

ISSN 1005-0094
CODEN SHDUEM

BIODIVERSITY SCIENCE

生物多样性

第25卷 第4期
2017年4月

Vol. 25 No. 4
April 2017



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25卷 第4期 2017年4月

目次

编者按

- 343 生物多样性科学的若干前沿问题
马克平

综述

- 345 物种共存理论研究进展
储诚进 王酉石 刘宇 蒋林 何芳良
- 355 大数据时代的生物多样性科学与宏生态学
张健
- 364 海鸟种群的人工招引与恢复技术及其应用
周晓 陈东东 Stephen W. Kress 陈水华

研究报告

植物多样性

- 372 中国森林破碎化多尺度评价
李瑶 肖向明 李香萍 马俊 陈帮乾
秦元伟 董金玮 赵斌
- 382 鼎湖山南亚热带常绿阔叶林林窗分布格局及其成因
隋丹丹 王悦 练琚愉 张健 胡健波
欧阳学军 范宗骥 曹洪麟 叶万辉
- 393 古田山常绿阔叶林萌生特征及其与群落物种多样性的关系
叶铎 董瑞瑞 米湘成 芦伟 郑振杰
于明坚 倪健 陈建华

动物多样性

- 401 小兴安岭铁力林业局冬季西伯利亚狍(*Capreolus pygargus*)的生境选择
陈龙 李月辉 胡远满 熊在平 吴文
李悦 问青春
- 409 白洋淀湿地蝗虫多样性调查及DNA条形码应用研究
郝金凤 张晓红 王昱淞 刘金林 智永超
李新江

生物编目

- 418 被子植物APG分类系统评论
王伟 张晓霞 陈之端 路安民
- 427 基于红外相机技术对乌岩岭国家级自然保护区地面鸟兽的初步调查
章书声 郑方东 李佳琦 包其敏 赖家厚
程宏毅
- 430 海南岛腔轮科种类组成与区系分布
黄丰明 吴秋婷 韩博平 林秋奇

保护论坛

- 437 保护区与社区如何协调发展: 以广西十万大山国家级自然保护区为例
孙润 王双玲 吴林巧 安辉 覃世赢
刘有军 谭伟福
- 449 征稿简则

封面: 海鸟人工招引是一种基于海鸟繁殖习性并借助人工方法恢复受胁海鸟种群数量及其栖息地的技术, 目前在世界各地得到了广泛应用。周晓等(见本期364–371页)对海鸟人工招引和恢复技术及其应用进行了综述分析。图示在浙江沿海岛屿人工招引的中华凤头燕鸥(*Thalasseus bernsteini*)、大凤头燕鸥(*T. bergii*)和小凤头燕鸥(*T. bengalensis*)混合繁殖群及招引区。中华凤头燕鸥被世界自然保护联盟(IUCN)列为极危(CR)物种。(照片提供者: 洪崇航)

BIODIVERSITY SCIENCE

Vol. 25 No. 4 April 2017

CONTENTS

Editorial

- 343 **Frontiers in biodiversity science: insular biogeography, community assembly and application of big data**

Keping Ma

Reviews

- 345 **Advances in species coexistence theory**
Chengjin Chu, Youshi Wang, Yu Liu, Lin Jiang and Fangliang He

- 355 **Biodiversity science and macroecology in the era of big data**

Jian Zhang

- 364 **A review of the use of active seabird restoration techniques**

Xiao Zhou, Dongdong Chen, Stephen W. Kress and Shuihua Chen

Original Papers

Plant Diversity

- 372 **Multi-scale assessments of forest fragmentation in China**

Yao Li, Xiangming Xiao, Xiangping Li, Jun Ma, Bangqian Chen, Yuanwei Qin, Jinwei Dong and Bin Zhao

- 382 **Gap distribution patterns in the south subtropical evergreen broad-leaved forest of Dinghushan**

Dandan Sui, Yue Wang, Juyu Lian, Jian Zhang, Jianbo Hu, Xuejun Ouyang, Zongji Fan, Honglin Cao and Wanhui Ye

- 393 **Characteristics and effects of sprouting on species diversity in a subtropical evergreen broad-leaved forest in Gutianshan, East China**

Duo Ye, Ruirui Dong, Xiangcheng Mi, Wei Lu, Zhenjie Zheng, Mingjian Yu, Jian Ni and Jianhua Chen

Animal Diversity

- 401 **Habitat selection by roe deer (*Capreolus pygargus*) over winter in the Tieli Forestry Bureau of the Lesser Xing'an Mountains**

Long Chen, Yuehui Li, Yuanman Hu, Zaiping Xiong, Wen Wu, Yue Li and Qingchun Wen

- 409 **Diversity investigation and application of DNA barcoding of Acridoidea from Baiyangdian Wetland**

Jinfeng Hao, Xiaohong Zhang, Yusong Wang, Jinlin Liu, Yongchao Zhi and Xinjiang Li

Bioinventory

- 418 **Comments on the APG's classification of angiosperms**

Wei Wang, Xiaoxia Zhang, Zhiduan Chen and Anming Lu

- 427 **Monitoring diversity of ground-dwelling birds and mammals in Wuyanling National Nature Reserve using infrared camera traps**

Shusheng Zhang, Fangdong Zheng, Jiaqi Li, Qimin Bao, Jiahou Lai and Hongyi Cheng

- 430 **Species diversity and distribution of Lecanidae on Hainan Island, China**

Fengming Huang, Qiuting Wu, Boping Han and Qiuqi Lin

Forum

- 437 **How to balance development between nature reserves and community: a case study in Shiwandashan National Nature Reserve, Guangxi**

Run Sun, Shuangling Wang, Linqiao Wu, Hui An, Shiyang Qin, Youjun Liu and Weifu Tan

Cover Illustration: The techniques of active seabird restorations aim to restore seabird populations and expand their habitats through the artificial methods, which have been successfully adopted worldwide. Zhou et al (for details see pages 364–371 of this issue) review the techniques of seabird active restoration and their applications. The picture shows a mixed breeding colony of the Chinese crested tern (*Thalasseus bernsteini*), the greater crested terns (*T. bergii*) and the lesser crested tern (*T. bengalensi*) at a restoration island off Zhejiang coast. The Chinese crested tern is listed as a Critically Endangered (CR) species by IUCN. (Photographed by Chonghang Hong)

•编者按•

生物多样性科学的若干前沿问题

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)

Frontiers in biodiversity science: insular biogeography, community assembly and application of big data

Keping Ma*

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

岛屿生物地理学是生物多样性科学的重要内容之一, 受到越来越多的关注。以“island biogeography”和“insular biogeography”为主题在 Web of Science 上检索, 可以看到近 30 年来的论文数量不断增加(附录 1)。而且, 论文受到广泛关注, 单篇文章被引用最高达到 1,479 次(附录 2)。

今年是岛屿生物地理学理论(MacArthur & Wilson, 1967)发表 50 周年, 相关领域的学者纷纷发表文章纪念该理论对生态学、进化生物学、保护生物学的发展所起到的促进作用。*Journal of Biogeography* 今年第 5 期更是以岛屿生物地理学为专题发表 13 篇文章。第一篇文章的题目是: “岛屿生物地理学的路线图: 岛屿生物地理学理论问世 50 年后仍需解决的 50 个基本科学问题”(Patino et al, 2017)。由西班牙岛屿生态与进化研究中心的 J. Patino、英国剑桥大学的 R. Whittaker、葡萄牙亚速尔大学的 P. Borges、西班牙拉古纳大学的 J. Fernandez-Palacios 和英国东安格利亚大学的 B. Emerson 5 位专家组成的“岛屿生物学 50 个基本科学问题”工作组牵头, 先后有上千人次参与, 完成了从 241 个基本科学问题到 50 个问题的筛选和凝练, 并对选定的 50 个问题(附录 3)分 4 个部分 12 个主题做了介绍, 简要评述了每个主题的研究进展和存在的知识空缺(Patino et al, 2017)。

主题1: 全球生物多样性格局。包括 5 个基本科学问题, 涉及空间、历史和生态过程如何影响岛屿系统的物种、谱系、功能多样性格局和种-面积关系, 以及如何与大陆相似区域进行比较; 岛屿作为

大陆已经灭绝的生物支系或生态系统的避难所或生物多样性起源地对大陆生物区系构建的影响。

主题2: 岛屿发育过程与过去气候变化。包括 4 个基本科学问题, 主要涉及岛屿发育过程中的物种定殖率、物种形成速率和灭绝率, 以及生物支系多样化速率是如何变化的; 地质历史事件和过去气候变化对岛屿物种定殖、物种形成和灭绝, 以及改变物种扩散路线方面的影响。

主题3: 岛屿基本法则与综合特征。包括 3 个基本科学问题, 主要涉及岛屿生物的性状进化、体型大小、扩散能力、体色和繁育系统等与大陆是否有显著不同? 与大陆类似的种群相比, 岛屿种群的基因多样性下降程度如何?

主题4: 岛屿生物地理学理论。包括 4 个基本科学问题, 主要涉及如何运用和改进岛屿生物地理学理论来预测大尺度的生物地理格局, 并形成普适性的生物多样性理论; 如何将源于海岛的岛屿生物地理学理论应用于其他形式的岛状系统。

主题5: 迁徙-物种形成-绝灭动态。包括 5 个基本科学问题, 主要涉及岛屿隔离程度、群岛的空间配置、人类活动和与多样性相关的生态过程如何影响物种的定殖、成种和灭绝; 岛屿特有种与非特有种的灭绝概率是否有差异?

主题6: 物种形成和多样性分化。包括 4 个基本科学问题, 主要涉及功能性状和基因流与物种在岛内和岛间的多样性分化速率的关系; 生态过程与地理隔离在岛屿物种形成过程中的相对重要性。

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

主题7: 扩散和定殖。包括3个基本科学问题, 主要涉及奠基者效应和古生态学在岛屿生物支系进化中的重要性; 岛屿间物种扩散频率是否足以支撑群岛尺度的集合群落。

主题8: 群落构建。包括6个基本科学问题, 岛屿面积、海拔、隔离度和年龄如何影响岛屿系统的群落组成和动态及物种的自然灭绝速率; 岛屿群落的物种、谱系和功能多样性如何随着岛屿系统的变化而变化? 物种定殖的先后顺序、物种原地进化和稀有种如何影响岛屿生物区系和生态系统功能?

主题9: 生物相互作用。包括2个基本科学问题, 涉及气候和海平面变化怎样影响岛屿上的生物相互作用, 以及生物相互作用如何影响岛屿上的物种迁徙、灭绝和成种速率?

主题10: 全球变化。包括5个基本科学问题, 主要涉及岛屿生物区系在响应全球变化方面与大陆有何不同? 哪些类群和性状对全球变化最敏感? 人类活动怎样影响岛屿物种灭绝或成功应对气候变化?

主题11: 保护与管理政策。包括5个基本科学问题, 主要涉及应对生物多样性丧失、外来种入侵和人类活动干扰的最佳就地保护对策; 如何将自然保护与其他利益相关者的活动很好地结合?

主题12: 外来入侵种。包括4个基本科学问题, 主要涉及外来种入侵的不同时期如何影响岛屿本地种的分布区和生物相互作用, 继而对生态系统功能有何影响; 引进种与自然到达后定居的物种对岛屿的生态影响有何不同?

最后作者们特别强调两点: 第一, 跨区域的大量独立的生物谱系信息的整合对于解决大尺度的

宏生态学和宏观进化问题非常值得关注; 第二, 基于跨区域多岛屿系统的样地或样点的精细化大尺度比较研究, 是解决跨越4个部分的交叉科学问题的有效途径。

为了让读者及时了解生物多样性科学前沿, 本期特约两位年轻学者分别就物种共存理论和大数据应用撰文, 介绍进展和未来研究重点。

物种共存理论是群落生态学和生物多样性科学领域的核心问题之一, 近年来受到广泛关注, 2016年发表SCI论文数量是1997年的20倍(附录4)。经典物种共存理论的历史可以追溯到生态位概念的提出和发展。当代物种共存理论不再重视具体的共存机制, 而是关注影响物种共存的一般性规律。主要研究生物和非生物选择下群落组分种的生态位分化和适合度差异。对于稳定的物种共存而言, 生态位差异越大越好, 而平均适合度差异则越小越好(储诚进等, 2017)。作者从对理论框架本身的检验和与具体物种共存机制研究的结合两个方面展望了未来研究重点。

生物多样性相关的数据不仅规模庞大, 分布在不同的组织机构, 而且异构性和动态性高, 数据不完整性和不确定性强。对数据采集、处理、保存、共享等提出了巨大的挑战(Hampton et al, 2013)。张健(2017)通过全球、大陆和区域尺度上的研究案例展示了大数据在生物多样性研究中的应用的新进展, 内容涉及森林覆盖变化、保护生态学、生物多样性与生态系统功能、气候变化对生物多样性的影响等, 并对大数据的应用前景进行了展望。

附录 Supplementary Material

附录1 岛屿生物地理学论文数量的年际变化

Appendix 1 Trends of annual number of papers on island biogeography
<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2017137-1.pdf>

附录2 被引频次排在前50名的岛屿生物地理学论文

Appendix 2 Top 50 high citation papers on island biogeography
<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2017137-2.pdf>

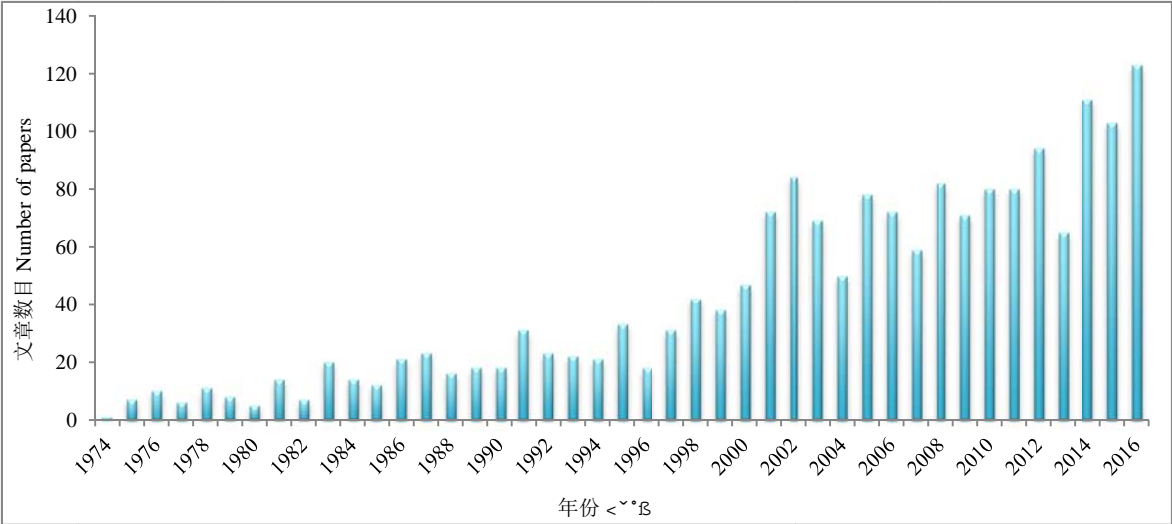
附录3 岛屿生物地理学理论问世50年后仍需解决的50个基本科学问题 (Patino et al, 2017)

Appendix 3 The 50 fundamental questions after 50 years of the Theory of Island Biogeography (Patino et al, 2017)
<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2017137-3.pdf>

附录4 物种共存理论论文数量的年际变化

Appendix 4 Trends of annual number of papers on species coexistence
<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2017137-4.pdf>

附录5 参考文献 Appendix 5 References (<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2017137-5.pdf>)



附录1 岛屿生物地理学论文数量的年际变化
Appendix 1 Trends of annual number of papers on island biogeography

附录2 被引频次排在前50名的岛屿生物地理学论文(以 island biogeography or insular biogeography 为主题 2017年5月在 Web of Science 检索)

Appendix 2 Top 50 high citation papers on island biogeography searched in Web of Science core database by using the subject "island biogeography" or "insular biogeography" in May 2017

1. [Turnover rates in insular biogeography - effect of immigration on extinction](#) 作者: Brown, Jh; Kodricbrown, A Ecology 卷: 58 期: 2 页: 445-449 出版年: 1977 被引频次: [1,479](#)
2. [Equilibrium-theory of insular zoogeography](#) 作者: Macarthur, RH; Wilson, EO Evolution 卷: 17 期: 4 页: 373-& 出版年: 1963 被引频次: [1,201](#)
3. [Metapopulation dynamics - brief-history and conceptual domain](#) 作者: Hanski, I; Gilpin, M Biological Journal of the Linnean Society 卷: 42 期: 1-2 页: 3-16 出版年: Jan-Feb 1991 被引频次: [840](#)
4. [Scale and species richness: towards a general, hierarchical theory of species diversity](#) 作者: Whittaker, RJ; Willis, KJ; Field, R Journal of Biogeography 卷: 28 期: 4 页: 453-470 出版年: APR 2001 被引频次: [800](#)
5. [The matrix matters: Effective isolation in fragmented landscapes](#) 作者: Ricketts, TH American Naturalist 卷: 158 期: 1 页: 87-99 出版年: JUL 2001 被引频次: [787](#)
6. [Maximum likelihood inference of geographic range evolution by dispersal, local extinction, and cladogenesis](#) 作者: Ree, Richard H.; Smith, Stephen A. Systematic Biology 卷: 57 期: 1 页: 4-14 出版年: 2008 被引频次: [719](#)
7. [From balance of nature to hierarchical patch dynamics: A paradigm shift in ecology](#) 作者: Wu, JG; Loucks, OL Quarterly Review of Biology 卷: 70 期: 4 页: 439-466 出版年: DEC 1995 被引频次: [669](#)
8. [Conservation strategy - the effects of fragmentation on extinction](#) 作者: Wilcox, BA; Murphy, DD American Naturalist 卷: 125 期: 6 页: 879-887 出版年: 1985 被引频次: [521](#)
9. [The contribution of population and community biology to conservation science](#) 作者: Simberloff, D Annual Review of Ecology and Systematics 卷: 19 页: 473-511 出版年: 1988 被引频次: [515](#)
10. [Conservation Biogeography: assessment and prospect](#) 作者: Whittaker, RJ; Araujo, MB; Paul, J; 等. Diversity and Distributions 卷: 11 期: 1 页: 3-23 出版年: JAN 2005 被引频次: [485](#)
11. [The biological dynamics of tropical rain-forest fragments](#) 作者: Bierregaard, RO; Lovejoy, TE; Kapos, V; 等. BioScience 卷: 42 期: 11 页: 859-866 出版年: DEC 1992 被引频次: [470](#)
12. [Neutral theory and relative species abundance in ecology](#) 作者: Volkov, I; Banavar, JR; Hubbell, SP; 等. Nature 卷: 424 期: 6952 页: 1035-1037 出版年: AUG 28 2003 被引频次: [402](#)
13. [Does size matter? The relationship between pond area and biodiversity](#) 作者: Oertli, B; Auderset Joye, D; Castella, E; 等. Biological Conservation 卷: 104 期: 1 页: 59-70 出版年: MAR 2002 被引频次: [333](#)
14. [Comparing classical community models: Theoretical consequences for patterns of diversity](#) 作者: Chave, J; Muller-Landau, HC; Levin, SA American Naturalist 卷: 159 期: 1 页: 1-23 出版年: JAN 2002 被引频次: [327](#)
15. [The effect of landscape heterogeneity on the probability of patch colonization](#) 作者: Gustafson, EJ; Gardner, RH Ecology 卷: 77 期: 1 页: 94-107 出版年: JAN 1996 被引频次: [322](#)
16. [Analysis of an evolutionary species-area relationship](#) 作者: Losos, JB; Schluter, D Nature 卷: 408 期: 6814 页: 847-850 出版年: DEC 14 2000 被引频次: [313](#)

17. [Effect of habitat area and isolation on fragmented animal populations](#) 作者: Prugh, Laura R.; Hodges, Karen E.; Sinclair, Anthony R. E.; 等. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America 卷: 105 期: 52 页: 20770-20775 出版年: DEC 30 2008 被引频次: [296](#)
18. [A conceptual genealogy of fragmentation research: From island biogeography to landscape ecology](#) 作者: Haila, Y Ecological Applications 卷: 12 期: 2 页: 321-334 出版年: APR 2002 被引频次: [292](#)
19. [Ecology's most general, yet protean pattern: the species-area relationship](#) 作者: Lomolino, MV Journal of Biogeography 卷: 27 期: 1 页: 17-26 出版年: JAN 2000 被引频次: [292](#)
20. [Island biogeography theory and conservation practice](#) 作者: Simberloff, DS; Abele, LG Science 卷: 191 期: 4224 页: 285-286 出版年: 1976 被引频次: [292](#)
21. [The equilibrium-theory of island biogeography - fact or fiction](#) 作者: Gilbert, FS Journal of Biogeography 卷: 7 期: 3 页: 209-235 出版年: 1980 被引频次: [289](#)
22. [On random placement and species-area relations](#) 作者: Coleman, BD Mathematical Biosciences 卷: 54 期: 3-4 页: 191-215 出版年: 1981 被引频次: [275](#)
23. [Biogeography of mammals in se asia - estimates of rates of colonization, extinction and speciation](#) 作者: Heaney, LR Biological Journal of the Linnean Society 卷: 28 期: 1-2 页: 127-165 出版年: MAY-JUN 1986 被引频次: [273](#)
24. [A general dynamic theory of oceanic island biogeography](#) 作者: Whittaker, Robert J.; Triantis, Kostas A.; Ladle, Richard J. Journal of Biogeography 卷: 35 期: 6 页: 977-994 出版年: JUN 2008 被引频次: [266](#)
25. [The roles of island area per se and habitat diversity in the species-area relationships of four Lesser Antillean faunal groups](#) 作者: Ricklefs, RE; Lovette, IJ Journal of Animal Ecology 卷: 68 期: 6 页: 1142-1160 出版年: NOV 1999 被引频次: [263](#)
26. [Body size evolution in insular vertebrates: generality of the island rule](#) 作者: Lomolino, MV Journal of Biogeography 卷: 32 期: 10 页: 1683-1699 出版年: OCT 2005 被引频次: [256](#)
27. [Habitat connectivity and matrix restoration: the wider implications of agri-environment schemes](#) 作者: Donald, PF; Evans, AD Journal of Applied Ecology 卷: 43 期: 2 页: 209-218 出版年: APR 2006 被引频次: [228](#)
28. [Individuals-area relationships: The relationship between animal population density and area](#) 作者: Connor, EF; Courtney, AC; Yoder, JM Ecology 卷: 81 期: 3 页: 734-748 出版年: MAR 2000 被引频次: [224](#)
29. [Speciation reversal and biodiversity dynamics with hybridization in changing environments](#) 作者: Seehausen, Ole; Takimoto, Gaku; Roy, Denis; 等. Molecular Ecology 卷: 17 期: 1 页: 30-44 出版年: JAN 2008 被引频次: [223](#)
30. [The taxonomic distinctness measure of biodiversity: weighting of step lengths between hierarchical levels](#) 作者: Clarke, KR; Warwick, RM Marine Ecology Progress Series 卷: 184 页: 21-29 出版年: 1999 被引频次: [218](#)
31. [A unified theory of biogeography and relative species abundance and its application to tropical rain forests and coral reefs](#) 作者: Hubbell, SP Coral Reefs 卷: 16 增刊: S 页: S9-S21 出版年: JUN 1997 被引频次: [216](#)
32. [Theory meets reality: How habitat fragmentation research has transcended island biogeographic theory](#) 作者: Laurance, William F. Biological Conservation 卷: 141 期: 7 页: 1731-1744 出版年: JUL 2008 被引频次: [212](#)

33. [Three-Gorges Dam - Experiment in habitat fragmentation?](#) 作者: Wu, JG; Huang, JH; Han, XG; 等.
Science 卷: 300 期: 5623 页: 1239-1240 出版年: MAY 23 2003 被引频次: [209](#)
34. [Estimating species richness: Sensitivity to sample coverage and insensitivity to spatial patterns](#) 作者: Brose,
U; Martinez, ND; Williams, RJ Ecology 卷: 84 期: 9 页: 2364-2377 出版年: SEP 2003 被引频次: [204](#)
35. [A useful role for theory in conservation](#) 作者: Doak, DF; Mills, LS Ecology 卷: 75 期: 3 页:
615-626 出版年: APR 1994 被引频次: [204](#)
36. [Not seeing the ocean for the islands: the mediating influence of matrix-based processes on forest
fragmentation effects](#) 作者: Kupfer, JA; Malanson, GP; Franklin, SB Global Ecology and Biogeography 卷:
15 期: 1 页: 8-20 出版年: JAN 2006 被引频次: [202](#)
37. [Species richness and parasitism in a fragmented landscape: experiments and field studies with insects on *Vicia
sepium*](#) 作者: Kruess, A; Tscharnke, T Oecologia 卷: 122 期: 1 页: 129-137 出版年: JAN 2000 被引
频次: [201](#)
38. [Habitat loss and fragmentation in dynamic landscapes: Avian perspectives from the boreal forest](#) 作者:
Schmiegelow, FKA; Monkkonen, M Ecological Applications 卷: 12 期: 2 页: 375-389 出版年: APR
2002 被引频次: [194](#)
39. [Testing the context and extent of host-parasite coevolution](#) 作者: Brooks, DR Systematic Zoology 卷:
28 期: 3 页: 299-307 出版年: 1979 被引频次: [187](#)
40. [Ecological biogeography of southern ocean islands: Species-area relationships, human impacts, and
conservation](#) 作者: Chown, SL; Gremmen, NJM; Gaston, KJ American Naturalist 卷: 152 期: 4 页:
562-575 出版年: OCT 1998 被引频次: [183](#)
41. [Effects of habitat fragmentation on carabid beetles: experimental evidence](#) 作者: Davies, KF; Margules, CR
Journal of Animal Ecology 卷: 67 期: 3 页: 460-471 出版年: MAY 1998 被引频次: [179](#)
42. [Nested faunas and extinction in fragmented habitats](#) 作者: Cutler, A Conservation Biology 卷: 5 期:
4 页: 496-505 出版年: DEC 1991 被引频次: [178](#)
43. [How old is the Hawaiian biota? Geology and phylogeny suggest recent divergence](#) 作者: Price, JP; Clague,
DA Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences 卷: 269 期: 1508 页: 2429-2435 出版年:
DEC 7 2002 被引频次: [177](#)
44. [Invasion of pollination networks on oceanic islands: importance of invader complexes and endemic super
generalists](#) 作者: Olesen, JM; Eskildsen, LI; Venkatasamy, S Diversity and Distributions 卷: 8 期: 3 页:
181-192 出版年: MAY 2002 被引频次: [175](#)
45. [PLANT-SPECIES RICHNESS - THE EFFECT OF ISLAND SIZE AND HABITAT DIVERSITY](#) 作者:
Kohn, DD; Walsh, DM Journal of Ecology 卷: 82 期: 2 页: 367-377 出版年: JUN 1994 被引频次: [175](#)
46. [Species turnover and equilibrium island biogeography](#) 作者: SIMBERLOFF, D Science 卷: 194 期:
4265 页: 572-578 出版年: 1976 被引频次: [172](#)
47. [Towards a more general species-area relationship: diversity on all islands, great and small](#) 作者: Lomolino,
MV; Weiser, MD Journal of Biogeography 卷: 28 期: 4 页: 431-445 出版年: APR 2001 被引频次:
[171](#)
48. [Does ecosystem size determine aquatic bacterial richness?](#) 作者: Reche, I; Pulido-Villena, E;
Morales-Baquero, R; 等. Ecology 卷: 86 期: 7 页: 1715-1722 出版年: JUL 2005 被引频次: [165](#)
49. [Metapopulation models - the rescue effect, the propagule rain, and the core-satellite hypothesis](#) 作者: Gotelli,
NJ American Naturalist 卷: 138 期: 3 页: 768-776 出版年: SEP 1991 被引频次: [165](#)

马克平. 生物多样性科学的若干前沿问题. 生物多样性, 2017, 25 (4): 343–344.
<http://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2017137>

50. [A land-bridge island perspective on mammalian extinctions in western North-American parks](#) 作者:
Newmark, WD Nature 卷: 325 期: 6103 页: 430-432 出版年: JAN 29 1987 被引频次: [165](#)

附录 3 岛屿生物地理学理论问世 50 年后仍需解决的 50 个基本科学问题(Patino et al, 2017)

Appendix 3 The 50 fundamental questions after 50 years of the Theory of Island Biogeography (Patino et al, 2017)

一、岛屿宏生态学与生物地理学

1. 全球生物多样性格局(global diversity patterns)

Q1. 空间、历史和生态过程在驱动岛屿系统的物种、谱系和功能多样性格局的相对贡献是什么? [What are the relative roles of spatial, historical and ecological processes in driving taxonomic, phylogenetic and functional diversity patterns of insular systems?]

Q2. 岛屿的物种–面积关系是如何受不同时空尺度的基本生物地理过程影响的? [How do fundamental biogeographic processes interact through time and space to establish the island species–area relationship?]

Q3. 如何比较岛屿和大陆生态相似区域的物种、谱系和功能多样性? [How do taxonomic, phylogenetic and functional diversity compare between islands and ecological similar continental areas?]

Q4. 岛屿作为大陆已经灭绝的生物支系或生态系统的避难所的重要性如何? [How important are islands as refuges for now extinct mainland lineages and/or ecosystems?]

Q5. 海洋岛屿作为生物多样性发生地以及通过反向定殖对大陆生物区系构建的重要性如何? [How important are oceanic islands as generators of biodiversity and for the assembly of continental biota through reverse colonization and/or colonization de novo?]

2. 岛屿发育过程与过去气候变化(island ontogeny and past climate change)

Q6. 岛屿发育过程中物种定殖、形成和灭绝速率如何变化? [How do rates of colonization, speciation and extinction change during island ontogeny?]

Q7. 岛屿生物支系多样化速率如何随岛屿年龄变化? [How do diversification rates of island lineages change with island age?]

Q8. 地质历史事件和过去气候变化在促进岛屿物种定殖和改变物种扩散路线方面的重要性如何? [How important were past geological events and climate change in promoting island colonization and altering dispersal pathways?]

Q9. 气候变化是如何影响岛屿物种形成和灭绝的? [How has climate change influenced speciation and extinction within islands?]

3. 岛屿基本法则与综合特征(island rules and syndromes)

Q10. 岛屿生物的性状进化与大陆完全不同吗? [Is trait evolution fundamentally different on islands than on continents?]

Q11. 岛屿生物的体型大小、扩散能力、体色、繁育系统、木质化程度和窝卵数等与大陆有显著不同吗? [How robust are the various island rules and syndromes relating to body size, loss of dispersal, colouration, breeding system, woodiness and clutch size, among others?]

Q12. 与类似的大陆种群相比, 岛屿种群的基因多样性下降程度如何? [To what extent are island populations genetically impoverished, compared to comparable mainland populations?]

4. 岛屿生物地理学理论(island biogeography theory)

Q13. 岛屿群落动态如何扩展到基于岛屿生物地理学理论预测的生物地理格局? [How do the dynamics of island communities scale up to generate the biogeographical patterns predicted by island biogeographical theories?]

Q14. 如何将岛屿生物地理学理论与其他生态和进化理论整合, 以形成普适性的生物多样性理论? [How can we reconcile island biogeography theories with other ecological and evolutionary theories to contribute to a general biodiversity theory?]

Q15. 如何将源于海岛的岛屿生物地理学理论应用于其他形式的岛状系统, 例如陆地山顶和海底山脉? [How applicable are island biogeographical theories derived from real islands to other forms of insular system,]

such as sky islands and seamounts?]

Q16. 怎样更好地整合群体遗传和/或谱系数据来改进岛屿生物地理学模型? [How can we best incorporate population genetic and/or phylogenetic data to advance models of island biogeography?]

二、岛屿生物宏进化

5. 迁徙–物种形成–绝灭动态(immigration–speciation–extinction dynamic)

Q17. 随着时间的推移, 群岛的空间格局(例如群岛内岛屿间的连通性)如何影响物种的定殖、形成和灭绝? [How does the spatial configuration of an archipelago (e.g. intra-archipelagic connectivity) influence colonization, speciation and extinction over time?]

Q18. 如果物种灭绝速率与岛屿隔离有关, 这一关系的本质是什么? [What is the nature of the relationship between rates of extinction and island isolation, if any?]

Q19. 岛屿特有种与非特有种相比, 灭绝概率有何不同? [How do the extinction probabilities of island endemic species compare to those of non-endemic species?]

Q20. 与多样性相关的过程在岛屿生物定殖、物种形成和灭绝中的重要性如何? [How important are diversity-dependent processes for island colonization, speciation and extinction?]

Q21. 人类干扰导致的物种灭绝如何影响岛屿物种形成与自然灭绝速率的估计? [How do anthropogenic extinctions affect estimates of speciation and natural extinction on island systems?]

6. 物种形成和多样性分化 (speciation and diversification)

Q22. 哪些功能性状(如扩散能力、繁殖和营养级)与物种在岛内和岛间高的多样性分化速率相关? [What functional traits (e.g. relating to dispersal capacity, reproduction, trophic ecology) are associated with high diversification rates within and across island systems?]

Q23. 基于什么性状可以更好地预测哪些类群将要在岛屿上发生适应性辐射进化? [What traits best predict which groups will undergo adaptive radiation on islands?]

Q24. 岛屿上生态物种形成与地理隔离物种形成的相对重要性是什么? [What is the relative importance of ecological versus geographical speciation on islands?]

Q25. 不同岛屿间以及岛屿和大陆间的基因流对物种形成速率有什么影响? [What is the influence of gene flow among islands and/or between islands and mainland areas on speciation rates?]

7. 扩散和定殖(dispersal and colonization)

Q26. 奠基者效应在岛屿生物支系进化中的重要性如何? [What is the importance of founder effects for the evolution of island lineages?]

Q27. 岛屿间物种扩散的频率如何?这样的扩散频率是否足以形成群岛尺度的集合群落?或者说, 可以把岛屿理解为功能上独立的生物群落吗? [How frequent is inter-island dispersal and is it enough to form an archipelago-wide metacommunity, or are islands better understood as functionally independent communities?]

Q28. 古生态学怎样有助于理解岛屿物种的到达、建群和扩散? [How can palaeoecology contribute to the understanding of species arrival, establishment and spread on islands?]

三、岛屿群落生态学

8. 群落构建(community assembly)

Q29. 岛屿群落的物种、谱系和功能多样性在岛屿生态系统的形成和解构过程中如何变化? [How do taxonomic, phylogenetic and functional diversities of island communities change during assembly and disassembly of island systems?]

Q30. 岛屿面积、海拔和隔离度如何影响岛屿系统的群落组成和动态变化? [How do island area, elevation and isolation influence the community composition and dynamics of island systems?]

Q31. 岛屿年龄、谱系类群和功能生态学在决定海洋岛屿分类群自然灭绝速率中的相对作用是什么? [What are the relative roles of island age, phylogenetic group and functional ecology in determining natural (background)

extinction rates among oceanic island taxa?]

Q32. 物种定殖顺序如何影响岛屿生物区系构建中的新现象? [How does the order of colonization influence emergent outcomes in the assembly of island biotas?]

Q33. 稀有种在岛屿群落功能中的重要性如何? [How important are rare species for the functioning of island communities?]

Q34. 岛屿物种原地进化如何影响岛屿生态系统功能? [How does *in situ* evolution drive the functioning of island ecosystems?]

9. 生物相互作用(biotic interactions)

Q35. 气候和海平面变化怎样影响岛屿上的生物相互作用? [How do climate and sea-level changes influence biotic interactions on islands?]

Q36. 生物相互作用(营养级内部和之间)如何影响岛屿上的物种迁徙、灭绝和成种速率? [How do biotic interactions (within and between trophic levels) influence immigration, extinction and speciation rates on islands?]

四、岛屿保护与管理

10. 全球变化(global change)

Q37. 岛屿生物区系在响应全球变化方面与大陆生物区系有何不同? [How, if at all, do island biotas differ from continental biotas in their response to global change?]

Q38. 岛屿物种是否比亲缘关系最近的大陆物种更易灭绝? 若如此, 为什么? [Are island species more prone to extinction than their closest relatives on the mainland, and if so, why?]

Q39. 如何判定哪些岛屿生物类群在全球变化中更具风险, 与此风险相关联的性状是什么? [How can we identify which island taxa are most at risk from global change and what are their risk-associated traits?]

Q40. 什么决定了岛屿生物类群因人类干扰导致的物种灭绝速率? [What determines anthropogenic extinction rates among island taxa?]

Q41. 岛屿内人类活动变化怎样影响岛屿物种成功应对气候变化的能力? [How do anthropogenic changes within islands impact on the capacity of island species to respond successfully to climate change?]

11. 保护与管理政策(conservation and management policies)

Q42. 如何判定未来10年对生物多样性丧失更敏感的岛屿, 以及保护其生物多样性最有效和经济的方法(如政策、教育、研究和管理)是什么? [How can we identify islands that are more susceptible to biodiversity loss in the coming decade, and what are the most efficient and cost-effective methods (i.e. policy; education; research; management) for safeguarding their biodiversity?]

Q43. 对于受外来种影响的岛屿物种的最佳就地保护策略是什么? [What are the best strategies for *in situ* conservation of island species impacted by non-native species?]

Q44. 应对人类干扰引起的岛屿物种灭绝危机的最有效方法是什么? [What are the most effective methods for responding to the anthropogenic extinction crisis on islands?]

Q45. 如何实现对岛屿的长期监测方案来为岛屿生态系统的变化提供定量证据? [How can we best implement long-term monitoring schemes on islands to provide quantitative evidence of changes within island ecological systems?]

Q46. 在有居民的岛屿, 如何将自然保护与其他利益相关者的活动(尤其是旅游)很好地结合? [How can conservation interests best be integrated with other island stakeholder interests (particularly tourism) on populated islands?]

12. 外来入侵物种(invasive alien species)

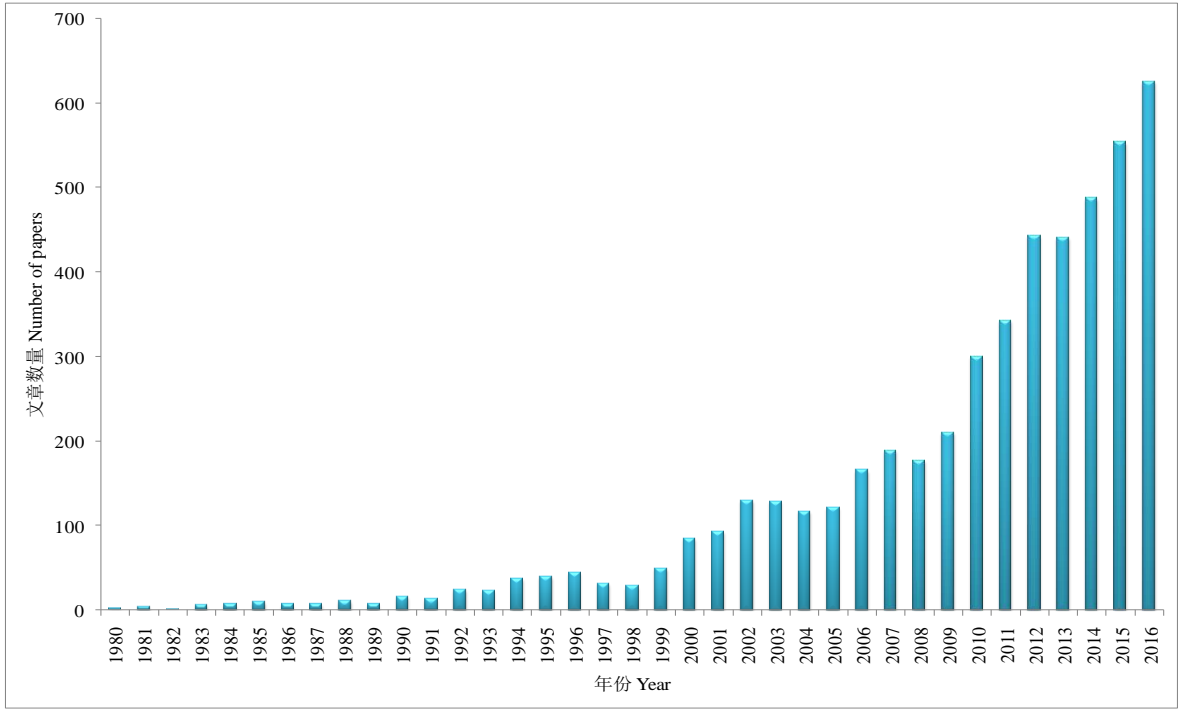
Q47. 外来种与本地种间的相互作用对岛屿生物多样性和生态系统功能的影响是什么? [What are the impacts of novel biotic interactions between and among alien and native species on island biodiversity and

ecosystem functioning?]

Q48. 外来生物的不同入侵阶段(即: 种群定殖、建立和长期适应)如何影响岛屿本地种的分布范围和相互作用? [How does the invasion stage (i.e. colonization, establishment, and long-term adaptation) of alien taxa affect distribution ranges and biotic interactions of native insular biotas?]

Q49. 外来种在多大程度上可以替代岛屿灭绝本地种的功能? [To what extent can alien species act as functional substitutes for extinct native species on islands?]

Q50. 引入种与自然到达后定居的物种对岛屿的生态影响有何不同? [How do the ecological effects of introduced species differ from those of naturally arriving colonist species on islands?]



附录4 物种共存理论论文数量的年际变化
Appendix 4 Trends of annual number of papers on species coexistence

马克平. 生物多样性科学的若干前沿问题. 生物多样性, 2017, 25 (4): 343–344.
<http://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2017137>

附录5 参考文献

- Chu CJ, Wang YS, Liu Y, Jiang L, He FL (2017) Advances in species coexistence theory. *Biodiversity Science*, 25, 345–354. (in Chinese with English abstract) [储诚进, 王酉石, 刘宇, 蒋林, 何芳良 (2017) 物种共存理论研究进展. 生物多样性, 25, 345–354.]
- Hampton SE, Strasser CA, Tewksbury JJ, Gram WK, Budden AE, Batcheller AL, Duke CS, Porter JH (2013) Big data and the future of ecology. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 11, 156–162.
- MacArthur RH, Wilson EO (1967) *The Theory of Island Biogeography*. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- Patino J, Whittaker RJ, Borges PAV, Fernandez-Palacios JM, Ah-Peng C, Araujo MB, Avila SP, Cardoso P, Cornuault J, de Boer EJ, de Nascimento L, Gil A, Gonzalez-Castro A, Gruner DS, Heleno R, Hortal J, Illera JC, Kaiser-Bunbury CN, Matthews TJ, Papadopoulou A, Pettorelli N, Price JP, Santos AMC, Steinbauer MJ, Triantis KA, Valente L, Vargas P, Weigelt P, Emerson BC (2017) A roadmap for island biology: 50 fundamental questions after 50 years of *The Theory of Island Biogeography*. *Journal of Biogeography*, 44, 963–983.
- Zhang J (2017) Biodiversity science and macroecology in the era of big data. *Biodiversity Science*, 25, 355–363. (in Chinese with English abstract) [张健 (2017) 大数据时代的生物多样性科学与宏生态学. 生物多样性, 25, 355–363.]

•综述•

物种共存理论研究进展

储诚进^{1*} 王酉石¹ 刘宇¹ 蒋林² 何芳良^{1,3}

1 (中山大学-阿尔伯塔大学生物多样性保护联合实验室, 中山大学有害生物控制与资源利用国家重点实验室, 中山大学生命科学院, 广州 510275)

2 (School of Biology, Georgia Institute of Technology, Atlanta, GA, USA 30332)

3 (Department of Renewable Resources, University of Alberta, Edmonton, Canada T6G 2H1)

摘要: 群落内的多物种如何共存是群落生态学的核心研究内容之一。经典的物种共存理论强调物种之间的生态位分化, 注重具体共存机制的研究。这种以具体共存机制为研究对象的方法一定程度上促进了当代物种共存理论框架的形成。在当代物种共存理论框架下, 物种间的差异被划分为两类综合性的抽象差异——生态位差异和平均适合度差异, 前者促进物种共存, 对应稳定化机制; 后者导致竞争排除, 对应均等化机制。本文在简要回顾经典物种共存理论的基础上, 介绍了当代物种共存理论的框架(包括理论的形成和定义)、基于该理论的部分实验验证工作及其在一些重要生态学问题中的应用。当代物种共存理论不仅揭示了群落内物种是如何共存的这一基本理论问题, 更重要的是在全球变化的背景下该理论对生物多样性的保护和管理具有重要的应用价值。期望本文的介绍有助于国内生态学和生物多样性工作者了解当代物种共存理论, 并将其应用于群落构建和生物多样性维持机制等方面的研究。

关键词: 生态位; 稳定化机制; 均等化机制; 生态位差异; 平均适合度差异

Advances in species coexistence theory

Chengjin Chu^{1*}, Youshi Wang¹, Yu Liu¹, Lin Jiang², Fangliang He^{1,3}

1 SYSU-Alberta Joint Laboratory for Biodiversity Conservation, State Key Laboratory of Biocontrol, School of Life Sciences, Sun Yat-sen University, Guangzhou 510275, China

2 School of Biology, Georgia Institute of Technology, Atlanta, GA, USA 30332

3 Department of Renewable Resources, University of Alberta, Edmonton, Canada T6G 2H1

Abstract: How species coexist locally is a fundamental question in community ecology. Classical coexistence theory underscores the importance of niche differentiation between species and focuses on specific coexistence mechanisms. Studies on these specific coexistence mechanisms have profoundly contributed to understanding species coexistence at the local scale and inspired ecologists to create a more general contemporary coexistence theory. Under the contemporary coexistence theory, species differences are categorized into two groups: niche differences and average fitness differences. Niche differences serve as stabilizing mechanisms that promote species coexistence, whereas average fitness differences are related to equalizing mechanisms that drive competitive exclusion. In this paper we provide a detailed review of contemporary coexistence theory, including its definition and theoretical models, empirical tests of these models and their applications to biodiversity studies. Coexistence theory has applications in a number of other areas including biodiversity conservation and management in a changing world beyond the basic concept of how communities are structured. We show how contemporary coexistence theory has advanced the niche-based classic coexistence theory, helping us to better understand the underlying mechanisms of community assembly and biodiversity maintenance.

Key words: niche; stabilizing mechanisms; equalizing mechanisms; niche differences; average fitness differences

收稿日期: 2017-02-12; 接受日期: 2017-04-01

基金项目: 国家自然科学基金(31622014, 31570426, 31670531)

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: chuchjin@mail.sysu.edu.cn

解释多物种如何在现实群落中的共存是群落生态学和生物多样性研究的核心内容。自2006年以来,国内一些有关群落构建和生物多样性维持机制的综述对此有所介绍(周淑荣和张大勇, 2006; 牛克昌等, 2009; 牛红玉等, 2011; 朱璧如和张大勇, 2011; 陈磊等, 2014)。周淑荣和张大勇(2006)介绍了群落中性理论的前提假设、预测能力和物种形成等方面的研究进展, 分析了扩散限制条件下群落中性构建中物种共存的可能机制; 牛克昌等(2009)在回顾生态位理论和群落中性理论发展的基础上, 分析了二者之间的主要分歧和互补性, 梳理了二者整合的可能途径, 提出群落的多物种共存可能是随机过程和确定性作用的共同结果, 而针对具体群落需要深入研究二者的相对贡献; 牛红玉等(2011)综述了群落谱系生态学的相关理论和研究进展, 讨论了如何理解长期进化过程对群落中多物种共存的影响; 朱璧如和张大勇(2011)对Vellend (2010)提出的基于过程的群落构建概念框架进行了介绍, 为国内工作者理解格局与过程之间的关系提供了新视角; 陈磊等(2014)介绍了生态位分化在物种多样性维持过程中的作用, 提出在将来的研究中需要考虑个体分化对局域群落构建的影响。这些综述性论文为国内从事群落生态学和生物多样性研究的工作者理解群落构建和生物多样性的维持机制起到了积极的推动作用。然而, 以上综述均没有专门介绍当代物种共存理论这一近十年来群落生态学发展最为活跃的主题。

局域尺度上的物种共存问题是群落构建和生物多样性维持机制研究的重要组成部分。人们常常将物种共存、群落构建和生物多样性维持相提并论、混淆使用, 但实际上物种共存问题与后两者的研究存在着研究尺度上的差异。物种共存通常以较小尺度上的群落为研究对象, 根据Vellend (2010)的群落综合概念框架, 其侧重于非生物环境和生物选择下群落内相互作用的组分种之间的关系, 而较少考虑局域生态漂变的影响、物种扩散的作用以及物种形成的贡献。简而言之, 物种共存理论主要研究生物和非生物选择下群落组分种的生态位分化和适合度差异。

本文首先简要回顾了经典的物种共存理论及其局限性; 在此基础上, 介绍了Chesson (2000)提出的当代物种共存理论, 包括理论框架的定义和部分

实验验证工作; 进而探讨当代物种共存理论在群落生态学和全球变化生态学中的应用, 包括如何更好地从格局来推断内在的群落构建过程和生物多样性维持机制, 以及如何应用当代物种共存理论来预测气候变化的影响等; 最后通过介绍当代物种共存理论与当代生态位理论、群落构建和生物多样性维持机制理论之间的联系, 试图阐明以物种共存为核心的群落生态学未来可能的研究方向。

1 经典的物种共存理论

经典物种共存理论强调具体的物种共存机制, 比如植物物种对土壤资源的分化利用、物种的时间生态位分化和空间生态位分化等, 其历史可追溯到生态位概念的提出(Grinnell, 1917)。Grinnell的生态位概念侧重物种对外界环境条件的“需求”(需求生态位, *requirement niche*), 而Elton (1927)的生态位概念则强调物种在群落中的作用和对环境的“影响”(影响生态位, *impact niche*)。尽管人们对生态位概念本身的认识存在诸多分歧(Grinnell, 1917; Elton, 1927; Gause, 1934; Hutchinson, 1957; Leibold, 1995; Chase & Leibold, 2003; Soberón, 2007), 但是生态位分化对于物种共存的重要性是普遍认可的。Lotka-Volterra竞争模型在理论上表明了种内竞争与种间竞争的相对强度决定了物种是稳定共存还是发生竞争排除(Lotka, 1925; Volterra, 1926)。俄国生物学家Gause (1934)通过草履虫实验验证了Lotka-Volterra竞争模型的预测结果, 这意味着物种对资源的分化利用是维持物种共存的必要条件, 即“竞争排除法则”(Hardin, 1960)。

在Grinnell (1917)生态位概念的影响下, Hutchinson (1957)提出了超体积生态位的概念, 即物种的适合度是由多个因素所共同决定的, 相对较为定量地描述了物种对外界环境的需求。在这个框架下, Hutchinson试图寻找影响共存物种间相似性的因素, 其中具有重要影响的工作是关于动物体型大小的Hutchinson比例: 当两个相似的物种共存时, 较大的物种体型是较小物种的1.3倍; 竞争使得物种个体大小发生了变化。MacArthur等在Hutchinson生态位概念的基础上开展了一系列时至今日仍对生态学有重要影响的研究工作(MacArthur & Levins, 1967; MacArthur, 1969, 1972; May & MacArthur, 1972), 也促使当时的生态学家开始测量和计算物种的生

态位宽度、生态位重叠程度等。极限相似性假说即为一例,其假定能够稳定共存的两个物种之间的相似性程度存在一个上限,超过此上限,物种间即发生竞争排除从而不能稳定共存(MacArthur & Levins, 1967)。换言之,共存物种之间的生态位不能无限重叠。从Grinnell (1917)到Hutchinson (1957)再到MacArthur (1969),都侧重于物种对环境的需求,这是经典物种共存理论发展的其中一条主线,其本质主要是以Lotka-Volterra竞争模型为基础。Lotka-Volterra竞争模型是现象模型,以竞争系数这个抽象的指数来笼统代表具体机制对物种共存的影响(Chase & Leibold, 2003)。

另外一条主线以机理模型为基础,主要是MacArthur提出的消费者-资源模型(MacArthur, 1972)。机理模型相对现象模型的优势在于同时考虑了物种对环境的“需求”和“影响”,这也是生态位概念的一次完善,是Grinnell生态位概念和Elton生态位概念的综合。以机理模型为基础解释物种共存的工作始于MacArthur (1972),而让该模型人所共知的是Tilman (1980, 1982),比如其提出的 R^* 理论和资源比例假说便是生态学发展史上的一个重要节点。在机理模型中,物种能否共存取决于3个方面:资源的供给率、物种对环境的需求以及物种对环境的影响。换言之,物种受不同资源的限制,且该物种消耗最多的资源恰好是限制其增长的那个资源。理论上,MacArthur的消费者-资源模型可以解释无数物种在群落内的共存问题(Tilman, 1982)。然而,这种理论上的完美性伴随的是其在实际群落中较低的可操作性,较难进行实验验证。

无论是基于现象模型还是基于机理模型的物种共存理论都为生态位分化和竞争在物种共存中的作用提供了一个相对综合性的理论框架。然而,在20世纪80-90年代,这两类模型都遭到了强烈的质疑(Strong et al, 1979; Simberloff & Boecklen, 1981; Lewin, 1983)。研究发现,很多格局,如Hutchinson比例,实际上并不具有统计上的显著性,这意味着生态位分化或者竞争对物种共存的作用并非像之前假定的那么重要。因此,人们转而倾向于认为物种共存机制依赖于具体的群落类型。回顾群落生态学的发展,人们的确发现不同群落类型物种共存的具体机制是不同的。对一些群落而言,土壤的营养元素含量和比例很重要(Tilman, 1982),而在另外一

些群落中物种对光照的竞争则起着主要作用(Newman, 1973)。此外,物种的空间生态位的分离(MacArthur, 1958)和时间生态位的分化(Chesson, 1985)是维持某些群落物种共存的关键。同时,对于某个具体的群落而言,物种共存与否是多个因素共同作用的结果,包括因素的独立影响、不同因素之间的交互影响以及这些因素时空变异的作用。这一度让一些生态学家陷入了绝望的境地:关于物种共存机制还存在普适性的理论框架吗(Lawton, 1999)?

因此,在20世纪末群落生态学中是否存在普适性的理论成为了争论的焦点。回溯这次争论,我们发现群落生态学迎来了新一轮的快速发展。

2 当代物种共存理论

当代物种共存理论忽略了具体的共存机制,转而关注影响物种共存的一般性规律。伴随着上述争论,关于物种共存发展出两类相对独立的理论框架。一是Chesson提出的关于物种共存的综合性理论框架,也就是大家现在俗称的“当代物种共存理论”(Chesson, 2000, 2013);二是群落中性理论(Bell, 2001; Hubbell, 2001),它忽略物种间的差异或者假定物种间差异对于物种共存没有重要影响。尽管中性理论有很好的拟合观测数据的能力,但是其关键的前提假定与人们的常识相悖。因已有多篇综述性论文对中性理论进行过详细的介绍(周淑荣和张大勇, 2006; 牛克昌等, 2009),所以本文不再赘述。下面,我们单就Chesson的当代物种共存理论作出详尽说明。

2.1 生态位差异和平均适合度差异

相对于中性理论假定物种功能等同,当代物种共存理论将物种之间的差异分为两类:生态位差异(niche difference, ND)和平均适合度差异(average fitness difference, AFD) (Chesson, 2000; 2013) (图1)。生态位差异和平均适合度差异是两个非常抽象的概念,均不涉及具体的物种差异而是对真实的物种差异的高度概括和抽象。对于生态位差异,我们可以作如下理解:深根系物种与浅根系物种通过根系的长短实现对资源的分化利用;对于平均适合度差异,类似地我们可以将其设想为物种对相同资源在利用效率上的差异(HilleRisLambers et al, 2012)。由此可见,当代物种共存理论中的生态位差异包括了经典的物种共存理论的精髓,即生态位分化

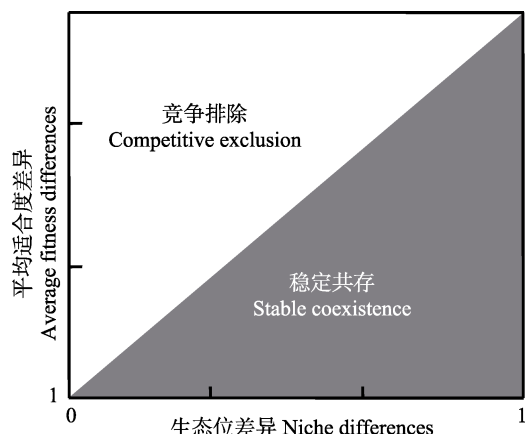


图1 当代物种共存理论框架。物种间差异分为生态位差异和平均适合度差异，前者促进物种共存，后者利于竞争排除。物种能否稳定共存取决于生态位差异和平均适合度差异的相对大小：灰色区域，生态位差异大于平均适合度差异——稳定共存；白色区域，平均适合度差异大于生态位差异——竞争排除。生态位差异对应稳定化机制，平均适合度差异对应均等化机制。

Fig. 1 The conceptual diagram of contemporary coexistence theory. Species differences are categorized into two groups: niche differences and average fitness differences. Niche differences maintain species stable coexistence, and average fitness differences drive competitive exclusion. For a given community, the balance between niche differences and average fitness differences determines the outcome of competition. In the gray region, niche differences are larger than average fitness differences, which results in stable coexistence. In the white region, average fitness differences are stronger than niche differences, which results in competitive exclusion. Niche differences correspond to stabilizing mechanisms, and average fitness differences correspond to equalizing mechanisms.

(Letten et al, 2017)。对于稳定的物种共存而言，生态位差异越大越好，而平均适合度差异则越小越好。换言之，生态位差异越大越有利于稳定共存，而平均适合度差异越大则越有利于竞争排除。对于任何一个现实的群落，生态位差异和平均适合度差异的相对大小决定了物种是稳定共存还是会发生竞争排除(Adler et al, 2007)，这是当代物种共存理论最为核心的内容。当物种既无生态位差异也无适合度差异的时候，群落即为中性格局。从这个意义上讲，中性理论和当代物种共存理论本质上是不冲突的，前者只是后者的一个特例(Adler et al, 2007)。

2.2 理论定义

如上所述，生态位差异(ND)和平均适合度差异(AFD)是两类抽象的物种间差异，如何量化这两类差异是当代物种共存理论框架的关键。Chesson (2000, 2013)在提出当代物种共存理论框架的同时，

给出了基于现象模型即Lotka-Volterra竞争模型的计算公式：

$$\rho = 1 - \sqrt{\frac{\alpha_{ij} \times \alpha_{ji}}{\alpha_{jj} \times \alpha_{ii}}} \quad (1)$$

$$\frac{\kappa_j}{\kappa_i} = \sqrt{\frac{\alpha_{ii} \times \alpha_{ij}}{\alpha_{jj} \times \alpha_{ji}}} \quad (2)$$

其中， α_{ii} 和 α_{jj} 为种内竞争系数， α_{ij} 和 α_{ji} 为种间竞争系数； ρ 表示生态位重叠， $1 - \rho$ 即为生态位差异； κ_j/κ_i 表示适合度差异(κ 读音为Kappa，不同于Lotka-Volterra竞争模型中的环境容纳量 K)。物种稳定共存的标准为种内竞争系数同时大于种间竞争系数： $\alpha_{ii} > \alpha_{ji}$ 并且 $\alpha_{jj} > \alpha_{ij}$ 。

Carroll等(2011)从机理模型即MacArthur的消费者-资源模型出发，基于种群的入侵增长率，提出了另外一种量化生态位差异(ND)和平均适合度差异(AFD)的方法：

$$ND = 1 - \prod_{i=1}^n S_i^{1/n} \quad (3)$$

$$AFD = \exp \left[\left(\overline{(\ln S)^2} - \overline{\ln S}^2 \right)^{1/2} \right] \quad (4)$$

其中， n 为群落内的物种数， S 表示某物种对竞争的敏感性，通过下面的公式计算：

$$S = 1 - \frac{pgr_{invasion}}{pgr_{alone}} \quad (5)$$

其中， $pgr_{invasion}$ 为种群的入侵增长率， pgr_{alone} 为种群的内禀增长率。实际上，此处的生态位差异ND是1减去物种竞争敏感性 S 的几何平均数，而平均适合度差异AFD则是物种竞争敏感性 S 的几何标准差。物种稳定共存需要满足 $AFD \leq 1/(1 - ND)$ 。

生态位差异的取值范围为0-1，0表示物种生态位完全重叠，1表示物种生态位完全分离；平均适合度差异的取值范围为 ≥ 1 ，1表示物种间的适合度相等即没有适合度的差异。因此，当生态位差异 $ND = 0$ 且平均适合度差异 $AFD = 1$ 的时候，群落即为中性。

自2000年Chesson提出当代物种共存的理论框架之后将近10年左右的时间内，该框架一直停留在理论层面而鲜有实验验证，这可能有以下3个方面的原因：第一，在实际工作中无论是测量竞争系数还是种群的内禀增长率和入侵增长率都具有很大

的挑战性,一定程度上限制了对生态位差异和平均适合度差异的量化和理解;第二,Hubbell于2001年提出的群落中性理论因其简洁性和解释力改变了群落生态学的发展轨迹,使得很多优秀的群落生态学家的注意力被吸引到中性理论与生态位理论的争论之上;第三,Chesson于2000年发表的原始论文相对比较晦涩,虽然这一点并不是主要原因,但从整个学界的反馈来看确实也是一个不容忽视的影响因素。

2.3 稳定化机制和均等化机制

物种的生态位差异导致了稳定化机制,平均适合度差异导致了均等化机制。如上所述,在当代物种共存理论当中,稳定化机制与均等化机制共同决定了物种能否实现稳定共存(Chesson, 2000, 2013):稳定化机制通过物种之间的生态位分化减弱或者消除竞争的影响,而均等化机制通过降低物种之间的适合度差异来促进共存。

种群增长的负密度制约或者稀有种优势是稳定化机制的体现:在一个稳定的群落中,如果任何一个物种变得特别稀少,那么该物种的种群数量将会表现出增加的趋势(Siepielski & McPeck, 2010)。在Lotka-Volterra竞争模型中,种内竞争强于种间竞争是生态位分化和稳定化机制的具体体现;当且仅当种内竞争大于种间竞争时,物种才会实现稳定的共存(Lotka, 1925; Volterra, 1926)。稳定化机制涵盖了大部分经典的有关物种共存的假设和理论,包括物种间的时间生态位分化(Chesson, 1994)、空间生态位分化(MacArthur, 1958)、资源分化(Tilman, 1982)和物种特异性天敌(Janzen, 1970; Connell, 1971)等。

均等化机制是通过降低物种之间的适合度差异或者物种在竞争能力方面的差异来促进共存的。以对资源的竞争为例,物种对资源的竞争能力可以通过 R^* 值来表示,即某物种在群落中能够维持下去所需的最低的资源水平(Tilman, 1982)。当多个物种同时利用相同的限制性资源时,具有最低 R^* 值的物种将竞争排除掉所有其他的物种。因此,任何能减少物种之间 R^* 值差异的因子都可被归为均等化的机制,比如对竞争优势种的部分去除等。不同于稳定化机制,均等化机制不会导致负密度制约。经典物种共存理论的工作几乎都是以稳定化机制为研究对象的,强调物种之间的生态位分化,却很少关注均等化机制。实际上,均等化机制的研究是在群

落中性理论提出后才得到了较为快速的发展的(Chave, 2004; Turnbull et al, 2008; Ostling, 2012)。

2.4 实验验证

对当代物种共存理论的实验验证是该理论框架日趋成熟和为人所接受的重要一步。下面我们将简要回顾部分验证工作,一方面阐明该领域所取得的进展,另一方面是希望通过研究案例的方式介绍如何开展实验来验证当代物种共存理论。

从2.2节介绍的两类量化生态位差异和平均适合度差异的方法可以看出,验证的关键是获取种内和种间竞争系数或者种群的内禀和入侵增长率。目前针对当代物种共存理论的实验验证主要来自一年生草地植物群落(Levine & HilleRisLambers, 2009; Godoy et al, 2014; Godoy & Levine, 2014; Kraft et al, 2015; Germain et al, 2016),这主要是因为一年生植物群落的实验周期短,易于获取种群增长和竞争系数的相关数据。Levine和HilleRisLambers (2009)通过在美国加利福尼亚州的野外控制实验将理论模型参数化,然后在理论模型中设置种内竞争系数等于种间竞争系数。如上所述,稳定共存需要满足种内竞争系数大于种间竞争系数,所以这种处理相当于去除了物种间生态位的差异。结果表明,去除生态位差异后,能共存的物种数目明显下降,这进一步说明了生态位差异对于物种共存的重要性。Kraft等(2015)利用类似的方法,通过物种单播和两两混种的方式获得了种内竞争系数和种间竞争系数,进而量化了物种间的生态位差异和平均适合度差异。实验结果支持了当代物种共存理论的预测:生态位差异和平均适合度差异共同决定了物种竞争的结局。

相比于一年生草地植物群落,当代物种共存理论在多年生植物群落中的验证得益于长期观测数据的积累(Adler et al, 2010; Chu et al, 2014)。Chu和Adler (2015)收集了北美5套长期定位观测的草地野外数据,构建了种群统计学参数模型(包括存活率、生长率和更新率),然后通过积分投影模型(integral projection model)的手段计算种群入侵增长率,进而量化生态位差异和平均适合度差异。分析结果同样支持了当代物种共存理论的预测,同时还发现在这些自然群落中物种间的生态位差异非常大而平均适合度差异相对比较小,这也就意味着这些多年生草地植物群落受物种间生态位差异的强烈影响,相对来说非常稳定(Chu & Adler, 2015)。

此外, 还有研究者采用其他更易操作的实验系统, 比如微生物系统(Zhao et al, 2016)和藻类系统(Narwani et al, 2013)来验证当代物种共存理论。所有这些研究都从实验的角度支持了当代物种共存理论的预期, 也为当代物种共存理论的传播及其被认可提供了基础。

3 当代物种共存理论的应用

当代物种共存理论在提出后先是度过了将近10年的沉寂期, 此后便引起了越来越多的生态学家的兴趣和关注。这不仅仅是因为它为物种共存提供了一个综合性、普适性的理论框架, 更为重要的是具有非常重要的应用价值, 为解决生态学中很多关键的科学问题都提供了新的思路和视角(Chesson, 2013)。在此, 我们列举两个方面的应用: 群落构建机制的推断和预测气候变化的间接影响。

3.1 基于格局推断过程

群落生态学的一项重要任务是从群落格局推断内在的群落构建机制。一是基于功能性状的分布格局来探讨环境过滤和竞争在群落构建过程中的相对作用: 如果共存物种的性状分布相对于零模型来说表现为聚集的格局, 那么推断环境过滤是群落构建的主要驱动力; 反之, 如果性状分布表现为发散的格局, 那么物种之间的竞争则起着主导作用(Ackerly & Cornwell, 2007)。二是基于亲缘关系的谱系群落生态学, 与基于功能性状的方法类似: 如果生境过滤作用占主导地位, 那么相似生境将筛选出适应能力相似、亲缘关系较近的物种, 从而表现为谱系的聚集; 相反, 竞争排斥会使得生态位相似的物种无法共存于同一环境, 群落内物种的亲缘关系则较远, 表现为谱系的发散(Webb et al, 2002)。这种从格局推断过程的方法在2002年Webb等发表其综述性论文后被普遍采纳。同时, 在谱系群落生态学中有一个非常常见的重要前提假定, 即亲缘关系越近竞争越强, 亲缘关系越远竞争越弱。

然而, 这种简洁的“一一对应”的关系在自然群落中是否成立? Mayfield和Levine (2010)对此提出了质疑: 竞争如果排除的是亲缘关系较近的物种(如亲缘关系较近的物种具有相似的生态位需求), 那么会使群落谱系呈发散格局; 反之, 竞争若排除的是亲缘关系较远的物种(如亲缘关系较远的物种在竞争能力上可能差异较大), 则会使群落谱系呈

现聚集的格局。换言之, 竞争和环境过滤都有可能产生聚集式的格局, 上述“一一对应”的关系并非是普遍存在的(Mayfield & Levine, 2010)。

当代物种共存理论为解决这个问题提供了最直接和最有效的方法。在当代物种共存理论中, 物种间的差异分为生态位差异和平均适合度差异, 而这两类差异真实地代表了物种共存的两类驱动力。我们可以将这两类差异视为抽象的性状。如果能够将这两类抽象性状与具体性状如根系深浅结合在一起(谱系距离可依此类推), 找到二者之间的联系, 就能有效地揭示内在的群落构建机制(Adler et al, 2013; Kraft et al, 2015)。比如, 如果平均适合度差异与谱系距离差异呈现负相关关系, 那么就意味着亲缘关系越近的物种其适合度差异越大, 而平均适合度差异越大物种间竞争越强, 越不容易稳定共存。目前已有一些工作报道了相关的研究成果。以一年生草本植物为研究对象, Kraft等(2015)发现在其选择的11个功能性状中, 大部分功能性状与平均适合度差异之间的相关性很强, 而与生态位差异的相关性不明显, 这意味着这些功能性状主要体现的是物种之间的适合度差异。以绿藻群落为研究对象, Narwani等(2013)发现物种间的谱系距离与生态位差异和平均适合度差异均无明显相关关系, 与物种是否共存也不相关。这表明基于谱系距离来推断竞争的重要性并不合适, 即上述的“亲缘关系越近竞争越强, 亲缘关系越远竞争越弱”的假定可能是不成立的。Germain等(2016)也发现谱系距离与生态位差异和平均适合度差异并无一一对应的关系。

3.2 预测气候变化的间接影响

温度和降水等环境条件既可以通过影响光合作用和呼吸作用等对植物产生直接的影响, 也可以通过影响生物间的相互作用如竞争产生间接的影响(Chu et al, 2016)。这种因环境变化所导致的间接效应已成为预测气候变化影响的重要的不确定性来源(Gilman et al, 2010; Adler et al, 2012; Angert et al, 2013)。那么如何有效地预测气候因子间接影响的强度呢? 对该问题的回答能够为判断是否需要考虑气候的间接影响提供依据(Adler et al, 2012; Kleinhesselink & Adler, 2015)。由于这种间接影响是通过种间相互作用来调节的, 因此基于当代物种共存理论, 我们可以做出如下预测: 物种间的生态位差异越大, 物种间的竞争可能越弱, 气候的间接影

响就越小; 而物种间的生态位差异越小, 物种间的竞争可能越强, 则气候的间接影响越大。换言之, 可以通过物种间的生态位差异来预测气候间接影响的强度。基于长期的野外观测数据, 结合积分投影模型等手段, Chu等(2016)发现物种间的生态位差异确实与气候间接影响的强度呈现一定的相关关系: 当生态位差异很大的时候, 气候间接影响的强度将变得很小。这也就意味着在物种间生态位差异较大的情况下, 气候对植物群落的直接影响将强于通过物种间相互作用所产生的间接影响, 此时就可以忽略气候的间接影响。

