



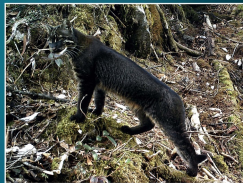
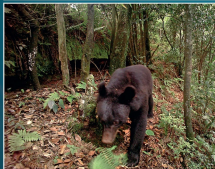
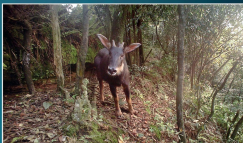
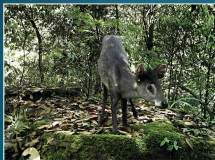
ISSN 1005-0094  
CODEN SHDUEM

BIODIVERSITY SCIENCE

# 生物多样性

第27卷 第6期  
2019年6月

Vol. 27 No. 6  
June 2019



主 办

中国科学院生物多样性委员会

中国植物学会

中国科学院植物研究所

中国科学院动物研究所

中国科学院微生物研究所

Biodiversity Committee, CAS

Botanical Society of China

Institute of Botany, CAS

Institute of Zoology, CAS

Institute of Microbiology, CAS

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

# 生物多样性

## SHENGWU DUOYANGXING

第27卷 第6期 2019年6月

### 目次

#### 研究报告

##### 植物多样性

- 585 中国竹类植物基本形态学功能性状的比较  
顾菡娇 张参参 汪金松 施雪文 夏瑞雪  
刘斌 陈伏生 卜文圣
- 595 未来气候变化对不同国家茶适宜分布区的影响  
张晓玲 李亦超 王芸芸 蔡宏宇 曾辉  
王志恒
- 607 模拟氮沉降对北京东灵山辽东栎群落林下植物物种多样性的影响  
邹安龙 马素辉 倪晓凤 蔡琼 李修平  
吉成均
- 619 鼎湖山南亚热带常绿阔叶林群落垂直结构及其物种多样性特征  
桂旭君 练琚愉 张入匀 李艳朋 沈浩  
倪云龙 叶万辉

##### 动物多样性

- 630 基于地形的牲畜空间利用特征及干扰评价——以王朗国家级自然保护区为例  
陈星 赵联军 胡茜茜 罗春平 梁春平  
蒋仕伟 梁磊 郑维超 官天培
- 638 西藏雅鲁藏布大峡谷国家级自然保护区金猫的色型类别与活动节律  
王渊 李晟 刘务林 朱雪林 李炳章

- 648 赣江水系大型底栖动物多样性与受胁因子初探  
邢圆 吴小平 欧阳珊 张君倩 徐靖  
银森录 谢志才
- 658 蚂蚁筑巢对不同恢复阶段热带森林土壤易氧化有机碳时空动态的影响  
张哲 王邵军 陈闽昆 曹润 李少辉
- 667 利用线粒体COI基因揭示中国乌骨鸡遗传多样性和群体遗传结构  
翁苗先 黄佳琼 张仕豪 余锴纯 钟福生  
黄勋和 张彬

#### 研究简报

- 677 生物多样性保护优先区对重庆苔藓植物多样性保护的重要性  
刘艳 杨钰爽

#### 生物编目

- 683 贵州习水国家级自然保护区红外相机鸟兽监测及活动节律分析  
穆君 王娇娇 张雷 李云波 李筑眉  
粟海军
- 689 近年来中国国产豆科的属级分类学变动  
蒋凯文 潘勃 田斌

#### 保护论坛

- 698 中国重点保护物种名录、标准与管理  
蒋志刚

**封面:** 生物多样性的编目和本底调查可以为生物多样性保护及管理提供数据支撑。王渊等(见638–647页)和穆君等(见683–688页)分别报道了利用红外相机技术对西藏雅鲁藏布大峡谷国家级自然保护区金猫(*Catopuma temminckii*)不同色型的个体特征和活动节律,以及习水国家级自然保护区的鸟兽多样性。照片分别为毛冠鹿(*Elaphodus cephalophus*)、中华鬣羚(*Capricornis milneedwardsii*)、黑熊(*Ursus thibetanus*)和黑色型金猫。(前3张照片由习水国家级自然保护区管理局提供,第4张照片由王渊提供)

# BIODIVERSITY SCIENCE

Vol. 27 No. 6 June 2019

## CONTENTS

### Original Papers

#### Plant Diversity

- 585 **Variation in basic morphological and functional traits of Chinese bamboo**

Hanjiao Gu, Cancan Zhang, Jinsong Wang, Xuewen Shi, Ruixue Xia, Bin Liu, Fusheng Chen and Wensheng Bu

- 595 **Influence of future climate change in suitable habitats of tea in different countries**

Xiaoling Zhang, Yichao Li, Yunyun Wang, Hongyu Cai, Hui Zeng and Zhiheng Wang

- 607 **Response of understory plant diversity to nitrogen deposition in *Quercus wutaishanica* forests of Mt. Dongling, Beijing**

Anlong Zou, Suhui Ma, Xiaofeng Ni, Qiong Cai, Xiuping Li and Chengjun Ji

- 619 **Vertical structure and its biodiversity in a subtropical evergreen broad-leaved forest at Dinghushan in Guangdong Province, China**

Xujun Gui, Juyu Lian, Ruyun Zhang, Yanpeng Li, Hao Shen, Yunlong Ni and Wanhui Ye

#### Animal Diversity

- 630 **Impact of livestock terrain utilization patterns on wildlife: A case study of Wanglang National Nature Reserve**

Xing Chen, Lianjun Zhao, Xixi Hu, Chunping Luo, Chunping Liang, Shiwei Jiang, Lei Liang, Weichao Zheng and Tianpei Guan

- 638 **Coat pattern variation and activity rhythm of Asiatic golden cat (*Catopuma temminckii*) in Yarlung Zangbo Grand Canyon National Nature Reserve of Tibet, China**

Yuan Wang, Sheng Li, Wulin Liu, Xuelin Zhu and Bingzhang Li

- 648 **Assessment of macrobenthos biodiversity and potential human-induced stressors in the Ganjiang River system**

Yuan Xing, Xiaoping Wu, Shan Ouyang, Junqian Zhang, Jing Xu, Senlu Yin and Zhicai Xie

- 658 **Effect of ant colonization on spatiotemporal dynamics of readily oxidizable soil carbon across different restoration stages of tropical forests**

Zhe Zhang, Shaojun Wang, Minkun Chen, Run Cao and Shaohui Li

- 667 **Genetic diversity and population structure of black-bone chickens in China revealed by mitochondrial *COI* gene sequences**

Zhuoxian Weng, Jiaqiong Huang, Shihao Zhang, Kaichun Yu, Fusheng Zhong, Xunhe Huang and Bin Zhang

### Research Bulletin

- 677 **Importance of conservation priority areas for bryophyte biodiversity in Chongqing**

Yan Liu and Yushuang Yang

### Bioinventories

- 683 **Field monitoring using infrared cameras and activity rhythm analysis on mammals and birds in Xishui National Nature Reserve, Guizhou, China**

Jun Mu, Jiaojiao Wang, Lei Zhang, Yunbo Li, Zhumei Li and Haijun Su

- 689 **Recent taxonomic changes for Fabaceae (Leguminosae) genera in China**

Kaiwen Jiang, Bo Pan and Bin Tian

### Forum

- 698 **China's key protected species lists, their criteria and management**

Zhigang Jiang

---

**Cover Illustration:** Biodiversity inventory and monitoring is an important support for biodiversity conservation and management. By camera-trapping technology, Wang et al (pages 638–647) reported the individual characteristics and activity rhythms of different color patterns of Asiatic golden cats (*Catopuma temminckii*) in Yarlung Zangbo Grand Canyon National Nature Reserve of Tibet, Mu et al (pages 683–688) surveyed the diversity of mammals and birds in Xishui National Nature Reserve. The pictures show *Elaphodus cephalopus*, *Capricornis milneedwardsii*, *Ursus thibetanus*, and the melanistic form of Asiatic golden cat. (The first three photos are provided by Xishui National Nature Reserve Administration Bureau, and the last is provided by Yuan Wang.)



•研究报告•

# 中国竹类植物基本形态学功能性状的比较

顾菡娇<sup>1,2</sup> 张参参<sup>1,2</sup> 汪金松<sup>3</sup> 施雪文<sup>1,2</sup> 夏瑞雪<sup>1,2</sup>  
刘 斌<sup>1,2</sup> 陈伏生<sup>1,2,4</sup> 卜文圣<sup>1,2,4\*</sup>

1 (江西农业大学林学院, 江西特色林木资源培育与利用2011协同创新中心, 南昌 330045)

2 (江西九连山森林生态系统国家定位观测研究站, 南昌 330045)

3 (中国科学院地理科学与资源研究所生态系统网络观测与模拟院重点实验室, 北京 100101)

4 (国家林业与草原局鄱阳湖流域森林生态系统保护与修复重点实验室, 南昌 330045)

**摘要:** 竹类植物作为一种克隆植物, 无次生长过程, 具有独特的生长和繁殖特性。但有关不同类群竹类植物功能性状的变异规律所知甚少。本文以在中国分布的34属534种竹类植物为研究对象, 从*Flora of China*中收集和整理其秆高、直径、节间长、竹壁厚、叶长、叶宽等基本形态学功能性状, 根据竹类植物生物学特性, 按地下茎划分为丛生、散生和混生3个类群, 按出笋季节划分为春、夏、秋、冬4个类群, 按分布范围划分为中国特有(371个中国特有种)和非特有2个类群, 再采用方差分析和多重比较探讨不同类群竹类植物在基本形态学性状上的分异格局, 采用主成分分析揭示各个功能性状之间的内在关联, 剖析不同类群竹类植物功能性状的变异。结果表明: 丛生竹、散生竹和混生竹之间功能性状差异显著, 丛生竹具有最大的秆高、直径、节间长、竹壁厚, 最小的叶长和叶宽, 散生竹次之, 而混生竹则具有最小的秆性状和最大的叶性状。中国特有种在秆高、直径、竹壁厚、叶长方面显著小于非特有种。竹类植物秆高、直径、节间长、竹壁厚之间均呈显著正相关, 叶长和叶宽之间存在显著正相关。竹类植物在垂直方向上的大小性状(主要包括直径、秆高和竹壁厚)在第一主轴具有较大的贡献率, 而在水平方向上的叶片功能性状(叶长和叶宽)在第二主轴上贡献率最大。由此可见, 竹类植物在水平方向和垂直方向上对光资源的捕获差异可能是驱动竹类植物系统演化、特有性分布和出笋季节差异的关键因素。

**关键词:** 中国竹类植物; 地下茎类型; 特有性分布; 出笋季节; 功能性状

## Variation in basic morphological and functional traits of Chinese bamboo

Hanjjiao Gu<sup>1,2</sup>, Cancan Zhang<sup>1,2</sup>, Jinsong Wang<sup>3</sup>, Xuewen Shi<sup>1,2</sup>, Ruixue Xia<sup>1,2</sup>, Bin Liu<sup>1,2</sup>, Fusheng Chen<sup>1,2,4</sup>, Wensheng Bu<sup>1,2,4\*</sup>

1 College of Forestry, Jiangxi Agricultural University, Collaborative Innovation Center of Jiangxi Typical Trees Cultivation and Utilization, Nanchang 330045

2 Jiulianshan National Observation and Research Station of Chinese Forest Ecosystem, Nanchang 330045

3 Key Laboratory of Ecosystem Network Observation and Modeling, Institute of Geographic Sciences and Natural Resources Research, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101

4 Key Laboratory of State Forestry Administration on Forest Ecosystem Protection and Restoration of Poyang Lake Watershed, Nanchang 330045

**Abstract:** Bamboo is a clonal plant that lacks a secondary growth process and has unique growth and reproduction characteristics. However, little is known about the variation in functional traits of bamboo among different functional group. In this study, all 534 known bamboo species (34 genera) in China were used as research subjects. Data of biological characteristics of these bamboo species was collected and organized from *Flora of China*, including various types of functional group and different functional traits. Types of functional group included rhizome type (sympodial, monopodial or mixed), shooting season (spring, summer, autumn or winter) and endemism (371 species endemic to China). Functional traits included height, diameter, internode length, wall thickness, leaf length and leaf width. Analysis of variance and multiple

收稿日期: 2019-01-03; 接受日期: 2019-05-16

基金项目: 国家自然科学基金(31760134)、江西省林业科技创新专项资金(201505)、江西省自然科学基金(20171BAB214032)和国家大学生创新创业训练计划项目(201810410008; 201710410013)

\* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: bws2007@163.com



contrasts were performed to explore the variation in the basic morphological traits of bamboo among the different functional groups. Principal component analysis (PCA) was employed to explore the intrinsic correlations among functional traits and analyze functional trait variation in different functional groups of bamboo plants. The results show that: (1) Sympodial, monopodial and mixed bamboos differed significantly in their functional traits. Sympodial bamboo plants had the largest height, diameter, internode length and wall thickness, and the smallest leaf length and leaf width, followed by mixed bamboo plants. Meanwhile, monopodial bamboo plants had the smallest pole traits and the largest leaf traits. Species endemic to China had significantly smaller values for height, diameter, wall thickness and leaf length than non-endemic species. (2) There were significant positive correlations among bamboo plant height, diameter, internode length and wall thickness. Also, there was a positive correlation between leaf length and leaf width. (3) The “size traits” (diameter, culm height and wall thickness of bamboo) in vertical direction contributed more to the first principal component axis, while the “leaf traits” (leaf length and leaf width) in horizontal direction contributed more to the second principal component axis. These results show that for bamboo plants, the variation in capturing light resources in both horizontal and vertical directions may be the key factors driving the systematic evolution, the endemic distribution and the seasonal difference in bamboo shooting.

**Key words:** Chinese bamboo; rhizome type; endemism distribution; shooting season; functional traits

功能性状(functional trait)是指在个体水平上能够影响植物生长、繁殖和存活能力,且能对生态系统的功能产生影响以及对植物周围环境进行响应的核心属性(Díaz et al, 1998, 2010; Violle et al, 2007)。植物功能性状可有效表达在漫长的进化过程中植物对环境异质性的适应程度,反映植物生长、繁殖及利用资源的对策(Garnier et al, 2004; Bu et al, 2017),可在不同区域尺度内反映植物与环境因子的关系(Mcintyre et al, 1999)。植物的功能性状之间可通过相互影响、共同作用来体现对环境的适应程度(Osnas et al, 2018)。

竹类是世界植物资源和森林资源的重要组成部分,是一类集经济、生态、观赏于一体的多功能典型类群,在我国南方林业中占有举足轻重的地位。竹类植物按其地下茎结构及竹秆群集程度分为合轴丛生、单轴散生和复轴混生三大类,这三大类在中国均有分布(李睿等, 2003)。竹类植物的系统演化是由合轴丛生型到复轴混生型,再到单轴散生型(江泽慧, 2002),这个过程反映了竹类植物通过构型的演化来适应复杂多变的环境并获取外界资源(高贵宾等, 2016)。而从丛生竹至混生竹,再至散生竹的进化过程中,哪些功能性状产生了分化值得关注。竹笋是竹子的营养繁殖体,竹类植物的生长季节性较强,故常有四季笋竹出现(毛丹和陈建华, 2005)。竹子在自然状态下的出笋期普遍只有1-2个月,最多可延长至5个月(代凤贵, 2014)。不同竹类植物的出笋期各不相同,出笋持续时间也有差异(钟

远标等, 2014)。而不同出笋季节的竹类植物在功能性状上有何差异仍知之甚少。

特有现象是植物地理学的重要研究内容,对特有现象的研究有利于对物种起源、种系分化和演化过程有更深入的理解(冯建孟和朱有勇, 2010)。中国特有属常常被认为是只分布在中国或者分布中心在中国,且分布范围未超出国界太多的属(吴征镒 2003)。其中,中国特有的竹类植物有371种,隶属于23属,占中国所有竹类植物的68.96%。而中国特有竹类植物与非中国特有竹类植物在生物学特性上的差异研究也很少。

竹类植物的生长和繁殖具有独特性(不受年龄因素的影响):首先,竹类植物是一种重要的克隆植物,父代和子代间往往具有相同的基因型,遗传结构相对稳定(宋明华和董鸣, 2002);其次,竹类植物没有次生生长,虽然外形似树,但其生长过程同树木有很大区别,木本竹类的笋在短短几个月便可长成新竹,完成秆的生长(汪阳东, 2001)。鉴于竹类植物独特的生长和繁殖特性,其功能性状值较为稳定,在*Flora of China* (Wu et al, 2006)中的描述也相对准确。因而,本文选取中国竹类植物作为研究对象,通过收集*Flora of China*中竹类植物的生物学特性描述,主要探讨以下3个问题:(1)不同地下茎类型的竹类植物在系统演化进程中哪些功能性状优先进行分化;(2)中国特有种和非中国特有种在形态学上有何差异;(3)不同出笋季节的竹类植物在形态学上产生何种适应。

## 1 材料与方法

### 1.1 研究区域概况

中国是世界竹类植物的起源和分布中心之一,是竹资源最丰富的国家,拥有竹类植物共34属500多种,竹林面积520万ha,约占世界竹林总面积的1/4,被誉为“竹子王国”(陈松河, 2009; 阳斐和辉朝茂, 2014)。中国竹类植物主要产于秦岭-淮河流域以南地区,自然分布范围极广,既有适宜生长在南方热带地区的合轴丛生竹,也有在亚热带地区广泛分布的单轴散生竹,亦有在高纬度高海拔地区生长良好的复轴混生竹(陈其兵, 2007)。竹类植物喜爱温暖潮湿的气候,适宜生长在土壤呈微酸性的平原、盆地、山地、丘陵、高原等地带。

### 1.2 数据来源与方法

中国竹类植物的基本形态学功能性状数据主要来自*Flora of China*,并参考了其他地方植物志(江苏省中国科学院植物研究所, 1977; 林泉, 1993; 易同培, 2008)和一些期刊论文(卢志军等, 2009; Huang et al, 2011; 冀琳珂等, 2016)。竹类植物属于禾本科竹亚科,*Flora of China*共收录了34属534种,其中丛生竹245种,混生竹108种,散生竹181种;中国特有种371种,非中国特有种163种。由于有关竹类植物出笋季节的数据不全,目前仅收集了359种具有出笋时段的竹类植物,其中春季出笋的180种,夏季出笋的130种,秋季出笋的42种,冬季出笋的7种。

研究选取的具体功能性状指标包括秆高、直径、节间长、竹壁厚、叶长和叶宽。其中秆高是指植物主要光合组织(不包括花序)的上边界与地面之间的最短距离,与物种的生长形态、物种在植被垂直光梯度中的位置、竞争活力、生殖能力、全株繁殖力、潜在寿命息息相关(Perez-Harguindeguy et al, 2016)。竹秆的直径代表了竹类植物的粗细,与其重量和材积息息相关;节间长是指相邻两个竹秆节部之间的距离,竹秆节部不仅具有机械支撑作用,而且物质的横向交流也主要发生在节部,由于遗传结构的作用,同一种竹子的节数通常趋于一常数,因而节间长也与遗传有关(周芳纯, 1998);竹壁厚也是构成秆形结构的主要因子之一,与竹子的重量和材积密切相关,壁厚不同的竹材利用率大不相同(汪阳东, 2001);叶面积是指植物叶片进行光合作

用的最小面积单元,叶面积主要由叶长与叶宽决定,是衡量叶子大小的最常用指标,植物会通过叶片性状的改变实现不同环境条件下正常的光合作用和基本的植物功能(唐青青等, 2016)。

此次研究通过收集*Flora of China*中秆高、直径、节间长、竹壁厚、叶长和叶宽的基本形态学功能性状指标的描述,获取其取值范围,包括最大值、最小值、均值等。若只描述了形态学指标的最大值和最小值,则取最大值和最小值的平均值作为功能性状的取值,本研究中所有功能性状取值均为该功能性状的均值。

### 1.3 数据分析

为了探讨不同功能群竹类植物在基本形态学性状上的差别,通过地下茎类型(丛生、混生和散生)、特有性分布(中国特有种与否)和出笋季节(春、夏、秋和冬)划分不同功能群竹类植物,利用单因素方差分析和多重比较探讨不同类型竹类植物的差异性(显著性检验采用多重比较Tukey法);通过Pearson相关系数揭示各个功能性状之间的相关性。为了揭示不同类群竹类植物功能性状变异的贡献率,对不同类群竹类植物进行主成分分析(PCA),提取各个性状指标的因子载荷值,探讨不同功能群竹类植物功能性状的变异。所有数据分析与作图均使用R 3.1.1的基础包与vegan包完成。

## 2 结果

### 2.1 竹类植物的功能性状差异

通过534种竹类植物6个功能性状的描述性统计可知(表1),变异系数最大的为直径( $CV = 104\%$ ),最小的为节间长( $CV = 45\%$ )。6个功能性状的变异程度依次为直径 > 竹壁厚 > 叶宽 > 秆高 > 叶长 > 节间长。

不同地下茎类型的竹类植物之间主要功能性状存在显著差异(图1)。从秆高、直径和节间长来说,丛生的竹类植物最大,散生的竹类植物次之,而混生的竹类植物最小。丛生的竹类植物具有最大的竹壁厚,与其他两类存在显著差异,而混生和散生的竹类植物之间则无显著差异。混生的竹类植物具有最大的叶长,丛生的竹类植物次之,散生的竹类植物最小,并且它们之间均存在显著差异。丛生和混生的竹类植物具有较大的叶宽,但差异不显著,而散生的竹类植物则具有较小的叶宽,并与其他两类

表1 竹类植物6个功能性状的描述性统计

Table 1 Descriptive statistics on six functional traits of bamboo plants

	平均 Mean	最小值 Minimum	最大值 Maximum	CV (%)
秆高 Culm height (m)	6.36	0.3	40	75
直径 Diameter (cm)	3.16	0.15	25	104
节间长 Internode length (cm)	29.04	0.75	90	45
竹壁厚 Wall thickness (mm)	5.22	0.16	32.5	95
叶长 Leaf length (cm)	14.35	0.95	45	48
叶宽 Leaf width (cm)	2.19	0.2	20.5	94

均存在显著差异。综合来看,丛生的竹类植物具有最大的秆高、直径、节间长、竹壁厚,较大的叶长和叶宽;混生的竹类植物具有最小的秆高、直径、节间长、竹壁厚,最大的叶长和叶宽;而散生的竹类植物则具有中等的秆高、直径、节间长、竹壁厚和最小的叶长与叶宽。

中国特有种与非中国特有种竹类植物的功能性状之间存在显著差异(图2)。相较于非中国特有种,中国特有种具有较小的秆高、直径、竹壁厚和叶长。尽管在均值上中国特有种的节间长和叶宽均小于非中国特有种,但无显著差异。总体说来,与非中国特

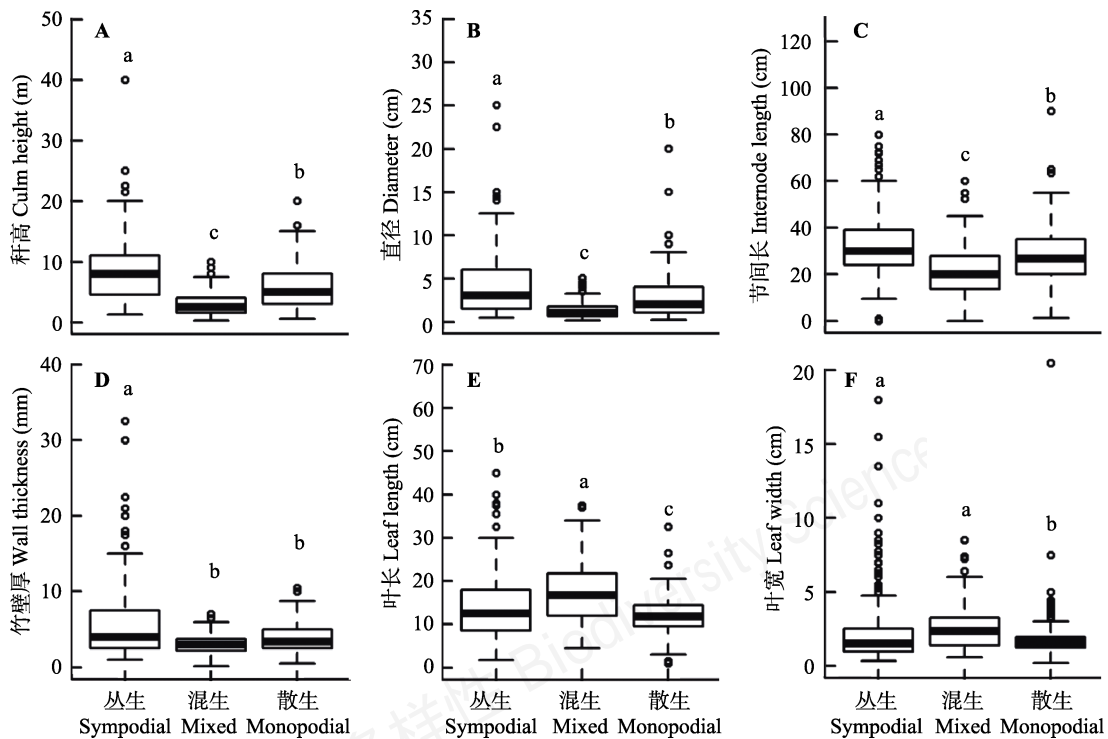
有种相比,中国特有种往往具有较小的功能性状值。

从出笋季节来看,各个出笋季节的竹类植物在秆高、直径、节间长、竹壁厚、叶长和叶宽方面均不存在显著差异(图3)。

## 2.2 竹类植物功能性状变异的多样性

相关性分析结果(图4)表明:竹类植物的秆高与直径存在很强的相关性( $r > 0.9$ ),同时与竹壁厚、节间长也存在较大的相关性,而与叶长、叶宽则不相关;直径与节间长、竹壁厚、叶长存在较强的相关性,而与叶宽不相关;节间长与竹壁厚存在一定的相关性,而与叶长、叶宽则不相关;竹壁厚与叶长、叶宽均不相关;叶长与叶宽存在显著的相关性。总体来说,秆高、直径、节间长、竹壁厚之间均呈显著正相关,相关系数 $r$ 均大于0.29,但它们与叶长、叶宽的相关性较小,尽管叶长和叶宽之间存在显著的正相关。

对不同类群竹类植物的功能性状指标进行主成分分析发现:第一主轴PCA1能够反映功能性状变异的40%–73% (表2),代表了竹类植物功能性状变异的绝大部分。对全部中国竹类植物的功能性状指标进行主成分分析发现(图5):第一主成分(PCA1)

图1 不同地下茎类型竹类植物的形态学性状差异。不同字母表示差异显著( $P < 0.05$ )。Fig. 1 Variations in morphological traits of bamboo plants with different rhizome types. Boxes with different letters differ significantly at  $P < 0.05$ .

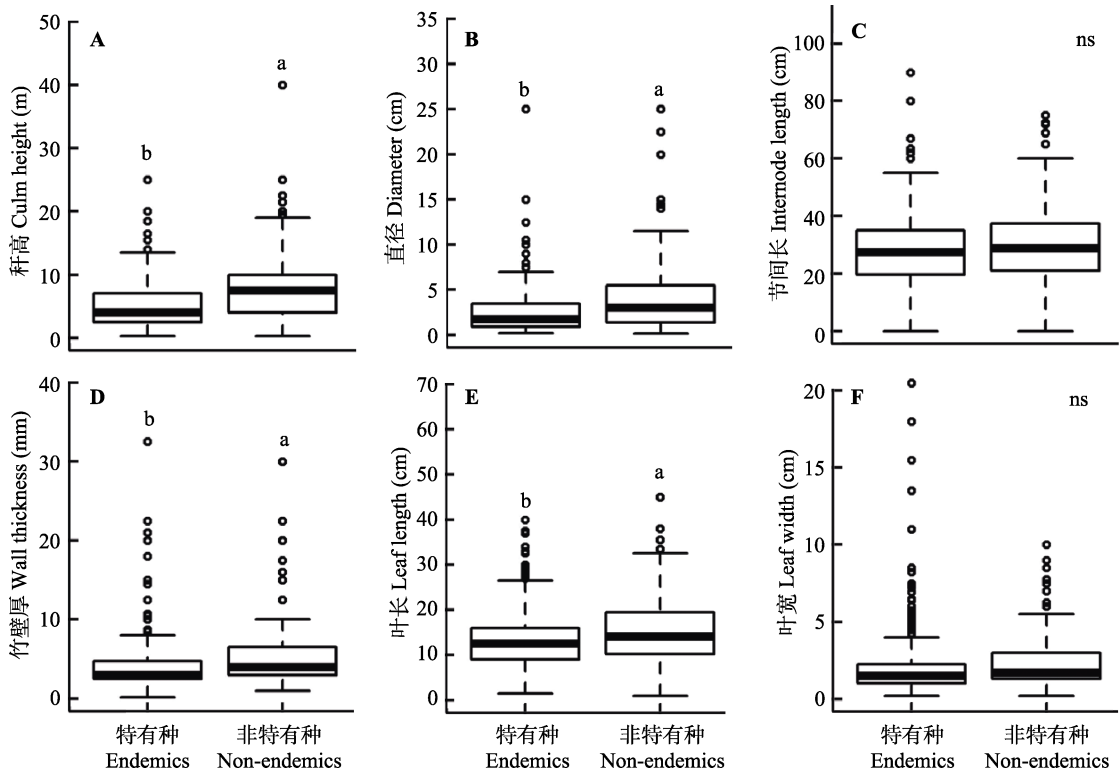


图2 不同特有性分布竹类植物的形态学性状差异。不同字母表示差异显著( $P < 0.05$ )。

Fig. 2 Variations in morphological traits of bamboo plants with different endemism. Boxes with different letters differ significantly at  $P < 0.05$ .

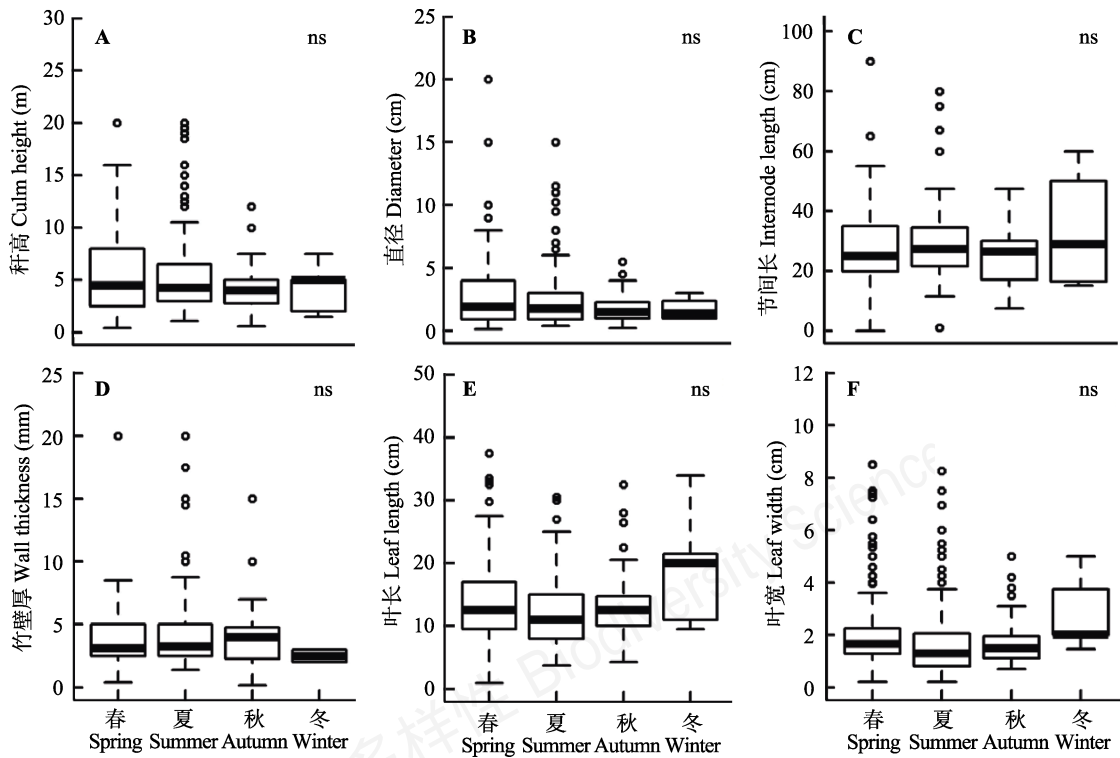


图3 不同出笋季节竹类植物的形态学性状差异。ns表示无显著性差异。

Fig. 3 Variations in morphological traits of bamboo plants with different shooting season. ns means no significant difference.



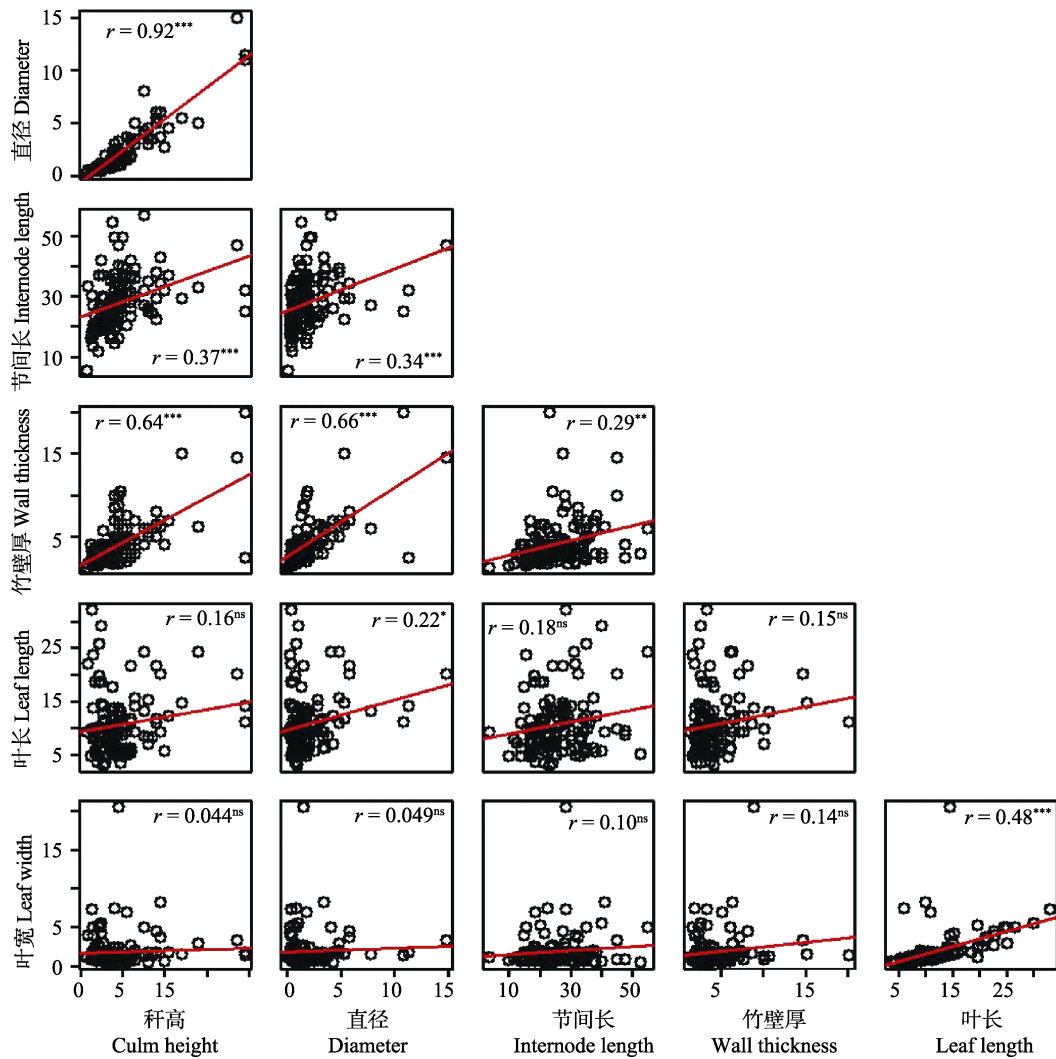


图4 竹类植物功能性状之间的相关性。横纵坐标代表对应性状的数值。\*  $P < 0.05$ , \*\*  $P < 0.01$ , \*\*\*  $P < 0.001$ , ns表示无显著性差异。

Fig. 4 Correlations among functional traits of bamboo plants. The horizontal and vertical coordinates represent the values of traits. \*  $P < 0.05$ , \*\*  $P < 0.01$ , \*\*\*  $P < 0.001$ , ns means no significant difference.

的贡献率为52.56%，第二主成分的贡献率为17.93%，基本能够反映各个形态学指标的信息。其中第一主成分主要表征了“大小性状”，包括竹类植物的直径、秆高和竹壁厚；第二主轴主要是叶片性状，包括叶长和叶宽。丛生竹的功能性状主要分布在第一主轴左侧，具有最大的直径和秆高。混生竹的功能性状集中在第二主轴下侧，故具有最大的叶长和叶宽。散生竹的功能性状一般集中在第一主轴和第二主轴的中心，具有较为中等的性状值。

### 3 讨论

#### 3.1 不同功能群竹类植物功能性状的变异

从地下茎类型来看，丛生竹、散生竹和混生竹

之间在功能性状上通常存在显著差异。丛生竹具有最大的秆高、直径、节间长和竹壁厚，散生竹次之，而混生竹最小。因而，由合轴丛生型到复轴混生型的系统演化过程中，大小性状趋于减小，叶片性状趋于变大；而由复轴混生型到单轴散生型的系统演化过程中，大小性状变大，叶片性状变小。竹类植物的秆高与竹子的节间数量和节间长度息息相关。一般来说，丛生竹的根系发达，有较高的生物量，虽然成丛生长，但是竹秆形态高大(高素萍等, 2002; 陈宝昆等, 2007)。丛生竹的节间数量较多。中小型散生竹具有较短的节间伸长区以及较少的节间数量，故和丛生竹相比秆高较小。混生竹具有最大的叶长和叶宽，散生竹最小，丛生竹的叶长和叶宽介

表2 不同类型竹类植物功能性状的主成分分析(PCA)表

Table 2 Principal components analysis (PCA) table of functional traits of different types of bamboo plants

	地下茎类型 Rhizome type			特有种 Endemic species		出笋季节 Shooting season				综合 Overall
	丛生 Sympodial	混生 Mixed	散生 Monopodial	是 Yes	否 No	春 Spring	夏 Summer	秋 Autumn	冬 Winter	
PCA1 累计贡献率 PCA1 Cumulative variance	60.75%	46.59%	40.19%	52.01%	55.25%	42.26%	45.58%	49.37%	73.69%	52.56%
排名前三的性状及 因子载荷值 Top 3 traits and factor loadings	直径 Diameter	竹壁厚 Wall thickness	秆高 Culm height	秆高 Culm height	直径 Diameter	秆高 Culm height	直径 Diameter	直径 Diameter	节间长 Internode length	直径 Diameter
	-1.93	1.26	-1.87	-2.03	1.73	-1.85	-1.64	-1.21	-0.76	-2.21
	叶长 Leaf length	直径 Diameter	直径 Diameter	直径 Diameter	叶长 Leaf length	直径 Diameter	秆高 Culm height	秆高 Culm height	秆高 Culm height	秆高 Culm height
	-1.87	1.24	-1.79	-2.02	1.65	-1.78	-1.62	-1.18	-0.74	-2.11
	秆高 Culm height	秆高 Culm height	节间长 Internode length	竹壁厚 Wall thickness	秆高 Culm height	节间长 Internode length	叶长 Leaf length	竹壁厚 Wall thickness	直径 Diameter	竹壁厚 Wall thickness
	-1.77	1.22	-1.45	-1.87	1.53	-1.21	-1.48	-1.16	-0.73	-1.95

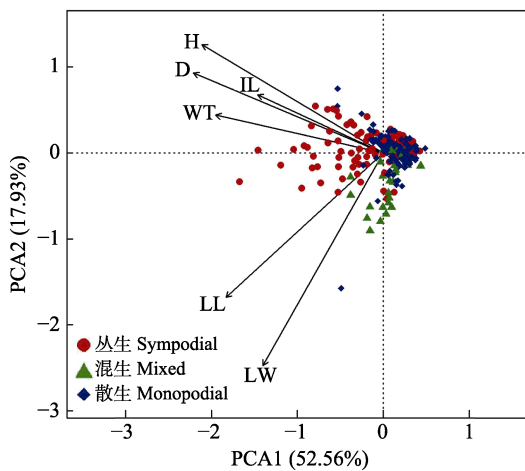


图5 中国竹类植物功能性状主成分分析。H: 秆高; D: 直径; IL: 节间长; WT: 竹壁厚; LL: 叶长; LW: 叶宽。

Fig. 5 PCA of functional traits of Chinese bamboo plants. H, Culm height; D, Diameter; IL, Internode length; WT, Wall thickness; LL, Leaf length; LW, Leaf width.

于两者之间。叶片大小可以反映植物对光能的截取以及对碳的获取能力(Milla & Reich, 2007)。光照强度越强,植物叶片细胞分裂的速度越快。可能由于混生竹既有横向分布的地下茎,又有密集分布的竹丛,混生的竹类植物在进行幼竹高生长的过程中即抽枝展叶(Milla & Reich, 2007),早于散生竹和丛生竹。与丛生竹和散生竹相比,混生竹获得光照的时间更长,故有最大的叶长和叶宽。丛生竹由于没有长距离的横向竹鞭,竹秆分布密集,多成丛生长,因此较大的竹叶有利于对光源的捕捉与吸收,从而

减少光照限制对丛生竹生长的影响。散生的竹类植物竹鞭横向分布,一年可生长2-5 m,其出笋成竹较为分散,叶片虽小但仍可以获取充足的光照。

从特有性分布来看,中国特有种在秆高、直径、竹壁厚、叶长方面显著小于非特有种,而在节间长及叶宽方面则无显著差异,中国特有种的功能性状相对较小。因为植物特有现象的出现既受到物种自身遗传条件的显著影响,还会受到周围自然条件的影响,两者相互作用(张宏达, 1997)。植物的特有性现象只局限于特定区域内,特种植物的分布区较为狭窄(Anderson, 1994),其适应的环境类型也有一定的局限性。植物功能性状与环境息息相关,可以通过功能性状的改变来适应外部环境(Wright et al, 2007)。为了更好地生存,植物体会将更多的能量分配给繁殖和生长,从而形成一系列经济型的器官结构,如叶片的光合速率较高且比叶面积较大、植株茎干生长迅速而木质密度较低等(刘晓娟和马克平, 2015)。与中国特有种相比,非中国特有种的功能性状需要适应更为普遍的环境,故具有较大的性状值。

### 3.2 竹类植物功能性状变异的多样性

本研究发现,不同功能群竹类植物的秆高和直径都在第一主轴上具有较大的贡献率。竹秆的生长是通过竹笋节间自下而上逐节伸长形成的。居间分生组织通过细胞分化、伸长加大和老化成熟形成节间生长(周芳纯, 1993)。秆高是竹类植物重要的秆形指标之一。通过对毛竹(*Phyllostachys edulis*)、厚竹

(*P. edulis* 'Pachyloen')等的研究发现,秆高与竹类植物的直径有直接关系,直径越大,竹秆越高(周芳纯, 1981)。故竹秆在垂直方向获得了更多的能量。丛生竹的叶长在第一主轴有较大的因子载荷值。植物会通过增大叶面积、改变叶倾角来捕获更多的光能,或者通过减小叶面积、改变叶形指数来降低蒸腾损失,减少光器官损伤(黎莉等, 2010)。丛生竹的叶片可以在水平方向上截获更多的光能,从而对功能性状的变异产生影响。春季出笋的竹类植物的节间长亦在第一主轴的因子载荷值较大。因为春季出笋的竹子在入冬之前已长成成竹,新竹已老化,有发育完整的地上部分。竹类植物的生长对水热条件有较高的要求。水分条件是影响竹类植物生长和分布的重要限制因子,温度会对竹类植物的种子萌芽、笋芽分化、地下茎生长和光合作用产生极大的影响(顾大形等, 2010)。春季气温回暖,与自然分布区的雨季同步,适宜竹类植物的居间分生组织伸长,节间生长进而发笋长竹,最终长成秆高节疏的优良竹种。所以竹秆在垂直方向捕获光照的能力对春季出笋的竹类植物功能性状的变异影响较大。

所有物种的PCA分析表明:竹类植物的直径、秆高和竹壁厚在第一主轴因子载荷值较大。说明在竹类植物功能性状的变异中,大小性状尤其是直径起主要作用。树木的枝干(包括树高、胸径等)对自身的生长发育起到重要作用。树干的生长是通过固碳来加强形成层的分化进而改变形态结构,具体表现为枝干高度增加、胸径增大、树皮变厚等(Meinzer et al., 2011)。竹类植物亦是如此。竹笋出土以后依靠节间伸长来完成长高,秆高和竹壁厚度会随竹秆直径的增大而增加(周益权等, 2010; 张雷等, 2017)。因此竹类植物可在垂直方向获得较多的能量。叶长和叶宽在第二主轴的贡献率较大。竹类植物的生长主要取决于获取的光照(郭雯等, 2018)。叶片是吸收太阳能的主要光合器官,竹叶与竹林同化光能的数量息息相关(郑维鹏等, 2002)。叶片性状可反映植物对外部环境的高度适应能力和在复杂生境下的自我调控能力(王常顺和汪诗平, 2015)。

综合来看,不同类型的竹类植物在功能性状上存在显著差异,但各个功能性状之间存在紧密联系。竹类植物垂直方向上的大小性状(包括直径、秆高和竹壁厚等)在第一主轴的贡献率最大,主要反映竹类植物在垂直方向上对于光资源的竞争和捕

获。随着秆性状值的增加,竹类植物可以在垂直方向上截获更多的光能,从而对大小相关的功能性状变异产生影响;而竹类植物水平方向上的叶片功能性状包括叶长和叶宽在第二主轴具有较大的贡献率,主要反映了竹类植物在水平方向上对光资源的捕获,竹类植物可通过调节叶片长度来适应环境变化引起的光资源变化,在水平方向上获取更多的光能,以增强资源的获取,进而影响功能性状的变异。因此竹类植物在水平和垂直方向上对光资源的捕获差异是驱动竹类植物系统演化、特有性分布和出笋季节差异的关键因素。

**致谢:** 感谢香港嘉道理农场暨植物园标本馆馆长张金龙博士在数据整理和分析方面提供的支持和帮助。

## 参考文献

- Anderson S (1994) Area and endemism. *The Quarterly Review of Biology*, 69, 451–471.
- Bu WS, Schmid B, Liu XJ, Li Y, Härdtle W, von Oheimb G, Liang Y, Sun ZK, Huang YY, Bruelheide H, Ma KP (2017) Interspecific and intraspecific variation in specific root length drives aboveground biodiversity effects in young experimental forest stands. *Journal of Plant Ecology*, 10, 158–169.
- Chen BK, Yang YM, Zhang GX, Sun MS, Shi M (2007) A study on cultivation and integrated utilization of large-size cluster bamboo. *Journal of West China Forestry Science*, 36(2), 1–9. (in Chinese with English abstract) [陈宝昆, 杨宇明, 张国学, 孙茂盛, 石明 (2007) 大型丛生竹的培育技术及其综合利用研究. *西部林业科学*, 36(2), 1–9.]
- Chen QB (2007) *Landscaping with Ornamental Bamboos*. China Forestry Publishing House, Beijing. (in Chinese) [陈其兵 (2007) 观赏竹配置与造景. 中国林业出版社, 北京.]
- Chen SH (2009) *Landscaping Applications of Ornamental Bamboos*. China Architecture and Building Press, Beijing. (in Chinese) [陈松河 (2009) 观赏竹园林景观应用. 中国建筑工业出版社, 北京.]
- Dai FG (2014) A study on development and utilization of bamboo shoots forests in four seasons. *Forestry Prospect and Design*, (1), 100–104. (in Chinese) [代凤贵 (2014) 四季笋用竹林开发利用研究. *林业勘察设计*, (1), 100–104.]
- Díaz S, Cabido M, Casanoves F (1998) Plant functional traits and environmental filters at a regional scale. *Journal of Vegetation Science*, 9, 113–122.
- Díaz S, Cabido M, Zak M, Carretero EM, Araniibar J (2010) Plant functional traits, ecosystem structure and land-use



- history along a climatic gradient in central-western Argentina. *Journal of Vegetation Science*, 10, 651–660.
- Feng JM, Zhu YY (2010) On the genera of seed plants endemic to China in Yunnan. *Ecology and Environmental Sciences* 19, 621–625. (in Chinese with English abstract) [冯建孟, 朱有勇 (2010) 云南地区中国种子植物特有属的研究. *生态环境学报*, 19, 621–625.]
- Gao GB, Wu ZZ, Pan YH, Ding XC, Zhong H, Tian XL (2016) Morphological plasticity of *Indocalamus decorus* Q.H.Dai in the heterogeneous environment. *Journal of Anhui Agricultural University*, 43, 220–226. (in Chinese with English abstract) [高贵宾, 吴志庄, 潘雁红, 丁兴萃, 钟浩, 田新立 (2016) 异质环境条件下美丽箬竹的形态可塑性. *安徽农业大学学报*, 43, 220–226.]
- Gao SP, Chen QB, Liu L (2002) The selection of paper-pulp bamboo species and the development of bamboo paper sector in Sichuan. *Journal of Bamboo Research*, 21(4), 47–51. (in Chinese with English abstract) [高素萍, 陈其兵, 刘丽 (2002) 四川省优良纸浆竹种选择与竹纸产业化发展. *竹子学报*, 21(4), 47–51.]
- Garnier E, Cortez J, Billès G, Navas ML, Roumet C, Debussche M, Laurent G, Blanchard A, Aubry D, Bellmann A (2004) Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology*, 85, 2630–2637.
- Gu DX, Chen SL, Zheng WM, Mao XQ (2010) Review of the ecological adaptability of bamboo. *Journal of Bamboo Research*, 29(1), 17–23. (in Chinese with English abstract) [顾大彤, 陈双林, 郑炜曼, 毛仙琴 (2010) 竹子生态适应性研究综述. *竹子学报*, 29(1), 17–23.]
- Guo W, Xu RJ, Qi LH, Hu X, Ding X, Cheng CJ, Zhang J, Lei G (2018) Research progress of photosynthetic characteristics and leaf functional traits of bamboo plants. *World Forestry Research*, 31(4), 29–35. (in Chinese with English abstract) [郭雯, 徐瑞晶, 漆良华, 胡璇, 丁霞, 程昌锦, 张建, 雷刚 (2018) 竹类植物光合特性与叶片功能性状研究. *世界林业研究*, 31(4), 29–35.]
- Huang JH, Chen JH, Ying JS, Ma KP (2011) Features and distribution patterns of Chinese endemic seed plant species. *Journal of Systematics and Evolution*, 49, 81–94.
- Institute of Botany, Jiangsu Province and Chinese Academy of Sciences (1977) *Flora of Jiangsu*. Jiangsu People's Publishing House, Nanjing. (in Chinese) [江苏省中国科学院植物研究所 (1977) *江苏植物志*. 江苏人民出版社, 南京.]
- Ji LK, Xie JZ, Zhang W, Lu P, Zhang L (2016) Organic carbon allocation pattern and changes regulation in various organs of *Phyllostachys violascens* clone system in shooting period. *Acta Ecologica Sinica*, 36, 7624–7634. (in Chinese with English abstract) [冀琳珂, 谢锦忠, 张玮, 卢鹏, 张磊 (2016) 雷竹克隆系统出笋期有机碳分布变化规律. *生态学报*, 36, 7624–7634.]
- Jiang ZH (2002) *Bamboo and Rattan in the World*. Liaoning Science and Technology Publishing House, Shenyang. (in Chinese) [江泽慧 (2002) *世界竹藤*. 辽宁科学技术出版社, 沈阳.]
- Li L, Feng SD, Wang JB, Ni HW, Fu XL, Yang LY, Xu MH (2010) Relationship between photosynthetic characteristics and leaf functional traits of 12 plant species of marshes in Sanjiang Plain. *Wetland Science*, 8, 225–232. (in Chinese with English abstract) [黎莉, 冯树丹, 王建波, 倪红伟, 付晓玲, 杨丽影, 徐明华 (2010) 三江平原12种湿地植物光合特性与叶功能性状的关系研究. *湿地科学*, 8, 225–232.]
- Li R, Zhang J, Zhang ZE (2003) Values of bamboo biodiversity and its protection in China. *Journal of Bamboo Research*, 22(4), 7–12. (in Chinese with English abstract) [李睿, 章笕, 章珠娥 (2003) 中国竹类植物生物多样性的价值及保护进展. *竹子学报*, 22(4), 7–12.]
- Lin Q (1993) *Flora of Zhejiang*, Vol. 7. Zhejiang Science and Technology Publishing House, Hangzhou. (in Chinese) [林泉 (1993) *浙江植物志: 第7卷*. 浙江科学技术出版社, 杭州.]
- Liu XJ, Ma KP (2015) Plant functional traits—Concepts, applications and future directions. *Sientia Sinica Vitae*, 45, 325–339. (in Chinese with English abstract) [刘晓娟, 马克平 (2015) 植物功能性状研究进展. *中国科学: 生命科学*, 45, 325–339.]
- Lu ZJ, Wang W, Zhang WH, Li H, Cao Q, Dang GD, He D (2009) Spatial-temporal patterns of *Bashania fargesii* bamboo shoot emergence and giant panda herbivory. *Biodiversity Science*, 17, 1–9. (in Chinese with English abstract) [卢志军, 王巍, 张文辉, 李红, 曹庆, 党高弟, 何东 (2009) 巴山木竹发笋和大熊猫取食的时空格局及相关性分析. *生物多样性*, 17, 1–9.]
- Mao D, Chen JH (2005) The present situation and development trend of research on bamboo sprout. *Hunan Forestry Science and Technology*, 32(6), 59–60. (in Chinese with English abstract) [毛丹, 陈建华 (2005) 笋用竹研究现状及发展趋势. *湖南林业科技*, 32(6), 59–60.]
- Mcintyre S, Lavorel S, Landsberg J, Forbes T (1999) Disturbance response in vegetation: Towards a global perspective on functional traits. *Journal of Vegetation Science*, 10, 621–630.
- Meinzer FC, Lachenbruch B, Dawson TE (2011) *Size- and Age-Related Changes in Tree Structure and Function*. Springer Science & Business Media, Berlin.
- Milla R, Reich PB (2007) The scaling of leaf area and mass: The cost of light interception increases with leaf size. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 274, 2109–2114.
- Osnas JL, Katabuchi M, Kitajima K, Wright SJ, Reich PB, Van Bael SA, Kraft NJ, Samaniego MJ, Pacala SW, Lichstein JW (2018) Divergent drivers of leaf trait variation within species, among species, and among functional groups. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 115, 5480–5485.
- Perez-Harguindeguy N, Díaz S, Garnier E, Lavorel S, Poorter H, Jaureguiberry P, Bret-Harte M, Cornwell WK, Craine

- JM, Gurvich DE (2016) Corrigendum to: New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 64, 715–716.
- Song MH, Dong M (2002) Importance of clonal plants in community. *Acta Ecologica Sinica*, 22, 1960–1967. (in Chinese with English abstract) [宋明华, 董鸣 (2002) 群落中克隆植物的重要性. *生态学报*, 22, 1960–1967.]
- Tang QQ, Huang YT, Ding Y, Zang RG (2016) Interspecific and intraspecific variation in functional traits of subtropical evergreen and deciduous broad-leaved mixed forests. *Biodiversity Science*, 24, 262–270. (in Chinese with English abstract) [唐青青, 黄永涛, 丁易, 臧润国 (2016) 亚热带常绿阔叶混交林植物功能性状的种间和种内变异. *生物多样性*, 24, 262–270.]
- Violle C, Navas ML, Vile D, Kazakou E, Fortunel C, Hummel I, Garnier E (2007) Let the concept of trait be functional! *Oikos*, 116, 882–892.
- Wang CS, Wang SP (2015) A review of research on responses of leaf traits to climate change. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 39, 206–216. (in Chinese with English abstract) [王常顺, 汪诗平 (2015) 植物叶片性状对气候变化的响应研究进展. *植物生态学报*, 39, 206–216.]
- Wang YD (2001) Current research on bamboo culm form. *Journal of Bamboo Research*, 20(4), 28–32. (in Chinese with English abstract) [汪洋东 (2001) 竹子秆形生长和变异的研究进展. *竹子学报*, 20(4), 28–32.]
- Wright IJ, Ackerly DD, Bongers F, Harms KE, Ibarra-Manriquez G, Martinez-Ramos M, Mazer SJ, Muller-Landau HC, Paz H, Pitman NC (2007) Relationships among ecologically important dimensions of plant trait variation in seven Neotropical forests. *Annals of Botany*, 99, 1003–1015.
- Wu ZY (2003) The areal-types of Chinese genera of seed plants. *Acta Botanica Yunnanica*, 25, 245–257. (in Chinese with English abstract) [吴征镒 (2003) 世界种子植物科的分布区类型系统. *云南植物研究*, 25, 245–257.]
- Wu ZY, Raven PH, Hong DY (2006) *Flora of China: Poaceae Bambusoideae*. Science Press, Beijing & Missouri Botanical Garden, St. Louis.
- Yang F, Hui ZM (2014) Studies on bamboo diversity and its evaluation in Yunnan, China. *World Bamboo and Rattan*, 12(1), 32–35. (in Chinese with English abstract) [阳斐, 辉朝茂 (2014) 云南竹类多样性及其评价研究现状. *世界竹藤通讯*, 12(1), 32–35.]
- Yi TP (2008) *Atlas of Chinese Bamboo*. Science Press, Beijing. (in Chinese) [易同培 (2008) 中国竹类图志. 科学出版社, 北京.]
- Zhang HD (1997) Plant endemism and biodiversity. *Ecologic Science*, 16(2), 9–17. (in Chinese with English abstract) [张宏达 (1997) 植物的特有现象与生物多样性. *生态科学*, 16(2), 9–17.]
- Zhang L, Yang GY, Li ZY, Zhang YH, Sun YD, Li Y (2017) Form and structure of bamboo culm of *Phyllostachys edulis* ‘Pachyloen’ growing in different habitats. *Journal of Bamboo Research*, 36(1), 19–24. (in Chinese with English abstract) [张雷, 杨光耀, 黎祖尧, 张艳华, 孙娅东, 李苑 (2017) 不同产地厚竹秆形结构比较. *竹子学报*, 36(1), 19–24.]
- Zheng WP, Zheng R, Lin HQ, Lin LN, Wu FJ (2002) The relationship between leaf area index and growth factor of *Dendrocampa oldhami*. *Journal of Fujian Forestry Science and Technology*, 29(4), 1–4. (in Chinese with English abstract) [郑维鹏, 郑蓉, 林海青, 林丽娜, 吴福坚 (2002) 绿竹叶面积指数与生长因子的关系. *福建林业科技*, 29(4), 1–4.]
- Zhong YB, Jiang X, Lou C (2014) Research progress in growth rhythm of bamboos. *World Bamboo and Rattan*, 12(3), 35–44. (in Chinese with English abstract) [钟远标, 江雪, 楼崇 (2014) 竹类植物生长规律研究进展. *世界竹藤通讯*, 12(3), 35–44.]
- Zhou FC (1981) Studies on the structure of culm form of *Phyllostachys pubescens*. *Journal of Nanjing Forestry University (Natural Sciences Edition)*, (1), 16–69. (in Chinese with English abstract) [周芳纯 (1981) 毛竹秆形结构的研究. *南京林业大学学报 (自然科学版)*, (1), 16–69.]
- Zhou FC (1993) Bamboo forest cultivation. *Bamboo Studies*, (1), 1–95. (in Chinese) [周芳纯 (1993) 竹林培育学. *竹类研究*, (1), 1–95.]
- Zhou FC (1998) *Cultivation and Utilization on Bamboos*. Nanjing Forestry University Printing House, Nanjing. (in Chinese) [周芳纯 (1998) 竹林培育和利用. 南京林业大学出版社, 南京.]
- Zhou YQ, Gu XP, Li BX, Guo YH, Su WH (2010) Culm characteristics of three sympodial bamboo species in south Sichuan. *Journal of Fujian College of Forestry*, 30, 45–50. (in Chinese with English abstract) [周益权, 顾小平, 李本祥, 郭岩辉, 苏文会 (2010) 川南地区3种丛生竹竹秆特性研究. *福建林学院学报*, 30, 45–50.]

(责任编辑: 于飞海 责任编辑: 黄祥忠)



•研究报告•

# 未来气候变化对不同国家茶适宜分布区的影响

张晓玲<sup>1,2</sup> 李亦超<sup>2</sup> 王芸芸<sup>2</sup> 蔡宏宇<sup>2</sup> 曾辉<sup>1\*</sup> 王志恒<sup>2\*</sup>

1 (北京大学城市规划与设计学院, 北京大学深圳研究生院, 广东深圳 518055)

2 (北京大学城市与环境学院生态学系, 北京大学生态研究中心, 北京大学地表过程分析与模拟教育部重点实验室, 北京 100871)

**摘要:** 茶是对气候变化敏感的重要经济作物, 评价全球气候变化对茶分布和生产的影响对相关国家经济发展和茶农的生计至关重要。本研究基于全球858个茶分布点和6个气候因子数据, 利用物种分布模型预测全球茶的潜在适宜分布区及其在2070年的不同温室气体排放情景(RCP2.6和RCP8.5)下的变化。结果表明: 当前茶在五大洲均有适宜分布区, 主要集中在亚洲、非洲和南美洲, 并且最冷季平均温和最暖季降水量主导了茶的分布。预计2070年, 茶的适宜分布区变化在不同的大洲、国家和气候情景间将存在差异。具体来说, 茶的适宜分布区总面积将会减少, 减少的区域主要位于低纬度地区, 而中高纬度地区的适宜分布区将扩张, 由此可能导致茶的适宜分布区向北移动; 重要的产茶国中, 阿根廷、缅甸、越南等茶适宜分布区面积会减少57.8%–95.8%, 而中国和日本的适宜分布面积则会增加2.7%–31.5%。未来全球新增的适宜分布区中, 约有68%的地区土地覆盖类型为自然植被, 因此可能导致新茶树种植园的开垦和自然植被及生物多样性保护产生冲突。

**关键词:** 气候变化; 茶树种植; 物种分布模型; 生物多样性保护; 土地覆盖

## Influence of future climate change in suitable habitats of tea in different countries

Xiaoling Zhang<sup>1,2</sup>, Yichao Li<sup>2</sup>, Yunyun Wang<sup>2</sup>, Hongyu Cai<sup>2</sup>, Hui Zeng<sup>1\*</sup>, Zhiheng Wang<sup>2\*</sup>

1 School of Urban Planning and Design, Peking University Shenzhen Graduate School, Shenzhen, Guangdong 518055

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

**Abstract:** Tea (*Camellia sinensis*) is an important crop and is sensitive to climate change. Evaluating the impact of climate change on tea distribution and production is not only important for the global economy but also the livelihoods of farmers in many countries. Here we compiled data from 858 global occurrences of *C. sinensis* and six climatic variables, and used species distribution model (SDM) to predict the current potential distribution and possible range shifts in response to climate change in 2070 under Representative Concentration Pathway 2.6 and 8.5 (RCP2.6 and RCP8.5). The results indicate that the current potential distribution of tea is mainly confined to Asia, Africa and South America, and distribution is limited by mean temperature of coldest quarter (MTCQ) and precipitation of warmest quarter (PWQ). Under future climate change scenarios, by 2070 suitable habitat for tea could significantly shrink at low latitudes, but expand at middle latitudes, leading to a northward shift of the distribution. However, the influence of future climate change on tea distribution differed across regions. The climatically suitable areas in Argentina, Myanmar, and Vietnam are projected to decrease by 57.8%–95.8%, whereas those in China and Japan are projected to increase by 2.7%–31.5%. Moreover, 68% of the new suitable habitat for tea cultivation under future climate change are predicted to lie within areas of natural vegetation cover. Therefore, the establishment of new tea gardens in these areas may lead to conflicts between tea cultivation and conservation of natural vegetation and biodiversity.

