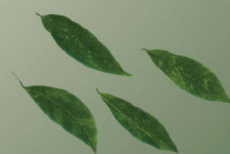
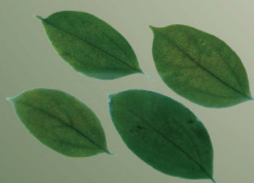
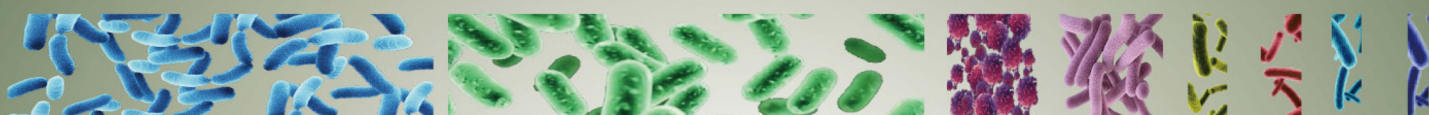
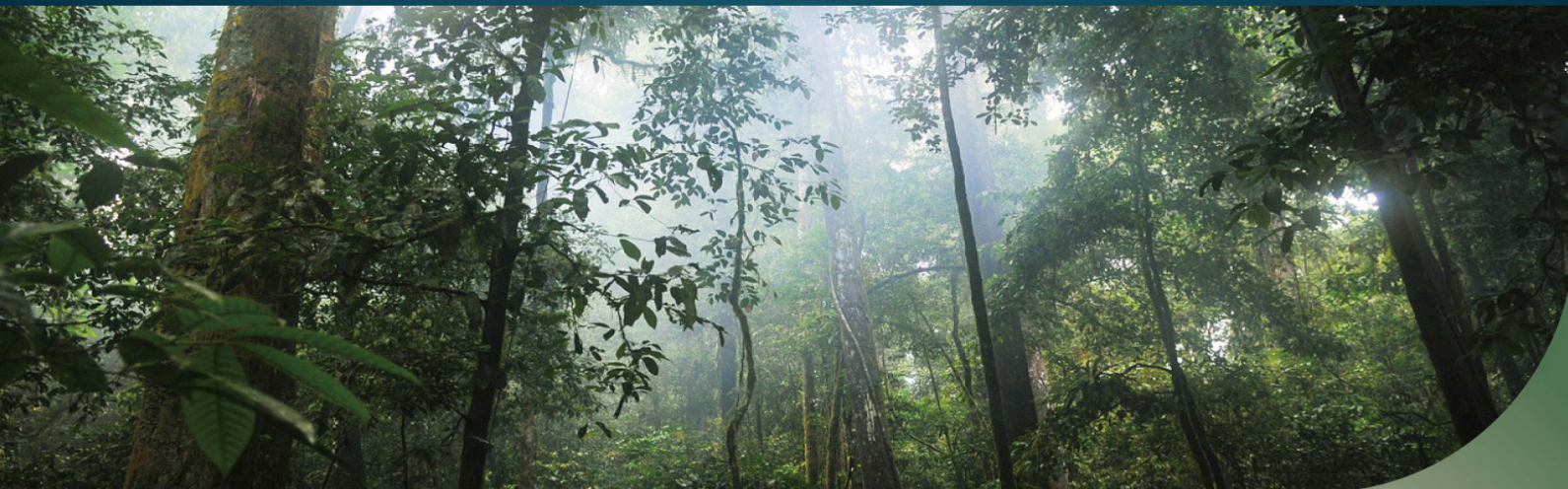




ISSN 1005-0094
CODEN SHDUEM

生物多样性

BIODIVERSITY SCIENCE



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

第31卷 第8期
2023年8月

Vol. 31 No. 8
August 2023

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

生物多样性

SHENGWU DUOYANGXING

第31卷 第8期 2023年8月

目次

研究报告

植物多样性

- 23048 景观格局动态对浑善达克沙地植物物种多样性和功能多样性的影响
曹亚苏, 范敏, 彭羽, 辛嘉讯, 彭楠一
- 23169 三星堆遗址城墙不同维护措施下草本植物物种多样性与土壤抗冲性的关系
钟欣艺, 赵凡, 姚雪, 吴雨茹, 许银, 鱼舜尧, 林静芸, 郝建锋

动物多样性

- 22603 两种果蝇成虫与幼虫期的竞争及其对二者共存的影响
公欣桐, 陈飞, 高欢欢, 习新强
- 22689 基于红外相机监测的广东南岭国家级自然保护区鸟兽多样性及其垂直分布特征
刘志发, 王新财, 龚粤宁, 陈道剑, 张强
- 22692 上海地区金线侧褶蛙种群的潜在空间分布格局及其景观连通性
董廷玮, 黄美玲, 韦旭, 马硕, 岳衢, 刘文丽, 郑佳鑫, 王刚, 马蕊, 丁由中, 薄顺奇, 王正寰
- 22674 长江上游支流赤水河流域底栖动物物种多样性与保护对策
张多鹏, 刘洋, 李正飞, 葛奕豪, 张君倩, 谢志才

微生物多样性

- 23146 热带山地雨林木本豆科和樟科植物叶内生细菌群落: 物种与功能群多样性及驱动因子
吴春玲, 罗竹慧, 李意德, 许涵, 陈德祥, 丁琼
- 23027 毛乌素沙地不同类型生物结皮细菌群落差异及其驱动因子
张雅丽, 张丙昌, 赵康, 李凯凯, 刘燕晋
- 23136 不同退化阶段亚高山草甸土壤原生物群落多样性特征及驱动因素

罗正明, 刘晋仙, 张变华, 周妍英, 郝爱华, 杨凯, 柴宝峰

遗传多样性

- 23120 中国北方六省区胡桃的遗传多样性和群体结构
齐海玲, 樊鹏振, 王跃华, 刘杰

技术与方法

- 23045 《国家重点保护野生动物名录》调整的评估方法探讨
朱建国, 王林, 任国鹏

数据论文

- 23236 戴云山国家级自然保护区访花昆虫DNA条形码数据集
罗小燕, 李强, 黄晓磊

综述

- 23171 生态网络分析: 从集合群落到集合网络
冯志荣, 陈有城, 彭艳琼, 李莉, 王波
- 23081 苔藓-蓝藻共生体多样性及固氮潜力研究现状
吴娇娇, 郭冠廷, 陈栋, 赵鑫, 龙明忠, 王登富, 李晓娜

保护与治理对策

- 23070 城市生物多样性保护: 基于中欧对比视角下的经验借鉴
邓晶, 李艺, 侯一蕾
- 23167 全球协同落实《昆明-蒙特利尔全球生物多样性框架》的挑战与出路: 基于SFIC模型的分析
朱旭, 李嘉奇

论坛

- 23140 “物种”与“个体”: 究竟谁是生物多样性保护的恰当对象?
杜红

封面: 植物内生细菌在植物的环境适应性中发挥着至关重要的作用, 其中对叶内生细菌在这方面的潜在功能关注较少。本期吴春玲等(23146)的研究发现, 尖峰岭热带山地雨林樟科和豆科植物的叶内生细菌具有丰富的物种多样性和代谢功能群, 特别是樟科植物具有较高的碳、氮代谢细菌功能群多度, 这可能是植物对低有效养分土壤环境的又一适应性机制。封面图示豆科与樟科植物与各类代谢功能群细菌的关系。线的粗细表示两类植物中特定代谢功能群的相对多度。(照片提供者: 丁琼、吴春玲)

BIODIVERSITY SCIENCE

Vol. 31 No. 8 August 2023

CONTENTS

Original Papers

Plant Diversity

- 23048 **Effects of landscape pattern dynamics on plant species and functional diversity in Hunshandak Sandland**
Yasu Cao, Min Fan, Yu Peng, Jiaxun Xin and Nanyi Peng
- 23169 **Relationship between herbaceous plant diversity and soil anti-scourability under different maintenance measures at Sanxingdui City Wall**
Xinyi Zhong, Fan Zhao, Xue Yao, Yuru Wu, Yin Xu, Shunyao Yu, Jingyun Lin and Jianfeng Hao

Animal Diversity

- 22603 **Larva and adult competition between two *Drosophila* species and the effects on species coexistence**
Xintong Gong, Fei Chen, Huanhuan Gao and Xinqiang Xi
- 22689 **Diversity and elevational distribution of birds and mammals based on infrared camera monitoring in Guangdong Nanling National Nature Reserve**
Zhifa Liu, Xincai Wang, Yuening Gong, Daojian Chen and Qiang Zhang
- 22692 **Potential spatial distribution pattern and landscape connectivity of *Pelophylax plancyi* in Shanghai, China**
Tingwei Dong, Meiling Huang, Xu Wei, Shuo Ma, Qu Yue, Wenli Liu, Jiabin Zheng, Gang Wang, Rui Ma, Youzhong Ding, Shunqi Bo and Zhenghuan Wang
- 22674 **Species diversity and recommended rehabilitative strategies of benthic macroinvertebrate in the Chishui River, a tributary of the Upper Yangtze River**
Duopeng Zhang, Yang Liu, Zhengfei Li, Yihao Ge, Junqian Zhang and Zhicai Xie

Microbial Diversity

- 23146 **Foliar endophytic bacterial communities of woody Fabaceae and Lauraceae plants in tropical mountain rainforests: Understanding species and functional diversity and their driving factors**
Chunling Wu, Zhuhui Luo, Yide Li, Han Xu, Dexiang Chen and Qiong Ding
- 23027 **Variation of bacterial communities and their driving factors in different types of biological soil crusts in Mu Us sandy land**
Yali Zhang, Bingchang Zhang, Kang Zhao, Kaikai Li and Yanjin Liu

- 23136 **Diversity characteristics and driving factors of soil protist communities in subalpine meadow at different degradation stages**
Zhengming Luo, Jinxian Liu, Bianhua Zhang, Yanying Zhou, Aihua Hao, Kai Yang and Baofeng Chai

Genetic Diversity

- 23120 **Genetic diversity and population structure of *Juglans regia* from six provinces in northern China**
Hailing Qi, Pengzhen Fan, Yuehua Wang and Jie Liu

Technology and Methodology

- 23045 **Exploring the evaluation method for the update of the List of State Key Protected Wild Animals in China**
Jianguo Zhu, Lin Wang and Guopeng Ren

Data Paper

- 23236 **DNA barcode reference dataset for flower-visiting insects in Daiyun Mountain National Nature Reserve**
Xiaoyan Luo, Qiang Li and Xiaolei Huang

Reviews

- 23171 **Ecological network analysis: From metacommunity to metanetwork**
Zhirong Feng, Youcheng Chen, Yanqiong Peng, Li Li and Bo Wang
- 23081 **Review of diversity and nitrogen fixation potential of bryophyte-cyanobacteria associations**
Jiaojiao Wu, Guanting Guo, Dong Chen, Xin Zhao, Mingzhong Long, Dengfu Wang and Xiaona Li

Conservation and Governance

- 23070 **Urban biodiversity conservation: Experience from the comparative perspective of China and Europe**
Jing Deng, Yi Li and Yilei Hou
- 23167 **Global collaborative implementation of Kunming-Montreal Global Biodiversity Framework: An analysis of challenge and solutions based on the SFIC model**
Xu Zhu and Jiaqi Li

Forum

- 23140 **“Species” versus “individuals”: Which is the right target for biodiversity conservation?**
Hong Du

Cover Illustration: Plant endophytic bacteria play a crucial role in the environmental adaptation of plants, while less attention has been paid to the potential functions of foliar bacterial endophyte. In this issue, Wu et al (23146) found that Lauraceae plants had a higher relative abundance of carbon and nitrogen metabolizing bacterial functional groups than Fabaceae plants from the tropical mountain rainforest in Jianfengling. This may be an adaptive mechanism of plants to survive in soil environments with low available nutrients. The cover image shows the relationship between Lauraceae and Fabaceae plants with various types of metabolic functional groups of bacteria. The thickness of the lines indicates the relative abundance of the specific metabolic functional groups in the two types of plants. (Photo providers: Qiong Ding and Chunling Wu)



•研究报告•

景观格局动态对浑善达克沙地植物物种多样性和功能多样性的影响

曹亚苏, 范敏, 彭羽*, 辛嘉讯, 彭楠一

中央民族大学生命与环境科学学院, 北京 100081

摘要: 景观格局是影响植物物种多样性(PSD)和功能多样性(PFD)变化的重要驱动因素。然而, 目前对景观格局动态的作用机制仍然不清楚。浑善达克沙地固定沙丘、半固定沙丘、流动沙丘、丘间低地、湖泊和建设用地镶嵌分布, 形成了复杂的景观格局, 是揭示这种机制的理想地区。本文对该地区2008–2017年的遥感图像进行处理, 对PSD和PFD进行实地调查和分析, 采用Spearman相关性分析和广义线性混合模型识别了对PSD和PFD有显著贡献的景观格局指数; 采用结构方程模型解析了景观格局动态变化对PSD和PFD的直接和间接效应。结果表明, PSD和PFD均受2–4年前景观格局的影响。PSD主要受形状指数、面积和边缘指数以及聚集指数的重要影响, PFD主要受形状指数和聚集指数的影响。由于环境过滤和扩散限制, 欧氏邻近距离指数和分离度指数是描述PFD的良好指标。综上, 在世界干旱和半干旱地区土地的景观规划、管理和生物多样性保护过程中, 必须考虑景观的动态和演变。

关键词: 景观格局动态; 物种多样性; 功能多样性; 浑善达克沙地; 遗产效应

曹亚苏, 范敏, 彭羽, 辛嘉讯, 彭楠一 (2023) 景观格局动态对浑善达克沙地植物物种多样性和功能多样性的影响. 生物多样性, 31, 23048. doi: 10.17520/biods.2023048.

Cao YS, Fan M, Peng Y, Xin JX, Peng NY (2023) Effects of landscape pattern dynamics on plant species and functional diversity in Hunshandak Sandland. Biodiversity Science, 31, 23048. doi: 10.17520/biods.2023048.

Effects of landscape pattern dynamics on plant species and functional diversity in Hunshandak Sandland

Yasu Cao, Min Fan, Yu Peng*, Jiaxun Xin, Nanyi Peng

College of Life and Environmental Sciences, Minzu University of China, Beijing 100081

ABSTRACT

Aims: Landscape pattern is an important driving factor that influences changes in plant species diversity (PSD) and plant functional diversity (PFD). The Hunshandak Sandland, a region in Inner Mongolia, is characterized by a variety of sand dunes, lakes, and built-up areas to form a complex and evolving landscape, which presents an ideal area to elucidate these mechanisms.

Methods: In this study, we processed remote-sensing images from 2008–2017 from the study area and conducted field surveys and analysis to investigate PSD and PFD. Spearman correlation analysis and general linear mixed model were employed to identify landscape pattern indices that significantly contributed to PSD and PFD. Furthermore, a structural equation model was utilized to determine both the direct and the indirect effects of dynamic changes in the landscape pattern on PSD and PFD.

Results: The results indicated that both PSD and PFD were influenced by landscape patterns from the previous 2–4 years. We discovered that PSD was primarily influenced by shape index, area and edge index, and aggregation index and were relevant in different timescales and land use types. PFD was predominantly affected by shape index and aggregation index.

收稿日期: 2023-02-15; 接受日期: 2023-06-13

基金项目: 国家重点研发计划项目(2022YFF130300504)和中央民族大学“双一流”建设项目(ydzxxk201718)

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: yuu.peng@muc.edu.cn

Conclusion: The dynamics of landscape pattern must be considered in the process of landscape planning, management, and conservation of biodiversity in arid and semi-arid lands in Inner Mongolia and could be translated to similar regions worldwide.

Key words: landscape pattern dynamics; species diversity; functional diversity; Hunshandak Sandland; legacy effect

生物多样性下降是目前全球关注的重要环境问题, 主要原因之一是土地利用变化及其景观格局的时空演变(Walz & Syrbe, 2013)。土地利用变化不仅会导致栖息地的破碎化和退化, 还会直接或间接地影响生物多样性及其驱动因素(Hackman et al, 2017)。景观格局取决于土地利用的类型以及景观斑块的大小、形状、位置和分布, 并可通过斑块形状、核心区指数、破碎化以及其他指标来表征(Walz & Syrbe, 2013; Chmielewski et al, 2014)。景观格局对植物多样性有重要影响。人们普遍认为, 栖息地的丧失和破碎化是导致生物多样性下降的主要驱动因素(Campos et al, 2013)。景观异质性是景观格局的特征之一, 是影响生物多样性的重要因子(Morelli et al, 2013; Di Virgilio et al, 2018; Cui et al, 2019)。复合(meta)群落理论预测, 增加斑块大小和斑块连通性可以通过影响定殖率和灭绝率而改变局域植物物种多样性(plant species diversity, PSD)。在大多数情况下, PSD与斑块连通性以及森林面积正相关(Jones et al, 2015)。对城市公园的研究表明, 河流密度的增加对植物功能丰富度有正效应(Czortek & Pielech, 2020)。对森林生态系统的研究表明, 由于边缘效应, 破碎化通常增加了多功能性, 并加强了其与PSD的正相关关系(Hertzog et al, 2019), 但物种丰富度与生境丧失和破碎化负相关(Campos et al, 2013)。林地研究表明, 护堤的物种丰富度随着林地和边缘密度的增加而增加(Chaudron et al, 2018)。阿尔卑斯山东南部的大多数景观格局指数对植物alpha和beta多样性有不同的影响(Tordoni et al, 2020)。PSD也受到景观格局动态的影响(Chaudron et al, 2018; Duan et al, 2019; Tordoni et al, 2020), 现在的植被分布格局可看作是过去历史景观的分布和土地利用的遗产(He & Hubbell, 2011)。生境变化是一个累积过程, 景观动态具有累积效应(Purschke et al, 2014; Tordoni et al, 2020)。由于景观的遗产效应和累积效应(Gauffre et al, 2015), 过去的景观结构或土地利用会显著影响当前的生物多样性, 影响作用甚至超过现在的景观格局(Burel et al, 2013)。瑞典一项研究显示, 过去

的景观连通性水平对草地植物物种丰富度有积极影响(Piqueray et al, 2011)。

植物功能多样性(plant functional diversity, PFD)表示群落内功能性状间的分布和差异。一项关于城市公园的研究表明, 植物功能丰富度的增加可能由公园周围河岸植被生境的高异质性决定(Czortek & Pielech, 2020)。温带森林生态系统景观水平的生态恢复力也受PFD和生境连通性共同影响, 连通性高的森林斑块可以维持较高的PFD (Craven et al, 2016)。景观格局与PSD关系的研究已有很多, 但景观格局与PFD的关系尚不清楚(Zambrano et al, 2019), 景观格局动态在PSD和PFD中的作用也有待探索。基于先前的研究, 本文提出以下科学假设: (1)过去不同年限的景观格局对PSD和PFD的影响大于当前景观格局; (2)这种影响因不同的景观和土地利用类型而有所不同; (3)景观格局对植物功能性状具有过滤作用。

1 材料与方法

1.1 研究区域

研究区域位于内蒙古自治区的正蓝旗, 在浑善达克沙地中部, 属温带草原沙地。正蓝旗由3个镇、8个苏木和3个国有牧场组成, 2016年草地面积占72.3%。目前盛行的气候为温带半干旱型, 年平均气温1.7℃。年降水量365 mm, 其中80%–90%发生在7–9月(Fan et al, 2017)。该区域主要由固定沙丘(fixed dunes, FD)、半固定沙丘(semi-fixed dunes, SD)、流动沙丘(moving dunes, MD)和低地(lowland, LL)组成。其中植物物种多样性相对丰富, 以沙地草本植物为主, 在防止沙漠扩张方面起着重要作用。

1.2 植物物种多样性和功能多样性

于2016年7月至2017年8月对浑善达克沙地中部的植物群落进行调查。共调查了27个100 m × 100 m的样地, 每个样地包含15个1 m × 1 m的小样方(共405个)。样地位置和调查路线是基于以往的经验(Peng et al, 2005), 代表了浑善达克沙地的植物群落特征(图1)。记录样方内各植物的多度、高度、盖

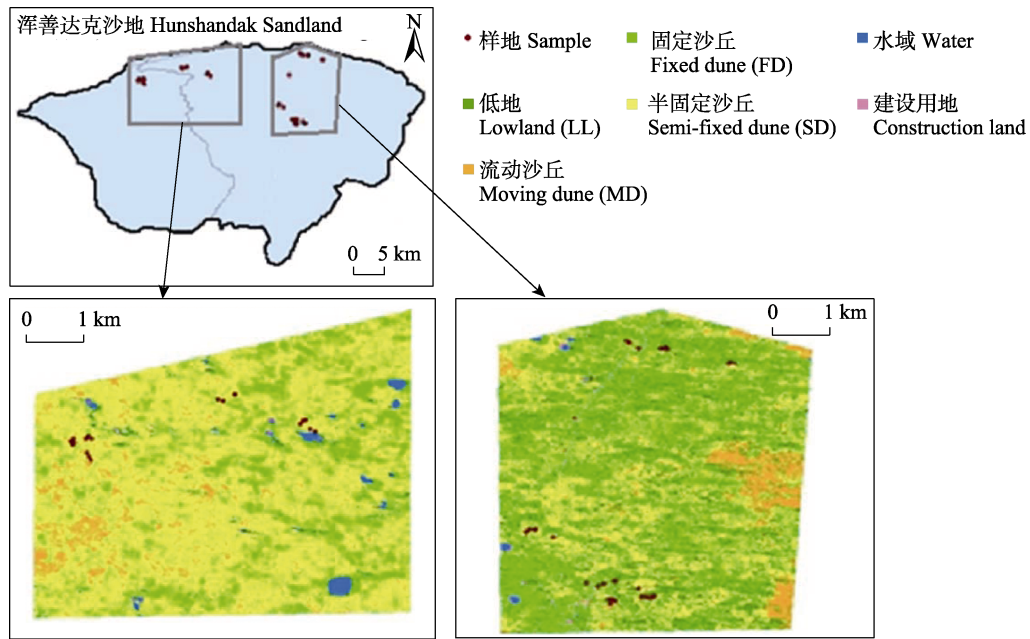


图1 研究区位置、斑块类型及样方分布图

Fig. 1 Map of the study area located in Hunshandak Sandland, China, with sample plots' locations and land use categories

度和土地利用类型(MD、SD、FD、LL等), 计算了表征PSD的4个指标(Casanoves et al, 2008), 即丰富度、Shannon-Wiener多样性指数(H')、Simpson优势度指数(D)和Pielou均匀度指数(E)。通过综合比较多度、高度和盖度来计算每个物种的重要值(IV) (Fan et al, 2017), 以各样地重要值较高的前3种为优势物种。记录各物种的功能特征, 包括生活型(一年生草本、二年生草本、多年生草本、灌木、乔木)、种子传播方式(重力、自力、风力、动物)、传粉方式(自花、风媒、虫媒)、开花时间(第几个月)、持花时间(天数)、光合途径(C_3 、 C_4 或CAM)、固氮类型(固氮、非固氮)。使用全球定位系统(GPS)记录每个样方的纬度和经度。基于物种多度和多重性状, 计算了7个PFD指标, 包括功能属性多样性(functional attribute diversity 1, $FADI$)、修正功能属性多样性(modified functional attribute diversity, $MFAD$)、功能均匀度(functional evenness, $FEve$)、功能分散度(functional divergence, $FDiv$)、功能离散度(functional dispersion, $FDis$)、二次熵指数(quadratic entropy, $rRao$)和功能特化指数(functional specificity, $FSpe$) (Casanoves et al, 2008; Barbaro et al, 2017)。

1.3 景观分类和景观指数

基于2016年7月的Landsat TM8遥感图像, 我们使用Fan等(2017)的方法确定了景观格局。基于2016

年的分类特征, 以及2008年7月至2017年7月的陆地卫星遥感图像, 我们进行了土地覆盖分类和景观格局识别。剔除每年云量超过10%的遥感图像。根据研究目的和现场调查, 采用监督分类法, 基于土地覆盖类型将景观划分为7类(1: 道路, 2: 水域, 3: 半固定沙丘, 4: 流动沙丘, 5: 固定沙丘, 6: 低地, 7: 建设用地)。以采样点为中心、500 m为半径建立缓冲区。使用Fragstats 4.2 (McGarigal & Ene, 2015)计算和分析了2008–2017年每年每个缓冲区在类别和景观尺度上的景观格局指数, 其中景观水平80个、类型水平73个、共153个(附录1), 其意义和描述详见Fragstats 4.2的在线帮助手册。

1.4 数据分析

为探讨景观格局动态对PSD和PFD的影响, 首先采用Spearman相关性分析筛选与PSD和PFD具有显著相关性的景观格局指数, 然后选择有显著相关性的景观格局指数为自变量, 将景观格局指数作为固定效应变量, 样地位置作为随机效应变量, 分别以PSD和PFD为响应变量进行广义线性混合模型(GLMM)分析。根据景观格局指数在广义线性混合模型中的表现, 选择了固定、半固定、流动沙丘、低地和景观水平各2–4个重要的景观格局指数, 再运用结构方程模型(SEM), 以2年、4年和当前景观格局为时间参数, 分别以PSD和PFD为目标变量,

评估过去和当前景观格局指数对PSD和PFD的相对贡献。所有的变量都先进行标准化, 这样可以直接比较系数。

空间格局分析在ArcGIS 10.4中完成, 采用Fragstats 4.2计算景观格局指数, 采用SPSS 22.0进行统计分析, 结构方程模型使用R语言中的piecewiseSEM包进行拟合(Lefcheck & Freckleton, 2016)。

2 结果

2.1 对植物物种多样性和功能多样性有显著影响的景观格局指数

Spearman相关性和广义线性混合模型的分析结果表明, 景观格局指数对PSD和PFD有显著影响($P < 0.05$) (附录2, 附录3)。PSD和PFD主要受不同年份和不同土地利用类型(流动沙丘、半固定沙丘、固定沙丘和低地)的景观格局影响, 其中影响较大的指数是形状指数、面积和边缘指数及聚集指数。

各景观格局指数的显著性因多样性指数的不同而不同。丰富度指数主要受过去景观格局的影响, 其中决定性的景观格局指数是形状指数(如形状指数(SHAPE)、周长面积分形维度指数(PAFRAC)、分形维度指数面积加权平均值(FRAC_AM))和聚集指数(如景观形状指数(LSI)、交错和并列指数(IJI)、聚合指数(AI)), 特别是流动沙丘和低地的边缘密度指数(ED)。在流动沙丘、固定沙丘、低地和景观水平, PSD均显著受到2年前和4年前景观格局因素的影响, 但在半固定沙丘中, 丰富度指数、Shannon-Wiener多样性指数、Simpson优势度指数和Pielou均匀度指数受当前形状指数(如周长面积比(PARA)、邻近指数面积加权平均值(CONTIG_AM))的影响较大。2年前和4年前景观格局中的欧氏邻近距离指数(ENN)在流动沙丘、固定沙丘和低地中对Simpson优势度指数和Pielou均匀度指数均有关键影响。因此, 景观格局的动态是影响PSD的关键因素。同样, Simpson优势度指数和Pielou均匀度指数在不同土地利用类型中同时受当前和过去景观格局中交错和并列指数的影响, 而形状指数的影响也很大。

PFD受景观格局的影响小于PSD, 其具有显著影响的景观格局指数较少。PFD同时受到当前、2年前和4年前景观格局的影响。FADI和FDis在不同

土地利用类型中均显著受2年前和4年前景观格局的影响。FEve在固定沙丘中显著受2年前和4年前景观格局中面积和边缘指数(如回转半径指数(GYRATE)、斑块面积指数中位数(AREA_MD))的影响, 但在流动沙丘和低地中受景观格局的影响不显著。rRao仅在流动沙丘和低地中受过去景观格局的影响。不同土地利用类型中的景观格局均显著影响FSpe, 但仅在低地受当前景观中交错和并列指数的影响。

2.2 景观格局对植物物种多样性和功能多样性的影响

结构方程模型结果显示, 景观格局指数对PSD的效应受到不同时间因素的控制(图2)。2年前和4年前的景观格局因素是影响PSD的关键因素, 4年前的景观格局对当前景观有显著影响(-0.163), 2年前的景观格局因素也显著影响PSD (0.139)。

在2年前的景观格局因素中, 低地类型中形状指数、接近度(PROX)、边缘密度指数均通过直接途径对物种丰富度、Shannon-Wiener多样性指数、Simpson优势度指数和Pielou均匀度指数产生显著影响。Simpson优势度指数和Shannon-Wiener多样性指数对Pielou均匀度指数也存在直接显著影响。PSD也受到4年前景观格局因素的影响, 其中受流动沙丘中边缘密度指数影响显著(-0.317), 也受到固定沙地交错和并列指数间接影响(-0.164)。此外, PSD也受到当前景观格局中半固定沙地聚集指数(如相似邻近百分比指数(PLADJ)、聚合指数、景观形状指数)的影响。PSD与2年前和4年前景观格局中的斑块形状、边缘密度关系显著, 斑块形状与交错和并列指数通过直接和间接途径广泛影响斑块的空间格局, 从而影响PSD (图2)。物种丰富度、Shannon-Wiener多样性指数、Simpson优势度指数和Pielou均匀度指数之间的关系也因不同的景观格局而异。作为PSD的影响因素, 景观格局指数中的交错和并列指数、边缘密度指数、景观形状指数是2年前和4年前景观格局中物种多样性的良好指标, 并且2年前景观格局因素对PSD的影响尤为突出。2年前、4年前和当前景观格局中斑块形状指数、交错和并列指数、边缘密度指数、景观形状指数通过直接和间接途径影响景观的组成和配置, 从而影响PSD。

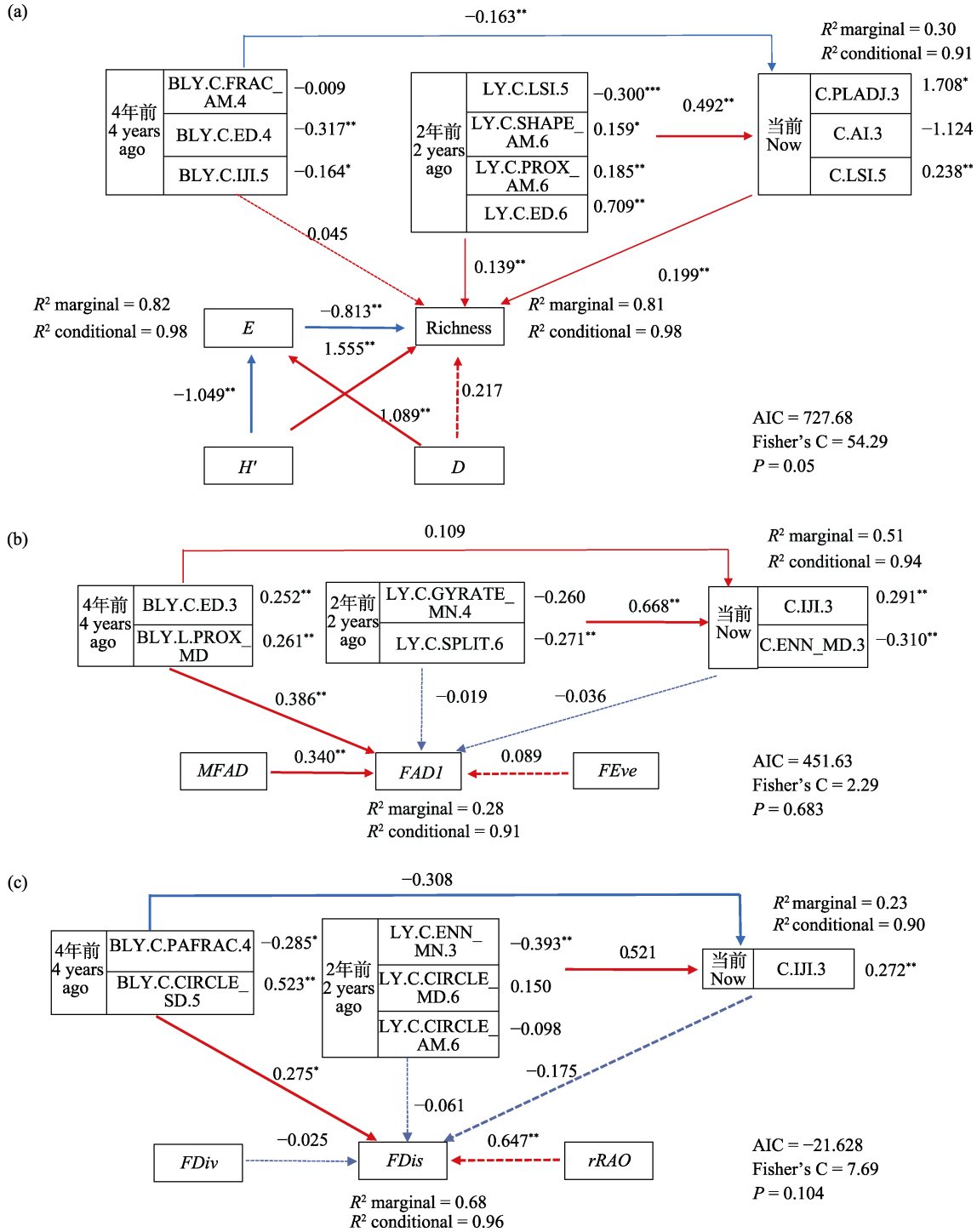


图2 景观格局动态与植物物种多样性(a)、功能属性多样性(FAD1) (b)和功能离散度(FDis) (c)的结构方程模型(SEM)。方框表示被测量的指数, 箭头表示变量之间的关系。箭头旁边的数字是标准化的路径系数。红色和蓝色箭头分别表示正数和负数。箭头的宽度表示系数的大小。实线和虚线分别表示直接和间接作用。与指数相邻的数字是它们具有复合变量的系数, 显著水平为* $P < 0.05$; ** $P < 0.01$; *** $P < 0.001$ 。缩写含义见附录1。

Fig. 2 Effects of landscape pattern dynamics on plant species diversity (a), functional attribute diversity 1 (FAD1) (b), and functional dispersion (FDis) (c) by structural equation model (SEM). Boxes indicate the variables being measured, and arrows indicate the relationship between the variables. The numbers next to the arrows are the standardized path coefficient. Red and blue arrows indicate the positive and negative coefficients, respectively. The width of the path represents the coefficient size. Numbers adjacent to measured variables are their coefficients with composite variables, significance levels of each predictor are * $P < 0.05$; ** $P < 0.01$; *** $P < 0.001$. Abbreviations see Appendix 1.

与PSD相比, 广义线性混合模型对PFD选择的关键景观指数影响作用较小。功能属性多样性(*FADI*、*MFAD*)、功能离散度指数(*FDis*、*FDiv*)均主要受4年前景观格局指数的显著影响(0.386、0.275), 其中, *FADI*、*MFAD*主要受半固定沙地边缘密度指数和景观水平接近度的显著影响, 而*FDis*受流动沙地和固定沙地影响显著(如周长面积分形维数指数、相关限定圆指数(*CIRCLE*))。*FADI*仅受4年前景观格局中景观水平接近度影响(0.26)。当前景观格局中, 半固定沙地景观格局因素对PFD影响显著, 其中受半固定沙地聚集指数中欧氏邻近距离指数影响广泛, 交错和并列指数通过直接和间接途径影响植物功能丰富度和功能离散度(*FDiv*、*FDis*)。因此, PFD受4年前景观格局因素影响尤为突出, 而受2年前和当前景观格局因素影响较小, 当前景观格局也同样受2年前和4年前景观格局因素的影响。

综上, 时间参数作为非生物因素, 对PSD和PFD的形成具有很大影响。在浑善达克沙地中, PSD和PFD均受形状指数、面积和边缘指数、聚集指数及不同土地利用类型中过去景观格局的直接和间接影响。

3 讨论

3.1 过去景观格局对植物物种多样性和功能多样性的影响较大

本研究发现, PSD和PFD同时受到当前和近2-4年的景观格局因素的影响。先前的研究表明, 过去的景观结构或5年前(Jung et al, 2019a, b)或更长时间(200年)(Perring et al, 2018)的土地利用显著影响当前的生物多样性格局, 甚至比当前景观格局的影响更显著(Duan et al, 2019; Theron et al, 2022), 这是因为历史景观具遗产效应和积累效应(Perring et al, 2018; Jung et al, 2019b)。这说明景观动态具有累积特性, 生境变化是一个累积过程(Purschke et al, 2014; Gauffre et al, 2015)。先前的研究表明, 景观中的历史背景将影响当前的放牧管理, 能够缓冲持续的栖息地破碎化对群落的影响程度(Purschke et al, 2014)。广义线性混合模型的研究结果表明, PSD在流动沙丘、固定沙丘和低地中更多受到2年前和4年前景观格局指数的影响, 半固定沙丘中的PSD则主要受当前景观格局的影响。结构方程模型

结果也表明, 2年前和4年前的景观格局因素对当前景观格局影响显著, 2年前和4年前的景观格局也对当前PFD具有显著影响。这与以往的研究结果一致, 意味着在PSD的研究中必须考虑景观的演变历史(Theron et al, 2022)。同时, PFD与景观格局的关系同时取决于过去和现在, 主要受不同土地利用类型水平景观形状指数和聚集指数的影响, 而*FDiv*在景观水平受当前景观格局的影响较大。这表明, 基于当前多样性与现在和过去景观属性的关系, 包含景观的时间维度可能会提高对植物多样性的理解(Monteiro et al, 2013)。造成这一结果的可能原因是, 当前的景观格局是过去景观和土地利用的遗产, 因此它们是高度相关的。物种对景观和环境变化的响应存在时间滞后, 精细尺度破碎化效应的积累决定了景观尺度上的生物多样性格局。因此, 在理解景观变化如何影响生物多样性模式时, 纳入时间尺度是很重要的。

3.2 影响沙地草原植物物种多样性的景观格局因素

在本研究中, 过去的景观格局对不同土地利用类型的PSD有重要影响, 这凸显了评估物种多样性随时间变化而变化的重要性。在景观格局指数中, 形状指数、面积和边缘指数以及聚集指数是关键性指数。斑块大小影响植物的定殖和灭绝, 是植物元群落物种多样性模式的重要驱动因素。根据麦克阿瑟的岛屿生物地理理论(MacArthur & Wilson, 2016), 岛屿物种多样性是由物种的灭绝和迁移决定的, 更大的斑块可以支持单位面积上更多的物种, 更有利于保护物种多样性(Rösch et al, 2013; Jones et al, 2015)。斑块形状也是景观格局的重要指标, 不规则斑块的边缘密度越高, 边缘生境多样性越高, 生物多样性也越高(Fan et al, 2017)。但是以往的研究也发现, 不规则的斑块形状也导致低多样性。在日本北方森林的研究发现, 不规则的斑块形状只对边缘物种有积极影响, 而对内部物种反而有负面影响(Schindler et al, 2013)。这与我们的研究结果类似。广义线性混合模型分析表明, 在固定沙丘、低地和景观水平, 过去景观的形状指数对物种丰富度、Simpson优势度指数和Pielou均匀度指数显示出积极贡献, 表明复杂的斑块形状有助于提高边缘密度和物种多样性, 而在流动沙丘受交错和并列指数和相关限定圆指数的相反影响, 这表明不同斑

块类型对物种多样性影响强烈。

沙地PSD也受景观多样性和景观配置的影响。研究表明, 连通性对风传播物种的丰富度有积极的影响, 表明定殖率受到连通性的限制(Jones et al, 2015)。景观的聚集性和连通性程度影响着PSD。欧氏邻近距离指数可能有助于了解物种在生境斑块间的分散能力(Wang et al, 2014)。之前的研究表明, 草甸斑块分布越不规则、不均匀, 其欧氏邻近距离指数变异系数(ENN_CV)越大; 景观水平的欧氏邻近距离指数变异系数与欧洲农业景观中的草本植物多样性有关, 斑块分布异质性越强, 物种丰富度越大(Monteiro et al, 2013)。本研究发现, 虽然在不同土地利用类型中存在许多与PSD相关的景观格局指数, 但通过广义线性混合模型分析发现, 聚集指数对PSD的影响更大, 而聚集指数主要与Simpson优势度指数和Pielou均匀度指数呈负相关。这表明, 适宜的生境总是以离散的形式存在, 景观的空间异质性可能会影响基因流动和种群的空间结构, 从而可能增强或限制生物体的运动(Gauffre et al, 2015), 进而改变物种多样性。

3.3 影响沙地草原植物功能多样性的景观格局因素

功能多样性是构成生态系统的生物体功能性状的价值、范围、分布和相对丰度(Finegan et al, 2015)。PFD由植物功能性状决定, 已成为揭示植物群落聚集和生态系统功能驱动机制的主要概念(Finegan et al, 2015; Boersma et al, 2016), 在半干旱地区的草原恢复和减少土壤侵蚀方面也发挥着重要作用(Zhu et al, 2015)。在本研究中, 2年前和4年前景观格局中不同土地利用类型的景观格局因素对PFD有重要影响。在众多景观格局指数中, PFD主要受形状指数和聚集指数的影响, 4年前的景观格局因素对PFD有正影响, 而2年前的景观格局因素则有负影响。*FADI*与聚集指数呈正向关系, 欧氏邻近距离指数对PFD均有显著的负向影响。这表明, 适度聚集的斑块能够提高PFD, 而斑块之间隔离度的增加会降低PFD。

过去的研究表明, 通过更高的边缘密度来增强连通性, 可以增加野生蜜蜂的丰度, 从而提高野外边缘植被的繁殖成功率(Hass et al, 2018)。宽阔的边缘也有可能促进扩散能力较差的功能物种的生存(Purschke et al, 2014)。这说明形状复杂的斑块具有

较高的边缘密度, 易于与外界进行物质循环和能量流动, 并可提高PFD(Fan et al, 2017)。因此, 景观格局对植物功能性状具有环境过滤作用。环境过滤是维持生物多样性的一个重要假说, 它强调生境选择过程会影响物种的定殖、生存和发育, 是支撑PFD形成的主要确定性机制(Craven et al, 2018)。扩散限制也是一种维持生物多样性的理论, 即种子由于各种原因无法到达适当的萌发点, 导致植物种群更新失败。由廊道连接的生境斑块预计比同一面积的独立斑块具有更高的物种丰富度(Resasco et al, 2014)。随着适宜生境斑块之间距离的增加, 基质渗透性降低, 连通性降低, 导致物种丰富度降低(Rösch et al, 2013)。本研究结果表明, 交错和并列指数、欧氏邻近距离指数、相关限定圆指数是描述PFD的良好指标。在固定沙丘中, 过去景观格局的边缘密度指数、欧氏邻近距离指数对PFD有积极的影响, 而在半固定沙丘中, PFD受相关限定圆指数影响较大。我们也发现, 斑块的大小、质量和隔离程度影响着群落的植物功能性状。总的来说, 功能多样性的分布反映了环境过滤、扩散限制和随机种群动态等生态过程的叠加效应, 其中基于生态位理论的环境过滤和基于生境隔离的扩散限制可能同时影响沙地草地植物群落的形成。

总体而言, 本研究证实了PSD和PFD主要受景观格局动态的影响, 表明了景观的遗产效应和累积效应。形状指数、面积和边缘指数及聚集指数对PSD均有重要影响, 其中形状指数、交错和并列指数、欧氏邻近距离指数影响显著, 不同时间尺度和土地利用类型的影响作用有所不同。PFD主要受形状指数和聚集指数的显著影响, 由于环境过滤和扩散限制作用, 欧氏邻近距离指数、分离度指数(SPLIT)是描述PFD的良好指标, 它们可能会影响沙地草地植物群落的形成、维持和演替。因此, 在植物多样性的保护、沙质草原的管理和研究中, 必须同时考虑当前和过去景观格局的影响。

参考文献

- Barbaro L, Rusch A, Muiruri EW, Gravelier B, Thiery D, Castagneyrol B (2017) Avian pest control in vineyards is driven by interactions between bird functional diversity and landscape heterogeneity. *Journal of Applied Ecology*, 54, 500–508.
- Boersma KS, Dee LE, Miller SJ, Bogan MT, Lytle DA,

- Gitelman AI (2016) Linking multidimensional functional diversity to quantitative methods: A graphical hypothesis-evaluation framework. *Ecology*, 97, 583–593.
- Burel F, Aviron S, Baudry J, Le Féon V, Vasseur C (2013) The structure and dynamics of agricultural landscapes as drivers of biodiversity. In: *Landscape Ecology for Sustainable Environment and Culture* (eds Fu BJ, Jones BK), pp. 285–308. Springer, Dordrecht.
- Campos PRA, Rosas A, de Oliveira VM, Gomes MAF (2013) Effect of landscape structure on species diversity. *PLoS ONE*, 8, e66495.
- Casanoves F, Rienzo JAD, Pla L (2008) User Manual F-Diversity: Statistical Software for the Analysis of Functional Diversity. Buenos Aires.
- Chaudron C, Perronne R, Bonthoux S, Di Pietro F (2018) A stronger influence of past rather than present landscape structure on present plant species richness of road-field boundaries. *Acta Oecologica*, 92, 85–94.
- Chmielewski S, Chmielewski TJ, Tompalski P (2014) Land cover and landscape diversity analysis in the West Polesie Biosphere Reserve. *International Agrophysics*, 28, 153–162.
- Craven D, Hall JS, Berlyn GP, Ashton MS, van Breugel M (2018) Environmental filtering limits functional diversity during succession in a seasonally wet tropical secondary forest. *Journal of Vegetation Science*, 29, 511–520.
- Cui YL, Dong B, Chen LN, Gao X, Cui YH (2019) Study on habitat suitability of overwintering cranes based on landscape pattern change—A case study of typical lake wetlands in the middle and lower reaches of the Yangtze River. *Environmental Science and Pollution Research*, 26, 14962–14975.
- Czortek P, Pielech R (2020) Surrounding landscape influences functional diversity of plant species in urban parks. *Urban Forestry & Urban Greening*, 47, 126525.
- Di Virgilio G, Wardell-Johnson GW, Robinson TP, Temple-Smith D, Hesford J (2018) Characterising fine-scale variation in plant species richness and endemism across topographically complex, semi-arid landscapes. *Journal of Arid Environments*, 156, 59–68.
- Duan MC, Liu YH, Li X, Wu PL, Hu WH, Zhang F, Shi HL, Yu ZR, Baudry J (2019) Effect of present and past landscape structures on the species richness and composition of ground beetles (Coleoptera: Carabidae) and spiders (Araneae) in a dynamic landscape. *Landscape and Urban Planning*, 192, 103649.
- Fan M, Wang QH, Mi K, Peng Y (2017) Scale-dependent effects of landscape pattern on plant diversity in Hunshandak Sandland. *Biodiversity and Conservation*, 26, 2169–2185.
- Finegan B, Peña-Claros M, de Oliveira A, Ascarrunz N, Bret-Harte MS, Carreño-Rocabado G, Casanoves F, Díaz S, Eguiguren Velepucha P, Fernandez F, Licona JC, Lorenzo L, Salgado Negret B, Vaz M, Poorter L (2015) Does functional trait diversity predict above-ground biomass and productivity of tropical forests? Testing three alternative hypotheses. *Journal of Ecology*, 103, 191–201.
- Gauffre B, Mallez S, Chapuis MP, Leblois R, Litrico I, Delaunay S, Badenhausser I (2015) Spatial heterogeneity in landscape structure influences dispersal and genetic structure: Empirical evidence from a grasshopper in an agricultural landscape. *Molecular Ecology*, 24, 1713–1728.
- Hackman KO, Gong P, Venevsky S (2017) A rapid assessment of landscape biodiversity using diversity profiles of arthropod morphospecies. *Landscape Ecology*, 32, 209–223.
- Hass AL, Kormann UG, Tschardt T, Clough Y, Baillod AB, Sirami C, Fahrig L, Martin JL, Baudry J, Bertrand C, Bosch J, Brotons L, Burel F, Georges R, Giralt D, Marcos-García MÁ, Ricarte A, Siriwardena G, Batáry P (2018) Landscape configurational heterogeneity by small-scale agriculture, not crop diversity, maintains pollinators and plant reproduction in western Europe. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 285, 20172242.
- He FL, Hubbell SP (2011) Species–area relationships always overestimate extinction rates from habitat loss. *Nature*, 473, 368–371.
- Hertzog LR, Boonyarittichaikij R, Dekeukeleire D, de Groote SRE, van Schroyen Lantman IM, Sercu BK, Smith HK, de la Peña E, Vandegheuchte ML, Bonte D, Martel A, Verheyen K, Lens L, Baeten L (2019) Forest fragmentation modulates effects of tree species richness and composition on ecosystem multifunctionality. *Ecology*, 100, e02653
- Jones NT, Germain RM, Grainger TN, Hall AM, Baldwin L, Gilbert B (2015) Dispersal mode mediates the effect of patch size and patch connectivity on metacommunity diversity. *Journal of Ecology*, 103, 935–944.
- Jung M, Rowhani P, Newbold T, Bentley L, Purvis A, Scharlemann JPW (2019a) Local species assemblages are influenced more by past than current dissimilarities in photosynthetic activity. *Ecography*, 42, 670–682.
- Jung M, Rowhani P, Scharlemann JPW (2019b) Impacts of past abrupt land change on local biodiversity globally. *Nature Communications*, 10, 5474.
- Lefcheck JS, Freckleton R (2016) piecewiseSEM: Piecewise structural equation modelling in R for ecology, evolution, and systematics. *Methods in Ecology and Evolution*, 7, 573–579.
- López-Martínez JO, Hernández-Stefanoni JL, Dupuy JM, Meave JA (2013) Partitioning the variation of woody plant β -diversity in a landscape of secondary tropical dry forests across spatial scales. *Journal of Vegetation Science*, 24, 33–45.
- MacArthur RH, Wilson EO (2016) *The Theory of Island Biogeography*. Princeton University Press, Princeton.
- McGarigal K, Ene E (2015) FRAGSTATS: Spatial Pattern Analysis Program for Categorical Maps. University of Massachusetts, Amherst.
- Monteiro AT, Fava F, Gonçalves J, Huete A, Gusmeroli F,

- Parolo G, Spano D, Bocchi S (2013) Landscape context determinants to plant diversity in the permanent meadows of Southern European Alps. *Biodiversity and Conservation*, 22, 937–958.
- Morelli F, Pruscini F, Santolini R, Perna P, Benedetti Y, Sisti D (2013) Landscape heterogeneity metrics as indicators of bird diversity: Determining the optimal spatial scales in different landscapes. *Ecological Indicators*, 34, 372–379.
- Peng Y, Jiang GM, Liu MZ, Niu SL, Yu SL, Biswas DK, Zhang Q, Shi X, Yang QS (2005) Potentials for combating desertification in Hunshandak Sandland through nature reserve. *Environmental Management*, 35, 453–460.
- Perring MP, Bernhardt-Römermann M, Baeten L, Midolo G, Blondeel H, Depauw L, Landuyt D, Maes SL, De Lombaerde E, Carón MM, Vellend M, Brunet J, Chudomelová M, Decocq G, Diekmann M, Dirnböck T, Dörfler I, Durak T, De Frenne P, Gilliam FS, Hédl R, Heinken T, Hommel P, Jaroszewicz B, Kirby KJ, Kopecký M, Lenoir J, Li DJ, Máliš F, Mitchell FJG, Naaf T, Newman M, Petřík P, Reczyńska K, Schmidt W, Standovár T, Świerkosz K, Van Calster H, Vild O, Wagner ER, Wulf M, Verheyen K (2018) Global environmental change effects on plant community composition trajectories depend upon management legacies. *Global Change Biology*, 24, 1722–1740.
- Piqueray J, Bisteau E, Cristofoli S, Palm R, Poschlod P, Mahy G (2011) Plant species extinction debt in a temperate biodiversity hotspot: Community, species and functional traits approaches. *Biological Conservation*, 144, 1619–1629.
- Purschke O, Sykes MT, Poschlod P, Michalski SG, Römermann C, Durka W, Kühn I, Prentice HC (2014) Interactive effects of landscape history and current management on dispersal trait diversity in grassland plant communities. *Journal of Ecology*, 102, 437–446.
- Resasco J, Haddad NM, Orrock JL, Shoemaker DW, Brudvig LA, Damschen EI, Tewksbury JJ, Levey DJ (2014) Landscape corridors can increase invasion by an exotic species and reduce diversity of native species. *Ecology*, 95, 2033–2039.
- Rösch V, Tschardt T, Scherber C, Batáry P (2013) Landscape composition, connectivity and fragment size drive effects of grassland fragmentation on insect communities. *Journal of Applied Ecology*, 50, 387–394.
- Schindler S, von Wehrden H, Poirazidis K, Wrška T, Kati V (2013) Multiscale performance of landscape metrics as indicators of species richness of plants, insects and vertebrates. *Ecological Indicators*, 31, 41–48.
- Theron KJ, Pryke JS, Samways MJ (2022) Identifying managerial legacies within conservation corridors using remote sensing and grasshoppers as bioindicators. *Ecological Applications*, 32, e02496.
- Tordoni E, Casolo V, Bacaro G, Martini F, Rossi A, Boscutti F (2020) Climate and landscape heterogeneity drive spatial pattern of endemic plant diversity within local hotspots in South-Eastern Alps. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 43, 125512.
- Walz U, Syrbe RU (2013) Linking landscape structure and biodiversity. *Ecological Indicators*, 31, 1–5.
- Wang XL, Blanchet FG, Koper N (2014) Measuring habitat fragmentation: An evaluation of landscape pattern metrics. *Methods in Ecology and Evolution*, 5, 634–646.
- Zambrano J, Garzon-Lopez CX, Yeager L, Fortunel C, Cordeiro NJ, Beckman NG (2019) The effects of habitat loss and fragmentation on plant functional traits and functional diversity: What do we know so far? *Oecologia*, 191, 505–518.
- Zhu HX, Fu BJ, Wang S, Zhu LH, Zhang LW, Jiao L, Wang C (2015) Reducing soil erosion by improving community functional diversity in semi-arid grasslands. *Journal of Applied Ecology*, 52, 1063–1072.

(责任编辑: 沈泽昊 责任编辑: 黄祥忠)

附录 Supplementary Material

附录1 类型水平和景观水平景观格局指数

Appendix 1 Landscape pattern index at class level and landscape level
<https://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2023048-1.pdf>

附录2 植物物种多样性与功能多样性的Spearman相关性

Appendix 2 Spearman correlations of plant species diversity and plant functional diversity
<https://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2023048-2.pdf>

附录3 广义线性混合模型中对植物物种多样性和功能多样性有显著作用的景观格局指数

Appendix 3 Landscape pattern index with significant effects on plant species diversity and plant functional diversity in generalized linear mixed model
<https://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2023048-3.pdf>



•研究报告•

三星堆遗址城墙不同维护措施下草本植物物种多样性与土壤抗冲性的关系

钟欣艺¹, 赵凡³, 姚雪⁴, 吴雨茹¹, 许银¹, 鱼舜尧¹, 林静芸¹, 郝建锋^{1,2*}

1. 四川农业大学林学院, 成都 611130; 2. 四川农业大学水土保持与荒漠化防治重点实验室, 成都 611130; 3. 四川省文物考古研究院, 成都 610041; 4. 西南民族大学旅游与历史文化学院, 成都 610041

摘要: 三星堆遗址城墙对中华文明探源工程具有重要意义。研究不同维护措施下草本植物物种多样性、根系与土壤抗冲性的关系对防止遗址城墙水土流失、发挥原生植被的水土保持作用意义重大。本研究基于样地调查, 以三星堆遗址城墙的草本植物群落为研究对象, 探讨了自然更新、种植、弃耕、灌木去除、修剪5种维护措施下草本植物物种多样性、根系和土壤抗冲性特征及其相关性。结果表明: (1)研究区共记录草本植物103种, 隶属40科81属, 以菊科及禾本科植物占优, 多年生草本植物居多。(2)灌木去除样地的物种多样性水平相对较高, 自然更新样地次之, 再次是修剪样地和种植样地, 弃耕样地物种多样性水平显著低于其余样地($P < 0.05$)。 (3)灌木去除样地和自然更新样地的土壤抗冲系数(分别为138.86 L/g和118.31 L/g, 二者无显著差异($P > 0.05$))显著高于其余类型($P < 0.05$)。除根长密度外, 灌木去除样地的根表面积密度、根体积密度和平均根径均显著高于其他类型($P < 0.05$)。 (4) 4种多样性指数(Shannon-Wiener多样性指数、Simpson优势度指数、物种丰富度指数、Pielou均匀度指数)、根长密度、平均根径、分叉数均与土壤抗冲系数极显著正相关($P < 0.01$); 根表面积密度、根体积密度与土壤抗冲系数亦显著正相关($P < 0.05$)。综上, 灌木去除样地与自然更新样地的草本植物物种多样性指数、根系参数与土壤抗冲性较好。结合城墙区域的植被特点和遗址保护的原真性, 建议实行以自然更新为主的原生境保护措施, 必要时辅以如灌木去除、修剪等维护措施, 有效提升物种多样性和土壤抗冲性, 促进三星堆遗址城墙植被的可持续发展和原生态展现。

关键词: 三星堆遗址城墙; 原生境保护; 物种多样性; 根系; 土壤抗冲性; 草本植物群落

钟欣艺, 赵凡, 姚雪, 吴雨茹, 许银, 鱼舜尧, 林静芸, 郝建锋 (2023) 三星堆遗址城墙不同维护措施下草本植物物种多样性与土壤抗冲性的关系. 生物多样性, 31, 23169. doi: 10.17520/biods.2023169.

Zhong XY, Zhao F, Yao X, Wu YR, Xu Y, Yu SY, Lin JY, Hao JF (2023) Relationship between herbaceous plant diversity and soil anti-scourability under different maintenance measures at Sanxingdui City Wall. Biodiversity Science, 31, 23169. doi: 10.17520/biods.2023169.

Relationship between herbaceous plant diversity and soil anti-scourability under different maintenance measures at Sanxingdui City Wall

Xinyi Zhong¹, Fan Zhao³, Xue Yao⁴, Yuru Wu¹, Yin Xu¹, Shunyao Yu¹, Jingyun Lin¹, Jianfeng Hao^{1,2*}

1 College of Forestry, Sichuan Agricultural University, Chengdu 611130

2 Key Laboratory of Soil and Water Conservation and Desertification Control, Sichuan Agricultural University, Chengdu 611130

3 Cultural Relics and Archaeology Institute of Sichuan, Chengdu 610041

4 Department of Tourism and History Cultural, Southwest Minzu University, Chengdu 610041

ABSTRACT

Aims: The City Wall of Sanxingdui is a historical site of great significance to the exploration of the origins of Chinese civilization. It is important to study the relationships between herbaceous plant species diversity, root system and soil anti-scourability under different maintenance measures to protect this valuable cultural site from erosion damage and harness the water and soil conservation functions of native vegetation.

收稿日期: 2023-05-26; 接受日期: 2023-07-19

基金项目: 国家自然科学基金(31370628)、三星堆遗址植被调查项目(003-2222339006)、四川省科技计划(2023YFS0463)和教育部人文社会科学研究项目(22YJCZH219)

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

Methods: In this study, we conducted a field survey focusing on five typical herbaceous plant communities associated with five common maintenance measures at Sanxingdui City Wall: natural regeneration, planting, abandoned field, shrub removal, and pruning. We investigated the species diversity, root characteristics, soil anti-scourability and their correlation.

Results: A total of 103 species of herbaceous plants belonging to 40 families and 81 genera were recorded in the study area, with Asteraceae and Gramineae being dominant families, and the majority of species being perennial herbs. Species diversity was highest in the shrub removal plots, followed by the natural regeneration plots, and then the pruning and planting plots, while the abandoned field plots had a significantly lower level of species diversity than the other types of plots ($P < 0.05$). The soil anti-scourability coefficients of the shrub removal and natural regeneration plots (138.86 L/g and 118.31 L/g) were not significantly different ($P > 0.05$), but both were significantly higher ($P < 0.05$) than the other types of plots. Root characteristics demonstrated a more robust root network in shrub removal plots, with significantly higher values of root surface area density, root volume density and average root diameter than other types of plots ($P < 0.05$). The four diversity indices (Shannon-Wiener diversity index, Simpson dominance index, species richness index, Pielou evenness index), root length density, average root diameter and number of root branches were very significantly positively correlated with the soil anti-scourability coefficient ($P < 0.01$). Root surface area density and root volume density were also significantly positively correlated with soil anti-scourability coefficient ($P < 0.05$).

Conclusions: In summary, the shrub removal and natural regeneration plots demonstrated higher herb diversity indices, denser root networks and greater soil anti-scourability coefficients. Considering the vegetation characteristics of the city walls and the importance of preserving this unique cultural heritage site, we recommend implementing *in situ* habitat protection measures with a focus on natural regeneration, supplemented by scientifically informed active maintenance measures such as shrub removal and pruning when necessary. This strategy holds promise to effectively enhance species diversity and soil anti-scourability, and promote sustainable development and historical preservation of the walled vegetation of the Sanxingdui site.

Key words: Sanxingdui City Wall; *in situ* conservation; species diversity; root system; soil anti-scourability; herbaceous plant communities

物种多样性是生物多样性在物种水平上的表现形式,也是生态系统恢复与重建的重要特性之一(刘晓丽等, 2020)。较高的多样性水平能够增加地下生物量的比例,形成空间分布和形态特征多样化的根系网络,从而扩大植物根系与土壤的接触面积,减少土壤流失(李慧等, 2021; 李惠珍等, 2022; Lou et al, 2023)。而单一物种由于根系参数的局限性常难以充分利用土壤空间以形成稳定的根-土复合体,缓解土壤侵蚀的能力较弱(郭洋楠等, 2022)。土壤抗冲性是评价土壤结构稳定性的重要指标,表征其抵抗地表径流机械破坏的能力(沙小燕等, 2022)。丰富的物种多样性和良好的根系特征可以改善土壤性质并促进土壤团聚体形成,提高土壤抗侵蚀能力(Lou et al, 2023)。尤其是草本植物群落,其较高的密度与物种多样性以及较短的根系成型周期,在提高表土抗性和稳定性方面具有重要作用(郭洋楠等, 2022)。

干扰可能导致局部生境丧失或斑块化,改变植物群落物种的资源利用能力和相关种群的功能关系。人工维护措施会影响植被的发展与演替,促进

物种与环境之间的选择与适应,使群落内各物种在相互影响的情况下也有稳定共存的机遇(刘晓丽等, 2020; 尹才佳等, 2022)。物种多样性的改变进一步影响根系垂直分布差异和土壤抗冲性能的变化(李慧等, 2021)。已有研究表明,土壤抗冲性强弱受土地利用类型、根系特征、土壤性质等因素综合影响,根系和物种多样性对提高土壤抗冲性有积极作用(肖鹏等, 2019; 沙小燕等, 2022; Lou et al, 2023)。在植被恢复过程中,环境变化导致的生境资源异质性和人为干预在一定程度上可对植物群落的物种组成与多样性维持产生积极影响,加快植被恢复及生态环境改善(刘晓丽等, 2020)。人工植草、灌木去除、覆土等措施可改善群落结构和水养供应,促进草本植物的补充和根系发育(Johnson et al, 2018; 田曼等, 2019; Wang et al, 2022; 李彩弟等, 2023)。但不合理的维护措施可能形成较为单一的植被和脆弱的土壤结构,导致土壤抗冲性变差(肖鹏等, 2019; 侯星辰等, 2022; 资如毅等, 2022)。长期以来,维护措施在草本群落上的应用多集中在全球草地典型分布区及石灰岩山地、半干旱草原等生态较脆弱的区域

(Evju et al, 2015; Harpole et al, 2016; 赵月丹等, 2019; 刘晓丽等, 2020), 而对易遭受雨水冲刷和人为破坏的湿润地区土遗址的植被生态学研究则鲜少涉及。我国土遗址的生态恢复多通过博物馆式、防风化加固等工程措施进行维护, 采用植物保护土遗址的理念在秦始皇陵、寒窑遗址公园、汉魏洛阳城等地有不同程度的应用, 但仅简单提及植被可改善遗址环境, 未深究其加固土体、减缓雨水冲刷等的保护作用(王菲等, 2013)。三星堆遗址城墙多数呈倾斜状斜行夯层, 素土堆积的夯筑方式较为随意, 土体本身强度和稳定性差。再加上其位于暴雨多、雨期长的成都平原, 水土流失、边坡垮塌等问题难以避免(张跃辉等, 2005; 许丹阳, 2021)。研究草本植物物种多样性及其根系与土壤抗冲性的关系对防止遗址城墙水土流失、发挥原生植被的水土保持作用意义重大。

三星堆遗址城墙是中华文明探源工程的重要组成部分。不同维护措施下草本植物物种多样性与土壤抗冲性的关系是现阶段遗址城墙保护关注的焦点。鉴于此, 本研究以三星堆遗址城墙5种维护措施(自然更新、种植、弃耕、灌木去除、修剪)下形成的典型草本群落为研究对象, 探讨了不同措施下的草本植物多样性、根系和土壤抗冲性及其相关性, 以期科学评价不同维护措施下植被的恢复和重建状况, 为三星堆遗址城墙保护及申遗工作实施提供科学依据, 为全国具有类似植被覆盖的湿润地区土遗址保护提供经验。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

三星堆遗址城墙(30°42′–30°59′ N, 103°12′–103°51′ E)位于四川省广汉市三星堆遗址内(图1), 是5,000年古蜀文明的辉煌例证。该地海拔约500 m, 属亚热带湿润气候, 年均气温16–17℃, 年均降水量890.8 mm, 暴雨多。年均日照时数1,229.2 h, 年均相对湿度82%(张跃辉等, 2005)。研究区位于三星堆遗址东、西、南城墙和祭祀坑, 城墙宽40–50 m, 长约495–1,200 m(张跃辉等, 2005)。遗址城墙均遭受同等耕作破坏, 自2012年退耕禁种, 设立核心保护区。主要土壤类型为冲积土或水稻土。主要草本植物有丝茅(*Imperata cylindrica* var. *major*)、积雪草

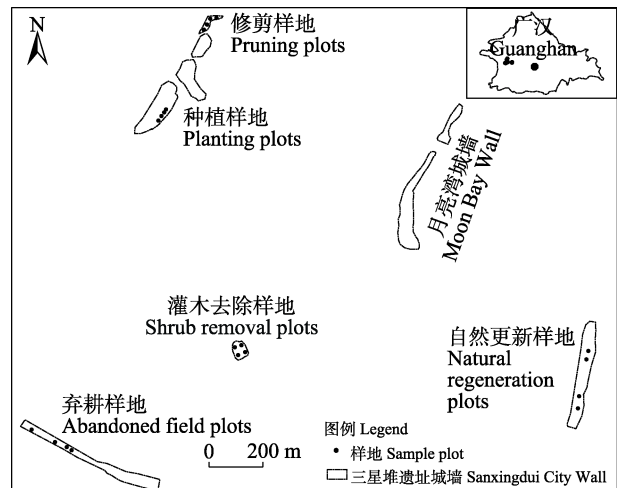


图1 三星堆遗址城墙地理位置
Fig. 1 Location of Sanxingdui City Wall

(*Centella asiatica*)、喜旱莲子草(*Alternanthera philoxeroides*)、钻叶紫菀(*Symphotrichum subulatum*)、马蹄金(*Geranium nepalense*)等。

1.2 样地设置与群落调查

在三星堆遗址城墙上选择生境相似的种植、弃耕、灌木去除、修剪4种人为干扰或人工维护措施处理后的典型样地, 同时以东城墙接近无干扰的自然更新样地作为对照。(1)自然更新样地(natural regeneration plots, NR): 东城墙, 2012年以来无任何维护措施, 以原生植被自然更新为主, 现已形成相对稳定的草本群落。(2)种植样地(planting plots, PL): 西城墙, 因历代耕种导致墙体松散、土体裸露, 于2012年栽种丝茅, 无维护, 现丝茅广布。(3)弃耕样地(abandoned field plots, AF): 南城墙, 2012年限制耕作后, 城墙附近仍有少量居民点未迁出, 偶有种植豆类、瓜类及少量蔬菜, 以浅耕为主。(4)灌木去除样地(shrub removal plots, SR): 祭祀坑城墙, 2012年覆素土, 土层厚度约20 cm, 每年秋季割除高度超过20 cm的灌木及大型草本。(5)修剪样地(pruning plots, PR): 西城墙北侧, 2012年人工种植结缕草(*Zoysia japonica*)、马蹄金、蛇莓(*Duchesnea indica*)等多年生草本, 每年秋季修剪。

依据方精云等(2009)的研究方法, 在全面踏查的基础上, 于2022年10月采用典型样地法选取三星堆遗址城墙5种样地类型, 各类型均设置4个20 m × 30 m的样地, 共计20个, 总面积12,000 m²。在各样地中运用对角线法设置12个1 m × 1 m草本样方, 共

计240个样方。记录样方内草本的种名、高度、盖度、株数(丛数)。

1.3 物种多样性计算

用如下公式计算草本层 α 多样性指数(马克平和刘玉明, 1994):

$$\text{物种丰富度: } S = \text{出现在样方内的物种数} \quad (1)$$

$$\text{Simpson优势度指数: } D = 1 - \sum_{i=1}^S P_i^2 \quad (2)$$

$$\text{Shannon-Wiener多样性指数: } H' = -\sum_{i=1}^S P_i \ln P_i \quad (3)$$

$$\text{Pielou均匀度指数: } J_{SW} = H' / \ln S \quad (4)$$

式中, S 为物种数, P_i 为第 i 种的个体数 n_i 占所有物种个体总数 n 的比例, 即 $P_i = n_i/n$ 。

1.4 土壤取样及测定

土壤抗冲试验采用改进的原状土冲刷试验法(鱼舜尧等, 2022), 装置如图2所示。选取样地内植物生长均匀的地带, 用取样器(长10 cm、宽10 cm、高8 cm)取表层土(0–20 cm)及草本植物细根, 于上述每个典型样地中随机取4个重复, 共计80份土样。将取样器去掉上盖放入盆中, 加水至取样器上沿, 浸泡18 h后装入土样槽, 使土样表面和土样槽面齐平, 将冲刷槽坡度调节至样地平均坡度25°, 通过恒压水箱控制流量(2.84 L/min)为暴雨条件后放水冲刷。冲刷总时长15 min, 在0–5 min内以1 min为一个时段, 5–15 min内以2 min为一个时段, 各时段收集一

次泥沙量。冲刷结束后静置沉淀, 沉淀后的泥沙转入铝盒, 置于烘箱中烘干并称取泥沙质量(g)。

土壤抗冲系数(AS)计算公式如下:

$$AS = Q \cdot t / m \quad (5)$$

式中, Q 为冲刷槽每分钟的水流量(L/min); t 为冲刷历时(min); m 为被冲刷土壤干重(g)。

1.5 根系测定

参照张荣等(2020)的研究方法, 在冲刷实验后将土样放置在筛孔100目(0.15 mm)的不锈钢网筛上以流水冲洗, 获取土壤中的草本植物细根, 将其置于65°C烘箱烘干至恒重。采用Epson数字化扫描仪(Expression 10000XL 1.0)和根系图像分析系统软件(Win RHIZO Pro2009c)对细根形态特征指标进行扫描和定量分析。细根之间无重叠堆积, 扫描出细根的根长、根径、根表面积、根体积、分叉数, 将各土样的根长度、根表面积、根体积除以土样体积, 获得根长密度(root length density, RLD)、根表面积密度(root surface area density, RSAD)和根体积密度(root volume density, RVD)。

1.6 数据处理

使用Microsoft Excel 2021、SPSS 26软件整理分析数据。采用单因素方差分析(one-way ANOVA)和最小显著差异法(LSD)分析不同维护措施下草本植物多样性指数、土壤抗冲性及细根特征之间的差异($\alpha = 0.05$)。运用Pearson相关性分析计算物种多样性

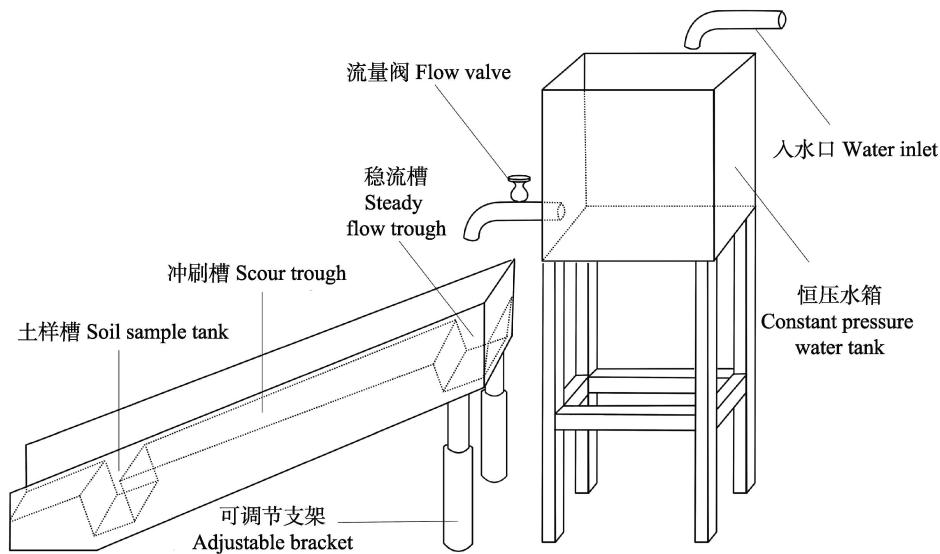


图2 土壤抗冲性试验装置

Fig. 2 Soil anti-scourability experimental facility

和土壤抗冲性及细根指标之间的相关性。使用 Origin 2021完成绘图。

2 结果

2.1 草本植物群落物种组成

实际调查结果显示(图3), 研究区内共记录草本植物103种, 隶属40科81属, 以菊科及禾本科植物占优且在各类型样地中均有分布。自然更新样地、种植样地、弃耕样地、灌木去除样地、修剪样地中分别记录草本植物38种(13科32属)、26种(14科24属)、36种(17科31属)、53种(26科47属)、49种(26科44属)。从生活型上看, 除弃耕样地外, 其余样地以多年生草本植物占优且差异不显著($P > 0.05$), 多年生草本的物种数占比依次为种植样地(73%) > 自然更新样地(53%) > 修剪样地(52%) > 灌木去除样地(45%) > 弃耕样地(38%), 其中弃耕样地多年生草本植物显著少于其余样地($P < 0.05$), 仍以一年生草本为主。

2.2 草本植物群落物种多样性指数

不同维护措施对草本植物群落物种多样性的影响不同(图4)。各样地的Shannon-Wiener多样性指

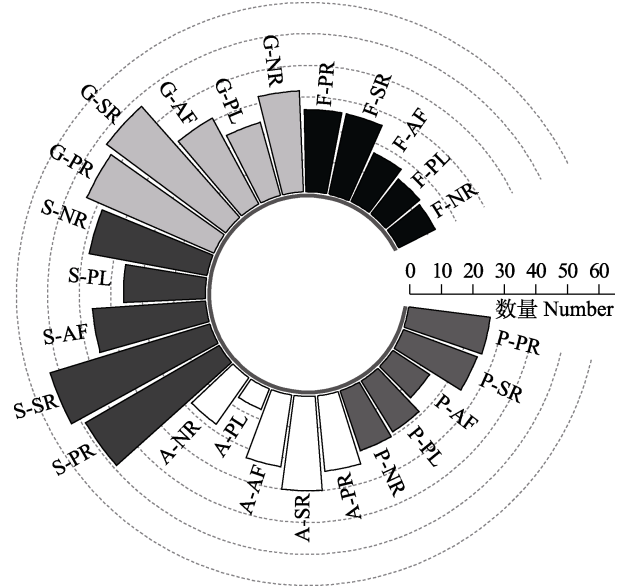


图3 三星堆遗址城墙不同维护措施下草本植物群落物种组成和生活型。F: 科; G: 属; S: 种; A: 一年生草本; P: 多年生草本; NR: 自然更新样地; PL: 种植样地; AF: 弃耕样地; SR: 灌木去除样地; PR: 修剪样地。

Fig. 3 Species composition and life form of herbaceous plant community under different maintenance measures at Sanxingdui City Wall. F, Family; G, Genus; S, Species; A, Annual herb; P, Perennial herb; NR, Natural regeneration plots; PL, Planting plots; AF, Abandoned field plots; SR, Shrub removal plots; PR, Pruning plots.

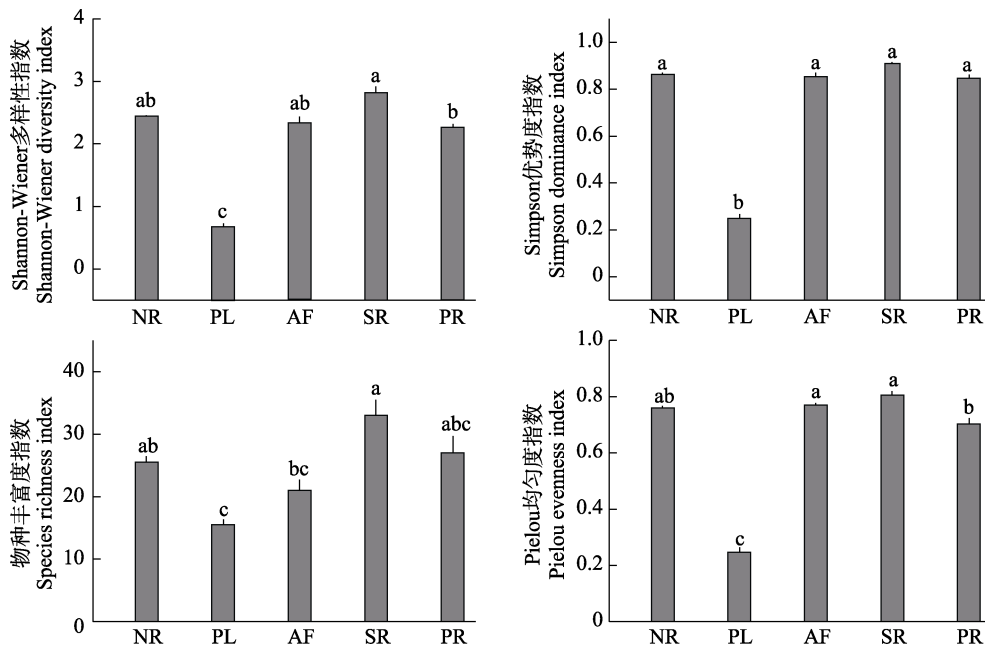


图4 三星堆遗址城墙不同维护措施下草本植物群落物种多样性比较。NR: 自然更新样地; PL: 种植样地; AF: 弃耕样地; SR: 灌木去除样地; PR: 修剪样地。不同小写字母表示差异显著($P < 0.05$)。

Fig. 4 Comparison of species diversity of herbaceous plant communities under different maintenance measures at Sanxingdui City Wall. NR, Natural regeneration plots; PL, Planting plots; AF, Abandoned field plots; SR, Shrub removal plots; PR, Pruning plots. Different lowercase letters indicate significant difference at the 0.05 level.

数、Simpson优势度指数从大到小排序为灌木去除样地 > 自然更新样地 > 弃耕样地 > 修剪样地 > 种植样地, 物种丰富度指数和Pielou均匀度指数为灌木去除样地 > 弃耕样地 > 修剪样地 > 自然更新样地 > 种植样地。4种多样性指数均表现出灌木去除样地最大, 种植样地最小, 且种植样地的Shannon-Wiener多样性指数、Simpson优势度指数、Pielou均匀度指数显著低于其余4种类型($P < 0.05$), 物种丰富度指数与自然更新样地、灌木去除样地差异显著($P < 0.05$)。自然更新样地、弃耕样地、灌木去除样地、修剪样地的Shannon-Wiener多样性指数、Simpson优势度指数、Pielou均匀度指数较接近, 无显著差异($P > 0.05$)。

2.3 不同维护措施下土壤抗冲性及细根特征

2.3.1 不同维护措施下冲刷过程中土壤抗冲系数变化特征

由图5可知, 各类型群落初始土壤抗冲系数均无显著差异($P > 0.05$)。前7 min内, 各类型群落土壤抗冲系数随时间延长呈上升趋势; 冲刷7 min后, 自然更新样地、灌木去除样地、修剪样地的土壤抗冲系数呈波动式增长, 其中自然更新样地的土壤抗冲系数增幅较大。弃耕样地、种植样地的土壤抗冲系数在7-9 min内陡降($P < 0.05$), 随后又恢复缓慢上升态势。从整体上看, 各类型群落的土壤抗冲性随冲刷的进行而逐渐增强, 其中自然更新样地和修剪样地的土壤抗冲系数变化显著($P < 0.05$)。当15 min的冲刷结束时, 自然更新样地的土壤抗冲系数最大, 土壤抵抗径流冲刷优势明显, 其次是灌木去除样地、修剪样地, 而弃耕样地、种植样地土壤抗冲性系数较小且与自然更新样地差异显著($P < 0.05$)。

2.3.2 不同维护措施下土壤抗冲性及细根指标比较

由表1可知, 不同维护措施下土壤抗冲系数和细根指标差异显著($P < 0.05$)。5种样地类型根表面积密度为0.0749-0.4055 cm^2/cm^3 , 根长密度为0.3706-0.8659 cm/cm^3 , 根体积密度为0.0017-0.0164 cm^3/cm^3 , 平均根径介于0.73-1.63 mm。土壤抗冲系数和细根指标均在灌木去除样地达到峰值, 且灌木去除样地的根表面积密度、根体积密度、平均根径与其他样地类型差异显著($P < 0.05$)。此外, 土壤抗冲系数和根长密度在种植样地最小, 根表面积密度、根体积密度、平均根径、分叉数在弃耕样地

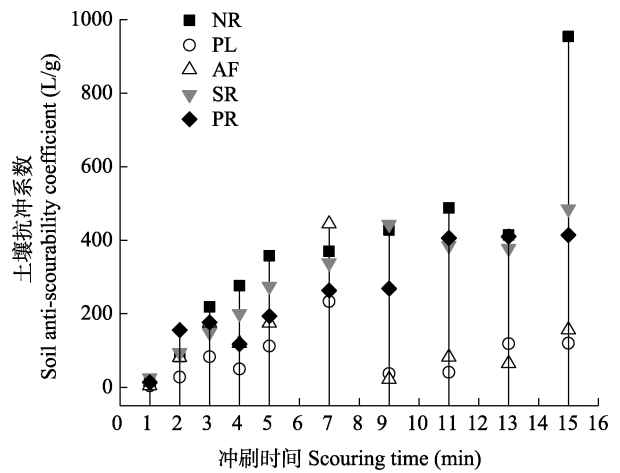


图5 三星堆遗址城墙不同维护措施下冲刷过程中土壤抗冲性变化特征。NR: 自然更新样地; PL: 种植样地; AF: 弃耕样地; SR: 灌木去除样地; PR: 修剪样地。

Fig. 5 The variation characteristics of soil anti-scourability in the process of erosion under different maintenance measures at Sanxingdui City Wall. NR, Natural regeneration plots; PL, Planting plots; AF, Abandoned field plots; SR, Shrub removal plots; PR, Pruning plots.

表1 三星堆遗址城墙不同维护措施下土壤抗冲系数及细根指标。不同小写字母表示差异显著($P < 0.05$)。

Table 1 Soil anti-scourability coefficient and fine root index under different maintenance measures at Sanxingdui City Wall. Different small letters mean significant difference at the 0.05 level.

	抗冲系数 Anti-scourability coefficient (L/g)	根表面积密度 Root surface area density (cm^2/cm^3)	根长密度 Root length density (cm/cm^3)	根体积密度 Root volume density (cm^3/cm^3)	平均根径 Average root diameter (mm)	分叉数 Root forks
自然更新样地 Natural regeneration plots	118.31 ± 10.94 ^{ab}	0.1577 ± 0.0183 ^c	0.6448 ± 0.0139 ^b	0.0049 ± 0.0005 ^b	1.19 ± 0.11 ^b	1,238 ± 185 ^b
种植样地 Planting plots	18.81 ± 2.09 ^e	0.2350 ± 0.0119 ^b	0.3706 ± 0.0230 ^c	0.0074 ± 0.0005 ^b	1.20 ± 0.04 ^b	583 ± 98 ^c
弃耕样地 Abandoned field plots	22.11 ± 2.41 ^c	0.0749 ± 0.0116 ^d	0.4168 ± 0.0866 ^c	0.0017 ± 0.0002 ^c	0.73 ± 0.06 ^c	394 ± 80 ^c
灌木去除样地 Shrub removal plots	138.86 ± 13.03 ^a	0.4055 ± 0.0369 ^a	0.8659 ± 0.0490 ^{ab}	0.0164 ± 0.002 ^a	1.63 ± 0.15 ^a	1,793 ± 129 ^a
修剪样地 Pruning plots	99.26 ± 0.72 ^b	0.2304 ± 0.0158 ^b	0.7745 ± 0.0386 ^{ab}	0.0051 ± 0.0005 ^b	0.91 ± 0.04 ^{bc}	1,592 ± 65 ^{ab}

地最小。种植样地与弃耕样地的土壤抗冲系数、根长密度、分叉数无显著差异($P > 0.05$); 种植样地与修剪样地的根表面积密度、根体积密度及平均根径无显著差异($P > 0.05$)。

2.4 不同维护措施下物种多样性与抗冲系数及细根指标的关系

Pearson相关性分析结果表明(图6), 4种多样性指数均与土壤抗冲系数呈极显著正相关($P < 0.01$)。可见随着物种多样性水平提高, 土壤抗冲能力增强。4种多样性指数之间正相关性极显著($P < 0.01$), 相互影响程度高, 应综合考量。Shannon-Wiener多样性指数、Simpson优势度指数分别与根长密度和分叉数显著正相关($P < 0.05$), 物种丰富度指数与根长密度和分叉数极显著正相关($P < 0.01$), 与根表面积密度、根体积密度和平均根径呈显著正相关($P < 0.05$)。根长密度、平均根径、分叉数与土壤抗冲系数极显著正相关($P < 0.01$), 根表面积密度、根体积密度与土壤抗冲系数亦显著正相关($P < 0.05$)。

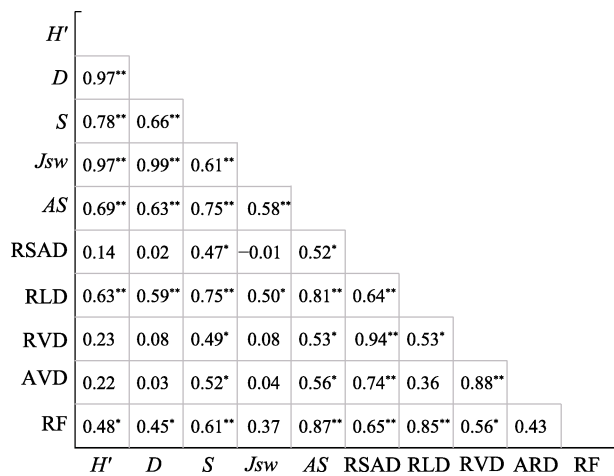


图6 三星堆遗址城墙草本植物群落物种多样性指数与抗冲系数及细根指标的相关性。 H' : Shannon-Wiener多样性指数; D : Simpson优势度指数; S : 物种丰富度指数; J_{sw} : Pielou均匀度指数; AS : 土壤抗冲系数; $RSAD$: 根表面积密度; RLD : 根长密度; RVD : 根体积密度; ARD : 平均根径; RF : 分叉数。* $P < 0.05$; ** $P < 0.01$ 。

Fig. 6 Correlation of species diversity index, soil anti-scourability coefficient and fine root index of herbaceous plant communities at Sanxingdui City Wall. H' , Shannon-Wiener diversity index; D , Simpson dominance index; S , species richness index; J_{sw} , Pielou evenness index; AS , Soil anti-scourability coefficient; $RSAD$, Root surface area density; RLD , Root length density; RVD , Root volume density; ARD , Average root diameter; RF , Root forks. * $P < 0.05$; ** $P < 0.01$.

3 讨论

3.1 不同维护措施对三星堆草本植物群落物种组成及多样性的影响

人为因素可能改变群落中的植物组成与相对丰度, 产生积极的植物相互作用, 进而影响物种多样性的空间分布(Arroyo et al, 2021; Blowes et al, 2022)。本研究是在三星堆遗址城墙设置核心保护区10年后进行的实地调查, 发现不同维护措施下草本植物群落的物种组成与多样性存在分异。各样地类型物种组成不同但均以菊科及禾本科等先锋植物占优势, 这可能与较强的繁殖速率和适应能力有关(尹才佳等, 2022)。除弃耕样地外, 其余样地均以多年生草本为主, 在相似环境下维持稳定的物种多样性、减弱土壤侵蚀的潜力更大(Wang et al, 2022)。Shannon-Wiener多样性指数、Simpson优势度指数、物种丰富度指数和Pielou均匀度指数在灌木去除样地最高, 在种植样地最低, 物种组成也表现出同样的规律。这可能是因为灌木去除样地覆土后使土壤养分增加, 灌木及高大草本的去除为低矮草本接受光照提供机遇, 利于原生草本的补充。经过环境与物种的双向选择和适应, 植物类型渐趋多样化(李彩弟等, 2023)。这与赵月丹等(2019)在内蒙古灌丛化草原的平茬实验结果类似。他们发现灌丛平茬后显著提高了相邻植物群落的多样性和均匀度。与之相反, 种植样地大面积栽植丝茅后无进一步维护措施, 再加上丝茅耐受性强和繁殖速度快的特性, 其重要值达93.84%, 可在群落中迅速获取竞争优势以促进自身生长, 从而限制了其他物种的定殖(Parker et al, 2019), 使群落物种组成单一化, 多样性水平较低。

植物群落物种多样性反映了群落物种组成的结构水平, 能够直接或间接体现群落和生态系统的稳定程度和生境差异。更高的物种多样性通常与更高的群落生产力、抗入侵能力和生态系统多功能性相关联(李霞等, 2020; 侯星辰等, 2022)。本研究发现自然更新样地的多样性指数和物种组成次于灌木去除样地, 但差异均不显著。说明原生植被经过长期调整优化, 自然恢复较好。弃耕样地的多样性水平较低, 主要归因于城墙附近居民的耕作活动对遗址环境的破坏, 豆类、瓜类等植物因其传播特征

和蔓生性延缓了邻近草本的恢复。修剪样地经过长期修剪维护,物种组成与自然更新样地无显著差异,但多样性水平较低,可能是不适宜的修剪频率和强度影响了植物生长与更新,导致了物种多样性水平的分异(孙玉真等, 2023)。

3.2 不同维护措施对三星堆草本植物群落土壤抗冲性的影响

不同维护措施影响草本植物物种多样性水平。相对多元化的植被可以提高群落的稳定性和持续性,挖掘植物资源高效利用的潜力(张建贵等, 2019);此外,具有更高物种多样性和复杂根系特征的植物群落也有利于形成更稳定的团聚体以增强土壤抗冲性(李霞等, 2020; 李慧等, 2021; 李惠珍等, 2022)。本研究中,灌木去除样地的土壤抗冲性较大且与自然更新样地无显著差异,可能是削弱了上层灌木的竞争优势,利于草本植物的生长与根系的发育。弃耕样地限制耕作后,城墙附近仍有部分居民未迁出,偶有耕作等人为干扰,导致某些结构松散的土块易被冲刷移动,表现出较差的抗冲性能。这与已有研究发现的耕作等扰动减弱土壤抗冲能力的结果类似(肖鹏等, 2019; 资如毅等, 2022)。种植样地的土壤抗冲性较差,同样与种植单一植被导致多样性水平降低及根系指标排序靠后有关。

本研究中土壤抗冲性与根系指标正相关性明显,各指标能很好地描述根系与土壤颗粒间接触的紧密程度。已有研究表明,根长、根表面积和根体积越大,根系与土壤的结合效果越好,内聚力和加固力越强,土壤抗冲性也有所增强(Zegeye et al, 2018; 肖鹏等, 2019; 张扬等, 2021; Wang et al, 2022)。分叉数包含植物所有主根和侧根,表征根系在土壤中的发育状况及空间分布范围,是植物固土保水能力的体现,且与其总根长、总表面积和总体积关联性强(李思诗等, 2018)。叶鑫等(2020)对河岸带不同生境草本植物群落特征的研究发现物种多样性和土壤抗冲性呈负相关,本研究结果与之相反,可能是本研究区的特殊生境、地表覆盖差异和人为干扰等复杂因素所致。

3.3 关于三星堆遗址城墙植被恢复的建议

三星堆遗址城墙的保护是推动中华文明探源工程的关键,城墙表面的植被状况对遗址区风貌展现的重要性不言而喻。根据物种多样性调查结果,

原生草本自然更新状况较好,多样性水平有随时间延长而增加的趋势且对土壤抗冲性提升有积极作用,其物种多样性的配置组合可为遗址城墙表面原生植被恢复提供参考。实地调查中发现部分草本植物具有花果等物候变化规律(如野菊(*Chrysanthemum indicum*)、马蹄金等),建议重点保护以增强遗址城墙的景观价值。此外,覆土能填平遗址城墙表面沟壑且为草本植物重新定殖提供生长空间,后期适度去除灌木可提高草本植物多样性和土壤抗冲性,并能控制其根系在覆土厚度范围内,良好的根系指标与地上植被多样性的相互协调有利于维持遗址城墙的稳态。某些生根性强、生长迅速的草本植物,如种植样地的丝茅广布,导致观察到的物种多样性较低,且在实地调查中发现较多根系已延伸至60–80 cm,必须及时去除以减轻根系对遗址的破坏和对原生植被的排挤。

综上,不同维护措施下草本植物物种多样性与根系特征可显著影响土壤抗冲性,灌木去除样地与自然更新样地的草本植物物种多样性指数、根系特征与土壤抗冲性较好。结合三星堆遗址城墙的文化属性与发展要求,建议实行原生境保护措施,促进适应性强、根系浅的原生草本植物自然更新以形成良好的植被覆盖。必要时辅以灌木去除、修剪等维护措施,有效提升物种多样性和土壤抗冲性。由于植被生长与当地气候及土壤养分条件密切相关,本研究的理念和实践还需深入探讨。但在当下土遗址保护的探索阶段,仍可为原有植被较多的湿润地区土遗址保护提供新思路。

致谢: 感谢四川农业大学林学院曾洪老师在植物分类及鉴定上提供的宝贵建议,感谢四川省文物考古研究院在野外工作及文章撰写中的支持与帮助!

参考文献

- Arroyo AI, Pueyo Y, Saiz H, Alados CL (2021) Plant-plant interactions and local patterns of diversity from semi-arid to subalpine Mediterranean plant communities. *Biodiversity and Conservation*, 30, 3481–3508.
- Blowes SA, Daskalova GN, Dornelas M, Engel T, Gotelli NJ, Magurran AE, Martins IS, McGill B, McGlinn DJ, Sagouis A, Shimadzu H, Supp SR, Chase JM (2022) Local biodiversity change reflects interactions among changing abundance, evenness, and richness. *Ecology*, 103, e3820.

- Evju M, Blumentrath S, Skarpaas O, Stabbetorp OE, Sverdrup-Thygeson A (2015) Plant species occurrence in a fragmented grassland landscape: The importance of species traits. *Biodiversity and Conservation*, 24, 547–561.
- Fang JY, Wang XP, Shen ZH, Tang ZY, He JS, Yu D, Jiang Y, Wang ZH, Zheng CY, Zhu JL, Guo ZD (2009) Methods and protocols for plant community inventory. *Biodiversity Science*, 17, 533–548. (in Chinese with English abstract) [方精云, 王襄平, 沈泽昊, 唐志尧, 贺金生, 于丹, 江源, 王志恒, 郑成洋, 朱江玲, 郭兆迪 (2009) 植物群落清查的主要内容、方法和技术规范. *生物多样性*, 17, 533–548.]
- Guo YN, Gong CG, Yang J, Zhu GQ (2022) Research progress on influence of herbaceous vegetation on slope stability. *Acta Agrestia Sinica*, 30, 841–849. (in Chinese with English abstract) [郭洋楠, 宫传刚, 杨剑, 朱国庆 (2022) 草本植物对边坡稳定性影响研究进展. *草地学报*, 30, 841–849.]
- Harpole WS, Sullivan LL, Lind EM, Firm J, Adler PB, Borer ET, Chase J, Fay PA, Hautier Y, Hillebrand H, Macdougall AS, Seabloom EW, Williams R, Bakker JD, Cadotte MW, Chaneton EJ, Chu CJ, Cleland EE, D'Antonio C, Davies KF, Gruner DS, Hagenah N, Kirkman K, Knops JMH, La Pierre KJ, Mcculley RL, Moore JL, Morgan JW, Prober SM, Risch AC, Schuetz M, Stevens CJ, Wragg PD (2016) Addition of multiple limiting resources reduces grassland diversity. *Nature*, 537, 93–96.
- Hou XC, Lu SW, Xiang CL, Li SN, Zhao N, Xu XT (2022) Responses of plant community diversity to human disturbance in temperate grassland with different soil parent materials. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 33, 2153–2160. (in Chinese with English abstract) [侯星辰, 鲁绍伟, 向昌林, 李少宁, 赵娜, 徐晓天 (2022) 不同母质温带草地植物群落多样性对人为干扰的响应. *应用生态学报*, 33, 2153–2160.]
- Johnson DP, Catford JA, Driscoll DA, Gibbons P (2018) Seed addition and biomass removal key to restoring native forbs in degraded temperate grassland. *Applied Vegetation Science*, 21, 219–228.
- Li CD, Zhang CP, Yu Y, Yang XX, Yang ZZ, Feng B, Zhang XF, Liu YZ, Wei LN, Sun CC, Dong QM (2023) Effects of planting patterns on vegetation and soil characteristics of artificial pasture in the Qinghai Lake Basin. *Acta Agrestia Sinica*, 31, 471–478. (in Chinese with English abstract) [李彩弟, 张春平, 俞旸, 杨晓霞, 杨增增, 冯斌, 张小芳, 刘玉祯, 魏琳娜, 孙彩彩, 董全民 (2023) 种植方式对青海湖流域人工草地植被和土壤养分特征的影响. *草地学报*, 31, 471–478.]
- Li H, He YX, Sirimuji, Wang BJ, Liu KS (2021) Research progress on the effects of root niche differences on ecosystems. *Pratacultural Science*, 38, 501–513. (in Chinese with English abstract) [李慧, 何宜璇, 斯日木格, 王宝杰, 刘克思 (2021) 根系生态位差异对生态系统的影响. *草业科学*, 38, 501–513.]
- Li HZ, Wang TQ, Baoyintaogetao, Zhang TY, Yan WB, Huang N, Luo YQ, Huang ZX, Liu ZY (2022) Effects of plant diversity on root morphology and leaf area index of legume-grass mixture community. *Chinese Journal of Grassland*, 44, 50–57. (in Chinese with English abstract) [李惠珍, 王天琦, 宝音陶格涛, 张天宇, 闫文彬, 黄楠, 罗雅琴, 黄子轩, 刘志英 (2022) 植物多样性水平对豆禾混播群落根系形态及叶面积指数的影响. *中国草地学报*, 44, 50–57.]
- Li SS, Si XJ, Jiang FS, Lin JS, Cai XZ, Wu Y, Huang YH (2018) Root architecture of eight Gramineae plant species in the Benggang Area of Changting County. *Acta Pratacultural Sinica*, 27, 215–222. (in Chinese with English abstract) [李思诗, 司晓静, 蒋芳市, 林金石, 蔡学智, 吴侃, 黄炎和 (2018) 长汀县崩岗区8种禾本科植物根系构型特征. *草业学报*, 27, 215–222.]
- Li X, Zhu WZ, Sun SQ, Shu SM, Sheng ZL, Zhang J, Liu T, Zhang ZC (2020) Influence of habitat on the distribution pattern and diversity of plant community in dry and warm valleys of the middle reaches of the Dadu River, China. *Biodiversity Science*, 28, 117–127. (in Chinese with English abstract) [李霞, 朱万泽, 孙守琴, 舒树淼, 盛哲良, 张军, 刘亭, 张志才 (2020) 大渡河中游干暖河谷区生境对植物群落分布格局和多样性的影响. *生物多样性*, 28, 117–127.]
- Liu XL, Zhang XC, Liu YS, Zhang WR, Sun T (2020) Effects of vegetation restoration on the species composition and diversity of plant communities in the limestone mountains in northern Anhui Province. *Pratacultural Science*, 37, 845–852. (in Chinese with English abstract) [刘晓丽, 张孝春, 刘艺衫, 张蔚然, 孙涛 (2020) 皖北石灰岩山地不同植被恢复模式对植物群落物种组成及多样性的影响. *草业科学*, 37, 845–852.]
- Lou YB, Kang HL, Wang WL, Guo MM, Guo WZ, Xiao H (2023) Vertical distribution of vegetation roots and its influence on soil erosion resistance along gully headwalls in the gullied Loess Plateau. *Journal of Soils and Sediments*, 23, 1265–1280.
- Ma KP, Liu YM (1994) Measurement of biotic community diversity. I. α diversity (Part 2). *Chinese Biodiversity*, 2, 231–239. (in Chinese) [马克平, 刘玉明 (1994) 生物群落多样性的测度方法. I. α 多样性的测度方法(下). *生物多样性*, 2, 231–239.]
- Parker SS, Harpole WS, Seabloom EW (2019) Plant species natural abundances are determined by their growth and modification of soil resources in monoculture. *Plant and Soil*, 445, 273–287.
- Sha XY, Li K, Wang WL, Lou YB, Kang HL, Feng LQ, Nie HY (2022) Characteristics of soil anti-scourability in gully head wall of grass-covering on the gullied Loess Plateau, Northwest China. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 33, 133–140. (in Chinese with English abstract) [沙小燕, 李魁, 王文龙, 娄义宝, 康宏亮, 冯兰茜, 聂慧莹 (2022) 黄土高塬沟壑区草地沟头立壁土壤抗冲性特征. *应用生态学报*, 33, 133–140.]
- Sun YZ, Wang ZT, Bao Y, Wei WF, Yang XY (2023) Response of plant community characteristics of urban

- remnant mountains to different ways and intensity of artificial disturbance. *Acta Ecologica Sinica*, 43, 4632–4650. (in Chinese with English abstract) [孙玉真, 王志泰, 包玉, 魏文飞, 杨兴艺 (2023) 城市遗存山体植被群落特征对不同的人为干扰方式及强度的响应. *生态学报*, 43, 4632–4650.]
- Tian M, Yan C, Zhou J (2019) Influence of varying cover-soil thickness on the restoration of degraded riparian grassland. *Pratacultural Science*, 36, 2193–2200. (in Chinese with English abstract) [田曼, 严成, 周静 (2019) 覆土厚度对受损河滩草地群落特征的影响. *草业科学*, 36, 2193–2200.]
- Wang F, Sun ML, Xu L, Liu W (2013) Preliminary study of the protective effects of plants on earthen sites—The earthen sites in eastern Inner Mongolia as examples. *Sciences of Conservation and Archaeology*, 25(1), 6–14. (in Chinese with English abstract) [王菲, 孙满利, 徐路, 刘炜 (2013) 植物对土遗址的保护作用初探——以内蒙古东部地区土遗址为例. *文物保护与考古科学*, 25(1), 6–14.]
- Wang XS, Guo MM, Liu JL, Kong XL, Peng DQ, Zhang Q (2022) Soil anti-scourabilities of four typical herbaceous plants and their responses to soil properties, root traits and slope position in Northeast China. *Sustainability*, 14, 16807.
- Xiao P, Lü G, Wang HL, Zhai JX (2019) Effects of different vegetation restoration models on soil scour resistance in dump of open-pit coal mine. *Research of Soil and Water Conservation*, 26(6), 18–24, 31. (in Chinese with English abstract) [肖鹏, 吕刚, 王洪禄, 翟景轩 (2019) 不同植被恢复模式对露天煤矿排土场土壤抗冲性的影响. *水土保持研究*, 26(6), 18–24, 31.]
- Xu DY (2021) A review of the research on Sanxingdui culture in the past forty years. *Chinese Culture Research*, (2), 51–62. (in Chinese with English abstract) [许丹阳 (2021) 三星堆文化研究四十年. *中国文化研究*, (2), 51–62.]
- Ye X, Yu FY, Zhou RH, Wang KY, Wang M, Dong HJ, Hao JF (2020) Differences of species diversity of herbaceous vegetation and soil anti-scourability in different habitats of riparian zone along Wenjiang Section of Jinma River, *Science of Soil and Water Conservation*, 18(5), 119–126. (in Chinese with English abstract) [叶鑫, 余飞燕, 周润惠, 王坤悦, 王敏, 董洪君, 郝建锋 (2020) 金马河温江段河岸带不同生境草本植物多样性和土壤抗冲性差异. *中国水土保持科学*, 18(5), 119–126.]
- Yin CJ, Ma L, Zhu DH, Zou SZ, Kang D (2022) Species composition and niche characteristics of secondary plant communities on regenerated landslides after earthquake. *Chinese Journal of Ecology*, 41, 1525–1534. (in Chinese with English abstract) [尹才佳, 马龙, 朱大海, 邹书珍, 康迪 (2022) 地震滑坡体自然恢复后次生植物群落物种组成及生态位特征. *生态学杂志*, 41, 1525–1534.]
- Yu SY, Xiang L, Yu J, Chen CL, Su TC, Wang YY, Zhang HW, Li J, Hao JF (2022) Effects of stand density on understory species diversity and soil anti-scourability of *Cupressus funebris* plantation in Yunding Mountain, Sichuan, China. *Chinese Journal of Applied and Environmental Biology*, 28, 1594–1600. (in Chinese with English abstract) [鱼舜尧, 向琳, 喻静, 陈聪琳, 苏天成, 王姚瑶, 张瀚文, 李婧, 郝建锋 (2022) 林分密度对四川云顶山柏木人工林林下物种多样性和土壤抗冲性的影响. *应用与环境生物学报*, 28, 1594–1600.]
- Zegeye AD, Langendoen EJ, Tilahun SA, Mekuria W, Poesen J, Steenhuis TS (2018) Root reinforcement to soils provided by common Ethiopian highland plants for gully erosion control. *Ecohydrology*, 11, e1940.
- Zhang JG, Wang LD, Yao T, Li HY, Gao YM, Yang XM, Li CN, Li Q, Feng Y, Hu YT (2019) Plant community structure and species diversity differences in alpine grassland in the Qilian Mountains with different levels of degradation. *Acta Pratacultural Sinica*, 28(5), 15–25. (in Chinese with English abstract) [张建贵, 王理德, 姚拓, 李海云, 高亚敏, 杨晓玫, 李昌宁, 李琦, 冯影, 胡彦婷 (2019) 祁连山高寒草地不同退化程度植物群落结构与物种多样性研究. *草业学报*, 28(5), 15–25.]
- Zhang R, Dong HJ, Zhou RH, Yu FY, Wang M, Chen CL, Yu J, Hao JF (2020) Effects of root characteristics of shrub community on soil anti-scourability in the Jiabin Mountains, Sichuan Province. *Chinese Journal of Ecology*, 39, 3558–3566. (in Chinese with English abstract) [张荣, 董洪君, 周润惠, 余飞燕, 王敏, 陈聪琳, 喻静, 郝建锋 (2020) 四川夹金山灌丛群落根系特征对土壤抗冲性的影响. *生态学杂志*, 39, 3558–3566.]
- Zhang Y, Li CY, Han SJ, Chen XW (2021) Root architecture of main tree species and the effects on soil reinforcement in typical black soil region. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 32, 1726–1734. (in Chinese with English abstract) [张扬, 李程远, 韩少杰, 陈祥伟 (2021) 典型黑土区主要树种根系构型特征及其对固土能力的影响. *应用生态学报*, 32, 1726–1734.]
- Zhang YH, Yang Y, Xian WK (2005) Assessment to the geo-environmental status and problem prevention of Sanxingdui Ruins. *Sichuan Cultural Relics*, 22(1), 21–28. (in Chinese with English abstract) [张跃辉, 杨洋, 鲜文凯 (2005) 三星堆遗址环境地质现状评估及问题防治. *四川文物*, 22(1), 21–28.]
- Zhao YD, He XD, Ding XF, Dong K, Hao G, Gao YB (2019) Effects of pruning treatment on plants of *Caragana microphylla* community in typical steppe of Inner Mongolia. *Acta Agrestia Sinica*, 27, 1022–1028. (in Chinese with English abstract) [赵月丹, 何兴东, 丁新峰, 董轲, 郝广, 高玉葆 (2019) 平茬对内蒙古典型草原小叶锦鸡儿群落植物的影响. *草地学报*, 27, 1022–1028.]
- Zi RY, Zhao LS, Qian XH, Chen J (2022) Relationship between soil anti-scourability and soil physical properties in karst mountain areas. *Journal of Soil and Water Conservation*, 36(3), 23–29. (in Chinese with English abstract) [资如毅, 赵龙山, 钱晓鹤, 陈娟 (2022) 喀斯特高原山地土壤抗冲性与土壤物理性质的关系. *水土保持学报*, 36(3), 23–29.]

(责任编辑: 潘庆民 责任编辑: 黄祥忠)



•研究报告•

两种果蝇成虫与幼虫期的竞争及其对二者共存的影响

公欣桐¹, 陈飞¹, 高欢欢², 习新强^{1*}

1. 南京大学生命科学院, 南京 210023; 2. 山东省农业科学院植物保护研究所, 济南 250100

摘要: 昆虫均为完全或不完全变态发育, 其幼虫和成虫阶段往往有着不同的资源需求。研究昆虫在幼虫和成虫阶段的生态位和适合度, 有助于提升我们对昆虫物种共存和群落构建的认识。黑腹果蝇(*Drosophila melanogaster*)和伊米果蝇(*D. immigrans*)是全球广布的两种果蝇, 它们常常发生在相同的季节, 且均在腐烂的水果上产卵, 幼虫寄生在其中完成生长发育。本研究通过转瓶实验评估了这两种果蝇在连续竞争过程中的内禀增长率和种内与种间竞争系数, 并进一步检验了它们的成虫对产卵场所, 以及幼虫对食物的竞争强度, 据此计算了两个物种在成虫和幼虫阶段的生态位分化与适合度差异, 在当代物种共存理论的框架下分析了影响两种果蝇共存的关键因素。结果表明, 连续饲养过程中, 黑腹果蝇表现出更高的适合度, 大概率会竞争排斥掉伊米果蝇。具体而言, 两种果蝇在幼虫和成虫期均有极大的生态位重叠, 虽然伊米果蝇成虫对产卵场所有着更高的利用率, 黑腹果蝇的幼虫在生长发育阶段对饲料有着更高的利用率, 但两种果蝇在成虫、幼虫阶段竞争的结果更多地取决于谁先占据资源。本研究表明昆虫在不同发育阶段对资源利用率的变化会在一定程度上影响它们共存的可能性。

关键词: 竞争排斥; 果蝇; 发育阶段; 物种共存; 生态位; 当代物种共存理论

公欣桐, 陈飞, 高欢欢, 习新强 (2023) 两种果蝇成虫与幼虫期的竞争及其对二者共存的影响. 生物多样性, 31, 22603. doi: 10.17520/biods.2022603.

Gong XT, Chen F, Gao HH, Xi XQ (2023) Larva and adult competition between two *Drosophila* species and the effects on species coexistence. Biodiversity Science, 31, 22603. doi: 10.17520/biods.2022603.

Larva and adult competition between two *Drosophila* species and the effects on species coexistence

Xintong Gong¹, Fei Chen¹, Huanhuan Gao², Xinqiang Xi^{1*}

1 School of Life Sciences, Nanjing University, Nanjing 210023

2 Institute of Plant Protection, Shandong Academy of Agricultural Sciences, Jinan 250100

ABSTRACT

Aims: Metamorphosis is a common character of insect development, wherein larval and adult insects exhibit significant differences in their resource requirement and utilization efficiency. Exploring the variations in niche and fitness difference in different development stages among competing insects can enhance our comprehension of insect species coexistence and community formation. *Drosophila melanogaster* and *D. immigrans*, two widely distributed *Drosophila* species, cohabit during the same season and both feed on decaying fruit. This study aims to explore the shift in ontogenetic niche and fitness difference between these two *Drosophila* flies, thereby uncovering the underlying mechanisms that facilitate their coexistence.

Methods: We set up microcosm experiments to estimate the inter- and intra-species competition coefficients, and the niche overlap and fitness difference of two *Drosophila* species. We then investigated the resource competition between adult flies for oviposition sites and between larval flies for food resources. Ultimately, we analyzed the probability of coexistence between the flies in their larval and adult stages using modern coexistence theory.

收稿日期: 2023-05-05; 接受日期: 2023-06-01

基金项目: 国家自然科学基金(32022409)

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: xixq@nju.edu.cn

Results: The results showed that *D. melanogaster* exhibited greater fitness than *D. immigrans* and possessed a higher probability of winning in competition. Furthermore, adult *D. immigrans* demonstrated superiority in competing for oviposition sites compared to *D. melanogaster*, while larval *D. melanogaster* displayed higher nutrient efficiency than *D. immigrans*. However, there is significant overlap in the resources required by both species during their adult and larval stages. The competition outcomes in both larval and adult stages were predominantly determined by the sequence of resource access.

Conclusions: According to our competition experiments involving two *Drosophila* species, we have made an intriguing observation: two species can exhibit excellent competitive abilities during different developmental stages, seemingly enhancing the coexistence of these species. However, the presence of substantial niche overlap, leading to priority effects among the competing pairs, ultimately prevents their coexistence. Furthermore, the diverse competition strategies employed by the two *Drosophila* species offer an explanation for the victor in cases involving priority effects. Consequently, our findings provide valuable insights into the significance of developmental stages and phenotypic plasticity in species coexistence.

