



ISSN 1005-0094
CODEN SHDUEM

BIODIVERSITY SCIENCE

生物多样性

第24卷 第8期
2016年8月

Vol. 24 No. 8
August 2016



主 办

中国科学院生物多样性委员会

中国植物学会

中国科学院植物研究所

中国科学院动物研究所

中国科学院微生物研究所

Biodiversity Committee, CAS

Botanical Society of China

Institute of Botany, CAS

Institute of Zoology, CAS

Institute of Microbiology, CAS

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

生物多样性

SHENGWU DUOYANGXING

第24卷 第8期 2016年8月

目次

编者按

- 861 世界自然遗产既要加强保护也要适度利用
马克平

研究报告

植物多样性

- 863 浙江省主要亚热带森林群落类型物种和谱系水平的 α 和 β 多样性比较
王月霞 金 毅 吴初平 翁东明 叶立新
陈德良 余建平 刘金亮 仲 磊 于明坚
- 875 黄山亚热带常绿阔叶林的群落特征
丁 晖 方炎明 杨新虎 袁发银 何立恒
姚剑飞 吴 俊 迟 斌 李 垚 陈水飞
陈婷婷 徐海根

动物多样性

- 888 我国沿海棱鯉属鱼类的物种鉴定与系统发育
张 静 李 渊 宋 娜 林龙山 高天翔
- 896 青岛崂山湾人工鱼礁区底层游泳动物群落结构特征
刘鸿雁 杨超杰 张沛东 李文涛 杨晓龙
张秀梅
- 907 长期施肥对水稻生长和抗虫性的影响: 解析土壤生物的贡献
蒋林惠 罗 琰 肖正高 李大明 陈小云
刘满强 胡 锋
- 916 热带森林不同演替阶段蚂蚁巢穴的分布特征及其影响因素
王邵军 王 红 李霁航

综述

- 922 植物功能性状、功能多样性与生态系统功能: 进展与展望
雷羚洁 孔德良 李晓明 周振兴 李国勇
- 932 Metabarcoding 技术在真菌多样性研究中的应用
曹 云 沈文静 陈 炼 胡飞龙 周 蕾
徐海根

研究简报

- 940 川西周公山柳杉人工林群落的边缘效应
王德艺 郝建锋 李 艳 齐锦秋 裴曾莉
黄雨佳 蒋 倩 陈 亚

生物编目

- 948 海南岛维管植物物种多样性的现状
陈玉凯 杨小波 李东海 龙文兴
- 957 贵州省翼手类名录修订
杨天友

论坛

- 963 论野生动物栖息地的立法保护
蒋志刚
- 966 细胞核和有性生殖是如何起源的?
谢 平

封面: 黄山是我国东部高山之一, 属南北植物区系交替的过渡带, 是第四纪冰期动植物的避难所。丁晖等(见本期第875-887页)报道了2014年在黄山建立的一个10.24 ha的亚热带常绿阔叶林动态监测样地的首次植物群落调查结果, 分析了其群落特征。封面图示样地建群种甜槠(*Castanopsis eyrei*)的花序。(摄影者: 吴俊)

BIODIVERSITY SCIENCE

Vol. 24 No. 8 August 2016

CONTENTS

Editorial

- 861 **Conservation of world natural heritage should be ensured and its contribution to local sustainable development promoted**

Keping Ma

Original Papers

Plant Diversity

- 863 **Taxonomic and phylogenetic α and β diversities of major subtropical forest community types in Zhejiang Province**

Yuxia Wang, Yi Jin, Chuping Wu, Dongming Wong, Lixing Ye, Deliang Chen, Jianping Yu, Jinliang Liu, Lei Zhong and Mingjian Yu

- 875 **Community characteristics of a subtropical evergreen broad-leaved forest in Huangshan, Anhui Province, East China**

Hui Ding, Yanming Fang, Xinhua Yang, Fayin Yuan, Liheng He, Jianfei Yao, Jun Wu, Bin Chi, Yao Li, Shuifei Chen, Tingting Chen and Haigen Xu

Animal Diversity

- 888 **Species identification and phylogenetic relationship of *Thryssa* species in the coastal waters of China**

Jing Zhang, Yuan Li, Na Song, Longshan Lin and Tianxiang Gao

- 896 **Demersal nekton community structure of artificial reef zones in Laoshan Bay, Qingdao**

Hongyan Liu, Chaojie Yang, Peidong Zhang, Wentao Li, Xiaolong Yang and Xiumei Zhang

- 907 **Effects of soil biota influenced by long-term organic and chemical fertilizers on rice growth and resistance to insects**

Linhui Jiang, Ling Luo, Zhenggao Xiao, Daming Li, Xiaoyun Chen, Manqiang Liu and Feng Hu

- 916 **Distribution characteristics of ant mounds and correlating factors across different succession stages of tropical forests in Xishuangbanna**

Shaojun Wang, Hong Wang and Qihang Li

Reviews

- 922 **Plant functional traits, functional diversity, and ecosystem functioning: current knowledge and perspectives**

Lingjie Lei, Deliang Kong, Xiaoming Li, Zhenxing Zhou and Guoyong Li

- 932 **Application of metabarcoding technology in studies of fungal diversity**

Yun Cao, Wenjing Shen, Lian Chen, Feilong Hu, Lei Zhou and Haigen Xu

Research Bulletin

- 940 **Examination of edge effects in a *Cryptomeria fortunei* plantation in Zhougong Mountain, western Sichuan**

Deyi Wang, Jianfeng Hao, Yan Li, Jinqiu Qi, Zengli Pei, Yujia Huang, Qian Jiang and Ya Chen

Bioinventories

- 948 **Status of vascular plant species on Hainan Island**

Yukai Chen, Xiaobo Yang, Donghai Li and Wenxing Long

- 957 **A revised checklist of bats (Mammalia: Chiroptera) in Guizhou, China**

Tianyou Yang

Forum

- 963 **On the legal protection of wild animals' habitats**

Zhigang Jiang

- 966 **How did nucleus and sexual reproduction come into being?**

Ping Xie

Cover Illustration: Huangshan, a high mountain in eastern China, lies in the transitional zone of north-south flora. It is considered as a refuge of flora and fauna during the Quaternary maximum glaciation. Ding et al (see pages 875–887 of this issue) analyzed the community characteristics of a 10.24-ha of Huangshan forest dynamics plot established in 2014 based on the first field survey. The picture shows the inflorescences of *Castanopsis eyrei*, a constructive species in the plot. (Photographed by Jun Wu)

•编者按•

世界自然遗产既要加强保护也要适度利用

马克平*

(中国科学院植物研究所植被与环境变化国家重点实验室, 北京 100093)

Conservation of world natural heritage should be ensured and its contribution to local sustainable development promoted

Keping Ma*

State Key Laboratory of Vegetation and Environmental Change, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093

第40届世界遗产大会于2016年7月在土耳其伊斯坦布尔召开, 湖北神农架和广西花山岩画被正式列入世界自然和文化遗产, 使得我国的世界遗产地达到50处, 位列世界第二, 与排在第一位的意大利仅差一处。截至目前, 全球的世界遗产地已达1,052处, 其中自然遗产地203处, 文化遗产地814处, 双遗产地35处, 分布在165个缔约方(<http://whc.unesco.org/en/list/>)。我国的世界自然遗产地达到15处(其中4处为世界自然和文化双遗产, 附录1), 占全球的6.3%, 属于比例较高的国家。在这些世界自然遗产地中, 有10个是生物多样性保护的重要基地, 尤以四川大熊猫栖息地、武夷山常绿阔叶林、神农架植物与植被、新疆天山的果树种质资源等具有很高的保护价值; 其他世界自然遗产地包括地质地貌类型的遗产地, 如南方喀斯特和丹霞地貌等, 都拥有丰富的而独具特色的生物多样性(Luo et al, 2016), 应该加强保护。

1972年11月联合国教科文组织(UNESCO)第17届大会通过了由世界自然保护联盟(IUCN)起草的《保护世界文化和自然遗产公约》(以下简称《公约》), 目前已经有192个缔约方(<http://whc.unesco.org/en/list/>)。根据该公约的规定, 设立了世界遗产委员会(World Heritage Committee)。该委员会由21个缔约方组成, 负责推动《公约》的实施。世界遗产委员会主席团负责委员会的日常工作。世界遗产大会每年举行一次, 主要议题是决定哪些遗产可以进入《世界遗产名录》, 对已列入名录的世界遗产的保护工作进行监督指导, 根据需要修改《保护世界

文化和自然遗产公约操作指南》。《公约》述及的世界遗产包括4种类型: 文化遗产、自然遗产、文化和自然混合遗产(双遗产)和文化景观。

我国全国人民代表大会常务委员会1985年11月22日批准了《保护世界文化和自然遗产公约》, 标志着我国正式成为缔约方。由于遗产资源丰富和政府卓有成效的申报工作, 我国的世界遗产事业在过去的20年里得到迅猛发展, 已居世界第二位, 跃居第一也是指日可待的事情。发展的动力何在? 利用世界遗产地平台, 让我国的宝贵资源得到全球广泛认可应该是主要动因; 加入世界遗产网络, 采取更加有效和严格的保护措施也是动因之一(对于有些遗产地而言, 也许是主要动因); 借此发展旅游产业振兴地方经济是申报的重要动力, 甚至是相当一部分地方政府的主要考虑。其实, 不仅中国的地方政府申报世界遗产的热情主要不是源于加强保护, 这在其他国家的世界自然遗产地中也有一定程度的反映, 尽管这是《公约》的宗旨所在。

Conradin等(2015)对分布在不同地区的128个世界自然遗产地的现状和作用做过比较全面的调查分析。结果显示, 世界自然遗产管理者和相关人员对自然遗产的定位正在发生变化, 从最初的严格保护, 到现在的综合管理, 包括对旅游业和当地社会经济可持续发展的贡献。尽管《公约》的宗旨仍然表述为“为集体保护具有突出普遍价值的文化遗产和自然遗产建立一个依据现代科学方法组织的永久性的有效制度”。关键词是保护, 而非可持续利用。然而, 不仅是已经列入《世界遗产名录》的自

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

然遗产地在改变自己的定位,《公约》本身也在逐步改变自己的定位,尽管公约宗旨的描述还没有修改。例如,1992年世界遗产委员会第16次会议决定增加文化景观为世界遗产的新类型,以发挥其在维护生态系统过程和生物多样性中的重要作用(<http://whc.unesco.org/archive/1992/whc-92-conf002-12e.pdf>)。这说明UNESCO在改变绝对保护的理念,承认人类活动在保护世界遗产中的积极作用。2002年世界遗产委员会第26次会议通过的布达佩斯宣言中强调了世界遗产地对可持续发展做出贡献的潜力;2010年和2012年的世界遗产委员会都在讨论将可持续发展作为公约的目的之一(Conradin et al, 2015)。UNESCO对世界遗产地开展旅游采取积极的态度,2012年11月开始了“世界遗产与可持续旅游(World Heritage and Sustainable Tourism)”项目,其愿景是让所有利益相关者共同承担责任,以保护世界文化和自然遗产的突出普遍价值,并通过适度的旅游管理促进可持续发展(<http://whc.unesco.org/en/tourism/>)。总而言之,世界自然遗产的管理首先要重视保护,同时也要考虑适度旅游和当地的可持续发展。这应该是国内外和业界的共识。相信这样的理念在不久的将来会体现在《公约》的文本中。

关于我国世界自然遗产地的申报和管理,目前尚存在以下几个方面的问题:

(1)重个案受理轻顶层设计。从目前我国自然遗产的申报情况看,多数都是地方政府自由申报后国务院主管部门按照程序受理,缺乏比较全面的国家水平的顶层设计和规划方案,随意性比较大。主管部门应该组织编制中国自然遗产发展规划,按照《公约》和“申报指南”的要求,对具有突出普遍价值的区域和类型进行系统梳理,做好规划,并鼓励地方政府积极做好申报的准备工作。地方的积极性是十分重要的。我国自然遗产地主管部门的负责人经常强调三点:具有突出普遍价值、地方政府申报的积极性和成熟的申报文本。后两点都与地方政府相关。再者,在考虑申报优先项目(世界自然遗产预备清单)时,应考虑地区和类型的平衡,选择具有突

出普遍价值但已列入世界自然遗产名录比较少的地区或类型申报,以提高成功的机会。

(2)重申报过程轻规范管理。地方政府申报世界自然遗产主要的动因经常是发展旅游业以促进当地经济社会的发展。一旦申报成功,则多对保护管理重视不够,而关注更多的是旅游人数的增减和旅游设施的规划建设,这种倾向应引起有关部门的重视。主管部门应该建立规范的管理制度,经常性地督导检查,并鼓励社会各界参与监督,使我国世界自然遗产地在总体规划和法律法规的制约下健康发展。

(3)重静态调查轻动态监测。为了编制申报文本,编写团队会对申报地开展比较全面的调查和相关文献资料的分析整理。虽然申报文本的规划部分都有关于后期监测的描述,但大多执行得不理想。不仅点上的监测大多不到位,全国水平的监测更是缺位。目前的遥感手段完全可以满足对自然遗产地管理和保护对象的监测需要,症结在落实。建议主管部门重视这项工作,尽快建立监测体系和相关的运行管理机制。

(4)重境内遴选轻跨界意识。目前为止,我国的世界自然遗产地申报很少涉及跨国境的项目。这与我们幅员辽阔、资源丰富直接相关,也与申报项目由地方政府首先提出的程序有关,无可厚非。但近年来一些新的动向应引起有关部门注意,需要适当调整工作思路。而且,不仅应重视陆地自然遗产地,还应该重视海洋类型自然遗产地的遴选和申报,当前应该特别关注东海海域及周边国家的申报动向,采取积极的应对措施。

参考文献




- Conradin K, Engesser M, Wiesmann U (2015) Four decades of World Natural Heritage—how changing protected area values influence the UNESCO label. *Journal of the Geographical Society of Berlin*, 146, 34–46.
- Luo ZH, Tang SH, Jiang ZG, Chen J, Fang HX, Li CW (2016) Conservation of terrestrial vertebrates in a global hotspot of karst area in southwestern China. *Scientific Reports*, 6, doi: 10.1038/srep25717.




附录 Supplementary Material































附录1 中国世界遗产名录(截至2016年7月)

Appendix 1 World heritage list of China

<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2016240-1.pdf>

附录 1 中国世界遗产名录(截至 2016 年 7 月). 世界自然遗产地; 世界文化遗产地; 世界自然和文化双遗产地)

Appendix 1 World heritage list of China. Natural site; Cultural site; Mixed site.

-  1 山东泰山：泰山（山东泰安市）、岱庙（山东泰安市）、灵岩寺（山东济南市）
-  2 甘肃敦煌莫高窟
-  3 周口店北京人遗址
-  4 长城
-  5 陕西秦始皇陵及兵马俑
-  6 明清皇宫：北京故宫 沈阳故宫（辽宁）
-  7 安徽黄山
-  8 四川黄龙国家级名胜区
-  9 湖南武陵源国家级名胜区
-  10 四川九寨沟国家级名胜区
-  11 湖北武当山古建筑群
-  12 山东曲阜的孔庙、孔府及孔林
-  13 河北承德避暑山庄及周围寺庙
-  14 拉萨布达拉宫历史建筑群（大昭寺、罗布林卡）
-  15 四川峨眉山—乐山风景名胜区
-  16 江西庐山风景名胜区
-  17 苏州古典园林
-  18 山西平遥古城
-  19 云南丽江古城
-  20 北京天坛
-  21 北京颐和园
-  22 福建省武夷山
-  23 重庆大足石刻
-  24 安徽古村落：西递、宏村
-  25 明清皇家陵寝：明显陵（湖北钟祥市）、清东陵（河北遵化市）、清西陵（河北易县）、明孝陵（江苏南京市）、明十三陵（北京昌平区）、盛京三陵（辽宁沈阳市）
-  26 河南洛阳龙门石窟
-  27 四川青城山和都江堰
-  28 大同云冈石窟
-  29 云南“三江并流”自然景观
-  30 吉林高句丽王城、王陵及贵族墓葬

- 31 澳门历史城区
- 32 四川大熊猫栖息地
- 33 中国安阳殷墟
- 34 中国南方喀斯特
- 35 开平碉楼与古村落
- 36 福建土楼
- 37 江西三清山
- 38 山西五台山
- 39 河南登封“天地之中”古建筑群（少林寺、东汉三阙）
- 40 湖南崀山、广东丹霞山、福建泰宁、贵州赤水、江西龙虎山、浙江江郎山丹霞地貌
- 41 杭州西湖文化景观
- 42 元上都遗址
- 43 澄江化石地
- 44 新疆天山
- 45 红河哈尼梯田文化景观
- 46 中国大运河：隋唐大运河、京杭大运河和浙东运河
- 47 丝绸之路：长安-天山廊道路网
- 48 湖南、贵州、湖北土司遗址
- 49 广西左江花山岩画
- 50 湖北神农架

• 研究报告 •

浙江省主要亚热带森林群落类型物种和谱系水平的 α 和 β 多样性比较

王月霞¹ 金 毅¹ 吴初平^{1,2} 翁东明³ 叶立新⁴ 陈德良⁵
余建平⁶ 刘金亮¹ 仲 磊¹ 于明坚^{1*}

1 (浙江大学生命科学院, 杭州 310058)

2 (浙江省林业科学研究院, 杭州 310023)

3 (浙江清凉峰国家级自然保护区管理局, 浙江临安 311300)

4 (浙江凤阳山-百山祖国家级自然保护区凤阳山管理处, 浙江龙泉 323700)

5 (浙江凤阳山-百山祖国家级自然保护区百山祖管理处, 浙江庆元 323800)

6 (浙江古田山国家级自然保护区管理局, 浙江开化 324300)

摘要: 了解不同森林群落类型的物种和谱系水平的 α 和 β 多样性, 有助于指导森林经营和生物多样性保护。本研究比较了浙江省内不同地点主要森林类型(包括常绿阔叶林、常绿落叶阔叶混交林、落叶阔叶林和针阔叶混交林)的物种 α 多样性和谱系 α 多样性, 以及物种 β 多样性和谱系 β 多样性。研究表明, 该地区主要森林类型的物种和谱系 α 多样性均存在较大差异, 但控制了空间和地形因子的作用后, 差异几乎全部消失; 森林类型内部及相互间的物种和谱系 β 多样性均存在显著差异, 同种森林类型内部的物种和谱系 β 多样性分别小于不同森林类型之间的物种和谱系 β 多样性, 且在控制了空间和地形因子的作用后, 以上差异仍然显著。本研究表明影响亚热带主要森林群落类型物种和谱系水平的 α 和 β 多样性的因素存在差异: α 多样性可能主要受到空间和地形因子等的影响, 而 β 多样性则可能受到森林类型的重要影响。

关键词: α 多样性; β 多样性; 地形; 经度; 纬度; 自然保护区

Taxonomic and phylogenetic α and β diversities of major subtropical forest community types in Zhejiang Province

Yuexia Wang¹, Yi Jin¹, Chuping Wu^{1,2}, Dongming Wong³, Lixing Ye⁴, Deliang Chen⁵, Jianping Yu⁶, Jinliang Liu¹, Lei Zhong¹, Mingjian Yu^{1*}

1 College of Life Sciences, Zhejiang University, Hangzhou 310058

2 Zhejiang Forestry Academy, Hangzhou 310023

3 Administration Bureau of Zhejiang Qingliangfeng National Nature Reserve, Lin'an, Zhejiang 311300

4 Management Office of Fengyangshan, Fengyangshan-Baishanzu National Nature Reserve, Longquan, Zhejiang 323800

5 Management Office of Baishanzu, Fengyangshan-Baishanzu National Nature Reserve, Qingyuan, Zhejiang 323800

6 Administration Bureau of Zhejiang Gutianshan National Nature Reserve, Kaihua, Zhejiang 324300

Abstract: Knowledge of taxonomic and phylogenetic α and β diversities of different forest types is critical to improving our understanding of forests and their structure, which can guide forest management and biodiversity conservation. In this study, we investigated the taxonomic and phylogenetic α (Shannon-Wiener index and PSV (phylogenetic species variability) diversity, respectively) and β (Chao's index and PCDp (phylogenetic community dissimilarity among nonshared species) diversity, respectively) diversities of four main forest types, including evergreen broad-leaved forest (EBLF), evergreen and deciduous broad-leaved mixed forest (EDBLF), deciduous broad-leaved forest (DBLF), and coniferous and broad-leaved mixed forest

收稿日期: 2016-04-29; 接受日期: 2016-08-10

基金项目: 浙江省科技计划(2015C02016)和浙江省自然科学基金(LY16C160003)

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: fishmj@zju.edu.cn

(CBLF) in Zhejiang Province. α diversity represents biodiversity within a single forest plot; β diversity is divided into two levels. One is the β diversity between forest plots within a single forest type (intra-forest type β diversity), and the other the β diversity between forest plots from different forest types (inter-forest type β diversity). We found that the taxonomic and phylogenetic α diversities differed among forest types. However, when the geographical and topographical variables were taken into account, these differences largely disappeared. We also found the intra- and inter-forest type β diversities greatly differed, and the overall intra-forest type β diversity was lower than inter-forest type β diversity, regardless of whether geographical and topographical variables were controlled. These results suggest the controlling factors of taxonomic and phylogenetic α and β diversities differ in the studied subtropical forest types. Geographical and topographical variables may play critical roles in influencing forest taxonomic and phylogenetic α diversities, whereas forest type is largely responsible for forest taxonomic and phylogenetic β diversities.

Key word: α diversity; β diversity; topography; longitude; latitude; nature reserve

我国亚热带地区地域广阔,其地带性植被为常绿阔叶林,但因纬度、海拔、地形、干扰等因素的影响,分布着多种森林类型,包括常绿阔叶林、常绿落叶阔叶混交林、落叶阔叶林以及针阔叶混交林等,它们构成了亚热带森林生物多样性的主体(吴征镒, 1995; 陈灵芝等, 1997; 宋永昌, 1999)。

森林生物多样性可能受到多种因素影响(宋凯等, 2011; Qian et al, 2014; 丁洪波等, 2015)。大量研究显示,空间距离和环境异质性可以通过影响物种形成、扩散和生态位过程等,对森林的物种和谱系水平的多样性等产生重要影响(Kembel & Hubbell, 2006; Legendre et al, 2009; Liu et al, 2013; Shen et al, 2013; Qian et al, 2014)。通常,随着空间尺度增大,生态位过程对于森林生物多样性的作用变得更明显,而扩散过程作用变得更不明显(Chave, 2009; Arellano et al, 2015; Tello et al, 2015)。相关研究大都集中在分解上述各类过程的相对作用大小(如Jones et al, 2008; López-Martínez et al, 2013; Myers et al, 2013; Arellano et al, 2015),而忽略了森林在空间尺度和环境梯度上可能快速过渡为不同的群落类型(Whittaker & Niering, 1965; 宋永昌, 1999; Beckage et al, 2008)。迄今为止,关于独立于空间和环境异质性的群落类型对于生物多样性影响的研究很少。认识不同森林群落类型的生物多样性分布格局及其影响因素,有助于加深对地区性森林生物多样性的分布情况及形成机制的了解,为生物多样性保护提供科学依据。

物种和谱系水平的多样性是森林生物多样性的两个重要维度;本研究拟从这两个维度出发,以分布于浙闽赣皖交界山地浙江境内的多个国家级

自然保护区的上述4类森林群落为对象,分析该地区主要森林群落类型物种和谱系水平的 α 和 β 多样性格局及其影响因素,探讨以下科学问题: (1)亚热带主要森林群落的物种和谱系 α 多样性是否存在差异? (2)同种森林类型内部以及不同森林类型之间的物种和谱系 β 多样性是否存在差异? (3)不同森林类型之间的物种和谱系 β 多样性是否高于同类森林的物种和谱系 β 多样性? (4)在控制了地理和地形等因素后,各森林群落类型的物种和谱系水平的 α 和 β 多样性差异是否仍然存在?

1 材料与方法

1.1 研究地点

浙闽赣皖交界山地是我国生物多样性保护的关键区域之一(中华人民共和国国家环境保护局, 1998)。本研究的森林群落样地设置在该区域的浙江省境内,涉及乌岩岭、百山祖、凤阳山、九龙山、古田山、清凉峰、天目山和龙王山等8个国家级自然保护区(图1),其中龙王山保护区已更名为浙江安吉小鲵(*Hynobius amjiensis*)保护区。该区域属亚热带季风气候,四季分明,降雨集中在3–6月;年降水量980–2,000 mm;年均气温15–18℃;年日照时数1,710–2,100 h (www.weather.com.cn)。

1.2 样地设置及调查

在各保护区的典型森林类型中,尽量按照正南–正北方向划定3个投影面积为1 ha (100 m × 100 m)的样地,在每个样地东北–西南或西北–东南角落上设置两个30 m × 30 m样方,对这两个样方进行群落调查,测量样方内所有胸径(DBH) ≥ 1 cm植株的胸径,鉴定物种,测定坐标并编号(Condit, 1998)。每

个保护区共调查6个30 m × 30 m的样方。在样地中心点使用GPS仪测定其经纬度; 使用海拔仪测定海拔; 使用罗盘仪测定坡向和坡度。再将每个30 m × 30 m的样方划分为36个5 m × 5 m的小样方, 根据物种在样方中的相对多度、相对优势度以及在小样方中出现的相对频度计算物种重要值。根据物种重要值并结合群落外貌判定群落类型, 其中16个为常绿阔叶林, 8个为常绿落叶阔叶混交林, 15个为落叶阔叶林, 9个为针阔叶混交林(附录1)。

1.3 谱系树构建

物种定名参考《中国在线植物志》(www.eflora.cn/)以及《浙江种子植物检索鉴定手册》(郑朝宗, 2005), 并根据TPL (the Plant List)网站(www.theplantlist.org/)对定名进行规范。谱系树构建参考Qian和Jin (2016)中的“scenario 3”方法, 相当于BLADJ (branch length adjuster)方法(Webb et al, 2008)。对于所研究森林中的裸子植物, 由于其谱系支长过长, 影响群落谱系结构的分析, 且其物种数(在所有森林群落类型中为3%; 在针阔叶混交林群

落中为10.7%)和个体数(在所有森林群落类型中为1.6%; 在针阔叶混交林群落中为13%)均占绝对少数, 所以与以往大多数研究(如Letcher, 2010; Jin et al, 2015)一样, 本研究去除了裸子植物。此外, 本研究中物种以下的分类单位被合并到物种水平, 最终构建的谱系树包含了369个物种。

1.4 统计方法

采用Shannon-Wiener指数估计物种的 α 多样性。采用独立于物种 α 多样性的PSV (phylogenetic species variability)指数判断谱系 α 多样性(Helmus et al, 2007)。采用Wilcoxon秩和检验分析不同森林类型的物种和谱系 α 多样性差异, 多重比较的 P 值采用错误发现率(false discovery rate, FDR)调整(Liu et al, 2012)。由于本研究的森林分布于不同空间尺度(包括保护区之间和保护区内部), 且空间及地形条件存在较大差异, 因此采用线性混合效应模型(linear mixed effects model, LMM)控制各类因素对于物种和谱系 α 多样性的影响(Bolker et al, 2009), 以分析独立于空间和地形因素的森林类型本身对于物种和谱系 α 多样性的影响。模型的固定效应因子为森林类型、经纬度、海拔、坡度和坡向(表1); 随机效应因子包括保护区以及嵌套于其内的样地。其中, 由于坡向为一个环状变量, 因此被分解为南北和东西两个分量(Legendre et al, 2009; de Cáceres et al, 2012)。

采用Chao's指数来估计各样地间森林的物种 β 多样性(Chao et al, 2006; 卢品等, 2013)。采用独立于物种 β 多样性的PCDp (phylogenetic community dissimilarity among nonshared species)指数来分析谱系 β 多样性(Ives & Helmus, 2010)。使用非度量多维标度排序(Non-metric Multidimensional Scaling, NMDS)来分析各样地森林物种和谱系 β 多样性的分布。采用Wilcoxon秩和检验来分析同种森林类型内部和不同森林类型之间的物种和谱系 β 多样性差异, 多重比较的 P 值采用错误发现率调整。采用线性混合效应模型控制空间和地形因子对物种和谱系 β 多样性的影响, 以了解森林类型本身对于物种和谱系 β 多样性的影响。包括同种森林类型内部 β 多样性的差异、不同森林类型间 β 多样性的差异, 以及同种森林类型与不同森林类型间 β 多样性的差异。其中, 模型的固定效应因子为森林类型、经纬度、海拔、坡度和坡向; 随机效应因子包括配对保护区以及嵌套

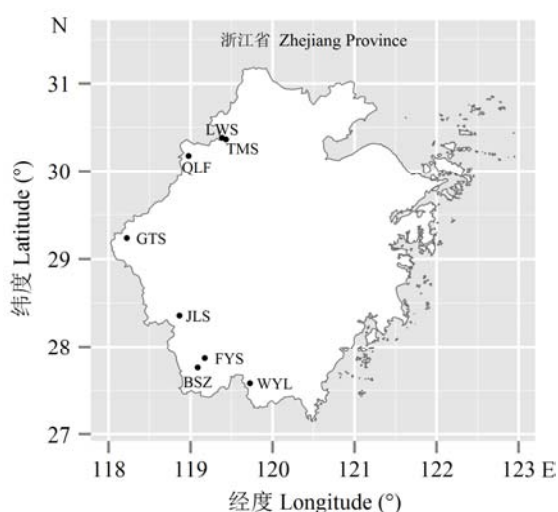


图1 研究地点的地理分布图。WYL: 乌岩岭; BSZ: 百山祖; FYS: 凤阳山; JLS: 九龙山; GTS: 古田山; QLF: 清凉峰; TMS: 天目山; LWS: 龙王山。

Fig. 1 Geographic locations of the studied reserves. WYL, Wuyanling (119.641°–119.691° E, 27.667°–27.728° N); BSZ, Baishanzu (119.129°–119.322° E, 27.629°–27.842° N); FYS, Fengyangshan (119.100°–119.250° E, 27.767°–27.967° N); JLS, Jiulongshan (118.817°–118.917° E, 28.317°–28.400° N); GTS, Gutianshan (118.064°–118.187° E, 29.172°–29.295° N); TMS, Tianmushan (119.403°–119.453° E, 30.308°–30.360° N); QLF, Qingliangfeng (118.867°–119.183° E, 30.083°–30.283° N); LWS, Longwangshan (119.404°–119.438° E, 30.375°–30.417° N).

表1 本研究所使用参数汇总
Table 1 Summary of the variables used in this study

变量类型	描述	
Variable type	Description	
分类变量	类别	
Categorical variable	Category	
森林类型	常绿阔叶林 Evergreen broad-leaved forest (EBLF)	
Forest type	常绿落叶阔叶混交林 Evergreen deciduous broad-leaved mixed forest (EDBLF)	
	落叶阔叶林 Deciduous broad-leaved forest (DBLF)	
	针阔叶混交林 Coniferous broad-leaved mixed forest (CBLF)	
连续变量	范围	平均值
Continuous variable (unit)	Range	Mean
经度 Longitude (°)	118.06–119.67	119.63
纬度 Latitude (°)	27.54–30.40	28.95
海拔 Elevation (m)	363–1,54	974.08
坡度 Slope (°)	10.2–45	30.36
坡向 Aspect (°)	5.0–358.6	172.5

于其内的配对样地。

以上所有分析均在R 3.2.4中进行(R Core Team, 2016)。物种定名规范使用Taxonstand软件包中的TPL函数进行(Cayuela & Oksanen, 2016); 物种多样性的计算采用vegan软件包中的diversity和vegdist函数(Oksanen et al, 2016); 谱系多样性的计算采用

picante 软件包中的psv和pcd函数(Kembel et al, 2010); NMDS采用vegan软件包中的metaMDS函数(Oksanen et al, 2016); 线性混合效应模型采用lme4软件包中的lmer函数(Bates et al, 2015), 其固定效应的P值计算采用afex软件包中的mixed函数(Singmann et al, 2016)。

2 结果

不同森林类型的物种和谱系α多样性具有显著差异(图2)。其中, 常绿阔叶林的物种多样性显著高于其他3种类型(图2A); 而落叶阔叶林和常绿落叶阔叶混交林的谱系多样性则显著高于其他2种类型(图2B)。控制空间及各种地形因子作用后, 不同森林类型的物种和谱系α多样性差异几乎全部消失, 仅有落叶阔叶林的谱系α多样性仍明显高于常绿阔叶林(表2)。

NMDS分析发现, 同种森林类型内部及不同森林类型相互间的物种和谱系β多样性存在较大差异(图3)。其中, 物种β多样性分布格局大致是: 常绿阔叶林和针阔叶混交林交错且分布比较集中, 常绿落叶阔叶混交林介于前两种类型与落叶阔叶林之间, 且常绿落叶阔叶混交林与落叶阔叶林的分布较为

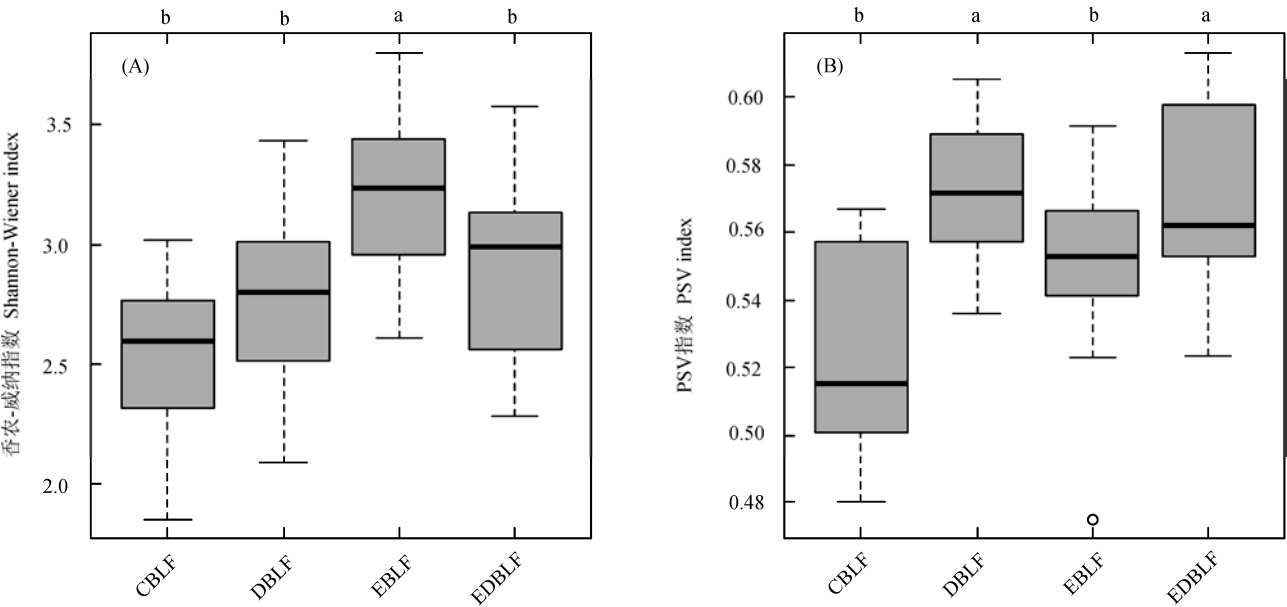


图2 不同森林类型间物种(A)与谱系(B) α多样性比较。不同小写字母表示组间差异显著($P < 0.05$)。CBLF、DBLF、EBLF和EDBLF的含义见表1。

Fig. 2 Comparisons of taxonomic (A) and phylogenetic (B) α diversities among forest types. Different lower case letters indicate significant differences ($P < 0.05$). PSV, Phylogenetic species variability. See Table 1 for the key to CBLF, DBLF, EBLF and EDBLF.

表2 不同森林类型间物种和谱系 α 多样性差异的线性混合效应模型结果
Table 2 Linear mixed effects model results for the differences in taxonomic and phylogenetic α diversities among forest types

	Shannon-Wiener指数 Shannon-Wiener index	PSV指数 PSV index
常绿阔叶林vs.常绿落叶阔叶混交林 EBLF vs. EDBLF	-0.128	-0.019
常绿阔叶林vs.落叶阔叶林 EBLF vs. DBLF	-0.042	-0.042*
常绿阔叶林vs.针阔叶混交林 EBLF vs. CBLF	0	-0.031
常绿落叶阔叶林vs.落叶阔叶林 EDBLF vs. DBLF	-0.111	0.006
常绿落叶阔叶混交林vs.针阔叶混交林 EDBLF vs. CBLF	0.278	0.027
落叶阔叶林vs.针阔叶混交林 DBLF vs. CBLF	0.328	0.019

CBLF、DBLF、EBLF和EDBLF的含义见表1。*, $P < 0.05$; **, $P < 0.01$; ***, $P < 0.001$.
See Table 1 for the key to CBLF, DBLF, EBLF and EDBLF. PSV, Phylogenetic species variability.

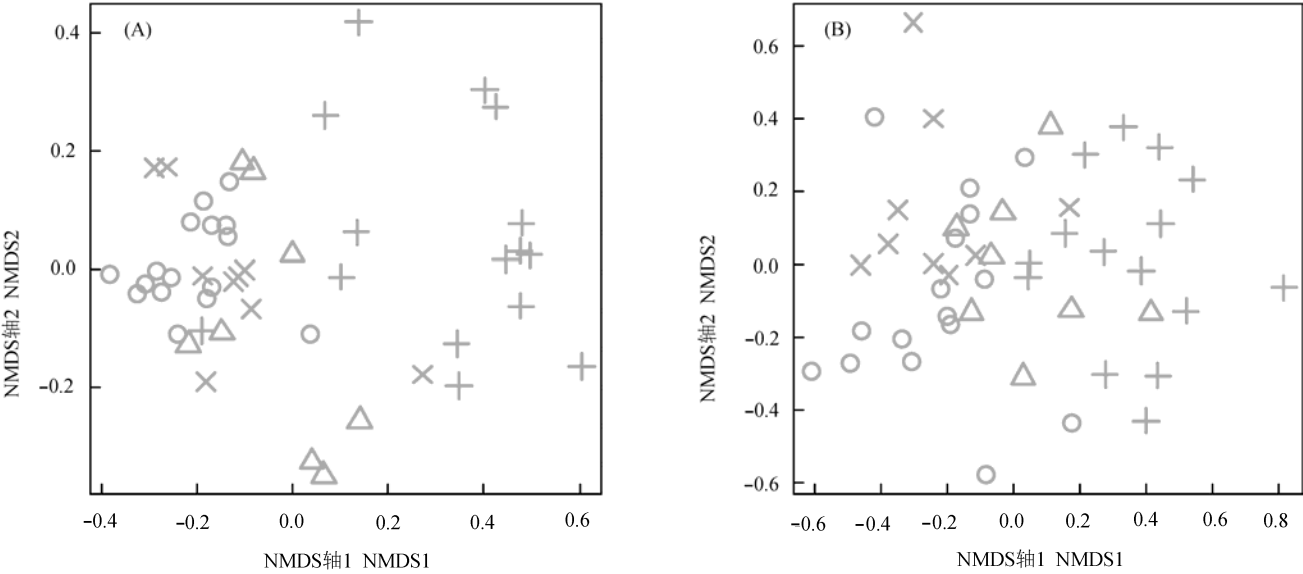


图3 研究区森林物种(A)和谱系(B) β 多样性的非度量多维标度排序(NMDS)排序结果。○表示常绿阔叶林, △表示常绿落叶阔叶混交林, ×表示针阔叶混交林, +表示落叶阔叶林。
Fig. 3 Non-metric Multidimensional Scaling (NMDS) result of taxonomic (A) and phylogenetic (B) β diversities of the studied forests. ○, Evergreen broad-leaved forest (EBLF); △, Evergreen and deciduous broad-leaved mixed forest (EDBLF); ×, Coniferous and broad-leaved mixed forest (CBLF); +, Deciduous broad-leaved forest (DBLF).

发散(图3A); 谱系 β 多样性分布格局与物种 β 多样性格局很相似(图3B)。

对两个层次的 β 多样性的具体分析发现: 同种森林类型内部的物种和谱系 β 多样性大多有显著差异。其中, 落叶阔叶林内部的物种和谱系 β 多样性均最大, 其他3类森林的物种和谱系 β 多样性大小排序则有差别, 但组间大多存在显著差异(图4), 且在控制了空间和地形因素作用后, 差异仍然十分显著(表3)。不同森林类型之间的物种和谱系 β 多样性也

多具有显著差异。其中, 常绿阔叶林与落叶阔叶林之间的物种和谱系 β 多样性差异均最大; 而常绿阔叶林与针阔叶混交林之间的物种和谱系 β 多样性差异均最小; 其他群落类型间的差异则处于中间(图5)。在控制了空间和地形因子作用后, 差异更加显著, 只有较少情况例外(表4)。同种森林类型内部的物种和谱系 β 多样性显著小于不同森林类型之间, 且在控制了空间和地形因子作用后, 差异仍然显著(图6)。

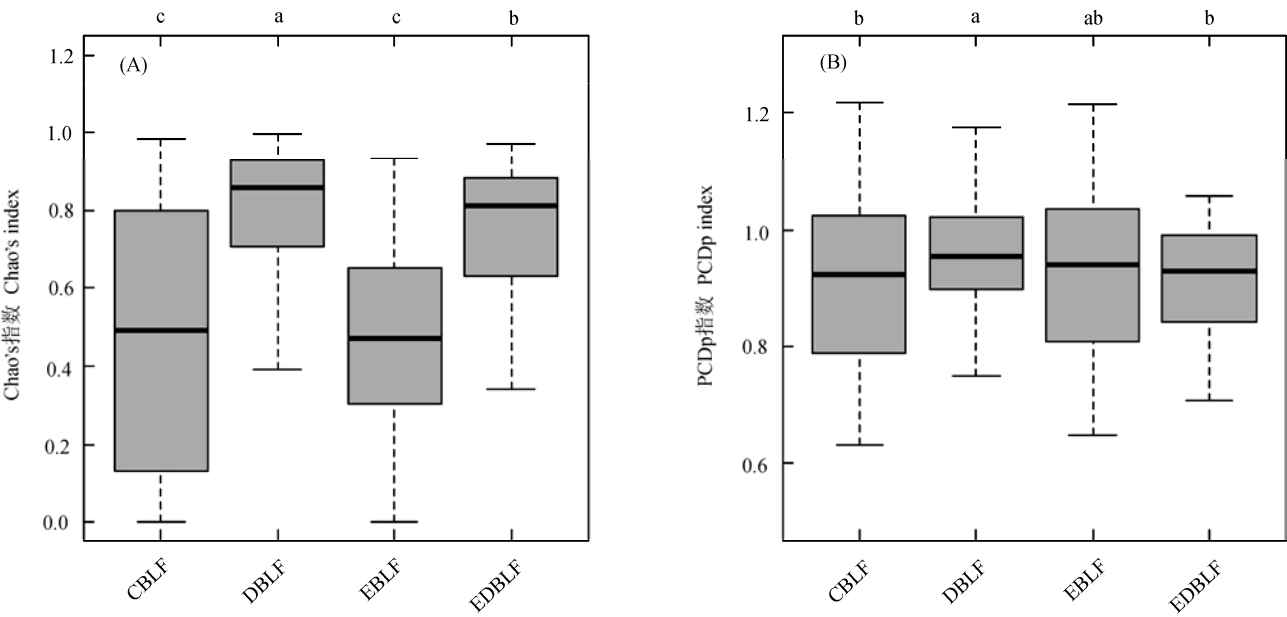


图4 同种森林类型内部的物种(A)与谱系(B) β 多样性。不同小写字母表示组间差异显著($P < 0.05$)。CBLF、DBLF、EBLF和EDBLF的含义见表1。
Fig. 4 Taxonomic (A) and phylogenetic (B) β diversities within forest types. Different lower case letters indicate significant differences ($P < 0.05$). PCDp, Phylogenetic community dissimilarity among nonshared species. See Table 1 for the key to CBLF, DBLF, EBLF and EDBLF.

表3 同种森林类型内部物种和谱系 β 多样性差异的线性混合效应模型结果
Table 3 Mixed effects model results for the differences in taxonomic and phylogenetic β diversities within forest types

	Chao's指数 Chao's index	PCDp指数 PCDp index
常绿阔叶林vs.常绿落叶阔叶混交林 EBLF vs. EDBLF	-0.073	0.006
常绿阔叶林vs.落叶阔叶林 EBLF vs. DBLF	-0.256***	-0.018*
常绿阔叶林vs.针阔叶混交林 EBLF vs. CBLF	-0.038	-0.129*
常绿落叶阔叶混交林vs.落叶阔叶林 EDBLF vs. DBLF	-0.13*	-0.067**
常绿落叶阔叶混交林vs.针阔叶混交林 EDBLF vs. CBLF	0.244**	-0.044
落叶阔叶林vs.针阔叶混交林 DBLF vs. CBLF	0.315***	0.02

CBLF、DBLF、EBLF和EDBLF的含义见表1。*, $P < 0.05$; **, $P < 0.01$; ***, $P < 0.001$ 。
See Table 1 for the key to CBLF, DBLF, EBLF and EDBLF. PCDp, Phylogenetic community dissimilarity among nonshared species.

3 讨论

我国亚热带地区森林群落类型多样, 对于该地区自然生态系统功能的维持具有重要意义(赵同谦等, 2004)。本研究发现浙闽赣皖交界山地浙江省境内地区森林群落的物种和谱系水平的 α 及 β 多样性分布格局受到群落类型、空间和地形等因素影响。

3.1 物种及谱系 α 多样性

常绿阔叶林是我国亚热带地区最主要的森林群落类型, 生物多样性水平较高(宋永昌, 2013)。本

研究也发现常绿阔叶林的物种 α 多样性显著高于其他3类森林群落, 但其谱系 α 多样性却较低。由于PSV指数衡量的是谱系发散情况, 常绿阔叶林较低的谱系 α 多样性表示其谱系组成较聚集, 所含分类单元(即物种)间的亲缘关系较近, 揭示常绿阔叶林群落可能具有较高的分化速率(diversification rate)(Xiang et al, 2004)。相对而言, 落叶阔叶林的物种 α 多样性低而谱系 α 多样性高, 表明落叶阔叶林所含分类单元间的亲缘关系较远。这或许是由于本研究所在的亚热带区域中, 落叶阔叶林群落多处于较寒

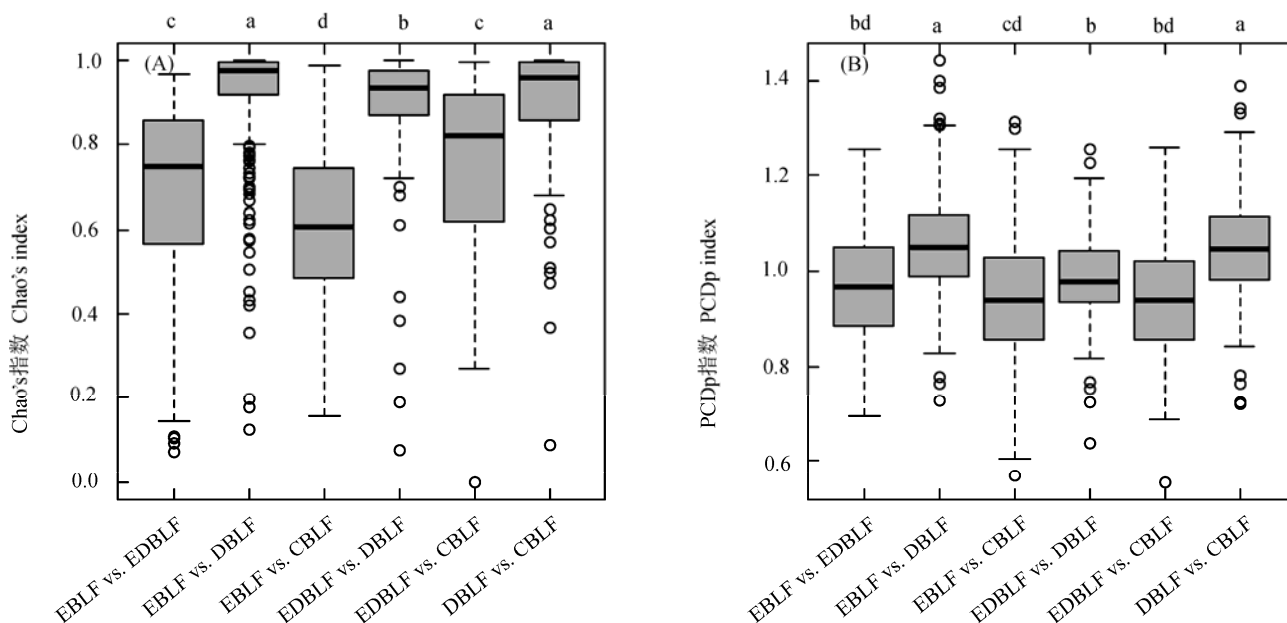


图5 不同森林类型之间的物种(A)与谱系(B) β 多样性比较。不同小写字母表示组间差异显著($P < 0.05$)。“vs.”表示前后两种森林类型间的 β 多样性。CBLF、DBLF、EBLF和EDBLF的含义见表1。

Fig. 5 Comparisons of the taxonomic (A) and phylogenetic (B) β diversities between forest types. Different lower case letter indicate significant difference ($P < 0.05$). “vs.” indicates the β diversity between forest types on its both sides. See Table 1 for the key to CBLF, DBLF, EBLF and EDBLF. PCDp, Phylogenetic community dissimilarity among nonshared species.

冷、气候季节变化明显的较高纬度地区(30°N 以北)的中山地带(海拔1,000 m以上)(Fang et al, 1996; 刘亚兰等, 2010); 而广泛存在的受到气温等因素限制的 γ 生态位保守性(Wiens & Graham, 2005; Silvertown et al, 2006; Zanne et al, 2015)又导致了本地区低海拔温暖环境中的木本被子植物较难形成适应中山地带季节变化明显且冬季寒冷环境(如冬季长时间冰冻)的有效对策(Zanne et al, 2015), 因此导致了落叶阔叶林的低物种 α 多样性, 同时也造成了常绿阔叶林和落叶阔叶林在物种和谱系 α 多样性上的显著差异。

在区域尺度上, 常绿落叶阔叶混交林可能是纬度梯度上常绿阔叶林和落叶阔叶林的过渡类型(Kira, 1991; 宋永昌, 1999); 在局域尺度上, 常绿落叶阔叶林也可能是海拔和其他地形因子梯度上分别与落叶阔叶林和常绿阔叶林相关的一种特殊类型的森林群落(Fang et al, 1996; 于明坚等, 2001; 刘亚兰等, 2010); 也可能是向地带性植被常绿阔叶林演替过程中的不稳定森林类型(宋永昌, 1999)。本研究中的常绿落叶阔叶混交林分布范围在海拔500–1,100 m之间, 环境条件介于常绿阔叶林地带

和落叶阔叶林地带之间, 其物种库也许同时包含常绿阔叶林和落叶阔叶林来源, 导致其物种和谱系 α 多样性处于常绿阔叶林和落叶阔叶林之间。而针阔叶混交林的物种和谱系 α 多样性均较低, 部分原因可能是由于本研究的部分针阔叶混交林群落处于演替早期阶段, 而以往研究显示本地区演替早期阶段森林的物种和谱系 α 多样性一般较低(Bruelheide et al, 2011; Feng et al, 2014)。

当控制空间和地形等因素的影响后, 不同森林群落类型之间的物种和谱系 α 多样性差异几乎全部消失, 说明各种森林群落的物种和谱系 α 多样性受到扩散和生态位过程等的重要影响(Legendre et al, 2009)。但值得注意的是, 常绿阔叶林和落叶阔叶林间的差异仍然很显著(表2), 这反映了进化历史或者其他未知因素也对本地区某些森林群落类型的物种和谱系 α 多样性的形成发挥着重要作用。

3.2 物种及谱系 β 多样性

同种森林群落类型内部及不同森林群落间的谱系 β 多样性存在显著差异, 反映了不同森林类型各自具有独特的物种和谱系组成, 这对维持该区域森林的物种和谱系 γ 多样性具有不可替代的意义。

表4 不同森林类型之间物种和谱系β多样性差异的线性混合效应模型结果
Table 4 Linear mixed effects model results for the differences in taxonomic and phylogenetic β diversities between forest types

	Chao's指数 Chao's index	PCDp指数 PCDp index
常绿阔叶林/常绿落叶阔叶混交林vs.常绿阔叶林/落叶阔叶林 EBLF / EDBLF vs. EBLF / DBLF	-0.135***	-0.09***
常绿阔叶林/常绿落叶阔叶混交林vs.常绿阔叶林/针阔叶混交林 EBLF / EDBLF vs. EBLF / CBLF	0.06	0.063**
常绿阔叶林/常绿落叶阔叶混交林vs.常绿落叶阔叶混交林/落叶阔叶林 EBLF / EDBLF vs. EDBLF / DBLF	0.146***	-0.021
常绿阔叶林/常绿落叶阔叶混交林vs.常绿落叶阔叶混交林/针阔叶混交林 EBLF / EDBLF vs. EDBLF / CBLF	-0.052	0.033
常绿阔叶林/常绿落叶阔叶混交林vs.落叶阔叶林/针阔叶混交林 EBLF / EDBLF vs. DBLF / CBLF	-0.154***	-0.012
常绿阔叶林/落叶阔叶林vs.常绿阔叶林/针阔叶混交林 EBLF / DBLF vs. EBLF / CBLF	0.052*	0.115***
常绿阔叶林/落叶阔叶林vs.常绿落叶阔叶混交林/落叶阔叶林 EBLF / DBLF vs. EDBLF / DBLF	-0.021*	0.059***
常绿阔叶林/落叶阔叶林vs.常绿落叶阔叶混交林/针阔叶混交林 EBLF / DBLF vs. EDBLF / CBLF	0.055*	0.114***
常绿阔叶林/落叶阔叶林vs.落叶阔叶林/针阔叶混交林 EBLF / DBLF vs. DBLF / CBLF	0.019	0.01
常绿阔叶林/针阔叶混交林vs.常绿落叶阔叶混交林/落叶阔叶林 EBLF / CBLF vs. EDBLF / DBLF	-0.141***	-0.056*
常绿阔叶林/针阔叶混交林vs.常绿落叶阔叶混交林/针阔叶混交林 EBLF / CBLF vs. EDBLF / CBLF	-0.063**	-0.01
常绿阔叶林/针阔叶混交林vs.落叶阔叶林/针阔叶混交林 EBLF / CBLF vs. DBLF / CBLF	-0.192***	-0.132***
常绿落叶阔叶混交林/落叶阔叶林vs.常绿落叶阔叶混交林/针阔叶混交林 EDBLF / DBLF vs. EDBLF / CBLF	0.064*	0.067**
常绿落叶阔叶混交林/落叶阔叶林vs.落叶阔叶林/针阔叶混交林 EDBLF / DBLF vs. DBLF / CBLF	0.064*	-0.005
常绿落叶阔叶混交林/针阔叶混交林vs.落叶阔叶林/针阔叶混交林 EDBLF / CBLF vs. DBLF / CBLF	-0.079**	-0.112***

CBLF、DBLF、EBLF和EDBLF的含义见表1。*, $P < 0.05$; **, $P < 0.01$; ***, $P < 0.001$.
See Table 1 for the key to CBLF, DBLF, EBLF and EDBLF. PCDp, Phylogenetic community dissimilarity among nonshared species.

同种群落类型内部的物种和谱系β多样性间的差异表现为落叶阔叶林最发散, Wilcoxon秩和检验也证实了这一点(图4); 而其他群落类型则较小(图3)。在控制了空间和地形等因素的作用后, 落叶阔叶林的物种和谱系β多样性仍然较高(表3), 原因可能是由于本研究区域的落叶阔叶林群落主要分布在较高纬度地区的中山地带及以上, 在地区性的山地景观尺度上为片断化分布, 即使是在同一空间距离上, 其物种交流也较其他类型的森林群落所受到的限制更大; 同时, 地理隔离也可能导致不同落叶阔叶林物种具有各自较为独特的进化历史(Cun & Wang, 2010)。该结果表明本研究所在亚热带区域的落叶阔叶林群落具有较大保护价值。

在图3中, 常绿阔叶林、常绿落叶阔叶混交林到

落叶阔叶林在NMDS轴1上的分布均呈现出方向性的特点, 图6和表3证实了三者间的物种和谱系β多样性的变化趋势, 显示了该三类森林群落间在物种和谱系组成上的过渡性, 这与其森林外貌的过渡性特点是一致的, 也与其在局域环境(如地形和海拔)梯度上的分布特征一致(于明坚等, 2001; 刘亚兰等, 2010)。在温暖的低海拔地带的地形梯度上, 存在着一种群落类型梯度, 表现为山脊分布着针阔叶混交林, 沟谷地带生长着常绿落叶阔叶混交林, 而常绿阔叶林则占据着从沟谷到山脊的宽阔区域(于明坚等, 2001)。在海拔梯度上存在着另一种群落类型梯度, 表现为在低山地带以常绿阔叶林占优势, 随着海拔升高, 常绿落叶阔叶混交林开始出现, 而海拔继续升高到较寒冷的中山地带后, 落叶阔叶林和针

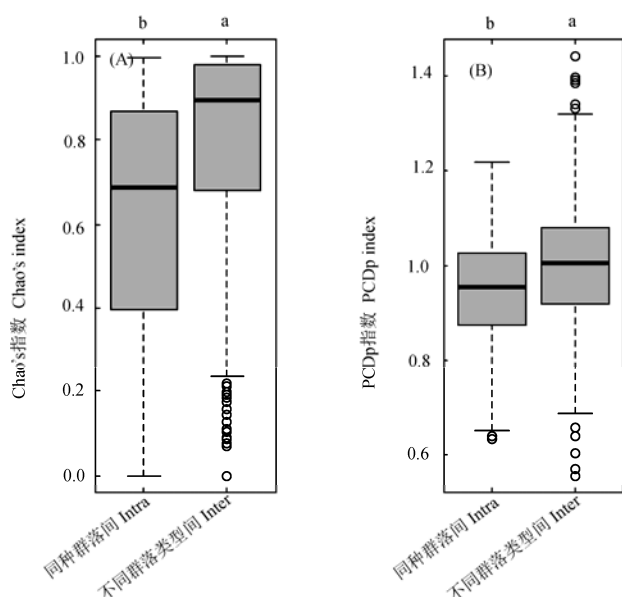


图6 森林群落类型内部及相互间的物种(A)与谱系(B) β 多样性比较。使用线性混合效应模型控制了空间和环境因素的影响后, 两个组间的差异仍然显著($P < 0.05$)。柱形上方若不存在相同英文字母, 表示组间有显著差异($P < 0.05$)。“同种群落间”指同种森林群落间的 β 多样性, “不同群落类型间”指不同森林群落类型之间的 β 多样性。

Fig. 6 Comparisons of the taxonomic (A) and phylogenetic (B) β diversities within and between forest types. When the spatial and environmental variables effects were controlled in linear mixed effects model, differences between the two paired groups were still significant ($P < 0.05$ in both cases). Boxes with different lower case letter indicate significant difference ($P < 0.05$). “Intra” represents β diversity between communities from the same forest type, “Inter” represents β diversity between communities from different forest types. PCDp, Phylogenetic community dissimilarity among nonshared species.

阔叶混交林开始成为常见的群落类型(于明坚等, 2001; 刘亚兰等, 2010)。值得注意的是, 两种系列的常绿落叶阔叶混交林在物种组成上具有较明显的差异(于明坚等, 2001)。本研究中的常绿落叶阔叶混交林广泛分布在500–1,100 m的海拔范围, 因此可能来源于上述两种梯度, 同时受到常绿阔叶林和落叶阔叶林的影响, 从而导致其在物种和谱系组成上与前两类森林群落均相似。

控制了空间和地形等因素作用后, 多个森林群落类型之间的物种和谱系 β 多样性差异仍然显著, 说明进化历史对于区域尺度的森林 β 生物多样性格局起着重要影响。值得注意的是, 常绿阔叶林和落叶阔叶林之间在物种和谱系组成上呈现出显著的差异, 表明两类森林的物种较难进行交流, 由于这

两类森林处于地区性环境梯度的两端, 该结果进一步支持与气温等因素相关的 γ 生态位保守的假说(Wiens & Graham, 2005; Zanne et al, 2015)。

图5显示常绿阔叶林与针阔叶混交林间的物种和谱系 β 多样性较低, 表明组成针阔叶混交林群落的种子植物也多出现在常绿阔叶林中, 同时Wilcoxon秩和检验结果也支持针阔叶混交林与常绿阔叶林之间的物种和谱系组成差异较小。这一现象可能是由于本研究的针阔叶混交林大多位于凤阳山保护区(附录1), 该保护区纬度低, 气候季节变化小, 区内甜槠(*Castanopsis eyeri*)-木荷(*Schima superba*)常绿阔叶林分布海拔上限可达到1,100–1,200 m(程秋波等, 1996; 刘亚兰等, 2010), 同时, 木荷和甜槠等常绿阔叶种也大量出现于凤阳山的样地中, 说明针阔叶混交林和常绿阔叶林之间的物种扩散较频繁。另一方面, 其他位于低山地带的针阔叶混交林也常与常绿阔叶林在地形梯度上毗邻存在。

从图3中可以看出, 同种类型的森林间有微弱的聚集趋势, 通过Wilcoxon秩和检验证实了同种森林类型内部的物种和谱系 β 多样性均小于不同森林类型间这一推断(图6), 表明群落类型划分能够在一定程度上反映物种和谱系组成, 也说明了传统的基于森林群落类型的森林管理对于生物多样性保护具有较大意义。

本研究结果表明, 浙江省内亚热带森林的物种和谱系 α 多样性可能主要受到扩散和生态位过程等的影响; 而物种和谱系 β 多样性可能受到进化历史, 即森林类型分化的重要影响。本研究区域的主要亚热带森林类型(常绿阔叶林、常绿落叶阔叶混交林、落叶阔叶林和针阔叶混交林)各自具有其独特的物种和谱系水平的 α 和 β 多样性, 因而也应该具有独特的生态系统功能, 对于维持该区域生态系统的稳定性发挥着不可替代的作用。

参考文献

- Arellano G, Tello JS, Jørgensen PM, Fuentes AF, Loza MI, Torrez V, Macía MJ (2015) Disentangling environmental and spatial processes of community assembly in tropical forests from local to regional scales. *Oikos*, 51, 327–335.
- Bates D, Maechler M, Bolker B, Walker S (2015) Fitting linear mixed-effects models using lme4. *Journal of Statistical Software*, 67, 1–48.
- Beckage B, Osborne B, Gavin DG, Pucko C, Siccama T, Per-

- kins T (2008) A rapid upward shift of a forest ecotone during 40 years of warming in the green mountains of Vermont. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 105, 4197–4202.
- Bolker BM, Brooks ME, Clark CJ, Geange SW, Poulsen JR, Stevens MHH, White JSS (2009) Generalized linear mixed models: a practical guide for ecology and evolution. *Trends in Ecology and Evolution*, 24, 127–135.
- Bruehlheide H, Böhnke M, Both S, Fang T, Assmann T, Baruffol M, Bauhus J, Buscot F, Chen XY, Ding BY, Durka W, Erfmeier A, Fischer M, Geißler C, Guo DL, Guo LD, Härdtle W, He JS, Hector A, Kröber W, Kühn P, Lang AC, Naddowski K, Pei KQ, Scherer-Lorenzen M, Shi XZ, Scholten T, Schuldt A, Trogisch S, von Oheimb G, Welk E, Wirth C, Wu YT, Yang XF, Zeng XQ, Zhang SR, Zhou HZ, Ma KP, Schmid B (2011) Community assembly during secondary forest succession in a Chinese subtropical forest. *Ecological Monographs*, 81, 25–41.
- Cayuela L, Oksanen J (2016) Taxonstand: Taxonomic Standardization of Plant Species Names. R package Version 1.8. <https://CRAN.R-project.org/package=Taxonstand> (accessed on 2016-04-14)
- Chao A, Chazdon RL, Colwell RK, Shen TJ (2006) Abundance-based similarity indices and their estimation when there are unseen species in samples. *Biometrics*, 62, 361–371.
- Chave J (2009) Spatial variation in tree species composition across tropical forests: pattern and process. In: *Tropical Forest Community Ecology* (eds Carson WP, Schnitzer S), pp. 11–30. Wiley/Blackwell, Hoboken, NJ, USA.
- Chen LZ, Chen QL, Liu WH (1997) *Forest Diversity and Its Geographical Distribution in China*. Science Press, Beijing. [陈灵芝, 陈清朗, 刘文华 (1997) 中国森林多样性及其地理分布. 科学出版社, 北京.]
- Cheng QB, Wu MX, Chen HT (1996) Comprehensive observations report on Fengyangshan-Baishanzu Nature Reserve of Zhejiang. *Journal of Zhejiang Forestry Science and Technology*, 16(6), 1–7. (in Chinese) [程秋波, 吴鸣翔, 陈豪庭 (1996) 浙江凤阳山–百山祖自然保护区综合考察报告. 浙江林业科技, 16(6), 1–7.]
- Condit R (1998) *Tropical Forest Census Plots: Methods and Results from Barro Colorado Island, Panama and A Comparison with Other Plots*. Springer Science and Business Media, Berlin, Germany.
- Cun YZ, Wang XQ (2010) Plant recolonization in the Himalaya from the Southeastern Qinghai-Tibetan Plateau: geographical isolation contributed to high population differentiation. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 56, 972–982.
- de Cáceres M, Legendre P, Valencia R, Cao M, Chang LW, Chuyong G, Condit R, Hao ZQ, Hsieh CF, Hubbell S, Kenfack D, Ma KP, Mi XC, Noor MNS, Kassim AR, Ren HB, Su SH, Sun IF, Thomas D, Ye WH, He FL (2012) The variation of tree beta diversity across a global network of forest plots. *Global Ecology and Biogeography*, 21, 1191–1202.
- Ding HB, Wu ZL, Lü DP, Wu QJ, Shan MY, Bai HT, Luo K (2015) Community phylogenetic structural characteristics of various secondary forests in mountainous Eastern Yunnan. *Chinese Journal of Ecology*, 34, 2720–2726. (in Chinese with English abstract) [丁洪波, 吴兆录, 吕东蓬, 武秋君, 单梦颖, 白皓天, 罗康 (2015) 云南东部山区不同类型次生林群落谱系结构特征. 生态学杂志, 34, 2720–2726.]
- Fang JY, Ohsawa M, Kira T (1996) Vertical vegetation zones along 30° N latitude in humid East Asia. *Plant Ecology*, 126, 135–149.
- Feng G, Svenning JC, Mi XC, Jia Q, Rao MD, Ren HB, Bebbler D, Ma KP (2014) Anthropogenic disturbance shapes phylogenetic and functional tree community structure in a subtropical forest. *Forest Ecology and Management*, 313, 188–198.
- Helmus MR, Bland TJ, Williams CK, Ives AR (2007) Phylogenetic measures of biodiversity. *The American Naturalist*, 169, E68–E83.
- Ives AR, Helmus MR (2010) Phylogenetic metrics of community similarity. *The American Naturalist*, 176, 559–559.
- Jin Y, Qian H, Yu MJ (2015) Phylogenetic structure of tree species across different life stages from seedlings to canopy trees in a subtropical evergreen broad-leaved forest. *PLoS ONE*, 10, e0131162.
- Jones MM, Tuomisto H, Borcard D, Legendre P, Clark DB, Olivas PC (2008) Explaining variation in tropical plant community composition: influence of environmental and spatial data quality. *Oecologia*, 155, 593–604.
- Kembel SW, Hubbell SP (2006) The phylogenetic structure of a neotropical forest tree community. *Ecology*, 87, S86–S99.
- 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.
- Kira T (1991) Forest ecosystems of East and Southeast Asia in a global perspective. *Ecological Research*, 6, 185–200.
- Legendre P, Mi XC, Ren HB, Ma KP, Yu MJ, Sun IF, He FL (2009) Partitioning beta diversity in a subtropical broad-leaved forest of China. *Ecology*, 90, 663–674.
- Letcher SG (2010) Phylogenetic structure of angiosperm communities during tropical forest succession. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 277, 97–104.
- Liu XJ, Swenson NG, Wright SJ, Zhang LW, Song K, Du YJ, Zhang JL, Mi XC, Ren HB, Ma KP (2012) Covariation in plant functional traits and soil fertility within two species-rich forests. *PLoS ONE*, 7, e34767.
- Liu XJ, Swenson NG, Zhang JW, Ma KP (2013) The environment and space, not phylogeny, determine trait dispersion in a subtropical forest. *Functional Ecology*, 27, 264–272.
- Liu YL, Guo RQ, Sun SC (2010) Variations in the vertical

- vegetation zonation of subtropical Chinese mountains: the importance of climatic seasonality. *Acta Ecologica Sinica*, 30, 3912–3922. (in Chinese with English abstract) [刘亚兰, 郭汝清, 孙书存 (2010) 中国亚热带山地植被垂直带分布对气候季节性的响应. *生态学报*, 30, 3912–3922.]
- López-Martínez JO, Hernández-Stefanoni JL, Dupuy JM, Meave JA (2013) Partitioning the variation of woody plant β -diversity in a landscape of secondary tropical dry forests across spatial scales. *Journal of Vegetation Science*, 24, 33–45.
- Lu P, Jin Y, Chen JH, Li MH, Yu MJ (2013) Influences of geographical distance and topographic difference on β diversity of two large-scale forest dynamics plots. *Biodiversity Science*, 21, 554–563. (in Chinese with English abstract) [卢品, 金毅, 陈建华, 李铭红, 于明坚 (2013) 地理距离和地形差异对两个大型森林动态样地 β 多样性的影响. *生物多样性*, 21, 554–563.]
- Myers JA, Chase JM, Jiménez I, Jørgensen PM, Araujo-Murakami A, Paniagua-Zambrana N, Seidel R (2013) Beta-diversity in temperate and tropical forests reflects dissimilar mechanisms of community assembly. *Ecology Letters*, 16, 151–157.
- Oksanen J, Blanchet FG, Kindt R, Legendre P, Minchin PR, O'Hara RB, Simpson GL, Solymos P, Stevens MHH, Wagner H (2016) *vegan: Community Ecology Package*. R package Version 2.3-4. <https://CRAN.R-project.org/package=vegan> (accessed on 2016-06-25)
- Qian H, Jin Y (2016) An updated megaphylogeny of plants, a tool for generating plant phylogenies and an analysis of phylogenetic community structure. *Journal of Plant Ecology*, 9, 233–239.
- Qian H, Hao ZQ, Zhang J (2014) Phylogenetic structure and phylogenetic diversity of angiosperm assemblages in forests along an elevational gradient in Changbaishan, China. *Journal of Plant Ecology*, 7, 154–165.
- R Core Team (2016) *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Shen GC, He FL, Waagepetersen R, Sun IF, Hao ZQ, Chen ZS, Yu MJ (2013) Quantifying effects of habitat heterogeneity and other clustering processes on spatial distributions of tree species. *Ecology*, 94, 2436–2443.
- Silvertown J, Dodd M, Gowing D, Lawson C, Mcconway K (2006) Phylogeny and the hierarchical organization of plant diversity. *Ecology*, 87, S39–S49.
- Singmann H, Bolker B, Westfall J, Aust F, Højsgaard S, Fox J, Lawrence MA, Mertens U (2016) *afex: Analysis of Factorial Experiments*. R Package Version 0.16-1. <https://CRAN.R-project.org/package=afex> (accessed on 2016-04-14)
- Song K, Mi XC, Jia Q, Ren HB, Bebbier D, Ma KP (2011) Variation in phylogenetic structure of forest communities along a human disturbance gradient in Gutianshan forest, China. *Biodiversity Science*, 19, 190–196. (in Chinese with English abstract) [宋凯, 米湘成, 贾琪, 任海保, Bebbier D, 马克平 (2011) 不同程度人为干扰对古田山森林群落谱系结构的影响. *生物多样性*, 19, 190–196.]
- Song YC (1999) Perspective of the vegetation zonation of forest region in Eastern China. *Acta Botanica Sinica*, 41, 541–552. (in Chinese with English abstract) [宋永昌 (1999) 中国东部森林植被带划分之我见. *植物学报*, 41, 541–552.]
- Song YC (2013) *Evergreen Broad-leaved Forests in China*. Science Press, Beijing. (in Chinese) [宋永昌 (2013) 中国常绿阔叶林. 科学出版社, 北京.]
- State Environmental Protection Administration (SEPA) (1998) *China's Biodiversity: A Country Study*. China Environmental Science Press, Beijing. (in Chinese) [中华人民共和国国家环境保护局 (1998) 中国生物多样性国情研究报告. 中国环境科学出版社, 北京.]
- Tello JS, Myers JA, Macía MJ, Fuentes AF, Cayola L, Arellano G, Loza MI, Torrez V, Cornejo, Miranda TB, Jørgensen PM (2015) Elevational gradients in β -diversity reflect variation in the strength of local community assembly mechanisms across spatial scales. *PLoS ONE*, 10, e0121458.
- Webb CO, Ackerly DD, Kembel SW (2008) *Phylocom: software for the analysis of phylogenetic community structure and trait evolution*. *Bioinformatics*, 24, 2098–2100.
- Whittaker RH, Niering WA (1965) Vegetation of the Santa Catalina Mountains, Arizona: a gradient analysis of the south slope. *Ecology*, 46, 429–452.
- Wiens JJ, Graham CH (2005) Niche conservatism: integrating evolution, ecology, and conservation biology. *Annual Review of Ecology Evolution & Systematics*, 36, 519–539.
- Wu ZY (1995) *Vegetation of China*. Science Press, Beijing. (in Chinese) [吴征镒 (1995) 中国植被. 科学出版社, 北京]
- Xiang QY (Jenny), Zhang WH, Ricklefs RE, Qian H, Chen ZD, Wen J, Li JH (2004) Regional differences in rates of plant speciation and molecular evolution: a comparison between eastern Asia and eastern North America. *Evolution*, 58, 2175–2184.
- Yu MJ, Hu ZH, Yu JP, Ding BY, Fang T (2001) Forest vegetation types in Gutianshan Nature Reserve in Zhejiang. *Journal of Zhejiang University (Agriculture and Life Science)*, 27, 375–380. (in Chinese with English abstract) [于明坚, 胡正华, 余建平, 丁炳扬, 方腾 (2001) 浙江古田山自然保护区森林植被类型. *浙江大学学报(农业与生命科学版)*, 27, 375–380.]
- Zanne AE, Tank DC, Cornwell WK, Eastman JM, Smith SA, Fitzjohn RG, McGlinn 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 (2015) Three keys to the radiation

- of angiosperms into freezing environments. *Nature*, 521, 89–92.
- Zhao TQ, Ouyang ZY, Zheng H, Wang XK, Miao H (2004) Forest ecosystem services and their valuation in China. *Journal of Natural Resources*, 19, 480–491. (in Chinese with English abstract) [赵同谦, 欧阳志云, 郑华, 王效科, 苗鸿 (2004) 中国森林生态系统服务功能及其价值评价. 自然资源学报, 19, 480–491.]
- Zheng CZ (2005) Key of Seed Plants in Zhejiang Province. Zhejiang Science and Technology Press, Hangzhou. (in Chinese) [郑朝宗 (2005) 浙江种子植物检索鉴定手册. 浙江科学技术出版社, 杭州.]

(责任编辑: 米湘成 责任编辑: 黄祥忠)

附录 Supplementary Material

附录1 森林样地概况

Appendix 1 General information of the studied forest plots
<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2016114-1.pdf>

王月霞, 金毅, 吴初平, 翁东明, 叶立新, 陈德良, 余建平, 刘金亮, 仲磊, 于明坚. 浙江省主要亚热带森林群落类型物种和谱系水平的 α 和 β 多样性比较. 生物多样性, 2016, 24 (8): 863–874.

<http://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2016114>

附录1 森林样地概况

Appendix 1 General information of the studied forest plots. EBLF, Evergreen broad-leaved forest; EDBLF, Evergreen and deciduous broad-leaved mixed forest; DBLF, Deciduous broad-leaved forest; CBLF, Coniferous and broad-leaved mixed forest.

保护区	森林类型	海拔	坡度	坡向	优势种(重要值)
Reserve	Forest type	Elevation (m)	Slope (°)	Aspect (°)	Dominant species (Importance value)
凤阳山	针阔叶混交林 CBLF	1,401	35	325	黄山松 <i>Pinus taiwanensis</i> (0.603), 甜槠 <i>Castanopsis eyrie</i> (0.262)
Fengyangshan	针阔叶混交林 CBLF	1,350	35	63	黄山松 <i>Pinus taiwanensis</i> (0.349), 短尾柯 <i>Lithocarpus brevipendulus</i> (0.252), 甜槠 <i>Castanopsis eyrie</i> (0.179), 木荷 <i>Schima superba</i> (0.158)
	针阔叶混交林 CBLF	1,460	28	275	黄山松 <i>Pinus taiwanensis</i> (0.239), 木荷 <i>Schima superba</i> (0.239), 甜槠 <i>Castanopsis eyrie</i> (0.192)
	针阔叶混交林 CBLF	1,470	28	275	黄山松 <i>Pinus taiwanensis</i> (0.343), 木荷 <i>Schima superba</i> (0.275)
	针阔叶混交林 CBLF	1,544	35	180	木荷 <i>Schima superba</i> (0.144), 日本柳杉 <i>Cryptomeria japonica</i> (0.138), 铁杉 <i>Tsuga chinensis</i> (0.128)
	针阔叶混交林 CBLF	1,460	35	65	黄山松 <i>Pinus taiwanensis</i> (0.603), 木荷 <i>Schima superba</i> (0.365)
九龙山	常绿阔叶林 EBLF	625	40	335	杉木 <i>Cunninghamia lanceolata</i> (0.198), 红楠 <i>Machilus thunbergii</i> (0.18)
Jiulongshan	常绿阔叶林 EBLF	688	38	5	杉木 <i>Cunninghamia lanceolata</i> (0.288), 红楠 <i>Machilus thunbergii</i> (0.248)
	常绿阔叶林 EBLF	747	38	30	木荷 <i>Schima superba</i> (0.592), 杉木 <i>Cunninghamia lanceolata</i> (0.169), 柯 <i>Lithocarpus glaber</i> (0.122)
	常绿阔叶林 EBLF	636	36	30	木荷 <i>Schima superba</i> (0.296), 杉木 <i>Cunninghamia lanceolata</i> (0.216)
	落叶阔叶林 DBLF	971	20	315	杉木 <i>Cunninghamia lanceolata</i> (0.458), 木荷 <i>Schima superba</i> (0.136), 浙闽樱桃 <i>Prunus schneideriana</i> (0.127), 细齿稠李 <i>Prunus obtusata</i> (0.06), 枫香 <i>Liquidambar formosana</i> (0.057)
	落叶阔叶林 DBLF	983	25	48	山合欢 <i>Albizia kalkora</i> (0.379), 青榨槭 <i>Acer davidii</i> (0.31), 香槐 <i>Cladrastis wilsonii</i> (0.215)
古田山	针阔叶混交林 CBLF	363	18	340	马尾松 <i>Pinus massoniana</i> (0.518), 木荷 <i>Schima superba</i> (0.255), 甜槠 <i>Castanopsis eyrie</i> (0.206)
Gutianshan	针阔叶混交林 CBLF	395	30	30	马尾松 <i>Pinus massoniana</i> (0.402), 木荷 <i>Schima superba</i> (0.276), 米槠 <i>Castanopsis carlesii</i> (0.112)
	常绿落叶阔叶混交林 EDBLF	638	35	115	拟赤杨 <i>Alniphyllum fortune</i> (0.194), 山桐子 <i>Idesia polycarpa</i> (0.128)
	常绿落叶阔叶混交林 EDBLF	653	20	335	马尾松 <i>Pinus massoniana</i> (0.235), 枹栎 <i>Quercus serrata</i> (0.202), 木荷 <i>Schima superba</i> (0.142), 细叶青冈 <i>Quercus ciliaris</i> (0.082), 锥栗 <i>Castanea henryi</i> (0.064)
	常绿阔叶林 EBLF	658	25	25	甜槠 <i>Castanopsis eyrie</i> (0.382), 枹栎 <i>Quercus serrata</i> (0.182), 木荷 <i>Schima superba</i> (0.14), 柯 <i>Lithocarpus glaber</i> (0.095)
	常绿阔叶林 EBLF	708	45	345	甜槠 <i>Castanopsis eyrie</i> (0.348), 木荷 <i>Schima superba</i> (0.308)
天目山	常绿落叶阔叶混交林 EDBLF	581	38	47	杉木 <i>Cunninghamia lanceolata</i> (0.229), 枫香 <i>Liquidambar formosana</i> (0.086), 榧树 <i>Torreya grandis</i> (0.085), 紫楠 <i>Phoebe sheareri</i> (0.072)
Tianmushan	EDBLF				

王月霞, 金毅, 吴初平, 翁东明, 叶立新, 陈德良, 余建平, 刘金亮, 仲磊, 于明坚. 浙江省主要亚热带森林群落类型物种和谱系水平的 α 和 β 多样性比较. 生物多样性, 2016, **24** (8): 863–874.

<http://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2016114>

保护区	森林类型	海拔	坡度	坡向	优势种(重要值)
Reserve	Forest type	Elevation (m)	Slope (°)	Aspect (°)	Dominant species (Importance value)
	常绿落叶阔叶混交林 EDBLF	597	35	78	杉木 <i>Cunninghamia lanceolata</i> (0.228), 青钱柳 <i>Cyclocarya paliurus</i> (0.18), 柔毛泡花树 <i>Meliosma myriantha</i> (0.095), 榧树 <i>Torreya grandis</i> (0.079), 紫楠 <i>Phoebe sheareri</i> (0.068)
	落叶阔叶林 DBLF	1,063	28	117	青钱柳 <i>Cyclocarya paliurus</i> (0.448), 杉木 <i>Cunninghamia lanceolata</i> (0.146), 细叶青冈 <i>Quercus ciliaris</i> (0.098), 天目木姜子 <i>Litsea auriculata</i> (0.058), 缺萼枫香 <i>Liquidambar acalycina</i> (0.046)
	常绿落叶阔叶混交林 EDBLF	1,069	33	168	缺萼枫香 <i>Liquidambar acalycina</i> (0.193), 蓝果树 <i>Nyssa sinensis</i> (0.158), 细叶青冈 <i>Quercus ciliaris</i> (0.131), 褐叶青冈 <i>Quercus stewardiana</i> (0.125), 杉木 <i>Cunninghamia lanceolata</i> (0.119)
	落叶阔叶林 DBLF	1,244	18	224	小叶白辛树 <i>Pterostyrax corymbosus</i> (0.182), 四照花 <i>Cornus kousa</i> (0.117), 大柄冬青 <i>Ilex macropoda</i> (0.11)
	针阔叶混交林 CBLF	1,214	23	262	黄山松 <i>Pinus taiwanensis</i> (0.363), 细叶青冈 <i>Quercus ciliaris</i> (0.285), 马鞍树 <i>Maackia hupehensis</i> (0.084), 交让木 <i>Daphniphyllum macropodum</i> (0.067), 紫楠 <i>Phoebe sheareri</i> (0.061)
百山祖 Baishanzu	常绿阔叶林 EBLF	733	32	325	甜槠 <i>Castanopsis eyrei</i> (0.151), 米槠 <i>Castanopsis carlesii</i> (0.121), 木荷 <i>Schima superba</i> (0.111), 小叶青冈 <i>Quercus myrsinifolia</i> (0.079), 短尾柯 <i>Lithocarpus brevipaudatus</i> (0.073)
	常绿阔叶林 EBLF	677	27	82	米槠 <i>Castanopsis carlesii</i> (0.29), 木荷 <i>Schima superba</i> (0.147), 栲 <i>Castanopsis fargesii</i> (0.1), 猴欢喜 <i>Sloanea sinensis</i> (0.073)
	常绿阔叶林 EBLF	808	30	345	甜槠 <i>Castanopsis eyrei</i> (0.359), 厚皮香 <i>Ternstroemia gymnanthera</i> (0.105), 小叶青冈 <i>Quercus myrsinifolia</i> (0.075), 乳源木莲 <i>Magnolia yuyuanensis</i> (0.067)
	常绿阔叶林 EBLF	847	25	17	甜槠 <i>Castanopsis eyrei</i> (0.455), 虎皮楠 <i>Daphniphyllum pentandrum</i> (0.139), 木荷 <i>Schima superba</i> (0.122)
	常绿阔叶林 EBLF	967	35	90	甜槠 <i>Castanopsis eyrei</i> (0.535), 木荷 <i>Schima superba</i> (0.13)
	常绿阔叶林 EBLF	981	25	95	短尾柯 <i>Lithocarpus brevipaudatus</i> (0.309), 木荷 <i>Schima superba</i> (0.292), 甜槠 <i>Castanopsis eyrei</i> (0.159)
龙王山	落叶阔叶林 DBLF	1,303	17	354	杜梨 <i>Pyrus betulifolia</i> (0.241), 小叶白辛树 <i>Pterostyrax corymbosus</i> (0.164), 锐齿槲栎 <i>Quercus aliena</i> (0.143)
Longwangshan	落叶阔叶林 DBLF	1,326	27	359	锥栗 <i>Castanea henryi</i> (0.355), 青钱柳 <i>Cyclocarya paliurus</i> (0.092), 小叶白辛树 <i>Pterostyrax corymbosus</i> (0.091), 雷公鹅耳枥 <i>Carpinus viminea</i> (0.087)
	落叶阔叶林 DBLF	1,057	13	321	小叶白辛树 <i>Pterostyrax corymbosus</i> (0.471), 锐齿槲栎 <i>Quercus aliena</i> (0.197)
	落叶阔叶林 DBLF	1,062	23	299	小叶白辛树 <i>Pterostyrax corymbosus</i> (0.422), 锐齿槲栎 <i>Quercus aliena</i> (0.208)
	落叶阔叶林 DBLF	1,190	16	75	锐齿槲栎 <i>Quercus aliena</i> (0.451), 小叶白辛树 <i>Pterostyrax corymbosus</i> (0.219)
	落叶阔叶林 DBLF	1,124	10	107	锐齿槲栎 <i>Quercus aliena</i> (0.472), 小叶白辛树 <i>Pterostyrax corymbosus</i> (0.221)
乌岩岭	常绿阔叶林 EBLF	1,073	35	145	短尾柯 <i>Lithocarpus brevipaudatus</i> (0.316), 甜槠 <i>Castanopsis eyrei</i> (0.228), 木荷 <i>Schima superba</i> (0.202)
Wuyangling	常绿落叶阔叶混交林	1,020	40	180	短尾柯 <i>Lithocarpus brevipaudatus</i> (0.188), 拟赤杨 <i>Alniphyllum fortune</i> (0.113), 亮叶水青冈 <i>Fagus lucida</i> (0.095), 蓝果树

王月霞, 金毅, 吴初平, 翁东明, 叶立新, 陈德良, 余建平, 刘金亮, 仲磊, 于明坚. 浙江省主要亚热带森林群落类型物种和谱系水平的 α 和 β 多样性比较. 生物多样性, 2016, 24 (8): 863–874.

<http://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2016114>

保护区	森林类型	海拔	坡度	坡向	优势种(重要值)
Reserve	Forest type	Elevation (m)	Slope (°)	Aspect (°)	Dominant species (Importance value)
	EDBLF				<i>Nyssa sinensis</i> (0.089), 木荷 <i>Schima superba</i> (0.082)
	常绿阔叶林 EBLF	960	30	130	褐叶青冈 <i>Quercus stewardiana</i> (0.239), 木荷 <i>Schima superba</i> (0.23)
	落叶阔叶林 DBLF	960	30	130	拟赤杨 <i>Alniphyllum fortunei</i> (0.154), 缺萼枫香 <i>Liquidambar acalycina</i> (0.149)
	常绿落叶阔叶混交林	1,020	35	130	蓝果树 <i>Nyssa sinensis</i> (0.099), 黄丹木姜子 <i>Litsea elongate</i> (0.089), 短尾柯 <i>Lithocarpus brevipendulus</i> (0.071)
	EDBLF				
	常绿阔叶林 EBLF	971	45	175	木荷 <i>Schima superba</i> (0.166), 短尾柯 <i>Lithocarpus brevipendulus</i> (0.127), 大叶冬青 <i>Ilex latifolia</i> (0.123), 深山含笑 <i>Magnolia maudiae</i> (0.108)
清凉峰	落叶阔叶林 DBLF	1,121	41	10	华东野核桃 <i>Juglans cathayensis</i> (0.547), 灯台树 <i>Cornus controversa</i> (0.305)
Qingliangfeng	落叶阔叶林 DBLF	1,211	35	350	灯台树 <i>Cornus controversa</i> (0.394), 细齿稠李 <i>Prunus obtusata</i> (0.075)
	落叶阔叶林 DBLF	926	37	80	化香 <i>Platycarya strobilacea</i> (0.193), 黄山松 <i>Pinus taiwanensis</i> (0.19), 锥栗 <i>Castanea henryi</i> (0.113), 蓝果树 <i>Nyssa sinensis</i> (0.07), 缺萼枫香 <i>Liquidambar acalycina</i> (0.058)
	落叶阔叶林 DBLF	949	35	110	昌化鹅耳枥 <i>Carpinus tschonoskii</i> (0.169), 臭辣树 <i>Evodia fargesii</i> (0.118), 檫木 <i>Sassafras tzumu</i> (0.1)
	常绿阔叶林 EBLF	975	37	160	褐叶青冈 <i>Quercus stewardiana</i> (0.242), 木荷 <i>Schima superba</i> (0.24)
	常绿落叶阔叶混交林	978	40	180	木荷 <i>Schima superba</i> (0.133), 枹栎 <i>Quercus serrata</i> (0.109)
	EDBLF				

• 研究报告 •

黄山亚热带常绿阔叶林的群落特征

丁 晖^{1*} 方炎明^{2*} 杨新虎³ 袁发银² 何立恒⁴ 姚剑飞³ 吴 俊³
迟 斌³ 李 垚² 陈水飞¹ 陈婷婷^{1,5} 徐海根^{1**}

1 (环境保护部南京环境科学研究所自然保护与生物多样性研究中心, 国家环境保护生物安全重点实验室, 南京 210042)

2 (南京林业大学南方现代林业协同创新中心, 生物与环境学院, 南京 210037)

3 (黄山风景区管理委员会园林局, 安徽黄山 245800)

4 (南京林业大学土木工程学院, 南京 210037)

5 (南京信息工程大学应用气象学院, 南京 210044)

摘要: 黄山是我国东部高山之一, 处于亚热带季风气候区, 属南北植物区系交替的过渡带, 是第四纪冰期动植物的避难所。其地带性植被为常绿阔叶林, 植被垂直分布明显, 是中国生物多样性保护优先区域, 也是世界文化与自然遗产地以及享誉全球的风景名胜区。2014年, 我们在黄山建立了10.24 ha的森林动态监测样地, 并完成了首次调查。本文从物种组成、区系特征、径级结构和空间分布格局等方面分析了样地中植物的群落特征。结果表明: 样地内有维管植物59科129属191种, 其中乔木层内胸径 ≥ 1 cm的木本植物46科97属153种; 热带性质的科、属分别占总科、属数的65.79%和45.36%, 温带性质的科、属分别占34.21%和51.55%。样地内珍稀濒危物种较多, 其中国家II级重点保护野生植物6种、《中国生物多样性红色名录——高等植物卷》中的近危物种7种、《濒危野生动植物种国际贸易公约》(CITES)附录II物种1种以及64种中国特有种, 这些物种具有较高的保护和研究价值。当取样面积小于2,150 m²时, 物种数随着面积的增加而急剧增加; 其后增加速率明显降低; 但大于57,950 m²时, 增加速率又略变大。稀有种69种, 占总树种数的45.10%。壳斗科和杜鹃花科的重要值占一半以上。建群种甜槠(*Castanopsis eyrei*)的重要值达26.25%, 其次分别为细齿叶桉(*Eurya nitida*) (7.63%)、马银花(*Rhododendron ovatum*) (7.60%)、马尾松(*Pinus massoniana*) (6.29%)和榿木(*Loropetalum chinense*) (4.83%)。样地平均胸径为4.10 cm, 小径木的数量占较大优势。乔木层可分为两个亚层, 甜槠在两个亚层的个体数量均最多, 马尾松数量也比较多。甜槠、细齿叶桉、马银花、马尾松等均呈较显著的聚集分布。

关键词: 森林动态监测样地; 中亚热带常绿阔叶林; 物种组成; 区系特征; 稀有种

Community characteristics of a subtropical evergreen broad-leaved forest in Huangshan, Anhui Province, East China

Hui Ding^{1*}, Yanming Fang^{2*}, Xinhua Yang³, Fayin Yuan², Liheng He⁴, Jianfei Yao³, Jun Wu³, Bin Chi³, Yao Li², Shuifei Chen¹, Tingting Chen^{1,5}, Haigen Xu^{1**}

1 Research Center for Nature Conservation and Biodiversity/State Environmental Protection Key Laboratory on Biosafety, Nanjing Institute of Environmental Sciences, Ministry of Environmental Protection, Nanjing 210042

2 Southern Modern Forestry Collaborative Innovation Center/College of Biology and the Environment, Nanjing Forestry University, Nanjing 210037

3 Garden Bureau, Mount Huangshan Scenic Area Management Committee, Huangshan, Anhui 245800

4 School of Civil Engineering, Nanjing Forestry University, Nanjing 210037

5 College of Applied Meteorology, Nanjing University of Information Science and Technology, Nanjing 210044

Abstract: Located in the subtropical monsoon climate zone, Huangshan is one of the high mountains in eastern China and lies in the transition zone of north-south flora. It is considered a refuge of flora and fauna during the Quaternary maximum glaciation. Zonal vegetation is classified as evergreen broad-leaved forest

收稿日期: 2016-04-19; 接受日期: 2016-08-10

基金项目: 中央级科学事业单位修缮购置专项“全国生物多样性野外监测示范基地修缮项目二期”和环境保护部事业费项目“生物多样性保护专项”

* 共同第一作者 Co-first authors

** 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: xhg@nies.org

with a vertical distribution pattern. It is not only one of China's Biodiversity Conservation Priority Areas, but also one of the World's Cultural and Natural Heritage Sites and a world famous scenic spot. In 2014, we established a large-scale forest dynamics plot with an area of 10.24 ha in Huangshan based on international protocols (Smithsonian Tropical Research Institute, Center for Tropical Forest Science, CTFS) and completed the first field survey. The investigation aimed at revealing community characteristics by analyzing species composition, flora characteristics, diameter class structure, and spatial distribution patterns. We recorded 191 species of vascular plants, belonging to 59 families and 129 genera, in the plot. Among these, trees (DBH \geq 1 cm) belonged to 46 families, 97 genera and 153 species. The number of family and genera with tropical distributions accounted for 65.79% and 45.36% of the total taxa, respectively, while those with temperate distributions accounted for 34.21% and 51.55%, respectively. A number of rare and endangered species occurred in the plots, including six species classified as Class II of State Key Protected Wild Plants, seven threatened species (VU) from the *China's Biodiversity Red List: Higher Plant*, one species defined in the Convention on International Trade in Endangered Species of Wild Fauna and Flora (CITES) (Appendix II), and 64 endemic species to China, indicating their values for protection and research. We also found that the number of species increased sharply with increasing scale when the scale was less than 2,150 m², while at a higher resolution its rate of increase decreased significantly. When the scale was larger than 57,950 m², the rate of increase declined slightly. Rare species ($N = 69$, less than 1 ind./ha) reached 45.10% of the total number of individuals. Members of Fagaceae and Ericaceae comprised more than half of the total importance values (IV). The IV of *Castanopsis eyrei*, a constructive species, was 26.25%, and followed by *Eurya nitida* (7.63%), *Rhododendron ovatum* (7.6%), *Pinus massoniana* (6.29%) and *Loropetalum chinense* (4.83%). The mean DBH for all the individuals was 4.10 cm, and small sized trees dominated the plot. The emergent layer was divided into two sub-layers, individuals of *C. eyrei* were dominant in both layers, while *P. massoniana* was a subdominant species. *Castanopsis eyrei*, *E. nitida*, *R. ovatum* and *P. massoniana* had a significant clustered distribution.

Key words: forest dynamics plot; mid-subtropical evergreen broad-leaved forest; species composition; floristic characteristics; rare species

常绿阔叶林主要分布在亚热带地区大陆的东岸。我国常绿阔叶林的分布区约250余万km², 在世界上分布面积最大, 发育最为典型(钟章成, 1992)。常绿阔叶林蕴含很高的物种多样性、丰富的生物资源和巨大的环境效应。但长期以来人们对它的重要性认识不足。由于人口密集、交通便利、农业发达、森林采伐以及自然胁迫, 一些地区的原生性常绿阔叶林已基本消失, 大部分森林处于人工管理或自然状态下的次生演替进程中, 退化严重, 或已被改造为农田和人工林。据报道, 其实际面积已不足分布区总面积的4% (丁圣彦, 1999; 宋永昌等, 2005, 2013; 宋永昌和陈小勇, 2007)。

黄山位于安徽省南部, 为我国东部地区高山之一。黄山地处亚热带季风气候区, 属南北植物区系交替过渡带, 地带性植被为常绿阔叶林, 植被垂直分布明显。在第四纪冰期, 黄山因其独特的地理位置和复杂的地形地貌曾成为动植物的避难所。该区已记录高等植物222科826属1,807种, 包括裸子植

物6科15属18种, 被子植物128科640属1,465种(胡嘉琪和梁师文, 1996)。拥有许多单型属和少型属, 且多为古老的孑遗种, 以黄山命名的种子植物就有22种之多(胡嘉琪和梁师文, 1996)。已记录高等动物323种, 包括鸟类176种、两栖类21种、爬行类48种、鱼类24种、兽类54种, 其中国家级重点保护野生动物28种(黄山风景区管理委员会, 2006)。1990年, 联合国教科文组织将黄山列入“世界文化与自然遗产名录”。在2010年颁布的《中国生物多样性保护战略与行动计划(2011–2030年)》中, 也将黄山–怀玉山区列为35个生物多样性保护优先区域之一。2015年, 世界自然保护联盟将黄山列入首批最佳管理自然保护地绿色名录。近年来, 黄山的生物多样性保护取得明显进展。但是, 旅游开发建设、游览活动等带来的环境污染和生态扰动以及自然灾害, 仍对当地植被造成了一定程度的威胁^①。

①田艳 (2010) 黄山风景区生态风险分析与评价研究. 硕士学位论文, 安徽师范大学, 芜湖.