**Key words:** climate change; tea plantation; species distribution model; biodiversity conservation; land cover

收稿日期: 2019-03-18; 接受日期: 2019-05-06

基金项目: 科技部重点研发计划(2017YFA0605101)和国家自然科学基金(31522012; 31470564; 31621091)

\* 共同通讯作者 Co-authors for correspondence. E-mail: zhiheng.wang@pku.edu.cn; zengh@pkusz.edu.cn



过去的—个世纪,全球气候变暖,极端天气频发,且到2100年全球平均气温还将上升1.0–3.7°C (IPCC, 2013)。研究表明,气候变化不仅显著影响了农作物的产量和品质(Parry et al, 2007; Lobell et al, 2011; Davis et al, 2012),还会显著影响农作物的分布(Parry et al, 2007)。全球气候变化背景下,农业生产面临巨大的挑战(Schmidhuber & Tubiello, 2007; Campbell et al, 2016)。

茶(*Camellia sinensis*)是世界上最重要的经济作物之一(Mondal et al, 2004; Chen & Chen, 2012),茶饮料的流行程度仅次于水(Chen & Zhou, 2005)。茶是多年生常绿植物,起源于中国西南–印度阿萨姆一带,适应温暖潮湿的季风气候(Carr, 1972),广泛分布或栽培于48个国家和地区(FAOSTAT, 2016)。从49° N (乌克兰)至30° S (南非),从海平面到海拔2,700 m的高山,从地中海气候到湿热的热带,茶均有分布(Owuor et al, 2010)。根据联合国粮食与农业组织(FAO)统计,2016年全球茶的种植面积为634万公顷,年产量达到837万吨(FAOSTAT, 2016)。

茶树是对气候变化最敏感的农作物之一(Ochieng et al, 2016)。温度和水分等气候条件的变化,影响着茶叶的产量、品质和种植布局(黄寿波等, 1993; 金志凤等, 2014; Ochieng et al, 2016; Nowogrodzki, 2019)。当冬季低温低于–10°C时,茶树将无法存活;而当夏季温度超过30°C时,也不利于茶树的生长(Han et al, 2018)。Duncan等(2016)发现当月平均温度超过26.6°C时,茶的产量会下降。Ahmed等(2014)发现生长季降水越多,茶的产量越高,但茶的品质反而下降。以往的研究多集中在气候变化对茶的产量和品质的影响,以及评估当前茶树的气候适宜性和生产潜力(Wijeratne et al, 2007; Nemeč-Boehm et al, 2014; 金志凤等, 2014, 2016)。然而,在宏观尺度,特别是在全球范围的大尺度上,有关未来气候变化对茶地理分布区将产生怎样的影响,仍研究较少。评估气候变化对茶分布的影响,有助于产茶区通过合理的茶园规划以更好地应对未来气候变化带来的影响。此外,近些年来,由于茶树种植园带来的经济效益,许多森林被砍伐而开垦成茶树种植园,这种现象在中国和东南亚地区尤为严重(Li et al, 2012)。未来气候变化对茶分布区的影响,是否会加剧茶树种植园和自然植被以及生物多样性保护之间的矛盾也值得关注。

在评价气候变化对物种分布的影响时,物种分布模型是一个很有效的工具(Pearson & Dawson, 2003)。它基于物种现有分布和环境(变量)之间的关系,预测不同环境情景下的物种分布(Araújo & Peterson, 2012)。近年来,物种分布模型在评价气候变化对农作物(如咖啡、葡萄、可可等)分布的影响中得到了广泛应用(Davis et al, 2012; Hannah et al, 2013; Ovalle-Rivera et al, 2015; Schroth et al, 2016)。国际热带农业中心(CIAT)也曾利用物种分布模型评价了气候变化对肯尼亚和乌干达等茶分布区的影响(Eitzinger et al, 2011a, b),但是气候变化对全球范围的茶分布的影响尚不明确。

基于此,本研究将运用全球茶分布数据和气候变量数据,通过构建物种分布模型,评价未来气候变化对全球茶潜在适宜分布区的影响,为茶树种植产业的可持续发展和应对气候变化提供数据支撑。具体包括:(1)预测现在茶适宜分布区及其在未来(~2070年)的变化;(2)分析未来气候变化对主要国家茶适宜分布区的影响;(3)评价未来茶适宜分布区的变化与各种土地覆盖/利用类型之间的矛盾。

## 1 数据来源与方法

### 1.1 茶分布数据

茶分布数据来源于中国国家标本资源共享平台(<http://www.nsii.org.cn>)和全球生物多样性信息网络数据库(<https://www.gbif.org/>),只保留具有经纬度坐标的分布记录。为确保茶分布点是处于野外生存状态(包括人工种植茶园和野生分布),我们逐一校对每条记录的位置信息描述,去除了分布于温室、植物园及学校等地的记录。其次,为保证数据密度的一致性,我们将上述茶分布点坐标转化成2.5'的栅格,每个栅格里只有1个分布点。最终,得到分布于29个国家和地区的858个有茶分布的栅格(经纬度坐标见附录1)用于构建物种分布模型。

由于858个茶分布点多数位于中国,因此我们评价了这种数据分布的不均匀性是否会对结果造成影响。我们随机抽取一半位于中国的茶分布点数据,加上分布于中国之外的数据,构成新的茶分布数据,采取同样的方法构建物种分布模型。结果表明,采用两种分布数据构建的物种分布模型预测的结果没有明显差异,故后续采用了基于全部数据的模型进行分析(附录2)。

## 1.2 环境变量

### 1.2.1 现代气候

现代气候数据来源于世界气候数据网站(<http://www.worldclim.org/>), 根据1960–1990年的气候观测数据插值获得的, 共包含19个生物气候变量, 分辨率为 $2.5' \times 2.5'$ 。为了消除环境变量之间的共线性, 我们计算了不同变量之间的Pearson相关系数, 并据此对变量进行筛选(Dormann et al, 2013)。当变量间的相关系数  $> 0.8$ 时(附录3), 将其分为一组, 并根据以往的研究从每组变量中选择与茶树生长密切相关的一个因素(Carr, 1972; Han et al, 2018)。最终选取6个生物气候变量, 包括平均气温日较差(mean diurnal temperature range, MDTR)、最暖月最高温(max temperature of warmest month, MTWM)、最冷季平均温(mean temperature of coldest quarter, MTCQ)、最干月降水量(precipitation of driest month, PDM)、降水季节性(precipitation seasonality, PS)和最暖季降水量(precipitation of warmest quarter, PWQ)。这些变量反映了茶树生长所需要的温度和水分条件, 其中最暖月最高温和最冷季平均温反映了茶树生长的温度适宜性的上下限。

### 1.2.2 土壤pH

研究表明, 茶树适宜生长在酸性土壤中(Han et al, 2018), 因此我们从联合国粮食及农业组织网站(<http://www.fao.org/>)下载了世界土壤数据库(HWSD), 从中获取分辨率为 $30''$ 的土壤pH数据。用双线性内插法(bilinear)将土壤pH数据重新采样为分辨率 $2.5'$ 的栅格数据, 与气候因子及物种分布数据的分辨率匹配, 用于构建物种分布模型。初步分析发现, 土壤pH在模型所有变量中的重要性为0(表1), 故后续分析仅采用6个气候变量用于物种分布模型构建。

表1 7个环境变量的平均重要性

Table 1 Mean importance of seven environmental variables

环境变量 Environmental variables	平均重要性 Mean importance
最冷季平均温 Mean temperature of coldest quarter	0.36
最暖季降水量 Precipitation of warmest quarter	0.27
降水季节性 Precipitation seasonality	0.09
平均气温日较差 Mean diurnal temperature range	0.06
最暖月最高温 Max temperature of warmest month	0.04
最干月降水量 Precipitation of driest month	0.03
土壤酸碱度 Soil pH	0.00

### 1.2.3 未来气候

未来气候数据同样来源于世界气候数据库(<http://www.worldclim.org/>)。IPCC第五次评估报告采用了不同的大气环流模型(General Circulation Models, GCMs)模拟不同经济和技术发展情景下的未来气候(IPCC, 2013)。本研究选用的GCM是基于中国国家气候中心建立的气候系统模式, 即BCC-CSM1-1。该模式性能稳定, 能够较好地再现当今气候和季节变化特征, 尤其对夏季亚洲季风降水和环流具有较好的模拟能力(Wu et al, 2014)。亚洲作为世界最大的茶产区, 季风对茶的产量有着深刻的影响(Nemec-Boehm et al, 2014)。未来气候数据包括4种气候情景, 用代表性的浓度路径(representative concentration pathways, RCPs)来表示, 从低到高分别为RCP2.6、RCP4.5、RCP6.0和RCP8.5, 不同的数值表示2100年相对于1750年辐射强迫的变化。本研究选择2070年(2061–2080年平均)下的RCP2.6和RCP8.5这两种相对极端的气候情景。RCP2.6是积极减排CO<sub>2</sub>的情景, 其辐射强迫在2010–2020年间达到大约 $3 \text{ W/m}^2$ 的峰值, 然后下降, 温度上升约 $0.3\text{--}1.7^\circ\text{C}$ ; RCP8.5情景表示一直保持高强度的CO<sub>2</sub>排放, 到2100年其辐射强迫达到 $8.5 \text{ W/m}^2$ , 温度上升约 $2.6\text{--}4.8^\circ\text{C}$ (IPCC, 2013)。

### 1.3 土地覆盖数据

全球土地覆盖数据来源于欧盟联合研究中心空间应用研究所的2000年全球土地覆盖数据产品GLC2000 (Bartholome & Belward, 2005), 分辨率为1 km, 包括23种土地覆盖类型。我们将其重新分为6大类, 包括森林、灌木、草地、耕地、建筑用地及其他(附录4)。

### 1.4 物种分布模型及评价方法

利用茶分布数据和环境变量在R语言(R Core Team, 2017)的biomod2程序包(Thuiller et al, 2009)中构建物种分布模型。Biomod2是目前常用的物种分布模型平台, 可以整合多个模型的结果, 提高预测的准确率。本研究采用的物种分布模型算法包括: 广义线性模型(generalized linear model, GLM; McCullagh & Nelder, 1989)、随机森林模型(random forest, RF; Liaw & Wiener, 2002)和最大熵模型(maximum entropy model, MaxEnt; Phillips et al, 2006)。三种算法的参数设置均采用biomod2包中的默认值。

本研究中茶的分布数据是“有”(presence), 缺少

“无”(absence, 很难精确获取), 但是3个模型均需要茶分布为“无”的数据。因此, 我们随机生成两套伪无分布(pseudo-absence)数据, 每套数据里均含有10,000个“伪无”分布点(Barbet-Massin et al, 2012), 和茶的“有”分布点构成完整的presence-absence分布数据。之后将完整的分布数据随机分割成两部分, 70%的分布数据用来建模(training), 30%的数据用来评价模型的表现(evaluating), 并且重复5次。基于biomod2中的如下方法计算了每个变量对茶分布影响的重要性。首先, 使用选定的所有环境变量进行建模并生成预测(参考预测); 其次, 将某个环境变量随机化再进行新的预测, 并且对每个环境变量都重复3次这样的过程; 最后, 计算参考预测和新预测之间的Pearson相关系数, 每个环境变量的重要性为1和3次重复过程中所得的Pearson相关系数的平均值之间的差值。最终将三个物种分布模型得到的变量重要性进行平均, 计算各因子的平均重要性。为了充分利用数据, 最后采用100%的数据用来建模和预测, 共生成36个物种分布模型。

使用partial ROC (receiver operating characteristic; Peterson et al, 2008)和TSS (True skill statistics; Allouche et al, 2006)这两种常用方法来评价模型的表现。相比传统的ROC方法, pROC考虑了遗漏错误(omission error)和记账错误(commission error)不平衡的问题, 并给予遗漏错误更多的权重(Peterson et al, 2008; 朱耿平等, 2017), 可以更合理地评估模型。pROC采用AUC比率(AUC ratio)来评估模型的预测能力, 当AUC比率 > 1时, 说明模型预测结果优于随机; 当AUC比率 < 1时, 说明模型预测效果较差。AUC比率的计算使用R语言 (R Core Team, 2017)里的“kuenm”包中的kuenm\_proc函数(Cobos et al, 2019)。

具体地, 我们设置5%的omission error ( $E = 5\%$ ), 随机选取50%的评价数据(evaluating data), 并且重复200次, 取平均值作为该模型的AUC比率。TSS是真实技巧统计值, 计算公式为  $TSS = \text{灵敏度}(\text{sensitivity}) + \text{特异度}(\text{specificity}) - 1$ 。其中灵敏度是实际有分布且被预测为有分布的概率, 特异度是实际上无分布且被正确预测为无分布的概率。TSS的值介于-1到1之间, 当  $TSS > 0$ , 证明模型优于随机; 当  $TSS > 0.5$ , 认为模型表现良好(Allouche et al, 2006)。为了减小表现差的模型导致的不确定性, 在

36个物种分布模型中, 只有AUC比率 > 1.2且  $TSS > 0.5$ 的模型预测结果会被用来参与最终的模型集成(ensemble)。在进行模型集成时, 以36个模型的TSS值为权重将所有模型的结果加权平均。模型集成的结果是介于0-1之间的概率值, 采用MaxTSS为阈值(Gallien et al, 2010), 将其转化成有无(0,1)分布。具体方法为, 首先随机生成介于0-1之间包含202个数的等差数列, 删除0和1, 剩下200个值(如0.004975, 0.00995, …, 0.99502); 其次以这200个值为阈值, 将模型集成预测结果转换成有无(0,1)分布并与实际观测的物种分布生成混淆矩阵, 计算每一个阈值下的TSS, 当TSS达到最大时, 该阈值被采用。

## 1.5 数据分析

为了计算茶适宜分布区面积, 我们进行古德等面积投影变换。茶适宜分布区的变化以未来情景下的茶适宜分布区减去现在茶适宜分布区计算。茶的分布区变化分为三种状态: 稳定存在(stable), 即现在和未来都有分布; 收缩(contraction), 即现在有分布, 而未来没有; 扩张(expansion), 即现在没有分布, 而未来有。此外, 我们统计未来气候变化情景下各个国家茶的适宜分布区面积的变化, 探讨主要产茶国的适宜分布区面积变化, 并按分布区变化的面积进行排序, 选取分布区面积减少和增加最多的各10个国家。最后, 为了分析未来茶分布区的扩张和各种土地覆盖类型重叠的比例, 将预测的未来茶适宜分布图与重新分类后的土地覆盖类型图层叠加, 计算新增茶适宜分布区中各种土地覆盖类型所占的比例。

以上分析均在R 3.4.2 (R Core Team, 2017)和ArcGIS10.2 (ESRI Inc., Redlands, CA, USA)中完成。

## 2 结果

### 2.1 模型评估和环境变量的重要性

在3种模型中, GLM的AUC比率(平均值  $\pm$  标准差)为  $1.98 \pm 0.05$ , RF为  $1.97 \pm 0.01$ , MaxEnt为  $1.96 \pm 0.02$ ; RF的TSS为  $0.93 \pm 0.03$ , GLM为  $0.90 \pm 0.02$ , MaxEnt为  $0.89 \pm 0.02$ 。所有模型的AUC比率均大于1.9, TSS均大于0.85, 说明模型表现良好, 能准确预测茶的分布。

在6个气候因子中, 最冷季平均温和最暖季降水量对茶分布的贡献最大, 平均重要性分别为0.36



和0.27 (表1)。降水季节性、平均气温日较差、最暖月最高温、最干月降水量对茶分布的贡献类似, 都小于0.1。不同的模型中, 气候因子对茶分布预测的响应曲线存在差异, 最大熵模型和随机森林模型的格局更相似(图1)。当最冷季平均温低于0℃时, 茶的存在概率极低; 随着温度的升高, 茶的存在概率迅速提升; 当最冷季平均温高于约13℃时, 茶的存在概率又迅速下降(图1c)。随机森林和最大熵模型的结果显示, 当最暖季降水量为0-500 mm时, 茶的存在概率很低(< 0.5), 当最暖季降水量高于500 mm时, 茶的存在概率接近于1; 广义线性模型的预测结果则显示随最暖季降水量的变化, 茶的存在概率均很高且变化较小(图1f)。

**2.2 当前适宜分布区及未来适宜分布区的变化**

茶的实际分布点与预测的现在潜在适宜分布区基本一致(图2)。茶的实际分布和潜在适宜分布都主要集中在亚洲、非洲和南美洲。其中亚洲占绝大多数, 包括中国、日本、印度等传统产茶大国, 其次是南美洲, 主要有阿根廷、秘鲁等, 非洲则集中

于肯尼亚、乌干达、卢旺达等国家(图2)。此外, 结果显示北美洲, 包括美国南部和加拿大西海岸, 欧洲的挪威、西班牙等地区也是茶的适宜分布区(图2)。

未来气候变化下, 不同地区的茶适宜分布区变化不一致, 大部分地区仍为茶的适宜分布区, 而有些地区的茶适宜分布区会出现扩张或者缩小(图3)。具体来看, 在RCP2.6和RCP8.5情景下, 东亚大部分地区仍然适宜茶的分布; 东亚北部、北美洲的加拿大和欧洲的茶适宜分布区均向北扩张; 而东南亚、南美洲、非洲和大洋洲的茶适宜分布区则缩小(图3)。不同气候情景下, 茶的适宜分布区变化也存在差异。RCP2.6情景下, 茶的适宜分布面积净减少9.5%; RCP8.5情景下, 净减少16.9%; 总体上都呈减少的趋势(表2)。

**2.3 主要产茶国家未来适宜分布区的变化**

不同未来气候情景下, 各主要产茶国的茶适宜分布区变化差异较大, 更多国家的茶适宜分布区面积会减少(表3)。RCP2.6情景下, 只有土耳其、日本、中国三个国家的茶适宜分布面积会增加, 分别增加

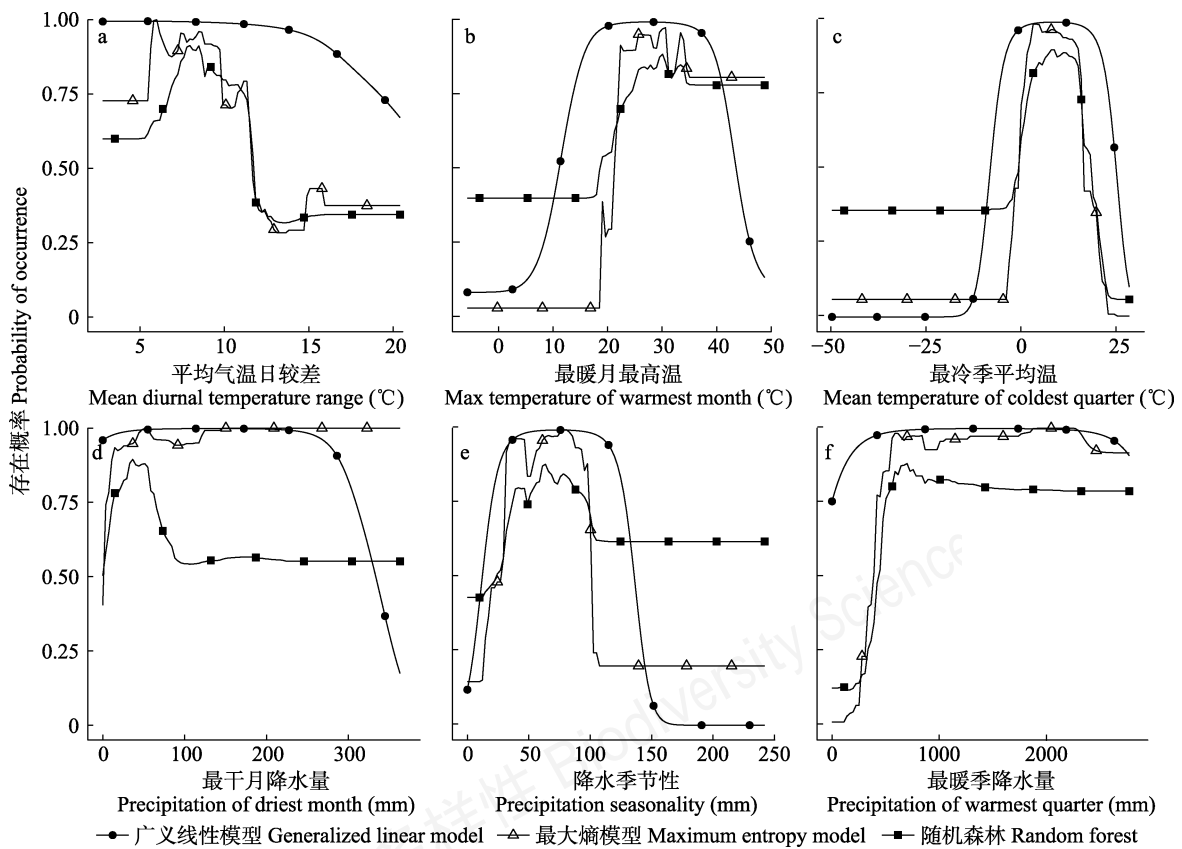


图1 6个气候变量的响应曲线  
Fig. 1 Response curves of six climate variables



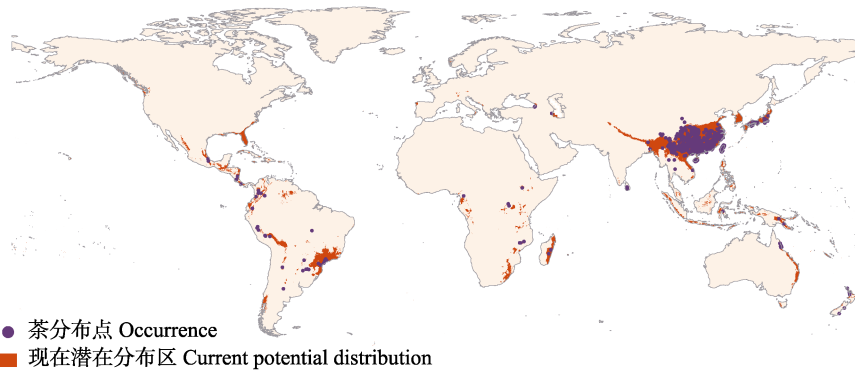


图2 用于物种分布模型构建的茶分布点和预测的现在茶潜在分布(世界地图来源于<https://www.natureearthdata.com/downloads/50m-physical-vectors/>)

Fig. 2 Tea occurrence points used for constructing species distribution model and the predicted current potential distribution of tea

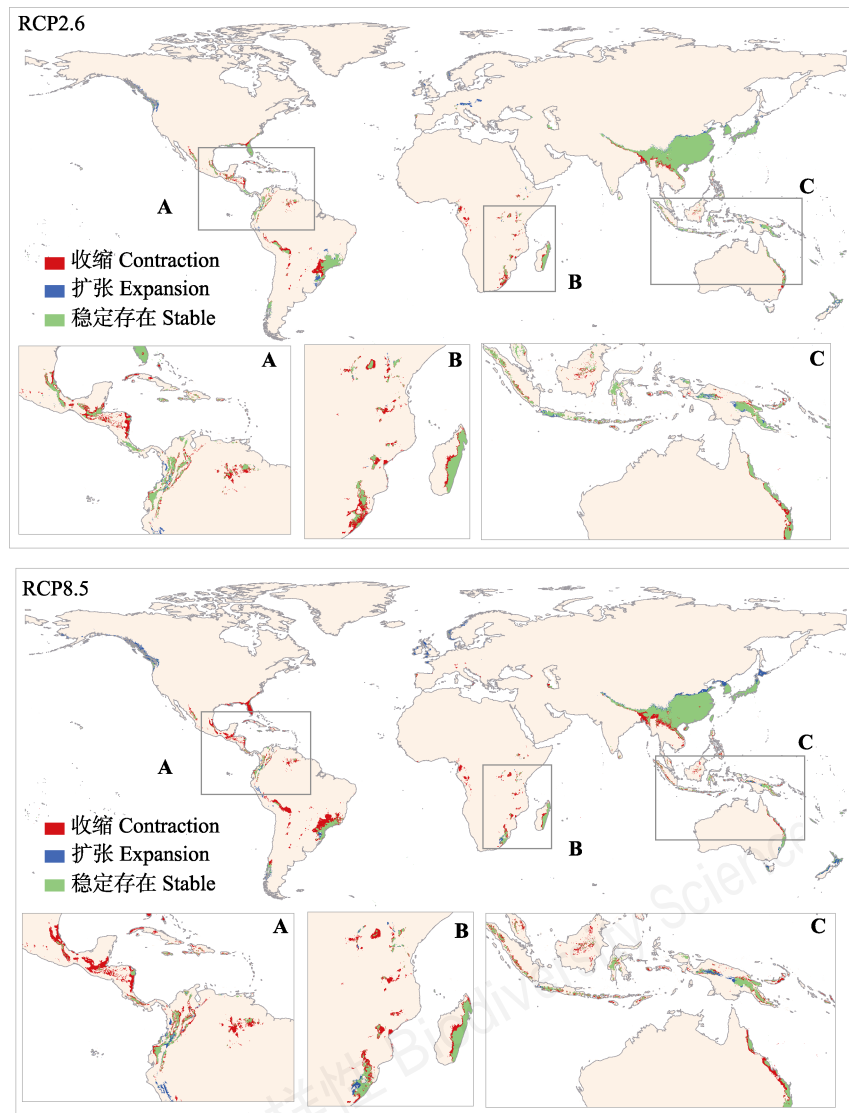


图3 预测的2070年不同气候情景下茶适宜分布区变化(世界地图来源于<https://www.natureearthdata.com/downloads/50m-physical-vectors/>)

Fig. 3 Predicted suitable range shifts of tea by 2070s under different climate scenarios

**表2 预测2070年不同气候情景下茶适宜分布区的变化(%)**  
Table 2 Predicted suitable area changes of tea (%) for the 2070s

气候情景 Scenarios	新增的分布区 Gain	丧失的分布区 Loss	适宜分布面积的净变化 Net changes in suitable area
RCP2.6	9.1	18.6	-9.5
RCP8.5	14.2	31.1	-16.9

23.7%、10.0%、2.7%；其余7个国家茶适宜分布面积均会减少，特别是阿根廷、缅甸、越南将分别减少94.6%、75.7%、57.8% (表3)。RCP8.5情景下，除中国、日本的茶适宜分布面积分别增加5.2%和31.5%外，阿根廷、缅甸、越南、土耳其等国家适宜分布面积则会大幅减少，且减少的比例要高于RCP2.6情景下的降幅(表3)。

不同的气候情景下，茶适宜分布面积减少最多的10个国家基本一致，主要是巴西、缅甸、玻利维亚、南非、孟加拉国、墨西哥等(图4a)。相比RCP2.6情景，RCP8.5情景下各个国家的茶适宜分布区会减少更多，特别是巴西RCP8.5情景减少的适宜分布面积为RCP2.6情景的3.3倍(图4，附录5，6)。但是，这些国家的实际产茶量存在巨大的差异。在RCP8.5情景下，巴西、缅甸、墨西哥的适宜分布面积分别减少397,670 km<sup>2</sup>、138,656 km<sup>2</sup>和125,462 km<sup>2</sup>，但是它们2016年的产茶量分别为447 t、102,404 t和0 t。

未来气候变化下，茶适宜分布面积增加最多的国家主要是中国、加拿大、日本、新西兰、美国等(图4b)。相比RCP2.6情景，RCP8.5情景下各个国家新增的分布面积更多(图4b，附录5，6)。其中，中国

和日本是目前仅有的两个产茶国家，而其余的8个国家，例如加拿大、美国、新西兰、挪威等并无产茶量(附录5，6)。美国在不同的气候情景下茶适宜分布区的变化最大：在RCP2.6情景下茶适宜分布面积会增加45,860 km<sup>2</sup>，而RCP8.5的情景下则会减少72,289 km<sup>2</sup>。

## 2.4 未来新增适宜分布区的来源

RCP2.6和RCP8.5情景下，全球范围内将分别新增9.1%和14.2%的茶适宜分布区，但现有分布区将分别丧失18.6%和31.1% (表2)。这些新增的适宜分布区主要位于森林、草地和耕地(表4)。在RCP2.6情景下，有46.9%的新增适宜分布区位于森林；其次是耕地，占20.0%；草地15.9% (表4)。在RCP8.5情景下，森林的占比则略小于RCP2.6情景，为41.5%；其次是草地，占19.4%；耕地占16.4% (表4)。

## 3 讨论

本研究利用全球茶分布数据和物种分布模型预测了全球茶的潜在适宜分布区及其在未来的变化。结果表明，茶在五个大洲均有适宜分布区，主要集中在亚洲、非洲和南美洲，而最冷季平均温和夏季降水量主导了茶的分布。未来茶适宜分布区的变化在不同气候变化情景、不同大洲、不同国家均存在差异。未来气候变化情景下，大部分国家的茶适宜分布区均会缩小，虽然有些国家会因为温度升高或者降水增加而分布区增加，但在这些新增适宜分布区中约有68%区域的原有土地覆盖类型是森林、灌木和草地等自然植被，说明未来气候变化情

**表3 未来不同气候情景下主要产茶国家的适宜分布区面积变化**

Table 3 Changes of suitable area in major tea-producing countries under different future climate scenarios

国家 Countries	当前适宜分布区 Current suitable area (km <sup>2</sup> )	适宜分布面积变化 Changes in suitable area (km <sup>2</sup> )		适宜分布面积变化比例 Changes in suitable area (%)		产量 (2016年) Production (t)
		RCP2.6	RCP8.5	RCP2.6	RCP8.5	
中国 China	2,607,924	69,384	135,088	2.7	5.2	2,414,802
印度 India	315,323	-9,241	-25,162	-2.9	-8.0	1,252,174
肯尼亚 Kenya	17,994	-4,470	-5,834	-24.8	-32.4	473,000
斯里兰卡 Sri Lanka	9,356	-232	-3,323	-2.5	-35.5	349,308
土耳其 Turkey	2,765	654	-1,619	23.7	-58.6	243,000
越南 Vietnam	75,599	-43,657	-55,005	-57.8	-72.8	240,000
印度尼西亚 Indonesia	260,214	-31,551	-94,931	-12.1	-36.5	144,015
缅甸 Myanmar	38,221	-28,938	-35,895	-75.7	-93.9	102,404
阿根廷 Argentina	32,876	-31,085	-31,503	-94.6	-95.8	89,609
日本 Japan	279,395	27,910	87,979	10.0	31.5	80,200

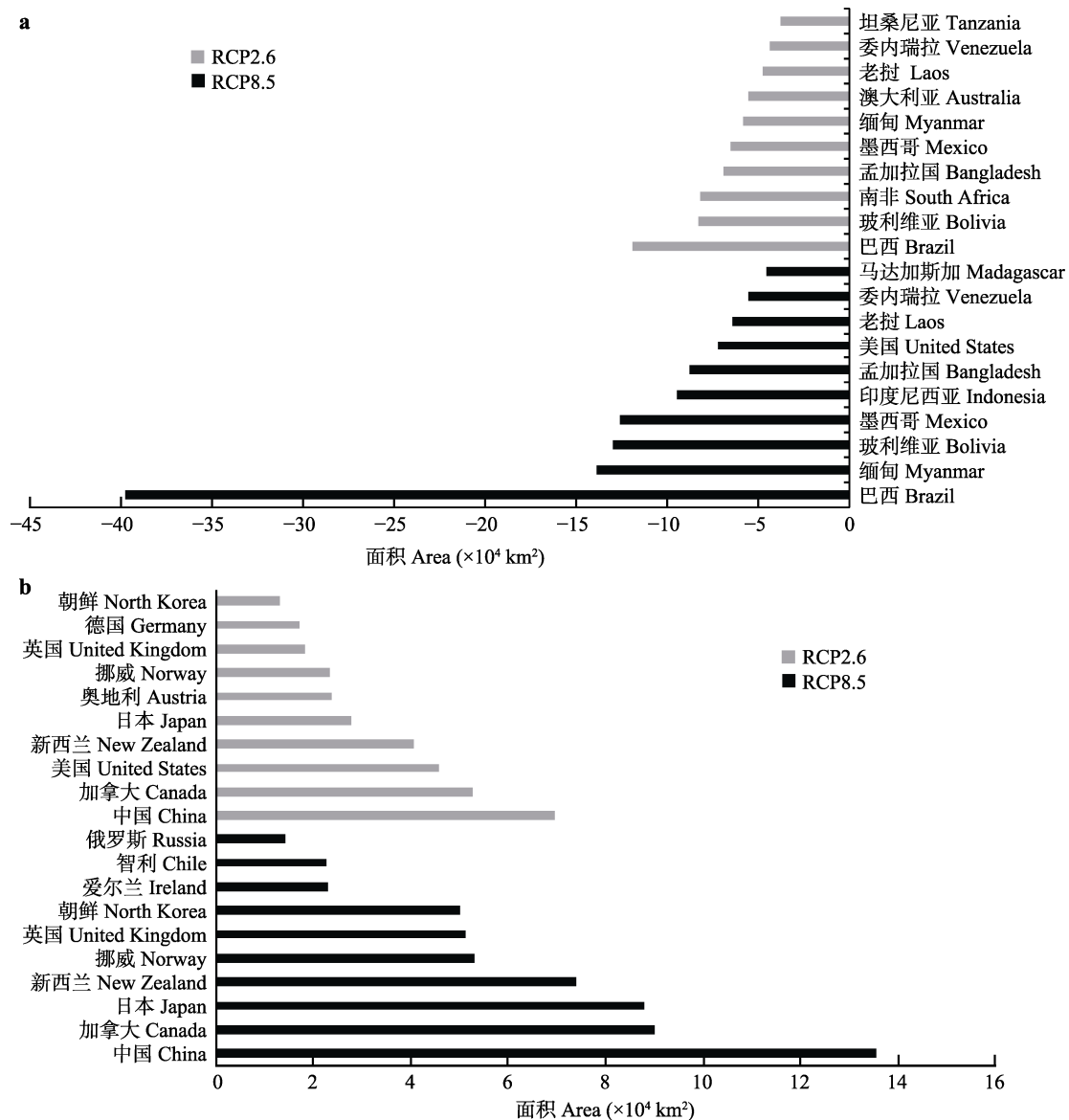


图4 未来气候变化下, 茶适宜分布区面积变化最多的前10个国家。(a)适宜分布区面积减少; (b)适宜分布区面积增加。

Fig. 4 Top ten countries with the largest changes in suitable area for tea under different future climate scenarios. (a) Loss suitable area; (b) Gain suitable area.

表4 不同未来气候情景下新增茶适宜分布区的来源

Table 4 The source of newly suitable areas for tea cultivation under different future climate scenarios

土地覆盖类型 Land cover	新增适宜分布区的来源 Source of newly suitable areas (%)	
	RCP2.6	RCP8.5
森林 Forest	46.9	41.5
灌木 Shrub	5.4	8.0
草地 Grassland	15.9	19.4
耕地 Farmland	20.0	16.4
建设用地 Urban	0.5	0.3
其他 Others	11.2	14.4

景下的茶产业发展可能会与自然植被及生物多样性保护产生冲突。总体而言, 未来全球茶的适宜分布区是减少的, 且RCP8.5情景下茶的生长将比RCP2.6情景面临更大的挑战。

### 3.1 影响茶分布的主要因子

我们的分析表明, 最冷季平均温和最暖季降水量是限制茶分布的最重要气候因子, 最暖月最高温和最干月降水量对茶分布的影响则较小。温度会直接影响茶树的光合作用速率、茶树的萌芽和展叶等过程(De Costa et al, 2007)。以往的研究认为, 茶起源于亚热带, 其生存主要取决于极端最低气温; 虽

然不同品种对低温的适应性略有差异,但通常当最低温度低于 $-10^{\circ}\text{C}$ 时,茶树无法存活(黄寿波, 1981; Han et al, 2018)。基于物种分布模型的模拟显示,在最冷季平均温低于 $0^{\circ}\text{C}$ 时,茶的适合度很低,这与茶生长的临界最低温度是一致的。本研究发现,未来中高纬度地区出现茶适宜分布区的扩张,如中国和日本的北部、加拿大以及欧洲地区。这可能是由于未来气候使得茶树能够度过冬季低温,从而适合茶树的种植。茶树的生长还需要适合的水分,当最暖季降水量不足500 mm或降水季节性大于100时,都不利于茶树的生长。Eden等(1965)认为成功栽培茶树的年降水量至少需要1,150 mm,而且要在季节间均匀分配;过少的降水加上季节分配不均以及蒸发、蒸腾过大,均会对茶树造成旱害。有研究发现,夏季高温和干旱会造成印度阿萨姆茶产区茶树干枯甚至死亡(Larson, 2015)。国际热带农业中心(CIAT)的研究发现,气候变化对肯尼亚和乌干达茶分布区内的适合度的影响在不同地点也不一致:最暖季降水量的增加可以解释67%的茶分布适宜性增加,而适宜性下降主要是由于温度季节性的下降导致的(Eitzinger et al, 2011a, b)。

茶树的生长还会受到光照、土壤、 $\text{CO}_2$ 浓度和病虫害的影响(黄寿波, 1981; Han et al, 2018)。以往研究表明,茶树适宜分布在酸性土壤里(Han et al, 2018),但本研究显示, pH值的大尺度格局对于茶的分布贡献很小。类似地, Yan等(2017)也发现土壤因子对青藏高原地区冬虫夏草分布的影响很小( $\leq 0.05$ )。这可能是由于在大尺度范围上,气候对茶树的分布的影响要远高于土壤pH,而土壤因子的作用可能主要体现在较小的局部尺度上。如何将土壤因子与物种分布模型更好地结合仍是一个难点。

气候变化也会改变害虫的分布和增加害虫的变异(Chang & Brattlof, 2015),从而影响茶的产量和品质,甚至导致茶树的死亡(Ahmed et al, 2014; Mukhopadhyay & Mondal, 2017)。Imbach等(2017)认为气候变化不仅会通过温度和降水的变化直接影响咖啡的分布,并且可以通过影响相关传粉昆虫的分布而间接影响咖啡的分布,明晰这些相互作用有利于气候变化下的咖啡种植管理。因此,要更准确地预测未来气候变化对茶树分布区的影响,还需要考虑相关害虫的影响,例如未来气候变化是否会更加适合害虫的生长,使得害虫的分布区增大。

### 3.2 未来气候变化对主要产茶国适宜分布区的影响及应对策略

在未来气候变化情景下,主要产茶国家中国、日本、韩国等将保持大部分原有的茶适宜分布区,并且出现茶适宜分布区的扩张,说明中国、日本等国的茶叶生产在未来可能会受益,在茶贸易市场会有更大的竞争优势。而其他国家的茶适宜分布区则出现不同程度的减少。阿根廷、缅甸、越南、肯尼亚等国家的茶适宜分布区,到2070年会减少24.8%–95.8%不等。这些国家的茶树种植园多数以个人或者家庭为单位。例如肯尼亚的小农户占60%(Han et al, 2018),而这些小农户没有能力应对气候变化对茶树种植的影响,因此在应对气候变化带来的挑战时,政府的参与是必不可少的。一方面,政府需要联合研究机构,从机理上探究气候变化包括温度升高、干旱加剧、 $\text{CO}_2$ 浓度升高等方面对茶树的影响,研发和培育更为耐旱和耐高温的品种;另一方面,政府要提高茶农们对气候变化的认识,发展可持续的农业生产,引导农户们放弃不适合种植茶的地区,改种其他合适的经济作物,采用多元化种植以减小损失。

此外,美国、加拿大、挪威、英国等非产茶国家也将有茶的适宜分布区,并且加拿大、挪威、英国的茶适宜分布区在未来还将大幅扩张。作为茶叶进口大国的美国,佛罗里达州立大学已经开始培育不同种类的茶树,以期能推广种植。但是物种分布模型主要考虑温度和降水等气候因子,忽略了生物相互作用(如害虫)和扩散等因素,往往会高估物种的分布区(Pineda & Lobo, 2009)。因此,对于加拿大、挪威、英国这些鲜有茶分布报道的国家,有关茶树种植的可行性还需要更多深入的研究。最后,对于巴西、玻利维亚等国家,实际的茶种植面积和产量较小,预测的当前适宜分布区较大,但在未来气候变化影响下适宜分布区又会缩小,因此新的茶树种植区最好位于现在和未来气候都适宜的地区,减少气候变化的影响。

### 3.3 气候变化下茶产业的发展与生物多样性保护的冲突

全球气候变化影响了茶树的适宜生长环境,改变了茶适宜分布区,导致茶产量下降,可能会加速新茶树种植园的开垦,使得经济发展与生物多样性保护产生矛盾。我们的研究发现,在未来新增的适



宜分布区中, 现有的土地利用/覆盖类型往往是森林等自然植被。例如RCP2.6情景下, 未来新增的适宜分布区中, 来自森林的面积占比为47%, 而来自耕地的面积只有20%。而且, 气候变暖可能会使茶适宜分布区向高海拔山区移动(Eitzinger et al, 2011), 而山区丰富的生物多样性为大量的野生动植物提供了栖息地, 茶分布区向高海拔扩张会侵占自然生境, 破坏动植物的栖息地, 与生物多样性保护产生冲突。此外, 气候变暖和干旱加剧需要更多的水资源用于降温和灌溉, 会加剧淡水资源的利用。因此, 在应对气候变化对小茶农和茶产业的影响时, 需要兼顾经济的发展与生物多样性保护两个目标, 发展可持续的茶种植产业, 谨慎开发新茶树种植园。

#### 4 结论和展望

本研究利用物种分布模型探讨了全球茶的潜在适宜分布区, 并且预测了2070年RCP2.6和RCP8.5两种气候情景下, 茶潜在适宜分布区的变化情况。结果表明, 最冷季均温和最暖季降水量是限制茶分布的重要气候因子, 茶主要分布在亚洲、非洲和南美洲。总体上, 未来气候变化下茶的潜在适宜分布区会缩小, 例如阿根廷、缅甸、越南、肯尼亚等国家; 而一些国家如中国和日本在未来茶的适宜分布区则会增大, 但新增大部分适宜分布区位于森林, 茶产业的发展可能会和自然植被及生物多样性保护产生矛盾, 需要引起重视。不同的国家的茶产业在应对气候变化时, 需要采取不同的应对策略, 并且考虑对生物多样性的影响, 发展可持续的茶种植产业。

**致谢:** 感谢北京大学宏观生态学研究组的 Nawal Shrestha 博士在文章写作过程中提出的宝贵意见。

#### 参考文献

- Ahmed S, Stepp JR, Orians C, Griffin T, Matyas C, Robbat A, Cash S, Xue D, Long C, Unachukwu U, Buckley S, Small D, Kennelly E (2014) Effects of extreme climate events on tea (*Camellia sinensis*) functional quality validate indigenous farmer knowledge and sensory preferences in tropical China. *PLoS ONE*, 9, e109126.
- Allouche O, Tsoar A, Kadmon R (2006) Assessing the accuracy of species distribution models: Prevalence, Kappa and the true skill statistic (TSS). *Journal of Applied Ecology*, 43, 1223–1232.
- Araújo MB, Peterson AT (2012) Uses and misuses of bioclimatic envelope modeling. *Ecology*, 93, 1527–1539.
- Barbet-Massin M, Jiguet F, Albert CH, Thuiller W (2012) Selecting pseudo-absences for species distribution models: How, where and how many? *Methods in Ecology and Evolution*, 3, 327–338.
- Bartholome E, Belward AS (2005) GLC2000: A new approach to global land cover mapping from Earth observation data. *International Journal of Remote Sensing*, 26, 1959–1977.
- Campbell BM, Vermeulen SJ, Aggarwal PK, Corner-Dolloff C, Girvetz E, Loboguerrero AM, Ramirez-Villegas J, Rosentstock T, Sebastian L, Thornton PK, Wollenberg E (2016) Reducing risks to food security from climate change. *Global Food Security*, 11, 34–43.
- Carr M (1972) The climatic requirements of the tea plant: A review. *Experimental Agriculture*, 8, 1–14.
- Chang K, Brattlof M (2015) Socio-Economic Implications of Climate Change for Tea Producing Countries. Rome, FAO.
- Chen L, Zhou ZX (2005) Variations of main quality components of tea genetic resources [*Camellia sinensis* (L.) O. Kuntze] preserved in the China National Germplasm Tea Repository. *Plant Foods for Human Nutrition*, 60, 31–35.
- Chen ZM, Chen L (2012) Delicious and healthy tea: An overview. In: *Global Tea Breeding. Advanced Topics in Science and Technology in China* (eds Chen L, Apostolides Z, Chen ZM), pp.1–11. Springer, Berlin, Heidelberg.
- Cobos ME, Peterson AT, Barve N, Osorio-Olvera L (2019) kuenm: An R package for detailed development of ecological niche models using Maxent. *PeerJ*, 7, e6281.
- Davis AP, Gole TW, Baena S, Moat J (2012) The impact of climate change on indigenous Arabica coffee (*Coffea arabica*): Predicting future trends and identifying priorities. *PLoS ONE*, 7, e47981.
- De Costa W, Mohotti AJ, Wijeratne MA (2007) Ecophysiology of tea. *Brazilian Journal of Plant Physiology*, 19, 299–332.
- Dormann CF, Elith J, Bacher S, Buchmann C, Carl G, Carré G, Marquéz JRG, Gruber B, Lafourcade B, Leitão PJ, Münkemüller T, McClean C, Osborne PE, Reineking B, Schröder B, Skidmore AK, Zurell D, Lautenbach S (2013) Collinearity: A review of methods to deal with it and a simulation study evaluating their performance. *Ecography*, 36, 27–46.
- Duncan J, Saikia S, Gupta N, Biggs E (2016) Observing climate impacts on tea yield in Assam, India. *Applied Geography*, 77, 64–71.
- Eden T (1965) *Tea Tropical Agriculture Series*. Longman, London.
- Eitzinger A, Läderach P, Quiroga A, Pantoja A, Gordon J (2011a) Future Climate Scenarios for Kenya's Tea Growing Areas. International Center for Tropical Agriculture (CIAT), Cali, Colombia.

- Eitzinger A, Läderach P, Quiroga A, Pantoja A, Gordon J (2011b) Future Climate Scenarios for Uganda's Tea Growing Areas. International Center for Tropical Agriculture (CIAT), Cali, Colombia.
- Food and Agriculture Organization of the United Nations (FAO) (2016) FAOSTAT Database. <http://www.fao.org/faostat/en/#data>. (accessed on 2018-12-24)
- Gallien L, Münkemüller T, Albert CH, Boulangeat I, Thuiller W (2010) Predicting potential distributions of invasive species: Where to go from here? *Diversity and Distributions*, 16, 331–342.
- Han W, Li X, Yan P, Zhang L, Ahammed GJ (2018) Tea cultivation under changing climatic conditions. In: *Global Tea Science* (eds Sharma VS, Kumudini GMT), pp. 455–472. Burleigh Dodds Science Publishing Limited, Cambridge.
- Hannah L, Roehrdanz PR, Ikegami M, Shepard AV, Shaw MR, Tabor G, Zhi L, Marquet PA, Hijmans RJ (2013) Climate change, wine, and conservation. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 110, 6907–6912.
- Huang SB (1981) Agrometeorological index for tea growth. *Chinese Journal of Agrometeorology*, 2(3), 54–58. (in Chinese) [黄寿波 (1981) 茶树生长的农业气象指标. *农业气象*, 2(3), 54–58.]
- Huang SB, Fan XH, Yao GK (1993) Microclimate in tea tree crown and its effect on growth, development and biochemical composition of new shoots. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 4, 99–101. (in Chinese with English abstract) [黄寿波, 范兴海, 姚国坤 (1993) 丛栽茶树树冠小气候及其对新梢生育和生化成分的影响. *应用生态学报*, 4, 99–101.]
- Imbach P, Fung E, Hannah L, Navarro-Racines CE, Roubik DW, Ricketts TH, Harvey CA, Donatti CI, Läderach P, Locatelli B, Roehrdanz PR (2017) Coupling of pollination services and coffee suitability under climate change. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 114, 10438–10442.
- IPCC (2013) *Climate change 2013: The physical science basis. Working Group I Contribution to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Jin ZF, Yang D, Yao YP, Li RZ, Wang ZH (2016) Assessment on climatic potential productivity of tea in Zhejiang Province. *Chinese Journal of Ecology*, 35, 1791–1798. (in Chinese with English abstract) [金志凤, 杨栋, 姚益平, 李仁忠, 王治海 (2016) 浙江省茶叶气候生产潜力评估. *生态学杂志*, 35, 1791–1798.]
- Jin ZF, Ye JG, Yang ZQ, Sun R, Hu B, Li RZ (2014) Climate suitability for tea growing in Zhejiang Province. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 25, 967–973. (in Chinese with English abstract) [金志凤, 叶建刚, 杨再强, 孙睿, 胡波, 李仁忠 (2014) 浙江省茶叶生长的气候适宜性. *应用生态学报*, 25, 967–973.]
- Larson C (2015) Reading the tea leaves for effects of climate change. *Science*, 348, 953–954.
- Li HM, Ma YX, Liu WJ, Liu WJ (2012) Soil changes induced by rubber and tea plantation establishment: Comparison with tropical rain forest soil in Xishuangbanna, SW China. *Environmental Management*, 50, 837–848.
- Liaw A, Wiener M (2002) Classification and regression by randomForest. *R News*, 2, 18–22.
- Lobell DB, Schlenker W, Costa-Roberts J (2011) Climate trends and global crop production since 1980. *Science*, 333, 616–620.
- McCullagh P, Nelder JA (1989) *Generalized Linear Models*. CRC Press, Boca Raton, USA.
- Mondal TK, Bhattacharya A, Laxmikumaran M, Ahuja PS (2004) Recent advances of tea (*Camellia sinensis*) biotechnology. *Plant Cell, Tissue and Organ Culture*, 76, 195–254.
- Mukhopadhyay M, Mondal TK (2017) *Cultivation, Improvement, and Environmental Impacts of Tea*. Oxford University Press, Oxford.
- Nemec-Boehm RL, Cash SB, Anderson BT, Ahmed S, Griffin TS, Orians CM, Robbat AJ, Stepp RA, Han WY (2014) Climate change, the monsoon, and tea yields in China. *Agricultural and Applied Economics Association's 2014 AAEA Annual Meeting*, Minnesota.
- Nowogrodzki A (2019) How climate change might affect tea. *Nature*, 566, S10.
- Ochieng J, Kirimi L, Mathenge M (2016) Effects of climate variability and change on agricultural production: The case of small scale farmers in Kenya. *NJAS-Wageningen Journal of Life Sciences*, 77, 71–78.
- Ovalle-Rivera O, Läderach P, Bunn C, Obersteiner M, Schroth G (2015) Projected shifts in *Coffea arabica* suitability among major global producing regions due to climate change. *PLoS ONE*, 10, e0124155.
- Owuor PO, Wachira FN, Ng'etich WK (2010) Influence of region of production on relative clonal plain tea quality parameters in Kenya. *Food Chemistry*, 119, 1168–1174.
- Parry M, Canziani O, Palutikof J, van der Linden PJ, Hanson CE (2007) *Climate Change 2007: Impacts, Adaptation and Vulnerability*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Pearson RG, Dawson TP (2003) Predicting the impacts of climate change on the distribution of species: Are bioclimate envelope models useful? *Global Ecology and Biogeography*, 12, 361–371.
- Peterson AT, Papeş M, Soberón J (2008) Rethinking receiver operating characteristic analysis applications in ecological niche modeling. *Ecological Modelling*, 213, 63–72.
- Phillips SJ, Anderson RP, Schapire RE (2006) Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling*, 190, 231–259.
- Pineda E, Lobo JM (2009) Assessing the accuracy of species distribution models to predict amphibian species richness patterns. *Journal of Animal Ecology*, 78, 182–190.
- R Core Team (2017) *R: A Language and Environment for*

- Statistical Computing. <https://www.R-project.org/>. (accessed on 2019-01-13)
- Schmidhuber J, Tubiello FN (2007) Global food security under climate change. Proceedings of the National Academy of Sciences, USA, 104, 19703–19708.
- Schroth G, Läderach P, Martinez-Valle AI, Bunn C, Jassogne L (2016) Vulnerability to climate change of cocoa in West Africa: Patterns, opportunities and limits to adaptation. *Science of the Total Environment*, 556, 231–241.
- Thuiller W, Lafourcade B, Engler R, Araújo MB (2009) BIOMOD—A platform for ensemble forecasting of species distributions. *Ecography*, 32, 369–373.
- Wijeratne M, Anandacoomaraswamy A, Amarathunga M, Ratnasiri J, Basnayake B, Kalra N (2007) Assessment of impact of climate change on productivity of tea (*Camellia sinensis* L.) plantations in Sri Lanka. *Journal of the National Science Foundation of Sri Lanka*, 35, 119–126.
- Wu TW, Song LC, Li WP, Wang ZZ, Zhang H, Xin XG, Zhang YW, Zhang L, Li JL, Wu FH (2014) An overview of BCC climate system model development and application for climate change studies. *Journal of Meteorological Research*, 28, 34–56.
- Yan YJ, Li Y, Wang WJ, He JS, Yang RH, Wu HJ, Wang XL, Jiao L, Tang ZY, Yao YJ (2017) Range shifts in response to climate change of *Ophiocordyceps sinensis*, a fungus endemic to the Tibetan Plateau. *Biological Conservation*, 206, 143–150.
- Zhu GP, Fan JY, Wang ML, Chen M, Qiao HJ (2017) The importance of the shape of receiver operating characteristic (ROC) curve in ecological model evaluation—Case study of *Hlyphantria cunea*. *Journal of Biosafety*, 26, 184–190. (in Chinese with English abstract) [朱耿平, 范靖宇, 王梦琳, 陈敏, 乔慧捷 (2017) ROC曲线形状在生态位模型评价中的重要性——以美国白蛾为例. *生物安全学报*, 26, 184–190.]

(责任编辑: 张大勇 责任编辑: 时意专)

## 附录 Supplementary Material

### 附录1 本文所用茶分布点的经纬度坐标

Appendix 1 The coordinate of tea occurrence in the present paper

<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2019085-1.xlsx>

### 附录2 不同茶分布数据预测的现在和未来RCP2.6和RCP8.5情景下全球茶分布的适宜度

Appendix 2 Predicted suitability of tea distribution using different tea occurrence data under current and different future climate scenarios (RCP2.6 and RCP8.5)

<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2019085-2.pdf>

### 附录3 环境变量的Pearson相关系数矩阵

Appendix 3 Pearson correlation coefficient matrix between environmental variables

<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2019085-3.pdf>

### 附录4 基于GLC2000土地覆盖类型的重新分类

Appendix 4 Reclassification of the land cover types based on GLC2000

<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2019085-4.pdf>

### 附录5 RCP2.6情景下适宜分布区面积减少和增加最多的10个国家

Appendix 5 Top ten countries with the largest changes in suitable area for tea under the climate scenarios of RCP2.6

<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2019085-5.pdf>

### 附录6 RCP8.5情景下适宜分布区面积减少和增加最多的10个国家

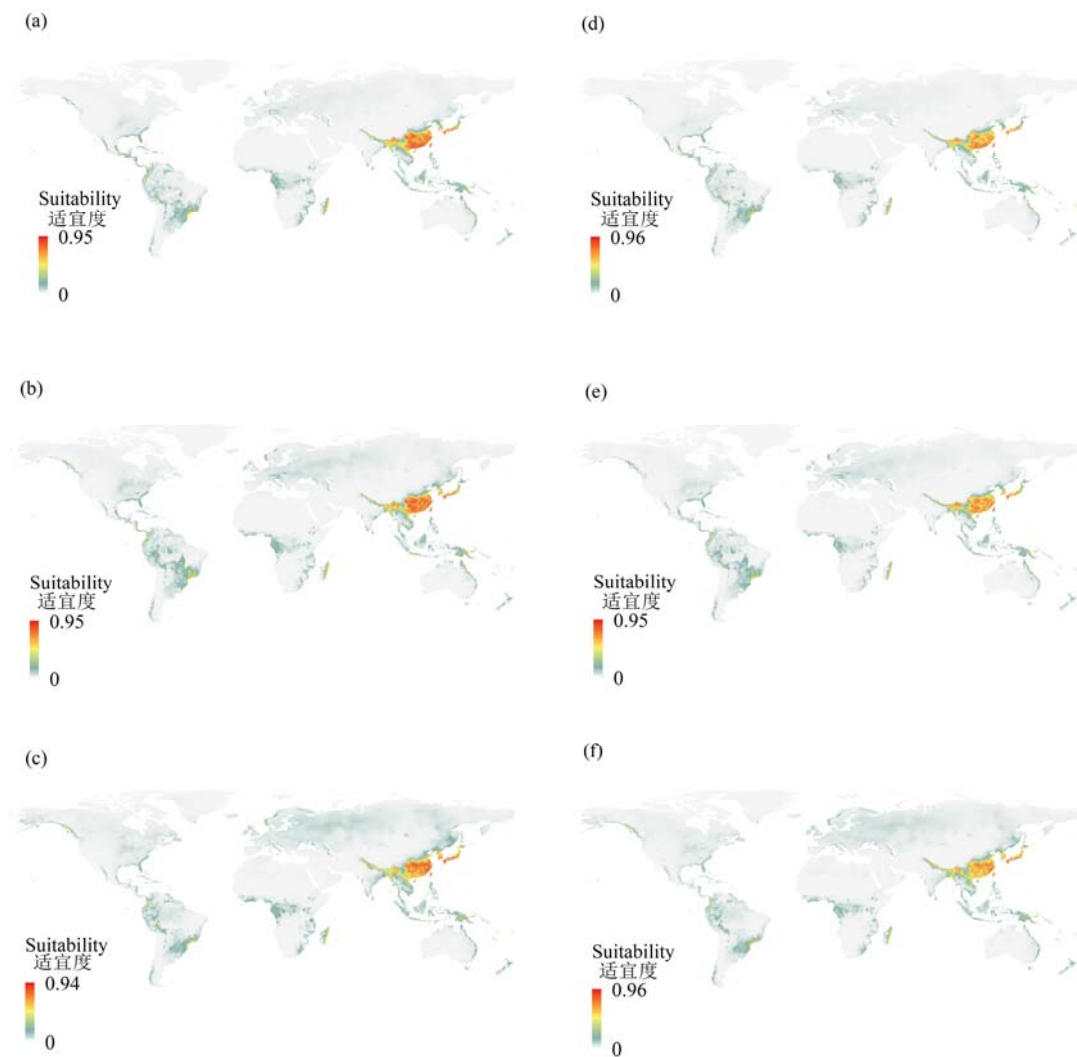
Appendix 6 Top ten countries with the largest changes in suitable area for tea under the climate scenarios of RCP8.5

<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2019085-6.pdf>



张晓玲, 李亦超, 王芸芸, 蔡宏宇, 曾辉, 王志恒. 未来气候变化对不同国家茶适宜分布区的影响. 生物多样性, 2019, 27(6): 595–606.

<http://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2019085>



附录2 不同茶分布数据预测的现在和未来RCP2.6和RCP8.5情景下全球茶分布的适宜度。图(a)、(b)和(c)是利用全部的茶分布数据预测的现在、RCP2.6和RCP8.5情景下茶分布适宜度；图(d)、(e)和(f)是随机去除中国一半的茶分布数据预测的现在、RCP2.6和RCP8.5情景下茶分布适宜度。

Appendix 2 Predicted suitability of tea distribution using different tea occurrence data under current and different future climate scenarios (RCP2.6 and RCP8.5). (a), (b), and (c) Predicted suitability using all tea occurrence data under current and two future climate scenarios (RCP2.6 and RCP8.5); (d), (e), and (f) Predicted suitability using half of tea occurrence data in China under current and two future climate scenarios (RCP2.6 and RCP8.5).

张晓玲, 李亦超, 王芸芸, 蔡宏宇, 曾辉, 王志恒. 未来气候变化对不同国家茶适宜分布区的影响. 生物多样性, 2019, 27(6): 595–606.

<http://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2019085>

### 附录3 环境变量的Pearson相关系数矩阵

Appendix 3 Pearson correlation coefficient matrix between environmental variables

	MTCQ	PWQ	PS	MDTR	MTWM	PDM	Soil pH
MTCQ	1						
PWQ	0.71	1					
PS	0.43	0.79	1				
MDTR	0.37	0.14	0.12	1			
MTWM	0.51	0.43	0.32	0.52	1		
PDM	0.20	0.02	0.26	0.56	0.10	1	
Soil pH	0.37	0.28	0.076	0.33	0.22	0.39	1

MTCQ: 最冷季平均温; PWQ: 最暖季降水量; PS: 降水季节性; MDTR: 平均日较差; MTWM: 最暖月最高温; PDM: 最干月降水量; Soil pH: 土壤酸碱度。

MTCQ, Mean temperature of coldest quarter; PWQ, Precipitation of warmest quarter; PS, Precipitation seasonality; MDTR, Mean diurnal temperature range; MTWM, Max temperature of warmest month; PDM, Precipitation of driest month.

张晓玲, 李亦超, 王芸芸, 蔡宏宇, 曾辉, 王志恒. 未来气候变化对不同国家茶适宜分布区的影响. 生物多样性, 2019, 27(6): 595–606.

<http://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2019085>

#### 附录4 基于GLC2000土地覆盖类型的重新分类

#### Appendix 4 Reclassification of land cover types based on GLC2000

土地覆盖类型 Land cover	重新分类 Reclassification
森林覆盖, 阔叶, 常绿 Tree cover, broadleaved, evergreen	
森林覆盖, 阔叶, 落叶, 郁闭 Tree cover, broadleaved, deciduous, closed	
森林覆盖, 阔叶, 落叶, 稀疏 Tree cover, broadleaved, deciduous, open	
森林覆盖, 针叶, 常绿 Tree cover, needle-leaved, evergreen	
森林覆盖, 针叶, 落叶 Tree cover, needle-leaved, deciduous	
森林覆盖, 混合叶型 Tree cover, mixed leaf type	森林 Forest
森林覆盖, 洪水淹没, 淡水 Tree cover, regularly flooded, fresh water	
森林覆盖, 洪水淹没, 咸水 Tree cover, regularly flooded, saline water	
镶嵌: 森林覆盖/ 其他自然植被 Mosaic: tree cover / other natural vegetation	
森林覆盖, 烧毁 Tree cover, burnt	
灌木覆盖, 郁闭, 常绿 Shrub cover, closed-open, evergreen	
灌木覆盖, 稀疏, 落叶 Shrub cover, closed-open, deciduous	灌木 Shrub
草本覆盖, 郁闭–稀疏 Herbaceous cover, closed-open	
稀疏草本或灌木覆盖 Sparse herbaceous or sparse shrub cover	草地 Grassland
洪水淹没的灌木和草本覆盖 Regularly flooded shrub and/or herbaceous cover	
种植和管理用地 Cultivated and managed areas	
斑块: 耕地/森林覆盖/其他自然植被 Mosaic: cropland/tree cover/other natural vegetation	耕地 Farmland
斑块: 耕地/灌木和草地覆盖 Mosaic: cropland/shrub and/or grass cover	
人工地表和相关用地 Artificial surfaces and associated areas	城市用地 Urban
裸地 Bare areas	
水体 Water bodies	
冰雪 Snow and ice	其他 Others
灌溉农业 Irrigated agriculture	

张晓玲, 李亦超, 王芸芸, 蔡宏宇, 曾辉, 王志恒. 未来气候变化对不同国家茶适宜分布区的影响. 生物多样性, 2019, 27(6): 595–606.

<http://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2019085>

#### 附录5 RCP2.6情景下适宜分布区面积减少和增加最多的10个国家

Appendix 5 Top ten countries with the largest changes in suitable area for tea under the climate scenarios of RCP2.6

国家 Countries	适宜分布区面积 Suitable area(km <sup>2</sup> )				产量(2016年) Production(t)
	现代 Current	RCP2.6	净变化 Net changes	净变化比例 Net changes(%)	
	适宜分布区减少				
巴西	739,036	620,204	-118,832	-16.1	447
玻利维亚	136,026	53,232	-82,795	-60.9	102,404
南非	139,909	57,868	-82,041	-58.6	1,251
孟加拉国	96,937	28,099	-68,839	-71.0	-
墨西哥	156,377	91,608	-64,769	-41.4	144,015
缅甸	276,391	217,706	-58,685	-21.2	64,500
澳大利亚	200,100	144,697	-55,403	-27.7	-
老挝	130,452	83,055	-47,397	-36.3	7,300
委内瑞拉	75,599	31,942	-43,658	-57.8	-
坦桑尼亚	57,717	19,770	-37,946	-65.7	387
适宜分布区增加					
中国	2,607,924	2,677,308	69,430	2.7	2,414,802
加拿大	40,873	93,616	52,742	129.0	-
美国	258,278	304,138	45,860	17.8	-
新西兰	60,411	101,156	40,745	67.5	-
日本	279,395	307,305	27,910	10.0	80,200
奥地利	1,204	24,857	23,653	1964.5	-
挪威	5,867	29,296	23,429	399.3	-
英国	21	18,118	18,098	86181.0	-
德国	833	18,163	17,330	2080.4	-
朝鲜	14,589	27,886	13,297	91.1	-

张晓玲, 李亦超, 王芸芸, 蔡宏宇, 曾辉, 王志恒. 未来气候变化对不同国家茶适宜分布区的影响. 生物多样性, 2019, 27(6): 595–606.

<http://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2019085>

#### 附录6 RCP8.5情景下适宜分布区面积减少和增加最多的10个国家

Appendix 6 Top ten countries with the largest changes in suitable area for tea under the climate scenarios of RCP8.5

国家 Countries	适宜分布区面积 Suitable area(km <sup>2</sup> )				产量(2016年) Production(t)
	现代 Current	RCP8.5	净变化 Net changes	净变化比例 Net changes(%)	
	适宜分布区减少				
巴西	739,036	341,366	-397,670	-53.8	447
缅甸	276,391	137,735	-138,656	-50.2	102,404
玻利维亚	136,026	6,029	-129,997	-95.6	1,251
墨西哥	156,377	30,915	-125,462	-80.2	-
印度尼西亚	260,214	165,283	-94,931	-36.5	144,015
孟加拉国	96,937	8,970	-87,968	-90.8	64,500
美国	258,278	185,989	-72,289	-28.0	-
老挝	130,452	65,965	-64,487	-49.4	7,300
委内瑞拉	75,599	20,594	-55,005	-72.8	-
马达加斯加	220,289	174,659	-45,630	-20.7	387
适宜分布区增加					
中国	2,607,924	2,743,012	135,088	5.2	2,414,802
加拿大	40,873	131,092	90,219	220.7	-
日本	279,395	367,374	87,979	31.5	80,200
新西兰	60,411	134,513	74,102	122.7	-
挪威	5,867	58,801	52,934	902.2	-
英国	21	51,423	51,402	244,771.4	-
朝鲜	14,589	64,769	50,180	344.0	-
俄罗斯	955	24,072	23,117	2,420.6	-
爱尔兰	247	23,021	22,774	9,220.2	-
莱索托	3,629	17,921	14,292	393.8	-



•研究报告•

# 模拟氮沉降对北京东灵山辽东栎群落 林下植物物种多样性的影响

邹安龙 马素辉 倪晓凤 蔡琼 李修平 吉成均\*

(北京大学城市与环境学院, 地表过程分析与模拟教育部重点实验室, 北京 100871)

**摘要:** 氮沉降是驱动生物多样性变化的重要因素之一。一般认为氮沉降会改变物种多样性, 而且在外源氮添加条件下, 禾草类植物和落叶灌木比杂类草和常绿灌木更具竞争优势。不过该结论更多是从高寒草甸和荒漠草原等生态系统中得到, 主要是针对同一生活型内植物之间的竞争关系, 不涉及不同生活型植物之间的相互作用, 并且由于草原和草甸等生态系统没有明显的垂直结构, 同一层次中植物的高度差异较小, 有可能高估了光照因素对植物的作用。因此从森林生态系统入手, 可以进一步阐述不同生活型植物对氮沉降的响应。本文以我国北方典型的落叶阔叶林——辽东栎(*Quercus wutaishanica*)林为研究对象, 设置CK (0 kg N·ha<sup>-1</sup>·yr<sup>-1</sup>)、N50 (50 kg N·ha<sup>-1</sup>·yr<sup>-1</sup>)和N100 (100 kg N·ha<sup>-1</sup>·yr<sup>-1</sup>) 3个梯度氮添加实验, 模拟氮沉降对温带森林生物多样性的影响。8年连续的氮添加实验结果显示: (1)氮添加显著降低了林下植物的物种丰富度和多样性, 改变了群落的物种组成; (2)氮添加提高了灌木植物的物种丰富度和多样性; 降低了草本植物的丰富度; (3)氮添加降低了禾草类植物的重要值, 提高了杂类草的重要值。该研究表明, 长期氮添加会显著改变林下植物的物种组成, 不同生活型植物对氮添加的响应亦有所差别。造成该现象的原因可能是由土壤环境变化(如养分含量提高, pH值下降)和植物获取光照能力强弱(如灌木植物获取光资源要多于草本植物)导致。

**关键词:** 氮沉降; 物种丰富度; 辽东栎; 林下植物; 物种多样性

## Response of understory plant diversity to nitrogen deposition in *Quercus wutaishanica* forests of Mt. Dongling, Beijing

Anlong Zou, Suhui Ma, Xiaofeng Ni, Qiong Cai, Xiuping Li, Chengjun Ji\*

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

**Abstract:** Nitrogen deposition is one of the major driving factors for biodiversity. Generally speaking, graminoids and deciduous shrubs compete more for nitrogen than forbs and evergreen shrubs. However, previous studies have mainly focused on a single life-form of plants in alpine meadows or desert steppes, ignoring the range of different life-forms across different habitats. Furthermore, there is no obvious canopy or vertical structure in these ecosystems that might exacerbate light limitation. Hence, there need to be more nitrogen experiments in other more complicated ecosystems (e.g. forest ecosystem) to better understand how nitrogen affects understory plants. We conducted an 8-year N fertilization experiment with three treatment levels (0 kg N·ha<sup>-1</sup>·yr<sup>-1</sup>, 50 kg N·ha<sup>-1</sup>·yr<sup>-1</sup>, 100 kg N·ha<sup>-1</sup>·yr<sup>-1</sup>) in the *Quercus wutaishanica* forest at Mt. Dongling, Beijing to study the response of temperate forest understory plants to nitrogen deposition. We found that: (1) Nitrogen addition reduced the species richness and biodiversity of understory plants and changed the species composition and community structure significantly. (2) Nitrogen addition increased richness of the shrub layer, but decreased richness of the herbaceous layer. (3) Graminoids responded negatively to nitrogen deposition, while forbs were positively affected. The study shows that richness and species composition change differently in response to nitrogen deposition for different life-forms of plants. In

收稿日期: 2018-12-30; 接受日期: 2019-05-16

基金项目: 国家自然科学基金(31770431)

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

fact, the entire community of understory plants may shift in response to a change in soil resources (e.g. increase in nutrient contents and decrease in pH) and light availability (e.g. shrubs can access light easier than herbs).

**Key words:** nitrogen deposition; species richness; *Quercus wutaishanica*; understory plants; biodiversity

生物多样性是衡量生态系统结构与功能的重要指标之一,也是人类社会赖以生存和发展的基础(Duffy et al, 2017)。氮沉降速率增加是导致生物多样性改变的重要驱动因子(Sala et al, 2000)。一般认为,长期低水平的氮沉降速率(如 $10 \text{ kg N}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{yr}^{-1}$ )或中等水平的氮沉降速率(如 $25 \text{ kg N}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{yr}^{-1}$ )都会影响物种多样性(Stevens et al, 2004; Clark & Tilman, 2008)。目前,我国氮沉降平均速率为 $0.42\text{--}24.2 \text{ kg N}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{yr}^{-1}$ ,部分地区甚至超过了 $60 \text{ kg N}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{yr}^{-1}$ (Lü & Tian, 2007; Niu et al, 2017)。因此,研究氮沉降对我国物种多样性的影响对于阐明未来大气氮沉降持续增加情况下区域生态系统结构和功能的变化具有重要意义。

目前,关于氮沉降对生物多样性的影响机制的主流看法是:由于物种自身特性(如解剖结构、对养分的利用策略和对环境变化的抗干扰性等)和对资源(如土壤养分和光资源等)的竞争能力存在差异,致使不同物种对氮沉降的响应不同,进而导致生物多样性发生改变(Harpole & Tilman, 2007; 鲁显楷等, 2008)。一般认为,在外源氮添加条件下,禾草类植物和落叶灌木比杂类草和常绿灌木更具竞争优势(Bretharte et al, 2008)。不过前人的研究更多是在高寒草甸和荒漠草原等生态系统中进行(Tian et al, 2018),主要是横向比较同一生活型不同物种之间的竞争关系,而针对不同生活型植物之间的相互作用研究较少(Johannes et al, 2001);而且草原和草甸等生态系统缺乏高大乔木的遮光作用,有可能夸大了光照对植物的影响(Bretharte et al, 2008)。因此有必要在森林生态系统开展相关实验,以期进一步理解生物多样性对氮沉降的响应机制。

森林生态系统作为陆地生态系统的主体,在全球碳循环中起着极其重要的作用(Falkowski et al, 2000; 樊后保等, 2007)。一般认为,森林有着更高的氮沉降速率,氮沉降对森林生态系统的影响要大于其他陆地生态系统(Gilliam & Roberts, 2003)。森林生态系统的结构和功能一般比较复杂,其多样性的变化更多和林下植物多样性变化有关(Gilliam,

2007)。氮沉降对森林生态系统林下生物多样性的影响也常有报道(Strengbom et al, 2001; Gilliam, 2006),但是关于氮沉降对生物多样性以及不同生活型植物的影响仍尚有争议。有研究认为氮沉降会降低林下植物的物种多样性(Hedwall et al, 2013; Walter et al, 2017);然而Du (2017)在温带针叶林进行的3年氮添加实验却发现,氮添加并未改变林下植物的物种多样性;胡钧宇等(2014)在温带针阔混交林进行的为期1年的施肥实验表明,低氮处理使林下物种多样性增加,高氮处理则有抑制作用。大部分研究表明:森林生态系统不同生活型植物对氮沉降的响应与草原草甸等生态系统不同生活型植物对氮沉降的响应大体相同,即氮沉降能够促进禾草类植物和落叶灌木的生长,抑制杂类草和常绿灌木的生长(Dobben et al, 1999; Strengbom & Nordin, 2012)。不过也有研究表明,氮沉降对草本植物和灌木植物生长均无显著影响(Lu et al, 2010)。当然,氮沉降对生物多样性的影响还因施肥时间长短不同存在差异(Bobbink et al, 2010; Gilliam et al, 2016)。有研究发现,3年的氮沉降提高了林下植物曲芒发草(*Deschampsia flexuosa*)的丰富度,而4年氮沉降却降低了曲芒发草的丰富度(Strengbom et al, 2003; Nordin et al, 2009)。因此,有必要进行长时间连续性的施肥实验,进一步探究氮沉降对森林物种多样性的影响。

目前全球温带森林的平均氮沉降水平为 $5.5\text{--}15 \text{ kg N}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{yr}^{-1}$ ,并且以一定的速率逐年上升(Du et al, 2013)。在温带森林中,由于生物对氮素的需求率往往大于土壤有机氮的矿化速率,外源氮添加会影响生物对氮素的供求关系,致使温带森林的物种多样性对外源氮添加更加敏感(Vitousek & Howarth, 1991)。因此讨论氮沉降对温带森林生物多样性的影响具有很好的指示意义。辽东栎(*Quercus wutaishanica*)是我国北方常见的落叶阔叶树种之一,广泛分布于黄河流域以北地区。以辽东栎为主要优势种或建群种的森林群落是我国暖温带中比较稳定的植被类型,其对水土保持以及维持群落结构的稳定性具有重要作用(孙书存和陈灵芝, 2000; 高贤明



等, 2001)。本研究以辽东栎林为研究对象, 参照国内外现有的施肥平台的氮浓度梯度(Du et al, 2013)设置CK (0 kg N·ha<sup>-1</sup>·yr<sup>-1</sup>)、N50 (50 kg N·ha<sup>-1</sup>·yr<sup>-1</sup>)和N100 (100 kg N·ha<sup>-1</sup>·yr<sup>-1</sup>) 3个梯度, 通过8年的野外控制氮添加实验, 拟探讨以下2个问题: (1)氮添加对林下植物物种多样性有何影响; (2)不同生活型植物对氮添加的响应有何不同。

## 1 材料与方法

### 1.1 实验样地概况

本实验样地位于北京东灵山中国科学院森林生态系统定位研究站, 其地理坐标为39.97° N, 115.43° E。该地区属于温带半湿润季风气候, 年平均气温3–5℃, 年降水量550–680 mm, 降水多集中在6–8月, 占全年降水量的70%–80%。研究区主要土壤类型为棕壤土(孙书存和陈灵芝, 2000; 高贤明等, 2001)。研究区域乔木层主要优势种为辽东栎, 次优势种为大叶白蜡(*Fraxinus rhynchophylla*)、北京丁香(*Syringa pekinensis*)等; 林下植物主要包括落叶灌木土庄绣线菊(*Spiraea pubescens*)、照山白(*Rhododendron micranthum*)、大花溲疏(*Deutzia grandiflora*)、胡枝子(*Lespedeza bicolor*)和多年生草本野青茅(*Deyeuxia arundinacea*)、细叶薹草(*Carex rigescens*)、银背风毛菊(*Saussurea nivea*)等(姚辉等, 2015)。

### 1.2 实验设置

实验样地建立于2011年, 并于同年开始进行氮添加梯度实验。实验共设置3种氮添加水平: CK (0 kg N·ha<sup>-1</sup>·yr<sup>-1</sup>)、N50 (50 kg N·ha<sup>-1</sup>·yr<sup>-1</sup>)和N100 (100 kg N·ha<sup>-1</sup>·yr<sup>-1</sup>)。基于相似的立地条件将实验样地按照3种处理 × 3个重复的规格随机分为9个小样方, 每个小样方面积20 m × 20 m, 小样方之间设置10 m的过渡带。

实验所用氮肥为尿素(CO(NH<sub>2</sub>)<sub>2</sub>), 从2011年开始, 每年施肥6次, 分别于5–10月每月初进行。N50处理尿素用量725 g/次, N100处理尿素用量1,450 g/次。施肥前, 按照浓度要求将相应质量的尿素溶于30 L水中, 彻底溶解后用喷雾器在实验样方均匀喷洒, 对照(CK)样方仅喷洒相同质量的水。

在2011年实验开始前和2018年5月初(距上次施肥时间间隔6个月), 在每个样方随机取5个点用内径5 cm的土钻采集0–20 cm表层土壤。带回实验室

用50 mL KCl (1 mol/L)溶液浸提, 然后用酸度计(pH S–3B, 上海精科)测定pH值; 使用元素分析仪(Elementar Vario EL III, Hanau, Germany)测定土壤全氮(TN)和全碳(TC)含量, 用钼锑抗比色法测定土壤全磷(TP)含量(王乔妹怡等, 2016)。

在2018年8月初(距离上次氮添加时间间隔约1个月), 在每个样方随机挑选土庄绣线菊、大花溲疏、野青茅、细叶薹草、瓣蕊唐松草(*Thalictrum petaloideum*)植株各5株。每株植株随机采集20片长势健康的叶片, 带回实验室用65℃烘箱烘干至恒重, 然后用元素分析仪测定叶片全氮和全碳含量。

草本层主要是多年生草本植物, 灌木层主要是落叶灌木。氮添加前, 对各样地草本层和灌木层物种丰富度、高度和盖度进行多重比较, 发现物种丰富度、高度和盖度指标均无显著差异( $P > 0.1$ ), 故可认为各样地的初始立地环境近似。为调查每个样方的物种丰富度和盖度变化情况, 于2011年8月和2018年8月, 在每个20 m × 20 m实验样方中, 按照梅花布点分别设置5个5 m × 5 m的灌木小样方和5个1 m × 1 m的草本小样方, 分别测定灌木和草本植物的物种数、高度和盖度。利用精度为0.01 cm的卷尺测量植物最高处离地面的距离作为植物高度, 通过外形表观计算植物占样方的投影面积作为植物盖度。

### 1.3 数据处理

物种丰富度( $S$ )指单位面积(1 m<sup>2</sup>)样方内出现的物种数, 其计算公式为:

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

物种多样性用Shannon-Wiener多样性指数( $H$ )进行计算:

$$H = -\sum P_i \ln P_i \quad (2)$$

其中,  $P_i$ 为样方中物种 $i$ 的相对重要值,  $P_i = N_i / N$ 为物种 $i$ 的绝对重要值,  $N$ 为物种 $i$ 所在样方中所有物种的重要值之和(Kempton & Taylor, 1976; Alatalo, 1981)。

重要值( $IV$ ) = (相对盖度 + 相对密度 + 相对高度) / 3 (3)

逐一计算每种物种在每个样方中的盖度、多度和高度, 而后用该物种的盖度、多度和高度占所在草本或者灌木小样方的总物种盖度、多度和高度的

相对值,作为该物种的相对盖度、相对密度和相对高度。

本研究根据不同物种组成,将林下植物分为草本植物和灌木植物两个功能群。基尼系数(Gini)是衡量不同功能群高度差距的指标(Weiner & Solbrig, 1984; Ren et al, 2010),可反映物种对光的竞争能力。基尼系数(Gini)越大,表示功能群之间对光的竞争能力差异越明显。其计算公式为:

$$\text{Gini} = \frac{\sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n |X_i - X_j|}{2n^2 \bar{X}} \quad (4)$$

其中,  $X_i$ 和 $X_j$ 表示两个功能群*i*和*j*的植株平均高度,  $n$ 表示功能群数量,  $\bar{X}$ 表示所有功能群植株的平均高度。

#### 1.4 统计分析

采用Microsoft Excel 2007整理数据,利用单因素方差分析(one-way ANOVA)比较不同施肥处理的物种丰富度、高度和盖度变化,先用Levene检验方差齐性,若数据满足齐性检验,则采用最小显著性差异法(least significant difference, LSD)对样方土壤理化性质、物种丰富度、高度以及盖度进行多重比较( $P = 0.05$ ),否则用Tamhane's T2进行分析。用R 3.5.1的ineq package测定不同功能群基尼系数的变化。文中数据均为平均值  $\pm$  标准误差,统计分析均在SPSS 22.0中完成,制图在SigmaPlot 12.0中完成。

## 2 结果

### 2.1 氮添加对林下植物物种组成与群落结构的影响

2018年的物种调查结果表明,辽东栎林样地内共出现43种林下植物,其中草本层植物32种,主要为禾本科、莎草科、菊科和毛茛科;灌木层植物11种,多为落叶灌木,主要隶属于豆科、蔷薇科、杜鹃花科和虎耳草科。比较各个处理的植物群落的物种组成发现(表1),氮添加改变了辽东栎林下植物的物种组成。具体表现为:未添加氮素的对照样方(CK)中,草本层植物有28种,灌木层植物有8种,其物种数均大于施肥处理。N50处理草本层植物23种,灌木植物9种;N100处理草本层植物20种,灌木植物10种。样方内物种数随着植物氮浓度增加而减少,尤其是非禾本科植物最明显,如百合科的藜芦(*Ver-*

*trum nigrum*)和大戟科的乳浆大戟(*Euphorbia esula*) 在氮添加处理下均消失。同时,实验处理后还出现了一些偶见种,如草本层出现了败酱科的黄花败酱(*Patrinia scabiosaefolia*)和菊科的黄瓜菜(*Paraxeris denticulate*)等;灌木层出现了圆叶鼠李(*Rhamnus globose*)和牛叠肚等(*Rubus crataegifolius*)。

氮添加显著改变了林下植物的优势种或优势种重要值。2011年,各处理草本层和灌木层植物主要物种的重要值均无显著差异(表2)。经过8年的施肥实验,各处理的优势种或者优势种的重要值发生了改变:对于草本层植物而言,CK处理中,野青茅、细叶薹草和银背风毛菊是位居前三的优势种,其重要值分别为10.16%、39.95%和9.77%,合计占总优势度的59.88%;N50和N100处理中,位居前三的优势种均为野青茅、银背风毛菊以及瓣蕊唐松草,三者优势度之和分别占总优势度的58.27%和51.99%。随着氮浓度升高,细叶薹草重要值呈下降趋势,N50、N100处理与CK处理差异显著( $P < 0.05$ );野青茅的重要值也有下降趋势,但统计学差异不显著。对于灌木层植物而言,CK处理中,土庄绣线菊、照山白以及胡枝子为位居前三的优势种,三者优势度之和占总优势度的52.17%;N50处理中,位居前三的优势种为照山白、土庄绣线菊和胡枝子,合计占总优势度的63.41%;N100处理位居前三的优势种为大花溲疏、胡枝子和照山白,合计占总优势度的70.04%。氮添加明显提高了大花溲疏的重要值,实验组与对照组差异显著( $P < 0.05$ );土庄绣线菊的重要值随氮浓度升高不断降低,N100处理与CK处理差异显著( $P < 0.05$ )。

### 2.2 氮添加对林下植物物种多样性的影响

从图1A中可以看出,长期氮添加显著降低了群落林下植物物种丰富度,实验处理与对照处理差异显著( $P < 0.05$ )。CK、N50和N100处理的物种丰富度分别为6.49、5.21和4.72;氮添加处理和对照处理Shannon-Wiener指数差异显著,CK、N50和N100处理的指数分别为1.25、1.04和0.98,说明随着氮浓度升高,林下植物的生物多样性降低(图1B)。

研究结果显示:氮添加对草本层植物的物种丰富度有抑制作用,N50、N100与CK差异显著( $P < 0.05$ ),三种处理的物种丰富度分别为5.70、4.67和4.41(图2A);Shannon-Wiener指数随着氮沉降水平

**表1 2018年各处理的林下植物基本情况, 其中‘+’代表有该物种, ‘-’代表无该物种。CK、N50、N100分别表示0、50、100 kg N·ha<sup>-1</sup>·yr<sup>-1</sup>氮添加处理。**

Table 1 Conditions of understory plants during experiment in 2018, and ‘+’ means plots have this species, ‘-’ means plots do not have this species. CK, N50, N100 denote nitrogen addition 0, 50, 100 kg N·ha<sup>-1</sup>·yr<sup>-1</sup>, respectively.