Key words: competitive exclusion; *Drosophila*; developmental stage; species coexistence; niche; modern species coexistence theory

受马尔萨斯关于人口增长理论的影响, 达尔文在《物种起源》中论述了竞争对种群增长的限制作用。高斯通过草履虫和酵母菌的实验验证了Lotka-Volterra竞争模型的预测结果, 认为竞争相似资源的物种不能稳定共存(Gause, 1934)。Hardin据此提出竞争排斥法则(Hardin, 1960), 为后来的资源比例假说(Tilman, 1977)和当代物种共存理论(Chesson, 2000)等物种共存理论搭建了理论框架(Simha et al, 2022)。近一个世纪以来, 竞争常被认为是影响种群动态的关键因素之一(王刚和张大勇, 1996; Simha et al, 2022)。在基于物种共存理论的模式研究中, 物种的种内和种间竞争系数常常被认为是一个相对固定的参数, 而事实上每个物种不同的个体之间存在极大的差异(Whitham et al, 2020)。尤其是几乎所有的多细胞生物在发育过程中, 其形态、生理特征均会发生显著的变化(Ten Brink et al, 2019), 竞争、捕食等种间关系的强度和性质在互作双方不同的发育阶段也往往有所不同(de Roos & Persson, 2013)。然而, 我们对发育过程中物种竞争关系的变化及其对物种共存的影响仍缺乏足够的认识(Anaya-Rojas et al, 2023)。

群落中不同物种的幼年和成年阶段在体型以及食性等方面常存在较大差异, 这使得它们在不同发育阶段有着不同的资源需求和资源利用效率(de Roos & Persson, 2013)。例如, 幼年阶段取食小型浮游生物的多种鱼类之间存在较为激烈的竞争, 而随着发育的进行, 不同物种的口器和体型等差异逐渐变大, 这使得它们可以取食不同体型的猎物, 提高

了生态位分化(Egan et al, 2018)。同一群落中的植物在发育过程中比叶面积、叶片含氮量等性状的变化也会促进它们利用不同的资源, 有助于减弱竞争(Lasky et al, 2015)。在当代物种共存理论框架下, 两物种能否稳定共存取决于生态位分化和适合度差异这两个变量之间的关系, 当竞争双方的适合度差异(资源利用率差异)小于生态位分化程度(资源分化)时才能稳定共存(Chesson, 2000; 储诚进等, 2017)。上述研究已经关注到了发育过程中生态位变化(ontogenetic niche shift)对物种共存的影响。然而, 生物不同发育阶段资源利用效率的差异及其对物种共存的影响尚不得而知。

昆虫是地球上多样性最高的多细胞生物类群, 它们繁殖力强, 常在相对较小的环境中聚集生活, 对资源有着较为激烈的竞争(Novotny et al, 2002)。昆虫均为完全变态或不完全变态发育, 这种独特的发育方式在演化生物学中被认为是昆虫对环境适应的重要机制(Nicholson et al, 2014)。幼虫与成虫阶段往往有着截然不同的资源需求(Stoks & Córdoba-Aguilar, 2012), 通常被认为是生态位分化的重要表现(Ruhr et al, 2021)。例如, 幼虫阶段取食同种植物的蝴蝶和叶甲在成虫阶段则分别取食不同种植物的花蜜或叶片(Nakazawa, 2015)。探究昆虫不同发育阶段的共存机制, 有助于提升我们对昆虫变态发育的演化及其对生物多样性维持作用等生态学问题的认识。

果蝇因为其基因组小、发育周期短、易饲养等特点, 成为遗传学和发育生物学研究中常用的模式

生物。同时果蝇也是一类多样性极高且分布范围很广的昆虫, 目前已经报道的果蝇科昆虫有76个属, 超过4,500种(Toda, 2022)。它们作为典型的全变态昆虫, 其卵、幼虫、蛹和成虫阶段有着截然不同的形态和生理特征。其中果蝇幼虫主要竞争食物与化蛹场所等, 而成虫主要竞争交配对象和产卵场所(Ayala, 1969)。果蝇科昆虫多在腐烂的瓜果、真菌等基质上产卵, 幼虫以取食这些食物为生(Throckmorton, 1975)。考虑到这些食物通常具有较短的周期, 且果蝇幼虫移动能力有限, 它们能够获取的营养严格受限于亲代雌性所产卵的饲料, 故果蝇之间可能存在较为激烈的竞争(Barker & Podger, 1970a; Wallace, 1974)。

黑腹果蝇(*Drosophila melanogaster*)和伊米果蝇(*D. immigrans*)是全球广布的两种果蝇, 在果园等生态系统中常同时存在, 有着较高的物候重叠度, 并且两种果蝇均以腐烂的水果为宿主(高欢欢等, 2018; 王知知等, 2020)。黑腹果蝇的体型较小, 发育期短, 而伊米果蝇体型较大, 且发育期长。本研究布置了两种果蝇在幼虫与成虫阶段的竞争实验, 分别检验了两种果蝇的幼虫对饲料量以及成虫对产卵面积的竞争强度, 计算了二者的生态位分化程度和适合度差异, 进而分析了变态发育如何影响它们的共存。

1 材料与方法

1.1 果蝇饲养方法

实验用的果蝇来自山东省农业科学院植物保护研究所昆虫实验室, 这些果蝇于2019年采自山东省济南市仲宫葡萄基地, 后一直在25℃的昆虫饲养室内用麦麸饲养繁殖。截至实验时, 果蝇已经繁殖了超过50个世代。本实验中我们用玉米面-酵母粉饲料对果蝇进行培养, 具体制作过程为: 在1,000 mL 无菌水里加入玉米面60 g, 酵母粉50 g以及琼脂7 g, 充分溶解后加热, 边加热边搅拌, 待水沸后加入蔗糖40 g, 继续加热30 min, 停止加热后冷却至60–70℃, 加入对羟基苯甲酸甲酯1.3 g和1 mL丙酸, 搅拌均匀。将煮好的饲料趁热用粗管注射器定量注入四方瓶或果蝇管中, 放凉后备用。

本研究各实验均在温度为25℃, 昼: 夜 = 16 h : 8 h的人工气候箱中开展。

1.2 转瓶实验估测连续竞争过程中两种果蝇的竞争关系

为了预测两种果蝇整个生活史阶段连续竞争的结果, 我们开展了单独一种果蝇转瓶(种内竞争)以及两种果蝇混合转瓶(种间竞争)实验, 来获得两种果蝇的种群动态。在150 mL的塑料四方瓶里放入10 mL玉米面饲料。之后, 为了评估种内和种间竞争, 在每个四方瓶里分别放入10对黑腹果蝇、10对伊米果蝇或者是10对黑腹果蝇 + 10对伊米果蝇(图1a), 每种处理各设置6个重复。在实验开始的前两天发现有果蝇死亡后及时补充。两天之后死亡的果蝇则不再补充。每隔5 d计数四方瓶中的果蝇, 并将其转移至一个装有相同体积饲料的四方瓶中, 此时果蝇在5 d内所产后代尚未化蛹和羽化, 可以避免世代重叠。

转移果蝇的过程中, 前面已经有果蝇产过卵的四方瓶内会出现新羽化的果蝇, 每隔3 d对新羽化的果蝇进行计数, 并将其转移到相同型号的最新的四方瓶中, 与原有的果蝇成虫放在一起, 这样的处理使得在多次转瓶时, 转进果蝇瓶中的成虫数量之间有较大差异, 实现了有效的竞争强度梯度, 以更准确地估计竞争系数(图1a)。新羽化的果蝇在3 d内往往不产卵, 每隔3 d转移和计数可以确保新羽化的果蝇不会在其羽化的瓶子里产下后代。待果蝇瓶里不再有新的果蝇羽化后, 计算每个瓶子里羽化出来的果蝇总数目。在后续的竞争模型中, 转入到每个瓶子里的果蝇数目记作 N_t , 而从每个瓶子里羽化出的果蝇数目记为 N_{t+1} (图1a)。

整个转瓶实验在80 d内完成, 但因为扩繁果蝇的时间差, 实际上单独饲养黑腹果蝇、单独饲养伊米果蝇以及混合饲养两种果蝇的处理共分别实施了8、8和6次转瓶处理。

为了探究两种果蝇发育过程中影响竞争结果的生态位和适合度差异, 我们分别检验了它们的幼虫对食物以及成虫对产卵场所的竞争关系。

1.3 估测两种果蝇幼虫阶段的竞争

(1)幼虫的种间竞争: 我们在直径为2 cm、高10 cm的玻璃果蝇管内放置3 mL玉米面饲料, 之后向果蝇管内引入黑腹果蝇和伊米果蝇的一龄幼虫各20、40、60和120只, 将果蝇幼虫饲养至化蛹并羽化后, 计数每种果蝇幼虫梯度下分别羽化出的

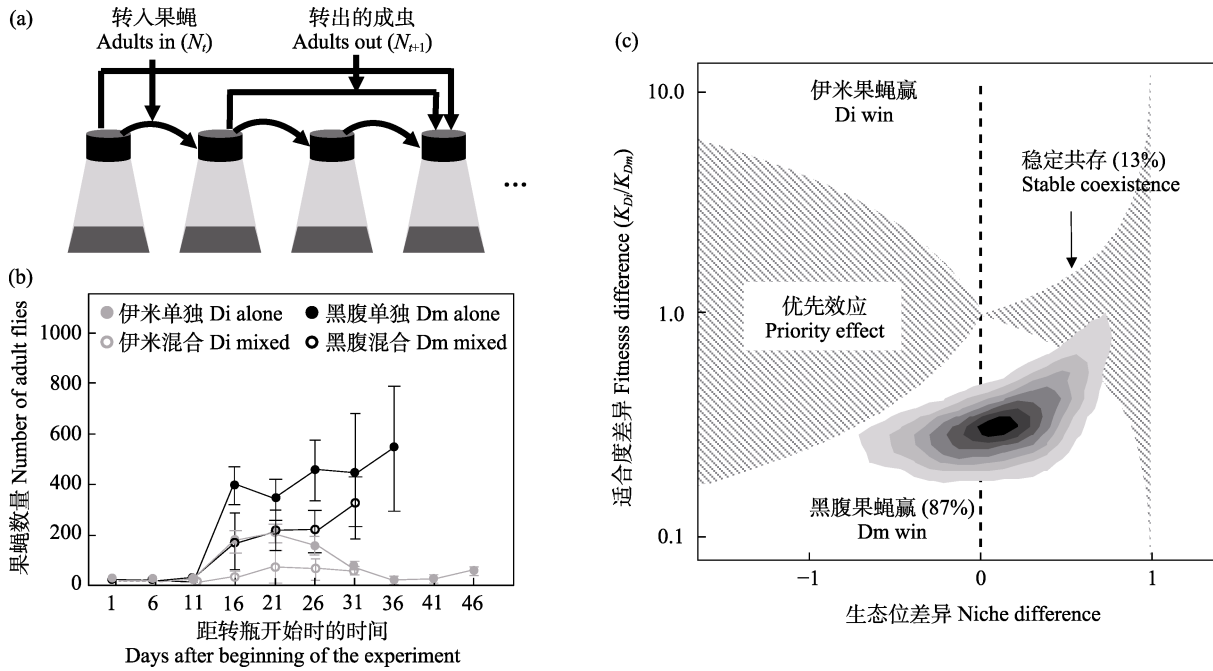


图1 果蝇转瓶实验。(a)转瓶实验流程图；(b)黑腹果蝇(Dm)和伊米果蝇(Di)种群动态，图例中黑腹单独、伊米单独代表单独转瓶实验中黑腹果蝇和伊米果蝇的种群数量，黑腹/伊米混合代表两种果蝇混合条件下各自的种群数量；(c)基于现代物种共存理论预测转瓶实验中两种果蝇的竞争结果，它们在虚线右侧灰色区域能稳定共存，而在虚线左侧的优先效应区域两个物种互不能入侵到对方种群。在斜线填充区域上、下方，伊米果蝇和黑腹果蝇能够分别赢得竞争。灰色不规则区域是由贝叶斯推断的两物种生态位分化与适合度差异。

Fig. 1 The transferring experiment of two *Drosophila* species. (a) The process of transferring experiment; (b) The population dynamics of *D. melanogaster* (Dm) and *D. immigrans* (Di), Dm/Di alone represents the population size of two species when they grow alone, and Dm/Di mixed represents the population size of each of the two species when they grow together; (c) Competition outcome between two *Drosophila* species. In region filled with oblique pattern on the right side of dashed line, two species could coexist steadily, while in 'priority effects' region on the left side, neither species could invade the other. In the white region above or below the grey region, *D. immigrans* and *D. melanogaster* will exclude the other one. The dark irregular grey shape are the niche and fitness difference estimated from Bayesian.

成虫数目，将它们用CO₂麻醉后，称量鲜重，计算每个果蝇瓶中单只果蝇的重量，用以表征果蝇的体型大小。各果蝇幼虫密度梯度设置10个重复。

(2)幼虫的种内竞争：我们在直径为2 cm、高10 cm的玻璃果蝇管内分别放置1.5 mL、3 mL、6 mL 饲料，之后引入10对黑腹果蝇或伊米果蝇5日龄成虫，产卵3 d后将果蝇成虫转移走。在前期的预实验中，我们已经确认相同日龄的果蝇产卵能力相似，另外，各处理中果蝇管的底面积相同，故将果蝇成虫转移之后，各果蝇管内约有360–390粒卵，产卵量不受饲料厚度的影响。待果蝇管中有果蝇羽化后，每隔1 d检查并将羽化出的果蝇用CO₂深度麻醉致死，避免它们在果蝇管里产卵，直到果蝇管里不再有新的果蝇羽化后，将全部果蝇称重，并根据羽化出的果蝇数目计算果蝇的平均体重。各饲料量处理分别设置10个重复。根据各饲料量处理中最终

羽化出的果蝇数目估算幼虫阶段的种内竞争强度。

1.4 估测两种果蝇成虫阶段的种内竞争

(1)成虫的种间竞争：我们在直径为2 cm、高10 cm的玻璃果蝇管内放置3 mL玉米面饲料，之后向果蝇管内引入黑腹果蝇和伊米果蝇5日龄的雌蝇共12只。该实验中黑腹果蝇与伊米果蝇的比例分别为3：9，6：6和9：3，产卵1 d后将果蝇成虫移走，在显微镜下计数两种果蝇卵的数目，用于评估两种果蝇的成虫对产卵场所的竞争强度。各果蝇成虫密度梯度设置10个重复。

(2)成虫的种内竞争：为了检验饲料面积对两种果蝇成虫产卵量的影响，我们在装有3 mL饲料的果蝇管中分别放入2对、10对和20对5日龄的黑腹果蝇或伊米果蝇，控制3个处理中每只果蝇的平均产卵面积，以实现竞争强度梯度的处理。果蝇产卵3 d后转移走成虫，在显微镜下计数培养基中的黑腹果

蝇或伊米果蝇的卵数量。伊米果蝇的卵上有4根触丝, 而黑腹果蝇的卵上有2根触丝, 在显微镜下根据果蝇卵上触丝的数量可以简单快捷地计数。每个果蝇成虫密度梯度设置了10个重复。我们根据各成虫密度处理饲料中卵的数目估算成虫阶段的种内竞争强度。

1.5 数据处理

(1)种群动态模型: 我们根据不同数量的成年果蝇处理中两种果蝇的产卵量、羽化成虫数量和不同数量幼虫处理中羽化出的成虫数, 利用Beverton–Holt种群动态模型来推断内禀增长率和竞争系数(Kraft et al, 2015), 该模型适用于离散数据的拟合, 通常用于一年生的植物(Hart et al, 2019; Hess et al, 2022)或者是不同世代的昆虫种群(Terry et al, 2021), 具体计算公式如下:

$$N_{i,t+1} = \frac{R_{0i}N_{i,t}}{1 + \alpha_{ii}N_{i,t} + \alpha_{ij}N_{j,t}} \quad (1)$$

式中, α_{ii} 表示物种*i*的种内竞争系数, α_{ij} 表示物种*j*对物种*i*的种间竞争系数。 R_{0i} 在转瓶实验和成虫竞争实验中表示*i*物种的内禀增长率, 而在幼虫竞争实验中代表幼虫最大存活率。我们利用该公式分别根据转瓶实验(1.2节)中四方瓶里转入(N_t)和转出(N_{t+1})的果蝇数量, 幼虫阶段竞争实验(1.3节)中幼虫(N_t)与成功发育的成虫(N_{t+1})的数量, 以及成虫阶段竞争实验(1.4节)中成虫(N_t)与卵(N_{t+1})的数量计算了两种果蝇的生态位和适合度差异以及共存概率。

(2)参数估计: 参照Terry等(2021)的分析方法, 对各个参数进行推断。借助R软件Stan函数包来构建贝叶斯模型, 并利用Hamiltonian Monte-Carlo方法, 根据上述连续转瓶、幼虫与成虫竞争实验中一系列的 N_t 和 N_{t+1} , 获得3个竞争实验中 α_{ii} 、 α_{ij} 以及 R_{0i} 的后验分布。构建种群动态模型前, 我们将种群动态假定为负二项误差分布, 并在模型中添加了独立的离散参数(Φ)来代表误差项。竞争系数(α_{ii} 和 α_{ij})的先验分布是均值为0、标准差为1的正态分布, 种群增长系数 R_{0i} 和 R_{0j} 的先验分布同样为正态分布, 其分布范围随不同实验条件而不同(转瓶实验: mean = 20, $\sigma = 20$; 幼虫竞争: mean = 0.5, $\sigma = 0.5$; 成虫竞争: mean = 80, $\sigma = 80$)。值得一提的是, 先验分布的设置通常需要范围更大一些, 能够囊括后验分布的区间, 因此我们根据本研究的实际情况确认了先验分布

的范围。

(3)物种共存/排斥准则: 根据当代物种共存理论, 两个物种稳定共存的条件是生态位的差异要大于适合度的差异(Godoy & Levine, 2014), 亦即:

$$\sqrt{\frac{\alpha_{ij}\alpha_{ji}}{\alpha_{jj}\alpha_{ii}}} < \frac{R_{0i}-1}{R_{0j}-1} \sqrt{\frac{\alpha_{jj}\alpha_{ji}}{\alpha_{ij}\alpha_{ii}}} < \sqrt{\frac{\alpha_{jj}\alpha_{ii}}{\alpha_{ij}\alpha_{ji}}} \quad (2)$$

当物种*j*的适合度远大于物种*i*, 不考虑生态位差异的情况下, 适合度差异驱动了物种之间的竞争排除, 物种*j*就会在竞争中取胜, 反之亦然。同理, 两个物种竞争能力相似的情况下, 生态位差异越大, 其稳定共存的概率越大。

两个物种的生态位重叠度 ρ 和适合度差异 K_i/K_j 分别由如下公式计算得到:

$$\rho = \sqrt{\frac{\alpha_{ij}\alpha_{ji}}{\alpha_{jj}\alpha_{ii}}} \quad (3)$$

$$\frac{K_i}{K_j} = \frac{R_{0i}-1}{R_{0j}-1} \sqrt{\frac{\alpha_{jj}\alpha_{ji}}{\alpha_{ij}\alpha_{ii}}} \quad (4)$$

在幼虫竞争实验中, 考虑到幼虫的存活率小于1 ($R_{0i} < 1$), 因此我们在计算适合度差异时, 人口潜力部分仅用最大存活率的比值来代替, 亦即:

$$\frac{K_i}{K_j} = \frac{R_{0i}}{R_{0j}} \sqrt{\frac{\alpha_{jj}\alpha_{ji}}{\alpha_{ij}\alpha_{ii}}} \quad (5)$$

根据抽样5,000次估算到的后验分布参数, 我们得到了黑腹果蝇与伊米果蝇的种内竞争系数(α_{DmDm} , α_{DiDi})、黑腹果蝇对伊米果蝇的竞争系数(α_{DiDm})、伊米果蝇对黑腹果蝇的竞争系数(α_{DmDi})以及黑腹果蝇与伊米果蝇的内禀增长率(R_{0Dm} , R_{0Di})。并基于上述公式, 计算了黑腹果蝇与伊米果蝇的生态位差异($1 - \rho$)与适合度差异(K_{Di}/K_{Dm})。最终这些结果被分为4种竞争结局: 稳定共存、黑腹果蝇赢、伊米果蝇赢以及优先效应发生的几率。

此外, 我们采用残差设定为Poisson分布的广义线性模型(generalized linear model with Poisson error structure)来统计幼虫发育实验中饲料量对两种果蝇后代羽化果蝇数目的竞争差异, 以及成虫竞争实验中产卵面积对平均每只果蝇产卵量的影响。该模型中, 幼虫羽化的成虫以及成虫的产卵量分别作为响应变量, 各个处理中设置的饲料量、成虫数目分别作为预测变量。我们采用单因素方差分析方法检验了各饲料体积下单只果蝇体重的差异。并采用

Tukey HSD的方法对有显著差异的指标进行了多重比较, 所有的数据统计均由R完成(R Development Core Team, 2014)。

2 结果

转瓶实验开始后, 其内果蝇种群动态如图1b所示, 黑腹果蝇单独转瓶时种群保持增长, 而伊米果蝇出现震荡波动的趋势; 混合两种果蝇转瓶时, 黑腹果蝇数量占据绝对优势。我们根据两种果蝇混合和单独连续转瓶实验中, 四方瓶中转入和转出的果蝇数目估算了两种果蝇在连续竞争实验中的种内和种间竞争系数(表1), 依照物种稳定共存准则, 我们进一步计算得到连续转瓶实验中两种果蝇生态位差异($1 - \rho$)的取值范围为-0.125至0.381 (平均值为0.112, 中位数为0.141, 图1c), 伊米果蝇的适合度远低于黑腹果蝇, 二者适合度比值(K_{Di}/K_{Dm})的取值范围为0.255-0.405 (平均值为0.376, 中位数为0.314, 图1c), 生态位和适合度差异的组合有13%落在了稳定共存的区域, 而87%的组合中黑腹果蝇的适合度远高于伊米果蝇, 其差值远大于二者的生态位差异, 最终黑腹果蝇获胜的概率更大(图1c)。

幼虫竞争实验中, 在两种果蝇各20只的实验中, 伊米果蝇羽化出的成虫数目显著高于黑腹果蝇($Z = 2.31, P = 0.02$, 图2a), 而各40和60只幼虫的竞争实验中, 两种果蝇的羽化数目未表现出显著差异($Z < 0.46, P > 0.12$, 图2a)。当两种果蝇各有120只幼虫时, 伊米果蝇羽化数量急剧减少, 远小于羽化出的黑腹果蝇的数目($Z = 3.25, P = 0.002$, 图2a)。此外, 在果蝇幼虫4种密度的处理中, 单只伊米果蝇的鲜重未

出现显著变化($F_{3,36} = 0.67, P = 0.48$, 图2b)。但在120对果蝇幼虫的处理中, 羽化出的黑腹果蝇的体型显著小于密度较低的处理中羽化出的成虫($F_{3,36} = 9.31, P = 0.003$, 图2b)。

单独饲养两种果蝇时, 在1.5 mL饲料的处理中伊米果蝇全部未能完成发育, 6 mL饲料的处理中羽化出的果蝇数量显著高于3 mL饲料的处理($Z = 4.18, P < 0.001$, 附录1)。此外, 伊米果蝇的成虫体型($F_{2,27} = 832.05, P < 0.001$, 附录1)也随饲料体积的增加而增大。不同的是, 羽化的黑腹果蝇的数目在3种体积的饲料量之间并无显著差异($Z = 2.87, P = 0.09$, 附录1), 但单只黑腹果蝇的鲜重随饲料量的增加而显著增加($F_{2,27} = 12.08, P < 0.001$, 附录1)。

成虫竞争实验中, 我们发现随着成虫数量的降低, 两种果蝇的产卵量均逐渐降低, 但它们下降的速率不同(图3a)。在3:9、6:6以及9:3这3种组合中, 每只伊米果蝇的平均产卵量均显著高于黑腹果蝇($Z > 3.33, P < 0.01$, 图3b), 但伊米果蝇在种内竞争强度较弱(伊米果蝇:黑腹果蝇 = 3:9)的处理中单只果蝇的产卵量显著高于种内竞争相对更强的处理(伊米果蝇:黑腹果蝇 = 6:6和9:3, 图3b)。而每只黑腹果蝇的平均产卵量在3种处理中无显著差异($Z = 1.22, P = 0.36$, 图3b)。

此外, 两种果蝇单独饲养时, 相同数量的成年伊米果蝇的产卵量显著高于黑腹果蝇, 且伊米果蝇的产卵量随成虫数量的增加而显著增加($Z = 55.2, P < 0.001$, 附录2), 表明实验条件下, 伊米果蝇的产卵量尚受限于果蝇数量而非每只果蝇所拥有的平均产卵面积。但10对和20对黑腹果蝇的产卵

表1 在连续竞争实验以及幼虫和成虫阶段黑腹果蝇(*Dm*)和伊米果蝇(*Di*)的种内竞争系数(α_{DmDm} 和 α_{DiDi})与种间竞争系数(α_{DmDi} 和 α_{DiDm})、内禀增长率(R_{0Dm} 和 R_{0Di})、生态位差异(niche difference, *ND*)和适合度比值(fitness ratio, *FR*)的均值和中位数
Table 1 The mean and median of intra- (α_{DmDm} and α_{DiDi}) and inter- (α_{DmDi} and α_{DiDm}) species competition coefficients, intrinsic growth rate (R_{0Dm} and R_{0Di}), niche difference (*ND*) and fitness ration (*FR*) of *D. melanogaster* (*Dm*) and *D. immigrans* (*Di*) in the continuous competition experiment and competition in larval and adult stages respectively

	连续竞争实验 Continuous competition experiment		幼虫阶段 Larval stage		成虫阶段 Adult stage	
	中位数 Median	平均值 Mean	中位数 Median	平均值 Mean	中位数 Median	平均值 Mean
黑腹果蝇的种内竞争系数(α_{DmDm})	0.078	0.082	0.004	0.005	0.093	0.120
黑腹果蝇对伊米果蝇的种间竞争系数(α_{DiDm})	0.194	0.219	0.059	0.065	0.435	0.463
伊米果蝇的种内竞争系数(α_{DiDi})	0.506	0.526	0.040	0.042	0.153	0.166
伊米果蝇对黑腹果蝇的种间竞争系数(α_{DmDi})	0.153	0.162	0.055	0.060	0.181	0.217
黑腹果蝇的内禀增长率(R_{0Dm})	50.340	51.280	0.843	0.881	40.950	48.160
伊米果蝇的内禀增长率(R_{0Di})	46.090	47.230	0.938	0.968	123.400	129.910
生态位差异(<i>ND</i>)	0.141	0.112	-3.306	-3.567	-1.354	-1.405
适合度比值(<i>FR</i>)	0.314	0.376	0.353	0.385	1.533	1.554

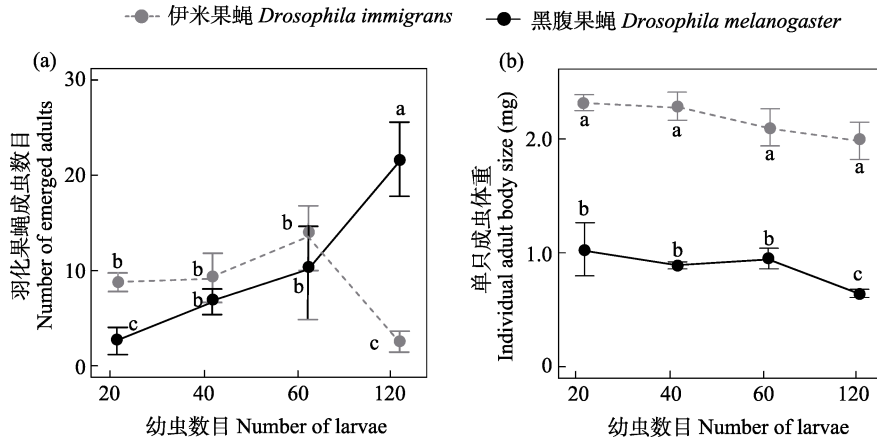


图2 混合饲养时, 不同数量的黑腹果蝇和伊米果蝇幼虫羽化出的成虫数目(a)和单只成虫的鲜重(b)。图中不同小写字母表示对应的指标在处理间差异显著($n = 10, P < 0.05$)。

Fig. 2 Number of emerged *Drosophila melanogaster* and *D. immigrans* adults (a) and body size of the emerged adult flies (b) in treatments with different number of larvae when they were cultured together. Different letters alongside the circles indicate significant variation among treatments ($n = 10, P < 0.05$).

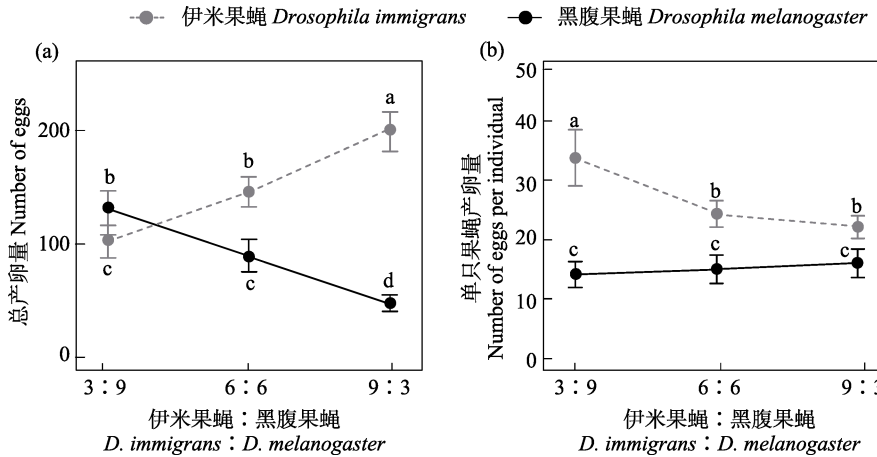


图3 不同比例的黑腹果蝇、伊米果蝇成虫处理中两种果蝇的总产卵量(a)和单只雌蝇的产卵量(b)。图中不同字母代表处理间差异显著($n = 10, P < 0.05$)。

Fig. 3 Number of eggs produced by *Drosophila melanogaster* and *D. immigrans* in treatments with different number of adult flies. Different letters beside the circles indicate significant variation among different treatments ($n = 10, P < 0.05$).

量并无显著差异($Z = 1.21, P = 0.11$, 附录2), 表明实验条件下每只果蝇所拥有的平均产卵面积已经成为黑腹果蝇总产卵量的限制因素。

最后, 我们根据两种果蝇幼虫竞争实验中幼虫与羽化成虫的数目估算了它们在幼虫阶段的种内和种间竞争系数(表1), 进而计算得到两种果蝇的幼虫竞争饲料过程中的生态位差异($1 - \rho$)为-4.481至-2.344 (平均值为-3.567, 中位数为-3.306), 适合度比值(K_{Di}/K_{Dm})为0.279-0.445 (平均值为0.385, 中位数为0.353), 二者的组合有15%落在了黑腹果蝇竞争排斥伊米果蝇的区域(图4a)。我们根据两种果蝇成虫竞争实验中成虫和卵的数目估算它们在成虫阶段的

种内和种间竞争系数(表1), 进而计算得到成虫在竞争产卵场所时, 生态位差异($1 - \rho$)为-1.723至1.031 (平均值为-1.405, 中位数为-1.354)和适合度比值(K_{Di}/K_{Dm})为1.331-1.750 (平均值为1.554, 中位数为1.533), 二者的组合有5%落在了伊米果蝇竞争排斥黑腹果蝇的区域(图4b)。但两种果蝇在幼虫和成虫期均有大幅度的生态位重叠, 且表现出幼虫阶段黑腹果蝇适合度大于伊米果蝇($K_{Di}/K_{Dm} < 1$), 而成虫阶段伊米果蝇的适合度远大于黑腹果蝇($K_{Di}/K_{Dm} > 1$), 进而使得生态位差异和适合度比值的组合分别有85%和95%落在了优先效应范围内, 亦即, 先占据资源的物种将存活下来, 后来者不能在环境中成功定殖下来(图4)。

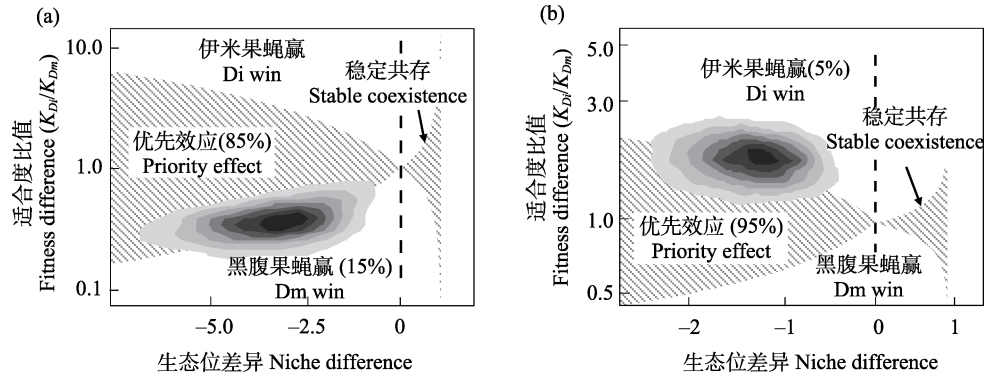


图4 基于现代物种共存理论预测幼虫(a)和成虫(b)阶段黑腹果蝇(Dm)和伊米果蝇(Di)种间竞争的结果

Fig. 4 Outcome of interspecific competition between *Drosophila melanogaster* (Dm) and *Drosophila immigrans* (Di) in larval (a) and adult stage (b) under the framework of the modern species coexistence theory

3 讨论

本研究中我们在当代物种共存理论框架下, 分析了全球广布的两种果蝇之间的竞争关系, 并检验了其幼虫和成虫阶段的竞争关系, 发现两种果蝇分别在幼虫和成虫阶段具有相对更高的适合度, 但它们在这两个阶段具有大幅度的生态位重叠, 优先效应主导了在幼虫与成虫阶段的竞争结果。区别于前人利用多个科属生物探究它们发育过程中的生态位分化案例(Lasky et al, 2015; Egan et al, 2018), 本文选取的是同一类群的生物, 它们在发育的各个阶段均具有更为接近的资源需求。

黑腹果蝇在幼虫阶段具有比伊米果蝇更高的适合度, 可能是因为黑腹果蝇的体型较小, 其幼虫完成生长发育所需的营养也少(Barker & Podger, 1970a)。果蝇的幼虫在发育过程中会将排泄物释放到培养基中, 这通常会使得它们生活的培养基中含水量增加。黑腹果蝇幼虫对高湿环境有更强的耐受能力, 但伊米果蝇的幼虫在高湿环境中会大量死亡(Barker & Podger, 1970a), 我们在实验中也观察到了这一现象。此外, 密度过高时, 黑腹果蝇的幼虫有取食其他果蝇幼虫的行为(Vijendravarma et al, 2013), 这可能也使得它们在与伊米果蝇幼虫竞争食物时占据优势。在物种共存理论框架下, 两种果蝇在幼虫阶段的竞争结果可能主要取决于谁先占据资源。这可能是因为两种果蝇的幼虫期都只有5-8 d, 先占据资源的物种在短时间内消耗掉资源, 后来的物种就难以获取足够的营养完成发育。尽管黑腹果蝇需要的食物少, 但如果伊米果蝇在前期已

经消耗了太多食物, 黑腹果蝇也很难完成生活史。

在本研究体系中, 伊米果蝇对产卵场所有更高的利用效率。这可能是因为伊米果蝇的产卵器更长, 它们既可以在饲料表面也可以在深层饲料里产卵。而黑腹果蝇的产卵器较短, 只能在饲料表面产卵(Sameoto & Miller, 1966)。这会导致伊米果蝇占据了部分饲料表面的产卵面积时, 实际上对黑腹果蝇的影响要大于对同种个体的影响(Barker & Podger, 1970b)。同幼虫对饲料的竞争一样, 两种果蝇成虫的竞争结果也主要取决于谁先占据产卵场所, 谁先到达谁将在产卵阶段获胜。当黑腹果蝇在饲料表面产卵后, 伊米果蝇也只能在饲料更深处产卵, 这会大大降低其产卵量。考虑到腐烂的水果等资源在野外的发生具有较大的离散性, 而两种果蝇均具有较高的产卵能力, 当它们遇到合适的产卵地时会产下大量的卵而占据产卵场所, 大幅度地降低另一物种的产卵量。

转瓶实验中两种果蝇的生态位重叠幅度小于幼虫和成虫阶段, 这可能是因为连续转瓶实验中包含了果蝇从卵到成虫的各个阶段, 且因为两种果蝇的生活史特征存在差异, 事实上黑腹果蝇的发育速度快, 先转移到新的果蝇管中时, 后来的伊米果蝇就只能在更深部位的培养基中产卵, 二者实现了一定的生态位分化。在连续转瓶实验中, 黑腹果蝇的适合度要远大于伊米果蝇, 这可能是因为尽管伊米果蝇在竞争产卵场所时具有一定的优势, 但果蝇管中能羽化出的果蝇数目更多地取决于幼虫阶段的竞争。此外, 黑腹果蝇从卵发育至成虫需要10 d左右, 而伊米果蝇则需要约13 d, 但幼虫和成虫竞争

实验中果蝇只完成了1个世代,而在连续转瓶实验中快速的发育也会扩大黑腹果蝇比伊米果蝇在适合度方面的优势。我们的研究也发现,黑腹果蝇比伊米果蝇有更大的发育可塑性,在饲料较少时,它们羽化出的成虫数量并未显著减少,而是发育成了体型更小的个体。相反地,在只有1.5 mL饲料的果蝇管中,伊米果蝇则“全军覆没”,没有成虫羽化出来。对饥饿的较强忍耐力也可能有助于黑腹果蝇在面对恶劣环境时存活下来,当资源变多时其种群再迅速增加。

Ayala (1969)利用另外两种广布的果蝇*Drosophila serrata*和*D. pseudoobscura*开展过竞争影响果蝇物种共存的实验研究,他认为果蝇在幼虫与成虫阶段分别占据竞争优势可以促进它们的共存。而本研究发现,尽管黑腹果蝇和伊米果蝇的确各自在成虫与幼虫阶段分别对资源有更高的利用率,但它们在这两个阶段均具有很大程度的生态位重叠,这两种果蝇在幼虫和成虫阶段的竞争结果更多地是由优先效应导致的“互有胜负”的状态,谁先占据资源就会占据竞争优势,而后来者则难于成功入侵。果蝇在低密度时常表现出一定的阿利效应(Allee effect),即在低密度时个体之间表现出一定的协作效应,实现种群迅速增长,进而使得后来的物种难于定殖下来(Terry et al, 2021)。果蝇多是以腐烂的瓜果或是真菌为宿主,其成虫在宿主上产卵而幼虫在其中营寄生生活。在自然界,这些宿主资源往往数量较多,且都是作为一个个小而相互分离的单元存在于生态系统中,两种果蝇均有机会优先获得某些资源进而建立种群,从而实现两种果蝇的稳定共存。




本研究也有一些不足,首先,本文用于估算竞争系数和内禀增长率的Beverton-Holt竞争模型忽略了物种的年龄结构、性别比例、基因型组成等因素对物种种群动态的影响,这些都影响了其预测的准确性(Ayala et al, 1973)。再者,竞争常常导致双方的体型等性状发生变化,而竞争对双方性状的影响又往往有所不同,这种对竞争的差异性响应必然会影响到下一代个体之间的竞争关系(Hess et al, 2022)。最后,本研究基于短期的室内试验,结合理论模型来推断长期竞争的结果,实际上仍是缺乏直接证据来支持理论模型的预测结果。类似的情况在共存理论研究中正变得越来越普遍(Hawlena et al,

2022),因此,适当添加长期实验来验证理论的正确性必不可少。

昆虫都具有完全或不完全的变态发育特征,它们在不同阶段竞争不同的资源,其种群增长在不同发育阶段受制于不同的因素。我们的研究在当代物种共存理论框架下,通过实验评估幼虫与成虫阶段的种内和种间竞争强度,进而分析它们的生态位分化与资源利用效率,探究了昆虫多样性维持机制,同时对于理解变态发育的生态学意义与物种共存也提供了一些参考(Bassar et al, 2017)。

致谢: 感谢山东省农业科学院植物保护研究所提供宝贵的实验材料和果蝇培养经验,感谢各位审稿专家、责任编辑对文章的宝贵意见。

ORCID

陈飞  <https://orcid.org/0009-0009-7358-8865>
高欢欢  <https://orcid.org/0000-0002-1076-8297>
习新强  <https://orcid.org/0000-0001-9312-1095>

参考文献

- Anaya-Rojas JM, Bassar RD, Matthews B, Goldberg JF, King L, Reznick D, Travis J (2023) Does the evolution of ontogenetic niche shifts favour species coexistence? An empirical test in Trinidadian streams. *Journal of Animal Ecology*, 92, 1474–1477.
- Ayala FJ (1969) Experimental invalidation of the principle of competitive exclusion. *Nature*, 224, 1076–1079.
- Ayala FJ, Gilpin ME, Ehrenfeld JG (1973) Competition between species: Theoretical models and experimental tests. *Theoretical Population Biology*, 4, 331–356.
- Barker JSF, Podger RN (1970a) Interspecific competition between *Drosophila melanogaster* and *Drosophila simulans*. Effects of larval density and short-term adult starvation on fecundity, egg hatchability and adult viability. *Ecology*, 51, 855–864.
- Barker JSF, Podger RN (1970b) Interspecific competition between *Drosophila melanogaster* and *Drosophila simulans*. Effects of larval density on viability, developmental period and adult body weight. *Ecology*, 51, 170–189.
- Bassar RD, Travis J, Coulson T (2017) Predicting coexistence in species with continuous ontogenetic niche shifts and competitive asymmetry. *Ecology*, 98, 2823–2836.
- Chesson P (2000) Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 31, 343–366.
- 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.]
- de Roos AM, Persson L (2013) *Population and Community Ecology of Ontogenetic Development*. Princeton University Press, Princeton.
- Egan JP, Gibbs S, Simons AM (2018) Trophic niches through ontogeny in 12 species of Indo-Pacific marine Clupeoidei (herrings, sardines, and anchovies). *Marine Biology*, 165, 153.
- Gao HH, Wang YP, Zhai YF, Li LL, Sun YG, Yu Y (2018) The survey and identification of the fruit flies in the main cherry-producing areas of Shandong Province. *Journal of Plant Protection*, 45, 585–591. (in Chinese with English abstract) [高欢欢, 王云鹏, 翟一凡, 李丽莉, 孙玉刚, 于毅 (2018) 山东省樱桃主产区果蝇的调查与鉴定. *植物保护学报*, 45, 585–591.]
- Gause GF (1934) Experimental analysis of Vito Volterra's mathematical theory of the struggle for existence. *Science*, 79, 16–17.
- Godoy O, Levine JM (2014) Phenology effects on invasion success: Insights from coupling field experiments to coexistence theory. *Ecology*, 95, 726–736.
- Hardin G (1960) The competitive exclusion principle. *Science*, 131, 1292–1297.
- Hart SP, Turcotte MM, Levine JM (2019) Effects of rapid evolution on species coexistence. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 116, 2112–2117.
- Hawlena H, Garrido M, Cohen C, Halle S, Cohen S (2022) Bringing the mechanistic approach back to life: A systematic review of the experimental evidence for coexistence and four of its classical mechanisms. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 10, 898074.
- Hess C, Levine JM, Turcotte MM, Hart SP (2022) Phenotypic plasticity promotes species coexistence. *Nature Ecology & Evolution*, 6, 1256–1261.
- Kraft NJ, 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.
- Lasky JR, Bachelot B, Muscarella R, Schwartz N, Forero-Montaña J, Nyctch CJ, Swenson NG, Thompson J, Zimmerman JK, Uriarte M (2015) Ontogenetic shifts in trait-mediated mechanisms of plant community assembly. *Ecology*, 96, 2157–2169.
- Nakazawa T (2015) Ontogenetic niche shifts matter in community ecology: A review and future perspectives. *Population Ecology*, 57, 347–354.
- Nicholson DB, Ross AJ, Mayhew PJ (2014) Fossil evidence for key innovations in the evolution of insect diversity. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 281, 20141823.
- Novotny V, Basset Y, Miller SE, Weiblen GD, Bremer B, Cizek L, Drozd P (2002) Low host specificity of herbivorous insects in a tropical forest. *Nature*, 416, 841–844.
- R Development Core Team (2014) *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <http://www.R-project.org/>. (accessed on 2022-06-15)
- Ruhr I, Bierstedt J, Rhen T, Das D, Singh SK, Miller S, Crossley DA, Galli GLJ (2021) Developmental programming of DNA methylation and gene expression patterns is associated with extreme cardiovascular tolerance to anoxia in the common snapping turtle. *Epigenetics & Chromatin*, 14, 42.
- Sameoto DD, Miller RS (1966) Factors controlling the productivity of *Drosophila melanogaster* and *D. simulans*. *Ecology*, 47, 695–704.
- Simha A, Pardo-De la Hoz CJ, Carley LN (2022) Moving beyond the diversity paradox: The limitations of competition-based frameworks in understanding species diversity. *The American Naturalist*, 200, 89–100.
- Stoks R, Córdoba-Aguilar A (2012) Evolutionary ecology of Odonata: A complex life cycle perspective. *Annual Review of Entomology*, 57, 249–265.
- Ten Brink H, de Roos AM, Dieckmann U (2019) The evolutionary ecology of metamorphosis. *The American Naturalist*, 193, E116–E131.
- Terry JCD, Chen JL, Lewis OT (2021) Natural enemies have inconsistent impacts on the coexistence of competing species. *Journal of Animal Ecology*, 90, 2277–2288.
- Throckmorton LH (1975) The phylogeny, ecology, and geography of *Drosophila*. In: *Handbook of Genetics* (ed. King RC), pp. 421–469. Plenum Publishing Corporation, New York.
- Tilman D (1977) Resource competition between plankton algae: An experimental and theoretical approach. *Ecology*, 58, 338–348.
- Toda MJ (2022) DrosWLD: Taxonomic Information Database for World Species of Drosophilidae. Hokkaido University, Sapporo. <https://bioinfo.museum.hokudai.ac.jp/db/>. (accessed on 2022-06-02)
- Vijendravarma RK, Narasimha S, Kawecki TJ (2013) Predatory cannibalism in *Drosophila melanogaster* larvae. *Nature Communications*, 4, 1789.
- Wallace B (1974) Studies on intra- and inter-specific competition in *Drosophila*. *Ecology*, 55, 227–244.
- Wang G, Zhang DY (1996) *Theories of Biological Competition*. Shaanxi Science and Technology Press, Xi'an. (in Chinese) [王刚, 张大勇 (1996) 生物竞争理论. 陕西科学技术出版社, 西安.]
- Wang ZZ, Ren SP, Zhan LQ, Wu Q, Huang JH, Chen XX (2020) Species diversity of *Drosophila* and the associated parasitoid complex in waxberry orchard in Zhejiang Province. *Chinese Journal of Biological Control*, 36,

公欣桐等: 两种果蝇成虫与幼虫期的竞争及其对二者共存的影响

690–696. (in Chinese with English abstract) [王知知, 任少鹏, 詹乐晴, 吴琼, 黄健华, 陈学新 (2020) 浙江省杨梅园果蝇及其寄生性天敌种类多样性调查. 中国生物防治学报, 36, 690–696.]

Whitham TG, Allan GJ, Cooper HF, Shuster SM (2020)

Intraspecific genetic variation and species interactions contribute to community evolution. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 51, 587–612.

(责任编辑: 王少鹏 责任编辑: 闫文杰)

附录 Supplementary Material

附录1 单独饲养时不同量饲料的果蝇管中羽化的黑腹果蝇和伊米果蝇的数量与单只果蝇的鲜重

Appendix 1 Number of adults of *Drosophila melanogaster* and *Drosophila immigrans* in treatments with different volume of food medium and fresh body mass of individual adult fly when they were cultured separately

<https://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2022603-1.pdf>

附录2 单独饲养时不同数量的黑腹果蝇和伊米果蝇成虫的产卵量

Appendix 2 Number of eggs produced by adult *Drosophila melanogaster* and *Drosophila immigrans* when they were cultured separately

<https://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2022603-2.pdf>



•研究报告•

基于红外相机监测的广东南岭国家级自然保护区 鸟兽多样性及其垂直分布特征

刘志发¹, 王新财², 龚粤宁¹, 陈道剑², 张强^{1,2*}

1. 广东南岭国家级自然保护区, 广东乳源 512727; 2. 广东省科学院动物研究所, 广东省动物保护与资源利用重点实验室, 广州 510260

摘要: 生物多样性的海拔格局一直是生态学、生物地理学和保护生物学研究的核心问题之一。本研究利用红外相机对广东南岭国家级自然保护区完整垂直带的兽类和鸟类开展连续10年的野外监测, 分析了保护区当前鸟兽多样性及受胁情况, 并通过整合水平与垂直分布的多样性格局开展热点与空缺分析。2012–2021年间共设置了116个红外相机点位, 相机累计拍摄85,164个工作日, 获得可识别独立有效照片21,194张, 共记录到兽类24种, 鸟类50种。兽类受威胁物种比例较高, 为45.83%。相对多度指数(relative abundance index, RAI)最高的5种兽类为赤鹿(*Muntiacus vaginalis*)、小鹿(*M. reevesi*)、红腿长吻松鼠(*Dremomys pyrrhomerus*)、鼬獾(*Melogale moschata*)和藏酋猴(*Macaca thibetana*); 而红颊獾(*Herpestes javanicus*)和水鹿(*Rusa unicolor*) RAI最低, 仅各拍摄到1次。RAI最高的4种鸟类是白鹇(*Lophura nycthemera*)、紫啸鸫(*Myophonus caeruleus*)、黄腹角雉(*Tragopan caboti*)和白眉山鹧鸪(*Arborophila gingica*), 有42种鸟类的RAI指数小于1, 主要来自雀形目、鸺形目和鸱形目。广义加性模型结果表明, 兽类和鸟类的物种丰富度与海拔显著相关, 呈典型的“中峰格局”, 中海拔(1,000–1,400 m)物种丰富度较高。 β 多样性分析表明低海拔和高海拔与其他海拔段之间的分类相异性最高, 中海拔段之间的相异性相对较小。热点与空缺分析表明, 广东南岭国家级自然保护区兽类和鸟类主要集中在3个热点地区, 且全部分布于中高海拔; 同时部分区域具有较高的鸟兽多样性, 但并未包含在保护区范围内。总体看来, 当下广东南岭国家级自然保护区野生动物仍面临较为严峻的保护压力。在南岭国家公园建设大背景下, 我们建议当地管理部门: (1)以物种为单元, 针对重点物种制定保护管理政策, 特别是大中型兽类; (2)充分重视保护区中高海拔地段的生境管理, 维持区内完整的气候与生物垂直带谱; (3)建立多营养级生物多样性监测网络, 关注人为干扰、环境因子、功能特征、种间互作网络和进化历史等综合因素对野生动物分布格局的长期影响。

关键词: 物种丰富度; 海拔梯度; 分布格局; 生态位模型

刘志发, 王新财, 龚粤宁, 陈道剑, 张强 (2023) 基于红外相机监测的广东南岭国家级自然保护区鸟兽多样性及其垂直分布特征. 生物多样性, 31, 22689. doi: 10.17520/biods.2022689.

Liu ZF, Wang XC, Gong YN, Chen DJ, Zhang Q (2023) Diversity and elevational distribution of birds and mammals based on infrared camera monitoring in Guangdong Nanling National Nature Reserve. Biodiversity Science, 31, 22689. doi: 10.17520/biods.2022689.

Diversity and elevational distribution of birds and mammals based on infrared camera monitoring in Guangdong Nanling National Nature Reserve

Zhifa Liu¹, Xincai Wang², Yuening Gong¹, Daojian Chen², Qiang Zhang^{1,2*}

1 Guangdong Nanling National Nature Reserve, Ruyuan, Guangdong 512727

2 Guangdong Key Laboratory of Animal Conservation and Resource Utilization, Institute of Zoology, Guangdong Academy of Sciences, Guangzhou 510260

ABSTRACT

Aims: The relationship between the elevation and biodiversity has long been one of the central issues in ecology,

收稿日期: 2022-12-17; 接受日期: 2023-05-08

基金项目: 科技基础资源调查专项(2022FY100500)、广东省林业局国家重点保护野生动物常规监测试点项目(2022–2023)、广东省林业科技创新项目(2023KJCX029)、广东南岭国家级自然保护区生态保护工程黄腹角雉监测及栖息地保护项目(YT2020SG012)、广东省科学院科技发展专项(20200103095)和广东省科学院建设国内一流研究机构行动专项资金项目(2020GDASYL-20200103098; 2020GDASYL-20200103095)

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: zhangqiang06@giz.gd.cn

biogeography and conservation biology. This study investigate the diversity of birds and mammals and their elevational distribution, based on infrared camera monitoring in Guangdong Nanling National Nature Reserve, China.

Methods: We utilized infrared cameras to monitor the mammals and birds across the entire elevation of the Guangdong Nanling National Nature Reserve for 10 consecutive years. In addition, we also analyzed the current diversity and conservation status of birds and mammals. By combining both horizontal and vertical distribution patterns, we conducted hotspot and vacancy analysis to assess the diversity patterns of birds and mammals.

Results: Between 2012 and 2021, a total of 116 camera sites were deployed, capturing 85,164 days of work, and obtaining 21,194 identifiable independent and valid photos. Over this period, 24 mammal species and 50 bird species were recorded, with a relatively high proportion of threatened mammals at 45.83%. The top five mammals with the highest relative abundance index (RAI) were *Muntiacus vaginalis*, *M. reevesi*, *Dremomys pyrrhomerus*, *Melogale moschata*, and *Macaca thibetana*. However, *Herpestes javanicus* and *Rusa unicolor* were only recorded once and have the lowest RAI. The top four birds with the highest RAI were *Lophura nycthemera*, *Myophonus caeruleus*, *Tragopan caboti* and *Arborophila gingica*. Forty-two bird species had RAI less than 1, mainly belonging to Passeriformes, Piciformes and Strigiformes. The generalized additive model showed that the richness of mammals and birds were significantly related to elevation, displaying a typical “single-peak pattern” with a significantly high species richness at mid-elevation (around 1,000–1,400 m). Beta diversity analysis showed that the classification differences between the low and high elevational range and other sites were the highest, while the differences between the middle elevational sites were relatively small. Hotspot and vacancy analysis, integrating horizontal and vertical distributions, revealed that the mammals and birds in the reserve were mainly concentrated in three hotspots, distributed in the middle and high elevation. In addition, it was observed that certain areas outside of the reserve also exhibited a high diversity of birds and mammals. In conclusion, wildlife within the reserve continues to face severe protection pressure.

Conclusion: Regarding the construction of Nanling National Park, we suggest that the local management organization should: (1) Formulating conservation and management policies for key protected species in the future, especially for large and medium-sized mammals. (2) Focusing on the habitat management in the middle and high elevational areas, and maintain the complete climate and biological vertical zone in the reserve. (3) Establishing a multitrophic biodiversity monitoring system, which emphasis the effect of comprehensive factors on wildlife, such as human disturbance, environmental factors, functional traits, species interaction networks, and evolution history.

Key words: species richness; elevational gradient; distribution pattern; niche model

自亚历山大·冯·洪堡(Alexander Von Humboldt) 1802年首次开创性、系统性地开展南美洲厄瓜多尔钦博拉索山的动植物分布研究以来(Von Humboldt & Bonpland, 2009; 张健和黄晓磊, 2019), 生物多样性的海拔格局、变化规律、成因一直是生态学和生物地理学的重要研究领域, 也是保护生物学中确定生物多样性热点和保护重点的重要依据(Körner, 2007; Quintero & Jetz, 2018; Peters et al, 2019)。与空间分布中的大尺度纬度梯度相比, 作为地理梯度的山地海拔梯度同样包含了温度、水分、面积等地理和环境因素的变化, 同时具有各种环境因素沿海拔梯度变化速率更快、所需地理范围更小、多个山系对比可重复性强等研究优势(Lomolino, 2001; McCain & Grytnes, 2010; Sanders & Rahbek, 2012; Graham et al, 2014)。

传统观点认为, 物种丰富度沿从低到高的海拔梯度呈递减格局(Stevens, 1992), 即物种丰富度的

垂直分布是纬度分布规律的一个镜像。但Rahbek (1997)以及McCain和Grytnes (2010)总结之前的研究案例后发现物种丰富度的垂直分布格局大致可概括为以下4种主要模式: (1)单调递减格局; (2)中峰格局; (3)低海拔持续高峰格局; (4)低海拔持续高峰-中峰格局, 且随着生物类群、区域位置、气候条件和研究尺度的不同而呈不同的垂直分布格局。近年来多个研究分析验证了生物多样性海拔格局的形成机制, 尝试从多个环境因子筛选出最相关因子, 并提出一种广泛适用的理论假说。代表性的包括: 气候稳定性假说、能量假说、生境异质性和干扰假说、面积假说、中域效应假说、种间相互作用假说、进化时间和物种多样化速率假说、生态位保守性假说等(吴永杰和雷富民, 2013)。但由于研究类群和研究尺度的差异, 单一环境因子或者假说往往缺乏广泛解释力, 结论也不一致, 原因在于缺乏详尽的基础调查与物种分布数据(特别是各动物类群), 以及

缺少复杂环境因子与人为干扰程度的影响、群落水平物种进化扩散历史、种间相互作用和生态功能适应能力的交互作用等背景资料(Zhang et al, 2020a, b; Shen et al, 2022)。

中国是典型的山地国家, 山地、丘陵和高原面积占全国土地总面积的69%, 多样的山地生态系统成为我国生物多样性的“摇篮”与“博物馆”(Xing & Ree, 2017; Lu et al, 2018; Ding et al, 2020)。南岭是华南地区最高山脉, 特殊的地理位置孕育了许多以南岭为起源中心和分化中心的特有动植物种类, 被评价为中国具有国际意义的14个陆地生物多样性关键地区之一(Tang et al, 2006; 周国逸等, 2018)。该区域森林原生植被覆盖率高, 保存着完整的山地森林生态系统和原生植被垂直带。从山脚到山顶, 植被类型依次为亚热带沟谷常绿阔叶林、山地常绿阔叶林(地带性植被)、常绿落叶阔叶混交林、常绿针阔叶混交林、山顶阔叶矮林和针阔混交山顶矮林。完整的山地森林垂直生态系统也为野生动物的栖息提供了良好的生境, 南岭不仅特有种、受胁种多(庞雄飞, 2003; 邹发生等, 2018), 而且是我国画眉科鸟类的三大分布中心之一(张强等, 2010)。以往由于技术手段的限制, 对于南岭山地森林生态系统中的大中型兽类、地栖性鸟类等活动隐秘、种群数量稀少的物种, 长期监测面临极大困难(张倩雯等, 2018)。近年来随着红外相机技术(camera trapping)的广泛推广与应用, 使得监测上述类群野生动物的空间分布、种群动态成为现实; 且通过红外监测数据, 还可生成兽类和鸟类的个体、种群至群落的多层次量化评估指标, 进一步评估兽类和鸟类的活动节律、繁殖生活史、栖息地选择等, 对生物多样性监测指标体系的构建和野生动物保护管理策略的制定具有重要参考价值(李晟等, 2014; 肖治术等, 2014; 朱淑怡等, 2017)。

本研究基于2012–2021年116个红外相机位点的连续监测数据, 建立了南岭南坡完整海拔垂直带谱(500–1,900 m)的红外相机监测网络。通过系统分层抽样与长期监测数据分析了南岭兽类和鸟类的海拔梯度格局, 研究结果不仅有助于完善物种多样性空间分布格局普遍模式、形成假说和演化机制等宏生态学理论知识, 对于支撑区域生态安全战略格局、建设南岭国家公园, 以及维护山地生物多样性

与生态系统功能稳定性也具有现实意义。

1 材料与方法

1.1 研究地点

广东南岭国家级自然保护区(以下简称南岭保护区, 112°40′–113°07′ E, 24°39′–24°59′ N)地处南岭山脉中段南坡, 是珠江支流北江的发源地。保护区东邻乳源县, 南接阳山县岭背镇, 西靠连州市, 北部与湖南莽山国家级自然保护区接壤(图1)。保护区分乳阳、大顶山、秤架、大东山4个片区, 总面积58,368.4 ha, 是广东省陆地森林面积最大的自然保护区(庞雄飞, 2003)。地貌以中山山地为主, 山脉多为西北-东南走向, 海拔1,000 m以上的山峰有30多座, 广东第一峰石坑崆(1,902 m)坐落其间。该区属于亚热带季风气候区, 年平均气温17.4℃, 年均降水量2,108.4 mm。

该保护区位于我国亚热带常绿阔叶林的中心地带, 优越的地理条件和气候环境孕育了丰富的野生动物资源。截至2020年保护区共记录陆栖脊椎动物579种, 其中鸟类316种、兽类121种、两栖类44种、爬行类98种, 占广东省陆栖脊椎动物种数的62.4%(邹发生和叶冠锋, 2016; 邹发生等, 2018)。另据笔者个人统计, 保护区有国家一级重点保护野生动物10种, 国家二级重点保护野生动物92种; 中国物种红色名录受胁种(极危、濒危、易危等级)74种; IUCN红色名录受胁种(极危、濒危、易危等级)30种; 列入CITES附录的有75种。这反映出南岭不仅是中国华南地区动物物种丰富的区域, 也是具有世界意义的物种多样性区域。

1.2 红外相机布设

在南岭保护区完整垂直海拔带500–1,900 m的范围内, 划分为每隔100 m的分层抽样带, 共计14个抽样带; 每个抽样带分别布设3–16个红外相机拍摄位点, 共计116个, 其中500–1,000 m为南岭保护区的低海拔区域, 1,000–1,400 m为中海拔区域, 1,400–1,900 m为高海拔区域。红外相机布设位点选择在兽类和鸟类容易出没的位置(如兽径和倒木等), 尽量避开人类活动区域, 相邻位点间隔大于500 m。调查采用的相机型号主要为Ltl Acorn 5210, 布设时将相机捆绑在距地面高度约0.5 m的树干上, 相机镜头朝向避免阳光直射, 设置为拍照 + 录像模式

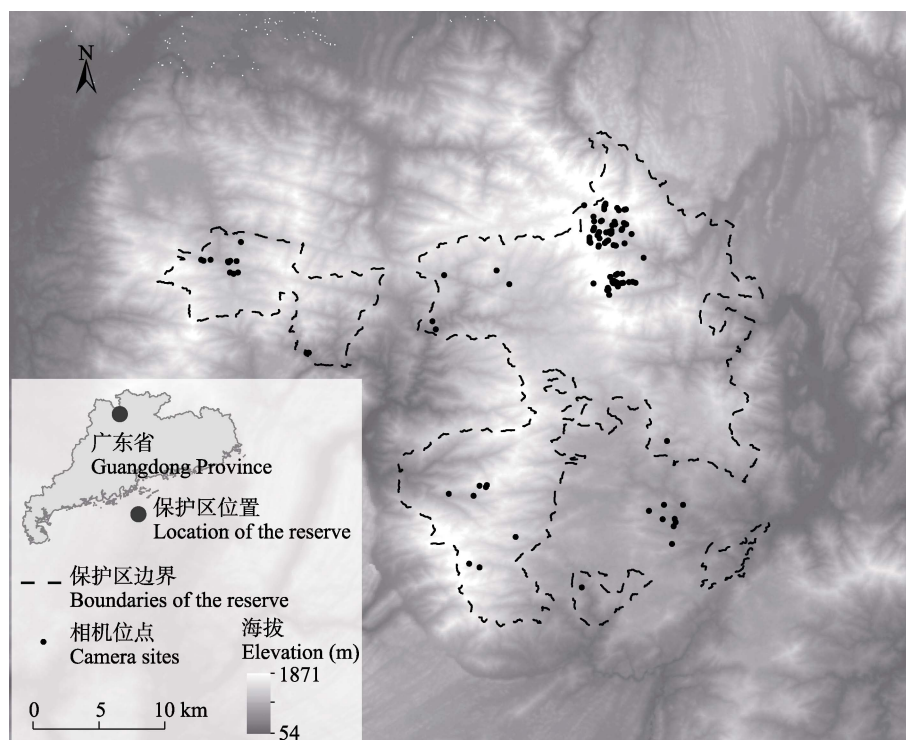


图1 广东南岭国家级自然保护区的红外相机布设位点

Fig. 1 Infrared camera deployment sites in Guangdong Nanling National Nature Reserve, China

(连拍3张 + 10 s视频), 时间间隔1 s, 灵敏度设为“中”(肖治术等, 2019; 余建平等, 2019)。相机连续调查时间为59–2,965 d。记录每个相机位点的GPS信息(经度、纬度和海拔)。

1.3 数据分析

用Bio-photo V2.1软件导出采集的红外相机数据和相机位置信息, 生成Excel表格进行下一步数据分析。人工鉴定影像中动物的种类、数量和类别, 备注所拍摄兽类和鸟类的特殊行为。兽类分类系统参考《中国兽类名录(2021版)》(魏辅文等, 2021), 鸟类分类系统参考《中国鸟类分类与分布名录(第三版)》(郑光美, 2017)。鸟兽的濒危等级参照IUCN红色名录(<http://www.iucnredlist.org/>)和《中国脊椎动物红色名录》(蒋志刚等, 2016)。保护级别参照最新版(2021年1月4日公布)的《国家重点保护野生动物名录》(<http://www.forestry.gov.cn/>)。

对红外相机监测所获得兽类和鸟类数据, 使用相对多度指数(relative abundance index, RAI)评价不同物种的相对种群大小(陈立军等, 2019)。为确保拍摄照片的样本独立性, 从拍摄到此物种的第1张照片开始, 之后30 min内这个位点上连续拍摄到的相

同物种(不管是否相同个体)的照片和视频都只算作1张独立有效照片, 某一物种的相对多度指数 = (该物种独立有效照片数/相机总工作日) × 1,000。

在 α 多样性水平, 首先采用物种累积曲线分析红外相机记录的物种数随红外相机布设数量以及布设年份增长的趋势。然后以海拔为自变量, 将各海拔区间记录到的物种丰富度(species richness, SR)以及Chao 1物种丰富度估计值作为因变量, 采用广义加性模型(generalized additive models, GAM)分析物种数量与海拔之间的关系(Peters et al, 2016)。

在 β 多样性水平, 动物群落沿海拔梯度的变化能够反映环境对群落的塑造。我们合并了所有年份各个物种在各个海拔的有效照片数, 然后用各海拔段各物种的RAI代表相对种群大小, 用Bray-Curtis相异性指数计算全部年份全部海拔段动物群落的总体 β 多样性(β_{mBC}), 并将其分解成多度平衡变化(β_{mbal})和多度梯度(β_{mgra}) (Baselga, 2013, 2017)。多度平衡变化和多度梯度分别反映了不同海拔之间物种数量的此消彼长以及数量的共同变化趋势。同时计算每两个海拔段之间的Bray-Curtis指数(β_{pBC})、它们的分解(β_{pbal} 和 β_{pgra})以及 β_{pgra} 对 β_{pBC} 的比值

($R_{gra/BC}$)——用于衡量两种加性成分对总 β 多样性的贡献。比值为1时表示群落差异完全是由各物种多度在各海拔段之间的共同增减趋势造成的。Bray-Curtis相异性指数及其分解的取值为[0, 1], 接近1时表示群落间差异极大。我们用Jaccard相异性指数和物种二元分布数据重复了上述计算(Baselga, 2012), 得到总体 β 多样性(β_{mJac})及其分解——物种替换(β_{mtu})和物种嵌套(β_{mne}), 以及每两个海拔段之间的Jaccard指数(β_{pJac})、分解(β_{ptu} 和 β_{pne})和 β_{pne} 对 β_{pJac} 的比值($R_{ne/Jac}$)。此外还采用Jaccard指数计算了各年份的全部海拔段总体 β 多样性(β_{my})以及相同海拔段不同年份之间的总体变化(β_{by})。

我们使用最大熵(maximum entropy, MaxEnt)模型预测了兽类和鸟类在保护区及周边区域的分布(Phillips & Dudík, 2008)。动物分布记录为记录到该物种的红外相机位点。我们首先将2013–2019年中国每月气温和降水的栅格数据(数据分辨率为30") (Gong et al, 2022)相同月份的数据平均后, 根据Fick和Hijmans (2017)的公式计算了19种生物气候数据(bioclimatic variables)。计算时, 6、7和8月为每年的最热和最湿季度, 12、1、2月为每年的最冷和最干季度。此外我们下载了海拔(elevation, ELE) (Fick & Hijmans, 2017)、2010年林冠覆盖率(percent tree canopy cover, TCC) (Hansen et al, 2013)、2019年森林高度(forest height, FHT) (Potapov et al, 2021)以及土地利用类型(land use type, LUT) (Li et al, 2022)和人类活动足迹(human footprint, FP) (Mu et al, 2022)的数据图层, 与生物气候数据一起作为MaxEnt的环境图层。ELE、TCC、FHT、LUT和FP重采样至与生物气候数据的边界、坐标系和分辨率一致。我们计算了环境图层之间的相关性, 并排除了相关性大于0.8的变量(Beaumont et al, 2005; Heikkinen et al, 2006; Gastón & García-Viñas, 2011), 最终保留年均温(annual mean temperature, AMT)、年降水量(annual precipitation, AP)、等温性(isothermality, IST)、最干月降水量(precipitation of driest month, PDM)、最冷季降水量(precipitation of coldest quarter, PCQ)、降水季节性(precipitation seasonality, PS)、TCC、FHT、LUT和FP共计10种环境变量。其次, 将动物分布记录导入MaxEnt 3.4.1软件中, 每个物种选取75%的分布点数据用于模型训练, 剩余25%的点用于模型

验证, 验证方法为自举法(bootstrap)。选择受试者工作特征曲线(receiver operating characteristic curve, ROC)与横坐标围成的面积, 即AUC (area under the curve)值来评价模型预测结果的精准度, 模型每次随机生成1,000个点作为理论假设分布点, 最终模型为30次重复的平均模型。模型输出栖息地适宜度指数为连续的0–1之间的栅格, 并选取最大训练灵敏度与特异度之和为分布阈值, 将大于分布阈值的地点和物种转化为二元分布(0/1模型)。最后, 我们将每个物种的二元分布区叠加, 最终得到保护区及周边区域在30" × 30" (约1 km × 1 km)空间尺度上的物种丰富度地理分布格局(王波等, 2018; 陈道剑, 2019^①)。

本研究物种累积曲线分析、广义加性模型分析、 β 多样性指数计算利用R 4.2.2软件的vegan、betapart等程序包完成。物种分布区模拟在MaxEnt 3.4.1软件中完成。12种主要在树冠层及树冠层以上活动的鸟类不用作 α 和 β 多样性以及物种分布区模拟的相关分析和计算。

2 结果

2.1 物种组成与相对多度

2012年12月至2021年2月间安放在116个位点的红外相机累计拍摄85,164个工作日, 获得可识别独立有效照片21,194张, 其中兽类14,556张, 鸟类6,638张。各海拔段调查相机布设与工作概况详见附录1。共记录到兽类24种, 隶属于4目13科; 记录到鸟类50种, 隶属于9目17科。其中国家一级重点保护野生动物1种, 即黄腹角雉(*Tragopan caboti*); 国家二级重点保护野生动物22种, 详见附录2。被IUCN列为易危(VU)级别的有5种, 包括亚洲黑熊(*Ursus thibetanus*)、猪獾(*Arctonyx collaris*)、水鹿(*Rusa unicolor*)、中华鬣羚(*Capricornis milneedwardsii*)和黄腹角雉。其中黄腹角雉被《中国脊椎动物红色名录》列为濒危(EN), 另有10种被列为易危(VU), 包括藏酋猴(*Macaca thibetana*)、亚洲黑熊、斑林狸(*Prionodon pardicolor*)、红颊獾(*Herpestes javanicus*)、豹猫(*Prionailurus bengalensis*)、毛冠鹿(*Elaphodus cephalophus*)、小鹿(*Muntiacus reevesi*)、

① 陈道剑 (2019) 广东省森林鸟类的样线有效宽度与分布格局. 硕士学位论文, 广西师范大学, 广西桂林.

中华鬣羚、红背鼯鼠(*Petaurista petaurista*)和白眉山鸲鹟(*Arborophila gingica*)。上述数据显示, 南岭保护区的大中型兽类受威胁物种比例较高, 有11种至少在1个名录中的级别在易危以上, 占调查到兽类总数的45.83%。

RAI最高的5种兽类是赤鹿(*Muntiacus vaginalis*, 78.78)、小鹿(32.14)、红腿长吻松鼠(*Dremomys pyrrhomerus*, 18.39)、鼬獾(*Melogale moschata*, 10.27)和藏酋猴(8.01), 而红颊獾和水鹿RAI最低, 在南岭仅各拍摄到1次(附录2)。RAI最高的4种鸟类是白鹇(*Lophura nycthemera*, 28.92)、紫啸鸫(*Myophonus caeruleus*, 17.77)、黄腹角雉(8.50)和白眉山鸲鹟(7.47), 有42种鸟类的RAI指数小于1, 主要是雀形目、鸫形目和鹟形目。物种累积曲线显示, 兽类物种数随相机工作日布设抽样量快速上升, 并逐渐趋于平缓; 而鸟类物种数在长达10年的拍摄中一直处于上升趋势, 原因在于拍摄的偶见种较多。可见, 现阶段南岭南坡兽类物种数明显较少, 且红外相机拍摄的取样充分; 而鸟类物种数明显高, 红外相机拍摄取样仍需加强(附录3)。

2.2 鸟兽多样性及其垂直分布特征

广义加性模型分析结果显示, 所有记录物种、兽类和鸟类的物种丰富度及其Chao 1估计值在海拔上的分布格局均为中峰型, 中海拔区域(1,000–1,400 m)呈现出明显高的物种多样性。海拔对全部物种和兽类丰富度的解释力较强, 以Chao 1为例, 解释力(deviance explained)分别为70.5% ($P = 0.001$)和81.7% ($P = 0.009$), 鸟类虽然也随海拔呈中峰分布, 但解释力只有61.3% ($P = 0.1$) (图2)。

在 β 多样性水平, 兽类和鸟类所有物种的群落 β_{mBC} 、 β_{mbal} 和 β_{mgra} 分别为0.81、0.66和0.15, β_{mJac} 、 β_{mtu} 和 β_{mne} 分别为0.84、0.63和0.21, 群落总体差异较大且主要源于多度平衡变化和物种替换(表1)。兽类和鸟类所有物种的群落Jaccard指数也反映出替换组分对物种构成差异的影响(附录4)。 β_{pBC} 的平均值为 0.52 ± 0.20 , $R_{gra/BC}$ 的平均值为 0.34 ± 0.23 ; β_{pJac} 的平均值为 0.52 ± 0.13 , $R_{ne/Jac}$ 为 0.49 ± 0.31 (表2), 结合海拔段之间的 $R_{gra/BC}$ 和 $R_{ne/Jac}$ 格局(图3, 附录5, 附录6), 表明海拔段之间的群落差异源于多度平衡变化、物种替换以及物种嵌套。 $R_{gra/BC}$ 的格局显示, 在

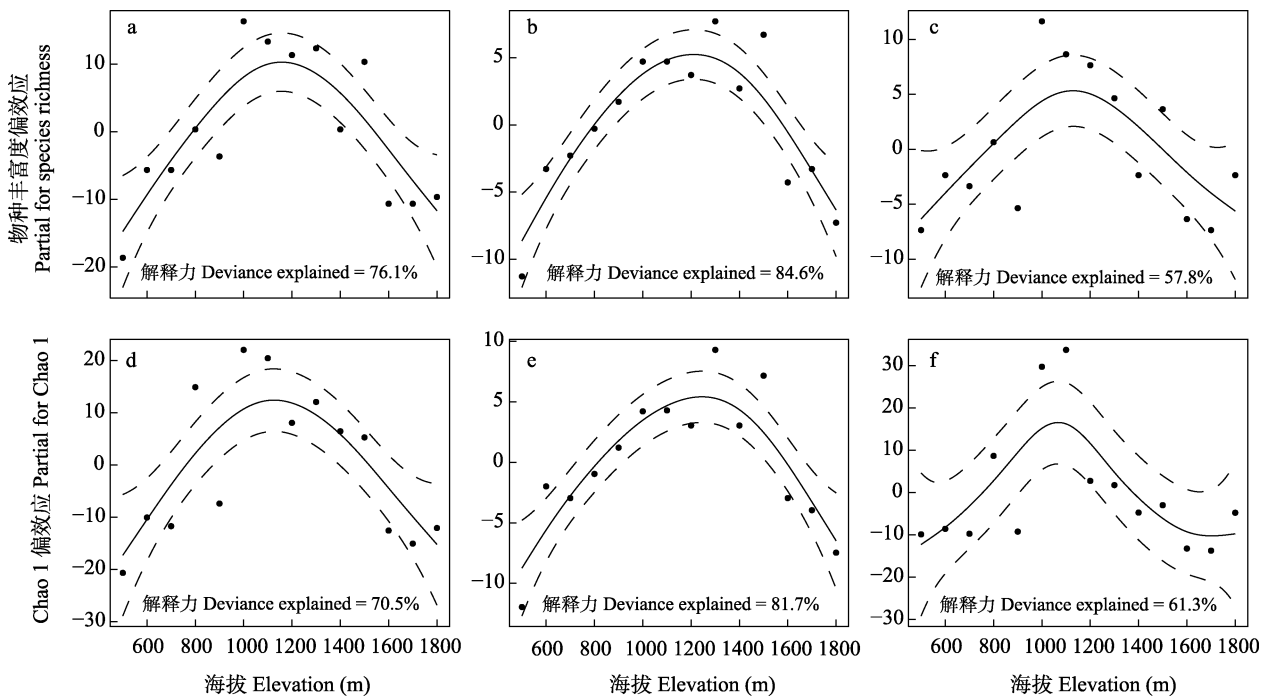


图2 广义加性模型拟合的物种丰富度和Chao 1物种丰富度估计值与海拔梯度的关系, 包括全部物种(a, d)、兽类(b, e)和鸟类(c, f)

Fig. 2 The simulated relationship between species richness and Chao 1 estimator by generalized additive models, including all species (a, d), mammals (b, e) and birds (c, f)

表1 全海拔段总体Bray-Curtis相异性指数及其组分、总体Jaccard相异性指数及其组分。 β_{mBC} : Bray-Curtis相异性指数; β_{mbal} : 多度平衡变化; β_{mgra} : 多度梯度; β_{mJac} : Jaccard相异性指数; β_{mtu} : 物种替换; β_{mne} : 物种嵌套。

Table 1 The multi-site Bray-Curtis dissimilarity and Jaccard dissimilarity, and their components between pairs of elevation ranges. β_{mBC} , Bray-Curtis dissimilarity; β_{mbal} , Balanced changes in species abundance; β_{mgra} , Abundance gradients; β_{mJac} , Jaccard dissimilarity; β_{mtu} , Species turnover; β_{mne} , Species nestedness.

指数 Indices	全部物种 All species	兽类 Mammals	鸟类 Birds
β_{mBC}	0.81	0.80	0.83
β_{mbal}	0.66	0.53	0.71
β_{mgra}	0.15	0.27	0.12
β_{mJac}	0.84	0.81	0.86
β_{mtu}	0.63	0.38	0.70
β_{mne}	0.21	0.43	0.15

表2 成对海拔段之间Bray-Curtis相异性指数及其组分、Jaccard相异性指数及其组分的平均值和标准偏差。 β_{pBC} : Bray-Curtis相异性指数; β_{pbal} : 多度平衡变化; β_{pgra} : 多度梯度; $R_{gra/BC}$: β_{pgra} 对 β_{pBC} 的比值; β_{pJac} : Jaccard相异性指数; β_{ptu} : 物种替换; β_{pne} : 物种嵌套; $R_{ne/Jac}$: β_{pne} 对 β_{pJac} 的比值。

Table 2 The mean and standard deviation values of the Bray-Curtis dissimilarity and Jaccard dissimilarity, and their components between pairs of elevation ranges. β_{pBC} , Bray-Curtis dissimilarity; β_{pbal} , Balanced changes in species abundances; β_{pgra} , Abundance gradients; $R_{gra/BC}$, Ratio of β_{pgra} and β_{pBC} ; β_{pJac} , Jaccard dissimilarity; β_{ptu} , Species turnover; β_{pne} , Species nestedness; $R_{ne/Jac}$, Ratio of β_{pne} and β_{pJac} .

指数 Indices	全部物种 All species	兽类 Mammals	鸟类 Birds
β_{pBC}	0.52 ± 0.20	0.54 ± 0.25	0.52 ± 0.16
β_{pbal}	0.35 ± 0.20	0.25 ± 0.19	0.35 ± 0.21
β_{pgra}	0.17 ± 0.11	0.29 ± 0.22	0.16 ± 0.13
$R_{gra/BC}$	0.34 ± 0.23	0.50 ± 0.29	0.34 ± 0.27
β_{pJac}	0.52 ± 0.13	0.45 ± 0.22	0.56 ± 0.11
β_{ptu}	0.25 ± 0.16	0.10 ± 0.14	0.32 ± 0.19
β_{pne}	0.27 ± 0.20	0.36 ± 0.26	0.24 ± 0.19
$R_{ne/Jac}$	0.49 ± 0.31	0.75 ± 0.32	0.43 ± 0.30

中海拔段(1,000–1,400 m)内部, 各海拔段之间的多度梯度对群落差异也有相当的贡献。 $R_{ne/Jac}$ 的格局表明, 单纯的丰富度变化——即物种嵌套对中海拔段与低海拔段(800–1,000 m)和高海拔段(1,400–1,900 m)之间的物种差异贡献很大, 而各个海拔段内部则由物种替换主导物种差异。另外, 两种相异性指数格局都显示, 低海拔段和高海拔段的动物群落或其他各海拔段的群落相比都有较大的不同。鸟类群落的总体和成对 β 多样性格局与全部

物种的 β 多样性格局相似, 多度平衡变化和物种替换也是鸟类群落差异的主要组分。但兽类的 β 多样性格局有自身特点, 兽类群落的总体Bray-Curtis指数和总体Jaccard指数都显示多度梯度和物种嵌套组分有较大比例的贡献(表1), 兽类的 $R_{ne/Jac}$ 的平均值则达到 0.75 ± 0.32 , 高于总体动物群落的 0.49 ± 0.31 和鸟类群落的 0.43 ± 0.30 (表2)。另外, 全部动物群落、兽类和鸟类相同海拔段不同年份之间的物种构成也有较大变化(附录5), 物种替换同样是构成群落变化的主要组分。

2.3 基于生态位模型的物种水平分布预测

MaxEnt模型最终预测了18种兽类和27种鸟类在南岭保护区及其周边的水平分布。45个模型的AUC值为0.568 (赤麂)–0.999 (灰背燕尾*Enicurus schistaceus*), 分别有30、7、4和4个模型将AMT、AP、TCC和FP作为对模型贡献最大的环境因素。AMT、TCC和FP值越低、AP值越高的栅格, 模型预测的物种分布概率越高。将二元转化后的物种分布叠加后, 多样性热点集中在南岭保护区的东北部片区, 西北和南部的片区也可以看到比较弱的热点地带, 同时在南岭保护区范围外的东边也存在1个多样性热点区域(图4)。兽类和鸟类的多样性热点格局与总的多样性格局相似(附录7)。

3 讨论

3.1 南岭地区兽类多样性面临较大威胁

本研究连续10年的红外相机抽样调查数据基本可以有效反映南岭保护区鸟兽物种多样性变化及其当下的海拔格局和保护热点与空缺。20世纪50年代以来, 受森林砍伐、非法盗猎等人为干扰影响, 保护区内大中型兽类、地栖鸟类等珍稀野生动物的种群数量急剧下降, 甚至出现局域灭绝的现象(庞雄飞, 2003)。据1992–1996年华南濒危动物研究所野外调查统计(陈万成等, 1993; 蔡玉生等, 2016), 区内分布有兽类85种, 而本次调查只拍摄到兽类24种(附录2, 附录8)。如重点考虑最有代表性的类群食肉目和偶蹄目, 发现15种食肉目兽类——包括赤狐(*Vulpes vulpes*)、貉(*Nyctereutes procyonoides*)、豺(*Cuon alpinus*)、狼(*Canis lupus*)、黄喉貂(*Martes flavigula*)、狗獾(*Meles leucurus*)、欧亚水獭(*Lutra lutra*)、小爪水獭(*Aonyx cinerea*)、大灵猫(*Viverra*

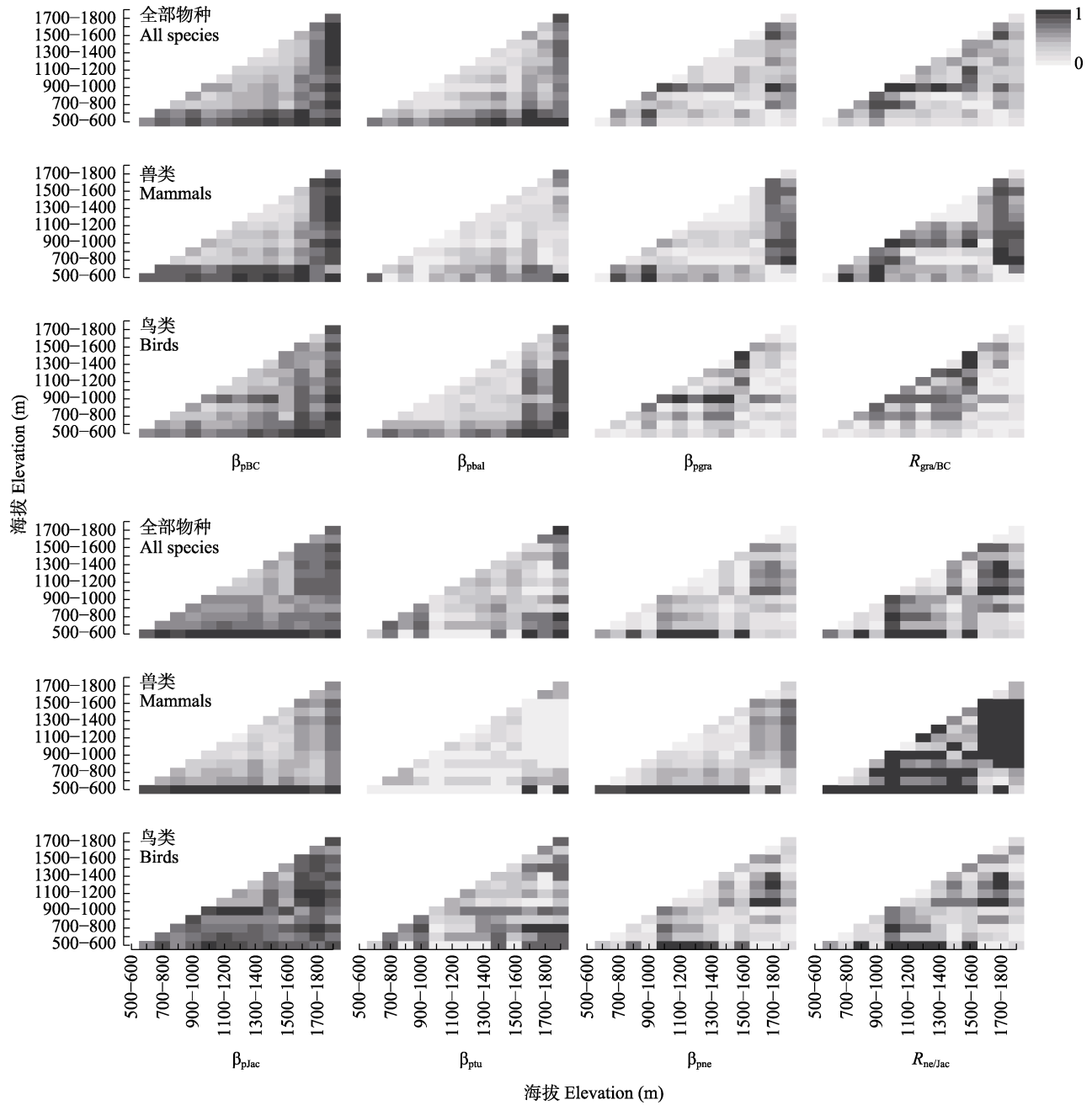


图3 成对海拔段之间Bray-Curtis相异性指数及其组分、Jaccard相异性指数及其组分的热力图。 β_{pBC} : Bray-Curtis相异性指数; β_{pbal} : 多度平衡变化; β_{pgra} : 多度梯度; $R_{gra/BC}$: β_{pgra} 对 β_{pBC} 的比值。 β_{pJac} : Jaccard相异性指数; β_{ptu} : 物种替换; β_{pne} : 物种嵌套; $R_{ne/Jac}$: β_{pne} 对 β_{pJac} 的比值。

Fig. 3 The heat maps of the Bray-Curtis dissimilarity and its components and Jaccard dissimilarity and its components between pairs of elevation ranges. β_{pBC} , Bray-Curtis dissimilarity; β_{pbal} , Balanced changes in species abundances; β_{pgra} , Abundance gradients; $R_{gra/BC}$, Ratio of β_{pgra} and β_{pBC} ; β_{pJac} , Jaccard dissimilarity; β_{ptu} , Species turnover; β_{pne} , Species nestedness; $R_{ne/Jac}$, Ratio of β_{pne} and β_{pJac} .

zibetha)、小灵猫(*V. indica*)、金猫(*Catopuma temminckii*)、云豹(*Neofelis nebulosa*)、豹(*Panthera pardus*)、华南虎(*P. tigris amoyensis*), 以及5种偶蹄目——包括黑麂(*Muntiacus crinifrons*)、梅花鹿

(*Cervus nippon*)、獐(*Hydropotes inermis*)、林麝(*Moschus berezovskii*)、中华斑羚(*Naemorhedus griseus*)——均未有记录, 暗示这些物种在该区域可能已经消失。同时刺猬(*Erinaceus amurensis*)、中

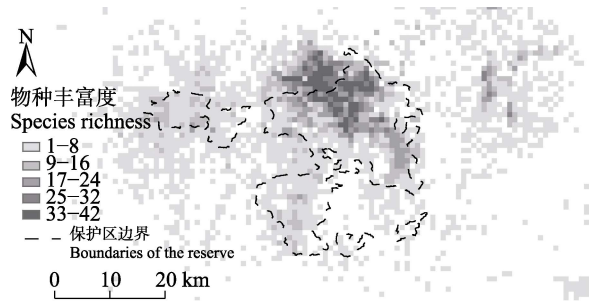


图4 基于MaxEnt模型预测的广东南岭国家级自然保护区鸟兽多样性分布格局

Fig. 4 Diversity distribution pattern of birds and mammals predicted by MaxEnt models in Guangdong Nanling National Nature Reserve

华穿山甲(*Manis pentadactyla*)、亚洲黑熊、水鹿等物种的种群数量也非常稀少, 应特别注意加强保护。

与此同时, 近20年来保护区也发现了大量兽类新记录种, 如啮齿目的红腿长吻松鼠、倭花鼠(*Tamiops maritimus*)、北社鼠(*Niviventer confucianus*)、小泡巨鼠(*Leopoldamys edwardsi*)和猪尾鼠(*Typhlomys cinereus*); 劳亚食虫目的鼯猬(*Neotetracus sinensis*)和短尾鼯(*Anourosorex squamipes*); 翼手目的清迈菊头蝠(*Rhinolophus siamensis*)、大耳菊头蝠(*R. macrotis*)、大黑伏翼(*Arielulus circumdatus*)、大棕蝠(*Eptesicus serotinus*)、南蝠(*Ia io*)、长指鼠耳蝠(*Myotis longipes*)和山地鼠耳蝠(*M. montivagus*)等(邹发生等, 2018)。由于兽类不同类群的生活习性差别, 再加上抽样调查不系统和调查技术手段有限等制约, 使得啮齿目和翼手目两大类群仍存在待发现的新记录种, 因此有必要针对这两大类群进行专项调查。

3.2 兽类和鸟类群落垂直多样性格局差异与形成机制

Myers等(2000)基于物种多样性的水平分布格局提出了全球25个生物多样性热点地区, 这些热点地区多数位于山区。环境复杂多样的山地生态系统孕育了很高的生物多样性, 物种多样性垂直分布格局的调查研究对于这些热点地区的物种保护和生态管理至关重要。南岭山地从河谷到山顶依次分布有人工植被、河滩灌丛、沟谷常绿阔叶林、山地常绿阔叶林、常绿落叶阔叶混交林、常绿针阔叶混交林以及山顶阔叶矮林和山顶灌丛, 构成了完整的气候和生物垂直带谱。本研究结果表明南岭山地大中

型兽类和地栖性鸟类的物种丰富度在海拔上呈现典型的中峰格局, 这一结果与国内外很多地区的研究结果一致。如Rahbek (1997)对南美洲热带陆地鸟类垂直分布格局的研究发现, 排除面积影响之后, 物种丰富度分布呈中峰格局并体现出中域效应。Lee等(2004)对中国台湾地区繁殖鸟类的研究也表明物种丰富度垂直分布呈中峰格局, 在海拔2,000 m达到峰值。McCain (2009)分析了全球关于鸟类物种丰富度垂直分布格局的78项研究, 发现中峰格局的比例为26%。李义明等(2003)对神农架398–3,105 m海拔范围的研究发现, 中段海拔(800–1,700 m)的哺乳动物多样性最丰富。马俊等(2010)对螺髻山1,040–4,359 m范围的研究也发现哺乳动物多样性在中段海拔(2,600 m)最高。吴永杰等(2012)对贡嘎山东坡1,000–4,000 m海拔范围的小型兽类进行了调查, 统计后发现中段海拔(2,000–2,800 m)的物种多样性最丰富。此次在南岭山地海拔500–1,900 m的研究区域内, 鸟兽多样性的中峰格局集中在900–1,400 m的中海拔段, 该海拔段正好是南岭地带性植被——亚热带山地常绿阔叶林集中分布的片区, 并且在历史上受人类干扰较小。

南岭南坡鸟兽群落组成沿海拔梯度的差异较大。大部分物种, 特别是个体数量较多的物种主要分布在中海拔段, 如藏酋猴、鼬獾、食蟹獾(*Herpestes urva*)、野猪(*Sus scrofa*)、赤麂、小鹿、水鹿、赤腹松鼠(*Callosciurus erythraeus*)、红腿长吻松鼠、白眉山鹧鸪、白鹇、黄腹角雉、紫啸鸫等。高、低海拔的物种数相对较少, 比如像猪獾、红颊獾、豪猪(*Hystrix brachyura*)等兽类主要分布于高海拔, 中低海拔无分布; 像白颊噪鹛(*Pterorhinus sannio*)、绿翅金鸠(*Chalcophaps indica*)、白眉鹀(*Emberiza tristrami*)等一些喜好人工林或林缘的物种则主要分布在低海拔区域, 因此南岭南坡高、低海拔段与中海拔段动物个体数量的此消彼长以及物种替换主导了海拔上群落间的差异。鸟类和兽类群落多样性格局的形成机制有区别, 高海拔和低海拔之间鸟类群落的差异主要来自物种替换, 说明中海拔段的高多样性可能来自于“中域效应”, 即有着不同海拔分布范围的物种在区域中间, 也就是中海拔段物种重叠分布的概率最大, 而在区域边界上, 即高低海拔段物种重叠的概率最小(Colwell & Lees,

2000)。兽类群落的物种和多度在中海拔段最高, 但各海拔段间的群落差异不大, 差异主要来自多度梯度和物种嵌套, 说明各海拔段物种构成相似、优势物种相似, 推测中海拔兽类物种和个体向高低海拔扩散形成了当前南岭的兽类群落格局, 高海拔乔木林向灌丛的渐变以及低海拔人类干扰的加剧, 可能是造成这一格局的环境胁迫因素。因此, 虽然兽类群落与鸟类群落的 β 多样性分布格局相似, 但背后的生态学过程差异还需要进一步验证。

3.3 南岭保护区及其周边区域鸟兽多样性保护热点分布


整合水平与垂直分布的多样性空间格局热点分析表明, 当下南岭保护区范围内的兽类和鸟类主要集中在分布在3个热点地区, 且全部分布于中高海拔, 包括: (1)广东乳阳五指山与湖南莽山交界的东北片区(如石韭坑-石坑崮-五指山-八宝山一线); (2)南北走向的广东大顶山、龙潭角和秤架片区(如亚婆庙-怡坑河-十山坑一线); (3)广东大东山片区的茅坪-龙孔坑-平安岭一线。特别是广东乳阳五指山片区到湖南莽山片区一带是动物的分布热点, 尽管相机位点都集中在南岭保护区内, 但湖南莽山国家级自然保护区同样被本研究物种分布模型识别为高多样性区域。同时, 拍到亚洲黑熊活动的相机也集中在这一带, 说明该区域森林生态系统较完整, 脊椎动物多样性高, 食物链复杂。我们还发现广东省乐昌市西南方向的水井岭一带也被模型判为鸟兽多样性较高的区域, 然而该区域的本底资料少, 缺乏保护区和保护地, 同时又被京港澳高速和乐广高速分割, 是潜在的保护空缺和动物生境斑块, 今后应联合多部门加强沟通, 整合资源, 扩大南岭山地保护地范围。总之, 在保证南岭南麓生物垂直带谱完整性的基础上, 中高海拔区域对于兽类和鸟类物种多样性有着明显较高的保护价值。

综合看来, 南岭保护区在动植物调查方面有较好的工作基础, 但缺少系统设计的长期监测网络与数据支撑, 缺乏有代表性的科学理论创新成果。针对野生动物保护管理, 保护区管理局也面临着面积过大、片区分散、巡护及科研监测人员急缺、生态保护与社区发展矛盾突出等难点。特别是保护区及周边的大中型兽类仍面临极为严峻的生存压力, 在南岭国家公园建设的大背景下, 笔者建议: (1)以物

种、甚至以个体为单位制定保护管理对策, 加强珍稀濒危兽类和鸟类的种群及栖息地的研究与保护; (2)充分重视中高海拔地段的生境管理, 维持保护区内完整的气候与生物垂直带谱, 以及加强景观尺度异质性斑块之间的连通性, 是今后南岭山地野生动物保护的关键; (3)本研究仅涉及南岭兽类、鸟类物种编目与多样性海拔格局的探索, 对于格局机制的深入阐明, 需要持续关注环境因子(气温、降水、生境异质性、人为干扰)、功能特征(如扩散、适应度、繁殖策略、觅食行为)、种间作用关系(竞争、捕食、合作)、物种进化历史、其他生物类群等的影响, 并以此建立一个规范化、智能化和网格化的多类群生物多样性监测网络与保护管理体系。

致谢: 感谢南岭国家级自然保护区陈华灿、陈振明、胡明锋、谢国光、蔡玉生、杨昌腾、伍国仪、谢勇、刘宗君、王旭、张昌发等在野外调查中提供的帮助。感谢广东省科学院动物研究所权擎、沈勇、黎高宁、吴颢林、吴家昊整理与分析数据。

ORCID

张强  <http://orcid.org/0000-0001-9440-2796>

参考文献

- Baselga A (2012) The relationship between species replacement, dissimilarity derived from nestedness, and nestedness. *Global Ecology and Biogeography*, 21, 1223–1232.
- Baselga A (2013) Separating the two components of abundance-based dissimilarity: Balanced changes in abundance vs. abundance gradients. *Methods in Ecology and Evolution*, 4, 552–557.
- Baselga A (2017) Partitioning abundance-based multiple-site dissimilarity into components: Balanced variation in abundance and abundance gradients. *Methods in Ecology and Evolution*, 8, 799–808.
- Beaumont LJ, Hughes L, Poulsen M (2005) Predicting species distributions: Use of climatic parameters in BIOCLIM and its impact on predictions of species' current and future distributions. *Ecological Modelling*, 186, 251–270.
- Cai YS, Gong YN, Lu XL, Xiao ZS, Wang XC (2016) Camera trap survey of mammal diversity in Nanling forests. *Ecological Science*, 35(2), 57–61. (in Chinese with English abstract) [蔡玉生, 龚粤宁, 卢学理, 肖治术, 王新财 (2016) 南岭森林哺乳动物多样性的红外相机监测. *生态科学*, 35(2), 57–61.]

- Chen LJ, Xiao WH, Xiao ZS (2019) Limitations of relative abundance indices calculated from camera-trapping data. *Biodiversity Science*, 27, 243–248. (in Chinese with English abstract) [陈立军, 肖文宏, 肖治术 (2019) 物种相对多度指数在红外相机数据分析中的应用及局限. *生物多样性*, 27, 243–248.]
- Chen WC, Lu KH, Guan GX, Deng JX (1993) A research of land vertebrata in Ruyang Babaoshan Nature Reserve of Ruyuan County, Guangdong Province. *Ecological Science*, 12, 147–165. (in Chinese with English abstract) [陈万成, 卢开和, 关贯勋, 邓巨燮 (1993) 乳阳八宝山自然保护区一带的陆栖脊椎动物调查初报. *生态科学*, 12, 147–165.]
- Colwell RK, Lees DC (2000) The mid-domain effect: Geometric constraints on the geography of species richness. *Trends in Ecology & Evolution*, 15, 70–76.
- Ding WN, Ree RH, Spicer RA, Xing YW (2020) Ancient orogenic and monsoon-driven assembly of the world's richest temperate alpine flora. *Science*, 369, 578–581.
- Fick SE, Hijmans RJ (2017) WorldClim 2: New 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, 37, 4302–4315.
- Gastón A, García-Viñas JI (2011) Modelling species distributions with penalised logistic regressions: A comparison with maximum entropy models. *Ecological Modelling*, 222, 2037–2041.
- Gong H, Liu H, Xiang X, Jiao F, Cao L, Xu X (2022) 1 km Monthly Precipitation and Temperatures Dataset for China from 1952 to 2019 based on a Brand-New and High-Quality Baseline Climatology Surface. *Earth System Science Data Discussions*, <https://doi.org/10.5194/essd-2022-45>.
- Graham CH, Carnaval AC, Cadena CD, Zamudio KR, Roberts TE, Parra JL, McCain CM, Bowie RCK, Moritz C, Baines SB, Schneider CJ, VanDerWal J, Rahbek C, Kozak KH, Sanders NJ (2014) The origin and maintenance of montane diversity: Integrating evolutionary and ecological processes. *Ecography*, 37, 711–719.
- 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.
- Heikkinen RK, Luoto M, Araújo MB, Virkkala R, Thuiller W, Sykes MT (2006) Methods and uncertainties in bioclimatic envelope modelling under climate change. *Progress in Physical Geography: Earth and Environment*, 30, 751–777.
- Jiang ZG, Jiang JP, Wang YZ, Zhang E, Zhang YY, Li LL, Xie F, Cai B, Cao L, Zheng GM, Dong L, Zhang ZW, Ding P, Luo ZH, Ding CQ, Ma ZJ, Tang SH, Cao WX, Li CW, Hu HJ, Ma Y, Wu Y, Wang YX, Zhou KY, Liu SY, Chen YY, Li JT, Feng ZJ, Wang Y, Wang B, Li C, Song XL, Cai L, Zang CX, Zeng Y, Meng ZB, Fang HX, Ping XG (2016) Red List of China's Vertebrates. *Biodiversity Science*, 24, 501–551. (in Chinese and in English) [蒋志刚, 江建平, 王跃招, 张鹏, 张雁云, 李立立, 谢锋, 蔡波, 曹亮, 郑光美, 董路, 张正旺, 丁平, 罗振华, 丁长青, 马志军, 汤宋华, 曹文宣, 李春旺, 胡慧建, 马勇, 吴毅, 王应祥, 周开亚, 刘少英, 陈跃英, 李家堂, 冯祚建, 王燕, 王斌, 李成, 宋雪琳, 蔡蕾, 臧春鑫, 曾岩, 孟智斌, 方红霞, 平晓鸽 (2016) 中国脊椎动物红色名录. *生物多样性*, 24, 501–551.]
- Körner C (2007) The use of 'altitude' in ecological research. *Trends in Ecology & Evolution*, 22, 569–574.
- Lee PF, Ding TS, Hsu FH, Geng S (2004) Breeding bird species richness in Taiwan: Distribution on gradients of elevation, primary productivity and urbanization. *Journal of Biogeography*, 31, 307–314.
- Li BJ, Xu XC, Liu XP, Shi Q, Zhuang HM, Cai YT, He D (2022) An improved global land cover mapping in 2015 with 30 m resolution (GLC-2015) based on a multi-source product fusion approach. *Earth System Science Data Discussions*, 15, 2347–2373.
- Li S, Wang DJ, Xiao ZS, Li XH, Wang TM, Feng LM, Wang Y (2014) Camera-trapping in wildlife research and conservation in China: Review and outlook. *Biodiversity Science*, 22, 685–695. (in Chinese with English abstract) [李晟, 王大军, 肖治术, 李欣海, 王天明, 冯利民, 王云 (2014) 红外相机技术在我国野生动物研究与保护中的应用与前景. *生物多样性*, 22, 685–695.]
- Li YM, Xu L, Ma Y, Yang JY, Yang YH (2003) The species richness of nonvolant mammals in Shennongjia Nature Reserve, Hubei Province, China: Distribution patterns along elevational gradient. *Biodiversity Science*, 11, 1–9. (in Chinese with English abstract) [李义明, 许龙, 马勇, 杨敬元, 杨玉慧 (2003) 神农架自然保护区非飞行哺乳动物的物种丰富度: 沿海拔梯度的分布格局. *生物多样性*, 11, 1–9.]
- Lomolino MV (2001) Elevation gradients of species-density: Historical and prospective views. *Global Ecology and Biogeography*, 10, 3–13.
- Lu LM, Mao LF, Yang T, Ye JF, Liu B, Li HL, Sun M, Miller JT, Mathews S, Hu HH, Niu YT, Peng DX, Chen YH, Smith SA, Chen M, Xiang KL, Le CT, Dang VC, Lu AM, Soltis PS, Soltis DE, Li JH, Chen ZD (2018) Evolutionary history of the angiosperm flora of China. *Nature*, 554, 234–238.
- Ma J, Wu YJ, Xia L, Zhang Q, Ma Y, Yang QS (2010) Elevational diversity of small mammals in Luoji Mt. Nature Reserve, Sichuan Province. *Acta Theriologica Sinica*, 30, 400–410. (in Chinese with English abstract) [马俊, 吴永杰, 夏霖, 张乾, 马勇, 杨奇森 (2010) 螺髻山自然保护区非飞行小型哺乳动物垂直多样性调查. *兽类学报*, 30, 400–410.]
- McCain CM (2009) Global analysis of bird elevational diversity. *Global Ecology and Biogeography*, 18, 346–360.
- McCain CM, Grytnes AJ (2010) Elevational gradients in species richness. In: *Encyclopedia of Life Sciences*, pp. 1–10. John Wiley and Sons, Ltd, Chichester.

- Mu HW, Li XC, Wen YN, Huang JX, Du PJ, Su W, Miao SX, Geng MQ (2022) A global record of annual terrestrial Human Footprint dataset from 2000 to 2018. *Scientific Data*, 9, 176.
- Myers N, Mittermeier RA, Mittermeier CG, da Fonseca GAB, Kent J (2000) Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, 403, 853–858.
- Pang XF (2003) Biodiversity of the Guangdong Nanling National Nature Reserve. Guangdong Science & Technology Press, Guangzhou. (in Chinese) [庞雄飞 (2003) 广东南岭国家级自然保护区生物多样性研究. 广东科技出版社, 广州.]
- Peters MK, Hemp A, Appelhans T, Becker JN, Behler C, Classen A, Detsch F, Ensslin A, Ferger SW, Frederiksen SB, Gebert F, Gerschlauser F, Gütlein A, Helbig-Bonitz M, Hemp C, Kindeketa WJ, Kühnel A, Mayr AV, Mwangomo E, Ngereza C, Njovu HK, Otte I, Pabst H, Renner M, Röder J, Rutten G, Schellenberger Costa D, Sierra-Cornejo N, Vollstädt MGR, Dulle HI, Eardley CD, Howell KM, Keller A, Peters RS, Ssymank A, Kakengi V, Zhang J, Bogner C, Böhning-Gaese K, Brandl R, Hertel D, Huwe B, Kiese R, Kleyer M, Kuzyakov Y, Nauss T, Schleuning M, Tschapka M, Fischer M, Steffan-Dewenter I (2019) Climate–land-use interactions shape tropical mountain biodiversity and ecosystem functions. *Nature*, 568, 88–92.
- Peters MK, Hemp A, Appelhans T, Behler C, Classen A, Detsch F, Ensslin A, Ferger SW, Frederiksen SB, Gebert F, Haas M, Helbig-Bonitz M, Hemp C, Kindeketa WJ, Mwangomo E, Ngereza C, Otte I, Röder J, Rutten G, Schellenberger Costa D, Tardanico J, Zancolli G, Deckert J, Eardley CD, Peters RS, Rödel MO, Schleuning M, Ssymank A, Kakengi V, Zhang J, Böhning-Gaese K, Brandl R, Kalko EKV, Kleyer M, Nauss T, Tschapka M, Fischer M, Steffan-Dewenter I (2016) Predictors of elevational biodiversity gradients change from single taxa to the multi-taxa community level. *Nature Communications*, 7, 13736.
- Phillips SJ, Dudík M (2008) Modeling of species distributions with MaxEnt: New extensions and a comprehensive evaluation. *Ecography*, 31, 161–175.
- Potapov P, Li XY, Hernandez-Serna A, Tyukavina A, Hansen MC, Kommareddy A, Pickens A, Turubanova S, Tang H, Silva CE, Armston J, Dubayah R, Blair JB, Hofton M (2021) Mapping global forest canopy height through integration of GEDI and Landsat data. *Remote Sensing of Environment*, 253, 112165.
- Quintero I, Jetz W (2018) Global elevational diversity and diversification of birds. *Nature*, 555, 246–250.
- Rahbek C (1997) The relationship among area, elevation, and regional species richness in neotropical birds. *The American Naturalist*, 149, 875–902.
- Sanders NJ, Rahbek C (2012) The patterns and causes of elevational diversity gradients. *Ecography*, 35, 1–3.
- Shen Y, Holyoak M, Goodale E, Mammides C, Zou FS, Chen YX, Zhang CM, Quan Q, Zhang Q (2022) Mixed-species bird flocks re-assemble interspecific associations across an elevational gradient. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 289, 20221840.
- Stevens GC (1992) The elevational gradient in altitudinal range: An extension of Rapoport's latitudinal rule to altitude. *The American Naturalist*, 140, 893–911.
- Tang ZY, Wang ZH, Zheng CY, Fang JY (2006) Biodiversity in China's mountains. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 4, 347–352.
- Von Humboldt A, Bonpland A (2009) *Essay on the Geography of Plants*. University of Chicago Press, Chicago.
- Wang B, Huang Y, Li JT, Dai Q, Wang YZ, Yang DD (2018) Amphibian species richness patterns in karst regions in Southwest China and its environmental associations. *Biodiversity Science*, 26, 941–950. (in Chinese with English abstract) [王波, 黄勇, 李家堂, 戴强, 王跃招, 杨道德 (2018) 西南喀斯特地貌区两栖动物丰富度分布格局与环境因子的关系. *生物多样性*, 26, 941–950.]
- Wei FW, Yang QS, Wu Y, Jiang XL, Liu SY, Li BG, Yang G, Li M, Zhou J, Li S, Hu YB, Ge DY, Li S, Yu WH, Chen BY, Zhang ZJ, Zhou CQ, Wu SB, Zhang L, Chen ZZ, Chen SD, Deng HQ, Jiang TL, Zhang LB, Shi HY, Lu XL, Li Q, Liu Z, Cui YQ, Li YC (2021) Catalogue of mammals in China (2021). *Acta Theriologica Sinica*, 41, 487–501. (in Chinese with English abstract) [魏辅文, 杨奇森, 吴毅, 蒋学龙, 刘少英, 李保国, 杨光, 李明, 周江, 李松, 胡义波, 葛德燕, 李晟, 余文华, 陈炳耀, 张泽钧, 周材权, 吴诗宝, 张立, 陈中正, 陈顺德, 邓怀庆, 江廷磊, 张礼标, 石红艳, 卢学理, 李权, 刘铸, 崔雅倩, 李玉春 (2021) 中国兽类名录(2021版). *兽类学报*, 41, 487–501.]
- Wu YJ, Lei FM (2013) Species richness patterns and mechanisms along the elevational gradients. *Chinese Journal of Zoology*, 48, 797–807. (in Chinese with English abstract) [吴永杰, 雷富民 (2013) 物种丰富度垂直分布格局及影响机制. *动物学杂志*, 48, 797–807.]
- Wu YJ, Yang QS, Xia L, Feng ZJ, Zhou HM (2012) Species diversity and distribution pattern of non-volant small mammals along the elevational gradient on eastern slope of Gongga Mountain. *Acta Ecologica Sinica*, 32, 4318–4328. (in Chinese with English abstract) [吴永杰, 杨奇森, 夏霖, 冯祚建, 周华明 (2012) 贡嘎山东坡非飞行小型兽类物种多样性的垂直分布格局. *生态学报*, 32, 4318–4328.]
- Xiao ZS, Chen LJ, Song XJ, Shu ZF, Xiao RG, Huang XQ (2019) Species inventory and assessment of large- and medium-size mammals and pheasants using camera trapping in the Chebaling National Nature Reserve, Guangdong Province. *Biodiversity Science*, 27, 237–242. (in Chinese with English abstract) [肖治术, 陈立军, 宋相金, 束祖飞, 肖荣高, 黄小群 (2019) 基于红外相机技术对广东车八岭国家级自然保护区大中型兽类与雉类的编目清查与评估. *生物多样性*, 27, 237–242.]
- Xiao ZS, Li XH, Jiang GS (2014) Applications of camera

- trapping to wildlife surveys in China. *Biodiversity Science*, 22, 683–684. (in Chinese) [肖治术, 李欣海, 姜广顺 (2014) 红外相机技术在我国野生动物监测研究中的应用. *生物多样性*, 22, 683–684.]
- Xing YW, Ree RH (2017) Uplift-driven diversification in the Hengduan Mountains, a temperate biodiversity hotspot. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 114, E3444–E3451.
- Yu JP, Wang JY, Xiao HY, Chen XN, Chen SW, Li S, Shen XL (2019) Camera-trapping survey of mammalian and avian biodiversity in Qianjiangyuan National Park, Zhejiang Province. *Biodiversity Science*, 27, 1339–1344. (in Chinese with English abstract) [余建平, 王江月, 肖慧芸, 陈小南, 陈声文, 李晟, 申小莉 (2019) 利用红外相机公里网格调查钱江源国家公园的兽类及鸟类多样性. *生物多样性*, 27, 1339–1344.]
- Zhang J, Huang XL (2019) Biodiversity along elevational gradients: The commemoration of the 250th birthday of Alexander von Humboldt. *Wuyi Science Journal*, 35(1), 1–3. (in Chinese) [张健, 黄晓磊 (2019) 生物多样性的海拔梯度格局——纪念亚历山大·冯·洪堡诞辰250周年. *武夷科学*, 35(1), 1–3.]
- Zhang Q, Holyoak M, Chen CW, Liu ZF, Liu JJ, Che XL, Dong AQ, Yang CT, Zou FS (2020a) Trait-mediated filtering drives contrasting patterns of species richness and functional diversity across montane bird assemblages. *Journal of Biogeography*, 47, 301–312.
- Zhang Q, Holyoak M, Goodale E, Liu ZF, Shen Y, Liu JJ, Zhang M, Dong AQ, Zou FS (2020b) Trait–environment relationships differ between mixed-species flocking and nonflocking bird assemblages. *Ecology*, 101, e03124.
- Zhang Q, Zou FS, Zhang M, Huang JH (2010) The distribution pattern of the babblers (Timaliidae) in China. *Acta Zootaxonomica Sinica*, 35, 135–144. (in Chinese with English abstract) [张强, 邹发生, 张敏, 黄俊辉 (2010) 中国画眉科鸟类分布格局探讨. *动物分类学报*, 35, 135–144.]
- Zhang QW, Gong YN, Song XJ, Wang XC, Yang CT, Shu ZF, Zou FS (2018) Comparing the effectiveness of camera trapping to traditional methods for biodiversity surveys of forest birds. *Biodiversity Science*, 26, 229–237. (in Chinese with English abstract) [张倩雯, 龚粤宁, 宋相金, 王新财, 杨昌腾, 束祖飞, 邹发生 (2018) 红外相机技术与其他几种森林鸟类多样性调查方法的比较. *生物多样性*, 26, 229–237.]
- Zheng GM (2017) *A Checklist on the Classification and Distribution of the Birds of China*, 3rd edn. Science Press, Beijing. (in Chinese) [郑光美 (2017) 中国鸟类分类与分布名录(第三版). 科学出版社, 北京.]
- Zhou GY, Zhang HO, Zhou P (2018) Multi-disciplinary research values of the Nanling Mountains. *Tropical Geography*, 38, 293–298. (in Chinese with English abstract) [周国逸, 张虹鸥, 周平 (2018) 南岭山地的多学科综合研究价值. *热带地理*, 38, 293–298.]
- Zhu SY, Duan F, Li S (2017) Promoting diversity inventory and monitoring of birds through the camera-trapping network in China: Status, challenges and future outlook. *Biodiversity Science*, 25, 1114–1122. (in Chinese with English abstract) [朱淑怡, 段菲, 李晟 (2017) 基于红外相机网络促进我国鸟类多样性监测: 现状、问题与前景. *生物多样性*, 25, 1114–1122.]
- Zou FS, Gong YN, Zhang CM (2018) *Animal Diversity in Guangdong Nanling National Nature Reserve*. Guangdong Science & Technology Press, Guangzhou. (in Chinese) [邹发生, 龚粤宁, 张朝明 (2018) 广东南岭国家级自然保护区动物多样性研究. 广东科技出版社, 广州.]
- Zou FS, Ye GF (2016) *A Checklist on the Distribution of the Vertebrates of Guangdong Province*. Guangdong Science & Technology Press, Guangzhou. (in Chinese) [邹发生, 叶冠锋 (2016) 广东陆生脊椎动物分布名录. 广东科技出版社, 广州.]

(责任编辑: 肖治术 责任编辑: 闫文杰)

附录 Supplementary Material

附录1 广东南岭国家级自然保护区各海拔段红外相机数量、工作时长和鸟兽拍摄情况

Appendix 1 Number of cameras, working days and photography of birds and mammals in each elevation section of the Guangdong Nanling National Nature Reserve

<https://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2022689-1.pdf>

附录2 广东南岭国家级自然保护区红外相机监测所拍摄的兽类和鸟类名录

Appendix 2 List of mammal and bird species recorded by infrared cameras in Guangdong Nanling National Nature Reserve

<https://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2022689-2.pdf>

附录3 全部物种、兽类和鸟类随红外相机位点布设数量以及工作年份的物种累积稀疏曲线

Appendix 3 Estimated species rarefaction curves with increased camera sites or years, including all species, mammals and birds

<https://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2022689-3.pdf>

刘志发等: 基于红外相机监测的广东南岭国家级自然保护区鸟兽多样性及其垂直分布特征

附录4 各年份动物群落总体Jaccard相异性指数及其分解组分

Appendix 4 The Jaccard dissimilarity index and partition components of total animal communities in different years
<https://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2022689-4.pdf>

附录5 各海拔段动物群落总体Jaccard相异性指数及其分解组分

Appendix 5 The Jaccard dissimilarity index and partition components of total animal communities in different elevational site
<https://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2022689-5.pdf>

附录6 成对海拔段之间Bray-Curtis相异性指数及其组分、Jaccard相异性指数及其组分的提琴图

Appendix 6 The violin plots of the Bray-Curtis dissimilarity and its components and Jaccard dissimilarity and its components between pairs of elevation ranges
<https://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2022689-6.pdf>

附录7 基于MaxEnt模型预测的广东南岭国家级自然保护区兽类、鸟类丰富度分布格局

Appendix 7 Species richness patterns of mammals and birds predicted by MaxEnt model in Guangdong Nanling National Nature Reserve
<https://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2022689-7.pdf>

附录8 广东南岭国家级自然保护区红外相机拍摄的主要兽类和鸟类照片

Appendix 8 Photographs of mammals and birds recorded by infrared cameras in Guangdong Nanling National Nature Reserve
<https://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2022689-8.pdf>



•研究报告•

上海地区金线侧褶蛙种群的潜在空间分布格局及其景观连通性

董廷玮¹, 黄美玲¹, 韦旭¹, 马硕¹, 岳衢¹, 刘文丽¹, 郑佳鑫¹, 王刚¹, 马蕊¹, 丁由中¹, 薄顺奇², 王正寰^{1,3,4*}

1. 华东师范大学生命科学学院, 上海 200241; 2. 上海市绿化和市容管理局, 上海 200040; 3. 上海市城市化生态过程与生态恢复重点实验室, 上海 200241; 4. 长江三角洲河口湿地生态系统教育部/上海市野外科学观测研究站, 上海 200241

摘要: 城市化导致的栖息地破碎和丧失是全球范围内威胁野生动物生存的重要因素。两栖动物是受城市化威胁最严重的陆生脊椎动物类群。研究城市化区域两栖动物空间分布格局, 探究影响其片断化小种群间基因交流的景观连通性等问题, 有助于我们深入理解城市化对野生动物种群的作用机制及造成的影响, 能够为当地生物多样性保护提供理论指导。本研究以上海地区金线侧褶蛙(*Pelophylax plancyi*)为研究对象, 基于Landsat-8卫星影像, 获取上海地区土地利用类型、归一化植被指数(normalized difference vegetation index, NDVI)、地表温度等景观、环境数据。结合野外种群调查, 通过最大熵(maximum entropy, MaxEnt)模型得到金线侧褶蛙在本地区的潜在空间分布格局; 基于电路理论(Circuitscape)计算各小种群间的扩散阻力距离; 结合微卫星位点(simple sequence repeat, SSR)和单核苷酸多态性位点(single nucleotide polymorphism, SNP)计算各小种群间的遗传距离(F_{ST}), 通过Mantel相关性检验探讨地理距离和阻力距离对各小种群间遗传分化的作用效果。结果显示: (1)金线侧褶蛙栖息地适宜性随城市化水平的增高而显著降低; (2) NDVI是影响其潜在空间分布的主要因素, 金线侧褶蛙更倾向于栖息在植被覆盖度较高的区域; (3)遗传距离与地理距离之间没有显著的相关性, 但随着景观扩散阻力的增大而显著增大。因此, 保护和维持郊区连续栖息地以及市区仍然保留的斑块化栖息地是现阶段保护以金线侧褶蛙为代表的本土两栖动物的首要措施。而通过优化城市景观结构, 加强针对不同野生动物类群的廊道建设, 促进野生动物小种群间的基因交流, 则是实现城市化区域野生动物多样性自维持和长期保护的有效途径。

关键词: 城市化; 最大熵模型; 电路理论; 阻力隔离模型; 金线侧褶蛙; 上海

董廷玮, 黄美玲, 韦旭, 马硕, 岳衢, 刘文丽, 郑佳鑫, 王刚, 马蕊, 丁由中, 薄顺奇, 王正寰 (2023) 上海地区金线侧褶蛙种群的潜在空间分布格局及其景观连通性. 生物多样性, 31, 22692. doi: 10.17520/biods.2022692.