4 研究展望

从前面的介绍中我们可以看到, 当代物种共存理论为局域群落物种共存提供了一个普适性的理论框架: 从纷繁复杂的具体的共存机制中抽象出物种的两类差异, 生态位差异促进物种共存, 平均适合度差异促进竞争排除。所有有关物种共存的研究均可以放到这个框架中进行理解和解释。然而, 这样一个“万能”的理论本身实际上也并非“万能”的, 而是存在着一定的局限。下面我们将从3个方面入手探讨如何更好地应用当代物种共存理论来解决群落生态学家所关注的问题。

4.1 对理论框架本身的检验

经过近20年的发展, 当代物种共存理论本身已相对成熟, 这主要体现在两个方面: 一是无论是基于现象模型(如Lotka-Volterra模型)还是机理模型(如消费者-资源模型), 量化物种间的生态位差异和平均适合度差异在理论上和实践中都是可行的(Carroll et al, 2011; Chesson, 2013; Narwani et al, 2013; Godoy et al, 2014; Chu & Adler, 2015); 二是越来越多的群落生态学家对当代物种共存理论的接受和认可部分源于中性理论的影响逐渐消退。然而, 正如我们前面所提到的, 无论是测量竞争系数还是种群入侵增长率, 在实际操作中都存在着很大的困难, 这也是为什么到目前为止针对该理论的实验验证都主要集中在相对简单的系统, 如一年生草地植物群落、微生物群落和藻类群落。

在当代物种共存理论中, 物种间竞争的结局有两类: 稳定共存或者竞争排除。而在自然群落中, 要观察到竞争排除或者稳定共存通常都需要相对较长的时间, 这实际上是很难实现的。但任何一个

物种种群的增长或消亡最终都要体现在种群的统计学参数上, 包括个体的存活率、生长率和繁殖率, 所以相对于观察稳定共存或竞争排除, 转而关注竞争对种群统计学参数的影响是目前检验当代物种共存理论的替代方法(Harms et al, 2000; Funk & Wolf, 2016)。这是其一。

同时, 从理论上来说, 量化生态位差异和平均适合度差异需要测量竞争系数或者种群的入侵增长率。而在复杂的自然系统中, 这一点同样很难实现。为此我们同样需要寻找一个替代的方案。对于功能性状而言, 假设有两个物种A和B, 其性状值分别为 T_A 和 T_B 。人们提出了用物种间绝对性状距离(性状间差异的绝对值, $|T_A - T_B|$)来代表生态位差异, 而用物种间等级性状距离(性状间差异, $T_A - T_B$)来代表平均适合度差异。换言之, 绝对性状距离是没有方向的, 只要存在差异就有利于物种的共存, 体现的是物种间生态位的分化; 而等级性状距离具有方向, 体现的是物种间适合度的差异(Kunstler et al, 2012)。这是其二。

通过上述两个方面的替代, 就可以对当代物种共存理论开展行之有效的验证。利用法国全国林业调查的数据, Kunstler等(2012)发现物种间的竞争强度主要受性状等级(等级性状距离)所驱动, 而与性状或谱系的相似性(性状相似性即绝对性状距离)没有明显的相关关系。Gross等(2015)在新西兰开展的草地实验表明, 性状间的差异主要体现的是竞争的等级, 即在该实验中所选取的性状如植株高度和特定叶面积指数代表的主要是物种间的平均适合度差异。

需要指出的是, 这种替代方法只是对当代物种共存理论的一个近似验证。随着长期观测数据的积累, 在复杂自然群落中直接检验当代物种共存理论将会逐渐成为现实, 也为更准确和全面地揭示群落内在的构建机制提供了可能。

4.2 与具体物种共存机制研究的结合

当代物种共存理论是对过去所有具体共存机制的综合、抽象和升华, 生态位差异和平均适合度差异是对物种功能性状的简化处理。伴随当代物种共存理论“万能”解释能力的是对具体物种共存机制的忽略。例如, 假定有一个自然群落, 我们知道了其物种间生态位差异是0.9, 平均适合度差异是2.6, 那么我们能够从中得到多少有关该群落的有价值

的信息? 很少! 再者, 这个群落主要受什么因素的影响? 物种间的性状和谱系差异如何? 群落对于环境条件的变化会做出什么样的响应? 都不得而知。

将当代物种共存理论与具体共存机制相结合是当代物种共存理论发展的必然。而具体物种共存机制正是生态位理论的核心。生态位理论按照生态位的定义大体上可以划分为经典生态位理论和当代生态位理论, 这在本文的第一部分均有介绍。经典生态位理论主要是以现象模型如Lotka-Volterra模型为基础, 侧重物种对环境的需求。当代生态位理论以机理模型如消费者-资源模型为基础, 既包含了物种对环境的需求, 又包含了物种对环境的影响。这里我们侧重当代物种共存理论与当代生态位理论的结合, 而这两个理论正是通过生态位的概念密切联系在一起(Kleinhesselink & Adler, 2015; Letten et al, 2017)。在当代生态位理论中, 物种能否共存取决于3个方面: 资源的供给率、物种对环境的需求以及物种对环境的影响。那么这3个因素与当代物种共存理论中的生态位差异(稳定化机制)和平均适合度差异(均等化机制)有什么关系? Letten等(2017)发现资源的供给率体现的是均等化的机制, 物种对环境的影响体现的是稳定化的机制, 而物种对环境的需求可能是均等化机制也可能是稳定化机制。这也就是说当代物种共存理论与当代生态位理论确实是可以有机地结合在一起的; 也只有将二者紧密结合才能最大限度地发挥二者的作用, 从而为更全面地理解物种共存提供基础。

4.3 与基于过程的群落构建机制研究的整合

从格局推断过程因其不具有唯一性而显得非常复杂和不可靠。比如前面所介绍的从功能性状或谱系结构推断群落内在的构建机制。群落生态学在一定程度上过于注重对格局的发现和描述, 比如物种多度分布, 而忽视了对内在过程的深入探讨。这解释了中性理论在其提出后的十多年里在群落生态学的研究中占据的主导地位。如果一直按照“从格局推断过程”这一思路发展下去, 那么群落生态学可能就只会原地踏步。当代物种共存理论在这个方面前进了一步, 其与功能性状和谱系关系的结合将能更可靠地揭示出竞争的相对重要性。

Vellend (2010, 2016)提出的基于过程的群落构建框架被认为是关于群落构建机制普适性理论的

有益尝试。朱璧如和张大勇(2011)对该理论构建框架进行了详细的介绍。简言之, 该理论框架以过程为出发点, 认为群落的构建由4个基本过程所共同决定: 选择、漂变、扩散和成种。在不同的群落中各个过程的相对重要性可能不同。其中, 平衡选择(负密度制约或负频度制约)所对应的正是我们所熟知的生态位理论和当代物种共存理论。如何将当代物种共存理论和生态位理论与基于过程的群落构建框架有机地结合在一起, 从而揭示群落构建和生物多样性维持的内在机制, 是未来研究工作的一个重要发展方向。随着当代物种共存理论和基于过程的群落构建框架日趋成熟和完善, 群落生态学正在迎来一个新的发展时期。

致谢: 本文是在2016年“第十届海峡两岸森林动态样区研讨会”报告的基础上整理而成, 感谢中国科学院植物研究所马克平研究员的支持和鼓励。

参考文献

- Ackerly DD, Cornwell WK (2007) A trait-based approach to community assembly: partitioning of species trait values into within- and among-community components. *Ecology Letters*, 10, 135–145.
- Adler PB, Dalglish HJ, Ellner SP (2012) Forecasting plant community impacts of climate variability and change: when do competitive interactions matter? *Journal of Ecology*, 100, 478–487.
- Adler PB, Ellner SP, Levine JM (2010) Coexistence of perennial plants: an embarrassment of niches. *Ecology Letters*, 13, 1019–1029.
- Adler PB, Fajardo A, Kleinhesselink AR, Kraft NJB (2013) Trait-based tests of coexistence mechanisms. *Ecology Letters*, 16, 1294–1306.
- Adler PB, HilleRisLambers J, Levine JM (2007) A niche for neutrality. *Ecology Letters*, 10, 95–104.
- Angert AL, LaDeau SL, Ostfeld RS (2013) Climate change and species interactions: ways forward. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1297, 1–7.
- Bell G (2001) Neutral macroecology. *Science*, 293, 2413–2418.
- Carroll IT, Cardinale BJ, Nisbet RM (2011) Niche and fitness differences relate the maintenance of diversity to ecosystem function. *Ecology*, 92, 1157–1165.
- Chase JM, Leibold MA (2003) *Ecological Niches: Linking Classical and Contemporary Approaches*. University of Chicago Press, Chicago.
- Chave J (2004) Neutral theory and community ecology. *Ecology Letters*, 7, 241–253.
- Chen L, Mi XC, Ma KP (2014) Niche differentiation and its

- consequence on biodiversity maintenance in forest communities. *Chinese Bulletin of Life Sciences*, 26, 112–117. (in Chinese) [陈磊, 米湘成, 马克平 (2014) 生态位分化与森林群落物种多样性维持研究展望. *生命科学*, 26, 112–117.]
- Chesson P (1985) Coexistence of competitors in spatially and temporally varying environments: a look at the combined effects of different sorts of variability. *Theoretical Population Biology*, 28, 263–287.
- Chesson P (1994) Multispecies competition in variable environments. *Theoretical Population Biology*, 45, 227–276.
- Chesson P (2000) Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 31, 343–366.
- Chesson P (2013) Species competition and predation. In: *Encyclopedia of Sustainability Science and Technology* (ed. Meyers RA), pp. 223–256. Springer-Verlag, New York.
- Chu CJ, Bartlett M, Wang YS, He FL, Weiner J, Chave J, Sack L (2016) Does climate directly influence NPP globally? *Global Change Biology*, 22, 12–24.
- Chu CJ, Adler PB (2015) Large niche differences emerge at the recruitment stage to stabilize grassland coexistence. *Ecological Monographs*, 85, 373–392.
- Chu CJ, Havstad KM, Kaplan N, Lauenroth WK, McClaran MP, Peters DP, Vermeire LT, Adler PB (2014) Life form influences survivorship patterns for 109 herbaceous perennials from six semi-arid ecosystems. *Journal of Vegetation Science*, 25, 947–954.
- Connell JH (1971) On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees. In: *Dynamics of Populations* (eds den Boer PJ, Gradwell G), pp. 298–312. Pudoc, Oosterbeek.
- Elton C (1927) *Animal Ecology*. Sidgwick and Jackson, London.
- Funk JL, Wolf AA (2016) Testing the trait-based community framework: do functional traits predict competitive outcomes? *Ecology*, 97, 2206–2211.
- Gause GF (1934) *The Struggle of Existence*. Williams & Wilkins, Baltimore.
- Germain RM, Weir JT, Gilbert B (2016) Species coexistence: macroevolutionary relationships and the contingency of historical interactions. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 283, 20160047.
- Gilman SE, Urban MC, Tewksbury J, Gilchrist GW, Holt RD (2010) A framework for community interactions under climate change. *Trends in Ecology & Evolution*, 25, 325–331.
- Godoy O, Kraft NJB, Levine JM (2014) Phylogenetic relatedness and the determinants of competitive outcomes. *Ecology Letters*, 17, 836–844.
- Godoy O, Levine JM (2014) Phenology effects on invasion success: insights from coupling field experiments to coexistence theory. *Ecology*, 95, 726–736.
- Grinnell J (1917) The niche-relationships of the California thrasher. *Auk*, 34, 427–433.
- Gross N, Liancourt P, Butters R, Duncan RP, Hulme PE (2015) Functional equivalence, competitive hierarchy and facilitation determine species coexistence in highly invaded grasslands. *New Phytologist*, 206, 175–186.
- Hardin G (1960) The competitive exclusion principle. *Science*, 131, 1292–1297.
- Harms K, Wright S, Calderon O, Hernandez A, Herre E (2000) Pervasive density-dependent recruitment enhances seedling diversity in a tropical forest. *Nature*, 404, 493–495.
- HilleRisLambers J, Adler PB, Harpole WS, Levine JM, Mayfield MM (2012) Rethinking community assembly through the lens of coexistence theory. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 43, 227–248.
- Hubbell SP (2001) *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*. Princeton University Press, Princeton.
- Hutchinson GE (1957) Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*, 22, 415–427.
- Janzen DH (1970) Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *The American Naturalist*, 104, 501–528.
- Kleinhesselink AR, Adler PB (2015) Indirect effects of environmental change in resource competition models. *The American Naturalist*, 186, 766–776.
- Kraft NJB, Godoy O, Levine JM (2015) Plant functional traits and the multidimensional nature of species coexistence. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 112, 797–802.
- Kunstler G, Lavergne S, Courbaud B, Thuiller W, Vieilledent G, Zimmermann NE, Kattge J, Coomes DA (2012) Competitive interactions between forest trees are driven by species' trait hierarchy, not phylogenetic or functional similarity: implications for forest community assembly. *Ecology Letters*, 15, 831–840.
- Lawton JH (1999) Are there general laws in ecology? *Oikos*, 84, 177–192.
- Leibold MA (1995) The niche concept revisited: mechanistic models and community context. *Ecology*, 76, 1371–1382.
- Letten AD, Ke PJ, Fukami T (2017) Linking modern coexistence theory and contemporary niche theory. *Ecological Monographs*, 87, 161–177.
- Levine JM, HilleRisLambers J (2009) The importance of niches for the maintenance of species diversity. *Nature*, 461, 254–257.
- Lewin R (1983) Santa Rosalia was a goat. *Science*, 221, 636–639.
- Lotka AJ (1925) *Elements of Physical Biology*. Williams & Wilkins Company, Baltimore.
- MacArthur RH (1958) Population ecology of some warblers of northeastern coniferous forests. *Ecology*, 39, 599–619.
- MacArthur RH (1969) The theory of the niche. In: *Population Biology and Evolution* (ed. Lewontin RC), pp. 159–176. Syracuse University Press, Syracuse.
- MacArthur RH (1972) *Geographical Ecology: Patterns in the*

- Distribution of Species. Princeton University Press, Princeton.
- MacArthur RH, Levins R (1967) The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. *The American Naturalist*, 101, 377–385.
- May RM, MacArthur RH (1972) Niche overlap as a function of environmental variability. *Proceedings of the National Academy of Science, USA*, 69, 1109–1113.
- Mayfield MM, Levine JM (2010) Opposing effects of competitive exclusion on the phylogenetic structure of communities. *Ecology Letters*, 13, 1085–1093.
- Narwani A, Alexandrou MA, Oakley TH, Carroll IT, Cardinale BJ (2013) Experimental evidence that evolutionary relatedness does not affect the ecological mechanisms of coexistence in freshwater green algae. *Ecology Letters*, 16, 1373–1381.
- Newman EI (1973) Competition and diversity in herbaceous vegetation. *Nature*, 244, 310.
- Niu HY, Wang ZF, Lian JY, Ye WH, Shen H (2011) New progress in community assembly: community phylogenetic structure combining evolution and ecology. *Biodiversity Science*, 19, 275–283. (in Chinese with English abstract) [牛红玉, 王峥峰, 练琚愉, 叶万辉, 沈浩 (2011) 群落构建研究的新进展: 进化和生态相结合的群落谱系结构研究. 生物多样性, 19, 275–283.]
- 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.]
- Ostling A (2012) Do fitness-equalizing tradeoffs lead to neutral communities? *Theoretical Ecology*, 5, 181–194.
- Siepielski AM, McPeck MA (2010) On the evidence for species coexistence: a critique of the coexistence program. *Ecology*, 91, 3153–3164.
- Simberloff D, Boecklen W (1981) Santa Rosalia reconsidered: size ratios and competition. *Evolution*, 35, 1206–1228.
- Soberón J (2007) Grinnellian and Eltonian niches and geographic distributions of species. *Ecology Letters*, 10, 1115–1123.
- Strong DR, Szyska LA, Simberloff D (1979) Tests of community-wide character displacement against null hypotheses. *Evolution*, 33, 897–913.
- Tilman D (1980) Resource: a graphical-mechanistic approach to competition and predation. *The American Naturalist*, 116, 362–393.
- Tilman D (1982) *Resource Competition and Community Structure*. Princeton University Press, Princeton.
- Turnbull LA, Rees M, Purves DW (2008) Why equalising trade-offs aren't always neutral? *Ecology Letters*, 11, 1037–1046.
- Vellend BM (2010) Conceptual synthesis in community ecology. *The Quarterly Review of Biology*, 85, 183–206.
- Vellend M (2016) *The Theory of Ecological Communities*. Princeton University Press, Princeton and Oxford.
- Volterra V (1926) Variations and fluctuations of the number of individuals in animal species living together. In: *Animal Ecology* (ed. Chapman RN) (Reprinted in 1931). McGraw Hill, New York.
- Webb CO, Ackerly DD, McPeck MA, Donoghue MJ (2002) Phylogenies and community ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 33, 475–505.
- Zhao L, Zhang QG, Zhang DY (2016) Evolution alters ecological mechanisms of coexistence in experimental microcosms. *Functional Ecology*, 30, 1440–1446.
- Zhou SR, Zhang DY (2006) Neutral theory in community ecology. *Journal of Plant Ecology (Chinese Version)*, 30, 868–877. (in Chinese with English abstract) [周淑荣, 张大勇 (2006) 群落生态学的中性理论. 植物生态学报, 30, 868–877.]
- Zhu BR, Zhang DY (2011) A process-based theoretical framework for community ecology. *Biodiversity Science*, 19, 389–399. (in Chinese with English abstract) [朱璧如, 张大勇 (2011) 基于过程的群落生态学理论框架. 生物多样性, 19, 389–399.]

(责任编辑: 马克平 责任编辑: 黄祥忠)

•综述•

大数据时代的生物多样性科学与宏生态学

张 健*

(华东师范大学生态与环境科学学院, 上海 200241)

摘要: 高质量的生物多样性数据是认知生物多样性的起源和维持机制及应对其丧失风险的科学基础。当前, 在新物种发现、已知物种的地理分布、种群数量与时空动态、物种进化史、功能性状、物种与环境之间以及物种与物种之间的相互作用等7个方面都存在着知识上的空缺。大数据时代的到来为弥补这些知识空缺提供了可能, 大数据的挖掘及其应用最近已成为国际生物多样性与宏生态学研究的前沿内容。如何有效地利用和分析不断增长的生物多样性大数据是生物多样性研究面临的一个极大挑战。本文通过全球、大陆和区域尺度上的研究案例展示了大数据在生物多样性研究中的应用的新进展, 内容涉及森林覆盖变化、保护生态学、生物多样性与生态系统功能、气候变化对生物多样性的影响等。最后, 对大数据在生物多样性研究中存在的数据采集、处理和分析等方面的问题进行了总结, 并对其潜在应用前景进行了探讨。

关键词: 大数据科学; 保护生物学; 生物多样性信息学; 宏系统生态学; 公众科学

Biodiversity science and macroecology in the era of big data

Jian Zhang*

School of Ecological and Environmental Sciences, East China Normal University, Shanghai 200241

Abstract: High-quality biodiversity data are the scientific basis for understanding the origin and maintenance of biodiversity and dealing with its extinction risk. Currently, we identify at least seven knowledge shortfalls or gaps in biodiversity science, including the lack of knowledge on species descriptions, species geographic distributions, species abundance and population dynamics, evolutionary history, functional traits, interactions between species and the abiotic environment, and biotic interactions. The arrival of the current era of big data offers a potential solution to address these shortfalls. Big data mining and its applications have recently become the frontier of biodiversity science and macroecology. It is a challenge for ecologists to utilize and effectively analyze the ever-growing quantity of biodiversity data. In this paper, I review several biodiversity-related studies over global, continental, and regional scales, and demonstrate how big data approaches are used to address biodiversity questions. These examples include forest cover changes, conservation ecology, biodiversity and ecosystem functioning, and the effect of climate change on biodiversity. Furthermore, I summarize the current challenges facing biodiversity data collection, data processing and data analysis, and discuss potential applications of big data approaches in the fields of biodiversity science and macroecology.

Key words: big data science; conservation biology; biodiversity informatics; macrosystems ecology; citizen science

进入21世纪以来, 随着信息和网络技术的飞速发展, 全球数据呈爆发式增长, 大数据时代也随之而来(Mayer-Schönberger & Cukier, 2013)。与传统数据相比, 大数据具有数据量大(Volume)、类型多(Variety)、处理时效快(Velocity)、数据价值高(Value)

这四“V”特征, 国际数据公司(International Data Corporation, IDC)也以此来定义大数据(Gantz & Reinsel, 2012)。目前, 大数据正影响着全球人类的生活、科技、经济、文化和政治发展等诸多方面, 也在逐渐改变着我们的思维方式。2007年, 图灵奖得

收稿日期: 2017-02-15; 接受日期: 2017-04-07

基金项目: 中组部千人计划青年人才项目和华东师范大学紫江优秀青年项目

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

主Jim Gray在美国国家科学研究委员会的演讲中描绘了“数据密集型”科研的愿景,将大数据科研从3个科学研究范式(实验归纳、模型推演、仿真模拟)中区别开来,称之为第四范式(Hey et al, 2012)。近年来,大数据科研日益应用于基础数据采集、信息存储、数据挖掘以及科学假设的形成与验证等各个方面。*Nature*和*Science*杂志分别于2008年和2011年出版了大数据专辑(<http://www.nature.com/news/specials/bigdata>; <http://www.sciencemag.org/site/special/data>),表明大数据的影响已涉及自然科学、社会科学、人文科学和工程学等各个领域。基于Web of Science核心数据库检索发现,以“big data”为主题的论文数量从2008年的14篇增加到2016年的3,927篇(图1a)。同时,各国政府也很快制定了大数据发展的相关战略。例如,2012年美国政府启动了“大数据研究和发展倡议”;自2014年起欧盟委员会依托2020地平线、云计算行动等计划主导大数据领域的研发和创新。我国自2012年开始就将大数据科学提上日程,科技部、国家自然科学基金委员会等先后设立了与大数据相关的重点与重大研究项目。2015年,国务院正式印发了《促进大数据发展行动纲要》,并在十八届五中全会上提出实施“国家大数据战略”,标志着大数据发展正式成为国家战略。

生物多样性的起源、维持和丧失机制是生态学研究的基础和前沿问题(Pennisi, 2005; 马克平,

2016),也是生物多样性科学、宏生态学(macroecology)等研究的核心问题(Brown, 1995; 胡慧建等, 2003; Sutherland, 2009)。收集、整理和分析高质量的生物多样性数据(包括物种分类、分布、起源与进化、时空动态等)是认知和应对这些问题的科学基础。生物多样性的数据收集历史至少可以追溯到林奈、达尔文、华莱士、洪堡等时期。尽管已经有了二百多年的数据积累,但生态学家始终苦于缺乏高质量的生物多样性数据(Hortal et al, 2015)。究其原因,主要是我们赖以生存的生态系统本身的复杂性(郭建国和申卫军, 2002)。生态系统的组成单元极其多样且常常存在复杂的相互作用,生态系统中的反馈与调节方式也非常多样且不断变化,系统组分与相关过程也往往表现出高度的时空异质性。Hortal等(2015)对生物多样性研究存在的知识空缺(shortfalls or gaps)进行了归纳和总结,指出我们在新物种发现、已知物种的地理分布、种群数量与时空动态、物种进化史、功能性状、物种与环境之间以及物种与物种之间的相互作用这7个方面都存在着知识上的空缺(详细描述见表1)。这些空缺导致我们当前的生物多样性研究只能限制在一些特定的区域、特定的生物有机体、特定的环境条件等,基于某一个区域或类群提出的理论或假说难于在其他的区域或类群来进行验证,这极大地限制了生态学研究的预测能力(Houlahan et al, 2017)。大数据时代的

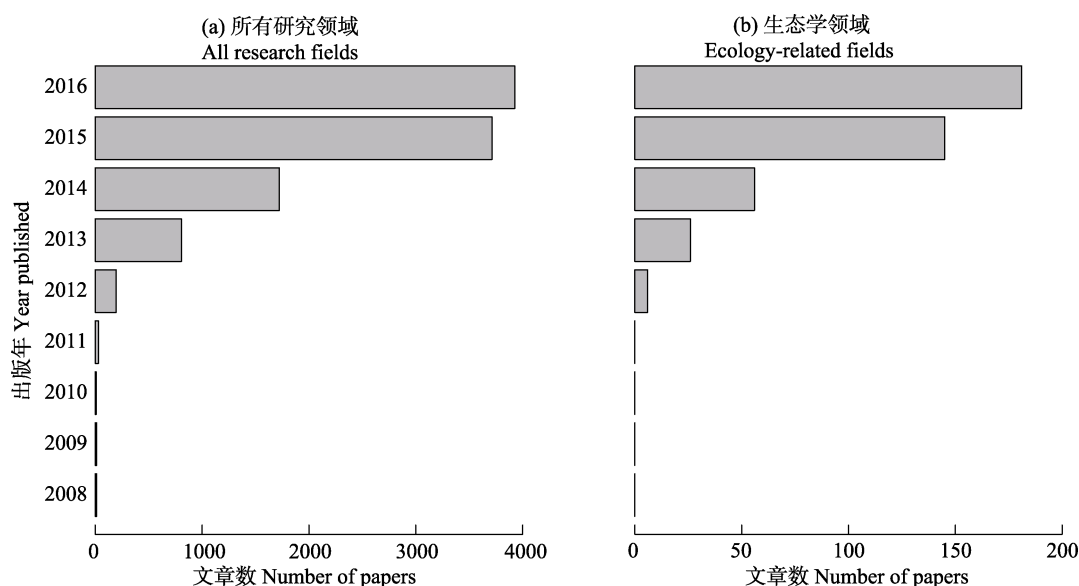


图1 基于Web of Science核心数据库以“big data”为主题的年度论文数量变化(2008–2016)

Fig. 1 The number of papers between 2008 and 2016 using “big data” as the topic in the Web of Science Core database

表1 生物多样性研究中存在的7个主要知识空缺(基于Hortal et al, 2015修改)
Table 1 Definitions for seven main shortfalls (or gaps) of current biodiversity knowledge (Adopted from Hortal et al, 2015)

知识空缺 Knowledge shortfalls	生物多样性的不同方面 Aspect of biodiversity	定义 Definition	相关文献 References
Linnean shortfall	物种 Species	缺乏对世界上很多现存和已灭绝物种描述的知识。Lack of knowledge about the description of most of living and extinct species on Earth.	Brown & Lomolino, 1998; Brito, 2010
Wallacean shortfall	地理分布 Geographic distribution	缺乏有关大多数物种在各个时间尺度上的地理分布的知识。Lack of knowledge about the geographic distribution of most species at all scales most of the time.	Lomolino, 2004
Prestonian shortfall	种群 Populations	缺乏在时空尺度上的物种多度和种群动态的知识。Lack of knowledge about species abundance and population dynamics in space and time.	Cardoso et al, 2011
Darwinian shortfall	进化 Evolution	缺乏关于生命之树以及物种和它们的性状进化的信息。Lack of knowledge about the tree of life and the evolution of species and their traits.	Diniz-Filho et al, 2013
Raunkiaeran shortfall	功能性状和生态功能 Functional traits and ecological functions	缺乏物种的性状及其生态功能的知识。Lack of knowledge about species' traits and their ecological functions.	Hortal et al, 2015
Hutchinsonian shortfall	非生物耐性因子 Abiotic tolerances	缺乏物种如何应对和忍耐非生物因子的知识。Lack of knowledge about the responses and tolerances of species to abiotic conditions.	Cardoso et al, 2011
Eltonian shortfall	生态的相互作用 Ecological interactions	缺乏物种相互作用及其影响个体存活和适合度的知识。Lack of knowledge on species' interactions and these interactions' effects on individual survival and fitness.	Hortal et al, 2015

到来为弥补这些知识空缺提供了可能(Hampton et al, 2013)。

目前, 大数据的挖掘及其应用已经成为国际生物多样性与宏生态学研究的前沿内容。国际上的多个合作研究项目产生了规模空前的生物多样性数据, 如: 全球生物多样性信息网络(Global Biodiversity Information Facility, GBIF, <http://www.gbif.org/>)、美国国家生物技术信息中心(National Center for Biotechnology Information, NCBI, <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/>)、全球30 m空间分辨率的森林覆盖变化数据(<https://earthenginepartners.appspot.com/>)等。这些数据既包括基于传统生态学方法或遥感监测所收集的结构化的数据, 也包括由公众通过社交平台、互联网交易平台等产生的非结构化数据(如图像、声音等多媒体信息)。基于这些海量的、高异构性的数据, 生态学家已经开展了一些突破性的研究工作(图1b), 内容涉及生物多样性研究的各个方面。这些工作的开展也极大地推动了生物多样性信息学(Biodiversity Informatics)这一分支学科的发展(Soberon & Peterson, 2004; 王利松等, 2010; 马克平等, 2014)。本文通过全球、大陆和区域上的研究案例展示了大数据在生物多样性研究中的当前进展和巨大潜力, 以期为我国相关领域的发展提供参考和借鉴。

1 全球尺度的大数据研究

在全球尺度下, 生态学家已经通过整合全球范围内的海量遥感数据、不同来源的地面调查数据、由非专业人士提供的公众科学(citizen science)数据(张健等, 2013)等开展了一些重要的研究工作, 内容涉及人类活动(土地利用和覆盖变化、气候变化、城市化等)对生物多样性的影响、物种进化历史、物种灭绝风险评估与预测、生物多样性与生态系统功能的关系等。本文选取了最近发表的4篇文章予以介绍。

(1)森林覆盖变化。森林覆盖率是反映森林资源的丰富程度、生态平衡状况、生物多样性保护状态等的重要指标。2013年由美国马里兰大学Matthew Hansen领导的研究团队利用Landsat-7对地卫星观测数据和Google Earth Engine工具绘制了2000–2012年全球30 m空间分辨率的森林覆盖与变化图(Hansen et al, 2013)。结果发现, 在2000–2012年间, 全球森林覆盖减少了230万km², 同时有80万km²的森林恢复。热带地区既是森林丧失面积最大的区域, 也是森林恢复面积最大的区域。该项工作是在Google的合作下完成的。Hansen等共分析了654,000张遥感图像中的1,430亿个像元(pixel)的森林覆盖变化。Hansen表示, 如果使用一台独立的计算机需要15年才能完成地图绘制, 而使用Google Earth Engine

只要几天就能完成(<https://svs.gsfc.nasa.gov/11393>)。文章发表后引起了科学家和公众的极大关注, Hansen等也将这一系列数据免费共享(<https://earthenginepartners.appspot.com>), 并持续更新(目前已更新到2014年)。这些全球范围的高分辨率的数据已经被应用到生物多样性保护、保护区规划、森林采伐监控、气候变化谈判等诸多领域。在文章发表的3年时间内, 已经获得广泛引用(Web of Science引用930余次、谷歌学术引用1,600余次)。

(2)全球无路区的制图及其保护状态评估。日益密集的道路网络会导致景观碎片化, 进而造成自然生态系统的恶化, 危及生物多样性和生态系统功能。在全球范围内, 没有道路的区域很多都是生物多样性保护和生态系统功能维持的重要区域。2016年国际保护生物学学会(Society for Conservation Biology)的Roadless Initiative团队(<http://www.roadless.online/>)基于完全公开的OpenStreet Map数据(<http://www.openstreetmap.org>), 以1 km为缓冲区, 在全球范围(除南极洲和格陵兰岛)绘制出无路区的地图, 并对其当前的状态进行评估(Ibisch et al, 2016)。他们发现, 尽管地球上80%的区域是无路区, 但是当前的道路建设已经将地球表面划分成了60多万个破碎化斑块, 且半数以上小于1 km², 80%的区域小于5 km², 仅有7%的区域大于100 km²。他们也将无路区的分布与全球保护区的分布进行了比较, 发现仅有9.3%的大而无路区位于当前保护区范围内。这些研究成果是完全共享的, 可在Roadless Initiative的网站免费下载。这些研究成果无疑为全球范围内的生物多样性保护和保护区规划等提供了重要的参考。另外, 值得指出的是, OpenStreet-Map数据是基于公众的力量来不断完善的, 表明公众科学可以在生物多样性相关的研究中发挥积极的作用(张健等, 2013)。

(3)生物多样性与生产力之间的关系。生物多样性与生产力或生态系统功能之间的关系一直是生态学研究热点问题(马克平, 2016)。尽管科学家已经在这个领域开展了很多研究工作, 但还缺少全球尺度上的整合分析。2016年美国西弗吉尼亚大学 Jingjing Liang等组成的研究团队汇集了44个国家的77万多个森林永久调查样地的数据, 包括了三千多万棵树和8,737个树种(Liang et al, 2016)。基于这一海量的数据集, 他们发现生物多样性与生产力之间

存在着全球一致的正相关性, 表明目前极高的生物多样性丧失速率将导致全球森林生产力的加速下降。鉴于这些大数据科学的证据, 他们再次强调了生物多样性保护的重要性, 指出需要在全球范围内重新评估生物多样性、保护优先区域等的价值。

(4)全球光污染地图。随着经济和社会的发展, 城市化进程加快, 人工照明发展迅速, 光污染所引起的生态问题也日益严重。其中, 光污染对动植物的生长、繁殖、迁徙等的影响是生物多样性保护中的新的研究热点(Gaston et al, 2015)。根据高精度卫星成像数据(the VIIRS DNB sensor on the Suomi National Polar-orbiting Partnership), 并结合由科学家和公众共同采集的全球20,865个地面站点数据, 由意大利的高中物理老师Fabio Falchi领导的团队绘制出迄今最精确的全球光污染地图(Falchi et al, 2016)。结果显示, 地球上超过80%的人类生活在受人工光线污染的天空下, 这种趋势还在继续恶化。全球近1/3的人, 包括北美近80%的人与欧洲60%的人, 因光污染而不能看到银河。他们指出这些光污染还将导致一系列的其他问题, 包括对生物多样性的影响。根据论文公众影响力评估系统Altmetric的统计, Falchi等(2016)的Altmetric指数为3,020, 列在2016年论文Altmetric指数百强榜第10位。

2 大陆和区域尺度的大数据研究

与全球尺度的大数据研究相比, 大陆和区域尺度下, 海量的地面调查数据和高精度遥感数据的获取、规范化和数据共享相对容易, 同时这也是政府部门和公众更加关注的空间范围。因此, 大数据在大陆和区域尺度下的生物多样性研究中的应用近年来发展较为迅速。例如, 最近提出了生态学的新分支“宏系统生态学”(Macrosystems Ecology), 旨在更好地整合大陆和区域尺度的研究工作(Heffernan et al, 2014)。根据Heffernan等(2014)的定义, 宏系统生态学是“研究从区域到大陆尺度多样化的生态学现象及其与其他尺度(全球和局域尺度)的相互作用”。生态学期刊*Frontiers in Ecology and the Environment*和*Landscape Ecology*分别于2014年和2016年出版专刊报道了这个领域的研究进展(Soranno & Schimel, 2014; Fei et al, 2016)。本文选取了4个研究项目来简要介绍。

(1)美国和加拿大森林固定样地调查。固定监测

样地为生态学研究提供了大量的基础数据。在北美地区, 美国和加拿大林业部门已经积累了半个多世纪的森林样地调查数据, 并已将其广泛应用到科学研究和国家政策的制定中。美国的森林调查与分析项目(Forest Inventory and Analysis, FIA; <https://www.fia.fs.fed.us/>)目前已经设置了十多万永久监测样地, 对每个样地超过100项的林地属性进行测量或计算, 并对数百万棵树进行测量与跟踪(Bechtold & Patterson, 2005)。加拿大的森林固定样地数据由各个省的林业部门来负责, 调查规范在各省之间有一些差异, 迄今已经收集了数万个样地的数据。基于这些海量的数据, 近年来已经开展了很多关于生物多样性保护、气候变化等方面的研究工作。例如, Zhang等(2015)通过整合植被调查和历史气候数据分析了加拿大西部过去50年的森林动态变化, 发现树木竞争在驱动森林的动态变化中比气候变化的作用更为重要。这一观点不同于许多气候变化相关的研究结果, 强调了植物竞争等内在过程在理解群落动态过程中的重要性(Zhang et al, 2015)。Zhang等(2017)通过整合美国和加拿大的样地调查、植物标本、谱系树等数据, 用物种分布模型分析了未来气候变化情景下7,465种植物的灭绝风险, 结果发现近1/3的物种在世纪末将面临着极大的灭绝风险, 并存在着极大的区域差异。这一工作为北美区域的植物多样性保护、自然保护区规划等提供了重要参考。

(2)北美繁殖鸟类调查。北美的繁殖鸟类调查(North American Breeding Bird Survey, BBS, <https://www.pwrc.usgs.gov/bbs/>)已经有半个多世纪的历史。该项目组织志愿者在每年鸟类繁殖高峰期开展鸟类调查。每条样线长39.43 km, 每隔805 m设置1个记录点, 每条样线共50个记录点。到目前为止, 该项目在北美大陆已有4,100多条调查样线, 记录了420多种鸟类。通过与其他数据联合, 该项目已发表450余篇相关的研究论文(<https://www.pwrc.usgs.gov/bbs/about/>)。例如, Keitt和Stanley (1998)发表在*Nature*上的文章中使用了3,000多条样线连续31年的调查记录来分析鸟类种群的年际动态。LaDeau等(2007)发表在*Nature*上的文章中分析了西尼罗河病毒(West Nile virus)爆发与鸟类种群下降之间的关系。Dobson等(2015)分析了鸟类多样性与多度和植物生产力之间的关系, 发现了非常弱的相关性。这

些工作为评价气候变化和土地利用等对鸟类多样性的长期影响提供了重要的证据。

(3)加拿大阿尔伯塔生物多样性监测。以上两个例子是基于单个类群(taxon)的研究, 并没有考虑各类群之间如鸟类与植物、兽类与植物的相互作用。不同类群之间如何相互协调来共同维持生物多样性是一个重要的研究议题(Terborgh, 2015)。加拿大阿尔伯塔省的生物多样性监测网络(Alberta Biodiversity Monitoring Institute, ABMI, <http://abmi.ca>)为回答这一问题提供了数据支持。ABMI项目始于2003年, 该研究将整个阿尔伯塔省分成1,656个20 km × 20 km的网格, 在每个网格内分别设置1个陆地固定样点和1个湿地固定样点, 调查维管束植物、苔藓、地衣、鸟类、哺乳动物、昆虫等类群及其生境条件, 并计划每5年复查一次。同时, ABMI通过整合数十个不同的数据源来绘制全省范围的高分辨率的土地利用覆盖图(ABMI, 2016), 并每2年更新一次, 目前已经有4次数据, 单次产生的数据量在1–2 Gb。ABMI通过整合这些详细的多类群的地面调查数据和海量的高分辨率遥感数据来评价生态系统的完整性、分析不同干扰状态下的生物多样性维持机制(Mayor et al, 2012; Zhang et al, 2013, 2014b)、分析气候变化对物种分布的影响(Stralberg et al, 2015; Zhang et al, 2015)、估计区域生物量分布(Zhang et al, 2014a)等。

(4)近地面遥感与功能多样性。功能性状及其多样性是连接生物多样性与生态系统功能的关键性因素, 是近年来生态学的研究热点之一(Violle et al, 2014; 刘晓娟和马克平, 2015)。然而, 由于野外测量功能性状工作量很大, 目前大多数关于功能性状数据的采集仅限制在局域尺度上。最近, 由美国科学院院士Gregory Asner领导的研究团队在*Science*上报道了他们基于搭载激光雷达(LiDAR)扫描仪和光谱成像仪的飞机对7,600万ha秘鲁热带雨林进行的航空调查, 从空中测量了7个功能性状(比叶重、叶氮含量、叶磷含量、叶钙含量等), 获得了整个区域的功能性状变异图以及功能多样性指数(Asner et al, 2017)。在此次调查中, 光谱和LiDAR采样点的总数分别为50.1亿和204.5亿, 最终数据的空间分辨率为2 m。他们用这些数据集将研究区域分为36个功能等级和6个功能组, 以此来确定生物多样性保护的优先区域。

3 总结与展望

基于以上全球、大陆和区域尺度上的研究案例可以发现,科学大数据在生物多样性科学和宏生态学研究已经崭露头角,并有极大潜力去弥补当前生物多样性研究存在的7个知识空缺(表1)。需要指出的是,我们选取的几个研究案例并不能覆盖生物多样性大数据应用的各个方面。除此之外,还有很多重要的研究工作和研究平台。例如,全球生物多样性信息网络(GBIF)、Map of Life (MOL, <https://www.mol.org/>)、亚洲植物多样性数字化计划(马克平, 2017)、植物学信息与生态网络(Botanical Information and Ecology Network, BIEN; Enquist et al, 2017)等全球或区域物种分布信息平台;美国国家生态观测网络(National Ecological Observatory Network, NEON, <https://www.neoninc.org/>)、长期生态学研究网络(The Long Term Ecological Research Network, LTER, <https://www.lternet.edu/>)等观测平台(戴圣骐和赵斌, 2016);全球物种系统发育树的构建与研究平台,如: Jetz等(2012)构建的全球9,993种鸟类的进化树、Zanne等(2014)构建的全球31,749种种子植物的进化树,以及整合了230多万个末端分支(tips)的Open Tree of Life 项目(Hinchliff et al, 2015, <http://opentreeoflife.org/>)等。

通过这些大数据的案例可以看出,生物多样性的相关数据不仅规模庞大,分布在不同的组织机构,而且异构性和动态性高,数据不完整性和不确定性强。这些特征对数据采集、处理、保存、共享等提出了巨大的挑战(Hampton et al, 2013)。

首先,现有的生物多样性数据存在大量的冗余和噪音,包括采样地理偏差、采样类群或科属偏差、物种识别的错误、数据记录不准确或不完整等(Meyer et al, 2016; 孙航等, 2017)。这些原始数据的偏差如果考虑不周或处理不当,很可能导致错误的结论。Meyer等(2015)分析了全球21,170种陆地脊椎动物的1.57亿个物种的出现记录,发现这些数据存在着极大的区域偏差,尤其是在很多非西方国家,如中国、印度、俄罗斯、印度尼西亚等。基于我国国家标本资源共享平台(NSII, <http://www.nsii.org.cn/>)的29,012个植物物种的423万个标本和文献记录, Yang等(2013)发现91%的中国县域存在采样不足,

并表现出明显的地理差异。如何系统地评估生物多样性大数据的完整性以及如何有效地降低冗余和噪音对研究结果的影响是目前亟待解决的问题。

其次,生物多样性数据的高异构性和动态性给数据挖掘和分析带来了诸多困难。生物多样性研究涉及从基因到生物圈所有的生物组织层次,同时需要整合气候、土壤、人类干扰、社会经济等环境要素。如何快速有效地将这些多源数据转换为有用的知识是一大挑战(Jones et al, 2006)。为应对这一挑战,一方面,需要对各个层级的数据有足够的了解,围绕研究问题对多源数据进行降维;另一方面,对数据分析方法(如深度学习)和数据处理系统(如高性能计算、并行处理技术)提出了较高的要求。需要通过计算机、统计学、地理学、遥感科学等领域的专家合作来推动生物多样性这一交叉学科的发展。

第三,从以上生物多样性大数据的研究案例可以看出,目前大数据在该领域的应用还多局限于分布格局的描述、已有理论的校验印证,尚未取得理论上的突破。生态学家长期以来一直在争论群落生态学是否存在普适性的理论(Lawton, 1999; Roughgarden, 2009),但至今仍未达成共识。其中的一个原因是我们对自然了解得太少,缺乏强有力的数据支持(Houlahan et al, 2017)。大数据时代所带来的科研范式的转变可能为生物多样性领域新思想和新理论等的形成提供了温床,今后需要重视大数据研究中思想和理论的提炼总结。

综上所述,大数据时代的到来给生物多样性科学与宏生态学研究带来了诸多机会和挑战。大数据所带来的不仅仅是研究方法的革命,更重要的是思维方式的革命(Mayer-Schönberger & Cukier 2013)。面对不断加剧的人类活动和日益严峻的生物多样性保护形势,我们需要在适应大数据思维的条件下重新审视生物多样性研究的理论基础与应用问题。正如Soranno和Schimel (2014)所说:“理解和解决当前面临的大多数问题,生态学家需要大数据和大生态学”。

致谢: 非常感谢马克平主编的邀请与诸多鼓励,感谢两位审稿人提出了很有参考价值的修改意见。

参考文献

- ABMI (Alberta Biodiversity Monitoring Institute) (2016) Alberta Wall-to-Wall Vegetation Layer Including "Backfilled" Vegetation in Human Footprints (Version 6). <http://abmi.ca/>. (accessed on 2017-03-22)
- Asner GP, Martin RE, Knapp DE, Tupayachi R, Anderson CB, Sinca F, Vaughn NR, Llacayo W (2017) Airborne laser-guided imaging spectroscopy to map forest trait diversity and guide conservation. *Science*, 355, 385–389.
- Bechtold WA, Patterson PL (2005) The Enhanced Forest Inventory and Analysis Program: National Sampling Design and Estimation Procedures. General Technical Report, SRS-80. USDA Forest Service, Southern Research Station, Asheville, NC.
- Brown JH (1995) *Macroecology*. Chicago University Press, Chicago.
- Brown JH, Lomolino MV (1998) *Biogeography*. Sinauer Press, Sunderland, Massachusetts.
- Brito D (2010) Overcoming the Linnean shortfall: data deficiency and biological survey priorities. *Basic and Applied Ecology*, 11, 709–713.
- Cardoso P, Erwin TL, Borges PA, New TR (2011) The seven impediments in invertebrate conservation and how to overcome them. *Biological Conservation*, 144, 2647–2655.
- Diniz-Filho JAF, Loyola RD, Raia P, Mooers AO, Bini LM (2013) Darwinian shortfalls in biodiversity conservation. *Trends in Ecology and Evolution*, 28, 689–695.
- Dai SQ, Zhao B (2016) Trends and challenges of ecosystem observations in the age of big data. *Biodiversity Science*, 24, 85–94. (in Chinese with English abstract) [戴圣骐, 赵斌 (2016) 大数据时代下的生态系统观测发展趋势与挑战. *生物多样性*, 24, 85–94.]
- Dobson LL, La Sorte FA, Manne LL, Hawkins BA (2015) The diversity and abundance of North American bird assemblages fail to track changing productivity. *Ecology*, 96, 1105–1114.
- Enquist BJ, Condit R, Peet RK, Schildhauer M, Thiers BM (2017) Cyberinfrastructure for an integrated botanical information network to investigate the ecological impacts of global climate change on plant biodiversity. *PeerJ*, 4, e2615v2.
- Falchi F, Cinzano P, Duriscoe D, Kyba CCM, Elvidge CD, Baugh K, Portnov BA, Rybnikova NA, Furgoni R (2016) The new world atlas of artificial night sky brightness. *Science Advances*, 2, e1600377.
- Fei S, Guo Q, Potter K (2016) Macrosystems ecology: novel methods and new understanding of multi-scale patterns and processes. *Landscape Ecology*, 31, 1–6.
- Gantz J, Reinsel D (2012) The Digital Universe in 2020: Big Data, Bigger Digital Shadows, and Biggest Growth in the Far East. IDC (International Data Corporation), Framingham.
- Gaston KJ, Visser ME, Hölker F (2015) The biological impacts of artificial light at night: the research challenge. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 370, 20140133.
- Hampton SE, Strasser CA, Tewksbury JJ, Gram WK, Budden AE, Batcheller AL, Duke CS, Porter JH (2013) Big data and the future of ecology. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 11, 156–162.
- Hansen MC, Potapov PV, Moore R, Hancher M, Turubanova SA, Tyukavina A, Thau D, Stehman SV, Goetz SJ, Loveland TR, Kommareddy A, Egorov A, Chini L, Justice CO, Townshend JRG (2013) High-resolution global maps of 21st-century forest cover change. *Science*, 342, 850–853.
- Heffernan JB, Soranno PA, Angilletta MJ, Buckley LB, Gruner DS, Keitt TH, Kellner JR, Kominoski JS, Rocha AV, Xiao J, Harms TK, Goring SJ, Koenig LE, McDowell WH, Powell H, Richardson AD, Stow CA, Vargas R, Weathers KC (2014) Macrosystems ecology: understanding ecological patterns and processes at continental scales. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 12, 5–14.
- Hey T, Tansley S, Tolle K (translated by Pan XF, Zhang XL) (2012) *The Fourth Paradigm: Data-Intensive Scientific Discovery*. Science Press, Beijing. (in Chinese) [潘教峰, 张晓林等(译) (2012) 第四范式: 数据密集型科学发现. 科学出版社, 北京.]
- Hinchliff CE, Smith SA, Allman JF, Burleigh JG, Chaudhary R, Coghill LM, Crandall KA, Deng J, Drew BT, Gazis R, Gude K, Hibbett DS, Katz LA, Laughinghouse HD, McTavish EJ, Midford PE, Owen CL, Ree RH, Rees JA, Soltis DE, Williams T, Cranston KA (2015) Synthesis of phylogeny and taxonomy into a comprehensive tree of life. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 112, 12764–12769.
- Hortal J, Bello F, Diniz-Filho JAF, Lewinsohn TM, Lobo JM, Ladle RJ (2015) Seven shortfalls that beset large-scale knowledge of biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 46, 523–549.
- Houlahan JE, McKinney ST, Anderson TM, McGill BJ (2017) The priority of prediction in ecological understanding. *Oikos*, 26, 1–7.
- Hu HJ, Jiang ZG, Wang ZW (2003) Macroecology: concept and progresses. *Acta Ecologica Sinica*, 23, 1192–1199. (in Chinese with English abstract) [胡慧建, 蒋志刚, 王祖望 (2003) 宏生态学(Macroecology)及其研究. *生态学报*, 23, 1192–1199.]
- Ibisch PL, Hoffmann MT, Kreft S, Pe'er G, Kati V, Biber-Freudenberger L, DellaSala DA, Vale MM, Hobson PR, Selva N (2016) A global map of roadless areas and their conservation status. *Science*, 354, 1423–1427.
- Jetz W, Thomas GH, Joy JB, Hartmann K, Mooers AO (2012) The global diversity of birds in space and time. *Nature*, 491, 444–448.
- Jones MB, Schildhauer MP, Reichman OJ, Bowers S (2006) The new bioinformatics: integrating ecological data from the

- gene to the biosphere. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 37, 519–544.
- Keitt TH, Stanley HE (1998) Dynamics of North American breeding bird populations. *Nature*, 393, 257–260.
- LaDeau SL, Kilpatrick AM, Marra PP (2007) West Nile virus emergence and large-scale declines of North American bird populations. *Nature*, 447, 710–713.
- Lawton JH (1999) Are there general laws in ecology? *Oikos*, 84, 177–192.
- Liang JJ, Crowther TW, Picard N, Wiser S, Zhou M, Alberti G, Schulze ED, McGuire AD, Bozzato F, Pretzsch H, de-Miguel S, Paquette A, Hérault B, Scherer-Lorenzen M, Barrett CB, Glick HB, Hengeveld GM, Nabuurs GJ, Pfautsch S, Viana H, Vibrans AC, Ammer C, Schall P, Verbyla D, Tchebakova N, Fischer M, Watson JV, Chen HYH, Lei X, Schelhaas MJ, Lu H, Gianelle D, Parfenova EI, Salas C, Lee E, Lee B, Kim HS, Bruelheide H, Coomes DA, Piotta D, Sunderland T, Schmid B, Gourlet-Fleury S, Sonké B, Tavani R, Zhu J, Brandl S, Vayreda J, Kitahara F, Searle EB, Neldner VJ, Ngugi MR, Baraloto C, Frizzera L, Bałazy R, Oleksyn J, Zawila-Niedzwiecki T, Bouriaud O, Bussotti F, Finér L, Jaroszewicz B, Jucker T, Valladares F, Jagodzinski AM, Peri PL, Gonmadje C, Marthy W, O'Brien T, Martin EH, Marshall AR, Rovero F, Bitariho R, Niklaus PA, Alvarez-Loayza P, Chamuya N, Valencia R, Mortier F, Wortel V, Engone-Obiang NL, Ferreira LV, Odeke DE, Vasquez RM, Lewis SL, Reich PB (2016) Positive biodiversity-productivity relationship predominant in global forests. *Science*, 354, aaf8957.
- 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.]
- Lomolino MV (2004) Conservation biogeography. In: *Frontiers of Biogeography: New Directions in the Geography of Nature* (eds Lomolino MV, Heaney LR), pp. 293–296. Sinauer Press, Sunderland, Massachusetts.
- Ma KP (2014) Rapid development of biodiversity informatics in China. *Biodiversity Science*, 22, 251–252. (in Chinese) [马克平 (2014) 生物多样性信息学在中国快速发展. *生物多样性*, 22, 251–252.]
- Ma KP (2016) Hot topics for biodiversity science. *Biodiversity Science*, 24, 1–2. (in Chinese) [马克平 (2016) 生物多样性科学的热点问题. *生物多样性*, 24, 1–2.]
- Ma KP (2017) Mapping Asia Plants: a cyberinfrastructure for plant diversity in Asia. *Biodiversity Science*, 25, 1–2. (in Chinese) [马克平 (2017) 亚洲生物多样性数字化计划. *生物多样性*, 25, 1–2.]
- Mayer-Schönberger V, Cukier K (2013) *Big Data: A Revolution that Will Transform How We Live, Work, and Think*. Houghton Mifflin Harcourt, Boston.
- Mayor S, Cahill J, He F, Solyomos P, Boutin S (2012) Regional boreal biodiversity peaks at intermediate human disturbance. *Nature Communications*, 3, 1142.
- Meyer C, Kreft H, Guralnick R, Jetz W (2015) Global priorities for an effective information basis of biodiversity distributions. *Nature Communications*, 6, 8221.
- Meyer C, Weigelt P, Kreft H (2016) Multidimensional biases, gaps and uncertainties in global plant occurrence information. *Ecology Letters*, 19, 992–1006.
- Pennisi E (2005) What determines species diversity? *Science*, 309, 90.
- Roughgarden J (2009) Is there a general theory of community ecology? *Biology & Philosophy*, 24, 521–529.
- Soberon J, Peterson T (2004) Biodiversity informatics: managing and applying primary biodiversity data. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 359, 689–698.
- Soranno PA, Schimel DS (2014) Macrosystems ecology: big data, big ecology. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 12, 3.
- Stralberg D, Matsuoka SM, Hamann A, Bayne EM, Solyomos P, Schmiegelow F, Wang X, Cumming SG, Song SJ (2015) Projecting boreal bird responses to climate change: the signal exceeds the noise. *Ecological Applications*, 25, 52–69.
- Sun H, Deng T, Chen YS, Zhou Z (2017) Current research and development trends in floristic geography. *Biodiversity Science*, 25, 111–122. (in Chinese with English abstract) [孙航, 邓涛, 陈永生, 周卓 (2017) 植物区系地理研究现状及发展趋势. *生物多样性*, 25, 111–122.]
- Sutherland WJ, Adams WM, Aronson RB, Aveling R, Blackburn TM, Broad S, Ceballos G, Côté IM, Cowling RM, Dafonseca GAB, Dinerstein E, Ferraro PJ, Fleishman E, Gascon C, Hunter Jr M, Hutton J, Kareiva P, Kuria A, MacDonald DW, Mackinnon K, Madgwick FJ, Mascia MB, Mcneely J, Milner-Gulland EJ, Moon S, Morley CG, Nelson S, Osborn D, Pai M, Parsons ECM, Peck LS, Possingham H, Prior SV, Pullin AS, Rands MRW, Ranganathan J, Redford KH, Rodriguez JP, Seymour F, Sobel J, Sodhi NS, Stott A, Vance-Borland K, Watkinson AR (2009) One hundred questions of importance to the conservation of global biological diversity. *Conservation Biology*, 23, 557–567.
- Terborgh JW (2015) Toward a trophic theory of species diversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 112, 11415–11422.
- Violle C, Reich PB, Pacala SW, Enquist BJ, Kattge J (2014) The emergence and promise of functional biogeography. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 111, 13690–13696.
- Wang LS, Chen B, Ji LQ, Ma KP (2010) Progress in biodiversity informatics. *Biodiversity Science*, 18, 429–443. (in Chinese with English abstract) [王利松, 陈彬, 纪力强, 马克平 (2010) 生物多样性信息学研究进展. *生物多样性*, 18, 429–443.]
- Wu JG, Shen WJ (2002) The sciences of complexity and eco-

- logical applications. In: *Lectures in Modern Ecology (II): From Basic Ecology to Environmental Issues* (eds Wu JG, Han XG, Huang JH), pp. 6–15. China Science and Technology Press, Beijing. (in Chinese) [郭建国, 申卫军 (2002) 复杂性科学及其生态学应用. 见: 现代生态学讲座 (二): 基础研究与环境问题(郭建国, 韩兴国, 黄建辉主编), 6–15页. 中国科学技术出版社, 北京.]
- Yang WJ, Ma KP, Kreft H (2013) Geographical sampling bias in a large distributional database and its effects on species richness-environment models. *Journal of Biogeography*, 40, 1415–1426.
- Zanne AE, Tank DC, Cornwell WK, Eastman JM, Smith SA, FitzJohn RG, McGlenn DJ, O'Meara BC, Moles AT, Reich PB, Royer DL, Soltis DE, Stevens PF, Westoby M, Wright IJ, Aarssen L, Bertin RI, Calaminus A, Govaerts R, Hemmings F, Leishman MR, Oleksyn J, Soltis PS, Swenson NG, Warman L, Beaulieu JM (2014) Three keys to the radiation of angiosperms into freezing environments. *Nature*, 506, 89–92.
- Zhang J, Chen SB, Chen B, Du YJ, Huang XL, Pan XB, Zhang Q (2013) Citizen science: integrating scientific research, ecological conservation and public participation. *Biodiversity Science*, 21, 738–749. (in Chinese with English abstract) [张健, 陈圣宾, 陈彬, 杜彦君, 黄晓磊, 潘绪斌, 张强 (2013) 公众科学: 整合科学研究, 生态保护和公众参与. 生物多样性, 21, 738–749.]
- Zhang J, Huang S, Hogg E, Lieffers V, Qin Y, He F (2014a) Estimating spatial variation in Alberta forest biomass from a combination of forest inventory and remote sensing data. *Biogeosciences*, 11, 2793–2808.
- Zhang J, Kissling WD, He F (2013) Local forest structure, climate and human disturbance determine regional distribution of boreal bird species richness in Alberta, Canada. *Journal of Biogeography*, 40, 1131–1142.
- Zhang J, Mayor SJ, He F (2014b) Does disturbance regime change community assembly of angiosperm plant communities in the boreal forest? *Journal of Plant Ecology*, 7, 188–201.
- Zhang J, Nielsen SE, Chen Y, Georges D, Qin Y, Wang SS, Svenning JC, Thuiller W (2017) Extinction risk of North American seed plants elevated by climate and land-use change. *Journal of Applied Ecology*, 54, 303–312.
- Zhang J, Nielsen SE, Stolar J, Chen Y, Thuiller W (2015) Gains and losses of plant species and phylogenetic diversity for a northern high-latitude region. *Diversity and Distributions*, 21, 1441–1454.

(责任编辑: 米湘成 责任编辑: 黄祥忠)

•综述•

海鸟种群的人工招引与恢复技术及其应用

周 晓¹ 陈东东¹ Stephen W. Kress² 陈水华^{1,3*}¹ (浙江师范大学化学与生命科学学院, 浙江金华 321004)² (Seabird Restoration Program, National Audubon Society, Ithaca, NY 14850, USA)³ (浙江自然博物馆, 杭州 310014)

摘要: 全球多数海鸟种群处于受胁状态。针对这一状况, 鸟类学家根据海鸟的繁殖习性, 借助于人工招引技术恢复海鸟的种群及营建适宜的栖息地。海鸟人工招引技术主要包括社群吸引技术和雏鸟转移技术两大类。社群吸引技术是在人为选择和改造的栖息地内利用假鸟模型和声音回放吸引附近海鸟前来栖息的方法; 雏鸟转移是将恢复种群的雏鸟转移到改造好的栖息地内, 利用海鸟的成长地依赖性, 促使其在繁殖期主动回到生长地繁殖。这两种方法已在全世界16个国家和地区的64种海鸟, 一共171多个招引项目中得到了应用。在具体应用中, 应该因地制宜, 针对不同的海鸟种类和繁殖习性选择合适的方法, 可单独或结合使用。不论采用何种方法, 都应开展充分的前期研究, 选择并营造适宜的繁殖栖息地, 严格控制天敌, 密切监测, 及时排除威胁因素, 确保繁殖成功。我国沿海繁殖海鸟正面临多种威胁, 海鸟种群缩小和栖息地丧失严重, 海鸟人工招引技术的应用为我国沿海繁殖海鸟种群及其栖息地的恢复带来了希望。

关键词: 海鸟; 繁殖栖息地; 种群恢复; 社群吸引技术; 雏鸟转移

A review of the use of active seabird restoration techniques

Xiao Zhou¹, Dongdong Chen¹, Stephen W. Kress², Shuihua Chen^{1,3*}¹ College of Chemistry and Life Sciences, Zhejiang Normal University, Jinhua, Zhejiang 321004, China² Seabird Restoration Program, National Audubon Society, Ithaca, NY 14850, USA³ Zhejiang Museum of Natural History, Hangzhou 310014, China

Abstract: Most seabird species are threatened or endangered. To restore their populations and breeding habitats, ornithologists have developed two major active seabird restoration techniques: social attraction and chick translocation. With social attraction, decoys and acoustic vocalization playback are used to lure breeding seabirds to the restoration site. In chick translocation, the chicks of focal species are translocated and reared at the restoration site with the goal that they will return and breed at the release site. We conducted a worldwide search and found 171 projects conducted in 16 countries/regions to restore 64 seabird species. These techniques are used either independently or in combination, depending on the breeding biology of the target species. For both methods, managers are encouraged to understand the species' breeding ecology and preferred nesting habitat. Habitat management, predator control and close monitoring are key steps to assure the success of the restoration. The breeding seabirds of China's coast face many threats and their populations and habitats have decreased rapidly in recent decades. Active seabird restoration techniques can help to expand ranges and provide resilience to threats by starting new nesting colonies along the coast of China.

