauna Sinica · Arthropoda · Crustacea · Decapoda, Crabulidae. Science Press, Beijing. (in Chinese) [戴爱云 (1999) 中国动物志·节肢动物门·甲壳动物亚门·软甲纲·十足目·束腹蟹科, 溪蟹科. 科学出版社, 北京.]
- Du DJ, Gao LX (2004) Ecological Information of Hong Kong. Hong Kong Sanlian Press, Hong Kong. (in Chinese) [杜德俊, 高力行 (2004) 香港生态情报. 香港三联出版社, 香港.]
- Jia MY, Liu MH, Xing B, Yu HX (2014) Larval key to genera of Tipulidae, Diptera (Insecta) from Maoershan Streams. *Journal of Anhui Agricultural Sciences*, 42, 7459–7462. (in Chinese with English abstract) [贾铭宇, 刘曼红, 刑博, 于洪贤 (2014) 帽儿山溪流昆虫纲双翅目大蚊科稚虫分属分类检索. *安徽农业科学*, 42, 7459–7462.]
- Jiang XM, Cheng JL, Xiong J, Zhang E, Xie ZC (2011) Macroinvertebrate community structure and bioassessment of water quality in Pohe Stream, one of the headwater streams of Huanggai Lake water-network. *Resources and Environment in the Yangtze Basin*, 20, 1040–1046. (in Chinese with English abstract) [蒋小明, 程建丽, 熊晶, 张鹏, 谢志才 (2011) 黄盖湖水系河源区—幡河大型无脊椎动物群落与水质评价. *长江流域资源与环境*, 20, 1040–1046.]
- Jiang YS (2016) Atlas of Common Aquatic Organisms in Shaying River. China Water Power Press, Beijing. (in Chinese) [姜永生 (2016) 沙颍河常见水生生物图集. 中国水利水电出版社发行部, 北京.]
- Li B, Shen HL, Zhang M, Cai QH, Shao ML (2013) Changes of macrobenthos community and their relationships with environmental factors along cascading reservoirs of Xiangxi River Basin, China. *Chinese Journal of Ecology*, 32, 2070–2076. (in Chinese with English abstract) [李斌, 申恒伦, 张敏, 蔡庆华, 邵美玲 (2013) 香溪河流域梯级水库大型底栖动物群落变化及其与环境的关系. *生态学杂志*, 32, 2070–2076.]
- Li XZ (2007) Fauna Sinica · Arthropoda · Crustacea · Decapoda · Palaemonoidea. Science Press, Beijing. (in Chinese) [李新正 (2007) 中国动物志·无脊椎动物·甲壳动物亚门·十足目·长臂虾总科. 科学出版社, 北京.]
- Li XZ (2011) An overview of studies on marine macrobenthic biodiversity from Chinese waters: Principally from the Yellow Sea. *Biodiversity Science*, 19, 676–684. (in Chinese with English abstract) [李新正 (2011) 我国海洋大型底栖生物多样性研究及展望: 以黄海为例. *生物多样性*, 19, 676–684.]
- Liang XQ (2004) Fauna Sinica · Arthropoda · Crustacea · Decapoda · Atyoidea. Science Press, Beijing. (in Chinese) [梁象秋 (2004) 中国动物志·无脊椎动物·甲壳动物亚门·十足目·匙指虾科. 科学出版社, 北京.]
- Luo YP, Jiang J, Wang LL, Shu ZF, Tong XL (2020) *Vietnamella chebalingensis*, a new species of the family Vietnamellidae (Ephemeroptera) from China based on morphological and molecular data. *Zootaxa*, 4868, 208–220.
- Qi ZY, Ma XT, Liu YY (1985) The Atlas of Molluscs in China, Vol. 4. Science Press, Beijing. (in Chinese) [齐钟彦, 马绣同, 刘月英 (1985) 中国动物图谱·软体动物·第四册. 科学出版社, 北京.]
- Shih HT, Huang C, Ng PKL (2016) A re-appraisal of the widely-distributed freshwater crab genus *Sinopotamon* Bott, 1967, from China, with establishment of a new genus (Crustacea: Decapoda: Potamidae). *Zootaxa*, 4138, 309–331.
- Song D, Huo TB, Wang QS, Huang XL, Du X, Wang HB (2020) Community structure of macrozoobenthos in summer and biological evaluation of water quality in Hongqi River. *Chinese Journal of Fisheries*, 33(3), 42–49. (in Chinese with English abstract) [宋聘, 霍堂斌, 王秋实, 黄晓丽, 都雪, 王慧博 (2020) 红旗河夏季大型底栖动物群落结构及水质生物学评价. *水产学杂志*, 33(3), 42–49.]
- Song XJ, He W, Peng YG (2017) Evaluation on ecotourism