生物多样性长期观测作为一项基础工作得到了普遍重视(徐海根等, 2015)。具有代表性的是, 参照美国史密森热带研究所热带森林研究中心(Smithsonian Tropical Research Institute, Center for Tropical Forest Science, CTFS)的调查技术规范(Condit, 1998), 我国已建成了一批大型森林动态监测样地(马克平, 2015)。其中, 以常绿阔叶林生态系统为监测对象的大型森林动态监测样地主要分布在广东鼎湖山(叶万辉等, 2008), 浙江古田山(祝燕等, 2008)、天童(杨庆松等, 2011)、百山祖(徐敏等, 2007)、乌岩岭(仲磊等, 2015), 云南哀牢山(巩合德等, 2011), 福建武夷山(丁晖等, 2015)等地区。这些样地不仅保证了常绿阔叶林动态的长期监测, 使得植物区系分析快速且可靠, 还为森林生态系统结构、功能等比较研究提供了理想的平台(裴男才, 2011; 宋永昌等, 2015)。但是, 我国常绿阔叶林类型十分复杂, 样地调查资料十分有限, 并且一些样地记录不完整(宋永昌, 2004), 这些平台的数据覆盖面仍然有限, 有必要继续加强对常绿阔叶林的监测。

黄山是黄山-怀玉山生物多样性保护优先区域的核心地区, 与华东其他地区植物区系在物种组成上具很高的一致性, 不少孑遗种起源相同, 具有很高的代表性; 植被垂直分布十分明显, 许多常绿树种是建群种, 特别是甜槠(*Castanopsis eyrei*)林等是主要常绿阔叶林类型, 自成特色(郑师章, 1983; 胡嘉琪和梁师文, 1996)。因此, 对黄山生物多样性的研究对华东地区乃至全国生物多样性保护具有重要意义。

对黄山植物的研究可以追溯到20世纪二、三十年代, 钟观光、A. N. Setward、秦仁昌、钱崇澍、陈谋、郑万钧、刘慎谔和钟补求等著名学者均曾在此采集植物。20世纪80年代以来, 对物种组成(胡嘉琪和梁师文, 1996)、区系特征(张光富, 2003; 师雪芹等, 2009; 吴明开等, 2010)、植被类型(钱啸虎, 1987)、群落结构(蔡飞和钱啸虎, 1993; 张庆费等, 1997; 黄成林等, 1999; 于明坚, 1999)、资源利用(郁书君, 1991; 王立龙等, 2006)、旅游干扰等(巩劼等, 2009a, b)研究取得了不同程度的进展。但以往研究时间和空间尺度较小, 方法不统一, 缺乏系统性和连续性。因此, 应通过大型、规范的森林生物多样性综合性观测平台开展连续监测和系统研究。2014年, 作者在黄山建立了1个10.24 ha和2个1 ha的森林

动态监测样地, 监测其生物多样性的变化趋势。本文根据10.24 ha样地的首次调查结果, 从物种组成、区系特征、径级结构和空间分布格局等方面分析了其群落特征。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

研究地点位于安徽省黄山风景区西大门小岭脚附近。黄山气候随海拔高度变化明显, 半山寺、云谷寺一线之下四季分明, 其上, 冬季长达220多天。全年年均气温7.8℃, 7月平均气温17.7℃, 1月平均气温3.1℃。年均降水量2,394.5 mm, 年均降水日数182 d。在低山丘陵坡度较小、植被保护良好的地带主要为黄红壤, 而地势较陡、植物破坏较为严重的地带多为侵蚀性的黄红土。土壤物理性状近中性, pH值5.5–5.9。常绿阔叶林分布在南坡温泉至慈光寺、半山寺、天门坎; 东坡自云谷寺至九龙瀑、喜鹊登梅; 北坡自松谷庵至三道亭, 海拔600–1,100 m的地带(胡嘉琪和梁师文, 1996)。

1.2 样地概况及调查方法

2014年9–11月, 参照CTFS调查技术规范设置10.24 ha (320 m × 320 m)的动态监测样地。样地基准点地理坐标为30°8'26" N, 118°6'38" E, 海拔约430–565 m, 方位角为北偏西约20°(图1)。样地所在的主山脊和主沟谷大致呈东西走向, 此外, 还有多条较小的南北向的山脊和沟谷。阳坡面积约占样地总面积的1/3, 其余为阴坡。

调查时, 先用全站仪结合实时动态控制系统(Real-Time Kinematic, RTK)将整个样地划分成256个20 m × 20 m的样方, 再将每个样方细分为16个5 m × 5 m的小样方, 并测绘地形图(图1)。以样地西南角为原点, 横轴(X)大致为东西向, 纵轴(Y)大致为南北向, 对植物群落进行全面调查。对样方内胸径(DBH) ≥ 1 cm的乔木个体及其分枝和萌枝挂金属牌标记, 并记录其种类、相对位置、胸径、树高、枝下高等。相对位置以坐标值表示, 距离(m)即坐标值。采取系统抽样法, 对样地出现的灌木、草本和层间植物进行调查。即在每个样方分别抽取1个小样方, 调查灌木种类、株数、平均高度和盖度, 草本植物种类、株数或丛数、平均高度和盖度, 层间植物的种类、基径、粗度和长度。植物调查结束后, 在每个样方的四个角和中心点分别埋设钢筋混凝

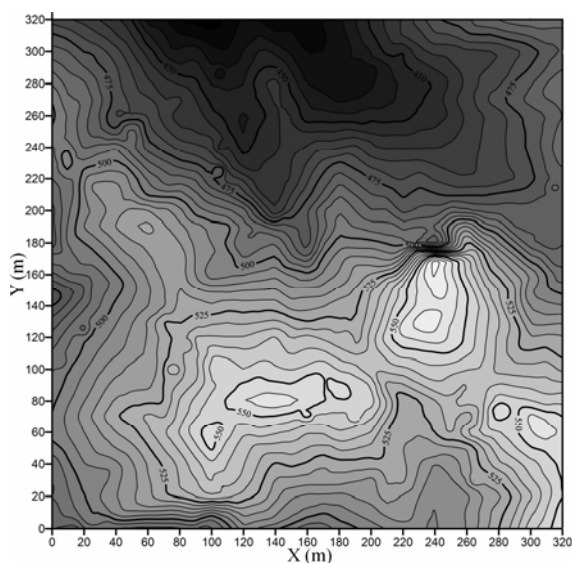


图1 黄山森林动态监测样地的地形图

Fig. 1 Contour map of the Huangshan forest dynamics plot

土角桩和中心桩, 并挂金属牌标记。

1.3 数据分析方法

检索 *Flora of China* (<http://www.floraofchina.org/>) 和《中国植物志》(<http://frps.eflora.cn/>) 在线数据库, 核对样地出现的物种及其分类地位。计算物种丰富度、密度、频度和显著度, 进而得到各物种的重要值(孙儒泳等, 2002)。用 Shannon-Wiener 多样性指数(H')、Margalef 丰富度指数(D)和 Pielou 均匀度指数(J)测度样地的群落多样性(张金屯, 2011)。按世界种子植物科和中国种子植物属的分布区类型划分标准统计样地内乔木层科、属的分布区类型(吴征镒, 2003; 吴征镒等, 2003, 2011)。将每公顷个体数不多于1株的物种定义为稀有种, 1–10株的为偶见种, 多于10株的为常见种(Hubbell & Foster, 1986; He et al, 1997)。分析种–面积关系时, 在第1次抽样中, 随机选取1个小样方, 统计出现的乔木种数; 在第2次抽样中, 选取2个小样方, 第1次抽样选中的小样方仍然纳入统计, 新增的小样方为随机选取。抽样面积按25 m²或其倍数递增, 以此类推。用对数函数模型、幂函数模型以及多项式函数模型拟合种–面积曲线。定义所有个体中胸径值处于中间位置的数为径级中位数, 即群落中有一半个体大于此值, 另一半个体小于此值, 对 DBH ≥ 1 cm 的立木株数和径级中位数的关系作回归(徐敏等, 2007)。用 winkelmass1.0 计算样地中所有树种的空间结构参

数, 通过 R 软件分析优势树种角尺度的一元分布及其均值(胡艳波等, 2014; 张岗岗等, 2015)。用 Microsoft Excel 2013 和 SigmaPlot 10.0 统计和作图。

2 结果

2.1 物种组成

样地内有维管植物 59 科 129 属 191 种(含变种, 下同, 另有 2 种草本植物未鉴定到种), 其中裸子植物 5 科 6 属 6 种, 被子植物 54 科 123 属 185 种。乔木层内胸径 ≥ 1 cm 的木本植物独立个体(包括分枝、萌枝) 89,307 株, 隶属于 46 科 97 属 153 种(附录 1); 灌木层植物(包括乔木的幼苗和幼树) 60 种, 隶属于 27 科 42 属; 草本层植物 31 种, 隶属于 20 科 27 属; 层间植物 12 种, 隶属于 7 科 10 属。从乔木层科的组成来看, 含有属数较多的为壳斗科(6 属)、樟科(6 属)、蔷薇科(6 属)、金缕梅科(5 属)和大戟科(5 属)。从属的组成来看, 含有种数较多的为冬青属(*Ilex*, 12 种)、柃木属(*Eurya*, 6 种)、山矾属(*Symplocos*, 5 种)、栎属(*Quercus*, 4 种)和山胡椒属(*Lindera*, 4 种)。在科的水平上, 含物种数较多的有壳斗科(13 种)、冬青科(12 种)、樟科(12 种)、山茶科(9 种)和蔷薇科(8 种)。乔木层 Shannon-Wiener 多样性指数为 3.13, Margalef 丰富度指数为 13.33, Pielou 均匀度指数为 0.62。

样地内常见树种 52 种, 占总树种数的 33.99%。其个体数达 88,038 株, 占总个体数的 98.58%。个体数大于 1,000 株的共有 17 种, 其中, 甜槠、细齿叶柃(*Eurya nitida*)和马银花(*Rhododendron ovatum*)居前 3 位, 个体数分别为 15,246、12,267 和 10,765 株, 占总个体数的比例分别为 17.07%、13.74% 和 12.05%。偶见种 32 种, 占总树种数的 20.92%; 其个体数为 1,053 株, 占总个体数的 1.18%。稀有种 69 种, 占总树种数的 45.10%; 其个体数仅 216 株, 占总个体数的 0.24%。其中, 三尖杉(*Cephalotaxus fortunei*)、铁杉(*Tsuga chinensis*)、宜昌莢蒾(*Viburnum erosum*)、半边月(*Weigela japonica*)、白花泡桐(*Paulownia fortunei*)等 26 种乔木均为 1 株。

2.2 区系特征和受威胁状况

样地内乔木植物的科属分别可分为 10 个和 11 个分布型(表 1)。在世界广布型科属未统计的情况下, 热带性质的科占总科数的 65.79%, 其中泛热带分布型科数最多, 占 32.61%; 温带性质的科占总科数的 34.21%, 其中北温带分布型科数最多, 占 21.74%。

表1 黄山森林动态监测样地乔木植物的科属分布类型
Table 1 The areal-types of families and genera of trees in the Huangshan forest dynamics plot

分布类型 Areal-types	科数 No. of families	科的百分比 Percentage of families (%)	属数 No. of genera	属的百分比 Percentage of genera (%)
1. 广布 Cosmopolitan	8	—	0	—
2. 泛热带 Pantropic	15	32.61	19	19.59
3. 东亚(热带、亚热带)及热带南美间断 Tropical and Subtropical East Asia, (South) Tropical America disjuncted	4	8.70	5	5.15
4. 旧世界热带 Old World Tropic	2	4.35	5	5.15
5. 热带亚洲至热带大洋洲 Tropical Asia to Tropical Australasia Oceania	2	4.35	3	3.09
6. 热带亚洲至热带非洲 Tropical Asia to Tropical Africa	1	2.17	1	1.03
7. 热带亚洲 Tropical Asia	1	2.17	11	11.34
热带小计 Subtotal of Tropical (2–7)	25	65.79	44	45.36
8. 北温带 North Temperate	10	21.74	21	21.65
9. 东亚及北美间断 East Asia and North America disjuncted	1	2.17	15	15.46
10. 旧世界温带 Old World Temperate	0	0.00	3	3.09
14. 东亚 East Asia	2	4.35	11	11.34
温带小计 Subtotal of Temperate (8–14)	13	34.21	50	51.55
15. 中国特有 Endemic to China	0	0.00	3	3.09
合计 Total	46	100.00	97	100.00

热带性质的属占总属数的45.36%，其中泛热带分布型属数最多，占19.59%；温带性质的属占总属数的51.55%，其中北温带最多，占21.65%。另外，中国特有属占总属数的3.09%。

样地内珍稀濒危物种较多，其中榿树(*Torreya grandis*)、香果树(*Emmenopterys henryi*)、厚朴(*Houpoëa officinalis*)、大叶榉树(*Zelkova schneideriana*)、樟(*Cinnamomum camphora*)和浙江桂(*C. chekiangense*)等6种为国家Ⅱ级重点保护野生植物。列入《中国生物多样性红色名录——高等植物卷》(http://www.zhb.gov.cn/gkml/hbb/bgg/201309/t20130912_260061.htm/)中的易危(VU)物种为建兰(*Cymbidium ensifolium*)、牛鼻栓(*Fortunearia sinensis*)、吴茱萸五加(*Gamblea ciliata* var. *evodiifolia*)和浙江桂等4种，近危(NT)物种包括香果树、大叶榉树、迎春樱桃(*Cerasus discoidea*)、黄檀(*Dalbergia hupeana*)、玉兰(*Yulania denudata*)、三枝九叶草(*Epimedium sagittatum*)和南烛(*Vaccinium bracteatum*)等7种。建兰还被列入《濒危野生动植物种国际贸易公约》(CITES)附录Ⅱ。样地内有香果树、大叶榉树、迎春樱桃和玉兰等64种中国特有种。

2.3 种-面积格局

种-面积分析结果表明，当取样面积小于2,150 m²时，物种数随着面积的增加而急剧增加；取样面

积为2,150–12,200 m²时，物种数增加速率明显降低；取样面积为12,200–57,950 m²时，物种数增加速率逐步趋于0；但取样面积大于57,950 m²时，物种数增加速率又略有变大(图2)。当取样面积为9,875 m²时，60%的物种出现；当取样面积为58,000 m²时，80%的物种出现；当取样面积为72,750 m²时，90%的物种出现；当取样面积为99,825 m²时，全部物种出现。用3种模型分别拟合种-面积曲线，对数函数模型为 $S = 19.188\ln(A) - 82.396$ ($R^2 = 0.9744$)，幂函数模型为 $S = 8.6131A^{0.2548}$ ($R^2 = 0.9007$)，多项式函数模型 $S = 5E - 13A^3 - 8E - 8A^2 + 0.0044A + 54.515$ ($R^2 = 0.9057$)。

2.4 优势科和优势种

壳斗科、杜鹃花科、山茶科、山矾科、松科、金缕梅科、冬青科、樟科和杉科的重要值之和大于90.00%。其中壳斗科最大，为33.66%，其次为杜鹃花科(17.59%)、山茶科(12.91%)等(表2)。20种乔木的重要值大于1.00%，其和为85.10% (表3)。甜槠的重要值最大，达26.25%，其相对显著度达51.50%，是样地中的建群种，其次分别为细齿叶桉(7.63%)、马银花(7.60%)、马尾松(*Pinus massoniana*) (6.29%)、欒木(4.83%)，这5种乔木的重要值之和超过了50%。

2.5 径级结构

样地内所有乔木个体的平均胸径为4.10 cm，

胸径最大的1株乔木为甜槠, 达82.00 cm。小径木的数量占较大优势, 胸径1–3 cm的个体为54,427株, 占总株数的60.94%; 3–5 cm的个体为18,059株, 占总株数的20.22%; 胸径 ≥ 10 cm的大径木共6,439株, 占7.21%; ≥ 20 cm的共2,196株, 占2.46%; ≥ 30 cm的共859株, 占0.96% (图3)。在重要值居前10位的物种中, 短柄枹栎(*Quercus serrata* var. *brevipetiolata*)、马尾松、甜槠和青冈(*Cyclobalanopsis*

glauca)的大径木较多, 大径木占其总个体数的比例分别为40.63%、33.67%、21.34%和13.06%; 其余树种均以小径木为主, 细齿叶柃、珍珠花(*Lyonia ovalifolia*)、满山红(*Rhododendron mariesii*)中胸径1–5 cm个体的比例都超过了94%。立木株数(*N*)的自然对数与径级中位数(*DBH_m*)呈线性关系, 其关系式可表示为 $\ln N = -0.1149DBH_m + 8.8598$ ($R^2 = 0.9578$, $P < 0.001$)。

2.6 垂直结构

该群落乔木层可分为两个亚层。第一亚层高11–21 m, 平均高13.57 m; 第二亚层高5–11 m, 平均高6.36 m (图4; 表4)。甜槠在两个亚层的个体数均最多, 马尾松在两个亚层的数量都比较多。杉木

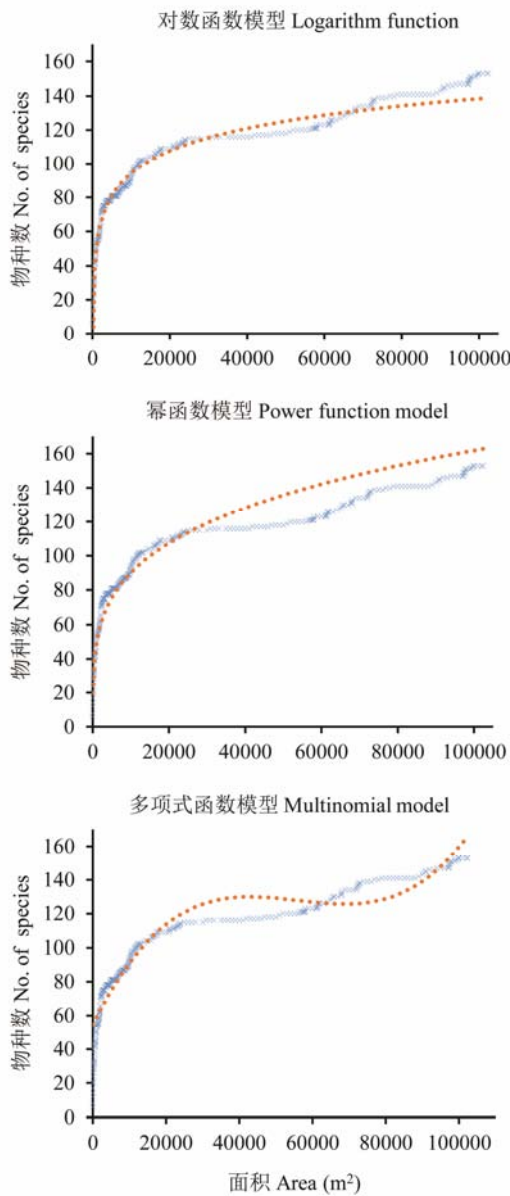


图2 黄山森林动态监测样地的种–面积曲线。×: 实测值; -: 模拟值。
Fig. 2 Species–area curve in the Huangshan forest dynamics plot. ×, Measured values; -, Simulated values.

表2 黄山森林动态监测样地重要值排名前10位的科
Table 2 Top 10 families with high importance values in the Huangshan forest dynamics plot

科 Family	重要值 Importance values (%)	胸高断面积 Basal area (m ²)
壳斗科 Fagaceae	33.66	188.41
杜鹃花科 Ericaceae	17.59	19.17
山茶科 Theaceae	12.91	9.70
山矾科 Symplocaceae	6.59	5.72
松科 Pinaceae	6.29	39.12
金缕梅科 Hamamelidaceae	5.46	10.96
冬青科 Aquifoliaceae	3.77	7.74
樟科 Lauraceae	3.10	4.21
杉科 Taxodiaceae	2.36	15.15
安息香科 Styracaceae	1.84	2.45

表3 黄山森林动态监测样地重要值排位名前10位的物种
Table 3 Top 10 species with high importance values in the Huangshan forest dynamics plot

种名 Species	重要值 Importance values (%)	胸高断面积 Basal area (m ²)
甜槠 <i>Castanopsis eyrei</i>	26.25	161.02
细齿叶柃 <i>Eurya nitida</i>	7.63	4.79
马银花 <i>Rhododendron ovatum</i>	7.60	11.38
马尾松 <i>Pinus massoniana</i>	6.29	39.12
榿木 <i>Loropetalum chinense</i>	4.83	7.10
青冈 <i>Cyclobalanopsis glauca</i>	4.11	13.16
珍珠花 <i>Lyonia ovalifolia</i>	3.45	2.75
老鼠矢 <i>Symplocos stellaris</i>	2.55	2.31
短柄枹栎 <i>Quercus serrata</i> var. <i>brevipetiolata</i>	2.46	12.21
满山红 <i>Rhododendron mariesii</i>	2.38	1.61

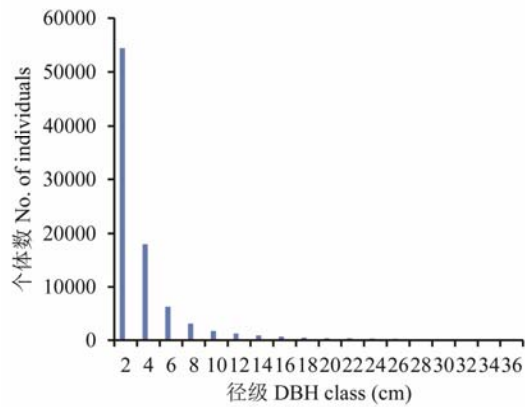


图3 黄山森林动态监测样地不同径级(1–37 cm)个体分布
Fig. 3 Distribution of individuals with different DBH-classes (1–37 cm) in the Huangshan forest dynamics plot

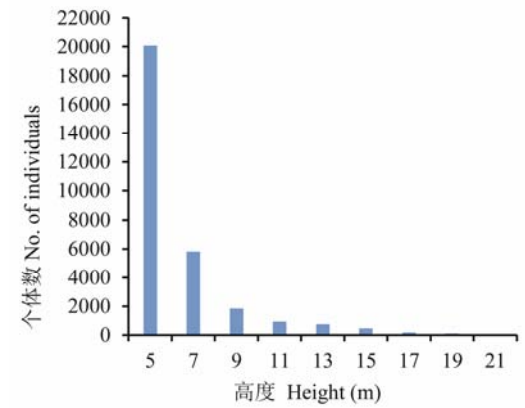


图4 黄山森林动态监测样地物种的高度分布(≤ 22 m)
Fig. 4 Distribution of individuals with different height classes (≤ 22 m) in the Huangshan forest dynamics plot

(*Cunninghamia lanceolata*)在第一亚层的数量较多,但在第二亚层较少;青冈、短柄枹栎、细齿叶柃、珍珠花等主要分布在第二亚层。

2.7 空间分布格局

甜槠、细齿叶柃和马银花等优势树种的个体数明显高于其他树种,它们在不同的坡向和坡位都有分布。甜槠、马银花、马尾松多分布于西南方向,细齿叶柃多分布于东北方向(附录2)。甜槠、细齿叶柃、马银花等重要值排名前10位的优势树种平均角尺度介于0.607和0.689,说明其在样地中均呈较显著的聚集分布。

3 讨论

3.1 物种组成和区系特征

在已报道的常绿阔叶林动态监测样地中,黄山样地与古田山、天童样地的距离、纬度和海拔最为接近。古田山样地的树种共有49科104属159种(祝燕等, 2008),天童样地有51科94属152种(杨庆松等, 2011)。尽管黄山样地的面积仅为上述2个样地的1/2甚至更少,但三者 in 科、属、种等不同分类单元上的数量都比较相近。黄山样地中的甜槠、马银花、马尾松、欒木、青冈、短柄枹栎等优势种,也是古田山样地的主要物种。黄山与天童样地的优势种区别较大,在天童样地重要值排名前10位的乔木中,只有红楠(*Machilus thunbergii*)在黄山样地较为常见,但不是优势种。虽然没有共有的优势种,但一

表4 黄山森林动态监测样地不同乔木亚层中个体数排名前10位的物种
Table 4 Top 10 species with individuals at different tree layers in the Huangshan forest dynamics plot

第一亚层 The first sub-layer		第二亚层 The second sub-layer	
物种 Species	个体数 No. of individuals	物种 Species	个体数 No. of individuals
甜槠 <i>Castanopsis eyrei</i>	995	甜槠 <i>Castanopsis eyrei</i>	3,918
马尾松 <i>Pinus massoniana</i>	231	马银花 <i>Rhododendron ovatum</i>	1,435
杉木 <i>Cunninghamia lanceolata</i>	209	欒木 <i>Loropetalum chinense</i>	1,175
短柄枹栎 <i>Quercus serrata</i> var. <i>brevipetiolata</i>	56	马尾松 <i>Pinus massoniana</i>	1,132
青冈 <i>Cyclobalanopsis glauca</i>	52	青冈 <i>Cyclobalanopsis glauca</i>	984
枫香树 <i>Liquidambar formosana</i>	41	短柄枹栎 <i>Quercus serrata</i> var. <i>brevipetiolata</i>	536
山槐 <i>Albizia kalkora</i>	30	香冬青 <i>Ilex suaveolens</i>	480
赤杨叶 <i>Alniphyllum fortunei</i>	27	细齿叶柃 <i>Eurya nitida</i>	404
欒木 <i>Loropetalum chinense</i>	27	珍珠花 <i>Lyonia ovalifolia</i>	354
马银花 <i>Rhododendron ovatum</i>	15	杉木 <i>Cunninghamia lanceolata</i>	290

些优势种的亲缘关系或分布特征接近。黄山样地的细齿叶桉与天童样地的细枝桉(*Eurya loquaiana*)同为真桉组(Sect. *Eurya*)。云山青冈(*Cyclobalanopsis sessilifolia*)是天童的优势种, 黄山样地则为青冈, 另外小叶青冈(*C. myrsinifolia*)也是常见种, 这3个物种在长江以南各省区的低海拔地带组成常绿阔叶混交林(中国科学院中国植物志编辑委员会, 1998), 黄山与天童样地物种的相关性值得进一步探讨。

古田山样地中热带区系和温带区系的科分别占总科数的64.86%和35.13%, 相应的属分别占总属数的53.00%和44.00% (祝燕等, 2008); 天童样地分别为61.90%和35.71%, 以及52.69%和43.01% (杨庆松等, 2011)。3个样地在科的水平上, 热带性质和温带性质的比例都相近, 但在属的水平上, 古田山、天童样地热带性质似高于黄山样地。武夷山样地(地理坐标为27°35'24" N, 117°45'55" E)是典型的中亚热带常绿阔叶林, 其热带性质和温带性质的科分别占总科数的68.58%和31.42%, 相应的属分别占总属数的58.83%和36.47% (丁晖等, 2015)。黄山与武夷山样地在区系特征上的区别也主要表现为在属的水平上相差较大。尽管黄山、古田山、天童样地地理位置接近、生境相似, 但它们的物种组成和区系特征还是存在或多或少的差异, 说明我国常绿阔叶林物种丰富、类型多样, 有必要针对不同类型的常绿阔叶林群落开展观测。

许多古近纪和新近纪植物是常绿阔叶林的优势种或常见种(宋永昌等, 2013)。样地中有很多这些常见种, 如冬青属、桉木属、山胡椒属、杜鹃属(*Rhododendron*)、樟属(*Cinnamomum*)等。也有一些稀有种或偶见种起源古老, 如莢蒾属(*Viburnum*)、泡花树属(*Meliosma*)、榧树属(*Torreya*)等。

3.2 稀有种

黄山样地稀有种比例(45.10%)较高, 高于温带的长白山样地(34.6%) (郝占庆等, 2008), 亚热带的古田山(37.1%) (祝燕等, 2008)、天童(36.2%) (杨庆松等, 2011)、武夷山(16.96%) (丁晖等, 2015)、乌岩岭(29.5%) (仲磊等, 2015)、百山祖(39.3%) (徐敏等, 2007)、八大公山样地(43.28%) (卢志军等, 2013), 热带的弄岗(33.63%) (王斌等, 2014)、尖峰岭样地(20.7%) (许涵等, 2015), 低于亚热带的鼎湖山(52.38%) (叶万辉等, 2008)和热带的西双版纳样地(49.14%) (兰国玉等, 2008)。影响稀有种比例的原因

可能有物种本身的种群特征与分布特性、生境异质性、森林类型镶嵌、干扰造成的镶嵌结构和区系的交汇、地形限制、与大陆隔离后具有的岛屿属性等(Bunyavejchewin et al, 2004; 叶万辉等, 2008; 杨庆松等, 2011; 王斌等, 2014; 许涵等, 2015)。黄山样地树种较高的稀有性可能与区系交汇及干扰有关。黄山样地的纬度均高于上述亚热带样地, 且位于黄山北坡。在属和种的水平上, 温带性质较明显(张光富, 2003); 在属的水平上, 热带性质不及古田山和天童样地, 热带和温带交汇的特点更加明显。所有乔木个体的平均胸径仅为4.10 cm, 小径木比例很高。马尾松和杉木等针叶树种是黄山的常见种, 也都为样地优势种。黄山松(*P. taiwanensis*)是海拔800 m以下的优势种, 在低海拔常绿阔叶林受破坏后, 成为天然更新的先锋树种(胡嘉琪和梁师文, 1996)。这些特征都显示出黄山样地受到了一定程度的干扰, 导致了稀有性的增高。

3.3 种-面积格局

当黄山样地取样面积是2,150 m²时, 物种数为71, 为总树种数的46.41%。当60%的物种出现时, 取样面积占总面积的9.64%; 80%的物种出现时, 为56.64%; 90%的物种出现时, 为71.04%。当60%的物种出现时, 武夷山(丁晖等, 2015)、天童(杨庆松等, 2011)、鼎湖山(叶万辉等, 2008)样地的取样面积分别为总面积的1.98%、3.38%、15.42%; 80%的物种出现时, 分别为6.80%、17.86%、42.48%; 90%的物种出现时, 分别为13.54%、41.07%、64.31%。黄山样地种-面积曲线出现拐点时, 出现的物种并不多。随着取样面积的进一步增大, 物种数仍保持一定速率的增加, 这个特征和武夷山样地差异最大, 和天童样地也有较大区别, 与鼎湖山样地比较接近。这种现象可能与稀有种的种数、个体数以及分布有关。虽然稀有种在样地个体总数中比例不大, 对群落的重要值贡献较小, 但对树种多样性的贡献较大(王相华等, 2004; 兰国玉, 2007; 兰国玉等, 2008)。常见种因其密度的优势, 频度也往往较大, 被抽样的可能性大大高于稀有种。反之, 需要更大的抽样强度才能统计到较多的稀有种, 这样稀有种就成为影响种-面积格局的“关键少数”。武夷山样地的稀有种比例最小, 稀有种对种-面积格局的影响也最小。天童的稀有种比例较武夷山大, 其影响也较大。在上述12个不同植被类型的森林大样地中, 稀有种的

比例大是黄山和鼎湖山样地的共同特征, 其对种-面积格局的影响也明显大于其他样地。

3.4 群落演替

由于当前还缺少连续观测数据, 对群落演替进程的解释尚不能给出直接的证据, 但群落结构特征可以为此提供一些旁证。同龄林乔木径级一般呈正态分布, 异龄林则服从指数分布。百山祖的短尾柯-多脉青冈(*Lithocarpus brevipendulus*-*Cyclobalanopsis multinervis*)群落乔木直径频度分布呈指数关系, 说明已经处于群落演替的成熟阶段(徐敏等, 2007)。黄山样地立木株数的自然对数与径级中位数呈线性关系, 似乎符合异龄林及群落演替成熟阶段的特点。

张家城和陈力(2000)根据第1优势种的耐阴、喜湿特性, 将江西分宜亚热带多优势种常绿阔叶林的演替过程划分为6个阶段。甜槠是黄山样地的建群种。据报道, 在林冠下弱光照环境中, 甜槠也存在幼苗。在车八岭中亚热带常绿阔叶林群落, 甜槠幼树的成长比米槠(*Castanopsis carlesii*)幼树需要的光照强度大, 但比木荷(*Schima superba*)小, 从幼树到成树的过程中死亡率最低(常勇和陈北光, 2008)。甜槠作为中生性树种在群落中的优势地位似乎表明该群落处于顶级阶段, 但强阳性速生树种马尾松也是优势种, 则应解释为群落处于未发育完善的演替顶级阶段或遭受干扰后的恢复演替阶段。

对不同胸径、树高的乔木层组成的分析可提供更多证据。在乔木第一亚层共有55个物种, 甜槠的个体数占有所有个体总数的54.05%, 排第1位, 马尾松为12.55%, 排第2位; 第二亚层共有122个物种, 甜槠和马尾松的个体数比例(排位)分别是26.51% (1)、7.66% (4); 在高度5 m以下的灌木层共有142个物种, 两者的个体数比例(排位)分别是14.17% (2)、1.75% (11)。随着光照从冠层到灌木层的逐步减弱, 甜槠的密度仍然保持较大的优势, 但马尾松呈现明显下降趋势。光照的限制成为马尾松幼树成长的障碍, 可能预示马尾松出现了衰退。如将乔木按胸径分为3个等级, 即大径木(≥ 10 cm)、中径木(5-10 cm)和小径木(1-5 cm), 则大径木有81个物种, 甜槠和马尾松的个体数比例(排位)分别是50.52% (1)、13.85% (2); 中径木有106个物种, 两者分别是24.44% (1)、8.90% (3); 小径木143种, 两者分别是13.05% (3)、1.15% (17)。马尾松在大、中径木中尚

有较大密度, 但其小径木数量较小, 已远不及甜槠。胸径常与树龄正相关。这说明马尾松幼树的更新出现困难, 与树高反映出的演替趋势基本相同。

历史上, 常绿阔叶林遭受的人为干扰主要有开垦种植、过度采伐、发展经济林、采樵薪炭、战争、城市化等(宋永昌等, 2013)。近年来, 由于样地所处区域受到较为严格的保护, 上述人为干扰基本可以排除, 但历史上的人为干扰造成的长期影响以及旅游开发带来的潜在风险依然存在。2008年冰冻雪灾也对常绿阔叶林造成了不同程度的影响。雪灾对古田山中亚热带常绿阔叶林群落的短期动态产生了较大的负面影响, 且常绿物种较落叶物种受损更重, 影响程度与植物胸径和地形等因素密切相关(曼兴兴等, 2011; 金毅等, 2015)。雪灾对神农架山地米心水青冈-多脉青冈(*Fagus engleriana*-*Cyclobalanopsis multinervis*)混交林群落结构虽造成了一定的影响, 但该群落的物种组成和结构变化较小, 表现出较强的抵抗力(葛结林等, 2012)。黄山样地内有较多倒木, 并出现大量小径级个体, 显然是这场灾害造成的后果。此外, 作者在江西齐云山等地也观察到类似现象。所以推测群落发育的不完善是历史上的人为干扰和近期自然灾害共同作用的结果。为此, 基于大样地对该群落的恢复动态开展长期定位观测和研究, 将能为科学保护黄山生物多样性提供科学参考。

致谢 黄山风景区管委会政治处主任林辉, 南京林业大学副校长薛建辉教授等相关领导给予指导, 环境保护部南京环境科学研究所胡飞龙、马方舟博士, 卢晓强、吴军副研究员, 黄山风景区管委会叶要清高级工程师, 王旭助理工程师, 南京林业大学王贤荣教授, 许晓岗、陈昕副教授, 伊贤贵、李雪霞、夏涛、王志杰、陈林、段一凡、乔绪强、张开梅、邱靖老师, 夏文娟、赵青、左云、李瑾瑾、杨余彬、谢梦梦、李顺梅、赵盼、陈云、徐丹丹、段军军、石凯、孙李勇、伍振镭、杨欣欣、张开文、魏雅男等100多位同学, 南京泛享信息技术有限公司黄红亮和于洪工程师, 汪陈等当地民工参加野外调查, 两位匿名审稿专家提供很好的意见, 在此谨表衷心感谢!

参考文献

- Bunyavejchewin S, Baker PJ, Lafrankie JV, Ashton PS (2004) Structure, history, and rarity in a seasonal evergreen forest

- in western Thailand. In: Forest Diversity and Dynamism: Findings from a Network of Large-scale Tropical Forest Plots (eds Losos EC, Leigh EG), pp. 145–158. University of Chicago Press, Chicago.
- Cai F, Qian XH (1993) Characteristic analysis of the evergreen broad-leaved forest on the north slope of Huangshan Mountain. *Acta Botanica Sinica*, 35, 799–806. (in Chinese with English abstract) [蔡飞, 钱嘯虎 (1993) 黄山北坡常绿阔叶林的特征分析. *植物学报*, 35, 799–806.]
- Chang Y, Chen BG (2008) Study on recovery of *Castanopsis eyrei* community in Chebaling National Reserve. *Journal of South China Agricultural University*, 29(1), 63–67. (in Chinese with English abstract) [常勇, 陈北光 (2008) 车八岭国家级自然保护区甜槠林群落恢复的研究. *华南农业大学学报*, 29(1), 63–67.]
- Condit R (1998) Tropical Forest Census Plots: Methods and Results from Barro Colorado Island, Panama and a Comparison with Other Plots. Springer Science & Business Media, Berlin.
- Delectis Florae Reipublicae Popularis Sinicae Agenda Academiae Sinicae Edita (1998) Flora Reipublicae Popularis Sinicae, Tomus 22. Science Press, Beijing. [中国科学院中国植物志编辑委员会 (1998) 中国植物志, 第二十二卷. 科学出版社, 北京.]
- Ding H, Fang YM, Yang Q, Chen X, Yuan FY, Xu H, He LH, Yan J, Chen TT, Yu CJ, Xu HG (2015) Community characteristics of a mid-subtropical evergreen broad-leaved forest plot in the Wuyi Mountains, Fujian Province, southeastern China. *Biodiversity Science*, 23, 479–492. (in Chinese with English abstract) [丁晖, 方炎明, 杨青, 陈晓, 袁发银, 徐辉, 何立恒, 严靖, 陈婷婷, 余朝健, 徐海根 (2015) 武夷山中亚热带常绿阔叶林样地的群落特征. *生物多样性*, 23, 479–492.]
- Ding SY (1999) Comparative ecology of successive serial of evergreen broad-leaved forest. Henan University Press, Kaifeng. (in Chinese with English abstract) [丁圣彦 (1999) 常绿阔叶林演替系列比较生态学. 河南大学出版社, 开封.]
- Ge JL, Xiong GM, Deng LQ, Zhao CM, Shen GZ, Xie ZQ (2012) Community dynamics of a montane *Fagus engleriana* - *Cyclobalanopsis multiervis* mixed forest in Shennongjia, Hubei, China. *Biodiversity Science*, 20, 643–653. (in Chinese with English abstract) [葛结林, 熊高明, 邓龙强, 赵常明, 申国珍, 谢宗强 (2012) 湖北神农架山地米心水青冈-多脉青冈混交林的群落动态. *生物多样性*, 20, 643–653.]
- Gong HD, Yang GP, Lu ZY, Liu YH (2011) Diversity and spatial distribution patterns of trees in an evergreen broad-leaved forest in the Ailao Mountains, Yunnan. *Biodiversity Science*, 19, 143–150. (in Chinese with English abstract) [巩合德, 杨国平, 鲁志云, 刘玉洪 (2011) 哀牢山常绿阔叶林树种多样性及空间分布格局. *生物多样性*, 19, 143–150.]
- Gong J, Lu L, Jin XL, Nan W, Liu F (2009a) Impacts of tourist disturbance on plant communities and soil properties in Huangshan Mountain Scenic Area. *Acta Ecologica Sinica*, 29, 2239–2251. (in Chinese with English abstract) [巩劫, 陆林, 晋秀龙, 南伟, 刘飞 (2009a) 黄山风景区旅游干扰对植物群落及其土壤性质的影响. *生态学报*, 29, 2239–2251.]
- Gong J, Lu L, Jin XL, Nan W, Xing HM (2009b) Effects on herb layer in plant community of tourism disturbance in Huangshan Mountain Scenic Area. *Scientia Geographica Sinica*, 29, 607–612. (in Chinese with English abstract) [巩劫, 陆林, 晋秀龙, 南伟, 邢慧敏 (2009b) 黄山风景区旅游干扰对植物群落草本层的影响. *地理科学*, 29, 607–612.]
- Hao ZQ, Li BH, Zhang J, Wang XG, Ye J, Yao XL (2008) Broad-leaved Korean pine (*Pinus koraiensis*) mixed forest plot in Changbaishan (CBS) of China: community composition and structure. *Journal of Plant Ecology (Chinese Version)*, 32, 238–250. (in Chinese with English abstract) [郝占庆, 李步杭, 张健, 王绪高, 叶吉, 姚晓琳 (2008) 长白山阔叶红松林样地(CBS): 群落组成与结构. *植物生态学报*, 32, 238–250.]
- He FL, Legendre P, Lafrankie JV (1997) Distribution patterns of tree species in a Malaysian tropical rain forest. *Journal of Vegetation Science*, 8, 105–114.
- Hu JQ, Liang SW (1996) Huangshan Plants. Fudan University Press, Shanghai. (in Chinese) [胡嘉琪, 梁师文 (1996) 黄山植物. 复旦大学出版社, 上海.]
- Hu YB, Hui GY, Wang HX, Li YF, Zhao ZH, Liu WZ (2014) Uniform angle index (W) confidence interval of the random distribution and its application. *Forest Research*, 27, 302–308. (in Chinese with English abstract) [胡艳波, 惠刚盈, 王宏翔, 李远发, 赵中华, 刘文楨 (2014) 随机分布的角尺度置信区间及其应用. *林业科学研究*, 27, 302–308.]
- Huang CL, Wu ZM, Chen XH (1999) Study on major plant community types and successional rules of *Pinus taiwanensis* community in Mt. Huangshan, China. *Journal of Anhui Agricultural University*, 26, 388–393. (in Chinese with English abstract) [黄成林, 吴泽民, 陈晓红 (1999) 黄山山顶面区主要植物群落类型及黄山松群落演替规律的探讨. *安徽农业大学学报*, 26, 388–393.]
- Huangshan Mountain Scenic Area Administrative Committee (2006) Rare Animals in Huangshan. China Forestry Publishing House, Beijing. (in Chinese) [黄山风景区管理委员会 (2006) 黄山珍稀动物. 中国林业出版社, 北京.]
- Hubbell S, Foster R (1986) Commonness and rarity in a neotropical forest: implications for tropical tree conservation. In: Conservation Biology: the Science of Scarcity and Diversity (ed. Soulé M), pp. 205–231. Sinauer Associates, Sunderland.
- Jin Y, Chen JH, Mi XC, Ren HB, Ma KP, Yu MJ (2015) Impacts of the 2008 ice storm on structure and composition of

- an evergreen broad-leaved forest community in eastern China. *Biodiversity Science*, 23, 610–618. (in Chinese with English abstract) [金毅, 陈建华, 米湘成, 任海保, 马克平, 于明坚 (2015) 古田山24 ha森林动态监测样地常绿阔叶林群落结构和组成动态: 探讨2008年冰雪灾害的影响. *生物多样性*, 23, 610–618.]
- Lan GY (2007) Research progress on large, long-term plot of tropical forest ecosystem in the world. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 27, 2140–2145. (in Chinese with English abstract) [兰国玉 (2007) 世界热带森林生态系统大样地定位研究进展. *西北植物学报*, 27, 2140–2145.]
- Lan GY, Hu YH, Cao M, Zhu H, Wang H, Zhou SS, Deng XB, Cui JY, Huang JG, Liu LY, Xu HL, Song JP, He YC (2008) Establishment of Xishuangbanna tropical forest dynamics plot: species compositions and spatial distribution patterns. *Journal of Plant Ecology (Chinese Version)*, 32, 287–298. (in Chinese with English abstract) [兰国玉, 胡跃华, 曹敏, 朱华, 王洪, 周仕顺, 邓晓保, 崔景云, 黄建国, 刘林云, 许海龙, 宋军平, 何有才 (2008) 西双版纳热带森林动态监测样地——树种组成与空间分布格局. *植物生态学报*, 32, 287–298.]
- Lu ZJ, Bao DC, Guo YL, Lu JM, Wang QG, He D, Zhang KH, Xu YZ, Liu HB, Meng HJ, Huang HD, Wei XZ, Liao JX, Qiao XJ, Jiang MX, Gu ZR, Liao CL (2013) Community composition and structure of Badagongshan (BDGS) forest dynamic plot in a mid-subtropical mountain evergreen and deciduous broad-leaved mixed forest, Central China. *Plant Science Journal*, 31, 336–344. (in Chinese with English abstract) [卢志军, 鲍大川, 郭屹立, 路俊盟, 王庆刚, 何东, 张奎汉, 徐耀粘, 刘海波, 孟红杰, 黄汉东, 魏新增, 廖建雄, 乔秀娟, 江明喜, 谷志容, 廖春林 (2013) 八大公山中亚热带山地常绿落叶阔叶混交林物种组成与结构. *植物科学学报*, 31, 336–344.]
- Ma KP (2015) Biodiversity monitoring in China: from CForBio to Sino BON. *Biodiversity Science*, 23, 1–2. (in Chinese) [马克平 (2015) 中国生物多样性监测网络建设: 从CForBio到Sino BON. *生物多样性*, 23, 1–2.]
- Man XX, Mi XC, Ma KP (2011) Effects of an ice storm on community structure of an evergreen broad-leaved forest in Gutianshan National Nature Reserve, Zhejiang Province. *Biodiversity Science*, 19, 197–205. (in Chinese with English abstract) [曼兴兴, 米湘成, 马克平 (2011) 雪灾对古田山常绿阔叶林群落结构的影响. *生物多样性*, 19, 197–205.]
- Pei NC (2011) Large scale permanent plot can do well for the floristic study of seed plants. *Plant Diversity and Resources*, 33, 615–621. (in Chinese with English abstract) [裴男才 (2011) 利用大样地平台研究种子植物区系. *植物分类与资源学报*, 33, 615–621.]
- Qian XH (1987) Study on the vertical zonation of the mountainous vegetation in Anhui Province. *Journal of Anhui Normal University (Natural Science)*, (2), 47–49. (in Chinese with English abstract) [钱啸虎 (1987) 安徽省山地植被垂直分布. *安徽师大学报(自然科学版)*, (2), 47–49.]
- Shi XQ, Wu MK, Zhang XP (2009) Studies on liverwort flora in Huangshan Mountain. *Journal of Wuhan Botanical Research*, 27, 368–372. (in Chinese with English abstract) [师雪芹, 吴明开, 张小平 (2009) 黄山苔类植物区系研究. *武汉植物学研究*, 27, 368–372.]
- Song YC (2004) Tentative classification scheme of evergreen broad-leaved forests of China. *Acta Phytocologica Sinica*, 28, 435–448. (in Chinese with English abstract) [宋永昌 (2004) 中国常绿阔叶林分类试行方案. *植物生态学报*, 28, 435–448.]
- Song YC, Chen XY (2007) Degradation Mechanism and Ecological Restoration of Evergreen Broad-leaved Forest Ecosystem in East China. Science Press, Beijing. (in Chinese) [宋永昌, 陈小勇 (2007) 中国东部常绿阔叶林生态系统退化机制与生态恢复. 科学出版社, 北京.]
- Song YC, Chen XY, Wang XH (2005) Studies on evergreen broad-leaved forests of China: a retrospect and prospect. *Journal of East China Normal University (Natural Science)*, 119(1), 1–8. (in Chinese with English abstract) [宋永昌, 陈小勇, 王希华 (2005) 中国常绿阔叶林研究的回顾与展望. *华东师范大学学报(自然科学版)*, 119(1), 1–8.]
- Song YC, Wang XH, Yan ER (2013) Evergreen Broad-leaved Forest in China: Classification, Ecology, Conservation. Science Press, Beijing. (in Chinese) [宋永昌, 王希华, 阎恩荣 (2013) 中国常绿阔叶林: 分类·生态·保育. 科学出版社, 北京.]
- Song YC, Yan ER, Song K (2015) Synthetic comparison of eight dynamics plots in evergreen broadleaf forests, China. *Biodiversity Science*, 23, 139–148. (in Chinese with English abstract) [宋永昌, 阎恩荣, 宋坤 (2015) 中国常绿阔叶林8大动态监测样地植被的综合比较. *生物多样性*, 23, 139–148.]
- Sun RY, Li QF, Niu CJ, Lou AR (2002) Basic Ecology. Higher Education Press, Beijing. (in Chinese) [孙儒泳, 李庆芬, 牛翠娟, 娄安如 (2002) 基础生态学, 高等教育出版社, 北京.]
- Wang B, Huang YS, Li XK, Xiang WS, Ding T, Huang FZ, Lu SH, Han WH, Wen SJ, He LJ (2014) Species composition and spatial distribution of a 15 ha northern tropical karst seasonal rain forest dynamics study plot in Nonggang, Guangxi, southern China. *Biodiversity Science*, 22, 141–156. (in Chinese with English abstract) [王斌, 黄俞淞, 李先琨, 向悟生, 丁涛, 黄甫昭, 陆树华, 韩文衡, 文淑均, 何兰军 (2014) 弄岗北热带喀斯特季节性雨林15 ha监测样地的树种组成与空间分布. *生物多样性*, 22, 141–156.]
- Wang LL, Wang GL, Huang YJ, Li J, Liu DY (2006) Age structure and niche of the endangered *Magnolia sieboldii* in Huangshan Mountain. *Acta Ecologica Sinica*, 26, 1862–1871. (in Chinese with English abstract) [王立龙, 王广林, 黄永杰, 李晶, 刘登义 (2006) 黄山濒危植物小花

- 木兰生态位与年龄结构研究. 生态学报, 26, 1862–1871.]
- Wang HH, Sun IF, Chien CT, Pan FJ, Kuo CF, Yu MH, Wu SH, Ku HL, Cheng YP, Chen SY, Kao YC (2004) Tree species composition and habitat types of a karst forest in Kenting, Southern Taiwan. *Taiwan Journal of Forest Science*, 19, 323–335. (in Chinese with English abstract) [王相华, 孙义方, 简庆德, 潘富俊, 郭纪凡, 游孟雪, 伍淑惠, 古心兰, 郑育斌, 陈舜英, 高瑞卿 (2004) 垦丁喀斯勒森林永久样区之树种组成及生育地类型. 台湾林业科学, 19, 323–335.]
- Wu MK, Zhang XP, Cao T (2010) Moss flora of Huangshan Mountain in Anhui Province, China. *Journal of Wuhan Botanical Research*, 28, 365–375. (in Chinese with English abstract) [吴明开, 张小平, 曹同 (2010) 黄山藓类植物区系. 武汉植物学研究, 28, 365–375.]
- Wu ZY (2003) Revision of the areal-types of the world families of seed plants. *Acta Botanica Yunnanica*, 25, 535–538. (in Chinese with English abstract) [吴征镒 (2003) 《世界种子植物科的分布区类型系统》的修订. 云南植物研究, 25, 535–538.]
- Wu ZY, Sun H, Zhou ZK, Li DZ, Peng H (2011) Floristics of Seed Plants from China. Science Press, Beijing. (in Chinese) [吴征镒, 孙航, 周浙昆, 李德铎, 彭华 (2011) 中国种子植物区系地理. 科学出版社, 北京.]
- Wu ZY, Zhou ZK, Li DZ, Peng H, Sun H (2003) The areal-types of the world families of seed plants. *Acta Botanica Yunnanica*, 25, 245–257. (in Chinese with English abstract) [吴征镒, 周浙昆, 李德铎, 彭华, 孙航 (2003) 世界种子植物科的分布区类型系统. 云南植物研究, 25, 245–257.]
- Xu H, Li YD, Lin MX, Wu JH, Luo TS, Zhou Z, Chen DX, Yang H, Li GJ, Liu SR (2015) Community characteristics of a 60 ha dynamics plot in the tropical montane rain forest in Jianfengling, Hainan Island. *Biodiversity Science*, 23, 192–201. (in Chinese with English abstract) [许涵, 李意德, 林明献, 吴建辉, 骆士寿, 周璋, 陈德祥, 杨怀, 李广建, 刘世荣 (2015) 海南尖峰岭热带山地雨林60 ha动态监测样地群落结构特征. 生物多样性, 23, 192–201.]
- Xu HG, Ding H, Cui P, Lu XQ, Liu L (2015) Innovative measures to improve the capabilities for conservation of biodiversity. *China Environment News*, 2015-09-01(2). (in Chinese) [徐海根, 丁晖, 崔鹏, 卢晓强, 刘立 (2015) 创新举措提高生物多样性保护能力. 中国环境报, 2015-09-01(2).]
- Xu M, Luo ZR, Yu MJ, Ding BY, Wu YG (2007) Floristic composition and community structure of mid-montane evergreen broad-leaved forest in north slope of Baishanzu Mountain. *Journal of Zhejiang University (Agriculture and Life Sciences)*, 33, 450–457. (in Chinese with English abstract) [徐敏, 骆争荣, 于明坚, 丁炳扬, 吴友贵 (2007) 百山祖北坡中山常绿阔叶林的物种组成和群落结构. 浙江大学学报(农业与生命科学版), 33, 450–457.]
- Yang QS, Ma ZP, Xie YB, Zhang ZG, Wang ZH, Liu HM, Li P, Zhang N, Wang DL, Yang HB, Fang XF, Yan ER, Wang XH (2011) Community structure and species composition of an evergreen broadleaved forest in Tiantong's 20 ha dynamic plot, Zhejiang Province, eastern China. *Biodiversity Science*, 19, 215–223. (in Chinese with English abstract) [杨庆松, 马遵平, 谢玉彬, 张志国, 王樟华, 刘何铭, 李萍, 张娜, 王达力, 杨海波, 方晓峰, 阎恩荣, 王希华 (2011) 浙江天童20 ha常绿阔叶林动态监测样地的群落特征. 生物多样性, 19, 215–223.]
- Ye WH, Cao HL, Huang ZL, Lian JY, Wang ZG, Li L, Wei SG, Wang ZM (2008) Community structure of a 20 hm² lower subtropical evergreen broadleaved forest plot in Dinghushan, China. *Journal of Plant Ecology (Chinese Version)*, 32, 274–286. (in Chinese with English abstract) [叶万辉, 曹洪麟, 黄忠良, 练琚愉, 王志高, 李林, 魏识广, 王章明 (2008) 鼎湖山亚热带常绿阔叶林20公顷样地群落特征研究. 植物生态学报, 32, 274–286.]
- Yu MJ (1999) Dynamics of an evergreen broad-leaved forest dominated by *Cyclobalanopsis glauca* in Southeast China. *Scientia Silvae Sinicae*, 35(6), 42–51. (in Chinese with English abstract) [于明坚 (1999) 青冈常绿阔叶林群落动态研究. 林业科学, 35(6), 42–51.]
- Yu SJ (1991) Investigation of wild ornamental resources in Mount Huangshan. *Journal of Beijing Forestry University*, 13(3), 21–28. (in Chinese with English abstract) [郁书君 (1991) 黄山观赏植物资源调查. 北京林业大学学报, 13(3), 21–28.]
- Zhang GF (2003) Analysis of the floristic elements of seed plants in Huangshan Mountain. *Journal of Wuhan Botanical Research*, 21, 390–394. (in Chinese with English abstract) [张光富 (2003) 黄山种子植物区系成分分析. 武汉植物学研究, 21, 390–394.]
- Zhang GG, Wang DX, Chai ZZ, Zhang CS, Liu WZ, Zhang SZ (2015) Distribution characteristics of two typical natural forest spatial structure parameters in Xiaolongshan. *Forest Research*, 28, 531–537. (in Chinese with English abstract) [张岗岗, 王得祥, 柴宗政, 张丛珊, 刘文桢, 张宋智 (2015) 小陇山2种典型天然林空间结构参数分布特征. 林业科学研究, 28, 531–537.]
- Zhang JC, Chen L (2000) A study on judgment and evaluation of succession situation for forest community with several dominant tree species in subtropical zone in China. *Scientia Silvae Sinicae*, 36(2), 116–121. (in Chinese with English abstract) [张家城, 陈力 (2000) 亚热带多优势种森林群落演替现状评判研究. 林业科学, 36(2), 116–121.]
- Zhang JT (2011) Quantitative Ecology. Science Press, Beijing. (in Chinese) [张金屯 (2011) 数量生态学. 科学出版社, 北京.]
- Zhang QF, Chen XY, Wu HQ, Song YC (1997) Structure and distribution pattern of *Castanopsis eyrei* population in Huangshan Mountain, Anhui Province. *Journal of Plant Resources and Environment*, 6(4), 36–40. (in Chinese with English abstract) [张庆费, 陈小勇, 吴化前, 宋永昌

- (1997) 安徽黄山甜槠种群的结构与分布格局. 植物资源与环境, 6(4), 36–40.]
- Zheng SZ (1983) The vegetation of Mt. Huangshan in Anhui. *Journal of Ecology*, (4), 8–11. (in Chinese with English abstract) [郑师章 (1983) 黄山植被——兼谈发展旅游事业必须重视植被保护. 生态学杂志, (4), 8–11.]
- Zhong ZC (1992) The Study on Broad-Leaved Forest Ecosystem. Southwest China Normal University Press, Chongqing. (in Chinese) [钟章成 (1992) 常绿阔叶林生态系统研究. 西南师范大学出版社, 重庆.]
- Zhong L, Chang-Yang CH, Lu P, Gu XP, Lei ZP, Cai YB, Zheng FD, Sun IF, Yu MJ (2015) Community structure and species composition of the secondary evergreen broad-leaved forest: the analyses for a 9 ha forest dynamics plot in Wuyanling Nature Reserve, Zhejiang Province, East China. *Biodiversity Science*, 23, 619–629. (in Chinese with English abstract) [仲磊, 张杨家豪, 卢品, 顾雪萍, 雷祖培, 蔡延奔, 郑方东, 孙义方, 于明坚 (2015) 次生常绿阔叶林的群落结构与物种组成: 基于浙江乌岩岭9 ha森林动态样地. 生物多样性, 23, 619–629.]
- Zhu Y, Zhao GF, Zhang LW, Shen GC, Mi XC, Ren HB, Yu MJ, Chen JH, Chen SW, Fang T, Ma KP (2008) Community composition and structure of Gutianshan forest dynamic plot in a mid-subtropical evergreen broad-leaved forest, East China. *Journal of Plant Ecology (Chinese Version)*, 32, 262–273. (in Chinese with English abstract) [祝燕, 赵谷风, 张俐文, 沈国春, 米湘成, 任海保, 于明坚, 陈建华, 陈声文, 方腾, 马克平 (2008) 古田山中亚热带常绿阔叶林动态监测样地——群落组成与结构. 植物生态学报, 32, 262–273.]

(责任编辑: 王希华 责任编辑: 黄祥忠)

附录 Supplementary Material

附录1 黄山森林动态监测样地乔木植物名录

Appendix 1 The list of the tree species in the Huangshan forest dynamics plot
<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2016108-1.pdf>

附录2 黄山森林动态监测样地重要值排名前10位的物种空间分布

Appendix 2 Spatial distribution of top 10 species with high Importance Values in the Huangshan forest dynamics plot
<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2016108-2.pdf>

附录 1 黄山森林动态监测样地乔木植物名录

Appendix 1 The list of the tree species in the Huangshan forest dynamics plot

序号 No.	科名 Family	种名 Species	多度 Abundance
1	松科 Pinaceae	铁杉 <i>Tsugachinensis</i>	稀有种 Rare species
2	松科 Pinaceae	马尾松 <i>Pinusmassoniana</i>	常见种 Common species
3	杉科 Taxodiaceae	杉木 <i>Cunninghamialanceolata</i>	常见种 Common species
4	柏科 Cupressaceae	刺柏 <i>Juniperusformosana</i>	常见种 Common species
5	三尖杉科 Cephalotaxaceae	三尖杉 <i>Cephalotaxusfortunei</i>	稀有种 Rare species
6	红豆杉科 Taxaceae	榧树 <i>Torreayagrandis</i>	偶见种 Occasional species
7	胡桃科 Juglandaceae	化香树 <i>Platycaryastrobilacea</i>	稀有种 Rare species
8	桦木科 Betulaceae	亮叶桦 <i>Betulaluminifera</i>	偶见种 Occasional species
9	桦木科 Betulaceae	雷公鹅耳枥 <i>Carpinusviminea</i>	稀有种 Rare species
10	壳斗科 Fagaceae	褐叶青冈 <i>Cyclobalanopsisstewardiana</i>	常见种 Common species
11	壳斗科 Fagaceae	青冈 <i>Cyclobalanopsisglauca</i>	常见种 Common species
12	壳斗科 Fagaceae	小叶青冈 <i>Cyclobalanopsismyrsinifolia</i>	常见种 Common species
13	壳斗科 Fagaceae	白栎 <i>Quercusfabri</i>	偶见种 Occasional species
14	壳斗科 Fagaceae	短柄枹栎 <i>Quercusserrata</i> var. <i>brevipetiolata</i>	常见种 Common species
15	壳斗科 Fagaceae	槲栎 <i>Quercusaliena</i>	稀有种 Rare species
16	壳斗科 Fagaceae	小叶栎 <i>Quercuschenii</i>	偶见种 Occasional species
17	壳斗科 Fagaceae	港柯 <i>Lithocarpusharlandii</i>	稀有种 Rare species
18	壳斗科 Fagaceae	柯 <i>Lithocarpusglaber</i>	偶见种 Occasional species
19	壳斗科 Fagaceae	苦槠 <i>Castanopsisclerophylla</i>	偶见种 Occasional species
20	壳斗科 Fagaceae	甜槠 <i>Castanopsisseyrei</i>	常见种 Common species
21	壳斗科 Fagaceae	板栗 <i>Castaneamollissima</i>	稀有种 Rare species
22	壳斗科 Fagaceae	水青冈 <i>Faguslongipetiolata</i>	稀有种 Rare species
23	榆科 Ulmaceae	朴树 <i>Celtissinensis</i>	稀有种 Rare species
24	榆科 Ulmaceae	山油麻 <i>Tremacannabina</i> var. <i>dielsiana</i>	稀有种 Rare species
25	榆科 Ulmaceae	糙叶树 <i>Aphanantheaspera</i>	偶见种 Occasional species
26	榆科 Ulmaceae	大叶榉树 <i>Zelkovaschneideriana</i>	稀有种 Rare species
27	桑科 Moraceae	柘树 <i>Cudraniatricuspidata</i>	稀有种 Rare species
28	桑科 Moraceae	楮 <i>Broussonetiaakazinoi</i>	稀有种 Rare species
29	桑科 Moraceae	构树 <i>Broussonetiapapyrifera</i>	稀有种 Rare species
30	桑科 Moraceae	华桑 <i>Moruscathayana</i>	稀有种 Rare species
31	铁青树科 Olacaceae	青皮木 <i>Schoepfiajasminodora</i>	常见种 Common species
32	木兰科 Magnoliaceae	厚朴 <i>Houpoëaofficinalis</i>	稀有种 Rare species
33	木兰科 Magnoliaceae	玉兰 <i>Yulaniadenudata</i>	偶见种 Occasional species
34	樟科 Lauraceae	檫木 <i>Sassafras tzumu</i>	稀有种 Rare species
35	樟科 Lauraceae	浙江新木姜子 <i>Neolitseaaurata</i> var. <i>chekiangensis</i>	稀有种 Rare species
36	樟科 Lauraceae	红楠 <i>Machilusthunbergii</i>	常见种 Common species
37	樟科 Lauraceae	豹皮樟 <i>Litsea coreana</i> var. <i>sinensis</i>	常见种 Common species
38	樟科 Lauraceae	山鸡椒 <i>Litsea cubeba</i>	常见种 Common species
39	樟科 Lauraceae	红脉钓樟 <i>Lindera rubronervia</i>	偶见种 Occasional species
40	樟科 Lauraceae	山胡椒 <i>Lindera glauca</i>	常见种 Common species

丁晖, 方炎明, 杨新虎, 袁发银, 何立恒, 姚剑飞, 吴俊, 迟斌, 李垚, 陈水飞, 陈婷婷, 徐海根. 黄山亚热带常绿阔叶林的群落特征. 生物多样性, 2016, 24 (8): 875–887.
<http://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2016108>

序号 No.	科名 Family	种名 Species	多度 Abundance
41	樟科 Lauraceae	山榲 <i>Linderareflexa</i>	稀有种 Rare species
42	樟科 Lauraceae	乌药 <i>Linderaaggregata</i>	常见种 Common species
43	樟科 Lauraceae	香桂 <i>Cinnamomumsubavenium</i>	常见种 Common species
44	樟科 Lauraceae	樟 <i>Cinnamomumcamphora</i>	稀有种 Rare species
45	樟科 Lauraceae	浙江桂 <i>Cinnamomumchekiangense</i>	常见种 Common species
46	山茶科 Theaceae	连蕊茶 <i>Camellia cuspidata</i>	常见种 Common species
47	山茶科 Theaceae	毛花连蕊茶 <i>Camellia fraterna</i>	常见种 Common species
48	山茶科 Theaceae	短柱柃 <i>Euryabrevistyla</i>	偶见种 Occasional species
49	山茶科 Theaceae	格药柃 <i>Euryamuricata</i>	常见种 Common species
50	山茶科 Theaceae	柃木 <i>Eurya japonica</i>	偶见种 Occasional species
51	山茶科 Theaceae	微毛柃 <i>Euryahebeclados</i>	稀有种 Rare species
52	山茶科 Theaceae	细齿叶柃 <i>Euryanitida</i>	常见种 Common species
53	山茶科 Theaceae	窄基红褐柃 <i>Euryarubiginosa</i> var. <i>attenuata</i>	常见种 Common species
54	山茶科 Theaceae	杨桐 <i>Adinandramillettii</i>	常见种 Common species
55	金缕梅科 Hamamelidaceae	牛鼻栓 <i>Fortuneariasinensis</i>	偶见种 Occasional species
56	金缕梅科 Hamamelidaceae	榿木 <i>Loropetalumchinense</i>	常见种 Common species
57	金缕梅科 Hamamelidaceae	蚊母树 <i>Distyliumracemosum</i>	偶见种 Occasional species
58	金缕梅科 Hamamelidaceae	水丝梨 <i>Sycopsisissinensis</i>	稀有种 Rare species
59	金缕梅科 Hamamelidaceae	枫香树 <i>Liquidambar formosana</i>	常见种 Common species
60	虎耳草科 Saxifragaceae	矩叶鼠刺 <i>Iteaoblonga</i>	常见种 Common species
61	虎耳草科 Saxifragaceae	蜡莲绣球 <i>Hydrangea strigosa</i>	稀有种 Rare species
62	虎耳草科 Saxifragaceae	圆锥绣球 <i>Hydrangea paniculata</i>	稀有种 Rare species
63	虎耳草科 Saxifragaceae	中国绣球 <i>Hydrangea chinensis</i>	稀有种 Rare species
64	海桐花科 Pittosporaceae	海金子 <i>Pittosporumillicoides</i>	偶见种 Occasional species
65	蔷薇科 Rosaceae	华空木 <i>Stephanandrachinensis</i>	稀有种 Rare species
66	蔷薇科 Rosaceae	檣木 <i>Padusbuergeriana</i>	稀有种 Rare species
67	蔷薇科 Rosaceae	迎春樱桃 <i>Cerasusdiscoidea</i>	稀有种 Rare species
68	蔷薇科 Rosaceae	尖嘴林檎 <i>Malusmelliana</i>	稀有种 Rare species
69	蔷薇科 Rosaceae	石斑木 <i>Rhaphiolepisindica</i>	常见种 Common species
70	蔷薇科 Rosaceae	光叶石楠 <i>Photiniaglabra</i>	常见种 Common species
71	蔷薇科 Rosaceae	椴木石楠 <i>Photiniadavidsoniae</i>	偶见种 Occasional species
72	蔷薇科 Rosaceae	石楠 <i>Photiniaserrulata</i>	常见种 Common species
73	蝶形花科 Papilionaceae	刺槐 <i>Robiniapseudoacacia</i>	稀有种 Rare species
74	蝶形花科 Papilionaceae	美丽胡枝子 <i>Lespedeza thunbergiisubsp.formosa</i>	稀有种 Rare species
75	蝶形花科 Papilionaceae	黄檀 <i>Dalbergiahupeana</i>	常见种 Common species
76	蝶形花科 Papilionaceae	云实 <i>Caesalpinhiadecapetala</i>	稀有种 Rare species
77	蝶形花科 Papilionaceae	山槐 <i>Albiziaakalkora</i>	常见种 Common species
78	大戟科 Euphorbiaceae	白木乌柏 <i>Sapiumjaponicum</i>	稀有种 Rare species
79	大戟科 Euphorbiaceae	青灰叶下珠 <i>Phyllanthusglaucus</i>	稀有种 Rare species
80	大戟科 Euphorbiaceae	白背叶 <i>Mallotusapelta</i>	常见种 Common species
81	大戟科 Euphorbiaceae	野桐 <i>Mallotusjaponicus</i> var. <i>floccosus</i>	稀有种 Rare species
82	大戟科 Euphorbiaceae	算盘子 <i>Glochidionpuberum</i>	稀有种 Rare species
83	大戟科 Euphorbiaceae	重阳木 <i>Bischofiapolycarpa</i>	稀有种 Rare species

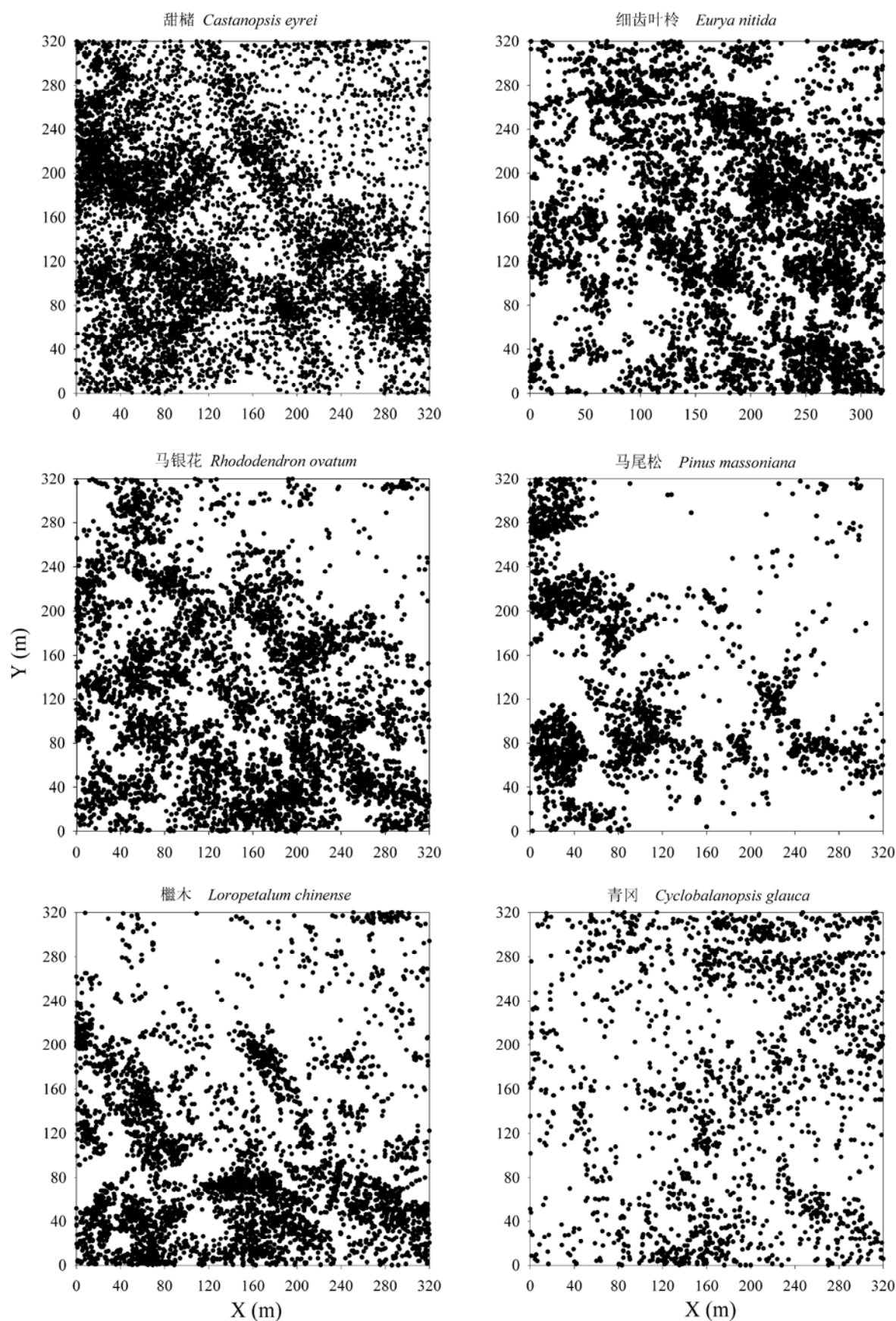
丁晖, 方炎明, 杨新虎, 袁发银, 何立恒, 姚剑飞, 吴俊, 迟斌, 李垚, 陈水飞, 陈婷婷, 徐海根. 黄山亚热带常绿阔叶林的群落特征. 生物多样性, 2016, 24 (8): 875–887.

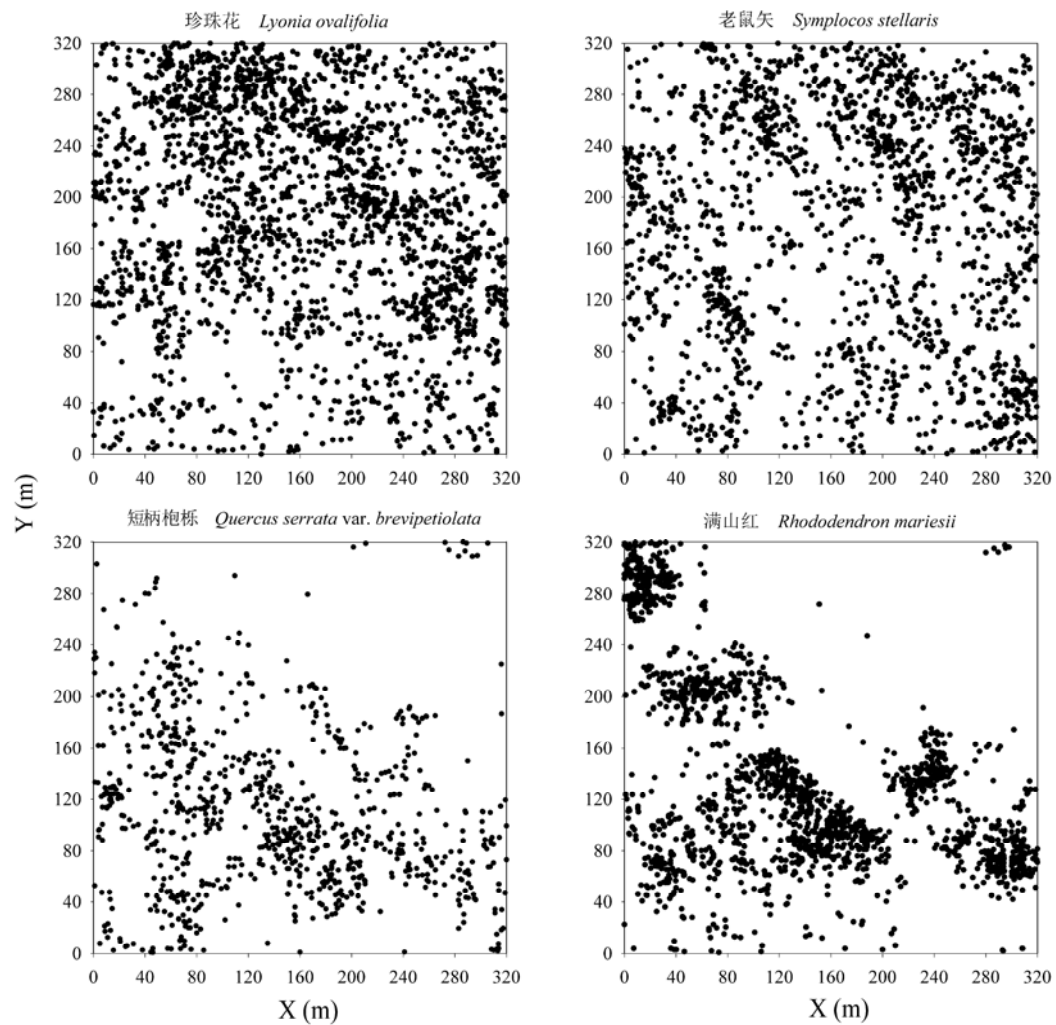
<http://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2016108>

序号 No.	科名 Family	种名 Species	多度 Abundance
84	虎皮楠科 Daphniphyllaceae	交让木 <i>Daphniphyllum macropodum</i>	稀有种 Rare species
85	苦木科 Simaroubaceae	苦树 <i>Picrasma quassioides</i>	稀有种 Rare species
86	苦木科 Simaroubaceae	臭椿 <i>Ailanthus altissima</i>	稀有种 Rare species
87	漆树科 Anacardiaceae	木蜡树 <i>Toxicodendron sylvestris</i>	常见种 Common species
88	漆树科 Anacardiaceae	野漆 <i>Toxicodendron succedaneum</i>	偶见种 Occasional species
89	漆树科 Anacardiaceae	盐肤木 <i>Rhus chinensis</i>	偶见种 Occasional species
90	槭树科 Aceraceae	秀丽槭 <i>Acer elegantulum</i>	稀有种 Rare species
91	无患子科 Sapindaceae	无患子 <i>Sapindus mukorossi</i>	稀有种 Rare species
92	无患子科 Sapindaceae	全缘叶栲树 <i>Koelreuteria bipinnata</i> var. <i>integrifoliola</i>	稀有种 Rare species
93	清风藤科 Sabiaceae	红柴枝 <i>Meliosma oldhamii</i>	偶见种 Occasional species
94	清风藤科 Sabiaceae	异色泡花树 <i>Meliosma myriantha</i> var. <i>discolor</i>	偶见种 Occasional species
95	冬青科 Aquifoliaceae	大柄冬青 <i>Ilex macropoda</i>	稀有种 Rare species
96	冬青科 Aquifoliaceae	大果冬青 <i>Ilex macrocarpa</i>	稀有种 Rare species
97	冬青科 Aquifoliaceae	大叶冬青 <i>Ilex latifolia</i>	偶见种 Occasional species
98	冬青科 Aquifoliaceae	冬青 <i>Ilex chinensis</i>	常见种 Common species
99	冬青科 Aquifoliaceae	亮叶冬青 <i>Ilex nitidissima</i>	偶见种 Occasional species
100	冬青科 Aquifoliaceae	毛冬青 <i>Ilex pubescens</i>	稀有种 Rare species
101	冬青科 Aquifoliaceae	榕叶冬青 <i>Ilex ficoidea</i>	偶见种 Occasional species
102	冬青科 Aquifoliaceae	铁冬青 <i>Ilex rotunda</i>	偶见种 Occasional species
103	冬青科 Aquifoliaceae	尾叶冬青 <i>Ilex wilsonii</i>	常见种 Common species
104	冬青科 Aquifoliaceae	显脉冬青 <i>Ilex edithcostata</i>	常见种 Common species
105	冬青科 Aquifoliaceae	香冬青 <i>Ilex suaveolens</i>	常见种 Common species
106	冬青科 Aquifoliaceae	小果冬青 <i>Ilex micrococca</i>	偶见种 Occasional species
107	省沽油科 Staphyleaceae	野鸦椿 <i>Euscaphis japonica</i>	偶见种 Occasional species
108	黄杨科 Buxaceae	黄杨 <i>Buxus sinica</i>	稀有种 Rare species
109	椴树科 Tiliaceae	白毛椴 <i>Tilia endochrysea</i>	稀有种 Rare species
110	胡颓子科 Elaeagnaceae	胡颓子 <i>Elaeagnus pungens</i>	稀有种 Rare species
111	桃金娘科 Myrtaceae	赤楠 <i>Syzygium buxifolium</i>	常见种 Common species
112	八角枫科 Alangiaceae	八角枫 <i>Alangium chinense</i>	稀有种 Rare species
113	五加科 Araliaceae	树参 <i>Dendropanax dentiger</i>	稀有种 Rare species
114	五加科 Araliaceae	吴茱萸五加 <i>Gambusia aciliata</i> var. <i>evodiifolia</i>	稀有种 Rare species
115	五加科 Araliaceae	楸木 <i>Aralia elata</i>	偶见种 Occasional species
116	五加科 Araliaceae	棘茎葱木 <i>Aralia echinocaulis</i>	偶见种 Occasional species
117	五加科 Araliaceae	黄毛楸木 <i>Aralia chinensis</i>	稀有种 Rare species
118	杜鹃花科 Ericaceae	南烛 <i>Vaccinium bracteatum</i>	常见种 Common species
119	杜鹃花科 Ericaceae	小果珍珠花 <i>Lyonia ovalifolia</i> var. <i>elliptica</i>	常见种 Common species
120	杜鹃花科 Ericaceae	珍珠花 <i>Lyonia ovalifolia</i>	常见种 Common species
121	杜鹃花科 Ericaceae	杜鹃 <i>Rhododendron simsii</i>	常见种 Common species
122	杜鹃花科 Ericaceae	马银花 <i>Rhododendron ovatum</i>	常见种 Common species
123	杜鹃花科 Ericaceae	满山红 <i>Rhododendron mariesii</i>	常见种 Common species
124	柿科 Ebenaceae	粉叶柿 <i>Diospyros glaucifolia</i>	偶见种 Occasional species
125	柿科 Ebenaceae	野柿 <i>Diospyros kaki</i> var. <i>silvestris</i>	偶见种 Occasional species
126	安息香科 Styracaceae	赤杨叶 <i>Alniphyllum fortunei</i>	常见种 Common species

丁晖, 方炎明, 杨新虎, 袁发银, 何立恒, 姚剑飞, 吴俊, 迟斌, 李垚, 陈水飞, 陈婷婷, 徐海根. 黄山亚热带常绿阔叶林的群落特征. 生物多样性, 2016, 24 (8): 875–887.
<http://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2016108>

序号 No.	科名 Family	种名 Species	多度 Abundance
127	安息香科 Styracaceae	小叶白辛树 <i>Pterostyraxcorymbosus</i>	稀有种 Rare species
128	安息香科 Styracaceae	白花龙 <i>Styraxfaberi</i>	稀有种 Rare species
129	安息香科 Styracaceae	芬芳安息香 <i>Styraxodoratissimus</i>	常见种 Common species
130	安息香科 Styracaceae	野茉莉 <i>Styraxjaponicus</i>	常见种 Common species
131	山矾科 Symplocaceae	白檀 <i>Symplocospaniculata</i>	稀有种 Rare species
132	山矾科 Symplocaceae	薄叶山矾 <i>Symplocosanomala</i>	常见种 Common species
133	山矾科 Symplocaceae	老鼠矢 <i>Symplocosstellaris</i>	常见种 Common species
134	山矾科 Symplocaceae	山矾 <i>Symplocossumuntia</i>	常见种 Common species
135	山矾科 Symplocaceae	四川山矾 <i>Symplocossetchuensis</i>	常见种 Common species
136	木犀科 Oleaceae	连翘 <i>Forsythia suspensa</i>	稀有种 Rare species
137	木犀科 Oleaceae	苦枥木 <i>Fraxinusinsularis</i>	偶见种 Occasional species
138	木犀科 Oleaceae	女贞 <i>Ligustrum lucidum</i>	稀有种 Rare species
139	木犀科 Oleaceae	宁波木犀 <i>Osmanthuscooperi</i>	常见种 Common species
140	茜草科 Rubiaceae	栀子 <i>Gardenia jasminoides</i>	稀有种 Rare species
141	茜草科 Rubiaceae	香果树 <i>Emmenopteryshenryi</i>	稀有种 Rare species
142	紫草科 Boraginaceae	厚壳树 <i>Ehretiathyrsiflora</i>	稀有种 Rare species
143	马鞭草科 Verbenaceae	老鸦糊 <i>Callicarpagiraldii</i>	偶见种 Occasional species
144	马鞭草科 Verbenaceae	日本紫珠 <i>Callicarpa japonica</i>	稀有种 Rare species
145	马鞭草科 Verbenaceae	紫珠 <i>Callicarpabodinieri</i>	稀有种 Rare species
146	马鞭草科 Verbenaceae	豆腐柴 <i>Premnamicrophylla</i>	稀有种 Rare species
147	马鞭草科 Verbenaceae	大青 <i>Clerodendrumcyrtophyllum</i>	常见种 Common species
148	马鞭草科 Verbenaceae	海州常山 <i>Clerodendrumtrichotomum</i>	稀有种 Rare species
149	玄参科 Scrophulariaceae	白花泡桐 <i>Paulownia fortunei</i>	稀有种 Rare species
150	忍冬科 Caprifoliaceae	半边月 <i>Weigela japonica</i>	稀有种 Rare species
151	忍冬科 Caprifoliaceae	茶茱萸 <i>Viburnum setigerum</i>	偶见种 Occasional species
152	忍冬科 Caprifoliaceae	荚蒾 <i>Viburnum dilatatum</i>	稀有种 Rare species
153	忍冬科 Caprifoliaceae	宜昌荚蒾 <i>Viburnum erosum</i>	稀有种 Rare species





附录2 黄山森林动态监测样地重要值排名前10位的物种空间分布

Appendix 2 Spatial distribution of top 10 species with high Importance Values in the Huangshan forest dynamics plot

• 研究报告 •

我国沿海棱鲉属鱼类的物种鉴定与系统发育

张 静^{1,4} 李 渊² 宋 娜¹ 林龙山² 高天翔^{3*}

1 (中国海洋大学水产学院, 山东青岛 266003)

2 (国家海洋局第三海洋研究所海洋生物与生态实验室, 福建厦门 361005)

3 (浙江海洋大学水产学院, 浙江舟山 316000)

4 (集美大学水产学院, 福建厦门 361021)

摘要: 利用DNA条形码技术对中国沿海分布的6种棱鲉属(*Thryssa*)鱼类样品进行了物种鉴定, 并每种取5尾用于探讨该属系统发育关系。结果显示: 棱鲉属鱼类的主要形态鉴别特征为上颌骨伸达位置和第一鳃耙的下鳃耙数量。在525 bp的目的片段上有175个变异位点, 其中简约信息位点172个, 单一信息位点3个, 无插入缺失现象, 转换数为182, 颠换数为57。A+T含量明显高于G+C含量, 并且表现出明显的反G偏倚。结合GenBank中相关的同源序列进行比较发现, 所有序列明显分为10个组群, 表明已提交的棱鲉属鱼类COI基因序列中仍存在一定的分歧。从各组群间的遗传距离和氨基酸遗传差异水平可以看出, 10个组群应为不同的有效种, 但是否存在隐存种还有待于进一步确定。从NJ树上可以看出, 长颌棱鲉(*T. setirostris*)是最先分化出的物种, 保持着最原始的特征, 而中颌棱鲉(*T. mystax*)与黄吻棱鲉(*T. vitrirostris*)聚类到一起, 二者间存在共享单倍型。棱鲉属鱼类最早分化于中新世早期。在今后的研究中仍需要结合更多的分子标记对长颌棱鲉和黄吻棱鲉的分类地位作进一步的探讨。

关键词: 棱鲉属; 系统发育关系; DNA条形码; 遗传距离; 形态学

Species identification and phylogenetic relationship of *Thryssa* species in the coastal waters of China

Jing Zhang^{1,4}, Yuan Li², Na Song¹, Longshan Lin², Tianxiang Gao^{3*}

1 Fisheries College, Ocean University of China, Qingdao, Shandong 266003

2 Laboratory of Marine Biology and Ecology, Third Institute of Oceanography, State Oceanic Administration, Xiamen, Fujian 361005

3 School of Fishery, Zhejiang Ocean University, Zhoushan, Zhejiang 316000

4 Fisheries College, Jimei University, Xiamen, Fujian 361021

Abstract: Six *Thryssa* species were collected from Chinese coastal waters for morphological description and phylogenetic relationships analysis. Results indicated that the position of maxillary extend and number of lower gill rake in the first gill rake were the main morphological characteristics for the identification of six *Thryssa* species. Mitochondrial COI gene fragments were amplified and sequenced for thirty individuals of *Thryssa* species. A 525 bp sequence was obtained, containing 175 variable sites, which determines 172 parsimony informative sites, 3 singleton sites, no indels/deletions, 182 transitions, and 57 transversions. An obvious anti-G biasness was noted from the base composition of A and T higher than that of G and C. Comparing homologous sequences from GenBank with our study validates that there are variations among *Thryssa* species based on the COI sequence. Moreover ten absolute groups were also identified in all sequences based on genetic differences in amino acids and genetic distances between groups. However, this requires further investigation to determine whether there are uncovered cryptic species. The NJ tree indicated that *T. setirostris* was the first species derived from the genus, and sequences of *T. mystax* were disorderly clustered with that of *T. vitrirostris*. The divergence date of *Thryssa* species presented here is early Miocene. It is suggested that more molecular markers be needed to clarify variations in *T. mystax* and *T. vitrirostris* in the future.

收稿日期: 2016-03-22; 接受日期: 2016-05-13

基金项目: 公益性行业(农业)科研专项(201303048)、全球变化与海气相互作用专项(GASI-02-SCS-YSWspr, GASI-02-SCS-YSWaut)和国家海洋局海洋国际合作及履约项目(2200207)

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: gaotianxiang0611@163.com

Key words: *Thryssa*; phylogenetic relationship; DNA barcoding; genetic distance; morphology

棱鲉属(*Thryssa*)鱼类隶属于鲱形目、鲉科, 广泛分布于印度-太平洋(朱元鼎等, 1984; 张世义, 2001; 孙典荣和陈铮, 2013)。作为近海中上层小型鱼类, 其生长迅速、性成熟较快、资源恢复能力较强, 在海洋生态系统能量流动与转换中起着承上启下的作用, 是海洋食物网中的关键种(贾晓平等, 2004)。迄今为止, 已报道棱鲉属鱼类有24种(Whitehead et al, 1988), 在中国近海报道分布的仅有6种, 分别为赤鼻棱鲉(*T. kammalensis*)、中颌棱鲉(*T. mystax*)、杜氏棱鲉(*T. dussumieri*)、长颌棱鲉(*T. setirostris*)、汉氏棱鲉(*T. hamiltonii*)和黄吻棱鲉(*T. vitrirostris*)。随着大黄鱼(*Larimichthys crocea*)、小黄鱼(*L. polyactis*)、带鱼(*Trichiurus japonicus*)等传统经济鱼类资源的相继衰退, 过去不受重视的棱鲉属等小型鱼类逐渐成为了重要的捕捞对象。目前有关棱鲉属鱼类的研究较少, 主要集中在分类学(朱元鼎等, 1984; 张世义, 2001; 孙典荣和陈铮, 2013)、渔业生物学(郭学武和唐启升, 2000; 李忠义等, 2007)、资源量的分布与利用(Whitehead et al, 1988)和系统发育(马春艳等, 2010; Lavoué et al, 2010; Bloom & Lovejoy, 2012)等方面。

依据传统形态分类方法, 中国近海棱鲉属鱼类的主要外部鉴别特征为上颌骨末端伸达的位置(朱元鼎等, 1984; 张世义, 2001; 孙典荣和陈铮, 2013)。例如: 上颌骨末端伸达鳃盖或鳃孔的为赤鼻棱鲉和汉氏棱鲉, 其中吻较长且呈赤红色的为赤鼻棱鲉; 上颌骨末端伸达胸鳍基部的为中颌棱鲉和黄吻棱鲉, 其中下鳃耙数少于17的为中颌棱鲉; 上颌骨末端超过胸鳍基部几达腹鳍起点的为杜氏棱鲉; 上颌骨末端伸达肛门的为长颌棱鲉。其中, 争议最大的为中颌棱鲉和黄吻棱鲉。马春艳等(2010)利用线粒体16S rRNA基因序列探讨了棱鲉属的系统进化关系, 认为中颌棱鲉和黄吻棱鲉可能为同一种, 这一结论明显不同于传统形态学的分类结果。

DNA条形码即利用线粒体COI基因片段序列作为物种快速鉴定的标记, 并以此建立DNA序列和生物物种之间的一一对应关系(Hebert et al, 2003)。线粒体COI基因进化速率低、保守性高, 种内的COI序列变异很小, 而种间的COI序列差异显著, 能明

显区分不同的物种, 并适用于种以上水平的系统进化研究(Hebert et al, 2003; Zhang & Hanner, 2012; Zhang et al, 2013)。如今, 该技术已被广泛应用于种类鉴别(Hebert et al, 2003; 李渊等, 2013)、新记录种或新种的发现(Gao et al, 2011; 李渊等, 2014)、隐存种发掘(Chen et al, 2015; Shen et al, 2016a)、鱼卵仔稚鱼鉴定(Ko et al, 2012; 周美玉等, 2015)、水产品检测(Shen et al, 2016b)等。迄今为止, 尚未见利用COI基因片段对棱鲉属鱼类进行种类鉴别和系统发育的相关研究。因此, 本研究采集了中国沿海分布的棱鲉属鱼类, 利用条形码技术对其进行种类鉴定, 并结合GenBank中该属相同拉丁学名下的所有COI基因序列进行系统发育研究, 纠正出现的错误序列, 以期今后棱鲉属鱼类的分类和遗传学研究提供依据。

1 材料与方法

1.1 实验材料

于2009–2014年间采集中国沿海棱鲉属鱼类, 在确定种类鉴别无误后, 每个物种选取1个地理群体用于后续相关研究(表1), 目前所有样品均保存于中国海洋大学渔业生态学实验室。

1.2 实验方法

1.2.1 形态学

依据朱元鼎等(1984)的分类鉴别方法对采集的棱鲉属鱼类进行鉴定。对其第一鳃耙下鳃耙、背鳍、胸鳍和臀鳍的鳍棘和鳍条等可数性状进行计数, 并对体长(A)、体高(B)、头长(C)、吻长(D)、眼径(E)、尾柄长(F)和尾柄高(G)等可量性状进行测量, 精确到0.1 mm。

1.2.2 分子遗传学

取适量肌肉组织, 采用海洋动物组织DNA提取试剂盒提取基因组DNA, 4℃保存备用。用于扩增COI片段的引物为(Hebert et al, 2003): F1: 5'-TCAACCAACCACAAAGACATTGGCAC-3'; R1: 5'-TAGACTTCTGGGTGGCCAAAGAATCA-3'。PCR反应体系为25 μL (李渊等, 2013), 包括1.25 U *Taq* DNA聚合酶, 各种反应组分的终浓度为200 nM的正反向引物; 200 μM的dNTP, 10 mM Tris pH 8.3,

表1 研究所用棱鲉属鱼类样品和相关序列信息
Table 1 Information of *Thryssa* samples and sequences in this study

种名 Species	本研究 This study			引用序列号 Accession no.
	地点 Sampling sites	采样时间 Sampling time	编号 Number	
赤鼻棱鲉 <i>T. kammalensis</i>	福建省晋江市 Jinjiang, Fujian	2014.3	CB1–CB5	EF607590–607596, JN813096, JQ738607–738609, KF951618, KP260469, KP260453
中颌棱鲉 <i>T. mystax</i>	山东省东营市 Dongying, Shandong	2009.10	ZH1–ZH5	———
杜氏棱鲉 <i>T. dussumieri</i>	福建省漳州市 Zhangzhou, Fujian	2013.5	DS1–DS5	JX983287–983289
长颌棱鲉 <i>T. setirostris</i>	福建省泉州市 Quanzhou, Fujian	2013.5	CH1–CH5	EF607597–607599, EU541324, JF494684–494688
汉氏棱鲉 <i>T. hamiltonii</i>	福建省晋江市 Jinjiang, Fujian	2013.11	HS1–HS5	EF607588, EF607589, JQ681498, EU148567–148570
黄吻棱鲉 <i>T. vitrirostris</i>	广东省江门市 Jiangmen, Guangdong	2013.3	HW1–HW5	JF494689–494693

50 mM KCl和1.5 mM MgCl₂。反应条件为: 94℃预变性3 min; 94℃变性45 s, 52℃退火45 s, 72℃延伸45 s, 30个循环; 72℃延伸10 min。以上反应均设阴性对照以排除DNA污染的情况。取3 μL PCR扩增产物进行1%琼脂糖凝胶电泳检测(U = 5 V/cm), 对符合测序浓度的PCR产物进行纯化回收, 并送生物公司进行双向测序。

依据外部形态特征对中颌棱鲉和黄吻棱鲉进行初步分类, 但由于二者形态上的相似性, 很容易将其混淆。因此, 本研究对采集的中颌棱鲉(东营、南通、宁德、晋江、泉州、九龙江口和三娘湾)和黄吻棱鲉(三沙湾和江门)所有样本的COI基因片段进行双向测序。对鉴定无误的种类各选取5尾用于后续

1.3 数据处理

将测得的目的片段序列用DNASar软件包中的Seqman软件进行比对, 并辅以人工校正。下载GenBank中6种棱鲉属鱼类的所有COI同源序列进行比对分析。以斑鲹(*Clupandon punctatus*)和日本鲉(*Engraulis japonicus*)为外群, 基于K2P模型并利用MEGA 4.0软件构建NJ系统发育树, 并计算组群内和组群间的遗传距离。由于缺乏棱鲉属鱼类的化石记录, 无法确定棱鲉属鱼类准确的核苷酸替换速率, 对COI基因片段采用1.2%/百万年的核苷酸分歧速率来估算各物种间的分化年代(Bermingham et al, 1997)。

2 结果

对采集到的6种棱鲉属鱼类的主要形态特征进行测量(表2), 样本体长范围为61–153 mm。除上颌

骨伸达位置作为该属的种类鉴别特征外, 第一鳃耙的下鳃耙数同样可以作为种类鉴别的重要依据。其中赤鼻棱鲉的下鳃耙数最多(27–31), 其次为黄吻棱鲉(20–22), 之后分别为杜氏棱鲉(17–19)、中颌棱鲉(15–17)、汉氏棱鲉(12–15), 而长颌棱鲉的下鳃耙数最少(8–10)。背鳍、臀鳍和胸鳍等可数性状均存在一定的数量交叉。为消除样本因体长不同而产生的差异, 使用标准化方法对样本的可度量特征进行标准化(表2), 结果显示, 5组标准化后的数据间同样存在一定的重叠, 不能很好地区分开6种棱鲉属鱼类。由此看出, 棱鲉属鱼类的种类鉴别主要依靠上颌骨伸达的位置和第一鳃耙的下鳃耙数, 其余形态特征可作为参考补充。

依据下鳃耙数的不同对黄吻棱鲉和中颌棱鲉进行初步分类, 统计结果显示, 黄吻棱鲉下鳃耙数范围为20–22, 共50尾; 中颌棱鲉下鳃耙数范围为15–17, 共128尾。对所有样品的COI序列进行测序, 获得655 bp的目的片段。在测得的32条黄吻棱鲉COI序列中, 获得7个单倍型, 在测得的128条中颌棱鲉COI序列中, 获得23个单倍型, 二者间共享4个单倍型。对所有160条序列进行比较, 发现存在27个变异位点, 但不存在能将二者完全分开的特殊位点; 基于黄吻棱鲉和中颌棱鲉所有单倍型构建邻接系统发育树, 可以看出所有单倍型广泛地分布在系统树上, 未发现与物种单独对应的谱系结构(图1); 二者之间的遗传距离为0.004, 明显低于种间差异水平。由此可以看出COI片段并不能将中颌棱鲉和黄吻棱鲉完全分开。

棱鲉属鱼类每种随机取5尾, 并结合GenBank

表2 棱鲉属鱼类样品的体长范围和数量性状
Table 2 Range of standard length and meristic values of the samples of six *Thryssa* species

种类 Species	数量 No.	体长范围 Standard length (mm)	上颌骨伸达位置 Maxillary extend to position	下颔耙数 Lower gill rake	背鳍 Dorsal fin	臀鳍 Anal fin	胸鳍 Pectoral fin	体高/体长 Body depth /standard length (B/A)	头长/体长 Head length /standard length (C/A)	吻长/头长 Snout length /head length (D/C)	眼眶/头长 Orbit diameter /head length (E/C)	尾柄长/尾柄高 Length of caudal peduncle/ depth of caudal peduncle (F/G)
赤鼻棱鲉 <i>T. hamdaniensis</i>	50	72-106	鳃盖	27-31	1, 13-15	28-34	11-13	0.23-0.26	0.23-0.24	0.20-0.24	0.21-0.24	0.51-0.69
汉氏棱鲉 <i>T. hamiltonii</i>	36	88-153	鳃孔	12-15	1, 13-14	37-42	12-14	0.22-0.26	0.20-0.22	0.17-0.20	0.23-0.26	0.63-0.91
中颌棱鲉 <i>T. mystax</i>	50	65-132	Gill opening 胸鳍基部 Pectoral fin base	15-17	1, 13-15	34-38	12-14	0.21-0.24	0.19-0.26	0.17-0.22	0.24-0.28	0.66-1.03
黄吻棱鲉 <i>T. vitrirostris</i>	50	61-121	胸鳍基部 Pectoral fin base	20-22	1, 10-13	37-42	11-14	0.23-0.26	0.18-0.29	0.19-0.21	0.22-0.27	0.59-1.07
杜氏棱鲉 <i>T. dussumieri</i>	50	69-125	几达腹鳍 Nearly ventral fin	17-19	1, 12-14	34-37	12-13	0.24-0.28	0.22-0.24	0.16-0.18	0.22-0.25	0.76-0.98
长颌棱鲉 <i>T. setirostris</i>	30	89-131	肛门 Anus	8-10	1, 13-15	34-38	13-14	0.22-0.26	0.19-0.21	0.13-0.16	0.23-0.26	0.83-1.14

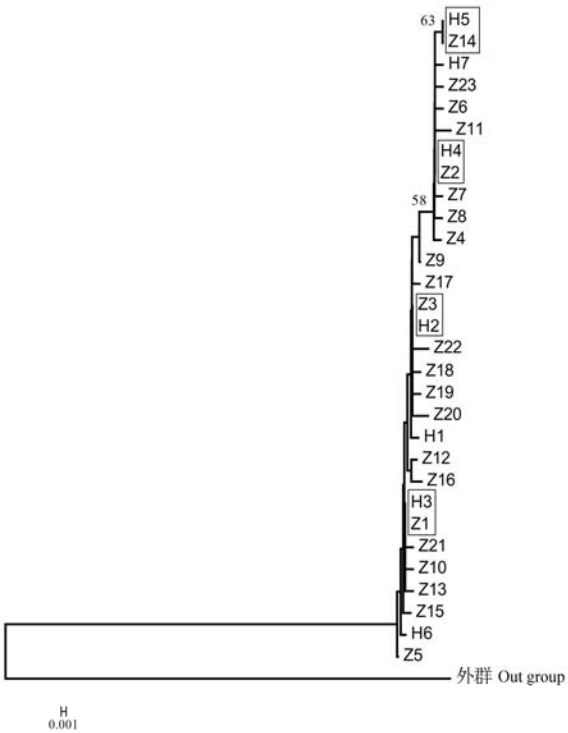


图1 基于单倍型构建黄吻棱鲉和中颌棱鲉的邻接系统发育树(方框内为共享单倍型)
Fig. 1 Phylogenetic tree of *Thryssa vitrirostris* and *T. mystax* based on all haplotypes. Shared haplotypes are in the box.