Key words: seabird; breeding habitat; population restoration; social attraction; chick translocation

1 引言

海鸟又称海洋鸟类, 是对那些适应海洋环境,

能在咸水中觅食的鸟类的总称(Schreiber & Burger, 2001)。海鸟种类较多, 形态和行为多样。海鸟一般

收稿日期: 2016-12-30; 接受日期: 2017-03-20

基金项目: 国家自然科学基金(31572291)

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: chensh@zmnh.com

寿命较长,繁殖较晚,窝卵数较少;多数具有集群营巢的习性,集群中的个体数量少则十多只,多达数百万只;许多海鸟具有长途迁徙的习性;部分远洋种类,除了繁殖季节外,大部分时间都在外海活动(Gaston, 2004)。海鸟类群的界定并不是很清晰。狭义上,海鸟只包括企鹅目和鸕形目全部种类,鸕形目除蛇鸕外的全部种类,以及鸕形目中的贼鸥科、鸥科、燕鸥科、剪嘴鸥科和海雀科鸟类。广义上,海鸟有时也包括在海洋环境栖息的鸕鹚科、潜鸟科、瓣蹼鹬科、鹭科、鸕科和鸭科的部分种类(Gaston, 2004)。大部分鸟类学家接受狭义的海鸟定义。按照传统的鸟类分类系统,全世界列入海鸟类群的共有4目14科78属335种(Schreiber & Burger, 2001)。

由于人类活动所导致的食物减少、环境污染、渔网误捕、捡食鸟蛋和捕捉幼鸟、外来物种引入和栖息地受损等原因,全球接近1/3的海鸟种群濒临灭绝(IUCN, 2009)。其中分布范围狭窄、因全球气候变化和海水酸化造成栖息地面积缩减、质量下降的海鸟种群的受胁状况尤其严重(Croxall et al, 2002; Frederiksen et al, 2004)。鸟类学家提出了海鸟种群恢复计划来保护受胁海鸟。海鸟种群恢复计划是通过人为的干预措施提升海鸟栖息环境的质量(Kress, 1998)。海鸟种群恢复的重要性不仅在于保护海鸟物种和数量,更重要的是恢复海洋生态系统的功能,促进生态进程,使海鸟栖息环境、海洋营养物质循环和陆生生态系统相统一,为共生物种创造更加适宜的生存环境(Jones & Kress, 2012)。成功的海鸟种群恢复项目可以扩大受胁种群的生存范围,恢复其种群数量,尤其是那些遭受人类活动和天敌捕食的影响而濒临消失的种群(Jones et al, 2011)。

目前,海鸟种群恢复基本上针对海鸟繁殖栖息地和繁殖种群的恢复,主要存在两大途径:一是自然恢复途径(passive seabird restoration),即着眼于营造和恢复海鸟曾经的适宜栖息地,消除海鸟繁殖岛屿上的威胁因素,包括人为引入的哺乳动物,特别是鼠类等对海鸟繁殖具有严重威胁的外来有害生物,停止旅游、生产等人为活动,修整栖息地以适合海鸟繁殖等,等候海鸟通过自然扩散和栖息地选择重新回到原有的繁殖地。另一途径是人工招引恢复(active seabird restoration),即在恢复栖息地适宜性的基础上,辅以人工方法吸引海鸟前来栖息。

自然恢复的方法时间跨度很长,往往从项目开始到见效需要十几年甚至几十年时间。这样的项目周期对于实施方来说是很大的挑战,一方面需要做长期的监测,另一方面,在这十多年和数十年的等候过程中,经过消除天敌和修整的栖息地可能还会发生变化,仍然需要进行长期的维护和监测(Nogales et al, 2004; Donlan & Wilcox, 2007; Howald et al, 2007)。更大的困难还在于,这样需要长期投入但难以见效的项目很难争取到经费的支持。因而在世界范围,虽然有科学家尝试海鸟种群的自然恢复,但真正实施的很少(Jones et al, 2011)。而人工招引的方法由于项目周期相对较短,且效果明显,而且在种群恢复的同时,也可进一步促进栖息地的维护和恢复。因此,这一方法在世界各地得到了普遍的应用。鉴于上述原因,本文主要针对海鸟种群的人工招引和恢复技术及其应用进行介绍。

海鸟种群人工招引和恢复的尝试始于20世纪70年代在美国缅因州海湾北极海鸕(*Fratercula arc-tica*)种群的再引入。该项目的最初目的是恢复那些由于人类开发或外来种入侵而消失的种群(Kress, 1998),进而应用到解决因鱼鸟冲突、栖息地受损而需要迁移的燕鸥繁殖种群(Hasegawa & Watkinson, 1982; Roby et al, 2002; Parker et al, 2007)。该方法目前已经在世界范围得到了广泛的应用,是海洋鸟类种群人工恢复的重要途径。

近年来,由于浙江韭山列岛针对极危鸟类中华凤头燕鸥(*Thalasseus bernsteini*)人工招引项目的成功(陈水华和范忠勇, 2013),以及三亚海鸥招引项目的实施,海鸟人工招引技术及其应用现状引起了广泛关注(http://www.sanyarb.com.cn/content/2016-07/24/content_224832.htm)。Jones和Kress (2012)对此前世界范围的海鸟人工招引和恢复项目进行了较为全面的介绍,在此基础上,我们通过文献查阅、专家咨询等多种方式补充了最新资料,全面介绍海鸟种群人工招引和恢复技术及其应用,为我国海鸟多样性的研究、保护和管理提供借鉴。

2 海鸟种群人工招引和恢复技术

海鸟种群人工招引和恢复技术可分为雏鸟转移技术(chick translocation)和社群吸引技术(social attraction) (表1)。雏鸟转移主要针对那些有强烈恋家(出生地)倾向的海鸟,这些海鸟一般不需要双亲

表1 海鸟种群人工招引和恢复两种主要技术对照表
Table 1 Comparisons between the two major techniques of active seabird restoration

	雏鸟转移技术 Chick translocation	社群吸引技术 Social attraction
原理 Overview	转移雏鸟至目标岛屿, 人工饲育直到飞行离开。利用海鸟对生长地的依恋倾向, 吸引这些雏鸟长大后回归目标岛屿繁殖 Transfer seabird nestlings to the target island, and rear them until they fledge. The released birds may return to the restoration site. This method is best for species that demonstrate strong natal site philopatry.	在目标岛屿上布置模型诱饵和声音回放设备, 利用集群海鸟的社群吸引行为吸引附近海鸟前来栖息繁殖 Decoys and audio playback systems are deployed at the restoration site to attract adult colonial seabirds, which select their breeding site by using social information.
技术要点 Key techniques	雏鸟人工抚育及野外放飞 Chick rearing and release	假鸟的布设及声音回放设备的安放 Decoys and audio playback system deployment
适用范围 Preferred species	具有恋家倾向的、易于人工饲养、穴居型海鸟, 如信天翁和海燕等 Species with strong natal site philopatry such as albatrosses and storm-petrels	集群性较强, 雏鸟需双亲后期抚育的海鸟, 如燕鸥和海鸥等 Colonial breeding species with weak natal site philopatry such as terns and gulls
局限性 Limitations	需投入较大人力物力用于雏鸟饲育; 不恰当的饲育和运输可能对雏鸟造成伤害; 取得成功周期相对较长 Labor intensive and expensive because of the need for chick tending stewards; great care during transport and chick rearing to reduce mortality to chicks; may take many years to achieve restoration because most species do not breed until they are five or more years old.	见效快, 繁殖群的形成有滚雪球效应, 但除了燕鸥和海鸥等集群性较强的海鸟, 其他海鸟招引成功率相对较低 Colonization around decoys and audio speakers may happen quickly as the first breeders help to advertise the location of the colony, but a relatively lower success rate for other species except for terns and gulls.
见效期 Establishment period	5-10年 5-10 years	1-5年 1-5 years

抚育, 因此易于人工饲养。雏鸟转移需要将幼稚迁移到目标岛屿上, 人工饲育直至飞行离开。这些海鸟会对成长的环境留下记忆, 有可能在性成熟后回归成长地繁殖, 甚至带动其他同种鸟类的个体一起过来, 从而达到人工招引的目的(Miskelly & Gummer, 2013)。雏鸟转移由于涉及雏鸟人工抚育和野外放飞, 因而需要投入较大的人力和物力。而且一般限于以鱼类或反刍食物为食的鸟类, 如信天翁和海燕等。对于需要双亲后期抚育的鸟类, 比如燕鸥, 雏鸟转移的方法则不合适。

社群吸引技术是目前开展海鸟种群恢复的最主要手段。它主要是通过吸引繁殖期的成鸟到人为规划的栖息地进行筑巢繁殖(Jones & Kress, 2012)。由于全球95%以上的海鸟都具有集群性, 这意味着它们会被同种或其他生态习性相近的海鸟吸引而聚集繁殖(Rolland et al, 1998), 先期到达栖息地的海鸟就可以作为活的诱饵吸引更多的海鸟前来。社群吸引技术通常将模型诱饵和声音回放设备相结合, 模型多用于昼行性的海鸟, 声音则对昼行性和夜行性海鸟都有吸引作用(Jones & Kress, 2012)。

社群吸引技术应用比较广泛, 主要是利用海鸟集群性的特点(Rolland et al, 1998), 在其繁殖期到来之前, 选择一个合适的岛屿, 人为改造成适宜海鸟繁殖的生境, 利用假鸟、假蛋、人造洞穴以及海

鸟繁殖期声音的回放吸引海鸟来此繁殖。这项技术是由美国奥杜邦协会(National Audubon Society)的Stephen Kress博士提出, 并首先应用到缅甸湾招引普通燕鸥(*Sterna hirundo*)和北极燕鸥(*S. paradisaea*)的项目上(Jones & Kress, 2012)。

社群吸引技术的具体步骤和方法如下:

(1)选择合适的岛屿。岛屿的选择和拟吸引的鸟类种类有关。建议在该物种的潜在繁殖区或历史繁殖区选择招引栖息地。在选择岛屿上根据需要改造栖息地的坡度、植被密度和高度等环境特征, 以保证可以随时监控整个繁殖种群。在开始招引活动之前, 应清除岛上所有对繁殖海鸟具有威胁的物种, 包括蛇、鼠等天敌。在招引区附近搭建隐蔽的监测站, 在不惊扰海鸟的情况下进行持续的观察。

(2)招引栖息地的改造。监测人员根据海鸟繁殖所需的生境对环境基质进行改造, 如土壤、岩石和植被比例, 洞穴, 植被高度等。在已经改造好的栖息地上布设假鸟模型、声音回放设备等, 引诱附近岛屿栖息或经过的海鸟。在监测营地观察整个繁殖区是否存在监测盲区, 如果存在, 在监测盲区附近安装视频监控设备, 以便于全面了解整个栖息地的状况。

(3)招引栖息地的监控和保护。海鸟被引诱来此繁殖后, 要保持持续监控, 制止非法捡蛋和登岛等

人为干扰行为,同时查看整个栖息地内及周围环境是否有威胁海鸟繁殖的潜在因素。对海鸟整个繁殖期的行为进行监控,包括筑巢地点选择、求偶交配、产卵孵化、抚养雏鸟以及种间竞争合作等行为。观察岛上栖息地周围是否有其他海鸟存在并监测其行为对招引海鸟繁殖是否有影响。根据岛上实际情况随时清除对招引海鸟产生威胁的因素,包括捕食性动物的抓捕、猛禽的驱赶等。

(4)招引栖息地附近区域的调查。确认招引栖息地附近是否还存在其他繁殖群体,以进一步评估和分析招引的效果。

3 海鸟种群人工招引技术的应用

截至2016年底,应用海鸟人工招引技术的国家和地区有16个,涉及64种海鸟、171个招引项目(表2)。所招引的海鸟涵盖了19.1%的海鸟种类,其中41%的种类濒临灭绝。在这些项目中,18个项目采用了雏鸟转移法,12个项目只使用了假鸟,19个只使用了声音回放,9个项目结合使用了雏鸟转移和声音回放,3个项目结合了雏鸟转移和假鸟,76个项目结合了假鸟和声音回放,9个项目结合了声音回放和人工洞穴。

在已知招引结果的112个项目中,75个项目取得了成功。其中,仅使用声音回放、雏鸟转移和假鸟的项目,成功率分别为42% ($n = 19$)、87.5% ($n = 8$)和44% ($n = 9$)。而使用多种方法结合的,招引成功率则可达80%以上($n = 56$)。从鸟类类群来看,不同类群的人工招引的成功率也存在差异。鸕科鸟类招引成功的比例最高,达81% ($n = 16$),燕鸥科招引成功率为71% ($n = 55$),鸥科为64% ($n = 11$),海燕科60% ($n = 10$),鸬鹚科37.5% ($n = 8$),信天翁科33%

($n = 3$)。

4 典型案例

4.1 美国缅因州北极海鹦和燕鸥的招引工作

历史上,位于美国东北部缅因州的Eastern Egg Rock岛是北极海鹦曾经栖息繁殖的岛屿,但19世纪末以后它们从这个岛屿上消失了(Kress, 1997)。1973年Stephen Kress博士等人选择了这个岛屿作为招引海鹦的地点,期望它们可以重返这个岛栖息繁殖。他们首先把幼年海鹦转移到Eastern Egg Rock岛上饲养,希望它们性成熟以后可以返回该岛进行繁殖。12年间,他们共转移了954只雏鸟,其中940只进行饲养后成功离巢。4年后,当年饲养的北极海鹦开始回归。8年后,也即1981年,5对北极海鹦来此筑巢繁殖。这是近百年来首次飞来此地繁殖的海鹦(Kress & Nettleship, 1988)。他们随后又在岛上布置了许多假鸟来吸引海鹦。截止到2009年已经有123对北极海鹦在Eastern Egg Rock岛上筑巢繁殖(Kress et al, 2009)。

北极海鹦并不是缅因湾唯一消失的鸟类。20世纪初以前,燕鸥在缅因湾的栖息地和数量是很多的,但从1914年以来,经过人类猎杀、天敌捕食和其他鸥类竞争等因素的影响,燕鸥种群濒临灭绝(Kress, 1997)。随着海鸟种群恢复项目的提出,1980年当地政府为恢复燕鸥种群,决定在Eastern Egg Rock岛开展燕鸥人工招引项目。与北极海鹦招引不同的是,燕鸥的雏鸟不适合人工迁移和饲养,必须选择新的招引方法。这次他们尝试实施的是社群吸引技术,这项技术也是由Stephen Kress博士发明的。他们首先清除了岛上所有对燕鸥有威胁的捕食动物(Kress, 1983),然后在岛上布设了假鸟模型和非攻击

表2 海鸟人工恢复项目在世界各地的应用和分布
Table 2 Distribution of active seabird restoration projects worldwide

国家/地区 Country/region	项目数 Number of projects	国家/地区 Country/region	项目数 Number of projects
加拿大 Canada	6	威尔士 Wales	1
美国 United States	91	法国 France	1
墨西哥 Mexico	24	南极洲 Antarctica	3
厄瓜多尔 Ecuador	1	日本 Japan	2
百慕大群岛 Bermuda	3	中国大陆 China mainland	4
英属维尔京群岛 British Virgin Islands	3	中国台湾 Taiwan, China	2
苏格兰 Scotland	1	澳大利亚 Australia	2
爱尔兰 Ireland	4	新西兰 New Zealand	23

性声音的回放设备,以此来吸引成年燕鸥筑巢繁殖。在整个繁殖期间岛上监测人员持续不断地对栖息地进行监控,并对燕鸥的天敌、竞争者和栖息地内植被进行管理控制。当年很快就吸引普通燕鸥和北极燕鸥来此筑巢(Kress, 1998)。到了1981年,粉红燕鸥(*Sterna dougallii*)也被吸引而来筑巢。截至2010年,在Eastern Egg Rock岛的人工招引栖息地上繁殖的燕鸥包括714对普通燕鸥、83对北极燕鸥和82对粉红燕鸥(Kress et al, 2009)。此后,相继有大约12项类似的招引项目在缅因湾实施,许多海鸟种群得以回归。

4.2 美国俄勒冈州红嘴巨燕鸥(*Hydroprogne caspia*)繁殖群的人工迁移

1997年,鸟类学家发现越来越多的红嘴巨燕鸥聚集到美国西北部俄勒冈和华盛顿州交界的哥伦比亚河口的Rice岛进行繁殖(Collis et al, 2002)。在这里,这些红嘴巨燕鸥大量捕食同样受胁的大马哈鱼(*Oncorhynchus keta*)和虹鳟(*Oncorhynchus mykiss*)的幼苗,引起了渔民和渔业部门的担忧。为了缓解日益严重的鱼鸟冲突,1999年俄勒冈州立大学渔业与野生动物系Daniel Roby教授带领的研究团队在Rice岛下游21km,靠近哥伦比亚河口的东沙岛为红嘴巨燕鸥重建了一块繁殖栖息地。他们把岛边的植被移除,露出了下面的沙地(红嘴巨燕鸥喜爱的栖息环境),在沙地上布设了太阳能电板和声音回放设备,并布置了380只假鸟,以吸引Rice岛上的红嘴巨燕鸥来东沙岛繁殖。经过两年的时间,红嘴巨燕鸥全部从Rice岛迁移到了东沙岛繁殖(Roby et al, 2002)。在东沙岛繁殖的红嘴巨燕鸥由于更靠近河口海域,食物的种类更加多样。1999和2000年,在Rice岛繁殖的红嘴巨燕鸥食物中,大马哈鱼和虹鳟幼苗的比例分别高达77%和90%,而1999、2000和2001年东沙岛繁殖的红嘴巨燕鸥食物中大马哈鱼和虹鳟幼苗的比例分别下降到了46%、47%和33%,而且红嘴巨燕鸥的繁殖成功率也有了明显的提高(Roby et al, 2002)。东沙岛的燕鸥招引项目,成功实现了红嘴巨燕鸥繁殖群从Rice岛到东沙岛的迁移,大大缓解了鱼鸟矛盾。

随着红嘴巨燕鸥种群的扩大,它们对鲑鱼资源造成了威胁。2011年,又一场红嘴巨燕鸥的大迁移项目开始实施(Intermountain Communications, 2012)。这次的项目地点是位于俄勒冈州东南部荒漠地区

的Malheur湖。这是一个内陆的淡水湖,历史上也曾经有过红嘴巨燕鸥繁殖的记录。近年来,亚洲鲤鱼(包括从亚洲引进的鲤鱼(*Cyprinus carpio*)、青鱼(*Mylopharyngodon piceus*)、草鱼(*Ctenopharyngodon idella*)、鲫鱼(*Carassius auratus*)等多种鱼类)在美国多地泛滥成灾,其中也包括Malheur湖野生动物保护区。如何控制亚洲鲤鱼的生长和扩张成了当地管理部门头痛的问题。东沙岛红嘴巨燕鸥招引的成功经验给了他们启发,他们尝试用红嘴巨燕鸥来控制亚洲鲤鱼的种群扩张。该项目仍由俄勒冈州立大学的Daniel Roby教授的团队负责实施。他们在湖中央建造了一个人工岛,岛上铺设了沙子适于红嘴巨燕鸥的繁殖栖息,并配置了假鸟、声音回放设备和人工监测木屋。项目实施的第一年即成功地从哥伦比亚河口吸引了大群的红嘴巨燕鸥前来栖息繁殖。Malheur湖的招引成功不仅意味着红嘴巨燕鸥种群和栖息地的扩大,也意味着哥伦比亚河口鲑鱼的增加以及Malheur湖亚洲鲤鱼的减少。最近几年,东沙岛和Malheur湖成功的经验在俄勒冈州和加利福尼亚州得到了更多的推广,是野生动物管理特别是解决鱼鸟之争或利用鸟类控制鱼类扩张的成功典范(Bird Research Northwest, 2015)。

4.3 新西兰Mana岛穴居海鸟和岛屿生态系统的恢复

新西兰的许多海岛曾经是穴居海鸟(如鸕科、海燕科和鹈鹕科鸟类)的繁殖栖息地。然而,由于人为影响,许多海鸟逐渐从这些海岛上消失。这不仅导致了世界上近半数的鸕类处于濒危状态,更有11种甚至达到了极度濒危的程度(Croxall et al, 1984)。繁殖海鸟的区域灭绝所影响的不仅是海鸟本身,同时也对所处的岛屿生态系统造成了严重的影响。穴居海鸟通过筑巢穴居和踩踏植物改变岛屿的地表和植被,并通过粪便、呕吐物、弃蛋和尸体等将海洋营养物转移到陆地上(Smith, 1976),很大程度上影响了岛屿生态系统,包括植被、无脊椎动物、爬行类和鸟类(Hawke et al, 1999)。Mana岛曾经有多种穴居海鸟繁殖,但由于外来种入侵和农业生产活动,海鸟从Mana岛上消失了。为了恢复海鸟及岛屿生态系统,海岛管理部门决定在Mana岛实施穴居海鸟的恢复项目(Miskelly, 1999)。项目从1993年开始,首先招引的是鹈鹕(*Pelecanoides urinatrix*)。他们先在岛上播放鹈鹕的叫声,1997–1999年间,连续从其他繁殖地转移了239只雏鸟到Mana岛上(Miskelly &

Taylor, 2004)。到2004年, 有20只曾经在Mana岛饲养长大离开的鸕燕回到了Mana岛。2008年, 至少有10对鸕燕在岛上繁殖。从1997–2008年, 他们一共在岛上进行了8种鸕类的人工招引, 其他还包括仙锯鸕 (*Pachyptila turtur*)、灰脸圆尾鸕 (*Pterodroma macroptera*)、新西兰圆尾鸕 (*P. pycrofti*)、查岛圆尾鸕 (*P. axillaris*)、红圆尾鸕 (*P. magentae*)、棕嘴鸕 (*Puffinus gavia*)和澳洲鸕 (*P. huttoni*)。共有1,791只雏鸟转移到Mana岛的人工巢穴进行喂养, 有1,546只长大离岛。截至2009年, 至少已有68只鸟类性成熟后返回Mana岛繁殖(Miskelly et al, 2009)。

4.4 浙江韭山列岛极危鸟类中华凤头燕鸥的人工招引和种群恢复

中华凤头燕鸥是燕鸥科鸟类中数量最少的种类, 全球种群数量不到50只(Delany & Scott, 2002), 被IUCN列为极危物种。中华凤头燕鸥在1937年青岛采集到最后标本之后长达60多年销声匿迹, 直到2000年在马祖列岛意外被发现混群在大群大风头燕鸥 (*Thalasseus bergii*) 中进行繁殖(Liang et al, 2000)。2004年浙江自然博物馆陈水华等(2005)在浙江韭山列岛考察时发现了中华凤头燕鸥的繁殖群体, 该繁殖群体在2007年因遭遇人为捡蛋后离开(Chen et al, 2009, 2010)。为了有效保护中华凤头燕鸥繁殖群体, 2013年, 浙江自然博物馆联合美国俄勒冈州立大学和象山县海洋与渔业局在韭山列岛实施了中华凤头燕鸥和大凤头燕鸥种群的人工招引和恢复项目。项目组选定铁墩岛作为招引栖息地, 经清理和改造, 模拟了中华凤头燕鸥和大凤头燕鸥的繁殖生境, 布设假鸟模型和鸟声回放音响设备, 并在铁墩岛对面的积谷山设营地观察。当年成功吸引了19只中华凤头燕鸥和2,000多只大风头燕鸥来此繁殖, 最终有1只中华凤头燕鸥雏鸟和600多只大风头燕鸥繁殖成功离岛。2014年开始, 在铁墩岛修建观察和生活营地, 监测人员进驻招引岛屿, 实现了全天候监测。2014年有13对中华凤头燕鸥和1,000多对大风头燕鸥繁殖成功, 2015年被招引并成功繁殖的中华凤头燕鸥上升到16对, 大风头燕鸥1,000对(陈水华等, 2015)。连续3年的招引成功对中华凤头燕鸥种群数量的恢复具有重大意义。

5 讨论

海鸟种群受胁和栖息地的丧失是一个世界性

的问题, 关于如何恢复海鸟种群及其栖息地, 欧美国家尤其是北美较早开展了这方面的探索。雏鸟转移和社群吸引等人工招引技术就是这一探索的重要成果。海鸟种群的人工招引和栖息地恢复技术的应用, 为受威胁和濒临灭绝的海鸟带来了福音。尤其是社群吸引技术可以在短时间内有效恢复海鸟种群数量并扩大其生存范围, 这对于那些种群数量减少、生存范围缩小、繁殖栖息地被破坏的燕鸥科种群的恢复具有良好的应用前景。

5.1 社群吸引技术的应用要点和局限

成功的社群吸引技术需要多方面的保证: 一是对消失不久的物种进行招引, 这样可以充分了解其栖息环境; 二是必须有合适的岛屿用于招引, 不同种类的海鸟繁殖所需的栖息环境是不同的, 包括各种地表条件、洞穴、植被覆盖度和高度、树木等因素, 所选岛屿必须具备可供改造的条件; 三是要有足够的时间来提前布置整个栖息地, 由于假鸟模型诱饵通常只对昼行性海鸟有作用, 而声音对昼行性和夜行性海鸟都有作用, 所以社群吸引技术通常需要用假鸟模型与声音相结合的方式吸引海鸟, 这就需要在海鸟繁殖期到来之前有充足时间摆放假鸟模型以及声音回放设备; 四是要在布置完成栖息地以后清除整个岛上所有对海鸟有威胁的物种, 并在繁殖期内监测是否有遗漏的危险物种和猛禽; 五是针对不同海鸟和不同繁殖时期制作并布设不同的假鸟模型并调整模型密度, 如需要也可在栖息地内布设镜子, 通过反射增加假鸟的密度; 六是在整个繁殖期, 岛上监测人员需要不间断观察, 随时监控各种条件的变化, 并根据情况及时解决问题(Parker et al, 2007)。

比较而言, 单纯使用假鸟和单纯使用声音回放招引的成功率并不高, 分别仅为44%和42%。如果将两者结合, 则成功率可达80%以上。

虽然社群招引技术成功的案例很多, 但是其局限性也比较明显。这项技术目前多用于对燕鸥的招引恢复项目, 并且多数取得了成功。这是因为燕鸥对假鸟模型和声音的反应比其他海鸟更迅速, 往往第一年就可以招引成功; 再者, 燕鸥很少显示出对出生地的依恋, 这就方便在新的栖息地上进行招引(Jones & Kress, 2012)。燕鸥种类多、分布广, 一个项目的成功会带动类似项目的实施。社群吸引技术应用在其他海鸟的招引上不那么成功, 主要是因为

其他海鸟对模型或者声音的反应不够迅速,往往需要较长时间来适应新的栖息地,使得整个项目周期较长,容易出现资金困难。所以,应用社群吸引技术招引海鸟是一个缓慢的过程,政府或有关组织的重视和资金的供给是整个项目中最重要方面。

5.2 雏鸟转移技术的应用要点和局限

比较而言,雏鸟转移一般需要5年以上才能初见成效,十多年甚至更长时间的监测才能确认成效,对于那些性成熟较晚的海鸟尤其如此。缅甸湾的北极海鹦招引,4年之后才有当年的海鹦回归,8年之后才有第一个个体繁殖,35年之后,繁殖对才达到100。因而雏鸟转移技术需要有长久的计划和足够的耐心。其次,雏鸟转移对栖息地有特殊的要求,由于适于雏鸟转移的多属于穴居海鸟,目标岛屿上应有适于筑巢繁殖的洞穴。此外,雏鸟转移要求人工饲养雏鸟,针对不同的海鸟采取针对性的人工饲养技术,以免造成雏鸟不必要的死亡。

5.3 我国海鸟人工招引和种群恢复展望

在实施海鸟人工招引项目中,应针对拟招引的鸟类及其栖息地开展较为具体的前期研究,包括目标鸟类的栖息地类型、巢位选择对策、繁殖时间表和基本繁殖信息和行为等。所选择的栖息地一定要适合于目标鸟类的繁殖和栖息,周边环境和食物资源应可以满足整个繁殖群的需要。必须综合考虑栖息地适应性、食物资源、人为干扰、天敌风险以及工作便利等多种因素。特别是应根据目标鸟类的生态习性选择适合的招引方法,切忌盲目开展。此外,在不同地区开展招引,天敌风险不尽相同。虽然猛禽、蛇和鼠类等动物是海鸟最普遍的威胁因素,但针对具体项目,仍应开展具体的调研。条件允许的话,近距离全天候的监测,可以有效掌握天敌等威胁因素。在项目实施过程中,及时了解鸟类的动态,排除威胁因子,是海鸟招引成功的关键。

中国拥有漫长的海岸线,跨越亚热带和温带气候区,众多的无人岛屿可以为海鸟提供良好的繁殖和栖息的场所。根据现有的文献和调查资料,在我国海域岛屿繁殖的海鸟计有4目13科25种(陈水华, 2010)。其中包括白额鸕鹚(*Calonectris leucomelas*)、黑叉尾海燕(*Oceanodroma monorhis*)、海鸬鹚(*Phalacrocorax pelagicus*)、黑尾鸥(*Larus crassirostris*)、中华凤头燕鸥、大凤头燕鸥、粉红燕鸥、黑枕燕鸥(*Sterna sumatrana*)、褐翅燕鸥(*S. anaethetus*)、白顶

玄燕鸥(*Anous stolidus*)和扁嘴海雀(*Synthliboramphus antiquus*)等。然而,由于我国沿海普遍存在人为干扰、海洋污染、过度捕捞、台风、鼠害和蛇害等多种威胁因素,海鸟的繁殖区域和岛屿在缩减,包括中华凤头燕鸥等多种国际受胁物种和国家重点保护物种在内的海鸟种群数量明显下降(陈水华, 2010)。目前,应用社群吸引技术在浙江韭山列岛实施的大凤头燕鸥和中华凤头燕鸥人工招引和种群恢复技术取得了初步成功。社群吸引和雏鸟转移等海鸟人工招引技术在北美、欧洲和新西兰等地被广泛应用,并取得显著成效。这些技术的应用对于我国沿海海鸟的种群及其栖息地的恢复具有重要的借鉴意义。

致谢: 感谢墨西哥岛屿生态保护组织的Yuliana Rocío Bedolla Guzmán博士和美国俄勒冈州立大学的Daniel Roby教授提供部分资料和信息。

参考文献

- Bird Research Northwest (2015) Monitoring and Predator Control at the Corps-Constructed Caspian Tern Islands in Southeastern Oregon and Northeastern California, 2015 Annual Report. http://www.birdresearchnw.org/2015%20Predator%20Control%20Final%20Report_v12.pdf. (accessed on 2016-12-22)
- Chen SH (2010) Status and protection of the breeding seabirds in China Seas. *Bulletin of Biology*, 45(3), 1–4. (in Chinese) [陈水华 (2010) 中国海域繁殖海鸟的现状与保护. *生物学通报*, 45(3), 1–4.]
- Chen SH, Fan ZY, Lu YW (2015) The population of the Chinese crested tern is close to one hundred. <http://www.chinabird.org/news/chinese%20tern%202015.htm>. [陈水华, 范忠勇, 陆玮玮 (2015) 中华凤头燕鸥招引繁殖再获成功, 种群数量接近百只. <http://www.chinabird.org/news/chinese%20tern%202015.htm>.] (accessed on 2016-12-22)
- Chen SH, Chang SH, Liu Y, Chan S, Fan ZY, Chen CS, Yen CW, Guo DS (2009) Low population and severe threats: status of the critically endangered Chinese crested tern *Sterna bernsteini*. *Oryx*, 43, 209–212.
- Chen SH, Fan ZY (2013) Chinese crested tern. *Chinese Journal of Zoology*, 48, 788–789. (in Chinese) [陈水华, 范忠勇 (2013) 中华凤头燕鸥. *动物学杂志*, 48, 788–789.]
- Chen SH, Fan ZY, Chen CS, Lu YW, Wang ZD (2010) A new breeding site of the critically endangered Chinese crested tern *Sterna bernsteini* in the Wuzhishan Archipelago, eastern China. *Forktail*, 26, 132–134.
- Chen SH, Yan CW, Fan ZY, Chen CS, Zhang FG (2005) The breeding colony of Chinese crested tern at Jiushan Archipelago

- in Zhejiang. Chinese Journal of Zoology, 10(1), 96–97. (in Chinese) [陈水华, 颜重威, 范忠勇, 陈苍松, 张方刚 (2005) 浙江韭山列岛的黑嘴端凤头燕鸥繁殖群调查初报. 动物学杂志, 10(1), 96–97.]
- Collis K, Roby DD, Craig DP, Adamany S, Adkins JY, Lyons DE (2002) Colony size and diet composition of piscivorous waterbirds on the lower Columbia River: implications for losses of juvenile salmonids to avian predation. Transactions of the American Fisheries Society, 131, 537–550.
- Croxall JP, Prince PA, Hunter I, McInnes SJ, Copestake PG (1984) The seabirds of the Antarctic Peninsula, Islands of the Scotia Sea and Antarctic Continent between 80° W and 20° W: their status and conservation. ICBP Technical Publication, 2, 637–666.
- Croxall JP, Trathan PN, Murphy EJ (2002) Environmental change and Antarctic seabird populations. Science, 297, 1510–1514.
- Delany S, Scott D (2002) Waterbird Population Estimates, 3rd edn. Wetland International, Wageningen, The Netherlands.
- Donlan CJ, Wilcox C (2007) Complexities of costing eradications. Animal Conservation, 10, 154–156.
- Frederiksen M, Harris MP, Daunt F, Rothery P, Wanless S (2004) Scale-dependent climate signals drive breeding phenology of three seabird species. Global Change Biology, 10, 1214–1221.
- Gaston AJ (2004) Seabirds: A Natural History. Yale University Press, New Haven.
- Hasegawa H, Watkinson AR (1982) The short tailed albatross, *Diomedea albatrus*, its status, distribution and natural history. American Birds, 36, 806–814.
- Hawke DJ, Holdaway RN, Causer JE, Ogden S (1999) Soil indicators of pre-European seabird breeding in New Zealand at sites identified by predator deposits. Australian Journal of Soil Research, 37, 103–113.
- Howald G, Donlan CJ, Tershy BR, Croll DA, Russell J, Saunders A, Clout M (2007) Invasive rodent eradications on islands. Conservation Biology, 21, 1258–1268.
- Intermountain Communications (2012) New man-made island in Malheur Lake attracting Caspian terns from estuary's East Sand Island. The Columbia Basin Fish & Wildlife News Bulletin. <http://www.cbbulletin.com/421296.aspx>. (accessed on 2016-12-22)
- IUCN (International Union for Conservation of Nature) (2009) The IUCN Red List of Threatened Species. <http://www.iucnredlist.org>. (accessed on 2016-12-22)
- Jones HP, Kress SW (2012) A review of the world's active seabird restoration projects. The Journal of Wildlife Management, 76, 2–9.
- Jones HP, Towns DR, Bodey T, Miskelly CM, Ellis J, Rauzon MJ, Kress SW, McKown M (2011) Recovery and restoration on seabird islands. In: Seabird Islands: Ecology, Invasion, and Restoration (eds Mulder CPH, Anderson WB, Towns DR, Bellingham PJ), pp. 460–531. Oxford University Press, Oxford.
- Kress SW (1983) The use of decoys, sound recordings and gull control for re-establishing a tern colony in Maine. Colonial Waterbirds, 6, 185–196.
- Kress SW (1997) Using animal behavior for conservation: case studies in seabird restoration from the marine coast, USA. Journal of the Yamashina Institute for Ornithology, 29, 1–26.
- Kress SW (1998) Applying research for effective management: case studies in seabird restoration. In: Avian Conservation: Research and Management (eds Marzluff JM, Sallabanks R), pp. 141–154. Island Press, Washington, DC.
- Kress SW, Borzik RV, Hall CS (2009) Egg Rock Update 2009. National Audubon Society, Ithaca, New York.
- Kress SW, Nettleship D (1988) Re-establishment of Atlantic puffins (*Fratercula arctica*) at a former breeding site in the gulf of Maine. Journal of Field Ornithology, 59, 161–170.
- Liang CT, Chang SH, Fang WH (2000) Little known oriental bird: discovery of a breeding colony of Chinese crested tern. Oriental Bird Club Bulletin, 32, 18.
- Miskelly CM (1999) Social constraints on access to mates in a high density population of New Zealand Snipe (*Coenocorypha aucklandica*). Notornis, 46, 223–239.
- Miskelly CM, Gummer H (2013) Attempts to anchor pelagic fairy prions (*Pachyptila turtur*) to their release site on Mana Island. Notornis, 60, 29–40.
- Miskelly CM, Taylor GA (2004) Establishment of a colony of Common diving petrels (*Pelecanoides urinatrix*) by chick transfers and acoustic attraction. Emu, 104, 205–211.
- Miskelly CM, Taylor GA, Gummer H, Williams R (2009) Translocations of eight species of burrow-nesting seabirds (genera *Pterodroma*, *Pelecanoides*, *Pachyptila* and *Puffinus*: Family Procellariidae). Biological Conservation, 142, 1965–1980.
- Nogales M, Martin A, Tershy B, Donlan CJ, Veitch D, Puerta N, Wood B, Alonso J (2004) A review of feral cat eradication on islands. Conservation Biology, 18, 310–319.
- Parker MW, Kress SW, Golightly RT, Carter HR, Parsons EB, Schubel SE, Boyce JA, McChesney GJ, Wisely SM (2007) Assessment of social attraction techniques used to restore a common murre colony in central California. Waterbirds, 30, 17–28.
- Roby DD, Collis K, Lyons DE, Craig DP, Adkins JY, Myers AM, Suryan RM (2002) Effects of colony relocation on diet and productivity of Caspian terns. Journal of Wildlife Management, 66, 662–673.
- Rolland C, Danchin E, Fraipont MD (1998) The evolution of coloniality in birds in relation to food, habitat, predation, and life-history traits: a comparative analysis. The American Naturalist, 151, 514–529.
- Schreiber EA, Burger J (2001) Biology of Marine Birds. CRC Press, Boca Raton.
- Smith VR (1976) The effect of burrowing species of Procellariidae on the nutrient status of inland tussock grasslands on Marion Island. Journal of South African Botany, 42, 265–272.

(责任编辑: 丁平 责任编辑: 时意专)

•研究报告•

中国森林破碎化多尺度评价

李 瑶¹ 肖向明^{1,2*} 李香萍¹ 马 俊¹ 陈帮乾¹
秦元伟² 董金玮³ 赵 斌¹

1 (生物多样性与生态工程教育部重点实验室, 复旦大学生物多样性科学研究所, 上海 200438, 中国)

2 (Department of Microbiology and Plant Biology, Center for Spatial Analysis,
University of Oklahoma, Norman, OK 73019, USA)

3 (中国科学院陆地表层格局与模拟重点实验室, 中国科学院地理科学与资源研究所, 北京 100101, 中国)

摘要: 基于2010年50 m空间分辨率森林分布图, 我们利用森林破碎化模型制作了中国森林6个不同破碎化类型(内部森林、孔洞森林、边缘森林、斑块森林、过渡森林和未确定森林)的空间分布图。然后结合2010年中国行政区划图, 对比分析了不同尺度行政区域的森林破碎化情况。结果表明: 在国家尺度上, 斑块森林的比例最大(49.05%), 内部森林的比例最小(3.40%); 在区域尺度上, 东北地区森林破碎化程度最低, 西南地区森林破碎化程度次之, 华北平原、华中地区、山东半岛、黄淮海平原的森林破碎化程度最高; 在省级尺度上, 上海市森林破碎化程度最高, 天津市次之, 云南省及黑龙江省森林破碎化程度较低; 在县级尺度上, 陕西省所属的县森林破碎化程度最低。由此可知, 总体上我国森林破碎化情况较为严重, 但不同森林破碎化类型的空间分布存在较大差异。本研究可为各级林业部门管理森林资源以及优化林业生产和森林空间格局中提供数据支持, 提高森林的生态系统服务功能和生物多样性保护功能。

关键词: 中国; 森林破碎化; 破碎化模型; 多尺度; 比例分布

Multi-scale assessments of forest fragmentation in China

Yao Li¹, Xiangming Xiao^{1,2*}, Xiangping Li¹, Jun Ma¹, Bangqian Chen¹, Yuanwei Qin², Jinwei Dong³, Bin Zhao¹

1 Ministry of Education Key Laboratory for Biodiversity Science and Ecological Engineering, Institute of Biodiversity Science, Fudan University, Shanghai 200438, China

2 Department of Microbiology and Plant Biology, Center for Spatial Analysis, University of Oklahoma, Norman, OK 73019, USA

3 Key Laboratory of Land Surface Pattern and Simulation, Institute of Geographic Science and Natural Resource Research, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China

Abstract: We used the forest fragmentation model to assess forest fragmentation in China based on a 50-m forest cover map in 2010. Six different fragmentation types including interior forest, perforated forest, edge forest, patch forest, transitional forest and undetermined were obtained. We reported the forest fragmentation status in different administration scales (by country, province, and county) based on Chinese administration boundary map of 2010. At the national scale, the patch forest accounted for the largest proportion (49.05%), while the interior forest was the smallest (3.40%). At the regional scale, Northeast China had the lowest forest fragmentation, while Southwest China had moderate forest fragmentation. The highest forest fragmentation areas were mainly distributed in the North China Plain, Central China, Shandong Peninsula and the Huang-Huai-Hai Plain. At the provincial scale, the highest forest fragmentation was located in Shanghai and Tianjin, and the lowest forest fragmentation was located in Yunnan Province and Heilongjiang Province. At the county scale, the lowest forest fragmentation was located in counties in Shaanxi Province. Overall, our results have clearly shown that forest fragmentation occurs extensively and varies substantially over China in 2010. Our study will provide data support for the forestry administrative sector to conduct better forest management and to optimize forestry production and forest spatial patterns, which can improve forest ecosystem

收稿日期: 2016-09-12; 接受日期: 2017-03-29

基金项目: 国家自然科学基金(41571408)

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: xiangming.xiao@ou.edu

services and biodiversity conservation.

Key words: China; forest fragmentation; fragmentation model; multi-scale; distribution ratio

据联合国粮食及农业组织(FAO)估计,世界森林面积约为 $4.0 \times 10^7 \text{ km}^2$, 占全球陆地总面积的31% (Qin et al, 2015)。森林提供了许多重要的生态服务功能, 不仅产生了地球上的一半的净初级生产量 (Groombridge & Jenkins, 2002), 还在全球碳(Bonan, 2008; Pan et al, 2011; Fang et al, 2014)以及水、热循环 (Pongratz et al, 2010), 生物多样性保护和水土保持 (Achard & Hansen, 2012)等方面发挥着重要作用。然而, 为应对日益增加的粮食需求, 全球约40%的森林已转换为农田、牧场或其他人工建筑等土地覆盖类型 (Achard & Hansen, 2012)。

森林面积减少和质量退化可能影响生态系统服务并可能导致一系列生态灾难。森林景观破碎化是集中连片的森林被分割为较小的独立斑块的过程, 主要表现为斑块数量增加、面积减小、形状趋于不规则、彼此隔离继而形成孤立的森林岛屿, 生境面积缩小和廊道被截断(杨国靖和肖笃宁, 2003)。

从生态功能角度看, 森林破碎化将导致区域生物多样性降低、水土流失加剧、外来物种入侵风险加大和森林生态系统内部物质流和能量流减缓等多种负面效应(刘建锋等, 2005; 赵安玖等, 2006)。Laurence等(2002)研究表明, 在破碎化的亚马逊森林中物种丰富度与斑块大小呈正比, 原始森林中的物种数量比破碎化森林更多, 一些对生境面积敏感的物种在破碎化森林中消失。在60%的栖息地丧失后, 剩余斑块可能因隔离程度太大而阻碍了物种间的交流(O'Neill et al, 1992)。当森林中的栖息地丧失在80%以上时, 物种将会突然灭绝(Andr  n, 1994)。大西洋沿岸的森林破碎化导致10种食果鸟类消失 (Ribon et al, 2003)。李义明和李典谟(1994)指出, 自然栖息地面积减小和破碎化会导致动物濒危、分布范围缩小和数量下降。Baur和Erhardt (1995)发现景观破碎导致其中的种群分离成小的亚种群, 进而使物种的丰富度降低。陈利顶等(1999)在卧龙自然保护区的研究表明, 大熊猫的生境存在许多无法利用的孤立小斑块, 这不利于各栖息地中大熊猫的迁移与交换而降低其遗传多样性。总的来说, 森林破碎化会改变森林生态系统中动植物的可利用

生境, 从而减少其物种及种群数量, 潜在物种丰富度与森林破碎化程度在空间上具有一致性(Dong et al, 2014)。

近年来, 遥感驱动的森林分布图已成为森林破碎化评价的主要数据源。例如, 孙飞等(2011)根据GlobCover数据(300 m空间分辨率)和中国大陆遥感影像地图(中国地图网制作), 分析了2006年中国大陆省级尺度森林破碎化情况; 沈文娟等(2013)利用2005年和2009年的GlobCover数据(300 m空间分辨率), 分析了中国东北、西南和南方林区的森林破碎化、干扰模式, 以及森林与其他土地利用类型在空间上交互变化的特征; 孙力(2014)^①利用与沈文娟等(2013)相同的数据源, 对安徽省森林的景观格局与破碎化情况进行了分析。还有一些研究者通过景观指数分析方法, 结合森林资源调查和遥感影像, 评价了市县级尺度上的森林破碎化情况, 如任引和王大睿(2012)对厦门市和史京京等(2015)对重庆市云阳县的森林破碎化研究。还有在小区尺度上的一些研究, 例如南京市紫金山风景区(李金臣等, 2014)、湖南省林科院试验林场(方晰等, 2008)、黄土高原子午岭(索安宁等, 2007)、三峡库区(张煜星等, 2013)、秦岭菜子坪林区(王志彬等, 2011)和祁连山西水自然保护区(杨国靖和肖笃宁, 2003)。

上述大部分研究主要是基于低分辨率的森林数据集, 对局部区域进行的森林破碎化分析。我们将在这些研究的基础上, 采用更高空间分辨率的森林分布数据, 重新对中国境内森林破碎化的整体情况进行分析, 这一方面有助于我们更细致地理解森林破碎化的空间格局, 另一方面大尺度分析可为保护生物多样性和栖息地规划, 监测森林退化等林业管理实践提供更全面的决策支持。

1 材料与方法

1.1 数据来源

森林分布数据来源于美国俄克拉荷马大学和中国复旦大学共同制作的中国2010年高精度森林

^① 孙力 (2014) 基于Globcover数据的安徽省森林景观格局及森林破碎化动态分析. 硕士学位论文, 南京林业大学, 南京.

空间分布图(50 m空间分辨率) (Qin et al, 2015; 秦元伟等, 2015)。该分布图基于JAXA (日本宇航研究开发机构)的ALOS PALSAR数据(50 m空间分辨率)和250 m MODIS NDVI数据, 基于决策树分类方法制作而成。利用全球野外照片数据库和谷歌高清卫星影像对森林空间分布图进行随机验证, 整体精度达96.2%。此外, 该分布图与2010年3个基于遥感的森林数据集(JAXA F/NF、MCD12Q1和NLCD-China)和两个基于数据列表的森林数据集(FAO FRA和NFI- China)进行了面积和空间分布的比较, 具有高度一致性(Qin et al, 2015; 秦元伟等, 2015)。本研究使用的中国行政边界图来源于国家测绘地理信息局(<http://bzdt.nasg.gov.cn/>)。

1.2 森林破碎化模型

利用土地覆盖图的森林像元及其邻近像元的边界, Riitters等(2002)定量研究了森林破碎化的空间分布模式, 并依此构建了森林破碎化模型。他们将像元分为自然干扰因子和人为干扰因子, 并采用移动窗口算法建立森林破碎化模型。该模型被有的研究(Dong et al, 2014)所借鉴, 揭示了较大尺度下森林破碎化的空间分布及其驱动因子。

在我们的研究中, 首先将森林/非森林地图进行二值化处理(森林 = 1, 非森林 = 0), 然后计算森林破碎化。在森林破碎化模型中我们采用了两个指标, 即一定“窗口”或“景观”下的森林密度(P_f)和森林连接度(P_{ff})。一般地, 大窗口(如101 × 101像元)可减少不确定性, 小窗口(如9 × 9像元)可增加结果的精度(Dong et al, 2014)。根据数据源的优势, 我们选择精度更高的9 × 9像元窗口进行分析。 P_f 是指在一个特定森林像元(如9 × 9)的窗口中的森林像元(N_f)与像元总数(N_w)之比; P_{ff} 是主方向包括至少一个森林像

元的像元对数目(D_{ff})与两个相邻森林像元的像元对数目(D_f)的比值。这两个指标的计算公式如下:

$$P_f = \frac{N_f}{N_w}$$
(1)

$$P_{ff} = \frac{D_{ff}}{D_f}$$
(2)

渗透理论(Stauffer, 1985)定义了 P_f 的阈值。假设一个由像元组成的完整森林景观, 当 $P_f < 0.4$ 时, 非森林像元会形成一个跨窗口的连续路径, 但对非常小的森林来说森林的边缘和孔洞意义不大; 当 $P_f > 0.6$ 时, 森林像元形成一个相似的路径, 森林边缘与孔洞可用于确定破碎化森林中的斑块森林和过渡森林的阈值; $P_f - P_{ff}$ 表征从边缘森林到孔洞森林的梯度(Riitters et al, 2000)。上述阈值均取自于前人的研究(Riitters et al, 2000)。

该模型将森林像元分为6种类型: 斑块森林(patch forest)、过渡森林(transitional forest)、孔洞森林(perforated forest)、未确定森林(undetermined)、边缘森林(edge forest)和内部森林(interior forest)。不同破碎化类型的判定标准如表1。当 $P_{ff} > P_f$ 时, 该区域森林斑块分布紧凑, 窗口中邻近土地覆盖像元识别为森林的可能性高于平均水平; 当 $P_{ff} < P_f$ 时, 该区域森林斑块分布松散, 表现为非森林斑块密集分布; 当 $P_{ff} = P_f$ 时, 模型无法区分该窗口的破碎化类型, 视为未确定类型; 当 $P_f = 1$ 时, 表示该窗口全部为森林像元所覆盖, 即内部森林, 同时该窗口的 P_{ff} 也等于1。

1.3 森林破碎化多尺度分析(国家级、省级和县级)

我们采用上述模型对2010年中国森林空间分布图进行分析, 得到了中国森林破碎化分布图, 并将其与省级和县级矢量边界图空间叠加, 分别计

表 1 各森林破碎化类型判定标准
Table 1 Criteria for forest fragmentation types

类型 Type	判定标准 Criterion	说明 Description
斑块森林 Patch forest	$P_f < 0.4$	森林密度小于 40% Forest density is less than 40%
过渡森林 Transitional forest	$0.4 < P_f < 0.6$	森林密度介于 40–60%之间 Forest density is between 40% and 60%
孔洞森林 Perforated forest	$P_f > 0.6, P_f - P_{ff} > 0$	森林密度大于 60%且森林密度大于森林连接度 Forest density is greater than 60%, and forest density is greater than forest connectivity
未确定 Undetermined	$P_f > 0.6, P_f = P_{ff}$	森林密度大于 60%且森林密度等于森林连接度 Forest density is greater than 60%, and forest density is equal to forest connectivity
边缘森林 Edge forest	$P_f > 0.6, P_f - P_{ff} < 0$	森林密度大于 60%且森林密度小于森林连接度 Forest density is greater than 60%, and forest density is less than forest connectivity
内部森林 Interior forest	$P_f = 1$	森林密度为 100%, 亦可称作完整森林 Forest density is 100%, and also can be known as complete forest

算省级和县级尺度的不同破碎化类型的森林面积及其所占比例,同时计算不同破碎化类型的空间分布和频率分布,在此基础上分析各省市县森林破碎化情况。

2 结果

2.1 全国森林面积及破碎化情况分析

图1显示,我国东北地区(大兴安岭、小兴安岭、长白山等)斑块化的森林比例最小,破碎化程度最

低;西南地区斑块化森林比例处于中等水平,边缘森林和过渡森林比例较高,森林破碎化程度中等;华北平原、华中地区、山东半岛、黄淮海平原的斑块化森林比例较高,森林破碎化程度高。

由图2可以看出, P_f 指数介于[0, 1]之内,越接近0和1端值,频率越高,而越趋近于中间值0.5,则频率越小; P_{ff} 除了个别峰值之外,其余区间趋近平缓,均值为0.4%。除去未确定类型,中国森林中斑块森林的比例最大,为49.05%;内部森林比例最小,为

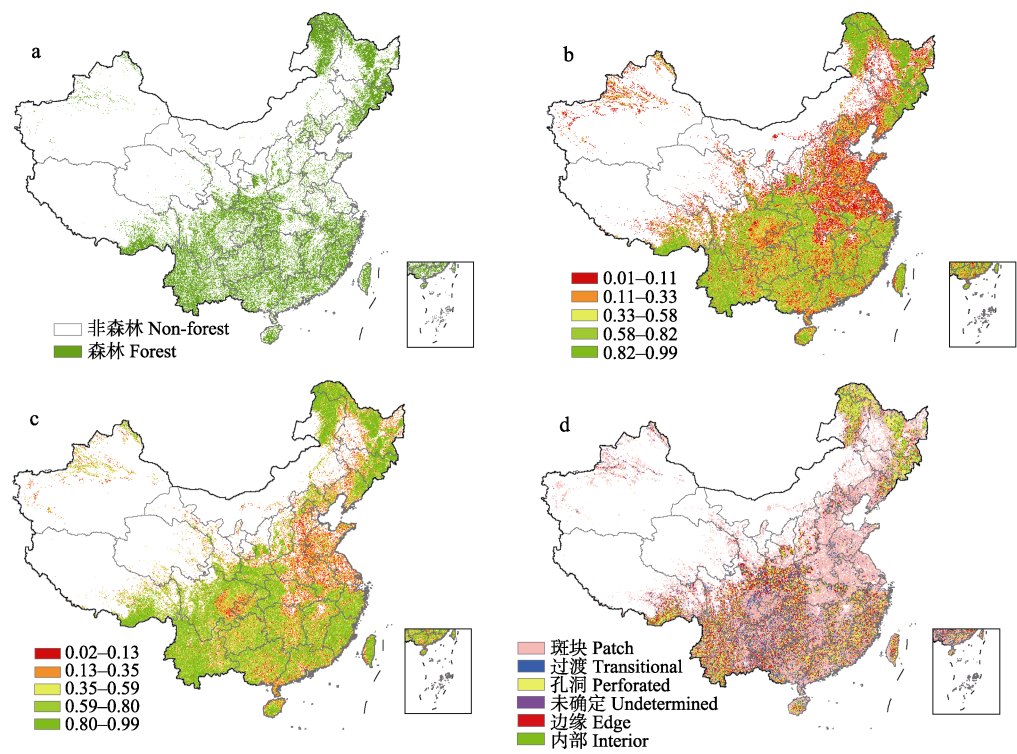


图1 中国森林破碎化分析流程。(a)森林空间分布图;(b)森林密度(P_f)图;(c)森林连接度(P_{ff})图;(d)森林破碎化分布图。
Fig. 1 The workflow for analyzing forest fragmentation of China. (a) Distribution of forest; (b) Forest density (P_f); (c) Forest connectivity (P_{ff}); (d) Distribution of forest fragmentation.

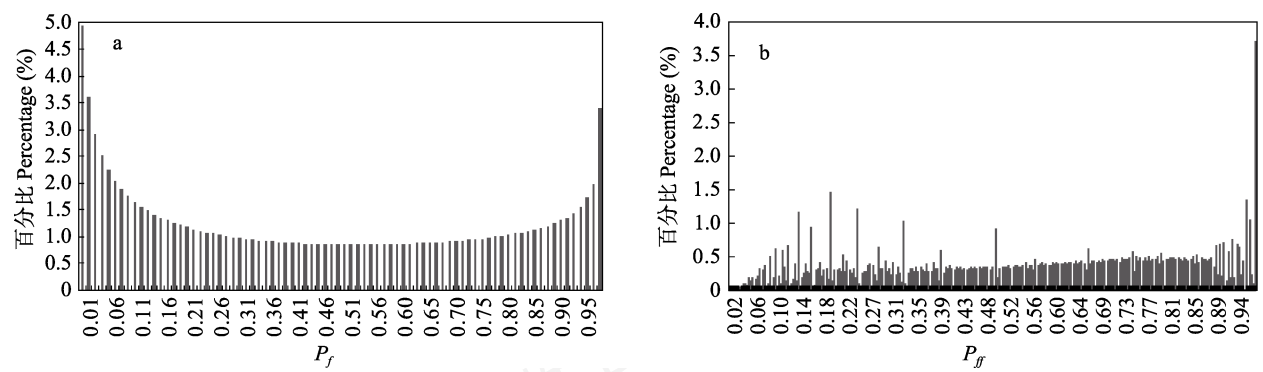


图2 森林破碎化模型参数森林密度(P_f)和森林连接度(P_{ff})频率分布
Fig. 2 Frequency of forest density (P_f) and forest connectivity (P_{ff}) in the forest fragmentation model

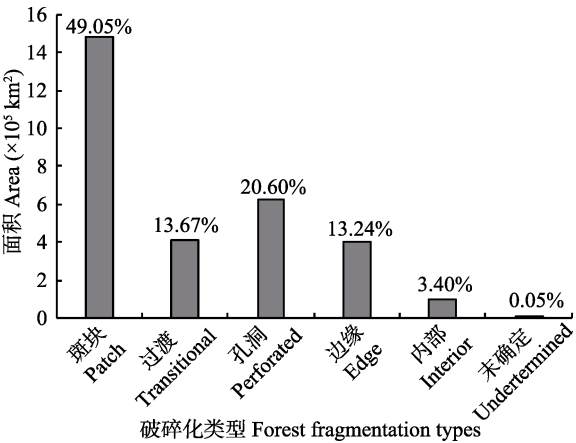


图3 中国森林各破碎化类型面积及其百分比
Fig. 3 The areas and percentages of various forest fragmentation types in China

表2 各省森林面积及各破碎化类型百分比
Table 2 Forest area and percentage of forest fragmentation types at provincial scale

省/区名 Province/region	森林面积 Forest area (km ²)	斑块 Patch (%)	过渡 Transitional (%)	孔洞 Perforated (%)	未确定 Undetermined (%)	边缘 Edge (%)	内部 Interior (%)
黑龙江 Heilongjiang	278,034.73	38.37	8.75	36.66	0.03	6.72	9.47
四川 Sichuan	248,583.13	44.11	17.64	16.43	0.05	19.31	2.45
云南 Yunnan	230,131.73	26.36	16.97	28.85	0.08	23.68	4.07
内蒙古 Inner Mongolia	203,160.96	40.83	8.23	29.78	0.03	9.31	11.82
广西 Guangxi	143,319.58	35.14	21.25	23.28	0.07	19.36	0.90
湖南 Hunan	129,880.06	45.96	18.98	18.73	0.06	15.47	0.80
西藏 Tibet	129,673.51	46.02	12.04	20.13	0.05	17.61	4.16
湖北 Hubei	112,266.81	48.38	14.23	19.61	0.06	16.29	1.43
吉林 Jilin	110,053.89	40.54	8.88	30.63	0.03	8.40	11.53
贵州 Guizhou	108,704.03	42.62	23.62	15.04	0.06	18.25	0.41
广东 Guangdong	104,709.11	42.96	17.26	23.52	0.05	14.57	1.64
河北 Hebei	100,720.87	80.48	10.36	4.26	0.01	4.79	0.09
江西 Jiangxi	99,898.31	41.00	16.86	26.79	0.06	14.06	1.22
河南 Henan	94,811.72	78.71	9.11	6.68	0.02	5.20	0.28
陕西 Shaanxi	94,132.33	37.28	15.27	23.91	0.08	21.16	2.30
新疆 Xinjiang	92,699.24	82.77	9.09	3.21	0.01	4.69	0.23
辽宁 Liaoning	92,018.43	63.95	12.83	13.19	0.03	8.41	1.59
山东 Shandong	87,139.80	86.88	8.34	2.66	0.01	1.97	0.14
安徽 Anhui	82,906.74	64.96	11.50	15.03	0.03	7.91	0.56
福建 Fujian	75,164.76	23.26	17.66	34.36	0.10	22.32	2.30
甘肃 Gansu	65,808.05	64.72	11.12	10.43	0.04	12.62	1.07
浙江 Zhejiang	63,367.31	33.64	16.58	28.96	0.09	19.58	1.15
山西 Shanxi	60,692.29	69.90	10.23	9.75	0.03	9.05	1.04
江苏 Jiangsu	54,259.88	91.24	5.78	2.08	0.00	0.80	0.09
重庆 Chongqing	52,634.41	48.84	18.81	14.60	0.06	16.83	0.86
青海 Qinghai	31,309.74	88.00	5.87	1.92	0.01	4.07	0.14
台湾 Taiwan	21,229.70	29.32	12.55	32.94	0.07	19.56	5.55
海南 Hainan	19,339.76	39.06	16.26	30.83	0.05	9.98	3.81
北京 Beijing	11,312.26	58.65	15.41	11.62	0.04	13.48	0.80
宁夏 Ningxia	5,206.68	89.40	4.68	2.74	0.00	2.98	0.19
天津 Tianjin	4,805.12	92.54	4.41	1.59	0.00	1.39	0.08
上海 Shanghai	3,421.85	93.68	5.66	0.63	0.00	0.03	0.00
香港 Hong Kong	627.35	38.25	16.37	18.79	0.00	20.27	6.33

3.40%；内部森林面积为 $1.02 \times 10^5 \text{ km}^2$ ，斑块森林面积为 $1.48 \times 10^6 \text{ km}^2$ (图3)。

2.2 省级森林面积及破碎化情况分析

我们按照中国的行政区划对33个省市自治区直辖市(以下简称为省/市；不包括澳门特别行政区)的森林破碎化情况进行分析，得出省级不同破碎化类型百分比及该省森林总面积(表2)。

表2显示，上海市和天津市斑块森林比例高，过渡森林、孔洞森林、边缘森林和内部森林的比例低，森林破碎化程度大；福建省、云南省、黑龙江的孔洞森林、边缘森林和内部森林比例高，斑块森林比例较低，森林破碎化程度较小。

图4显示了我国省级不同森林破碎化类型频率

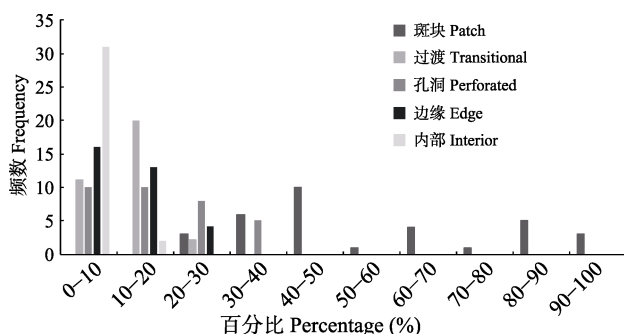


图4 省级各森林破碎化类型频率分布

Fig. 4 Frequency of various forest fragmentation types at provincial scale

分布。各省市的斑块森林百分比均大于20%，过渡森林和边缘森林集中在30%以内，孔洞森林集中在40%以内，内部森林仅在12%以内。总的来说，斑块森林是我国森林中最主要的破碎化类型，斑块森林比例大于50%的省市有14个，接近1/2，而大部分省市内部森林比例都在10%以内。

分析我国省级斑块森林、过渡森林、孔洞森林、边缘森林以及内部森林百分比的空间分布(图5a-e)发现：新疆、青海、宁夏和华北部分地区斑块森林比例非常高，而云南、福建及台湾斑块森林比例较低(图5a)；大部分省市过渡森林比例较高，而西北地区、华北地区和东北地区过渡森林比例处于较低水平(图5b)；黑龙江、吉林、内蒙古、云南、浙江、福建、海南和台湾的孔洞森林处于26.8–36.7%之间，属于较高的分布水平(图5c)；西南地区、华中地区、华南地区、华东部分地区、甘肃和陕西边缘森林比例较高(图5d)；内部森林比例较大的3个省份为黑龙江、吉林和内蒙古，说明这3个省份的森林较为完整(图5e)。

2.3 县级森林面积及破碎化情况分析

在对全国2,365个县进行分析时，发现有45个县全部被斑块森林所覆盖(比例高达100%)，另外还有许多县缺失过渡、孔洞、边缘和内部森林(比例为0)，这样的数据不便于进行深入分析。因此，下面的分析中仅考虑斑块森林比例最低的10个县以及过渡、孔洞、边缘和内部森林比例最高的10个县(表3)。可惜，由于数值比较分散，无法确定破碎化程度最低的县，但可以看出中国各县森林破碎化程度有较大差异。各破碎化类型位列前3位的县中，有4个属于陕西省；黑龙江、安徽和四川省各有2个县位列前10名。从县级尺度来看，陕西省相较来说破碎化程

度最低。

从县级不同森林破碎化类型频率分布(图6)来看，大部分县的内部森林比例集中于20%以内，过渡森林和边缘森林集中于30%以内，孔洞森林集中在50%以内。除斑块森林和未确定森林外的其他4个破碎化类型集中在10%内的频数最高，而斑块森林在90–100%频数最高。

从县级斑块、过渡、孔洞、边缘和内部森林空间分布(图5f-j)来看，新疆、西藏、内蒙古、华北平原及山东半岛地区部分县市斑块森林比例较高，而大兴安岭地区、长白山脉、西双版纳及福建省部分县市斑块森林比例较低(图5f)；四川和贵州等省的部分县市过渡森林分布较多，西部地区过渡森林比例较低(图5g)；除大兴安岭地区、长白山脉和南部地区之外，大部分地区的孔洞森林比例较低(图5h)；西部地区边缘森林比例较低，东部地区比例较高(图5i)；内部森林的比例普遍较低，大兴安岭、小兴安岭地区、长白山脉及西双版纳地区比例相对较高(图5j)。

3 讨论

3.1 森林破碎化模型的优点及不确定性分析

传统基于景观指数的景观破碎化分析所得出的结果一般为抽象的数值，例如斑块密度、斑块面积、斑块比例、景观形状指数和面积变异指数等，缺乏明确的空间特征，难以直接指导规划。另外，景观指数极其繁杂，适用范围多变，不同研究者根据不同景观指数所获得的结果可比性不强。我们所采用的森林破碎化模型，可生成具象的地图，与传统破碎化分析方法相比更直观，还可进行跨尺度的分析。

本研究采用的空间分辨率为50 m，模型采用了 9×9 像元($450 \text{ m} \times 450 \text{ m}$)的计算窗口，得出各省市的内部森林占全国总森林面积的比例全都小于12%，斑块森林比例在20–94%之间，森林破碎化程度严重。而孙飞等(2011)基于300 m空间分辨率的数据采用 3×3 像元($900 \text{ m} \times 900 \text{ m}$)的窗口所进行的类似分析，得出内部森林的比例处于10–70%之间，斑块森林比例均小于30%，森林破碎化程度较低。出现这个差异的首要原因是底图的空间分辨率，相比之下我们所采用的数据空间分辨率更高，而且高精度的森林空间分布图在评估森林破碎化时可以提供更有效

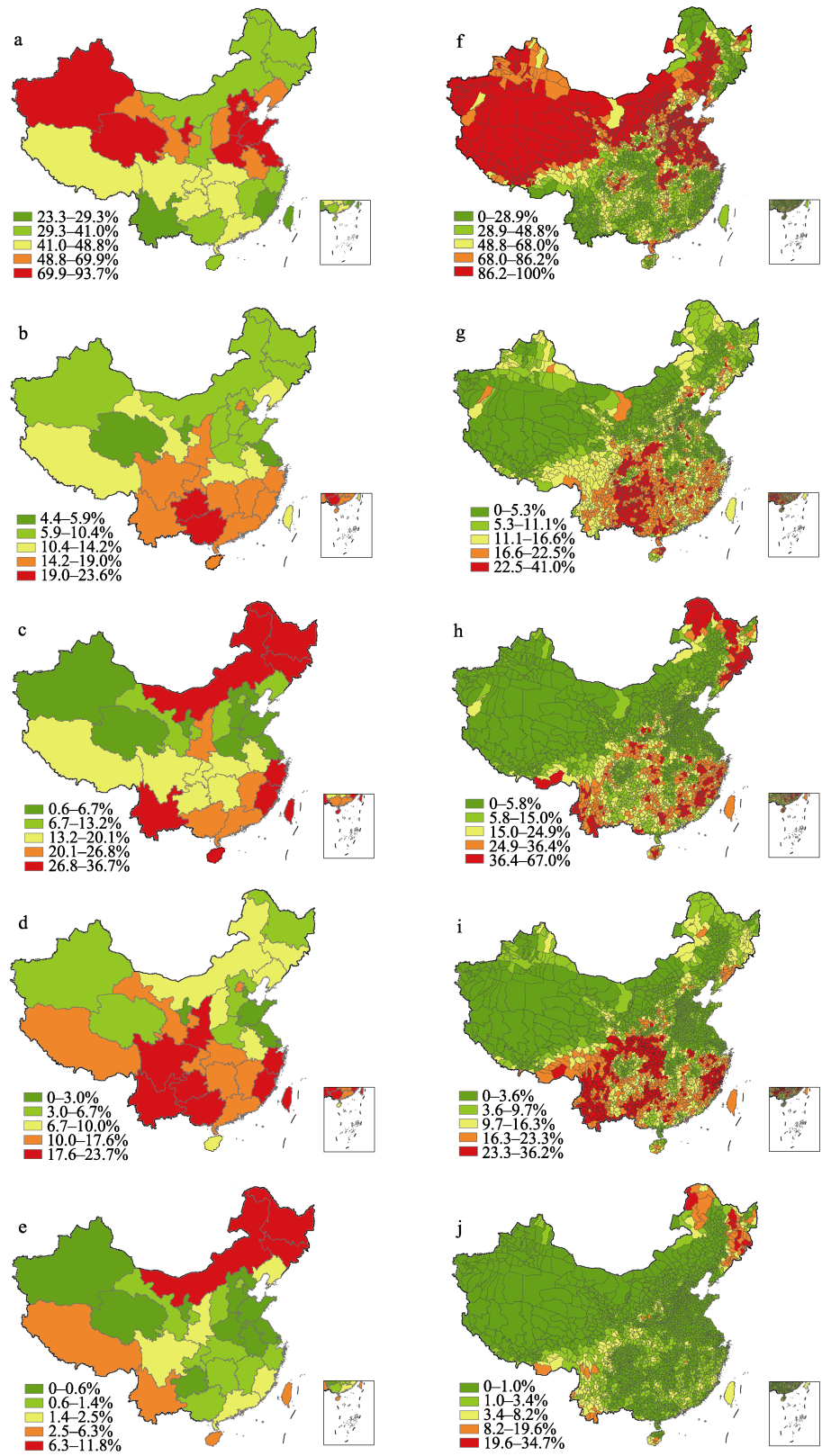


图5 省级县级各破碎化类型百分比空间分布。省级: (a)斑块; (b)过渡; (c)孔洞; (d)边缘; (e)内部。县级: (f)斑块; (g)过渡; (h)孔洞; (i)边缘; (j)内部。
Fig. 5 Percentage distribution of forest fragmentation types at provincial and county scale. Province: (a) Patch; (b) Transitional; (c) Perforated; (d) Edge; (e) Interior. County: (f) Patch; (g) Transitional; (h) Perforated; (i) Edge; (j) Interior.

表3 县级各森林破碎化类型百分比(排序依据: 斑块森林比例最小的10个县, 其他森林类型比例最大的10个县)

Table 3 Percentage of forest fragmentation types at county scale. The 10 counties with patch forests are ranked by the lowest percentage, while the other 40 counties are ranked by the highest percentage.