- resources of Guangdong Chebaling National Nature Reserve. *Journal of Anhui Agricultural Sciences*, 45(26), 1–5. (in Chinese with English abstract) [宋相金, 何文, 彭友贵 (2017) 广东车八岭国家级自然保护区生态旅游资源评价. *安徽农业科学*, 45(26), 1–5.]
- Sun XQ, Li HC, Liao CY, Deng JZ, Sun HM, Yan MX, Wang HW (2019) Benthic invertebrate survey and water environment analysis in Baiyangdian Lake. *Hebei Fisheries*, (8), 40–44, 50. (in Chinese) [孙泉琼, 李宏昌, 廖晨延, 邓俊泽, 孙海明, 闫明星, 王宏伟 (2019) 白洋淀底栖无脊椎动物调查及水环境分析. *河北渔业*, (8), 40–44, 50.]
- Svobodová J, Matěna J, Kopáček J, Poláková S, Vrba J (2012) Spatial and temporal changes of benthic macroinvertebrate assemblages in acidified streams in the Bohemian Forest (Czech Republic). *Aquatic Insects*, 34, 157–172.
- Wang XZ (2012) Study on the Distribution Characteristics of Stream Benthos and Its Relationship with Environmental Factors in Shennongjia Area. PhD dissertation, University of Chinese Academy of Sciences, Beijing. (in Chinese with English abstract) [汪兴中 (2012) 神农架地区溪流底栖动物分布特征及其与环境因子关系研究. 博士学位论文, 中国科学院研究生院, 北京.]
- Weinländer M, Füreder L (2011) Crayfish as trophic agents: Effect of *Austropotamobius torrentium* on zoobenthos structure and function in small forest streams. *Knowledge & Management of Aquatic Ecosystems*, 22, 1–15.
- Xiao ZS, Chen LJ, Song XJ, Shu ZF, Xiao RG, Huang XQ (2019) Species inventory and assessment of large- and medium-size mammals and pheasants using camera trapping in the Chebaling National Nature Reserve, Guangdong Province. *Biodiversity Science*, 27, 237–242. (in Chinese with English abstract) [肖治术, 陈立军, 宋相金, 束祖飞, 肖荣高, 黄小群 (2019) 基于红外相机技术对广东车八岭国家级自然保护区大中型兽类与雉类的编目清查与评估. *生物多样性*, 27, 237–242.]
- Xing Y, Wu XP, Ouyang S, Zhang JQ, Xu J, Yin SL, Xie ZC (2019) Assessment of macrobenthos biodiversity and potential human-induced stressors in the Ganjiang River system. *Biodiversity Science*, 27, 648–657. (in Chinese with English abstract) [邢圆, 吴小平, 欧阳珊, 张君倩, 徐靖, 银森录, 谢志才 (2019) 赣江水系大型底栖动物多样性与受胁迫因子初探. *生物多样性*, 27, 648–657.]
- Xu YQ (1993) A comprehensive report on investigation in Chebaling National Nature Reserve. In: *Collected Papers for Investigation in Chebaling National Nature Reserve* (ed. Editorial Committee of Collected Papers for Investigation in Chebaling National Nature Reserve), pp. 1–7. Guangdong Science and Technology Press, Guangzhou. (in Chinese with English abstract) [徐燕千 (1993) 车八岭国家级自然保护区调查研究综合报告. 见: 车八岭国家级自然保护区调查研究论文集 (车八岭国家级自然保护区调查研究论文集编委会编), 1–7页. 广东科技出版社, 广州.]
- Yang D, Liu XY (2010) *Fauna Sinica · Insecta · Megaloptera*. Science Press, Beijing. (in Chinese) [杨定, 刘星月 (2010) 中国动物志·昆虫纲·广翅目. 科学出版社, 北京.]
- Yang MS (2009) Studies on the Community Structure and Ecological Function of Macrozoobenthos in Lake Nanhu, Wuhan City, China. PhD dissertation, Central China Agricultural University, Wuhan. (in Chinese with English abstract) [杨明生 (2009) 武汉市南湖大型底栖动物群落结构与生态功能的研究. 博士学位论文, 华中农业大学, 武汉.]
- Zhang HM (2012) Systematic Study of Anisoptera Larvae in China (Insecta: Odonata). PhD dissertation, South China Agricultural University, Guangzhou. (in Chinese with English abstract) [张浩淼 (2012) 中国差翅亚目稚虫的分类学研究(昆虫纲: 蜻蜓目). 博士学位论文, 华南农业大学, 广州.]
- Zhang HM (2019) *Dragonflies and Damselflies of China*. Chongqing University Press, Chongqing. (in Chinese) [张浩淼 (2019) 中国蜻蜓大图鉴. 重庆大学出版社, 重庆.]
- Zhou CF, Su CR, Gui H (2015) Overview of Mayfly in China. Science Press, Beijing. (in Chinese) [周长发, 苏翠荣, 归鸿 (2015) 中国蜉蝣概述. 科学出版社, 北京.]

(责任编辑: 吴纪华 责任编辑: 闫文杰)

## 附录 Supplementary Material

### 附录1 车八岭国家级自然保护区大型底栖动物名录、种群大小、分布与习性

Appendix 1 Catalogue, population size, habit and distribution of macrozoobenthos in the Chebaling National Nature Reserve  
<https://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2020304-1.pdf>

•论坛•

## IPBES工作效率和科学职能的有效性分析

戴逢斌, 吴杨, 潘玉雪, 张博雅, 田瑜\*

中国环境科学研究院, 北京 100012

**摘要:** IPBES第一轮工作方案受到国际社会的广泛关注, 奠定了其作为第一个生物多样性领域政府间机制的重要地位。IPBES自成立以来相继发布了系列评估报告和决策者摘要, 引起了国际社会广泛关注, 因此, 其公平性、公正性、科学性和透明性始终为各界关注的焦点, 直接决定着IPBES评估报告的可信度和未来的发展。为有效提升工作效率, 提高其成果的科学性, IPBES通过定期开展内部和外部审查, 发现问题, 优化机构设置, 从而指导未来工作计划。本文以IPBES定期开展的审查以及现有工作机制为基础, 针对IPBES的工作效率和科学职能进行分析, 从根本上认识其地位和性质, 分析其机构设置的优势和存在的问题, 以及工作职能的发挥潜力, 针对存在的问题提出建议。并根据我国情况, 提出相关工作建议。总体来讲, IPBES在完善组织机构和规则程序, 推动产生新知识、财务资源有效管理等方面均取得了显著进展, 但在透明度、科学与政策衔接、学科和地域平衡, 以及政策支持方面存在一定不足, 在发挥成员国积极性和能力方面存在欠缺。为此, 建议IPBES未来能够更进一步发挥其特殊的政府间地位和作用, 促进科学职能的发挥, 特别是加强科学和政策的互动, 推动多利益攸关方参与, 形成稳定的财务制度并提升工作机制的透明度。同时, 建议加强对IPBES评估报告在国内的解读, 加大国内宣传力度, 并加强多学科专家遴选, 弥补研究领域的国内空缺。

**关键词:** 生物多样性; 生态系统服务; 审查; 职能; IPBES

戴逢斌, 吴杨, 潘玉雪, 张博雅, 田瑜 (2021) IPBES工作效率和科学职能的有效性分析. 生物多样性, 29, 688–692. doi: 10.17520/biods.2020250.

