

一个子遗类群——尖舌苣苔族(Klugieae) 物种的居群绝灭速率及其指示意义*

王印政^{1,2} 傅德志¹ 彭 华²

1 (中国科学院植物研究所 , 北京 100093)
2 (中国科学院昆明植物研究所 , 昆明 650204)

摘 要 本文通过对尖舌苣苔族(Klugieae)的 5 个属中 12 个种 59 个地方居群消长动态的统计分析 ,计算了该族各属物种的居群绝灭速率。在 120 年的时间区间内 ,尖舌苣苔族物种的居群绝灭速率和生境受破坏程度呈正相关。显然 ,一个类群物种的居群绝灭速率对于该类群分布地区环境的受破坏程度具有较强的指示意义。尖舌苣苔族各属物种的居群绝灭速率与其系统发育年龄和进化程度密切相关。进化水平较低 ,即系统发育上比较原始的类群 ,其居群绝灭速率往往较高 ,进化水平较高 ,即系统发育上比较年青的类群 ,其居群绝灭速率则低。地区性特有类群 ,尤其是特有属更容易遭受绝灭的危险。藉此 ,可在短时期内比较准确地了解该类群的濒危过程。

关键词 居群绝灭速率 ,系统发育 ,生境破碎 ,尖舌苣苔族

Population extinction rates of species in a relict group—Klugieae ,with special reference to its phylogeny and the destruction degree of its habitat/WANG Yin-Zheng^{1,2)} ,FU De-Zhi¹⁾ ,PENG Hua²⁾

Abstract By means of statistic analysis on the dynamic state of the enrichment and declination of 59 local populations in 12 surviving species in Klugieae from China ,the population extinction rate is calculated using the formula of $R (\% / 20 \text{ years }) = (1 - W_i / W_{i-1}) \times 100$. During the period of 120 years from 1870 to 1990 ,the population extinction rate of species in Klugieae sharply increased while their habitats became severely fragmented. The population extinction rates of species in different groups are correlated with their phylogeny. The primitive groups have higher population extinction rate than the derivative groups. The endemic groups ,especially the endemic genera are inclined to suffer higher extinction than the widely distributed genera.

Key words population extinction rate of species , phylogeny , habitat fragmentation , Klugieae

Author 's address 1) Institute of Botany , Chinese Academy of Sciences , Beijing 100093
2) Kunming Institute of Botany , Chinese Academy of Sciences , Kunming 650204)

人类正在大规模地把生物逼进绝路已众所周知。近年来有关专家估计 ,到 2000 年将有 100 万种生物消失。到 2015 年 ,所有生物中的 1/4 将会消亡。每年有 2.7 万种生物消亡 ,每小时消亡 3 种^[1,2]。但这种全球性的估计是粗略的 ,多半是理论上的 ,缺乏足够的数据库。世界上一般估计 ,植物中 10% 的物种处于受威胁状态 ,考虑到中国的环境近期内受到的破坏高于世界平均速度 ,由此中国受严重威胁的物种占整个区系种类估计达 15 ~ 20%^[3]。这显然更是粗略的。目前 ,计算生物绝灭速度的方法多是基于“种 - 面积曲线”的理论结构 ,即根据生物赖以生存的栖息地的受破坏进度 ,估计生物消亡的速度^[4]。现在许多学者对上述计算方法提出了疑问^[5]。绝灭不仅仅是一种事件 ,更重要的是一个动态的过程。一个物种的绝灭 ,从其濒危开始到该物种最后一个个体的最终死亡或其残存个体已不能够生育后代而终结^[6]。在一