Dong TW, Huang ML, Wei X, Ma S, Yue Q, Liu WL, Zheng JX, Wang G, Ma R, Ding YZ, Bo SQ, Wang ZH (2023) Potential spatial distribution pattern and landscape connectivity of *Pelophylax plancyi* in Shanghai, China. Biodiversity Science, 31, 22692. doi: 10.17520/biods.2022692.

Potential spatial distribution pattern and landscape connectivity of *Pelophylax plancyi* in Shanghai, China

Tingwei Dong¹, Meiling Huang¹, Xu Wei¹, Shuo Ma¹, Qu Yue¹, Wenli Liu¹, Jiixin Zheng¹, Gang Wang¹, Rui Ma¹, Youzhong Ding¹, Shunqi Bo², Zhenghuan Wang^{1,3,4*}

1 School of Life Sciences, East China Normal University, Shanghai 200241

2 Shanghai Landscaping and City Appearance Administrative Bureau, Shanghai 200040

3 Shanghai Key Lab for Urban Ecological Processes and Eco-Restoration, Shanghai 200241

4 Yangtze Delta Estuarine Wetland Ecosystem Observation and Research Station, Ministry of Education & Shanghai Science and Technology Committee, Shanghai 200241

收稿日期: 2022-12-23; 接受日期: 2023-03-29

基金项目: 国家自然科学基金(32071529)、上海市绿化和市容管理局项目、上海市城市化生态过程与生态恢复重点实验室项目(SHUES2020B06; SHUES2021C04)和长江三角洲河口湿地生态系统教育部/上海市野外科学观测研究站开放基金(Z202204)

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

ABSTRACT

Aims: Habitat fragmentation and loss caused by urbanization are important factors that threaten the survival of wildlife globally. Urbanization has caused amphibians to become one of the most severely threatened groups of terrestrial vertebrates. Studying the spatial distribution pattern and exploring how landscape connectivity affects the gene flow among fragmented populations of amphibians in urban areas would provide a deeper understanding of the impacts of urbanization on wildlife and offer theoretical guidance for local biodiversity conservation.

Methods: In this study, we selected the eastern golden frog (*Pelophylax plancyi*) as the primary research subject and obtained landscape and environmental data about land cover, normalized difference vegetation index (NDVI) and land surface temperature in the Shanghai region using Landsat-8 satellite images (<http://www.gscloud.cn>). Combined with the data from field population survey, we employed the maximum entropy (MaxEnt) model to predict the spatial distribution pattern of *P. plancyi* in the region. We evaluated the potential corridors and calculated the resistance distances between local populations using circuit theory (Circuitscape), and explored the effect of geographical and resistance distance on genetic differentiation among local populations using the Mantel test of each local populations based on the genetic distance (F_{ST}) matrices calculated from simple sequence repeat (SSR) and single nucleotide polymorphism (SNP).

Results: The habitat suitability of *P. plancyi* significantly decreased along the rural-to-urban gradient. NDVI was the main factor affecting the MaxEnt modelling and indicated that the *P. plancyi* prefer to inhabit areas with higher vegetation coverage. There was no significant correlation between genetic distance and geographical distance, while genetic distance increased significantly with the resistance distance.

Conclusions: The protection and maintenance of continuous suitable habitats in suburbs and isolated habitat patches in urban areas that still exist is the primary measure of conservation for native amphibians such as *P. plancyi*. Furthermore, optimizing urban landscape structure, strengthening the construction of corridors suitable for various groups of wildlife, and promoting the gene exchange among local populations are effective methods to achieve the self-sustainment of populations and long-term conservation of biodiversity in urbanized areas.

Key words: urbanization; MaxEnt; circuit theory; isolation by resistance; *Pelophylax plancyi*; Shanghai

城市化是一个由人口增长驱动的复杂社会-经济过程(United Nations, 2019), 在全球范围内发展迅速(Lin et al, 2020)。城市化改变土地利用类型(Lin et al, 2020), 导致物种栖息地质量下降, 栖息地破碎化以及丧失严重影响物种空间分布格局(Gippet et al, 2017; Wang et al, 2020), 同时降低栖息地间的景观连通性, 不利于个体扩散和基因流维持(Wang et al, 2008), 是目前野生动物生存的重要威胁之一(Grimm et al, 2008)。两栖动物有限的扩散能力(Smith & Green, 2005)和对栖息地功能、质量的高敏感性(Semlitsch, 2000; Hamer & McDonnell, 2008), 使其城市化区域的种群较易分化成为相对隔离的地方小种群(Wang, 2013)。保持栖息地景观连通性对于两栖动物集合种群的维持至关重要(Semlitsch, 2008)。此外, 两栖动物是受城市化威胁最严重的陆生脊椎动物类群(Seto et al, 2012), 是城市生态系统中重要的环境指示类群(Guzy et al, 2012)。因此, 研究两栖动物的潜在空间分布区域, 探究其栖息地景观连通性, 有助于我们深入理解城市化对野生动物种群的作用机制及造成的影响, 能够为当地生物

多样性保护提供理论指导。

上海作为世界第三大城市(United Nations, 2019), 经历了近40年的高速城市化进程。城市化会严重影响本土物种的物种丰富度(Zhao et al, 2006)、种群数量(Zhang et al, 2016)和空间分布(Diao et al, 2022), 这使得生物多样性保护成为了上海生态城市建设的重要评价标准之一^①。上海地区的本土两栖动物从20世纪80年代调查到的11种(黄正一等, 1980)锐减为如今的5种^②, 且现存两栖类物种的丰富度和多度与城市化水平呈显著负相关(Zhang et al, 2016)。然而, 这些两栖类物种的整体空间分布格局以及城市化对两栖类物种分布和扩散的影响机制却尚不明确。金线侧褶蛙(*Pelophylax plancyi*)是上海现存5个本土两栖类物种中数量最多且分布最广的^②, 这使其成为反映城市中物种空间分布及景观连通性的理想物种之一。Wei等(2020)对金线侧褶蛙

① 上海市规划和国土资源管理局 (2018) 上海市城市总体规划(2017-2035年)。

② 岳衢 (2019) 上海市公园无尾两栖类分布及其繁殖栖息地研究. 硕士学位论文, 华东师范大学, 上海。

的种群遗传学研究发现, 金线侧褶蛙在上海地区表现出显著的遗传分化, 而这种分化的遗传格局与上海现代城市化梯度高度一致。因此, 本研究以上海地区的金线侧褶蛙为例, 探究: (1)金线侧褶蛙在上海的潜在空间分布格局及其影响因素; (2)景观连通性对其地方小种群间个体扩散和基因交流的影响, 以期为城市生物多样性保护和生态空间规划建设提供科学指引和建议。

1 材料与方法

1.1 研究区域

上海市(120°51′–122°12′ E, 30°40′–31°53′ N)处长江入海口, 陆地总面积634,100 ha, 主要为冲积平原, 部分区域通过人工筑堤促淤和围垦形成, 平均海拔4 m, 年均气温18.1℃, 年降水量1,388.2 mm (上海市统计局, 2022)。市内水网密布, 2021年绿地面积为171,215.2 ha, 森林覆盖率19.4% (上海市统计局, 2022)。

上海市常住人口2,489万 (上海市统计局, 2022)。上海的城市化格局是以黄浦江西岸的狭小区域为最初的城市中心(胡焕庸, 1987)不断向四周扩张形成的圈层结构(Kuang et al, 2014)以及不同功能区域^①。其中, 外环高架以内的区域(约66,400 ha)人造地表面积占比80.95%, 人口密度约230人/ha (上海市统计局, 2022), 是上海城市化水平最高的区域。在外环高架路到绕城高速路之间的近郊区域内, 自20世纪90年代后期起, 城市化进程快速发展, 而在绕城高速路外侧的远郊区域内依然是以农业复合生态系统为主(图1)。Wei等(2020)根据上海的这种城市化圈层结构, 在不同区域内设置采样点, 研究了本地区城市化进程对两栖动物种群遗传格局的影响。结果显示, 这种圈层结构对上海地区金线侧褶蛙的种群遗传结构已经产生了显著的遗传隔离效应(Wei et al, 2020)。因此, 本研究利用Wei等(2020)设置的15个采样点(图1), 在以采样点为中心、半径2 km范围内的区域进行野外调查和采样工作。这些采样点中有9个为面积大于10 ha且保留原有水系的公园或城市绿地; 其余6个采样点位于由农业景观主导的郊野公园。

^① 上海市规划和国土资源管理局 (2018) 上海市城市总体规划(2017–2035年)。

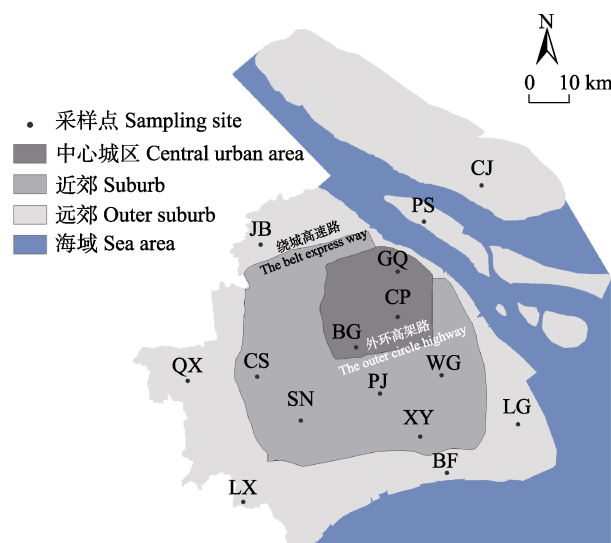


图1 上海地区金线侧褶蛙15个采样点分布图。CP: 世纪公园; BG: 上海植物园; GQ: 共青森林公园; CS: 辰山植物园; SN: 松南郊野公园; PJ: 浦江郊野公园; XY: 奉贤向阳村; WG: 浦东五灶港; JB: 嘉北郊野公园; QX: 青西郊野公园; LX: 廊下郊野公园; BF: 海湾郊野公园; LG: 南汇临港新城; PS: 长兴岛潘石镇; CJ: 崇明岛陈家镇。

Fig. 1 The map of 15 sampling sites of *Pelophylax plancyi* in Shanghai. CP, Century Park; BG, Shanghai Botanical Garden; GQ, Gongqing Forest Park; CS, Chenshan Botanical Garden; SN, Songnan Country Park; PJ, Pujiang Country Park; XY, Fengxian Xiangyang Village; WG, Pudong Wuzao Port; JB, Jiabei Country Park; QX, Qingxi Country Park; LX, Langxia Country Park; BF, Bay Country Park; LG, Nanhui Lingang New City; PS, Changxing Island Panshi Town; CJ, Chongming Island Chenjia Town.

1.2 金线侧褶蛙分布数据及组织标本采集

基于本研究的野外调查工作和实验室长期进行的上海地区两栖动物普查项目, 通过样线法对上海地区金线侧褶蛙进行种群调查。对于各城市公园和绿地, 由于实际面积普遍小于1 km², 随机选择调查起始样点, 沿所在水体的岸线设定长200 m的样线, 为控制空间自相关性对采样的影响, 任意相邻样线的间距≥200 m。对于郊野公园, 由于面积较大, 因此设置1 km × 1 km的网格, 每个网格作为1个调查样方, 在每个样方中按照自南往北、自西往东的原则, 以发现的第一个水体(河流、池塘等)为起点, 设置1条200 m长的样线。2017年5–8月, 在本研究设定的15个采样点中的10个采样点共设置129条样线, 收集到金线侧褶蛙分布点GPS坐标数据共165条, 精度±5 m (表1)。2017年5–8月和2018年5–8月, 在本研究设定的15个采样点上采集得到组织标本共计407份(表1)。调查于无雨的夜间(19:30至次日1:00)

表1 上海市15个金线侧褶蛙采样点信息及两种分子标记使用到的样本信息

Table 1 The detail information of 15 sampling sites and sample sizes of the two types of molecular markers for *Pelophylax plancyi* in Shanghai

采样点 Sampling site	分布区域 Region	城市化水平 Urbanization degree	生境适宜 均值 Mean of habitat suitability	GPS坐标数 Number of GPS positions	样本量(只) Sampling size	
					微卫星位点 分析样本 Samples for SSR analysis	单核苷酸多肽位 点分析样本 Samples for SNP analysis
世纪公园 Century Park (CP)	中心城区 Central urban area	0.734	0.236	15	32	10
上海植物园 Shanghai Botanical Garden (BG)	中心城区 Central urban area	0.773	0.147	10	28	10
共青森林公园 Gongqing Forest Park (GQ)	中心城区 Central urban area	0.705	0.135	7	16	10
辰山植物园 Chenshan Botanical Garden (CS)	近郊 Suburb	0.393	0.472	–	36	10
松南郊野公园 Songnan Country Park (SN)	近郊 Suburb	0.371	0.417	34	35	10
浦江郊野公园 Pujiang Country Park (PJ)	近郊 Suburb	0.469	0.526	12	15	10
奉贤向阳村 Fengxian Xiangyang Village (XY)	近郊 Suburb	0.412	0.372	–	25	10
浦东五灶港 Pudong Wuzao Port (WG)	近郊 Suburb	0.489	0.410	–	34	10
嘉北郊野公园 Jiabei Country Park (JB)	远郊 Outer suburb	0.530	0.455	14	17	10
青西郊野公园 Qingxi Country Park (QX)	远郊 Outer suburb	0.217	0.469	31	33	10
廊下郊野公园 Langxia Country Park (LX)	远郊 Outer suburb	0.313	0.463	25	39	10
海湾郊野公园 Bay Country Park (BF)	远郊 Outer suburb	0.262	0.519	3	11	10
南汇临港新城 Nanhui Lingang New City (LG)	远郊 Outer suburb	0.530	0.353	–	28	10
长兴岛潘石镇 Changxing Island Panshi Town (PS)	远郊 Outer suburb	0.085	0.280	14	30	10
崇明岛陈家镇 Chongming Island Chenjia Town (CJ)	远郊 Outer suburb	0.570	0.281	–	28	10
总计 Total				165	407	150

SSR, simple sequence repeat; SNP, Single nucleotide polymorphism.

进行, 调查人员沿样线以小于1 km/h的速度步行(Zhang et al, 2016), 使用强光手电筒搜寻, 捕捉金线侧褶蛙个体, 剪趾收集组织标本后放归。组织标本置于75%乙醇保存。本研究野外工作方案已通过华东师范大学实验动物伦理委员会审查(审查编号: AM20200201), 受其监督管理。

1.3 地理信息数据

本研究选用2017年8月24日Landsat 8卫星拍摄获取的Level 1T级别卫星影像, 取景号为LC81180382017236LGN00和LC81180392017236LGN00。卫星影像数据的空间分辨率为30 m × 30 m、云量< 1%。卫星影像数据来源于中国科学院计算机网络信息中心地理空间数据云平台(<http://www.gscloud.cn>)。

1.4 数据处理

1.4.1 金线侧褶蛙分布点数据

为控制位点空间自相关对预测结果的影响, 本研究利用ArcGIS 10.2 (ESRI)生成空间分辨率为30 m × 30 m的网格(fishnet)数据, 对处于同一网格的多个分布点, 只选取距离网格中心最近的1个分

布点(Ward, 2007)。最终筛选保留了145个金线侧褶蛙的分布点数据。

1.4.2 遗传学数据

Wei等(2020)利用在上海地区15个采样点(图1)获取的全部407份样品分别提取13个微卫星(simple sequence repeat, SSR)位点数据(表1)。同时, 又从全部样品中随机抽取150份组织标本(每个采样点随机抽取10份标本), 经简化基因组测序获得71,910个单核苷酸多态性(single nucleotide polymorphism, SNP)位点(表1)。利用ARLEQUIN 3.5 (Excoffier et al, 2007)和vcftools 0.1.17 (Danecek et al, 2011)分别基于SSR和SNP数据集计算各采样点金线侧褶蛙地方小种群间的遗传分化系数(F_{ST}) (附录1), 并用 $F_{ST}/(1 - F_{ST})$ 对 F_{ST} 数据进行线性化处理(Rousset, 1997)。如此, 最终得到各小种群间分别用 F_{ST} 和 $F_{ST}/(1 - F_{ST})$ 计算的两组遗传距离矩阵。

1.4.3 环境变量

两栖动物的栖息地通常由水生环境和陆生环境两部分组成, 因此两栖动物对栖息地的完整性及

质量均有较高要求。尤其是在城市化环境中, 地表类型、地表温度、植被盖度等因子对两栖动物的生存具有重要影响(Zhang et al, 2016; Li et al, 2018; Yang et al, 2022)。为了获得研究地区相关环境因子数据, 我们首先使用ENVI 5.2 (ESRI)对前述的两幅卫星影像分别进行辐射定标、大气校正、无缝镶嵌、研究区域裁剪等预处理工作。然后使用动态聚类算法(iterative self-organizing data analysis techniques algorithm, ISODATA; 邓书斌等, 2014)将研究区域的土地利用类型划分为7种: 内陆水域、淤泥质海滩、绿地、林地、耕地、人造地表、河口及海洋水域。使用大气校正法进行地表温度反演(邓书斌等, 2014)。此外, 使用归一化植被指数(normalized difference vegetation index, NDVI)反映具体区域的植被盖度, NDVI计算公式为:

$$NDVI = (NIR - Red) / (NIR + Red) \quad (1)$$

其中, NIR指近红外波段的反射值, Red指红色波段的反射值(邓书斌等, 2014)。

1.5 潜在空间分布模型

由于野外调查无法穷尽上海地区全部区域, 因此使用最大熵模型(MaxEnt 3.4.1; Phillips et al, 2006), 基于卫星影像数据和金线侧褶蛙种群调查数据, 预测整个上海地区金线侧褶蛙的潜在空间分布格局。模型使用土地利用类型(7种地表类型)、地表温度、NDVI作为环境预测变量, 随机选取75%的种群调查获取的金线侧褶蛙分布点作为训练集用于模型构建, 剩余25%的分布点作为验证集用于模型验证。采用放回式取样法重复运算10次, 其余参数采用系统默认设置, 以运算10次所得模型平均值作为上海地区金线侧褶蛙的潜在空间分布格局。选择刀切法(Jackknife)分析每个变量对金线侧褶蛙潜在空间分布格局的重要性, 使用受试者操作特征曲线(receiver operating characteristic curve, ROC)下的面积值(area under the curve, AUC)进行模型总有效率的评价: 0.6–0.7为较差; 0.7–0.8为一般; 0.8–0.9为良好; 0.9–1.0为优秀(Swets, 1988)。

1.6 地理距离和阻力距离

已有的研究统计发现, 两栖动物的最大扩散距离多在2 km以内(Smith & Green, 2005), 前期的研究也发现上海地区2 km半径范围内的景观结构对两栖动物群落的丰富度和多度等具有显著的影响

(Zhang et al, 2016)。因此, 本研究将以每个采样点为中心、半径2 km范围内的所有金线侧褶蛙划归在一个地方小种群中。通过ArcGIS计算得到两两采样点之间的欧式距离(Euclidean distance); 将MaxEnt模型模拟所得上海地区金线侧褶蛙生境适宜值(0–1)取倒数处理(Wang et al, 2013), 得到生境扩散阻力值。使用Circuitscape 4.0 (McRae & Beier, 2007), 选择成对模式(pairwise mode), 其余参数采用默认值, 计算各地方小种群间的阻力距离矩阵并生成扩散路径电流图。使用扩散路径电流图指示金线侧褶蛙在上海范围内的潜在扩散廊道, 电流值越高, 表示其扩散的可能性越大, 该区域成为其扩散廊道的可能性也越大。

1.7 生境适宜值与城市化水平之间的相关性

为进一步分析上海地区金线侧褶蛙生境适宜值与城市化水平之间的关系, 我们按照Zhang等(2016)的方法, 使用ArcGIS分别以15个采样点(图1)的中心为圆心, 为每个地方小种群建立2 km半径的区域, 基于土地利用类型图层, 计算该区域内人造地表的占比, 用来代表该小种群所在栖息地的城市化水平(Lin et al, 2020), 其值越高, 代表该区域城市化水平越高。同时使用ArcGIS提取该区域内金线侧褶蛙的生境适宜值并计算其平均值, 以生境适宜均值的大小衡量相应小种群所在栖息地的整体适宜性水平, 区域内该均值越大, 其栖息地适宜性水平越高。在R 4.1.3 (<https://www.r-project.org/>)中对各地方小种群的生境适宜均值与城市化水平进行Pearson相关分析。

1.8 地方小种群间的隔离模型

使用R程序包ade4 1.7-20 (Dray & Dufour, 2007)对SSR、SNP这两种分子标记计算得到的15个地方小种群间的遗传距离矩阵与欧式距离矩阵和由Circuitscape计算得到的阻力距离矩阵分别进行Mantel相关性检验(Mantel, 1967), 探究地方小种群间遗传分化水平是否符合距离隔离模型(isolation by distance, IBD; Wright, 1943)或阻力隔离模型(isolation by resistance, IBR; McRae, 2006)。

2 结果

2.1 上海地区金线侧褶蛙潜在空间分布格局

MaxEnt模型模拟所得金线侧褶蛙潜在空间分

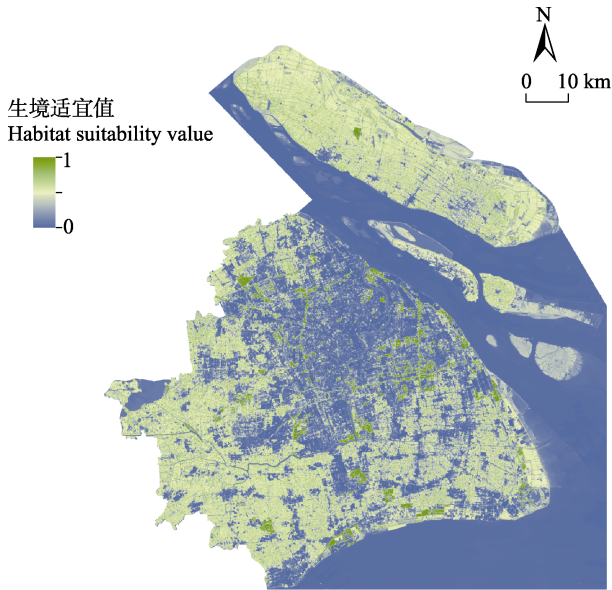


图2 上海金线侧褶蛙潜在空间分布
Fig. 2 The potential spatial distribution of *Pelophylax plancyi* in Shanghai

布图的(图2)训练集平均AUC值为 0.911 ± 0.006 (mean \pm SD), 说明模型预测效果优秀, 可用于预测上海地区金线侧褶蛙的空间分布。计算所得15个采样点生境适宜均值与城市化水平之间呈显著负相关($r = -0.610, P = 0.016$; 表1)。

在使用的3种环境变量(附录2)中, NDVI对模型的百分比贡献率最大($51.833\% \pm 9.136\%$)。刀切法检验结果表明, 单独使用NDVI变量时, 训练集增益(training gain)最高(0.924 ± 0.080), 土地利用类型(0.904 ± 0.058)次之, 地表温度(0.887 ± 0.023)最低(图3a)。金线侧褶蛙的出现概率随着NDVI值的增加而上升(图3b); 在土地利用类型的选择上, 林地和绿地的预测概率值最高, 内陆水体和耕地次之, 人造地表、淤泥质海滩和河口及海洋水体的预测概率低于0.5(图3c); 随着地表温度的升高, 其预测概率先增加后减小, 当地表温度在 35°C 左右时出现概率达到峰值(图3d)。

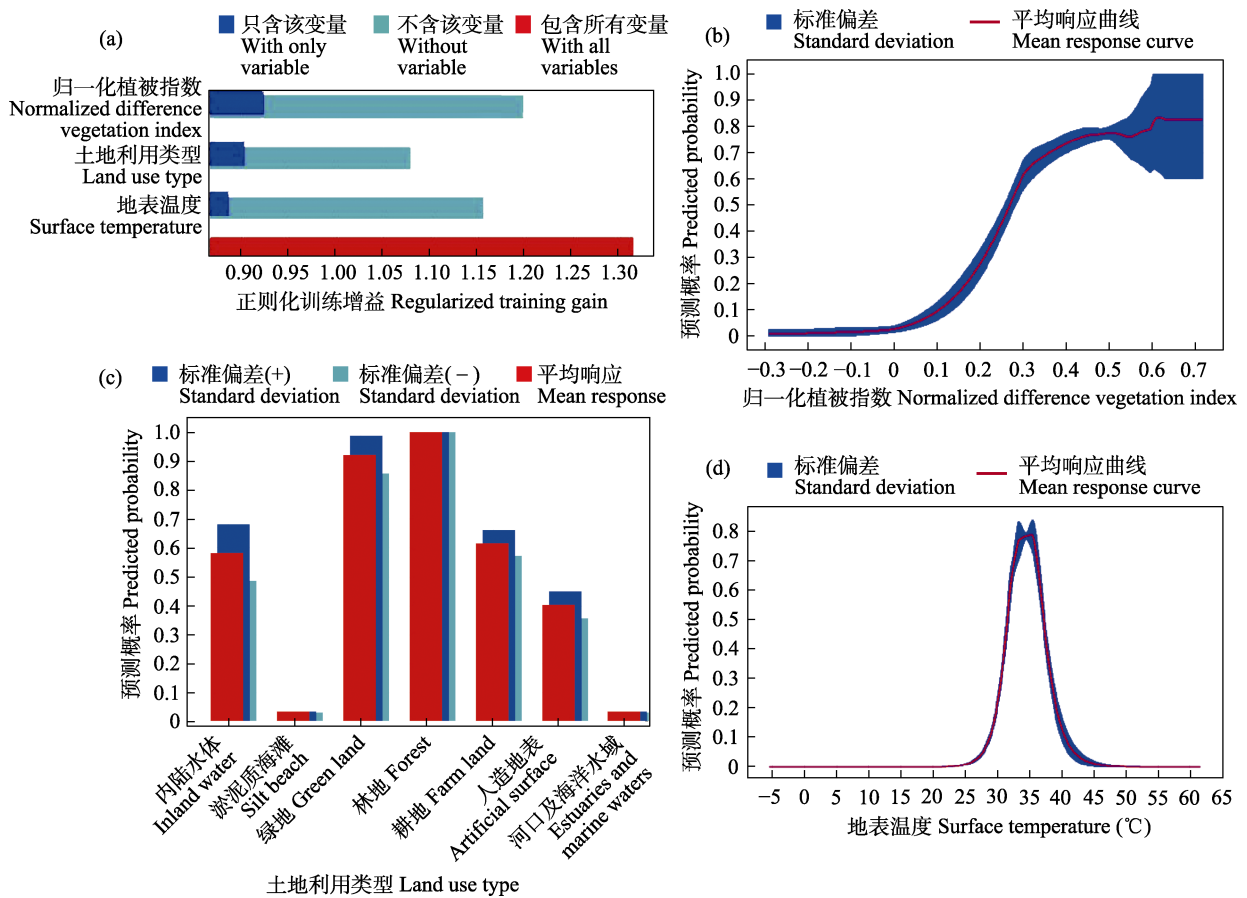


图3 环境因子对金线侧褶蛙潜在分布的相对贡献率(a)及响应图(b-d)
Fig. 3 Schematic diagram of the contribution rate of environmental factors to the potential distribution of *Pelophylax plancyi* (a) and the response of environmental factors to the potential distribution (b-d)

2.2 栖息地景观连通性

从整体上看, 近郊和远郊的栖息地在电流模型呈现较高的电流值(图4), 仍保留有较高的景观连通性。地方小种群间的阻力距离平均值为 9.661 ± 4.654 。其中, 位于近郊的辰山植物园(CS)和松南郊野公园(SN)两地小种群间阻力距离最小(3.223)。位于中心城区的共青森林公园(GQ)和位于远郊的崇明岛陈家镇(CJ)两地小种群间阻力距离最大(21.914)(表2)。

2.3 地方小种群间隔离模式

基于SSR和SNP分子数据的 F_{ST} 和 $F_{ST}/(1-F_{ST})$ 分别作为遗传距离指标的Mantel检验结果(表3)表明: 欧式距离矩阵和遗传距离矩阵之间并未表现出显著的相关性; 而阻力距离矩阵和遗传距离矩阵之间均存在显著的正相关, 遗传分化程度随着阻力距离的增大而增大。

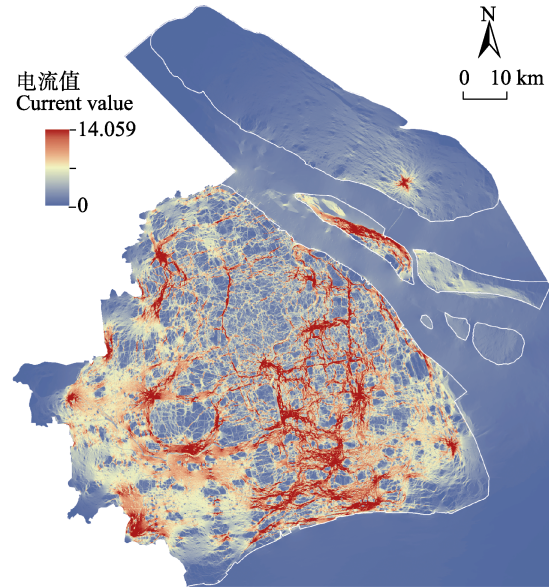


图4 上海地区金线侧褶蛙扩散路径电流图
Fig. 4 The disperse path map of *Pelophylax plancyi* in Shanghai based on current flows

表2 15个金线侧褶蛙地方小种群间的欧式距离系数(左下)及阻力距离系数(右上)

Table 2 Pairwise Euclidean distance (below diagonal) and resistance distance (above diagonal) between 15 local populations of *Pelophylax plancyi*

	CP	BG	GQ	CS	SN	PJ	XY	WG	JB	QX	LX	BF	LG	PS	CJ
CP	-	8.921	10.583	7.182	6.970	7.395	7.299	5.691	8.779	8.835	7.912	6.766	6.943	12.184	19.107
BG	13.092	-	13.819	7.759	7.633	8.225	8.681	7.829	9.858	9.460	8.627	8.260	8.816	14.709	21.486
GQ	11.502	21.893	-	11.321	11.353	12.329	12.160	10.787	11.826	13.005	12.284	11.578	11.779	14.775	21.914
CS	38.632	26.020	44.400	-	3.223	6.173	6.094	5.651	5.873	4.033	4.085	5.543	6.352	12.049	18.753
SN	38.143	25.329	47.017	14.861	-	5.695	5.540	5.228	6.495	4.721	3.481	4.975	5.877	12.014	18.738
PJ	20.314	13.272	31.584	30.861	23.018	-	5.935	5.435	8.586	7.787	6.666	5.698	6.356	12.952	19.726
XY	30.711	27.821	42.069	43.910	32.645	15.007	-	4.826	8.526	7.674	6.447	4.485	5.339	12.598	19.361
WG	18.445	22.859	28.488	46.662	39.897	16.884	16.375	-	7.768	7.261	6.154	4.269	4.300	11.210	18.016
JB	38.090	34.177	34.380	32.553	45.087	46.981	61.885	55.283	-	7.615	7.402	7.972	8.546	12.503	19.053
QX	55.905	43.777	60.139	18.119	29.195	48.796	61.102	64.778	38.533	-	5.428	7.115	7.946	13.715	20.421
LX	60.891	48.251	69.988	31.233	22.971	43.667	48.216	59.805	63.727	33.378	-	5.858	6.782	12.937	19.659
BF	41.736	40.070	52.729	55.036	42.461	27.280	12.290	24.799	74.170	71.550	54.098	-	4.068	11.904	18.654
LG	40.987	46.146	49.087	68.159	58.566	37.302	26.395	23.480	78.639	86.020	74.354	22.382	-	11.801	18.530
PS	24.212	36.120	14.477	58.697	61.387	44.372	52.475	36.883	43.953	73.881	84.346	61.639	52.830	-	13.680
CJ	39.235	51.594	30.122	74.281	76.911	58.910	65.210	48.951	56.961	89.118	99.844	72.958	60.178	15.649	-

地方小种群缩写详见表1。The abbreviation of local populations corresponds to Table 1.

表3 距离隔离模型和阻力隔离模型的Mantel检验验证

Table 3 Mantel test for isolation by distance and isolation by resistance

空间距离 Spatial distance	F_{ST}		$F_{ST}/(1-F_{ST})$	
	SSR	SNP	SSR	SNP
欧氏距离 Euclidean distance	0.030	0.005	0.031	0.005
阻力距离 Resistance distance	0.593**	0.420*	0.598**	0.419*

SSR: 微卫星位点; SNP: 单核苷酸多态性位点; F_{ST} : 遗传分化系数。表内数值均为r值。* $P < 0.05$; ** $P < 0.01$ 。

SSR, Simple sequence repeat; SNP, Single nucleotide polymorphism; F_{ST} , Coefficient of inheritance differentiation. The table shows r values of Mantel test. * $P < 0.05$; ** $P < 0.01$.

3 讨论

两栖动物作为受威胁程度最高的陆生脊椎动物, 其41%的物种都处于受胁状态(threatened; IUCN, 2021), 而城市化是威胁其生存的最主要因素之一(Hamer & McDonnell, 2008)。相较于鸟类和哺乳类(Magle et al, 2012), 对城市化背景下两栖动物的研究仍然匮乏(Hamer & McDonnell, 2008; Magle et al, 2012)。与此同时, 全球因城市化而受威胁的两栖类物种中, 80%分布在热带和亚热带的发展中国家和地区(Hamer & McDonnell, 2008), 而两栖动物的城市生态学研究多集中于地处温带的发达国家(Botzat et al, 2016; Johnson & Munshi-South, 2017)。另一方面, 发展中国家和地区是当下和未来全球城市化高速发展的热点区域, 因此热带和亚热带地区两栖动物的城市生态学研究对全球两栖类生物多样性保护的影响不容忽视(Hamer & McDonnell, 2008)。上海地处亚热带地区, 作为正在经历高速城市化发展的代表性城市, 为我们研究城市化背景下的两栖动物提供了理想的研究区域。

上海以环状的形式向外进行城市化扩张, 拥有完整的“中心城区—近郊—远郊”城市化梯度(Kuang et al, 2014)。上海地区金线侧褶蛙的生境适宜性随着城市化水平的上升而显著下降, 证明高度城市化发展会给两栖动物带来负面影响(Lin et al, 2020)。人造地表占比高、植被覆盖低的区域, 城市热岛效应可使其地表温度高达43℃(图2, 图3), 不利于金线侧褶蛙的生存。城市化通过改变自然栖息地的土地利用类型以及相关区域的自然温度变化规律等因素对两栖动物的分布产生影响(Yang et al, 2022)。水体对于两栖动物的生存和繁殖至关重要, 但是并非所有类型的水体均可以作为这类物种的适宜栖息地。例如, 穿越上海城区的主干河流黄浦江、上海西部的淀山湖、东部毗邻的东海等大型水体均不适宜金线侧褶蛙的生存(图2)。尽管如此, 城市发展过程中仍保有部分适宜两栖动物生存的栖息地空间。本研究发现, 植被覆盖度高、温度在35℃左右的小型水域更适宜金线侧褶蛙的生存(图3d)。在中国大部分城市群, 林地和草地的占比会对两栖动物的丰富度分布产生积极影响(Lin et al, 2020)。上海的林绿地空间结构较为复杂, 在林下、绿地常存在

小型水体^①, 而这一结构恰好可满足金线侧褶蛙的生存需要。小型水体能够为两栖动物营造适宜其生存的微生境^②。例如, 维持小型水体周边的植被覆盖度有利于金线侧褶蛙种群的延续(Zhang et al, 2016)。此外, 由于金线侧褶蛙对于栖息地水体具有高度依赖性, 其自身有限的扩散能力同样可能导致人造地表对其栖息地适宜性的影响较小。这提示我们, 在城市化水平较高的区域, 城市公园、绿化带等城市公共绿地仍然有可能成为适宜两栖动物生存的优良栖息地。

城市化不断扩张导致的栖息地面积减少和质量下降可能会使对栖息地依赖度高而扩散能力弱的两栖物种面临种群数量下降、遗传多样性丧失的风险(Tsuji et al, 2011), 甚至会影响种群遗传结构(Hamer & McDonnell, 2008)。栖息地连通性的保持对物种的长期生存至关重要(McRae & Beier, 2007)。通过保护栖息地之间的连通性, 可以减缓因栖息地质量变化和破碎化造成的物种数量减少(Tsuji et al, 2011), 也能促进遗传变异, 提升物种遗传多样性(Munshi-South et al, 2016)。金线侧褶蛙的扩散力较弱, 加上城市化造成的隔离效应(Wei et al, 2020)导致金线侧褶蛙种群易出现种群下水平的遗传分化, 形成具有不同遗传结构的空间上相对隔离的地方小种群(附录1)。传统IBD模型分析遗传分化与地理距离之间的相关性(Wright, 1943)。该模型是基于栖息地同质化的假设前提建立的(McRae, 2006)。然而个体从一个种群扩散到另一个种群时, 经常需要通过不同类型的景观, 不同的景观构成会对其扩散产生不同的阻力, 也会影响个体扩散路径的选择(McRae, 2006)。因此, 由IBD模型发展而来的IBR模型在前者的基础上进一步考虑了栖息地异质性对物种扩散产生的影响(McRae, 2006)。上海地区的城市景观异质性使得不同景观组成对金线侧褶蛙的个体扩散和基因交流产生差异化的阻碍效果, 符合IBR模型的使用场景(表3)。廊道被认为有利于增强栖息地间的连通性, 从而增强基因流, 改善地方小种群的遗传多样性, 进而提升城市化区域

① 上海市绿化和市容管理局, 上海市园林设计研究总院有限公司 (2018) 绿地设计规范(修订)。

② 岳衢 (2019) 上海市公园无尾两栖类分布及其繁殖栖息地研究. 硕士学位论文, 华东师范大学, 上海。

整体的生物多样性水平(Tewksbury et al, 2002)。上海的城市化对景观结构的改造所造成的异质性景观对金线侧褶蛙的个体扩散产生了显著的负面影响。相比于地理距离, 扩散阻力能够更好地反映异质性景观对金线侧褶蛙的个体扩散造成的影响, 地方种群间的连通性建设需要将景观构成列入评价范围。


了解野生动物的空间分布格局及景观连通性对个体扩散和基因交流的影响, 能够为针对性保护措施的制定提出科学建议。例如, 上海外环高架路(图1)沿线的外环绿带是规划中(2018–2035年)的重要市区野生动物栖息地和廊道^①。而本研究证实围绕外环高架路的栖息地对金线侧褶蛙具有较高生境适宜值(图2)和较高的扩散电流值(图4), 说明在该栖息地中的两栖动物不仅生存可能性高, 扩散可能性也较高。这意味着将外环绿带作为未来城市生态空间的规划方案是合理的, 科学地保护和规划外环绿带有利于野生动物的栖息与个体的扩散交流。此外, 上海陆域南部和西南部区域金线侧褶蛙的潜在空间分布(图2)和扩散(图4)可能性较高, 在未来上海生态城市建设过程中, 对这两部分区域应当以维持现有栖息地为主, 提供适宜两栖动物生存的具有较高植被覆盖度的小型水域, 比如池塘、湿地或溪流(Hamer & McDonnell, 2008), 辅以廊道建设以促进两栖动物种群的保护和扩散。与南部和西南部情况不同, 上海陆域北部和东北部区域包括部分中心城区, 受人类活动影响大, 城市化程度高, 适宜金线侧褶蛙生存的栖息地少(图2), 其自然扩散可能性也更低(图4)。考虑到上海总体区域的生物多样性, 未来对于该区域应以栖息地修复为先, 推进城市公园、楔形绿地等建设, 在此基础上再进行廊道构建, 促进个体的扩散和交流。总之, 本研究以两栖动物为例, 探讨了上海地区潜在野生动物栖息地的分布格局和野生动物扩散廊道的分布。本研究为上海市加强和提升生态文明建设提供了理论参考, 为上海市未来生态空间的规划建设提供了科学依据和研究案例。


致谢: 感谢上海市林业局、上海市绿化和市容管理

^① 上海市绿化和市容管理局, 上海市规划和自然资源局 (2020) 上海市生态空间专项规划(2018–2035)(草案公示稿)。

局相关工作人员在野外调查工作中的支持与帮助。

ORCID

韦旭  <https://orcid.org/0000-0002-7074-0878>

马硕  <https://orcid.org/0000-0001-7094-470X>

王正寰  <https://orcid.org/0000-0002-3493-136X>

参考文献

- Botzat A, Fischer LK, Kowarik I (2016) Unexploited opportunities in understanding liveable and biodiverse cities. A review on urban biodiversity perception and valuation. *Global Environmental Change*, 39, 220–233.
- Danecek P, Auton A, Abecasis G, Albers CA, Banks E, DePristo MA, Handsaker RE, Lunter G, Marth GT, Sherry ST, McVean G, Durbin R, 1000 Genomes Project Analysis Group (2011) The variant call format and VCFtools. *Bioinformatics*, 27, 2156–2158.
- Deng SB, Du HJ, Xu EH, Chen JQ (2014) ENVI Remote Sensing Image Processing Method, 2nd edn. Higher Education Press, Beijing. (in Chinese) [邓书斌, 杜会建, 徐恩惠, 陈秋锦 (2014) ENVI遥感图像处理方法(第二版). 高等教育出版社, 北京.]
- Diao YX, Zhao QQ, Weng Y, Huang ZX, Wu YQ, Gu BJ, Zhao Q, Wang F (2022) Predicting current and future species distribution of the raccoon dog (*Nyctereutes procyonoides*) in Shanghai, China. *Landscape and Urban Planning*, 228, 104581.
- Dray S, Dufour AB (2007) The ade4 package: Implementing the duality diagram for ecologists. *Journal of Statistical Software*, 22(4), 1–20.
- Excoffier L, Laval G, Schneider S (2007) Arlequin (version 3.0): An integrated software package for population genetics data analysis. *Evolutionary Bioinformatics Online*, 1, 47–50.
- Gippet JMW, Mondy N, Diallo-Dudek J, Bellec A, Dumet A, Mistler L, Kaufmann B (2017) I'm not like everybody else: Urbanization factors shaping spatial distribution of native and invasive ants are species-specific. *Urban Ecosystems*, 20, 157–169.
- Grimm NB, Faeth SH, Golubiewski NE, Redman CL, Wu JG, Bai XM, Briggs JM (2008) Global change and the ecology of cities. *Science*, 319, 756–760.
- Guzy JC, McCoy ED, Deyle AC, Gonzalez SM, Halstead N, Mushinsky HR (2012) Urbanization interferes with the use of amphibians as indicators of ecological integrity of wetlands. *Journal of Applied Ecology*, 49, 941–952.
- Hamer AJ, McDonnell MJ (2008) Amphibian ecology and conservation in the urbanising world: A review. *Biological Conservation*, 141, 2432–2449.
- Hu HY (1987) Demography in China (Shanghai Part). China Financial & Economic Publishing House, Beijing. (in Chinese) [胡焕庸 (1987) 中国人口(上海分册). 中国财政

- 经济出版社, 北京.]
- Huang ZY, Tang ZY, Zong Y (1980) Amphibian and reptile species in Shanghai. *Natural Science*, (3), 17–20. (in Chinese) [黄正一, 唐子英, 宗愉 (1980) 上海地区的两栖爬行动物. *博物*, (3), 17–20.]
- IUCN (International Union for Conservation of Nature) (2021) The IUCN Red List of Threatened Species, Version 2021-3. <https://www.iucnredlist.org/>. (accessed on 2022-07-12)
- Johnson MTJ, Munshi-South J (2017) Evolution of life in urban environments. *Science*, 358, eaam8327.
- Kuang WH, Chi WF, Lu DS, Dou YY (2014) A comparative analysis of megacity expansions in China and the U.S.: Patterns, rates and driving forces. *Landscape and Urban Planning*, 132, 121–135.
- Li B, Zhang W, Shu XX, Pei EL, Yuan X, Wang TH, Wang ZH (2018) Influence of breeding habitat characteristics and landscape heterogeneity on anuran species richness and abundance in urban parks of Shanghai, China. *Urban Forestry & Urban Greening*, 32, 56–63.
- Lin P, Yang L, Zhao SQ (2020) Urbanization effects on Chinese mammal and amphibian richness: A multi-scale study using the urban-rural gradient approach. *Environmental Research Communications*, 2, 125002.
- Magle SB, Hunt VM, Vernon M, Crooks KR (2012) Urban wildlife research: Past, present, and future. *Biological Conservation*, 155, 23–32.
- Mantel N (1967) The detection of disease clustering and a generalized regression approach. *Cancer Research*, 27, 209–220.
- McRae BH (2006) Isolation by resistance. *Evolution*, 60, 1551–1561.
- McRae BH, Beier P (2007) Circuit theory predicts gene flow in plant and animal populations. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 104, 19885–19890.
- Munshi-South J, Zolnik CP, Harris SE (2016) Population genomics of the Anthropocene: Urbanization is negatively associated with genome-wide variation in white-footed mouse populations. *Evolutionary Applications*, 9, 546–564.
- Phillips SJ, Anderson RP, Schapire RE (2006) Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling*, 190, 231–259.
- Rousset F (1997) Genetic differentiation and estimation of gene flow from *F*-statistics under isolation by distance. *Genetics*, 145, 1219–1228.
- Semlitsch RD (2000) Principles for management of aquatic-breeding amphibians. *The Journal of Wildlife Management*, 64, 615–631.
- Semlitsch RD (2008) Differentiating migration and dispersal processes for pond-breeding amphibians. *The Journal of Wildlife Management*, 72, 260–267.
- Seto KC, Güneralp B, Hutyra LR (2012) Global forecasts of urban expansion to 2030 and direct impacts on biodiversity and carbon pools. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 109, 16083–16088.
- Shanghai Bureau of Statistics (2022) Shanghai Statistical Yearbook 2022. China Statistics Press, Beijing. (in Chinese) [上海市统计局 (2022) 2022年上海统计年鉴. 中国统计出版社, 北京.]
- Smith MA, Green DM (2005) Dispersal and the metapopulation paradigm in amphibian ecology and conservation: Are all amphibian populations metapopulations? *Ecography*, 28, 110–128.
- Swets JA (1988) Measuring the accuracy of diagnostic systems. *Science*, 240, 1285–1293.
- Tewksbury JJ, Levey DJ, Haddad NM, Sargent S, Orrock JL, Weldon A, Danielson BJ, Brinkerhoff J, Damschen EI, Townsend P (2002) Corridors affect plants, animals, and their interactions in fragmented landscapes. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 99, 12923–12926.
- Tsuji M, Ushimaru A, Osawa T, Mitsuhashi H (2011) Paddy-associated frog declines via urbanization: A test of the dispersal-dependent-decline hypothesis. *Landscape and Urban Planning*, 103, 318–325.
- United Nations (2019) World Urbanization Prospects: The 2018 Revision. <https://esa.un.org/unpd/wup/publications>. (accessed on 2022-11-28)
- Wang IJ (2013) Examining the full effects of landscape heterogeneity on spatial genetic variation: A multiple matrix regression approach for quantifying geographic and ecological isolation. *Evolution*, 67, 3403–3411.
- Wang IJ, Glor RE, Losos JB (2013) Quantifying the roles of ecology and geography in spatial genetic divergence. *Ecology Letters*, 16, 175–182.
- Wang M, Li JX, Kuang SJ, He YJ, Chen GJ, Huang Y, Song CH, Anderson P, Łowicki D (2020) Plant diversity along the urban-rural gradient and its relationship with urbanization degree in Shanghai, China. *Forests*, 11, 171.
- Wang YH, Yang KC, Bridgman CL, Lin LK (2008) Habitat suitability modelling to correlate gene flow with landscape connectivity. *Landscape Ecology*, 23, 989–1000.
- Ward DF (2007) Modelling the potential geographic distribution of invasive ant species in New Zealand. *Biological Invasions*, 9, 723–735.
- Wei X, Huang ML, Yue Q, Ma S, Li B, Mu ZQ, Peng C, Gao WX, Liu WL, Zheng JX, Weng XD, Sun XH, Zuo QQ, Bo SQ, Yuan X, Zhang W, Yang G, Ding YZ, Wang XM, Wang TH, Hua PY, Wang ZH (2020) Long-term urbanization impacts the eastern golden frog (*Pelophylax plancyi*) in Shanghai City: Demographic history, genetic structure, and implications for amphibian conservation in intensively urbanizing environments. *Evolutionary Applications*, 14, 117–135.
- Wright S (1943) Isolation by distance. *Genetics*, 28, 114–138.
- Yang L, Zhao SQ, Liu SG (2022) A global analysis of urbanization effects on amphibian richness: Patterns and drivers. *Global Environmental Change*, 73, 102476.

董廷玮等: 上海地区金线侧褶蛙种群的潜在空间分布格局及其景观连通性

Zhang W, Li B, Shu XX, Pei EL, Yuan X, Sun YJ, Wang TH, Wang ZH (2016) Responses of anuran communities to rapid urban growth in Shanghai, China. *Urban Forestry & Urban Greening*, 20, 365–374.

Ecological consequences of rapid urban expansion: Shanghai, China. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 4, 341–346.

Zhao SQ, Da LJ, Tang ZY, Fang HJ, Song K, Fang JY (2006)

(责任编辑: 王彦平 责任编辑: 闫文杰)

附录 Supplementary Material

附录1 15个地方小种群间的遗传分化系数

Appendix 1 The pairwise fixation index (F_{ST}) between 15 local populations
<https://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2022692-1.pdf>

附录2 用于上海地区金线侧褶蛙种群的潜在空间分布模型构建的环境因子

Appendix 2 Environmental factors used in the potential distribution model of *Pelophylax plancyi* in Shanghai, China
<https://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2022692-2.pdf>



•研究报告•

长江上游支流赤水河流域底栖动物物种多样性与保护对策

张多鹏^{1,2}, 刘洋^{1,3}, 李正飞^{1*}, 葛奕豪^{1,3}, 张君倩¹, 谢志才¹

1. 中国科学院水生生物研究所淡水生态与生物技术国家重点实验室, 武汉 430072; 2. 大连海洋大学水产与生命学院, 辽宁大连 116000; 3. 中国科学院大学, 北京 100049

摘要: 作为长江上游唯一未在干流建坝的一级支流和长江上游珍稀特有鱼类国家级自然保护区的核心区, 赤水河流域孕育和保护了极为丰富的底栖动物多样性。然而对赤水河底栖动物的了解仍不充分, 缺乏涵盖整个流域的连续性、季节性的底栖动物调查。本研究于2019–2021年按季度开展4次调查, 系统评估了赤水河水系底栖动物物种多样性, 更新了物种名录, 甄别出其驱动机制及受胁因素, 并提出相应的保护对策。本次调查共记录底栖动物5门9纲22目86科186属209种。全流域优势种均为昆虫类, 如蜉蝣属一种(*Ephemera* sp.)、扁蜉属一种(*Heptagenia* sp.)、河花蜉属一种(*Polamanthus* sp.)、四节蜉属一种(*Baetis* sp.)、潜水蝽科一种(*Naucoridae* sp.)和多足摇蚊属一种(*Polypedilum* sp.)。春季底栖动物的物种丰富度、Shannon-Wiener多样性指数、Simpson优势度指数、Pielou均匀度指数均高于其他季节。上游的密度、物种丰富度、Shannon-Wiener多样性指数和Simpson优势度指数均明显高于中下游。主坐标分析显示, 不同季节和不同河段间底栖动物群落结构差异显著。冗余分析结果显示, 底栖动物的分布主要受底质、海拔、流速、溶解氧、 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 和大尺度空间因子PCNM1、PCNM2、PCNM3、PCNM6的驱动。方差分解结果表明, 环境过滤对群落结构的影响大于空间因子(随机效应)。流域内的多重人类活动(如支流的梯级电站、采矿业、土地开发利用、酿酒业、旅游业等)严重影响底栖动物多样性。建议采取退耕还林、维持水文的自然节律、管控采矿业和酿酒业、优化防治外来入侵种等一系列对策, 建立有效的预测和风险评估机制。

关键词: 赤水河; 底栖动物; 群落结构; 物种多样性; 冗余分析

张多鹏, 刘洋, 李正飞, 葛奕豪, 张君倩, 谢志才 (2023) 长江上游支流赤水河流域底栖动物物种多样性与保护对策. 生物多样性, 31, 22674. doi: 10.17520/biods.2022674.

Zhang DP, Liu Y, Li ZF, Ge YH, Zhang JQ, Xie ZC (2023) Species diversity and recommended rehabilitative strategies of benthic macroinvertebrate in the Chishui River, a tributary of the Upper Yangtze River. Biodiversity Science, 31, 22674. doi: 10.17520/biods.2022674.

Species diversity and recommended rehabilitative strategies of benthic macroinvertebrate in the Chishui River, a tributary of the Upper Yangtze River

Duopeng Zhang^{1,2}, Yang Liu^{1,3}, Zhengfei Li^{1*}, Yihao Ge^{1,3}, Junqian Zhang¹, Zhicai Xie¹

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

2 College of Fisheries and Life Science, Dalian Ocean University, Dalian, Liaoning 116000

3 University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049

ABSTRACT

Aims: The Chishui River basin in the upper reaches of the Yangtze River harbors a rich array of macroinvertebrate diversity. While the area's importance has been acknowledged and is included in the National Rare and Endemic Fish Nature Reserve, our understanding of its macroinvertebrate diversity and dynamics remains limited. Importantly, continuous, seasonal macroinvertebrate surveys of the entire Chishui River basin have not been undertaken. To address this shortcoming, we conducted a comprehensive analysis of species diversity in this system and updated the species list

收稿日期: 2022-12-09; 接受日期: 2023-03-02

基金项目: 科技基础资源调查专项(2022FY100400)和国家自然科学基金(32271664)

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: lizhengfei@ihb.ac.cn

based on the combined datasets of 2019–2021 seasonal investigations.

Methods: Macroinvertebrates were sampled from the main stream and tributaries in autumn (October 2019), winter (December 2019), summer (July 2020) and spring (March 2021). One-way ANOVA was used to examine the differences of abundance, biomass and ecological indices between different reaches and different seasons. Principal co-ordinates analysis (PCoA) and PERMANOVA were adopted to test the variation of community structures among different reaches and seasons. Redundancy analysis was applied to identify the key environmental factors and spatial factors that significantly influence the community structure of macroinvertebrates. The potential drivers of observed community patterns and proposed protective strategies and actions were subsequently identified.

Results: A total of 209 species of 186 genera and 86 families in 22 orders and 5 phyla were recorded with the exclusively dominant species being aquatic insects: *Ephemera* sp., *Heptagenia* sp., *Polamanthus* sp., *Baetis* sp., *Naucoridae* sp. and *Polypedilum* sp. Indexes of species richness, abundance and measures of diversity (Shannon-Wiener diversity index, Simpson dominance index, Pielou evenness index) revealed substantial spatial-temporal differences, with the largest in spring and in the upstream region. PCoA showed that the macroinvertebrate community structure varied significantly between seasons and sections of the river. Redundancy analysis (RDA) showed that five environmental (substrate, altitude, velocity, dissolved oxygen, $\text{NH}_4^+\text{-N}$) and four large-scale spatial factors (PCNM1, PCNM2, PCNM3, PCNM6) were the key drivers underpinning community variation. Variation partitioning analysis indicated that environmental filtering had a stronger effect on community variation than spatial structuring.

Conclusion: To rehabilitate and protect the river's macroinvertebrate diversity, we recommend the implementation of multiple protective strategies and preventive actions. These include at the very least, the introduction of a ten-year fishing ban, continuous afforestation practices, and regulation of illegal mining and liquor-making industries to promote recovery of the natural hydrological rhythm and riparian zones. State-of-the-art methods to prevent and control invasive alien species, and the establishment of effective prediction and risk evaluation mechanisms are also recommended.

Key words: Chishui River; macrobenthos; community structure; biodiversity; redundancy analysis

赤水河是长江上游唯一一条干流没有筑坝且保持着自然流态的大型一级支流, 其独特的地质、气候、地形和地貌孕育了丰富的动植物资源(曹文宣, 2000), 在生物多样性保护中占有重要地位。然而, 近年来, 随着人口增长, 赤水河上游地区出现过度垦殖、滥砍乱伐等现象, 水土流失严重, 生态系统退化; 中下游地区的小煤窑、酒作坊数量急速增长, 城镇化、工业化快速推进(陈蕾等, 2011)。流域内存在以破坏生态环境为代价的经济增长现象, 赤水河流域的生物多样性正面临严重的威胁。

作为鱼类等水生动物的天然饵料, 底栖动物是河流生态系统的一个重要生物类群, 在物质循环、能量流动中发挥着极其重要的作用(蒋小明等, 2011)。底栖动物包含了从最低等的原生动物到昆虫等几乎所有的无脊椎动物门类, 它们具有生命周期较长、迁移能力较弱、分布范围广等特点。同时, 不同种类的底栖动物对水质的敏感性差异大、受外界干扰后群落的变化趋势可预测, 从而对环境有着很好的指示作用, 使该类群成为了解河流生态系统结构、功能及健康状况的指示类群。

有关赤水河底栖动物的研究已见报道, 但仍不充分, 主要表现为: (1)研究的尺度较小。对赤水河底

栖动物的研究大多聚焦于干流河段(蒋小明, 2009^①; 王军, 2018), 缺乏包含干流和支流的全流域调查。(2)缺乏连续性、季节性的调查。所得出的结论并不能充分反映赤水河底栖动物的真实情况。赤水河生境多样、水系复杂, 底栖动物资源十分丰富。在全球气候变化和人为活动加剧的情况下, 开展赤水河全流域的底栖动物多样性调查是科学评价其生态系统健康状况, 实现生物多样性保护和资源可持续开发利用的重要基础, 同时可为长江流域生物多样性的研究和保护提供较为全面的基础资料。

1 材料与方法

1.1 研究区域

赤水河发源于云南省镇雄县赤水河镇, 流经云南省、贵州省和四川省的13个县市, 在四川省泸州市合江县汇入长江。干流全长436.5 km, 流域面积20,440 km², 天然落差1,274.8 m。赤水河自茅台镇以上的区域为上游, 长224.7 km, 河道多为岩层走向切割, 河谷深邃, 两岸多为悬崖峭壁, 水流湍急; 茅台镇至赤水市为中游, 长54 km, 属山麓地带,

^① 蒋小明 (2009) 赤水河大型无脊椎动物生态学研究. 硕士学位论文, 中国科学院水生生物研究所, 武汉.

是高原与盆地的倾斜地带, 河谷较宽, 两岸间有台地; 赤水市至河口为下游, 河流长157.8 km, 多为丘陵盆地, 河宽水深, 水流较缓, 险滩明显减少, 是典型的丹霞地貌(秦强, 2021; 夏治俊, 2021^①)。赤水河流域位于云贵高原与四川盆地接壤地带, 属中亚热带大陆性季风气候, 温暖湿润, 无霜期长, 雨量充沛, 夏季湿热而冬季干旱(赵静等, 2015)。

1.2 样点设置及样品采集

赤水河全流域共布设54个样点, 包括上游20个, 中游21个, 下游13个, 调查的支流包括铜车河、倒流河、二道河、桐梓河、古蔺河以及习水河(图1)。分别于2019年10月(秋季)、2019年12月(冬季)、2020年7月(夏季)和2021年3月(春季)开展全流域的调查。根据采样点生境特征, 每个样点均采集2-3个定量样品和1个定性样品。在每个样点周边100 m的河段内, 选取代表性生境(流速、水深和底质组成)进行采集(图1)。定量采集时, 在深水处(水深 > 0.5 m)使用Peterson采泥器(面积0.0625 m²)采集; 浅水处(水深 < 0.5 m)使用Surber网(筛网孔径420 μm, 采样面积0.09 m²)进行。定性采集用D型网。样品经40目分样筛筛洗后, 置入封口袋中, 带回室内进行分拣。

将洗净的样品倒入解剖盘中, 逐一将动物标本拣出, 置入50 mL的塑料标本瓶中, 加入75%的酒精保存。在实验室内, 依据相关参考文献(刘月英, 1979; Morse et al, 1984; Epler, 2001; 周长发等, 2003; 王俊才和王新华, 2011; 张浩淼, 2012)完成种类鉴定。其中, 水生寡毛类和摇蚊幼虫的鉴定在显微镜下完成, 蛭类、腹足类和大多数水生昆虫则依靠体视显微镜完成。底栖动物的鉴定尽量到属或种级水平, 少部分鞘翅目物种鉴定到科水平。鉴定完成后, 记录每个物种的个数(条), 并用吸水纸将动物体表的水分吸干, 用1/10000的电子天平称重。在进行数据分析时, 根据采样面积换算为每平方米的密度和生物量。

1.3 环境指标的测定

环境因子的测定包括河流生境特征(物理因子)的现场调查及水质指标(化学因子)的实验室测定。在样本采集时, 现场测定样点的生境指标。采用YSI多参数便携式水质分析仪(YSI6600)测定水温、pH值和电导率等物理因子。海拔和地理坐标用手持式Garmin GPS-76测定。流速用LJD-10流速仪测定。将底质类型分为大石、鹅卵石、圆石、砾石、泥沙

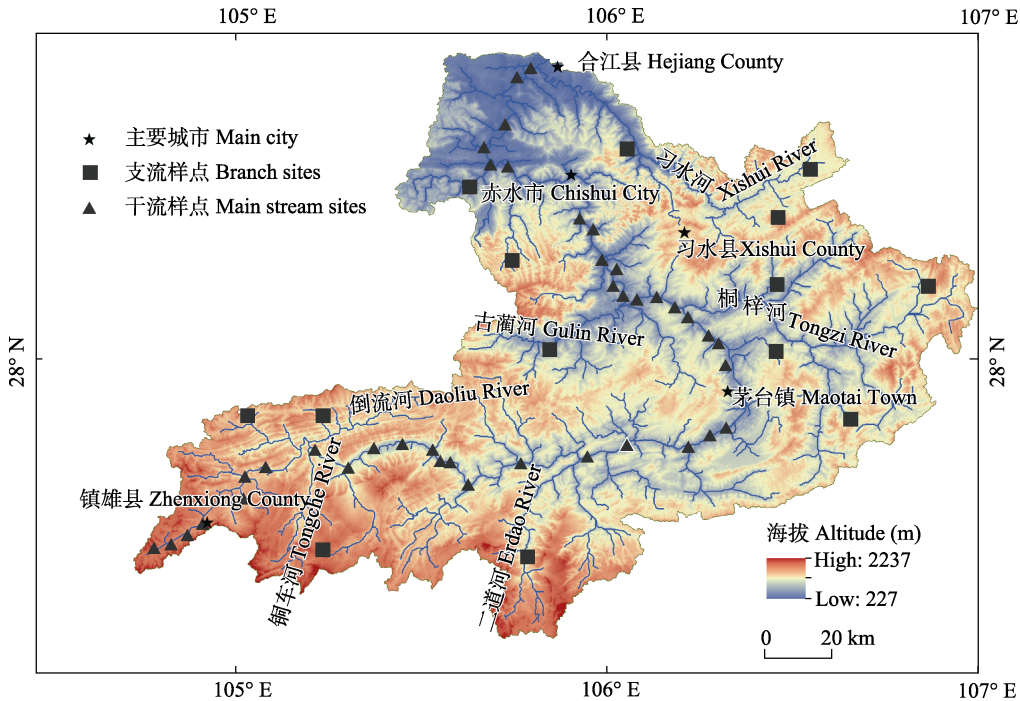


图1 赤水河流域底栖动物调查样点分布示意图

Fig. 1 Distribution of sampling sites for benthic macroinvertebrates in the Chishui River basin

① 夏治俊 (2021) 赤水河流域鱼类多样性格局及集合群落研究. 硕士学位论文, 中国科学院水生生物研究所, 武汉.

和黏土5类,并估测各底质类型的百分比。在各采样点采集水样1 L,于低温下避光保存,24 h内带回实验室,参照《水和废水监测分析方法(第四版)》(国家环境保护总局,2002)测定水体的化学指标,包括高锰酸盐指数(COD_{Mn})、总磷(total phosphate)、铵氮(NH₄⁺-N)、硝酸盐氮(NO₃⁻-N)、亚硝酸盐氮(NO₂⁻-N)和总氮(total nitrogen)。

1.4 数据处理

选择Shannon-Wiener多样性指数(H') (Shannon, 1948)、Simpson优势度指数(D) (Simpson, 1949)、Pielou均匀度指数(J) (Pielou, 1975)来表征上、中、下游底栖动物群落的alpha多样性。各指数计算方法如下:

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

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

$$J = H' / \ln S \quad (3)$$

式中, S 为物种数, P_i 为物种 i 在样本中的相对丰度。

使用单因素方差分析(one-way ANOVA)检测赤水河不同季节和河段的底栖动物密度、生物量和多样性指数的差异。如果方差齐性,就用HSD (Tukey's honestly significant difference)检验;如果方差不齐,就选用Games-Howell检验。本研究中,将单个物种密度百分比大于5%的定义为优势种(Bunn et al, 1986; 熊晶等, 2012)。使用主坐标分析(principal coordinates analysis, PCoA)和PERMANOVA检验比较不同季节和河段的底栖动物群落结构。单因素方差分析在SPSS 26.0中完成,主坐标分析和PERMANOVA分别使用R语言pcoa程序包和vegan程序包中的函数“PERMANOVA”完成。

利用IndVal指数(index of valuation)进行指示物种和指示值分析。计算赤水河上、中、下游底栖动物的指示值,选择指示值高且具有显著性的物种作为不同河段的指示物种。指示值高表明该物种在特定河段更为普遍,并且在该河段的绝大部分样点均存在。物种指示值计算在R语言中使用labdsv程序包中的函数“indval”实现(Robert, 2016)。指示值的显著性通过置换检验来计算。

采用主轴邻距法(principal coordinates of

neighbor matrices, PCNM)来度量样点间的空间变量(Borcard & Legendre, 2002),该方法是基于各样点的空间坐标位置,计算出多尺度上具有空间正自相关的特征值,用特征值作为空间变量来解释扩散等随机过程引起的群落变化。共获取空间正自相关的PCNM变量24个,这些变量被应用于后续的分析中。其中,拥有较大特征值的PCNM变量(如PCNM1)代表大尺度的空间过程,拥有较小特征值的PCNM变量(如PCNM24)则代表小尺度的空间过程。PCNM分析在R语言使用vegan程序包中的pcnm()函数实现。

运用束缚型排序方法解析解释变量(环境因子和空间因子)和响应变量(底栖动物群落参数)间的关系。首先对赤水河底栖动物群落数据进行除趋势对应分析(detrended correspondence analysis, DCA),计算最长梯度值,结果显示线性模型(gradient length < 3 standard units)更适合群落与环境因子关系的解析,本研究采用冗余分析(redundancy analysis, RDA) (Leps & Smilauer, 2003)。为了优化分析,将群落数据进行lg($x+1$)转化。剔除具有较高相关性($r > 0.80$)及膨胀因子(inflation factor)大于20的环境因子,同时在分析中降低稀有物种的权重。DCA和RDA分析在Canoco for Windows 5.0中完成。

利用方差分解(variation partitioning, VPA)分割环境因子和空间因子对响应变量(群落结构)的贡献大小。首先将赤水河底栖动物群落组成之间的变异看作一个整体,通过偏冗余分析将群落变异分解为4个部分:被环境因子解释的部分、被空间因子解释的部分、环境因子和空间因子共同解释的部分和未解释的部分,同时用置换性检验分析其显著性。最后根据各解释模型对应校正 R^2 (adjust R^2)值和 P 值来确定影响群落结构的因素(Peres-Neto et al, 2006)。方差分解在R语言使用vegan程序包中的varpart函数实现。

2 结果

2.1 环境因子特征

单因素方差分析结果显示,大部分环境因子如河宽、水深、海拔、总氮、高锰酸盐指数、溶解氧和氧化还原电位(oxidation-reduction potential, ORP)在上中下游之间差异显著($P < 0.05$) (表1)。从上游

表1 赤水河不同河段环境因子的均值和标准差

Table 1 Mean value and standard deviation of local environmental variables in the Chishui River

	上游 Upstream	中游 Midstream	下游 Downstream	F	P
河宽 Channel width (m)	36.07 ± 21.55	77.69 ± 51.53	193.80 ± 43.15	18.869	< 0.001*
流速 Current velocity (m/s)	1.04 ± 0.39	1.32 ± 0.78	0.70 ± 0.60	2.795	0.074
水深 Water depth (m)	0.26 ± 0.21	0.36 ± 0.14	0.63 ± 0.59	5.434	0.009*
海拔 Altitude (m)	920.55 ± 463.32	314.68 ± 51.60	213.55 ± 7.93	46.367	< 0.001*
大石 Boulder (%)	0.57 ± 0.18	0.31 ± 0.37	0.01 ± 0.03	16.172	< 0.001*
卵石 Pebble (%)	0.34 ± 0.89	0.04 ± 0.04	0.01 ± 0.03	6.319	0.004*
沙 Grit (%)	0.46 ± 0.13	0.25 ± 0.23	0.19 ± 0.38	6.036	0.005*
淤泥 Silt (%)	0.21 ± 0.18	0.62 ± 0.41	0.89 ± 0.22	14.465	< 0.001*
铵氮 Ammonia nitrogen (mg/L)	0.19 ± 0.06	0.21 ± 0.12	0.19 ± 0.07	0.262	0.771
总氮 Total nitrogen (mg/L)	3.65 ± 0.85	3.24 ± 0.19	2.71 ± 0.59	3.952	0.028*
总磷 Total phosphate (mg/L)	0.05 ± 0.02	0.06 ± 0.02	0.05 ± 0.01	0.319	0.729
高锰酸盐指数 COD _{MN} (mg/L)	1.78 ± 0.39	2.91 ± 0.78	3.58 ± 0.74	24.169	< 0.001*
电导率 Conductivity (μS/cm)	447.43 ± 164.49	590.49 ± 34.42	402.01 ± 193.23	2.664	0.083
溶解氧 Dissolved oxygen (mg/L)	15.08 ± 1.68	13.50 ± 0.75	12.03 ± 1.76	9.309	< 0.001*
pH	7.96 ± 0.41	8.04 ± 0.11	7.95 ± 0.07	0.358	0.701
氧化还原电位 Oxidation-reduction potential (mV)	73.32 ± 31.37	38.95 ± 20.36	42.79 ± 21.34	5.273	< 0.001*

* P < 0.05

到下游, 河宽、水深和高锰酸盐指数呈现递增趋势。上游位于山区, 底质以大石为主, 溶解氧与ORP较高。中下游底质则多为沙和淤泥, 中游铵氮要高于其他河段, 下游高锰酸盐指数最高。

2.2 物种组成和结构

2019–2021年记录底栖动物共209种, 隶属于5门9纲22目86科186属209种。其中线形动物门1种, 扁形动物门1种, 环节动物门16种, 软体动物门15种, 节肢动物门176种(图2)。

赤水河全流域底栖动物群落的平均密度和生物量分别为516.31 ind./m²和13.26 g/m²。全流域优势种为蜉蝣属一种(*Ephemera* sp.)、扁蜉属一种(*Heptagenia* sp.)、河花蜉属一种(*Polamanthus* sp.)、四节蜉属一种(*Baetis* sp.)、潜水蝾科一种(*Naucoridae* sp.)、多足摇蚊属一种(*Polypedilum* sp.)。

2.3 群落时空分布格局

本次调查结果显示, 赤水河底栖动物在不同季节与不同河段间群落组成差异较大。4个季度的优势种均为水生昆虫(表2)。其中, 四节蜉属一种在4个季度中均为优势种; 纹石蛾属一种(*Hydropsyche* sp.)、扁蜉属一种和多足摇蚊属一种亦是多个季度的优势种; 春季的优势种还有河花蜉属一种, 夏季的优势种还有霍甫水丝蚴(*Limnodrilus hoffmeisteri*); 秋季的优势种还包括花翅蜉属一种(*Baetiella* sp.)、柔裳蜉属一种(*Habrophlebiodes* sp.)、小蜉属一种(*Ephemerella* sp.)、齿斑摇蚊属一种(*Stictochironomus*

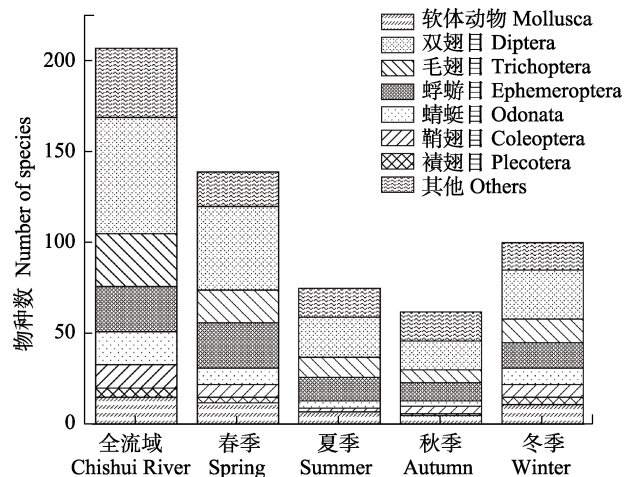


图2 赤水河流域大型底栖动物物种组成

Fig. 2 Species composition of benthic macroinvertebrates in the Chishui River

表2 赤水河不同季节大型底栖动物群落优势种百分比

Table 2 The density percentage of dominant species of benthic macroinvertebrates in each season of the Chishui River

物种 Taxa	春季 Spring (%)	夏季 Summer (%)	秋季 Autumn (%)	冬季 Winter (%)
霍甫水丝蚴 <i>Limnodrilus hoffmeisteri</i>		6.95		
四节蜉属一种 <i>Baetis</i> sp.	10.19	23.12	20.63	17.94
花翅蜉属一种 <i>Baetiella</i> sp.			6.61	
柔裳蜉属一种 <i>Habrophlebiodes</i> sp.			8.34	
小蜉属一种 <i>Ephemerella</i> sp.			5.17	
扁蜉属一种 <i>Heptagenia</i> sp.	13.39		27.53	
河花蜉属一种 <i>Polamanthus</i> sp.	11.91			
纹石蛾属一种 <i>Hydropsyche</i> sp.		6.64	14.31	15.05
齿斑摇蚊属一种 <i>Stictochironomus</i> sp.			5.75	
多足摇蚊属一种 <i>Polypedilum</i> sp.	9.13	5.72		

sp.) (表2)。

赤水河上游底栖动物以水生昆虫为主, 占上游密度的95%, 优势种为蜉蝣属一种、扁蜉属一种、河花蜉属一种、四节蜉属一种和潜水蝾科一种; 中游以摇蚊类群、软体动物为主, 优势种为似动蜉属一种 (*Cinygmula* sp.)、枝长跗摇蚊属一种 (*Cladotanytarsus* sp.)、多足摇蚊属一种、环棱螺属一种 (*Bellamyia* sp.) 以及湖球蚬 (*Sphaerium lacustre*); 下游则以四节蜉属一种、潜水蝾科一种、多足摇蚊属一种和齿斑摇蚊属一种为优势种 (表3)。

指示物种分析结果显示, 上中下游指示生物的种类和数量存在明显差异。总体而言, 水生昆虫是上游主要的指示生物, 部分摇蚊和腹足类是中下游的指示生物 (表4)。

从空间尺度上看, 上游底栖动物平均密度 (720.27 ind./m²) 要高于中游 (278.82 ind./m²) 与下游 (501.19 ind./m²), 上游的平均生物量 (11.45 g/m²) 要高于中游 (6.48 g/m²) 和下游 (6.28 g/m²) (图3)。从时间尺度看, 冬季底栖动物平均密度 (593.83 ind./m²) 高于春季 (516.31 ind./m²)、秋季 (493.11 ind./m²) 和夏季 (438.38 ind./m²); 春季底栖动物的平均生物量最高 (8.94 g/m²), 其次是夏季 (8.43 g/m²)、秋季 (7.44 g/m²) 和冬季 (6.29 g/m²) (图4)。

单因素方差分析结果显示, 赤水河从上游到下游底栖动物物种丰富度指数、Shannon-Wiener多样性指数、Simpson优势度指数逐步降低。上游底栖动物丰富度指数、Shannon-Wiener多样性指数、Simpson优势度指数与中下游有着显著差异 ($P < 0.05$), 而Pielou均匀度指数则无显著差异 ($P > 0.05$) (图3); 赤水河春季的底栖动物物种丰富度、Shannon-Wiener多样性指数、Simpson优势度指数、Pielou均匀度指数最高, 春季底栖动物物种丰富度、Shannon-Wiener多样性指数与冬季有显著差异 ($P < 0.05$) (图4)。

主坐标分析结果显示, 上游底栖动物群落结构与中下游明显分开, 主坐标轴PCoA 1和PCoA 2分别解释了17.25%和10.99%底栖动物群落结构的差异 (图5a)。夏秋冬三季底栖动物群落相似性较高, 春季底栖动物群落结构与其他季节相似性较低, 主坐标轴PCoA 1和PCoA 2分别解释了12.43%和11.23%底栖动物群落结构的差异 (图5b)。PERMANOVA分

表3 赤水河不同河段大型底栖动物群落优势种百分比

Table 3 The density percentage of dominant species of benthic macroinvertebrates in each reach of the Chishui River

物种 Taxa	全流域 Chishui River (%)	上游 Upstream (%)	中游 Midstream (%)	下游 Downstream (%)
蜉蝣属一种 <i>Ephemera</i> sp.	8.09	11.39		
扁蜉属一种 <i>Heptagenia</i> sp.	7.78	10.34		
河花蜉属一种 <i>Polamanthus</i> sp.	6.62	9.91		
四节蜉属一种 <i>Baetis</i> sp.	6.70	6.98		12.36
似动蜉属一种 <i>Cinygmula</i> sp.			7.39	
潜水蝾科一种 <i>Naucoridae</i> sp.	6.62	7.39		8.13
多足摇蚊属一种 <i>Polypedilum</i> sp.	6.55		16.37	15.99
齿斑摇蚊属一种 <i>Stictochironomus</i> sp.				27.99
枝长跗摇蚊属一种 <i>Cladotanytarsus</i> sp.			8.97	
环棱螺属一种 <i>Bellamyia</i> sp.			11.54	
湖球蚬 <i>Sphaerium lacustre</i>			7.04	

表4 赤水河不同河段指示物种

Table 4 Indicator taxa of different reaches in the Chishui River

物种 Taxa	河段 Reaches	指示值 Indicator value	显著 性 P
蜉蝣属一种 <i>Ephemera</i> sp.	上游 Upstream	0.721	0.004
细蜉属一种 <i>Caenis</i> sp.	上游 Upstream	0.520	0.013
扁蜉属一种 <i>Heptagenia</i> sp.	上游 Upstream	0.721	0.006
小蜉属一种 <i>Ephemerella</i> sp.	上游 Upstream	0.632	0.004
河花蜉属一种 <i>Polamanthus</i> sp.	上游 Upstream	0.782	0.001
亚美蜉属一种 <i>Ameletus</i> sp.	上游 Upstream	0.567	0.009
叉襁属一种 <i>Nemoura</i> sp.	上游 Upstream	0.368	0.030
角石蛾属一种 <i>Stenopsyche</i> sp.	上游 Upstream	0.421	0.029
短脉纹石蛾属一种 <i>Cheumatopsyche</i> sp.	上游 Upstream	0.416	0.048
龙虱科一种 <i>Dytiscidae</i> sp.	上游 Upstream	0.421	0.024
溪泥甲属一种 <i>Oulimnius</i> sp.	上游 Upstream	0.545	0.015
环足摇蚊属一种 <i>Cricotopus</i> sp.	上游 Upstream	0.474	0.023
大蚊属一种 <i>Tipula</i> sp.	上游 Upstream	0.886	0.001
朝大蚊属一种 <i>Antocha</i> sp.	上游 Upstream	0.400	0.039
虻科一种 <i>Tabanidae</i> sp.	上游 Upstream	0.316	0.025
水螅 <i>Hydrachnellae</i> sp.	中游 Midstream	0.059	0.032
多足摇蚊属一种 <i>Polypedilum</i> sp.	下游 Downstream	0.583	0.047
无距摇蚊属一种 <i>Acalcarella</i> sp.	下游 Downstream	0.388	0.015
齿斑摇蚊属一种 <i>Stictochironomus</i> sp.	下游 Downstream	0.587	0.005
贝螺 <i>Bezzia</i> sp.	下游 Downstream	0.663	0.001
凸旋螺 <i>Gyraulus convexiusculus</i>	下游 Downstream	0.323	0.035

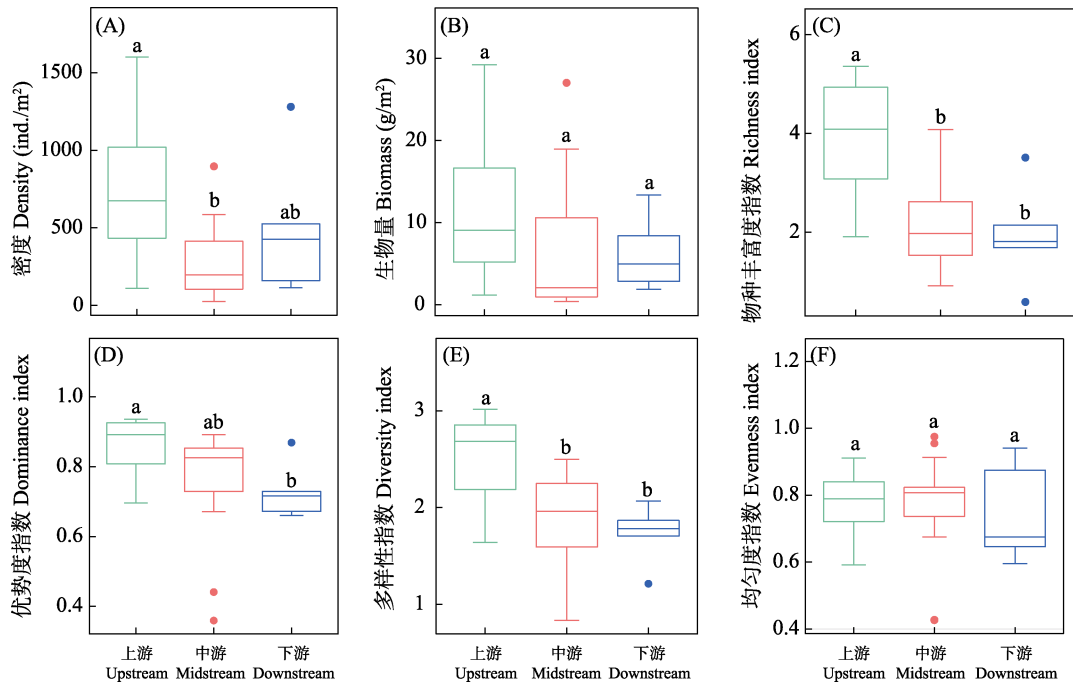


图3 赤水河流域不同河段大型底栖动物群落密度(A)、生物量(B)、物种丰富度指数(C)、Simpson优势度指数(D)、Shannon-Wiener多样性指数(E)和Pielou均匀度指数(F)。不同字母表示存在显著差异($P < 0.05$)。
 Fig. 3 Density (A), biomass (B), richness (C), Simpson dominance index (D), Shannon-Wiener diversity index (E) and Pielou evenness index (F) of benthic macroinvertebrates communities in different reaches in the Chishui River basin. Different letters indicate significant differences ($P < 0.05$).

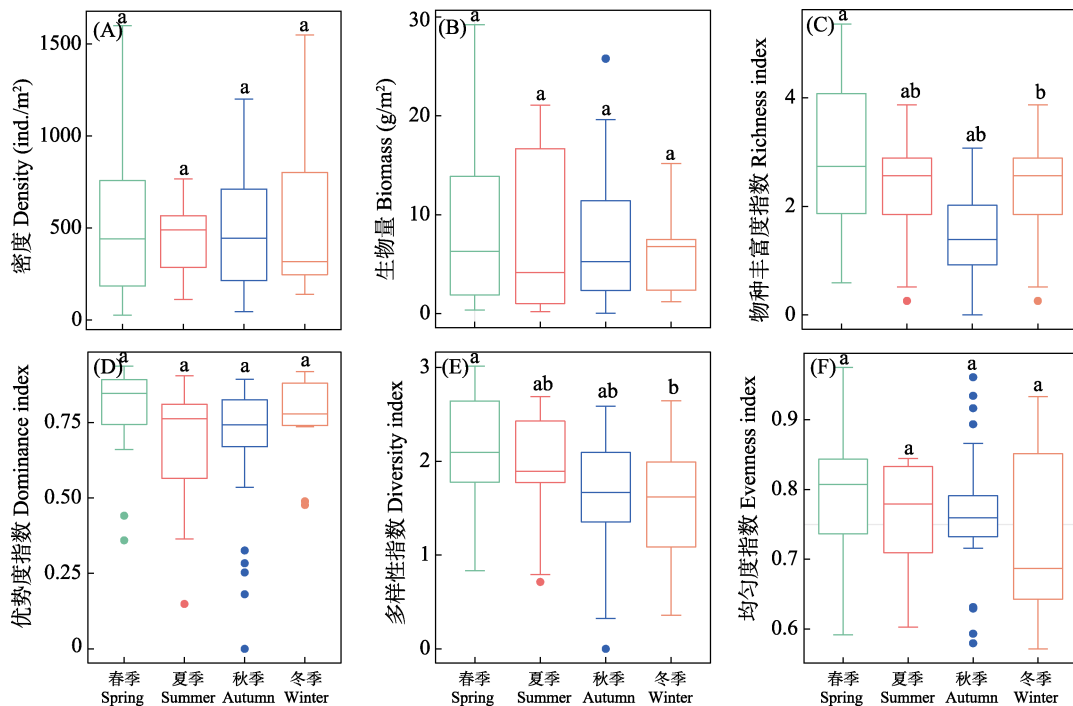


图4 赤水河流域不同季节大型底栖动物群落密度(A)、生物量(B)、物种丰富度指数(C)、Simpson优势度指数(D)、Shannon-Wiener多样性指数(E)和Pielou均匀度指数(F)。不同字母表示存在显著差异($P < 0.05$)。
 Fig. 4 Density (A), biomass (B), richness (C), Simpson dominance index (D), Shannon-Wiener diversity index (E) and Pielou evenness index (F) of benthic macroinvertebrates communities in different seasons in the Chishui River basin. Different letters indicate significant differences ($P < 0.05$).

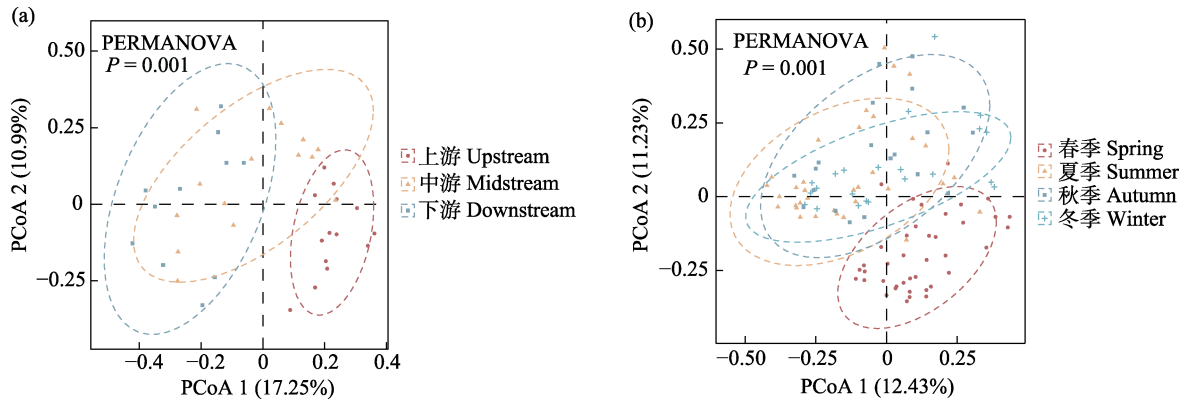


图5 赤水河流域不同河段(a)和不同季节(b)大型底栖动物PCoA分析图
Fig. 5 PCoA analysis of benthic macroinvertebrates in different reaches (a) and seasons (b) of the Chishui River basin

表5 赤水河流域底栖动物群落结构与环境因子和空间因子关系的冗余分析(RDA)结果

Table 5 Redundancy analysis relating benthic macroinvertebrate communities to environmental and spatial factors in the Chishui River basin

	F	P	第1轴 Axis 1	第2轴 Axis 2	第3轴 Axis 3	第4轴 Axis 4
环境因子 Environmental factors						
大石 Boulder	4.77	0.001	-0.76	-0.59	0.04	0.25
海拔 Altitude	6.24	0.001	-0.91	0.22	0.07	0.02
流速 Velocity	1.99	0.001	0.09	0.03	0.75	0.58
溶解氧 Dissolved oxygen	1.91	0.001	0.37	-0.80	0.08	-0.16
NH ₄ ⁺ -N	1.74	0.001	-0.05	-0.02	0.90	-0.23
空间因子 Spatial factors						
大尺度 PCNM1	5.39	0.001	-0.84	0.25	0.46	0.11
大尺度 PCNM2	3.17	0.001	0.53	0.31	0.79	-0.01
大尺度 PCNM6	2.13	0.009	0.32	-0.66	0.25	0.71
大尺度 PCNM3	2.19	0.014	-0.11	-0.64	0.32	-0.70

PCNM为principal coordinates of neighbor matrices的缩写。PCNM stands for principal coordinates of neighbor matrices.

析结果显示, 底栖动物群落结构在不同季节和河段间差异显著($P < 0.05$)。

2.4 底栖动物群落与环境因子和空间因子的关系

冗余分析结果表明, 影响赤水河底栖动物分布的关键环境和空间因子分别是大石底质、海拔、流速、溶解氧、NH₄⁺-N、大尺度的PCNM1、PCNM2、PCNM3和PCNM6 (表5, 图6)。RDA前4轴均达到显著水平($P < 0.05$) (表5)。方差分解显示, 环境因子和空间因子共解释了0.31的群落变异。其中, 环境因子解释了0.11, 空间因子解释了0.06, 二者共同解释了0.14的群落变异(图7)。

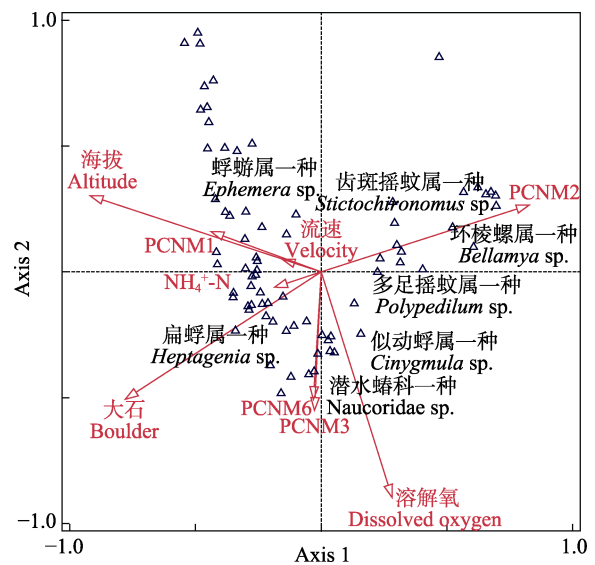


图6 赤水河流域大型底栖动物群落分布与环境因子和空间因子的冗余分析。PCNM 1、PCNM 2、PCNM 3和PCNM 6为大尺度空间因子。

Fig. 6 Redundancy analysis (RDA) ordination plots showing the relationship between benthic macroinvertebrates communities and significant environmental and spatial factors in the Chishui River. PCNM1, PCNM2, PCNM3 and PCNM6 are large-scale spatial factors.

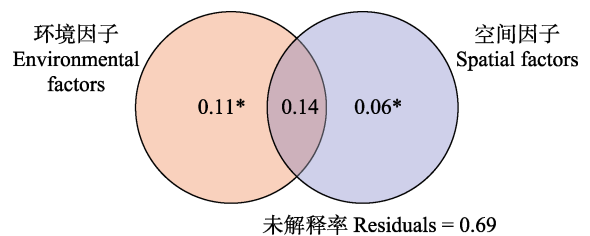


图7 环境因子、空间因子对赤水河流域大型底栖动物群落结构的解释率。*表示存在显著差异($P < 0.05$)。

Fig. 7 Benthic macroinvertebrates communities and their environmental and spatial explanations in Chishui River. * indicate significant differences ($P < 0.05$).

3 讨论

3.1 物种组成及多样性

本次赤水河流域调查共鉴定底栖动物209种, 包括线虫动物门1种, 扁形动物门1种, 环节动物门16种, 软体动物门15种, 节肢动物门176种(附录1)。流域内底栖动物整体表现为水生昆虫占绝对优势, 这与前人研究一致。综合历史资料调查可知, 赤水河底栖动物的密度和物种丰富度正在逐渐减少(蒋小明, 2009^①; 王军, 2018), 优势种也从清洁种逐渐转变为一些耐污类群(寡毛类, 摇蚊类)。这主要是由于赤水河流域人为活动加剧了对底栖动物栖息地的破坏, 从而导致赤水河底栖动物多样性的下降。

赤水河底栖动物多样性有着明显的时空变化。从时间上看, 春季底栖动物的多样性要高于其他季节。在春季, 亚热带地区大部分水生昆虫如蜉蝣目(Earle, 1955)、毛翅目(Corbet, 1966)、鞘翅目(Morse et al, 1984)和双翅目(王俊才和王新华, 2011)处于其生活史的水生稚虫阶段, 更易于采集, 因此其多样性相对较高。而夏秋两季降水频繁, 采样月份均处于雨季, 洪水对底栖动物的冲击力度增大, 导致部分物种减少, 甚至消失; 另一方面, 部分水生昆虫逐渐羽化, 其生活史经历了由水生稚虫向陆生成虫的转变, 所以夏秋两季底栖动物多样性较低。在冬季, 经历冲刷后的底栖动物正处在逐步恢复的过程, 因此底栖动物多样性相对较低。

从空间分布来看, 上游物种多样性最高, 中下游物种多样性则相对较低。上游流速快, 底质多为大石, 溶解氧丰富, 为EPT类群(蜉蝣目、襉翅目、毛翅目)等创造了适宜的生存环境。中下游河流水深少石, 流速变缓, 河道变宽, 同时人为干扰严重影响了底栖动物的群落组成, 造成耐污种(如摇蚊类、寡毛类等)增加, 进而导致群落物种数和多样性的下降。赤水河是典型的亚热带山地河流, 地形地貌复杂, 植被类型丰富, 生境异质性高, 为水生昆虫(尤其是EPT类群)提供了重要的栖息地和避难所。与同样为长江流域的赣江(邢圆等, 2019)和湘江^②相比, 赤水河软体动物多样性明显偏低。在赤水河全

流域仅调查到15种软体动物, 且出现的多为一些耐污种和广布种如尖膀胱螺一种(*Physa acuta*)和萝卜螺属一种(*Radix* sp.)。一般认为软体动物的物种起源是在低海拔地区(如海洋), 随着时间的变化, 逐渐向高海拔地区扩散并发生物种分化(王军, 2018)。软体动物的移动能力有限, 且只能依靠水体被动扩散, 因此软体动物难以生存定居。

通过对赤水河的全面调查, 摸清了底栖动物的物种数、组成及多样性现状。总体来看, 赤水河流域孕育和保护了中高海拔地区底栖动物的物种多样性, 尤其是水生昆虫的多样性, 这与蒋小明(2012)和王军(2018)的研究一致。但由于人为活动的影响、自然环境的变化和动物生活史的差异, 多样性在空间和时间尺度上分布不均衡。作为长江中上游鱼类自然保护区, 研究者较多地关注鱼类资源的变化情况, 而对底栖动物多样性关注较少, 在今后的研究中, 应该对底栖动物类群给予更多的关注与支持。

3.2 底栖动物群落结构与环境和空间因子的关系

冗余分析结果表明, 海拔、底质、溶解氧、流速是影响赤水河流域底栖动物群落的关键环境因子。海拔作为综合性的环境因子, 是生物多样性分布格局的决定性因素之一。不同海拔地区光照、溶解氧和温度不同, 能够直接或间接影响底栖动物的群落结构和多样性的空间分布(Nelson, 2011)。底质是底栖动物进行生命活动的主要场所, 底质的粒径大小、异质性和稳定性等对底栖动物组成有着明显的影响(任海庆等, 2015)。对底栖动物来说, 丰富的群落多样性离不开底质的异质性和稳定性。上游低级别的支流底质一般为大石和鹅卵石, 大石形成的生境较为复杂, 能够为底栖动物提供更多的产卵、捕食和避难场所(Ormerod & Edwards, 1987), 增加了底栖动物的多样性。随着不同支流的汇入, 中下游河道变宽, 水深加深, 底质多为细沙和淤泥, 它们更容易受到河水冲刷使得各种微小生境的稳定性变差, 进而导致群落多样性降低。在本次调查中, EPT昆虫大多出现在底质粒径较大的上游, 而摇蚊类和寡毛类则多在底质粒径较小的中下游环境中生存。溶解氧同样影响着赤水河底栖动物的分布格局。水生生物依靠溶解氧才能在水中生活, 水体中溶解氧的多寡极大程度上影响着生物的新陈代谢、摄食、繁殖等生命活动(Jacobsen, 2008)。赤水河上

① 蒋小明 (2009) 赤水河大型无脊椎动物生态学研究. 硕士学位论文, 中国科学院水生生物研究所, 武汉.

② 刘俊 (2006) 湘江软体动物多样性研究. 硕士学位论文, 湖南师范大学, 长沙.

游河流溶解氧丰富, 为好氧的底栖动物提供了良好的生存条件。襁翅目的密度与溶解氧的含量息息相关, 赤水河中的卷襁属一种(*Leuctra* sp.)、叉襁属一种(*Nemoura* sp.)、襁科一种(*Perlidae* sp.)等类群仅出现在溶解氧含量较高的上游; 与上游不同的是, 中下游的溶解氧逐渐降低, 对溶解氧需求较低的类群如普通仙女虫(*Nais communis*)、霍甫水丝蚓等在中下游密度更高。流速对于底栖动物的物种组成亦有重要作用, 流速与底栖动物的生活型、摄食方式、体型和氧气需求有着密切的关系(郑文浩等, 2011), 流速可以加快水体的更新并带来丰富的营养物质, 为底栖动物创造适宜的生存条件(Degani et al, 1993)。在适当的流速下底栖动物多样性极为丰富, 但过急的流速亦会导致其密度下降(Alvarez-Cabria et al, 2011)。不同的流速对底栖动物有着一定的筛选作用, 在激流区, 底栖动物进化出流线型(四节蜉属)或扁平型(扁蜉属), 从而避免被水流冲走; 在静水区, 泥沙及有机质不断沉积, 底栖动物多以圆柱体(摇蚊类、寡毛类和蜉蛄属)来适应穴居生活(Li et al, 2019)。

方差分解结果显示环境因子比空间因子对赤水河流域底栖动物的分布有着更大的影响, 表明环境过滤可能是影响赤水河底栖动物群落构建的主导力量。本研究发现一些表征河流生境条件的环境因子(如海拔、流速、底质组成、溶解氧等)是驱动底栖动物群落的关键因素, 这与国内外多数河流底栖动物群落构建研究的结果相似(Heino et al, 2015; Li et al, 2022)。空间因子同样对底栖动物的分布有着一定影响。RDA筛选出影响底栖动物分布的空间因子主要是代表大尺度的PCNM1、PCNM2和PCNM3, 表明扩散限制是驱动赤水河底栖动物群落结构的关键因素。研究表明, 各种生态学过程在群落构建中的相对作用具有明显的空间尺度依赖性(Peeters et al, 2004; Gan et al, 2019; Bruckerhoff et al, 2021)。通常来讲, 扩散限制在群落构建中的作用会随着研究范围变大而增强(Landeiro et al, 2012)。作为长江的一级支流, 赤水河流域较大的空间范围、山脉阻隔以及错综复杂的水系结构使得底栖动物受到扩散限制的强烈影响(Chave, 2004)。另一方面, 赤水河有着较多的被动扩散类群(如摇蚊类和寡毛类), 这些类群大多只能凭借水体、风力或借助其他动物来进行被动迁移(Besemer et al, 2013)。许

多研究表明, 相较于主动扩散者, 被动扩散者更容易受到扩散限制的制约(Lester et al, 2007; Cauvy-Fraunié et al, 2015; Li et al, 2016; Li et al, 2019)。

3.3 致危因素

尽管赤水河是长江一级支流中唯一一条干流未修建水坝和水库的河流, 但在其支流仍存在不少水坝(附录2), 如桐梓河修建了近40座梯级水电站。水库及水坝的修建在改变河流健康状况的同时割裂了河流的完整性(Cheng et al, 2015), 改变了河流的水文节律, 使得一些喜流水环境的水生昆虫(如蜉蛄目和毛翅目)减少或者消失, 大量喜静水的物种(如摇蚊类和寡毛类)显著增加。

赤水河部分乡镇的生活污水未经处理就直接排入干流及部分支流(附录2)。导致赤水河水体营养盐(TN、TP、 $\text{NH}_4^+\text{-N}$)增加和透明度降低。在检测出的关键环境因子中(表5, 图6), 包含了表征水体营养程度的环境因子 $\text{NH}_4^+\text{-N}$, 可能与流域内生活污水及生活垃圾的排放有关。铜车河因硫铁矿、硫磺矿及煤炭开采而受到干扰(附录2), 硫磺矿渣大量堆积危害了矿区环境, 直接威胁到赤水河乃至长江上游的水质, 同时采矿业改变了赤水河的底质, 使底栖动物失去了避难所, 造成底栖动物多样性的下降。酿酒业作为赤水河流域的支柱产业, 为当地带来了可观的经济效益, 但沿江众多酒厂大量取水酿酒, 使得赤水河流量降低, 同时白酒工业产生的工业污水和生活污水的无序排放加剧了河水污染(杨丽芳, 2014)。

值得注意的是, 福寿螺属一种(*Pomacea* sp.)作为一种危害巨大的外来入侵物种已在赤水河中下游地区存在一定规模。该入侵种对本地生态位相近的物种有着较大的影响(如竞争食物资源和生存空间)(郭靖和章家恩, 2014; 刘泓源等, 2021), 造成本地种群密度的降低甚至局部消亡, 进而导致当地生物多样性下降。





3.4 保护对策

影响赤水河底栖动物群落结构的环境因子如底质类型、流速、溶解氧和 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 等与流域的人类活动如采矿业、酿酒业和旅游业快速大量发展、沿岸带无节制的土地开发和利用、支流梯级水电站的建设、生活污水、生活垃圾的大量排放和堆积以及

外来入侵种的影响等息息相关。针对此, 应毫不动摇地坚持退耕还林工程(冉景丞和蒙文萍, 2018), 保护河流沿岸带植被自然景观; 阻止生活污水和工业污水偷排入河流, 对其进行定点无害化的处理; 相关部门应管控合法达标的酒厂, 整治违法违规酒厂, 在底栖动物资源丰富的地区应适量采水; 加强旅游环境保护知识的宣传, 提高人们的环境保护意识; 提高对底栖动物多样性重要性的认知, 为保护工作提供更坚实的基础; 针对福寿螺的入侵泛滥应采用生物防治(如稻鸭共育技术)和物理防治(如在产卵高峰期捣毁卵块、破坏其产卵场所)等多种措施共同作用。但由于目前的防控方法很难将福寿螺彻底根除, 少量的福寿螺就有造成暴发的可能, 因此在进一步优化防治技术的同时, 也应当建立有效的预测和风险评估机制, 最终建立有效的防控体系, 彻底根除福寿螺危害。

致谢: 感谢中国科学院水生生物研究所的博士研究生刘振元和陈娟娟, 贵州省科学院副研究员蒋玄空和张本林在野外采集和室内工作给予的支持和帮助。感谢中国科学院水生生物研究所博士研究生杨佳莉、白雪在物种名录校订方面提供的帮助。

ORCID

张多鹏  <https://orcid.org/0009-0003-9008-3048>
李正飞  <https://orcid.org/0000-0003-3281-6015>
张君倩  <https://orcid.org/0000-0001-8141-7622>
谢志才  <https://orcid.org/0000-0002-5264-505X>

参考文献

- Alvarez-Cabria M, Barquín J, Juanes JA (2011) Macroinvertebrate community dynamics in a temperate European Atlantic River. Do they conform to general ecological theory? *Hydrobiologia*, 658, 277–291.
- Besemer K, Singer G, Quince C, Bertuzzo E, Sloan W, Battin TJ (2013) Headwaters are critical reservoirs of microbial diversity for fluvial networks. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 280, 20131760.
- Borcard D, Legendre P (2002) All-scale spatial analysis of ecological data by means of principal coordinates of neighbour matrices. *Ecological Modelling*, 153, 51–68.
- Bruckerhoff LA, Gido KB, Estey M, Moore PJ (2021) Disentangling effects of predators and landscape factors as drivers of stream fish community structure. *Freshwater Biology*, 66, 656–668.
- Bunn SE, Edward DH, Loneragan NR (1986) Spatial and

- temporal variation in the macroinvertebrate fauna of streams of the northern jarrah forest, Western Australia: Community structure. *Freshwater Biology*, 16, 67–91.
- Cao WX (2000) Thoughts on the construction of nature reserve for endemic fish in the upper reaches of the Yangtze River and related issues. *Resources and Environment in the Yangtze Basin*, 9, 131–132. (in Chinese) [曹文宣 (2000) 长江上游特有鱼类自然保护区的建设及相关问题的思考. *长江流域资源与环境*, 9, 131–132.]
- Cauvy-Fraunié S, Espinosa R, Andino P, Jacobsen D, Dangles O (2015) Invertebrate metacommunity structure and dynamics in an Andean glacial stream network facing climate change. *PLoS ONE*, 10, e0136793.
- Chave J (2004) Neutral theory and community ecology. *Ecology Letters*, 7, 241–253.
- Chen L, Qiu L, Zhai HJ (2011) Research on water resources protection of Chishui River Basin. *Yangtze River*, 42(2), 67–70. (in Chinese with English abstract) [陈蕾, 邱凉, 翟红娟 (2011) 赤水河流域水资源保护研究. *人民长江*, 42(2), 67–70.]
- Cheng F, Li W, Castello L, Murphy BR, Xie SG (2015) Potential effects of dam cascade on fish: Lessons from the Yangtze River. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 25, 569–585.
- Corbet PS (1966) Diel periodicities of emergence and oviposition in riverine Trichoptera. *The Canadian Entomologist*, 98, 1025–1034.
- Degani G, Herbst GN, Ortal R, Bromley HJ, Levanon D, Netzer Y, Harari N, Glazman H (1993) Relationship between current velocity, depth and the invertebrate community in a stable river system. *Hydrobiologia*, 263, 163–172.
- Earle LF (1995) Seasonal distribution and life cycles of Ephemeroptera. *Annals of the Entomological Society of America*, 5, 380–391.
- Epler JH (2001) Identification Manual for the Larval Chironomidae (Diptera) of North and South Carolina. North Carolina Department of Environment and Natural Resources, Division of Water Quality, North Carolina.
- Gan HJ, Zak DR, Hunter MD (2019) Scale dependency of dispersal limitation, environmental filtering and biotic interactions determine the diversity and composition of oribatid mite communities. *Pedobiologia*, 74, 43–53.
- Guo J, Zhang JE (2014) Research progress on invasion mechanisms of *Pomacea canaliculata*. *Chinese Journal of Ecology*, 33, 806–815. (in Chinese with English abstract) [郭靖, 章家恩 (2014) 福寿螺入侵机制的研究进展. *生态学杂志*, 33, 806–815.]
- Heino J, Melo AS, Bini LM, Altermatt F, Al-Shami SA, Angeler DG, Bonada N, Brand C, Callisto M, Cottenie K, Dangles O, Dudgeon D, Encalada A, Göthe E, Grönroos M, Hamada N, Jacobsen D, Landeiro VL, Ligeiro R, Martins RT, Miserendino ML, Rawi CSM, Rodrigues ME, Oliveira RF, Sandin L, Schmera D, Sgarbi LF, Simaika JP, Siqueira

- T, Thompson RM, Townsend CR (2015) A comparative analysis reveals weak relationships between ecological factors and beta diversity of stream insect metacommunities at two spatial levels. *Ecology and Evolution*, 5, 1235–1248.
- Jacobsen D (2008) Low oxygen pressure as a driving factor for the altitudinal decline in taxon richness of stream macroinvertebrates. *Oecologia*, 154, 795–807.
- Jiang XM (2012) Diversity Pattern and Environmental Assessment of Macroinvertebrates in Rivers in Central and Western China. PhD dissertation, Institute of Hydrobiology, Chinese Academy of Sciences, Wuhan. (in Chinese with English abstract) [蒋小明 (2012) 中西部河流大型无脊椎动物多样性格局及其环境评价. 博士学位论文, 中国科学院水生生物研究所, 武汉.]
- Jiang XM, Cheng JL, Xiong J, Zhang E, Xie ZC (2011) Macroinvertebrate community structure and bioassessment of water quality in Pohe stream, one of the headwater streams of Huanggai Lake water-network. *Resources and Environment in the Yangtze Basin*, 20, 1040–1046. (in Chinese with English abstract) [蒋小明, 程建丽, 熊晶, 张鄂, 谢志才 (2011) 黄盖湖水系河源区——幡河大型无脊椎动物群落与水质评价. 长江流域资源与环境, 20, 1040–1046.]
- Landeiro VL, Bini LM, Melo AS, Pes AMO, Magnusson WE (2012) The roles of dispersal limitation and environmental conditions in controlling caddisfly (Trichoptera) assemblages. *Freshwater Biology*, 57, 1554–1564.
- Leps J, Smilauer P (2003) *Multivariate Analysis of Ecological Data Using CANOCO*. University of Cambridge Press, Cambridge.
- Lester SE, Ruttenberg BI, Gaines SD, Kinlan BP (2007) The relationship between dispersal ability and geographic range size. *Ecology Letters*, 10, 745–758.
- Li FQ, Sundermann A, Stoll S, Haase P (2016) A newly developed dispersal metric indicates the succession of benthic invertebrates in restored rivers. *Science of the Total Environment*, 569/570, 1570–1578.
- Li ZF, Jiang XM, Wang J, Meng XL, Zhang JQ, Xie ZC (2022) Species diversity and driving factors of benthic macroinvertebrate assemblages in the middle and lower reaches of the Yarlung Zangbo River. *Biodiversity Science*, 30, 21431. (in Chinese with English abstract) [李正飞, 蒋小明, 王军, 孟星亮, 张君倩, 谢志才 (2022) 雅鲁藏布江中下游底栖动物物种多样性及其影响因素. 生物多样性, 30, 21431.]
- Li ZF, Wang J, Meng XL, Heino J, Sun MQ, Jiang XM, Xie ZC (2019) Disentangling the effects of dispersal mode on the assembly of macroinvertebrate assemblages in a heterogeneous highland region. *Freshwater Science*, 38, 170–182.
- Liu MY, Zhang YJ, Chen NF, Ma HN, Zou W (2021) Ecological squeezing effect of the invasive species *Pomacea canaliculata* on the indigenous species *Bellamyia purificata*. *Chinese Journal of Zoology*, 56, 663–673. (in Chinese with English abstract) [刘泓源, 张叶军, 陈乃菲, 马浩楠, 邹伟 (2021) 入侵种小管福寿螺对本土物种梨形环棱螺的生态挤压作用. 动物学杂志, 56, 663–673.]
- Liu YY (1979) *Economic Fauna of China: Freshwater Mollusk*. Science Press, Beijing. (in Chinese) [刘月英 (1979) 中国经济动物志: 淡水软体动物. 科学出版社, 北京.]
- Morse JC, Yang L, Tian L (1994) *Aquatic Insects of China Useful for Monitoring Water Quality*. Hohai University Press, Nanjing.
- Nelson SM (2011) Response of stream macroinvertebrate assemblages to erosion control structures in a wastewater dominated urban stream in the southwestern U.S. *Hydrobiologia*, 663, 51–69.
- Ormerod SJ, Edwards RW (1987) The ordination and classification of macroinvertebrate assemblages in the catchment of the River Wye in relation to environmental factors. *Freshwater Biology*, 17, 533–546.
- Peeters ETHM, Gylstra R, Vos JH (2004) Benthic macroinvertebrate community structure in relation to food and environmental variables. *Hydrobiologia*, 519, 103–115.
- Peres-Neto PR, Legendre P, Dray S, Borcard D (2006) Variation partitioning of species data matrices: Estimation and comparison of fractions. *Ecology*, 87, 2614–2625.
- Pielou EC (1966) The measurement of diversity in different types of biological collections. *Journal of Theoretical Biology*, 13, 131–144.
- Qin Q (2021) Spatial Pattern, Formation Mechanism and Temporal Dynamics of Fish Community in Chishui River. PhD dissertation, Institute of Hydrobiology, Chinese Academy of Sciences, Wuhan. (in Chinese with English abstract) [秦强 (2021) 赤水河鱼类群落空间格局、群聚形成机制及时间动态研究. 博士学位论文, 中国科学院水生生物研究所, 武汉.]
- Ran JC, Meng WP (2018) Discussion on ecological protection strategy of Guizhou Chishui River. *Guizhou Forestry Science and Technology*, 46(1), 54–60. (in Chinese with English abstract) [冉景丞, 蒙文萍 (2018) 贵州赤水河流域生态保护策略探讨. 贵州林业科技, 46(1), 54–60.]
- Ren HQ, Yuan XZ, Liu H, Zhang YW, Zhou SB (2015) The effects of environment factors on community structure of benthic invertebrate in rivers. *Acta Ecologica Sinica*, 35, 3148–3156. (in Chinese with English abstract) [任海庆, 袁兴中, 刘红, 张跃伟, 周上博 (2015) 环境因子对河流底栖无脊椎动物群落结构的影响. 生态学报, 35, 3148–3156.]
- Robert D (2016) *Ordination and Multivariate Analysis for Ecology*. R package version 1.8-0. <https://CARN.R-project.org/package=labdsv>. (accessed on 2021-09-21)
- Shannon CE (1948) A mathematical theory of communication. *The Bell System Technical Journal*, 27, 379–423.
- Simpson EH (1949) Measurement of diversity. *Nature*, 163, 688–688.
- State Environmental Protection Administration (2002)

- Analytical Methods for Water and Waste Water Monitoring. China Environmental Science Press, Beijing. (in Chinese) [国家环境保护总局 (2002) 水和废水监测分析方法. 中国环境科学出版社, 北京.]
- Wang J (2018) Diversity of Macroinvertebrates and Health Assessment of River Ecosystem in Chishui River. PhD dissertation, Institute of Hydrobiology, Chinese Academy of Sciences, Wuhan. (in Chinese with English abstract) [王军 (2018) 赤水河大型无脊椎动物多样性与河流生态系统健康评价. 博士学位论文, 中国科学院水生生物研究所, 武汉.]
- Wang JC, Wang XH (2011) Chironomid Larvae of Northern China. Yan Shi Press, Beijing. (in Chinese) [王俊才, 王新华 (2011) 中国北方摇蚊幼虫. 中国言实出版社, 北京.]
- Xing Y, Wu XP, Ouyang S, Zhang JQ, Xu J, Yin SL, Xie ZC (2019) Assessment of macrobenthos biodiversity and potential human-induced stressors in the Ganjiang River system. *Biodiversity Science*, 27, 648–657. (in Chinese with English abstract) [邢圆, 吴小平, 欧阳珊, 张君倩, 徐靖, 银森录, 谢志才 (2019) 赣江水系大型底栖动物多样性与胁迫因子初探. *生物多样性*, 27, 648–657.]
- Xiong J, Jiang XM, Wang CM, Xie ZC, Ao HY, Liu JT (2012) Community variation of macrozoobenthos and bioassessment of Dongqian Lake, Ningbo. *Research of Environmental Sciences*, 25, 282–289. (in Chinese with English abstract) [熊晶, 蒋小明, 王丑明, 谢志才, 敖鸿毅, 刘剑彤 (2012) 宁波东钱湖大型底栖动物群落动态及水质生物学评价. *环境科学研究*, 25, 282–289.]
- Yang LF (2014) The current situations of Baijiu (liquor) industry in Chishui River Basin in Guizhou and analysis of the approaches to its sustainable development. *Liquor-Making Science & Technology*, (8), 136–138, 142. (in Chinese with English abstract) [杨丽芳 (2014) 贵州赤水河流域白酒产业经济现状及可持续发展途径分析. *酿酒科技*, (8), 136–138, 142.]
- Zhang HM (2012) A Taxonomic Study on the Larvae of Heteroptera in China (Insecta: Odonata). PhD dissertation, South China Agricultural University, Guangzhou. (in Chinese with English abstract) [张浩淼 (2012) 中国差翅亚目稚虫的分类学研究(昆虫纲: 蜻蜓目). 博士学位论文, 华南农业大学, 广州.]
- Zhao J, Tang JB, Huang SS, Duan J, Guo XM, Niu DK (2015) Study on the categories of soil erosion of Chishui River Basin and corresponding measures for soil and water conservation. *Hubei Agricultural Sciences*, 54, 3369–3371. (in Chinese with English abstract) [赵静, 唐剑波, 黄尚书, 段剑, 郭晓敏, 牛德奎 (2015) 赤水河流域水土流失类型区划分及防治对策. *湖北农业科学*, 54, 3369–3371.]
- Zheng WH, Qu XD, Zhang Y, Meng W (2011) Habitat suitability of macroinvertebrates in the Taizi River basin, northeast China. *Research of Environmental Sciences*, 24, 1355–1363. (in Chinese with English abstract) [郑文浩, 渠晓东, 张远, 孟伟 (2011) 太子河流域大型底栖动物栖境适宜性. *环境科学研究*, 24, 1355–1363.]
- Zhou CF, Gui H, Zhou KY (2003) Larval key to families of Ephemeroptera from China (Insecta). *Journal of Nanjing Normal University (Natural Science Edition)*, 26(2), 65–68. (in Chinese with English abstract) [周长发, 归鸿, 周开亚 (2003) 中国蜉蝣目稚虫科检索表(昆虫纲). *南京师大学报(自然科学版)*, 26(2), 65–68.]