Dai FB, Wu Y, Pan YX, Zhang BY, Tian Y (2021) Work efficiency of IPBES and the effectiveness of scientific functions. Biodiversity Science, 29, 688–692. doi: 10.17520/biods.2020250.

## Work efficiency of IPBES and the effectiveness of scientific functions

Fengbin Dai, Yang Wu, Yuxue Pan, Boya Zhang, Yu Tian\*

Chinese Research Academy of Environmental Sciences, Beijing 100012

### ABSTRACT

**Background:** The first work programme of IPBES has received extensive attention from the international community, laying down its important role as the first intergovernmental mechanism in the field of biodiversity. Since its establishment, IPBES has successively released a series of assessment reports and summary for policymakers, which have attracted widespread attention from the international community. Therefore, its fairness, impartiality, scientificity and transparency have always been the focus of attention from all walks of life, and directly determine the credibility and future development of IPBES assessment report. In order to effectively improve the scientificity and efficiency of IPBES deliverables, IPBES conducts internal and external reviews regularly to identify problems, optimize institutional settings, and guide future work plans.

**Problems:** IPBES has made significant progress in improving its organizational structure, rules and procedures, promoting the generation of new knowledge, and the effective management of financial resources. However, there are certain shortcomings in transparency, science and policy linkage, discipline and geographical balance, and policy support. And there are deficiencies in stimulating the enthusiasm and capacity of member states.

**Recommendations:** To further exert IPBES's special intergovernmental status and role in the future to promote scientific functions, especially to strengthen the interaction between science and policy, it is needed for IPBES to promote multi-stakeholder participation, to form a stable financial system, and to enhance the transparency of its

收稿日期: 2020-06-22; 接受日期: 2020-10-09

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

working mechanisms. As to China, it is suggested to strengthen the domestic interpretation of the IPBES assessment report, increase publicity, and strengthen the selection of multidisciplinary experts to fill up the domestic vacancies in the research field.

**Key words:** biodiversity; ecosystem services; reviews; functions; IPBES

生物多样性和生态系统服务政府间科学政策平台(Intergovernmental Science–Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services, IPBES)是连接科学界和决策者之间的桥梁(田瑜等, 2015)。IPBES 包含创造新知识、开展评估、政策支持和能力建设四项基本职能(田瑜等, 2016), 通过其四个相互关联的职能, 缩小科学界与政治界对生物多样性领域的认识差距, 增强对话, 提升全球环境的可持续性(Duke et al, 2015)。自2012年IPBES成立以来, 第一轮工作方案在增进关于生物多样性和生态系统服务的知识方面已经取得了显著成效, 相继发布了“传粉者、传粉和粮食生产”“生物多样性和生态系统服务情景和模型方法”“土地退化和恢复”评估以及四大地理区域评估和全球评估报告及其决策者摘要(潘玉雪等, 2020), 引起了国际社会广泛关注, 对扩大国际影响产生了积极效应。因此, 其公平性、公正性、科学性和透明性始终为各界关注的焦点, 直接决定着IPBES评估报告的可信度和未来的发展。为此, IPBES将针对工作和科学职能有效性的审查作为其工作方案的目标之一(IPBES, 2014a)。

根据IPBES的总体目标和任务, 审查内容主要包括行政和科学职能两个方面(IPBES, 2014b)。科学职能的发挥直接影响着评估报告的科学可信度, 而行政职能的发挥则对评估报告的影响力、可信度有着更为深远的潜在影响。本文在IPBES第一轮工作方案中开展的内部和外部审查的基础上, 针对IPBES的工作效率和科学职能进行分析, 从根本上认识IPBES的地位和性质, 分析其机构设置的优势和存在的问题, 以及工作职能的发挥潜力, 进而推测其未来的发展方向。

## 1 审查的背景和方法

IPBES的审查是指对工作方案中行政及科学职能的分析和评估。2013–2017年, IPBES通过制定一套审查机制(IPBES, 2014a, 2015), 对其正在开展的第一轮工作方案进行了评估分析。审查内容包括IPBES四项职能的履行、运作原则的应用、制定交

付品程序的成效、机制安排的成效、工作团队和专家组的成效、预算和财政规划成效等6个方面(IPBES, 2017a)。审查形式分为内部审查及外部审查(IPBES, 2015)。2015年和2017年, IPBES两个审查小组分别向全体会议递交了审查报告(IPBES, 2015, 2017a), 对下一个工作计划的补充制定和实施具有重要的指导意义。

内部审查即自查, 由IPBES主席、1名主席团成员、多学科专家组的1名共同主席和2名成员, 以及执行秘书组成内部审查小组, 通过调查问卷开展工作(IPBES, 2015)。内部审查小组根据收到的85份不同身份人员(9名主席团成员、23名多学科专家组成员、21名国家联络人、17名IPBES专家和17名秘书处成员, 包括技术支持机构成员)填写的问卷进行自我评估, 编制内部审查报告(IPBES, 2017b)。审查报告在2017年的第六次全体会议上获得通过。

外部审查小组由10名独立专家组成, 由竞争性招标程序遴选出的外部独立审查机构协助开展工作(IPBES, 2017b)。通过问卷调查、分析发表文章情况及引用数、在线资源访问情况、关键人物访谈等方式, 外部审查小组收集了主席团、多学科专家组成员、秘书处、利益攸关方、国家联络点以及专家等反馈的信息(IPBES, 2017b), 编写了审查报告, 在2019年的IPBES第七次全体会议上获得通过(IPBES, 2019b)。