个地区内 ,如果根据有代表性物种或类群的绝灭或濒危过程的进度来计算其绝灭速率 ,并由此来估测该地区物种的平均绝灭速度 ,无论在理论上还是在实际工作中均明显提高了预测的科学性和准确性。该预测方法的主要困难在于一个物种的自然绝灭要经历漫长的地质年代 ,即使在人类作用下加速了 100 ~ 1000 倍 ,人们也很难观察到一个物种绝灭的全部过程。然而 ,一个物种或类群总是由多个地方居群所组成 ,在统计学上对大量地方居群消长动态的统计能够使我们短期内了解该物种或类群的濒危过程。尖舌苣苔族(苦苣苔科 Gesneriaceae) 主要分布于南太平洋岛屿、南亚、东南亚及我国南部、西南部热带及亚热带地区。在我国的该族植物多是原始属、种 ,主要分布于海拔 200 ~ 1000 m 的中低山区 ,在西南地区分布的最高海拔也不过 1500 m ,易受人为干扰。此外 ,这些植物属湿生型 ,根系浅 ,对空气湿度及土壤潜水层的变化比较敏感 ,而且仅适于在散射光环境中生存 ,严格依赖于湿润性森林环境。尖舌苣苔族植物可能是第三纪或更早期的古热带湿润性植物区系的残遗。由于大面积的森林消失和环境变化 ,其生境由大面积变得支离破碎。大多数种类仅有几个极小的面积不超过 3 m² 的地方居群或散生在被隔离的小生境中 ,各地方居群或小生境相距均在百里以外。这使尖舌苣苔族植物呈现典型的陆地岛屿状残遗性分布 ,已失去进一步扩大散布的潜能。从 100 多年的采集历史来看 ,该族植物在我国的分布区域正在急剧缩小 ,甚至一些种类和地方居群已经消失(表 1)。从尖舌苣苔族植物的生态地理及生物学特性来看 ,以该族植物为典型例子 ,探讨生物绝灭速率的计算方法 ,以及绝灭速率和系统发育、生境受破坏程度的关系具有重要意义。根据上述思想 ,本文以种为单位 ,在 120 年的时间区间内 ,对一个古热带残遗类群——尖舌苣苔族各属、种地方居群的消长动态进行统计和分析 ,以计算该族植物的居群绝灭百分比和居群绝灭速率 ,并进一步讨论物种的居群绝灭速率对系统发育和生境受破坏程度的指示意义。

表 1 尖舌苣苔族 1870 ~ 1990 年间居群消长动态和物种的居群绝灭速率
Table 1 Decline of the local populations and population extinction rates of species in Klugieae

物种 Species	居群数目 No. of population					
	1870 ~ 1889	1890 ~ 1909	1910 ~ 1929	1930 ~ 1949	1950 ~ 1969	1970 ~ 1990
圆果苣苔 <i>Gyogyne subaequifolia</i>	1	1	1	1	1	0
异叶苣苔 <i>Whytockia chiritiflora</i>	1	0	0	0	0	0
毕节异叶苣苔 <i>W. bijieensis</i>	1	1	1	1	1	1
峨眉异叶苣苔 <i>W. tsiangiana</i> var. <i>wilsonii</i>	4	4	4	4	3	3
河口异叶苣苔 <i>W. hekouensis</i>	4	4	4	3	2	1
紫红异叶苣苔 <i>W. purpurascens</i>	1	1	1	1	1	1
白花异叶苣苔 <i>W. tsiangiana</i>	6	6	6	6	5	3
合计 Total	17	16	16	15	12	9
十字苣苔 <i>Stauranthera umbrosa</i>	7	7	6	5	4	2
大花十字苣苔 <i>S. grandiflora</i>	2	2	2	2	2	2
合计 Total	9	9	8	7	6	4
尖舌苣苔 <i>Rhynchoglossum obliquum</i>	15	15	15	14	14	13
峨眉尖舌苣苔 <i>R. omeiense</i>	3	3	3	3	2	2
合计 Total	18	18	18	17	16	15
盾座苣苔 <i>Epithema carnosum</i>	14	14	13	13	12	11
总合计 Total(<i>W</i> ₀)	59	58	56	53	47	39
居群绝灭百分比(%) Extinction percentage(%)	0	1.69	5.08	10.17	20.34	33.90
居群绝灭速率(<i>R</i>) Extinction rates(<i>R</i>)	0	1.69	3.45	5.36	11.32	17.02