(责任编辑: 吴纪华 责任编辑: 闫文杰)

附录 Supplementary Material

附录1 赤水河大型底栖动物物种名录

Appendix 1 List of benthic macrobenthos in the Chishui River
<https://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2022674-1.pdf>

附录2 赤水河人为干扰情况

Appendix 2 Situation of Human disturbance in the Chishui River basin
<https://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2022674-2.pdf>



•研究报告•

热带山地雨林木本豆科和樟科植物叶内生细菌群落：物种与功能群多样性及驱动因子

吴春玲¹, 罗竹慧¹, 李意德², 许涵², 陈德祥², 丁琼^{1*}

1. 海南大学海南省农林环境过程与生态调控重点实验室, 海口 570228; 2. 中国林业科学研究院热带林业研究所海南尖峰岭森林生态系统国家野外科学观测研究站, 广州 510520

摘要: 揭示热带木本豆科与樟科植物的叶内生细菌群落的物种与代谢功能群组成差异及其驱动因子有助于理解热带森林的植物适应性和生物多样性维持机制。本研究采用Illumina Miseq测序平台检测海南尖峰岭热带山地雨林中豆科与樟科植物叶内生细菌, 并采用FAPROTAX微生物地球化学循环代谢功能数据库注解内生细菌功能。从豆科植物的长脐红豆(*Ormosia balansae*)、软荚红豆(*O. semicastrata*)与樟科植物的厚壳桂(*Cryptocarya chinensis*)、硬壳桂(*C. chingii*)共4种植物检测到叶内生细菌可操作分类单元(operational taxonomic units, OTUs)达1,123个, 隶属于21门36纲51目92科160属, 其中有600个OTUs被鉴定为变形菌门, 72个OTUs为酸杆菌门, 分别占总细菌序列数的57.17%和15.12%; 噬纤维菌目的薄层菌属(*Hymenobacter*)及根瘤菌目的甲基杆菌属(*Methylobacterium*)的细菌物种最丰富, 分别达37和27个OTUs。叶内生细菌物种组成在豆科与樟科植物之间存在显著差异(ANOSIM: $R = 0.5792$, $P = 0.004$)。基于群落非参数性检验的环境向量拟合分析(environmental vector fitting, Envfit)结果表明, 对叶内生细菌群落物种组成影响最大的是叶全钾含量(leaf potassium content, LKC)与比叶面积(specific leaf area, SLA)。有明确分类信息且功能已注释的叶内生细菌OTUs占总OTU数的54.63%, 涉及28类代谢功能群, 其中固氮功能群、好氧化能异养功能群、纤维素分解功能群、甲醇氧化功能群、甲烷氧化功能群、尿素分解功能群等6类功能群的相对多度在非豆科的厚壳桂属(*Cryptocarya*)显著高于豆科的红豆属(*Ormosia*)植物。非度量多维尺度分析(non-metric multidimensional scaling, NMDS)结果表明, 细菌代谢功能群主要受SLA和叶全磷含量(leaf phosphorus content, LPC)影响。尖峰岭热带山地雨林非豆科植物叶内生细菌群落中相对多度较高的碳、氮代谢功能群可能是其对低有效养分的土壤环境的适应性机制之一。

关键词: 木本豆科植物; 叶内生细菌; 细菌代谢功能群; 多样性; 热带雨林

吴春玲, 罗竹慧, 李意德, 许涵, 陈德祥, 丁琼 (2023) 热带山地雨林木本豆科和樟科植物叶内生细菌群落: 物种与功能群多样性及驱动因子. 生物多样性, 31, 23146. doi: 10.17520/biods.2023146.

Wu CL, Luo ZH, Li YD, Xu H, Chen DX, Ding Q (2023) Foliar endophytic bacterial communities of woody Fabaceae and Lauraceae plants in tropical mountain rainforests: Understanding species and functional diversity and their driving factors. Biodiversity Science, 31, 23146. doi: 10.17520/biods.2023146.

Foliar endophytic bacterial communities of woody Fabaceae and Lauraceae plants in tropical mountain rainforests: Understanding species and functional diversity and their driving factors

Chunling Wu¹, Zhuhui Luo¹, Yide Li², Han Xu², Dexiang Chen², Qiong Ding^{1*}

1 Key Laboratory of Agro-Forestry Environmental Processes and Ecological Regulation of Hainan Province, Hainan University, Haikou 570228

2 Hainan Jianfengling Forest Ecosystem National Field Science Observation Research Station of Tropical Forest Research Institute, Chinese Academy of Forestry, Guangzhou 510520

ABSTRACT

Aims: Revealing the differences in species and metabolic functional groups of endophytic bacterial communities

收稿日期: 2023-05-08; 接受日期: 2023-06-30

基金项目: 国家自然科学基金地区基金(31960237)

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: dingqiong@hainu.edu.cn

between tropical woody Fabaceae and Lauraceae plants, as well as their driving factors, contributes to understanding the adaptation and biodiversity maintenance mechanisms of tropical forests.

Method: In this study, Illumina Miseq sequencing platform was used to detect endophytic bacteria in Fabaceae and Lauraceae plants in the tropical mountain rainforest of Jianfengling in Hainan, and the FAPROTAX microbial geochemical cycle metabolic functional database was used to annotate the endophytic bacterial function.

Results: A total of 1,123 operational taxonomic units (OTUs) of endophytic bacteria belonging to 21 phyla, 36 classes, 51 orders, 92 families, and 160 genera were detected from four plant species, including two species (*Ormosia semicastrata*, *O. balansae*) of Fabaceae and two species (*Cryptocarya chinensis*, *C. chingii*) of Lauraceae. Among them, 600 OTUs were Proteobacteria, accounting for 57.17% of the total bacterial sequences, and 72 OTUs were Acidobacteria, accounting for 15.12%. The bacterial species of the Hymenobacter of Cytophagales, and Methylobacterium of Rhizobiales were the most abundant, with 37 and 27 OTUs, respectively. There were significant differences in endophytic bacterial species composition between Fabaceae and Lauraceae plants (ANOSIM: $R = 0.5792$, $P = 0.004$). The results of the environmental vector fitting analysis based on community non-parametric tests showed that the leaf potassium content and specific leaf area had the greatest impact on the species composition of endophytic bacterial communities. Endophytic bacteria with clear classification information, accounting for 54.63% total number of bacterial OTUs, were annotated to 28 metabolic functional groups. Of these functional groups, nitrogen fixation, aerobic chemoheterotrophy, cellulose degradation, methanol oxidation, methane oxidation, and urea degradation showed significantly higher relative abundance in non-legume *Cryptocarya* plants than in legume *Ormosia* plants. The results of non-metric multidimensional scaling analysis showed that bacterial metabolic functional groups were mainly influenced by specific leaf area and leaf phosphorus content.

Conclusion: The higher relative abundance of carbon and nitrogen metabolism functional groups in endophytic bacterial communities of non-legume plants in the Jianfengling tropical mountain rainforest may be one of their adaptive mechanisms to low effective nutrient soil environments.

Key words: woody legume; foliar endophytic bacteria; functional bacterial community; diversity; tropical rainforest

植物体内普遍含有内生细菌 (endophytic bacteria), 它们能活化土壤养分、固氮、产植物激素, 以及增强植物抗病性, 进而促进植物的生长, 提高植物的逆境适应性(Kandasamy & Kathirvel, 2023)。热带地区有机质分解快, 土壤酸化, 氮、磷、钾养分易淋失, 有效养分偏低(Sun et al, 2020; Cunha et al, 2022)。木本豆科植物是热带森林中较为丰富且重要的植物类群(Sprent et al, 2017), 其根部的核心内生细菌群主要是根瘤菌, 它们固定大气中的氮气(N_2)能为植物提供可直接利用的氨气(NH_3) (Dudeja et al, 2012), 每年每公顷的固氮高达20–60 kg (Houlton et al, 2008; Dudeja et al, 2012), 这一高氮输入还进一步影响植物的碳累积(Batterman et al, 2013)。此外, 热带豆科植物还能通过改变土壤的pH值和碳氮比(C : N), 调节根部微生物群落物种组成, 进而促进土壤中关键的矿质养分释放, 最终满足次级演替中快速生物量积累对营养贫瘠热带土壤中无机营养素的高需求(Batterman et al, 2013; Epihov et al, 2021)。有研究表明, 距离固氮树种的远近会影响非固氮树种根际微生物群落的组成和土壤代谢过程(Luo et al, 2016)。根瘤菌会影响豆科植物叶的矿质元素含量

(Bērtiņš et al, 2021), 这势必会影响叶内生细菌群落物种的组成及功能。植物的叶际是内生细菌生活的主要场所之一(Kemmel et al, 2014), 叶内生细菌通过分泌抑菌物质, 限制病原体在叶内生长, 从而提高植物抗病性(Hong et al, 2015); 叶际微生物组中固氮细菌极普遍, 热带森林叶际的生物固氮量远超过根际土壤(Zhu et al, 2023)。从非豆科植物的叶片可分离到与根部相同的具有固氮功能的内生细菌, 如根瘤菌目、鞘脂单胞菌目等, 这类细菌能为宿主植物提供氮素营养(Abadi et al, 2021; Holland-Moritz et al, 2021)。然而, 豆科植物与非豆科植物内生细菌群落在结构与功能上差异的研究主要集中在根部, 对叶鲜有报道。

热带山地雨林是海南岛当前保存最完整、面积最大的热带森林, 具有面积广、物种多样性高、层次结构复杂等特点, 是我国热带地区具有国家和国际意义的生物多样性保护的典型植被类型(方精云等, 2004; 许涵等, 2015)。在海南岛尖峰岭的热带山地雨林中, 豆科植物与非豆科植物对邻体植物的生物量、物种多样性、存活率等影响有明显差异(Xu et al, 2020); 豆科树种如软荚红豆 (*Ormosia*

semicastrata)、木荚红豆(*O. xylocarpa*)、薄叶猴耳环(*Archidendron utile*)在个体大小、种群数量、固氮能力方面具有差异, 对邻体树木的生长表现出不同的效应(邓方立等, 2022)。本研究从海南尖峰岭热带山地雨林采集非豆科的优势植物樟科厚壳桂属(*Cryptocarya*), 以及豆科的红豆属(*Ormosia*)植物的叶片, 利用Illumina Miseq高通量测序平台检测两类植物叶内生细菌物种组成, 并用基于物种分类信息的FAPROTAX微生物地球化学循环代谢功能数据库解析细菌功能, 以回答如下问题: (1)尖峰岭热带山地雨林豆科和樟科叶内生细菌的多样性; (2)不同功能群的叶内生细菌在豆科和樟科植物上的差异; (3)叶性状对叶内生细菌群落构建的影响。通过比较豆科与樟科植物叶内生细菌群落功能差异及其构建驱动因子, 以期更深入地理解热带森林的植物适应性和生物多样性维持机制。

1 材料与方法

1.1 研究地点概况

尖峰岭位于海南省西南部, 地处乐东县与东方市交界处(108°47′–109°02′ E, 18°38′–18°52′ N), 总面积约为640 ha, 森林覆盖率98%, 境内的热带雨林是我国现有面积较大、保存较完整的原始森林之一。本地区属热带岛屿季风气候, 干湿季分明, 日照充沛, 雨季主要集中在5–10月, 其余月份则为旱季, 从沿海至林区腹地的最高海拔(尖峰岭顶峰, 1,412.5 m)约15 km的水平距离内, 年平均降水量从1,300 mm增加至3,500 mm, 年平均气温24.5℃, 最冷月平均气温19.4℃, 最热月平均气温27.3℃(许涵等, 2015)。尖峰岭的植被随海拔由低到高, 依次为热带稀树草原、热带半落叶季雨林、热带常绿性季雨林、热带山地雨林、山顶苔藓矮林等5种植被类型。其中热带山地雨林集中在海拔700–1,300 m, 地形复杂, 物种组成丰富, 大多数种群的生态位宽度较小。土壤为砖黄壤-黄壤, 土壤各物理性质空间异质性明显(时雷雷等, 2012)。

1.2 样品采集

样品采集地点位于中国林业科学研究院尖峰岭森林生物多样性动态监测大样地内。大样地总面积为60 ha, 海拔为866–1,016 m, 共记录植物约为320种48.5万株, 植株密度达8,083株/ha。先将大样

地靠北边1,000 m × 300 m的区域划分为15个200 m × 100 m的网格, 从中随机挑取5个网格, 在网格近中部设1个40 m × 40 m的样方进行采样。据大样地历年每木调查数据, 在所选样方中, 樟科植物以厚壳桂属中的厚壳桂(*Cryptocarya chinensis*)与硬壳桂(*C. chingii*)为主, 豆科植物以红豆属中的长脐红豆(*O. balansae*)与软荚红豆为主。采集厚壳桂与软荚红豆各4株, 硬壳桂与长脐红豆各采集3株。在每个样方中找到目标树种, 用加长高枝剪从树冠上剪取3个枝条, 摘取成熟、健康的叶片分别装于3个塑料封口袋中, 并及时转运至实验室–20℃保存, 供后续DNA提取。

1.3 16S rRNA基因测序及细菌鉴定

从每袋叶中取出48片, 在酒精灯前用打孔器(直径3 mm)在每张叶片上避开叶脉打1个孔, 取出所有的小圆叶片后, 均匀分成3份放入2 mL圆底离心管, 在此过程中所用到的工具使用前均需灭菌。为了将附在叶片表面的灰尘、附生微生物去除, 先向离心管内加入400 μL ddH₂O : Tween 20 (1 : 1,000), 混匀后置于200 r/min振荡器中摇晃15 min, 使用移液枪将溶液吸净; 再加400 μL 75%乙醇浸泡并摇晃5 min, 将溶液吸净后再加800 μL无菌水洗涤5次, 每次置于涡旋振荡器上震荡30 s, 并使用移液枪将溶液吸净。后续参考(黄彩薇等, 2017)的方法提取叶片总DNA(包含植物和微生物)。

将每株树提取到的9份DNA混合为1个样品, 委托上海生工生物工程有限公司在Illumina Miseq测序平台下使用引物341F (5′-CCTACGGGNGGCWGCAG-3′)和引物805R (5′-GACTACHVGGGTATCTAATCC-3′)对叶内生细菌16S rRNA基因的V3–V4区进行测序(Sinclair et al, 2015)。首先将得到的原始序列去除引物接头, 使用PEAR将成对reads拼接成1条序列, 然后根据barcode序列和引物序列分割出各样本数据, 并校正序列方向。使用PRINSEQ对各样本序列进行剪切过滤得到优化reads序列。所有样本去冗余序列合并后去除没有重复的单序列, 按照97%相似性对非重复序列进行可操作分类单元(operational taxonomic units, OTU)聚类, 在聚类过程中去除嵌合体, 得到OTU代表序列后, 生成OTU多度表格。最后使用Ribosomal Database Project (RDP)数据库比对OTU代表序列,

得到每个OTU对应的物种分类信息, 分别在各个分类水平: 域、门、纲、目、科、属上统计各样本叶内生细菌组成。将有明确分类信息的OTUs置于FAPROTAX微生物代谢功能群数据库中检索, 以划分代谢功能群(Louca et al, 2016)。

1.4 植物叶性状测量

从采集的14株植物里挑选出每植株成熟、健康、完整的叶片共48片, 将叶片分成3等份后分别测定6个叶形态结构性状指标: (1)叶面积(leaf area, LA): 将新鲜叶擦净平展后利用叶面积仪(LI-COR3000C Area Meter, LI-COR, USA)进行测量; (2)鲜重(fresh weight, FW): 洗净擦干后的叶用电子天平称其鲜重; (3)干重(dry weight, DW): 将称好鲜重的叶装入信封并做好标记后在65℃环境下烘72 h, 待样品恒重后称量干重, 以便后续使用计算其他指标包括: (4)比叶面积(specific leaf area, SLA)、(5)叶干物质含量(leaf dry matter content, LDMC)、(6)叶含水量(leaf water content, LWC)。叶化学计量性状指标分别使用以下方法进行测定: 采用凯氏定氮蒸馏测定叶全氮(leaf nitrogen content, LNC); 钼锑抗比色法测定叶全磷(leaf phosphorus content, LPC); 火焰光度法测定叶全钾(leaf potassium content, LKC); 测定叶全钙(leaf calcium content, LCaC)含量时先用硝酸-高氯酸对样品进行消煮, 然后采用原子吸收仪测定其含量(鲍士旦, 2000; 鲁如坤, 2000)。

1.5 数据分析

构建细菌-植物矩阵, 计算叶内生细菌群落物种和细菌功能群在不同植物上的丰富度及相对多度, 进一步采用主坐标分析(principal coordinate analysis, PCoA)以及相似性分析(analysis of similarities, ANOSIM)检验樟科与豆科植物叶内生细菌群落物种组成是否有差异。用Kruskal-Wallis检验叶内生细菌代谢功能群在宿主植物间是否有显著差异。将细菌-植物矩阵的数据经Hellinger转换后, 进一步用非度量多维尺度(non-metric multidimensional scaling, NMDS)结合环境向量拟合分析(environmental vector fitting, Envfit)探究宿主植物性状对叶内生细菌群落结构及细菌代谢功能群的影响。所有数据分析在R 4.1.2中进行, 使用的软件包有vegan (v2.6.2)、ggplot2 (v3.3.6)、microeco (v0.15.0)。

2 结果

2.1 豆科与樟科植物叶内生细菌多样性

从海南尖峰岭热带山地雨林大样地的樟科与豆科共14株植物的叶组织检测到758,918条序列, 每植株的reads数介于34,293–88,140之间, 豆科植物平均reads数为 $49,782 \pm 5,146$, 樟科植物为 $58,634 \pm 6,912$ (附录1)。物种累积曲线表明, 在该测序深度下, 豆科与樟科植物增加OTUs数的趋势随着reads数的增加而逐渐平缓(附录2)。按最低reads值(34,293)将每植株reads数稀释后, 每植物的OTUs数介于202–630, 在相同测序深度下, 樟科植物的OTUs数要高于豆科植物(附录3)。经16S数据库比对后有20,953条序列被鉴定为细菌序列, 被划分为1,123个OTUs, 涉及21门36纲51目92科160属。reads数超过1%的细菌类群为变形菌门(57.17%), 共包含600个OTUs, 其在厚壳桂、硬壳桂、长脐红豆和软荚红豆中的reads数分别达73.45%、53.77%、40.49%和47.87%; 其次为酸杆菌门(15.12%), 共包含72个OTUs, 其在厚壳桂、硬壳桂、长脐红豆和软荚红豆中分别达5.37%、23.12%、4.61%和4.60%。疣微菌门(5.85%)、放线菌门(3.24%)和拟杆菌门(2.12%)在樟科植物所占的比列高于豆科植物, 而浮霉菌门(4.62%)呈现的规律与之相反, 即在豆科植物所占比例较高。此外, 绿弯菌门序列数在长脐红豆植物占比最高为3.92%, 在其余植物占比则较低(0.08%–0.33%); 厚壁菌门序列数在软荚红豆中所占的比例较高(2.28%), 而在非豆科植物中所占比例较低(0.06%–0.72%)(图1A)。樟科植物的叶内生细菌物种数(206–548种)与Shannon-Wiener多样性指数(4.40–5.27)均高于豆科植物(80–210种, 2.82–4.49)(图1B, C)。

基于Bray-Curtis距离的PCoA研究发现, 豆科植物与樟科植物明显形成独自的聚类, PcoA 1和PcoA 2分别解释了叶内生细菌群落总变异的26.5%和18.5%。通过ANOSIM检验, 结果表明豆科与樟科植物叶内生细菌群落的物种组成存在显著差异($R = 0.5792$, $P = 0.004$)(图2)。

2.2 豆科与樟科植物叶内生细菌功能群落多样性

将叶内生细菌物种分类信息与FAPROTAX数据库进行比对, 成功将占总reads数54.63%的489个OTUs进行功能注释, 共涉及6类元素循环(主要为

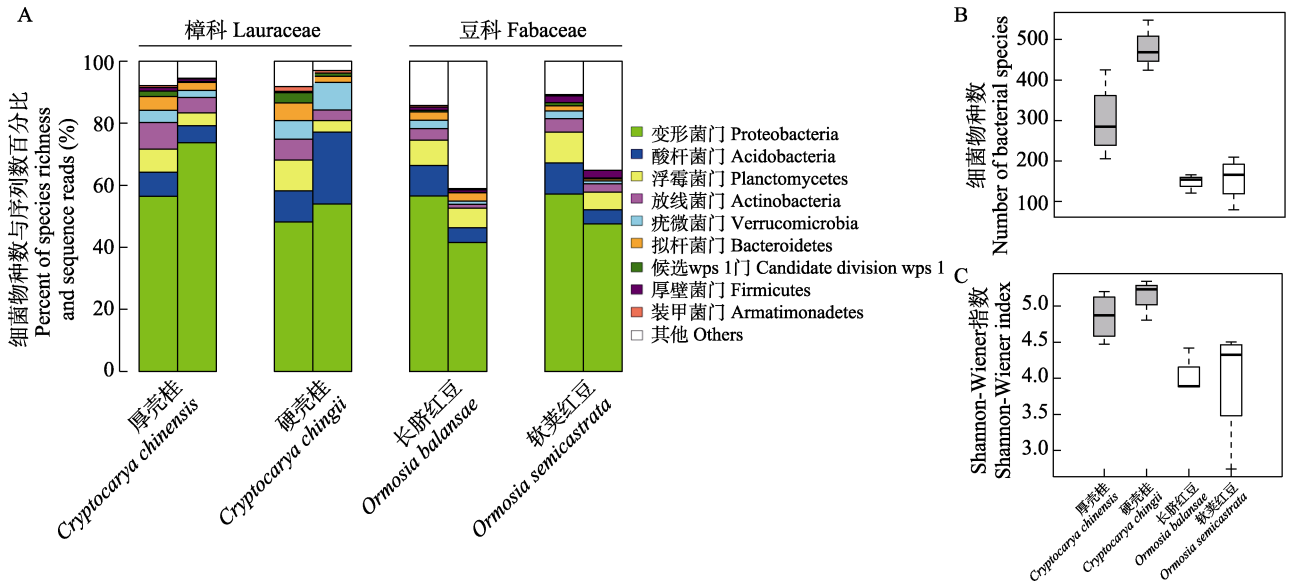


图1 4种豆科与樟科植物叶内生细菌多样性比较。A: 各门内生细菌物种数(左柱)与序列数百分比(右柱); B: 叶内生细菌物种数; C: Shannon-Wiener指数。
Fig. 1 A comparison of foliar endophytic bacteria diversity among the 4 species of Fabaceae and Lauraceae. A, Percent species richness (left column) and sequence reads (right column) at phylum level; B, Species richness; C, Shannon-Wiener's index.

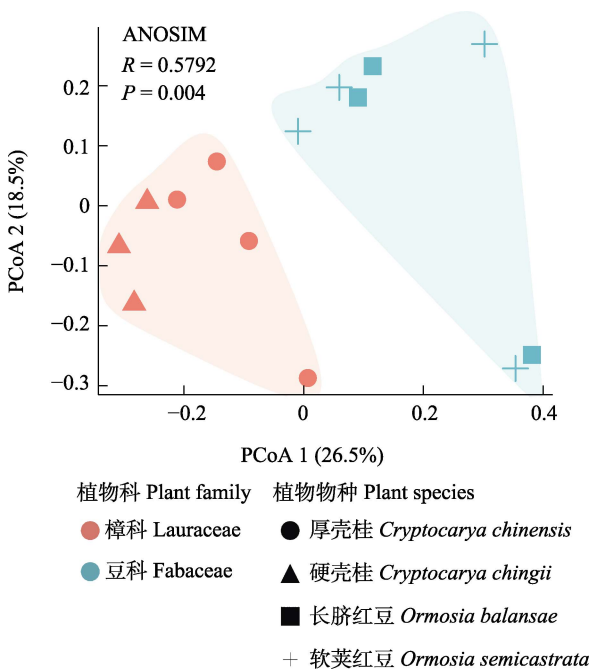


图2 4种豆科与樟科植物叶内生细菌群落物种组成的PCoA分析及ANOSIM检验
Fig. 2 Principal coordinate analysis (PCoA) and analysis of similarity (ANOSIM) of foliar endophytic bacterial community of four Fabaceae and Lauraceae plants

碳元素与氮元素循环)以及2类细菌特征(寄生菌和病原菌), 具体包含28种功能。其中共有388个OTUs

仅有1种功能, 36个OTUs具有2种功能, 65个OTUs具两种以上功能。278个OTUs具有好氧化能异养(aerobic chemoheterotrophy)功能, 其序列占比总有效序列的23.79%; 76个OTUs (23.30%)具有固氮(nitrogen fixation)功能; 以噬纤维菌目为主的50个OTUs具有纤维素分解功能(cellulolysis), 占总有效序列1.12%; 39个OTUs共占有有效序列4.85%可以分解尿素(ureolysis); 33个OTUs (4.68%)具甲醇氧化(methanol oxidation)功能以及32个OTUs (4.62%)具甲烷氧化(methanotrophy)功能。通过检验结果表明以上6类功能的叶内生细菌群落在豆科与樟科间有显著差异。其中具有甲烷氧化功能的细菌群落在两个宿主植物科间差异最大($\chi^2 = 7.5, P = 0.006$), 在樟科植物中相对多度为5.2%, 在豆科植物中相对多度为2.2%; 其次为具尿素分解功能的细菌群($\chi^2 = 7.5, P = 0.006$); 具固氮功能的细菌群落(Kruskal-Wallis: $\chi^2 = 4.4, P = 0.035$), 在樟科和豆科植物所占比例分别为26%、15.44%。具有好氧化能异养功能的细菌群落在樟科和豆科之间具有显著差异($\chi^2 = 3.9, P = 0.047$), 且均为樟科与豆科植物主要的叶内生细菌功能群(图3, 附录4)。樟科植物与豆科植物各具25种和26种细菌功能群, 其中锰氧化(manganese oxidation)功能的细菌仅在樟科植物出现, 好氧氨氧

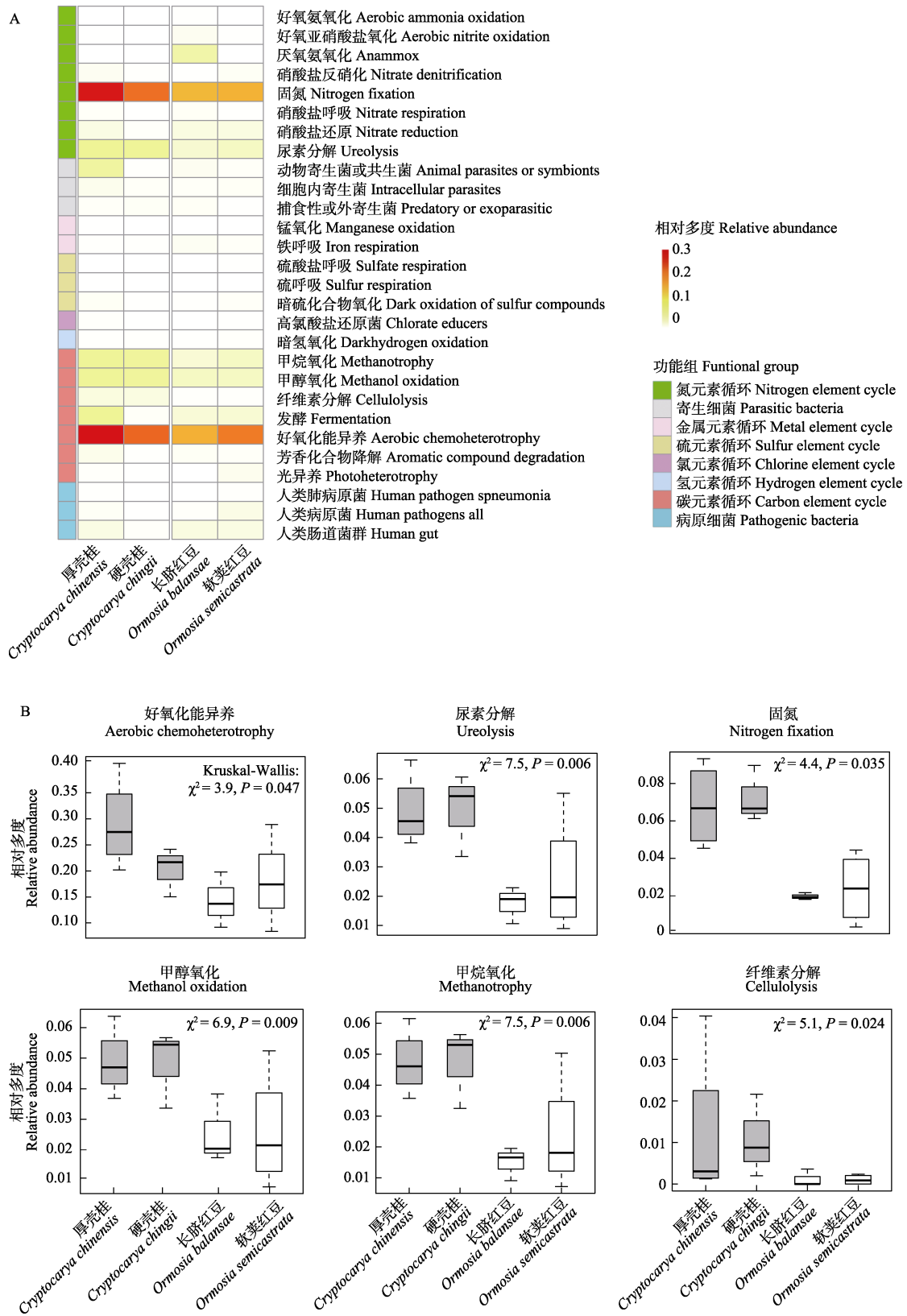


图3 樟科与豆科植物叶内生细菌功能群组成的热图(A)及主要功能的相对多度(B)

Fig. 3 Heatmap of functional group profiles (A) and key functional groups (B) of foliar endophytic bacteria in the Lauraceae and Fabaceae plant species

化(aerobic ammonia oxidation)和厌氧氨氧化(anammox)细菌功能群仅在豆科植物中检测到。

2.3 豆科与樟科植物叶内生细菌群落物种组成及细菌功能群的影响因子

基于Bray-Curtis距离对樟科和豆科植物叶内生细菌群落进行NMDS分析, 结果表明NMDS能够较好地展示叶内生细菌群落的差异性(stress = 0.079)。通过Envfit将宿主植物叶性状拟合到NMDS分析中, 发现在10个宿主植物叶性状中只有叶全钾含量(LKC)和比叶面积(SLA)对叶内生细菌群落物种组成有影响, 其与细菌群落物种组成的相关系数分别为0.4135 ($P = 0.047$)、0.5272 ($P = 0.023$) (图4A, 附录4)。在植物与细菌功能群分析结果中比叶面积和叶全磷含量(LPC)均是影响樟科与豆科功能细菌群落的重要因子, 其相关系数分别为0.5998 ($P = 0.007$)、0.4168 ($P = 0.047$) (图4B, 附录4)。

3 讨论

3.1 热带山地雨林豆科与樟科植物叶内生细菌群落多样性与影响因子

从尖峰岭热带山地雨林的豆科与樟科共4种植物检测到叶内生细菌OTUs达1,123个, 涉及21门36纲51目92科160属, 主要包括变形菌门、酸杆菌门、疣微菌门、浮霉菌门、放线菌门、厚壁菌门和拟杆菌门, 均为广泛分布的热带地区植物内生细菌(Barman & Dkhar, 2019)。其中酸杆菌门、疣微菌门

与浮霉菌门也是尖峰岭热带山地雨林土壤细菌群落中的优势类群(唐欣等, 2019), 此类细菌在其他地区的植物叶内生细菌群落中虽有报道但多度极低(Trivedi et al, 2020); 马来西亚热带雨林叶际与土壤的细菌群落也表现出相同的规律(Kim et al, 2012)。土壤细菌可能会通过植物根系进入到植物体内, 在植物蒸腾的拉力驱动下, 定居到植物各组织内部(Xu et al, 2022)。尖峰岭热带山地雨林中的豆科植物与樟科植物的叶内生细菌群落物种组成有显著差异, 说明宿主植物的身份是叶内生细菌群落构建的驱动因子之一, 类似效应在其他研究中已有报道, 如在圭亚那热带低地雨林的叶内生细菌群落物种组成10%的变异量能被宿主身份解释(Donald et al, 2020), 美国俄克拉荷马州北部的高草原保护区的不同植物种的优势叶内生细菌群具有宿主植物特异性(Ding et al, 2016)。叶内生细菌群落的构建还会受叶性状(如叶总氮、水分、干物质含量等)影响(Kembel et al, 2014; Wei et al, 2022)。而影响尖峰岭热带山地雨林叶内生细菌群落构建的叶性状为叶全钾含量与比叶面积, 二者与植物的光合速率密切相关(Cornelissen et al, 2003)。

3.2 豆科与樟科植物叶内生细菌功能群落多样性差异及影响因子

FAPROTAX微生物代谢功能数据库基于已发表验证的可培养细菌文献进行构建, 目前主要对环境样本微生物的生物地球化学循环过程进行代谢

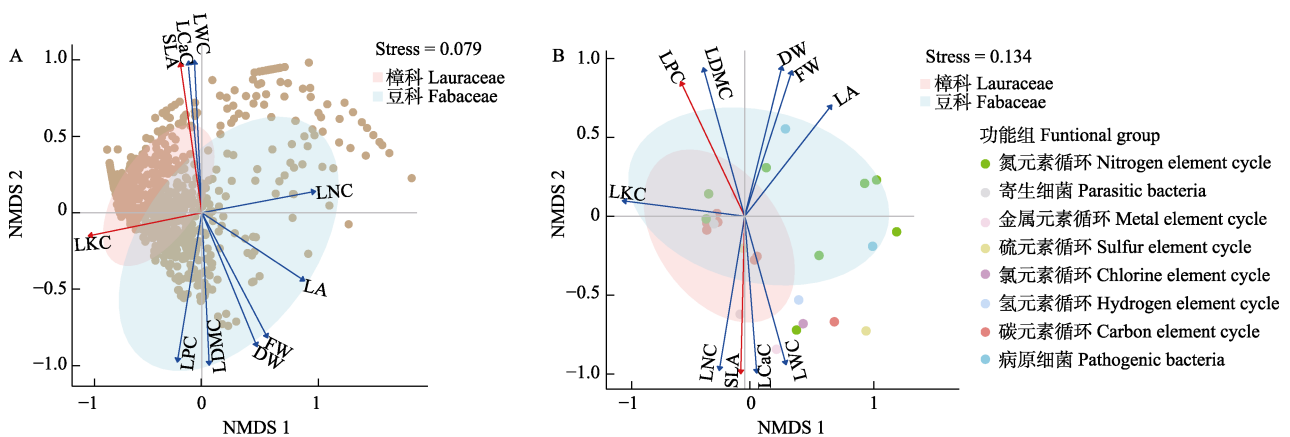


图4 宿主植物叶性状与叶内生细菌群落物种(A)及功能群(B)组成的相关性。SLA: 比叶面积; FW: 鲜重; DW: 干重; LDMC: 叶干物质含量; LWC: 叶含水量; LA: 叶面积; LKC: 叶全钾含量; LNC: 叶全氮含量; LPC: 叶全磷含量; LCaC: 叶全钙含量。
Fig. 4 Correlation between host plant leaf traits and foliar endophytic bacterial community species (A) and functional group (B) compositions. SLA, Specific leaf area; FW, Fresh weight; DW, Dry weight; LDMC, Leaf dry matter content; LWC, Leaf water content; LA, Leaf area; LKC, Leaf potassium content; LNC, Leaf nitrogen content; LPC, Leaf phosphorus content; LCaC, Leaf calcium content.

功能注释预测(Louca et al, 2016)。在樟科与豆科植物叶内生细菌中共有489个OTUs细菌可分配到至少一个代谢功能组, 共涉及28类的功能, 6类代谢功能群在豆科叶内生细菌群落中的相对多度显著高于非豆科宿主植物, 如固氮功能群的细菌在樟科的占比显著高于豆科植物。尖峰岭热带山地雨林中的固氮菌由根瘤菌目、伯克霍尔德氏菌目和红环菌目构成, 其中根瘤菌目和伯克霍尔德氏菌目这两类细菌是叶际内生微生物组中报道较多的固氮菌(Zhu et al, 2023)。固氮细菌在叶际微生物组中较普遍, 其产生的生物固氮是陆地生态系统的主要氮输入之一(Zhu et al, 2023), 如亚马逊热带雨林和哥斯达黎加热带低地雨林叶际平均每年的生物固氮能力超过300 g/ha (Fürnkranz et al, 2008; Moreira et al, 2021)。叶际固氮菌群落和固氮活动同样受生物因素如宿主植物身份和非生物因素如气候、土壤养分等影响(Zhu et al, 2023)。豆科植物的叶氮含量普遍高于非豆科植物(Nurbolat et al, 2022), 而氮含量高可能会抑制固氮菌的定殖(Li et al, 2023)。因此我们推测在尖峰岭热带山地雨林中豆科植物通过根瘤菌固氮来满足氮素需求, 而缺少根瘤共生体的樟科植物通过有固氮功能的叶内细菌来适应热带山地雨林的低氮土壤环境。

类似的, 甲烷氧化细菌在樟科与豆科植物中的分布也有较大差异。甲烷营养型细菌将甲烷和氧化物结合起来, 在细胞内进行催化反应, 最终实现将甲烷氧化成更易溶解和稳定的化合物如氮化物或硫酸盐供植物或其他微生物进行生长代谢, 并释放出能量供自身使用(Yoneyama et al, 2019)。该功能的细菌在许多非豆科植物如水稻、甘蔗等植物组织中有分布, 甚至有些物种如甲基弯菌(*Methylosinus* sp.)同时具有固氮作用(Bao et al, 2014), 且其分布也会受氮含量的影响(Ikeda et al, 2014)。

此外, 好氧化能异养型的细菌较为常见, 以有机物质作为碳源和能源, 通过有氧呼吸获得能量(Rivett & Bell, 2018)。这类细菌在本研究达278个OTUs, 为樟科和豆科植物叶内生细菌群落的主要功能群。在水生藻类生长周期内该功能也占主要地位(Jung et al, 2021)。除此之外, 厚壳桂属和红豆属植物都定居着具纤维素分解功能的细菌, 主要为噬纤维菌目的细菌, 该类细菌利用纤维素中的葡萄

糖分子作为碳源和能源, 通过分泌纤维素酶来降解纤维素。这种功能在许多生态系统中非常重要, 因为它可以将植物中的碳转化为可供其他生物利用的形式。

非参数检验中的环境因子拟合结果表明, 植物的比叶面积与叶全磷含量能影响叶内生细菌功能群的组成。碳与氮元素循环是本研究中细菌代谢功能群中主要涉及的两大元素循环。碳元素循环主要与叶全钾含量和比叶面积相关, 而氮元素循环主要与叶面积相关。通常, 比叶面积大的叶倾向于更大的光合速率, 而较低的比叶面积值意味着资源优先投入叶抵御外界压力和增加叶的寿命(Cornelissen et al, 2003)。因此在比叶面积不同的植物叶累积的有机质含量不同, 会限制内生细菌可利用资源从而影响定殖。此外, 细菌功能群在豆科与樟科植物的差异可能与细菌可利用资源的差异有关, 如叶中碳水化合物可利用性, 挥发性有机化合物(如甲醇)的产生速度以及抗菌化合物的数量等(Westoby et al, 2002)。涉及碳、氮代谢的6类代谢功能群的叶内生细菌在樟科植物中的相对多度普遍高于豆科植物, 可能是尖峰岭热带山地雨林非豆科植物对低有效养分的土壤环境的适应性机制之一。

参考文献

- Abadi VAJM, Sepehri M, Rahmani HA, Dolatabad HK, Shamshiripour M, Khatabi B (2021) Diversity and abundance of culturable nitrogen-fixing bacteria in the phyllosphere of maize. *Journal of Applied Microbiology*, 131, 898–912.
- Bao SD (2000) *Soil and Agricultural Chemistry Analysis*, 3rd edn. China Agricultural Press, Beijing. (in Chinese) [鲍士旦 (2000) 土壤农化分析(第三版). 中国农业出版社, 北京.]
- Bao ZH, Okubo T, Kubota K, Kasahara Y, Tsurumaru H, Anda M, Ikeda S, Minamisawa K (2014) Metaproteomic identification of diazotrophic methanotrophs and their localization in root tissues of field-grown rice plants. *Applied and Environmental Microbiology*, 80, 5043–5052.
- Barman D, Dkhar MS (2019) Plant growth-promoting potential of endophytic bacteria isolated from *Costus speciosus* in tropical deciduous forest of eastern Himalaya. *Proceedings of the National Academy of Sciences, India Section B: Biological Sciences*, 89, 841–852.
- Batterman SA, Hedin LO, van Breugel M, Ransijn J, Craven DJ, Hall JS (2013) Key role of symbiotic dinitrogen fixation in tropical forest secondary succession. *Nature*, 502, 224–227.
- Bērtiņš M, Klūga A, Dubova L, Petrēvics P, Alsīņa I, Vīksna A (2021) Study of rhizobia impact on nutritional element concentration in legumes. *Proceedings of the Latvian Academy of Sciences Section B Natural, Exact, and Applied*

- Sciences, 75, 457–462.
- Cornelissen J, Lavorel S, Garnier E, Díaz S, Buchmann N, Gurvich DE, Reich PB, Steege HT, Morgan HD, Heijden M (2003) A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 51, 335–380.
- Cunha HFV, Andersen KM, Lugli LF, Santana FD, Aleixo IF, Moraes AM, Garcia S, Di Ponzio R, Mendoza EO, Brum B, Rosa JS, Cordeiro AL, Portela BTT, Ribeiro G, Coelho SD, de Souza ST, Silva LS, Antonieto F, Pires M, Salomão AC, Miron AC, de Assis RL, Domingues TF, Aragão LEOC, Meir P, Camargo JL, Manzi AO, Nagy L, Mercado LM, Hartley IP, Quesada CA (2022) Direct evidence for phosphorus limitation on Amazon forest productivity. *Nature*, 608, 558–562.
- Deng FL, Xu H, Chen J, Lin MX, Li YD (2022) Effects of leguminous trees on neighboring tree species in the tropical mountainous rainforest of Jianfengling. *Forest Research*, 35(3), 1–8. (in Chinese with English abstract) [邓方立, 许涵, 陈洁, 林明献, 李意德 (2022) 尖峰岭热带山地雨林豆科树木对邻体树种的影响. *林业科学研究*, 35(3), 1–8.]
- Ding T, Ulrich M, Lorenzo B (2016) Influences of plant species, season and location on leaf endophytic bacterial communities of non-cultivated plants. *PLoS ONE*, 11, e0150895.
- Donald J, Roy M, Suescun U, Iribar A, Manzi S, Péllissier L, Gaucher P, Chave J, Singh B (2020) A test of community assembly rules using foliar endophytes from a tropical forest canopy. *Journal of Ecology*, 108, 1605–1616.
- Dudeja SS, Giri R, Saini R, Suneja-Madan P, Kothe E (2012) Interaction of endophytic microbes with legumes. *Journal of Basic Microbiology*, 52, 248–260.
- Epihov DZ, Saltonstall K, Batterman SA, Hedin LO, Hall JS, van Breugel M, Leake JR, Beerling DJ (2021) Legume–microbiome interactions unlock mineral nutrients in regrowing tropical forests. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 118, e2022241118.
- Fang JY, Li YD, Zhu B, Liu GH, Zhou GY (2004) Community structure, species diversity, and position in the global rainforest of Jianfengling mountainous rainforest on Hainan Island in China. *Biodiversity Science*, 12, 29–43. (in Chinese with English abstract) [方精云, 李意德, 朱彪, 刘国华, 周光益 (2004) 海南岛尖峰岭山地雨林的群落结构、物种多样性以及在世界雨林中的地位. *生物多样性*, 12, 29–43.]
- Fürnkranz M, Wanek W, Richter A, Abell G, Rasche F, Sessitsch A (2008) Nitrogen fixation by phyllosphere bacteria associated with higher plants and their colonizing epiphytes of a tropical lowland rainforest of Costa Rica. *The ISME Journal*, 2, 561–570.
- Holland-Moritz H, Stuart JEM, Lewis LR, Miller SN, Mack MC, Ponciano JM, McDaniel SF, Fierer N (2021) The bacterial communities of Alaskan mosses and their contributions to N-fixation. *Microbiome*, 9, 53.
- Hong CE, Jo SH, Moon JY, Lee JS, Kwon SY, Park JM (2015) Isolation of novel leaf-inhabiting endophytic bacteria in *Arabidopsis thaliana* and their antagonistic effects on phytopathogens. *Plant Biotechnology Reports*, 9, 451–458.
- Houlton BZ, Wang YP, Vitousek PM, Field CB (2008) A unifying framework for dinitrogen fixation in the terrestrial biosphere. *Nature*, 454, 327–330.
- Huang CW, Liao YH, Ding Q (2017) Two sample pooling strategies revealed different root-associated fungal diversity of *Rhododendron* species. *Acta Microbiologica Sinica*, 57, 571–518. (in Chinese with English abstract) [黄彩微, 廖映辉, 丁琼 (2017) 两种混合样品策略对揭示杜鹃花根部真菌多样性的影响. *微生物学报*, 57, 571–581.]
- Ikeda S, Sasaki K, Okubo T, Yamashita A, Terasawa K, Bao ZH, Liu DY, Watanabe T, Murase J, Asakawa S, Eda SM, Mitsui H, Sato T, Minamisawa K (2014) Low nitrogen fertilization adapts rice root microbiome to low nutrient environment by changing biogeochemical functions. *Microbes and Environments*, 29, 50–59.
- Jung SW, Kang JS, Park JS, Joo HM, Suh SS, Kang D, Lee TK, Kim HJ (2021) Dynamic bacterial community response to *Akashiwo sanguinea* (Dinophyceae) bloom in indoor marine microcosms. *Scientific Reports*, 11, 6983.
- Kandasamy GD, Kathirvel P (2023) Insights into bacterial endophytic diversity and isolation with a focus on their potential applications—A review. *Microbiological Research*, 266, 127256.
- Kembel SW, O'Connor TK, Arnold HK, Hubbell SP, Wright SJ, Green JL (2014) Relationships between phyllosphere bacterial communities and plant functional traits in a neotropical forest. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 111, 13715–13720.
- Kim M, Singh D, Lai-Hoe A, Go R, Rahim RA, Ainuddin AN, Chun J, Adams JM (2012) Distinctive phyllosphere bacterial communities in tropical trees. *Microbial Ecology*, 63, 674–681.
- Li S, Wu CB, Liu H, Lyu XC, Xiao FS, Zhao SH, Ma CM, Yan C, Liu ZL, Li HY, Wang XL, Gong ZP (2023) Systemic regulation of nodule structure and assimilated carbon distribution by nitrate in soybean. *Frontiers in Plant Science*, 14, 1101074.
- Louca S, Parfrey LW, Doebeli M (2016) Decoupling function and taxonomy in the global ocean microbiome. *Science*, 353, 1272–1277.
- Lu RK (2000) *Methods of Soil Agricultural Chemical Analysis*. China Agricultural Science and Technology Press, Beijing. (in Chinese) [鲁如坤 (2000) 土壤农业化学分析方法. 中国农业科技出版社, 北京.]
- Luo D, Cheng RM, Shi ZM, Wang WX, Xu GX, Liu SR (2016) Impacts of nitrogen-fixing and non-nitrogen-fixing tree species on soil respiration and microbial community composition during forest management in subtropical China. *Ecological Research*, 31, 683–693.
- Moreira JCF, Brum M, de Almeida LC, Barrera-Berdugo S, de Souza AA, de Camargo PB, Oliveira RS, Alves LF, Rosado BHP, Lambais MR (2021) Asymbiotic nitrogen fixation in the phyllosphere of the Amazon forest: Changing nitrogen cycle paradigms. *Science of the Total Environment*, 773, 145066.
- Nurbolat S, Lv GH, Jiang LM, Zhang L (2022) Convergent variation in the leaf traits of desert plants in the Ebinur Lake basin. *Frontiers in Environmental Science*, 10, 927572.
- Rivett DW, Bell T (2018) Abundance determines the functional role of bacterial phylotypes in complex communities. *Nature Microbiology*, 3, 767–772.

- Shi LL, Luo TS, Xu H, Lin MX, Yang H, Chen DX, Li YD (2012) The fine scale spatial heterogeneity of soil physical properties in a primary tropical montane rainforest of Jianfengling, Hainan Island, China. *Forest Research*, 25, 285–293. (in Chinese with English abstract) [时雷雷, 骆士寿, 许涵, 林明献, 杨怀, 陈德祥, 李意德 (2012) 尖峰岭热带山地雨林土壤物理性质小尺度空间异质性研究. *林业科学研究*, 25, 285–293.]
- Sinclair L, Osman OA, Bertilsson S, Eiler A (2015) Microbial community composition and diversity via 16S rRNA gene amplicons: Evaluating the Illumina platform. *PLoS ONE*, 10, e0116955.
- Sprent JI, Ardley J, James EK (2017) Biogeography of nodulated legumes and their nitrogen-fixing symbionts. *New Phytologist*, 215, 40–56.
- Sun F, Song CJ, Wang M, Lai DYF, Tariq A, Zeng FJ, Zhong QP, Wang FM, Li ZA, Peng CL (2020) Long-term increase in rainfall decreases soil organic phosphorus decomposition in tropical forests. *Soil Biology and Biochemistry*, 151, 108056.
- Tang X, Liu SR, Xu H, Zhang YG (2019) Estimation of soil microbial species in the 60-hm² dynamic monitoring plot of tropical mountain rainforest in Jianfengling, Hainan Island. *Scientia Silvae Sinicae*, 55(12), 84–92. (in Chinese with English abstract) [唐欣, 刘世荣, 许涵, 张于光 (2019) 海南尖峰岭热带山地雨林60 hm²动态监测样地土壤微生物物种估算. *林业科学*, 55(12), 84–92.]
- Trivedi P, Leach JE, Tringe SG, Sa TM, Singh BK (2020) Plant–microbiome interactions: From community assembly to plant health. *Nature Reviews Microbiology*, 18, 607–621.
- Wei YQ, Lan GY, Wu ZX, Chen BQ, Quan F, Li MM, Sun SQ, Du HN (2022) Phyllosphere fungal communities of rubber trees exhibited biogeographical patterns, but not bacteria. *Environmental Microbiology*, 24, 3777–3790.
- Westoby M, Falster DS, Moles AT, Vesk PA, Wright IJ (2002) Plant ecological strategies: Some leading dimensions of variation between species. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 33, 125–159.
- Xu H, Detto M, Fang S, Chazdon RL, Li Y, Hau BCH, Fischer GA, Weiblen GD, Hogan JA, Zimmerman JK, Uriarte M, Thompson J, Lian J, Cao K, Kenfack D, Alonso A, Bissengou P, Memiaghe HR, Valencia R, Yap SL, Davies SJ, Mi X, Yao TL (2020) Soil nitrogen concentration mediates the relationship between leguminous trees and neighbor diversity in tropical forests. *Communications Biology*, 3, 317.
- Xu H, Li YD, Lin MX, Wu JH, Luo TS, Zhou Z, Chen DX, Yang H, Li GJ, Liu SR (2015) Community structure and characteristics of the 60 ha dynamic monitoring plot of tropical mountain rainforest in Jianfengling, Hainan Island. *Biodiversity Science*, 23, 192–201. (in Chinese with English abstract) [许涵, 李意德, 林明献, 吴建辉, 骆士寿, 周璋, 陈德祥, 杨怀, 李广建, 刘世荣 (2015) 海南尖峰岭热带山地雨林60 ha动态监测样地群落结构特征. *生物多样性*, 23, 192–201.]
- Xu NH, Zhao QQ, Zhang ZY, Zhang Q, Wang Y, Qin GY, Ke MJ, Qiu DY, Peijnenburg WJGM, Lu T, Qian HF (2022) Phyllosphere microorganisms: Sources, drivers, and their interactions with plant hosts. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 70, 4860–4870.
- Yoneyama T, Terakado-Tonooka J, Bao Z, Minamisawa K (2019) Molecular analyses of the distribution and function of diazotrophic rhizobia and methanotrophs in the tissues and rhizosphere of non-leguminous plants. *Plants*, 8, 408.
- Zhu YG, Peng JJ, Chen C, Xiong C, Li SL, Ge AH, Wang ET, Liesack W (2023) Harnessing biological nitrogen fixation in plant leaves. *Trends in Plant Science*, doi: 10.1016/j.tplants.2023.05.009.

(责任编辑: 东秀珠 责任编辑: 李会丽)

附录 Supplementary Material

附录1 豆科植物与樟科植物采样情况与叶内生细菌多样性指数

Appendix 1 Sampling of Fabaceae and Lauraceae and diversity index of endophytic bacteria in leaves
<https://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2023146-1.pdf>

附录2 豆科(A)与樟科(B)基于采样植株数的叶内生细菌的物种累积曲线

Appendix 2 Species accumulation curves of foliar endophytic bacteria in Fabaceae (A) and Lauraceae (B) based on the number of sampled tree individuals
<https://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2023146-2.pdf>

附录3 基于标准化reads数的单株(A)和单种(B)植物的叶内生细菌OTUs稀释曲线

Appendix 3 Rarefaction curves of bacterial OTUs based on normalized number of sequence reads by tree individuals (A) and by tree species (B)
<https://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2023146-3.pdf>

附录4 宿主植物叶性状与叶内生细菌群落物种组成及细菌功能群的相关性

Appendix 4 Correlation of host plant leaf traits on foliar endophytic bacterial species and functional group compositions
<https://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2023146-4.pdf>



•研究报告•

毛乌素沙地不同类型生物结皮细菌群落差异及其驱动因子

张雅丽^{1,2}, 张丙昌^{1,2*}, 赵康³, 李凯凯^{1,2}, 刘燕晋^{1,2}

1. 山西师范大学地理科学学院, 太原 030031; 2. 山西师范大学黄河中游生态环境研究中心, 太原 030031; 3. 山西师范大学生命科学院, 太原 030031

摘要: 生物结皮在干旱半干旱区具有极为重要的生态功能, 细菌是生物结皮中的重要微生物类群, 在生物结皮形成、养分循环与调控过程中发挥着关键作用。然而, 对于毛乌素沙地生物结皮演替过程中细菌群落多样性和关键环境因子的认识尚不清楚。因此, 本文通过qPCR和高通量测序方法调查了毛乌素沙地裸地、藻结皮、地衣结皮和藓结皮之间的细菌丰度和群落多样性, 并探究了生物结皮中细菌群落及其与关键环境因子之间的关系。结果表明, 随着生物结皮的演替, 细菌16S rRNA基因丰度呈显著上升趋势, 细菌Chao 1、Shannon指数和系统发育多样性呈先降低后增加的模式。生物结皮不同阶段的细菌门、目和属的相对丰度均存在显著差异, 在裸地阶段优势细菌类群是拟杆菌门的噬几丁质菌目、放线菌门的红色杆菌目和变形菌门的根瘤菌目; 藻结皮和地衣结皮中均以蓝藻门的颤藻目占绝对优势; 藓结皮的细菌以拟杆菌门的噬几丁质菌目和变形菌门的根瘤菌目占优势。全磷、全氮、pH和总有机碳是影响土壤细菌群落的关键环境因子。综上所述, 生物结皮的演替通过改变土壤理化特性, 为细菌群落提供了不同生态位, 其中, 土壤养分和pH等环境因子对毛乌素沙地生物结皮细菌物种筛选和群落塑造发挥着重要作用。

关键词: 生物结皮; 演替; 细菌群落多样性; 环境因子; 毛乌素沙地

张雅丽, 张丙昌, 赵康, 李凯凯, 刘燕晋 (2023) 毛乌素沙地不同类型生物结皮细菌群落差异及其驱动因子. 生物多样性, 31, 23027. doi: 10.17520/biods.2023027.

Zhang YL, Zhang BC, Zhao K, Li KK, Liu YJ (2023) Variation of bacterial communities and their driving factors in different types of biological soil crusts in Mu Us sandy land. Biodiversity Science, 31, 23027. doi: 10.17520/biods.2023027.

Variation of bacterial communities and their driving factors in different types of biological soil crusts in Mu Us sandy land

Yali Zhang^{1,2}, Bingchang Zhang^{1,2*}, Kang Zhao³, Kaikai Li^{1,2}, Yanjin Liu^{1,2}

1 School of Geographical Sciences, Shanxi Normal University, Taiyuan 030031

2 Ecological Environment Research Center of the Middle Yellow River, Shanxi Normal University, Taiyuan 030031

3 School of Life Sciences, Shanxi Normal University, Taiyuan 030031

ABSTRACT

Aims: Biological soil crusts (BSCs) have important ecological function in arid and semiarid lands. Bacterial community is key to BSCs by playing critical roles in BSCs formation, nutrient cycles and regulatory process. However, bacterial community diversity in BSCs succession and the key environmental factors in Mu Us sandy land remains unclear.

Methods: This study selected bare soil, algal crusts, lichen crusts and moss crusts in Mu Us sandy land as objects. Bacterial abundance and community diversity were investigated by qPCR and Miseq sequencing techniques. The relationship between bacterial community diversity and key environmental factors was explored.

Result: The results indicated that 16S rRNA gene abundance significantly increased with BSCs succession. The index of Chao 1, Shannon diversity and phylogenetic diversity of bacterial community decreased from bare soil to algal crusts

收稿日期: 2023-02-03; 接受日期: 2023-06-13

基金项目: 国家自然科学基金(U2003214; 42271067)

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: zhangbch@sxnu.edu.cn

and then increased from algal crusts to lichen crusts and moss crusts. There were significant differences in the relative abundance of bacterial phylum, order and genus among different BSCs stages. In bare soil, bacterial communities were dominated by Chitinophagales (Bacteroidota), Tubrobacterales (Actinobacteriota) and Rhizobiales (Proteobacteria). Oscillatoriales (Cyanobacteria) was dominant in algal and lichen crusts, and Chitinophagales (Bacteroidota) and Rhizobiales (Proteobacteria) were dominant members in moss crusts. Total phosphorous, total nitrogen, pH and total organic carbon were key environmental factors in shaping soil bacterial communities.

Conclusion: BSCs succession provides different niches for bacterial communities by changing soil physicochemical characteristics. Soil nutrients (total phosphorous, total nitrogen and soil total organic carbon) and pH play critical roles in screening bacterial species and shaping bacterial community of BSCs in the Mu Us sandy land.

Key words: biological soil crusts; succession; bacterial communities; environmental factors; Mu Us sandy land

生物土壤结皮(biological soil crusts, BSCs, 简称生物结皮)是由蓝藻、真核藻类、细菌、真菌、地衣以及苔藓通过菌丝体、假根和分泌物与土壤颗粒胶结形成的复杂的有机复合体,是全球干旱半干旱区生态系统地表景观的重要组成部分之一(Belnap, 2003; 李新荣等, 2009)。生物结皮在提高土壤肥力、减缓土壤水分蒸发、减少水蚀风蚀、促进植被演替等方面均具有不可替代的重要生态功能(Yeager et al, 2004; Bowker et al, 2006)。根据优势种类的不同,生物结皮一般可划分为藻结皮、地衣结皮和藓结皮3个主要演替阶段(图1)。在生物结皮形成之前,干旱半干旱区土壤表面多为松散的沙粒,即裸地阶段;一些耐极端环境的丝状蓝藻如具鞘微鞘藻(*Microcoleus vaginatus*)在裸土中逐渐繁殖,并与土壤颗粒粘结在一起,形成藻结皮,随着藻结皮的进一步发育,颜色逐渐变深,形成深色藻结皮,此阶段蓝藻和真核藻类的种类及数量逐渐增多,在发育过程中蓝藻或绿藻与真菌结合形成地衣结皮(Belnap & Lange, 2003; Lan et al, 2013)。地衣结皮的土壤肥力和持水能力进一步增强,藓类植物逐渐扩张并最终占据优势,进而演替成为藓结皮(Zhang et al, 2009; Weber et al, 2016; Liu et al, 2018)。

细菌是生物结皮中的重要类群,在元素生物化

学循环与调控过程中发挥着极为重要的生态功能。多数研究表明,荒漠生物结皮中细菌群落主要包括变形菌门、蓝藻门、放线菌门、拟杆菌门、酸杆菌门和绿弯菌门等类群(Weber et al, 2016; Zhang et al, 2016; Xiao & Veste, 2017; Su et al, 2020)。同时,研究也发现,细菌的物种组成和群落结构在生物结皮演替过程中具有明显变化。在干旱区,藻结皮多以丝状蓝藻为主,核心优势物种是具鞘微鞘藻(*Microcoleus vaginatus*) (Belnap & Lange, 2003; Hu & Liu, 2003; Zhang et al, 2009);地衣结皮以变形菌门、蓝藻门、酸杆菌门和厚壁菌门为优势类群,在物种水平上仍以具鞘微鞘藻为优势种,但其相对丰度明显低于藻结皮,而鞘氨醇单胞菌属(*Sphingomonas*)、*Niastella*、拟甲色球藻属(*Chroococidiopsis*)的相对丰度显著升高;藓结皮的优势类群是变形菌门和拟杆菌门,优势属主要是鞘氨醇单胞菌和*Niastella* (Zhang et al, 2016, 2018),成熟的地衣结皮和藓结皮中念珠藻属(*Nostoc*)和伪枝藻属(*Scytonema*)丰度更高(Yeager et al, 2004; Xu et al, 2021)。在古尔班通古特沙漠中,研究表明生物结皮演替对固碳微生物和固氮微生物群落均有显著影响,并且固氮微生物的网络结构随生物结皮的演替趋于简化(Xu et al, 2021; Zhao et al, 2021)。

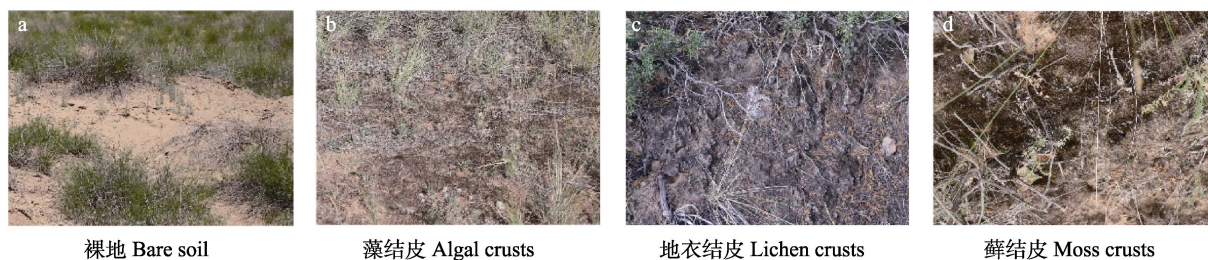


图1 毛乌素沙地裸地(a)及生物结皮不同演替阶段(b-d)

Fig. 1 Bare soil (a) and different successional stages of biological soil crusts (b-d) in Mu Us sandy land

在毛乌素沙地, 研究者对生物结皮微生物群落、网络互动关系和生态功能进行了有意义的探讨, 认为厚壁菌门、变形菌门、蓝藻门和放线菌门分别是生物结皮4个发育阶段细菌网络中的关键类群; 随着生物结皮的发育, 细菌网络的复杂性增加, 细菌群落与生物结皮发育的相互作用模式加强(Zhou et al, 2020)。另有研究发现毛乌素沙地中的地衣结皮和藓结皮的细菌群落多样性和功能多样性具有明显的差异(Tian et al, 2021)。

土壤环境因子对细菌群落具有重要影响, 如在全球尺度上, 土壤pH值是调控细菌群落的关键环境因子(Delgado-Baquerizo et al, 2018), 也有研究表明细菌群落主要受土壤养分如碳、氮和磷的含量和生物结皮演替调控(Xiao & Veste, 2017; Su et al, 2020); 在古尔班通古特沙漠固氮和固碳微生物的研究中, Xu等(2021)发现土壤总有机碳与全氮的比值和pH值是决定生物结皮固氮细菌群落的关键驱动因素; 而固碳微生物群落结构和多样性受土壤养分、pH值和土壤盐分的综合调控(Zhao et al, 2021)。

毛乌素沙地属于典型半干旱区, 年降水量在250–400 mm, 在植被空隙地生物结皮广泛发育, 该区域气候、植物群落组成和植被盖度与西北典型沙漠明显不同(Su et al, 2020; Zhou et al, 2020)。研究者在该区域开展了有关生物结皮细菌群落多样性的研究工作(吴永胜等, 2010; Zhou et al, 2020; Tian et al, 2021), 但目前生物结皮细菌群落多样性的数据尚不能充分解释生物结皮演替过程对细菌群落多样性的影响规律, 另外该区域生物结皮演替对细菌群落多样性的影响规律以及生物结皮细菌群落的关键环境影响因子均不清楚。该问题的解决有助于深入理解细菌群落在生物结皮发育过程中的演替机制, 为保护毛乌素沙地的生物结皮和生态修复提供科学依据。为此, 本研究通过采用qPCR与高通量测序来分析毛乌素沙地细菌丰度、物种组成与群落结构在生物结皮不同演替阶段的变化规律, 并结合环境因子探讨与细菌群落之间的关系, 以期解读影响生物结皮细菌群落多样性的关键环境因子。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

毛乌素沙地位于鄂尔多斯高原向黄土高原的

过渡地带(107°20′–111°30′ E, 37°30′–39°20′ N), 面积 $4.0 \times 10^4 \text{ km}^2$ 。该区属于温带大陆性季风气候, 降水主要集中在7–9月且强度较大, 该地区年均温6.0–8.5℃。土壤以风沙土、灰钙土为主, 质地松散, 养分贫瘠, 持水能力较弱。地表植被以沙生和旱生植被为主, 主要以柠条锦鸡儿(*Caragana korshinskii*)、油蒿(*Artemisia ordosica*)、沙柳(*Salix psammophila*)、蒙古岩黄耆(*Hedysarum mongolicum*)和细枝岩黄耆(*H. scoparium*)等灌木、半灌木植物为主。

1.2 土壤采集方法

本实验于2021年6月进行生物土壤结皮采样, 在毛乌素沙地选取4个样点, 相邻两样点间隔为30 km, 每个样点在地势相对平缓的垄间低地随机设置3个20 m × 20 m的大样方(样方之间距离50 m), 在3个大样方中, 裸地(bare soil, BS)、藻结皮(algal crusts, AC)、地衣结皮(lichen crusts, LC)和藓结皮(moss crusts, MC)分别随机选取5个1 m × 1 m的小样方, 在每个小样方中按五点取样法采集土壤样品并充分混匀, 计为1个样品, 4样点 × 4种结皮类型 × 5小样方共得到80份样品。为避免样品之间的交叉污染, 取样前, 用酒精擦拭采样铲。样品取出后装入无菌塑料封口袋中, 并尽快运回实验室。每份样品平均分为2份, 一份自然风干, 用来测量土壤理化特性; 一份置于–80℃冰箱内保存, 用来提取土壤DNA。

1.3 土壤理化性质测定

土壤理化特性均采用常规方法测定: 采用重铬酸钾-外加热法测定总有机碳(total organic carbon, TOC)。使用凯氏定氮法测定土壤全氮(total nitrogen, TN)含量。使用靛酚蓝比色法测定铵态氮(ammonium nitrogen, NH_4^+ -N)。采用酚二磺酸比色法测定硝态氮(nitrate nitrogen, NO_3^- -N)。使用氢氧化钠熔融-钼锑抗比色法测定土壤全磷(total phosphorous, TP)含量。使用钼锑抗比色法测定有效磷(available phosphorous, AP)。采用数字式酸度计测定土壤pH值(Tan, 2005)。

1.4 土壤DNA提取、qPCR与高通量测序

土壤DNA采用SPINeasy DNA提取试剂盒(MP Biomedicals LLC, USA)提取, 每种生物结皮样品分别称取1 g, 操作过程完全按照说明书进行。用NanoDrop2000检验DNA纯度, 随后将DNA储存在–80℃冰箱保存, 采用Qubit进一步检验DNA浓度。

采用实时荧光定量PCR方法检测样品中的细菌16S rRNA基因丰度, qPCR扩增条件为: 94°C预变性3 min, 94°C变性40 s, 55°C退火1 min, 72°C延伸1 min, 29个循环; 最终72°C延伸10 min。定量PCR 10 μL反应体系包括: SsoFast Eva Green® Supermix 5 μL, 前后引物各0.5 μL, 1 μL浓度稀释到10 ng/μL的DNA模板, ddH₂O 3 μL。引物采用细菌16S rRNA通用引物515F (5'-GTGCCAGCMGCCGCGGTAA-3')和909R (5'-CGYCAATTCMTTTRAGT-3')对V4-V5可变区进行扩增, 由上海生工有限公司合成。

本研究的Illumina MiSeq高通量测序由北京百迈客生物科技有限公司完成, 采用基于PacBio测序平台的单分子实时测序(SMRL Cell)方法对标记基因进行测序。使用PacBio提供的smrtlink工具获取CCS (circular consensus sequencing)序列, 使用lima v1.7.0软件(Chen et al, 2022), 通过barcode对CCS进行识别, 得到的Raw-CCS序列数据使用UCHIME v4.2软件(Edgar et al, 2011)鉴定并去除嵌合体序列, 使用Usearch软件(Edgar, 2013)对处理后保留的序列在97.0%的相似度水平下进行聚类、获得操作分类单元(operational taxonomy units, OTUs)。利用RDP classifier (Maidak et al, 1997)和Silva数据库(SSU138)对每个OTU的代表序列进行物种注释(比对阈值70%), 将OTU表中的各样品序列抽平到同一深度(5,800条序列), 用于后续毛乌素沙地细菌群落的多样性与相关环境因子分析。

1.5 数据分析

使用R v.4.2.0软件Microeco包(Liu et al, 2021)分析细菌群落的α及β多样性, 分别在门和属分类水平上统计各样品的群落组成; 采用单因子ANOVA检验和多重比较(LSD)检验16S rRNA基因丰度、细菌α多样性、物种组成在不同生物结皮演替阶段间的显著性差异; 通过冗余分析(redundancy analysis, RDA)评价群落结构差异, 并通过Mantel test检验细菌群落与环境因子的显著性。采用R v.4.2.0软件和Origin 2018 (<https://www.originlab.com/>)作图。

2 结果

2.1 细菌丰度和α多样性

qPCR结果表明, 在生物结皮演替过程中, 细菌丰度呈显著增加趋势($P < 0.05$), 在藓结皮阶段细菌

丰度最高(1.87×10^8 copies/g), 显著高于裸地($P < 0.05$), 但与藻结皮和地衣结皮的差异不显著($P > 0.05$) (图2)。

细菌的高通量测序共产生了1,727,049条高质量序列, 处理后得到5,606个OTUs。随着生物结皮的发育, Chao 1指数(图3a)、系统发育多样性(phylogenetic diversity, PD)指数(图3b)和Shannon指数(图3c)均在裸地最高, 而在藻结皮阶段最低, 随后又呈增加的趋势, 并且藻结皮的Chao 1指数、Shannon指数和PD指数都显著低于裸地、地衣结皮和藓结皮($P < 0.05$)。Chao 1指数在裸地、地衣和藓结皮中差异不显著, Shannon指数和PD指数均表现为藓结皮与裸地、地衣结皮差异不显著($P > 0.05$)。

2.2 土壤细菌群落组成

在门水平上(图4), 细菌在裸地阶段的优势细菌是变形菌门、放线菌门和拟杆菌门, 其相对丰度分别为26.88%、20.4%和17.34%, 且放线菌门在裸地中的丰度显著高于其他3种结皮; 藻结皮和地衣结皮的细菌群落均以蓝藻门占绝对优势, 其相对丰度分别为65.15%和53.64%, 其次是变形菌门和拟杆菌门; 藓结皮阶段则以变形菌门、拟杆菌门和酸杆

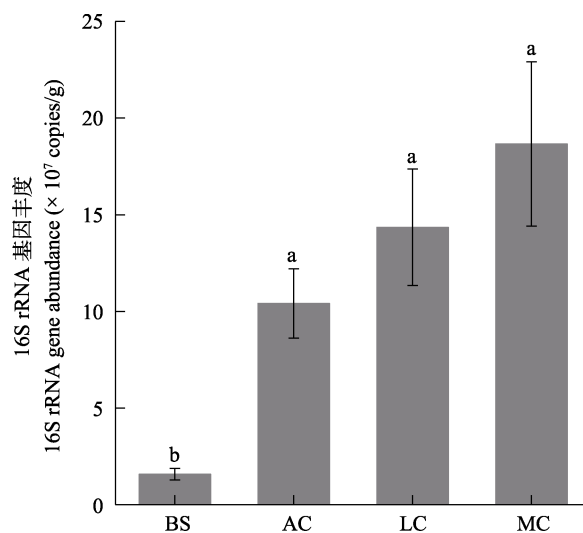


图2 生物结皮不同演替阶段的细菌丰度变化。不同小写字母表示生物结皮不同阶段间的差异显著($P < 0.05$), 数据为平均值 ± 标准误差。BS: 裸地; AC: 藻结皮; LC: 地衣结皮; MC: 藓结皮。

Fig. 2 Changes in bacterial abundance at different successional stages of biological soil crusts. Different lowercase letters indicate significant differences ($P < 0.05$), data are shown as mean ± SE. BS, Bare soil; AC, Algal crusts; LC, Lichen crusts; MC, Moss crusts.

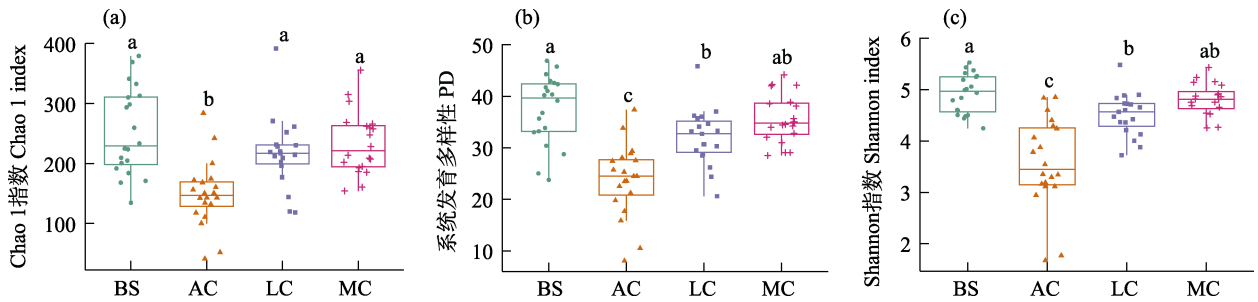


图3 细菌 α 多样性在生物结皮不同演替阶段的变化。不同小写字母表示生物结皮不同演替阶段间差异显著($P < 0.05$), 数据为平均值 \pm 标准误。BS: 裸地; AC: 藻结皮; LC: 地衣结皮; MC: 藓结皮。PD: 系统发育多样性。

Fig. 3 Changes in bacterial α diversity at different successional stages of biological soil crusts. Different lowercase letters indicate significant differences ($P < 0.05$), data are shown as mean \pm SE. BS, Bare soil; AC, Algal crusts; LC, Lichen crusts; MC, Moss crusts. PD, Phylogenetic diversity.

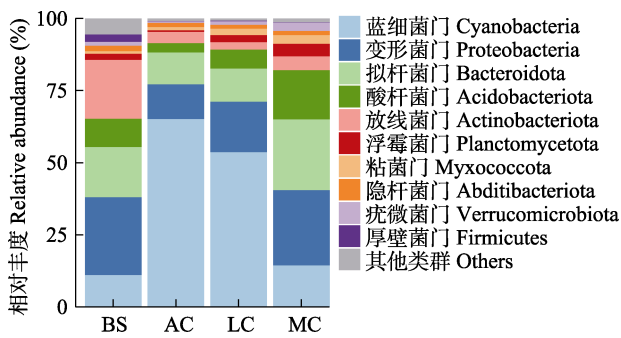


图4 生物结皮不同演替阶段细菌门的相对丰度。BS: 裸地; AC: 藻结皮; LC: 地衣结皮; MC: 藓结皮。

Fig. 4 Relative abundance of bacterial phylum level at different successional stages of biological soil crusts. BS, Bare soil; AC, Algal crusts; LC, Lichen crusts; MC, Moss crusts.

菌门占优势, 而蓝藻门的相对比例低于以上优势类群。浮霉菌门、粘菌门、隐杆菌门、疣微菌门、厚壁菌门和其他类群在裸地和几种生物结皮类型中的相对丰度很低, 只占很小比例。

在目水平上(图5), 细菌群落组成在生物结皮不同演替阶段具明显的差异, 如红色杆菌目、噬纤维菌目、伯克氏菌目、微球菌目和芽孢杆菌目的相对丰度在裸地阶段最高; 颤藻目在藻结皮和地衣结皮均占明显的优势, 其相对丰度最高, 分别为54.33%和34.49%; 噬几丁质菌目、根瘤菌目、鞘脂单胞菌目、Blastocatellales和Pyrinomonadales在藓结皮阶段的相对丰度最高。

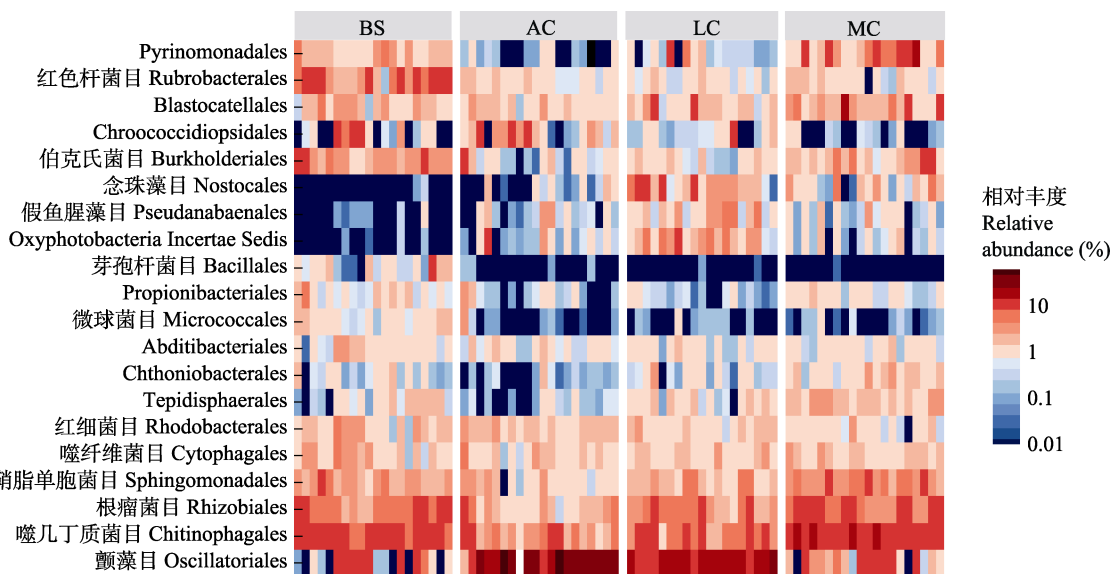


图5 在生物结皮不同演替阶段的细菌目相对丰度。BS: 裸地; AC: 藻结皮; LC: 地衣结皮; MC: 藓结皮。

Fig. 5 Relative abundance of bacterial order level at different successional stages of biological soil crusts. BS, Bare soil; AC, Algal crusts; LC, Lichen crusts; MC, Moss crusts.

在属水平上(表1), 裸地阶段的优势物种是红杆菌属(*Rubrobacter*)、土壤杆菌属(*Segetibacter*)、微鞘藻属(*Microcoleus*)、*Flavisolibacter*和鞘氨醇单胞菌属, 藻结皮和地衣结皮阶段中的优势属类似, 主要包括微鞘藻属、*Segetibacter*、*Flavisolibacter*、*Abditibacterium*和*Bryobacter*, 其相对丰度在藻结皮和地衣结皮间无明显差异, 但与裸地和藓结皮之间差异显著。相对于其他属, *Segetibacter*、RB41、WD2101、*Ferruginibacter*、*Candidatus*和*Puia*在藓

结皮中的相对丰度显著高于其他演替阶段(表1)。

2.3 生物结皮不同演替阶段的细菌群落结构差异及其环境影响因子

生物结皮演替显著改变了土壤理化特性, 如总有机碳和全氮随着生物结皮的演替呈现显著的上升趋势($P < 0.05$), 在藓结皮最高; TP、 NO_3^- -N和pH则在地衣结皮达到峰值; AP在藓结皮最高(表2)。

RDA分析表明, 第一轴和第二轴分别可以解释细菌群落和环境因子总变异的31.4%和25.8%。裸地

表1 在生物结皮不同演替阶段的细菌属相对丰度

Table 1 Relative abundance of bacterial genus level at different successional stages of biological soil crusts

属 Genus	裸地 Bare soils (%)	藻结皮 Algal crusts (%)	地衣结皮 Lichen crusts (%)	藓结皮 Moss crusts (%)
微鞘藻属 <i>Microcoleus</i>	5.490 ± 1.619 ^c	43.700 ± 4.937 ^a	22.510 ± 2.503 ^b	4.960 ± 1.047 ^c
土壤杆菌属 <i>Segetibacter</i>	5.630 ± 0.942 ^b	3.800 ± 1.162 ^b	3.470 ± 0.469 ^b	9.040 ± 1.016 ^a
<i>Flavisolibacter</i>	4.600 ± 0.439 ^a	2.770 ± 0.287 ^b	2.870 ± 0.417 ^b	5.310 ± 0.526 ^a
红色杆菌属 <i>Rubrobacter</i>	9.630 ± 1.271 ^a	2.080 ± 0.277 ^b	1.370 ± 0.174 ^b	1.840 ± 0.255 ^b
RB41 (<i>Arenimicrobium</i> , Pyrinomonadaceae)	3.470 ± 0.513 ^b	0.360 ± 0.109 ^c	1.980 ± 0.872 ^{bc}	7.090 ± 1.454 ^a
微枝形杆菌属 <i>Microvirga</i>	3.660 ± 0.548 ^a	1.890 ± 0.331 ^b	2.630 ± 0.237 ^{ab}	2.860 ± 0.312 ^{ab}
<i>Rubellimicrobium</i>	3.320 ± 0.464 ^{ab}	3.550 ± 0.281 ^{ab}	2.550 ± 0.294 ^b	1.610 ± 0.244 ^c
<i>Blastocatella</i>	2.640 ± 0.456 ^a	1.900 ± 0.190 ^a	1.990 ± 0.551 ^a	2.860 ± 0.449 ^a
鞘氨醇单胞菌属 <i>Sphingomonas</i>	2.880 ± 0.350 ^a	1.130 ± 0.251 ^b	0.990 ± 0.171 ^b	1.750 ± 0.355 ^b
发毛针藻属 <i>Crinallium</i>	2.760 ± 1.113 ^a	3.650 ± 1.132 ^a	0.220 ± 0.140 ^b	0.030 ± 0.024 ^b
<i>Abditibacterium</i>	2.000 ± 0.380 ^a	1.470 ± 0.216 ^a	1.300 ± 0.175 ^a	1.470 ± 0.186 ^a
WD2101 (unclassified, Tepidisphaerales)	1.600 ± 0.293 ^b	0.280 ± 0.079 ^c	1.360 ± 0.281 ^b	2.660 ± 0.264 ^a
<i>Mastigocladopsis</i>	0	0.360 ± 0.151 ^{bc}	3.820 ± 0.898 ^a	1.840 ± 0.597 ^b
<i>Ferruginibacter</i>	0.470 ± 0.088 ^b	0.430 ± 0.100 ^b	0.900 ± 0.126 ^b	2.400 ± 0.294 ^a
<i>Candidatus</i>	0.730 ± 0.202 ^b	0.180 ± 0.126 ^b	0.700 ± 0.296 ^b	1.530 ± 0.280 ^a
<i>Friedmanniella</i>	1.040 ± 0.285 ^a	0.770 ± 0.307 ^a	0.380 ± 0.106 ^a	0.470 ± 0.078 ^a
<i>Symplocastrum</i>	0	0.700 ± 0.250 ^b	1.740 ± 0.641 ^a	0.270 ± 0.088 ^b
<i>Wilmottia</i>	0	0.640 ± 0.235 ^{ab}	1.320 ± 0.518 ^a	0.310 ± 0.137 ^b
<i>Puia</i>	0.150 ± 0.055 ^c	0.080 ± 0.035 ^c	0.620 ± 0.132 ^b	1.250 ± 0.231 ^a
<i>Bryobacter</i>	0.670 ± 0.107 ^a	0.200 ± 0.062 ^b	0.280 ± 0.106 ^b	0.950 ± 0.189 ^a

数据为平均值 ± 标准误, 不同小写字母表示生物结皮不同阶段间差异显著(Duncan method, $P < 0.05$)。

Data are shown as mean ± SE, different lowercase letters indicate significant differences (Duncan method, $P < 0.05$).

表2 生物结皮不同演替阶段的土壤理化特性。TOC: 总有机碳; TN: 全氮; TP: 全磷; AP: 有效磷。

Table 2 Soil physical and chemical properties at different successional stages of biological soil crusts. TOC, Total organic carbon; TN, Total nitrogen; TP, Total phosphorous; AP, Available phosphorous.

生物结皮类型 Types of biological soil crusts	总有机碳 TOC (g/kg)	全氮 TN (g/kg)	硝态氮 NO_3^- -N (mg/kg)	铵态氮 NH_4^+ -N (mg/kg)	全磷 TP (g/kg)	有效磷 AP (mg/kg)	pH
裸地 Bare soil	1.120 ± 0.060 ^d	0.050 ± 0.010 ^d	0.007 ± 0.001 ^b	0.008 ± 0.001 ^a	0.100 ± 0.010 ^c	2.500 ± 0.230 ^c	7.140 ± 0.130 ^{ab}
藻结皮 Algal crusts	4.660 ± 0.660 ^c	0.190 ± 0.020 ^c	0.008 ± 0.001 ^{ab}	0.012 ± 0.001 ^a	0.360 ± 0.030 ^b	4.170 ± 0.310 ^{ab}	7.210 ± 0.070 ^{ab}
地衣结皮 Lichen crusts	10.810 ± 1.110 ^b	0.280 ± 0.030 ^b	0.010 ± 0.002 ^a	0.009 ± 0.002 ^a	0.470 ± 0.300 ^a	3.470 ± 0.260 ^b	7.260 ± 0.090 ^a
藓结皮 Moss crusts	15.610 ± 1.740 ^a	0.430 ± 0.030 ^a	0.009 ± 0.001 ^{ab}	0.008 ± 0.001 ^a	0.440 ± 0.270 ^a	4.680 ± 0.380 ^a	6.950 ± 0.080 ^b

数据为平均值 ± 标准误, 不同小写字母表示生物结皮不同演替阶段间差异显著(Duncan method, $P < 0.05$)。

Data are shown as mean ± SE, different lowercase letters indicate significant differences (Duncan method, $P < 0.05$).

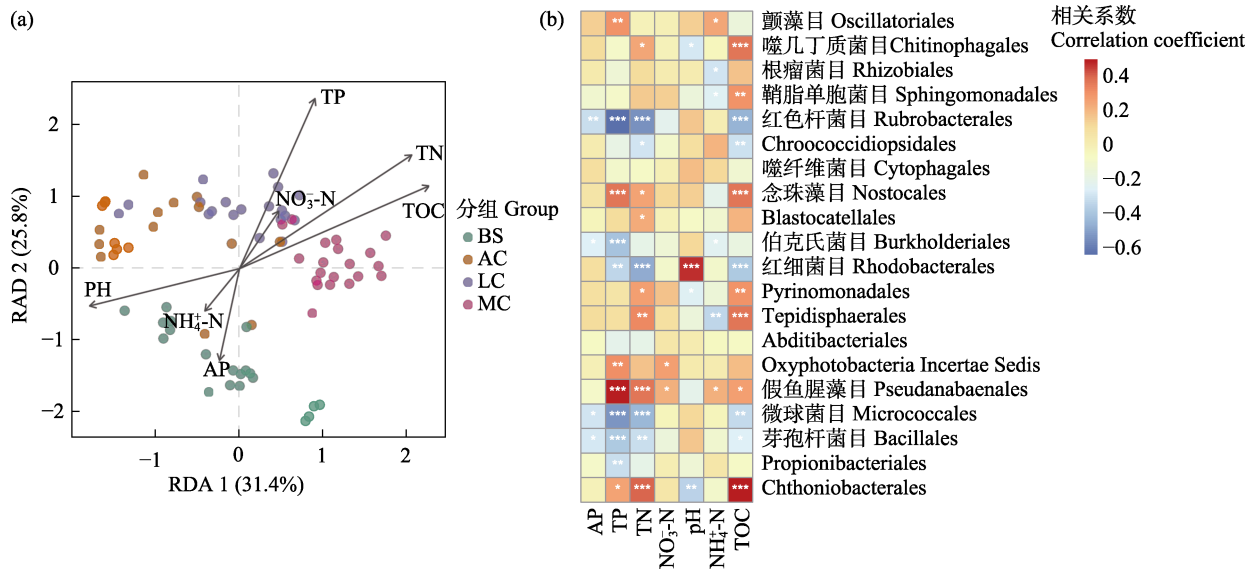


图6 细菌群落结构与环境因子冗余分析(a)及细菌关键目与环境因子相关性热图(b)。BS: 裸地; AC: 藻结皮; LC: 地衣结皮; MC: 藓结皮。TOC: 总有机碳; NH₄⁺-N: 铵态氮; NO₃⁻-N: 硝态氮; TN: 全氮; TP: 全磷; AP: 有效磷。* P < 0.05; ** P < 0.01; *** < 0.001。

Fig. 6 Redundancy analysis (RDA) on bacterial community structure and environmental factors (a), and a correlation heatmap of bacterial key orders and environmental factors (b). BS, Bare soil; AC, Algal crusts; LC, Lichen crusts; MC, Moss crusts. TOC, Total organic carbon; NH₄⁺-N, Ammonium nitrogen; NO₃⁻-N, Nitrate nitrogen; TN, Total nitrogen; TP, Total phosphorous; AP, Available phosphorous. * P < 0.05; ** P < 0.01; *** P < 0.001.

与藻结皮、地衣结皮和藓结皮以及藻结皮与藓结皮的样点均有明显的分离(图6a), 表明它们之间的细菌群落结构差异较大, 地衣结皮的细菌群落与藻结皮和藓结皮均有一定的重叠, 表明藻结皮、地衣结皮和藓结皮演替的连续性。PERMANOVA分析进一步表明, 裸地与其他3类结皮之间、藻结皮与藓结皮之间细菌群落差异呈极显著水平(P < 0.001), 而地衣结皮与藻结皮和藓结皮之间差异不显著。TOC、TN、TP和pH与细菌群落结构具明显的相关性(图6a), Mantel test进一步检验表明, TOC、TN、TP和pH均极显著影响细菌群落结构(P < 0.001)。TOC与Chthoniobacterales、Tepidisphaerales、念珠藻目和噬几丁质菌目、TN与TP则与伪鱼腥藻目、pH与红细菌目均呈极显著正相关关系(P < 0.001); 然而, TOC与红细菌目和红色杆菌目、TN与TP则与红色杆菌目和Micrococcales呈极显著负相关关系(P < 0.001)(图6b)。

3 讨论

3.1 生物结皮演替显著影响细菌α多样性

微生物α多样性指数是评价土壤微生物群落多样性的重要指标。本研究发现生物结皮细菌Chao 1

指数、Shannon指数和PD指数在裸地最高, 在藻结皮最低, 随后呈上升趋势。在裸地中有机质含量最低(张丙昌等, 2021), 细菌丰度也最低, 表明细菌在裸地中个体数量很低, 细菌不同物种之间的竞争非常微弱, 它们在群落中可以共存, 导致细菌在裸地中的α多样性较高。在藻结皮阶段, 随着丝状蓝藻的繁殖和个体数量的增多逐渐成为优势类群(Xu et al, 2019; Bai et al, 2020), 其他种类在与蓝藻竞争过程中处于劣势, 甚至可能退出细菌群落, 导致细菌α多样性在藻结皮阶段最低。当生物结皮发育至地衣结皮、藓结皮, 一方面地衣可提供更丰富的有机物质(Krucon et al, 2021), 有利于细菌群落的生长繁殖, 从而地衣结皮和藓结皮中细菌的α多样性又明显高于藻结皮; 另一方面, 随着细菌在地衣结皮和藓结皮阶段个体数量的增多, 不同物种之间的竞争也在加强, 在竞争中不占优势的物种可能被淘汰(Hou et al, 2022), 最后达到一种稳定平衡状态, 这可能也是地衣结皮和藓结皮中细菌α多样性低于裸地的原因(高丽倩等, 2018; 杨巧云等, 2019)。

3.2 细菌主要类群在生物结皮演替过程中的更替

本研究结果表明, 毛乌素沙地生物结皮细菌群落以变形菌门、蓝藻门、放线菌门、拟杆菌门和酸

杆菌门为优势菌门。与北美Sonoran沙漠和科罗拉多高原、我国古尔班通古特沙漠和腾格里沙漠等多个荒漠区最常见的类群一致(Weber et al, 2016; Zhang et al, 2016, 2018; Su et al, 2020)。这说明不同荒漠区生物结皮细菌群落在门水平上基本类似, 即蓝藻门、变形菌门(β 变形菌门)、放线菌门和酸杆菌门是干旱区生态系统土壤中细菌群落的共有特征。这可能是因为这些共有的细菌具有碱性和高盐的耐受基因, 如*Mnh*和*Mrp*基因, 使得这些共有细菌对荒漠中碱性和高盐土壤具有广泛的耐受性(Delgado-Baquerizo et al, 2018)。蓝藻在沙漠生物土壤结皮中占绝对优势, 尤其是丝状蓝藻, 如颤藻目的微鞘藻、颤藻和席藻, 以及念珠藻目的念珠藻和伪枝藻, 它们在荒漠生境中是典型的先锋生物(Belnap & Lange, 2003; Hu & Liu, 2003; 刘永定等, 2013; Zhang et al, 2016)。本研究发现在藻结皮和地衣结皮均以蓝藻门中的颤藻目占优势, 另外, 在地衣结皮具异形胞的念珠藻目种类丰度明显高于其他演替阶段。Yeager等(2004)在科罗拉多高原和新墨西哥南部沙漠的研究中, 证实了以具鞘微鞘藻为主的早期结皮向念珠藻和伪枝藻丰度更高的成熟结皮转化。蓝藻分泌的胞外多糖对土壤颗粒的粘合作用和藻丝对土壤颗粒的捆绑作用, 使松散的土壤颗粒形成藻结皮, 同时其光合作用和固氮作用向土壤中输入的碳和氮使土壤肥力明显增加, 促使生物结皮进一步发育演替(Zhang, 2005; 刘永定等, 2013)。在澳大利亚西部半干旱区, Moreira-Grez等(2019)发现藻结皮微生物群落以变形菌门的根瘤菌目和蓝藻门的色球藻目、念珠藻目为主, 地衣结皮的优势类群是酸杆菌目、红螺菌目、放线菌目和变形菌门的未知类群。在本研究中, 裸地阶段中的变形菌门、放线菌门和拟杆菌门的丰度均明显高于蓝藻门, 但细菌16S rRNA基因丰度显著低于其他演替阶段, 说明细菌不同类群的绝对丰度也非常低; 但在藓结皮阶段, 细菌16S rRNA基因丰度明显高于其他阶段, 并且变形菌门、拟杆菌门和酸杆菌门的相对丰度明显高于蓝藻门, 说明蓝藻门的优势地位被变形菌门、拟杆菌门和酸杆菌门取代。变形菌门和拟杆菌门是生物结皮中的常见类群, 它们可以产生胞外多糖在土壤固定和生物结皮形成过程中发挥重要作用(Maier et al, 2016; Zhang et al, 2018)。

拟杆菌门的丰度在裸地和藓结皮明显高于藻结皮和地衣结皮, 在生物结皮演替过程中, 土壤中黏土含量一般呈显著上升趋势(高丽倩等, 2013), 所以我们推测在藓结皮中由于黏土含量高, 拟杆菌与土壤粘结更紧密, 有利于生物结皮结构的稳定。研究发现放线菌是土壤中很常见且多样性高的类群, 在干旱区生物结皮微生物群落中占重要地位, 这可能是由于放线菌的生长对干旱条件有很强的耐受性, 其产生的孢子能够抵抗外界不利的环境条件, 同时放线菌能够降解纤维素和几丁质, 是土壤养分供给的主要来源, 有利于地衣、苔藓植物的生长和生物结皮的演替(Xu et al, 2019; 靳新影等, 2020)。酸杆菌门是具有很多功能的异养细菌, 它们的丰度与土壤pH值和植物在土壤中的分泌物有关(Eichorst et al, 2011)。蓝藻作为生物结皮产氧的重要光合生物, 发挥着先锋生物的作用, 在本研究中蓝藻在藓结皮的丰度明显低于藻结皮和地衣结皮, 其原因一方面可能是因为蓝藻与苔藓植物存在竞争, 藓结皮植株密度大且苔藓植株个体较大, 蓝藻得不到充足的光照和营养, 在竞争中处于不利地位(Zhang et al, 2009); 另一方面可能是生物结皮的演替提高土壤的环境条件, 利于异养微生物的生长, 结果其他异养微生物挤占了蓝藻的生存空间(Lan et al, 2013), 这都可能导致蓝藻的相对丰度明显下降。有研究认为在生物结皮的早期演替阶段, 高的沙粒含量和土壤空隙更利于丝状蓝藻的运动, 在生物结皮演替的后期, 粘粒含量增加, 土壤空隙降低, 厚度增加, 导致蓝藻移动困难, 因此, 蓝藻在短期内不能有效地利用光照和水分, 它们的生存优势被影响(Zhang et al, 2018)。

3.3 生物结皮演替形成的微生境对细菌群落的筛选作用

多数研究表明, 生物结皮演替促进土壤养分积累, 改变土壤理化特性(肖波等, 2008; Belnap et al, 2016)。本研究表明, TOC和TN随着生物结皮的演替呈现显著的上升趋势($P < 0.05$), 在藓结皮阶段最高; TP、 NO_3^- -N和pH则在地衣结皮阶段达到峰值; AP在藓结皮阶段最高。

在裸地阶段, 土壤中养分含量很低, TOC、TN和TP含量仅为 1.12 ± 0.06 g/kg、 0.05 ± 0.01 g/kg和 0.10 ± 0.01 g/kg, 裸地中的细菌主要是以耐贫瘠的

伯克氏菌目、噬纤维菌目和Acetobacterales占优势。在藻结皮和地衣结皮中, 蓝藻门的颤藻目均占绝对优势, 尤其是微鞘藻属, 它们在生物结皮的形成和维系过程中发挥着关键作用。地衣结皮是一些蓝藻或绿藻与真菌的结合体, 蓝藻和地衣通过光合固碳与固氮作用, 使地衣结皮中的有机碳含量显著提高(刘永定等, 2013; 张丙昌等, 2021); 当演替至藓结皮, 苔藓植物的光合固碳能力进一步增强, 向土壤中输入的苔藓植物碎片使土壤中有机碳显著增加(Belnap & Lange, 2003; Weber et al, 2016), 另外, 藓结皮的表面孔隙较为粗糙, 这种结构特性可以更好地捕获有机质, 使结皮层下的养分不断聚集(杨巧云等, 2019)。土壤中有机碳含量的增加为细菌中的异养类群提供了丰富的能源物质, 导致藓结皮中的噬几丁质菌目、根瘤菌目、鞘脂单胞菌目的丰度明显增加, 成为优势类群。同时, 生物结皮含有多种与固氮功能相关的物种, 如根瘤菌目和念珠藻目的种类, 它们通过固氮作用向土壤中输入氮素, 进入干旱半干旱区生态系统物质与能量循环, 被认为是最重要的氮源(Miao et al, 2020; Xu et al, 2021)。本研究表明, TOC、TN、TP和pH显著影响细菌群落结构, 细菌群落的物种组成和群落结构均随生物结皮演替呈明显的变化, 其丰度也随生物结皮的发育呈显著升高趋势, 这可能与生物结皮演替对土壤理化特性的影响密切相关。生物结皮演替引起土壤C、N、P和pH发生显著变化, 改变了土壤的微环境(生态位), 生物结皮不同演替阶段也代表了不同的生态位, 这种不同的生态位对细菌物种进行筛选, 从而影响细菌群落结构。

3.4 生物结皮细菌群落关键物种对未来研究的启发

在生物结皮的不同演替阶段, 生物结皮的优势物种有明显的变化, 生物结皮的优势物种对于生物结皮的形成和发育起着关键作用(Belnap & Lange, 2003; Zhang et al, 2016; Xu et al, 2021)。本研究表明, 毛乌素沙地在裸地阶段的优势物种是红杆菌属、*Segetibacter*和微鞘藻属等, 而微鞘藻属在藻结皮和地衣结皮占绝对优势, 是细菌群落总丰度的43.7%和22.51%, 其次是*Segetibacter*、*Flavisolibacter*、*Abditibacterium*在藻结皮和地衣结皮也占一定的优势。微鞘藻属尤其是具鞘微鞘藻在世界荒漠区生物结皮中都是典型的优势物种, 在生物结皮的形成

和发育过程中扮演着极为重要的角色(刘永定等, 2013; Weber et al, 2016; Muñoz-Martín et al, 2019), 而微鞘藻属在藻结皮和地衣结皮细菌群落中的优势也暗示着其在生态修复中的巨大潜力。但对于*Segetibacter*、*Flavisolibacter*、*Abditibacterium*等相关微生物目前还缺乏培养菌株, 其在生物结皮中发挥的功能尚不明确, 未来研究还需在实验室培养条件下深入挖掘细菌物种资源, 深入探讨其在生物结皮中发挥的功能, 以及优势物种之间的相互作用关系, 以期应用在脆弱荒漠生态系统的生态恢复过程中。

4 结论

毛乌素沙地土壤生物结皮中细菌主要类群包括变形菌门、蓝藻门、拟杆菌门、酸杆菌门和放线菌门等, 在门水平上与世界多数荒漠区类似。生物结皮演替对细菌丰度、 α 多样性、物种组成和群落结构均有显著的影响。在藻结皮和地衣结皮均以蓝藻门的颤藻目占绝对优势, 在藓结皮, 细菌以拟杆菌门的噬几丁质菌目和变形菌门的根瘤菌目占优势, 生物结皮的优势物种暗示着在生物结皮应用中的巨大潜力。生物结皮的演替改变了土壤理化特性, 为细菌群落提供了不同的生态位, 对细菌的物种进行筛选, 从而改变细菌群落结构, TP、TN、pH和TOC是影响土壤细菌群落的关键环境因子。

参考文献

- Bai J, Xu DM, Xie DM, Wang MS, Li ZQ, Guo XS (2020) Effects of antibacterial peptide-producing *Bacillus subtilis* and *Lactobacillus buchneri* on fermentation, aerobic stability, and microbial community of alfalfa silage. *Bioresource Technology*, 315, 123881.
- Belnap J (2003) The world at your feet: Desert biological soil crusts. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 1, 181–189.
- Belnap J, Lange OL (2003) *Biological Soil Crusts: Structure, Function, and Management*, 2nd edn, pp. 3–30. Springer, Berlin.
- Belnap J, Weber B, Büdel B (2016) Biological soil crusts as an organizing principle in drylands. In: *Biological Soil Crusts: An Organizing Principle in Drylands* (eds Weber B, Büdel B, Belnap J), pp. 3–13. Springer, Cham.
- Bowker MA, Belnap J, Miller ME (2006) Spatial modeling of biological soil crusts to support rangeland assessment and monitoring. *Rangeland Ecology & Management*, 59, 519–529.
- Chen YL, Tu PF, Yang YB, Xue XH, Feng ZH, Dan CX,

- Cheng FX, Yang YF, Deng LS (2022) Diversity of rice rhizosphere microorganisms under different fertilization modes of slow-release fertilizer. *Scientific Reports*, 12, 2694.
- Delgado-Baquerizo M, Oliverio AM, Brewer TE, Benavent-González A, Eldridge DJ, Bardgett RD, Maestre FT, Singh BK, Fierer N (2018) A global atlas of the dominant bacteria found in soil. *Science*, 359, 320–325.
- Edgar RC (2013) UPARSE: Highly accurate OTU sequences from microbial amplicon reads. *Nature Methods*, 10, 996–998.
- Edgar RC, Haas BJ, Clemente JC, Quince C, Knight R (2011) UCHIME improves sensitivity and speed of chimera detection. *Bioinformatics*, 27, 2194–2200.
- Eichorst SA, Kuske CR, Schmidt TM (2011) Influence of plant polymers on the distribution and cultivation of bacteria in the phylum Acidobacteria. *Applied Environment Microbiology*, 77, 586–596.
- Gao LQ, Zhao YG, Qin NQ, Zhang GX (2013) Effects of biological soil crust on soil erodibility in Hilly Loess Plateau Region of Northwest China. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 24, 105–112. (in Chinese with English abstract) [高丽倩, 赵允格, 秦宁强, 张国秀 (2013) 黄土丘陵区生物结皮对土壤可蚀性的影响. *应用生态学报*, 24, 105–112.]
- Gao LQ, Zhao YG, Xu MX, Sun H, Yang QY (2018) The effects of biological soil crust succession on soil ecological stoichiometry characteristics. *Acta Ecologica Sinica*, 38, 678–688. (in Chinese with English abstract) [高丽倩, 赵允格, 许明祥, 孙会, 杨巧云 (2018) 生物土壤结皮演替对土壤生态化学计量特征的影响. *生态学报*, 38, 678–688.]
- Hou YR, Jia R, Li B, Zhu J (2022) Apex predators enhance environmental adaptation but reduce community stability of bacterioplankton in crustacean aquaculture ponds. *International Journal of Molecular Sciences*, 23, 10785.
- Hu CX, Liu YD (2003) Primary succession of algal community structure in desert soil. *Journal of Integrative Plant Biology*, 45, 917–924.
- Jin XY, Zhang XC, Jin D, Chen Y, Li JY (2020) Diversity and seasonal dynamics of bacteria among different biological soil crusts in the southeast Tengger Desert. *Biodiversity Science*, 28, 718–726. (in Chinese with English abstract) [靳新影, 张肖冲, 金多, 陈韵, 李靖宇 (2020) 腾格里沙漠东南缘不同生物土壤结皮细菌多样性及其季节动态特征. *生物多样性*, 28, 718–726.]
- Krucon T, Dziewit L, Drewniak L (2021) Insight into ecology, metabolic potential, and the taxonomic composition of bacterial communities in the periodic water pond on King George Island (Antarctica). *Frontiers in Microbiology*, 12, 708607.
- Lan SB, Wu L, Zhang DL, Hu CX (2013) Assessing level of development and successional stages in biological soil crusts with biological indicators. *Microbial Ecology*, 66, 394–403.
- Li XR, Zhang YM, Zhao YG (2009) A study of biological soil crusts: Recent development trend and prospect. *Advances in Earth Science*, 24, 11–24. (in Chinese with English abstract) [李新荣, 张元明, 赵允格 (2009) 生物土壤结皮研究: 进展、前沿与展望. *地球科学进展*, 24, 11–24.]
- Liu C, Cui YM, Li XZ, Yao MJ (2021) Microeco: An R package for data mining in microbial community ecology. *FEMS Microbiology Ecology*, 97, fiae255.
- Liu YB, Zhao LN, Wang ZR, Liu LC, Zhang P, Sun JY, Wang BY, Song G, Li XR (2018) Changes in functional gene structure and metabolic potential of the microbial community in biological soil crusts along a revegetation chronosequence in the Tengger Desert. *Soil Biology and Biochemistry*, 126, 40–48.
- Liu YD, Hu CX, Zhang WJ (2013) *Environmental Biology of Desert Cyanobacteria and Sand Fixation of Biological Soil Crusts*. Science Press, Beijing. (in Chinese) [刘永定, 胡春香, 张文军 (2013) 荒漠蓝藻环境生物学与生物土壤结皮固沙. 科学出版社, 北京.]
- Maidak BL, Olsen GJ, Larsen N, Overbeek R, McCaughey MJ, Woese CR (1997) The RDP (Ribosomal Database Project). *Nucleic Acids Research*, 25, 109–110.
- Maier S, Muggia L, Kuske CR, Grube M (2016) Bacteria and non-lichenized fungi within biological soil crusts. In: *Biological Soil Crusts: An Organizing Principle in Drylands* (eds Weber B, Büdel B, Belnap J), pp. 81–100. Springer, Cham.
- Miao L, Feng W, Zhang YQ, Bai YX, Sun YF, She WW, Mao HN, Lai ZR, Qin SG (2020) Chemoheterotrophic diazotrophs contribute to nitrogen incorporation in a semi-arid desert. *Biology and Fertility of Soils*, 56, 1165–1176.
- Moreira-Grez B, Tam K, Cross AT, Yong JWH, Kumaresan D, Nevill P, Farrell M, Whiteley AS (2019) The bacterial microbiome associated with arid biocrusts and the biogeochemical influence of biocrusts upon the underlying soil. *Frontiers in Microbiology*, 10, 2143.
- Muñoz-Martín MÁ, Becerra-Absalón I, Perona E, Fernández-Valbuena L, García-Pichel F, Mateo P (2019) Cyanobacterial biocrust diversity in Mediterranean ecosystems along a latitudinal and climatic gradient. *New Phytologist*, 221, 123–141.
- Su YG, Chen YW, Padilla FM, Zhang YM, Huang G (2020) The influence of biocrusts on the spatial pattern of soil bacterial communities: A case study at landscape and slope scales. *Soil Biology and Biochemistry*, 142, 107721.
- Tan KH (2005) *Soil Sampling, Preparation, and Analysis*, 2nd edn. The Chemical Rubber Company, Boca Raton.
- Tian C, Xi J, Ju MC, Li YH, Guo Q, Yao L, Wang C, Lin YB, Li Q, Williams WJ, Bu CF (2021) Biocrust microbiomes influence ecosystem structure and function in the Mu Us Sandland, Northwest China. *Ecological Informatics*, 66, 101441.
- Weber B, Büdel B, Belnap J (2016) *Biological Soil Crusts: An Organizing Principle in Drylands*, pp. 3–13. Springer, Cham.
- Wu YS, Ha S, Li SQ, Liu HQ (2010) Distribution patterns of microorganisms in biological crusts on sand dunes of southern Mu Us sandy land. *Chinese Journal of Ecology*, 29,

- 1624–1628. (in Chinese with English abstract) [吴永胜, 哈斯, 李双权, 刘怀泉 (2010) 毛乌素沙地南缘沙丘生物结皮中微生物分布特征. 生态学杂志, 29, 1624–1628.]
- Xiao B, Veste M (2017) Moss-dominated biocrusts increase soil microbial abundance and community diversity and improve soil fertility in semi-arid climates on the Loess Plateau of China. *Applied Soil Ecology*, 117/118, 165–177.
- Xiao B, Zhao YG, Shao MA (2008) Artificial cultivation of biological soil crust and its effects on soil and water conservation in water-wind erosion crisscross region of Loess Plateau, China. *Acta Agrestia Sinica*, 16, 28–33. (in Chinese with English abstract) [肖波, 赵允格, 邵明安 (2008) 黄土高原侵蚀区生物结皮的人工培育及其水土保持效应. 草地学报, 16, 28–33.]
- Xu L, Zhang BC, Wang ET, Zhu BJ, Yao MJ, Li CN, Li XZ (2021) Soil total organic carbon/total nitrogen ratio as a key driver deterministically shapes diazotrophic community assemblages during the succession of biological soil crusts. *Soil Ecology Letters*, 3, 328–341.
- Xu L, Zhu BJ, Li CN, Yao MJ, Zhang BC, Li XZ (2019) Development of biological soil crust prompts convergent succession of prokaryotic communities. *Catena*, 187, 104360.
- Yang QY, Zhao YG, Bao TL, Ding Q, Liu GL (2019) Soil ecological stoichiometry characteristics under different types of biological soil crusts in the hilly Loess Plateau region, China. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 30, 2699–2706. (in Chinese with English abstract) [杨巧云, 赵允格, 包天莉, 丁倩, 刘广亮 (2019) 黄土丘陵区不同类型生物结皮下的土壤生态化学计量特征. 应用生态学报, 30, 2699–2706.]
- Yeager CM, Kornosky JL, Housman DC, Grote EE, Belnap J, Kuske CR (2004) Diazotrophic community structure and function in two successional stages of biological soil crusts from the Colorado Plateau and Chihuahuan Desert. *Applied and Environmental Microbiology*, 70, 973–983.
- Zhang BC, Kong WD, Wu N, Zhang YM (2016) Bacterial diversity and community along the succession of biological soil crusts in the Gurbantunggut Desert, Northern China. *Journal of Basic Microbiology*, 56, 670–679.
- Zhang BC, Wu ZF, Li B (2021) Progress and prospect of biological soil crusts in Loess Plateau. *Acta Pedologica Sinica*, 58, 1123–1131. (in Chinese with English abstract) [张丙昌, 武志芳, 李彬 (2021) 黄土高原生物土壤结皮研究进展与展望. 土壤学报, 58, 1123–1131.]
- Zhang BC, Zhang YM, Zhao JC, Wu N, Chen RY, Zhang J (2009) Microalgal species variation at different successional stages in biological soil crusts of the Gurbantunggut Desert, Northwestern China. *Biology and Fertility of Soils*, 45, 539–547.
- Zhang BC, Zhang YQ, Li XZ, Zhang YM (2018) Successional changes of fungal communities along the biocrust development stages. *Biology and Fertility of Soils*, 54, 285–294.
- Zhang YM (2005) The microstructure and formation of biological soil crusts in their early developmental stage. *Chinese Science Bulletin*, 50, 117–121.
- Zhao K, Zhang BC, Li JN, Li B, Wu ZF (2021) The autotrophic community across developmental stages of biocrusts in the Gurbantunggut Desert. *Geoderma*, 388, 114927.
- Zhou H, Gao Y, Jia XH, Wang MM, Ding JJ, Cheng L, Bao F, Wu B (2020) Network analysis reveals the strengthening of microbial interaction in biological soil crust development in the Mu Us Sandy Land, northwestern China. *Soil Biology and Biochemistry*, 144, 107782.

(责任编辑: 东秀珠 责任编辑: 李会丽)



•研究报告•

不同退化阶段亚高山草甸土壤原生生物群落多样性特征及驱动因素

罗正明^{1,2}, 刘晋仙², 张变华¹, 周妍英³, 郝爱华¹, 杨凯¹, 柴宝峰^{2*}

1. 忻州师范学院地理系, 山西忻州 034003; 2. 山西大学黄土高原研究所, 黄土高原生态恢复山西省重点实验室, 太原 030006; 3. 忻州师范学院生物系, 山西忻州 034003

摘要: 原生生物在草地生态系统养分循环、微生物群落稳定和土壤肥力维持方面发挥着重要作用。为了揭示亚高山草甸退化过程中土壤原生生物群落组成和多样性变化格局及环境驱动机制, 本文利用18S rDNA高通量测序技术研究了五台山不同退化阶段(未退化(nondegraded, ND)、轻度(lightly degraded, LD)、中度(moderately degraded, MD)和重度退化(heavily degraded, HD))亚高山草甸土壤原生生物群落组成和多样性的变化特征。结果表明: 丝足门、褐藻门、纤毛门、叶足亚门、锥足亚门、绿藻门和顶复门是亚高山草甸土壤原生生物的优势门(相对丰度 > 1%)。纤毛门、叶足亚门、绿藻门、Choanoflagellida和Perkinsea的相对丰度在4种不同退化程度草甸中存在显著差异($P < 0.05$)。LEfSe分析显示未退化草甸中主要富集了Perkinsea类群, 轻度退化草甸中富集了盾纤目类群, 中度退化草甸中富集了变形虫纲和卵菌纲类群, 重度退化草甸中主要富集了绿藻纲和硅藻纲类群等光合自养原生生物。随着亚高山草甸退化加剧, 土壤原生生物群落 α 多样性呈下降的趋势($P < 0.05$)。总氮、植物Shannon-Wiener指数、地上生物量、土壤含水量和铵态氮是土壤原生生物群落结构变化的主要预测因子。方差分解分析(variance partitioning analysis, VPA)结果表明土壤理化因子和植被参数共同解释了原生生物群落结构变异的38.44%, 且土壤理化因子(20.69%)解释度大于植被参数(7.85%)。五台山亚高山草甸退化过程中土壤原生生物群落 α 多样性和结构均发生了明显的变化, 土壤环境因子是影响原生生物群落结构变化的重要因素。本研究结果加强了原生生物群落作为指示草地退化指标的潜力, 可为科学全面地评价亚高山草甸土壤生态系统健康状况提供数据支撑与参考。

关键词: 亚高山草甸; 草地退化; 原生生物群落; 微生物多样性; 高通量测序

罗正明, 刘晋仙, 张变华, 周妍英, 郝爱华, 杨凯, 柴宝峰 (2023) 不同退化阶段亚高山草甸土壤原生生物群落多样性特征及驱动因素. 生物多样性, 31, 23136. doi: 10.17520/biods.2023136.

Luo ZM, Liu JX, Zhang BH, Zhou YY, Hao AH, Yang K, Chai BF (2023) Diversity characteristics and driving factors of soil protist communities in subalpine meadow at different degradation stages. Biodiversity Science, 31, 23136. doi: 10.17520/biods.2023136.