## 2 审查的内容和结论

IPBES成立以来, 利用有限的资源制定了必要的议事规则, 取得了一系列成果, 相继发布了系列评估报告和决策者摘要, 引起了国际社会的广泛关注, 成功推动了国际社会对生物多样性和生态系统服务现状和趋势的了解(潘玉雪等, 2020)。但与此同时, IPBES仍面临着诸多挑战, 如与政策衔接不够紧密、财政来源不稳定、四大职能进展不同步等(IPBES, 2019a)。

### 2.1 行政职能的有效性

在联合国环境规划署的推动下, 经过长期的国

际谈判和讨论, IPBES于2012年正式成立(马克平, 2012)。作为一个新的机构, 其行政管理模式借鉴了IPCC的方式, 但其行政职能的有效性仍存在以下不足。

第一, 政府间机制的作用正逐步发挥, 但法律地位和远期目标仍待进一步明确。作为一个独立的政府间机制, 其成员为各国政府, 同时联合国机构、联合国环境公约和非政府组织通过建立合作伙伴关系的形式参与(IPBES, 2019a)。然而, IPBES在定位和远期目标方面, 仍然存在一些问题和挑战: (1) IPBES的法律地位仍需提高, 从而提升IPBES履行总体任务和影响政策的能力; (2)利益攸关方甚至成员国对IPBES的法律地位存在认识混乱的问题, 仍将其定位成一个联合国机构, 而不是一个政府间平台, 对其促进科学政策互动的政府间作用的认识含糊不清; (3)对未来愿景和使命没有清晰的勾画, 战略上重视不够。IPBES在成立之初设定的目标为“通过建立科学与政策之间的联系, 加强生物多样性保护与可持续利用, 确保长期的人类福祉和可持续发展”(IPBES, 2014a)。部分成员认为, IPBES应该有一个可以衡量的战略性目标, 以便有效地指导和推进各个阶段的工作方案。此外, 性别平衡、地域平衡及学科(尤其是社会科学)平衡仍需进一步提升。

第二, 体制机制初步完善, 但尚不成熟。迄今为止, IPBES建立了全面的运作管理和工作机制, 并制订了一系列的议事规则, 其秘书处及技术支持机构的工作也受到了各方肯定(IPBES, 2019a)。特别是IPBES针对各项职能设立了技术支持机构和特别工作组(IPBES, 2014a), 引导和促进利益攸关方参与, 吸纳土著和地方知识及其他知识体系, 建立审查工作机制, 有效促进了IPBES的可持续性和长期影响。但仍然存在问题, 如IPBES当前的体制结构设计过于繁琐, 多学科专家组和主席团的职责存在重叠, 经常造成重复工作和职责划分不明确的情况; 秘书处工作负担过重, 其技术支持机构发挥作用需要一定时间, 而这些工作人员的地位不高, 影响力不大; 尽管IPBES已经认识到利益攸关方参与工作的重要性, 但由于实施存在困难导致其发挥的作用有限。此外, IPBES对联合国四个组织(联合国粮农组织、联合国开发计划署、联合国环境规划署、联合国教科文组织)及若干多边环境协定合作的

潜在价值未能充分发挥, 协同合作仍有待加强(IPBES, 2019a)。

第三, 资金管理高效, 但缺乏稳定来源。总体上, IPBES对现有可用资源的管理合理高效。大约一半资源用于工作方案的执行, 且其中大部分资源用于较为重要的区域和全球评估; 另一半资源用于维持IPBES的运作和管理。但是, 由于IPBES资金机制是成员国自愿捐款, 因此一直以来缺乏稳定可靠的长期收入来源, 财务容易受各国捐款数额波动的影响, 在可持续筹资方面也难以取得重大进展(IPBES, 2019a)。因此, IPBES不得不对财务资源不定期进行调整, 工作方案的启动也采用了灵活多变的滚动方式, 这对IPBES的财务管理造成了较大压力。

## 2.2 科学职能的有效性

IPBES成立以来, 在评估知识状况、推动创造新知识、开展能力建设等方面取得了成功。IPBES发布的科学评估报告和相关的决策者摘要数量众多, 先后发布了“传粉者、传粉和粮食生产”“生物多样性和生态系统服务情景和模型”“土地退化和恢复”“四大地理区域评估”和全球评估报告决策者摘要等重要成果(潘玉雪等, 2020), 引起了国际社会的广泛关注。同时, IPBES接纳所有知识来源, 不仅包括科学研究成果, 还包括土著和地方知识, 并鼓励利益攸关方参与, 且尝试在其产出中考虑文化差异(IPBES, 2019a)。IPBES评估报告一定程度上提升了各种知识持有者和政策制定者的理解和能力, 推动通过知识与政策的衔接来传递知识。可以说, IPBES科学职能的发挥相较于行政职能效果更为显著。

然而, IPBES在科学职能的发挥上仍存在一些问题: (1)为确保公平性, 实现联合国五个区域的地域平衡、发达国家和发展中国家的平衡、性别平衡等, 在某种程度上导致评估团队在学科和知识水平方面的参差不齐(IPBES, 2019a); (2)虽然鼓励土著和地方知识纳入IPBES, 但由于缺少实践经验, 还未形成完善的工作机制, 一定程度上阻碍了土著和地方知识持有者参与工作(IPBES, 2019a); (3)在邀请生物多样性领域外专家参与评估方面也存在困难, 由于专家筛选机制不透明, 专家资质、要求及筛选过程不公开, 导致在部分学科出现空白, 政府的参与力度有限, 这也对IPBES实现其既定目标造成了负面影响; (4)在与IPBES知识和数据管理有关的职能方面, 由于收集和使用基础信息和数据的标