县/市名 County/city	百分比 %
斑块森林 Patch forest	
陕西省留坝县 Liuba, Shaanxi	3.80
陕西省佛坪县 Foping, Shaanxi	3.93
海南省琼中黎族苗族自治县 Qiongzong, Hainan	4.41
云南省勐腊县 Mengla, Yunnan	5.52
黑龙江省伊春市市辖区 Yichun, Heilongjiang	5.62
陕西省宁陕县 Ningshan, Shaanxi	6.43
云南省江城哈尼族彝族自治县 Jiangcheng, Yunnan	6.45
海南省五指山市 Wuzhishan, Hainan	6.73
陕西省镇坪县 Zhenping, Shaanxi	6.85
云南省普洱哈尼族彝族自治县 Puer, Yunnan	7.27
过渡森林 Transitional forest	
四川省简阳市 Jianyang, Sichuan	41.01
四川省乐至县 Lezhi, Sichuan	40.89
安徽省砀山县 Dangshan, Anhui	37.69
四川省安岳县 Anyue, Sichuan	37.68
四川省射洪县 Shehong, Sichuan	35.99
四川省盐亭县 Yanting, Sichuan	35.53
四川省三台县 Santai, Sichuan	34.71
四川省西充县 Xichong, Sichuan	33.81
四川省名山县 Mingshan, Sichuan	32.87
四川省攀枝花市 Panzhihua, Sichuan	32.65
孔洞森林 Perforated forest	
黑龙江省塔河县 Tahe, Heilongjiang	66.96
海南省琼中黎族苗族自治县 Qiongzong, Hainan	59.68
黑龙江省伊春市市辖区 Yichun, Heilongjiang	59.28
吉林省安图县 Antu, Jilin	58.32
黑龙江省逊克县 Xunkun, Heilongjiang	57.18
黑龙江省呼玛县 Huma, Heilongjiang	57.04
黑龙江省漠河县 Mohe, Heilongjiang	56.98
吉林省抚松县 Fusong, Jilin	56.84
云南省梁河县 Lianghe, Yunnan	55.34
广西省昭平县 Zhaoping, Guangxi	54.01
边缘森林 Edge forest	
陕西省石泉县 Shiquan, Shaanxi	36.17
广西省天峨县 Tiane, Guangxi	35.51
陕西省略阳县 Lueyang, Shaanxi	34.46
四川省青川县 Qingchuan, Sichuan	34.45
陕西省镇安县 zhen'an, Shaanxi	33.14
陕西省平利县 Pingli, Shaanxi	33.06
湖北省保康县 Baokang, Hubei	32.86
云南省绿春县 Lvchun, Yunnan	32.63
陕西省留坝县 Liuba, Shaanxi	32.61
陕西省镇坪县 Zhenping, Shaanxi	32.59
内部森林 Interior forest	
吉林省和龙市 Helong, Jilin	34.66
黑龙江省海林市 Hailin, Heilongjiang	33.62
黑龙江省铁力市 Tieli, Heilongjiang	32.27
吉林省珲春市 Hunchun, Jilin	30.91
吉林省敦化市 Dunhua, Jilin	28.41
吉林省汪清县 Wangqing, Jilin	27.92
黑龙江省伊春市市辖区 Yichun, Heilongjiang	26.42
黑龙江省通河县 Tonghe, Heilongjiang	25.10
内蒙古额尔古纳市 Argun, Inner Mongolia	23.09
吉林省安图县 Antu, Jilin	19.65

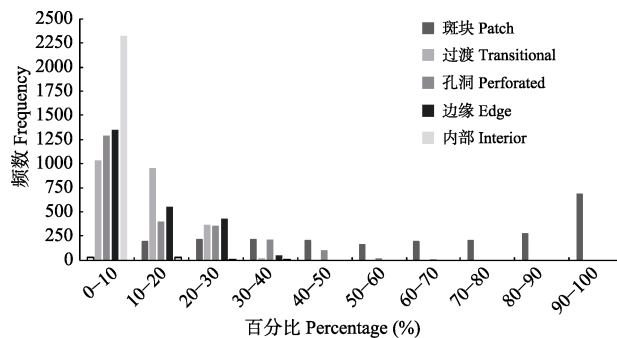


图6 县级各森林破碎化类型频率分布

Fig. 6 Frequency of forest fragmentation types at county scale

的数据支持(Qin et al, 2015)。其次, 森林破碎化模型的计算窗口也有较大影响, 有研究表明小窗口可以增加结果的精度(Dong et al, 2014)。可见, 我们的结果准确度更高, 可以更好地表征我国森林破碎化的实际情况。本研究也是首个采用高分辨率森林数据对全国尺度森林破碎化程度进行评价的尝试。

许多研究者利用破碎化模型研究森林破碎化时, 采用人为干扰破碎化指数(P_{fa})和自然干扰破碎化指数(P_{fn})来区分人为干扰像元及自然干扰像元(孙飞等, 2011; 李明诗等, 2012)。不过, 我们的研究中所采用的50 m空间分辨率森林数据只含森林与非森林两个土地覆盖类型, 目前无法区分出是人为干扰还是自然干扰。因此, 我们下一步的工作将试图结合其他土地利用类型来探讨这种区分的可行性。

3.2 我国森林破碎化情况及破碎化研究的现实意义

从我们的分析来看, 森林生态系统中斑块森林占森林总面积的比例接近50%, 而内部森林比例仅为3.4%, 表明我国的森林破碎化非常严重。通过分析省级及县级的森林破碎化情况可知, 森林破碎化是普遍存在的。究其原因, 华北华东地区地势平坦, 更容易遭受人为活动的影响, 华北、华东地区的孔洞森林比例很高, 主要是因为森林砍伐、森林火灾及开垦拓荒等活动所造成的(孙飞等, 2011)。

森林破碎化图中不同森林破碎化类型的空间分布, 尤其是内部森林, 对保护生物多样性、规划自然保护区和确定有特定喜好栖息地的物种的最小核心区面积有重要意义(Robbins et al, 1989)。本研究借助于高空间分辨率的中国森林破碎化空间分布图, 更细致地识别了森林破碎化的类型、面积和空间分布特征, 这有助于各级林业部门对林业资

源进行更细致的管理,在林业生产和森林空间配置中寻找更有针对性的策略,使森林生态系统产生最适宜的环境效能。

4 结论

本研究基于2010年50 m分辨率中国森林空间分布图,采用森林破碎化模型分析了我国省级、县级森林破碎化空间情况。结果表明,我国森林破碎化情况较为普遍,部分地区森林破碎化严重。相对于传统的景观指数分析方法,由森林破碎化模型基于高分辨率的森林空间分布图所得到的结果具有更为明确的空间意义。本研究结果对土地利用规划、生物多样性保护及森林可持续发展等方面具有较强的应用价值。

参考文献

- Achard F, Hansen MC (2012) Global Forest Monitoring from Earth Observation. CRC Press, Boca Raton.
- Andr  n H (1994) Effects of habitat fragmentation on birds and mammals in landscapes with different proportions of suitable habitat: a review. *Oikos*, 71, 355–366.
- Baur B, Erhardt A (1995) Habitat fragmentation and habitat alterations: principal threats to most animal and plant species. *GAIA—Ecological Perspectives for Science and Society*, 4, 221–226.
- Bonan GB (2008) Forests and climate change: forcings, feedbacks, and the climate benefits of forests. *Science*, 320, 1444–1449.
- Chen LD, Liu XH, Fu BJ (1999) Evaluation on giant panda habitat fragmentation in Wolong Nature Reserve. *Acta Ecologica Sinica*, 19, 291–297. (in Chinese with English abstract) [陈利顶, 刘雪华, 傅伯杰 (1999) 卧龙自然保护区大熊猫生境破碎化研究. *生态学报*, 19, 291–297.]
- Dong JW, Xiao XM, Sheldon S, Biradar C, Zhang GL, Duong ND, Hazarika M, Wikantika K, Takeuchi W, Moore III B (2014) A 50-m forest cover map in Southeast Asia from ALOS/PALSAR and its application on forest fragmentation assessment. *PLoS ONE*, 9, e85801.
- Fang JY, Guo ZD, Hu HF, Kato T, Muraoka H, Son Y (2014) Forest biomass carbon sinks in East Asia, with special reference to the relative contributions of forest expansion and forest growth. *Global Change Biology*, 20, 2019–2030.
- Fang X, Tang DS, Yang L, Jin WF (2008) Landscape pattern of the experimental forest farm run by Hunan Forestry Academy and its fragmentation analysis. *Journal of Central South University of Forestry & Technology*, 28(4), 107–112. (in Chinese with English abstract) [方晰, 唐代生, 杨乐, 金文芬 (2008) 湖南省林科院试验林场森林植被景观格局及破碎化分析. *中南林业科技大学学报*, 28(4), 107–112.]
- Groombridge B, Jenkins MD (2002) *World Atlas of Biodiversity*. University of California Press, Oakland.
- Laurance WF, Lovejoy TE, Vasconcelos HL, Bruna EM, Didham RK, Stouffer PC, Gascon C, Bierregaard RO, Laurance SG, Sampaio E (2002) Ecosystem decay of Amazonian forest fragments: a 22-year investigation. *Conservation Biology*, 16, 605–618.
- Li JC, Liu YF, Li MS (2014) Assessing changes in landscape pattern and forest fragmentation based on landscape mosaic model—a case study from the Purple Mountains of Nanjing. *Journal of Northwest Forestry University*, 29, 226–231. (in Chinese with English abstract) [李金臣, 刘云峰, 李明诗 (2014) 基于景观镶嵌模型的景观格局变化及森林破碎化分析——以南京市紫金山风景区为例. *西北林学院学报*, 29, 226–231.]
- Li MS, Ming L, Fan MM, Shen WJ, Sun L (2012) Spatio-temporal patterns and managerial implications of forest fragmentation derived from three national parks in the western United States. *Journal of Northeast Forestry University*, 40(3), 103–107. (in Chinese with English abstract) [李明诗, 明莉, 樊鸣鸣, 沈文娟, 孙力 (2012) 美国西部国有森林破碎化模式及其管理含义. *东北林业大学学报*, 40(3), 103–107.]
- Li YM, Li DM (1994) The effect of human activities on large and middle mammals on the Zhoushan Island—analysis on the cause of their endangerment. *Chinese Biodiversity*, 2, 187–192. (in Chinese with English abstract) [李义明, 李典谟 (1994) 人为活动对舟山群岛大中型兽的影响——大中型兽受威胁原因分析. *生物多样性*, 2, 187–192.]
- Liu JF, Xiao WF, Jiang ZP, Feng X, Li XY (2005) A study on the influence of landscape fragmentation on biodiversity. *Forest Research*, 18, 222–226. (in Chinese with English abstract) [刘建锋, 肖文发, 江泽平, 冯霞, 李秀英 (2005) 景观破碎化对生物多样性的影响. *林业科学研究*, 18, 222–226.]
- O'Neill RV, Gardner RH, Turner MG (1992) A hierarchical neutral model for landscape analysis. *Landscape Ecology*, 7, 55–61.
- Pan YD, Birdsey RA, Fang JY, Houghton R, Kauppi PE, Kurz WA, Phillips OL, Shvidenko A, Lewis SL, Canadell JG, Ciais P, Jackson RB, Pacala SW, McGuire AD, Piao SL, Rautiainen A, Sitch S, Hayes D (2011) A large and persistent carbon sink in the world's forests. *Science*, 333, 988–993.
- Pongratz J, Reick CH, Raddatz T, Claussen M (2010) Biogeophysical versus biogeochemical climate response to historical anthropogenic land cover change. *Geophysical Research Letters*, 37, L08702.
- Qin YW, Xiao XM, Dong JW, Zhang GL, Shimada M, Liu JY, Li CG, Kou WL, Moore B (2015) Forest cover maps of China in 2010 from multiple approaches and data sources: PALSAR, Landsat, MODIS, FRA, and NFI. *ISPRS Journal*

- of Photogrammetry and Remote Sensing, 109, 1–16.
- Qin YW, Dong JW, Xiao XM (2015) Difference and uncertainty of forest coverage estimation in China. *Biodiversity Science*, 23, 830–834. (in Chinese) [秦元伟, 董金玮, 肖向明 (2015) 中国森林覆盖度产品的差异性及其不确定性分析. *生物多样性*, 23, 830–834.]
- Ren Y, Wang DR (2012) Temporal and spatial variations of urban forest fragmentation in Xiamen. *Journal of Fujian College of Forestry*, 32, 213–219. (in Chinese with English abstract) [任引, 王大睿 (2012) 厦门城市森林景观破碎化时空演变特征分析. *福建林学院学报*, 32, 213–219.]
- Ribon R, Simon JE, Mattos GT (2003) Bird extinctions in Atlantic forest fragments of the Vicosa region, southeastern Brazil. *Conservation Biology*, 17, 1827–1839.
- Riitters KH, Wickham JD, O'Neill RV, Jones KB, Smith ER (2000) Global-scale patterns of forest fragmentation. *Conservation Ecology*, 4, 1924–1925.
- Riitters KH, Wickham JD, O'Neill RV, Jones KB, Smith ER, Coulston JW, Wade TG, Smith JH (2002) Fragmentation of Continental United States Forests. *Ecosystems*, 5, 815–822.
- Robbins C, Dawson D, Dowell B (1989) Habitat area requirements of breeding forest birds of the middle Atlantic States. *Wildlife Monographs*, 103, 1–34.
- Shen WJ, Xu T, Li MS (2013) Spatio-temporal changes in forest fragmentation, disturbance patterns over the three giant forested regions of China. *Journal of Nanjing Forestry University (Natural Science Edition)*, 37(4), 75–79. (in Chinese with English abstract) [沈文娟, 徐婷, 李明诗 (2013) 中国三大林区森林破碎化及干扰模式变动分析. *南京林业大学学报(自然科学版)*, 37(4), 75–79.]
- Shi JJ, Xia CZ, Yan EP, Dang YF (2015) Study on the evolution of forest fragmentation and driving forces in Yunyang County based on MultiMate remote sensing. *Forest Resources Management*, (4), 59–68. (in Chinese with English abstract) [史京京, 夏朝宗, 严恩萍, 党永峰 (2015) 基于多期遥感的云阳县森林景观破碎化演变与驱动力研究. *林业资源管理*, (4), 59–68.]
- Stauffer D (1985) *Introduction to Percolation Theory*. Taylor and Francis, Philadelphia, Pennsylvania.
- Sun F, Chen MX, Mao LJ, Li MS (2011) Assessment of provincial-scale forest fragmentation in Chinese mainland. *Journal of Northwest Agriculture and Forestry University (Natural Science Edition)*, 39(1), 43–51. (in Chinese with English abstract) [孙飞, 陈敏学, 毛丽君, 李明诗 (2011) 中国大陆省级尺度森林破碎化特征评价. *西北农林科技大学学报(自然科学版)*, 39(1), 43–51.]
- Suo AN, Xiong YC, Wang TM, Kou XJ, Ge JP (2007) Effect of deforestation on watershed hydrological process in Ziwuling on the Loess Plateau. *Scientia Silvae Sinicae*, 43(6), 13–19. (in Chinese with English abstract) [索安宁, 熊友才, 王天明, 寇晓军, 葛剑平 (2007) 黄土高原子午岭森林破碎化对流域水文过程的影响. *林业科学*, 43(6), 13–19.]
- Wang ZB, Wang DX, Ren GX (2011) Analysis of forest landscape pattern and fragmentation of Qinling Caiziping forest region. *Journal of Northwest A & F University (Natural Science Edition)*, 39(12), 95–100. (in Chinese with English abstract) [王志彬, 王得祥, 任广鑫 (2011) 秦岭菜子坪林区森林景观格局及破碎化分析. *西北农林科技大学学报(自然科学版)*, 39(12), 95–100.]
- Yang GJ, Xiao DN (2003) Forest landscape pattern and fragmentation: a case study on Xishui Natural Reserve in Qilian Mountain. *Chinese Journal of Ecology*, 22(5), 56–61. (in Chinese with English abstract) [杨国靖, 肖笃宁 (2003) 森林景观格局分析及破碎化评价——以祁连山西水自然保护区为例. *生态学杂志*, 22(5), 56–61.]
- Zhang YX, Yan EP, Xia CZ, Dang YF (2013) Study on evolution of forest landscape fragmentation of Three Gorges Reservoir Area based on multi-remote sensing images. *Journal of Central South University of Forestry & Technology*, 33(7), 1–7. (in Chinese with English abstract) [张煜星, 严恩萍, 夏朝宗, 党永峰 (2013) 基于多期遥感的三峡库区森林景观破碎化演变研究. *中南林业科技大学学报*, 33(7), 1–7.]
- Zhao AJ, Hu TX, Lai CH, Song XB (2006) Comparative study on fragmentation of forest landscapes in different regions. *Journal of Sichuan Agricultural University*, 24(2), 187–193. (in Chinese with English abstract) [赵安玖, 胡庭兴, 赖长鸿, 宋小波 (2006) 区域森林景观破碎化对比分析. *四川农业大学学报*, 24(2), 187–193.]

(责任编辑: 唐志尧 责任编辑: 时意专)

•研究报告•

鼎湖山南亚热带常绿阔叶林林窗分布格局及其成因

隋丹丹^{1,2,3} 王悦^{1,2,3} 练琚愉^{1,2*} 张健⁴ 胡健波⁵
欧阳学军^{1,2} 范宗骥^{1,2} 曹洪麟^{1,2} 叶万辉^{1,2}

1 (中国科学院华南植物园退化生态系统植被恢复与管理重点实验室, 广州 510650)

2 (中国科学院华南植物园广东省应用植物学重点实验室, 广州 510650)

3 (中国科学院大学, 北京 100049)

4 (华东师范大学生态与环境科学学院, 上海 200241)

5 (交通运输部天津水运工程科学研究所, 天津 300456)

摘要: 林窗数量特征及其空间分布格局对南亚热带森林生态系统的动态变化、物种共存及生物多样性的维持等具有重要意义。本文基于鼎湖山南亚热带常绿阔叶林20 ha动态监测样地2015年的植被调查数据, 结合无人机航拍图像处理技术和地理信息系统, 分析了样地内林窗的几何特征和空间分布格局。结果表明: 该样地的林窗空隙率为13.72%, 密度为35.75个/ha, 平均面积38.37 m²。具体特征有: (1)区域内林窗数量随林窗面积的增加呈负指数分布, 整体表现为小林窗多、大林窗少的规律。(2)不同成熟度林分中, 过熟林林窗平均面积大于成熟林; 成熟林更能体现出小林窗多而大林窗少的特点。(3)各生境林窗分布与大样地整体表现出基本一致的规律, 但低谷与其他生境差异显著, 林窗平均面积、林窗空隙率等都大于其他生境, 而山脊林窗也在林窗空隙率与林窗密度方面低于其他生境。(4)林窗面积和地形因子显著相关: 与海拔和凹凸度呈显著负相关; 与坡度和坡向呈显著正相关。据此提出建立利用无人机进行森林群落林冠变化与格局的监测体系, 是实现林窗与林下群落动态变化同步监测的新手段。

关键词: 常绿阔叶林; 林窗密度; 林窗面积; 林窗空隙率; 轻量级无人机

Gap distribution patterns in the south subtropical evergreen broad-leaved forest of Dinghushan

Dandan Sui^{1,2,3}, Yue Wang^{1,2,3}, Juyu Lian^{1,2*}, Jian Zhang⁴, Jianbo Hu⁵, Xuejun Ouyang^{1,2}, Zongji Fan^{1,2}, Honglin Cao^{1,2}, Wanhui Ye^{1,2}

1 Key Laboratory of Vegetation Restoration and Management of Degraded Ecosystems, South China Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510650

2 Guangdong Provincial Key Laboratory of Applied Botany, South China Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510650

3 University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049

4 School of Ecological and Environmental Sciences, East China Normal University, Shanghai 200241

5 Tianjin Research Institute of Water Transport Engineering, Ministry of Transport, Tianjin 300456

Abstract: Studying the dynamic characteristics, species coexistence and biodiversity conservation mechanisms of subtropical forest ecosystems is important in the study of the quantitative characteristics and spatial gap distribution patterns. Based on census data from the 20 ha dynamics plot of the subtropical evergreen broad-leaved forest in Dinghushan in 2015, we analyzed the geometric characteristics and spatial distribution pattern of gaps in the plot by combining aerial image processing technology of unmanned aerial vehicles and GIS. Results show that the gap fraction is 13.72%, the gap density is 35.75 no./ha, and the average gap area is 38.37 m². Results also show that: (1) The number of gaps in the area is negatively exponentially distributed with the increase of gap area, that is, the gap is small and the marginal effect is not significant. (2) The aver-

收稿日期: 2017-02-01; 接受日期: 2017-03-30

基金项目: 国家自然科学基金(41371078, 31100312)和中国森林生物多样性监测网络项目

* 通讯作者 Authors for correspondence. E-mail: lianjy@scbg.ac.cn

age area of forest gaps in over-mature forest stands is larger than that in mature forests, while the mature forest is more likely to have more small gaps and fewer large gaps. (3) In different habitats, the distribution of gaps in each habitat shows the same pattern as that found in the whole plot. However, the difference in the valley is significant when compared with other habitats, and gap area and gap density in the valley are larger than other habitats. The ridge gap is also distinctive, and its gap density is lower than other habitats. (4) Gap area is significantly correlated with topographic factors. It was significantly negatively correlated with altitude and convexity, and had a significantly positive correlation with aspect and gradient. Based on these comparative analyses, a monitoring system of forest canopy changes and patterns can be established using drones, to dynamically monitor forest gaps and the undergrowth community.

Key words: evergreen broad-leaved forest; gap density; gap area; gap fraction; drone

物种多样性及其共存的生态学驱动机制一直是群落生态学的中心问题(Conell, 1978; Huston, 1979; Tokeshi, 1999)。林窗(gap)作为森林的特性之一, 对于森林群落的物种更新和维持具有重要作用(Shugart, 1984; Hubbell et al, 1999; 梁晓东和叶万辉, 2001)。林窗是一种中小尺度干扰, 是由林冠层乔木的死亡或移除等原因造成的林冠层不连续的林中空隙(Watt, 1947), 是森林生态系统长期变化中必不可少的要素之一, 对森林更新、结构优化、功能提高, 特别是应对全球气候变化能力的提高有重要作用(Gray & Spies, 1996)。林窗不仅随时间推移而发生变化(Runkle, 1982), 而且也存在空间差异, 具有一定的地形格局特征(臧润国等, 1999)。林窗的形成和变化构成了森林景观的流动镶嵌结构, 对植被的正常更新具有重要作用。因此, 合理、精确地确定林窗特征, 研究其形成机制以及空间分布, 无论在森林经营与管理还是在森林生态精细研究中都显得十分重要。

林窗特征以及理解林窗结构格局与生态学过程的相互作用, 在生态学研究中具有十分重要的意义。从1947年Watt首次提出林窗一词至今, 林窗与林窗动态研究已取得很大进展。从林窗模型(桑卫国等, 1999)、林窗特征(梁晓东和叶万辉, 2001)、林窗动态及更新(王家华和李建东, 2006)、林窗土壤养分(沙丽清和曹敏, 1999)、林窗与物种多样性(Crawley, 2004)、林窗干扰和热力学特征(管云云等, 2016), 到林窗的动态和竞争(Brokaw, 1985)、林窗在维持生物多样性中的作用(Gray & Spies, 1996)、林窗中幼苗的更新和生长动态(Kenneth, 1992)、林窗干扰和更新动态(Hubell et al, 1999)、林窗对动物的影响、林窗微环境及树种的响应(Spies & Franklin, 1989)、人造林窗和人工模拟林窗环境对幼苗生长的影响等

方面都进行了大量的研究。这些研究在20世纪80–90年代达到高峰, 但近年来却突然减少。究其原因, 其中一个重要方面是技术手段并未能随时代的发展而实现突破, 使得当前林窗特征测量的准确性仍然不足且可监测范围过小。

传统基于地面的林窗测量方法由于受所获得的数据精度差、人力成本高、覆盖范围小等限制, 很难应用到整个森林群落, 尤其是相对密闭的亚热带和热带森林群落(Larjavaara & Muller-Landau, 2013)。现有的遥感影像由于造价高, 如直升飞机和激光雷达(Müller, 2008), 或Landset卫星遥感数据等辨识度不够精细, 无法达到小尺度范围的群落生态学研究的要求。最近在多个国家建立的冠层塔吊(canopy crane)观测系统可以长期、近距离对冠层结构和功能进行调查, 但由于这些设备价格昂贵、监测范围较小等, 很难得到广泛应用(Stork et al, 1997; Pennisi, 2005)。轻量级无人机兼具及时和低成本的优点, 开始广泛应用于各学科的研究中。本研究在Zhang等(2016)利用无人机分析林冠结构等研究取得良好成果中得到启示, 将无人机应用到林窗研究中。

常绿阔叶林是湿润亚热带季风气候条件下孕育出的地带性植被, 是亚热带地区的地域性标志植被类型(de Vries, 1986)。我国分布着世界上面积最大的亚热带常绿阔叶林, 这也是世界上发生古老、类型丰富、结构复杂的极具代表性的植被类型(吴征镒, 1980; 李昌华, 1997; 包维楷等, 2001), 该区域也是植物群落和生物多样性保护的关键地区之一(沈泽昊等, 2001)。研究常绿阔叶林林窗分布特征以及林窗下物种更新的特点, 对常绿阔叶林多样性的保护和维持有重要意义。

广东肇庆鼎湖山南亚热带常绿阔叶林是20世纪40年代大树遭砍伐破坏后, 通过封山而自然恢复

起来的次生林。为了应对台风暴雨等自然干扰,加之沟、脊相间的复杂地貌条件,形成了独特的林窗格局。研究林窗的分布特征对维持森林群落的物种共存与揭示该区域森林植被动态及物种多样性维持机制具有重要意义。鼎湖山自然保护区南亚热带常绿阔叶林20 ha动态监测样地(以下简称鼎湖山大样地)建立于2005年,并于2010年和2015年完成两次复查。十几年来多位研究人员在该样地进行了大量关于森林群落方面的研究,其中关于分布格局与结构方面的研究包括:生境与物种分布的关系(刘文平等, 2011; Wang et al, 2012; Lin et al, 2013; Bin et al, 2015)、群落谱系结构(Pei et al, 2011; Huang et al, 2014)、群落遗传多样性空间格局(Wang et al, 2012, 2016)等,但还没有关于林窗分布格局的深入研究。以林窗作为森林群落构建的重要起点,开展南亚热带常绿阔叶林的林窗特征、分布格局和森林更新动态规律研究,能够阐明林窗特征对物种共存、种群更新和群落演替的影响,为森林的保护与可持续发展提供科学依据,具有重要的理论和现实意义。

本研究以鼎湖山大样地为研究对象,在以往研究的基础上,尝试利用轻量级无人机空中拍摄影像,通过航拍图像处理技术分析样地林窗的几何特征和空间分布格局,为进一步研究南亚热带森林物种共存及生物多样性维持机制的研究奠定基础。并希望能通过本研究为利用无人机进行林窗及林冠监测找到一个行之有效的方法,进而建立利用无人机进行森林群落林冠变化与格局的监测技术体系,以期实现林窗与林下群落动态变化的同步监测,为深入了解鼎湖山南亚热带常绿阔叶林的演替规律以及合理经营提供科学依据。

1 材料和方法

1.1 研究区域及样地概况

鼎湖山国家级自然保护区位于广东省肇庆市鼎湖区,面积1,155 ha,属低山丘陵地貌,平均海拔450–600 m,最高峰鸡笼山海拔为1,000.3 m;山体陡峭,坡度多在30°–45°之间。该地区属南亚热带湿润季风气候,冬夏气候交替明显,年平均温度20.9℃,年均相对湿度81.5%,年均蒸发量1,115 mm,年均降水量1,956 mm,但分布不均。鼎湖山森林群落物种丰富,植被类型复杂多样,不仅包括典型的南

亚热带地带性森林植被——季风常绿阔叶林,其他诸如山地常绿阔叶林、沟谷雨林、河岸林、混交林、马尾松(*Pinus massoniana*)林和常绿灌层等次生植被类型也错落分布其中(彭闪江等, 2003)。土壤类型主要有赤红壤和黄壤,赤红壤分布在海拔300 m或350 m以下;海拔300 m或350 m至600 m之间为山地红壤;黄壤分布于海拔600–980 m(何宜庚, 1983)。

1.2 样地设置及调查方法

按照国际通用的CTFS (Center for Tropical Forest Science)样地建设规范(Condit, 1998),于2005年由中国科学院华南植物园在鼎湖山建立了一个20 ha的永久森林动态监测样地。该样地是中国森林生物多样性监测网络(CForBio, www.cfbiodiv.org)中第一批建立的4个监测样地之一。以鼎湖山20 ha样地的西南角为原点,用全站仪将其划分成500个20 m × 20 m的样方,再进一步将每个20 m × 20 m的样方细分为16个5 m × 5 m的小样方。以每个5 m × 5 m小样方为一个基本测树单元(杨庆松等, 2011)。调查对象为样方内所有胸径(DBH) ≥ 1 cm的木本植物, DBH ≥ 3 cm的个体用胸径尺测量其胸径, 1 cm ≤ DBH < 3 cm的个体则用数显游标卡尺测量。均在高度1.3 m处测量,以减少误差。调查内容包括每株植物的种类、胸径、树高、冠幅、样格内坐标、样方编号、样格编号、植物生长状况等。DBH ≥ 1 cm的萌枝、分枝按照同样方法挂牌测量,并记录萌枝、分枝的母株编号(叶万辉等, 2008)。

通过指示物种大致定位并计算每个20 m × 20 m样方的相对年龄,以地形图的山脊为走向,确定成熟林和过熟林的分界线,并将鼎湖山大样地划分为成熟林和过熟林两个斑块。成熟林一部分是在20世纪40年代通过封山而自然恢复起来的次生林。庆云寺附近的样地属于过熟林,因为宗教保护得以从明朝较完整地保存至今。成熟林面积11.8 ha,包括295个20 m × 20 m样方;过熟林面积8.2 ha,包括205个20 m × 20 m样方(练琚愉等, 2015)。根据海拔、坡度、坡面、坡向等地形因子将鼎湖山大样地划分成5个生境,分别为高谷、高坡、山脊、低谷、低坡(Wang et al, 2012)。5种生境类型中,低谷面积最大,包括173个20 m × 20 m样方,共6.92 ha;山脊面积最小,包含63个20 m × 20 m样方,共2.52 ha。生境之间的面积相差较大,分布不均匀,其中高坡生境植株密度显著大于大样地整体平均密度。

1.3 无人机航测

采用2016年6月由无人机大疆精灵3 (大疆公司出产的国产无人机, 易操作, 价格低)所拍摄的鼎湖山大样地遥感影像进行数据提取。拍摄高度约450 m, 属于低空拍摄, 获取影像不受大气因素干扰。影像具有红(R)、绿(G)、蓝(B) 3种波段, 并使用Pix4D mapper无人机航测数据处理系统进行数据处理, 形成正射影像图。航拍照片利用RTK像控选取多个控制点, 对77张照片拼接进行几何校正, 空间分辨率达0.1 m。

1.4 影像处理

利用森林阴影的光学特性, 在亮度(I)、色度(H)、饱和度(S)空间对阴影区域亮度、饱和度和色调值进行匹配补偿, 去除阴影(李宇昊和石田, 2014)。同时将红、绿、蓝3波段进行组合运算(汪小钦, 2015), 克服因树冠表面不光滑造成的色彩差异。结合遥感图像监督分类, 将每个像元根据其在不同波段的光谱亮度、空间结构特征按照最大似然法分类, 划定林窗区域和不同林冠区域。

影像处理使用Envi 5.1和ArcGIS 10.1, 根据以往的研究(Hubbell et al, 1999), 将林窗定义为面积大于2 m²、树高低于10 m的连续区域, 林窗限定高度相当于亚冠层高度(10–15 m)的下限, 较符合我国常绿阔叶林的客观情况(宋永昌, 2004)。由于Hubbell等(1999)以25 m²为最小林窗的界限, 所以本研究也以此为界, 将面积25 m²以下的林窗称为小林窗, 其余称之为大林窗。

1.5 数据分析

1.5.1 林窗特征参数

林冠空隙的大小是林窗的空间指标, 也是研究林窗环境和更新的最重要的一个指标(朱教君, 2005; Hunter et al, 2015)。林窗的大小结构是指大小不同的林窗数量分配格局, 可通过林窗的数量和面积进行表述。本研究涉及的林窗特征参数包括: (1)林窗面积, 指利用影像处理提取出的林窗多边形面积, 由ArcGIS 10.1软件在图上测算而得; (2)林窗空隙率, 指林窗面积占样地面积的百分比, 指示林窗干扰的强度(de Vries, 1986); (3)林窗密度, 指单位样地面积(1 ha)的林窗数量, 反映林窗的形成和周转速度(沈泽昊等, 2001)。绘图通过地理信息系统软件ArcGIS 10.1完成, 将林窗面积、地理坐标等数据从ArcGIS 10.1中导出, 利用R 3.3.5软件进行数据分析整合。在

林窗判定时, 为了便于统计, 根据鼎湖山大样地林窗大小的实际情况以及Hubbell等(1999)对于林窗大小的分类方法进行分类分析。

1.5.2 林窗的地形因子

计算鼎湖山大样地所有样方的海拔、坡度、坡向以及凹凸度4个地形因子, 并根据这些数值划分5种不同的生境类型: 高坡、高谷、低坡、低谷和山脊(Wang et al, 2012)。根据已有地形因子数据, 通过ArcGIS 10.1软件计算林窗所在样方的坡度、坡向和凹凸度作为林窗的坡度、坡向(坡向从0°–180°, 0°表示正北, 180°表示正南)和凹凸度, 并对海拔数据进行Kriging插值, 将海拔数据栅格化为1 m × 1 m尺度, 计算林窗区域的平均海拔。为进一步分析不同生境及不同成熟度对林窗面积的影响, 按不同生境对林窗面积进行单因素方差分析, 按照不同成熟度对林窗面积进行*t*检验, 对不同地形因子的林窗面积进行相关性分析。以上检验与分析均利用R 3.3.5软件完成, 显著性水平设定为 $\alpha = 0.05$ 。

由于某些林窗既位于成熟林也位于过熟林, 为便于统计, 在讨论不同成熟度林分林窗情况时将其分别记为两个不同的林窗, 这可能导致成熟林与过熟林的林窗总数略大于大样地整体林窗总数, 因对整体结果影响很小, 故忽略不计。不同生境林窗也是如此。

2 结果

2.1 大样地林窗面积大小与分布特征

鼎湖山大样地20 ha面积范围内共有林窗715个(图1), 总面积27,436.76 m², 平均面积38.37 m², 最大为1,440.87 m², 最小2.44 m²; 样地林窗空隙率为13.72%, 密度为35.75个/ha。将林窗面积划分为6类(表1), 发现样地内多为面积较小的林窗, 其中小于25 m²的林窗数达442个, 占林窗总数的61.82%, 总面积为5,236.09 m²; 面积较大的林窗出现频率较小, 大于100 m²的林窗只有46个, 占林窗总数的6.43%, 面积为11,607.42 m²; 大于400 m²的林窗数量仅占林窗总数的0.69%。该区域林窗呈负指数分布, 表现出以中小型为主、小林窗多大林窗少的特点(图2)。

2.2 不同成熟度林分中的林窗面积及分布特征

过熟林林窗240个, 总面积为12,578.52 m², 平均面积52.41 m², 林窗空隙率为15.34%, 密度为29.27个/ha, 其中小于25 m²的林窗133个。成熟林林窗484个, 总面积为15,068.57 m², 平均面积

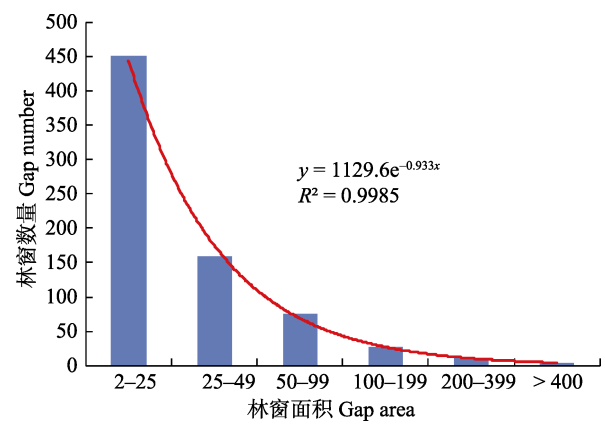


图1 鼎湖山南亚热带常绿阔叶林20 ha动态监测样地林窗空间分布特征
Fig. 1 Spatial distribution characteristics of gaps in the 20 ha dynamics plot of subtropical evergreen broad-leaved forest in Dinghushan

31.13 m², 林窗空隙率为12.77%, 林窗密度为41.01个/ha, 其中小于25 m²的林窗318个(表2)。t检验结果表明, 成熟林与过熟林林窗面积有显著性差异, 大林窗在过熟林出现的概率较大, 其平均林窗面积和林窗空隙率也大于成熟林。

2.3 不同生境中的林窗面积与分布特征

5种生境类型中, 高谷林窗151个, 总面积为

表1 鼎湖山南亚热带常绿阔叶林20 ha动态监测样地林窗分类与数据特征
Table 1 Gap classification and data characteristics in 20 ha plot of subtropical evergreen broad-leaved forest of Dinghushan

林窗面积 Gap area (m ²)	林窗数量 Gap number	数量比例 Quantity ratio	面积比例 Area ratio	林窗类型 Gap type
2-25	442	61.82%	19.08%	小林窗 Small gap
25-49	151	21.12%	19.37%	大林窗 Large gap
50-99	76	10.63%	19.24%	大林窗 Large gap
100-199	30	4.20%	14.51%	大林窗 Large gap
200-399	11	1.54%	11.01%	大林窗 Large gap
> 400	5	0.69%	16.79%	大林窗 Large gap
合计 Total	715	100%	100%	-

7,230.81 m²; 高坡林窗122个, 总面积为5,070.55 m²; 山脊林窗126个, 总面积为3,370.54 m²; 低谷林窗266个, 总面积为14,968.91 m²; 低坡林窗226个, 总面积为8,280.87 m² (表3)。低谷的林窗面积与其他生境呈显著性差异, 大面积的林窗主要出现在低谷, 不过总体还是呈小林窗多、大林窗少的特点(表4)。

2.4 林窗面积与地形因子的相关性

林窗面积与地形因子的相关性分析结果表明, 林窗面积与海拔的Pearson相关性为-0.096, 呈显著负相关, 即低海拔段林窗的空隙率和密度显著大于

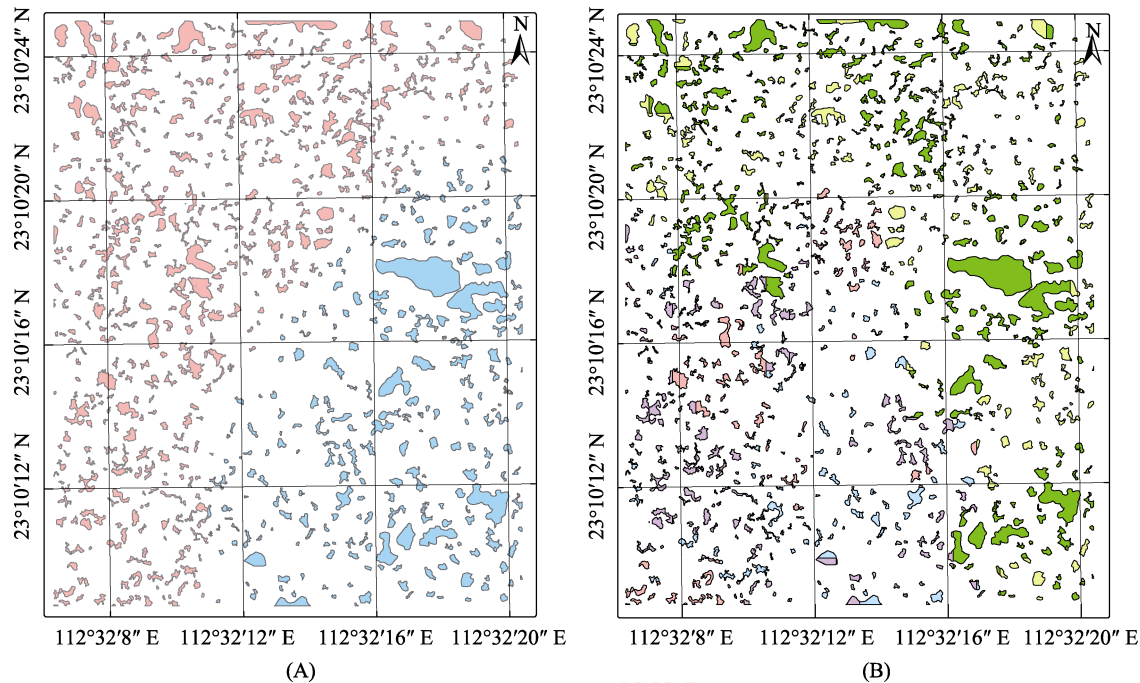


图2 不同成熟度(A)及不同生境(B)中的林窗分布图。(A)粉色=成熟林; 蓝色=过熟林。(B)紫色=高谷; 蓝色=高坡; 粉色=山脊; 绿色=低谷; 黄色=低坡。
Fig. 2 Gap distribution at different maturity levels (A) and in different habitats (B). (A) Pink = Mature forest; Blue = Over-mature forest. (B) Purple = High valley; Blue = High slope; Pink = Ridge; Green = Low valley; Yellow = Low slope.

表2 不同成熟度林分中的林窗空隙率和林窗密度
Table 2 Gap fraction and gap density under different maturity stands

类型 Type	数量比例 Quantity ratio		面积比例 Area ratio		空隙率 Gap fraction		密度 Gap density (no./ha)	
	小林窗 Small gap	大林窗 Large gap	小林窗 Small gap	大林窗 Large gap	小林窗 Small gap	大林窗 Large gap	小林窗 Small gap	大林窗 Large gap
过熟林 Over-mature forest	55.42%	44.58%	13.20%	86.80%	2.03%	13.31%	16.22	13.05
成熟林 Mature forest	65.70%	34.30%	24.20%	75.80%	3.09%	9.68%	26.95	14.06

表3 不同生境类型中的林窗数量和林窗空隙率
Table 3 Number of gaps and gap fraction under different habitat types

生境类型 Habitat type	样地面积 Plot area (ha)	林窗数量 Gap number	林窗空隙率 Gap fraction	林窗平均面积 Average gap area (m ²)
大样地 Whole plot	20	715	13.72%	38.37
高谷 High valley	3.08	151	10.45%	47.89
高坡 High slope	2.92	122	16.46%	41.56
山脊 Ridge	2.52	126	5.11%	26.75
低谷 Low valley	6.92	266	51.26%	56.27
低坡 Low slope	6.60	226	32.86%	36.64

表4 不同生境类型中的林窗空隙率及林窗密度
Table 4 Gap fraction and gap density under different habitats

生境类型 Habitat type	林窗数量比例 Quantity ratio (%)		林窗面积比例 Area ratio (%)		林窗空隙率 Gap fraction (%)		林窗密度 Gap density (no./ha)	
	小林窗 Small gap	大林窗 Large gap	小林窗 Small gap	大林窗 Large gap	小林窗 Small gap	大林窗 Large gap	小林窗 Small gap	大林窗 Large gap
大样地 Whole plot	61.81	38.19	19.08	80.92	2.62	11.10	22.10	13.65
高谷 High valley	58.28	41.72	14.02	85.98	1.47	8.98	12.72	9.10
高坡 High slope	59.02	40.98	17.57	82.43	2.89	13.57	23.38	16.23
山脊 Ridge	69.05	30.95	29.71	70.29	1.52	3.59	13.18	5.91
低谷 Low valley	49.62	50.38	11.59	88.41	5.94	45.32	45.21	45.89
低坡 Low slope	61.06	38.94	19.59	80.41	6.43	26.43	54.76	34.92

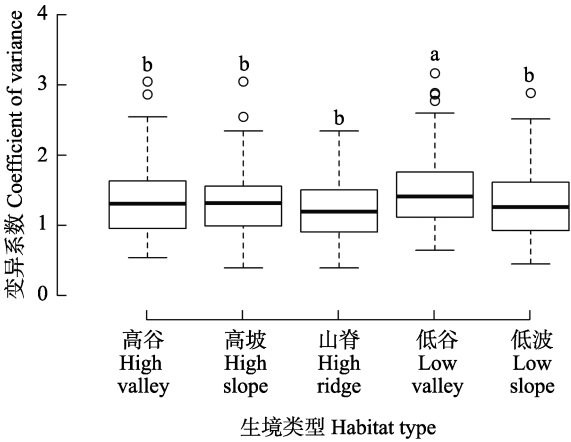


图3 不同生境中林窗面积的差异。不同字母表示差异显著。
Fig. 3 Difference of gap area in different habitats. Different letters indicates significant difference.

中、高海拔段;与凹凸度的Pearson相关性为-0.179,呈显著负相关;与坡度和坡向的Pearson相关性分别为0.080和0.074,均呈显著正相关(图3)。林窗空隙率与林窗密度在海拔和坡位梯度上有显著差异,呈显著的负相关,表现为中低海拔段显著大于高海拔段,沟谷显著大于山坡。

3 讨论

3.1 鼎湖山大样地林窗的基本特征

鼎湖山大样地林窗的负指数分布与目前其他针对常绿阔叶林(Yamamoto, 1992; Holmes, 1995)、热带雨林(臧润国, 1998)等研究的结果一致,也与针叶林的研究结果类似(夏冰等, 1996)。亚热带常绿

阔叶林中单个林窗的面积多在 50 m^2 以下,本次调查的鼎湖山大样地林窗平均面积和林窗空隙率分别为 38.37 m^2 和 13.72% ,林窗的最大和最小面积分别为 $1,440.87\text{ m}^2$ 和 2.44 m^2 。在该样地中,以 $25\text{--}49\text{ m}^2$ 林窗所占的面积比例最大,为 19.37% ,而以 25 m^2 以下林窗所占的数量比例最大,为 61.82% 。与我国其他大样地相比,鼎湖山大样地中的这些数值都远小于东北阔叶红松林,也小于海南岛热带山地雨林(臧润国, 1998)。这可能是由于南亚热带森林的林冠层树木的冠幅大都较小,而红松林和热带山地雨林林冠层或超冠层的树冠较大的缘故。与其他地区常绿阔叶林林窗面积相比,鼎湖山大样地的林窗面积小于天童山(平均面积 137.82 m^2) (张志国等, 2013)、哀牢山(268.4 m^2) (李贵才等, 2003)和万木林(229.7 m^2) (闫淑君等, 2004),林窗空隙率与天童山相差不大,但比万木林(50.9%)小很多。原因除了林窗一直处于不断的动态变化中之外,还可能是由于林窗面积的计算方法不同所致。以往的林窗调查基本都是直接的实地调查,将林窗形状视为椭圆形,通过测量林窗长、短轴的长度来计算其面积,这些都可能给林窗面积计算带来偏差,且偏离值差异较大。而实际上林窗多为不规则的多边形且林窗形状多样。利用此种方法计算面积来比较和说明林窗环境的差异时可能失真。本文的林窗面积是利用ArcGIS直接计算无人机航拍照片所得,在一定程度上减小了由于林窗形状不同可能带来的误差。

林窗形成木的大小直接影响着林窗的大小(Hubbell & Foster, 1986)。树木只有达到一定径级并到达林冠层后,才有可能在死亡或受损后形成林窗,因此林窗形成木的径级和高度与林分的径级和高度直接相关(van Bloem et al, 2006)。树木越高、径级越大,冠幅也越大,树木折干、掘根后所形成的林窗也相应较大。鼎湖山常绿阔叶林群落高度一般在 10 m 以下,调查样地胸径大于 1 cm 的个体平均胸径为 5.02 cm ;天童山样地群落平均胸径 5.66 cm ;万木林群落平均胸径约 26 cm (闫淑君等, 2004)。由于台风是鼎湖山林窗干扰的主要外部驱动力,长期的强风干扰会对群落的垂直结构造成影响,促使乔木的构型趋于灌木化(van Bloem et al, 2006),导致群落高度偏低、径级偏小,所形成的林窗平均面积和空隙率也相对较小(张志国等, 2013)。

3.2 鼎湖山大样地林窗分布格局的形成原因及其规律

林窗成因是环境因子对植物群落动态影响的一个重要体现。常绿阔叶林林窗的形成原因较为复杂,小径木的死亡可能是因竞争而导致生存被抑制的结果,但大径级的较高冠层木的死亡则可能是由于树木生长发育以及与地形、风等自然因子相互作用的结果(Spies & Flanklin, 1989)。实地调查和长期的野外监测表明,鼎湖山不同演替阶段中的林窗成因是多方面的,有暴风雨引起的山体滑坡、雷击等气候性原因,也有小尺度火灾、人工砍伐、树木折断(自然衰老)、虫害引起的树木枯倒等方面的原因。据报道,鼎湖山林窗的主要成因依出现频度高低依次为:虫害、滑坡、雷击、暴风雨、火灾和人工砍伐(彭闪江等, 2003)。在实地调查林窗形成的过程中发现,鼎湖山大样地的很多林窗都不止一株倒木,大部分林窗是由多株树木倒下形成,这些倒木的死亡方式几乎与乱砍乱伐等人为因素无关,它们的大小也不尽相同。可见,鼎湖山的林窗主要成因来自自然干扰,人为干扰(火灾和人工砍伐)所占比例较小。

排除人为干扰因素,在温带森林中以掘根方式形成的林窗最多,而在热带和亚热带森林中以折干方式形成的林窗最多,从温带、亚热带到热带,干中折断的比例呈增加的趋势,即由温带的 1.60% ,亚热带的 24.41% ,到热带的 32.47% (刘静艳等, 1999; 梁晓东和叶万辉, 2001)。这种林窗形成方式的变化趋势可能主要与各森林所处的自然气候条件有关。鼎湖山地处亚热带,大风特别是台风出现的频率和强度都远大于温带,所以树木折断的比例较大。这里林窗形成最为普遍的原因是由主林层树木折干所致,可分为干中和干基折断两种形式。干中折断(即折断的高度在距树基 1.5 m 以上)大多是强大风力作用的结果,而干基折断不仅因为强大风力的作用,还可能因为树木衰老到一定程度,基部强度减弱,稍有外力作用(风或重力)即从基部折断。林窗形成的第二大原因是枯立木,即树木死亡后,其枝叶脱落,但主干仍直立于林中形成站杆。

鼎湖山大样地成熟林林窗数目虽大于过熟林,但林窗的平均面积和林窗空隙率都小于过熟林,这不仅与成熟林和过熟林本身所占面积相关,还与林窗形成的原因有关。过熟林处于演替后期,树木年龄较大,许多大树开始衰老死亡。而成熟林中的树木还在生长,中径级个体重要值较高,大径级个体

数远小于过熟林。低谷林窗空隙率及林窗平均面积显著大于其他生境,原因是低谷地段根系土层不稳定,冲刷发生频繁,加之两侧边坡坡度陡,土壤含水量大,低谷内幼树较多,而胸径大于8 cm的乔木死亡数达864株,补员数却仅有337株;树木根系大多较浅,台风带来的强降雨极易造成沟谷内小范围的滑坡(Hunter & Parker, 1993; Almquist, 2002; 谢玉彬等, 2012),这增加了树木掘根倒伏的概率,导致沟谷内林窗的面积和密度偏大。随着坡位梯度升高,林木个体密度随之增大,林窗面积也就相对减小。

不同成因形成的林窗面积不同,林窗形状的变异也较大,大多数呈不规则的多边形。从水平面上来看,样地内林窗的形状是不规则的。在航拍照片上,一般形成初期的林窗其平面形态表现为等轴或近等轴的圆、椭圆或其他不规则的浑圆形(Whitmore, 1978; Taylor & Qin, 1988; Yamamoto, 1992),实地立体观测形如“井”状。填充阶段的林窗则表现为不规则的分枝脉状,实地观测为不规则的分枝脉状凹陷。采用样地投影调查方法结合无人机航拍调查可提高测定精度,减小由于林窗形状和计算方法不同产生的误差,有利于不同林分调查结果的有效比较。

3.3 地形因子对林窗面积分布的影响

地带性植被的林窗特征是特殊干扰体系、复杂地形格局以及林木结构相互作用的产物。因为地形因子通过对外部能量的再分配,调控着干扰的强度和形式,并间接影响着群落的组成和结构(彭闪江等, 2003),所以林窗特征及其格局可以从不同地形因子的变化梯度上反映出来。低海拔地区因混生阔叶树的倒伏形成的林窗面积更大,因此低谷的林窗空隙率、林窗密度均大于样地平均水平。本研究结果较好地反映了这种规律。

3.4 无人机在林窗研究中的应用与优势

研究林窗与群落更新的首要条件是需要对林窗的几何特征进行准确测量。用无人机航拍照片提取林窗数据的优点有:(1)大范围样方数据采集可以在短时间内完成,不需要耗费大量人力、物力;(2)不受人工操作、自然条件等因素的影响,整体结果往往更客观、稳定(胡理乐等, 2010);(3)在计算一些冠层结构参数时,可进行复杂的森林三维结构信息提取;(4)可以较好解决单个林窗样地尺度与多个林窗景观尺度之间的推移问题,在一定程度上达到群落生态学研究的要求;(5)造价便宜且精度较高。由无人

机航拍照片获得林窗信息较以往常规方法更为便捷,可以准确描述林窗形态及其空间格局特征,将其推广到森林干扰生态学领域,并与森林大样地长期、系统、全面的监测数据有效结合,可为林窗研究提供应用支撑并更好地回答群落更新的理论问题,使森林物种多样性维持机制得到更全面的认识。

从森林循环理论的角度来看,林窗的不断变化在大景观尺度上存在不确定性:一方面林冠的迅速填充可使林窗快速郁闭;另一方面林窗的产生使边缘区域的树木对风等的干扰更加敏感,从而更容易发生倒伏,使林窗面积进一步增大(谭辉等, 2007)。林窗研究无论是在物种共存还是群落构建中都有着非常重要的作用。地面人工观测与运用先进手段和技术连续自动采集数据相结合是当前发展的新趋势(马克平, 2016)。本研究采用近地面遥感技术——无人机作为林窗研究的新方法,使鼎湖山南亚热带常绿阔叶林林窗几何特征和空间格局的研究更加深入,有利于进一步分析鼎湖山植物群落的更新等。同时,无人机制造较低、飞行条件要求简单,为实现大样地的全面监测提供了便利,使样地监测的频率大大提高,不仅可以监测到不同年份、不同季节的林窗群落结构特征,还可以对林冠及其他特征进行监测。

今后应加强以下几方面的研究:加强林窗形成、填充和基本特征在全国乃至全球尺度上的研究,推广无人机航拍与地面调查结合的监测技术;考虑立地条件、景观结构等因素,结合演替过程分析森林更新演替、稳定性和生产力以及森林的生态服务功能的影响研究。

参考文献

- Almquist BE, Jack SB, Messina MG (2002) Variation of the treefall gap regime in a bottomland hardwood forest: relationships with microtopography. *Forest Ecology and Management*, 157, 155–163.
- Bao WK, Liu ZG, Yuan YF, Liu RD, Liu ZL (2001) Gap formation features of humid evergreen broad-leaved forest in central subtropical Wawushan Mountain, Sichuan Province, China. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 12, 485–490. (in Chinese with English abstract) [包维楷, 刘照光, 袁亚夫, 刘仁东, 刘朝禄 (2001) 瓦屋山中亚热带湿性常绿阔叶林的林窗形成特征. *应用生态学报*, 12, 485–490.]
- Bin Y, John S, Wu LF, Li BH, Hao ZQ, Ye WH, He FL (2015)

- Species-habitat associations and demographic rates of forest trees. *Ecography*, 38, 1–8.
- Brokaw N (1985) Gap-phase regeneration in a tropical forest. *Ecology*, 66, 682–687.
- Condit R (1998) Tropical Forest Census Plots: Methods and Results from Barro Colorado Island, Panama and a Comparison with Other Plots. Springer, Berlin.
- Connell JH (1978) Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science*, 199, 1302–1310.
- Crawley MJ (2004) Timing of disturbance and coexistence in a species-rich ruderal plant community. *Ecology*, 85, 3277–3288.
- de Vries PG (1986) Sampling Theory for Forest Inventory. Springer, Berlin.
- Gray AN, Spies TA (1996) Gaps size, within-gap position and canopy structure effects on conifer seedling establishment. *Ecology*, 84, 635–645.
- Guan YY, Fei F, Guan QW, Chen B (2016) Advances in studies of forest gap ecology. *Scientia Silvae Sinicae*, 52, 91–99. (in Chinese with English abstract) [管云云, 费菲, 关庆伟, 陈斌 (2016) 林窗生态学研究进展. *林业科学*, 52, 91–99.]
- He YG (1983) The soil of the Dinghu Mountain Natural Reservation, Guangdong Province. *Journal of South China Normal University (Natural Science Edition)*, (1), 87–96. (in Chinese with English abstract) [何宜庚 (1983) 广东省鼎湖山自然保护区的土壤. *华南师范大学学报(自然科学版)*, (1), 87–96.]
- Holmes TH (1995) Woodland canopy structure and the light response of juvenile *Qercus lobata* (Fagaceae). *American Journal of Botany*, 82, 1432–1442.
- Hu LL, Li JS, Wu XP, Yan BQ, Zhu JJ, Luo JW, Xiao NW (2010) Review on methods of measuring geometric characteristics of forest gaps involving gap size, gap shape, and the height of canopy trees surrounding the gap. *Acta Ecologica Sinica*, 30, 1911–1919. (in Chinese with English abstract) [胡理乐, 李俊生, 吴晓菁, 闫伯前, 朱教君, 罗建武, 肖能文 (2010) 林窗几何特征的测定方法. *生态学报*, 30, 1911–1919.]
- Huang JX, Zhang J, Shen Y, Lian JY, Cao HL, Ye WH, Wu LF, Bin Y (2014) Different relationships between temporal phylogenetic turnover and phylogenetic similarity and in two forests were detected by a new null model. *PLoS ONE*, 9, e95703.
- Hubbell SP, Foster RB, O'Brien ST, Harms KE, Condit R, Wechsler B, Wright SJ, de Lao SL (1999) Light-gap disturbances, recruitment limitation, and tree diversity in a neotropical forest. *Science*, 283, 554–557.
- Hubbell SP, Foster RB (1986) Canopy Gaps and the Dynamics of a Neotropical Forest. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Hunter JC, Parker VT (1993) The disturbance regime of an old-growth forest in coastal California. *Journal of Vegetation Science*, 4, 19–24.
- Hunter MO, Keller M, Morton D, Cook Bruce, Lefsky M, Ducey M, Saleska S, Oliveira RC, Schietti J (2015) Structural dynamics of tropical moist forest gaps. *PLoS ONE*, 10, 1371.
- Huston M (1979) A general hypothesis of species-diversity. *The American Naturalist*, 113, 81–101.
- Kenneth PL (1992) Pattern of gap-phase replacement in a sub-alpine, old-growth forest. *Ecology*, 73, 657–669.
- Larjavaara M, Muller-Landau HC (2013) Measuring tree height: a quantitative comparison of two common field methods in a moist tropical forest. *Methods in Ecology and Evolution*, 4, 793–801.
- Li CH (1997) The distribution of evergreen broad-leaved forest in eastern Asia. *Journal of Natural Resources*, 2, 37–45. (in Chinese with English abstract) [李昌华 (1997) 亚洲东部常绿阔叶林的分布. *自然资源*, 2, 37–45.]
- Li GC, He YT, Han XG (2003) Features of gaps of middle mountain moist evergreen broad-leaved forest in Ailao Mountain. *Chinese Journal of Ecology*, 22, 13–17. (in Chinese with English abstract) [李贵才, 何永涛, 韩兴国 (2003) 哀牢山中山湿性常绿阔叶林林窗特征研究. *生态学杂志*, 22, 13–17.]
- Li YH, Shi T (2014) Estimating the canopy density through color features of aerial digital images. *Journal of Northwest Forestry University*, 29, 148–154. (in Chinese with English abstract) [李宇昊, 石田 (2014) 利用航空数码影像的色彩特征估测森林郁闭度. *西北林学院学报*, 29, 148–154.]
- Lian JY, Chen C, Huang ZL, Cao HL, Ye WH (2015) Community composition and stand age in a subtropical forest, southern China. *Biodiversity Science*, 23, 174–182. (in Chinese with English abstract) [练琚愉, 陈灿, 黄忠良, 曹洪麟, 叶万辉 (2015) 鼎湖山南亚热带常绿阔叶林不同成熟度群落特征比较. *生物多样性*, 23, 174–182.]
- Liang XD, Ye WH (2001) Advances in study on forest gaps. *Journal of Tropical and Subtropical Botany*, 9, 355–364. (in Chinese with English abstract) [梁晓东, 叶万辉 (2001) 林窗研究进展. *热带亚热带植物学报*, 9, 355–364.]
- Lin GJ, Diana S, Gong GQ, Huang ZL, Ye WH, Wu LF (2013) Separating the effects of environment and space on tree species distribution: from population to community. *PLoS ONE*, 8, e56171.
- Liu JY, Wang BS, Zang RG (1999) Gap formation and its characteristics in south subtropical evergreen broadleaved forest. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 10, 385–388. (in Chinese with English abstract) [刘静艳, 王伯荪, 臧润国 (1999) 南亚热带常绿阔叶林林隙形成方式及其特征的研究. *应用生态学报*, 10, 385–388.]
- Liu WP, Cao HL, Liu W, Lian JY, Wu LF (2011) Study on diversity of monsoon evergreen broad-leaved forest in different kinds of habitat in Dinghushan. *Journal of Anhui Agricultural Sciences*, 39, 16159–16163. (in Chinese with English abstract) [刘文平, 曹洪麟, 刘卫, 练琚愉, 吴林芳

- (2011) 鼎湖山季风常绿阔叶林不同生境物种多样性研究. 安徽农业科学, 39, 16159–16163.]
- Ma KP (2016) Biodiversity monitoring relies on the integration of human observation and automatic collection of data with advanced equipment and facilities. *Biodiversity Science*, 24, 1201–1202. (in Chinese) [马克平 (2016) 生物多样性监测依赖于地面人工观测与先进技术手段的有机结合. 生物多样性, 24, 1201–1202.]
- Müller K, Bouëtcher U, Meyer-Schatz F, Kage H (2008) Analysis of vegetation indices derived from hyperspectral reflection measurements for estimating crop canopy parameters of oilseed rape. *Biosystems Engineering*, 101, 172–182.
- Pei NC, Lian JY, Erickson DL, Swenson NG, Kress WJ, Ye WH, Ge XJ (2011) Exploring tree-habitat associations in a Chinese subtropical forest plot using a molecular phylogeny generated from DNA barcode loci. *PLoS ONE*, 6, e21273.
- Pennisi E (2005) What determines species diversity. *Science*, 309, 90.
- Peng SJ, Huang ZL, Zhou GY, Zhou XY, Zhang C, He WQ (2003) Gap formation characteristics and its effects on sapling composition and diversity in Dinghushan biosphere reserve. *Journal of Tropical and Subtropical Botany*, 11, 229–235. (in Chinese with English abstract) [彭闪江, 黄忠良, 周国逸, 周小勇, 张池, 贺握权 (2003) 鼎湖山林窗形成特征及其对幼树组成和多样性的影响. 热带亚热带植物学, 11, 229–235.]
- Runkle JR (1982) Patterns of disturbance in some old-growth mesic forests of eastern North America. *Ecology*, 63, 1533–1546.
- Sang WG, Ma KP, Chen LZ, Zheng Y (1999) A brief review on forest dynamics models. *Chinese Bulletin of Botany*, 16, 193–200. (in Chinese with English abstract) [桑卫国, 马克平, 陈灵芝, 郑豫 (1999) 森林动态模型概论. 植物学通报, 16, 193–200.]
- Sha LQ, Cao M (1999) Nutrients in treefall gap of tropical seasonal rainforest in Xishuangbanna. *Journal of Northeast Forestry University*, 27(6), 78–80. (in Chinese with English abstract) [沙丽清, 曹敏 (1999) 西双版纳热带季节雨林林冠下及林窗中土壤养分对比研究. 东北林业大学学报, 27(6), 78–80.]
- Shen ZH, Wang GF, Li DX (2001) Gap related disturbance in mixed mountain forests at Mt. Dalaoling in the Three Gorges. II. Topographic patterns. *Acta Phytocologica Sinica*, 26, 149–156. (in Chinese with English abstract) [沈泽昊, 王功芳, 李道兴 (2001) 三峡大老岭山地常绿落叶阔叶混交林林窗干扰研究. II. 林窗干扰的地形格局. 植物生态学报, 26, 149–156.]
- Shugart HH (1984) *A Theory of Forest Dynamics*. Springer-Verlag, New York.
- Song YC (2004) Tentative classification scheme of evergreen broad-leaved forest of China. *Acta Phytocologica Sinica*, 28, 435–448. [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.]
- Spies TA, Franklin JF (1989) Gap characteristics and vegetation response in coniferous forests of the Pacific Northwest. *Ecology*, 70, 543–545.
- Stork O, Welzl H, Cremer H, Schachner M (1997) Increased intermale aggression and neuroendocrine response in mice deficient for the neural cell adhesion molecule (NCAM). *European Journal of Neuroscience*, 9, 1117–1125.
- Tan H, Zhu JJ, Kang HZ, Hu LL (2007) A research review on forest gap disturbance. *Chinese Journal of Ecology*, 26, 587–594. (in Chinese with English abstract) [谭辉, 朱教君, 康宏樟, 胡理乐 (2007) 林窗干扰研究. 生态学杂志, 26, 587–594.]
- Taylor AH, Qin ZS (1988) Regeneration patterns in old-growth *Abies-Betula* forests in the Wolong Natural Reserve, Sichuan, China. *Journal of Ecology*, 76, 1204–1218.
- Tokeshi M (1999) *Species Coexistence*. Blackwell Science, Oxford.
- van Bloem SJ, Lugo AE, Murphy PG (2006) Structural response of Caribbean dry forests to hurricane winds: a case study from Guánica Forest, Puerto Rico. *Journal of Biogeography*, 33, 517–523.
- Wang JH, Li JD (2006) Advances in study on forest gaps. *World Forestry Research*, 19, 27–30. (in Chinese with English abstract) [王家华, 李建东 (2006) 林窗研究进展. 世界林业研究, 19, 27–30.]
- Wang XQ, Wang MM, Wang SQ, Wu YD (2015) Extraction of vegetation information from visible unmanned aerial vehicle. *Transactions of the Chinese Society of Agriculture Engineering*, 31, 152–159. (in Chinese with English abstract) [汪小钦, 王苗苗, 王绍强, 吴云东 (2015) 基于可见光波段无人机遥感的植被信息提取. 农业工程学报, 31, 152–159.]
- Wang ZF, Lian JY, Huang GM, Ye WH, Cao HL, Wang ZM (2012) Genetic groups in the common plant species *Castanopsis chinensis* and their associations with topographic habitats. *Oikos*, 121, 12, 2044–2051.
- Wang ZF, Lian JY, Ye WH, Cao HL, Zhang QM, Wang ZM (2016) Pollen and seed flow under different predominant winds in wind-pollinated and wind-dispersed species *Engelhardtia roxburghiana*. *Tree Genetics & Genomes*, 12, 1–16.
- Watt AS (1947) Pattern and process in the plant communities. *Journal of Chemical Ecology*, 35, 1–22.
- Whitmore TC (1978) Gaps in the forest canopy. In: *Tropical Trees as Living Systems* (eds Tomlinson PB, Zimmermann MH), pp. 639–655. Cambridge University Press, Cambridge.
- Wu ZY (1980) *Vegetation of China*. Science Press, Beijing. (in Chinese) [吴征镒 (1980) 中国植被. 科学出版社, 北京.]
- Xia B, Lan T, He SA, Deng F, Yao G (1996) Canopy gaps in subalpine spruce-fir forests of the hills around Bitahai Lake, Yunnan Province. *Journal of Plant Resources and Environ-*

- ment, 5(4), 1–8. (in Chinese with English abstract) [夏冰, 兰涛, 贺善安, 邓飞, 姚淦 (1996) 云南亚高山云冷杉林林窗的研究. 植物资源与环境, 5(4), 1–8.]
- Xie YB, Ma ZP, Yang QS, Fang XF, Zhang ZG, Yan ER, Wang XH (2012) Coexistence mechanisms of evergreen and deciduous trees based on topographic factors in Tiantong region, Zhejiang Province, eastern China. *Biodiversity Science*, 20, 159–167. (in Chinese with English abstract) [谢玉彬, 马遵平, 杨庆松, 方晓峰, 张志国, 阎恩荣, 王希华 (2012) 基于地形因子的天童地区常绿树种和落叶树种共存机制研究. 生物多样性, 20, 159–167.]
- Yamamoto S (1992) Gap characteristics and gap regeneration in primary evergreen broad-leaved forest of western Japan. *Botanical Magazine*, 105, 29–45.
- Yan SJ, Hong W, Wu CZ (2004) Gaps and their natural disturbance characteristics in mid-subtropical evergreen broad-leaved forest in Wanmulin. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 15, 1126–1130. (in Chinese with English abstract) [闫淑君, 洪伟, 吴承祯 (2004) 福建万木林中亚热带常绿阔叶林林隙更新研究. 应用生态学报, 15, 1126–1130.]
- Yang QS, Ma ZP, Xie XB, 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 broad leaved 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.]
- Zang RG (1998) Research advance of canopy gap dynamics. *Chinese Journal of Ecology*, 17, 50–58. (in Chinese with English abstract) [臧润国 (1998) 林窗动力学研究进展. 生态学杂志, 17, 50–58.]
- Zang RG, Yu SX, Liu JY, Yang YC (1999) The gap phase regeneration in a tropical montane rain forest in Bawangling, Hainan Island. *Acta Ecologica Sinica*, 19, 151–158. (in Chinese with English abstract) [臧润国, 余世孝, 刘静艳, 杨彦承 (1999) 海南霸王岭热带山地雨林林隙更新规律的研究. 生态学报, 19, 151–158.]
- Zhang J, Hu JB, Lian JY, Fan ZJ, Ouyang XJ, Ye WH (2016) Seeing the forest from drones: testing the potential of lightweight drones as a tool for long-term forest monitoring. *Biological Conservation*, 198, 60–69.
- Zhang ZG, Ma ZP, Liu HM, Zheng ZM, Xie YB, Fang XF, Wang XH (2013) Topographic distribution patterns of forest gap within an evergreen broad-leaved forest in Tiantong region of Zhejiang Province, Eastern China. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 24, 621–625. (in Chinese with English abstract) [张志国, 马遵平, 刘何铭, 郑泽梅, 谢玉彬, 方晓峰, 王希华 (2013) 天童常绿阔叶林林窗的地形分布格局. 应用生态学报, 24, 621–625.]
- Zhu JJ, Kang HZ, Hu LL (2005) Estimation on optical porosity or canopy closure for a forest stand with hemispherical images. *Chinese Journal of Ecology*, 24, 1234–1240. (in Chinese with English abstract) [朱教君, 康宏樟, 胡理乐 (2005) 应用全天空照片估计林分透光孔隙度(郁闭度). 生态学杂志, 24, 1234–1240.]

(责任编辑: 臧润国 责任编辑: 黄祥忠)

•研究报告•

古田山常绿阔叶林萌生特征及其与群落物种多样性的关系

叶 铎¹ 董瑞瑞¹ 米湘成² 芦 伟¹ 郑振杰¹
于明坚³ 倪 健¹ 陈建华^{1*}

1 (浙江师范大学化学与生命科学学院, 浙江金华 321004)

2 (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)

3 (浙江大学生命科学学院, 杭州 310058)

摘要: 萌生更新是森林木本植物重要的生活史策略, 能够促使萌生树种长时间占据原有空间, 对物种共存、群落构建与生态系统稳定性有重要的潜在影响; 同时, 萌生更新的植株具有较强的资源获取与竞争能力。但萌生更新对群落物种共存的作用还远未被理解。本文基于古田山5 ha亚热带常绿阔叶林监测样地的调查数据, 研究了萌生更新对群落物种多样性的影响及作用机制。结果表明: (1)古田山常绿阔叶林中萌生树种的丰富度比例较高(63.95%), 已发生萌生的物种多度比例较高(38.53%), 潜在萌生多度比例更高(59.51%); (2)萌生现象在各分类群普遍发生, 壳斗科、杜鹃花科、金缕梅科、山茶科等类群的萌生能力较强; (3)萌生物种丰富度比例与群落物种多样性的关系不显著, 萌生物种多度比例与群落物种多样性呈负相关关系。由此推测, 作为古田山亚热带常绿阔叶林中一种占优势的更新方式, 萌生更新在保证萌生树种持续存活从而增加群落物种多样性的同时, 在一定阶段又能抑制群落物种多样性的发展, 对群落物种共存、生物多样性维持起到了较重要的调节作用。

关键词: 萌生; 物种组成; 生物多样性; 常绿阔叶林; 驻留生态位

Characteristics and effects of sprouting on species diversity in a subtropical evergreen broad-leaved forest in Gutianshan, East China

Duo Ye¹, Ruirui Dong¹, Xiangcheng Mi², Wei Lu¹, Zhenjie Zheng¹, Mingjian Yu³, Jian Ni¹, Jianhua Chen^{1*}

1 College of Chemistry and Life Sciences, Zhejiang Normal University, Jinhua, Zhejiang 321004

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

3 College of Life Sciences, Zhejiang University, Hangzhou 310058

Abstract: Sprouting, a life history strategy found in woody plant communities, enables woody plants to persist *in situ* through disturbance events. The ‘persistence niche’ of sprouting has important influences on species coexistence, community assembly, and ecosystem stability. However, the mechanism of the ‘persistence niche’ in maintaining species diversity is not well understood. Based on data collected in a 5 ha plot in a mid-subtropical evergreen broad-leaved forest in the Gutianshan National Natural Reserve of Zhejiang Province, China, we analyzed the characteristics of sprouting and their relationships with species diversity. Our results revealed that the sprouting species had a great proportion of 63.95% in richness and a high proportion of 38.53% in abundance, especially a higher abundance proportion of 59.51% of potential sprouting at the community level. Sprouting occurred in most taxa, and there was high ability of sprouting in Fagaceae, Ericaceae, Hamamelidaceae, and Theaceae. There were significant negative correlations between abundance proportion of sprouting species and the biodiversity index of the community, despite no relationships between richness proportion of sprouting species and biodiversity index. Therefore, the sprouters could retain their position in forests and reduce biodiversity of the forest community. This trade-off of sprouting may result in the maintenance of community stability.