Diversity characteristics and driving factors of soil protist communities in subalpine meadow at different degradation stages

Zhengming Luo^{1,2}, Jinxian Liu², Bianhua Zhang¹, Yanying Zhou³, Aihua Hao¹, Kai Yang¹, Baofeng Chai^{2*}

1 Department of Geography, Xinzhou Normal University, Xinzhou, Shanxi 034003

2 Institute of Loess Plateau, Shanxi University, Shanxi Key Laboratory of Ecological Restoration on Loess Plateau, Taiyuan 030006

3 Department of Biology, Xinzhou Normal University, Xinzhou, Shanxi 034003

ABSTRACT

Aims: Protists play an important role in nutrient cycling, microbiome stability and soil fertility maintenance. Compared with bacteria and fungi, the change characteristics and driving factors of soil protist community composition and diversity in degraded grassland ecosystems remain unclear. The aim of this study was to explore the community dynamics of soil protists during the degradation of subalpine meadow in Mount Wutai and its driving factors, and to

收稿日期: 2023-05-04; 接受日期: 2023-06-29

基金项目: 山西省应用基础研究计划(202203021221225; 202203021222306)、山西省高等学校科技创新项目(2021L465)、山西省高等学校人文社会科学重点研究基地项目(2022J027)和山西省“1331工程”提质增效建设计划项目(2023WTS04)

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: bfchai@sxu.edu.cn

provide basic data and decision-making references for further research on subalpine meadow ecosystem health monitoring and ecological restoration.

Methods: In this study, high-throughput sequencing technology was used to study the change characteristics and environmental driving factors of soil protist community composition and diversity in subalpine meadow of Mount Wutai under nondegraded (ND), lightly, moderately and heavily degraded (LD, MD and HD) conditions. The α diversity of community was analyzed by Shannon-Wiener index and richness index. Non-metric multidimensional scaling analysis (NMDS) based on Bray-Curtis distance was used to assess the overall structural changes of the protist community. Linear discriminant analysis (LDA) combined with LEfSe analysis was used to determine the biomarkers of statistical difference among four different degradation stage of subalpine meadows. The relationship between protist community structure and environmental variables were analyzed by redundancy analysis (RDA). Variance partitioning analysis (VPA) quantified the effects of soil physicochemical properties and plant variables on the changes of protist community structure.

Results: The results showed that the dominant phyla (relative abundance > 1%) of soil protist in subalpine meadows were Cercozoa, Ochrophyta, Ciliophora, Lobosa, Conosa, Chlorophyta and Apicomplexa. There were significant differences in the relative abundances of Ciliophora, Lobosa, Chlorophyta, Choanoflagellida and Perkinsea among the four different degradation stage of subalpine meadows ($P < 0.05$). LEfSe showed that the ND meadow was mainly enriched with the phylum Perkinsea group, the LD meadow was enriched with the order Scuticociliatida group, the MD meadow was enriched with the Tubulinea and Oomycota groups, and the HD meadow was mainly enriched with the phototrophs, the Chlorophyta and Bacillariophyta groups. The α diversity of soil protists decreased with the deterioration of subalpine meadow ($P < 0.05$). NMDS results indicated that there were significant differences in the community structure of soil protists in four degradation stages of subalpine meadow ($P < 0.05$). Total nitrogen, plant Shannon-Wiener index, aboveground biomass, soil water content and ammonium nitrogen were identified as the top predictors for the composition of protist communities ($P < 0.05$). VPA showed that both physicochemical factors and vegetation parameters jointly accounted for 38.44% of the variation of the protist community, and soil physicochemical factors (20.69%) had a greater explanation than vegetation parameters (7.85%).

Conclusion: The diversity and community structure of soil protists have changed obviously in the process of subalpine meadow degradation in Mount Wutai. Soil environmental factors are important factors affecting the changes of the protist community structure. The results of this study strengthen the potential of protists as indicators of grassland degradation and provide experimental data for scientific and comprehensive evaluation of soil ecosystem health in subalpine meadow.

Key words: subalpine meadow; grassland degradation; protist community; microbial diversity; high-throughput sequencing

草地占世界陆地面积的40%, 为人类提供了重要的生态系统服务, 如蓄水、固碳、减缓气候变化等(司绍诚等, 2022)。然而, 受气候变化及长期不合理的人为活动干扰, 全球范围内由于过度放牧导致超过23%的草地退化(Bardgett et al, 2021)。土壤微生物是草地生态系统健康的关键驱动因素, 通过调节养分循环、分解有机物、改良土壤结构、抑制植物病害和提高植物生产力, 发挥着一系列重要的生态作用(Coban et al, 2022; Liu et al, 2023)。研究证实草地退化可以通过改变土壤养分和植物特征来驱动土壤微生物多样性和功能的变化(Luo et al, 2020)。与未退化草地相比, 退化草地土壤细菌和真菌群落多样性、组成、生物网络和功能基因存在显著差异(Li et al, 2016; Luo et al, 2020, 2022)。土壤微生物群落在草地退化过程中可能具有双重作用(Xun et al,

2018; Coban et al, 2022)。一方面, 土壤微生物(如固氮菌、溶磷菌、丛枝菌根真菌等)可通过提高植物对环境胁迫的抗性来促进退化草地的恢复(Ezawa & Saito, 2018; Lai et al, 2021)。另一方面, 土壤传播的病原体会严重威胁植物的健康, 加剧草地退化(Che et al, 2019; Zhang Q et al, 2022)。然而, 这些研究主要集中在细菌和真菌, 对原生生物群落的研究很少, 限制了我们对退化草地生态系统土壤微生物群落生态学的整体认识。

原生生物作为土壤微生物的重要组成部分, 种类丰富, 功能多样(Singer et al, 2021)。原生生物是细菌、真菌和其他小型真核生物的主要捕食者, 在微生物食物网中扮演着关键角色(Xiong et al, 2018)。原生生物的捕食活动促进了固定在微生物生物量中营养物质的释放, 促进了营养物质的周转和

吸收,影响了生态系统的功能。另外,原生物还可以通过调节有机质降解和碳固定来促进养分循环(Jassey et al, 2015; Kramer et al, 2016; Geisen et al, 2018)。最近的研究报道了原生物在植物疾病控制和促进植物生长中的作用(Xiong et al, 2020),可能是通过直接捕食土壤传播的病原体(Geisen et al, 2018),或间接改变植物有益微生物和次生代谢物的产生(Gao et al, 2019)。长期过度放牧显著影响了青藏高原高寒草甸土壤原生物功能群的组成及其生物或非生物调节过程(Lin et al, 2017)。亚高山草甸土壤原生物群落组成和结构在海拔梯度上存在显著的差异,土壤含水量、总氮和植物丰富度指数是主要的环境驱动因子(罗正明等, 2021)。作为指示生物,原生物同其他微生物一样在草地生态系统中起着关键作用,且对环境变化非常敏感,能较早地指示土壤生态系统功能的变化(Zhao et al, 2019)。因此,阐明草地退化过程中原生物群落多样性、结构和功能变化及其驱动机制至关重要。近年来,随着分子技术的快速发展和原生物数据库的不断完善,基于18S rDNA高通量测序技术方法成为全面分析原生物群落组成和多样性的重要手段(Geisen et al, 2018)。

五台山被称为“华北屋脊”,位于太行山北端,最高峰叶斗峰海拔3,061.1 m,植被垂直带谱明显,海拔从高到低依次为:亚高山和高山草甸带-亚高山灌丛带-针叶林带-针、阔叶混交林带-山地灌丛带-灌草丛及农田带。分布在五台山海拔2,000-3,000 m间的亚高山草甸是华北地区面积最大(106,993 ha)的高寒草甸之一(罗正明等, 2022)。五台山亚高山草甸群落以耐寒冷、密丛短根茎地下芽嵩草(*Kobresia*)以及苔草(*Carex*)、禾草为建群种。土壤类型为亚高山草甸土,又名黑毡土,是在高寒(年均气温-4℃)、多水(年降雨量900 mm以上)、长日照(年均2,722.8 h)、大风、矮化草甸植被的作用下,经反复冻融发育而成,草甸地表呈“草丛土丘”景观。五台山亚高山草甸是华北地区重要的生态屏障和夏季牧场。然而,随着人类活动加剧,加上连年超载放牧,使得五台山亚高山草甸植被遭到严重破坏,生物多样性锐减,面临严重的退化问题。据统计不同退化程度的草甸约占五台山草甸总面积的3/5,中度以上退化的草甸占整体退化草甸的一半以上

(Luo et al, 2020)。本研究以五台山典型亚高山草甸为研究对象,通过18S rDNA高通量测序,对4个不同退化阶段(未退化(nondegraded, ND)、轻度(lightly degraded, LD)、中度(moderately degraded, MD)和重度退化(heavily degraded, HD))亚高山草甸土壤原生物群落进行了分析。旨在探讨:(1)不同退化阶段亚高山草甸土壤原生物群落结构组成和多样性变化特征;(2)土壤原生物群落结构变化的主要驱动因子。研究结果不仅可以提供亚高山草甸土壤原生物多样性方面的基础资料,深入理解原生物对于土壤微生态系统中的影响和作用,还能为亚高山草甸生态系统监测与保护提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 样地设置与样品采集

根据植被盖度、物种优势度、地上生物量等指标(Wang et al, 2009)在五台山东台顶(39°02' N, 113°39' E)选取未退化、轻度退化、中度退化和重度退化草甸作为固定样地(各样地面积100 m × 100 m),样地之间的最大距离不超过500 m,海拔在2,527-2,590 m之间(图1)。2018年8月,在每个样地随机设置5个1 m × 1 m的样方,每个样方之间距离为50 m以上,采集0-10 cm表层土壤,共获得20个土样。将每个土壤样品低温运至实验室,并分成两部分,一部分储存在4℃下用于测量土壤特性,另一部分储存于-80℃下用于总DNA提取。

1.2 环境因子测定

记录样方内植物种类、物种数、群落总盖度和高度。植物多样性测定采用Shannon-Wiener指数和丰富度指数进行评价。采用烘干法测定土壤含水量,电位法(HANNA, 意大利)测定土壤pH值(土水比为1:2.5),元素分析仪(Elementar Vario MACRO, 德国)测定总碳和总氮, K₂Cr₂O₇氧化法测定土壤有机碳,间断元素分析仪(Clever Chem 380, 德国)测定铵态氮、硝态氮、亚硝态氮,钼蓝法测定土壤有效钾,火焰光谱法测定土壤有效磷,激光粒度仪法测定土壤粒径。

1.3 高通量测序及生物信息学分析

使用土壤DNA试剂盒(Omega Bio-tek, USA)从0.25 g土壤中提取总DNA。用正向引物TAReuk 454FWD1F (5'-CCAGCASCYGC GGTAATTCC-3')

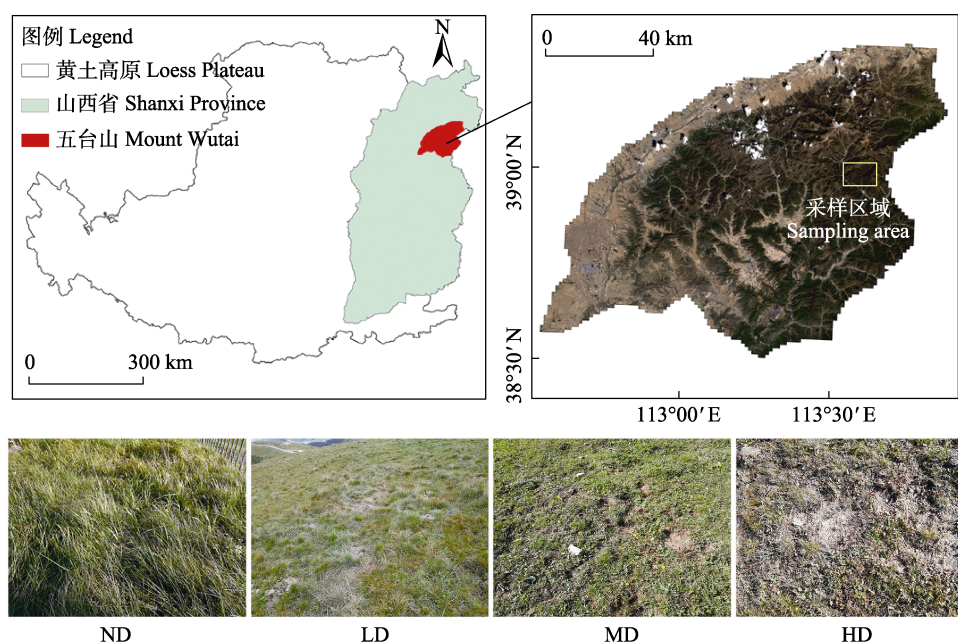


图1 五台山采样位置和区域示意图。ND: 未退化草甸; LD: 轻度退化草甸; MD: 中度退化草甸; HD: 重度退化草甸。
Fig. 1 Sketch map of sampling location and area of Mount Wutai. ND, Nondegraded meadow; LD, Lightly degraded meadow; MD, Moderately degraded meadow; HD, Heavily degraded meadow.

和反向引物 TAREukREV3F (5'-ACTTTCGTTCTT GATYRA-3') 扩增 18S rRNA 的 V4 高变区 (Stoek et al, 2010)。PCR 扩增程序: 94°C 初始变性 3 min, 然后在 95°C 变性 30 s, 55°C 退火 30 s, 72°C 延伸 45 s, 共进行 27 个循环, 最后在 72°C 延伸 10 min。PCR 产物在 Illumina Miseq 平台 (上海美吉生物医药科技有限公司) 上进行纯化、聚合和测序。利用 QIIME2 中的标准操作程序对原始序列进行分析。使用 UPARSE 进行嵌合体去除, 按 97% 序列相似度聚类 OTUs。根据 Protist Ribosomal Reference (PR2) 数据库对基于真核生物 18S rRNA 基因数据的原生生物序列进行分类 (Guillou et al, 2013)。去除被定义为真菌、后生动物 (Metazoan)、红藻 (Rhodophyta) 和链形植物 (Streptophyta) 的 OTUs (占有 OTUs 的 43.5%), 按最小样本序列数抽平, 然后进行后续的分析 (Zhao et al, 2019; Zhang SY et al, 2022)。平均相对丰度 > 1% 的门被定义为优势门。

1.4 数据分析

利用 QIIME2 软件计算原生生物群落的 α 多样性。采用线性判别分析 (linear discriminant analysis, LDA) 结合 LEfSe 分析确定不同退化阶段亚高山草甸间统计学差异的生物标志物 (biomarker) ($P < 0.05$

和 LDA 评分 > 3.5)。使用基于 Bray-Curtis 距离的非度量多维尺度分析 (non-metric multidimensional scaling analysis, NMDS) 评估原生生物群落整体结构变化。使用相似性分析 (analysis of similarities, ANOSIM) 来确定土壤原生生物群落结构差异的显著性。采用 Pearson 相关分析和 Mantel test 分别分析环境因子间相关性及其与环境与土壤原生生物群落结构的关系。进一步使用逐步回归和 Monte Carlo permutation test 对所有环境变量进行前选择, 选择具有统计学意义 ($P < 0.05$) 的环境变量进行冗余分析 (redundancy analysis, RDA), 评价原生生物群落结构与环境变量之间的相关性。基于前选择筛选的环境因子, 采用方差分解分析 (variance partitioning analysis, VPA) 定量土壤理化性质和植物变量对原生生物群落结构变化的影响程度。采用单因素方差分析和 Duncan 多重比较分析对不同退化阶段亚高山草甸土壤原生生物优势门相对丰度以及原生生物群落 α 多样性和 β 多样性相异性进行显著性差异检验。基于 Galaxy 进行 LEfSe 的在线分析及绘图 (<http://huttenhower.sph.harvard.edu/galaxy/>)。利用软件 Origin Pro 2021 版绘制柱状图。采用 R 语言 ggplot2 程序包进行 RDA、NMDS 和 Mantel test 分析及绘图。

2 结果

2.1 不同退化阶段亚高山草甸土壤原生生物群落组成的变化

扩增子测序结果显示, 4个不同退化阶段亚高山草甸土壤的所有样本中共鉴定出4,726个OTUs。有孔虫界(Rhizaria)是在所有样本中相对丰度最高的超群(占所有序列数的49.52%), 其他超群按相对丰度从高到低依次为不等鞭毛类(Stramepopila, 19.29%)、囊泡虫类(Alveolata, 17.14%)、变形虫界(Amoebozoa, 10.12%)、泛植物界(Archaeplastida, 2.17%)、后鞭毛生物(Opisthokonta, 0.64%)、古虫界(Excavata, 0.58%)、Hacrobia (0.32%)和无根虫界(Apusozoa, 0.21%)。一共包含25门61纲104目176科298属。其中丝足门(Cercozoa)、褐藻门(Ochrophyta)、纤毛门(Ciliophora)、叶足亚门(Lobosa)、不等鞭毛类中未定义的目(Stramepopila_X)、锥足亚门(Conosa)、绿藻门(Chlorophyta)和顶复门(Apicomplexa)为优势门(图2a)。纤毛门、叶足亚门、绿藻门、Choanoflagellida和Perkinsea在4个不同退化阶段亚高山草甸间存在显著差异($P < 0.05$, 图2b)。

LEfSe结果显示, 不同退化阶段亚高山草甸共有32个相对丰度显著较高的原生生物分类单元($LDA > 3.5$, $P < 0.05$, 图3)。ND草甸中富集了9个原生生物类群, 即在超群水平的类群为囊泡虫类(Alveolata); 在门水平上有Perkinsea; 纲水平上有Perkinsida和Endomyxa-Phytomyxea; 目水平上有

Perkinsida中未定义的目(Perkinsida_X)和质体目(Plasmodiophorida); 在科水平上有Perkinsida中未定义的科(Perkinsida_XX)、Polymyxa_lineage和Paracercomonadidae。LD草甸中富集了盾纤目(Scuticociliatida)、精巢虫科(Orchitophryidae)和Allapsidae科。MD草甸中检测到10个显著差异的原生生物类群(2门2纲3目3科), 即叶足亚门(Lobosa)、变形虫纲(Tubulinea)、Echinamoebida (目)、Vermamoebidae (目)、ATCC50593-lineage (科)、ATCC50593-Flamella (科)、不等鞭毛类中未定义的目(Stramenopiles_X)、卵菌纲(Oomycota)、卵菌纲中未定义的目(Oomycota_X)和Peronosporales (科)。HD草甸富集了10个原生生物分类群(2超群1门3纲2目2科), 包括泛植物界超群(Archaeplastida)、绿藻门(Chlorophyta)、绿藻纲(Chlorophyceae)、共球藻纲(Trebouxiophyceae)、环藻目(Sphaeropleales)、环藻目中未定义的科(Sphaeropleales_X)、不等鞭毛类超群(Stramenopiles)、硅藻纲(Bacillariophyta)、硅藻纲中未定义的目(Bacillariophyta_X)和Raphid-pennate (科)。结果表明, 亚高山草甸退化过程中土壤原生生物群落组成和相对丰度在各分类水平上发生了显著变化。

2.2 不同退化阶段亚高山草甸土壤原生生物群落多样性的变化

土壤原生生物群落 α 多样性指数(丰富度指数和Shannon-Wiener指数)随着亚高山草甸退化程度增加而减少(图4)。与ND草甸相比, HD草甸土壤原生

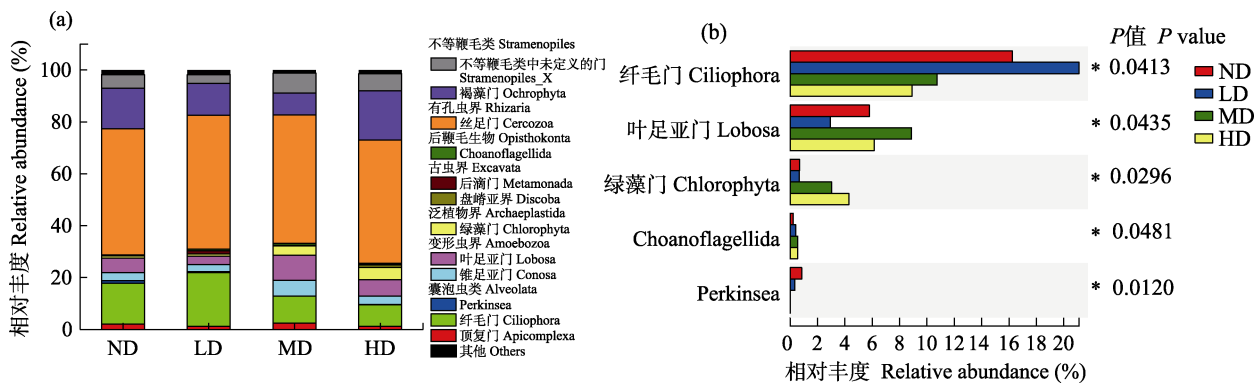


图2 不同退化阶段亚高山草甸土壤原生生物优势门(a)和存在显著差异优势门(b)的相对丰度。ND: 未退化草甸; LD: 轻度退化草甸; MD: 中度退化草甸; HD: 重度退化草甸。P值表示不同退化阶段亚高山草甸间土壤原生生物门相对丰度的差异水平, *表示存在显著差异($P < 0.05$)。

Fig. 2 Relative abundance of dominant (a) and significantly differentially dominant (b) phyla of soil protist in subalpine meadow at different degradation stages. ND, Nondegraded meadow; LD, Lightly degraded meadow; MD, Moderately degraded meadow; HD, Heavily degraded meadow. P value indicates the level of difference in relative abundance of soil protists among subalpine meadows at different stages of degradation, and * indicates a significant difference ($P < 0.05$).

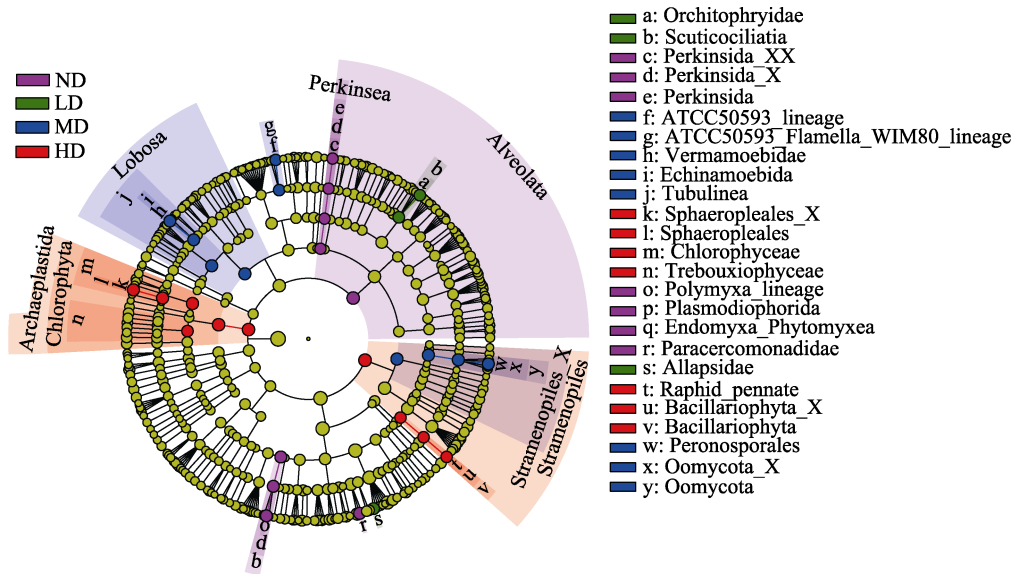


图3 不同退化阶段亚高山草甸土壤原生生物群落差异的LefSe分析。ND: 未退化草甸; LD: 轻度退化草甸; MD: 中度退化草甸; HD: 重度退化草甸。每个圆环为一个分类学层次内的所有分类群, 从内到外的圆环分别代表超群、门、纲、目和科; 圆环上的节点表示分类学层次上的一个分类单元, 每个节点的直径与丰度成正比; 不同退化程度草甸中相对丰度显著较高的分类单元(生物标志物)在进化分支图中进行了颜色编码。

Fig. 3 LefSe analysis showing soil protist community differences in subalpine meadow at different degradation stages. ND, Nondegraded meadow; LD, Lightly degraded meadow; MD, Moderately degraded meadow; HD, Heavily degraded meadow. Each circular ring deposit all taxa within a taxonomic level, the circular ring from inside to outside represents supergroup, phylum, class, order and family, respectively. The node on the circular ring represents taxon, affiliating within the taxonomic level. The diameter of each node is proportional to the abundance of the group. Taxa that had significantly higher relative abundance in a certain treatment within each meadow degradation type were color-coded within the cladogram.

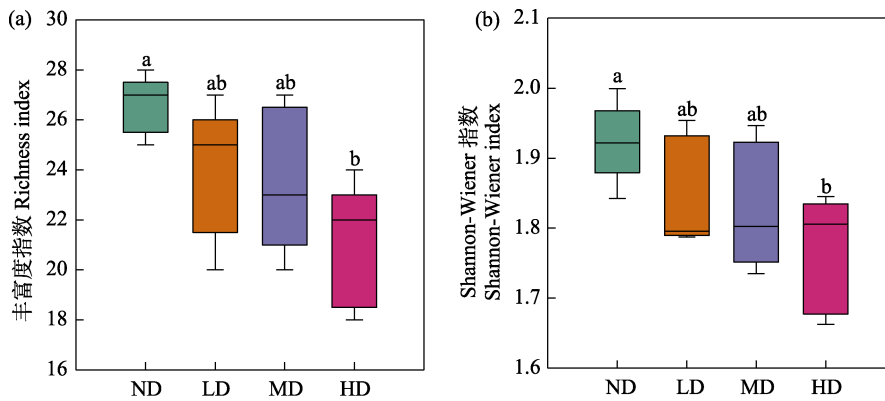


图4 不同退化阶段亚高山草甸土壤原生生物群落α多样性。ND: 未退化草甸; LD: 轻度退化草甸; MD: 中度退化草甸; HD: 重度退化草甸。各组间不相同的小写字母表示存在显著差异($P < 0.05$)。

Fig. 4 The α diversity indices of soil protist communities in subalpine meadow at different degradation stages. ND, Nondegraded meadow; LD, Lightly degraded meadow; MD, Moderately degraded meadow; HD, Heavily degraded meadow. Data that do not share a lowercase letter are significantly different ($P < 0.05$).

生物群落的 α 多样性显著降低($P < 0.05$, 图4)。

亚高山草甸退化过程中土壤原生生物群落的结构发生了明显的变化, 4种不同退化阶段草甸土壤原生生物群落样本分成4个部分(图5)。ANOSIM结果证实不同退化阶段草甸土壤原生生物群落结构存在显著的差异, 4个不同退化阶段亚高山草甸

中任意两个土壤原生生物群落组成均显著分离($r = 0.577$, $P < 0.001$, 图5a)。此外, 基于Bray-Curtis距离估计了不同退化草甸土壤原生生物群落 β 多样性的相异性。与ND草甸相比, LD、MD和HD草甸土壤原生生物群落 β 多样性相异性均显著增加($P < 0.05$, 图5b)。

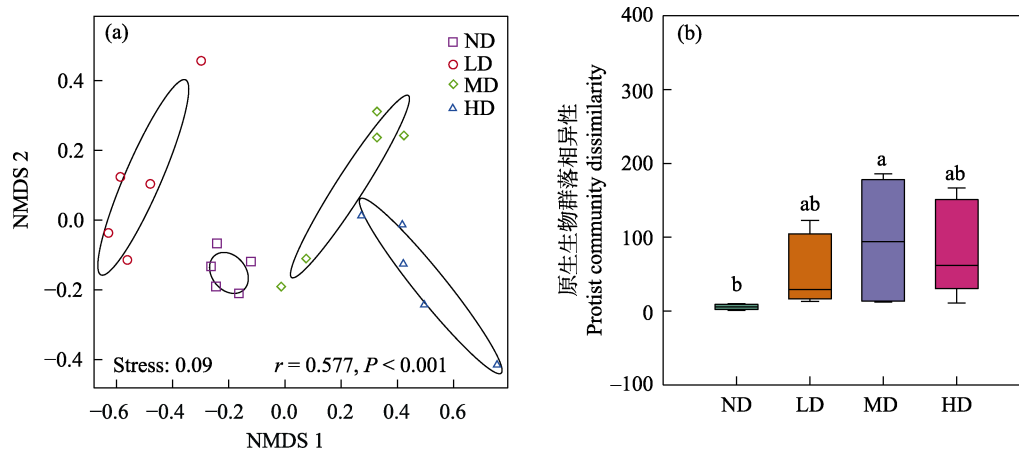


图5 不同退化阶段亚高山草甸土壤原生生物群落非度量多维尺度分析(NMDS) (a)及相异性分析(基于Bray-Curtis距离) (b)。 $r = 0.577, P < 0.001$ 为不同退化阶段亚高山草甸之间原生生物群落相似性的ANOSIM检验结果。ND: 未退化草甸; LD: 轻度退化草甸; MD: 中度退化草甸; HD: 重度退化草甸。

Fig. 5 Non-metric multidimensional scaling (NMDS) (a) and dissimilarity analysis (based on Bray-Curtis distance) (b) of soil protist communities in subalpine meadow at different degradation stages. The $r = 0.577, P < 0.001$ are the ANOSIM test results of protist community similarity between subalpine meadows in different degradation stages. ND, Nondegraded meadow; LD, Lightly degraded meadow; MD, Moderately degraded meadow; HD, Heavily degraded meadow.

2.3 环境因子对土壤原生生物群落结构的影响

Mantel test分析表明, 土壤含水量、全氮、总碳、硝态氮、植物盖度会显著影响原生生物群落结构(图6, $P < 0.01$)。绿藻门与土壤质地(粘粒、粉粒和砂粒)、pH、碳氮比、植物盖度和高度显著相关($P < 0.05$); 叶足亚门与土壤粉粒、pH、植物盖度和丰富度显著相关($P < 0.05$); 纤毛门与pH和植物盖度显著相关(图6, $P < 0.05$)。RDA结果显示, 轴1和轴2分别解释了原生生物群落结构变异量的31.87%和22.30%, 土壤和植物参数共同解释了原生生物群落变异量的54.17% (图7a)。总氮、植物Shannon-Wiener指数、地上生物量、土壤含水量和铵态氮是驱动原生生物群落结构变化的重要环境因子($P < 0.05$)。方差分解分析结果显示, 土壤理化因子(总氮、土壤含水量和铵态氮)和植被参数(植物Shannon-Wiener指数和地上生物量)共同解释了原生生物群落变异的38.44%, 其中土壤理化因子单独解释了20.69%, 植被参数单独解释了7.85%, 土壤理化因子对群落结构变异的贡献大于植被参数(图7b)。

3 讨论

3.1 土壤原生生物群落物种组成对亚高山草甸退化的响应

通过原生生物群落门水平的组成和差异分析

结果可知, 不同退化阶段亚高山草甸中土壤原生生物群落的优势类群基本一致(图2), 其中丝足门、褐藻门、纤毛门相对丰度最高, 与黑土中的优势门相似, 而红壤中以绿藻门和丝足门为主(Zhao et al, 2019)。这可能是由于亚高山草甸土和黑土中有机质含量通常比红壤高, 成土气候条件也明显不同。纤毛门、绿藻门、Choanoflagellida和Perkinsea的相对丰度在不同退化阶段亚高山草甸中存在显著差异(图3, $P < 0.05$)。另外, 4种不同退化阶段亚高山草甸均富集了不同的生物标志物(图3), 说明土壤原生生物群落组成和相对丰度沿草甸退化梯度呈现出明显的分异。未退化草甸富集的Perkinsea被认为是囊泡虫超群中唯一的寄生群, 广泛分布在从海洋到淡水的各种水生环境和湿地中(Itoiz et al, 2022)。Perkinsea由寄生原生生物的4个主要谱系组成, 寄主范围广泛, 其中一些因较强的地理入侵能力和致病性而构成重大生态和经济威胁。与未退化草甸相比, 退化草甸中Perkinsea的相对丰度显著减少, 其原因可能是未退化草甸中含水量高, 更适合喜湿的Perkinsea生存(Chambouvet et al, 2014)。Perkinsea可以寄生在各种寄主(动物、植物或其他生物)上, 未退化草甸土壤养分含量高以及植被状态良好, 为它们提供了最丰富的寄主来源, 这可能是它们更多的存在于未退化草甸的另一个原因(Sun et al, 2021)。然

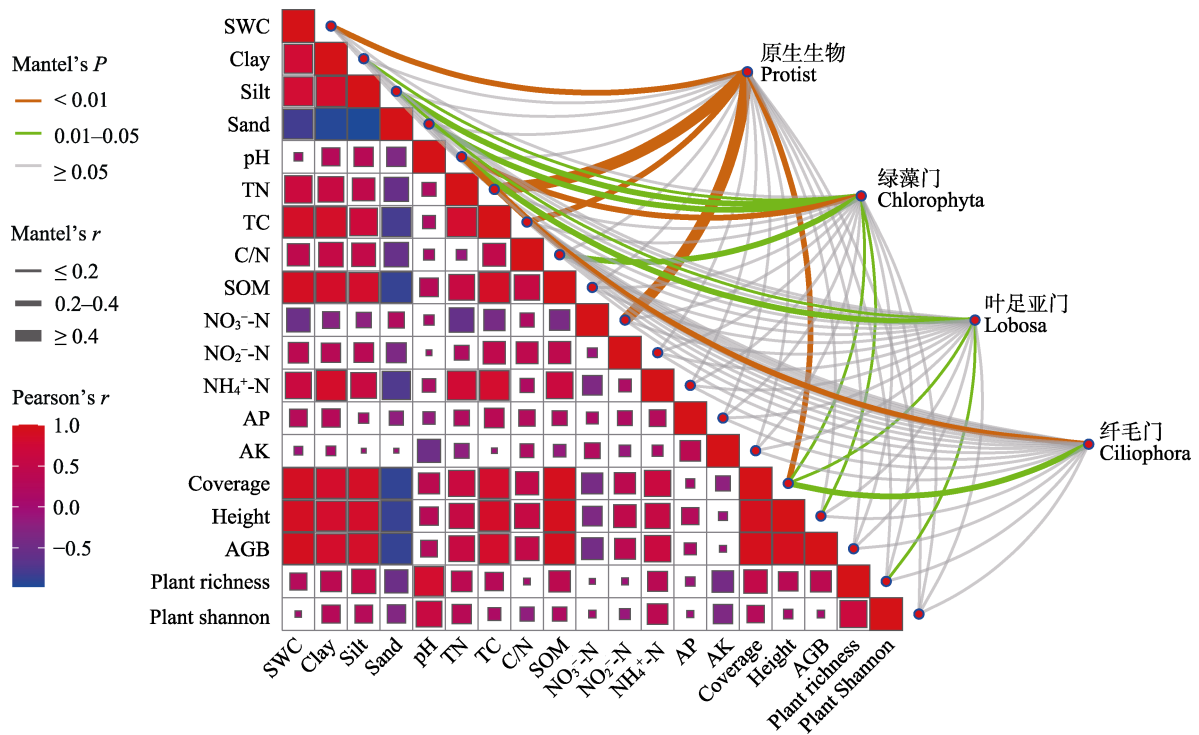


图6 环境因子相关性分析及环境与土壤原生生物群落关系的Mantel分析。SWC: 土壤含水量; Clay: 粘粒含量; Silt: 粉粒含量; Sand: 砂粒; TN: 全氮; TC: 总碳; C/N: 碳氮比; SOM: 土壤有机质; NO_3^- -N: 硝态氮; NO_2^- -N: 亚硝态氮; NH_4^+ -N: 铵态氮; AP: 有效磷; AK: 有效钾; Coverage: 植被盖度; Height: 植被高度; AGB: 地上生物量; Plant richness: 植物丰富度指数; Plant Shannon: 植物Shannon-Wiener指数。

Fig. 6 Correlation of environmental factors and Mantel analysis of relationship between environment and soil protist communities. SWC, Soil water content; Clay, Clay content; Silt, Silt content; Sand, Sand content; TN, Total nitrogen; TC, Total carbon; C/N, Carbon nitrogen ratio; SOM, Soil organic matter; NO_3^- -N, Nitrate nitrogen; NO_2^- -N, Nitrous nitrogen; NH_4^+ -N, Ammonium nitrogen; AP, Available phosphorus; AK, Available potassium; Coverage, Vegetation coverage; Height, Vegetation height; AGB, Aboveground biomass; Plant richness: Plant richness index; Plant Shannon, Plant Shannon-Wiener index.

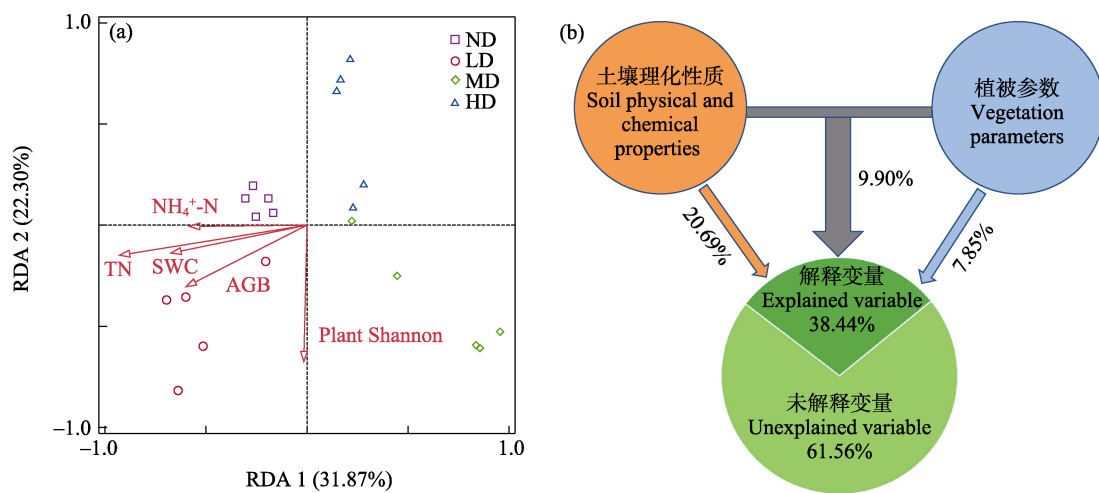


图7 土壤原生生物群落结构与环境变量的冗余分析(a)和方差分解分析(b)。TN: 总氮; Plant Shannon: 植物Shannon-Wiener指数; AGB: 地上生物量; SWC: 土壤含水量; NH_4^+ -N: 铵态氮。ND: 未退化草甸; LD: 轻度退化草甸; MD: 中度退化草甸; HD: 重度退化草甸。

Fig. 7 Relationships between soil protist community structure and environmental variables based on redundancy analysis (a) and variation partitioning analysis (b). TN, Total nitrogen; Plant Shannon, Plant Shannon-Wiener index; AGB, Aboveground biomass; SWC, Soil water content; NH_4^+ -N, Ammonium nitrogen. ND, Nondegraded meadow; LD, Lightly degraded meadow; MD, Moderately degraded meadow; HD, Heavily degraded meadow.

而, 目前对Perkinsea的形态、生命周期、宿主的身份和生理特征仍然认识不够, 特别是它们土壤中的相关信息知之甚少(Jeon & Park, 2021)。轻度草甸中富集的盾纤目(Scuticociliatida)纤毛虫通常个体较小, 大多数在15–50 μm 范围内, 广泛生存于各类水环境中, 尤其在富营养化水体中是常见的自由生活(或兼性寄生)原生物。中度退化草甸中富集的叶足亚门属于变形虫界超群, 变形虫门中多数物种靠细胞内原生质的流动而移动(Zhang SY et al, 2022)。其伪足类似于手指形状, 边缘是钝的, 生活于水、泥土或腐败有机物中, 滋养体以细菌为主, 二分裂方式增殖, 并可形成包裹, 有些也被发现与其他生物共生, 某些甚至是病原体(Sun et al, 2021)。另外, 中度退化草甸中富集的卵菌纲属于不等鞭毛类, 具有渗透性和溶氧性, 可以自由生活, 兼性或专性寄生于其他卵菌、真菌、植物和动物, 并通过溶氧作用促进有机物的分解(Geisen et al, 2018)。卵菌中部分成员属于植物致病菌, 可能会对中度退化草甸植物产生不利的影响。重度退化草甸富集了包含绿藻门的泛植物界超群和包含硅藻纲的不等鞭毛类超群, 说明重度退化草甸富集的原生物主要是光合自养类群。与未退化草甸相比, 中度和重度退化草甸中光合原生物绿藻门的丰度显著增加(图2)。草地退化降低了净初级生产力, 进而导致亚高山草甸中土壤肥力和有机碳含量显著下降。然而, 退化严重草甸中相对丰度较高的光合自养原生物可以通过光合作用获取能量输入到土壤(Jassey et al, 2015)。因此, 光合自养原生物可以作为初级生产者对退化严重草甸中土壤有机碳固存做出贡献, 在一定程度上可以缓解退化对草地生态系统的不良影响。然而, 在退化亚高山草甸生态系统中地上植物和光合自养类群原生物对初级生产力的相对贡献还需要进一步深入研究。

3.2 土壤原生物群落多样性对亚高山草甸退化的响应

亚高山草甸土壤原生物群落的 α 多样性随退化加剧呈下降的趋势, 特别是重度退化草甸土壤原生物群落 α 多样性显著下降(图4)。这与前期发现的土壤真菌群落 α 多样性变化趋势相一致(罗正明等, 2022), 土壤细菌群落 α 多样性没有发生显著的变化(Luo et al, 2020)。这说明土壤微生物组中不同组分

(如细菌、真菌和原生物)的 α 多样性对亚高山草甸退化的响应模式不同, 原生物群落和真菌群落 α 多样性比细菌群落对草甸退化更敏感。原生物和真菌属于真核生物, 细菌属于原核生物, 由于两者结构和生理的差异, 导致真核生物在草地退化过程中对土壤养分限制和植被退化的敏感性高于原核生物(Lauber et al, 2008), 这可能是导致这一观察结果的原因。另一方面, 原生物的栖息地生态位宽度低于细菌(Wu et al, 2018), 这表明原生物对环境变化的耐受性低于细菌。草地退化导致原生物多样性的丧失可能随后对土壤生态系统稳定性和土壤多功能产生负面影响(Wu et al, 2022)。

亚高山草甸退化显著影响了土壤原生物群落结构和增加了 β 多样性相异性(图5), 与前期研究细菌和真菌的结果一致(Luo et al, 2020; 罗正明等, 2022), 说明土壤微生物群落结构对亚高山草甸退化较为敏感。原生物群落结构沿草甸退化梯度的变化($r = 0.577, P < 0.001$)比细菌($r = 0.421, P < 0.001$)和真菌群落结构($r = 0.445, P < 0.001$)的变化更为明显(Luo et al, 2020; 罗正明等, 2022)。4个不同退化阶段亚高山草甸中任意两个土壤原生物群落组成均显著分离($P < 0.05$), 而细菌和真菌群落组成在中度和重度退化草甸间没有显著差异。这些结果表明原生物群落结构的变化比细菌和真菌更为敏感。特别是本研究发现纤毛门对草地退化较敏感, 与未退化和轻度退化草甸相比, 中度和重度退化草甸中纤毛门的相对丰度显著下降。宁应之等(2018)研究发现退耕还林生态恢复后, 土壤纤毛虫的优势类群从肾形目逐渐演替为散毛目, 从 r -对策型演替成 K -对策型, 土壤纤毛虫群落结构可作为对退耕还林生态恢复的评价指标。土壤纤毛虫是原生物中的重要类群之一, 其体积小、物种丰富、生长周期短、分布广泛、群落演替迅速, 对环境变化敏感(Zhao et al, 2019), 本研究结果证实了纤毛虫原生物群落作为指示环境变化指标的潜力, 在未来的工作中应该优先考虑, 例如, 构建纤毛虫相对丰度与草地土壤退化的关系曲线, 以指示草地土壤退化程度等。

3.3 亚高山草甸退化过程中土壤原生物群落结构变化与环境变量的关系

亚高山草甸退化降低了土壤中的养分、总碳、





总氮和有机质含量,这是由于退化导致植物生物量和土壤团聚体减少,可能会增加养分淋滤,导致养分的损失(Luo et al, 2022)。草甸退化过程中植物和土壤等环境变量发生了明显的变化,不可避免地影响着土壤原生生物群落结构。土壤理化因子对原生生物群落组成变化的解释度(20.69%)高于植物参数(7.85%),说明土壤理化性质可能是决定亚高山草甸退化土壤原生生物群落变化的关键因素。本研究发现总氮、植物Shannon-Wiener指数、地上生物量、土壤含水量和铵态氮显著影响了土壤原生生物群落结构($P < 0.05$),是最重要的环境驱动因子。与之前的报道一致,土壤中氮和其他营养物质塑造了土壤原生生物多样性和结构。纤毛虫、有壳变形虫(testate amoebae)和藻类(algae)的组成、多样性和密度随土壤氮梯度变化很大(Clarholm, 2002; Acosta-Mercado & Lynn, 2004; Krashevskaya et al, 2014)。Hu等(2022)在青藏高寒草甸中发现提升30%降水量增加了吞噬性原生生物的多样性,减少30%降水量降低了吞噬性原生生物的多样性,且氮输入($12 \text{ g N} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{yr}^{-1}$)可以增加原生动物的丰度,通过增加微生物生物量抵消降水减少对吞噬型原生生物相对丰度的负面影响。水分对土壤原生生物非常重要,原生生物基本上依赖于连接土壤孔隙的水层来移动、进食和繁殖,它们的栖息地大小将随着土壤水分有效性的变化而增大或缩小(Geisen et al, 2014)。原生生物数量最多的时候往往出现在潮湿的季节和雨后。因此,亚高山草甸退化过程中土壤水分含量显著减少,可能会影响土壤原生生物群落组成和结构。植物和植被类型可以通过各种方式影响土壤原生生物群落(Geisen et al, 2018),包括凋落物或根系分泌物质量的差异、小气候的变化(如开阔地与林地)以及对细菌或真菌群落的影响。植物与其微生物群落密切相关,尤其是在根际。Acosta-Mercado和Lynn (2006)的研究发现两种不同热带植物根际差异显著影响了其纤毛虫群落的结构和组成。较高的植物功能多样性被证实可以增加变形虫原生动物的丰度。沿冰川消退带有壳变形虫的物种丰富度沿时间序列增加,与植物群落演替一致(Carlson et al, 2010)。然而,变形虫物种丰富度的增加并不一定与维管植物丰富度相关,因为其他因素如土壤有机碳或氮含量也有助于增加原生生物多样性(Dassen

et al, 2017)。亚高山草甸退化过程中原生生物群落对生物和非生物驱动因素的复杂组合做出反应,这些驱动因素的相互作用仍远未被理解,有待进一步深入研究。

4 结论

本研究利用高通量测序技术对五台山不同退化阶段亚高山草甸土壤原生生物群落多样性和结构特征进行研究。研究结果表明,亚高山草甸退化显著改变了土壤原生生物群落组成和部分类群的相对丰度。在门水平上,纤毛门、绿藻门、Choanoflagellida和Perkinsea对草甸退化最敏感。不同退化阶段亚高山草甸富集了不同的生物标志物,且土壤原生生物群落结构存在显著差异。随着亚高山草甸退化加剧,土壤原生生物群落 α 多样性呈下降的趋势。与未退化草甸相比,重度退化草甸土壤原生生物群落 α 多样性显著下降。土壤原生生物群落对亚高山草甸退化过程中土壤环境条件的变化有较好的响应。总氮、植物Shannon-Wiener指数、地上生物量、土壤含水量和铵态氮是原生生物群落结构变化的主要驱动因素。土壤理化性质和植物参数均对土壤原生生物群落结构的变化产生了重大影响,且土壤理化性质对原生生物群落结构的影响大于植被参数的影响。

ORCID

罗正明  <https://orcid.org/0000-0003-3719-629X>
 刘晋仙  <https://orcid.org/0000-0002-1957-0981>
 柴宝峰  <https://orcid.org/0000-0002-0024-0659>
 郝爱华  <https://orcid.org/0000-0002-5340-1436>

参考文献

- Acosta-Mercado D, Lynn DH (2004) Soil ciliate species richness and abundance associated with the rhizosphere of different subtropical plant species. *The Journal of Eukaryotic Microbiology*, 51, 582–588.
- Acosta-Mercado D, Lynn DH (2006) Contrasting soil ciliate species richness and abundance between two tropical plant species: A test of the plant effect. *Microbial Ecology*, 51, 453–459.
- Bardgett RD, Bullock JM, Lavorel S, Manning P, Schaffner U, Ostle N, Chomel M, Durigan G, Fry EL, Johnson D, Lavelle JM, Le Provost G, Luo S, Png K, Sankaran M, Hou XY, Zhou HK, Ma L, Ren WB, Li XL, Ding Y, Li YH, Shi HX (2021) Combatting global grassland degradation. *Nature Reviews Earth & Environment*, 2, 720–735.

- Carlson ML, Flagstad LA, Gillet F, Mitchell EAD (2010) Community development along a proglacial chronosequence: Are above-ground and below-ground community structure controlled more by biotic than abiotic factors? *Journal of Ecology*, 98, 1084–1095.
- Chambouvet A, Berney C, Romac S, Audic S, Maguire F, De Vargas C, Richards TA (2014) Diverse molecular signatures for ribosomally 'active' Perkinsea in marine sediments. *BMC Microbiology*, 14, 110.
- Che RX, Wang YF, Li KX, Xu ZH, Hu JM, Wang F, Rui YC, Li LF, Pang Z, Cui XY (2019) Degraded patch formation significantly changed microbial community composition in alpine meadow soils. *Soil and Tillage Research*, 195, 104426.
- Clarholm M (2002) Bacteria and protozoa as integral components of the forest ecosystem—Their role in creating a naturally varied soil fertility. *Antonie Van Leeuwenhoek*, 81, 309–318.
- Coban O, De Deyn GB, van der Ploeg M (2022) Soil microbiota as game-changers in restoration of degraded lands. *Science*, 375, abe0725.
- Dassen S, Cortois R, Martens H, de Hollander M, Kowalchuk GA, van der Putten WH, De Deyn GB (2017) Differential responses of soil bacteria, fungi, Archaea and protists to plant species richness and plant functional group identity. *Molecular Ecology*, 26, 4085–4098.
- Ezawa T, Saito K (2018) How do arbuscular mycorrhizal fungi handle phosphate? New insight into fine-tuning of phosphate metabolism. *New Phytologist*, 220, 1116–1121.
- Gao ZL, Karlsson I, Geisen S, Kowalchuk G, Jousset A (2019) Protists: Puppet masters of the rhizosphere microbiome. *Trends in Plant Science*, 24, 165–176.
- Geisen S, Bandow C, Roembke J, Bonkowski M (2014) Soil water availability strongly alters the community composition of soil protists. *Pedobiologia*, 57, 205–213.
- Geisen S, Bonkowski M (2018) Methodological advances to study the diversity of soil protists and their functioning in soil food webs. *Applied Soil Ecology*, 123, 328–333.
- Geisen S, Mitchell EAD, Adl S, Bonkowski M, Dunthorn M, Ekelund F, Fernández LD, Jousset A, Krashevska V, Singer D, Spiegel FW, Walochnik J, Lara E (2018) Soil protists: A fertile frontier in soil biology research. *FEMS Microbiology Reviews*, 42, 293–323.
- Guillou L, Bachar D, Audic S, Bass D, Berney C, Bittner L, Boute C, Burgaud G, de Vargas C, Decelle J, del Campo J, Dolan JR, Dunthorn M, Edvardsen B, Holzmann M, Kooistra WHCF, Lara E, Le Bescot N, Logares R, Mahé F, Massana R, Montresor M, Morard R, Not F, Pawlowski J, Probert I, Sauvadet AL, Siano R, Stoeck T, Vaulot D, Zimmermann P, Christen R (2013) The Protist Ribosomal Reference database (PR2): A catalog of unicellular eukaryote Small Sub-Unit rRNA sequences with curated taxonomy. *Nucleic Acids Research*, 41, D597–D604.
- Hu ZK, Yao JN, Chen XY, Gong X, Zhang Y, Zhou XH, Guo H, Liu MQ (2022) Precipitation changes, warming, and N input differentially affect microbial predators in an alpine meadow: Evidence from soil phagotrophic protists. *Soil Biology and Biochemistry*, 165, 108521.
- Itoiz S, Metz S, Derelle E, Reñé A, Garcés E, Bass D, Soudant P, Chambouvet A (2022) Emerging parasitic protists: The case of Perkinsea. *Frontiers in Microbiology*, 12, 735815.
- Jassey VEJ, Signarbieux C, Hättenschwiler S, Bragazza L, Buttler A, Delarue F, Fournier B, Gilbert D, Laggoun-Défarge F, Lara E, Mills RTE, Mitchell EAD, Payne RJ, Robroek BJM (2015) An unexpected role for mixotrophs in the response of peatland carbon cycling to climate warming. *Scientific Reports*, 5, 16931.
- Jeon BS, Park MG (2021) A novel parasitoid of marine dinoflagellates, *Pararosarium dinoexitiosum* gen. et sp. nov. (Perkinsozoa, Alveolata), showing characteristic beaded sporocytes. *Frontiers in Microbiology*, 12, 748092.
- Kramer S, Dibbern D, Moll J, Huenninghaus M, Koller R, Krueger D, Marhan S, Urich T, Wubet T, Bonkowski M, Buscot F, Lueders T, Kandeler E (2016) Resource partitioning between bacteria, fungi, and protists in the detritosphere of an agricultural soil. *Frontiers in Microbiology*, 7, 1524.
- Krashevska V, Sandmann D, Maraun M, Scheu S (2014) Moderate changes in nutrient input alter tropical microbial and protist communities and belowground linkages. *The ISME Journal*, 8, 1126–1134.
- Lai CM, Li CY, Peng F, Xue X, You QG, Zhang WJ, Ma SX (2021) Plant community change mediated heterotrophic respiration increase explains soil organic carbon loss before moderate degradation of alpine meadow. *Land Degradation & Development*, 32, 5322–5333.
- Lauber CL, Strickland MS, Bradford MA, Fierer N (2008) The influence of soil properties on the structure of bacterial and fungal communities across land-use types. *Soil Biology and Biochemistry*, 40, 2407–2415.
- Li YM, Wang SP, Jiang LL, Zhang LR, Cui SJ, Meng FD, Wang Q, Li XN, Zhou Y (2016) Changes of soil microbial community under different degraded gradients of alpine meadow. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 222, 213–222.
- Lin B, Zhao XR, Zheng Y, Qi S, Liu XZ (2017) Effect of grazing intensity on protozoan community, microbial biomass, and enzyme activity in an alpine meadow on the Tibetan Plateau. *Journal of Soil & Sediments*, 17, 2752–2762.
- Liu KF, Li T, Duan XW, Zhang S, Chen MP, Hou HY, Wang ZL, Yu AL, Chen DH, Zhang XL, Hu JM, Dong YF, Liu D, Che RX (2023) The degradation of subalpine meadows significantly changed the soil microbiome. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 349, 108470.
- Luo ZM, He L, Liu JX, Hu YQ, Zhou YY, Zheng QR, Chai BF (2022) Responses of soil fungal communities to subalpine meadow degradation in Mount Wutai. *Environmental*

- Science, 43, 3328–3337. (in Chinese with English abstract) [罗正明, 赫磊, 刘晋仙, 胡砚秋, 周妍英, 郑庆荣, 柴宝峰 (2022) 土壤真菌群落对五台山亚高山草甸退化的响应. 环境科学, 43, 3328–3337.]
- Luo ZM, Liu JX, He L, Du JQ, Wang LX, Jia T, Chai BF, Wu TH (2022) Degradation-induced microbiome alterations may aggravate soil nutrient loss in subalpine meadows. *Land Degradation & Development*, 33, 2699–2712.
- Luo ZM, Liu JX, Jia T, Chai BF, Wu TH (2020) Soil bacterial community response and nitrogen cycling variations associated with subalpine meadow degradation on the Loess Plateau, China. *Applied and Environmental Microbiology*, 86, e00180–20.
- Luo ZM, Liu JX, Zhou YY, Du JQ, Wu Q, Chai BF (2021) Community structures and diversity patterns of the soil protist communities along an altitudinal gradient in a subalpine grassland. *Acta Ecologica Sinica*, 41, 2783–2793. (in Chinese with English abstract) [罗正明, 刘晋仙, 周妍英, 杜京旗, 吴强, 柴宝峰 (2021) 亚高山草地土壤原生生物群落结构和多样性海拔分布格局. 生态学报, 41, 2783–2793.]
- Ning YZ, Yang YQ, Dong WH, Zhang HR, Ma JY (2018) Response of soil ciliate community to ecological restoration of different return patterns. *Acta Ecologica Sinica*, 38, 3628–3638. (in Chinese with English abstract) [宁应之, 杨永强, 董玫含, 张惠茹, 马继阳 (2018) 土壤纤毛虫群落对不同退还模式生态恢复的响应. 生态学报, 38, 3628–3638.]
- Si SC, Wu YC, Li Y, Tu C, Fu CC, Luo YM (2022) The current research progress and prospects of cultivated and grassland soil health. *Acta Pedologica Sinica*, 59, 625–642. (in Chinese with English abstract) [司绍诚, 吴宇澄, 李远, 涂晨, 付传城, 骆永明 (2022) 耕地和草地土壤健康研究进展与展望. 土壤学报, 59, 625–642.]
- Singer D, Seppely CVW, Lentendu G, Dunthorn M, Bass D, Belbahri L, Blandenier Q, Debroas D, de Groot GA, de Vargas C, Domaizon I, Duckert C, Izaguirre I, Koenig I, Mataloni G, Schiaffino MR, Mitchell EAD, Geisen S, Lara E (2021) Protist taxonomic and functional diversity in soil, freshwater and marine ecosystems. *Environment International*, 146, 106262.
- Stoeck T, Bass D, Nebel M, Christen R, Jones MDM, Breiner HW, Richards TA (2010) Multiple marker parallel tag environmental DNA sequencing reveals a highly complex eukaryotic community in marine anoxic water. *Molecular Ecology*, 19, 21–31.
- Sun AQ, Jiao XY, Chen QL, Trivedi P, Li ZX, Li FF, Zheng Y, Lin YX, Hu HW, He JZ (2021) Fertilization alters protistan consumers and parasites in crop-associated microbiomes. *Environmental Microbiology*, 23, 2169–2183.
- Wang CT, Long RJ, Wang QL, Jing ZC, Shi JJ (2009) Changes in plant diversity, biomass and soil C, in alpine meadows at different degradation stages in the headwater region of three rivers, China. *Land Degradation & Development*, 20, 187–198.
- Wu LW, Zhang Y, Guo X, Ning DL, Zhou XS, Feng JJ, Yuan MM, Liu S, Guo JJ, Gao ZP, Ma J, Kuang JL, Jian SY, Han S, Yang ZF, Ouyang Y, Fu Y, Xiao NJ, Liu XD, Wu LY, Zhou AF, Yang YF, Tiedje JM, Zhou JZ (2022) Reduction of microbial diversity in grassland soil is driven by long-term climate warming. *Nature Microbiology*, 7, 1054–1062.
- Wu WX, Lu HP, Sastri A, Yeh YC, Gong GC, Chou WC, Hsieh CH (2018) Contrasting the relative importance of species sorting and dispersal limitation in shaping marine bacterial versus protist communities. *The ISME Journal*, 12, 485–494.
- Xiong W, Jousset A, Guo S, Karlsson I, Zhao QY, Wu HS, Kowalchuk GA, Shen QR, Li R, Geisen S (2018) Soil protist communities form a dynamic hub in the soil microbiome. *The ISME Journal*, 12, 634–638.
- Xiong W, Song YQ, Yang KM, Gu YA, Wei Z, Kowalchuk GA, Xu YC, Jousset A, Shen QR, Geisen S (2020) Rhizosphere protists are key determinants of plant health. *Microbiome*, 8, 27.
- Xun WB, Yan RR, Ren Y, Jin DY, Xiong W, Zhang GS, Cui ZL, Xin XP, Zhang RF (2018) Grazing-induced microbiome alterations drive soil organic carbon turnover and productivity in meadow steppe. *Microbiome*, 6, 170.
- Zhang Q, Men X, Hui C, Ge F, Ouyang F (2022) Wheat yield losses from pests and pathogens in China. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 326, 107821.
- Zhang SY, Zhang HF, Liu HM, Wang H, Xiu WM, Li G, Zhang GL, Zhou ZK, Jiang N, Zhang H, Zhao JN, Yang DL (2022) Fertilization drives distinct biotic and abiotic factors in regulating functional groups of protists in a 5-year fertilization system. *Frontiers in Microbiology*, 13, 1036362.
- Zhao ZB, He JZ, Geisen S, Han LL, Wang JT, Shen JP, Wei WX, Fang YT, Li PP, Zhang LM (2019) Protist communities are more sensitive to nitrogen fertilization than other microorganisms in diverse agricultural soils. *Microbiome*, 7, 33.

(责任编辑: 徐奎栋 责任编辑: 李会丽)



•研究报告•

中国北方六省区胡桃的遗传多样性和群体结构

齐海玲^{1,2,3,4}, 樊鹏振^{2,5}, 王跃华^{3,4}, 刘杰^{1,2*}

1. 中国科学院昆明植物研究所东亚植物多样性与生物地理学重点实验室, 昆明 650201; 2. 中国科学院昆明植物研究所中国西南野生生物种质资源库, 昆明 650201; 3. 云南大学生命科学学院, 昆明 650091; 4. 云南大学生态与环境学院, 昆明 650091; 5. 中国科学院大学, 北京 100049

摘要: 胡桃(*Juglans regia*)是重要的木本经济作物, 在我国北方广泛栽培。然而, 目前缺乏对北方地区胡桃的遗传多样性和群体结构的全面认识, 限制了胡桃资源的保护和利用。本研究以北方六省区的19个群体的491份胡桃样本为对象, 基于31对多态性微卫星引物的基因分型数据, 分析其遗传多样性、遗传分化和群体结构。遗传多样性估算结果表明胡桃群体遗传多样性较低($N_A = 2.620$, $H_O = 0.368$, $H_E = 0.368$), 遗传变异主要分布于群体内(84%), 群体间的遗传分化较低($F_{ST} = 0.16$), 这可能与该地区胡桃是人为引入栽培、长期人工选择和扩散等有关。遗传结构分析发现胡桃包含东、西两个组, 其中青海海南州的一个群体构成一组, 其余省份的群体为另外一组, 组间具有较高水平的遗传分化($F_{ST} = 0.32$), 但两个组交汇区的群体有基因渐渗的信号, 这种遗传格局可能由栽培历史和局域环境所塑造。基于上述结果, 我们建议对青海海南州和甘肃天水市的两个群体进行优先保护。本研究明晰了北方六省区胡桃的遗传多样性和群体结构, 提出胡桃遗传资源的保护策略, 有望为胡桃种质资源的利用提供科学依据。

关键词: 遗传多样性; 群体结构; 胡桃; 北方地区; 微卫星标记

齐海玲, 樊鹏振, 王跃华, 刘杰 (2023) 中国北方六省区胡桃的遗传多样性和群体结构. 生物多样性, 31, 23120. doi: 10.17520/biods.2023120.

Qi HL, Fan PZ, Wang YH, Liu J (2023) Genetic diversity and population structure of *Juglans regia* from six provinces in northern China. Biodiversity Science, 31, 23120. doi: 10.17520/biods.2023120.

Genetic diversity and population structure of *Juglans regia* from six provinces in northern China

Hailing Qi^{1,2,3,4}, Pengzhen Fan^{2,5}, Yuehua Wang^{3,4}, Jie Liu^{1,2*}

1 CAS Key Laboratory for Plant Diversity and Biogeography of East Asia, Kunming Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Kunming 650201

2 Germplasm Bank of Wild Species, Kunming Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Kunming 650201

3 School of Life Sciences, Yunnan University, Kunming 650091

4 School of Ecology and Environmental Sciences, Yunnan University, Kunming 650091

5 University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049

ABSTRACT

Aims: *Juglans regia*, common walnut or Persia walnut, is an economically important tree crop, which is widely cultivated in northern China. Yet, the genetic diversity and population structure of *J. regia* in northern China is still under explored. In this study, we carried out population genetic analysis of *J. regia* in northern China to provide a scientific basis for germplasm conservation and utilization.

Methods: We sampled 491 individuals from 19 populations of *J. regia* from six provinces in northern China. A total of 31 polymorphic SSR loci were applied to genotype the samples. Different parameters (e.g., N_A , number of alleles; N_E , effective number of alleles; H_O , observed heterozygosity; H_E , expected heterozygosity; A_R , allelic richness; PIC , polymorphism information content) were calculated to characterize the genetic diversity, while genetic differentiation and population structure were assessed using analysis of molecular variance (AMOVA), STRUCTURE, principal coordinates analysis (PCoA) and neighbor-joining tree (NJ) analysis.

收稿日期: 2023-04-16; 接受日期: 2023-06-25

基金项目: 国家自然科学基金(32170398; 31770367)、云南省万人计划“青年拔尖人才”项目(YNWR-QNBJ-2018-146)、中国科学院“西部之光”人才项目和云南省自然科学基金(202201AT070222)

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

Results: The average genetic diversity parameters for the entire dataset were low ($N_A = 2.620$, $H_O = 0.368$, $H_E = 0.368$). AMOVA analysis showed that 16% of the genetic variation was partitioned among populations, and 84% within populations. The clustering results of STRUCTURE, PCoA and NJ revealed two groups in northern China, termed Group 1 and Group 2, respectively. Group 2 included one population from Qinghai Province, with the remaining 18 populations belonging to Group 1. The genetic variation was mainly from within groups, and with a high level of genetic differentiation between groups ($F_{ST} = 0.32$). However, the two groups shared a considerable proportion of alleles at contact region, and indeed, a genetic introgression signal was detected there.

Conclusion: We revealed two genetic groups with low genetic diversity of *J. regia* in northern China. The low genetic diversity of the *J. regia* populations may be ascribed to the cultivation history and long human-mediated selection and seed dispersal. Genetic differentiation between the two groups may be attributed to cultivation history and local adaptation in contrasting environments. Finally, based on the genetic diversity and genetic structure, we recommend that conservation priority should be given to populations in the Hainan Prefecture of Qinghai Province and Tianshui City of Gansu Province. Our study clarify the genetic diversity and population structure of *J. regia* from six provinces in Northern China, hence provides a basis for future conservation and utilization of walnut germplasm.

Key words: genetic diversity; population structure; *Juglans regia*; northern China; microsatellite marker

胡桃(*Juglans regia*)也称核桃, 隶属于胡桃科胡桃属, 目前在南北半球的温带地区广泛栽培, 我国主要分布在西北、华中和西南等地区(郗荣庭和张毅萍, 1996; Lu et al, 1999)。由于长期的人为栽培, 目前其自然分布范围不详, 有学者推测从巴尔干半岛到我国北方都可能存在其自然分布的野生群体(Leslie & Mcgranahan, 1998; Zohary et al, 2012)。胡桃是重要的木本经济作物, 其果仁营养价值丰富, 含有多种微量元素和优质的蛋白(Amaral et al, 2003; Tapia et al, 2013; Wojdyło et al, 2022), 是全球食用最多的坚果之一。此外, 胡桃还具有一定的药用价值, 经常食用能改善与脑部有关的疾病(Chauhan & Chauhan, 2020)和心血管疾病(Kris Etherton, 2014); 胡桃油富含不饱和脂肪酸, 不仅有抗氧化和抗炎功效(Fukuda et al, 2003; Miao et al, 2021), 也具有预防记忆障碍的作用(Liao et al, 2020)。另外, 胡桃未成熟的外果皮中富含活性化合物, 是潜在的天然抗氧化剂(Khounani et al, 2020; Shen et al, 2022)。

我国北方地区是指秦岭-淮河以北和大兴安岭、乌鞘岭以东的地区, 为温带大陆性气候和温带季风气候, 具有四季分明的特点(罗开富, 1954)。北方地区是我国胡桃的主产区之一, 胡桃在该地区广泛分布, 区域内的甘肃、陕西、山西、宁夏、河南、河北等省都有栽培(郗荣庭和张毅萍, 1996)。根据中华人民共和国国家统计局(2021)的数据, 2020年, 整个北方地区的核桃产量为134.52万吨, 占全国核桃产量的28%; 其中陕西的核桃产量居北方地区首位, 其余按产量多少排序依次为河南、河北、山西、山

东和甘肃等。

微卫星标记(microsatellite marker)也称简单重复序列(simple sequence repeat, SSR), 具有共显性、多态性高、重复性好和操作简单等优点(Powell et al, 1996; Gupta & Varshney, 2000; Bhattarai et al, 2021), 被广泛用于不同类群的DNA指纹图谱构建(Zietkiewicz et al, 1994; Ahmad et al, 2023)、分子育种(Kumar et al, 2015; Wang et al, 2022)、品种鉴定(Ahmed et al, 2022; Su et al, 2022)和群体遗传学(Barkley et al, 2006; Yang et al, 2022)等方面的研究。作为重要的经济植物, 目前胡桃群体遗传学的相关研究不少, 但多数集中在区域尺度, 如Shah等(2020)使用25对SSR引物对胡桃群体进行分析发现喜马拉雅地区胡桃的遗传多样性较高; Yuan等(2018)基于微卫星标记对中国西南地区胡桃和泡核桃(*J. sigillata*)群体的研究发现胡桃的遗传多样性略高于泡核桃; 而针对西藏地区的核桃群体研究结果则显示, 泡核桃的遗传多样性高于胡桃, 群体水平的遗传多样性处于中高水平(Wang et al, 2015)。此外, 也有针对不同国家开展的胡桃遗传多样性研究, 如吉尔吉斯斯坦(Torokeldiev et al, 2019)、巴基斯坦(Magige et al, 2022)和伊朗(Shahi Shavvon et al, 2023)等。另外, 也有研究使用SSR标记对胡桃的种质资源进行表征和鉴定(Ebrahimi et al, 2016; Bernard et al, 2018; Wambulwa et al, 2022)。然而, 目前仅有少数研究涉及到我国北方地区的胡桃, 如在Zhao等(2018)对中国胡桃属的群体遗传学研究中, 仅包括了9个来自北方的胡桃群体。此外, 在局域尺

度上, Zhou等(2021)聚焦秦岭南北坡的胡桃, 对栽培和野生胡桃群体的遗传多样性和基因流进行了分析。可见, 相关研究未能全面覆盖北方地区胡桃的分布范围, 尚缺乏对区域内胡桃的遗传多样性和群体结构的全面认识。

本研究利用31对多态性高的SSR标记(Xu et al, 2020; Wambulwa et al, 2022), 对采集自我国北方六省区的19个胡桃群体共计491份样本进行了群体遗传学分析, 估算其遗传多样性、遗传分化水平和群体结构, 以期为该区域胡桃种质资源的保护和利用提供科学依据, 助力胡桃产业发展。

1 材料和方法

1.1 供试材料

依据数字标本和志书文献中有关胡桃的分布记录, 在2019–2020年间, 对北方六省区分布的胡桃群体进行了分布调查和样品采集(图1)。在调查中发现, 这些群体主要分布在村庄附近。在取样过程中, 保持不同群体之间的距离大于50 km, 每个群体采集5–30份样本(表1)。此外, 在野外调查中尽可能选择胸径大于50 cm或年龄大于50年(咨询当地村民)的古树, 采集幼嫩干净的叶片, 及时用硅胶干燥保存。通过调查, 从6省区采集了19个胡桃群体491个个体(图1, 表1), 其中青海3个群体90份样本、甘肃6个群体156份样本、山西3个群体81份样本、陕

西5个群体104份样本、河北1个群体30份样本和河南1个群体30份样本。

1.2 实验方法步骤

从硅胶干燥的叶片中取0.2 g材料, 采用改良的CTAB法(Doyle & Doyle, 1987; 刘杰和高连明, 2011)提取总DNA。进而用1%琼脂糖凝胶电泳和Nano Drop® ND-2000 分光光度计 (Thermo Fisher Scientific, Wilmington, DE, USA)检测DNA的质量和浓度。检测合格的DNA稀释至30–50 ng/μL, 置于–20 °C冰箱保存备用。

基于我们前期发表的工作(Xu et al, 2020; Wambulwa et al, 2022), 选取31对SSR引物(附录1), 采用多重PCR扩增体系(附录2)。PCR总反应体系为15 μL, 正反向引物各0.8–1.8 μL; 金牌Mix (green) (北京擎科生物科技有限公司, 北京, 中国) 12.2–13.2 μL; DNA模板1 μL。PCR反应程序为: 98°C预变性2 min; 98°C变性20 s, 退火15 s (53–61°C; 附录1), 72°C延伸10 s, 35次循环; 最后72°C延伸5 min。PCR产物用1%琼脂糖凝胶电泳检测, 以目标条带明亮、清晰为标准, 将扩增成功的产物遮光处理, 进而使用3730xl DNA分析仪(Applied Biosystems, CA, USA)进行基因分型检测。

1.3 数据分析

基因分型的原始数据使用GeneMarker v2.2.0软件(SoftGenetics, State College, PA, USA)处理。按照

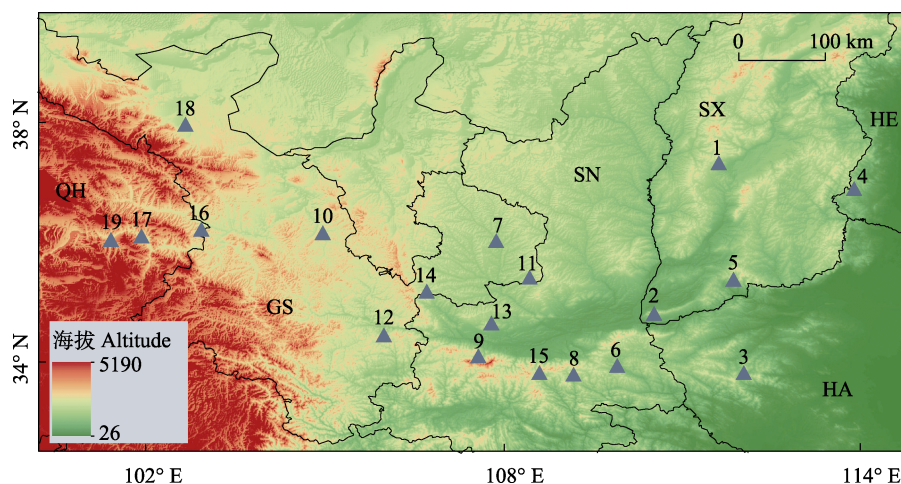


图1 中国北方六省区19个胡桃群体的地理分布。图中数字代表群体序号(见表1), 英文符号表示省份缩写(QH: 青海省; GS: 甘肃省; SN: 陕西省; SX: 山西省; HE: 河北省; HA: 河南省; 详见表1)。

Fig. 1 Geographic distribution of 19 *Juglans regia* populations from six provinces in northern China. The serial numbers on the map represent population IDs, and the English symbol indicates the abbreviation of province. QH, Qinghai Province; GS, Gansu Province; SN, Shaanxi Province; SX, Shanxi Province; HE, Hebei Province; HA, Henan Province; see details in Table 1.

表1 本研究选用的19个胡桃群体的采集信息、遗传多样性和瓶颈效应分析

Table 1 Collection information, genetic diversity and bottleneck effect analysis of the 19 *Juglans regia* populations in this study

群体编号 Code	群体序号 ID	样本大小 Sample size	地点 Locality	纬度 Latitude (N°)	经度 Longitude (E°)	海拔 Altitude (m)	N_T	N_P	N_A	N_E	A_R	H_O	H_E	F_{IS}	双相突变模型 TPM	标准差异检测 Standardized difference test
YFR	1	30	SX	37.29	111.57	1,195	76	3	2.45	1.71	2.08	0.33	0.33	0.03	1.68	0.047
RCR	2	21	SX	34.77	110.49	1,418	77	3	2.48	1.77	2.10	0.34	0.35	0.07	1.76	0.039
CCR	3	30	HA	33.78	111.99	813	81	2	2.61	1.86	2.21	0.36	0.37	0.05	2.18	0.014
WAR	4	30	HE	36.86	113.83	805	80	0	2.58	1.79	2.12	0.36	0.36	0.03	2.00	0.023
YQR	5	30	SX	35.35	111.82	891	82	3	2.65	1.73	2.10	0.34	0.35	0.05	1.26	0.105
LSR	6	30	SN	33.91	109.87	804	91	1	2.94	1.88	2.27	0.38	0.39	0.04	0.62	0.269
QCR	7	30	GS	35.98	107.85	1,322	83	0	2.68	1.78	2.15	0.33	0.38	0.14	1.64	0.051
GBR	8	12	SN	33.76	109.14	1,433	72	0	2.32	1.68	2.10	0.41	0.34	-0.18	1.27	0.102
TBR	9	30	SN	34.06	107.55	1,142	77	0	2.48	1.66	2.04	0.33	0.34	0.04	1.43	0.077
Liuji11248	10	6	GS	36.12	104.94	1,578	65	0	2.10	1.56	2.21	0.27	0.29	0.17	-0.63	0.266
WQR	11	30	GS	35.38	108.40	1,291	81	0	2.61	1.75	2.11	0.37	0.36	-0.02	1.42	0.077
GQR	12	30	GS	34.42	105.97	1,271	92	6	2.97	1.80	2.27	0.42	0.39	-0.06	0.39	0.348
JCR	13	27	SN	34.61	107.76	1,204	74	0	2.39	1.78	2.08	0.38	0.38	0.01	3.31	0.000
SGR	14	30	GS	35.15	106.68	1,550	77	3	2.48	1.70	2.07	0.35	0.36	0.06	2.30	0.011
SXHT	15	5	SN	33.79	108.57	1,876	69	0	2.23	1.82	2.39	0.50	0.38	-0.20	1.78	0.038
MLZR	16	30	QH	36.18	102.91	1,898	87	0	2.81	1.80	2.19	0.36	0.37	0.06	0.99	0.161
KYR	17	30	QH	36.07	101.91	2,069	92	0	2.97	1.88	2.28	0.33	0.40	0.18	0.94	0.173
WLZR	18	30	GS	37.93	102.65	1,528	88	0	2.84	1.78	2.18	0.40	0.38	-0.03	0.71	0.238
HXR	19	30	QH	36.01	101.40	2,259	100	5	3.23	2.14	2.58	0.43	0.47	0.10	2.72	0.003
平均值 Mean	-	-	-	-	-	-	81	1	2.62	1.78	2.19	0.37	0.37	0.03	-	-

SX: 山西; HA: 河南; HE: 河北; SN: 陕西; GS: 甘肃; QH: 青海。 N_T : 总等位基因; N_P : 私有等位基因; N_A : 等位基因数; N_E : 有效等位基因; A_R : 等位基因丰富度; H_O : 观察杂合度; H_E : 期望杂合度; F_{IS} : 近交系数。

SX, Shanxi Province; HA, Henan Province; HE, Hebei Province; SN, Shaanxi Province; GS, Gansu Province; QH, Qinghai Province. N_T , Total number of alleles; N_P , Number of private alleles; N_A , Number of alleles; N_E , Effective number of alleles; A_R , Allelic richness; H_O , Observed heterozygosity; H_E , Expected heterozygosity; F_{IS} , Inbreeding coefficient. TPM, Two phase mutation model.

GenAlEx v6.51b2软件(Peakall & Smouse, 2012)的数据格式要求在Excel中准备数据, 用于后续分析。用Arlequin v3.5.2软件(Excoffier & Lischer, 2010)在群体水平进行哈迪-温伯格平衡(Hardy-Weinberg equilibrium)检测。

使用GenAlEx软件计算31对引物和19个群体的遗传多样性参数, 包括等位基因(number of alleles, N_A), 有效等位基因(effective number of alleles, N_E)、Shannon's信息指数(Shannon's information index, I)、期望杂合度(expected heterozygosity, H_E)、观察杂合度(observed heterozygosity, H_O)、固定系数(fixation index, F)、近交系数(inbreeding coefficient, F_{IS})。多态信息含量(polymorphism information content, PIC)能直观表征基因座的遗传多态性高低, 使用PIC_CALC软件(https://github.com/luansheng/PIC_CALC)计算每个基因座的 PIC 值。

为估算群体的遗传结构, 用Arlequin软件计算群体间遗传分化系数 F_{ST} 。用GenAlEx软件分别开展群体和分组水平的分子遗传方差分析(analysis of molecular variance, AMOVA)。此外, 群体间的基因流在BayesAss v3.0软件(Wilson & Rannala, 2003)中进行计算。

使用Structure v2.3.2软件(Pritchard et al, 2000)进行贝叶斯聚类分析, 设置分组的 K 值为1-19, 将MCMC (Markov Chain Monte Carlo)不作数迭代(length of burn-in period)和不作数迭代后的MCMC均设为100,000次, 每个 K 值重复运行20次。使用在线工具Structure Harvester (Earl & Vonholdt, 2012)计算最佳 K 值; 进而通过CLUMPP v1.1.2软件(Jakobsson & Rosenberg, 2007)对结果进行重复抽样分析; 最后用Distruct v1.1软件(Rosenberg, 2004)对结果进行制图。为进一步解析胡桃的遗传结构, 先以

STRUCTURE的分析结果最佳分组 $K = 2$ 时的 Q 值介于0.2–0.8之间的划定为杂交个体(Emanuelli et al, 2013; Sharma et al, 2020)并分组, 进而使用GenAlEx软件计算胡桃个体间的Nei's遗传距离, 最后对胡桃个体进行主坐标分析(principal coordinate analysis, PCoA), 分组映射到个体上, 并用R包ggplot2(Wickham, 2016)制图。此外, 为分析个体间的亲缘关系, 基于Nei's遗传距离, 使用Populations v1.2.31软件(Langella, 1999)构建邻接树(neighbor-joining analysis, NJ), 使用R包ggtree(Yu et al, 2017)绘制聚类树。

为检测遗传多样性的地理格局, 使用Arcmap v10.7软件(ESRI, Redlands, CA, USA)将各群体在STRUCTURE分析中 $K = 2$ 时的结果展示在地图上。为检测遗传分化与地理和环境的关系, 使用R包vegan(Oksanen et al, 2013)基于胡桃群体间的遗传距离和地理距离进行Mantel检验。在世界气象数据库(WorldClim, <https://www.worldclim.org>)网站下载气候数据, 并根据群体的经纬度信息提取年均降水和年均气温数据, 使用R包vegan对胡桃群体遗传多样性(H_E)与海拔、年均降水和年均气温之间的相关性进行分析。

为检测群体历史对遗传多样性和遗传分化的潜在影响, 使用BOTTLENECK v1.2.02软件(Piry et al, 1999)检测各群体是否经历过瓶颈效应。分析基于双相突变模型(two phase mutation model, TPM)对胡桃群体进行标准差异检测(standardized difference test), 设置变异数30, 概率70%, 重复1,000次。

2 结果

2.1 位点水平的遗传多样性

位点的多态性分析结果(表2)显示, 31对SSR引物在491份胡桃样本中共检测到140个等位基因, 其中等位基因数(N_A)在2–8之间, 平均每个位点4.52个等位基因和1.94个有效等位基因(N_E); Shannon's信息指数(I)变异范围为0.01–1.31, 平均为0.73; 多态性信息含量(PIC)在0.00–0.63之间, 平均值为0.37。位点水平上的观测杂合度(H_O)和期望杂合度(H_E)的平均值分别为0.36和0.42。检测到31个SSR位点的固定系数(F)在–0.15至0.60之间, 均值为0.12, 说明群体间存在一定程度的近交。31个微卫星位点中, 哈迪

-温伯格平衡检测到589个群体-位点值, 其中有412个符合哈迪-温伯格平衡, 87个显著偏离哈迪-温伯格平衡, 其余90个为单态, 以上结果表明, 69.95%的群体-位点值符合哈迪-温伯格平衡(附录3), 所有数据都被用作后续分析。

2.2 胡桃群体的遗传多样性

北方六省区胡桃群体的遗传多样性分析结果见表1, 19个群体的总等位基因数目在65–100之间, 平均81个, 其中青海海南州的19号群体总等位基因数目最多。胡桃群体的私有等位基因检测结果显示8个群体含有1–6个私有等位基因, 其中12号群体(甘肃天水市)含有的私有等位基因最多, 其次为19号群体(青海海南州); 6号群体(陕西商洛市)的私有等位基因最少。所有群体的平均等位基因和平均有效等位基因分别为2.62和1.78。19号群体(青海海南州)遗传多样性最高($N_A = 3.23$, $N_E = 2.14$, $A_R = 2.58$, $H_O = 0.43$, $H_E = 0.47$); 其次是17号群体(青海海南州)、6号群体(陕西商洛市)和12号群体(甘肃天水市); 10号群体(甘肃白银市)遗传多样性最低($N_A = 2.10$, $N_E = 1.56$, $A_R = 2.21$, $H_O = 0.27$, $H_E = 0.29$), 此外, 尽管15号群体(陕西西安市)样本最少, 但遗传多样性($N_A = 2.23$, $N_E = 1.82$, $A_R = 2.39$, $H_O = 0.50$, $H_E = 0.38$)却处于中等水平。19个群体的平均等位基因丰富度为2.19, 其中19号群体(青海海南州)的等位基因丰富度最高, 为2.58; 而9号群体(陕西宝鸡市)的等位基因丰富度最低, 为2.04。此外, 胡桃群体内近交系数(F_{IS})值在–0.20至0.18之间, 平均值为0.03, 大于零的群体有14个, 暗示这些群体可能存在不同程度的近交; 其中15号群体(陕西西安市)近交系数最小, 为–0.20。

2.3 胡桃群体的遗传结构

分子方差分析(AMOVA)结果表明, 19个胡桃群体的遗传变异主要来源于群体内(84%), 仅有16%的遗传变异来自于群体间, 群体间遗传分化值为 $F_{ST} = 0.16$ 。根据STRUCTURE的最佳分组 $K = 2$, 并以 Q 值0.8为阈值进行分组, 在分组水平上, 两个分组间的遗传变异主要来源于组内(68%), 有32%的遗传变异来自组间, 组间遗传分化值为 $F_{ST} = 0.32$ (表3)。胡桃群体间的遗传分化(F_{ST})估算显示, 群体间的遗传分化系数在0.01–0.21之间(图2, 附录4), 来自青海海南州19号群体与其他群体间具有较大

的分化(图2), 并在19号和1号群体间观察到最高的遗传分化值($F_{ST} = 0.21$) (附录4)。基因流分析的结果(附录5)显示, 除9号群体(陕西宝鸡市)与其他10个群体间基因流较高外, 其余群体间的基因流相对较低。但整体来看, Group 1群体间的基因流强度高于组间。

STRUCTURE分析的结果显示, Delta K在 $K = 2$ 时具有最大值, 因此最佳分组是2组(附录6)。此时, 19个胡桃群体分为两个组(图3a), Group 1包含1-18

号群体; Group 2仅包含19号群体(青海海南州); 其中, Group 1的群体中有20个个体与Group 2遗传成分相似, 在Group 2的群体中也有5个个体与Group 1的成分相似。根据STRUCTURE的地理分布(图3b)可见, 北方六省区胡桃群体的遗传结构分布在地理上具有东西差异, 且群体间有部分混合个体。Group 1的群体分布在东部, 范围包括甘肃(东部)、山西、陕西、河南和河北5个省份, 其中位于陕西的6号(陕西

表2 本研究选用的31个微卫星位点的遗传多样性特征

Table 2 The characteristics of genetic diversity of 31 microsatellite loci used in this study

引物名称 Primer name	等位基因 N_A	有效等位基因 N_E	Shannon's信息指数 I	观察杂合度 H_O	期望杂合度 H_E	固定系数 F	多态信息含量 PIC
JR02	6	2.11	0.86	0.46	0.53	0.12	0.42
JR03	4	2.56	1.02	0.53	0.61	0.13	0.54
JR04	6	2.76	1.13	0.59	0.64	0.08	0.57
JR05	3	1.07	0.16	0.07	0.07	-0.03	0.07
JR06	4	1.68	0.76	0.35	0.40	0.14	0.37
JR07	4	2.42	1.00	0.48	0.59	0.19	0.52
JR08	4	1.03	0.10	0.03	0.03	0.11	0.03
JR09	5	1.75	0.64	0.38	0.43	0.12	0.34
JR10	3	2.22	0.92	0.57	0.55	-0.03	0.48
JR11	3	2.60	1.01	0.54	0.62	0.12	0.53
JR12	5	2.33	0.93	0.51	0.57	0.10	0.48
JS02	2	1.00	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00
JS03	6	1.72	0.73	0.48	0.42	-0.15	0.36
JS04	3	2.35	0.96	0.51	0.57	0.12	0.50
JS05	6	2.11	0.97	0.50	0.53	0.05	0.47
JS06	6	1.46	0.64	0.12	0.31	0.60	0.29
JS07	6	1.90	0.94	0.34	0.47	0.27	0.43
JS09	5	1.20	0.38	0.17	0.17	-0.01	0.16
JS12	7	2.90	1.26	0.48	0.65	0.27	0.60
JS13	4	1.93	0.78	0.43	0.48	0.10	0.40
JS14	4	1.59	0.60	0.36	0.37	0.04	0.31
JS15	3	2.48	0.98	0.51	0.60	0.14	0.51
JS22	5	1.68	0.66	0.41	0.41	-0.01	0.33
JS28	2	1.07	0.14	0.05	0.06	0.16	0.06
BFU-Jr277	4	2.45	0.99	0.48	0.59	0.18	0.52
BFU-Jr38	6	3.18	1.31	0.57	0.69	0.16	0.63
CUJRD102	3	1.51	0.54	0.31	0.34	0.10	0.28
CUJRD462	7	2.39	0.98	0.51	0.58	0.13	0.49
JM5446	2	1.00	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00
SSR18	8	2.59	1.17	0.52	0.61	0.15	0.55
ZMZ7	4	1.04	0.12	0.03	0.04	0.37	0.04
平均值 Mean	4.52	1.94	0.73	0.36	0.42	0.12	0.37

N_A , Number of alleles; N_E , Effective number of alleles; I , Shannon's information index; H_O , Observed heterozygosity; H_E , Expected heterozygosity; F , Fixation index; PIC , Polymorphism information content.

表3 胡桃19个群体及其2个分组的分子方差分析(AMOVA)结果

Table 3 Analysis of molecular variance (AMOVA) for 19 populations and two groups of *Juglans regia*

变异来源 Source of variation	自由度 df	平方和 Sum of square	均方差 Mean square error	变异百分比 Percentage of variation (%)
群体间 Among populations	18	1,366.09	75.89	16
群体内 Within populations	472	5,901.66	12.50	84
总和 Total	490	7,267.75		100
组间 Among groups	1	528.63	528.63	32
组内 Within groups	468	6,366.60	13.60	68
总和 Total	469	6,895.24		100

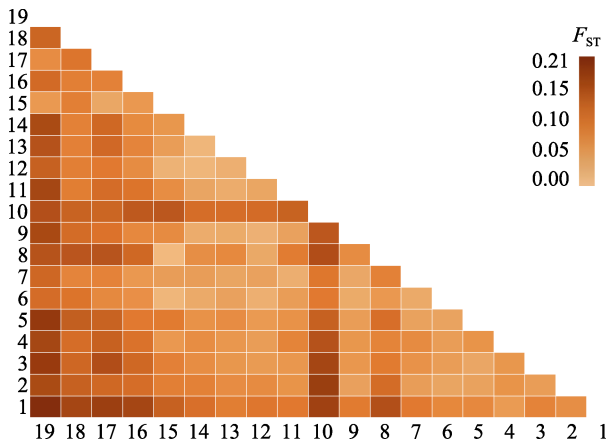


图2 胡桃成对群体间的遗传分化(F_{ST})热图。1-19代表群体序号(详见表1)。

Fig. 2 Heat map depicting genetic differentiation (F_{ST}) among 19 *Juglans regia* populations. 1-19 indicate the population IDs (see details in Table 1).

商洛市)、15号(陕西西安市)群体中存在少量Group 2的遗传成分, 然而邻近的8号群体(陕西商洛市)以Group 1的成分为主, 而地理距离与Group 2相近的10、16、17、18号群体也存在较多Group 2的遗传成分; Group 2分布在西部, 仅包含青海省海南州的19号群体(图3)。基于491个个体的3个分组结果显示, Group 1组有425个个体, Group 2组有45个个体, Hybrid组仅有21个个体(附录7)。基于遗传距离的主坐标分析(PCoA)结果显示, PCoA 1和PCoA 2轴分别有10.02%和6.51%的解释量, 将所有个体聚为两簇, 杂交个体在两簇之间(图4a)。基于个体的邻接树分析的结果也显示, NJ树聚集成两个长度具有明显差

异的Group 1和Group 2两个分支(图4b), 此外, 杂交的个体绝大多数聚集在Group 1的分支上。

对19个胡桃群体分组(根据Q值介于0.2-0.8的标准, Group 1的10号群体被划定为杂交群体, 排除在此分析中), Mantel检测的结果显示, Group 1的17个胡桃群体的遗传距离和地理距离具有显著的相关性($r^2 = 0.525, P = 1e-04$) (图5a), 显示随着地理距离增加, 遗传分化加剧。胡桃群体的遗传多样性(H_E)与环境变量的相关性分析结果表明(图5b), 海拔与遗传多样性显著相关($r^2 = 0.147, P = 0.0176$), 即随着海拔的升高, 多样性增加; 而年平均温度和年平均降水与遗传多样性间无显著相关关系(图5c-d) ($r^2 = 0.035, P = 0.122; r^2 = 0.01, P = 0.210$)。值得注意的是, Group 2的19号群体(青海海南州)明显与Group 1的18个群体不同, 呈现出较高的遗传多样性, 且分布在高海拔、低年均温度和年均降水的环境。

2.4 瓶颈效应检测

瓶颈效应检测结果表明, 在19个群体中, 仅10号群体(甘肃白银市)的T值为负值(表1), 说明该群体经历了瓶颈效应; 其余18个群体(1-9、11-19号群体)的T值均为正值, 表明这些群体中的杂合子过剩。

3 讨论

3.1 胡桃的遗传多样性

本研究所选的19个北方地区的胡桃群体整体水平的遗传多样性较低($N_A = 2.620, H_O = 0.368, H_E = 0.368$)。这个结果与Dang等(2019)研究的秦岭北坡胡桃群体的遗传多样性不高的结果一致($N_A = 2.702, H_O = 0.354, H_E = 0.362$), 但低于秦岭以南的大巴山实生胡桃群体的遗传多样性($N_A = 6.270, H_O = 0.437, H_E = 0.657$) (徐永杰等, 2016), 也低于西藏地区5个胡桃群体的遗传多样性($N_A = 8.920, H_O = 0.512, H_E = 0.586$) (Wang et al, 2015)。此外, 比较同属不同物种的群体遗传多样性发现, 北方6省区胡桃遗传多样性略高于同属下采用EST-SSR引物的13个泡核桃群体的遗传多样性($N_A = 2.10, H_O = 0.260, H_E = 0.267$) (Yuan et al, 2018)。但上述多样性的直接比较需要谨慎, 群体多样性水平可能与物种、分子标记等都有关联。而与使用相同SSR标记对不同区域的胡桃研究相比, 北方地区的胡桃遗传多样性不仅低于

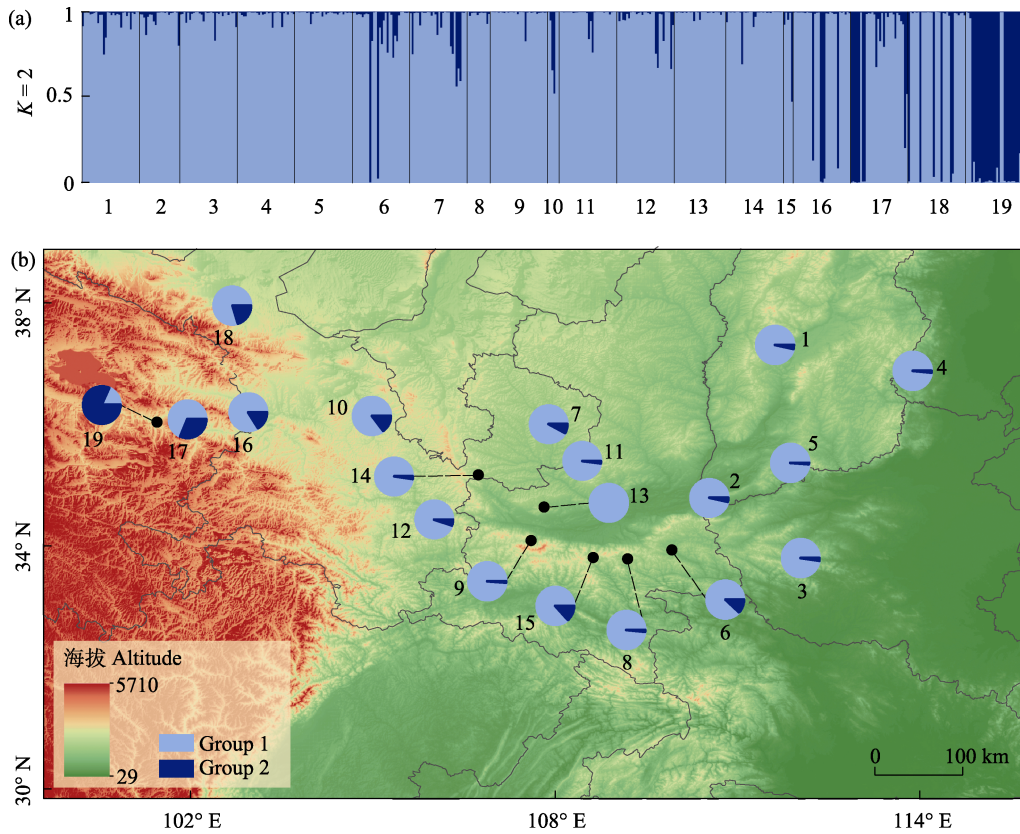


图3 胡桃的遗传结构及其地理分布。(a) 19个胡桃群体491份样本在 $K = 2$ 时的STRUCTURE图。浅蓝色为Group 1, 深蓝色为Group 2, 1-19表示群体序号(表1); (b)基于STRUCTURE $K = 2$ 的19个胡桃群体的遗传结构地理分布图, 分组颜色同(a)。Fig. 3 Genetic structure and geographical distribution of *Juglans regia*. (a) STRUCTURE analysis of 491 individuals with a total of 19 populations. The color of light blue represents Group 1, deep blue is Group 2, 1-19 indicate the population IDs (see details in Table 1); (b) Geographical distribution of the genetic structure of 19 *J. regia* populations with STRUCTURE at $K = 2$. The color scheme is same to (a).

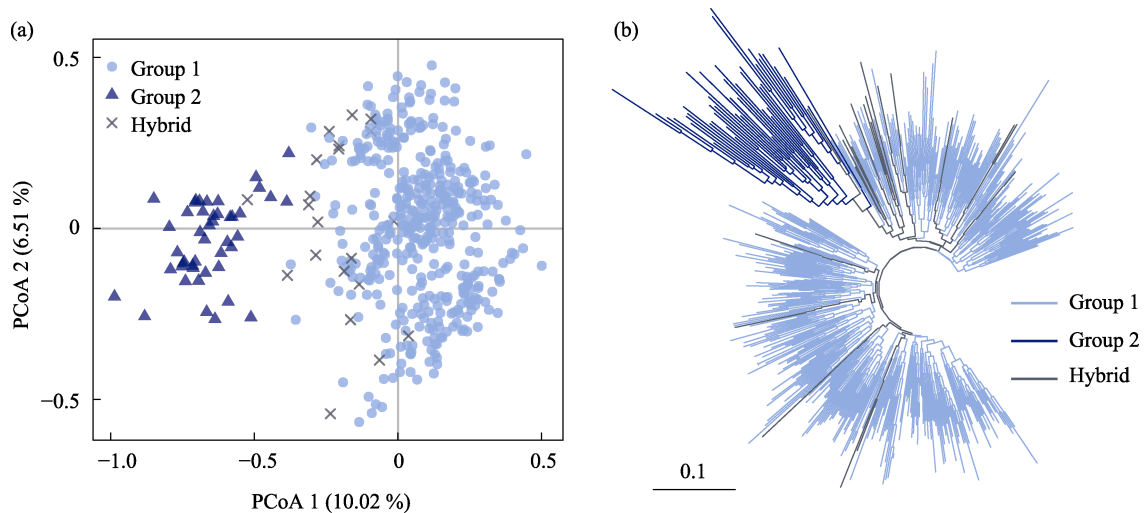


图4 基于19个胡桃群体491个个体的Nei's遗传距离的主坐标(a)和邻接树(b)聚类结果。浅蓝色圆形表示Group 1, 深蓝色三角形表示Group 2, 黑色叉号表示杂交个体(Hybrid)。左下角的标尺表示枝长。Fig. 4 The clustering results based on Nei's genetic distance of 491 individuals of 19 *Juglans regia* populations. (a) Principal coordinates analysis (PCoA). Light blue circles represent Group 1, dark blue triangles represent Group 2, and black crosses represent hybridized individual (Hybrids). The left-lower scale represents branch length.

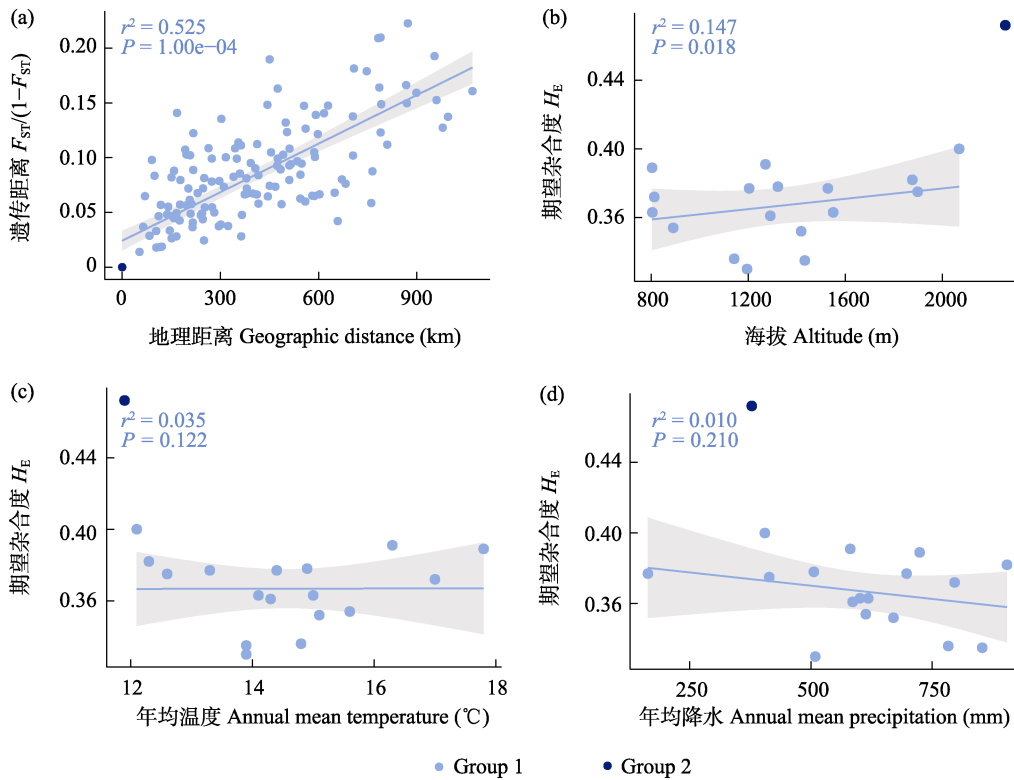


图5 胡桃19个群体的遗传分化和多样性与地理和环境的相关性。(a)遗传距离和地理距离的相关性。浅蓝色表示Group 1, 深蓝色表示Group 2, 仅计算了Group 1的 r^2 和 P 值;(b-d)遗传多样性(H_E)和海拔、年均温、年平均降水的相关性。
 Fig. 5 The correlations between genetic differentiation, genetic diversity, and environment variables of 19 *Juglans regia* populations. (a) Mantel test between pairwise genetic differentiation ($F_{ST}/(1-F_{ST})$) and geographic distance. (b-d) Correlation between genetic diversity (H_E) and altitude, annual mean temperature, and annual mean precipitation.

巴基斯坦地区的胡桃($N_A = 3.840$, $H_O = 0.558$, $H_E = 0.580$) (Magige et al, 2022), 也低于伊朗高原的胡桃($N_A = 3.141$, $H_O = 0.438$, $H_E = 0.437$) (Shahi Shavvon et al, 2023)。作物的遗传多样性可能受扩散和栽培历史的影响(This et al, 2006; Bourguiba et al, 2012)。我国北方地区的胡桃究竟是本地起源驯化还是外来引入长期存在争议(郗荣庭和张毅萍, 1996), 最近基因组学的研究支持外来引入假说, 认为中国北方地区的胡桃可能自西亚扩散而来(Ding et al, 2022)。这意味着北方的胡桃群体应由少量的引入个体发展而来, 从群体历史来讲发生了奠基者效应, 这与我们检测到的分组和群体水平遗传多样性较低相符。此外, 本研究中多数胡桃群体检测到奠基者效应, 进一步支持这些群体发生了遗传漂变, 而小群体中发生遗传漂变将导致遗传多样性下降(Hartl et al, 1997), 故遗传漂变可能是导致北方地区胡桃群体遗传多样性低的一个重要原因。此外, 19个胡桃群体中有14个存在近交, 这将进一步导致群体内遗

传多样性下降。另外, 胡桃作为重要的经济作物, 在北方地区长期栽培, 经历了长期的人工选择, 选育具有优良经济性状和本地适应性的品种并广泛栽培, 这也将影响物种的遗传多样性水平(Wambulwa et al, 2022)。可见, 栽培历史、人为影响等因素的交织最终塑造了北方地区胡桃遗传多样性低的现状。

3.2 胡桃的遗传结构

不同的聚类方法支持将胡桃群体分为Group 1和Group 2两个组, 其中青海的19号群体与其他18个群体的遗传组成差异较大, 不仅如此, 两个组在地理分布上呈现了明显的东西差异, Group 2仅分布在青海, 而Group 1广泛分布于北方地区。两个组间存在微弱的基因渗入信号, 但基因流强度不高, 暗示两个组来源历史可能不同, 而不同组间个体的互换, 可能仅受近期人为介导的种质扩散的影响, 尚未发生较大规模的演化互作。有证据显示北方胡桃来自于西亚(Ding et al, 2022), 而此前有研究发现新

疆地区胡桃遗传成分与北方地区的胡桃相似,但也存在遗传分化(Dang et al, 2021),这意味着青海的群体有可能来自新疆,青海和北方其他群体分属两次不同的引入事件,但也无法排除其与西藏和我国西南地区的群体有遗传关联的可能,这需要未来进一步扩大地理范围和基因组的取样进行研究。另一种可能,即胡桃先到达中国北方,逐渐由陕西向甘肃和青海扩散,在人工和自然选择下,逐渐形成了适应较高海拔、较低温度和较低降水环境的地方品种,与Group 1发生遗传分化。在分组水平上,多数的遗传变异(68%)分布在组内,但组间具有明显的遗传分化($F_{ST} = 0.32$),而群体的遗传多样性和环境要素的相关性分析结果表明,Group 1和Group 2组间在地理和环境上存在较大的差异,这可能进一步驱动了组间的分化。

在群体水平,我们的结果显示多数的遗传变异(84%)主要分布在群体内,这与其他胡桃群体遗传学研究的结果相似(Wang et al, 2015; Ebrahimi et al, 2016; Ito et al, 2023)。不仅如此,这种遗传变异分布模式也在其他的一些木本作物如苹果(Liang et al, 2015)、毛榛(Zong et al, 2015)等有报道。另外,群体间遗传分化较低($F_{ST} = 0.16$),与我国西南地区的泡核桃遗传分化程度接近($F_{ST} = 0.17$) (Sun et al, 2019)。而Mantel test结果显示胡桃群体的遗传距离和地理距离存在显著的相关性,表明随着胡桃群体间地理距离的增加,遗传差异增加。群体间遗传分化估算的结果显示,Group 2的19号群体(青海海南州)与Group 1的18个群体间遗传分化明显,Group 1群体间的遗传分化较低,群体间具有更频繁的基因流。胡桃的花粉由风媒传播,可以发生较远距离的扩散(Bai et al, 2007),因此毗邻区域的胡桃群体间更容易形成花粉介导的基因流。而胡桃的种子由人类或啮齿类动物散布(Zhang et al, 2017; Pollegioni et al, 2020),在邻近的群体间更容易扩散,从而形成基因交流。

3.3 胡桃的资源保护


优良遗传资源的鉴定是有效选育新品种的基本前提,因此遗传多样性分析可为胡桃种质资源的保护和利用提供依据。本研究的结果清晰地显示北方地区的胡桃包含两个遗传分组,二者可能有不同的来源历史,需要在种质资源利用中作为独立的基


因库。胡桃遗传多样性和特有性的分布也能提供重要的资源保护和利用信息。如Group 2的19号群体(青海海南州)具有最高的遗传多样性($N_A = 3.23$, $H_E = 0.472$)和较高的私有等位基因数($N_P = 5$);此外,Group 1的12号群体($N_P = 6$)包含最多的私有等位基因,且其遗传多样性仅次于19号群体,故这两个群体皆需优先进行保护和利用。剩下的群体中1号(山西吕梁市)、2号(山西运城市)、3号(河南洛阳市)、5号(山西运城市)、6号(陕西商洛市)、14号(甘肃平凉市)虽然遗传多样性水平在中等及偏下的水平,但这些群体都含有私有等位基因,因此也具有一定的保护和利用价值。来自陕西西安的15号群体遗传多样性处于中等水平,但群体数量最小,可能是潜在的高遗传多样性群体,因此也具有保护价值。

致谢: 刘杰特别感谢他的弟弟刘涛和父亲刘学文在野外工作中付出的艰苦努力;我们感谢朱光福先生、许祖昌先生、李忠虎研究员,及“科创计划”的项目组成员以及其他志愿者在野外采样和分子实验中给予的帮助;感谢李德铎研究员、吴增源研究员和高连明研究员等提供的建议和支持;感谢Moses C. Wambulwa博士对英文摘要的修改。本研究相关的分子实验在中国科学院昆明植物研究所中国西南野生生物种质资源库分子生物学实验中心完成。

ORCID

齐海玲  <https://orcid.org/0009-0009-3574-4564>

樊鹏振  <https://orcid.org/0009-0002-8282-9711>

刘杰  <https://orcid.org/0000-0003-4356-1943>

参考文献

- Ahmad N, Tian RZ, Lu JD, Li GH, Sun J, Lin RX, Zhao CZ, Zhou CS, Chang HX, Zhao SZ, Wang XJ (2023) DNA fingerprinting and genetic diversity analysis in *Asparagus officinalis* L. cultivars using microsatellite molecular markers. *Genetic Resources and Crop Evolution*, 70, 1163–1177.
- Ahmed HGMD, Rizwan M, Naeem M, Khan MA, Baloch FS, Sun SM, Chung G (2022) Molecular characterization and validation of sunflower (*Helianthus annuus* L.) hybrids through SSR markers. *PLoS ONE*, 17, e0267383.
- Amaral JS, Casal S, Pereira JA, Seabra RM, Oliveira BPP (2003) Determination of sterol and fatty acid compositions, oxidative stability, and nutritional value of six walnut (*Juglans regia* L.) cultivars grown in Portugal. *Journal of*

- Agricultural and Food Chemistry, 51, 7698–7702.
- Bai WN, Zeng YF, Zhang DY (2007) Mating patterns and pollen dispersal in a heterodichogamous tree, *Juglans mandshurica* (Juglandaceae). *New Phytologist*, 176, 699–707.
- Barkley NA, Roose ML, Krueger RR, Federici CT (2006) Assessing genetic diversity and population structure in a citrus germplasm collection utilizing simple sequence repeat markers (SSRs). *Theoretical and Applied Genetics*, 112, 1519–1531.
- Bernard A, Barreneche T, Lheureux F, Dirlwanger E (2018) Analysis of genetic diversity and structure in a worldwide walnut (*Juglans regia* L.) germplasm using SSR markers. *PLoS ONE*, 13, e0208021.
- Bhattarai G, Shi AN, Kandel DR, Solís-Gracia N, da Silva JA, Avila CA (2021) Genome-wide simple sequence repeats (SSR) markers discovered from whole-genome sequence comparisons of multiple spinach accessions. *Scientific Reports*, 11, 9999.
- Bourguiba H, Audergon JM, Krichen L, Trifi-Farah N, Mamouni A, Trabelsi S, D’Onofrio C, Asma BM, Santoni S, Khadari B (2012) Loss of genetic diversity as a signature of apricot domestication and diffusion into the Mediterranean Basin. *BMC Plant Biology*, 12, 49.
- Chauhan A, Chauhan V (2020) Beneficial effects of walnuts on cognition and brain health. *Nutrients*, 12, 550.
- Dang M, Yue M, Zhang M, Zhao GF, Zhao P (2019) Gene introgression among closely related species in sympatric populations: A case study of three walnut (*Juglans*) species. *Forests*, 10, 965.
- Dang M, Zhou HJ, Woeste KE, Yue M, Zhang Y, Zhao GF, Zhang SX, Zhao P (2021) Comparative phylogeography of *Juglans regia* and *J. mandshurica* combining organellar and nuclear DNA markers to assess genetic diversity and introgression in regions of sympatry. *Trees*, 35, 1993–2007.
- Ding YM, Cao Y, Zhang WP, Chen J, Liu J, Li P, Renner SS, Zhang DY, Bai WN (2022) Population-genomic analyses reveal bottlenecks and asymmetric introgression from Persian into iron walnut during domestication. *Genome Biology*, 23, 145.
- Doyle JJ, Doyle JL (1987) A rapid DNA isolation procedure for small quantities of fresh leaf tissue. *Phytochemical Bulletin*, 19, 11–15.
- Earl DA, vonHoldt BM (2012) STRUCTURE HARVESTER: A website and program for visualizing STRUCTURE output and implementing the Evanno method. *Conservation Genetics Resources*, 4, 359–361.
- Ebrahimi A, Zarei A, Lawson S, Woeste KE, Smulders MJM (2016) Genetic diversity and genetic structure of Persian walnut (*Juglans regia*) accessions from 14 European, African, and Asian countries using SSR markers. *Tree Genetics & Genomes*, 12, 114.
- Emanuelli F, Lorenzi S, Grzeskowiak L, Catalano V, Stefanini M, Troggio M, Myles S, Martinez-Zapater JM, Zyprian E, Moreira FM, Grandio MS (2013) Genetic diversity and population structure assessed by SSR and SNP markers in a large germplasm collection of grape. *BMC Plant Biology*, 13, 39.
- Excoffier L, Lischer HEL (2010) Arlequin suite ver 3.5: A new series of programs to perform population genetics analyses under Linux and Windows. *Molecular Ecology Resources*, 10, 564–567.
- Fukuda T, Ito H, Yoshida T (2003) Antioxidative polyphenols from walnuts (*Juglans regia* L.). *Phytochemistry*, 63, 795–801.
- Gupta PK, Varshney RK (2000) The development and use of microsatellite markers for genetic analysis and plant breeding with emphasis on bread wheat. *Euphytica*, 113, 163–185.
- Hartl DL, Clark AG, Clark AG (1997) Principles of Population Genetics. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts, USA.
- Ito H, Ahmad Shah R, Qurat S, Jeelani A, Khursheed S, Bhat ZA, Mir MA, Rather GH, Zargar SM, Shah MD, Padder BA (2023) Genome-wide characterization and development of SSR markers for genetic diversity analysis in northwestern Himalayas walnut (*Juglans regia* L.). *3 Biotech*, 13, 136.
- Jakobsson M, Rosenberg NA (2007) CLUMPP: A cluster matching and permutation program for dealing with label switching and multimodality in analysis of population structure. *Bioinformatics*, 23, 1801–1806.
- Khounani Z, Hosseinzadeh-Bandbafha H, Nizami AS, Sulaiman A, Goli SAH, Tavassoli-Kafrani E, Ghaffari A, Ali Rajaeifar M, Kim KH, Talebi AF, Aghbashlo M, Tabatabaei M (2020) Unlocking the potential of walnut husk extract in the production of waste cooking oil-based biodiesel. *Renewable and Sustainable Energy Reviews*, 119, 109588.
- Kris Etherton PM (2014) Walnuts decrease risk of cardiovascular disease: A summary of efficacy and biologic mechanisms. *The Journal of Nutrition*, 144, 547–554.
- Kumar M, Choi JY, Kumari N, Pareek A, Kim SR (2015) Molecular breeding in *Brassica* for salt tolerance: Importance of microsatellite (SSR) markers for molecular breeding in *Brassica*. *Frontiers in Plant Science*, 6, 688.
- Langella O (1999) Populations version 1.2.31: Population Genetic Software (Individuals or Populations Distances, Phylogenetic Trees). <http://bioinformatics.org/~tryphon/populations>. (accessed on 2022-12-12)
- Leslie CA, Mcgranahan GH (1998) The Origin of the Walnut. University of California Agriculture and Natural Resources, Oakland, California, USA.
- Liang W, Dondini L, De Franceschi P, Paris R, Sansavini S, Tartarini S (2015) Genetic diversity, population structure and construction of a core collection of apple cultivars from Italian germplasm. *Plant Molecular Biology Reporter*, 33, 458–473.
- Liao JQ, Nai YF, Feng L, Chen YM, Li M, Xu HD (2020) Walnut oil prevents scopolamine-induced memory dysfunction in a mouse model. *Molecules*, 25, 1630.
- Liu J, Gao LM (2011) Comparative analysis of three different methods of total DNA extraction used in *Taxus*. *Guihaia*, 31, 244–249, 159. (in Chinese with English abstract) [刘杰, 高连明 (2011) 红豆杉属植物三种不同总DNA提取方法的分析比较. *广西植物*, 31, 244–249, 159.]
- Lu AM, Stone DE, Grauke LJ (1999) Juglandaceae. In: *Flora of China* (eds Wu ZY, Peter RH), pp. 277–285. Science Press & Missouri Botanical Garden Press, Beijing, China & St.