中下载的该属相关同源序列共68条进行比较分析, 得到目的片段长度为525 bp。所有位点中变异位点175个, 简约信息位点172个, 单一信息位点3个, 无插入缺失现象。转换数为182, 颠换数为57, 转换/颠换比为3.19, 表明该基因的序列突变还未达到饱和。各物种的碱基组成无明显差异, T、C、A、G的平均含量分别为29.9%、26.1%、25.5%、18.5%, 表现出明显的反G偏倚(表3)。在棱鲉属鱼类测得的序列中, 共检测到12个单倍型(表3), 其中赤鼻棱鲉、杜氏棱鲉、汉氏棱鲉和长颌棱鲉分别独享各自单倍型, 而中颌棱鲉和黄吻棱鲉间共享2个单倍型。

以斑鲉和日本鲉为外群, 构建邻接系统发育树(图2)。从系统发育树上可以看到, 所有序列可聚类成10个组群。其中组群1有13条序列, 为赤鼻棱鲉; 组群2有10条序列, 为黄吻棱鲉和中颌棱鲉; 组群3有1条序列; 组群4有6条序列; 组群5有7条序列, 为长颌棱鲉; 组群6有4条序列; 组群7有3条序列; 组群8有5条序列, 为杜氏棱鲉; 组群9有5条序列; 组群10有14条序列, 为汉氏棱鲉, 且各组群间的支持

表3 6种棱鯉属鱼类线粒体COI片段的碱基组成及单倍型数量
Table 3 Base composition and number of haplotypes of mitochondrial COI gene segment in six *Thryssa* species

种类 Species	碱基组成 Nucleotide composition (%)				单倍型数量 Number of haplotypes
	T(U)	C	A	G	
赤鼻棱鯉 <i>T. kammalensis</i>	31.6	25.3	25.5	17.5	1
中颌棱鯉 <i>T. mystax</i>	30.3	26.1	26.1	17.5	2
杜氏棱鯉 <i>T. dussumieri</i>	28.4	26.2	26.6	18.8	2
长颌棱鯉 <i>T. setirostris</i>	28.8	27.1	25.3	18.9	2
汉氏棱鯉 <i>T. hamiltonii</i>	30.3	25.1	25.0	19.6	2
黄吻棱鯉 <i>T. vitrirostris</i>	30.3	26.1	26.1	17.5	3
平均 Average	29.9	26.1	25.5	18.5	—

表4 基于COI基因序列10个组群的组内、组间的遗传距离和分化时间(百万年)
Table 4 Genetic distances within and among groups, the divergence dates between ten groups based on COI gene

	组群1 Group 1	组群2 Group 2	组群3 Group 3	组群4 Group 4	组群5 Group 5	组群6 Group 6	组群7 Group 7	组群8 Group 8	组群9 Group 9	组群10 Group 10
组群1 Group 1	0.001	2.83	2.75	13.58	15.75	15.25	15.33	15.08	13.92	14.50
组群2 Group 2	0.034	0.001	4.00	14.42	15.17	14.00	14.42	15.00	15.33	15.83
组群3 Group 3	0.033	0.048	—	13.58	14.50	14.92	16.75	16.17	14.83	15.50
组群4 Group 4	0.163	0.173	0.163	0.004	15.50	16.08	17.33	14.75	16.25	16.33
组群5 Group 5	0.189	0.182	0.174	0.186	0.002	16.83	17.83	15.83	15.42	17.00
组群6 Group 6	0.183	0.168	0.179	0.193	0.202	0.001	12.25	15.50	15.50	16.33
组群7 Group 7	0.184	0.173	0.201	0.208	0.214	0.147	0.003	14.25	15.92	16.17
组群8 Group 8	0.181	0.180	0.194	0.177	0.190	0.186	0.171	0.003	17.42	16.08
组群9 Group 9	0.167	0.184	0.178	0.195	0.185	0.186	0.191	0.209	—	13.67
组群10 Group 10	0.174	0.190	0.186	0.196	0.204	0.196	0.194	0.193	0.164	0.001

分化时间在对角线上方, 组间遗传距离在对角线下方, 组内遗传距离在对角线上。
The divergence dates between groups are above the diagonal, genetic distances among groups are below the diagonal, and genetic distances within groups are on the diagonal

率均较高。除了6种棱鯉属鱼类外, 仍有5个组群存在。其中组群3和组群4是以“*T. setirostris*”(长颌棱鯉)为学名进行提交的, 组群6是以“*T. hamiltonii*”(汉氏棱鯉)为学名进行提交的, 组群7是以“*T. dussumieri*”(杜氏棱鯉)为学名进行提交的, 组群9是以“*T. vitrirostris*”(黄吻棱鯉)为学名进行提交的。很明显这些序列均不同于本研究对应物种的自测序列。

在COI蛋白质编码基因部分片段中, 大部分的突变是同义突变。在组群9内未发生碱基突变, 组群1、4、5和6内各有1处碱基发生突变, 在组群7中有2处碱基发生突变, 组群8和组群10内有3处碱基发生突变, 组群2内有4处碱基发生突变。在525 bp的目的片段中, 共翻译氨基酸175个, 变异氨基酸数仅为3个, 出现在组群3 (2个)与组群7 (1个)之间。除组群2和组群7中有1处氨基酸序列发生变异外, 其余组群内未检测到变异。

基于K2P核苷酸最佳替换模型分别计算10个组群内及组群间的遗传距离(表4)。组群2由中颌棱鯉和黄吻棱鯉混合组成, 组群内的遗传距离为0.001,

明显低于种间的差异水平。除组群2外, 各组群内的遗传距离范围为0–0.004, 符合种内差异水平; 各组群间的遗传距离为0.033–0.214, 明显超过一般物种间的差异水平。同时可以看出种间遗传距离的最小值与种内遗传距离的最大值无交叉现象, 种间遗传距离明显高于种内遗传距离, 暗示剩余的9个组群可能是不同的物种。

由表4可以看出, 各组群间的分化时间范围在2.75–17.83百万年前, 其中组群1和组群3之间的分化时间最短, 发生在上新世晚期; 组群5和组群7之间分化时间最长, 发生在中新世早期。

3 讨论

棱鯉属鱼类的外部形态相似, 结合之前的形态学测量结果, 可以看出棱鯉属鱼类的主要鉴别特征为上颌骨伸达位置和第一鳃耙下鳃耙数量。由于鉴定者参考的资料和主观原因, 样品的鉴定往往会有一定的出入。因此, 有必要在形态鉴定的同时结合DNA条形码技术对样品进行双重鉴定。本研究在基

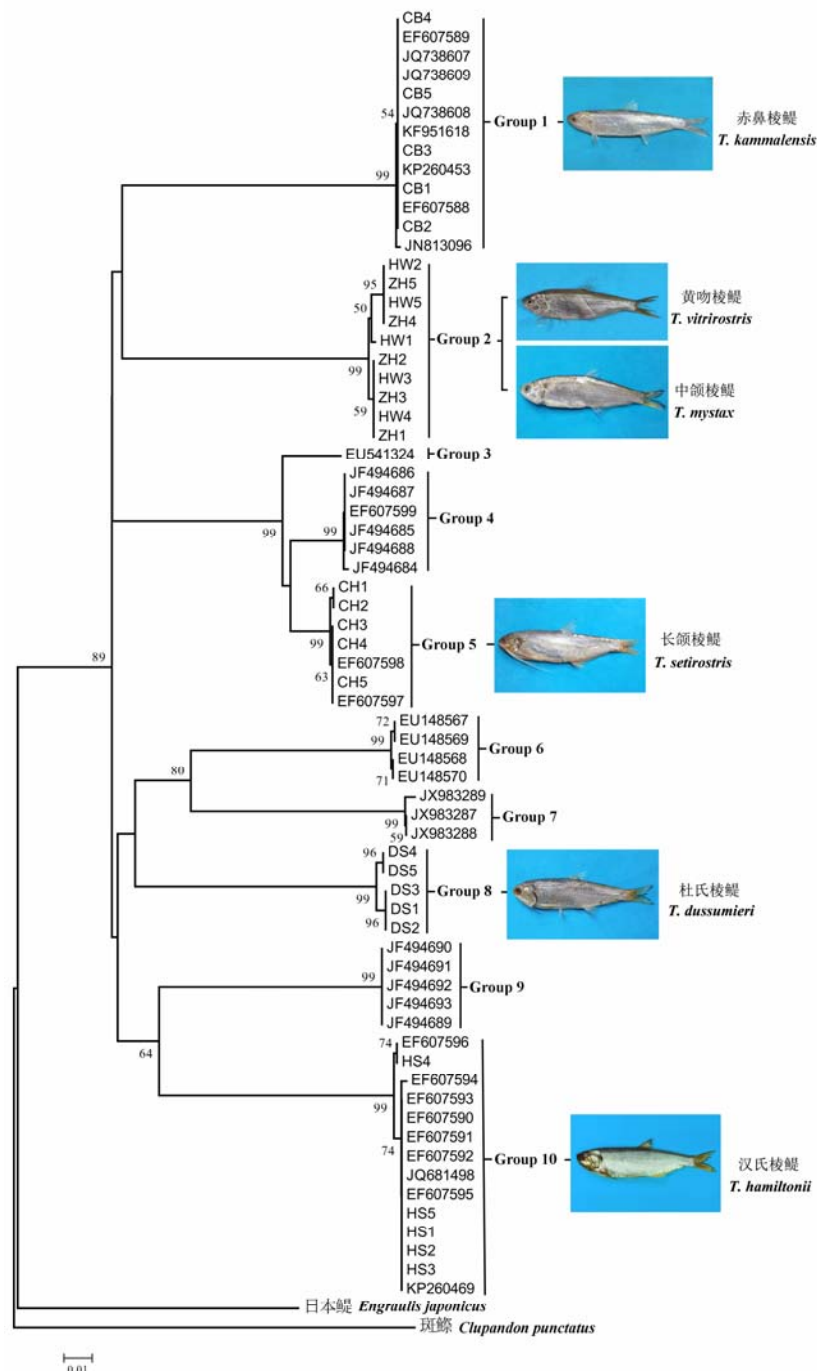


图2 构建棱鲷属鱼类邻接系统发育树
Fig. 2 Phylogenetic tree of *Thryssa* species based on neighbor-joining method

于形态特征和DNA条形码技术对我国沿海分布的棱鲷属鱼类进行鉴别的同时, 结合GenBank中的相关同源序列进行系统发育研究, 并对其中的错误序列进行了纠正。

在碱基组成方面, 棱鲷属鱼类各种的A+T含量高于G+C的含量(表3), 这一现象符合海水鱼类中

A+T含量偏高的规律(Ward et al, 2005)。在序列变异方面, Hebert等(2003)认为在COI基因片段上, 种内差异一般都低于1%, 甚少超过2%; 而种间差异则大于2%。除组群2外, 剩余9个组群的组内和组间差异水平均符合上述水平(表4), 暗示9个组群实为不同的有效物种, 且种间遗传分化明显(图2), 种间遗

传距离平均值明显高于种内遗传距离平均值,基本符合种间与种内遗传距离的“10×”法则(Ward et al, 2005)。

从系统发育树上可以看出,赤鼻棱鲷、黄吻棱鲷和中颌棱鲷、长颌棱鲷、杜氏棱鲷和汉氏棱鲷分别聚为一支,达到种间差异水平,而其余5个组群间的遗传距离同样超过了种的界限(表4)。其中组群3、4和5(自测)中的序列均是以“*T. setirostris*”(长颌棱鲷)为学名进行提交,可以看出组群3和4明显不属于长颌棱鲷;组群6是以“*T. hamiltonii*”(汉氏棱鲷)为学名进行提交,明显不同于自测汉氏棱鲷(组群10);组群9是以“*T. vitirostris*”(黄吻棱鲷)为学名进行提交,同样有别于自测的黄吻棱鲷。分别对组群3、4、6和9的序列在GenBank内重新Blast,未发现有与之匹配的序列。由于棱鲷属鱼类大部分种类的COI基因序列尚未报道,且无实际样品对照,因此无法确认该4个组群是属于已报道而未发表相关序列信息的种类,还是属于该属的隐存种。组群7是以“*T. dussumieri*”(杜氏棱鲷)为学名进行提交,明显不同于自测杜氏棱鲷(组群8),重新比对发现其与马拉巴棱鲷(*Thryssa malabarica*)的序列相匹配,由于未获取到马拉巴棱鲷的标本,同样不能判断其准确性。

系统发育树还显示长颌棱鲷属于最先分化出的物种,这一结果与形态学和16S rRNA基因序列分析结果不一致(马春艳等, 2010)。中颌棱鲷与黄吻棱鲷二者间的亲缘关系最近,长颌棱鲷与组群3和组群4互为姐妹种,杜氏棱鲷、汉氏棱鲷、组群6、组群7和组群9互为姐妹种。但这一结果与以上颌骨的长度为原始特征构建的形态分类结果(马春艳等, 2010)并不一致,造成这种结果的原因可能与棱鲷属鱼类各种间的生活习性趋同进化有关(马春艳等, 2010; Krück et al, 2013)。

马春艳等(2010)基于16S rRNA基因序列探讨棱鲷属鱼类的系统进化时发现中颌棱鲷和黄吻棱鲷的差异很小,认为可能为同一种。本研究与该结果相类似,中颌棱鲷和黄吻棱鲷聚类到一起,且二者间的遗传距离明显低于种间差异的一般标准。相似的情况同样在鳙属(*Sillago*)鱼类中出现,*Sillago analis*和*S. ciliata*在外部形态上非常相似,主要鉴别特征存在一定的重叠,且利用COI基因片段并不能将二者区分开,种间遗传距离仅为0.12%,而同时采用线粒体DNA和核基因分子标记能成功地区分

开两种鳙属鱼类,并支持形态上的分类结果(Krück et al, 2013)。由此可见,不能简单地将中颌棱鲷和黄吻棱鲷视为同一物种或两个种,仍需要结合更多分子标记(如核基因分子标记RAG2等)对二者的分类地位作进一步的探讨。而在中颌棱鲷和黄吻棱鲷的单倍型比较中可以看出,二者都有独享单倍型,是否可以利用这些独享单倍型进行种类鉴定,还需要增加样品量来作进一步的验证。

综上所述,本研究利用DNA条形码技术能成功地鉴别出赤鼻棱鲷、汉氏棱鲷、杜氏棱鲷、长颌棱鲷,结果与形态学分类一致,表明DNA条形码能够作为棱鲷属大部分鱼类快速鉴定的有效工具。而未能成功地区分开中颌棱鲷和黄吻棱鲷,可以看出在亲缘关系较近、分化时间较短的物种间,由于其有效的变异不能及时积累,无法提供足够的信息,导致较为保守的基因(如COI)不再适合于物种间鉴别(Summerer et al, 2001)。同样可以看出,GenBank中棱鲷属鱼类的COI基因序列仍存在的问题,其中一些种类以错误学名进行提交,同时还有一些未知种名的序列存在。因此,在今后的工作中有必要加大棱鲷属鱼类样品的采集力度,加强国际间的交流,在寻找形态上分类鉴别特征的同时,评估其隐存多样性水平。同时将传统的鱼类形态分类与DNA条形码技术相结合,才能更准确地鉴别鱼种,进一步确定其分类地位和系统发育关系,为后续研究提供科学依据。

参考文献

- Bermingham E, McCafferty SS, Martin AP (1997) Fish biogeography and molecular clocks: perspectives from the Panamanian Isthmus. In: Molecular Systematics of Fishes (eds Kocher TD, Stepien CA), pp. 113–126. Academic Press, San Diego.
- Bloom DD, Lovejoy NR (2012) Molecular phylogenetics reveals a pattern of biome conservatism in New World anchovies (family Engraulidae). *Journal of Evolutionary Biology*, 25, 701–715.
- Chen WT, Ma XH, Shen YJ, Mao YT, He SP (2015) The fish diversity in the upper reaches of the Salween River, Nujiang River, revealed by DNA barcoding. *Scientific Reports*, Doi: 10.1038/srep17437.
- Gao TX, Ji DP, Xiao YS, Xue TQ, Yanagimoto T, Setoguma T (2011) Description and DNA barcoding of a new *Sillago* species, *Sillago sinica* (Perciformes: Sillaginidae), from coastal waters of China. *Zoological Studies*, 50, 254–263.
- Guo XW, Tang QS (2000) Consumption and ecological conversion efficiency of *Thryssa kammalensis*. *Journal of Fish-*

- eries of China, 24, 422–427. (in Chinese with English abstract) [郭学武, 唐启升 (2000) 赤鼻棱鳀的摄食与生态转换效率. 水产学报, 24, 422–427.]
- Hebert PDN, Cywinska A, Ball SL, deWaard JR (2003) Biological identifications through DNA barcodes. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 270, 313–321.
- Hyde JR, Vetter RD (2007) The origin, evolution, and diversification of rockfishes of the genus *Sebastes* (Cuvier). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 44, 790–811.
- Jia XP, Li YZ, Li CH, Qiu YS, Gan JL (2004) Environment and Fishery Resources in the Exclusive Economic Zone and the Continental Shelf of South China Sea, pp. 339–542. Science Press, Beijing. (in Chinese) [贾晓平, 李永振, 李纯厚, 邱永松, 甘居利 (2004) 南海专属经济区和大陆架渔业生态环境与渔业资源, 339–542. 科学出版社, 北京.]
- Ko HL, Wang YT, Chiu TS, Lee MA, Leu MY, Chang KZ, Chen WY, Shao KT (2012) Evaluating the accuracy of morphological identification of larval fishes by applying DNA barcoding. *PLoS ONE*, 8, e53451.
- Krück NC, Tibbetts IR, Ward RD, Johnson JW, Loh WKW, Ovenden JR (2013) Multi-gene barcoding to discriminate sibling species within a morphologically difficult fish genus (*Sillago*). *Fisheries Research*, 143, 39–46.
- Lavoué S, Miya M, Nishida M (2010) Mitochondrial phylogenomics of anchovies (family Engraulidae) and recurrent origins of pronounced miniaturization in the order Clupeiformes. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 56, 480–485.
- Li ZY, Jin XS, Zhuang ZM, Su YQ, Tang QS (2007) Food competition of *Engraulis japonicus* and *Thryssa kammaleensis* from the southern Yellow Sea in spring. *Journal of Fishery Sciences of China*, 14, 630–636. (in Chinese with English abstract) [李忠义, 金显仕, 庄志猛, 苏永全, 唐启升 (2007) 南黄海春季鳀和赤鼻棱鳀的食物竞争. 中国水产科学, 14, 630–636.]
- Li Y, Song N, Khan FS, Yanagimoto T, Gao TX (2013) New evidence of morphological characters and DNA barcoding of *Pampus argenteus* (Euphrasen, 1788). *Journal of Fisheries of China*, 37, 1–9. (in Chinese with English abstract) [李渊, 宋娜, Khan FS, 柳本卓, 高天翔 (2013) 银鲳形态特征与DNA条形码研究. 水产学报, 37, 1–9.]
- Li Y, Zhang LY, Song PQ, Zhong ZH, Zhang R, Gao TX, Lin LS (2014) A new record of *Sillago* species in Fujian coastal waters—*Sillago sinica* (Gao and Xue, 2011). *Journal of Applied Oceanography*, 33, 546–552. (in Chinese with English abstract) [李渊, 张丽艳, 宋普庆, 钟指挥, 张然, 高天翔, 林龙山 (2014) 福建省沿海鳀属(*Sillago*)鱼类新记录种——中国鳀(*Sillago sinica* Gao and Xue, 2011). 应用海洋学学报, 33, 546–552.]
- Ma CY, Ma LB, Ni Y, Shen AL, Zhang Y, Zhang FY, Zhao YL (2010) Phylogenetic relationship of *Thryssa* inferred from morphologic characteristic and mitochondrial 16S rRNA gene sequences. *Journal of Fishery Sciences of China*, 17, 471–476. (in Chinese with English abstract) [马春艳, 马凌波, 倪勇, 沈盎绿, 张永, 张凤英, 赵云龙 (2010) 基于形态特征和线粒体16S rRNA基因序列探讨棱鳀属的系统进化. 中国水产科学, 17, 471–476.]
- Shen YJ, Guan LH, Wang DQ, Gan XN (2016a) DNA barcoding and evaluation of genetic diversity in Cyprinidae fish in the midstream of the Yangtze River. *Ecology and Evolution*, Doi:10.1002/ece3.2060.
- Shen YJ, Kang JL, Chen WT, He SP (2016b) DNA barcoding for the identification of common economic aquatic products in Central China and its application for the supervision of the market trade. *Food Control*, 61, 79–91.
- Summerer M, Hanel R, Sturmbauer C (2001) Mitochondrial phylogeny and biogeographic affinities of sea breams of the genus *Diplodus* (Sparidae). *Journal of Fish Biology*, 59, 1638–1652.
- Sun DR, Chen Z (2013) Fish Retrieval of South China Sea (Volume I), pp. 120–123. China Ocean Press, Beijing. (in Chinese) [孙典荣, 陈铮 (2013) 南海鱼类检索 (上册), 120–123. 海洋出版社, 北京.]
- Ward RD, Zemlak TS, Innes BH, Last PR, Hebert PDN (2005) DNA barcoding Australia's fish species. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 360, 1847–1857.
- Whitehead PJP, Nelson GJ, Wongratana F (1988) FAO Species Catalogue, Vol. 7: Clupeoid Fishes of the World (suborder Clupeoidei): an Annotated and Illustrated Catalogue of the Herrings, Sardines, Pilchards, Sprats, Shads, Anchovies and Wolf-herrings (Part 2): Enggraulidae, Food and Agriculture Organization of the United Nations, Rome, pp. 305–579.
- Zhang H, Zhang Y, Zhang ZH, Gao TX (2013) DNA barcodes of eight species in genus *Sebastes*. *Biochemical Systematics and Ecology*, 48, 45–50.
- Zhang JB, Hanner R (2012) Molecular approach to the identification of fish in the South China Sea. *PLoS ONE*, 7, e30621.
- Zhang SY (2001) Fauna Sinica: Osteichthyes, Acipenseriformes, Elopiformes, Clupeiformes, Gonorhynchiformes, pp. 137–147. Science Press, Beijing. (in Chinese) [张世义 (2001) 中国动物志·硬骨鱼纲: 鲟形目、海鲢目、鲱形目、鼠鲱目, 137–147. 科学出版社, 北京.]
- Zhou MY, Chen X, Yang SY (2015) Identification of several fish eggs and larvae by DNA barcoding in Xiamen Water. *Marine Environmental Science*, 34, 120–125. (in Chinese with English abstract) [周美玉, 陈骁, 杨圣云 (2015) 采用DNA条形码技术对厦门海域鱼卵、仔稚鱼种类的鉴定. 海洋环境科学, 34, 120–125.]
- Zhu YD, Wu HL, Jin XB, Meng QW, Liu J, Lian ZS, Shen GY, Huang ST, Chen HX, Zhang QY, Li WD, Wu XH (1984) Fish of Fujian (Vol. I), pp. 140–153. Fujian Science and Technology Publishing House, Fuzhou. (in Chinese) [朱元鼎, 伍汉霖, 金鑫波, 孟庆闻, 刘基, 连珍水, 沈根媛, 黄少涛, 陈焕新, 张其永, 李婉端, 吴秀鸿 (1984) 福建鱼类志 (上卷), 140–153. 福建科学技术出版社, 福州.]

(责任编辑: 何舜平 责任编辑: 时意专)

• 研究报告 •

青岛崂山湾人工鱼礁区底层游泳动物群落结构特征

刘鸿雁 杨超杰 张沛东 李文涛 杨晓龙 张秀梅*

(中国海洋大学海水养殖教育部重点实验室, 山东青岛 266003)

摘要: 基于2015年5月至2016年1月在青岛崂山湾人工鱼礁区的调查数据, 采用Margalef种类丰富度指数(d)、Shannon-Wiener多样性指数(H')、Pielou均匀度指数(J)、丰度/生物量曲线、等级聚类分析、SIMPER相似性百分比分析和非度量多维尺度排序(NMDS)分析, 对底层游泳动物群落结构和多样性进行研究。调查期间共捕获游泳动物61种, 隶属34科, 其中鱼类36种, 甲壳类22种, 头足类3种。优势种为日本鳎(*Charybdis japonica*)、许氏平鲉(*Sebastes schlegelii*)、大泷六线鱼(*Hexagrammus otakii*)、斑头鱼(*H. agrammus*)和星康吉鳗(*Conger myriaster*), 其中日本鳎(26.91%)和许氏平鲉(26.74%)的生物量占绝对优势。礁区游泳动物的渔获量和渔获种类数均多于对照区, 月平均单位捕捞努力量渔获量(CPUE)最高值出现在5月, 达到 $735.74 \pm 316.59 \text{ g} \cdot \text{net}^{-1} \cdot \text{d}^{-1}$ 。游泳动物群落组成的特征值上, 7、8月的多样性指数较高, 但鱼礁区和对照区无显著差异($P > 0.05$)。丰度/生物量曲线表明, 5、6月游泳动物群落处于严重受干扰状态, 11月和次年1月群落处于相对稳定状态。聚类分析表明, 除1月外, 各月份不同区域的样方相似性都较高, 5、6月三亩前礁区的相似性最高, 达到86.21%。

关键词: 人工鱼礁; 游泳动物群落结构; 多样性; 丰度/生物量曲线; 崂山湾

Demersal nekton community structure of artificial reef zones in Laoshan Bay, Qingdao

Hongyan Liu, Chaojie Yang, Peidong Zhang, Wentao Li, Xiaolong Yang, Xiumei Zhang*

Key Laboratory of Mariculture, Ministry of Education, Ocean University of China, Qingdao, Shandong 266003

Abstract: A field survey of the artificial reef and the control zones in Laoshan Bay, Shandong Province was performed from May 2015 to January 2016. We analyzed the community structure and biodiversity of demersal nekton by using Margalef's species richness index, Shannon-Wiener diversity index, Pielou's evenness index, abundance-biomass comparison curves, clustering analysis, SIMPER (similarity percentage) analysis, and Non-metric Multi Dimensional Scaling (NMDS). A total number of 61 species of nekton belonging to 34 families were captured during the surveys, including 36 species of fish, 22 species of crustaceans and 3 species of cephalopods. *Charybdis japonica*, *Sebastes schlegelii*, *Hexagrammus otakii*, *H. agrammus* and *Conger myriaster* were the dominant species, of which *C. japonica* and *S. schlegelii* were the dominant species by weight (26.91% and 26.74%, respectively). The highest monthly mean catch per unit effort (CPUE) in the investigated zones appeared in May 2015, and reached up to $735.74 \text{ g} \cdot \text{net}^{-1} \cdot \text{d}^{-1}$. It was noted that the diversity indices were higher in July and August, but there were no significant differences in community structure parameters between the artificial reef and the control zones ($P > 0.05$). The abundance-biomass curves (ABC) of the nekton community indicated that the community was seriously disturbed in May and June 2015, but was stable by November 2015 and January 2016. Cluster analysis showed that similarities were high in different months and different zones, except January 2016, and the highest similarity appeared in the artificial reef of the Sanmuqian zone between May and June 2015, when it reached 86.21%.

收稿日期: 2016-04-25; 接受日期: 2016-07-19

基金项目: 国家海洋公益性行业科研专项(201405010; 201305043)和国家自然科学基金(31572227)

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: gaozhang@ouc.edu.cn

Key words: artificial reef; nekton community structure; diversity; abundance-biomass comparison curves; Laoshan Bay

青岛崂山湾鱼类产卵场修复区位于黄山头至崂山头之间的近岸水域, 该区域湾岸陡峭, 曾经海藻繁茂, 是鱼、虾洄游的必经之路, 也是近岸岩礁性鱼类的重要产卵场。为开展海参、鲍鱼等资源增殖与保护, 2006–2014年间该海域进行了大规模人工鱼礁投放工作。人工鱼礁是指利用鱼类等海洋生物的趋性(如趋触性、趋流性等), 为了聚集鱼类和其他海洋生物而在海域中设置的人工构造物(Rounsefell, 1972)。人工鱼礁能够在投放海域产生上升流、涡流等多种流态, 底质中的一些营养物质进入水体, 从而使水体中的营养盐得到补充、优化, 促进饵料生物的生长、繁殖, 最终通过生物链的传递来影响渔业资源(陈勇等, 2002; 林军和章守宇, 2006; 周艳波等, 2011)。崂山湾海域水体环境优良, 栖息地结构复杂, 人工鱼礁的投放进一步提高了海区空间异质性, 随着礁体附着生物群落的逐步形成, 使得该海域成为游泳动物优良的栖息和繁殖场所。近年来, 有关崂山湾及其邻近海域的研究主要涉及底栖大型海藻(唐衍力等, 2012)、浮游植物(王欣等, 2014)、鱼类群落的摄食生态(张波等, 2015)以及一些放流种的增殖效果评价(梅春等, 2010; 袁伟等, 2015)等, 而有关人工鱼礁区底层游泳动物群落结构特征及多样性的研究尚未见报道。游泳动物在海洋生态系统中处于较高层次, 海域游泳动物群落结构的研究在海洋生态学、渔业生产以及渔业管理等方面具有重要意义(李凡等, 2013)。

本研究以青岛崂山湾岩礁性鱼类产卵场综合修复示范区的人工鱼礁区和对照区为研究区域, 通过对底层游泳动物群落和主要环境因子的监测, 分析鱼礁区和对照区底层游泳动物群落的结构特征和多样性, 旨在探索人工鱼礁的投放对海域生物资源组成的影响, 为系统全面地评价人工鱼礁的生态功能及其对渔业资源的修复效果提供参考依据。

1 材料和方法

1.1 取样地点

青岛崂山湾产卵场修复示范区(36°08.49′–36°10.02′ N, 120°41.32′–120°42.99′ E)由黄山口、三

亩前和列坡3个海区组成, 2006年开始建礁, 2014年春建设完毕, 共计投石3.2万空方, 形成礁区5处, 面积39.7 ha。

本研究设置的取样点如图1所示, 从北向南划分为黄山口礁区(H区)、对照区(C区)和三亩前礁区(S区)3个区域, 每个区域设置4个取样点。

1.2 样品采集与分析

2015年5–11月和2016年1月使用地笼网采集游泳动物。地笼网规格: 中间部位为21个25 cm × 40 cm的钢筋框, 两端为2个20 cm × 30 cm的钢筋框, 钢筋框间距为25 cm, 进鱼口纵深20 cm, 网目规格18 mm。每5个地笼网连接构成一个网笼单元(全长30 m), 每个取样点设置1个网笼单元。地笼网与岸基平行放置, 放置时间为3天左右。在实验室内对所采集的渔获进行鉴定分类, 并对样品进行称量和计数。采集游泳动物的同时, 利用多参数水质检测仪监测鱼礁区和对照区的水温(temperature)、水深(deep)、盐度(salinity)、溶解氧(dissolved oxygen)和pH等环境因子。样品采集、保存及分析均按《海洋调查规范》(GB/T12763-2007)和《海洋监测规范》(GB17378-1998)进行。

游泳动物的学名及分类地位以《中国鱼类系统检索》(成庆泰和郑葆珊, 1987)为依据, 并参考FAO FishBase数据库(Palomares & Pauly, 2015); 鱼类生物的适温类型参考刘静和宁平(2011)的研究, 包括暖温种(warm temperature species, WT)、暖水种(warm water species, WW)、冷温种(cold temperature species, CT)以及冷水种(cold water species, CW); 甲壳类和头足类的学名及分类地位以《中国海洋生物名录》(刘瑞玉, 2008)和《中国北部无脊椎动物》(杨德渐和王永良, 1989)为依据, 并参照SeaLifeBase数据库(Palomares & Pauly, 2015)。

1.3 数据处理与分析

将每个网笼单元的渔获物作为一个样本来进行数据分析, 分析前对原始数据作标准化处理, 用每天每网笼单元的渔获量($\text{g} \cdot \text{net}^{-1} \cdot \text{d}^{-1}$)来表示地笼网的单位捕捞努力量(catch per unit effort, CPUE) (吴忠鑫等, 2012)。采用Shannon-Wiener多样性指数(H')

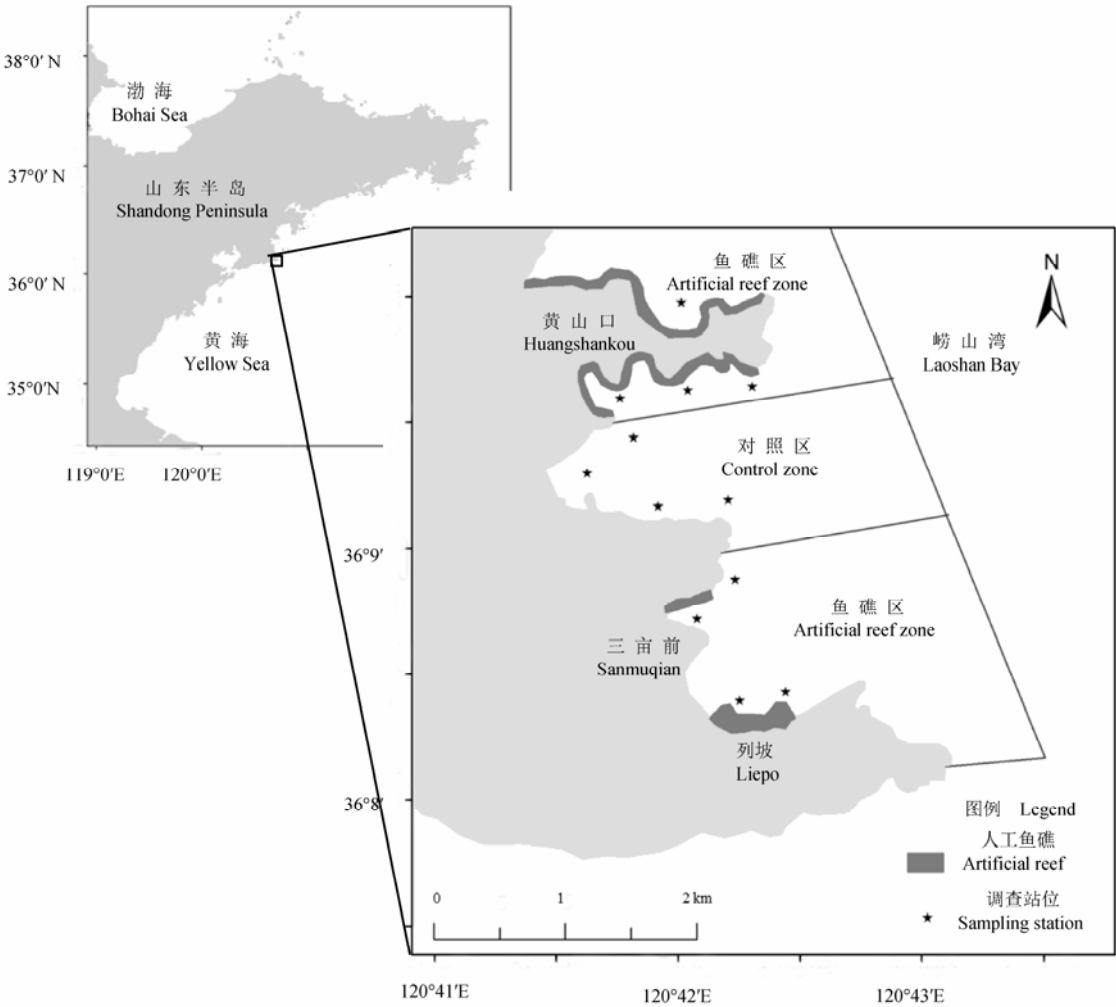


图1 崂山湾鱼礁区和对照区游泳动物调查站位
Fig. 1 Sampling stations for the nekton investigation in the artificial reef zones and the control zones in Laoshan Bay

(Ludwig & Reynolds, 1988)、Margalef种类丰富度指数(d)(Margalef, 1968)、Pielou均匀度指数(J) (Pielou, 1966)以及Pinkas相对重要性指数(IRI) (Pinkas et al, 1971)对渔获数据进行分析。各指数的计算公式如下:

Shannon-Wiener多样性指数:

$$H' = - \sum_{i=1}^S P_i \log_2 P_i \tag{1}$$

Margalef种类丰富度指数:

$$d = (S - 1) / \log_2 N \tag{2}$$

Pielou均匀度指数:

$$J = H' / \log_2 S \tag{3}$$

Pinkas相对重要性指数(IRI):

$$IRI = (N\% + W\%) \times F\% \tag{4}$$

式中, S 为游泳动物种类数; N 为游泳动物总个体数; P_i 表示第 i 种游泳动物的渔获量占总渔获量的百分比; $N\%$ 为某一游泳动物的渔获尾数占总渔获尾数的百分比; $W\%$ 为某一游泳动物的生物量占总生物量的百分比; $F\%$ 为某一游泳动物出现的站位数占总站位数的百分比。定义 $IRI > 1,000$ 的种类为优势种, $100 \leq IRI < 1,000$ 的种类为重要种, 优势种和重要种统称主要种(李凡等, 2013)。

利用ABC (abundance-biomass comparison)曲线和W统计(W-statistic) (Warwick, 1986)描述群落稳定性以及生物量/丰度的优势地位。以各月份各调查站位渔获量为原始矩阵, 进行平方根转换以后, 利用等级聚类(CLUSTER)和非度量多维尺度排序

(NMDS)分析各月份各调查区域游泳动物的组成特征。应用SIMPER相似性百分比分析游泳动物对站位组内相似性和组间差异性的贡献率,将贡献率3%以上的游泳动物定为主要特征种类(徐炳庆等,2011)。采用Stress系数检验NMDS结果的可信度:Stress<0.1时结果具有较好的解释意义;0.1≤Stress<0.2时结果具有一定的解释意义;Stress≥0.2时结果不具解释意义(马藏允和王惠卿,1997;Clarke & Warwick,2001)。利用Bray-Curtis相异性指标(Bray & Curtis,1957)分析各调查月份之间渔获种类资源量组成的差异,并作出不同站位相似度树状图。

使用Excel 2010、SPSS 19.0和PRIMER 6.0软件对相关数据进行分析,利用单因素方差分析不同区域间的差异,显著性水平为 $\alpha=0.05$ 。图件绘制使用OriginPro 8和PRIMER 6.0软件,使用Arcgis 10.2软件完成站位布设图的绘制。

2 结果

2.1 水域环境特征

对调查区不同月份底层水体环境因子进行方差分析,结果表明,不同月份的底层水体环境因子变化显著(表1)。水温和溶解氧含量之间具有相反的变化趋势,5月水温较低,但溶解氧含量最高,8月水温最高,而溶解氧含量最低;不同月份之间的盐度变化较小,但有一定的季节变化趋势,盐度在5月最高,11月最低;pH最大值出现在11月,最小值出现在7月。

2.2 游泳动物种类组成和单位捕捞努力量(CPUE)

2015年5月至2015年11月以及2016年1月8个月份的调查共捕获游泳动物34科61种(附录1),其中鱼

类18科36种,甲壳类14科22种,头足类仅有长蛸(*Octopus variabilis*)、短蛸(*O. ocellatus*)和金乌贼(*Sepia esculenta*)等2科3种。捕获的36种鱼类生物的适温类型均为暖温种和冷温种,无冷水种和暖水种。暖温种主要包括星康吉鳗(*Conger myriaster*)、花鲈(*Lateolabrax maculatus*)、褐牙鲆(*Paralichthys olivaceus*)等27种,占鱼类总种数的75%,冷温种包括许氏平鲈(*Sebastes schlegelii*)、大泷六线鱼(*Hexagrammus otakii*)、斑头鱼(*H. agrammus*)等9种,占鱼类总种数的25%。各调查航次地笼网的CPUE显示(图2),地笼网的月平均CPUE为 $515.35 \pm 309.47 \text{ g}\cdot\text{net}^{-1}\cdot\text{d}^{-1}$,5月份最高,为 $735.74 \pm 316.59 \text{ g}\cdot\text{net}^{-1}\cdot\text{d}^{-1}$,1月份最低,仅为 $161.59 \pm 185.02 \text{ g}\cdot\text{net}^{-1}\cdot\text{d}^{-1}$,各航次CPUE具有显著性差异($P<0.05$)。黄山口礁区共捕获游泳动物50种,月平均CPUE为 $563.705 \pm 356.12 \text{ g}\cdot\text{net}^{-1}\cdot\text{d}^{-1}$,三亩前礁区共捕获游泳动物41种,月平均CPUE为 $566.911 \pm 262.99 \text{ g}\cdot\text{net}^{-1}\cdot\text{d}^{-1}$,对照区仅捕获游泳动物38种,月平均

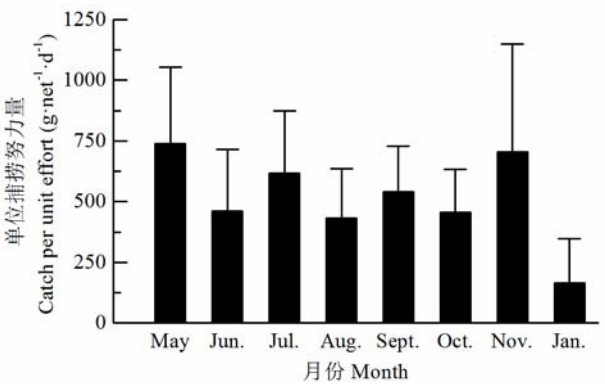


图2 单位捕捞努力量均值的月变化
Fig. 2 Variation in mean catch per unit fishing effort

表1 崂山湾人工鱼礁区底层水域环境特征

Table 1 Environmental conditions of bottom water of the artificial reef zones in Laoshan Bay

环境变量 Environment variable	1月 Jan.	5月 May	6月 Jun.	7月 Jul.	8月 Aug.	9月 Sept.	10月 Oct.	11月 Nov.
水温 Temperature (°C)	4.57 ± 0.12 ^a	11.93 ± 0.23 ^b	14.09 ± 0.08 ^c	22.68 ± 0.51 ^d	25.84 ± 0.11 ^e	24.70 ± 0.06 ^f	20.30 ± 0.15 ^g	14.09 ± 0.05 ^c
溶解氧含量 DO (mg/L)	8.33 ± 1.45 ^a	9.18 ± 0.78 ^{ab}	7.89 ± 0.84 ^b	6.04 ± 0.33 ^c	4.22 ± 0.43 ^d	4.67 ± 0.03 ^{de}	6.71 ± 0.05 ^c	5.78 ± 0.02 ^{dce}
盐度 Salinity	31.29 ± 0.20 ^a	31.87 ± 0.06 ^b	31.19 ± 0.07 ^b	30.96 ± 0.03 ^c	30.86 ± 0.04 ^c	30.99 ± 0.03 ^c	31.16 ± 0.03 ^b	30.51 ± 0.15 ^d
pH	7.80 ± 0.12 ^a	7.70 ± 0.03 ^b	7.85 ± 0.05 ^c	7.59 ± 0.03 ^a	7.77 ± 0.08 ^b	7.73 ± 0.04 ^b	7.70 ± 0.03 ^{ab}	7.89 ± 0.07 ^d

同行间相同的小写字母表示差异不显著($P>0.05$)

Means with same lower case superscript letter in the same row were no significant difference ($P>0.05$)

表2 2015年5月至2016年1月崂山湾主要游泳动物的Pinkas相对重要性指数(“-”表示未捕获)
Table 2 Index of relative importance (IRI) of the main nektons in Laoshan Bay from May 2015 to January 2016 (“-” means not catch)

种类 Species	5月 May	6月 Jun.	7月 Jul.	8月 Aug.	9月 Sept.	10月 Oct.	11月 Nov.	1月 Jan.
许氏平鲈 <i>Sebastes schlegelii</i>	4,665	2,671	1,829	847	2,413	2,935	10,485	7,963
日本蟳 <i>Charybdis japonica</i>	2,045	2,161	7,852	8,158	7,728	9,420	2,386	189
大泷六线鱼 <i>Hexagrammus otakii</i>	5,288	6,303	1,794	734	1,522	1,467	1,406	2,065
斑头鱼 <i>Hexagrammus agrammus</i>	1,601	3,168	75	530	350	518	1,065	339
星康吉鳗 <i>Conger myriaster</i>	394	134	1,372	807	1,290	1,103	747	13
寄居蟹科 <i>Paguridae</i>	1,045	1,206	2,496	1,957	24	46	-	642
褐菖鲉 <i>Sebastiscus mamoratus</i>	27	93	31	138	871	2,087	1,567	199
朝鲜平鲈 <i>Sebastes koreanus</i>	691	616	30	10	330	359	225	47
长蛸 <i>Octopus variabilis</i>	616	69	45	-	159	683	95	191
厚头平鲈 <i>Sebastes pachycephalus</i>	281	328	-	17	69	195	154	79
口虾蛄 <i>Oratosquilla oratoria</i>	23	34	398	418	1,041	188	158	-
敖氏长臂虾 <i>Palaemon ortmanni</i>	53	32	19	150	47	225	61	-
繸鲬 <i>Chirolophis japonicus</i>	167	4	-	-	-	-	-	23
方氏云鲬 <i>Pholis fangi</i>	4	2	-	-	33	25	503	-
花鲈 <i>Lateolabrax maculatus</i>	-	-	10	-	588	117	787	-
强壮菱蟹 <i>Parthenope validus</i>	-	-	49	185	518	-	-	-
三疣梭子蟹 <i>Portunus trituberculatus</i>	-	-	-	5	1,107	-	31	-
黄姑鱼 <i>Nibea albiflora</i>	-	-	-	40	519	34	-	-
银姑鱼 <i>Pennahia argentata</i>	-	-	-	-	205	-	-	-
褐牙鲷 <i>Paralichthys olivaceus</i>	-	-	16	4	436	-	-	-

CPUE为 $417.06 \pm 272.99 \text{ g} \cdot \text{net}^{-1} \cdot \text{d}^{-1}$, 显著低于鱼礁区($P<0.05$)。

2.3 游泳动物优势种组成及群落稳定性变化

表2给出了各航次调查中IRI≥100的种类分布, 日本蟳(*Charybdis japonica*)、许氏平鲈和大泷六线鱼是崂山湾海域全年性优势种, 斑头鱼、星康吉鳗、褐菖鲉(*Sebastiscus mamoratus*)和寄居蟹(*Paguridae*)则属于季节性优势种, 且优势种的优势度值在各月份的调查中变化较大。优势种类在5、6、7月最多, 在1月最少。根据渔获量组成, 日本蟳的生物量最多, 其渔获量占总渔获量的26.91%, 其次为许氏平鲈, 占26.74%, 大泷六线鱼占10.40%, 星康吉鳗占6.81%, 斑头六线鱼占6.33%, 其他种类占22.81%。

游泳动物ABC曲线(图3)显示, 5月和6月的丰度曲线始终位于生物量曲线的上方, W为负值, 丰度比生物量更具优势地位, 群落优势种以小个体生物为主, 群落处于严重受干扰状态; 7–10月份, 生物量曲线和丰度曲线出现交叉重叠, 且W为正值, 群落处于中度扰动状态; 11月和1月份生物量曲线始终位于丰度曲线的上方, W为正值, 生物量比丰

度更具优势地位, 群落优势种以大个体生物为主, 群落处于较稳定状态。

2.4 多样性分析

各调查区域游泳动物群落的物种多样性指数、种类丰富度指数和均匀度指数在不同月份之间存在一定变化, 但是差异不显著($P>0.05$)。5月至9月, Shannon-Wiener多样性指数和Margalef种类丰富度指数呈现增加的趋势, 最大值分别出现在9月的黄山口礁区和8月的三亩前礁区, 分别达到2.818和3.934; 9月之后逐渐降低, 至次年1月降到最低, 最低值出现在三亩前礁区, 分别为1.219和1.173。均匀度指数无明显变化趋势, 除1月以外, 其他各月无明显差异, 最大值出现在1月的黄山口礁区, 为0.9156, 最小值出现在1月的三亩前礁区, 为0.6805。

2.5 群落结构分析

聚类分析结果表明(图5), 除1月外, 各调查月份样方间的相似性均达到55%以上。相似性最高的两个样方为5月和6月的三亩前礁区, 相似度达到86.21%。NMDS排序图(图6)与群落聚类分析相似度

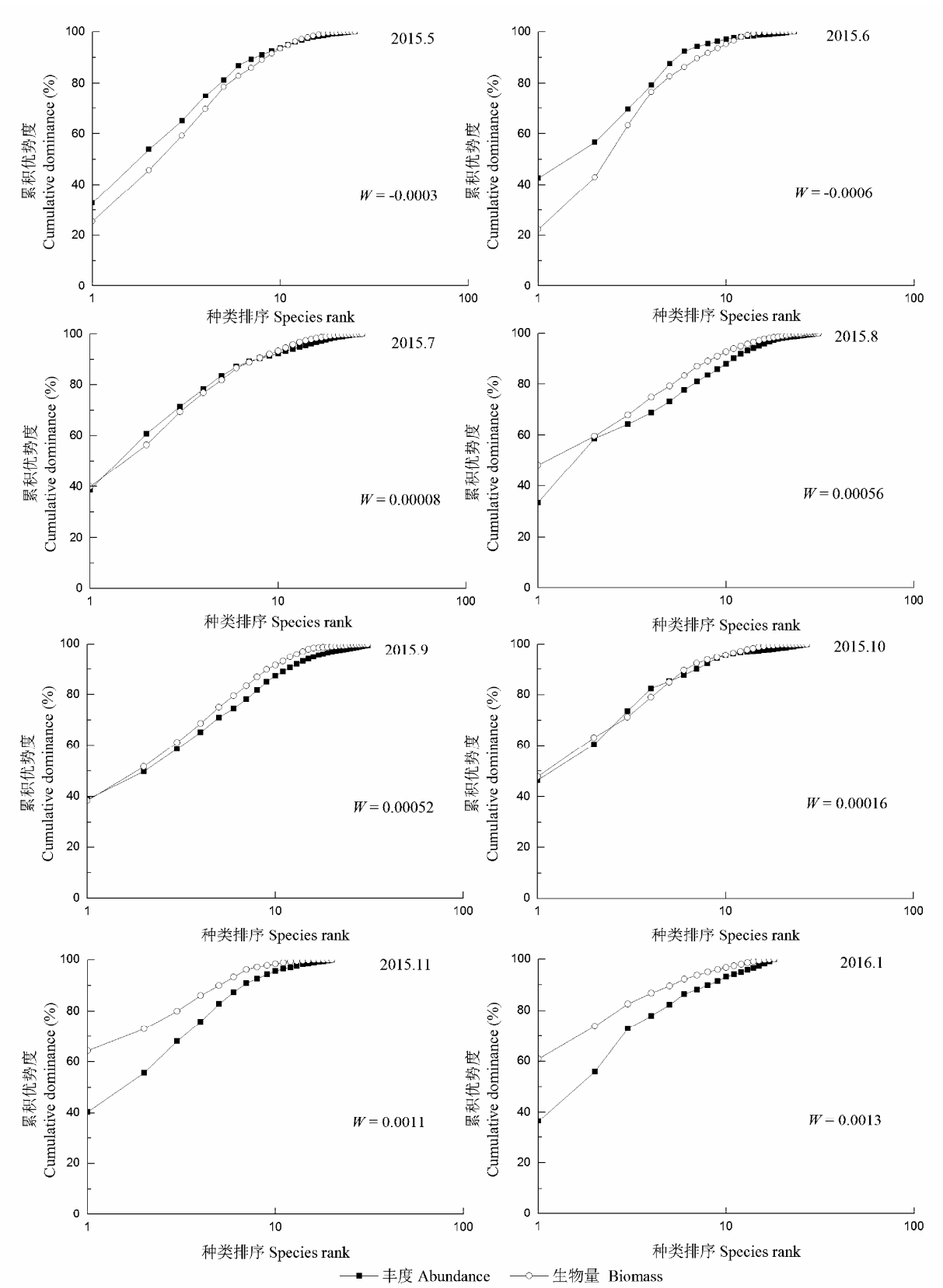


图3 2015年5月至2016年1月崂山湾游泳动物丰度/生物量曲线
Fig. 3 Abundance-biomass comparison curves of nektons in Laoshan Bay from May 2015 to January 2016

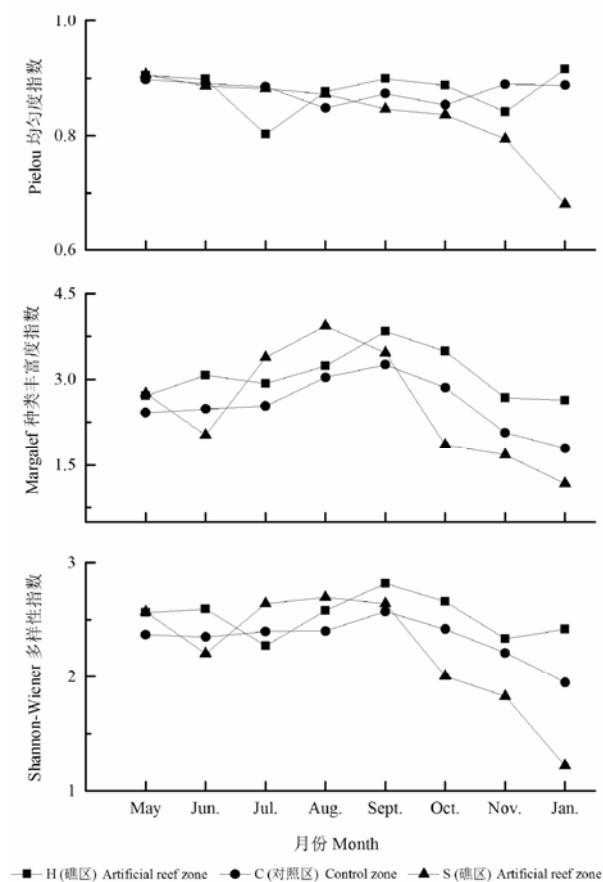


图4 崂山湾不同区域游泳动物群落多样性指数的季节变化
Fig. 4 Seasonal variations in the diversity of nekton community of different zones in Laoshan Bay

55%以上的结果一致, Stress值为0.15, 具有一定的解释意义。

利用SIMPER相似性百分比分析各组内群落结构相似的特征种以及组间群落差异的分歧种和贡献率。黄山口礁区各调查网次渔获结构的平均相似性为55.58%, 特征种包括日本蟳、许氏平鲷、大泷六线鱼、斑头鱼、星康吉鳗、厚头平鲷(*Sebastes pachycephalus*)、朝鲜平鲷(*S. koreanus*)和褐菖鲉, 这8种渔获物对组内平均相似性的累计贡献率达88.39%; 对照区各调查网次渔获结构的平均相似性为63.80%, 特征种包括许氏平鲷、日本蟳、大泷六线鱼、星康吉鳗、长鲷、褐菖鲉和斑头鱼, 这7种渔获物对组内平均相似性的累计贡献率达94.00%; 三亩前礁区各调查网次渔获结构的平均相似性为55.37%, 特征种包括许氏平鲷、日本蟳、大泷六线

鱼、斑头鱼和褐菖鲉, 这5种渔获物对组内平均相似性的累计贡献率达91.94%。黄山口礁区和对照区的平均相异性为41.70%, 分歧种包括日本蟳、许氏平鲷、斑头鱼、长鲷、星康吉鳗、厚头平鲷、寄居蟹和大泷六线鱼, 这8种渔获物对组间平均相异性的累计贡献率达69.83%; 黄山口礁区和三亩前礁区的平均相异性为44.99%, 分歧种包括许氏平鲷、日本蟳、斑头鱼、星康吉鳗、长鲷、大泷六线鱼和寄居蟹, 这7种渔获物对组间平均相异性的累计贡献率达62.92%; 对照区和三亩前礁区的平均相异性为39.83%, 分歧种包括日本蟳、许氏平鲷、长鲷、斑头鱼、口虾蛄(*Oratosquilla oratoria*)和星康吉鳗, 这6种渔获物对组间平均相异性的累计贡献率达62.82%。

3 讨论

3.1 游泳动物种类组成

青岛崂山湾产卵场修复示范区底层游泳动物以鱼类为主, 周年地笼网调查出现的36种鱼类均是我国黄渤海海域常见种。游泳动物优势种为日本蟳、许氏平鲷、大泷六线鱼、斑头鱼以及星康吉鳗, 这与日照前三岛海域(焦金菊等, 2011)、山东朱旺港海域人工鱼礁区(徐浩等, 2012)、荣成俚岛人工鱼礁区(吴忠鑫等, 2012)、马鞍列岛岩礁区域(汪振华等, 2012)以及威海西港(于晴和唐衍力, 2015)等岩礁游泳动物优势种相似。日本蟳作为一种典型的岩礁生物, 其索饵、繁殖、避敌等行为均在岩礁或洞穴中进行(徐浩等, 2012); 许氏平鲷、大泷六线鱼、斑头鱼均属于岩礁定居性鱼类, 常栖息于海藻丛及浅海岩礁等光线较弱的地方(张硕等, 2008; 纪东平等, 2014, 2015); 星康吉鳗属于岩礁非定居性鱼类, 常常栖息于泥沙海底及相邻的水下暗礁、岩洞等(张迎秋, 2015)。人工鱼礁投放以后, 一些大型海藻附着生长, 为鱼类提供了良好的栖息场所。此外, 鱼礁所产生的阴影、水流等也会吸引鱼类聚集。

3.2 游泳动物渔获量

周年8个航次的调查结果显示, 人工鱼礁区的渔获量和渔获种类数均明显多于对照区。同时, 春季、秋季航次的鱼类生物量明显多于夏季和冬季。分析认为, 礁区大型海藻资源丰富, 栖息地的复杂程度高于对照区, 吸引鱼类等生物在此聚集, 从而

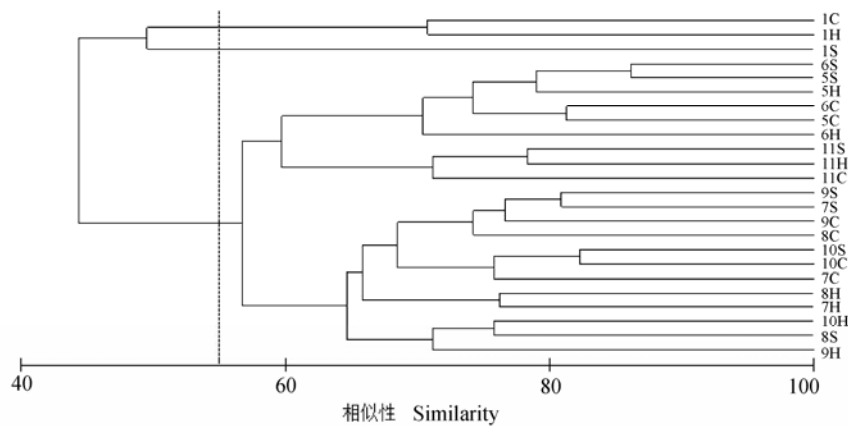


图5 崂山湾不同区域不同月份游泳动物群落聚类分析(数字表示月份, 字母表示区域)
Fig. 5 The cluster analysis of the nekton community in different months and different zones in Laoshan Bay. Digits indicate the month, and letters indicate zones.

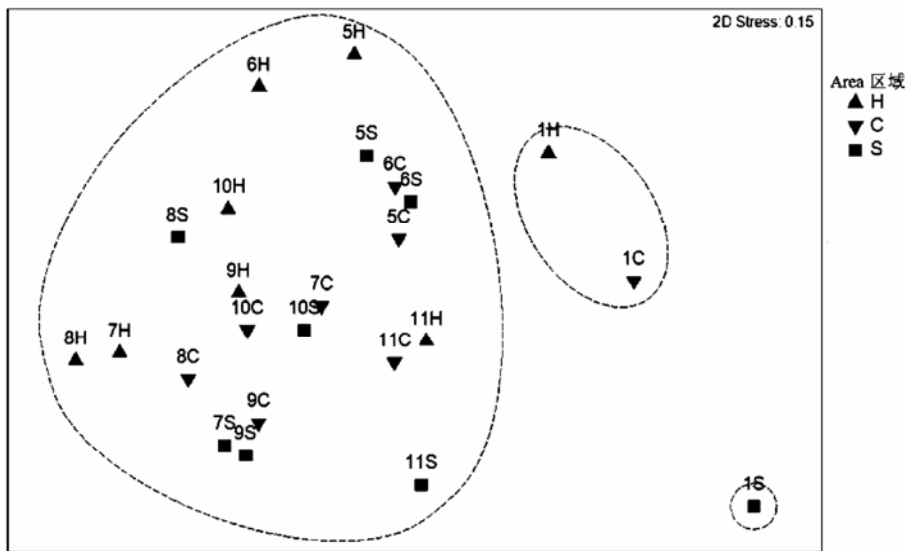


图6 崂山湾不同区域不同月份游泳动物群落NMDS排序分析。数字表示月份, 字母表示区域。
Fig. 6 NMDS analysis of the nekton community in different months and different zones in Laoshan Bay. Digits indicate the month, and letters indicate zones.

导致礁区生物量明显多于对照区。青岛崂山湾是山东近岸浅海重要的产卵场和幼鱼的索饵育肥场, 春季水温回升, 一些在黄海中南部越冬的鱼类洄游至此产卵繁殖。同时本研究也发现, 5月、6月航次调查的渔获中出现了大量许氏平鲉和大泷六线鱼幼鱼, 这些都可能导致春季鱼类生物量明显多于其他季节; 秋季水温降低, 许氏平鲉等一些冷温性种生长迅速, 使得秋季鱼类生物量也较高。而7、8月份崂山湾海域正处于22.68–25.84℃的高温期, 大型藻

类衰败分解需消耗大量的溶解氧, 礁区和对照区处于低氧状态(8月调查海域平均溶解氧仅为4.22 mg/L), 在一定程度上会影响水生生物的生长(祁铭华等, 2004)。同时, 该季节浒苔和石莼类大量暴发, 有些会堵塞调查用地笼网网口, 使得渔获效率降低。冬季海域温度降低, 大部分鱼类迁徙至深水区, 因而冬季的渔获量也较少。

3.3 游泳动物群落扰动

丰度/生物量比较法由Warwick (1986)最先提

出,它最初主要通过比较生物量和丰度的优势地位来监测污染对底栖动物群落的影响。随后,被应用到不同区域海洋底栖动物群落研究中,而且在大多数情况下可以显示出扰动产生的预期影响(Warwick & Pearson, 1987; Agard et al, 1993),近些年亦被应用于游泳动物群落研究(Yemane et al, 2005)。当生物量曲线位于丰度曲线上方(W 统计为正值)时,说明群落中生物量分布比丰度分布更具优势,群落的生物量是由一种或几种大型的种类控制;当丰度曲线位于生物量曲线上方(W 统计为负值)时,说明群落中丰度分布比生物量分布更具优势,群落的丰度是由一种或者几种小个体种类控制。本研究发现,春季和夏初崂山湾底层游泳动物群落处于严重受扰动状态,秋末和冬季底层游泳动物群落处于稳定状态,其他月份则处于中度扰动状态,推测是由于优势种以及优势种的个体大小改变引起的。春季和夏初,鱼类优势种主要以大泷六线鱼、许氏平鲈的幼鱼为主,其生物量占到总渔获量的40%以上,数量则占到50%以上,个体的平均体重分别达到22.26 g和46.34 g;同时,5、6月份调查海域还出现了大量的寄居蟹,个体数占到总数的10%以上,但生物量仅占总渔获量的2%。因此,该季节丰度比生物量更具优势地位,丰度曲线位于生物量曲线上方;而到了11月和次年的1月,大泷六线鱼和许氏平鲈的生物量占到总渔获量的70%以上,数量占到50%以上,个体的平均体重也分别达到54.15 g和112.08 g,生物量比丰度更具优势地位,生物量曲线位于丰度曲线的上方。各月份优势种类以及优势种个体大小的差异,使生物量曲线和丰度曲线的支配地位不同,因而由ABC曲线所呈现出的群落稳定性存在一定差异。

3.4 游泳动物群落多样性

各月份人工鱼礁区和对照区底层游泳动物群落的种类丰富度指数、多样性指数和均匀度指数均无显著差异。分析认为,鱼礁区和对照区都位于近岸水域,大型藻类丰富,水深较浅,饵料生物丰富,栖息地的复杂程度较高,游泳动物种类相似,从而导致鱼礁区和对照区游泳群落的多样性、丰富度和均匀度无明显差异。8、9月份底层游泳动物群落的种类丰富度指数、多样性指数和均匀度指数均较高,游泳动物群落结构较为复杂。11月和1月的丰富度指数和多样性指数偏低,推测可能与游泳动物种类

数减少和优势种组成变化有关。秋末水温降低,一些种类前往深水区越冬,导致海域游泳动物种类数减少。此外,这两个月优势种许氏平鲈的质量百分比均高达60%以上,数量百分比也达到了40%,而其余种类的数量和质量占比均比较少,种类分布不均匀,导致游泳动物群落多样性和丰富度下降。

3.5 游泳动物群落相似性分析

底层游泳动物群落的SIMPER相似性百分比分析表明,各区域不同月份的游泳动物的组内相似性较高,均达到55%以上,而组间相异性则在50%以下,表明各调查区域各月份游泳动物群落的相似性较高,对组内相似性和组间相异性贡献率最高的两种游泳动物为日本蟳和许氏平鲈。分析认为调查区域出现的游泳动物均为我国黄渤海常见种类,日本蟳、星康吉鳗、鲉形目和鲷形目等生物量占比较大的一些种类,均属于全年性岩礁种类(张迎秋, 2015),各月份均有出现,使得调查区周年底层游泳动物群落的相似性较高。聚类分析结果表明,5、6月和11月调查区的游泳动物样方聚为一支,即春季和秋季底层游泳动物群落的相似性最高,与荣成俚岛人工鱼礁区聚类结果一致(吴忠鑫等, 2012)。分析认为,春季随着水温不断回升,一些种类开始向近岸产卵场洄游;秋季随水温逐渐下降,沿岸鱼类的越冬和索饵行为增强,活动范围增大,从而导致春、秋季底层游泳动物群落结构的趋同。

本研究表明,崂山湾人工鱼礁投放后,鱼礁区游泳动物的种类数和生物量均高于对照区,鱼礁的投放在一定程度上增加了海域资源量,改变了游泳动物群落结构。但人工鱼礁生态效果的显现是一个长期、渐进的过程,现有数据只能对人工鱼礁的生态效果做出初步评价,今后还要对调查海域进行长期持续的监测研究,采用多种网具相结合的方式,以期更全面准确地反映当地渔业资源的组成。此外,应重点关注礁区生态系统的稳定性、渔获质量、主要渔获种类的食物关系以及礁区水动力机制等,利用环境容纳量、生态系统服务价值等方法,深入评估人工鱼礁的生态效应,为人工鱼礁生态系统的可持续开发利用提供科学依据。

参考文献

- Agard JBR, Gobin J, Warwick RM (1993) Analysis of marine macrobenthic community structure in relation to pollution, natural oil seepage and seasonal disturbance in a tropical

- environment (Trinidad, West Indies). *Marine Ecology Progress Series*, 92, 233–243.
- Bray JR, Curtis JT (1957) An ordination of the upland forest communities of southern Wisconsin. *Ecological Monographs*, 27, 325–349.
- Chen Y, Yu CQ, Zhang GS, Zhang S (2002) The environment function and fish gather effect of artificial reefs. *Journal of Dalian Fisheries University*, 17, 64–69. (in Chinese with English abstract) [陈勇, 于长清, 张国胜, 张硕 (2002) 人工鱼礁的环境功能与集鱼效果. *大连水产学院学报*, 17, 64–69.]
- Cheng QT, Zheng BS (1987) *Systematic Synopsis of Chinese Fishes*. Science Press, Beijing. (in Chinese) [成庆泰, 郑葆珊 (1987) 中国鱼类系统检索. 科学出版社, 北京.]
- Clarke KR, Warwick RM (2001) *Change in Marine Communities: An Approach to Statistical Analysis and Interpretation*, 2nd edn. PRIMER-E, Plymouth.
- Ji DP, Bian XD, Song N, Gao TX (2014) Feeding ecology of *Hexagrammos otakii* in Lidao Rongcheng. *Journal of Fisheries of China*, 38, 1399–1409. (in Chinese with English abstract) [纪东平, 卞晓东, 宋娜, 高天翔 (2014) 荣成俚岛大泷六线鱼摄食生态研究. *水产学报*, 38, 1399–1409.]
- Ji DP, Bian XD, Song N, Gao TX (2015) Feeding ecology of *Hexagrammos agrammus* in Lidao, Rongcheng, China. *Journal of Fishery Sciences of China*, 22, 88–98. (in Chinese with English abstract) [纪东平, 卞晓东, 宋娜, 高天翔 (2015) 荣成俚岛斑头鱼摄食生态研究. *中国水产科学*, 22, 88–98.]
- Jiao JJ, Pan YX, Sun LY, Yang BQ, Qiu SY (2011) Effect of artificial reefs on fish multiplication. *Fisheries Science*, 30(2), 79–82. (in Chinese with English abstract) [焦金菊, 潘永玺, 孙利元, 杨宝清, 邱盛尧 (2011) 人工鱼礁区的增殖鱼类资源效果初步探究. *水产科学*, 30(2), 79–82.]
- Li F, Zhang HJ, Lü ZB, Xu BQ, Zheng L (2013) Species composition and community diversity of nekton in Laizhou Bay, China. *Biodiversity Science*, 21, 537–546. (in Chinese with English abstract) [李凡, 张焕君, 吕振波, 徐炳庆, 郑亮 (2013) 莱州湾游泳动物群落种类组成及多样性. *生物多样性*, 21, 537–546.]
- Lin J, Zhang SY (2006) Research advances on physical stability and ecological effects of artificial reef. *Marine Fisheries*, 28, 257–262. (in Chinese with English abstract) [林军, 章守宇 (2006) 人工鱼礁物理稳定性及其生态效应的研究进展. *海洋渔业*, 28, 257–262.]
- Liu J, Ning P (2011) Species composition and faunal characteristics of fishes in the Yellow Sea. *Biodiversity Science*, 19, 764–769. (in Chinese with English abstract) [刘静, 宁平 (2011) 黄海鱼类组成、区系特征及历史变迁. *生物多样性*, 19, 764–769.]
- Liu RY (2008) *Checklist of Marine Biota of China Seas*. Science Press, Beijing. (in Chinese) [刘瑞玉 (2008) 中国海洋生物名录. 科学出版社, 北京.]
- Ludwig JA, Reynolds JF (1988) *Statistical Ecology: A Primer on Methods and Computing*. John Wiley and Sons, New York.
- Ma ZY, Wang HQ (1997) Multivariate analysis of community structure on macrobenthos. *China Environmental Science*, 17, 297–300. (in Chinese with English abstract) [马藏允, 王惠卿 (1997) 底栖生物群落结构变化多元变量统计分析. *中国环境科学*, 17, 297–300.]
- Margalef R (1968) *Perspectives in Ecological Theory*. University of Chicago Press, Chicago.
- Mei C, Ren YP, Xu BD, Fan YC (2010) Preliminary study on the effect of *Penaeus japonicus* Bate releasing in the Laoshan Bay. *Periodical of Ocean University of China (Natural Science Edition)*, 40(9), 45–50. (in Chinese with English abstract) [梅春, 任一平, 徐宾铎, 范延琛 (2010) 崂山湾日本对虾增殖放流效果的初步研究. *中国海洋大学学报(自然科学版)*, 40(9), 45–50.]
- Palomares MLD, Pauly D (2015) SeaLifeBase. <http://www.sealifebase.org>. (accessed on 2015-03-25)
- Pielou EC (1966) Species-diversity and pattern-diversity in the study of ecological succession. *Journal of Theoretical Biology*, 10, 370–383.
- Pinkas L, Oliphant M, Iverson I (1971) Food habits of albacore, bluefin tuna and bonito in California waters. *California Department of Fish and Game: Fish Bulletin*, 152, 1–105.
- Qi MH, Ma SS, Qu KM, Xin FY (2004) The formation of sulfide in the marine sediments and its relationships to cultivation of shellfish. *Marine Fisheries Research*, 25(1), 85–89. (in Chinese with English abstract) [祁铭华, 马绍赛, 曲克明, 辛福言 (2004) 沉积环境中硫化物的形成及其与贝类养殖的关系. *海洋水产研究*, 25(1), 85–89.]
- Rounsefell GA (1972) Ecological effects of offshore construction. *Journal of Marine Science*, 2, 1–119.
- Tang YL, Sheng HX, Qi GR, Wu LH, Wan R (2012) The seasonal differences of benthic macroalgae communities in three artificial reefs of Laoshan Bay. *Fisheries Modernization*, 39(3), 66–71. (in Chinese with English abstract) [唐衍力, 盛化香, 齐广瑞, 吴连慧, 万荣 (2012) 崂山湾三个人工鱼礁区底栖大型藻类群落季节性差异. *渔业现代化*, 39(3), 66–71.]
- Wang X, Sheng HX, Tang YL, Huang LY, Wan R (2014) Relationship between the structure of phytoplankton community and environmental factors in three artificial reef areas of Laoshan Bay. *Progress in Fishery Sciences*, 35(4), 7–12. (in Chinese with English abstract) [王欣, 盛化香, 唐衍力, 黄六一, 万荣 (2014) 崂山湾人工鱼礁区浮游植物群落结构与环境因子的关系. *渔业科学进展*, 35(4), 7–12.]
- Wang ZH, Zhang SY, Chen QM, Xu Q, Wang K (2012) Fish community ecology in rocky reef habitat of Ma'an Archipelago. I. Species composition and diversity. *Biodiversity Science*, 20, 41–50. (in Chinese with English abstract) [汪振华, 章守宇, 陈清满, 许强, 王凯 (2012) 马鞍列岛岩礁生境鱼类群落生态学. I. 种类组成和多样性. *生物多样性*, 20, 41–50.]

- Warwick RM (1986) A new method for detecting pollution effects on marine macrobenthic communities. *Marine Biology*, 92, 557–562.
- Warwick RM, Pearson TH (1987) Detection of pollution effects on marine macrobenthos: further evaluation of the species abundance/biomass method. *Marine Biology*, 95, 193–200.
- Wu ZX, Zhang L, Zhang XM, Zhang PD, Li WT (2012) Nekton community structure and its relationship with main environmental variables in Lido artificial reef zones of Rongcheng. *Acta Ecologica Sinica*, 32, 6737–6746. (in Chinese with English abstract) [吴忠鑫, 张磊, 张秀梅, 张沛东, 李文涛 (2012) 荣成俚岛人工鱼礁区游泳动物群落特征及其与主要环境因子的关系. *生态学报*, 32, 6737–6746.]
- Xu BQ, Lü ZB, Li F, Bao JG, Xu WZ (2011) On nekton composition in southern coastal waters off Shandong Peninsula in summer. *Marine Fisheries*, 33, 59–65. (in Chinese with English abstract) [徐炳庆, 吕振波, 李凡, 包家国, 徐维柱 (2011) 山东半岛南部近岸海域夏季游泳动物的组成特征. *海洋渔业*, 33, 59–65.]
- Xu H, Zeng XQ, Gu YB, Guan LS (2012) The effect of artificial reefs on the community structure and seasonal variation of nektons in Zhuwang Harbor, Laizhou, Shandong. *Periodical of Ocean University of China (Natural Science Edition)*, 42(5), 47–54. (in Chinese with English abstract) [徐浩, 曾晓起, 顾炎斌, 关丽莎 (2012) 人工鱼礁对山东莱州朱旺港海区游泳动物的群落结构及季节变化的影响. *中国海洋大学学报(自然科学版)*, 42(5), 47–54.]
- Yang DJ, Wang YL (1989) *Invertebrates in North China*. Higher Education Press, Beijing. (in Chinese) [杨德渐, 王永良 (1989) *中国北部无脊椎动物*. 高等教育出版社, 北京.]
- Yemane D, Field JG, Leslie RW (2005) Exploring the effects of fishing on fish assemblages using Abundance Biomass Comparison (ABC) curves. *ICES Journal of Marine Science*, 62, 374–379.
- Yu Q, Tang YL (2015) Analysis on community structure and diversity of fish and macroinvertebrates in artificial reef area around Xigang, Weihai. *Fishery Modernization*, 42(3), 65–72. (in Chinese with English abstract) [于晴, 唐衍力 (2015) 威海西港人工鱼礁区鱼类和大型无脊椎动物群落特征. *渔业现代化*, 42(3), 65–72.]
- Yuan W, Lin Q, Wang J, Sun JQ, Chen RS (2015) Assessment of enhancement effectiveness of Chinese shrimp *Fenneropenaeus chinensis* stock in the Laoshan Bay. *Progress in Fishery Sciences*, 36(4), 27–34. (in Chinese with English abstract) [袁伟, 林群, 王俊, 孙坚强, 陈瑞盛 (2015) 崂山湾中国对虾(*Fenneropenaeus chinensis*)增殖放流效果评价. *渔业科学进展*, 36(4), 27–34.]
- Zhang B, Yuan W, Wang J (2015) Feeding ecology of the dominant fish species in spring in Laoshan Bay. *Journal of Fishery Sciences of China*, 22, 820–827. (in Chinese with English abstract) [张波, 袁伟, 王俊 (2015) 崂山湾春季鱼类群落的摄食生态及其主要种类. *中国水产科学*, 22, 820–827.]
- Zhang S, Sun MC, Chen Y (2008) The attractive effects of different structural artificial reef models on juvenile Schlegel's rockfish *Sebastes schlegeli* and fat greenling *Hexagrammos otakii*. *Journal of Dalian Fisheries University*, 23, 13–19. (in Chinese with English abstract) [张硕, 孙满昌, 陈勇 (2008) 人工鱼礁模型对大泷六线鱼和许氏平鲉幼鱼个体的诱集效果. *大连水产学院学报*, 23, 13–19.]
- Zhang YQ (2015) Community Structure, Feeding Ecology and Movement Behaviors of Demersal Fish around Qiansan Islets. PhD dissertation, University of Chinese Academy of Sciences, Beijing. (in Chinese with English abstract) [张迎秋 (2015) 前三岛海域底层鱼类群落结构、摄食生态和运动行为特征. 博士学位论文, 中国科学院大学, 北京.]
- Zhou YB, Chen PM, Li HQ (2011) Feasibility study on artificial reef construction in planning area around Liuniu of Zhelin Bay in Guangdong Province. *Guangdong Agricultural Sciences*, 38(23), 10–13. (in Chinese with English abstract) [周艳波, 陈丕茂, 李辉权 (2011) 广东省柘林湾海域溜牛礁区建礁可行性研究. *广东农业科学*, 38(23), 10–13.]

(责任编辑: 李新正 责任编辑: 闫文杰)

附录 Supplementary Material

附录1 2015年5月至2016年1月崂山湾人工鱼礁区游泳动物名录

Appendix 1 The list of caught nektons in the artificial reef zones in Laoshan Bay from May 2015 to January 2016

<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2016111-1.pdf>

刘鸿雁, 杨超杰, 张沛东, 李文涛, 杨晓龙, 张秀梅. 青岛崂山湾人工鱼礁区底层游泳动物群落结构特征. 生物多样性, 2016, **24** (8): 896–906.
http://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2016111

附录1 2015年5月至2016年1月崂山湾人工鱼礁区游泳动物名录
Appendix 1 The list of caught nektons in the artificial reef zones in Laoshan Bay from May 2015 to January 2016

种类 Species	生态类型 Eco-type		调查时间 Survey time							
	ST	HT	2015.05	2015.06	2015.07	2015.08	2015.09	2015.10	2015.11	2016.01
鲷科 Scorpaenidae										
许氏平鲷 <i>Sebastes schlegelii</i>	CT	CD	*	*	*	*	*	*	*	*
厚头平鲷 <i>S. pachycephalus</i>	WT	CD	*	*		*	*	*	*	*
褐菖鲷 <i>Sebastiscus marmoratus</i>	WT	CD	*	*	*	*	*	*	*	*
朝鲜平鲷 <i>Sebastes koreanus</i>	WT	CD	*	*	*	*	*	*	*	*
六线鱼科 Hexagrammidae										
斑头鱼 <i>Hexagrammus agrammus</i>	CT	CD	*	*	*	*	*	*	*	*
大泷六线鱼 <i>H. otakii</i>	CT	CD	*	*	*	*	*	*	*	*
虾虎鱼科 Gobiidae										
矛尾虾虎鱼 <i>Chaeturichthys stigmatias</i>	WT	CD							*	*
五带高鳍虾虎鱼 <i>Pterogobius zacalles</i>	WT	CD		*		*	*			
纹犄虾虎鱼 <i>Tridentiger trigenocephalus</i>	WT	CD				*	*		*	*
六丝钝尾虾虎鱼 <i>Amblychaeturichthys hexanema</i>	WT	CD		*						
斑尾复虾虎鱼 <i>Synechogobius ommaturus</i>	WT	CD					*	*		
钟馗虾虎鱼 <i>Tridentiger barbatus</i>	WT	CD						*		*
石首鱼科 Sciaenidae										
黄姑鱼 <i>Nibea albiflora</i>	WT	CBD				*	*	*		
皮氏叫姑鱼 <i>Johnius belengeri</i>	WT	CBD	*		*	*			*	
小黄鱼 <i>Pseudosciaena Polyactis</i>	WT	CBD					*			
银姑鱼 <i>Pennahia argentata</i>	WT	CBD					*			
锦鲷科 Pholidae										
方氏云鲷 <i>Pholis fangi</i>	CT	CD	*	*			*	*	*	
云鲷 <i>P. nebulosus</i>	CT	CD				*			*	*
縵鲷 <i>Chirolophis japonicus</i>	CT	CD	*	*						*
绵鲷科 Zoarcidae										
绵鲷 <i>Zoarces elontatus</i>	CT	CD	*							
鯧科 Sillaginidae										
少鳞鲳 <i>Sillago japonica</i>	WT	CD				*				
鲷科 Sparidae										
黑鲷 <i>Sparus macrocephlus</i>	WT	CD	*					*		
天竺鲷科 Apogonidae										
细条天竺鱼 <i>Apogonichthys lineatus</i>	WT	CD			*					
真鲈科 Percichthyidae										
花鲈 <i>Lateolabrax maculatus</i>	WT	CRA			*		*	*	*	
鲷科 Platycephalidae										
褐斑鲷 <i>Platycephalus</i> sp.1	WT	CRA				*			*	
鲂鲷科 Triglidae										
小眼绿鳍鱼 <i>Chelidonichthys spinosus</i>	WT	CD						*		
康吉鳗科 Congridae										
星康吉鳗 <i>Conger myriaster</i>	WT	CD	*	*	*	*	*	*	*	*
牙鲆科 Paralichthyidae										
褐牙鲆 <i>Paralichthys olivaceus</i>	WT	CD			*	*	*			
鲽科 Pleuronectidae										
钝吻黄盖鲽 <i>Pleuronectes Vokohamae</i>	CT	CD	*		*					
石鲽 <i>Kareius bicoloratus</i>	CT	CD	*	*	*	*		*		*
舌鲷科 Cynoglossidae										
褐斑三线舌鲷 <i>Cynoglossus trigrammus</i>	WT	CD		*						
长吻红舌鲷 <i>C. lighti</i>	WT	CD	*		*	*	*			
半滑舌鲷 <i>C. semilaevis</i>	WT	CD	*							
短吻红舌鲷 <i>C. joyneri</i>	WT	CD			*		*			

种类 Species	生态类型 Eco-type		调查时间 Survey time							
	ST	HT	2015.05	2015.06	2015.07	2015.08	2015.09	2015.10	2015.11	2016.01
鲀科 Tetraodontidae										
星点东方鲀 <i>Fugu niphobles</i>	WT	CD					*			
鲱科 Clupeidae										
青鳞小沙丁鱼 <i>Sardinella zunasi</i>	WT	CPN					*			
菱蟹科 Parthenopidae										
强壮菱蟹 <i>Parthenope validus</i>	—	—			*	*	*			
梭子蟹科 Portunidae										
日本螯 <i>Charybdis japonica</i>	—	—	*	*	*	*	*	*	*	*
三疣梭子蟹 <i>Portunus trituberculatus</i>	—	—				*	*		*	
蜘蛛蟹科 Majidae										
四齿矶蟹 <i>Pugettia quadidens</i>	—	—	*	*						*
慈母互敬蟹 <i>Hyastenus pleione</i>	—	—			*	*	*	*		
玉蟹科 Leucosiidae										
圆十一刺栗壳蟹 <i>Arcania novemspinosa</i>	—	—			*			*		
关公蟹科 Dorippidae										
颗粒拟关公蟹 <i>Paradorippe granulata</i>	—	—			*	*				
毛刺蟹科 Pilumnidae										
小刺毛刺蟹 <i>Pilumnus spinulus</i>	—	—			*					
方蟹科 Grapsidae										
中华近方蟹 <i>Hemigrapsus sinensis</i>	—	—			*					
哲蟹科 Menippidae										
光辉团扇蟹 <i>Sphaerozius nitidus</i>	—	—			*					
寄居蟹总科 Paguroidea										
寄居蟹科 Paguridae	—	—	*	*	*	*	*	*		*
长脚蟹科 Goneplacidae										
隆线强蟹 <i>Eucrate crenata</i>	—	—			*	*	*			
泥足隆背蟹 <i>Carcinoplax vestitus</i>	—	—				*		*		
长臂虾科 Palaemonidae										
葛氏长臂虾 <i>Palaemon gravieri</i>	—	—	*		*	*		*		
敖氏长臂虾 <i>P. ortmanni</i>	—	—	*	*	*	*	*	*	*	
鼓虾科 Alpheidae										
鲜明鼓虾 <i>Alpheus distinguendus</i>	—	—			*	*				
日本鼓虾 <i>A. japonicus</i>	—	—								
对虾科 Penaeidae										
鹰爪虾 <i>Trachypenaeus curvirostris</i>	—	—			*	*	*			
细巧仿对虾 <i>Parapenaeopsis tenella</i>	—	—				*				
戴氏赤虾 <i>Metapenaeopsis dalei</i>	—	—				*	*	*		
日本对虾 <i>Penaeus japonicus</i>	—	—							*	
虾蛄科 Squillidae										
口虾蛄 <i>Oratosquilla oratoria</i>	—	—	*	*	*	*	*	*	*	
蛸科 Octopodidae										
长蛸 <i>Octopus variabilis</i>	—	—	*	*	*		*	*	*	*
短蛸 <i>O. ocellatus</i>	—	—	*					*		
乌贼科 Sepiidae										
金乌贼 <i>Sepia esculenta</i>	—	—	*	*	*		*	*		*

—表示物种的生态类型本研究未涉及；*表示该物种在调查站位出现；HT: 栖所类型；ST: 适温性；CD: 大陆架浅水底层鱼类；CBD: 大陆架浅水中低层鱼类；CPN: 大陆架浅水中上层鱼类；CRA: 大陆架岩礁性鱼类；WT: 暖温性种；CT: 冷温性种。

— means the eco-type of species was not considered in the paper; * means the species appeared in the survey station; HT, Habitat type; ST, Suitable temperate; CD, Continental shelf demersal fish; CBD, Continental shelf benthopelagic fish; CPN, Continental shelf pelagic-neritic fish; CRA, Continental shelf reef-associated fish; WT, Warm temperate species; CT, Cold temperate species.

• 研究报告 •

长期施肥对水稻生长和抗虫性的影响: 解析土壤生物的贡献

蒋林惠¹ 罗 琰¹ 肖正高¹ 李大明² 陈小云¹ 刘满强^{1*} 胡 锋¹¹ (南京农业大学资源与环境科学学院土壤生态实验室, 南京 210095)² (江西省红壤研究所, 南昌 331717)

摘要: 合理施肥对保障土壤质量和粮食安全具有重要作用。有机肥促进土壤生物群落的发展已被认为是其优于化肥的重要方面, 然而有机肥影响下的土壤生物群落对作物生长的贡献却了解甚少。了解土壤生物因素对作物抗虫性的贡献不仅可以揭示施肥影响土壤功能的生物调控机制, 而且有助于制定土壤-作物的综合管理措施。本研究采集长期施用有机肥和化肥的水稻土, 通过制备灭活与否的土壤悬液, 在砂培条件下探究土壤生物群落对水稻生长及其抗虫性的影响。结果显示, 土壤生物群落和施肥措施均极显著地影响了土壤养分含量($P < 0.01$)。土壤生物的存在降低了土壤铵态氮含量、水稻生物量、茎叶全氮含量以及褐飞虱(*Nilaparvata lugens*)生物量; 增加了土壤硝态氮含量、水稻的根冠比及水稻根系全氮、可溶性糖以及酚类含量($P < 0.05$); 同时, 有机肥处理的土壤生物群落还能够促进水稻茎叶可溶性糖和酚类的合成。接入褐飞虱后, 土壤生物群落的存在显著降低了水稻整体的全氮含量, 促进了酚类的合成($P < 0.05$)。研究结果表明, 土壤生物群落, 尤其是有机肥处理的土壤生物群落, 主要通过改变水稻养分向地下部的分配格局、增加根冠比、促进防御性代谢物质(如酚类)的合成来提高水稻地上部对害虫的抗性。

关键词: 土壤生物群落; 施肥; 地上部和地下部; 植食作用; 养分再分配; 抗虫性

Effects of soil biota influenced by long-term organic and chemical fertilizers on rice growth and resistance to insects

Linhui Jiang¹, Ling Luo¹, Zhenggao Xiao¹, Daming Li², Xiaoyun Chen¹, Manqiang Liu^{1*}, Feng Hu¹¹ Soil Ecology Laboratory, College of Resources and Environmental Sciences, Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095² Jiangxi Institute of Red Soil, Nanchang 331717

Abstract: Fertilization plays an important role in soil quality, food supply and security. Although promoting soil biological development is considered as one of the most critical components that organic fertilizers exert on soil compared with chemical fertilization, less attention has been paid to the fertilization-derived influence on crop growth and insect-resistance via soil biota. Understanding the role of soil biota in crop growth and resistance to insects would not only help explain the biological mechanisms of the fertilization effects on soil functions, but also help identify integrative management techniques for soils and crops. Soil suspension was extracted from long-term organically fertilized soils and chemically fertilized soils. Then, the soil suspension was sterilized or non-sterilized to investigate the soil biota's effects on rice growth and insect-resistance through a soil-free cultured method. Results showed that soil biota and fertilization significantly affected soil nutrient status ($P < 0.01$). Soil biota decreased soil ammonium content, rice biomass, shoot nitrogen content and the biomass of *Nilaparvata lugens*, but increased soil nitrate content, rice root-shoot ratio and the contents of root nitrogen, soluble sugar and phenolics ($P < 0.05$). Meanwhile, soil biota from organically fertilized soils promoted the synthesis of shoot soluble sugar and shoot phenolics. With the addition of *Nilaparvata lugens*, soil biota significantly reduced rice nitrogen uptake and promoted phenolic synthesis ($P < 0.05$).

收稿日期: 2016-04-08; 接受日期: 2016-05-19

基金项目: 国家自然科学基金(31170487)、中央高校基本科研业务费项目(KYTZ201404)和江苏省高校优势学科建设工程项目(PAPD)

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: liumq@njau.edu.cn

Collectively, soil biota, especially from organically fertilized soils, promoted rice resistance traits by altering the nutrient allocation of rice between aboveground and belowground, and by increasing the root-shoot ratio and the synthesis of phenols.

Key words: soil biota; fertilization; aboveground-belowground; herbivory; nutrient allocation; insect-resistance

地上和地下部的生物通过植物生长和植株资源分配而相互影响(Soler et al, 2012; Bardgett & van der Putten, 2014)。以往的研究更多地关注地上部植食者与植物之间的相互关系及其进一步对土壤生物的影响,例如,地上部植食者通过影响植物体养分以及防御物质的含量而作用于土壤生物(Erb, 2012)。然而有关土壤生物对地上部植食者影响的研究还非常缺乏,且相关研究均主要集中在诸如食根害虫、菌根和蚯蚓等土壤生物上。尽管这些研究对于探讨土壤食物网内的关键种地位非常重要,但土壤生物群落之间以及与植物之间的相互影响、相互作用也发挥着重要的生态功能,因此探讨土壤生物群落整体对植物地上部的影响已经成为深入揭示地上和地下部关系的热点(Bardgett & Wardle, 2010)。土壤生物作为一个整体在植物发展和免疫防御等研究中发挥着重要的作用(Berendsen et al, 2012; Martinuz et al, 2012),它们不仅能够促进作物的生长,还能够诱导植物产生防御机制来抵挡植食者的侵害(Pineda et al, 2012; Roger et al, 2013; Shavit et al, 2013; D'Alessandro et al, 2014),并且促进生物资源永续利用以及社会的可持续发展(蒋志刚等, 2015)。

土壤生物群落特征与气候、土壤类型、植被和人为活动等因素有关(Bissett et al, 2013)。农业生产中化肥的大量施用虽然能在短期内满足人们对作物产量的追求,但这些集约管理措施会带来一系列的副作用,如土壤退化、水体富营养化、生物多样性丧失等(Megali et al, 2015)。伴随人们对土壤生物多样性及其功能重要性的认识(傅声雷, 2007; 时雷和傅声雷, 2014),集约农业对土壤生物多样性和群落结构产生的强烈影响(Lazcano et al, 2013)以及土壤生物在集约农业可持续发展中的重要作用(Bakker et al, 2012)逐渐得到更多的关注。施肥能够改变植物体元素含量或化学组成,尤其是氮含量的增加对植食者有明显的促进作用(江涛等, 2011),但化肥的过量施用也通常被认为是促进害虫种群暴发的重要原因之一(Phelan et al, 1995; Altieri &

Nicholls, 2003)。然而,有关施肥措施与作物抗虫性的关系仍未受到足够的重视。有机无机肥配施在提高土壤生态系统的结构和功能方面均优于单施化肥,因此逐渐被认为是平衡作物生长和土壤健康发展的重要措施(查燕等, 2015)。与化肥相比,有机肥有利于维持土壤生物活性和复杂的群落组成,可能更有利于作物抗虫性的维持。有机肥和化肥对作物生长特别是抗虫性的影响可能不仅仅局限于养分调控的范畴,土壤生物在其中可能发挥着非常重要的作用。因而,了解有机肥影响下的土壤生物群落在作物抗虫性方面的贡献对于了解有机肥的综合效应和调控机制具有重要的意义。

水稻(*Oryza sativa*)作为世界主要粮食作物长期遭受着多种病虫害的威胁,其中褐飞虱(*Nilaparvata lugens*)是威胁水稻生产的主要害虫。其地下部生物群落对水稻地上部抗虫性的影响如何,特别是有关有机肥对植物生长及其抗虫性的影响机制怎样仍少有关关注。本研究将采集长期定位施肥处理下有机肥和化肥影响的土壤,借助灭活和接入土壤生物悬液的方式(Philippot et al, 2013),探究施肥导致的土壤生物群落的变化对水稻生长和地上部抗虫性的影响,旨在为进一步认识土壤生物的功能及今后优化施肥措施、强化害虫防控意识提供参考。

1 材料与方法

1.1 土壤采集和预处理

供试土壤采自江西省红壤研究所1981年建立的化肥定位试验田(116°20'24" E, 28°15'30" N)中化肥和有机肥2个处理,分别是施用氮磷钾肥(N: 90 kg/ha, P₂O₅: 45 kg/ha, K₂O: 75 kg/ha)及氮磷钾肥配施猪粪(N: 90 kg/ha, P₂O₅: 45 kg/ha, K₂O: 75 kg/ha, 猪粪: 22,500 kg/ha)的土壤。土壤为典型的第四纪红粘土发育的潯育型水稻土。从每个处理的三个重复小区采集耕层土壤(0–20 cm)后混合,而后过5 mm筛并置于4℃下待用。无土壤生物群落的土壤悬液通过高温高压灭活制得。测定的土壤理化性质见表1。

表1 初始土壤及灭活后土壤的理化性质(平均值±标准差, n = 4)
Table 1 Physicochemical properties of original and sterilized soils (mean ± SD, n = 4)

	对照 Non-sterilized		灭活 Sterilized	
	化肥 Chemical fertilizer	有机肥 Organic fertilizer	化肥 Chemical fertilizer	有机肥 Organic fertilizer
铵态氮 NH ₄ ⁺ -N (mg/kg)	4.34 ± 0.73	2.19 ± 0.53	18.36 ± 0.63	27.35 ± 0.38
硝态氮 NO ₃ ⁻ -N (mg/kg)	75.97 ± 9.73	147.13 ± 3.53	73.12 ± 3.65	143.23 ± 2.65
可溶性有机碳 DOC (mg/kg)	43.86 ± 11.90	34.27 ± 5.56	712.86 ± 4.71	1,074.73 ± 21.17
速效磷 AP (mg/kg)	135.34 ± 1.26	101.01 ± 0.68	21.88 ± 0.00	10.02 ± 0.39
速效钾 AK (mg/kg)	21.03 ± 0.00	34.96 ± 1.51	38.68 ± 1.38	67.00 ± 2.57
pH (H ₂ O)	6.01 ± 0.21	6.25 ± 0.26	5.77 ± 0.22	5.93 ± 0.23

1.2 研究方法

采用3因子(2 × 2 × 2)完全交互的盆栽实验设计。设置生物因素(灭活与对照)、施肥因素(化肥和有机肥)、地上部害虫因素(有无褐飞虱)3种处理, 每处理4个重复。

为了避免土壤本身所含的大量养分的干扰, 以装有420 g高温灭活石英砂的500 mL烧杯作为盆栽容器, 烧杯用锡箔纸包好以遮光。水稻品种为‘台中1号(TN1)’, 不带抗褐飞虱基因。种子用30%的双氧水消毒20 min后, 再用清水冲洗干净, 置于培养箱中催芽, 以10株/盆的密度移栽到盆栽容器中, 并分别接入150 mL来自施用化肥或有机肥处理土壤的菌悬液。土壤菌悬液按照水土比2 : 1振荡30 min后制成。水稻移栽后定期添加无菌水, 保持约3 mm的淹水层。整个操作过程在无菌操作台上完成, 套上30 cm × 40 cm透明PVC无菌密封袋后均匀摆放在温室内, 28℃光照条件下16 h, 25℃黑暗条件下8 h, 每周3次重新随机排列。

供试褐飞虱在室内以感虫品种‘TN1’水稻苗饲养。当水稻长至30天苗龄时, 按8头/株的密度接入二龄若虫。用吸虫管将大小一致的二龄若虫按相应密度移入供试稻株上。接种后第二天检查若虫存活状态, 如有死亡则进行相应补充, 之后不再进行补充。盆栽期间每日检查水稻生长和褐飞虱的存活情况, 当接种后第7天水稻出现明显危害症状时即进行破坏性采样。褐飞虱用吸虫管收集后计数和称重(Cohen et al, 1997)。水稻茎叶、根系以及土壤样品分别进行破坏性采样, 并置于-80℃冰箱保存。样品经过预处理后主要测定褐飞虱的生物量、植株和根系生长性状及土壤资源有效性指标。

1.3 分析方法

土壤铵态氮、硝态氮的测定: 称取新鲜土样置于塑料瓶中, 加入蒸馏水振荡之后立即过滤, 用流

动分析仪(SKALAR San++, Holland)测定。土壤可溶性有机碳的测定采用超纯水浸提法, 将滤液过0.45 μm滤膜后用TOC (Elementar, Germany)分析仪测定。土壤速效磷的测定采用Bray-1提取剂(0.03 mol/L NH₄F - 0.025 mol/L HCl)浸提钼锑抗比色法, 速效钾的测定采用NH₄OAc(1 mol/L)浸提火焰光度法。土壤pH测定时水土比为5 : 1。测定水稻地上部茎叶和根系的鲜重和含水量。植株全氮采用H₂SO₄ - H₂O₂消解, 凯氏定氮法测定(鲁如坤, 2000)。植株可溶性糖的测定采用苯酚-硫酸比色法(Dubois et al, 1956)。酚类的测定采用福林酚比色方法(Ainsworth & Gillespie, 2007)。

1.4 数据分析

采用Statistica软件进行数据分析, 分别利用Kolmogorov-Smirnov和Levene方法检验数据的正态分布及方差异质性。采用多因素方差分析估计生物因素、施肥因素以及地上部害虫因素对水稻生长的影响, 采用单因素方差分析评价处理之间的差异显著性, 平均值多重比较统计学检验采用最小显著极差法(LSD)。利用基于变量之间相关性的主成分分析方法(PCA)揭示土壤生物、施肥措施和植食者作用下植物-土壤性质的整体差异。

2 结果

2.1 土壤性质

土壤生物处理(对照和灭活)和施肥措施(化肥和有机肥)显著影响了土壤养分(NH₄⁺-N、NO₃⁻-N、DOC)的含量(表2)。无论是否有褐飞虱, 土壤生物群落的存在均降低了土壤铵态氮及可溶性有机碳含量, 提高了硝态氮的含量, 特别是有机肥处理, 生物群落的影响程度更大。在缺乏生物群落作用时, 褐飞虱显著降低了硝态氮含量。褐飞虱和生物群落共同作用显著降低了土壤铵态氮含量和pH值(图1)。

表2 土壤生物因素(对照和灭活)、施肥因素(化肥和有机肥)及地上部害虫因素(接入和不接入褐飞虱)对土壤铵态氮、硝态氮、可溶性有机碳、pH、茎叶重、根系重和根冠比影响的方差分析结果

Table 2 ANOVA results showing the effects of soil biological factor (non-sterilized vs. sterilized), fertilization management (chemical vs. organic fertilizer) and brown planthopper (with vs. without planthoppers) on content of soil $\text{NH}_4^+\text{-N}$, $\text{NO}_3^-\text{-N}$, dissolved organic carbon (DOC), pH, shoot mass, root mass, R/S ratio.