物种 Species	平均高度 Average height (cm)	平均盖度 Average cover (%)	CK	N50	N100	物种 Species	平均高度 Average height (cm)	平均盖度 Average cover (%)	CK	N50	N100
<b>草本 Herbs</b>						莠竹 <i>Microstegium nodosum</i>	39.85	0.30	+	+	+
细叶薹草 <i>Carex rigescens</i>	15.56	14.91	+	+	+	香茶菜 <i>Rabdosia amethystoides</i>	68.27	0.20	+	-	+
野青茅 <i>Deyeuxia arundinacea</i>	30.32	33.21	+	+	+	费菜 <i>Sedum aizoon</i>	28.12	0.10	+	-	+
银背风毛菊 <i>Saussurea nivea</i>	15.47	19.68	+	+	+	展枝沙参 <i>Adenophora divaricata</i>	43.55	0.06	+	+	-
瓣蕊唐松草 <i>Thalictrum petaloideum</i>	23.25	9.43	+	+	+	裂叶蒿 <i>Artemisia tanacetifolia</i>	58.28	0.15	+	-	-
糙苏 <i>Phlomis umbrosa</i>	45.27	1.96	+	+	-	乳浆大戟 <i>Euphorbia esula</i>	33.36	0.24	+	-	-
穿山龙 <i>Dioscorea nipponica</i>	23.43	2.28	+	+	+	斑叶堇菜 <i>Viola variegata</i>	18.34	0.32	-	+	-
小红菊 <i>Dendranthema chanetii</i>	13.79	2.71	+	+	+	黄花败酱 <i>Patrinia scabiosaefolia</i>	30.78	0.28	-	+	-
白及 <i>Bletilla striata</i>	26.67	1.43	+	+	-	裂叶堇菜 <i>Viola dissecta</i>	15.38	0.58	-	+	-
三脉紫菀 <i>Aster ageratoides</i>	33.36	1.65	+	+	+	黄瓜菜 <i>Paraixeris denticulata</i>	18.68	0.30	-	-	+
棉团铁线莲 <i>Clematis hexapetala</i>	29.38	1.25	+	+	+	<b>灌木 Shrubs</b>					
藜芦 <i>Veratrum nigrum</i>	31.63	1.67	+	-	-	土庄绣线菊 <i>Spiraea pubescens</i>	143.78	10.96	+	+	+
苍术 <i>Atractylodes lancea</i>	34.02	1.18	+	+	-	大花溲疏 <i>Deutzia grandiflora</i>	108.33	13.68	+	+	+
地榆 <i>Sanguisorba officinalis</i>	27.58	1.37	+	-	+	胡枝子 <i>Lespedeza bicolor</i>	98.82	17.45	+	+	+
龙须菜 <i>Asparagus schoberioides</i>	35.55	0.52	+	+	+	照山白 <i>Rhododendron micranthum</i>	102.96	22.78	+	+	+
轮叶沙参 <i>Adenophora tetraphylla</i>	44.08	0.35	+	-	-	六道木 <i>Abelia biflora</i>	272.94	15.33	+	+	+
蒙古风毛菊 <i>Saussurea mongolica</i>	36.25	1.24	+	+	+	三裂绣线菊 <i>Spiraea trilobata</i>	77.39	5.61	+	+	+
茜草 <i>Rubia cordifolia</i>	23.14	0.62	+	+	+	小花溲疏 <i>Deutzia parviflora</i>	129.48	5.29	+	+	+
四叶葎 <i>Galium bungei</i>	18.85	0.33	+	+	+	迎红杜鹃 <i>Rhododendron mucronulatum</i>	124.76	3.24	+	+	+
玉竹 <i>Polygonatum odoratum</i>	16.92	0.75	+	+	+	金银忍冬 <i>Lonicera maackii</i>	176.50	4.36	-	+	+
小柴胡 <i>Bupleurum tenue</i>	14.58	0.30	+	+	+	圆叶鼠李 <i>Rhamnus globosa</i>	85.43	0.50	-	-	+
蒙古蒿 <i>Artemisia mongolica</i>	78.64	0.28	+	-	-	牛叠肚 <i>Rubus crataegifolius</i>	68.95	0.80	-	-	+
鸡腿堇菜 <i>Viola acuminata</i>	13.23	0.35	+	+	+						

升高有不断下降趋势, 但统计学上差异不显著(图 2B); 各处理间植物高度差异不显著(图2C); 盖度随浓度升高而升高, 各处理差异显著( $P < 0.05$ )。

8年氮添加显著提高了灌木层植物的物种丰富度和多样性, 三种处理的物种丰富度分别为6.00、6.58和6.92 (图3A), Shannon-Wiener 指数为1.03、1.20、1.39 (图3B); 随着氮浓度升高, 灌木层植物高度和盖度也不断增大, 实验处理与对照处理差异显著( $P < 0.05$ )(图3C, D)。

基尼系数是衡量不同功能群高度不对称性的指标, 系数越大, 代表两个功能群的高度不对称性越大。2011年, 各处理灌木层植物和草本层植物两个功能群的基尼系数无显著差异, 经过8年氮添加

实验, CK, N50和N100处理基尼系数差异显著( $P < 0.05$ ), 三者的值分别为0.32, 0.35和0.36 (图4)。

### 2.3 氮添加对林下优势种叶片元素含量和土壤元素含量的影响

长时间的氮添加处理并未明显改变林下优势种叶片中的元素含量, 除土庄绣线菊和野青茅叶片全碳含量在N100处理中与CK处理差异显著外, 其余林下植物的叶片元素含量均无显著差异( $P > 0.05$ )(图5)。

2011年实验开始前, 各小样方中土壤元素含量均无显著差异( $P > 0.1$ ), 土壤中全碳、全氮、全磷含量分别为20.79、1.79、0.38 mg/g, 土壤pH值为7.07。经过8年的氮添加处理, 各处理土壤中的全碳、全

表2 氮添加对2011年和2018年不同处理优势物种重要值变化的影响(平均值 ± 标准误差,  $n = 3$ )。不同字母表示各处理差异显著( $P < 0.05$ )。CK、N50、N100含义同表1。

Table 2 Influence of nitrogen addition on dominant species importance value of different treatments in 2011 and 2018 (mean ± SE,  $n = 3$ ). Different lowercase letters indicate significant difference among treatments ( $P < 0.05$ ). CK, N50, N100 see Table 1.

物种 Species	2011			2018		
	CK	N50	N100	CK	N50	N100
<b>草本 Herbaceous</b>						
细叶薹草 <i>Carex rigescens</i>	15.53 ± 3.93 <sup>a</sup>	14.25 ± 1.95 <sup>a</sup>	20.53 ± 1.11 <sup>a</sup>	10.16 ± 0.98 <sup>a</sup>	8.29 ± 0.36 <sup>a</sup>	4.17 ± 0.21 <sup>b</sup>
野青茅 <i>Deyeuxia arundinacea</i>	40.82 ± 5.15 <sup>a</sup>	36.64 ± 4.11 <sup>a</sup>	32.14 ± 3.66 <sup>a</sup>	39.95 ± 7.41 <sup>a</sup>	35.94 ± 3.91 <sup>a</sup>	34.24 ± 4.66 <sup>a</sup>
银背风毛菊 <i>Saussurea nivea</i>	8.26 ± 3.99 <sup>a</sup>	9.73 ± 1.28 <sup>a</sup>	8.49 ± 2.29 <sup>a</sup>	9.77 ± 2.45 <sup>a</sup>	12.49 ± 4.78 <sup>a</sup>	8.78 ± 1.75 <sup>a</sup>
瓣蕊唐松草 <i>Thalictrum petaloideum</i>	3.73 ± 1.31 <sup>a</sup>	4.17 ± 2.45 <sup>a</sup>	7.18 ± 1.74 <sup>a</sup>	4.73 ± 1.53 <sup>a</sup>	9.84 ± 4.12 <sup>a</sup>	8.97 ± 3.93 <sup>a</sup>
<b>灌木 Shrubs</b>						
土庄绣线菊 <i>Spiraea pubescens</i>	22.32 ± 3.53 <sup>a</sup>	18.17 ± 5.41 <sup>a</sup>	18.74 ± 6.22 <sup>a</sup>	21.19 ± 3.03 <sup>a</sup>	20.81 ± 2.48 <sup>a</sup>	9.30 ± 3.63 <sup>b</sup>
大花溲疏 <i>Deutzia grandiflora</i>	12.57 ± 2.57 <sup>a</sup>	11.64 ± 2.39 <sup>a</sup>	12.53 ± 3.26 <sup>a</sup>	7.00 ± 2.12 <sup>a</sup>	15.80 ± 4.64 <sup>b</sup>	26.12 ± 2.52 <sup>b</sup>
胡枝子 <i>Lespedeza bicolor</i>	15.18 ± 2.10 <sup>a</sup>	13.09 ± 3.72 <sup>a</sup>	16.08 ± 4.64 <sup>a</sup>	15.15 ± 6.16 <sup>a</sup>	20.10 ± 1.91 <sup>a</sup>	22.33 ± 6.26 <sup>a</sup>
照山白 <i>Rhododendron micranthum</i>	11.56 ± 5.66 <sup>a</sup>	13.99 ± 2.81 <sup>a</sup>	16.50 ± 1.78 <sup>a</sup>	15.83 ± 4.44 <sup>a</sup>	22.50 ± 3.73 <sup>a</sup>	21.59 ± 2.82 <sup>a</sup>
六道木 <i>Abelia biflora</i>	9.31 ± 1.54 <sup>a</sup>	9.93 ± 5.22 <sup>a</sup>	6.84 ± 1.06 <sup>a</sup>	8.80 ± 5.55 <sup>a</sup>	13.50 ± 8.48 <sup>a</sup>	12.50 ± 3.73 <sup>a</sup>

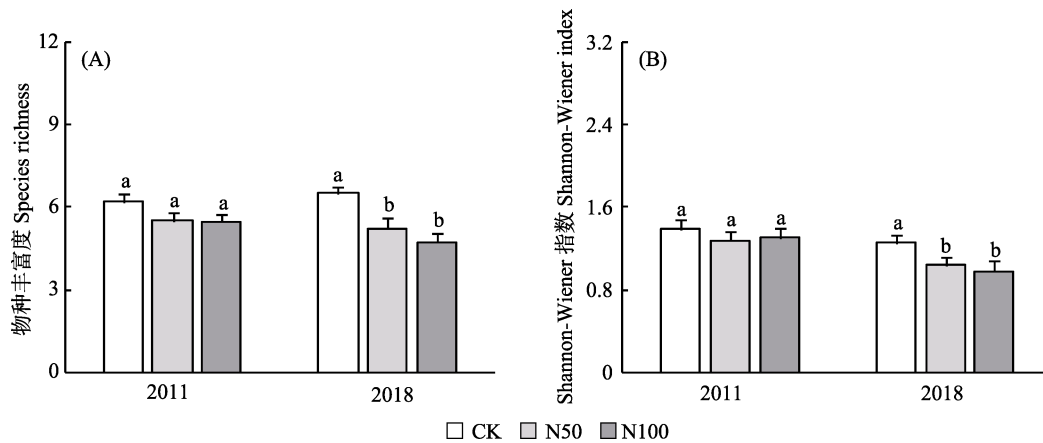


图1 氮添加对2011年和2018年林下植物物种丰富度和Shannon-Wiener指数的影响(平均值 ± 标准误差,  $n = 3$ )。不同小写字母表示各处理差异显著( $P < 0.05$ )。CK、N50、N100含义同表1。

Fig. 1 Species richness and Shannon-Wiener index of understory plant varied with nitrogen addition in 2011 and 2018 (mean ± SE,  $n = 3$ ). Different lowercase letters indicate significant difference among treatments ( $P < 0.05$ ). CK, N50, N100 see Table 1.

氮、全磷含量差异显著( $P < 0.05$ )(图6A、B、C), 且氮添加显著降低了土壤的pH值, CK、N50、N100处理的土壤pH值分别为6.83、6.50、6.18 (图6D)。

### 3 讨论

#### 3.1 导致林下生物多样性变化的原因

物种丰富度和多样性是群落的重要特征。一般认为群落对于长期环境变化的响应是分阶段进行的, 先是群落结构发生变化, 然后是群落物种消失或者转移, 最后导致群落物种多样性发生变化 (Smith et al, 2009)。本研究发现, 施肥导致群落优势

种、群落结构以及生物多样性均发生了显著变化, 这与前人的研究结果一致(Wilson & Tilman, 1993; Gilliam, 2006)。当前关于氮添加造成群落物种多样性降低的原因主要有两种假说(鲁显楷等, 2008)。一种是内在机理假说: 该假说认为植物对于N素的利用特性不同, 对N素的耐受程度也不同(Aerts & van der Peijl, 1993)。Bobbink等(1998)的研究发现, 氮添加明显提高了对N素转化快的偃麦草(*Elytrigia repens*)的丰富度, 降低了对N素转化慢的北美小须芒草(*Schizachyrium scoparium*)的丰富度。我们的结果显示, 尽管林下植物的优势种或者优势种的重要



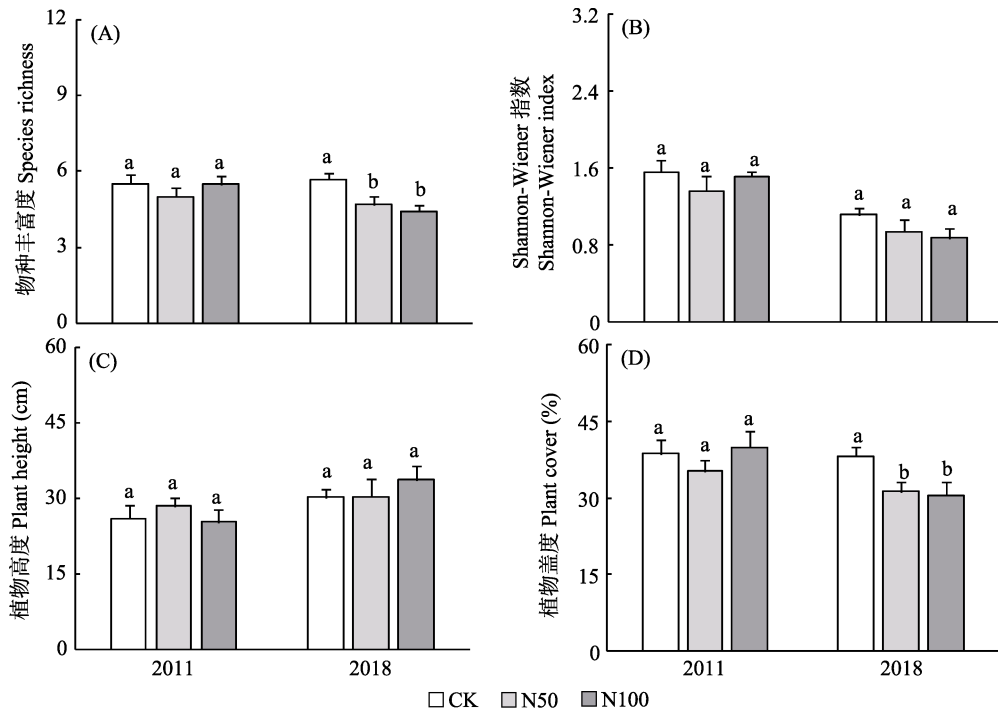


图2 氮添加对2011年和2018年草本层植物物种丰富度、Shannon-Wiener指数、植物高度、植物盖度的影响(平均值 ± 标准误差,  $n = 3$ )。不同小写字母表示各处理差异显著( $P < 0.05$ )。CK、N50、N100含义同表1。

Fig. 2 Species richness, Shannon-Wiener index, plant height and plant cover of herbaceous varied with nitrogen addition in 2011 and 2018 (mean ± SE,  $n = 3$ ). Different lowercase letter indicates significant difference among treatments ( $P < 0.05$ ). CK, N50, N100 see Table 1.

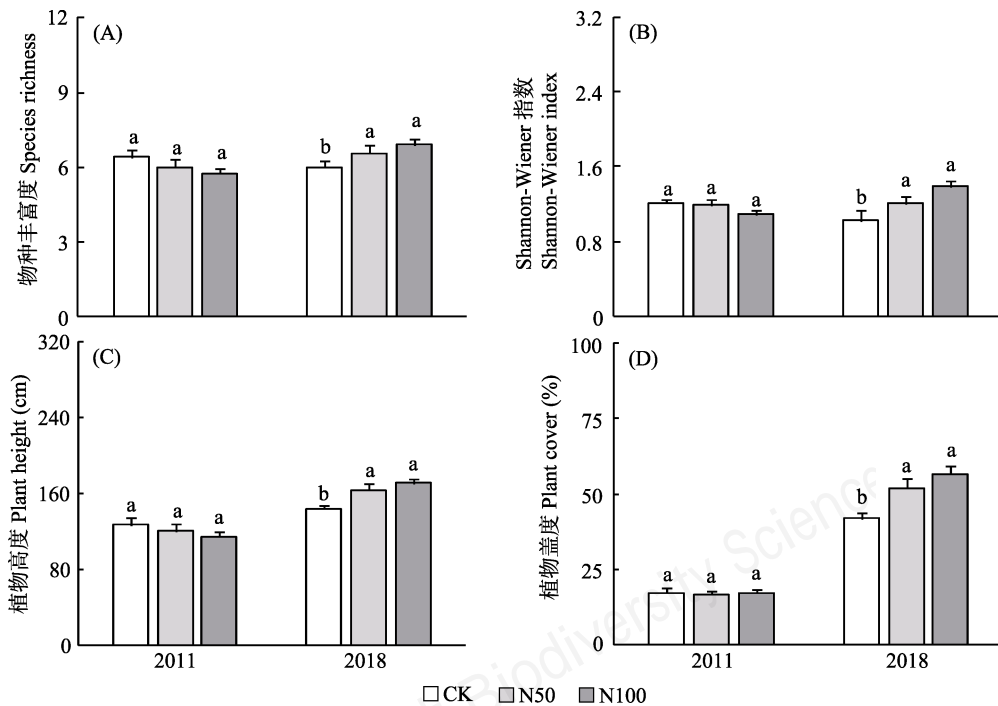


图3 氮添加对2011年和2018年灌木层植物物种丰富度、Shannon-Wiener指数、植物高度、植物盖度的影响(平均值 ± 标准误差,  $n = 3$ )。不同小写字母表示各处理差异显著( $P < 0.05$ )。CK、N50、N100含义同表1。

Fig. 3 Species richness, Shannon-Wiener index, plant height and plant cover of shrubs varied with nitrogen addition in 2011 and 2018 (mean ± SE,  $n = 3$ ). Different lowercase letters indicate significant difference among treatments ( $P < 0.05$ ). CK, N50, N100 see Table 1.



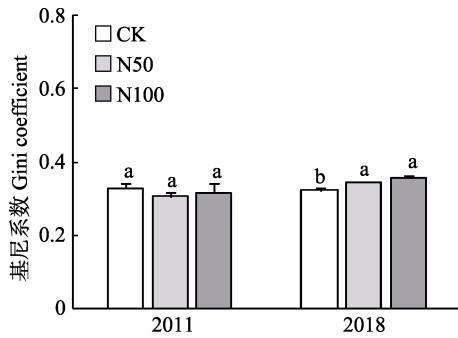


图4 氮添加对2011年和2018年林下植物基尼系数的影响(平均值 ± 标准误差,  $n = 3$ )。不同小写字母表示各处理差异显著( $P < 0.05$ )。CK、N50、N100含义同表1。

Fig. 4 The Gini coefficient of understory plants varied with nitrogen addition (mean ± SE,  $n = 3$ ). Different lowercase letters indicate significant difference among treatments ( $P < 0.05$ ). CK, N50, N100 see Table 1.

值发生了改变,但是各处理的林下植物叶片全碳和全氮含量差异并不显著(图5),说明这些物种对于土壤中N素的利用效率可能无明显区别。另一种是外在机理假说:该假说认为外源氮添加会提高土壤养分的均一性,增大各物种生态位的重叠部分,使物种竞争加剧,从而降低物种丰富度(Hutchings et al, 2003)。Wedin和Tilman (1993)的研究发现,外源氮输入提高了土壤中的元素含量,满足了高需氮植物(high N-requiring species)草地早熟禾(*Poa pratensis*)和冰草(*Agropyron scabra*)的营养需求,从而提高了其在群落中的竞争力。我们的结果与之一致,经过8

年的施肥,各处理组中土壤的全碳、全氮和全磷含量差异显著( $P < 0.05$ ),说明外源氮添加改变了土壤中的养分情况,致使种间竞争加剧,进而导致物种多样性降低(图6A、B、C)。还有研究认为,氮沉降会降低土壤pH值,可能导致土壤中有毒害离子积累,使一些不耐酸和(或)对有毒离子敏感的物种消失,从而降低物种多样性(Carroll et al, 2003; Stevens et al, 2006; Tian et al, 2016)。我们的研究表明,氮添加显著降低了土壤的pH值(图6D),有可能导致某些对土壤环境变化敏感的物种消失(Horswill et al, 2008; Fang et al, 2012)。

综上,本研究认为导致林下生物多样性减少的原因符合外在机理假说:氮添加改变了土壤的各项理化性质,使某些对土壤环境变化敏感的物种消失或转移,进而降低了生物多样性。

### 3.2 不同生活型植物对氮添加的响应

不同生活型植物由于自身结构、对养分的利用策略以及对环境变化的抗干扰性不同而对氮添加的响应存在差异(Chapin III, 2003)。有研究认为,维管植物中禾草类植物(包括禾本科和莎草科)和落叶灌木一般能获取更多的养分资源和光资源,因而要比杂类草和常绿灌木更具竞争优势(Stevens et al, 2004; Bretharte et al, 2008)。当前很多研究也支持这些结论(Aerts & Chapin III, 1999; 刘超等, 2015; 杨倩等, 2018)。Xing等(2019)在大兴安岭针叶林进行

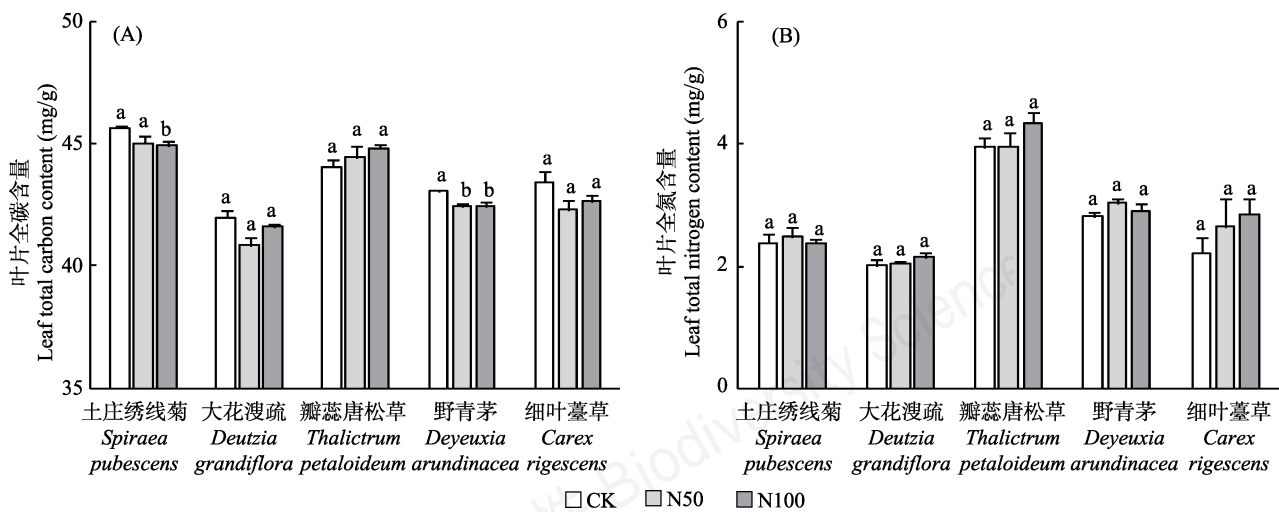


图5 氮添加对2018年林下优势种植物叶片全碳和全氮含量的影响(平均值 ± 标准误差,  $n = 3$ )。不同小写字母表示各处理差异显著( $P < 0.05$ )。CK、N50、N100含义同表1。

Fig. 5 Leaf total carbon and total nitrogen of understory dominant species varied with nitrogen addition in 2018 (mean ± SE,  $n = 3$ ). Different lowercase letters indicate significant difference among treatments ( $P < 0.05$ ). CK, N50, N100 see Table 1.

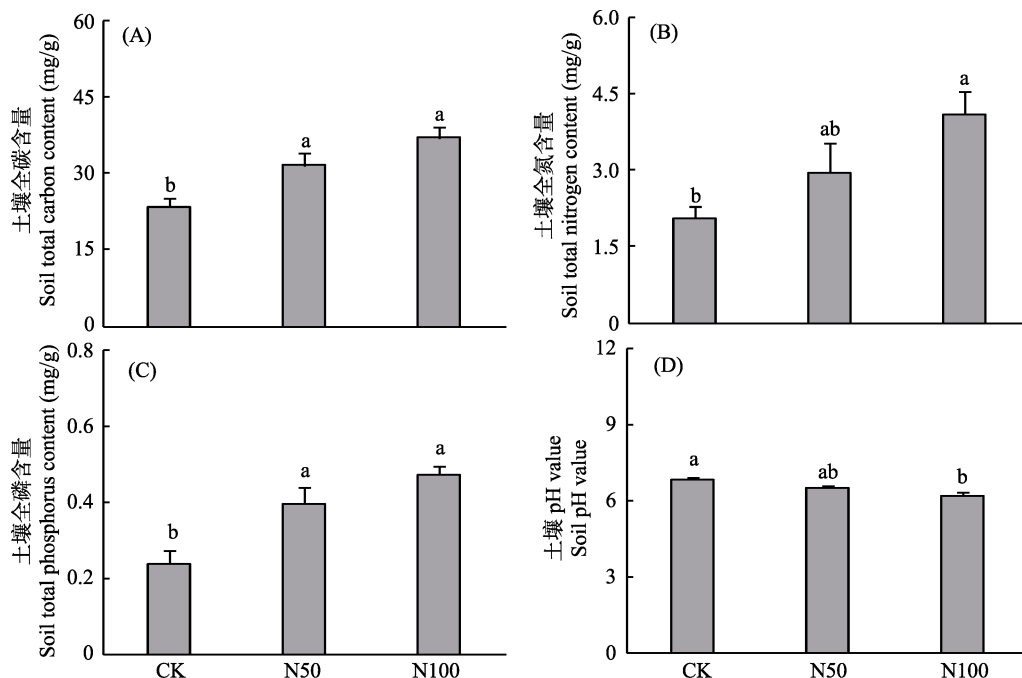


图6 氮添加对2018年土壤全碳、全氮、全磷以及pH值的影响(平均值  $\pm$  标准误差,  $n = 3$ )。不同小写字母表示各处理差异显著( $P < 0.05$ )。CK、N50、N100含义同表1。

Fig. 6 Soil total carbon, total nitrogen, total phosphorus and pH value varied with nitrogen addition in 2018 (mean  $\pm$  SE,  $n = 3$ ). Different lowercase letters indicate significant difference among treatments ( $P < 0.05$ ). CK, N50, N100 see Table 1.

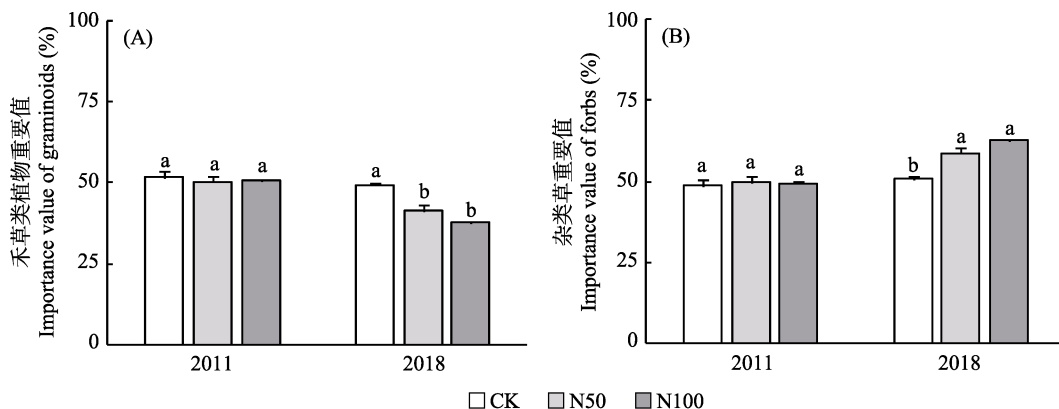


图7 氮添加对2011年和2018年禾草类植物以及杂类草重要值变化的影响(平均值  $\pm$  标准误差,  $n = 3$ )。不同小写字母表示各处理差异显著( $P < 0.05$ )。CK、N50、N100含义同表1。

Fig. 7 The importance value of graminoids and forbs varied with nitrogen addition in 2011 and 2018 (mean  $\pm$  SE,  $n = 3$ ). Different lowercase letters indicate significant difference among treatments ( $P < 0.05$ ). CK, N50, N100 see Table 1.

的8年氮沉降实验发现,氮添加对落叶灌木无影响,对禾草类植物有明显促进作用,而对常绿灌木和杂类草有明显抑制作用。造成该结果的原因主要是氮添加提高了土壤N素含量,使各物种能够得到充足的N素资源,致使物种间竞争加剧。这与先前的研究结果大体一致(Gilliam, 2006; Bretharte et al, 2008)。我们的结果显示:氮添加显著提高了灌木层植物(主要是落叶灌木)的丰富度,降低了草本层植

物的丰富度。将草本层植物分为禾草类植物和杂类草讨论(Klein et al, 2007),发现氮添加降低了禾草类植物的重要值,提高了杂类草的重要值(图7A、B)。导致该现象的原因除上文提到的土壤环境变化带来的影响外,光照也可能是影响不同生活型植物生长的重要因素。Demalach等(2017)指出光竞争具有非对称性,长得更高或者更快的植物要比长得更矮或者更慢的植物在单位时间和面积内获取的光

能更多,从而改变其对光的竞争能力。自然条件下,灌木层植物所处的位置一般要高于草本层植物,获取的光照也更多(Santiago, 2015)。我们的研究发现,外源氮添加促进了灌木层植物的高度和盖度增长,致使灌木层和草本层植物高度不对称增加(图4),进一步降低了草本层植物获取光照的能力,有可能使草本层植物的丰富度发生变化(Bretharte et al, 2008; Xia & Wan, 2008; 李禄军等, 2010; Avolio et al, 2014)。

我们的实验结果表明,不同生活型植物对氮添加的响应不同,除了土壤环境因素外,植物获取光资源的能力也是影响植物竞争的重要因素。

总之,本研究表明,长期氮添加实验降低了林下植物的物种多样性,不同生活型植物对氮添加的响应存在差异。氮添加对植物的影响可能和土壤环境变化(如养分含量提高、pH值下降)和植物获取光照能力强弱(如灌木获取光资源要多于草本植物)有关。将来在讨论氮沉降对林下生物多样性的影响时,可能需要对不同生态系统和不同生活型植物加以区分。

由于本实验样地林下植物类别较少,无常绿灌木和苔藓等其他生活型植物,物种间的相互作用可能还不够充分(Xing et al, 2019);且实验未对林下植物的物种变化进行逐年分析,未展开对土壤中不同形态的氮素和土壤微生物以及酶活性等的研究。因此,关于氮沉降速率对林下植物的影响机制仍需要进一步深入研究。

## 参考文献

- Aerts R, Chapin III FS (1999) The mineral nutrition of wild plants revisited: A re-evaluation of processes and patterns. *Advances in Ecological Research*, 30, 1–67.
- Aerts R, van der Peijl MJ (1993) A simple model to explain the dominance of low-productive perennials in nutrient-poor habitats. *Oikos*, 66, 144–147.
- Alatalo RV (1981) Problems in the measurement of evenness in ecology. *Oikos*, 37, 199–204.
- Avolio ML, Koerner SE, Pierre KJL, Wilcox KR, Wilson GWT, Smith MD, Collins S (2014) Changes in plant community composition, not diversity, during a decade of nitrogen and phosphorus additions drive above-ground productivity in a tallgrass prairie. *Journal of Ecology*, 102, 1649–1660.
- Bobbink R, Hicks K, Galloway J, Spranger T, Alkemade R, Ashmore M, Bustamante M, Cinderby S, Davidson E, Dentener F, Emmett B, Erisman JW, Fenn M, Gilliam F, Nordin A, Pardo L, Devries W (2010) Global assessment of nitrogen deposition effects on terrestrial plant diversity: A synthesis. *Ecological Applications*, 20, 30–59.
- Bobbink R, Hornung M, Roelofs JGM (1998) The effects of air-borne nitrogen pollutants on species diversity in natural and semi-natural European vegetation. *Journal of Ecology*, 86, 717–738.
- Bretharte MS, Mack MC, Goldsmith GR, Sloan DB, DeMarco J, Shaver GR, Ray PM, Biesinger Z, Chapin III FS (2008) Plant functional types do not predict biomass responses to removal and fertilization in Alaskan tussock tundra. *Journal of Ecology*, 96, 713–726.
- Carroll JA, Caporn SJM, Johnson D, Morecroft MD, Lee JA (2003) The interactions between plant growth, vegetation structure and soil processes in semi-natural acidic and calcareous grasslands receiving long-term inputs of simulated pollutant nitrogen deposition. *Environmental Pollution*, 121, 363–376.
- Chapin III FS (2003) Effects of plant traits on ecosystem and regional processes: A conceptual framework for predicting the consequences of global change. *Annals of Botany*, 91, 455–463.
- Clark CM, Tilman D (2008) Loss of plant species after chronic low-level nitrogen deposition to prairie grasslands. *Nature*, 451, 712–715.
- Demalach N, Zaady E, Kadmon R (2017) Light asymmetry explains the effect of nutrient enrichment on grassland diversity. *Ecology Letters*, 20, 60–69.
- Dobben VHF, Braak CJF, Dirkse GM (1999) Undergrowth as a biomonitor for deposition of nitrogen and acidity in pine forest. *Forest Ecology and Management*, 114, 83–95.
- Du EZ (2017) Integrating species composition and leaf nitrogen content to indicate effects of nitrogen deposition. *Environment Pollution*, 221, 392–397.
- Du EZ, Zhou Z, Li P, Hu XY, Ma YC, Wang W, Zheng CY, Zhu JX, He JS, Fang JY (2013) NEECF: A project of nutrient enrichment experiments in China's forests. *Journal of Plant Ecology*, 6, 428–435.
- Duffy JE, Godwin CM, Cardinale BJ (2017) Biodiversity effects in the wild are common and as strong as key drivers of productivity. *Nature*, 549, 261–264.
- Falkowski P, Scholes RJ, Boyle EA, Canadell J, Canfield D, Elser J, Gruber N, Hibbard K, Hogberg P, Linder S, Mackenzie FT, Moore B, Pedersen TF, Rosenthal Y, Seitzinger S, Smetacek V, Steffen W (2000) The global carbon cycle: A test of our knowledge of earth as a system. *Science*, 290, 291–296.
- Fan HB, Huang YZ, Yuan YH, Li YY, Huang RZ, Fan HY (2007) Carbon cycling of forest ecosystems in response to global nitrogen deposition: A review. *Acta Ecologica Sinica* 27, 2997–3009. (in Chinese with English abstract) [樊后保, 黄玉梓, 袁颖红, 李燕燕, 黄荣珍, 樊海燕 (2007) 森林生态系统碳循环对全球氮沉降的响应. *生态学报*, 27, 2997–3009.]

- Fang Y, Xun F, Bai WM, Zhang WH, Li LH (2012) Long-term nitrogen addition leads to loss of species richness due to litter accumulation and soil acidification in a temperate steppe. *PLoS ONE*, 7, e47369.
- Gao XM, Wang W, Du XJ, Ma KP (2001) Size structure, ecological significance and population origin of *Quercus wutaishanica* forest in Beijing mountainous area. *Acta Phytocologica Sinica*, 25, 673–678. (in Chinese with English abstract) [高贤明, 王巍, 杜晓军, 马克平 (2001) 北京山区辽东栎林的径级结构、种群起源及生态学意义. *植物生态学报*, 25, 673–678.]
- Gilliam FS (2006) Response of the herbaceous layer of forest ecosystems to excess nitrogen deposition. *Journal of Ecology*, 94, 1176–1191.
- Gilliam FS (2007) The ecological significance of the herbaceous layer in temperate forest ecosystems. *BioScience*, 57, 845–858.
- Gilliam FS, Roberts MR (2003) *The Herbaceous Layer in Forests of Eastern North America*, 2nd edn. Oxford University Press, New York.
- Gilliam FS, Welch NT, Phillips AH, Billmyer JH, Peterjohn WT, Fowler ZK, Walter CA, Burnham MB, May JD, Adams MB (2016) Twenty-five-year response of the herbaceous layer of a temperate hardwood forest to elevated nitrogen deposition. *Ecosphere*, 7, e01250.
- Harpole WS, Tilman D (2007) Grassland species loss resulting from reduced niche dimension. *Nature*, 446, 791–793.
- Hedwall PO, Nordin A, Strengbom J, Brunet J, Olsson B (2013) Does background nitrogen deposition affect the response of boreal vegetation to fertilization? *Oecologia*, 173, 615–624.
- Horswill P, O'Sullivan O, Phoenix GK, Lee JA, Leake JR (2008) Base cation depletion, eutrophication and acidification of species-rich grasslands in response to long-term simulated nitrogen deposition. *Environmental Pollution*, 155, 340–349.
- Hu JY, Zhu JX, Zhou Z, Li P, Cui J, Tang ZY, Fang JY (2014) Effects of experimental nitrogen additions on understory species diversity in four forests in China. *Acta Scientiarum Naturalium Universitatis Pekinensis*, 50, 904–910. (in Chinese with English abstract) [胡钧宇, 朱剑霄, 周璋, 李鹏, 崔珺, 唐志尧, 方精云 (2014) 氮添加对4种森林类型林下植物多样性的影响. *北京大学学报(自然科学版)*, 50, 904–910.]
- Hutchings MJ, John EA, Wijesinghe DK (2003) Toward understanding the consequences of soil heterogeneity for plant populations and communities. *Ecology*, 84, 2322–2334.
- Johannes MHK, Wedin D, Tilman D (2001) Biodiversity and decomposition in experimental grassland ecosystems. *Oecologia*, 126, 429–433.
- Kempton RA, Taylor LR (1976) Models and statistics for species diversity. *Nature*, 262, 818–820.
- Klein JA, Harte J, Zhao XQ (2007) Experimental warming, not grazing, decreases rangeland quality on the Tibetan Plateau. *Ecological Applications*, 17, 541–557.
- Li LJ, Zeng DH, Yu ZY, Ai GY, Yang D, Mao R (2010) Effects of fertilizations on species composition and diversity of grassland in Keerqin Sandy Lands. *Acta prataculturae sinica*, 19, 109–115. (in Chinese with English abstract) [李禄军, 曾德慧, 于占源, 艾桂艳, 杨丹, 毛榕 (2010) 施肥对科尔沁沙质草地群落物种组成和多样性的影响. *草业学报*, 19, 109–115.]
- Liu C, Bu ZJ, Ma JZ, Yuan M, Feng L, Liu SS (2015) Comparative study on the response of deciduous and evergreen shrubs to nitrogen and phosphorus input in Hani Peatland of Changbai Mountains. *Chinese Journal of Ecology*, 34, 2711–2719. (in Chinese with English abstract) [刘超, 卜兆君, 马进泽, 袁敏, 冯璐, 刘莎莎 (2015) 哈泥泥炭地落叶和常绿两类灌木对氮磷输入增加响应的对比. *生态学杂志*, 34, 2711–2719.]
- Lü CQ, Tian HQ (2007) Spatial and temporal patterns of nitrogen deposition in China: Synthesis of observational data. *Journal of Geophysical Research*, 12, D22S05.
- Lu XK, Mo JM, Dong SF (2008) Effects of nitrogen deposition on forest biodiversity: A review. *Acta Ecologica Sinica*, 28, 5532–5548. (in Chinese with English abstract) [鲁显楷, 莫江明, 董少峰 (2008) 氮沉降对森林生物多样性的影响. *生态学报*, 28, 5532–5548.]
- Lu XK, Mo JM, Gilliam FS, Zhou GY, Fang YT (2010) Effects of experimental nitrogen additions on plant diversity in an old-growth tropical forest. *Global Change Biology*, 16, 2688–2700.
- Niu DC, Yuan XB, Cease AJ, Wen HY, Zhang CP, Fu H, Elser JJ (2017) The impact of nitrogen enrichment on grassland ecosystem stability depends on nitrogen addition level. *Science of the Total Environment*, 618, 1334–1338.
- Nordin A, Strengbom J, Forsum A, Ericson L (2009) Complex biotic interactions drive long-term vegetation change in a nitrogen enriched boreal forest. *Ecosystems*, 12, 1204–1211.
- Ren ZW, Li Q, Chu CJ, Zhao LQ, Zhang JQ, Ai DC, Yang YB, Wang G (2010) Effects of resource additions on species richness and ANPP in an alpine meadow community. *Journal of Plant Ecology*, 3, 25–31.
- Sala OE, Chapin III FS, Armesto JJ, Berlow E, Bloomfield J, Dirzo R, Huber-Sanwald E, Huenneke LF, Jackson RB, Kinzig A, Leemans R, Lodge DM, Mooney HA, Oesterheld M, Poff NL, Walker MT, Walker M, Wall DH (2000) Biodiversity-global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science*, 287, 1770–1774.
- Santiago LS (2015) Nutrient limitation of eco-physiological processes in tropical trees. *Trees*, 29, 1291–1300.
- Smith MD, Knapp AK, Collins SL (2009) A framework for assessing ecosystem dynamics in response to chronic resource alterations induced by global change. *Ecology*, 90, 3279–3289.
- Stevens CJ, Dise NB, Gowing DJG, Mountford JO (2006) Loss



- of forb diversity in relation to nitrogen deposition in the UK. *Global Change Biology*, 12, 1460–1465.
- Stevens CJ, Dise NB, Mountford JO, Gowing DJ (2004) Impact of nitrogen deposition on the species richness of grasslands. *Science*, 303, 1876–1879.
- Strengbom J, Nordin A (2012) Physical disturbance determines effects from nitrogen addition on ground vegetation in boreal coniferous forests. *Journal of Vegetation Science*, 23, 361–371.
- Strengbom J, Nordin A, Ericson TN (2001) Slow recovery of boreal forest ecosystem following decreased nitrogen input. *Functional Ecology*, 15, 451–457.
- Strengbom J, Walheim M, Näsholm T, Ericson L (2003) Regional differences in the occurrence of understorey species reflect nitrogen deposition in Swedish forests. *Ambio*, 32, 91–97.
- Sun SC, Chen LZ (2000) Seed demography of *Quercus liaotungensis* in Dongling Mountain region. *Acta phytologica sinica*, 24, 215–221. (in Chinese with English abstract) [孙书存, 陈灵芝 (2000) 东灵山地区辽东栎种子库统计. *植物生态学报*, 24, 215–221.]
- Tian D, Du EZ, Jiang L, Ma SH, Zeng WJ, Zou AL, Feng CY, Xu LC, Xing AJ, Wang W, Zheng CY, Ji CJ, Shen HH, Fang JY (2018) Responses of forest ecosystems to increasing N deposition in China: A critical review. *Environmental Pollution*, 243, 75–86.
- Tian QY, Liu NN, Bai WM, Li LH, Chen JQ, Reich PB, Yu Q, Guo DL, Smith MD, Knapp AK, Cheng WX, Lu P, Gao Y, Yang A, Wang TZ, Li X, Wang ZW, Ma YB, Han XG, Zhang WH (2016) A novel soil manganese mechanism drives plant species loss with increased nitrogen deposition in a temperate steppe. *Ecology*, 97, 65–74.
- Vitousek PM, Howarth RW (1991) Nitrogen limitation on land and in the sea: How can it occur? *Biogeochemistry*, 13, 87–115.
- Walter CA, Adams MB, Gilliam FS, Peterjohn WT (2017) Non-random species loss in a forest herbaceous layer following nitrogen addition. *Ecology*, 98, 2322–2332.
- Wang QSY, Zheng CY, Zhang XY, Zeng FX, Xing J (2016) Impacts of nitrogen addition on foliar nitrogen and phosphorus stoichiometry in a subtropical evergreen broad-leaved forest in Mount Wuyi. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 40, 1124–1135. (in Chinese with English abstract) [王乔姝怡, 郑成洋, 张歆阳, 曾发旭, 邢娟 (2016) 氮添加对武夷山亚热带常绿阔叶林植物叶片氮磷化学计量特征的影响. *植物生态学报*, 40, 1124–1135.]
- Wedin D, Tilman D (1993) Competition among grasses along a nitrogen gradient: Initial conditions and mechanisms of competition. *Ecological Monographs*, 63, 199–229.
- Weiner J, Solbrig OT (1984) The meaning and measurement of size hierarchies in plant populations. *Oecologia*, 61, 334–336.
- Wilson SD, Tilman WD (1993) Plant competition and resource availability in response to disturbance and fertilization. *Ecology*, 74, 599–612.
- Xia JY, Wan SQ (2008) Global response patterns of terrestrial plant species to nitrogen addition. *New Phytologist*, 179, 428–439.
- Xing AJ, Xu LC, Shen HH, Du EZ, Liu XY, Fang JY (2019) Long term effect of nitrogen addition on understorey community in a Chinese boreal forest. *Science of the Total Environment*, 646, 989–995.
- Yang Q, Wang W, Zeng H (2018) Effects of nitrogen addition on the plant diversity and biomass of degraded grasslands of Nei Mongol, China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 42, 430–441. (in Chinese with English abstract) [杨倩, 王妮, 曾辉 (2018) 氮添加对内蒙古退化草地植物群落多样性和生物量的影响. *植物生态学报*, 42, 430–441.]
- Yao H, Hu XY, Zhu JL, Zhu JX, Ji CJ, Fang JY (2015) Soil respiration and the 20-year change in three temperate forests in Mt. Dongling, Beijing. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 39, 849–856. (in Chinese with English abstract) [姚辉, 胡雪洋, 朱江玲, 朱剑霄, 吉成均, 方精云 (2015) 北京东灵山3种温带森林土壤呼吸及其20年的变化. *植物生态学报*, 39, 849–856.]

(责任编辑: 贺金生 责任编辑: 黄祥忠)





•研究报告•

# 鼎湖山南亚热带常绿阔叶林群落垂直结构及其物种多样性特征

桂旭君<sup>1,2,3</sup> 练琚愉<sup>1,2\*</sup> 张入匀<sup>1,2,3</sup> 李艳朋<sup>1,2,3</sup>  
沈浩<sup>1,2</sup> 倪云龙<sup>1,2,3</sup> 叶万辉<sup>1,2</sup>

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

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

3 (中国科学院大学, 北京 100049)

**摘要:** 群落结构在森林生态系统中具有重要作用, 其构建机制一直是森林生态学的研究核心。群落结构不仅包括水平方向上的物种分布格局, 还包括垂直方向上的物种分层结构。本文基于鼎湖山南亚热带常绿阔叶林塔吊样地, 利用林冠塔吊和测高杆精准测量样地内每个个体(胸径大于1 cm)的树高, 并划分群落的垂直层次, 研究了每层的群落多样性特征( $\alpha$ 多样性)和林层间的群落多样性变化特征( $\beta$ 多样性)。结果表明: (1)样地群落垂直层次由下至上分为5层: 灌木层、亚冠层、林冠下层、林冠中层和林冠上层。(2)随林层向上, 物种丰富度、多度和Shannon-Wiener指数均下降, Pielou均匀度指数在林冠下层最大。(3)利用POD法计算并分解 $\beta$ 多样性, 发现随林层向上,  $\beta$ 多样性在灌木层与其他各层间呈递增趋势, 在相邻林层间呈单峰型, 不同林层间的物种组成差异主要由丰富度差异造成。但在林冠下层与林冠中层间丰富度差异较小, 物种替换组分增大, 可能与林冠下层所处特殊位置有关。(4)各林层内微环境从灌木层向上, 趋于高温、强光照和低空气相对湿度, 但林冠下层平均日光强最低。综上, 鼎湖山南亚热带常绿阔叶林林冠下层可能存在强烈的环境筛选作用, 且光照可能是影响群落垂直结构形成的限制因子。

**关键词:** 森林结构; 垂直结构;  $\beta$ 多样性;  $\beta$ 多样性分解; 生物多样性; 分层; 群落构建

## Vertical structure and its biodiversity in a subtropical evergreen broad-leaved forest at Dinghushan in Guangdong Province, China

Xujun Gui<sup>1,2,3</sup>, Juyu Lian<sup>1,2\*</sup>, Ruyun Zhang<sup>1,2,3</sup>, Yanpeng Li<sup>1,2,3</sup>, Hao Shen<sup>1,2</sup>, Yunlong Ni<sup>1,2,3</sup>, Wanhui Ye<sup>1,2</sup>

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

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

3 University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049

**Abstract:** Community structure plays a fundamental role in forest ecosystems as one of the basic mechanisms underlying community assembly. Community structure includes both horizontal and vertical structure. We stratified the vertical structure of a lower subtropical evergreen broad-leaved forest at Dinghushan in Guangdong Province, China by surveying each individual with DBH  $\geq$  1 cm via a canopy crane, and then explored  $\alpha$  diversity within each layer, as well as  $\beta$  diversity between layers. We found that: (1) The vertical structure of the forest was stratified into five layers; from bottom to top, the shrub, sub-canopy, lower canopy, middle canopy, and upper canopy correspond to the traditionally defined vertical levels of a forest community. (2) Layer  $\alpha$  diversity decreased with height, and the Pielou evenness index was largest in the lower canopy. (3) The  $\beta$  diversity of layers relative to the shrub layer increased with height. Using the POD framework, the differences between layer community compositions were mainly attributed to differences in species richness. However, the lower canopy showed increased species replacement and

收稿日期: 2019-03-28; 接受日期: 2019-05-28

基金项目: 中国科学院战略性先导科技专项(XDB31030000)、国家重点研发计划(2017YFC0505802)和中国森林生物多样性监测网络建设项目

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

decreased richness difference relative to the middle canopy layer when compared with other neighbouring layers. (4) Air temperature, light intensity and relative humidity increased with layer height, and the most dramatic change in light occurred in the middle canopy. These microenvironmental features may play an important role in the formation of vertical hierarchy in the forest, with light intensity as the largest factor.

**Key words:** forest structure; vertical structure;  $\beta$  diversity;  $\beta$  diversity partitioning; biodiversity; stratification; community assembly

群落结构在森林生态系统中具有重要作用，一直是森林生态学的研究热点。森林群落的结构特征不仅表现在水平方向，也表现在垂直方向上(孙儒泳等, 2007)。森林群落垂直结构的主要表现形式是林冠分层，这是群落的基本特征之一(赵志模和郭依泉, 1990)。常用树冠层次(即林层)来描述和分析森林垂直结构(庄崇洋等, 2014)。关于林层的研究早在19世纪初就开始了，但其发展历程中一直存在诸多争议，一方面是因为林层分层的定义不明且划分方法多样，另一方面则是因为缺乏对林冠层的有效接近手段，难以直观准确地获取其特征(Neto, 1989)。关于分层的定义，不同学者给出了不同标准，一般从叶片生物量、个体和物种3个方面(Grubb et al, 1963)来定义。在分层方法上包括定性和定量两大类。定性方法主要是通过研究者的主观意识根据森林群落外貌特征来进行划分，常用的如Watt (1924)提出的剖面图法等。定量方法则避免了研究者的主观性，主要根据林内物种的描述性特征量如树高、胸径、枝下高、龄组、冠幅、叶片面积等参数的关系或变化来进行划分，常用的如林冠分层指数(stratification index, SI)法(Ashton & Hall, 1992), TSTRAT分层算法(Latham et al, 1998)和遥感方法(Gillespie et al, 2004; 赵静等, 2013)等。正是由于垂直结构划分的困难性，使得关于森林各林层林木分布格局和变化特征的研究仍不多见。

值得注意的是，虽然定量方法更加客观，但由于冠层接近技术的缺乏，通常只能通过获取下层枝叶的样本资料来进行推断(李德志和臧润国, 2004); 或通过地面大致估计来获取物种描述性特征参数，导致对森林垂直结构的划分结果也较为粗略。直到20世纪70年代后期，Perry (1978)提出单绳攀爬技术(single rope technique)之后，人们才初步找到了接近森林冠层的方法，此后还有热气球、冠层步道、塔吊等技术手段，极大地提高了观测数据的准确性，同时还更大程度地保证了接近林冠时研究者的安

全(Lowman & Wittman, 1996; Lowman & Rinker, 2004; 杨龙等, 2016; 沈浩等, 2017)。有研究表明，林冠塔吊是研究森林群落冠层的有效手段，具有高精度、非破坏性、可重复等特征，已成为当前林冠研究的重要手段之一(吴毅等, 2016)。

对群落构建机制的理解与阐释一直是生态学的核心，探究群落间物种多样性的空间变化格局是理解群落构建机制的关键所在。描述局域群落的物种多样性主要有 $\alpha$ 多样性和 $\beta$ 多样性两个层次。 $\alpha$ 多样性是指群落或特定立地的物种丰富度； $\beta$ 多样性体现的是群落物种组成的差异，即“与环境梯度或环境格局相关的群落组成变化的幅度或群落分化的程度”(Rosenzweig, 1995; 陈圣宾等, 2010; Legendre & De Cáceres, 2013)。 $\beta$ 多样性常用来描述物种组成在时空尺度的变化。相异性指数(如Jaccard相异性指数和Sørensen相异性指数)是常用的 $\beta$ 多样性度量方法之一(陈圣宾等, 2010)。

Harrison等(1992)、Williams (1996)和Lennon等(2001)提出群落间物种组成差异( $\beta$ 多样性)由两种不同的过程造成，其一为物种周转或替换(species turnover, or replacement)，其二为物种丧失或增加(species loss or gain)。 $\beta$ 多样性分解就是要区分这两种过程对总体 $\beta$ 多样性的作用，并探讨这两种过程如何共同影响不同时空尺度的物种分布格局(Baselga, 2010; Podani & Schmera, 2011; 斯幸峰等, 2017)。常用的 $\beta$ 多样性分解方法有Podani和Schmera方法(POD法, Podani & Schmera, 2011)和Baselga方法(BAS法, Baselga, 2013)两种。POD法将两个群落间的差异分解为物种替换组分和丰富度差异组分两部分，其中，物种替换组分表示不同群落间由物种替代引起的差异部分；而物种丧失会导致群落间物种丰富度产生差异，即丰富度差异组分表示由物种丧失引起的部分(Lennon et al, 2001)。BAS法则将其分解为物种周转组分和嵌套组分两部分，其中，嵌套是丰富度差异的一种特殊情况，当物种丰富度

差异沿着某一梯度呈现出有序排列, 拥有较少物种的群落是拥有较多物种的群落的严格子集, 此时会呈现嵌套格局。 $\beta$ 多样性分解方法被系统地提出之后, 该研究领域的成果迅速增加, 但主要集中在北美和欧洲, 我国对此的研究还较少(斯幸峰等, 2017)。另外, 研究者们对于 $\beta$ 多样性的研究也不再仅仅停留在描述不同地点间的物种组成差异, 更试图揭示这些差异的形成机制。不同组分格局的形成机制有所差异, 多数研究表明, 导致物种周转的潜在机制包括环境过滤、竞争和地理隔离等作用(Angeler, 2013; Legendre, 2014)。而形成物种丰富度差异(或嵌套格局)可能的驱动机制包括生态位的多样性(diversity of niches)、选择性灭绝(selective extinction)、选择性迁入(selective colonization)和生境嵌套(habitat nestedness)(Ulrich et al, 2009)等生态过程。

因此, 探究 $\beta$ 多样性及其分解格局将有助于揭示群落的构建机理。由于研究条件的限制, 已有研究多在水平结构上进行, 忽略了群落垂直结构的影响。由于林冠塔吊设备可以便利地获取准确的林层描述参数, 本文利用林冠塔吊测量和地面测量结合的方法对鼎湖山南亚热带常绿阔叶林林冠塔吊监测样地(简称: 塔吊样地)内所有 $DBH \geq 1$  cm的植物进行调查, 以获取准确树高, 再根据个体树高数据对塔吊样地进行分层, 以获得其垂直结构各层次的基本特征。并将每个林层的全部植物分别视为一个群落, 计算其 $\alpha$ 多样性指数; 将两个林层间物种组成的差异沿森林垂直层次上的变化幅度视为这两个群落间的 $\beta$ 多样性。采用POD法进行 $\beta$ 多样性的计算和分解, 分析 $\beta$ 多样性的格局, 同时分析物种组成差异来源的两个组分(周转和丰富度差异)对塔吊样地林层间 $\beta$ 多样性的作用。以期结合每个林层的物种组成特征和林内环境特征, 从垂直结构层面初步探究影响本样地群落构建的过程。

## 1 材料与方法

### 1.1 研究地概况

鼎湖山塔吊样地于2014年在广东省肇庆市鼎湖山国家级自然保护区(23°09'21"–23°11'30" N, 112°30'39"–112°33'41" E)内建立, 是中国森林冠层生物多样性监测专项网的一部分。塔吊塔身高度60 m、机械臂臂长60 m, 以塔吊为中心建立的样地

东西长120 m, 南北长120 m, 面积为1.44 ha。所在区域属南亚热带湿润型季风气候, 冬夏季气候交替明显, 年均温和年降水量分别为20.9°C和1,927 mm, 年均蒸发量1,115 mm, 年均相对湿度80.3% (黄忠良等, 1998; 叶万辉等, 2008)。样地海拔高度48–100 m, 坡度4°–36°。土壤以发育于砂页岩母质的赤红壤为主, 地形复杂。植被类型为典型的南亚热带常绿阔叶林, 样地内共有木本植物( $DBH \geq 1$  cm) 4,140株, 分属50科84属121种。

### 1.2 样地调查数据

按照美国Smithsonian热带研究所热带森林科学研究中心ForestGEO (Forest Global Earth Observatory, 原CTFS)森林动态样地建设技术规范(Condit, 1998), 利用全站仪将样地划分为36个20 m × 20 m的小样方, 调查样地内所有 $DBH \geq 1$  cm的木本植物个体, 记录种名、编号、胸径、坐标等。2014年10月完成第1次调查, 2018年11月进行了第2次调查。本次分析采用第2次的调查数据。

在第2次调查中胸径数据全部由胸径尺实测获得, 利用林冠塔吊和测高杆准确测量样地内每树的实际高度。具体方法为: 对于样地中从地面难以直接尺测的高树, 测量人员利用塔吊吊篮在森林林冠层之上用卷尺向下垂直测量, 记录该树树冠顶部到根部的高度, 即该树树高。对于剩下的高度较低的树木则利用测高杆地面手持直接测量。

### 1.3 群落内小气候特征

选取分布于群落内不同方位和不同树高的荷木(*Schima superba*)、马尾松(*Pinus massoniana*)、厚壳桂(*Cryptocarya chinensis*)和锥栗(*Castanopsis chinensis*) 4个物种, 每种各3棵共12个个体, 在每棵树上的5个不同位置(冠表层及之上两处、树冠最下方处、枝下高处和小于5 m树高下处)分别放置一套微气象环境监测系统(监测设备放置的具体高度见附录1), 包括: 空气温湿度传感器、雨量传感器、光合有效辐射传感器、无线数据采集器、数据采集扩展单元、太阳能供电系统等, 整个系统实现了对群落垂直方向上不同高度林层林内环境的实时立体监测。本次分析主要用到的微气象指标包括: 太阳辐射(光照,  $\mu E$ )、温度(°C)和相对空气湿度(RH%)。

将气象监测系统采集到的环境数据做如下处理: 选取样地8月监测数据为处理对象, 由于系统采集数据为每小时的实时数据, 因此对一天24 h的



光照、温度和空气相对湿度进行日平均, 获得每日平均环境数据, 再获得月平均。

## 2 数据分析

### 2.1 群落垂直结构的划分

将第2次调查获得的样地内全部个体(DBH  $\geq$  1 cm)的准确树高进行K-means非监督聚类以获得垂直结构层次和各层树高范围。首先由于非监督分类需要根据经验或其他条件事先设定分类数, 所以要先确定树高的最佳分类数。用于确定最佳分类数的常用指标有calinski值、ssi (simple structure index)值, 还可以根据不同分类情况下的组内平方和变化情况来判断。本文综合ssi指数和组内平方和变化情况这两个指标来确定最佳分层数。一般来说ssi值最大时对应的分类数为最佳分类组数(Dolnicar et al, 1999)。在不同分类组数的组内平方和变化折线图中, 随分类组数的增大, 当组内平方和的大小变化趋缓时, 对应的分类组数可为最佳分类组数。选取由这两个指标综合确定的最佳分类组数为最佳树高分层层次, 即塔吊样地垂直结构层数。最后将最佳分类组数代入K-means聚类法中, 输出得到每一层的树高范围, 根据树高大小将样地内各树(DBH  $\geq$  1 cm)划分到相应的层次中。

### 2.2 群落各林层的 $\alpha$ 多样性

在20 m  $\times$  20 m塔吊样地地面空间尺度上, 计算各林层的 $\alpha$ 多样性指数, 具体采用Shannon-Wiener多样性指数( $H$ )和Pielou均匀度指数( $J$ )(Pielou, 1975; 马克平和刘玉明, 1994)两个指数。为避免各层总多度差异较大的影响, 本文采用重要值为测度指标计算多样性指数(Whittaker, 1972)。其计算公式如下:

$$\text{重要值} = (\text{相对多度} + \text{相对频度} + \text{相对显著度}) / 3 \quad (1)$$

$$H = -\sum P_i \ln P_i \quad (2)$$

$$J = \left( -\sum P_i \ln P_i \right) / \ln S \quad (3)$$

式中,  $P_i = N_i / N$ , 表示第*i*个物种的相对重要值,  $N$ 为总体重要值,  $N_i$ 为第*i*个种的重要值,  $S$ 为物种数。另外, 采用Duncan法对各林层间 $\alpha$ 多样性指数大小进行多重比较, 判断差异是否显著。

### 2.3 群落垂直的 $\beta$ 多样性及分解

因为从垂直结构来看, 鼎湖山各林层间物种组

成随林层高度上升, 拥有较少物种的林层并非拥有较多物种林层的严格子集, 因此本文选择基于Sørensen相异性指数的POD法对鼎湖山森林各林层物种组成差异进行分解, 即分解为物种替换和丰富度差异组分两部分。具体方法为: 将塔吊样地中每一林层的全部植株视为一个群落, 并计算两两林层间的整体 $\beta$ 多样性和两组分的大小(物种数据为每林层内DBH  $\geq$  1 cm的全部植物)。具体计算和分解公式如下:

$$\text{Sørensen相异性指数: } \beta_{\text{ser}} = \frac{A + C}{2A + B + C} \quad (4)$$

$$\text{物种替换组分: } \beta_{\text{sim}} = \frac{\min(B, C)}{A + \min(B, C)} \quad (5)$$

丰富度差异组分(Richness difference):

$$\beta_{\text{sne}} = \frac{|B - C|}{2A + B + C} \times \frac{\min(B, C)}{A + \min(B, C)} \quad (6)$$

考虑到本群落物种多度的不均匀性, 故本文中用于 $\beta$ 多样性分解的数据为物种多度数据。 $A$ 为两个林层共有物种的多度,  $B$ 、 $C$ 分别为两个林层各自物种的多度。

### 2.4 群落林层间的物种比较

本文利用Chazdon等(2010)提出的基于两个生境物种相对多度的多项式: CLAM (Classification Method)法分类模型, 将塔吊样地各林层的物种组成进行两两比较。两林层(林层A、林层B)的物种比较结果分为4个部分: 两林层共有物种(generalist)、林层A的特有种(A group specialist)、林层B的特有种(B group specialist)和相对多度太小无法分类的物种(too rare to classify)。其中因相对多度太小无法进行分类的物种是指在该模型中无统计学意义, 不能被划入前3种任何一类的物种的集合。

该模型主要影响参数有两个, 一个是决定阈值是否严格的K值, 可取2/3或1/2; 另一个是检验区分是否显著的P值, 可取值0.05、0.01、0.005或0.001。本文在进行分类时, 为将全部物种进行分类, 并达到统计学上的显著水平, K值取2/3, P值取0.005。此过程在CLAM程序(<http://purl.oclc.org/clam>)中完成。

本文数据计算和分析过程主要在R 3.4.3中完成, 其中聚类使用clust包,  $\alpha$ 多样性指数计算使用vegan包,  $\beta$ 多样性及其分解使用betapart包(Baselga & Orme, 2012)。

### 3 结果

#### 3.1 群落垂直层次及各林层物种组成特征

ssi指数最大时对应分类组数为最佳分类组数。由图1a的右图可知, 分类组数为5类时ssi指数最大; 同时, 根据不同分类组数时各分类组的组内平方和变化趋势图(图1b)可知, 当分类组数为4时组内平方和大小变化开始趋于平缓, 4类之后基本不变。因此, 综合考虑这两个指数, 确定最优树高聚类组数为5类, 即将塔吊样地群落垂直结构划分为5层: 即林层从下到上树高范围依次为[1.4, 4) m、[4, 6.8) m、[6.8, 11.3) m、[11.3, 17.4) m、[17.4, 27.1] m, 对应于传统垂直结构分类中的灌木层、亚冠层、林冠层, 林冠层进一步划分为林冠下层、林冠中层和林冠上层(表1)。

由表1可知, 随垂直高度上升, 塔吊样地群落各林层的物种丰富度和多度均明显减小。从各林层的优势种类、数量及其径级特征可以发现, 群落不同林层的优势种类差异大, 径级大小随群落林层向上明显增大, 但物种多度不断减小。综合可知, 塔吊样地各林层特征如下: 灌木层群落均为小径级个体(DBH < 10 cm), 多数为群落内乔木种的幼树, 还有一部分灌木树种, 该林层内植物个体数量和丰富度均最多, 基本包含了塔吊样地森林林层中的全部植物种类, 该层内的优势树种为银柴(*Aporosa dioica*)和黄果厚壳桂(*Cryptocarya concinna*)。

亚冠层多为中径级个体(DBH < 20 cm), 物种数量占样地总物种丰富度的84%, 多度为灌木层的60%。林内物种多为小乔木或乔木, 优势种为鸭脚木(*Schefflera octophylla*)和银柴。林冠下层中等径级和大径级个体均有, 物种数量占样地总物种丰富度的46%, 多度仅为灌木层的25.6%, 基本为乔木, 优势种为荷木和鸭脚木。林冠中层和上层均多为大径级个体(DBH ≥ 20 cm), 中层优势种为荷木和锥栗, 上层物种数和多度最少, 优势种为荷木和马尾松, 且上层的优势种也是整个样地的优势物种。同时, 林冠中层和上层优势种个体数量分布十分不均匀, 如林冠中层的荷木多度(101株)明显大于锥栗(31株)和马尾松(34株)。

从塔吊样地各林层群落物种的比较可知, 以灌木层物种组成为参照, 沿林层向上, 各层与灌木层之间共有种数量逐渐减少, 特别是林冠上层与灌木层之间共有种仅1种; 特有种数量则相反, 随林层向上逐渐增大(表2)。另外, 随林层向上, 相邻两林层间物种共有种数量也逐渐减少。特有种总数均较少, 除林冠下层和林冠中层间特有种比例较高外, 其他相邻林层差别不大(表2)。除共有种和特有种外, 还有一类是因相对多度太小而不能进行分类的物种(附录2), 它们多为稀少种(每林层内个体数少于3株的物种)。不管是相邻林层之间还是以灌木层为参照的各林层, 该类的比例均非常高, 且沿林层向上变化不大(表2)。

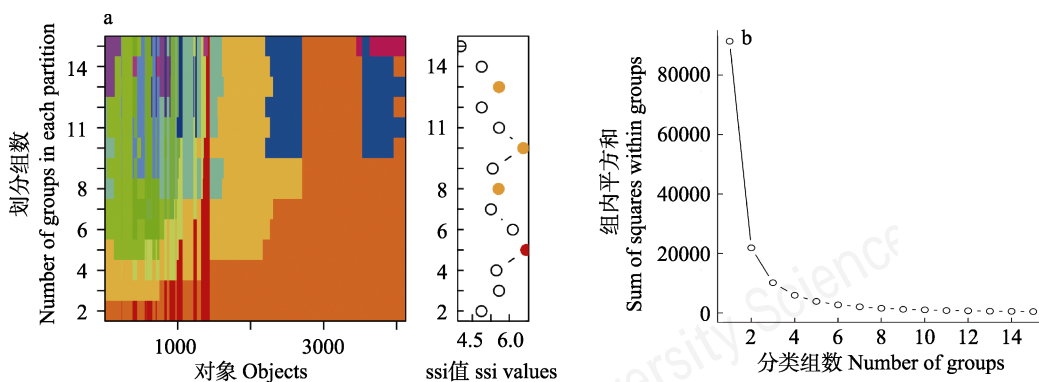


图1 最优分类组数判断指标。(a)不同分类情况下的各对象归属和各分类组数对应的ssi (simple structure index)值, 其中左边的图表示每个对象在不同分类情况下的归属, 一种颜色代表一个分类组; 右图展示了不同分类组数对应的ssi值大小。(b)不同分类组数时分成的各类的组内平方和。

Fig. 1 The judgment index partitioning optimal groups. (a) Attribution of the objects and the corresponding ssi (simple structure index) values for different number of groups. The panel on the left shows the groups that each object is categorized with different conditions and different groups were distinguished by different colors; the panel on the right shows the value of ssi for different number of groups. (b) Value of sum of squares within groups for different number of groups.