准和导则始终没有出台,导致评估过程中的信息和文献没有得到有效收集和存储,为后续专家和政府评审工作带来了不便,极大影响了科学可信度。

### 2.3 政策影响力

IPBES的第一轮工作方案虽然得到了成员国的普遍肯定,同时也得到了学术界、环境和生物多样性保护有关的国际机构和非政府组织的支持,但由于IPBES早期开展评估时很大程度上是作为一个科学组织来进行,侧重于建立其科学和技术信誉,没有充分驾驭科学与政策之间的衔接,因此,政策支持职能实施得不理想,评估报告决策者摘要未对决策者产生预期的影响(IPBES, 2019a)。此外,受语言、文化、传播时间、理解能力及其他信息源等的影响,这也在一定程度上限制了各国在政策层面对其评估结果的理解和应用。

## 3 IPBES未来的机遇和挑战

2019年,达沃斯经济论坛在审议年度《全球风险报告》时,突出强调了环境恶化对商业和人类社会的风险,报告指出了气候变化、生物多样性丧失和生态系统崩溃等重要环境问题,特别是它们之间的关联和反馈,引起国际社会政商界领导人的重视,迫切需要清楚了解生物多样性和生态系统退化状况和造成退化的原因,从而探索共同应对这些问题的备选方案 and 解决办法。此时发布的IPBES全球评估报告受到了各界的极大重视,全球各大媒体纷纷报道。法国总统马克龙邀请了全球评估报告共同主席和执行秘书介绍评估报告成果,并做出了关于生物多样性的新政策承诺。美国先后两次在白宫组织召开听证会,探讨评估报告的主要结论。此外,全球评估报告还受到《生物多样性公约》等环境协定的接受和认可。可以预见,随着IPBES评估报告逐渐受到各界的认可,其影响力将逐渐提升。

作为一个独立的政府间机制,IPBES考虑到成员国提出的加强生物多样性科学和政策互动的有关需求,接受多边环境协定等机制提出的建议,开展了生物多样性和生态系统服务评估、支持决策、发现知识空缺以及能力建设等工作。IPBES在国际社会的作用不可替代,它对了解生物多样性丧失和生态系统服务退化的根本原因产生了重要影响,加深了国际社会对全球生物多样性和生态系统服务

的现状、趋势和保护措施等方面的了解,促进了全球共识的形成,已经成为《生物多样性公约》等相关公约在制定未来十年行动目标的重要科学基础。

## 4 国内参与相关工作的建议

我国是生物多样性大国,深入参与IPBES工作有利于树立我国政府高度重视生物多样性保护、履行国际义务的良好形象;有利于学习和借鉴国际上在该领域的经验和做法,进一步推进我国生物多样性保护评估与管理能力和队伍建设,宣传我国生物多样性保护成就。为切实提高我国专家的参与力度,提升我国的国际影响力,针对当前存在的问题和挑战,在国内现有工作基础上提出如下建议。

第一,加强科学政策互动。开展相关专题的前期调研,了解国内相关领域的优秀专家和整体研究水平,查明目前国内研究存在的空缺和短板,结合国内工作需求,为国内应对指明方向。加强科学与政策的联系,促进科研成果在政策上的应用,通过凝练IPBES报告成果,对现有成果进行优化,针对地方政府的实际需求,开展地方评估,将评估结果转化到政策建议中,并推广分享科学与政策相结合的成功案例和经验。

第二,提高专家参与能力。IPBES评估过程中的科学性与可信度同时体现在评估作者的多元化,这将是国内参与IPBES工作可借鉴的重要方面。邀请不同领域专业人员参与,通过完善专家推荐机制,规范工作流程,提升工作效率。除了学科多样性、科学资格的标准外,还需要在数据、科学、政策、实践能力,以及性别等方面增加遴选标准。加强科学与政策的互动,弥补研究领域的空缺。

第三,加强多利益攸关方参与。IPBES已编制并实施了一系列利益攸关方参与战略,为加强与主要战略利益攸关方的沟通和协作提供了指导,通过建立合作伙伴关系共同开展工作,增进互利。为此,建议国内提高利益攸关方参与力度,参与评估报告的编制和审查等,特别是不同部门、组织机构的相关人员、有关领域的专家、从事生物多样性保护的管理人员、决策者和政策专家,以及掌握丰富地方知识的专家等。

第四,扩大宣传。加强IPBES评估报告解读,扩大IPBES在国内的宣传力度,积极参与IPBES国际

进程, 加强信息共享及国际合作(张博雅等, 2018), 有利于促进国内参与。此外, 包括定期编制和发布中英文动态简报等宣传材料, 通过网络和报刊等媒体, 以国际研讨会、利益攸关方对话会等形式搭建国际国内信息共享平台, 介绍中国经验, 讲好中国故事, 增加公众对IPBES的了解和广泛参与。