	自由度	铵态氮	硝态氮	可溶性有机碳	pH	茎叶重	根系重	根冠比
	df	$\text{NH}_4^+\text{-N}$	$\text{NO}_3^-\text{-N}$	DOC	(H_2O)	Shoot mass	Root mass	R/S ratio
灭活 Sterilization (S)	1	427.12**	62.10**	108.76**	60.98**	151.95**	47.66**	28.22**
施肥 Fertilization (F)	1	11.48**	16.70**	22.65**	27.48**	9.28**	0.10 ^{NS}	1.24 ^{NS}
飞虱 Planthopper (P)	1	2.08 ^{NS}	7.89**	0.05 ^{NS}	0.07 ^{NS}	210.59**	10.66**	101.71**
灭活×施肥 Sterilization × Fertilization (S × F)	1	7.16*	0.28 ^{NS}	11.46**	0.94 ^{NS}	9.44**	3.77 ^{NS}	8.18**
灭活×飞虱 Sterilization × Planthopper (S × P)	1	0.25 ^{NS}	3.60 ^{NS}	0.17 ^{NS}	6.05*	20.62**	2.39 ^{NS}	0.30 ^{NS}
施肥×飞虱 Fertilization × Planthopper (F × P)	1	1.13 ^{NS}	2.51 ^{NS}	0.60 ^{NS}	0.17 ^{NS}	1.89 ^{NS}	5.06*	1.51 ^{NS}
灭活×施肥×飞虱 Sterilization × Fertilization × Planthopper (S × F × P)	1	0.19 ^{NS}	1.66 ^{NS}	1.52 ^{NS}	1.41 ^{NS}	1.99 ^{NS}	2.53 ^{NS}	2.74 ^{NS}
Error	24							

* $P < 0.05$, ** $P < 0.01$, ^{NS}: $P > 0.05$ 。

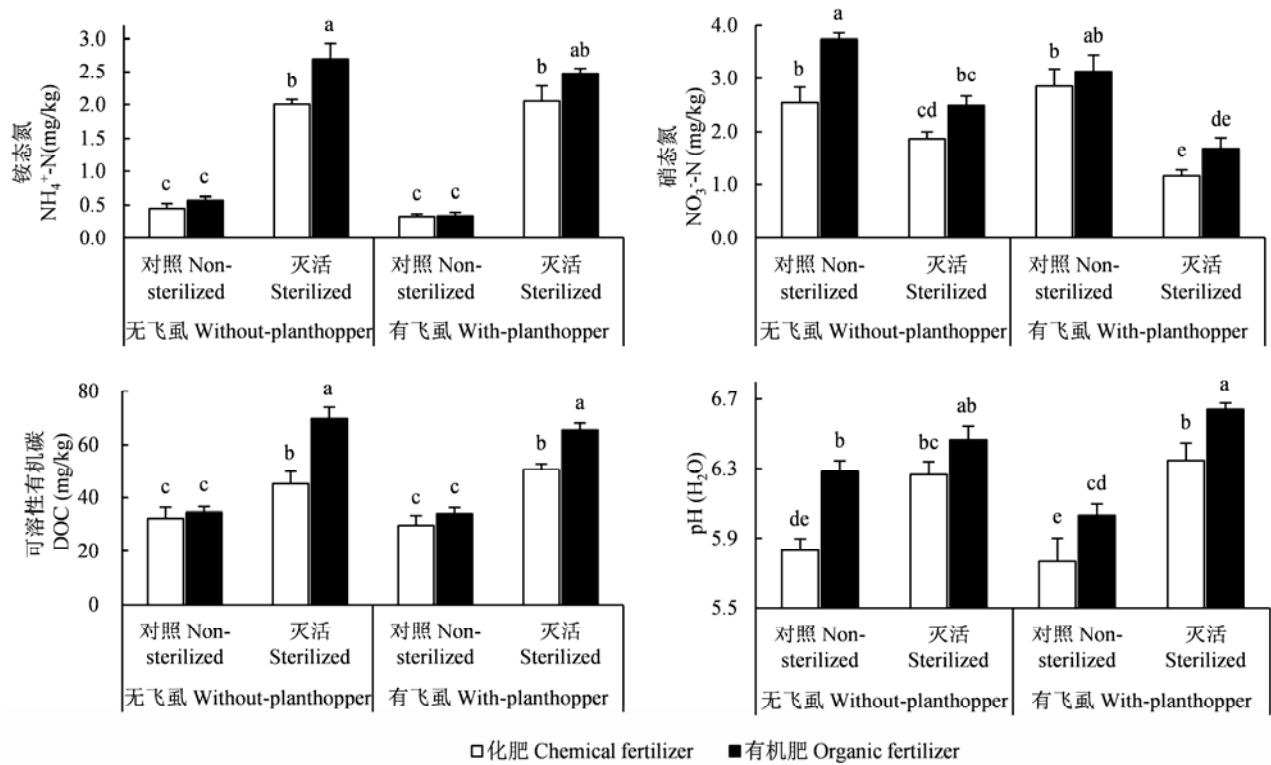


图1 土壤生物因素(对照和灭活)、施肥因素(化肥和有机肥)及地上部害虫因素(接入和不接入褐飞虱)对土壤铵态氮、硝态氮、可溶性有机碳和pH的影响。不同小写字母表示各处理间差异显著, $P < 0.05$ 。

Fig. 1 Effects of soil biological factor (non-sterilized vs. sterilized), fertilization management (chemical vs. organic fertilizer) and brown planthopper (with vs. without planthoppers) on the content of soil $\text{NH}_4^+\text{-N}$, $\text{NO}_3^-\text{-N}$, DOC and pH. Different letters among the treatments mean significant differences, $P < 0.05$.

2.2 水稻生长和养分及次生防御物质含量

土壤生物和褐飞虱因子均显著影响了水稻茎叶重、根系重以及根冠比, 施肥措施仅对茎叶重的

影响达到了显著水平(表2)。无论褐飞虱存在与否, 土壤生物群落的存在都显著降低了水稻生物量(尤其是地上部茎叶, $P < 0.05$)。有机肥处理的灭活土壤

悬液能促进茎叶的生长, 降低根系的生物量以及根冠比(图2)。褐飞虱显著降低了茎叶生物量但增加了根冠比($P < 0.05$)。

土壤生物、施肥措施和褐飞虱因子均显著影响了茎叶和根系全氮、茎叶可溶性糖含量, 其中土壤生物还显著影响根系可溶性糖、茎叶和根系的酚类含量, 并与施肥措施和褐飞虱在多数情况下有显著的交互作用(表3)。无论是否有褐飞虱, 土壤生物群落的存在都显著降低了茎叶全氮含量, 但增加了根

系全氮、可溶性糖以及酚类含量; 其中有机肥处理影响的土壤生物能够提高茎叶可溶性糖和酚类的含量(图3)。褐飞虱的接入也显著降低了水稻茎叶及根系的全氮含量, 增加了水稻茎叶可溶性糖的含量(图3)。土壤生物降低了水稻茎叶中酚类含量, 但对根系酚类的合成有促进作用, 尤其是来自有机肥影响下的群落有更强的促进作用(图3)。

2.3 褐飞虱的响应

有机肥处理的褐飞虱的生物量要高于化肥处理, 土壤生物群落的存在能够降低褐飞虱的生物量, 特别是化肥处理下的生物群落能够显著降低褐飞虱的生物量(图4)。

2.4 褐飞虱、植物和土壤生物群落之间的关系

主成分分析中变量如茎叶重、根系重、茎叶酚、根系酚、根冠比、茎叶氮和土壤DOC对因子1有较大影响; 而根系氮、根系和茎叶糖及根冠比对因子2有较大的影响(图5)。土壤生物群落能够提高水稻根系氮、糖以及DOC的含量; 有机肥处理能够增加水稻茎叶酚的含量; 褐飞虱的侵害则能够增加水稻的根冠比以及茎叶糖、根系酚的含量。

3 讨论

3.1 土壤性质的变化

研究结果发现灭活处理(无土壤生物)后导致活性养分资源显著上升, 这主要是因为高温使土壤生物残体和土壤易分解的碳被释放出来(Liu et al, 2012)。此外, 土壤生物的存在促进了硝化作用, 尤其是施用有机肥处理的土壤生物的硝化能力比施用化肥的更强, 这是由于长期施有机肥的土壤中的硝化细菌群落结构更为丰富, 有更强的硝化能力(辜运富等, 2008; Wang et al, 2015)。

3.2 水稻生长和养分及次生防御物质含量的变化

灭活处理中的水稻生物量均高于存在土壤生物的处理, 主要是因为土壤灭活后植物有效养分含量得到提高, 特别是有机肥处理下植物的有效养分含量高于化肥处理。本研究中植物养分含量的趋势也佐证了养分的决定性作用。此外, 土壤生物也会与植物竞争土壤中的养分而加剧水稻在养分吸收能力方面的相对缺乏(Zhu et al, 2016), 迫使植物加强对土壤养分的吸收, 从而导致水稻根冠比的增加。同时, 土壤生物的存在促进水稻茎叶全氮及可溶性糖向根部运输, 这也可能是水稻根冠比增加的

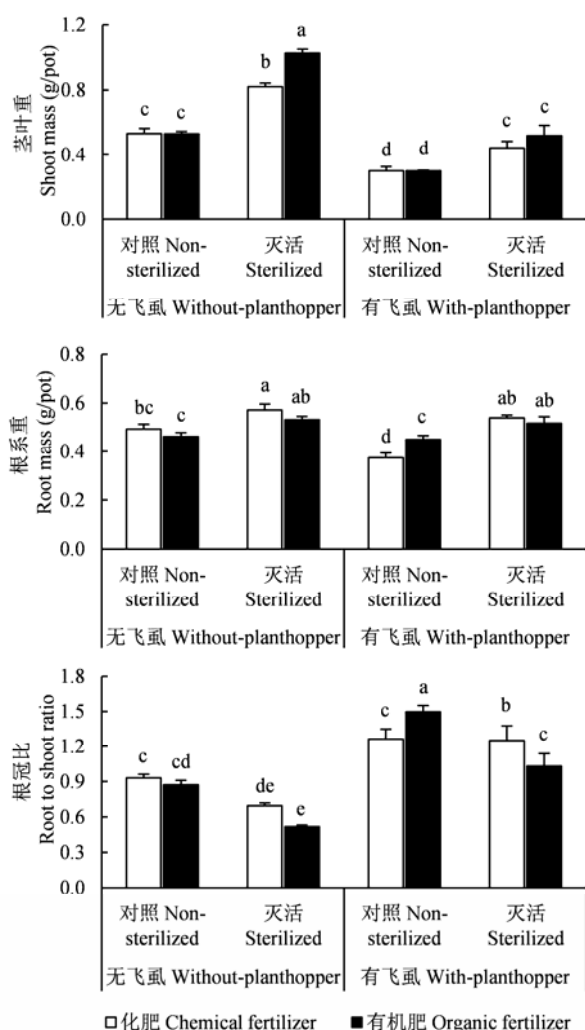


图2 土壤生物因素(对照和灭活)、施肥因素(化肥和有机肥)及地上部害虫因素(接入和不接入褐飞虱)对植株茎叶重、根系重和根冠比的影响。不同小写字母表示各处理间差异显著, $P < 0.05$ 。

Fig. 2 Effects of soil biological factor (non-sterilized vs. sterilized), fertilization management (chemical vs. organic fertilizer) and brown planthopper (with vs. without planthoppers) on shoot mass, root mass and root to shoot ratio. Different letters among the treatments mean significant differences, $P < 0.05$.

表3 土壤生物因素(对照和灭活)、施肥因素(化肥和有机肥)及地上部害虫因素(接入和不接入褐飞虱)对植株茎叶和根系全氮、可溶性糖及总酚影响的方差分析结果

Table 3 ANOVA results showing the effects of soil biological factor (non-sterilized vs. sterilized), fertilization management (chemical vs. organic fertilizer) and brown planthopper (with vs. without planthoppers) on the content of nitrogen, soluble sugar, phenolic in shoot and root, respectively.

	自由度 <i>df</i>	茎叶氮 Shoot N	根系氮 Root N	茎叶糖 Shoot sugar	根系糖 Root sugar	茎叶酚 Shoot phenolic	根系酚 Root phenolic
灭活 Sterilization (S)	1	151.95**	35.50**	9.56**	39.27**	20.41**	15.22**
施肥 Fertilization (F)	1	9.28**	27.93**	31.76**	0.39 ^{NS}	7.71*	10.49**
飞虱 Planthopper (P)	1	210.59**	72.93**	83.24**	2.73 ^{NS}	1.59 ^{NS}	0.57 ^{NS}
灭活×施肥 Sterilization × Fertilization (S × F)	1	9.44**	50.35**	0.02 ^{NS}	0.023 ^{NS}	0.62 ^{NS}	10.82**
灭活×飞虱 Sterilization × Planthopper (S × P)	1	20.62**	2.00 ^{NS}	11.45**	0.42 ^{NS}	5.31*	0.53 ^{NS}
施肥×飞虱 Fertilization × Planthopper (F × P)	1	1.89 ^{NS}	5.42*	3.18 ^{NS}	2.65 ^{NS}	0.30 ^{NS}	2.06 ^{NS}
灭活×施肥×飞虱 Sterilization × Fertilization × Planthopper (S × F × P)	1	1.99 ^{NS}	6.18*	0.06 ^{NS}	12.86**	4.68*	0.73 ^{NS}
Error	24						

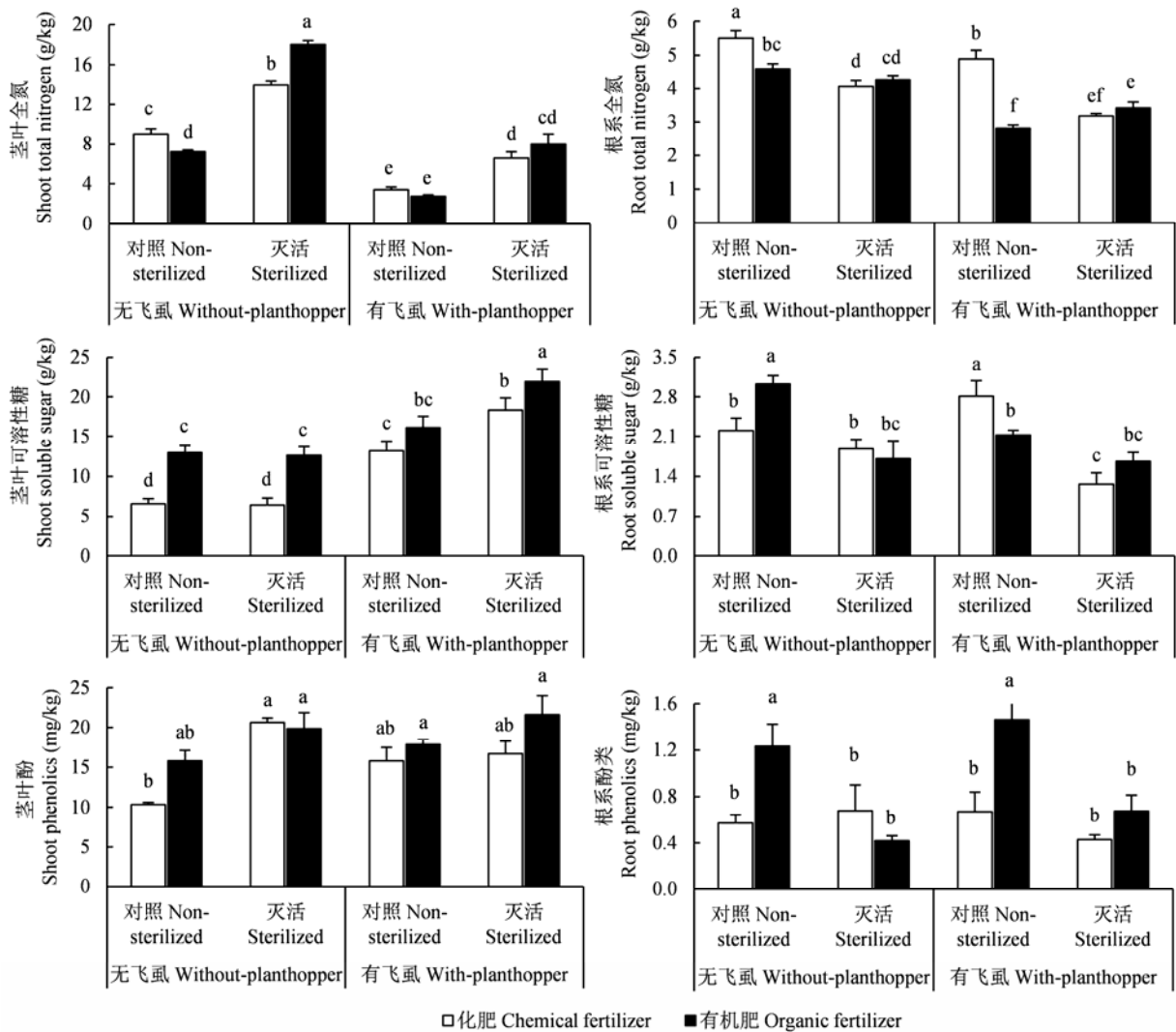


图3 土壤生物因素(对照和灭活)、施肥因素(化肥和有机肥)及地上部害虫因素(接入和不接入褐飞虱)对植株茎叶全氮、根系全氮、茎叶可溶性糖、根系可溶性糖、茎叶总酚和根系总酚的影响。不同小写字母表示各处理间差异显著, $P < 0.05$ 。

Fig. 3 Effects of soil biological factor (non-sterilized vs. sterilized), fertilization management (chemical vs. organic fertilizer) and brown planthopper (with vs. without planthoppers) on the content of shoot total nitrogen, root total nitrogen, shoot soluble sugar, root soluble sugar, shoot phenolics and root phenolics. Different letters among the treatments mean significant differences, $P < 0.05$.

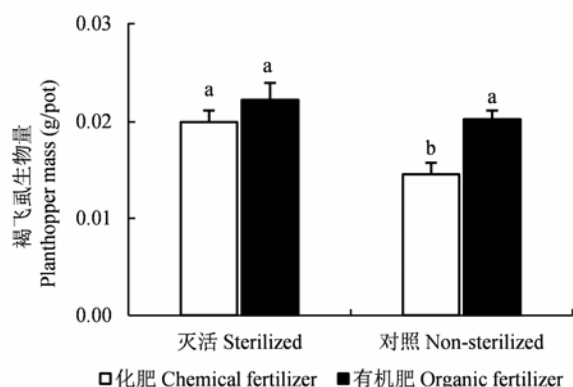


图4 土壤生物因素(对照和灭活)及施肥因素(化肥和有机肥)对褐飞虱生物量的影响。不同小写字母表示各处理间差异显著, $P < 0.05$ 。

Fig. 4 Effects of soil biological factor (non-sterilized vs. sterilized) and fertilization management (chemical vs. organic fertilizer) on planthopper mass. Different letters among the treatments mean significant differences, $P < 0.05$.

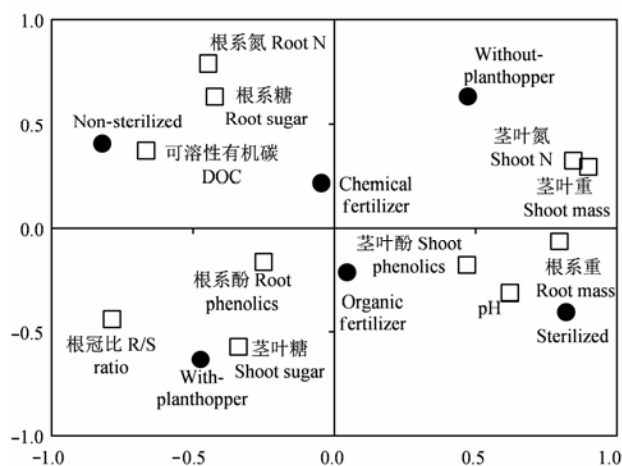


图5 植株代谢产物和土壤理化性质在土壤生物因素、施肥因素和地上部害虫因素影响下的主成分分析。□代表植株代谢产物和土壤理化性质指标, ●代表不同的处理。

Fig. 5 Principle component analysis (PCA) of plant and soil properties affected by soil biological factor, fertilization management and planthopper. □ plant metabolome and soil physicochemical property; ● different treatments.

原因。其中, 在土壤生物存在与否时, 有机肥与化肥处理中水稻全氮含量的趋势正好相反, 即土壤生物存在时, 有机肥处理中水稻全氮含量低于化肥处理, 而无土壤生物时, 有机肥处理中水稻全氮含量要高于化肥处理, 表明有机肥处理下的土壤生物由于数量多而对养分的竞争能力可能更强。土壤生物降低了水稻茎叶酚类物质的含量, 促进了根系酚类的合成, 且这一趋势在有机肥处理下较化肥处理下更明显, 说明有机肥对土壤生物合成酚类的促进作用

用更强, 这也进一步暗示有机肥处理下的土壤生物在诱导植物产生防御机制方面有更好的效果。

3.3 褐飞虱的响应及影响

对照处理中褐飞虱生物量低于灭活处理, 说明土壤生物的存在能够抑制褐飞虱的侵害。有机肥处理中的褐飞虱生物量高于化肥处理, 这是由于有机肥处理中的养分(氮、可溶性糖)要高于化肥处理, 使得水稻的生长较好, 从而为褐飞虱提供更多的食物来源。研究表明, 自20世纪70年代初期褐飞虱成为水稻的主要害虫以来, 化肥的过度施用是引起褐飞虱持续暴发的主要原因(Senthil-Nathan et al, 2009), 其中最主要的因素就是水稻中高浓度的氮含量, 过量的氮改善了褐飞虱的营养条件, 促进了其种群数量的增加, 因此, 褐飞虱的生物量与水稻茎叶中的全氮含量呈正相关关系。同时, 有机肥处理中水稻茎叶可溶性糖含量也较高, 增加了水稻的适口性, 促使褐飞虱生物量提高。

研究结果发现对照处理中褐飞虱的接入导致土壤pH降低, 这可能是由于褐飞虱与土壤生物的共同作用能够诱导水稻根系产生更多的有机酸, 苏婷等(2014)认为这是水稻地下部产生的防御反应。同时, 地上部的植食者可以通过改变植株向地下部输送的资源数量和质量进而对土壤产生重要的影响(Bardgett & Wardle, 2003), 例如导致硝态氮含量的降低。我们前期的研究中也发现褐飞虱能够引起土壤活性碳氮水平的变化(刘满强等, 2009; 汤英等, 2010)。此外, 褐飞虱的侵害导致水稻茎叶重明显下降, 引起严重的水稻地上部损伤, Kenmore (1980)研究认为, 这可能是由于褐飞虱能够吸取水稻韧皮部的汁液以及营养物质, 阻碍光合作用及其产物的分配。本研究还发现, 褐飞虱增加了水稻的根冠比, 同时与化肥相比, 有机肥处理下的土壤生物在接入褐飞虱后都明显提高了根系重及根冠比, 暗示土壤生物与水稻对褐飞虱的抗性机制有关, 能够改变水稻光合作用产物向地下部的分配格局, 其中有机肥影响下的土壤生物效果更强。同时, 有机肥和化肥对植物氮供给的吸收难易程度也决定了有机肥处理中水稻需要更多的地下分配。

此外, 褐飞虱还引起了水稻全氮的再分配, 将较多的氮向根系运移, 这是水稻遭受侵害后自身的一个防御机制。同时本研究也发现, 土壤生物的存在促使了水稻全氮由茎叶向根系的运输, 暗示土壤

生物在水稻防御机制中发挥着重要作用。土壤生物存在时接入褐飞虱,抑制了水稻茎叶可溶性糖含量的增加,说明土壤生物可以降低水稻的适口性,从而达到抑制褐飞虱为害的作用。在本研究中,虽然土壤生物存在的处理中茎叶总酚含量较低,但接入褐飞虱后,其总酚增加量要高于无土壤生物的处理,说明土壤生物促进了水稻对抗性物质的合成。Badri等(2013)运用气相色谱-质谱联用仪(GC-MS)分析也发现,土壤生物群落显著影响了植物叶片的代谢物组分,进而影响昆虫对叶片的取食行为。同时,存在土壤生物的施用有机肥土壤中的水稻总酚含量明显高于施用化肥的土壤,说明有机肥处理的土壤生物对水稻酚类物质的合成有更好的促进作用。

4 结论

本研究表明土壤生物群落的存在和有机肥的施用均能显著增加植物根系生物量和根冠比,并且在受到植食者侵食后,土壤生物群落和有机肥能够促进植物体内养分的再分配(例如改变光合作用产物分配格局、抑制茎叶可溶性糖含量的升高)以及次生防御物质的合成。因此,合理施肥后优化的土壤生物会缓慢而稳定地发挥作用,更好地维持土壤生态系统的稳定性,促进植物生长及其地上部的抗虫性。此外,在植物合成防御物质的过程中,一些起传递作用的信号物质如水杨酸、茉莉酸等激素也参与到了这个过程,它们的产生也是由特定的土壤生物群落引起的,今后应进一步研究阐明土壤生物对水稻生长及其抗虫性的影响机制并在田间进行验证。

致谢: 感谢南京农业大学植物保护学院陈法军教授惠赠褐飞虱,以及资源与环境科学学院郭瑞华同学的帮助。

参考文献

Ainsworth EA, Gillespie KM (2007) Estimation of total phenolic content and other oxidation substrates in plant tissues using Folin-Ciocalteu reagent. *Nature Protocols*, 2, 875–877.

Altieri MA, Nicholls CI (2003) Soil fertility management and insect pests: harmonizing soil and plant health in agroecosystems. *Soil and Tillage Research*, 72, 203–211.

Badri DV, Zolla G, Bakker MG, Manter DK, Vivanco JM (2013) Potential impact of soil microbiomes on the leaf metabolome and on herbivore feeding behavior. *New Phytologist*, 198, 264–273.

Bakker MG, Manter DK, Shefflin AM, Weir TL, Vivanco JM (2012) Harnessing the rhizosphere microbiome through plant breeding and agricultural management. *Plant and Soil*, 360, 1–13.

Bardgett RD, Wardle DA (2003) Herbivore-mediated linkages between aboveground and belowground communities. *Ecology*, 84, 2258–2268.

Bardgett RD, van der Putten WH (2014) Belowground biodiversity and ecosystem functioning. *Nature*, 515, 505–511.

Bardgett RD, Wardle D (2010) Biotic interactions in soil as drivers of ecosystem properties. In: *Aboveground-Belowground Linkages, Biotic Interactions, Ecosystem Processes, and Global Change* (eds Bardgett RD, Wardle D), pp. 15–61. Oxford University Press, New York.

Berendsen RL, Pieterse CM, Bakker PA (2012) The rhizosphere microbiome and plant health. *Trends in Plant Science*, 17, 478–486.

Bissett A, Brown MV, Siciliano SD, Thrall PH (2013) Microbial community responses to anthropogenically induced environmental change: towards a systems approach. *Ecology Letters*, 16, 128–139.

Cohen MB, Alam SN, Medina EB, Bernal CC (1997) Brown planthopper, *Nilaparvata lugens*, resistance in rice cultivar IR64: mechanism and role in successful *N. lugens* management in Central Luzon, Philippines. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 85, 221–229.

D'Alessandro M, Erb M, Ton J, Brandenburg A, Karlen D, Zopfi J, Turlings TC (2014) Volatiles produced by soil-borne endophytic bacteria increase plant pathogen resistance and affect tritrophic interactions. *Plant Cell & Environment*, 37, 813–826.

Dubois M, Gilles KA, Hamilton JK, Rebers P, Smith F (1956) Colorimetric method for determination of sugars and related substances. *Analytical Chemistry*, 28, 350–356.

Erb M (2012) The role of roots in plant defence. In: *Plant Defence: Biological Control* (eds Mériton JM, Ramawat KG), pp. 291–309. Springer Netherlands Press, Berlin.

Fu SL (2007) A review and perspective on soil biodiversity research. *Biodiversity Science*, 15, 109–115. (in Chinese with English abstract) [傅声雷 (2007) 土壤生物多样性的研究概况与发展趋势. *生物多样性*, 15, 109–115.]

Gu YF, Zhang XP, Tu SH, Sun XF (2008) Effect of long-term fertilization on nitrification and nitrobacteria community in a purple paddy soil under rice-wheat rotations. *Acta Ecologica Sinica*, 28, 2123–2130. (in Chinese with English abstract) [辜运富, 张小平, 涂仕华, 孙锡发 (2008) 长期定位施肥对紫色水稻土硝化作用及硝化细菌群落结构的影响. *生态学报*, 28, 2123–2130.]

Jiang T, Zhao JL, Cheng JJ, Xu S, Su W, Bao SW, Liu F (2011) Effects of rice varieties and nitrogen fertilizer application rates on the occurrence of the brown planthopper, *Nilaparvata lugens* under field conditions. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 48, 1359–1368. (in Chinese with English abstract) [江涛, 赵俊玲, 程建军, 徐帅, 苏文, 包善微, 刘芳 (2011) 水稻品种与氮肥施用水平对田间褐

- 飞虱发生的影响. 应用昆虫学报, 48, 1359–1368.]
- Jiang ZG, Qin HN, Liu YN, Ji LQ, Ma KP (2015) Protecting biodiversity and promoting sustainable development: in memory of the releasing of Catalogue of Life China 2015 and China Biodiversity Red List on the International Day for Biological Diversity 2015. *Biodiversity Science*, 23, 433–434. (in Chinese) [蒋志刚, 覃海宁, 刘忆南, 纪力强, 马克平 (2015) 保护生物多样性, 促进可持续发展——纪念《中国生物物种名录》和《中国生物多样性红色名录》发布. 生物多样性, 23, 433–434.]
- Kenmore PE (1980) Ecology and Outbreaks of a Tropical Insects Pest of the Green Revolution, the Rice Brown Planthopper, *Nilaparvata lugens* (Stal). PhD dissertation, University of California, Berkeley.
- Lazcano C, Gómez-Brandón M, Revilla P, Domínguez J (2013) Short-term effects of organic and inorganic fertilizers on soil microbial community structure and function. *Biology and Fertility of Soils*, 49, 723–733.
- Liu M, Bjørnlund L, Rønn R, Christensen S, Ekelund F (2012) Disturbance promotes non-indigenous bacterial invasion in soil microcosms: analysis of the roles of resource availability and community structure. *PLoS ONE*, 7, e45306.
- Liu MQ, Huang JH, Chen XY, Wang F, Ge C, Su Y, Shao B, Tang Y, Li HX, Hu F (2009) Aboveground herbivory by the brown planthopper (*Nilaparvata lugens*) affects soil nematode communities under different rice varieties. *Biodiversity Science*, 17, 431–439. (in Chinese with English abstract) [刘满强, 黄菁华, 陈小云, 王峰, 葛成, 苏昱, 邵波, 汤英, 李辉信, 胡锋 (2009) 地上部植食者褐飞虱对不同水稻品种土壤线虫群落的影响. 生物多样性, 17, 431–439.]
- Lu RK (2000) Analysis Method of Soil Agricultural Chemistry. China Agricultural Science and Technology Press, Beijing. (in Chinese) [鲁如坤 (2000) 土壤农业化学分析方法. 中国农业科技出版社, 北京.]
- Martinuz A, Schouten A, Menjivar RD, Sikora RA (2012) Effectiveness of systemic resistance toward *Aphis gossypii* (Hom., Aphididae) as induced by combined applications of the endophytes *Fusarium oxysporum* Fo162 and *Rhizobium etli* G12. *Biological Control*, 62, 206–212.
- Megali L, Schlau B, Rasmann S (2015) Soil microbial inoculation increases corn yield and insect attack. *Agronomy for Sustainable Development*, 35, 1511–1519.
- Phelan PL, Mason JF, Stinner BR (1995) Soil-fertility management and host preference by European corn borer, *Ostrinia nubilalis* (Hübner), on *Zea mays* L.: a comparison of organic and conventional chemical farming. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 56, 1–8.
- Philippot L, Spor A, Hénault C, Bru D, Bizouard F, Jones CM, Maron PA (2013) Loss in microbial diversity affects nitrogen cycling in soil. *The ISME Journal*, 7, 1609–1619.
- Pineda A, Zheng SJ, van Loon JJA, Dicke M (2012) Rhizobacteria modify plant-aphid interactions: a case of induced systemic susceptibility. *Plant Biology*, 14, 83–90.
- Roger A, Getaz M, Rasmann S, Sanders IR (2013) Identity and combinations of arbuscular mycorrhizal fungal isolates influence plant resistance and insect preference. *Ecological Entomology*, 38, 330–338.
- Senthil-Nathan S, Choi MY, Paik CH, Seo HY, Kalaivani K (2009) Toxicity and physiological effects of neem pesticides applied to rice on the *Nilaparvata lugens*, the brown planthopper. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 72, 1707–1713.
- Shavit R, Ofek-Lalzar M, Burdman S, Morin S (2013) Inoculation of tomato plants with rhizobacteria enhances the performance of the phloem-feeding insect *Bemisia tabaci*. *Frontiers in Plant Science*, 4, 1–12.
- Shi LL, Fu SL (2014) Review of soil biodiversity research: history, current status and future challenges. *Chinese Science Bulletin*, 59, 493–509. (in Chinese) [时雷雷, 傅声雷 (2014) 土壤生物多样性研究: 历史, 现状与挑战. 科学通报, 59, 493–509.]
- Soler R, van der Putten WH, Harvey JA, Vet LE, Dicke M, Bezemer TM (2012) Root herbivore effects on aboveground multitrophic interactions: patterns, processes and mechanisms. *Journal of Chemical Ecology*, 38, 755–767.
- Su T, Xu HX, Han HL, Yang YJ, Wang GY, Zheng XS, Lü ZX (2014) Soil microbe quantities and enzyme activities in rhizosphere of different rice varieties fed by brown planthoppers. *Chinese Journal of Rice Science*, 28, 322–326. (in Chinese with English abstract) [苏婷, 徐红星, 韩海亮, 杨亚军, 王桂跃, 郑许松, 吕仲贤 (2014) 褐飞虱胁迫对不同抗性水稻品种根际土壤酶活性和微生物含量的影响. 中国水稻科学, 28, 322–326.]
- Tang Y, Liu MQ, Wang F, Chen FJ, Shao B, Su Y, Ge C, Huang JH, Li HX, Hu F (2010) Herbivory by the brown planthopper (*Nilaparvata lugens*) affects rice seeding growth and belowground soil labile organic carbon and nitrogen fractions. *Acta Ecologica Sinica*, 30, 2890–2898. (in Chinese with English abstract) [汤英, 刘满强, 王峰, 陈法军, 邵波, 苏昱, 葛成, 黄菁华, 李辉信, 胡锋 (2010) 褐飞虱对水稻苗期生长及地下部土壤活性碳氮的影响. 生态学报, 30, 2890–2898.]
- Wang J, Zhu B, Zhang J, Müller C, Cai Z (2015) Mechanisms of soil N dynamics following long-term application of organic fertilizers to subtropical rain-fed purple soil in China. *Soil Biology and Biochemistry*, 91, 222–231.
- Zha Y, Wu XP, Zhang HM, Cai DX, Zhu P, Gao HJ (2015) Effects of long-term organic and inorganic fertilization on enhancing soil organic carbon and basic soil productivity in black soil. *Scientia Agricultura Sinica*, 48, 4649–4659. (in Chinese with English abstract) [查燕, 武雪萍, 张会民, 蔡典雄, 朱平, 高洪军 (2015) 长期有机无机配施黑土土壤有机碳对农田基础地力提升的影响. 中国农业科学, 48, 4649–4659.]
- Zhu Q, Riley WJ, Tang J, Koven CD (2016) Multiple soil nutrient competition between plants, microbes, and mineral surfaces: model development, parameterization, and example applications in several tropical forests. *Biogeosciences*, 13, 341–363.

(责任编辑: 吴东辉 责任编辑: 闫文杰)

• 研究报告 •

热带森林不同演替阶段蚂蚁巢穴的分布特征及其影响因素

王邵军* 王 红 李霁航

(西南林业大学环境科学与工程学院, 昆明 650224)

摘要: 为探明热带森林蚂蚁巢穴的分布特征及其影响因素, 采用样方法研究了西双版纳不同演替阶段热带森林定居巢穴蚂蚁的种类及其巢穴的密度、盖度和空间分布特征, 并分析了土壤理化环境与蚂蚁种类总数、巢穴密度及盖度的相关性。结果表明, 不同演替阶段热带森林蚂蚁种类总数、巢穴的密度及盖度大小顺序为: 小果野芭蕉 (*Musa acuminata*) 群落 > 白背桐 (*Mallotus paniculatus*) 群落 > 思茅崖豆 (*Mellettia leptobotrya*) 群落, 并且热带森林的演替类型显著影响蚂蚁种类总数及巢穴密度, 而对巢穴盖度的影响未达到显著水平; 蚂蚁种类总数、巢穴密度与土壤总有机碳和水解氮显著正相关, 与土壤容重和土壤含水率显著负相关, 但所选择的土壤理化指标与巢穴盖度的相关性均未达到显著水平; 蚂蚁巢穴的空间分布呈随机分布格局。我们的数据表明, 不同演替阶段热带森林所形成的植被类型及土壤环境状况共同影响定居的蚂蚁种类总数与筑巢密度。

关键词: 蚂蚁巢穴; 蚂蚁种类; 空间分布; 土壤性质; 热带森林演替

Distribution characteristics of ant mounds and correlating factors across different succession stages of tropical forests in Xishuangbanna

Shaojun Wang*, Hong Wang, Jihang Li

Department of Environmental Science and Engineering, Southwest Forestry University, Kunming 650224

Abstract: In order to understand the distribution characteristics of ant mounds and influencing factors in tropical forests, we surveyed ant species, density, coverage and spatial distribution patterns of ant mounds in three successional stages of tropical forests in Xishuangbanna and analyzed correlations between these variables with soil physico-chemical properties. We found that (1) ant species richness, density and coverage of ant mounds in the three successional stages of tropical forests were ranked as: *Musa acuminata* community > *Mallotus paniculatus* community > *Mellettia leptobotrya* community; (2) successional forest type significantly impacted ant species richness and density of ant mounds but had no significant effects on ant mound coverage; (3) ant species richness and nest density was significantly and positively correlated with total soil organic carbon and soil hydrolysis nitrogen, but negatively correlated with soil bulk density and soil moisture content, besides, there were no significant correlations between soil physico-chemical properties and mound coverage. The spatial patterns of ant mounds indicated a random distribution. We conclude that the successional vegetation types and soil properties may exert a crucial effect on ant species richness and settlement density in secondary tropical forests of Xishuangbanna.

Key words: ant mounds; ant species; spatial distribution; soil properties; tropical forest succession

蚂蚁作为主要的土壤大型节肢动物, 在生态系统中属互利共生者及捕食者, 具有重要的地位及功能(Hölldobler & Wilson, 1990; Schumacher, 2011)。

蚂蚁筑巢定居活动通过搬运、混和、改造及取食有机残体, 能够改变土壤C、N、P等养分循环(Kilpelinen et al, 2007; Wu et al, 2013), 改变土壤孔

收稿日期: 2016-03-27; 接受日期: 2016-05-02

基金项目: 国家自然科学基金(41461052)和国家林业局 948 项目(2015-4-39)

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: shaojunwang2009@163.com

隙度、温湿度、pH值及C、N含量等土壤理化状况(Cammeraat & Risch, 2008; Frouz & Jilkova, 2008; 陈元瑶等, 2012)以及与微生物的共栖关系(Mueller et al, 2011), 从而影响地上植物的生长、多样性及演替(Whitford & Di, 1995; Schumacher, 2011)。

位于热带北缘的西双版纳地区, 是我国大陆热带雨林集中分布的重要区域。由于农业生产方式改变及人口增加等因素的影响, 热带雨林遭到严重破坏, 形成了大面积处于不同演替阶段的次生恢复类型。同时, 该区地貌复杂、小气候多样, 是我国蚂蚁多样性最为丰富的地区(徐正会, 1999; 杨效东等, 2001), 森林次生演替将对蚂蚁筑巢定居活动及巢穴分布产生重要影响。然而, 目前关于蚂蚁的研究主要集中于分类与区系, 而蚂蚁巢穴分布特征及其与土壤理化性质关系的研究还十分缺乏, 且主要以草地与湿地为研究对象, 未见关于热带森林蚂蚁巢穴空间分布特征的研究报道。

本研究以中国科学院西双版纳热带植物园为实验样地, 选择不同演替阶段的热带森林, 研究定居巢穴蚂蚁种类以及巢穴的密度、盖度及空间分布特征, 分析森林演替阶段及土壤理化环境对蚂蚁及巢穴分布的影响, 以期了解蚂蚁筑巢定居活动与不同演替阶段热带森林土壤理化性质之间的相互作用机制。

1 材料与方法

1.1 样地概况

研究区位于中国科学院西双版纳热带植物园, 其地理位置为101°16' E、21°55' N。由于地处东南亚热带北缘, 属北热带季风气候区, 年平均气温21.5℃, $\geq 10^\circ\text{C}$ 积温7,860℃, 终年无霜。一年中干湿季分明, 年平均降水量1,557 mm, 其中雨季(5–10月)为1,335 mm, 占全年的87%, 干季(11月至次年4月)为202 mm, 仅占全年降水量的13%。地带性植被类型为热带雨林和季雨林。土壤为由白垩纪砂岩发育而成的砖红壤。在实验区内, 选择3个处于不同演替阶段的热带森林群落, 样地基本情况如下:

白背桐(*Mallotus paniculatus*)群落, 简称MP, 演替年限约12年, 海拔600 m, 盖度60%左右, 枯枝落叶层厚1–2 cm; 样地主要树种为白背桐、高檐蒲桃(*Syzygium oblatus*)、椴叶山麻秆(*Alchornea tiliifolia*)、粉被金合欢(*Acacia pruinescens*)、野生风轮草(*Clinopodium chinensis*)等。

小果野芭蕉(*Musa acuminata*)群落, 简称MA, 演替年限约28年, 海拔535 m, 盖度85%左右, 覆盖枯枝落叶2–4 cm; 样地主要树种为小果野芭蕉、董棕(*Caryota urens*)、勐仑翅子树(*Pterospermum menglungense*)、银叶砂仁(*Amomum sericeum*)、宽叶楼梯草(*Elatostema platyphyllum*)、密果短肠蕨(*Allantodia spectabilis*)等。

思茅崖豆(*Mellettia leptobotrya*)群落, 简称ML, 演替年限约42年, 海拔568 m, 盖度90%左右, 覆盖枯枝落叶4–5 cm; 样地主要树种为思茅崖豆、椴叶山麻秆、猪肚木(*Canthium horridum*)、锈毛鱼藤(*Derris ferruginea*)、钝叶金合欢(*Acacia megaladena*)、滇南九节(*Psychotria henryi*)、刚莠竹(*Microstegium ciliatum*)、银叶砂仁等。

1.2 蚂蚁巢穴空间分布特征调查

在每个样地中, 随机选择3个10 m × 10 m的样方, 于2015年3月(干季)及9月(湿季)调查样地中各巢穴中蚂蚁的种类、巢穴密度(个/m²)及盖度(%), 盖度为蚂蚁巢穴面积占样地面积的百分比。采用平均拥挤度(m^*)、丛生指数(I)、久野指数(C_d)、聚块性指数(I_w)、负二项分布 K 值等参数(丁岩钦, 1994; 陈向阳等, 2006), 研究3个样地蚂蚁巢穴的空间格局。用泊松分布和负二项分布进行 χ^2 拟合检验。

1.3 土壤理化指标测定

采用土壤环刀法, 在每个样地的3个样方中, 随机选取6个蚁丘和距离蚁丘5 m处的非筑巢地, 采集0–5 cm土层土样, 装入土壤袋内带回实验室, 风干并过筛, 用于土壤含水量及理化性质分析(鲁如坤, 1999)。其中土壤含水率(%)采用烘干称量法(105℃, 24 h), 土壤总有机碳采用重铬酸钾氧化–外土壤加热法测定, 土壤全氮采用扩散法测定, 水解氮采用碱解扩散法测定, pH值按土:水=1:2.5水浸提, 电位法测定, 土壤容重采用环刀法测定。

1.4 数据处理与分析

所有数据统计分析均基于SPSS 11.5软件进行, 数据分析前对所有数据进行正态性与方差齐性检验, 采用单因素方差分析(One-Way ANOVA)及最小显著差异法(LSD)比较不同数据之间的差异性。

2 结果

2.1 不同演替阶段热带森林定居巢穴的蚂蚁种类

不同演替阶段热带森林定居巢穴的蚂蚁种类

组成存在一定差异(表1), 大小顺序为: 小果野芭蕉群落(28种) > 白背桐群落(22种) > 思茅崖豆群落(18种)。热带森林类型对蚂蚁种类总数的影响达到显著水平(表2, $P < 0.05$)。对蚂蚁种类总数与土壤理化性质的相关性分析结果表明: 蚂蚁种类总数与土壤温度、含水率、容重、pH值负相关, 而与土壤总有机碳、全氮、水解氮正相关(表3)。显著性检验结果表明, 蚂蚁种类总数与土壤总有机碳极显著相关($P < 0.01$), 与全氮及水解氮显著正相关($P < 0.05$); 与土壤含水率呈极显著负相关($P < 0.01$), 与土壤容重呈

显著负相关($P < 0.05$)。

2.2 热带森林不同演替阶段蚂蚁巢穴的密度

不同演替阶段热带森林蚂蚁巢穴密度范围为 0.78–1.41 个/m² (图1)。热带森林类型对蚂蚁巢穴密度的影响达到显著水平(表2, $P < 0.05$)。不同演替阶段热带森林蚂蚁巢穴数量的大小顺序为: 小果野芭蕉群落 > 白背桐群落 > 思茅崖豆群落, 表明巢穴数量随森林演替呈现先增加后减少的变化趋势。

热带森林巢穴密度与土壤环境因子的相关性分析结果表明(表3), 蚂蚁巢穴密度与土壤温度、含

表1 西双版纳热带森林不同演替类型蚂蚁种类及其筑巢数量
Table 1 Ant species and their nesting numbers across the three succession stages in the Xishuangbanna tropical forest

种类 Species	白背桐群落 (MP)	小果野芭蕉群落 (MA)	思茅崖豆群落 (ML)
卡泼林大头蚁 <i>Pheidole capellini</i>	28	15	31
中华大头蚁 <i>Pheidole sinensis</i>	7	39	0
宽结大头蚁 <i>Pheidole noda</i>	0	9	20
棒刺大头蚁 <i>Pheidole spathifera</i>	36	31	14
塞奇大头蚁 <i>Pheidole sagei</i>	0	16	11
印度大头蚁 <i>Pheidole indica</i>	6	8	0
罗伯特大头蚁 <i>Pheidole roberti</i>	17	0	10
沃森大头蚁 <i>Pheidole watsoni</i>	0	22	0
横纹齿猛蚁 <i>Odontoponera transversa</i>	38	28	14
黄足短猛蚁 <i>Brachyponera luteipes</i>	15	16	12
环纹大齿猛蚁 <i>Odontomachus circulus</i>	13	18	9
爪哇扁猛蚁 <i>Ectomomyrmex javanus</i>	10	11	0
郑氏扁猛蚁 <i>Ectomomyrmex zhengi</i>	0	0	9
双色曲颊猛蚁 <i>Gnamptogenys bicolor</i>	0	14	0
邻巨首蚁 <i>Pheidologeton affinis</i>	17	13	13
黄足立毛蚁 <i>Paratrechina flavipes</i>	11	10	11
亮立毛蚁 <i>Paratrechina vividula</i>	9	12	0
双针棱胸蚁 <i>Pristomyrmex pungens</i>	12	15	0
黑可可臭蚁 <i>Dolichoderus thoracicus</i>	0	11	12
光颚铺道蚁 <i>Tetramorium insolens</i>	9	16	0
毛发铺道蚁 <i>Tetramorium ciliatum</i>	0	12	14
汤普森多刺蚁 <i>Polyrhachis thompsoni</i>	0	9	0
四刺冠胸蚁 <i>Lophomyrmex quadrispinosus</i>	6	10	11
西氏拟毛蚁 <i>Pseudolasius silvestrii</i>	0	12	13
黑头酸臭蚁 <i>Tapinoma melanocephalum</i>	12	0	0
印度酸臭蚁 <i>Tapinoma indicum</i>	11	17	10
立毛举腹蚁 <i>Crematogaster ferrarii</i>	9	13	0
贝卡盘腹蚁 <i>Aphaenogaster beccarii</i>	11	0	0
东方小家蚁 <i>Monomorium orientale</i>	10	11	11
宽结小家蚁 <i>Monomorium latinode</i>	0	13	0
长足光结蚁 <i>Anoplolepis gracilipes</i>	13	0	0
狭唇细长蚁 <i>Tetraponera attenuata</i>	0	6	0
弯刺角腹蚁 <i>Recurvidris recurvispinosa</i>	10	9	9
罗氏棒切叶蚁 <i>Rhoptromyrmex wroughtonii</i>	0	8	0

表2 热带森林演替类型对蚂蚁种类总数、巢穴密度及盖度影响的单因素方差分析

Table 2 One-way ANOVA on the ant species richness, density and coverage of ant mounds, showing the effect of tropical forest successional types.

	自由度 df	均方 Mean square	<i>F</i>	<i>P</i>
蚂蚁种类总数 Ant species richness	2	7,769.42	7.36	0.01
巢穴密度 Nest density	2	6,921.14	5.53	0.02
巢穴盖度 Nest coverage	2	5,844.36	2.17	1.38

表3 蚂蚁种类总数、巢穴密度及盖度与土壤环境因子的相关性

Table 3 Correlation of ant species richness, density and coverage of ant mounds to soil properties

	土壤容重 Soil bulk density (g/cm ³)	土壤温度 Soil temperature (°C)	土壤含水率 Soil moisture (%)	pH	总有机碳 Total organic carbon (g/kg)	全氮 Total nitrogen (g/kg)	水解氮 Hydrolysis nitrogen (mg/kg)
蚂蚁种类总数 Ant species richness (Num.)	-0.896*	-0.665	-0.966**	-0.527	0.916**	0.811*	0.875*
巢穴密度 Nest density (ind./m ²)	-0.878*	-0.719	-0.952**	-0.424	0.886*	0.635	0.875*
巢穴盖度 Nest coverage (%)	-0.457	-0.525	-0.568	-0.116	0.654	0.557	0.639

**P* < 0.05, ** *P* < 0.01

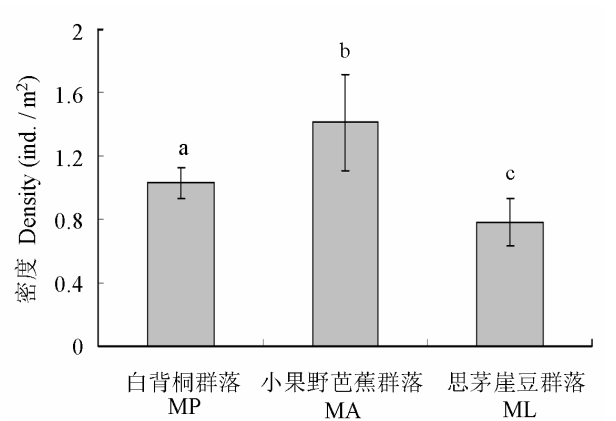


图1 不同演替阶段热带森林蚂蚁巢穴的密度(平均值±标准误)。不同字母表示群落之间差异显著(*P* < 0.05)。
Fig. 1 Density (mean ± SE) of ant mounds across the three succession stages of Xishuangbanna tropical forests. The different letters indicate significant difference among treatments (*P* < 0.05).

落 > 思茅崖豆群落, 表明巢穴的盖度亦随森林演替呈现先增加后减少的变化趋势。但是热带森林类型对蚂蚁巢穴盖度的影响未能达到显著水平(*P* > 0.05)。

对热带森林蚂蚁巢穴盖度分布和土壤环境因子的相关分析表明(表3), 巢穴盖度与土壤温度、含

水率、pH值负相关, 而与土壤总有机碳、全氮、水解氮正相关。相关显著性检验表明, 巢穴密度与土壤总有机碳、水解氮显著正相关(*P* < 0.05); 巢穴密度与土壤容重呈显著负相关(*P* < 0.05)、而与土壤含水率呈极显著负相关(*P* < 0.01)。

2.3 热带森林不同演替阶段蚂蚁巢穴的盖度

热带森林不同演替阶段蚂蚁巢穴的盖度范围为21–28% (图2)。不同演替阶段热带森林蚂蚁巢穴的盖度大小顺序为: 小果野芭蕉群落 > 白背桐群

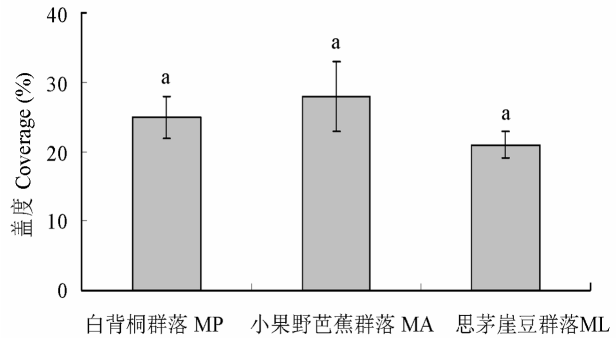


图2 不同演替阶段热带森林蚂蚁巢穴的盖度(平均值±标准误)。相同字母表示群落之间差异不显著(*P* > 0.05)。
Fig. 2 Coverage (mean ± SE) of ant mounds across the three succession stages of Xishuangbanna tropical forests. The same letter indicates no significant difference among treatments (*P* > 0.05).

水率及容重负相关, 而与土壤总有机碳、全氮、水解氮正相关, 但巢穴盖度与土壤环境因子相关性均不显著(*P* > 0.05)。

2.4 热带森林不同演替阶段蚂蚁巢穴的空间分布

热带森林不同演替阶段样地中, 平均拥挤度、丛生指数、久野指数、聚块指数等指标比较近似, 表明蚂蚁巢穴呈类似的空间分布格局(表4)。蚂蚁巢穴平均拥挤度均小于1, 表明蚂蚁巢穴平均拥有的邻

表4 热带森林不同演替阶段蚂蚁巢穴的空间分布特征
Table 4 Spatial distribution characteristics of ant mounds across the three succession stages of Xishuangbanna tropical forests

	方差 Variance	丛生指数 <i>I</i>	聚块指数 <i>I_w</i>	平均拥挤度 <i>m</i> *	久野指数 <i>C_A</i>	负二项分布 <i>K</i>	泊松分布检验 Poisson test	负二项分布检验 Binomial test
白背桐群落 MP	0.242	-0.136	0.424	0.816	-0.536	-2.403	<i>P</i> <0.05	<i>p</i> >0.05
小果野芭蕉群落 MA	0.435	-0.252	0.572	0.925	-0.364	-2.615	<i>P</i> <0.05	<i>p</i> >0.05
思茅崖豆群落 ML	0.357	-0.087	0.358	0.637	-0.382	-1.836	<i>P</i> <0.05	<i>p</i> >0.05

居数量少于1个, 因此不同演替阶段样地中蚂蚁巢穴在平面空间上不呈现聚集分布格局; 丛生指数数值均在0以下, 久野指数小于0, 聚块性指数均小于1, 表明不同演替阶段样地中蚂蚁巢穴以随机分布为主。负二项分布*K*是一个负性指数, *K*值越小, 聚集程度越高; *K*值越大, 则聚集程度越低。负二项分布*K*值大小顺序为: 思茅崖豆群落>白背桐群落>小果野芭蕉群落, 说明思茅崖豆群落巢穴聚集程度较低, 空间分布的斑块性较低, 而小果野芭蕉群落巢穴聚集程度较高, 空间分布的斑块性较高。

3 讨论

不同植被类型及土壤理化性质对土壤动物活动的影响存在一定差异(王邵军和阮宏华, 2008; 王邵军等, 2010), 因此, 热带森林的次生演替能对蚂蚁种类及筑巢的数量及盖度产生重要影响。本研究表明, 不同演替阶段热带森林蚂蚁的种类总数、巢穴的数量及盖度均为小果野芭蕉群落(演替约28年)>白背桐群落(演替约12年)> 思茅崖豆群落(演替约42年)。森林群落恢复初期(白背桐群落), 由于地表环境易受干扰, 土壤环境比较严酷, 不利于蚂蚁筑巢活动, 蚂蚁种类总数及筑巢的数量及盖度均较小; 随着森林演替的进行(小果野芭蕉群落), 蚂蚁栖息的物理环境及土壤养分环境得到改善, 蚂蚁种类总数及筑巢的数量及盖度增加。但是演替到一定阶段(思茅崖豆群落), 随着森林群落郁闭度增加, 某些土壤物理因子(如高温、高湿)及土壤养分因子, 可能不利于蚂蚁筑巢与定居, 从而使蚂蚁种类及筑巢的数量减少。

蚂蚁种类总数及巢穴密度与土壤理化性质的相关性分析表明, 蚂蚁种类总数、巢穴密度均与土壤总有机碳、水解性氮显著正相关, 而与土壤温度、含水率和容重呈显著或极显著负相关。说明疏松的土壤、比较低的土壤温湿环境、丰富的土壤养分, 是

促进蚂蚁筑巢定居的重要土壤环境因素; 另一方面, 蚂蚁巢穴盖度与土壤环境关系之间具有一定相关性, 但是, 其影响程度未能达到显著水平, 一个重要原因可能是蚂蚁巢穴的盖度大小主要由蚂蚁自身筑巢特性所决定, 因为不同蚂蚁种类具有特定的巢穴类型及面积大小(徐正会, 2002), 这将对蚂蚁巢穴盖度产生重要影响。

热带森林不同演替阶段蚂蚁巢穴空间分布格局基本类似, 均呈现随机分布方式, 基本分布单元为单个蚁巢, 说明蚁巢间存在相互排斥现象, 且蚁巢密度越高, 分布越趋于均匀(表1)。但是随着森林演替的进行, 森林植被和土壤条件等一系列生态因子发生变化, 对蚂蚁巢穴的空间分布也产生了一定影响(李庆新等, 2003; 陈向阳等, 2006; 郭东艳等, 2007)。本研究中, 蚂蚁巢穴格局强度随森林演替进行出现了一定规律的变化, 负二项分布*K*值大小顺序为思茅崖豆群落(-1.836)>白背桐群落(-2.403)>小果野芭蕉群落(-2.615), 说明森林演替中期(小果野芭蕉群落)森林地表环境及土壤环境有利于蚂蚁的筑巢定居, 巢穴聚集程度较大, 因此空间分布的斑块性也较高。

致谢: 衷心感谢中国科学院西双版纳热带植物园杨效东研究员在野外实验中所给予的热心帮助!

参考文献

Cammeraat LH, Risch AC (2008) The impact of mineral soil ants on soil properties and processes at different scales. *Journal of Applied Entomology*, 132, 285–294.
Chen XY, Zou YD, Ding YZ, Wu HZ, Li ZZ, Lin XF, Wang WJ, Tian FX (2006) Three-dimensional spatial distribution patterns of *Monochamus alternates* and its natural enemy *Dastarcus helophoroides*. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 17, 1547–1550. (in Chinese with English abstract) [陈向阳, 邹运鼎, 丁玉洲, 巫厚长, 李增智, 林雪飞, 汪文俊, 田方鑫 (2006) 松墨天牛及其天敌花绒坚甲种群的

- 三维空间分布格局. 应用生态学报, 17, 1547–1550.]
- Chen YY, Wei C, He H, Wang YG (2012) Correlation of physicochemical characteristics and microbial biomass among nest soil of *Camponotus japonicus* and *Pachycondyla astute* in Qinling Mountains. Journal of Northwest Forestry University, 27, 121–126. (in Chinese with English abstract) [陈元瑶, 魏琮, 贺虹, 王云果 (2012) 秦岭地区2种蚂蚁巢内土壤理化性质和微生物量的相关性研究. 西北林学院学报, 27, 121–126.]
- Ding YQ (1994) Mathematical Ecology of Insects. Science Press, Beijing. (in Chinese) [丁岩钦 (1994) 昆虫数学生态. 科学出版社, 北京.]
- Frouz J, Jilkova V (2008) The effect of ants on soil properties and processes (Hymenoptera: Formicidae). Myrmecological News, 11, 191–199.
- Guo DY, Dou CH, Chen YW, Wei LX, Zhang XH (2007) The nest-site selection of *Formica cunicularia* in the Shapotou sand-fixing vegetation area. Journal of Gansu Agricultural University, 42, 116–119. (in Chinese with English abstract) [郭东艳, 窦彩虹, 陈应武, 魏列新, 张新虎 (2007) 沙坡头固沙植被区掘穴蚁的巢位选择. 甘肃农业大学学报, 42, 116–119.]
- Hölldobler B, Wilson EO (1990) The Ants. Springer, Berlin, Heidelberg, New York.
- Kilpelinen J, Finér L, Niemel P, Domisch T, Neuvonen S, Ohashi M, Risch AC, Sundström L (2007) Carbon, nitrogen and phosphorus dynamics of ant mounds (*Formica rufa* group) in managed boreal forests of different successional stages. Applied Soil Ecology, 36, 156–163.
- Li QX, Sheng LX, Zhou DW, Zhang Y (2003) Effect of the *Lasius flavus* in Songnen grassland on structure and biomass of the *Leymus chinensis* community. Journal of Ecology, 22(6), 49–52. (in Chinese with English abstract) [李庆新, 盛连喜, 周道玮, 张燕 (2003) 松嫩草原黄墩蚁对羊草群落组成与生物量的影响. 生态学杂志, 22(6), 49–52.]
- Lu RK (1999) Soil Agrochemistry Analysis Protocols. China Agriculture Science Press, Beijing. [鲁如坤 (1999) 土壤农业化学分析方法. 中国农业科技出版社, 北京.]
- Mueller UG, Mikheyev AS, Hong E, Sen R, Warren DL, Solomon SE, Ishak HD, Cooper M, Miller JL, Shaffer KA, Juenger TE (2011) Evolution of cold-tolerant fungal symbionts permits winter fungiculture by leafcutter ants at the northern frontier of a tropical ant–fungus symbiosis. Proceedings of the National Academy of Sciences, USA, 108, 4053–4056.
- Schumacher E (2011) The Impact of Ants on the Aboveground and Belowground Ecological Network-Field Studies in a Grassland and Experiments with Microcosms. PhD dissertation, Niedersächsische Staats-und Universitätsbibliothek Göttingen.
- Wang SJ, Ruan HH (2008) Feedback mechanisms of soil biota to aboveground biology in terrestrial ecosystems. Biodiversity Science, 16, 407–416. (in Chinese with English abstract) [王邵军, 阮宏华 (2008) 土壤生物对地上生物物的反馈作用及其机制. 生物多样性, 16, 407–416.]
- Wang SJ, Ruan HH, Wang JS, Xu ZK, Wu YY (2010) Composition structure of soil fauna community under the typical vegetations in the Wuyi Mountains, China. Acta Ecologica Sinica, 30, 5174–5184. (in Chinese with English abstract) [王邵军, 阮宏华, 汪家社, 徐自坤, 吴焰玉 (2010) 武夷山典型植被类型土壤动物群落的结构特征. 生态学报, 30, 5174–5184.]
- Whitford WG, Di MR (1995) Variability in soils and vegetation associated with harvester ant (*Pogonomyrmex rugosus*) nests on a Chihuahuan desert watershed. Biology and Fertility of Soil, 20, 169–173.
- Wu HT, Batzer DP, Yan XM, Lu XG, Wu DH (2013) Contributions of ant mounds to soil carbon and nitrogen pools in a marsh wetland of Northeastern China. Applied Soil Ecology, 70, 9–15.
- Xu ZH (1999) An analysis on the ant fauna of the tropical rain forest in Xishuangbanna of China. Zoological Research, 20, 379–384. (in Chinese with English abstract) [徐正会 (1999) 西双版纳热带雨林蚁科昆虫区系分析. 动物学研究, 20, 379–384.]
- Xu ZH (2002) A Study on the Biodiversity of Formicidae Insect of Xishuangbanna Nature Reserve. Yunnan Science and Technology Press, Kunming. (in Chinese) [徐正会 (2002) 西双版纳自然保护区蚁科昆虫生物多样性研究. 云南科技出版社, 昆明.]
- Yang XD, She YP, Zhang ZY, Cao M, Deng XB (2001) Studies on structure and diversity of ant groups in fragmentary tropical rainforests of “Holy hills” of Dai nationality in Xishuangbanna, China. Acta Ecologica Sinica, 21, 1322–1328. (in Chinese with English abstract) [杨效东, 余宇平, 张智英, 曹敏, 邓小保 (2001) 西双版纳傣族“龙山”片断热带雨林蚂蚁类群结构与多样性研究. 生态学报, 21, 1322–1328.]

•综述•

植物功能性状、功能多样性与生态系统功能：进展与展望

雷羚洁¹ 孔德良² 李晓明¹ 周振兴¹ 李国勇^{1*}¹ (河南大学生命科学学院, 河南开封 475004)² (沈阳农业大学生物科学与技术学院, 辽宁沈阳 110866)

摘要: 植物功能性状与生态系统功能是生态学研究的一个重要领域和热点问题。开展植物功能性状与生态系统功能的研究不仅有助于人类更好地应对全球变化情景下生物多样性丧失的生态学后果, 而且能为生态恢复实践提供理论基础。近二十年来, 该领域的研究迅速发展, 并取得了一系列的重要研究成果, 增强了人们对植物功能性状-生态系统功能关系的认识和理解。本文首先明确了植物功能性状的概念, 评述了近年来植物功能性状-生态系统功能关系领域的重要研究结果, 尤其是植物功能性状多样性-生态系统功能关系研究现状; 提出了未来植物功能性状与生态系统功能关系研究中应加强植物地上和地下性状之间关系及其与生态系统功能、植物功能性状与生态系统多功能性、不同时空尺度上植物功能性状与生态系统功能, 以及全球变化和消费者的影响等方面。

关键词: 生态系统过程; 功能多样性; 生态系统多功能性; 消费者; 全球变化

Plant functional traits, functional diversity, and ecosystem functioning: current knowledge and perspectives

Lingjie Lei¹, Deliang Kong², Xiaoming Li¹, Zhenxing Zhou¹, Guoyong Li^{1*}¹ College of Life Sciences, Henan University, Kaifeng, Henan 475004² Colleges of Bioscience and Biotechnology, Shenyang Agricultural University, Shenyang, 110866

Abstract: Increasing attention has recently been focused on the linkages between plant functional traits and ecosystem functioning. A comprehensive understanding of these linkages can facilitate to address the ecological consequences of plant species loss induced by human activities and climate change, and provide theoretical support for ecological restoration and ecosystem management. In recent twenty years, the evidence of strong correlations between plant functional traits and changes in ecosystem processes is growing. More importantly, ecosystem functioning can be predicted more precisely, using plant functional trait diversity (i.e., functional diversity) than species diversity. In this paper, we first defined plant functional traits and their important roles in determining ecosystem processes. Then, we review recent advances in the relationships between ecosystem functions and plant functional traits and their diversity. Finally, we propose several important future research directions, including (1) exploration of the relationships between aboveground and belowground plant traits and their roles in determining ecosystem functioning, (2) incorporation of the impacts of consumer and global environmental change into the correlation between plant functional traits and ecosystem functioning, (3) effects of functional diversity on ecosystem multifunctionality, and (4) examination of the functional diversity-ecosystem functioning relationship at different temporal and spatial scales.

Key words: ecosystem processes; functional diversity; ecosystem multifunctionality; consumers; global change

近年来, 关于植物功能性状的研究涉及到 从个体到生态系统等多个层次, 并延伸到生态学的

收稿日期: 2015-10-26; 接受日期: 2016-06-01

基金项目: 国家自然科学基金(31270564和31200344)

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: lgy535@henu.edu.cn

多个研究领域, 已成为生态学家关注的热点之一。随着对植物功能性状理解的加深, 研究者们逐步认识到, 许多生态学问题都能够从植物功能性状角度得到较好的回答。全面深入地了解植物功能性状及其与生态系统功能之间的关系, 有助于更好地应对全球气候变化和人类活动干扰日益加剧情景下生物多样性丧失的生态学后果。越来越多的研究证据表明, 植物功能性状与生态系统功能关系密切, 并且一定程度上能够指示生态系统功能的变化。植物功能性状多样性是生物多样性的重要组成, 比物种多样性更能准确地预测生态系统的功能或过程变化, 是生态系统功能或过程的主要决定者(Díaz & Cabido, 2001; Díaz et al, 2007; Bernhardt- Römermann et al, 2011; Roscher et al, 2012)。

关于以往植物功能性状的研究成果, 已有多篇综述进行了详细报道(孟婷婷等, 2007; 冯秋红等, 2008; 杨冬梅等, 2012; 刘晓娟和马克平, 2015)。这些综述大多侧重讨论不同植物功能性状间的关系以及植物功能性状随外界环境变化的特点, 而针对植物功能性状及其多样性与生态系统功能关系研究的综述相对缺乏。基于此, 本文针对植物功能性状、功能多样性与生态系统功能的关系等方面的研究成果进行了系统分析和总结, 并展望该领域未来的研究方向。本综述的主要目的是增强人们对植物功能性状-生态系统功能关系的认识和理解, 同时期望为以后开展植物功能性状与生态系统功能关系的研究提供参考。

1 植物功能性状及其重要性

植物功能性状是指在植物个体水平上通过影响植物生长、繁殖和存活能力从而间接地影响其适合度的形态、生理以及生活史特征(Violle et al, 2007)。例如, 植株高度、生活型、叶片氮含量、比叶面积、叶寿命、比根长、根质量比、种子质量等。在自然生态系统中, 植物通过改变其功能性状如高度、叶面积、叶质量、叶寿命、种子大小及其传播方式等, 来适应外界环境条件的改变, 这种改变同时也体现了生态系统功能的变化(Díaz & Cabido, 2001; Li et al, 2008; Messier et al, 2010; Albert et al, 2012)。然而, 自然界植物种类繁多, 气候变化和人类活动干扰的类型、强度等又多种多样, 这使得利用植物功能性状来反映和预测植物群落和生态系

统功能的变化成为一项具有重要意义的工作。

关于植物功能性状与生态系统过程或功能之间的关系, 大多数研究者认为植物群落中优势物种的相对生物量及其特定性状主导着生态系统过程的动态变化(Wardle, 1999; Smith & Knapp, 2003; Vile et al, 2006; Díaz et al, 2007), 即“生物量比”假说(mass-ratio hypothesis; Grime, 1998)。事实上, 该假说也意味着植物功能性状可以用来预测生态系统功能或过程(Grime, 1998; Garnier et al, 2004; Vile et al, 2006; Díaz et al, 2007)。

目前为止, 研究植物功能性状与生态系统功能的主要途径有两种: 一种是基于植物功能性状的群落功能参数(community functional parameter, Violle et al, 2007), 即植物功能性状的群落加权平均值, 一般采用物种的相对生物量或相对多度的加权平均来计算。另一种是植物功能性状多样性, 即在某一特定群落中植物功能性状值的大小、范围和分布状况, 被认为是生物多样性的一个重要组成部分(Petchey & Gaston, 2002; Díaz et al, 2007)。然而, 不管是哪一种方法, 筛选出与特定生态系统过程相关联的植物功能性状是关键。

基于植物功能性状的群落功能参数和植物功能性状多样性都能够强烈影响植物群落构建和生态系统功能或过程(McGill et al, 2006; Scherer-Lorenzen, 2008; Cornwell & Ackerly, 2009)。例如, Ruiz-Benito等(2014)通过比较7种不同类型的西班牙森林发现, 森林碳储量随着基于比叶重的群落功能参数增大而增加。Pakeman等(2011)对草地凋落物分解的研究发现, 优势物种的叶片干物质含量与凋落物质量丢失呈负相关, 是预测凋落物分解快慢的重要指标。此外, 研究发现, 植物功能性状多样性比物种多样性对环境胁迫或扰动更敏感, 更能指示生态系统功能的变化(Cadotte et al, 2009; Flynn et al, 2011), 而且植物功能性状多样性有助于人们理解为什么在不同的研究中物种多样性与生态系统功能之间关系会产生巨大的差异性。

2 基于植物功能性状的群落功能参数与生态系统功能

在植物群落水平上, 基于个体水平植物功能性状计算的群落功能参数(Grime, 1998; Díaz et al, 2007; Violle et al, 2007; Holdaway et al, 2011)与生态

系统功能存在着密切关系。日益增加的研究证据显示,在许多不同类型的生态系统中,植物功能性状,特别是优势物种的功能性状,可能影响种群的稳定性(Májeková et al, 2014),是生态系统过程和功能(如生产力、土壤碳库以及土壤养分动态等)的主要决定者(Wardle et al, 1998; Díaz et al, 2004; Hooper et al, 2005; De Deyn et al, 2008)。例如,优势物种中与碳获取相关的一些性状是生态系统初级生产力和次级生产力的主要决定者(Naeem & Wright, 2003; Pontes et al, 2007)。

植物群落中优势物种的叶片干物质含量(Kazakou et al, 2006; Fortunel et al, 2009; Pakeman et al, 2011)、养分含量、寿命、比叶面积(Cornelissen & Thompson, 1997; Santiago & Wright, 2007; Fortunel et al, 2009)、机械强度(Cornelissen & Thompson, 1997; Cornelissen et al, 1999; Kurokawa & Nakashizuka, 2008)、对昆虫的适口性(Cornelissen et al, 1999)和可消化性(Cornelissen et al, 2004)等性状都直接或间接地决定着凋落物的化学性质,与分解过程息息相关。例如,叶片干物质含量反映叶肉和结构性物质的比例,干物质含量少的叶片一般叶肉多而结构性物质少,对昆虫的适口性强,微生物也易分解,因而容易降解;反之亦然(Kazakou et al, 2006; Poorter et al, 2009; Pakeman et al, 2011)。在世界范围内通过对不同生物区植物群落凋落物分解速率的研究发现,植物叶片性状对不同生物区凋落物分解速率差异的贡献明显大于气候因素的贡献(Cornwell et al, 2008)。另外,根系中根枝末端的吸收根的功能性状,如直径、养分含量、分枝强度等往往影响到根的呼吸、水分和养分吸收以及根的分解等物质循环过程(McCormack et al, 2015),并最终改变物种间的相互作用和植物群落结构。此外,具有根瘤固氮特征的物种所固定的氮也可被其他植物所利用,从而提高植物群落氮素利用效率,导致较高的生态系统生产力。

此外,基于不同植物功能性状(或组合)的群落功能参数将影响着同一生态系统过程或功能(Wright et al, 2004)。例如,植物地上生物量随着相对生长率、比叶面积、株高和根深的增加而增加,却与单位叶面积所对应的根生物量呈负相关(江小雷等, 2009)。最近的一项研究发现,叶片的比叶面积和氮浓度决定植物对光和CO₂的获取能力,叶脉密

度及其气孔数目和大小决定叶片的水分通量,然而这两类植物功能性状组合具有一定的独立性(Li et al, 2015)。

3 植物功能性状多样性与生态系统功能

与物种分类多样性相比,植物功能性状多样性考虑了植物群落中冗余种和种间互补作用(Díaz & Cabido, 2001),把植物功能性状和生态系统功能连接起来(Petchey & Gaston, 2006),并且可以用多个植物功能性状描述生态系统功能(Schleuter et al, 2010)。因此,植物功能性状多样性能够更准确地预测生态系统功能(Hulot et al, 2000; Heemsbergen et al, 2004; Mokany et al, 2008; Milcu et al, 2013, 2014)。近20年来,关于功能性状多样性的研究论文数量一直稳定增加,植物功能性状多样性与生态系统功能的关系已成为生态学研究关注的焦点之一(Villéger et al, 2008; Schleuter et al, 2010)。然而,过去的大多数相关研究都集中在功能多样性指数构建和验证功能多样性的重要性方面,而关于植物功能性状多样性对生态系统功能的影响及其机制的研究相对缺乏。因此,目前为止人们对植物功能性状多样性-生态系统功能关系的认识并不十分清楚。

从20世纪90年代开始,基于植物功能性状的研究逐渐围绕功能多样性与生态系统功能关系展开,而且功能多样性被认为可能是多样性影响生态系统功能的主要机制(Loreau, 1998; Chapin et al, 2000; Tilman, 2000; Loreau et al, 2001)。过去的研究通常认为较高的物种丰富度会具有较高的功能丰富度,因此物种丰富度被看作是功能丰富度的指示。但是,Díaz和Cabido (2001)认为,只有生态位空间随着物种丰富度呈线性关系时,物种多样性才可以替代功能多样性。从理论上讲,这种情况只有在两种条件下才能发生:一是物种随机地占据生态位空间从而增加了生态位空间的覆盖度;另一种是物种均匀地占据着生态位空间(Díaz & Cabido, 2001)。然而,这两种情况在自然界中是非常罕见的。相反,大多数自然群落中存在着较高的物种间生态位重叠和较大的种内变异。因此,在开展多样性-生态系统功能关系研究时不能简单地把物种多样性等同于植物功能性状多样性。相关实验结果也表明,植物群落中物种多样性的变化通常并不与植物功能性状

多样性的变化保持一致(Cowling et al, 1994; Vazquez & Givnish, 1998; Díaz et al, 1999)。尽管如此, 实践中仍然缺乏统一和便捷的测定植物功能性状多样性的方法(Díaz & Cabido, 2001; Tilman, 2001)。因此, 当前仍有许多研究采用物种丰富度这种简便易测的指标而非植物功能性状多样性来研究多样性-生态系统功能的关系。

关于植物功能性状多样性测定方法, 早期的研究通常是把植物群落中的物种根据某一特定功能性状的不同划分成不同功能类群, 而功能类群的丰富度即为植物功能性状多样性指标。例如, 把草地植物划分为C₄和C₃植物类群, 以及固氮植物和非固氮植物等(Hooper & Dukes, 2004; Petchey & Gaston, 2006; Wright et al, 2006)。研究发现, 植物功能类群丰富度增加可以促进生态系统初级生产(Tilman et al, 1997; Hooper & Dukes, 2004; Hooper et al, 2005), 抑制生物入侵(Dukes, 2001), 调控生态系统对干扰的响应(Hulot et al, 2000)。此外, 植物功能类群丰富度的大小也影响着生态系统内的资源利用效率和总量(Díaz & Cabido, 2001)。然而, 这种测定方法可能会丢失一些连续变量所呈现的信息(Gitay & Noble, 1997), 忽略了物种多样度的重要性(Díaz & Cabido, 2001), 并且在同一植物群落中, 用不同的功能类群划分方法会得到不同的研究结果(Wright et al, 2006)。最近十多年来研究者们发表了许多关于植物功能性状多样性的评价指数(Petchey & Gaston, 2002; Villéger et al, 2008; Schleuter et al, 2010; Casanoves et al, 2011), 弥补了上述划分方法的不足。首先, Mason等(2005)依据物种多样性的组成进行类推, 把植物功能性状多样性也划分为3个组成: 功能丰富度(functional richness)、功能均匀度(functional evenness)和功能离散度(functional divergence), 并推导出各个组成相应的计算方法。之后, Villéger等(2008)在上述研究的基础上通过综合功能丰富度、功能均匀度和功能离散度, 提出了多维度的功能多样性指数计算方法; Schleuter等(2010)在比较和总结前人提出的各种功能多样性指数的基础上, 将植物功能性状的种内差异考虑进去, 提出了新的功能丰富度、功能均匀度和功能离散度的计算方法。

由此可见, 植物功能性状多样性指数的构建仍然还处在不断发展和完善中。尽管目前为止没有一

种功能多样性指数被广泛地应用, 但是研究者们已经开始利用植物功能性状多样性的不同组分(功能丰富度、功能均匀度和功能离散度)来探讨植物多样性影响生态系统功能的潜在机制。此外, 关于上述植物功能性状多样性3个组分的具体计算方法, 已有研究进行了详细的综述和分析(宋彦涛等, 2011), 这里不再赘述。

随着植物功能性状多样性指数的构建和不断发展, 研究者们逐渐开始使用植物功能性状多样性指数探讨植物功能性状多样性与生态系统功能或过程之间的关系。Díaz等(2007)研究发现, 植物叶片性状(叶片氮、木质素含量和叶片抗拉强度)和植被高度的多样性共同决定了亚高山草地生态系统凋落物累积, 而该生态系统的土壤肥力的变异则由植被叶片和根系性状的多样性共同解释。Zhu等(2015)在位于中国黄土高原的16个半干旱恢复草地上研究了植被群落功能组成对土壤侵蚀的影响, 发现功能离散度与土壤侵蚀程度之间存在着较强的负相关关系, 这表明植物功能性状多样性在减少该地区土壤侵蚀方面的重要性。据此, 他们建议在制定该地区生态系统恢复策略时要考虑植物功能性状多样性的恢复。Flynn等(2011)通过对29个草地实验数据综合分析发现, 将植物功能性状多样性与谱系多样性(phylogenetic diversity)结合, 对生物多样性-生态系统生产力关系具有较好的预测能力。在森林生态系统中, Conti和Díaz (2013)通过对阿根廷16个不同类型的森林研究点的调查发现, 森林碳固持与树高度和木质密度的多样性之间存在显著的相关关系, 而与植物叶片性状的多样性无关。农田生态系统的监测实验证明, 提高农田生态系统植物多样性可以增加花性状的多样性, 而不同性状的花有利于吸引更多访花者, 进而可提高农作物产量(Carvalho et al, 2011)。可见, 在多样性高的群落中, 植物功能性状在生态位空间占据的范围越大, 群落在时空变异的环境中就越能高效地利用资源。

尽管如此, 基于植物功能性状多样性的研究方法并非与基于植物物种多样性的研究方法并不是相互独立或平行的, 两者之间存在一定的联系。植物功能性状多样性可以被用于物种多样性影响生态系统功能的机制解释。例如, 选择效应(selection effect)和生态位互补效应(niche complementarity effect)被认为是物种多样性影响生态系统功能的两个

主要机制(Huston, 1997; Loreau, 1998, 2000; Tilman, 1999)。然而, 对于这两种机制来说, 不同物种间植物功能性状的差异均起着决定性的作用。选择效应机制强调物种多样性的增加促进了群落中最有效的物种成为优势物种的可能性(Cardinale et al, 2007), 而群落优势种的功能性状决定了生态系统功能(Grime, 1998; Mokany et al, 2008; Roscher et al, 2012)。生态位互补效应机制关注的是不同植物功能性状的范围和分布。在低生产力或严酷的环境条件下, 由于竞争排斥作用对种间交互作用影响较小, 生态位互补效应机制因而具有重要作用(Warren et al, 2009; Paquette & Messier, 2011)。但是, 另一些研究发现, 互补效应在不同的森林生物群落中具有相同作用(Zhang et al, 2012)。因此, 有研究者认为将基于植物功能性状多样性的方法与基于植物物种多样性的方法结合起来, 将有助于增加对植物多样性-生态系统功能关系的认识(Díaz & Cabido, 2001; Ruiz-Benito et al, 2014)。

4 展望

近年来, 基于植物功能性状组合而非物种组合的实验设计和方法越来越多地被用来探讨植物功能性状及其多样性对生态系统功能的影响机制。未来的研究应注重在过去的研究中被忽略或相对薄弱的方面, 例如植物地上和地下性状间的关系及其与生态系统功能的联系、生态系统多功能性、全球变化和消费者的影响, 以及不同生态学尺度上植物功能性状与生态系统功能关系等。

4.1 植物地上和地下功能性状之间的关系

植物的功能性状除了地上部分以外, 地下部分根系的功能性状, 如根的直径、比根长、组织密度、真菌侵染率、分枝比、相对生长速率等, 直接或间接地影响根系的生长、水分和养分的吸收以及根系死亡后的分解等众多生态系统过程(Kong et al, 2014; Eissenstat et al, 2015; Liu et al, 2015; McCormack et al, 2015)。相对于植物地上部分, 根系的结构和功能存在显著的异质性。例如, 根的末端部分具有吸收功能, 而根基部则具有支持、贮藏、运输等功能; 而且绝大部分的根系与菌根真菌形成共生关系(McCormack et al, 2015)。这些因素都增加了根系功能性状研究的复杂性和艰巨性。同时, 根系和叶片由于处于不同的环境(土壤vs.大气), 所受的选

择压力有很大的差异, 导致它们之间的功能性状可能不具协同性。例如, 比根长和比叶面积这两个关键性状被发现具有较弱的相关性(Withington et al, 2006; Chen et al, 2013; 詹书侠等, 2016)。这表明, 基于地上叶片功能性状与生态系统功能的研究结果可能不适用于地下根系的功能性状。因此, 未来还需要深入地根系功能性状与生态系统功能的关系及其与叶片功能性状与生态系统功能关系的对比研究。这对于深入理解植物功能性状以及功能多样性与生态系统功能的关系和生物进化具有重要意义。

4.2 多个功能性状vs.单一(多个)生态系统功能

生态系统功能通常受到多个植物功能性状的影响(Chown et al, 2004; Díaz et al, 2004)。例如, 植物叶物候和叶倾角都影响生态系统的功能特性。实验表明, 增加叶物候的时间互补性能够增加年生产力, 这种影响可能在物种丰富度低的群落中表现得更突出(Stevens & Carson, 2001)。叶倾角往往是向着能够使植物获得更大的光捕获能力的方向变化(Sonohat et al, 2002; Posada et al, 2009), 从而增加植物的光合作用和净初级生产力。此外, 随着对生态系统了解的加深, 研究者们逐渐认识到生态系统同时提供和维持多个生态系统功能, 即生态系统多功能性(ecosystem multifunctionality)。然而, 直到最近10来年研究者们才开始定量分析生态系统多功能性的测度及其与植物多样性的关系(徐炜等, 2016a, b)。其中, 关于植物功能性状及其多样性对生态系统多功能性的影响研究更是相对缺乏。过去的大多数研究主要集中在单个性状对单一生态系统功能的影响(Fortunel et al, 2009; Pakeman & Marriott, 2010), 以及如何量化植物功能性状多样性和生态系统多功能性等方面(Petchey & Gaston, 2002; Laliberté & Legendre, 2010)。因此, 未来研究需要更多关注多个植物功能性状以及功能多样性与单一生态系统功能或生态系统多功能性的关系。

4.3 环境因子改变和消费者对功能性状-生态系统功能关系的影响

过去的大多数研究均在人工群落或人为操纵的自然群落中开展, 而在野外自然条件下开展的实验研究相对缺乏。这是因为只有人为控制才能使不同群落的外界环境因子保持一致, 然后调控群落组成使之形成物种多样性或功能多样性梯度, 从而探

讨多样性与生态系统功能的关系。然而, 在自然生态系统中, 外界环境的差异性普遍存在。已有的研究结果证明环境因子与植物功能性状共同决定着自然条件下生态系统的功能, 而且植物功能性状也会受到外界环境因子的影响, 随环境因子的变化而改变(Guo et al, 2010; Harel et al, 2011)。此外, 消费者作为生态系统中能量传递的重要部分, 对植物功能性状和生态系统功能具有重要的影响。例如, 植物幼苗和叶片对取食动物的适口性跟植物体氮含量以及多种植物性状有关(Wardle et al, 1998)。因此, 在植物功能性状多样性-生态系统功能关系研究中考虑外界环境因子和消费者的影响, 既可以增强对植物多样性与生态系统功能关系的理解, 又能提高利用生物多样性预测生态系统功能变化的准确性。

4.4 不同时空尺度上植物功能性状与生态系统功能之间的关系

过去大多数研究所选择的植物功能性状值都是某一时间点上的特定值(比如最大高度、成熟叶片的比叶面积和氮含量等), 而没有考虑这些植物功能性状随时间或植物生活史阶段的动态变化。尽管这些植物功能性状的特定值能在一定程度上解释不同生态系统之间的功能差异, 但如果考虑其随植物生长的动态变化, 那么将可能增加其对生态系统功能变化的解释量, 同时也有利于了解植物功能性状改变对生态系统功能的影响机制。但是, 目前为止我们还不清楚植物功能性状及其多样性在时间尺度上的变化如何影响生态系统功能。

此外, 不同空间尺度上植物功能性状及其多样性与生态系统功能关系的研究是未来该领域重要研究方向之一。从最初的植物种内和种间性状的研究(Hudson et al, 2011), 到群落、生态系统尺度(Roscher et al, 2012)和全球尺度的研究(Harrison et al, 2006; Maestre et al, 2012), 人们已从不同空间尺度探究了植物功能性状及其对生态系统功能的作用。然而, 以往的大部分研究仍然集中于小尺度和单一生境条件下, 而大尺度、多生境条件下的研究较少。已有研究表明, 基于植物个体水平的植物功能性状不能完整地描述较大尺度上整个生态系统过程(Pasari et al, 2013)。此外, 气候变化和传统的植被分类方法不能很好地解释生态系统功能或其过程在生物地理学尺度上的差异, 而把植物功能性状

考虑进来被认为将有助于揭示生态系统功能在生物地理学上的变化机制(Reichstein et al, 2014)。因此, 我们建议未来该方向的研究工作重点放在解决不同空间尺度上植物功能性状或植被功能特征的测定与转换问题。例如, 基于植物功能性状的模型构建和推演, 以及先进的遥感技术应用都将有利于推动该研究方向的发展。

致谢: 感谢河南大学杨中领博士在本文成稿过程中提出的宝贵建议。

参考文献

- Albert CH, de Bello F, Boulangeat I, Pellet G, Lavorel S, Thuiller W (2012) On the importance of intraspecific variability for the quantification of functional diversity. *Oikos*, 121, 116–126.
- Bernhardt-Römermann M, Römermann C, Sperlich S, Schmidt W (2011) Explaining grassland biomass—the contribution of climate, species and functional diversity depends on fertilization and mowing frequency. *Journal of Applied Ecology*, 48, 1088–1097.
- Cadotte MW, Cavender-Bares J, Tilman D, Oakley TH (2009) Using phylogenetic, functional and trait diversity to understand patterns of plant community productivity. *PLoS ONE*, 4, e5695.
- Cardinale BJ, Wright JP, Cadotte MW, Carroll IT, Hector A, Srivastava DS, Loreau M, Weis JJ (2007) Impacts of plant diversity on biomass production increase through time because of species complementarity. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 104, 18123–18128.
- Carvalho LG, Veldtman R, Shenkute AG, Tesfay GB, Pirk CWW, Donaldson JS, Nicolson SW (2011) Natural and within-farmland biodiversity enhances crop productivity. *Ecology Letters*, 14, 251–259.
- Casanoves F, Pla L, Di Rienzo JA, Díaz S (2011) FDiversity: a software package for the integrated analysis of functional diversity. *Methods in Ecology and Evolution*, 2, 233–237.
- Chapin FS, Zavelata ES, Eviner VT, Naylor RL, Vitousek PM, Reynolds HL, Hooper DU, Lavorel S, Sala OE, Hobbie SE, Mack MC, Díaz S (2000) Consequences of changing biodiversity. *Nature*, 405, 234–242.
- Chen W, Zeng H, Eissenstat DM, Guo D (2013) Variation of first-order root traits across climatic gradients and evolutionary trends in geological time. *Global Ecology and Biogeography*, 22, 846–856.
- Chown SL, Gaston KJ, Robinson D (2004) Macrophysiology: large-scale patterns in physiological traits and their ecological implications. *Functional Ecology*, 18, 159–167.
- Conti G, Díaz S (2013) Plant functional diversity and carbon storage—an empirical test in semi-arid forest ecosystems. *Journal of Ecology*, 101, 18–28.
- Cornelissen JHC, Pérez-Harguindeguy N, Díaz S, Grime JP,

- Marzano B, Cabido M, Vendramini F, Cerabolini B (1999) Leaf structure and defence control litter decomposition rate across species and life forms in regional floras on two continents. *New Phytologist*, 143, 191–200.
- Cornelissen JHC, Quested HM, Gwynn-Jones D, Van Logtestijn RSP, de Beus MAH, Kondratyuk A, Callaghan TV, Aerts R (2004) Leaf digestibility and litter decomposability are related in a wide range of subarctic plant species and types. *Functional Ecology*, 18, 779–786.
- Cornelissen JHC, Thompson K (1997) Functional leaf attributes predict litter decomposition rate in herbaceous plants. *New Phytologist*, 135, 109–114.
- Cornwell WK, Ackerly DD (2009) Community assembly and shifts in plant trait distributions across an environmental gradient in coastal California. *Ecological Monographs*, 79, 109–126.
- Cornwell WK, Cornelissen JHC, Amatangelo K, Dorrepaal E, Eviner VT, Hoores B, Kurokawa H, Pérez-Harguindeguy N, Quested HM, Santiago LS, Wardle DA, Wright IJ, Aerts R, Allison SD, van Bodegom P, Brovkin V, Chatain A, Callaghan TV, Díaz S, Garnier E, Gurvich DE, Kazakou E, Klein JA, Read J, Reich PB, Soudzilovskaia NA, Vaieretti MV, Westoby M (2008) Plant species traits are the predominant control on litter decomposition rates within biomes worldwide. *Ecology Letters*, 11, 1065–1071.
- Cowling RM, Mustart PI, Laurie H, Richards MB (1994) Species diversity, functional diversity and functional redundancy in fynbos communities. *South African Journal of Science*, 90, 333–337.
- De Deyn GB, Cornelissen JHC, Bardgett RD (2008) Plant functional traits and soil carbon sequestration in contrasting biomes. *Ecology Letters*, 11, 516–531.
- Díaz S, Cabido M (2001) Vive la difference: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology & Evolution*, 16, 646–655.
- Díaz S, Cabido M, Zak M, Carretero EM, Aranibar J (1999) Plant functional traits, ecosystem structure, and land-use history along a climatic gradient in central-western Argentina. *Journal of Vegetation Science*, 10, 651–660.
- Díaz S, Hodgson JG, Thompson K, Cabido M, Cornelissen JHC, Jalili A, Montserrat-Martí G, Grime JP, Zarrinkamar F, Asri Y (2004) The plant traits that drive ecosystems: evidence from three continents. *Journal of Vegetation Science*, 15, 295–304.
- Díaz S, Lavorel S, de Bello F, Quétier F, Grigulis K, Robson TM (2007) Incorporating plant functional diversity effects in ecosystem service assessments. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 104, 20684–20689.
- Dukes JS (2001) Biodiversity and invasibility in grassland microcosms. *Oecologia*, 126, 563–568.
- Eissenstat DM, Kucharski JM, Zadworny M, Adams TS, Koide RT (2015) Linking root traits to nutrient foraging in arbuscular mycorrhizal trees in a temperate forest. *New Phytologist*, 208, 114–124.
- Feng QH, Shi ZM, Dong LL (2008) Response of plant functional traits to environment and its application. *Scientia Sinicae*, 44, 125–131. (in Chinese with English abstract) [冯秋红, 史作民, 董莉莉 (2008) 植物功能性状对环境的响应及其应用. *林业科学*, 44, 125–131.]
- Flynn D, Mirotchnick N, Jain M, Palmer M, Naeem S (2011) Functional and phylogenetic diversity as predictors of biodiversity–ecosystem-function relationships. *Ecology*, 92, 1573–1581.
- Fortunel C, Garnier E, Joffre R, Kazakou E, Quested H, Grigulis K, Lavorel S, Ansquer P, Castro H, Cruz P, Doležal J, Eriksson O, Freitas H, Golodets C, Jouany C, Kigel J, Kleyer M, Lehsten V, Lepš J, Meier T, Pakeman R, Papatimitriou M, Papanastasis VP, Quétier F, Robson M, Sternberg M, Theau J, Thébaud A, Zarovali M (2009) Leaf traits capture the effects of land use changes and climate on litter decomposability of grasslands across Europe. *Ecology*, 90, 598–611.
- Garnier E, Cortez J, Billès G, Navas ML, Roumet C, Debussche M, Laurent G, Blanchard A, Aubry D, Bellmann A, Neil C, Toussaint JP (2004) Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology*, 85, 2630–2637.
- Gitay H, Noble IR (1997) What are functional types and how should we seek them? In: *Plant Functional Types: Their Relevance to Ecosystem Properties and Global Change* (eds Smith TM, Shugart HH, Woodward FI), pp. 3–19. Cambridge University Press, Cambridge.
- Grime JP (1998) Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate, filter and founder effects. *Journal of Ecology*, 86, 902–910.
- Guo H, Mazer SJ, Du G (2010) Geographic variation in seed mass within and among nine species of *Pedicularis* (Orobanchaceae): effects of elevation, plant size and seed number per fruit. *Journal of Ecology*, 98, 1232–1242.
- Harel D, Holzapfel C, Sternberg M (2011) Seed mass and dormancy of annual plant populations and communities decreases with aridity and rainfall predictability. *Basic and Applied Ecology*, 12, 674–684.
- Harrison S, Davies KF, Safford HD, Viers JH (2006) Beta diversity and the scale-dependence of the productivity–diversity relationship: a test in the Californian serpentine flora. *Journal of Ecology*, 94, 110–117.
- Heemsbergen DA, Berg MP, Loreau M, van Hal JR, Faber JH, Verhoef HA (2004) Biodiversity effects on soil processes explained by interspecific functional dissimilarity. *Science*, 306, 1019–1020.
- Holdaway RJ, Richardson SJ, Dickie IA, Peltzer DA, Coomes DA (2011) Species- and community-level patterns in fine root traits along a 120000-year soil chronosequence in temperate rain forest. *Journal of Ecology*, 99, 954–963.
- Hooper DU, Chapin FS, Ewel JJ, Inchausti P, Lavorel S, Lawton JH, Lodge DM, Loreau M, Naeem S, Setälä H, Symstad AJ, Vandermeer J, Wardle DA (2005) Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. *Ecological Monographs*, 75, 3–35.