表1 鼎湖山塔吊样地垂直各层概况

Table 1 Species abundance and richness of each vertical layer in the crane plot of Dinghushan

	最低树高 Minimum height (m)	最高树高 Maximum height (m)	多度 Abundance	物种丰富度 Species richness	优势种例举(多度, 最大胸径) Dominant species (abundance, maximum DBH)	
灌木层 Shrub	1.4	3.9	1,966	89	银柴 <i>Aporosa dioica</i> (207, 7.3)	黄果厚壳桂 <i>Cryptocarya concinna</i> (251, 4.5)
亚冠层 Sub-canopy	4.0	6.7	1,173	75	鸭脚木 <i>Schefflera octophylla</i> (161, 16.0)	银柴 <i>Aporosa dioica</i> (122, 10.1)
林冠下层 Lower canopy	6.8	11.2	503	56	荷木 <i>Schima superba</i> (54, 39.4)	鸭脚木 <i>Schefflera octophylla</i> (51, 18.8)
林冠中层 Middle canopy	11.3	17.2	271	27	荷木 <i>Schima superba</i> (101, 41.9)	锥栗 <i>Castanopsis chinensis</i> (31, 41.0)
林冠上层 Upper canopy	17.4	27.1	226	17	荷木 <i>Schima superba</i> (111, 66.0)	马尾松 <i>Pinus massoniana</i> (34, 47.1)
总体 Total	-	-	4,140	121	荷木 <i>Schima superba</i> (301, 49.0)	马尾松 <i>Pinus massoniana</i> (66, 47.1)

表2 鼎湖山塔吊样地灌木层与其他各林层及相邻林层间物种组成比较

Table 2 Comparison of species component between shrub and other layers as well as among neighbouring layers in pair in the crane plot of Dinghushan

	共有种总数量 Generalist (%)	特有种总数量 Specialist (%)	太少未能分类 Too rare to clarify (%)	总计 Total
灌木层和亚冠层 Shrub vs sub-canopy	24 (23.08)	4 (3.98)	76 (73.08)	104
灌木层和林冠下层 Shrub vs lower canopy	17 (16.50)	7 (6.79)	79 (76.70)	103
灌木层和林冠中层 Shrub vs middle canopy	8 (8.42)	11 (11.58)	76 (80.00)	95
灌木层和林冠上层 Shrub vs upper canopy	1 (1.06)	14 (14.89)	79 (84.08)	94
亚冠层和林冠下层 Sub-canopy vs lower canopy	19 (20.43)	3 (3.23)	71 (76.34)	93
林冠下层和林冠中层 Lower canopy vs middle canopy	10 (17.24)	4 (6.89)	44 (75.86)	58
林冠中层和林冠上层 Middle canopy vs upper canopy	5 (21.80)	4 (3.13)	23 (75.00)	32

### 3.2 群落各林层 $\alpha$ 多样性特征

塔吊样地各林层 $\alpha$ 多样性指数大小如表3所示, Shannon-Wiener指数随林层向上而降低, 灌木层最高, 林冠上层最低, 且各林层之间差异显著( $P < 0.05$ )。但Pielou均匀度指数表现却不同: 随林层向上, 均匀度指数呈单峰型变化, 林冠下层的均匀度指数最高, 其次是林冠中层和林冠上层, 灌木层最小, 且除林冠下层与灌木层之外, 其他层间差异均不显著。

### 3.3 群落各林层 $\beta$ 多样性及分解特征

塔吊样地基于多度数据的各林层间 $\beta$ 多样性结果如图2所示, 以灌木层为参照, 灌木层与各林层间 $\beta$ 多样性大小沿林层向上逐渐增加, 表现出递增趋势。同时 $\beta$ 多样性分解所得的物种替换组分和丰富度差异组分的变化趋势均与 $\beta$ 多样性大小变化趋势一致, 且物种丰富度差异组分均明显大于物种替

换组分, 说明群落间物种组成差异主要由丰富度差异造成(图2a)。

与上述结果相比, 相邻两林层间的 $\beta$ 多样性随林层变化则呈现不同趋势。随林层向上,  $\beta$ 多样性大

表3 鼎湖山塔吊样地各林层的 $\alpha$ 多样性Table 3 Species  $\alpha$  diversity of each layer in the crane plot of Dinghushan

林层 Layers	Shannon-Wiener指数 Shannon-Wiener index	Pielou均匀度指数 Pielou evenness index
灌木层 Shrub	2.556 $\pm$ 0.335 <sup>a</sup>	0.910 $\pm$ 0.040 <sup>a</sup>
亚冠层 Sub-canopy	2.300 $\pm$ 0.529 <sup>b</sup>	0.917 $\pm$ 0.033 <sup>ab</sup>
林冠下层 Lower canopy	1.955 $\pm$ 0.334 <sup>c</sup>	0.940 $\pm$ 0.027 <sup>ab</sup>
林冠中层 Middle canopy	1.440 $\pm$ 0.497 <sup>d</sup>	0.925 $\pm$ 0.232 <sup>ab</sup>
林冠上层 Upper canopy	1.172 $\pm$ 0.519 <sup>e</sup>	0.896 $\pm$ 0.275 <sup>b</sup>

同一列中, 不同字母表示不同林层间差异显著。

Different letters indicate the significant difference among layers in the same column.

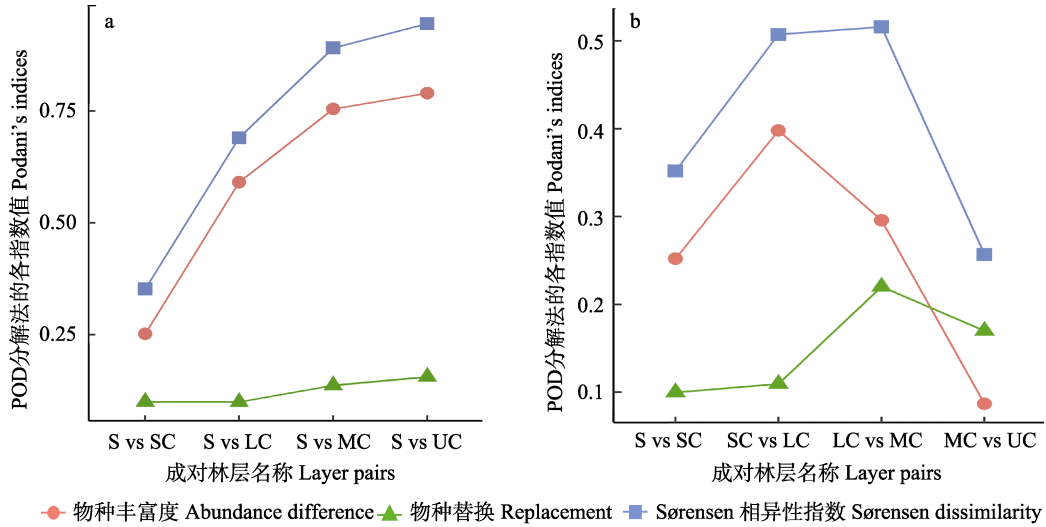


图2 鼎湖山塔吊样地各林层基于物种多度数据的β多样性大小(Sørensen相异性指数)与分解结果。(a)以灌木层为参照,沿林层向上灌木层与其他各林层间β多样性大小和分解组分大小。(b)相邻两林层间的β多样性大小和分解组分大小。S: 灌木层; SC: 亚冠层; LC: 林冠下层; MC: 林冠中层; UC: 林冠上层。

Fig. 2 Results of β diversity (Sørensen dissimilarity) and their partitions based on species abundance data of each layers in the crane plot of Dinghushan. (a) Layers relative to the shrub layer. (b) Neighbouring layers. S, Shrub; SC, Sub-canopy; LC, Lower canopy; MC, Middle canopy; UC, Upper canopy.

小先增大后减小,呈单峰型(图2b)。即林冠下层与林冠中层间的β多样性最大,林冠中层与林冠上层间最小,林冠下层与亚冠层间的β多样性略低于最高值(0.507 vs 0.516),即林冠下层与亚冠层和林冠上层间物种组成差异均较大,以林冠下层为分界,非林冠层之间及林冠层之间物种组成差异均较小。从分解的两个过程来看,除林冠中层与林冠上层这两个林层间外,其他相邻林层间物种丰富度差异组分均大于物种替换组分。但两个过程在各层间的变化趋势不同。物种丰富度差异组分大小在β多样性达到峰值的林层间开始降低,而替换组分却明显增大并达到最大值。说明林冠下层与林冠中层间物种种类差异大,群落间物种组成差异大。

## 4 讨论

### 4.1 群落垂直层次结构特征

根据样地内所有个体的树高进行聚类,可将鼎湖山塔吊样地群落的垂直结构划分为5个林层,分别命名为灌木层、亚冠层、林冠下层、林冠中层、林冠上层。这与叶万辉等(2008)依据群落外貌特征和物种不同生态型将鼎湖山南亚热带常绿阔叶林划分为灌木层、小乔木层和乔木层的结果相似。另外由塔吊样地所有个体的树高散点图(图3)可以看

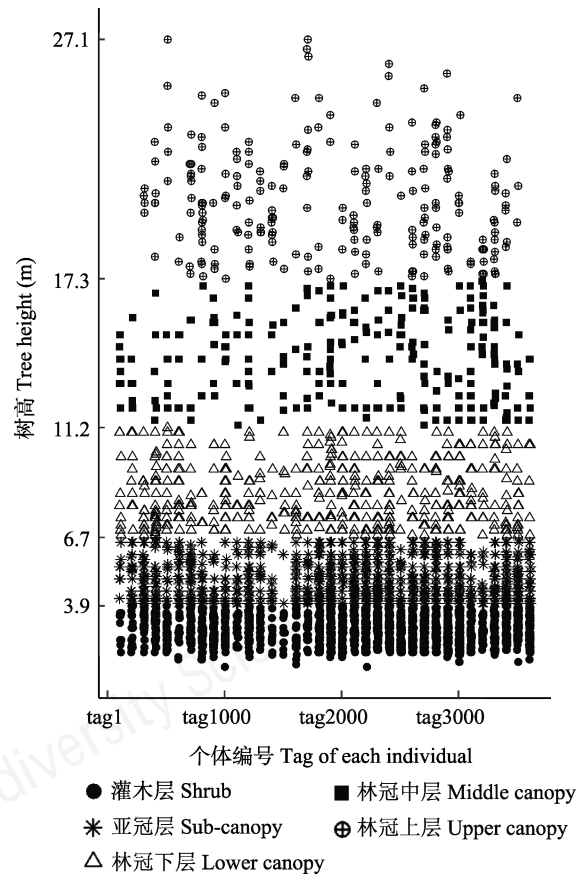


图3 鼎湖山塔吊样地所有个体树高分布散点图  
Fig. 3 Tree height scatter points of each individual in the crane plot of Dinghushan

出,塔吊样地垂直高度上的自然分层现象明显,聚类划分的各层之间树高分布密集。

在一些研究中,研究者常根据经验以5 m或10 m为间隔划分垂直各林层。如划分北方森林垂直结构时便以5 m下为一层,其上以10 m为间隔(Harms et al, 2001; Hao et al, 2007)。本文各林层间树高高度间隔先小后大,层次更丰富(表1),这与塔吊样地处于南亚热带区域,森林结构较北方森林更为复杂有关(Smith, 1973)。同时塔吊样地各林层间隔与经验值5 m、10 m相差不大,可见利用5 m或10 m树高间隔粗略划分森林垂直结构具有一定的合理性。

#### 4.2 群落各林层 $\alpha$ 多样性特征

在塔吊样地的5个林层中,各类 $\alpha$ 多样性指数均随林层向上呈递减趋势,灌木层最大;而均匀度呈单峰型,在林冠下层时最大。基于物种重要值计算的多样性指数大小排除了个体数量的干扰,说明该森林群落内灌木层 $\alpha$ 多样性最高的主要原因是其物种丰富度最大,且物种多度分布并不均匀(表1)。对比各层间的物种特征,灌木层丰富度最高的原因是:首先,除少数仅在林冠层出现的物种(如马尾松、枫香(*Liquidambar formosana*)等)和少数仅在亚冠层出现的稀少种(如岭南杜鹃(*Rhododendron mariae*)、铁冬青(*Ilex rotunda*)等)外,群落内的其他物种均有小径级个体存在于灌木层中;其次,群落内还有一些仅存在于该层的灌木树种,如九节(*Psychotria rubra*)、岭南山竹子(*Garcinia oblongifolia*)等(附录2)。可以说灌木层物种基本上是该群落的物种总集。通过均匀度指数的比较发现,亚冠层的均匀度最高,这可能是因为一方面如荷木、锥栗等林冠层优势种在该层中的个体多度开始增多,另一方面非林冠层(灌木层和亚冠层)的优势种如鸭脚木、黄果厚壳桂等多度减少,使得该层物种间多度差异变小。

#### 4.3 群落各林层 $\beta$ 多样性及其分解特征

随林层向上,塔吊样地群落的灌木层与各林层间的总体 $\beta$ 多样性呈递增趋势,且主要由物种丰富度差异引起。而物种丰富度差异组分表示在特定环境梯度下物种的丧失或增加(Legendre, 2014; Li et al, 2016)。说明该样地森林从灌木层到林冠上层,各林层物种不断丧失。这与随林层向上各林层物种丰富度不断下降一致(表1, 2)。随林层向上,对比各层群落与灌木层的共有种和特有种种类及数量可知,这种减少主要表现在共有种的减少,如黄果厚壳

桂、银柴和鸭脚木等非林冠层优势种在林冠层少量存在或消失,仅荷木、锥栗等少数物种到达林冠上层并成为优势种。造成这一现象的原因可能是物种本身特性差异和环境资源变化的共同影响(Si et al, 2016)。

值得注意的是,相邻林层间 $\beta$ 多样性大小及其组分随林层向上的变化格局均呈单峰型,但峰值点位置不同。林冠下层与亚冠层和林冠中层间 $\beta$ 多样性均较大,且物种周转组分明显增大。结合林冠下层与这两个林层的物种比较结果,发现与亚冠层相比,林冠下层的特有种为林冠中层的优势种荷木;而与林冠中层相比,林冠下层特有种为黄果厚壳桂等非林冠层优势种。Rahbek (2005)研究发现, $\beta$ 多样性随海拔上升也呈单峰型变化。不少研究者认为出现单峰型的原因可能是因为高海拔物种与低海拔物种在单峰型峰处交汇而发生了物种周转(替换)(Ricklefs, 1987; Brown, 2001; McCain & Beck, 2016)。鼎湖山塔吊样地森林群落垂直结构上的变化与之相似,极有可能是林冠层与非林冠层在林冠下层交汇,且发生了明显的物种替换,同时也暗示林冠下层在该森林垂直结构中所处位置的特殊性。

另外,林冠中层与林冠上层间 $\beta$ 多样性最低,这与丰富度差异组分非常低有关,同时物种替换组分相对更大, $\beta$ 多样性主要由物种替换引起。在林冠上层中,枫香、朴树(*Celtis sinensis*)等物种仅在该层中出现,它们是塔吊样地群落中演替早期遗留下来的先锋种,或早期人工培植的乡土物种。这些物种先到达群落并先占据林冠层,在群落演替后期,它们排斥后续到达的物种(Fukami, 2015),因此认为优先效应可能是导致林冠中层与林冠上层间发生物种替换的原因。

#### 4.4 鼎湖山森林群落垂直结构的构建机制

HilleRisLambers等(2012)认为群落构建是多个尺度生态学过程共同作用的结果,局域尺度上的物种共存是环境过滤和物种相互作用共同驱动的结果。森林群落垂直方向上的成层现象导致了林内环境因子的高异质性。根据小气候监测数据可知,从灌木层到林冠上层,塔吊样地各林层平均温度和平均光照均呈增大趋势,而平均相对空气湿度呈减小趋势,日平均光照整体上也呈上升趋势。另外,从相邻林层间的环境因子来看,林冠中层的日平均光照较之林冠下层变化最大(附录3)。该群落 $\beta$ 多样性



及其分解组分的变化情况表明, 林冠下层与林冠中层间物种组成差异最大且物种替换组分最大。前人的研究认为, 导致物种替换的潜在机制包括环境过滤、竞争、地理隔离等(Angeler, 2013; Legendre, 2014)。塔吊样地各林层在垂直空间上并无地理隔离, 结合群落内各林层的环境因子变化, 最有可能是环境过滤限制了某些物种不能到达林冠中层, 而能通过环境筛选的物种在林冠中层出现, 且限制因子主要为光照。竞争作用对本群落构建的影响具体如何还有待进一步的研究。最后需要指出的是, 物种本身的生物学特性也会影响群落垂直结构的构建, 如物种的生活型, 灌木种和乔木种的树高本身就存在差异, 多数灌木物种树高较低, 仅在灌木层中出现。因此研究森林群落垂直结构的构建过程可以从物种本身属性、非生物因素(环境过滤)和生物因素3个方面考虑。

综上所述, 鼎湖山塔吊样地垂直层次可划分为灌木层、亚冠层、林冠下层、林冠中层和林冠上层5层。随林层向上各林层物种多度不断减小, 且丰富度指数不断减小, 林层间 $\beta$ 多样性增大主要由物种丰富度差异所致, 而相邻林层间的 $\beta$ 多样性呈单峰型。林冠下层可能是垂直结构上的特殊位置, 有较强的环境筛选作用, 限制因子主要为光照。

本研究仅仅是对塔吊样地垂直结构及其群落构建机制的初步探究, 希望通过本研究能进一步从更多的视角(如谱系、功能性状等)量化各林层内物种共存的影响过程, 深入阐释有关群落构建机制的问题。

## 参考文献

- Angeler DG (2013) Revealing a conservation challenge through partitioned long-term beta diversity: Increasing turnover and decreasing nestedness of boreal lake metacommunities. *Diversity and Distributions*, 19, 772–781.
- Ashton PS, Hall P (1992) Comparisons of structure among mixed dipterocarp forests of north-western Borneo. *Journal of Ecology*, 80, 459–481.
- Baselga A (2010) Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. *Global Ecology and Biogeography*, 19, 134–143.
- Baselga A, Orme CDL (2012) Betapart: An R package for the study of beta diversity. *Methods in Ecology and Evolution*, 3, 808–812.
- 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.
- Brown JH (2001) Mammals on mountainsides: Elevational patterns of diversity. *Global Ecology and Biogeography*, 10, 101–109.
- Chazdon RL, Chao A, Colwell RK, Lin SY, Norden N, Letcher SG, Clark DB, Arroyo JP (2011) A novel statistical method for classifying habitat generalists and specialists. *Ecology*, 92, 1332–1343.
- Chen SB, Ouyang ZY, Xu WH, Xiao Y (2010) A review of beta diversity studies. *Biodiversity Science*, 18, 323–335. (in Chinese with English abstract) [陈圣宾, 欧阳志云, 徐卫华, 肖焱 (2010) Beta多样性研究进展. *生物多样性*, 18, 323–335.]
- Condit R (1998) *Tropical Forest Census Plots: Methods and Results from Barro Colorado Island, Panama and a Comparison with Other Plots*. Springer-Verlag, Berlin.
- Dolnicar S, Grabler K, Mazanec JA (1999) A tale of three cities: Perceptual charting for analyzing destination images. In: *Consumer Psychology of Tourism, Hospitality and Leisure* (eds Sakai MY, Woodside AG, Crouch GI, Mazanec JA, Oppermann M), pp. 39–62. CAB International, New York.
- Fukami T (2015) Historical contingency in community assembly: Integrating niches, species pools, and priority effects. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 46, 1–23.
- Gillespie TW, Brock J, Wright CW (2014) Prospects for quantifying structure, floristic composition and species richness of tropical forests. *International Journal of Remote Sensing*, 25, 707–715.
- Grubb PJ, Lloyd JR, Pennington TD, Whitmore TC (1963) A comparison of montane and lowland rain forest in Ecuador. I. The forest structure, physiognomy, and floristics. *Journal of Ecology*, 51, 567–601.
- Hao ZQ, Zhang J, Song B, Ye J, Li B (2007) Vertical structure and spatial associations of dominant tree species in an old-growth temperate forest. *Forest Ecology and Management*, 252, 1–11.
- Harms KE, Condit R, Hubbell SP, Foster RB (2001) Habitat associations of trees and shrubs in a 50-ha neotropical forest plot. *Journal of Ecology*, 89, 947–959.
- Harrison S, Ross SJ, Lawton JH (1992) Beta diversity on geographic gradients in Britain. *Journal of Animal Ecology*, 61, 151–158.
- HilleRisLambers J, Adler PB, Harpole WS, Levine JM, Mayfield MM (2012) Rethinking community assembly through the lens of coexistence theory. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 43, 227–248.
- Huang ZL, Kong GH, Wei P (1998) Plant species diversity dynamics in Dinghu Mountain forests. *Chinese Biodiversity*, 6, 116–121. (in Chinese with English abstract) [黄忠良, 孔国辉, 魏平 (1998) 鼎湖山植物物种多样性动态. *生物多*

样性, 6, 116–121.]

- Latham PA, Zuuring HR, Coble DW (1998) A method for quantifying vertical forest structure. *Forest Ecology and Management*, 104, 157–170.
- Legendre P (2014) Interpreting the replacement and richness difference components of beta diversity. *Global Ecology and Biogeography*, 23, 1324–1334.
- Legendre P, De Cáceres M (2013) Beta diversity as the variance of community data: Dissimilarity coefficients and partitioning. *Ecology Letters*, 16, 951–963.
- Lennon JJ, Koleff P, Greenwood J, Gaston KJ (2001) The geographical structure of British bird distributions: Diversity, spatial turnover and scale. *Journal of Animal Ecology*, 70, 966–979.
- Li DZ, Zang RG (2004) The research advances on the structure and function of forest canopy, as well as their temporal and spatial changes. *World Forestry Research*, 17(3), 12–16. (in Chinese with English abstract) [李德志, 臧润国 (2004) 森林冠层结构与功能及其时空变化研究进展. *世界林业研究*, 17(3), 12–16.]
- Li SP, Cadotte MW, Meiners SJ, Pu Z, Fukami T, Jiang L (2016) Convergence and divergence in a long-term old-field succession: The importance of spatial scale and species abundance. *Ecology Letters*, 19, 1101–1109.
- Lowman MD, Rinker HB (2004) *Forest Canopies*, 2nd edn. Elsevier Academic Press, San Diego.
- Lowman MD, Wittman PK (1996) Forest canopies: Methods, hypotheses, and future directions. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 27, 55–81.
- Ma KP, Liu YM (1994) Measurement of biotic community diversity. I.  $\alpha$  diversity (Part 2). *Chinese Biodiversity*, 2, 231–239. (in Chinese) [马克平, 刘玉明 (1994) 生物群落多样性的测度方法. I.  $\alpha$ 多样性的测度方法(下). *生物多样性*, 2, 231–239.]
- McCain CM, Beck J (2016) Species turnover in vertebrate communities along elevational gradients is idiosyncratic and unrelated to species richness. *Global Ecology and Biogeography*, 25, 299–310.
- Neto RB (1989) Rain-forest canopy remains elusive. *Nature*, 340, 586.
- Perry DR (1978) A method of access into the crowns of emergent and canopy trees. *Biotropica*, 10, 155–157.
- Pielou EC (1975) *Ecological Diversity*. Wiley, New York.
- Podani J, Schmera D (2011) A new conceptual and methodological framework for exploring and explaining pattern in presence-absence data. *Oikos*, 120, 1625–1638.
- Rahbek C (2005) The role of spatial scale and the perception of large-scale species-richness patterns. *Ecology Letters*, 8, 224–239.
- Ricklefs RE (1987) Community diversity: Relative roles of local and regional processes. *Science*, 235, 167–171.
- Rosenzweig ML (1995) *Species Diversity in Space and Time*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Shen H, Cai JN, Li MJ, Chen Q, Ye WH, Wang ZF, Lian JY, Song L (2017) On Chinese forest canopy biodiversity monitoring. *Biodiversity Science*, 25, 229–236. (in Chinese with English abstract) [沈浩, 蔡佳宁, 李萌姣, 陈青, 叶万辉, 王峥峰, 练琚愉, 宋亮 (2017) 中国森林冠层生物多样性监测. *生物多样性*, 25, 229–236.]
- Si XF, Baselga A, Leprieur F, Song X, Ding P (2016) Selective extinction drives taxonomic and functional alpha and beta diversities in island bird assemblages. *Journal of Animal Ecology*, 85, 409–418.
- Si XF, Zhao YH, Chen CW, Ren P, Zeng Y, Wu LB, Ding P (2017) Beta-diversity partitioning: Methods, applications and perspectives. *Biodiversity Science*, 25, 464–480. (in Chinese with English abstract) [斯幸峰, 赵郁豪, 陈传武, 任鹏, 曾嶂, 吴玲兵, 丁平 (2017) Beta多样性分解: 方法、应用与展望. *生物多样性*, 25, 464–480.]
- Smith AP (1973) Stratification of temperate and tropical forests. *The American Naturalist*, 107, 671–683.
- Sun RY, Li QF, Niu CJ, Lou AR (2007) *Foundations in Ecology*, 2nd edn. Higher Education Press, Beijing. (in Chinese) [孙儒泳, 李庆芬, 牛翠娟, 娄安如 (2007) 基础生态学(第二版). 高等教育出版社, 北京.]
- Ulrich W, Almeida-Neto M, Gotelli NJ (2009) A consumer's guide to nestedness analysis. *Oikos*, 118, 3–17.
- Watt AS (1924) On the ecology of British beechwoods with special reference to their regeneration. Part II. The development and structure of beech communities on the Sussex Downs. *Journal of Ecology*, 12, 145–204.
- Whittaker RH (1972) Evolution and measurement of species diversity. *Taxon*, 21, 213–215.
- Williams PH (1996) Mapping variations in the strength and breadth of biogeographic transition zones using species turnover. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 263, 579–588.
- Wu Y, Liu WY, Song L, Chen X, Lu HZ, Li S, Shi XM (2016) Advances in ecological studies of epiphytes using canopy cranes. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 40, 508–522. (in Chinese with English abstract) [吴毅, 刘文耀, 宋亮, 陈曦, 卢华正, 李苏, 石贤萌 (2016) 基于林冠塔吊的附生植物生态学研究进展. *植物生态学报*, 40, 508–522.]
- Yang L, Sun ZY, Tang GL, Lin ZW, Chen YQ, Li Y, Li Y (2016) Identifying canopy species of subtropical forest by lightweight unmanned aerial vehicle remote sensing. *Tropical Geography*, 36, 833–839. (in Chinese with English abstract) [杨龙, 孙中宇, 唐光良, 林志文, 陈燕乔, 黎喻, 李勇 (2016) 基于微型无人机遥感的亚热带林冠物种识别. *热带地理*, 36, 833–839.]
- Ye WH, Cao HL, Huang ZL, Lian JY, Wang ZG, Li L, Wei SG, Wang ZM (2008) Community structure of a 20 hm<sup>2</sup> lower subtropical evergreen broadleaved forest plot in Dinghushan, China. *Journal of Plant Ecology (Chinese Version)*, 32, 274–286. (in Chinese with English abstract) [叶万辉, 曹洪麟, 黄忠良, 练琚愉, 王志高, 李林, 魏识广, 王章



- 明 (2008) 鼎湖山南亚热带常绿阔叶林20公顷样地群落特征研究. 植物生态学报, 32, 274–286.]
- Zhao J, Li J, Liu QH (2013) Review of forest vertical structure parameter inversion based on remote sensing technology. *Journal of Remote Sensing*, 17, 697–716. (in Chinese with English abstract) [赵静, 李静, 柳钦火 (2013) 森林垂直结构参数遥感反演综述. 遥感学报, 17, 697–716.]
- Zhao MF, Xing KX, Wang YH (2017) Patterns and determinants of beta diversity in the understory vegetation layers of montane boreal conifer forest in Luya Mountain. *Acta Ecologica Sinica*, 37, 3327–3334. (in Chinese with English abstract) [赵鸣飞, 邢开雄, 王宇航 (2017) 芦芽山寒温性针叶林冠层下植被beta多样性格局及其成因. 生态学报, 37, 3327–3334.]
- Zhao ZM, Guo YQ (1993) *Principles and Methods of Community Ecology*. Scientific and Technical Documents Publishing House, Chongqing. (in Chinese) [赵志模, 郭依泉 (1993) 群落生态学原理与方法. 科技文献出版社重庆分社, 重庆.]
- Zhuang CY, Huang QL, Ma ZB, Luo F, Zhang Y (2014) Review on defining methods for canopy stratification. *World Forestry Research*, 27(6), 34–40. (in Chinese with English abstract) [庄崇洋, 黄清麟, 马志波, 罗芬, 张寅 (2014) 林层划分方法综述. 世界林业研究, 27(6), 34–40.]
- (责任编辑: 王绪高 责任编辑: 黄祥忠)

## 附录 Supplementary Material

### 附录1 鼎湖山塔吊样地微气候监测仪器放置高度

Appendix 1 Height of all micro-climate monitoring equipments placement sites in the crane plot of Dinghushan  
<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2019107-1.pdf>

### 附录2 鼎湖山塔吊样地灌木层与其他各林层及相邻林层间物种组成比较

Appendix 2 Comparison of species component between shrub and other layers as well as among neighbouring layers in pair in the crane plot of Dinghushan  
<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2019107-2.pdf>

### 附录3 鼎湖山塔吊样地各林层微环境

Appendix 3 Microenvironment factors of each layer in the crane plot of Dinghushan  
<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2019107-3.pdf>

桂旭君, 练琚愉, 张入匀, 李艳朋, 沈浩, 倪云龙, 叶万辉. 鼎湖山南亚热带常绿阔叶林群落垂直结构及其物种多样性特征. 生物多样性, 2019, 27 (6): 619–629.

<http://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2019107>

附录1 鼎湖山塔吊样地微气候监测仪器放置高度

Appendix 1 Height of all micro-climate monitoring equipments placement sites in the crane plot of Dinghushan

个体名称 Name of individuals	设备放置点的高度 Height of equipments placement sites (m)				
	位置 1 Site 1	位置 2 Site 2	位置 3 Site 3	位置 4 Site 4	位置 5 Site 5
荷木 1 号 <i>Schima superba</i> I	19.7	14.5	10.2	7.5	5.0
荷木 2 号 <i>Schima superba</i> II	16.5	12.6	10.6	6.2	4.0
荷木 3 号 <i>Schima superba</i> III	16.0	15.5	12.0	7.6	5.0
厚壳桂 1 号 <i>Cryptocarya chinensis</i> I	15.5	11.5	9.7	7.2	5.1
厚壳桂 2 号 <i>Cryptocarya chinensis</i> II	12.0	9.6	7.0	5.0	3.3
厚壳桂 3 号 <i>Cryptocarya chinensis</i> III	12.4	10.2	8.3	6.4	4.2
马尾松 1 号 <i>Pinus massoniana</i> I	22.4	18.1	14.5	11.2	6.8
马尾松 2 号 <i>Pinus massoniana</i> II	21.0	16.8	13.4	11.5	9.0
马尾松 3 号 <i>Pinus massoniana</i> III	21.0	18.5	15.5	12.2	7.5
锥栗 1 号 <i>Castanopsis chinensis</i> I	14.2	11.8	9.5	7.2	4.5
锥栗 2 号 <i>Castanopsis chinensis</i> II	16.1	11.5	9.0	6.8	4.8
锥栗 3 号 <i>Castanopsis chinensis</i> III	18.2	–	11.5	8.5	4.4

桂旭君, 练琚愉, 张入匀, 李艳朋, 沈浩, 倪云龙, 叶万辉. 鼎湖山南亚热带常绿阔叶林群落垂直结构及其物种多样性特征. 生物多样性, 2019, 27 (6): 619–629.

<http://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2019107>

附录2 鼎湖山塔吊样地灌木层与其他各林层及相邻林层间物种组成比较。S: 灌木层; SC: 亚冠层; LC: 林冠下层; MC: 林冠中层; UC: 林冠上层; vs: 两林层进行对比; g: 两林层共有种; sp: 前一个林层的特有种; sp\*: 后一个林层的特有种; r: 数量较少无法分类的种。如S vs SC sp和S vs SC sp\*分别表示灌木层和亚冠层物种比较时, 灌木层的特有种和亚冠层的特有种。

Appendix 2 Comparison of species component between shrub and other layers as well as among neighbouring layers in pair in the crane plot of Dinghushan. S, Shrub; SC, Sub-canopy; LC, Lower canopy; MC, Middle canopy; UC, Upper canopy; g, generalist of two layers; sp, specialist of the first layer; sp\*: specialist of the second layer; r, too rare to clarify of two layers For example, S vs SC sp and S vs SC sp\* represent specialist of Shrub and specialist of Sub canopy respectively, when Shrub compare with Sub canopy.

物种 Species	S	SC	LC	MC	UC	分类结果 Classification results
白背算盘子 <i>Glochidion wrightii</i>	5	1				S vs SC r, SC vs LC r, S vs LC r, S vs MC r, S vs UC r
白车 <i>Syzygium levinei</i>	14	6	4	2		SC vs LC r, LC vs MC r, MC vs UC r, S vs LC g, S vs MC r, S vs UC r
白果香楠 <i>Alleizettella leucocarpa</i>	6	2				S vs SC r, SC vs LC r, S vs LC r, S vs MC r, S vs UC r
白楸 <i>Mallotus paniculatus</i>	28	55	30	13	2	SC vs LC g, LC vs MC g, MC vs UC sp, S vs LC sp, S vs MC r
白颜树 <i>Gironniera subaequalis</i>	3					S vs SC r, S vs LC r, S vs MC r, S vs UC r
柏拉木 <i>Blastus cochinchinensis</i>	24	7				S vs SC g, SC vs LC r, S vs LC r, S vs MC r, S vs UC r
变叶榕 <i>Ficus variolosa</i>	10	3				S vs SC r, SC vs LC r, S vs LC r, S vs MC r, S vs UC r
布渣叶 <i>Microcos paniculata</i>	10	2	14	1		S vs SC r, LC vs MC r, MC vs UC r, S vs LC g, S vs MC r, S vs UC r
糙叶木 <i>Leucas mollissima</i>	1					S vs SC r
豺皮樟 <i>Litsea rotundifolia</i>	2					S vs SC r, S vs LC r, S vs MC r, S vs UC r
粗叶榕 <i>Ficus hirta</i>		1				S vs SC r, SC vs LC r, S vs LC r, S vs MC r, S vs UC r
鼎湖钓樟 <i>Lindera chunii</i>	5	8	1			S vs SC g, SC vs LC r, LC vs MC r, S vs LC r, S vs MC r, S vs UC r
鼎湖血桐 <i>Macaranga sampsoni</i>	1					S vs SC r, S vs LC r, S vs MC r, S vs UC r
短序润楠 <i>Machilus breviflora</i>	10	8	16	14	17	S vs SC g, SC vs LC g, LC vs MC g, MC vs UC g, S vs LC g, S vs MC sp, S vs UC sp*
对叶榕 <i>Ficus hispida</i>	1	2	2			S vs SC r, SC vs LC r, LC vs MC r, S vs LC r, S vs MC r, S vs UC r
枫香 <i>Liquidambar formosana</i>					1	MC vs UC r, S vs MC r
橄榄 <i>Canarium album</i>	105	48	10	7	8	S vs SC g, SC vs LC g, LC vs MC g, MC vs UC g, S vs LC g, S vs MC g, S vs UC g
观光木 <i>Tsoongiodendron odorum</i>			2	1		LC vs MC r, MC vs UC r, S vs UC r
光叶山黄皮 <i>Aidia canthioides</i>	33	16	2			S vs SC g, SC vs LC g, LC vs MC r, S vs LC g, S vs MC r, S vs UC r
广东润楠 <i>Machilus kwangtungensis</i>	1	2	2		1	S vs SC r, SC vs LC r, LC vs MC r, MC vs UC r, S vs LC r, S vs MC r, S vs UC r
鬼灯笼 <i>Clerodendrum fortunatum</i>	1					S vs SC r, S vs LC r, S vs MC r, S vs UC r
海红豆 <i>Adenanthera pavonina</i>	1					S vs SC r, S vs LC r, S vs MC r, S vs UC r
号角树 <i>Cecropia peltata</i>			1			SC vs LC r, LC vs MC r
荷木 <i>Schima superba</i>	13	28	54	101	111	S vs SC g, SC vs LCsp, LC vs MC sp*, MC vs UC g, S vs LC sp*, S vs UC sp*, S vs MC sp*
褐叶柄果木 <i>Mischocarpus pentapetalus</i>	1		1			S vs SC r, SC vs LC r, LC vs MC r, S vs LC r, S vs MC r, S vs UC r
黑叶谷木 <i>Memecylon nigrescens</i>	3	3				S vs SC r, SC vs LC r, S vs LC r, S vs MC r, S vs UC r
红背山麻杆 <i>Alchornea trewioides</i>	3					S vs SC r, S vs LC r, S vs MC r, S vs UC r
红车 <i>Syzygium rehderianum</i>	26	13	5	2		SC vs LC g, LC vs MC r, MC vs UC r, S vs LC g, S vs UC r
红豆杉 <i>Taxus chinensis</i>		2				S vs SC r, SC vs LC r
红鳞蒲桃 <i>Syzygium hancei</i>	1					S vs SC r, S vs LC r, S vs MC r, S vs UC r

桂旭君, 练琚愉, 张入匀, 李艳朋, 沈浩, 倪云龙, 叶万辉. 鼎湖山南亚热带常绿阔叶林群落垂直结构及其物种多样性特征. 生物多样性, 2019, 27 (6): 619–629.

<http://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2019107>

物种 Species	S	SC	LC	MC	UC	分类结果 Classification results
红皮紫荆 <i>Craibiodendron kwangtungense</i>	4	1	3			S vs SC r, SC vs LC r, LC vs MC r, S vs LC r, S vs MC r, S vs UC r
猴耳环 <i>Archidendron clypearia</i>	3	4	1			S vs SC r, SC vs LC r, LC vs MC r, S vs LC r, S vs MC r, S vs UC r
厚壳桂 <i>Cryptocarya chinensis</i>	28	21	3	6	2	SC vs LC g, LC vs MC r, MC vs UC r, S vs LC g, S vs MC r
华润楠 <i>Machilus chinensis</i>	20	2		2	1	SC vs LC sp, LC vs MC r, MC vs UC r, S vs LC r, S vs MC r, S vs UC r
黄果厚壳桂 <i>Cryptocarya concinna</i>	251	121	36			S vs SC g, SC vs LC g, LC vs MC sp, S vs LC g, S vs MC sp, S vs UC sp
黄花梨 <i>Dalbergia odorifera</i>			2			SC vs LC r, LC vs MC r
黄毛榕 <i>Ficus esquiroliana</i>	5	1				S vs LC r, S vs MC r, S vs UC r
黄牛木 <i>Cratoxylon coclunclunense</i>	12	2	1			S vs SC r, SC vs LC r, LC vs MC r, S vs LC r, S vs MC r, S vs UC r
黄杞 <i>Engelhardtia roxburghiana</i>	25	38	17	5	2	S vs SC g, SC vs LC g, LC vs MC g, MC vs UC r, S vs LC g, S vs MC r, S vs UC g
黄梔子 <i>Gardenia Jasminoides</i>	1					S vs SC r, S vs LC r, S vs MC r, S vs UC r
灰木莲 <i>Magnolia sumatrana</i>	1		1			S vs SC r, SC vs LC r, LC vs MC r, S vs LC r, S vs MC r, S vs UC r
火力楠 <i>Michelia macclurei</i>	1		2		1	S vs SC r, SC vs LC r, LC vs MC r, MC vs UC r, S vs LC r, S vs MC r, S vs UC r
鲫鱼胆 <i>Maesa perliaris</i>	3					S vs SC r, S vs LC r, S vs MC r, S vs UC r
假苹婆 <i>Sterculia lanceolata</i>	181	94	24	3		S vs SC g, SC vs LC g, LC vs MC g, MC vs UC r, S vs LC g, S vs MC sp, S vs UC sp
坚荚木 <i>Viburnum sempervirens</i>	1					S vs SC r
降真香 <i>Acronychia pedunculata</i>	2	3	3			SC vs LC r, LC vs MC r
金叶树 <i>Chrysophyllum lanceolatum</i> var. <i>stellatocarpon</i> van	1					S vs SC r, S vs LC r, S vs MC sp, S vs UC sp
九节 <i>Psychotria asistica</i>	183	6				S vs SC sp, SC vs LC r, S vs LC sp, S vs MC sp, S vs UC sp
苦丁茶 <i>Ligustrum robustum</i>	1	2				S vs SC r, SC vs LC r, S vs LC r, S vs MC r, S vs UC r
筋党 <i>Zanthoxylum avicennae</i>		1				S vs SC r, SC vs LC r
鬃蒴锥 <i>Castanopsis fissa</i>	33	38	11			SC vs LC g, LC vs MC r, S vs LC g, S vs MC r, S vs UC r
荔枝 <i>Litchi chinensis</i>	3	1	2	2		S vs SC r, SC vs LC r, LC vs MC r, MC vs UC r, S vs LC r, S vs MC r, S vs UC r
亮叶猴耳环 <i>Archidendron lucidum</i>	1	1				S vs SC r, SC vs LC r, S vs LC r, S vs MC r, S vs UC r
岭南杜鹃 <i>Rhododendron mariae</i>		1				S vs SC r, SC vs LC r
岭南山矾 <i>Symplocos confusa</i>			1			SC vs LC r, LC vs MC r
岭南山竹子 <i>Garcinia oblongifolia</i>	17					S vs SC sp, S vs LC r, S vs MC r, S vs UC r
龙船花 <i>Ixora chinensis</i>	14					S vs SC r, S vs LC r, S vs MC r, S vs UC r,
龙眼 <i>Dimocarpus longan</i>	1	3	2			S vs SC r, SC vs LC r, LC vs MC r, S vs LC r, S vs MC r, S vs UC r
罗浮柿 <i>Diospyros morrisiana</i>	7	2	2			S vs SC r, SC vs LC r, LC vs MC r, S vs LC r, S vs MC r, S vs UC r
罗伞树 <i>Ardisia quinquegona</i>	169	85	1			SC vs LC sp, LC vs MC r, S vs LC sp, S vs UC sp, S vs MC sp
马尾松 <i>Pinus massoniana</i>			1	14	34	SC vs LC r, LC vs MC sp*, MC vs UC sp*, S vs MC sp*, S vs UC sp*
毛冬青 <i>Ilex pubescens</i>	3					S vs SC r, S vs LC r, S vs MC r, S vs UC r,
毛果算盘子 <i>Glochidion eriocarpum</i>	1					S vs SC r, S vs LC r, S vs MC r, S vs UC r,
毛稔 <i>Melastoma sanguineum</i>	2	2				S vs SC r, SC vs LC r, S vs LC r, S vs MC r, S vs UC r
毛叶嘉赐树 <i>Casearia villilimba</i>	3	2				S vs SC r, SC vs LC r, S vs LC r, S vs MC r, S vs UC r
密花树 <i>Rapanea neriifolia</i>	1					S vs SC r, S vs LC r, S vs MC r, S vs UC r
闽粤石楠 <i>Photinia benthamiana</i>			1			SC vs LC r, LC vs MC r
牛矢果 <i>Osmanthus matsumuranus</i>	1	4	1			S vs SC r, SC vs LC r, LC vs MC r, S vs LC r, S vs MC r, S vs UC r
蒲桃 <i>Syzygium jambos</i>	54	45	27	4		S vs SC g, SC vs LC g, LC vs MC g, MC vs UC r, S vs LC g, S vs MC sp, S vs UC g

物种 Species	S	SC	LC	MC	UC	分类结果 Classification results
朴树 <i>Celtis sinensis</i>					2	MC vs UC r, S vs MC r
千年桐 <i>Vernicia montana</i>			1			SC vs LC r, LC vs MC r
人面子 <i>Dracontomelon duperreanum</i>		1	1	1		S vs SC r, SC vs LC r, LC vs MC r, MC vs UC r
绒楠 <i>Machilus velutina</i>	2	2	1			S vs SC r, SC vs LC r, LC vs MC r, S vs LC r, S vs MC r, S vs UC r
榕叶冬青 <i>Ilex ficoidea</i>		1				S vs SC r, SC vs LC r, S vs LC r, S vs UC r
肉桂 <i>Cinnamomum cassia</i>	4	2				S vs SC r, SC vs LC r, S vs LC r, S vs MC r, S vs UC r
三叉苦 <i>Evodia lepta</i>	21	9				S vs SC g, SC vs LC r, S vs LC r, S vs MC r, S vs UC r
三花冬青 <i>Ilex triflora</i>		1				S vs SC r, SC vs LC r
山钓樟 <i>Lindera metcalfiana</i>	1					S vs SC r, S vs LC r, S vs MC r, S vs UC r
山龙眼 <i>Helicia formosana</i>	1	1				S vs SC r, SC vs LC r, S vs LC r, S vs MC r, S vs UC r
山麻黄 <i>Ephedra equisetina</i>		1				S vs SC r, SC vs LC r
山牡荆 <i>Vitex quinata</i>			2			SC vs LC r, LC vs MC r
山乌柏 <i>Sapium discolor</i>	1	1				S vs SC r, SC vs LC r, S vs LC r, S vs MC r, S vs UC r
珊瑚树 <i>Viburnum odoratissimum</i>	1					S vs SC r, S vs LC r, S vs MC r, S vs UC r
石斑木 <i>Raphiolepis indica</i>			1			SC vs LC r, LC vs MC r
疏花卫矛 <i>Euonymus laxiflora</i>	3					S vs SC r, S vs LC r, S vs MC r, S vs UC r
鼠刺 <i>Itea chinensis</i>		2				S vs SC r, SC vs LC r
水东哥 <i>Saurauia tristyla</i>		1				S vs SC r, SC vs LC r
水锦树 <i>Wendlandia uvariifolia</i>		1				S vs SC r, SC vs LC r
水石梓 <i>Sarcosperma laurinum</i>	72	17	3	1		SC vs LC g, LC vs MC r, S vs LC sp, S vs MC sp, S vs UC sp
水同木 <i>Ficus fistulosa</i>	62	42	10			S vs SC g, SC vs LC g, LC vs MC r, S vs LC g, S vs MC sp, S vs UC sp
水翁 <i>Cleistocalyx operculatus</i>			2			SC vs LC r, LC vs MC r
算盘子 <i>Glochidion puberum</i>	1					S vs SC r, S vs LC r, S vs MC r, S vs UC r
糖胶树 <i>Alstonia scholaris</i>			1			SC vs LC r, LC vs MC r
铁冬青 <i>Ilex rotunda</i>		1				S vs SC r, SC vs LC r
凸脉榕 <i>Ficus nervosa</i>	1					S vs SC r, S vs LC r, S vs MC r, S vs UC r
土沉香 <i>Aquilaria sinensis</i>	12	2				S vs SC r, SC vs LC r, S vs LC r, S vs MC r, S vs UC r
臀果木 <i>Pygeum topengii</i>	21	25	9	4	1	S vs SC g, SC vs LC g, LC vs MC r, MC vs UC r, S vs LC g, S vs MC r, S vs UC r
网脉山龙眼 <i>Helicia reticulata</i>		1				S vs SC r, SC vs LC r
乌材 <i>Diospyros eriantha</i>	10	1				S vs SC r, SC vs LC r, S vs LC r, S vs MC r, S vs UC r
五月茶 <i>Antidesma bunius</i>	1		2			S vs SC r, SC vs LC r, LC vs MC r, S vs LC r, S vs MC r, S vs UC r
五指毛桃 <i>Ficus hirta</i>	1	1				S vs SC r, SC vs LC r, S vs LC r, S vs MC r, S vs UC r
细轴茛花 <i>Wikstroemia nutans</i>	1					S vs SC r, S vs LC r, S vs MC r, S vs UC r
香叶树 <i>Lindera communis</i>	1					S vs SC r, S vs LC r, S vs MC r, S vs UC r
小盘木 <i>Microdesmis caseraiaefolia</i>		1				S vs SC r, SC vs LC r
小叶榕 <i>Ficus benjamina</i>			3	3	1	SC vs LC r, LC vs MC r, MC vs UC r, S vs MC r, S vs UC r
小叶胭脂 <i>Artocarpus styracifolius</i>	1		2			S vs SC r, SC vs LC r, LC vs MC r, S vs LC r, S vs MC r, S vs UC r
鸭脚木 <i>Schefflera octophylla</i>	140	161	51	10		SC vs LC g, LC vs MC g, MC vs UC sp, S vs LC g, S vs MC sp
阳桃 <i>Averrhoa carambola</i>				1		LC vs MC r, MC vs UC r, S vs UC r



桂旭君, 练琚愉, 张入匀, 李艳朋, 沈浩, 倪云龙, 叶万辉. 鼎湖山南亚热带常绿阔叶林群落垂直结构及其物种多样性特征. 生物多样性, 2019, 27 (6): 619–629.

<http://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2019107>

物种 Species	S	SC	LC	MC	UC	分类结果 Classification results
阴香 <i>Cinnamomum burmanni</i>	3	2	3			S vs SC r, SC vs LC r, LC vs MC r, S vs LC r, S vs MC r, S vs UC r
银柴 <i>Aporosa dioica</i>	207	122	43	11		S vs SC g, SC vs LC g, LC vs MC g, MC vs UC sp, S vs LC g, S vs MC sp, S vs UC g
鱼骨木 <i>Canthium dicoccum</i>	22	44	31	7	1	SC vs LC g, LC vs MC g, MC vs UC r, S vs LC sp*, S vs MC r
鱼尾葵 <i>Caryota maxima</i>	6	22	35	22	24	S vs SC sp*, SC vs LC g, LC vs MC g, MC vs UC g, S vs LC sp*, S vs MC sp*, S vs UC sp*
窄叶半枫荷 <i>Pterospermum lanceaefolium</i>	1	1			1	S vs SC r, SC vs LC r, MC vs UC r, S vs LC r, S vs MC r, S vs UC r
樟树 <i>Cinnamomum bodinieri</i>			1	1		SC vs LC r, LC vs MC r, MC vs UC r, S vs UC r
长叶竹柏 <i>Podocarpus fleuryi</i>	6	1	1			S vs SC r, SC vs LC r, LC vs MC r, S vs LC r, S vs MC r, S vs UC r
枝花李榄 <i>Linociera ramiflora</i>	3	2				S vs SC r, SC vs LC r, S vs LC r, S vs MC r, S vs UC r
重阳木 <i>Bischofia polycarpa</i>		1			1	S vs SC r, SC vs LC r, MC vs UC r, S vs MC r
竹节树 <i>Carallia brachiata</i>	6	2				S vs SC r, SC vs LC r, S vs LC r, S vs MC r, S vs UC r
锥栗 <i>Castanopsis chinensis</i>	11	14	13	31	17	SC vs LC g, LC vs MC sp*, MC vs UC g, S vs LC g, S vs MC sp*, S vs UC sp*
子凌蒲桃 <i>Syzygium championii</i>	1					S vs SC r, S vs LC r, S vs MC r, S vs UC r

桂旭君, 练琚愉, 张入匀, 李艳朋, 沈浩, 倪云龙, 叶万辉. 鼎湖山南亚热带常绿阔叶林群落垂直结构及其物种多样性特征. 生物多样性, 2019, 27 (6): 619–629.

<http://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2019107>

### 附录3 鼎湖山塔吊样地各林层微环境

Appendix 3 Microenvironment factors of each layer in the crane plot of Dinghushan

林层 Layers	日平均光照 Average daily light ( $\mu\text{E}$ )	日最大光照 Maximum daily light ( $\mu\text{E}$ )	平均温度 Average temperature ( $^{\circ}\text{C}$ )	平均空气相对湿度 Average relative humidity (%)
灌木层 Shrub	20.70	183.64	26.75	94.36
亚冠层 Sub-canopy	15.11	678.02	27.09	91.92
林冠下层 Lower canopy	13.49	611.23	27.03	84.57
林冠中层 Middle canopy	30.89	928.01	27.55	84.77
林冠上层 Upper canopy	47.30	1035.96	28.07	84.62



•研究报告•

# 基于地形的牲畜空间利用特征及干扰评价 ——以王朗国家级自然保护区为例

陈 星<sup>1</sup> 赵联军<sup>2</sup> 胡茜茜<sup>1</sup> 罗春平<sup>2</sup> 梁春平<sup>2</sup>  
蒋仕伟<sup>2</sup> 梁 磊<sup>1</sup> 郑维超<sup>3\*</sup> 官天培<sup>1\*</sup>

1 (绵阳师范学院生态安全与保护四川省重点实验室, 四川绵阳 621000)

2 (王朗国家级自然保护区, 四川平武 622550)

3 (唐家河国家级自然保护区, 四川青川 628100)

**摘要:** 地形是栖息地的基本要素, 从地形评价动物的空间利用特征能够掌握动物的分布规律并进行预测。为掌握保护区内牲畜的空间利用特征, 并评价它们对主要保护动物的潜在影响, 我们于2018年5–11月调查了王朗国家级自然保护区内牛和马的分布, 并结合红外相机监测结果及历史监测数据进行了分析和评价。结果表明: (1)虽然两种牲畜均偏好低海拔、低坡度、光照良好(半阳坡、阳坡)、距水源近的栖息地, 但它们在地形利用上存在显著差异; (2)牲畜活动最频繁的两条沟分别是竹根岔右一支沟、竹根岔正沟和大窝凼洋洞沟, 且呈现不同的干扰特征; (3)基于监测数据, 羚牛(*Budorcas taxicolor tibetana*)可能是保护区内最易受牛马活动威胁的保护动物。红外相机监测结果显示, 羚牛沿海拔分布现状可能是回避牲畜密集区域的结果。基于本研究, 我们建议: (1)保护区重点关注竹根岔(右一支沟、正沟、白沙沟)、大窝凼(洋洞沟、外侧坡)两个核心区的牲畜活动情况, 并尽快针对放牧采取措施。例如, 持续监测重点干扰区域牲畜的种群数量和空间分布趋势。(2)严格限制牲畜继续向高海拔栖息地入侵。(3)管控放牧投盐等干扰的发生频率。(4)加强执法力度, 防止牲畜对保护区带来的干扰持续和扩大, 威胁物种安全。

**关键词:** 海拔; 栖息地; 放牧; 西南地区; 大熊猫; 国家公园

## Impact of livestock terrain utilization patterns on wildlife: A case study of Wanglang National Nature Reserve

Xing Chen<sup>1</sup>, Lianjun Zhao<sup>2</sup>, Xixi Hu<sup>1</sup>, Chunping Luo<sup>2</sup>, Chunping Liang<sup>2</sup>, Shiwei Jiang<sup>2</sup>, Lei Liang<sup>1</sup>, Weichao Zheng<sup>3\*</sup>, Tianpei Guan<sup>1\*</sup>

1 Ecological Security and Protection Key Laboratory of Sichuan Province, Mianyang Teachers' College, Mianyang, Sichuan 621000

2 Wanglang National Nature Reserve, Pingwu, Sichuan 622550

3 Tangjiahe National Nature Reserve, Qingchuan, Sichuan 628100

**Abstract:** Terrain use is a fundamental factor of wildlife habitat and is closely related to other environmental factors. To assess the impact of cattle and horse on wildlife, we conducted field surveys in Wanglang National Nature Reserve and analyzed terrain preferences. We also deployed infrared cameras and historical biodiversity data to evaluate the risk of disturbance to key protected species based on altitudinal distribution of livestock. Results showed: (1) Both horse and cattle preferred low altitude habitats with low slopes, close to water with half to full sun aspects. However, there was also significant differences in terrain use between these two domestic animals. (2) The areas with the most frequent disturbance by livestock in the Wanglang Nature Reserve were Youyizhigou and Zhenggou in Zhugenchu, and Yangdonggou in Dawodang. (3) Based on historical data, takin (*Budorcas taxicolor tibetana*) is likely the most influenced wildlife species, as the degree of overlap with livestock along altitudinal gradients is very high. Infrared camera data showed that areas frequented by livestock had fewer takin individuals recorded, indicating a negative relationship due to

收稿日期: 2019-04-09; 接受日期: 2019-06-14

基金项目: 国家自然科学基金(31300319)

\* 共同通讯作者 Co-authors for correspondence. E-mail: 379265906@qq.com; tp-guan@hotmail.com

co-existence. Based on our findings, we suggest, (1) nature reserve should focus livestock in two core areas of Zhugencha (Youyizhigou, Zhenggou and Baishagou) and Dawodang (Yangdonggou and Waicepo) by monitoring the population and distribution of livestock in these areas; (2) they should prohibit the dispersal and distribution of livestock towards higher elevations; (3) the frequency with which local herdsman feed livestock salt needs to be controlled; (4) the strength of law enforcement towards illegal herds should be elevated.

**Key words:** elevation; habitat; grazing; Southwest of China; giant panda; national park

保护区是为避免特定景观或资源遭受破坏而划定的区域(Watson et al, 2014), 但由于经济和社会发展的需要, 保护区内的资源利用和开发并未得到有效控制, 导致野生动物栖息地退化, 野生动植物多样性下降(Craigie et al, 2010)。在众多威胁野生动物生存的人类活动中, 放牧被认为是最严重的干扰类型之一(Mishra et al, 2004; Arlettaz et al, 2015; Maxwell et al, 2016)。研究发现, 放牧和相关生境退化是导致保护区内野生动物尤其是有蹄类种群下降的主要原因(Kittur et al, 2010)。散养牲畜在保护区内可能会竞争野生动物的食物资源和生存空间, 在一定范围内排挤它们(李俊生等, 2003; 冉江洪等, 2003; Khadka & James, 2016; 王晓等, 2018)。

中国西南地区是世界生物多样性热点区域, 其地形的多变造就了栖息地的多样, 也因此孕育了非常高的生物多样性(张荣祖, 2011)。在山地环境中野生动物为适应资源分布的时空异质性, 往往会形成不同季节利用不同区域资源的生存策略, 例如沿海海拔梯度迁移的食草动物(Guan et al, 2013)和大熊猫(*Ailuropoda melanoleuca*)(Qi et al, 2012)。然而, 由于资源利用方式的局限, 山区居民的经济收入主要依赖于放牧(Mishra et al, 2004)和采集(程春龙和李俊清, 2006)。放牧等行为已成为限制保护区有效发挥生物多样性保护功能的潜在威胁(Hüseyin et al, 2007), 是保护区进行资源管理的重大障碍。因此, 充分认识山地环境中散养牲畜对资源的利用特征, 并评价它们对同域分布的主要保护对象可能产生的影响是提升自然保护区资源保护管理能力需要优先解决的问题。

已有不少学者在放牧对野生动物的影响方面开展了相关研究, 并主要通过微生境的植被资源利用特征进行评价(Mishra et al, 2004; Madhusudan, 2004; Atickem & Loe, 2014)。事实上, 在一定的空间内, 植被群落结构与地形密切相关, 例如坡向、海

拔和坡度均会对植被结构产生直接影响(Carmel & Kadmon, 1999; Webb et al, 1999; 马旭东等, 2010; 赵鹏等, 2019)。因此, 地形利用特征也是研究物种空间利用策略的重要途径(Kittur et al, 2010), 可以在较大的空间尺度内进行预测和评价。

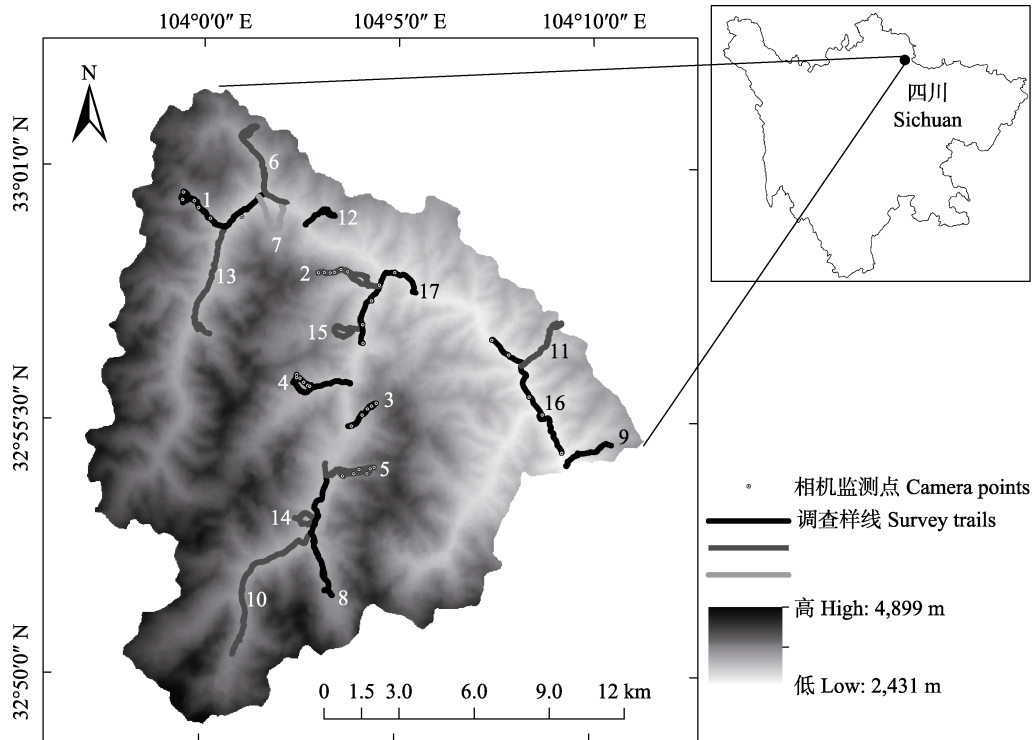
王朗国家级自然保护区(以下简称王朗保护区)是我国建立最早的大熊猫保护区之一, 位于白马藏族集聚区(魏辅文等, 2011)。保护区外的居民一直将牛马等牲畜散养在保护区内, 伴随着保护区内牛马活动剧增, 牧民对牛马进行投盐的次数和范围也在扩大。成群牛马导致保护区内大量植物被啃食, 在放牧集中区域的大熊猫主食竹出现明显的枯黄和退化(Li et al, 2017), 其他野生动物栖息地也受到较大干扰。已有调查发现, 大熊猫等珍稀野生动物在低海拔牛马密集区域已难觅踪迹(四川省林业厅, 2015), 但至今还未见关于王朗保护区或类似保护区散养牲畜的空间利用特征以及对野生动物栖息地威胁的专门报道。为了量化放牧干扰并评价潜在威胁、为自然保护区进行资源保护和栖息地管理提供科学依据, 我们对王朗保护区内散养的牛和马进行专项调查, 并基于栖息地利用的地形特征分析不同牲畜的空间利用策略, 对它们的干扰风险进行初步评价, 以期引起相关部门的重视并采取应对措施。

## 1 研究地区与方法

### 1.1 研究地区

王朗保护区隶属四川省绵阳市平武县(103°55′–104°10′ E, 32°49′–33°02′ N), 位于横断山区北缘岷山山系北部, 最高海拔4,899 m, 最低海拔2,431 m, 面积约319 km<sup>2</sup> (图1)。王朗保护区始建于1956年, 是以保护大熊猫及同域分布的羚牛(*Budorcas taxicolor tibetana*)、川金丝猴(*Rhinopithecus roxellanae*)等珍稀野生动物为主的自然保护区之一, 于2002年





**图1** 王朗保护区野外调查样线及相机分布。1: 大窝凼右一支沟; 2: 竹根岔右一支沟; 3: 铁板房沟; 4: 竹根岔右二支沟; 5: 大草坪左; 6: 大窝凼洋洞沟; 7: 大窝凼外侧坡; 8: 白沙沟; 9: 豹子沟与解放沟之间的山脊; 10: 竹根岔正沟; 11: 七棵树沟; 12: 天然苗圃沟; 13: 二道坪; 14: 竹根岔老停车场对坡; 15: 竹根岔南沟; 16: 补充样线1; 17: 补充样线2。

**Fig. 1** The location of camera and linear transects in Wanglang National Nature Reserve. 1, Youyizhigou of Dawodang; 2, Youyizhigou of Zhugencha; 3, Tiebanfanggou; 4, Youerzhigou of Zhugencha; 5, The left of Dacaping; 6, Yangdonggou of Dawodang; 7, Waicepo of Dawodang; 8, Baishagou; 9, The ridge between Baozigou and Jiefanggou; 10, Zhenggou of Zhugencha; 11, Qikeshugou; 12, Tianranmiaopugou; 13, Erdaoping; 14, Laotingchechangduipo of Zhugencha; 15, Nangou of Zhugencha; 16, The first supplementary survey trail; 17, The second supplementary survey trail.

晋升为国家级自然保护区。保护区内无常住居民, 区内设豹子沟和牧羊场2个保护站。区内植被类型垂直分异明显, 随海拔升高依次为针阔混交林(2,300–2,600 m)、亚高山针叶林(2,600–3,500 m)、高山灌丛草甸(3,500–4,400 m)、高山流石滩和荒漠带(4,400 m 以上)(师丹等, 2009)。

## 1.2 研究方法

### 1.2.1 牲畜空间分布调查

依据保护区巡护经验以及红外相机监测数据, 我们在野生动物经常出没的区域选择了15条样线(图1), 包括5条沿海拔梯度设置的红外相机监测样线(29台相机)和10条活动痕迹调查样线(2,400–3,700 m), 并在已知牛马活动较频繁的区域布设2条红外相机监测样线(10台相机)作为补充调查(2,400–2,800 m)。17条样线总长约123 km, 其中红外相机监测样线长约35 km, 痕迹调查样线长约75 km, 补充样线长约13 km。

所有红外相机监测均按照沿样线海拔每上升100 m 安放一台红外相机的原则布设。在野外, 调查人员根据地形(即依据河谷的起始海拔高度)和牛马活动频繁程度, 将相机(29台)安放起始海拔设定为2,900 m 左右, 并安放5–6台相机。2条参考样线的安放原则为每条样线安放5台相机, 相机间的直线距离不小于500 m。红外相机主要按照以下标准进行设置: (1)相机固定在离地0.6–0.8 m 的树干上; (2)距离拍摄区域3–5 m; (3)镜头朝向与兽径走向呈锐角, 且尽量朝北, 避免阳光直射; (4)相机倾角略向下; (5)尽量清空相机前可能产生干扰的植物, 减少误拍; (6)相机参数设置为24 h 制, 灵敏度为中, 3连拍 + 10 s 视频, 拍摄间隔设定为1 min。于2018年5–11月进行监测。物种的相对多度以独立有效照片数为计算依据(于桂清等, 2018)。

牲畜的野外分布信息采集原则是: 从样线起点开始后遇见的第一堆粪便为起点, 按照约20 m 间距,

记录样线上5 m 为半径的视野内出现的所有粪堆数量, 且20 m 内的所有粪堆仅作为1个有效分布点进入统计。

### 1.2.2 地形参数获取

地形因子包括海拔、坡度、坡向、地形起伏度、距水源距离和太阳辐射值, 在 ArcGIS 10.2中对管理局提供的王朗保护区的数字高程模型(DEM, 30 m × 30 m)进行处理后, 通过 Spatial Analyst 扩展模块中的分析工具提取各因子数据。具体提取方法及说明如下:

(1)海拔(elevation, ELE), 提取 DEM 中的高程值。

(2)坡度(slope, SLP), 通过 DEM 生成坡度的栅格数据, 提取坡度值。

(3)坡向(aspect, ASP), 通过 DEM 生成坡向的栅格数据, 提取坡向值。

(4)距水源距离(distance to water, DTW), 利用欧氏距离法计算研究区域内各栅格相对于河网的距离, 再提取 DTW 栅格数据。

(5)地形起伏度(terrain roughness index, TRI), 通过邻域分析中的焦点统计生成 DEM 的最大值层面(max)和最小值层面(min), 利用栅格计算器计算( $TRI = \text{“max”} - \text{“min”}$ ), 再提取 TRI 栅格数据。

(6)太阳辐射值(solar radiation value, SRV), 通过 DEM 利用太阳辐射功能得到研究区域 SRV 栅格数据(3月20日至8月20日太阳辐射量总和), 再提取辐射值。

根据王朗保护区数字高程模型的分辨率(30 m × 30 m), 在 ArcGIS 10.2中以不小于30 m 的间隔, 在保护区随机生成20,000个随机点作为可选择地形的范围, 即保护区地形的背景值, 作为动物可选择

地形的参考。坡向分为阴坡( $0^\circ-22.5^\circ$ ,  $337.5^\circ-360^\circ$ )、半阴坡( $22.5^\circ-90^\circ$ ,  $270^\circ-337.5^\circ$ )、半阳坡( $90^\circ-157.5^\circ$ ,  $202.5^\circ-270^\circ$ )和阳坡( $157.5^\circ-202.5^\circ$ ), 分别记为1-4。

### 1.2.3 数据分析

所有数据均依据离散程度, 采用 Wilcoxon 秩和检验和卡方检验进行显著性检验。我们依据保护区的历史监测数据(2014年), 选取主要保护物种与牲畜的分布海拔进行对比分析, 并进行了基于分布海拔重叠度的干扰评价。文中所有均值以 Mean ± SE 表示。所涉及的分析检验均在 R 3.5.2中进行, 数据提取及制图由 ArcGIS 10.2及 R 3.5.2完成。

## 2 结果

### 2.1 地形选择特征

调查记录到170个牛(685堆粪, 4个实体)和267个马(1,013堆粪)的有效活动位点。结果显示, 牛和马对地形存在显著的选择性。相对于可选择地形, 牛、马均偏向于在半阳坡和阳坡(牛:  $\chi^2 = 110.17$ ,  $df = 3$ ,  $P < 0.001$ ; 马:  $\chi^2 = 30.44$ ,  $df = 3$ ,  $P < 0.001$ )、海拔更低( $P < 0.001$ )、坡度更缓( $P < 0.001$ )、地形起伏更小( $P < 0.001$ )、近水源( $P < 0.001$ )、太阳辐射值高( $P < 0.001$ )的区域活动(表1, 2)。牛和马的地形选择也存在差异: 牛比马更偏好低海拔( $P < 0.001$ )、近水源( $P = 0.001$ )、太阳辐射值更高( $P = 0.005$ )的区域。在坡向选择上, 牛更多利用阳坡(18.14% vs. 12.24%)和半阳坡(49.64% vs. 44.03%) ( $\chi^2 = 26.53$ ,  $df = 3$ ,  $P < 0.001$ )(表1, 2)。

### 2.2 干扰风险评价

#### 2.2.1 牲畜空间活动情况

依据粪堆数量, 家畜活动强度位于前10位的样

表1 牛和马的地形选择偏好

Table 1 Terrain preference of cattle and horse

地形因子 Terrain factor	牛 Cattle	马 Horse	可选择性 Availability
海拔 Elevation (m)	2,987.33 ± 7.04	3,092.97 ± 6.42	3,496.97 ± 3.44
坡度 Slope (°)	16.28 ± 0.36	16.28 ± 0.28	30.57 ± 0.09
地形起伏度 Terrain roughness index	28.08 ± 0.56	28.23 ± 0.49	47.51 ± 0.16
距水源距离 Distance to water (m)	187.12 ± 7.21	153.48 ± 5.52	465.2 ± 2.25
太阳辐射值 Solar radiation value (WH/m <sup>2</sup> )	985,160.94 ± 3,125.05	978,059.35 ± 2,252.7	947,815.03 ± 880.76
阴坡 Shady slope (%)	5.52	7.11	11.58
阳坡 Sunny slope (%)	18.14	12.24	10.31
半阴坡 Semi-shady slope (%)	26.71	36.62	39.67
半阳坡 Semi-sunny slope (%)	49.64	44.03	38.44

表2 牲畜地形选择特征检验

Table 2 Test of terrain utilization of livestock

地形因子 Terrain factor	牛-马 Cattle-horse	牛-背景值 Cattle-background	马-背景值 Horse-background
海拔 Elevation	0.000	0.000	0.000
坡度 Slope	0.663	0.000	0.000
地形起伏度 Terrain roughness index	1.000	0.000	0.000
距水源距离 Distance to water	0.000	0.000	0.000
太阳辐射值 Solar radiation value	0.005	0.000	0.000

线是: 竹根岔右一支沟( $n = 409$ )、竹根岔正沟( $n = 233$ )、大窝凼洋洞沟( $n = 201$ )、白沙沟( $n = 197$ )、豹子沟与解放沟之间的山脊( $n = 170$ )、大窝凼外侧坡( $n = 142$ )、大窝凼右一支沟( $n = 113$ )、二道坪( $n = 111$ )、七棵树沟( $n = 58$ )、竹根岔老停车场对坡( $n = 57$ )。根据粪堆沿海拔的集中程度, 我们将这10条样线的干扰特征大致分为三类: (1)分布较均匀的干扰: 豹子沟与解放沟之间的山脊和七棵树沟; (2)集中于中低海拔的干扰: 大窝凼外侧坡、大窝凼洋洞沟、大窝凼右一支沟、二道坪和竹根岔右一支沟; (3)集中在中高海拔的干扰: 白沙沟、竹根岔老停车场对坡和竹根岔正沟(图2)。

在这些沟系中, 依据粪堆的累计数量, 竹根岔右一支沟、竹根岔正沟和大窝凼洋洞沟是王朗保护区受放牧干扰最严重的区域; 大窝凼右一支沟和二

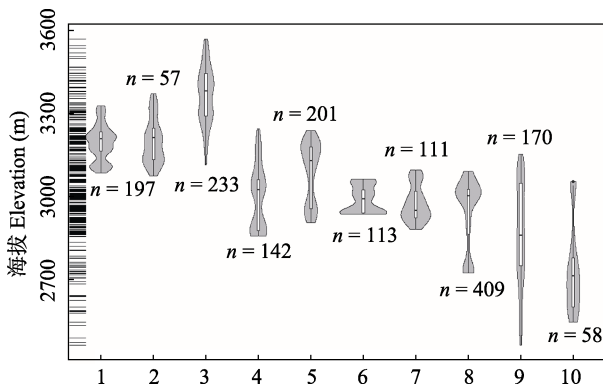


图2 王朗保护区主要沟系牲畜干扰沿海拔分布格局。1: 白沙沟; 2: 竹根岔老停车场对坡; 3: 竹根岔正沟; 4: 大窝凼外侧坡; 5: 大窝凼洋洞沟; 6: 大窝凼右一支沟; 7: 二道坪; 8: 竹根岔右一支沟; 9: 豹子沟与解放沟之间的山脊; 10: 七棵树沟。

Fig. 2 Distribution patterns of free range livestock in different valleys of Wanglang National Nature Reserve along altitudinal gradients. 1, Baishagou; 2, Laotingchechangduipo of Zhugenchang; 3, Zhenggou of Zhugenchang; 4, Waicepo of Dawodang; 5, Yangdonggou of Dawodang; 6, Youyizhigou of Dawodang; 7, Erdaoping; 8, Youyizhigou of Zhugenchang; 9, The ridge between Baozigou and Jiefangou; 10, Qikeshugou.