- Louis, Missouri, USA.
- Luo KF (1954) A draft for physical geography regionalization of China. *Acta Geographica Sinica*, 20, 379–394. (in Chinese) [罗开富 (1954) 中国自然地理分区草案. *地理学报*, 20, 379–394.]
- Magige EA, Fan PZ, Wambulwa MC, Milne R, Wu ZY, Luo YH, Khan R, Wu HY, Qi HL, Zhu GF, Maity D, Khan I, Gao LM, Liu J (2022) Genetic diversity and structure of Persian walnut (*Juglans regia* L.) in Pakistan: Implications for conservation. *Plants*, 11, 1652.
- Miao FJ, Shan CL, Ma T, Geng SX, Ning DL (2021) Walnut oil alleviates DSS-induced colitis in mice by inhibiting NLRP3 inflammasome activation and regulating gut microbiota. *Microbial Pathogenesis*, 154, 104866.
- National Bureau of Statistics (2021) China Statistical Yearbook. China Statistics Press, Beijing. (in Chinese) [中华人民共和国国家统计局 (2021) 中国统计年鉴. 中国统计出版社, 北京.]
- Oksanen J, Blanchet FG, Kindt R, Legendre P, Minchin PR, O'hara RB, Simpson GL, Solymos P, Stevens MHH, Wagner H (2013) Vegan: Community Ecology Package. <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>. (accessed on 2023-03-16)
- Peakall R, Smouse PE (2012) GenA1Ex 6.5: Genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research—An update. *Bioinformatics*, 28, 2537–2539.
- Piry S, Luikart G, Cornuet JM (1999) BOTTLENECK: A computer program for detecting recent reductions in the effective size using allele frequency data. *Journal of Heredity*, 90, 502–503.
- Pollegioni P, Lungo SD, Müller R, Woeste KE, Chiocchini F, Clark J, Hemery GE, Mapelli S, Villani F, Malvolti ME, Mattioni C (2020) Biocultural diversity of common walnut (*Juglans regia* L.) and sweet chestnut (*Castanea sativa* Mill.) across Eurasia. *Ecology and Evolution*, 10, 11192–11216.
- Powell W, Machray GC, Provan J (1996) Polymorphism revealed by simple sequence repeats. *Trends in Plant Science*, 1, 215–222.
- Pritchard JK, Stephens M, Donnelly P (2000) Inference of population structure using multilocus genotype data. *Genetics*, 155, 945–959.
- Rosenberg NA (2004) Distruct: A program for the graphical display of population structure. *Molecular Ecology Notes*, 4, 137–138.
- Shah AR, Baksi P, Jasrotia A, Bhat DJ, Gupta R, Bakshi M (2020) Genetic diversity of walnut (*Juglans regia* L.) seedlings through SSR markers in north-western Himalayan region of Jammu. *Bangladesh Journal of Botany*, 49, 1003–1012.
- Shahi Shavvon R, Qi HL, Mafakheri M, Fan PZ, Wu HY, Bazdid Vahdati F, Al Shmgani HS, Wang YH, Liu J (2023) Unravelling the genetic diversity and population structure of common walnut in the Iranian Plateau. *BMC Plant Biology*, 23, 201.
- Sharma H, Bhandawat A, Kumar P, Rahim MS, Parveen A, Kumar P, Madhawan A, Rishi V, Roy J (2020) Development and characterization of bZIP transcription factor based SSRs in wheat. *Gene*, 756, 144912.
- Shen HY, Hou YJ, Xi MH, Cai YY, Ao JF, Wang J, Li M, Luo AW (2022) Electron beam irradiation enhanced extraction and antioxidant activity of active compounds in green walnut husk. *Food Chemistry*, 373, 131520.
- Su M, Zhang CY, Feng SC (2022) Identification and genetic diversity analysis of hybrid offspring of *Azalea* based on EST-SSR markers. *Scientific Reports*, 12, 15239.
- Sun YW, Hou N, Woeste K, Zhang CC, Yue M, Yuan XY, Zhao P (2019) Population genetic structure and adaptive differentiation of iron walnut *Juglans regia* subsp. *sigillata* in southwestern China. *Ecology and Evolution*, 9, 14154–14166.
- Tapia MI, Sánchez-Morgado JR, García-Parra J, Ramírez R, Hernández T, González-Gómez D (2013) Comparative study of the nutritional and bioactive compounds content of four walnut (*Juglans regia* L.) cultivars. *Journal of Food Composition and Analysis*, 31, 232–237.
- This P, Lacombe T, Thomas MR (2006) Historical origins and genetic diversity of wine grapes. *Trends in Genetics*, 22, 511–519.
- Torokeldiev N, Ziehe M, Gailing O, Finkeldey R (2019) Genetic diversity and structure of natural *Juglans regia* L. populations in the southern Kyrgyz Republic revealed by nuclear SSR and EST-SSR markers. *Tree Genetics & Genomes*, 15, 5.
- Wambulwa MC, Fan PZ, Milne R, Wu ZY, Luo YH, Wang YH, Wang H, Gao LM, Xiahou ZY, Jin YC, Ye LJ, Xu ZC, Yang ZC, Li DZ, Liu J (2022) Genetic analysis of walnut cultivars from southwest China: Implications for germplasm improvement. *Plant Diversity*, 44, 530–541.
- Wang H, Pan G, Ma QG, Zhang JP, Pei D (2015) The genetic diversity and introgression of *Juglans regia* and *Juglans sigillata* in Tibet as revealed by SSR markers. *Tree Genetics & Genomes*, 11, 804.
- Wang ZL, Wang Y, Cao X, Wu D, Hui M, Han X, Yao F, Li YH, Li H, Wang H (2022) Screening and validation of SSR molecular markers for identification of downy mildew resistance in intraspecific hybrid F1 progeny (*V. vinifera*). *Horticulturae*, 8, 706.
- Wickham H (2016) Ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis, 2nd edn. Springer Nature, New York.
- Wilson GA, Rannala B (2003) Bayesian inference of recent migration rates using multilocus genotypes. *Genetics*, 163, 1177–1191.
- Wojdyło A, Turkiewicz IP, Tkacz K, Nowicka P, Bobak Ł (2022) Nuts as functional foods: Variation of nutritional and phytochemical profiles and their *in vitro* bioactive properties. *Food Chemistry: X*, 15, 100418.
- Xi RT, Zhang YP (1996) China Fruit-plant Monograph (Walnut Flora). China Forestry Publishing House, Beijing. (in Chinese) [郗荣庭, 张毅萍 (1996) 中国果树志(核桃卷). 中国林业出版社, 北京.]
- Xu YJ, Han HB, Wang H, Chen LN, Ma QG, Pei D (2016) Phenotypic and genetic diversities of nuts of walnut (*Juglans regia*) populations originated from seedlings in Daba Mountains. *Scientia Silvae Sinicae*, 52, 111–119. (in Chinese with English abstract) [徐永杰, 韩华柏, 王滑, 陈凌娜, 马庆国, 裴东 (2016) 大巴山区核桃实生居群的坚果表型和遗传多样性. *林业科学*, 52, 111–119.]

- Xu ZC, Jin YC, Milne RI, Xiahou ZY, Qin HT, Ye LJ, Gao LM, Liu J, Li DZ (2020) Development of 32 novel microsatellite loci in *Juglans sigillata* using genomic data. *Applications in Plant Sciences*, 8, e11328.
- Yang WL, Bai ZY, Wang FQ, Zou MZ, Wang XR, Xie JK, Zhang FT (2022) Analysis of the genetic diversity and population structure of *Monochasma savatieri* Franch. ex Maxim using novel EST-SSR markers. *BMC Genomics*, 23, 597.
- Yu GC, Smith DK, Zhu HC, Guan Y, Lam TTY (2017) Gtree: An R package for visualization and annotation of phylogenetic trees with their covariates and other associated data. *Methods in Ecology and Evolution*, 8, 28–36.
- Yuan XY, Sun YW, Bai XR, Dang M, Feng XJ, Zulfiqar S, Zhao P (2018) Population structure, genetic diversity, and gene introgression of two closely related walnuts (*Juglans regia* and *J. sigillata*) in southwestern China revealed by EST-SSR markers. *Forests*, 9, 646.
- Zhang HM, Chu W, Zhang ZB (2017) Cultivated walnut trees showed earlier but not final advantage over its wild relatives in competing for seed dispersers. *Integrative Zoology*, 12, 12–25.
- Zhao P, Zhou HJ, Potter D, Hu YH, Feng XJ, Dang M, Feng L, Zulfiqar S, Liu WZ, Zhao GF, Woeste K (2018) Population genetics, phylogenomics and hybrid speciation of *Juglans* in China determined from whole chloroplast genomes, transcriptomes, and genotyping-by-sequencing (GBS). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 126, 250–265.
- Zhou HJ, Zhao P, Woeste K, Zhang SX (2021) Gene flow among wild and cultivated common walnut (*Juglans regia*) trees in the Qinling Mountains revealed by microsatellite markers. *Journal of Forestry Research*, 32, 2189–2201.
- Zietkiewicz E, Rafalski A, Labuda D (1994) Genome fingerprinting by simple sequence repeat (SSR)-anchored polymerase chain reaction amplification. *Genomics*, 20, 176–183.
- Zohary D, Hopf M, Weiss E (2012) Domestication of Plants in the Old World: The Origin and Spread of Domesticated Plants in Southwest Asia, Europe, and the Mediterranean Basin, 4th edn. Oxford University Press, Oxford.
- Zong JW, Zhao TT, Ma QH, Liang LS, Wang GX (2015) Assessment of genetic diversity and population genetic structure of *Corylus mandshurica* in China using SSR markers. *PLoS ONE*, 10, e0137528.

(责任编辑: 张大勇 责任编辑: 李会丽)

附录 Supplementary Material

附录1 本研究所用的31对引物序列的详细信息和多重PCR反应体系分组

Appendix 1 Detailed information of 31 microsatellite primer pairs and multiplex PCR reaction group in this study
<https://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2023120-1.pdf>

附录2 基于31个SSR位点的多重PCR反应体系及PCR体系组成信息

Appendix 2 Detailed information of multiplex PCR amplification reaction systems and composition of PCR mixture based on 31 SSR loci
<https://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2023120-2.pdf>

附录3 本研究31对引物19个胡桃群体的哈迪-温伯格检验的P值

Appendix 3 P value of the Hardy-Weinberg equilibrium test for 31 microsatellite loci of 19 *Juglans regia* populations
<https://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2023120-3.pdf>

附录4 胡桃19个群体间遗传分化系数(F_{ST})

Appendix 4 Genetic differentiation (F_{ST}) among 19 *Juglans regia* populations in this study
<https://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2023120-4.pdf>

附录5 胡桃19个群体间的迁移率

Appendix 5 Migration rates among 19 populations of *Juglans regia*
<https://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2023120-5.pdf>

附录6 STRUCTURE分析结果最佳K值的判定

Appendix 6 The analysis of optimal K value for STRUCTURE results
<https://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2023120-6.pdf>

附录7 基于STRUCTURE分析K = 2时的491个胡桃样本的群体指派概率(Q值)及分组

Appendix 7 Group assignment probability (Q value) of 491 *Juglans regia* samples based on STRUCTURE results at K = 2
<https://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2023120-7.pdf>



•技术与方法•

《国家重点保护野生动物名录》调整的评估方法探讨

朱建国^{ID 1*}, 王林^{ID 2}, 任国鹏^{ID 3}

1. 中国科学院昆明动物研究所遗传资源与进化国家重点实验室, 昆明 650201; 2. 中国科学院西双版纳热带植物园综合保护中心, 云南勐腊 666303; 3. 大理大学农学与生物科学学院, 云南大理 670003

摘要: 《中华人民共和国野生动物保护法》规定, 《国家重点保护野生动物名录》由国务院野生动物保护主管部门每5年组织科学论证评估, 根据论证评估情况进行调整, 也可以根据野生动物保护的实际需要及时进行调整, 报国务院批准公布; 名录调整对我国野生动物保护不断适应各种新的变化和要求至关重要。为提高名录调整的效率和合理性, 有必要建立一套高效的遴选方法。本研究使用公开的中国脊椎动物名录(不含海洋鱼类)数据, 从国内外已广泛使用、由专门的组织或机构编制发布的专项名录中, 选用了6项8个指标并赋予权重来遴选国家重点保护野生动物调整名录, 并进行了案例研究。所得到的案例名录有一级保护动物204种、二级718种, 合计922种, 其中92.0%的物种与2021年颁布的《国家重点保护野生动物名录》的相对应部分相同, 两者一致性较高; 2021年名录中有8.0%的物种未进入案例名录, 案例名录中有7.6%为新增种, 并对部分物种的保护等级进行了调整。案例名录明显提升了中国生物多样性红色名录和世界自然保护联盟(IUCN)全球红色名录中受威胁种、中国特有种的保护比例(分别提升了6.5%、5.2%和5.6%), 契合遴选出更濒危、更有意义、更具代表性物种进行保护的原则。本方法所需数据全都取自公开的大数据, 将遴选方法由过去的专家评估转变为先进行定量评估, 再进行专家复审的方式, 提升了名录的客观性、准确性以及不同类群之间的协调。本方法简便易操作, 也可供其他生物类群借鉴。

关键词: 国家重点保护野生动物名录; 名录调整; 遴选方法; 脊椎动物; 量化评估

朱建国, 王林, 任国鹏 (2023) 《国家重点保护野生动物名录》调整的评估方法探讨. 生物多样性, 31, 23045. doi: 10.17520/biods.2023045.

Zhu JG, Wang L, Ren GP (2023) Exploring the evaluation method for the update of the List of State Key Protected Wild Animals in China. Biodiversity Science, 31, 23045. doi: 10.17520/biods.2023045.

Exploring the evaluation method for the update of the List of State Key Protected Wild Animals in China

Jianguo Zhu^{ID 1*}, Lin Wang^{ID 2}, Guopeng Ren^{ID 3}

1 State Key Laboratory of Genetic Resources and Evolution, Kunming Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, Kunming 650201

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

3 College of Agriculture and Biological Science, Dali University, Dali, Yunnan 670003

ABSTRACT

Background: As per the regulations stipulate in the Wildlife Protection Law of the People's Republic of China, the competent department of the State Council responsible for wildlife protection is mandated to conduct regular scientific evaluations of the List of State Key Protected Wild Animals every five years. The scientific evaluation results, even timely results to the intense needs of specific wildlife protection, should submit to the State Council for promulgation and implementation. The process of updating the list serves as a vital component of China's comprehensive approach to the wildlife conservation, and allowing for the adaptation to changing circumstances and emerging conservation requirements. It is necessary to establish a set of rational and efficient evaluation methods.

Aim: The objective of this study is to develop and implement efficient and accurate methods for the selection of species to be included or excluded in the list adjustment process.

收稿日期: 2023-02-12; 接受日期: 2023-05-16

基金项目: 中国科学院战略性先导科技专项(XDA23080503; XDA19050201)、国家自然科学基金(31872963)和高黎贡山跨境生物多样性保护及国际合作体系建设项目(E1ZK251)

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: zhu@mail.kiz.ac.cn

Methods: By utilizing open data on terrestrial vertebrates list in China and consulting established lists compiled and published by specialized corresponding organizations or institutions (e.g., Global and National Red List, CITES, CMS), six key criteria and eight indicators were carefully selected and assigned weights to construct the adjusted List of State Key Protected Wild Animals. To illustrate the methodology, a case study was conducted to evaluate the suitability of certain species in the list.

Results: The resultant case list obtained through this methodology consists of a total of 922 species, with 204 species categorized as Class I and 718 species as Class II, as potential state key protected wild animals. It is noteworthy that a remarkable level of concordance was observed between the Case List and the latest 2021 List of State Key Protected Wild Animals in China, with 92.0% of the species listed in the former coinciding with those present in the latter, demonstrating a significant degree of consistency between the two lists. By eliminating 8.0% of the species from the 2021 List and incorporating 7.6% of additional species into the case list, noteworthy increases have been observed in the protection ratio of threatened species listed on China's Red List and IUCN Global Red List, as well as the endemic species of China (6.5%, 5.2% and 5.6%, respectively). Furthermore, adjustments have also been proposed for the protection classification of certain species, particularly those with transboundary distribution, in the Case List. The results are consistent with the principles of identifying and prioritizing endangered, significant, and representative species for conservation purposes.

Perspective: The approach relies on gathering essential data from publicly accessible big data sources, initiates a shift from qualitative assessment to quantitative assessment as the initial stage. The obtained outcomes can form the basis for the expert panel's qualitative assessment as the second step, thereby enhancing the objectivity and accuracy of the evaluation results and ensuring a balanced representation of diverse animal groups. Notably, the method is characterized by its user-friendly nature and efficient measurement process. Consequently, it can be readily utilized as a reference for other biological groups.

Key words: List of State Key Protected Wild Animals in China; list adjustment; selection method; terrestrial vertebrates; quantitative evaluation

《中华人民共和国野生动物保护法》规定,国家对珍贵、濒危的野生动物实行重点保护。国家重点保护的野生动物分为一级保护野生动物和二级保护野生动物。《国家重点保护野生动物名录》(以下简称:《国家保护动物名录》)由国务院野生动物保护主管部门组织科学评估后制定,并每5年根据评估情况对名录进行调整。《中华人民共和国野生动物保护法》规定的重点保护野生动物是指珍贵、濒危的陆生、水生野生动物和有重要生态、科学、社会价值的陆生野生动物。重点保护动物在濒危性、特有性、稀有性、珍贵性以及管理性方面至少有一项以上是较为突出的,并根据其程度确定保护级别,体现集中资源、突出保护重点的原则(蒋志刚, 2019)。

确定《国家保护动物名录》是实施《中华人民共和国野生动物保护法》的核心内容之一,需要对其进行定期调整,才能适应国家对野生动物保护新的或更高的要求,并随之调整保护管理措施和执法行动,否则会给保护工作等造成被动和不利(蒋志刚, 2019)。我国首个《国家保护动物名录》于1989年1月14日由原林业部和农业部发布施行,其间有几次涉及少数物种的调整;但直到2021年后才公布

了新版《国家保护动物名录》(<http://www.forestry.gov.cn/main/5461/20210205/122418860831352.html>)。

时隔32年才对首个《国家保护动物名录》进行了一次系统更新,其原因比较复杂,如:(1)名录的遴选标准和规范不够明确;(2)由于主要采用专家知识评估,不同专家或机构之间意见不统一;(3)跟踪研究新进展、新成果、新数据以及数据深度挖掘的机制不健全等。结果导致新出现的濒危物种未能及时收录,种群得到良好恢复的物种未能及时降级,给相关保护工作带来了不利影响(马克平, 2016)。针对上述存在的问题,本文提出了一种基于国内和国际上公开并已广泛使用的多个专项名录大数据,通过选定评估指标并赋予权重,定量遴选国家重点保护物种更新名录的方法,并以此结果作为专家组复审的基础。在破解存在问题的同时,力求准确、方便和高效,为《国家保护动物名录》每5年为周期的名录调整提供遴选方法参考。

1 方法

1.1 指标遴选

本研究使用中国动物名录大数据,以及在国内

外已获得广泛认可和使用的几个专项名录大数据,选用3类6项8个指标作为《国家保护动物名录》的遴选指标(表1)。

(1)正式发布的《国家保护动物名录》的最新版和次新版(倒数第二版)。

(2)可公开获取的国际或国内专项名录的最新版:包括《中国生物多样性红色名录》(以下简称:中国红色名录)、《世界自然保护联盟受威胁物种红色名录》(IUCN Red List of Threatened Species;以下简称:全球红色名录)、《濒危野生动植物种国际贸易公约》(Convention on International Trade in Endangered Species of Wild Fauna and Flora)附录(以下简称:CITES附录)、《国际野生动物迁徙物种公约》(Convention on the Conservation of Migratory Species of Wild Animals)附录(以下简称:CMS附录)等。这些名录都是由国际或国家有关机构或组织根据物种不同属性或不同目标,分别重点打造的生物多样性保护专项名录,已在生物多样性、特别是物种保护中得到了广泛使用,发挥了重要作用。这些专项名录基本都建立了一整套编制原则、规则和方法,并组织或邀请全球或全国众多领域内专家参与编制,因而具有客观性、权威性、稳定性、延续性和实用性;这些名录还有各自的更新机制,力争及时反映新的研究进展和成果。

(3)物种重要生物学特性指标:如中国特有种、

分类独特性物种(在我国为单科单种)等,是在物种编目成果中直接获取的物种客观属性数据。

1.2 指标权重设定

参考已有研究(Pouzols et al, 2014; 刘金等, 2019),我们对不同指标以及同一指标下不同层级的权重值等进行了多种组合的推演分析,然后在征询部分专家并采纳本文部分审稿专家的意见后,将上述指标分为3档:第一档为最新版《国家保护动物名录(2021年)》、中国红色名录,将其最高等级的权重值设为8分;第二档为全球红色名录、CITES附录,将其最高等级的权重值设为5分;第三档为次新版(倒数第二版)《国家保护动物名录(1989年)》、中国特有种、分类独特性物种、CMS附录,将其最高等级的权重值设为3分(表1)。

1.3 数据收集和整理

本文以我国脊椎动物(不含海洋鱼类)为案例,按照上述遴选的各项指标逐项收集数据并加以系统整理。

1.3.1 物种名录数据收集和整理

由于已失去保护意义,本文在进行名录整理时,未列入在中国红色名录中被称为灭绝(EX)和无重新引入的区域灭绝(RE)物种。

(1)中国哺乳动物名录。主要依据《中国兽类分类与分布》(魏辅文等, 2022),由于此书未列入少数历史上有分布但已宣布灭绝的种、分布有争议的

表1 物种评估的不同指标及其等级和权重

Table 1 Species assessment indicators and their classes and weight assignment

红色名录 Red List		国家重点保护野生动物 State Key Protected Species		物种贸易公约 CITES*		迁徙物种公约 CMS**		中国特有种 赋值 Value for species endemic to China		分类独特性 赋值 Value for taxon unique species***	
等级 Criteria	赋值 Value	2021年(Year)		1989年(Year)		附录 Appendix		附录 Appendix		赋值 Value	赋值 Value
		全球 Globe	中国 China	等级 Class	赋值 Value	等级 Class	赋值 Value	附录 Appendix	赋值 Value		
野外灭绝 Extinct in the Wild (EW)	3	4	I	8	I	3	I	5	I	3	3
极危 Critically Endangered (CR)	5	8	II	6	II	1	II	3	II	1	
濒危 Endangered (EN)	3	6					III	1			
易危 Vulnerable (VU)	2	4									
近危 Near Threatened (NT)	1	2									
数据缺乏 Data Deficient (DD)	1	2									
无危 Least Concern (LC)	0	1									
未评估 Not Evaluated (NE)	0	1									

* 濒危野生动植物种国际贸易公约 Convention on International Trade in Endangered Species of Wild Fauna and Flora

** 国际野生动物迁徙物种公约 Convention on the Conservation of Migratory Species of Wild Animals

*** 中国单型科 Single species in one family in China

种、部分由亚种提升的物种,因而已列入2021年《国家保护动物名录》的部分物种未纳入此书名录中,如东白眉长臂猿(*Hoolock leuconedys*)、印度穿山甲(*Manis crassicaudata*)、爪哇野牛(*Bos javanicus*)等。本文整理并新增了部分物种(<https://www.mammaldiversity.org>)。名录合计12目57科257属705种。

(2)中国鸟类名录。主要依据《中国鸟类分类与分布名录(第三版)》(郑光美, 2017), 本文新增了此后发表的部分中国新记录或新种(Billerman et al, 2022; 江建平等, 2022), 名录合计26目115科507属1,482种。

(3)中国爬行动物名录。主要依据《中国生物多样性红色名录·脊椎动物(第三卷): 爬行动物》(王跃招等, 2021); 新增了此后发表的部分新种、中国新记录或分类变更(饶定齐等, 2020; 王凯等, 2020, 2023; 江建平等, 2022; Uetz et al, 2023)。名录合计3目35科135属629种。

(4)中国两栖动物名录。依据《中国两栖类信息系统》(<http://www.amphibiachina.org>), 数据截止时间为2023年5月8日。名录合计3目13科69属643种。

(5)中国淡水鱼类名录。主要依据《中国生物多样性红色名录·脊椎动物(第五卷): 淡水鱼类》(张鸞和曹文宣, 2021); 本文新增了此后发表的部分新种或中国新记录(江建平等, 2022)。名录合计18目51科326属1,602种。

1.3.2 物种生物学指标数据

(1)中国特有种。指目前已知仅在中国境内有分布的物种。由于仅分布在一国境内, 主要受所在国保护政策影响, 因而需适当加强保护和管理。本文使用数据来自上述物种名录整理过程, 其中哺乳类174种、鸟类113种、爬行类261种、两栖类435种、淡水鱼类1,092种, 并已在附录1-6的名录中标识。

(2)分类独特性物种。指科级分类阶元在我国境内仅有1个物种分布(单型科), 对其适当加强关注或保护可以保持和丰富国家的生物多样性资源。本研究使用数据同样来自物种名录整理过程, 其中哺乳类13种、鸟类18种、爬行类8种、两栖类1种、淡水鱼类13种, 并已在附录1-6的名录中标识。

1.3.3 专项名录数据收集和整理

(1)国家保护动物名录。系指国务院分别于1989

年1月(包括后续对少数物种的调整)和2021年2月批准发布的《国家保护动物名录》(以下分别简称: 1989年名录、2021年名录)。

(2)中国红色名录。国别红色名录反映了物种在该国的受威胁状况, 在全球红色名录的基础上, 国别红色名录更能反映跨境分布物种在本国的生存状况, 可为跨境、迁徙或洄游种建立跨境通道或跨境保护地等提供依据。国别红色名录增加了区域灭绝(RE)等级, 反映物种在国家层面的分布消失情况。国别红色名录通常由掌握本国物种最新资料和信息的研究人员完成, 可弥补全球红色名录的知识空白; 由于国家是物种保护的行为主体, 因而国别红色名录是确定物种保护级别、开展保育行动的重要依据(蒋志刚等, 2020)。本研究分别以《中国生物多样性红色名录·脊椎动物》各卷册(江建平等, 2021; 蒋志刚等, 2021; 王跃招等, 2021; 张鸞和曹文宣, 2021; 张雁云和郑光美, 2021)中的评估结果为依据。

(3)全球红色名录。是全球物种和生物多样性健康状况的编目大数据, 用于跟踪和测度全球野生物种的濒危和灭绝风险状况, 促进生物多样性保护和决策支持。经过多年研究和修改后, 世界自然保护联盟(IUCN)制定了《世界自然保护联盟物种红色名录濒危等级和标准使用指南》(Guidelines for Using the IUCN Red List Categories and Criteria), 主要依据物种种群数量、分布范围、生境连通性等自然属性, 以及其生存状况变化趋势, 来评估其濒危等级; 名录汇集了全球科学家的研究成果, 因而被决策机构、科学家、保护组织广泛用于确定优先事项、决定资金分配方向和保护行动等, 对全球、区域或国家优先保护决策规划等产生了重要影响(蒋志刚等, 2020; 解焱, 2022)。本研究使用的是其2022-2版的数据(IUCN, 2022)。

(4)CITES附录。是本着合作精神制定的政府间国际公约, 通过互惠协定和认证许可规范管理野生动植物的利用和国际贸易, 防止野生动物和植物物种因国际贸易而遭到过度商业开发利用而导致灭绝。CITES根据国际贸易对物种的威胁程度, 将受其保护的物种划分到3个附录中, 附录种由缔约国向缔约方大会提交提案, 只有得到大会批准的物种才得到公约保护。本研究使用的是CITES于2023年发布的附录(<http://www.cites.org/cn/citesgy/fl/202302/>)

t20230227_734178.html)。

(5) CMS附录。迁徙(洄游)种是指野生动物种群或种群中的重要部分周期性地和可预见地要穿越一国或几国的管辖范围。CMS附录I为濒危的迁徙种,附录II为保护状况不佳、需要国际协议进行保护与管理的迁徙种。CMS至2022年3月已有133个签约国,我国已有科研人员建议我国加入此公约(蒋志刚等, 2019)。本研究使用的是其2020年5月发布的附录(<https://www.cms.int/en/species/appendix-i-ii-cms>)。

1.4 名录产生

在完成上述名录和数据收集整理的基础上,按照权重表,分别以哺乳类、鸟类、爬行类、两栖类、淡水鱼类为类群,对每个物种的每个指标及不同等级予以赋值,每个物种全部指标的分值相加后得到其得分值,按类群对全部物种按得分值由高到低进行排序。然后将不同类群的所有种按照得分顺序依次划分成3部分:第一部分为建议的一级保护动物,第二部分为建议的二级保护动物,第三部分为一般关注动物。在进行这3部分的划分时,本研究案例为了充分尊重已有成果并便于进行方法的比较,参照了2021年名录中各类群的一级、二级保护物种数的百分比,只是由于按得分值取整数而略有差别。

由于本文目的是探讨《国家保护动物名录》调整的方法,因而我们将以脊椎动物(不含海洋鱼类)为例进行的示范性研究得到的结果称为案例名录。意指此方法探索还需要得到各方面的认可和改进

意见;其次是名录每5年1次的调整周期也未到,所涉及的物种基础数据届时可能会有变化或更新。

列入2021年名录中,但未进入案例名录的物种我们称为“移除种”;在案例名录中有,但2021年名录中没有的物种则称为“新增种”。

按照本方法得到的名录可作为今后名录调整第一阶段的初选名录,并作为第二阶段专家组复审认定的基础,复审重点是发生了改变的物种(如移除种、新增种、等级调整种等),以及某物种是否有本方法选用指标之外的重要影响因素而需调整等。

2 结果

2.1 案例名录与2021年名录的物种组成比较

2021年名录有一级保护动物214种、二级保护动物712种,合计926种,占已知5,061个物种的18.3%(表2, 附录1)。由本方法得到的案例名录有一级保护动物204种、二级保护动物718种,合计922种,占已知物种数的18.2%(表2, 附录2)。案例名录中包含了2021年名录中的852个种(一级214种、二级638种),占2021年名录相应物种总数的92.0%(表2),案例名录与2021年名录的一致性较高,但又有所差别。

案例名录移除了2021年名录中的二级保护物种74个(8.0%),其中移除最多的是淡水鱼类(23种, 14.2%)(表2, 附录3);案例名录中有70个二级保护物种为新增种(7.6%),其中最多的也是淡水鱼类(51

表2 不同物种名录中脊椎动物各类群的物种数和百分比(%)

Table 2 Species number and percentage (%) by different vertebrate groups in different species lists

名录 Lists	等级 Class	哺乳类 Mammals	鸟类 Birds	爬行类 Reptiles	两栖类 Amphibians	淡水鱼类 Freshwater Fishes	合计 Total
已知物种数 Known species number		705	1,482	629	643	1,602	5,061
2021年《国家重点保护野生动物 名录》List of State Key Protected Wild Animals in China, 2021	一级 I	89 (12.6)	90 (6.1)	19 (3.0)	7 (1.1)	9 (0.6)	214 (4.2)
	二级 II	80 (11.3)	301 (20.3)	90 (14.3)	88 (13.7)	153 (9.6)	712 (14.1)
	小计 Total	169 (23.9)	391 (26.4)	109 (17.3)	95 (14.8)	162 (10.2)	926 (18.3)
本案例名录 Case List of this study	一级 I	78 (11.1)	87 (5.9)	23 (3.7)	7 (1.1)	9 (0.6)	204 (4.0)
	二级 II	94 (13.3)	292 (19.7)	73 (11.6)	78 (12.1)	181 (11.3)	718 (14.2)
	小计 Total	172 (24.4)	379 (25.6)	96 (15.3)	85 (13.2)	190 (11.9)	922 (18.2)
案例名录与2021年名录重叠的物 种 Overlapped species in above two lists	一级 I	89 (100)	90 (100)	19 (100)	7 (100)	9 (100)	214 (100)
	二级 II	75 (93.8)	285 (94.7)	74 (82.2)	74 (84.1)	130 (85.0)	638 (89.6)
	小计 Total	164 (97.0)	375 (95.9)	93 (85.3)	81 (85.3)	139 (85.8)	852 (92.0)
2021年名录移除种 Species removed from 2021 List		5 (3.0)	16 (4.1)	16 (14.7)	14 (14.7)	23 (14.2)	74 (8.0)
案例名录新增种 Species newly added to Case List		8 (4.7)	4 (1.1)	3 (3.1)	4 (4.7)	51 (26.8)	70 (7.6)

种, 26.8%) (表2, 附录4)。同时, 在案例名录中, 有2021年名录的41个一级保护物种降为二级保护(19.2%, 附录5), 有31个二级保护物种升为一级保护(4.4%, 附录6)。

2.2 案例名录与2021年名录中物种按不同评估指标的统计比较

案例名录与2021年名录的不同之处可由以下数据对比看到。

(1)与2021年名录相比, 案例名录中的中国红色名录和全球红色名录中的受威胁种(threatened species)、中国特有种的物种数或所占百分比有明显提升(分别增加了6.5%、5.2%和5.6%), 而CITES附录种、CMS附录种和分类独特性物种的保护比例也有所增加, 但增幅 $\leq 0.5%$ (表3)。

(2)从2021年名录中移除的74个种(附录3)来看, 其各指标项的物种数和所占百分比都很低, 中国红色名录和全球红色名录中的受威胁种、中国特有种的所占比例分别为11.6%、7.1%、17.6%, 其他几个指标的占比更低甚至没有(表3)。而新增入案例名录的70个种(附录4)中, 中国红色名录和全球红色名录中的受威胁种、中国特有种的所占比例分别高达97.1%、91.1%、90.0% (表3)。

(3)案例名录中升级的31个种(附录6)中, 各个重要指标项的物种数和所占比例都比降级的41个种(附录5)要高, 其中差别最大的是全球红色名录受威胁种和CITES附录种, 分别相差了68.2%、50.6% (表3)。

(4)对不同物种名录中各指标得分值在总得分值中所占百分比进行了统计(附录7), 对不同物种名录中不同指标的物种得分平均值进行了统计(附录8), 对比后得到的结论和趋势与上述结果(1)、(2)和

(3)基本相同, 进一步验证了上述结果。但得分值所占百分比的变化幅度和物种得分平均值的变化幅度都要小一些, 这也显示了本方法的稳定性。

总之, 案例名录与2021年名录重叠的物种高达92.0%, 通过少量物种的调整(移除8.0%, 新增7.6%), 案例名录明显提升了对红色名录受威胁种以及中国特有种的保护比例。还有部分物种的保护等级做了调整, 升级物种名录对全球红色名录受威胁种、CITES附录种的保护明显增强了。

2.3 从2021年名录中移除的物种

案例名录移除了2021年名录中的74个二级保护物种(附录3), 原因都是合计得分值较低。值得关注的情况有:

(1)在中国红色名录中为受威胁种, 但在全球红色名录中为数据缺乏(DD)或未评估(NE)的跨境种有2个: 东北七鳃鳗(*Eudontomyzon morii*)、黑龙江茴鱼(*Thymallus grubii*)。

(2)在两个红色名录中同为数据缺乏(DD)或未评估(NE)的物种有10个: 缅甸斑羚(*Naemorhedus evansi*)、截吻海蛇(*Hydrophis jerdonii*)、黑头海蛇(*H. melanocephalus*)、稻城山溪鲵(*Batrachuperus daochengensis*)、贵州拟小鲵(*Pseudohynobius guizhouensis*)、远东极北鲵(*Salamandrella tridactyla*)、张氏鲟鲤(*Percocypris tchangii*)、图们细鳞鲑(*Brachymystax tumensis*)、石川氏哲罗鲑(*Hucho ishikawae*)和帆鳍茴鱼(*Thymallus tugarinae*)。

以上物种一旦有了新的研究进展或新数据, 评估等级将会改变, 很有可能会重回保护名录。

2.4 案例名录中新增的物种

案例名录中新增了70个二级保护物种(附录4), 这些物种因总得分值较高而被增选入保护名录, 或

表3 不同物种名录中不同指标的物种数和百分比(%)

Table 3 Species number and percentages (%) by different indicators in different species lists

名录 Species list	物种数 Species number	红色名录受威胁种 Threatened Species in Red List		中国特有种 Endemic to China	贸易公约物种 CITES Appendix	迁徙公约物种 CMS Appendix	分类独特性 Taxon unique
		全球 Globe	中国 China				
2021年名录 2021 List	926	323 (40.1)	496 (54.7)	324 (35.0)	400 (43.2)	195 (21.1)	29 (3.1)
案例名录 Case List of this study	922	360 (45.3)	556 (61.2)	374 (40.6)	403 (43.7)	199 (21.6)	29 (3.1)
2021年名录移除种 Species removed from 2021 List	74	4 (7.1)	8 (11.6)	13 (17.6)	3 (4.1)	0 (0)	1 (1.4)
案例名录新增种 Species newly added to Case List	70	41 (91.1)	68 (97.1)	63 (90.0)	6 (8.6)	4 (5.7)	1 (1.4)
一级降为二级种 Species from Class I to Class II	41	7 (18.9)	24 (58.5)	10 (24.4)	11 (26.8)	8 (19.5)	0 (0)
二级升为一级种 Species from Class II to Class I	31	27 (87.1)	26 (86.7)	16 (51.6)	24 (77.4)	10 (32.3)	2 (6.5)

者说在多项评估指标中都获得了分值,主要有以下值得关注的类型:

(1)被中国红色名录和全球红色名录均评为受威胁种,同时也是中国特有种的有36个种,占51.4%,如突颅鼠兔(*Ochotona koslowi*)、海南毛猬(*Neohylomys hainanensis*)、海南柳莺(*Phylloscopus hainanus*)、台北腹链蛇(*Hebius miyajimae*)、呈贡蝶螈(*Cynops chenggongensis*)、花齿突蟾(*Scutigera maculatus*)、星云白鱼(*Anabarilius andersoni*)、滇池球鳔鳅(*Sphaerophysa dianchiensis*)、黑尾鳅(*Liobagrus nigricauda*)、中臀拟鲢(*Tachysurus medianalis*)、台湾樱花钩吻鲑(*Oncorhynchus formosanus*)等。

(2)在中国红色名录中评为受威胁种,而在全球红色名录中评为数据缺乏(DD)或未评估(NE)的有27个种(38.6%),如四川毛尾睡鼠(*Chaetocauda sichuanensis*)、小鳖(*Pelodiscus parviformis*)、林氏细鲫(*Aphyocypris lini*)、长须裂腹鱼(*Schizothorax longibarbus*)、尖头高原鳅(*Triplophysa cuneicephala*)、程海鳅(*Liobagrus chenghaiensis*)、长须拟鲢(*Tachysurus longibarbus*)等,这些物种继续保留在《国家保护动物名录》中的可能性很高。

2.5 案例名录中保护等级变更的物种

(1)有41个种由原一级保护降为二级保护(附录5),也是因为综合得分决定的。其中值得关注的是因在国外广布而在全球红色名录中为无危(LC),但在中国为分布边缘偶见而被中国红色名录评为极危(CR)的跨境种,如:驼鹿(*Alces alces*)、蒙原羚(*Procapra gutturosa*)、小齿狸(*Arctogalidia trivirgata*)、圆鼻巨蜥(*Varanus salvator*),类似情况的还有斑海豹(*Phoca largha*)、貂熊(*Gulo gulo*)、紫貂(*Martes zibellina*)、黄喉雉鹑(*Tetraophasis szechenyii*)、大耳沙蜥(*Phrynocephalus mystaceus*)等;或在我国因过度利用或栖息地丧失在中国红色名录中评为极危(CR)的种,如大灵猫(*Viverra zibetha*),类似情况还有梅花鹿(*Cervus nippon*)。如果没有将全球红色名录列为独立评估指标,这些种降级的可能性很小。

(2)有31个种由原二级保护升为一级保护(附录6),其中被中国和全球两个红色名录同时评为受威胁种的有23个(74.2%),如白颊猕猴(*Macaca*

leucogenys)、海南兔(*Lepus hainanus*)、细纹苇莺(*Acrocephalus sorghophilus*)、平胸龟(*Platysternon megacephalum*)、闭壳龟属(*Cuora*) 7种、英德睑虎(*Goniurosaurus yingdeensis*)、大鲵(*Andrias davidianus*)、施氏鲟(*Acipenser schrenckii*)、大头鲤(*Cyprinus pellegrini*)、滇池金线鲃(*Sinocyclocheilus grahami*)等;在其他多项指标中也获得了分值,如其中有CITES附录种24个(77.4%),中国特有种16个(51.6%),CMS附录种10个(32.3%)。

3 讨论和建议

3.1 加强物种编目工作

本方法的主要支撑数据包括国家物种名录和国家物种红色名录。经过几代科学家的努力,我国物种编目工作已走到了世界前列,如《中国生物物种名录(2023年版)》已收录种及种下单元14.9万个,占我国已描述物种数的60%–70% (中国科学院生物多样性委员会, 2023)。

目前物种编目工作的难点主要有:(1)有经验的分类学家不足;(2)部分已发现种因数据不规范、缺乏分类专家审核等原因未能列入名录(中国科学院生物多样性委员会, 2023);(3)部分类群因专家使用不同分类系统或观点分歧而未能达成统一的物种名录;(4)部分已发表的研究结果,如由亚种提升为独立种,因观点分歧未能获得一致认可而导致了物种名录的不一致;(5)对于历史分布种、外来定居种、漂移种等特定情况,专家的处理意见也有分歧。

验证本方法的案例研究仅限于我国脊椎动物(不含海洋鱼类),主要原因之一是无脊椎动物等其他类群因研究不足而存在名录不完整、数据不全等现象。我国已编制了大型真菌、高等植物、脊椎动物和少量无脊椎动物的国家红色名录,约占我国已知物种数的1/4 (解焱, 2022)。即使是脊椎动物名录(不含海洋鱼类),本研究也是参考了多份名录或数据集后才完成所需数据的收集整理,并且在这份名录中,全球红色名录和中国红色名录中的缺乏了解物种(数据缺乏、未评估或不宜评估物种的合计)的比例分别高达34.3%和28.9%,其中淡水鱼类更分别高达71.3%和39.5%,这也是淡水鱼类大量物种在本研究中得分相同,导致其在案例名录中移除和新增种都最多的主要原因。

只有高质量的、更新及时的生物多样性编目工作才能更好地为生物多样性研究、保护及资源利用等提供支撑。要做好生物多样性编目工作,一方面需要加强以野外工作为基础的本底资源调查,另一方面需要加强信息交流与共享。建议国家主管部门选定或设立专门委员会来负责我国生物多样性编目这项长期、重要的基础性研究工作,并将物种名录和物种红色名录进行系统整合,借助新的技术和手段,建设适应发展、满足科学研究和社会需求的现代物种信息平台,并进行实时或定期更新。这样才能确保每5年1次的《国家保护动物名录》调整能反映最新的物种变化和最新的研究成果,确保进入重点保护名录的物种是我国受威胁程度最高、最有保护价值或意义、最需要保护的物种,提高保护效率。

3.2 关于遴选指标的几个问题

(1)本方法选用了3类6项8个指标,从各指标项在2021年名录和案例名录的总得分值中所占的百分比统计来看,对名录整体结果影响较大的指标是2021年名录和中国红色名录,其次是全球红色名录、中国特有种和CITES附录,而1989年名录、CMS附录和分类独特性的影响相对较小(附录7,附录8)。但具体到某个物种时,不同指标的作用和影响都会有所不同。说明利用多项具有不同含义和指向的专项指标综合评估《国家保护动物名录》是有意义和合理的。

(2)从案例名录结果看,同时分别选用中国红色名录和全球红色名录作为独立指标是有意义和实效的:一是强化了受威胁种的保护,如正文2.4中(1)和2.5中(2)所列举物种,在两个红色名录中同时被列为受威胁种时,增加了其成为新增保护物种或提升保护等级的机会。二是两个红色名录中评估等级相差较大的物种,主要是在全球红色名录评级较低,而在中国红色名录评为受威胁的物种,如正文2.3中(1)和2.5中(1)所列举的跨境物种,有的被移除保护名录,有的降低了保护等级。

(3)对于移除物种,起主要作用的指标依次是中国红色名录、全球红色名录和CITES附录(表3,附录7,附录8);影响新增保护物种的主要指标依次是中国红色名录、全球红色名录和中国特有种(表3,附录7,附录8)。保护等级降级物种(表3,附录7,附录8)和升级物种(表3,附录7,附录8)则受到了几乎

所有指标的综合影响,但相对而言,全球红色名录和CITES附录影响更大。

(4)附录3-6分别列出了案例名录与2021年名录相比较发生了变化的物种,在第二阶段专家组复审时,可主要围绕这4个子名录进行,确认这些变化是否符合我国实情。重点之一是被移除保护或降级的跨境种,主要是一些分布在国外且无危、但在我国为分布边缘而列为受威胁的物种,有必要综合权衡其是否列入国家重点保护物种或列为哪个保护等级。复审还可确认是否有其他对某些特定物种产生重要影响的因素。




3.3 应用前景

本研究使用公开的中国脊椎动物(不含海洋鱼类)名录大数据,以及国内外已广泛使用、由国内外专业组织或机构编制的不同专项名录大数据,从中挑选了3类6项8个指标并赋予权重来评估或遴选国家重点保护野生动物调整名录。本研究充分利用国内外已有的物种研究重要成果,并对已有数据进行充分挖掘。案例研究的结果表明,案例名录与2021年名录保持了高度一致性,并通过少数物种的更替,提升了对红色名录中受威胁种和中国特有种的保护比重,契合遴选出更濒危、更有意义、更具代表性的物种进行保护的原则。

本方法使我国重点保护野生动物名录的遴选有了初步的量化标准,将国家重点保护动物调整名录的遴选方法由专家评估转变为在定量评估结果的基础上,再由专家组进行复审认定的方法,提高了其客观性和系统性。本方法如能获得认同,可由国家主管部门组织专家对遴选指标和权重等进行改进和优化。本方法操作简便、易行、高效,并且构架为开放体系,除可用于野生动物不同类群外,也可供其他生物类群借鉴,为我国野生物种的有效保护和保护资源的高效利用做出贡献。

致谢:感谢审稿专家和编委提出的宝贵修改意见和建议,帮助本文在物种名录整理、评估指标优化以及术语表达等方面有了明显的改进和提升。

ORCID

朱建国  <https://orcid.org/0000-0003-4462-8935>
王林  <https://orcid.org/0000-0001-5645-8991>
任国鹏  <https://orcid.org/0000-0003-3381-3166>

参考文献

- Billerman SM, Keeney BK, Rodewald PG, Schulenberg TS (2022) Birds of the World. Cornell Laboratory of Ornithology, Ithaca, NY, USA. <https://birdsoftheworld.org/bow/home>. (accessed on 2022-02-10)
- IUCN (2022) The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2022-2. <https://www.iucnredlist.org>. (accessed on 2023-02-10)
- Jiang JP, Cai B, Wang B, Chen WT, Wen ZX, Zhang DZ (2022) New vertebrate forms discovered in China in 2021. *Biodiversity Science*, 30, 22225. (in Chinese with English abstract) [江建平, 蔡波, 王斌, 陈蔚涛, 温知新, 张德志 (2022) 中国脊椎动物2021年度新增物种报告. 生物多样性, 30, 22225.]
- Jiang JP, Xie F, Li C, Wang B (2021) China's Red List of Biodiversity•Vertebrates (Vol. IV): Amphibians. Science Press, Beijing. (in Chinese and in English) [江建平, 谢锋, 李成, 王斌 (2021) 中国生物多样性红色名录•脊椎动物(第四卷): 两栖动物. 科学出版社, 北京.]
- Jiang ZG (2019) China's key protected species lists, their criteria and management. *Biodiversity Science*, 27, 698–703. (in Chinese with English abstract) [蒋志刚 (2019) 中国重点保护物种名录、标准与管理. 生物多样性, 27, 698–703.]
- Jiang ZG, Jiang JP, Wang YZ, Zhang E, Zhang YY, Cai B (2020) Significance of country red lists of endangered species for biodiversity conservation. *Biodiversity Science*, 28, 558–565. (in Chinese with English abstract) [蒋志刚, 江建平, 王跃招, 张鹞, 张雁云, 蔡波 (2020) 国家濒危物种红色名录的生物多样性保护意义. 生物多样性, 28, 558–565.]
- Jiang ZG, Wu Y, Liu SY, Jiang XL, Zhou KY, Hu HJ (2021) China's Red List of Biodiversity•Vertebrates (Vol. I): Mammals. Science Press, Beijing. (in Chinese and in English) [蒋志刚, 吴毅, 刘少英, 蒋学龙, 周开亚, 胡慧建 (2021) 中国生物多样性红色名录•脊椎动物(第一卷): 哺乳动物. 科学出版社, 北京.]
- Jiang ZG, Zhang ZW, Zhang RZ, Ma ZJ, Chu HJ, Li YM, Ding CQ, Zhao YH, Xu JL, Ping XG, Zeng Y, Cui SP, Li N, Cao DD, Wang SP, Xu J, Qi YJ, Li CW (2019) Ratifying Bonn Convention, promoting global conservation of migratory animals. *Biodiversity Science*, 27, 1393–1395. (in Chinese) [蒋志刚, 张正旺, 张润志, 马志军, 初红军, 李义明, 丁长青, 赵亚辉, 徐基良, 平晓鸽, 曾岩, 崔绍朋, 李娜, 曹丹丹, 王苏盆, 徐婧, 戚英杰, 李春旺 (2019) 加入《迁徙物种公约》, 促进全球迁徙动物保护. 生物多样性, 27, 1393–1395.]
- Liu J, Que PJ, Zhang ZW (2019) Species diversity and suggestions for adjustment of the national protection level of waterbirds in China. *Wetland Science*, 17, 123–136. (in Chinese with English abstract) [刘金, 阙品甲, 张正旺 (2019) 中国水鸟的物种多样性及其国家重点保护等级调整的建议. 湿地科学, 17, 123–136.]
- Ma KP (2016) On key issues and possible solutions related to nature reserve management in China. *Biodiversity Science*, 24, 249–251. (in Chinese) [马克平 (2016) 当前我国自然保护区管理中存在的问题与对策思考. 生物多样性, 24, 249–251.]
- Pouzols FM, Toivonen T, Di Minin E, Kukkala AS, Kullberg P, Kuusterä J, Lehtomäki J, Tenkanen H, Verburg PH, Moilanen A (2014) Global protected area expansion is compromised by projected land-use and parochialism. *Nature*, 516, 383–386.
- Rao DQ, Zhu JG, Ma XF (2020) Atlas of Wildlife in Southwest China: Reptiles. Beijing Publishing House, Beijing. (in Chinese) [饶定齐, 朱建国, 马晓锋 (2020) 中国西南野生动物图谱: 爬行动物卷. 北京出版社, 北京.]
- The Biodiversity Committee of Chinese Academy of Sciences (2023) Catalogue of Life China: 2023 Annual Checklist. Beijing, China. (in Chinese) [中国科学院生物多样性委员会 (2023) 中国生物物种名录2023版. 北京.] <http://www.sp2000.org.cn>. (accessed on 2023-05-23)
- Uetz P, Freed P, Aguilar R, Hošek J (2023) The Reptile Database. <http://www.reptile-database.org>. (accessed on 2023-01-08)
- Wang K, Ren JL, Chen HM, Lyu ZT, Guo XG, Jiang K, Chen JM, Li JT, Guo P, Wang YY, Che J (2020) The updated checklists of amphibians and reptiles of China. *Biodiversity Science*, 28, 189–218. (in Chinese with English abstract) [王凯, 任金龙, 陈宏满, 吕植桐, 郭宪光, 蒋珂, 陈进民, 李家堂, 郭鹏, 王英永, 车静 (2020) 中国两栖、爬行动物更新名录. 生物多样性, 28, 189–218.]
- Wang K, Zhang DR, Hou SB, Wu YH (2023) Annual Review: Taxonomic Changes of Herpetofauna from China in 2022. *AmphibiaChina*. (in Chinese) [王凯, 张栋儒, 侯绍兵, 吴云鹤 (2023) 2022年中国两栖、爬行动物分类变动汇总. “中国两栖类”.] <https://www.amphibiachina.org/news/scientifictrends/321-2023>. (accessed on 2023-02-11)
- Wang YZ, Cai B, Li JT (2021) China's Red List of Biodiversity•Vertebrates (Vol. III): Reptiles. Science Press, Beijing. (in Chinese and in English) [王跃招, 蔡波, 李家堂 (2021) 中国生物多样性红色名录•脊椎动物(第三卷): 爬行动物. 科学出版社, 北京.]
- Wei FW, Yang QS, Wu Y, Jiang XL, Liu SY (2022) Taxonomy and Distribution of Mammals in China. Science Press, Beijing. (in Chinese) [魏辅文, 杨奇森, 吴毅, 蒋学龙, 刘少英 (2022) 中国兽类分类与分布. 科学出版社, 北京.]
- Xie Y (2022) Progress and application of IUCN Red List of Threatened Species. *Biodiversity Science*, 30, 22445. (in Chinese with English abstract) [解焱 (2022) IUCN受威胁物种红色名录进展及应用. 生物多样性, 30, 22445.]
- Zhang E, Cao WX (2021) China's Red List of Biodiversity•Vertebrates (Vol. V): Freshwater Fishes. Science Press, Beijing. (in Chinese and in English) [张鹞, 曹文宣 (2021) 中国生物多样性红色名录•脊椎动物(第五

朱建国等:《国家重点保护野生动物名录》调整的评估方法探讨

卷):淡水鱼类.科学出版社,北京.]
Zhang YY, Zheng GM (2021) China' Red List of Biodiversity•Vertebrates (Vol. II): Birds. Science Press, Beijing. (in Chinese and in English) [张雁云, 郑光美 (2021) 中国生物多样性红色名录•脊椎动物(第二卷):鸟类.科学出版社,北京.]

Zheng GM (2017) A Checklist on the Classification and Distribution of the Birds of China (Third Edition). Science Press, Beijing. (in Chinese) [郑光美 (2017) 中国鸟类分类与分布名录(第三版).科学出版社,北京.]

(责任编辑:蒋志刚 责任编辑:闫文杰)

附录 Supplementary Material

附录1 2021版《国家重点保护野生动物名录》整理结果

Appendix 1 The compiled List of State Key Protected Wild Animals in China (2021)
<https://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2023045-1.xlsx>

附录2 本研究获得的国家重点保护野生动物案例名录

Appendix 2 The Case List of State Key Protected Wild Animals in China resulted from this study
<https://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2023045-2.xlsx>

附录3 在案例名录中移除的2021年版《国家重点保护野生动物名录》物种

Appendix 3 Species in the List of State Key Protected Wild Animals in China (2021), but were removed from the Case List
<https://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2023045-3.xlsx>

附录4 案例名录中新增的2021年版《国家重点保护野生动物名录》中没有的物种

Appendix 4 Species not in the List of State Key Protected Wild Animals in China (2021), but were added to the Case List
<https://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2023045-4.xlsx>

附录5 案例名录中2021年版《国家重点保护野生动物名录》一级保护降为二级保护的物种

Appendix 5 Species changed from Class I in the List of State Key Protected Wild Animals in China (2021) to Class II in the Case List
<https://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2023045-5.xlsx>

附录6 案例名录中2021年版《国家重点保护野生动物名录》二级保护升为一级保护的物种

Appendix 6 Species changed from Class II in the List of State Key Protected Wild Animals in China (2021) to Class I in the Case List
<https://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2023045-6.xlsx>

附录7 不同物种名录中各指标得分值所占百分比(%)的统计比较

Appendix 7 Comparisons of the percentage (%) of scores for different indicators in different species lists
<https://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2023045-7.xlsx>

附录8 不同物种名录中各指标的物种平均得分值的统计比较

Appendix 8 Comparisons of the species average score by each indication in different species lists
<https://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2023045-8.xlsx>



•数据论文•

戴云山国家级自然保护区访花昆虫DNA条形码数据集

罗小燕^{ID}, 李强, 黄晓磊^{ID*}

闽台作物有害生物生态防控国家重点实验室; 福建农林大学植物保护学院, 福州 350002

摘要: 访花和传粉昆虫对于维持生态系统功能具有重要作用, 但我国相关昆虫类群的本底数据非常缺乏。作为基于特定基因序列的物种划分方法, DNA条形码在标本鉴定、新物种发现、生物多样性保护、种群遗传和进化等研究领域具有重要的应用价值。本文报道了福建戴云山国家级自然保护区双翅目、膜翅目和鞘翅目3个类群访花昆虫的815条线粒体COI条形码数据, 并详细提供了所获样品的海拔分布信息。该数据集可为地区性昆虫多样性的DNA条形码数据库构建、隐存种发现、海拔梯度物种遗传多样性和生物多样性保护等方面研究提供帮助。

关键词: 戴云山; 海拔梯度; 马氏网陷阱; DNA条形码

数据库(集)基本信息简介

数据库(集)名称	戴云山国家级自然保护区不同海拔访花昆虫的DNA条形码数据集
作者	罗小燕, 李强, 黄晓磊
通讯作者	黄晓磊(huangxl@fafu.edu.cn)
时间范围	2021年
地理区域	福建泉州市德化县, 25°38'–25°43' N, 118°05'–118°20' E
文件大小	107.63 KB
数据量	815条形码序列; 815条样品记录
数据格式	*.fasta, *.xlsx
数据链接	http://www.dataopen.info/article/298 http://doi.org/10.24899/do.202307003 https://www.biodiversity-science.net/fileup/1005-0094/DATA/2023236.zip
数据库(集)组成	数据集共包括1个序列数据文件, 1个样品信息文件

罗小燕, 李强, 黄晓磊 (2023) 戴云山国家级自然保护区访花昆虫DNA条形码数据集. 生物多样性, 31, 23236. doi: 10.17520/biods.2023236.

Luo XY, Li Q, Huang XL (2023) DNA barcode reference dataset for flower-visiting insects in Daiyun Mountain National Nature Reserve. Biodiversity Science, 31, 23236. doi: 10.17520/biods.2023236.

DNA barcode reference dataset for flower-visiting insects in Daiyun Mountain National Nature Reserve

Xiaoyan Luo^{ID}, Qiang Li, Xiaolei Huang^{ID*}

State Key Laboratory of Ecological Pest Control for Fujian Taiwan Crops; College of Plant Protection, Fujian Agriculture and Forestry University, Fuzhou 350002

ABSTRACT

Flower-visiting and pollinating insects play vital roles in maintaining ecosystem functions, but the biodiversity data of

收稿日期: 2023-06-30; 接受日期: 2023-08-07

基金项目: 国家科技基础资源调查专项(2018FY100400)

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: huangxl@fafu.edu.cn

these insect groups has been grossly inadequate in China. As a species identification method based on specific gene sequences, DNA barcoding has important application value in specimen identification, discovery of new species, biodiversity conservation, population genetics and evolutionary research. In this study, a total of 815 mitochondrial *COI* barcodes of flower-visiting insects from Diptera, Lepidoptera and Coleoptera in Daiyun Mountain National Nature Reserve were sequenced and analyzed. The distributions of the insect samples at different elevation were also provided in detail. This dataset can help in constructing regional insect DNA barcode databases, discovering cryptic species, studying altitudinal genetic diversity and biodiversity conservation.

Key words: Daiyun Mountain; elevational gradient; Malaise trap; DNA barcode

Database/Dataset Profile

Title	DNA barcode reference dataset for flower-visiting insects in Daiyun Mountain National Nature Reserve
Author(s)	Xiaoyan Luo, Qiang Li, Xiaolei Huang
Corresponding author	Xiaolei Huang (huangxl@fafu.edu.cn)
Time range	2021
Geographical scope	Dehua County (Fujian), 25°38'–25°43'N, 118°05'–118°20'E
File size	107.63 KB
Data format	*.fasta, *.xlsx
Data link	http://www.dataopen.info/article/298 http://doi.org/10.24899/do.202307003 https://www.biodiversity-science.net/fileup/1005-0094/DATA/2023236.zip
Database/Dataset composition	The dataset includes a total of 1 sequence data file and 1 sample information file.

DNA条形码(DNA barcoding)是一种基于DNA序列的物种识别方法,它利用物种中具代表性的、标准的、易于扩增且具有一定保守性和变异性的DNA片段作为识别标记,用于物种鉴定和亲缘关系分析,一定程度上克服了传统鉴定方法中可能存在的主观性和技术难题,已成为物种鉴定的重要方法之一(Hebert et al, 2003a, b)。线粒体细胞色素c氧化酶I亚基(cytochrome c oxidase subunit I, *COI*)已被证明可有效用于动物物种鉴定(Hebert et al, 2004; Hajibabaei et al, 2006; Lopez-Vaamonde et al, 2021)、隐存种发现(Li et al, 2020)、入侵物种监测(Xu et al, 2018)、生态系统物种组成与多样性(Valentini et al, 2009)、物种保护(Rubinoff, 2006; Xu et al, 2018)等方面研究。昆虫作为动物界最大的类群,具有种类多、数量大、分布广的特点,是多样性最高的生物类群之一,也是生物多样性研究的良好材料(Basset et al, 2012)。昆虫物种的可靠鉴定和新物种多样性的发现一直是昆虫学和生物分类学领域的重要问题和难题, DNA条形码在这方面可以提供重要助力。

访花昆虫是在显花植物上活动较为频繁的昆虫类群,与植物之间形成了紧密的物种间关系,对生态系统功能的稳定性和多样性起着关键作用,在

农业生产、生物多样性保护和生态系统维护等方面具有重要研究意义(Ollerton et al, 2011; Hall & Martins, 2020)。在已知的访花昆虫中,膜翅目、双翅目和鞘翅目是数量最多且最具物种多样性的类群(刘娅萌等, 2020; Saunders et al, 2023)。膜翅目中的大部分类群均具有访花传粉的功能,对农作物和野生植物的生长起着重要作用(Potts et al, 2010)。双翅目也是重要的访花类群,在气候条件受限的情况下,甚至具备比膜翅目更加稳定高效的传粉能力(Saunders et al, 2023)。一些研究表明,双翅目和鞘翅目可能是早期被子植物的重要访问者,鞘翅目与开花植物之间存在复杂的适应辐射和趋同进化关系(Thien, 1980; Bernhardt, 2000; Ssymank et al, 2008)。

我国访花和传粉昆虫的本底数据一直极为匮乏,亟需开展这方面的研究以及相关数据的共享。考虑到DNA条形码参考库对于昆虫多样性研究具有重要价值,本文报道了福建戴云山自然保护区双翅目、膜翅目和鞘翅目访花昆虫的815条线粒体*COI*条形码数据及其分析,并提供了所获样品的详细海拔分布信息。该数据集可为亚热带昆虫DNA条形码数据库构建、隐存种发现、海拔梯度遗传多样性和物种间关系等方面研究提供帮助。

1 数据采集和处理方法

1.1 研究区域和监测样地建设概况

福建戴云山自然保护区位于福建省中部德化县内的上涌、赤水、大铭、雷峰、南埕、桂阳六镇的交界处(118°05′–118°20′ E, 25°38′–25°43′ N), 主峰小戴云海拔1,856 m, 有“闽中屋脊”之称。戴云山具有我国东南沿海典型的山地森林生态系统, 野生动植物资源丰富, 垂直分异明显, 小气候突出(林鹏, 2003)。基于海拔梯度生物多样性联合研究网络(<https://best-mountains.org>), 我们构建了戴云山海拔梯度昆虫多样性马氏网监测样线。为降低人为干扰的影响, 在900–1,600 m海拔梯度范围内, 选择在植物样方中相对开阔的地带, 按照沿海海拔梯度间隔100 m的高差, 布设了8个马氏网监测样点(图1), 开展昆虫多样性的长期监测。

1.2 数据收集和样本保存

用于本研究的昆虫样本收集时间为2021年5–7月, 样品收集频率为每15 d一次。所收集的样本标注好相关信息(地点、马氏网编号、海拔和日期)后放入–20℃冰箱中冷冻保存, 以防止DNA的降解。在对马氏网标本进行整理并鉴定至科级或形态种的基础上, 根据各类群已知的生物学信息(即是否具有访花习性), 从膜翅目、双翅目、鞘翅目中挑选



图1 福建戴云山8个昆虫监测样地示意图

Fig. 1 The location of eight insect monitoring plots in Daiyun Mountain of Fujian

用于获取DNA条形码的样本。

1.3 DNA提取和COI基因扩增、电泳检测及测序

对每个样本进行单独的DNA提取和PCR扩增。利用试剂盒(Dneasy Blood & Tissue Kit)提取昆虫的全基因组DNA, 使用在无脊椎动物中应用最广泛的通用引物 LCO1490 (5′-GGTCAACAAATCATAAAGATATTGG-3′)和HCO2198 (5′-TAAACTTCAGG GTGACCAAAAAATCA-3′)扩增COI基因。COI基因的扩增PCR反应体系为: 模板DNA 3 μL, 2 × Super-Taq PCR Mix 12.5 μL, 上下游引物各1.25 μL (10 μM), 使用无菌水补足至25 μL。PCR反应条件为: 95℃预变性2 min; 95℃变性15 s, 54℃退火15 s, 72℃延伸11 s, 进行33个循环; 72℃充分延伸5 min; 4℃保存。在PCR反应程序结束后, 取2 μL PCR产物, 用1%琼脂糖凝胶电泳进行检测, 根据凝胶电泳图像分析系统检测分析的结果, 将目的条带的扩增产物送至北京擎科生物科技有限公司进行测序。

1.4 分子分类单元划分

为揭示获取的DNA条形码数据所代表的昆虫多样性, 使用ABGD (Automatic Barcode Gap Discovery, <https://bioinfo.mnhn.fr/abi/public/abgd/>) (Puillandre et al, 2012)对所获取的DNA条形码序列进行分子分类单元(molecular operational taxonomic units, MOTUs)划分。ABGD是基于遗传距离算法的物种划分工具, 同一物种的样本将被划分在一个Group中。在进行ABGD分析过程中, 将最小相对gap宽度值X设置为1.5, 种内先验差异值P设置为0.001–0.1, 其他参数则保持默认设置。

2 数据描述

本数据集包括: (1)戴云山双翅目、膜翅目和鞘翅目访花昆虫COI条形码序列文件(fasta格式); (2)样品信息文件(xlsx格式)。序列文件包括815条条形的碱基序列, 其中膜翅目414条, 双翅目311条, 鞘翅目90条。序列长度基本上都在600 bp以上(813条序列长度大于600 bp, 2条序列长度在560和600 bp之间)。样品信息文件包括采集日期、海拔、物种编号、序列长度、BLAST比对结果等。

根据ABGD进行物种划分, 可将815条序列划分为343个分子分类单元(物种), 包括膜翅目191种, 双翅目114种, 鞘翅目38种。DNA条形码数量和物种

数在各海拔占比如图2所示, 海拔1,200 m和1,300 m所获分子分类单元数和条形码数占比最高, 明显超过50%。各海拔独有物种情况如图3所示, 海拔900 m

(7种)、海拔1,000 m (15种)、海拔1,100 m (3种)、海拔1,200 m (107种)、海拔1,300 m (66种)、海拔1,400 m (18种)、海拔1,500 m (3种)、海拔1,600 m (22种)。

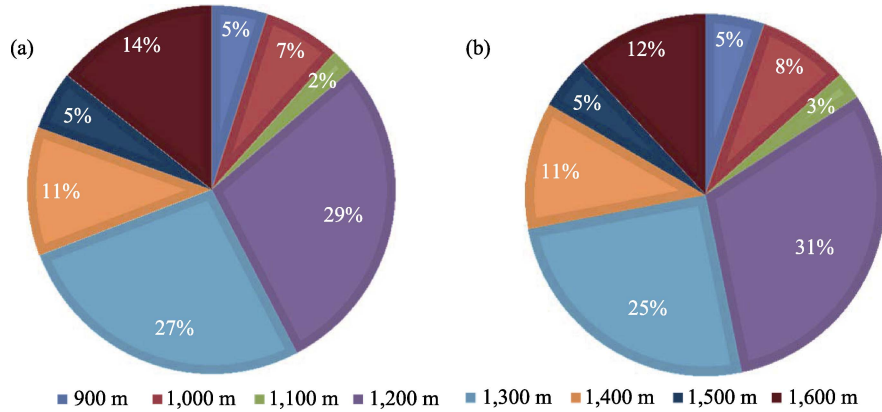


图2 分子分类单元(a)和条形码序列(b)数量在各海拔带的占比情况

Fig. 2 Proportions of numbers of molecular operational taxonomic units (a) and barcode sequences (b) across different elevational bands

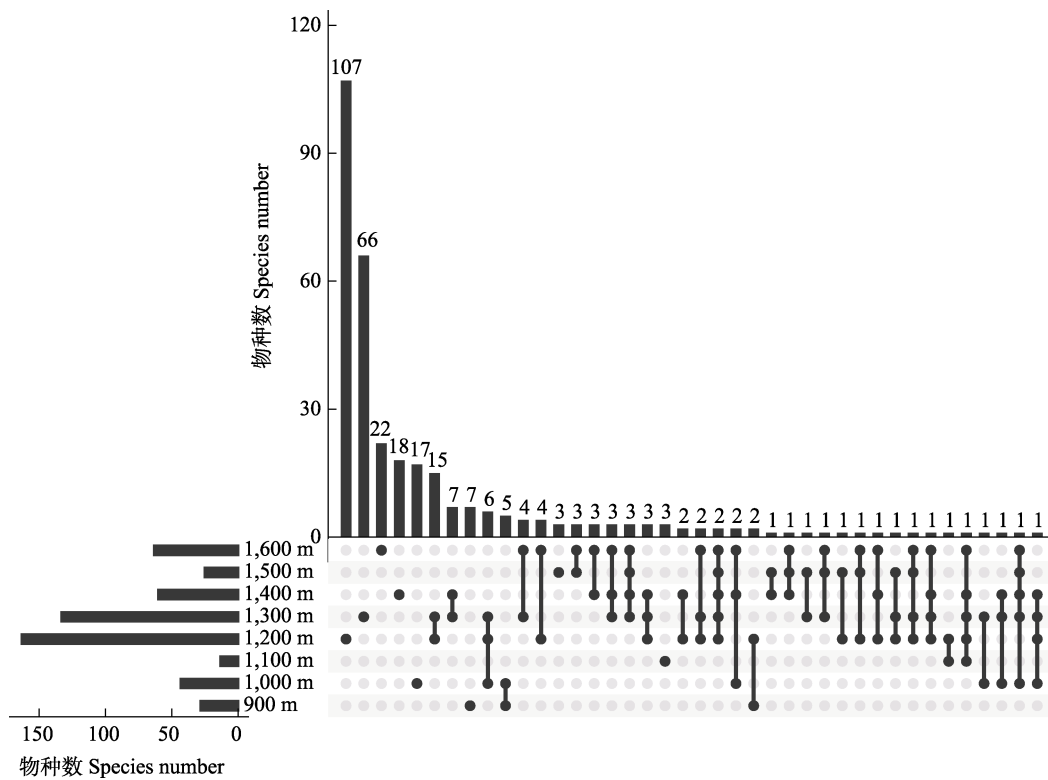


图3 不同海拔带的物种分布。集合图可分为上(柱状图)、下(左侧的条形图、中间的海拔和右侧的点阵图)两个部分。点阵图中单个点代表该分组的特有物种, 连接的点代表与其他分组的共有物种, 上部分柱状图用于展示不同组之间共有或独有的物种数量, 下部分左侧的条形图代表不同海拔上的物种数量情况。

Fig. 3 Species distribution at different elevational bands. The UpSet plot can be divided into the upper (histogram) and the bottom (the bar chart on the left, the elevation in the middle, and the dot plot on the right) parts. In the dot plot, a single point represents the endemic species of a particular group, while connected points represent shared species with other groups. The upper bar chart is used to show the number of shared or unique species among different groups. The bottom left bar chat shows the number of species in different elevations.

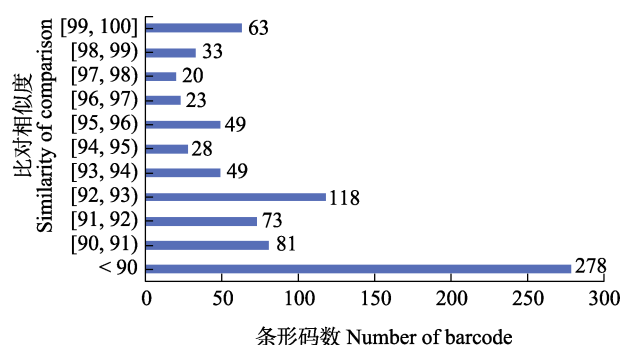


图4 本研究DNA条形码序列的BLAST比对情况
 Fig. 4 The statistics of BLAST alignment results for DNA barcodes obtained in this study

根据在NCBI数据库进行BLAST同源比对的结果, 仅63条比对结果在99%以上, 其中膜翅目34条, 双翅目26条和鞘翅目3条, 分别占各类群总获条形码数的8.21%、8.36%和3.33%; 超过200条序列比对结果低于90% (图4), 暗示公共数据库中并没有相关序列所代表的近缘物种, 也表明本研究提供了大量新测定的访花昆虫DNA条形码序列。

3 数据质量控制和评估

所有样本均为马氏网被动收集获得, 被动收集的方式可以连续采样, 还能很大程度上降低人为影响。DNA提取、PCR扩增、序列处理和比对过程均由同一位研究人员进行, 以减少实验操作误差。分子实验设置了阴性和阳性对照, 阴性对照用于监测反应中的污染和验证结果的特异性, 阳性对照用于验证PCR扩增反应的灵敏度和有效性, 帮助及时发现和处理潜在的污染和技术问题, 采用标准化实验流程, 以保证能够获取准确、可靠的结果。所得序列均使用BioEdit软件(Hall, 1999)结合序列峰图进行检验, 对出现双峰等峰图质量不好的序列进行重新扩增和送测。对于峰图良好的序列, 去除其头尾易发生错配的引物结合处(约20–50 bp), 以获得最终的序列文件。将筛选后的序列在NCBI上进行BLAST同源比对, 剔除明显不是所用样本的污染序列, 并根据比对结果记录每条序列的相似度和近似物种名, 帮助进一步使用数据过程中确定样本所属物种和可能的近缘种。

4 数据使用方法和建议

该数据集可以为地区性昆虫DNA条形码数据


库构建提供序列, 为访花昆虫物种鉴定和生物多样性保护提供支持。通过长期的监测和相关数据的补充, 可以丰富基于DNA条形码的生物多样性数据库, 将对物种鉴定、新物种发现、生物多样性保护、种群遗传学和进化等研究具有重要价值。本数据集还提供了序列数据的海拔信息, 为进一步开展昆虫多样性的海拔梯度格局相关研究提供了基础数据。我们对本数据集的815条DNA条形码进行了同源比对, 发现超过90%的序列在GenBank并不存在近缘序列, 通过进一步的数据挖掘可能有助于发现访花昆虫的隐存种多样性。

致谢: 感谢“海拔梯度生物多样性联合研究网络”的所有师生对样地建设的贡献, 感谢戴云山国家级自然保护区陈仲阳师傅在采样工作中的帮助, 感谢福建农林大学植物保护学院孙增辉、王晴同学在DNA提取实验过程中提供的帮助。

作者分工: 罗小燕负责DNA提取、条形码扩增、数据统计整理及文稿的撰写; 李强进行序列校对和协助DNA提取; 黄晓磊提供样本及实验资源, 构思与设计研究, 以及审阅改进本文稿。

ORCID

罗小燕  <https://orcid.org/0009-0003-3848-8777>

黄晓磊  <https://orcid.org/0000-0002-6839-9922>

参考文献

- Basset Y, Cizek L, Cuénoud P, Didham RK, Guilhaumon F, Missa O, Novotny V, Ødegaard F, Roslin T, Schmid J, Tishechkin AK, Winchester NN, Roubik DW, Aberlenc HP, Bail J, Barrios H, Bridle JR, Castaño-Meneses G, Corbara B, Curletti G, DaRocha W, De Bakker D, Delabie JHC, Dejean A, Fagan LL, Floren A, Kitching RL, Medianero E, Miller SE, Oliveira E, Orivel J, Pollet M, Rapp M, Ribeiro SP, Roisin Y, Schmidt JB, Sørensen L, Leponce M (2012) Arthropod diversity in a tropical forest. *Science*, 338, 1481–1484.
- Bernhardt P (2000) Convergent evolution and adaptive radiation of beetle-pollinated angiosperms. *Plant Systematics and Evolution*, 222, 293–320.
- Hajibabaei M, Janzen DH, Burns JM, Hallwachs W, Hebert PDN (2006) DNA barcodes distinguish species of tropical Lepidoptera. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 103, 968–971.

- Hall DM, Martins DJ (2020) Human dimensions of insect pollinator conservation. *Current Opinion in Insect Science*, 38, 107–114.
- Hall TA (1999) BioEdit: A user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT. *Nucleic Acids Symposium Series*, 41, 95–98.
- Hebert PDN, Cywinska A, Ball SL, de Waard JR (2003a) Biological identifications through DNA barcodes. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 270, 313–321.
- Hebert PDN, Penton EH, Burns JM, Janzen DH, Hallwachs W (2004) Ten species in one: DNA barcoding reveals cryptic species in the neotropical skipper butterfly *Astraptes fulgerator*. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 101, 14812–14817.
- Hebert PDN, Ratnasingham S, de Waard JR (2003b) Barcoding animal life: Cytochrome *c* oxidase subunit 1 divergences among closely related species. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 270, S96–S99.
- Li Q, Deng J, Chen C, Zeng LD, Lin XL, Cheng ZT, Qiao GX, Huang XL (2019) DNA barcoding subtropical aphids and implications for population differentiation. *Insects*, 11, 11.
- Lin P (2003) Comprehensive Scientific Investigation Report on Daiyun Mountain Nature Reserve in Fujian. Xiamen University Press, Xiamen. (in Chinese) [林鹏 (2003) 福建戴云山自然保护区综合科学考察报告. 厦门大学出版社, 厦门.]
- Liu YM, Lu XL, Ding SY, Zhou LY, Zhang CC (2020) Distribution patterns of pollination insect community under different agricultural landscape context. *Acta Ecologica Sinica*, 40, 2376–2385. (in Chinese with English abstract) [刘娅萌, 卢训令, 丁圣彦, 周立垚, 张晨晨 (2020) 不同农业景观背景下传粉昆虫群落的分布差异. *生态学报*, 40, 2376–2385.]
- Lopez-Vaamonde C, Kirichenko N, Cama A, Doorenweerd C, Godfray HCJ, Guiguet A, Gomboc S, Huemer P, Landry JF, Laštůvka A, Laštůvka Z, Lee KM, Lees DC, Mutanen M, van Nieukerken EJ, Segerer AH, Triberti P, Wieser C, Rougerie R (2021) Evaluating DNA barcoding for species identification and discovery in European gracillariid moths. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 9, 626752.
- Ollerton J, Winfree R, Tarrant S (2011) How many flowering plants are pollinated by animals? *Oikos*, 120, 321–326.
- Potts SG, Biesmeijer JC, Kremen C, Neumann P, Schweiger O, Kunin WE (2010) Global pollinator declines: Trends, impacts and drivers. *Trends in Ecology & Evolution*, 25, 345–353.
- Rubinoff D (2006) Utility of mitochondrial DNA barcodes in species conservation. *Conservation Biology*, 20, 1026–1033.
- Saunders ME, Kendall LK, Lanuza JB, Hall MA, Rader R, Stavert JR (2023) Climate mediates roles of pollinator species in plant–pollinator networks. *Global Ecology and Biogeography*, 32, 511–518.
- Ssymank A, Kearns CA, Pape T, Thompson FC (2008) Pollinating flies (Diptera): A major contribution to plant diversity and agricultural production. *Biodiversity*, 9, 86–89.
- Thien LB (1980) Patterns of pollination in the primitive angiosperms. *Biotropica*, 12, 1–13.
- Valentini A, Pompanon F, Taberlet P (2009) DNA barcoding for ecologists. *Trends in Ecology & Evolution*, 24, 110–117.
- Xu SZ, Li ZY, Jin XH (2018) DNA barcoding of invasive plants in China: A resource for identifying invasive plants. *Molecular Ecology Resources*, 18, 128–136.

(责任编辑: 朱朝东 责任编辑: 李会丽)



•综述•

生态网络分析：从集合群落到集合网络

冯志荣^{1,2}, 陈有城^{1,3}, 彭艳琼^{ID¹}, 李莉^{ID³}, 王波^{ID^{1*}}

1. 中国科学院西双版纳热带植物园热带森林生态学重点实验室, 云南勐腊 666303; 2. 中国科学院大学, 北京 100049; 3. 贵州师范大学生命科学学院, 贵阳 550025

摘要: 在景观尺度上, 沿不同环境梯度分布着多个局域群落, 这些局域群落通过物种扩散相联系, 形成了集合群落 (metacommunity)。当同时考虑集合群落的物种组成和种间互作时, 出现了集合网络 (metanetwork) 的概念。近年来, 基于集合网络的概念, 运用网络分析的方法描述物种互作在多个群落中的分布和动态成为生态网络研究的新趋势。在网络分析中, 研究的尺度及对应于不同数据类型的众多网络指标及其统计推断思路常常让研究者感到困惑。本文首先对网络指标进行了归类整理, 将其划分为全局网络指标和局域网络指标, 解释了网络指标的应用场景、计算过程和生态学意义, 讨论了采样强度对网络指标的影响以及指标之间的相关性; 介绍了基于互作多样性的网络 β 多样性指标。随后, 梳理了网络分析中基于单一网络指标和网络 β 多样性指标的统计推断思路。在此基础上, 总结了近年来从集合群落到集合网络的研究趋势的演变。我们对网络分析面临的问题进行了总结并对未来的研究方向进行了展望。强调在研究性论文中应该考虑物种系统发育关系对网络组成和互作的影响。多层网络能从更广泛的物种互作尺度反映群落结构, 揭示更加全面的群落动态。集合网络的分析思路应保持一致, 以利于在不同研究之间进行比较。

关键词: 生态网络; 集合群落; 集合网络; 网络指标; 网络 β 多样性

冯志荣, 陈有城, 彭艳琼, 李莉, 王波 (2023) 生态网络分析: 从集合群落到集合网络. 生物多样性, 31, 23171. doi: 10.17520/biods.2023171.

Feng ZR, Chen YC, Peng YQ, Li L, Wang B (2023) Ecological network analysis: From metacommunity to metanetwork. Biodiversity Science, 31, 23171. doi: 10.17520/biods.2023171.

Ecological network analysis: From metacommunity to metanetwork

Zhirong Feng^{1,2}, Youcheng Chen^{1,3}, Yanqiong Peng^{ID¹}, Li Li^{ID³}, Bo Wang^{ID^{1*}}

1 Key Laboratory of Tropical Forest Ecology, Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Mengla, Yunnan 666303

2 University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049

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

ABSTRACT

Background & Aims: At the landscape scale, multiple local communities are distributed along environmental gradients, and these local communities are interconnected through species dispersal, together forming metacommunity. When considering both the species composition and interspecific interactions of metacommunity, the concept of metanetwork emerges. With methods in network analysis, metanetwork illustrate the distribution of species interactions across multiple communities. The research scale and numerous network metrics corresponding to different data types often confuse researchers.

Progress: We begin by categorizing and organizing network metrics, and then proceed to differentiate between global and local network metrics. This provides explanations for their application scenarios, computation processes, and ecological significance, while also discussing the impact of sampling intensity on these metrics and exploring their relationships. We introduce the network β -diversity metrics that are computed based on interaction diversity. Subsequently, we outline the statistical inference approaches used in network analysis, incorporating both individual network metrics and network β -diversity metrics. Finally, we provide a summary of the recent research trends, which

收稿日期: 2023-05-26; 接受日期: 2023-08-19

基金项目: 国家自然科学基金(32171527; 31770463)

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: wangbo@xtbg.ac.cn

has shifted from metacommunity to metanetwork.

Prospects: We stress the significance of taking into account the influence of phylogenetic relationships on network composition and interactions in research papers. Multilayer networks offer the capability to represent community structures at a wider scale of species interactions, thus revealing more comprehensive community dynamics. Consistency in the analytical approach of metanetworks is vital for facilitating comparisons across diverse studies.

Key words: ecological networks; metacommunity; metanetwork; network metrics; network β -diversity

所有生物都是特定生物群落的一员, 并与群落中的其他生物进行着互作, 物种及种间互作共同构成了整个群落(Proulx et al, 2005)。生态网络(ecological network)的理念将群落中的物种组成和种间互作统一在一个整体的理论框架之内, 用来揭示群落的组织模式和动态机制(Proulx et al, 2005)。通过生态网络分析, 我们可以从两方面理解生物群落: (1)生态过程和进化过程及其共同作用在塑造群落物种组成和互作中的作用。生态过程包括外在因素(external factors)和内在动力(internal dynamics): 外在因素包括扩散限制(dispersal constraints)和环境限制(environmental constraints); 内在动力包括竞争、捕食、共生等种间互作(Belyea & Lancaster, 1999)。进化过程包括系统发育追踪、适应性辐射、协同进化等(Ponissio et al, 2019; Blasco-Costa et al, 2021)。(2)间接作用对网络结构的影响。网络结构展示了物种间的直接和间接互作的路径, 呈现了间接作用的影响如何在系统中扩散, 如何影响物种的种群动态和种间关系。而且, 由于构建网络的数据和目的不同, 我们可以构建不同类型的网络, 用于呈现生态系统中能量和物质的流动、集合群落动态(metacommunity dynamics)、免疫遗传多样性和协同进化等多种生物学过程和关系。因此, 网络分析能够揭示生态系统的构建过程以及直接效应和间接效应对生态系统动态的影响(Guimarães, 2020)。

网络的概念源自数学的一个分支——图论(graph theory)。网络指由顶点(vertex)和边(edge)组成的图形, 顶点有时也被称为节点(node), 边有时也被称为连接(link)。生态网络的数据本质是包括了物种及种间互作的邻接矩阵(adjacency matrix)。该邻接矩阵可以图形化为由节点和连接组成的图形, 即网络。理论上, 任何包括了节点及其互作的邻接矩阵都可以图示为一个网络, 无论这些节点代表的是蛋白质、个体、群体、物种甚至一个群落。在生态学领域, 节点可能是不同的生物组织水平(个体、

物种、种群、功能团、群落或网络)(Pilosof et al, 2017; Guimarães, 2020)。

网络可分为单模(one-mode network, 如食物网或物种共存网络)(Pascual & Dunne, 2005; Freilich et al, 2018)和双模(two-mode network, 也称为二分网络bipartite network, 如植物-传粉者、寄主-寄生者等)(Dormann et al, 2008)。单模网络中所有的节点之间都可能发生互作关系。双模网络将整个网络节点分为两类, 连接只存在于两类节点之间, 而不发生在两类节点之内(Saavedra et al, 2009)。例如: 昆虫与植物的双模网络, 两类节点分别是昆虫和植物, 这样的网络中仅考虑昆虫和植物之间的互作, 而不考虑昆虫和昆虫或植物与植物同一类别内的互作。双模网络的优势是互作关系的类型以及互作的对象都是确定的, 因此容易解释其生态学意义。根据连接的类型, 可将双模网络分为互惠网络和拮抗网络。互惠网络, 如: 植物-传粉者(黄双全, 2007; Schleuning et al, 2014; Librán-Embid et al, 2021)、果实-种子传播者(Emer et al, 2018)以及植物-蚂蚁(王剑等, 2020)之间的相互作用网络。拮抗网络, 如: 寄主-寄生者(Runghen et al, 2021)以及植物-植食昆虫(Ibanez et al, 2016)之间的相互作用网络。

根据是否考虑互作的强度, 双模网络可分为: 定性(或非加权)或定量(加权)网络。定性网络仅展示每两个物种之间是否存在互作, 存在则邻接矩阵的元素为1, 否则为0, 所有的互作都被认为是生态等效的(Almeida-Neto & Ulrich, 2011)。对于定量网络(weighted network), 在计算网络指标时会考虑互作的权重, 即描述互作关系强度的频率(例如, 植物在空间或时间上与动物互作的次数)或多度数据(例如, 与植物互作的动物的个体数量)(Bascompte, 2009)。

网络分析已经成为群落生态学中多物种互作关系研究的常见方法。但是不同的研究因其构建网络的数据集不同(例如: 基于多度、共存频率的网络或基于实际观测到的物种互作频率的网络)而得到

不同的网络类型(例如: 单模网络/二分网络或加权/非加权网络) (Proulx et al, 2005)。研究者常常选择计算特定的指标来描述网络, 丰富的(或冗余的)网络指标常常令读者困惑。而有些指标仅适用于特定的网络类型, 使用不当不仅无法解释其生态学意义, 还可能会造成误解, 得出错误的结论。

生态网络的研究中基于物种共存关系进行的网络推断在方法和结果上存在争议(Freilich et al, 2018; Blanchet et al, 2020)。而基于实验观测的、确定的种间关系构建的生态网络接受度更高(Fang & Huang, 2013; 黄双全, 2018; Li et al, 2020), 相关的研究案例和新的理念、方法不断迭代, 解释力逐步深入。因此, 本文将仅仅讨论基于实验观测的、互作关系明确的二分网络及其研究进展。本文的主要目的包括: (1)解释常见的全局(global network metric)及局域网络指标(local network metric)的生态学意义及指标的相关性并解释网络的 β 多样性; (2)对网络指标进行统计分析的思路; (3)呈现从集合群落(metacommunity)到集合网络(metanetwork)的研究趋势; (4)对网络分析的未来发展方向进行展望。

1 网络的指标描述: 网络指标和网络的 β 多样性

基于构建的网络, 我们可以选择不同的指标对网络进行描述。对于单个网络, 可以计算相应的指标(附录1)来描述网络的整体特性, 即网络的 α 多样性。根据群落的种间互作关系及其频率, 还可以计算不同网络间互作的差异, 即网络的 β 多样性(Poisot et al, 2012; Ohlmann et al, 2019)。

1.1 单一网络指标

我们可以计算一系列指标来描述单个网络, 这些网络指标可分为描述网络整体属性的全局网络指标, 以及描述网络节点或连接的局部属性的局部网络指标。R软件的Bipartite包是进行网络分析的附加包, 其中用于计算网络指标的函数有34个(Dormann et al, 2008)。根据指标代表的网络属性以及指标的生态学意义, 我们将网络指标划分为9大类: 连通性、对称性、专业化、多样性、嵌套性、模块性、聚集性、稳健性及群落指标(附录1)。每一个网络属性可能由多个指标来描述。为了对网络的属性和具体的指标进行区分, 我们用“某某性”来描

述一类网络属性, 例如: 连通性、对称性; 我们用“某某度”来描述具体的网络指标, 例如: 连接度(connectance)、互作专业化度(specialization, H_2')、互作均匀度(interaction evenness)等。这些指标一部分来自经典的网络分析, 例如: 描述局域网络特征的连接度、平均连接数、网络不对称度等指标。另外一些指标来自生态学研究。例如, 描述二分网络嵌套性的多个指标最初用来描述岛屿上物种分布的重合度, 在网络分析中则用于描述物种互作对象的重合度(刘灿然等, 2002; Almeida-Neto et al, 2008)。还有一些指标来自群落生态学, 描述了物种资源利用的分化或重叠, 包括, 生态位重叠(niche overlap)、聚集度(togetherness)、分化度(C score)等。这些网络指标虽然来源领域不同但往往是对同一网络属性从不同角度的观察。在理解网络指标计算过程的基础上阐明其可能的生态学意义, 对科研实践中选择合理的网络指标至关重要。

1.1.1 采样强度对网络指标的影响

生态网络分析需要对群落物种组成和互作关系进行采样, 采样的完整性会影响网络指标的计算结果(Llopis-Belenguier et al, 2023)。对物种丰富度(species richness)的采样表明, 一个群落的物种丰富度会随着采样强度的增加而趋近渐近线(asymptote), 对物种互作关系的采样也会呈现类似的模式(Henriksen et al, 2019)。获得群落中物种互作关系的渐近线比得到物种多度的渐近线更加困难, 因为物种互作关系可能具有多种组合, 而稀有种互作关系需要更大的采样强度才能呈现(Henriksen et al, 2019)。一项对植物-传粉者网络的研究显示, 当对传粉者类群的采样强度达到80%时, 对互作关系的记录仅达到了55%, 当采样强度再增加64%, 可以检测到90%的传粉者, 但要检测到90%的互动需要增加5倍的采样强度(Chacoff et al, 2012)。对于植物-传粉者网络来说, 多数植物-传粉者关系的采样都是不完整的, 特别是对于花期长、花量大的专性互作, 亦或者那些花期短且花朵稀少的兼性互作植物。因此, 采样强度不仅影响网络的物种数量(网络大小), 也会影响种间互作关系, 而网络大小和互作关系会进一步影响其他网络指标(Nielsen & Bascompte, 2007)。

可以使用计算机模拟数据和对实际采样数据

进行重抽样的方法来研究采样强度对网络参数的影响。一项基于模拟网络数据的研究结果表明, 对于泛化互作网络, 网络指标倾向于高估专性互作的作用; 基于物种丰富度的采样完整性估计则会导致网络的互作专业化性被高估(Fründ et al, 2016)。而对实际采样数据的研究表明: 互作专业化度不受采样强度和网络大小的影响(Blüthgen et al, 2006)。较低的采样强度会导致低的模块度, 而嵌套度(Nielsen & Bascompte, 2007)、连接度和互作专业化度对采样强度是稳健的(Rivera-Hutinel et al, 2012; Llopis-Belenguier et al, 2023)。互作矩阵的填充度(指邻接矩阵中非0单元格的数目, 代表了互作关系的采样量)对分化度和嵌套性的影响很大, 而且对边际多度的分布也有影响(Ulrich & Gotelli, 2007)。Casas等(2018)采用自助法(bootstrapping)对节点数从16到115, 连接数从17到2,745的网络进行的模拟研究显示, 连接度、嵌套度、模块度3个指标达到稳定所需的采样强度是不同的。而且, 对于其中两个最大的网络, 重抽样可以获得稳定的网络指标, 但是对于3个最小的网络, 网络指标随着重抽样数量的增加并未呈现出逐渐稳定的趋势(Casas et al, 2018)。

专性互作可能对网络指标具有显著的影响, 但是之前尚未进行过这方面的研究。而在群落数据的分析中, 该问题已经得到了相当大的关注。尽管一对一互作在网络中的比例很高(约为40%), 而且它们可能会在某些指标的计算中非常关键, 排除一对一互作无论是对人工模拟网络还是对观测网络的指标影响都较小(Dormann et al, 2009)。对于定性指标, 对单个观测值的不敏感暗示稀有互作是随机分布的。然而, 对于定量指标, 这种不敏感暗示物种间高的互作频率在指标的计算中占主导地位。另一种可能是, 除了高频互作之外, 其他互作频率的变化对指标的影响很小。其生态学解释是, 稀有物种对二阶网络模式(如连通度、嵌套性等)的贡献不大, 暗示它们在传粉网络中的生态重要性较低。

采样的完整性不仅决定网络的组成, 还能决定网络中物种间的互作, 从而对网络指标造成影响。虽然一些研究表明网络指标对采样的完整性是稳健的, 但是这种关系可能和网络本身的特征有关。有些网络倾向于更普遍的泛化互作, 而另外一些倾向于由专性互作组成, 网络本身的性质也会决定采

样完整性和网络指标间的关系。因此, 在进行网络分析之前进行采样的完整性估计是必要的步骤。而且不仅可以对个体数-物种数进行稀疏曲线估计, 还可以通过互作频率-互作关系数量的稀疏曲线来估计互作关系采样的完整性。

1.1.2 网络指标间的相关性

大量的指标为从不同角度描述网络特征提供了丰富的选项, 但是指标的冗余和指标间的相关性使得在实际分析中选择合适的指标成为一个棘手的问题。网络分析的初始数据是通过野外观察、采样得到的物种互作矩阵, 网络指标都是基于该矩阵计算得到的。各种不同的指标实际上都是在衡量维度(即物种数量)或连接(互作的数量)这两个网络特征。网络维度和连接是最基本的网络描述, 从数据的角度看, 网络指标可分为一阶指标(如物种数量、多度及其互作关系、频率)和二阶指标(如连通度和嵌套度)。由于二阶指标是基于二阶指标计算得到的, 因此可以看作一阶指标的衍生结果, 指标间的关联成为由计算方法决定的必然。在实际分析中, 选择合适的指标是分析的第一步。合理的指标选择策略应该紧扣所提出的科学问题, 在明确指标生态学意义的基础上根据研究网络的特性来选择。甚至, 在对数据的预分析中可以提供选择指标的过程, 通过主成分分析(principal component analysis, PCA)或因子分析的方法来对主要的网络指标进行概括和提炼, 以此作为指标选择的依据。对于不同类型的互作网络(例如: 传粉网络、寄生者-寄主网络、资源利用网络), 由于网络的连接所代表的生态学意义不同, 指标间可能表现出不同的相关模式。

连接度是最常用的网络指标, 与多个其他网络指标间表现出显著的相关, 如与脆弱度(vulnerability)、连接密度(linkage density)、网络不对称度(web asymmetry)、分化度成负相关, 与互作均匀度(Alatalo interaction evenness)、聚类系数(cluster coefficient)、聚集度成正相关(Dormann et al, 2009)。连接度是描述网络连接性的指标, 导致连接度和其他指标之间存在相关的原因是, 其他的网络指标可能反映了连接性的一个方面(例如: 连接的普遍度、聚集度或连接专业化度)亦或不同层次(例如: 营养级水平、物种水平)的连接性。

除了对网络指标进行相关分析, 还可以对其进

行聚类 and 主成分分析, 以探讨网络指标间的共性。基于观察到的传粉网络的标准化指标, 对网络指标进行分组的结果表明, PCA第一主轴主要代表描述高营养级物种或受高营养级物种数影响的指标, 而第二主轴主要受到低营养级物种数量、关联度(V-ratio)和普遍度(generality)的影响。网络维度对几乎所有网络指标都具有根本的影响(Dormann et al, 2009)。聚类分析展示了一些指标之间的显著相关, 例如: 脆弱度和连接密度本质上测量同一属性; 而连接度和聚类系数测量同一属性; 高营养级生态位重叠度(niche overlap of higher trophic level)和分化度也是如此。只有极少数指标提供独立的网络特征描述, 包括互作专化度、嵌套度和互作均匀度。传粉网络对随机灭绝的响应与传粉昆虫共享植物的平均数量和植物的数量高度相关。从生态学的角度来理解, 这种相关暗示高营养级物种资源利用的丰富程度(低营养级物种数量)和专化度(共享寄主数量)促进了网络的稳健性。

1.2 网络的 β 多样性

物种互作关系是构成群落的重要部分, 研究互作关系在群落间的差异, 即网络的 β 多样性, 具有重要的生态学意义(Poisot et al, 2012; Ohlmann et al, 2019)。Burkle等(2016)将网络 β 多样性定义为跨空间或随时间的网络互作关系的变化, 可为群落构建机制、物种共存以及营养级互作和生态系统对全球气候变化的响应提供独特的视角。

两个网络间互作的总差异(β_{WN})由 β_{ST} 和 β_{OS} 组成, β_{ST} 指由物种组成的变化导致的互作差异, β_{OS} 指共有物种互作的不同(Poisot et al, 2012), 即:

$$\beta_{WN} = \beta_{ST} + \beta_{OS} \quad (1)$$

根据定义, β_{WN} 和 β_{ST} 将随网络间的 β_S (物种组成差异)而变化(附录1)。鉴于 β_{OS} 是 β_{WN} 的一个组成部分, 则总是满足不等式 $\beta_{OS} \leq \beta_{WN}$, 并且 β_{ST} 取值在0和 β_{WN} 之间。取值为0表示两个网络之间的差异完全由共享物种互作不同来解释, 取值为 β_{WN} 表示共享物种以相同的方式互作, 两个网络之间的所有差异都由物种组成的变化来解释。

网络中互作差异的计算参照了群落物种组成的 β 多样性的计算方法(Krebs, 1999)。假设两个网络A和B中, c是A中唯一的互作关系, b是B中唯一的互作关系, a是A和B中共有的互作关系, 因此, $a + b + c$ 是两个网络的总体互作关系。则两个网络A和B之

间的差异(dissimilarity)计算方法如下:

$$\beta_W = \frac{a+b+c}{(2a+b+c)/2} - 1 \quad (2)$$

网络的 β 多样性测量了成对网络的差异, 考虑了物种和互作沿空间、时间或环境梯度的变化, 适用于不同类型的网络和不同的 β 多样性测量。Poisot等(2012)将网络 β 多样性应用于宿主和寄生者互作网络, 结果显示物种 β 多样性和互作 β 多样性之间没有相关性, 这表明物种和互作是由不同的机制决定的。网络 β 多样性不仅可以用于比较不同地点间的互作关系差异, 也可用于展示地理距离与网络 β 多样性的关系。例如: Dáttilo和Vasconcelos (2019)发现蚂蚁和植物组成的相似性随着距离的增加而降低。Carstensen等(2014)量化了跨空间互作的 β 多样性, 并研究了成对互作的改变, 展示了地理距离与物种和网络 β 多样性之间的正相关。White等(2022)的研究结果表明, 物种更替(尤其是植物)是互作更替的主要驱动因素, 且这种贡献随环境差异而增加, 随空间距离的增加而增加。但Burkle和Alarcón (2011)基于传粉网络的研究发现, 地理距离和网络 β 多样性之间没有相关性, 也没有发现跨网络的互作相似性。暗示不同类型的网络 β 多样性模式不仅源自自身的特征, 也受非生物环境因子的强烈影响。网络的 β 多样性描述了两个网络互作关系的总体差异, 相当于对网络互作的类型进行了降维处理。虽然我们可以通过用环境梯度差异和网络 β 多样性进行相关或回归分析的方式来解释 β 多样性, 但是忽略了较多的细节, 在对网络 β 多样性的解释上丢失了较多信息。

2 对网络指标的统计分析

早期的生态网络多以单一的网络为对象, 统计、描述网络的节点组成、互作特征以及网络指标。然而人们更想探讨的问题是, 不同类型的网络指标之间是否具有统计学差异, 以及哪些因素影响了网络指标。对单一网络或少数网络的分析中, 常见的做法是与基于零模型方法的随机网络进行比较来推断网络全局指标的统计显著性, 或者使用重抽样的方法结合置换检验来对网络指标进行比较, 或对网络的 β 多样性进行两两比较。此外, 可以根据物种特征使用显性模型或机器学习算法对局域网络指标进行统计推断, 从物种特征解释网络的连接特性(Pichler et al, 2020)。最近, 随着大量网络数据集的

累积, 已经可以结合环境因子, 在线性模型的框架下来解释影响网络指标的原因, 推断解释变量对网络组织和结构的影响, 或呈现网络 β 多样性与环境因子差异之间的相关性。

2.1 对网络指标的比较

计算得到的网络指标是对网络特征的描述, 因此对网络的比较即是对网络指标的比较。在现实的研究中我们常常想知道网络的指标是否具有统计学意义。统计检验的思路包括两种:

(1) 零模型(null model)方法。其原假设为: 观测到的网络与随机生成的网络指标没有差异。对通过零模型方法得到的随机网络指标, 重复若干次(一般重复999次), 得到多个指标, 合并在一起即形成了指标的重抽样分布。使用重抽样指标中大于或小于观测网络指标的数量与总的指标数量的比值来近似比观测值分布更偏的重抽样网络指标的概率(即为 P 值), 据此概率, 做出接受或拒绝原假设的推断。

针对定性和定量的网络, 需选择合适的零模型方法。常用的零模型算法有3种: (1) Patefield算法, 该算法根据已有的定量矩阵(例如附录1中图S1(A)的植物-传粉者互作矩阵), 保持边缘和(marginal total, 行或列的总和)不变的前提下, 对单元格进行随机填充, 生成新的随机矩阵, 构建网络; (2) shuffle算法是在维持网络维度不变的情况下, 将观测的互作值散布到矩阵中; (3) swap算法首先利用Patefield算法产生矩阵, 随后将连接限制为与原始数据同样的值(Dormann et al, 2009)。

(2) 自助法, 即放回重抽样。可以使用自助法对两个或多个网络指标进行比较。首先对每个网络进行多次有放回的重抽样, 然后使用置换单因素方差分析(permutation tests of analysis of variance)比较指标间的整体差异, 及两两指标之间是否具有统计显著性(Wang et al, 2022)。

上述方法都是针对少数几个网络进行比较的思路。通过这些方法, 我们可以比较处于不同时间或空间的网络指标的大小。但是, 寻找影响网络指标的原因, 并推断这些原因的作用过程, 是生态学家更进一步的目标。

2.2 用环境因子解释全局网络指标及其生态学过程

总体来看, 探讨环境因子对网络影响的分析思

路有两种。其一, 对沿环境梯度构建的多个网络, 计算各自的网络指标(全局网络指标), 以网络指标为因变量, 环境因子为自变量, 在线性模型框架下进行拟合(Classen et al, 2020)。其二, 以环境因子(例如, 季节、空间的不同)之间的差异为自变量, 以网络的 β 多样性为因变量, 使用线性模型分析影响网络 β 多样性的因素(Burkle & Alarcón, 2011; White et al, 2022)。第一种分析思路的优点是可以解释环境因子对网络 α 多样性指标的影响, 例如: 网络的大小、连接度、嵌套性、稳定性等, 结果具有较好的解释性。第二种分析思路将环境因子首先转换为距离再作为自变量与网络的 β 多样性指标进行回归或相关分析, 这样可以解释环境因子之间的差异对网络 β 多样性(互作差异)的影响, 但是无法定量解释网络随环境的变化。

对网络指标进行因果推断使得我们可以深入理解群落对自然环境变化以及人类活动干扰的响应机制。自然环境变化, 包括气候、栖息地、海拔、斑块大小和纬度梯度的变化; 人类引起的环境变化包括人类活动引起的气候变化以及物种灭绝和入侵, 两者都可能导致物种的多度、物候、行为和物种共存的改变(肖宜安等, 2015)。这种改变不仅会影响群落的物种组成和种间互作, 还会改变生态网络的结构和动态, 甚至会导致物种灭绝等更显著的网络组成和结构变化(Tylianakis et al, 2008)。使用环境因子对网络进行统计推断需要沿环境梯度的多个网络数据, 对数据量的要求较高。而且, 除了环境梯度, 网络也会随时间而变化, 需要控制时间的影响进行分析。

截至目前的研究发现, 海拔、温度、降水、土地利用等因素对网络指标均表现出不同的影响。一般来说, 随着海拔的增加整个网络的互作专业化度和模块度降低, 而连接度、普遍度和嵌套性增加。这通常是由于物种丰富度降低使互作对象数量降低导致的(Dáttilo & Vasconcelos, 2019; Lara-Romero et al, 2019; Chesshire et al, 2021)。

环境因子并不能完全预测网络指标, 其结果会随着网络分析中包含的互作对象类群的不同而异, 如Minachilis等(2020)的研究表明, 在高海拔群落中, 熊蜂-植物(bumblebee-plant)互作网络的嵌套度增加, 但网络特化与海拔之间没有相关性。

Ramos-Jiliberto等(2010)基于安第斯山脉不同海拔的植物-传粉者网络的研究发现, 在高海拔, 每种植物的潜在传粉者数量减少, 物种的度分布(degree distribution, 物种连接数量的分布)更接近随机分布。另一方面, 嵌套结构随着海拔的降低而降低, 网络模块性显著高于随机网络; 随着海拔的增加, 传粉网络组成了较少的但是更强的连接模块。Classen等(2020)对沿海海拔梯度的植物-传粉者网络的研究表明, 互作专业化在不同的传粉者类群中是不同的, 但是与传粉者特征无关; 网络的稳健度在高度特化的网络中都是最低的。此外, 所研究物种的物候特性也对网络具有显著的影响。例如: Oliveira等(2022)在蝙蝠-植物互作网络的研究中发现, 与雨季相比, 在干季网络的嵌套性变低而模块性增加, 这一结果可能是由于干季食物资源变少, 对食物的竞争加剧导致的。

寻找影响网络指标的因素, 推断其背后的生态学过程是网络分析的最终目的。Tylianakis和Morris(2017)将环境变化影响网络的机制归纳为3类: (1)网络物种组成的变化。例如: 由物种的灭绝和生物入侵导致的相互作用改变, 造成网络结构的改变。特化物种更有可能灭绝, 而入侵者通常是高度泛化的, 因此这些过程增加了每个物种的平均连接数量。一些物种数量的增加导致其对其他物种互作的吸引力和互作频率增强。(2)通过改变物种行为(例如对食物或授粉植物的搜索效率)或共存(例如, 时、空上的重叠), 导致互作频率的变化。因为栖息地环境限制互作对象的分布或因为物种在空间或时间上没有重叠, 本来可能的物种互作并没有真实发生。(3)协同进化过程和模式的改变。环境因素可以改变物种互作的普遍程度, 而这些互作对系统发育趋同模式与可以产生这些模式的协同进化过程具有重要影响。因此, 考虑时、空过程能进一步解释网络的变异, 并提高网络对环境变化响应的预测。

3 从集合群落到集合网络

群落生态学的早期理论集中于单个群落, 假设局域群落是封闭和孤立的。在这样的局域群落中, 不同物种的种群通过影响彼此的出生和死亡率而直接互作, 其作用方式类似于经典的Lotka-Volterra模型及其扩展形式的模拟结果(McCann et al,

1998)。然而, 群落生态学的研究目的涉及对物种分布、多度变化和种间互作模式及其机制的解析。这些模式及其机制往往发生在不同的空间尺度, 具有尺度依赖的特点——随着研究空间尺度的变化呈现不同的模式, 其内在机制也随空间尺度而变化(Chase & Leibold, 2002)。因此, 对群落生态学的研究逐渐从对单一群落的研究发展为对多个群落的研究。

涉及物种互作的生态学过程可能发生在不同的空间尺度。其中一种生态学过程是由于不同的生境斑块中存在不同大小(密度)的种群, 因此在斑块间存在物种个体的扩散而导致的群落空间动态机制, 称为质量效应(mass effect) (Shmida & Wilson, 1985)。另一种是源-汇效应(source-sink effects), 用来描述种群在不同生境之间的迁移(Pulliam, 1988)。该机制中“源”指的是资源丰富、生境条件良好, 能够支持物种的生存和繁殖的地区; 而“汇”指资源相对贫乏、生境条件较差的地区, 物种在这些地区的生存和繁殖受到限制。物种从“源”位点迁入“汇”位点, 从而强化了“汇”位点的种群, “源”位点种群大小(密度)降低。例如, 物种互作可以发生在多个局域群落中, 相较于传统的基于种群动态方程的研究, 在基于多个群落的区域尺度中, 种间互作能在更大的尺度上(相比单个群落的局域尺度)影响物种定殖和灭绝。局域群落的种间互作和种群动态也会受群落间空间动态的影响, 例如那些能造成质量效应的个体水平的扩散和源-汇间的种群扩散动态。这些动态涉及较大尺度上(相比单个群落的局域尺度)多个局域群落中的种间互作, 这里研究的由多个局域群落形成的总体称为集合群落(Leibold et al, 2004)。集合群落是由多个具有互作关系的物种的扩散联系起来的一系列局域群落, 即一组存在物种扩散互作的局域群落(Wilson, 1992)。集合群落为生态学家提供了一种在更大尺度上寻求解释生态模式的原理方法, 可以识别更大空间尺度上生态系统特征变化的模式。

在集合群落中, 局域群落的结构和动态变化是由物种的种群在局域群落间的扩散和种间相互作用共同决定的。将群落的物种组成和种间互作相结合来描述群落动态是生态学家的夙愿。将多个局域群落的物种组成和种间互作相结合, 分析其差异及

导致差异的原因, 产生了集合网络的概念 (Thompson & Gonzalez, 2017)。集合网络呈现了局域群落中多个可以互作的物种相连接的局域群落构成, 描述了集合群落的物种组成、种间互作、动态变化模式及其影响因素。

Pilosof等(2017)提出了一个构建多层网络的框架, 整体网络包括多层, 层内为互作网络。这里的层可以表示不同时间、空间、营养级甚至不同类型的互作关系。这样的多层网络可用来表示集合群落, 每一层代表一个群落, 节点表示物种, 层内的连接表示互作, 层间的连接代表物种的扩散(图1)。这样的集合网络可以比较网络的 β 多样性与环境因子的相关性; 全局网络指标随环境因子(在多层网络中表示各层的环境因子)的变化; 通过对节点在层内和层间连接性的比较, 可以推断物种在集合群落中的角色和重要性; 通过将集合网络中的物种按照功能团(guild)或生物学特征(例如, 不同类群、体型、食性)进行划分, 探讨这些因素对局域网络特征(连接度、中介性、密接性)的影响。

一种构建集合网络的方法是基于局域群落中的物种互作网络(二分网络), 以物种间的互作(例如,

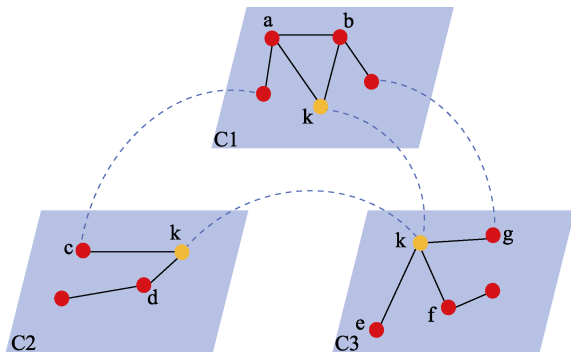


图1 具有3个层的多层网络示意图。蓝色平行四边形框表示网络的层(C1, C2, C3)。彩色圆点代表层内的网络节点, 红色表示一般节点, 黄色表示在3层中都出现的节点k。小写字母是节点标记。黑色实线为层内连接, 蓝色虚线为层间连接(仿Pilosof等(2017))。这里的层可以代表不同的时间、空间、互作类型。

Fig. 1 A schematic diagram to show a three-layered multilayer network. Blue parallelograms represent layers (C1, C2, C3) of the network. Colored dots represent network nodes for each layer, red dots denote normal nodes, yellow dots are employed to emphasize the presence of node k, which is shared across all three layers. The lowercase letters denote identity of nodes. Black lines are links within the layer, and blue dash lines represent among-layer links (simulated Pilosof et al (2007)). Layers can be of different time, space, or interaction types.

种子-食果者互作、植物-昆虫互作)和局域群落作为网络中的节点, 边表示互作在局域群落中的存在状态(有/无数据)。由此构建的集合网络可用来识别局域群落的关键互作(例如, 连接度或中介性比较高的互作关系), 这些互作对于维持集合群落功能至关重要(Librán-Embíed et al, 2021)。Li等(2020)基于构建的集合网络, 根据网络的模块内标准连接度(z 值)来定量评估一个物种在模块内的中心性。用参与度(participation coefficient, PC)来描述连通度, 可以发现网络中的关键连接(关键互作关系)。连接不同栖息地的互作关系可以在不同的斑块间进行物种的扩散, 影响局域群落物种的种群动态。例如, Li等(2020)对食果鸟-树种子散布集合网络的研究表明, 当按照取食的空间分布(树上取食、树下取食、树上树下共同取食)把鸟划分成不同的功能团(guilds)时, 树上取食和树上树下共同取食的鸟类对集合网络组织的贡献更大, 而树下取食的鸟类更多地涉及到局域生态过程。Emer等(2018)基于鸟-种子散布的集合网络研究发现, 涉及大体型物种的互作在面积较小(小于10,000 ha)的斑块中消失, 暗示生境片断化对鸟-种子互作中功能多样性的强过滤作用。持续的互作发生在小种子、快速生长的植物物种以及泛化的、小体型的能够跨斑块扩散的鸟类之间。这样的集合网络将群落视为网络的一部分, 将共有的互作看作连接不同群落的网络连接, 这会导致遗漏一些能在群落间扩散的物种。基于这样的数据进行群落扩散模式的分析会出现极大的误判。对于一些能够在两个群落间扩散的物种, 与其互作的物种可能并不同时存在于两个群落中。例如, 假设一个超级泛化互作的物种k, 其在群落C1中与a、b物种发生互作, 在群落C2中与c、d物种发生互作, 在群落C3中与e、f、g物种发生互作, 这样的泛化互作物种可以与多个物种互作, 并在3个群落间扩散, 应该是连接度很高的物种(图1)。但是基于Li等(2020)和Emer等(2018)的方法, 这样的物种其连接度是不高的, 因为它在3个群落间并没有共享的连接, 也无法分析其扩散对群落的影响。这样的情况最可能发生在沿海拔梯度分布的动、植物互作网络。扩散能力强的动物可能沿海拔广泛分布, 但是与其互作的植物只能分布在特定海拔的生境中。基于互作关系构建的集合网络会低估这样的泛化互作物种在群落动

态中的作用。

Fricke和Svenning (2020)基于全球植物-食果动物互作数据, 构建了全球的集合网络。该集合网络并未像Li等(2020)那样使用物种互作与局域群落的对应关系来构建, 而是直接使用物种和互作关系及其在不同区域的分布。结果发现, 物种的引入减少了生物地理层面的模块性。这种同质性的影响沿空间尺度延伸, 减少了局域网络的 β 多样性和局域网络的模块性。生物入侵引起的物种互作的发生率与人类对环境的修饰程度直接相关, 而且在逐渐提速, 在过去的75年间增加了7倍。这些动态改变了互利共生物种的协同进化环境, 而且外来种与其他外来种之间具有更高的互作比例。这些过程很可能会加剧未来生态系统中生物同质化的趋势, 同时可能会降低生态系统的弹性, 因为它们会使干扰更快地传播, 并使不同的生态系统面临类似的压力。相比于物种互作关系-斑块构建的集合网络, 基于物种及其互作关系构建的网络更加直接。Fricke和Svenning (2020)根据物种及其互作关系构建集合网络, 将不同的群落作为影响集合网络节点的空间解释变量(节点的属性), 在呈现集合网络特性以及对节点局域网络指标的解释上更加直接。

集合网络的研究能促进景观水平对群落动态的理解。Hall等(2022)的研究表明, 景观水平的集合网络可以识别传粉者提供的生态系统服务, 并以多种方式制定保护目标, 从而确保实施针对性的物种保护措施。也会从物种的生物地理特征(例如系统地理分布、范围动态)、种间互作或迁徙习性方面提供与局域网络互补的新视角。

4 总结与展望

生态网络结合了群落的物种组成及其互作关系两方面数据, 扩展了人们看待群落的方式。网络分析可以与群落生态学的不同方向、不同尺度的研究进行整合。网络分析与群落构建的理念相结合可用于分析进化因素和物种特征在网络组织和互作形成中的作用。从对单个网络指标的描述和稳定性分析到对沿着环境梯度解释网络 β 多样性的成因, 及至与集合群落的理念结合, 解释物种及其互作关系在区域尺度的动态变化。网络分析为群落的组织、形成及动态变化的研究提供了新的观察角度和

理解方式, 展现出强大的解释力。生态网络分析常常定位于以下科学问题:

(1)网络基本属性和特征。一个特定的网络由哪些节点组成? 具有怎样的互作特征? 节点的特征在网络的组织中发挥着怎样的作用? 如何根据节点特征预测可能的网络互作? 哪些节点或互作是网络的核心节点或核心互作? 这些核心节点或核心互作在网络的组织 and 稳定性维持中具有怎样的作用? 节点或连接对网络稳定性的贡献对制定生物多样性保护策略具有怎样的启示?