- Hooper DU, Dukes JS (2004) Overyielding among plant functional groups in a long term experiment. *Ecology Letters*, 7, 95–105.
- Hudson JMG, Henry GHR, Cornwell WK (2011) Taller and larger: shifts in Arctic tundra leaf traits after 16 years of experimental warming. *Global Change Biology*, 17, 1013–1021.
- Hulot FD, Lacroix G, Lescher-Moutoué F, Loreau M (2000) Functional diversity governs ecosystem response to nutrient enrichment. *Nature*, 405, 340–344.
- Huston MA (1997) Hidden treatments in ecological experiments: re-evaluating the ecosystem function of biodiversity. *Oecologia*, 110, 449–460.
- Jiang XL, Li WQ, Zhang WG (2009) Relationship between plant functional traits and productivity. *Journal of Lanzhou University (Natural Sciences)*, 45, 37–41. (in Chinese with English abstract) [江小雷, 李伟琦, 张卫国 (2009) 植物功能性状与生产力的关系. 兰州大学学报(自然科学版), 45, 37–41.]
- Kazakou E, Vile D, Shipley B, Gallet C, Garnier E (2006) Co-variations in litter decomposition, leaf traits and plant growth in species from a Mediterranean old-field succession. *Functional Ecology*, 20, 21–30.
- Kong D, Ma C, Zhang Q, Li L, Chen X, Zeng H, Guo D (2014) Leading dimensions in absorptive root trait variation across 96 subtropical forest species. *New Phytologist*, 203, 863–872.
- Kurokawa H, Nakashizuka T (2008) Leaf herbivory and decomposability in a Malaysian tropical rain forest. *Ecology*, 89, 2645–2656.
- Laliberté E, Legendre P (2010) A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology*, 91, 299–305.
- Li G, Yang D, Sun S (2008) Allometric relationships between lamina area, lamina mass and petiole mass of 93 temperate woody species vary with leaf habit, leaf form and altitude. *Functional Ecology*, 22, 557–564.
- Li L, McCormack ML, Ma C, Kong D, Zhang Q, Chen X, Zeng H, Niinemets U, Guo D (2015) Leaf economics and hydraulic traits are decoupled in five species-rich tropical-subtropical forests. *Ecology Letters*, 18, 899–906.
- Liu B, Li H, Zhu B, Koide RT, Eissenstat DM, Guo D (2015) Complementarity in nutrient foraging strategies of absorptive fine roots and arbuscular mycorrhizal fungi across 14 coexisting subtropical tree species. *New Phytologist*, 208, 125–136.
- Liu XJ, Ma KP (2015) Plant functional traits—concepts, applications and future directions. *Scientia Sinica Vitae*, 45, 325–339. (in Chinese with English abstract) [刘晓娟, 马克平 (2015) 植物功能性状研究进展. 中国科学: 生命科学, 45, 325–339.]
- Loreau M (1998) Biodiversity and ecosystem functioning: a mechanistic model. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 95, 5632–5636.
- Loreau M (2000) Biodiversity and ecosystem functioning: recent theoretical advances. *Oikos*, 91, 3–17.
- Loreau M, Naeem S, Inchausti P, Bengtsson J, Grime JP, Hector A, Hooper DU, Huston MA, Raffaelli D, Schmid B, Tilman D, Wardle DA (2001) Biodiversity and ecosystem functioning: current knowledge and future challenges. *Science*, 294, 804–808.
- Maestre FT, Quero JL, Gotelli NJ, Escudero A, Ochoa V, Delgado-Baquerizo M, Garcia-Gomez M, Bowker MA, Soliveres S, Escolar C, Garcia-Palacios P, Berdugo M, Valencia E, Gozalo B, Gallardo A, Aguilera L, Arredondo T, Blones J, Boeken B, Bran D, Conceicao AA, Cabrera O, Chaieb M, Derak M, Eldridge DJ, Espinosa CI, Florentino A, Gaitan J, Gatica MG, Ghiloufi W, Gomez-Gonzalez S, Gutierrez JR, Hernandez RM, Huang X, Huber-Sannwald E, Jankju M, Miriti M, Monerris J, Mau RL, Morici E, Naseri K, Ospina A, Polo V, Prina A, Pucheta E, Ramirez-Collantes DA, Romao R, Tighe M, Torres-Diaz C, Val J, Veiga JP, Wang D, Zaady E (2012) Plant species richness and ecosystem multifunctionality in global drylands. *Science*, 335, 214–218.
- Májeková M, de Bello F, Doležal J, Lepš J (2014) Plant functional traits as determinants of population stability. *Ecology*, 95, 2369–2374.
- Mason NWH, Mouillot D, Lee WG, Wilson JB (2005) Functional richness, functional evenness and functional divergence: the primary components of functional diversity. *Oikos*, 111, 112–118.
- McCormack ML, Dickie IA, Eissenstat DM, Fahey TJ, Fernandez CW, Guo D, Helmisaari H, Hobbie EA, Iversen CM, Jackson RB, Leppälampi-Kujansuu J, Norby RJ, Phillips RP, Pregitzer KS, Pritchard SG, Rewald B, Zadworny M (2015) Redefining fine roots improves understanding of below-ground contributions to terrestrial biosphere processes. *New Phytologist*, 207, 505–518.
- McGill BJ, Enquist BJ, Weiher E, Westoby M (2006) Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology & Evolution*, 21, 178–185.
- Meng TT, Ni J, Wang GH (2007) Plant functional traits, environments and ecosystem functioning. *Journal of Plant Ecology*, 31, 150–165. (in Chinese with English abstract) [孟婷婷, 倪健, 王国宏 (2007) 植物功能性状与环境与生态系统功能. 植物生态学报, 31, 150–165.]
- Messier J, McGill BJ, Lechowicz MJ (2010) How do traits vary across ecological scales? A case for trait-based ecology. *Ecology Letters*, 13, 838–848.
- Milcu A, Allan E, Roscher C, Jenkins T, Meyer ST, Flynn DF, Bessler H, Buscot F, Engels C, Gubsch M, König S, Lipowsky A, Loranger J, Renker C, Scherber C, Schmid B, Thébaud E, Wubet T, Weisser WW, Scheu S, Eisenhauer N (2013) Functionally and phylogenetically diverse plant communities key to soil biota. *Ecology*, 94, 1878–1885.
- Milcu A, Roscher C, Gessler A, Bachmann D, Gockele A, Guderle M, Landais D, Piel C, Escape C, Devidal S, Ravel O, Buchmann N, Gleixner G, Hildebrandt A, Roy J (2014) Functional diversity of leaf nitrogen concentrations drives grassland carbon fluxes. *Ecology Letters*, 17, 435–444.

- Mokany K, Ash J, Roxburgh S (2008) Functional identity is more important than diversity in influencing ecosystem processes in a temperate native grassland. *Journal of Ecology*, 96, 884–893.
- Naeem S, Wright JP (2003) Disentangling biodiversity effects on ecosystem functioning: deriving solutions to a seemingly insurmountable problem. *Ecology Letters*, 6, 567–579.
- Pakeman RJ, Eastwood A, Scobie A (2011) Leaf dry matter content as a predictor of grassland litter decomposition: a test of the ‘mass ratio hypothesis’. *Plant and Soil*, 342, 49–57.
- Pakeman RJ, Marriott CA (2010) A functional assessment of the response of grassland vegetation to reduced grazing and abandonment. *Journal of Vegetation Science*, 21, 683–694.
- Paquette A, Messier C (2011) The effect of biodiversity on tree productivity: from temperate to boreal forests. *Global Ecology and Biogeography*, 20, 170–180.
- Pasari JR, Levia T, Zavaletaa ES, Tilman D (2013) Several scales of biodiversity affect ecosystem multifunctionality. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 110, 10219–10222.
- Petchey OL, Gaston KJ (2002) Functional diversity (FD), species richness and community composition. *Ecology Letters*, 5, 402–411.
- Petchey OL, Gaston KJ (2006) Functional diversity: back to basics and looking forward. *Ecology Letters*, 9, 741–758.
- Pontes LDS, Soussana JF, Louault F, Andueza D, Carrère P (2007) Leaf traits affect the above-ground productivity and quality of pasture grasses. *Functional Ecology*, 21, 844–853.
- Poorter H, Niinemets Ü, Poorter L, Wright IJ, Villar R (2009) Causes and consequences of variation in leaf mass per area (LMA): a meta-analysis. *New Phytologist*, 182, 565–588.
- Posada JM, Lechowicz MJ, Kitajima K (2009) Optimal photosynthetic use of light by tropical tree crowns achieved by adjustment of individual leaf angles and nitrogen content. *Annals of Botany*, 103, 795–805.
- Reichsteina M, Bahn M, Mahechaa MD, Kattgea J, Baldocchi DD (2014) Linking plant and ecosystem functional biogeography. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 111, 13697–13702.
- Roscher C, Schumacher J, Gubsch M, Lipowsky A, Weigelt A, Buchmann N, Schmid B, Schulze ED (2012) Using plant functional traits to explain diversity–productivity relationships. *PLoS ONE*, 7, e36760.
- Ruiz-Benito P, Gómez-Aparicio L, Paquette A, Messier C, Kattge J, Zavala MA (2014) Diversity increases carbon storage and tree productivity in Spanish forests. *Global Ecology and Biogeography*, 23, 311–322.
- Santiago LS, Wright SJ (2007) Leaf functional traits of tropical forest plants in relation to growth form. *Functional Ecology*, 21, 19–27.
- Scherer-Lorenzen M (2008) Functional diversity affects decomposition processes in experimental grasslands. *Functional Ecology*, 22, 547–555.
- Schleuter D, Daufresne M, Massol F, Argillier C (2010) A user’s guide to functional diversity indices. *Ecological Monographs*, 80, 469–484.
- Smith MD, Knapp AK (2003) Dominant species maintain ecosystem function with non-random species loss. *Ecology Letters*, 6, 509–517.
- Song YT, Wang P, Zhou DW (2011) Methods of measuring plant community functional diversity. *Chinese Journal of Ecology*, 30, 2053–2059. (in Chinese with English abstract)
- [宋彦涛, 王平, 周道玮 (2011) 植物群落功能多样性的计算方法. *生态学杂志*, 30, 2053–2059.]
- Sonohat G, Sinoquet H, Varlet-Grancher C, Rakocevic M, Jacquet A, Simon JC, Adam B (2002) Leaf dispersion and light partitioning in three-dimensionally digitized tall fescue-white clover mixtures. *Plant, Cell and Environment*, 25, 529–538.
- Stevens MHH, Carson WP (2001) Phenological complementarity, species diversity, and ecosystem function. *Oikos*, 92, 291–296.
- Tilman D (1999) The ecological consequences of changes in biodiversity: a search for general principles. *Ecology*, 80, 1455–1474.
- Tilman D (2000) Causes, consequences and ethics of biodiversity. *Nature*, 405, 208–211.
- Tilman D, Knops J, Wedin D, Reich P, Ritchie M, Siemann E (1997) The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes. *Science*, 277, 1300–1302.
- Tilman D (2001) Functional diversity. In: *Encyclopedia of Biodiversity* (ed. Levin SA), pp. 109–120. Academic Press, San Diego, CA.
- Vazquez JA, Givnish TJ (1998) Altitudinal gradients in tropical forest composition, structure, and diversity in the Sierra de Manantlan. *Journal of Ecology*, 86, 999–1020.
- Vile D, Shipley B, Garnier E (2006) Ecosystem productivity can be predicted from potential relative growth rate and species abundance. *Ecology Letters*, 9, 1061–1067.
- Villéger S, Mason NWH, Mouillot D (2008) New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology*, 89, 2290–2301.
- Violle C, Navas ML, Vile D, Kazakou E, Fortunel C, Hummel I, Garnier E (2007) Let the concept of trait be functional! *Oikos*, 116, 882–892.
- Wardle DA (1999) Is sampling effect a problem for experiments investigating biodiversity–ecosystem function relationships? *Oikos*, 87, 403–407.
- Wardle DA, Barker GM, Bonner KI, Nicholson KS (1998) Can comparative approaches based on plant ecophysiological traits predict the nature of biotic interactions and individual plant species effects in ecosystems? *Journal of Ecology*, 86, 405–420.
- Warren J, Topping C, James P (2009) A unifying evolutionary theory for the biomass-diversity-fertility relationship. *Theoretical Ecology*, 2, 119–126.
- Withington JM, Reich PB, Oleksyn J, Eissenstat DM (2006) Comparisons of structure and life span in roots and leaves among temperate trees. *Ecological Monographs*, 76,

- 381–397.
- Wright IJ, Groom PK, Lamont BB, Poot P, Prior LD, Reich PB, Schulze ED, Veneklaas EJ, Westoby M (2004) Short communication: leaf trait relationships in Australian plant species. *Functional Plant Biology*, 31, 551–558.
- Wright JP, Naeem S, Hector A, Lehman C, Reich PB, Schmid B, Tilman D (2006) Conventional functional classification schemes underestimate the relationship with ecosystem functioning. *Ecology Letters*, 9, 111–120.
- Xu W, Jing X, Ma ZY, He JS (2016a) A review on the measurement of ecosystem multifunctionality. *Biodiversity Science*, 24, 72–84. (in Chinese with English abstract) [徐炜, 井新, 马志远, 贺金生 (2016a) 生态系统多功能性的测度方法. *生物多样性*, 24, 72–84.]
- Xu W, Ma ZY, Jing X, He JS (2016b) Biodiversity and ecosystem multifunctionality: advances and perspectives. *Biodiversity Science*, 24, 55–71. (in Chinese with English abstract) [徐炜, 马志远, 井新, 贺金生 (2016b) 生物多样性与生态系统多功能性: 进展与展望. *生物多样性*, 24, 55–71.]
- Yang DM, Zhang JJ, Zhou D, Qian MJ, Zheng Y, Jin LM (2012) Leaf and twig functional traits of woody plants and their relationships with environmental change: a review. *Chinese Journal of Ecology*, 31, 702–713. (in Chinese with English abstract) [杨冬梅, 章佳佳, 周丹, 钱敏杰, 郑瑶, 金灵妙 (2012) 木本植物茎叶功能性状及其关系随环境变化的研究进展. *生态学杂志*, 31, 702–713.]
- Zhan SX, Zheng SX, Wang Y, Bai YF (2016) Response and correlation of above- and below-ground functional traits of *Leymus chnensis* to nitrogen and phosphorus additions. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 40, 36–47. (in Chinese with English abstract) [詹书侠, 郑淑霞, 王扬, 白永飞 (2016) 羊草的地上–地下功能性状对氮磷施肥梯度的响应及关联. *植物生态学报*, 40, 36–47.]
- Zhang Y, Chen HYH, Reich PB (2012) Forest productivity increases with evenness, species richness and trait variation: a global meta-analysis. *Journal of Ecology*, 100, 742–749.
- Zhu H, Fu B, Wang S, Zhu L, Zhang L, Jiao L, Wang C (2015) Reducing soil erosion by improving community functional diversity in semi-arid grasslands. *Journal of Applied Ecology*, 52, 1063–1072.

(责任编辑: 贺金生 责任编辑: 时意专)

• 综述 •

Metabarcoding技术在真菌多样性研究中的应用

曹 云^{1,2} 沈文静² 陈 炼³ 胡飞龙² 周 蕾⁴ 徐海根^{2*}

1 (南京大学生命科学院, 南京 210093)

2 (环境保护部南京环境科学研究所国家环境保护生物安全重点实验室, 南京 210042)

3 (江苏第二师范学院生命科学与化学化工学院, 南京 210013)

4 (南京林业大学林学院, 南京 210037)

摘要: 由于受到气候变化、土地利用变化及环境污染等诸多因素的干扰, 真菌多样性受到不容忽视的威胁, 亟需得到保护。构建物种数据库是实现真菌多样性研究和保护的重要前提。近年来兴起的DNA条形码及metabarcoding技术能够在很大程度上弥补传统鉴定方法的缺陷, 可对真菌物种进行大规模、准确、快速、高效地鉴定。本文梳理了metabarcoding技术在真菌物种多样性评估、真菌多样性影响机制和真菌古生态重建等研究中的应用, 同时强调了metabarcoding技术用于真菌多样性研究尚处于初期阶段, 在构建有效参照数据库、优化实验流程以及升级生物信息学工具等方面仍需要进一步的完善。建议加强真菌分类学家、生态学家以及计算机工具研发工程师之间的合作, 共同解决metabarcoding技术在真菌多样性研究及应用中面临的问题, 为宏观尺度上真菌多样性保护提供更加科学的依据。

关键词: metabarcoding; DNA条形码; 真菌多样性保护; 物种鉴定; 高通量测序

Application of metabarcoding technology in studies of fungal diversity

Yun Cao^{1,2}, Wenjing Shen², Lian Chen³, Feilong Hu², Lei Zhou⁴, Haigen Xu^{2*}

1 School of Life Sciences, Nanjing University, Nanjing 210093

2 State Environmental Protection Key Laboratory of Biosafety, Nanjing Institute of Environmental Sciences, Ministry of Environmental Protection, Nanjing 210042

3 College of Life Sciences, Chemistry and Chemical Engineering, Jiangsu Second Normal University, Nanjing 210013

4 College of Forestry, Nanjing Forestry University, Nanjing 210037

Abstract: Fungal diversity is threatened by climate change, land-use change, and environmental pollution, and requires urgent conservation action. Construction of the fungal species database is an important prerequisite for the study and conservation of fungal diversity. Recently developed DNA barcoding and metabarcoding technologies can provide accurate, rapid, and highly efficient identification on a large scale, and to a large extent compensate for the defects of traditional identification methods. In this paper, we review the application of metabarcoding in fungal species diversity assessment, the study of mechanisms underlying fungal diversity, and the reconstruction of fungal palaeoecology. We emphasize that the application of metabarcoding technology in fungal diversity studies is still in the primary phase, and greater efforts are needed in the construction of reliable reference databases, the optimization of experimental procedures, and updates of bioinformatics tools. Hence, we suggest enhancing cooperation among fungal taxonomists, ecologists, and computer technicians. They should work together to address problems in fungal diversity studies via metabarcoding, which would provide more sound scientific evidence for fungal diversity conservation on a large scale.

Key words: metabarcoding; DNA barcoding; fungal diversity conservation; species identification; high-throughput sequencing

收稿日期: 2016-04-01; 接受日期: 2016-05-27

基金项目: 国家自然科学基金(31500455)、中国博士后面上基金(2015M571663)和环保公益性行业科研专项(201409061)

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: xhg@nies.org

真菌是真核生物中第二大类,存在于地球上每一个角落,构成了极为丰富的多样性。真菌在自然界扮演不同的角色,如分解者、共生菌及病原菌等,与其他生物类群形成密切联系。真菌能够驱动生态系统碳循环和能量流动,促进植物对营养元素和水的吸收,增强植物的抗逆性和提高其生产力,对于维持生态系统平衡,增进人类福祉起着重要作用(van der Heijden et al, 1998; Tedersoo et al, 2014)。由于受到气候变化、土地利用变化、环境污染、氮沉降、生境丧失及破碎化等诸多因素的干扰,真菌多样性受到不容忽视的威胁,其中部分真菌物种还没有被发现就已经从地球上消失(Arnolds, 2001; Turini & Giovannetti, 2012)。因此,真菌多样性保护也是当前生物多样性保护的重要内容之一。

实施真菌多样性保护的重要任务包括构建物种数据库、评估多样性及认识影响机制等。根据Hawksworth (1991, 2001, 2012)的保守估计,地球上真菌至少有150万种。随着热带真菌研究和大规模环境样品测序取得进展,推算真菌数目可能会多达300万种。然而,基于保守估计,目前已经描述的真菌种数只占5%,获得基因序列的物种数更少,只占1% (Nilsson et al, 2009; Begerow et al, 2010)。全球、区域和局地尺度上真菌物种以及基因序列的基础数据缺乏,且真菌多样性的影响机制尚不明确,是真菌多样性保护的主要障碍(Krishnamurthy & Francis, 2012)。实现对真菌物种进行大规模、快速、准确地鉴定,系统地获取物种信息是真菌多样性研究的重要前提。

绝大多数真菌物种形态微小,肉眼难以识别,缺乏有效的形态识别特征,或者存在较大的表型可塑性,或者存在隐种,或者存在二型性(或多型性)生活史,有时关键的形态特征只在其生活史某一段时期如孢子成熟期才表现出来。真菌这些固有的特点给传统的基于形态特征的鉴定带来了很大困难(Geiser et al, 1998; Slepecky & Starmer, 2009; Begerow et al, 2010)。此外,真菌分类学家团队规模较小且分散在全球各地区(Chase & Fay, 2009),很难在短时间内集中进行大规模真菌标本鉴定,这就给顺利开展真菌多样性评估及相关研究造成了一定的障碍。

随着分子测序技术的发展,近年来DNA条形码技术以及基于高通量测序的metabarcoding技术能

够在很大程度上弥补传统鉴定方法的缺陷,基于具有可靠物种分类信息的DNA条形码数据库,通过与其中参照序列进行比对,可在短时间内实现对物种的大规模、准确、高效鉴定(Hebert et al, 2003; Ji et al, 2013)。本文将重点介绍DNA条形码及metabarcoding技术的提出及发展,metabarcoding技术在真菌物种多样性评估、真菌多样性影响机制和真菌古生态重建等研究中取得的进展,及其在真菌多样性研究中面临的挑战。

1 真菌标准DNA条形码的提出和发展

DNA条形码技术是用基因组内一段标准化的DNA片段来鉴定生物物种的分子鉴定技术(Hebert et al, 2003)。Hebert等(2003)提出用线粒体细胞色素c氧化酶亚基I基因(cytochrome c oxidase I, COI)作为动物物种鉴定的通用DNA条形码序列;生命条形码联盟植物工作组(CBOL Plant Working Group, 2009)推荐以叶绿体基因组的*rbcL*和*matK*片段作为植物鉴定的DNA条形码(Burgess et al, 2011)。生命条形码联盟真菌工作组(CBOL Fungal Working Group)根据Schoch等(2012)对真菌候选条形码的评估研究,在第四届国际生命条形码大会上正式推荐核糖体DNA内转录间隔区基因(nuclear ribosomal internal transcribed spacer, ITS)为真菌首选DNA条形码。由于ITS序列在部分真菌类群中不能准确地鉴定多数物种,Stielow等(2015)通过对1,500种真菌样品的评估,提出TEF-1 α 适合作为ITS之外的辅助DNA条形码。在真菌多样性评估的研究中,Schoch等(2012)建议适当地选择辅助DNA条形码,系统地提高DNA条形码在真菌类群中的物种识别能力。

2 基于高通量测序的metabarcoding技术的应用

Metabarcoding的设计思路最初起源于环境微生物的研究。由于环境中不少微生物无法分离培养成功,只能直接研究混合样品并通过高通量测序获取物种信息(刘莉扬等, 2013)。Metabarcoding技术使用通用引物对环境样品或者生物混合样品中生物总DNA的一段具有鉴定信息的基因片段(即DNA条形码)进行大规模扩增,并采用高通量测序技术实现大规模快速测序,得到可操作分类单元(operational taxonomic units, OTUs),通过与具有可

靠物种分类信息的DNA条形码数据库中的参照序列进行比对,实现物种的鉴定,从而在短时间内快速获取混合样品中目标物种的信息(Ji et al, 2013)。与标准的DNA条形码技术仅能从单一样品中获取DNA信息相比,metabarcoding技术的优势在于能够直接从环境样品或生物混合样品中大批量地识别物种,更加省时、高效、低成本。目前,metabarcoding技术已应用到环境样品的研究中,使得大规模、快速、准确地鉴定物种成为可能,能够满足当前生物多样性快速评估的需求。近年来,metabarcoding技术在真菌的物种多样性评估、多样性影响机制及古生态重建等研究方向上已经取得显著的进展,并且在真菌多样性保护的应用上具有广阔的前景。

2.1 应用于真菌物种多样性评估

为了制定科学的保护策略,系统地开展真菌多样性保护,必须掌握总体区域及关键地区的真菌物种、数量及分布等信息,构建真菌多样性数据库(Halme et al, 2012)。传统的真菌鉴定方法包括形态学、解剖学、超微结构及化学物质等鉴定法(Brasier, 1996; Crous et al, 2007),存在耗时长、鉴定准确率不高等缺陷,很难满足在短时间内快速构建真菌物种名录的需求(Cannon, 1997; Begerow et al, 2010)。Metabarcoding技术能够在很大程度上弥补传统鉴定方法的缺陷。它依据可靠的DNA条形码数据库,通过与其中的参照序列比对后进行物种识别,能够检测到隐藏的真菌物种,获取更为完整的真菌物种信息(Ovaskainen et al, 2013)。目前,该技术已经应用到典型自然保护区或特定生境中各种真菌类群的多样性评估中,特别是在新物种的发现、稀有物种和特有物种的识别及红色物种名录的完善等方面取得了初步进展。

Geml等(2014)采用metabarcoding技术在西欧海岸沙丘代表性植被匍匐柳(*Salix repens*)群落中开展土壤真菌多样性评估,获取688,434条ITS2序列,包含1,211个OTUs,具有相当高的多样性,完善了荷兰真菌物种数据库信息,提供了新的分布数据;同时还监测到不少荷兰国家红色名录物种(如*Inocybe exilis*、*Pseudobaeospora pyrifera*、*Russula pascua*、*Scutellinia vitreola*),发现部分过去认为是稀有的真菌物种在该匍匐柳沙丘地中大量存在,为稀有物种名录特别是红色名录的更新提供了宝贵的补充数据。Ovaskainen等(2013)采用metabarcoding技术与真

菌子实体调查相结合的方法,对芬兰赫尔辛基北部挪威云杉(*Picea abies*)林中的木腐真菌多样性进行了评估,用metabarcoding技术检测到198种木腐菌种,其中还包含了不少红色名录物种,而通过子实体调查法仅检测到137种。Zhang和Yao (2015)采用metabarcoding技术首次评估了高纬度北极地区斯瓦尔巴群岛寄生于维管植物叶部和茎部的内生真菌的多样性,获得了250个OTUs,其中190个属于子囊菌门,50个属于担子菌门,1个属于壶菌门,9个属于未知真菌,识别了31种已知内生真菌,其中绝大多数是首次在北极维管植物的叶部和茎部发现,另外也检测到不少内生真菌属于未知物种,很可能是新种及该区域的特有种。与采用菌株培养方法评估南极洲(Rosa et al, 2010)和我国白马雪山(Li et al, 2012)维管植物的内生真菌多样性相比,metabarcoding技术能够监测到更多的稀有物种,有助于掌握更加全面的真菌物种信息(Zhang & Yao, 2015)。

2.2 应用于真菌多样性影响机制研究

气候变化和土地利用变化是威胁生物多样性的关键因素,在过去短短几十年的时间内导致了大规模的生境丧失和物种灭绝(Jetz et al, 2007)。近年来,学者们在宏观尺度上系统地研究了气候变化和土地利用变化对哺乳动物、鸟类、两栖爬行动物和植物等的影响,揭示了陆地生物多样性变化的内在规律(Thuiller et al, 2005, 2006; Jetz et al, 2007; Fofopoulos et al, 2011)。但是由于很难大范围获取真菌物种及其分布数据,因而难以全面系统地研究气候及土地利用变化对真菌多样性的影响。Metabarcoding技术对真菌物种的鉴定更加准确、高效,对真菌群落变化的监测更加敏感,促进了气候及土地利用变化对真菌多样性影响机制的研究。例如,采用metabarcoding技术,Tedersoo等(2014)获取了全球365个样地土壤样品的真菌ITS序列,发现气候因子对土壤真菌的物种丰富度和群落组成的影响最大,并直接或间接通过土壤和植物等因素的变化来影响土壤真菌多样性。Newsham等(2015)在南半球气候变暖速度最快的南极海洋气候区的研究发现,空气温度是影响该地区土壤真菌多样性的最显著和稳定的气候因子,并预测到本世纪末,气候变暖将引起该地区真菌物种数增加20–27%,随之对生物生产力也造成影响。Cordier等(2012)在法国比利牛斯山以1,000 m海拔为梯度调查了欧洲山毛

榉(*Fagus sylvatica*)叶际真菌群落组成的变化,发现温度对于真菌多样性格局的形成起着重要作用,气候变暖改变了叶际真菌物种的发生率和多度。

此外,metabarcoding技术也用于研究土地利用变化对真菌多样性的影响。例如,基于metabarcoding技术,Mueller等(2014)评估了巴西热带雨林地区的原始林、次生林及牧场等3种不同土地利用类型的生境中土壤真菌及植物的群落组成,发现土地利用变化对真菌群落组成具有显著的影响。森林采伐对真菌群落的影响很大程度上因为植物群落的改变而缓解。真菌群落组成与植物群落组成具有更大的关联性,这一结论可为热带森林中地上及地下群落的联合管理提供依据,并促进生态退化区生态系统功能的恢复。Cui等(2016)在我国江苏东台近50年来开垦频繁的滨海盐碱地研究了土壤丛枝菌根真菌群落对土地开垦及植物演替的响应,显示在过去30年中,丛枝菌根真菌的群落结构发生了明显的变化,各类多样性指数下降,揭示出土地开垦对于真菌物种多样性的不利影响。

2.3 应用于真菌古生态重建研究

古生态重建研究主要从沉积物的古DNA中获取基因信息来构建古代生物群落及相关环境条件,通过研究环境动态变化下的基因变化、物种如何应对环境变化以及古代生物与现代生物之间的关系等为现代生物多样性的保护和管理提供预见性信息(Willis & Birks, 2006; Dawson et al, 2011)。真菌作为共生菌、分解者和寄生菌,在生态环境的进化过程中起着重要的作用(Taylor & Osborn, 1996)。目前,古生态环境中的真菌鉴定主要依赖于常规方法,如对沉积物、动物排泄物或者各种化石中的真菌进行形态学鉴定(Davis & Shafer, 2006; Berbee & Taylor, 2010; van Geel et al, 2011)。近年来,采用分子生物学方法从沉积物中提取古DNA,能够更加准确地识别物种和鉴别材料来源,尤其是metabarcoding技术能够沿时间尺度记录基因变化,直接反映生物进化和生态变化的过程(Boessenkool et al, 2014)。Bellemain等(2013)首次采用metabarcoding技术研究了西伯利亚东部地区16,000–32,000放射性碳年永冻土沉积物中的真菌多样性,并且评估了真菌在古生态系统中的作用,发现真菌种类主要是子囊菌物种(序列所占比例为74.25%, OTUs为78.33%),而担子菌物种丰富度要低得多(OTUs所占比例为

10.3%)。该研究结果与采用克隆技术及Sanger测序技术所获得的真菌类群及种类所占比例相近,且在相似年限永冻土沉积物中监测到2倍的真菌OTUs数目(Lydolph et al, 2005)。与其他真菌古生态学重建方法相比,metabarcoding技术能够监测到种类相当或者更多的真菌种类(Lydolph et al, 2005; Aptroot & van Geel, 2006; Ozerskaya et al, 2009),是真菌古生态重建的有效方法。然而,由于测序深度不够、DNA降解及可能的样品保存偏差等因素的干扰,所获取的物种信息可能并不代表完整的真菌群落信息。因此,将metabarcoding技术应用于真菌古生态构建分析时需要考虑到上述偏差。建议与形态学鉴定的方法相结合开展研究,确保为真菌多样性保护政策的制定提供准确、科学的物种信息。

3 Metabarcoding技术面临的挑战

Metabarcoding技术用于真菌多样性研究还处于初期阶段,目前尚未形成完善的实验和分析流程,面临着缺乏序列参照数据库、实验偏差及缺乏合适的生物信息学分析工具等诸多挑战,需要在今后的研究工作中加以解决。

3.1 有效参照数据库的构建

尽管metabarcoding技术能够大规模地从真菌样品中迅速获取DNA条形码序列数据,然而由于缺乏标准的序列参照数据库,不少序列难以准确地鉴定到种。Nilsson等(2006)对国际核苷酸序列数据库(INSDB, 包括GenBank、EMBL和DDBJ)中的真菌ITS序列进行评估,发现其中82%的序列缺少明确的鉴定信息。因而,如果将INSDB中现有的ITS序列直接作为参照序列,很难得到广泛的认可。有些真菌学家建议将模式标本或菌株、具有公认分类修订信息或者可靠鉴定信息的DNA条形码序列作为参照依据(Seifert, 2009),提出对世界范围内标本馆中有效鉴定的真菌标本尤其是模式标本进行测序,进而获得具有正确物种名称的DNA条形码序列数据(Begerow et al, 2010; Sun & Guo, 2012)。因此,基于可靠鉴定标本的序列构建公认的真菌DNA条形码序列数据库,是实现将metabarcoding技术应用到真菌多样性研究中的重要前期任务。

3.2 实验流程中偏差的影响

PCR扩增及高通量测序等实验过程中产生的任何偏差都可能影响OTUs数目或者物种鉴定信息的

统计(Kunin et al, 2010; Lynch et al, 2012)。这些偏差主要来源于以下操作步骤:

(1)宏条形码片段(metabarcoding)的选择。目前基于metabarcoding技术研究多数采用ITS、ITS1和ITS2序列(Geml et al, 2014; Mueller et al, 2014; Zhang & Yao, 2015), 少数采用rpb1、rpb2和nLSU序列等(Stockinger et al, 2014; Větrovský et al, 2016)。采用不同的宏条形码, 对物种丰富度等相关生物多样性指数的评估结果不同。虽然有学者初步比较分析了ITS1和ITS2哪一段序列更加适合作为真菌的宏条形码(Bazzicalupo et al, 2013; Blaaliid et al, 2013), 但是目前在这个问题上尚未达成一致。

(2)DNA抽提方法的选择。采用不同的DNA提取方法, 细胞壁降解程度和抑制物去除程度不同, 最终获得的DNA条形码序列及物种数目等信息会受到明显的影响(Sun & Guo, 2012)。

(3)引物的选择。在PCR扩增过程中不同引物对真菌类群有选择偏好性, 如ITS1-F、ITS1和ITS5偏向于担子菌的扩增, 而ITS2、ITS3和ITS4偏向于子囊菌的扩增(Bellemain et al, 2010; Tedersoo et al, 2010), 进而影响真菌种类及数量的判定。

(4)高通量测序的操作。有研究发现, 焦磷酸测序中产生的单拷贝序列(singletons)绝大多数是人为形成的, 与自然形成的种间与种内变异相比, 包含更高的插入比例(Tedersoo et al, 2010), 因而建议去除掉该类单拷贝序列后再进行后续分析, 否则会影响多样性评估结果。

在以上过程中选择不同的实验方法或条件, 都可能影响目标样品中真菌种类、数量等信息的判定, 进而影响生物多样性指数的计算。因此, 一方面需要根据不同的研究目的, 严格地控制实验条件, 实现流程的科学化和标准化; 另一方面, 要最大程度地减少实验流程中可能出现的偏差, 如使用PCR-free metabarcoding, 避免PCR扩增过程中引起的偏差, 同时确保在直接测序过程中能够检测到那些在PCR过程中不能成功扩增的类群(Yu et al, 2012), 最大程度地保证测序结果符合环境或生物混合样品中真菌物种及数量的真实信息。

3.3 生物信息学工具的升级

目前, 学者们开发出专门用于真菌高通量测序结果分析的生物信息学工具, 如SCATA (<http://scata.mykopat.slu.se>)、CLOTU (Kumar et al,

2011)、PlutoF (Abarenkov et al, 2010)和ITScan (Ferro et al, 2014), 已经取得了初步进展。但是在应用范围、鉴定的准确性等诸多方面还存在较大的局限性: (1)多数分析工具(pipelines)是为454测序平台研发的, 与其他高通量测序平台相匹配的pipelines较少; (2)不少分析工具的设计基于网络服务平台, 受到网络状态的限制, 并且不利于研究者根据自己的实验需求修改相关参数进行计算; (3)不少分析工具依赖于GenBank服务器来执行Blast搜索, 而不是根据研究者自己建立的本地数据库来进行物种比对(Ferro et al, 2014); (4)基于真菌ITS的分析工具如FHiTINGS (Dannemiller et al, 2014)、CloVR-ITS (White et al, 2013), 目前还依赖于常用的Blast进行序列匹配分析和分类信息指定(Bálint et al, 2014; Gweon et al, 2015), 很少采用分类效率更高的RDP分类器(Ribosomal Database Project)进行物种鉴定(Wang et al, 2007)。因此, 亟需开发出更加科学、灵活、易操作的生物信息学工具, 构建合理的分析框架, 进而有效执行科学算法及相关数据分析, 促进metabarcoding技术在真菌多样性研究中的应用。

4 结语

基于高通量测序的metabarcoding技术在真菌多样性研究上已经取得显著进展, 该技术在大尺度上的真菌多样性监测和保护方面具有巨大潜力和应用前景。在气候变化、物种灭绝加速的大背景下, 应加强真菌分类学家、生态学家和计算机工具研发工程师之间的合作, 特别需要发挥真菌分类学家在构建DNA条形码基础数据库中的重要作用, 实现DNA条形码序列转化为准确的物种鉴定信息, 获取可信的、可检验的、易解释的生物多样性参数, 开发更加稳健、准确的评估方法, 形成普遍可以接受的实验和分析标准, 从而为真菌多样性在大尺度上的研究和真菌多样性保护提供更加科学的依据。

参考文献

- Abarenkov K, Tedersoo L, Nilsson RH, Vellak K, Saar I, Veldre V, Parmasto E, Proust M, Aan A, Ots M (2010) PlutoF—a web based workbench for ecological and taxonomic research, with an online implementation for fungal ITS sequences. *Evolutionary Bioinformatics*, 6, 189–196.
- Aptroot A, van Geel B (2006) Fungi of the colon of the Yukagir Mammoth and from stratigraphically related permafrost samples. *Review of Palaeobotany and Palynology*,

- 141, 225–230.
- Arnolds E (2001) The future of fungi in Europe: threats, conservation and management. In: Fungal Conservation: Issues and Solutions (eds Moore D, Nauta MM, Evans SE, Roether M), pp. 64–80. Cambridge University Press, Cambridge.
- Bálint M, Schmidt PA, Sharma R, Thines M, Schmitt I (2014) An Illumina metabarcoding pipeline for fungi. *Ecology and Evolution*, 4, 2642–2653.
- Bazzicalupo AL, Bálint M, Schmitt I (2013) Comparison of ITS1 and ITS2 rDNA in 454 sequencing of hyperdiverse fungal communities. *Fungal Ecology*, 6, 102–109.
- Begerow D, Nilsson H, Unterseher M, Maier W (2010) Current state and perspectives of fungal DNA barcoding and rapid identification procedures. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 87, 99–108.
- Bellemain E, Carlsen T, Brochmann C, Coissac E, Taberlet P, Kauserud H (2010) ITS as an environmental DNA barcode for fungi: an *in silico* approach reveals potential PCR biases. *BMC Microbiology*, 10, 189.
- Bellemain E, Davey ML, Kauserud H, Epp LS, Boessenkool S, Coissac E, Geml J, Edwards M, Willerslev E, Gussarova G (2013) Fungal palaeodiversity revealed using high-throughput metabarcoding of ancient DNA from arctic permafrost. *Environmental Microbiology*, 15, 1176–1189.
- Berbee ML, Taylor JW (2010) Dating the molecular clock in fungi—how close are we? *Fungal Biology Reviews*, 24, 1–16.
- Blaalid R, Kumar S, Nilsson RH, Abarenkov K, Kirk P, Kauserud H (2013) ITS1 versus ITS2 as DNA metabarcodes for fungi. *Molecular Ecology Resources*, 13, 218–224.
- Boessenkool S, McGlynn G, Epp LS, Taylor D, Pimentel M, Gizaw A, Nemomissa S, Brochmann C, Popp M (2014) Use of ancient sedimentary DNA as a novel conservation tool for high-altitude tropical biodiversity. *Conservation Biology*, 28, 446–455.
- Brasier CM (1996) Low genetic diversity of the *Ophiostoma novo-ulmi* population in North America. *Mycologia*, 88, 951–964.
- Burgess KS, Fazekas AJ, Kesanakurti PR, Graham SW, Husband BC, Newmaster SG, Percy DM, Hajibabaei M, Barrett SC (2011) Discriminating plant species in a local temperate flora using the *rbcL* + *matK* DNA barcode. *Methods in Ecology and Evolution*, 2, 333–340.
- Cannon P (1997) Strategies for rapid assessment of fungal diversity. *Biodiversity and Conservation*, 6, 669–680.
- CBOL Plant Working Group (2009) A DNA barcode for land plants. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 106, 12794–12797.
- Chase MW, Fay MF (2009) Barcoding of plants and fungi. *Science*, 325, 682–683.
- Cordier T, Robin C, Capdevielle X, Fabreguettes O, Desprez-Loustau ML, Vacher C (2012) The composition of phyllosphere fungal assemblages of European beech (*Fagus sylvatica*) varies significantly along an elevation gradient. *New Phytologist*, 196, 510–519.
- Crous P, Braun U, Schubert K, Groenewald J (2007) Delimiting *Cladosporium* from morphologically similar genera. *Studies in Mycology*, 58, 33–56.
- Cui X, Hu J, Wang J, Yang J, Lin X (2016) Reclamation negatively influences arbuscular mycorrhizal fungal community structure and diversity in coastal saline-alkaline land in Eastern China as revealed by Illumina sequencing. *Applied Soil Ecology*, 98, 140–149.
- Dannemiller KC, Reeves D, Bibby K, Yamamoto N, Peccia J (2014) Fungal high-throughput taxonomic identification tool for use with next-generation sequencing (FHiTINGS). *Journal of Basic Microbiology*, 54, 315–321.
- Davis OK, Shafer DS (2006) *Sporormiella* fungal spores, a palynological means of detecting herbivore density. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 237, 40–50.
- Dawson TP, Jackson ST, House JJ, Prentice IC, Mace GM (2011) Beyond predictions: biodiversity conservation in a changing climate. *Science*, 332, 53–58.
- Ferro M, Antonio EA, Souza W, Bacci M (2014) ITScan: a web-based analysis tool for internal transcribed spacer (ITS) sequences. *BMC Research Notes*, 7, 857.
- Foufopoulos J, Kilpatrick AM, Ives AR (2011) Climate change and elevated extinction rates of reptiles from Mediterranean Islands. *The American Naturalist*, 177, 119.
- Geiser DM, Pitt JI, Taylor JW (1998) Cryptic speciation and recombination in the aflatoxin-producing fungus *Aspergillus flavus*. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 95, 388–393.
- Geml J, Gravendeel B, van der Gaag KJ, Neilen M, Lammers Y, Raes N, Semenova TA, de Knijff P, Noordeloos ME (2014) The contribution of DNA metabarcoding to fungal conservation: diversity assessment, habitat partitioning and mapping red-listed fungi in protected coastal *Salix repens* communities in the Netherlands. *PLoS ONE*, 9, e99852.
- Gweon HS, Oliver A, Taylor J, Booth T, Gibbs M, Read DS, Griffiths RI, Schonrogge K (2015) PIPITS: an automated pipeline for analyses of fungal internal transcribed spacer sequences from the Illumina sequencing platform. *Methods in Ecology and Evolution*, 6, 973–980.
- Halme P, Heilmann-Clausen J, Rämä T, Kosonen T, Kunttu P (2012) Monitoring fungal biodiversity—towards an integrated approach. *Fungal Ecology*, 5, 750–758.
- Hawksworth DL (1991) The fungal dimension of biodiversity: magnitude, significance, and conservation. *Mycological Research*, 95, 641–655.
- Hawksworth DL (2001) The magnitude of fungal diversity: the 1.5 million species estimate revisited. *Mycological Research*, 105, 1422–1432.
- Hawksworth DL (2012) Global species numbers of fungi: are tropical studies and molecular approaches contributing to a more robust estimate? *Biodiversity and Conservation*, 21, 2425–2433.
- Hebert PD, Cywinska A, Ball SL (2003) Biological identifications through DNA barcodes. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 270, 313–321.
- Jetz W, Wilcove DS, Dobson AP (2007) Projected impacts of climate and land-use change on the global diversity of birds.

- PLoS Biology, 5, e157.
- Ji Y, Ashton L, Pedley SM, Edwards DP, Tang Y, Nakamura A, Kitching R, Dolman PM, Woodcock P, Edwards FA (2013) Reliable, verifiable and efficient monitoring of biodiversity via metabarcoding. *Ecology Letters*, 16, 1245–1257.
- Krishnamurthy PK, Francis RA (2012) A critical review on the utility of DNA barcoding in biodiversity conservation. *Biodiversity and Conservation*, 21, 1901–1919.
- Kumar S, Carlsen T, Mevik BH, Enger P, Blaallid R, Shalchian-Tabrizi K, Kauserud H (2011) CLOTU: an online pipeline for processing and clustering of 454 amplicon reads into OTUs followed by taxonomic annotation. *BMC Bioinformatics*, 12, 182.
- Kunin V, Engelbrektson A, Ochman H, Hugenholtz P (2010) Wrinkles in the rare biosphere: pyrosequencing errors can lead to artificial inflation of diversity estimates. *Environmental Microbiology*, 12, 118–123.
- Li HY, Shen M, Zhou ZP, Li T, Wei YL, Lin LB (2012) Diversity and cold adaptation of endophytic fungi from five dominant plant species collected from the Baima Snow Mountain, Southwest China. *Fungal Diversity*, 54, 79–86.
- Liu LY, Cui HF, Tian G (2013) Application of high throughput sequencing in metagenomics. *Chinese Medicinal Biotechnology*, 8(3), 196–200 (in Chinese) [刘莉扬, 崔鸿飞, 田埂 (2013) 高通量测序技术在宏基因组学中的应用. *中国医药生物技术*, 8(3), 196–200.]
- Lydolph MC, Jacobsen J, Arctander P, Gilbert MTP, Gilichinsky DA, Hansen AJ, Willerslev E, Lange L (2005) Beringian paleoecology inferred from permafrost-preserved fungal DNA. *Applied and Environmental Microbiology*, 71, 1012–1017.
- Lynch MD, Bartram AK, Neufeld JD (2012) Targeted recovery of novel phylogenetic diversity from next-generation sequence data. *The ISME Journal*, 6, 2067–2077.
- Mueller RC, Paula FS, Mirza BS, Rodrigues J, Nüsslein K, Bohannan B (2014) Links between plant and fungal communities across a deforestation chronosequence in the Amazon rainforest. *The ISME Journal*, 8, 1548–1550.
- Newsham KK, Hopkins DW, Carvalhais LC, Fretwell PT, Rushton SP, O'Donnell AG, Dennis PG (2015) Relationship between soil fungal diversity and temperature in the maritime Antarctic. *Nature Climate Change*, 6, 182–186.
- Nilsson RH, Ryberg M, Abarenkov K, Sjökvist E, Kristiansson E (2009) The ITS region as a target for characterization of fungal communities using emerging sequencing technologies. *FEMS Microbiology Letters*, 296, 97–101.
- Nilsson RH, Ryberg M, Kristiansson E, Abarenkov K, Larsson KH, Kõljalg U (2006) Taxonomic reliability of DNA sequences in public sequence databases: a fungal perspective. *PLoS ONE*, 1, e59.
- Ovaskainen O, Schigel D, Ali-Kovero H, Auvinen P, Paulin L, Nordén B, Nordén J (2013) Combining high-throughput sequencing with fruit body surveys reveals contrasting life-history strategies in fungi. *The ISME Journal*, 7, 1696–1709.
- Ozerskaya S, Kochkina G, Ivanushkina N, Gilichinsky DA (2009) Fungi in permafrost. In: *Permafrost Soils* (eds Margesin R), pp. 85–95. Springer Verlag, Berlin, Heidelberg.
- Rosa LH, Vieira MdLA, Santiago IF, Rosa CA (2010) Endophytic fungi community associated with the dicotyledonous plant *Colobanthus quitensis* (Kunth) Bartl. (Caryophyllaceae) in Antarctica. *FEMS Microbiology Ecology*, 73, 178–189.
- Schoch CL, Seifert KA, Huhndorf S, Robert V, Spouge JL, Levesque CA, Chen W, Bolchacova E, Voigt K, Crous PW (2012) Nuclear ribosomal internal transcribed spacer (ITS) region as a universal DNA barcode marker for Fungi. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 109, 6241–6246.
- Seifert KA (2009) Progress towards DNA barcoding of fungi. *Molecular Ecology Resources*, 9, 83–89.
- Slepecky RA, Starmer WT (2009) Phenotypic plasticity in fungi: a review with observations on *Aureobasidium pullulans*. *Mycologia*, 101, 823–832.
- Stielow JB, Lévesque CA, Seifert KA, Meyer W, Irinyi L, Smits D, Renfurm R, Verkley GJM, Groenewald M, Chaduli D, Lomascio A, Welti S, Lesage-Meessen L, Favel A, Al-Hatmi AMS, Damm U, Yilmaz N, Houbraken J, Lombard L, Quaedvlieg W, Binder M, Vaas LAI, Vu D, Yurkov A, Begerow D, Roehl O, Guerreiro M, Fonseca A, Samerpitak K, van Diepeningen AD, Dolatabadi S, Moreno LF, Casaregola S, Mallet S, Jacques N, Roscini L, Egidi E, Bizet C, Garcia-Hermoso D, Martin MP, Deng S, Groenewald JZ, Boekhout T, de Beer ZW, Barnes I, Duong TA, Wingfield MJ, de Hoog GS, Crous PW, Lewis CT, Hambleton S, Moussa TAA, Al-Zahrani HS, Almaghrabi OA, Louis-Seize G, Assabgui R, McCormick W, Omer G, Dukik K, Cardinali G, Eberhardt U, de Vries M, Robert V (2015) One fungus, which genes? Development and assessment of universal primers for potential secondary fungal DNA barcodes. *Persoonia*, 35, 242–263.
- Stockinger H, Peyret-Guzzon M, Koegel S, Bouffaud ML, Redecker D (2014) The largest subunit of RNA polymerase II as a new marker gene to study assemblages of arbuscular mycorrhizal fungi in the field. *PLoS ONE*, 9, e107783.
- Sun X, Guo LD (2012) Endophytic fungal diversity: review of traditional and molecular techniques. *Mycology*, 3, 65–76.
- Taylor TN, Osborn JM (1996) The importance of fungi in shaping the paleoecosystem. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 90, 249–262.
- Tedersoo L, Bahram M, Põlme S, Kõljalg U, Yorou NS, Wijesundera R, Ruiz LV, Vasco-Palacios AM, Thu PQ, Suija A (2014) Global diversity and geography of soil fungi. *Science*, 346, 1256688.
- Tedersoo L, Nilsson RH, Abarenkov K, Jairus T, Sadam A, Saar I, Bahram M, Bechem E, Chuyong G, Kõljalg U (2010) 454 Pyrosequencing and Sanger sequencing of tropical mycorrhizal fungi provide similar results but reveal substantial methodological biases. *New Phytologist*, 188, 291–301.

- Thuiller W, Broennimann O, Hughes G, Alkemade JRM, Midgley GF, Corsi F (2006) Vulnerability of African mammals to anthropogenic climate change under conservative land transformation assumptions. *Global Change Biology*, 12, 424–440.
- Thuiller W, Lavorel S, Araújo MB, Sykes MT, Prentice IC (2005) Climate change threats to plant diversity in Europe. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 102, 8245–8250.
- Turrini A, Giovannetti M (2012) Arbuscular mycorrhizal fungi in national parks, nature reserves and protected areas worldwide: a strategic perspective for their *in situ* conservation. *Mycorrhiza*, 22, 81–97.
- van der Heijden MGA, Klironomos JN, Ursic M, Moutoglis P, Streitwolf-Engel R, Boller T, Wiemken A, Sanders IR (1998) Mycorrhizal fungal diversity determines plant biodiversity, ecosystem variability and productivity. *Nature*, 396, 69–72.
- van Geel B, Guthrie RD, Altmann JG, Broekens P, Bull ID, Gill FL, Jansen B, Nieman AM, Gravendeel B (2011) Mycological evidence of coprophagy from the feces of an Alaskan Late Glacial mammoth. *Quaternary Science Reviews*, 30, 2289–2303.
- Větrovský T, Kolařík M, Žifčáková L, Zelenka T, Baldrian P (2016) The *rpb2* gene represents a viable alternative molecular marker for the analysis of environmental fungal communities. *Molecular Ecology Resources*, 16, 388–401.
- Wang Q, Garrity GM, Tiedje JM, Cole JR (2007) Naive Bayesian classifier for rapid assignment of rRNA sequences into the new bacterial taxonomy. *Applied and Environmental Microbiology*, 73, 5261–5267.
- White JR, Maddox C, White O, Angiuoli SV, Fricke WF (2013) CloVR-ITS: automated internal transcribed spacer amplicon sequence analysis pipeline for the characterization of fungal microbiota. *Microbiome*, 1, 6.
- Willis KJ, Birks HJB (2006) What is natural? The need for a long-term perspective in biodiversity conservation. *Science*, 314, 1261–1265.
- Yu DW, Ji Y, Emerson BC, Wang X, Ye C, Yang C, Ding Z (2012) Biodiversity soup: metabarcoding of arthropods for rapid biodiversity assessment and biomonitoring. *Methods in Ecology and Evolution*, 3, 613–623.
- Zhang T, Yao YF (2015) Endophytic fungal communities associated with vascular plants in the high Arctic zone are highly diverse and host-plant specific. *PLoS ONE*, 10, e0130051.

(责任编辑: 杨祝良 责任编辑: 时意专)

•研究简报•

川西周公山柳杉人工林群落的边缘效应

王德艺^{1,2} 郝建锋^{1*} 李 艳¹ 齐锦秋¹ 裴曾莉¹ 黄雨佳¹ 蒋 倩¹ 陈 亚¹

1 (四川农业大学林学院, 成都 611130)

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

摘要: 为研究人工林群落的边缘效应特征, 本文以川西周公山森林公园的柳杉(*Cryptomeria fortunei*)人工林破碎化大斑块为对象, 以植株平均胸径、平均高度、平均密度、丰富度指数(*D*)和Shannon-Wiener指数(*H*)来综合衡量边缘效应深度。在实地踏查的基础上, 从林缘向林内(梯度1至梯度5)设置5条样带(宽度为10 m), 在每条样带中设置4个10 m × 10 m的小样方进行调查。结果表明: (1)从物种组成上看, 在总面积为2,000 m²的20个小样方中共记录到111个物种, 隶属于54科96属, 物种数从林缘至林内递减。(2)从群落结构上看, 乔木层的平均胸径从林缘至林内呈减小趋势, 平均密度则相反, 平均高度无显著变化; 灌木层的平均密度从林缘向林内减小, 平均高度无显著变化; 草本层的平均密度和平均高度均呈减小趋势。(3)从物种多样性上看, 总体上各层次的丰富度指数和Shannon-Wiener指数均从林缘向林内呈减小趋势, 其中灌木层和草本层的变化趋势最明显; 同时, 林内各梯度与梯度1 (林缘)的共有种和相似性系数从林缘向林内递减。(4)分析各项群落特征发现, 平均高度、平均密度和相似性系数的数值在梯度2向梯度3过渡时的起伏变化最明显, 推断本研究中柳杉人工林斑块的边缘深度可达林内20 m。

关键词: 边缘效应; 柳杉人工林; 物种多样性; 群落结构; 物种组成

Examination of edge effects in a *Cryptomeria fortunei* plantation in Zhougong Mountain, western Sichuan

Deyi Wang^{1,2}, Jianfeng Hao^{1*}, Yan Li¹, Jinqiu Qi¹, Zengli Pei¹, Yujia Huang¹, Qian Jiang¹, Ya Chen¹

1 College of Forestry, Sichuan Agricultural University, Chengdu 611130

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

Abstract: To investigate edge effects on community structure, species composition and diversity in an artificial forest, research was conducted on Zhougong Mountain, a forest park in western Sichuan, and a large fragmented plantation of *Cryptomeria fortunei* was selected as the sample plot. The average DBH (diameter at breast height), average height, average density, richness index (*D*) and Shannon-Wiener index (*H*) were used to evaluate edge effects. Based on a field survey, 5 transects (width = 10 m) were established from the edge to interior forest (gradient 1 to gradient 5), and 4 small plots (10 m × 10 m) were chosen in each transect using a random sampling method. Results showed that 111 species, belonging to 96 genera and 54 families were recorded in 20 small plots with a total area of 2,000 m². The following results were also found in this investigation: (1) The number of species decreased away from the edge to forest interior. (2) In terms of community structure, a decrease of average DBH was found in the tree layer with the increase of edge gradients. Average density followed the opposite pattern and no significant differences were found in average height. In the shrub layer, average density decreased with the increase of edge gradients and no significant differences were found in average height. Average density and height both decreased from the edge to interior forest in the herb layer. (3) Based on the analysis of species diversity, richness index (*D*) and Shannon-Wiener index (*H*) of the plantation, decreased values were generally found with an increase of edge gra-

收稿日期: 2015-12-10; 接受日期: 2016-04-19

基金项目: 四川省教育厅一般项目(自然科学)(15ZB0020)、国家自然科学基金(31370628)、国家科技支撑计划(2011BAC09B05)和四川农业大学双支计划博士专项基金(00370401)

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: haojf2005@aliyun.com

dients, and were much more obvious in the shrub and herb layer. Moreover, the number of common species and Sørensen's similarity coefficient between edge gradients in the forest interior and edge 1 both showed a decreasing trend from the edge to interior forest. (4) Based on a comprehensive analysis, a clear change of community was found between edge 2 and edge 3, indicating that edge effects can reach 20 m into the fragmented patch of the *Cryptomeria fortunei* plantation.

Key words: edge effect; *Cryptomeria fortunei* plantation; species diversity; community structure; species composition

边缘效应是指在两个或多个不同性质的生态系统(或其他系统)交互作用处, 由于某些生态因子(物质、能量、信息、时机或地域)或系统属性的差异和协同作用而引起系统某些组分及行为(如种群密度、生产力和多样性等)不同于系统内部的现象(王如松和马世骏, 1985; 陈利顶等, 2004)。近100年来, 物种多样性丧失是一个全球性事件, 频繁的人类活动导致的生境破碎化是物种多样性丧失的主要原因, 连续的自然生境被破碎化的森林斑块逐渐代替, 导致林缘面积不断增加(廉振民和于广志, 2000; Damschen et al, 2006; Lindenmayer et al, 2006; Caruso et al, 2011)。边缘效应是生态学和保护生物学中非常重要的概念(Collinge, 1996; Lindenmayer & Fischer, 2007; Ewers et al, 2011; Gavish et al, 2012)。在全球范围内, 不管是大空间尺度的气候带还是微小的群落间, 边缘效应无处不在(陈利顶等, 2004; Ewers & Didham, 2006; Lindenmayer & Fischer, 2007)。

大量研究表明, 边缘效应造成植物群落内部和外部的物种组成和多样性分布不均匀, 其正负效应与森林斑块的面积、形状、形成的年龄、连通性、邻近斑块的性质等密切相关, 但关于边缘正负效应的研究结果不一(Kunin, 1998; 孙雀等, 2008; 乌玉娜等, 2011; 刘延国等, 2012)。森林斑块边缘效应的存在使林内至林外的生态环境产生梯度变化, 进而影响动植物组成和空间分布、群落结构和功能、生物多样性和稳定性、群落能量流和物质流等(Watling & Donnelly, 2006; Tschardt et al, 2012; Zeng et al, 2012; Kooyman et al, 2013)。在破碎化的森林斑块中, 由于光照、湿度、土壤等环境因子往往呈现出由林缘至林内的梯度分布格局, 使得斑块内部到林缘的距离与边缘效应深度存在相关性, 物种组成、群落结构和多样性也呈现出从林缘至林内的梯度变化(Collinge, 1996; 马文章等, 2009; Zeng

et al, 2012; 苏晓飞等, 2014)。此外, 由于不同植物或植物功能群对生境破碎化的敏感性不同, 它们对环境变化的适应策略也大相径庭, 如敏感性和耐受性物种、乔木种和灌木种、耐阴种和不耐阴种、常绿种和落叶种等功能群对边缘效应的响应强度不同, 这使得边缘效应的研究结果不一(Lindenmayer et al, 2005; Aguilar et al, 2006; 田超等, 2011; Tschardt et al, 2012; Kooyman et al, 2013)。

作为人类生产生活原料的主要来源, 人工林在世界森林面积中占据绝对优势地位, 但强烈的人为干扰使其生境十分脆弱且极易破碎化。对于承担着经济和生态双重任务的人工林而言, 研究其边缘效应的作用规律和生态阈值(Huggett, 2005), 对于平衡生物多样性保护与林业生产之间的关系, 以及在森林经营管理过程中制定生物多样性保护策略具有重要意义。本文以周公山柳杉(*Cryptomeria fortunei*)人工林群落的破碎化斑块为对象, 研究边缘效应的性质和作用规律, 试图回答以下问题: 沿着林缘到内部, 边缘效应对植物群落结构、物种组成和多样性的影响如何? 不同植物群落层次对森林斑块边缘效应的敏感性的差异? 边缘效应从林缘向林内的效应深度? 旨在为斑块化森林保护策略的制定、柳杉人工林的合理经营及森林生态系统功能的发挥提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

周公山森林公园(103°1'1"–103°1'48" E, 29°57'41"–29°58'22" N)是四川省级森林公园, 位于雅安市区南周公河畔, 青衣江环绕其东、北两面, 属邛崃山脉向南支系, 最高海拔1,742.6 m, 呈南北走向, 长9 km, 最宽处3 km。气候属亚热带湿润季风气候, 年平均气温16.2℃, 7月平均温度25.3℃, 1月平均温度6.1℃, 极端最高温度37.7℃, 极端最低

温度 -3°C ; 年平均降水量 $1,774.3\text{ mm}$, 年平均蒸发量 $1,011.2\text{ mm}$, 年平均相对湿度 79% ; 年平均日照时数 $1,039.6\text{ h}$, 年平均无霜期 304 d ; 土壤为山地黄壤(周平和丁春邦, 2011)。

因地处四川盆地向青藏高原的过渡带, 周公山植物资源丰富, 原始的植被类型为亚热带常绿阔叶林。在20世纪末期, 速生人工林的大量种植, 周期性的经济采伐以及与之相伴的林道建设, 使原始植被严重破碎化。近年来, 虽采伐活动逐渐趋于缓和, 但休闲旅游等人为活动却日益增加, 柳杉人工林的破碎化并未得到有效控制。目前, 以柳杉为绝对优势种的柳杉人工林残余斑块是周公山主要的植被类型, 其中柳杉人工林面积达 500 ha , 多为林龄20年左右的中熟林及近熟林, 并有少量伴生树种, 如杉木(*Cunninghamia lanceolata*)、马尾松(*Pinus massoniana*)、新木姜子(*Neolitsea aurata*)、枹栎(*Quercus serrata*)、木荷(*Schima superba*)、桤木(*Alnus cremastogyne*)等。林下植被稀疏, 物种组成较为单一, 灌木层主要有刚竹(*Phyllostachys sulphurea*)、寒莓(*Rubus buergeri*)等, 草本层主要有里白(*Hicriopteris glauca*)、中华蹄盖蕨(*Athyrium sinense*)、狗脊(*Woodwardia japonica*)、南方复叶耳蕨(*Arachniodes australis*)等蕨类植物。

1.2 研究方法

1.2.1 样地的设置与调查

选择边缘形状较规则的大斑块设置实验样地(海拔 $1,040\text{--}1,100\text{ m}$, 坡度 $9^{\circ}\text{--}14^{\circ}$)。由林缘向内至斑块中心共设置5条 10 m 宽的样带, 用边缘梯度来表示斑块从林缘到内部的距离, 每隔 10 m 为一个梯度, 即 $0\text{--}10\text{ m}$ 为边缘梯度1, $10\text{--}20\text{ m}$ 为边缘梯度2, 依次类推到梯度5。在每条样带中选取4个 $10\text{ m} \times 10\text{ m}$ 的小样方, 以小样方作为基本调查单位, 测定和记录其中的所有乔木和灌木。将小样方等分为4个 $5\text{ m} \times 5\text{ m}$ 样格, 在每个样格中随机测定2个 $1\text{ m} \times 1\text{ m}$ 的草本样方。参照方精云等(2009), 分别测定乔木、灌木、草本的株数、高度、胸径、冠幅、盖度等指标。

1.2.2 数据处理

(1)物种多样性指数。参照刘灿然等(1998)的生物群落多样性测度方法, 根据调查数据计算物种丰富度指数(D , 用物种数表示)和Shannon-Wiener多样性指数(H):

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

式中, P_i 为第 i 种的个体数 n_i 占所有种个体总数 n 的比例, 即 $P_i = n_i/n$; $i = 1, 2, 3, \dots, S$, S 为物种数。

(2)相似性系数。参照赵永华等(2004), 用Sørensen相似性系数(S_s)表示各样带间物种组成的相似性:

$$S_s = 2a/(2a + b + c) \quad (2)$$

式中, a 为两个样方中的共有物种数, b 为甲样方有而乙样方没有的物种数, c 为乙样方有而甲样方没有的物种数。

利用Origin 8.0、SPSS 19.0软件和Excel进行数据分析和图表制作, 利用单因素方差分析(One-way ANOVA)比较不同边缘梯度间的差异, 显著性水平设定为 $P = 0.05$ 。

2 结果

2.1 柳杉人工林斑块的物种组成

在5条调查样带中共记录到111个物种, 隶属于54科96属(图1)。从群落层次上看, 灌木最多, 草本次之, 乔木最少。从不同边缘梯度来看, 随着边缘梯度的增加, 物种数呈减少趋势, 梯度1最多, 梯度5最少(图2)。

2.2 柳杉人工林斑块的群落结构

2.2.1 乔木层平均胸径

周公山柳杉人工林中乔木的胸径随着边缘梯度的增加, 总体上呈减小趋势; 梯度1、2与梯度3、

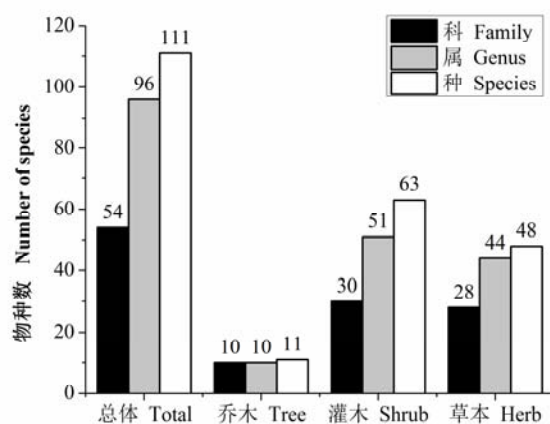


图1 柳杉人工林群落的物种组成

Fig. 1 Composition of species, genus and family in *Cryptomeria fortunei* plantation

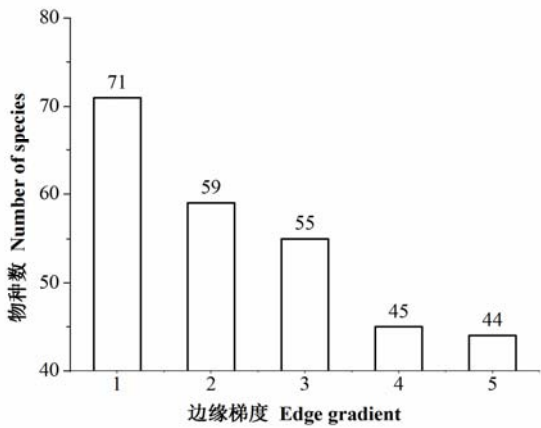


图2 柳杉人工林各边缘梯度的物种数
Fig. 2 Number of species of each edge gradient in *Cryptomeria fortunei* plantation

4、5差异显著, 乔木个体在林缘(梯度1)的径向生长旺盛(图3)。

2.2.2 平均高度

周公山柳杉人工林各层次的平均高度对边缘梯度的响应不一(图3和图4)。在乔木层和灌木层中, 随着边缘梯度的增加, 平均高度的变化趋势不明显, 各梯度间差异不显著; 在草本层中, 随着边缘梯度的增加, 平均高度呈波动减小的趋势, 梯度1与梯度5之间差异显著。

2.2.3 平均密度

周公山柳杉人工林各层次的平均密度在不同边缘梯度下差异显著(图5)。在乔木层中, 随着边缘梯度的增加, 平均密度总体上呈增加趋势, 梯度1和梯度2与梯度5差异显著。在灌木层中, 随着边缘梯度的增加, 平均密度总体上呈减小趋势, 梯度1与梯度5差异显著。在草本层中, 随着边缘梯度的增加, 平均密度呈减小趋势, 梯度1和梯度2与梯度5的数值差异显著。

2.3 柳杉人工林斑块的物种多样性指数和相似性系数

2.3.1 物种多样性指数

不同层次的丰富度指数(D)和Shannon-Wiener指数(H)对边缘梯度的响应不一致(图6)。在乔木层中, 各梯度的 D 和 H 随着边缘梯度的增加无显著变化。在灌木层中, 随着边缘梯度的增加, D 递减, 梯度1、2、3与梯度4、5差异显著; H 的波动较小, 各梯度间无显著差异。在草本层中, D 和 H 均递减, 梯

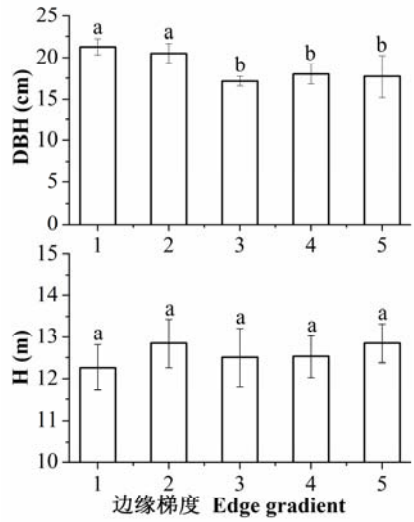


图3 不同边缘梯度下周公山柳杉人工林乔木层的平均胸径(DBH)和平均高度(H) (平均值±标准差)。不同小写字母表示梯度间差异显著($P < 0.05$)。
Fig. 3 The average diameter at breast height (DBH) and average height (H) in the tree layer of *Cryptomeria fortunei* plantation of different edge gradients (mean \pm SD). Different small letters mean significant difference at 0.05 level among gradients.

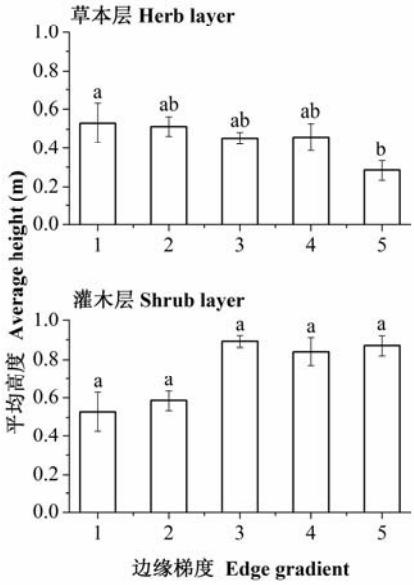


图4 不同边缘梯度下柳杉人工林灌木层和草本层的平均高度(平均值±标准差)。不同小写字母表示梯度间差异显著($P < 0.05$)。
Fig. 4 The average height in shrub and herb layers of *Cryptomeria fortunei* plantation of different edge gradients. Different small letters mean significant difference at 0.05 level among gradients.

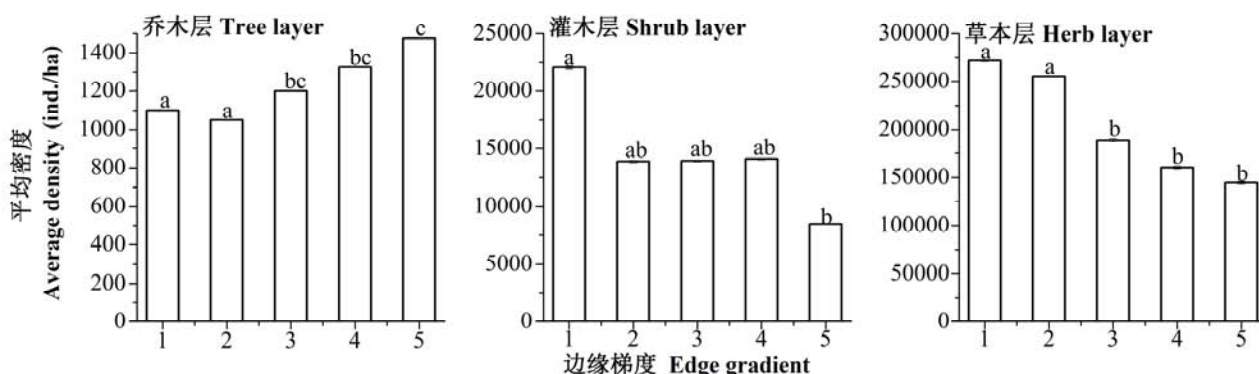


图5 不同边缘梯度下柳杉人工林不同层次的平均密度(平均值±标准差)。不同小写字母表示梯度间差异显著($P < 0.05$)。
Fig. 5 The average density in different layers of *Cryptomeria fortunei* plantation of different edge gradients. Different small letters mean significant difference at 0.05 level among gradients.

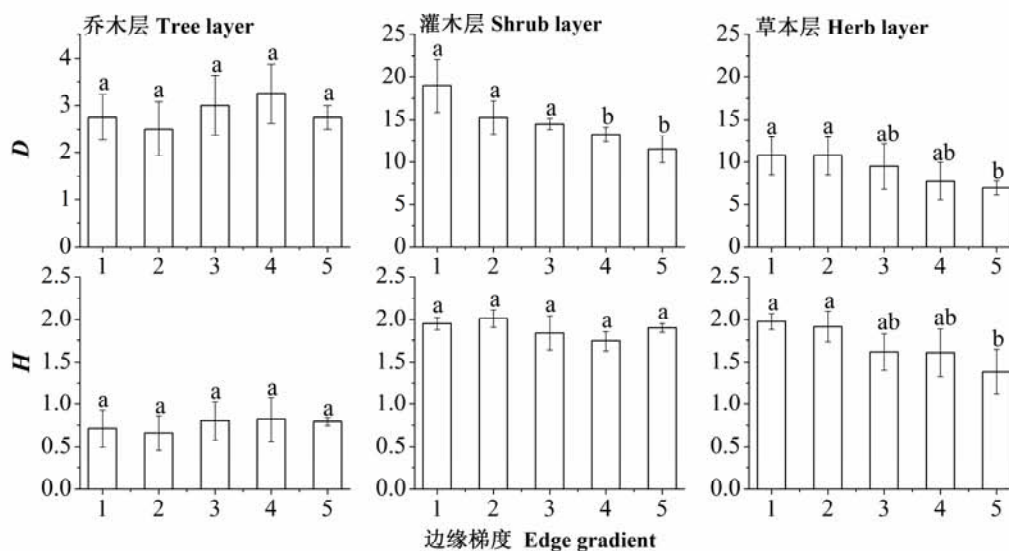


图6 柳杉人工林各层次的丰富度指数(D)值和Shannon-Wiener指数(H) (平均值±标准差)。不同小写字母表示梯度间的D或H值差异显著($P < 0.05$)。
Fig. 6 Richness index (D) and Shannon-Wiener index (H) in different layers of *Cryptomeria fortunei* plantation of different edge gradients. Different small letters mean significant difference of D (H) at 0.05 level among gradients.

度1、2与梯度5差异显著。

2.3.2 相似性系数

分析毗邻的边缘梯度间的共有植物种数和相似性系数发现,随着边缘梯度的增加,共有种数总体上呈减少趋势,相似性系数呈先减小后增加的趋势(表1),从林缘至林内梯度间的物种组成的异质性呈先增加后减小的趋势。分析梯度2-5与梯度1的共有种和相似性系数发现,随着边缘梯度的增加,其他梯度与梯度1的共有种数和相似性系数均呈减少趋势(表2),林内梯度与林缘的物种组成的异质性与

至林缘的距离呈负相关关系。

3 讨论

3.1 物种多样性的梯度变化

边缘效应对生物多样性的影响有正效应和负效应(王如松和马世骏, 1985),斑块边缘生境的生物和非生物因子的特殊性导致了一定时期内物种的边缘聚集效应,因此边缘效应多表现为林缘的高物种多样性,并随着与林缘距离的增加,物种多样性水平降低,林缘与林内之间的相似性系数降低

表1 柳杉人工林毗邻的边缘梯度间的共有植物种数与Sørensen相似性系数
Table 1 The number of common species and Sørensen's similarity coefficient between adjacent edge gradients in *Cryptomeria fortunei* plantation

两两边缘梯度之间 Between edge gradients	梯度1–梯度2 Gradient 1–gradient 2	梯度2–梯度3 Gradient 2–gradient 3	梯度3–梯度4 Gradient 3–gradient 4	梯度4–梯度5 Gradient 4–gradient 5
共有种数 Number of common species	45	34	27	31
相似性系数 Sørensen's similarity coefficient	0.69	0.60	0.54	0.67

表2 柳杉人工林其他边缘梯度与梯度1的共有植物种数与Sørensen相似性系数
Table 2 The number of common species and Sørensen's similarity coefficient between gradient 1 and the other edge gradients in *Cryptomeria fortunei* plantation

两两边缘梯度之间 Between edge gradients	梯度1–梯度2 Gradient 1–gradient 2	梯度1–梯度3 Gradient 1–gradient 3	梯度1–梯度4 Gradient 1–gradient 4	梯度1–梯度5 Gradient 1–gradient 5
共有种数 Number of common species	45	35	29	30
相似性系数 Sørensen's similarity coefficient	0.69	0.56	0.50	0.52

(Kunin, 1998; Ewers & Didham, 2006; Tscharnkte et al, 2012; Zeng et al, 2012)。在本研究中, 从林缘向林内(梯度1至梯度5), 周公山柳杉人工林斑块的物种丰富度指数和多样性指数呈梯度降低趋势, 物种数逐渐减少, 梯度间的共有种数量减少, 林内与林缘物种组成的差异越来越大。本研究结果与大多数的研究一致(Damschen et al, 2006; Lindenmayer & Fischer, 2007; Zeng et al, 2012)。在柳杉人工林斑块中, 从林缘至林内, 物种多样性的梯度变化与环境因子的梯度变化呈正相关, 这是因为林缘的乔木个体较少, 林分郁闭度低, 光照条件较好, 维持了较高的物种丰富度和多样性; 而林内则相反, 乔木个体数多, 林分郁闭度高, 光照、水分等条件差, 因此物种多样性低。

3.2 不同生活型植物对生境破碎化的敏感性和适应策略

在森林破碎化斑块中, 物种组成、丰富度和多样性指数是所有物种个体对边缘效应响应的总体情况, 不同研究的结果也有差异。一些研究发现, 即使在同一研究区域中, 同属的不同物种由于生活史策略和对生境的要求不同, 其对边缘效应的响应甚至呈现出相反的趋势(Ewers & Didham, 2006)。对动物而言, 营养级高且专性取食、扩散能力弱, 或依赖于互利共生者的物种对破碎化耐受性差, 易于因生境丧失而灭绝(Ewers & Didham, 2006)。植物与动物相似, 有研究表明, 乔木、灌木和草本在有限的林分空间内产生生态位的分化(牛克昌等, 2009), 它们的种内和种间关系不同, 生存策略不同, 且不

同植物对光照、湿度、土壤等环境因子具有偏好性, 因此它们对生境破碎化后的响应亦不同(Zeng et al, 2012; 苏晓飞等, 2014)。例如, 马文章等(2008)研究发现, 在受到人为干扰的哀牢山常绿阔叶林中, 附生苔藓比附生蕨类对边缘效应更为敏感, 故建议将对环境变化敏感的附生植物作为环境指示物。Kooyman等(2013)研究发现, 亚热带雨林中的攀援性植物相对于非攀援性木本植物对生境破碎化的敏感性更高。

本研究中, 柳杉人工林灌木层和草本层的丰富度指数和Shannon-Wiener指数对边缘效应的反应最为明显, 说明林下植物对环境因子(光、热、水等)变化的敏感性高于上层乔木。同时, 不同层次的物种在有限的破碎化生境内的竞争加剧, 为争夺有限的光热水等条件各自采取了不同的适应策略。乔木层的平均密度从林缘向林内递增, 而平均胸径则相反, 说明优势树种柳杉为应对人工林斑块内部的环境, 采取了增加个体数量和抑制径向生长的适应策略; 林缘的乔木的适应策略则相反。对灌木而言, 平均密度在林缘较大, 这是因为林缘的上层乔木的覆盖度较小, 灌木具有更多的生存空间。对草本而言, 物种组成多以环境耐受性强的蕨类植物为主。因此, 只有在理解不同物种具有不同的特性的基础上, 才能理解生境破碎化研究相关文献中相互矛盾的结果。

3.3 关于人工林经营的建议

在森林群落中, 尤其是破碎化的森林斑块中, 量化物种丰富度和多样性水平, 研究群落结构的动

态变化,可为破碎化森林管理方案的制定和物种多样性的保护提供有益参考(Kooyman et al, 2013)。在柳杉人工林破碎化大斑块中,综合分析物种丰富度指数、多样性指数、相似性系数、平均胸径、平均高度、平均密度等群落特征发现,斑块边缘维持了较高的物种多样性。平均高度、平均密度和相似性系数等群落特征从林缘向林内的递减趋势明显;然而,距林缘超过20 m后,各群落特征的递减趋势变弱,说明边缘效应递减范围可达林内20 m。如何在理解边缘效应作用规律的基础上,合理利用边缘效应为实现人工林的生态和经济价值服务?田超等(2011)认为,可将边缘效应递减规律用于带状种植、设计植物的幅宽:凡发生正边缘效应的植物,其幅宽应窄于正边缘效应递减范围的2倍;凡发生负边缘效应的植物,其幅宽应大于负边缘效应递减范围的2倍,以提高林木的经济效益和生态效益。因此,周公山柳杉人工林的可持续经营可利用边缘的正效应,采取疏伐、林窗抚育等措施,促进林内环境条件的改善。此外,为避免加剧斑块化过程,可恢复林分中残留的木荷、枹栎、新木姜子等本土树种,尽量以20 m的间隔距离营造混交林,以充分发挥这些阔叶树种的绿色廊道功能,间接恢复周公山的物种多样性。

参考文献

- Aguilar R, Ashworth L, Galetto L, Aizen MA (2006) Plant reproductive susceptibility to habitat fragmentation: review and synthesis through a meta-analysis. *Ecology Letters*, 9, 968–980.
- Caruso A, Rudolphi J, Rydin H (2011) Positive edge effects on forest-interior cryptogams in clear-cuts. *PLoS ONE*, 6, e27936.
- Chen LD, Xu JY, Fu BJ, Lü YH (2004) Quantitative assessment of patch edge effects and its ecological implications. *Acta Ecologica Sinica*, 24, 1827–1832. (in Chinese with English abstract) [陈利顶, 徐建英, 傅伯杰, 吕一河 (2004) 斑块边缘效应的定量评价及其生态学意义. *生态学报*, 24, 1827–1832.]
- Collinge SK (1996) Ecological consequences of habitat fragmentation: implications for landscape architecture and planning. *Landscape and Urban Planning*, 36, 59–77.
- Damschen EI, Haddad NM, Orrock JL, Tewksbury JJ, Levey DJ (2006) Corridors increase plant species richness at large scales. *Science*, 313, 1284–1286.
- Ewers RM, Didham RK (2006) Confounding factors in the detection of species responses to habitat fragmentation. *Biological Reviews*, 81, 117–142.
- Ewers RM, Didham RK, Fahrig L, Ferraz G, Hector A, Holt RD, Kapos V, Reynolds G, Sinun W, Snaddon JL, Turner EC (2011) A large-scale forest fragmentation experiment: the stability of altered forest ecosystems project. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 366, 3292–3302.
- Fang JY, Wang XP, Shen ZH, Tang ZY, He JS, Yu D, Jiang Y, Wang ZH, Zheng CY, Zhu JL, Guo ZD (2009) Methods and protocols for plant community inventory. *Biodiversity Science*, 17, 533–548. (in Chinese with English abstract) [方精云, 王襄平, 沈泽昊, 唐志尧, 贺金生, 于丹, 江源, 王志明, 郑成洋, 朱江玲, 郭兆迪 (2009) 植物群落清查的主要内容、方法和技术规范. *生物多样性*, 17, 533–548.]
- Gavish Y, Ziv Y, Rosenzweig ML (2012) Decoupling fragmentation from habitat loss for spiders in patchy agricultural landscapes. *Conservation Biology*, 26, 150–159.
- Huggett AJ (2005) The concept and utility of “ecological thresholds” in biodiversity conservation. *Biological Conservation*, 124, 301–310.
- Kooyman RM, Zanne AE, Gallagher RV, Cornwell W, Rossetto M, O’Connor P, Parkes EA, Catterall CF, Laffan SW, Lusk CH (2013) Effects of growth form and functional traits on response of woody plants to clearing and fragmentation of subtropical rainforest. *Conservation Biology*, 27, 1468–1477.
- Kunin WE (1998) Biodiversity at the edge: a test of the importance of spatial “mass effects” in the Rothamsted Park grass experiments. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 95, 207–212.
- Lian ZM, Yu GZ (2000) Edge effect and biodiversity. *Chinese Biodiversity*, 8, 120–125. (in Chinese with English abstract) [廉振民, 于广志 (2000) 边缘效应与生物多样性. *生物多样性*, 8, 120–125.]
- Lindenmayer DB, Fischer J (2007) Tackling the habitat fragmentation panchreston. *Trends in Ecology and Evolution*, 22, 127–132.
- Lindenmayer DB, Fischer J, Cunningham RB (2005) Native vegetation cover thresholds associated with species responses. *Biological Conservation*, 124, 311–316.
- Lindenmayer DB, Franklin JF, Fischer J (2006) General management principles and a checklist of strategies to guide forest biodiversity conservation. *Biological Conservation*, 131, 433–445.
- Liu CR, Ma KP, Lü YH, Kang YL (1998) Measurement of biotic diversity. VI. The statistical aspects of diversity measures. *Chinese Biodiversity*, 6, 229–239. (in Chinese with English abstract) [刘灿然, 马克平, 吕延华, 康永亮 (1998) 生物群落多样性的测度方法.VI. 与多样性测度有关的统计问题. *生物多样性*, 6, 229–239.]
- Liu YG, Wang Q, Wang J (2012) Landscape pattern and patch stability in Jiuzhaigou Nature Reserve. *Journal of Northeast Forestry University*, 40(4), 31–33. (in Chinese with English abstract) [刘延国, 王青, 王军 (2012) 九寨沟自然保护区景观格局及其斑块稳定性. *东北林业大学学报*, 40(4),

- 31–33.]
- Ma WZ, Liu WY, Yang LP, Yang GP (2008) Edge effects on epiphytes in montane moist evergreen broad-leaved forest. *Biodiversity Science*, 16, 245–254. (in Chinese with English abstract) [马文章, 刘文耀, 杨礼攀, 杨国平 (2008) 边缘效应对山地湿性常绿阔叶林附生植物的影响. *生物多样性*, 16, 245–254.]
- Niu KC, Liu YN, Shen ZH, He FL, Fang JY (2009) Community assembly: the relative importance of neutral theory and niche theory. *Biodiversity Science*, 17, 579–593. (in Chinese with English abstract) [牛克昌, 刘怿宁, 沈泽昊, 何芳良, 方精云 (2009) 群落构建的中性理论和生态位理论. *生物多样性*, 17, 579–593.]
- Su XF, Yuan JY, Hu YG, Xu GF, Yu JM (2014) Edge effect of plant community structure on land-bridge island in the Thousand Island Lake. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 25, 77–84. (in Chinese with English abstract) [苏晓飞, 袁金凤, 胡摇广, 徐高福, 于明坚 (2014) 千岛湖陆桥岛屿植物群落结构的边缘效应. *应用生态学报*, 25, 77–84.]
- Sun Q, Lu JB, Wu JG, Zhang FF (2008) Effects of island area on plant species distribution and conservation implications in the Thousand Island Lake region. *Biodiversity Science*, 16, 1–7. (in Chinese with English abstract) [孙雀, 卢剑波, 郭建国, 张凤凤 (2008) 千岛湖库区岛屿面积对植物分布的影响及植物物种多样性保护研究. *生物多样性*, 16, 1–7.]
- Tian C, Yang XB, Liu Y (2011) Edge effect and its impacts on forest ecosystem: a review. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 22, 2184–2192. (in Chinese with English abstract) [田超, 杨新兵, 刘阳 (2011) 边缘效应及其对森林生态系统影响的研究进展. *应用生态学报*, 22, 2184–2192.]
- Tscharntke T, Tylianakis JM, Rand TA, Didham RK, Fahrig L, Batáry P, Bengtsson J, Clough Y, Crist TO, Dormann CF, Ewers RM, Fründ J, Holt RD, Holzschuh A, Klein AM, Kleijn D, Kremen C, Landis DA, Laurance W, Lindenmayer D, Scherber C, Sodhi N, Steffan-Dewenter I, Thies C, van der Putten WH, Westphal C (2012) Landscape moderation of biodiversity patterns and processes — eight hypotheses. *Biological Reviews*, 87, 661–685.
- Wang RX, Ma SJ (1985) Edge effect and its application in economic ecology. *Chinese Journal of Ecology*, (02), 38–42. (in Chinese with English abstract) [王如松, 马世骏 (1985) 边缘效应及其在经济生态学中的应用. *生态学杂志*, (02), 38–42.]
- Watling JI, Donnelly MA (2006) Fragments as islands: a synthesis of faunal responses to habitat patchiness. *Conservation Biology*, 20, 1016–1025.
- Wu YN, Tao JP, Xi WM, Zhao K, Hao JH (2011) The edge effects on tree–liana relationship in a secondary natural forest in Bawangling Nature Reserve, Hainan Island, China. *Acta Ecologica Sinica*, 31, 3054–3059. (in Chinese with English abstract) [乌玉娜, 陶建平, 奚为民, 赵科, 郝建辉 (2011) 海南霸王岭天然次生林边缘效应下木质藤本与树木的关系. *生态学报*, 31, 3054–3059.]
- Zeng SL, Zhang TT, Gao Y, Li B, Fang CM, Flory SL, Zhao B (2012) Road effects on vegetation composition in a saline environment. *Journal of Plant Ecology*, 5, 206–218.
- Zhao YH, Lei RD, He XY, Jia X (2004) Niche characteristics of plant populations in *Quercus aliena* var. *acuteserrata* stands in Qinling Mountains. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 15, 913–918. (in Chinese with English abstract) [赵永华, 雷瑞德, 何兴元, 贾夏 (2004) 秦岭锐齿栎林种群生态位特征研究. *应用生态学报*, 15, 913–918.]
- Zhou P, Ding CB (2011) Floristic analysis of seed plants in Zhougong Mountain Forest Park. *Journal of Sichuan Forestry Science and Technology*, 32, 103–106. (in Chinese with English abstract) [周平, 丁春邦 (2011) 雅安周公山森林公园种子植物及其区系特征. *四川林业科技*, 32, 103–106.]

(责任编辑: 臧润国 责任编辑: 黄祥忠)

•生物编目•

海南岛维管植物物种多样性的现状

陈玉凯^{1,2} 杨小波^{1*} 李东海¹ 龙文兴¹¹ (海南大学热带作物种质资源保护与开发利用教育部重点实验室, 海口 570228)² (海南师范大学生命科学学院热带动植物生态学省部共建教育部重点实验室, 海口 571158)

摘要: 热带岛屿的植物多样性一直是全球生物多样性保护的重点和热点。海南岛地处热带北缘, 是中国的第二大岛屿, 具有丰富的植物多样性。经过近几十年的考察研究, 关于海南岛的植物物种数量出现了多个版本。本文通过文献梳理和野外考证的方法进行了全面的植物多样性调查, 以确定其维管植物种数。结果表明: 截止到2015年12月, 海南岛记录并能考证实物或标本的维管植物共有6,036种, 包括野生种4,579种(含特有植物483种和珍稀濒危植物512种)、外来逸生及归化植物163种(含外来入侵种57种)、外来引种的纯栽培植物1,294种。自1964–1977年《海南植物志》出版至今, 新增野生及引种的栽培植物所占的比例均较大, 分别占海南岛野生和栽培植物总种数的35.9%和75.9%。本文还对其中1,220种的拉丁学名进行了异名处理等的订正。

关键词: 植物区系; 珍稀濒危植物; 特有植物; 归化植物; 入侵植物; 引种植物

Status of vascular plant species on Hainan Island

Yukai Chen^{1,2}, Xiaobo Yang^{1*}, Donghai Li¹, Wenxing Long¹¹ Key Laboratory of Protection and Development Utilization of Tropical Crop Germplasm Resources of Ministry of Education, Hainan University, Haikou 570228² Ministry of Education Key Laboratory for Tropical Plant and Animal Ecology, College of Life Sciences, Hainan Normal University, Haikou 571158

Abstract: Maintaining plant diversity on tropical islands is a priority for biodiversity conservation. Hainan Island, located in the northern tropics, is the second largest island in China with high plant diversity. Several updated plant lists of local flora have been published after decades of field investigations. In this paper, we investigated the plant diversity on Hainan Island by conducting extensive field surveys and a literature review. Results indicated that, as of December 2015, there were 6,036 vascular plants recorded on Hainan Island with voucher specimens or practical materials. Among these species, 1,220 species were revised as synonymously, 4,579 species were wild (including 483 endemic and 512 rare and endangered species), 163 were naturalized species (including 57 invasive species) and 1,294 species were cultivated species. Since the publication of *Flora Hainanica* in 1964–1977, a large proportion of newly recorded species were mainly wild or introduced species, and accounted for 35.9% and 75.9% of their corresponding totals, respectively.