## 参考文献

- Duke CS, Quach K, Jackson ST (2015) The Intergovernmental Platform on Biodiversity and Ecosystem Services (IPBES): Enhancing collaboration to support science-based decision-making. In: AGU Fall Meeting Abstracts. San Francisco, USA. <https://agu.confex.com/agu/fm15/webprogram/Paper73668.html>. (accessed on 2020-06-21)
- IPBES (2014a) Report of the Second Session of the Plenary of the Intergovernmental Science–Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services. Antalya, Turkey. [https://ipbes.net/sites/default/files/downloads/IPBES\\_2\\_17\\_en\\_0.pdf](https://ipbes.net/sites/default/files/downloads/IPBES_2_17_en_0.pdf). (accessed on 2020-06-21)
- IPBES (2014b) Progress Report on the Development of a Procedure for the Review of the Effectiveness of the Administrative and Scientific Functions of the Platform (deliverable 4 (e)). Bonn, Germany. [https://ipbes.net/sites/default/files/downloads/IPBES\\_3\\_INF\\_11.pdf](https://ipbes.net/sites/default/files/downloads/IPBES_3_INF_11.pdf). (accessed on 2020-06-21)
- IPBES (2015) Procedure for the Review of the Effectiveness of the Administrative and Scientific Functions of the Platform (deliverable 4 (e)). Kuala Lumpur, Singapore. [https://ipbes.net/sites/default/files/downloads/IPBES-4-16\\_EN.pdf](https://ipbes.net/sites/default/files/downloads/IPBES-4-16_EN.pdf). (accessed on 2020-06-21)
- IPBES (2017a) Report of the Plenary of the Intergovernmental Science–Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services on the Work of its Fifth Session. Bonn, Germany. [https://ipbes.net/sites/default/files/ipbes-5-15\\_en.pdf](https://ipbes.net/sites/default/files/ipbes-5-15_en.pdf). (accessed on 2020-06-21)
- IPBES (2017b) Review of the Effectiveness of the Administrative and Scientific Functions of the Platform (deliverable 4 (e)). Medellin, Colombia. <https://ipbes.net/sites/default/files/ipbes-6-10-en.pdf>. (accessed on 2020-06-21)
- IPBES (2019a) Review of the Effectiveness of the Administrative and Scientific Functions of the Platform. Paris, France. [https://ipbes.net/sites/default/files/ipbes-7-5\\_en\\_review.pdf](https://ipbes.net/sites/default/files/ipbes-7-5_en_review.pdf). (accessed on 2020-06-21)
- IPBES (2019b) Report of the Plenary of the Intergovernmental Science–Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services on the Work of Its Seventh Session, Paris, France. [https://ipbes.net/sites/default/files/ipbes-7-10\\_en.pdf](https://ipbes.net/sites/default/files/ipbes-7-10_en.pdf). (accessed on 2020-06-21)
- Ma KP (2012) Intergovernmental Science–Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services (IPBES): An IPCC for biodiversity. *Biodiversity Science*, 20, 409–410. (in Chinese) [马克平 (2012) IPBES: 生物多样性领域的IPCC. *生物多样性*, 20, 409–410.]
- Pan YX, Zhang BY, Wu Y, Dai FB, Tian Y (2020) The latest developments of IPBES and China’s countermeasures. *Biodiversity Science*, 28, 1286–1291. (in Chinese with English abstract) [潘玉雪, 张博雅, 吴杨, 戴逢斌, 田瑜 (2020) IPBES工作进展及我国对策建议. *生物多样性*, 28, 1286–1291.]
- 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.]
- 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.]
- Zhang BY, Pan YX, Xu J, Tian Y (2018) IPBES thematic assessment on land degradation and restoration and its potential impact. *Biodiversity Science*, 26, 1243–1248. (in Chinese with English abstract) [张博雅, 潘玉雪, 徐靖, 田瑜 (2018) IPBES土地退化和恢复专题评估报告及其潜在影响. *生物多样性*, 26, 1243–1248.]

(责任编辑: 薛达元 责任编辑: 时意专)

# 张入匀等(2019)的文章勘误

张入匀等发表于《生物多样性》2019年第12期(1279–1290页)的文章《鼎湖山南亚热带常绿阔叶林叶功能性状沿群落垂直层次的种内变异》中作者提供的原稿有以下错误：(1)图6及其对应的结果有误；(2)图5和图7中有部分小图未标示对数转换，现予以更正。

## Erratum of the article from author Ruyun Zhang et al (2019)

In the December 2019 issue, Biodiversity Science 27 (12): 1279–1290, the incorrect figures appear on the paper by Ruyun Zhang et al (“Intraspecific variation of leaf functional traits along the vertical layer in a subtropical evergreen broad-leaved forest of Dinghushan”): (1) Fig. 6 and its results are incorrect; (2) some sub-pictures of Fig. 5 and Fig. 7 unlabeled logarithmic transformation, and the correct pictures and results are as follows.