Key words: sprouting; species composition; biodiversity; evergreen broad-leaved forest; persistence niche

收稿日期: 2016-10-12; 接受日期: 2017-03-30

基金项目: 浙江省自然科学基金(LY17C030001)、国家自然科学基金(41471049)和浙江师范大学博士科研启动项目(ZC304015065)

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: sky78@zjnu.cn

萌生(sprouting)与实生(seedling)是森林群落更新中两种截然不同的生活史策略(Bellingham & Sparrow, 2000; 闫恩荣等, 2005; 朱万泽等, 2007)。实生更新依靠种子进行有性繁殖, 而萌生更新主要依靠干基萌生(stem base sprouting)、根出条(root sprouting)等方式进行营养生长, 形成多茎干的丛生植株(Johnston & Lacey, 1983; Del Tredici, 2001; 闫恩荣等, 2005)。然而, 以往的森林群落研究中多把萌生茎干作为实生更新看待, 忽略了萌生更新与实生更新的差别。

萌生更新是森林树种保持物种延续所采取的重要生活史对策, 对物种共存、群落构建与生态系统稳定性有重要的潜在影响(Johnston & Lacey, 1983; 陈沐等, 2007; Clarke et al, 2013)。尤其在受到干扰后, 实生更新将面临种子传播和萌发、幼苗生长与定居过程中的各种风险, 而萌生更新的树种却可以通过产生萌生茎干, 并借助其原有根系迅速补充干扰造成的地上生物量损失, 在原位快速更新, 占据原有空间, 保持物种的持久性, 这被称为“驻留生态位”(Bond & Midgley, 2001)。即使在没有干扰的情况下, 萌生更新也会通过新萌生的茎干增加碳积累以及扩大有性繁殖输出, 最终增加树木的适合度(Chamberlin & Aarsen, 1996; Fujiki & Kikuzawa, 2006)。这些过程对保证种群及群落的持续与稳定有着十分重要的意义(Wang et al, 2007; Caplat & Anand, 2009)。

萌生更新常常被认为是植物应对干扰与环境胁迫从而快速恢复自身与群落生物多样性所采取的策略。对森林树木的砍伐会造成大量树种的萌生更新(何永涛等, 2000; 王希华等, 2004; 孟令彬等, 2006)。随着洪水干扰程度加剧, 青冈(*Cyclobalanopsis glauca*)种群逐渐形成以萌生为主的更新策略(陈小勇和宋永昌, 1997)。在遭受火灾干扰后, 大多数植物会产生大量的萌生个体, 以萌生更新方式进行群落的演替(Lloret & Vilà, 1997; Cirne & Scarano, 2001; 林露湘等, 2002; Lawes & Clarke, 2011), 促进群落生物多样性的恢复。在海拔较高且水热受限、海拔较低且雨水冲刷较强、坡度较陡、土层较薄等生存条件相对恶劣的情况下, 萌生容易发生且树种的萌生能力较强, 有利于维持种群与群落的稳定(Ye et al, 2014; 刘海波等, 2014)。然而, 萌生更新使树种快速恢复其母树原有的生态位, 导致群落保留

了较多的原有物种, 从而使群落外其他物种难以有侵入并定居的机会, 在一定程度上降低了物种周转率和群落内的物种多样性(Clarke et al, 2013)。尽管萌生更新在维持森林群落生物多样性中的生态学意义得到普遍认可, 但对于萌生更新与森林群落生物多样性之间的关系一直缺乏实验证据。

集中分布于中国的亚热带常绿阔叶林是世界上主要的植被类型之一。但由于自然资源开发利用历史悠久、人口众多、近期经济发展迅速等原因, 人类干扰对天然常绿阔叶林植被的影响巨大, 原生常绿阔叶林几乎已丧失殆尽(宋永昌等, 2013)。树种的萌生更新对受干扰后的次生森林恢复与重建具有十分重要的作用。那么, 常绿阔叶林萌生更新的主要特征是什么? 萌生更新对群落生物多样性的作用如何? 我们根据前期的研究, 假设萌生树种凭借原有根系, 其萌生生长迅速并产生竞争优势, 可能会导致群落多样性的降低。本文基于古田山亚热带常绿阔叶林5 ha样地的调查数据, 初步分析了该森林群落萌生更新的基本特征及其与群落物种多样性的关系, 探讨了萌生树种在森林中的位置与作用, 以期受干扰后的亚热带次生常绿阔叶林的恢复与重建提供科学依据。

1 材料和方法

1.1 研究区概况

古田山国家级自然保护区(29°10'19"–29°17'41" N, 118°03'50"–118°11'12" E)位于浙江省开化县, 总面积8,107 ha。该地属亚热带季风气候区, 年平均温度15.3℃, 7月平均温27.6℃, 1月平均温4.1℃, 年平均降水量1,963.7 mm, 相对湿度92.4%。土壤类型主要为红壤、黄红壤、红黄壤与部分沼泽土。保护区内的主要植被类型有常绿阔叶林(海拔350–800 m)、针阔叶混交林(海拔800–1,100 m)和针叶林(海拔1,100 m以上)等, 保存有发育典型的中亚热带常绿阔叶林生态系统, 植物种类丰富(于明坚等, 2001)。

1.2 样地设置与调查

选择保存相对完好的常绿阔叶林, 建立5 ha固定监测样地。样地中心位置29°15'05" N, 118°07'16" E, 南北宽200 m, 东西长250 m。该样地建成于2002年, 每隔5年进行一次复查。按CTFS (Center for Tropical Forest Science)的样地调查标准(Condit, 1995), 对样地内胸径(DBH) ≥ 1 cm的所有木本植物进行挂牌标

定与调查, 调查内容包括物种名称、胸径、坐标等永久监测指标。样地优势种明显, 乔木层优势种主要有甜槠(*Castanopsis eyrei*)、木荷(*Schima superba*)、马尾松(*Pinus massoniana*)和虎皮楠(*Daphniphyllum oldhamii*)等, 灌木层为毛花连蕊茶(*Camellia fraterna*)、柳叶蜡梅(*Chimonanthus salicifolius*)和马银花(*Rhododendron ovatum*)等(汪殷华等, 2011)。本次研究采用2007年的调查数据, 并选取其中的200 m × 240 m区域(将其划分为120个20 m × 20 m的小样方)来研究群落的萌生特征。

1.3 萌生更新的确定与调查

本研究以多茎干(multi-stemmed)的萌生现象来代表萌生更新, 即新的茎干从主茎基部萌生出来, 形成一丛多茎干的萌生植株(Del Tredici, 2001)。在样地调查时, 记录萌生树种的种类、主茎胸径、萌生茎干的数量与胸径等。

1.4 数据分析

物种的萌生能力与群落的萌生能力计算均以20 m × 20 m的小样方为取样单元。选择物种的萌生能力代表群落内该物种发生萌生的强度: 物种萌生能力 = (该物种的萌生个体数/该物种总个体数) × 100%; 采用群落萌生物种丰富度比例与萌生物种多度比例来代表群落的萌生能力: 群落萌生物种丰

富度比例 = 萌生物种丰富度/群落总物种丰富度, 即群落内已发生萌生的种类强度; 群落萌生物种多度比例 = 萌生物种多度/群落物种多度, 即群落内已发生萌生现象的树种个体数量强度。

所有统计分析与作图均在R 3.1.2 (R Development Core Team, 2014)中进行, 多样性指数使用vegan软件包(Oksanen et al, 2014)计算。采用线性回归模型(linear model)的二项式回归检验群落萌生能力与群落多样性各指数之间的关系, 并添加一个二次项以提高回归的预测精度。

2 结果

2.1 样地内萌生物种的基本特征

本次调查共发现147个物种, 隶属46科100属。样地物种总个体数为23,450株。其中, 具有萌生现象的物种94种, 隶属33科60属, 科属种数量分别占样地植物的71.74%、64.00%与63.95%。发生萌生的个体总数为9,036株, 占样地总个体数的38.53%。属于萌生物种但暂未发生萌生现象(潜在萌生)的个体总数为13,955株, 占样地总个体数的59.51%。样地内不具有萌生现象的物种有53种, 占样地物种数的36.05%, 共459株, 隶属32科49属。

比较样地内个体数量最高的前20个物种发现(表1),

表1 古田山5 ha样地中20个常见物种的萌生特征
Table 1 Sprouting characteristics of 20 common species in the 5 ha Gutianshan plot

物种 Species	科名 Family	个体数 Individuals	萌生个体数 Individuals of sprouting	萌生能力 Ability of sprouting	生活型 Life form
柳叶蜡梅 <i>Chimonanthus salicifolius</i>	蜡梅科 Calycanthaceae	3,233	2,339	0.64 ± 0.24	灌木 Shrub
毛花连蕊茶 <i>Camellia fraterna</i>	山茶科 Theaceae	2,573	723	0.25 ± 0.20	灌木 Shrub
马银花 <i>Rhododendron ovatum</i>	杜鹃花科 Ericaceae	1,423	562	0.29 ± 0.24	灌木 Shrub
格药柃 <i>Eurya muricata</i>	山茶科 Theaceae	1,172	231	0.13 ± 0.17	灌木 Shrub
甜槠 <i>Castanopsis eyrei</i>	壳斗科 Fagaceae	1,003	426	0.31 ± 0.29	乔木 Tree
青冈 <i>Cyclobalanopsis glauca</i>	壳斗科 Fagaceae	845	542	0.48 ± 0.38	乔木 Tree
檫木 <i>Loropetalum chinense</i>	金缕梅科 Hamamelidaceae	845	215	0.21 ± 0.24	灌木 Shrub
鹿角杜鹃 <i>Rhododendron latoucheae</i>	杜鹃花科 Ericaceae	839	385	0.30 ± 0.29	灌木 Shrub
栲树 <i>Castanopsis fargesii</i>	壳斗科 Fagaceae	838	329	0.30 ± 0.31	乔木 Tree
矩叶鼠刺 <i>Itea oblonga</i>	虎耳草科 Saxifragaceae	771	316	0.31 ± 0.30	灌木 Shrub
虎皮楠 <i>Daphniphyllum oldhamii</i>	交让木科 Daphniphyllaceae	699	77	0.05 ± 0.12	乔木 Tree
红楠 <i>Machilus thunbergii</i>	樟科 Lauraceae	614	126	0.18 ± 0.26	乔木 Tree
浙江新木姜子 <i>Neolitsea aurata</i> var. <i>chekiangensis</i>	樟科 Lauraceae	557	112	0.15 ± 0.27	灌木 Shrub
石栎 <i>Lithocarpus glaber</i>	壳斗科 Fagaceae	530	341	0.46 ± 0.38	乔木 Tree
钩栲 <i>Castanopsis tibetana</i>	壳斗科 Fagaceae	466	156	0.28 ± 0.31	乔木 Tree
美丽马醉木 <i>Pieris formosa</i>	杜鹃花科 Ericaceae	447	301	0.52 ± 0.37	灌木 Shrub
腺蜡瓣花 <i>Corylopsis glandulifera</i>	金缕梅科 Hamamelidaceae	397	322	0.78 ± 0.27	灌木 Shrub
猴欢喜 <i>Sloanea sinensis</i>	杜英科 Elaeocarpaceae	394	20	0.04 ± 0.13	乔木 Tree
木荷 <i>Schima superba</i>	山茶科 Theaceae	330	67	0.11 ± 0.20	乔木 Tree
江南越橘 <i>Vaccinium mandarinorum</i>	杜鹃花科 Ericaceae	320	87	0.19 ± 0.29	灌木 Shrub

萌生个体数较多的灌木物种有柳叶蜡梅、毛花连蕊茶、马银花等, 乔木物种有甜槠、青冈等。萌生能力较强的物种是腺蜡瓣花(*Corylopsis glandulifera*)、柳叶蜡梅、青冈、石栎(*Lithocarpus glaber*)等。从谱系结构上看, 萌生物种主要集中在壳斗科、杜鹃花科、金缕梅科、山茶科等类群(表1)。

2.2 萌生物种丰富度与群落多样性的关系

在研究的120个群落样方内, 已发生萌生现象的物种占群落物种丰富度的比例为9.52–63.64%, 平均值为33.8% (图1)。萌生物种丰富度比例与群落物种丰富度($P = 0.46$, 图1a)、Shannon-Wiener指数($P = 0.90$, 图1b)、Simpson指数($P = 0.54$, 图1c)以及Pielou均匀度指数($P = 0.77$, 图1d)之间没有表现出显著的相关关系。

2.3 萌生物种多度与群落多样性的关系

群落的萌生能力在9.52–63.92%之间, 平均值为36.56% (图2)。群落萌生能力与群落Shannon-Wiener指数($R^2 = 0.08$, $P = 0.006$, 图2b)、Simpson指

数($R^2 = 0.10$, $P = 0.002$, 图2c)以及Pielou均匀度指数($R^2 = 0.11$, $P < 0.001$, 图2d)之间均表现出显著的负相关关系。随着群落萌生能力的增强, 群落多样性指数均呈下降的趋势。但群落萌生能力与物种丰富度之间不存在显著的关系($P = 0.12$, 图2a)。

3 讨论

3.1 萌生树种在群落中的地位

本研究发现, 不管是萌生树种的物种数还是已发生萌生的树种个体数, 其在群落中的比例均较高, 暂未发生萌生现象的萌生树种个体数比例更高。这说明古田山常绿阔叶林中的萌生树种在群落物种组成中占优势。前人的研究也发现, 萌生现象在各种森林类型中都较为普遍(Vesk & Westoby, 2004), 且占有较大比重(陈沐等, 2008; Bellingham & Sparrow, 2009; 周长宁和沈有信, 2012; 刘海波等, 2014)。萌生植株在物质分配策略上与实生植株不同, 可将大量的淀粉等物质储存到根、地下茎等地下器官

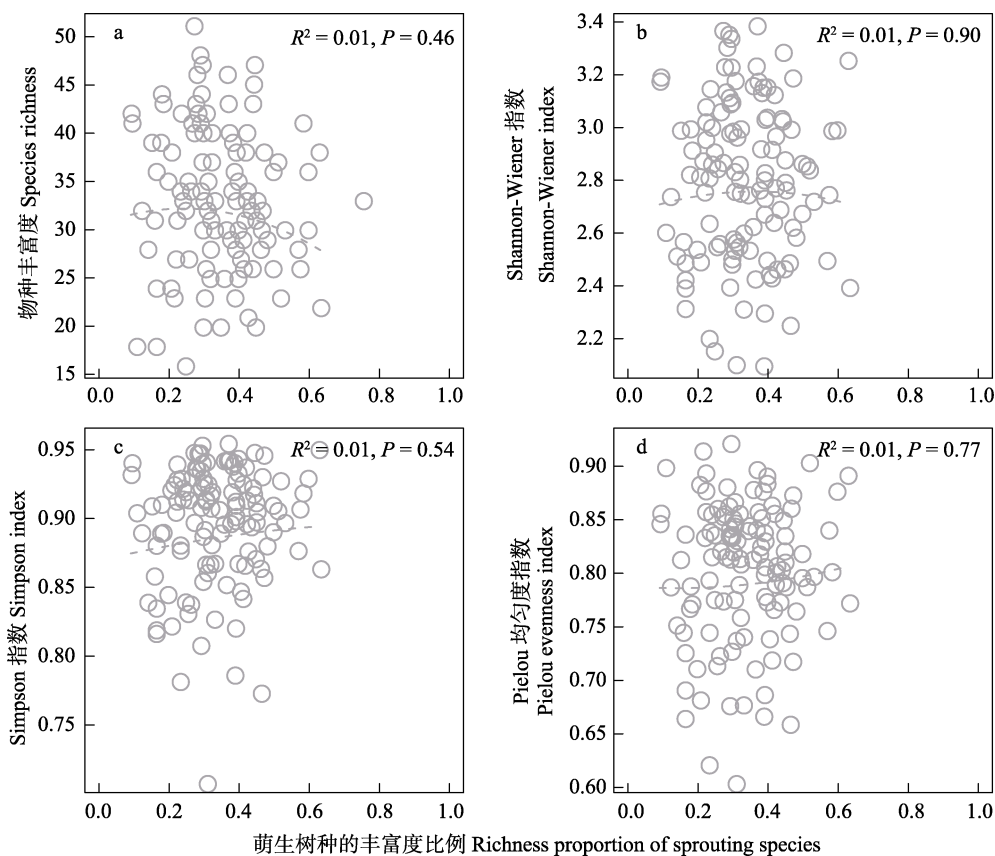


图1 古田山5 ha样地中萌生树种丰富度比例与群落物种多样性指数之间的关系

Fig. 1 Relationships between richness proportion of sprouting species and species diversity indices of community in the 5 ha Gutian-shan plot

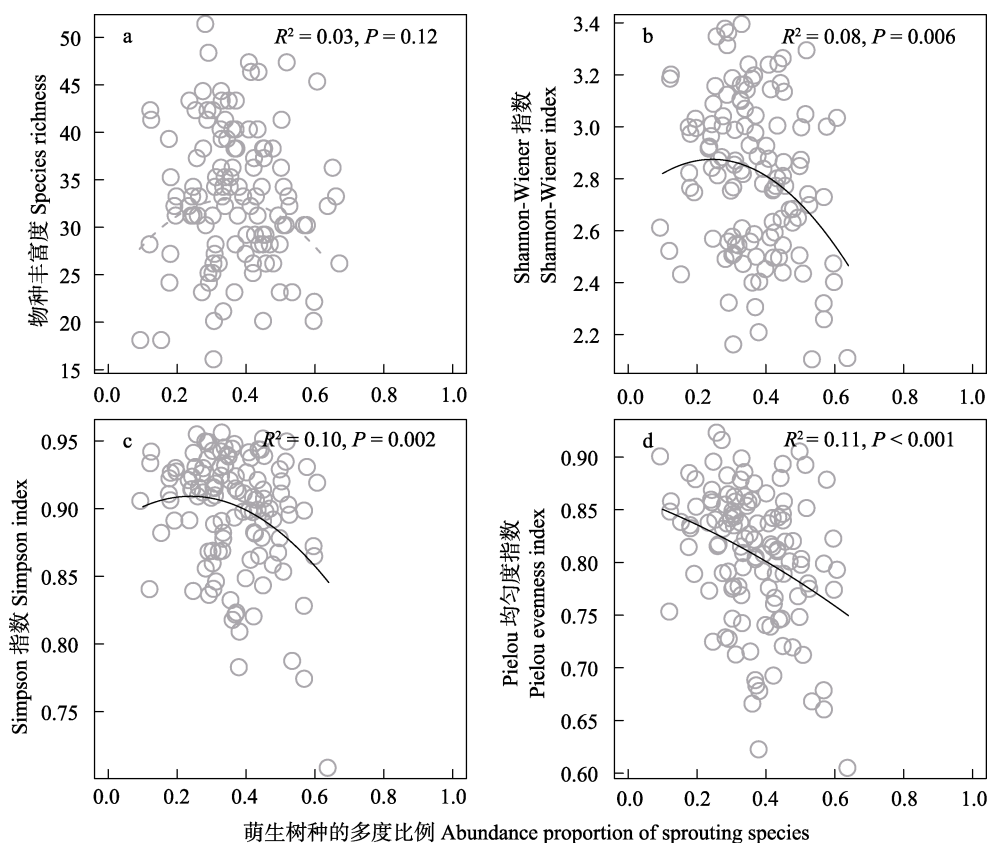


图2 古田山5 ha样地中萌生树种多度比例与群落物种多样性指数之间的关系

Fig. 2 Relationships between abundance proportion of sprouting species and species diversity indices of community in the 5 ha Gutianshan plot

(Moreira et al, 2012; Tomlinson et al, 2012), 而强大的地下系统为萌生茎干的生长提供了保障。新萌生茎干的产生不仅可以巩固实生个体的定居, 还可以拓展植株的生长空间。这些独特的生长策略增强了萌生树种对森林环境资源的利用能力, 使萌生树种拥有相当大的生物量和相当长的寿命(Bellingham & Sparrow, 2009; Clarke et al, 2013), 逐渐在森林群落中占据优势地位。另外, 一些研究发现, 在遭遇火灾、洪水等环境胁迫后, 实生更新受到限制, 很多物种采用萌生策略来进行自身恢复(陈小勇和宋永昌, 1997; Cirne & Scarano, 2001; 王希华等, 2004; Lawes & Clarke, 2011), 这可能也是萌生树种在群落中占优势地位的原因之一。古田山5 ha样地中土层较薄, 岩石裸露率较高, 这可能在一定程度上影响了种子的实生更新, 使得萌生更新相对普遍。作为森林发展进程中一种特别的更新策略, 萌生现象的普遍性与萌生树种的优势地位也暗示着萌生树种对森林生态系统稳定性的维持起着重要的作用。

本研究还发现, 壳斗科、杜鹃花科、山茶科与

金缕梅科等谱系分支中的一些物种容易发生萌生现象, 萌生能力也较强。其他研究也发现上述谱系分支在森林群落中的萌生现象比较常见(王希华等, 2004; 刘常幸等, 2014; 刘海波等, 2014; 骆争荣等, 2015)。这可能与物种的进化历史有关, 值得进一步研究。

3.2 萌生树种对群落生物多样性的作用

本研究发现, 在浙江古田山中亚热带常绿阔叶林中, 尽管群落物种多样性随着其萌生物种的增多并没有产生显著变化, 但是随着萌生物种多度的增加, 群落的物种多样性指数逐渐下降。这一结果与我们的假设一致。对南非南开普省森林萌生树种的研究也发现, 随着萌生物种多度的增加, 冠层树种的丰富度逐渐降低(Kruger & Midgley, 2001)。造成这一现象的原因可能多个, 比如萌生树种自身的遗传缺陷、萌生树种的强大竞争力等。从物种维持角度来看, 萌生树种的萌生繁殖始终维持着所谓“当代”的基因型, 缺少代际间的遗传多样性变化, 从而在一定程度上降低了群落内的物种周转率

(Phillips et al, 1994; Clarke et al, 2013), 最终导致群落物种多样性的降低。从种间关系来看, 萌生植株通过其强大的地上与地下部分, 比实生植株能更有效地利用地上、地下的环境资源, 在种间竞争上明显处于优势(Del Tredici, 2001; Clarke et al, 2010), 压制了其他物种的发展。另外, 植物群落在受到外界干扰作用后, 萌生树种能够以萌生更新的方式尽快占领其母树原有的生态位, 使群落外其他物种难以有侵入并定居的机会, 从而可能在一定程度上降低了群落内的物种多样性。

我们同时发现, 萌生树种多度影响着群落内物种的均匀度格局, 这可能也是导致群落物种多样性降低的原因之一。萌生树种具有高度密集的分株和种群, 并且寿命较长, 容易形成长时间固定的空间格局, 从而减缓演替进程与群落物种多样性的发展(Kruger & Midgley, 2001; Pausas et al, 2016)。

然而, Kammesheidt (1998)对巴拉圭热带湿润森林恢复的研究发现, 萌生会增加群落生物多样性。在云南西双版纳刀耕火种弃耕地的群落演替研究中同样发现, 演替早期萌生树种的增多会增加群落生物多样性(林露湘等, 2002)。这可能主要是由于时间尺度的影响: 在群落演替早期, 具有较强恢复能力的萌生植物可以成功恢复与拓展, 改善干扰后的群落生境, 促进其他物种的定居, 从而增加群落生物多样性(Caplat & Anand, 2009; Lawes & Clarke, 2011; Torres et al, 2014)。从演替进程来看, 萌生物种在演替早期的出现对森林的恢复可能起到一定的促进作用。我们建议, 在常绿阔叶林受损生态系统的植被恢复中, 可尝试把常见萌生树种如柳叶蜡梅、马银花、青冈、木荷等作为恢复初期阶段优先使用的先锋树种。

本研究表明, 古田山常绿阔叶林中的萌生树种一方面维持着自身生态位的延续, 一方面又可能延缓群落生物多样性的发展。树种的萌生生活史策略权衡将会对物种共存起到重要的调节作用, 这也说明了萌生树种在群落构建中的重要地位。未来的气候变化如升温、干旱、极端低温等干扰可能会促进萌生现象的增多, 深入了解萌生生活史策略在森林群落中的功能在未来研究中尤为重要。另外, 群落生物多样性的变化还会受到其他生境条件的影响, 其与萌生现象之间也可能缺乏必然的联系。因此, 萌生现象与群落生物多样性的关系有待于在更大

空间尺度或更多的群落类型上进行进一步检验, 同时建议开展不同演替阶段的研究。

致谢: 中国科学院植物研究所、浙江大学、古田山国家级自然保护区管理局、浙江师范大学多位老师、同学与工作人员参加野外工作与原始数据整理工作, 特此致谢!

参考文献

- Bellingham PJ, Sparrow AD (2000) Resprouting as a life history strategy in woody plant communities. *Oikos*, 89, 409–416.
- Bellingham PJ, Sparrow AD (2009) Multi-stemmed trees in montane rain forests: their frequency and demography in relation to elevation, soil nutrients and disturbance. *Journal of Ecology*, 97, 472–483.
- Bond WJ, Midgley JJ (2001) Ecology of sprouting in woody plants: the persistence niche. *Trends in Ecology & Evolution*, 16, 45–51.
- Caplat P, Anand M (2009) Effects of disturbance frequency, species traits and resprouting on directional succession in an individual-based model of forest dynamics. *Journal of Ecology*, 97, 1028–1036.
- Chamberlin EA, Aarsen LW (1996) The cost of apical dominance in white pine (*Pinus strobus* L.): growth in multi-stemmed versus single-stemmed trees. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, 123, 268–272.
- Chen M, Cao M, Lin LX (2007) Research advances in regeneration of woody plants by sprouting. *Chinese Journal of Ecology*, 26, 1114–1118. (in Chinese with English abstract) [陈沐, 曹敏, 林露湘 (2007) 木本植物萌生更新研究进展. *生态学杂志*, 26, 1114–1118.]
- Chen M, Fang H, Cao M (2008) Sprouting characteristics of sprouted woody plants in the mid-mountain humid evergreen broad-leaved forest on Ailao Mountain, Yunnan Province. *Guihaia*, 28, 627–632. (in Chinese with English abstract) [陈沐, 房辉, 曹敏 (2008) 云南哀牢山中山湿性常绿阔叶林树种萌生特征研究. *广西植物*, 28, 627–632.]
- Chen XY, Song YC (1997) Influence of flood disturbance on the regeneration of *Cyclobalanopsis glauca* populations. *Journal of Tropical and Subtropical Botany*, 5, 53–58. (in Chinese with English abstract) [陈小勇, 宋永昌 (1997) 洪水干扰对青冈种群更新的影响. *热带亚热带植物学报*, 5, 53–58.]
- Cirne P, Scarano FR (2001) Resprouting and growth dynamics after fire of the clonal shrub *Andira legalis* (Leguminosae) in a sandy coastal plain in south-eastern Brazil. *Journal of Ecology*, 89, 351–357.
- Clarke PJ, Lawes MJ, Midgley JJ (2010) Resprouting as a key functional trait in woody plants—challenges to developing

- new organizing principles. *New Phytologist*, 188, 651–654.
- Clarke PJ, Lawes MJ, Midgley JJ, Lamont BB, Ojeda F, Burrows GE, Enright NJ, Knox KJE (2013) Resprouting as a key functional trait: how buds, protection and resources drive persistence after fire. *New Phytologist*, 197, 19–35.
- Condit R (1995) Research in large, long-term tropical forest plots. *Trends in Ecology & Evolution*, 10, 18–22.
- Del Tredici P (2001) Sprouting in temperate trees: a morphological and ecological review. *Botanical Review*, 67, 121–140.
- Fujiki D, Kikuzawa K (2006) Stem turnover strategy of multiple-stemmed woody plants. *Ecological Research*, 21, 380–386.
- He YT, Cao M, Tang Y, Li GC (2000) A preliminary study on sprouting of canopy trees in middle mountain moist evergreen broad-leaved forest of Ailao Mountain, Yunnan. *Journal of Wuhan Botanical Research*, 18, 523–527. (in Chinese with English abstract) [何永涛, 曹敏, 唐勇, 李贵才 (2000) 云南省哀牢山中山湿性常绿阔叶林萌生现象的初步研究. *武汉植物学研究*, 18, 523–527.]
- Johnston RD, Lacey CJ (1983) Multi-stemmed trees in rainforest. *Australian Journal of Botany*, 31, 189–195.
- Kammesheidt L (1998) The role of tree sprouts in the restoration of stand structure and species diversity in tropical moist forest after slash-and-burn agriculture in eastern Paraguay. *Plant Ecology*, 139, 155–165.
- Kruger LM, Midgley JJ (2001) The influence of resprouting forest canopy species on richness in Southern Cape forests, South Africa. *Global Ecology and Biogeography*, 10, 567–572.
- Lawes MJ, Clarke PJ (2011) Ecology of plant resprouting: populations to community responses in fire-prone ecosystems. *Plant Ecology*, 212, 1937–1943.
- Lin LX, Cao M, Tang Y, Fu XH, Zhang JH (2002) Tree species diversity in abandoned fields of Xishuangbanna, SW China. *Acta Phytocologica Sinica*, 26, 216–222. (in Chinese with English abstract) [林露湘, 曹敏, 唐勇, 付先惠, 张建侯 (2002) 西双版纳刀耕火种弃耕地树种多样性比较研究. *植物生态学报*, 26, 216–222.]
- Liu CX, Jin Y, Yu JP, Chen SW, Tian L, Wang YQ, Chen JH (2014) Characteristics of root sprouting trees of *Castanopsis eyrei* and *Schima superba* communities in 1 hm² forest plot at Chawan, Gutianshan National Nature Reserve. *Journal of Zhejiang University (Science Edition)*, 41, 573–582, 592. (in Chinese with English abstract) [刘常幸, 金毅, 余建平, 陈声文, 田磊, 王云泉, 陈建华 (2014) 古田山茶湾样地甜槠-木荷林根萌特征分析. *浙江大学学报(理学版)*, 41, 573–582, 592.]
- Liu HB, Wang QG, Lu JM, Xu YZ, Lu ZJ, Qiao XJ, Bao DC, Guo YL, Meng HJ, Jiang MX (2014) Root-sprouting ability in an evergreen and deciduous broad-leaved mixed forest. *Chinese Science Bulletin (Chinese Version)*, 59, 3491–3499. (in Chinese with English abstract) [刘海波, 王庆刚, 路俊盟, 徐耀粘, 卢志军, 乔秀娟, 鲍大川, 郭屹立, 孟红杰, 江明喜 (2014) 八大公山常绿落叶阔叶混交林根萌能力. *科学通报*, 59, 3491–3499.]
- Lloret F, Vilà M (1997) Clearing of vegetation in Mediterranean garrigue: response after a wildfire. *Forest Ecology and Management*, 93, 227–234.
- Luo ZR, Chen DL, Yang H, Su LL, Ding BY (2015) Sprouting propagation characteristics of *Cleyera pachyphylla* in the Baishanzu subtropical evergreen forest. *Acta Ecologica Sinica*, 35, 5385–5392. (in Chinese with English abstract) [骆争荣, 陈德良, 杨辉, 苏立蕾, 丁炳扬 (2015) 百山祖常绿阔叶林厚叶红淡比的萌蘖繁殖特性. *生态学报*, 35, 5385–5392.]
- Meng LB, Bao WK, Pang XY, Sun F (2006) Effects of ramets adjustment on *Quercus liaotungensis* growth and seed generation. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 17, 1771–1776. (in Chinese with English abstract) [孟令彬, 包维楷, 庞学勇, 孙凡 (2006) 萌蘖调控对辽东栎留存萌生株生长与结实的影响. *应用生态学报*, 17, 1771–1776.]
- Moreira B, Tormo J, Pausas JG (2012) To resprout or not to resprout: factors driving intraspecific variability in resprouting. *Oikos*, 121, 1577–1584.
- Oksanen J, Blanchet FG, Kindt R, Legendre P, Minchin PR, O'Hara RB, Simpson GL, Solymos P, Stevens MHH, Wagner H (2014) *Vegan: Community Ecology Package*. <http://CRAN.R-project.org/package=vegan/>. (accessed on 2016-08-25)
- Pausas JG, Pratt RB, Keeley JE, Jacobsen AL, Ramirez AR, Vilagrosa A, Paula S, Kaneakua-Pia IN, Davis SD (2016) Towards understanding resprouting at the global scale. *New Phytologist*, 209, 945–954.
- Phillips OL, Hall P, Gentry AH, Sawyer SA, Vasquez R (1994) Dynamics and species richness of tropical rain forests. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 91, 2805–2809.
- R Development Core Team (2014) *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. <http://www.r-project.org/>. (accessed on 2016-08-25)
- Song YC, Wang XH, Yan ER (2013) *Evergreen Broad-leaved Forests 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.]
- Tomlinson KW, Sterck FJ, Bongers F, da Silva DA, Barbosa ERM, Ward D, Bakker FT, van Kaauwen M, Prins HHT, de Bie S, van Langevelde F (2012) Biomass partitioning and root morphology of savanna trees across a water gradient. *Journal of Ecology*, 100, 1113–1121.
- Torres RC, Giorgis MA, Trillo C, Volkmann L, Demaio P, Heredia J, Renison D (2014) Post-fire recovery occurs overwhelmingly by resprouting in the Chaco Serrano forest of Central Argentina. *Austral Ecology*, 39, 346–354.
- Vesk PA, Westoby M (2004) Sprouting ability across diverse

- disturbances and vegetation types worldwide. *Journal of Ecology*, 92, 310–320.
- Wang XH, Kent M, Fang XF (2007) Evergreen broad-leaved forest in eastern China: its ecology and conservation and the importance of resprouting in forest restoration. *Forest Ecology and Management*, 245, 76–87.
- Wang XH, Yan X, Yan ER, Jin Y (2004) Primary study on sprout regeneration of several dominant species of evergreen broad-leaved forest after logging in Tiantong. *Journal of Wuhan Botanical Research*, 22, 52–57. (in Chinese with English abstract) [王希华, 严晓, 闫恩荣, 金毅 (2004) 天童几种常绿阔叶林优势种在砍伐后萌枝更新的初步研究. *武汉植物学研究*, 22, 52–57.]
- Wang YH, Mi XC, Chen SW, Li MH, Yu MJ (2011) Regeneration dynamics of major tree species during 2002–2007 in a subtropical evergreen broad-leaved forest in Gutianshan National Nature Reserve in East China. *Biodiversity Science*, 19, 178–189. (in Chinese with English abstract) [汪殷华, 米湘成, 陈声文, 李铭红, 于明坚 (2011) 古田山常绿阔叶林主要树种2002–2007年间更新动态. *生物多样性*, 19, 178–189.]
- Yan ER, Wang XH, Shi JY, Wang XB, Wang LY (2005) Sprouting ecology of woody plants: a research review. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 16, 2459–2464. (in Chinese with English abstract) [闫恩荣, 王希华, 施家月, 王希波, 王良衍 (2005) 木本植物萌枝生态学研究进展. *应用生态学报*, 16, 2459–2464.]
- Ye J, Hao ZQ, Wang XG, Bai XJ, Xing DL, Yuan ZQ (2014) Local-scale drivers of multi-stemmed tree formation in *Acer*, in a temperate forest of northeast China. *Chinese Science Bulletin*, 59, 320–325.
- Yu MJ, Hu ZH, Yu JP, Ding BY, Fang T (2001) Forest vegetation types in Gutianshan Natural Reserve in Zhejiang. *Journal of Zhejiang University (Agriculture and Life Sciences)*, 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.]
- Zhou CN, Shen YX (2012) Sprouting characteristics of plant in a semi-humid evergreen broad-leaved forest on the karst hill slope. *Journal of Yunnan University*, 34(Suppl.1), 135–140, 148. (in Chinese with English abstract) [周长宁, 沈有信 (2012) 半湿润常绿阔叶林植物萌生特征在喀斯特丘陵坡面上的变化. *云南大学学报(自然科学版)*, 34(Suppl.1), 135–140, 148.]
- Zhu WZ, Wang JX, Luo CR, Duan XM (2007) Progresses of studies on forest sprout regeneration. *Scientia Silvae Sinicae*, 43(9), 74–82. (in Chinese with English abstract) [朱万泽, 王金锡, 罗成荣, 段学梅 (2007) 森林萌生更新研究进展. *林业科学*, 43(9), 74–82.]

(责任编辑: 王希华 责任编辑: 黄祥忠)

•研究报告•

小兴安岭铁力林业局冬季西伯利亚狍 (*Capreolus pygargus*)的生境选择

陈 龙^{1,2} 李月辉^{1*} 胡远满¹ 熊在平¹ 吴 文^{1,2} 李 悦³ 问青春⁴¹ (中国科学院沈阳应用生态研究所, 中国科学院森林生态与管理重点实验室, 沈阳 110016)² (中国科学院大学, 北京 100049)³ (辽宁大学环境学院, 沈阳 110036)⁴ (辽宁省环境监测中心, 沈阳 110161)

摘要: 为了揭示西伯利亚狍(*Capreolus pygargus*)的生境选择倾向, 本文在小兴安岭铁力林业局布设22条样线, 每条样线长1.5 km左右, 于2014年11月、2015年1月和12月沿着样线共设置西伯利亚狍的利用样方105个和对照样方68个, 记录样方内15个生境因子特征。利用Bailey's法判断西伯利亚狍对各生境因子的选择倾向, 使用资源选择函数分析西伯利亚狍对生境因子的综合选择。结果表明, 西伯利亚狍倾向选择的地形特征分别为海拔 ≤ 300 m或 ≥ 450 m、上坡位或坡度 $> 4^\circ$; 倾向选择的植被特征分别为农田或针叶林、林龄 ≤ 25 yr、郁闭度 ≥ 0.6 、乔木数量 ≤ 15 棵、乔木平均高 < 15 m、乔木平均胸径 ≤ 10 cm、灌木盖度 ≤ 0.3 或草本盖度 > 0.2 ; 倾向选择的食物特征为食物多; 倾向选择的安全特征分别为能见度 > 50 m或雪深 ≤ 10 cm。影响西伯利亚狍生境综合选择的主要因子为坡向、坡度、植被类型、郁闭度、乔木数量、乔木平均高和能见度。铁力林业局西伯利亚狍喜欢农田、喜欢易于感知威胁并能够迅速逃跑的相对开阔的生境; 地形特征、植被特征和安全特征是影响综合选择的主要生境特征。本研究提示, 构建适宜农田林地空间配置的景观格局将成为景观尺度保护西伯利亚狍种群的途径。

关键词: 西伯利亚狍; 小兴安岭; 森林景观; 生境选择; 资源选择函数; 能见度

Habitat selection by roe deer (*Capreolus pygargus*) over winter in the Tieli Forestry Bureau of the Lesser Xing'an Mountains

Long Chen^{1,2}, Yuehui Li^{1*}, Yuanman Hu¹, Zaiping Xiong¹, Wen Wu^{1,2}, Yue Li³, Qingchun Wen⁴¹ Key Laboratory of Forest Ecology and Management, Institute of Applied Ecology, Chinese Academy of Sciences, Shenyang 110016² University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049³ College of Environmental Sciences, Liaoning University, Shenyang 110036⁴ Environmental Monitoring Experiment Center of Liaoning Province, Shenyang 110161

Abstract: Habitat selection by roe deer (*Capreolus pygargus*) was explored by using line-transect sampling in the Tieli Forestry Bureau of the Lesser Xing'an Mountains. A total of 22 line-transects, each of which was about 1.5 km long, were installed. Fifteen habitat factors were measured in 105 plots used by roe deer and 68 control plots, respectively, in November 2014, January and December 2015. Based on Bailey's method analyzing the selectivity of roe deer using habitat factors, the result showed that in terms of topographic factors, roe deer preferred the habitats with altitude ≤ 300 m or ≥ 450 m, gradient $> 4^\circ$ or upper slope position; in terms of vegetation factors, roe deer preferred the farmland or coniferous forest, tree age ≤ 25 yr, canopy closure ≥ 0.6 , number of trees ≤ 15 , average tree height < 15 m, average DBH ≤ 10 cm, shrub coverage ≤ 0.3 or herbage coverage > 0.2 ; in terms of food factors, roe deer preferred much food abundance; and in terms of safety factors, roe deer preferred visibility > 50 m or snow depth ≤ 10 cm. The resource selection function revealed that the dominant factors influencing habitat selection by roe deer were aspect of slope, gradient, vegetation type, canopy closure, number of trees, average tree height and visibility. The roe deer in the Tieli For-

收稿日期: 2016-09-02; 接受日期: 2017-04-11

基金项目: 国家自然科学基金(41271201, 41371198)

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: liyh@iae.ac.cn

estry Bureau preferred agriculture land and open habitat where they can quickly perceive danger and escape from other animals or humans. Those factors involving topography, vegetation, security predominantly determined their habitat selection. This research suggested protecting the roe deer population by constructing an optimal forest landscape pattern mixed with agriculture lands of a certain area percentage and spatial arrangement.

Key words: roe deer (*Capreolus pygargus*); Lesser Xing'an Mountains; forest landscape; habitat selection; resource selection function; visibility

野生动物生境选择研究是评估动物栖息地质量、预测适宜栖息地的分布和负载量、评价种群特征及保护利用动物资源的重要基础和前提。狍属(*Capreolus*)动物是森林生态系统食物链的重要组成部分,其生境选择会影响植被和其他动物的种群特征,一直受到广泛关注(Mysterud et al, 1997; Linnell et al, 2004; Heinze et al, 2011; 葛志勇等, 2012)。

研究狍的生境选择常利用项圈定位技术跟踪其所处的位置,进而揭示所处位置的生境特征(Morellet et al, 2011; Ewald et al, 2014)。在种群密度低、个体难以或不允许被捕获时,也使用痕迹调查法,即统计分析狍的卧迹、粪便、脚印、采食等痕迹所处位置的生境特征(Mysterud et al, 1997; Heinze et al, 2011)。利用这两类方法,学者们揭示了狍对生境因子的选择倾向,如在选择地形时,一般选择坡度平缓、位于阳坡的生境(葛志勇等, 2012);选择觅食地时,喜爱食物丰富并易于取食的生境(Hemami et al, 2004);选择植被时,倾向高郁闭度的(Ewald et al, 2014)或成熟的林分(Borkowski & Ukalska, 2008),喜欢针阔混交林和阔叶林(周绍春等, 2010)等。学者们还揭示了狍对生境的综合选择倾向,如周绍春等(2010)研究揭示完达山狍生境选择受坡位、食物丰富度和干扰距离等生境因子的综合影响。朱洪强等(2013)研究表明食物丰富度、针叶树、雪深、裸岩和海拔是影响黄泥河自然保护区冬季狍卧息地选择的主导因子。

上述案例揭示了狍的生境选择特征,丰富了狍的行为生态学知识,有助于狍种群资源及其生境的保护与管理。但是,狍对各个因子的选择倾向差异很大,尤其在森林景观格局及植被特征发生变化时差异更为显著。例如,有研究表明狍不喜欢农田这一人工生境,也有研究表明狍喜欢农田,因为当农田出现时,狍的觅食、栖息等行为甚至生理特征受到影响,最终被动或主动地改变生境选择策略(Telleria & Virgos, 1997; Hewison et al, 2001; Jepsen

& Topping, 2004);再如狩猎的出现也会改变狍的活动范围(Richard et al, 2013)。另外,生境因子之间相互联系和权衡,也会导致选择倾向的差异,例如为了躲避威胁或伤害,狍可能选择隐蔽的生境躲避(葛志勇等, 2012),也可能选择开阔的生境迅速逃跑。这些不同的选择倾向都需要进一步深入研究,目前我国狍的重要分布区,尤其是受到人类活动影响的地区,缺乏足够的研究案例确定这些选择倾向及解释其差异性。

小兴安岭是西伯利亚狍(*Capreolus pygargus*)(张明海等, 2005)的重要分布区,森林景观受人为活动的影响而呈现农田镶嵌其中的格局,植被等特征也有所改变,现有的生境选择研究还不能完整系统地阐述这种情况下西伯利亚狍的选择行为特征。本研究在小兴安岭铁力林业局,采用痕迹调查法获取西伯利亚狍的生境利用数据,利用Bailey's法明确它们对各类生境因子的选择倾向,使用资源选择函数揭示它们的综合生境选择特征,以期为狍属动物种群的保护与管理提供科学依据。

1 研究区概况

铁力林业局(127°57'–128°12' E, 47°02'–47°36' N)位于小兴安岭南麓,东西宽45 km,南北长56 km,经营面积204,234 ha。地势为低山丘陵,东北高西南低,平均海拔513 m,最高海拔1,148 m,最低海拔225 m。土壤类型主要为山地暗棕壤(王崇民, 2014; 吴文等, 2016)。该区属寒温带大陆性季风气候,冬季严寒干燥,夏季温和多雨;年均气温1.4℃,最冷月(1月)平均气温–23.1℃,最热月(7月)平均气温21.4℃;年均降水量630 mm,集中于6–8月。该区水平地带性植被为温带针阔混交林,以红松(*Pinus koraiensis*)为主,伴生多种温带阔叶树种;由于人类干扰,当地植被现已演变为以阔叶树为主的天然次生林。现有林地面积172,381 ha,占总面积的84.4%,未成林和疏林地面积4,753 ha,占总面积的

2.4%, 其他土地面积26,967 ha, 占总面积的13.2%, 其中农田约占总面积的7%左右(王崇民, 2014)。

2 研究方法

2.1 样方的设置和调查

根据地形图和前期调查结果, 在铁力林业局设置22条样线, 每条样线长1.5 km左右, 样线呈“Z”字型排列(Strindberg & Buckland, 2004), 于2014年11月、2015年1月和12月沿着样线共设置生境利用样方105个和对照样方68个。

调查人员沿着样线行进, 遇到西伯利亚兔的活动痕迹(蹄印、粪便、尿痕、蹭痕、卧痕或采食痕迹)时, 以活动痕迹为中心设置1个10 m × 10 m的利用样方, 在样方内设置3个2 m × 2 m的灌木样方和3个1 m × 1 m的草本样方, 调查和记录以下15个生境因子的特征(骆颖等, 2009; 滕丽微等, 2010a):

(1)海拔(m): 用GPS记录样方中心点的海拔高度。

(2)坡向: 首先用GPS记录样方中心点的经纬度, 再利用ArcGIS软件在DEM中提取坡向, 定义正北方向为0°, 沿顺时针方向分为阳坡(135°–225°)、阴坡(0°–45°、315°–360°)、半阴半阳坡(45°–135°、225°–315°)。

(3)坡度(°): 用罗盘仪在样方中心测量。

(4)坡位: 判断样方所在区域的坡位, 分为下坡位、中坡位、上坡位。

(5)植被类型: 划分为针叶林、针阔混交林、阔叶林、灌丛和农田。

(6)林龄(yr): 根据样方内乔木的胸径和轮枝估算。

(7)郁闭度(%): 估测样方内乔木树冠盖度。

(8)乔木数量(棵): 计数样方内乔木数量。

(9)乔木平均高(m): 使用测高仪测量样方内每棵乔木的高度, 计算平均值。

(10)乔木平均胸径(cm): 使用围尺测量样方内每棵乔木的胸径, 计算平均值。

(11)灌木盖度(%): 估测3个2 m × 2 m样方内灌木的盖度, 计算平均值。

(12)草本盖度(%): 估测3个1 m × 1 m样方内草本的盖度, 计算平均值。

(13)食物丰富度: 根据可食草本和灌木嫩枝条数量划分食物丰富度, 为无(0–20%)、少(20%–40%)、一般(40%–60%)、多(60%–80%)、丰富(80%–100%)。

(14)能见度(m): 指在样方中能看到的最大距离,

一人持皮尺一端站在样方中心, 另一人持皮尺的另一端分别向4个顶点方向行走, 至相互看不见时记录皮尺读数, 计算4个方向的平均值。

(15)雪深(cm): 在样方内随机选取3个位置测量雪深, 计算平均值。

沿着上述样线, 每隔200 m设置1个10 m × 10 m的对照样方, 在样方内设置3个2 m × 2 m的灌木样方和3个1 m × 1 m的草本样方, 测量和记录与利用样方内同样的生境因子特征。如果在对照样方的预定位置出现西伯利亚兔的活动痕迹, 则沿着样线向前移动50–100 m, 重新设置对照样方。

2.2 西伯利亚兔对生境因子的选择倾向分析

除植被类型、食物丰富度、坡向和坡位划分类别外, 其余11个生境因子根据本研究测得的数值分别划分为3个等级(周绍春等, 2010)(表1), 再利用Bailey's法判断西伯利亚兔对某一生境因子类别或等级的选择性(Neu et al, 1974; Byers et al, 1984)。

P_i 为实际利用比例, $P_i = n_i/N$, n_i 代表*i*类别或等级样方数, N 代表利用样方总数。

对于选定的置信度($\alpha = 0.05$), P_i 的Bailey's置信区间 $[P_i^L, P_i^U]$ 的端点值计算公式为(Byers et al, 1984; 戎可等, 2009):

$$P_i^L = \frac{\left(\sqrt{P_{iL}} - \sqrt{C(C+1-P_{iL})}\right)^2}{(C+1)^2} \quad (1)$$

$$P_i^U = \frac{\left(\sqrt{P_{iU}} + \sqrt{C(C+1-P_{iU})}\right)^2}{(C+1)^2} \quad (2)$$

$$C = \frac{B}{4N} \quad (3)$$

$$P_{iL} = \frac{n_i - \frac{1}{8}}{N + \frac{1}{8}} \quad (4)$$

$$P_{iU} = \frac{n_i + \frac{7}{8}}{N + \frac{1}{8}} \quad (5)$$

式中, B 为置信度(α/k)和自由度为1时的卡方分布单尾检验临界值, k 代表类别或等级数。利用Excel程序的CHIINV(α/k , 1)函数计算。

P_{io} 为期望利用比例, 与 P_i 的Bailey's置信区间比较, 当 $P_{io} < P_i^L$ 时表示偏好选择, 选择性记作“+”; 当 $P_{io} > P_i^U$ 时表示避开选择, 选择性记作“-”; 在置信

表1 生境因子划分标准及西伯利亚狍对生境因子的选择倾向

Table 1 Classification criteria of habitat factors and selectivity of roe deer using each habitat factor

生境因子 Habitat factor	类别或等级标准 Classification criteria	实际利用比例 Actual propor- tion used (P_i)	期望利用比例 Expected propor- tion used (P_{i_0})	P_i 的Bailey's 95%置信区间 Bailey's 95% interval for P_i	选择性 Preference
海拔 Altitude (H_{alt} , m)	≤ 300 $300 < H_{alt} < 450$ ≥ 450	0.732 0.181 0.087	0.723 0.221 0.056	$0.728 \leq P_{Halt1} \leq 0.741$ $0.156 \leq P_{Halt2} \leq 0.213$ $0.062 \leq P_{Halt3} \leq 0.121$	+
坡向 Aspect of slope (Asp)	半阴半阳坡 Half-sunny slope 阴坡 Shady slope 阳坡 Sunny slope	0.695 0.181 0.124	0.694 0.196 0.110	$0.650 \leq P_{Asp1} \leq 0.741$ $0.156 \leq P_{Asp2} \leq 0.214$ $0.090 \leq P_{Asp3} \leq 0.169$	0
坡度 Gradient (Grad)	$\leq 4^\circ$ $4^\circ < Grad < 8^\circ$ $\geq 8^\circ$	0.307 0.331 0.362	0.462 0.236 0.303	$0.303 \leq P_{Grad1} \leq 0.316$ $0.300 \leq P_{Grad2} \leq 0.367$ $0.318 \leq P_{Grad3} \leq 0.411$	-
坡位 Slope position (Pos)	上 Upper 中 Middle 下 Lower	0.238 0.352 0.410	0.208 0.416 0.376	$0.234 \leq P_{Pos1} \leq 0.249$ $0.317 \leq P_{Pos2} \leq 0.394$ $0.359 \leq P_{Pos3} \leq 0.465$	+
植被类型 Vegetation type (Veg)	农田 Farmland 灌丛 Shrub 针叶林 Coniferous forest 阔叶林 Broad-leaved forest 针阔混交林 Coniferous and broad-leaved mixed forest	0.152 0.048 0.067 0.648 0.086	0.092 0.087 0.058 0.653 0.110	$0.112 \leq P_{Veg1} \leq 0.205$ $0.034 \leq P_{Veg2} \leq 0.071$ $0.064 \leq P_{Veg3} \leq 0.076$ $0.593 \leq P_{Veg4} \leq 0.702$ $0.061 \leq P_{Veg5} \leq 0.121$	+
林龄 Tree age (Age, yr)	≤ 25 $25 < Age < 45$ ≥ 45	0.228 0.480 0.291	0.174 0.559 0.267	$0.225 \leq P_{Age1} \leq 0.237$ $0.447 \leq P_{Age2} \leq 0.518$ $0.250 \leq P_{Age3} \leq 0.339$	+
郁闭度 Canopy closure (C)	≤ 0.3 $0.3 < C < 0.6$ ≥ 0.6	0.331 0.441 0.228	0.421 0.421 0.159	$0.327 \leq P_{C1} \leq 0.340$ $0.408 \leq P_{C2} \leq 0.479$ $0.191 \leq P_{C3} \leq 0.273$	-
乔木数量 Number of trees (N)	≤ 15 $15 < N < 30$ ≥ 30	0.913 0.071 0.016	0.656 0.159 0.185	$0.910 \leq P_{N1} \leq 0.921$ $0.054 \leq P_{N2} \leq 0.095$ $0.006 \leq P_{N3} \leq 0.038$	+
乔木平均高 Average tree height (H_{tree} , m)	≤ 10 $10 < H_{tree} < 15$ ≥ 15	0.189 0.189 0.622	0.144 0.128 0.728	$0.186 \leq P_{Htree1} \leq 0.198$ $0.164 \leq P_{Htree2} \leq 0.221$ $0.576 \leq P_{Htree3} \leq 0.669$	+
乔木平均胸径 Average DBH (DBH, cm)	≤ 10 $10 < DBH < 20$ ≥ 20	0.339 0.488 0.173	0.251 0.585 0.164	$0.335 \leq P_{DBH1} \leq 0.348$ $0.455 \leq P_{DBH2} \leq 0.526$ $0.140 \leq P_{DBH3} \leq 0.215$	+
灌木盖度 Shrub coverage (C_{shrub})	≤ 0.3 $0.3 < C_{shrub} < 0.6$ ≥ 0.6	0.567 0.323 0.110	0.477 0.354 0.169	$0.563 \leq P_{Cshrub1} \leq 0.576$ $0.292 \leq P_{Cshrub2} \leq 0.359$ $0.083 \leq P_{Cshrub3} \leq 0.147$	+
草本盖度 Herbage coverage (C_{herb})	≤ 0.2 $0.2 < C_{herb} < 0.4$ ≥ 0.4	0.480 0.299 0.220	0.626 0.205 0.169	$0.476 \leq P_{Cherb1} \leq 0.490$ $0.269 \leq P_{Cherb2} \leq 0.335$ $0.183 \leq P_{Cherb3} \leq 0.265$	-
食物丰富度 Food abundance (Fa)	无 Nothing 少 Little 一般 General 多 Much 丰富 Rich	0.076 0.038 0.067 0.610 0.210	0.087 0.121 0.179 0.422 0.191	$0.073 \leq P_{Fa1} \leq 0.086$ $0.026 \leq P_{Fa2} \leq 0.060$ $0.045 \leq P_{Fa3} \leq 0.099$ $0.555 \leq P_{Fa4} \leq 0.665$ $0.162 \leq P_{Fa5} \leq 0.266$	-
能见度 Visibility (Vis, m)	≤ 50 $50 < Vis < 90$ ≥ 90	0.567 0.252 0.181	0.703 0.179 0.118	$0.563 \leq P_{Vis1} \leq 0.576$ $0.224 \leq P_{Vis2} \leq 0.287$ $0.147 \leq P_{Vis3} \leq 0.223$	+
雪深 Snow depth (Sd, cm)	≤ 10 $10 < Sd < 20$ ≥ 20	0.622 0.087 0.291	0.503 0.241 0.256	$0.618 \leq P_{Sd1} \leq 0.631$ $0.069 \leq P_{Sd2} \leq 0.113$ $0.250 \leq P_{Sd3} \leq 0.339$	+

+表示偏好选择, -表示避开选择, 0表示随机选择。

+ represents preference selection, - represents avoidance selection, 0 represents random selection.

区间内表示随机选择, 选择性记作“0”。

2.3 西伯利亚狍生境资源选择函数的构建

资源选择函数既能分析野生动物对单个生境因子的选择性, 又能兼顾生境因子的综合效应, 应用比较广泛。资源选择函数的计算公式如下(Boyce et al, 2003; Boyce, 2006):

$$Y(X) = \exp(\beta_0 + \beta_1 X_1 + \beta_2 X_2 + \dots + \beta_n X_n) \quad (6)$$

式中: X 为生境因子, β 表示选择系数。

为了构建西伯利亚狍的资源选择函数, 先将15个生境因子中的植被类型、食物丰富度、坡向和坡位赋值, 其中植被类型中的针叶林、针阔混交林、阔叶林、灌丛和农田分别赋值1、2、3、4、5; 食物丰富度中的丰富、多、一般、少和无分别赋值1、2、3、4、5; 坡向中的阳坡、阴坡和半阴半阳坡分别赋值1、2、3; 坡位中的下坡位、中坡位和上坡位分别赋值1、2、3。然后, 将这4个生境因子的赋值和其余11个生境因子的测量值作为自变量输入广义线性模型(generalized linear model, GLM)中, 利用MASS包中的向后逐步回归的方法来选择进入方程的变量。当模型AIC值最小时, 将剩余的生境因子根据最大似然估计多次迭代, 进行逻辑斯蒂回归分析, 最终进入函数方程的生境因子均为具有明显统计学意义的变量。

资源选择概率为 $P = \exp(\beta_0 + \beta_1 X_1 + \beta_2 X_2 + \dots + \beta_n X_n) / [1 + \exp(\beta_0 + \beta_1 X_1 + \beta_2 X_2 + \dots + \beta_n X_n)]$, P 取值范围为0–1, 越趋近于1选择概率越大(滕丽微等, 2010a; 朱洪强等, 2013)。

上述计算过程利用R 3.0.1 (<http://www.r-project.org/>)完成(方匡南等, 2015)。

3 结果

3.1 西伯利亚狍对生境因子的选择倾向

Bailey’s法分析结果表明, 西伯利亚狍倾向选择的地形特征分别为海拔 ≤ 300 m或 ≥ 450 m、上坡位或坡度 $> 4^\circ$; 倾向选择的植被特征分别为农田或针叶林、林龄 ≤ 25 yr、郁闭度 ≥ 0.6 、乔木数量 ≤ 15 棵、乔木平均高 < 15 m、乔木平均胸径 ≤ 10 cm、灌木盖度 ≤ 0.3 或草本盖度 > 0.2 ; 倾向选择的食物特征为食物多; 倾向选择的安全特征分别为能见度 > 50 m或雪深 ≤ 10 cm(表1)。

3.2 西伯利亚狍的生境资源选择函数

广义线性模型分析结果显示, 剔除海拔、坡位、草本盖度、食物丰富度和雪深5个因子后, 模型AIC值最小。然后将剩下的10个因子重新拟合方程, 通过向后逐步回归法选择出具有明显统计学意义的变量为: 坡向、坡度、植被类型、郁闭度、乔木数量、乔木平均高和能见度。西伯利亚狍的生境资源选择函数模型为: $Y(X) = \exp(-4.153 + 1.148 \times \text{坡向} + 0.310 \times \text{坡度} + 0.672 \times \text{植被类型} + 7.099 \times \text{郁闭度} - 0.196 \times \text{乔木数量} - 0.355 \times \text{乔木平均高} + 0.080 \times \text{能见度})$ (表2)。资源选择函数模型的MacFadden R^2 统计量为0.836, 表明拟合情况良好; LR检验中 χ^2 为187.45, P 值小于0.001, 模型通过显著性检验。根据资源选择函数系数及选择概率公式可知, 在本研究的生境变量范围内, 西伯利亚狍的生境综合选择概率随乔木数量和乔木平均高增加而降低, 随能见度、坡度和郁闭度增加而升高, 随坡向、植被类型的值增加而升高。

表2 西伯利亚狍冬季生境资源选择函数的生境因子及选择系数
Table 2 Habitat factors and selection coefficients of habitat resource selection function of roe deer over winter

变量 Variable	回归系数 β Regression coefficient β	标准误 Standard error	Wald 统计量 Wald statistic	P
坡向 Aspect of slope	1.148	0.564	2.037	0.042*
坡度 Gradient	0.310	0.112	2.767	0.006**
郁闭度 Canopy closure	7.099	2.246	3.161	0.002**
植被类型 Vegetation type	0.672	0.319	2.110	0.035*
乔木数量 Number of trees	-0.196	0.046	-4.291	1.78e-05**
乔木平均高 Average tree height	-0.355	0.095	-3.730	0.000**
能见度 Visibility	0.080	0.031	2.533	0.011*
常量 Constant	-4.153	2.398	-1.732	0.083

*表示差异显著; **表示差异极显著
* difference was significant; ** difference was extremely significant

4 讨论

4.1 西伯利亚狗对生境因子的选择倾向

西伯利亚狗对各生境因子的选择性研究结果中, 两个选择倾向与国内已有研究结果不同:

一是植被类型方面, 本研究结果表明西伯利亚狗倾向选择农田。国内部分研究案例的研究区内没有农田, 故没有关于农田选择性的结论(葛志勇等, 2012; 朱洪强等, 2013), 周绍春等(2010)证明在完达山的五泡林场和河口林场狗不选择农田, 只有滕丽微等(2006, 2010a)在三江自然保护区得出狗喜欢农田的结论。国外多数研究表明狗喜欢农田, 农田的出现甚至导致鹿科动物种群数量大幅增加(Telleria & Virgos, 1997), 本研究与这些研究结果一致, 可能因为: (1)铁力林业局种植的农作物是玉米和大豆, 秋收后大量秸秆和少量果实残存, 比其他类型生境能提供更丰富的食物和营养。同时, 农田地势相对平坦, 取食容易, 站秆或堆状残留物极易被发现, 即使被积雪覆盖, 也容易被刨出(滕丽微等, 2006); (2)本研究区呈现以森林(面积比例84.4%)为基质、小面积农田斑块镶嵌其中的景观格局, 同时为狗提供了休息地和觅食地; (3)西伯利亚狗具有一定的适应能力(Hewison et al, 2001; Morellet et al, 2011), 逐渐适应农田的出现和扩大, 到农田取食和活动(Jepsen & Topping, 2004; Abbas et al, 2011)。

二是安全方面, 本研究认为西伯利亚狗对逃跑条件的需求更高, 喜欢相对开阔、障碍少的生境。国内多数研究使用“隐蔽级”或“隐蔽水平”来强调鹿科动物对“隐蔽”的需求(骆颖等, 2009; 周绍春等, 2010), 并证明狗喜欢隐蔽程度较高的生境(葛志勇等, 2012; 朱洪强等, 2013)。本研究的结果表明, 在森林景观中, 没有防御能力、以奔跑逃避为对策的西伯利亚狗, 不仅需要隐蔽、更需要提早知道危险的来临以及有利于逃跑的生境条件, 也就是说, 如果在隐蔽和逃跑之间权衡, 逃跑更为重要, 即大的视野范围和有利于逃跑的生境条件更为重要。这得到一些文献的支持, 如Grovenburg等(2012)研究表明白尾鹿(*Odocoileus virginianus*)幼仔为了逃脱天敌的猎捕, 喜欢选择草地和湿地等开阔的生境。因此, 本文探索性地使用了“能见度”替代以往研究中的“隐蔽度”, 意在简单直观地反映视野范围和逃跑的生境条件, 能见度高意味着视野开阔, 同时障碍

少、利于迅速逃跑。本研究也证实, 相比而言, 西伯利亚狗喜欢能见度大于50 m的生境。同时, 本研究中西伯利亚狗对灌丛的选择结果也可以从它们感知威胁、利于逃跑的安全角度来理解。有研究认为狗喜欢灌丛, 是因为高密度的灌丛可以为它们提供食物和隐蔽物(滕丽微等, 2010b), 而本研究中西伯利亚狗避免选择灌丛, 可能因为本研究区的灌丛类型包括蒿柳(*Salix viminalis*)灌丛、榛子(*Corylus heterophylla*)灌丛和胡枝子(*Lespedeza bicolor*)灌丛(周以良, 1994), 其中蒿柳灌丛冬季“塔头”裸露, 地表凹凸不平, 一定程度上阻碍了西伯利亚狗的行动; 榛子和胡枝子灌丛密度很大, 枝桠繁密, 不仅阻碍行动还严重影响能见度。我们的结论和国内个别研究一致, 如周绍春等(2010)研究表明灌木密度过高不利于动物行走; 也和当地人的感性认识一致, 他们将灌丛的高密度状态称作“闹”, 并且肯定通常情况下西伯利亚狗不会出现在“闹”的地方。

此外, 还有部分选择倾向与国内其他研究结果不同, 但目前尚不能解释其原因, 只能一定程度地推测, 有待深入研究。例如, 对地形因子的选择结果可能反映了人类活动的影响, 滕丽微等(2010a)和周绍春等(2010)认为狗喜欢中坡位或者下坡位, 本文结果表明西伯利亚狗喜欢上坡位, 推测可能与本研究区尚存零星的捕猎活动有关, 已有研究证实人为活动能够改变鹿科动物的活动范围(Quinn et al, 2013; Richard et al, 2013), 可以一定程度支持这种推测, 但仍需进一步证实; 通常情况下, 狗多出现在阳坡, 但本研究中随机选择3个坡向, 这是否也与人类活动有关, 都需要深入研究。

4.2 西伯利亚狗对资源的综合选择

本研究资源选择函数筛选出的生境选择变量为地形特征(坡度和坡向)、植被特征(植被类型、郁闭度、乔木数量和乔木平均高)和能见度, 与其他研究结果相比, 具有一定的共性, 即筛选出了相同的因子, 如坡向(周绍春等, 2010; 朱洪强等, 2013)、植被类型(滕丽微等, 2006)和郁闭度(Ewald et al, 2014), 同时更大程度地显示了差异性, 即筛选出的因子大多不相同。导致这种差异的原因是: (1)在各个研究区最初选择的调查因子不同; (2)某个生境因子是否被选入资源选择函数与其本身状况密切相关, 如食物丰富度因子, 如果当地食物不足, 该因子就可能成为综合选择的重要因子, 本研究区西伯利亚狗密

度较小、食物相对充足,故没有成为重要因子。各研究案例中生境因子状态差异很大,结果差异就很大;(3)即使同一研究区,在不同的空间尺度和时间点如冬夏和昼夜,狍的生境选择也有显著差异(Boyce et al, 2003; Boyce, 2006; 滕丽微等, 2006)。这种差异性同时提示了在狍的重要分布区开展生境选择案例研究的必要性和重要性。

资源选择函数筛选结果中,除地形特征外,植被特征和能见度都与森林植被状况密切相关,改善植被状况就会改善西伯利亚狍的生境质量。铁力林业局商业采伐从建国初期开始,严重破坏了森林资源,1998年天然林保护工程实施以后规模逐渐减小,至2014年全部停止。停止采伐后森林开始恢复,虽然自然恢复过程复杂,各个生境因子变化很大,一定时期内可能并不利于西伯利亚狍的生存,人为辅助措施短期内也不能迅速改变植被特征,如定期割灌抚育后的灌木枝丫被保留在原地,短期内增大能见度的同时也阻碍了西伯利亚狍的活动,但长远来看,停采后植被的恢复一定程度上有助于西伯利亚狍种群的生存(Partl et al, 2002)。

4.3 生境选择、景观格局与西伯利亚狍种群的保护

本文所揭示的西伯利亚狍生境选择倾向为景观尺度的种群保护实践提供了参考,即可通过调整景观格局保护种群;同时也为景观尺度的种群保护研究提出了新课题,即怎样调整景观格局最适合种群的恢复和保护。例如,西伯利亚狍喜欢农田,从这个角度而言,适当增加农田面积可以为它们提供更多优质食物,但另一方面,如果农田面积过大,西伯利亚狍更易受到伤害,躲避伤害的行为成本也增大。更进一步,农田斑块与林地之间适当的空间配置也非常重要,数量多、小面积的农田斑块可能比大面积连续的农田斑块能更好地同时满足食物和安全需要。因此,适宜的农田林地的面积比例和空间配置等都将是景观尺度保护狍种群研究中需要深入探讨的问题。

参考文献

- Abbas F, Morellet N, Hewison AJM, Merlet J, Cargnelutti B, Lourtet B, Angibault J, Daufresne T, Aulagnier S, Verheyden H (2011) Landscape fragmentation generates spatial variation of diet composition and quality in a generalist herbivore. *Oecologia*, 167, 401–411.
- Borkowski J, Ukalska J (2008) Winter habitat use by red and roe deer in pine-dominated forest. *Forest Ecology and Management*, 255, 468–475.
- Boyce MS (2006) Scale for resource selection functions. *Diversity and Distributions*, 12, 269–276.
- Boyce MS, Mao JS, Merrill EH, Fortin D, Turner MG, Fryxell J, Turchin P (2003) Scale and heterogeneity in habitat selection by elk in Yellowstone National Park. *Ecoscience*, 10, 421–431.
- Byers CR, Steinhorst RK, Krausman PR (1984) Clarification of a technique for analysis of utilization-availability data. *Journal of Wildlife Management*, 48, 1050–1053.
- Ewald M, Dupke C, Heurich M, Mueller J, Reineking B (2014) LiDAR remote sensing of forest structure and GPS telemetry data provide insights on winter habitat selection of European roe deer. *Forests*, 5, 1374–1390.
- Fang KN, Zhu JP, Jiang YF (2015) *R Data Analysis: Methods and Application*. Publishing House of Electronics Industry, Beijing. (in Chinese) [方匡南, 朱建平, 姜叶飞 (2015) *R* 数据分析: 方法与案例详解. 电子工业出版社, 北京.]
- Ge ZY, Zhu HQ, Mao ZX, Zhang DD, Jiang CY, Li C, Zhang XD, Wang HJ (2012) Wintering habitat selection by roe deer (*Capreolus capreolus*) in Huangnihe Nature Reserve, Jilin Province of Northeast China. *Chinese Journal of Ecology*, 31, 943–948. (in Chinese with English abstract) [葛志勇, 朱洪强, 毛之夏, 张冬冬, 姜春艳, 李成, 张晓东, 王海军 (2012) 黄泥河自然保护区狍冬季栖息地选择. 生态学杂志, 31, 943–948.]
- Grovenburg TW, Monteith KL, Klaver RW, Jenks JA (2012) Predator evasion by white-tailed deer fawns. *Animal Behaviour*, 84, 59–65.
- Heinze E, Boch S, Fischer M, Hessenmoller D, Klenk B, Muller J, Prati D, Schulze ED, Seele C, Socher S, Halle S (2011) Habitat use of large ungulates in northeastern Germany in relation to forest management. *Forest Ecology and Management*, 261, 288–296.
- Hemami MR, Watkinson AR, Dolman PM (2004) Habitat selection by sympatric muntjac (*Muntiacus reevesi*) and roe deer (*Capreolus capreolus*) in a lowland commercial pine forest. *Forest Ecology and Management*, 194, 49–60.
- Hewison AJM, Vincent JP, Joachim J, Angibault JM, Cargnelutti B, Cibien C (2001) The effects of woodland fragmentation and human activity on roe deer distribution in agricultural landscapes. *Canadian Journal of Zoology*, 79, 679–689.
- Jepsen JU, Topping CJ (2004) Modelling roe deer (*Capreolus capreolus*) in a gradient of forest fragmentation: behavioural plasticity and choice of cover. *Canadian Journal of Zoology*, 82, 1528–1541.
- Linnell JDC, Nilsen EB, Andersen R (2004) Selection of bed-sites by roe deer *Capreolus capreolus* fawns in an agricultural landscape. *Acta Theriologica*, 49, 103–111.
- Luo Y, Zhang MM, Liu ZS, Li ZG, Hu TH, Zhai H (2009) Winter and spring habitat selection of red deer (*Cervus elaphus alxaicus*) in the Helan Mountains, China. *Acta*

- Ecologica Sinica, 29, 2757–2763. (in Chinese with English abstract) [骆颖, 张明明, 刘振生, 李志刚, 胡天华, 翟昊 (2009) 贺兰山马鹿冬春季生境的选择. 生态学报, 29, 2757–2763.]
- Morellet N, Van MB, Cargnelutti B, Angibault JM, Lourtet B, Merlet J, Ladet S, Hewison AJM (2011) Landscape composition influences roe deer habitat selection at both home range and landscape scales. *Landscape Ecology*, 26, 999–1010.
- Mysterud A, Bjornsen BH, Ostbye E (1997) Effects of snow depth on food and habitat selection by roe deer *Capreolus capreolus* along an altitudinal gradient in south-central Norway. *Wildlife Biology*, 3, 27–33.
- Neu CW, Byers CR, Peek JM (1974) Technique for analysis of utilization–availability data. *Journal of Wildlife Management*, 38, 541–545.
- Partl E, Szinovatz V, Reimoser F, Schweiger-Adler J (2002) Forest restoration and browsing impact by roe deer. *Forest Ecology and Management*, 159, 87–100.
- Quinn ACD, Williams DM, Porter WF (2013) Landscape structure influences space use by white-tailed deer. *Journal of Mammalogy*, 94, 398–407.
- Richard E, Calenge C, Said S, Hamann J, Gaillard J (2013) Studying spatial interactions between sympatric populations of large herbivores: a null model approach. *Ecography*, 36, 157–165.
- Rong K, Zong C, Ma JZ (2009) Method for analysis of habitat selection data: Bailey's interval. *Zoological Research*, 30, 215–220. (in Chinese with English abstract) [戎可, 宗诚, 马建章 (2009) Bailey's方法在生境选择研究中的应用. 动物学研究, 30, 215–220.]
- Strindberg S, Buckland ST (2004) Zigzag survey designs in line transect sampling. *Journal of Agricultural Biological and Environmental Statistics*, 9, 443–461.
- Telleria JL, Virgos E (1997) Distribution of an increasing roe deer population in a fragmented Mediterranean landscape. *Ecography*, 20, 247–252.
- Teng LW, Liu ZS, Zhang ED, Ma JZ (2006) Winter bedding site selection by the roe deer (*Capreolus capreolus*) in Sanjiang National Nature Reserve, Heilongjiang Province, China. *Zoological Research*, 27, 403–410. (in Chinese with English abstract) [滕丽微, 刘振生, 张恩迪, 马建章 (2006) 黑龙江省三江自然保护区狍对冬季卧息地的选择. 动物学研究, 27, 403–410.]
- Teng LW, Liu ZQ, Ma JZ, Sun YL, Wang L (2010a) Winter bed site selection by roe deer in Sanjiang National Nature Reserve, Heilongjiang Province. *Journal of Northeast Forestry University*, 38(11), 86–88. (in Chinese with English abstract) [滕丽微, 刘知奇, 马建章, 孙云龙, 王磊 (2010a) 黑龙江三江自然保护区狍对冬季卧息地的选择. 东北林业大学学报, 38(11), 86–88.]
- Teng LW, Wang L, Ma JZ, Sun YL, Liu ZQ (2010b) Micro-habitat selection by *Capreolus capreolus* in winter in Liangshui National Nature Reserve. *Journal of Northeast Forestry University*, 38(8), 95–98. (in Chinese with English abstract) [滕丽微, 王磊, 马建章, 孙云龙, 刘知奇 (2010b) 凉水国家级自然保护区狍冬季对微生境的选择. 东北林业大学学报, 38(8), 95–98.]
- Wang CM (2014) Analysis on forestland inventory in target year of forestland protection and utilization planning in Tieli Forestry Bureau. *Forest Investigation Design*, (2), 1–3. (in Chinese with English abstract) [王崇民 (2014) 铁力林业局林地保护利用规划目标年的林地保有量分析. 林业勘查设计, (2), 1–3.]
- Wu W, Li YH, Hu YM, Chen L, Li Y, Li ZM, Nie ZW, Chen T (2016) Suitable winter habitat for *Cervus elaphus* on the southern slope of the Lesser Xing'an Mountains. *Biodiversity Science*, 24, 20–29. (in Chinese with English abstract) [吴文, 李月辉, 胡远满, 陈龙, 李悦, 李泽鸣, 聂志文, 陈探 (2016) 小兴安岭南麓马鹿冬季适宜生境评价. 生物多样性, 24, 20–29.]
- Zhang MH, Xiao CT, Koh HS (2005) Taxonomic status of roe deer in northeastern China based on mitochondrial DNA sequences. *Acta Theriologica Sinica*, 25, 14–19. (in Chinese with English abstract) [张明海, 肖朝庭, Hungsun Koh (2005) 从分子水平探讨中国东北狍的分类地位. 兽类学报, 25, 14–19.]
- Zhou SC, Zhang MH, Yin YX, Ren MF (2010) Habitat selection of roe deer (*Capreolus capreolus*) in winter in the eastern Wandashan Mountain, Heilongjiang Province. *Journal of Beijing Forestry University*, 32(3), 122–127. (in Chinese with English abstract) [周绍春, 张明海, 尹远新, 任梦非 (2010) 黑龙江完达山地区狍子冬季生境选择. 北京林业大学学报, 32(3), 122–127.]
- Zhou YL (1994) Vegetation of Xiao Hinggan Ling in China. Science Press, Beijing. (in Chinese) [周以良 (1994) 中国小兴安岭植被. 科学出版社, 北京.]
- Zhu HQ, Ge ZY, Liu G, Jiang CY, Zhang DD, Zhang XD, Chang SH, Mao ZX (2013) Winter bed-site selection by roe deer (*Capreolus capreolus*) in Huangnihe Nature Reserve. *Acta Ecologica Sinica*, 33, 2054–2061. (in Chinese with English abstract) [朱洪强, 葛志勇, 刘庚, 姜春艳, 张冬冬, 张香东, 常素慧, 毛之夏 (2013) 黄泥河自然保护区狍冬季卧息地选择. 生态学报, 33, 2054–2061.]