Keywords: flora; rare and endangered plants; endemic plants; naturalized plants; invasive plants; introduced plants

岛屿由于界限明确, 与其他陆地(岛屿或大陆)存在隔离, 使得许多生态和进化过程在岛屿上的效应更为明显, 因此一直是生物地理学和生态学研究的重点(MacArthur & Wilson, 1967; Kalmar & Currie, 2006; Whittaker & Fernández-Palacios, 2007)。热

带岛屿的植物多样性是全球生物多样性保护的热点(Mittermeier et al, 2004), 其中资源的本底调查是首要任务(Campbel & Hammond, 1989)。对岛屿植物资源及其种类组成变化的全面了解有助于我们开展更广泛的植物区系研究和有针对性的保护工作。

收稿日期: 2016-01-03; 接受日期: 2016-05-25

基金项目: 国家自然科学基金(31460120)和海南省重点科技计划项目(080801)

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

海南岛是中国第二大岛, 地处热带北缘, 具有丰富的生物多样性, 其中南部地区被列入中国35个生物多样性保护优先区域, 是中国生物多样性保护最具价值的地区之一(Compilation Group of China's Biodiversity, 1998; Zhang & Ma, 2008; Zang & Ding, 2009; IUCN, 2013)。海南岛植物种类的采集和分类学研究历史悠久, 早在1790年之前瑞典人Andrea Dahl已开始在此进行植物采集和研究。其中研究成果较突出的是美国植物学家Elmer Drew Merrill (Rollins, 1956); 中国著名植物学家陈焕镛于1919年开始在海南岛进行野外采集和研究(Madsen, 1999)。20世纪50年代初期以后, 国内许多学者开始对海南岛进行了较大规模的植被考察、植物分类学研究(吴德邻, 1994; 邢福武等, 1995)以及系统性总结(张宏达, 2001)。

1964–1977年出版完成的《海南植物志》(1–4卷)(中国科学院华南植物研究所, 1964–1977)共记录了海南岛的维管植物3,581种。随着植被考察与研究的不断深入, 海南岛分布的植物物种数也在不断更新, 主要体现在以下几个方面: (1) 1994年, 吴德邻主编完成了《海南及广东沿海岛屿植物名录》, 该书对《海南植物志》进行了修正和补充, 共记录海南岛的种子植物3,874种; (2) 1959–2004年出版完成的《中国植物志》(第2–80卷)(中国植物志编辑委员会, 1959–2004)对海南岛的一些植物属、种进行了归并和补充, 共记录海南岛的维管植物约3,500种; (3) 1987–2011年出版完成的《广东植物志》(第1–10卷)(中国科学院华南植物园, 1987–2011)对海南岛分布的植物种类进行了进一步的补充, 共记录其维管植物4,196种; (4) 2012年出版的《海南植物物种多样性编目》(邢福武等, 2012)记录海南岛及其附属南海岛礁的维管植物5,108种; (5) 2013年出版的《海南植物名录》(杨小波, 2013)记录海南岛野生和栽培的维管植物5,860种; (6) 1994–2014年出版完成的*Flora of China* (第2–25卷)(Wu et al, 1994–2014)记录海南岛的部分维管植物3,876种; (7) 其他一些文献收录了海南岛的一些保护区、地区及某一类群的植物(杨小波, 2009; 刘国道, 2010; 杨小波等, 2011; 刘国道和白昌军, 2012)。总体上, 海南岛的植物种类及资源分布越来越清晰, 但是仍然没有一个准确而全面的数据。

为此, 本文对已有文献进行了全面梳理, 并结合野外考证, 试图从以下几个方面准确地阐述海南

岛植物资源的现状: (1)厘清维管植物种类拉丁学名修订的现状; (2)更新和考证已记录的维管植物种类的准确数据; (3)更新和厘清特有、珍稀濒危植物种类; (4)更新和厘清外来逸生、归化及外来入侵植物的种类; (5)系统了解野生及引种而未逸生及归化的栽培植物(以下简称栽培植物)的动态变化。

1 材料与方法

1.1 研究区域概况

海南岛(18°10'–20°10' N, 108°37'–111°03' E)位于中国最南端, 总面积约33,900 km², 北以琼州海峡与广东划界, 西临北部湾与越南相对, 东濒南海与台湾岛相望, 南和东南与辽阔的南海和太平洋相邻。海南岛地形为中部高四周低缓, 最高峰为五指山, 其海拔1,867 m; 地处高温多雨的热带季风气候区, 具有明显的干湿季, 几乎没有冬季, 年均温度23–25℃, 年降水量1,500–2,500 mm, 相对湿度超过86%。海南岛是中国植物种类最丰富的地区之一, 具有丰富的森林资源, 是我国热带雨林、季雨林的重要分布地区。

1.2 物种调查方法

主要在文献梳理的基础上, 采用路线调查、大样地调查、不同植被类型小样方调查等方法进行实地物种考证。(1)在文昌铜鼓岭保护区内共设置面积2.56 ha (160 m × 160 m)的样地3个, 在霸王岭、黎母山、吊罗山等保护区内分别设置1个面积2 ha (100 m × 200 m)的样地。采用全站仪将所有样地划分为20 m × 20 m的样方, 以样方为单位对所有物种开展调查。(2)在海南岛所有林区及自然植被分布区域开展珍稀濒危植物资源的调查: 在发现目标物种种群后, 以该种群为中心, 设置一个20 m × 20 m的主样方, 并在每一主样方四个对角线方向上设置4个副样方, 其形状和大小与主样方相同, 距主样方20 m。副样方仅调查目标物种的有或无, 不计目标物种的数量, 记录出现目标物种(出现1株就作有)的副样方数, 统计其出现的频度。总共调查设置了348个珍稀濒危植物种群的主样方。(3)在海南岛东北部地区(文昌、琼海)随机选取36个村庄, 对每一个村庄内的自然半自然植物种类进行调查; 在西南部地区(昌江、东方和乐东)依据不同的植被类型、地形和地势设置若干条调查路线, 沿路线选取540个100 m²小样方, 开展不同植物群落中的植物种类调查。(4)在全

岛18个市县开展外来入侵植物的种类及其危害程度调查: 在发现目标物种种群后, 以该种群为中心, 设置一个 $2\text{ m} \times 2\text{ m}$ 的样方, 然后随机取一方向, 沿该方向每隔 10 m 设一个样方, 共设5个 $2\text{ m} \times 2\text{ m}$ 的样方作为第1套样方, 然后沿垂直于第1套样方线路的方向设置第2套样方。两套样方合计调查10个样方, 计 40 m^2 作为1个样地, 总共360个样地。(5)对海南岛上的所有植物园和城市公园开展园林景观植物的调查(图1)。

1.3 数据分析方法

依据*Flora of China* (Wu et al, 1994–2014)、*Tropicos* (www.tropicos.org)对植物的拉丁学名进行校订; 完成海南岛的野生、特有、珍稀、外来逸生及归化等维管束植物种类统计; 采用吴征镒等(2006)的方法界定植物的科属分布区类型; 最后, 综合最近发表和出版的文献及著作(Javier et al, 2010; 杨小波, 2013), 结合我们的实地考证, 修订完成海南岛特有、珍稀濒危植物(中华人民共和国国家林业局和农业部, 1999; 汪松和解焱, 2004;

CITES, 2012; IUCN, 2013)、外来逸生及归化植物(含外来入侵植物)的种类统计。依据3个重要植物分类著作出版的年代, 将海南岛的植物研究划分为3个历史时期来分析野生及栽培植物种类的数量变化: (1) 1977–1994年(从《海南植物志》的出版到《海南及广东沿海岛屿植物名录》的出版); (2) 1995–2004年(《中国植物志》的完成); (3) 2005–2015年。

2 结果

2.1 海南岛维管植物拉丁学名需修订的植物种类

本文对《海南植物志》、《广东植物志》、《中国植物志》中有海南岛分布记录而被*Flora of China*及*Tropicos*处理为异名及归并的植物种类进行了统计。结果表明: 在海南岛维管植物中有1,220个物种的拉丁学名需修订(附录4), 其中, 拼写错误的有27种、错误鉴定的有13种、涉及异名的有1,180种。对异名涉及的种类作进一步考证发现: 《海南植物志》、《广东植物志》、《中国植物志》中分别有1,172种、844种、865种有异名的植物拉丁学名被修正。

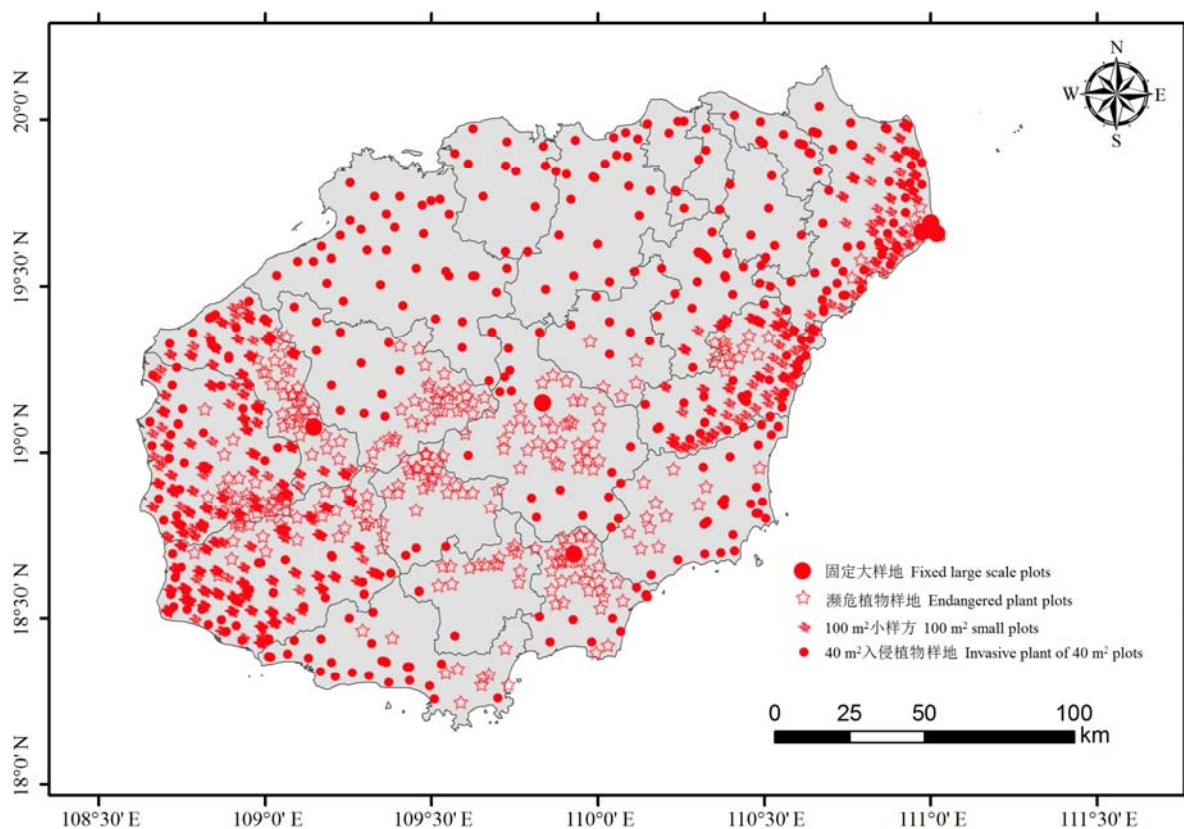


图1 海南岛植物多样性调查的主要样地分布图

Fig. 1 A map of field surveys on plant diversity on Hainan Island

2.2 海南岛维管植物多样性现状和区系特点

本文的统计结果表明: 海南岛内有各类野生和栽培维管植物共计243科1,895属6,036种。其中, 蕨类植物33科127属516种, 裸子植物9科24属76种, 被子植物201科1,744属5,444种; 野生植物4,579种, 外来栽培植物1,294种, 外来逸生及归化植物163种(含外来入侵植物57种)。野生植物生活型组成以草本(含草质藤本)为主(占野生种数的56.5%)。同样, 在其他类群植物中, 草本生活型所占比例也较大, 如在野生珍稀濒危植物、外来逸生及归化植物、外来入侵植物中, 草本分别占其总数的55.9%、81.6%和100%。

海南岛野生特有植物有483种(附录2), 仅占海南岛野生植物总种数的10.5%, 隶属于93科267属。其中, 蕨类植物37种, 种子植物446种。包含5个以上特有种的科仅有24个, 占海南岛特有种所隶属总科数的25.8%, 但所含特有种数共计317种, 占海南岛特有种总数的65.6%。可见, 海南岛的特有种在各科中的分布较为集中。

对海南岛野生植物的科属进行统计, 种数排在前10位的优势科依次为: 兰科、禾本科、豆科、茜草科、莎草科、大戟科、菊科、樟科、壳斗科和爵床科; 种数排在前10位的优势属依次为: 冬青属(*Ilex*)、耳草属(*Hedyotis*)、榕属(*Ficus*)、蒲桃属(*Syzygium*)、飘拂草属(*Fimbristylis*)、莎草属

(*Cyperus*)、紫金牛属(*Ardisia*)、柯属(*Lithocarpus*)、山矾属(*Symplocos*)和簕竹属(*Bambusa*)。从优势科属的分布类型可以看出, 世界广布、泛热带和热带亚洲分布的科属在海南岛具有明显的数量优势(表1)。含特有种数较多的科中, 除茜草科、禾本科、兰科、豆科等少数科为世界广布科外, 其余多是以热带、亚热带分布为主的科, 显示了本区系的热带北缘性质。

2.3 海南岛珍稀濒危植物种类

本研究重新整理发现, 海南岛珍稀濒危植物共有512种(附录1), 隶属于83科254属。其中, 海南岛特有植物137种, 占海南岛珍稀濒危植物总数的26.8%。

《国家重点保护野生植物名录(第一批)》收录的有48种(含10种海南特有植物), 包括: I级重点保护植物9种; II级重点保护植物39种; 《濒危野生动植物种国际贸易公约附录》收录的有86种(含5种海南岛特有植物), 其中兰科有75种。

被《IUCN濒危物种红色名录》收录的种类有85种: 包括灭绝(EX) 2种, 即爪耳木(*Lepisanthes unilocularis*)和缘毛红豆(*Ormosia howii*); 极危(CR) 10种; 濒危(EN) 18种; 易危(VU) 22种; 近危(NT) 11种; 低风险(LR) 1种, 即沉水樟(*Cinnamomum micranthum*); 关注(LC) 20种; 数据缺乏(DD) 1种, 即竹柏(*Nageia nagi*)。

被《中国物种红色名录》收录的种类有491种:

表1 海南岛植物物种数排在前10位的优势科、属情况
Table 1 The top ten families and genera with the largest number of species in Hainan Island

科名 Family	种数 No. of species	分布类型 Areal type	属名 Genus	种数 No. of species	分布类型 Areal type
兰科 Orchidaceae	298	世界广布 Cosmopolitan	冬青属 <i>Ilex</i>	42	泛热带分布 Pantropic
禾本科 Poaceae	290	世界广布 Cosmopolitan	耳草属 <i>Hedyotis</i>	42	泛热带分布 Pantropic
豆科 Fabaceae	222	世界广布 Cosmopolitan	榕属 <i>Ficus</i>	40	泛热带分布 Pantropic
茜草科 Rubiaceae	208	世界广布 Cosmopolitan	蒲桃属 <i>Syzygium</i>	39	旧世界热带 Old World Tropics
莎草科 Cyperaceae	181	世界广布 Cosmopolitan	飘拂草属 <i>Fimbristylis</i>	35	泛热带分布 Pantropic
大戟科 Euphorbiaceae	159	泛热带分布 Pantropic	莎草属 <i>Cyperus</i>	33	世界广布 Cosmopolitan
菊科 Asteraceae	133	世界广布 Cosmopolitan	紫金牛属 <i>Ardisia</i>	31	泛热带分布 Pantropic
樟科 Lauraceae	108	泛热带分布 Pantropic	柯属 <i>Lithocarpus</i>	29	东亚和北美洲间断分布 Eastern Asian and Northern American disjunction
壳斗科 Fagaceae	75	北温带和南温带间断分布 North Temperate & South Temperate disjuncted	山矾属 <i>Symplocos</i>	26	泛热带分布 Pantropic
爵床科 Acanthaceae	73	泛热带分布 Pantropic	簕竹属 <i>Bambusa</i>	24	泛热带分布 Pantropic

包括灭绝1种,即爪耳木;极危58种;濒危124种;易危218种;近危8种、近危几近符合易危(NT/nVU) 75种、关注7种。其中,有8种植物需要我们特别关注,它们同时被以上两个名录收录为极危(含5种海南岛特有植物),即海南海桑(*Sonneratia hainanensis*)、保亭树参(*Dendropanax oligodontus*)、白水藤(*Pentastelma auritum*)、东方瓜馥木(*Fissistigma tungfangense*)、海南槭(*Acer laevigatum*)、葫芦苏铁(*Cycas changjiangensis*)、海南蝴蝶兰(*Phalaenopsis hainanensis*)、坡垒(*Hopea hainanensis*)。

2.4 海南岛外来逸生及归化植物种类

目前海南岛的外来逸生及归化植物有163种(含57种外来入侵植物)(附录3),仅占海南岛全部植物总数的2.7%,其生活型中草本占总数的81.6%。这些外来草本植物很容易对当地生态系统构成威胁。

在163种外来植物中,所含物种数大于5种的科有7个(共104种),占总数的63.8%,分别是豆科(26种/其中入侵种6种)、菊科(25种/16种)、禾本科(16种/6种)、大戟科(12种/2种)、苋科(11种/9种)、茄科(7种/1种)、唇形花科(7种/1种),这些科中的多数种类对本地环境适应性强、具有较强的入侵性。另外,结合近年来的野外调查发现,目前对海南岛本地生态系统构成严重危害的入侵植物主要是以下6种:凤眼蓝(*Eichhornia crassipes*)、苏门白酒草(*Erigeron sumatrensis*)、南美蟛蜞菊(*Sphagneticola trilobata*)、飞机草(*Chromolaena odorata*)、银胶菊(*Parthenium hysterophorus*)和假臭草(*Praxelis clematidea*)。

2.5 海南岛野生和栽培植物物种数的数量变化

我们的统计表明海南岛新发现的野生植物或新记录近年来一直呈上升趋势。自《海南植物志》(1–4卷)出版完成至今的近40年里,海南岛增加的野生植物新记录达1,644种,占其野生植物总种数的35.9%。其中,新增野生种类记录大于5种的科有47个,前5位分别是:兰科、禾本科、茜草科、大戟科和菊科。

海南岛野生植物物种数量的变化主要体现在3个历史时期(1977–1994, 1995–2004, 2005–2015)。这3个时期新增的野生植物记录总数依次为599种、433种和611种,其中新增野生植物种类多集中在少数的科(20–30个),这些科所含的种数占各个时期新增野生植物总种数的一半以上。各时期新增野生植

物种数最多的前5个科分别是兰科、禾本科、大戟科、樟科和豆科;兰科、壳斗科、茜草科、大戟科和禾本科;兰科、禾本科、茜草科、菊科和莎草科。

在加强生态城市建设及制定国际生态旅游岛计划等因素的推动下,自《海南植物志》(1–4卷)完成出版至今,海南岛的栽培植物总共增加了983种,占其栽培植物总种数的75.9%。其中,新增栽培植物种类大于5种的科有28个,前5个依次是:棕榈科、仙人掌科、桃金娘科、禾本科和菊科。新增的栽培植物以棕榈科最为突出,如目前新引种且尚未被发表的棕榈科栽培植物就有38属91种。

海南岛栽培植物的物种数量变化在前述3个历史时期的具体体现是:新增的总数依次为231种、351种和401种,而新增栽培植物种类多集中在少数的科(5–15个),这些科所含的种数约占各个时期新增栽培植物总种数的一半或以上。各时期新增栽培植物种数的前5大科分别是:仙人掌科、豆科、棕榈科、石蒜科和松科;桃金娘科、棕榈科、豆科、禾本科和木兰科;棕榈科、兰科、菊科、禾本科和百合科。

对比3个不同时期新增植物资源状况可知,各个时期内野生植物的新增种数较多的科主要有兰科、禾本科、大戟科、茜草科等,而栽培植物新增种数较多的科主要有棕榈科、禾本科、大戟科、豆科等;海南岛的野生、引种栽培种数增加最多的是在第三个时期,即2005–2015年。

3 讨论

3.1 海南岛维管植物已作分类订正的植物种数

根据本文的结果,海南岛有1,220种植物被修订,其中作为异名的最多,达1,180种,占总数的96.7%;而邻近的台湾岛仅2010年期间对植物的分类修订种类就达到了473种(Research Center for Biodiversity, Academia Sinica, 2013)。这说明随着研究的深入,物种鉴定的准确性提高,分类修订将更为科学,对植物种类的掌握也将更准确。

3.2 海南岛野生植物多样性的特点和区系特征

根据本文的结果,海南岛有野生植物种类4,579种,低于台湾岛(面积36,192 km²)的5,622种(Research Center for Biodiversity, Academia Sinica, 2013)、菲律宾(面积299,764 km²)的9,555种(Pelser et

al, 2011)、马达加斯加岛(面积627,000 km²)的10,782种(Garden MB, 2013), 符合岛屿生物地理学理论中的“面积效应”(MacArthur & Wilson, 1967)。海南岛的种密度与台湾岛相近, 分别为0.14种/km²和0.16种/km², 菲律宾和马达加斯加岛的种密度相近, 分别为0.03种/km²和0.02种/km², 其中, 海南岛与台湾岛面积相当, 而菲律宾与马达加斯加岛面积相近且较大。与中国内陆植物多样性第一的云南省相比, 海南岛野生植物的物种密度也较高(张宏达, 2001), 维管植物种数占中国植物总种数的19.4% (Wu et al, 1994–2014)。海南岛野生植物的生活型以草本为主(占56.5%), 其中蕨类和单子叶植物(特别是兰科)所占比例较大, 可能与岛屿的隔离更易导致草本植物分化形成较多的新种有关。

对比分析海南岛野生植物优势科及含特有种数较多的科发现, 其多数为热带、泛热带分布(表1), 且在海南岛野生维管植物种类组成中, 这些科不仅是海南岛植物中的代表科, 也是维持海南岛植物多样性的关键科; 同时, 一些小科如龙脑香科、五加科、山榄科、杜鹃花科等的植物也是海南岛各类植物群落的建群种、优势种或表征种。海南岛位于热带北缘, 加之与大陆分离较晚, 植物区系组成属于古热带区, 且为中国华南与马来西亚植物亚区的过渡类型(林泽钦等, 2016), 这与台湾岛的区系特点相差较大, 台湾岛种子植物区系中未出现像龙脑香科这样的东南亚热带典型科, 其主体具有明显的亚热带性质, 属于泛北极植物区(应俊生和徐国土, 2002)。

3.3 海南岛的特有、珍稀濒危植物

海南岛特有植物共483种, 仅占海南岛野生植物总数的10.5%, 其特有种占野生植物的比例低于其他一些热带岛屿: 如台湾岛(19.3%) (Research Center for Biodiversity, Academia Sinica, 2013)、菲律宾(62.8%) (Pelser et al, 2011)、马达加斯加岛(82.4%) (Missouri Botanical Garden, 2013), 这与海南岛成岛历史较短、距离大陆较近有关(邢福武等, 1995; 王发国等, 2006)。海南岛特有植物的密度为0.014种/km², 与同类型岛屿的台湾岛(0.030种/km²)、马达加斯加岛(0.015种/km²)相近, 该结果是否可以说明同一类型的岛屿其植物的特有种密度相近还有待进一步的研究。海南岛的珍稀濒危植物有512种, 占其野生植物总数的8.5%, 而其他地区如台湾岛有珍

稀濒危植物1,725种, 占其野生植物总数的30.7%。在海南岛的珍稀濒危植物中, 有137种为海南岛特有植物, 占总数的26.9%, 而极危和濒危植物中约50%为特有植物。同样, 在台湾岛的珍稀濒危植物中, 有27.8%为特有植物, 而极危和濒危植物中约80%为特有植物(Research Center for Biodiversity, Academia Sinica, 2013), 表明植物特有现象与其珍稀濒危程度存在密切的相关性, 对特有的珍稀濒危植物的研究及其保护应是今后保护生物多样性的重点内容。

3.4 海南岛的外来逸生、归化植物及外来入侵植物

目前海南岛有外来逸生及归化植物163种, 其中外来入侵植物57种, 其外来入侵植物种数低于邻近的广东、广西、云南、台湾岛、澳门(王发国等, 2004; 徐成东和陆树刚, 2006; 唐赛春等, 2008; 王芳等, 2009; Research Center for Biodiversity, Academia Sinica, 2013)等; 进一步的对比分析发现, 入侵种在以上几个地区都对当地的生态系统造成了严重的危害。对比以上区域的外来入侵植物发现, 海南岛与广东的共有种数最多(有47种) (王芳等, 2009), 其次是广西(36种) (唐赛春等, 2008)、云南(33种) (徐成东和陆树刚, 2006)、澳门(30种) (王发国等, 2004); 与台湾岛共有种最少(9种) (Research Center for Biodiversity, Academia Sinica, 2013)。这些地区之间的外来入侵植物种类既有一定的相似性, 相互间又有差异, 可能是因为海南岛与广东、广西、云南、澳门之间在地理位置上相毗邻, 有利于入侵物种之间的传播; 反之, 与台湾岛相隔距离较远, 不利于物种之间的传播。海南岛的外来逸生及归化植物生活型以草本为主(占其总数的81.6%), 而这些草本植物也是构成外来入侵植物的主体。其中, 在入侵的草本植物中菊科种类最多, 为16种, 占入侵种总数的28.1%, 这与菊科的分布范围广、易扩散、自身繁殖力强等特性密切相关。

3.5 海南岛野生和栽培植物物种数量的变化

自《海南植物志》出版至今, 海南岛总共增加了野生植物记录1,644种, 占海南岛野生植物总数的35.9%, 新发现或新记录的野生植物种类数呈不断上升的趋势。海南岛野生植物种类的增加与植物调查研究工作的不断深入和国家相关科研项目的陆续深入开展有关, 如1990–1996年, 国家基金委启动中国植物区系研究重大项目, 中国科学院华南

植物园负责海南岛和邻近岛屿的调查, 涉及范围较广, 因此, 所编制的植物名录物种增加很多。通过对比3个时期海南岛野生植物的增加情况, 发现兰科、禾本科、大戟科、茜草科等数量增加较多, 可能与这些科本身不仅是海南岛植物区系的优势科, 也是中国各区域植物区系的优势科密切相关; 在这3个时期兰科植物的种类在不断的增加, 特别是第三个时期, 兰科增加较多, 与近年来许多兰科专家的介入及开展较多的兰科植物专项研究有关, 也暗示着海南岛的植物区系中某些分类群的研究可能有待深入。海南岛至今还有不少采集薄弱地区, 甚至有一些边远的山地从未有植物学家涉足, 如猴猕岭、马咀岭、斧头岭等一带; 黎母岭、鹦哥岭、单峰岭、雅加大岭过去虽开展过植物调查, 但与其丰富的植物物种相比, 调查采集仍显不足; 琼北许多地方, 如琼海、文昌一带历史上仅进行过零星的采集, 又如白石岭等, 仍有待系统的调查采集(邢福武等, 2012)。因此, 未来海南岛植物调查研究工作的重点应放在边远的山区, 相信随着这些区域植物调查的深入, 越来越多的野生植物种类将被我们记录和认识。

随着海南岛加强生态城市建设及制定国际生态旅游岛计划, 政府鼓励大量引进栽培物种, 海南岛的栽培植物自《海南植物志》出版以来增加了983种, 占海南岛栽培植物总数的75.9%。总体看来, 海南岛近年引进栽培植物的力度与邻近省区或周围国家和地区相当。例如, 自1979年至今, 台湾岛新增栽培植物约800种, 占栽培植物总种数的71.5% (Research Center for Biodiversity, Academia Sinica, 2013); 自1928年至2012年, 马达加斯加岛新增栽培植物约850种, 占栽培植物总种数的61.8% (Christian et al, 2012); 新加坡自1965年独立至今, 新增园林植物已超过1,000种, 并培育了超过1,000个兰花原种和2,000个兰花杂交种, 这与新加坡政府制定的“花园城市”目标及对园林植物新品种的培育和植物引种驯化的重视有关(Boo et al, 2006; Government of Singapore Privacy Statement, 2007)。以上表明, 各地区栽培种被引入的规模不仅与人们对园林观赏植物的青睐有关, 还与各个国家和地区的政策和引种力度密切相关。但应该特别注意的是, 应对引入的栽培物种进行适当的专业评价, 以免造成入侵种的大量进入。

参考文献

- Boo CM, Kartini OH, Ouyang CL (2006) 1001 Garden Plants in Singapore. National Parks Board Publications, Singapore.
- Campbell DG, Hammond HD (1989) Floristic Inventory of Tropical Countries: the Status of Plant Systematics, Collections, and Vegetation, Plus Recommendations for the Future. The New York Botanical Garden, New York.
- Christian AK, Jacques T, Sophie M, Herve RR, Chantal BP, Stephanie MC (2012) The introduced flora of Madagascar. *Biological Invasions*, 14, 875–888.
- Convention on International Trade in Endangered Species of Wild Fauna and Flora (CITES) (2012) The CITES Appendices I/II. <http://www.cites.org> (accessed on 2013-06-10)
- Compilation Group of China's Biodiversity: A Country Study (1998) China's Biodiversity: A Country Study. China Environmental Science Press, Beijing.
- Editorial Committee of Flora Reipublicae Popularis Sinicae (1959–2004) Flora Reipublicae Popularis Sinicae. Tomus (2–80). Science Press, Beijing. (in Chinese) [中国科学院中国植物志编辑委员会 (1959–2004) 中国植物志(2–80卷). 科学出版社, 北京.]
- Government of Singapore Privacy Statement (2007) Singapore Botanic Gardens. <http://www.sbg.org.sg>. (accessed on 2013-06-05).
- International Union for Conservation of Nature (IUCN) (2013) The IUCN Red List of Threatened Species, Version 2013. 1. <http://www.iucnredlist.org>. (accessed on 2013-07-02).
- Javier FO, Wang FG, Wang ZS, Xing FW, Liu H, Xu H, Xu WX, Luo YB, Song XQ, Stephan G, David EB, Mike M, An SQ (2010) Endemic seed plant species from Hainan Island: a checklist. *Botanical Review*, 76, 295–345.
- Kalmar A, Currie DJ (2006) A global model of island biogeography. *Global Ecology and Biogeography*, 15, 72–81.
- Lin ZQ, Yang XB, Chen YK, Li DH, Huang J, Long C (2016) Local wild vascular plant flora in Hainan. *Chinese Journal of Tropical Crops*, 37, 351–358. (in Chinese with English abstract) [林泽钦, 杨小波, 陈玉凯, 李东海, 黄瑾, 龙成 (2016) 海南本地野生维管植物区系研究. 热带作物学报, 37, 351–358.]
- Liu GD (2010) Poaceae Plants in Hainan. Science Press, Beijing. (in Chinese) [刘国道 (2010) 海南禾草志. 科学出版社, 北京.]
- Liu GD, Bai CJ (2012) Cyperaceae Plants in Hainan. Science Press, Beijing. (in Chinese) [刘国道, 白昌军 (2012) 海南莎草志. 科学出版社, 北京.]
- MacArthur RH, Wilson EO (1967) The Theory of Island Biogeography. Princeton University Press, New Jersey.
- Madsen K (1999) Notes on Chinese-American botanical collaboration. *Arnoldia*, 58, 12–16.
- Missouri Botanical Garden (2013) Catalogue of the Vascular Plants of Madagascar. Published on the Internet <http://www.tropicos.org/project/mada>. (accessed on

- 2013-06-01)
- Mittermeier RA, Gil RR, Hoffman M, Pilgrim J, Brooks T, Mittermeier CG, Lamoreux J, da Fonseca G (2004) Hotspots Revisited: Earth's Biologically Richest and Most Threatened Terrestrial Ecoregions. Agrupacion Sierra Madre, Mexico.
- Pelser PB, Barcelona JF, Nickrent DL (2011) Digital Flora of the Philippines. <http://www.philippineplants.org>. (accessed on 2013-06-11)
- Research Center for Biodiversity, Academia Sinica (2013) Catalogue of Life in Taiwan. <http://taibnet.sinica.edu.tw/home.php>. (accessed on 2013-06-11)
- Rollins RC (1956) Elmer Drew Merrill, administrator and botanist. *Science*, 123, 831–832.
- South China Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences (1964–1977) *Flora Hainanica*. Tomus (1–4). Science Press, Beijing. (in Chinese) [中国科学院华南植物研究所 (1964–1977) 海南植物志(1–4卷). 科学出版社, 北京.]
- South China Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences (1987–2011) *Flora of Guangdong*, Vols. (1–10). Guangdong Science and Technology Press, Guangdong. (in Chinese) [中国科学院华南植物园 (1987–2011) 广东植物志(1–10卷). 广东科技出版社, 广东.]
- State Forestry Administration and the Ministry of Agriculture of the People's Republic of China (1999) National Key Protected Wild Plants List (first batch). (in Chinese) [中华人民共和国国家林业局和农业部 (1999) 国家重点保护野生植物名录(第一批).] http://www.gov.cn/gongbao/content/2000/content_60072.htm. (accessed on 2013-06-20)
- Tang SC, Lü SH, He CX, Li XK, Pan YM, Pu GZ (2008) The alien invasive plants in Guangxi. *Guihaia*, 28, 775–779. (in Chinese with English abstract) [唐赛春, 吕仕洪, 何成新, 李先琨, 潘玉梅, 蒲高忠 (2008) 广西的外来入侵植物. *广西植物*, 28, 775–779.]
- Wang F, Wang RJ, Zhuang PD, Guo Q, Li ZR (2009) Present status and management strategies of invasive plants in Guangdong Province. *Chinese Journal of Ecology*, 28, 2088–2093. (in Chinese with English abstract) [王芳, 王瑞江, 庄平弟, 郭强, 李振荣 (2009) 广东外来入侵植物现状和防治策略. *生态学杂志*, 28, 2088–2093.]
- Wang FG, Qin XS, Chen HF, Zhang RJ, Liu DM, Xing FW (2006) Endemic plants in limestone region in Hainan Island. *Journal of Tropical and Subtropical Botany*, 14, 45–54. (in Chinese with English abstract) [王发国, 秦新生, 陈红锋, 张荣京, 刘东明, 邢福武 (2006) 海南岛石灰岩特有植物的初步研究. *热带亚热带植物学报*, 14, 45–54.]
- Wang FG, Xing FW, Ye HG, Chen XY, Tan GG, Mai BL (2004) Preliminary study on invasive alien species in Macau. *Acta Scientiarum Naturalium Universitatis Sunyatseni*, 43(6), 105–110. (in Chinese with English abstract) [王发国, 邢福武, 叶华谷, 陈孝永, 谭国光, 麦保林 (2004) 澳门的外来入侵植物. *中山大学学报(自然科学版)*, 43(6), 105–110.]
- Wang S, Xie Y (2004) *China Species Red List*, Vol. 1: Red List. Higher Education Press, Beijing. (in Chinese) [汪松, 解焱 (2004) 中国物种红色名录, 第1卷: 红色名录. 高等教育出版社, 北京.]
- Whittaker RJ, Fernández-Palacios JM (2007) *Island Biogeography: Ecology, Evolution, and Conservation*. Oxford University Press, Oxford.
- Wu DL (1994) A Checklist of Flowering Plants of Islands and Reefs of Hainan and Guangdong Province. Science Press, Beijing. (in Chinese) [吴德邻 (1994) 海南及广东沿海岛屿植物名录. 科学出版社, 北京.]
- Wu ZY, Zhou ZK, Sun H, Li DZ, Peng H (2006) Areal Types of Seed Plants and the Origin and Differentiation. Yunnan Science and Technology Press, Kunming. (in Chinese) [吴征镒, 周浙昆, 孙航, 李德铎, 彭华 (2006) 种子植物分布区类型及其起源和分化. 云南科技出版社, 昆明.]
- Wu ZY, Raven PH, Hong DY (1994–2014) *Flora of China*, Vols. 2–25. Science Press, Beijing & Missouri Botanical Gardens, St. Louis, Missouri.
- Xing FW, Wu DL, Li ZX, Ye HG, Chen BH (1995) Endemic plants of Hainan Island. *Journal of Tropical and Subtropical Botany*, 3(1), 1–12. (in Chinese with English abstract) [邢福武, 吴德邻, 李泽贤, 叶华谷, 陈炳辉 (1995) 海南岛特有植物的研究. *热带亚热带植物学报*, 3(1), 1–12.]
- Xing FW, Zhou JS, Wang FG, Zeng QW, Yi QF, Liu DM (2012) Inventory of Plant Species Diversity of Hainan. Huazhong University of Science and Technology Press, Wuhan. (in Chinese with English abstract) [邢福武, 周劲松, 王发国, 曾庆文, 易绮斐, 刘东明 (2012) 海南植物物种多样性编目. 华中科技大学出版社, 武汉.]
- Xu CD, Lu SG (2006) Invasive plants in Yunnan Province. *Guihaia*, 26, 227–234. (in Chinese with English abstract) [徐成东, 陆树刚 (2006) 云南的外来入侵植物. *广西植物*, 26, 227–234.]
- Yang XB (2009) *Urban Plant Diversity*. China Agriculture Press, Beijing. (in Chinese) [杨小波 (2009) 城市植物多样性. 中国农业出版社, 北京.]
- Yang XB (2013) Checklist of Plant Species in Hainan. Science Press, Beijing. (in Chinese) [杨小波 (2013) 海南植物名录. 科学出版社, 北京.]
- Yang XB, Wu QS, Li DH (2011) Study of Nature Reserve Forest Vegetation in National Forest Ecosystem in Hainan. Science Press, Beijing. (in Chinese) [杨小波, 吴庆书, 李东海 (2011) 海南岛陆域国家级森林生态系统自然保护区森林植被研究. 科学出版社, 北京.]
- Ying TS, Hsu KS (2002) An analysis of the flora of seed plants of Taiwan, China: its nature, characteristics, and relations with the flora of the mainland. *Acta Phytotaxonomica Sinica*, 40, 1–51. (in Chinese with English abstract) [应俊生, 徐国士 (2002) 中国台湾种子植物区系的性质, 特点及其与大陆植物区系的关系. *植物分类学报*, 40, 1–51.]

- Zang RG, Ding Y (2009) Forest recovery on abandoned logging roads in a tropical montane rain forest of Hainan Island, China. *Acta Oecologica*, 35, 462–470.
- Zhang HD (2001) The diversity of the Hainan flora. *Ecological Science*, 20(1), 1–10. (in Chinese with English abstract) [张宏达 (2001) 海南植物区系的多样性. *生态科学*, 20(1), 1–10.]
- Zhang YB, Ma KP (2008) Geographic distribution patterns and status assessment of threatened plants in China. *Biodiversity and Conservation*, 17, 1783–1798.

(责任编辑: 朱华 责任编辑: 黄祥忠)

附录 Supplementary Material

附录1 海南珍稀濒危植物名录

Appendix 1 Rare and endangered vascular plants in Hainan Island
<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2016002-1.pdf>

附录2 海南特有植物名录

Appendix 2 Endemic plants in Hainan Island
<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2016002-2.pdf>

附录3 海南外来逸生及归化植物名录

Appendix 3 Naturalized and invasive plant species in Hainan Island
<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2016002-3.pdf>

附录4 进行异名处理的植物名录

Appendix 4 Species list of revised as synonymaisly of plants in Hainan Island
<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2016002-4.xls>

附录1 海南的珍稀濒危植物名录

Appendix 1 Rare and endangered vascular plants in Hainan Island

EX: 灭绝; CR: 极危; EN: 濒危; VU: 易危; NT: 近危; NT/nVU: 近危几近符合易危; L: 关注; LR: 低风险; DD: 数据缺乏. *, IUCN红色名录; †: 濒危野生动植物种国际贸易公约附录I, II; ‡: 中国物种红色名录; §: 国家重点保护植物名录。

EX, Extinct; CR, Critically Endangered; EN, Endangered; VU, Vulnerable; NT, Near Threatened; NT/nVU, Near Threatened /near Vulnerable; LC, Least Concern; LR, Lower Risk; DD, Data Deficient. *, *IUCN Red List*; †, *CITES: Convention on International Trade in Endangered Species of Wild Fauna and Flora Appendices I, II*; ‡, *China Species Red List, Vol. 1*; §, *List of National Key Protected Wild Plants*.

No.	科名 Family	种名 Species	特有种 Endemic	*	†	‡	§
陈玉凯, 杨永波, 李东海, 龙文兴. 海南岛维管植物物种多样性的现状. 生物多样性, 2016, 24 (8): 948-956. http://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2016002							
1	瓶尔小草科 Helminthostachyaceae	七指蕨 <i>Helminthostachys zeylanica</i>					II
2	金毛狗蕨科 Dicksoniaceae	金毛狗 <i>Cibotium barometz</i>			II		II
3	桫欏科 Cyatheaceae	中华桫欏 <i>Alsophila costularis</i>					II
4	桫欏科 Cyatheaceae	阴生桫欏(小羽桫欏) <i>Alsophila latebrosa</i>			II		II
5	桫欏科 Cyatheaceae	大叶黑桫欏 <i>Alsophila gigantea</i>			II		II
6	桫欏科 Cyatheaceae	黑桫欏 <i>Alsophila podophylla</i>			II		II
7	桫欏科 Cyatheaceae	桫欏 <i>Alsophila spinulosa</i>			II		II
8	桫欏科 Cyatheaceae	白桫欏(大羽桫欏, 海南桫欏) <i>Sphaeropteris brunoniana</i>					II
9	凤尾蕨科 Pteridaceae	水蕨 <i>Ceratopteris thalictroides</i>		LC			II
10	乌毛蕨科 Blechnaceae	苏铁蕨 <i>Brainea insignis</i>					II
11	鳞毛蕨科 Dryopteridaceae	单叶贯众 <i>Cyrtomium hemionitis</i>		EN			II
12	苏铁科 Cycadaceae	葫芦苏铁 <i>Cycas changjiangensis</i>	是	CR		CR	I
13	苏铁科 Cycadaceae	海南苏铁 <i>Cycas hainanensis</i>	是	EN	II	EN	I
14	苏铁科 Cycadaceae	念珠苏铁 <i>Cycas lingshuigensis</i>	是				I
15	苏铁科 Cycadaceae	龙尾苏铁(华南苏铁) <i>Cycas rumphii</i>		NT			I
16	苏铁科 Cycadaceae	台湾苏铁 <i>Cycas taiwaniana</i>		EN	II	VU	I
17	苏铁科 Cycadaceae	三亚苏铁 <i>Cycas shanyagensis</i>	是				I
18	松科 Pinaceae	海南油杉 <i>Keteleeria hainanensis</i>	是			CR	II
19	松科 Pinaceae	海南五针松 <i>Pinus fenzeliana</i>		NT		VU	
20	松科 Pinaceae	广东五针松(广东松) <i>Pinus kwangtungensis</i>				VU	II
21	松科 Pinaceae	南亚松(海南松) <i>Pinus latteri</i>		NT		VU	
22	松科 Pinaceae	雅加松 <i>Pinus massoniana</i> var. <i>hainanensis</i>	是			CR	
23	柏科 Cupressaceae	肖楠 <i>Calocedrus macrolepis</i> var. <i>formosana</i>		EN		VU	
24	柏科 Cupressaceae	翠柏 <i>Calocedrus macrolepis</i>		VU		VU	II
25	罗汉松科 Podocarpaceae	鸡毛松 <i>Dacrycarpus imbricatus</i> var. <i>patulus</i>		LC		VU	
26	罗汉松科 Podocarpaceae	陆均松 <i>Dacrydium pectinatum</i>		LC		VU	
27	罗汉松科 Podocarpaceae	长叶竹柏 <i>Nageia fleuryi</i>		NT		VU	
28	罗汉松科 Podocarpaceae	竹柏 <i>Nageia nagi</i>		DD		NT	
29	罗汉松科 Podocarpaceae	海南罗汉松 <i>Podocarpus annamiensis</i>		LC		VU	
30	罗汉松科 Podocarpaceae	短叶罗汉松 <i>Podocarpus macrophyllus</i>		LC		VU	
31	罗汉松科 Podocarpaceae	脉叶罗汉松(百日青) <i>Podocarpus neriifolius</i>		LC	II	VU	
32	罗汉松科 Podocarpaceae	小叶罗汉松 <i>Podocarpus wangii</i>		VU		NT	
33	三尖杉科 Cephalotaxaceae	三尖杉 <i>Cephalotaxus fortunei</i>		LC		VU	
34	三尖杉科 Cephalotaxaceae	西双版纳粗榧(海南粗榧) <i>Cephalotaxus mannii</i>		EN		VU	
35	三尖杉科 Cephalotaxaceae	粗榧 <i>Cephalotaxus sinensis</i>		LC		NT	
36	买麻藤科 Gnetaceae	海南买麻藤 <i>Gnetum hainanense</i>		LC		NT	
37	买麻藤科 Gnetaceae	罗浮买麻藤 <i>Gnetum luofuense</i>		NT		VU	
38	买麻藤科 Gnetaceae	买麻藤 <i>Gnetum montanum</i>		LC	II	NT/nVN	
39	买麻藤科 Gnetaceae	小叶买麻藤 <i>Gnetum parvifolium</i>		LC		NT	
40	木兰科 Magnoliaceae	绢毛木兰 <i>Lirianthe albosericea</i>	是			EN	
41	木兰科 Magnoliaceae	香港木兰(长叶木兰) <i>Lirianthe championii</i>				EN	
42	木兰科 Magnoliaceae	夜香木兰(夜合) <i>Lirianthe coco</i>				VU	
43	木兰科 Magnoliaceae	海南木莲 <i>Manglietia fordiana</i> var. <i>hainanensis</i>	是			VU	
44	木兰科 Magnoliaceae	香籽含笑 <i>Michelia hypolampra</i>		VU		EN	

45	木兰科 Magnoliaceae	观光木 <i>Michelia odora</i>		NT	VU	
46	木兰科 Magnoliaceae	石碌含笑 <i>Michelia shiluensis</i>	是		EN	II
47	木兰科 Magnoliaceae	乐东拟单性木兰(乐东木兰) <i>Parakmeria lotungensis</i>		NT	VU	
48	番荔枝科 Annonaceae	海南藤春(海南阿芳) <i>Alphonsea hainanensis</i>		EN	EN	
49	番荔枝科 Annonaceae	藤春(单果阿芳) <i>Alphonsea monogyna</i>		VU	VU	
50	番荔枝科 Annonaceae	蕉木 <i>Chieniodendron hainanense</i>		VU	EN	
51	番荔枝科 Annonaceae	东方瓜馥木 <i>Fissistigma tungfangense</i>	是	CR	CR	
52	番荔枝科 Annonaceae	鹿茸木 <i>Meiogyne kwangtungensis</i>	是		VU	
53	番荔枝科 Annonaceae	囊瓣木 <i>Miliusa horsfieldii</i>		VU	VU	
54	樟科 Lauraceae	白背黄肉楠 <i>Actinodaphne glaucina</i>	是		EN	
55	樟科 Lauraceae	油丹 <i>Alseodaphne hainanensis</i>		VU	VU	II
56	樟科 Lauraceae	皱皮油丹 <i>Alseodaphne rugosa</i>	是	EN	EN	
57	樟科 Lauraceae	东方琼楠 <i>Beilschmiedia tungfangensis</i>	是		VU	
58	樟科 Lauraceae	沉水樟 <i>Cinnamomum micranthum</i>		LR	VU	
59	樟科 Lauraceae	卵叶樟 <i>Cinnamomum rigidissimum</i>				II
60	樟科 Lauraceae	木姜叶黄肉楠 <i>Litsea litseifolia</i>	是		EN	
61	樟科 Lauraceae	琼南木姜子 <i>Litsea verticillifolia</i>	是		EN	
62	樟科 Lauraceae	香果新木姜 <i>Neolitsea ellipsoidea</i>			VU	
63	樟科 Lauraceae	保亭新木姜 <i>Neolitsea howii</i>	是		CR	
64	樟科 Lauraceae	钝叶新木姜子 <i>Neolitsea obtusifolia</i>	是		EN	
65	樟科 Lauraceae	油果樟 <i>Syndiclis chinensis</i>	是		EN	
66	樟科 Lauraceae	乐东油果樟 <i>Syndiclis lotungensis</i>	是	VU	CR	
67	肉豆蔻科 Myristicaceae	大叶风吹楠(海南风吹楠) <i>Horsfieldia kingii</i>			EN	II
68	防己科 Menispermaceae	崖藤 <i>Albertisia laurifolia</i>			VU	
69	防己科 Menispermaceae	古山龙 <i>Arcangelisia gusanlung</i>	是		VU	
70	防己科 Menispermaceae	海南地不容 <i>Stephania hainanensis</i>	是		EN	
71	防己科 Menispermaceae	小叶地不容 <i>Stephania succifera</i>	是		EN	
72	马兜铃科 Aristolochiaceae	黄毛马兜铃 <i>Aristolochia fulvicoma</i>	是		VU	
73	马兜铃科 Aristolochiaceae	海南马兜铃 <i>Aristolochia hainanensis</i>		VU	VU	
74	马兜铃科 Aristolochiaceae	海南线果兜铃(阿柏麻) <i>Thottea hainanensis</i>	是		VU	
75	猪笼草科 Nepenthaceae	猪笼草 <i>Nepenthes mirabilis</i>				II
76	胡椒科 Piperaceae	陵水胡椒 <i>Piper lingshuiense</i>	是		VU	
77	金粟兰科 Chloranthaceae	雪香兰 <i>Hedyosmum orientale</i>			VU	
78	伯乐树科 Bretschneideraceae	伯乐树 <i>Bretschneidera sinensis</i>		EN	EN	I
79	堇菜科 Violaceae	鳞隔堇(茜菲堇) <i>Rinorea virgata</i>			VU	
80	远志科 Polygalaceae	寄生莎萝莽 <i>Epirhizanthus elongata</i>			EN	
81	千屈菜科 Lythraceae	毛萼紫薇 <i>Lagerstroemia balansae</i>			EN	
82	千屈菜科 Lythraceae	水芫花 <i>Pemphis acidula</i>		LC	VU	
83	海桑科 Sonneratiaceae	杯萼海桑 <i>Sonneratia alba</i>		LC	VU	
84	海桑科 Sonneratiaceae	海桑 <i>Sonneratia caseolaris</i>		LC	EN	
85	海桑科 Sonneratiaceae	拟海桑 <i>Sonneratia × gulngai</i>			EN	
86	海桑科 Sonneratiaceae	海南海桑 <i>Sonneratia × hainanensis</i>	是	CR	CR	
87	瑞香科 Thymelaeaceae	土沉香 <i>Aquilaria sinensis</i>		VU	II	VU
88	瑞香科 Thymelaeaceae	腋生瑞香 <i>Daphne axillaris</i>	是		VU	
89	瑞香科 Thymelaeaceae	狭叶茛花 <i>Wikstroemia chuii</i>	是		VU	

90	瑞香科 Thymelaeaceae	海南茛花 <i>Wikstroemia hainanensis</i>	是	VU	
91	瑞香科 Thymelaeaceae	大叶茛花 <i>Wikstroemia liangii</i>	是	VU	
92	山龙眼科 Proteaceae	假山龙眼 <i>Heliciopsis henryi</i>		EN	
93	大风子科 Flacourtiaceae	海南大风子 <i>Hydnocarpus hainanensis</i>		VU	VU
94	大风子科 Flacourtiaceae	广东刺柃(珍珠刺柃) <i>Scolopia saeva</i>		CR	
95	大风子科 Flacourtiaceae	阔瓣天料木 <i>Homalium kainantense</i>		EN	
96	山茶科 Theaceae	狭叶杨桐 <i>Adinandra angustifolia</i>	是	CR	
97	山茶科 Theaceae	无腺杨桐 <i>Adinandra epunctata</i>	是	CR	
98	山茶科 Theaceae	琼中杨桐(宽昭杨桐) <i>Adinandra howii</i>	是	EN	
99	山茶科 Theaceae	抱茎短蕊茶 <i>Camellia amplexifolia</i>	是	EN	
100	山茶科 Theaceae	细花短蕊茶 <i>Camellia parviflora</i>	是	VU	
101	山茶科 Theaceae	腺叶离蕊茶 <i>Camellia paucipunctata</i>	是	CR	
102	山茶科 Theaceae	黄花短蕊茶(短蕊茶) <i>Camellia xanthochroma</i>	是	CR	
103	山茶科 Theaceae	卵叶柃 <i>Eurya ovatifolia</i>	是	VU	
104	山茶科 Theaceae	五柱柃 <i>Eurya pentagyna</i>	是	VU	
105	山茶科 Theaceae	海南大头茶 <i>Polyspora hainanensis</i>	是	EN	
106	山茶科 Theaceae	多萼核果茶(多瓣核果茶, 石胆) <i>Pyrenaria jonquieriana subsp. multiseptala</i>	是	EN	
107	山茶科 Theaceae	海南厚皮香 <i>Ternstroemia hainanensis</i>	是	EN	
108	龙脑香科 Dipterocarpaceae	坡垒 <i>Hopea hainanensis</i>		CR	CR I
109	龙脑香科 Dipterocarpaceae	铁凌 <i>Hopea reticulata</i>		CR	I
110	龙脑香科 Dipterocarpaceae	青梅 <i>Vatica mangachapoi</i>		EN	EN II
111	桃金娘科 Myrtaceae	白毛子楝树 <i>Decaspermum albociliatum</i>	是	EN	
112	桃金娘科 Myrtaceae	海南子楝树 <i>Decaspermum austro-hainanicum</i>	是	CR	
113	桃金娘科 Myrtaceae	海南子楝树(多核果) <i>Decaspermum hainanense</i>	是	EN	
114	桃金娘科 Myrtaceae	圆枝子楝(圆枝多核果) <i>Decaspermum teretis</i>	是	EN	
115	桃金娘科 Myrtaceae	无柄蒲桃 <i>Syzygium boisianum</i>		VU	
116	桃金娘科 Myrtaceae	假赤楠 <i>Syzygium buxifolioideum</i>	是	CR	
117	桃金娘科 Myrtaceae	散点蒲桃(多腺水翁, 大果水翁) <i>Syzygium conspersipunctatum</i>	是	EN	
118	桃金娘科 Myrtaceae	海南蒲桃 <i>Syzygium hainanense</i>	是	CR	
119	桃金娘科 Myrtaceae	万宁蒲桃 <i>Syzygium howii</i>	是	CR	
120	桃金娘科 Myrtaceae	褐背蒲桃 <i>Syzygium infrarubiginosum</i>	是	CR	
121	桃金娘科 Myrtaceae	尖峰蒲桃 <i>Syzygium jienfunicum</i>	是	CR	
122	桃金娘科 Myrtaceae	皱萼蒲桃 <i>Syzygium rysopodum</i>	是	EN	
123	桃金娘科 Myrtaceae	纤枝蒲桃 <i>Syzygium stenocladum</i>	是	EN	
124	野牡丹科 Melastomataceae	南亚柏拉木(小花柏拉木) <i>Blastus borneensis</i>		EN	
125	野牡丹科 Melastomataceae	红花酸脚杆(海南美丁花) <i>Medinilla rubicunda</i>		EN	
126	野牡丹科 Melastomataceae	金锦香(海南金锦香) <i>Osbeckia chinensis</i>		VU	
127	野牡丹科 Melastomataceae	红毛卷花丹(疏毛卷花丹, 黄毛卷花丹) <i>Scorpiothyrus erythrotichus</i>	是	CR	
128	野牡丹科 Melastomataceae	卷花丹(光叶卷花丹) <i>Scorpiothyrus</i>	是	CR	

		<i>xanthostictus</i>				
129	野牡丹科 Melastomataceae	海南桑叶草 <i>Sonerila hainanensis</i>	是		EN	
130	红树科 Rhizophoraceae	红树 <i>Rhizophora apiculata</i>		LC	VU	
131	椴树科 Tiliaceae	海南椴 <i>Diplodiscus trichospermus</i>			VU	II
132	椴树科 Tiliaceae	海南破布叶 <i>Microcos chungii</i>			VU	
133	梧桐科 Sterculiaceae	海南梧桐 <i>Firmiana hainanensis</i>	是	VU	VU	II
134	梧桐科 Sterculiaceae	美丽梧桐 <i>Firmiana pulcherrima</i>	是		EN	
135	梧桐科 Sterculiaceae	蝴蝶树 <i>Heritiera parvifolia</i>		VU	VU	II
136	梧桐科 Sterculiaceae	保亭梭罗 <i>Reevesia botingensis</i>	是		CR	
137	梧桐科 Sterculiaceae	剑叶梭罗 <i>Reevesia lancifolia</i>	是		CR	
138	梧桐科 Sterculiaceae	罗浮梭罗 <i>Reevesia lofouensis</i>			CR	
139	梧桐科 Sterculiaceae	长柄梭罗 <i>Reevesia longipetiolata</i>			VU	
140	锦葵科 Malvaceae	十裂葵 <i>Decaschistia mouretii</i> var. <i>nervifolia</i>	是		EN	
141	古柯科 Erythroxylaceae	粘木 <i>Ixonanthes reticulata</i>		VU	VU	
142	大戟科 Euphorbiaceae	海南铁苋菜 <i>Acalypha hainanensis</i>	是		VU	
143	大戟科 Euphorbiaceae	海南巴豆 <i>Croton laui</i>	是		VU	
144	大戟科 Euphorbiaceae	圆叶澳杨(高山澳杨) <i>Homalanthus fastuosus</i>			CR	
145	豆科 Fabaceae	海南羊蹄甲 <i>Bauhinia hainanensis</i>			EN	
146	豆科 Fabaceae	银珠 <i>Peltophorum tonkinense</i>			EN	
147	豆科 Fabaceae	油楠 <i>Sindora glabra</i>				II
148	豆科 Fabaceae	尖峰猪屎豆 <i>Crotalaria jianfengensis</i>	是		CR	
149	豆科 Fabaceae	海南檀 <i>Dalbergia hainanensis</i>	是		VU	
150	豆科 Fabaceae	降香檀 <i>Dalbergia odorifera</i>		VU	CR	II
151	豆科 Fabaceae	山豆根 <i>Euchresta japonica</i>				II
152	豆科 Fabaceae	缘毛红豆 <i>Ormosia howii</i>	是	EX	CR	II
153	豆科 Fabaceae	胀荚红豆 <i>Ormosia inflata</i>	是		CR	
154	金缕梅科 Hamamelidaceae	山铜材 <i>Chunia bucklandioides</i>	是	VU	EN	II
155	金缕梅科 Hamamelidaceae	柳叶假蚊母树(柳叶水丝梨) <i>Distyliopsis salicifolia</i>	是		VU	
156	金缕梅科 Hamamelidaceae	四药门花 <i>Loropetalum subcordatum</i>		VU	EN	II
157	金缕梅科 Hamamelidaceae	半枫荷 <i>Semiliquidambar cathayensis</i>		NT	VU	II
158	黄杨科 Buxaceae	海南黄杨 <i>Buxus hainanensis</i>	是		EN	
159	黄杨科 Buxaceae	毛枝黄杨 <i>Buxus pubiramea</i>	是		CR	
160	壳斗科 Fagaceae	华南栲(华南锥) <i>Castanopsis concinna</i>		VU	EN	II
161	壳斗科 Fagaceae	海南栲 <i>Castanopsis hainanensis</i>	是		VU	
162	壳斗科 Fagaceae	尖峰栲 <i>Castanopsis jianfenglingensis</i>	是		VU	
163	壳斗科 Fagaceae	青钩栲(吊皮锥) <i>Castanopsis kawakamii</i>		NT	VU	
164	壳斗科 Fagaceae	乐东锥 <i>Castanopsis ledongensis</i>			VU	
165	壳斗科 Fagaceae	白枝青冈 <i>Cyclobalanopsis albicaulis</i>	是		CR	
166	壳斗科 Fagaceae	尖峰青冈 <i>Cyclobalanopsis litoralis</i>	是		VU	
167	壳斗科 Fagaceae	鹿茸青冈(鹿茸栲) <i>Cyclobalanopsis subhinoidea</i>	是		CR	
168	壳斗科 Fagaceae	吊罗栲 <i>Cyclobalanopsis tiaoloshanica</i>	是		VU	
169	壳斗科 Fagaceae	尾叶柯 <i>Lithocarpus caudatilimbus</i>			EN	
170	壳斗科 Fagaceae	琼中柯 <i>Lithocarpus chiungchungensis</i>	是		EN	
171	壳斗科 Fagaceae	胡颓叶柯 <i>Lithocarpus elaeagnifolius</i>			VU	

172	壳斗科 Fagaceae	万宁柯 <i>Lithocarpus elmerrillii</i>	是		EN	
173	壳斗科 Fagaceae	琼崖柯 <i>Lithocarpus fenzelianus</i>	是		VU	
174	壳斗科 Fagaceae	梨果柯 <i>Lithocarpus howii</i>			VU	
175	壳斗科 Fagaceae	油叶柯 <i>Lithocarpus konishii</i>			VU	
176	壳斗科 Fagaceae	钦州柯 <i>Lithocarpus qinzhouicus</i>			EN	
177	壳斗科 Fagaceae	坝王栎 <i>Quercus bawanglingensis</i>	是		VU	
178	桑科 Moraceae	见血封喉 <i>Antiaris toxicaria</i>			VU	
179	荨麻科 Urticaceae	舌柱麻 (两广紫) <i>Archiboehmeria atrata</i>			VU	
180	荨麻科 Urticaceae	托叶楼梯草 (海南楼梯草) <i>Elatostema nasutum</i>			VU	
181	冬青科 Aquifoliaceae	铁仔冬青 <i>Ilex chuniana</i>		EN	EN	
182	冬青科 Aquifoliaceae	石枚冬青 <i>Ilex shimeica</i>	是	EN	EN	
183	卫矛科 Celastraceae	海南卫矛 <i>Euonymus hainanensis</i>	是		VU	
184	卫矛科 Celastraceae	长梗沟瓣 (长柄卫矛) <i>Glyptopetalum longipedicellatum</i>			VU	
185	卫矛科 Celastraceae	吊罗裸实 <i>Gymnosporia tiaoloshanensis</i>	是		EN	
186	茶茱萸科 Icacinaceae	假柴龙树 <i>Nothapodytes obtusifolia</i>	是		CR	
187	茶茱萸科 Icacinaceae	东方肖榄 <i>Platea parvifolia</i>	是		EN	
188	桑寄生科 Loranthaceae	云南槲寄生 <i>Viscum yunnanense</i>			CR	
189	芸香科 Rutaceae	海南黄皮 <i>Clausena hainanensis</i>	是		CR	
190	芸香科 Rutaceae	坝王金柑 <i>Fortunella bawangica</i>	是		CR	
191	芸香科 Rutaceae	蜜茱萸 <i>Melicope patulinervia</i>	是		EN	
192	楝科 Meliaceae	米仔兰 (小叶米仔兰) <i>Aglaia odorata</i>		NT	VU	
193	楝科 Meliaceae	雷楝 (椰色木) <i>Reinwardtiodendron dubium</i>			EN	
194	楝科 Meliaceae	红椿 (小果香椿) <i>Toona ciliata</i>		LC	VU	II
195	无患子科 Sapindaceae	单叶异木患 <i>Allophylus repandifolius</i>	是		CR	
196	无患子科 Sapindaceae	毛叶异木患 <i>Allophylus trichophyllus</i>	是		EN	
197	无患子科 Sapindaceae	龙眼 <i>Dimocarpus longan</i>		NT	VU	
198	无患子科 Sapindaceae	鳞花木 <i>Lepisanthes hainanensis</i>	是		EN	
199	无患子科 Sapindaceae	瓜耳木 <i>Lepisanthes unilocularis</i>	是	EX	EX	
200	无患子科 Sapindaceae	荔枝 (野荔枝) <i>Litchi chinensis</i>			EN	
201	无患子科 Sapindaceae	海南假韶子 <i>Paranephelium hainanense</i>	是		CR	
202	槭树科 Aceraceae	紫果枫 <i>Acer cordatum</i>			NT	
203	槭树科 Aceraceae	罗浮枫 (罗浮槭) <i>Acer fabri</i>			LC	
204	槭树科 Aceraceae	光叶枫 (海南槭) <i>Acer laevigatum</i>		CR	CR	
205	槭树科 Aceraceae	十蕊枫 (十蕊槭) <i>Acer laurinum</i>			VU	
206	牛栓藤科 Connaraceae	单叶豆 <i>Ellipanthus glabrifolius</i>	是		VU	
207	五加科 Araliaceae	保亭树参 <i>Dendropanax oligodontus</i>	是	CR	CR	
208	五加科 Araliaceae	十蕊大参 <i>Macropanax decandrus</i>	是		VU	
209	五加科 Araliaceae	海南鹅掌柴 <i>Schefflera hainanensis</i>			VU	
210	伞形科 Apiaceae	珊瑚菜 <i>Glehnia littoralis</i>			VU	
211	杜鹃花科 Ericaceae	多花杜鹃 (羊角杜鹃) <i>Rhododendron cavaleriei</i>			LC	
212	杜鹃花科 Ericaceae	猴头杜鹃 (南华杜鹃, 折角杜鹃) <i>Rhododendron simiarum</i>			LC	
213	杜鹃花科 Ericaceae	杜鹃 (映山红) <i>Rhododendron simsii</i>			LC	

214	杜鹃花科 Ericaceae	蓝果越橘 <i>Vaccinium chunii</i>			VU	
215	柿树科 Ebenaceae	五蒂柿 <i>Diospyros corallina</i>	是		CR	
216	柿树科 Ebenaceae	囊萼柿 <i>Diospyros inflata</i>	是		EN	
217	山榄科 Sapotaceae	海南紫荆木 <i>Madhuca hainanensis</i>	是	VU	VU	II
218	紫金牛科 Myrsinaceae	轮叶紫金牛 <i>Ardisia ordinata</i>	是		VU	
219	紫金牛科 Myrsinaceae	细孔紫金牛 <i>Ardisia porifera</i>	是		VU	
220	紫金牛科 Myrsinaceae	弯梗紫金牛 <i>Ardisia retroflexa</i>	是		VU	
221	安息香科 Styracaceae	厚叶安息香 <i>Styrax hainanensis</i>			EN	
222	山矾科 Symplocaceae	单花山矾 <i>Symplocos ovatilobata</i>	是		EN	
223	木犀科 Oleaceae	白枝流苏树(白枝李榄) <i>Chionanthus brachythyrus</i>			EN	
224	木犀科 Oleaceae	胶核藤(海南胶核木) <i>Myxopyrum pierrei</i>			VU	
225	木犀科 Oleaceae	双瓣木犀 <i>Osmanthus didymopetalus</i>			VU	
226	萝藦科 Asclepiadaceae	荃蔓藤 <i>Cosmostigma hainanense</i>	是	VU	VU	
227	萝藦科 Asclepiadaceae	驼峰藤 <i>Merrillanthus hainanensis</i>			VU	II
228	萝藦科 Asclepiadaceae	白水藤 <i>Pentastelma auritum</i>	是	CR	CR	
229	茜草科 Rubiaceae	琼梅 <i>Canthium hainanense</i>	是		EN	
230	茜草科 Rubiaceae	匙叶梔子 <i>Gardenia angkorensis</i>			EN	
231	茜草科 Rubiaceae	巴戟天 <i>Morinda officinalis</i>			VU	
232	茜草科 Rubiaceae	乐东玉叶金花 <i>Mussaenda lotungensis</i>	是		CR	
233	菊科 Asteraceae	海南蒲儿根(海南千里光) <i>Sinosenecio hainanensis</i>	是		VU	
234	白花丹科 Plumbaginaceae	紫花丹 <i>Plumbago indica</i>			VU	
235	玄参科 Scrophulariaceae	曲毛母草 <i>Lindernia cyrtotricha</i>	是		VU	
236	玄参科 Scrophulariaceae	虾子草 <i>Mimulicalyx rosulatus</i>			VU	
237	苦苣苔科 Gesneriaceae	扁蒴苣苔 <i>Cathayanthe biflora</i>	是		EN	
238	苦苣苔科 Gesneriaceae	黄花马铃苣苔 <i>Oreocharis flavida</i>	是		VU	
239	爵床科 Acanthaceae	金塔火焰花(焰爵花) <i>Cystacanthus pyramidalis</i>			EN	
240	马鞭草科 Verbenaceae	苦梓 <i>Gmelina hainanensis</i>		VU	EN	II
241	唇形科 Lamiaceae	保亭花 <i>Wenchengia alternifolia</i>	是		VU	
242	水鳖科 Hydrocharitaceae	海菜花 <i>Ottelia acuminata</i>			VU	
243	兰花蕉科 Lowiaceae	海南兰花蕉 <i>Orchidantha insularis</i>	是		CR	
244	姜科 Zingiberaceae	海南砂仁 <i>Amomun longiligulare</i>			VU	
245	百合科 Liliaceae	海南龙血树(小花龙血树) <i>Dracaena cambodiana</i>			VU	
246	天南星科 Araceae	海南千年健 <i>Homalomena hainanensis</i>	是		VU	
247	天南星科 Araceae	落檐 <i>Schismatoglottis hainanensis</i>	是		CR	
248	天南星科 Araceae	白脉犁头尖 <i>Typhonium albidinervium</i>			VU	
249	百部科 Stemonaceae	细花百部(小花百部) <i>Stemona parviflora</i>			EN	
250	棕榈科 Arecaceae	短叶省藤 <i>Calamus egregius</i>	是	VU	VU	
251	棕榈科 Arecaceae	阔叶省藤 <i>Calamus pulchellus</i>			EN	
252	棕榈科 Arecaceae	多果省藤 <i>Calamus walkeri</i>			EN	
253	棕榈科 Arecaceae	琼棕 <i>Chuniophoenix hainanensis</i>	是	EN	EN	
254	棕榈科 Arecaceae	矮琼棕 <i>Chuniophoenix humilis</i>	是		CR	
255	棕榈科 Arecaceae	大叶蒲葵(高山蒲葵) <i>Livistona saribus</i>			NT	

256	棕榈科 Arecaceae	水椰 <i>Nypa fruticans</i>	LC	VU	
257	棕榈科 Arecaceae	钩叶藤 <i>Plectocomia microstachys</i>	EN	EN	II
258	蒟蒻薯科 Taccaceae	箭根薯 <i>Tacca chandleri</i>		NT	
259	兰科 Orchidaceae	拟兰 <i>Apostasia odorata</i>		VU	
260	兰科 Orchidaceae	多枝拟兰 <i>Apostasia ramifera</i>	是	CR	
261	兰科 Orchidaceae	剑叶拟兰(假兰) <i>Apostasia wallichii</i>		EN	
262	兰科 Orchidaceae	金线兰 <i>Anoetochilus baotingensis</i>	是	II	
263	兰科 Orchidaceae	短序脆兰 <i>Acampe papillosa</i>		VU	
264	兰科 Orchidaceae	多花脆兰 <i>Acampe rigida</i>		II	NT/nVN
265	兰科 Orchidaceae	锥囊坛花兰 <i>Acanthephippium striatum</i>		VU	
266	兰科 Orchidaceae	坛花兰 <i>Acanthephippium sylhetense</i>		VU	
267	兰科 Orchidaceae	胼胝唇禾叶兰(禾叶兰) <i>Agrostophyllum callosum</i>		VU	
268	兰科 Orchidaceae	尾萼无叶兰 <i>Aphyllorchis caudata</i>		EN	
269	兰科 Orchidaceae	无叶兰 <i>Aphyllorchis montana</i>		VU	
270	兰科 Orchidaceae	小花牛齿兰 <i>Appendicula annamensis</i>		EN	
271	兰科 Orchidaceae	牛齿兰 <i>Appendicula cornuta</i>		NT/nVN	
272	兰科 Orchidaceae	窄唇蜘蛛兰 <i>Arachnis labrosa</i>		VU	
273	兰科 Orchidaceae	竹叶兰(狭叶竹叶兰) <i>Arundina graminifolia</i>		II	NT/nVN
274	兰科 Orchidaceae	赤唇石豆兰 <i>Bulbophyllum affine</i>		II	VU
275	兰科 Orchidaceae	芳香石豆兰 <i>Bulbophyllum ambrosia</i>		II	VU
276	兰科 Orchidaceae	直唇卷瓣兰 <i>Bulbophyllum delitescens</i>		NT/nVU	
277	兰科 Orchidaceae	戟唇石豆兰 <i>Bulbophyllum depressum</i>		VU	
278	兰科 Orchidaceae	海南石豆兰 <i>Bulbophyllum hainanense</i>	是	CR	
279	兰科 Orchidaceae	莲花卷瓣兰 <i>Bulbophyllum hirundinis</i>		VU	
280	兰科 Orchidaceae	广东石豆兰 <i>Bulbophyllum kwangtungense</i>		NT/nVU	
281	兰科 Orchidaceae	乐东石豆兰 <i>Bulbophyllum ledungense</i>	是	EN	
282	兰科 Orchidaceae	南方卷瓣兰(紫花卷瓣兰) <i>Bulbophyllum lepidum</i>		CR	
283	兰科 Orchidaceae	齿瓣石豆兰 <i>Bulbophyllum levinei</i>		VU	
284	兰科 Orchidaceae	紫纹卷瓣兰 <i>Bulbophyllum melanoglossum</i>		VU	
285	兰科 Orchidaceae	密花石豆兰 <i>Bulbophyllum odoratissimum</i>		II	NT/nVU
286	兰科 Orchidaceae	白花石豆兰 <i>Bulbophyllum pauciflorum</i>		EN	
287	兰科 Orchidaceae	斑唇卷瓣兰(毛边卷瓣兰) <i>Bulbophyllum pecten-veneris</i>		NT/nVU	
288	兰科 Orchidaceae	球花石豆兰 <i>Bulbophyllum repens</i>		CR	
289	兰科 Orchidaceae	匍生石豆兰 <i>Bulbophyllum reptans</i>		NT/nVU	
290	兰科 Orchidaceae	藓叶卷瓣兰 <i>Bulbophyllum retusiusculum</i>		NT/nVU	
291	兰科 Orchidaceae	匙萼卷瓣兰 <i>Bulbophyllum spathulatum</i>		VU	
292	兰科 Orchidaceae	双叶卷瓣兰(藓生卷瓣兰) <i>Bulbophyllum wallichii</i>		VU	
293	兰科 Orchidaceae	狭叶虾脊兰 <i>Calanthe angustifolia</i>		II	VU
294	兰科 Orchidaceae	棒距虾脊兰 <i>Calanthe clavata</i>		II	NT/nVU
295	兰科 Orchidaceae	密花虾脊兰 <i>Calanthe densiflora</i>		II	NT/nVU
296	兰科 Orchidaceae	虾脊兰 <i>Calanthe discolor</i>		II	VU
297	兰科 Orchidaceae	南方虾脊兰 <i>Calanthe lyroglossa</i>		II	NT/nVU

298	兰科	Orchidaceae	二列叶虾脊兰 <i>Calanthe speciosa</i>	II	VU
299	兰科	Orchidaceae	长距虾脊兰 <i>Calanthe sylvatica</i>	II	NT/nVU
300	兰科	Orchidaceae	三褶虾脊兰 <i>Calanthe triplicata</i>	II	NT/nVU
301	兰科	Orchidaceae	钟兰(石豆毛兰) <i>Campanulorchis thao</i>		VU
302	兰科	Orchidaceae	黄兰(细葶虾脊兰) <i>Cephalantheropsis obcordata</i>		VU
303	兰科	Orchidaceae	集束牛角兰 <i>Ceratostylis hainanensis</i>	是	VU
304	兰科	Orchidaceae	管叶牛角兰 <i>Ceratostylis subulata</i>		NT/nVU
305	兰科	Orchidaceae	齿爪叠鞘兰 <i>Chamaegastrodia poilanei</i>		EN
306	兰科	Orchidaceae	中华叉柱兰 <i>Cheirostylis chinensis</i>		NT/nVU
307	兰科	Orchidaceae	云南叉柱兰 <i>Cheirostylis yunnanensis</i>		NT/nVU
308	兰科	Orchidaceae	金唇兰 <i>Chrysoglossum ornatum</i>		VU
309	兰科	Orchidaceae	美花隔距兰 <i>Cleisostoma birmanicum</i>		EN
310	兰科	Orchidaceae	金塔隔距兰(鞭叶隔距兰) <i>Cleisostoma filiforme</i>		VU
311	兰科	Orchidaceae	长叶隔距兰 <i>Cleisostoma fuerstenbergianum</i>		VU
312	兰科	Orchidaceae	勐海隔距兰 <i>Cleisostoma menghaiense</i>		VU
313	兰科	Orchidaceae	大序隔距兰 <i>Cleisostoma paniculatum</i>		NT/nVU
314	兰科	Orchidaceae	短茎隔距兰 <i>Cleisostoma parishii</i>		VU
315	兰科	Orchidaceae	尖喙隔距兰 <i>Cleisostoma rostratum</i>		VU
316	兰科	Orchidaceae	毛柱隔距兰(圆柱叶隔距兰) <i>Cleisostoma simondii</i>		VU
317	兰科	Orchidaceae	广东隔距兰 <i>Cleisostoma simondii</i> <i>var.guangdongense</i>		VU
318	兰科	Orchidaceae	短序隔距兰 <i>Cleisostoma striatum</i>		VU
319	兰科	Orchidaceae	红花隔距兰(香港隔距兰) <i>Cleisostoma williamsonii</i>		VU
320	兰科	Orchidaceae	流苏贝母兰 <i>Coelogyne fimbriata</i>	II	NT/nVU
321	兰科	Orchidaceae	吻兰(中国吻兰) <i>Collabium chinense</i>		VU
322	兰科	Orchidaceae	蛤兰(小毛兰) <i>Conchidium pusillum</i>	II	VU
323	兰科	Orchidaceae	菱唇蛤兰(菱唇毛兰) <i>Conchidium rhomboidale</i>		VU
324	兰科	Orchidaceae	美叶沼兰 <i>Crepidium calophyllum</i>		VU
325	兰科	Orchidaceae	二脊沼兰 <i>Crepidium finetii</i>		EN
326	兰科	Orchidaceae	海南沼兰 <i>Crepidium hainanense</i>	是	CR
327	兰科	Orchidaceae	琼岛沼兰 <i>Crepidium insulare</i>	是	VU
328	兰科	Orchidaceae	玫瑰宿苞兰(玫瑰毛兰) <i>Cryptochilus roseus</i>	II	VU
329	兰科	Orchidaceae	隐柱兰 <i>Cryptostylis arachnites</i>		VU
330	兰科	Orchidaceae	莎叶兰 <i>Cymbidium cyperifolium</i>	II	VU
331	兰科	Orchidaceae	冬凤兰 <i>Cymbidium dayanum</i>	II	EN
332	兰科	Orchidaceae	独占春 <i>Cymbidium eburneum</i>	II	EN
333	兰科	Orchidaceae	建兰 <i>Cymbidium ensifolium</i>	II	VU
334	兰科	Orchidaceae	多花兰 <i>Cymbidium floribundum</i>	II	VU
335	兰科	Orchidaceae	虎头兰 <i>Cymbidium hookerianum</i>	II	VU
336	兰科	Orchidaceae	美花兰 <i>Cymbidium insignae</i>	II	EN
337	兰科	Orchidaceae	寒兰 <i>Cymbidium kanran</i>	II	VU

338	兰科	Orchidaceae	兔耳兰 <i>Cymbidium lancifolium</i>		II	VU
339	兰科	Orchidaceae	碧玉兰 <i>Cymbidium lowianum</i>		II	EN
340	兰科	Orchidaceae	硬叶吊兰 <i>Cymbidium mannii</i>		II	VU
341	兰科	Orchidaceae	珍珠矮 <i>Cymbidium nanulum</i>	EN	II	EN
342	兰科	Orchidaceae	墨兰 <i>Cymbidium sinense</i>		II	VU
343	兰科	Orchidaceae	钩状石斛 <i>Dendrobium aduncum</i>		II	EN
344	兰科	Orchidaceae	束花石斛 <i>Dendrobium chrysanthum</i>		II	EN
345	兰科	Orchidaceae	线叶石斛 <i>Dendrobium chryseum</i>		II	EN
346	兰科	Orchidaceae	晶帽石斛 <i>Dendrobium crystallinum</i>		II	EN
347	兰科	Orchidaceae	叠鞘石斛 <i>Dendrobium denneanum</i>		II	EN
348	兰科	Orchidaceae	密花石斛 <i>Dendrobium densiflorum</i>		II	EN
349	兰科	Orchidaceae	流苏石斛 <i>Dendrobium fimbriatum</i>		II	EN
350	兰科	Orchidaceae	海南石斛 <i>Dendrobium hainanense</i>	是	II	EN
351	兰科	Orchidaceae	重唇石斛 (无距石斛) <i>Dendrobium hercoglossum</i>		II	EN
352	兰科	Orchidaceae	小黄花石斛 (鸡背石斛) <i>Dendrobium jenkinsii</i>		II	VU
353	兰科	Orchidaceae	聚石斛 <i>Dendrobium lindleyi</i>		II	VU
354	兰科	Orchidaceae	美花石斛 <i>Dendrobium loddigesii</i>		II	EN
355	兰科	Orchidaceae	石斛 (金钗石斛) <i>Dendrobium nobile</i>		II	EN
356	兰科	Orchidaceae	竹枝石斛 <i>Dendrobium salaccense</i>			EN
357	兰科	Orchidaceae	华石斛 <i>Dendrobium sinense</i>	是	EN	II
358	兰科	Orchidaceae	剑叶石斛 <i>Dendrobium spatella</i>			EN
359	兰科	Orchidaceae	梳唇石斛 <i>Dendrobium strongylanthum</i>		II	EN
360	兰科	Orchidaceae	刀叶石斛 <i>Dendrobium terminale</i>		II	CR
361	兰科	Orchidaceae	黑毛石斛 <i>Dendrobium williamsonii</i>		II	EN
362	兰科	Orchidaceae	白绵绒兰 (白绵毛兰) <i>Dendrolirium lasiopetalum</i>			VU
363	兰科	Orchidaceae	绒兰 (海南毛兰) <i>Dendrolirium tomentosum</i>			VU
364	兰科	Orchidaceae	锚柱兰 <i>Didymoplexiella siamensis</i>			EN
365	兰科	Orchidaceae	无耳沼兰 (阔叶沼兰) <i>Dienia ophrydis</i>		II	NT/nVU
366	兰科	Orchidaceae	蛇舌兰 <i>Diploprora championii</i>		II	NT/nVU
367	兰科	Orchidaceae	五唇兰 <i>Doritis pulcherrima</i>			VU
368	兰科	Orchidaceae	厚唇兰 <i>Epigeneium clemensiae</i>			VU
369	兰科	Orchidaceae	单叶厚唇兰 <i>Epigeneium fargesii</i>			NT/nVU
370	兰科	Orchidaceae	虎舌兰 <i>Epipogium roseum</i>			NT/nVU
371	兰科	Orchidaceae	半柱毛兰 <i>Eria corneri</i>			NT/nVU
372	兰科	Orchidaceae	足茎毛兰 <i>Eria coronaria</i>			NT/nVU
373	兰科	Orchidaceae	香港毛兰 <i>Eria gagnepainii</i>			NT/nVU
374	兰科	Orchidaceae	倒吊兰 (高山珊瑚) <i>Erythrorchis altissima</i>			VU
375	兰科	Orchidaceae	花蜘蛛兰 <i>Esmeralda clarkei</i>			VU
376	兰科	Orchidaceae	黄花美冠兰 <i>Eulophia flava</i>			VU
377	兰科	Orchidaceae	美冠兰 <i>Eulophia graminea</i>			NT/nVU
378	兰科	Orchidaceae	无叶美冠兰 <i>Eulophia zollingeri</i>			NT/nVU
379	兰科	Orchidaceae	狭叶金石斛 <i>Flickingeria angustifolia</i>			EN
380	兰科	Orchidaceae	流苏金石斛 <i>Flickingeria fimbriata</i>			VU

381	兰科	Orchidaceae	毛萼山珊瑚 <i>Galeola lindleyana</i>			NT/nVU
382	兰科	Orchidaceae	蔓生山珊瑚 <i>Galeola nudifolia</i>			VU
383	兰科	Orchidaceae	镰叶盆距兰(中型囊唇兰) <i>Gastrochilus acinacifolius</i>	是		VU
384	兰科	Orchidaceae	盆距兰(囊唇兰) <i>Gastrochilus calceolaris</i>		CR	NT/nVU
385	兰科	Orchidaceae	海南盆距兰 <i>Gastrochilus hainanensis</i>			EN
386	兰科	Orchidaceae	细茎盆距兰 <i>Gastrochilus intermedius</i>			VU
387	兰科	Orchidaceae	无茎盆距兰(偏斜囊唇兰) <i>Gastrochilus obliquus</i>			VU
388	兰科	Orchidaceae	大花地宝兰(越南地宝兰) <i>Geodorum attenuatum</i>			VU
389	兰科	Orchidaceae	密花地宝兰 <i>Geodorum densiflorum</i>			NT/nVU
390	兰科	Orchidaceae	多花地宝兰 <i>Geodorum recurvum</i>			VU
391	兰科	Orchidaceae	烟色斑叶兰 <i>Goodyera fumata</i>			NT/nVU
392	兰科	Orchidaceae	高斑叶兰 <i>Goodyera procera</i>		II	LC
393	兰科	Orchidaceae	红花斑叶兰 <i>Goodyera rubicunda</i>			NT/nVU
394	兰科	Orchidaceae	偏花斑叶兰 <i>Goodyera schlechtendaliana</i>			NT/nVU
395	兰科	Orchidaceae	歌绿斑叶兰 <i>Goodyera seikoomontana</i>			VU
396	兰科	Orchidaceae	绒叶斑叶兰 <i>Goodyera velutina</i>			NT/nVU
397	兰科	Orchidaceae	绿花斑叶兰 <i>Goodyera viridiflora</i>			NT/nVU
398	兰科	Orchidaceae	丝裂玉凤花 <i>Habenaria ciliaris</i>		II	NT/nVU
399	兰科	Orchidaceae	粤琼玉凤花 <i>Habenaria hystrix</i>			VU
400	兰科	Orchidaceae	小舌玉凤花 <i>Habenaria linguella</i>			NT/nVU
401	兰科	Orchidaceae	马宁玉凤花 <i>Habenaria malintana</i>			NT/nVU
402	兰科	Orchidaceae	丝瓣玉凤花 <i>Habenaria pantlingiana</i>			VU
403	兰科	Orchidaceae	肾叶玉凤花 <i>Habenaria reniformis</i>		II	NT/nVU
404	兰科	Orchidaceae	橙黄玉凤花 <i>Habenaria rhodocheila</i>		II	NT/nVU
405	兰科	Orchidaceae	十字兰 <i>Habenaria schindleri</i>			NT/nVU
406	兰科	Orchidaceae	叉唇角盘兰 <i>Herminium lanceum</i>			LC
407	兰科	Orchidaceae	滇南翻唇兰 <i>Hetaeria affinis</i>			VU
408	兰科	Orchidaceae	四腺翻唇兰 <i>Hetaeria anomala</i>			VU
409	兰科	Orchidaceae	长序翻唇兰 <i>Hetaeria finlaysoniana</i>			EN
410	兰科	Orchidaceae	斜瓣翻唇兰 <i>Hetaeria oblique</i>			VU
411	兰科	Orchidaceae	管叶槽舌兰 <i>Holcoglossum kimballianum</i>			EN
412	兰科	Orchidaceae	凹唇槽舌兰(白唇槽舌兰) <i>Holcoglossum subulifolium</i>			EN
413	兰科	Orchidaceae	圆唇羊耳蒜(海南羊耳蒜) <i>Liparis balansae</i>			NT/nVU
414	兰科	Orchidaceae	须唇羊耳蒜 <i>Liparis barbata</i>			VU
415	兰科	Orchidaceae	保亭羊耳蒜 <i>Liparis bautingensis</i>	是	EN	EN
416	兰科	Orchidaceae	镰翅羊耳蒜(折脉羊耳蒜) <i>Liparis bootanensis</i>			NT/nVU
417	兰科	Orchidaceae	丛生羊耳蒜 <i>Liparis caespitosa</i>		II	NT/nVU
418	兰科	Orchidaceae	小巧羊耳蒜 <i>Liparis delicatula</i>			VU
419	兰科	Orchidaceae	大花羊耳蒜 <i>Liparis distans</i>		II	VU
420	兰科	Orchidaceae	锈色羊耳蒜 <i>Liparis ferruginea</i>			VU
421	兰科	Orchidaceae	裂唇羊耳蒜 <i>Liparis fissilabris</i>	是		EN

422	兰科	Orchidaceae	紫花羊耳蒜 <i>Liparis gigantea</i>				NT/nVU
423	兰科	Orchidaceae	宽叶羊耳蒜 <i>Liparis latifolia</i>				VU
424	兰科	Orchidaceae	黄花羊耳蒜 <i>Liparis luteola</i>				VU
425	兰科	Orchidaceae	脉羊耳蒜 <i>Liparis nervosa</i>	II			NT/nVU
426	兰科	Orchidaceae	香花羊耳蒜 <i>Liparis odorata</i>	II			NT/nVU
427	兰科	Orchidaceae	绿花羊耳蒜 <i>Liparis stricklandiana</i>	II			NT/nVU
428	兰科	Orchidaceae	长茎羊耳(长脚羊耳蒜) <i>Liparis viridiflora</i>	II			VU
429	兰科	Orchidaceae	异色血叶兰 <i>Ludisia discolor</i>				CR
430	兰科	Orchidaceae	钗子股 <i>Luisia morsei</i>				NT/nVU
431	兰科	Orchidaceae	宽瓣叉子股 <i>Luisia ramosii</i>				EN
432	兰科	Orchidaceae	槌柱兰 <i>Malleola dentifera</i>				VU
433	兰科	Orchidaceae	指叶拟毛兰(指叶毛兰) <i>Mycaranthes pannea</i>				NT/nVU
434	兰科	Orchidaceae	宽瓣全唇兰 <i>Myrmecis urceolata</i>				VU
435	兰科	Orchidaceae	云叶兰(鸡冠云叶兰) <i>Nephelaphyllum tenuiflorum</i>				VU
436	兰科	Orchidaceae	毛唇芋兰 <i>Nervilia fordii</i>				NT/nVU
437	兰科	Orchidaceae	毛叶芋兰 <i>Nervilia plicata</i>				NT/nVU
438	兰科	Orchidaceae	长裂鸢尾兰(拟虾须莖白兰) <i>Oberonia anthropophora</i>				VU
439	兰科	Orchidaceae	剑叶鸢尾兰 <i>Oberonia ensiformis</i>				NT/nVU
440	兰科	Orchidaceae	齿瓣鸢尾兰 <i>Oberonia gammiei</i>				VU
441	兰科	Orchidaceae	全唇鸢尾兰 <i>Oberonia integerrima</i>				VU
442	兰科	Orchidaceae	长苞鸢尾兰 <i>Oberonia longibracteata</i>				VU
443	兰科	Orchidaceae	鸢尾兰 <i>Oberonia mucronata</i>				VU
444	兰科	Orchidaceae	红唇鸢尾兰 <i>Oberonia rufilabris</i>				VU
445	兰科	Orchidaceae	密苞鸢尾兰 <i>Oberonia variabilis</i>				EN
446	兰科	Orchidaceae	一柱齿唇兰 <i>Odontochilus tortus</i>				VU
447	兰科	Orchidaceae	昌江石斛 <i>Oxystophyllum changjiangense</i>	是	EN	II	EN
448	兰科	Orchidaceae	粉口兰 <i>Pachystoma pubescens</i>				NT/nVU
449	兰科	Orchidaceae	平卧曲唇兰 <i>Panisea cavaleriei</i>				VU
450	兰科	Orchidaceae	曲唇兰 <i>Panisea tricallosa</i>				VU
451	兰科	Orchidaceae	云南曲唇兰 <i>Panisea yunnanensis</i>		EN		EN
452	兰科	Orchidaceae	卷萼兜兰(兜兰) <i>Paphiopedilum appletonianum</i>			II	EN
453	兰科	Orchidaceae	紫纹兜兰 <i>Paphiopedilum purpuratum</i>			II	EN
454	兰科	Orchidaceae	虾尾兰 <i>Parapteroceras elobe</i>				EN
455	兰科	Orchidaceae	龙头兰 <i>Pecteilis susannae</i>			II	NT/nVU
456	兰科	Orchidaceae	狭穗阔蕊兰(鞭须阔蕊兰) <i>Peristylus densus</i>				VU
457	兰科	Orchidaceae	撕唇阔蕊兰(撕唇玉凤花) <i>Peristylus lacertifer</i>			II	NT/nVU
458	兰科	Orchidaceae	触须阔蕊兰 <i>Peristylus tentaculatus</i>			II	VU
459	兰科	Orchidaceae	黄花鹤顶兰(小花鹤顶兰) <i>Phaius flavus</i>				NT/nVU
460	兰科	Orchidaceae	海南鹤顶兰 <i>Phaius hainanensis</i>	是			CR
461	兰科	Orchidaceae	鹤顶兰 <i>Phaius tancarvilleae</i>				VU
462	兰科	Orchidaceae	大尖囊蝴蝶兰(大尖囊兰, 俯茎胼胝兰) <i>Phalaenopsis deliciosa</i>				VU

463	兰科 Orchidaceae	海南蝴蝶兰 <i>Phalaenopsis hainanensis</i>	CR	CR
464	兰科 Orchidaceae	细叶石仙桃 <i>Pholidota cantonensis</i>		NT/nVU
465	兰科 Orchidaceae	石仙桃 <i>Pholidota chinensis</i>		NT/nVU
466	兰科 Orchidaceae	云南石仙桃 <i>Pholidota yunnanensis</i>		NT/nVU
467	兰科 Orchidaceae	馥兰 <i>Phreatia formosana</i>		VU
468	兰科 Orchidaceae	长苞苹兰(长苞毛兰) <i>Pinalia obvia</i>		VU
469	兰科 Orchidaceae	五脊苹兰(五脊毛兰) <i>Pinalia quinquelamellosa</i>	是	CR
470	兰科 Orchidaceae	小舌唇兰 <i>Platanthera minor</i>		NT/nVU
471	兰科 Orchidaceae	柄唇兰 <i>Podochilus khasianus</i>		NT/nVU
472	兰科 Orchidaceae	鹿角兰 <i>Pomatocalpa spicatum</i>		VU
473	兰科 Orchidaceae	火焰兰 <i>Renanthera coccinea</i>	II	VU
474	兰科 Orchidaceae	小片菱兰(翻唇兰, 小片齿唇兰) <i>Rhomboda abbreviata</i>		NT/nVU
475	兰科 Orchidaceae	海南钻喙兰(安诺兰) <i>Rhynchostylis gigantea</i>	II	EN
476	兰科 Orchidaceae	大叶寄树兰(匙唇陆宾兰) <i>Robiquetia spatulata</i>		VU
477	兰科 Orchidaceae	寄树兰(截叶陆宾兰) <i>Robiquetia succisa</i>		NT/nVU
478	兰科 Orchidaceae	匙唇兰(海南囊唇兰) <i>Schoenorchis gemmata</i>	II	NT/nVU
479	兰科 Orchidaceae	台湾匙唇兰 <i>Schoenorchis vanoverberghii</i>		EN
480	兰科 Orchidaceae	绶草 <i>Spiranthes sinensis</i>		LC
481	兰科 Orchidaceae	海南大苞兰 <i>Sunipia hainanensis</i>	是	CR
482	兰科 Orchidaceae	带叶兰 <i>Taeniophyllum glandulosum</i>		VU
483	兰科 Orchidaceae	心叶带唇兰(心叶球柄兰) <i>Tainia cordifolia</i>	II	NT/nVU
484	兰科 Orchidaceae	带唇兰 <i>Tainia dunnii</i>		NT/nVU
485	兰科 Orchidaceae	香港带唇兰 <i>Tainia hongkongensis</i>	II	VU
486	兰科 Orchidaceae	阔叶带唇兰(大花邓兰) <i>Tainia latifolia</i>		VU
487	兰科 Orchidaceae	卵叶带唇兰(长柄球柄兰) <i>Tainia longiscapa</i>		CR
488	兰科 Orchidaceae	绿花带唇兰(绿花安兰) <i>Tainia penangiana</i>		VU
489	兰科 Orchidaceae	南方带唇兰 <i>Tainia ruybarrettoi</i>		EN
490	兰科 Orchidaceae	矮柱兰 <i>Thelasis pygmaea</i>		NT/nVU
491	兰科 Orchidaceae	抱茎白点兰 <i>Thrixspermum amplexicaule</i>		VU
492	兰科 Orchidaceae	海台白点兰 <i>Thrixspermum annamense</i>		VU
493	兰科 Orchidaceae	白点兰 <i>Thrixspermum centipeda</i>	II	NT/nVU
494	兰科 Orchidaceae	台湾白点兰 <i>Thrixspermum formosanum</i>		EN
495	兰科 Orchidaceae	长轴白点兰 <i>Thrixspermum saruwatarii</i>		VU
496	兰科 Orchidaceae	小叶毛鞘兰(小叶毛兰, 毛叶毛兰) <i>Trichotosia microphylla</i>		VU
497	兰科 Orchidaceae	阔叶竹茎兰 <i>Tropidia angulosa</i>		NT/nVU
498	兰科 Orchidaceae	短穗竹茎兰(仙茅竹茎兰) <i>Tropidia curculigoides</i>		NT/nVU
499	兰科 Orchidaceae	琴唇万代兰 <i>Vanda concolor</i>	II	EN
500	兰科 Orchidaceae	矮万代兰 <i>Vanda pumila</i>	II	VU
501	兰科 Orchidaceae	纯色万代兰(密叶万代兰) <i>Vanda subconcolor</i>	II	EN
502	兰科 Orchidaceae	矮二尾兰 <i>Vrydagzynea nuda</i>		VU

503	兰科 Orchidaceae	宽叶线柱兰 <i>Zeuxine affinis</i>				NT/nVU
504	兰科 Orchidaceae	绿叶线柱兰 <i>Zeuxine agyokuana</i>				EN
505	兰科 Orchidaceae	大花线柱兰 <i>Zeuxine grandis</i>				VU
506	兰科 Orchidaceae	黄唇线柱兰 <i>Zeuxine sakagutii</i>				VU
507	兰科 Orchidaceae	线柱兰 <i>Zeuxine strateumatica</i>	LC	II		NT/nVU
508	莎草科 Cyperaceae	海南割鸡芒 <i>Hypolytrum hainanense</i>				VU
509	禾本科 Poaceae	疣粒稻(野稻) <i>Oryza meyeriana</i>				NT
510	禾本科 Poaceae	药用稻(小粒稻) <i>Oryza officinalis</i>	LC			VU II
511	禾本科 Poaceae	野生稻 <i>Oryza rufipogon</i>	LC			VU II
512	禾本科 Poaceae	拟高粱 <i>Sorghum propinquum</i>				II

附录2 海南特有植物

Appendix 2 Endemic plants in Hainan Island

序号 No.	科名 Family	种名 Species
1	卷柏科 Selaginellaceae	琼海卷柏 <i>Selaginella hainanensis</i>
2	合囊蕨科 Marattiaceae	尖齿莲座蕨 <i>Angiopteris acutidentata</i>
3	合囊蕨科 Marattiaceae	海南莲座蕨 <i>Angiopteris hainanensis</i>
4	合囊蕨科 Marattiaceae	琼越莲座蕨 <i>Angiopteris cochinchinensis</i>
5	合囊蕨科 Marattiaceae	倒披针莲座蕨 <i>Angiopteris oblanceolata</i>
6	合囊蕨科 Marattiaceae	长尾莲座蕨 <i>Angiopteris caudipinna</i>
7	里白科 Gleicheniaceae	海南里白 <i>Diplazium giganteum</i>
8	碗蕨科 Dennstaedtiaceae	尖山鳞盖蕨 <i>Microlepia subtrichosticha</i>
9	凤尾蕨科 Pteridaceae	海南凤丫蕨 <i>Coniogramme merrilli</i>
10	凤尾蕨科 Pteridaceae	白沙凤尾蕨 <i>Pteris baksaensis</i>
11	凤尾蕨科 Pteridaceae	昌江凤尾蕨 <i>Pteris changjiangensis</i>
12	凤尾蕨科 Pteridaceae	厚叶凤尾蕨 <i>Pteris crassiuscula</i>
13	凤尾蕨科 Pteridaceae	琼南凤尾蕨 <i>Pteris morii</i>
14	蹄盖蕨科 Athyriaceae	海南蹄盖蕨 <i>Athyrium hainanense</i>
15	蹄盖蕨科 Athyriaceae	海南对囊蕨 <i>Deparia hainanensis</i>
16	蹄盖蕨科 Athyriaceae	白沙双盖蕨 <i>Diplazium basahense</i>
17	蹄盖蕨科 Athyriaceae	海南双盖蕨 <i>Diplazium changjiangense</i>
18	蹄盖蕨科 Athyriaceae	巨大双盖蕨 <i>Diplazium subdilatatum</i>
19	蹄盖蕨科 Athyriaceae	黄志双盖蕨 <i>Diplazium wangii</i>
20	金星蕨科 Thelypteridaceae	糙叶毛蕨 <i>Cyclosorus scaberulus</i>
21	金星蕨科 Thelypteridaceae	线羽毛蕨 <i>Cyclosorus truncatus</i> var. <i>angustipinnus</i>
22	金星蕨科 Thelypteridaceae	海南金星蕨 <i>Parathelypteris subimmersa</i>
23	金星蕨科 Thelypteridaceae	尾羽假毛蕨 <i>Pseudocyclosorus caudipinnus</i>
24	铁角蕨科 Aspleniaceae	阔基巢蕨 <i>Asplenium oblanceolatum</i>
25	铁角蕨科 Aspleniaceae	斜裂铁角蕨 <i>Asplenium pseudopraemorsum</i>
26	铁角蕨科 Aspleniaceae	狭翅铁角蕨 <i>Asplenium wrightii</i>
27	鳞毛蕨科 Dryopteridaceae	海南复叶耳蕨 <i>Arachniodes hainanensis</i>
28	鳞毛蕨科 Dryopteridaceae	昌江实蕨 <i>Bolbitis changjiangensis</i>
29	鳞毛蕨科 Dryopteridaceae	芽孢鳞毛蕨 <i>Dryopteris gemmifera</i>
30	鳞毛蕨科 Dryopteridaceae	琼崖舌蕨 <i>Elaphoglossum luzonicum</i> var. <i>mcclurei</i>
31	鳞毛蕨科 Dryopteridaceae	节毛蕨 <i>Lastreopsis subrecedens</i>
32	鳞毛蕨科 Dryopteridaceae	海南耳蕨 <i>Polystichum hainanicola</i>

序号 No.	科名 Family	种名 Species
33	鳞毛蕨科 Dryopteridaceae	海南符藤蕨 <i>Teratophyllum hainanense</i>
34	肾蕨科 Nephrolepidaceae	耳叶肾蕨 <i>Nephrolepis biserrata</i> var. <i>auriculata</i>
35	水龙骨科 Polypodiaceae	海南瓦韦 <i>Lepisorus affinis</i>
36	水龙骨科 Polypodiaceae	长柄线蕨 <i>Leptochilus ellipticus</i> var. <i>longipes</i>
37	水龙骨科 Polypodiaceae	矛叶蕨 <i>Phymatosorus lanceus</i>
38	苏铁科 Cycadaceae	葫芦苏铁 <i>Cycas changjiangensis</i>
39	苏铁科 Cycadaceae	海南苏铁 <i>Cycas hainanensis</i>
40	苏铁科 Cycadaceae	念珠苏铁 <i>Cycas lingshuigensis</i>
41	苏铁科 Cycadaceae	三亚苏铁 <i>Cycas shanyagensis</i>
42	松科 Pinaceae	海南油杉 <i>Keteleeria hainanensis</i>
43	松科 Pinaceae	雅加松 <i>Pinus massoniana</i> Lamb. var. <i>hainanensis</i>
44	松科 Pinaceae	直叶松(新拟) <i>Pinus orthophylla</i> Businský
45	柏科 Cupressaceae	海南翠柏 <i>Calocedrus hainanensis</i>
46	木兰科 Magnoliaceae	绢毛木兰 <i>Lirianthe albosericea</i>
47	木兰科 Magnoliaceae	霸王玉兰 <i>Magnolia bawangensis</i>
48	木兰科 Magnoliaceae	海南木莲 <i>Manglietia fordiana</i> var. <i>hainanensis</i>
49	木兰科 Magnoliaceae	尖峰岭含笑 <i>Michelia Jianfenglingensis</i>
50	木兰科 Magnoliaceae	石碌含笑 <i>Michelia shiluensis</i>
51	木兰科 Magnoliaceae	五指山含笑 <i>Michelia wuzhishangensis</i>
52	番荔枝科 Annonaceae	狭瓣鹰爪 <i>Artabotrys hainanensis</i>
53	番荔枝科 Annonaceae	毛叶鹰爪花 <i>Artabotrys pilosus</i>
54	番荔枝科 Annonaceae	东方瓜馥木 <i>Fissistigma tungfangense</i>
55	番荔枝科 Annonaceae	尖花藤 <i>Friesodielsia hainanensis</i>
56	番荔枝科 Annonaceae	鹿茸木 <i>Meiogyne kwangtungensis</i>
57	番荔枝科 Annonaceae	三亚紫玉盘 <i>Uvaria sanyaensis</i>
58	樟科 Lauraceae	白背黄肉楠 <i>Actinodaphne glaucina</i>
59	樟科 Lauraceae	保亭黄肉楠 <i>Actinodaphne paotingensis</i>
60	樟科 Lauraceae	皱皮油丹 <i>Alseodaphne rugosa</i>
61	樟科 Lauraceae	山潺琼楠 <i>Beilschmiedia appendiculata</i>
62	樟科 Lauraceae	保亭琼楠 <i>Beilschmiedia baotingensis</i>
63	樟科 Lauraceae	短叶琼楠 <i>Beilschmiedia brevifolia</i>
64	樟科 Lauraceae	长柄琼楠 <i>Beilschmiedia longepetiolata</i>
65	樟科 Lauraceae	肉柄琼楠 <i>Beilschmiedia macropoda</i>
66	樟科 Lauraceae	锈叶琼楠 <i>Beilschmiedia obconica</i>