道坪则是粪堆集中程度最高的两条沟, 集中于海拔 2,900–3,000 m。

### 2.2.2 干扰评价

依据监测数据, 我们选择了大熊猫和羚牛、中华斑羚(*Naemorhedus griseus*)、中华鬣羚(*Capricornis milneedwardsii*) 3种重点保护食草动物, 按分布海拔分别与牛、马进行比较, 分析这4种动物与牛、马在海拔分布上的差异(表3, 图3)。结果表明: 大熊猫( $2,911.05 \pm 13.87$  m)与牛( $2,996.79 \pm 14.63$  m)和马( $3,084.76 \pm 12.53$  m)分布海拔存在极显著差异(牛:  $P = 0.001$ , 马:  $P < 0.001$ , 图3); 中华斑羚( $2,926.23 \pm 24.89$  m)和中华鬣羚( $2,960.18 \pm 22.88$  m)与马存在显著差异( $P < 0.001$ ,  $P = 0.001$ ), 而与牛差异不显著( $P = 0.091$ ,  $P = 0.661$ ), 存在海拔重叠; 羚牛与牛和马在海拔上的选择差异不显著(牛:  $P = 0.314$ , 马:  $P = 1.000$ )。

红外相机共监测到18种鸟兽, 包括羚牛、中华斑羚、中华鬣羚、林麝(*Moschus berezovskii*)、岩羊(*Pseudois nayaur*)、绿尾虹雉(*Lophophorus lhuysii*)、雉鹑(*Tetraophasis obscurus*)、血雉(*Ithaginis cruentus*)等珍稀野生动物。红外相机拍摄到人类活动照片4张、牛照片227张和马照片252张, 三者占总独立有效照片数的36.18%。10台位于低海拔的相机拍摄到人类干扰、牛、马的有效照片数分别占有所有红外相机记录到的各类干扰有效照片数量的100% ( $n = 4$ )、84.14% ( $n = 191$ )、95.63% ( $n = 241$ )。在所有相

表3 牲畜与野生动物分布海拔差异检验

Table 3 Test of difference on altitudinal distribution between livestock and sympatric wildlife

物种 Species	牛 Cattle	马 Horse
大熊猫 <i>Ailuropoda melanoleuca</i>	0.001	0.000
中华斑羚 <i>Naemorhedus griseus</i>	0.091	0.000
中华鬣羚 <i>Capricornis milneedwardsii</i>	0.661	0.001
羚牛 <i>Budorcas taxicolor tibetana</i>	0.314	1.000

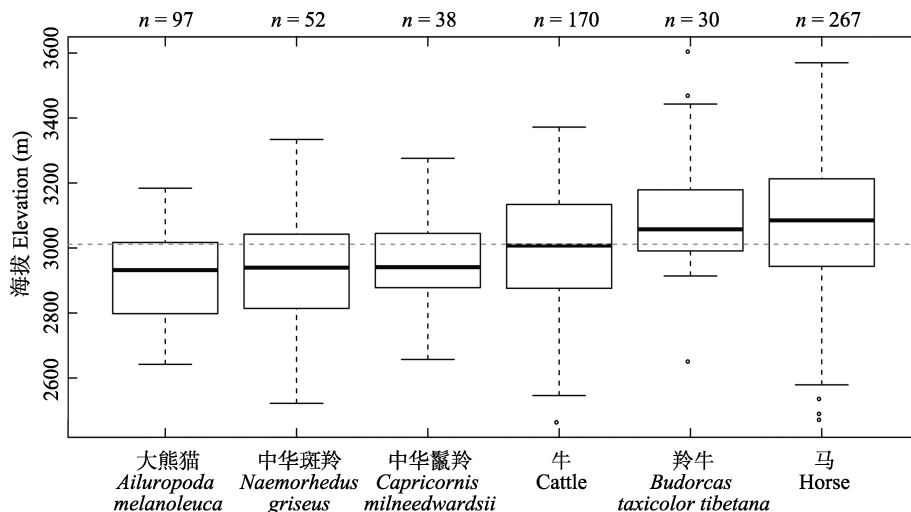


图3 野生动物与牲畜的海拔分布特征

Fig. 3 Patterns of altitude distribution of wildlife and livestock

机中,牛、马出现在3,000 m以下区域的独立有效照片分别占两种牲畜总有效照片的99.12% ( $n = 225$ )和99.81% ( $n = 249$ ),说明牲畜在保护区3,000 m以下的干扰强烈。

### 3 讨论

地形是众多环境因子中最稳定且起决定性作用的因子,这种关系在山地植被系统中体现的特别明显(沈泽昊等, 2000; 吴英等, 2012)。因此,相较于植被,通过地形评价物种的空间利用,其代表的环境因素综合性更强。我们的研究表明,保护区内的牲畜偏向于在地形组合质量较好、植被生产力较高的栖息地活动,威胁和干扰了利用同样栖息地的野生动物。红外相机的监测结果也显示,牛、马频繁利用的区域极少有野生动物出现,可能是野生动物对牲畜的回避所致。

放牧是保护区常见的干扰,它们通过空间与资源的利用和竞争,对野生动物栖息地产生一定程度的冲击,影响保护区生态系统的完整和健康(Mishra et al, 2004; Arlettaz et al, 2015; Khadka & James, 2016; Maxwell et al, 2016)。有研究表明,适度放牧能够维持较高的植物多样性水平(Takala et al, 2014),但过度采食将引起植被退化(赵彬彬等, 2009; 韦兰英等, 2016)。放牧在王朗保护区建区前就存在,因此牛马对保护区内的野生动物的影响历史久远,且影响的程度在逐渐增强。保护区建立后,由于周边居民经济来源单一,违法放牧行为并未得到有效控

制。而随着牲畜在保护区内的活动愈发频繁,这种干扰的后果可能从初期的正面效应逐渐走向负面。就王朗保护区的大熊猫而言,牲畜所带来的严重干扰是毋庸置疑的。Wang等(2015)通过大熊猫栖息地的红外相机调查已经证明了牲畜与大熊猫间在资源上存在潜在竞争。Li等(2017)利用GPS项圈和物种分布模型进一步证明了牲畜占据大熊猫栖息地。但系统调查牲畜的空间利用特征,并将其影响与利用同样资源的食草动物进行关联分析尚属首次。

本研究评价的几种重点保护对象中,羚牛和牲畜重叠度最高,海拔利用差异不显著,是受干扰最大的物种。可以预见,随着放牧的持续以及规模的扩大,羚牛受到排挤的几率很高。在同样的季节,与同属岷山北部的唐家河国家级自然保护区相比,王朗保护区的羚牛分布海拔明显更高(Guan et al, 2013)。这种现状是否由于放牧所致尚无科学研究支撑,但长期高强度的放牧将改变重点保护对象的栖息地适宜性和栖息地利用方式。特别需要指出的是,羚牛是红外相机监测有效数据量最多的保护动物,我们对其海拔利用进行进一步分析后发现,在羚牛分布集中的样线中,呈现牲畜沿海拔梯度分布逐渐减少,而羚牛则沿该梯度逐渐增多的趋势(3,230 m: 牛 = 1, 羚牛 = 3; 2,950 m: 牛 = 19, 羚牛 = 3; 2,915 m: 牛 = 15, 马 = 8, 羚牛 = 1),可能说明了羚牛对牲畜的回避,但羚牛回避牲畜的生态学机制尚不清楚。

从牲畜和主要食草动物的海拔利用重叠判断,



如果散养牲畜规模持续扩大, 羚牛等食草动物可能逐步被牲畜挤压到更高的海拔或者被挤出保护区, 它们将处于非常危险的境地。一项针对岷山北部羚牛分布的研究表明, 自然保护区是羚牛分布现状形成的关键因子, 说明羚牛非常依赖自然保护区 (Guan et al, 2015)。因此, 我们认为, 只有通过加强监测和执法才有可能有效降低保护区内牲畜种群数量、扭转分布格局, 逐步恢复受到严重干扰的生态系统。一些成功的管理实践已说明, 随着牲畜放牧密度的下降, 野生动物的密度是可以得到恢复的 (Madhusudan, 2004)。

通过本研究, 我们提出以下建议: (1)持续监测重点干扰区域牲畜的种群数量或密度以及分布趋势; (2)对分布于高海拔的牲畜进行强制驱离, 阻止它们进一步向高海拔栖息地入侵; (3)控制人为投盐等干扰的次数, 降低牲畜的集中程度; (4)加强执法和宣传教育, 并结合社区发展项目降低或者完全改变当地社区对保护区自然资源利用的强度与方式。最后, 希望地方政府、行业主管机构(如大熊猫国家公园管理局)能够重视像王朗这样生存着重要保护动物且受到放牧严重威胁的保护区, 通过科学、合理、合法的方式, 从根本上消除放牧对自然保护区生物多样性的威胁。

## 参考文献

- Arlettaz R, Nusslé S, Baltic M, Vogel P, Palme R, Jenni-Eiermann S, Patthey P, Genoud M (2015) Disturbance of wildlife by outdoor winter recreation: Allostatic stress response and altered activity-energy budgets. *Ecological Applications*, 25, 1197–1212.
- Atickem A, Loe LE (2014) Livestock-wildlife conflicts in the Ethiopian highlands: Assessing the dietary and spatial overlap between mountain nyala and cattle. *African Journal of Ecology*, 52, 343–351.
- Carmel Y, Kadmon R (1999) Effects of grazing and topography on long-term vegetation changes in a Mediterranean ecosystem in Israel. *Plant Ecology*, 145, 243–254.
- Cheng CL, Li JQ (2006) Economic status and development strategy in local communities surrounding Wanglang Nature Reserve. *Journal of Beijing Forestry University (Social Sciences)*, 5(1), 69–72. (in Chinese with English abstract) [程春龙, 李俊清 (2006) 王朗自然保护区周边社区经济现状和发展对策研究. *北京林业大学学报(社会科学版)*, 5(1), 69–72.]
- Craigie ID, Baillie JEM, Balmford A, Carbone C, Collen B, Green RE, Hutton JM (2010) Large mammal population declines in Africa's protected areas. *Biological Conservation*, 143, 2221–2228.
- Guan TP, Ge BM, Mcshea WJ, Li S, Song YL, Stewart CM (2013) Seasonal migration by a large forest ungulate: A study on takin (*Budorcas taxicolor*) in Sichuan Province, China. *European Journal of Wildlife Research*, 59, 81–91.
- Guan TP, Wang F, Li S, Mcshea WJ (2015) Nature reserve requirements for landscape-dependent ungulates: The case of endangered takin (*Budorcas taxicolor*) in southwestern China. *Biological Conservation*, 182, 63–71.
- Hüseyin KF, Seefeldt SS, Sahin B (2007) The effects of long-term grazing exclosures on range plants in the Central Anatolian Region of Turkey. *Environmental Management*, 39, 326–337.
- Khadka KK, James DA (2016) Habitat selection by endangered Himalayan musk deer (*Moschus chrysogaster*) and impacts of livestock grazing in Nepal Himalaya: Implications for conservation. *Journal for Nature Conservation*, 31, 38–42.
- Kittur S, Sathyakumar S, Rawat GS (2010) Assessment of spatial and habitat use overlap between Himalayan tahr and livestock in Kedarnath Wildlife Sanctuary, India. *European Journal of Wildlife Research*, 56, 195–204.
- Li BB, Pimm SL, Li S, Zhao LJ, Luo CP (2017) Free-ranging livestock threaten the long-term survival of giant pandas. *Biological Conservation*, 216, 18–25.
- Li JS, Song YL, Wang XZ, Zeng ZG (2003) Spatial pattern of small mammals community diversity in different grazing pressure in montane desert-steppe. *Acta Ecologica Sinica*, 25, 51–58. (in Chinese with English abstract) [李俊生, 宋延龄, 王学志, 曾治高 (2003) 放牧压力条件下荒漠草原小型哺乳动物群落多样性的空间格局. *生态学报*, 25, 51–58.]
- Ma XD, Zhang SJ, Su ZY, Ou YD, Liu G (2010) Community structure in relation to microtopography in a montane evergreen broadleaved forest in Chebaling National Nature Reserve. *Acta Ecologica Sinica*, 30, 5151–5160. (in Chinese with English abstract) [马旭东, 张苏峻, 苏志尧, 区余端, 刘刚 (2010) 车八岭山地常绿阔叶林群落结构特征与微地形条件的关系. *生态学报*, 30, 5151–5160.]
- Madhusudan MD (2004) Recovery of wild large herbivores following livestock decline in a tropical Indian wildlife reserve. *Journal of Applied Ecology*, 41, 858–869.
- Maxwell SL, Fuller RA, Brooks TM, Watson JEM (2016) Biodiversity: The ravages of guns, nets and bulldozers. *Nature*, 536, 143–145.
- Mishra C, Wieren SEV, Ketner P, Heitkönig IMA, Prins HHT (2004) Competition between domestic livestock and wild bharal *Pseudois nayaur* in the Indian Trans-Himalaya. *Journal of Applied Ecology*, 41, 344–354.
- Qi D, Zhang SN, Zhang ZJ, Hu YB, Yang XY, Wang HJ, Wei FW (2012) Measures of giant panda habitat selection across multiple spatial scales for species conservation. *The Journal of Wildlife Management*, 76, 1092–1100.



- Ran JH, Liu SY, Wang HJ, Sun ZY, Zeng ZY, Liu SC (2003) Habitat selection by giant pandas and grazing livestock in the Xiaoxiangling Mountains of Sichuan Province. *Acta Ecologica Sinica*, 23, 2253–2259. (in Chinese with English abstract) [冉江洪, 刘少英, 王鸿加, 孙治宇, 曾宗永, 刘世昌 (2003) 小相岭大熊猫与放牧家畜的生境选择. *生态学报*, 23, 2253–2259.]
- Shen ZH, Jin YX, Zhang XS (2000) Gradient analysis of the influence of mountain topography on vegetation pattern. *Acta Phytocologica Sinica*, 24, 430–435. (in Chinese with English abstract) [沈泽昊, 金义兴, 张新时 (2000) 地形对亚热带山地景观尺度植被格局影响的梯度分析. *植物生态学报*, 24, 430–435.]
- Shi D, Yang W, Jiang SW, Yuan ZW, Lei XH (2009) Preliminary research on insects biodiversity in Wanglang National Nature Reserve. *Sichuan Journal of Zoology*, 28, 691–695. (in Chinese with English abstract) [师丹, 杨伟, 蒋仕伟, 袁志伟, 雷喜红 (2009) 四川王朗国家级自然保护区昆虫生物多样性初步研究. *四川动物*, 28, 691–695.]
- Sichuan Forestry Department (2015) The Pandas of Sichuan—The 4th Survey Report on Giant Panda in Sichuan Province. Sichuan Science and Technology Press, Chengdu. (in Chinese) [四川省林业厅 (2015) 四川的大熊猫——四川省第四次大熊猫调查报告. 四川科技出版社, 成都.]
- Takala T, Tahvanainen T, Kouki J (2014) Grazing promotes bryophyte species richness in semi-natural grasslands. *Annales Botanici Fennici*, 51, 148–160.
- Wang F, McShea WJ, Wang DJ, Li S (2015) Shared resources between giant panda and sympatric wild and domestic mammals. *Biological Conservation*, 186, 319–325.
- Wang X, Hou J, Zhang JD, Bai WK, Huang JY, Zhou SQ, Ouyang ZY (2018) Divergent behavioral responses of sympatric species to grazing disturbance. *Acta Ecologica Sinica*, 38, 129–137. (in Chinese with English abstract) [王晓, 侯金, 张晋东, 白文科, 黄金燕, 周世强, 欧阳志云 (2018) 同域分布的珍稀野生动物对放牧的行为响应策略. *生态学报*, 38, 129–137.]
- Watson JE, Dudley N, Segan DB, Hockings M (2014) The performance and potential of protected areas. *Nature*, 515, 67–73.
- Webb EL, Stanfield BJ, Jensen ML (1999) Effects of topography on rainforest tree community structure and diversity in American Samoa, and implications for frugivore and nectarivore populations. *Journal of Biogeography*, 26, 887–897.
- Wei FW, Zhang ZJ, Hu JC (2011) Research advances and perspectives on the ecology of wild giant pandas. *Acta Theriologica Sinica*, 31, 412–421. (in Chinese with English abstract) [魏辅文, 张泽钧, 胡锦涛 (2011) 野生大熊猫生态学研究进展与前瞻. *兽类学报*, 31, 412–421.]
- Wei LY, Wei QZ, Mo ZP, Tong DW (2016) Effects of different disturbances on species diversity and productivity of the shrub-grass vegetation on the degraded land in Northwest Guangxi, China. *Research of Soil and Water Conservation*, 23, 288–293. (in Chinese with English abstract) [韦兰英, 韦启忠, 莫祝平, 童德文 (2016) 不同干扰方式对桂西北灌草植被物种多样性和生产力的影响. *水土保持研究*, 23, 288–293.]
- Wu Y, Zhang WX, Zhang LQ, Wu J (2012) Analysis of correlation between terrain and forest spatial distribution based on DEM. *Journal of Northeast Forestry University*, 40(11), 96–98. (in Chinese with English abstract) [吴英, 张万幸, 张丽琼, 伍静 (2012) 基于DEM的地形与植被分布关联分析. *东北林业大学学报*, 40(11), 96–98.]
- Yu GQ, Kang ZJ, Liu MS, Chen ZF, Deng ZC (2018) Preliminary survey using infrared camera reveals fauna and avifauna diversity at Hupingshan National Nature Reserve, Hunan, China. *Acta Theriologica Sinica*, 38, 104–112. (in Chinese with English abstract) [于桂清, 康祖杰, 刘美斯, 陈振法, 邓忠次 (2018) 利用红外相机对湖南壶瓶山国家级自然保护区兽类和鸟类多样性的初步调查. *兽类学报*, 38, 104–112.]
- Zhang RZ (2011) *Zoogeography of China*. Science Press, Beijing. (in Chinese) [张荣祖 (2011) 中国动物地理. 科学出版社, 北京.]
- Zhao BB, Niu KC, Du GZ (2009) The effect of grazing on above-ground biomass allocation of 27 plant species in an alpine meadow plant community in Qinghai-Tibetan Plateau. *Acta Ecologica Sinica*, 29, 1596–1606. (in Chinese with English abstract) [赵彬彬, 牛克昌, 杜国祯 (2009) 放牧对青藏高原东缘高寒草甸群落27种植物地上生物量分配的影响. *生态学报*, 29, 1596–1606.]
- Zhao P, Qu JJ, Xu XY, Tang JN, Han QJ, Xie SB, Wang T, Lai JH (2019) Study on the characteristics of sandy alpine grasslands and its relationship between plant distribution and microtopography in the source regions of Yangtze River. *Acta Ecologica Sinica*, 39, 1030–1040. (in Chinese with English abstract) [赵鹏, 屈建军, 徐先英, 唐进年, 韩庆杰, 谢胜波, 王涛, 赖俊华 (2019) 长江源区沙化高寒草地植被群落特征及其与地形因子的关系. *生态学报*, 39, 1030–1040.]

(责任编辑: 李俊生 责任编辑: 闫文杰)



•研究报告•

# 西藏雅鲁藏布大峡谷国家级自然保护区 金猫的色型类别与活动节律

王 渊<sup>1#</sup> 李 晟<sup>2#</sup> 刘务林<sup>1\*</sup> 朱雪林<sup>1</sup> 李炳章<sup>1</sup>

1 (西藏自治区林业调查规划研究院, 拉萨 850000)

2 (北京大学生命科学学院, 北京 100871)

**摘要:** 2013–2018年间采用红外相机技术对西藏雅鲁藏布大峡谷国家级自然保护区的金猫(*Catopuma temminckii*)进行长期监测, 累计布设70个点位, 14,071个相机工作日。共收集金猫独立照片101张, 其中60张可识别色型, 占金猫独立照片总数的59.40%。共记录到4种不同色型的金猫个体, 拍摄频次比例为麻褐色型: 红棕色型: 黑色型: 灰色型 = 46: 7: 4: 3; 其中灰色型为我国野生金猫实体首次记录。不同色型的个体可同域分布, 而以雅鲁藏布大峡谷自然保护区为代表的藏东南地区是我国金猫色型变异最丰富的地区。基于红外相机照片对金猫的共同形态特征和不同色型的独特形态特征进行了详细的图文描述, 以期为该物种的深入研究提供详实的基础资料。活动节律的分析结果显示, 研究区内金猫以昼行性活动为主, 10:00–12:00为其最强的活动高峰。不同月份的日活动差异指数(daily-discrepancy index)  $\alpha$ 和昼行性指数(diurnal-nocturnal index)  $\beta$ 均存在显著差异, 且活动强度具有明显的季节性变化, 不同季节的活动峰型存在显著差异。本研究为东喜马拉雅生物多样性热点区动物多样性本底的完善积累了基础资料, 也为后续的猫科动物色型多样性的形成机制研究提供了基础信息与参考。

**关键词:** 金猫(*Catopuma temminckii*); 红外相机技术; 西藏雅鲁藏布大峡谷国家级自然保护区; 活动节律

## Coat pattern variation and activity rhythm of Asiatic golden cat (*Catopuma temminckii*) in Yarlung Zangbo Grand Canyon National Nature Reserve of Tibet, China

Yuan Wang<sup>1#</sup>, Sheng Li<sup>2#</sup>, Wulin Liu<sup>1\*</sup>, Xuelin Zhu<sup>1</sup>, Bingzhang Li<sup>1</sup>

1 Forestry Inventory and Planning Institute of Tibet Autonomous Region, Lhasa 850000

2 School of Life Sciences, Peking University, Beijing 100871

**Abstract:** From 2013 to 2018 we conducted camera-trapping surveys on the elusive Asiatic golden cat (*Catopuma temminckii*) in Yarlung Zangbo Grand Canyon National Nature Reserve, Tibet. With an extensive survey effort of 14,071 camera-days at 70 camera stations, we obtained 101 independent detections of Asiatic golden cat, of which 60 (59.4%) were captured during day time and used to identify the coat markings of each captured individual. Four types of coat variations were detected and defined. The capture rates were: 46 common form, 7 red form, 4 melanistic form, and 3 gray form. The gray form was the first ever record in China. Results indicate that individuals of different forms could be co-existing and southeast Tibet has the most diverse coat variations of Asiatic golden cat in China. We described the morphological characteristics shared among and between the different forms, which will provide a sound foundation for further research on this species. The Asiatic golden cats in the study area showed a diurnal activity rhythm with the highest activity peak between 10:00 and 12:00. There were significant differences in daily-discrepancy index  $\alpha$  and diurnal-nocturnal index  $\beta$  in different months and the activity intensity and peak patterns had obvious seasonal changes. This study has accumulated basic data for wildlife inventory of the East Himalayan biodiversity hotspot, and also provided basic information and reference for subsequent research on the

收稿日期: 2019-03-11; 接受日期: 2019-05-27

基金项目: 西藏自治区第二次陆生野生动物资源调查项目

# 共同第一作者 Co-first authors

\* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: wulinliu01@163.com

### mechanisms determining coat variations of felid species.

**Key words:** Asiatic golden cat (*Catopuma temminckii*); camera-trapping; Yarlung Zangbo Grand Canyon National Nature Reserve; activity rhythm

中国是世界上猫科动物多样性最高的国家, 共分布有13种猫科动物(IUCN/SSC Cat Specialist Group, 2014; 蒋志刚等, 2017)。近些年来随着野生动物栖息地不断地退化减少, 以及社会对猫科动物的持续关注, 中国分布的13种猫科动物的现状逐渐被勾勒出来, 并被视为中国生物多样性保护的代表性类群, 其重要性不言而喻(Nowell & Jackson, 1996; IUCN/SSC Cat Specialist Group, 2014)。其中, 虎(*Panthera tigris*)、豹(*P. pardus*)、雪豹(*P. uncia*)等豹亚科的大型猫科动物长期以来被作为各自所处生态系统的旗舰物种, 受到较多的关注, 相关研究较多(张明海和马建章, 2010; 马鸣等, 2013; 周绍春等, 2018), 而猫亚科多种中小型猫科动物的受关注度则一直较低, 基础研究匮乏, 严重限制了对这些物种的针对性保护和管理政策的制定(IUCN/SSC Cat Specialist Group, 2014)。

金猫(*Catopuma temminckii*)亦称亚洲金猫, 体长75–100 cm, 尾长35–60 cm, 体重8–16 kg, 是中等体型的猫科动物, 为中国中小型猫科动物的代表性物种之一(高耀亭等, 1987; 汪松, 1998; Smith & Xie, 2008; 刘少英和吴毅, 2019)。金猫的模式标本产地为苏门答腊, 其分布区从中国华南与西南向西延伸至喜马拉雅南麓, 向南延伸至东南亚, 包括中国、越南、老挝、柬埔寨、泰国、马来西亚、印度尼西亚、缅甸、印度、孟加拉国、不丹与尼泊尔(Smith & Xie, 2008)。在我国, 金猫历史上曾广布于华东、华中、华南与西南的广阔区域, 但在过去半个世纪内, 其分布范围急剧减少, 现有的分布区可能已高度破碎化、呈孤岛状分布(刘少英和吴毅, 2019); 近年来国内金猫的确记录仅见于四川北部与西部、陕西南部、云南西部与南部, 以及西藏东南部的部分地区(刘少英和吴毅, 2019)。

中国金猫野生种群现状总体上缺乏研究。世界自然保护联盟(IUCN)对该物种的评估信息显示, 在中国中部、西南边缘及东南亚各国区域内金猫的种群数量均呈下降趋势, 主要原因为人类活动导致的森林栖息地丧失和偷猎(McCarthy et al, 2015)。国外有尼泊尔、不丹、印度学者利用红外相机技术

(camera-trapping)对喜马拉雅山中段和东段的金猫开展持续性的监测, 陆续阐述了金猫分布海拔、活动模式、栖息地廊道连接、栖息地变化、种群数量等基础问题(Ghimirey & Pal, 2009; Vernes et al, 2015; Chatterjee et al, 2018)。已有研究表明, 金猫的家域面积在32.6–47.7 km<sup>2</sup>, 每天活动距离平均为1,597 m (Grassman et al, 2005)。近年有调查显示在不丹海拔4,282 m处拍摄到金猫的活动, 为该物种迄今已知的最高海拔分布记录(Dhendup et al, 2016)。

金猫以其不同色型的变异在猫科动物中显得尤为突出, 并由此引发关于其亚种界定的诸多争议(Sunquist & Sunquist, 2002)。我国部分学者更倾向于以色型命名, 而不区分亚种(冯祚建等, 1986; 王应祥, 2003)。查阅《西藏哺乳类》(冯祚建等, 1986)、《中国动物志·兽纲》(高耀亭等, 1987)、《中国濒危动物红皮书》(汪松, 1998)、《西藏动物志》(刘务林, 2005)、《中国兽类野外手册》(Smith & Xie, 2008)、*Field Guide to the Wildlife of Southwest China* (McShea et al, 2018)、《中国兽类图鉴》(刘少英和吴毅, 2019)等志书与Li等(2010)的文献, 根据其中记述的金猫标本形态特征与少量实体图片, 我国有记录的金猫色型可分为以下4种: 麻褐色型(早期商品名: 芝麻豹)、红棕色型(红椿豹)、黑色型(乌云豹或墨豹)与花斑色型(狸豹)。国内早期出版物大多无实体照片, 着重以文字描述和商品名命名, 这样导致对该物种色型的记述较为混乱(汪松, 1998)。Jigme (2011)认为不同色型的金猫可能存在对海拔高度的特定选择, 但这一观点很快被推翻, 不同地区的多项调查均显示, 不同色型的金猫可以在同一区域内活动, 相互之间有着更为灵活的社交关系(Li et al, 2010; Vernes et al, 2015)。

早期关于金猫不同色型的描述大多是基于通过收购或标本采集获得的金猫皮张(冯祚建等, 1986), 对其自然状态下野生种群内不同色型个体的比例以及共存关系缺乏研究。在过去的20年间, 红外相机技术迅速发展, 已成为野生大中型兽类非损伤性野外调查的主要方法之一, 可以有效用于对



数量稀少、活动隐秘、家域范围大的野生动物的探测与观察(McCarthy et al, 2005; O'Connell et al, 2011)。红外相机技术在我国野生动物研究领域的应用与国际基本同步, 开始于20世纪90年代中期, 此后20年间迅速增长(李晟等, 2014), 目前已成为大中型兽类等地栖野生动物的标准化监测方法之一, 尤其在猫科动物的研究与监测中起到了关键性作用(李晟等, 2014; 肖治术等, 2014, 2017)。

Myers等(2000)将“东喜马拉雅”列为全球生物多样性热点区(biodiversity hotspots)之一。但相比于涉及我国的其他热点地区(例如西南山地热点区), 我国境内的东喜马拉雅地区长期以来缺乏系统全面的动植物本底资源调查。随着近年来基础设施和技术手段的不断完善, 国内学者逐渐对该区域进行了初探性研究。温立嘉等(2014)利用红外相机对墨脱县鸟兽进行了初报, 记录到西藏兽类新记录两种, 即帚尾豪猪(*Atherurus macrourus*)和云猫(*Catopuma marmorata*); 廖锐等(2015)对墨脱县小型兽类多样性进行了研究; 吴建普等(2016)对墨脱不同海拔的鸟兽也做了详细描述。随后墨脱县一批中国新记录的动植物种被陆续报道出来。基于该区域多领域的研究空白, 西藏林业和草原局从实际出发承担了基础本底调查的任务, 以期填补该区域野生动物研究的空白, 同时填补西藏雅鲁藏布大峡谷国家级自然保护区野生动物研究的空白。

本研究以西藏雅鲁藏布大峡谷国家级自然保护区为调查区域, 通过多年红外相机监测, 期望明晰如下问题: (1)该地区野生金猫种群中存在几种不同的色型? (2)通过现有金猫监测数据, 是否可以提取不同色型金猫之间的共性特征? (3)该区域金猫的活动节律如何? 本研究的结果可以为研究者和保护管理部门提供基础性数据, 为保护区管理层提供相应的建议及对策。

## 1 研究方法

### 1.1 研究区域

西藏雅鲁藏布大峡谷国家级自然保护区(以下简称大峡谷保护区)位于西藏东南部林芝市, 行政范围涉及巴宜区、米林县、波密县和墨脱县4县(区)的14个乡镇。保护区地理坐标为29°5'48"–30°20'7" N, 94°45'28"–96°5'39" E, 总面积9,168 km<sup>2</sup>, 南以高尤拉与丹巴江北部分水岭为界, 北抵纳雍嘎簸雪

山、帕隆藏布与嘎日嘎布山脉主脊; 西至东喜马拉雅山脉主脊线、白努弄巴和则巴弄巴西侧分水岭, 东达嘎日嘎布主峰。

大峡谷保护区自然地理和生物多样性具有极为突出的典型性和代表性, 特别是喜马拉雅南麓地区, 拥有我国山地生态系统最完整的垂直类型组合系列, 从低到高依次分布有低山半常绿季雨林、中山常绿/半常绿阔叶林、亚高山常绿针叶林、高山灌丛草甸和高山冰缘植被5个主要的生态系统类型, 成为东喜马拉雅南麓湿润山地的突出代表(刘务林, 1987)。

由于其特殊的地形地貌、独特的气候植被条件与广阔的面积, 大峡谷保护区拥有丰富的生物多样性, 近年来不断有动物新种和新分布记录被发现报道(温立嘉等, 2014; 赵超等, 2015)。保护区内分布有国家I级重点保护野生动物13种, 国家II级重点保护野生动物36种, 其中野生猫科动物9种, 包括孟加拉虎(*Panthera tigris tigris*)、雪豹、豹、云豹(*Neofelis nebulosa*)、猞猁(*Lynx lynx*)、金猫、云猫、豹猫(*Prionailurus bengalensis*)和丛林猫(*Felis chaus*)(刘务林, 1987; 尹秉高和刘务林, 1993; 蒋志刚等, 2017)。

### 1.2 红外相机调查

在保护区内选择不同海拔段、不同植被类型的9片代表性区域作为本研究的调查片区, 使用红外相机调查技术来探测、记录各片区内的野生金猫。红外相机调查共分4个时段进行, 分别为2013年1–7月、2013年10月至2014年5月、2016年10月至2017年4月、2017年10月至2018年7月。共布设红外相机调查位点70个, 覆盖海拔跨度为582–3,479 m, 累计调查14,071个相机工作日(表1)。

使用的红外相机型号为视保嘉Acorn Ltl6210, 设置为每次触发后连续拍摄3张照片和1段15 s的视频。敏感度设置为“中”, 开启照片印记。每台相机配备1张32 G的SD存储卡和12节容量2,800 mAh的5号充电电池。相机安装期间未进行物理隐蔽, 未布撒食物诱饵或引诱剂。安放后填写野外数据记录卡片, 并编号。红外相机按以下3种方法布设:

第一种布设法: 依地形海拔高程差, 在不同海拔段布设相机。布设位点选择原则: (1)兽道; (2)区域内开阔, 采光较好, 遮挡物较少。比西日区及格当沟区依此布设。

第二种布设法: 围绕水源地布设, 依水源地地形

表1 2013–2018年西藏雅鲁藏布大峡谷国家级自然保护区9个调查片区红外相机工作日与金猫独立照片数

Table 1 The camera-trapping efforts and number of independent photographs of Asiatic golden cat in the 9 survey areas in Yarlung Zangbo Grand Canyon National Nature Reserve between 2013 and 2018

调查片区 Survey areas	红外相机位点数 Number of camera stations	海拔范围 Elevation range (m)	相机工作日 Number of camera-days	照片数量 Number of photographs	金猫独立照片数 Number of independent photographs of golden cat
比西日区 The Bixiri Area	11	2,235–3,479	2,794	12,294	34
雅鲁藏布江南岸区 The south bank of the Yarlung Zangbo River Area	10	582–668	1,880	16,751	0
乌马山区 The Uma Mountain Area	6	1,751–3,145	1,374	6,942	0
拉吉山区 The Raj Mountain Area	8	1,631–2,086	1,968	8,467	12
旦各着区 The Dangezhuo Area	3	954–1,434	630	684	2
格当沟区 The Gedang Ditch Area	16	2,230–2,470	2,691	8,713	46
美玉伦巴区 The Meiyulunba Area	2	1,751–2,315	294	5,172	1
西贡河区 The Xigong River Area	6	1,124–1,590	1,080	6,532	3
德阳沟区 The Deyang Ditch Area	8	815–1,294	1,360	6,359	3
合计 Total	70	582–3,479	14,071	71,914	101

状、地形及水源地周边动物经常使用的通道选择布设位点。如水源地面积较大或进入水源地的动物通道较多,则将相机排列成“两点”式或“三点”式以覆盖整个水源。比西日区、雅鲁藏布江南岸区、乌马山区、拉吉山区的部分地区依此法布设。

第三种布设法:“跟踪”式布设,即在前两种布设方法的基础上,搜索动物足印和粪尿等活动痕迹,沿动物活动通道在每个点上背靠背布设两台相机,点之间距离为100–200 m。乌马山区、拉吉山区的部分地区依此方法布设。

布设红外相机时应注意以下事项(王渊等, 2014): (1)不可正东或正西放置,避免太阳光直射红外感应窗口,同时避免相机前面有大石块、水流等明显反光物; (2)在林区布设的相机,相机感应窗口前不应存在大量易随风而动的植物茎秆和枝叶,以避免植物晃动造成相机误触发; (3)布设位点小生境应较为开阔,以避免由于林下郁闭度高、植被茂密而遮挡动物并影响拍摄效果; (4)相机最好固定在活立木上,离地高度50–80 cm; (5)如有季节性流水冲刷的河道布置相机,其离地高度可控制在80–100 cm之间,沿地表径流裸石与林线交界处两旁布设。

### 1.3 数据处理与分析

对获得的照片进行整理筛选,拍摄到的金猫照片按照不同年份和不同监测区域建立文件夹后归类,标记分类时间,以便进行统计分析。根据当地的气候特点,定义4–6月为春季、7–9月为夏季、10–12月为秋季、1–3月为冬季。

统计每一次金猫独立探测的具体时间,利用核密度函数表述金猫的日活动节律(Ridout & Linkie, 2009)。在该分析中,每一次独立探测都被认为是红外相机对金猫在一天内活动强度概率分布的随机采样。由于红外相机是全天持续工作,可以认为该物种在全天的活跃时段内被红外相机拍摄到的可能性是一致的,因此该概率密度函数即可用于表征金猫的全天日活动节律(Ridout & Linkie, 2009)。该项分析使用R(v3.4)的“overlap”包(Meredith & Ridout, 2016)完成。

对同一机位红外相机且时间相近、或者相近机位时间相近连续拍摄的金猫照片对比相同体型、侧面、斑纹、毛色等体态特征以及物理行为,以判断是否属同一次数,不同次数的照片定义为独立照片(independent photograph, IP)。对金猫活动强度的日活动差异指数 $\alpha$  (daily-discrepancy index, DDI)、昼行性指数 $\beta$  (diurnal-nocturnal index, DNI)、季节性活动强度指数 $\gamma$  (seasonal-activity index, SAJ)进行计算,公式如下:

$$\alpha = \sum_{i=1}^n r_i^2 \quad (1)$$

$$\beta = \sum_{i=6}^{18} r_i \quad (2)$$

$$\gamma = \frac{P_{i-3}}{N_3} \quad (3)$$

其中, $i$ 为记录时间点数目,时间间隔为1 h,全天



24 h拍摄金猫的活动;  $t_i$ 为第*i*个数据点的时间值, 如00:00–1:00的时间值为1, 2:00–3:00的时间值为2;  $p_i$ 为 $t_i$ 时段拍摄到的金猫IP数, 其中 $p_i$ 表示每月 $t_i$ 时刻拍摄到的金猫IP数;  $p_{i-3}$ 为每个季度 $t_i$ 时刻拍摄到的金猫IP数;  $N$ 为每个月内拍摄到的金猫总IP数,  $N_3$ 为每个季节内拍摄到的金猫总IP数;  $r_i$ 为 $t_i$ 时刻的相对活动强度, 定义为 $t_i$ 时刻内拍摄到的金猫IP数占研究地内 $N$ 的比例, 即 $r_i = p_i/N$  (王渊等, 2014)。

日活动差异指数 $\alpha$ 用于衡量动物日活动时间分配的均匀程度,  $\alpha$ 数值越大, 表明金猫在该时间段内的活动时间分配越不均匀。昼行性指数 $\beta$ 用于判别金猫究竟属于昼行性还是夜行性, 如果 $\beta$ 的数值接近13/24 (约为0.54), 表示活动没有明显的昼夜差别;  $\beta > 13/24$ , 表明金猫以昼行性为主;  $\beta < 13/24$ , 表明以夜行性为主。 $\gamma$ 指标适于比较金猫活动峰型的季节变化(王渊等, 2014)。

数据利用Excel 2017、SPSS 19.0软件处理, 先采用单样本K-S检验方法(one-sample Kolmogorov-Smirnov test)进行数据的正态性检验, 如果符合正态分布, 则应用*t*检验进行参数分析。

## 2 结果

除雅鲁藏布江南岸区与乌马山区未拍摄到金猫之外, 其他7个调查片区均记录到金猫; 记录位点的最低海拔815 m, 最高海拔3,479 m。共拍摄金猫独立照片101张(表1)。此外, 兼捕(by-catch)同域分布可辨识的其他猫科动物有豹猫、云猫、云豹, 而在调查海拔区间(582–3,479 m)内未拍摄到孟加拉虎、雪豹、豹及丛林猫。

### 2.1 色型类别与比例

101张金猫独立照片中, 有60张为白天拍摄, 占金猫独立照片总数的59.40%, 可用于色型识别。共记录到4种不同色型的金猫个体, 分别为麻褐色型、红棕色型、黑色型与灰色型(图1)。

各色型个体共有的外部形态特征描述如下: 面部斑纹较为一致, 两眼内角各有一条宽白纹, 其后连接棕色纹过额头直至头后部; 棕色纹两侧各有细黑纹伴衬; 眉纹白色, 因色型的不同宽窄不一。面颊两侧各有一条白纹, 自眼下方斜伸至耳下部。下颌基本为白色。耳背面黑色较重。尾部背面似体色; 尾端上翘, 背面为黑色(黑色区域随不同色型大小



图1 西藏雅鲁藏布大峡谷国家级自然保护区内红外相机拍摄的金猫的4种色型。a: 麻褐色型; b: 红棕色型; c: 黑色型; d: 灰色型。

Fig. 1 The four coat patterns of Asiatic golden cats photographed during camera-trapping surveys at the Tibetan Yarlung Zangbo Grand Canyon National Nature Reserve. a, Common form; b, Red form; c, Melanistic form; d, Gray form.

不一), 腹面为明显的亮白色。

4种色型的形态特征描述如下: (a)麻褐色型(普通色型): 两内眼角各有白色或黄白色条纹, 至背毛转为红棕色。后颈部有明显棕红色斑块状, 体侧与背部均为麻褐色, 无明显斑纹。对应于俗名或早期毛皮收购中的商品名“芝麻豹”(图1a)。该色型为本研究区及我国最常见的金猫色型, 因此也常被称为“普通色型”。(b)红棕色型: 整体毛色为类似赤麂(*Muntiacus vaginalis*)的亮红色, 四肢毛色更深。全身无明显斑点。对应于俗名或早期毛皮收购中的“红金猫”或“红椿豹”(图1b)。(c)黑色型: 整体毛色为墨黑色或深灰黑色, 无明显斑纹。个体共性特征如前述, 对应于俗名或早期毛皮收购中的“墨豹”或“乌云豹”(图1c)。(d)灰色型: 全身毛色为铅灰色, 除头部外, 全身无明显斑纹(图1d)。

在60张白天拍摄的独立照片中, 每次均只记录到1只个体。麻褐色型金猫照片有46张, 占可识别色型总数的76.67%; 红棕色型金猫照片有7张, 占总数的11.67%; 黑色型金猫4张, 占总数的6.67%; 灰色型金猫3张, 占总数的4.99% (表2)。可见, 调查区域的金猫种群中, 以麻褐色型个体占优势, 红棕色型次之, 而黑色型和灰色型个体均为偶见。

**2.2 日活动节律**

日活动节律的分析结果显示, 金猫表现出以日行性为主的活动节律(图2), 全天最强的活动高峰出现在10:00–12:00之间, 而活动最弱的低谷出现在早晨5:00–7:00之间; 在下午至晚上的15:00、19:00和

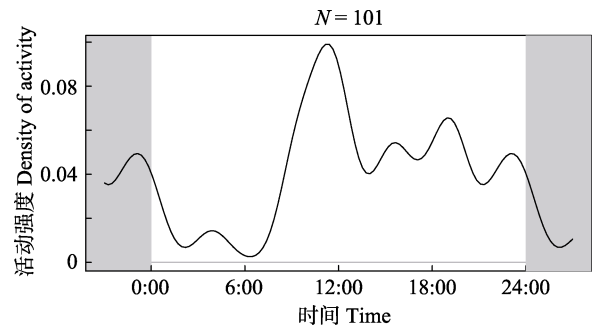
23:00前后, 各有1个相对较低的活动高峰。

经单样本K-S检验, 金猫各个月份日活动差异指数 $\alpha$ (图3)和昼行性指数 $\beta$ (图4)均符合正态分布, 各月份 $\alpha$ 值存在显著差异( $t = 3.79, df = 11, P < 0.05$ ),  $\beta$ 值也存在显著差异( $t = 3.61, df = 9, P < 0.05$ ), 且 $\beta$ 值为 $0.61 > 13/24$ , 表明金猫的活动以白天为主, 属于昼行性动物, 这与核密度函数分析获得的结果一致。

**2.3 活动的季节差异**

不同季节拍摄的金猫独立照片数分别为22 (春季)、1 (夏季)、39 (秋季)、39 (冬季)。由于夏季独立照片数量极少, 为避免均值误差较大, 故分析时剔除夏季样本。

经单样本K-S检验, 季节性活动强度指数 $\gamma$ 符合正态分布( $P = 0.74 > 0.05$ )。3个季节间活动强度存在显著性差异( $t = 4.18, df = 8, P = 0.03; P < 0.05$ ), 表



**图2 西藏雅鲁藏布大峡谷国家级自然保护区金猫日活动节律(N = 101)**

**Fig. 2 The daily activity pattern of Asiatic golden cat in Tibetan Yarlung Zangbo Grand Canyon National Nature Reserve (N = 101)**

**表2 各调查区域内金猫4种色型个体的独立照片数**

**Table 2 Statistics of identifiable color photos in independent photos of Asiatic golden cats in each monitoring area**

调查片区 Survey areas	总独立照片数 No. of independent photographs	各色型独立照片数 No. of independent photographs of each form			
		麻褐色型 Common form	红棕色型 Red form	黑色型 Melanistic form	灰色型 Gray form
比西日区 The Bixiri Area	34	6	7	3	
雅鲁藏布江南岸区 The south bank of the Yarlung Zangbo River Area	0				
乌马山区 The Uma Mountain Area	0				
拉吉山区 The Raj Mountain Area	12			1	
旦各着区 The Dangezhuo Area	2	2			
格当沟区 The Gedang Ditch Area	46	35			3
美玉伦巴区 The Meiyulunba Area	1				
西贡河区 The Xigong River Area	3	3			
德阳沟区 The Deyang Ditch Area	3				
合计 Total	101	46	7	4	3

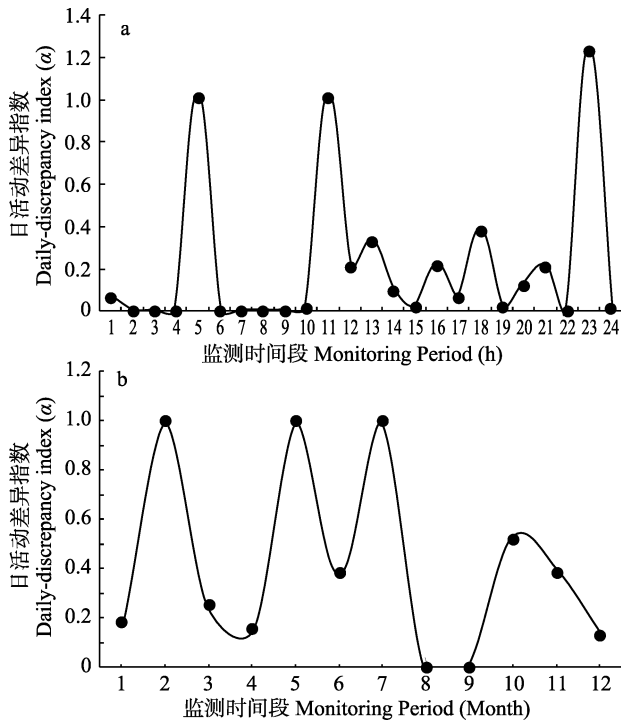


图3 金猫日活动差异指数( $\alpha$ )的日变化(a)和月变化(b)  
Fig. 3 The day (a) and monthly (b) changes of Asiatic golden cat of daily-discrepancy index ( $\alpha$ )

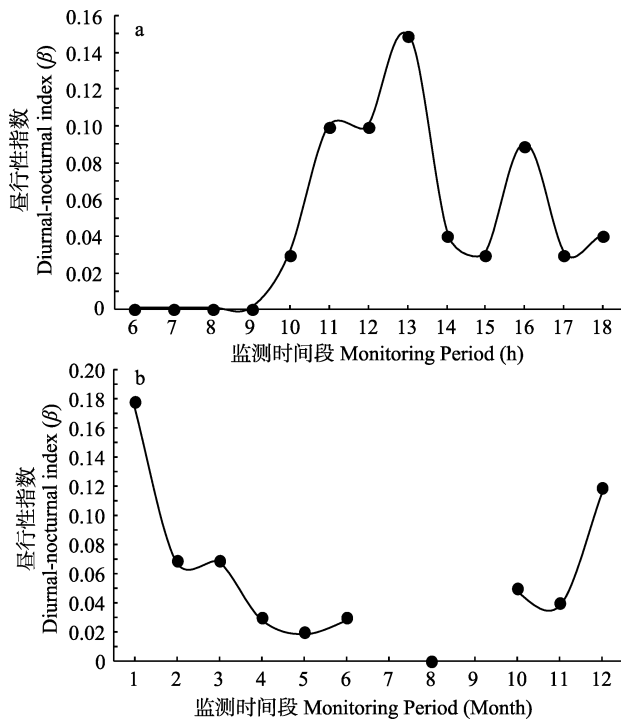


图4 金猫昼行性指数( $\beta$ )的日变化(a)和月变化(b)  
Fig. 4 The day (a) and monthly (b) changes of Asiatic golden cat of diurnal-nocturnal index ( $\beta$ )

明不同季节金猫的活动强度可能因生理、食物等因素的影响存在显著的不同。夏季由于金猫随食物的

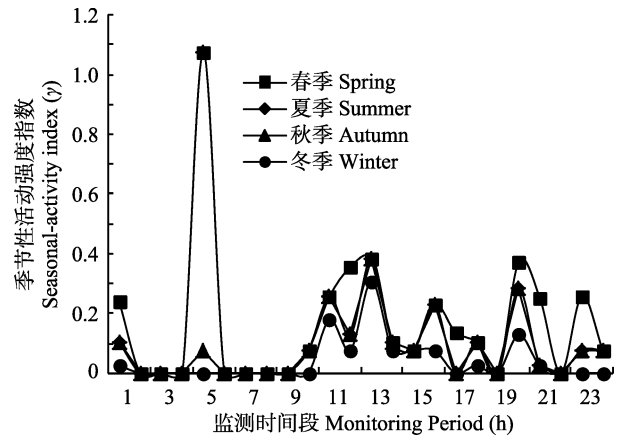


图5 金猫季节性活动强度指数 $\gamma$ 每天的变化  
Fig. 5 Daily changes of the seasonal-activity index ( $\gamma$ ) of Asiatic golden cat

季节性迁徙往高海拔区域移动, 导致在整个夏季红外相机仅仅捕获1张有效照片。这也侧面证实夏季金猫活动区位比较高, 在低海拔季雨林区域难见踪迹, 参考海拔高度为582–3,479 m。而夏季活动海拔高度应在3,500 m以上。

### 3 讨论

#### 3.1 金猫色型类别

对于金猫色型的分布和形成机制研究国内外均极为有限。大部分的已有报道均来自于区域性的红外相机调查或监测, 且金猫往往是作为非主要目标物种的兼捕记录被零星报道。国内仅有学者对秦岭地区金猫的垂直分布和季节性活动规律进行了初探(武阿莉等, 2014), 但并未涉及色型问题的讨论。李晟(2015)基于红外相机调查记录对四川省老河沟自然保护区金猫的2种色型进行了详细阐述。除此以外, 国内并无关于金猫色型研究的报道。

结合本研究结果和国内外已发表文献, 可汇总得到我国金猫一共有5种色型类型, 即麻褐色型(普通色型)、红棕色型、黑色型、灰色型和花斑色型。以雅鲁藏布大峡谷自然保护区为代表的藏东南地区是我国金猫色型变异最丰富的地区。在本研究中, 不同色型的金猫个体可以同域分布, 暗示在金猫种群中色型可能只是反映了个体水平上遗传多样性的差异, 而不能作为亚种划分的依据。而不同色型的个体之间是否存在差异化的交互作用和繁殖选择, 基于本研究的数据还无法判断。在本研究中记录到的金猫黑色型被认为是主要分布于热带和亚



热带森林生境中的色型,在我国仅见于藏东南地区及横断山脉部分区域,在喜马拉雅山脉东段南坡的山地森林中也有记录,且有研究表明此种色型比红棕色型更为常见(Bashir et al, 2011)。在我国华东、四川分布有花斑色型的金猫(Li et al, 2010; 李晟, 2015),喜马拉雅山脉东南部区域至高黎贡山和缅甸北部亦记录有花斑色型的金猫(Bashir et al, 2011),但在本研究中未有记录。而灰色型金猫在国内为首次报道。

### 3.2 活动节律

活动节律是动物行为生态学的一个重要研究内容,主要探究野生动物在不同时间内的活动强度及变化规律。一般认为昼夜更替是动物日活动节律的决定因素,遗传、食物、能量、性别、繁殖状况、社群因素、种间竞争以及天气状况等属于次要影响因素。不同动物的日活动模式的影响因素存在明显差异,而白昼时间长短的季节性变化则是制约动物日活动节律的关键因素(王渊等, 2014)。本研究通过长期的监测发现,藏东南地区的金猫表现为昼行性,与武阿莉等(2014)描述的秦岭地区金猫的日活动节律相反;在秦岭地区,研究结果显示金猫为昼伏夜出,80%的照片为夜间拍摄(武阿莉等, 2014)。这两个地区金猫日活动节律的差异是受什么因素影响而导致的还有待进一步探究。Gaynor等(2018)研究表明,人类活动对野生动物的日常活动模式也有着强烈的影响,会导致动物的夜间活动增加,可能对动物的进化产生积累性影响。在本研究调查区内人类活动几乎微乎其微,而在秦岭地区则存在相对较多的人类活动。因此,我们推测人为活动的影响有可能是造成上述差异的原因之一。

此外,金猫的季节性活动强度可能受环境因素和非环境因素的综合影响。在红外相机研究中,通常认为动物的日活动强度及不同季节的活动强度与红外相机拍摄率呈正相关,拍摄率越高,动物活动强度也越高,表明动物在此时间段内更加活跃(章书声等, 2012; 王渊等, 2014)。由本研究结果可以看出:金猫日活动差异指数 $\alpha$ 在每天5:00、11:00、23:00出现3个高峰,而13:00–21:00活动均较频繁,这也印证了金猫白天照片数量较夜间多的事实,表明在无人为干扰的条件下金猫为昼行性动物。日活动差异指数 $\alpha$ 主要衡量动物日活动强度的差异程度,本研究中金猫的各月份日活动差异指数 $\alpha$ 存在极显

著差异( $P < 0.01$ ),表明其日活动可能是受到多种因素的影响而不断变化的,其中可能的干扰因素包括猎物量的浮动、群体内部斗争等。就季节性活动节律来看,金猫在2月、5月、7月、10–11月出现活动高峰,可能分别对应于该物种的繁殖周期。在这些时间段内,由于对食物及生理的需求,金猫活动可能更为频繁。2–5月为野生金猫的产崽与哺乳期,该时间段的金猫需要补充大量的食物以维持幼崽的食物来源,导致了活动强度的增加。而10–12月为金猫的发情与交配期。因而,在季节性活动强度上出现相应的高峰。同时,本研究结果显示,金猫夏季活动强度最弱,在捕获的101张独立照片中,夏季7–9月仅有1次记录。我们推测,这可能是由于金猫存在季节性的垂直迁移所致。本研究中红外相机覆盖的海拔范围为582–3,479 m,而在夏季,金猫有可能追随猎物迁移至较高区域(海拔3,500 m以上),以应对低海拔区域随着雨季的到来发生的复杂的环境变化。

**致谢:** 感谢西藏自治区林业和草原局、林芝市林业和草原局及墨脱县林业和草原局等相关部门的参与和支持。特别感谢墨脱县各乡工作人员对本项目的热情参与和认真工作,没有你们在一线的工作,本项目不可能在短期有巨大的突破。在此一并致谢常年在一二线辛勤工作的保护人员。感谢刘鸣章协助数据分析与制图。

### 参考文献

- Bashir T, Bhattacharya T, Poudyal K, Sathyakumar S (2011) Notable observations on the melanistic Asiatic golden cat (*Catopuma temminckii*) of Sikkim, India. *NeBIO*, 2, 1–4.
- Chatterjee P, Mondal K, Chandra K, Tripathy B (2018) First photographic evidence of Asian golden cat *Catopuma temminckii* (Vigors and Horsfield, 1827) from Neora Valley National Park, Central Himalayas, India. *Records of the Zoological Survey of India*, 118, 128–132.
- Dhendup T, Tempa T, Norbu N (2016) Camera trap records of Asiatic golden cat at high altitudes in Bhutan. *Cat News*, 64, 37–38.
- Feng ZJ, Cai GQ, Zheng CL (1986) *The Mammals of Xizang*. Science Press, Beijing. (in Chinese) [冯梓建, 蔡桂全, 郑昌琳 (1986) 西藏哺乳类. 科学出版社, 北京.]
- Gao YT, Wang S, Zhang ML, Ye ZY, Zhou JD (1987) *Fauna Sinica, Mammalia, Vol. 8: Carnivora*. Science Press, Beijing. (in Chinese) [高耀亭, 汪松, 张曼丽, 叶宗耀, 周嘉

摘 (1987) 中国动物志·兽类(第八卷). 科学出版社, 北京.]

- Gaynor KM, Hohnowski CE, Carter NH, Brashares JS (2018) The influence of human disturbance on wildlife nocturnality. *Science*, 360, 1232–1235.
- Ghimirey Y, Pal P (2009) First camera trap image of Asiatic golden cat in Nepal. *Cat News*, 51, 19.
- Grassman LI, Tewas ME, Silvy NJ, Kreetiyutanont K (2005) Ecology of three sympatric felids in a mixed evergreen forest in north-central Thailand. *Journal of Mammalogy*, 86, 29–38.
- IUCN/SSC Cat Specialist Group (2014) *Cats in China*. China Forestry Publishing House, Beijing. (in Chinese) [中国猫科专家成员组 (2014) 中国猫科动物. 中国林业出版社, 北京.]
- Jiang ZG, Liu SY, Wu Y, Jiang XL, Zhou KY (2017) China's mammal diversity (2nd edition). *Biodiversity Science*, 25, 886–895. (in Chinese with English abstract) [蒋志刚, 刘少英, 吴毅, 蒋学龙, 周开亚 (2017) 中国哺乳动物多样性(第2版). 生物多样性, 25, 886–895.]
- Jigme K (2011) Four colour morphs of and the altitudinal record for the Asiatic golden cat in Bhutan. *Cat News*, 55, 12–13.
- Li S (2015) Asiatic golden cat: Wandering at the Old Creek. *Forest and Humankind*, (3), 90–91. (in Chinese) [李晟 (2015) 亚洲金猫: 徜徉老河沟. 森林与人类, (3), 90–91.]
- Li S, Wang D, Lü Z, McShea W (2010) Cats living with pandas: The status of wild felids within giant panda range. *Cat News*, 52, 20–23.
- 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.]
- Liao R, Guo GP, Liu Y, Jin W, Liu SY (2015) Biodiversity of small mammals in Medog County, Tibet of China. *Journal of Sichuan Forestry Science and Technology*, 36(1), 6–10. (in Chinese with English abstract) [廖锐, 郭光普, 刘阳, 靳伟, 刘少英 (2015) 西藏墨脱县小型兽类多样性研究. 四川林业科技, 36(1), 6–10.]
- Liu SY, Wu Y (2019) *Handbook of the Mammals of China*. The Straits Publishing & Distributing Group, Fuzhou. (in Chinese) [刘少英, 吴毅 (2019) 中国兽类图鉴. 海峡书局, 福州.]
- Liu WL (1987) *Tibet Nature Reserve*. Tibet People's Publishing House, Lhasa. (in Chinese) [刘务林 (1987) 西藏自然保护区. 西藏人民出版社, 拉萨.]
- Liu WL (2005) *Annals of Tibet Autonomous Region: Fauna*. China Tibetology Publishing House, Beijing. (in Chinese) [刘务林 (2005) 西藏自治区志: 动物志. 中国藏学出版社, 北京.]
- Ma M, Xu F, Cheng Y (2013) *Snow Leopards in Xinjiang*. Science Press, Beijing. (in Chinese) [马鸣, 徐峰, 程芸 (2013) 新疆雪豹. 科学出版社, 北京.]
- McCarthy J, Dahal S, Dhendup T, Gray TNE, Mukherjee S, Rahman H, Riordan P, Boontua N, Wilcox D (2015) *Catopuma temminckii* (errata version published in 2016). The IUCN Red List of Threatened Species 2015: e.T4038A97165437. <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2015-4.RLTS.T4038A50651004.en>. (accessed on 2019-02-24)
- McCarthy T, Fuller T, Munkhtsog B (2005) Movements and activities of snow leopards in Southwestern Mongolia. *Biological Conservation*, 124, 527–537.
- McShea W, Li S, Shen XL, Wang F (2018) *Guide to the Wildlife of Southwest China*. Smithsonian Institution Scholarly Press, Washington, DC.
- Meredith M, Ridout MS (2016) Overlap: Estimates of coefficient of overlapping for animal activity patterns. Version 0.2.6. <https://cran.r-project.org/web/packages/overlap/>. (accessed on 2018-05-03)
- Myers N, Mittermeier RA, Mittermeier CG, Fonseca GABD, Kent J (2000) Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, 403, 853–858.
- Nowell K, Jackson P (1996) *Wild Cats: Status Survey and Conservation Action Plan*. IUCN, Gland, Switzerland.
- O'Connell AF, Nichols JD, Karanth KU (2011) *Camera Trap in Animal Ecology: Methods and Analyses*. Springer, New York.
- Ridout MS, Linkie M (2009) Estimating overlap of daily activity patterns from camera trap data. *Journal of Agricultural, Biological, and Environmental Statistics*, 14, 322–337.
- Smith AT, Xie Y (2008) *A Guide to the Mammals of China*. Princeton University Press, New Jersey.
- Sunquist FC, Sunquist M (2002) *Wild Cats of the World*. University of Chicago Press, Chicago.
- Vernes K, Sangay T, Rajaratnam R, Singye R (2015) Social interaction and co-occurrence of colour morphs of the Asiatic golden cat, Bhutan. *Cat News*, 62, 18–20.
- Wang S (1998) *China Red Data Book of Endangered Animals*. Science Press, Beijing. (in Chinese) [汪松 (1998) 中国濒危动物红皮书: 兽类. 科学出版社, 北京.]
- Wang Y, Chu HJ, Han LL, Ge Y, Tao YS, Bu L (2014) Activity of *Canis lupus* in the Karamori Mountain Ungulate Nature Reserve based on trap technique of infrared camera. *Arid Zone Research*, 31, 771–778. (in Chinese with English abstract) [王渊, 初红军, 韩丽丽, 葛炎, 陶永善, 布兰 (2014) 基于红外相机陷阱技术的卡拉麦里自然保护区狼 (*Canis lupus*) 的活动节律. 干旱区研究, 31, 771–778.]
- Wang YX (2003) *A Complete Checklist of Mammal Species and Subspecies in China: A Taxonomic and Geographic Reference*. China Forestry Publishing House, Beijing. (in Chinese) [王应祥 (2003) 中国哺乳动物物种和亚种分类目录与分布大全. 中国林业出版社, 北京.]
- Wen LJ, Shi K, Huang J, Song Y, Guo YM (2014) Preliminary



- analysis of mammal and bird diversity monitored with camera traps in Medog, Tibet. *Biodiversity Science*, 22, 798–799. (in Chinese) [温立嘉, 时坤, 黄建, 宋阳, 郭玉民 (2014) 西藏墨脱鸟兽红外相机监测初报. 生物多样性, 22, 798–799.]
- Wu AL, Chen P, Zhang XF (2014) Shooting rate of *Catopuma temminckii* by auto-induction infrared camera and estimation of population density in Changqing Nature Reserve. *Shaanxi Forest Science and Technology*, (1), 22–24. (in Chinese with English abstract) [武阿莉, 陈鹏, 张晓峰 (2014) 长青保护区自动感应红外相机金猫拍摄率与种群密度. 陕西林业科技, (1), 22–24.]
- Wu JP, Luo H, Zhu XL, Li BZ, Liu WL, Ci P (2016) Monitoring mammals and birds with camera traps at different altitudes of Medog, Tibet. *Biodiversity Science*, 24, 351–354. (in Chinese) [吴建普, 罗红, 朱雪林, 李炳章, 刘务林, 次平 (2016) 西藏墨脱不同海拔区鸟兽红外相机监测. 生物多样性, 24, 351–354.]
- Xiao ZS, Li XY, Xiang ZF, Li M, Jiang XL, Zhang LB (2017) Overview of the mammal diversity observation network of Sino BON. *Biodiversity Science*, 25, 237–245. (in Chinese with English abstract) [肖治术, 李学友, 向左甫, 李明, 蒋学龙, 张礼标 (2017) 中国兽类多样性监测网的建设规划与进展. 生物多样性, 25, 237–245.]
- Xiao ZS, Wang XZ, Li XH (2014) An introduction to CameraData: An online database of wildlife camera trap data. *Biodiversity Science*, 22, 712–716. (in Chinese with English abstract) [肖治术, 王学志, 李欣海 (2014) 野生动物多样性监测图像数据管理系统CameraData介绍. 生物多样性, 22, 712–716.]
- Yin BG, Liu WL (1993) *Wildlife Protection in Tibet*. China Forestry Publishing House, Beijing. (in Chinese) [尹秉高, 刘务林 (1993) 西藏珍稀野生动物与保护. 中国林业出版社, 北京.]
- Zhang MH, Ma JZ (2010) Current status and protection vision of wild northeast tiger in China. *Chinese Journal of Zoology*, 45, 165–168. (in Chinese with English abstract) [张明海, 马建章 (2010) 中国野生东北虎现状及保护愿景展望. 动物学杂志, 45, 165–168.]
- Zhang SS, Bao YX, Wang YN, Fang PF, Ye B (2012) Activity rhythms of black muntjac (*Muntiacus crinifrons*) revealed with infrared camera. *Acta Theriologica Sinica*, 32, 368–372. (in Chinese with English abstract) [章书声, 鲍毅新, 王艳妮, 方平福, 叶彬 (2012) 基于红外相机技术的黑鹿活动节律. 兽类学报, 32, 368–372.]
- Zhao C, Fan PF, Xiao W (2015) Discovery of Sikkim wedge-billed babbler (*Sphenocichla humei*) in Medog, Tibet, China. *Chinese Journal of Zoology*, 50, 141–144. (in Chinese with English abstract) [赵超, 范鹏飞, 肖文 (2015) 西藏墨脱发现黑胸楔嘴鹪鹩. 动物学杂志, 50, 141–144.]
- Zhou SC, Liang Z, Zhang ZD, Jin GY, Na CZ (2018) A study of prey source on Amur tiger and Amur leopard in Lao-yingling Amur Tiger National Nature Reserve of Heilongjiang Province. *Forestry Science and Technology*, 43(6), 4–6. (in Chinese with English abstract) [周绍春, 梁卓, 张子栋, 金光耀, 那春子 (2018) 黑龙江老爷岭东北虎国家级自然保护区东北虎、东北豹猎物资源研究. 林业科技, 43(6), 4–6.]

(责任编辑: 蒋学龙 责任编辑: 闫文杰)



•研究报告•

# 赣江水系大型底栖动物多样性与受胁因子初探

邢 圆<sup>1,4</sup> 吴小平<sup>2</sup> 欧阳珊<sup>2</sup> 张君倩<sup>1</sup> 徐 靖<sup>3</sup> 银森录<sup>3</sup> 谢志才<sup>1\*</sup>

1 (中国科学院水生生物研究所水生生物多样性与资源保护研究中心, 武汉 430072)

2 (南昌大学生命科学与食品工程学院, 南昌 330000)

3 (中国环境科学研究院, 北京 100012)

4 (中国科学院大学, 北京 100049)

**摘要:** 赣江是长江的第七大支流, 孕育了极为丰富的大型底栖动物多样性, 而相关的研究明显不足。基于文献调研和2016–2017年现场调查, 本研究系统评估了赣江水系大型底栖动物多样性及其受胁因素。共记录底栖动物5门10纲27目95科204属330种(历史记录138种, 2016–2017年记录267种)。历史记录中国特有软体动物计48种(腹足类17种, 双壳类31种), 目前记录32种。优势种主要是一些耐污种和广布种。中游支流的密度、生物量和丰富度指数要高于赣江干流、上游支流和下游支流。典范对应分析结果表明, 底栖动物的分布主要受海拔、基质、流速、浊度、挖沙等环境因子以及不同尺度空间因子的驱动。偏CCA结果显示, 环境过滤对群落结构的影响高于空间过程。本研究结果可为赣江流域水生生物的保护和管理提供科学依据。

**关键词:** 赣江; 大型底栖动物; 群落结构; 生物多样性; 典范对应分析

## Assessment of macrobenthos biodiversity and potential human-induced stressors in the Ganjiang River system

Yuan Xing<sup>1,4</sup>, Xiaoping Wu<sup>2</sup>, Shan Ouyang<sup>2</sup>, Junqian Zhang<sup>1</sup>, Jing Xu<sup>3</sup>, Senlu Yin<sup>3</sup>, Zhicai Xie<sup>1\*</sup>

1 Center for Aquatic Biodiversity and Resource Conservation, Institute of Hydrobiology, Chinese Academy of Sciences, Wuhan 430072

2 School of Life Sciences and Food Engineering, Nanchang University, Nanchang 330000

3 Chinese Research Academy of Environmental Sciences, Beijing 100012

4 University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049

**Abstract:** The Ganjiang River is the seventh-largest first-level tributary of the Yangtze River, and knowledge is limited about the river's macrobenthos assemblages. Here, we carried out a comprehensive assessment of macrobenthos species diversity in the river system, and then identified the potential drivers of the observed community patterns based on combined datasets of available historical records and field investigations from 2016–2017. A total of 330 species have been recorded to date, including 138 from the historical record and an additional 267 from the 2016–2017 investigations. In particular, this river network harbors a high array of mollusk diversity, with 17 gastropods and 31 bivalves endemic to China while 32 molluscs endemic to China were recorded in the 2016–2017 investigations. The dominant species in the Ganjiang River can tolerate pollutants. The density, biomass and richness index of branches of midstream were all higher than those of main stream, branches of the upstream and branches of the downstream. The canonical correspondence analysis (CCA) showed that five environmental factors (substrate, sand-excavating, altitude, turbidity, velocity) and four spatial factors (PCNM1, PCNM11, PCNM12, PCNM15) were the key drivers structuring macrobenthos community variation. The variation partitioning analysis indicated that the environmental factors had a stronger effect on macrobenthos communities than the spatial factors. This study provides useful information to enhance the conservation of benthic biodiversity in the Ganjiang River.

**Key words:** Ganjiang River; macrobenthos; community structure; biodiversity; canonical correspondence analysis

收稿日期: 2018-11-05; 接受日期: 2019-04-24

基金项目: 环境保护部生物多样性保护专项(2017H2096001006)、国家自然科学基金(41571495)、科技部科技基础专项(2015FY110400-4)和中国科学院重点部署项目(ZDRW-ZS-2017-3-2)

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

赣江是长江重要的支流之一,且与国际重要的鄱阳湖湿地相连,得天独厚的地理位置孕育了极为丰富的生物多样性。刘以珍等(2010)记录赣江河岸带种子植物708种;刘足根等(2012)记录流域内浮游植物312种;在赣江源地区还有国家Ⅱ级重点保护动物14种,珍稀濒危药用植物28种(徐艳琴等,2010;毛毳等,2016)。赣江独特的古地理环境导致其受第四纪冰川影响较小,保存了较多的软体动物特有种(胡自强,2005;舒凤月等,2014)。鉴于此,舒凤月等(2014)建议将其列为长江流域内急需关注和保护的关键地区。然而随着经济的发展和城镇化进程的加快,赣江流域的生物多样性正面临严重的威胁。近年来赣江流域内建筑用地面积显著增加,湿地面积显著减少(陈昌春等,2014)。流域内水质污染情况也较为严重,大部分河段属于轻度、中度污染,其中城市附近(赣州、南昌等)污染较为严重(彭刚华和伍恒赞,2001;王鹏等,2015)。但是人类活动对赣江生物多样性影响的研究却比较匮乏。

底栖动物是河流生态系统的重要类群,在物质循环和能量流动中发挥着重要作用(蒋小明等,2011;李斌等,2013)。底栖动物具有生命周期长、迁移能力弱、分布范围广和对环境变化敏感等特点,是水环境监测的重要指示生物。目前关于我国河流水生生物多样性的研究仍然不足,底栖动物尤甚。基于此,原环境保护部(现更名为生态环境部)开展了“赣江水系大型底栖动物多样性调查与评估”工作,以赣江为试点,旨在掌握赣江水系的底栖动物本底情况,为生物多样性保护及管理提供数据支撑;探索和完善我国河流底栖动物多样性调查、研究和评估的行业规范和标准,为长江经济带水生态保护工作提供科学依据。

本研究基于历史数据收集和2016–2017年的全流域调查,系统评估赣江水系底栖动物物种多样性,从空间尺度上描述赣江底栖动物群落的组成和结构,并首次甄别了环境和空间因子在驱动赣江底栖动物群落空间格局变化的相对作用大小,探索人类活动对赣江底栖动物群落的影响,以期为赣江流域生物多样性的保护提供参考。

## 1 研究地区与研究方法

### 1.1 研究区概况

赣江发源于江西省石城县(116°22' E, 25°57' N),

流经47个县(市),于永修县吴城镇(116°01' E, 29°11' N)注入鄱阳湖,主河道长760 km。赣江流域水系发达,赣州以上为上游,属山区性河流,为典型的辐射状水系,落差较大,水力资源丰富。自赣州市至吉安市新干县为中游,东西两岸均有较大的支流汇入,干流水流一般较为平缓,河床多为粗、细砂及红砾石岩,部分穿切山丘间的河段则多急流险滩。在新干县以下为下游,江水流经辽阔平原,地势平坦,河面宽阔,两岸傍河筑有堤防。赣江流域属中亚热带湿润季风气候区,气候温和,雨量丰沛,四季分明,霜冻期短<sup>①</sup>。

### 1.2 采样设置和样品采集

本研究在赣江干流上设置17个采样点,10条重要支流上设置25个样点,共42个样点(图1),分别于2016年10月、2017年1月、5月和8月开展了4次调查。

定量采集使用彼得生采泥器(Peterson, 1/16 m<sup>2</sup>)和索伯网(Surber Sampler, 网径40目,面积0.09 m<sup>2</sup>)进行,彼得生采泥器主要采集水体中较深的样点,索伯网采集浅水处的样点。定性采集用D型网和拖

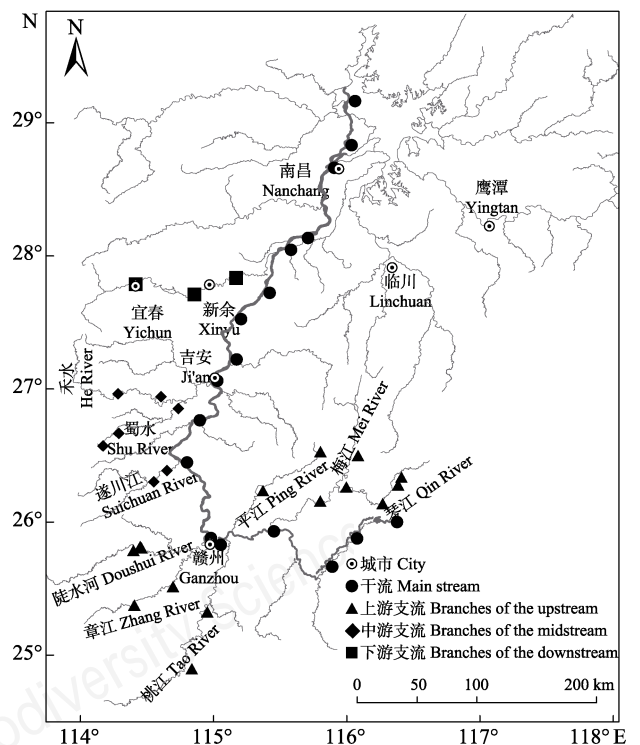


图1 赣江水系大型底栖动物调查样点分布示意图

Fig. 1 Distribution of sampling sites for macrobenthos in Ganjiang River system

① 丛明 (2011) 赣江流域底栖动物生态学. 硕士学位论文, 南昌大学, 南昌.