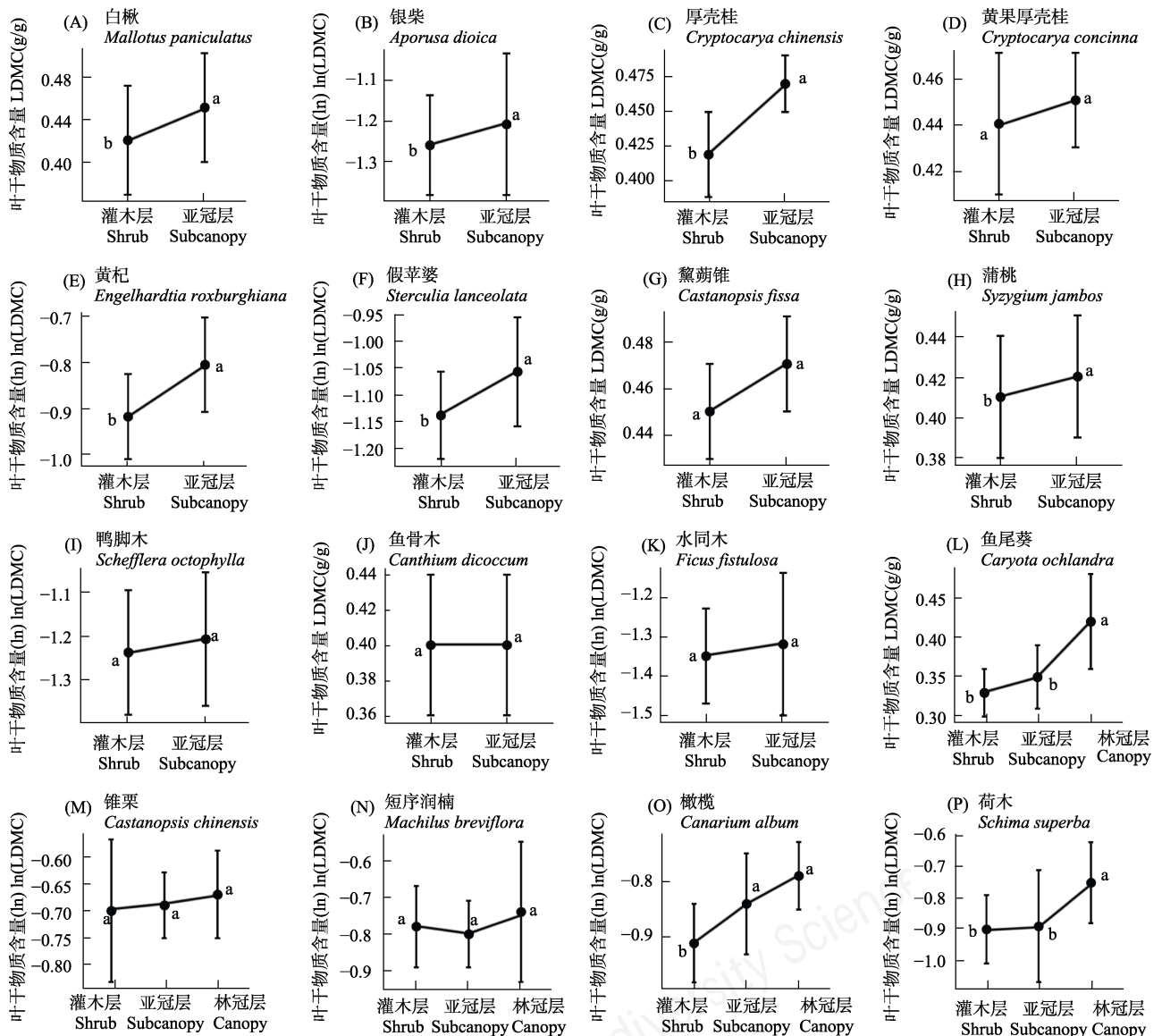


图6 16个树种叶干物质含量种内变异与垂直层次的关系(平均值 ± 标准差)。不同字母表示同一物种的叶干物质含量在不同垂直层次间存在显著差异(P < 0.05)。

Fig. 6 The relationship between intraspecific variation of leaf dry matter content (LMDC) in 16 species and vertical layer (Mean ± SD). The different letters indicate that leaf dry matter content of the same species significantly varies along different vertical layers at 0.05 level.

(1)结果2.3中, 叶功能性状在不同垂直层次种内变异的物种依赖性的部分文字更正如下: 而叶干物质含量和叶面积沿垂直层次的种内变异有2种响应类型: 57%的树种其叶干物质含量随垂直层次升高而显著增加。