1 统计与计算方法

该族植物各种类所仅有的几个地方居群多呈孤岛状分布,各孤岛相距百里以外,几乎没有向外散布的可能。因此,每个种类的居群数以分布的孤岛数来统计。当一个孤岛上有2个以上小居群时,则将每个孤岛分布的小居群作为同一个地方居群来划分。根据尖舌苣苔族植物的生态地理及生物学特性以及对地方居群的划分原则,本文设定尖舌苣苔族植物各地方居群的散布潜能为零,也就是说尖舌苣苔族植物现分布地方居群乃过去分布的残遗,非现代散布所致。该设定经近年来连续的野外观察检验是可靠的。

该族植物在我国的采集史可追溯到1883年,从1883~1995年,共发现地方居群59个。根据设定,这59个地方居群在1883年以前均已存在,这也是本文进一步将1870~1889年区段所具有的居群数目定义为总居群数目($W_0 = 59$)的依据。对以后的时期中居群消长动态的统计主要依据IUCN 1994年制订的世界物种红色名录濒危等级^[7]中对绝灭的定义,并根据这100多年的采集历史和作者近年来对以往采集地的详细调查所获得的尖舌苣苔族植物地方居群消长方面的资料进行(表1)。其中,1949年以后的各时期由于采集活动较多,资料比较完备,这期间确定的地方居群消失的具体时期误差较小。1949年以前消失的6个地方居群,由于采集资料的空缺较多,确定其具体的消失时期误差可能较大。对此,除可利用的采集资料外,本文综合其它因素,如某一物种的生物学特性、不同时期人为活动的强度和栖息地受破坏程度、原采集地以后不同时期的采集频度等,以校正可能发生的误差。然后,本文尝试计算该族植物在各时期的居群绝灭百分比(%)和居群绝灭速率(R)。具体计算方法如下:

本文的数据统计区间为1870~1990年。在120年的时间总区间内,以20年为一区段做时间排序,序号 $i = 0, 1, 2, 3, \dots, n$,将1870~1889年区段所具有的居群数目定义为总居群数目($W_0 = 59$),以后各区段则分别定义为 $W_1, W_2, W_3, \dots, W_i, \dots, W_n$ 。计算公式为:

$$\text{居群绝灭百分比}(\%) = (W_0 - W_i) / W_0 \times 100$$

$$\text{居群绝灭速率 } R(\%/20 \text{ 年}) = (1 - W_i / W_{i-1}) \times 100$$

2 结果与讨论

2.1 尖舌苣苔族物种的居群绝灭速率和生境受破坏程度的相关关系

在1870~1990年的120年的总区间里(表1),尖舌苣苔族植物物种的居群平均绝灭速率为 $6.47\%/20$ 年,即每20年每百个居群中有6.47个居群消失。但在1870~1949年区间内,该族的物种的居群绝灭速率仅仅从0到5.66,呈平稳状上升,居群数目从1870~1889年区间的59个减少到1930~1949年区间的53个。这一时期的我国热带及亚热带森林并没有遭受较大的破坏,大面积热带及亚热带森林的存在使这一古热带湿润性森林的残遗类群仍然具有较多适宜的生存环境。该时期物种绝灭速率比较平稳正反映了生存地受破坏程度较低这一事实。然而,在1950~1990年区间里,物种的居群绝灭速率迅速上升,尤其是1950~1969年区间的物种的居群绝灭速率从1930~1949年区间的5.36猛增到11.32,上升了5.96(表1)。这一时期,由于人口急剧增长和大面积开垦土地,我国的热带及亚热带森林大规模地被砍伐,剩下的森林均呈岛屿状分散在大面积被破坏的环境中,这些植物在绝大部分地区难以找到适宜生境便迅速消失。显然,随着生存地受破坏程度的急剧加速,大面积天然森林的消失,原来的湿润性气候已经被干燥的环境所取代,物种的居群绝灭速率呈迅速上升趋势,二者呈正相关。由此看来,一个类群的物种绝灭速率对于该类群分布地区环境的受破坏程度具有较强的