序号 No.	科名 Family	种名 Species
67	樟科 Lauraceae	东方琼楠 <i>Beilschmiedia tungfangensis</i>
68	樟科 Lauraceae	钝叶厚壳桂 <i>Cryptocarya impressinervia</i>
69	樟科 Lauraceae	鸡卵槁 <i>Cryptocarya leiana</i>
70	樟科 Lauraceae	长序厚壳桂 <i>Cryptocarya metcalfiana</i>
71	樟科 Lauraceae	红柄厚壳桂 <i>Cryptocarya tsangii</i>
72	樟科 Lauraceae	莲桂 <i>Dehaasia hainanensis</i>
73	樟科 Lauraceae	土楠 <i>Endiandra hainanensis</i>
74	樟科 Lauraceae	海南山胡椒 <i>Lindera robusta</i>
75	樟科 Lauraceae	木姜叶黄肉楠 <i>Litsea litseifolia</i>
76	樟科 Lauraceae	琼南木姜子 <i>Litsea verticillifolia</i>
77	樟科 Lauraceae	尖峰润楠 <i>Machilus monticola</i>
78	樟科 Lauraceae	梨润楠 <i>Machilus pomifera</i>
79	樟科 Lauraceae	海南新木姜 <i>Neolitsea hainanensis</i>
80	樟科 Lauraceae	保亭新木姜 <i>Neolitsea howii</i>
81	樟科 Lauraceae	钝叶新木姜子 <i>Neolitsea obtusifolia</i>
82	樟科 Lauraceae	茶槁楠 <i>Phoebe hainanensis</i>
83	樟科 Lauraceae	油果樟 <i>Syndiclis chinensis</i>
84	樟科 Lauraceae	乐东油果樟 <i>Syndiclis lotungensis</i>
85	毛茛科 Ranunculaceae	海南铁线莲 <i>Clematis hainanensis</i>
86	木通科 Lardizabalaceae	少叶野木瓜 <i>Stauntonia oligophylla</i>
87	防己科 Menispermaceae	古山龙 <i>Arcangelisia gusanlung</i>
88	防己科 Menispermaceae	海南地不容 <i>Stephania hainanensis</i>
89	防己科 Menispermaceae	小叶地不容 <i>Stephania succifera</i>
90	防己科 Menispermaceae	海南青牛胆 <i>Tinospora hainanensis</i>
91	马兜铃科 Aristolochiaceae	黄毛马兜铃 <i>Aristolochia fulvicoma</i>
92	马兜铃科 Aristolochiaceae	侯氏马兜铃 <i>Aristolochia howii</i>
93	马兜铃科 Aristolochiaceae	尖峰马兜铃 <i>Aristolochia jianfenglingensis</i>
94	马兜铃科 Aristolochiaceae	乐东马兜铃 <i>Aristolochia ledongensis</i>
95	马兜铃科 Aristolochiaceae	多型叶马兜铃 <i>Aristolochia polymorpha</i>
96	马兜铃科 Aristolochiaceae	海南线果兜铃 <i>Thottea hainanensis</i>
97	胡椒科 Piperaceae	嵌果胡椒 <i>Piper infossibaccatum</i>
98	胡椒科 Piperaceae	陵水胡椒 <i>Piper lingshuiense</i>
99	胡椒科 Piperaceae	斜叶蒟 <i>Piper senporeiense</i>
100	山柑科 Capparaceae	多毛山柑 <i>Capparis dasyphylla</i>

序号 No.	科名 Family	种名 Species
101	山柑科 Capparaceae	海南山柑 <i>Capparis hainanensis</i>
102	远志科 Polygalaceae	坝王远志 <i>Polygala bawanglingensis</i>
103	远志科 Polygalaceae	海南远志 <i>Polygala hainanensis</i>
104	远志科 Polygalaceae	粗毛海南远志 <i>Polygala hainanensis</i> var. <i>strigosa</i>
105	远志科 Polygalaceae	海岛远志 <i>Polygala wuzhishanensis</i>
106	蓼科 Polygonaceae	铺地火炭母 <i>Polygonum chinense</i> var. <i>procumbens</i>
107	苋科 Amaranthaceae	海南白花苋 <i>Psilitrichopsis curtisii</i> var. <i>hainanensis</i>
108	凤仙花科 Balsaminaceae	海南凤仙花 <i>Impatiens hainanensis</i>
109	海桑科 Sonneratiaceae	海南海桑 <i>Sonneratia hainanensis</i>
110	瑞香科 Thymelaeaceae	腋生瑞香 <i>Daphne axillaris</i>
111	瑞香科 Thymelaeaceae	狭叶茛花 <i>Wikstroemia chuii</i>
112	瑞香科 Thymelaeaceae	海南茛花 <i>Wikstroemia hainanensis</i>
113	瑞香科 Thymelaeaceae	大叶茛花 <i>Wikstroemia liangii</i>
114	山龙眼科 Proteaceae	调羹树 <i>Heliciopsis lobata</i>
115	大风子科 Flacourtiaceae	海南天料木 <i>Homalium stenophyllum</i>
116	秋海棠科 Begoniaceae	海南秋海棠 <i>Begonia hainanensis</i>
117	秋海棠科 Begoniaceae	五指山指山秋海棠 <i>Begonia wuzhishanensis</i>
118	秋海棠科 Begoniaceae	侯氏秋海棠 <i>Begonia howii</i>
119	秋海棠科 Begoniaceae	盾叶秋海棠 <i>Begonia peltatifolia</i>
120	山茶科 Theaceae	狭叶杨桐 <i>Adinandra angustifolia</i>
121	山茶科 Theaceae	无腺杨桐 <i>Adinandra epunctata</i>
122	山茶科 Theaceae	琼中杨桐 <i>Adinandra howii</i>
123	山茶科 Theaceae	抱茎短蕊茶 <i>Camellia amplexifolia</i>
124	山茶科 Theaceae	细花短蕊茶 <i>Camellia parviflora</i>
125	山茶科 Theaceae	腺叶离蕊茶 <i>Camellia paucipunctata</i>
126	山茶科 Theaceae	黄花短蕊茶 <i>Camellia xanthochroma</i>
127	山茶科 Theaceae	楔叶柃 <i>Eurya cuneata</i>
128	山茶科 Theaceae	海南柃 <i>Eurya hainanensis</i>
129	山茶科 Theaceae	卵叶柃 <i>Eurya ovatifolia</i>
130	山茶科 Theaceae	五柱柃 <i>Eurya pentagyna</i>
131	山茶科 Theaceae	海南大头茶 <i>Polyspora hainanensis</i>
132	山茶科 Theaceae	多萼核果茶 <i>Pyrenaria jonquieriana</i> subsp. <i>multisepala</i>
133	山茶科 Theaceae	海南厚皮香 <i>Ternstroemia hainanensis</i>
134	桃金娘科 Myrtaceae	白毛子楝树 <i>Decaspermum albociliatum</i>

序号 No.	科名 Family	种名 Species
135	桃金娘科 Myrtaceae	琼南子楝树 <i>Decaspermum austro-hainanicum</i>
136	桃金娘科 Myrtaceae	海南子楝树 <i>Decaspermum hainanense</i>
137	桃金娘科 Myrtaceae	圆枝子楝 <i>Decaspermum teretis</i>
138	桃金娘科 Myrtaceae	海南玫瑰木 <i>Rhodamnia dumetorum</i> var. <i>hainanensis</i>
139	桃金娘科 Myrtaceae	假赤楠 <i>Syzygium buxifolioides</i>
140	桃金娘科 Myrtaceae	散点蒲桃 <i>Syzygium conspersipunctatum</i>
141	桃金娘科 Myrtaceae	海南蒲桃 <i>Syzygium hainanense</i>
142	桃金娘科 Myrtaceae	万宁蒲桃 <i>Syzygium howii</i>
143	桃金娘科 Myrtaceae	褐背蒲桃 <i>Syzygium infra-rubiginosum</i>
144	桃金娘科 Myrtaceae	中间型蒲桃 <i>Syzygium intermediiforme</i>
145	桃金娘科 Myrtaceae	尖峰蒲桃 <i>Syzygium jienfunicum</i>
146	桃金娘科 Myrtaceae	大花竹叶蒲桃 <i>Syzygium myrsinifolium</i> var. <i>grandiflorum</i>
147	桃金娘科 Myrtaceae	皱萼蒲桃 <i>Syzygium rysopodum</i>
148	桃金娘科 Myrtaceae	纤枝蒲桃 <i>Syzygium stenocladum</i>
149	桃金娘科 Myrtaceae	方枝蒲桃 <i>Syzygium tephrodes</i>
150	野牡丹科 Melastomataceae	附生美丁花 <i>Medinilla arboricola</i>
151	野牡丹科 Melastomataceae	枝毛野牡丹 <i>Melastoma dendrisetosum</i>
152	野牡丹科 Melastomataceae	海南锦香草 <i>Phyllagathis hainanensis</i>
153	野牡丹科 Melastomataceae	毛锦香草 <i>Phyllagathis melastomatoides</i>
154	野牡丹科 Melastomataceae	短柄毛锦香草 <i>Phyllagathis melastomatoides</i> var. <i>brevipes</i>
155	野牡丹科 Melastomataceae	窄叶锦香草 <i>Phyllagathis stenophylla</i>
156	野牡丹科 Melastomataceae	红毛卷花丹 <i>Scorpiothyrsus erythrotichus</i>
157	野牡丹科 Melastomataceae	卷花丹 <i>Scorpiothyrsus xanthostictus</i>
158	野牡丹科 Melastomataceae	海南桑叶草 <i>Sonerila hainanensis</i>
159	椴树科 Tiliaceae	崖县扁担杆 <i>Grewia chuniana</i>
160	椴树科 Tiliaceae	光刺蒴麻 <i>Triumfetta grandidens</i> var. <i>glabra</i>
161	杜英科 Elaeocarpaceae	短叶水石榕 <i>Elaeocarpus hainanensis</i> var. <i>brachyphyllus</i>
162	杜英科 Elaeocarpaceae	海南猴欢喜 <i>Sloanea hainanensis</i>
163	梧桐科 Sterculiaceae	海南梧桐 <i>Firmiana hainanensis</i>
164	梧桐科 Sterculiaceae	美丽梧桐 <i>Firmiana pulcherrima</i>
165	梧桐科 Sterculiaceae	保亭梭罗 <i>Reevesia bottingensis</i>
166	梧桐科 Sterculiaceae	剑叶梭罗 <i>Reevesia lancifolia</i>

序号 No.	科名 Family	种名 Species
167	锦葵科 Malvaceae	十裂葵 <i>Decaschistia mouretii</i> var. <i>nervifolia</i>
168	金虎尾科 Malpigiaceae	海南盾翅藤 <i>Aspidopterys obcordata</i> var. <i>hainanensis</i>
169	大戟科 Euphorbiaceae	陈氏铁苋菜 <i>Acalypha chuniana</i>
170	大戟科 Euphorbiaceae	海南铁苋菜 <i>Acalypha hainanensis</i>
171	大戟科 Euphorbiaceae	光果巴豆 <i>Croton chunianus</i>
172	大戟科 Euphorbiaceae	异序巴豆 <i>Croton howii</i>
173	大戟科 Euphorbiaceae	光叶巴豆 <i>Croton laevigatus</i>
174	大戟科 Euphorbiaceae	海南巴豆 <i>Croton laui</i>
175	大戟科 Euphorbiaceae	细柄核果木 <i>Drypetes longistipitata</i>
176	大戟科 Euphorbiaceae	海南大戟 <i>Euphorbia hainanensis</i>
177	大戟科 Euphorbiaceae	海南黑钩叶 <i>Leptopus hainanensis</i>
178	大戟科 Euphorbiaceae	锈毛野桐 <i>Mallotus anomalus</i>
179	大戟科 Euphorbiaceae	海南叶下珠 <i>Phyllanthus hainanensis</i>
180	大戟科 Euphorbiaceae	单花水油甘 <i>Phyllanthus nanellus</i>
181	大戟科 Euphorbiaceae	剑叶三宝木 <i>Trigonostemon xyphophylloides</i>
182	虎耳草科 Saxifragaceae	海南常山 <i>Dichroa mollissima</i>
183	虎耳草科 Saxifragaceae	毛冠盖藤 <i>Pileostegia viburnoides</i> var. <i>glabrescens</i>
184	蔷薇科 Rosaceae	倒卵叶闽粤石楠 <i>Photinia benthamiana</i> var. <i>obovata</i>
185	蔷薇科 Rosaceae	海南樱桃 <i>Prunus hainanensis</i>
186	蔷薇科 Rosaceae	五指山石斑木 <i>Rhaphiolepis wuzhishanensis</i>
187	蔷薇科 Rosaceae	裂叶悬钩子 <i>Rubus howii</i>
188	豆科 Fabaceae	长序皇冠藤 <i>Bauhinia corymbosa</i> var. <i>longipes</i>
189	豆科 Fabaceae	线叶鸡血藤 <i>Callerya reticulata</i> var. <i>stenophylla</i>
190	豆科 Fabaceae	海南蝙蝠草 <i>Christia hainanensis</i>
191	豆科 Fabaceae	海南猪屎豆 <i>Crotalaria hainanensis</i>
192	豆科 Fabaceae	尖峰猪屎豆 <i>Crotalaria jianfengensis</i>
193	豆科 Fabaceae	崖州猪屎豆 <i>Crotalaria yaihsienensis</i>
194	豆科 Fabaceae	海南檀 <i>Dalbergia hainanensis</i>
195	豆科 Fabaceae	白沙黄檀 <i>Dalbergia peishaensis</i>
196	豆科 Fabaceae	红果檀 <i>Dalbergia tsoi</i>
197	豆科 Fabaceae	短枝鱼藤 <i>Derris breviramosa</i>
198	豆科 Fabaceae	滨海木蓝 <i>Indigofera litoralis</i>
199	豆科 Fabaceae	缘毛红豆 <i>Ormosia howii</i>
200	豆科 Fabaceae	胀荚红豆 <i>Ormosia inflata</i>

序号 No.	科名 Family	种名 Species
201	豆科 Fabaceae	海南鱼藤 <i>Paraderris hainanensis</i>
202	豆科 Fabaceae	疏节槐 <i>Sophora praetorulosa</i>
203	豆科 Fabaceae	狭叶红花灰叶 <i>Tephrosia coccinea</i> var. <i>stenophylla</i>
204	金缕梅科 Hamamelidaceae	海南阿丁枫 <i>Altingia obovata</i>
205	金缕梅科 Hamamelidaceae	山铜材 <i>Chunia bucklandioides</i>
206	金缕梅科 Hamamelidaceae	柳叶假蚊母树 <i>Distyliopsis salicifolia</i>
207	金缕梅科 Hamamelidaceae	硬叶蚊母树 <i>Distylium rigidifolium</i>
208	黄杨科 Buxaceae	海南黄杨 <i>Buxus hainanensis</i>
209	黄杨科 Buxaceae	毛枝黄杨 <i>Buxus pubiramea</i>
210	杨柳科 Salicaceae	琼岛杨 <i>Populus qiongdaoensis</i>
211	杨柳科 Salicaceae	海南柳 <i>Salix hainanica</i>
212	壳斗科 Fagaceae	海南栲 <i>Castanopsis hainanensis</i>
213	壳斗科 Fagaceae	毛果锥 <i>Castanopsis hairocarpa</i>
214	壳斗科 Fagaceae	尖峰栲 <i>Castanopsis jianfenglingensis</i>
215	壳斗科 Fagaceae	油锥 <i>Castanopsis oleifera</i>
216	壳斗科 Fagaceae	琼北锥 <i>Castanopsis qingbeiensis</i>
217	壳斗科 Fagaceae	文昌锥 <i>Castanopsis wenchangensis</i>
218	壳斗科 Fagaceae	五指山锥 <i>Castanopsis wuzhishangensis</i>
219	壳斗科 Fagaceae	白枝青冈 <i>Cyclobalanopsis albicaulis</i>
220	壳斗科 Fagaceae	昌化岭青冈 <i>Cyclobalanopsis changhualingensis</i>
221	壳斗科 Fagaceae	东方青冈 <i>Cyclobalanopsis dongfangensis</i>
222	壳斗科 Fagaceae	乌壳青冈 <i>Cyclobalanopsis fuliginosa</i>
223	壳斗科 Fagaceae	尖峰青冈 <i>Cyclobalanopsis litoralis</i>
224	壳斗科 Fagaceae	鹿茸青冈 <i>Cyclobalanopsis subhinoidea</i>
225	壳斗科 Fagaceae	吊罗栲 <i>Cyclobalanopsis tiaoloshanica</i>
226	壳斗科 Fagaceae	燕千青冈 <i>Cyclobalanopsis yin-qianii</i>
227	壳斗科 Fagaceae	琼中柯 <i>Lithocarpus chiungchungensis</i>
228	壳斗科 Fagaceae	万宁柯 <i>Lithocarpus elmerrillii</i>
229	壳斗科 Fagaceae	琼崖柯 <i>Lithocarpus fenzelianus</i>
230	壳斗科 Fagaceae	瘤果柯 <i>Lithocarpus handelianus</i>
231	壳斗科 Fagaceae	坝王栎 <i>Quercus bawanglingensis</i>
232	壳斗科 Fagaceae	乐东栎 <i>Quercus lotungensis</i>
233	桑科 Moraceae	定安榕 <i>Ficus dinganensis</i>
234	荨麻科 Urticaceae	琼海苎麻 <i>Boehmeria lohuiensis</i>

序号 No.	科名 Family	种名 Species
235	荨麻科 Urticaceae	小齿冷水花 <i>Pilea subedentata</i>
236	荨麻科 Urticaceae	离基脉冷水花 <i>Pilea verrucosa</i> var. <i>subtripplinervia</i>
237	冬青科 Aquifoliaceae	长柄冬青 <i>Ilex dolichopoda</i>
238	冬青科 Aquifoliaceae	秀英冬青 <i>Ilex huana</i>
239	冬青科 Aquifoliaceae	保亭冬青 <i>Ilex liangii</i>
240	冬青科 Aquifoliaceae	洼皮冬青 <i>Ilex nuculicava</i>
241	冬青科 Aquifoliaceae	秋花洼皮冬青 <i>Ilex nuculicava</i> var. <i>auctumnalis</i>
242	冬青科 Aquifoliaceae	光枝洼皮冬青 <i>Ilex nuculicava</i> var. <i>glabra</i>
243	冬青科 Aquifoliaceae	石枚冬青 <i>Ilex shimeica</i>
244	卫矛科 Celastraceae	海南卫矛 <i>Euonymus hainanensis</i>
245	卫矛科 Celastraceae	保亭卫矛 <i>Euonymus potingensis</i>
246	卫矛科 Celastraceae	海南沟瓣 <i>Glyptopetalum fengii</i>
247	卫矛科 Celastraceae	吊罗裸实 <i>Gymnosporia tiaoloshanensis</i>
248	卫矛科 Celastraceae	东方裸实 <i>Maytenus dongfangensis</i>
249	卫矛科 Celastraceae	海南美登木 <i>Maytenus hainanensis</i>
250	卫矛科 Celastraceae	隐脉假卫矛 <i>Microtropis obscurinervia</i>
251	卫矛科 Celastraceae	阔叶五层龙 <i>Salacia amplifolia</i>
252	卫矛科 Celastraceae	密花五层龙 <i>Salacia confertiflora</i>
253	卫矛科 Celastraceae	海南五层龙 <i>Salacia hainanensis</i>
254	茶茱萸科 Icacinaceae	假柴龙树 <i>Nothapodytes obtusifolia</i>
255	茶茱萸科 Icacinaceae	东方肖榄 <i>Platea parvifolia</i>
256	桑寄生科 Loranthaceae	海南槲寄生 <i>Viscum hainanense</i>
257	鼠李科 Rhamnaceae	海南鼠李 <i>Rhamnus hainanensis</i>
258	葡萄科 Vitaceae	狭叶乌菰莓 <i>Cayratia lanceolata</i>
259	葡萄科 Vitaceae	海南大叶白粉藤 <i>Cissus repanda</i> var. <i>subferruginea</i>
260	葡萄科 Vitaceae	窄叶火筒树 <i>Leea longifolia</i>
261	葡萄科 Vitaceae	过山崖爬藤 <i>Tetrastigma pseudocruciatum</i>
262	芸香科 Rutaceae	海南黄皮 <i>Clausena hainanensis</i>
263	芸香科 Rutaceae	坝王金柑 <i>Fortunella bawangica</i>
264	芸香科 Rutaceae	海南蜜茱萸 <i>Melicope chunii</i>
265	芸香科 Rutaceae	蜜茱萸 <i>Melicope patulinervia</i>
266	楝科 Meliaceae	鹦哥岭地黄连 <i>Munronia yinggelingensis</i>
267	无患子科 Sapindaceae	单叶异木患 <i>Allophylus repandifolius</i>
268	无患子科 Sapindaceae	毛叶异木患 <i>Allophylus trichophyllus</i>

序号 No.	科名 Family	种名 Species
269	无患子科 Sapindaceae	鳞花木 <i>Lepisanthes hainanensis</i>
270	无患子科 Sapindaceae	赛木患 <i>Lepisanthes oligophylla</i>
271	无患子科 Sapindaceae	瓜耳木 <i>Lepisanthes unilocularis</i>
272	无患子科 Sapindaceae	海南柄果木 <i>Mischocarpus hainanensis</i>
273	无患子科 Sapindaceae	海南韶子 <i>Nephelium topengii</i>
274	无患子科 Sapindaceae	海南假韶子 <i>Paranephelium hainanense</i>
275	牛栓藤科 Connaraceae	单叶豆 <i>Ellipanthus glabrifolius</i>
276	胡桃科 Juglandaceae	海南黄杞 <i>Engelhardia hainanensis</i>
277	五加科 Araliaceae	保亭树参 <i>Dendropanax oligodontus</i>
278	五加科 Araliaceae	海南幌伞枫 <i>Heteropanax hainanensis</i>
279	五加科 Araliaceae	十蕊大参 <i>Macropanax decandrus</i>
280	杜鹃花科 Ericaceae	海南越橘 <i>Vaccinium hainanense</i>
281	柿树科 Ebenaceae	崖柿 <i>Diospyros chunii</i>
282	柿树科 Ebenaceae	五蒂柿 <i>Diospyros corallina</i>
283	柿树科 Ebenaceae	海南柿 <i>Diospyros hainanensis</i>
284	柿树科 Ebenaceae	琼南柿 <i>Diospyros howii</i>
285	柿树科 Ebenaceae	囊萼柿 <i>Diospyros inflata</i>
286	柿树科 Ebenaceae	琼岛柿 <i>Diospyros maclurei</i>
287	柿树科 Ebenaceae	榄果柿 <i>Diospyros oliviformis</i>
288	山榄科 Sapotaceae	海南紫荆木 <i>Madhuca hainanensis</i>
289	山榄科 Sapotaceae	琼刺榄 <i>Xantolis longispinosa</i>
290	紫金牛科 Myrsinaceae	保亭紫金牛 <i>Ardisia baotingensis</i>
291	紫金牛科 Myrsinaceae	密鳞紫金牛 <i>Ardisia densilepidotula</i>
292	紫金牛科 Myrsinaceae	轮叶紫金牛 <i>Ardisia ordinata</i>
293	紫金牛科 Myrsinaceae	细孔紫金牛 <i>Ardisia porifera</i>
294	紫金牛科 Myrsinaceae	弯梗紫金牛 <i>Ardisia retroflexa</i>
295	紫金牛科 Myrsinaceae	素纹杜茎山 <i>Maesa confusa</i>
296	紫金牛科 Myrsinaceae	拟杜茎山 <i>Maesa consanguinea</i>
297	山矾科 Symplocaceae	厚叶山矾 <i>Symplocos crassilimba</i>
298	山矾科 Symplocaceae	桫叶山矾 <i>Symplocos euryoides</i>
299	山矾科 Symplocaceae	单花山矾 <i>Symplocos ovatilobata</i>
300	木犀科 Oleaceae	海南流苏树 <i>Chionanthus hainanensis</i>
301	木犀科 Oleaceae	白皮素馨 <i>Jasminum rehderianum</i>
302	木犀科 Oleaceae	狭叶木犀榄 <i>Olea neriifolia</i>

序号 No.	科名 Family	种名 Species
303	木犀科 Oleaceae	小叶木犀榄 <i>Olea parvilimba</i>
304	夹竹桃科 Apocynaceae	海南蕊木 <i>Kopsia hainanensis</i>
305	夹竹桃科 Apocynaceae	吊罗山萝芙木 <i>Rauvolfia tiaolushanensis</i>
306	萝藦科 Asclepiadaceae	荟蔓藤 <i>Cosmostigma hainanense</i>
307	萝藦科 Asclepiadaceae	海南匙羹藤 <i>Gymnema hainanense</i>
308	萝藦科 Asclepiadaceae	海南醉魂藤 <i>Heterostemma sinicum</i>
309	萝藦科 Asclepiadaceae	白沙球兰 <i>Hoya baishaensis</i>
310	萝藦科 Asclepiadaceae	霸王岭球兰 <i>Hoya bawanglingensis</i>
311	萝藦科 Asclepiadaceae	厚花球兰 <i>Hoya dasyantha</i>
312	萝藦科 Asclepiadaceae	橙花球兰 <i>Hoya lasiogynostegia</i>
313	萝藦科 Asclepiadaceae	乐东球兰 <i>Hoya ledongensis</i>
314	萝藦科 Asclepiadaceae	崖县球兰 <i>Hoya liangii</i>
315	萝藦科 Asclepiadaceae	桃冠球兰 <i>Hoya persicinicoronaria</i>
316	萝藦科 Asclepiadaceae	白水藤 <i>Pentastelma auritum</i>
317	萝藦科 Asclepiadaceae	海南弓果藤 <i>Toxocarpus hainanensis</i>
318	萝藦科 Asclepiadaceae	平滑弓果藤 <i>Toxocarpus laevigatus</i>
319	萝藦科 Asclepiadaceae	广花弓果藤 <i>Toxocarpus patens</i>
320	萝藦科 Asclepiadaceae	紫叶娃儿藤 <i>Tylophora picta</i>
321	萝藦科 Asclepiadaceae	钩毛娃儿藤 <i>Tylophora uncinata</i>
322	茜草科 Rubiaceae	异色雪花 <i>Argostemma discolor</i>
323	茜草科 Rubiaceae	海南雪花 <i>Argostemma hainanicum</i>
324	茜草科 Rubiaceae	直刺筋茜 <i>Benkara rectispina</i>
325	茜草科 Rubiaceae	倒卵鱼骨木 <i>Canthium dicoccum</i> var. <i>obovatifolium</i>
326	茜草科 Rubiaceae	琼梅 <i>Canthium hainanense</i>
327	茜草科 Rubiaceae	木瓜榄 <i>Ceriscoides howii</i>
328	茜草科 Rubiaceae	海南虎刺 <i>Damnacanthus hainanensis</i>
329	茜草科 Rubiaceae	保亭耳草 <i>Hedyotis baotingensis</i>
330	茜草科 Rubiaceae	中华耳草 <i>Hedyotis cathayana</i>
331	茜草科 Rubiaceae	焕镛耳草 <i>Hedyotis cheniana</i>
332	茜草科 Rubiaceae	大众耳草 <i>Hedyotis communis</i>
333	茜草科 Rubiaceae	闭花耳草 <i>Hedyotis cryptantha</i>
334	茜草科 Rubiaceae	海南耳草 <i>Hedyotis hainanensis</i>
335	茜草科 Rubiaceae	粉毛耳草 <i>Hedyotis minutopuberula</i>
336	茜草科 Rubiaceae	延龄叶耳草 <i>Hedyotis paridifolia</i>

序号 No.	科名 Family	种名 Species
337	茜草科 Rubiaceae	顶花耳草 <i>Hedyotis terminaliflora</i>
338	茜草科 Rubiaceae	五指山耳草 <i>Hedyotis wuzhishanensis</i>
339	茜草科 Rubiaceae	崖州耳草 <i>Hedyotis yazhouensis</i>
340	茜草科 Rubiaceae	黄果粗叶木 <i>Lasianthus calycinus</i>
341	茜草科 Rubiaceae	瘤果粗叶木 <i>Lasianthus verrucosus</i>
342	茜草科 Rubiaceae	短柄巴戟天 <i>Morinda brevipes</i>
343	茜草科 Rubiaceae	狭叶巴戟天 <i>Morinda brevipes</i> var. <i>stenophylla</i>
344	茜草科 Rubiaceae	海南巴戟 <i>Morinda hainanensis</i>
345	茜草科 Rubiaceae	毛巴戟天 <i>Morinda officinalis</i> var. <i>hirsuta</i>
346	茜草科 Rubiaceae	壮丽玉叶金花 <i>Mussaenda antiloga</i>
347	茜草科 Rubiaceae	海南玉叶金花 <i>Mussaenda hainanensis</i>
348	茜草科 Rubiaceae	乐东玉叶金花 <i>Mussaenda lotungensis</i>
349	茜草科 Rubiaceae	膜叶玉叶金花 <i>Mussaenda membranifolia</i>
350	茜草科 Rubiaceae	海南腺萼木 <i>Mycetia hainanensis</i>
351	茜草科 Rubiaceae	海南蛇根草 <i>Ophiorrhiza hainanensis</i>
352	茜草科 Rubiaceae	小蛇根草 <i>Ophiorrhiza humilis</i>
353	茜草科 Rubiaceae	海南九节 <i>Psychotria hainanensis</i>
354	茜草科 Rubiaceae	倒卵叶鱼骨木 <i>Psydrax dicocca</i> var. <i>obovatifolia</i>
355	茜草科 Rubiaceae	海南染木树 <i>Saprosma hainanensis</i>
356	茜草科 Rubiaceae	琼岛染木树 <i>Saprosma merrillii</i>
357	茜草科 Rubiaceae	崖州乌口树 <i>Tarenna laui</i>
358	茜草科 Rubiaceae	海南水锦树 <i>Wendlandia merrilliana</i>
359	茜草科 Rubiaceae	细叶海南水锦树 <i>Wendlandia merrilliana</i> var. <i>parvifolia</i>
360	忍冬科 Caprifoliaceae	海南忍冬 <i>Lonicera calvescens</i>
361	菊科 Asteraceae	刺冠菊 <i>Calotis caespitosa</i>
362	菊科 Asteraceae	海南菊 <i>Hainanecio hainanensis</i>
363	菊科 Asteraceae	海南蒲公英 <i>Sinosenecio hainanensis</i>
364	菊科 Asteraceae	少花斑鸠菊 <i>Vernonia chunii</i>
365	报春花科 Primulaceae	海南木茎香草 <i>Lysimachia navillei</i> var. <i>hainanensis</i>
366	桔梗科 Campanulaceae	海南半边莲 <i>Lobelia hainanensis</i>
367	紫草科 Boraginaceae	昌江厚壳树 <i>Ehretia changjiangensis</i>
368	紫草科 Boraginaceae	海南厚壳树 <i>Eretia hainanensis</i>
369	旋花科 Convolvulaceae	疏花丁公藤 <i>Erycibe oligantha</i>

序号 No.	科名 Family	种名 Species
370	旋花科 Convolvulaceae	披针叶小牵牛 <i>Jacquemontia paniculata</i> var. <i>lanceolata</i>
371	玄参科 Scrophulariaceae	曲毛母草 <i>Lindernia cyrtotricha</i>
372	苦苣苔科 Gesneriaceae	扁蒴苣苔 <i>Cathayanthe biflora</i>
373	苦苣苔科 Gesneriaceae	烟叶唇柱苣苔 <i>Chirita heterotricha</i>
374	苦苣苔科 Gesneriaceae	盾叶苣苔 <i>Metapetrocosmea peltata</i>
375	苦苣苔科 Gesneriaceae	毛花马铃苣苔 <i>Oreocharis dasyantha</i>
376	苦苣苔科 Gesneriaceae	锈毛马铃苣苔 <i>Oreocharis dasyantha</i> var. <i>ferruginosa</i>
377	苦苣苔科 Gesneriaceae	黄花马铃苣苔 <i>Oreocharis flavida</i>
378	苦苣苔科 Gesneriaceae	昌江蛛毛苣苔 <i>Paraboea changjiangensis</i>
379	苦苣苔科 Gesneriaceae	海南蛛毛苣苔 <i>Paraboea hainanensis</i>
380	爵床科 Acanthaceae	海南秋英爵床 <i>Cosmianthemum viriduliflorum</i>
381	爵床科 Acanthaceae	糙叶山蓝 <i>Peristrophe strigosa</i>
382	爵床科 Acanthaceae	海南叉柱花 <i>Staurogyne hainanensis</i>
383	爵床科 Acanthaceae	保亭叉柱花 <i>Staurogyne paotingensis</i>
384	爵床科 Acanthaceae	狭叶叉柱花 <i>Staurogyne stenophylla</i>
385	爵床科 Acanthaceae	琼海叉柱花 <i>Staurogyne strigosa</i>
386	马鞭草科 Verbenaceae	平基紫珠 <i>Callicarpa basitruncata</i>
387	马鞭草科 Verbenaceae	红腺紫珠 <i>Callicarpa erythrosticta</i>
388	马鞭草科 Verbenaceae	散花紫珠 <i>Callicarpa kochiana</i> var. <i>laxiflora</i>
389	马鞭草科 Verbenaceae	海南臭黄荆 <i>Premna hainanensis</i>
390	唇形科 Lamiaceae	海南锥花 <i>Gomphostemma hainanense</i>
391	唇形科 Lamiaceae	海南深红鸡脚参 <i>Orthosiphon rubicundus</i> var. <i>hainanensis</i>
392	唇形科 Lamiaceae	海南黄芩 <i>Scutellaria hainanensis</i>
393	唇形科 Lamiaceae	乐东吕宋黄芩 <i>Scutellaria luzonica</i> var. <i>lotungensis</i>
394	唇形科 Lamiaceae	保亭花 <i>Wenchengia alternifolia</i>
395	霉草科 Triuridaceae	尖峰霉草 <i>Sciaphila jianfenglingensis</i>
396	谷精草科 Eriocaulaceae	海口谷精草(新拟) <i>Eriocaulon kaikoense</i>
397	谷精草科 Eriocaulaceae	海南谷精草 <i>Eriocaulon kainantense</i>
398	谷精草科 Eriocaulaceae	小田岛氏谷精草 <i>Eriocaulon odashimai</i>
399	兰花蕉科 Lowiaceae	海南兰花蕉 <i>Orchidantha insularis</i>
400	姜科 Zingiberaceae	草叶山姜 <i>Alpinia coriacea</i>
401	姜科 Zingiberaceae	日比野山姜 <i>Alpinia hibinoi</i>
402	姜科 Zingiberaceae	皱叶山姜 <i>Alpinia rugosa</i>

序号 No.	科名 Family	种名 Species
403	姜科 Zingiberaceae	海南假砂仁 <i>Amomum chinense</i>
404	百合科 Liliaceae	海南万寿竹 <i>Disporum hainanense</i>
405	百合科 Liliaceae	小花肖菝葜 <i>Heterosmilax micrandra</i>
406	天南星科 Araceae	黎婆花 <i>Arisaema hainanense</i>
407	天南星科 Araceae	海南千年健 <i>Homalomena hainanensis</i>
408	天南星科 Araceae	落檐 <i>Schismatoglottis hainanensis</i>
409	薯蓣科 Dioscoreaceae	异块茎薯蓣 <i>Dioscorea cirrhosa</i> var. <i>cylindrica</i>
410	棕榈科 Arecaceae	短叶省藤 <i>Calamus egregius</i>
411	棕榈科 Arecaceae	海南省藤 <i>Calamus hainanensis</i>
412	棕榈科 Arecaceae	裂苞省藤 <i>Calamus multispicatus</i>
413	棕榈科 Arecaceae	单叶省藤 <i>Calamus simplicifolius</i>
414	棕榈科 Arecaceae	多刺鸡藤 <i>Calamus tetradactyloides</i>
415	棕榈科 Arecaceae	琼棕 <i>Chuniophoenix hainanensis</i>
416	棕榈科 Arecaceae	矮琼棕 <i>Chuniophoenix humilis</i>
417	棕榈科 Arecaceae	海南轴榈 <i>Licuala hainanensis</i>
418	兰科 Orchidaceae	多枝拟兰 <i>Apostasia ramifera</i>
419	兰科 Orchidaceae	亨金线兰 <i>Anoectochilus baotingensis</i>
420	兰科 Orchidaceae	南开唇兰 <i>Anoectochilus hainanensis</i>
421	兰科 Orchidaceae	海南石豆兰 <i>Bulbophyllum hainanense</i>
422	兰科 Orchidaceae	乐东石豆兰 <i>Bulbophyllum ledungense</i>
423	兰科 Orchidaceae	五指山石豆兰 <i>Bulbophyllum wuzhishanense</i>
424	兰科 Orchidaceae	集束牛角兰 <i>Ceratostylis hainanensis</i>
425	兰科 Orchidaceae	海南沼兰 <i>Crepidium hainanense</i>
426	兰科 Orchidaceae	琼岛沼兰 <i>Crepidium insulare</i>
427	兰科 Orchidaceae	南石斛 <i>Dendrobium hainanense</i>
428	兰科 Orchidaceae	华石斛 <i>Dendrobium sinense</i>
429	兰科 Orchidaceae	镰叶盆距兰 <i>Gastrochilus acinacifolius</i>
430	兰科 Orchidaceae	海南天麻 <i>Gastrodia longitubularis</i>
431	兰科 Orchidaceae	保亭羊耳蒜 <i>Liparis bautingensis</i>
432	兰科 Orchidaceae	裂唇羊耳蒜 <i>Liparis fissilabris</i>
433	兰科 Orchidaceae	昌江石斛 <i>Oxystophyllum changjiangense</i>
434	兰科 Orchidaceae	海南鹤顶兰 <i>Phaius hainanensis</i>
435	兰科 Orchidaceae	五脊苹兰 <i>Pinalia quinquelamellosa</i>
436	兰科 Orchidaceae	海南大苞兰 <i>Sunipia hainanensis</i>

序号 No.	科名 Family	种名 Species
437	兰科 Orchidaceae	芳香白点兰 <i>Thrixspermum odoratum</i>
438	兰科 Orchidaceae	东方毛鞘兰 <i>Trichotosia dongfangensis</i>
439	兰科 Orchidaceae	海南线柱兰 <i>Zeuxine hainanensis</i>
440	莎草科 Cyperaceae	吊罗山苔草 <i>Carex longipetiolata</i>
441	莎草科 Cyperaceae	扁茎苔草 <i>Carex planiscapa</i>
442	莎草科 Cyperaceae	线茎苔草 <i>Carex tsoi</i>
443	莎草科 Cyperaceae	东方苔草 <i>Carex tungfangensis</i>
444	莎草科 Cyperaceae	海南高秆莎草 <i>Cyperus exaltatus</i> var. <i>hainanensis</i>
445	莎草科 Cyperaceae	海南砖子苗 <i>Cyperus hainanensis</i>
446	莎草科 Cyperaceae	单子砖子苗 <i>Cyperus monospermus</i>
447	莎草科 Cyperaceae	少穗割鸡芒 <i>Hypolytrum paucistrobiliferum</i>
448	莎草科 Cyperaceae	多花剑叶莎 <i>Machaerina myriantha</i>
449	禾本科 Poaceae	射毛悬竹 <i>Ampelocalamus actinotrichus</i>
450	禾本科 Poaceae	孟竹 <i>Bambusa bicatricata</i>
451	禾本科 Poaceae	妈竹 <i>Bambusa boniopsis</i>
452	禾本科 Poaceae	海南水竹 <i>Bambusa brevifloravar.hainanensis</i>
453	禾本科 Poaceae	褐毛青皮竹 <i>Bambusa brunneo-aciculia</i>
454	禾本科 Poaceae	密节竹 <i>Bambusa concava</i>
455	禾本科 Poaceae	吊罗坭竹 <i>Bambusa diaoluoshanensis</i>
456	禾本科 Poaceae	蓬莱竹 <i>Bambusa duriuscula</i>
457	禾本科 Poaceae	山凤凰竹 <i>Bambusa excurrente</i>
458	禾本科 Poaceae	光鞘石竹 <i>Bambusa glabrovagina</i>
459	禾本科 Poaceae	藤单竹 <i>Bambusa hainanensis</i>
460	禾本科 Poaceae	马岭竹 <i>Bambusa malingensis</i>
461	禾本科 Poaceae	黄竹仔 <i>Bambusa mutabilis</i>
462	禾本科 Poaceae	石竹仔 <i>Bambusa piscaporum</i>
463	禾本科 Poaceae	海南斑竹 <i>Bambusa striatomaculata</i>
464	禾本科 Poaceae	响子竹 <i>Bonia levigata</i>
465	禾本科 Poaceae	无耳藤竹 <i>Dinochloa orenuda</i>
466	禾本科 Poaceae	毛藤竹 <i>Dinochloa puberula</i>
467	禾本科 Poaceae	藤竹 <i>Dinochloa utilis</i>
468	禾本科 Poaceae	海南箭竹 <i>Fargesia hainanensis</i>
469	禾本科 Poaceae	长药甲竹 <i>Lingnania longianthera</i>
470	禾本科 Poaceae	细柄少穗竹 <i>Oligostachyum gracilipes</i>

序号 No.	科名 Family	种名 Species
471	禾本科 Poaceae	林仔竹 <i>Oligostachyum nuspiculum</i>
472	禾本科 Poaceae	毛稈少穗竹 <i>Oligostachyum scopulum</i>
473	禾本科 Poaceae	海南赤竹 <i>Sasa hainanensis</i>
474	禾本科 Poaceae	吊罗山思劳竹 <i>Schizostachyum diaoluoshanense</i>
475	禾本科 Poaceae	山竹仔 <i>Semiarundinaria shapoensis</i>
476	禾本科 Poaceae	高画眉草 <i>Eragrostis alta</i>
477	禾本科 Poaceae	海南画眉草 <i>Eragrostis hainanensis</i>
478	禾本科 Poaceae	红脉画眉草 <i>Eragrostis rufinerva</i>
479	禾本科 Poaceae	小花金茅 <i>Eulalia micranthera</i>
480	禾本科 Poaceae	黄穗茅 <i>Imperata flavida</i>
481	禾本科 Poaceae	二芒金发草 <i>Pogonatherum biaristatum</i>
482	禾本科 Poaceae	短毛单序草 <i>Polytrias indica var. nana</i>
483	禾本科 Poaceae	刺毛头黍 <i>Setiacis diffusa</i>

附录3 海南外来逸生及归化植物

Appendix 3 Naturalized and invasive plant species in Hainan Island

序号 No.	科名 Family	种名 Species	逸生种 Feral species	归化种 Naturalized species	入侵种 Invasive species
1	睡莲科 Nymphaeaceae	莲 <i>Nelumbo nucifera</i>	是		
2	罂粟科 Papaveraceae	罂粟 <i>Argemone mexicana</i>	是		
3	山柑科 Capparaceae	印度白花菜 <i>Cleome burmannii</i>		是	
4	山柑科 Capparaceae	皱子白花菜 <i>Cleome rutidosperma</i>		是	
5	景天科 Crassulaceae	落地生根 <i>Bryophyllum pinnatum</i>	是		
6	马齿苋科 Portulacaceae	大花马齿苋(太阳花) <i>Portulaca grandiflora</i>	是		
7	马齿苋科 Portulacaceae	土人參 <i>Talinum paniculatum</i>	是		
8	蓼科 Polygonaceae	荞麦 <i>Fagopyrum esculentum</i>	是		
9	商陆科 Phytolaccaceae	数珠珊瑚 <i>Rivina humilis</i>	是		
10	藜科 Chenopodiaceae	土荆芥 <i>Chenopodium ambrosioides</i>		是	是
11	苋科 Amaranthaceae	星星虾钳菜 <i>Alternanthera paronychioides</i>		是	是
12	苋科 Amaranthaceae	空心莲子草(喜焊莲子草) <i>Alternanthera philoxeroides</i>		是	是
13	苋科 Amaranthaceae	刺花莲子草(黄虾钳菜) <i>Alternanthera pungens</i>		是	是
14	苋科 Amaranthaceae	老枪谷(尾穗苋) <i>Amaranthus caudatus</i>	是		是
15	苋科 Amaranthaceae	反枝苋 <i>Amaranthus retroflexus</i>		是	是
16	苋科 Amaranthaceae	刺苋 <i>Amaranthus spinosus</i>		是	是
17	苋科 Amaranthaceae	苋 <i>Amaranthus tricolor</i>	是		是
18	苋科 Amaranthaceae	皱果苋(野苋) <i>Amaranthus viridis</i>		是	是
19	苋科 Amaranthaceae	青葙 <i>Celosia argentea</i>		是	
20	苋科 Amaranthaceae	银花苋 <i>Gomphrena celosioides</i>		是	是
21	苋科 Amaranthaceae	千日红 <i>Gomphrena globosa</i>	是		
22	落葵科 Basellaceae	落葵薯 <i>Anredera cordifolia</i>	是		
23	千屈菜科 Lythraceae	香膏菜 <i>Cuphea balsamona</i>	是		
24	千屈菜科 Lythraceae	千屈菜 <i>Lythrum salicaria</i>	是		
25	海桑科 Sonneratiaceae	无瓣海桑 <i>Sonneratia apetala</i>	是		
26	紫茉莉科 Nyctaginaceae	紫茉莉 <i>Mirabilis jalapa</i>	是		
27	西番莲科 Passifloraceae	龙珠果 <i>Passiflora foetida</i>		是	是
28	西番莲科 Passifloraceae	日本瓜 <i>Passiflora quadrangularis</i>	是		

序号 No.	科名 Family	种名 Species	逸生种 Feral species	归化种 Naturalized species	入侵种 Invasive species
29	仙人掌科 Cactaceae	量天尺 <i>Hylocereus undatus</i>	是		
30	仙人掌科 Cactaceae	仙人掌 <i>Opuntia dillenii</i>	是		是
31	桃金娘科 Myrtaceae	番石榴 <i>Psidium guajava</i>	是		
32	野牡丹科 Melastomataceae	野牡丹 (多花野牡丹) <i>Melastoma malabathricum</i>		是	是
33	椴树科 Tiliaceae	黄麻 <i>Corchorus capsularis</i>	是		
34	椴树科 Tiliaceae	长蒴黄麻 <i>Corchorus olitorius</i>	是		
35	梧桐科 Sterculiaceae	蛇婆子 <i>Waltheria indica</i>		是	是
36	锦葵科 Malvaceae	泡果苘 <i>Herissantia crispa</i>		是	是
37	锦葵科 Malvaceae	赛葵 <i>Malvastrum coromandelianum</i>		是	是
38	大戟科 Euphorbiaceae	硬毛巴豆 <i>Croton hirtus</i>		是	
39	大戟科 Euphorbiaceae	猩猩草 <i>Euphorbia cyathophora</i>	是		是
40	大戟科 Euphorbiaceae	白苞猩猩草 <i>Euphorbia heterophylla</i>		是	
41	大戟科 Euphorbiaceae	飞扬草 <i>Euphorbia hirta</i>		是	
42	大戟科 Euphorbiaceae	金刚纂(火殃箭) <i>Euphorbia nerifolia</i>	是		
43	大戟科 Euphorbiaceae	匍匐大戟(铺地草) <i>Euphorbia prostrata</i>		是	
44	大戟科 Euphorbiaceae	绿玉树 <i>Euphorbia tirucalli</i>	是		
45	大戟科 Euphorbiaceae	麻疯树 <i>Jatropha curcas</i>	是		
46	大戟科 Euphorbiaceae	苦味叶下珠 <i>Phyllanthus amarus</i>		是	
47	大戟科 Euphorbiaceae	珠子草 <i>Phyllanthus niruri</i>		是	
48	大戟科 Euphorbiaceae	蓖麻 <i>Ricinus communis</i>	是		是
49	大戟科 Euphorbiaceae	木油桐 <i>Vernicia montana</i>	是		
50	豆科 Fabaceae	金合欢 <i>Acacia farnesiana</i>	是		
51	豆科 Fabaceae	银合欢 <i>Leucaena leucocephala</i>	是		
52	豆科 Fabaceae	光荚含羞草 <i>Mimosa bimucronata</i>		是	是
53	豆科 Fabaceae	巴西含羞草 <i>Mimosa diplotricha</i>	是		
54	豆科 Fabaceae	无刺含羞草 <i>Mimosa diplotricha var.inermis</i>		是	是
55	豆科 Fabaceae	含羞草 <i>Mimosa pudica</i>		是	是
56	豆科 Fabaceae	金凤花(洋金凤) <i>Caesalpinia pulcherrima</i>	是		
57	豆科 Fabaceae	山扁豆(含羞草决明) <i>Chamaecrista mimosoides</i>		是	是
58	豆科 Fabaceae	翅荚决明 <i>Senna alata</i>	是		
59	豆科 Fabaceae	望江南(野扁豆) <i>Senna occidentalis</i>		是	

序号 No.	科名 Family	种名 Species	逸生种 Feral species	归化种 Naturalized species	入侵种 Invasive species
60	豆科 Fabaceae	决明 <i>Senna tora</i>		是	是
61	豆科 Fabaceae	敏感合萌(美洲决明) <i>Aeschynomene Americana</i>		是	
62	豆科 Fabaceae	卵叶链荚豆(圆叶链荚豆) <i>Alysicarpus ovalifolius</i>		是	
63	豆科 Fabaceae	木豆 <i>Cajanus cajan</i>	是		
64	豆科 Fabaceae	距瓣豆 <i>Centrosema pubescens</i>	是		
65	豆科 Fabaceae	南美山蚂蝗 <i>Desmodium tortuosum</i>	是		是
66	豆科 Fabaceae	穗序木蓝 <i>Indigofera hendecaphylla</i>		是	
67	豆科 Fabaceae	假蓝靛 <i>Indigofera suffruticosa</i>		是	
68	豆科 Fabaceae	木蓝 <i>Indigofera tinctoria</i>		是	
69	豆科 Fabaceae	紫花大翼豆 <i>Macroptilium atropurpureum</i>		是	
70	豆科 Fabaceae	大翼豆 <i>Macroptilium lathyroides</i>		是	
71	豆科 Fabaceae	硬皮豆 <i>Macrotyloma uniflorum</i>		是	
72	豆科 Fabaceae	田菁 <i>Sesbania cannabina</i>	是		
73	豆科 Fabaceae	大花田菁 <i>Sesbania grandiflora</i>	是		
74	豆科 Fabaceae	圭亚那笔花豆(柱花草) <i>Stylosanthes guianensis</i>		是	
75	豆科 Fabaceae	白灰毛豆(白花灰叶豆) <i>Tephrosia candida</i>	是		
76	桑科 Moraceae	桑 <i>Morus alba</i>	是		
77	荨麻科 Urticaceae	苎麻 <i>Boehmeria nivea</i>	是		
78	荨麻科 Urticaceae	小叶冷水花 <i>Pilea microphylla</i>		是	
79	无患子科 Sapindaceae	龙眼 <i>Dimocarpus longan</i>	是		
80	无患子科 Sapindaceae	荔枝(野荔枝) <i>Litchi chinensis</i>	是		
81	漆树科 Anacardiaceae	芒果 <i>Mangifera indica</i>	是		
82	伞形科 Apiaceae	细叶旱芹 <i>Apium leptophyllum</i>		是	是
83	伞形科 Apiaceae	芫荽 <i>Coriandrum sativum</i>	是		
84	伞形科 Apiaceae	刺芹(刺芫荽) <i>Eryngium foetidum</i>		是	
85	伞形科 Apiaceae	茴香 <i>Foeniculum vulgare</i>	是		
86	夹竹桃科 Apocynaceae	长春花 <i>Catharanthus roseus</i>	是		
87	茜草科 Rubiaceae	墨苜蓿(美洲茜草) <i>Richardia scabra</i>		是	是
88	茜草科 Rubiaceae	阔叶丰花草 <i>Spermacoce alata</i>		是	是
89	菊科 Asteraceae	刺苞果 <i>Acanthospermum australe</i>		是	

序号 No.	科名 Family	种名 Species	逸生种 Feral species	归化种 Naturalized species	入侵种 Invasive species
90	菊科 Asteraceae	藿香蓟(胜红蓟) <i>Ageratum conyzoides</i>		是	是
91	菊科 Asteraceae	熊耳草 <i>Ageratum houstonianum</i>	是		是
92	菊科 Asteraceae	鬼针草 <i>Bidens pilosa</i>		是	是
93	菊科 Asteraceae	飞机草 <i>Chromolaena odorata</i>		是	是
94	菊科 Asteraceae	地胆草 <i>Elephantopus scaber</i>		是	
95	菊科 Asteraceae	败酱叶菊芹 (菊芹) <i>Erechtites valerianifolius</i>		是	是
96	菊科 Asteraceae	香丝草 <i>Erigeron bonariensis</i>		是	
97	菊科 Asteraceae	小蓬草(加拿大蓬) <i>Erigeron canadensis</i>		是	是
98	菊科 Asteraceae	苏门白酒草 <i>Erigeron sumatrensis</i>		是	是
99	菊科 Asteraceae	牛膝菊 <i>Galinsoga parviflora</i>		是	是
100	菊科 Asteraceae	茼蒿(艾菜) <i>Glebionis coronaria</i>	是		
101	菊科 Asteraceae	菊芋 <i>Helianthus tuberosus</i>	是		
102	菊科 Asteraceae	微甘菊 <i>Mikania micrantha</i>		是	是
103	菊科 Asteraceae	银胶菊 <i>Parthenium hysterophorus</i>		是	是
104	菊科 Asteraceae	翼茎阔苞菊 <i>Pluchea sagittalis</i>		是	
105	菊科 Asteraceae	假臭草 <i>Praxelis clematidea</i>		是	是
106	菊科 Asteraceae	假地胆草 <i>Pseudelephantopus spicatus</i>	是		
107	菊科 Asteraceae	裸柱菊 <i>Soliva anthemifolia</i>		是	
108	菊科 Asteraceae	花叶滇苦(续断菊) <i>Sonchus asper</i>		是	是
109	菊科 Asteraceae	苦苣菜 <i>Sonchus oleraceus</i>	是		是
110	菊科 Asteraceae	南美蟛蜞菊 <i>Sphagneticola trilobata</i>		是	是
111	菊科 Asteraceae	金腰箭 <i>Synedrella nodiflora</i>		是	是
112	菊科 Asteraceae	肿柄菊 <i>Tithonia diversifolia</i>	是		
113	菊科 Asteraceae	羽芒菊 <i>Tridax procumbens</i>		是	是
114	茄科 Solanaceae	辣椒 <i>Capsicum annum</i>	是		
115	茄科 Solanaceae	洋金花(白花曼陀罗) <i>Datura metel</i>		是	
116	茄科 Solanaceae	假酸浆 <i>Nicandra physalodes</i>		是	
117	茄科 Solanaceae	苦蕒 <i>Physalis angulata</i>		是	是
118	茄科 Solanaceae	假烟叶树 <i>Solanum erianthum</i>		是	
119	茄科 Solanaceae	水茄 <i>Solanum torvum</i>		是	
120	茄科 Solanaceae	毛果茄(牛茄子, 癞茄) <i>Solanum virginianum</i>		是	

序号 No.	科名 Family	种名 Species	逸生种 Feral species	归化种 Naturalized species	入侵种 Invasive species
121	旋花科 Convolvulaceae	五爪金龙 <i>Ipomoea cairica</i>	是		
122	旋花科 Convolvulaceae	圆叶牵牛(紫花牵牛) <i>Ipomoea purpurea</i>	是		
123	旋花科 Convolvulaceae	牵牛 <i>Pharbitis nil</i>	是		是
124	玄参科 Scrophulariaceae	野甘草 <i>Scoparia dulcis</i>		是	是
125	爵床科 Acanthaceae	穿心莲 <i>Andrographis paniculata</i>	是		
126	爵床科 Acanthaceae	小花十万错 <i>Asystasia gangetica subsp. Micrantha</i>		是	
127	爵床科 Acanthaceae	鸭嘴花 <i>Justicia adhatoda</i>	是		
128	爵床科 Acanthaceae	黄脉爵床 <i>Sanchezia nobilis</i>	是		
129	马鞭草科 Verbenaceae	马缨丹 <i>Lantana camara</i>		是	是
130	马鞭草科 Verbenaceae	蔓马缨丹 <i>Lantana montevidensis</i>		是	是
131	马鞭草科 Verbenaceae	白花假马鞭 <i>Stachytarpheta dichotoma</i>	是		
132	马鞭草科 Verbenaceae	假败酱 <i>Stachytarpheta jamaicensis</i>		是	是
133	马鞭草科 Verbenaceae	麻叶假马鞭 <i>Stachytarpheta urticaefolia</i>		是	
134	唇形科 Lamiaceae	短柄吊球草 <i>Hyptis brevipes</i>		是	
135	唇形科 Lamiaceae	吊球草 <i>Hyptis rhomboidea</i>		是	
136	唇形科 Lamiaceae	山香 <i>Hyptis suaveolens</i>		是	是
137	唇形科 Lamiaceae	薄荷 <i>Mentha canadensis</i>	是		
138	唇形科 Lamiaceae	罗勒 <i>Ocimum basilicum</i>	是		
139	唇形科 Lamiaceae	疏毛罗勒 <i>Ocimum basilicum var. pilosum</i>	是		
140	唇形科 Lamiaceae	毛叶丁香罗勒 <i>Ocimum gratissimum var. suave</i>	是		
141	Alismataceae	黄花蔺 <i>Limnocharis flava</i>		是	
142	Pontederiaceae	凤眼蓝(水葫芦) <i>Eichhornia crassipes</i>		是	是
143	天南星科 Araceae	大漂(水浮莲) <i>Pistia stratiotes</i>	是		
144	莎草科 Cyperaceae	风车草 <i>Cyperus flabelliformis</i>	是		
145	莎草科 Cyperaceae	断节莎 <i>Cyperus odoratus</i>		是	
146	莎草科 Cyperaceae	香附子 <i>Cyperus rotundus</i>		是	
147	莎草科 Cyperaceae	类缘刺子莞 <i>Rhynchospora submarginata</i>		是	
148	禾本科 Poaceae	地毯草 <i>Axonopus compressus</i>		是	是
149	禾本科 Poaceae	珊状臂形草 <i>Brachiaria brizantha</i>	是		
150	禾本科 Poaceae	巴拉草 <i>Brachiaria mutica</i>	是		
151	禾本科 Poaceae	蒺藜草 <i>Cenchrus echinatus</i>		是	

序号 No.	科名 Family	种名 Species	逸生种 Feral species	归化种 Naturalized species	入侵种 Invasive species
152	禾本科 Poaceae	非洲虎尾草 <i>Chloris gayana</i>	是		
153	禾本科 Poaceae	香根草 <i>Chrysopogon zizanioides</i>	是		
154	禾本科 Poaceae	弓果黍 <i>Cyrtococcum patens</i>		是	是
155	禾本科 Poaceae	牛筋草 <i>Eleusine indica</i>		是	
156	禾本科 Poaceae	红毛草 <i>Melinis repens</i>		是	
157	禾本科 Poaceae	大黍 <i>Panicum maximum</i>	是		
158	禾本科 Poaceae	铺地黍 <i>Panicum repens</i>		是	是
159	禾本科 Poaceae	两耳草 <i>Paspalum conjugatum</i>		是	
160	禾本科 Poaceae	牧地狼尾草 <i>Pennisetum polystachion</i>		是	是
161	禾本科 Poaceae	王草(象草) <i>Pennisetum purpureum</i>	是		
162	禾本科 Poaceae	棕叶狗尾草 <i>Setaria palmaefolia</i>		是	是
163	禾本科 Poaceae	石茅(假高粱) <i>Sorghum halepense</i>		是	是

• 生物编目 •

贵州省翼手类名录修订

杨天友*

(铜仁学院农林工程与规划学院, 贵州铜仁 554300)

摘要: 参考翼手目动物分类学和分子系统学的最新研究成果, 在《贵州兽类志》的基础上, 结合近年来有关翼手类研究的资料, 对贵州省翼手类名录进行整理, 并列出了贵州省翼手类的分布地点。截止到2015年10月31日, 贵州省共有蝙蝠7科17属51种, 占中国现有蝙蝠种类(134种)的38.1%。其中, 我国特有种8种(贵州特有种2种)。与《贵州兽类志》中记载的翼手类相比, 增加了14种, 3个物种未被列入, 更改了10个物种的名称。按照中国动物地理区划, 贵州省蝙蝠以东洋界种类占绝对优势, 共有42种, 古北界种类仅2种, 广布种7种。列入IUCN红色名录各濒危等级的有44种, 列入《中国脊椎动物红色名录》的有48种。

关键词: 贵州; 蝙蝠; 编目; 生物多样性

A revised bat (Mammalia: Chiroptera) checklist for Guizhou, China

Tianyou Yang*

School of Agriculture and Forestry Engineering and Planning, Tongren University, Tongren, Guizhou 554300

Abstract: Based on *The Mammalian Fauna of Guizhou*, historical literature, and the latest research on taxonomy and phylogeny of bats, we provide an updated checklist on the diversity and distribution of bat species in Guizhou Province, China. A total of 51 bat species belonging to 7 families and 17 genera have been recorded in Guizhou as of 2015, which represents 38.1% of bat species (51 of 134 species) in China. Among these, 8 species are endemic to China, and 2 species only occur in Guizhou. When compared to bat species records in *The Mammalian Fauna of Guizhou*, we added 14 species, excluded 3 species, and renamed 10 species in this revised checklist. According to the animal geographical regions of China, 42 species belong to the Oriental Realm, 2 species are classified in the Palaearctic Realm, and the rest of species are considered widespread. Forty-four recorded species are listed in the endangered categories of the IUCN Red List, whereas 48 species are ranked in the Red List of China's Vertebrates.

Key words: Guizhou; bat; inventory; biodiversity

翼手目(Chiroptera)是哺乳动物中仅次于啮齿目的第二大类群, 是唯一真正会飞行的哺乳类。根据Reeder等(2007)统计, 世界上现存翼手类1,133种, 其中我国分布有7科33属134种(蒋志刚等, 2015a, b)。翼手类主要栖居于岩洞、隧道、矿井、树洞、竹筒及房屋的缝隙间, 绝大多数以昆虫和其他小型节肢动物为食, 亦有食果类、食蜜类、吸血类以及捕食其他小型脊椎动物的种类, 对维持自然生态系统的平衡起着至关重要的作用(罗峰等, 2005; 吴毅

等, 2006; 刘志霄等, 2013)。

贵州省位于中国西南部, 喀斯特地貌占全省土地总面积的70%以上, 是世界上岩溶地貌发育最典型的地区之一, 形成了贵州独特的喀斯特地貌和洞穴系统(胡志刚, 1998), 可以为洞穴型蝙蝠提供众多的栖息洞穴; 而传统的木质、瓦片房以及建国后修建的砖瓦结构的房屋通常有很多缝隙, 为房屋型蝙蝠提供了良好栖息环境。罗蓉(1993)在《贵州兽类志》中首次记录了贵州省7科18属40种翼手类的分

收稿日期: 2015-12-18; 接受日期: 2016-07-19

基金项目: 贵州省科技厅联合基金项目(黔科合 LH 字[2014]7473)、贵州省教育厅创新人才团队项目(黔教合人才团队字[2012]08 号)和贵州省教育厅省级重点学科项目(黔学位合字 ZDXK[2013]09 号)

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: yangtianyou2006@126.com

布情况。之后,国内的学者虽在此基础上对贵州省的翼手类也进行了多次总结,但物种数量各有不同,如:张荣祖(1997)记录了贵州省翼手类有7科34种;王应祥(2003)记录了7科37种;潘清华等(2007)记录了7科40种;盛和林(2005)记录了7科35种;Smith和解焱(2009)记录了7科39种;张劲硕(2010)记录了6科47种;蒋志刚等(2015a)记录了7科41种,并且均未给出各物种在贵州省的详细分布情况。

《贵州兽类志》出版至今的20多年间,随着国内外学者对贵州省翼手目动物的深入调查,以及分子系统学研究方法的广泛使用,一些物种的分类地位发生了变化,而新种、新记录种也不断在贵州被发现,且各物种在贵州省的分布地点也在增加。本文结合近年来国内外关于蝙蝠分类系统的发展,在修订《贵州兽类志》关于翼手类部分的基础上,收集了最近20几年所有关于贵州省翼手类的研究资料,整理成贵州省翼手类物种与分布名录。

1 研究方法

收集截止到2015年10月31日发表的所有关于贵州省翼手类分类研究的文章,在《贵州兽类志》(罗蓉,1993)记录的翼手类物种分类地位基础上进行修订,增补在贵州发现的新种和新记录种;同时参考《中国哺乳动物种与亚种分类名录与分布大全》(王应祥,2003)、《中国哺乳动物彩色图鉴》(潘清华等,2007)以及《中国哺乳动物多样性及地理分布》(蒋志刚等,2015a),形成贵州省翼手目动物初步编目。并查阅有关贵州省涉及翼手类生物多样性的调查报告、贵州省各自然保护区的科学考察集等资料,整理出物种分布名录。物种地理分布型主要参考《中国动物地理》(张荣祖,2011)进行分析。根据蒋志刚等(2016)和IUCN(2015)统计各物种濒危等级。

2 研究结果

2.1 贵州省翼手类物种多样性

至2015年10月,贵州省翼手类有7科51种(附录1),占中国现有蝙蝠种类(134种,蒋志刚等,2015a)的38.1%,物种数量与广东、广西并列全国第二(表1)。其中贵州菊头蝠(*Rhinolophus rex*)、单角菊头蝠(*R. monoceros*)、楔鞍菊头蝠(*R. xinanzhongguoensis*)、大卫鼠耳蝠(*Myotis davidii*)、毛腿鼠耳蝠(*M. fimbriatus*)、中华山蝠(*Nyctalus plancyi*)、水甫管鼻蝠

表1 中国蝙蝠物种数排名前10位的省份

Table 1 The top 10 provinces with most bat species in China

序号 Code	省份 Province	物种数 No. of species	资料来源 Data sources
1	云南 Yunnan	75	蒋志刚等, 2015a
2	广东 Guangdong	51	蒋志刚等, 2015a
2	广西 Guangxi	51	蒋志刚等, 2015a
2	贵州 Guizhou	51	本次研究 This study
3	四川 Sichuan	43	蒋志刚等, 2015a
4	福建 Fujian	42	蒋志刚等, 2015a
5	海南 Hainan	36	蒋志刚等, 2015a
6	重庆 Chongqing	29	蒋志刚等, 2015a
7	台湾 Taiwan	28	蒋志刚等, 2015a
8	江西 Jiangxi	27	蒋志刚等, 2015a

(*Murina shuipuensis*)、梵净山管鼻蝠(*M. fanjing-shanensis*)为中国特有种,且水甫管鼻蝠和梵净山管鼻蝠目前仅知分布于贵州(附录2)。

2.2 物种分类地位修订

《贵州兽类志》中有记录,但本文未收录的有3种。即印度小伏翼(*Pipistrellus mimus*)、角菊头蝠(*Rhinolophus cornutus*)和大耳黄蝠(*Nycticeius emarginatus*)。印度小伏翼标本仅1号,且头骨破碎,其前臂长仅26 mm(罗蓉,1993),远小于国外的印度小伏翼标本前臂长(40–43.6 mm)(Isaac et al, 1994),由于不能准确鉴定到种(周江等,2011),最新的《中国哺乳动物名录》中也未列入(蒋志刚等,2015b),因此本文亦未将其列入贵州省翼手类名录中。据Li等(2006)研究,被鉴定为角菊头蝠的标本应该是小菊头蝠(*R. pusillus*)的地理亚种且中国无角菊头蝠分布(蒋志刚等,2015a, b)。而大耳黄蝠被认为是斑蝠(*Scotomanes ornatus*)的同物异名(潘清华等,2007;张劲硕,2010)。

本文更正了2个鉴定有误的物种名,即将采集自金沙县鉴定为三叶菊头蝠(*Rhinolophus trifoliatus*)的3号菊头蝠标本更名为新种楔鞍菊头蝠(Zhou et al, 2009),原描述为双色蹄蝠(*Hipposideros bicolor*)的标本应为小蹄蝠(*H. pomona*)(杨天友等,2012)。

据前人研究结果,本文将3个亚种提升为种,并修订了5个物种的中文名。将鲁氏菊头蝠中华亚种(*Rhinolophus rouxi sinicus*)提升为中华菊头蝠(*R. sinicus*)(王应祥,2003;Wu et al, 2004;潘清华等,2007);将水鼠耳蝠华南亚种(*Myotis daubentonii laniger*)提升为华南水鼠耳蝠(*M. laniger*)(Wilson & Reeder, 2005;潘清华等,2007;蒋志刚等,2015a,

b)。将褐山蝠亚种(*Nyctalus noctula velutinus*)提升为中华山蝠(Wilson & Reeder, 2005; 张劲硕, 2010; 蒋志刚等, 2015a, b)。将绒毛菊头蝠(*R. pearsonii*)中文名更改为皮氏菊头蝠(*R. pearsonii*)(潘清华等, 2007; 蒋志刚等, 2015b); 将黄大蹄蝠(*Hipposideros pratti*)中文名更改为普氏蹄蝠(*H. pratti*)(潘清华等, 2007); 将普通伏翼(*Pipistrellus abramus*)中文名更改为东亚伏翼(*P. abramus*)(潘清华等, 2007); 将小鼠耳蝠(*Myotis davidii*)中文名更改为大卫鼠耳蝠(蒋志刚等, 2015b); 将普通长翼蝠(*Miniopterus fuliginosus*)中文名更改为亚洲长翼蝠(*M. fuliginosus*)(潘清华等, 2007)。

2.3 物种名录增补

据《中国哺乳动物种与亚种分类名录与分布大全》(王应祥, 2003)、《中国哺乳动物彩色图鉴》(潘清华等, 2007)以及《中国哺乳动物多样性及地理分布》(蒋志刚等, 2015a)等专著, 增补贵州翼手类8种。短翼菊头蝠(*Rhinolophus lepidus*)在上述文献中虽未列出在贵州的具体分布地点, 但本文也暂且认为短翼菊头蝠在贵州省的分布是有效记录。潘清华等(2007)列出云南菊头蝠(*Rhinolophus yunnanensis*)在赤水有分布记录, 但在蒋志刚等(2015a)的省级分布未列有贵州, 然而在安龙(Song et al, 2009)和荔波(杨天友等, 2014)曾经采集到过云南菊头蝠的标本, 因此本文收录了云南菊头蝠。同时, 基于蒋志刚等(2015a)增补的其余6种是近年来在贵州发现的新种和新记录种, 分别是Eger和Lim (2011)发现于荔波的新种水甬管鼻蝠, He等(2015)在梵净山自然保护区发现的新种梵净山管鼻蝠, 张礼标等(2008)在罗甸发现的褐扁颅蝠(*Tylonycteris robustula*), 江廷磊等(2008)在安龙发现的大足鼠耳蝠(*Myotis pilosus*), 周江等(2011)在三都发现的小伏翼(*Pipistrellus tenuis*), Eger和Lim (2011)在荔波县发现的艾氏管鼻蝠(*Murina eleryi*)等中国新记录种。

此外, 还增补了6个贵州新记录种, 分别是爪哇伏翼(*Pipistrellus javanicus*) (周江和杨天友, 2009)、棒茎伏翼(*P. paterculus*) (周江和杨天友, 2009)、单角菊头蝠(周江和杨天友, 2010a)、大山蝠(*Nyctalus aviator*) (周江和杨天友, 2012a)、尖耳鼠耳蝠(*Myotis blythii*) (周江和杨天友, 2012b)和高鞍菊头蝠(*Rhinolophus paradoxolophus*)(宋先华等, 2014)。

2.4 贵州翼手类物种濒危等级

根据IUCN红色名录(IUCN, 2015), 贵州翼手类中仅有1种(大山蝠)被评估为近危(NT), 其余43种为无危(LC), 或数据缺乏(DD)(2种), 或未被评估(5种)。但是在《中国脊椎动物红色名录》(蒋志刚等, 2016)中, 贵州翼手类有4种被评估为易危(VU), 20种为近危(NT), 其余23种为无危(LC), 或数据缺乏(DD)(3种), 或未被评估(1种)(附录1)。

2.5 贵州翼手类物种地理分布型

对51种翼手类进行地理分布型分析, 东洋界种类有42种, 包括5个分布型, 其中东洋型22种(热带-南亚热带分布5种; 热带-中亚热带分布8种, 热带-北亚热带分布8种, 热带分布1种); 南中国型13种(热带-中亚热带分布7种, 中亚热带分布4种, 热带-中温带分布1种; 热带-北亚热带分布1种); 云贵高原及附近山地分布5种; 喜马拉雅-横断山区分布1种; 岛屿型1种。古北界种类有2种, 包括1个分布型: 古北型(温带分布) 2种。其余7种为广布型, 其中东亚古北与东洋区共有种4种, 即大卫鼠耳蝠、东亚伏翼、白腹管鼻蝠(*Murina leucogaster*)、大山蝠; 旧大陆热带-亚热带分布种3种, 即马铁菊头蝠(*Rhinolophus ferrumequinum*)、尖耳鼠耳蝠、亚洲长翼蝠(附录1)。

3 讨论

蝙蝠区系分类、分布及生存现状的调查与研究是一项基础性工作, 有利于对蝙蝠多样性的认识和保护计划的制订, 也是深入研究其生理生化特征、生态习性与行为模式、遗传分化历史, 以及人类疫病防控的理论依据与实践基础(刘志霄等, 2013)。新世纪以来, 我国蝙蝠研究队伍逐渐壮大, 取得了一定的成绩, 缩小了中国蝙蝠研究与世界的差距(蒋志刚等, 2015b)。但是从全国范围看, 仍然有很多地区没有进行过蝙蝠区系调查, 对许多物种的分布现状更是知之甚少。

贵州省关于翼手类的研究, 解放前仅有部分外国学者(Sanbrom, 1933; Stager, 1949)在贵州开展过少量的调查研究工作。新中国成立后, 为了编写《贵州动物志》, 由贵州省科技委员会组织有关专业人员, 于1974年开始对贵州省的兽类资源进行了全面调查, 翼手类也在其中, 历时十余年, 其成果后来被编入了《贵州兽类志》(罗蓉, 1993)一书中。但遗

憾的是《贵州兽类志》中所描述的标本,除了中国科学院昆明动物研究所少量保存外,其余大多数标本已经不知去向,从而导致国内很多哺乳动物分类著作中关于贵州省翼手类的研究结果,并非通过查对标本得来,而更多的是通过引用文献描述(或咨询当初的调查人员)来进行修订的,加之国内外学者对中国蝙蝠分类意见的不统一,因此,各著作中对一些物种记录的有效性存在争议,从而导致贵州省翼手类的物种数量存在较大的差异。

本文在《贵州兽类志》(罗蓉, 1993)的基础上,参考蝙蝠最新的分类学和分子系统学研究结果,通过收集贵州省近20年来的蝙蝠研究资料,结合近年在贵州省开展的野外调查成果对贵州省翼手类名录进行汇总和整理,形成了贵州省翼手类名录。本名录与《贵州兽类志》、《中国哺乳动物多样性及地理分布》等文献相比,除修订了一些物种的分类地位和物种名称外,主要是增补一些近年来在贵州省发现的新种和新记录种,并系统地统计得出贵州省有记录的翼手目动物种类达7科17属51种,同时还完善了各物种在贵州省的分布情况。

近年来关于贵州省翼手目动物的新种和新记录种的不断报道,一方面说明了贵州省翼手类资源非常丰富,另一方面也意味着贵州省翼手目动物的物种多样性仍然存在被低估的可能。截至目前,除松桃县(周江和杨天友, 2010b)和荔波县(杨天友等, 2014)的部分地区进行过翼手类的专项调查外,贵州省绝大部分区域都没有开展过翼手目动物的专项调查;在贵州省88个县级行政单位中有27个没有翼手目动物的分布记录,并且很多区县仅有一两种蝙蝠的分布记录,还都是20多年前的调查成果。一些在贵州有分布记录的蝙蝠,近几十年在野外都没有再次被发现,很多物种在贵州的分布地点也是知之甚少。此外,由于全球气候变暖,以及贵州省生态环境的改变,贵州省临近省份分布的蝙蝠(如云南省分布有75种蝙蝠)也有可能迁移到贵州省内栖息。因此,贵州省翼手目动物的分类工作还需要继续扩大和深入,进一步明确其生物多样性的现状,以便于评估贵州省翼手类物种的濒危等级,为贵州省翼手类的保护提出科学的保护建议。

致谢: 感谢美国圣地亚哥动物园保护研究中心Chia L. Tan博士、铜仁学院米小其博士、意大利都灵大

学牛克锋先生对本文英文部分的修改。

参考文献

- Eger JL, Lim BK (2011) Three new species of *Murina* from Southern China. *Acta Chiropterologica*, 13, 227–243.
- He F, Xiao N, Zhou J (2015) A new species of *Murina* from China (Chiroptera: Vespertilionidae). *Cave Research*, 2(2), 1–5.
- Hu ZG (1998) Karst landform and caves: potential and unique natural resources of Guizhou. *Journal of Guizhou Normal University (Natural Science)*, 16(2), 37–39. (in Chinese with English abstract) [胡志刚 (1998) 贵州省独特的喀斯特地貌和洞穴. 贵州师范大学学报(自然科学版), 16(2), 37–39.]
- International Union for Conservation of Nature (IUCN) (2015) IUCN Red List of Threatened Species. <http://www.iucn-redlist.org/>. (accessed on 2015-10-01)
- Isaac SS, Marimuthu G, Chandrasekaran MK (1994) Fecundity in the Indian pygmy bat (*Pipistrellus mimus*). *Journal of Zoology*, 234, 665–668.
- Jiang ZG, Ma Y, Wu Y, Wang YX, Zhou KY, Liu SY, Feng ZJ (2015a) China's Mammal Diversity and Geographic Distribution. Science Press, Beijing. (in Chinese) [蒋志刚, 马勇, 吴毅, 王应祥, 周开亚, 刘少英, 冯祚建 (2015a) 中国哺乳动物多样性及地理分布. 科学出版社, 北京.]
- Jiang ZG, Ma Y, Wu Y, Wang YX, Feng ZJ, Zhou KY, Liu SY, Luo ZH, Li CW (2015b) China's mammalian diversity. *Biodiversity Science*, 23, 351–364. (in Chinese with English abstract) [蒋志刚, 马勇, 吴毅, 王应祥, 冯祚建, 周开亚, 刘少英, 罗振华, 李春旺 (2015b) 中国哺乳动物多样性. 生物多样性, 23, 351–364.]
- 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, 张鹏, 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 TL, Feng J, Zhu X, Jiang YL (2008) A new record of Rickett's big-footed bat *Myotis ricketti* in Guizhou Province. *Journal of Northeast Normal University (Natural Science Edition)*, 40(3), 103–106. (in Chinese with English abstract) [江廷磊, 冯江, 朱旭, 姜云垒 (2008) 贵州省发现大足鼠耳蝠分布. 东北师大学报(自然科学版), 40(3), 103–106.]
- Li G, Jones G, Rossiter S, Chen SF, Parsons S, Zhang S (2006) Phylogenetics of small horseshoe bats from East Asia based

- on mitochondrial DNA sequence variation. *Journal of Mammalogy*, 87, 234–240.
- Liu ZX, Zhang YX, Zhang LB (2013) Research perspectives and achievements in taxonomy and distribution of bats in China. *Zoological Research*, 34, 687–693. (in Chinese with English abstract) [刘志霄, 张佑祥, 张礼标 (2013) 中国翼手目动物区系分类与分布研究进展、趋势与前景. *动物学研究*, 34, 687–693.]
- Luo R (1993) The Mammalian Fauna of Guizhou. Guizhou Science and Technology Publishing House, Guiyang. (in Chinese) [罗蓉 (1993) 贵州兽类志. 贵州科技出版社, 贵阳.]
- Luo F, Liang B, Zhang LB, Zhang SY (2005) The interaction and coevolution between insectivorous bats and insects. *Chinese Journal of Zoology*, 40(3), 104–110. (in Chinese with English abstract) [罗峰, 梁冰, 张礼标, 张树义 (2005) 食虫蝙蝠与昆虫之间的相互作用和协同进化关系. *动物学杂志*, 40(3), 104–110.]
- Pan QH, Wang YX, Yan K (2007) A Field Guide to the Mammals of China. China Forestry Publishing House, Beijing. (in Chinese) [潘清华, 王应祥, 岩崑 (2007) 中国哺乳动物彩色图鉴. 中国林业出版社, 北京.]
- Reeder DM, Helgen KM, Wilson DE (2007) Global trends and biases in new mammal species discoveries. *Museum of Texas Tech University*, Lubbock.
- Sanbrom CC (1933) Bats from Szechwan and Kweichow, China. *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 46, 55–56.
- Sheng HL (2005) Atlas of Mammals of China. Henan Science and Technology Press, Zhengzhou. (in Chinese) [盛和林 (2005) 中国哺乳动物图鉴. 河南科学技术出版社, 郑州.]
- Smith AT, Xie Y (2009) A Guide to the Mammals of China. Hunan Educational Publishing House, Changsha. (in Chinese) [Andrew T Smith, 解焱 (2009) 中国兽类野外手册. 湖南教育出版社, 长沙.]
- Song XH, Chen J, Zhou J (2014) *Rhinolophus paradoxolophus* discovered in Guizhou Province. *Chinese Journal of Zoology*, 49(1), 126–131. (in Chinese with English abstract) [宋先华, 陈建, 周江 (2014) 贵州省发现高鞍菊头蝠. *动物学杂志*, 49(1), 126–131.]
- Song H, Wang H, Cheng XP, Gu XM (2009) Molecular phylogenetics of nine Rhinolophids species (Chiroptera: Rhinolophidae) in Guizhou based on mitochondrial 16S rRNA gene. *Sichuan Journal of Zoology*, 28, 816–820.
- Stager KE (1949) Notes on the mammals of Kweichow Province, China. *Journal of Mammalogy*, 30, 68–71.
- Wang YX (2003) A Complete Checklist of Mammal Species and Subspecies in China: A Taxonomic and Geographic Reference. China Forestry Publishing House, Beijing. (in Chinese) [王应祥 (2003) 中国哺乳动物种与亚种分类名录与分布大全. 中国林业出版社, 北京.]
- Wilson DE, Reeder DM (2005) *Mammal Species of the World: A Taxonomic and Geographic Reference*, 3rd edn. The Johns Hopkins University Press, Baltimore.
- Wu Y, Harada M, Li YH (2004) Karyology of seven species bats from Sichuan, China. *Acta Theriologica Sinica*, 24, 30–35.
- Wu Y, Zhang CJ, Yu WH, Chen RH, Liang ZW (2006) Research on bat diversity and its agricultural eco-environment function in Guangzhou City. *Journal of South China Agricultural University*, 27(4), 47–51. (in Chinese with English abstract) [吴毅, 张成菊, 余文华, 陈瑞洪, 梁智文 (2006) 广州市蝙蝠的多样性及在农业生态环境中的作用. *华南农业大学学报*, 27(4), 47–51.]
- Yang TY, Hou XF, Gu XM, Zhou J (2012) The *Hipposideros pomona* in Guizhou Province. *Sichuan Journal of Zoology*, 31, 570–573. (in Chinese with English abstract) [杨天友, 侯秀发, 谷小明, 周江 (2012) 贵州省果树蹄蝠分类记述. *四川动物*, 31, 570–573.]
- Yang TY, Hou XF, Wang YX, Zhou J (2014) Bat species diversity and conservation in Libo World Natural Heritage Site of South China Karst. *Biodiversity Science*, 22, 385–391. (in Chinese with English abstract) [杨天友, 侯秀发, 王应祥, 周江 (2014) 中国南方喀斯特荔波世界自然遗产地翼手目物种多样性与保护现状. *生物多样性*, 22, 385–391.]
- Zhang LB, Zhu GJ, Yu DM, Ye JP, Zhang W, Hong TY, Tan M (2008) New record of *Tylonycteris robustula* (Chiroptera: Vespertilionidae) from Hainan, Guizhou, and Sichuan Province. *Acta Theriologica Sinica*, 28, 16–32. (in Chinese with English abstract) [张礼标, 朱光剑, 于冬梅, 叶建平, 张伟, 洪体玉, 谭敏 (2008) 海南、贵州和四川三省翼手类新记录—褐扁颅蝠. *兽类学报*, 28, 16–32.]
- Zhang JS (2010) The Bats (Mammalia: Chiroptera) of China: An Integrative Approach to the Taxonomy, Morphology, Distribution, Ecology, Echolocation Calls, and Conservation. PhD dissertation, Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, Beijing. (in Chinese with English abstract) [张劲硕 (2010) 中国蝙蝠(哺乳纲: 翼手目): 基于分类、形态特征、分布、生态、回声定位叫声和保护的整合研究. 博士学位论文, 中国科学院动物研究所, 北京.]
- Zhang RZ (1997) *Distribution of Mammalian Species in China*. China Forestry Publishing House, Beijing. (in Chinese) [张荣祖 (1997) 中国哺乳动物分布. 中国林业出版社, 北京.]
- 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.]
- Zhou J, Yang TY (2009) Two new records of Vespertilionidae in Guizhou Province. *Sichuan Journal of Zoology*, 28, 925. (in Chinese with English abstract) [周江, 杨天友 (2009) 贵州省蝙蝠科二新记录. *四川动物*, 28, 925.]
- Zhou J, Yang TY (2010a) New record of Formosan lesser horseshoe bat (*Rhinolophus monoceros*, Andersen 1905 Rhinolophidae, Chiroptera) in mainland of China. *Acta Theriologica Sinica*, 30, 115–118. (in Chinese with English abstract)

- abstract) [周江, 杨天友 (2010a) 中国大陆菊头蝠科一新纪录—单角菊头蝠 (*Rhinolophus monoceros* Andersen, 1905). 兽类学报, 30, 115–118.]
- Zhou J, Yang TY (2010b) The Chiroptera species diversity in Eastern of Songtao, Guizhou Province. Chinese Journal of Zoology, 45(2), 52–59. (in Chinese with English abstract) [周江, 杨天友 (2010b) 贵州省松桃县东部地区翼手目物种多样性. 动物学杂志, 45(2), 52–59.]
- Zhou J, Yang TY, Hou XF (2011) The least Pipistrelle (*Pipistrellus tenuis*) was discovered in Guizhou Province. Sichuan Journal of Zoology, 46, 115–119. (in Chinese with English abstract) [周江, 杨天友, 侯秀发 (2011) 贵州省发现侏伏翼. 四川动物, 46, 115–119.]
- Zhou J, Yang TY (2012a) A new record of *Nyctalus aviator* in Guizhou Province. Chinese Journal of Zoology, 47(1), 119–123. (in Chinese with English abstract) [周江, 杨天友 (2012a) 贵州省翼手目一新纪录—大山蝠. 动物学杂志, 47(1), 119–123.]
- Zhou J, Yang TY (2012b) A new record of *Myotis blythii* in Guizhou Province. Sichuan Journal of Zoology, 31(1), 120–122. (in Chinese with English abstract) [周江, 杨天友 (2012b) 贵州省鼠耳蝠一新纪录—狭耳鼠耳蝠. 四川动物, 31(1), 120–122.]
- Zhou ZM, Guillen-Servent A, Lim BK, Eger JL, Wang YX, Jiang XL (2009) A new species from southwestern China in the Afro-Palearctic lineage of the Horseshoe bats (*Rhinolophus*). Journal of Mammalogy, 90, 57–73.

(责任编辑: 蒋学龙 责任编辑: 闫文杰)

附录 Supplementary Material

附录1 贵州省翼手类名录

Appendix 1 Bat species currently recognized in Guizhou Province
<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2015360-1.pdf>

附录2 贵州省翼手类分类与分布名录

Appendix 2 A classification and distribution checklist of bats in Guizhou Province
<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2015360-2.pdf>

杨天友. 贵州省翼手类名录修订. 生物多样性, 2016, 24 (8): 957–962.
http://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2015360

附录 1 贵州省翼手类名录

Appendix 1 Bat species currently recognized in Guizhou Province

种名 Species	IUCN (2015)	濒危等级 Status (蒋志刚等, 2016)	分布型 Distribution pattern	文献 References
狐蝠科 Pteropodidae				
1. 棕果蝠 <i>Rousettus leschenaultii</i>	LC	LC	Wb	罗蓉, 1993
犬吻蝠科 Molossidae				
2. 皱唇犬吻蝠 <i>Tadarida plicata</i>	LC	LC	Wc	罗蓉, 1993
鞘尾蝠科 Emballonuridae				
3. 黑髯墓蝠 <i>Taphozous melanopogon</i>	LC	LC	Wc	罗蓉, 1993
假吸血蝠科 Megadermatidae				
4. 印度假吸血蝠 <i>Megaderma lyra</i>	LC	VU	Wc	罗蓉, 1993
菊头蝠科 Rhinolophidae				
5. 马铁菊头蝠 <i>Rhinolophus ferrumequinum</i>	LC	LC	Ow	罗蓉, 1993
6. 中菊头蝠 <i>R. affinis</i>	LC	LC	Wd	罗蓉, 1993
7. 中华菊头蝠 <i>R. sinicus</i>	LC	LC	Wd	潘清华等, 2007
8. 托氏菊头蝠 <i>R. thomasi</i>	LC	NT	Wb	罗蓉, 1993
9. 小菊头蝠 <i>R. pusillus</i>	LC	LC	Sc	罗蓉, 1993
10. 大菊头蝠 <i>R. luctus</i>	LC	NT	Wb	罗蓉, 1993
11. 皮氏菊头蝠 <i>R. pearsonii</i>	LC	LC	Wd	罗蓉, 1993
12. 贵州菊头蝠 <i>R. rex</i>	LC	NT	Ya	罗蓉, 1993
13. 大耳菊头蝠 <i>R. macrotis</i>	LC	LC	Wd	罗蓉, 1993
14. 短翼菊头蝠 <i>R. lepidus</i>	LC	NT	Wc	王应祥, 2003
15. 高鞍菊头蝠 <i>R. paradoxolophus</i>	LC	NT	Ya	宋先华等, 2014
16. 云南菊头蝠 <i>R. yunnanensis</i>	–	VU	Hc	潘清华等, 2007
17. 单角菊头蝠 <i>R. monoceros</i>	LC	VU	J	周江和杨天友, 2010a
18. 楔鞍菊头蝠 <i>R. xinanzhongguoensis</i>	–	DD	Ya	Zhou et al, 2009
蹄蝠科 Hipposideridae				
19. 中蹄蝠 <i>Hipposideros larvatus</i>	LC	LC	Wd	罗蓉, 1993
20. 小蹄蝠 <i>H. pomona</i>	LC	LC	Wd	杨天友等, 2012
21. 大蹄蝠 <i>H. armiger</i>	LC	LC	Wd	罗蓉, 1993
22. 普氏蹄蝠 <i>H. pratti</i>	LC	NT	Wd	罗蓉, 1993
23. 三叶蹄蝠 <i>Aselliscus stoliczkanus</i>	LC	NT	Sc	罗蓉, 1993
蝙蝠科 Vespertilionidae				
24. 西南鼠耳蝠 <i>Myotis altarium</i>	LC	NT	Si	罗蓉, 1993
25. 中华鼠耳蝠 <i>M. chinensis</i>	LC	NT	Sc	潘清华等, 2007
26. 緋鼠耳蝠 <i>M. formosus</i>	LC	VU	Si	罗蓉, 1993
27. 华南水鼠耳蝠 <i>M. laniger</i>	LC	LC	Sc	潘清华等, 2007
28. 毛腿鼠耳蝠 <i>M. fimbriatus</i>	LC	NT	Sc	罗蓉, 1993
29. 长指鼠耳蝠 <i>M. longipes</i>	DD	LC	Si	罗蓉, 1993
30. 大卫鼠耳蝠 <i>M. davidii</i>	LC	LC	E	罗蓉, 1993
31. 大足鼠耳蝠 <i>M. pilosus</i>	LC	NT	Sv	江廷磊等, 2009
32. 尖耳鼠耳蝠 <i>M. blythii</i>	LC	NT	Ow	周江和杨天友, 2012b
33. 东亚伏翼 <i>Pipistrellus abramus</i>	LC	LC	E	罗蓉, 1993
34. 印度伏翼 <i>P. coromandra</i>	LC	LC	Wc	罗蓉, 1993
35. 灰伏翼 <i>P. pulveratus</i>	LC	NT	Sd	罗蓉, 1993
36. 小伏翼 <i>P. tenuis</i>	LC	NT	Wa	周江等, 2011
37. 爪哇伏翼 <i>P. javanicus</i>	LC	NT	Sc	周江和杨天友, 2009
38. 棒茎伏翼 <i>P. paterculus</i>	LC	LC	Wc	周江和杨天友, 2009
39. 南蝠 <i>Ia io</i>	LC	NT	Si	罗蓉, 1993
40. 大棕蝠 <i>Eptesicus serotinus</i>	LC	LC	Ud	罗蓉, 1993
41. 大山蝠 <i>Nyctalus aviator</i>	NT	NT	M	周江和杨天友, 2012a
42. 中华山蝠 <i>N. plancyi</i>	LC	LC	Ud	张劲硕, 2010
43. 扁颅蝠 <i>Tylonycteris pachypus</i>	LC	LC	Wb	罗蓉, 1993
44. 褐扁颅蝠 <i>T. robustula</i>	LC	NT	Wb	张礼标等, 2008
45. 斑蝠 <i>Scotomanes ornatus</i>	LC	LC	Sc	罗蓉, 1993
46. 亚洲长翼蝠 <i>Miniopterus fuliginosus</i>	LC	NT	Ow	罗蓉, 1993
47. 白腹管鼻蝠 <i>Murina leucogaster</i>	DD	LC	E	罗蓉, 1993
48. 水甬管鼻蝠 <i>M. shuipensis</i>	–	DD	Wc	Eger & Lim, 2011
49. 艾氏管鼻蝠 <i>M. eleryi</i>	–	NT	Ya	Eger & Lim, 2011
50. 梵净山管鼻蝠 <i>M. fanjingshanensis</i>	–	–	Ya	He et al, 2015
51. 彩蝠 <i>Kerivoula picta</i>	LC	DD	Wc	罗蓉, 1993

*VU: 易危; NT: 近危; LC: 无危; DD: 数据缺乏

Wa: 热带(东洋型); Wb: 热带-南亚热带(东洋型); Wc: 热带-中亚热带(东洋型); Wd: 热带-北亚热带(东洋型); Sc: 热带-中亚热带(南中国型); Sd: 热带-北亚热带(南中国型); Si: 中亚热带(南中国型); Sv: 热带-中温带(南中国型); Ya: 云贵高原及附近山地; Hc: 喜马拉雅-横断山区分布;

J: 岛屿型; Ud: 古北型; M: 东北型; E: 东亚季风区; Ow: 旧大陆热带-亚热带。

* VU, Vulnerable; NT, Near Threatened; LC, Least Concern; DD, Data Deficient. Wa, Tropical(Oriental Type); Wb, Tropical-south subtropical(Oriental Type); Wc, Tropical-mid subtropical (Oriental Type); Wd, Tropical-northern subtropical(Oriental Type); Sc, Tropical-mid subtropical (South-China Type); Si, Mid-subtropical (South-China Type); Sv, Tropical-Middle temperate (South-China Type); Ya, Yunnan and Guizhou Plateau and surrounding mountains; Hc, Hengduan Mountains and Himalaya (mainly Hengduan Mountains); J, Island type; Ud, Palearctic Type; M, Northeast Type; E, East Asian Monsoon Type; Ow, Old World tropical-subtropical.

附录 2 贵州省翼手类分类与分布名录

Appendix 2 A classification and distribution checklist of bats in Guizhou Province

一、狐蝠科 (Pteropodidae)

1 棕果蝠 *Rousettus leschenaultia* (Desmarest, 1820)

安龙(罗蓉等, 1993)、荔波(杨天友等, 2014)、望谟(冉景丞等, 2010)。

二、犬吻蝠科 (Molossidae)

2 皱唇犬吻蝠 *Tadarida plicata* (Buchanan, 1800)

贵阳(罗蓉等, 1993)、荔波(杨天友等, 2014)、水城(谷晓明, 2006)。

三、鞘尾蝠科 (Emballonuridae)

3 黑髯墓蝠 *Taphozous melanopogon* Temminck, 1841

安龙(罗蓉等, 1993)、罗甸(罗蓉等, 1993)。

四、假吸血蝠科 (Megadermatidae)

4 印度假吸血蝠 *Megaderma lyra* É. Geoffroy, 1810

织金(罗蓉等, 1993)、绥阳(罗蓉等, 1993)、江口(罗蓉等, 1993)、荔波(杨天友等, 2014)、习水(郭微等, 2005)、湄潭(张晓龙和罗洪章, 2006a)。

五、菊头蝠科 (Rhinolophidae)

5 马铁菊头蝠 *Rhinolophus ferrumequinum* (Schreber, 1774)

开阳(罗蓉等, 1993)、贵阳(罗蓉等, 1993; 郭轩等, 2014)、清镇市(罗蓉等, 1993)、织金(罗蓉等, 1993)、荔波(谷晓明等, 2005; 杨天友等, 2014)、贵阳市观山湖区(陈学平和谷晓明, 2007)、贵定(Song et al, 2009; 袁小爱等, 2012)、施秉(余国睿等, 2014)、百里杜鹃林区(刘振业等, 1987)、安顺市(袁小爱等, 2012)、望谟(冉景丞等, 2010)。

6 中菊头蝠 *Rhinolophus affinis* (Horsfield, 1823)

兴义市(罗蓉等, 1993)、乌当区(谷晓明等, 2005; 袁小爱等, 2012)、遵义县(黎道洪, 2007a)、赤水市(Deng et al, 2004)、贵阳(Song et al, 2009)。

7 中华菊头蝠 *Rhinolophus sinicus* (K. Andersen, 1905)

贵定(罗蓉等, 1993; 袁小爱等, 2012)、乌当区(谷晓明等, 2005; 袁小爱等, 2012)、荔波(杨天友等, 2014)、雷公山自然保护区(陈继军等, 2008)、开阳(袁小爱等, 2012)、清镇市(罗蓉等, 1993)、龙里(罗蓉等, 1993)、遵义县(黎道洪, 2007b)、麻江(张华海, 2003)、赫章(黎道洪, 2007b)、兴义市(黎道洪, 2007b)、黔西(黎道洪, 2007b)、赤水市(黎道洪, 2007b)、安顺市(Song et al, 2009)。

8 托氏菊头蝠 *Rhinolophus thomasi* (K. Andersen, 1905)

兴义市(罗蓉等, 1993)、清镇市(罗蓉等, 1993)、开阳(罗蓉等, 1993)、荔波(杨天友等, 2014)、赤水市(林玉成等, 2004; Deng et al, 2004; 郭微等, 2005)、松桃(周江和杨天友, 2010b)。

9 小菊头蝠 *Rhinolophus pusillus* (Temminck, 1834)

安龙(罗蓉等, 1993; 张竹青等, 2006)、榕江(罗蓉等, 1993)、绥阳(罗蓉等, 1993)、乌当区(谷晓明等, 2005)、开阳(袁小爱等, 2012)、荔波(杨天友等, 2014)、遵义县(黎道洪, 2007a)、大方(郭微等, 2005; 黎道洪, 2007b)、赤水市(林玉成等, 2004; Deng et al, 2004)、织金(徐承香等, 2013)、道真(谢双喜等, 2006)、雷公山自然保护区(陈继军等, 2008)、瓮安(罗杨等, 2000)、湄潭(张晓龙和罗红章, 2006)、月亮山(李明晶等, 1994)、安顺市(黎道洪, 2007b; Song et al, 2009)、兴义市(冯江等, 2003; 黎道洪, 2007b)、松桃(周江和杨天友, 2010b)、罗甸(林玉成等, 2004)、望谟(冉景丞等, 2010)。

10 大菊头蝠 *Rhinolophus luctus* (Temminck, 1834)

江口(罗蓉等, 1993)、三都(袁小爱等, 2012)、松桃(周江和杨天友, 2010b)。

11 皮氏菊头蝠 *Rhinolophus pearsonii* (Horsfield, 1851)

绥阳(罗蓉等, 1993)、安龙(罗蓉等, 1993)、贵定(罗蓉等, 1993)、荔波(黎道洪, 2007b; 杨天友等, 2014)、乌当区(郭微等, 2005)、兴义市(黎道洪, 2007)、道真(谢双喜等, 2006)、湄潭(张晓龙和罗洪章等, 2006a)、麻江(张华海, 2003)、松桃(周江和杨天友, 2010b)、独山(郭微等, 2005; 黎道洪, 2007b)、黔西(黎道洪, 2007b)、惠水(黎道洪, 2007b)、习水(黎道洪, 2007b)、望谟(冉景丞等, 2010)。

12 贵州菊头蝠 *Rhinolophus rex* (G. M. Allen, 1923)

清镇市(罗蓉等, 1993)、习水(罗蓉等, 1993)、安龙(罗蓉等, 1993; 张竹青等, 2006)、荔波(杨天友等, 2014)、安顺市(黎道洪, 2007; Song et al, 2009)、开阳(黎道洪等, 2001)、罗甸(郭微等, 2005)、施秉(余国睿等, 2014)、道真(谢双喜等, 2006)、水城县(李松等, 2009)、钟山区(陈红等, 2013)、西秀区(袁小爱等, 2012)、松桃(周江和杨天友, 2010b)、独山(黎道洪, 2007b)、贵阳(郭轩等, 2014)。

13 大耳菊头蝠 *Rhinolophus macrotis* (Blyth, 1844)

开阳(罗蓉等, 1993)、观山湖区(陈学平和谷晓明, 2007)、安龙(张竹青等, 2006)、赤水市(林玉成等, 2004; Deng et al, 2004; 黎道洪, 2007)、花溪区(袁小爱等, 2012)。

14 短翼菊头蝠 *Rhinolophus lepidus* (Blyth, 1844)

镇宁(黎道洪, 2007)。

15 高鞍菊头蝠 *Rhinolophus paradoxolophus* (Bourret, 1951)

织金、乌当区(宋先华等, 2014)。

16 云南菊头蝠 *Rhinolophus yunnanensis* (Dobson, 1872)

赤水市(潘清华等, 2007)、安龙县(谷晓明等, 2005, 2006; Song et al, 2009)、荔波(杨天友等, 2014)。

17 单角菊头蝠 *Rhinolophus monoceros* (K. Andersen, 1905)

松桃(周江和杨天友, 2010b)。

18 楔鞍菊头蝠 *Rhinolophus xinanzhongguoensis* (Zhou, 2009)

绥阳、金沙(Zhou et al, 2009)。

六、蹄蝠科 (Hipposideridae)

19 中蹄蝠 *Hipposideros larvatus* (Horsfield, 1823)

罗甸(罗蓉等, 1993)、安龙(罗蓉等, 1993)、乌当区(袁小爱等, 2012)、荔波(杨天友等, 2014)。

20 小蹄蝠 *Hipposideros pomona* (K. Andersen, 1918)

安龙(罗蓉等, 1993)、罗甸(罗蓉等, 1993)、兴义市(罗蓉等, 1993; 袁小爱等, 2012)、荔波(杨天友等, 2012)、惠水(杨天友等, 2012)。

21 大蹄蝠 *Hipposideros armiger* (Hodgson, 1835)

贵阳(罗蓉等, 1993; 郭轩等, 2014)、桐梓(罗蓉等, 1993)、习水(罗蓉等, 1993)、安龙(罗蓉等, 1993)、普定(罗蓉等, 1993)、金沙(罗蓉等, 1993)、织金(罗蓉等, 1993)、从江(罗蓉等, 1993)、榕江(罗蓉等, 1993)、贵定(罗蓉等, 1993)、罗甸(罗蓉等, 1993)、荔波(杨天友等, 2014)、安顺市(黎道洪等, 2007b)、白云区(徐承香等, 2010)、遵义县(黎道洪, 2007a)、赤水市(Deng et al, 2004)、兴义市(郭微等, 2005)、施秉(余国睿等, 2014)、道真(谢双喜等, 2006)、石阡(栗海军等, 2013)、雷公山自然保护区(陈继军等, 2008)、湄潭(张晓龙和罗洪章, 2006a)、百里杜鹃林区(刘振业等, 1987)、威宁(张晓龙, 2007)、黎平(张晓龙和罗洪章, 2006b)、月亮山(李明晶等, 1994)、麻江(张华海, 2003)、乌当区(袁小爱等, 2012)、松桃(周江和杨天友, 2010b)、惠水(黎道洪, 2007b)、麻阳河自然保护区(吴至康等, 1994)、望谟(冉景丞等, 2010)。

22 普氏蹄蝠 *Hipposideros pratti* (Thomas, 1891)

绥阳(罗蓉等, 1993)、江口(罗蓉等, 1993)、织金(罗蓉等, 1993)、黎平(罗蓉等, 1993; 张晓龙和罗洪章, 2006b)、金沙(谷晓明, 2006)、三都(袁小爱等, 2012)、荔波(杨天友等, 2014)、兴义市(冯江等, 2003)、安龙县(周江, 2001)*、施秉(余国睿等, 2014)、湄潭(张晓龙和罗洪章, 2006a)、石阡(栗海军等, 2013)、麻阳河自然保护区(吴至康等, 1994)。

23 三叶蹄蝠 *Aselliscus stoliczkanus* (Dobson, 1871)

习水(罗蓉等, 1993)、兴义市(罗蓉等, 1993; 冯江等, 2003)、清镇市(罗蓉等, 1993)、荔波(黎道洪, 2007b; 杨天友等, 2014)、安龙(张竹青等, 2006)、大方(郭微等, 2005; 黎道洪, 2007b)、罗甸(林玉成等, 2004)、施秉(余国睿等, 2014)。

七、蝙蝠科 (Vespertilionidae)

24 西南鼠耳蝠 *Myotis altarium* (Thomas, 1911)

习水(罗蓉等, 1993)、贵阳(罗蓉等, 1993)、乌当区(李娜等, 2007)、荔波(杨天友等, 2014)、开阳(黎道洪等, 2001)、安龙(张竹青等, 2006)、毕节(郭微等, 2005)、赤水市(Deng et al, 2004; 黎道洪, 2007)、湄潭(张晓龙和罗洪章, 2006a)、百里杜鹃林区(刘振业等, 1987)、松桃(周江和

* 周江 (2001) 贵州省七种蝙蝠空间生态位及种间关系研究. 硕士学位论文, 贵州师范大学, 贵阳.