网。每个样点采集2-3个定量样品和1个定性样品。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。标本用75%乙醇固定,参考刘月英等(1979)、Morse等(1994)、Epler (2001)进行鉴定,最后计数和称重。

### 1.3 环境指标的测定

现场用YSI多参数便携式水质分析仪测定水温、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。底质类型划分为5类,即淤泥和粘土、沙、砾石、鹅卵石、大石,现场目测估算每一类型的百分比(Barbour et al, 1999)。采集500 mL水样2瓶(表层水下30 cm处),一瓶水样加浓硫酸进行固定(pH < 2),低温保存后带回实验室,测定化学需氧量、总氮、氨氮、亚硝态氮、硝态氮、总磷和正磷酸盐。另一瓶水样用于测定碱度和硬度。水化学指标的测定依据《水和废水监测分析方法(第四版)》。挖沙强度采用有无数据,即采样点有挖沙的记为“1”,没有挖沙的记为“0”。

### 1.4 历史数据收集和整理

本研究通过文献调研(方红亚等, 2011; 张方方等, 2011; 丁建华等, 2012; 余飞等, 2012; 肖晋志, 2012<sup>①</sup>; 李文浩, 2016<sup>②</sup>),整理了历史记录的底栖动物物种名录,将同物异名的进行合并,归纳总结出赣江共记录底栖动物4门8纲19目39科81属138种(附录1)。

### 1.5 数据处理

将4次调查的密度数据汇总后平均,在Primer 6.0中计算各类生物多样性指数,计算公式如下:

(1)物种丰富度指数(Downing, 1986):用物种数(S)来表示;

(2) Shannon-Wiener 多样性指数(Shannon, 1948):

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

(3) Simpson优势度指数(Simpson, 1949):

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

(4) Pielou均匀度指数(Pielou, 1975):  $J = H'/\ln S$  其中,  $P_i$ 为物种*i*在样本中的相对丰度。

测量的理化因子均不满足正态分布和方差齐性,故采用非参数检验(nonparametric tests)比较不同河段间环境参数的差异。选用Kruskal-Wallis检验来检测多个理化因子的分布是否存在显著差异。非参数检验在SPSS 13.0软件中完成。用单因素方差分析(one-way ANOVA)解析不同河段间底栖动物丰度和多样性指数的差异,单因素方差分析在SPSS 19.0中完成。本研究中,将密度百分比大于5%的定义为优势种(Bunn et al, 1986; 熊晶等, 2012)。

选用主轴邻距法(principal coordinates of neighbor matrices, PCNM)定量刻画样点间的空间变量(Borcard & Legendre, 2002)。将PCNM 1-4、PCNM 5-9、PCNM 10-15分别定义为大尺度、中尺度和微尺度的空间因子(赖江山, 2014)。PCNM分析在R语言vegan程序包内的pcnm函数中实现。

运用束缚型排序(constrained ordination)解析群落结构与环境和空间因子间的关系。首先对群落数据进行除趋势对应分析(detrended correspondence analysis, DCA)。DCA结果显示非线性模型gradient length > 4 standard,更适合群落与环境因子关系的解析(Leps & Smilauer, 2003),因此本研究采用典范对应分析(canonical correspondence analysis, CCA)。群落数据进行log(x + 1)转化,具有高相关性( $r > 0.80$ )及波动因子(inflation factor)大于20的环境因子均被剔除,并在分析中降低了稀有物种的权重。用前选法(forward selection)和Monte Carlo置换检验确定对群落变异具有重要且独立作用的最小变量组合。DCA和CCA在Canoco for Windows 4.5软件中完成。

用偏CCA分割环境和空间因子对群落变异的贡献。先计算所有因子的解释率,然后以环境因子为主变量,空间因子为协变量,计算出环境因子的贡献率,再用同样的方法计算出空间因子的贡献率,最后计算出环境和空间因子的交互作用。偏CCA在Canoco for Windows 4.5软件中完成。

## 2 结果

### 2.1 环境因子的空间分布

电导率、河宽、海拔、基质、浊度、矿化度、总氮、硝态氮、亚硝态氮、正磷酸盐、COD和硬度

① 肖晋志 (2012) 鄱阳湖国家级自然保护区及周边河流大型底栖动物群落结构及多样性研究. 硕士学位论文, 南昌大学, 南昌.

② 李文浩 (2016) 江西仙女湖流域大型底栖动物群落结构及水质评价. 硕士学位论文, 南昌大学, 南昌.



表1 赣江水系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 Ganjiang River system

	干流 Main stream	上游支流 Branches of the upstream	中游支流 Branches of the midstream	下游支流 Branches of the downstream	卡方检验 Chi-square test ( $\chi^2$ )	<i>P</i>
水温 Water temperature (°C)	23.0 ± 6.4	22.8 ± 5.4	20.3 ± 6.4	22.3 ± 7.1	6.00	0.111
电导率 Conductivity (μs/cm)	116.7 ± 44.7	92.4 ± 49.4	98.5 ± 69.8	249.2 ± 33.3	45.34	<0.001*
河宽 Channel width (m)	608.40 ± 437.20	114.12 ± 65.66	82.71 ± 52.51	92.58 ± 28.02	61.25	<0.001*
流速 Current velocity (m/s)	0.28 ± 0.25	0.35 ± 0.31	0.45 ± 0.36	0.29 ± 0.38	6.71	0.082
海拔 Altitude (m)	75.76 ± 66.37	188.87 ± 36.57	303.00 ± 251.12	53.00 ± 21.86	83.48	<0.001*
基质 Substrate	8.00 ± 4.73	10.00 ± 5.41	12.57 ± 5.44	9.67 ± 6.51	12.12	0.007*
浊度 Turbidity (NTU)	15.18 ± 8.76	20.06 ± 32.33	10.14 ± 6.94	9.47 ± 5.62	8.69	0.034*
矿化度 Mineralization (mg/L)	75.61 ± 28.68	59.03 ± 33.34	51.55 ± 33.51	161.33 ± 21.82	50.56	<0.001*
溶氧 Dissolved oxygen (mg/L)	9.03 ± 1.45	9.10 ± 1.26	9.49 ± 1.00	8.68 ± 1.41	2.63	0.452
pH	6.34 ± 0.84	6.20 ± 1.07	6.26 ± 0.77	6.31 ± 0.90	0.37	0.946
总氮 Total nitrogen (mg/L)	1.71 ± 0.88	1.33 ± 1.03	1.47 ± 0.98	2.34 ± 1.35	17.54	0.001*
硝态氮 Nitrate (mg/L)	1.25 ± 0.51	0.90 ± 0.86	0.67 ± 0.24	1.18 ± 0.52	40.14	<0.001*
氨氮 Ammonia nitrogen (mg/L)	0.10 ± 0.15	0.08 ± 0.13	0.06 ± 0.08	0.07 ± 0.08	1.81	0.613
亚硝态氮 Nitrites (mg/L)	0.05 ± 0.15	0.01 ± 0.01	0.04 ± 0.14	0.07 ± 0.08	28.96	<0.001*
总磷 Total phosphorus (mg/L)	0.23 ± 0.25	0.18 ± 0.24	0.18 ± 0.21	0.18 ± 0.18	5.81	0.121
正磷酸盐 Phosphate (mg/L)	0.06 ± 0.06	0.05 ± 0.07	0.05 ± 0.03	0.06 ± 0.03	11.71	0.008*
化学需氧量 (Chemical oxygen demand, COD) (mg/L)	2.86 ± 1.51	2.32 ± 0.69	3.41 ± 3.39	3.16 ± 0.53	12.52	0.006*
硬度 Hardness (mg/L)	44.87 ± 14.92	36.42 ± 16.04	41.71 ± 26.28	106.07 ± 12.88	48.99	<0.001*

\*  $P < 0.05$ 

在4个河段间差异显著( $P < 0.05$ )(表1)。干流的河宽明显大于支流。上游支流的浊度较高;中游支流多位于山区,海拔较高,底质以砾石和卵石为主;下游支流的电导率、矿化度和硬度要高于其他3个河段。总氮、硝态氮、亚硝态氮和正磷酸盐均是干流和下游支流偏高,中游支流的COD最高。

## 2.2 群落组成和结构

本次研究记录底栖动物267种,其中线形动物1种,扁形动物2种,环节动物39种,节肢动物160种,软体动物65种。历史记录底栖动物138种,包括线形动物1种,环节动物18种,节肢动物37种和软体动物82种。二者结合,赣江共记录底栖动物330种,隶属5门10纲95科204属,其中线形动物1种,扁形动物2种,环节动物50种,节肢动物185种和软体动物92种(附录1)。

本次记录中国特有软体动物32种(腹足类11种,双壳类21种),历史记录43种(腹足类15种,双壳类28种),共记录中国特有软体动物48种(腹足类17种,双壳类31种)。新记录的物种有5种,16种历史记录的未采集到(附录1)。根据舒风月等(2009)对长江

中下游淡水贝类濒危状况的评估结果,目前赣江受威胁的软体动物有31种(附录1)。

全流域底栖动物群落的密度为668.73 ind./m<sup>2</sup>,生物量为107.25 g/m<sup>2</sup>。支流的密度和生物量明显高于干流。单因素方差分析结果显示,上游支流和中游支流的密度明显高于干流,而中游支流的生物量明显高于干流和上游支流( $P < 0.05$ )(图2a, b)。

单因素方差分析结果显示,赣江各河段的丰富度指数有明显差异,中游支流的丰富度指数明显高于干流和上游支流( $P < 0.05$ )(图2c),而Shannon-Wiener多样性指数、Simpson优势度指数和Pielou均匀度指数则无明显差异( $P > 0.05$ )(图2d, 2e, 2f)。

各河段的优势种主要是一些耐污种和广布种(表2)。这些物种一般为R对策者或是机会主义者,具有耐有机污染、个体相对较小、适应能力强等特点。

## 2.3 底栖动物群落与环境因子和空间因子的关系

CCA结果表明,海拔、基质、流速、浊度、挖沙、大尺度的PCNM1和中小尺度的PCNM11、PCNM12以及PCNM15是影响底栖动物分布的关键环境和空间因子(表3, 图3)。CCA的前4轴均达到显



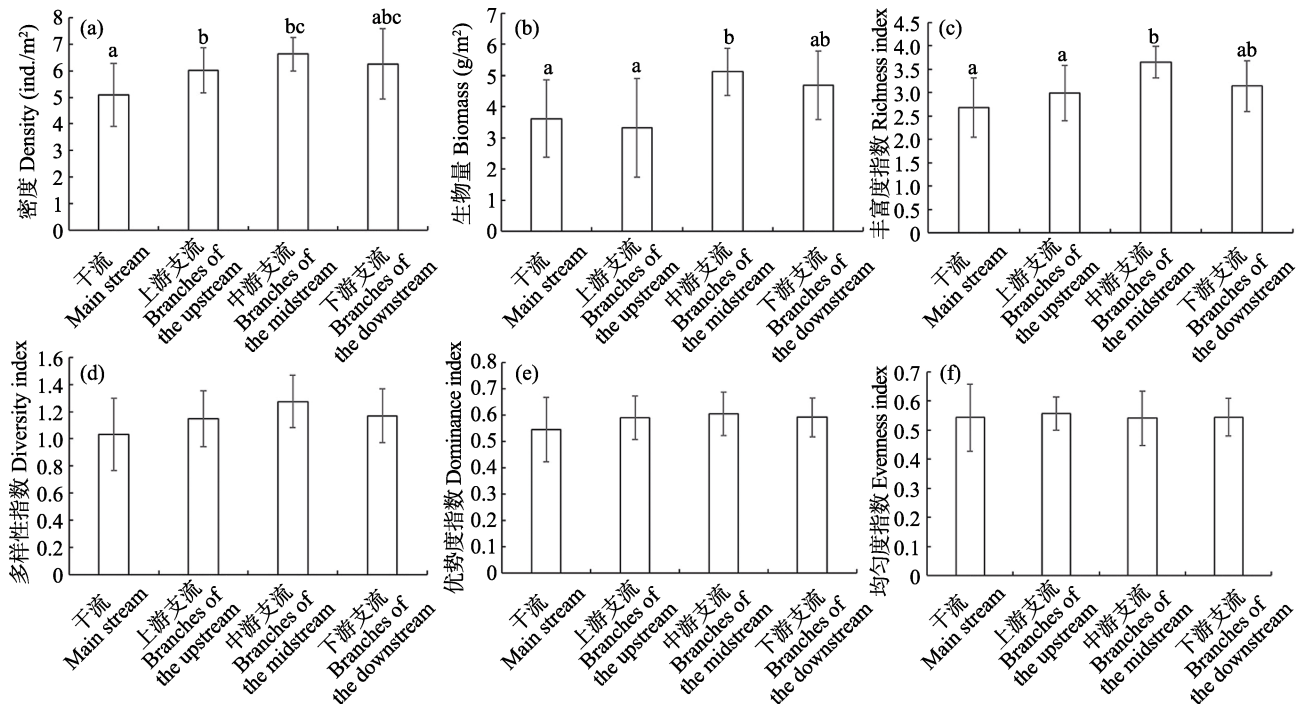


图2 赣江水系各河段大型底栖动物群落密度(a)、生物量(b)、丰富度指数(c)、Shannon-Wiener多样性指数(d)、Simpson优势度指数(e)和Pielou均匀度指数(f)

Fig. 2 Density (a), biomass (b), richness (c), Shannon-Wiener diversity index (d), Simpson dominance index (e) and Pielou evenness index (f) of macrobenthos communities in different reaches in Ganjiang River system

表2 赣江水系不同河段大型底栖动物群落优势种的密度百分比

Table 2 The density percentage of dominant species in each reaches of Ganjiang River system

	全流域 Ganjiang River (%)	干流 Main stream	上游支流 Branches of the upstream	中游支流 Branches of the midstream	下游支流 Branches of the downstream
多毛管水蚓 <i>Aulodrilus plurisetia</i>	—	—	—	10.40	—
霍甫水丝蚓 <i>Limnodrilus hoffmeisteri</i>	14.17	18.69	—	20.24	6.32
梯形多足摇蚊 <i>Polypedilum scalaenum</i>	—	7.74	—	—	—
瓦莱直突摇蚊 <i>Orthocladus vaillanti</i>	—	—	—	—	10.12
三带环足摇蚊 <i>Cricotopus trifascia</i>	5.98	—	—	—	20.63
狭溪泥甲属一种 <i>Stenelmis</i> sp.	5.31	—	5.45	5.28	8.84
缺纹石蛾属一种 <i>Potamyia</i> sp.	—	—	13.33	—	—
管石蛾科一种 <i>Psychomyiidae</i> sp.	—	—	5.03	—	—
环棱螺属一种 <i>Bellamyia</i> sp.	—	—	—	—	10.23
方格短沟蝽 <i>Semisulcospira cancellata</i>	—	—	—	—	6.13
湖沼股蛤 <i>Limnoperna lacustris</i>	—	6.61	—	6.90	—
河蚬 <i>Corbicula fluminea</i>	6.11	8.92	8.35	8.16	—

著水平( $P < 0.05$ ), 共解释了19.69%的群落变异(分别解释了6.69%、4.66%、4.28%和4.06%)。偏CCA显示, 环境过滤和空间过程共解释了31.6%的群落变异, 其中, 前者的解释率为16.1%, 后者为11.6%, 两者的交互作用为3.9%。

### 3 讨论

#### 3.1 物种多样性

本研究是目前对赣江大型底栖动物调查最充分的一次, 历时一年, 调查范围覆盖整个赣江流域,

表3 赣江水系大型底栖动物群落结构与环境因子及空间因子关系的典范对应分析(CCA)结果

Table 3 Canonical correspondence analysis (CCA) relating macrobenthos communities to environmental and spatial factors

	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						
基质 Substrate	2.12	0.001	0.374	0.028	0.006	0.176
挖沙强度 Sand-excavating	1.6	0.001	0.267	-0.322	0.579	0.681
海拔 Altitude	1.52	0.004	0.295	0.283	-0.093	0.597
浊度 Turbidity	1.43	0.011	-0.275	-0.001	-0.150	-0.013
流速 Velocity	1.36	0.046	0.270	-0.802	0.291	-0.696
空间因子 Spatial factors						
微尺度 PCNM11	1.67	0.002	-0.237	-0.351	-0.211	0.133
大尺度 PCNM1	1.63	0.001	-0.147	0.384	0.676	-0.480
微尺度 PCNM15	1.48	0.015	0.148	0.256	-0.311	0.306
微尺度 PCNM12	1.37	0.018	0.081	-0.274	0.291	0.004

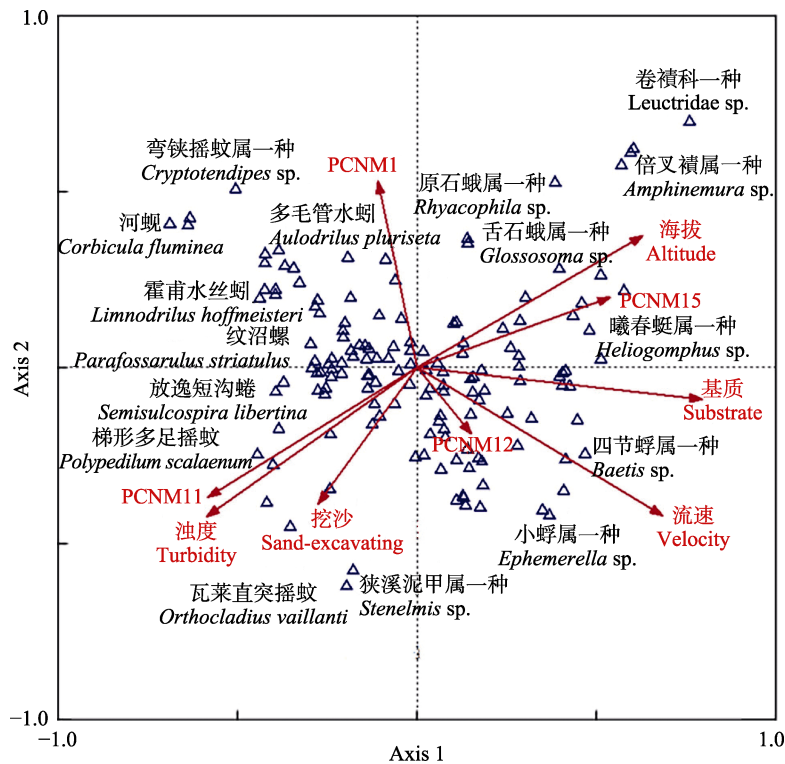


图3 赣江水系大型底栖动物群落分布与关键环境因子及空间因子的典范对应分析(CCA)排序图

Fig. 3 Canonical correspondence analysis (CCA) ordination plots showing the relationship between macrobenthos communities and significant environmental and spatial factors in the Ganjiang River system

鉴定底栖动物267种。本次调查显示赣江的优势种多为寡毛类和摇蚊类幼虫，而根据以往的调查研究，赣江的主要类群为软体动物(丛明, 2011<sup>①</sup>; 余飞等, 2012; 丁建华等, 2012), 表明赣江流域的底栖动物

群落，尤其是软体动物正经历明显的退化过程。赣江流域进化出了极为丰富的软体动物多样性(欧阳珊等, 2011; 肖晋志, 2012<sup>②</sup>; 徐亮, 2013; 舒凤月等, 2014)。然而，与历史数据相比，赣江的软体动物，尤其是特有软体动物，不论是在数量上还是种类上都面临威胁，目前赣江水系受威胁的软体动物有31种(附录1)。赣江的建坝以及不断的挖沙作业严重破坏了软体动物的栖息地，给软体动物的生存带来威

① 丛明 (2011) 赣江流域底栖动物生态学研究. 硕士学位论文, 南昌大学, 南昌.

② 肖晋志 (2012) 鄱阳湖国家级自然保护区及周边河流大型底栖动物群落结构及多样性研究. 硕士学位论文, 南昌大学, 南昌.

胁(欧阳珊等, 2011; 肖晋志, 2012<sup>①</sup>)。此外, 近年来赣江枯水期不断延长, 也严重危害了软体动物的生存。

多种过程和机制共同驱动和维持赣江流域较高的底栖动物多样性。首先, 在长江干流的纵向维度上, 一些海洋和低海拔起源的物种可通过海水侵蚀等过程, 扩散到鄱阳湖和赣江水系。这些物种在赣江流域定居、繁衍、扩散和物种分化。突出的证据如在鄱阳湖发现了一些海洋起源的线虫、纽形动物和多毛类(Wu et al, 2000; Gibson & Wang, 2002), 而鄱阳湖口也是这些海相动物在长江流域分布的上限, 为长江中下游的合理分界提供了生物学证据(Xie et al, 2003)。其次, 在长江干流的横向维度上, 赣江流域位于古北区和东洋区的交界带, 赣江已发现的92种软体动物中, 既有东洋区的物种, 如耳河螺(*Rivularia auriculata*), 也有跨两界的物种, 如湖沼股蛤(*Limnoperna lacustris*)。第三, 赣江水系独特的地形地貌为其丰富的底栖动物多样性提供了可能, 赣江通过鄱阳湖注入长江, 增加了流域内的环境异质性, 鄱阳湖也为海相物种向赣江扩散提供了缓冲区(Wu et al, 2000; Xie et al, 2003; 徐亮, 2013)。赣江中下游地区, 尤其是入湖口水域辽阔, 河道发育良好, 底质营养丰富, 适宜软体动物的生存和生长, 良好的自然环境还有利于特有种的形成和保存(徐亮, 2013; 舒凤月等, 2014)。第四, 赣江水系较高的生产力支撑了极为丰富的动物多样性。赣江属于亚热带湿润季风气候, 气候温和, 雨量充足, 流域内拥有较高的初级生产力<sup>②③</sup>, 在大区域尺度上, 随着生产力的增加, 区域内各个地点的物种间差异也增大, 生产力与生物多样性呈正线性关系(Jonathan & Mathew, 2002)。

### 3.2 群落结构与环境和空间因子的关系

多种环境因素驱动赣江底栖动物的分布格局。海拔通过影响一个地区光照和温度等环境因子的变化, 间接影响底栖动物的群落结构(任海庆等, 2015)。Astorga等(2011)认为海拔与底质异质性密切相关, 对水生昆虫的丰度有显著影响(Vinson &

Hawkins, 2003)。赣江海拔较高的地区, 水生昆虫的数量和种类也明显增加。基质的粒径大小、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)。一般而言, 基质的异质性和稳定性越高, 群落的多样性也就越高。赣江中上游的基质类型中有一些以石块为主, 为底栖动物提供了生存空间, 以及产卵、捕食和避难场所(Ormerod & Edwards, 1987), 提高了底栖动物的物种多样性。流速是影响底栖动物分布的重要因子(Nelson & Lieberman, 2002)。郑文浩等(2011)认为底栖动物对流速的偏好是其摄食方式、生活型、体型和对氧气需求等的响应。蜉蝣目、毛翅目和襁翅目一般生活在水流湍急的区域, 而寡毛纲一般生活在水流缓慢的地带(任海庆等, 2015)。赣江中上游流速较大, 蜉蝣目、毛翅目和襁翅目的密度也相对较高。浊度主要通过光抑制、污染物以及悬浮物质的迁移等来影响底栖动物(Lawler et al, 2006)。如浊度可通过影响藻类生长来影响底栖动物的食物来源(蒋万祥等, 2008)。李斌等(2013)认为前突摇蚊(*Procladius* sp.)常易在浑浊的水体中形成优势种。挖沙对底栖动物的影响主要表现在两方面: 直接挖走和对生境的破坏, 这均导致大量物种消亡(Newell et al, 1998)。赣江干流和部分支流的挖沙业极其猖獗, 严重影响软体动物和海相物种(如寡鳃齿吻沙蚕 *Nephtys oligobranchia*)的分布和种群动态。Meng等(2018)的研究显示, 人类对沙资源的肆意掠夺是引起长江中下游水体底栖动物资源衰退的主要因素之一。

空间过程影响赣江底栖动物的分布格局(Cottenie, 2005)。扩散能力强的类群(如毛翅目和摇蚊类)主要受大尺度空间因子的影响, 而扩散能力弱的类群(如寡毛类和软体动物)主要受微尺度空间因子的影响。偏CCA结果显示, 环境因子解释了16.1%的群落变化, 而空间因子则解释了11.6%, 表明环境因子对赣江底栖动物的分布有着更重要的影响, 这与世界范围内许多河流底栖动物群落聚合的研究结果相似(Heino et al, 2015; Jiang et al, 2016)。局域和区域过程共同作用于群落结构和物种组成, 但扩散能力会影响空间过程和环境作用的相对重要性(Heino, 2013)。赣江底栖动物群落结构受局域环境因子的影响更大, 这可能与赣江的优势类群为毛翅目和摇蚊类幼虫等扩散能力强的类群有

① 肖晋志 (2012) 鄱阳湖国家级自然保护区及周边河流大型底栖动物群落结构及多样性研究. 硕士学位论文, 南昌大学, 南昌.

② 丛明 (2011) 赣江流域底栖动物生态学研究. 硕士学位论文, 南昌大学, 南昌.

③ 郎宇 (2013) 基于CASA模型的江西省赣江流域植被NPP估算研究. 硕士学位论文, 长安大学, 西安.

关, 这些类群受环境过滤的影响更显著。

总之, 赣江孕育了丰富和独特的底栖动物多样性, 其独特性主要表现在软体动物上(占长江流域特有种的23.9%)。人类的强烈干扰已导致赣江底栖动物格局发生变化, 优势种以耐污种和广布种为主, 独特性快速丧失。保护赣江流域的底栖动物多样性已刻不容缓。

**致谢:** 感谢中国环境科学研究院的李俊生研究员, 以及中国科学院水生生物研究所张鹤研究员和刘国祥研究员在课题实施过程中给予的帮助。感谢中国科学院水生生物研究所的李正飞、王军、孟星亮和南昌大学的谢广龙、武瑞文、刘雄军、李科等在野外采集和室内工作中给予的支持和帮助。

## 参考文献

- Astorga A, Heino J, Luoto M, Muotka T (2011) Freshwater biodiversity at regional extent: Determinants of macroinvertebrate taxonomic richness in headwater streams. *Ecography*, 34, 705–713.
- Barbour MT, Gerritsen J, Snyder BD, Stribling JB (1999) *Rapid Bioassessment for Use in Streams and Wadeable Rivers: Periphyton, Benthic Macroinvertebrates and Fish*, 2nd edn. US Environmental Protection Agency, Washington, DC.
- Borcard D, Gillet F, Legendre P (translated by Lai JS) (2014) *Numerical Ecology with R*. Higher Education Press, Beijing. (in Chinese) [赖江山 (译) (2014) 数量生态学: R语言的应用. 高等教育出版社, 北京.]
- Borcard D, Legendre P (2002) All-scale spatial analysis of ecological data by means of principal coordinates of neighbor matrices. *Ecological Modelling*, 153, 51–68.
- 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, 67–92.
- Chen CC, Zhang YQ, Xiang Y, Wang LC (2014) Study on runoff responses to land use change in Ganjiang basin. *Journal of Natural Resources*, 29, 1758–1769. (in Chinese with English abstract) [陈昌春, 张余庆, 项瑛, 王腊春 (2014) 土地利用变化对赣江流域径流的影响研究. 自然资源学报, 29, 1758–1769.]
- Cottenie K (2005) Integrating environmental and spatial processes in ecological community dynamics. *Ecology Letters*, 8, 1175–1182.
- Ding JH, Yang W, Jin XW, Deng DG, Ge Q, Liu ZG (2012) Community structure of macrozoobenthos and biological evaluation of water quality in lower reaches of Ganjiang River. *Journal of Lake Sciences*, 24, 593–599. (in Chinese with English abstract) [丁建华, 杨威, 金显文, 邓道贵, 葛茜, 刘足根 (2012) 赣江下游流域大型底栖动物群落结构及水质生物学评价. 湖泊科学, 24, 593–599.]
- Downing JA (1986) A regression technique for the estimation of epiphytic invertebrate populations. *Freshwater Biology*, 16, 161–173.
- Epler JH (2011) *Identification Manual for the Larval Chironomidae (Diptera) of North and South Carolina*. North Carolina Department of Environment and Natural Resources, St. Johns River Water Management District, Palatka, FL.
- Fang HY, Zhang FF, Zhang M, Chen HW, Li HM, Liu ZG (2011) Community structure of macrozoobenthos and biological evaluation of water quality in Yuanhe River of Ganjiang River basin. *Journal of Anhui Agricultural Sciences*, 39, 2254–2257. (in Chinese with English abstract) [方红亚, 张方方, 张萌, 陈宏文, 李惠民, 刘足根 (2011) 赣江流域袁河底栖动物群落结构及其水质生物学评价. 安徽农业科学, 39, 2254–2257.]
- Gibson R, Wang HZ (2002) A new genus and species of freshwater monostiliferous hoplonemertean (Nemertea, Eno-pla) from the People's Republic of China. *Hydrobiologia*, 489, 185–196.
- Heino J (2013) Does dispersal ability affect the relative importance of environmental control and spatial structuring of littoral macroinvertebrate communities. *Oecologia*, 171, 971–980.
- 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, Gothe E, Gronroos M, Hamada N, Jacobsen D, Landeiro VL, Ligeiro R, Martins RT, Miserendino ML, Md Rawi CS, Rodrigues ME, Roque FD, 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.
- Hu ZQ (2005) Geographical distribution of endemic species of Chinese freshwater bivalves. *Chinese Journal of Zoology*, 40(6), 80–83. (in Chinese with English abstract) [胡自强 (2005) 中国淡水双壳类特有种的地理分布. 动物学杂志, 40(6), 80–83.]
- Jiang WX, Cai QH, Tang T, Wu NC, Fu XC, Li FQ, Liu RQ (2008) Spatial distribution of macroinvertebrates in Xiangxi River. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 19, 2443–2448. (in Chinese with English abstract) [蒋万祥, 蔡庆华, 唐涛, 吴乃成, 傅小城, 李凤清, 刘瑞秋 (2008) 香溪河大型底栖无脊椎动物空间分布. 应用生态学报, 19, 2443–2448.]
- 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 Chi-



- nese with English abstract) [蒋小明, 程建丽, 熊晶, 张鸮, 谢志才 (2011) 黄盖湖水系河源区-幡河大型无脊椎动物群落与水质评价. 长江流域资源与环境, 20, 1040-1046.]
- Jiang XM, Xiong J, Xie ZC (2016) Longitudinal and seasonal patterns of macroinvertebrate communities in a large undammed river system in Southwest China. *Quaternary International*, 440, 1-12.
- Jonathan MC, Mathew AL (2002) Spatial scale dictates the productivity-biodiversity relationship. *Nature*, 416, 427-430.
- Lawler DM, Petts GE, Foster IDL, Harper S (2006) Turbidity dynamics during spring storm events in an urban headwater river system: The Upper Tame, West Midlands, UK. *Science of the Total Environment*, 360, 109-126.
- Leps J, Smilauer P (2003) *Multivariate Analysis of Ecological Data Using CANOCO*. University of Cambridge Press, Cambridge.
- Li B, Shen HL, Zhang M, Cai QH, Shao ML (2013) Changes of macrobenthos community and their relationships with environmental factors along cascading reservoirs of Xiangxi River Basin, China. *Chinese Journal of Ecology*, 32, 2070-2076. (in Chinese with English abstract) [李斌, 申恒伦, 张敏, 蔡庆华, 邵美玲 (2013) 香溪河流域梯级水库大型底栖动物群落变化及其与环境的关系. 生态学杂志, 32, 2070-2076.]
- Liu YY, Zhang WZ, Wang YX, Wang EY (1979) *Freshwater Mollusk: Economic Fauna of China*. Science Press, Beijing. (in Chinese) [刘月英, 张文珍, 王跃先, 王恩义 (1979) 中国经济动物: 淡水软体动物. 科学出版社, 北京.]
- Liu YZ, Ge G, Xu YH, Lei P (2010) Floristic characteristics of seed plant in riparian of Gan River. *Resources and Environment in the Yangtze Basin*, 19, 1256-1261. (in Chinese with English abstract) [刘以珍, 葛刚, 徐燕花, 雷平 (2010) 赣江河岸带种子植物区系特征. 长江流域资源与环境, 19, 1256-1261.]
- Liu ZG, Zhang Z, Zhang M, Fang HY, Gong XF (2012) Classification of functional groups and community structure of phytoplankton in the Ganjiang River. *Resources and Environment in the Yangtze Basin*, 21, 375-384. (in Chinese with English abstract) [刘足根, 张柱, 张萌, 方红亚, 弓晓峰 (2012) 赣江流域浮游植物群落结构与功能类群划分. 长江流域资源与环境, 21, 375-384.]
- Mao C, Liao N, Wang XJ (2016) Survey on the resources of wild vertebrates in Jiangxi Shicheng Ganjiangyuan National Wetland Park. *Journal of Anhui Agricultural Sciences*, 44, 14-16. (in Chinese with English abstract) [毛磊, 廖宁, 王晓佳 (2016) 江西石城赣江源国家湿地公园野生脊椎动物资源调查. 安徽农业科学, 44, 14-16.]
- Meng XL, Jiang XM, Li ZF, Wang J, Cooper KM, Xie ZC (2018) Responses of macroinvertebrates and local environment to short-term commercial sand dredging practices in a flood-plain lake. *Science of the Total Environment*, 631/632, 1350-1359.
- Morse JC, Yang LF, Tian LX (1994) *Aquatic Insects of China Useful for Monitoring Water Quality*. Hohai University Press, Nanjing.
- Nelson SM, Lieberman DM (2002) The influence of flow and other environmental factors on benthic invertebrates in the Sacramento River, USA. *Hydrobiologia*, 489, 117-129.
- Newell RC, Seiderer LJ, Hitchcock DR (1998) The impact of dredging works in coastal waters: A review of the sensitivity to disturbance and subsequent recovery of biological resources on the seabed. *Oceanography and Marine Biology*, 36, 127-178.
- 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.
- Ouyang S, Qi T, Xiao JZ, Xu L, Han YY, Wu XP (2011) Species diversity and abundance of freshwater mollusks in the middle reaches of Gan River and the surrounding branches. *Journal of Nanchang University*, 33, 1-6. (in Chinese with English abstract) [欧阳珊, 祁涛, 肖晋志, 徐亮, 韩莹莹, 吴小平 (2011) 赣江中游及支流的淡水贝类多样性和丰度. 南昌大学学报, 33, 1-6.]
- Peng GH, Wu HY (2001) The current situation and pollution feather analysis of water quality of Ganjiang River. *Jiangxi Hydraulic Science & Technology*, 27, 250-252. (in Chinese with English abstract) [彭刚华, 伍恒赞 (2001) 赣江水质现状及污染特征分析. 江西水利科技, 27, 250-252.]
- Pielou EC (1975) *Ecological Diversity*. Wiley, New York.
- 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.]
- Shannon CE (1948) A mathematical theory of communication. *The Bell System Technical Journal*, 27, 379-423.
- Shu FY, Wang HJ, Pan BZ, Liu XQ, Wang HZ (2009) Assessment of species status of mollusca in the mid-lower Yangtze lakes. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 33, 1051-1058. (in Chinese with English abstract) [舒凤月, 王海军, 潘保柱, 刘学勤, 王洪铸 (2009) 长江中下游湖泊贝类物种濒危状况评估. 水生生物学报, 33, 1051-1058.]
- Shu FY, Wang HJ, Cui YD, Wang HZ (2014) Diversity and distribution pattern of freshwater molluscs in the Yangtze River basin. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 38, 19-26. (in Chinese with English abstract) [舒凤月, 王海军, 崔永德, 王洪铸 (2014) 长江流域淡水软体动物物种多样性及其分布格局. 水生生物学报, 38, 19-26.]
- Simpson EH (1949) Measurement of diversity. *Nature*, 16, 688.
- Vinson MR, Hawkins CP (2003) Broad-scale geographical patterns in local stream insect genera richness. *Ecography*, 26, 751-767.
- Wang P, Qi SH, Chen B (2015) Influence of land use on river

- water quality in the Ganjiang basin. *Acta Ecologica Sinica*, 35, 4326–4337. (in Chinese with English abstract) [王鹏, 齐述华, 陈波 (2015) 赣江流域土地利用方式对河流水质的影响. *生态学报*, 35, 4326–4337.]
- Wu JH, Somerfield PJ, Austen MC, Liang YL (2000) The free living nematode genus *Parodontophora* Timm 1963 (Nematoda: Axonolaimidae) is not exclusively marine: *Parodontophora limnophila* sp. nov. from freshwater in China. *Hydrobiologia*, 431, 205–210.
- Xie ZC, Liu RQ, Cai QH (2003) Comparative studies of macroinvertebrate communities between the Poyang Lake, the largest freshwater lake in China, and neighboring reaches of the Changjiang (Yangtze) River. *Supplementa ad Acta Hydrobiologica*, 5, 75–83.
- 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.]
- Xu L (2013) Species Diversity of Freshwater Mussels in Poyang Lake and Five Rivers of Jiangxi Province and Its Response to Changing Water Level. PhD dissertation, Nanchang University, Nanchang. (in Chinese with English abstract) [徐亮 (2013) 江西鄱阳湖及五河干流淡水贝类多样性格局及对水位变化的响应. 博士学位论文, 南昌大学, 南昌.]
- Xu YQ, Hu SF, Liu Y, Lai XW, Liu QH, Ge F (2010) Investigation and exploitation of rare and endangered and rich medicinal plant resources in Ganjiang River Source Nature Reserve of Jiangxi Province. *Acta Agriculturae Universitatis Jiangxiensis*, 32, 1218–1223. (in Chinese with English abstract) [徐艳琴, 胡生福, 刘勇, 赖学文, 刘庆华, 葛菲 (2010) 江西赣江源自然保护区珍稀濒危和优势药用植物资源调查. *江西农业大学学报*, 32, 1218–1223.]
- Yu F, Ding GJ, Zheng LP, Mu L, Zhang M (2012) Distribution characteristics of macrobenthos in wet season in upper Ganjiang River basin. *Journal of Shanghai University*, 18, 419–424. (in Chinese with English abstract) [余飞, 丁国际, 郑乐平, 穆莉, 张明 (2012) 赣江上游流域丰水期大型底栖动物群落的分布特征. *上海大学学报*, 18, 419–424.]
- Zhang FF, Zhang M, Liu ZG, Chen HW, Qi SH (2011) A health assessment using a benthic-index of biotic integrity in Ganjiang River Basin. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 35, 963–971. (in Chinese with English abstract) [张方方, 张萌, 刘足根, 陈宏文, 齐述华 (2011) 基于底栖生物完整性指数的赣江流域河流健康评价. *水生生物学报*, 35, 963–971.]
- 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.]

(责任编辑: 吴纪华 责任编辑: 闫文杰)

## 附录 Supplementary Material

### 附录1 赣江大型底栖动物物种名录

Appendix 1 List of macrobenthos in Ganjiang River

<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2018296-1.pdf>

## 附录 1 赣江大型底栖动物物种名录

### Appendix 1 List of macrobenthos in Ganjiang River

物种 Species		历史 History	2016– 2017	软体动物中国特 有种 Molluscs endemic to China	软体动物濒危种 Endangered species of molluscs
<b>线形动物门</b>	Nematomorpha				
线虫纲	Nematoda				
杆形目	Rhabditida				
小杆科	Rhabditidae				
1.小杆线虫属一种	<i>Rhabditis</i> sp.	+	+		
<b>扁形动物门</b>	Platyhelminthes				
涡虫纲	Turbellaria				
2.涡虫纲一种 1	<i>Turbellaria</i> sp. 1		+		
3.涡虫纲一种 2	<i>Turbellaria</i> sp. 2		+		
<b>环节动物门</b>	Annelida				
多毛纲	Polychaeta				
沙蚕目	Nereidida				
齿吻沙蚕科	Nephtyidae				
4.寡鳃齿吻沙蚕	<i>Nephtys oligobranchia</i>			+	
叶须虫目	Phyllodocimorpha				
鳞沙蚕科	Aphroditidae				
5.鳞沙蚕属一种	<i>Aphrodita</i> sp.	+			
寡毛纲	Oligochaeta				
颤蚓目	Tubificida				
仙女虫科	Naididae				
6.椎实毛腹虫	<i>Chaetogaster limmaei</i>			+	
7.豹行仙女虫	<i>Nais padarlis</i>			+	
8.简明仙女虫	<i>Nais simplex</i>			+	
9.仙女虫属一种	<i>Nais</i> sp.	+			
10.多突瓣皮虫	<i>Slavina appendiculata</i>			+	
11.尖头杆吻虫	<i>Stylaria fossularis</i>			+	
12.指鳃尾盘虫	<i>Dero digitata</i>			+	
13.钝缘尾盘虫	<i>Dero obtusa</i>			+	
14.尾盘虫属一种	<i>Dero</i> sp.			+	
15.叉形管盘虫	<i>Aulophorus furcatus</i>			+	
16.印西头鳃虫	<i>Branchiodrilus hortensis</i>	+	+		
17.珍琴吻盲虫	<i>Pristina jenkiniae</i>			+	
18.等毛吻盲虫	<i>Pristina aequiseta</i>			+	
颤蚓科	Tubificidae				
19.多毛管水蚓	<i>Aulodrilus pluriseta</i>			+	
20.皮氏管水蚓	<i>Aulodrilus pigueti</i>			+	
21.管水蚓属一种	<i>Aulodrilus</i> sp.			+	

物种 Species		历史 History	2016– 2017	软体动物中国特 有种 Molluscs endemic to China	软体动物濒危种 Endangered species of molluscs
22. 颤蚓属一种	<i>Tubifex</i> sp.	+			
23. 正颤蚓	<i>Tubifex tubifex</i>	+	+		
24. 奥特开水丝蚓	<i>Limnodrilus udekemianus</i>	+			
25. 霍甫水丝蚓	<i>Limnodrilus hoffmeisteri</i>	+	+		
26. 克拉泊水丝蚓	<i>Limnodrilus claparedianus</i>	+	+		
27. 巨毛水丝蚓	<i>Limnodrilus grandisetosus</i>		+		
28. 水丝蚓属一种	<i>Limnodrilus</i> sp.	+			
29. 坦氏泥蚓	<i>Ilyodrilus templetoni</i>		+		
30. 癩颤蚓属一种	<i>Spirosperma</i> sp.		+		
31. 泥氏癩颤蚓	<i>Spirosperma nikolskyi</i>		+		
32. 苏氏尾鳃蚓	<i>Branchiura sowerbyi</i>	+	+		
带丝蚓目	Lumbriculida				
带丝蚓科	Lumbriculidae				
33. 夹杂带丝蚓	<i>Lumbriculus variegatus</i>		+		
34. 带丝蚓科一种	Lumbriculidae sp.		+		
单向蚓目	Haplotaxida				
巨蚓科	Megascolecidae				
35. 环毛蚓属一种 1	<i>Pheretima</i> sp.1		+		
36. 环毛蚓属一种 2	<i>Pheretima</i> sp.2		+		
37. 巨蚓科一种	Megascolecidae sp.		+		
线蚓科	Enchytraeidae				
38. 中线蚓属一种	<i>Mesenchytraeus</i> sp.		+		
蛭纲	Hirudinea				
吻蛭目	Rhynchobdellida				
舌蛭科	Glossiphoniidae				
39. 静泽蛭	<i>Helobdella stagnalis</i>		+		
40. 泽蛭属一种	<i>Helobdella</i> sp.	+	+		
41. 宽体舌蛭	<i>Glossiphonia lata</i>		+		
42. 舌扁蛭	<i>Glossiphonia complanata</i>	+			
43. 淡色舌蛭	<i>Glossiphonia weberi</i>		+		
44. 扁蛭属一种	<i>Glossiphonia</i> sp.	+			
45. 宽身水蛭	<i>Whitmania pigra</i>	+	+		
46. 蚌蛙蛭	<i>Batracobdella kasmiana</i>		+		
47. 舌蛭科一种	Glossiphoniidae sp.		+		
48. 喀什米亚拟水蛭	<i>Hemiclepsis kasmiana</i>	+			
无吻蛭目	Arhynchobdellida				
石蛭科	Herpobdellidae				
49. 八蛭	<i>Barbronia weberi</i>		+		
50. 石蛭科一种	Herpobdellidae sp.		+		



物种 Species		历史 History	2016– 2017	软体动物中国特 有种 Molluscs endemic to China	软体动物濒危种 Endangered species of molluscs
51.石蛭属一种	<i>Herpobdella</i> sp.	+			
医蛭科	Hirudinidae				
52.日本医蛭	<i>Hirudo nipponica</i>	+			
53.医蛭属一种	<i>Hirudo</i> sp.	+			
<b>节肢动物门</b>	Arthropoda				
昆虫纲	Insecta				
蜻蜓目	Odonata				
虻科	Coenagrionidae				
54.虻科一种	Coenagrionidae sp.	+	+		
蜻科	Libellulidae				
55.黄翅蜻	<i>Brachythemis contaminata</i>			+	
56.蓝小蜻属一种	<i>Diplacodes</i> sp.			+	
57.玉带蜻	<i>Pseudothemis zonata</i>			+	
58.蜻科一种	Libellulidae sp.	+			
色虻科	Calopterygidae				
59.色虻属一种	<i>Calopteryx</i> sp.			+	
伪蜻科	Corduliidae				
60.弓蜻属一种	<i>Macromia</i> sp.			+	
腹鳃虻科	Euphaeidae				
61.腹鳃虻科一种	Euphaeidae sp.			+	
丝虻科	Lestidae				
62.丝虻科一种	Lestidae sp.			+	
大蜓科	Cordulegastridae				
63.大蜓属一种	<i>Cordulegaster</i> sp.			+	
64.圆臀大蜓属一种	<i>Anotogaster</i> sp.			+	
春蜓科	Gomphidae				
65.春蜓属一种	<i>Comphus</i> sp.	+			
66.春蜓科一种	Gomphidae sp.	+			
67.凶猛春蜓	<i>Labrogomphus torvus</i>			+	
68.弗鲁戴春蜓	<i>Davidius fruhstorferi</i>			+	
69.戴春蜓属一种	<i>Davidius</i> sp.			+	
70.纤春蜓属一种	<i>Leptogomphus</i> sp.			+	
71.环尾春蜓属一种	<i>Lamelligomphus</i> sp.			+	
72.浙江长足春蜓	<i>Merogomphus vandykei</i>			+	
73.曦春蜓属一种	<i>Heliogomphus</i> sp.			+	
74.东方春蜓属一种	<i>Orientogomphus</i> sp.			+	
75.长节扩腹春蜓	<i>Stylurus amicus</i>			+	
76.缅甸春蜓属一种	<i>Burmagomphus</i> sp.			+	
蜉蝣目	Ephemeroptera				

物种 Species		历史 History	2016– 2017	软体动物中国特 有种 Molluscs endemic to China	软体动物濒危种 Endangered species of molluscs
蜉蝣科	Ephemeroidea				
77.蜉蝣属一种	<i>Ephemerella</i> sp.	+			
短丝蜉科	Siphonuridae				
78.短丝蜉科一种	Siphonuridae sp.	+			
79.短丝蜉属一种	<i>Siphuriscus</i> sp.		+		
四节蜉科	Baetidae				
80.四节蜉属一种 1	<i>Baetis</i> sp.1	+	+		
81.四节蜉属一种 2	<i>Baetis</i> sp.2		+		
82.四节蜉属一种 3	<i>Baetis</i> sp.3		+		
83.花翅蜉属一种	<i>Baetiella</i> sp.		+		
细裳蜉科	Leptophlebiidae				
84.宽基蜉属一种	<i>Choroterpes</i> sp.		+		
85.柔裳蜉属一种	<i>Habrophlebiodes</i> sp.		+		
86.细裳蜉科一种	Leptophlebiidae sp.		+		
扁蜉科	Heptageniidae				
87.似动蜉属一种	<i>Cinygma</i> sp.		+		
88.扁蜉科一种	Heptageniidae sp.		+		
89.扁蜉属一种	<i>Heptagenia</i> sp.		+		
河花蜉科	Potamanthidae				
90.河花蜉属一种	<i>Potamanthus</i> sp.		+		
细蜉科	Caenidae				
91.细蜉属一种	<i>Caenis</i> sp.		+		
小蜉科	Ephemerellidae				
92.小蜉属一种	<i>Ephemerella</i> sp.		+		
93.锐利蜉属一种	<i>Ephacerella</i> sp.		+		
94.锯形蜉属一种	<i>Serratella</i> sp.		+		
95.宝加带肋蜉	<i>Cincticostella boja</i>		+		
96.带肋蜉属一种	<i>Cincticostella</i> sp.		+		
97.弯握蜉属一种	<i>Drunella</i> sp.		+		
等蜉科	Isonychiidae				
98.等蜉属一种	<i>Isonychia</i> sp.		+		
新蜉科	Neoephemeridae				
99.小河蜉属一种	<i>Potomanthellus</i> sp.		+		
襁翅目	Plecoptera				
石蝇科	Perlidae				
100.石蝇科一种	Perlidae sp.	+	+		
卷襁科	Leuctridae				
101.卷襁科一种	Leuctridae sp.		+		
网襁科	Perlodidae				

物种 Species	历史 History	2016– 2017	软体动物中国特 有种 Molluscs endemic to China	软体动物濒危种 Endangered species of molluscs
102.网襮科一种	Perlodidae sp.	+		
叉襮科	Nemouridae			
103.倍叉襮	<i>Amphinemura</i> sp.	+		
双翅目	Diptera			
大蚊科	Tipulidae			
104.朝大蚊属一种	<i>Antocha</i> sp.	+		
105.大蚊属一种	<i>Tipula</i> sp.	+		
106.黑大蚊属一种	<i>Hexatoma</i> sp.	+		
107.大蚊科一种	<i>Pilaria</i> sp.	+		
摇蚊科	Chironomidae			
108.高波摇蚊	<i>Potthastia longimana</i>	+		
109.盖波摇蚊	<i>Potthastia gaedii</i>	+		
110.寡角摇蚊属一种	<i>Diamesa</i> sp.	+		
111.微刺菱跗摇蚊	<i>Clinotanypus microtrichos</i>	+		
112.菱跗摇蚊属一种	<i>Clinotanypus</i> sp.	+		
113.粗腹摇蚊属一种	<i>Pelopia</i> sp.	+		
114.流粗腹摇蚊属一种	<i>Rheopelopia</i> sp.	+		
115.美丽前突摇蚊	<i>Procladius bellus</i>	+		
116.花翅前突摇蚊	<i>Procladius choreus</i>	+		
117.前突摇蚊属一种	<i>Procladius</i> sp.	+	+	
118.五脉摇蚊属一种	<i>Ablabesmyia</i> sp.	+		
119.那塔摇蚊属一种	<i>Natarsia</i> sp.	+		
120.壳粗腹摇蚊属一种	<i>Conchapelopia</i> sp.	+		
121.流水长跗摇蚊属一种	<i>Rheotanytarsus</i> sp.	+	+	
122.中国长足摇蚊	<i>Tanypus chinensis</i>	+		
123.长足摇蚊属一种	<i>Tanypus</i> sp.	+	+	
124.拟长跗摇蚊属一种	<i>Paratanytarsus</i> sp.	+		
125.裂片长跗摇蚊	<i>Paratarsus lobatifrons</i>	+		
126.长跗摇蚊属一种	<i>Paratarsus</i> sp.	+		
127.台湾长跗摇蚊	<i>Tanytarsus formosanus</i>	+		
128.长跗摇蚊属一种	<i>Tanytarsus</i> sp.	+		
129.枝长跗摇蚊	<i>Tanytarsus gracilistylus</i>	+		
130.渐变长跗摇蚊	<i>Tanytarsus mendax</i>	+		
131.肛齿摇蚊属一种	<i>Neozavrelia</i> sp.	+		
132.倒毛摇蚊属一种	<i>Microtendipes</i> sp.	+		
133.内摇蚊属一种	<i>Endochironomus</i> sp.	+		
134.结合隐摇蚊	<i>Cryptochironomus conjugens</i>	+		
135.指突隐摇蚊	<i>Cryptochironomus digitatus</i>	+		
136.隐摇蚊属一种	<i>Cryptochironomus</i> sp.	+		

物种 Species		历史 History	2016– 2017	软体动物中国特 有种 Molluscs endemic to China	软体动物濒危种 Endangered species of molluscs
137.喙隐摇蚊	<i>Cryptochironomus rostratus</i>		+		
138.凹缺隐摇蚊	<i>Cryptochironomus defectus</i>		+		
139.弯缺摇蚊属一种	<i>Cryptotendipes</i> sp.		+		
140.梯形多足摇蚊	<i>Polypedilum scalaenum</i>		+		
141.多足摇蚊属一种	<i>Polypodilum</i> sp.	+	+		
142.黄色多足摇蚊	<i>Polypodilum flavum</i>		+		
143.云集多足摇蚊	<i>Polypedilum nubifer</i>		+		
144.白角多足摇蚊	<i>Polypedilum albicorne</i>		+		
145.齿斑摇蚊属一种	<i>Stictochironomus</i> sp.		+		
146.小摇蚊属一种	<i>Microtendipes</i> sp.		+		
147.哈摇蚊属一种	<i>Harnischia</i> sp.		+		
148.二叉摇蚊属一种	<i>Dicrotendipes</i> sp.		+		
149.异腹腮摇蚊	<i>Einfeldia insolita</i>		+		
150.羽摇蚊	<i>Chironomus plumosus</i>	+			
151.摇蚊属一种 1	<i>Chironomus</i> sp.1	+	+		
152.摇蚊属一种 2	<i>Chironomus</i> sp.2		+		
153.猛摇蚊	<i>Chironomus acerbiphilus</i>		+		
154.直突摇蚊属一种	<i>Orthocladius</i> sp.	+	+		
155.冷水直突摇蚊	<i>Orthocladius frigidus</i>		+		
156.瓦莱直突摇蚊	<i>Orthocladius vaillanti</i>		+		
157.直突摇蚊属一种	<i>Orthocladius carlatus</i>		+		
158.克拉直突摇蚊	<i>Orthocladius clarkei</i>		+		
159.双线环足摇蚊	<i>Cricotopus bicinctus</i>		+		
160.三带环足摇蚊	<i>Cricotopus trifascia</i>		+		
161.环足摇蚊属一种	<i>Cricotopus intersectus</i>		+		
162.环足摇蚊属一种	<i>Cricotopus</i> sp.	+			
163.光滑环足摇蚊	<i>Cricotopus politus</i>		+		
164.短距真开氏摇蚊	<i>Eukiefferiella brevicar</i>		+		
165.翘叶真开氏摇蚊	<i>Eukiefferiella brehmi</i>		+		
166.细真开氏摇蚊	<i>Eukiefferiella gracei</i>		+		
167.真开氏摇蚊属一种	<i>Eukiefferiella</i> sp.		+		
168.趋流摇蚊属一种	<i>Rheocricotopus</i> sp.		+		
169.红裸须摇蚊	<i>Propillocerus akamusi</i>		+		
170.毛突摇蚊属一种 1	<i>Chaetocladius</i> sp.1		+		
171.毛突摇蚊属一种 2	<i>Chaetocladius</i> sp.2		+		
蠓科	Ceratopogonidae				
172.蠓科一种	Ceratopogonidae sp.		+		
173.库蠓属一种	<i>Culicoides</i> sp.		+		
蚋科	Simuliidae				



物种 Species	历史 History	2016– 2017	软体动物中国特 有种 Molluscs endemic to China	软体动物濒危种 Endangered species of molluscs
174. 虻属一种	<i>Simulium</i> sp.			
虻科	Tabanidae			
175. 虻科一种	Tabanidae sp.			
水蝇科	Ephydriidae			
176. 水蝇科一种 1	Ephydriidae sp.1			
177. 水蝇科一种 2	Ephydriidae sp.2			
舞虻科	Empididae			
178. 舞虻科一种	Empididae sp.			
179. 短角亚目一种	Brachycera sp.			
食蚜蝇科	Syrphidae			
180. 食蚜蝇科一种	Syrphidae sp.			
鞘翅目	Coleoptera			
龙虱科	Dytiscidae			
181. 龙虱属一种	<i>Hydaticus</i> sp.			
182. 龙虱科一种	Dytiscidae sp.			
溪泥甲科	Elmidae			
183. 狭溪泥甲属一种	<i>Stenelmis</i> sp.			
184. 溪泥甲科一种	Neoelmis sp.			
185. 溪泥甲科一种 1	Elmidae sp.1			
186. 溪泥甲科一种 2	Elmidae sp.2			
圆泥甲科	Georyssidae			
187. 圆泥甲属一种	<i>Optioservus</i> sp.			
扁泥甲科	Psephenidae			
188. 扁泥甲科一种	Psephenidae sp.			
泥甲科	Dryopidae			
189. 泥甲科一种	Dryopidae sp.			
步行虫科	Carabidae			
190. 步行虫科一种	Carabidae sp.			
水龟甲科	Hydrophilidae			
191. 水龟甲科一种	Hydrophilidae sp.			
沼甲科	Scirtidae			
192. 沼甲科一种	Scirtidae sp.			
193. 鞘翅目一种	Coleoptera sp.			
鳞翅目	Lepidoptera			
螟蛾科	Pyralidae			
194. 水螟亚科一种	<i>Potamomusa</i> sp.			
195. 筒水螟属一种 1	<i>Parapoynx</i> sp.1			
196. 筒水螟属一种 2	<i>Parapoynx</i> sp.2			
草螟科	Crambidae			

物种 Species	历史 History	2016– 2017	软体动物中国特 有种 Molluscs endemic to China	软体动物濒危种 Endangered species of molluscs
197.草蜉科一种	<i>Neoschoenobia</i> sp.	+		
毛翅目	Trichoptera			
原石蛾科	Rhyacophilidae			
198.原石蛾属一种	<i>Rhyacophila</i> sp.	+		
纹石蛾科	Hydropsyehidae			
199.纹石蛾属一种	<i>Hydropsyche</i> sp.	+		
200.缺纹石蛾属一种 1	<i>Potamyia</i> sp.1	+		
201.缺纹石蛾属一种 2	<i>Potamyia</i> sp.2	+		
202.短脉纹石蛾属一种 1	<i>Cheumatopsyche</i> sp.1	+		
203.短脉纹石蛾属一种 2	<i>Cheumatopsyche</i> sp.2	+		
204.纹石蛾科一种	Hydropsychidae sp.	+	+	
等翅石蛾科	Phitopotamidae			
205.缺叉等翅石蛾属一种	<i>Chimarra</i> sp.	+		
小石蛾科	Hydroptilidae			
206.小石蛾科一种	Hydroptilidae sp.	+		
207.丰满小石蛾	<i>Plethus</i> sp.	+		
径石蛾科	Ecnomidae			
208.径石蛾科一种	Ecnomidae sp.	+		
管石蛾科	Psychomyiidae			
209.管石蛾科一种	Psychomyiidae sp.	+		
舌石蛾科	Glossosomatidae			
210.舌石蛾属一种	<i>Glossosoma</i> sp.	+		
211.角石蛾属一种	<i>Stenopsyche</i> sp.	+		
长角石蛾科	Leptoceridae			
212.长角石蛾科一种	Leptoceridae sp.	+		
螯石蛾科	Hydrobiosidae			
213.螯石蛾属一种	<i>Apsilochorema</i> sp.	+		
瘤石蛾科	Goeridae			
214.瘤石蛾属一种	<i>Goera</i> sp.	+		
毛石蛾科	Sericostomatidae			
215.毛石蛾属一种	<i>Gumaga</i> sp.	+		
多聚石蛾科	Polycentropodidae			
216.多聚石蛾科一种	Polycentropodidae sp.	+		
拟石蛾科	Phryganopsychidae			
217.拟石蛾属一种	<i>Phryganopsyche</i> sp.	+		
广翅目	Megaloptera			
鱼蛉科	Corydalidae			
218.鱼蛉科一种	Corydalidae sp.	+		
219.星齿蛉属一种	<i>Protohermes</i> sp.	+		

物种 Species	历史 History	2016– 2017	软体动物中国特 有种 Molluscs endemic to China	软体动物濒危种 Endangered species of molluscs
220.斑鱼蛉属一种	<i>Neochauliodes</i> sp.	+		
半翅目	Hemiptera			
盖蝽科	Aphelocheiridae			
221.盖蝽科一种	Aphelocheiridae sp.	+		
负蝽科	Belostomatidae			
222.负蝽科一种	Belostomatidae sp.	+		
划蝽科	Corixidae			
223.划蝽科一种	Corixidae sp.	+	+	
224.划蝽	<i>Corixa substriata</i>	+		
仰泳蝽科	Notonectidae			
225.仰泳蝽科一种	Notonectidae sp.	+		
弹尾目	Collembola			
水跳虫科	Poduridae			
226.水跳虫	<i>Podura aquaticus</i>	+		
软甲纲	Malacostraca			
等足目	Isopoda			
227.栉水虱亚目	Asellota	+		
十足目	Decapoda			
匙指虾科	Atyoidae			
228.新米虾属一种	<i>Neocaridina</i> sp.	+		
229.锯齿新米虾	<i>Neocaridina denticulate</i>	+		
230.中华米虾	<i>Caridina denticulate sinensis</i>	+		
231.米虾属一种	<i>Caridina</i> sp.	+	+	
长臂虾科	Palaemonidae			
232.沼虾属一种	<i>Macrobrachium</i> sp.	+		
233.日本沼虾	<i>Macrobrachium nipponensis</i>	+		
234.中华小长臂虾	<i>Palaemonetes sinensis</i>	+		
溪蟹科	Potamidae			
235.华溪蟹属一种	<i>Sinopotamon</i> sp.	+		
端足目	Amphipoda			
螺赢蜚科	Corophiidae			
236.大鳌蜚属一种	<i>Grandidierella</i> sp.	+		
钩虾科	Gammaridae			
237.钩虾属一种	<i>Gammarus</i> sp.	+		
蛛形纲	Arachnida			
蜱螨目	Acarina			
水蛛科	Argyronetidae			
238.水蜘蛛	<i>Argyroneta aquatica</i>	+		
软体动物门	Mollusca			

物种 Species		历史 History	2016– 2017	软体动物中国特 有种 Molluscs endemic to China	软体动物濒危种 Endangered species of molluscs
腹足纲	Gastropoda				
中腹足目	Mesogastropoda				
田螺科	Viviparidae				
239.中国圆田螺	<i>Cipangopaludina chinensis</i>	+	+		
240.中华圆田螺	<i>Cipangopaludina cathayensis</i>	+		+	
241.卵河螺	<i>Rivularia ovum</i>	+	+	+	+
242.耳河螺	<i>Rivularia auriculata</i>	+	+	+	+
243.球河螺	<i>Rivularia globosa</i>	+		+	
244.长河螺	<i>Rivularia elongata</i>	+		+	
245.河湄公螺	<i>Mekongia rivularia</i>	+	+		
246.铜锈环棱螺	<i>Bellamyia aeruginosa</i>	+	+	+	
247.梨形环棱螺	<i>Bellamyia purificata</i>	+	+	+	
248.方形环棱螺	<i>Bellamyia quadrata</i>	+	+		
瓶螺科	Ampullariidae				
249.大瓶螺	<i>Pila gigaa</i>	+	+		
250.带瓶螺	<i>Pila tischbeini</i>	+			
盖螺科	Pomatiopsidae				
251.卵圆仿雕石螺	<i>Lithoglyphopsis ovatus</i>		+		
豆螺科	Bithyniidae				
252.大沼螺	<i>Parafossarulus eximius</i>	+	+	+	
253.纹沼螺	<i>Parafossarulus striatulus</i>	+	+		
254.中华沼螺	<i>Parafossarulus sinensis</i>	+		+	
	<i>Parafossarulus</i>				
255.曲旋沼螺	<i>anomalouspiralis</i>	+	+	+	
256.长角涵螺	<i>Alocinma longicornis</i>	+		+	
257.赤豆螺	<i>Bithynia fuchsianus</i>	+		+	
拟沼螺科	Assimineidae				
258.绯拟沼螺	<i>Assiminea latericea</i>		+	+	
狭口螺科	Stenothyridae				
259.光滑狭口螺	<i>Stenothyra glabra</i>	+	+		
260.狭口螺属一种	<i>Stenothyra</i> sp.	+			
肋蜷科	Pleuroseridae				
261.方格短沟蜷	<i>Semisulcospira cancellata</i>	+	+		
262.放逸短沟蜷	<i>Semisulcospira libertina</i>	+	+		
263.塔锥短沟蜷	<i>Semisulcospira henriatae</i>	+	+	+	
264.色带短沟蜷	<i>Semisulcospira erythrozona</i>		+		
265.多瘤短沟蜷	<i>Semisulcospira peregrinorum</i>	+	+	+	+
266.格氏短沟蜷	<i>Semisulcospira gredleri</i>	+	+	+	+
267.多棱短沟蜷	<i>Semisulcospira jacquetiana</i>	+	+		



物种 Species		历史 History	2016– 2017	软体动物中国特 有种 Molluscs endemic to China	软体动物濒危种 Endangered species of molluscs
268.黑龙江短沟蜷	<i>Senisulcospira amurensis</i>	+			
269.较小短沟蜷	<i>Semisulcospira minor</i>		+	+	
跑螺科	Thiaridae				
270.瘤拟黑螺	<i>Melanoide tuberculata</i>	+	+		
基眼目	Basommatophora				
椎实螺科	Lymnaeidae				
271.卵萝卜螺	<i>Radix ovata</i>	+	+		
272.椭圆萝卜螺	<i>Radix swinhoei</i>	+	+		
273.折叠萝卜螺	<i>Radix plicatula</i>	+	+		
274.耳萝卜螺	<i>Radix auricularia</i>	+	+		
275.狭萝卜螺	<i>Radix lagotis</i>	+			
276.梯旋萝卜螺	<i>Radix latispira</i>	+			
277.小土蜗	<i>Galba pervia</i>	+	+		
膀胱螺科	Physidae				
278.尖膀胱螺	<i>Physa acuta</i>	+	+		
279.泉膀胱螺	<i>Physa fontinalis</i>	+			
扁蜷螺科	Planorbidae				
280.光亮隔板螺	<i>Segmentina nitida</i>	+			
281.凸旋螺	<i>Gyraulus convexiusculus</i>	+	+		
282.扁旋螺	<i>Gyraulus compressus</i>	+	+		
283.大脐圆扁螺	<i>Hippeutis umbilicalis</i>	+	+		
284.尖口圆扁螺	<i>Hippeutis cantori</i>	+			
双壳纲	Bivalvia				
贻贝目	Mytiloida				
贻贝科	Mytilidae				
285.湖沼股蛤	<i>Limnoperna lacustris</i>	+	+	+	
真瓣鳃目	Eulamellibranchia				
蚌科	Unionidae				
286.圆顶珠蚌	<i>Unio douglasiae</i>	+	+		
287.中国尖嵴蚌	<i>Acuticosta chinensis</i>	+	+	+	+
288.卵形尖嵴蚌	<i>Acuticosta ovata</i>	+	+	+	+
289.射线裂脊蚌	<i>Schistodensmus lampreyanus</i>	+	+		+
290.棘裂脊蚌	<i>Schistodensmus spinosus</i>	+	+	+	+
291.扭蚌	<i>Arconaia lanceolata</i>	+	+	+	+
292.圆头楔蚌	<i>Cuneopsis heudei</i>	+	+	+	+
293.微红楔蚌	<i>Cuneopsis rufescens</i>	+	+	+	+
294.鱼尾楔蚌	<i>Cuneopsis pisciculus</i>	+	+	+	+
295.矛形楔蚌	<i>Cuneopsis celtiformis</i>	+	+	+	+
296.巨首楔蚌	<i>Cuneopsis captiata</i>		+	+	+

物种 Species		历史 History	2016– 2017	软体动物中国特 有种 Molluscs endemic to China	软体动物濒危种 Endangered species of molluscs
297.三角帆蚌	<i>Hyriopsis cumingii</i>	+	+	+	+
298.真柱矛蚌	<i>Lanceolaria eucylindrica</i>	+	+	+	+
299.短褶矛蚌	<i>Lanceolaria grayana</i>	+	+		+
300.剑状矛蚌	<i>Lanceolaria gladila</i>	+	+		+
301.三型矛蚌	<i>Lanceolaria triformis</i>	+	+	+	+
302.橄榄蛭蚌	<i>Solenia oleivora</i>	+	+	+	+
303.龙骨蛭蚌	<i>Solenia carinatus</i>	+	+	+	+
304.河蛭蚌	<i>Solenia rivularis</i>	+		+	
305.三角蛭蚌	<i>Solenia triangularis</i>	+		+	
306.洞穴丽蚌	<i>Lamprotula caveata</i>	+	+	+	
307.猪耳丽蚌	<i>Lamprotula rochechouarti</i>	+	+	+	+
308.刻裂丽蚌	<i>Lamprotula scripta</i>	+		+	
309.背瘤丽蚌	<i>Lamprotula amprotulaleai</i>	+	+		+
310.多瘤丽蚌	<i>Lamprotula polysticta</i>	+		+	
311.巴氏丽蚌	<i>Lamprotula bazina</i>	+		+	
312.绢丝尖丽蚌	<i>Aculamprotula fibrosa</i>	+		+	
313.失衡尖丽蚌	<i>Aculamprotula tortuosa</i>		+	+	+
314.环带尖丽蚌	<i>Aculamprotula zonata</i>	+		+	
315.天津尖丽蚌	<i>Aculamprotula tientsinensis</i>	+		+	
316.球形无齿蚌	<i>Anodonta globosula</i>	+	+	+	+
317.光滑无齿蚌	<i>Anodonta lucida</i>	+	+	+	+
318.椭圆背角无齿蚌	<i>Anodonta woodiana elliptica</i>	+	+		+
319.圆背角无齿蚌	<i>Anodonta woodiana pacifica</i>	+	+		+
	<i>Anodonta woodiana</i>				
320.背角无齿蚌	<i>woodiana</i>	+	+		
321.河无齿蚌	<i>Anodonta fluminea</i>		+	+	+
	<i>Anodonta arcaeformis</i>				
322.蚌形无齿蚌	<i>arcaeformis</i>	+	+		+
	<i>Anodonta arcaeformis</i>				
323.黄色蚌形无齿蚌	<i>flavotincta</i>	+			
324.舟形无齿蚌	<i>Anodonta euscaphys</i>		+		+
325.褶纹冠蚌	<i>Cristaria plicata</i>	+			
326.高顶鳞皮蚌	<i>Lepidodesma languilati</i>	+		+	
327.翼鳞皮蚌	<i>Lepidodesma languilati</i>	+		+	
328.蚌科一种	<i>Rectidens lingulatus</i>		+		
蚬科	Corbiculidae				
329.河蚬	<i>Corbicula fluminea</i>	+	+		
330.拉氏蚬	<i>Corbicula nitens</i>	+			

邢圆, 吴小平, 欧阳珊, 张君倩, 徐靖, 银森录, 谢志才. 赣江水系大型底栖动物多样性与受胁因子初探. 生物多样性, 2019, 27 (6): 648–657. <http://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2018296>

\* “软体动物中国特有种”和“软体动物濒危种”的评估结果参考舒凤月等(2009)《长江中下游湖泊贝类物种濒危状况评估》

\* The assessment of “Chinese endemic species” and “Endangered” according to Shu et al (2009) *Assessment of Species Status of Mollusca in the Mid-lower Yangtze Lakes*.