指示性。

2.2 物种的居群绝灭速率与系统发育和地理分布的关系

根据系统学研究 ,圆果苣苔属(*Gyrogyne*)、异叶苣苔属(*Whytockia*)和十字苣苔属(*Stauroanthera*) ,叶对生 ,如果其中 1 片退化也显而易见 ,能育雄蕊 4 个 ,退化雄蕊 1 个 ,子房 2 室具中轴胎座 ,是尖舌苣苔族中比较原始的 3 个属^[8 ~ 13]。尖舌苣苔属(*Rhynchoglossum*)和盾座苣苔属(*Epithema*)则是该族比较进化的类群 ,其进化性状是茎生叶从对生退化为互生(对生叶中的 1 片完全退化)或地上茎极度退化仅剩 1 ~ 3 片叶 ,能育雄蕊多为 2 个 ,退化雄蕊 1 ~ 3 个 ,子房 1 室具侧膜胎座^[9 , 14 , 15]。

从 1950 ~ 1990 区间来看(表 2) ,圆果苣苔属、异叶苣苔属和十字苣苔属的绝灭速率均远高于尖舌苣苔族的平均值 ,而尖舌苣苔属和盾座苣苔属的居群绝灭速率则远低于尖舌苣苔族的平均值。由此可见 ,尖舌苣苔族各属物种的居群绝灭速率与其系统发育地位密切相关。进化水平较低即系统发育上比较原始的类群 ,其居群绝灭速率往往较高 ,进化水平较高即系统发育上比较特化的类群 ,其居群绝灭速率则低。

表 2 尖舌苣苔族及其各属物种的居群绝灭速率
Table 2 Population extinction rates of species in Klugieae and in genera of Klugieae

时间区段 period	1870 ~ 1889	1890 ~ 1909	1910 ~ 1929	1930 ~ 1949	1950 ~ 1969	1970 ~ 1990
尖舌苣苔族 Klugieae	0. 00	1. 69	3. 45	5. 36	11. 32	17. 02
圆果苣苔属 <i>Gyrogyne</i>	0. 00	0. 00	0. 00	0. 00	0. 00	100. 00
异叶苣苔属 <i>Whytockia</i>	0. 00	5. 88	0. 00	6. 25	20. 00	25. 00
十字苣苔属 <i>Stauroanthera</i>	0. 00	0. 00	11. 11	12. 50	14. 29	33. 33
尖舌苣苔属 <i>Rhynchoglossum</i>	0. 00	0. 00	0. 00	5. 56	5. 88	6. 25
盾座苣苔属 <i>Epithema</i>	0. 00	0. 00	7. 14	0. 00	7. 69	8. 33

任何一个物种或类群 ,既有其发生和扩展的历程 ,也有其衰亡的过程。古生物学研究和化石记录表明 ,地球上几乎所有的大绝灭事件中 ,比较古老的支系往往遭受更大的挫折^[6]。这些古热带残遗类群在系统发育过程中本来就处于衰亡阶段 ,其生存脆弱性显而易见 ,因此在大面积的热带及亚热带森林环境遭受空前破坏的今天 ,也就不可避免地具有较高的物种绝灭速率。倘若说一个个体的生命是逐渐走向死亡的话 ,那么一个物种或类群也缓慢地经受着适合度的侵蚀 ,以至它的所有进化潜能全部耗尽 ,最终走向绝灭。

此外 ,在这 3 个原始的属中 2 个是我国特有属即圆果苣苔属和异叶苣苔属。十字苣苔属尽管不是我国特有 ,但仅分布我国和东南亚地区 ,属亚洲热带地区特有。而尖舌苣苔属间断分布于亚洲热带地区和中南美洲 ,盾座苣苔属分布于亚洲热带地区及非洲西部^[16]。显然 ,地区性特有类群 ,尤其是特有属更容易遭受绝灭的危险。这一解释和古生物学家对化石生物绝灭及幸存规律的研究结果相一致^[17]。从本研究的结果可以推测 ,地区性特有类群的易遭绝灭除地理分布狭窄的原因之外 ,也可能和其自身的生物学及生态学特性在生存地受到较大干扰情况下比较脆弱有一定的关系。这方面仍需要更深入的探索。