(责任编辑: 蒋志刚 责任编辑: 闫文杰)

•研究报告•

白洋淀湿地蝗虫多样性调查及DNA条形码应用研究

郝金凤 张晓红 王昱淞 刘金林 智永超 李新江*

(河北大学生命科学学院河北省动物系统学与应用重点实验室, 河北保定 071002)

摘要: 为了解白洋淀湿地蝗虫的物种多样性及其分布情况, 探究DNA条形码技术在物种鉴定方面的可行性, 本研究对白洋淀湿地的蝗虫进行了采集调查。采用自行设计的*cox1*基因引物, 本研究共扩增得到21种蝗虫的*cox1*序列97条, 并利用构建NJ系统发育树法、计算遗传距离的ABGD法以及序列差异阈值分类的MOTU法对已得到的序列连同GenBank下载的10种25条*cox1*序列进行了比较分析。结果表明: 白洋淀湿地蝗总科昆虫共有6科23属34种, 包括1个新记录属, 即异爪蝗属(*Euchorthippus*), 和3个新记录种, 即素色异爪蝗(*E. unicolor*)、柳枝负蝗(*Atractomorpha psittacina*)和日本稻蝗(*Oxya japonica*); 蝗虫在白洋淀湿地主要分布在农田及其周围、堤坝及其周围以及淀边草丛; DNA条形码技术能够在种级阶元对蝗总科物种进行良好地解析, 但物种鉴定时, 不能完全脱离形态学方法。

关键词: 直翅目; 蝗总科; 白洋淀湿地; 多样性; DNA条形码

Diversity investigation and application of DNA barcoding of Acridoidea from Baiyangdian Wetland

Jinfeng Hao, Xiaohong Zhang, Yusong Wang, Jinlin Liu, Yongchao Zhi, Xinjiang Li*

The Key Laboratory of Zoological Systematics and Application, College of Life Sciences, Hebei University, Baoding, Hebei 071002

Abstract: Both the species diversity and distribution pattern of the superfamily Acridoidea of the suborder Caelifera have important contributions to understanding the local biodiversity of the Baiyangdian Wetland. This research tries to study the species diversity and distribution pattern of the superfamily Acridoidea within the Baiyangdian Wetland and test the feasibility of DNA barcoding in species identification for this superfamily. Sequences of the *cox1* gene were obtained from 97 individuals of 21 species of the superfamily Acridoidea. Phylogenetic, genetic distance and sequence difference threshold analyses using the Neighbor Joining (NJ), Automatic Barcode Gap Discovery (ABGD) and Molecular Defined Operational Taxonomic Units (MOTU) methods, respectively, were performed for these and the 25 additional sequences of 10 species downloaded from GenBank. The results indicate that there are 34 species, 23 genera, and 6 families of the superfamily Acridoidea insects around the farmland, dam, and grassland of the Baiyangdian Wetland, including a new-record genus, *Euchorthippus*, and three new-record species, *Euchorthippus unicolor*, *Atractomorpha psittacina* and *Oxya japonica*. The DNA barcoding technology therefore is very efficient and helpful for identifying the species of the superfamily Acridoidea, although the morphological approach is still playing a key role in the species identifications.

Key words: Orthoptera; Acridoidea; Baiyangdian Wetland; diversity; DNA barcoding

白洋淀位于冀中平原北部, 在北京、天津、石家庄之间, 是华北平原最大、最典型的淡水湖泊湿

地, 有“北国江南”、“华北明珠”之誉。独特的资源与区位优势使白洋淀在缓洪滞沥、调节气候、保护

收稿日期: 2016-11-22; 接受日期: 2017-04-10

基金项目: 河北省高等学校科学技术研究项目(QN2014017)

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

生物多样性、维护华北地区生态平衡等方面具有不可替代的作用,被誉为“华北之肾”。近年来,由于自然因素和人类活动的影响,白洋淀湿地生态系统遭到严重破坏,水域面积日趋减少,雾霾现象十分严重,水生植物大面积死亡,造成鱼类的锐减以及其他野生动物数量的降低。

蝗虫隶属于直翅目蝗亚目蝗总科。根据印象初和夏凯龄建立的中国蝗虫分类系统(夏凯龄, 1994; 郑哲民和夏凯龄, 1998; 印象初和夏凯龄, 2003; 李鸿昌和夏凯龄, 2006), 任春光(2009)总结白洋淀湿地有蝗虫31种, 隶属于6科22属, 依据蝗虫种群、密度及分布范围, 确定东亚飞蝗(*Locusta migratoria manilensis*)、黄胫小车蝗(*Oedaleus infernalis infernalis*)、中华稻蝗(*Oxya chinensis*)、短星翅蝗(*Calliptamus abbreviatus*)、大垫尖翅蝗(*Epacromius coeruleipes*)、花胫绿纹蝗(*Aiolopus tamulus*)、长翅素木蝗(*Shirakiacris shirakii*)、中华剑角蝗(*Acrida cinerea*)、短额负蝗(*Atractomorpha sinensis*)等9种为优势种。作为具有巨大经济价值的一个类群, 蝗虫不仅是白洋淀湿地栖息的众多鸟类的主要食物之一, 还对维护白洋淀湿地生物多样性及生态平衡调节起着至关重要的作用。因此, 对白洋淀湿地的蝗虫进行系统地研究, 摸清物种多样性家底可以为白洋淀湿地生态修复、昆虫资源化开发利用提供理论依据, 为当地绿色农业的发展提供科技支撑。

DNA条形码(DNA barcoding)的概念1993年首次被提出, 它是指利用一段保守的目标DNA分子片段作为媒介来快速、准确地进行物种鉴定与分类, 但在当时并没有引起大家的关注(Arnot et al, 1993)。Hebert等(2003)根据对动物界11门1.3万多个物种的线粒体细胞色素C氧化酶亚基I (*cox1*)的基因序列分析的研究, 提出了利用1个或少数几个DNA片段对地球上现有物种进行识别和鉴定的DNA条形码技术。近年来DNA条形码技术在动物分类鉴定方面发展迅速, 应用越来越广, 特别是对于昆虫, 由于其具有体型小、数量多、变异多、物种多、有些物种单从形态上不易区分的特点。如Derocles等(2015)用DNA条形码和mini条形码分子的方法来描述很难观察到的植物-斑潜蝇-寄生蜂的相互作用, 发现*cox1*片段具有重要的作用。Oba等(2015)通过对鞘翅目叩甲科昆虫的研究发现DNA条形码技术能够快速可靠地对日本叩甲科昆虫进行

物种鉴定。Kolesik和Butterill (2014)对巴布亚新几内亚双翅目瘿蚊科的研究表明, 瘿蚊科成虫和幼虫阶段的*cox1*基因的DNA序列在每个物种中存在着不同。

迄今, 针对蝗虫DNA条形码的研究也有所开展, 如潘程莹等(2006)研究了7种斑腿蝗线粒体*cox1*基因的DNA条形码, 结果表明, 斑腿蝗科3属7种的DNA条形码分类和形态学分类基本一致, 该基因可以探讨蝗虫属、种分类阶元的系统发育问题。Huang等(2013)以8种蝗虫为研究对象, 采用K2P距离分析种内变异和种间分歧的重叠范围, 利用BM (best match)、BCM (best close match)、ASB (all species barcodes)、BP-based method (back-propagation neural networks)来检测物种鉴定的准确率, 以及用系统发育树和网络结构分析进行物种分类。Allegrucci等(2014)通过对意大利最西端直翅目Dolichopoda属的研究, 提出了一种新的分类体系。赵玲等(2015)研究表明DNA条形码技术用于鉴定新疆的蝗蝻具有可行性, 同时对样本进行了系统发育分析。

本研究立足于白洋淀湿地蝗虫的多样性调查研究, 结合形态分类和DNA条形码技术对其分布种类进行鉴定, 力求对白洋淀湿地蝗虫进行深度摸底, 并构建白洋淀湿地蝗虫的DNA条形码基因库, 希望可以为白洋淀湿地的生物多样性保护和生态平衡维护助力。

1 材料与方法

1.1 实验材料

本研究用于分类鉴定的标本信息见表1。依据白洋淀湿地蝗虫名录, 对采自于白洋淀湿地的蝗虫标本利用分子生物学技术获取DNA条形码数据; 对本研究未能采集到标本的白洋淀湿地蝗虫种类, 选取实验室保存的标本或GenBank下载获得相应的DNA条形码数据, 详见附录1。

1.2 标本采集及形态鉴定

根据现有资料和白洋淀湿地生态特点, 按照生态类型进行样地设计, 如选取农田及其周围、堤坝及其周围和淀边草丛等3种生态类型, 每种生态类型选取3-6个样地, 于2011年8月、2014年9月、2015年8-9月共3次对各样地进行了系统采集, 具体采集地点及分布见图1。在每个样地采用网捕法采集蝗虫标本, 详细记录采集地的环境、经纬度和植被情

表1 白洋淀湿地蝗总科昆虫名录及标本采集信息

Table 1 Species checklist of Acridoidea from Baiyangdian Wetland with the specimen information

科名 Family	属名 Genus	种名 Species	采集地点 Collection location	采集时间 Collection time
癩蝗科 Pamphagidae	笨蝗属 <i>Haplotropis</i>	笨蝗 <i>Haplotropis brunneriana</i> ▲		
锥头蝗科 Pyrgomorphidae	负蝗属 <i>Atractomorpha</i>	短额负蝗 <i>Atractomorpha sinensis</i>	寨里 Zhaili	2011.8
			崔公堤 Cuigongdi	2014.9
			大王镇 Dawangzhen	2015.8
			大树刘庄 Dashuliuzhuang	2015.9
		柳枝负蝗 <i>Atractomorpha psittacina</i> ★	宋庄 Songzhuang	2015.8
			杨庄子 Yangzhuangzi	2011.8
			赵北口 Zhaobeikou	2014.9
		令箭负蝗 <i>Atractomorpha sagittaris</i>	南曲堤 Nanqudi	2011.8
			大树刘庄 Dashuliuzhuang	2015.9
			端村 Duancun	2014.9
		长额负蝗 <i>Atractomorpha lata</i>	圈头 Quantou	2011.8
			崔公堤 Cuigongdi	2014.9
			杨庄子 Yangzhuangzi	2011.8
			宋庄 Songzhuang	2015.8
斑腿蝗科 Catantopidae	稻蝗属 <i>Oxya</i>	日本稻蝗 <i>Oxya japonica</i> ★	寨里 Zhaili	2011.8
			大王镇 Dawangzhen	2015.8
			端村 Duancun	2014.9
		中华稻蝗 <i>Oxya chinensis</i>	圈头 Quantou	2011.8
			南曲堤 Nanqudi	2011.8
			大树刘庄 Dashuliuzhuang	2015.9
	蔗蝗属 <i>Hieroglyphus</i>	斑角蔗蝗 <i>Hieroglyphus annulicornis</i> ▲		
	棉蝗属 <i>Chondracris</i>	棉蝗 <i>Chondracris rosea rosea</i> ▲		
	黄脊蝗属 <i>Patanga</i>	日本黄脊蝗 <i>Patanga japonica</i> ▲		
	星翅蝗属 <i>Calliptamus</i>	短星翅蝗 <i>Calliptamus abbreviatus</i>	杨庄子 Yangzhuangzi	2011.8
			赵北口 Zhaobeikou	2014.9
			大王镇 Dawangzhen	2015.8
	素木蝗属 <i>Shirakiacris</i>	长翅素木蝗 <i>Shirakiacris shirakii</i>	南曲堤 Nanqudi	2011.8
			大树刘庄 Dashuliuzhuang	2015.9
			赵北口 Zhaobeikou	2014.9
斑翅蝗科 Oedipodidae	飞蝗属 <i>Locusta</i>	东亚飞蝗 <i>Locusta migratoria manilensis</i>	崔公堤 Cuigongdi	2014.9
			大王镇 Dawangzhen	2015.8
			赵北口 Zhaobeikou	2014.9
			宋庄 Songzhuang	2015.8
	车蝗属 <i>Gastrimargus</i>	云斑车蝗 <i>Gastrimargus marmoratus</i> ▲		
	尖翅蝗属 <i>Epacromius</i>	大垫尖翅蝗 <i>Epacromius coerulipes</i>	端村 Duancun	2014.9
			赵北口 Zhaobeikou	2011.8
			崔公堤 Cuigongdi	2014.9
	小车蝗属 <i>Oedaleus</i>	黄胫小车蝗 <i>Oedaleus infernalis infernalis</i>	大王镇 Dawangzhen	2015.8
			端村 Duancun	2014.9
			南曲堤 Nanqudi	2011.8
			崔公堤 Cuigongdi	2014.9
		亚洲小车蝗 <i>Oedaleus asiaticus</i>	杨庄子 Yangzhuangzi	2011.8
			南曲堤 Nanqudi	2011.8
			崔公堤 Cuigongdi	2014.9
			赵北口 Zhaobeikou	2014.9
			端村 Duancun	2014.9
	赤翅蝗属 <i>Celes</i>	大赤翅蝗 <i>Celes skalozebovi akitanus</i> ▲		
	疣蝗属 <i>Trilophidia</i>	疣蝗 <i>Trilophidia annulata</i>	崔公堤 Cuigongdi	2014.9
			赵北口 Zhaobeikou	2014.9
			杨庄子 Yangzhuangzi	2011.8
	绿纹蝗属 <i>Aiolopus</i>	花胫绿纹蝗 <i>Aiolopus tamulus</i>	崔公堤 Cuigongdi	2014.9
			大王镇 Dawangzhen	2015.8
			赵北口 Zhaobeikou	2014.9
			杨庄子 Yangzhuangzi	2011.8
	异痂蝗属 <i>Bryodemella</i>	轮纹异痂蝗 <i>Bryodemella tuberculatum dilutum</i> ▲		

表1(续) Table 1 (continued)

科名 Family	属名 Genus	种名 Species	采集地点 Collection location	采集时间 Collection time
网翅蝗科 Arcypteridae	曲背蝗属 <i>Pararcyptera</i>	宽翅曲背蝗 <i>Pararcyptera microptera meridionalis</i> ▲		
		隆额网翅蝗 <i>Arcyptera coreana</i> ▲		
	网翅蝗属 <i>Arcyptera</i>	黑翅雏蝗 <i>Chorthippus aethalinus</i> ▲		
		小翅雏蝗 <i>Chorthippus fallax</i> ▲		
	雏蝗属 <i>Chorthippus</i>	北方雏蝗 <i>Chorthippus hammarstroemi</i> ▲		
		狭翅雏蝗 <i>Chorthippus dubius</i> ▲		
		白纹雏蝗 <i>Chorthippus albonemus</i> ▲		
		华北雏蝗 <i>Chorthippus brunneus huabeiensis</i> ▲		
		东方雏蝗 <i>Chorthippus intermedius</i> ▲		
		异爪蝗属 <i>Euchorthippus</i> ★		
		素色异爪蝗 <i>Euchorthippus unicolor</i> ★	寨里 Zhaili	2011.8
			崔公堤 Cuigongdi	2014.9
			大王镇 Dawangzhen	2015.8
剑角蝗科 Acrididae	鸣蝗属 <i>Mongolotettix</i>	条纹鸣蝗 <i>Mongolotettix japonicus vittatus</i> ▲		
		剑角蝗属 <i>Acrida</i>		
	中华剑角蝗 <i>Acrida cinerea</i>		南曲堤 Nanqudi	2011.8
			大树刘庄 Dashuliuzhuang	2015.9
			大王镇 Dawangzhen	2015.8
			崔公堤 Cuigongdi	2014.9
			寨里 Zhaili	2011.8
			崔公堤 Cuigongdi	2014.9
			大王镇 Dawangzhen	2015.8
	戛蝗属 <i>Gonista</i>	二色戛蝗 <i>Gonista bicolor</i>	寨里 Zhaili	2011.8

★表示白洋淀湿地新记录属种, ▲表示文献记录但本研究未采集到的种类。★ indicates the new record genus and new record species from Baiyangdian Wetland; ▲ indicates the species which was not collected in this study.

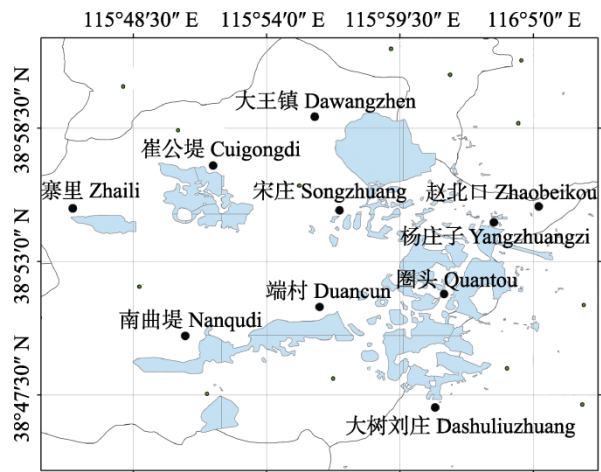


图1 白洋淀湿地蝗虫采集点分布图
Fig. 1 The collecting localities of grasshoppers from Baiyangdian Wetland

况,统计蝗虫数量并制作成干制标本和酒精浸泡标本。对获得的标本,根据已出版的《中国动物志》蝗虫类部分及相关分类文献(任春光,2009)进行镜检分类鉴定。

1.3 DNA提取、PCR扩增及测序

取样本后足肌肉组织,参照Tamura和Aotsuka (1988)的方法将线粒体进行分离,根据高盐提取法(Aljanabi & Martinez, 1997)、Ma等改进方法(Ma et al, 2009),并综合本实验室多年来的经验提取mtDNA,然后置于-20℃冰箱保存备用。

使用DNA条形码引物:上游引物5'-TTCAA-CAAAYCATAARGAATTGG-3';下游引物5'-TAA-CTTTGGRTCCAAARAATC-3'扩增线粒体*cox1*基因657 bp的目的片段,用40 μL的PCR体系:10 × Buffer (with MgCl₂) 4 μL, dNTP Mixture (2.5 mM) 2.6 μL,引物上游和下游各2 μL (10 μmol/L),模板DNA 4 μL, ddH₂O 25 μL, *Taq* DNA polymerase (5 U/μL) 0.4 μL。PCR反应条件为:94℃预变性5 min;30个循环包括94℃变性30 s, 50℃复性30 s, 72℃延伸30 s;最后72℃延伸5 min。PCR扩增产物经1%琼脂糖凝胶电泳检测,并用凝胶成像系统拍照。所有样品的测序工作由北京擎科新业生物技术有限公司完成。

1.4 数据分析

1.4.1 构建系统发育树

使用Chromas软件观察序列峰图质量, 对每个碱基逐一进行人工校对。如果峰图质量差或遇到套峰而不能准确判断碱基, 则重新进行扩增和测序。经校对的序列用Clustal X (Thompson et al, 1997)软件进行多重序列比对分析。然后利用Mega 6.0 (Tamura et al, 2013)软件以Kimura双参数模型(Kimura-2-parameter, K2P) (Kimura, 1980)采用邻接法(Neighbor-joining, NJ)构建系统发育树, 以日本蚱(*Tetrix japonica*)的2条同源序列作为外群。使用1,000次重复检测的Bootstrap值验证树上各节点的支持率。

1.4.2 利用距离法进行分类

使用ABGD (automatic barcode gap discovery) 软件(Puillandre et al, 2011)基于遗传距离对样本进行划分, 同一组的样本被认定为1个种。将所有样本的基因序列的fasta文件在线提交到ABGD网站(<http://wwwabi.snv.jussieu.fr/public/abgd/abgdweb.html>), 种内差异先验值P (prior intraspecific divergence)为0.001到0.1, 最小相对gap宽度值X (minimum relative gap width)为1.0。然后将样本划分结果与其形态鉴定结果进行比较。

1.4.3 利用阈值进行分类

使用基于序列差异的DNA分类的方法, 即利用*cox1*序列之间的差异来鉴定分子可操作分类单元(molecular defined operational taxonomic units, MOTU) (Floyd et al, 2002; Blaxter et al, 2005), 序列差异小于指定阈值的样本被划分到一个MOTU里, 由于不同阈值的选取会产生不同的MOTU划分结果, 因此选取了多个序列差异阈值进行分析, 最后将样本划分结果与其形态鉴定结果进行比较(宋韶彬等, 2014)。

2 结果

2.1 白洋淀湿地蝗虫的物种多样性

通过系统地调查、采集与鉴定, 本研究在白洋淀湿地共采集到蝗总科昆虫标本6科12属17种3,000余号, 其中干制标本1,200余号, 酒精浸泡标本1,800余号。综合调查结果和已有报道可知, 白洋淀湿地的蝗总科昆虫共有6科23属34种(表1), 其中包括本研究所采集到新记录1属3种。新记录属为异爪

蝗属(*Euchorthippus*), 新记录种为素色异爪蝗(*Euchorthippus unicolor*)、柳枝负蝗(*Atractomorpha psittacina*)和日本稻蝗(*Oxya japonica*)。

2.2 白洋淀湿地蝗总科昆虫的分布现状

由于白洋淀湿地水域之外大多数都是村庄和农田, 农药使用很多, 况且闲置荒地较少, 生境较为单一, 蝗总科昆虫的生存环境较以前有了很大的改变, 有些种类已经很难发现。对所采集到的种类进行统计发现, 蝗总科昆虫的分布地可以分为: 农田及其周围、堤坝及其周围和淀边草丛。在农田及其周围分布较多的种类为花胫绿纹蝗、疣蝗(*Trilophidia annulata*)、短额负蝗、柳枝负蝗、黄胫小车蝗、亚洲小车蝗(*Oedaleus asiaticus*)、短星翅蝗和大垫尖翅蝗; 在堤坝及其周围分布较多的种类为短额负蝗、柳枝负蝗、黄胫小车蝗、亚洲小车蝗、短星翅蝗、大垫尖翅蝗和二色戛蝗(*Gonista bicolor*); 在淀边草丛分布较多的种类为短额负蝗、柳枝负蝗、日本稻蝗、黄胫小车蝗、亚洲小车蝗、二色戛蝗和长翅素木蝗。

2.3 系统发育树的聚类分析

本研究提取了采自于白洋淀湿地的13种(令箭负蝗*Atractomorpha sagittaris*、长额负蝗*A. lata*、中华稻蝗、素色异爪蝗因标本干制或标本量少, 未能成功获取DNA条形码数据)、河北蔚县的7种以及湖南怀化的1种共21种蝗虫的97个样本的线粒体DNA, 使用DNA条形码引物进行PCR扩增, 经序列测定, 每个样本均得到1条长度为657 bp的*cox1*序列, 扩增成功率为100%。

另外, 从GenBank下载6属9种蝗虫和1个外群日本蚱的*cox1*序列, 共25条。使用邻接法以122条序列构建的NJ系统发育树由于其多数分支, 特别是处于基部的分支置信度较低, 本研究根据置信度(>60%)进行了合意聚类, 分析结果如图2所示。结果表明: 在蝗总科内部锥头蝗科的3种负蝗聚为一支最先分出, 蝗总科的其他5个科为多个平行分支, 该系统树不能解析蝗总科科级阶元的系统进化关系; 对于种级阶元, 除了中华稻蝗、日本稻蝗、黄胫小车蝗、短额负蝗和柳枝负蝗没有聚为独立的一支外, 其他26个物种(包括外群在内)全部以较高的置信度独立分支, 显示出*cox1*序列可以对种级阶元进行良好的解析。

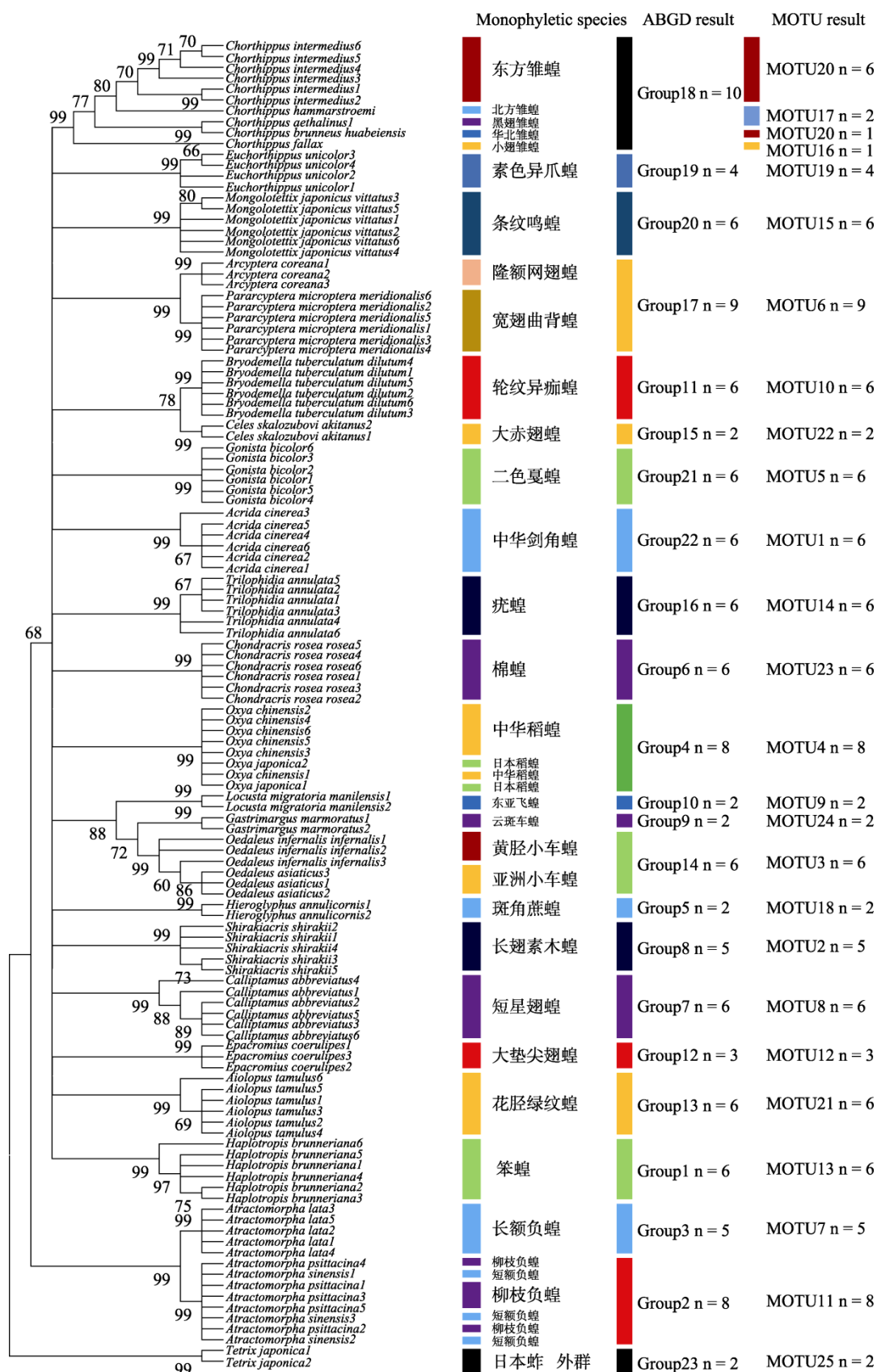


图2 基于cox1序列构建的白洋淀湿地蝗总科昆虫NJ系统发育树、ABGD和MOTU聚类结果

Fig. 2 NJ phylogenetic tree, ABGD result and MOTU result of Acridoidea from Baiyangdian Wetland based on cox1 gene sequences

2.4 基于距离方法的分类结果

利用ABGD软件以0.001–0.1的先验值P区间对122个样本进行划分, 结果包含了初始划分(initial partition)和递归划分(recursive partition)两种情况, 如图3所示。其中, 初始划分较为稳定, 122个样本均被分成23组(图2); 递归划分将样本分成了24–28组。因此我们选择比较稳定的初始划分结果与形态鉴定结果进行比较, 发现雏蝗属(*Chorthippus*)的5个种为1个Group; 日本稻蝗和中华稻蝗为1个Group; 柳枝负蝗和短额负蝗为1个Group; 亚洲小车蝗和黄胫小车蝗为1个Group。隆额网翅蝗(*Arcyptera coreana*)和宽翅曲背蝗(*Pararcyptera microptera meridionalis*)为1个Group, 其余17个种与形态学分类结果保持一致。

2.5 阈值分类结果

蝗总科分子序列差异截取值(cut-off value)与分子可操作分类单元数(MOTU)的分析结果如图4所示。MOTU数目在33–64的序列差异内出现了一个平台, 122条序列被分为25个MOTU, 每个MOTU分类结果已在系统发育树上标示(图2)。结果表明: (1) 其中18种蝗虫和1个日本蚱分组结果与形态学分类结果保持一致; (2) 日本稻蝗和中华稻蝗为1个MOTU; 柳枝负蝗和短额负蝗为1个MOTU; 亚洲小车蝗和黄胫小车蝗为1个MOTU; 隆额网翅蝗和宽翅曲背蝗为1个MOTU; 黑翅雏蝗(*Chorthippus aethalinus*)和北方雏蝗(*C. hammarstroemi*)为1个MOTU; 东方雏蝗(*C. intermedius*)和华北雏蝗(*C. brunneus huabeiensis*)为1个MOTU。

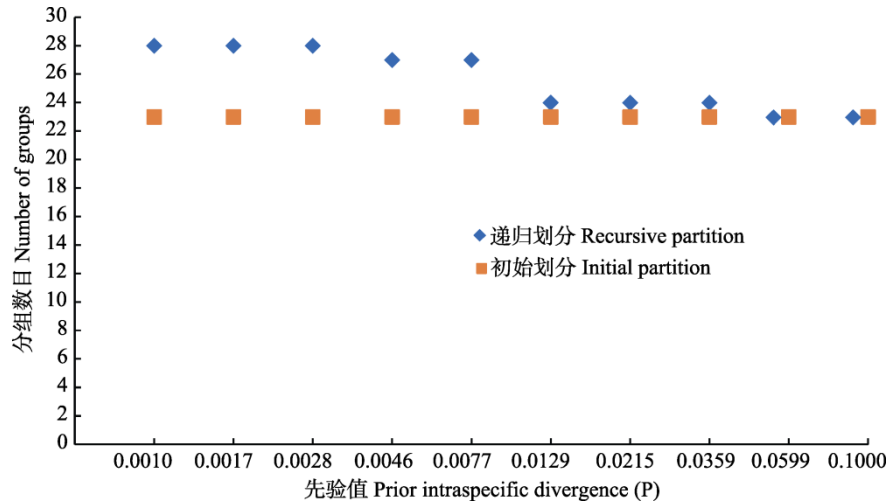


图3 以0.001–0.1的先验值区间对122个样本ABGD划分结果
Fig. 3 Automatic partition results of ABGD in 122 samples based on prior intraspecific divergence range of 0.001–0.1

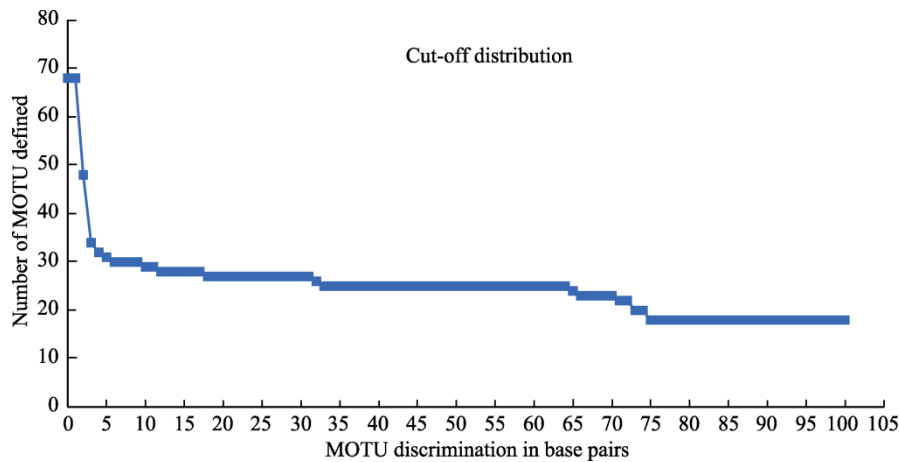


图4 0–100的分子序列差异截取值与可操作分类单元数目的关系
Fig. 4 Variation in the number of MOTUs defined at 0 to100 cut-off values for DNA barcodings

3 讨论

本研究先后3次系统地对白洋淀湿地及相关区域的蝗总科昆虫进行了多样性调查,共发现6科12属17种蝗虫。采集样地涵盖白洋淀湿地所有代表性区域,但所采集标本仅占已知种类的1/2,造成采集种类远远低于已知种类的原因固然有采集时间分布因素,如采集主要集中于8月和9月,而对于蝗总科中的早熟且生活史较短的类群,如雏蝗等,其成虫期在7月初;但跟目前白洋淀湿地的闲置荒地较少、人为过度开发、农药使用泛滥、生境较为单一、污染日益严重等因素也有着密不可分的关系。

从DNA条形码分子水平,我们利用系统发育树、遗传距离、序列差异阈值的方法对白洋淀湿地蝗总科昆虫进行了比较分析。从系统发育树来看,蝗总科内部的锥头蝗科处于蝗总科的基部,最先分出,应是蝗总科中较为原始的部分,这也与传统进化分类学研究的结果一致。本研究的蝗总科其他类群中,各科种类均不能聚为独立一支,且表现为平行进化,这与传统的观点相矛盾,这可能是该DNA条形码片段相对进化较快,序列较短,不适合高级阶元进化关系推断。在种级阶元(包括外群),NJ法、ABGD法和MOTU法分别能对83.9% (26/31)、74.2% (23/31)和80.6% (25/31)的物种进行解析,显示出该DNA条形码在物种识别鉴定上的良好表现。

综合来看,解析欠佳的种类主要为:(1)5种雏蝗无法明确解析;(2)柳枝负蝗和短额负蝗划分不开;(3)日本稻蝗和中华稻蝗合为1种;(4)亚洲小车蝗和黄胫小车蝗无法区分;(5)隆额网翅蝗和宽翅曲背蝗归在一起。前4种情况都是发生在同一属内,而且均是在形态分类上十分接近的种类,推测这些种类可能是近期分化物种,遗传差异还没有达到阈值,或者在以上类群中可能有不完全谱系分选现象(incomplete lineage sorting) (Floyd et al, 2002; Wiemers & Fiedler, 2007; Mcfadden et al, 2011)。不完全谱系分选是指在分子水平,对于一些分化时间较短的物种,它们基因序列的最近共祖事件早于物种形成事件,导致构建的基因树不能反映物种真实的进化关系(Velzen et al, 2012)。不完全谱系分选会导致种内种间遗传距离出现重叠区域、近缘物种在基因树上不易区分等现象。除此之外,后生动物类群偶尔发生的高速率核苷酸置换也会导致*cox1*条形码鉴定中的不可靠

分类(Meyer & Paulay, 2005; Vences et al, 2005)。隆额网翅蝗和宽翅曲背蝗分属于不同的属级阶元,两者形态上具有较大的差异,但遗传距离和序列差异阈值的方法都把它们聚为一支,是何原因造成这种状况还需要做进一步的研究。

综上所述,在蝗总科物种鉴定中,DNA条形码有很好的分类效果,但在个别种鉴定上存在问题。所以在用DNA条形码技术进行物种鉴定分析时不能脱离形态学手段。除此以外,由于单分子标记的局限性,可将其他基因片段与*cox1*一起作为DNA条形码的标记基因,以适应物种鉴定的需要(刘勇等, 2010; 何静超等, 2016)。

致谢: 感谢河北大学生命科学学院印象初院士、张道川教授在蝗虫鉴定方面的帮助。

参考文献

- Aljanabi SM, Martinez I (1997) Universal and rapid salt-extraction of high quality genomic DNA for PCR-based techniques. *Nucleic Acids Research*, 25, 4692–4693.
- Allegrucci G, Rampini M, Russo CD, Lana E, Cocchi S, Sbordoni V (2014) Phylogeography and systematics of the westernmost Italian *Dolichopoda* species (Orthoptera, Rhaphidophoridae). *Zookeys*, 437, 1–23.
- Arnot DE, Roper C, Bayoumi RAL (1993) Digital codes from hypervariable tandemly repeated DNA sequences in the *Plasmodium falciparum* circumsporozoite gene can genetically barcode isolates. *Molecular and Biochemical Parasitology*, 61, 15–24.
- Blaxter M, Mann J, Chapman T, Thomas F, Whitton C, Floyd R, Abebe E (2005) Defining operational taxonomic units using DNA barcoding data. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 360, 1935–1943.
- Derocles SAP, Evans DM, Nichols PC, Evans SA, Lunt DH (2015) Determining plant-leaf miner-parasitoid interactions: a DNA barcoding approach. *PLoS ONE*, 10, e0117872.
- Floyd R, Abebe E, Papert A, Blaxter M (2002) Molecular barcodes for soil nematode identification. *Molecular Ecology*, 11, 839–850.
- He JC, Hu LL, Guo CH, Zhang F (2016) Molecular identification of crab spider from Xiaowutai Mountains, China with DNA barcoding. *Journal of Hebei University (Natural Science Edition)*, 36, 286–292. (in Chinese with English abstract) [何静超, 胡岚岚, 郭晨辉, 张锋 (2016) 小五台山蟹蛛DNA条形码分子鉴定. 河北大学学报(自然科学版), 36, 286–292.]
- Hebert PDN, Ratnasingham S, Dewaard JR (2003) Barcoding animal life: cytochrome oxidase subunit 1 divergences among closely related species. *Proceedings of the Royal So-*

- ciety B: Biological Sciences, 270(Suppl.1), 96–99.
- Huang JH, Zhang AB, Mao SL, Huang Y (2013) DNA barcoding and species boundary delimitation of selected species of Chinese Acridoidea (Orthoptera: Caelifera). PLoS ONE, 8, 243–265.
- Kimura M (1980) A simple method for estimating evolutionary rates of base substitutions through comparative studies of nucleotide sequences. Journal of Molecular Evolution, 16, 111–120.
- Kolesik P, Butterill PT (2014) New gall midges (Diptera: Cecidomyiidae) from Papua New Guinea. Austral Entomology, 54, 79–86.
- Li HC, Xia KL (2006) Fauna Sinica, Insecta, Vol. 43, Orthoptera, Acridoidea, Catantopidae. Science Press, Beijing. (in Chinese) [李鸿昌, 夏凯龄 (2006) 中国动物志 昆虫纲 第四十三卷 直翅目 蝗总科 斑腿蝗科. 科学出版社, 北京.]
- Liu Y, Song Y, Li XY (2010) Application of mtDNA *coxI* barcodes on molecular identification of insects. Plant Quarantine, 2(24), 46–50. (in Chinese) [刘勇, 宋毓, 李晓宇 (2010) 基于线粒体 $coxI$ 基因的DNA条形码技术在昆虫分子鉴定中的应用. 植物检疫, 2(24), 46–50.]
- Ma C, Liu CX, Yang PC, Kang L (2009) The complete mitochondrial genomes of two band-winged grasshoppers, *Gastrimargus marmoratus* and *Oedaleus asiaticus*. BMC Genomics, 10, 550–551.
- Mcfadden CS, Benayahu Y, Pante E, Thoma JN, Nevarez PA, France SC (2011) Limitations of mitochondrial gene barcoding in Octocorallia. Molecular Ecology Resources, 11, 19–31.
- Meyer CP, Paulay G (2005) DNA barcoding: error rates based on comprehensive sampling. PLoS Biology, 3, 2229–2238.
- Oba Y, Ohira H, Murase Y, Moriyama A, Kumazawa Y (2015) DNA barcoding of Japanese click beetles (Coleoptera, Elateridae). PLoS ONE, 10, e0116612.
- Pan CY, Hu J, Zhang X, Huang Y (2006) The DNA barcoding application of mtDNA *COI* genes in seven species of Catantopidae (Orthoptera). Entomotaxonomia, 28, 103–110. (in Chinese with English abstract) [潘程莹, 胡婧, 张霞, 黄原 (2006) 斑腿蝗科(Catantopidae)七种蝗虫线粒体 COI 基因的DNA条形码研究. 昆虫分类学报, 28, 103–110.]
- Puillandre N, Lambert A, Brouillet S, Achaz G (2011) ABGD, automatic barcode gap discovery for primary species delimitation. Molecular Ecology, 21, 1864–1877.
- Ren CG (2009) Governance of Grasshoppers in Baiyangdian. China Agricultural Science and Technology Press, Beijing. (in Chinese) [任春光 (2009) 白洋淀的蝗虫与治理. 中国农业科学技术出版社, 北京.]
- Song SB, Shi ZY, Jin Q, Han HL, Liu XF, Hao MD, Zhang AB (2014) Species identification of Noctuidae moths (Insecta: Lepidoptera) from Baoding and Langfang, Hebei, China with DNA barcoding and establishment of a local DNA barcoding library. Chinese Journal of Applied Entomology, 51, 156–168. (in Chinese with English abstract) [宋韶彬, 石志勇, 金倩, 韩辉林, 刘晓枫, 郝梦迪, 张爱兵 (2014) DNA条形码技术在河北保定、廊坊地区鳞翅目昆虫上的应用及小型区域数据库的构建. 应用昆虫学报, 51, 156–168.]
- Tamura K, Aotsuka T (1988) Rapid isolation method of animal mitochondrial DNA by the alkaline lysis procedure. Biochemical Genetics, 26, 815–819.
- Tamura K, Stecher G, Peterson D, Filipski A, Kumar S (2013) MEGA6: molecular evolutionary genetics analysis version 6.0. Molecular Biology and Evolution, 30, 2725–2729.
- Thompson JD, Gibson TJ, Plewniak F, Jeanmougin F, Higgins DG (1997) The Clustal X windows interface: flexible strategies for multiple sequence alignment aided by quality analysis tools. Nucleic Acids Research, 25, 4876–4882.
- Velzen RV, Weitschek E, Felici G, Bakker FT (2012) DNA barcoding of recently diverged species: relative performance of matching methods. PLoS ONE, 7, e30490.
- Vences M, Thomas M, Bonett RM, Vieites DR (2005) Deciphering amphibian diversity through DNA barcoding: chances and challenges. Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences, 360, 1859–1868.
- Wiemers M, Fiedler K (2007) Does the DNA barcoding gap exist?—A case study in blue butterflies (Lepidoptera: Lycaenidae). Frontiers in Zoology, 4, 64–68.
- Xia KL (1994) Fauna Sinica, Insecta, Vol. 4, Orthoptera, Acridoidea, Pamphagidae, Chrotogonidae, Pyrgomorphidae. Science Press, Beijing. (in Chinese) [夏凯龄 (1994) 中国动物志 昆虫纲 第四卷 直翅目 蝗总科 癩蝗科 瘤锥蝗科 锥头蝗科. 科学出版社, 北京.]
- Yin XC, Xia KL (2003) Fauna Sinica, Insecta, Vol. 32, Orthoptera, Acridoidea, Gomphoceridae, Acrididae. Science Press, Beijing. (in Chinese) [印象初, 夏凯龄 (2003) 中国动物志 昆虫纲 第三十二卷 直翅目 蝗总科 槌角蝗科 剑角蝗科. 科学出版社, 北京.]
- Zhao L, Zhao L, Li Q, Ren JL (2015) DNA barcoding of nymph grasshoppers from Xinjiang. Xinjiang Agricultural Sciences, 52, 785–794. (in Chinese with English abstract) [赵玲, 赵莉, 李琴, 任金龙 (2015) 基于DNA条形码技术识别新疆蝗蝻. 新疆农业科学, 52, 785–794.]
- Zheng ZM, Xia KL (1998) Fauna Sinica, Insecta, Vol. 10, Orthoptera, Acridoidea, Oedipodidae, Arcypteridae. Science Press, Beijing. (in Chinese) [郑哲民, 夏凯龄 (1998) 中国动物志 昆虫纲 第十卷 直翅目 蝗总科 斑翅蝗科 网翅蝗科. 科学出版社, 北京.]

(责任编辑: 黄晓磊 责任编辑: 闫文杰)

附录 Supplementary Material

附录1 本研究测定及从GenBank下载的蝗虫DNA条形码信息

Appendix 1 DNA barcoding of Acridoidea sequenced in this study and downloaded from GenBank

<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2016331-1.pdf>

郝金凤, 张晓红, 王昱淞, 刘金林, 智永超, 李新江. 白洋淀湿地蝗虫多样性调查及DNA条形码应用研究. 生物多样性, 2017, 25 (4): 409–417.

<http://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2016331>

附录1 本研究测定及从GenBank下载的蝗虫DNA条形码信息

Appendix 1 DNA barcoding of Acridoidea sequenced in this study and downloaded from GenBank

种名 Species	采集地点 Collection location	采集时间 Collection time	GenBank登录号 GenBank accession number
笨蝗 <i>Haplotropis brunneriana</i> *	河北蔚县 Yuxian, Hebei	2009.6.23	KY199445; KY199469; KY199471; KY199472; KY199478; KY199506
短额负蝗 <i>Atractomorpha sinensis</i> *	白洋淀 Baiyangdian Wetland	2011.8.16	KY199438; KY199458; KY199507
柳枝负蝗 <i>Atractomorpha psittacina</i> *	白洋淀 Baiyangdian Wetland	2014.9.15	KY199453; KY199485; KY199501; KY199510; KY199515
长额负蝗 <i>Atractomorpha lata</i> ☆			HM180485; HM180484; KF966613; KF966607; KF966602
日本稻蝗 <i>Oxya japonica</i> *	白洋淀 Baiyangdian Wetland	2014.9.15	KY199434; KY199511
中华稻蝗 <i>Oxya chinensis</i> ☆			KC140004; KC140003; KM362658; KM362657; KM362656; KM362562
斑角蔗蝗 <i>Hieroglyphus annulicornis</i> ☆			KC140006; JQ301453
棉蝗 <i>Chondracris rosea rosea</i> *	湖南怀化 Huaihua, Hu'nan	2010.8.26	KY199441; KY199481; KY199484; KY199489; KY199497; KY199522
短星翅蝗 <i>Calliptamus abbreviatus</i> *	白洋淀 Baiyangdian Wetland	2014.9.13	KY199437; KY199460; KY199467; KY199483; KY199519; KY199521
长翅素木蝗 <i>Shirakiacris shirakii</i> *	白洋淀 Baiyangdian Wetland	2014.9.15	KY199439; KY199442; KY199446; KY199474; KY199524
东亚飞蝗 <i>Locusta migratoria manilensis</i> *	白洋淀 Baiyangdian Wetland	2014.9.13	KY199448; KY199525
云斑车蝗 <i>Gastrimargus marmoratus</i> ☆			EU513373; EU527334
大垫尖翅蝗 <i>Epacromius coerulipes</i> *	白洋淀 Baiyangdian Wetland	2014.9.13	KY199443; KY199504; KY199529
黄胫小车蝗 <i>Oedaleus infernalis infernalis</i> *	白洋淀 Baiyangdian Wetland	2014.9.13	KY199436; KY199450; KY199464
亚洲小车蝗 <i>Oedaleus asiaticus</i> *	白洋淀 Baiyangdian Wetland	2014.9.13	KY199447; KY199457; KY199487
大赤翅蝗 <i>Celes skalozubovi akitanus</i> *	河北蔚县 Yuxian, Hebei	2009.7.7	KY199468; KY199509
疣蝗 <i>Trilophidia annulata</i> *	白洋淀 Baiyangdian Wetland	2014.9.15	KY199440; KY199451; KY199462; KY199476; KY199491; KY199517
花胫绿纹蝗 <i>Aiolopus tamulus</i> *	白洋淀 Baiyangdian Wetland	2015.8.10	KY199433; KY199475; KY199488; KY199499; KY199505; KY199514
轮纹异瘤蝗 <i>Bryodemella tuberculatum dilutum</i> *	河北蔚县 Yuxian, Hebei	2008.7.5	KY199490; KY199495; KY199498; KY199512; KY199513; KY199520
宽翅曲背蝗 <i>Pararcyptera microptera meridionalis</i> *	河北蔚县 Yuxian, Hebei	2009.6.23	KY199444; KY199459; KY199461; KY199463; KY199466; KY199492
隆额网翅蝗 <i>Arcyptera coreana</i> *	河北蔚县 Yuxian, Hebei	2009.6.27	KY199482; KY199486; KY199500
黑翅雏蝗 <i>Chorthippus aethalinus</i> ☆			AY738350
小翅雏蝗 <i>Chorthippus fallax</i> ☆			KC261384
北方雏蝗 <i>Chorthippus hammarstroemi</i> ☆			AY738353
华北雏蝗 <i>Chorthippus brunneus huabeiensis</i> ☆			KC140092
东方雏蝗 <i>Chorthippus intermedius</i> *	河北蔚县 Yuxian, Hebei	2009.6.21	KY199452; KY199455; KY199456; KY199477; KY199494; KY199503
素色异爪蝗 <i>Euchorthippus unicolor</i> ☆			KC140089; KC140088; KC140087; KC140086
条纹鸣蝗 <i>Mongolotettix japonicus vittatus</i> *	河北蔚县 Yuxian, Hebei	2009.6.18	KY199454; KY199465; KY199496; KY199518; KY199526; KY199528
中华剑角蝗 <i>Acrida cinerea</i> *	白洋淀 Baiyangdian Wetland	2014.9.15	KY199435; KY199449; KY199470; KY199473; KY199523; KY199527
二色戛蝗 <i>Gonista bicolor</i> *	白洋淀 Baiyangdian Wetland	2014.9.13	KY199479; KY199480; KY199493; KY199502; KY199508; KY199516
日本蚱 <i>Tetrix japonica</i> ☆			NC_018543; JQ340002

*表示本研究所测定的DNA条形码种类; ☆表示从GenBank下载的DNA条形码种类。

* indicates the DNA barcoding which sequenced in this study; ☆ indicates the DNA barcoding downloaded from GenBank.

•生物编目•

被子植物APG分类系统评论

王 伟^{1,2} 张晓霞^{1,2} 陈之端¹ 路安民^{1*}

1 (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)

2 (中国科学院大学, 北京 100049)

摘要: 随着植物分子系统学的兴起, 被子植物系统发育研究取得了举世瞩目的进展。被子植物系统发育组提出了基于DNA证据的被子植物在目、科分类阶元上的分类系统, 简称APG系统。本文简要概括了APG系统的主要成就: (1)验证了被子植物分类系统的可重复性和可预言性; (2)解决了一些依据形态学性状未能确定的类群的系统位置; (3)证明了将被子植物一级分类分为双子叶植物和单子叶植物的不自然性; (4)证实了单沟花粉和三沟花粉在被子植物高级分类单元划分中的重要性; (5)发现雄蕊的向心发育和离心发育在多雄蕊类群中是多次发生的, 不应作为划分纲或亚纲的重要依据; (6)支持基于形态学(广义)性状划分的大多数科是自然的; (7)将一些长期认为自然的科四分五裂。同时, 我们指出了尚需深入研究的几个问题: (1)如何将分子数据建立的系统和以综合形态学证据建立的系统相协调; (2)依据APG系统的研究结果需要创立新的形态演化理论; (3)只以“单系群”作为划分科、目的依据值得商榷; (4)APG系统中一些目的分类没有可信的形态学共衍征; (5)依据APG系统需要做出一个自然系统的目、科检索表和目、科的特征集要。此外, 我们对以亚洲, 特别是东亚为分布中心的一些类群的系统关系或分类等级提出建议, 包括八角科、芒苞草科、水青树科、火筒树科、马尾树科、七叶树科、槭树科、伯乐树科应独立为科, 山茱萸科(广义)应分为山茱萸科(狭义)和蓝果树科(广义)。

关键词: 被子植物; 分子系统学; 分类; 形态学; 单系; 共衍征

Comments on the APG's classification of angiosperms

Wei Wang^{1,2}, Xiaoxia Zhang^{1,2}, Zhiduan Chen¹, Anming Lu^{1*}

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

2 University of the Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049

Abstract: With the rise of plant molecular systematics, tremendous progress has been made in understanding phylogenetic relationships within angiosperms. With the basic phylogenetic framework of angiosperms established, a DNA phylogeny-based angiosperm classification system at the order and familial levels was proposed by the Angiosperm Phylogeny Group (APG) in 1998 and has been updated three times. In this paper, we summarize the major achievements of the APG system as follows: (1) testing the repeatability and predictability of the APG system for angiosperms; (2) resolving the systematic positions of some segregate taxa which were not placed based on morphological characters; (3) proving that it is not reasonable to first divide angiosperms based on cotyledon character; (4) demonstrating the importance of tricolpate/tricolporate pollen and derivatives for angiosperm classification; (5) finding that the centrifugal development of stamens in polyandrous groups have evolved independently many times and should not be used to delimit class or subclass of angiosperms; (6) supporting that most of the families delimited by broad morphological characters are natural; and (7) separating some families which are traditionally regarded as natural. We then point out potential problems that need to be resolved in the future, including: (1) how to harmonize the APG system and the morphology-based systems; (2) establishing new morphological evolution theories on the basis of the APG system; (3) determining whether it is enough to only use “monophyly” as a criterion to circumscribe orders and families; (4) determining morphological synapomorphies of those orders in the APG sys-

收稿日期: 2017-01-13; 接受日期: 2017-03-15

基金项目: 国家自然科学基金(31470315, 31590822)、国家重点基础研究发展计划(2014CB954100)和中国科学院青年创新促进会专项

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

tem; and (5) how to best compile a key to distinguish the orders and families of the APG system and to list their diagnostic characters for orders and families. In addition, we propose suggestions for the phylogenetic relationships and taxonomic status of some taxa mainly distributed in Asia, specifically East Asia, including Illiciaceae, Acanthochlamydaceae, Tetracentraceae, Leeaceae, Rhoipteiaceae, Hippocastanaceae, Aceraceae, Bretschneideraceae as familial status, and dividing Cornaceae *sensu lato* into Cornaceae *sensu stricto* and Nyssaceae *sensu lato*.

Key words: angiosperms; molecular systematics; classification; morphology; monophyly; synapormorphy

随着DNA测序和生物信息技术的发展,自20世纪90年代兴起利用分子数据研究生物类群间的系统发育关系称为分子系统发育学(Molecular Phylogenetics)。在1993年, Mark Chase等42位作者合作发表了“Phylogenetics of seed plants: an analysis of nucleotide sequences from the plastid gene *rbcL*”一文(Chase et al, 1993)。这是由世界几十个实验室共同完成的当时规模最大的系统发育分析,在被子植物系统学研究中具有划时代的意义。从那之后,人们逐渐广泛地利用DNA序列来重建植物类群间的系统发育关系,于是植物分子系统学作为植物系统学的一个分支逐渐走向成熟。在1998年,被子植物系统发育组(Angiosperm Phylogeny Group, APG)综合多个大尺度的系统发育分析结果,为被子植物提出了一个目、科分类阶元上的分类系统,简称APG系统。被子植物由此成为了第一个基于分子数据建立分类系统的大类群。之后,随着分子数据的增加,APG系统经历了3次修订(APG, 1998; APG II, 2003; APG III, 2009; APG IV, 2016)。该系统对被子植物系统学和分类学研究产生了重大影响,大大改变了两百多年来植物学家们以形态学(广义)性状为根据提出的分类系统。可以说,最近20年在理解植物进化历史上所取得的进展比过去200年都要大(Soltis et al, 2009)。但并不是说APG系统已经完美,不存在需要继续研究的问题了。经历了两个多世纪的发展和沉积,人们积累了极为丰富的形态性状,包括形态学、解剖学、胚胎学、孢粉学、细胞学和个体发生等,这些性状在植物系统学和分类学研究中如何利用和评价仍是当前亟待解决的课题。

本文就APG系统所取得的主要成就进行简要归纳,并提出一些尚需研究的问题。同时,对以亚洲,特别是以东亚为分布中心的一些类群的系统关系或分类等级提出建议。由于下面提到的每个方面都是被子植物系统学的重要内容,不可能用很短的

篇幅介绍其细节,只是提纲挈领地谈谈我们的基本观点和未来研究的方向。

1 APG系统的主要成就

1.1 验证了被子植物分类系统的可重复性和可预言性

植物具有叶绿体、线粒体和核基因组三套遗传体系,不论来自哪个基因组的DNA信息都是可遗传的。因此,只要材料取样正确,任何人在任何实验室获得的DNA数据都应该是一样的,从而所建立的系统发育关系也是相同的。而对于形态学性状,由于不同作者在性状分析中对性状加权不同,或者相同性状但排列顺序不同,所建立的分类系统差异很大。APG系统虽然经历了三次修订,类群间的系统发育关系解决得越来越好,依据单系性的标准对目的范围做了适当调整,但是强支持的目、科间的关系一直是稳定的。一个自然的、能反映类群间系统发育关系的分类系统,才有可能根据一个分类群中已知的性状(或类群)推测尚未发现的性状(或类群)。如果一个相对稳定的分类系统有这样的预言价值,那么人们为了研究植物的科或目之间的系统发育关系而耗费时间和精力还是值得的(Lu, 1989)。

1.2 解决了一些依据形态学性状未能确定的类群的系统位置

被子植物在漫长的演化历史中演化出了一些形态性状非常独特的类群,导致不同的分类学家对其提出的系统位置千差万别。例如,领春木科(Eupteleaceae)曾被归在木兰目(科)(Magnoliales/Magnoliaceae) (Melchior, 1964)、金缕梅目(Hamamelidales) (Thorne, 1992; Cronquist, 1981)或连香树目(Cercidiphyllales) (Dahlgren, 1983), Takhtajan (2009)甚至将其独立成目——领春木目(Eupteleales)。APG III将其放在毛茛目(Ranunculales)的基部(Wang et al, 2009)。独蕊草科(Hydatelaceae)长期以来系统

位置不确定,被置于单子叶植物的禾本目(Poales)附近。Saarela等(2007)利用多个DNA片段发现该科是被子植物最基部的类群之一,和睡莲目(Nymphaeales)互为姐妹群。这一发现是继APG系统建立之后植物分子系统学又一重大发现,引起许多形态学家重新研究独蕊草科的形态,并证实了该科和单子叶植物没有直接的联系(Rudall et al, 2009)。APG III (2009)进一步扩大了睡莲目的系统范围,将独蕊草科置于睡莲目中。

1.3 证明了将被子植物一级分类分为双子叶植物和单子叶植物的不自然性

在传统分类系统中(如Cronquist, 1981; Dahlgren, 1983; Thorne, 1992; Takhtajan, 2009),子叶数目(1个或2个)被作为被子植物一级分类的性状。然而,分子系统学研究发现具双子叶的“ANITA进化阶”(grade)构成被子植物最早分化的3个分支,即无油樟目(Amborellales)、睡莲目和木兰藤目(Austrobaileyales),而单子叶植物与另外4个具双子叶的类群——金粟兰目(Chloranthales)、木兰类(Magnolids)、金鱼藻目(Ceratophyllales)以及真双子叶植物(Eudicots)构成被子植物早期快速辐射的五大分支(图1; Moore et al, 2007)。

1.4 证实了单沟花粉和三沟花粉在被子植物高级分类单元划分中的重要性

在基于形态的系统发育分析中,Donoghue和Doyle (1989)发现以前被认为是双子叶植物的大量物种组成了一个支持率很高的分支。这一分支由于具有共衍征(synapomorphy)——三沟/三孔沟花粉或其衍生物(tricolpate/tricolporate pollen and derivatives),而被命名为“三沟分支”(tricolpates; Donoghue & Doyle, 1989)。后来的分子系统学研究都支持了该分支的单系性(图1; Judd & Olmstead, 2004)。Doyle和Hotton (1991)将该分支命名为“真双子叶植物”,并获得了更广泛的应用。真双子叶植物是被子植物中最大的分类群,包括被子植物300多个科约165,000种(约占被子植物的64%)。

1.5 发现雄蕊的向心发育和离心发育在多雄蕊类群中是多次发生的,不应作为划分纲或亚纲的重要依据

多雄蕊的向心发育和离心发育在传统分类上曾被认为是一个非常重要的性状。Cronquist (1981)

和Takhtajan (2009)在他们的分类系统中将这一性状作为划分纲或亚纲的依据之一。在APG系统中,雄蕊的离心发育至少出现在10个目中(图1),而且在这些目中,仅有非常少的类群具有离心发育的雄蕊。比如毛茛目,仅毛茛科(Ranunculaceae)的耬斗菜属(*Aquilegia*)的雄蕊是向心发生、小孢子是离心发育(冯旻等, 1995)。

1.6 支持基于形态学(广义)性状划分的大多数科是自然的

在Cronquist (1981)系统中,被子植物共包括383科,其中双子叶318科,单子叶65科。在APG III (2009)中,约87%的科的单系性得到支持,仅有13%的科(约50个科)的界限和范围有大问题(Christenhusz et al, 2015),如大戟科(Euphorbiaceae)、大风子科(Flacourtiaceae)、百合科(Liliaceae)、马齿苋科(Portulacaceae)和檀香科(Santalaceae)。而这些科多数在传统分类上也被认为是异质的,如广义百合科是一个大杂烩,后来曾被划分为30多个科(Dahlgren, 1983)。

1.7 将一些长期作为自然的科四分五裂

如玄参科的肢解:玄参科(Scrophulariaceae)原来拥有300属约5,000种(吴征镒等, 2003; Takhtajan, 2009)。依据分子数据,许多属被归入车前科,而半寄生的属,如马先蒿属(*Pedicularis*)被划到列当科(Orobanchaceae)。APG系统的玄参科只包含52属1,680种;原来只有3属255种的车前科(Plantaginaceae)现在拥有104属1,820种;列当科由15属210种扩大到96–99属2,060–2,100种(Stevens, 2001 onwards)。

2 APG系统尚需研究的问题

2.1 如何将以分子数据建立的系统和以综合形态学证据建立的系统相协调?

APG IV (2016)将被子植物分为64目416科;Takhtajan (2009)分为156目560科。在APG系统的64目中,有19目与Takhtajan系统完全一致,如樟目(Laurales) (含7科)、鸭跖草目(Commelinales) (含5科)、姜目(Zingiberales) (含8科)、桃金娘目(Myrtales) (含9科)和伞形目(Apiiales) (含7科)等。有20余目由于两大系统的目的概念不同,APG采取广义目而Takhtajan采取狭义目,但作为自然类群两个系统的界定基本一致,如木兰目(Magnoliales)的6个科被Takhtajan分在关系密切的4个目,泽泻目(Alismatales) 13个科在后者的5个目,毛茛目7个科在后者的7个

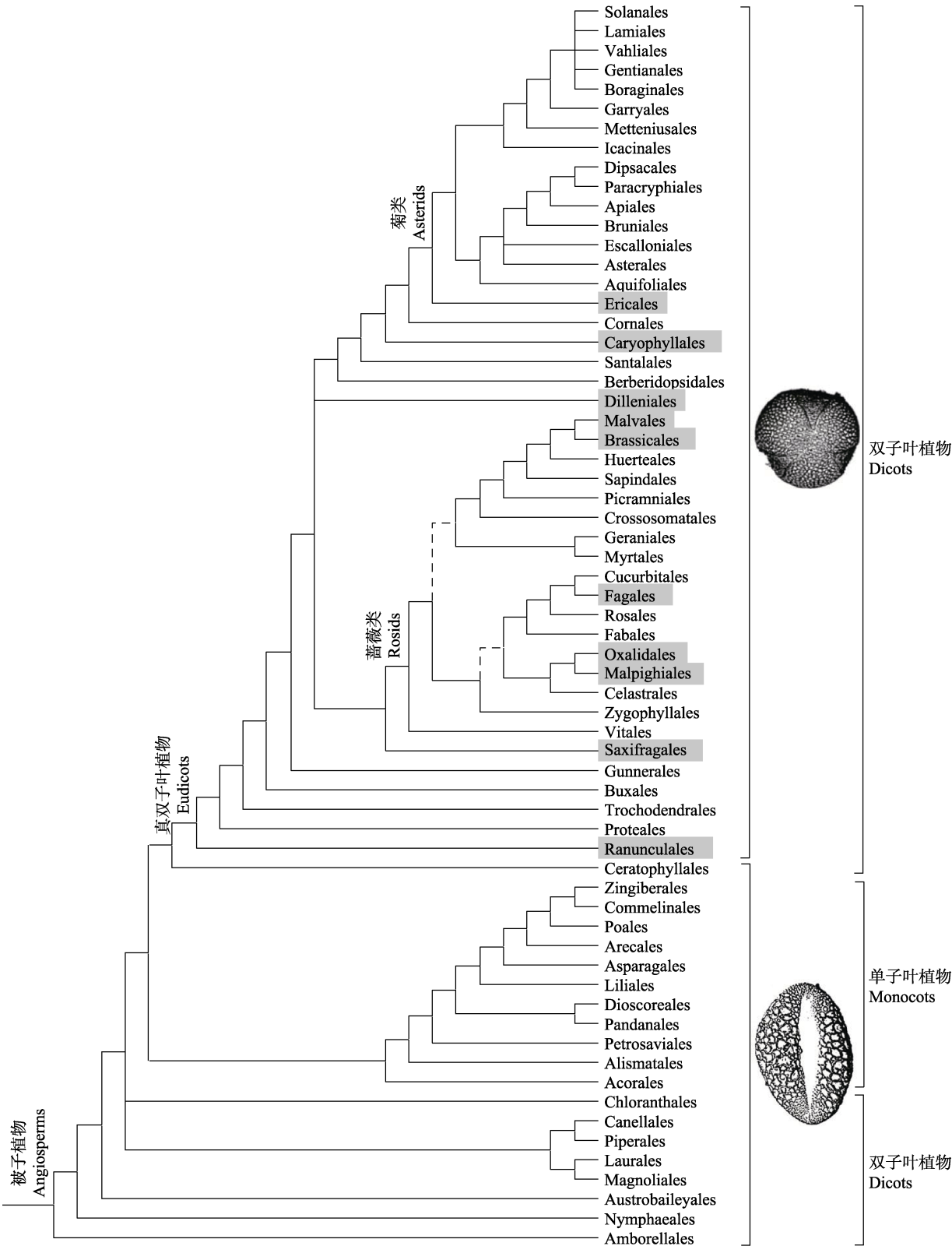


图1 被子植物APG IV (2016)系统的目间系统关系。虚线表示核/线粒体树与叶绿体树冲突; 标灰色的目含有多雄蕊离心发育的类群; 花粉和子叶性状标在系统树的右边。

Fig. 1 Interrelationships of the APG IV (2016) orders of angiosperms. The dotted lines indicate the conflicting placements between nuclear/mitochondrial and chloroplast trees. The orders with the gray contain at least one taxon with multiple centrifugal development stamens. Pollen and cotyledonal characters are labeled on the right.