•研究报告•

# 蚂蚁筑巢对不同恢复阶段热带森林土壤 易氧化有机碳时空动态的影响

张哲 王邵军\* 陈闽昆 曹润 李少辉

(西南林业大学生态与环境学院, 昆明 650224)

**摘要:** 为探明热带森林恢复过程中蚂蚁筑巢对土壤易氧化有机碳(readily oxidizable carbon, ROC)时空动态的影响及机制, 本研究以西双版纳白背桐(*Mallotus paniculatus*)群落、野芭蕉(*Musa acuminata*)群落和崖豆藤(*Mellettia leptobotrya*)群落3种恢复阶段热带森林为研究对象, 设置“蚂蚁筑巢地”与“非巢地”2种处理进行野外控制实验, 对比分析蚁巢和非蚁巢土壤ROC含量的时空变化特征, 并揭示这些变化与土壤微生物生物量碳及理化性质之间的相互关系。结果表明: (1)蚂蚁筑巢显著影响热带森林土壤ROC含量( $P < 0.05$ ), 蚁巢土壤ROC含量较非蚁巢提高了14.2%。不同恢复阶段蚁巢与非蚁巢土壤ROC含量大小顺序为: 野芭蕉群落 > 崖豆藤群落 > 白背桐群落。(2)不同恢复阶段热带森林蚁巢与非蚁巢土壤ROC含量均呈单峰型的时间变化趋势( $P < 0.05$ ), 最大值出现在6月, 且各月份蚁巢土壤ROC含量均高于非蚁巢。(3)不同恢复阶段热带森林蚁巢和非蚁巢土壤ROC含量均随土层深度增加呈显著递减的垂直变化趋势( $P < 0.05$ ), 且蚁巢土壤ROC含量均大于非蚁巢( $P < 0.05$ )。 (4)蚂蚁筑巢引起的土壤理化性质变化对土壤ROC含量产生了一定的影响。土壤ROC含量与土壤pH和容重呈显著负相关( $P < 0.05$ ), 与土壤有机碳、微生物生物量碳、全氮、铵态氮及硝态氮呈显著正相关( $P < 0.05$ )。土壤微生物生物量碳与总有机碳是蚁巢土壤ROC时空变化的主要贡献者, 而铵态氮、全氮和总有机碳是非蚁巢ROC时空变化的主控因子。因此, 蚂蚁筑巢改变热带森林土壤微生物量(如微生物生物量碳)及土壤理化性质(如总有机碳、铵态氮与全氮等), 进而显著影响土壤ROC的时空动态。

**关键词:** 蚂蚁筑巢; 易氧化有机碳; 土壤理化性质; 时空动态

## Effect of ant colonization on spatiotemporal dynamics of readily oxidizable soil carbon across different restoration stages of tropical forests

Zhe Zhang, Shaojun Wang\*, Minkun Chen, Run Cao, Shaohui Li

College of Ecology and Environment, Southwest Forestry University, Kunming 650224

**Abstract:** This study aimed to understand the mechanism of ant colonization on spatiotemporal variations of soil ROC (readily oxidizable carbon) during the restoration of tropical forests. The experiment was conducted with two treatments (ant nests and without nests) in three restoration stages of Xishuangbanna tropical forests (i.e. *Mallotus paniculatus*, *Musa acuminata*, and *Mellettia leptobotrya* communities). We compared the spatiotemporal dynamics of ROC concentrations in both treatments and concurrently measured soil microbial biomass carbon and physicochemical properties. The results showed that: (1) Ant colonization significantly affected soil ROC concentrations in the tropical forests ( $P < 0.05$ ), and ROC concentrations in ant nests increased by 14% compared with the control soils. Soil ROC concentrations in three recovery stages were ranked as *Musa acuminata* community > *Mellettia leptobotrya* community > *Mallotus paniculatus* community. (2) ROC concentrations in ant nests and the control soils both showed unimodal temporal variations across the three restoration stages ( $P < 0.05$ ). The maximum was observed in June, and monthly ROC concentrations were higher in ant nests than in the control soils. (3) ROC concentrations in ant nests

收稿日期: 2019-01-14; 接受日期: 2019-04-18

基金项目: 国家自然科学基金(31660191; 41461052)、国家林业局“948”项目(2015-4-39)、云南省研究生导师团队建设项目和云南省教育厅科学研究基金(2018Y129)

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

and the control soils decreased along the soil profile across three restoration stages ( $P < 0.05$ ), and they were higher in ant nests ( $P < 0.05$ ). (4) Variations in soil physicochemical properties induced by ant colonization influenced soil ROC dynamics. Soil ROC was negatively correlated with soil pH and bulk density and positively correlated with soil organic carbon, microbial biomass carbon, total nitrogen, ammonium nitrogen and nitrate nitrogen ( $P < 0.05$ ). Microbial biomass carbon and total organic carbon in soils were the main contributors to the spatiotemporal variation in ROC in ant nests, while ammonium nitrogen, total nitrogen and total organic carbon were the main controlling factors for the spatiotemporal variation in ROC in control soils. Overall, ant colonization significantly altered soil microbes (e.g. microbial biomass carbon) and soil physicochemical properties (e.g. total organic carbon, ammonium nitrogen and total nitrogen), which impacted spatiotemporal variations in ROC concentrations in the tropical forest soils.

**Key words:** ant colonization; readily oxidizable carbon; soil physicochemical properties; spatiotemporal dynamics

土壤有机碳(soil organic carbon, SOC)作为土壤的重要组成部分,是土壤微生物在不同分解阶段产生的复杂混合物,在调节土壤理化性质、土壤生产力的形成和减缓全球温室效应等方面发挥着重要作用(陈晓侠等,2012)。森林土壤有机碳储量作为陆地生态系统碳库的重要组成部分,约占全球土壤有机碳储量的39%,土壤有机碳固存的微小变化可能导致大气CO<sub>2</sub>浓度的显著变化(刘延惠等,2012)。然而,土壤有机碳通常对土壤环境的变化不敏感(Chen et al, 2017),其短期波动主要源于易氧化或易分解部分的变化(Matías et al, 2012)。土壤易氧化有机碳是土壤有机碳中最重要和最敏感的组分,可作为表征土壤有机碳和土壤肥力变化的重要指标(王清奎等,2005)。Blair等(1995)将能被330 mol/L高锰酸钾氧化的碳称为易氧化有机碳(readily oxidizable carbon, ROC),并认为该组分可基本区别土壤稳定性碳。因此,土壤ROC可以作为衡量土壤碳库稳定性的指示因子(陈小花等,2017)。目前,森林土壤ROC在区域或全球尺度上的分布格局存在极大的时空变异性。随着全球气候变化的加剧,森林土壤ROC含量的时空动态研究已成为全球碳循环研究的热点问题之一(沃晓棠等,2014)。

蚂蚁作为主要的土壤大型节肢动物,是食物网中的土壤工程师,在生态系统的碳循环和能量流动中发挥着重要作用(Folgarait et al, 2002)。蚁巢的建造与持续维护改变了土壤微生物及理化性质,直接或间接地影响土壤ROC的时空动态。一方面蚂蚁通过觅食和筑巢活动将有机物(如花蜜、植物组织和昆虫尸体等)搬入巢中,其中巢内产生的氨基酸、碳水化合物或其他有机化合物往往与ROC含量的积累

密切相关(Duval et al, 2016; Tripathi et al, 2016),进而直接增加巢内或周围土壤的ROC含量(Kilpelinen et al, 2007)。另一方面,蚂蚁筑巢能够影响区域小气候、土壤理化环境以及土壤微生物丰度与多样性(刘任涛等,2009),间接调节土壤碳的转化过程,从而影响土壤ROC的积累(贺虹等,2011)。目前,蚂蚁的研究主要集中于它们的多样性,而关于蚂蚁对森林土壤特别是热带森林土壤中ROC时空动态的影响研究却十分缺乏。

位于热带北缘的西双版纳是我国大陆热带雨林集中分布的重要区域,该区地貌复杂、小气候多样,是我国蚂蚁区系及多样性最为丰富的地区(杨效东等,2001)。热带森林复杂的蚂蚁区系组成及其活动可能会显著改变土壤性质及土壤碳形成与转化的生态学过程(Wang et al, 2017),进而影响土壤ROC的时空动态。因此,本文以西双版纳3种恢复阶段的热带森林群落为研究对象,比较蚂蚁筑巢地和非巢地土壤ROC的时空动态,并分析蚂蚁筑巢对土壤ROC的影响,不仅有助于理解西双版纳热带森林恢复过程中土壤ROC的积累特征,也助于理解调控热带森林土壤ROC形成的生物学机制。

## 1 材料与方法

### 1.1 研究区概况

研究区位于中国科学院西双版纳热带植物园(101°16' E, 21°55' N),地处东南亚热带北缘,属北热带季风气候区,年平均气温21.5℃。年平均降水量1,557 mm,其中雨季(5-10月)为1,335 mm,占全年的87%,干季(11月至次年4月)为202 mm,仅占全年降水量的13%。土壤为白垩纪砂岩发育而成的砖



红壤。地带性植被类型为热带雨林和季雨林,但由于刀耕火种等人类活动的干扰与破坏,形成了一系列处于不同恢复阶段的次生森林类型。本研究选择园区内有代表性且群落起源相似的3个恢复阶段的热带森林,群落间距离100–800 m。群落基本概况如下:

(1)白背桐群落(*Mallotus paniculatus* community, 简称MP),恢复年限约12年(王邵军等, 2016),海拔600 m。盖度65%左右,土壤为砖红壤,枯枝落叶层厚1–2 cm。主要植物有白背桐、高檐蒲桃(*Syzygium oblatum*)、椴叶山麻秆(*Alchornea tiliifolia*)、粉被金合欢(*Acacia pruinescens*)、野生风轮草(*Clinopodium chinensis*)、丰花草(*Borreria stricta*)。

(2)野芭蕉群落(*Musa acuminata* community, 简称MA),恢复年限约28年(王邵军等, 2016),海拔535 m。盖度85%左右,土壤为砖红壤,枯枝落叶层厚2–4 cm。主要植物有小果野芭蕉(*Musa acuminata*)、董棕(*Caryota urens*)、勐仑翅子树(*Pterospermum menglungense*)、刺通草(*Trevesia palmata*)、银叶砂仁(*Amomum sericeum*)、宽叶楼梯草(*Elatostema platyphyllum*)及密果短肠蕨(*Allantodia spectabilis*)。

(3)崖豆藤群落(*Mellettia leptobotrya* community, 简称ML),恢复年限约42年(王邵军等, 2016),海拔568 m。盖度90%左右,土壤为砖红壤,枯枝落叶层厚4–5 cm。主要植物有思茅崖豆(*Mellettia leptobotrya*)、椴叶山麻秆、猪肚木(*Canthium horridum*)、锈毛鱼藤(*Derris ferruginea*)、钝叶金合欢(*Acacia megaladena*)、滇南九节(*Psychotria henryi*)、刚莠竹(*Microstegium ciliatum*)及银叶砂仁。

## 1.2 土壤取样及理化性质测定

在每个群落中随机设置3个样地(40 m × 40 m, 间隔15 m),并在每个样地中随机设立3个样方,在样方中选择10个平均直径约4–5 cm的蚁巢(蚂蚁巢穴采用诱捕法确定),同时在距离每个蚁巢5 m外设置1个对照样点(非巢地)(Holec & Frouz, 2006),采样时间为2016年12月,2017年3月、6月及9月。

采用便携式土壤水分/温度测量仪(SIN-TN8),测定巢穴与非筑巢地3个土层(0–5 cm、5–10 cm和10–15 cm)的土壤温度,并用环刀法采集土样测定土壤容重。为获得巢穴真实的土壤理化性质,破坏性采集各层土壤样品,自封袋保存并标签记录,带

回实验室进行土壤指标测定。

土壤含水率(%)采用烘干法测定(105°C, 24 h);pH值电位法测定;土壤有机质采用油浴加热–重铬酸钾容量法测定;土壤易氧化有机碳采用高锰酸钾氧化法测定;土壤生物量碳采用氯仿水浴法测定;全氮采用扩散法测定;水解性氮采用碱解扩散法测定;铵态氮采用氧化镁浸提扩散法测定;硝态氮采用酚二磺酸比色法测定。

## 1.3 数据分析

将所采集的数据(土壤易氧化有机碳、土壤微生物生物量碳、土壤有机碳、全氮、pH、土壤温度等理化性质)进行整理,采用Excel进行作图并用SPSS 22.0软件进行比对分析。不同月份蚁巢和非蚁巢土壤易氧化有机碳含量为各土层的加权平均值。用独立样本 $t$ 检验分析不同群落间理化性质的差异,用Canoco的主成分分析(PCA)判别土壤易氧化有机碳与土壤理化性质的相互关系。

## 2 结果

### 2.1 不同恢复阶段热带森林蚁巢与非蚁巢土壤ROC含量

3种恢复阶段热带森林蚁巢土壤ROC含量(10.13 mg/g)均显著高于非蚁巢(8.87 mg/g)(图1,  $P < 0.05$ ),平均提高了14.2%。3种恢复阶段森林蚁巢土壤ROC含量大小为白背桐群落(9.05 ± 1.28) mg/g < 崖豆藤群落(10.13 ± 1.58) mg/g < 野芭蕉群落(11.22 ± 1.62) mg/g;非巢地土壤ROC含量大小为白背桐

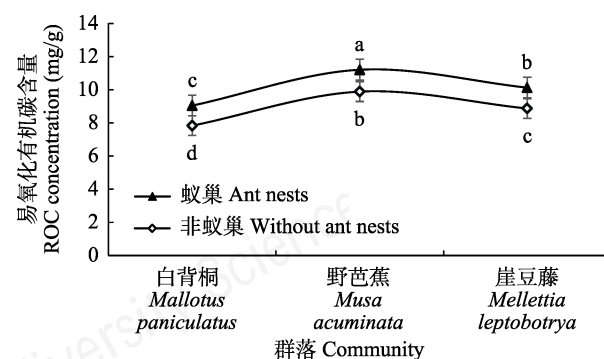


图1 不同恢复阶段热带森林蚁巢与非蚁巢土壤易氧化有机碳含量比较。不同字母表示蚁巢与非蚁巢土壤易氧化有机碳含量差异显著( $P < 0.05$ )。

Fig. 1 Comparison of readily oxidizable carbon (ROC) concentrations in ant nests and the control soils across the three restoration stages of tropical forests. Different letters indicate significant differences between ant nests and control soils ( $P < 0.05$ ).

群落(7.84 ± 1.16) mg/g < 崖豆藤群落(8.88 ± 1.27) mg/g < 野芭蕉群落(9.90 ± 0.97) mg/g。与恢复初期相较而言, 热带森林的恢复显著提高了土壤 ROC 含量。

### 2.2 不同恢复阶段热带森林蚁巢与非蚁巢土壤 ROC 的时间变化

不同恢复阶段热带森林蚁巢与非蚁巢土壤 ROC 含量随月份均呈单峰型变化, 即 6 月 > 3 月 > 9

月 > 12 月 (图 2)。除 12 月白背桐和野芭蕉群落蚁巢和非蚁巢土壤 ROC 含量差异不显著外, 其他各月蚁巢土壤 ROC 含量均显著高于非蚁巢 (图 2)。

### 2.3 不同恢复阶段热带森林蚁巢与非蚁巢土壤 ROC 含量的垂直分布

同一群落类型蚁巢各土层土壤 ROC 含量均高于非蚁巢, 同时蚁巢与非蚁巢土壤 ROC 含量均随着土层深度的增加呈现减小的变化趋势 (图 3)。3 种恢

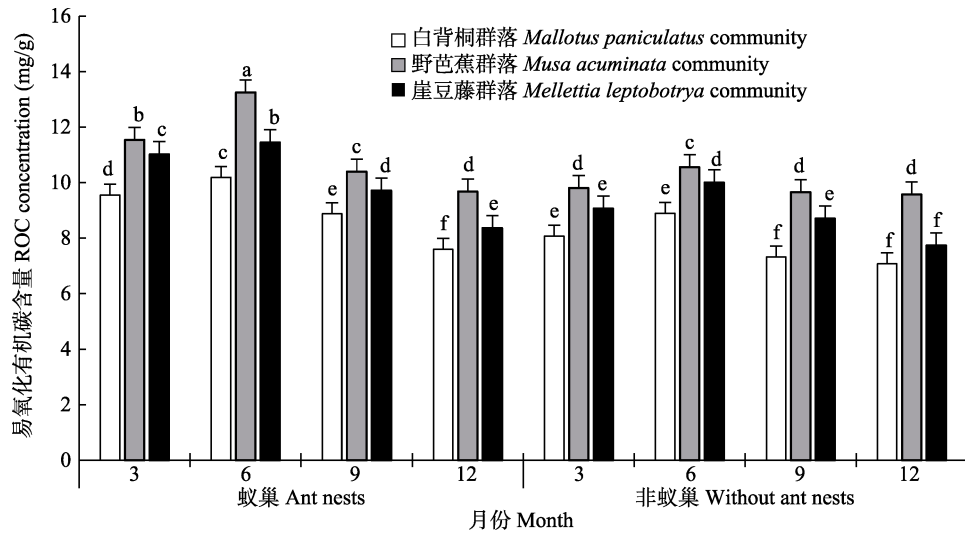


图 2 不同恢复阶段热带森林蚁巢与非蚁巢土壤易氧化有机碳含量的时间变化。不同字母表示蚁巢与非蚁巢土壤易氧化有机碳含量在同一月份间差异显著 ( $P < 0.05$ )。

Fig. 2 Temporal changes of readily oxidizable carbon (ROC) concentrations in ant nests and control soils across the three restoration stages of tropical forests. Different letters indicate significant difference between ant nests and the control soils ( $P < 0.05$ ).

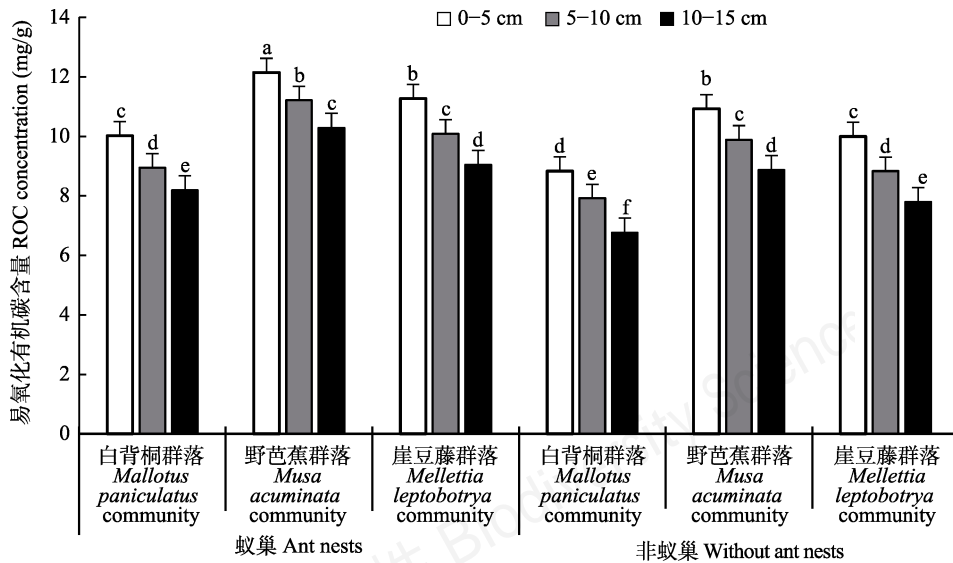


图 3 不同恢复阶段热带森林群落蚁巢与非蚁巢土壤易氧化有机碳含量的垂直变化。同一群落类型中不同字母表示蚁巢与非蚁巢土壤易氧化有机碳含量垂直分布差异性显著 ( $P < 0.05$ )。

Fig. 3 Vertical variation of readily oxidizable carbon (ROC) concentrations in ant nests and the control soils across the three restoration stages of tropical forests. Different letters indicate differences in vertical variations of ROC concentrations in ant nests and control soils ( $P < 0.05$ ).

复阶段热带森林群落蚁巢与非蚁巢不同土层土壤ROC含量均表现为: 野芭蕉群落 > 崖豆藤群落 > 白背桐群落( $P < 0.05$ )。蚁巢土壤中, 崖豆藤群落不同土层ROC含量之间差异最大, 0–5 cm土层是10–15 cm的1.25倍; 非蚁巢土壤中, 白背桐群落不同土层ROC含量之间差异最大, 0–5 cm土层是10–15 cm的1.31倍。

## 2.4 蚁巢与非蚁巢土壤ROC含量与土壤理化性质的关系

相对非蚁巢而言, 蚂蚁筑巢显著增加了土壤微生物生物量碳、土壤有机碳、全氮、水解氮、铵态氮和土壤温度( $P < 0.05$ ), 显著降低了土壤pH值和土壤容重( $P < 0.05$ ) (表1)。

主成分分析结果表明(图4), 蚁巢土壤中, 野芭蕉群落土壤硝态氮、水解氮、全氮及水分显著影响土壤ROC含量, 白背桐群落与崖豆藤群落土壤总有机碳、微生物生物量碳和铵态氮对土壤ROC含量的影响显著; 3个群落土壤温度对土壤ROC具有显著影响, 土壤pH值、容重与土壤ROC呈显著负相关。按箭头夹角来看, 土壤微生物生物量碳与土壤总有机碳对土壤ROC含量的贡献最大。

非蚁巢土壤中, 3个群落土壤容重、硝态氮、水分及温度对土壤ROC含量的影响显著, 土壤容重、pH值、水解氮与土壤ROC呈显著负相关。野芭蕉群落与崖豆藤群落土壤有机碳、铵态氮、全氮和土壤微生物生物量碳对土壤ROC含量的影响显著。按箭头夹角来看, 铵态氮、全氮和土壤总有机碳对土壤ROC含量影响的贡献最大。

## 3 讨论

### 3.1 不同恢复阶段蚁巢地与非巢地土壤易氧化有机碳的时空特征

西双版纳热带森林恢复进程对土壤易氧化有机碳的积累产生了重要影响。蚁巢和非巢地土壤易氧化有机碳含量大小顺序为: 野芭蕉群落 > 崖豆藤群落 > 白背桐群落, 表明热带森林恢复增加了土壤的易氧化有机碳含量。一般而言, 不同森林群落具有不同的植被覆盖、凋落物及根系输入、土壤生物及理化性质, 从而使土壤有机碳分布具有差异性(赵溪竹, 2010)。已有研究表明, 土壤ROC含量随着森林演替的进行呈上升趋势(张宏等, 2013; 张雪等, 2016)。本研究也表明, 从演替初期的白背桐群

表1 不同恢复阶段热带森林群落蚁巢和非蚁巢土壤理化性质

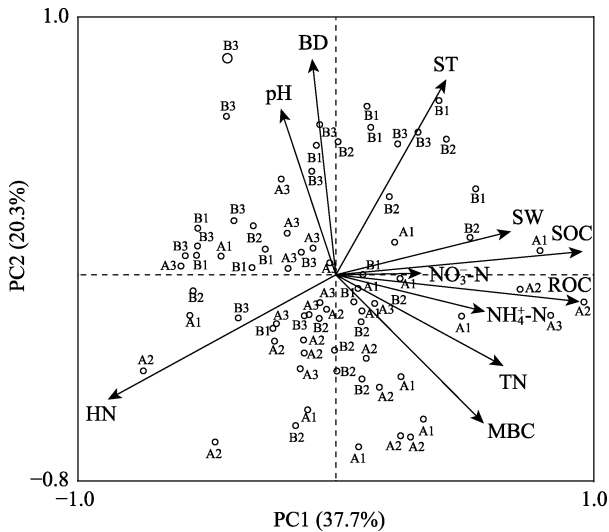
Table 1 Soil physicochemical properties in ant nests and the control soils across the three restoration stages of tropical forests

群落类型 Community type	土壤类型 Soil type	微生物量碳 MBC (g/kg)	土壤有机碳 SOC (g/kg)	全氮 TN (g/kg)	pH	水解氮 HN (mg/kg)	铵态氮 NH <sub>4</sub> <sup>+</sup> -N (mg/kg)	硝态氮 NO <sub>3</sub> <sup>-</sup> -N (mg/kg)	土壤含水率 Soil water (%)	土壤温度 Soil temperature (°C)	容重 BD (g/cm <sup>3</sup> )
白背桐群落 <i>Mallotus paniculatus</i> community	蚁巢 Nest	1.41 ± 0.14 <sup>b</sup>	25.76 ± 2.77 <sup>b</sup>	0.87 ± 0.17 <sup>b</sup>	4.17 ± 0.59 <sup>c</sup>	99.89 ± 6.61 <sup>b</sup>	9.70 ± 1.47 <sup>a</sup>	2.06 ± 0.60 <sup>a</sup>	9.51 ± 1.61 <sup>b</sup>	23.14 ± 3.82 <sup>a</sup>	1.21 ± 0.07 <sup>c</sup>
	非蚁巢 Control	0.80 ± 0.19 <sup>a</sup>	22.47 ± 2.86 <sup>c</sup>	0.71 ± 0.10 <sup>a</sup>	5.15 ± 0.53 <sup>a</sup>	88.47 ± 8.52 <sup>c</sup>	7.75 ± 3.40 <sup>b</sup>	1.70 ± 0.28 <sup>a</sup>	8.06 ± 1.29 <sup>c</sup>	22.28 ± 3.96 <sup>b</sup>	1.28 ± 0.09 <sup>b</sup>
野芭蕉群落 <i>Musa acuminata</i> community	蚁巢 Nest	1.56 ± 0.16 <sup>a</sup>	29.32 ± 3.31 <sup>a</sup>	1.07 ± 0.25 <sup>a</sup>	4.02 ± 0.77 <sup>c</sup>	111.97 ± 12.04 <sup>b</sup>	10.99 ± 1.64 <sup>a</sup>	2.21 ± 0.70 <sup>a</sup>	12.52 ± 2.02 <sup>a</sup>	21.76 ± 3.59 <sup>b</sup>	1.19 ± 0.04 <sup>c</sup>
	非蚁巢 Control	1.05 ± 0.25 <sup>b</sup>	25.43 ± 2.64 <sup>b</sup>	0.89 ± 0.18 <sup>b</sup>	4.70 ± 0.43 <sup>a</sup>	95.78 ± 9.70 <sup>c</sup>	9.10 ± 2.38 <sup>b</sup>	2.00 ± 0.34 <sup>a</sup>	11.47 ± 2.14 <sup>a</sup>	20.14 ± 4.41 <sup>c</sup>	1.25 ± 0.06 <sup>b</sup>
崖豆藤群落 <i>Mellettia leptobotrya</i> community	蚁巢 Nest	1.52 ± 0.13 <sup>a</sup>	28.02 ± 3.01 <sup>a</sup>	1.00 ± 0.24 <sup>a</sup>	4.11 ± 0.45 <sup>c</sup>	100.88 ± 10.29 <sup>b</sup>	10.45 ± 1.83 <sup>a</sup>	2.20 ± 0.75 <sup>a</sup>	10.43 ± 1.39 <sup>b</sup>	21.63 ± 2.93 <sup>b</sup>	1.20 ± 0.05 <sup>c</sup>
	非蚁巢 Control	0.92 ± 0.17 <sup>b</sup>	24.40 ± 3.00 <sup>b</sup>	0.83 ± 0.13 <sup>b</sup>	4.53 ± 0.56 <sup>b</sup>	91.73 ± 9.69 <sup>c</sup>	9.09 ± 1.36 <sup>b</sup>	1.94 ± 0.39 <sup>a</sup>	9.07 ± 1.46 <sup>c</sup>	20.69 ± 3.24 <sup>c</sup>	1.41 ± 0.29 <sup>a</sup>

同一列中相同小写字母表示不同群落之间没有显著差异( $P > 0.05$ )

The same lowercase letters indicate no significant differences of three forest communities ( $P > 0.05$ ). MBC, Microbial biomass carbon; SOC, Soil organic carbon; TN, Total nitrogen; HN, Hydrolyzable nitrogen; NH<sub>4</sub><sup>+</sup>-N, Ammonium nitrogen; NO<sub>3</sub><sup>-</sup>-N, Nitrate nitrogen; BD, Bulk density.





**图4** 不同恢复阶段热带森林土壤理化性质对蚁巢和非蚁巢土壤易氧化有机碳(ROC)影响的主成分分析。A: 蚁巢; B: 非蚁巢。1: 白背桐群落; 2: 野芭蕉群落; 3: 崖豆藤群落。SOC: 土壤有机碳; MBC: 微生物生物量碳; TN: 全氮; HN: 水解氮;  $\text{NH}_4\text{-N}$ : 铵态氮;  $\text{NO}_3\text{-N}$ : 硝态氮; SW: 土壤水分; ST: 土壤温度; BD: 容重。

Fig. 4 Principal component analysis for the effect of soil physicochemical properties on readily oxidizable carbon (ROC) in ant nests and the control soils across three forest restoration stages. A, Ant nests; B, Without ant nests. 1, *Mallotus paniculatus* community; 2, *Musa acuminata* community; 3, *Mellettia leptobotrya* community. SOC, Soil organic carbon; MBC, Microbial biomass carbon; TN, Total nitrogen; HN, Hydrolyzable nitrogen;  $\text{NH}_4\text{-N}$ , Ammonium nitrogen;  $\text{NO}_3\text{-N}$ , Nitrate nitrogen; SW, Soil water; ST, Soil temperature; BD, Bulk density.

落到演替后期的崖豆藤群落, 土壤ROC含量呈上升趋势。但是, 处于演替中期的野芭蕉群落ROC含量最大, 可能是由于野芭蕉群落地处沟谷, 具有较高的土壤含水率及较多的地表凋落物, 从而有利于ROC的形成与积累(Wang et al, 2017)。

蚂蚁筑巢定居活动通过增加巢内有机物的输入、改变群落土壤环境显著增加了土壤ROC含量, 且土壤ROC的增加量在不同恢复阶段间存在差异性。王邵军等(2016)研究表明, 蚂蚁巢穴在空间上随机分布, 不同热带森林恢复阶段具有不同的蚂蚁种类、总数、巢穴密度与盖度, 可能对群落微生境、微生物及理化性质产生不同的影响, 进而影响到土壤ROC含量。作为恢复初期的白背桐群落, 由于其群落植被组成、结构及多样性简单, 群落环境容易受到干扰, 地上植物稀疏, 向土壤输入的有机物偏少(张哲等, 2019), 蚁巢的物质养分积累相对较低, 因此土壤易氧化有机碳含量较低; 随着恢复年限的

增加, 处于恢复中期的野芭蕉和恢复后期的崖豆藤群落, 其植被与环境趋于稳定与复杂, 蚁巢的养分积累相对较高, 所以土壤易氧化有机碳含量显著提升。

不同恢复阶段热带森林蚁巢与非蚁巢地土壤ROC含量均表现为6月最高、12月最低, 这与土壤温湿度的时间动态相一致。因为6月正处于西双版纳地区的雨季, 且温度较高, 能够促进土壤微生物的数量增长及活性, 有利于土壤ROC的形成(刘明慧等, 2018); 12月进入了干季, 温湿度有所降低, 土壤微生物活性变弱, 从而减缓土壤ROC的形成。土壤ROC的含量随深度增加呈减小的变化趋势, 推测与表层输入土壤总有机碳的质量密切相关(姜培坤, 2005; 王清奎等, 2005)。群落凋落物主要集中在土壤表层, 所以表层ROC在土壤总有机碳中的占比较高。然而, 相同月份或相同土层蚁巢土壤ROC含量均显著高于非蚁巢, 推测是由于蚂蚁筑巢影响了巢内温度与湿度, 能够导致有机物、蚂蚁排泄物、动物尸体、植物残渣等含碳有机物在蚁巢中的聚集(Wang et al, 2010)。

### 3.2 土壤温湿度对土壤易氧化有机碳的影响

土壤温度的季节变化是影响土壤ROC的重要因素(Diaz-Ravifia et al, 1995)。不同恢复阶段热带森林蚂蚁筑巢土壤均具有较高的土壤温度, 可能影响微生物的活性及数量, 进而对土壤易氧化有机碳的积累产生重要影响。蚂蚁筑巢能够维持较高的土壤温度, 这与蚁巢对太阳辐射的接受以及蚁巢内微生物的新陈代谢产热密切相关(Frouz, 2000)。蚂蚁筑巢能使土壤水分发生变化进而对土壤易氧化有机碳含量产生显著影响。本研究表明, 除野芭蕉群落外, 其他群落蚂蚁筑巢能够显著增加土壤水分( $P < 0.05$ )。土壤微生物主要以真菌为主, 在土壤含水量高的环境下, 真菌快速增长, 促进了对地表凋落物的快速分解, 同时也促进了真菌对碳源的分解转化, 有利于土壤易氧化有机碳的积累(鱼小军等, 2010; 陈骥等, 2013)。蚂蚁筑巢主要通过蚂蚁的呼吸、排泄、筑巢活动而增加蚁巢的湿度(陈元瑶等, 2012)。也有研究表明, 蚂蚁在搬运、取食的过程中造成了植物组织覆盖地表, 减少了水分的下渗, 从而降低了土壤水分(徐云岩等, 2016; 翟凯燕等, 2017)。因此, 蚂蚁筑巢对土壤水分及土壤ROC的影响存在一定的不确定性。

### 3.3 土壤容重对土壤易氧化有机碳的影响

大量研究表明, 蚂蚁通过营巢活动增加了土壤通透性(Macmahon et al, 2000), 减少了土壤容重(侯继华等, 2002)。鱼小军等(2010)对东祁连山高寒草地生态系统分析发现, 蚁巢土壤与相邻非蚁巢土壤相比, 容重下降了59%。陈骥等(2013)在青海湖北岸高寒草甸草原群落分析中也发现, 蚂蚁在筑巢的过程中挖掘土壤, 对有机物质进行搬运, 显著降低了土壤容重。本研究中, 不同恢复阶段热带森林蚂蚁筑巢显著降低了土壤容重( $P < 0.05$ ), 并且蚁巢地土壤容重与土壤易氧化有机碳含量呈极显著负相关( $P < 0.01$ )。因此, 蚂蚁筑巢可能影响土壤化学组分及土壤微生物区系组成, 并改变土壤水分、温度和植物根系等, 最终对土壤易氧化有机碳含量产生重要影响。

### 3.4 土壤微生物对土壤易氧化有机碳的影响

土壤微生物作为土壤中最活跃的生物组成部分, 能够影响土壤易氧化有机碳的形成。本研究中, 蚂蚁筑巢显著提高了土壤微生物量碳含量, 说明蚂蚁活动显著刺激了土壤微生物的数量增长, 从而影响土壤有机碳的转化及土壤易氧化有机碳的形成(陈元瑶等, 2012)。已有研究表明, 蚁巢内土壤微生物数量及活性较高, 一方面是由于蚂蚁的粪便和排泄物在蚁巢的聚集(陈应武等, 2007); 另一方面是昆虫尸体、植物组织、蚜虫蜜露等物质在蚁巢的富集。另外, 蚂蚁筑巢和觅食活动会导致蚁巢内的微环境(如酸碱度、湿度以及土壤结构等)发生变化, 进而影响到土壤微生物的活性和丰富度(Diaz-Ravifia et al, 1995)。水分是微生物生命活动的必要条件, 土壤水分与活性有机碳显著相关(Piao et al, 2000), 水分适宜时, 微生物活动旺盛, 对凋落物等碳源的分解作用加强(Acea & Carballas, 1990)。同时, 土壤真菌在土壤含水量高的环境下快速增长, 能够刺激土壤有机质分解。因此, 蚂蚁筑巢定居能够直接或间接影响巢内土壤水分及养分条件, 并影响到土壤微生物数量及活性, 进而对土壤ROC积累产生至关重要的影响。

### 3.5 土壤pH变化对土壤易氧化有机碳的影响

蚂蚁筑巢引起西双版纳不同恢复阶段热带森林土壤pH值的改变, 进而影响土壤ROC含量。马和平等(2012)对西藏色季拉山不同林分的研究认为, 土壤ROC含量与pH值存在显著负相关关系。本研究

中蚂蚁筑巢显著降低了土壤pH值, 这和前人的研究结果一致(Folgarait, 1998; 梁俭, 2016), 土壤中较低的pH值可以促进土壤微生物活性, 进而有利于土壤ROC的积累。但有研究认为, 蚂蚁筑巢可使蚁巢土壤pH值趋向中性, 不利于土壤ROC的积累(Frouz et al, 2003)。因此, 蚂蚁筑巢对土壤pH值影响的过程及机制仍然十分模糊, 亟待进一步研究。

### 参考文献

- Acea MJ, Carballas T (1990) Principal components analysis of the soil microbial populations of humid zone of Galicia (Spain). *Soil Biology and Biochemistry*, 22, 749–759.
- Blair GJ, Lefroy RDB, Lisle L (1995) Soil carbon fractions based on their degree of oxidation and the development of a carbon management index for agricultural systems. *Australian Journal of Agricultural Research*, 46, 1459–1466.
- Chen J, Cao JJ, Zhang SY, Fan YL, Wang XF, Wei YL (2013) Ants' hill-building activities on the plant community structure in alpine meadow grassland in the northern Qinghai Lake, China. *Journal of Earth Environment*, 4, 1461–1469. (in Chinese with English abstract) [陈骥, 曹军骥, 张思毅, 樊云龙, 王小菲, 魏永林 (2013) 蚂蚁扰动对青海湖北岸高寒草甸草原群落结构影响. *地球环境学报*, 4, 1461–1469.]
- Chen XH, Yang QQ, Chen ZZ, Yu XB, Yang Q, Lei JR (2017) Distribution of soil easily oxidized organic carbon and its response to soil factors in the tropical coastal forest of Hainan Island, China. *Journal of Central South University of Forestry & Technology*, 37, 140–145. (in Chinese with English abstract) [陈小花, 杨青青, 陈宗铸, 余雪标, 杨琦, 雷金睿 (2017) 海南岛热带海岸森林土壤易氧化有机碳分布规律及其对土壤因子的响应. *中南林业科技大学学报*, 37, 140–145.]
- Chen XX, Liang AZ, Zhang XP (2012) Research methods of carbon sequestration by soil aggregates: A review. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 23, 1999–2006. (in Chinese with English abstract) [陈晓侠, 梁爱珍, 张晓平 (2012) 土壤团聚体固碳的研究方法. *应用生态学报*, 23, 1999–2006.]
- Chen YW, Li XR, Su YG, Dou CH, Jia XH, Zhang ZS (2007) Study on the eco-functions of *Formica cunicularia* (Hymenoptera: Formicidae) in a revegetated area on the southeast fringe of Tengger Desert, North China. *Acta Ecologica Sinica*, 27, 1508–1514. (in Chinese with English abstract) [陈应武, 李新荣, 苏廷桂, 窦彩虹, 贾晓红, 张志山 (2007) 腾格里沙漠人工植被区掘穴蚁(*Formica cunicularia*)的生态功能. *生态学报*, 27, 1508–1514.]
- Chen YY, Wei C, He H, Wang YG (2012) Correlation of physicochemical characteristics and microbial biomass among nest soil of *Camponotus japonicus* and *Pachycondyla astute* in Qinling Mountains. *Journal of Northwest Forestry*



- University, 27, 121–126. (in Chinese with English abstract) [陈元瑶, 魏琮, 贺虹, 王云果 (2012) 秦岭地区2种蚂蚁巢内土壤理化性质和微生物量的相关性研究. 西北林学院学报, 27, 121–126.]
- Chen ZJ, Geng SC, Zhang JH, Setälä H, Gu Y, Wang F, Zhang X, Wang XX, Han SJ (2017) Addition of nitrogen enhances stability of soil organic matter in a temperate forest. *European Journal of Soil Science*, 68, 189–199.
- Diaz-Ravifia M, Acea MJ, Carballas T (1995) Seasonal changes in microbial biomass and nutrient flush in forest soils. *Biology and Fertility of Soils*, 19, 220–226.
- Duval ME, Galantinib JA, Martíneza JM, López FM, Wall LG (2016) Sensitivity of different soil quality indicators to assess sustainable land management: Influence of site features and seasonality. *Soil & Tillage Research*, 159, 9–22.
- Folgarait PJ (1998) Ant biodiversity and its relationship to ecosystem functioning: A review. *Biodiversity & Conservation*, 7, 1221–1244.
- Folgarait PJ, Perelman S, Gorosito N, Pizzio R, Fernández J (2002) Effects of *Camponotus punctulatus* ants on plant community composition and soil properties across land-use histories. *Plant Ecology*, 163, 1–13.
- Frouz J (2000) The effect of nest moisture on daily temperature regime in the nests of *Formica polyctena* wood ants. *Insectes Sociaux*, 47, 229–235.
- Frouz J, Holec M, Kalčík J (2003) The effect of *Lasius niger* (Hymenoptera, Formicidae) ant nest on selected soil chemical properties. *Pedobiologia*, 47, 205–212.
- He H, Wei C, Wang YG, Gao ZH (2011) The fungal diversity in nests of three soil-nesting ant species (Hymenoptera: Formicidae) in pine forests of Louguantai National Forest Park, China. *Journal of Northwest Forestry University*, 26, 129–134. (in Chinese with English abstract) [贺虹, 魏琮, 王云果, 高智辉 (2011) 秦岭楼观台油松林地3种土栖性蚂蚁巢内真菌多样性研究. 西北林学院学报, 26, 129–134.]
- Holec M, Frouz J (2006) The effect of two ant species *Lasius niger* and *Lasius flavus* on soil properties in two contrasting habitats. *European Journal of Soil Biology*, 42, 213–217.
- Hou JH, Zhou DW, Jiang SC (2002) The effect of hill-building activities of ants on the species diversity of plant communities in Songnen grassland. *Acta Phytocologica Sinica*, 26, 323–329. (in Chinese with English abstract) [侯继华, 周道玮, 姜世成 (2002) 蚂蚁筑丘活动对松嫩草地植物群落多样性的影响. 植物生态学报, 26, 323–329.]
- Jiang PK (2005) Soil active carbon pool under different types of vegetation. *Scientia Silvae Sinicae*, 41(1), 10–13. (in Chinese with English abstract) [姜培坤 (2005) 不同林分下土壤活性有机碳库研究. 林业科学, 41(1), 10–13.]
- Kilpelinen J, Finér L, Niemel P, Domisch T, Neuvonen S, Ohashi M, Risch AC, Sundström L (2007) Carbon, nitrogen and phosphorus dynamics of ant mounds (*Formica rufa* group) in managed boreal forests of different successional stages. *Applied Soil Ecology*, 36, 156–163.
- Liang J (2016) The Flooding Behavior and Structure Characteristics of Soil Dissolved Organic Matter in Water-Level-Fluctuating Zone of Three Gorges Reservoir Areas. PhD dissertation, Southwest University, Chongqing. (in Chinese with English abstract) [梁俭 (2016) 三峡库区消落带土壤溶解性有机质淹水释放行为与结构表征. 博士学位论文, 西南大学, 重庆.]
- Liu MH, Sun X, Yu WJ, Qin LW, Feng FJ (2018) Seasonal dynamics of soil active organic carbon content in the original *Pinus koraiensis* forest in Changbai Mountains, China. *Journal of Nanjing Forestry University (Natural Sciences Edition)*, 42(2), 67–74. (in Chinese with English abstract) [刘明慧, 孙雪, 于文杰, 秦立武, 冯富娟 (2018) 长白山不同海拔原始红松林土壤活性有机碳含量的生长季动态. 南京林业大学学报(自然科学版), 42(2), 67–74.]
- Liu RT, Zhao HL, Zhao XY (2009) Distribution of mound of *Formica cunicularia* and its affecting factors on mobile dune in Horqin Sandy Land. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 20, 376–380. (in Chinese with English abstract) [刘任涛, 赵哈林, 赵学勇 (2009) 科尔沁沙地流动沙丘掘穴蚂蚁丘分布及影响因素. 应用生态学报, 20, 376–380.]
- Liu YH, Wang YH, Yu PT, Xiong W, Hao J, Zhang XB, Xu LH (2012) Soil organic carbon contents of *Larix principis-rupprechtii* plantations in the southern part of Liupan Mountains. *Scientia Silvae Sinicae*, 48(12), 1–9. (in Chinese with English abstract) [刘延惠, 王彦辉, 于澎涛, 熊伟, 郝佳, 张晓蓓, 徐丽宏 (2012) 六盘山南部华北落叶松人工林土壤有机碳含量. 林业科学, 48(12), 1–9.]
- Ma HP, Guo QQ, Liu HM, Qian DF (2012) Variations of soil microbial biomass and readily oxidizable organic carbon along elevation gradient in Sejila Mountain, Tibet. *Journal of Soil and Water Conservation*, 26, 163–166. (in Chinese with English abstract) [马和平, 郭其强, 刘合满, 钱登锋 (2012) 西藏色季拉山土壤微生物量碳和易氧化态碳海拔梯度的变化. 水土保持学报, 26, 163–166.]
- Macmahon JA, Mull JF, Crist TO (2000) Harvester ants (*Pogonomyrmex* spp.): Their community and ecosystem influences. *Annual Review of Ecology & Systematics*, 31, 265–291.
- Matías L, Castro J, Zamora R (2012) Effect of simulated climate change on soil respiration in a Mediterranean-type ecosystem: Rainfall and habitat type are more important than temperature or the soil carbon pool. *Ecosystems*, 15, 299–310.
- Piao HC, Hong YT, Yuan ZY (2000) Seasonal changes of microbial biomass carbon related to climatic factors in soils from areas of southwest China. *Biology and Fertility of Soils*, 30, 294–297.
- Tripathi N, Singha RS, Hills CD (2016) Soil carbon development in rejuvenated Indian coal mine spoil. *Ecological Engineering*, 90, 482–490.
- Wang QK, Wang SL, Feng ZW, Huang Y (2005) Active soil

- organic matter and its relationship with soil quality. *Acta Ecologica Sinica*, 25, 513–519. (in Chinese with English abstract) [王清奎, 汪思龙, 冯宗炜, 黄宇 (2005) 土壤活性有机质及其与土壤质量的关系. *生态学报*, 25, 513–519.]
- Wang SJ, Wang H, Li JH (2016) Distribution characteristics of ant mounds and correlating factors across different succession stages of tropical forests in Xishuangbanna. *Biodiversity Science*, 24, 916–921. (in Chinese with English abstract) [王邵军, 王红, 李霁航 (2016) 热带森林不同演替阶段蚂蚁巢穴的分布特征及其影响因素. *生物多样性*, 24, 916–921.]
- Wang SJ, Wang H, Li JH, Zhang Z (2017) Ants can exert a diverse effect on soil carbon and nitrogen pools in a Xishuangbanna tropical forest. *Soil Biology and Biochemistry*, 113, 45–52.
- Wang Y, Ruan HH, Huang LL, Feng YQ, Qi Y (2010) Soil labile organic carbon with different land uses in reclaimed land area from Taihu Lake. *Soil Science*, 175, 624–630.
- Wo XT, Tian SY, Han LD, Shao YN, Liu YL (2014) Study on soil organic carbon under two types of vegetation in small Xing'an Mountains. *Research of Soil and Water Conservation*, 21, 13–17. (in Chinese with English abstract) [沃晓棠, 田松岩, 韩丽冬, 邵英男, 刘玉龙 (2014) 小兴安岭两种林型的土壤有机碳研究. *水土保持研究*, 21, 13–17.]
- Xu YY, Gong YB, Fu WQ, Cui YX, Chen YJ, Zhang HT (2016) Effect of different reform measures on soil carbon and nitrogen characteristics and carbon stability in low efficiency forest of *Pinus massoniana* in southern Sichuan Province. *Journal of Soil and Water Conservation*, 30, 226–230. (in Chinese with English abstract) [徐云岩, 宫渊波, 付万权, 崔亚潇, 陈耀嘉, 张海涛 (2016) 川南马尾松低效林不同改造措施对土壤碳、氮特征及其碳稳定性的影响. *水土保持学报*, 30, 226–230.]
- Yang XD, She YP, Zhang ZY, Cao M, Deng XB (2001) Studies on structure and diversity of ant groups in the fragmentary tropical rainforests of 'Holy Hills' of Dai nationality in Xishuangbanna, China. *Acta Ecologica Sinica*, 21, 1321–1328. (in Chinese with English abstract) [杨效东, 余宇平, 张智英, 曹敏, 邓晓保 (2001) 西双版纳傣族“龙山”片断热带雨林蚂蚁类群结构与多样性研究. *生态学报*, 21, 1321–1328.]
- Yu XJ, Pu XP, Huang SJ, Fang QE, Xu N, Xu CL (2010) Effects of ants (*Tetramorium* sp.) on eastern Qilian Mountains alpine grassland ecosystem. *Acta Prataculturae Sinica*, 19, 140–145. (in Chinese with English abstract) [鱼小军, 蒲小鹏, 黄世杰, 方强恩, 徐宁, 徐长林 (2010) 蚂蚁对东祁连山高寒草地生态系统的影响. *草业学报*, 19, 140–145.]
- Zhai KY, Ma TY, Jin XM, Yuan ZX, Chen B, Guan QW (2017) Effects of thinning intensity on soil active organic carbon in *Pinus massoniana* plantation. *Chinese Journal of Ecology*, 36, 609–615. (in Chinese with English abstract) [翟凯燕, 马婷瑶, 金雪梅, 袁在翔, 陈斌, 关庆伟 (2017) 间伐对马尾松人工林土壤活性有机碳的影响. *生态学杂志*, 36, 609–615.]
- Zhang H, Huang YM, An SS, Xing XY (2013) Soil active organic carbon with different plant communities on the Loess Plateau. *Research of Soil and Water Conservation*, 20, 65–70. (in Chinese with English abstract) [张宏, 黄懿梅, 安韶山, 邢肖毅 (2013) 黄土高原森林带植被群落下土壤活性有机碳研究. *水土保持研究*, 20, 65–70.]
- Zhang X, Han SJ, Wang SQ, Gu Y, Yue LY, Feng Y, Geng SC, Chen ZJ (2016) Change of soil organic carbon fractions at different successional stages of *Betula platyphylla* forest in Changbai Mountains. *Chinese Journal of Ecology*, 35, 282–289. (in Chinese with English abstract) [张雪, 韩士杰, 王树起, 谷越, 岳琳艳, 冯月, 耿世聪, 陈志杰 (2016) 长白山白桦林不同演替阶段土壤有机碳组分的变化. *生态学杂志*, 35, 282–289.]
- Zhang Z, Wang SJ, Li JH, Cao R, Chen MK, Li SH (2019) Response of soil readily oxidizable organic carbon to plant community recovery of Xishuangbanna tropical forests. *Acta Ecologica Sinica*, doi: 10.5846/stxb201806021230. (in Chinese with English abstract) [张哲, 王邵军, 李霁航, 曹润, 陈闽昆, 李少辉 (2019) 土壤易氧化有机碳对西双版纳热带森林植物群落恢复的响应. *生态学报*, doi: 10.5846/stxb201806021230.]
- Zhao XZ (2010) Soil Organic Carbon Pool and Turnover of Main Forest Community Type in Small Xing'an Mountains. PhD dissertation, Northeast Forestry University, Harbin. (in Chinese with English abstract) [赵溪竹 (2010) 小兴安岭主要森林群落类型土壤有机碳库及其周转. 博士学位论文, 东北林业大学, 哈尔滨.]

(责任编辑: 贺纪正 责任编辑: 闫文杰)



•研究报告•

# 利用线粒体COI基因揭示中国乌骨鸡遗传多样性和群体遗传结构

翁茁先<sup>1,2,3</sup> 黄佳琼<sup>2</sup> 张仕豪<sup>2</sup> 余锴纯<sup>2</sup>  
钟福生<sup>1,2,3</sup> 黄勋和<sup>2,3\*</sup> 张彬<sup>1\*</sup>

1 (湖南农业大学动物科学技术学院, 长沙 410128)

2 (嘉应学院生命科学学院, 广东梅州 514015)

3 (广东省五华三黄鸡科技创新中心, 广东梅州 514015)

**摘要:** 全面了解中国乌骨鸡的遗传背景有利于保护和开发利用其种质资源。本研究测定了中国12个乌骨鸡品种线粒体细胞色素c氧化酶亚基I (cytochrome c oxidase subunit I, *COI*)基因, 比较分析其遗传多样性和群体遗传结构。255份乌骨鸡样品共检测到22个变异位点, 占分析位点的3.17%; 核苷酸多样性为0.00142–0.00339, 单倍型多样性为0.380–0.757, 其中略阳乌鸡核苷酸多样性最高, 德化黑鸡最低。检测到7个氨基酸变异位点, 来自6个品种共11个个体。定义了24种单倍型, 其中单倍型H1和H3为12个乌骨鸡品种共享, 出现频率分别为115次和64次; 盐津乌骨鸡单倍型数最多, 广西乌鸡最少。中性检验与错配分析显示实验种群未经历显著的群体扩张事件。分子变异分析显示81.06%的变异来自群体内; 品种间遗传距离为0.002–0.004, 品种间遗传分化系数 $F_{st}$ 值为–0.035至0.594, 雪峰乌骨鸡与其他种群间的遗传分化程度最高。邻接树显示, 乌骨鸡未能独立形成分支, 不能从家鸡和红原鸡中有效区分开来。中国乌骨鸡中介网络图将24个单倍型分为3条进化主支, 呈现出一定的品种特异性, 由无量山乌骨鸡、云南盐津乌骨鸡和雪峰乌骨鸡组成单倍型H8、H9、H11、H12游离于这3条进化主支之外。增加其他家鸡和红原鸡COI基因的中介网络图主体结构与中国乌骨鸡的相同。结果表明中国乌骨鸡品种遗传多样性较低, 但品种间遗传分化显著, 可能是从当地家鸡中选育而来, 需要加强种质资源的保护。

**关键词:** 乌骨鸡; 线粒体COI基因; 遗传变异; 遗传分化

## Genetic diversity and population structure of black-bone chickens in China revealed by mitochondrial COI gene sequences

Zhuoxian Weng<sup>1,2,3</sup>, Jiaqiong Huang<sup>2</sup>, Shihao Zhang<sup>2</sup>, Kaichun Yu<sup>2</sup>, Fusheng Zhong<sup>1,2,3</sup>, Xunhe Huang<sup>2,3\*</sup>, Bin Zhang<sup>1\*</sup>

1 College of Animal Science &amp; Technology, Hunan Agricultural University, Changsha 410128

2 School of Life Science, Jiaying University, Meizhou, Guangdong 514015

3 Guangdong Innovation Centre for Science and Technology of Wuhua Yellow Chicken, Meizhou, Guangdong 514015

**Abstract:** Comprehensively evaluating the genetic diversity of Chinese black-bone chickens will facilitate conservation and utilization initiatives for this invaluable genetic resource. Mitochondrial cytochrome c oxidase subunit I (*COI*) gene sequences were obtained from 12 black-bone chicken breeds in China. These sequences were then used to analyze the genetic variation and population structure. A total of 22 mutation sites were detected from 255 individuals representing 3.17% of all sites. The nucleotide diversity and haplotype diversity ranged from 0.00142 to 0.00339 and from 0.380 to 0.757, respectively. Lueyang black chicken has the highest level of genetic diversity and Dehua the lowest. Seven amino acid variations were detected from 11 individuals from six breeds. A total of 24 haplotypes were defined, where haplotype H1 and H3 are shared by 12 black-bone chicken breeds with a frequency of 115 and 64, respectively. Yanjin had the

收稿日期: 2019-01-17; 接受日期: 2019-05-20

基金项目: 广东省公益研究与能力建设项目(2016A030303068)和嘉应学院省市共建重点建设项目(嘉院[2017]27号)

\* 共同通讯作者 Co-authors for correspondence. E-mail: hxh826@jyu.edu.cn; zhb8236@126.com

greatest number of haplotypes, while Guangxi has the fewest. Neutrality tests and mismatch distribution analysis revealed that these populations have not experienced significant population expansion. Most of the genetic variations observed were intra-population variation (81.06%) as indicated in AMOVA analysis. Pairwise fixation indexes  $F_{st}$  values among 12 populations range from  $-0.035$  to  $0.594$ , and genetic distance ranges from  $0.002$  to  $0.004$ . The genetic differentiation indexes between Xuefeng and other populations was the greatest. Black-bone chickens cannot be separated from domestic chickens and red junglefowls within the neighbor-joining tree. The median-joining network of black-bone chickens is classified into three main clusters with the characteristic of specific breeds, while haplotype H8, H9, H11 and H12 existing in Wuliangshan, Yanjin, Xuefeng are not directly related to the three main clusters. The median-joining network of black-bone chickens and additional domestic chickens and red junglefowls does not change the main structure of the tree. The results presented here indicate that the genetic diversity of Chinese black-bone chickens is low but significant genetic differentiation is evident. The Chinese black-bone chickens may be selected in situ from domestic chickens. Overall, the results suggest that more attention should be paid to germplasm resource protection of these fascinating breeds.

**Key words:** black-bone chicken; mitochondrial *COI*; genetic variation; genetic divergence

地方家禽遗传资源是生物多样性的重要组成部分,是未来家禽品种改良和生产长期持续发展的遗传基础(Groeneveld et al, 2010)。研究家禽遗传多样性有助于揭示各品种间的历史渊源及其亲缘关系,对合理利用和保护地方品种和优良基因库具有重要的意义,是遗传资源管理不可或缺的一个重要环节(国家畜禽遗传资源委员会, 2011)。乌骨鸡(black-bone chicken)因其皮肤、肌肉、骨头和大部分内脏呈乌黑色而得名,已有1,300多年的药食记载(李时珍, 2005)。我国幅员辽阔、生态环境多样,形成了外貌和性能各异的乌骨鸡品种,仅在《中国畜禽遗传资源志(家禽志)》记载的就有18种,是家禽品种基因库中具有特殊经济价值的宝贵禽类(国家畜禽遗传资源委员会, 2011)。目前,关于乌骨鸡遗传多样性研究主要以微卫星标记和线粒体DNA遗传标记为主。魏麟等(2008)筛选了家鸡基因组23条染色体上的23个微卫星标记,对雪峰乌骨鸡群体遗传多样性进行了研究,结果表明雪峰乌骨鸡自然群体具有较丰富的遗传多样性。林萌萌等(2017)利用线粒体DNA D-loop序列研究了天水乌鸡线粒体遗传多样性,表明天水乌鸡存在丰富的遗传多样性,且存在一定的外来商品鸡血统渗入。徐文娟等(2014)对9个乌骨鸡品种的520 bp线粒体DNA细胞色素b基因序列分析认为,我国乌骨鸡主要的母系起源为3种红色原鸡亚种,还可能含有少量的灰纹原鸡血缘。Zhang等(2018)测定了3种乌骨鸡D-loop序列并整合已发表的数据,在定义的108种单倍型中,大部分为欧亚大陆共有单倍型,少量为东南亚、中国

和日本特有单倍型。尽管已开展中国乌骨鸡的遗传多样性研究,但关于家鸡驯化起源和扩散等科学问题(Liu et al, 2006; Miao et al, 2013),比如我国北方是否为早期驯化中心之一,依旧是模糊不清(Xiang et al, 2014; Peters et al, 2016; Huang et al, 2018)。因此,作为我国的特色品种,乌骨鸡因品种多、分布广,其遗传多样性分布模式和品种形成历史并不清晰。

线粒体细胞色素c氧化酶亚基I (cytochrome c oxidase I, *COI*)是mtDNA的一段蛋白质编码基因,具有相对保守与变异稳定等优点,被广泛应用于物种遗传多样性(Kameshpandian et al, 2016; 王玲等, 2018)和群体结构(Ren et al, 2016)分析。屠云洁等(2011)利用*COI*基因对我国部分地方鸡种多态性及其分子系统进化进行了研究;黄勋和等(2016)利用线粒体*COI*基因序列分析华南地区9种优质地方鸡的遗传多样性,结果表明*COI*基因可用于地方鸡种的遗传多样性分析。目前尚未有利用*COI*基因分析乌骨鸡群体遗传多样性和遗传结构的相关报道。本研究以中国12个乌骨鸡品种为实验材料,利用线粒体*COI*基因序列,从线粒体编码基因序列角度分析群体遗传多样性和遗传结构,为我国乌骨鸡种质资源的科学保护及可持续开发利用提供理论依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 实验材料

以中国12个乌骨鸡品种共255个个体为实验材料(表1)。除黄羽黑鸡未进行资源鉴定外,其他品种均为《中国畜禽遗传资源志(家禽志)》(国家畜禽遗



传资源委员会, 2011)中记载的品种。实验样品均来自原产地或保种场, 翅下静脉取血。使用试剂盒Hi Pure Blood/Tissue DNA Mini Kit (广州美基生物科技有限公司)提取样品基因组DNA, -20℃保存备用。

## 1.2 PCR扩增及测序

COI基因的扩增引物: BirdF1, 5'-TTCTCCAA-CCACAAAGACATTGGCAC-3' (Hebert et al, 2004), COIR, '5'-CGTGGGAAATTATTCCGAAACCTG-3' (黄勋和等, 2016)。PCR反应体系为30 μL, 其中10×PCR缓冲液(含Mg<sup>2+</sup>) 3 μL, dNTPs溶液(2.5 mM) 2.4 μL, 正、反向引物(20 μM)各0.3 μL, 模板DNA 1.5 μL, *rTaq* DNA聚合酶(宝生物工程(大连)有限公司) (5 U/μL) 0.3 μL, ddH<sub>2</sub>O 22.2 μL。PCR反应条件: 94℃预变性4 min; 94℃变性45 s, 58℃退火1 min, 72℃延伸1 min, 循环35次; 最后72℃延伸10 min。PCR产物于1.5%琼脂糖凝胶电泳检测合格后送广州艾基生物技术有限公司双向测序。

## 1.3 统计分析

通过软件Bioedit (Hall et al, 1999)读取测序序列, 对每个序列进行人工逐个碱基检查校对, 并通过每个样品双向测序和每个单倍型重新测序进行双重校正。所获序列使用Clustal\_X 1.81 (Thompson et al, 1997)进行对位排列后, 以红原鸡线粒体基因组(AP003321)作为参考序列, 用DnaSP 6.0 (Rozas et al, 2017)定义单倍型, 同时计算核苷酸差异均数(*k*)、核苷酸多样性( $\pi$ )和单倍型多样性(*h*)和核酸变异位点数等。用MEGA 6.0 (Tamura et al, 2013)中的Kimura 2-parameter (K2P)模型计算种间和种内遗传

距离, 采用邻接法(neighbor-joining, NJ)分别构建中国乌骨鸡、家鸡和红原鸡单倍型的系统发育树。用Network 5.0.0.1 (Bandelt et al, 1999)构建中介网络图。利用Arlequin 3.5 (Excoffier & Lischer, 2010)计算群体分化指数( $F_{st}$ ), 进行群体内和群体间的分子方差分析(Analysis of Molecular Variance, AMOVA), 以及中性检验和核苷酸错配分布分析。

## 2 结果

### 2.1 遗传多样性

#### 2.1.1 核苷酸位点变异、核苷酸多样性和单倍型多样性

去除引物序列后, 获得长度为695 bp的线粒体COI基因序列。碱基A、T、G、C平均含量分别为26.0%、33.6%、24.7%、15.7%, A + T含量(59.6%)大于G + C含量(40.4%), 具有明显的碱基组成偏倚性。12个品种共255条序列检测到22个变异位点, 占分析位点的3.17%, 其中单一位点突变9个, 简约信息位点13个。核苷酸多样性为0.00142–0.00339, 单倍型多样性为0.380–0.757, 略阳乌鸡的平均核苷酸差异最大(2.356), 德化黑鸡最小(0.987); 相应地, 略阳乌鸡的核苷酸多样性最高, 德化黑鸡最低(表2)。由表3可见, 22个变异位点定义了24种单倍型, 其中单倍型H1出现频率最高(115次), 其次是H3 (64次), 这两种单倍型为12个鸡品种所共有。盐津乌骨鸡的单倍型数最多(8个), 竹乡鸡次之(7个), 广西乌鸡最少(2个)。不同品种的单倍型分布存在差异, 如竹乡鸡的单倍型主要为H1和H3, 盐津乌骨鸡主要

表1 本研究样品信息

Table 1 Sample information of this study

代号 Code	品种名 Breed	产地 Origin	样本量 Sample size
LY	略阳乌鸡 Lueyang chicken	陕西省略阳县 Lueyang, Shaanxi	10
WLS	无量山乌骨鸡 Wuliangshan black-bone chicken	云南省南涧县 Nanjian, Yunnan	25
YJ	盐津乌骨鸡 Yanjin black-bone chicken	云南省盐津县 Yanjin, Yunnan	24
ZX	竹乡鸡 Zhuxiang chicken	贵州省赤水市 Chishui, Guizhou	32
XF	雪峰乌骨鸡 Xuefeng black-bone chicken	湖南省洪江市 Hongjiang, Hunan	19
JS	江山乌骨鸡 Jiangshan black-bone chicken	浙江省江山市 Jiangshan, Zhejiang	21
SK	丝羽乌骨鸡 Silkses	江西省泰和县 Taihe, Jiangxi	25
YG	余干乌骨鸡 Yugan black-bone chicken	江西省余干县 Yugan, Jiangxi	18
HY	黄羽黑鸡 Huangyu black chicken	江西省宜春市 Yichun, Jiangxi	18
DH	德化黑鸡 Dehua black chicken	福建省德化县 Dehua, Fujian	22
JH	金湖乌凤鸡 Jinhu black-bone chicken	福建省泰宁县 Taining, Fujian	24
GX	广西乌鸡 Guangxi black-bone chicken	广西东兰县 Donglan, Guangxi	17



**表2 12个乌骨鸡品种COI基因序列变异位点数、平均核苷酸差异、核苷酸多样性和单倍型多样性。品种代号同表1。**

Table 2 The number of variable sites, average K (*k*), nucleotide diversity ( $\pi$ ) and haplotype diversity (*h*) of *COI* gene in the 12 black-bone chicken breeds. Breed codes are the same as in Table 1.

品种名 Breed	变异位点数 No. of variable sites	平均核苷酸差异 Average K ( <i>k</i> )	核苷酸多样性 Nucleotide diversity ( $\pi$ )	单倍型多样性 Haplotype diversity ( <i>h</i> )
略阳乌鸡 LY	6	2.356	0.00339 ± 0.00064	0.733 ± 0.120
无量山乌骨鸡 WLS	6	1.653	0.00238 ± 0.00026	0.743 ± 0.051
盐津乌骨鸡 YJ	10	2.036	0.00293 ± 0.00042	0.757 ± 0.075
竹乡鸡 ZX	7	2.018	0.00290 ± 0.00028	0.730 ± 0.056
雪峰乌骨鸡 XF	6	1.310	0.00188 ± 0.00069	0.380 ± 0.134
江山乌骨鸡 JS	7	1.952	0.00281 ± 0.00048	0.729 ± 0.078
丝羽乌骨鸡 SK	7	0.993	0.00143 ± 0.00044	0.537 ± 0.115
余干乌骨鸡 YG	5	1.804	0.00260 ± 0.00025	0.680 ± 0.074
黄羽黑鸡 HY	5	1.523	0.00219 ± 0.00051	0.634 ± 0.093
德化黑鸡 DH	4	0.987	0.00142 ± 0.00047	0.455 ± 0.114
金湖乌凤鸡 JH	5	1.486	0.00214 ± 0.00044	0.572 ± 0.095
广西乌鸡 GX	3	1.456	0.00209 ± 0.00034	0.485 ± 0.079

**表3 12个乌骨鸡品种线粒体COI基因的单倍型及其在不同品种的分布**

Table 3 *COI* haplotypes and their distributions in the 12 black-bone chicken breeds

单倍型 Haplotype	变异位点 Variation sites	单倍型在品种的分布(频率) Haplotype distribution in breeds (frequency)	合计 Total
	6666666666677777777777		
	7777788889900012233333		
	1146704890012331537788		
	0255272216776245331467		
AP003321	ACATGTTTAATGAGACAGTCCA		
H1	.....	LY5, WLS10, YJ4, ZX14, XF1, JS10, SK17, YG7, HY10, DH16, JH15, GX6	115
H2	T.....	ZX1	1
H3	...C.C...G.....	LY2, WLS2, YJ1, ZX9, XF15, JS4, SK2, YG8, HY2, DH3, JH5, GX11	64
H4	T..C.C...G.....	ZX2	2
H5	C.....T.....	ZX1	1
H6	..GC.C...G.....	ZX1	1
H7	.....T.....	WLS1, YJ1, ZX4, JS4, SK2, YG1, HY1, DH3, JH3	20
H8	.....G...A.....	WLS7, YJ11, XF2	20
H9	.....G.....T.....	WLS5, YJ1	6
H10	.....C.....	YJ4	4
H11	..G...C.G...A.....	YJ1	1
H12	.GG.....G.....T.....	YJ1	1
H13	.....C...	SK1	1
H14	.....G.....	SK2	2
H15	.....GC....	SK1	1
H16	.....TG	LY1	1
H17	...C.C...G..G.....	LY2	2
H18	.....T...T..	XF1	1
H19	...C.C...G...G.....	JS1, JH1	2
H20	...CAC...G.....	JS1	1
H21	.....A...T.....	JS1	1
H22	.....C...G.....	YG1	1
H23	.....A.....	YG1	1
H24	.....G.....T.....	HY5	5

为H1、H8和H10, 黄羽乌鸡主要为H1和H24。

**2.1.2 氨基酸多样性**

选择脊椎动物线粒体遗传编码模式, 利用MEGA6.0将乌骨鸡COI基因转换为氨基酸, 以红原鸡线粒体COI基因(AP003321)编码的氨基酸为参考, 共得到231个氨基酸, 检测到7个氨基酸变异位点(表4)。发生氨基酸变异的有西南的竹乡鸡和盐津乌骨鸡, 华东的丝羽乌骨鸡、余干乌骨鸡和江山乌骨鸡, 以及西北的略阳乌鸡等6个品种共11个个体。其中竹乡鸡和盐津乌骨鸡变异数量最高, 其他品种未

检测到氨基酸变异。值得注意的是, 竹乡鸡同一氨基酸编码位点发生两种变异, 产生了两种新的氨基酸, 竹乡鸡和盐津乌骨鸡拥有相同的氨基酸突变位点(苏氨酸→丙氨酸)。

**2.1.3 中性检验**

Tajima's *D*、Fu's *F<sub>s</sub>*平均值分别为0.11225、0.44305, 均未达到显著水平, 表明这12个乌骨鸡群体未偏离中性选择, 未经历种群快速扩张(表5)。核苷酸错配分布图不符合种群扩张的单峰曲线模式, 与中性检测结果相吻合(图1)。

**表4 COI基因编码的氨基酸变异及其在不同品种的分布。品种代号同表1。**

Table 4 Amino acid variation of COI gene and their distribution in these black-bone chicken breeds. Breed codes are the same as in Table 1.

品种名 Breed	变异位点 Variation sites	氨基酸变异 Amino acid variation	变异数 Variation number
	0000122		
	1235124		
	9010875		
AP003321	YLTEVDI		
竹乡鸡 ZX	F.....	酪氨酸→苯丙氨酸 Tyrosine → Phenylalanine	3
竹乡鸡 ZX	S.....	酪氨酸→丝氨酸 Tyrosine → Serine	1
竹乡鸡 ZX	..A...	苏氨酸→丙氨酸 Threonine → Alanine	1
盐津乌骨鸡 YJ	..A...	苏氨酸→丙氨酸 Threonine → Alanine	1
盐津乌骨鸡 YJ	.VA...	亮氨酸→缬氨酸, 苏氨酸→丙氨酸 Leucine → Valine, Threonine → Alanine	1
丝羽乌骨鸡 SK	.....H.	天冬氨酸→组氨酸 Asparagine → Histidine	1
略阳乌鸡 LY	.....V	异亮氨酸→缬氨酸 Isoleucine → Valine	1
江山乌骨鸡 JS	...K...	谷氨酸→赖氨酸 Glutamic acid → Lysine	1
余干乌骨鸡 YG	....E..	缬氨酸→谷氨酸 Valine → Glutamic acid	1

氨基酸位点编号以完整AP003321 COI基因翻译氨基酸为参考 The amino acid site code referred to the complete AP003321 COI gene for amino acid translation

**表5 12个乌骨鸡品种的COI序列中性检验。品种代号同表1。**

Table 5 Neutrality test in 12 breeds based on COI sequences. Breed codes are the same as in Table 1.