2.3 关于生物绝灭速率估测方法的讨论

目前流行的生物绝灭速率的估测方法大致可分为 4 种。第 1 种是根据已有的记载 ,将已绝灭物种数目同所在整个地区或类群物种总数的百分比作为某一时期该地区或类群的生物绝灭速率。该方法只能在充分掌握物种绝灭具体数据之后方能进行估测 ,适用范围狭窄 ,多用于化石生物及较长时间跨度如几个世纪的物种绝灭速率的估测。第 2 种是依据种 - 面积相关

模型 根据栖息地受破坏进度对某一地区的生物绝灭速率进行估测。种 - 面积相关模型表达式为 $S = cA^{2/18}$ 。种 - 面积相关模型已被用于预测那些栖息地被破坏时将要绝灭的种数和百分比^[4]。根据种 - 面积相关模型,当栖息地被破坏 50% 时,约 10% 的物种将会消失;当 90% 的栖息地被破坏时,将有 50% 的物种消失;当 99% 的栖息地被破坏时,75% 的原有物种会被除去。该方法目前比较流行,多用于大范围内物种绝灭速率的预测。但争议也较多,许多学者认为该计算方法太粗略,甚至有学者提出该方法计算出来的数据是实际情况的 $1/10^{[5]}$ 。

第 3 种估测方法是基于研究较好的类群所提供的物种濒危情况,根据 IUCN 传统的濒危等级定性划分——易危、濒危和可能绝灭来估测当前绝灭物种的百分比,并根据易危、濒危物种会逐渐走向绝灭的登梯式方法来估测未来绝灭的百分比。该估测方法显然是相当粗略的,已逐渐被第 4 种方法所取代。但为了唤起政府和民众的保护意识,最粗略的估测也比不估测好。因此,在某些地区资料还不完备的情况下,该方法仍在使用。第 4 种方法由 Mace 和 Lande 于 1991 年提出用来估测脊椎动物濒危现状和未来的绝灭趋势^[19]。该估测方法仍然是基于研究较好的类群所提供的更详细的物种濒危情况,对濒危等级的定义和划分实行定量化,即以未来不同时期内类群中可能绝灭物种的百分比来定义。如:将极危(critical)定义为在 5 年内或 2 个世代内有 50% 的物种绝灭;将在 20 年内或 10 个世代内有 20% 的物种绝灭定义为濒危(endangered)等。作者以此推测 100 年后物种绝灭的数目以及绝灭 50% 物种所需要的时间等。该估测方法经过几次修改后已公布在 1994 年的 IUCN 红色名录^[7]上。该方法优点在于濒危等级的定义和划分已定量化,易于掌握,但仍较笼统。

IUCN 鼓励以各方面的资料,更多地从动态方面计算或估测生物绝灭速率。目前国际上已开始用种下单位来估测种的绝灭速率^[20]。本文根据这一百多年尖舌苣苔族植物的采集历史和作者近年来对以往采集地的详细调查所获得的 59 个地方居群消长方面的资料,经过统计和分析,计算了尖舌苣苔族植物的居群绝灭速率,尝试从居群水平上更准确地了解该类群物种的濒危过程。但本研究的局限性在于设定尖舌苣苔族植物各地方居群的散布潜能为零。这就意味着该估测方法仅限于呈孤岛片状分布的子遗类群。总之,生物绝灭速率估测的方法仍在不断的摸索和完善之中。正如科学哲学家 Popper 所指出的,科学家的目的不在于发现绝对的确定性,而在于发现愈来愈好的理论或方法,正是通过它们新旧之间的否认,科学在前进^[21]。目前,生物绝灭速率的科学估测在我国几乎还没有开展,而我国当前生物多样性的保育急需这方面的资料。没有科学的估测,就很难确定真正应该保护的物种。我们时常可以发现一些被列入红色保护名录的物种原来是分布较广,散布能力很强的物种。因此,本文建议选择较多的具有代表性的类群进行物种或居群绝灭速率的计算和估测的大胆尝试。没有不断的尝试,就难以达到对生物绝灭速率估测的日趋科学性和准确性。