目, 杜鹃花目(Ericales)的22个科在后者的12个目等。

两大系统中科的归属分歧较大的目有12个, 如薯蓣目(Dioscoreales) 3个科被Takhtajan (2009)归在单子叶植物第1、9和21目; 葫芦目(Cucurbitales) 8个科被归在双子叶植物第17、68、79、95、96目; 金虎尾目(Malpighiales) 36个科被归在双子叶植物第17、35、50、52、53、66、77、82、86、94、99、100和101等13目(图2); APG系统中有4目在Takhtajan (2009)的系统中未设目而归于其他目, 如

美洲苦木目(Picramniales)归于芸香目(Rutales)等。这些目涉及了约87个科, 如何从形态学的角度理解这些新的系统发育关系或分类等级尚需进一步研究。

2.2 依据APG系统的研究结果需要创立新的形态演化理论

根据APG系统(图1), 被子植物最早分化的谱系为无油樟目, 该目仅包括1种, 即无油樟(*Amborella trichopoda* Baill.), 它是雌雄异株的灌木, 其雌花有2枚不育雄蕊。第二谱系为水生的睡莲目, 而睡莲目

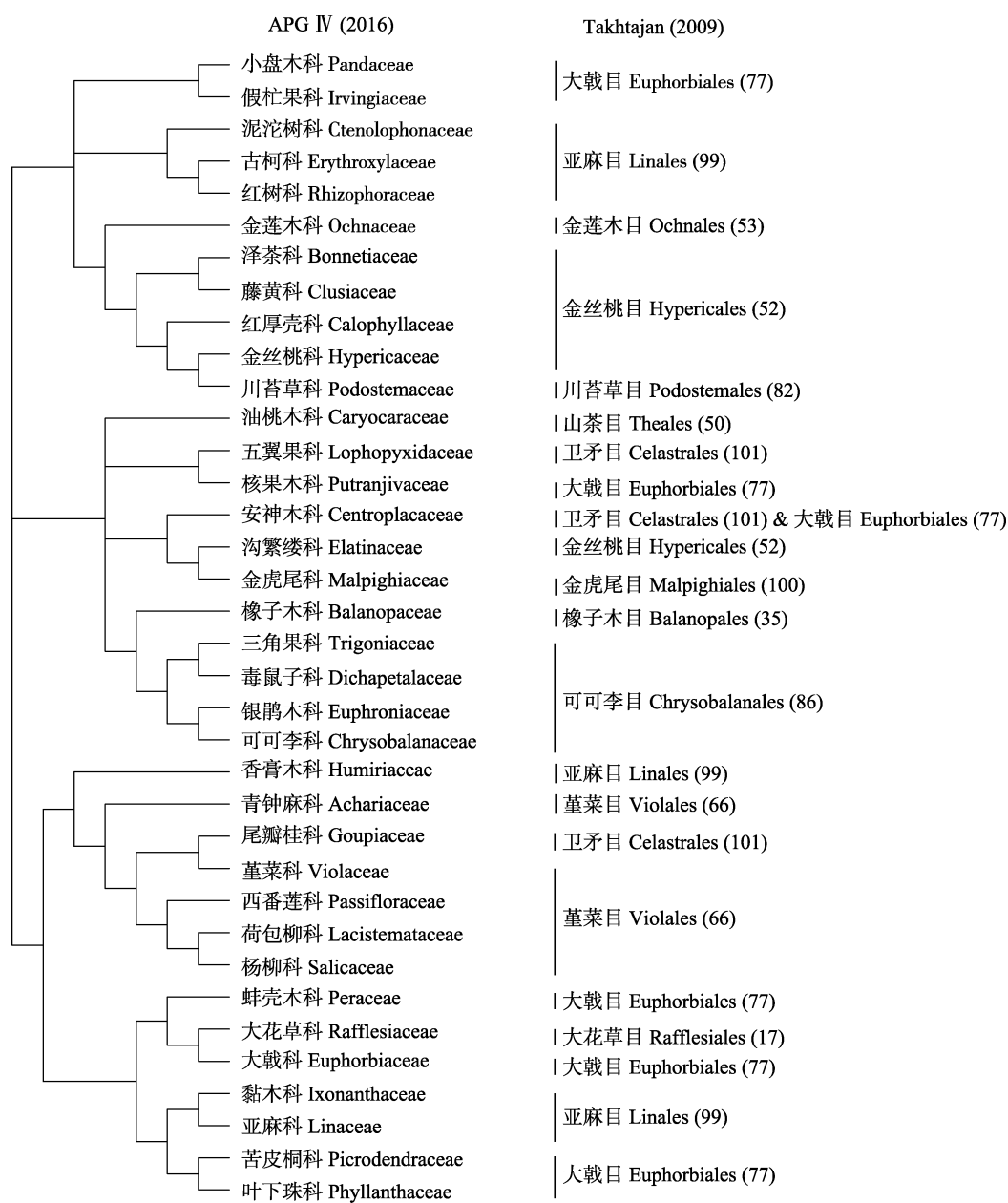


图2 比较APG IV (2016)系统与Takhtajan (2009)系统中金虎尾目的范围。括号中的数字示Takhtajan (2009)系统中目的序号。
Fig. 2 Comparison of the circumscription of Malpighiales between the APG IV (2016) and Takhtajan (2009) systems. The numbers in brackets indicate the serial numbers of the orders of Takhtajan (2009).

最早分出的科是独蕊草科。Rudall等(2009)将独蕊草科的生殖单元称为“非花”(nonflower), 即有典型的被子植物心皮和雄蕊的结构, 但不能看作是典型的花, 其“雄花”只有单个雄蕊, “雌花”只有一个心皮, 生于同一“生殖单元”(reproductive units)的叫两性生殖单元, 生于不同的“生殖单元”叫单性生殖单元。在两性生殖单元中, 雄蕊(雄花)和心皮(雌花)的排列是无序的。又如排列在ANITA之后的早期分化出的金粟兰科(Chloranthaceae), 花极为简单: 单性花的*Ascarina*的雄花只有1–3枚雄蕊; 两性花的草珊瑚属(*Sarcandra*)的“花”无花被, 只有苞片1枚、雄蕊1枚、子房含1颗下垂的直生胚珠, 无花柱。该科可靠的花和花粉化石发现于早白垩世(Friis et al, 2011)。此外, 在我国辽宁发现的早白垩世的被子植物化石古果科(Archaeofrutaceae)为水生草本, “花”亦十分简单(Sun et al, 2002)。由此, 我们认为水生植物在被子植物演化早期就已分化, 并不都是从陆生植物演化而来, 简单花不都是从复杂花简化来的, 单性花也不都是从两性花退化而来的。即在被子植物起源的早期, 水生、草本、简单花和单性花就已经出现了, 这就对传统的“真花说”和“假花说”都提出了挑战。

2.3 只以“单系群”作为划分目、科的依据值得商榷

APG系统划分目、科最重要的标准就是单系性(monophyly; Chase et al, 2000)。但由于取样的不完全和物种绝灭等造成的间断, “并系群”(paraphyletic group)是客观存在的。按照进化系统学家的观点, “并系群”也是自然类群(Stuessy, 2010)。单系性的标准使得传统上一些目、科的范围发生了变化, 这给实际运用带来了困难。比如, APG系统将藜科(Chenopodiaceae)归并到苋科(Amaranthaceae)之中, 但是藜科本身还是一个单系群, 只是镶嵌在苋科之中。而传统分类上的藜科和苋科是容易区别的, 在其他生物学领域也是广泛接受的。

2.4 APG系统的一些目或科没有可信的形态学共衍征

由于严格强调单系性, APG系统中一些目、科比较异质, 其共衍征很难确定。例如, 由莲科(Nelumbonaceae)、悬铃木科(Platanaceae)、山龙眼科(Proteaceae)组成的山龙眼目(Proteales) (APG III, 2009), 很难找到它们的共衍征, 而APG IV (2016)又把清风藤科(Sabiaceae)归入到山龙眼目, 这导致该目更为异质。又如, APG系统的金虎尾目是一个

大拼盘, 包含的36个科分布在Takhtajan (2009)系统中不同位置的13个目中(图2)。分化时间分析显示金虎尾目的28个主要分支在白垩纪中期(112–94 Ma)由爆发式的快速辐射所产生(Davis et al, 2005)。此外, APG III (2009)界定的虎耳草目(Saxifragales)包括了Takhtajan (2009)的29、31、33、34、66和81目(图3)。通过仔细研究形态性状的进化, Carlswald等(2011)发现虎耳草目的共衍征为叶具堇菜型(violoid)或山茶型(theoid)叶齿(图3)。APG IV (2016)依据S. Bellot和S. Renner未发表的数据将寄生植物科——锁阳科(Cynomoriaceae)放在虎耳草目中, 而锁阳科在Takhtajan系统中独立成目——锁阳目(Cynomoriales) (第103目)。近来Bellot等(2016)根据叶绿体、线粒体和核基因组的数据将锁阳科放在虎耳草目的最基部, 这导致Carlswald等(2011)所发现的叶的性状不能用于界定扩大的虎耳草目(图3)。上述分析说明APG系统中一些目, 如睡莲目、山龙眼目、金虎尾目、虎耳草目以及蔷薇目(Rosales)等的划分仍需研究。

2.5 依据APG系统需要做出一个自然系统的目、科检索表和目、科的特征集要

APG系统是根据分子数据提出的分类系统。当前, 它仍然缺少一个目、科水平的自然检索表, 这限制了它的广泛使用。同时, 目、科的鉴别特征鲜有描述。因此, 未来需要综合形态和分子证据, 尤其是利用分子系统发育框架, 在大尺度上分析各种形态性状的进化式样, 确定各目、科的鉴别性状(diagnostic character), 从而提出APG系统的目、科检索表, 及其目、科的特征集要。

3 对亚洲, 特别是东亚为分布中心的一些类群系统关系或分类等级的建议

Christenhusz等(2015)公布了他们就“被子植物和蕨类植物科的界限”对世界上42个国家或地区的441位参与者在线的调查结果。参加者中, 北美155人(其中美国139人), 中南美洲24人(其中巴西6人), 欧洲141人(其中英国66人、法国20人、德国13人)、非洲13人(其中南非10人)、亚洲27人(其中中国大陆6人、台湾地区6人)、澳大利亚–太平洋地区43人(其中澳大利亚35人、新西兰7人)。显然, 这次调查选择的植物类群和参与者带有明显的地域偏见, 对在世界植物种类最丰富的中国, 大陆只有6人, 连

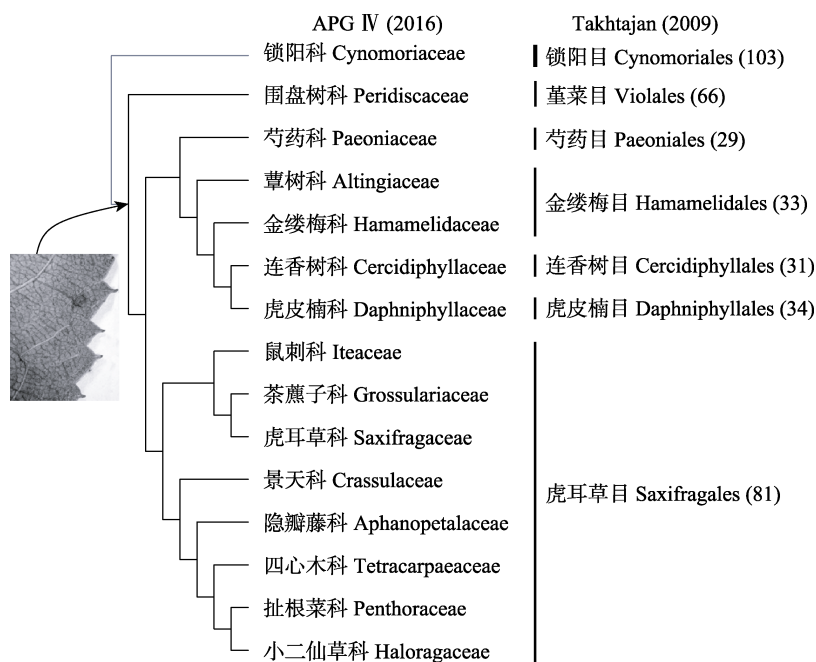


图3 比较APG IV(2016)系统与Takhtajan(2009)系统中虎耳草目的范围。锁阳科的位置根据Bellot等(2016)的结果。括号中的数字示Takhtajan(2009)系统中目的序号。

Fig. 3 Comparison of the circumscription of Saxifragales between the APG IV (2016) and Takhtajan (2009) systems. The placement of Cynomoriaceae is based on the result of Bellot et al (2016). The numbers in brackets indicate the serial numbers of the orders of Takhtajan (2009).

同台湾也仅12人参加, 而中国植物分类学家独立自主编著出版了世界上规模最大、包含种类最多、含80卷126册的《中国植物志》, 并作为各科的第一作者合作出版了25卷*Flora of China*。实际上, APG系统对于以亚洲为分布中心的一些科的划分十分不妥。举例如下:

(1)八角科(*Illiciaceae*)和五味子科(*Schisandraceae*)。APG系统将八角科归并到五味子科。分子系统学研究显示传统的八角科和五味子科均为单系群, 呈姐妹群关系(Stevens, 2010 onwards)。而两科的习性、花果的形态学、木材解剖和化学成分等性状显著不同(吴征镒等, 2003; Takhtajan, 2009)。因此, 将它们作为独立科组成八角目(*Illiciales*)比较恰当。

(2)芒苞草科(*Acanthochlamydaceae*)和翡若翠科(*Velloziaceae*)。APG系统将芒苞草科归并到翡若翠科。翡若翠科含8属250种, 间断分布于中南美洲的巴拿马到阿根廷, 尤其在巴西东南部和非洲及阿拉伯西南部。单型的芒苞草科局限分布于中国横断山中段海拔2,700–3,500 m的亚高山河谷。根据综合的形态学性状(吴征镒等, 2003; Takhtajan, 2009)和分子证据及隔离的生境和分布, 应支持芒苞草科为独

立科。

(3)水青树科(*Tetracentraceae*)和昆栏树科(*Trochodendraceae*)。APG系统将两科合并为昆栏树科, 由两个十分古老的单型属昆栏树属(*Trochodendron*)和水青树属(*Tetracentron*)组成, 两者均为东亚–喜马拉雅特有, 它们在生长习性、营养器官、花结构、胚胎学、染色体等性状(吴征镒等, 2003; Takhtajan, 2009)已相当分化, 足已将它们分别独立成科。

(4)火筒树科(*Leeaceae*)和葡萄科(*Vitaceae*)。APG系统将火筒树科归并到葡萄科。火筒树属(*Leea*)有34种, 旧世界热带分布, 有一组十分特别的形态性状, 如习性为直立乔、灌至草本, 无卷须, 花瓣基部下联合成柱等不同于葡萄科的其他属(吴征镒等, 2003; Takhtajan, 2009), 以单独成科为佳。

(5)马尾树科(*Rhoipteiaceae*)和胡桃科(*Juglandaceae*)。APG系统将马尾树科归并到胡桃科。马尾树科是Handel-Mazzetti (1932)发表的单型科, 产于我国贵州南部及东南部、云南东南部、广西北部至西部和越南北部, 形态独特, 曾被置于荨麻目(*Urticales*)。经多学科综合研究, 认为它接近胡桃科, 但比胡桃科原始(路安民和张志耘, 1990; Zhang et al,

1994; 吴征镒等, 2003; Takhtajan, 2009)。分化时间分析显示马尾树科与胡桃科在晚白垩世(~80 Ma)就已经分开(Xiang et al, 2014)。因此, 马尾树科仍应独立成科。

(6) 七叶树科(Hippocastanaceae)、槭树科(Aceraceae)和无患子科(Sapindaceae)。APG系统将七叶树科和槭树科归并到无患子科, 认为如果无患子科不包括前2科, 其他属就形成一个并系群。实际上, 在广义无患子科的分支分析中(Judd et al, 1994; Harrington et al, 2005)得到4个较好支持的分支: 第一支是七叶树科分支; 第二支是传统的槭树科分支(包括槭树属(*Acer*)和金钱槭属(*Dipteronia*)); 第三支是车桑子支; 第四支是传统的无患子科。这4个分支在形态学上有明显的区别, 因此应当将传统上的七叶树科和槭树科独立成科, 在分布区类型上, 该2科属温带分布, 无患子科(狭义)为热带分布(吴征镒等, 2003; Takhtajan, 2009)。

(7) 伯乐树科(Bretschneideraceae)和叠桑树科(Akaniaceae)。APG系统将中国准特有的伯乐树科归并到澳大利亚东部特有的单型科——叠桑树科。在Takhtajan (2009)所列出的大段的检索特征足以将它们分成不同的科; 加之两科南北半球间断分布。近来分化时间计算显示两者在早古新世(~64 Ma)就已分开(Cardinal-McTeague et al, 2016), 表明它们有很古老的祖先, 呈孑遗状态。

(8) 桃叶珊瑚科(Aucubaceae)和丝缨花科(Garryaceae)。APG系统将东亚特有的单属科桃叶珊瑚科归并到美国西部特有的单属科丝缨花科。Takhtajan (2009)详细地列出了这两科在花部形态、胚胎学、细胞学等方面显著不同的性状, 应当分立, 作为姐妹科放在丝缨花目(Garryales)。

(9) 山茱萸科(Cornaceae)的范围。APG III系统的山茱萸科包括了八角枫科(Alangiaceae)、蓝果树科(Nyssaceae)、单室茱萸科(Mastixiaceae)、珙桐科(Davidiaceae)以及狭义的山茱萸科。吴征镒等(2003)和Takhtajan (2009)将它们各自立科。Chen等(2016)根据5个基因(*atpB*、*matK*、*ndhF*、*rbcL*和*matR*)的分析, 发现山茱萸属(*Cornus*) + 八角枫属(*Alangium*)为一支; 蓝果树属(*Nyssa*) + 喜树属(*Camptotheca*) + 珙桐属(*Davidia*) + 马蹄参属(*Diplopanax*) + 单室茱萸属(*Mastixia*)为一支, 两个大支都有100%的

支持率。因此, 应将广义的山茱萸科分为山茱萸科(狭义, 包括八角枫属)和蓝果树科(广义)。

参考文献

- APG (1998) An ordinal classification for the families of flowering plants. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 85, 531–553.
- APG II (2003) An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG II. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 141, 399–436.
- APG III (2009) An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 161, 105–121.
- APG IV (2016) An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 181, 1–20.
- Bellot S, Cusimano N, Luo S, Sun G, Zarre S, Gröger A, Temsch E, Renner S (2016) Assembled plastid and mitochondrial genomes, as well as nuclear genes, place the parasite family Cynomoriaceae in the Saxifragales. *Genome Biology and Evolution*, 8, 2214–2230.
- Cardinal-McTeague WM, Sytsma KJ, Hall JC (2016) Biogeography and diversification of Brassicales: a 103 million year tale. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 99, 204–224.
- Carlswald BS, Judd WS, Soltis DE, Manchester S, Soltis PS (2011) Putative morphological synapomorphies of Saxifragales and their major subclades. *Journal of the Botanical Research Institute of Texas*, 5, 179–196.
- Chase MW, Fay MF, Savolainen V (2000) Higher-level classification in the angiosperms: new insights from the perspective of DNA sequence data. *Taxon*, 49, 685–704.
- Chase MW, Soltis DE, Olmstead RG, Morgan D, Les DH, Mishler BD, Duvall MR, Price R, Hills HG, Qiu Y-L, Kron KA, Retting JH, Conti E, Palmer JD, Manhart JR, Sytsma KJ, Michaels HJ, Kress WJ, Karol KG, Clark WD, Hedren M, Gaut BS, Jansen RK, Kim K-J, Wimpee CF, Smith JF, Furnier GR, Strauss SH, Xiang Q-Y, Plunkett GM, Soltis PS, Williams SE, Gadek PA, Quinn CJ, Eguiarte LE, Golenberg E, Learn GH, Graham S, Barrett SCH, Dayanandan S, Albert VA (1993) Phylogenetics of seed plants: an analysis of nucleotide sequences from the plastid gene *rbcL*. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 80, 528–580.
- Chen ZD, Yang T, Lin L, Lu LM, Li HL, Sun M, Liu B, Chen M, Niu YT, Ye JF, Cao ZY, Liu HM, Wang XM, Wang W, Zhang JB, Meng Z, Cao W, Li JH, Wu SD, Zhao HL, Liu ZJ, Du ZY, Wang QF, Guo J, Tan XX, Su JX, Zhang LJ, Yang LL, Liao YY, Li MH, Zhang GQ, Chung SW, Zhang J, Xiang KL, Li RQ, Soltis DE, Soltis PS, Zhou SL, Ran JH,

- Wang XQ, Jin XH, Chen YS, Gao TG, Li JH, Zhang SZ, Lu AM, China Phylogeny Consortium (2016) Tree of life for the genera of Chinese vascular plants. *Journal of Systematics and Evolution*, 54, 277–306.
- Christenhusz MJM, Vorontsova MS, Fay MF, Chase MW (2015) Results from an online survey of family delimitation in angiosperms and ferns: recommendations to the Angiosperm Phylogeny Group for thorny problems in plant classification. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 178, 501–528.
- Cronquist A (1981) *An Integrated System of Classification of the Flowering Plants*. Columbia University Press, New York.
- Dahlgren R (1983) General aspects of angiosperm evolution and macro-systematics. *Nordic Journal of Botany*, 3, 119–149.
- Davis CC, Webb CO, Wurdack KJ, Jaramillo CA, Donoghue MJ (2005) Explosive radiation of Malpighiales supports a Mid-Cretaceous origin of modern tropical rain forests. *The American Naturalist*, 165, E36–E65.
- Donoghue MJ, Doyle JA (1989) Phylogenetic analysis of angiosperms and the relationships of Hamamelidae. In: *Evolution, Systematics, and Fossil History of the Hamamelidae*, vol. 1 (eds Crane PR, Blackmore S), pp. 17–45. Clarendon Press, Oxford, UK.
- Doyle JA, Hotton CL (1991) Diversification of early angiosperm pollen in a cladistic context. In: *Pollen and Spores: Patterns of Diversification* (eds Blackmore S, Barnes SH), pp. 165–195. Clarendon Press, Oxford, UK.
- Feng M, Fu DZ, Liang HX, Lu AM (1995) Floral morphogenesis of *Aquilegia* L. (Ranunculaceae). *Acta Botanica Sinica*, 37, 791–794. (in Chinese with English abstract) [冯旻, 傅德志, 梁汉兴, 路安民 (1995) 耬斗菜属花部形态发生. *植物学报*, 37, 791–794.]
- Friis EM, Crane PR, Pedersen KR (2011) *Early Flowers and Angiosperm Evolution*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Handel-Mazzetti H (1932) Rhoiptaceae, eine neue Familie der Monochlamydeen. *Feddes Repertorium*, 30, 75–80.
- Harrington MG, Edwards KJ, Johnson SA, Chase MW, Gadek PA (2005) Phylogenetic inference in Sapindaceae *sensu lato* using plastid *matK* and *rbcL* DNA sequences. *Systematic Botany*, 30, 366–382.
- Judd WS, Olmstead RG (2004) A survey of tricolpate (eudicot) phylogenetic relationships. *American Journal of Botany*, 91, 1627–1644.
- Judd WS, Sanders RW, Donoghue MJ (1994) Angiosperm family pairs: preliminary phylogenetic analyses. *Harvard Papers in Botany*, 5, 1–51.
- Lu AM (1989) Explanatory notes on R. Dahlgren's system of classification of the angiosperms. *Cathaya*, 1, 149–160.
- Lu AM, Zhang ZY (1990) The differentiation, evolution and systematic relationship of Juglandales. *Acta Phytotaxonomica Sinica*, 28, 96–102. (in Chinese with English abstract) [路安民, 张志耘 (1990) 胡桃目的分化、进化和系统关系. *植物分类学报*, 28, 96–102.]
- Melchior H (1964) *A. Engler's Syllabus der Pflanzenfamilien Band II*. Gebrüder Borntraeger, Berlin-Nikolassee.
- Moore MJ, Bell CD, Soltis PS, Soltis DE (2007) Using plastid genome-scale data to resolve enigmatic relationships among basal angiosperms. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 104, 19363–19368.
- Rudall PJ, Remizowa MV, Prenner G, Prychid CJ, Tuckett RE, Sokoloff DD (2009) Nonflowers near the base of extant angiosperms? Spatiotemporal arrangement of organs in reproductive units of Hydatellaceae and its bearing on the origin of the flower. *American Journal of Botany*, 96, 67–82.
- Saarela JM, Rai HS, Doyle JA, Endress PK, Mathews S, Marchant AD, Briggs BG, Graham SW (2007) Hydatellaceae identified as a new branch near the base of the angiosperm. *Nature*, 446, 312–315.
- Soltis DE, Moore MJ, Burleigh G, Soltis PS (2009) Molecular markers and concepts of plant evolutionary relationships: Progress, promise and future prospects. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 28, 1–15.
- Stevens PF (2001 onwards) *Angiosperm Phylogeny Website*. Version 12, July 2012. <http://www.mobot.org/MOBOT/research/APweb/> (accessed on 2017-01-07).
- Stuessy TF (2010) Paraphyly and the origin and classification of angiosperms. *Taxon*, 59, 689–693.
- Sun G, Ji Q, Dilcher DL, Zheng S, Nixon KC, Wang X (2002) Archaeofractaceae, a new basal angiosperm family. *Science*, 296, 899–904.
- Takhtajan A (2009) *Flowering Plants*, 2nd edn. Springer, Heidelberg.
- Thorne RF (1992) Classification and geography of the flowering plants. *Botanical Review*, 58, 225–348.
- Wang W, Lu AM, Ren Y, Chen ZD (2009) Phylogeny and classification of Ranunculales: evidence from four molecular loci and morphological data. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 11, 81–110.
- Wu ZY, Lu AM, Tang YC, Chen ZD, Li DZ (2003) The families and genera of angiosperms in China: a comprehensive analysis. Science Press, Beijing. (in Chinese) [吴征镒, 路安民, 汤彦承, 陈之端, 李德铎 (2003) 中国被子植物科属综论. 科学出版社, 北京.]
- Xiang XG, Wang W, Li RQ, Lin L, Liu Y, Zhou ZK, Li ZY, Chen ZD (2014) Large-scale phylogenetic analyses reveal fagalean diversification promoted by the interplay of diaspores and environments in the Paleogene. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 16, 101–110.
- Zhang ZY, Lu AM, Wen J (1994) Embryology of *Ehoiptelea chiliantha* (Rhoiptaceae) and its systematic relationship. *Cathaya*, 6, 57–66.

(责任编辑: 高连明 责任编辑: 时意专)

•生物编目•

基于红外相机技术对乌岩岭国家级自然保护区地面鸟兽的初步调查

章书声^{1,2} 郑方东² 李佳琦³ 包其敏² 赖家厚² 程宏毅^{1*}¹ (浙江师范大学, 浙江省野生动物生物技术与保护利用重点实验室, 浙江金华 321004)² (浙江乌岩岭国家级自然保护区管理局, 浙江温州 325500)³ (环境保护部南京环境科学研究所, 南京 210042)

Monitoring diversity of ground-dwelling birds and mammals in Wuyanling National Nature Reserve using infrared camera traps

Shusheng Zhang^{1,2}, Fangdong Zheng², Jiaqi Li³, Qimin Bao², Jiahou Lai², Hongyi Cheng^{1*}¹ Zhejiang Provincial Key Laboratory of Wildlife Utilization and Protection, Zhejiang Normal University, Jinhua, Zhejiang 321004² Administration of Wuyanling National Nature Reserve in Zhejiang, Wenzhou, Zhejiang 325500³ Nanjing Institute of Environmental Sciences, Ministry of Environmental Protection, Nanjing 210042

乌岩岭国家级自然保护区位于浙江省南部泰顺县境内, 地理位置 27°20'52"–27°48'39" N, 119°37'08"–119°50'00" E, 是浙江省面积最大的保护区, 包括北、南两个片区, 北片区域为主区域, 位于泰顺县的西北部。保护区总面积18,861.5 ha, 其中核心区面积4,469 ha、缓冲区面积2,053 ha、实验区面积12,339.5 ha (郑方东, 2014)。

多年来由于保护区自身能力不足, 鸟类和兽类资源缺乏深入调查, 基础资料缺乏。目前野生动物资料仅限于1983年杭州大学(现浙江大学)生物系诸葛阳教授等在保护区建立之初完成的本底资源调查, 且当时主要采用的是样线法和访问调查。近30年来, 北京师范大学研究人员在乌岩岭对黄腹角雉 (*Tragopan caboti*) 进行了长期研究, 涉及该物种的栖息地和巢址选择、栖息地片断化、食性、人工受精繁殖、越冬与迁移、种群结构与动态和种群生存力分析等内容 (Deng & Zheng, 2002; 张雁云, 2005)。为了更好地保护乌岩岭野生动物资源, 我们在乌岩岭保护区核心区及缓冲区采用红外相机技术对地面大中型兽类和鸟类进行了为期1年的本底资源调查。

1 研究方法

选择2015年前预实验中拍摄动物频率较高的地段作为监测位点, 位点间保持直线距离在500 m以上。共选择了92个位点(图1), 每个位点布设1台红

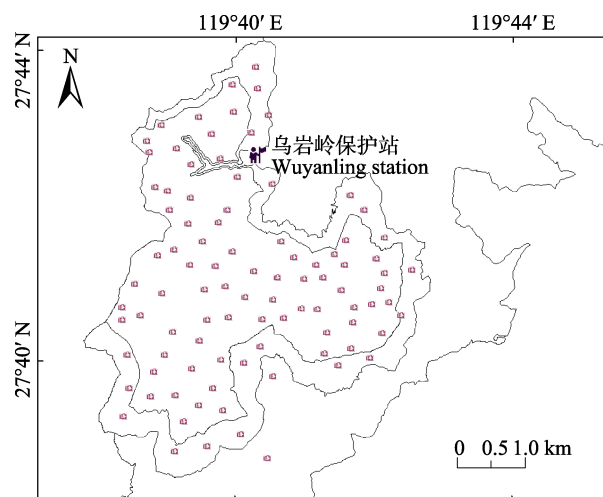


图1 乌岩岭国家级自然保护区相机分布位点图

Fig.1 Distribution sites of infrared cameras in Wuyanling National Nature Reserve

收稿日期: 2016-12-20; 接受日期: 2017-04-02

基金项目: 浙江省野生动物生物技术与保护利用重点实验室开放研究基金(20161105)、温州市科协软科学一般课题(KX2016B-11)、环境保护部生物多样性保护专项和中国野生动物保护协会科学考察委员会小额资助项目(kkw-2017-001)

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: chy1944@zjnu.cn

外相机, 相机安装高度为0.5–1 m。2015年1–12月共布设相机92台。由于保护区湿度和人为干扰(偷盗或遗失相机), 有效收回87台(章书声, 2012a)。

个体独立照片的定义参照章书声等(2012b)。对所拍摄动物进行物种分类和动物分布型的确定, 其中鸟类参考《中国鸟类分类与分布名录(第二版)》(郑光美, 2011), 兽类参考《浙江动物志: 兽类》(诸葛阳, 1990)和《中国哺乳动物多样性及地理分布》(蒋志刚等, 2015)。

2 结果与分析

1年中累计拍摄到鸟兽独立照片2,387张, 其中鸟类996张、兽类1,155张, 其余236张不可鉴定。

共鉴定出鸟类和兽类33种, 隶属8目17科, 以食肉目(8种)、偶蹄目(4种)、雀形目(7种)和鸡形目(6种)的物种数为多, 合计占75.76% (附录1)。在动物地理区划上, 乌岩岭国家级自然保护区位于东洋界华中区浙南山区。从分布型来看, 以东洋界物种为主(18种), 占54.54%; 南中国型10种, 占30.30%; 古北型4种; 季风型1种。

兽类中, 小鹿(*Muntiacus reevesi*)、猪獾(*Arctonyx collaris*)和野猪(*Sus scrofa*)为常见种, 猕猴(*Macaca mulatta*)、赤腹松鼠(*Callosciurus erythraeus*)为较常见种; 豪猪(*Hystrix hodgsoni*)、华南兔(*Lepus sinensis*)和豹猫(*Prionailurus bengalensis*)为偶见种。鸟类中, 白鹇(*Lophura nycthemera*)和黄腹角雉为常见种, 黑喉噪鹛(*Garrulax pectoralis*)和虎斑地鸫(*Zoothera dauma*)为较常见种, 环颈雉(*Phasianus colchicus*)、灰背燕尾(*Enicurus schistaceus*)等10种为偶见种(附录1)。

红外相机拍摄到的物种中, 国家I级保护物种有黄腹角雉和黑鹿(*Muntiacus crinifrons*); 国家II级保护物种有短尾猴(*Macaca arctoides*)、猕猴、鬃羚(*Capricornis sumatraensis*)、白鹇和勺鸡(*Pucrasia macrolopha*)等5种。被CITES附录收录物种8种, 其中列入附录I的有3种, 即黄腹角雉、黑鹿和鬃羚; 附录II的有5种, 分别是猕猴、短尾猴、豹猫、白鹇和勺鸡。被IUCN红色名录收录6种(IUCN, 2016), 其中豪猪、黑鹿、黄腹角雉和鬃羚为易危物种(VU), 猕猴和短尾猴为近危物种(NT) (附录1)。

通过建立物种数量累积曲线, 发现曲线开始上升较快, 200天以后趋于平缓(图2), 与肖治术等人在森林动态样地监测的情况几乎一致(肖治术, 2014a, b, c;

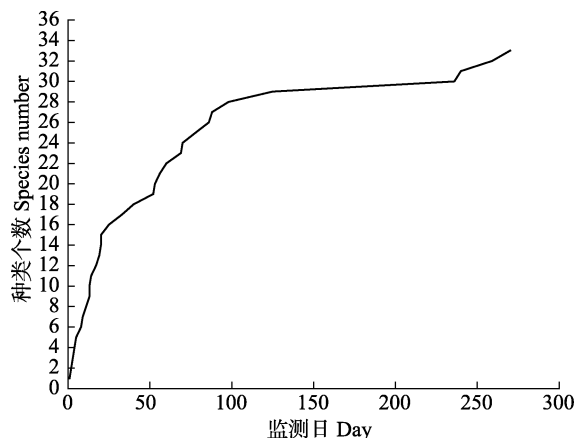


图2 乌岩岭国家级自然保护区红外相机监测物种数量累积曲线

Fig. 2 Cumulative curve of species diversity captured by infrared cameras in Wuyanling National Nature Reserve

李欣海等, 2014; 谢文华等, 2014)。但是如果我们增大监测范围或增加监测时间会不会造成“拐点”的再次延伸? 比如在2013年3月份红外相机拍摄到穿山甲(*Manis*)照片(附录2), 社区访问调查和样线调查时也发现有穿山甲洞穴, 但本次调查并未拍摄到。若增加2013年的数据, 则乌岩岭国家级自然保护区红外相机监测的物种就有9目18科。

诸葛阳1983年调查到鸟类174种, 而本次只调查到14种, 我们推测是因为相机布设在离地0.5–1 m处, 拍摄到的几乎全为地栖鸟类(14种), 而对于兽类, 当时记载为53种, 此次拍摄到20种, 也是因为拍摄到的啮齿类难以鉴定到种。历史上, 乌岩岭曾记载的豺(*Cuon alpinus*)、赤狐(*Vulpes vulpes*)、豹(*Panthera pardus*)等种类, 我们均未拍摄到。刘伟石等(2007)认为乌岩岭仍有云豹(*Neofelis nebulosa*)存在的可能, 但自2013年至今100多个位点以上的拍摄记录, 并未发现其任何踪影, 乌岩岭存在云豹的证据不足(翁少平等, 2014)。

致谢: 感谢乌岩岭生物多样性研究院士专家工作站对本文的协助!

参考文献

- Deng WH, Zheng GM (2004) The use of artificial nest platforms by Cabot's tragopan in the second breeding season. *Tragopan*, 21, 45–47.
- IUCN (2016) The IUCN Red List of Threatened Species, Version 2015-4. <http://www.iucnredlist.org>. (accessed on 2016-

- 07-25)
- Jiang ZG, Ma Y, Wu Y, Wang YX, Zhou KY, Liu SY, Feng ZJ (2015) China's Mammal Diversity and Geographic Distribution. Science Press, Beijing. (in Chinese) [蒋志刚, 马勇, 吴毅, 王应祥, 周开亚, 刘少英, 冯祚建 (2015) 中国哺乳动物多样性及地理分布. 科学出版社, 北京.]
- Li XH, Piao ZJ, Wu YX, Zhou HC, Zhang P, Liu BW, Huang XQ, Xiao ZS (2014) Camera trap survey of mammals and birds in Changbaishan Forest Dynamics Plot, Northeast China. Biodiversity Science, 22, 810–812. (in Chinese) [李欣海, 朴正吉, 武耀祥, 周海成, 张鹏, 刘丙万, 黄小群, 肖治术 (2014) 长白山森林动态监测样地鸟兽的红外相机初步监测. 生物多样性, 22, 810–812.]
- Liu WS, Gao EH, Hu DF (2007) The distribution of leopard (*Panthera pardus*) in Zhejiang Province. Special Wild Economic Animal and Plant Research, 29(3), 43–45. (in Chinese with English abstract) [刘伟石, 郢二虎, 胡德夫 (2007) 浙江省豹资源分布调查. 特产研究, 29(3), 43–45.]
- Weng SP, Lin JB, Zheng FD, Zhang SS (2014) Annals of Wuyanling Nature Reserve. China Modern Economic Publishing House, Beijing. (in Chinese) [翁少平, 林建波, 郑方东, 章书声 (2014) 乌岩岭自然保护区志. 中国时代经济出版社, 北京.]
- Xiao ZS, Du XJ, Wang XZ, Huang XQ, Yan MY (2014a) Preliminary records of mammals and birds by camera traps in Baotianman Forest Dynamics Plot, Central China. Biodiversity Science, 22, 813–815. (in Chinese) [肖治术, 杜晓军, 王学志, 黄小群, 闫满玉 (2014a) 利用红外相机对河南宝天曼森林动态监测样地鸟兽的初步调查. 生物多样性, 22, 813–815.]
- Xiao ZS, Wang XZ, Huang XQ (2014b) Mammal and bird diversity in Qingchengshan Forest Park, Southwest China: data from camera traps. Biodiversity Science, 22, 788–793. (in Chinese) [肖治术, 王学志, 黄小群 (2014b) 青城山森林公园兽类和鸟类资源初步调查: 基于红外相机数据. 生物多样性, 22, 788–793.]
- Xiao ZS, Wang XZ, Li XH (2014c) An introduction to CameraData: an online database of wildlife camera trap data. Biodiversity Science, 22, 712–716. (in Chinese with English abstract) [肖治术, 王学志, 李欣海 (2014c) 野生动物多样性监测图像数据管理系统CameraData介绍. 生物多样性, 22, 712–716.]
- Xie WH, Yang XF, Yu JJ, Li JN, Tao SL, Lu ZJ, Wang XZ, Xiao ZS (2014) A survey of mammals and birds using camera traps in Badagongshan Forest Dynamics Plot, Central China. Biodiversity Science, 22, 816–818. (in Chinese) [谢文华, 杨锡福, 于家捷, 李俊年, 陶双伦, 卢志军, 王学志, 肖治术 (2014) 运用红外相机对八大公山森林动态样地鸟兽的初步调查. 生物多样性, 22, 816–818.]
- Zhang SS, Bao YX, Wang YN, Fang PF, Ye B (2012a) Activity rhythms of black muntjac (*Muntiacus crinifrons*) revealed with infrared camera. Acta Theriologica Sinica, 32, 368–372. (in Chinese with English abstract) [章书声, 鲍毅新, 王艳妮, 方平福, 叶彬 (2012a) 基于红外相机技术的黑麂活动节律. 兽类学报, 32, 368–372.]
- Zhang SS, Bao YX, Wang YN, Fang PF, Ye B (2012b) Comparisons of different camera trap placement patterns in monitoring mammal resources in Gutianshan National Nature Reserve. Chinese Journal of Ecology, 31, 2016–2022. (in Chinese with English abstract) [章书声, 鲍毅新, 王艳妮, 方平福, 叶彬 (2012b) 不同相机布放模式在古田山兽类资源监测中的比较. 生态学杂志, 31, 2016–2022.]
- Zhang YY (2005) A review on the research of the Cabot's tragopan. Chinese Journal of Zoology, 40(1), 104–107. (in Chinese with English abstract) [张雁云 (2005) 黄腹角雉研究概述. 动物学杂志, 40(1), 104–107.]
- Zheng FD (2014) Cabot's tragopan: the auspicious bird of Wuyanling. Guangxi Forestry, (10), 47–48. (in Chinese) [郑方东 (2014) 黄腹角雉: 乌岩岭的“吉祥鸟”. 广西林业, (10), 47–48.]
- Zheng GM (2011) A Checklist on the Classification and Distribution of the Birds of China, 2nd edn. Science Press, Beijing. (in Chinese) [郑光美 (2011) 中国鸟类分类与分布名录(第二版). 科学出版社, 北京.]
- Zhuge Y (1990) Fauna of Zhejiang: Mammal. Zhejiang Science and Technology Publishing House, Hangzhou. (in Chinese) [诸葛阳 (1990) 浙江动物志: 兽类. 浙江科学技术出版社, 杭州.]

(责任编辑: 丁平 责任编辑: 闫文杰)

附录 Supplementary Material

附录1 乌岩岭国家级自然保护区红外相机拍摄鸟兽名录和区系划分

Appendix 1 Species list and distribution of mammals and birds captured by infrared camera in Wuyanling National Nature Reserve
<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2016358-1.pdf>

附录2 乌岩岭国家级自然保护区红外相机拍摄的重要兽类和鸟类照片

Appendix 2 Important mammals and birds recorded by camera traps in the Wuyanling National Nature Reserve
<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2016358-2.pdf>

章书声, 郑方东, 李佳琦, 包其敏, 赖家厚, 程宏毅. 基于红外相机技术对乌岩岭国家级自然保护区地面鸟兽的初步调查. 生物多样性, 2017, 25 (4): 427–429.
<http://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2016358>

附录1 乌岩岭国家级自然保护区红外相机拍摄鸟兽名录和区系划分

Appendix 1 Species list and distribution of mammals and birds captured by infrared camera in Wuyanling National Nature Reserve

鸟兽名称 Mammals and birds	独立照片 Independent photograph	分布型 Distribution type	从属区系 Subordinate flora	保护等级 Protected conserva- tion level	居留型 Resident type	CITES	IUCN
兽类 Mammals							
I 兔形目 Lagomorpha							
1. 兔科 Leporidae							
(1) 华南兔 <i>Lepus sinensis</i>	2	S	东洋界				
II 啮齿目 Rodentia							
2. 豪猪科 Hystricidae							
(2) 豪猪 <i>Hystrix hodgsoni</i>	4	W	东洋界				VU
3. 松鼠科 Sciuridae							
(3) 赤腹松鼠 <i>Callosciurus erythraeus</i>	40	W	东洋界				
(4) 珀氏长吻松鼠 <i>Dremomys pernyi</i>	13	S	东洋界				
(5) 隐纹花松鼠 <i>Tamiops swinhoei</i>	7	W	东洋界				
III 食肉目 Carnivora							
4. 鼬科 Mustelidae							
(6) 鼬獾 <i>Melogale moschata</i>	22	S	东洋界				
(7) 青鼬 <i>Martes flavigula</i>	20	W	古北界				
(8) 黄腹鼬 <i>Mustela kathiah</i>	6	S	东洋界				
(9) 狗獾 <i>Meles meles</i>	19	U	古北界				
(10) 猪獾 <i>Arctonyx collaris</i>	137	W	东洋界				
5. 灵猫科 Viverridae							
(11) 花面狸 <i>Paguma larvata</i>	19	W	东洋界				
6. 獾科 Herpestidae							
(12) 食蟹獾 <i>Herpestes urva</i>	14	W	东洋界				
7. 猫科 Felidae							
(13) 豹猫 <i>Prionailurus bengalensis</i>	16	W	东洋界			附录 II	
IV 偶蹄目 Artiodactyla							
8. 猪科 Suidae							
(14) 野猪 <i>Sus scrofa</i>	86	U	古北界				
9. 鹿科 Cervidae							
(15) 小麂 <i>Muntiacus reevesi</i>	488	S	东洋界				
(16) 黑麂 <i>Muntiacus crinifrons</i>	35	S	东洋界	I		附录 I	VU
10. 牛科 Bovidae							
(17) 鬣羚 <i>Capricornis sumatraensis</i>	8	W	东洋界	II		附录 I	VU
V 灵长目 Primates							
11. 猴科 Cercopithecidae							
(18) 猕猴 <i>Macaca mulatta</i>	5	W	东洋界	II		附录 II	LR/nt

章书声, 郑方东, 李佳琦, 包其敏, 赖家厚, 程宏毅. 基于红外相机技术对乌岩岭国家级自然保护区地面鸟兽的初步调查. 生物多样性, 2017, 25 (4): 427-429.

<http://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2016358>

鸟兽名称 Mammals and birds	独立照片 Independent photograph	分布型 Distribution type	从属区系 Subordinate flora	保护等级 Protected conserva- tion level	居留型 Resident type	CITES	IUCN
(19)短尾猴 <i>Macaca arctoides</i>	54	W	东洋界	II		附录 II	LR/nt
VI 鳞甲目 Pholidota							
12. 穿山甲科 Manidae	1	W	东洋界	II		附录 I	EN
(20)穿山甲 <i>Manis</i> sp.							
鸟类 Birds							
I 鸡形目 Galliformes							
1. 雉科 Phasianidae							
(1)灰胸竹鸡 <i>Bambusicola thoracica</i>	8	W	东洋界		R		
(2)黄腹角雉 <i>Tragopan caboti</i>	412	S	东洋界		R	附录 I	I
(3)白眉山鹧鸪 <i>Arborophila gingica</i>	3	S	东洋界		R		
(4)白鹇 <i>Lophura nycthemera</i>	554	W	东洋界		R	附录 II	
(5)勺鸡 <i>Pucrasia macrolopha</i>	4	S	东洋界		R	附录 II	
(6)环颈雉 <i>Phasianus colchicus</i>	1	U			R		
II 鸽形目 Columbiformes							
2. 鸠鸽科 Columbidae							
(7)山斑鸠 <i>Streptopelia orientalis</i>	20	E	东洋界		R		
III 雀形目 Passeriformes							
3. 鸫科 Turdidae							
(8)灰背燕尾 <i>Enicurus schistaceus</i>	1	W	东洋界		R		
(9)紫啸鸫 <i>Myophonus caeruleus</i>	2	W	东洋界		R		
(10)蓝矶鸫 <i>Monticola solitarius</i>	6	D	东洋界		M		
4. 鹟科 Muscicapidae							
(11)虎斑地鸫 <i>Zoothera dauma</i>	57	U	古北界		R		
5. 画眉科 Timaliidae							
(12)小黑领噪鹛 <i>Garrulax monileger</i>	4	W	东洋界		R		
(13)黑领噪鹛 <i>Garrulax pectoralis</i>	82	S	东洋界		R		
6. 鸦科 Corvidae							
(14)红嘴蓝鹊 <i>Urocissa erythroryncha</i>		W	东洋界		R	省重	

分布型: D: 地中海-中亚型; U: 古北型; E: 季风型; S: 南中国型; W: 东洋型

居留型: R: 留鸟; M: 旅鸟

D, Central-Asia type; U, Palearctic type; E, Monsoon type; S, South-China type; W, Oriental type

R, Resident; M, Passage migrant

章书声, 郑方东, 李佳琦, 包其敏, 赖家厚, 程宏毅. 基于红外相机技术对乌岩岭国家级自然保护区地面鸟兽的初步调查. 生物多样性, 2017, 25 (4): 427-429.
<http://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2016358>



穿山甲 *Manis* sp.



黑麂 *Muntiacus crinifrons*



鸮形目 *Strigiformes*



黄腹角雉 *Tragopan caboti*



豪猪 *Hystrix hodgsoni*



猕猴 *Macaca mulatta*

附录2 乌岩岭国家级自然保护区红外相机拍摄的重要兽类和鸟类照片
Appendix 2 Important mammals and birds recorded by camera traps in the Wuyanling National Nature Reserve

•生物编目•

海南岛腔轮科种类组成与区系分布

黄丰明 吴秋婷 韩博平 林秋奇*

(暨南大学水生生物研究所, 广州 510632)

摘要: 为系统分析海南岛腔轮虫的种类组成及其地理分布特征, 我们于2010年11月、2011年5月和8月用35 μm 孔径的浮游动物网采集了海南岛134个水体的腔轮虫样品。采集的水体类型包括水库、河流、池塘、小溪、水稻田和小型临时水体。共检出腔轮虫42种和1个亚种。其中, 中国新记录种9种, 即马氏腔轮虫(*Lecane margalefi*)、唐纳腔轮虫(*L. donneri*)、优美腔轮虫(*L. elegans*)、坤杜里腔轮虫(*L. kunthuleensis*)、侧生腔轮虫(*L. lateralis*)、暗小腔轮虫(*L. pusilla*)、褶皱腔轮虫(*L. rhytida*)、柔弱腔轮虫(*L. subtilis*)和波纹腔轮虫(*L. undulata*); 东洋界新记录种4种, 即尖爪腔轮虫(*L. cornuta*)、玫瑰腔轮虫(*L. rugosa*)、柔弱腔轮虫和马氏腔轮虫; 东洋界特有种1种: 坤杜里腔轮虫。囊形腔轮虫(*L. bulla*)、尖角腔轮虫(*L. hamata*)、尾片腔轮虫(*L. leontina*)、月形腔轮虫(*L. luna*)、新月腔轮虫(*L. lunaris*)、凹顶腔轮虫(*L. papuana*)、梨形腔轮虫(*L. pyriformis*)和四齿腔轮虫(*L. quadridentata*)最为常见。海南岛腔轮虫呈现高的多样性, 并主要由广生性种类、泛热带种类、全热带种类和一些间断分布种类和东洋界特有种类组成。种类多样性高于我国华南地区, 但低于同处东洋界的泰国; 海南岛与泰国的种类组成的Jaccard和Sørensen相似性系数(0.44和0.61)均高于与华南地区的相似性系数(0.20和0.46)。没有特有种发现。

关键词: 腔轮虫; 多样性; 海南岛

Species diversity and distribution of Lecanidae on Hainan Island, China

Fengming Huang, Qiuting Wu, Boping Han, Qiuqi Lin*

Institute of Hydrobiology, Jinan University, Guangzhou 510632

Abstract: We sampled 134 localities on Hainan Island and investigated rotifer fauna from 2010 to 2011, which to analyze the species composition and geographical distribution. The water types include reservoir, river, pond, brook, rice field and temporary pond. Forty-two species and one subspecies of the genera *Lecane* were identified. *Lecane margalefi*, *L. donneri*, *L. elegans*, *L. kunthuleensis*, *L. lateralis*, *L. pusilla*, *L. rhytida*, *L. subtilis* and *L. undulata* were identified as new to China, and *L. cornuta*, *L. rugosa*, *L. subtilis* and *L. margalefi* were new to the Oriental Zone. *Lecane bulla*, *L. hamata*, *L. leontina*, *L. luna*, *L. lunaris*, *L. papuana*, *L. pyriformis* and *L. quadridentata* were the most common species in this genus. The diversity of *Lecane* was high on Hainan Island, which was composed of cosmopolitan taxa, tropicopolitan taxa, pantropical taxa, disjunctive distributed taxa and one endemic *Lecane* in the Oriental Zone: *L. kunthuleensis*. Diversity of *Lecane* was much higher on Hainan Island than in southern China, but lower than Thailand. The composition of *Lecane* was more similar to Thailand than to southern China.

Key words: *Lecane*; diversity; Hainan Island

腔轮科属轮形动物门单巢纲游泳目, 只包含腔轮属一属, 广泛分布于河流、水库和湖泊的沿岸带以及水稻田和池塘等浅水水体或临时性水体中, 所有种类营底栖生活。腔轮属(*Lecane*)是轮虫种类多样性比较高的属之一, 全球近1/10的轮虫种类来自

该属(Segers, 2007)。一般而言, 热带地区腔轮虫种类多样性高于温带地区(Dumont, 1983; Segers, 1996, 2001)。腔轮虫的起源地目前尚不清楚, 虽然广布性种类较多, 但在各地理分区均有特有种的分布, 而且在东半球和西半球的分布特征有所不同(Segers,

收稿日期: 2016-12-21; 接受日期: 2017-02-16

基金项目: 国家自然科学基金(31170437)

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: tlinqq@jnu.edu.cn

1996)。在东半球, 热带地区间(包括东洋界、旧热带界和澳洲界)的腔轮属种类组成相似性程度较高, 但热带地区与温带地区(古北界)间的相似性程度相对较低; 在西半球, 腔轮虫种类组成在新热带界和新北界间的相似性程度高于东半球的热带地区与温带地区间的相似性程度。腔轮虫种类的地理分布格局与东、西半球主要山脉走向的不同有一定的关系。在东半球, 温带地区与热带地区间的山脉为东西走向, 在一定程度上阻止了热带地区和温带地区间种类的交流; 在西半球, 温带地区与热带地区间的山脉是南北走向, 热带地区和温带地区间种类的交流相对容易(Segers, 1996)。

海南岛是中国的第二大岛, 北隔琼州海峡与广东省的雷州半岛相对; 西濒北部湾, 与越南遥遥相望。海南岛原是中国大陆向南延伸的一部分, 自更新世(距今250万年前–1.5万年前)中期, 由于频繁的火山运动与雷州半岛断陷, 之后与大陆多次分合, 直到第四纪冰期结束才形成一个独立的岛屿, 与华南大陆有着不可分割的“母子关系”和相同的地质构造(颜家安, 2006)。海南岛作为我国最大的热带岛屿, 是中国乃至世界研究生物多样性网络的热点地区之一(Myers et al, 2000; Chen & Bi, 2007), 地史上与大陆这种连、断、再连、再断的变化是否导致海南岛与华南大陆存在频繁的物种交流? 腔轮虫种类组成与华南地区是否呈现高的相似性? 是否与其他热带地区一样呈现高的种类多样性? 是否有特有种的分布? 诸葛燕(1997)、Koste和Zhuge (1996)在1995年初步调查了海南岛的腔轮虫, 鉴定到31种和1个亚种。但他们采集的样点较少, 且集中在海口、琼海和三亚3个地方, 获得的腔轮虫数据难以全面反映海南岛腔轮虫的种类组成及地理分布特征。因此, 为了能更系统地了解海南岛腔轮虫的多样性, 并探讨其地理分布模式, 我们在其研究的基础上, 扩大采样范围和水体类型, 在全岛范围内采集了腔轮虫样品。

1 材料与方法

于2010年11月沿海南岛东线和中线经海口市、文昌市、琼海市、万宁市、陵水黎族自治县、三亚市、保亭黎族苗族自治县、五指山市、琼中黎族苗族自治县、屯昌县、澄迈县等11个县市, 用35 μm 孔径的浮游动物网采集了沿途的水库、河流、池

塘、小溪、水稻田以及包括小型临时性水体在内的43个水体的轮虫样品; 2011年5月沿着相同路线, 共采集了85个水体的轮虫样品; 2011年8月在海口市、定安县、万宁市、保亭县、三亚市和儋州市采集了6个水体的轮虫样品。现场将样品分别用4%的福尔马林固定, 并用YSI-85型水质仪测定水温 and pH。两年共采集轮虫样品134个, 其中包括3个水库(松涛水库、福万水库和赤田水库)(水温: 25–31 $^{\circ}\text{C}$, 平均28 $^{\circ}\text{C}$; pH: 7.2–7.8, 平均7.4)、13个河流(什木河、南渡江、龙河、徒水河、龙滚河、南圣河、九曲江等)(水温: 24–34 $^{\circ}\text{C}$, 平均29 $^{\circ}\text{C}$; pH: 6.5–8.9, 平均7.3)、33个池塘(水温: 25–33 $^{\circ}\text{C}$, 平均30 $^{\circ}\text{C}$; pH: 6.3–8.7, 平均7.3)、21个溪流(水温: 21–33 $^{\circ}\text{C}$, 平均29 $^{\circ}\text{C}$; pH: 6.1–8.4, 平均7.1)、50个水稻田(水温: 26–35 $^{\circ}\text{C}$, 平均31 $^{\circ}\text{C}$; pH: 6.2–8.7, 平均6.9)和14个小型临时水体(水温: 25–35 $^{\circ}\text{C}$, 平均30 $^{\circ}\text{C}$; pH: 6.3–8.7, 平均7.1)的样品。采样点分布详见图1。

样品带回实验室进行鉴定: 在载玻片上滴1滴10%的甘油, 用毛细管吸出待鉴定个体置于甘油中, 盖上四角粘有橡皮泥的盖玻片(防止挤压轮虫组织), 参考Segers (1995)和Chittapun等(2003)的方法在显微镜下鉴定种类; 同时将各种类制作成永久性装片, 在显微描图仪下按一定比例进行绘图。

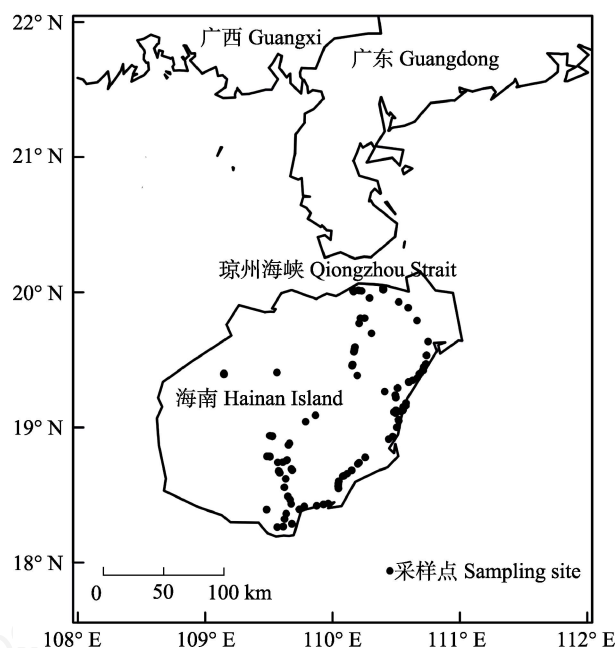


图1 海南岛腔轮虫采样点示意图

Fig.1 Map of Hainan Island with position of *Lecane* sampling sites

分析海南岛腔轮虫的地理分布特征时,参照 Segers (1996)将轮虫分为广生性种、北极-温带种、全热带种和泛热带种4类。其中,广生性种指在热带、亚热带、温带和寒带均有出现的种类;北极-温带种指分布在北极和温带地区的种类;全热带种指分布于热带和亚热带地区的种类,但在温带地区较为适宜的生境中也有分布;泛热带种指分布在南北回归线之间热带地区的种类。此外,还有一些间断分布种类,指分布于两个或更多相互分离区域同类生物。

采用Jaccard和Sørensen相似性系数分析海南岛与同处东洋界的东南亚各国及我国华南地区腔轮虫种类组成的相似程度。Jaccard相似性系数的计算公式为: $\frac{c}{a+b+c}$ (Chao et al, 2005), Sørensen相似

性系数的计算公式为: $\frac{2c}{a+b+2c}$ (Chao et al, 2005),

其中a、b分别为2个样本各自独有的物种数, c为2个样本共有的物种数。泰国腔轮虫数据来自Chittapun和 Pholpunthin (2001)、Chittapun等(2002, 2003, 2007)、Sanoamuang等(1995)、Sanoamuang (1996)、Sanoamuang和 Savatnalinton (1999)、Segers和 Pholpunthin (1997)、Segers和Chittapun (2001)、Segers等(2004); 柬埔寨腔轮虫数据来自Bėrziñs (1973)、Meas和Sanoamuang (2008); 越南腔轮虫数据来自Zhdanova (2011); 老挝腔轮虫数据来自Sergers和Sanoamuang (2007); 我国华南地区腔轮虫数据来自Zhuge等(1998)和林秋奇等(2005)。

2 结果

本调查在海南岛共检出腔轮虫42种和1个亚种, 种类组成及其分布的生境详见表1。除了新月腔轮虫(*Lecane lunaris*)有3个变型外, 其他轮虫种类没有出现形态变异。在各种类型生境中, 水稻田检出种类最多(37种), 其次为池塘(29种)和河流(26种), 水库(11种)、溪流(8种)和临时水体(9种)则比较少。每个采样点检到的腔轮虫种类数为0–14种, 最高出现于海口东营镇一水稻田。在134个样品中, 25%没有检出腔轮虫; 50%腔轮虫种类数为3–7种; 17%腔轮虫种类数超过7种。

囊形腔轮虫(*L. bulla*)、尖角腔轮虫(*L. hamata*)、尾片腔轮虫(*L. leontina*)、月形腔轮虫(*L. luna*)、新

月腔轮虫、凹顶腔轮虫(*L. papuana*)、梨形腔轮虫(*L. pyriformis*)和四齿腔轮虫(*L. quadridentata*)在海南岛各个地区及各类型生境均有分布, 并且在超过20%的采样点检出, 最为常见。唐纳腔轮虫(*L. donneri*)、坤杜里腔轮虫(*L. kunthuleensis*)、道里沙腔轮虫(*L. doryssa*)、马氏腔轮虫(*L. margalefi*)、暗小腔轮虫(*L. pusilla*)、褶皱腔轮虫(*L. rhytida*)、玫瑰腔轮虫(*L. rugosa*)、柔弱腔轮虫(*L. subtilis*)、忒氏腔轮虫(*L. thienemanni*)和波纹腔轮虫(*L. undulata*)在海南岛分布非常罕见, 均分别只在1个采样点检出。本次调查共检出中国新记录种9种(附录1), 即唐纳腔轮虫、优美腔轮虫(*L. elegans*)、坤杜里腔轮虫、侧生腔轮虫(*L. lateralis*)、马氏腔轮虫、暗小腔轮虫、褶皱腔轮虫、柔弱腔轮虫和波纹腔轮虫, 其中优美腔轮虫和侧生腔轮虫分别在8个和4个采样点中检出。东洋界新记录种4种, 即柔弱腔轮虫、马氏腔轮虫、玫瑰腔轮虫和尖爪腔轮虫(*L. cornuta*); 东洋界特有种1种, 即坤杜里腔轮虫。

到目前为止, 在海南岛共记录到腔轮虫49种和1个亚种, 种类组成包括广生性18种、全热带20种、泛热带5种、北极-温带种1种和间断分布种6种。在中国的新记录种中, 泛热带种类3种(优美腔轮虫、坤杜里腔轮虫和侧生腔轮虫)、全热带种类5种(唐纳腔轮虫、暗小腔轮虫、褶皱腔轮虫、柔弱腔轮虫和波纹腔轮虫)和间断分布种1种(马氏腔轮虫)。海南岛与同处东洋区的东南亚各国和我国华南地区(广东省)腔轮虫Jaccard和Sørensen相似性系数计算结果表明: 海南岛与东南亚各国及我国华南地区腔轮虫种类组成存在不同程度的差异, 最高Jaccard和Sørensen指数分别只有0.436和0.607 (表2)。相对而言, 海南岛与东南亚的泰国种类组成相似性程度高于与我国华南地区的种类相似性程度。海南岛与华南地区腔轮虫Jaccard和Sørensen指数分别只有0.298和0.459。

3 讨论

诸葛燕(1997)、Koste和Zhuge (1996)在1995年调查了海南岛的腔轮虫种类多样性, 共发现了31种和1亚种, 其中14种是海南岛常见种类, 18种(亚种)是罕见种类。本次调查共检出腔轮虫42种和1亚种, 其中16种是海南岛常见种类, 27种(亚种)是海南岛罕见种类。本次调查检到的腔轮虫种类数量比

表1 海南岛腔轮属种类组成。Re: 水库; Ri: 河流; P: 池塘; B: 溪流; Rf: 水稻田; T: 临时水体。

Table 1 List of *Lecane* from Hainan Island, China. Habitat is given by Re = reservoir, Ri = river, P = pond, B = brook, Rf = rice field, T = temporary pond.