杨天友, 2010b)、安顺市(黎道洪, 2007)、望谟(冉景丞等, 2010)。

25 中华鼠耳蝠 *Myotis chinensis* (Tomes, 1857)

江口(罗蓉等, 1993)、织金(罗蓉等, 1993)、兴义市(罗蓉等, 1993)、乌当区(李娜等, 2007; 何淑艳等, 2007)、荔波(杨天友等, 2014)、遵义县(黎道洪, 2007b)、安龙县(周江, 2001)*、赤水市(Deng et al, 2004)、湄潭(张晓龙和罗洪章, 2006a)、松桃(周江和杨天友, 2010b)、望谟(冉景丞等, 2010)。

26 绯鼠耳蝠 *Myotis formosus* (Hodgson, 1835)

从江(罗蓉等, 1993)、月亮山(李明晶等, 1994)。

27 华南水鼠耳蝠 *Myotis laniger* (Peters, 1871)

绥阳(罗蓉等, 1993)、安龙(罗蓉等, 1993; 张竹青等, 2006)、清镇市(罗蓉等, 1993)、从江(罗蓉等, 1993)、荔波(杨天友等, 2014)、施秉(余国睿等, 2014)、石阡(栗海军等, 2013)、赤水市(Deng et al, 2004)。

28 毛腿鼠耳蝠 *Myotis fimbriatus* (Peter, 1871)

绥阳(罗蓉等, 1993)、江口(罗蓉等, 1993)、安龙(王会等, 2009)、习水(郭微等, 2005)、兴义市(刘颖等, 2003)。

29 长指鼠耳蝠 *Myotis longipes* (Dobson, 1873)

江口、兴义市(罗蓉等, 1993)。

30 大卫鼠耳蝠 *Myotis davidii* Peters, 1869

六盘水(罗蓉等, 1993)、乌当区(何淑艳等, 2007)、遵义县(由玉岩和杜江峰, 2011)。

31 大足鼠耳蝠 *Myotis pilosus* (Peters, 1869)

安龙(江廷磊等, 2009)。

32 尖耳鼠耳蝠 *Myotis blythii* (Tomes, 1857)

荔波(周江和杨天友, 2012)、镇宁(黎道洪, 2007b)。

33 东亚伏翼 *Pipistrellus abramus* (Temminck, 1840)

贵阳(罗蓉等, 1993)、兴义市(罗蓉等, 1993)、雷山(罗蓉等, 1993)、荔波(杨天友等, 2014)、赤水市(Deng et al, 2004)、施秉(余国睿等, 2014)、瓮安(罗杨等, 2000)、湄潭(张晓龙和罗洪章, 2006a)、黎平(张晓龙和罗洪章, 2006b)、雷公山自然保护区(陈继军等, 2008)、望谟(冉景丞等, 2010)。

34 印度伏蝠 *Pipistrellus coromandra* (Gray, 1838)

贵阳(罗蓉等, 1993)、桐梓(罗蓉等, 1993)、兴义市(罗蓉等, 1993)、从江(罗蓉等, 1993)、雷山(罗蓉等, 1993)、榕江(罗蓉等, 1993)、遵义县(谷晓明等, 2001)、荔波(杨天友等, 2014)、雷公山自然保护区(陈继军等, 2008)、瓮安(罗杨等, 2000)、湄潭(张晓龙和罗洪章, 2006a)、威

* 周江 (2001) 贵州省七种蝙蝠空间生态位及种间关系研究. 硕士学位论文, 贵州师范大学, 贵阳.

宁(张晓龙, 2007)、台江(张华海, 2003)、黎平(张晓龙和罗洪章, 2006b)、望谟(冉景丞等, 2010)。

35 灰伏翼 *Pipistrellus pulveratus* (Peters, 1871)

兴义市(罗蓉等, 1993)、安龙(罗蓉等, 1993)、罗甸(罗蓉等, 1993)、安顺市(黎道洪等, 2007b)、道真(谢双喜等, 2006)。

36 小伏翼 *Pipistrellus tenuis* (Temminck, 1840)

兴义市(罗蓉等, 1993)、修文县(谷晓明等, 2001)、三都(周江等, 2011)。

37 爪哇伏翼 *Pipistrellus javanicus* (Gray, 1838)

松桃(周江和杨天友, 2009)。

38 棒茎伏翼 *Pipistrellus paterculus* Thomas, 1915

松桃(周江和杨天友, 2009)。

39 南蝠 *Ia io* Thomas, 1902

江口(罗蓉等, 1993)、织金(罗蓉等, 1993)、金沙(罗蓉等, 1993)、兴义市(冯江等, 2003)、乌当区(袁小爱等, 2012)、关岭(田东等, 2012)、水城(田东等, 2012)、大方(黎道洪, 2007b; 田东等, 2012)、荔波(杨天友等, 2014)、安顺市(黎道洪等, 2007b)、开阳(黎道洪等, 2001)、安龙县(周江, 2001)*、独山(黎道洪, 2007)、赤水(何淑艳等, 2007)。

40 大棕蝠 *Eptesicus serotinus* Schreber, 1774

罗甸(罗蓉等, 1993)。

41 大山蝠 *Nyctalus aviator* (Thomas, 1911)

从江(周江和杨天友, 2012)。

42 中华山蝠 *Nyctalus plancyi* Gerbe, 1880

贵阳(罗蓉等, 1993)、遵义县(罗蓉等, 1993)、兴义市(罗蓉等, 1993; 冯江等, 2003)、天柱(罗蓉等, 1993)、从江(罗蓉等, 1993)、罗甸(罗蓉等, 1993)、瓮安(罗杨等, 2000)、湄潭(张晓龙和罗洪章, 2006a)、黎平(张晓龙和罗红章, 2006b)、开阳(袁小爱等, 2012)、松桃(周江和杨天友, 2010b)。

43 扁颅蝠 *Tylonycteris pachypus* (Temminck, 1840)

榕江(罗蓉等, 1993)、罗甸(罗蓉等, 1993)、雷公山自然保护区(陈继军等, 2008)。

44 褐扁颅蝠 *Tylonycteris robustula* Thomas, 1915

罗甸(张礼标等, 2008)。

45 斑蝠 *Scotomanes ornatus* (Blyth, 1851)

平塘(罗蓉等, 1993)、江口(罗蓉等, 1993)、兴义市(罗蓉等, 1993)、安龙(罗蓉等, 1993)。

46 亚洲长翼蝠 *Miniopterus fuliginosus* (Hodgson, 1835)

贵阳(罗蓉等, 1993)、清镇市(罗蓉等, 1993)、罗甸(罗蓉等, 1993)、兴义市(罗蓉等, 1993)、

* 周江 (2001) 贵州省七种蝙蝠空间生态位及种间关系研究. 硕士学位论文, 贵州师范大学, 贵阳.

西秀区(谷晓明, 2006)、赤水市(郭微等, 2005; 黎道洪, 2007b)、镇宁(刘颖等, 2004)、雷公山自然保护区(陈继军等, 2008)、安顺(李娜等, 2007)。

47 白腹管鼻蝠 *Murina leucogaster* (Milne-Edwards, 1872)

贵阳(罗蓉等, 1993)、开阳(罗蓉等, 1993)、赤水市(Deng et al, 2004; 谷晓明, 2006)、安龙县(周江, 2001)*、息烽(黎道洪, 2007b)。

48 水甫鼻蝠 *Murina shuipuensis* (Eger and Lim, 2011)

荔波(Eger & Lim, 2011)。

49 艾氏管鼻蝠 *Murina eleryi* (Furey, 2009)

荔波(Eger & Lim, 2011)。

50 梵净山管鼻蝠 *Murina fanjingshanensis* He et al, 2015

松桃(He et al, 2015)。

51 彩蝠 *Kerivoula picta* (Pallas, 1767)

从江(罗蓉等, 1993)。

参考文献

- Chen H, Li S, Xiong RC, Tian YZ (2013) An investigation of vertebrate resources in Minghu National Wetland Park of Liupanshui, Guizhou Province. *Journal of Liupanshui Normal University*, 25(6), 1–20. (in Chinese with English abstract) [陈红, 李松, 熊荣川, 田应洲 (2013) 贵州省六盘水明湖国家湿地公园脊椎动物资源调查研究. 六盘水师范学院学报, 25(6), 1–20.]
- Chen JJ, Xie ZG, Zhang X, Li MJ, Pan CK, Chen JH (2008) Mammalian survey of Leigongshan National Nature Reserve, Guizhou Province. *Journal of Kaili University*, 26(6), 92–95. (in Chinese) [陈继军, 谢镇国, 张旋, 李明晶, 潘成坤, 陈继红 (2008) 贵州雷公山国家级自然保护区兽类调查. 凯里学院学报, 26(6), 92–95.]
- Chen XP, Gu XM (2007) Karyology of two species of the *Rhinolophus* (Chiroptera: Rhinolophidae) from Guizhou, China. *Journal of Guizhou Normal University (Natural Sciences)*, 25(2), 3–5. (in Chinese with English abstract) [陈学平, 谷晓明 (2007) 贵州两种菊头蝠核型分析. 贵州师范大学学报(自然科学版), 25(2), 3–5.]
- Deng SQ, Guo W, Li DH (2004) Preliminary research on the mammals in nature reserve of *Alsophila* of Chishui in Guizhou Province. *Journal of Guizhou Normal University (Natural Sciences)*, 22(3), 10–18. (in English with Chinese abstract) [邓实群, 郭微, 黎道洪 (2004) 贵州省赤水梭罗自然保护区兽类的初步调查. 贵州师范大学学报(自然科学版), 22(3), 10–18.]
- Eger JL, Lim BK (2011) Three new species of *Murina* from southern China. *Acta Chiropterologica*, 13, 227–243.
- Feng J, Chen M, Liu Y, Li ZX, Zhang XC, Zhou J, Zhang SY (2003) Sexual differences in morphology and echolocation calls in five Chinese bat species. *Acta Zoologica Sinica*, 49, 742–747. (in Chinese with English abstract) [冯江, 陈敏, 刘颖, 李振新, 张喜臣, 周江, 张树义 (2003) 五种蝙蝠形态与回声定位叫声的性别差异. 动物学报, 49, 742–747.]
- Gu XM, Li GH, Jiang Y (2005) A primary analysis on random amplified polymorphic DNA in five *Rhinolophus* species. *Journal of Guizhou Normal University (Natural Sciences)*, 23(3), 1–3. (in Chinese with English abstract)

* 周江 (2001) 贵州省七种蝙蝠空间生态位及种间关系研究. 硕士学位论文, 贵州师范大学, 贵阳.

- abstract) [谷晓明, 李国红, 江昱 (2005) 5 种菊头蝠的随机扩增 DNA 多态(RAPD)的分析. 贵州师范大学学报(自然科学版), 23(3), 1–3.]
- Gu XM, Lu J, Han JL, Peng Y, Tu YY (2001) Karyotypic analysis of two *Pipistrellus* species. Journal of Guizhou Normal University (Natural Sciences), 19(2), 12–14. (in Chinese with English abstract) [谷晓明, 路静, 韩建领, 彭友, 涂云燕 (2001) 2 种伏翼的核型分析. 贵州师范大学学报(自然科学版), 19(2), 12–14.]
- Gu XM (2006) The karyotypes of six species of bats from Guizhou. Chinese Journal of Zoology, 41(5), 112–116. (in Chinese with English abstract) [谷晓明 (2006) 贵州 6 种蝙蝠的核型. 动物学杂志, 41(5), 112–116.]
- Guo W, Li DH, Deng SQ (2005) Checklist of Cave Animal Specimen Room of Guizhou Normal University and characteristics of their locality. Journal of Guizhou Normal University (Natural Sciences), 23(1), 28–35. (in Chinese with English abstract) [郭微, 黎道洪, 邓实群 (2005) 贵州师范大学洞穴动物标本室标本名录及其分布. 贵州师范大学学报(自然科学版), 23(1), 28–35.]
- Guo X, Jiang H, Li ZM, Kuang ZF, Yu ZG (2014) A survey of mammal resource in Guiyang. Guizhou Science, 32(6), 88–91. (in Chinese with English abstract) [郭轩, 蒋宏, 李筑眉, 匡中帆, 余志刚 (2014) 贵阳市兽类资源调查. 贵州科学, 32(6), 88–91.]
- He F, Xiao N, Zhou J (2015) A new species of *Murina* from China (Chiroptera: Vespertilionidae). Cave Research, 2(2), 1–5.
- He SY, Ao L, Li N, Gu XM (2007) Molecular phylogenetics among six species of bats (Chiroptera: Vespertilionidae) based on partial mt COI DNA sequences. Sichuan Journal of Zoology, 26, 520–524. (in Chinese with English abstract) [何淑艳, 敖磊, 李娜, 谷晓明 (2007) 基于部分线粒体细胞色素氧化酶亚基 I (mtCOI) DNA 序列的 6 种蝙蝠(翼手目: 蝙蝠科)的分子系统进化关系. 四川动物, 26, 520–524.]
- International Union for Conservation of Nature (IUCN) (2015) IUCN Red List of Threatened Species. <http://www.iucnredlist.org/>. (accessed on 2015-10-01)
- Jiang TL, Feng J, Zhu X, Jiang YL (2008) A new record of Rickett's big-footed bat *Myotis ricketti* in Guizhou Province. Journal of Northeast Normal University (Natural Science Edition), 40(3), 103–106. (in Chinese and in English) [江廷磊, 冯江, 朱旭, 姜云垒 (2008) 贵州省发现大足鼠耳蝠分布. 东北师大学报(自然科学版), 40(3), 103–106.]
- Jiang ZG, Jiang JP, Wang YZ, Zhang E, Zhang YY, Li LL, Xie F, Cai B, Cao L, Zheng GM, Dong L, Zhang ZW, Ding P, Luo ZH, Ding CQ, Ma ZJ, Tang SH, Cao WX, Li CW, Hu HJ, Ma Y, Wu Y, Wang YX, Zhou KY, Liu SY, Chen YY, Li JT, Feng ZJ, Wang Y, Wang B, Li C, Song XL, Cai L, Zang CX, Zeng Y, Meng ZB, Fang HX, Ping XG (2016) Red List of China's Vertebrates. Biodiversity Science, 24, 500–551. (in Chinese and in English) [蒋志刚, 江建平, 王跃招, 张鹗, 张雁云, 李立立, 谢锋, 蔡波, 曹亮, 郑光美, 董路, 张正旺, 丁平, 罗振华, 丁长青, 马志军, 汤宋华, 曹文宣, 李春旺, 胡慧建, 马勇, 吴毅, 王应祥, 周开亚, 刘少英, 陈跃英, 李家堂, 冯祚建, 王燕, 王斌, 李成, 宋雪琳, 蔡蕾, 臧春鑫, 曾岩, 孟智斌, 方红霞, 平晓鸽 (2016) 中国脊椎动物红色名录. 生物多样性, 24, 500–551.]
- Liu Y, Feng J, Chen M, Zhang XC, Li ZX, Zhou J, Zhang SY (2004) Difference among echolocation calls of *Miniopterus schreibersii parvipes* during different states. Acta Theriologica Sinica, 24, 293–297. (in Chinese with English abstract) [刘颖, 冯江, 陈敏, 张喜臣, 李振新, 周江, 张树义 (2004) 普通长翼蝠福建亚种不同行为状态下回声定位声波研究. 兽类学报, 24, 293–297.]
- Li DH, Luo R, Chen H (2001) Study on the animal communities in Dadongkou Cave, Guizhou Province. Acta Ecologica Sinica, 21, 126–130. (in Chinese with English abstract) [黎道洪, 罗蓉, 陈汧 (2001) 贵州大洞口内若干动物群落研究. 生态学报, 21, 126–130.]
- Li DH (2007a) The correlation of partial environmental factors to animal community structure in Longdong Cave

- and Wanjiadong Cave of Guizhou Province. Chinese Journal of Zoology, 42(1), 140–147. (in Chinese with English abstract) [黎道洪 (2007a) 贵州龙洞和万家洞内部分环境因子与动物群落结构的相关性. 动物学杂志, 42(1), 140–147.]
- Li DH (2007b) Karst Cave Animal Research in Guizhou. Geology Publishing House, Beijing. (in Chinese) [黎道洪 (2007b) 贵州喀斯特洞穴动物研究. 地质出版社, 北京.]
- Li MJ, Lei XP, Cheng AS (1994) Mammalian survey of the Yueliang Mountain and Taiyang Mountain. In: Scientific Survey of the Yueliangshan Forest Area, Guizhou, China (ed. Yang YQ), pp. 198–202. Guizhou Nationalities Publishing House, Guiyang. (in Chinese) [李明晶, 雷孝平, 成傲松 (1994) 月亮山林区兽类资源初步调查. 见: 月亮山林区科学考察集 (杨业勤主编), 198–202. 贵州民族出版社, 贵阳.]
- Li S, Tian YZ, Chen H (2009) Vertebrate resources investigation in Shuangqiao Reservoir of Liupanshui, Guizhou Province. Journal of Liupanshui Teachers College, 21(6), 1–6. (in Chinese with English abstract) [李松, 田应洲, 陈红 (2009) 贵州省六盘水市双桥水库脊椎动物资源调查研究. 六盘水师范高等专科学校学报, 21(6), 1–6.]
- Li N, Ao L, He SY, Gu XM (2007) G-bands and C-bands in 3 species of Vespertilionidae. Chinese Journal of Zoology, 42(2), 96–101. (in Chinese with English abstract) [李娜, 敖磊, 何淑艳, 谷晓明 (2007) 蝙蝠科三种蝙蝠的 G-带和 C-带. 动物学杂志, 42(2), 96–101.]
- Lin YC, Ge HL, Li DH (2004) Correlation study of community structure of cave fauna in Shizi Cave and No. 1 Taiyanggou Cave in Guizhou. Journal of Guizhou Normal University (Natural Sciences), 22(2), 1–16. (in Chinese with English abstract) [林玉成, 葛红林, 黎道洪 (2004) 贵州狮子洞与太阳沟 1 号洞内动物群落结构的比较. 贵州师范大学学报(自然科学版), 22(2), 1–16.]
- Luo R (1993) The Mammalian Fauna of Guizhou. Guizhou Science and Technology Publishing House, Guiyang. (in Chinese) [罗蓉 (1993) 贵州兽类志. 贵州科技出版社, 贵阳.]
- Luo Y, Li MJ, Jiang YM (2000) A report of the mammalian resources in Zhujiashan Nature Reserve. In: Scientific Survey of the Zhujiashan Nature Reserve, Guizhou Province (eds Xie SX, Li MJ, Yu LF), pp. 158–160. China Forestry Publishing House, Beijing. (in Chinese with English abstract) [罗杨, 李明晶, 江亚猛 (2000) 朱家山自然保护区哺乳类调查报告. 见: 贵州朱家山自然保护区科学考察集(谢双喜, 李明晶, 喻理飞主编), 158–160. 中国林业出版社, 北京.]
- Pan QH, Wang YX, Yan K (2007) A Field Guide to the Mammals of China. China Forestry Publishing House, Beijing. (in Chinese) [潘清华, 王应祥, 岩崑 (2007) 中国哺乳动物彩色图鉴. 中国林业出版社, 北京.]
- Ran JC, Lu CW, Guo YL (2010) Investigation on mammalian resources in Wangmo Cycas Nature Reserve of Guizhou. In: Scientific Survey of the Wangmo Cycas Nature Reserve, Guizhou Province (eds Luo Y, Liu L), pp. 450–456. Guizhou Science and Technology Press, Guiyang. (in Chinese with English abstract) [冉景丞, 鲁成巍, 郭莹露 (2010) 贵州望谟苏铁自然保护区兽类调查报告. 见: 贵州望谟苏铁自然保护区科学考察集(罗扬, 刘浪主编), 450–456. 贵州科技出版社, 贵阳.]
- Song H, Wang H, Cheng XP, Gu XM (2009) Molecular phylogenetics of nine Rhinolophids species (Chiroptera: Rhinolophidae) in Guizhou based on mitochondrial 16S rRNA gene. Sichuan Journal of Zoology, 28, 816–820.
- Song XH, Chen J, Zhou J (2014) *Rhinolophus paradoxolophus* discovered in Guizhou Province. Chinese Journal of Zoology, 49(1), 126–131. (in Chinese with English abstract) [宋先华, 陈建, 周江 (2014) 贵州省发现高鞍菊头蝠. 动物学杂志, 49(1), 126–131.]
- Su HJ, Cai JY, Ran JC, Lu ZY, Ren Y (2013) A field and analysis on mammals resources of Fodingshan Nature Reserve in Guizhou Province. Sichuan Journal of Zoology, 32, 137–142. (in Chinese with English abstract) [粟海军, 蔡静芸, 冉景丞, 卢自勇, 任艺 (2013) 贵州佛顶山自然保护区兽类资源及其特征分析. 四川动物,

- Tian D, Yuan XA, Gu XM (2012) Structure of the mitochondrial DNA control region and genetic diversity analysis of seven *Ia io* populations in Guizhou. *Life Science Research*, 16(1), 33–41. (in Chinese with English abstract) [田东, 袁小爱, 谷晓明 (2012) 南蝠线粒体DNA控制区结构及贵州7个种群遗传多样性的分析研究. *生命科学研究*, 16(1), 33–41.]
- Wang H, Li N, Ao L, Gu XM (2009) A study on karyotypes, G-bands and C-bands of *Myotis fimbriatus*. *Journal of Guizhou Normal University (Natural Sciences)*, 27(2), 12–14. (in Chinese with English abstract) [王会, 李娜, 熬磊, 谷晓明 (2009) 毛腿鼠耳蝠的核型、G-带和C-带研究. *贵州师范大学学报(自然科学版)*, 27(2), 12–14.]
- Wu ZK, Lei XP, Cheng AS (1994) Mammalian survey report of the Mayanghe River Nature Reserve. In: *Scientific Survey of the Mayang River, Black Leaf Monkey Nature Reserve in Yanhe, Guizhou, China* (ed. Yang YQ), pp. 54–58. Guizhou Nationalities Publishing House, Guiyang. (in Chinese with English abstract) [吴至康, 雷孝平, 成熬松 (1994) 麻阳河自然保护区兽类调查报告. 见: 麻阳河黑叶猴自然保护区科学考察集 (杨业勤主编), 54–58. 贵州民族出版社, 贵阳.]
- Xie SX, Yu LF, Zhou Q (2006) Baseline Survey of the Dashahe Nature Reserve. Guizhou Science and Technology Press, Guiyang. (in Chinese) [谢双喜, 喻理飞, 周庆 (2006) 大沙河自然保护区本底资源. 贵州科技出版社, 贵阳.]
- Xu CX, Li ZZ, Li DH (2013) Relationships between the diversity of animal communities and the lighting environment and content of heavy metals in soils in Guizhou Zhijin Cave. *Biodiversity Science*, 21, 62–70. (in Chinese with English abstract) [徐承香, 李子忠, 黎道洪 (2013) 贵州织金洞洞穴动物群落多样性与光照强度及土壤重金属含量的关系. *生物多样性*, 21, 62–70.]
- Xu CX, Li DH, Mei J (2010) Correlation between the animal community structure and environmental factors in Dashui Cave and Malang Cave, Guizhou Province. *Journal of Guizhou Normal University (Natural Sciences)*, 28(2), 1–9. (in Chinese with English abstract) [徐承香, 黎道洪, 梅杰 (2010) 贵州大水洞和马狼洞内动物群落结构与部分环境因子的相关性研究. *贵州师范大学学报(自然科学版)*, 28(2), 1–9.]
- Yang JL, Meng S, Zhou X (1987) Resources of birds and mammals in “Hundred Li Rhododendron” forest area. In: *Scientific Survey of the "Hundred Li Rhododendron" Forest Area in Guizhou* (ed. Liu ZY), pp. 135–154. Guizhou Science and Technology Press, Guiyang. (in Chinese with English abstract) [杨炯鑫, 孟苏, 皱迅 (1987) 百里杜鹃林区的鸟兽. 见: 贵州百里杜鹃林区考察集(刘振业主编), 135–154. 贵州科技出版社, 贵阳.]
- Yang TY, Hou XF, Gu XM, Zhou J (2012) The *Hipposideros pomona* in Guizhou Province. *Sichuan Journal of Zoology*, 31, 570–573. (in Chinese with English abstract) [杨天友, 侯秀发, 谷晓明, 周江 (2012) 贵州省果树蹄蝠分类记述. *四川动物*, 31, 570–573.]
- Yang TY, Hou XF, Wang YX, Zhou J (2014) Bat species diversity and conservation in Libo World Natural Heritage Site of South China Karst. *Biodiversity Science*, 22, 385–391. (in Chinese with English abstract) [杨天友, 侯秀发, 王应祥, 周江 (2014) 中国南方喀斯特荔波世界自然遗产地翼手目物种多样性与保护现状. *生物多样性*, 22, 385–391.]
- You YY, Du JF (2011) A long distance colonization event of Chinese endemic bat *Myotis davidii*. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 22, 773–778. (in Chinese with English abstract) [由玉岩, 杜江峰 (2011) 中国特有蝙蝠大卫鼠耳蝠种群长距离殖民事件. *应用生态学报*, 22, 773–778.]
- Yuan XA, Tian D, Gu XM (2012) Phylogenetics of Rhinolophidae and Hipposideridae based on partial sequences of the nuclear RAG1 Gene. *Sichuan Journal of Zoology*, 31, 191–196. (in Chinese with English

- abstract) [袁小爱, 田东, 谷晓明 (2012) 基于核基因 RAG1 部分序列探讨菊头蝠科和蹄蝠科的系统发育关系. 四川动物, 31, 191–196.]
- Yu GR, Chen H, Zhou J, Wang Y, Wen ZH (2014) Value and conservation on mammal species diversity in Shibing Karst. Journal of Guizhou Normal University (Natural Sciences), 32(4), 29–33. (in Chinese with English abstract) [余国睿, 陈浒, 周江, 王云, 文正红 (2014) 施秉喀斯特兽类物种多样性价值与保护. 贵州师范大学学报(自然科学版), 32(4), 29–33.]
- Zhang HH (2003) Scientific Survey of the Nangong Nature Reserve. Guizhou Science and Technology Press, Guiyang. (in Chinese) [张华海 (2003) 南宫自然保护区科学考察集. 贵州科技出版社, 贵阳.]
- Zhang LB, Zhu GJ, Yu DM, Ye JP, Zhang W, Hong TY, Tan M (2008) New record of *Tylonycteris robustula* (Chiroptera: Vespertilionidae) from Hainan, Guizhou, and Sichuan Province. Acta Theriologica Sinica, 28, 16–32. (in Chinese with English abstract) [张礼标, 朱光剑, 于冬梅, 叶建平, 张伟, 洪体玉, 谭敏 (2008) 海南、贵州和四川三省翼手类新记录—褐扁颅蝠. 兽类学报, 28, 16–32.]
- Zhang XL, Luo HZ (2006a) A study on mammal resources in the Baimianshui Nature Reserve, Meitan. In: Scientific Survey of the Baimianshui Nature Reserve, Meitan (eds Zhang HH, Zhou Q, Zhang JG), pp. 274–279. Guizhou Science and Technology Press, Guiyang. (in Chinese with English abstract) [张晓龙, 罗洪章 (2006) 湄潭百面水自然保护区兽类考察报告. 见: 湄潭百面水自然保护区综合科学考察集 (张华海, 周庆, 张金国主编), 274–279. 贵州科技出版社, 贵阳.]
- Zhang XL, Luo HZ (2006b) Mammal resources of Liping Taipingshan Nature Reserve, Guizhou. In: Scientific Survey of the Liping Taipingshan Nature Reserve (eds Zhang HH, Li MJ, Deng JG), pp. 375–380. Guizhou Science and Technology Press, Guiyang. (in Chinese with English abstract) [张晓龙, 罗洪章 (2006) 黎平太平山自然保护区兽类调查报告. 见: 黎平太平山自然保护区综合科学考察集 (张华海, 李明晶, 邓锦光主编), 375–380. 贵州科技出版社, 贵阳.]
- Zhang XL (2007) Mammal resources of Caohai National Nature Reserve. In: Caohai Research (eds Zhang HH, Li MJ, Yao SL), pp. 99–102. Guizhou Science and Technology Press, Guiyang. (in Chinese with English abstract) [张晓龙 (2007) 草海国家级自然保护区兽类资源调查研究. 见: 草海研究 (张华海, 李明晶, 姚松林主编), 99–102. 贵州科技出版社, 贵阳.]
- Zhang ZQ, Li DH, Luo WD (2006) Research on the relationship between the animal community structure and distribution and the cave environment in different light ray zones of Jiangjia Cave, Guizhou Province. Journal of Guizhou Normal University (Natural Sciences), 24(3), 1–6. (in Chinese with English abstract) [张竹青, 黎道洪, 罗卫东 (2006) 贵州姜家洞不同光带内动物群落结构和分布与洞穴环境的关系. 贵州师范大学学报(自然科学版), 24(3), 1–6.]
- Zhou J, Yang TY, Hou XF (2011) The least pipistrelle (*Pipistrellus tenuis*) was discovered in Guizhou Province. Sichuan Journal of Zoology, 46, 115–119. (in Chinese with English abstract) [周江, 杨天友, 侯秀发 (2011) 贵州省发现侏伏翼. 四川动物, 46, 115–119.]
- Zhou J, Yang TY (2009) Two new records of Vespertilionidae in Guizhou Province. Sichuan Journal of Zoology, 28, 925. (in Chinese with English abstract) [周江, 杨天友 (2009) 贵州省蝙蝠科二新记录. 四川动物, 28, 925.]
- Zhou J, Yang TY (2010a) New record of Formosan lesser horseshoe bat (*Rhinolophus monoceros*, Andersen 1905 Rhinolophidae, Chiroptera) in mainland of China. Acta Theriologica Sinica, 30, 115–118. (in Chinese with English abstract) [周江, 杨天友 (2010a) 中国大陆菊头蝠科一纪录—单角菊头蝠 (*Rhinolophus monoceros* Andersen, 1905). 兽类学报, 30, 115–118.]
- Zhou J, Yang TY (2010b) The Chiroptera species diversity in eastern of Songtao, Guizhou Province. Chinese

- Journal of Zoology, 45(2), 52–59. (in Chinese with English abstract) [周江, 杨天友 (2010b) 贵州省松桃县东部地区翼手目物种多样性. 动物学杂志, 45(2), 52–59.]
- Zhou J, Yang TY (2012a) A new record of *Nyctalus aviator* in Guizhou Province. Chinese Journal of Zoology, 47(1), 119–123. (in Chinese with English abstract) [周江, 杨天友 (2012a) 贵州省翼手目一新纪录—大山蝠. 动物学杂志, 47(1), 119–123.]
- Zhou J, Yang TY (2012b) A new record of *Myotis blythii* in Guizhou Province. Sichuan Journal of Zoology, 31(1), 120–122. (in Chinese with English abstract) [周江, 杨天友 (2012b) 贵州省鼠耳蝠一新纪录—狭耳鼠耳蝠. 动物学杂志, 31(1), 120–122.]
- Zhou ZM, Guillen-Servent A, Lim BK, Eger JL, Wang YX, Jiang XL (2009) A new species from Southwestern China in the Afro-Palearctic lineage of the horseshoe bats (*Rhinolophus*). Journal of Mammalogy, 90, 57–73.

• 论坛 •

论野生动物栖息地的立法保护

蒋志刚^{1,2,3*}

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

2 (中华人民共和国濒危物种科学委员会, 北京 100101)

3 (中国科学院大学, 北京 100049)

On the legal protection of wild animals' habitats

Zhigang Jiang^{1,2,3*}

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

2 Endangered Species Scientific Commission, the People's Republic of China, Beijing 100101

3 University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049

根据2016年5月10日在中国法学会“野生动物保护法修订咨询会”和2016年6月7日在全国人大常委会法工委“野生动物保护法修订通过前咨询会”上的发言整理。

《中华人民共和国野生动物保护法(2016年修订)》提出了保护野生动物栖息地(habitat): “国家保护野生动物及其栖息地, 禁止任何单位和个人违法猎捕野生动物、破坏野生动物栖息地”(www.npc.gov.cn), 填补了野生动物保护法立法的空白, 是《野生动物保护法》立法的一个积极进步和显著完善。

野生动物栖息地即野生动物的生境。著名野生动物学家Leopold (1933)曾指出, 野生动物生境包括食物、水源和隐蔽物等三大要素。食物和水源为维持野生动物生命活动所需, 是其生境的主要组分, 草食动物与肉食动物都离不开绿色植物; 水源是决定干旱区动物生存的首要条件; 隐蔽物是野生动物躲避捕食者和其他威胁的场所, 包括植被、地形、地貌、雪被等。现在, 人们意识到仅仅保护濒危野生动物是不够的, 必须保护其生存的生态环境, 即其栖息空间。野生动物与栖息地是毛与皮的关系, “皮之不存, 毛将焉附”。将野生动物栖息地纳入立法保护, 体现了生态系统途径保护的原则。

然而, 野生动物的栖息地是一个空间概念, 并涉及不同的利益相关方。立法保护好野生动物栖息

地, 需要识别界定野生动物的关键栖息地, 具体规范对野生动物栖息地造成隐性破坏的不许可行为, 并在其他相关的法规中制定对野生动物栖息地保护的相应条款。

1 识别界定野生动物的关键栖息地

识别界定野生动物栖息地是保护野生动物栖息地的前提条件。对于列入国家重点保护野生动物名录的国家一级、二级重点保护野生动物, 都应当划定其关键栖息地。如何识别界定野生动物的关键栖息地呢? “他山之石, 可以攻玉”。《美国濒危物种法案》(USFWS, 2016a)中界定了濒危物种的关键生境(栖息地), 可以作为我国关键栖息地界定的借鉴。

《美国濒危物种法案》第5条定义: 如果一种濒危物种所占据的地理空间范围对于保护这一物种是必需的, 或者需要采取特别的管理计划和保护行动时, 这一空间范围即为其关键生境。此外, 一个物种列入濒危物种法案时, 其栖息地之外的地域经过适当程序也可以被认定为该物种的关键栖息地。并规定一种濒危物种列入濒危物种法案时, 如果还没有指定关键栖息地, 则需要依据程序为该物种划

收稿日期: 2016-06-12; 接受日期: 2016-06-13

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

定关键栖息地。该法案还指出除非特别规定,濒危物种的关键栖息地不应当包括其全部分布区。此外,该法案还规定了濒危野生动物关键栖息地的认证、例外、公示、修正、撤销程序以及购买栖息地之土地的程序和资金来源。

因此,我国的《野生动物保护法》也可参照美国,增加国家重点保护野生动物关键栖息地的认证、例外、公示、修正、撤销程序条款,及其土地使用权的获得程序和资金来源。

2 禁止对国家重点保护野生动物关键栖息地的隐性破坏

保护野生动物栖息地即制止人类对野生动物栖息地的破坏。人类对野生动物生境的破坏有时是有意的,但更多的时候是无意的。森林砍伐、草原开垦、湿地围垦、水体污染等直接影响野生动物生境;公路、铁路、管线、草原围栏等则切割野生动物栖息地。但更多的是人类过度活动干扰对野生动物生境造成的无意破坏。例如,草原过度放牧使得草原动物的可食牧草量下降,过多的牛羊将野生草食动物挤到贫瘠的边际生境;对森林的绝对保护使得顶级群落不再适合作为野生梅花鹿(*Cervus nippon*)的生境(Li et al, 2014)。

为了保护野生动物栖息地,在《野生动物保护法》中应明确如下内容:

(1)调查国家重点保护野生动物关键栖息地,认定其唯一的、必需的栖息地。如果这些栖息地尚未被自然保护区覆盖,则应当划定为关键栖息地;如果其土地使用权为个人和集体所有,应禁止危及国家重点保护野生动物生存的生产和开发。

(2)禁止在国家重点保护野生动物关键栖息地对自然植被进行皆伐,或改造为人工植被;禁止开垦,避免建设公路、铁路和草原围栏等对关键栖息地造成刚性切割。

(3)避免对国家重点保护野生动物关键栖息地的隐性挤压。严格控制这类栖息地内的人口和牲畜数量,研究测定草原牧场牲畜负载量,将草地放牧的家畜量控制在负载量之下。

(4)为国家重点保护野生动物创造关键栖息地,可以通过改造自然植被和控制自然植被演替阶段等途径。

3 相关法律的修订

要保护野生动物栖息地,仅仅是《野生动物保护法》做出规定是不够的,还要在有关土地管理的法律中对国家重点保护野生动物关键栖息地做出相应界定。但是在《中华人民共和国土地管理法》(简称《土地法》, http://www.gov.cn/banshi/2005-05/26/content_989.htm)中,野生动物栖息地还没有单独作为一种土地使用类型。《土地法》第四条(国家实行土地用途管制制度)规定了土地用途分类体系:“国家编制土地利用总体规划,规定土地用途,将土地分为农用地、建设用地和未利用地。严格限制农用地转为建设用地,控制建设用地总量,对耕地实行特殊保护。前款所称农用地是指直接用于农业生产的土地,包括耕地、林地、草地、农田水利用地、养殖水面等;建设用地是指建造建筑物、构筑物的土地,包括城乡住宅和公共设施用地、工矿用地、交通水利设施用地、旅游用地、军事设施用地等;未利用地是指农用地和建设用地以外的土地”。也就是说,在国家土地规划中没有野生动物栖息地用地,也没有自然保护区用地一项。为了与《野生动物保护法》衔接,建议现行的《土地法》作如下修订:

(1)在《土地法》中明确野生动物栖息地作为土地用途的一个类型,以适应新修订的《野生动物保护法》。野生动物栖息地应在土地管理部门登记注册,并得到有效管理,以保证国家重点保护野生动物关键栖息地得到切实保护。

(2)在《土地法》和《野生动物保护法》中明确规定,当一块土地有多种用途时如何来处置其用途。例如:一片土地既是林地又是野生动物的栖息地,或者既是草地又是野生动物的栖息地,或者既是养殖水面又是野生动物的栖息地时,如何做到切实保护?应该限制其原来土地类型的开发,保护优先。如果该地域已经有不动产所有权人或土地使用权人,国家应赎买这些土地用于栖息地保护。

(3)明确当野生动物的栖息范围变化时如何界定其栖息地。在生存条件适宜时,野生动物种群会增大,其生息繁殖区域也会相应扩大。现有的国家重点保护野生动物关键栖息地仅仅是历史上划定的,是其全部栖息地的一部分,且现有的栖息地常常不能保证它们的生存。这时如何界定其栖息地?

又如,在全球气候变化情景下,野生动物栖息地会随之变化。例如在青藏高原,随着气候变暖,野生动物分布区会向高纬度和高海拔的地区移动(Luo et al, 2015),如果新的野生动物栖息地不在原来划定的栖息地范围之内,如何来处理?

4 野生动物关键栖息地管理

野生动物关键栖息地管理是未来野生动物管理工作的难点。《美国濒危物种法案》规定:“所有联邦机构资助、许可和开展的工作不许危及濒危物种的生存,或破坏、损害濒危物种关键栖息地。联邦机构的所有工程必须向美国鱼类与野生动物管理局或国家海洋鱼类管理局咨询并得到许可才能进行”。Malcom和Li (2015)调查分析了2008–2015年美国鱼类与野生动物管理局为完成这一咨询的工作量,结果表明,在此期间该局共派出1,394位野生生物学家处理联邦机构提出的81,461件非正式咨询和6,829件正式咨询(不包括110,850件列为技术支持的咨询)。野生生物学家处理一件非正式咨询平均要13天,而处理一件正式咨询则平均要69天。

此外,有关濒危物种关键栖息地的认定还是一件涉及各利益相关方的大事(Dyke, 2006),这可能是为什么列入美国濒危物种法案的1,441个物种中只有22%的物种明确了关键栖息地(USFWS, 2016b)的原因。

自然保护区是人类为保护濒危物种,保证野生动物生存需要的食物、水源和空间而设置的保护区,也是保护国家重点保护野生动物关键栖息地的主要形式(Zhang et al, 2016)。中国已经建立自然保护区2,740个,总面积147万km²,占国土面积的15%(www.zhb.gov.cn)。在自然保护区的核心区禁止人类

活动,使得野生动植物的生境得以严格保护。然而,中国多数自然保护区内还有人类定居,在保护区实验区内亦允许生产活动。由于许多国家重点保护野生动物的关键栖息地已在自然保护区内,因此,强化自然保护区对野生动物关键栖息地的保护功能,将对保护珍稀濒危野生动物的生境起到事半功倍的效果。在条件成熟的地区,应逐步将国家重点保护野生动物关键栖息地纳入国家级自然保护区体系,以确保有效保护。

参考文献

- Dyke FV (2006) *Conservation Biology: Foundations, Concepts, Applications*, 2nd edn. Springer, New York.
- Leopold A (1933) *Game Management*. Charles Scribner's Sons Reprinted in 1986 Madison. University of Wisconsin Press, New York.
- Li C, Ping X, Lu X, Liu W, Zhu H, Xu X, Jiang Z (2014) Current status of the critically endangered South China Sika Deer and its dispersal out of the protected area: effects of human activity and habitat alteration. *Journal of Biodiversity & Endangered Species*, 1, 117.
- Luo ZH, Jiang ZG, Tang SH (2015) Impacts of climate change on distributions and diversity of ungulates on the Tibetan Plateau. *Ecological Applications*, 25, 24–38.
- Malcom JW, Li YW (2015) Data contradict common perceptions about a controversial provision of the US Endangered Species Act. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 112, 15844–15849.
- USFWS (United States Fish and Wildlife Service) (2016a) *Endangered Species Act*. <http://www.fws.gov/endangered/>. (accessed on 2016-03-23)
- USFWS (United States Fish & Wildlife Service) (2016b) *Threatened/endangered "Box Score"*. http://ecos.fws.gov/tess_public/pub/boxScore.jsp. (accessed on 2016-03-23)
- Zhang LB, Luo ZH, Mallon D, Li CW, Jiang ZG (2016) Biodiversity conservation status in China's growing protected areas. *Biological Conservation*, doi: 10.1016/j.biocon. 2016.05.005.

(责任编辑: 周玉荣)

• 论坛 •

细胞核和有性生殖是如何起源的？

谢 平*

(中国科学院水生生物研究所, 武汉 430072)

摘要: 真核生物的起源是一个根本性的、令人生畏的进化谜题, 目前设想的关于“核”起源的流行情景还远谈不上清晰。关于真核生物的起源可谓众说纷纭, 有共营模型、自演化模型、病毒性真核生物起源模型和外膜假说, 等等。迄今为止, 真核演化的动因则鲜有涉及。笔者发现, 从原核生物到真核生物, 基因组的DNA总量大约增加了3.5个数量级, 而这与现代真核生物的DNA压缩比(packing ratio)惊人地一致! 这样, 仅仅用偶然的吞噬、共生或寄生来解释真核生物的起源, 无论如何是难以让人信服的(其实, 正是内共生理论将人们引入了歧途), 而关键是需要解释基因组为何急剧增大。这可能与DNA的复制错误或多倍化现象不无关系, 当然并非完全排除不同种类个体之间的侧向的基因流动或整合的可能贡献。不难理解, DNA压缩机制的成型应该就是迈向真核生物的关键一步, 自然还伴随了细胞内部的结构分化、更为精巧而复杂的细胞分裂机制的发展, 等等。因此, 本文提出细胞核起源的新学说——压缩与结构化假说。此外, 从分子遗传学的角度来说, “性”一点都不神秘, 就是将两个个体的基因组拼在一起而已, 藉此种族多样的遗传信息分散到了个体之中; 而从生态的角度来看, “性”的原始动机就是与休眠事件的偶联。

关键词: 真核的起源; DNA; 染色体; 压缩比; 压缩与结构化假说; 有性生殖; 休眠事件假说

How did nucleus and sexual reproduction come into being?

Ping Xie*

Institute of Hydrobiology, Chinese Academy of Sciences, Wuhan 430072

Abstract: The origin of eukaryote is a fundamental, forbidding evolutionary puzzle, and the popular scenarios of eukaryogenesis are far from being clear. So far, there have been various theories (e.g., syntrophic model, autogenous model, viral eukaryogenesis model, exomembrane hypothesis), but few explain why. I observed that *C*-value (the amount of DNA contained within a haploid nucleus) increased by 3.5 orders of magnitude from prokaryote to eukaryotes, which is inconceivably close to the packing ratio of DNA in extant eukaryotes. Thus, it is never convincing to explain eukaryogenesis solely by using accident phagocytosis, symbiosis or parasitism (the influential endosymbiont theory unfortunately took the wrong turning!), but what is important is to explain why genome increased so sharply. This may be mainly related to DNA replication errors or polyploidization, of course not completely ruling out the possible contribution from lateral gene flow or genetic integration between individuals of different species. It is above suspicion that successful packing of DNA (finally into chromosome) was a key step towards eukaryogenesis, of course also accompanied with structural differentiation in cell and development of more subtle and complex cell division, and so on. This paper presents “packing and structurization hypothesis” to explain eukaryogenesis. In addition, from a molecular genetic point of view, sexual reproduction is never a mystery as it is just a process to merge two individual genomes, by which diverse genetic information of the species are dispersed into its individuals. On the other hand, from an ecological point of view, the original motivation of “sex” was accidentally coupled with dormancy.

Key words: eukaryogenesis; DNA; chromosome; packing ratio; “packing and structurization hypothesis”; sexual reproduction; accident dormancy hypothesis

收稿日期: 2016-02-28; 接受日期: 2016-07-12

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: xieping@ihb.ac.cn

真核生物是如何起源的？这被认为是当代生命科学的一个根本性的、令人生畏的谜题，目前设想的关于真核生物起源的流行情景(特别是所谓的内共生途径)还远谈不上清晰(Koonin, 2015)。在光学显微镜下可辨识的近似球状的核的存在被誉为真核生物的最重要的标志，但是，关于核的起源机制可谓众说纷纭(Martin et al, 2015; McInerney et al, 2015; Moreira & López-García, 2015)。此外，核与“性”似乎难以分割，因为核的出现伴随了生殖方式的重大转变——有性生殖得到了空前的繁荣。遗憾的是，迄今为止，人们并不真正知晓核和“性”是如何起源的。遗传学家对“性”的过程知道得已经十分详细，但他们(还包括进化生物学家)对“性”为何发生以及为何如此广泛，依然还是一头雾水(Hadany & Comeron 2008; Schurko et al, 2008; Zimmer, 2009)。另一方面，如果没有核，亦不可能有“性”。那么，核与“性”到底是如何起源的呢？

1 细胞核、C值悖论与遗传模式

1.1 细胞核

与真核生物相比，原核生物显得十分小巧(无论是细胞大小，还是其遗传物质DNA分子)，内部结构亦相对简单——既见不到核，也见不到像线粒体、叶绿体这样的细胞器(图1)。不难理解，真核细胞必须用大的体积来装填大的基因组，对复杂的基因组也需要进行更为有效有序的管控，这可能导致了细胞内部的模块化，譬如，将遗传物质集中分布于用膜包裹的一个区域——形成所谓的核。在细胞核中，还有1个或多个圆球形的核仁，它是生产核糖体的机器。在现代生物学中，核被赋予了极为重要的地位，因为人们根据核的有无，将生物界区分为两大类——原核生物和真核生物。在植物细胞中，有一个称之为叶绿体的细胞器专门用于光合作用。原核和真核细胞在分裂方式上也呈现了很大差别，前者是简单的二分裂(binary fission)，而后者演化出了看似十分复杂的有丝分裂和减数分裂。在真核细胞的有丝分裂过程中，DNA的变化可谓令人眼花缭乱，它们浓缩(图1)形成数目不等的染色体(在同一个种类中基本稳定)，整齐排列，被一些细丝拉向两极，最后被均等地分配到子细胞中。而原核生物却好像是在悄无声息之中快速地进行着DNA的拷贝与分离，以惊人的速度进行自我增殖。

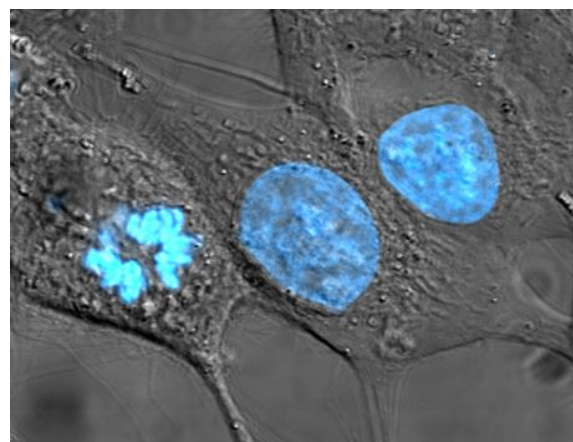


图1 用蓝色荧光染料染色的海拉细胞(HeLa cells)的核DNA，中间以及最右的细胞处于细胞间期，因此整个核被标记，而左边的细胞正在进入有丝分裂，因此核DNA已经浓缩(来源：维基百科)

Fig. 1 Cultured HeLa cells have been stained with Hoechst turning their nuclei blue. The central and rightmost cells are in interphase, so the entire nuclei are labeled. The cell on the left is going through mitosis and its DNA has condensed (source: Wikipedia)

原核细胞是微小而简单的生物类群，几乎都以单细胞的状态存在。而真核细胞支撑了各式各样复杂的多细胞生命，包括我们人类自身。当然，真核生物中也有很多以单细胞的形式而存在的，如真核藻类、原生动物，等等。

不同真核生物之间染色体数目的变异也很大，甚至同一个物种的雌雄个体之间亦会存在差异。染色体的数目与生物的复杂性似乎也不一定必然相关，譬如，简单的衣藻(*Chlamydomonas*)居然有17条染色体，比果蝇(*Drosophila melanogaster*)还多1倍！这说明染色体的增多并不一定与结构和功能的复杂程度严格正相关，也许只是偶然的加倍罢了。

1.2 C值悖论

一般可用C值(C value)来度量一种生物的基因组的大小，它指一种生物的单倍体基因组的DNA总量。从总的趋势来看，真核生物的C值显著大于原核生物。虽然真核生物的C值变异很大，但一般来说，进化程度越高的类群，群内最小C值亦越大。但是，C值大小与其在进化上所处地位的高低或复杂性并无绝对相关性，譬如，肺鱼的基因组远大于哺乳动物，而一些昆虫的基因组亦能大于哺乳动物，这种现象被称之为C值悖论。这也说明，在演化历史中，

基因组的变异具有相当的随机性。

1.3 遗传模式

染色体虽然承载了生命的绝大部分遗传信息,但并非全部。譬如,细菌的质粒(plasmids)、真核生物的叶绿体和线粒体也拥有自身的DNA,虽然它们与核DNA之间亦可能存在某种联系。此外,像草履虫(*Paramecium*)这样的原生动物,还演化出两种类型的核。

细菌可以含有质粒,它是一种裸露的环状双链DNA分子,属于染色体外DNA(extra-chromosomal DNAs),可以含有具某些生理功能的基因。天然质粒的DNA长度少则数千碱基对,多至数十万碱基对。质粒的复制独立于染色体,因此,在细胞分裂时可能丢失掉。也因为如此,一个细菌亦可能含单个质粒的数百个拷贝,而一个细胞里面亦可能有数种质粒同时存在。质粒有时亦能整合到核DNA中去。

纤毛虫是一类单细胞的真核生物,属于原生动物门。纤毛虫有两种核,一个多倍的大核(macronucleus)和一个二倍的小核(micronucleus)。大核提供营养生长所需的RNA(即控制非生殖的细胞功能),而小核包含了种系要向下一代传递的核物质(但不表达基因)。纤毛虫既能进行二分裂式的无性生殖,也能进行有性生殖。二分裂时,小核先进行有丝分裂,大核再进行无丝分裂,然后细胞质从中部横断,成为2个新个体。进行结合生殖时,交换单倍的小核,新的大核则从新的二倍小核发展而成,而老的大核则被销毁掉(Prescott, 1994)。

值得注意的是,原生动物的C值跨度最大,而世界上最大的单细胞生物就在原生动物之中,如最近发现生活于极深大洋海底的一种被称为xenophyophores的巨型阿米巴虫,长度就超过了10 cm!

2 关于细胞核起源的主要假说

虽然人们对核的化学结构以及运作模式等已经了解得相当清楚,但关于核是如何起源的问题依然仅停留于猜测。主要有4种假说,但是还没有一种得到广泛的认可(Pennisi, 2004)。

2.1 共营模型(syntrophic model)

该模型认为,古菌与细菌共生导致了含细胞核的真核细胞的诞生,但是,古菌与细菌均无细胞核(Hogan, 2010)。共营模型认为,与现代产甲烷古菌类似的某些古老的古菌,侵入并生活在类似于现代

粘细菌的细菌体内,形成了早期的细胞核。古菌与真核生物在特定蛋白质(如组蛋白)基因的相似性被认为是支持以古菌为基础的细胞核起源理论的证据。但笔者认为,共营模型并不能回答核是如何产生的问题。

其实,共营模型类似于解释线粒体和叶绿体起源的内共生理论(endosymbiotic theory)。Mereschkowsky (1905)提出叶绿体起源于内共生的猜想,而Ivan Wallin在1920s提出了关于线粒体起源的同样的想法(Wallin, 1923)。之后叶绿体与线粒体内被发现含有自己的DNA,虽然绝大多数基因都已丢失。譬如,核基因编码了超过98%的线粒体蛋白质以及超过95%的叶绿体蛋白质,但要确定这些核基因有多少是来自线粒体或叶绿体的祖先可能并不容易。Margulis (1981)使内共生理论得到普及。她认为,线粒体内共生起源于一种原核生物对另一种原核生物的攻击,而不是所谓的吞饮(pinocytosis)或吞噬(phagocytosis)作用,因为这绝未在原核生物之间出现过;再者,内共生的螺旋体形成了真核生物的鞭毛和纤毛。此外,线粒体的原始宿主是厌氧的还是好氧的?因为拥有复杂的氧化磷酸化系统,线粒体应该是在好氧环境下长期演化的产物。因此,如果它的宿主是厌氧的,那它至少通过与线粒体的共生获得了对好氧环境更好的适应能力。

2.2 自演化模型(autogenous model)

该模型认为原真核(proto-eukaryotic)细胞直接自细菌演化而来,并不需要通过内共生。证据来自一类专性好氧菌——浮霉菌(Planctomycete),它们具有清晰的胞内膜结构,其中,有一种被称为*Gemmata obscuriglobus*的出芽菌,其染色质被双层的核膜所包裹(图2a),类似于真核生物的核的结构,而斯氏小梨形菌(*Pirellula staleyi*)的核被单层的细胞质内膜ICM(图2b)所包裹(Fuerst, 2005)。但是,这一模型并未进一步解释核是如何形成的。

2.3 病毒性真核生物起源模型(viral eukaryogenesis model)

该模型认为,病毒感染原核生物导致了膜结合的细胞核与其他真核生物特征的产生。证据是真核生物和病毒在大分子结构上存在一定相似性,譬如,线性DNA链、mRNA的加帽,以及与蛋白质的紧密结合(病毒的外套膜类似于组蛋白)。该假说的一种观点认为,吞噬作用形成了早期的细胞“捕食

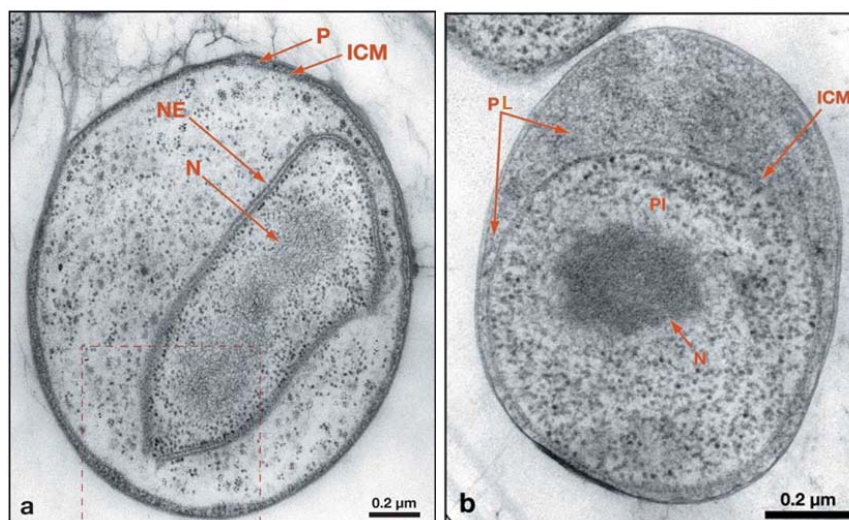


图2 通过冷替代方式固定和准备的*Gemmata obscuriglobus*(a)和斯氏小梨形菌(*Pirollula staleyi*)(b)的薄切片透射电镜图。NE: 核膜; N: 拟核; ICM: 细胞质内膜; P: 外室细胞质; PL: pirellulosome (小梨形菌属的一种膜细胞隔室) (引自Fuerst, 2005)

Fig. 2 (a) Transmission electron micrograph of thin section of *Gemmata obscuriglobus* fixed and prepared via cryosubstitution, showing the membrane-bound nuclear body with its nuclear envelope (NE) surrounding the nucleoid (N) and the more general features of the planctomycete cell plan, including the intracytoplasmic membrane (ICM) and paryphoplasm (P). (b) Transmission electron micrograph of thin section of cryosubstituted cell of *Pirollula staleyi* displaying compartmentalization into pirellulosome (PI) and P separated by the ICM. N is contained within the pirellulosome and thus compartmentalized and surrounded by the single ICM membrane (cited from Fuerst, 2005)

者”，并随之演化出细胞核(Bell, 2001)。另一种观点则认为，真核生物起源于受到痘病毒感染的古菌，因为现代痘病毒与真核生物的DNA聚合酶具相似性(Villarreal & DeFilippis, 2000; Takemura, 2001)。

2.4 外膜假说(exomembrane hypothesis)

该假说认为细胞核是起源自演化出第二层外细胞膜的单个早期细胞，而包裹原来细胞的内膜则转变成了核膜，并逐渐演化出精巧的核孔结构，以便于将内部(如核糖体亚基)合成的物质送出核外(de Roos, 2006)。

3 真核借不来——走出“内共生”的死胡同

在各种细胞核起源理论中，“内共生”学说占据着绝对的统治地位。毋庸置疑，线粒体和叶绿体通过内共生而来的设想已被越来越多的科学发现所证实，但用同样的套路去设想核的起源，就误入了歧途。Martin等(2015)发表了题为“Endosymbiotic theories for eukaryote origin”的综述论文，在回顾了过去的100多年间提出的用来解释真核细胞起源的20多种内共生理论后指出，用内共生理论解释核的起源依然存在很多问题：它无法解释为什么核分室与任何自由生活的细胞在如下几个方面是如此根

本性的不同：(1)生物合成或ATP驱动的生理过程(在核分室都缺乏)；(2)膜结构(无自由生活的细胞具有类似的包裹方式)；(3)通透性(无原核的胞液是通过孔来与环境接触的)；(4)分裂(在真核细胞开放的有丝分裂时，每分裂一次，在表观上与质膜为同系物的核膜的溶解)。当然，用于解释质体和线粒体的内共生理论则没有这些问题。

在生物界，吞噬导致共生的现象可能客观存

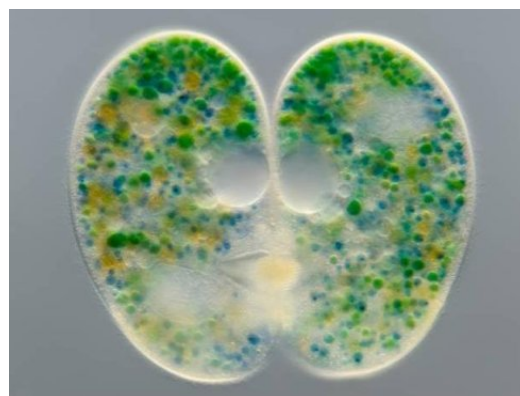


图3 一种纤毛虫(*Nassula ornata*)与藻类的共生现象(× 160倍)(来源: Wim van Egmond)

Fig. 3 Symbiosis of the ciliate *Nassula ornata* with algae (magnification:160 ×) (source: Wim van Egmond)

在,有些共生可能较为松散(一眼就能看出两者的区别,如图3),有些共生甚至连痕迹都难以觉察到,如真核细胞的叶绿体和线粒体。

但是,按照一般的理解,靠吞噬作用获得DNA似乎是困难的,因为如果能消化细胞壁,那里面的DNA也可能早就被破坏了。如果是这样的话,那即便是吞噬,DNA也应该是吞噬者的。那么问题就来了,吞噬者的核从何而来呢?当然,如果被吞噬者幸运地存活下来,情况可能就不一样了,即一旦它们与吞噬者形成了共生关系,两者之间的基因交流或整合就有可能了。当然,当两个不同物种形成共生关系时,亦可能发生类似的基因交流与整合。

此外,像绿藻这样的真核藻类是如何形成的呢?即便假设吞噬者是真核的,由于吞噬者应该是动物性的,那吞噬者的细胞壁是如何转化成绿藻这样的植物性细胞壁的呢?而植物和动物的细胞壁是截然不同的。再退一步,即便承认真核生物是一种由吞噬、共生或寄生形成的不同物种的嵌合体,也并未解决核的形成机制。迄今为止,几乎所有的假说都停留于推测真核起源的可能途径,而对演化的动因则鲜有涉及。

依笔者之见,迄今为止的内共生假说的一个基本特征就是主张“核”是借来的,科学家大量的精力都耗费在辩论“谁找谁借”,证据主要依赖于一些分子的相似性。“借”终究不是解决问题的办法,因为还得说清楚第一个核是如何出现的问题。就像生命起源的宇宙胚种论最终还得面对第一个生命如何产生这样的问题。内共生成核理论的最大问题就是它对生命演化历程中基因组急剧增大的事实视而不见。

4 细胞核的起源——压缩与结构化假说

生命的演化伴随着基因组的扩增(复杂化)是不争的事实,特别是从原核演化到真核的过程。这如何才能实现呢?多倍化以及细胞之间遗传物质的交流或重组可能是重要途径。譬如,细胞分裂时,如果染色体复制了但细胞未能分开,就可能出现多倍化(这样的过程依然还在自然发生,且在人为的诱导下快速地发生),这也称之为同源多倍体(*autopolyploid*),而由不同物种杂交能产生异源多倍体(*allopolyploid*)。在同一个细胞中,不同DNA链也可能会自动连接起来。

真核应该是基因组大型化的必然产物。如果细胞将绝大部分DNA集中在被核膜包裹的区域就形成“核”,它在细胞有丝分裂时期呈现独特的“染色体”现象——此时DNA高度聚集,容易被碱性染料(如龙胆紫和醋酸洋红)着色。而在分裂间期时,DNA分散成细丝状,称之为染色质。

这样,所谓真核,就是细胞的绝大多数DNA集中分布在这样一个区域,且十分致密,但它也依然是一样性质的DNA。为什么真核要在核膜中?也许是一种秩序化管理的需要吧。在这里,是速度和秩序孰重孰轻的问题:在简单的细菌那里,速度优先;而在复杂的真核生物那里,秩序优先。细菌细胞由于没有核膜,DNA的复制、RNA的转录与蛋白质的合成可同时进行,而真核细胞的这些生化反应在时空上虽然被分隔开来,但便于有序管控。然而,过分强调核膜对真核生物演化的重要性就会迷失。此外,细菌的DNA没有内含子,满足了快速复制的需求。原核细胞演化出内膜系统,不需要太大的奥妙,因为,生命最不缺少的就是膜,生命的诞生之旅亦是从膜开始的。

无论细胞分裂看起来多么复杂而神奇,但本质就是如何将承载遗传信息的DNA准确地分配到子代细胞中去。随着生命从简单到复杂的演化,基因组的大型化在所难免,其结果就是DNA链不断延伸,这迫使DNA进行立体结构上的调整:(1)将DNA集中在一定的区域并用膜隔离开来;(2)将长长的DNA拆成若干段,即若干染色体;(3)对链状DNA进行压缩,通过与组蛋白的合作,成功压缩了很多倍,看上去非常的致密。极端地说,真核的形成过程就是一种DNA的压缩过程!这是如何进行的呢?

染色体结合有两种蛋白质:组蛋白(一种低分子量的碱性蛋白质)和酸性蛋白质。在真核细胞的有丝分裂过程中,与组蛋白耦联的DNA分子的压缩能力是十分惊人的(图4)。DNA双螺旋在每个组蛋白8聚体表面盘绕约1.75圈(长约140个碱基对)构成核小体(*nucleosome*)。相邻核小体之间有长约50–60个碱基对的DNA连接线,在相邻的连接线之间结合了一个H1组蛋白分子。DNA似绳,组蛋白似珠,就像成串的珠子一样,这就是染色体的一级结构,在这里,DNA分子大约被压缩了7倍。螺旋体是染色体的二级结构,每一周螺旋包括6个核小体,这里的DNA被压缩了6倍。螺旋体进一步螺旋化,形成超螺旋

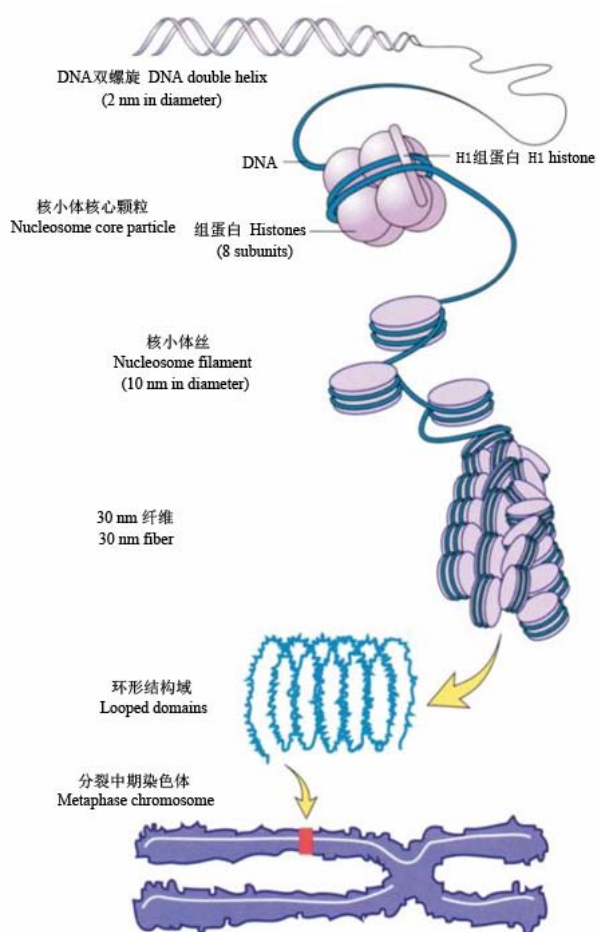


图4 DNA压缩成染色体的过程(来源: 百度图片)

Fig. 4 Compaction of DNA into chromosome (source: Baidu photo)

管, 即染色体的三级结构, 这里的DNA被压缩了40倍。超螺旋体再折叠盘绕形成染色单体(四级结构), 两条染色单体组成一条染色体, 这里的DNA又被压缩了5倍。这样, DNA分子一共被压缩了 $7 \times 6 \times 40 \times 5 = 8,400$ 倍!

再来看看这种DNA的压缩与基因组演化之间的关系。细菌和古菌的C值(单位pg)的中位值约在 10^{-3} – 10^{-2} 之间, 而真核生物约在1–10之间, 高约3个数量级。绝大多数C值落于中位数 ± 1.5 个数量级之间。此外, 真核细胞约为原核细胞直径的10倍。若考虑中位数及其上限偏移, 以及细胞直径1个数量级的差异, 真核生物DNA的压缩倍数大约应该是3.5个数量级(图5), 笔者将此称之为真核生物DNA的压缩原理(packing principle of eukaryotic DNA)。这与现代真核生物的DNA压缩比(packing ratio)惊

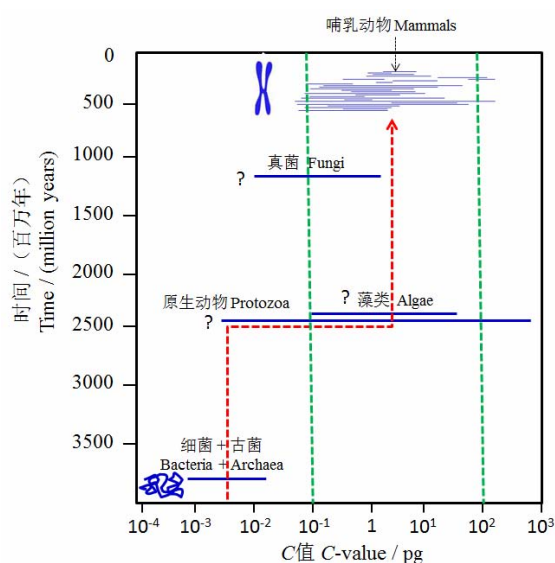


图5 根据各类生物的C值推测真核生物DNA的压缩原理, 带箭头的红色虚线表示C值中位数的演化轨迹, 绿色虚线表示大多数真核生物C值的主要分布区间, 问号表示该类生物起源的年代仍然存在争议。C值引自Gregory (2004)。

Fig. 5 Packing principle of eukaryotic DNA based on “C value” of various organisms. The dotted red line with an arrow indicates evolutionary track of the median “C value”, and the dotted green line shows the major range of the “C value” of most eukaryotes. Question marks indicate uncertainty about the dates of their origins. C values of various organisms are cited from Gregory (2004)

人地一致! 譬如, 人的染色体中DNA分子伸展开来的长度平均约为几个厘米, 而染色体被压缩到只有几纳米长($1 \text{ cm} = 10^7 \text{ nm}$)。原核生物的C值与真核生物中的原生动物和真菌亦有交集, 特别是与原生动物的交集更深, 这难道意味着它们可能就是真核生物的祖先吗?

值得注意的是, 从C值的中位数来看, 原核生物与真核生物之间相差多达3个以上的数量级。因此, 仅仅用一次偶然的吞噬、共生或寄生来解释真核生物的起源无论如何是难以让人信服的, 而更关键的问题是我们还需要解释真核生物的基因组为何急剧增大了。这可能与我们的熟知的DNA的复制错误或多倍化现象不无关系, 当然并非完全排除不同种类个体之间的侧向的基因流动或整合的可能贡献。不难理解, DNA压缩机制的成型应该就是迈向真核生物的关键一步, 这自然还伴随了细胞内部的结构分化、更为精巧而复杂的细胞分裂机制的发展, 等等。为了支撑大型真核细胞, 必须进行大量的革

新,这被大量新基因的涌现所佐证(David & Alm, 2011)。

从生态上来说,蓝细菌光合放氧推进的大气氧浓度的上升可能是复杂而耗能的真核生物出现的重要前提,因为与厌氧代谢相比,有氧代谢的效率大大提升,而生命的复杂化需要这样的能量支撑。因此,吞噬、共生或寄生带来的生命复杂化可能仅仅是一个小小的插曲,它们虽然是真实的,且不同物种的DNA亦可能出现一定的整合,但这依然难以解释大小相差数个数量级的核的起源问题。

真核生物不会从天而降,它从更原始的原核生物演化而来亦是不争的事实。而分子进化生物学家长期纠结于真核生物到底源自真细菌还是古菌这样的问题。他们通过基因组序列的比对发现,真核生物的一部分基因(如信息相关基因)与古菌相似,而另一部分基因(如胞质功能基因)与真细菌相似,因此认为真核生物源自真细菌和古菌的融合(fusion)或内共生。但事实上,所有的生物都具有一个共同的祖先,因此,某一个后生物种均或多或少携带有若干祖先物种的基因,而这并不能意味它就是由这些祖先物种融合而来的。况且,不同微生物之间的横向基因流动(lateral gene flow)方式众多且十分频繁,如果以地质年代而计,这样的变异速率是十分惊人的。依笔者之见,微生物其实就是一些临时拼凑的物种,虽然这类研究并非毫无意义,但至少对解释核的起源难以派上用场。试问,对那些被转来转去的基因,我们如何知道谁才是它的原创之主呢?恕笔者直言,试图用基因序列来确定所谓原核生物的亲缘关系以及为此精心编制的算法或故事或许只会是一种徒劳!

除了极少数的过渡类型外,细菌没有核膜,染色体DNA一般为单环的不规则体,也称之为拟核(nucleoid)。细菌的染色体DNA偶尔也有呈单线性的(如博氏疏螺旋体*Borrelia burgdorferi*)。拟核主要由DNA组成,亦含有少量的RNA和蛋白质(它们好像主要是mRNA和转录因子蛋白)。驱动核酸时空组织的拟核相关蛋白(nucleoid-associated proteins, NAPs)与真核的组蛋白完全不同,拟核的DNA结合蛋白不形成核小体。

细菌在二分裂期间,复制完的子染色体分别移动到细胞的相反的末端,其机制还不甚清楚,但蛋白质可能将子染色体牵引到了细胞质膜的特定位置(图6上)。在大部分真核生物中,在核外形成纺锤体(spindle),在有丝分裂期间,核膜溶解,微管将染色体分离(图6下),之后核膜重新形成。

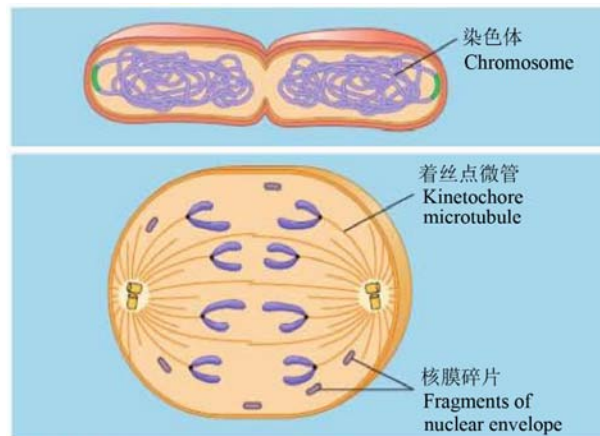


图6 原核(上图,大肠杆菌*Escherichia coli*)和真核(下图)细胞的分裂比较(引自Campbell & Reece, 2008)

Fig. 6 Comparison of the cell divisions between bacteria (upper figure, the bacterium *Escherichia coli*) and eukaryotes (lower figure) (cited from Campbell & Reece, 2008)

需要指出的是,无论是原核还是真核细胞,子染色体都必须借助特定的蛋白质锚定到细胞质膜上,这样才能将DNA正确地分配到两个子细胞中去。只是在原核细胞中,这种机制较为简单,而在真核细胞中,由于要将众多的染色体同时分开,因此演化出了复杂的纺锤体结构,但也是要连接到质膜上。或者说,在原核细胞中,不需要那么复杂即可。

在现存的生物中,能找到原核和真核之间的过渡类型,可将它们视为细胞结构化过程的中间产物。譬如,浮霉菌门(Planctomycetes)(图2)和海绵杆菌门(Poribacteria)的拟核被双层膜所包裹(类似于真核),且具有胞内膜结构(intracellular membrane-bounded compartments)。

在这里,笔者提出一个关于细胞核起源的新的学说——压缩与结构化假说(packing and structuring hypothesis),源自基因组复杂化的诱导。在大气逐渐氧化的背景下,地球上的生命(无论是形态结构,还是遗传信息)加速了从简单到复杂的演化历程,可能主要由于DNA的复制错误或多倍化并在一定程度上叠加了不同种类之间的各种侧向基因

转移方式以及内共生融合(endosymbiotic fusion)等导致了一些原核细胞基因组的大型化。这一方面需要骨架蛋白的强化来支撑更大的细胞体积,同时通过个体生存的随机性筛选,细胞内部逐渐结构化,从而形成了复杂的内膜系统——细胞器,被膜包裹的核及其在细胞分裂中的分离方式亦是这种结构化的产物。核的成型及有丝分裂的出现主要是为了满足将巨大的DNA分子准确地分配到子代中去的需求,这里,如何将长链DNA有效地压缩(借助组蛋白)成若干染色体以及如何将多个染色体同时分离(借助纺锤体)是核演化的关键。核膜的形成虽然并非轻而易举,但亦不会困难无比,膜有多种可能的来源,譬如,原核细胞分裂时DNA就得锚定在细胞膜上。其实,生命就起源自膜耦联的光化学过程,细胞亦能产生各种各样的膜(谢平, 2014)。从本质上看,包括核膜在内的细胞内膜系统就是为了实现对复杂生化系统进行秩序化管控,或者说,秩序化是通过细胞内部的模块化得以实现的。

这虽然可视之为一种自演化模型,但笔者在压缩原理和结构化等的基础上,试图诠释核演化的动因与本质。当然,这里更多地是依赖于逻辑的推测,还需要大量的实证支持。总体而言,与生命和密码子的起源相比,所谓“真核”的起源应该要简单得多。

5 有性生殖起源——休眠事件假说(accident dormancy hypothesis)

为什么有性?这样一个看似简单的问题不仅令达尔文困惑不已,150年过去了,人们都还未找到一个普遍认可的理论,这也被称为是进化生物学问题之皇后“queen of problems in evolutionary biology”(Bell, 1982)。法国著名的遗传学家、诺贝尔生理学或医学奖(1965年)获奖者Jacob (1998)在其专著《鼠、蝇、人与遗传学》一书中感叹道:“在通过有性方式来进行生殖的生物中,一切都被安排得要使同一物种的全部个体(除了真正的孪生个体)都互有差异。这就犹如整个地球上起作用的遗传系统已被调节得要永远产生差异。因此就有了这个悖论:一方面,所有显得十分不同的东西,归根结底却是很相似;另一方面,所有显得十分相似的东西,事实上却是相当不同”。《为什么要相信达尔文》一书的作者Coyne (2009)感叹道:“为什么会演化出性别

来?这其实是演化论最大的谜团之一”。

眼花缭乱的“性”令生物学家、哲学家以及庶民百思不得其解,从古延续至今。但从分子遗传学的角度来说,性一点都不神秘,就是将两个个体的基因组拼在一起而已——每个体细胞都是 $2n$ 的,只是到了生殖细胞的时候,通过减数分裂将 $2n$ 变成 n ,即精子(n)和卵子(n),而它们融合后又恢复了 $2n$ 。虽然这就是一个简单的加减法,但这件事情却意义非凡,即种族的遗传信息(包括变异)分散到了个体之中,而且任一个体的性状必定受到双亲遗传信息的影响,都是一种遗传重组。

当然,在原核细胞那里,个体之间偶尔也能进行遗传物质(DNA)的交流,如结合(conjugation)——通过性菌毛介导的两个细胞之间的DNA转移(图7)、转导(transduction)——病毒亦能介导细菌细胞之间的DNA片段(染色体片段或质粒DNA)交换,等等。但真核生物的遗传重组变成了其生活史中的一个固化环节。在一些低等动植物那里,无性繁殖依然是占绝对优势,有性生殖只是产休眠卵时才启用;而在高等动植物那里,有性生殖占据了绝对的优势,特别是哺乳动物只剩下了有性生殖,这时也不是为了产休眠卵(因为是胎生的)。

笔者之前提出了关于有性生殖起源的休眠事件假说(谢平, 2013)。至于为何是与休眠联系在一起的,这不得而知。这大概是一种偶然事件吧,即二个单倍体细胞融合在一起,成为一个合子($2n$),而这个事件恰好又与休眠联系在了一起,并获得了大自然的青睐。在低等动植物中可以找到很多这样的例子。相信未来一定有人能揭开这一事件的分子机密。

酵母(*Saccharomyces cerevisiae*)可以视为原始的单细胞真核生物进化出具有简单两性生殖交替生活史的一个例子(图8)。酵母是一种结构相对简单的单细胞真核生物,当不良环境来临时,出现有性生殖,即通过二个细胞的融合产生子囊孢子。这种子囊孢子的特化程度较低,居然还能进行无性的出芽生殖,这是非常特别的现象。

之所以认为酵母的子囊孢子是原始的休眠体,一是它的特化程度低,二是它还能通过无性方式再产生出子囊孢子,而其他一些单细胞真核生物(如藻类)的厚壁孢子一般是不可能再通过无性生殖产生出新的厚壁孢子的。

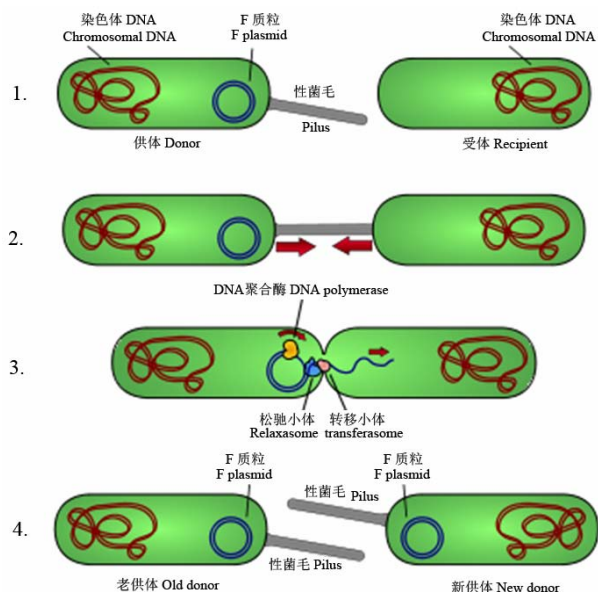


图7 细菌结合示意图。1: 供体细胞产生性菌毛; 2: 性菌毛接触受体细胞, 使两个细胞连接在一起; 3: 能移动的质粒被切开, 一个单股的DNA被转移到受体细胞; 4: 两个细胞质粒重新环化, 合成第二股链, 产生性菌毛, 两个细胞又称为活性的供体(来源: 维基百科)。

Fig. 7 Schematic drawing of bacterial conjugation. Conjugation diagram. 1, Donor cell produces pilus; 2, Pilus attaches to recipient cell and brings the two cells together; 3, The mobile plasmid is nicked and a single strand of DNA is then transferred to the recipient cell; 4, Both cells synthesize a complementary strand to produce a double stranded circular plasmid and also reproduce pili; both cells are now viable donors (cited from Wikipedia).

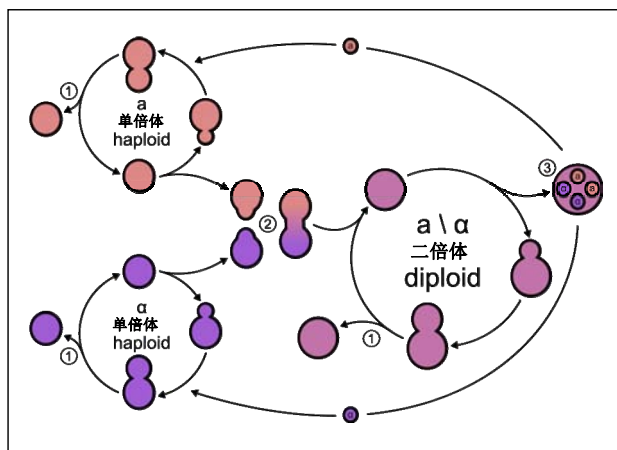


图8 酵母的生活史。(1)出芽生殖; (2)细胞融合; (3)孢子(引自Wikipedia)

Fig. 8 The yeast cell's life cycle. (1) Budding; (2) Conjugation; (3) Spore. (cited from Wikipedia)

譬如, 一种具有鞭毛的单细胞低等植物——衣藻(隶属于绿藻门)便是如此(图9)。环境适宜时, 衣藻连续进行无性生殖, 单倍体的游动孢子通过有丝分裂, 产生出新的单倍体游动孢子。当不利的环境条件来临时, 它开始有性生殖, 母细胞经过分裂, 产生配子(其形态结构与游动孢子相同, 但略小)。配子被释放出来之后, 成对地进行融合, 每对配子产生1个二倍体的合子, 合子进一步特化为厚壁细胞而进入休眠。当条件适宜时, 合子萌发, 通过减数分裂, 产生新的单倍体孢子, 待合子壁破裂后被释放出来成为游动孢子。即在衣藻的生活史中, 单倍体占据绝对优势, 只有合子是二倍体。这种有性生殖的产物——合子特化成形态结构上(与单倍体的游动孢子)十分不同的厚壁孢子, 而这种厚壁孢子具有能有效地抵御不良环境条件的能力。

另一个例子是在淡水中生活的一类小型无脊椎动物水蚤(*Daphnia*) (隶属于甲壳纲)。在其生活史中, 既能进行孤雌生殖, 又能进行有性生殖(图10)。水蚤在一年的大部分时期都进行孤雌生殖, 种群快速增殖, 只有当恶劣的环境条件(如食物不足等)来临时, 才产出雄体(但比雌体小得多), 并与之交配, 形成休眠卵, 休眠卵离开母体沉入湖底, 等待萌发的时机。休眠卵可以在环境中存活数年甚至更长时间。

在陆地上生活的蚜虫(一种半翅目昆虫)亦是如此。蚜虫在无性和有性生殖方式之间进行周期性切换。在食物充裕的春季和夏季, 蚜虫进行孤雌生殖(胎生), 后代几乎全为雌性, 导致种群快速的增长。随着秋天的来临, 光周期和温度的变化预示着食物数量的减少, 蚜虫开始转变为有性生殖(卵生), 这时雌性蚜虫开始产出雄性幼虫, 并与之交尾, 然后产出受精卵。受精卵在度过冬季后, 重新孵出雌性蚜虫。而在温暖的环境(如热带或在温室)中, 只要食物充裕, 蚜虫可以数年一直进行无性生殖。

辐足亚纲的原生动物(如太阳虫)一般进行二分裂或出芽式的无性生殖, 当不利的环境条件来临时, 形成孢囊并进行有性生殖: 首先伪足收缩, 体表出现胶质复膜, 之后细胞分裂为两个子体($2n$), 并各自进行减数分裂(其中一个单倍体的核退化), 接着, 在剩下的两个子体(n)间进行核融合和细胞质融合, 形成接合子($2n$), 在厚的复膜中进入休眠, 等待合适环境的来临再破膜而出, 重新生出伪足, 回

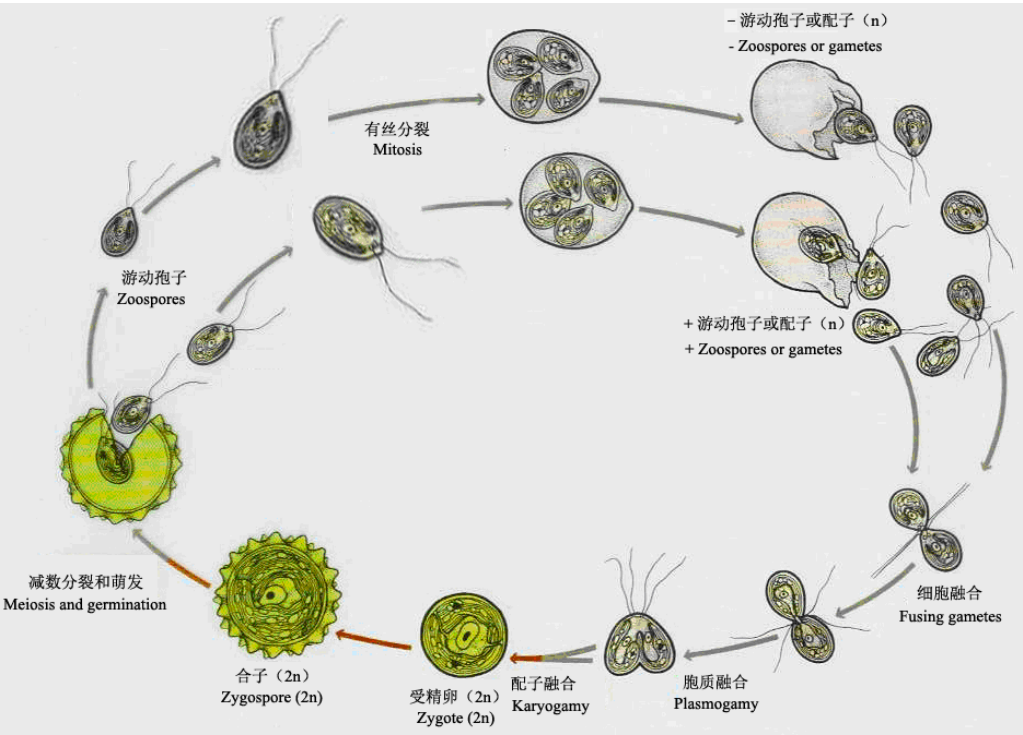


图9 绿藻—衣藻的生活史(引自Raven et al, 1992)
Fig. 9 Life cycle of a green alga, *Chlamydomonas* (cited from Raven et al, 1992)

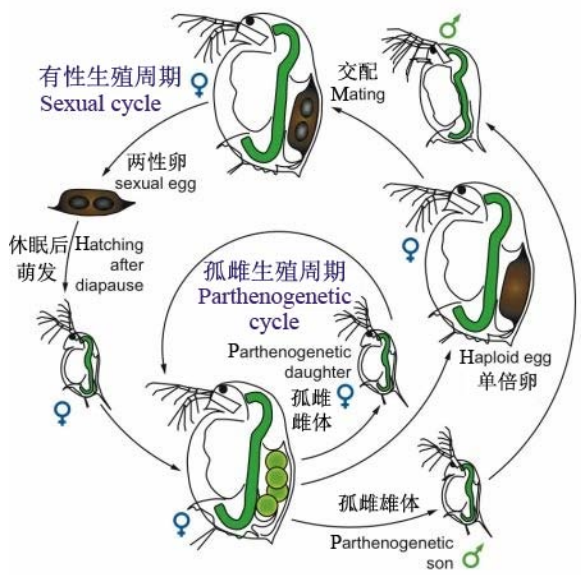


图10 周期性孤雌生殖水蚤的生活周期(仿Ebert, 2005)
Fig. 10 Life cycle of a cyclic parthenogenetic *Daphnia* (after Ebert, 2005)

到“光芒四射”的形态。太阳虫的孢囊具有多层壁，表面覆盖着刺，有利于其抵御不良的环境。太阳虫的这种模式似乎介于绿藻与水蚤和蚜虫之间。

为了产休眠卵，像水蚤和蚜虫这样的无脊椎动物，孤雌生殖的雌体先产一些雄性个体出来，再与之交配，产下休眠卵。令人费解的是，这个行孤雌生殖的雌体为何不直接产一个休眠卵呢？为何要绕如此大的一个弯呢？而这只能解释为一种遗留的秉性——不同细胞的DNA保持了在一定程度上交流的特性，从细菌那里就开始了，只是它在之后较为复杂的真核细胞那里，偶然地与休眠联系起来的。这就是为何笔者将此称之为休眠事件假说的缘故。

对于很多生命周期不足一年的低等动植物来说，通过休眠度过寒冷而食物匮乏的冬季是一种重要的生存需求(当然，一些动植物亦通过休眠来应对干旱或高温季节)。“性”的动机原本是如此古朴，但在进行胎生且生命周期“漫长”的哺乳动物那里却失去了意义，取而代之，“性”开始耦联绮丽、情趣、愉悦……，而如果(事实上是)沉湎于此等衍生之物，何以能寻觅到“性”的开端？

参考文献

Bell G (1982) *The Masterpiece of Nature: the Evolution and Genetics of Sexuality*. University of California Press,

- Berkeley.
- Bell PJ (2001) Viral eukaryogenesis: was the ancestor of the nucleus a complex DNA virus? *Journal of Molecular Evolution*, 53, 251–256.
- Campbell NA, Reece JB (2008) *Biology*, 8th edn. Benjamin Cummings, San Francisco.
- Coyne JA (2009) *Why Evolution is True*. Viking Penguin, New York
- David LA, Alm EJ (2011) Rapid evolutionary innovation during an Archaean genetic expansion. *Nature*, 469, 93–96.
- de Roos AD (2006) The origin of the eukaryotic cell based on conservation of existing interfaces. *Artificial Life*, 12, 513–523.
- Ebert D (2005) *Ecology, Epidemiology, and Evolution of Parasitism in Daphnia*. National Library of Medicine (US), National Center for Biotechnology Information, Bethesda, MD.
- Fuerst JA (2005) Intracellular compartmentation in planctomycetes. *Annual Review of Microbiology*, 59, 299–328.
- Gregory TR (2004) Macroevolution, hierarchy theory, and the C-value enigma. *Paleobiology*, 30, 179–202.
- Hadany L, Comeron JM (2008) Why are sex and recombination so common? *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1133, 26–43.
- Hogan CM (2010) Archaea. In: *Encyclopedia of Earth* (eds Monosson E, Cleveland C). National Council for Science and the Environment, Washington, DC.
- Jacob F (1998) *Of Flies, Mice and Men* (translated from the French edition). Harvard University Press, Cambridge MA.
- Koonin EV (2015) Origin of eukaryotes from within archaea, archaeal eukaryome and bursts of gene gain: eukaryogenesis just made easier? *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 370, 20140333.
- Margulis L (1981) *Symbiosis in Cell Evolution*, pp. 206–227. W. H. Freeman and Company, San Francisco.
- Martin WF, Garg S, Zimorski V (2015) Endosymbiotic theories for eukaryote origin. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 370, 20140330.
- McInerney J, Pisani D, O'Connell MJ (2015) The ring of life hypothesis for eukaryote origins is supported by multiple kinds of data. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 370, 20140323.
- Mereschkowsky K (1910) *Theorie der zwei Plasmaarten als Grundlage der Symbiogenese, einer neuen Lehre von der Entstehung der Organismen*. *Biologisches Centralblatt* 30, 353–367.
- Moreira D, López-García P (2015) Evolution of viruses and cells: do we need a fourth domain of life to explain the origin of eukaryotes? *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 370, 20140327.
- Pennisi E (2004) Evolutionary biology. The birth of the nucleus. *Science*, 305, 766–768.
- Prescott DM (1994) The DNA of ciliated protozoa. *Microbiological Reviews*, 58, 233–267.
- Raven PH, Evert RF, Eichhorn SE (1992) *Biology of Plants*, 5th edn. Worth Publishers, New York.
- Schurko AM, Neiman M, Logsdon JM Jr (2008) Signs of sex: what we know and how we know it. *Trends in Ecology & Evolution*, 24, 208–217.
- Takemura M (2001) Poxviruses and the origin of the eukaryotic nucleus. *Journal of Molecular Evolution*, 52, 419–442.
- Villareal L, DeFilippis V (2000) A hypothesis for DNA viruses as the origin of eukaryotic replication proteins. *Journal of Virology*, 74, 7079–7084.
- Wallin IE (1923) The mitochondria problem. *The American Naturalist*, 57, 255–261.
- Xie P (2013) *Scaling Ecology to Understand Natural Design of Life Systems and Their Operations and Evolutions—Integration of Ecology, Genetics and Evolution Through Reproduction*. Science Press, Beijing. [谢平 (2013) 从生态学透视生命系统的设计、运作与演化——生态、遗传和进化通过生殖的融合. 科学出版社, 北京.]
- Xie P (2014) *The Aufhebung and Breakthrough of the Theories on the Origin and Evolution of Life—Life in Philosophy and Philosophy in Life Sciences*. Science Press, Beijing. [谢平 (2014) 生命的起源—进化理论之扬弃与革新——哲学中的生命, 生命中的哲学. 科学出版社, 北京.]
- Zimmer C (2009) On the origin of sexual reproduction. *Science*, 324, 1254–1256.

(责任编辑: 时意专)