(2)由于部分物种的叶厚度和叶面积做了对数转换, 为了更好地展示结果, 对图5和图7的部分纵坐标进行了修改。

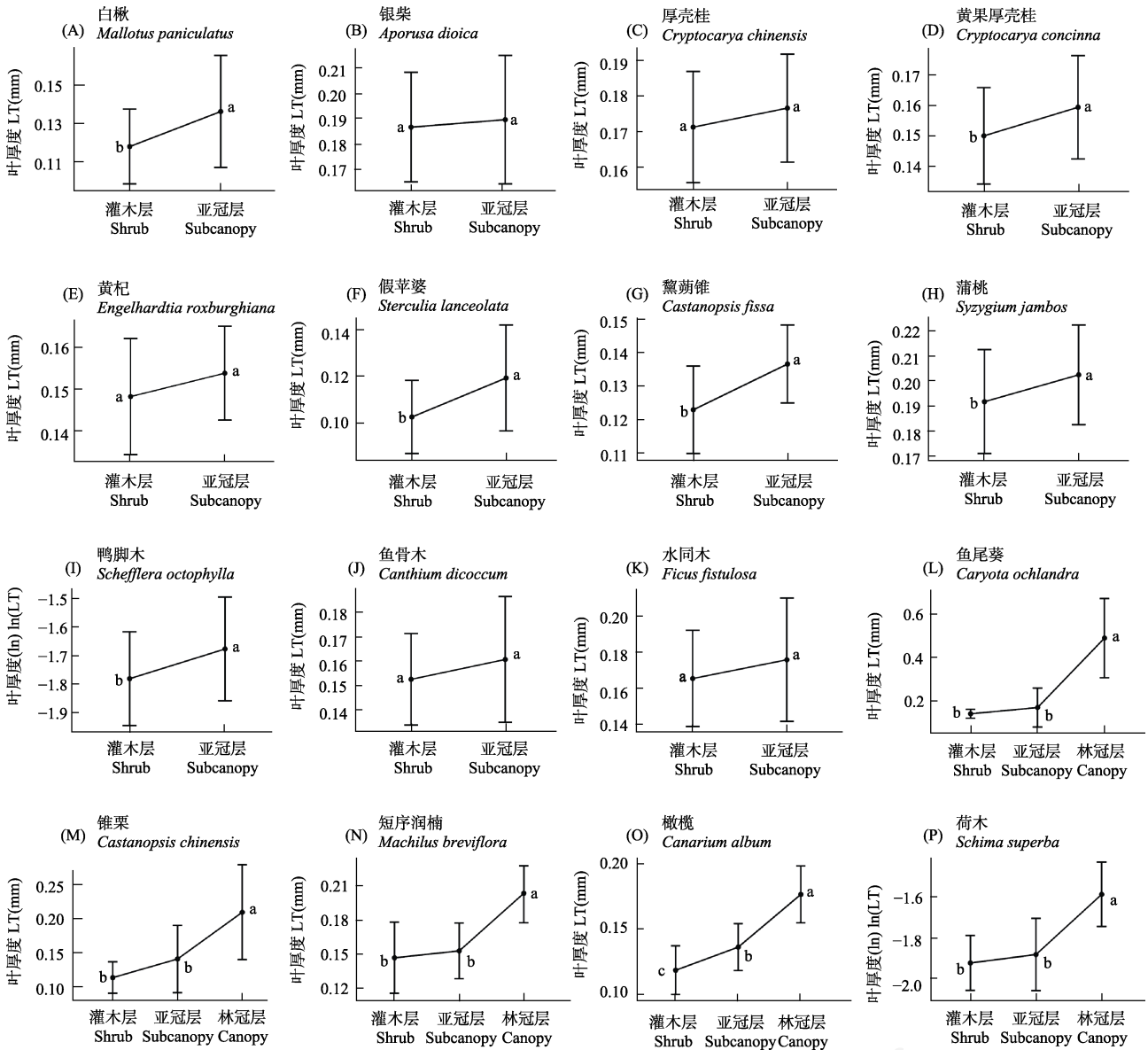


图5 16个树种叶厚度种内变异与垂直层次的关系(平均值 ± 标准差)。不同字母表示同一物种的叶厚度在不同垂直层次间存在显著差异( $P < 0.05$ )。

Fig. 5 The relationship between intraspecific variation of leaf thickness (LT) in 16 species and vertical layer (Mean ± SD). The different letters indicate that leaf thickness of the same species significantly varies along different vertical layers at 0.05 level.

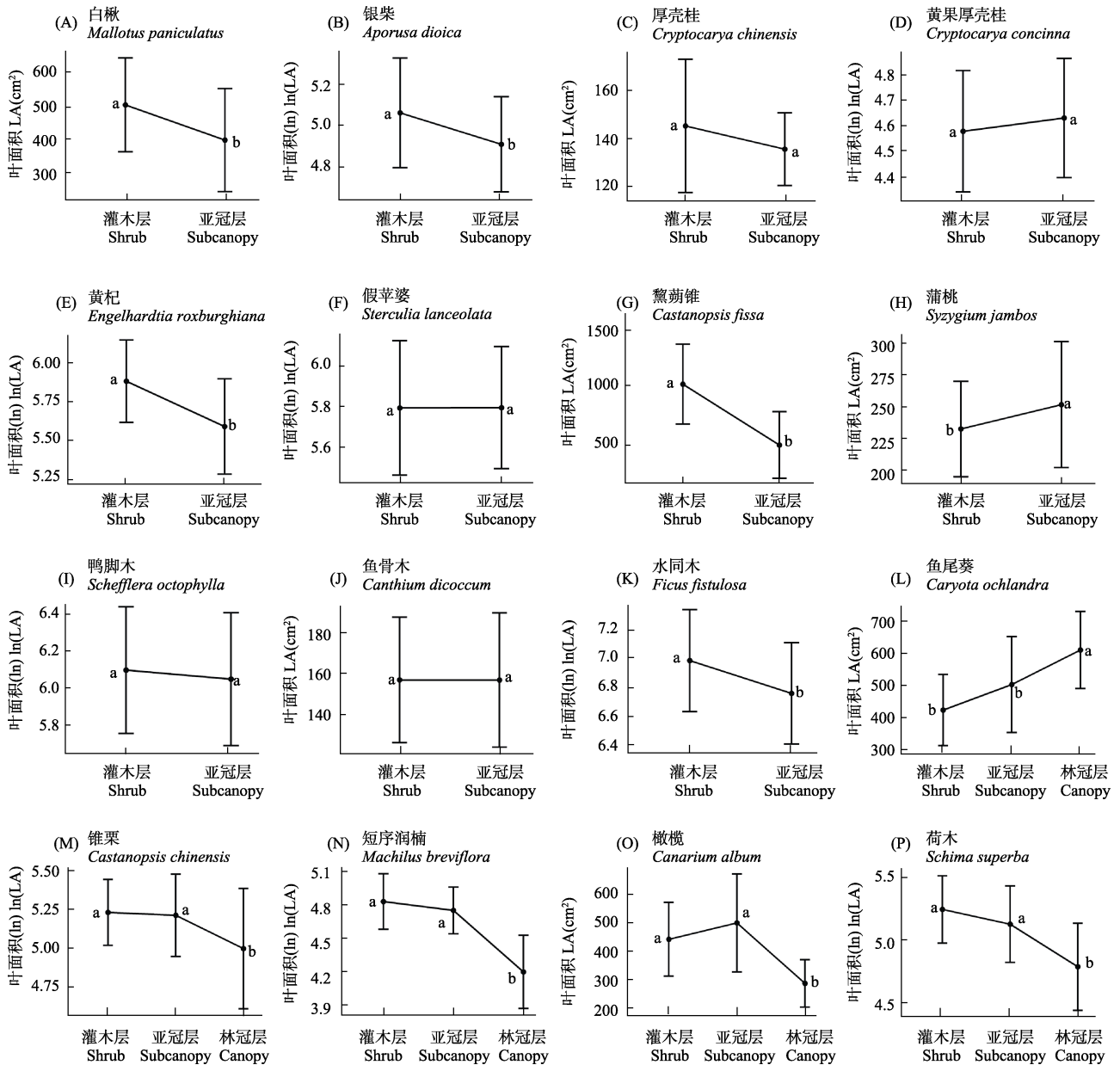


图7 16个树种叶面积种内变异与垂直层次的关系(平均值 ± 标准差)。不同字母表示同一物种的叶面积在不同垂直层次间存在显著差异( $P < 0.05$ )。

Fig. 7 The relationship between intraspecific variation of leaf area (LA) in 16 species and vertical layer (Mean ± SD). The different letters indicate that leaf area of the same species significantly varies along different vertical layers at 0.05 level.