种类 Species	生境 Habitat	本研究 This study	1995 (Zhuge, 1997)
长尖棘腔轮虫 <i>Lecane aculeata</i> (Jakubski, 1912)	Re, Ri, P	+	—
尖棘腔轮虫 <i>L. arcula</i> Harring, 1914	Re, Ri, Rf, P	+	—
弓形腔轮虫 <i>L. arcuata</i> (Bryce, 1891)	Rf	+	+
愉悦腔轮虫 <i>L. aspasia</i> Myers, 1917	Ri, Rf	+	—
囊形腔轮虫 <i>L. bulla</i> (Gosse, 1851)	Re, Ri, Rf, P, B, T	+	+
尖趾腔轮虫 <i>L. closterocerca</i> (Schmarda, 1859)	Rf, P, B	+	+
尖爪腔轮虫 <i>L. cornuta</i> (Müller, 1786)	Ri, Rf, B, P	+	—
鞋型腔轮虫 <i>L. crepida</i> Harring, 1913	Re, P	+	+
弯角腔轮虫 <i>L. curvicornis</i> (Murray, 1913)	Rf, Ri, P, B	+	+
暧昧腔轮虫 <i>L. decipiens</i> (Murray, 1913)	Ri, T	—	+
唐纳腔轮虫 <i>L. donneri</i> Chengalath & Mulamoottil, 1974	Rf	+	—
道里沙腔轮虫 <i>L. doryssa</i> Harring, 1914	Rf	+	—
优美腔轮虫 <i>L. elegans</i> Harring, 1914	Rf, P	+	—
爱沙腔轮虫 <i>L. elsa</i> Hauer, 1931	Rf, Ri, P, B	+	+
柔韧腔轮虫 <i>L. flexilis</i> (Gosse, 1886)	P	—	+
叉爪腔轮虫 <i>L. furcata</i> (Murray, 1913)	Re, Rf, Ri, P, T	+	+
大腔轮虫 <i>L. grandis</i> (Murray, 1913)	Ri, Rf, P	+	+
短棘腔轮虫 <i>L. haliclysta</i> Harring & Myers, 1926	Ri	—	+
尖角腔轮虫 <i>L. hamata</i> (Stokes, 1896)	Ri, Rf, Re, P	+	+
矛趾腔轮虫 <i>L. hastata</i> (Murray, 1913)	Rf, Ri, P	+	+
突纹腔轮虫 <i>L. hornemanni</i> (Ehrenberg, 1834)	Rf, Ri, P, T	+	+
无甲腔轮虫 <i>L. inermis</i> (Bryce, 1892)	Rf, Ri, P, T	+	+
并趾腔轮虫 <i>L. inopinata</i> Harring & Myers, 1926	P	—	+
坤杜里腔轮虫 <i>L. kunthuleensis</i> Chittapun, Pholpunthin & Segers, 2003	Ri	+	—
侧生腔轮虫 <i>L. lateralis</i> Sharma, 1978	Rf, P	+	—
尾片腔轮虫 <i>L. leontina</i> (Turner, 1892)	Rf, Ri, P	+	—
罗氏腔轮虫 <i>L. ludwigii</i> (Eckstein, 1883)	Rf, P	+	+
月形腔轮虫 <i>L. luna</i> (Müller, 1776)	Re, Rf, Ri, P, T	+	+
新月腔轮虫 <i>L. lunaris</i> (Ehrenberg, 1832)	Re, Rf, Ri, B, P	+	+
长趾新月腔轮虫 <i>L. lunaris</i> f. <i>acus</i> (Harring, 1913b)	Re, P	+	+
前缢新月腔轮虫 <i>L. lunaris</i> f. <i>constricta</i> (Murray, 1913c)	Re, Ri	+	+
钝爪新月腔轮虫 <i>L. lunaris</i> f. <i>crenata</i> (Murray, 1913b)	Re, Ri, P	+	+
马氏腔轮虫 <i>L. margalefi</i> De Manuel, 1994	Rf	+	—
矮小腔轮虫 <i>L. nana</i> (Murray, 1913)	P	—	+
凹顶腔轮虫 <i>L. papuana</i> (Murray, 1913)	Re, Rf, Ri, P, B	+	+
暗小腔轮虫 <i>L. pusilla</i> Harring, 1914	Rf	+	—
梨形腔轮虫 <i>L. pyriformis</i> (Daday, 1905)	Rf, Ri, P, B, T	+	+
四齿腔轮虫 <i>L. quadridentata</i> (Ehrenberg, 1832)	Rf, Ri, P	+	+
莱茵腔轮虫 <i>L. rhenana</i> Hauer, 1929	Re, P	+	—
褶皱腔轮虫 <i>L. rhytida</i> Harring & Myers, 1926	Rf	+	—
罗伯腔轮虫 <i>L. robertsonae</i> Segers, 1993	P	—	+
玫瑰腔轮虫 <i>L. rugosa</i> (Harring, 1914)	Re	+	—
盾形腔轮虫 <i>L. scutata</i> (Harring & Myers, 1926)	P	+	+
显志腔轮虫 <i>L. signifera</i> (Jennings, 1896)	Rf, Ri, P, T	+	+
长圆显志腔轮虫 <i>L. signifera ploenensis</i> (Voigt, 1902)	Rf, B	+	+
史氏腔轮虫 <i>L. stenroosi</i> (Meissner, 1908)	Rf, Ri, P, T	+	+
无爪腔轮虫 <i>L. styrax</i> (Harring & Myers, 1926)	P	—	+
柔弱腔轮虫 <i>L. subtilis</i> Harring & Myers, 1926	Rf	+	—
细趾腔轮虫 <i>L. tenuiseta</i> Harring, 1914	Rf, Ri, P	+	+
忝氏腔轮虫 <i>L. thienemanni</i> (Hauer, 1938)	Ri	+	+
波纹腔轮虫 <i>L. undulata</i> Hauer, 1938	Rf	+	—
爪趾腔轮虫 <i>L. unguitata</i> (Fadeew, 1925)	Rf, Ri, P, T	+	+
蹄形腔轮虫 <i>L. ungulate</i> (Gosse, 1887)	Rf, Ri	+	—

表2 海南岛腔轮虫与东洋界其他国家和地区的Jaccard相似性系数(对角线以上)和Sørensen相似性系数(对角线以下)
Table 2 Jaccard similarity index (above diagonal) and Sørensen similarity index (below diagonal) of *Lecane* between Hainan Island and other country or region of the Oriental zone

	中国海南 Hainan, China	中国广东 Guangdong, China	泰国 Thailand	柬埔寨 Cambodia	越南 Vietnam	老挝 Laos
中国海南 Hainan, China		0.298	0.436	0.406	0.179	0.377
中国广东 Guangdong, China	0.459		0.202	0.333	0.280	0.351
泰国 Thailand	0.607	0.337		0.427	0.134	0.354
柬埔寨 Cambodia	0.578	0.500	0.598		0.263	0.535
越南 Vietnam	0.303	0.438	0.237	0.417		0.235
老挝 Laos	0.548	0.520	0.523	0.697	0.381	

1995 年高出 26%，其中有 18 个种在 1995 的调查中并没有记录(表 1)。在这些海南岛新记录种中，除了尖爪腔轮虫、蹄形腔轮虫(*L. unguolata*)和尾片腔轮虫在超过 20%的采样点中检测到外，其他种类均在海南岛非常罕见。1995 年的调查结果中的暧昧腔轮虫(*L. decipiens*)、柔韧腔轮虫(*L. flexilis*)、短棘腔轮虫(*L. haliclysta*)、并趾腔轮虫(*L. inopinata*)、矮小腔轮虫(*L. nana*)、罗伯腔轮虫(*L. robertsonae*)和无爪腔轮虫(*L. styra*)等 7 种在本次调查中并没有检测到，而且它们均是海南岛的罕见种类。对比两次的调查结果可知，两次调查中常见种类组成并没有太大差别，仅相差 2 种，种类组成及多样性差异主要来自罕见种类。上述情形的出现与两次调查覆盖的空间范围和采样点数量的差别比较大有一定的关系。诸葛燕(1997)在 1995 年的调查只采集了 40 个样点，并且集中在海口、琼海和三亚 3 个地方；本次采样点有 134 个，遍布海南岛东线和中线各个地区，以及西线城市儋州市；生境包含水库和池塘等静水水体、河流和小溪的急流带、滞留带、河道带等流水水体以及水稻田和水坑等临时性水体。总体上讲，两次调查的结果基本反映了海南岛腔轮虫的种类多样性，但不排除还有一些稀有种类尚没有被检测到。

目前全球已知腔轮虫 199 种和 2 个亚种(Segers, 2007)。我国动物地理区划属于世界动物地理分区的古北界和东洋界。Zhuge 等(1998)报道了中国共有腔轮虫 59 种和 2 个亚种。本次调查增加了中国新记录种 9 种，因此，到目前为止，中国共有腔轮虫 68 种和 2 个亚种，约占全球已知腔轮虫种类的 35%。海南岛属于东洋界，现有腔轮虫记录 49 种和 1 个亚种，约占我国腔轮虫种类的 72%，其中 14 种仅在海南岛有记录，腔轮虫多样性不仅远高于我国处于古北界的

各地区，也远高于同处东洋界的华南地区(Zhuce et al, 1998; 林秋奇等, 2005)。一般而言，热带地区腔轮虫种类多样性明显高于温带地区(Dumont, 1983; Segers, 1996, 2001)。海南岛位于我国的南端，是我国真正意义上的热带地区，而华南地区主要属于亚热带地区，因而海南岛高的腔轮虫种类多样性体现了热带地区的轮虫分布特征。与同处东洋界的东南亚各国相比，海南岛腔轮虫种类多样性仅次于泰国(81 种)，但高于柬埔寨(36 种)、越南(12 种)和老挝(30 种)。

广生性种、北极-温带种、全热带种和泛热带种这 4 个类群的轮虫在海南岛均有分布。但是，海南岛腔轮虫主要由广生性、全热带和泛热带种组成，北极-温带种类只有 1 种(盾形腔轮虫)。此外，海南岛还有一些间断分布的腔轮虫种类。在这些间断分布种类中，尖爪腔轮虫广泛分布在古北界、新北界和新热带界(Segers, 1995)，在东洋界只有零星记录；爱沙腔轮虫(*L. elsa*)主要分布于古北界和新北界(Segers, 1995)，目前在东洋界只是在我国的海南岛和广东省有记录(Koste & Zhuge, 1996; 林秋奇等, 2005)；玫瑰腔轮虫主要分布于新热带界，在古北界和澳洲界也有零星报道(Segers, 2007)，本次调查是首次在东洋界发现该种的分布；马氏腔轮虫由 De Manuel (1994)首次发现于西班牙马略卡岛，并被认为是该地的特有种，本调查是在第二个地理分区发现该种的分布。在 9 种中国新记录种中，除了马氏腔轮虫和柔弱腔轮虫是首次在东洋界发现外，其他 7 种均在东洋界已有报道(Segers, 2007)。坤杜里腔轮虫的首次报道是在泰国南部的一个泥炭沼泽中(Chittapun et al, 2003)，本次调查是第二次报道该种在东洋界的分布，它属泛热带种类，但在海南岛比较罕见，仅在保亭县徒水河岸边水生高等植物间发

现, 其头孔腹面略凹, 而泰国种类头孔腹面完全平直; 优美腔轮虫和侧生腔轮虫属泛热带种类; 柔弱腔轮虫属全热带种类, 主要分布于旧热带界、古北界、新北界和新热带界, 本次调查只在海口澄沟水稻田的1个样品中发现; 唐纳腔轮虫、暗小腔轮虫、褶皱腔轮虫和波纹腔轮虫属全热带种类。虽然海南岛地处热带地区, 而新记录种基本上是泛热带或全热带种类, 但它们在海南岛并不常见。

理论上讲, 海南岛地史上与大陆这种连、断、再连、再断的变化有助于海南岛与华南地区频繁的物种交流。但是, 从腔轮虫的种类组成上看, 海南岛与华南地区的差异性比较大, Jaccard和Sørensen相似性系数分别只有0.298和0.459。华南地区腔轮虫由广生性种类和全热带种类组成, 而且在华南地区分布的腔轮虫种类在海南岛均有分布, 而在海南岛有分布的泛热带种类、部分全热带种类在华南地区没有分布。虽然海南岛与华南地区存在物种交流, 但由于两个地区的气候差异, 导致海南岛上一些热带种类无法在华南地区生存。海南岛与泰国虽然在地史上未曾相连, 但由于均处热带地区, 种类组成相似程度反而高于与华南地区的相似程度。

参考文献

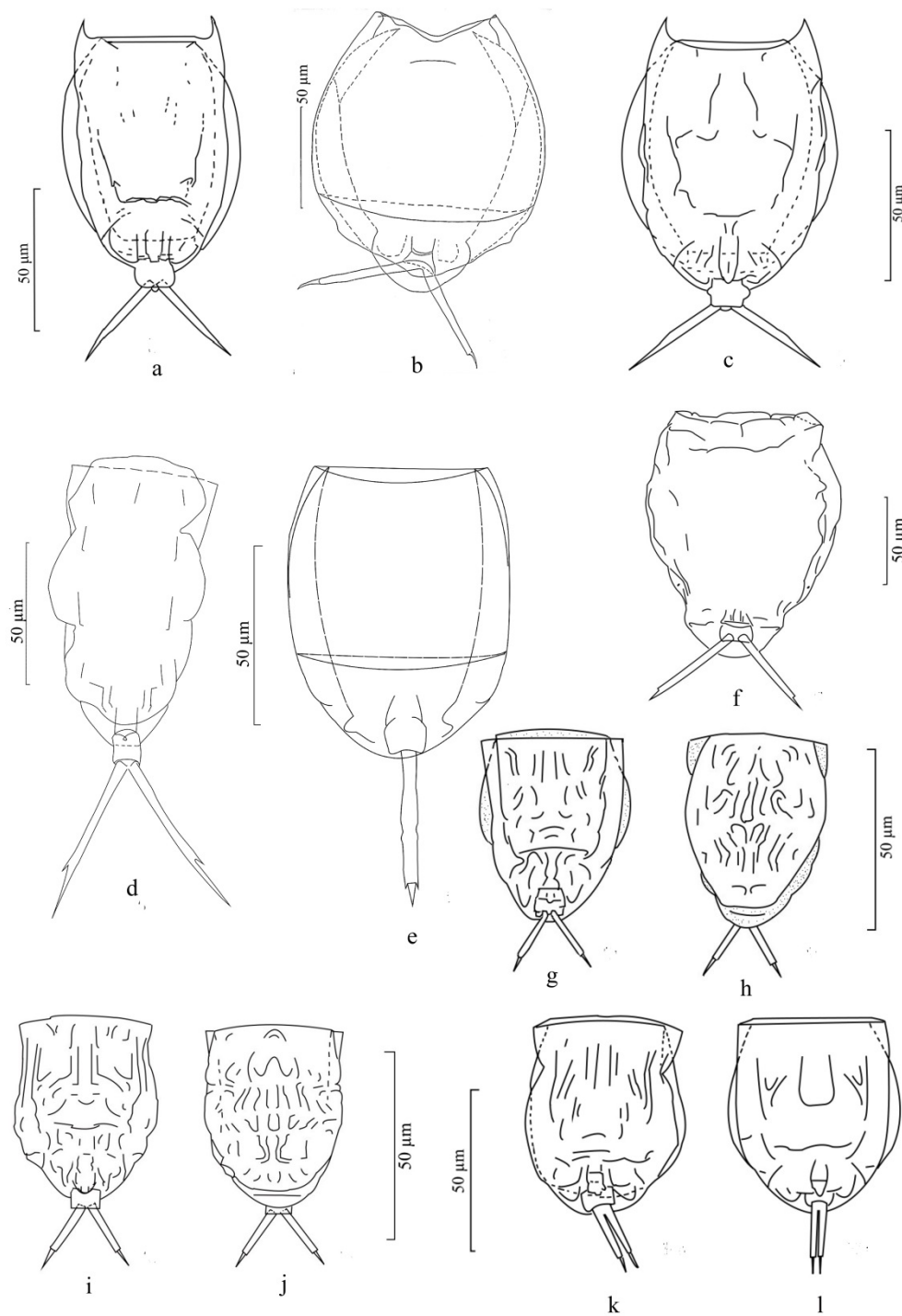
- Bērziņš B (1973) Some rotifers from Cambodia. *Hydrobiologia*, 41, 453–459.
- Chao A, Chazdon RL, Colwell RK, Shen TJ (2005) A new statistical approach for assessing similarity of species composition with incidence and abundance data. *Ecology Letters*, 8, 148–159.
- Chen YH, Bi JF (2007) Biogeography and hotspots of amphibian species of China: implications to reserve selection and conservation. *Current Science*, 92, 480–489.
- Chittapun S, Pholpunthin P (2001) The rotifer fauna of peat-swamps in southern Thailand. *Hydrobiologia*, 446/447, 255–259.
- Chittapun S, Pholpunthin P, Segers H (2002) Rotifer diversity in a peat-swamp in southern Thailand (Narathiwat Province) with the description of a new species of *Keratella* Bory de St. Vincent. *Annales de Limnologie*, 38, 185–190.
- Chittapun S, Pholpunthin P, Segers H (2003) Contribution to the knowledge of Thai microfauna diversity: notes on rare peat swamp Rotifera, with the description of a new *Lecane* Nitzsch, 1872. *Hydrobiologia*, 501, 7–12.
- Chittapun S, Pholpunthin P, Segers H (2007) Diversity of rotifer fauna from five coastal peat swamps on Phuket Island, southern Thailand. *Science Asia*, 33, 383–387.
- De Manuel J (1994) Taxonomic and zoogeographic considerations on Lecanidae (Rotifera: Monogononta) of the Balearic Archipelago, with description of a new species, *Lecane margalefi* n. sp. *Hydrobiologia*, 288, 97–105.
- Dumont HJ (1983) Biogeography of rotifers. *Hydrobiologia*, 104, 19–30.
- Koste W, Zhuge Y (1996) A preliminary report on the occurrence of rotifer in Hainan. *Quekett Journal of Microscopy*, 37, 666–683.
- Lin QQ, Zhao SY, Han BP (2005) Rotifer distribution in tropical reservoirs, Guangdong Province, China. *Acta Ecologica Sinica*, 25, 1123–1131. (in Chinese with English abstract) [林秋奇, 赵帅营, 韩博平 (2005) 广东省水库轮虫分布特征. *生态学报*, 25, 1123–1131.]
- Meas S, Sanoamuang L (2008) Rotifer communities in the Cambodian Mekong River Basins. *Khon Kaen University Research Journal (GS)*, 8, 18–30.
- Myers N, Mittermeier RA, Mittermeier CG, Da Fonseca GA, Kent J (2000) Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, 403, 853–858.
- Sanoamuang L, Segers H, Dumont HJ (1995) Additions to the rotifer fauna of south-east Asia: new and rare species from north-east Thailand. *Hydrobiologia*, 313/314, 35–45.
- Sanoamuang L (1996) *Lecane segersi* n. sp. (Rotifera, Lecanidae) from Thailand. *Hydrobiologia*, 339, 23–25.
- Sanoamuang L, Savatnalintong S (1999) New records of rotifers from Nakhon Ratchasima Province, northeast Thailand, with a description of *Lecane baimaii* n. sp. *Hydrobiologia*, 412, 95–101.
- Segers H (1995) Rotifera, Vol. 2: The Lecanidae (Monogononta). Guides to the Identification of the Microinvertebrates of the Continental Waters of the World. 6. SPB Academic Publishing BV.
- Segers H (1996) The biogeography of littoral *Lecane* rotifera. *Hydrobiologia*, 323, 169–197.
- Segers H, Pholpunthin P (1997) New and rare Rotifera from Thale-Noi Lake, Pattalung Province, Thailand, with a note on the taxonomy of *Cephalodella* (Notommatidae). *Annales de Limnologie*, 33, 13–21.
- Segers H (2001) Zoogeography of the Southeast Asian Rotifera. *Hydrobiologia*, 446/447, 233–246.
- Segers H, Chittapun S (2001) The interstitial rotifera of a tropical freshwater peat swamp on Phuket Island, Thailand. *Belgian Journal of Zoology*, 131, 65–71.
- Segers H, Kotethip W, Sanoamuang L (2004) Biodiversity of freshwater microfauna in the floodplain of the River Mun, Northeast Thailand: the Rotifera monogononta. *Hydrobiologia*, 515, 1–9.
- Segers H (2007) Annotated checklist of the rotifers (Phylum Rotifera), with notes on nomenclature, taxonomy and distribution. *Zootaxa*, 1564, 1–104.
- Sergers H, Sanoamuang L (2007) Note on a highly diverse rotifer assemblage (Rotifera: Monogononta) in a Laotian rice paddy and adjacent pond. *International Review of*

- Hydrobiology, 92, 640–646.
- Yan JA (2006) Paleontology and ecologic environmental evolution of the Quaternary in Hainan Island. *Journal of Palaeogeography*, 8, 103–115. (in Chinese with English abstract) [颜家安 (2006) 海南岛第四纪古生物及生态环境演变. *古地理学报*, 8, 103–115.]
- Zhdanova SM (2011) The species composition of rotifers in the water reservoirs of central Vietnam. *Inland Water Biology*, 4, 425–434.
- Zhuge Y (1997) Studies on Taxonomy and Distribution of Rotifera in Typical Zones of China. PhD dissertation, Institute of Hydrobiology, Chinese Academy of Sciences, Wuhan. (in Chinese with English abstract) [诸葛燕 (1997) 中国典型地带轮虫的研究. 博士学位论文, 中国科学院水生生物研究所, 武汉.]
- Zhuge Y, Huang XF, Koste W (1998) Rotifera recorded from China, 1893–1997, with remarks on their composition and distribution. *International Review of Hydrobiology*, 83, 217–232, 415–429.
- (责任编辑: 徐奎栋 责任编辑: 闫文杰)

附录 Supplementary Material

附录1 海南岛腔轮虫的中国新记录种示意图

Appendix 1 Diagram of *Lecane* species that as new to China on Hainan Island
<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2016359-1.pdf>



附录1 海南岛腔轮虫的中国新记录种示意图. a: 唐纳腔轮虫; b: 侧生腔轮虫; c: 褶皱腔轮虫; d: 优美腔轮虫; e: 坤杜里腔轮虫; f: 马氏腔轮虫; g: 暗小腔轮虫腹面观; h: 暗小腔轮虫背面观; i: 柔弱腔轮虫腹面观; j: 柔弱腔轮虫背面观; k: 波纹腔轮虫腹面观; l: 波纹腔轮虫背面观

Appendix 1 Diagram of *Lecane* species that as new to China on Hainan Island. a, *L. donneri*; b, *L. lateralis*; c, *L. rhytida*; d, *L. elegans*; e, *L. kunthuleensis*; f, *L. margalefi*; g, the ventral view of *L. pusilla*; h, the dorsal view of *L. pusilla*; i, the ventral view of *L. subtilis*; j, the dorsal view of *L. subtilis*; k, the ventral view of *L. undulata*; l, the dorsal view of *L. undulata*.

•保护论坛•

保护区与社区如何协调发展：以广西十万大山国家级自然保护区为例

孙 润¹ 王双玲^{1*} 吴林巧¹ 安 辉² 覃世赢¹ 刘有军² 谭伟福¹¹ (广西壮族自洽区林业勘测设计院, 南宁 530028)² (广西十万大山国家级自然保护区管理局, 广西防城港 538001)

摘要: 协调自然保护区与社区的关系, 需要了解社区的发展特点与意愿诉求。2014年9–11月, 我们对广西十万大山国家级自然保护区涉及的151个自然屯进行了调查。调查采用半结构式访谈和关键人物访谈法, 结合文献法、季节历、市场调查分析、参与式山林考察、社区需求分析等方法, 并于2015年开展了深入保护区内社区农户的精准扶贫调查作为补充。根据调查, 得出以下结论: (1)社区是少数民族聚居区, 以林地资源为主, 对保护区资源依赖程度较强, 基础设施整体发展不足, 市场化水平不高, 缺乏发展资金; (2)社区发展意愿多样, 但依然集中在生存需求方面; (3)社区对保护区的诉求主要表现在基础设施建设以及森林资源利用方面。本研究根据目前社区所处的发展阶段, 结合保护区面临的威胁、发展策略以及生物资源分布特征等, 从优先关注区域、关注人群、关注项目等方面探讨了保护区与社区协调发展途径, 并给出发展项目建议, 包括栖息地恢复与人工林生态改造、社区生计替代相结合, 提高生态公益林补助, 重点关注与落实保护区内分布社区的发展意愿与行为诉求, 丰富社区发展内涵等, 同时建立社区共管委员会、开展人员培训与自然保护宣传教育。本研究探讨了在开展社区工作初期时的工作方法与内容, 并建议下一步可向微观与宏观两个方向发展, 即建立村级、家庭的和谐指标评价体系 and 联合一切可以联合的相关利益群体做好社区工作的法制化与标准化, 保护区与社区产生良好的社会效应。这种思路对自然保护区其他方面的建设管理也具有借鉴意义。

关键词: 自然保护区; 社区; 人口因素; 行为; 发展意愿; 协调发展

How to balance development between nature reserves and community: a case study in Shiwandashan National Nature Reserve, Guangxi

Run Sun¹, Shuangling Wang^{1*}, Linqiao Wu¹, Hui An², Shiyong Qin¹, Youjun Liu², Weifu Tan¹¹ Guangxi Forestry Inventory & Planning Institute, Nanning 530028² Guangxi Shiwandashan National Nature Reserve Administrative Bureau, Fangchenggang, Guangxi 538001

Abstract: In order to balance development, nature reserves, and community, it is necessary to understand community characteristics and willingness. Between September and November of 2014, we surveyed infrastructure, demographic factors, economic activity, development willingness, and the demands of all 151 concerned resident sites of the Shiwandashan National Nature Reserve in Guangxi. Methods included semi-structured interviews, key people interviews complemented with a literature review, seasonal calendars, market surveys, participatory forest surveys, and community demand interviews. In 2015, we carried out focused complementary investigations on the communities located in the nature reserve. Results on the characteristics of the communities of the Shiwandashan reserve included minority culture, forest-based land utilization, high dependence on natural resources, less infrastructure development, low market accessibility, and minimal financial resources for development. There were diverse perspectives on community development, but almost all focused on subsistence needs. The demands of the communities for the nature reserve mainly included infrastructure development and forest resources use. Holistically, topics including considering the

收稿日期: 2016-10-12; 接受日期: 2017-02-07

基金项目: 广西自然科学基金(2013GXNSFBA019119)

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

community status, threats faced by the nature reserve, development strategy of the nature reserve, species and vegetation distributions, prioritized working areas, focused communities, and urgent activities were discussed and then, suggestions were given based on the research. Specific measures included developing forest restoration and ecological compensation in priority areas, to meet the demands of the communities located in the nature reserve and realize ecological immigration if possible and establishing some projects on infrastructure construction, community culture development, and building the local brand. Meanwhile, it is necessary to establish co-management institutions, provide training to community residents and nature reserve staff and to strengthen publicity and education. This study provides some suggestions on methods and contents of community work during its primary phase and future directions were also discussed including at the micro-level (establishing an indicator system to estimate village or family status) and at the macro-level (achieving good effects of community development by legal and standard construction and allied stakeholders) which is also significant for other aspects of nature reserve management.

Key words: nature reserve; community; demographic factor; behavior; development willingness; harmonious development

建立自然保护区是目前保护生物多样性最重要和最有效的措施(McNeely, 1990)。我国自然保护区多位于交通不便、基础设施建设落后、信息闭塞、人口众多、经济发展水平不高的区域, 已知84%的国家级贫困县分布在自然保护区集中分布的山区(王昌海等, 2010a)。自然保护区的有效保护受到了各方面因素的制约, 其中重要因素之一就是社区。这是由于自然保护区与当地社区居民之间有长期相互依存的关系, 其长远目标能否实现与社区居民的支持密不可分(McNeely, 1990; Brandon & Wells, 1992; 王蕾等, 2011)。因此自然保护区与社区的关系如何协调成为可持续发展的重要组成部分(王昌海等, 2010b)。

自然保护区的建立对社区的影响主要表现在限制社区对自然资源的利用以及自上而下的强制管理(Shyamsundar & Kramer, 1997; 徐建英等, 2004; Vedeld et al, 2012), 社区对自然保护区的影响表现在占用土地资源、影响野生动植物和环境质量(徐网谷等, 2016)。自然保护区虽为公共物品属性, 但维护成本却主要由当地社区承担(王昌海等, 2010b), 因此自然保护区与社区在资源保护与利用、利益分配、人口压力等方面产生了一系列冲突(刘洋和吕一河, 2008; Sirivongs & Tsuchiya, 2012)。张丽荣等(2015)提出生物多样性保护应该与社区减贫协调推进, 并提出了不同的模式。每一个自然保护区的社区发展情况不一(Agrawal & Gibson, 1999), 无论采用哪一种模式, 均需要了解社区发展意愿与需求(Zhang & Wang, 2004; 傅之屏等, 2015; 段伟等, 2016)。

本研究以广西十万大山国家级自然保护区为

案例, 分析了社区特点, 从社区发展意愿与需求的视角分析了自然保护区与社区如何协调发展, 以期对自然保护区的社区工作提供参考。

1 研究地概况

十万大山保护区地处我国广西防城港市的上思县和防城区交界处, 属于中越边境地区, 位于107°29'59"–108°13'11" E, 21°40'03"–22°04'18" N, 总面积58,277.1 ha。区内地势险峻、峰峦连绵, 最高海拔1,462.2 m。保护区南坡沟谷深切, 坡度多在50°–60°以上, 北坡地势较缓, 坡度多在30°–40°之间, 山间分布有小盆地。气候属热带北缘季风气候, 年均气温在20.0–21.8℃之间, 无霜期年平均330–360天, 年均降雨量2,000–2,700 mm, 有明显的垂直气候梯度, 地形雨很丰富。流域面积在100 km²以上的河流有10条, 南部水系直流入北部湾, 北部水系为珠江的重要支流, 区内冲沟十分发育。区内土壤类型包括赤红壤、红壤、黄壤、草甸土、紫色土、水稻土等, 具有强烈的淋溶作用、生物累积和分解作用(谭伟福等, 2005)。

保护区已知野生维管束植物219科912属2,233种, 占广西总种数的26.1%; 已知陆栖脊椎动物4纲32目86科406种, 占广西总种数的35.3%; 已鉴定的昆虫23目169科789种, 已知大型真菌135种(王双玲等, 2011; 谭伟福等, 2014)。保护区保存有大面积的常绿阔叶林, 特别是狭叶坡垒(*Hopea chinensis*)林、秋枫(*Bischofia javanica*)–海南风吹楠(*Horsfieldia hainanensis*)林等沟谷雨林(谭伟福等, 2014)。由于重要的生态系统和丰富的生物多样性, 保护区被列入

I级优先建设的国家级自然保护区(李迪强等, 2003)和印缅生物多样性保护热点地区(<http://www.cepf.net/resources/hotspots/Asia-Pacific/Pages/Indo-Burma.aspx>)。

保护区范围涉及上思县南屏瑶族乡、叫安乡、公正乡以及防城区的垌中镇、那良镇、扶隆乡、大菽镇、十万大山乡等8个乡镇。自然保护区社区是与自然保护区相连或有直接关系的居民区, 包括自然保护区范围内居民区, 以及土地在自然保护区范围内、生产生活资料来源于自然保护区或日常活动直接影响到自然保护区的周边居民区(崔国发等, 2013; 谭伟福等, 2016b)。根据上述定义, 十万大山保护区社区涉及了2个县区8个乡镇32个行政村的151个屯。其中保护区内共计30个屯, 涉及南屏、垌中、叫安、大菽4个乡镇7个行政村, 包括核心区内1乡1个行政村8个屯, 缓冲区内3个乡镇5个行政村11个屯, 实验区内2个乡镇2个行政村11个屯(图1)。

2 研究方法

自然保护区社区调查的内容一般包括人口因素、环境知识、态度和行为等(王艳玲等, 2009; Kideghesho et al, 2007; Spiteri & Nepal, 2008)。本次调查除参考上述内容外, 结合十万大山保护区实际情况, 选择了目前对保护管理影响较大的基础设

施、人口社会因素、经济活动行为、资源利用行为以及行为意愿等指标(见附录1)。其中, 基础设施内容包括村屯土地利用、交通、通讯、电力、饮水、医疗和学校等状况; 人口社会因素包括村屯人口、民族、年龄结构和分布; 经济活动行为包括生产经营活动、收入和消费支出构成、劳作时间等(Jumbe & Angelsen, 2007); 资源利用行为包括对森林资源、野生动植物资源的利用情况; 行为意愿包括社区发展意愿以及希望保护区扶持的意愿。

本研究主要采用半结构式访谈和关键人物访谈法, 针对不同调查内容, 结合了文献法、季节历、市场调查分析、参与式山林考察、社区需求分析等方法(何丕坤和何俊, 2003; 胡柏炯等, 2009) (附录1)。调查人员深入到每一自然屯, 请屯大队长分别邀请生活条件好、中等、差的代表和有经验的猎人等关键人物以及村屯大队管理人员进行访谈, 一般每一自然屯受访人员为10–15人。野外调查时间包括两个阶段: 2014年9月属于预调查, 对预设内容进行初步调查分析, 并进行完善; 2014年10–11月为系统调查, 一共获得151个自然屯的相关信息与数据。2015年, 再次深入保护区内的社区开展每一户的精准扶贫调查, 对2014年的调查结果进行了补充完善。

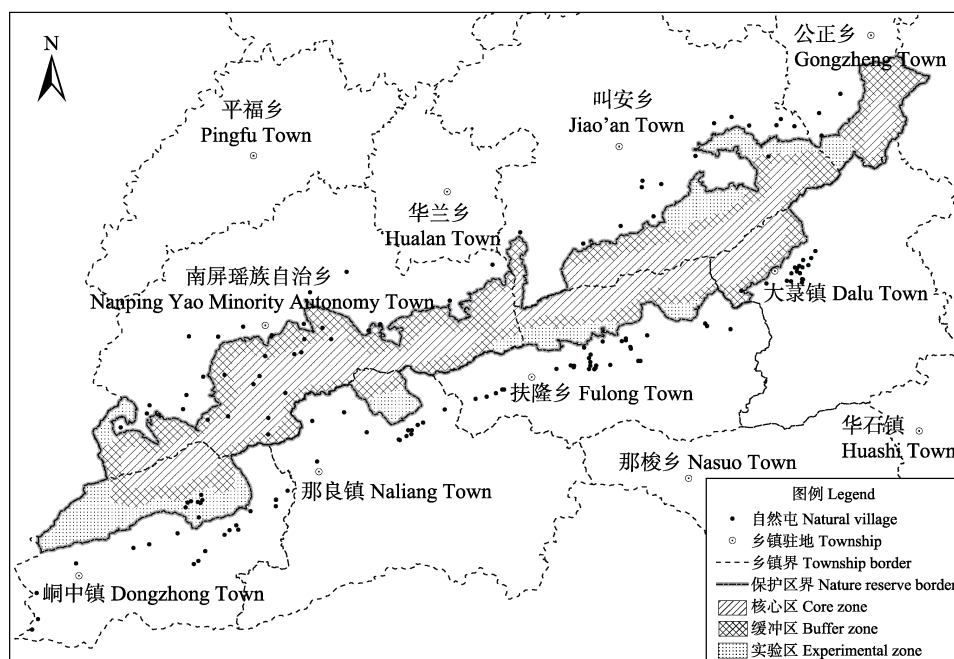


图1 广西十万大山国家级自然保护区社区分布图

Fig. 1 Distribution of community sites within and around Shiwandashan National Nature Reserve

数据的处理与分析在ArcGIS 10.0和SPSS 19.0软件中进行。根据是否居住在保护区内,将保护区社区分为保护区内社区和保护区周边社区,前者是村屯分布于保护区范围内,后者是村屯位于保护区范围外,但其生产生活活动等直接影响到保护区日常保护管理。由于保护区内社区在地理位置、资源利用方式、对保护区管护成效的影响等方面可能会有别于周边社区,因此将保护区内社区的数据单独统计分析,并与整个保护区社区进行比较,检查是否存在差异性。采用频率指标对调查内容进行优先排序分析。探讨如何协调保护区与社区发展途径时,不仅考虑社区发展意愿,而且叠加保护区面临威胁、保护区重要物种和主要生态系统资源数据进行分析。

3 结果

3.1 社区基础设施发展现状

将保护区社区与保护区内社区的调查情况进行对比,详见Box 1。结果反映出如下几个方面:(1)土地利用:保护区社区主要土地利用类型是林地;保护区内社区南屏乡的林地面积和耕地面积均最大,所占比例分别是71.6%和70.8%。(2)交通:保护区社区有37.7%的屯全通水泥路;保护区内社区仅为16.7%。保护区内有边境公路13.3 km,省级公路16.8 km,县级公路16.7 km,林道27.3 km,总计通车里程74.1 km。(3)通讯条件:保护区社区手机信号稳定且电视通信正常的屯占70.86%;保护区内社区仅为43.33%。(4)电力供应:保护区社区有92.05%的屯依赖农村电网,保护区内社区为76.67%,即保护区内尚有23.33%的屯依赖保护区内的河流来提供水电。(5)生产生活用水:保护区社区有96.03%的屯以山泉水为来源;而保护区内所有社区的饮水均靠山泉水。(6)医疗条件和教育条件:从驻屯层次看,保护区社区整体都很差,仅保护区外的3个屯有医疗诊室,80%以上的屯没有任何教育点。

使用Mann-Whitney U检验,发现保护区社区与保护区内社区的基础设施现状不存在显著性差异($U = 24.00, P = 0.949$)。

3.2 人口因素现状

人口因素指标包括村屯人口、民族、性别比例和年龄结构等,详见Box1。

人口数量方面,保护区社区涉及4,650户25,419

人,主要集中在防城区的扶隆乡和垌中镇;保护区内社区涉及521户人口2,401人,主要集中在上思县的南屏乡,占62.89%。保护区核心区、缓冲区和实验区居住人口的比例分别为18.99%、49.06%和31.95%,其中核心区全部、缓冲区99.88%的人口来自南屏乡。民族构成中,保护区社区壮族最多,占总人口的40.3%,汉族与瑶族其次,分别占33.8%、25.9%。保护区内社区以瑶族居多,占66.9%,集中分布在南屏乡,其余为壮族居民,主要分布在垌中镇。性别比例方面,保护区社区整体上男性人口居多。年龄结构方面,保护区社区总体呈现基部较宽(20岁及以下)、顶部狭窄(61岁及以上),反映保护区社区人口出生率大于死亡率,处于人口增长阶段。

3.3 社区活动现状

(1)主要经济活动。保护区社区居民主要经济活动为种植八角(*Illicium verum*)、玉桂(*Cinnamomum aromaticum*),采割松脂以及外出务工(见Box1),共同构成主要收入来源,其中公正乡和南屏乡林业经营占其经济来源的69%以上。在人均收入上,保护区内社区居民收入为保护区社区整体上人均收入的83.97%,南屏乡整体人均收入最低,表现在精准扶贫中,南屏乡扶贫人口占保护区内扶贫人口的94.5%。保护区社区居民消费支出中家庭日用比例最大,几乎均超过50%,其次为子女教育开支,医疗及其他消费比例合计最少。

社区居民全年贯穿以耕种和采收(Box1),其间伴随外出务工和打短工,相对空闲的时间集中在年末的11–12月间。一年中的大部分时间与山林土地密不可分,说明社区生产生活对自然资源的依赖程度非常高。

(2)资源利用方式。通过调查,保护区社区资源利用方式包括薪柴采集、经济林种植、农作物种植、割松脂、养殖、采集药材及山货、采伐林木、捕猎动物、种植桉树等10种,利用方式最多的为采集薪材,占78.9%的屯,其次为种植八角、玉桂等经济林,占74.2%的屯。各乡镇中,上思县的南屏乡和叫安乡利用方式达8种,并且,南屏乡捕猎野生动物占有所有社区捕猎野生动物的80%。保护区内社区对资源的利用方式依次集中在种植八角、玉桂等经济林,占76.67%,采集枯死木和灌木等薪材,占60.00%,种植玉米等农作物,占56.67%,采割松脂占53.33%,保护区内社区资源利用方式最多的亦是南屏乡,达7种。

Box 1 广西十万大山国家级自然保护区社区基础设施、人口因素、主要经济活动情况调查结果

保护区社区

保护区内社区

I 基础设施发展

I-1 土地利用	涉及土地面积共36,242.0 ha, 其中94.8%为林地, 3.7%为耕地	涉及土地面积5,790.5 ha, 其中94.0%为林地, 2.8%为耕地
I-2 交通	全通水泥路的屯57个, 未全通水泥路的53个, 水路的2个, 柏油路的1个, 砂石路的17个, 泥路的18个, 山间小道的3个	全通水泥路的屯5个, 未全程通水泥路的屯15个, 砂石路的1个, 泥路的7个, 山间小道的2个
I-3 通讯	手机信号稳定且电视通信正常的屯有107个, 手机信号不稳定但电视通信正常的屯35个, 手机无信号但通卫星电视的7个, 手机无信号无卫星电视的2个	手机信号稳定且通卫星电视的屯有13个, 手机信号不稳定且通卫星电视的12个, 手机无信号但是通卫星电视的4个, 无手机信号无卫星电视的1个
I-4 电力	共有139个屯电力供应属于农村电网, 11个屯来自自发小水电, 有1个屯不通电	来自农村电网供电的屯23个, 7个屯依靠自发小水电
I-5 生产生活用水	145个屯引山泉水, 3个屯引江河水, 引用井水、地下水和水库水的各为1个屯	30个屯全部引山泉水
I-6 医疗	3个屯有医疗诊室, 其余无	无医疗诊室
I-7 教育	无任何教育点的屯130个, 有幼儿园的2个, 有不完全小学的16个, 有完整小学的3个	无任何教育点的屯25个, 有不完全小学教育的5个

II 人口因素特点

II-1 人口数量	共计4,650户, 25,419人, 其中上思县境内人口占32.1%, 其余分布在防城区境内	共有521户, 2,401人, 其中, 核心区456人, 缓冲区1,178人, 实验区767人
II-2 民族构成	主要由壮族、汉族和瑶族组成, 人口分别是10,240人、8,589人和6,580人	由壮族和瑶族组成, 其中壮族795人, 瑶族1,606人
II-3 男女性别比例	以乡镇为统计单位, 介于1.10–1.55之间, 高于1.02–1.07正常值(数据来源: http://www.un.org/esa/population/pubsarchive/migration_publications/UN_1955_Manual2.pdf)的自然屯占84%	以乡镇为统计单位, 介于0.93–1.34之间, 高于1.02–1.07正常值的自然屯占72%
II-4 年龄结构	老年(61岁及以上)、中年(41–60岁)、青年(21–40岁)和少年儿童(20岁及以下)年龄段比例分别为13.1%、32.4%、28.1%和26.4%	老年、中年、青年和少年儿童年龄段比例分别为11.2%、30.2%、29.6%和29.0%

III 主要经济活动

III-1 经济活动及收入	八角和玉桂经营、采割松脂以及外出务工, 人均收入为1,834元	主要依靠八角和玉桂经营、采割松脂、外出务工以及养殖, 人均收入为1,540元,
II-2 消费	主要用于家庭日用、子女教育、医疗	
II-3 劳作时间	1–4月: 耕作准备, 旱地种植花生、玉米、红薯、甘蔗等作物, 水田开始插秧, 3月份开始割松脂等采收活动; 5–8月: 开展田间管理, 5月份开始收玉米, 6月份开始收割水稻, 持续收八角和割松脂等, 7月份开始外出务工; 9–10月: 收割第二季稻谷, 外出务工高峰期; 11–12月: 外出务工尾声, 农闲, 打短工。	

保护区社区主要资源利用方式是产品出售和自留,二者比例相当,出售的产品包括八角、桂皮、甘蔗、牲畜等,自留多为薪柴、农作物、牲畜等。保护区内社区居民资源利用方式,自留比例为56.66%,高于销售。

3.4 社区行为意愿

保护区社区的发展意愿涉及基础设施建设、种植业和养殖业、其他就业、扶持、其他等5类22项,详见表1。各自然屯选择意愿较高的4项分别是:种植业、养殖业、修路和技术扶持,比例均超过50%。种植业中,割松脂、玉桂和八角经营是目前社区经济发展的主体,但未来发展上,更多社区希望多元化发展,选择林下种植中草药、种植柑橘、油茶、果树、菌类等,养鸡、蜂、鸭、牛、羊、猪、鱼等,相应出现了一系列的技术培训需求。同时,拥有良

好的交通条件也是保护区社区主要意愿。保护区内社区的发展意愿最强烈的为开展种植业,比例达到90%,其次为修路和养殖业,1/3的社区也希望进行危房改造和割松脂。经差异性检验,保护区社区和保护区内社区在发展意愿上差异不显著($U = 161.000, P = 0.055$)。

保护区社区对保护区的诉求见表1,涉及18项,近1/3的社区希望保护区可以资助修路,排在第1位,第2–5位的高诉求率项目分别是饮水工程、养殖业、水利工程和种植业。提高生态林公益补助紧随其后。保护区内社区诉求的项目集中在7项,最大诉求是修路,1/10的社区希望开展的项目为水利工程、改造林木(即允许在保护区内进行砍伐)、落实生态公益林补助,其中南屏乡主要希望保护区解决修路、允许采伐马尾松并进行改造、落实生态补助等,垌

表1 广西十万大山国家级自然保护区社区发展意愿及希望保护区优先扶持项目统计表(单位:屯)
Table 1 Development willingness and demands of the communities within and around Shiwandashan National Nature Reserve (NR)
(unit: number of resident sites)

项目 Development items		发展意愿 Willingness		希望保护区支持的优先发展项目 Priority items supported by the NR	
		保护区社区 Communities within and around the NR	保护区内社区 Communities within the NR	保护区社区 Communities within and around the NR	保护区内社区 Communities within the NR
基础设施 Infrastructure	危房改造 Damaged housing rehabilitation	53	10	1	0
	修路 Building road	84	16	48	16
	修桥 Building bridge	19	0	5	0
	饮水工程 Drinking water project	71	4	21	1
	水利工程 Irrigation project engineering	14	4	10	3
	电力工程 Electricity supply project	8	1	1	0
	其他基础设施建设 Other infrastructures	19	4	5	2
种植业和养 殖业 Planting and breeding	种植业 Planting	115	27	10	0
	养殖业 Livestock raising	110	15	17	0
	割松脂 Resin tapping	4	10	2	0
	改造林木 Tree improvement	11	0	4	3
其他就业 Other occu- pation	旅游 Tourism	12	0	3	0
	务工 Migrant work	8	1	0	0
	保护区提供就业 Employed by the NR	4	0	2	0
	自主创业 Self-employment	3	0	2	0
扶持项目 Supportive items	技术扶持 Technique support	79	0	2	1
	政策扶持 Policy support	9	0	0	0
	资金扶持 Financial support	4	0	0	0
其他 Others	落实生态公益林补助 Delivering the forest compensation for its ecological function	11	0	5	3
	提高生态公益林补助 Improving the forest compensation for its ecological function	5	0	6	0
	解决土地权属纠纷 Resolution of land ownership dispute	7	2	4	0
	村屯绿化 Village greening	1	0	0	0

中镇主要是修路问题,叫安乡和大篆镇分别希望进行道路修建和其他基础设施建设(建房)等。经差异性检验,保护区社区和保护区内社区在对保护区诉求上的差异达到显著水平($U = 160.000, P = 0.045$)。

3.5 保护区与社区协调发展途径

3.5.1 社区特点

经调查与分析,发现保护区社区具有以下特点:

(1)社区以林地资源为主,基础设施整体发展不足,是少数民族聚居区;(2)社区经济对保护区资源依赖程度较强,市场化水平不高;(3)社区收入渠道相对单一,支出多为家庭日用开销,缺乏发展资金;(4)社区居民全年80%以上的时间用于经营森林和进行农耕活动。

社区发展意愿与诉求的特点表现在:(1)社区发展意愿多样,但依然集中在马斯洛需求层次理论中的生存需求阶段(明英文,2009);(2)社区对保护区的诉求主要集中在基础设施建设以及森林资源利用方面;(3)保护区社区与保护区内社区在诉求方面存在显著差异,前者诉求种类多样,有18种,后者集中在7个方面,多与保护区内森林资源的保护和利用相关。

3.5.2 保护区面临的威胁及发展诉求

通过保护区人员头脑风暴法、矩阵分析法和实地调查,确认目前面临最严重的威胁依次是:(1)瑶族群众回迁至保护区长期居住;(2)割松脂;(3)盗伐、盗采、偷猎;(4)社区居民不合理的能源利用方式;(5)社区居民落后的耕作方式。

上述主要威胁因素表明,除了第3点威胁的产生人群不一定局限在社区居民外,其余4点威胁基本来自保护区社区居民。由于第一次移民不成功(李培林和王晓毅,2013),保护区内有9个瑶族回迁屯,核心区、缓冲区分别有3个和6个。割松脂和薪柴采集已成为社区主要的森林资源利用方式,保护区内社区有53.33%的屯割松脂,60.00%的屯采集薪柴,保护区周边社区也有21.48%的屯割松脂,83.47%的屯采集薪柴。保护区内社区56.67%的屯都开展农耕种植,保护区周边社区亦有33.88%屯从事农耕活动。社区盗伐林木主要用于房屋自建,盗采主要为药材和山货,如金线草(*Antenoron filiforme*)、金毛狗(*Cibotium barometz*)、牛大力(*Callerya speciosa*)、菌类、竹笋、灵芝(*Ganoderma lucidum*)等,偷猎对象包括竹鼠、蛙类和蛇类。

根据保护区的主要保护目标,即保护北热带季雨林、山地常绿阔叶林地带森林生态系统和以狭叶坡垒等为代表的珍稀濒危野生动植物,基于保护区面临的外部威胁和内部限制因素,保护区管理人员认为现阶段的发展方向是:(1)完善管理机构、定岗定编定人,开展人员培训;(2)开展本底资源更新调查、主要保护对象专项调查;(3)建立科研监测体系;(4)进行宣传教育;(5)发展社区建设;(6)开展基础设施建设。其中社区发展建设已被公认为是重要的管护手段。但目前保护区社区工作只是停留在与社区、当地政府和相关部门简单的沟通上,开展的社区发展项目仅林下经济种植1项。因此亟需加强这方面的工作。

3.5.3 保护区生物资源特征

保护区目前已发现国家级保护野生植物14种,国家级保护野生动物50种,十万大山地区特有植物130余种,被IUCN列入红色名录的全球性受威胁物种有53种。保护区代表性物种如狭叶坡垒、十万大山苏铁(*Cycas shiwandashanica*)、齿牙黑桫欏(*Alsophila denticulata*)等桫欏科8种植物。目前发现的重点保护及关注物种基本沿保护区山脊东北-西南向分布(图2)。保护区主要的植被类型为季节性雨林、常绿阔叶林、沟谷雨林等,分布比较连续,但在东北、西南两侧被人工种植的马尾松、杉木等针叶林和其他经济林间隔分布,破碎化较严重。

3.5.4 保护区与社区协调发展途径

综合保护区社区发展特点、保护区发展策略以及生物资源、威胁因素的分布,探讨保护区与社区协调发展途径,设计社区发展项目,以此为基础,与不同相关利益群体,如各级政府、相关部门、企业、保护机构等进行沟通、合作,分批分期开展社区建设。

(1)优先关注区域。叠加保护区功能区、植被类型与自然屯分布点可以发现,实验区基本分布的是较大面积的针叶林、其他经济林等,在南屏乡、公正乡和大篆镇乡镇政府所在地周边社区已出现蚕食缓冲区与核心区自然植被的情况。因此将保护区东北、西南两侧人工林(主要包括马尾松、杉木、八角、玉桂等)分布较集中的区域定义为当下优先关注区域。

在优先关注区域内,将栖息地生态恢复与马尾松等人工林的改造、社区生计替代等相结合,逐步

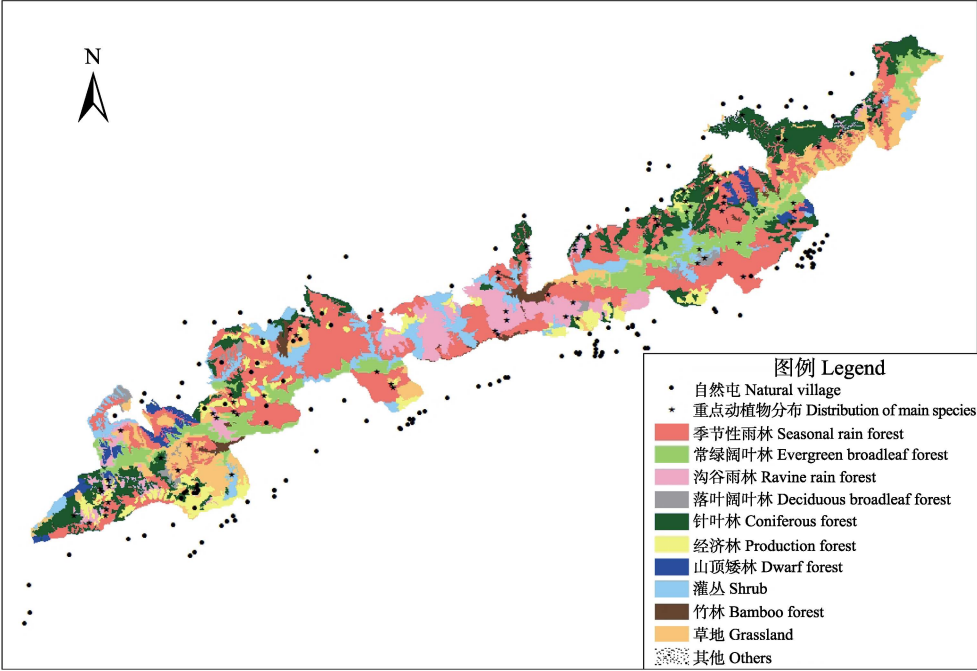


图2 广西十万大山国家级自然保护区重点物种与植被类型分布图
Fig. 2 Distribution of main species and vegetation types in Shiwandashan National Nature Reserve

恢复自然生境。同时，保护区积极与主管部门和当地政府沟通，借助全国健全生态补偿机制的政策，努力提高公益林补助标准，并及时了解与落实未发放补助村屯的情况，做好按时发放。

(2)优先关注群体。经调查发现，虽然保护区内社区与保护区社区在基础设施发展方面不存在显著差异，但其整体建设水平与人均收入仍有较大差别，并且保护区内的社区对森林资源的利用更为多样和依赖。因此建议将保护区内的社区居民作为优先关注的群体，尤其是南屏乡。

重点关注保护区内30个屯的发展意愿与行为诉求，充分利用上思县人民政府实施国家精准扶贫的政策，保护区与政府、村屯充分沟通，做好项目选择与落实，并且在条件成熟时，汲取上次移民失败的教训，再次开展生态移民工程，协调好保护与发展的关系。

(3)优先关注发展项目。根据自然屯优先发展项目和自然保护区建设标准等，开展基础设施规划与建设，落实道路修建、饮水工程与水利工程、危房改造等村屯点，做到针对性与实效性。在此基础上，丰富社区发展内涵，保护区选取不同特点的社区开展示范屯建设，兼顾生存权与发展权，内容包括节

能建设、村屯的卫生与美化、社区文化设施建设与活动的开展、社区居民参与保护区或社区权利与技术层面的活动、社区居民的培训与学习等。

保护区继续开展社区发展系统调研，在本次研究获得了社区的特点及诉求的基础上，探讨当地产业与社区发展的优势、市场需求与定位、营销策略等，打破目前社区经济的低端与低效状态，整合各方面的信息、技术、资源、资金、人员等力量，打造保护区友好品牌产品。

(4)保障措施。为了实现上述内容，在组织层面，保护区与相关乡镇分别建立包括村委、自然屯大队长在内的社区共管委员会，主要负责协调社区与保护区的各项活动，形成一套运作机制；保护区与上思县、防城区分别成立社区发展委员会，由各级政府、各相关部门、保护区及其他相关利益群体组成，主要职责是监督共管委员会，协调社区发展项目的实施，并制度化。

开展保护区人员及社区人员的培训，侧重心理学、沟通与谈判、冲突解决、管理学、社会学等方面的培训，社区人员的培训因发展项目而宜，如种植、养殖技术，社区旅游技术、摄影技术等。

进行社区发展建设时，保护区加强宣传与自然

教育,在相对清闲时开展各种活动赛事,实现驻屯、驻村学校的自然教育等。

4 讨论

目前国内外学者在进行保护区社区研究时,根据研究目的多侧重某一个点,如生计与经济发展(张君和黄燕, 2013; Katikiro, 2016)、态度与保护意识(Mekbebe et al, 2008; Chowdhury et al, 2014; 王俊伟等, 2016)、生态补偿(王昌海等, 2012)、资源依赖度(段伟等, 2016; 宋莎等, 2016)、宣传教育(王亮等, 2015)等,它们都是保护区与社区协调关系中的重要组成部分。本次调查研究基于十万大山保护区社区工作基础薄弱、保护区涉及社区人口数量多、比较复杂的现状,保护区在开展社区工作之前需要对其有一个细致、全面、整体的认识,因此研究内容涉及了社区的基础设施建设、人口因素、生产经营特点、与保护区的关系与诉求等,并且做到对涉及的每一自然屯进行调查。随着社区工作的逐步推进,保护区也需对某些方面进行更深入系统的研究。

自然保护区与社区协调发展模式可包括政区合署、协调机构、保护与扶贫相结合、经济双赢和公众参与5种模式^①。考虑现实性,除去政区合署,其他模式都适合在十万大山保护区中以不同的方式开展。其中协调机构和保护扶贫相结合的模式更加符合十万大山保护区社区当下发展的需求。协调机构模式主要是通过社区共管及与相关利益群体合作实现(胡柏炯等, 2009);保护与扶贫相结合的模式更多体现在社区基础设施的建设和生计的替代,可紧紧围绕国家正在实施的精准扶贫工作来开展;经济双赢模式主要体现在生态旅游和其他资源开发双赢,从可持续发展角度,该模式产生的各种效益会比较久远;公众参与模式是充分整合社会各界的资源优势,为保护区、社区的发展注入新血液,在提升发展理念与方式、扩大影响力、提高物质与精神水平等方面有重要意义,应该为日后的发展方向之一。保护区与社区协调发展不仅局限于一种模式,而是根据实际需求,采用多种方式,但目的都是致力于在消除社区收入贫困的同时提升能力,使

社区摆脱能力贫困和权利贫困(Blackwood & Lynch, 2002)。通过多种方式,如经济扶持、设施与环境建设、宣传与自然教育、赋权等(Nepal, 2002),尽量实现社区不同层次的需求,继而实现与周边自然环境协调健康持续的发展。

在做好保护区社区当下需求的同时,需要对社区工作有长远的考虑。虽然目前社区整体上对生态公益林补助的落实和提高意愿不位居前列,但不同自然屯情况不同,比如南屏乡就很希望解决这个问题,所以在全局下还需统筹局部。目前生态补助等补偿标准未考虑保护给农牧民带来的直接损失,普遍偏低(欧阳志云等, 2013)。从保护的角度看,直接补偿被认为是最有效和成本最低的保护方式(Ferraro, 2004),尝试赎买将是一步解决问题的办法。此外,保护区应充分利用社区共管委员会和社区发展委员会,科学界定生态补偿地域范围、明确补偿载体与补偿对象、建立合理的生态补偿核算方法,通过多种形式提升生态补助等补偿标准(欧阳志云等, 2013)。如果可以落实并提升公益林补助,也是对保护区集体林中6,628.6 ha^②的公益林社区用户的一个整体提升,对保护区工作会十分有利。

十万大山保护区的核心区、缓冲区与实验区均有居民居住,尽管在20世纪70年代曾开展移民工作(谭伟福等, 2016a),但不仅使生态移民丧失了利用当地资源赖以谋生的技能,而且在文化认同上割断了他们长期以来的文化传承(孙佑海和陈少云, 2004),因此多数居民对此持否定态度(徐建英等, 2004)。加上上一次移民由于当时政策配套、产业扶持、后续管理均未跟上,导致移民在就业、受教育、社会保障等方面非常困难,致使其回迁(李培林和王晓毅, 2013),回迁后重新加重了对保护区资源的依赖,加大了对生物多样性的威胁(谭伟福等, 2016a)。2015年,在国家实施精准扶贫战略背景下,上思县人民政府再次实施保护区生态移民,对南屏乡5个自然环境恶劣、生存条件差、符合精准扶贫条件的群众进行搬迁安置,并落实后续保障(谭伟福等, 2016a)。保护区需抓住这样的机遇,将精准扶贫与生态保护相结合,解决保护区内居民因生活生产带来的威胁与破坏。

从保护区与社区协调发展的长远关系上看,本次研究适宜于在社区工作初期阶段或者薄弱基础上梳理社区与保护区的各种关系,进一步可以继续

① 蔡昌棠 (2008) 自然保护区建设与社区发展关系研究——以天宝山社区龙头村为例. 硕士学位论文, 福建农林大学, 福州.

② 广西林业勘测设计院 (2016) 广西十万大山国家级自然保护区内集体林与人工林情况的调查报告.

向两个方向发展: 在微观上, 保护区可以探讨建立村级和家庭两个层次的和谐指数评价体系(傅之屏等, 2015); 在宏观上, 做好自身社区工作的标准化、法制化, 并联合一切可以联合的相关利益群体, 形成保护区与社区协调发展的社会效应。

致谢: 审稿专家、责编委和编辑老师对本文提出了宝贵的修改建议, 特此感谢!

参考文献

- Agrawal A, Gibson CC (1999) Enchantment and disenchantment: the role of community in natural resource conservation. *World Development*, 27, 629–649.
- Blackwood DL, Lynch RG (2002) The measurement of inequality and poverty: a policy maker's guide to the literature. *World Development*, 22, 567–578.
- Brandon K, Wells M (1992) Planning for people and parks: design dilemmas. *World Development*, 20, 557–570.
- Chowdhury MSH, Gudmundsson C, Izumiyama S, Koike M, Nazia N, Rana MP, Mukul SA, Muhammed N, Redowan M (2014) Community attitudes toward forest conservation programs through collaborative protected area management in Bangladesh. *Environment, Development and Sustainability*, 16, 1235–1252.
- Cui GF, Wang QC, Xu JL, Xing SH, He YJ, Lei T (2013) *Dictionary of Nature Conservology*. China Forestry Publishing House, Beijing. (in Chinese) [崔国发, 王清春, 徐基良, 邢韶华, 何友均, 雷霆 (2013) 自然保护区学词典. 中国林业出版社, 北京.]
- Duan W, Zhao Z, Liu MJ, Wen YG (2016) Study on natural resources dependence of communities surrounding nature reserves. *Agricultural Technological Economy*, (3), 93–102. (in Chinese) [段伟, 赵正, 刘梦捷, 温远光 (2016) 保护区周边农户自然资源依赖度研究. 农业技术经济, (3), 93–102.]
- Ferraro PJ (2004) Direct payments to protect endanger ecosystems and experimental methods to estimated payment costs. In: *Paper for the Twenty-First Biannual Workshop of the Economy and Environment Program for Southeast Asia*, Hanoi.
- Fu ZP, Shen LM, Yang YB, Chen W, Liu L, Yu B, Liu H, He WH (2015) Study of status and development of community management for giant panda sanctuary. *Sichuan Journal of Zoology*, 34, 468–473. (in Chinese with English abstract) [傅之屏, 谌利民, 杨远兵, 陈伟, 刘雷, 余波, 刘昊, 何万红 (2015) 大熊猫保护区社区管理模式的现状与发展. 四川动物, 34, 468–473.]
- He PK, He J (2003) *Social Forestry in Tropical Zone*. Yunnan Science & Technology Press, Kunming. (in Chinese) [何丕坤, 何俊 (2003) 热带社会林业. 云南科技出版社, 昆明.]
- Hu BJ, Ke SF, Wen YL, He PK (2009) *Guide on Participant Community Management of Nature Reserves*. China Environmental Science Press, Beijing. (in Chinese) [胡柏炯, 柯水发, 温亚利, 何丕坤 (2009) 自然保护区参与式社区管理手册. 中国环境出版社, 北京.]
- Jumbe CBL, Angelsen A (2007) Forest dependence and participation in CPR management: empirical evidence from forest co-management in Malawi. *Ecological Economics*, 62, 661–672.
- Katikiro RE (2016) Improving alternative livelihood interventions in marine protected areas: a case study in Tanzania. *Marine Policy*, 70, 22–29.
- Kideghesho JR, Røskaft E, Kaltenborn BP (2007) Factors influencing conservation attitudes of local people in western Serengeti Tanzania. *Biodiversity and Conservation*, 16, 2213–2230.
- Li DQ, Song YL, Ouyang ZY (2003) *Research on the National Forestry Nature Reserve System Plan*. China Land Press, Beijing. (in Chinese) [李迪强, 宋延龄, 欧阳志云 (2003) 全国林业系统自然保护区体系规划研究. 中国大地出版社, 北京.]
- Li PL, Wang XY (2013) Migration, poverty alleviation and ecological civilization construction: research report on ecological migration in Ningxia. *Social Sciences in Ningxia*, (3), 52–60. (in Chinese) [李培林, 王晓毅 (2013) 移民、扶贫与生态文明建设——宁夏生态移民调研报告. 宁夏社会科学, (3), 52–60.]
- Liu Y, Lü YH (2008) The economic impact of tourism on local residents in Wolong Nature Reserve. *Biodiversity Science*, 16, 68–74. (in Chinese with English abstract) [刘洋, 吕一河 (2008) 旅游活动对卧龙自然保护区社区居民的经济影响. 生物多样性, 16, 68–74.]
- McNeely JA (1990) The future of national parks. *Environment*, 32, 16–20.
- Mekbebe ET, Zelealem TA, Robert JL, Nigel LW (2008) Community attitudes towards wildlife conservation in Ethiopia. In: *Paper for Rethinking Protected Areas in a Changing World: Proceedings of the 2007 GWS Biennial Conference on Parks, Protected Areas, and Cultural Sites*. The George Wright Society, Hancock, Michigan.
- Ming YW (2009) Diversity of the people's livelihood and public service reform—based on Maslow's "hierarchy of needs". *Manager's Journal*, (5), 114. (in Chinese) [明英文 (2009) 多元化民生与公共服务体制改革——以马斯洛“需求层次理论”为分析视角. 经营管理者, (5), 114.]
- Nepal SK (2002) Involving indigenous peoples in protected area management: comparative perspectives from Nepal, Thailand, and China. *Environmental Management*, 30, 748–763.
- Ouyang ZY, Zheng H, Yue P (2013) Establishment of ecological compensation mechanisms in China: perspectives and strategies. *Acta Ecologica Sinica*, 33, 686–692. (in Chinese with English abstract) [欧阳志云, 郑华, 岳平 (2013) 建

- 立我国生态补偿机制的思路与措施. 生态学报, 33, 686–692.]
- Shyamsundar P, Kramer RA (1997) Biodiversity conservation: at what cost? A study of households in the vicinity of Madagascar's Mantadia National Park. *Ambio*, 26, 180–184.
- Sirivongs K, Tsuchiya T (2012) Relationship between local residents' perceptions, attitudes and participation towards national protected areas: a case study of Phou Khao Khouay National Protected Area, central Lao PDR. *Forest Policy and Economics*, 21, 92–100.
- Song S, Liu QB, Wen YL (2016) An analysis of determinants of natural resources dependence in the communities surrounding Qinling Giant Panda Protected Area. *Journal of Zhejiang A & F University*, 33, 130–136. (in Chinese with English abstract) [宋莎, 刘庆博, 温亚利 (2016) 秦岭大熊猫保护区周边社区自然资源依赖度影响因素分析. 浙江农林大学学报, 33, 130–136.]
- Spiteri A, Nepal SK (2008) Evaluating local benefits from conservation in Nepal's Annapurna Conservation Area. *Environmental Management*, 42, 391–401.
- Sun YH, Chen SY (2004) Argument of making Law of Nature Reserve. *Environmental Protection*, (3), 7–12. (in Chinese) [孙佑海, 陈少云 (2004) 制定《自然保护区法》的论证. 环境保护, (3), 7–12.]
- Tan WF, An H, Tan XN (2016a) Why ecological migrants move back to nature reserves: a case study in Shiwandashan National Nature Reserve, Guangxi. *Biodiversity Science*, 24, 729–732. (in Chinese) [谭伟福, 安辉, 谭夏妮 (2016a) 为什么自然保护区的生态移民要回迁: 以广西十万大山保护区为例. 生物多样性, 24, 729–732.]
- Tan WF, Jiang YH, Jiang B, Li DQ, Wang SL, Zou LL, Meng T, Wang HJ, Zhang XL, Sun R, Wu LQ, Luo KW (2014) *Guangxi Nature Reserves*. China Environmental Science Press, Beijing. (in Chinese) [谭伟福, 蒋迎红, 蒋波, 黎德丘, 王双玲, 邹绿柳, 孟涛, 王海京, 张先来, 孙润, 吴林巧, 罗开文 (2014) 广西自然保护区. 中国环境出版社, 北京.]
- Tan WF, Li DQ, Wen YG, Zhao ZH (2005) *Biodiversity and Conservation System of Guangxi Shiwandashan Nature Reserve*. China Environmental Science Press, Beijing. (in Chinese) [谭伟福, 黎德丘, 温远光, 赵泽洪 (2005) 广西十万大山自然保护区生物多样性及其保护体系. 中国环境出版社, 北京.]
- Tan WF, Wang SL, Jiang YH, Wang HJ, Jiang B, Meng T, Wang B, Wu LQ, Qin YH, Luo KW, Qin SY, Zhang LN, An H (2016b) Technical Regulations for the Local Nature Reserve Master Plan in Guangxi (DB45/T1443–2016). Guangxi Bureau of Quality and Technical Supervision, Nanning. (in Chinese) [谭伟福, 王双玲, 蒋迎红, 王海京, 蒋波, 孟涛, 王波, 吴林巧, 覃永华, 罗开文, 覃世赢, 张丽娜, 安辉 (2016b) 地方级自然保护区总体规划技术规范(DB45/T1443-2016). 广西壮族自治区质量技术监督局, 南宁.]
- Vedeld P, Jumane A, Wapalila G, Songorwa A (2012) Protected areas, poverty and conflicts: a livelihood case study of Mikumi National Park, Tanzania. *Forest Policy and Economics*, 21, 20–31.
- Wang CH, Cui LJ, Mao XF, Wen YL (2012) Comparative studies on the farmers' willingness to accept eco-compensation in wetlands nature reserve. *Acta Ecologica Sinica*, 32, 5345–5354. (in Chinese with English abstract) [王昌海, 崔丽娟, 毛旭峰, 温亚利 (2012) 湿地保护区周边农户生态补偿意愿比较. 生态学报, 32, 5345–5354.]
- Wang CH, Wen YL, Hu CD, Si KC (2010a) Research progress on harmonious development of nature reserves and surrounding communities. *Issues of Forestry Economics*, 30, 486–492. (in Chinese with English abstract) [王昌海, 温亚利, 胡崇德, 司开创 (2010a) 中国自然保护区与周边社区协调发展研究进展. 林业经济问题, 30, 486–492.]
- Wang CH, Wen YL, Yang LF (2010b) Study on nature reserve policy on attribute of public goods. *Issues of Forestry Economics*, 30, 292–297. (in Chinese with English abstract) [王昌海, 温亚利, 杨莉菲 (2010b) 基于公共物品特征视角的自然保护区政策研究. 林业经济问题, 30, 292–297.]
- Wang JW, Zhang LL, Li XH, Ma C, Li TY, Li YP, Liu ZH, Ding W (2016) Spatial differences and impact factors on protection awareness of local residents in Baimaxueshan. *Journal of Dali University*, 1(6), 50–56. (in Chinese with English abstract) [王俊伟, 张丽莉, 李新红, 马驰, 李廷野, 李延鹏, 刘泽华, 丁伟 (2016) 白马雪山居民保护意识的空间差异及其影响因素. 大理大学学报, 1(6), 50–56.]
- Wang L, Su Y, Cui GF (2011) Quantitative study on the ecological compensation for nature reserves based on the "virtual land" method. *Journal of Natural Resources*, 26, 34–47. (in Chinese with English abstract) [王蕾, 苏杨, 崔国发 (2011) 自然保护区生态补偿定量方案研究——基于“虚拟地”计算方法. 自然资源学报, 26, 34–47.]
- Wang L, Yang ZW, Ren TF, Xu LP, Shao YP (2015) Study of instruction countermeasure and survey on propagandizing and educating peripheral community around Anxi Nature Reserve. *Journal of Anhui Agriculture Science*, 43, 297–299. (in Chinese with English abstract) [王亮, 杨增武, 任廷峰, 徐丽萍, 邵亚平 (2015) 安西自然保护区周边社区宣教情况调查与对策研究. 安徽农业科学, 43, 297–299.]
- Wang SL, Tan WF, Peng DR, Li DQ, Wang HJ, Qin YH (2011) Analysis on *in situ* conservation of important species in Guangxi. *Journal of Beijing Forestry University*, 33(Suppl. 2), 72–78. (in Chinese with English abstract) [王双玲, 谭伟福, 彭定人, 黎德丘, 王海京, 覃永华 (2011) 广西重点物种就地保护现状分析. 北京林业大学学报, 33(增刊2), 72–78.]
- Wang YL, Yu X, Li XY, Yang SJ (2009) Methods for investigating the impacts of adjacent communities on nature reserves. *Forest Inventory and Planning*, 34, 69–72. (in Chinese with English abstract) [王艳玲, 余鑫, 李学友, 杨士

- 剑 (2009) 周边社区对自然保护区影响的调查方法研究. 林业调查规划, 26, 34, 69–72.]
- Xu JY, Chen LD, Lü YH, Fu BJ, Yang S (2004) Local people's responses to policies in Wolong Nature Reserve, Sichuan. *Biodiversity Science*, 12, 639–645. (in Chinese with English abstract) [徐建英, 陈利顶, 吕一河, 傅伯杰, 杨爽 (2004) 卧龙自然保护区社区居民政策响应研究. 生物多样性, 12, 639–645.]
- Xu WG, Gao J, Xia X, Zhou DQ, Li ZL, Jiang MK (2016) Distribution of community residents in nature reserves and its impact on the reserves in China. *Journal of Ecology and Rural Environment*, 32, 19–23. (in Chinese with English abstract) [徐网谷, 高军, 夏欣, 周大庆, 李中林, 蒋明康 (2016) 中国自然保护区社区居民分布现状及其影响. 生态与农村环境学报, 32, 19–23.]
- Zhang J, Huang Y (2013) Economic situation of the surrounding communities of Liziping Nature Reserve of Sichuan Province. *Journal of China West Normal University (Natural Science)*, 34, 101–106. (in Chinese with English abstract) [张君, 黄燕 (2013) 四川栗子坪自然保护区社区经济情况调查. 西华师范大学学报(自然科学版), 34, 101–106.]
- Zhang LR, Wang XH, Hou YL, Li CH (2015) Synergies between biodiversity conservation and poverty reduction in China. *Biodiversity Science*, 23, 271–277. (in Chinese with English abstract) [张丽荣, 王夏晖, 侯一蕾, 李翠华 (2015) 我国生物多样性保护与减贫协同发展模式探索. 生物多样性, 23, 271–277.]
- Zhang MH, Wang SL (2004) Co-management: transformation of community affair model in Chinese nature reserve. *Journal of Forestry Research*, 15, 313–318.

(责任编辑: 薛达元 责任编辑: 时意专)

附录 Supplementary Material

附录1 广西十万大山国家级自然保护区社区情况调查问卷

Appendix 1 Questionnaire on community survey in Guangxi Shiwandashan National Nature Reserve

<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2016295-1.pdf>

附录1

广西十万大山国家级自然保护区主要社区调查内容表

乡镇_____村_____屯_____调查人员：_____调查日期：_____

1 村屯基础设施基本信息：

- 1) 管理负责人：_____联系电话：_____
- 2) 是否是回迁屯： 是 否
- 3) 乡镇土地面积(亩)：林地_____耕地(水田 旱地)_____其他(鱼塘 宅基地)_____
- 4) 交通道路现状：道路类别_____
- 5) 通讯现状：手机信号_____卫星电视信号_____
- 6) 电力供应：农村电网_____河流发电_____其他_____
- 7) 饮用水来源：自来水_____山泉水_____地下水_____其他_____
- 8) 医疗诊室：_____
- 9) 受教育条件：幼儿园_____小学_____其他_____

2 村屯社会人口基本信息：

- 1) 户数：_____
- 2) 人口： 男 女 _____其中外出务工人员人数：_____
- 3) 民族组成：壮族_____瑶族_____汉族_____其他_____
- 4) 年龄组成：>60 岁， 40-60 岁， 20-40 岁， <20 岁

3 村屯经济活动信息：

- 1) 主要经济来源及所占比例：
- ① _____ ② _____ ③ _____ ④其他 _____
- 2) 个人收入：最高收入 _____ 最低收入 _____ 人均收入 _____
- 3) 主要支出及所占比例：
- ① _____ ② _____ ③ _____ ④其他 _____
- 4) 支出费用额度：_____
- 5) 森林资源利用
- | 主要利用种类①： | 主要利用方式： | 出售 | 自留 | 市场行情： |
|----------|---------|----|----|-------|
| 主要利用种类②： | 主要利用方式： | 出售 | 自留 | 市场行情： |
| 主要利用种类③： | 主要利用方式： | 出售 | 自留 | 市场行情： |
| 主要利用种类④： | 主要利用方式： | 出售 | 自留 | 市场行情： |

4 村屯劳作时间分配（按农历）

一月 二月 三月 四月 五月 六月 七月 八月 九月 十月 十一月 十二月

5 村屯今后想做的事情

①

②

③

④其他

6 村屯希望保护区帮助解决的问题

①

②

③

④其他