(2)不同尺度上影响网络的生态和进化因素。具体问题包括: 哪些因素(外部因素: 空间环境、气候因素; 内部因素: 物种互作、协同演化)决定了网络的组成、互作? 哪些因素决定网络的稳定性? 此外, 全球尺度的气候变化能造成物种分布、多度、植物物候(肖宣安等, 2015), 甚至进化上互作关系的改变(孙杉等, 2012)。相应地, 物种互作网络在全球尺度呈现怎样的变化格局是当前关注的热点。以全球物种互作数据库为基础的生态网络研究已经出现(Fricke & Svenning, 2020), 进一步的研究值得期待。

(3)物种共存与生态网络。基于物种共存数据, 如何准确地预测互作网络? 能否根据已有的物种互作预测未观测到的物种互作?


基于上述问题的研究日益增加, 而在网络分析的实践中仍有以下3方面不足有待解决。其一, 如何将进化关系纳入网络分析的考量, 参考物种的进化历史, 揭示网络的形成机制? 物种系统发育在很大程度上决定了互作伙伴、模块组成、物种角色和嵌套模式, 尽管这些影响在不同类型的网络中并不总是一致的(Peralta, 2016; Bastazini et al, 2017)。目前的网络分析大部分都尚未考虑物种之间的系统发育关系。Rafferty和Ives (2013)提出的系统发育线性混合模型(phylogenetic linear mixed model, PLMM)将种间成对互作的强度作为因变量, 将两个互作类群的系统发育距离作为协变量, 分析物种特征对互作强度的影响。Gallinat和Pearse (2021)提出的系统发育广义线性混合模型(phylogenetic generalized linear mixed model, PGLMM)可用于回答以下问题: (1)区域尺度物种对环境的响应是否受到进化约束? (2)进化上物种对竞争的反应如何影响现存的种间


竞争? (3)类群间的关联是否受到进化约束? 虽然上述研究提出了将系统发育与网络分析相结合的研究框架, 但是研究性论文仍然缺乏。结合系统发育关系从进化的角度揭示网络的构造, 会提供更有启发性的解释。将网络分析与群落构建理论相融合, 同时探讨进化历史(系统发育关系匹配、特征演化)和物种互作(互作频率、特征匹配)对群落的塑造机制会更有解释力。其二, 如何将不同类型的互作网络统一起来, 呈现一个完整群落的组成和动态, 即多层网络? 哪些指标能够描述多层网络? 目前的网络分析大多是基于某种特定的种间互作关系(例如: 传粉、取食或寄生等), 或者一个特定的营养级来构建网络。然而, 在现实的群落中, 这些不同类型、不同营养级的网络之间也存在互作。如何将这些不同类型的网络统一到一个框架之内进行综合分析, 需要理念和方法上的创新。使用机器学习算法和多层网络理念探讨环境变化对网络结构和功能的影响, 实现理论和实证研究的整合是值得探索的方向(李海东等, 2021)。其三, 如前文所述, 目前有两种不同的思路来进行集合网络分析。如果分析方法不同可能无法在不同研究之间进行比较, 因此有必要统一对集合网络的分析思路, 形成一致的分析方法。


在群落生态学的研究中, 网络不仅可以呈现不同类型的种间互作关系, 也可以通过构建物种-资源利用网络呈现物种对资源的利用关系(Marini et al, 2019)。构建物种-资源利用网络需要合理的解释网络指标的生态学意义, 许多已有的网络指标可用于描述物种在资源利用上的重叠、分化或嵌套。例如, 描述二分网络嵌套性的多个指标最初用来描述物种在岛屿上的嵌套分布(刘灿然等, 2002; Almeida-Neto et al, 2008), 在一个物种-资源网络中, 嵌套性可用来描述物种资源利用的嵌合度。在实际分析中, 网络的构建和指标的选择没有固定的标准, 应该从具体的问题出发。指标选择是否合理的评判依据是其能否有效地呈现互作关系, 是否具有生态学意义, 以及通过对网络指标的分析能否解释网络的结构动态和影响因素。

致谢: 感谢两位匿名审稿人, 他们极具建设性的意见极大地提高了本文的质量。

ORCID

彭艳琼  <https://orcid.org/0000-0002-7453-9119>

李莉  <https://orcid.org/0000-0002-0523-6499>

王波  <https://orcid.org/0000-0002-3541-4639>

参考文献

- Almeida-Neto M, Guimarães P, Guimarães PR Jr, Loyola RD, Ulrich W (2008) A consistent metric for nestedness analysis in ecological systems: Reconciling concept and measurement. *Oikos*, 117, 1227–1239.
- Almeida-Neto M, Ulrich W (2011) A straightforward computational approach for measuring nestedness using quantitative matrices. *Environmental Modelling & Software*, 26, 173–178.
- Bascompte J (2009) Mutualistic networks. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 7, 429–436.
- Bastazini VAG, Ferreira PMA, Azambuja BO, Casas G, Debastiani VJ, Guimarães PR Jr, Pillar VD (2017) Untangling the tangled bank: A novel method for partitioning the effects of phylogenies and traits on ecological networks. *Evolutionary Biology*, 44, 312–324.
- Belyea LR, Lancaster J (1999) Assembly rules within a contingent ecology. *Oikos*, 86, 402–416.
- Blanchet FG, Cazelles K, Gravel D (2020) Co-occurrence is not evidence of ecological interactions. *Ecology Letters*, 23, 1050–1063.
- Blasco-Costa I, Hayward A, Poulin R, Balbuena JA (2021) Next-generation cophylogeny: Unravelling eco-evolutionary processes. *Trends in Ecology & Evolution*, 36, 907–918.
- Blüthgen N, Menzel F, Blüthgen N (2006) Measuring specialization in species interaction networks. *BMC Ecology*, 6, 9.
- Burkle LA, Alarcón R (2011) The future of plant–pollinator diversity: Understanding interaction networks across time, space, and global change. *American Journal of Botany*, 98, 528–538.
- Burkle LA, Myers JA, Belote RT (2016) The beta-diversity of species interactions: Untangling the drivers of geographic variation in plant–pollinator diversity and function across scales. *American Journal of Botany*, 103, 118–128.
- Carstensen DW, Sabatino M, Trøjelsgaard K, Morellato LPC (2014) Beta diversity of plant–pollinator networks and the spatial turnover of pairwise interactions. *PLoS ONE*, 9, e112903.
- Casas G, Bastazini VAG, Debastiani VJ, Pillar VD (2018) Assessing sampling sufficiency of network metrics using bootstrap. *Ecological Complexity*, 36, 268–275.
- Chacoff NP, Vázquez DP, Lomáscolo SB, Stevani EL, Dorado J, Padrón B (2012) Evaluating sampling completeness in a desert plant–pollinator network. *Journal of Animal Ecology*, 81, 190–200.
- Chase JM, Leibold MA (2002) Spatial scale dictates the productivity–biodiversity relationship. *Nature*, 416, 427–430.
- Cheshire PR, McCabe LM, Cobb NS (2021) Variation in

- plant-pollinator network structure along the elevational gradient of the San Francisco Peaks, Arizona. *Insects*, 12, 1060.
- Classen A, Eardley CD, Hemp A, Peters MK, Peters RS, Ssymank A, Steffan-Dewenter I (2020) Specialization of plant-pollinator interactions increases with temperature at Mt. Kilimanjaro. *Ecology and Evolution*, 10, 2182–2195.
- Dáttilo W, Vasconcelos HL (2019) Macroecological patterns and correlates of ant-tree interaction networks in Neotropical savannas. *Global Ecology and Biogeography*, 28, 1283–1294.
- Dormann CF, Fründ J, Blüthgen N, Gruber B (2009) Indices, graphs and null models: Analyzing bipartite ecological networks. *The Open Ecology Journal*, 2, 7–24.
- Dormann CF, Gruber B, Fründ J (2008) Introducing the bipartite package: Analysing ecological networks. *R News*, 8, 8–11.
- Emer C, Galetti M, Pizo MA, Guimarães PR Jr, Moraes S, Piratelli A, Jordano P (2018) Seed-dispersal interactions in fragmented landscapes—A metanetwork approach. *Ecology Letters*, 21, 484–493.
- Fang Q, Huang SQ (2013) A directed network analysis of heterospecific pollen transfer in a biodiverse community. *Ecology*, 94, 1176–1185.
- Freilich MA, Wieters E, Broitman BR, Marquet PA, Navarrete SA (2018) Species co-occurrence networks: Can they reveal trophic and non-trophic interactions in ecological communities? *Ecology*, 99, 690–699.
- Fricke EC, Svenning JC (2020) Accelerating homogenization of the global plant-frugivore meta-network. *Nature*, 585, 74–78.
- Fründ J, McCann KS, Williams NM (2016) Sampling bias is a challenge for quantifying specialization and network structure: Lessons from a quantitative niche model. *Oikos*, 125, 502–513.
- Gallinat AS, Pearse WD (2021) Phylogenetic generalized linear mixed modeling presents novel opportunities for eco-evolutionary synthesis. *Oikos*, 130, 669–679.
- Guimarães PR Jr (2020) The structure of ecological networks across levels of organization. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 51, 433–460.
- Hall MA, Stavert JR, Saunders ME, Barr S, Haberle SG, Rader R (2022) Pollen-insect interaction meta-networks identify key relationships for conservation in mosaic agricultural landscapes. *Ecological Applications*, 32, e2537.
- Henriksen MV, Chapple DG, Chown SL, McGeoch MA (2019) The effect of network size and sampling completeness in depauperate networks. *Journal of Animal Ecology*, 88, 211–222.
- Huang SQ (2007) Studies on plant-pollinator interaction and its significances. *Biodiversity Science*, 15, 569–575. (in Chinese with English abstract) [黄双全 (2007) 植物与传粉者相互作用的研究及其意义. *生物多样性*, 15, 569–575.]
- Huang SQ (2018) A better understanding of ecological networks needs studying plant-pollinator interactions. *Biodiversity Science*, 26, 429–432. (in Chinese with English abstract) [黄双全 (2018) 了解生态网络需要监测植物与传粉者的相互作用. *生物多样性*, 26, 429–432.]
- Ibanez S, Arène F, Lavergne S (2016) How phylogeny shapes the taxonomic and functional structure of plant-insect networks. *Oecologia*, 180, 989–1000.
- Krebs CJ (1999) *Ecological Methodology*, 2nd edn. Addison-Wesley Educational Publishers, Menlo Park, CA.
- Lara-Romero C, Seguí J, Pérez-Delgado A, Nogales M, Traveset A (2019) Beta diversity and specialization in plant-pollinator networks along an elevational gradient. *Journal of Biogeography*, 46, 1598–1610.
- Leibold MA, Holyoak M, Mouquet N, Amarasekare P, Chase JM, Hoopes MF, Holt RD, Shurin JB, Law R, Tilman D, Loreau M, Gonzalez A (2004) The metacommunity concept: A framework for multi-scale community ecology. *Ecology Letters*, 7, 601–613.
- Li HD, Tang LF, Jia CX, Holyoak M, Fründ J, Huang XQ, Xiao ZS (2020) The functional roles of species in metacommunities, as revealed by metanetwork analyses of bird-plant frugivory networks. *Ecology Letters*, 23, 1252–1262.
- Li HD, Wu XW, Xiao ZS (2021) Assembly, ecosystem functions, and stability in species interaction networks. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 45, 1049–1063. (in Chinese with English abstract) [李海东, 吴新卫, 肖治术 (2021) 种间互作网络的结构、生态系统功能及稳定性机制研究. *植物生态学报*, 45, 1049–1063.]
- Librán-Embíd F, Grass I, Emer C, Ganuza C, Tscharrntke T (2021) A plant-pollinator metanetwork along a habitat fragmentation gradient. *Ecology Letters*, 24, 2700–2712.
- Liu CR, Ma KP, Chen LZ (2002) Nestedness: Methods mechanisms and implications for biological conservation. *Acta Phytocologica Sinica*, 26, 68–72. (in Chinese with English abstract) [刘灿然, 马克平, 陈灵芝 (2002) 嵌套性: 研究方法、形成机制及其对生物保护的意义. *植物生态学报*, 26, 68–72.]
- Llopis-Belenguer C, Balbuena JA, Blasco-Costa I, Karvonen A, Sarabeev V, Jokela J (2023) Sensitivity of bipartite network analyses to incomplete sampling and taxonomic uncertainty. *Ecology*, 104, e3974.
- Marini L, Bartomeus I, Rader R, Lami F (2019) Species-habitat networks: A tool to improve landscape management for conservation. *Journal of Applied Ecology*, 56, 923–928.
- McCann K, Hastings A, Huxel GR (1998) Weak trophic interactions and the balance of nature. *Nature*, 395, 794–798.
- Minachilis K, Kantsa A, Devalez J, Trigas P, Tschulin T, Petanidou T (2020) Bumblebee diversity and pollination networks along the elevation gradient of Mount Olympus, Greece. *Diversity and Distributions*, 26, 1566–1581.
- Nielsen A, Bascompte J (2007) Ecological networks, nestedness and sampling effort. *Journal of Ecology*, 95, 1134–1141.
- Ohlmann M, Miele V, Dray S, Chalmandrier L, O'Connor L, Thuiller W (2019) Diversity indices for ecological networks: A unifying framework using Hill numbers. *Ecology Letters*, 22, 737–747.

- Oliveira HFM, Pinheiro RBP, Varassin IG, Rodríguez-Herrera B, Kuzmina M, Rossiter SJ, Clare EL (2022) The structure of tropical bat–plant interaction networks during an extreme El Niño–Southern Oscillation event. *Molecular Ecology*, 31, 1892–1906.
- Pascual M, Dunne JA (2005) *Ecological Networks: Linking Structure to Dynamics in Food Webs*. Oxford University Press, New York.
- Peralta G (2016) Merging evolutionary history into species interaction networks. *Functional Ecology*, 30, 1917–1925.
- Pichler M, Boreux V, Klein AM, Schleuning M, Hartig F (2020) Machine learning algorithms to infer trait-matching and predict species interactions in ecological networks. *Methods in Ecology and Evolution*, 11, 281–293.
- Pilosof S, Porter MA, Pascual M, Kéfi S (2017) The multilayer nature of ecological networks. *Nature Ecology & Evolution*, 1, 101.
- Poisot T, Canard E, Mouillot D, Mouquet N, Gravel D (2012) The dissimilarity of species interaction networks. *Ecology Letters*, 15, 1353–1361.
- Ponisio LC, Valdovinos FS, Allhoff KT, Gaiarsa MP, Barner A, Guimarães PR Jr, Hembry DH, Morrison B, Gillespie R (2019) A network perspective for community assembly. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 7, 103.
- Proulx SR, Promislow DEL, Phillips PC (2005) Network thinking in ecology and evolution. *Trends in Ecology & Evolution*, 20, 345–353.
- Pulliam HR (1988) Sources, sinks, and population regulation. *The American Naturalist*, 132, 652–661.
- Rafferty NE, Ives AR (2013) Phylogenetic trait-based analyses of ecological networks. *Ecology*, 94, 2321–2333.
- Ramos-Jiliberto R, Domínguez D, Espinoza C, López G, Valdovinos FS, Bustamante RO, Medel R (2010) Topological change of Andean plant–pollinator networks along an altitudinal gradient. *Ecological Complexity*, 7, 86–90.
- Rivera-Hutinel A, Bustamante RO, Marín VH, Medel R (2012) Effects of sampling completeness on the structure of plant–pollinator networks. *Ecology*, 93, 1593–1603.
- Runghen R, Poulin R, Monlleó-Borrull C, Llopis-Belenguer C (2021) Network analysis: Ten years shining light on host–parasite interactions. *Trends in Parasitology*, 37, 445–455.
- Saavedra S, Reed-Tsochas F, Uzzi B (2009) A simple model of bipartite cooperation for ecological and organizational networks. *Nature*, 457, 463–466.
- Schleuning M, Ingmann L, Strauß R, Fritz SA, Dalsgaard B, Matthias Dehling D, Plein M, Saavedra F, Sandel B, Svenning JC, Böhning-Gaese K, Dormann CF (2014) Ecological, historical and evolutionary determinants of modularity in weighted seed-dispersal networks. *Ecology Letters*, 17, 454–463.
- Shmida A, Wilson MV (1985) Biological determinants of species diversity. *Journal of Biogeography*, 12, 1–20.
- Sun S, Zhang ZQ, Zhang B, Yang YP (2012) Perspectives on plant–pollinator interactions from the evolution of cooperation. *Biodiversity Science*, 20, 250–263. (in Chinese with English abstract) [孙杉, 张志强, 张勃, 杨永平 (2012) 从合作的进化探讨植物与传粉者的相互作用. *生物多样性*, 20, 250–263.]
- Thompson PL, Gonzalez A (2017) Dispersal governs the reorganization of ecological networks under environmental change. *Nature Ecology & Evolution*, 1, 162.
- Tylianakis JM, Didham RK, Bascompte J, Wardle DA (2008) Global change and species interactions in terrestrial ecosystems. *Ecology Letters*, 11, 1351–1363.
- Tylianakis JM, Morris RJ (2017) Ecological networks across environmental gradients. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 48, 25–48.
- Ulrich W, Gotelli NJ (2007) Disentangling community patterns of nestedness and species co-occurrence. *Oikos*, 116, 2053–2061.
- Wang B, Ma LB, Pan B, Dong YY, Huang JF, Peng YQ (2022) Spatial variation in ant–tree bipartite networks is driven by a bottom-up process. *Ecological Entomology*, 47, 1011–1021.
- Wang J, Dong YY, Ma LB, Pan B, Ma FZ, Ding H, Hu YP, Peng YQ, Wu XB, Wang B (2020) Spatial variation in ant–tree network organization in the Xishuangbanna National Nature Reserve. *Biodiversity Science*, 28, 695–706. (in Chinese with English abstract) [王剑, 董乙义, 马丽滨, 潘勃, 马方舟, 丁晖, 胡亚萍, 彭艳琼, 吴孝兵, 王波 (2020) 西双版纳国家级自然保护区蚂蚁–树互作网络空间变异. *生物多样性*, 28, 695–706.]
- White CD, Collier MJ, Stout JC (2022) Anthropogenic induced beta diversity in plant–pollinator networks: Dissimilarity, turnover, and predictive power. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 10, 806615.
- Wilson DS (1992) Complex interactions in metacommunities, with implications for biodiversity and higher levels of selection. *Ecology*, 73, 1984–2000.
- Xiao YA, Zhang SS, Yan XH, Dong M (2015) New advances in effects of global warming on plant–pollinator networks. *Acta Ecologica Sinica*, 35, 3871–3880. (in Chinese with English abstract) [肖宜安, 张斯斯, 闫小红, 董鸣 (2015) 全球气候变暖影响植物–传粉者网络的研究进展. *生态学报*, 35, 3871–3880.]

(责任编辑: 张大勇 责任编辑: 闫文杰)

附录 Supplementary Material

附录1 网络指标及其生态学意义

Appendix 1 Description of network metrics and their ecological significance

<https://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2023171-1.pdf>



•综述•

苔藓-蓝藻共生体多样性及固氮潜力研究现状

吴娇娇^{1,2}, 郭冠廷^{1,2}, 陈栋^{1,2}, 赵鑫^{1,2}, 龙明忠³, 王登富⁴, 李晓娜^{1,2*}

1. 贵州师范大学喀斯特研究院, 贵阳 550001; 2. 国家喀斯特石漠化防治工程技术研究中心, 贵阳 550001; 3. 贵州民族大学生态环境工程学院, 贵阳 550025; 4. 贵州省山地环境信息系统与生态环境保护重点实验室, 贵阳 550001

摘要: 苔藓与固氮蓝藻形成的共生体是许多受氮限制的天然陆地生态系统氮的主要来源, 在全球氮循环中发挥着重要作用。不同生态系统的苔藓-蓝藻共生体物种组成及生长环境不同, 固氮能力差异巨大。目前苔藓-蓝藻共生体的研究集中在北半球高纬度生态系统中, 其他生态系统报道较少且零散。本文统计了已报道的苔藓-蓝藻共生体在全球生态系统中的分布、物种组成、蓝藻定殖率、蓝藻丰度及固氮潜力。统计发现, 全球目前共发现参与苔藓-蓝藻共生的苔藓植物41科58属110种, 蓝藻9科17属(≥ 26 种); 不同生态系统苔藓-蓝藻共生体的苔藓物种组成差异大, 例如在北方森林中, 赤茎藓(*Pleurozium schreberi*)-蓝藻为优势共生体, 泥炭藓(*Sphagnum* spp.)-蓝藻是湿地生态系统中的优势共生体, 而念珠藻(*Nostoc*)类以其独特的生理特性和强大的生态适应能力成为多数生态系统中的优势蓝藻类群; 不同生态系统中蓝藻在苔藓植物上的定殖率、丰度及固氮能力具有较大差异; 在全球生态系统中, 北极苔原及北方森林生态系统的固氮量均较高, 最高的固氮量发生在北极苔原生态系统($1.3\text{--}24.6 \text{ kg N}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{yr}^{-1}$), 最低发生在温带草原生态系统($0.008\text{--}0.124 \text{ kg N}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{yr}^{-1}$)。最后, 本文展望了苔藓-蓝藻共生体多样性及固氮研究的前景和亟待加强的研究方向。本文为苔藓-蓝藻共生固氮的相关研究提供理论依据, 并为进一步探讨其在全球氮循环中的地位提供数据和理论支撑。

关键词: 苔藓-蓝藻共生体; 生态系统; 多样性; 分布; 固氮

吴娇娇, 郭冠廷, 陈栋, 赵鑫, 龙明忠, 王登富, 李晓娜 (2023) 苔藓-蓝藻共生体多样性及固氮潜力研究现状. 生物多样性, 31, 23081. doi: 10.17520/biods.2023081.

Wu JJ, Guo GT, Chen D, Zhao X, Long MZ, Wang DF, Li XN (2023) Review of diversity and nitrogen fixation potential of bryophyte-cyanobacteria associations. Biodiversity Science, 31, 23081. doi: 10.17520/biods.2023081.

Review of diversity and nitrogen fixation potential of bryophyte-cyanobacteria associations

Jiaojiao Wu^{1,2}, Guanting Guo^{1,2}, Dong Chen^{1,2}, Xin Zhao^{1,2}, Mingzhong Long³, Dengfu Wang⁴, Xiaona Li^{1,2*}

1 School of Karst Science, Guizhou Normal University, Guiyang 550001

2 State Engineering Technology Institute for Karst Desertification Control, Guiyang 550001

3 College of Eco-Environmental Engineering, Guizhou Minzu University, Guiyang 550025

4 Key Laboratory for Information System of Mountainous Area and Protection of Ecological Environment of Guizhou Province, Guizhou Normal University, Guiyang 550001

ABSTRACT

Background & Aim: As a significant nitrogen source in many natural terrestrial ecosystems where nitrogen is limited, associations formed by bryophytes and nitrogen-fixing cyanobacteria play an essential role in the global nitrogen cycle. Species composition and habitat of bryophyte-cyanobacteria associations result in contrasting nitrogen fixation capacities in different ecosystems. However, the current studies on bryophyte-cyanobacteria associations are predominately conducted in high-latitude ecosystems of the Northern Hemisphere, with few and scattered reports in other ecosystems. Therefore, we summarized the distribution, species composition, cyanobacterial colonization rate, cyanobacterial abundance, and nitrogen fixation potential of reported bryophyte-cyanobacteria associations worldwide,

收稿日期: 2023-03-19; 接受日期: 2023-07-17

基金项目: 国家自然科学基金(31960262; 32260313)、贵州省基础研究计划项目(黔科合基础-ZK[2023]一般147)和贵州省教育厅普通高等学校青年科技成长项目(黔教教KY字[2019] 224)

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: maidoulxn413@163.com

aiming to provide a reference for further study on the diversity and nitrogen fixation capacity of bryophyte-cyanobacteria associations in various ecosystems globally.

Progress: According to our analysis and summarization, a total of 110 bryophyte species from 58 genera in 41 families and more than 26 cyanobacteria species from 17 genera in 9 families, were identified to be involved in bryophyte-cyanobacteria symbiotic associations. The associated bryophyte species varied among diverse ecosystems. For example, *Pleurozium schreberi*-cyanobacteria associations are dominate in the understory of boreal forests, while *Sphagnum* spp.-cyanobacteria associations dominate wetland ecosystems. *Nostoc* species are the dominant cyanobacteria in most ecosystems due to their unique physiological characteristics and strong ecological adaptability. Among different ecosystems the colonization rate, abundance, and nitrogen fixation capacity of cyanobacteria on bryophytes differed significantly. Nitrogen fixation was highest in Arctic tundra ecosystems ($1.3\text{--}24.6\text{ kg N}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{yr}^{-1}$), followed by boreal forests ($0.04\text{--}11.53\text{ kg N}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{yr}^{-1}$), and was the lowest in temperate grasslands ($0.008\text{--}0.124\text{ kg N}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{yr}^{-1}$).

Perspective: We emphasized that the research on species composition and the capacity for nitrogen fixation was quite inadequate. We also highlighted four research perspectives: (1) Employing techniques such as metagenomics and establishing observation and research stations to explore and study the colonization characteristics and nitrogen fixation ability of cyanobacteria associated with bryophytes. (2) Conducting further and systematic research on bryophyte-cyanobacteria associations in all types of ecosystems. (3) Unifying the measurement and estimation methods of nitrogen fixation rate in different ecosystems. (4) Determining the key influencing factors and regulatory pathways of the diversity, distribution, colonization rate, cyanobacteria abundance, and nitrogen fixation rate of bryophyte-cyanobacteria associations.

Key words: bryophyte-cyanobacteria associations; ecosystem; diversity; distribution; nitrogen fixation

氮是植物生长最重要的营养元素之一,也是限制陆地生态系统净初级生产力的主要因素之一,对植物生命过程起着决定性的作用(Aber, 1992; Tilman et al, 2001)。氮素作为大气中的主要组成成分,在自然界中含量极为丰富,大多以生物固氮的方式被固定并进入陆地(Vitousek et al, 2013)。生物固氮是一些细菌或古菌(重氮菌)等固氮微生物通过固氮酶的作用,将大气中的分子态氮还原成植物可以直接利用的铵态氮,是氮素进入陆地生态系统的关键过程(Vitousek et al, 2013)。根据微生物与其他生物(主要是植物)的关系,可将生物固氮分为共生固氮、自生固氮和联合固氮3类(胡梦媛等, 2021)。在大多数生态系统中,共生固氮量远大于非共生固氮量(Adams & Duggan, 2008)。苔藓-蓝藻共生体的固氮作用是许多受氮限制的陆地生态系统氮的主要来源(Crews, 1999; Ma et al, 2009; Liu et al, 2018),据估计,该共生体每年向北半球的生态系统输入 $0.5\text{--}10\text{ kg N/ha}$ 的氮(Lindo et al, 2013)。

蓝藻通常以附生(epiphyte, 即生活在苔藓茎叶表面)或内生(endophyte/entophyte, 即生活在苔藓茎叶内部)的形式与苔藓植物形成苔藓-蓝藻共生体(Adams, 2002; Adams & Duggan, 2008)。这种共生关系被认为是由宿主苔藓植物中的氮限制所驱动的,缺氮使苔藓分泌化学引诱剂来吸引蓝藻(Bay et al,

2013)。苔藓可以庇护蓝藻使其免受极端环境条件的胁迫,而蓝藻则将固定的氮转移给苔藓供其生长;氮在苔藓组织中积累,通过从活组织中淋溶而快速释放或通过死亡组织分解缓慢释放到生态系统中(Berg et al, 2013; Liu et al, 2020)。目前,苔藓-蓝藻共生体的研究主要聚焦在北半球的高纬度生态系统中(Zielke et al, 2002, 2005),其他生态系统报道较少且零散。由于目前对不同生态系统中苔藓-蓝藻共生体的多样性及其固氮潜力并不清楚,故本文调查了全球各生态系统中苔藓-蓝藻共生体的物种组成及分布的研究现状,同时对不同生态系统和地区的苔藓-蓝藻共生体中蓝藻的定殖率、丰度和固氮潜力进行比较,归纳了其固氮潜力的主要影响因子,最后展望了苔藓-蓝藻共生体多样性及固氮研究的前景和亟待加强的研究方向,以期能为苔藓-蓝藻共生固氮的相关研究提供理论依据,并为进一步探讨其在全球氮循环中的地位提供数据和理论支撑。

1 不同类别苔藓-蓝藻共生体的物种组成

截至目前,全球各生态系统中共报道参与苔藓-蓝藻共生的苔藓植物41科58属110种(附录1),蓝藻至少9科17属26种(附录2),具有丰富的多样性。依据苔藓类群可将苔藓-蓝藻共生体分为角苔-蓝藻共生体(hornwort-cyanobacteria associations)、苔-蓝藻

共生体(liverwort-cyanobacteria associations)和藓-蓝藻共生体(moss-cyanobacteria associations) (皮春燕等, 2018)。

1.1 藓-蓝藻共生体

目前已发现可与蓝藻共生(附生和内生)的藓类植物有25科38属76种(附录1)。内生现象目前仅在泥炭藓属(*Sphagnum*)的一些透明细胞中被发现(Solheim & Zielke, 2002; Solheim et al, 2004; Kostka et al, 2016); 附生则在76种藓类植物中均有发现, 蓝藻缠绕在藓类植物的枝、茎上或定殖在其叶片表面(Solheim et al, 2004; Adams et al, 2006; Deane-Coe & Sparks, 2016; Liu & Rousk, 2022)。38属共生藓类中研究相对较多的有6属, 分别为泥炭藓属、羽藓属(*Thuidium*)、赤茎藓属(*Pleurozium*)、塔藓属(*Hylocomium*)、曲尾藓属(*Dicranum*)和砂藓属(*Racomitrium*)。其中, 泥炭藓属的共生种类最多, 有14种, 广泛分布于北极亚北极沼泽、亚南极沼泽、北方森林和暴露于有人类活动的湿地生态系统(Smith, 1984; Gavazov et al, 2010; Berg et al, 2013)。全球已发现与藓类植物共生的蓝藻有9科15属(附录2), 由于多数研究中蓝藻只鉴定到属, 所以本文统计至少有21种蓝藻能与藓类植物共生(下文的物种数统计方法相同), 优势属有念珠藻属(*Nostoc*)、眉藻属(*Calothrix*)、真枝藻属(*Stigonema*)、伪枝藻属(*Scytonema*)和单歧藻属(*Tolypothrix*), 其中念珠藻属生态适应性强, 现已报道5种。

1.2 苔-蓝藻共生体

苔-蓝藻共生体的报道相对较少, 能与蓝藻共生的苔类植物有12科13属14种(附录1)。蓝藻在壶苞苔属(*Blasia*)和勺苔属(*Cavicularia*)中内生(Meeks, 1990), 与其他苔类之间则是附生关系。地钱属(*Marchantia*)中仅地钱(*M. polymorpha*)和*M. berteriana*可与蓝藻共生, 而另外12属苔类植物如壶苞苔属、勺苔属、*Cryptochila*、挺叶苔属(*Anastrophyllum*)等均仅有1个物种可与蓝藻共生(附录1)。与苔类共生的蓝藻有4科5属5种(附录2), 其中眉藻属、*Chlorogloeopsis*、微鞘藻属(*Microcoleus*)和真枝藻属未鉴定到种, 念珠藻属中仅灰色念珠藻(*Nostoc muscorum*)被发现可与苔类共生。

1.3 角苔-蓝藻共生体

迄今共报道有4科7属20种角苔能够与蓝藻共

生(附录1), 蓝藻常附生于角苔植物体腹面或内生于叶状体腹面的黏液腔(mucilage cavity)中(Renzaglia et al, 2007; Peng & Zhu, 2014)。角苔属(*Anthoceros*)有8个物种可与蓝藻共生, 分别是角苔(*A. punctatus*)、高山角苔(*A. alpinus*)、芽胞角苔(*A. angustus*)、纺锤角苔(*A. fusiformis*)、*A. bharadwajii*、*A. subtilis*、*A. laevis*和*A. husnotii* (Peng & Zhu, 2013); 短角苔属(*Notothylas*)有5个共生物种, 分别是*N. guizhouensis*、爪哇短角苔(*N. javanica*)、南亚短角苔(*N. levieri*)、短角苔(*N. orbicularis*)、云南短角苔(*N. yunnanensis*) (Peng & Zhu, 2014; Zhang et al, 2018); 黄角苔属(*Phaeoceros*)和褐角苔属(*Folioceros*)各有2个物种可与蓝藻共生(Meeks, 1990; West & Adams, 1997); 另外3属(大角苔属(*Megaceros*)、树角苔属(*Dendroceros*)和光孢角苔属(*Leiosporoceros*))各有1个物种能与蓝藻共生(Chantanaorrapint et al, 2014; Bouchard et al, 2020)。可与角苔共生的蓝藻有3科4属(附录2), 分别为鱼腥藻属(*Anabaena*)、眉藻属、*Chlorogloeopsis*和念珠藻属, 均未鉴定到确定的物种(Renzaglia et al, 2007)。

藓-蓝藻共生体的相关报道最多, 其共生关系以附生为主; 角苔-蓝藻共生体次之, 其共生关系以内生为主; 苔-蓝藻共生体最少, 其共生关系以附生为主。经统计, 曲尾藓科、牛毛藓科、紫萼藓科、灰藓科、塔藓科、丛藓科、金发藓科和泥炭藓科8科为苔藓-蓝藻共生体报道中相对研究较多的苔藓科; 赤茎藓(*Pleurozium schreberi*)、塔藓(*Hylocomium splendens*)、毛梳藓(*Ptilium crista-castrensis*)、大羽藓(*Thuidium cymbifolium*)、泥炭藓(*Sphagnum palustre*)、金发藓(*Polytrichum commune*)、小石藓(*Weisia controrwsa*)、曲尾藓(*Dicranum scoparium*)、地钱和角苔等种类最为常见(附录2)。念珠藻属、眉藻属、真枝藻属、伪枝藻属和单歧藻属为常见共生蓝藻类群(附录2), 其中念珠藻属能与藓类、苔类和角苔类植物的多个物种共生。

2 不同生态系统苔藓-蓝藻共生体的物种组成

地理位置、气候和苔藓物种分布等因素导致不同生态系统拥有其独特的共生固氮蓝藻群落。绝大多数关于苔藓-蓝藻共生体的研究都聚焦在北方森

林、极地亚极地苔原和湿地等生态系统(Rousk et al, 2017a; Holland-Moritz et al, 2021; Stuart et al, 2021; Klarenberg et al, 2022), 温带草原(Calabria et al, 2020)、温带森林(Jean et al, 2012; Deane-Coe & Sparks, 2016)及热带亚热带雨林(Bouchard et al, 2020; Fan et al, 2022)地区仅有少数相关研究报道。

在独特的苔藓种类与特殊生态条件的长期影响下, 苔藓会吸引各种不同的优势蓝藻种群。如北方森林生态系统优势蓝藻类群为念珠藻属(DeLuca et al, 2002; Zackrisson et al, 2009; Bay, 2013; Holland-Moritz et al, 2021); 高纬度苔原生态系统优势种群则为灰色念珠藻、多变鱼腥藻(*Anabaena verrucosa*)和单歧藻属(Henriksson et al, 1987); 智利西南部的科迪勒拉达尔文山脉以念珠藻属为优势类群(Arróniz-Crespo et al, 2014); 而温带森林生态系统以伪枝藻属为优势类群(Lindo & Whiteley, 2011), 这表明, 不同生境能够筛选出其中优势且高效的固氮蓝藻种类。在这些优势种群中, 念珠藻类以其独特的生理特性和强大的生态适应能力成为大多数生态系统中的优势种。

2.1 北方森林生态系统

北方森林是一种广泛的、环绕极地的抗寒针叶树种和落叶树种的混合体, 是地球上最大的生物群落之一, 占地球陆地表面的11% (Bonan & Shugart, 1989), 主要分布于北美和欧亚大陆(Gauthier et al, 2015)。苔藓在北方森林生态系统中通常形成森林地表覆盖层, 并发挥着保持土壤温湿度、调节碳氮循环等关键作用(Rousk et al, 2013a, b, 2014)。苔藓-蓝藻共生体固定的氮是北方森林生态系统氮输入的主要来源, 占总氮输入的50% (Rousk & Michelsen, 2017)。该生态系统共发现共生苔藓植物12科16属31种, 蓝藻4科6属(附录3)。共生最多的蓝藻是念珠藻类, 已报道的所有共生体中均有念珠藻, 且是大多北方森林的唯一共生蓝藻类群; 仅在个别区域的假泥炭藓(*Sphagnum fallax*)、赤茎藓、塔藓、毛梳藓和*Anomodon attenuatus* 5种苔藓中发现有真枝藻(*Stigonema* spp.)、*Cylindrospermum* spp.等共生蓝藻。赤茎藓及塔藓为该生态系统共生苔藓植物群落的优势种, 其他苔藓植物还有毛梳藓、金发藓、皱蒴藓(*Aulacomnium palustre*)和大皱蒴藓(*A. turgidum*)等(Chapin et al, 1991; Deslippe et al, 2005; Gundale

et al, 2011; Rousk et al, 2014)。

2.2 苔原生态系统

与北方森林生态系统相比, 苔原生态系统受水分和温度的制约(Bowman et al, 1996; Alvarenga & Rousk, 2021), 苔藓-蓝藻共生体种类较少, 共生苔藓植物11科12属18种, 蓝藻6科7属8种。Arróniz-Crespo等(2014)在智利西南部科迪勒拉达尔文山脉的研究发现共生藓类植物5科5属10种(附录3), 苔类植物5科5属5种, 共生蓝藻有4科4属, 分别是真枝藻属、念珠藻属、微鞘藻属和细鞘丝藻属(*Leptolyngbia*); 叙尔特塞的火山口苔原生态系统中, 有共生苔藓植物3科3属3种, 分别是真藓属一种(*Bryum* sp.)、角齿藓(*Ceratodon purpureus*)和*Racomitrium canescens*, 共生蓝藻3科4属4种, 分别是喜钙念珠藻(*Nostoc calcicola*)、灰色念珠藻、多变鱼腥藻和单歧藻属一种(*Tolypothrix* sp.) (Henriksson et al, 1987)。冰岛西北部高地已发现共生苔藓1科1属1种, 为白毛砂藓(*Racomitrium lanuginosum*), 共生蓝藻有2种, 分别隶属于念珠藻属和真枝藻属(Klarenberg et al, 2022)。砂藓(*Racomitrium* spp.)-念珠藻(*Nostoc* spp.)共生体是该类生态系统的优势共生体。

2.3 湿地生态系统

湿地是指长久或短暂性的沼泽地、湿原或泥炭地水域地带, 静止或流动的淡水、半咸水体, 包括低潮时深度不超过6 m的水域, 是世界上生产力最高的生态系统之一(Español et al, 2015)。据统计, 目前所有生态系统中湿地生态系统的苔藓-蓝藻共生体拥有最高的蓝藻生物量。该生态系统已发现蓝藻7科11属(附录3), 共生苔藓14科16属32种, 其中泥炭藓属就有14种, 且岸生泥炭藓(*Sphagnum riparium*)最多定殖有7种蓝藻(Patova et al, 2020)。泥炭藓-念珠藻共生体是本类生态系统的绝对优势群落, 且是迄今已报道的唯一一类呈内生关系的藓-蓝藻共生体(Basilier, 1980; Kostka et al, 2016)。泥炭藓叶片由大型的透明细胞(又称储水细胞)和小型的绿色细胞构成, 念珠藻通过气孔在透明细胞内定殖, 这可能是因为充满水的透明细胞为念珠藻的生存提供了适宜的微生境(Adams, 2002; Kostka et al, 2016; 朱瑞良, 2022)。Granhall和Hofsten (1976)的研究发现, 念珠藻仅内生于*S. lindbergii*和岸生泥炭藓, 但与另外3种泥炭藓则呈附生关系, 这可能是由湿

地的pH值不同导致的(Adams, 2002; Carrell et al, 2022)。Granhall和Selander (1973)研究发现, 当pH值为5.8时, 蓝藻可自由生活, 也可附生于*S. balticum*、锈色泥炭藓(*S. fuscum*)和垂枝泥炭藓(*S. jensenii*); pH值为4.9和4.2时, 念珠藻便通过进入并内生于*S. lindbergii*和岸生泥炭藓的透明细胞来躲避不利的环境; 而在pH值为3.8的沼泽中没有蓝藻生存。

不同地区的相同类型生态系统中共生体的多样性也存在差异。例如, 英格兰南维拉尔有共生苔藓植物1科1属1种、角苔类植物1科1属1种(West & Adams, 1997); 瑞典北部的沼泽地生态系统中有共生苔藓9科10属12种, 种类最丰富(Gavazov et al, 2010; Berg et al, 2013); 美国阿拉斯加湿地生态系统中有共生藓类植物1科1属9种, 都隶属于泥炭藓(Holland-Moritz et al, 2018, 2021; Carrell et al, 2019)。这表明除了各生态系统中特定关键影响因子外, 共生体的多样性还受到该生态系统所处地区的地理大环境的综合影响, 具体还有待深入研究。

2.4 温带草原生态系统

温带草原是陆地生态系统重要的组成部分, 在全球碳氮循环和气候变化方面扮演着重要的角色。温带草原生态系统发现的苔藓-蓝藻共生体较少, 共生苔藓仅5科6属6种, 分别为大拟垂枝藓(*Rhytidiadelphus triquetrus*)、*R. elongatum*、赤茎藓、角齿藓、小石藓和真藓属一种(*Bryum* sp.)。共生蓝藻3科5属, 其中念珠藻是温带草原生态系统常见附生蓝藻; 其他蓝藻的分布有着明显的地域特征, 如美国华盛顿西部草原还含有真枝藻属物种(Calabria et al, 2020), 美国乔治亚大学科学农场则为鱼腥藻属、鞘丝藻属(*Lyngbya*)和颤藻属(*Oscillatoria*) (附录3; Reddy & Giddens, 1981)。作为北方森林生态系统中的优势共生苔藓物种, 赤茎藓在温带草原生态系统中也与念珠藻、真枝藻形成共生体。

2.5 温带森林生态系统

苔藓植物是许多北温带森林生态系统的固有特征(Bills et al, 1986; Menge & Hedin, 2009), 这类生态系统中的苔藓生活在土壤-大气界面, 通常对维持森林地表的能量和养分平衡有着重要作用(Deane-Coe & Sparks, 2016)。温带森林生态系统的研究不仅涵盖森林地表苔藓, 还包括冠层苔藓, 有共生苔藓植物13科14属15种, 蓝藻3科3属。新西兰

纳尔逊沼泽西部边缘的高地森林地区有共生苔藓植物3科3属3种, 都与念珠藻共生(Deane-Coe & Sparks, 2016); 新西兰西海岸森林发现共生苔藓植物3科2属3种, 蓝藻尚未鉴别种类(Menge & Hedin, 2009); 加拿大哥伦比亚西海岸沿海温带雨林高冠层发现共生苔藓植物7科7属8种, 共生蓝藻仅有伪枝藻属(Lindo & Whiteley, 2011) (附录3)。

2.6 亚热带山地雨林生态系统

亚热带山地雨林生态系统水热条件优越, 生境多样, 苔藓物种丰富, 但还未对该类生态系统苔藓-蓝藻共生体的多样性与固氮能力对环境变化的响应策略进行深入研究(Fan et al, 2022)。仅Fan等(2022)、Peng和Zhu (2013, 2014)在中国南方有3项研究, 且主要集中于角苔植物, 发现共生苔藓植物共5科5属15种, 其中, 角苔类2科2属11种, 苔类1科1属1种, 藓类2科2属3种, 共生蓝藻只有念珠藻(附录3)。亚热带山地雨林生态系统中已报道的共生角苔植物远多于其他生态系统。

2.7 热带雨林生态系统

热带雨林生态系统具有丰富的生物多样性, 是地球气候系统和生物地球化学循环极其重要的组成部分(Oliveira et al, 2021)。苔藓-蓝藻共生体在热带雨林生态系统中发挥着不可或缺的作用, 不仅丰富了生物多样性, 而且拥有不可忽视的固氮作用。目前关于热带雨林生态系统中苔藓-蓝藻共生体的研究极其贫乏, 已知仅有印度巴拿马热带雨林的2个苔藓-蓝藻共生体群落, 分别为*Leiosporoceros dussii*-鱼腥藻(*Anabaena* spp.)共生体和*Leiosporoceros dussii*-念珠藻共生体(附录3; Bouchard et al, 2020)。尚未有关于热带雨林生态系统中苔藓-蓝藻共生体固氮作用的研究, 因为热带生态系统拥有最高的生物多样性(Oliveira et al, 2021), 所以其苔藓-蓝藻共生体很可能也具有巨大的固氮潜力。

3 苔藓-蓝藻共生体的定殖特征及固氮能力研究现状

3.1 苔藓-蓝藻共生体的蓝藻定殖率和丰度

3.1.1 苔藓-蓝藻共生体的蓝藻定殖率

定殖率是指被定殖数与实验供试总数的比率, 不同生态系统的不同苔藓上蓝藻的定殖率差异较大(表1)。蓝藻的定殖率与苔藓的保水能力和持水能

表1 典型生态系统苔藓-蓝藻共生体的蓝藻定殖率

Table 1 Cyanobacteria colonization rates of bryophyte-cyanobacteria associations in typical ecosystems

生态系统 Ecosystem	苔藓物种 Bryophyte species	定殖率 Colonization rate (%)	参考文献 Reference
美国纽约 New York, America			
温带森林 Temperate forest	地钱属一种 <i>Marchantia</i> sp.	15	Deane-Coe & Sparks, 2016
	凤尾藓属一种 <i>Fissidens</i> sp.	85	
	羽藓属一种 <i>Thuidium</i> sp.	15	
美国华盛顿 Washington, America			
温带草原 Temperate grassland	<i>Kindbergia oregana</i>	7 (枝 Branch)	Calabria et al, 2020
	<i>Racomitrium elongatum</i>	40 (枝 Branch)	
		87 (叶 Leaf)	
	大拟垂枝藓 <i>Rhytidiadelphus triquetrus</i>	87 (枝 Branch)	
		79 (叶 Leaf)	
	赤茎藓 <i>Pleurozium schreberi</i>	49 (枝 Branch)	
		33 (叶 Leaf)	
瑞典北部 Northern Sweden			
北方森林 Boreal forest	大皱蒴藓 <i>Aulacomnium turgidum</i>	34.54 (叶 Leaf)	Liu & Rousk, 2022
	塔藓 <i>Hylocomium splendens</i>	54.19 (叶 Leaf)	
	毛青藓 <i>Tomentypnum nitens</i>	19.14 (叶 Leaf)	
	赤茎藓 <i>Pleurozium schreberi</i>	18.19 (叶 Leaf)	
中国云南 Yunnan, China			
亚热带山地雨林 Subtropical mountain rainforest	阿萨羽苔 <i>Plagiochila assamica</i>	1.04	Fan et al, 2022
	大羽藓 <i>Thuidium cymbifolium</i>	2.31	
	刀叶树平藓 <i>Homaliodendron scalpellifolium</i>	3.37	
	西南树平藓 <i>Homaliodendron montagneanu</i>	1.46	

力呈正相关(Elumeeva et al, 2011), 但与苔藓的形态特征(叶长、叶宽、叶面积等)呈负相关, 即小叶的苔藓物种定殖率高, 且顶部1-2 cm部分的叶定殖率低于其他部分(Liu & Rousk, 2022)。瑞典北部亚北极苔原生态系统中, 赤茎藓(定殖率为18.19%)是蓝藻最不易定殖的, 塔藓(54.19%)的定殖率最高(Liu & Rousk, 2022)。另外, 在一例温带森林生态系统的报道中, 凤尾藓属(*Fissidens*)的定殖率(85%)最高, 羽藓属和地钱属的定殖率均为15% (Deane-Coe & Sparks, 2016)。同一生态系统中的同一种苔藓在不同季节的蓝藻定殖率也不相同, 如在中国云南亚热带山地雨林生态系统中, 雨季刀叶树平藓(*Homaliodendron scalpellifolium*) (4.92%)、大羽藓(3.34%)、西南树平藓(*H. montagneanu*) (2.11%)和阿萨羽苔(*Plagiochila assamica*) (1.17%)的定殖率都高于旱季(Fan et al, 2022)。

3.1.2 苔藓-蓝藻共生体的蓝藻丰度

蓝藻丰度可定量评估定殖于苔藓的蓝藻生物量, 本文统计了典型生态系统中苔藓-蓝藻共生体的蓝藻丰度(表2)。北方森林生态系统中, Permin等(2022)和Renaudin等(2022)发现吸水速率快的苔藓

物种其蓝藻丰度更高; 而且苔藓物种差异是影响蓝藻丰度的主要因素, 与温度、降水和营养元素等共同影响苔藓-蓝藻共生体的蓝藻丰度。另外, Arróniz-Crespo等(2014)认为冰川消融后的演替阶段是决定苔藓植物共生蓝藻丰度的主要驱动因素。从表2可以得出, 不同生态系统有着不同的苔藓物种, 从而蓝藻物种和定殖丰度也不同; 同一生态系统中的苔藓也有着不同的性状, 从而对苔藓上蓝藻的吸引有着选择作用。可见, 苔藓物种对蓝藻丰度的影响至关重要。

3.2 不同生态系统苔藓-蓝藻共生体的固氮潜力

固氮潜力的测定方法多样, 苔藓-蓝藻共生固氮的研究主要采用乙炔还原法(acetylene reduction assay, ARA)、¹⁵N同位素示踪法(isotope tracer, IT)和¹⁵N自然丰度法(natural abundance; 附录4)。其中,¹⁵N自然丰度法精度较高, 但成本高、受参照物和分馏作用影响大(Cleveland et al, 1999; Stuart et al, 2021)。¹⁵N同位素示踪法灵敏度高、准确度高, 不需要校正因子, 但费用高、方法复杂, 易受大气和植物本身¹⁵N的干扰(Stewart et al, 1967)。而乙炔还原法因其速度快、方法简单、灵敏度高, 成为目前

表2 典型生态系统苔藓-蓝藻共生体的蓝藻丰度

Table 2 Cyanobacteria abundance of bryophyte-cyanobacteria associations in typical ecosystems

生态系统 Ecosystem	苔藓物种 Bryophyte species	定殖丰度 Colonization abundance	参考文献 Reference
瑞典斯托达伦 Stordalen, Sweden			
湿地 Wetland	毛叶镰刀藓 <i>Drepanocladus trichophyllu</i> [1, 6, 9, 23]	+++	Granhall & Selander, 1973
	毛叶镰刀藓 <i>Drepanocladus trichophyllus</i> [2]	++	
	<i>Sphagnum lindbergii</i> [2, 22]	++	
	垂枝泥炭藓 <i>Sphagnum jensenii</i> [22]	++	
	岸生泥炭藓 <i>Sphagnum riparium</i> [1, 8]	+	
	岸生泥炭藓 <i>Sphagnum riparium</i> [2, 6, 9, 22, 23]	+++	
美国乔治亚大学科学农场 Plant Science Farm, University of Georgia, America			
温带草原 Temperate grassland	真藓属一种 <i>Bryum</i> sp. [1, 2]	++	Reddy & Giddens, 1981
	<i>Bryum argenteum</i> [1, 2]	+++	
	<i>Weisia controversa</i> [1, 2]	+++	
美国阿拉斯加州 Alaska, America			
北方森林 Boreal forest	皱蒴藓属一种 <i>Aulacomnium</i> sp.	++	Stuart et al, 2021
	曲尾藓属一种 <i>Dicranum</i> sp.	+	
	塔藓属一种 <i>Hylocomium</i> sp.	+++	
	赤茎藓 <i>Pleurozium schreberi</i>	++	
	金发藓属一种 <i>Polytrichum</i> sp.	+	
	泥炭藓属一种 <i>Sphagnum</i> sp.	+++	
瑞典阿比斯库科学研究所 Abisko Scientific Research Station, Sweden			
北方森林 Boreal forest	塔藓 <i>Hylocomium splendens</i> [2, 6]	+	Permin et al, 2022
	赤茎藓 <i>Pleurozium schreberi</i> [2, 6]	+	
	大皱蒴藓 <i>Aulacomnium turgidum</i>	++	Liu & Rousk, 2022
	塔藓 <i>Hylocomium splendens</i>	+++	
	赤茎藓 <i>Pleurozium schreberi</i>	+	
	毛青藓 <i>Tomentypnum nitens</i>	++	
智利火地岛 Tierra del Fuego, Chile			
冰川 Glacier	<i>Andreaea alpina</i> [2]	+	Arróniz-Crespo et al, 2014
	<i>Andreaea laxifolia</i> [2]	+	
	<i>Acroschisma wilsonii</i> [2, 5]	++	
	<i>Anastrophyllum involutifolium</i> [2]	+	
	<i>Blepharidophyllum densifolium</i> [12]	+	
	<i>Chiloscyphus leptanthus</i> [2]	+	
	<i>Clasmatocolea humilis</i> [6]	+	
	<i>Cryptochila grandiflora</i> [2]	+++	
	<i>Dendroligotrichum squamosum</i> [2]	+	
	<i>Dicranoloma chilense</i> [2]	+	
	<i>Ditrichum cylindricarpum</i> [5, 10, 11]	+++	
	<i>Racomitrium didymum</i> [1, 2, 6]	++	
	<i>Racomitrium laevigatum</i> [2, 5]	+++	
	白毛砂藓 <i>Racomitrium lanuginosum</i> [6]	+++	
	<i>Racomitrium subcrispipilum</i> [1, 2, 6]	+++	

+ : 低, 定殖1种蓝藻; ++ : 中, 定殖2种蓝藻; +++ : 高, 定殖3种及以上蓝藻。[]内数字表示蓝藻物种: 1: *Anabaena* spp.; 2: *Nostoc* spp.; 5: 灰色念珠藻; 6: *Stigonema* spp.; 8: *Gloeocapsa* spp.; 9: *Chlorogloea* spp.; 10: *Leptolyngbya frigida*; 11: *L. tenuis*; 12: 柔软微鞘藻; 22: *Scytonema* spp.; 23: *Tolypothrix* spp.

+ : Rare, colonization of one species of cyanobacteria; ++ : Frequent, colonization of two species of cyanobacteria; +++ : Abundant, colonization of three or more species of cyanobacteria. [] The numbers inside indicate cyanobacteria species: 1, *Anabaena* spp.; 2, *Nostoc* spp.; 5, *Nostoc muscorum*; 6, *Stigonema* spp.; 8, *Gloeocapsa* spp.; 9, *Chlorogloea* spp.; 10, *Leptolyngbya frigida*; 11, *L. tenuis*; 12, *Microchaete tenera*; 22, *Scytonema* spp.; 23, *Tolypothrix* spp.

研究苔藓-蓝藻共生固氮较为通用的方法; 其最大的优点是可以直接快速确认固氮能力是否存在 (Smith, 1984; DeLuca et al, 2002; Rousk et al, 2021), 缺点是所测得的固氮效率需转换比值, 目前 C_2H_2 与 N_2 的转换比值普遍是3 : 1或4 : 1 (Capone, 1993)。由于各项研究开展的时间、使用的测定方法、年固氮量的估算方法、使用的单位差异很大, 完全准确估算固氮量非常困难, 因此本文基于现有文献统一估计全年的固氮潜力(统一单位); 因为1个单位的固氮酶活性($nmol C_2H_4 \cdot g^{-1} \cdot yr^{-1}$)不能转化为1个单位($kg N \cdot ha^{-1} \cdot yr^{-1}$)的固氮速率, 本文未统计固氮酶活性数据, 因此苔藓-蓝藻共生体的固氮能力可能会超出该范围的最大值。目前对苔藓-蓝藻共生体固氮作用的报道, 多为根据乙炔还原法测定结果的最大值和最小值对固氮能力数值范围进行估算(DeLuca et al, 2002; Zackrisson et al, 2009; Rousk et al, 2021)。同样我们根据苔藓-蓝藻共生体固氮能力的最高值和最低值进行统计(图1, 附录4), 推算固氮能力的变化范围; 并将不同生态系统苔藓-蓝藻共生体的固氮能力最高值进行比较(附录5)。

苔藓-蓝藻共生体固氮能力的研究分布范围极广, 主要集中在北欧(瑞典、挪威、芬兰、丹麦、冰岛等), 其次是北美洲, 零星分布在南半球, 少量分

布于中国(Henriksson et al, 1987; Lagerström et al, 2007; Stewart et al, 2011) (图1)。北方森林生态系统和高纬度苔原生态系统中植物初级生产力受到氮的强烈限制, 苔藓是北极生态系统中丰富的植物类群, 尤其是羽状苔藓(feather moss)赤茎藓(及附生蓝藻)覆盖80%的森林地面, 故北方森林生态系统和高纬度苔原生态系统中一直是苔藓-蓝藻共生体共生固氮研究的重点和热点(DeLuca et al, 2002; Rousk et al, 2015, 2017b; Klarenberg et al, 2022)。近年来, 温带森林和温带草原的相关研究有所增加(Lindo & Whiteley, 2011; Calabria et al, 2020), 热带亚热带生态系统的研究也在逐渐出现(Zheng et al, 2019; Fan et al, 2022)。这些生态系统的苔藓-蓝藻共生体可以固定相当数量的氮, 有助于提高各生态系统的氮预算(Turetsky, 2003; Zackrisson et al, 2004)。

经统计, 全球各生态系统中苔藓-蓝藻共生体的固氮量在 $0.008-24.6 kg N \cdot ha^{-1} \cdot yr^{-1}$ 之间(附录4); 其中, 最低的固氮量发生在美国华盛顿西部地区的温带草原生态系统($0.008-0.124 kg N \cdot ha^{-1} \cdot yr^{-1}$) (Calabria et al, 2020); 而最高的固氮量发生在瑞典北部的苔原生态系统中($24.6 kg N \cdot ha^{-1} \cdot yr^{-1}$) (Sorensen & Michelse, 2011), 明显高于同为极地苔原生态系

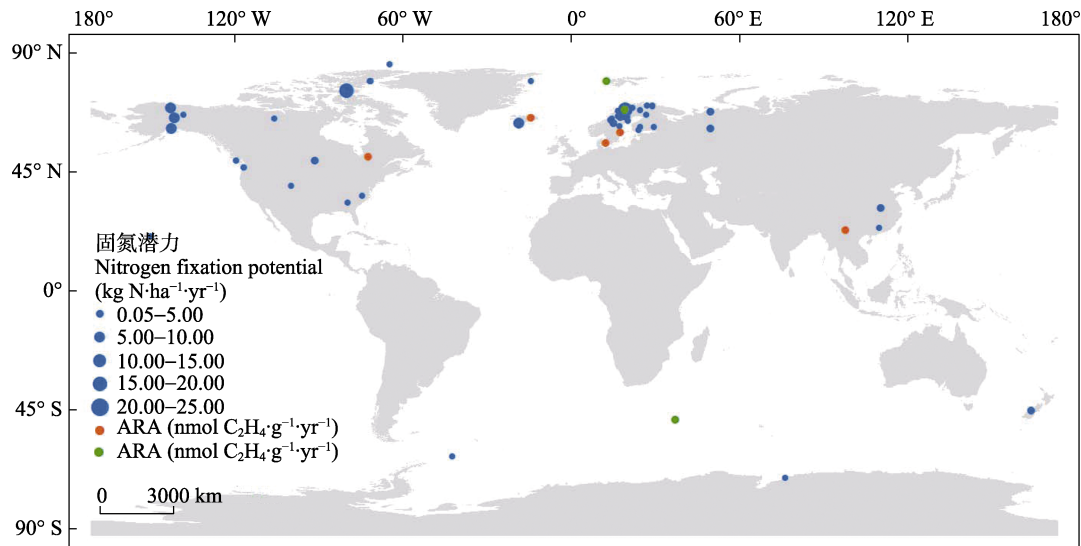


图1 苔藓-蓝藻共生体固氮潜力全球空间分布图。蓝色圆点代表年固氮量, 圆点大小代表固氮量高低; 橙色和绿色圆点仅代表分布地点, 与速率大小无关, 分别表示用湿重和干重计算的每小时固氮速率。ARA: 乙炔还原法。

Fig. 1 Global spatial distribution of nitrogen fixation potential of bryophyte-cyanobacteria associations. The blue dots represent amount of nitrogen fixation, with size of the dot represents the level of nitrogen fixation amount. The orange/green dots only represent the locations of distribution, and represent hourly rates of nitrogen fixation calculated as wet and dry weights, respectively, regardless of the rate size. ARA, Acetylene reduction assay.

统的南极苔原 ($1.19 \text{ kg N}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{yr}^{-1}$) (Davey & Marchant, 1983) (图1, 附录4)。将图1、附录4与各生态系统最大固氮潜力(附录5)综合分析发现, 北极苔原及北方森林生态系统的固氮量均较高。又因其分布范围大, 北方森林生态系统的分布面积约为 $1,470 \text{ 万 km}^2$ (Brandt et al, 2013), 苔原约为 $1,986 \text{ 万 km}^2$ (Beer et al, 2010)。因此, 北方森林和北极苔原生态系统的苔藓-蓝藻共生体对全球固氮总量贡献极大(DeLuca et al, 2002; Ackermann et al, 2012)。

苔藓-蓝藻共生体的固氮速率可达到 $24.6 \text{ kg N}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{yr}^{-1}$ (Sorensen & Michelsen, 2011), 且有明显的季节差异, 大多研究显示为双峰型分布格局, 如美国华盛顿西部草原在4月和7/8月达到固氮峰值, 但斯堪的纳维亚北方森林的固氮峰值发生在6月和9月(Zackrisson et al, 2009; Calabria et al, 2020)。苔藓物种对固氮速率的影响十分显著, 如Calabria等(2020)在温带草原生态系统的研究发现, 每个季节 *Racomitrium elongatum* 的固氮速率都显著高于大拟垂枝藓; 而多项研究表明, 泥炭藓的固氮作用高于羽状苔藓(Granhall & Lindberg 1978; DeLuca et al, 2002; Lagerström et al, 2007; Rousk et al, 2015)。另一方面, 同种苔藓在不同生态系统中的固氮量也存在差异, 如瑞典北方森林生态系统赤茎藓的固氮量为 $2 \text{ kg N}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{yr}^{-1}$ (DeLuca et al, 2022), 而温带草原生态系统赤茎藓的固氮量仅为 $0.07 \text{ kg N}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{yr}^{-1}$ (Calabria et al, 2020)。

研究发现, 在北方森林生态系统中, 苔藓-蓝藻共生体固氮作用的时间和空间变异主要受苔藓物种、温度、湿度和养分驱动, 同时也受林龄和类型影响(DeLuca et al, 2007, 2008; Jean et al, 2018; Renaudin et al, 2021)。而苔藓物种、温度、水分、演替阶段是苔原、湿地和亚热带山地雨林生态系统的主要影响因素(Davey & Marchant, 1983; Stuart et al, 2011, 2020; Fan et al, 2022)。此外, 光照、pH值、痕量金属(钼、钒)、苔藓形态性状和人为扰动等都可能影响苔藓-蓝藻共生体固氮作用的变异(Gentili et al, 2005; Alvarenga & Rousk, 2022; Liu & Rousk, 2022; Renaudin et al, 2022)。这些研究表明, 影响苔藓-蓝藻共生体固氮作用的因素非常多且复杂, 因此需要进行更多的区域性和物种特异性研究, 以确定世界各地苔藓-蓝藻共生体固氮作用在时间和空

间上的变化。

4 展望

研究各生态系统苔藓-蓝藻共生体的构建机制、固氮潜力及其相互作用关系, 可以揭示共生固氮在氮循环过程中的贡献, 更好地理解苔藓-蓝藻共生固氮在生物地球化学循环和生态系统中的作用与功能。纵观全球各生态系统中苔藓-蓝藻共生体在多样性和固氮作用方面的研究成果, 未来应加强以下几个方面的工作: (1)当前共生固氮量的测定及估算方法多样, 没有统一的标准, 因此固氮潜力的方法研究应作为未来的研究重点之一。(2)利用宏基因组测序技术探索苔藓上大量未知的固氮蓝藻, 探讨固氮基因与其他代谢通路间的关系等。(3)目前苔藓-蓝藻共生体类群和固氮潜力的研究多集中在北方森林生态系统和苔原生态系统中, 对一些特殊生态系统中苔藓-蓝藻共生体物种多样性和固氮潜力的研究还十分欠缺, 应深入系统开展广泛研究, 从而更充分地认识苔藓-蓝藻共生体对各生态系统氮固定的贡献。(4)深入系统研究不同生态系统中影响苔藓-蓝藻共生体的物种多样性和固氮潜力的关键因子与可能的调控途径, 为共生体的进一步研究和应用提供理论依据和技术基础。(5)设立长期野外调查样点和试验区, 结合室内分析, 应用数学分析等手段, 确定关键限制性生态因子对苔藓-蓝藻共生体多样性、分布、蓝藻定殖率、丰度和固氮能力等的影响和作用机制。

致谢: 感谢编委和各位审稿专家对本文提出的宝贵意见。

参考文献

- Aber JD (1992) Nitrogen cycling and nitrogen saturation in temperate forest ecosystems. *Trends in Ecology & Evolution*, 7, 220–224.
- Ackermann K, Zackrisson O, Rousk J, Jones DL, DeLuca TH (2012) N_2 fixation in feather mosses is a sensitive indicator of N deposition in boreal forests. *Ecosystems*, 15, 986–998.
- Adams DG (2002) Cyanobacteria in symbiosis. In: *Cyanobacteria in Symbiosis with Hornworts and Liverworts* (eds Rai AN, Bergman B, Rasmussen U), pp. 117–135. Kluwer Academic Publishers, Berlin.
- Adams DG, Bergman B, Nierzwicki-Bauer SA, Rai AN, Schüßler A (2006) Cyanobacterial-plant symbioses. In:

- Symbiotic Associations, Biotechnology, Applied Microbiology (eds Dworkin M, Falkow S, Rosenberg E, Schleifer KH, Stackebrandt E), pp. 331–363. Springer, New York.
- Adams DG, Duggan PS (2008) Cyanobacteria–bryophyte symbioses. *Journal of Experimental Botany*, 59, 1047–1058.
- Alvarenga DO, Rousk K (2021) Indirect effects of climate change inhibit N₂ fixation associated with the feathermoss *Hylocomium splendens* in subarctic tundra. *Science of the Total Environment*, 795, 148676.
- Alvarenga DO, Rousk K (2022) Unraveling host–microbe interactions and ecosystem functions in moss–bacteria symbioses. *Journal of Experimental Botany*, 73, 4473–4486.
- Arróniz-Crespo M, Pérez-Ortega S, De Los Ríos A, Green TG, Ochoa-Hueso R, Casermeiro MÁ, de la Cruz MT, Pintado A, Palacios D, Rozzi R, Tysklind N, Sancho LG (2014) Bryophyte–cyanobacteria associations during primary succession in recently Deglaciated areas of Tierra del Fuego (Chile). *PLoS ONE*, 9, e96081.
- Basilier K (1980) Fixation and uptake of nitrogen in *Sphagnum* blue-green algal associations. *Oikos*, 34, 239–242.
- Bay G (2013) Symbioses Between Cyanobacterial Communities and Feather Mosses in Boreal Forests and Consequences for Dinitrogen Fixation. PhD dissertation, Faculty of Forest Sciences, Acta Universitatis Agriculturae Sueciae, Umeå.
- Bay G, Nahar N, Oubre M, Whitehouse MJ, Wardle DA, Zackrisson O, Nilsson MC, Rasmussen U (2013) Boreal feather mosses secrete chemical signals to gain nitrogen. *New Phytologist*, 200, 54–60.
- Beer C, Reichstein M, Tomelleri E, Ciais P, Jung M, Carvalhais N, Rödenbeck C, Arain MA, Baldocchi D, Bonan GB, Bondeau A, Cescatti A, Lasslop G, Lindroth A, Lomas M, Luyssaert S, Margolis H, Oleson KW, Rouspard O, Veenendaal E, Viovy N, Williams C, Woodward FI, Papale D (2010) Terrestrial gross carbon dioxide uptake: Global distribution and covariation with climate. *Science*, 329, 834–838.
- Berg A, Danielsson Å, Svensson BH (2013) Transfer of fixed-N from N₂-fixing cyanobacteria associated with the moss *Sphagnum riparium* results in enhanced growth of the moss. *Plant and Soil*, 362, 271–278.
- Bills GF, Holtzman GI, Miller OK Jr (1986) Comparison of ectomycorrhizal–Basidiomycete communities in red spruce versus northern hardwood forests of West Virginia. *Canadian Journal of Botany*, 64, 760–768.
- Bonan GB, Shugart HH (1989) Environmental factors and ecological processes in boreal forests. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 20, 1–28.
- Bouchard R, Peñaloza-Bojacá G, Toupin S, Guadalupe Y, Gudiño J, Salazar Allen N, Li FW, Villarreal AJC (2020) Contrasting bacteriome of the hornwort *Leiosporoceros dussii* in two nearby sites with emphasis on the hornwort–cyanobacterial symbiosis. *Symbiosis*, 81, 39–52.
- Bowman WD, Schardt JC, Schmidt SK (1996) Symbiotic N₂-fixation in alpine tundra: Ecosystem input and variation in fixation rates among communities. *Oecologia*, 108, 345–350.
- Brandt JP, Flannigan MD, Maynard DG, Thompson ID, Volney WJA (2013) An introduction to Canada’s boreal zone: Ecosystem processes, health, sustainability, and environmental issues. *Environmental Reviews*, 21, 207–226.
- Calabria LM, Petersen KS, Bidwell A, Hamman ST (2020) Moss–cyanobacteria associations as a novel source of biological N₂-fixation in temperate grasslands. *Plant and Soil*, 456, 307–321.
- Capone DG (1993) Handbook of methods in aquatic microbial ecology. In: Determination of Nitrogenase Activity in Aquatic Samples Using the Acetylene Reduction Procedure (eds Kemp PF, Cole JJ, Sherr BF), pp. 621–631. Lewis Publishers, Boca Raton.
- Carrell AA, Kolton M, Glass JB, Pelletier DA, Warren MJ, Kostka JE, Iversen CM, Hanson PJ, Weston DJ (2019) Experimental warming alters the community composition, diversity, and N₂ fixation activity of peat moss (*Sphagnum fallax*) microbiomes. *Global Change Biology*, 25, 2993–3004.
- Carrell AA, Veličković D, Lawrence TJ, Bowen BP, Louie KB, Carper DL, Chu RK, Mitchell HD, Orr G, Markillie LM, Jawdy SS, Grimwood J, Shaw AJ, Schmutz J, Northen TR, Anderton CR, Pelletier DA, Weston DJ (2022) Novel metabolic interactions and environmental conditions mediate the boreal peatmoss–cyanobacteria mutualism. *The ISME Journal*, 16, 1074–1085.
- Chantanaorrapint S, Peng T, Zhu RL (2014) Reappraisal of *Dendroceros cucullatus* (Dendrocerotaceae, Anthocerotophyta). *Phytotaxa*, 167, 145–149.
- Chapin DM, Bliss LC, Bledsoe LJ (1991) Environmental regulation of nitrogen fixation in a high Arctic lowland ecosystem. *Canadian Journal of Botany*, 69, 2744–2755.
- Cleveland CC, Townsend AR, Schimel DS, Fisher H, Howarth RW, Hedin LO, Perakis SS, Latty EF, Von Fischer JC, Elseroad A, Wasson MF (1999) Global patterns of terrestrial biological nitrogen (N₂) fixation in natural ecosystems. *Global Biogeochemical Cycles*, 13, 623–645.
- Crews TE (1999) The presence of nitrogen fixing legumes in terrestrial communities: Evolutionary vs ecological considerations. *Biogeochemistry*, 46, 233–246.
- Davey A, Marchant HJ (1983) Seasonal variation in nitrogen fixation by *Nostoc commune* Vaucher at the Vestfold Hills, Antarctica. *Phycologia*, 22, 377–385.
- Deane-Coe KK, Sparks JP (2016) Cyanobacteria associations in temperate forest bryophytes revealed by δ¹⁵N analysis. *Journal of the Torrey Botanical Society*, 143, 50–57.
- DeLuca TH, Zackrisson O, Nilsson MC, Sellstedt A (2002) Quantifying nitrogen-fixation in feather moss carpets of

- boreal forests. *Nature*, 419, 917–920.
- DeLuca TH, Zackrisson O, Gentili F, Sellstedt A, Nilsson MC (2007) Ecosystem controls on nitrogen fixation in boreal feather moss communities. *Oecologia*, 152, 121–130.
- DeLuca TH, Zackrisson O, Gundale MJ, Nilsson MC (2008) Ecosystem feedbacks and nitrogen fixation in boreal forests. *Science*, 320, 1181.
- DeLuca TH, Zackrisson O, Nilsson MC, Sun SQ, Arróniz-Crespo M (2022) Long-term fate of nitrogen fixation in *Pleurozium schreberi* Brid (Mit.) moss carpets in boreal forests. *Applied Soil Ecology*, 169, 104215.
- Deslippe JR, Egger KN, Henry GHR (2005) Impacts of warming and fertilization on nitrogen-fixing microbial communities in the Canadian High Arctic. *FEMS Microbiology Ecology*, 53, 41–50.
- Elumeeva TG, Soudzilovskaia NA, Daring HJ, Cornelissen JHC (2011) The importance of colony structure versus shoot morphology for the water balance of 22 subarctic bryophyte species. *Journal of Vegetation Science*, 22, 152–164.
- Español C, Gallardo B, Comín FA, Pino MR (2015) Constructed wetlands increase the taxonomic and functional diversity of a degraded floodplain. *Aquatic Sciences*, 77, 27–44.
- Fan XY, Yuan GD, Liu WY (2022) Response strategies of N-fixation by epiphytic bryophytes to water change in a subtropical montane cloud forest. *Ecological Indicators*, 135, 108527.
- Gauthier S, Bernier P, Kuuluvainen T, Shvidenko AZ, Schepaschenko DG (2015) Boreal forest health and global change. *Science*, 349, 819–822.
- Gavazov KS, Soudzilovskaia NA, van Logtestijn RSP, Braster M, Cornelissen JHC (2010) Isotopic analysis of cyanobacterial nitrogen fixation associated with subarctic lichen and bryophyte species. *Plant and Soil*, 333, 507–517.
- Gentili F, Nilsson MC, Zackrisson O, DeLuca TH, Sellstedt A (2005) Physiological and molecular diversity of feather moss associative N₂-fixing cyanobacteria. *Journal of Experimental Botany*, 56, 3121–3127.
- Granhall U, Hofsten AV (1976) Nitrogenase activity in relation to intracellular organisms in *Sphagnum* mosses. *Physiologia Plantarum*, 36, 88–94.
- Granhall U, Lindberg T (1978) Nitrogen fixation in some coniferous forest ecosystems. *Ecological Bulletins*, 26, 178–192.
- Granhall U, Selander H (1973) Nitrogen fixation in a subarctic mire. *Oikos*, 24, 8–15.
- Gundale MJ, DeLuca TH, Nordin A (2011) Bryophytes attenuate anthropogenic nitrogen inputs in boreal forests. *Global Change Biology*, 17, 2743–2753.
- Henriksson E, Henriksson LE, Norrman JO, Nyman PO (1987) Biological dinitrogen fixation (acetylene reduction) exhibited by blue-green algae (cyanobacteria) in association with mosses gathered on Surtsey, Iceland. *Arctic and Alpine Research*, 19, 432–436.
- Holland-Moritz H, Stuart J, Lewis LR, Miller S, Mack MC, McDaniel SF, Fierer N (2018) Novel bacterial lineages associated with boreal moss species. *Environmental Microbiology*, 20, 2625–2638.
- Holland-Moritz H, Stuart JEM, Lewis LR, Miller SN, Mack MC, Ponciano JM, McDaniel SF, Fierer N (2021) The bacterial communities of Alaskan mosses and their contributions to N₂-fixation. *Microbiome*, 9, 53.
- Houle D, Bilodeau Gauthier S, Paquet S, Planas D, Warren A (2006) Identification of two genera of N₂-fixing cyanobacteria growing on three feather moss species in boreal forests of Quebec, Canada. *Canadian Journal of Botany*, 84, 1025–1029.
- Hu MY, Li YY, Ge CR, Zhang YY, Yao HY (2021) Research status and application prospects of combined nitrogen fixation in gramineous plants. *Chinese Journal of Eco-Agriculture*, 29, 1815–1826. (in Chinese with English abstract) [胡梦媛, 李雅颖, 葛超荣, 张迎迎, 姚槐应 (2021) 禾本科植物联合固氮的研究现状及应用前景. *中国生态农业学报*, 29, 1815–1826.]
- Jean M, Mack MC, Johnstone JF (2018) Spatial and temporal variation in moss-associated dinitrogen fixation in coniferous and deciduous dominated Alaskan boreal forests. *Plant Ecology*, 219, 837–851.
- Jean ME, Cassar N, Setzer C, Bellenger JP (2012) Short-term N₂ fixation kinetics in a moss-associated cyanobacteria. *Environmental Science & Technology*, 46, 8667–8671.
- Klarenberg IJ, Keuschnig C, Russi Colmenares AJ, Warshan D, Jungblut AD, Jónsdóttir IS, Vilhelmsson O (2022) Long-term warming effects on the microbiome and *nifH* gene abundance of a common moss species in sub-Arctic tundra. *The New Phytologist*, 234, 2044–2056.
- Kostka JE, Weston DJ, Glass JB, Lilleskov EA, Shaw AJ, Turetsky MR (2016) The *Sphagnum* microbiome: New insights from an ancient plant lineage. *New Phytologist*, 211, 57–64.
- Lagerström A, Nilsson MC, Zackrisson O, Wardle DA (2007) Ecosystem input of nitrogen through biological fixation in feather mosses during ecosystem retrogression. *Functional Ecology*, 21, 1027–1033.
- Lindo Z, Nilsson MC, Gundale MJ (2013) Bryophyte–cyanobacteria associations as regulators of the northern latitude carbon balance in response to global change. *Global Change Biology*, 19, 2022–2035.
- Lindo Z, Whiteley JA (2011) Old trees contribute bio-available nitrogen through canopy bryophytes. *Plant and Soil*, 342, 141–148.
- Liu S, Liu WY, Shi XM, Li S, Hu T, Song L, Wu CS (2018) Dry-hot stress significantly reduced the nitrogenase activity of epiphytic cyanolichen. *Science of the Total Environment*, 619/620, 630–637.
- Liu X, Rousk K (2022) The moss traits that rule cyanobacterial

- colonization. *Annals of Botany*, 129, 147–160.
- Liu X, Wang Z, Li XM, Rousk K, Bao WK (2020) High nitrogen resorption efficiency of forest mosses. *Annals of Botany*, 125, 557–563.
- Ma WZ, Liu WY, Li XJ (2009) Species composition and life forms of epiphytic bryophytes in old-growth and secondary forests in Mt. Ailao, SW China. *Cryptogamie Bryologie*, 30, 477–500.
- Meeks JC (1990) Handbook of symbiotic cyanobacteria. In: *Cyanobacterial–bryophyte Associations* (ed. Rai AN), pp. 43–63. CRC Press, Boca Raton.
- Menge DNL, Hedin LO (2009) Nitrogen fixation in different biogeochemical niches along a 120000-year chronosequence in New Zealand. *Ecology*, 90, 2190–2201.
- Oliveira RS, Eller CB, de V Barros F, Hirota M, Brum M, Bittencourt P (2021) Linking plant hydraulics and the fast-slow continuum to understand resilience to drought in tropical ecosystems. *New Phytologist*, 230, 904–923.
- Patova EN, Sivkov MD, Goncharova NN, Shubina TP (2020) Associations between nitrogen-fixing cyanobacteria and *Sphagnum* mosses in floodplain bogs of the middle taiga (European Northeast). *Theoretical and Applied Ecology*, 117–123.
- Peng T, Zhu RL (2013) A revision of the genus *Anthoceros* (Anthocerotaceae, Anthocerotophyta) in China. *Phytotaxa*, 100, 21–35.
- Peng T, Zhu RL (2014) A revision of the genus *Notothylas* (Notothyladaceae, Anthocerotophyta) in China. *Phytotaxa*, 156, 156–164.
- Permin A, Michelsen A, Rousk K (2022) Direct and indirect effects of warming on moss abundance and associated nitrogen fixation in subarctic ecosystems. *Plant and Soil*, 471, 343–358.
- Pi CY, Liu X, Wang Z, Bao WK (2018) Bryophyte-cyanobacteria symbioses and their nitrogen fixation capacity—A review. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 42, 407–418. (in Chinese with English abstract) [皮春燕, 刘鑫, 王喆, 包维楷 (2018) 苔藓-蓝藻共生体关系与固氮能力研究进展. *植物生态学报*, 42, 407–418.]
- Reddy GB, Giddens J (1981) Nitrogen fixation by moss-algal association in grassland. *Soil Biology and Biochemistry*, 13, 537–538.
- Renaudin M, Darnajoux R, Bellenger JP (2021) Quantification of moss-associated cyanobacteria using phycocyanin pigment extraction. *Frontiers in Microbiology*, 11, 611792.
- Renaudin M, Blasi C, Bradley RL, Bellenger JP (2022) New insights into the drivers of moss-associated nitrogen fixation and cyanobacterial biomass in the eastern Canadian boreal forest. *Journal of Ecology*, 110, 1403–1418.
- Renzaglia KS, Schuette S, Duff RJ, Ligrone R, Shaw AJ, Mishler BD, Duckett JG (2007) Bryophyte phylogeny: Advancing the molecular and morphological frontiers. *The Bryologist*, 110, 179–213.
- Rousk K, DeLuca TH, Rousk J (2013a) The cyanobacterial role in the resistance of feather mosses to decomposition—toward a new hypothesis. *PLoS ONE*, 8, e62058.
- Rousk K, Jones DL, DeLuca TH (2013b) Moss-cyanobacteria associations as biogenic sources of nitrogen in boreal forest ecosystems. *Frontiers in Microbiology*, 4, 150.
- Rousk K, Jones DL, DeLuca TH (2014) The resilience of nitrogen fixation in feather moss (*Pleurozium schreberi*)–cyanobacteria associations after a drying and rewetting cycle. *Plant and Soil*, 377, 159–167.
- Rousk K, Sorensen PL, Lett S, Michelsen A (2015) Across-habitat comparison of diazotroph activity in the subarctic. *Microbial Ecology*, 69, 778–787.
- Rousk K, Michelsen A (2017) Ecosystem nitrogen fixation throughout the snow-free period in subarctic tundra: Effects of willow and birch litter addition and warming. *Global Change Biology*, 23, 1552–1563.
- Rousk K, Degboe J, Michelsen A, Bradley R, Bellenger JP (2017a) Molybdenum and phosphorus limitation of moss-associated nitrogen fixation in boreal ecosystems. *New Phytologist*, 214, 97–107.
- Rousk K, Pedersen PA, Dyrnum K, Michelsen A (2017b) The interactive effects of temperature and moisture on nitrogen fixation in two temperate-arctic mosses. *Theoretical and Experimental Plant Physiology*, 29, 25–36.
- Rousk K, Pedersen P, Priemé A, Michelsen A (2021) Extreme freeze-thaw cycles do not affect moss-associated nitrogen fixation across a temperature gradient, but affect nutrient loss from mosses. *Acta Oecologica*, 113, 103796.
- Salemaa M, Lindroos AJ, Merilä P, Mäkipää R, Smolander A (2019) N₂ fixation associated with the bryophyte layer is suppressed by low levels of nitrogen deposition in boreal forests. *Science of the Total Environment*, 653, 995–1004.
- Smith VR (1984) Effects of abiotic factors on acetylene reduction by cyanobacteria epiphytic on moss at a subantarctic island. *Applied and Environmental Microbiology*, 48, 594–600.
- Solheim B, Zielke M (2002) Cyanobacteria in symbiosis. In: *Associations between Cyanobacteria and Mosses* (eds Rai AN, Bergman B, Rasmussen U), pp. 137–152. Kluwer Academic Publishers, Boston.
- Solheim B, Wiggen H, Røberg S, Spaink H (2004) Associations between Arctic cyanobacteria and mosses. *Symbiosis*, 37, 169–187.
- Sorensen PL, Michelsen A (2011) Long-term warming and litter addition affects nitrogen fixation in a subarctic heath. *Global Change Biology*, 17, 528–537.
- Stewart WD, Fitzgerald GP, Burris RH (1967) *In situ* studies on N₂ fixation using the acetylene reduction technique. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 58, 2071–2078.
- Stewart KJ, Lamb EG, Coxson DS, Siciliano SD (2011) Bryophyte-cyanobacterial associations as a key factor in

- N₂-fixation across the Canadian Arctic. *Plant and Soil*, 344, 335–346.
- Stuart RK, Pederson ERA, Weyman PD, Weber PK, Rasmussen U, Dupont CL (2020) Bidirectional C and N transfer and a potential role for sulfur in an epiphytic diazotrophic mutualism. *The ISME Journal*, 14, 3068–3078.
- Stuart JEM, Holland-Moritz H, Lewis LR, Jean M, Miller SN, McDaniel SF, Fierer N, Ponciano JM, Mack MC (2021) Host identity as a driver of moss-associated N₂ fixation rates in Alaska. *Ecosystems*, 24, 530–547.
- Tilman D, Fargione J, Wolff B, D'Antonio C, Dobson A, Howarth R, Schindler D, Schlesinger WH, Simberloff D, Swackhamer D (2001) Forecasting agriculturally driven global environmental change. *Science*, 292, 281–284.
- Turetsky MR (2003) The role of bryophytes in carbon and nitrogen cycling. *The Bryologist*, 106, 395–409.
- Vitousek PM, Menge DNL, Reed SC, Cleveland CC (2013) Biological nitrogen fixation: Rates, patterns and ecological controls in terrestrial ecosystems. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B: Biological Sciences*, 368, 20130119.
- Vlassak K, Paul EA, Harris RE (1973) Assessment of biological nitrogen fixation in grassland and associated sites. *Plant and Soil*, 38, 637–649.
- West NJ, Adams DG (1997) Phenotypic and genotypic comparison of symbiotic and free-living cyanobacteria from a single field site. *Applied and Environmental Microbiology*, 63, 4479–4484.
- Zackrisson O, DeLuca TH, Nilsson MC, Sellstedt A, Berglund LM (2004) Nitrogen fixation increases with successional age in boreal forests. *Ecology*, 85, 3327–3334.
- Zackrisson O, DeLuca TH, Gentili F, Sellstedt A, Jäderlund A (2009) Nitrogen fixation in mixed *Hylocomium splendens* moss communities. *Oecologia*, 160, 309–319.
- Zhang L, Zuo Q, Li JY, Peng T (2018) A new species of *Notothylas* (Notothyladaceae) from Southwest China. *Phytotaxa*, 367, 191–195.
- Zheng MH, Zhang W, Luo YQ, Wan SQ, Fu SL, Wang SH, Liu N, Ye Q, Yan JH, Zou B, Fang CL, Ju YX, Ha DL, Zhu LW, Mo JM (2019) The inhibitory effects of nitrogen deposition on asymbiotic nitrogen fixation are divergent between a tropical and a temperate forest. *Ecosystems*, 22, 955–967.
- Zhu RL (2022) Peat mosses (*Sphagnum*): Ecologically, economically, and scientifically important group of carbon sequestration plants. *Chinese Bulletin of Botany*, 57, 559–578. (in Chinese with English abstract) [朱瑞良 (2022) 泥炭藓: 一类具有重要生态、经济和科学价值的碳封存植物. *植物学报*, 57, 559–578.]
- Zielke M, Ekker AS, Olsen RA, Spjelkavik S, Solheim B (2002) The influence of abiotic factors on biological nitrogen fixation in different types of vegetation in the high Arctic, Svalbard. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, 34, 293–299.
- Zielke M, Solheim B, Spjelkavik S, Olsen RA (2005) Nitrogen fixation in the high arctic: Role of vegetation and environmental conditions. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, 37, 372–378.

(责任编辑: 朱瑞良 责任编辑: 黄祥忠)

附录 Supplementary Material

附录1 苔藓-蓝藻共生体的苔藓物种多样性

Appendix 1 Bryophyte diversity in bryophyte-cyanobacteria associations
<https://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2023081-1.pdf>

附录2 苔藓-蓝藻共生体的蓝藻物种多样性

Appendix 2 Cyanobacteria diversity in bryophyte-cyanobacteria associations
<https://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2023081-2.pdf>

附录3 典型生态系统苔藓-蓝藻共生体多样性

Appendix 3 Diversity of bryophyte-cyanobacteria associations in typical ecosystems
<https://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2023081-3.pdf>

附录4 苔藓-蓝藻共生体固氮潜力的全球分布

Appendix 4 Global distribution of nitrogen fixation potential of bryophyte-cyanobacteria associations
<https://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2023081-4.pdf>

附录5 不同生态系统苔藓-蓝藻共生体固氮潜力多样性

Appendix 5 Nitrogen fixation potential of bryophyte-cyanobacteria associations in different ecosystems
<https://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2023081-5.pdf>



•保护与治理对策•

城市生物多样性保护：基于中欧对比视角下的经验借鉴

邓晶^{ID}, 李艺, 侯一蕾*

北京林业大学经济管理学院, 北京 100083

摘要: 城市生物多样性保护是全球生物多样性保护体系的重要组成部分, 也是城市可持续发展的重要内容。通过对比中国和欧洲城市生物多样性保护实践, 有助于完善中国城市生物多样性保护措施。首先, 从城市发展和生态系统协同治理的视角出发, 基于城市生物多样性保护的核心载体和功能, 聚焦生境保护、空间规制和协同治理等实现路径, 提出城市生物多样性保护的框架。然后, 系统梳理、总结和对比中国与欧洲的城市生物多样性保护实践, 发现中国城市生物多样性保护工作理念鲜明、治理效果明显, 但仍然存在改进空间。在城市发展规划方面, 欧洲城市生物多样性规划体系全面系统、针对性强, 而中国城市生物多样性保护与城市发展规划融合不足, 建议加强二者的有效衔接; 在城市绿地建设方面, 欧洲城市日益重视生态系统的连通性和完整性, 而中国城市仍以公园等传统绿地建设为主, 应提升微观尺度绿地空间利用和生态系统营造; 在生态保护补偿方面, 欧洲城市在多元化、市场化补偿方面探索较多, 而中国的城市生物多样性保护补偿机制尚不成熟, 建议逐步探索绿色基金等多元化补偿方式; 在公众参与方面, 欧洲城市强调自下而上的生物多样性保护公众参与机制, 而中国仍以政府为治理主体, 公众参与意识和参与能力有待提高。

关键词: 城市生态系统; 生物多样性; 城市可持续发展; 欧洲经验; 中国实践

邓晶, 李艺, 侯一蕾 (2023) 城市生物多样性保护: 基于中欧对比视角下的经验借鉴. 生物多样性, 31, 23070. doi: 10.17520/biods.2023070.

Deng J, Li Y, Hou YL (2023) Urban biodiversity conservation: Experience from the comparative perspective of China and Europe. Biodiversity Science, 31, 23070. doi: 10.17520/biods.2023070.

Urban biodiversity conservation: Experience from the comparative perspective of China and Europe

Jing Deng^{ID}, Yi Li, Yilei Hou*

School of Economics and Management, Beijing Forestry University, Beijing 100083

ABSTRACT

Aims: Urban biodiversity conservation is a vital component of the global conservation system and an essential element for sustainable urban development. Comparing the practices of urban biodiversity conservation in China and Europe is helpful to improve the measures of urban biodiversity conservation in China. This paper conducts a comparative analysis of urban biodiversity conservation practices in China and Europe, aiming to offer insights for enhancing urban ecosystems and biodiversity conservation.

Methods: We propose a theoretical framework for urban biodiversity conservation from the perspective of urban development and collaborative governance of ecosystems. The framework is based on the core carriers and functions of urban biodiversity conservation, and it emphasizes the implementation strategies for habitat conservation, spatial regulation, and collaborative governance.

Results and Suggestions: China's urban biodiversity conservation exhibits unique concepts and significant governance effects, however, there is still room for improvement. (1) Regarding urban development planning, the European urban biodiversity planning system is comprehensive, systematic, and targeted. In contrast, the integration of urban

收稿日期: 2023-03-08; 接受日期: 2023-06-29

基金项目: 国家自然科学基金重大项目(21ZDA090)

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: houyilei427@163.com

biodiversity conservation and urban development planning in China is inadequate. Thus, it is recommended to enhance the effective connection between these two aspects. (2) Regarding urban green space construction, European cities are increasingly emphasizing the connectivity and integrity of ecosystems. In contrast, Chinese cities primarily concentrate on building traditional green spaces like parks and should enhance the utilization of green space and promote ecosystem creation at the microscopic scale. (3) Regarding ecological protection compensation, European cities have made significant progress in diversified and market-based compensation. However, China's urban biodiversity protection compensation mechanism is not yet fully developed and requires gradual exploration of diversified compensation methods, such as the implementation of green funds. (4) Regarding public participation, European cities prioritize bottom-up mechanisms for biodiversity conservation, whereas China primarily relies on government-led governance, indicating the need for enhancing public awareness and participation capabilities.

Key words: urban ecosystem; biodiversity; sustainable urban development; European experience; Chinese practices

随着社会经济的不断发展,城市逐渐成为人类生存的重要空间,预计到2050年,全球城市人口将新增22亿,全球城市人口占比将上升至68% (<https://population.un.org/wup/>)。城市人口增加会改变土地利用方式、减少城市绿地面积,导致生物物种生存环境减少,进而出现生物多样性丧失 (Simkin et al, 2022)。联合国住房和城市可持续发展大会 (United Nations Conference on Housing and Sustainable Urban Development, Habitat III) 于2016年通过《新城市议程》,呼吁增加绿色空间、保护城市物种,城市生物多样性保护逐渐成为全球生物多样性保护体系中不可或缺的部分。城市生物多样性对提升城市生态系统服务功能、改善人居环境和提升居民福祉具有重要意义 (Sandifer et al, 2015)。随着全球生物多样性保护主流化和可持续发展的不断推进,城市生物多样性保护的地位也逐渐上升 (图1)。

党的二十大报告指出“中国式现代化,是人与自然和谐共生的现代化”,大力推进城市生物多样性保护,正是中国推进人与自然和谐共生现代化的生动范例。中国作为《生物多样性公约》最早的缔约国之一,在保护生物多样性方面取得了举世瞩目的成果。《中国生物多样性保护战略与行动计划》提出将城市生物多样性保护纳入优先项目,并强调要在城市绿地系统规划中体现生物多样性要素。然而,城镇化和工业化发展导致城市物种栖息地割裂、城市生态系统压力倍增,给城市生物多样性保护带来了巨大的挑战 (马远等, 2021)。如何充分认识城市生物多样性对城市发展的作用,如何科学地将生物多样性保护融入城市总体发展,是推动城市生

态文明建设和可持续发展,促进人与自然和谐共生亟待解决的重要问题。

1 城市生物多样性保护的框架

城市生物多样性保护对于促进城市可持续发展至关重要,本文基于现有研究,在阐释城市生物多样性的内涵、载体与功能的基础上,提出城市生物多样性的实现路径和措施,构建城市生物多样性保护的框架,以期提升城市生态系统质量、助力城市生物多样性保护提供参考。

1.1 城市生物多样性的内涵、载体与功能

城市生物多样性是指在人类聚居地内及其边缘发现的生物(包括遗传变异)和生境的多样性以及丰富性 (Müller et al, 2013)。城市生物多样性作为生物多样性的特殊组成部分,蕴含着城市生物、生境、生态环境以及人类之间的复杂关系 (吴人韦, 1999)。

构成城市生物多样性的核心载体主要包括生态系统及物种、环境要素 (图2)。城市中的森林、河流、湿地、农田等生态系统是城市生物多样性的空间基础 (Isbell et al, 2015), 物种的丰富度是城市生物多样性的物质基础, 空气、土壤、水等环境要素是城市生物多样性的重要保障 (干靓, 2018)。此外, 生态系统能够为人类提供供给、调节、文化和支持服务 (Finlayson, 2005), 而保护城市生物多样性能够增强生态系统韧性, 促进生态系统服务功能的发挥。

1.2 城市生物多样性保护的实现路径和措施

城市生物多样性保护应该以良好的生态环境要素为基础, 以生态系统服务功能为核心, 同时结合城市生态建设和社会经济发展特点, 通过生境保护、空间规划、协同治理等路径来实现。城市中的密集建筑、道路建设等导致物种生境破碎化, 降低

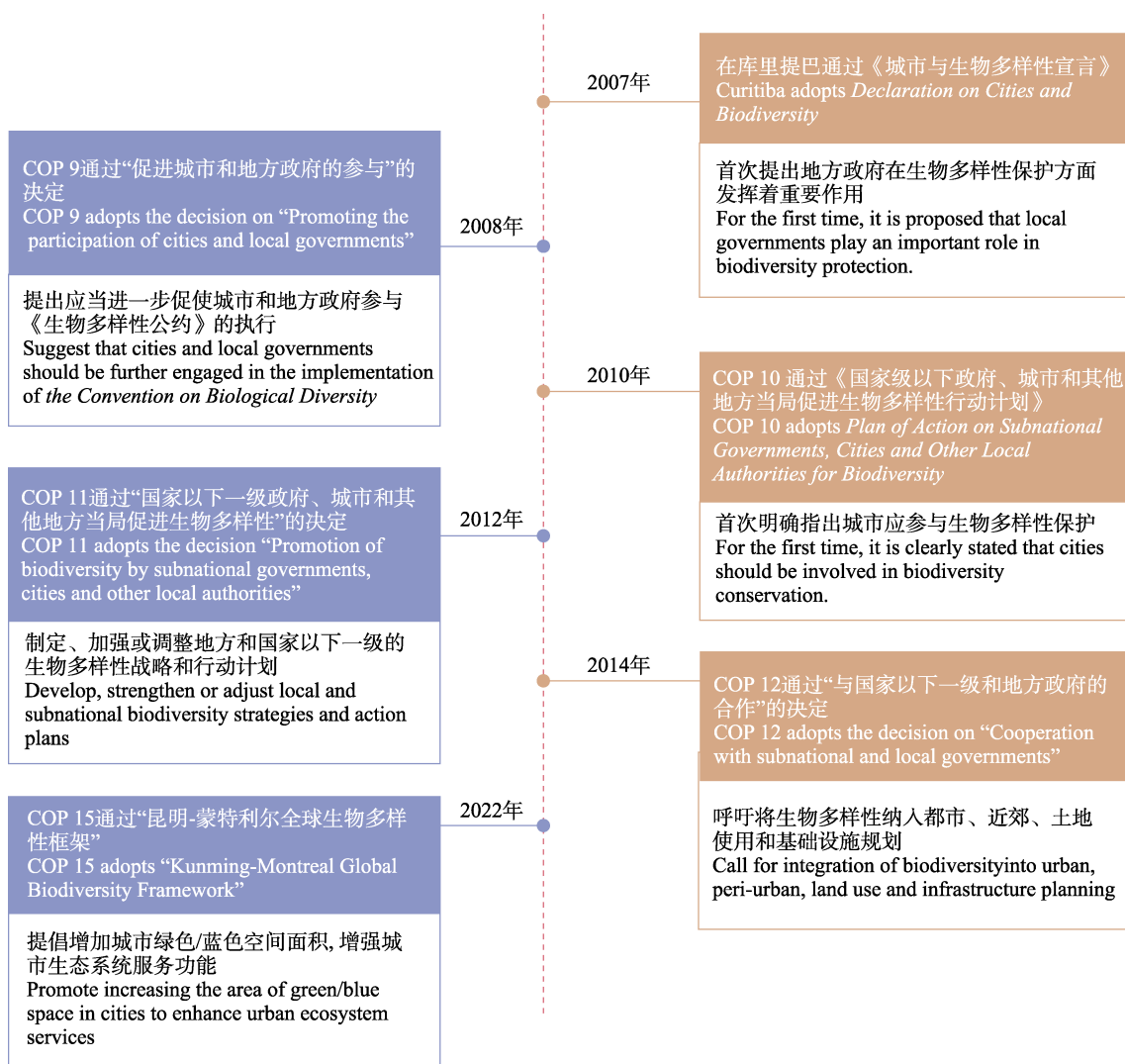


图1 《生物多样性公约》缔约方会议关于城市生物多样性保护的议题
Fig. 1 Issues for the Conference of the Parties (COP) to the Convention on Biological Diversity (CBD) on urban biodiversity conservation

了城市生态服务功能的供给, 而生境保护成为提升城市生态系统服务功能的关键举措(邢忠等, 2020)。城市生物多样性保护所需的空间载体必须依托城市本身的发展空间, 因此生物多样性保护的空間规划需要和城市发展空间规划有机结合。此外, 城市作为一个复杂的社会-生态系统, 在生物多样性保护过程中, 必须处理好生态保护和经济发展之间的协同关系, 聚焦居民福祉提升, 构建更具韧性的协同治理体系以寻求最大的协同空间(陈悦, 2022)。

城市生物多样性具有重要的保护意义与价值, 气候变化、外来物种入侵、城市建设造成的生境破碎化对城市生物多样性构成重要威胁(曹越等,

2020)。因此, 必须充分考虑城市生物多样性的核心载体, 采取科学、可量化、易操作的措施进行保护, 具体可以通过以下措施来实现: 第一, 将城市生物多样性理念融入城市发展规划及相关政策制度体系, 从顶层设计出发保障城市内各类生物的生存空间以及健康的生态系统; 第二, 立足空间规制视角完善城市绿地系统建设, 更有效地保护城市各类生物的主要繁衍生息地; 第三, 建立市场化多元化的城市生态保护补偿机制, 鼓励社会资本积极参与城市生物多样性保护补偿实践; 第四, 积极引导社会各界参与生物多样性保护, 推广“共建、共治、共享”的社会公众参与机制(图2)。

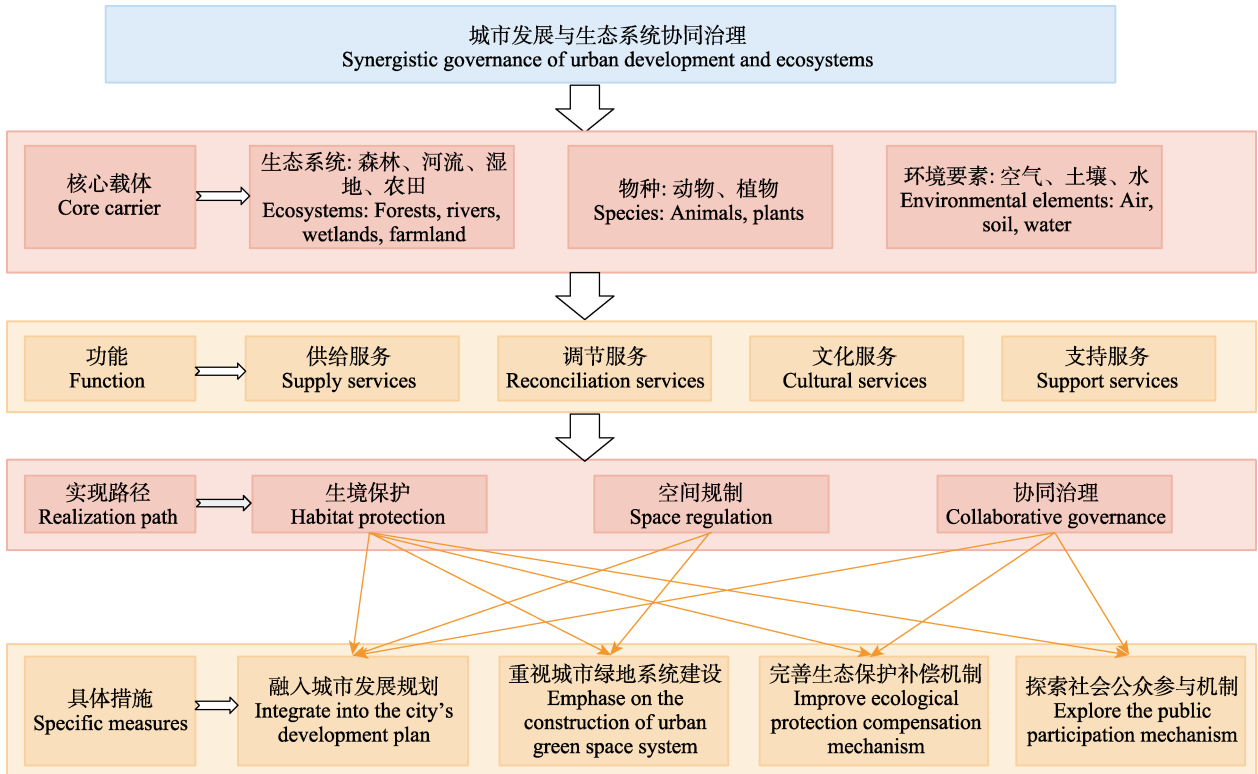


图2 城市生物多样性保护的框架
Fig. 2 Theoretical framework for urban biodiversity conservation

2 欧洲城市生物多样性保护实践

欧洲的城市化进程早于中国，为解决城市化进程中的生态环境问题，绿色城市主义理论应运而生 (Beatley, 2000)，该理论将城市生态作为解决全球环境问题的必要部分，通过发展绿色经济与生态管理，成功指导了欧洲城市绿色转型，极大推动了全球城市的可持续发展进程。以德国柏林、荷兰鹿特丹和阿姆斯特丹等为代表的绿色环保城市在生物多样性保护领域进行了大量实践探索。在城市发展规划方面，欧洲诸多城市通过追踪土地使用变化对生物多样性的影响 (Schröter et al, 2005)，根据生物信息和土地使用数据制定更详实的生物多样性保护方案，并将其纳入城市发展规划中。在绿色空间利用方面，将生物多样性作为绿色空间设计的重要元素，重视生态系统的连通性和稳定性 (Pezzagno et al, 2021; Jakstis et al, 2023)。在生态补偿方面，将生态服务付费机制引入城市生物多样性保护领域，以市场化手段拓展城市生物多样性保护融资渠道 (Barton et al, 2017; O’Sullivan et al, 2017)。在公众参

与方面，引导居民积极参与生物多样性保护行动 (Fischer et al, 2018; Coisnon et al, 2019)，营造共同关心、支持生物多样性保护的浓厚氛围，城市环境质量和宜居性显著提升。在全球可持续发展背景下，各国仍不断进行创新探索，在城市生物多样性保护领域形成了可资借鉴的经验。

2.1 生物多样性保护纳入城市发展规划

把生物多样性保护理念纳入城市发展规划体系，可以切实指导生态空间管控和保护举措落实 (Teixeira et al, 2021)。欧洲众多城市将生物多样性保护纳入城市规划及政策体系，通过城市绿地空间规划管控、物种和栖息地保护等重要举措，逐渐形成从宏观到微观、从战略部署到行动实施的全面保护体系 (苏日和戴代新, 2021)，促进了城市发展与生物多样性保护的协调关系。丹麦哥本哈根、瑞典斯德哥尔摩等欧洲城市均出台了具体的绿地空间规划管控方案、栖息地和物种多样性保护计划 (Box 1)。

综上所述，欧洲城市的发展规划和行动计划在宏观层面为生物多样性保护提供了战略基础，在微观层面为物种与生境专项保护、基础设施建

Box 1 欧洲城市规划聚焦生物多样性的具体内容

主题	文件	城市/国家	具体内容
绿地空间规划 管控	《2015–2025哥本哈根城市自然战略》	哥本哈根/丹麦	(1)市政绿地：每年启动两个自然保护项目，制定“自然保护和自然恢复、濒危物种”行动计划；(2)城市生活区：种植100,000棵树，制定绿色连接行动计划；(3)城市开发区：编制可用于城市发展与城市自然的解决方案目录；(4)非市政地区：与哥本哈根市每年开展50个合作项目，建立城市自然资金协会予以支持。
	《2020里斯本地方生物多样性行动计划》	里斯本/葡萄牙	(1)建立里斯本城市生物多样性指数，并将其作为评估体系；(2)增加采用综合生态管理模式的绿地项目数量，在结构、植物区系和动物区系多样性方面改善绿地。
	《柏林绿色城市2030行动计划》	柏林/德国	(1)开发新的绿色自然空间：每地区至少创建1个自然区，实施小型水体开发计划，升级大型景观区域；(2)激发灰色基础设施的潜力：启动“柏林1,000个屋顶绿化”项目。
物种和 栖息地 保护	《2014–2020卢布尔雅那城市环境保护计划》	卢布尔雅那/斯洛文尼亚	(1)栖息地保护：每年实施5项自然保护措施，并就非政府组织项目的共同融资进行公开招标，以改善受保护动植物的物种栖息地；(2)物种保护：加强监测该市濒危动植物物种和栖息地类型，制定管理外来入侵物种的行动计划。
	《2018–2025圣加仑生物多样性战略》	圣加仑/瑞士	(1)栖息地保护：在城市空间和住区规划项目中，加强绿色空间投资；鼓励公民参与，宣传发布构建小微生态系统的行动指南；(2)物种保护：推广基因保护区，支持区域种子、植物材料项目，用于创建具有区域基因型的草地。
	《2020斯德哥尔摩生物多样性行动计划》	斯德哥尔摩/瑞典	(1)栖息地保护：加强海滩、滩涂等栖息地保护，并减少交通障碍，改善两栖动物和湿地物种的生存环境；(2)物种保护：保护连片森林和枯木，丰富草原和种植园物种多样性。
	《伦敦规划2021》	伦敦/英国	(1)栖息地保护：设立市级、区级、地级三级生态保护区域，采用减缓等级制度减弱被损害栖息地的不良影响；(2)物种保护：对物种生境进行空间信息调研和地图绘制，建立合适的维护制度保护野生动物的价值。
	《哥德堡市2021–2030年环境和气候变化》	哥德堡/瑞典	(1)栖息地保护：盘点23类责任生物群落，确定优先级事项；完善城市绿地系数计算方法，智能规划保护城市的生物多样性；(2)通过城市购买服务保护生物多样性，购买具有生态认证、生态标签的产品和服务。

设、多元主体参与等领域提供了行动指南，整体构成了全面的“从政府到公众、从国家到地方”城市生物多样性保护政策体系。从效果来看，城市规划在生物多样性保护方面发挥了显著作用。斯德哥尔摩通过环境补偿管理重要的牧场和草甸栖息地，到2022年补偿总面积达9,084 ha，其中具有高自然和文化价值的森林牧场达到3,445 ha (<https://sverigesmiljomal.se/miljomalen/ett-rikt-odlingslandskap/betesmarker-och-slatteangar/stockholms-lan/>)；斯洛文尼亚的卢布尔雅那大力推行绿地空间连接和绿道系统建设工程，使得人均拥有542 m²的公共绿地(<https://www.ljubljana.si/sl/moja-ljubljana/varst-vo-okolja/>)。

2.2 微型生态系统纳入城市绿地系统建设

城市发展必须通过保护开发多功能且相互连接的绿色空间来维持和提高生物多样性(Popkin, 2022)。欧洲城市长期以来将城市绿地建设作为城市生物多样性保护的重要途径，近年来更是通过微型森林、立面花园等微型生态系统的建设来提升城市生态系统的连通性和完整性，以更好满足野生动植物的活动和生长需求(Borysiak et al, 2017)。微型生态系统因其占地小、布局灵活等优势，可以填补大型公园、湿地等产生的服务盲区(肖希和李敏，

2017)。荷兰乌德勒支、德国柏林、葡萄牙里斯本等城市先后探索建立了不同类型、功能各异的微型生态系统(表1)，有效拓展了城市生态空间，提升了城市生物多样性保护成效。

总体而言，欧洲城市的微型绿地延续性强、可塑性高，一方面，通过覆以不同层次植被结构、物种群落，可以组成单独的绿地生态系统；另一方面，通过与社区周边的城市绿道、公园等斑块连接，也可以完善城市绿地系统。欧洲城市积极探索小微绿地，为野生动植物提供了充足栖息地和生境。其中，柏林塑造了古树、小规模种植、风化陵墓等生态结构丰富的栖息地，并将公共墓地逐步发展为绿地、森林等，保护了城市生物多样性和自然遗产(<https://www.berlin.de/sen/uvk/natur-und-gruen/biologische-vielfalt/berliner-beispiele/urbane-vielfalt/friedhoefer/>)；乌德勒支对7个微型森林进行持续跟踪监测，不同类别的生物物种从2017年的176种提升到了2019年的595种(<https://www.utrecht.nl/wonen-en-leven/parken-en-groen/parken-en-plantsoenen/nieuwe-parken-en-plantsoenen/tiny-forests-in-utrecht/>)。

2.3 生态保护补偿机制助力生物多样性保护

由于生物多样性保护具有明显的公共物品属性，

表1 欧洲城市绿地类型

Table 1 European urban green space types

绿地类型 Type of green space	城市/国家 City/Country	特点 Features
微型森林 Micro forest	乌得勒支/荷兰 Utrecht/The Netherlands	微型森林通常包括20–40个不同的树木和灌木物种, 每1 m ² 平均种植3棵树苗。 Micro forests typically include 20–40 different tree and shrub species, with an average of 3 saplings planted per square meter.
立面花园 Facade garden	阿姆斯特丹/荷兰 Amsterdam/The Netherlands	阿姆斯特丹在建筑立面上种植西番莲、常春藤、爬山虎等半阴攀缘植物, 立面最大宽度不超过60 cm。In Amsterdam, semi-shade climbing plants such as passion fruit, ivy and climbers are planted on the facade of the building, and the maximum width of the facade is no more than 60 cm.
墓地栖息地 Cemetery habitat	柏林/德国 Berlin/Germany	柏林有超过1,100 ha的墓地, 是蝙蝠、鸟类、地衣、苔藓等物种的栖息地; 柏林计划改造发展209 ha墓地, 保护生物多样性。There are more than 1,100 ha of cemeteries in Berlin, which are the habitats of bats, birds, lichens, mosses and other species; Berlin plans to transform and develop 209 ha of cemeteries to protect biodiversity.
生物多样性草地 Biodiversity grasslands	里斯本/葡萄牙 Lisbon/Portugal	里斯本生物多样性草地种植大量禾本科植物以确保更高存活率。目前里斯本已成功改造两个面积分别为2.6 ha、8 ha的生物多样性草地。The Lisbon biodiversity grassland are planted with a large number of gramineous plants to ensure a higher survival rate. Two biodiversity meadows of 2.6 ha and 8 ha have been successfully renovated in Lisbon.

一般由政府承担保护成本(徐素波等, 2020), 因此兼顾公平和效率的生态补偿机制是落实生态保护权责、平衡各方利益关系的重要政策工具(Richards & Thompson, 2019)。在“谁污染谁赔偿、谁受益谁补偿、多方共举合力推进”的指导原则下, 欧洲城市实施了从城市大型建筑到社区绿地等多层次和全方位的生态补偿。其中, 伦敦绿地基金、柏林生态账户、鹿特丹气候补贴计划通过界定补偿范围、确立补偿标准、细化生态系统服务的受益者与提供者的权利义务关系等措施, 有效拓宽了生物多样性保护的资金来源, 促进了多方主体的协同参与, 为生态保护补偿机制助力生物多样性保护提供了有益探索。

2.3.1 伦敦绿地基金

绿地基金是英国伦敦市政府支持创建用于改善伦敦绿色空间的投资项目, 是生物多样性保护市场化机制的重要实践探索。包括再野化伦敦基金(Rewild London Fund) (<https://www.london.gov.uk/publications/rewild-london-fund>)、绿色弹性空间基金(Green and Resilient Spaces Fund) (<https://www.london.gov.uk/publications/green-and-resilient-spaces-fund>)、绿色回馈基金(Grow Back Greener Fund) (<https://www.london.gov.uk/what-we-do/environment/parks-green-spaces-and-biodiversity/grow-back-greener#acc-i-64407>) 3个部分(表2)。其主要目的是一是帮助自然保护区管理人员解决主体多、协调难的现实问题, 以确保自然保护网络在面对气候和生态紧急情况时具有弹性; 二是通过建造可持续排水设施、野生动物友好型栖息地等措施提高生物栖息空间。据

统计, 该基金支持了5,000余名伦敦居民参与改善了18 ha绿地, 有利推动了伦敦的城市生物多样性保护。

2.3.2 柏林生态账户

生态账户是德国柏林为缓解日益增加的城市建筑与自然景观损害两者之间矛盾冲突而设计的一种生态补偿创新机制, 该生态账户的建立、管理和实施主要由参议院环境、运输和气候保护部负责(<https://www.berlin.de/sen/uvk/natur-und-gruen/biologische-vielfalt/berliner-beispiele/gesellschaft/oekokonto/>)。大型建筑项目需申请生态账户, 购买柏林自然基金会出售的生态积分, 开发商获取生态积分来补偿其他在自然保护方面有很大潜力的地区(图3)。通过运行生态账户, 柏林市不仅较大程度地改善了野生动植物生境, 而且引入了市场机制多元化运行生态账户, 使污染者支付破坏生态环境的经济成本、保护者享有优化生态环境的经济收益, 加强了多方主体参与保护城市生态系统和生物多样性。

2.3.3 鹿特丹气候补贴计划

荷兰鹿特丹的雨水十分充足, 为减少气象灾害对城市生态系统的不良影响, 市政府采取城市适应性战略来管理雨水, 依据水资源的动态变化在整个城市空间寻找解决方案。其中气候补贴计划是重要的解决措施之一 (<https://www.rotterdam.nl/apps/rotterdam.nl/lok-et/subsidie-k-limaatadaptatie-tot-1500/>), 该补贴计划于2020年开始实施, 主要分为雨水补贴、绿色屋顶补贴和本土植物补贴3个部分(表3), 一方面鼓励居民收集雨水以减少其对建筑物、动植物

表2 伦敦绿地基金

Table 2 London Greenfield Fund

基金名称 Fund name	主要作用 Main roles	融资总额 Total amount of financing	重点支持项目 Major support projects
再野化伦敦基金 Rewild London Fund	支持重要的自然保护区域的管理和改善 Support the management and improvement of important nature reserves	60万英镑，预计支持25个项目 With 600,000 pounds, it is expected to support 25 projects.	优先考虑专注解决生态紧急情况的创新项目、可推广的创新管理监测技术等项目。Priority will be given to innovative projects that focus on solving ecological emergencies and innovative management monitoring technologies that can be popularized.
绿色弹性空间基金 Green and resilient spaces fund	支持伦敦各区的公园、社区等更广泛公共空间绿化 Support the greening of wider public spaces such as parks and communities in various districts of London	400万英镑，预计支持10个项目 With 4,000,000 pounds, it is expected to support 10 projects.	优先考虑创造新的高质量公共绿地、改善绿色空间的连接性和可达性等具体使城市居民受益的项目。Priority will be given to projects that specifically benefit urban residents, such as creating new high-quality public green spaces and improving the connectivity and accessibility of green spaces.
绿色回馈基金 Grow back greener fund	支持伦敦社区主导的小规模项目 Support small-scale community-led projects in London	140万英镑，预计支持45个项目 With 1,400,000 pounds, it is expected to support 45 projects.	优先考虑贫困、高气候风险和难以获得绿色空间领域的社区项目。Priority will be given to community projects in the areas of poverty, high climate risk and difficult access to green space.