致谢 本文承蒙中科院植物所李振宇研究员审阅,特此致谢。

参 考 文 献

- 1 Raven P H. Biological resources and global stability. In: Kawano S, Connell J H, Hidaka T (eds.), *Evolution and coadaptation in biotic communities*. Tokyo: University of Tokyo Press, 1988, 3 ~ 27
- 2 许再富. 热带植物资源持续发展的理论与实践. 北京: 科学出版社, 1996
- 3 洪德元, 傅立国. 我国植物的重要地位和面临的危机. 见: 中国科学院生物科学与技术局主编, 中国科学院生物多样性研讨会会议录. 1990, 40 ~ 44
- 4 Simberloff D. Are we on the verge of a mass extinction in tropical rain forests? In: Elliott D K (ed.), *Dynamics of Extinction*. New York: John Wiley, 1986, 165 ~ 180

- 5 Rosenzweig M L. Species Diversity in Space and Time. Cambridge : Cambridge University Press , 1995
- 6 王印政. 绝灭及其与植物进化的关系. 见: 陈家宽, 杨继主编, 植物进化生物学. 武汉: 武汉大学出版社, 1994
- 7 Mace G A , Stuart S N. Draft IUCN Red List Categories. Version 2.2 , *Species* , 1994 **21** ~ **22** : 13 ~ 24
- 8 王文采. 苦苣苔科五新属. 植物研究, 1981 **1**(3) 21 ~ 51
- 9 王文采. 苦苣苔科, 尖舌苣苔族. 中国植物志第 69 卷, 北京: 科学出版社, 1990
- 10 Wang Y Z , Pan K Y. Comparative floral anatomy of *Whytockia* (Gesneriaceae) endemic to China. In : *Floristic Characteristics and Diversity of East Asian Plants* , 1998. 352 ~ 366
- 11 王印政. 云南异叶苣苔属(苦苣苔科) 二新种. 植物分类学报, 1995 **33**(3) 297 ~ 301
- 12 Weber A. Beitrage zur Morphologie und Systematik der Klugieae und Loxonieae (Gesneriaceae) VI. Morphologie und Verwandtschaftsbeziehungen von *Loxonia* und *Stauranthera*. *Flora* , 1977 , **166** : 153 ~ 175
- 13 Weber A. Contributions to the morphology and systematics of Klugieae and Loxonieae (Gesneriaceae) : IX. The genus *Whytockia*. *Not. RBG Edinb.* 1982 , **40**(2) : 359 ~ 36
- 14 Weber A. Wuchsform , Infloreszenz- und Blütenmorphologie von *Epithema* (Gesneriaceae). *Pl. Syst. Evol.* 1976 , **126** : 287 ~ 322
- 15 Weber A Beitrage zur Morphologie und Systematik der Klugieae und Loxonieae (Gesneriaceae). VII. Spross-Infloreszenz- und Blütenbau von *Rhynchoglossum*. *Bot. Jahrb. Syst.* 1978 , **99** : 1 ~ 47
- 16 李振宇. 苦苣苔亚科的地理分布. 植物分类学报, 1996 **34**(4) : 148 ~ 150
- 17 Jablonski D. Background and mass extinction : the alternation of macroevolutionary regimes. *Science* , (Wash) , 1986 , **231** : 129 ~ 133
- 18 MacArthur R H , Wilson E O. The theory of island biogeography. Princeton : Princeton University Press , 1967
- 19 Mace G M , Lande R. Assessing extinction threats : toward a revaluation of IUCN threatened categories. *Conserv. Biol.* , 1991 **5**(2) : 148 ~ 157
- 20 Lawton J H , May R M. Extinction rates . New York : Oxford University Press. 1995
- 21 Popper K R. Objective knowledge——an evolutionary approach. London : Oxford University Press , 1972