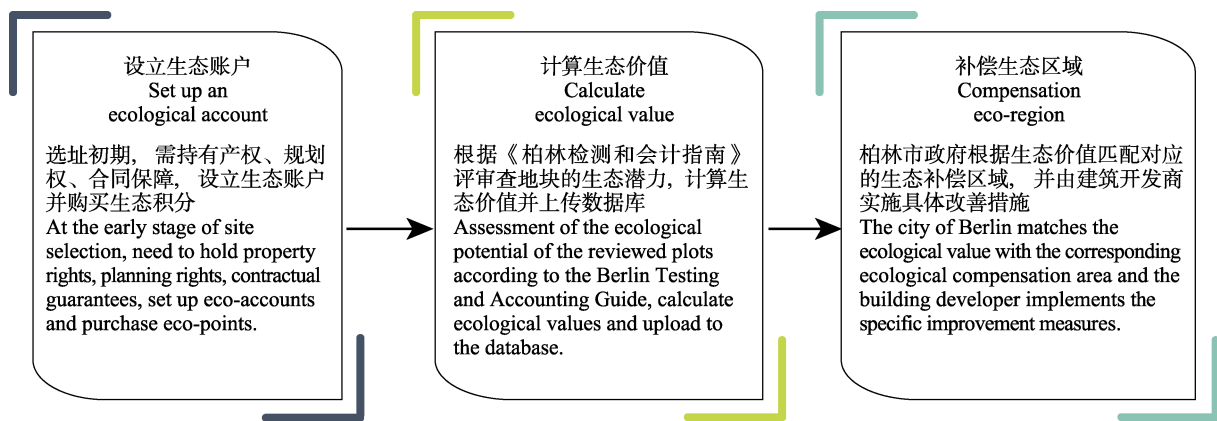


图3 柏林生态账户运作流程

Fig.3 Operation process of Berlin Ecological Account

表3 鹿特丹气候补贴计划

Table 3 Rotterdam climate subsidy scheme

补贴名称 Subsidy name	具体规定 Specific provision	备注 Remarks
雨水补贴 Rainwater subsidy	(1)每增加1 L储水量补贴500欧元。For each additional liter of water storage, the subsidy is 500 Euros. (2)每增加1 m ² 绿地补贴10欧元。For every additional square meter of green space, the subsidy is 10 Euros. (3)每增加1 m ² 可渗透地面补贴5欧元。For each additional square meter of permeable ground, the subsidy is 5 Euros.	单次补贴申请上限为5万欧元。Single subsidy application is capped at 50,000 Euros.
绿色屋顶补贴 Green roof subsidy	(1)面积遵循每m ² 10欧元的绿地补贴。Areas are subject to a green subsidy of 10 Euros per square meter. (2)储水量遵循每升500欧元的补贴。Water storage is subject to a subsidy of 500 Euros for 1 liter.	当储水量不足1 L, 只能申请绿地补贴; 当储水量满足或超过1 L, 可申请“绿地补贴 + 储水量补贴”。When the water storage is less than 1 liter, you can only apply for greenfield subsidy; When the water storage meets or exceeds 1 liter, you can apply for greenfield subsidy and water storage subsidy.
本土植物补贴 Native plant subsidy	(1)每株本土草本植物补贴1欧元。The subsidy for each native herb is 1 Euro. (2)每株本土灌木补贴2欧元。The subsidy for each native shrub is 2 Euros. (3)每棵原生树木补贴10欧元。The subsidy for each native tree is 10 Euros.	当居民种植绿色植物时默认可获得每m ² 10欧元的绿地补贴; 当绿地面积超过20 m ² 可申请“绿地补贴 + 本土植物补贴”。When residents plant green plants, they can get a green subsidy of 10 Euros per square meter; When the green area exceeds 20 square meters, they can apply for green subsidy and native plant subsidy.

生境的不利影响，另一方面鼓励居民种植本土植物为蜜蜂、蝴蝶、鸟类等提供栖息地，以应对气候变化和保护城市生物多样性，促进鹿特丹人与自然的可持续发展。

2.4 公众参与特色物种保护

城市生物多样性是城市居民身边的生物多样性，相较于一般的自然保护地，公众参与更为重要。通过宣传和鼓励公众参与可以提升其生物多样性保护意识；同时，发动自然爱好者参与城市生物多样性的信息收集，也可以提升物种和生境的调查、监测、分析等工作力度。特色物种是城市生物多样性的代表名片，保护特色物种具有重大科学意义和广泛社会号召力。柏林野生蜜蜂保护项目、安特卫普住宅建筑的雨燕保护措施、斯德哥尔摩保护橡树行动，都积极展示了企业、环保组织、社区居民等多主体参与生物多样性保护的重要性和必要性。

2.4.1 柏林野生蜜蜂保护项目

德国有约590种野生蜜蜂，其中生活在柏林的有300余种。为阻止野生蜜蜂和其他昆虫的急剧减少，德国野生动物基金会和环境部于2018年启动“保护蜜蜂和其他传粉媒介”的专项行动(<https://www.berlin.de/sen/uvk/natur-und-gruen/biologische-vielfalt/umsetzungsiniciativen/>)，主要由柏林12个区的居民在50个规划区域种植草甸或安装筑巢辅助工具来为野生蜜蜂创造栖息地。通过以上项目实施，种植了新品种植物，营造了具有自然野趣的草甸景观和小型鸟类庇护生境，构建了不同类型的“房间”供蜜蜂与其他昆虫繁衍、栖息、越冬所用，为野生蜜蜂等昆虫提供了食物充足的栖息地。

2.4.2 安特卫普住宅建筑的雨燕保护措施

雨燕在夏季迁徙到比利时安特卫普，偏好在岩石、瓦片等较高的小型空间筑巢，由于城市严格的能耗和绝缘标准，建筑物需不停翻新、密封空腔，对雨燕的生存空间造成威胁，安特卫普通过打造自然包容性建筑为雨燕提供栖息空间(<https://www.provincieantwerpen.be/lokale-besturen/duurzame-gemeenten/opleiding-en-kennisdeling/milieu-en-duurzaamheid/symposium-natuurinclusief-bouwen-2021.html>)。具体而言，一是在城市自然与森

林局的组织下，安特卫普市居民和建筑公司共同在屋檐下安装悬挂巢箱，为雨燕提供繁衍空间。二是在古建筑、教堂翻新修整时，建筑公司会在外层较高墙壁上打孔，增加雨燕的活动空间。

2.4.3 斯德哥尔摩保护橡树专项行动

瑞典首都斯德哥尔摩因其特殊的地形和气候为橡树提供了独特而宝贵的生存空间，橡树又为1,500多种动植物提供栖息地。为确保橡树的生长数量和质量，斯德哥尔摩通过绘制橡树地图、构建物种库等提高橡树生态价值(<https://parker.stockholm/vaxter-djur/trad/unika-ekmiljoer/>)。一方面，橡树生长需要适宜的空间，环境保护部门通过数字化卫星智能系统绘制橡树分布区域图，居民依据地图将冗余橡树移栽到其他区域，为留下的橡树提供最佳生存环境。另一方面，恰当处置枯萎和倒下的橡树，市政府通过对枯木区域考核评估建立橡树遗址，将砍伐的橡树以木材集合的形式留下，在此基础上形成物种库，为鸟类、昆虫、地衣等物种提供栖息地。

3 中国城市生物多样性的探索与实践

中国是全球生物多样性保护的强有力支持者和贡献者，2018年中国将生态文明建设写入宪法，为中国生物多样性保护提供了最坚实的支撑。中国城市生物多样性主要以“城市绿地系统”为空间载体，作为中国履行《生物多样性保护公约》的重要措施，在城市建设方面得以体现(黄越和闻丞, 2021)。从2000年开始，原城乡建设环境保护部作为城市生物多样性保护的业务主管部门，逐步出台各类文件对中国城市生物多样性保护做出具体要求。2012年，《住房和城乡建设部关于促进城市园林绿化事业健康发展的指导意见》中明确提出“促进野生种群恢复、生境重建”；2021年发布的《中国的生物多样性保护》白皮书提出“推进城乡建设绿色发展进程，着力推动城市生物多样性保护”；2021年中共中央办公厅、国务院办公厅印发的《关于进一步加强生物多样性保护的意见》提出“持续推进各级各类自然保护地、城市绿地等保护空间标准化、规范化建设”。在政策的大力支持下，中国许多城市在生物多样性保护方面采取了创新行动并取得了良好效果(附录1)。2022年在“第七届全球地方政府和城市峰

会上, 昆明、成都、湖州、南阳、嘉兴和深圳6个城市当选“生物多样性魅力城市”, 并入选“自然城市平台”, 这是中国城市首次入选该平台, 为全球城市生物多样性保护树立了标杆。中国城市生物多样性保护的探索与实践主要体现在以下4个方面。

3.1 制定实施生物多样性保护相关规划

将生物多样性要素纳入城市规划和管理决策, 是实现城市人与自然和谐共生的关键。2002年原城乡建设环境保护部发布了《关于加强城市生物多样性保护工作的通知》, 特别强调了城市规划对城市生物多样性保护的重要作用。截至2022年, 中国已有28个省级行政区发布了生物多样性保护战略与行动计划, 诸多城市在省级层面的规划指导下相继出台了市级生物多样性保护规划。然而, 通过汇总整理中国4个直辖市和291个地级市的“十四五”规划, 发现“生物多样性”在规划文本中出现3次及以上的仅有80个, 约占27.1%, 未提及和提及次数较少的占比72.9%, 可以看出中国城市将生物多样性保护理念纳入城市发展政策体系的统筹力度仍然不足。目前中国城市生物多样性主要由住房和城乡建设部、生态环境部、自然资源部、国家林业和草原局等部门共同推进, 尚未与国家发展和改革委员会、财政部、文化和旅游部等部门形成整体合力, 城市生物多样性保护的工作重点和落实路径仍不明确, 生物多样性保护与城市发展的融合程度有待提升。

3.2 大力推进城市绿地系统建设

科学推进城市绿地系统建设, 是修复城市生态、提高城市生态功能的重要举措。园林空间的异质性、园林类型的多元化是城市生物多样性丰富与发展的基础(袁兴中和刘红, 1994)。北京、天津等城市通过综合管控基础生态空间、郊野生态空间、中心城周边和城市化地区绿化空间, 连接风景园林、滨水绿地、城市公园等不同斑块, 构建起城市绿地系统, 在野生动植物的繁殖、迁移和扩散等方面发挥了重要作用。2022年4月, 北京市园林绿化局印发了《自然带营造和管理技术指南(试行)》(http://yllhj.beijing.gov.cn/zwgk/fgwj/qtwj/202206/t20220602_2727996.shtml), 积极推动自然带建设, 以提升生态系统韧性和维持生物多样性, 使生态系统达到能够自我维持的状态, 实现城市生物多样性保护目标。截至2022年, 北京的公园绿地500 m服务半径覆盖

率达到86.8%, 天津公园绿地总面积达12,114 ha。中国城市绿地数量和绿化面积逐年上升, 但是城市绿地系统建设多停留在景观尺度, 尚未综合考量绿地类型、植被层次、物种丰富度、生态系统结构等方面, 城市绿地质量和生态系统综合保护水平仍有待提高。

3.3 探索实施城市生物多样性生态保护补偿

生态保护补偿是中国近年来推动实现经济社会发展和生态环境保护共赢的重要保障, 也是缓解城市生物多样性保护和城市发展矛盾冲突的重要手段, 中国相对欧洲国家而言在这方面尚处于初步探索阶段。浙江丽水是中国32个陆地生物多样性保护优先区之一, 在瓯江全流域上下游生态保护补偿机制建设方面做出了有益实践。2018年以来, 全域统筹将7个上下游交接断面纳入机制建设, 并签订补偿协议; 建立上下游地区政府购买机制, 在莲都区、云和县、松阳县开展水生态保护政府采购试点; 到2021年, 丽水市瓯江流域地表水监测断面Ⅲ类以上水质占比达99%, 水生生物多样性和资源量得到有效恢复。但是总体来看, 中国城市生态保护补偿的覆盖范围较小, 多关注中大型生态修复工程, 城市层面的栖息地补偿、物种补偿存在一定空白。

3.4 引导公众关注和参与生物多样性保护

北京是全世界古树最多的城市之一, 2021年起推进古树公园、古树小区、古树社区等保护试点建设, 并印发宣传图册、悬挂条幅等加强居民对古树的保护意识, 以实现古树及其生境的整体保护。深圳将“生态基地优势”作为竞争优势, 从2015年起建立了27个自然教育中心和20个自然教育学校, 切实增强社会公众爱护野生动植物的自觉性。依托“互联网+”, 昆明、嘉兴和成都等城市打造生物多样性体验产业链, 构建全民生态自然教育网络体系。综合来看, 中国大多数城市更多的是基于政府主导和专家指导自上而下地保护生物多样性, 对公众参与的关注相对不足、宣传力度不大, 城市居民参与生物多样性保护的力度仍有待加强。

综上所述, 中国城市生物多样性保护的工作理念鲜明、治理效果明显, 且近年来呈现出良好的发展趋势。但与欧洲城市生物多样性保护实践比较而言, 仍存在一些不足。首先, 欧洲城市层面的生物多样性战略规划针对性强、行动指南操作性高, 中

国一些城市虽然出台了生物多样性战略规划, 但与城市发展规划的衔接相对不足, 有关生境保护、空间规划等专项规划相对缺乏; 其次, 欧洲城市将小微绿地视为城市绿色开放空间的基本要素, 中国城市多注重大型绿地空间的连接, 对微观绿地空间利用和生态系统营造关注不足, 导致城市中生物多样性保护的空间碎片化现象突出, 生物多样性保护在空间上缺乏系统性; 再次, 欧洲城市探索实施了从自然保护区到社区绿地等多层级多区域的补偿方式, 在城市生物多样性保护中发挥了重要作用, 而中国城市生物多样性保护补偿多以自然保护地和野生动物保护专项补偿为主, 尚未建立城市生物多样性保护补偿体系, 城市生物多样性保护专项资金不足; 此外, 欧洲城市倡导自下而上参与保护生物多样性, 且城市特色物种保护等实践效果良好, 而中国城市生物多样性保护目前仍由政府主导, 公众参与意识和参与能力不足, 制约了城市生物多样性综合治理能力的提升。

4 对中国城市生物多样性保护的启示

如何平衡好城市发展和生物多样性保护之间的矛盾, 减少人类高强度活动对生态环境、物种多样性造成的负面影响, 是提升城市生态系统稳定性、多样性和持续性的关键问题, 也是城市生态文

明建设的重要内容。将中国城市与欧洲城市的生物多样性保护工作进行对比(表4), 可以发现中国城市生物多样性保护工作框架基本形成、主流化趋势明显, 但是仍存在提升空间。因此, 在融入城市发展规划、加强城市绿地系统建设、探索多元化生态补偿机制、提高居民保护意识和参与度等方面可以借鉴欧洲城市的经验。

第一, 加强城市规划融合程度, 突出生物多样性保护地位。欧洲城市形成了目标清晰、内容详实的生物多样性保护体系, 增强了绿地空间的可连接性, 保护了大量物种栖息地。中国正在逐步贯彻落实“将生物多样性保护纳入各地区、各有关领域中长期规划”要求, 但生物多样性保护与城市发展规划衔接方面仍存在协同不足、针对性弱、内容空泛的问题。未来中国城市应基于不同类型、不同片区构建分级分类城市生物多样性保护体系, 新城区要将生物多样性保护纳入国土空间和城市发展规划当中, 老城区要在技术层面加强绿色生态空间营造, 构建更完整和多层次的生态廊道网络。

第二, 重视微观绿地空间利用, 增强城市生态系统服务功能。欧洲城市通过在绿色屋顶、建筑立面、社区空地等种植绿色植物、丰富物种结构来调控生态环境布局, 为动植物生存提供更多觅食、筑巢和休憩场所, 提高了城市人居空间对生物栖居的

表4 中国和欧洲城市生物多样性保护工作对比

Table 4 Comparison of urban biodiversity conservation between China and Europe

工作方面 Working	欧洲城市 European cities	中国城市 Chinese cities
城市规划体系 Urban planning system	城市规划体系针对性强, 专门领域行动指南操作性强。 The urban planning system is highly targeted, and the specialized field action guide is highly operational.	部分城市已出台生物多样性相关规划, 但与城市发展规划衔接较弱、部门协调相对不足。Some cities have introduced biodiversity-related plans, but the interface with urban development plans is weak and departmental coordination is relatively insufficient.
城市绿地建设 Urban green space construction	将传统城市绿地延伸到各类潜在绿色空间, 视小微绿地为城市绿色开放空间基本要素。The traditional urban green space is extended to all kinds of potential green spaces, and small and micro-green spaces are regarded as the basic elements of urban green open space.	多聚焦大型绿地斑块间的连接, 对微观尺度空间利用和生态系统营造关注不足。It focuses more on the connection between large green space patches, and pays insufficient attention to the micro-scale space utilization and ecosystem construction.
生态保护补偿 Ecological protection compensation	以多元化市场补偿体系为主体, 制定从自然保护区到社区绿地等多层级多区域的补偿机制, 补偿覆盖范围较广。With the diversified market compensation system as the main body, a multi-level and multi-region compensation mechanism from nature reserves to community green space has been formulated, covering a wide range of compensation.	以公共财政体系为主体, 注重要素和区域补偿, 例如重点生态修复工程, 城市生物多样性补偿覆盖范围相对有限。With the public finance system as the main body, focus on elements and regional compensation, such as major ecological restoration projects. The coverage of urban biodiversity compensation is relatively limited.
城市公众参与 Urban public participation	自下而上参与特色物种保护, 居民参与生物多样性保护积极性较高。Bottom-up participation in the conservation of characteristic species, and residents are more motivated to participate in biodiversity conservation.	自上而下参与保护生物多样性, 居民参与意识和参与程度较低。Top-down participation in biodiversity conservation, and residents has low awareness and level of participation.

承载能力。中国城市层面的生物多样性保护更多依赖于城市公园、湿地及各类城市园林绿化等生态空间, 较少关注屋顶、立面、阳台等微观尺度的生境营造。未来中国城市发展要重视生物多样性绿色斑块的创建和维护, 尤其是大中型城市可以通过改造屋顶、阳台扩大可承载生物生境的绿色基础设施的规模, 并从居民角度出发, 编制简明清晰的空间利用和生境营造指南。

第三, 完善生态保护补偿机制, 加大城市生物多样性保护投入。欧洲城市通过不同层级、不同区域的生态基金和补贴计划实现了保护生物多样性、提升生态系统服务功能、鼓励多方参与等多重目标, 缓解了城市发展与生物多样性保护之间的矛盾。中国生态保护补偿制度已初步建立, 生物多样性保护领域也出台了各类补偿政策, 但城市尺度生物多样性保护相关的补偿制度和政策略显不足。欧洲城市落实到每1 m²的补贴方式提高了居民参与生物多样性的积极性, 但在中国推广实施具有一定难度, 工作任务较重、工作强度较高。未来应逐步探索绿色基金等多元化补偿方式, 将城市生物多样性保护与生态旅游、自然教育等有机结合, 并进一步完善横向补偿等管理模式, 合理实施经济补偿、生境补偿、资源补偿等多样化补偿方式, 尤其是经济发达城市可以大力发展绿色金融为城市生物多样性保护提供融资机会。

第四, 探索社会公众参与机制, 提升城市生物多样性治理水平。欧洲城市强调公众自下而上广泛参与生物多样性保护, 辅以针对性高、操作性强的保护指南和补偿机制等提高居民的保护意识和参与积极性。中国城市生物多样性保护仍以政府为治理主体, 公众参与意识和参与能力相对不足。一方面应该加强城市生物多样性保护的法制建设和宣传教育, 通过法律制度规范引导居民保护行为、提升保护意识; 另一方面, 针对不同城市的特色物种, 开发城市生物多样性保护地图、打造科普体验场景等项目, 增强公众参与感和获得感, 提高居民保护城市生物多样性的意识和能力, 进而提升城市生物多样性治理水平。

ORCID

邓晶  <https://orcid.org/0000-0001-9286-6837>

参考文献

- Barton DN, Benavides K, Chacon-Cascante A, Le Coq JF, Quiros MM, Porras I, Primmer E, Ring I (2017) Payments for ecosystem services as a policy mix: Demonstrating the institutional analysis and development framework on conservation policy instruments. *Environmental Policy and Governance*, 27, 404–421.
- Beatley T (2012) *Green Urbanism: Learning from European Cities*. Island Press, Washington DC.
- Borysiak J, Mizgajski A, Speak A (2017) Floral biodiversity of allotment gardens and its contribution to urban green infrastructure. *Urban Ecosystems*, 20, 323–335.
- Cao Y, Hou SY, Zeng ZX, Wang XS, Wang FY, Zhao ZC, Yang R (2020) Biodiversity conservation strategies for the Yellow River basin based on the Three Conditions Framework. *Biodiversity Science*, 28, 1447–1458. (in Chinese with English abstract) [曹越, 侯姝彘, 曾子轩, 王小珊, 王方邑, 赵智聪, 杨锐 (2020) 基于“三类分区框架”的黄河流域生物多样性保护策略. *生物多样性*, 28, 1447–1458.]
- Chen Y (2022) Collaborative regulation between addressing climate change and conserving biodiversity: Regulatory pathways based on ecosystems and their services. *Journal of CUPL*, (4), 5–20. (in Chinese with English abstract) [陈悦 (2022) 应对气候变化与生物多样性保护的协同规制: 以生态系统服务为路径. *中国政法大学学报*, (4), 5–20.]
- Coison T, Rousselière D, Rousselière S (2019) Information on biodiversity and environmental behaviors: A European study of individual and institutional drivers to adopt sustainable gardening practices. *Social Science Research*, 84, 102323.
- Finlayson M, Cruz RD, Davidson N, Alder J (2005) Ecosystems and human well-being: Wetlands and water synthesis. *Data Fusion Concepts & Ideas*, 656, 87–98.
- Fischer LK, Honold J, Cvejić R, Delshammar T, Hilbert S, Laforteza R, Nastran M, Nielsen AB, Pintar M, van der Jagt APN, Kowarik I (2018) Beyond green: Broad support for biodiversity in multicultural European Cities. *Global Environmental Change*, 49, 35–45.
- Gan J (2018) Influence factors and optimization path of urban built environment on biodiversity. *Urban Planning International*, 33(4), 67–73. (in Chinese) [干靓 (2018) 城市建成环境对生物多样性的影响要素与优化路径. *国际城市规划*, 33(4), 67–73.]
- Huang Y, Wen C (2021) The transformation of key tasks of urban biodiversity protection and ecological restoration in China. *Beijing Planning Review*, (5), 10–13. (in Chinese) [黄越, 闻丞 (2021) 我国城市生物多样性保护和生态修复重点任务的转变. *北京规划建设*, (5), 10–13.]
- Isbell F, Craven D, Connolly J, Loreau M, Schmid B, Beierkuhnlein C, Bezemer TM, Bonin C, Bruelheide H, de Luca E, Ebeling A, Griffin JN, Guo QF, Hautier Y, Hector A, Jentsch A, Kreyling J, Lanta V, Manning P, Meyer ST, Mori AS, Naeem S, Niklaus PA, Polley HW, Reich PB, Roscher C, Seabloom EW, Smith MD, Thakur MP, Tilman

- D, Tracy BF, van der Putten WH, van Ruijven J, Weigelt A, Weisser WW, Wilsey B, Eisenhauer N (2015) Biodiversity increases the resistance of ecosystem productivity to climate extremes. *Nature*, 526, 574–577.
- Jakstis K, Dubovik M, Laikari A, Mustajärvi K, Wendling L, Fischer LK (2023) Informing the design of urban green and blue spaces through an understanding of Europeans' usage and preferences. *People and Nature*, 5, 162–182.
- Ma Y, Li F, Yang R (2021) The impact of urbanization on biodiversity and its regulation countermeasures. *Chinese Landscape Architecture*, 37(5), 6–13. (in Chinese with English abstract) [马远, 李锋, 杨锐 (2021) 城市化对生物多样性的影响与调控对策. *中国园林*, 37(5), 6–13.]
- Müller N, Ignatieva M, Nilon CH, Werner P, Zipperer WC (2013) Patterns and trends in urban biodiversity and landscape design. In: *Urbanization, Biodiversity and Ecosystem Services: Challenges and Opportunities* (eds Elmqvist T, Fragkias M, Goodness J, Güneralp B, Marcotullio PJ, McDonald RI, Parnell S, Schewenius M, Sendstad M, Seto KC, Wilkinson C), pp. 123–174. Springer, Dordrecht.
- O'Sullivan OS, Holt AR, Warren PH, Evans KL (2017) Optimising UK urban road verge contributions to biodiversity and ecosystem services with cost-effective management. *Journal of Environmental Management*, 191, 162–171.
- Pezzagno M, Frigione BM, Ferreira CSS (2021) Reading urban green morphology to enhance urban resilience: A case study of six southern European cities. *Sustainability*, 13, 9163.
- Popkin G (2022) Urban oasis. *Science*, 378, 466–469.
- Richards DR, Thompson BS (2019) Urban ecosystems: A new frontier for payments for ecosystem services. *People and Nature*, 1, 249–261.
- Sandifer PA, Sutton-Grier AE, Ward BP (2015) Exploring connections among nature, biodiversity, ecosystem services, and human health and well-being: Opportunities to enhance health and biodiversity conservation. *Ecosystem Services*, 12, 1–15.
- Schröter D, Cramer W, Leemans R, Prentice IC, Araújo MB, Arnell NW, Bondeau A, Bugmann H, Carter TR, Gracia CA, de la Vega-Leinert AC, Erhard M, Ewert F, Glendinning M, House JI, Kankaanpää S, Klein RJT, Lavorel S, Lindner M, Metzger MJ, Meyer J, Mitchell TD, Reginster I, Rounsevell M, Sabaté S, Sitch S, Smith B, Smith J, Smith P, Sykes MT, Thonicke K, Thuiller W, Tuck G, Zaehle S, Zierl B (2005) Ecosystem service supply and vulnerability to global change in Europe. *Science*, 310, 1333–1337.
- Simkin, RD, Seto KC, McDonald RI, Jetz W (2022) Biodiversity impacts and conservation implications of urban land expansion projected to 2050. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 119, e2117297119.
- Su R, Dai DX (2021) Planning approaches to urban biodiversity conservation: Experiences in Berlin and London. In: *Spatial Governance for High-Quality Development—Proceedings of the Annual Conference on Urban Planning in China 2021 (08 Urban Ecological Planning)* (ed. Urban Planning Society of China), pp. 1–10. China Architecture & Building Press, Beijing. (in Chinese) [苏日, 戴代新 (2021) 城市生物多样性保护的规划途径——柏林、伦敦经验. 见: 面向高质量发展的空间治理——2021中国城市规划年会论文集(08城市生态规划) (编者 中国城市规划学会), pp. 1–10. 中国建筑工业出版社, 北京.]
- Teixeira CP, Fernandes CO, Ahern J, Honrado JP, Farinha-Marques P (2021) Urban ecological novelty assessment: Implications for urban green infrastructure planning and management. *Science of the Total Environment*, 773, 145121.
- Wu RW (1999) On strategy of urban biodiversity. *Urban Planning Review*, (1), 18–20, 46. (in Chinese with English abstract) [吴人韦 (1999) 城市生物多样性策略. *城市规划汇刊*, (1), 18–20, 46.]
- Xiao X, Li M (2017) Green patch density: Study on the index for planning and layout of green space in high-density cities. *Chinese Landscape Architecture*, 33(7), 97–102. (in Chinese with English abstract) [肖希, 李敏 (2017) 绿斑密度: 高密度城市绿地规划布局适用指标研究——以澳门半岛为例. *中国园林*, 33(7), 97–102.]
- Xing Z, Tang XZ, Gu YY, Zhou Q (2020) Habitat protection planning and management in urban fringe: Lessons from Santa Clara Valley, the United States. *Urban Planning International*, 35(2), 111–121. (in Chinese with English abstract) [邢忠, 汤西子, 顾媛媛, 周茜 (2020) 城市边缘区生境保护规划与管控: 美国圣克拉拉谷地的经验. *国际城市规划*, 35(2), 111–121.]
- Xu SB, Wang YD, Geng XY (2020) Ecological compensation: Theoretical review and research prospect. *Forestry Economics*, 42(3), 14–26. (in Chinese with English abstract) [徐素波, 王耀东, 耿晓媛 (2020) 生态补偿: 理论综述与研究展望. *林业经济*, 42(3), 14–26.]
- Yuan XZ, Liu H (1994) Urban ecological gardens and biodiversity protection. *Chinese Journal of Ecology*, 13(4), 71–74. (in Chinese with English abstract) [袁兴中, 刘红 (1994) 城市生态园林与生物多样性保护. *生态学杂志*, 13(4), 71–74.]

(责任编辑: 杨军 责任编辑: 李会丽)

附录 Supplementary Material

附录1 中国城市保护生物多样性的探索与实践

Appendix 1 Exploration and practice of biodiversity conservation in Chinese cities

<https://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2023070-1.pdf>



•保护与治理对策•

全球协同落实《昆明-蒙特利尔全球生物多样性框架》的挑战与出路: 基于SFIC模型的分析

朱旭^{1,2*}, 李嘉奇^{1,2}

1. 西安交通大学马克思主义学院, 西安 710049; 2. 西安交通大学亚欧研究中心, 西安 710049

摘要: 《昆明-蒙特利尔全球生物多样性框架》(简称《昆蒙框架》)的落实是新阶段全球生物多样性治理的重中之重。本文基于相关文献资料查阅, 引入协同治理模型(Starting conditions-Facilitative leadership-Institutional design-Collaborative process, SFIC模型), 旨在以一种整体性、系统性思路考察《昆蒙框架》落实面临的挑战, 并分析总结应对策略, 以期为《昆蒙框架》落实提供一定参考。首先, 根据《昆蒙框架》落实对全球协同的客观需要, 以及现有研究整体性分析思路缺乏的情况, 引出本文使用的SFIC模型并说明适用性。然后, 根据SFIC模型运行的要素, 结合现实情况, 分析了《昆蒙框架》落实面临的发展中国家与发达国家治理基础、合作关系、参与动机、信息沟通、信任建立、资金筹措、后续协商、制度设计、主体领导等方面的挑战。最后依照SFIC模型, 从推动资源调动和发展中国家能力建设、促进三方援助合作、加强信息沟通共享、强化信任建设、发掘资金潜力、推进协商谈判、寻求制度约束性与激励性的平衡点、提高制度公正合理性、加强联合国责任机构领导力、发挥大国示范担当作用等方面提出了应对策略。

关键词: 全球生物多样性; 昆明-蒙特利尔全球生物多样性框架; 协同落实; 全球治理; SFIC模型

朱旭, 李嘉奇 (2023) 全球协同落实《昆明-蒙特利尔全球生物多样性框架》的挑战与出路: 基于SFIC模型的分析. 生物多样性, 31, 23167. doi: 10.17520/biods.2023167.

Zhu X, Li JQ (2023) Global collaborative implementation of Kunming-Montreal Global Biodiversity Framework: An analysis of challenge and solutions based on the SFIC model. Biodiversity Science, 31, 23167. doi: 10.17520/biods.2023167.

Global collaborative implementation of Kunming-Montreal Global Biodiversity Framework: An analysis of challenge and solutions based on the SFIC model

Xu Zhu^{1,2*}, Jiaqi Li^{1,2}

1 School of Marxism, Xi'an Jiaotong University, Xi'an 710049

2 Center for Aisa-Europe Studies, Xi'an Jiaotong University, Xi'an 710049

ABSTRACT

Background & Aims: After the Conference of the Parties to the Convention on Biological Diversity (CBD), the Kunming-Montreal Global Biodiversity Framework (GBF) was implemented to address global biodiversity priorities. This paper brings in a holistic, systematic thinking path based on the SFIC model to research the challenges faced in the implementation of the Kunming-Montreal GBF, and puts forward corresponding policy priorities that offer suggestions to policy-makers on implementation.

Methods: This paper identifies documents related to Kunming-Montreal GBF, Aichi Targets, CBD, United Nations Environment Programme (UNEP), as well as global biodiversity governance and analyzes their contents.

Results: Our results indicate that the implementation of Kunming-Montreal GBF needs global collaborative cooperation instead of acting separately and identifies a lack of holistic analysis in current research efforts. We then combine elements in the SFIC model with data on biodiversity governance, and analyze the implementation challenges. These challenges include basic differences between developing and developed countries, cooperating relationships,

收稿日期: 2023-05-25; 接受日期: 2023-08-23

基金项目: 国家社科基金青年项目(18CGJ012)

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: xu_zhu@xjtu.edu.cn

acting motivations, information communication, trust construction, funds collection, following Kunming-Montreal GBF details, system design, and leadership from the UN branch and major countries.

Conclusion: On analyzing the challenges and the SFIC model structure, we present several policy suggestions, including promoting resource mobilization and capacity building in developing countries, facilitating trilateral assistance and cooperation, strengthening information communication and sharing, consolidating trust construction, accumulating funds, fostering further negotiation, seeking the balance between the constraining force and encouragement of the system, improving the fairness and rationality of the system, strengthening the leadership of UN branch in charge and major countries.

Key words: global biodiversity; Kunming-Montreal Global Biodiversity Framework; collaborative implementation; global governance; SFIC model

面对“爱知目标”无一完全实现、全球生物多样性持续减退的严峻形势,2022年12月,联合国《生物多样性公约》第十五次缔约方大会(COP15)第二阶段会议通过了《昆明-蒙特利尔全球生物多样性框架》(简称《昆蒙框架》),制定了雄心与务实兼具的四大长期目标,以及23项2030年全球行动目标,并在资源调动、能力建设、信息交换、科技合作等方面制定了实施准则。《昆蒙框架》的落实是新阶段全球生物多样性治理的关注焦点之一(马克平,2023),亟需全球各国密切协同。然而,当前关注《昆蒙框架》协同落实的已发表论文非常有限,且多聚焦落实的部分方面,如资金问题(李亦欣等,2023)、能力建设与发展问题(章嫡妮等,2023)、国内生物多样性主流化与保护行动开展问题等(张丽荣等,2023;张惠远等,2023),以整体性、系统性思路对全球协同落实过程进行考察的研究缺乏。

协同治理模型(Starting conditions-Facilitative leadership-Institutional design-Collaborative process, SFIC模型)由美国学者Chris Ansell和Alison Gash对多国、多政策部门协同治理的137个案例进行归纳和抽象得出,是通过不同参与变量的相互作用关系分析和优化治理过程的经典模型(Ansell & Gash, 2008),与《昆蒙框架》落实这一多主体协同的动态过程具有理论和实践的契合性。因此,本文引入SFIC模型,通过梳理各关键变量,结合现实情况,以一种系统性思路分析《昆蒙框架》落实过程面临的主要挑战,并就应对策略提出相关建议。

1 《昆蒙框架》落实案例的SFIC分析框架构建

在SFIC模型中,“协同结果”可视为“起始条件”“协同过程”“制度设计”“催化领导”的函数,4个变

量相互作用,构成协同治理的有机整体,最终产出治理结果。其中,起始条件包含各主体的资源和权力等状况、协同动机和协作经验;协同过程包括对话沟通、建立信任、过程投入、达成共识、阶段性效果等要素,通过多次循环最终产生协同结果;制度设计突出参与的开放性、过程的透明性和清晰的基本规则;催化领导则对规则的制定和维护、各方谈判与互利合作至关重要(Ansell & Gash, 2008)。

参照现实情况,将SFIC模型要素与《昆蒙框架》落实相结合发现,在起始条件层面,发展中国家与发达国家间在生物多样性议题的资源和权力差异、围绕该议题的合作经历共同塑造了双方参与生物多样性治理的动机,深刻影响着协同过程。在协同过程中,各国则需充分沟通信息,并努力推进信任建设、保障行动投入,不断凝聚共识,达成《昆蒙框架》目标,形成阶段性成果。这一协同过程不仅需要相关制度设计托底,以保障落实过程的合法化与程序化,还需要强有力的主体领导作为落实的直接推动力(图1)。

2 协同落实《昆蒙框架》的现实挑战

以SFIC模型结合现实情况观之,发展中国家与发达国家参与治理的起始条件差距较大,协同过程中信息、信任、投入、共识形成等方面阻力重重,制度设计尚不完备,《昆蒙框架》落实责任主体领导力不足等问题需要重点关注。

2.1 起始条件差距较大

发展中国家与发达国家在生物多样性领域资源和权力不对称,双方合作关系不对等,参与治理的动机不同,形成了较大的治理鸿沟。具体如下:

(1)发展中国家与发达国家的资源和权力不对称。《昆蒙框架》在资源调动、能力建设、信息交

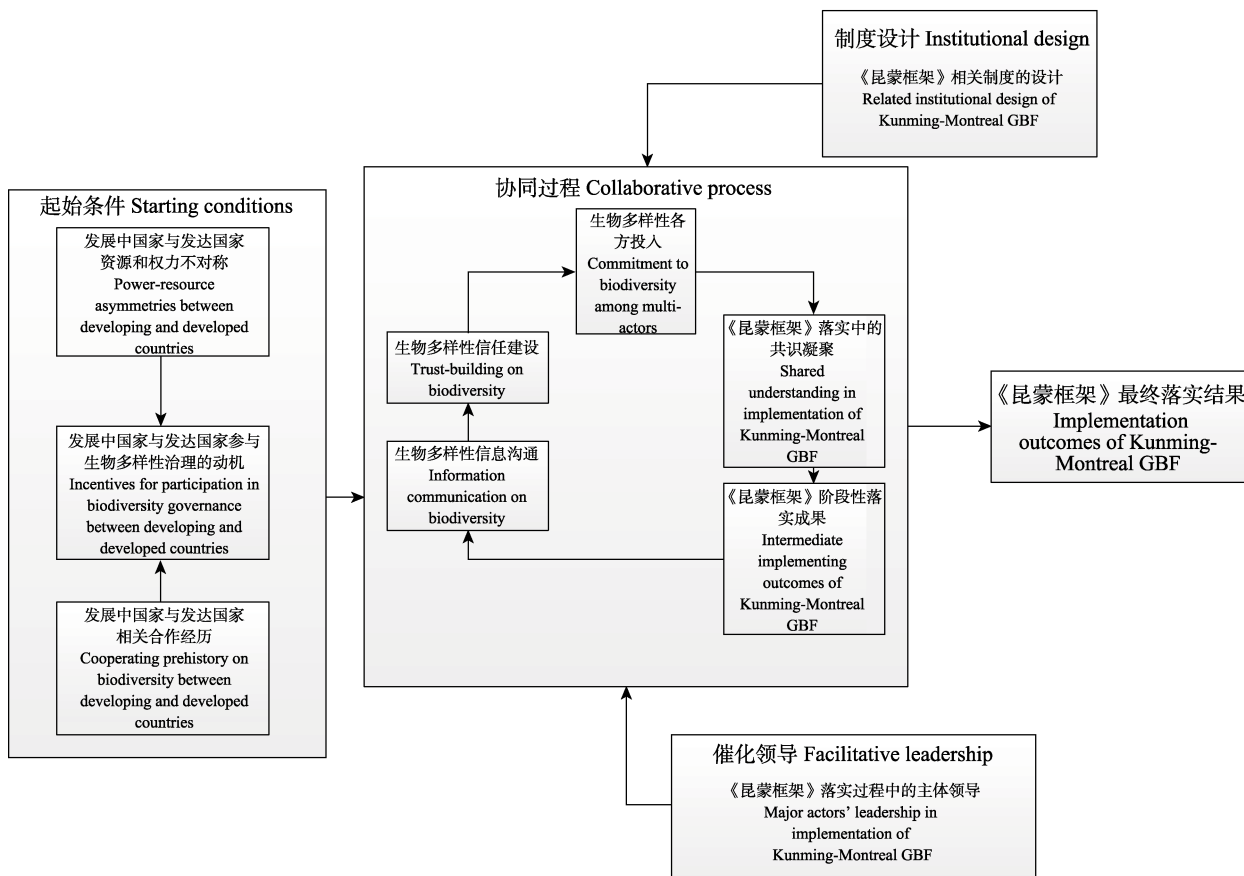


图1 协同落实《昆明-蒙特利尔全球生物多样性框架》的协同治理(SFIC)模型

Fig. 1 Starting conditions-Facilitative leadership-Institutional design-Collaborative process (SFIC) model on collaborative implementation of the Kunming-Montreal Global Biodiversity Framework (GBF)

换等方面谋划了合作格局,但在落实层面,双方基础条件相差较大。发达国家在《昆蒙框架》落实中能够投入足量的人力、物力和财力,且拥有强势话语权。发展中国家生物多样性是保护的重点,但资源和权力相对缺乏成为其落实《昆蒙框架》的主要障碍,其中最突出的是资金短缺问题,如印度尼西亚国内资金只能满足生物多样性治理支出的25.3% (<https://www.cbd.int/doc/interventions/639e0e298470130001d60169/Intervention%20Indonesia%20Stocktaking%20Plenary%2017%20December%202022%20Final.pdf>),这将导致国家对相关领域从业者的激励缺乏、难以建设生物多样性人才队伍,从而加剧国际话语权和专业性弱的窘境。因此,落实《昆蒙框架》迫切需要发展中国家与发达国家通过合作实现资源调动和协同治理。

(2)发展中国家与发达国家的合作关系不对等。当前双方在生物多样性领域已经开展较多务实合

作项目,取得了一定成效。然而,在已有的经历中,不对等的合作关系仍然大量存在,这不仅导致发展中国家的显性或隐性损失可能大于其获得的国际援助,还容易产生潜在的利益纠纷,如日本与东盟的生物多样性合作涵盖基本保护、绿色城市建设、海洋垃圾处理、治理能力建设等多方面,虽然内容丰富,且形式上是平等协商沟通的,但无法掩盖日本通过多种援助主导合作过程、传播本国理念、塑造东盟国家认知并强化其对日依赖、服务自身地缘政治诉求的本质意图(靳冠辉,2023)。不对等的合作关系为发展中国家与发达国家未来进一步协同落实《昆蒙框架》埋下隐患。

(3)发展中国家与发达国家参与治理的动机分化。双方基础条件和合作关系不对称的现状,进一步致使其参与全球生物多样性治理的动机出现分化。以COP15第二阶段会议为例,发展中国家意在争取公平性、增加代表性、体现自主性。如小岛屿

国家力争更好更灵活的治理机制; 菲律宾谋求将所有菲律宾人纳入落实过程, 坚持“共同但有区别的责任”; 印度力争作为农业大国的独立性, 反对减少农药补贴; 多数发展中国家均致力于获取资金和技术援助。而发达国家动机则集中于服务自身战略、保障强势地位。如欧盟的动机是强化自身绿色领导力、促进生物资源利用、应对自然和社会压力。发展中国家与发达国家动机的分化为《昆蒙框架》落实过程增加了阻力。

2.2 协同落实过程不畅

加强生物多样性信息沟通有助于建立多边信任, 促进资金投入, 推动凝聚共识并取得阶段性落实成果。然而, 当前各国沟通缺乏, 信任不足, 筹资任重道远, 围绕《昆蒙框架》后续执行仍需达成诸多共识。

(1)生物多样性信息沟通阻塞。信息沟通是落实《昆蒙框架》各项合作的前提, 《昆蒙框架》行动目标21、22均强调信息沟通的重要性。但现实中, 国家内部、各国之间沟通并不顺畅。第一, 大多数发展中国家尚未建立生物多样性监测系统, 且只有46个《生物多样性公约》缔约方建立了信息交换所, 生物多样性信息的披露也处于起步阶段, 严重制约沟通。第二, 国家对地方主体的权益和参与度保障不力, 有益经验难以推广, 这一情况甚至存在于部分欧洲发达国家(Whitehorn et al, 2019)。第三, 地方信息化硬件建设和教育的相对滞后, 也阻碍生物多样性信息的普及。第四, 发达国家的保护法规规定不一也会阻碍沟通, 如欧盟在“生物多样性数据用于科学研究”上允许各成员国自行规定数据“准许什么研究目的”“谁能使用”“谁能传播”, 但对外数据保护则呈现保守严格态势(王倩等, 2023), “外紧内松”的政策导致信息壁垒的形成, 阻碍广大用户正常的查询使用。

(2)生物多样性信任建立艰难。国家间信任是落实《昆蒙框架》这一集体行动的基石。但在国际谈判中, “环境部长在高级别会议上表达的愿景与该国家层面的谈判立场几乎不一致”(IISD, 2021)造成信任损失; 部分发达国家通过利用对国际条约的主导权, 以“合作”或“援助”的名义附加政治目的, 甚至干涉别国内政, 导致其可信任水平走低, 如欧美在推动物种保护合作的同时并未放弃殖民逻辑, 而是加强对话语权的把控, 垄断知识话语, 在援助

和经验分享中通过非法化非西方的传统利用方式、合法化西方的传统利用方式, 或塑造物种分布国的无人地理环境, 以干预其自然资源管理权和分配权(连佑敏, 2023), 这类行为更是导致发展中国家与发达国家间生物多样性信任建立困难。

(3)生物多样性资金筹措任重道远。增资是落实《昆蒙框架》的重要保障。《昆蒙框架》要求每年从官方发展援助、金融机构、私营部门等渠道调动的用于生物多样性保护和可持续利用的相关资金要达到2,000亿美元, 其中到2025年发达国家向发展中国家每年提供200亿美元, 到2030年每年提供300亿美元。然而, 目前每年全球实际生物多样性投入仅约1,420亿美元(Trankmann, 2023), 2030年前预计全球每年生物多样性资金的缺口达5,980亿至8,240亿美元(<https://www.unep.org/news-and-stories/speech/time-unlock-financing-biodiversity-protection-now>)。作为主要的增资渠道之一, 全球环境基金(Global Environment Facility, GEF)目前处于第八增资期, 已完成了53.3亿美元增资规模, 生物多样性也已成为GEF的第一大出资领域, 但尚不足以填补资金缺口(李亦欣等, 2023)。而且更令人担忧的是, 在发展中国家财政紧张、亟需援助之际, 发达国家作为另一大资金责任方却并未表现出强烈的增资意愿。

(4)后续协商任务依旧艰巨。凝聚共识是落实《昆蒙框架》的必要条件。各国在保护目标、履约机制等方面经过磋商和妥协已经达成了暂时的平衡, 但在《昆蒙框架》后续落实方面, 各国仍面临艰巨的协商任务。例如在目标实施责任方面, 由于生物多样性地区分布不均, “3030目标”不强制要求每个缔约方都各自达成, 而是作为一个全球目标(马克平, 2023)。这表明, 各国在微妙的平衡局面中进行目标实施责任的细化协商将是一大现实挑战; 在规划、监测、报告和审查方面, 国家生物多样性战略与行动计划的更新修订、国家生物多样性目标执行情况的评估、《昆蒙框架》执行进展的盘点、缔约方执行情况的审查、遗传资源数字序列信息(Digital Sequence Information, DSI)的获取及惠益分享模式等事项的诸多细节也需要缔约方进一步达成共识(徐靖和王金洲, 2023)。

2.3 制度设计尚不完善

《昆蒙框架》在推进生物多样性保护进程方面

作出了较详细的制度安排,但仍未完全解决生物多样性制度体系的固有问题,即缺乏对各方行动的法律约束,且制度“非中性”问题仍然突出,这将对新阶段生物多样性治理产生负面影响。

(1)《昆蒙框架》的执行、监督和激励机制总体法律约束力弱。资金方面,《昆蒙框架》强调以有效、及时和容易获得的方式增资,但未说明增资方式如何衡量;出资总量虽然得到量化,但比例分配不明朗,难以保障缔约方的投入意愿和自觉性。执行进度方面,《昆蒙框架》邀请多元参与主体自愿作出承诺,支持自愿国家审查与同行评议,并以便利、非侵入性、非惩罚性方式进行规划、监测、报告和审查,尊重国家主权,避免给缔约方特别是发展中国家带来不必要的负担,但这也显示出《昆蒙框架》具有与《生物多样性公约》相似的弱点,即没有建立保障缔约方履约状态的“不遵守情事程序”(王倩慧, 2023),难以有效敦促执行。激励措施方面,生物多样性价值量化难度大、收益周期长、投资风险大,需要明确具体的激励措施,但《昆蒙框架》并未说明如何激励以及如何评估激励效果,这可能影响各缔约方资金投入积极性。

(2)制度“非中性”问题仍突出。《昆蒙框架》虽然助力发展中国家获得了资金、技术、能力建设等方面的承诺,但对其知识体系和话语权等深层次方面的支持和保障力度仍然不足。例如,在平台机制上,生物多样性和生态系统服务政府间科学政策平台(The Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services, IPBES)排斥与西方不兼容的知识体系(Turnhout et al, 2014)。在资金机制上,发达国家能够通过优势表决权影响全球环境基金的资金流向,如大部分资金流向了印度尼西亚、巴西等能够编制以西方捐助者的语言书写的大额赠款提案的国家,而非所有需要援助的缔约方,古巴和伊朗等国就被排除在外,无法从该渠道获得援助(Annah et al, 2023)。而从《昆蒙框架》的通过过程和文本来看,这些问题仍然存在,发展中国家在谈判中的弱势并未根本改变。

2.4 责任主体领导力有待加强

《昆蒙框架》落实过程中的规则引导、沟通协商、互利合作离不开强力领导。然而,全球生物多样性保护责任主体的领导力仍有较大提升空间。

(1)联合国责任机构领导力未完全发挥。一方面,联合国环境规划署(United Nations Environment Programme, UNEP)的处境相对弱势。UNEP作为联合国唯一有权处理包括生物多样性在内的环境问题的专门机构,更多充当“协调者”“召集人”角色,难以统领联合国系统内的相关政策,距离“领导者”地位仍有差距(董亮, 2017)。另一方面,生物多样性保护各责任机构间存在联动问题,如联合国开发计划署(United Nations Development Programme, UNDP)、世界银行(World Bank, WB)等机构在行动中显示出一定的职能重叠,且彼此联动并不顺利,甚至各自为营。解决该问题需要UNEP发挥统筹作用,但这恰恰超出了UNEP领导能力的范畴。此外,UNEP等机构还面临着内部改革困难、地缘政治压力、资金缺口扩大等问题,如UNEP在2021年接收的资助仅占其核定预算的78% (<https://www.unep.org/news-and-stories/speech/global-environmental-governance-uncertain-world>),进一步削弱了其领导力。

(2)主要大国领导力相对不足。当前部分大国在生物多样性议题的影响力减弱,个别甚至成为“超级不负责任大国”(毛维准, 2018),难以为《昆蒙框架》落实提供稳定的领导力。客观上,全球经济下行、公共卫生事件、地区冲突削弱了部分大国的影响力,如“自然与人类高雄心联盟”于2019年成立,呼吁保护全球至少30%的土地和30%的海洋,欧盟于2021年加入该联盟,致力于增强其在全球生物多样性治理上的影响力。然而,由于遭遇经济衰退、俄乌冲突等问题困扰,欧盟参与全球生物多样性保护的精力明显不足。此外,美国参与全球生物多样性保护的态度消极(王思丹, 2021),由于担心自身生物技术公司需分享知识产权,需对贫穷国家进行物种保护援助,以及国内需因此实施更多的环境法规,美国拒不批准《生物多样性公约》,美智库“传统基金会”(The Heritage Foundation)更是宣称《生物多样性公约》“威胁美国主权”(<https://www.heritage.org/global-politics/report/key-treaties-threaten-american-sovereignty-which-the-senate-must-oppose>)。

3 协同落实《昆蒙框架》的出路

根据SFIC模型的构建逻辑,应对《昆蒙框架》落实的挑战,需从缩小起始条件差距、畅通协同落

实过程、改进相关制度设计、强化责任主体领导方面着力。

3.1 缩小起始条件差距

发展中国家与发达国家存在生物多样性治理资源和权力的巨大鸿沟, 合作关系不对等, 导致参与动机各异。为此, 国际社会需积极调动资源, 提高发展中国家落实《昆蒙框架》的能力; 优化合作环境, 协商推进生物多样性三方援助合作。

(1) 积极调动资源, 促进发展中国家能力建设。为缩小发展中国家与发达国家之间的鸿沟, 国际社会一是要发挥资源调动咨询委员会在科学评估和意见指导上的作用, 促进生物多样性保护所需资金、紧缺技术和硬件设施向发展中国家有序调动。此外, 也应完善投融资工具箱, 健全紧急拨付机制, 精简申请和审批流程, 提高生物多样性紧急资源的调动速率; 二是要支持发展中国家围绕《昆蒙框架》目标, 科学制定、更新和实行国家与次国家层面行动计划, 在评估各类资源供需形势的基础上, 推动生物多样性进一步主流化, 激发从国家到地方各界统筹调动资源的积极性; 三是要积极帮助发展中国家开展长期可持续的能力建设, 通过相关项目加强援助国同受援国的联结, 促进紧缺知识传授和实际能力培养并行, 尽快协助受援国组建专业队伍。同时, 还可积极推动搭建企业、公众和社会组织广泛参与的系统化教育培训平台, 提高当地机构和组织的整体能力水平, 为《昆蒙框架》落实营造良好的社会环境。

(2) 优化合作环境, 推进生物多样性三方援助合作。面对传统南北合作中的不对等关系, 国际社会在《昆蒙框架》落实过程中, 可尝试推进以联合国为重要协调力量、发达国家和发展中国家共同作为援助国的三方合作。这种援助合作新模式融合了南北、南南合作和国际组织治理的比较优势, 特别是以其他发展中国家和联合国同时作为参与方和监督方的设计, 使得生物多样性合作更加突出多边包容性、对话性与规范性, 有望改善传统南北合作中发达国家过于强势的现状, 促进发展中国家既获得资金技术的援助、治理能力的提升, 又在合作中保持自身独立性。相应地, 国际社会也需要就生物多样性三方援助合作的程序、管理制度、责任分工等方面进行深入协商。

3.2 畅通协同落实过程

为畅通《昆蒙框架》协同落实过程, 国际社会应加强生物多样性信息沟通共享、强化信任建设、发掘资金投入潜力、加紧落实过程各项细节的多边谈判。

(1) 打破信息壁垒, 加强生物多样性信息沟通共享。为应对信息沟通问题, 国际社会一是要协助发展中国家提高生物多样性信息化水平, 加强监测系统和信息交换所等关键项目建设, 完善生物多样性大数据平台, 促进必要信息的披露与共享, 为决策活动提供科学数据支撑; 二是要促进各国国内生物信息流通, 推进地方信息化设施建设与宣传教育, 及时公开相关政策文件, 解决信息闭塞问题; 鼓励地方民众、私营部门、社会组织查询和使用生物信息, 分享地方传统知识与经验, 深入了解生物多样性形势、《昆蒙框架》行动目标和协作前景, 加强对《昆蒙框架》实施的理解和参与; 三是要加强国际生物多样性信息沟通协商, 强化涉产权、版权谈判, 增强各国生物信息交换法律法规的互通性, 适应《昆蒙框架》落实的客观需求, 力争达成全球性的信息沟通与共享协议, 促进《昆蒙框架》落实过程中的信息畅通。

(2) 秉持公共立场, 强化《昆蒙框架》落实信任建设。面对信任赤字, 国际社会一是要坚持《昆蒙框架》的全人类公共产品属性, 通过谈判协商整合各国立场, 合理管控矛盾分歧; 反对借助《昆蒙框架》落实和生物多样性治理推行霸权主义、强权政治的行径, 反对将自身获利建立在损害别国正当生物权益之上, 尊重和支持各国独立自主选择符合国情的《昆蒙框架》落实方案; 发挥国际舆论监督作用, 逐步改善生物多样性信任环境。二是要以情感信任加强战略信任, 充分发挥联合国生物多样性大会、全球部长级环境论坛和各区域合作平台的作用, 密切各国在落实《昆蒙框架》过程中的互动, 及时帮扶援助, 促进各国在生物多样性合作这一共同叙事中塑造新的集体身份(吴志成和李佳轩, 2020), 以各国同舟共济的精神认同提高信任质量。

(3) 畅通融资渠道, 多方发掘资金投入潜力。面对增资任务, 全球环境基金、世界银行等官方融资机构应根据《昆蒙框架》目标要求, 积极推动全球融资合作, 倡导各国适当发行绿色债券, 增强资金

吸纳能力;同时,可通过自身金融工具和产品,引导资金流向生物多样性行业相关的基础设施建设、人才培养和宣传教育等方面。此外,国际社会可参考气候议题的融资经验和发展中国家的建议,在积极发挥“框架基金”广泛接受各主体捐资优点的同时,协商搭建独立的资金机制,保障资金募集的延续性,以应对“框架基金”可能于2030年停运的局面。在注重官方融资的同时,国际社会也应重视私营部门和民间资金来源,积极促进同智库、社会团体、公共媒体的互动,鼓励企业、个人、社会组织等参与融资,呼吁各国创造有利于社会融资的政策环境。

(4)立足多边共赢,加紧《昆蒙框架》后续协商谈判。在《昆蒙框架》谈判达成微妙平衡局面后,保护责任分配、执行评估、惠益分享等繁复的协商工作亟待开展。为此,国际社会应牢固树立多边主义和命运共同体思想,积极通过缔约方大会等平台深化多边谈判,在充分考虑发展中国家实际执行能力、生物多样性客观分布的基础上,开展针对性政策制定,促进《昆蒙框架》落实的责任分配兼具原则性与灵活性。在关于规划、监测、报告和审查方面的磋商上,国际社会也应根据各国国情和客观需求敲定细节,共同制定更加精细化的《昆蒙框架》落实策略,既整合最大公约数,又考虑各方合理关切,做好随《昆蒙框架》落实过程进一步提供各项援助的准备。

3.3 改进相关制度设计

面对现行全球生物多样性治理制度的缺陷,国际社会应努力围绕《昆蒙框架》完善约束力与激励性兼具、更公正合理的制度体系,促进全球各主体高质量、平等、有序参与《昆蒙框架》落实进程。

(1)精准打磨制度,寻求约束性与激励性的平衡点。《昆蒙框架》相关制度的法律约束力和激励性相对缺乏,将制约其落实效果。然而,提高约束力是一把“双刃剑”。明确出资比例、建立不遵守情事程序等措施既可强化对发达国家出资义务的约束,也将强化发展中国家的履约义务,这可能增加发展中国家的经济社会负担,反而降低其执行力,这时激励性相对更加重要。因此,国际社会需对现行制度进行精细化打磨,寻求约束性与激励性的平衡点,更好服务《昆蒙框架》落实,如在监测、报告和审查机制中进一步量化评价指标,提高进度跟

踪和监督效能,同时制定紧急预案或变通执行方案。在推动相关国家履行出资义务的同时,国际社会也应考虑发展中国家的履约负担,促进相关援助和能力建设项目尽快落实到位,还应明确一些具体激励措施,如融资指导、财政补贴、税收减免、宣传推广等,并依据相关国家现实情况合理运用,切实减轻其后顾之忧。

(2)推进制度改革,增强公正合理性。国际社会可积极推动以开放包容性和表决权为导向的制度体系改革,一是立足《昆蒙框架》关于透明度的条款,及时推动各项生物多样性援助信息公开,完善能力建设项目多方测评机制,开放各层次融资的监测;二是推进全球环境基金改革,既要确保资金的充足性、可预测性和及时流动性,也要推进表决权份额适当调整,逐步增加发展中国家代表性,改变资金分配高度政治化的局面。三是逐步提高对多种知识系统,特别是非西方国家知识系统的包容性,在生物多样性和生态系统服务政府间科学政策平台、全球生物多样性信息网络(Global Biodiversity Information Facility, GBIF)等平台积极纳入发展中国家及其社会组织、企业等多元主体的知识贡献,增强《昆蒙框架》落实过程中跨知识系统的互补和协同(Tengö et al, 2014),扩大决策参考信息范围,完善生物多样性治理智力支撑体系。

3.4 强化责任主体领导

强化《昆蒙框架》落实过程中的主体领导,一方面有赖于联合国责任机构领导能力的提高,另一方面则需要发挥大国的示范作用,凝聚全球生物多样性治理合力。

(1)多方共同行动,加强联合国责任机构领导力。作为全球落实《昆蒙框架》的核心领导主体,联合国环境规划署(UNEP)可以联合国环境大会这一最高环境决策机制为抓手,逐步强化自身领导力。2024年新一届联合国环境大会以“采取有效、包容和可持续的多边行动,应对气候变化、生物多样性丧失和污染”为主题,是UNEP促进与联合国开发计划署、世界银行等机构的联动,加强生物多样性与气候、经济、发展教育等领域的协同治理,推进议程更多体现《昆蒙框架》落实相关内容的良好契机。同时,UNEP可进一步突出服务功能,在主流化、国际援助、谈判磋商等方面发挥领导作用,如

为各国设置国家层面目标提供专业咨询; 协助化解围绕《昆蒙框架》落实的矛盾纠纷; 倡导地球生命共同体理念, 推动各国通过协商扩大利益交汇点等, 为全球生物多样性治理注入新动能。此外, 各缔约方也需加强对UNEP等机构的外交、资金等支持, 积极响应其各项倡议, 将《昆蒙框架》顶层设计同国家政策相结合, 完善国家生物多样性战略和行动计划, 自觉接受评估和监督。

(2) 大国率先垂范, 发挥中流砥柱作用。大国必须积极回应全球治理时代的责任要求, 担当起全球治理的责任(朱旭, 2023)。大国拥有显著的资源 and 权力优势, 在全球变乱交织的环境下, 大国需要努力推进生物多样性保护重大工程, 加强国家自主贡献, 强化自身执行力和政策稳定性, 为全球协同落实《昆蒙框架》增加信心; 着眼人类共同命运, 秉持多边主义立场, 发挥科学技术和创新优势, 保障资金、技术和能力建设援助, 促进生物多样性信息沟通共享, 减少资源调动壁垒, 推动平等务实合作; 重视发展中国家在代表性和知识体系构建等方面的诉求, 支持其在《昆蒙框架》落实中发挥更大作用; 利用自身国际话语权与影响力, 强化与多元主体的良性互动, 多渠道宣传生物多样性治理的价值, 调动利益攸关方深度参与, 形成落实《昆蒙框架》的全球合力。

参考文献

- Ansell C, Gash A (2008) Collaborative governance in theory and practice. *Journal of Public Administration Research and Theory*, 18, 543–571.
- Dong L (2017) How does the UNEP utilize incremental strengthening? *Journal of China University of Geosciences (Social Sciences Edition)*, 17(1), 100–109. (in Chinese with English abstract) [董亮 (2017) 联合国环境规划署如何渐进强化. *中国地质大学学报(社会科学版)*, 17(1), 100–109.]
- IISD (International Institute for Sustainable Development) (2021) Summary of the UN Biodiversity Conference (Part One), 11–15 October 2021. <https://enb.iisd.org/UN-Biodiversity-Conference-CBD-COP15/summary>. (accessed on 2023-03-10)
- Jin GH (2023) Japan and ASEAN cooperation on biodiversity: History, characteristics, prospect and enlightenment. *Yuejiang Academic Journal*, 15(1), 161–170, 175. (in Chinese with English abstract) [靳冠辉 (2023) 日本与东盟生物多样性合作: 历程、特征、前景与启示. *阅江学刊*, 15(1), 161–170, 175.]
- Li YX, Li YY, Zhang YXY, Liu WH (2023) The progress and prospect of the financial arrangements under the Convention on Biological Diversity. *Biodiversity Science*, 31, 23077. (in Chinese with English abstract) [李亦欣, 李圆圆, 张杨心怡, 刘文慧 (2023) 《生物多样性公约》资金问题最新进展及展望. *生物多样性*, 31, 23077.]
- Lian YM (2023) Failures of European-American approach to global species conservation strategies: Manifestations, causes and responses. *Pacific Journal*, 31(6), 80–94. (in Chinese with English abstract) [连佑敏 (2023) 欧美式全球物种保护策略的失灵: 表现、成因及应对. *太平洋学报*, 31(6), 80–94.]
- Ma KP (2023) Kunming-Montreal Global Biodiversity Framework: An important global agenda for biodiversity conservation. *Biodiversity Science*, 31, 23133. (in Chinese) [马克平 (2023) 《昆明-蒙特利尔全球生物多样性框架》是重要的全球生物多样性保护议程. *生物多样性*, 31, 23133.]
- Mao WZ (2018) Power and Responsibility during the Rise of Great Powers. Nanjing University Press, Nanjing. (in Chinese) [毛维准 (2018) 大国崛起中的权力与责任. 南京大学出版社, 南京.]
- Tengö M, Brondizio ES, Elmqvist T, Malmer P, Spierenburg M (2014) Connecting diverse knowledge systems for enhanced ecosystem governance: The multiple evidence base approach. *AMBIO*, 43, 579–591.
- Trankmann B (2023) Biodiversity Crisis must be Urgently Addressed. <https://www.undp.org/china/blog/biodiversity-crisis-must-be-urgently-addressed>. (accessed on 2023-07-21)
- Turnhout E, Neves K, De Lijster E (2014) ‘Measurementality’ in biodiversity governance: Knowledge, transparency, and the Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services (IPBES). *Environment and Planning A*, 46, 581–597.
- Wang Q, Liu YY, Niu H (2023) Comparison and game analysis of regulatory models of cross-border data flow in Europe and America. *Journal of Intelligence*, 42(3), 174–180, 173. (in Chinese with English abstract) [王倩, 刘杨钺, 牛昊 (2023) 欧美跨境数据流动规制模式对比及博弈分析. *情报杂志*, 42(3), 174–180, 173.]
- Wang QH (2023) Implementation dilemma and reform path for the Convention on Biological Diversity. *Local Legislation Journal*, 8(1), 78–91. (in Chinese with English abstract) [王倩慧 (2023) 《生物多样性公约》的履行困境与改革路径. *地方立法研究*, 8(1), 78–91.]
- Wang SD (2021) Dilemma, motivations and prospects of upgrading global biodiversity governance. *Yuejiang Academic Journal*, 13(5), 15–28, 120. (in Chinese with English abstract) [王思丹 (2021) 全球生物多样性治理升级: 困境、动能与前景. *阅江学刊*, 13(5), 15–28, 120.]
- Whitehorn PR, Navarro LM, Schröter M, Fernandez M, Rotllan-Puig X, Marques A (2019) Mainstreaming biodiversity: A review of national strategies. *Biological*

- Conservation, 235, 157–163.
- Wu ZC, Li JX (2020) China's perspective on global trust deficit governance. *CASS Journal of Political Science*, 155(6), 24–36, 125–126. (in Chinese with English abstract) [吴志成, 李佳轩 (2020) 全球信任赤字治理的中国视角. *政治学研究*, 155(6), 24–36, 125–126.]
- Xu J, Wang JZ (2023) Analysis of the main elements and implications of the Kunming-Montreal Global Biodiversity Framework. *Biodiversity Science*, 31, 23020. (in Chinese with English abstract) [徐靖, 王金洲 (2023) 《昆明-蒙特利尔全球生物多样性框架》主要内容及其影响. *生物多样性*, 31, 23020.]
- Zhang DN, Wang L, Lu XQ, Wang CY, Liu Y (2023) Convention on Biological Diversity and its protocols: Negotiation, challenges and recommendations on the “capacity-building and development”. *Biodiversity Science*, 31, 22588. (in Chinese with English abstract) [章嫡妮, 王蕾, 卢晓强, 王长永, 刘燕 (2023) 《生物多样性公约》及其议定书下“能力建设与发展”议题的磋商、挑战及政策建议. *生物多样性*, 31, 22588.]
- Zhang HY, Qi Y, Liu HY (2023) China's biodiversity conservation actions and prospects under the Kunming-Montreal Global Biodiversity Framework. *World Environment*, (2), 19–22. (in Chinese) [张惠远, 齐月, 刘海燕 (2023) “昆蒙框架”下的中国生物多样性保护行动与展望. *世界环境*, (2), 19–22.]
- Zhang LR, Luo M, Zhu ZX, Sun YQ, Jin SC, Yang CY, Meng R, Zhang LJ (2023) Analysis on the implementation path of biodiversity mainstreaming in China under the guidance of “Kunming-Montreal Global Biodiversity Framework”. *Guihaia*, <https://kns.cnki.net/kcms2/detail/45.1134.Q.20230711.0858.002.htm>. (in Chinese with English abstract) [张丽荣, 罗明, 朱振肖, 孙雨芹, 金世超, 杨崇曜, 孟锐, 张丽佳 (2023) “昆明-蒙特利尔全球生物多样性框架”指引下我国生物多样性主流化实施路径探析. *广西植物*, <https://kns.cnki.net/kcms2/detail/45.1134.Q.20230711.0858.002.htm>.]
- Zhu AL, Weins NW, Chen RS (2023) Wealthy Nations Prioritised Unrealistic Targets over a Global Biodiversity Fund. <https://www.eco-business.com/news/wealthy-nations-prioritised-unrealistic-targets-over-a-global-biodiversity-fund/>. (accessed on 2023-07-21)
- Zhu X (2023) China's concept on global governance: Conceptual basis, constituting elements and practice principles. *International Studies*, 215(3), 1–25, 122–123. (in Chinese with English abstract) [朱旭 (2023) 中国的全球治理观: 立论基础、内在逻辑与实践原则. *国际问题研究*, 215(3), 1–25, 122–123.]

(责任编委: 徐靖 责任编辑: 周玉荣)



•论坛•

“物种”与“个体”：究竟谁是生物多样性保护的恰当对象？

杜红^{1,2*}

1. 重庆师范大学马克思主义学院, 重庆 401331; 2. 重庆师范大学科技教育与传播研究中心, 重庆 401331

摘要：生物多样性保护实践涉及到两大基本问题：一是我们要保护的是什么，二是我们优先保护什么。从保护对象的角度看，物种和个体均不是生物多样性保护的恰当对象，准确的目标是“物种多样性”。所有的物种都在物种分化程度与分化时间上千差万别，从而导致不可能有统一的标准去划分不同的物种。从多样性或者说物种多样性的目标出发，作为保护对象的物种必须是独立进化的单元，同时，它必须有一个可操作的、相对合理的界定方法，而整合分类法可能就是一条极具吸引力的道路。生物分类学家应当尽可能利用整合分类思想和整合方法，建立可操作的、相对合理的物种概念和优先保护级别划分体系，以避免实际工作中的冲突与困境，更好地服务于生物多样性保护事业。

关键词：生物多样性保护；物种；个体；物种多样性；整合分类

杜红 (2023) “物种”与“个体”：究竟谁是生物多样性保护的恰当对象？生物多样性, 31, 23140. doi: 10.17520/biods.2023140.

Du H (2023) “Species” versus “individuals”: Which is the right target for biodiversity conservation? Biodiversity Science, 31, 23140. doi: 10.17520/biods.2023140.

“Species” versus “individuals”: Which is the right target for biodiversity conservation?

Hong Du^{1,2*}

1 College of Marxism, Chongqing Normal University, Chongqing 401331

2 Science and Technology Education Research and Communication Centre, Chongqing Normal University, Chongqing 401331

ABSTRACT

Background & Aims: Biodiversity conservation has both scientific and ethical attributes, and it is faced with two basic questions: first, what do we want to conserve, and second, what should we prioritize for conservation? Genes, species, ecosystems and other levels are important targets for biodiversity conservation, and among them, the conservation of species is the most crucial. Species diversity is linked to genetic diversity and ecosystem diversity, which is the foundation of all biodiversity conservation. However, the concept of species and the relationship between species and individuals are still controversial, yet declining biodiversity situation requires urgent action. Therefore, our goal is to define an operational species concept for conservation, rather than a standardized and universal species definition, in order to mitigate the dilemmas that species definition and species delimitation have brought to conservation work.

Perspectives & Conclusion: All species are undergoing speciation and the degree and timing of speciation varies widely. These processes make it impossible to develop uniform criteria for species classification, thus making species and individuals inappropriate targets for biodiversity conservation; the target should instead be “species diversity”. Starting from the goal of diversity, the species that are the objects of conservation must be independently evolving units, with both morphological distinctions and genetic differences. Only when the two basic requirements of morphological differences and genetic differences are met simultaneously can the essential goal of diversity be realized. This delineation also allows for the existence of hybrids or back-cross individuals that do not belong to the two species

收稿日期: 2023-05-05; 接受日期: 2023-08-24

基金项目: 重庆市巴渝学者青年学者计划(YS2022033)、国家社科基金(17CZX017)和重庆市高校优秀中青年思政课教师择优资助计划(SZKZY2021003)

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: h.du@foxmail.com

groups. At the same time, as a conservation target, there must be an operable and relatively reasonable method to define species, and integrated taxonomy may be an attractive path. Biological taxonomists should, on the basis of traditional classification theories and methods, comprehensively utilize multidisciplinary knowledge such as morphology, genetics, cytology, ecology, molecular biology and other cutting-edge technologies like DNA barcoding, artificial intelligence image recognition, and modern machine learning, to provide more evidence for the definition and delimitation of species. In so doing, this will allow for the identification of the most solid basic knowledge to support biodiversity conservation.

Key words: biodiversity conservation; species; individuals; species diversity; integrative taxonomy

生物多样性保护是当今全球最受关注的环境议题之一，它一方面表现出非可计算(non-computability)、非可重复(non-repeatable)、开放式(open-ended)等特征，一方面又显示出科学与伦理的双重维度(Frey, 2011)。因此，对于现实的生物多样性保护实践而言，中心问题是如何以有限的资源去保护尽可能多的生物多样性，或者说，以有限的资源使生物多样性损失减少到最小限度。这实际上涉及到两类问题：第一，我们要保护的是什么？第二，我们优先保护什么？

对于第一个问题的回答，取决于如何理解“生物多样性”这一概念。在不同语境中，生物多样性指示为不同的对象，如物种、基因、生态系统等，在很多具体场景中，这些保护对象又是相互交融在一起的。如果这些对象相互冲突，我们在决策时应该优先保护什么？这就是第二个问题。本文主要从保护对象的角度回应第一个问题。从保护对象来看，物种、基因和生态系统是3个最为基本的层次，绝大多数关于生物多样性的定义都聚焦于这三大层次，并且，物种多样性处于生物多样性概念的中心地位，它向下联结遗传多样性，向上联结生态系统多样性，物种多样性的保护是整个生物多样性保护的基础。

1 物种概念的演变

在生物学中，物种概念或许是最基础、最重要的一个概念，没有哪一个概念能够像物种概念一样引起如此多的争议。Blackwelder (1967)统计出至少20个物种概念，Mayden (2002)统计得出22个物种定义，Wilkins (2006)进一步统计为27个，我国学者周长发(2011)则整理统计出了68个。尽管有如此多的物种概念被先后提出，但无论是在理论上，还是在实践上，学界仍然没有给出一个准确的、令人们满意的物种定义(洪德元, 2016; 谢平, 2016)。人们从不同侧面描述了物种的某些方面，正如刘建全

(2016)的评论：一个多世纪以来人们所定义的每个物种的概念就好比盲人摸象，只能探查到一个成熟物种的某一方面，而无法描绘其完整形象。正是由于对物种概念长久的、巨大的争议使一些学者在学术会议上甚至喊出了“消除物种”的目标。但是无论对于生物学还是哲学，以及本文所讨论的保护生物学来讲，物种的概念问题都无法回避。

对于生物多样性保护实践来讲，如果没有一个准确的、客观的、可操作的物种概念，那么建立在其基础上的濒危物种保护、生物多样性热点地区划分、生物多样性区域评估和比较等就很难保证其客观性与合理性。《生物多样性》曾在2016年组织了7篇文章的专题，深度讨论物种概念及物种划分对于生物多样性保护事业的重要性(孔宏智, 2016)。该专题不仅全面梳理了现有的物种概念及其优缺点，还提出了一些新的物种概念并讨论了植物和菌物分类中的一些案例，对于生物多样性保护事业将起到积极的推进作用，但是从更广泛的学术关注与保护实践来讲，这些还远远不够。我们需要对物种的概念进行深入准确考查，为为什么要保护物种提供更坚实的理论基础，以回应保护生物学实践中的种种分歧，也即只有回到“物种”概念本身，才能确定生物多样性保护的目标之一，即：“物种多样性”。

梳理目前众多不同的物种概念，我们发现，对物种概念的讨论经历了4个基本阶段，完成了两个核心问题的转换：从物种“变”与“不变”（物种的连续性与间断性），到物种“有”还是“没有”（物种在自然界中真实存在，还是人为的分类单元），同时，也反映了背后哲学基础的转换：从物种本质主义到反本质主义，再到新物种本质主义。

第一个阶段从亚里士多德到达尔文之前。亚里士多德认为，整个自然界从无机物开始，到植物、动物，再到人类形成一个统一的、连续的自然阶梯，细化下来有3种类型和11个等级。那时候人们已经

开始使用“种”的概念，但是在内容指向上并不固定，直到16世纪，才开始正式地出现“物种” (species)这一概念。以林奈为代表的植物分类学家基本都认为物种是组成自然界的基本单元，它们稳定不变且彼此明显不同而与其他类群区分开来。这种本质主义的物种概念通常被认为是受到了基督教的影响，认为物种是上帝所创造的，因此每个物种稳定不变，并且由于本质(essence)的不同与其他种相互区别。林奈在《植物哲学》中指出，“最初上帝创造了多少不同的形态就有多少物种，并按照生殖法则产生同样多而且永远相似的物种” (Mayr, 1982)。按照物种本质主义，物种这一概念有4个基本特征：(1)由具有相同本质的相似个体组成，个体之间除了相同本质无任何特殊关系；(2)每个物种不随时间发生改变，始终固定不变；(3)每个物种与其他物种之间区别明显，有着明确的界线，即“本质”不同；(4)物种的变异极其有限，仅仅是其本质表现不完备的结果(倪永清和李红玉, 2004)。

第二阶段从达尔文开始到综合进化论之前。达尔文最有影响力的著作就取名为《物种起源》，但是他却没有对物种概念给出一个明确的解释，他指出，“当决定一个类型究竟应列为物种还是列为变种的时候，有健全判断力和丰富经验的博物学者的意见，似乎是应当遵循的唯一指南” (Darwin, 1872)。从这里的表述可以看出，达尔文并不认为需要给物种一个稳定的、明确的概念，而是强调物种的变异性，也就是说，达尔文应该是反对物种本质论立场的，这和达尔文所持有的生物进化观息息相关。达尔文通过几十年的实地观察记录最终确定了物种可变的观点，奠定了现代生物进化论的基础。他在《物种起源》中所讨论的物种其实主要是以形态差异而区分的，种、属或科之间仅仅表明不同程度的差异，而没有本质的不同，比如科包含属，属包含种，因此科与科之间的差异要大于科内属与属之间的差异，属与属之间的差异要大于属内种与种之间的差异。达尔文在后期进一步巩固了形态种概念，并被植物分类学家沿用至今。如今很多植物的分类仍然建立在形态学差异的基础上。

第三阶段从综合进化论开始到分子生物学之前。达尔文的形态种概念对于植物分类工作具有重要指导意义，但是他并没有很好地解释为什么种可

以作为自然界分类的基本单元，生物为什么以种的形式存在，他甚至写道：“我认为‘物种’这个名词是为了便利而任意加于一群互相密切联系的个体的” (Darwin, 1872)。随着生物学的发展，遗传学的观点被很好地整合进了进化论形成了综合进化论，与此同时，越来越多的不同背景的生物学家(比如昆虫学家、鸟类学家等)开始加入到对物种概念的讨论中。在这一阶段，最为重要和流行的就是迈尔提出的生物学物种概念(biological species concept)，这一概念一度成为之后半个世纪关于物种概念争论的焦点。迈尔的生物学物种概念突出了居群(population)和生殖隔离(reproductive isolation)这两个概念。迈尔指出，物种是由一组居群构成的，这些居群彼此之间可以交配并产生可育后代，而与其他种之间交配不育(Mayr, 1942)。也就是说，判断物种的标准是生殖隔离，比如，马和驴之间存在生殖隔离，按照生物学物种概念，它们是两个不同的物种。后来的学者们对迈尔的“生殖隔离”概念进行了改进，Bock (1986, 2004)这样定义，“物种是一群实际或潜在异交繁育的居群，它们在自然界中与其他这样的居群存在遗传隔离”，也就是用“遗传隔离”这个涵义更广、更具生物学意义的概念代替了“生殖隔离”，从而更符合现代遗传学的发展。Paterson (1985, 1992)进一步提出了识别物种概念，认为“我们可以把物种看成是涵盖所有共享一个受精系统的双亲个体的居群”。这些生物学物种概念具有3个基本特征：(1)都强调物种内所有成员共享一个基因库，对于一个物种而言，这个基因库是独有的，在物种内可以进行基因交换，但与别的物种没有基因交换；(2)把物种看作是一个集体而不是一种类型，这体现了群体思想而非本质论；(3)并不是根据事物的特征与属性而进行划分，而是根据一个物种与其他共存物种之间的行为和生态上的关系来进行划分。在这个阶段，还有许多重要的物种概念被提出，比如Simpson (1961)的进化种概念(evolutionary species concept)，Hennig (1966)的支序物种概念(cladistic species concept)，Cracraft (1983)的系统发生物种概念(phylogenetic species concept)以及van Valen (1976)的生态学物种概念(ecological species concept)等，共同充实了对物种概念的研究。其中，系统发生和支序理论物种概念较为流行。

第四阶段从分子生物学开始，随着分子技术的发展，系统发生等物种概念得到了广泛使用，同时人们开始关注DNA层次的进化，使用DNA序列来建立物种之间的亲缘关系。2002年，Tautz等(2002, 2003)率先在物种识别问题上提出了DNA分类的概念；2003年，Hebert等(2003a, b)正式提出了“DNA条形码”(DNA barcode)，并使用线粒体基因细胞色素c氧化酶(COI)基因片段作为动物的DNA条形码。此后，COI由于在动物物种识别时表现良好(Waugh, 2007; Kwong et al, 2012)，被作为动物的DNA标准条形码而得到广泛应用。2005年前后，DNA条形码被引入植物学研究中(Chase et al, 2005; Kress et al, 2005)。由于植物的叶绿体基因组进化速率较慢，与物种形成联系较弱等原因，最终需要使用叶绿体基因组的*rbcL*、*matK*、*trnH-psbA*和核基因组的ITS片段等共同作为植物的DNA条形码以帮助植物的鉴别(Kress & Erickson, 2007; CBOL Plant Working Group, 2009; China Plant BOL Group, 2011)。虽然DNA条形码还有许多理论与技术上的问题需要解决，比如，如此短的基因片段能否提供物种水平上足够量的信息用于准确鉴别、微生物的DNA条形码建立以及DNA条形码分类中对鉴别阈值的选择等，但是它依然受到了诸多新本质主义论者，特别是激进的内在生物本质主义(intrinsic biological essentialism)论者的强烈拥护，认为DNA条形码可以解决传统物种本质主义的问题，解决其他物种概念所不能解释的。他们认为，DNA条形码可以作为物种唯一的、完全的本质，能够反映物种内在的、根本的、深刻的、稳定的属性，从而试图复兴某种形式的物种本质主义(肖显静, 2016)。无论是从科学还是从哲学角度来看，DNA条形码还有太多的问题无法解决，本文认为过早地对其抱有太过乐观的看法并不合理，妥善的做法是将DNA条形码与传统的分类方法进行整合，例如“整合分类学”(integrative taxonomy)可能就是一条比较合理的发展进路。

从物种概念的发展历程来看，虽然人们从不同角度得出了不同的物种概念，比如强调生殖隔离、基因差异、进化、系统发生、生态位、外部形态等，但是我们还没有一个完美的物种概念和相对完善的自然分类体系，关于物种概念的争议从来没有停止过。实际上，由于所有的物种永远处在进化的进

程中，我们不可能有统一的标准去划分处于不同分化进程中的所有物种，任何一个定义都仅是进化长河中一个截面的反映，无法完全匹配千变万化的实践工作(张德兴, 2016)。我们不仅不能，其实可能也并不需要一个放之四海皆准的物种概念，正是因为“客观事物有无数的侧面，和他种事物存在无数不同的联系，因此可以根据各种不同的标准进行各种不同的分类，决定于人们的实践需要，但都是反映客观事物的某一侧面，某种联系”(徐炳声, 1984)。因此，问题转变成了：对于生物多样性保护而言，物种概念意味着什么？在保护实践中，我们并不需要一个抽象的、理论完备的物种概念，而需要一个可操作的、明确的物种定义，即，确定我们需要保护的真正对象。

2 生物个体与物种

在实际的生物多样性保护实践中，人们往往依据物种来确定保护对象的优先级别。比如人们根据物种多样性的定义，提出优先保护对象一般应该满足3个标准：独特性、濒危性、实用性。这3个标准描述的基本单位是物种，那么这是否意味着，在保护生物学中，物种的地位高于生物个体呢？与此相关联，还有一些更为细致的问题需要分析：不同物种在分类学中是否是平等的？物种是不是一个自然类(natural kind)？物种的利益是否高于生物个体的利益？

在实际的保护生物学实践中，物种的地位往往被认为是高于生物个体的。从个体和物种的角度来看，生物多样性保护的一般认识如下：(1)保护濒危“物种”优先于非濒危“物种”；(2)保护濒危“物种”优先于非濒危物种的“个体”；(3)保护濒危“物种”优先于濒危物种的“个体”；(4)保护濒危物种的“个体”优先于保护非濒危物种的“个体”。也就是说，物种的利益被认为是高于生物个体利益的。一个通常的解释就是物种是一个类，是组成自然界多样层次的基本单元，是生物进化的基本单元。生物多样性保护的根本目标是多样性，基因、物种和生态系统层次更能展示出生命多样性的魅力，而“个体”被隐藏在了“物种”之中。

例如，美国国家公园管理局(National Park Service)曾在圣塔芭芭拉岛为了保护该岛特有的濒

危植物特氏仙女杯(*Dudleya traskiae*)而杀死数百只兔子，因为这些兔子依赖于该植物底部嫩叶为食，是威胁特氏仙女杯的主要因素(Primack等, 2014)。在圣克利门蒂岛上，也发生过类似的选择。美国鱼类与野生动物管理局(U. S. Fish and Wildlife Service)和加利福尼亚鱼类与猎物部(California Department of Fish and Game)曾经为了挽救岛上的丛林锦葵(*Malacothamnus clementinus*)、火焰草(*Castilleja grisea*)和翠雀花(*Delphinium variegatum*)等3种濒危植物而请美国海军射杀了2,000头野山羊(*Capra hircus*)，幸运的是部分山羊被动物基金会(the Fund for Animals)所解救(Rolston, 2000)。在这两个案例中，一种濒危植物物种的价值被认为比一个普通物种的几百甚至上千个个体的价值要高。也就是说，濒危物种的利益是优先于普通物种个体利益的，但是，我们在保护计划中也会经常遇到这种情况：对于一个濒危物种的保护将威胁到另一个濒危物种的生存，此时又该如何取舍？在很多实际方案中考虑的其实是人类未来的利益，而不是濒危物种的利益，除了濒危性这一标准而外，独特性与实用性都是以人类的利益作为衡量标准的。从其伦理基础来看，这些原则是基于人类中心论的立场的。虽然开明的人类中心主义其实是可以接受的，并不像许多激进的非人类中心主义者批评的那样“残忍”。不过，当我们要从责任与义务的角度去考虑生物个体与物种时，就会遇到来自科学与伦理方面的双重障碍。

从科学方面看，生物个体与物种的关系还有待明确，不同的学者往往对物种是否是一个集体(class)或者说是否是一个自然类持有不同立场，比如Ghiselin (1974)和Hull (1978)认为，物种不是自然类，因为物种受时空限制，物种会进化，物种没有自然类所规定的真正本质，因而他们支持物种个体论。“物种个体论”的核心观点就是强调物种是自然个体(natural individual)，也就是说，系统演化提供了一种时空确定的框架，使一物种与其他物种之间存在因果联系(董国安, 1994)。但是，Hull (1978)对“个体”与“集体”两个概念的解读是有问题的，因而他的物种个体论也受到各种形式的曲解。Kitts和Kitts (1979)批判到，物种内部各个有机个体之间的关系不像生物个体内部各个部分之间的关系，它们并不能直接有机地连接而构成整体，并且，物种可

以独立于生物个体而存在，从而不像生物个体内部那样“整体与部分不可分离”，因此，物种就不是如Hull所称的那样的有机体个体。Hull (1981)的另一个论证讲到，既然物种是历史连续的，既然组成物种的个体不共同拥有某种不变的、本质的、与其他物种相区别的特征，也就是说不具有共同的本质，那么，物种就不是集体，而是生物个体成为个体那种意义上的个体。对此，Kitcher (1984)反驳道，以“物种是历史连续的且受时空限制的”来否定物种是自然类是不成立的，因为“历史不连续的物种”也是存在的，比如单性蜥蜴起源事例。

当然，关于生物个体与物种之间的关系还有很多不同的解释，比如Kitcher (1984)和Dupre (1981)就提出了物种多元论，虽然我们可以根据许多不同的特征给物种单元划定界线，但是没有或很难说哪一种关系是起主导地位的，“不同的研究要求不同的物种概念”，正如我们在前文物种概念的历史梳理中所呈现的一样，没有哪一个物种概念可以匹配千差万别的应用需求。从这个角度讲，“物种”是否真实存在就受到了挑战，也即物种的“有”与“无”之争(物种在自然界中真实存在，还是仅是人为的分类单元)。同样，“个体”的概念能否成立在生物学和哲学中也存在争议。Lidgard和Nyhart (2017)详细地研究了生物学中的“个体”概念，发现现有文献中涉及到的定义个体的标准至少有24种，这些不同的标准展示了作为生物个体的种种属性，但是无论对这些标准如何整合取舍都难以确定一个统一的概念，各种概念层出不穷，比如“基因个体”“进化个体”“免疫个体”“共生个体”“物种个体”等。这些“个体”仅仅是科学家们构造出来的吗？还是在自然界中真实存在的实体？这又涉及到哲学中实在论与反实在论的争议，截至目前仍然没有得到满意的答案。

从伦理方面看，“物种”优先于“个体”的原则对西方传统的个体主义的道德观提出了重大挑战。比如动物权利保护者们，他们竭尽全力在捍卫动物“个体”的权利，但是他们认为，很难给“物种”赋予权利。Singer (1983)指出，“物种是没有意识的实体，因此，没有超越个体动物(作为物种成员)利益之外的利益”。Regan (1983)也坚持认为，他们所主张的动物权利观是“关于个体的道德权利的观点”。“物种不是个体，因而权利观不认可物种道德权利对任何

东西，包括对生存有任何权利”。Feinberg (1974)也同样指出，“一个群体不可能有信仰、期盼、需求或欲望……个体大象能够有利益，但这个物种却不可能有利益”。持类似的观点还有Rescher (1980)：“道德责任总是定向于利益的，但只有个体才能说得上有利益；人们只对具体的个体或个体在其中的特定群体负有道德义务。因此，挽救物种的责任不是一种指向于物种的道德义务，道德义务只能定向于个体。把道德义务指向一个物种是一个错误的目标”。也就是说，他们都持有一个核心的观点：人类不对物种负有直接的道德义务，因为物种不是一个实体存在，物种的利益不过是个体利益之和。Regan (1983)曾设想了一个思想实验：当面对一个从属于种群数量庞大的生物个体与两个从属于濒危物种的生物个体时，若前者一个个体的死亡所造成的伤害远大于后者两个个体死亡所造成的伤害的话，应该选择保护前者还是后者？如果按照个体主义的观点，那么答案是前者。对于此，Rolston (2000)进行了激烈的反驳与批评，他认为，无论是从生物学角度还是从伦理学角度，物种，而不是个体，是我们保护的目标。他说到：“人类应该保存的，不是仅仅作为形态学上的形式的物种，而是成形过程，或者说物种的形成过程，虽然不保存此过程的产物此过程也无从保存”。也就是说，只有物种，而不是个体才是生命进化的基本单元，只有物种是持续的，不断地把生命延续下去，物种的价值远远超过物种内所有个体价值的总和，物种比个体更为重要。

无论是动物权利论者还是罗尔斯顿的论述，其实都没有触及问题的实质。如果要考虑对物种的道德义务，涉及到许多障碍，在这些障碍中，科学方面的障碍是最为主要的，其次才是伦理方面的障碍。前者主要来源于“物种”概念的争议，这在前文已经简单涉及。而后者可以暂时忽略，因为物种利益大于个体利益几乎是持有朴素的人类中心主义立场的普通大众的基本心理预设，因此，对于本文而言，问题的关键在于：确立作为生物多样性保护目标的“物种”概念，而不是迷失在关于个体、物种、道德地位的哲学争议中。因为生物多样性保护的真正目标并不是任何单一的层次，它的核心其实是“多样性”，对于物种层面而言，其对象是“物种多样性”，而不是“物种”。也就是说，必须确定一个可操作

的(科学上的要求)、相对合理的(伦理上的要求)物种定义去筛选优先保护的个体，而避免迷失在抽象的物种概念、个体与物种的关系等理论争议中(陈明益, 2016; 杨仕健和李建会, 2018; 张冀峰, 2022)，也即，中心问题是：作为保护对象的物种意味着什么？

3 作为保护对象的物种

综合上面的论述，笔者的核心立场是：物种和个体都不是生物多样性保护的恰当对象，对于生物多样性保护实践而言，我们的准确目标是“物种多样性”而不是抽象的物种概念或具体的生物个体。当然，物种和个体仍然是生物多样性保护的重要层次，它们之间是辩证统一的，但是，当面临实际的矛盾与冲突时，我们在进行优先性决策时就要以多样性作为根本目标，也就是说，保护物种多样性需要一个恰当的物种概念以真正反映生物世界的多样性本质，并且这一概念还具有可操作性，能够尽可能减少由物种概念分歧所带来的困惑。从多样性或者说物种多样性的目标出发，作为保护对象的物种必须是独立进化(independently evolving unit)的单元，既要有形态特征区别，也要有遗传差异。只有同时满足形态特征区别和遗传差异这两个基本要求才足以体现多样性这一本质目标。正如在前文指出但没有展开讨论的观点，笔者认为，对于保护生物学而言，恰当的物种概念应当建立在整合分类学思想的基础上。生物分类学家应当在传统分类理论与方法的基础上，综合利用形态学、遗传学、细胞学、生态学、分子生物学等多学科知识及前沿的DNA条形码、人工智能图像识别、现代机器学习等新技术来整合生物分类，为保护生物学及其他相关领域提供最坚实的基础知识支撑，这也是国内很多生物学家近几年一再呼吁的(洪德元等, 2022)。

在生物多样性保护中，物种概念至少涉及到三大问题：(1)如何评价和测量物种多样性；(2)某些物种在保护实践中是否具有优先性；(3)怎样以最少的资源覆盖尽可能多的物种。从操作层面来看，就是在科学测量物种多样性的基础上按照优先性原则确定优先保护的个体，以达到保护最多物种多样性的目标。基于不同维度，人们给出了众多物种多样性的不同测量与评价方法，以反映不同方面不同尺度的物种多样性，比如物种的生态功能多样性、

物种在进化演替中的多样性、物种的生命周期多样性、物种多样性的系统发育格局等(周红章, 2020)。在这些众多指标的背后, 涉及到两个最基本的价值观念: 一是认为物种在分类学上是平等的, 不同的物种并没有等级区分或者说其等级区分并不应该影响其受保护的优先等级, 应根据物种的濒危状态筛选优先保护的个体; 二是认为某一些物种, 特别是处于特殊演化分支的物种比那些有很多近缘种的普通物种更为重要, 更值得优先保护。这两种不同的价值观念在实际的物种保护优先等级确立工作中都有所体现。由于二者背后价值理念的差异, 在实际工作中常常出现相互冲突与矛盾的状况。比如张殷波等(2011)根据IUCN标准对中国2,177种重点保护野生植物进行了评估, 评估结果与国家的一级和二级保护级别进行对比, 发现两者之间存在着较为明显的不一致性: 名录中有162个物种被评估为无危(LC), 被评估为极危(CR)的物种中包含有大量二级保护植物, 所占比例甚至超过了一级保护植物。最新的一项研究(陈金锋等, 2023)也得出了类似的结果: 《国家重点保护野生动物名录》和其他各类保护名录之间存在着较多不一致。这种差异其实也反映了一个基本事实: “濒危物种”与“保护物种”的不同(蒋志刚, 2016), 保护物种要考虑的因素更多, 除了物种的生物学属性以外, 还有社会经济文化及管理属性等, 其概念外延更大。

从“保护物种”或“作为保护对象的物种”来看, 如果仅仅通过形态学特征来界定物种, 那么物种在分类学上是平等的, 我们可以根据其濒危性、实用性等因素来确定保护的优先等级; 如果我们支持那些处于特殊演化分支的物种的地位高于普通物种, 那么, 在确定保护对象时就需要充分考虑其进化地位, 特别是在各个保护对象面临冲突与取舍的时候, 优先性决策的依据实际上体现为多样性。从多样性或物种多样性的目标出发, 我们急需整合物种概念。正如刘建全(2016)在文章中强调的, 在物种界定时, 我们需要“整合”的思想与“整合”的方法。正是因为所有的物种都在物种分化道路上, 分化程度与分化时间千差万别, 从而导致不可能有统一的标准去划分不同的物种, 每一个标准都只是其在特定时空下一个截面的反映。但是, 作为保护对象的物种, 它必须有一个可操作的、相对合理的确定方法, 而整

合分类法就极具吸引力, 通过形态性状的统计聚类分析、分子标记等手段进行遗传学分析, 以及生态位模拟、各类杂交及染色体分析等, 为物种界定提供更多的分类证据, 才能避免实际物种分类中的各种问题。下面, 本文通过4个案例来说明正确界定和划分物种对于实际生物多样性保护工作的重要性。

第一个案例来源于洪德元院士对牡丹的研究工作。洪德元(2016)通过研究发现, 《中国植物红皮书》(1991年)中收录的“黄牡丹”实际上并不是一个物种, 而是两个不同物种: 大花黄牡丹(*Paenonia ludlowii*)和滇牡丹(*P. delavayi*)。从习性上看, 前者是丛生, 后者是散生; 从繁殖特性看, 前者靠种子繁殖, 后者靠块根地下走茎; 从分布看, 前者分布狭窄, 仅5个居群, 后者分布非常广泛。因此, 大花黄牡丹才是真正的濒危物种, 却隐秘在并不濒危的“黄牡丹”中而没有引起重视, 遭受到近乎毁灭性的破坏。

第二个案例来源于我国重点保护野生植物异型玉叶金花(*Mussaenda anomala*)。1936年, 异型玉叶金花在中国广西大瑶山首次采得标本, 其后60多年都没有在野外发现活的个体, 1999年被收录在《国家重点保护野生植物名录》(第一批)中, 定为I级, 并划定中国大瑶山自然保护区进行保护。但是后来的研究者发现, 异型玉叶金花实际上是常见种繸花(*Mussaenda esquirolii*)的畸形个体(Deng & Zhang, 2006), 这意味着“异型玉叶金花”这个物种并不存在。设想一下, 如果此期间人们在野外找到了这个“物种”并实施了某种程度的破坏, 那么就会带来相关的违法与执法问题, 变成“冤假错案”。

第三个案例是南川升麻 (*Cimicifuga nanchuanensis*)。这是一种根状多年生草本植物, 毛茛科升麻属(*Cimicifuga*), 其根茎具有很高的药用价值。自其发表以来, 一直被认为是一种特有物种, 仅分布在中国重庆市南川区金佛山区海拔1,700 m以上的北坡, 被列入第二批中国稀有濒危植物。在20世纪90年代, 南川当地农民张某某因先后盗挖了22株种植在科研园圃内的南川升麻而被判8年有期徒刑。但是, Luo等(2016)通过形态学和分子系统学证据发现, 南川升麻在中国西南地区(重庆、云南和四川)广泛分布, 不是地方性特有种, 不应被列为濒危物种。

第四个案例是剑阁柏木(*Cupressus chengiana* var. *jiangeensis*)。在四川剑门蜀道中,有一株2,300多岁的古柏,树高逾20 m,枝叶如松似柏,果实呈椭圆形,状如松果,裂纹似柏果。由于其独特的形态,它被原四川林业科学研究所分类学专家鉴定成柏木属(*Cupressus*)的新种,发表在《植物分类学报》,并被列入了《中国生物多样性红色名录——高等植物卷》(2013年9月2日)中的极危(CR)等级。20世纪70年代,研究者曾多次进行育种实验,但均未获得成功,因而剑阁柏木全球仅此一株,备受关注。一直以来剑阁柏木究竟是否是一个新种还存在着争议。随着生物分类理论及技术的发展,特别是系统发育及DNA技术的应用,最近的一项研究表明,剑阁柏木实际上是岷江柏木与柏木的F1代杂交个体,而不是一个新的物种(Xu et al, 2010)。像这样将杂交个体命名为一个新的物种,进而再认定为濒危,在杜鹃属(*Rhododendron*)和兰科中非常常见。

这些案例均证明了正确界定和划分物种的重要性,否则可能会面临真正该保护的没有得到保护,不该保护的反而得到了保护的窘境。在保护生物学中,这样的案例还有很多。如果使用整合物种概念在一定程度上可以避免这些情况的发生。作为保护对象的物种,它必须是独立进化的单元,必须至少满足两大基本条件而不至于与其近缘种混淆。第一,必须要有形态特征区别。形态特征区别要求有多居群、多个体的形态统计学差异,并不要求完全间断,但是必须要有统计学差异,比如如果有杂交个体的情况。第二,必须要有遗传差异。物种的形成和分化本质上是DNA或基因分化的结果,应当根据遗传学分析来确定对象是否可以划分为不同的遗传群,即,独立进化的群体。现有的几乎所有物种概念都间接或直接地承认这一点,这是不同概念之间在物种进化本质上的唯一共识(张德兴, 2016)。独立进化的遗传聚合群的显著特点就是存在不同程度的生殖隔离,或者说生殖隔离实际上是遗传分化的副产品,但这里的生殖隔离不是原来理解的100%生殖隔离,而是种内的生殖隔离程度或遗传差异程度低于种间的生殖隔离程度和遗传差异。这两个条件是最基本的条件,即使使用DNA条形码识别物种也需要满足。在这两个条件下,物种的确定和划分也应当承认种间基因流导致的“中间”(如自然界存在的

大量种间杂交个体)或“异常”个体的存在,即有不属于两个物种群体的杂交或回交个体的存在(刘健全, 2016)。也就是说,作为保护对象的物种,重要的是确定其独立进化单元(independently evolving unit)的地位,否则,案例中的各类错误将难以避免。但这并不是说,杂交个体或杂交居群不值得保护,它们同样值得保护,但是与独立进化单元的物种进行比较时,它们的优先性、重要性级别有所不同。同理,从多样性这一本质目标出发,保护一个濒危物种也需要保护它所具有的所有居群,或者说,所有保护目标的终点都应该指向生物多样性。

当下,虽然对所有物种进行整合分类存在较大困难,但可以先从中国各类保护目录中的濒危物种及其近缘种开始,在整合分类思想的指导下对物种概念进行整合,也即从形态特征、遗传差异、生态位区别、染色体分析等各个角度提供更多证据去尽可能合理反映处于不同分化进程中的对象,以确定真正想要保护以及优先保护的个体。因此,生物分类学家的工作对于保护生物学来讲至关重要。我们呼吁更多的分类学家参与到保护生物学的实际工作中来。近年来,保护生物学家们开始将视线投向遗传学和演化生物学,从种群或复合种群的角度讨论保护对象,虽然这种转变可以在一定程度上削弱由物种定义所带来的问题与局限,但是目前我们对大多数保护物种仍知之甚少,更为细致和准确的种群水平的信息更是难以获得,因此,基于物种层次的保护仍然是当前生物多样性保护的重点。我们必须在确立物种多样性保护基本伦理价值观念的基础上,建立可操作的、相对合理的物种概念和优先保护级别划分体系,才能避免实际工作中的冲突与困境,更好地服务于生物多样性保护事业。

致谢: 感谢昆士兰大学的Hugh Possingham教授在我博士联培期间带领我进入保护生物学领域,感谢3位匿名审稿专家及责编提出的宝贵意见。

参考文献

- Blackwelder RE (1967) Taxonomy: A Text and Reference Book. Wiley, New York.
- Bock WJ (1986) Species concepts, speciation, and macroevolution. In: Modern Aspects of Species (eds Iwatsuki K, Raven PK, Bock WJ), pp. 31–57. University of Tokyo Press, Tokyo.

- Bock WJ (2004) Species: The concept, category and taxon. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, 42, 178–190.
- CBOL Plant Working Group (2009) A DNA barcode for land plants. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 106, 12794–12797.
- Chase MW, Salamin N, Wilkinson M, Dunwell JM, Kesanakurthi RP, Haider N, Savolainen V (2005) Land plants and DNA barcodes: Short-term and long-term goals. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B*, 360, 1889–1895.
- Chen JF, Wu XJ, Lin H, Cui GF (2023) A comparative analysis of the List of State Key Protected Wild Animals and other wildlife protection lists. *Biodiversity Science*, 31, 22639. (in Chinese with English abstract) [陈金锋, 吴欣静, 林海, 崔国发 (2023) 《国家重点保护野生动物名录》和其他保护名录对比分析. *生物多样性*, 31, 22639.]
- Chen MY (2016) Are biological species natural kinds? *Journal of Dialectics of Nature*, 38(6), 48–54. (in Chinese with English abstract) [陈明益 (2016) 生物物种是自然类吗? *自然辩证法通讯*, 38(6), 48–54.]
- China Plant BOL Group, Li DZ, Gao LM, Li HT, Wang H, Ge XJ, Liu JQ, Chen ZD, Zhou SL, Chen SL, Yang JB, Fu CX, Zeng CX, Yan HF, Zhu YJ, Sun YS, Chen SY, Zhao L, Wang K, Yang T, Duan GW (2011) Comparative analysis of a large dataset indicates that internal transcribed spacer (ITS) should be incorporated into the core barcode for seed plants. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 108, 19641–19646.
- Cracraft J (1983) Species concepts and speciation analysis. *Current Ornithology*, 1, 159–187.
- Darwin C (1872) *On the Origin of Species by Means of Natural Selection, or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life*, 6th edn. John Murry, London.
- Deng XF, Zhang DX (2006) Three new synonyms in *Mussaenda* (Rubiaceae) from China. *Acta Phytotaxonomica Sinica*, 44, 608–611.
- Dong GA (1994) On “species as individuals”. *Studies in Dialectics of Nature*, 10(1), 38–43, 72. (in Chinese) [董国安 (1994) 论“物种作为个体”. *自然辩证法研究*, 10(1), 38–43, 72.]
- Dupre J (1981) Natural kinds and biological taxa. *The Philosophical Review*, 90, 66–90.
- Feinberg J (1974) The rights of animals and unborn generations. In: *Philosophy and Environmental Crisis* (ed. Blackstone WT), pp. 55–56. University of Georgia Press, Athens.
- Frey W (2011) Approaches in Environmental Ethics for Business and Engineering. <http://cnx.org/content/m14291/1.9/>. (accessed on 2020-08-26)
- Ghiselin MT (1974) A radical solution to the species problem. *Systematic Biology*, 23, 536–544.
- Hebert PDN, Cywinska A, Ball SL, DeWaard JR (2003a) Biological identifications through DNA barcodes. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 270, 313–321.
- Hebert PDN, Ratnasingham S, DeWaard JR (2003b) Barcoding animal life: Cytochrome c oxidase subunit 1 divergences among closely related species. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 270, S96–99.
- Hennig W (1966) *Phylogenetic Systematics*. University of Illinois Press, Illinois.
- Hong DY (2016) Biodiversity pursuits need a scientific and operative species concept. *Biodiversity Science*, 24, 979–999. (in Chinese with English abstract) [洪德元 (2016) 生物多样性事业需要科学、可操作的物种概念. *生物多样性*, 24, 979–999.]
- Hong DY, Zhuang WY, Zhu M, Ma KP, Wang XQ, Huang DW, Zhang YL, Ren GD, Bu WJ, Cai WZ, Ren D, Yang D, Liang AP, Bai FY, Zhang RZ, Lei FM, Li SQ, Kong HZ, Cai L, Dai YC, Zhu CD, Yang QS, Chen J, Sha ZL, Jiang JP, Che J, Wu DH, Li JT, Wang Q, Wei XL, Bai M, Liu XY, Qiao GX (2022) Taxonomists become “endangered species”, Taxonomy must be rescued without delay. *China Science Daily*, 5-23(001). (in Chinese) [洪德元, 庄文颖, 朱敏, 马克平, 汪小全, 黄大卫, 张雅林, 任国栋, 卜文俊, 彩万志, 任东, 杨定, 梁爱萍, 白逢彦, 张润志, 雷富民, 李枢强, 孔宏智, 蔡磊, 戴玉成, 朱朝东, 杨奇森, 陈军, 沙忠利, 江建平, 车静, 吴东辉, 李家堂, 王强, 魏鑫丽, 白明, 刘星月, 乔格侠 (2022) 分类学者成“濒危物种”, 抢救生物分类学刻不容缓. *中国科学报*, 5-23(001).]
- Hull DL (1978) A matter of individuality. *Philosophy of Science*, 45, 335–360.
- Hull DL (1981) Kitts and Kitts and Caplan on species. *Philosophy of Science*, 48, 141–152.
- Jiang ZG (2016) On the similarity and dissimilarity of “endangered species” and “protected species”. *Biodiversity Science*, 24, 1082–1083. (in Chinese) [蒋志刚 (2016) 论“濒危物种”与“保护物种”概念的异同. *生物多样性*, 24, 1082–1083.]
- Kitcher P (1984) Species. *Philosophy of Science*, 51, 308–333.
- Kitts DB, Kitts DJ (1979) Biological species as natural kinds. *Philosophy of Science*, 46, 613–622.
- Kong HZ (2016) Biodiversity undertakings call for extensive discussion on species concept and the criteria for species delimitation. *Biodiversity Science*, 24, 977–978. (in Chinese) [孔宏智 (2016) 生物多样性事业呼唤对物种概念和物种划分标准的深度讨论. *生物多样性*, 24, 977–978.]
- Kress WJ, Erickson DL (2007) A two-locus global DNA barcode for land plants: The coding *rbcL* gene complements the non-coding *trnH-psbA* spacer region. *PLoS ONE*, 2, e508.
- Kress WJ, Wurdack KJ, Zimmer EA, Weigt LA, Janzen DH (2005) Use of DNA barcodes to identify flowering plants. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 102, 8369–8374.
- Kwong S, Srivathsan A, Meier R (2012) An update on DNA barcoding: Low species coverage and numerous unidentified sequences. *Cladistics*, 28, 639–644.
- Lidgard S, Nyhart LK (2017) Biological Individuality:

- Integrating Scientific, Philosophical, and Historical Perspectives. The University of Chicago Press, Chicago and London.
- Liu JQ (2016) “The integrative species concept” and “species on the speciation way”. *Biodiversity Science*, 24, 1004–1008. (in Chinese with English abstract) [刘健全 (2016) “整合物种概念”和“分化路上的物种”. 生物多样性, 24, 1004–1008.]
- Luo JP, Wang L, Ren C, Yang QE, Yuan Q (2016) Taxonomic notes on *Cimicifuga nanchuanensis* (Ranunculaceae), a hitherto imperfectly known species from China. *Nordic Journal of Botany*, 34, 87–101.
- Mayden RL (2002) On biological species, species concepts and individuation in the natural world. *Fish and Fisheries*, 3, 171–196.
- Mayr E (1942) *Systematics and the Origin of Species*. Columbia University Press, New York.
- Mayr E (1982) *The Growth of Biological Thought—Diversity Evolution & Inheritance*. Belknap Press, Cambridge.
- Ni YQ, Li HY (2004) From Pythagoras’ school to current molecular biology—Return of philosophical ideology for species concept and phylogenetic classification. *Studies in Dialectics of Nature*, 20(6), 9–13, 18. (in Chinese with English abstract) [倪永清, 李红玉 (2004) 从毕达哥拉斯学派到现代分子生物学——关于物种概念、分类及系统进化的哲学回归. 自然辩证法研究, 20(6), 9–13, 18.]
- Paterson HEH (1985) The recognition concept of species. In: *Species and Speciation* (ed. Vrba E), pp. 21–29. Transvaal Museum, Pretoria.
- Paterson HEH (1992) The recognition concept of species. In: *The Units of Evolution: Essays on the Nature of Species* (ed. Ereshefsky M), pp. 139–158. MIT Press, Cambridge, MA.
- Primack RB, Ma KP, Jiang ZG (2014) *Conservation Biology*. Science Press, Beijing. (in Chinese) [Primack RB, 马克平, 蒋志刚 (2014) 保护生物学. 科学出版社, 北京.]
- Regan, T (1983) *The Case for Animal Rights*. University of California Press, Berkeley.
- Rescher N (1980) *Unpopular Essays on Technological Progress*. University of Pittsburgh Press, Pittsburgh.
- Rolston H (translated by Yang TJ) (2000) *Environmental Ethics: Duties to the Value in the Natural World*. China Social Sciences Press, Beijing. (in Chinese) [杨通进 (译) (2000) 环境伦理学: 大自然的价值以及人对大自然的义务. 中国社会科学出版社, 北京.]
- Simpson GG (1961) *Principles of Animal Taxonomy*. Columbia University Press, New York.
- Singer P (1983) Not for human only. In: *Ethics and Problems of the 21st century* (eds Goodpaster KE, Sayre KM), pp. 203–210. University of Notre Dame Press, Notre Dame, Ind., and London.
- Tautz D, Arctander P, Minelli A, Thomas RH, Vogler AP (2002) DNA points the way ahead in taxonomy. *Nature*, 418, 479–479.
- Tautz D, Arctander P, Minelli A, Thomas RH, Vogler AP (2003) A plea for DNA taxonomy. *Trends in Ecology & Evolution*, 18, 70–74.
- van Valen L (1976) Ecological species, multispecies, and oaks. *Taxon*, 25, 233–239.
- Waugh J (2007) DNA barcoding in animal species: Progress, potential and pitfalls. *BioEssays*, 29, 188–197.
- Wilkins J S (2006) Species, kinds, and evolution. *Reports of the National Center for Science Education*, 26(4), 36–45.
- Xiao XJ (2016) Species “intrinsic biological essentialism”: From moderate to radical. *World Philosophy*, (4), 61–71, 160. (in Chinese with English abstract) [肖显静 (2016) 物种“内在生物本质主义”: 从温和走向激进. 世界哲学, (4), 61–71, 160.]
- Xie P (2016) A brief review on the historical changes in the concept of species. *Biodiversity Science*, 24, 1014–1019. (in Chinese with English abstract) [谢平 (2016) 浅析物种概念的演变历史. 生物多样性, 24, 1014–1019.]
- Xu BS (1987) Exploration of the nature of species. *Ke Xue*, 39, 294–300. (in Chinese) [徐炳声 (1987) 物种本质的探索. 科学, 39, 294–300.]
- Xu TT, Abbott RJ, Milne RI, Mao KS, Du FK, Wu GL, Ciren ZX, Miede G, Liu JQ (2010) Phylogeography and allopatric divergence of cypress species (*Cupressus* L.) in the Qinghai-Tibetan Plateau and adjacent regions. *BMC Evolutionary Biology*, 10, 194.
- Yang SJ, Li JH (2018) The difficulty of delimiting the “biological individual” and its ontological analysis. *Philosophical Trends*, (2), 95–103. (in Chinese) [杨仕健, 李建会 (2018) “生物学个体”之划界难题及其本体论分析. 哲学动态, (2), 95–103.]
- Zhang DX (2016) Why is it so difficult to reach a consensus in species concept? *Biodiversity Science*, 24, 1009–1013. (in Chinese with English abstract) [张德兴 (2016) 为什么在物种概念上难以达成共识? 生物多样性, 24, 1009–1013.]
- Zhang JF (2022) The “individual” concept in modern biology. *Studies in Philosophy of Science and Technology*, 39(1), 116–121. (in Chinese with English abstract) [张冀峰 (2022) 现代生物学中的“个体”观念. 科学技术哲学研究, 39(1), 116–121.]
- Zhang YB, Yuan H, Yu M (2011) Assessment of threaten status on the Wild Plants Under State Protection in China. *Biodiversity Science*, 19, 57–62, 140. (in Chinese with English abstract) [张殷波, 苑虎, 喻梅 (2011) 国家重点保护野生植物受威胁等级的评估. 生物多样性, 19, 57–62, 140.]
- Zhou CF, Yang G (2011) *Existence and Definition of Species*. Science Press, Beijing. (in Chinese) [周长发, 杨光 (2011) 物种的存在与定义. 科学出版社, 北京.]
- Zhou HZ (2000) Species and species diversity. *Chinese Biodiversity*, 8, 215–226. (in Chinese with English abstract) [周红章 (2000) 物种与物种多样性. 生物多样性, 8, 215–226.]

(责任编辑: 周玉荣)