品种名 Breed	Tajima's <i>D</i>		Fu's <i>F<sub>s</sub></i>	
	<i>D</i>	<i>P</i>	<i>F<sub>s</sub></i>	<i>P</i>
略阳乌鸡 LY	0.45768	0.70000	0.96375	0.68900
无量山乌骨鸡 WLS	0.12109	0.56400	0.49464	0.62700
盐津乌骨鸡 YJ	-0.79944	0.25300	-1.69126	0.17200
竹乡鸡 ZX	0.99606	0.85100	-0.31381	0.45400
雪峰乌骨鸡 XF	-0.76698	0.25300	0.57269	0.65900
江山乌骨鸡 JS	0.01119	0.54100	-0.25147	0.44900
丝羽乌骨鸡 SK	-1.43529	0.07300	-1.92588	0.07000
余干乌骨鸡 YG	0.76262	0.79100	0.24173	0.59100
黄羽黑鸡 HY	0.15067	0.60000	0.87825	0.69200
德化黑鸡 DH	-0.28222	0.43600	1.28651	0.75700
金湖乌凤鸡 JH	0.31722	0.67500	1.19223	0.77300
广西乌鸡 GX	1.81444	0.97700	3.86919	0.94800
平均 Average	0.11225	0.55950	0.44305	0.57342
方差 Squared deviation	0.87539	0.26761	1.50012	0.25155

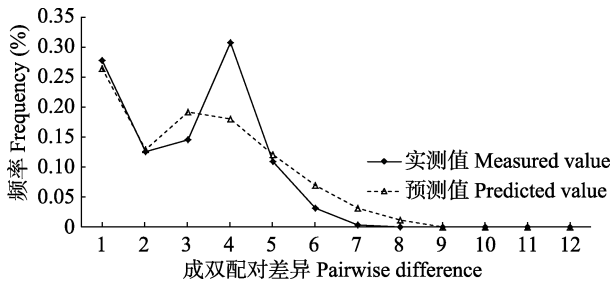


图1 12个乌骨鸡品种错配分布

Fig. 1 Mismatch distribution analysis of 12 black-bone chicken breeds

## 2.2 群体遗传结构

### 2.2.1 遗传结构

在新测乌骨鸡COI基因序列的基础上,从GenBank下载家鸡和红原鸡COI序列(红原鸡28条、家鸡101条)(附录1),合计384条序列进行分析,定义了41个单倍型(附录2)。采用K2P模型构建COI单倍型系统发育树(邻接树)(图2)。发育树分为两大支,均有红原鸡、乌骨鸡和家鸡(不含乌骨鸡)分布,未发现亚种/品种特异性。值得注意的是,邻接树节点支持率较低,当选择支持率 $\geq 50\%$ 时,不能有效进行区分(附录3)。

中国乌骨鸡COI基因中介网络图主要分为3个进化主支,第1支是以H1为中心节点,为主要单倍型,另外2支是以H3、H7为中心节点(图3a)。H1、H3单倍型均包含12个品种,而H7不含略阳乌鸡、雪峰乌骨鸡和广西乌鸡。单倍型H8、H9、H11、H12游离于这3大主支之外,由无量山乌骨鸡、盐津乌骨鸡和雪峰乌骨鸡组成。在此基础上,增加了下载的红原鸡和家鸡(含乌骨鸡)数据,构建了新的中介网络图(图3b)。中介网络图主体结构没有改变,同样是以H1、H3、H7为中心节点,仅在H12、H9与H8、H11之间增加了H36这个节点,其他新的单倍型都是低频的衍生分支。H3、H7为中心节点的两支无红原鸡分布,这与系统发育树相符。乌骨鸡没有形成特有的进化支,与家鸡并没有明显区分开来。

### 2.2.2 遗传分化

AMOVA分析结果显示,群体内遗传变异(81.06%)大于群体间(18.94%),总体 $F_{st}$ 值为0.18943,且P值小于0.01,表明群体间遗传分化极显著(表6)。

K2P距离显示12种乌骨鸡品种间的遗传距离为0.002–0.004,盐津乌骨鸡与其余11种地方鸡种的遗传距离较远(表7)。品种间遗传分化系数( $F_{st}$ )为



图2 384只鸡的41个COI单倍型邻接树。R为红原鸡,B为乌骨鸡,D为家鸡,数字表示样品数量。品种代号同表1。

Fig. 2 Neighbor-joining tree of 41 COI haplotypes detected in the samples of 384 chickens. R, Red junglefowl; B, Black-bone chicken; D, Domestic chicken. Numbers represent the sample size. Breed codes are the same as in Table 1.

–0.035至0.594,雪峰乌骨鸡与其他品种的遗传分化程度最高,除广西乌鸡外,与其他品种的遗传分化系数均达到显著水平( $P < 0.05$ );盐津乌骨鸡和无量山乌骨鸡未显著分化,与其他品种的遗传分化系数都达到显著水平( $P < 0.05$ )(表7)。

## 3 讨论

本研究对中国12个乌骨鸡品种进行了基于线

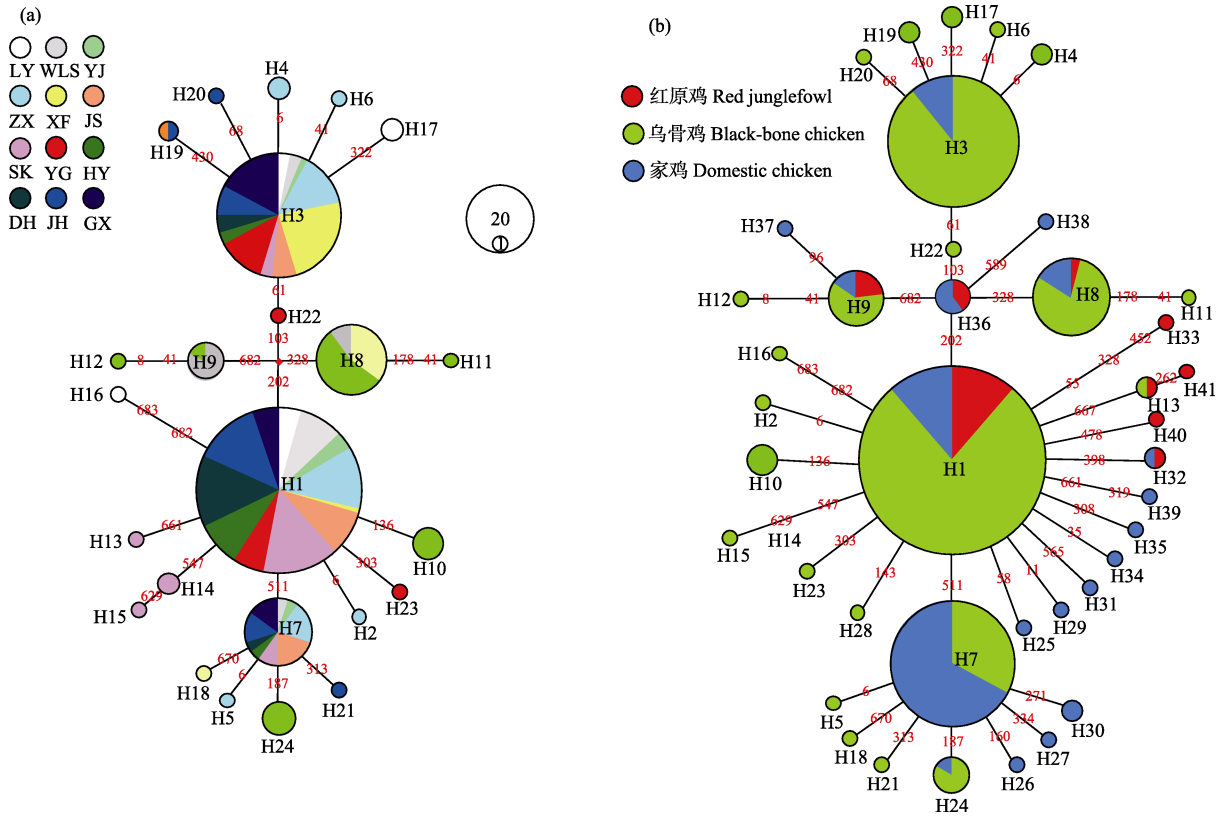


图3 COI基因中介网络图。连接点数字表示核苷酸转换的位置；圆的大小对应单倍型频率，不同鸡品种用不同颜色标注，品种代号同表1。(a)中国12种255只乌骨鸡个体的24个COI单倍型。(b) 384只鸡个体的41个COI单倍型中介网络图。

Fig. 3 Median-joining network based on COI gene. The links are labeled by the nucleotide positions to designate transitions. Cycle size is roughly proportional to the haplotype frequency, the breeds are indicated by different colors, breed codes are the same as in Table 1. (a) Median-joining network of 24 COI haplotypes detected in the samples of 255 individuals of 12 Chinese black-bone breeds. (b) Median-joining network of 41 COI haplotypes detected in the samples of 384 individuals.

表6 12种乌骨鸡种群遗传变异的分子变异分析

Table 6 AMOVA analysis of genetic variation of 12 black-bone chicken breeds

变异起源 Source of variation	自由度 df	平方和 Sum of squares	方差组分 Variance components	方差比例 Percentage of variance (%)
群体间 Among populations	11	52.622	0.18826	18.94
群体内 Within populations	243	195.743	0.805553	81.06
总变异 Total variation	254	248.365	0.99378	100

粒体COI基因序列的遗传多样性和遗传结构分析。乌骨鸡品种间位点多态性为3.17%，低于屠云洁等(2011)报道的7个地方鸡种(3.38%)和黄勋和等(2016)报道的华南家鸡(15.68%)；平均核苷酸差异、核苷酸多样性和单倍型多样性同样如此。线粒体D-loop研究表明中国乌骨鸡的核苷酸多样性普遍较低(Zhang et al, 2018)，这可能与乌骨鸡是较有特色的品种，受到的人工选择强度高于其他鸡品种有关。遗传多样性丰富程度反映了鸡品种的保种现状和选育历史，例如略阳乌鸡最高，德化黑鸡最低，丝

羽乌骨鸡与德化黑鸡相近。略阳乌鸡有1,900多年的饲养历史，具有极高的药用食疗价值，当地人民广泛养殖。1983年建立略阳乌鸡良种场，2006年饲养总量达39.6万只(国家畜禽遗传资源委员会, 2011)。历史悠久、群体数量大、保护合理可能是略阳乌鸡遗传多样性丰富的主要原因。德化黑鸡“娇贵难养”，对养殖防疫等多方面技术有着极高的要求，以前只有农户零星饲养，濒临灭绝。2002年开始进行抢救性的搜集，建立原种场，经几代提纯选育，其体型外貌和生产性能基本稳定一致(刘鸿涛, 2006)。丝羽

表7 12个乌骨鸡品种间Kiumura遗传双参数距离(上三角)和遗传分化系数( $F_{st}$ ) (下三角)。品种代号同表1。Table 7 K2P distance (above diagonal) and fixation index ( $F_{st}$ ) (below diagonal) among 12 black-bone chicken breeds. Breed codes are the same as in Table 1.

Breed	LY	WLS	YJ	ZX	XF	JS	SK	YG	HY	DH	JH	GX
LY		0.003	0.004	0.003	0.003	0.003	0.003	0.003	0.003	0.003	0.003	0.003
WLS	0.116*		0.003	0.003	0.004	0.004	0.002	0.002	0.003	0.002	0.003	0.003
YJ	0.189*	0.017		0.004	0.004	0.004	0.003	0.004	0.004	0.003	0.003	0.004
ZX	-0.018	0.134*	0.207*		0.003	0.003	0.003	0.003	0.003	0.002	0.003	0.003
XF	0.231*	0.427*	0.433*	0.248*		0.004	0.004	0.003	0.004	0.004	0.003	0.002
JS	0.004	0.121*	0.196*	-0.014	0.341*		0.002	0.003	0.003	0.003	0.002	0.003
SK	0.178*	0.192*	0.269*	0.134*	0.594*	0.074*		0.003	0.002	0.001	0.002	0.003
YG	-0.035	0.170*	0.234*	-0.011	0.158*	0.032	0.250*		0.003	0.002	0.003	0.002
HY	0.165*	0.204*	0.261*	0.120*	0.535*	0.051	0.079*	0.223*		0.002	0.002	0.004
DH	0.117	0.160*	0.243*	0.072	0.551*	0.011	-0.012	0.182*	0.044		0.002	0.003
JH	0.013	0.121*	0.206*	-0.001	0.403*	-0.033	0.445	0.546	0.067	-0.011		0.003
GX	0.054	0.305*	0.343*	0.089*	0.029	0.173*	0.441*	-0.002	0.393*	0.383*	0.220*	

\* $P < 0.05$ 

乌骨鸡(泰和乌鸡)早在1874年就被认定为标准品种(Ekarius, 2007)。经历了长期高强度的人工选育之后,丝羽乌骨鸡的遗传多样性下降严重(贾晓旭等, 2017)。

中国乌骨鸡氨基酸多态性低,仅有6个品种共11个个体检测到变异,这可能与COI是编码区基因较为保守有关。乌骨鸡单倍型多样性(0.380–0.757)、核苷酸多样性(0.00142–0.00339)符合Grant和Bowen (1998)提出的4种单倍型多样性和核苷酸多样性组合中的“中 $h$ , 低 $\pi$ ”的遗传多样性类型,表明乌骨鸡品种的基础选育群较小。

种群动态(增长、衰减、稳定)的遗传过程可以通过错配分布模式等多种方法进行分析(Excoffier & Lischer, 2010)。错配分布呈现多峰型,反映出基因树形状是高度随机的,表明种群动态是稳定的、平衡的;错配分布呈现单峰型,表明种群近期曾经发生过扩张或邻近种群间伴随高水平的迁移,发生分布区扩张。本研究核苷酸错配分布呈不规则曲线,不符合种群扩张的单峰曲线模式,且Tajima's  $D$ 、Fu's  $F_s$ 值未达到显著水平,说明乌骨鸡品种未偏离中性选择,历史上未经历大规模的种群扩张。

群体遗传分化系数( $F_{st}$ )是反映群体间遗传分化程度的重要指标(Rousset, 1997)。本研究种群间 $F_{st}$ 值在-0.035至0.594之间,大部分达到显著水平。同时,在AMOVA分析中,总群体的 $F_{st}$ 值为0.18943,  $P < 0.01$ ,说明本实验所选鸡品种间的基因交流较少,

产生了明显的遗传分化。地理环境因素可能是产生遗传分化的主要原因,例如雪峰乌骨鸡、盐津乌骨鸡和无量山乌骨鸡所处的地理环境较为闭塞,与其他品种的分化系数均达到了显著水平,而江山乌骨鸡与外界交流较多,与其他乌骨鸡品种分化不显著。中介网络图的分布特征同样支持该观点:雪峰乌骨鸡、盐津乌骨鸡和无量山乌骨鸡有品种特异的分支(H8、H9、H11、H12)。

中国乌骨鸡品种的选育历史(来源、选育时间与地点)仍不明确。乌骨鸡主要分为丝羽型和常羽型,前者开发利用较早,主要作为观赏和药用,后者主要作为药食两用。一种观点认为中国乌骨鸡来源于江西的丝羽乌骨鸡(吾豪华和谢若泉, 1999),但现有研究表明丝羽是常羽的突变型(Feng et al, 2014),丝羽乌骨鸡是从常羽乌骨鸡长期选育而来(刘益平, 2002)。另一种观点是多元论,即我国乌骨鸡经过多次选育而来(刘益平, 2002)。我国家鸡大部分为常羽型,确切的驯化历史在3,600年以上(袁靖, 2010),而乌骨鸡的饲养记录较短(李时珍, 2005)。尽管研究表明纤维黑色素基因(fibromelanosis, Fm)表型已存在6,600–9,100年,早于乌骨鸡品种的选育,但乌骨鸡的确切选育时间并不清楚(Dharmayanthi et al, 2017)。本研究显示乌骨鸡遗传多样性低,但遗传分化显著,表明品种间基因交流较少;邻接树未能将乌骨鸡从家鸡和红原鸡中分开;乌骨鸡与家鸡共享主要单倍型和未偏离中性选择等证据暗示乌骨鸡



品种的选育历史较短,可能是从各地家鸡的突变型中独立选育而来,这与多元论观点相符。

综上,中国乌骨鸡品种的遗传多样性较低,但遗传分化显著,未经历大规模的种群扩张,需要加强对我国乌骨鸡种质资源的保护,同时需借助高密度分子标记如基因组SNP等探索我国乌骨鸡品种选育的更多历史细节。

**致谢:** 感谢华南农业大学张细权教授、云南农业大学苗永旺教授、广西大学杨秀荣教授、江西省农业科学院武艳平博士提供部分样品,感谢广东海洋大学杜炳旺教授、广西大学夏中生教授和福建农林大学李昂教授在样品收集时提供的帮助,以及中国科学院昆明动物研究所彭晟副研究员提供泰和乌骨鸡COI基因序列和硕士生吴亚江在实验方面的协助。

## 参考文献

- Bandelt HJ, Forster P, Röhl A (1999) Median-joining networks for inferring intraspecific phylogenies. *Molecular Biology and Evolution*, 16, 37–48.
- China National Commission of Animal Genetic Resources (2011) *Animal Genetic Resources in China: Poultry*. China Agriculture Press, Beijing. (in Chinese) [国家畜禽遗传资源委员会 (2011) 中国畜禽遗传资源志: 家禽志. 中国农业出版社, 北京.]
- Dharmayanthi AB, Terai Y, Sulandari S, Zein MSA, Akiyama T, Satta Y (2017) The origin and evolution of fibromelanosis in domesticated chickens: Genomic comparison of Indonesian Cemani and Chinese Silkie breeds. *PLoS ONE*, 4, e0173147.
- Ekarius C (2007) *Storey's Illustrated Guide to Poultry Breeds*. Storey Publishing, Massachusetts.
- Excoffier L, Lischer HE (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.
- Feng CG, Gao Y, Dorshorst B, Song C, Gu XR, Li QY, Li JX, Liu TX, Rubin CJ, Zhao YQ, Wang YQ, Fei J, Li HF, Chen KW, Qu H, Shu DM, Ashwell C, Da Y, Andersson L, Hu X, Li N (2014) A cis-regulatory mutation of PDSS2 causes silky-feather in chickens. *PLoS Genetics*, 8, e1004576.
- Grant W, Bowen B (1998) Shallow population histories in deep evolutionary lineages of marine fishes: Insights from sardines and anchovies and lessons for conservation. *Journal of Heredity*, 89, 415–426.
- Groeneveld LF, Lenstra JA, Eding H, Toro MA, Scherf B, Pilling D, Negrini R, Finlay EK, Han JL, Groeneveld E, Weigend S, GLOBALDIV Consortium (2010) Genetic diversity in farm animals—A review. *Animal Genetics*, 41, 6–31.
- 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, Stoeckle MY, Zemlak TS, Francis CM (2004) Identification of birds through DNA barcodes. *PLoS Biology*, 2, 1657–1663.
- Huang XH, Chen JB, He DL, Zhang XQ, Zhong FS (2016) DNA barcoding of indigenous chickens in China: A reevaluation. *Scientia Agricultura Sinica*, 49, 2622–2633. (in Chinese with English abstract) [黄勋和, 陈洁波, 何丹林, 张细权, 钟福生 (2016) DNA条形码技术鉴定中国地方鸡品种的重新评估. *中国农业科学*, 49, 2622–2633.]
- Huang XH, Wu YJ, Miao YW, Peng MS, Chen X, He DL, Suwannapoom C, Du BW, Li XY, Weng ZX, Jin SH, Song JJ, Wang MS, Chen JB, Li WN, Otecko NO, Geng ZY, Qu XY, Wu YP, Yang XR, Jin JQ, Han JL, Zhong FS, Zhang XQ, Zhang YP (2018) Was chicken domesticated in northern China? New evidence from mitochondrial genomes. *Science Bulletin*, 63, 743–746.
- Jia XX, Tang XJ, Fan YF, Lu JX, Huang SH, Ge QL, Gao YS, Han W (2017) Genetic diversity of local chicken breeds in East China based on mitochondrial DNA D-loop region. *Biodiversity Science*, 25, 540–548. (in Chinese with English abstract) [贾晓旭, 唐修君, 樊艳凤, 陆俊贤, 黄胜海, 葛庆联, 高玉时, 韩威 (2017) 华东地区地方鸡品种mtDNA控制区遗传多样性. *生物多样性*, 25, 540–548.]
- Kameshpandian P, Thomas S, Nagarajan M (2016) Genetic diversity and relationship of Indian Muscovy duck populations. *Mitochondrial DNA Part A*, 29, 1–5.
- Li SZ (2005) *Bencao Gangmu*, 2nd edn. People's Medical Publishing House, Beijing. (in Chinese) [李时珍 (2005) 本草纲目(第2版). 人民卫生出版社, 北京.]
- Lin MM, Wang GQ, He ZG, Ma P, Liu Y (2017) Genetic diversity of Tianshui black-bone chicken based on DNA D-loop sequences. *China Poultry*, 39(1), 57–59. (in Chinese) [林萌萌, 王国琪, 何振刚, 马平, 刘玉 (2017) 天水乌鸡线粒体DNA D-loop序列遗传多样性分析. *中国家禽*, 39(1), 57–59.]
- Liu HT (2006) The formation, utilization and development of Dehua black-bone chicken. *Fujian Journal of Animal Husbandry and Veterinary Medicine*, 2(S1), 50–52. (in Chinese) [刘鸿涛 (2006) 德化黑鸡的形成、利用现状与发展思路. *福建畜牧兽医*, 2(S1), 50–52.]
- Liu YP (2002) Genetic Diversity of Chinese Black-bone Chickens and Origin of Domestic Chickens. PhD dissertation, Sichuan Agricultural University, Ya'an, Sichuan. (in Chinese with English abstract) [刘益平 (2002) 中国乌骨鸡遗传多样性及家鸡起源研究. 博士学位论文, 四川农业大学, 四川雅安.]
- Liu YP, Wu GS, Yao YG, Miao YW, Luikart GD, Baig M, Pereira AB, Ding ZL, Palanichamy MG, Zhang YP (2006) Multiple maternal origins of chickens: Out of the Asian jungles. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 38, 12–19.
- Miao YW, Sun LM, Tong JJ, Li DL, Yuan YY, Yang MC, Hao

- WF, Huo JL, Yang R, Yu SL (2013) Maternal genetic analysis of Puer Maojiao and Nanjian Lver black-bone chicken using mtDNA D-loop sequences. *Acta Ecologiae Animalis Domastici*, 34(7), 10–14. (in Chinese with English abstract) [苗永旺, 孙利民, 童晶晶, 李大林, 袁跃云, 杨满灿, 郝伟峰, 霍金龙, 杨润, 余仕亮 (2013) 普洱毛脚乌鸡与南涧绿耳乌鸡线粒体DNA母系遗传分析. *家畜生态学报*, 34(7), 10–14.]
- Peters J, Lebrasseur O, Deng H, Larson D (2016) Holocene cultural history of red jungle fowl (*Gallus gallus*) and its domestic descendant in East Asia. *Quaternary Science Reviews*, 142, 102–119.
- Ren G, Ma H, Ma C, Wang W, Chen W, Ma L (2016) Genetic diversity and population structure of *Portunus sanguinolentus* (Herbst, 1783) revealed by mtDNA COI sequences. *Mitochondrial DNA Part A: DNA Mapping, Sequencing, and Analysis*, 28, 740–746.
- Rousset F (1997) Genetic differentiation and estimation of gene flow from F-statistics under isolation by distance. *Genetics*, 145, 1219–1228.
- Rozas J, Ferrer-Mata A, Sánchez-DelBarrio JC, Guirao-Rico S, Librado P, Ramos-Onsins SE, Sánchez-Gracia A (2017) DnaSP 6: DNA sequence polymorphism analysis of large datasets. *Molecular Biology Evolution*, 34, 3299–3302.
- Tamura K, Stecher G, Peterson D, Filipiński A, Kumar S (2013) MEGA6: Molecular Evolutionary Genetics Analysis Version 6.0. *Molecular Biology & Evolution*, 30, 2725–2729.
- Thompson JD, Gibson TJ, Plewniak F, Jeanmougin F, Higgins DG (1997) The CLUSTAL\_X windows interface: Flexible strategies for multiple sequence alignment aided by quality analysis tools. *Nucleic Acids Research*, 25, 4876–4882.
- Tu YJ, Gao YS, Su YJ, Wang KH, Tong HB (2011) Genetic diversity and phylogenetic analysis of *COI* gene in some indigenous chicken breeds. *Journal of Anhui Agricultural University*, 38, 39–42. (in Chinese with English abstract) [屠云洁, 高玉时, 苏一军, 王克华, 童海兵 (2011) 我国部分地方鸡种 *COI* 基因多态性及其分子系统进化研究. *安徽农业大学学报*, 38, 39–42.]
- Wang L, Li Q, Kong LF, Yu H (2018) Population genetic structure and demographic history of *Barbatia virescens* along Chinese coast based on mitochondrial *COI* sequences. *Oceanologia et Limnologia Sinica*, 49, 87–95. (in Chinese with English abstract) [王玲, 李琪, 孔令锋, 于红 (2018) 基于 *COI* 基因的中国沿海青蚶野生群体遗传结构及种群动态研究. *海洋与湖沼*, 49, 87–95.]
- Wei L, Liu SG, Shi XW (2008) Genetic diversity of the Xuefeng black bone chicken based on microsatellite markers. *Biodiversity Science*, 16, 503–508. (in Chinese with English abstract) [魏麟, 刘胜贵, 史宪伟 (2008) 雪峰乌骨鸡自然群体遗传多样性的微卫星分析. *生物多样性*, 16, 503–508.]
- Wu HH, Xie RQ (1999) The origin, history and usage of black-bone chickens. *Guide to Chinese Poultry*, 16(11), 56. (in Chinese) [吾豪华, 谢若泉 (1999) 乌鸡产地、历史及作用浅议. *中国家禽导刊*, 16(11), 56.]
- Xiang H, Gao J, Yu B, Xiang H, Gao JQ, Yu BQ, Zhou H, Cai DW, Zhang YW, Chen XY, Wang X, Hofreiter M, Zhao XB (2014) Early Holocene chicken domestication in northern China. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 111, 17564–17569.
- Xu WJ, Zhu WQ, Shu JT, Song C, Chen KW (2014) Study on genetic diversity and phylogenetic evolution in Chinese main black-bone chicken. *Chinese Journal of Animal Science*, 50(23), 10–14. (in Chinese with English abstract) [徐文娟, 朱文奇, 束婧婷, 宋迟, 陈宽维 (2014) 我国主要乌骨鸡品种遗传多样性和系统进化研究. *中国畜牧杂志*, 50(23), 10–14.]
- Yuan J (2010) Zooarchaeological study on the domestic animals in ancient China. *Quaternary Science*, 30, 298–306. (in Chinese with English abstract) [袁靖 (2010) 中国古代家养动物的动物考古学研究. *第四纪研究*, 30, 298–306.]
- Zhang T, Du W, Lu H, Wang L (2018) Genetic diversity of mitochondrial DNA of Chinese black-bone chicken. *Brazilian Journal of Poultry Science*, 20, 565–572.

(责任编辑: 曲鲁江 责任编辑: 时意专)

## 附录 Supplementary Material

### 附录1 GenBank中下载的家鸡和红原鸡*COI*基因信息

Appendix 1 The *COI* gene information of domestic and red junglefowls downloaded from GenBank

<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2019013-1.pdf>

### 附录2 家鸡(含乌骨鸡)和红原鸡线粒体*COI*基因的单倍型及其在不同品种的分布

Appendix 2 Variable sites and distributions of 41 *COI* haplotypes, and frequency of occurrence among domestic chickens (including black-bone chicken) and red junglefowls

<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2019013-2.pdf>

### 附录3 384只鸡*COI*基因片段邻接树(支持率 $\geq 50\%$ )

Appendix 3 Neighbor-joining tree of *COI* gene of 384 chickens (cut-off value  $\geq 50\%$ )

<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2019013-3.pdf>

翁茁先, 黄佳琼, 张仕豪, 余锴纯, 钟福生, 黄勋和, 张彬. 利用线粒体 *COI* 基因揭示中国乌骨鸡遗传多样性和群体遗传结构. 生物多样性, 2019, 27(6): 667–676.

<http://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2019013>

**附录1 GenBank下载的家鸡和红原鸡*COI*基因信息表**

**Appendix 1 The *COI* gene information of domestic and red junglefowls downloaded from GenBank**

序号	类型	GenBank 登录号	来源	参考文献
No.	Type	GenBank accession no.	Origin	References
1	家鸡	GU261683	新疆	Miao et al, 2013
2	家鸡	KT283576	辽宁	Gu J, Li S, 2015. Direct Submission.
3	家鸡	KT283576	辽宁	Gu J, Li S, 2015. Direct Submission.
4	家鸡		辽宁	Huang et al, 2018
5	家鸡		辽宁	Huang et al, 2018
6	家鸡	GU261694	河北	Miao et al, 2013
7	家鸡		山东	Huang et al, 2018
8	家鸡		山东	Huang et al, 2018
9	家鸡		山东	Huang et al, 2018
10	家鸡		山东	Huang et al, 2018
11	家鸡		山东	Huang et al, 2018
12	家鸡		山东	Huang et al, 2018
13	家鸡		山东	Huang et al, 2018
14	家鸡	GU261679	河南	Miao et al, 2013
15	家鸡	GU261686	河南	Miao et al, 2013
16	家鸡	GU261678	河南	Miao et al, 2013
17	家鸡		河南	Huang et al, 2018
18	家鸡		河南	Huang et al, 2018
19	家鸡		河南	Huang et al, 2018
20	家鸡		河南	Huang et al, 2018
21	家鸡		河南	Huang et al, 2018
22	家鸡	GU261701	河南	Miao et al, 2013
23	家鸡		河南	Huang et al, 2018
24	家鸡		河南	Huang et al, 2018
25	家鸡	KP742951	江苏	Zhao & Fan, 2015 Direct submission
26	家鸡		安徽	Huang et al, 2018
27	家鸡		安徽	Huang et al, 2018
28	家鸡		安徽	Huang et al, 2018
29	家鸡		安徽	Huang et al, 2018
30	家鸡		安徽	Huang et al, 2018

翁茁先, 黄佳琼, 张仕豪, 余锴纯, 钟福生, 黄勋和, 张彬. 利用线粒体 *COI* 基因揭示中国乌骨鸡遗传多样性和群体遗传结构. 生物多样性, 2019, 27(6): 667–676.

<http://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2019013>

序号	类型	GenBank 登录号	来源	参考文献
No.	Type	GenBank accession no.	Origin	References
31	家鸡		安徽	Huang et al, 2018
32	家鸡		安徽	Huang et al, 2018
33	家鸡		湖北	Huang et al, 2018
34	家鸡		湖北	Huang et al, 2018
35	家鸡		湖北	Huang et al, 2018
36	家鸡	GU261677	浙江	Miao et al, 2013
37	家鸡		浙江	Huang et al, 2018
38	家鸡		浙江	Huang et al, 2018
39	乌骨鸡	GU261675	湖南	Miao et al, 2013
40	家鸡	KF981434	湖南	Liu et al, 2016
41	家鸡	KM886936	湖南	Lin et al, 2014. Direct submission
42	家鸡	KM886937	湖南	Lin et al, 2014. Direct submission
43	家鸡	KF826490	湖南	Liu et al, 2016
44	家鸡	KF954727	湖南	Yu et al, 2016
45	家鸡	KP244335	湖南	He JH, 2014. Direct submission
46	家鸡		湖南	Huang et al, 2018
47	家鸡		湖南	Huang et al, 2018
48	家鸡	GU261681	湖南	Miao et al, 2013
49	家鸡		湖南	Huang et al, 2018
50	家鸡		湖南	Huang et al, 2018
51	家鸡		湖南	Huang et al, 2018
52	乌骨鸡	KJ778617	江西	Wang et al, 2016
53	家鸡		江西	Huang et al, 2018
54	家鸡		江西	Huang et al, 2018
55	家鸡		江西	Huang et al, 2018
56	家鸡		江西	Huang et al, 2018
57	家鸡		江西	Huang et al, 2018
58	家鸡		江西	Huang et al, 2018
59	家鸡		江西	Huang et al, 2018
60	红原鸡	GU261695	云南	Miao et al, 2013
61	红原鸡	GU261704	云南	Miao et al, 2013

翁茁先, 黄佳琼, 张仕豪, 余锴纯, 钟福生, 黄勋和, 张彬. 利用线粒体 *COI* 基因揭示中国乌骨鸡遗传多样性和群体遗传结构. 生物多样性, 2019, 27(6): 667–676.

<http://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2019013>

序号	类型	GenBank 登录号	来源	参考文献
No.	Type	GenBank accession no.	Origin	References
62	红原鸡	GU261702	云南	Miao et al, 2013
63	红原鸡	GU261690	云南	Miao et al, 2013
64	红原鸡	GU261706	云南	Miao et al, 2013
65	红原鸡	GU261692	云南	Miao et al, 2013
66	红原鸡	GU261693	云南	Miao et al, 2013
67	乌骨鸡	GU261699	云南	Miao et al, 2013
68	乌骨鸡	GU261712	云南	Miao et al, 2013
69	乌骨鸡	GU261688	云南	Miao et al, 2013
70	乌骨鸡	GU261689	云南	Miao et al, 2013
71	乌骨鸡	GU261718	云南	Miao et al, 2013
72	家鸡	GU261684	云南	Miao et al, 2013
73	家鸡	GU261705	云南	Miao et al, 2013
74	家鸡	GU261714	云南	Miao et al, 2013
75	家鸡	GU261713	云南	Miao et al, 2013
76	家鸡	DQ648776	云南	Tong et al, 2006
77	家鸡	GU261711	云南	Miao et al, 2013
78	家鸡	GU261717	云南	Miao et al, 2013
79	家鸡	GU261676	云南	Miao et al, 2013
80	家鸡	GU261710	云南	Miao et al, 2013
81	家鸡	GU261719	云南	Miao et al, 2013
82	家鸡	GU261715	云南	Miao et al, 2013
83	家鸡	KF939304	云南	Yan et al, 2016
84	家鸡		广东	Huang et al, 2018
85	家鸡		广东	Huang et al, 2018
86	家鸡	KM096864	广东	Huang et al, 2016
87	家鸡		广东	Huang et al, 2018
88	家鸡	KP681580	广西	Zhang et al, 2014. Direct Submission
89	红原鸡		广西	Huang et al, 2018
90	红原鸡		广西	Huang et al, 2018
91	家鸡	KM433666	广西	Xie et al, 2016
92	家鸡	KP681581	广西	Zhang et al, 2015. Direct submission



翁茁先, 黄佳琼, 张仕豪, 余锴纯, 钟福生, 黄勋和, 张彬. 利用线粒体 *COI* 基因揭示中国乌骨鸡遗传多样性和群体遗传结构. 生物多样性, 2019, 27(6): 667–676.

<http://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2019013>

序号	类型	GenBank 登录号	来源	参考文献
No.	Type	GenBank accession no.	Origin	References
93	家鸡	KP269069	广西	Zhang et al, 2014. Direct Submission
94	家鸡		广西	Huang et al, 2018
95	家鸡		广西	Huang et al, 2018
96	家鸡		广西	Huang et al, 2018
97	家鸡		广西	Huang et al, 2018
98	家鸡		广西	Huang et al, 2018
99	红原鸡	GU261674	海南	Miao et al, 2013
100	红原鸡	GU261696	海南	Miao et al, 2013
101	家鸡	AB086102	日本	Wada et al, 2014
102	红原鸡	GU261707	印度	Miao et al, 2013
103	红原鸡	GU261708	印度	Miao et al, 2013
104	家鸡	GU261709	印度	Miao et al, 2013
105	家鸡	HQ857209	印度	Miao et al, 2013
106	家鸡	HQ857210	印度	Miao et al, 2013
107	家鸡	HQ857211	印度	Miao et al, 2013
108	家鸡	HQ857212	印度	Miao et al, 2013
109	家鸡	GU261698	印度	Miao et al, 2013
110	家鸡	GU261680	印度	Miao et al, 2013
111	家鸡	GU261697	印度	Miao et al, 2013
112	家鸡	GU261685	印度	Miao et al, 2013
113	红原鸡	GU261703	缅甸	Miao et al, 2013
114	红原鸡	GU261716	缅甸	Miao et al, 2013
115	家鸡	GU261691	缅甸	Miao et al, 2013
116	家鸡	GU261700	缅甸	Miao et al, 2013
117	红原鸡	AP003321	老挝	Nishibori et al, 2005
118	家鸡	AP003319	老挝	Nishibori et al, 2003
119	家鸡	GU261682	老挝	Miao et al, 2013
120	家鸡	GU261687	老挝	Miao et al, 2013
121	红原鸡		泰国	Huang et al, 2018
122	红原鸡		泰国	Huang et al, 2018
123	红原鸡		泰国	Huang et al, 2018

翁茁先, 黄佳琼, 张仕豪, 余锴纯, 钟福生, 黄勋和, 张彬. 利用线粒体 *COI* 基因揭示中国乌骨鸡遗传多样性和群体遗传结构. 生物多样性, 2019, 27(6): 667–676.  
<http://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2019013>

序号	类型	GenBank 登录号	来源	参考文献
No.	Type	GenBank accession no.	Origin	References
124	红原鸡		泰国	Huang et al, 2018
125	红原鸡		泰国	Huang et al, 2018
126	红原鸡		泰国	Huang et al, 2018
127	红原鸡	NC_007236	菲律宾	Nishibori et al, 2005
128	红原鸡	NC_007237	印度尼西亚	Nishibori et al, 2005

## 参考文献

- Huang XH, Wu YJ, Miao YW, Peng MS, Chen X, He DL, Suwannapoom C, Du BW, Li XY, Weng ZX, Jin SH, Song JJ, Wang MS, Chen JB, Li WN, Otecko NO, Geng ZY, Qu XY, Wu YP, Yang XR, Jin JQ, Han JL, Zhong FS, Zhang XQ, Zhang YP (2018) Was chicken domesticated in northern China? New evidence from mitochondrial genomes. *Science Bulletin*, 63, 743–746.
- Huang XH, Zhong FS, Li WN, Chen JB, Yao QF (2014) Complete mitochondrial genome of the Wuhua three-yellow chicken (*Gallus gallus domesticus*). *Mitochondrial DNA Part A*, 27, 1311–1312.
- Liu LL, Xie HB, Yang YS, Yu QF, He JH (2016) The complete mitochondrial genome of the Xuefeng black-boned chicken. *Mitochondrial DNA Part A*, 27, 30–31.
- Liu LL, Xie HB, Yu QF, He SP, He JH (2016) Determination and analysis of the complete mitochondrial genome sequence of Taoyuan chicken. *Mitochondrial DNA Part A*, 27, 371–372.
- Miao YW, Peng MS, Wu GS, Ouyang YN, Yang ZY, Yu N (2013) Chicken domestication: An updated perspective based on mitochondrial genomes. *Heredity*, 110, 277–282.
- Nishibori M, Hanazono M, Yamamoto Y, Tsudzuki M, Yasue H (2003) Complete nucleotide sequence of mitochondrial DNA in White Leghorn and White Plymouth Rock chickens. *Animal Science Journal*, 74, 437–439.
- Nishibori M, Shimogiri T, Hayashi T, Yasue H (2010) Molecular evidence for hybridization of species in the genus *Gallus* except for *Gallus varius*. *Animal Genetics*, 36, 367–375.
- Tong XM, Liang Y, Wang W, Xu SQ, Yu J (2006) Complete sequence and gene organization of the Tibetan chicken mitochondrial genome. *Hereditas (Beijing)*, 28, 769–777.
- Wade AJ, French NA, Ireland GW (2014) The potential for archiving and reconstituting valuable strains of turkey (*Meleagris gallopavo*) using primordial germ cells. *Poultry Science*, 93, 799–809.
- Wang SG, Wang BH, Wang F, Wu ZQ (2016) Complete mitochondrial genome of *Gallus domesticus* (*Galliformes: Phasianidae*). *Mitochondrial DNA Part A*, 27, 978–979.
- Xie Z, Zhang Y, Deng X, Xie Z, Liu J, Huang L (2016) Molecular characterization of the Cenxi classical three-buff chicken (*Gallus gallus domesticus*) based on mitochondrial DNA. *Mitochondrial DNA Part A*, 27, 3968–3970.
- Yan ML, Ding SP, Ye SH, Wang CG, He BL, Yuan ZD (2016) The complete mitochondrial genome sequence of the Daweishan Mini chicken. *Mitochondrial DNA Part A*, 27, 138–139.
- Yu QF, Liu LL, Fu CX, He SP, Li S, He JH (2016) The complete mitochondrial genome of the Huang Lang chicken. *Mitochondrial DNA Part A*, 27, 216–217.



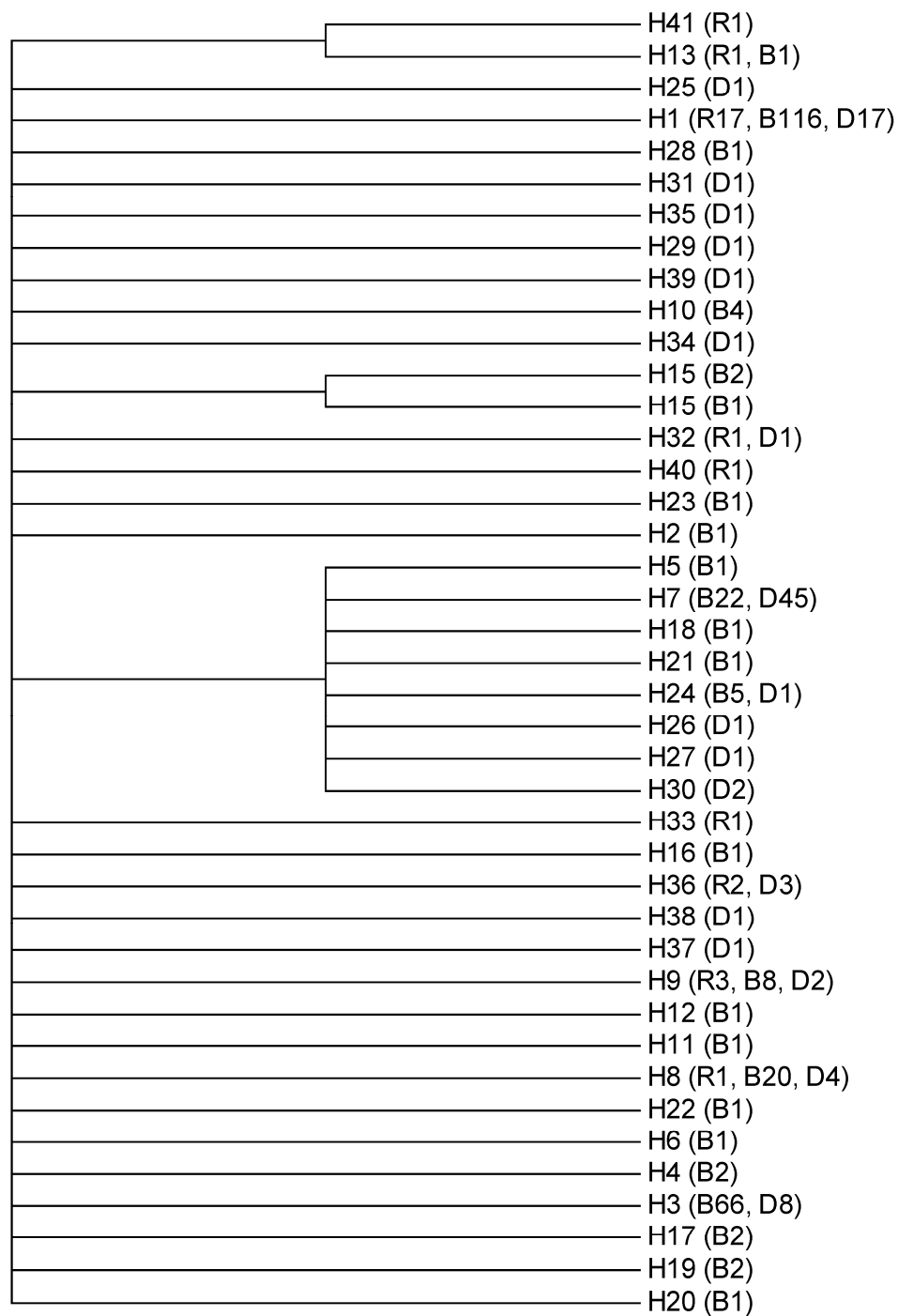
翁茁先, 黄佳琼, 张仕豪, 余锴纯, 钟福生, 黄勋和, 张彬. 利用线粒体 *COI* 基因揭示中国乌骨鸡遗传多样性和群体遗传结构. 生物多样性, 2019, 27(6): 667–676.

<http://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2019013>

单倍型	变异位点	单倍型在品种的分布(频率)	合计
Haplotype	Variation sites	Haplotype distribution in breeds (frequency)	Total
H31	..... A.....	DC1	1
H32	..... C.....	Red1, DC1	2
H33	.... C..... A...G.....	Red1	1
H34	... A.....	DC1	1
H35	..... A.....	DC1	1
H36	..... G.....	Red2, DC3	5
H37	..... A..... G..... T.	DC1	1
H38	..... G..... T.....	DC1	1
H39	..... T..... T....	DC1	1
H40	..... A.....	Red1	1
H41	..... T..... C...	Red1	1

翁茁先, 黄佳琼, 张仕豪, 余锴纯, 钟福生, 黄勋和, 张彬. 利用线粒体 *COI* 基因揭示中国乌骨鸡遗传多样性和群体遗传结构. 生物多样性, 2019, 27(6): 667–676.

<http://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2019013>



附录3 384只鸡*COI*基因片段邻接树(支持率  $\geq 50\%$ )

Appendix 3 Neighbor-joining tree of *COI* gene of 384 chickens (cut-off value  $\geq 50\%$ )





•研究简报•

# 生物多样性保护优先区对重庆苔藓植物多样性保护的重要性

刘 艳\* 杨钰爽

(重庆师范大学生命科学学院, 重庆 401331)

**摘要:** 生物多样性保护优先区的生物多样性十分丰富, 对于生物多样性保护具有重要意义。本文基于野外调查数据和文献资料, 整合大巴山和武陵山两个中国生物多样性保护优先区重庆境内的苔藓植物名录, 通过分析物种丰富度、中国特有种和受威胁物种, 比较了这两个地区的苔藓植物组成特点和相似性。结果显示, 两个保护优先区重庆境内共有苔藓植物77科221属722种, 其物种数分别占重庆市和中国苔藓植物总种数的76.0%和23.9%。两个区域分布有中国特有苔藓植物56种, 占中国苔藓植物总种数的1.9%; 分布有极危苔藓植物1种、濒危4种和易危3种。科、属、种的Jaccard相似性系数分别为0.7、0.6和0.3, 表明两个区域物种组成差异较大。大巴山和武陵山两个中国生物多样性保护优先区都具有较高的苔藓植物物种多样性, 其种类组成具有一定代表性, 对重庆市和中国苔藓植物多样性保护具有重要价值。

**关键词:** 苔藓植物; 生物多样性; 物种丰富度; 大巴山; 武陵山

## Importance of conservation priority areas for bryophyte biodiversity in Chongqing

Yan Liu\*, Yushuang Yang

College of Life Sciences, Chongqing Normal University, Chongqing 401331

**Abstract:** Biodiversity is especially rich in conservation priority areas. Based on field investigations and available literature, a bryophyte checklist was compiled for the Dabashan and Wulingshan conservation priority areas in Chongqing, China. Species richness and abundance of endemic and threatened species were analyzed. Species compositions were also compared between the two areas. In total, 722 species in 221 genera and 77 families were recorded across the two areas, accounting for 76.0% and 23.9% of all bryophyte species in Chongqing and in China, respectively. Among these, 56 species are endemic to China. One critically endangered (CR), four endangered (EN) and three vulnerable (VU) bryophytes were also found in the two areas. The Jaccard similarity coefficients between the two areas were calculated to be 0.7, 0.6 and 0.3 at the family, genus and species levels, respectively, indicating the big difference of species composition. Dabashan and Wulingshan both have relatively high bryophyte diversity and representative species composition. They are important priority areas not only for Chongqing, but also for overall biodiversity conservation in China.

**Key words:** bryophytes; biodiversity; species richness; Dabashan; Wulingshan

生物多样性保护优先区代表典型的生态系统类型, 是关键物种分布区或生态环境脆弱区, 其生物多样性十分丰富, 对于生物多样性保护具有重要意义(李俊生, 2016)。苔藓植物由于个体通常较小,

分类鉴定困难, 在生物多样性保护优先区的生物类群研究中常常不受关注, 目前仅见个别报道(Sim-Sim et al, 2014; Silva & Pôrto, 2015; 刘艳等, 2016)。事实上, 苔藓植物物种多样性仅次于被子植

收稿日期: 2019-02-22; 接受日期: 2019-05-07

基金项目: 重庆市自然科学基金(cstc2016jcyjA0031)和重庆市教委科学技术研究项目(KJ1703064)

\* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: tracy-moss@hotmail.com

物,在陆生植物中居第二位(Goffinet et al, 2009),是陆生生态系统的重要组成成分,在全球碳氮循环、群落演替、水土保持等方面发挥着重要生态功能(Turetsky, 2003; Tuba et al, 2011)。全球苔藓植物多样性分布格局不同于维管植物(Shaw et al, 2005; Geffert et al, 2013; Möls et al, 2013),其热点地区与Myers等(2000)提出的全球25个生物多样性热点地区存在差异(Vanderpoorten & Hallingbäck, 2009; Hallingbäck & Tan, 2010; Patiño & Vanderpoorten, 2018)。综上,研究生物多样性保护优先区的苔藓植物多样性对于苔藓植物多样性保护具有重要科学价值。

《中国生物多样性保护行动计划(2011–2030年)》划定了32个陆地生物多样性保护优先区,其中大巴山和武陵山两个保护优先区各有一部分位于重庆市境内(中华人民共和国环境保护部, 2011),它们对于西南地区的生物多样性保护具有重要意义(史雪威等, 2018)。根据作者初步统计,重庆市目前有苔藓植物90科262属950种,其中绝大部分数据来源于上述两个保护优先区的相关报道。因此,分析两个保护优先区的苔藓植物组成,将有利于弄清苔藓植物在重庆的分布格局,量化生物多样性保护优先区对重庆苔藓植物多样性保护的贡献。

本文基于作者近年野外调查数据和文献资料,整合了大巴山和武陵山两个中国生物多样性保护优先区重庆境内的苔藓植物名录,通过分析物种丰富度、中国特有种和受威胁物种,比较其组成特点和相似性,探讨以下两个问题:(1)两个保护优先区重庆境内的苔藓植物是否具有较高的物种多样性水平;(2)两个区域的苔藓植物组成差异(或相似性程度),以评价生物多样性保护优先区对于苔藓植物多样性保护的价值,为苔藓植物生物多样性研究和保护提供科学依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 研究地概况

根据《中国生物多样性保护优先区范围》(环境保护部2015年第94号公告),大巴山生物多样性保护优先区涉及重庆东北部的城口县、巫山县、巫溪县和开县的部分乡镇,其中包括大巴山、雪宝山、五里坡和阴条岭4个国家级自然保护区,属北亚热带季风气候;武陵山生物多样性保护优先区涉及重

庆东南部的黔江区、石柱县、秀山县、酉阳县、彭水县和南部南川区、江津区、武隆县的部分乡镇,其中包括金佛山国家级自然保护区和7个市级自然保护区,属中亚热带季风气候。从地理上看,两个生物多样性保护优先区均属于中国中南西部山地丘陵地区。

### 1.2 数据来源

考虑到相关文献资料的准确性,大巴山保护优先区重庆境内的苔藓植物数据选取了笔者对重庆市城口县大巴山国家级自然保护区(31°37′–32°12′ N, 108°27′–109°16′ E)的研究工作,由作者已报道数据(刘艳等, 2016)和近两年的补充调查数据(附录1)共同组成。大巴山国家级自然保护区面积136,017 km<sup>2</sup>,是大巴山保护优先区重庆境内其余3个国家级自然保护区面积总和的1.68倍(李俊生, 2016),且与其余3个保护区的纬度十分接近。因此,该保护区苔藓植物物种多样性能够较好反映大巴山保护优先区重庆境内的苔藓植物组成特点。尽管贾渝等(2014)对重庆市巫山县、巫溪县、开县和城口县的苔藓植物也有记录,但考虑到无法确定其具体采集地点是否在大巴山保护优先区内,因此本文未将上述记录包括在内。武陵山保护优先区的苔藓植物数据来自南川金佛山国家级自然保护区(胡晓云和吴鹏程, 1991)、武隆县乌江以南的乡镇(Jia et al, 1999)、酉阳大板营市级自然保护区、秀山太阳山市级自然保护区和黔江区(熊源新, 2007)的研究资料。这些区域的地理范围大致为28°17′–29°52′ N, 106°55′–109°04′ E。根据中华人民共和国环境保护部发布的“中国生物多样性保护优先区域分布图”,利用ArcGIS 10.2制作了大巴山和武陵山两个生物多样性保护优先区在重庆境内的大致分布图(图1)。

参照文献(贾渝和何思, 2013; Goffinet & Buck, 2018)对所有苔藓植物学名、异名和分类系统进行统一处理。中国苔藓植物物种数参照目前最完整的名录(贾渝和何思, 2013)。参照《中国高等植物受威胁物种名录》(覃海宁等, 2017)确定受威胁苔藓植物。考虑到生物多样性保护优先区的价值在于投入最小保护成本保护更多的生物多样性(Myers et al, 2000),因此采用Jaccard相似性系数(J) (Jaccard, 1912)对两个保护优先区的苔藓植物物种组成进行比较,以评价其对重庆市苔藓植物多样性保护的重要性。若两个区域的物种相似性程度较低,则说明

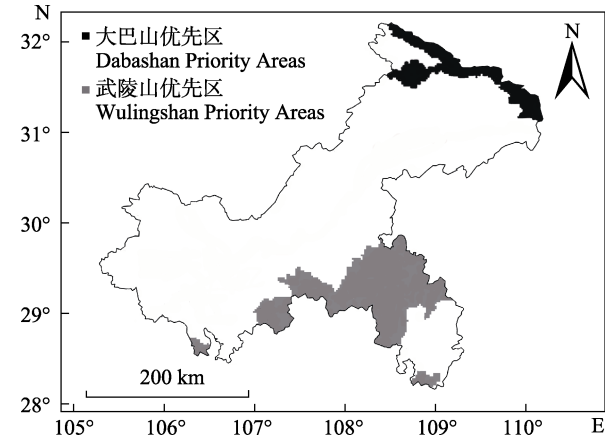


图1 大巴山和武陵山生物多样性保护优先区重庆境内的分布图

Fig. 1 Map of Dabashan and Wulingshan priority areas for biodiversity conservation in Chongqing

两者的物种组成具有代表性, 对生物多样性保护均具有重要贡献。反之则说明两者的物种组成趋同, 那么在有限保护成本的前提下, 可以考虑选择物种多样性水平相对较高的区域优先进行保护。J = c/(a + b - c), 式中a为地区A的种(属或科)数, b为地区B的种(属或科)数, c为地区A和B的共有种(属或科)数。Jaccard相似性系数介于0到1之间。其值越接近1, 表明两个地区分类单元的相似性程度越高。

## 2 结果

### 2.1 物种丰富度

大巴山和武陵山两个保护优先区重庆境内共有苔藓植物77科221属722种, 其物种数分别占重庆市和中国苔藓植物总数的76.0%和23.9%。其中, 大巴山国家级自然保护区有苔藓植物67科165属427种, 包括苔类22科32属86种, 藓类43科131属339种, 角苔类2科2属2种, 物种数占重庆市苔藓植物总数

的44.9%。武陵山保护优先区重庆境内的苔藓植物有67科189属517种, 包括苔类23科35属102种, 藓类43科153属414种, 角苔类1科1属1种, 物种数占重庆市苔藓植物总数的54.4%。

### 2.2 中国特有种

大巴山和武陵山两个保护优先区共有56种中国特有苔藓植物, 占中国苔藓植物总数的1.9%。其中, 大巴山分布有39个特有种, 武陵山分布有29个特有种。

### 2.3 受威胁物种

大巴山和武陵山两个保护优先区重庆境内共有受威胁苔藓植物8种, 占重庆市有分布的中国受威胁苔藓植物(包括极危(CR) 1种、濒危(EN) 6种和易危(VU) 5种)总数的66.7%。其中, 大巴山有濒危2种、易危3种; 武陵山有极危1种和濒危2种(表1)。两个区域无相同的受威胁物种。

### 2.4 组成特点和相似性

从科的组成上看, 大巴山保护优先区重庆境内苔藓植物物种数≥ 10种的科有15科共278种, 占该地区苔藓植物总数的65.1% (图2a)。武陵山保护优先区重庆境内苔藓植物物种数≥ 10种的科有17科共340种, 占该地区苔藓植物总数的65.8% (图2b)。两个区域物种数≥ 10种的科的Jaccard相似性系数为0.5。

从属的组成上看, 大巴山保护优先区重庆境内的苔藓植物物种数≥ 10种的属有6属共82种, 分别为: 青藓属(*Brachythecium*, 28种)、真藓属(*Bryum*, 12种)、绢藓属(*Entodon*, 11种)、光萼苔属(*Porella*, 11种)、匐灯藓属(*Plagiomnium*, 10种)、耳叶苔属(*Frullania*, 10种), 占该地区苔藓物种总数的19.2%。武陵山保护优先区重庆境内的苔藓植物物种数≥ 10种的属有9属共116种, 分别为: 青藓属(21种)、凤尾

表1 大巴山和武陵山两个中国生物多样性保护优先区重庆境内的受威胁苔藓植物

Table 1 Threatened bryophytes in Dabashan and Wulingshan priority areas for China biodiversity conservation in Chongqing

编号 No.	等级 Category	种名 Species	分布 Distribution	保护优先区 Priority areas
1	极危 Critically Endangered	滇西高领藓 <i>Glyphomitrium minutissimum</i>	南川金佛山 Mt. Jinfo, Nanchuan	武陵山 Wulingshan
2	濒危 Endangered	无脊耳叶苔 <i>Frullania sinosphaerantha</i>	城口大巴山 Mt. Dabashan, Chengkou	大巴山 Dabashan
3	濒危 Endangered	圆叶叶苔 <i>Jungermannia orbicularifolia</i>	酉阳大板营 Dabanying, Youyang	武陵山 Wulingshan
4	濒危 Endangered	卷叶木灵藓 <i>Orthotrichum revolutum</i>	城口大巴山 Mt. Dabashan, Chengkou	大巴山 Dabashan
5	濒危 Endangered	西藏墙藓 <i>Tortula thomsonii</i>	南川金佛山 Mt. Jinfo, Nanchuan	武陵山 Wulingshan
6	易危 Vulnerable	带叶牛舌藓 <i>Anomodon perlinguatus</i>	城口大巴山 Mt. Dabashan, Chengkou	大巴山 Dabashan
7	易危 Vulnerable	短齿疣鳞苔 <i>Cololejeunea sphaerodonta</i>	城口大巴山 Mt. Dabashan, Chengkou	大巴山 Dabashan
8	易危 Vulnerable	圆基耳叶苔 <i>Frullania wangii</i>	城口大巴山 Mt. Dabashan, Chengkou	大巴山 Dabashan



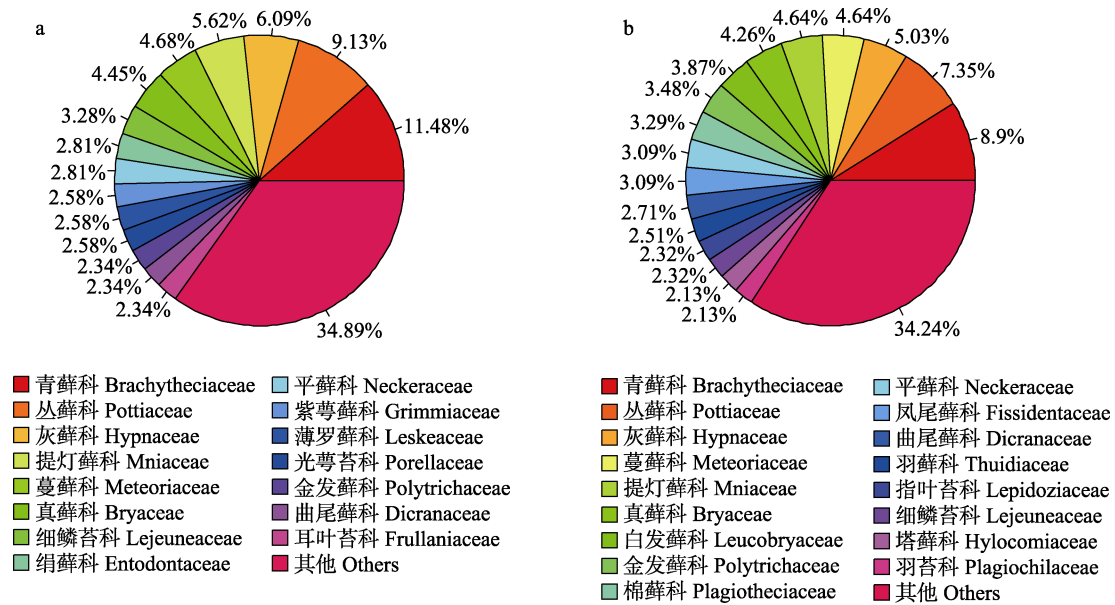


图2 大巴山(a)和武陵山(b)生物多样性保护优先区重庆境内苔藓植物含10种以上的科及其物种所占比例

Fig. 2 Bryophyte families with more than 10 species and their species percentages in Dabashan (a) and Wulingshan (b) priority areas for biodiversity conservation in Chongqing

藓属(*Fissidens*, 16种)、棉藓属(*Plagiothecium*, 13种)、真藓属(12种)、灰藓属(*Hypnum*, 12种)、曲尾藓属(*Dicranum*, 11种)、鞭苔属(*Bazzania*, 11种)、曲柄藓属(*Campylopus*, 10种)、羽苔属(*Plagiochila*, 10种), 占该地区苔藓物种总数的22.4%。对比发现, 除青藓属和真藓属外, 上述两个保护优先区的苔藓植物物种数 $\geq 10$ 种的属均不相同, Jaccard相似性系数为0.2。

从科、属、种相似性程度看, 两个保护优先区重庆境内的苔藓植物共有科数为57, Jaccard相似性系数为0.7; 共有属数为133, Jaccard相似性系数为0.6; 共有种数为222, Jaccard相似性系数为0.3。

### 2.5 大巴山国家级自然保护区苔藓植物补充记录

基于近两年野外工作, 补充报道重庆大巴山国家级自然保护区苔藓植物41种(附录1), 包括重庆市苔藓植物新记录科2个, 即烟杆藓科和带藓科; 新记录属3个, 即烟杆藓属(*Buxbaumia*)、大湿原藓属(*Calliergonella*)和兜叶藓属(*Horikawaea*); 新记录种13种, 分别为: 多纹泥炭藓(*Sphagnum multifibrosus*)、筒蒴烟杆藓(*Buxbaumia minakatae*)、钩叶曲尾藓(*Dicranum hamulosum*)、拟毛灯藓(*Rhizomnium pseudopunctatum*)、皱蒴藓(*Aulacomnium palustre*)、镰刀藓(*Drepanocladus aduncus*)、圆叶水灰藓(*Hypogryponum molle*)、紫色水灰藓(*H. purpurascens*)、

缩叶长喙藓(*Rhynchostegium contractum*)、弯叶大湿原藓(*Calliergonella lindbergii*)、矮刺果藓(*Symphodon pygmaeus*)、兜叶藓(*Horikawaea nitida*)和阔瓣裂叶苔(*Lophozia excisa*)。

## 3 讨论

本文基于作者近年野外调查数据和文献资料, 分析了大巴山和武陵山两个中国生物多样性保护优先区重庆境内的苔藓植物物种丰富度和组成差异, 结果表明两个保护优先区都具有较高的苔藓植物物种多样性, 其种类组成具有一定代表性, 对重庆(区域)乃至对中国苔藓植物多样性保护均具有重要科学价值。

物种丰富度和特有性是评价生物多样性保护优先区保护价值的指标之一。大巴山和武陵山两个保护优先区重庆境内的苔藓植物物种数和中国特有种数分别占中国苔藓植物总数的23.9%和1.9%, 这与属于全球25个生物多样性热点地区(Myers et al, 2000)之一的巴西大西洋森林(Atlantic forest)的苔藓植物多样性水平相当(Silva & Pôrto, 2015)。若与该地区的维管植物多样性水平比较(Myers et al, 2000), 苔藓植物多样性则明显较低(Silva & Pôrto, 2015)。对于维管植物多样性保护有重要价值的区域有时不一定适合苔藓植物。例如, 在同一区域保护90%

的维管植物仅能同时保护65%的苔藓植物(Pharo et al, 2000)。造成苔藓植物与维管植物多样性水平在同一保护区域内差异较大的原因,可能与两大类群对生境的要求不同有关。不同于维管植物,苔藓植物多生长在阴暗、潮湿的岩石上或流水边,还可以生长在土壤、树皮、叶片等多种不同基质上,但对土壤营养成分和光照等要求不高,许多种类甚至可以在极端干旱的环境下生存。

本研究结果显示,相对被子植物而言,大巴山和武陵山两个保护优先区重庆境内的苔藓植物特有性水平较低。事实上,全球苔藓植物特有性水平远低于被子植物。这可能是因为苔藓植物进化速率较慢,并且多数种类孢子长距离传播能力较强(Patiño & Vanderpoorten, 2018)。即使是中国特有苔藓植物最丰富的云南省(高杰等, 2016), 特有种也仅占中国苔藓植物种数的6.6%。综上,评价生物多样性保护优先区的苔藓植物多样性水平时,不能简单地与维管植物或其他生物类群的相关指标进行比较,未来需要更多更细致的本底调查数据,才能提出更为科学、客观的评价体系。不同生物类群的保护需要根据其自身独特的生物学特征制定不同的保护措施(Vellak et al, 2010; Möls et al, 2013)。

大巴山和武陵山两个保护优先区重庆境内大多为国家级贫困县,例如城口县、巫溪县、石柱县、彭水县、酉阳县等,长期以来交通不便,经济落后。以作者研究的城口大巴山国家级自然保护区为例,近年来威胁苔藓植物多样性的因素主要为道路建设、房屋建造、乡村旅游开发和水坝建设等。该区域受威胁苔藓植物(表1)中,除带叶牛舌藓(*Anomodon perlinguatus*)外,其余4种仅发现1个分布点,且种群很小。一旦人类活动破坏其栖息地,物种将局部灭绝。此外,季节性暴雨和洪涝等自然干扰对苔藓植物多样性的影响也需要引起注意。因为在重庆境内,苔藓植物群落多分布在溪流两岸岩石或干涸的山间溪流河床的裸露岩石上。在武陵山保护优先区内分布的滇西高领藓(*Glyphomitrium minutissimum*)属于中国16种极危苔藓植物之一(覃海宁等, 2017)。但需要指出的是,该种和西藏墙藓(*Tortula thomsonii*)(EN)在重庆的分布记录来源于近30年前的文献数据(胡晓云和吴鹏程, 1991),目前是否仍有分布、种群大小如何等有待今后实地调查确定。

尽管大巴山和武陵山两个保护优先区在重庆

境内的地理距离较近(最远点间的直线距离约450 km),但研究结果显示,两者的苔藓植物物种组成差异很大。造成这一结果的原因,一方面可能是由于两个区域气候不同。大巴山区地处北亚热带边缘,属于亚热带向暖温带过渡地区,而武陵山区则地处中亚热带。另一方面可能与两个区域的生境差异有关。这一结果从侧面印证了苔藓植物对环境变化十分敏感的观点(Gignac, 2001; Tuba et al, 2011),今后可作为生物多样性保护优先区内良好的生物指示种,开展生物多样性动态监测。

对照《中国生物多样性保护优先区范围》(环境保护部2015年第94号公告),大巴山和武陵山两个保护优先区重庆境内的苔藓植物编目任重道远。例如,大巴山保护优先区内的3个国家级自然保护区(即开县雪宝山国家级自然保护区、巫山五里坡国家级自然保护区、巫溪阴条岭国家级自然保护区),武陵山保护优先区内的黔江区、石柱县、彭水县、江津四面山等地的苔藓植物本底信息还有待进一步完善。相信随着研究的深入,对上述两个保护优先区的苔藓植物多样性及其分布会有更加清晰的认识,对受威胁苔藓植物的评估也能提供更多可靠的依据。

## 参考文献

- Gao J, Zhang X, Zhang P, Liu YH (2016) Geographical distribution pattern of endemic bryophytes in China. *Chinese Journal of Ecology*, 35, 1691–1696. (in Chinese with English abstract) [高杰, 张星, 张鹏, 刘艳红 (2016) 中国苔藓植物特有种的地理分布格局. *生态学杂志*, 35, 1691–1696.]
- Geffert JL, Frahm JP, Barthlott W, Mutke J (2013) Global moss diversity: Spatial and taxonomic patterns of species richness. *Journal of Bryology*, 35, 1–11.
- Gignac LD (2001) Bryophytes as indicators of climate change. *The Bryologist*, 104, 410–420.
- Goffinet B, Buck WR, Shaw AJ (2009) Morphology, anatomy, and classification of the Bryophyta. In: *Bryophyte Biology*, 2nd edn (eds Goffinet B, Shaw AJ), p. 55. Cambridge University Press, Cambridge.
- Goffinet B, Buck WR (2018) Classification of the Bryophyta. <http://bryology.uconn.edu/classification/>. (accessed on 2018-11-24)
- Hallingbäck T, Tan BC (2010) Past and present activities and future strategy of bryophyte conservation. *Phytotaxa*, 9, 266–274.
- Hu XY, Wu PC (1991) Study on the mossflora of Mt. Jinfu, Sichuan Province. *Acta Phytotaxonomica Sinica*, 29, 315–334. (in Chinese with English abstract) [胡晓云, 吴鹏程



- (1991) 四川金佛山藓类植物区系的研究. 植物分类学报, 29, 315–334.]
- Jaccard P (1912) The distribution of the flora of the alpine zone. *New Phytologist*, 11, 37–50.
- Jia Y, He S (2013) *Species Catalogue of China, Vol. 1. Plants: Bryophytes*. Science Press, Beijing. (in Chinese) [贾渝, 何思 (2013) 中国生物物种名录 第一卷 植物: 苔藓植物. 科学出版社, 北京.]
- Jia Y, Ma XT, Ban Q, Li M, Yang GH (2014) *Higher Plants of the Dabashan Mountains*. Science Press, Beijing. (in Chinese) [贾渝, 马欣堂, 班勤, 李敏, 杨改河 (2014) 大巴山地区高等植物名录. 科学出版社, 北京.]
- Jia Y, Wu PC, Wang MZ (1999) Studies on the bryophytes of Sichuan, Southwest China. I. Moss flora of Wulong. *Chenia*, 6, 97–103.
- Li JS, Jin YC, Wang W, Zhao ZP, Wu XP (2016) *Terrestrial Priority Areas for China Biodiversity Conservation*. Science Press, Beijing. (in Chinese) [李俊生, 靳勇超, 王伟, 赵志平, 吴晓蕾 (2016) 中国陆域生物多样性保护优先区域. 科学出版社, 北京.]
- Liu Y, Pi CY, Tian S (2016) Bryophyte biodiversity of the Dabashan National Nature Reserve in Chongqing. *Biodiversity Science*, 24, 244–247. (in Chinese with English abstract) [刘艳, 皮春燕, 田尚 (2016) 重庆大巴山国家级自然保护区苔藓植物多样性. 生物多样性, 24, 244–247.]
- Ministry of Environmental Protection of the People's Republic of China (2011) *China National Biodiversity Conservation Strategy and Action Plan (2011–2030)*. China Environmental Science Press, Beijing. (in Chinese) [中华人民共和国环境保护部 (2011) 中国生物多样性保护战略与行动计划(2011–2030年). 中国环境科学出版社, 北京.]
- Möls T, Vellak K, Vellak A, Ingerpuu N (2013) Global gradients in moss and vascular plant diversity. *Biodiversity and Conservation*, 22, 1537–1551.
- Myers N, Mittermeier RA, Mittermeier CG, da Fonseca GAB, Kent J (2000) Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, 403, 853–858.
- Patiño J, Vanderpoorten A (2018) Bryophyte biogeography. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 37, 175–209.
- Pharo EJ, Beattie AJ, Pressey RL (2000) Effectiveness of using vascular plants to select reserves for bryophytes and lichens. *Biological Conservation*, 96, 371–378.
- Qin HN, Yang Y, Dong SY, He Q, Jia Y, Zhao LN, Yu SX, Liu HY, Liu B, Yan YH, Xiang JY, Xia NH, Peng H, Li ZY, Zhang ZX, He XJ, Yin LK, Lin YL, Liu QR, Hou YT, Liu Y, Liu QX, Cao W, Li JQ, Chen SL, Jin XH, Gao TG, Chen WL, Ma HY, Geng YY, Jin XF, Chang CY, Jiang H, Cai L, Zang CX, Wu JY, Ye JF, Lai YJ, Liu B, Lin QW, Xue NX (2017) Threatened species list of China's higher plants. *Biodiversity Science*, 25, 696–744. (in Chinese and in English) [覃海宁, 杨永, 董仕勇, 何强, 贾渝, 赵莉娜, 于胜祥, 刘慧圆, 刘博, 严岳鸿, 向建英, 夏念和, 彭华, 李振宇, 张志翔, 何兴金, 尹林克, 林余霖, 刘全儒, 侯元同, 刘演, 刘启新, 曹伟, 李建强, 陈世龙, 金效华, 高天刚, 陈文俐, 马海英, 耿玉英, 金孝锋, 常朝阳, 蒋宏, 蔡蕾, 臧春鑫, 武建勇, 叶建飞, 赖阳均, 刘冰, 林秦文, 薛纳新 (2017) 中国高等植物受威胁物种名录. 生物多样性, 25, 696–744.]
- Shaw AJ, Cox CJ, Goffinet B (2005) Global patterns of moss diversity: Taxonomic and molecular inferences. *Taxon*, 54, 337–352.
- Shi XW, Zhang L, Zhang JJ, Ouyang ZY, Xiao Y (2018) Priority area of biodiversity conservation in Southwest China. *Chinese Journal of Ecology*, 37, 3721–3728. (in Chinese with English abstract) [史雪威, 张路, 张晶晶, 欧阳志云, 肖燧 (2018) 西南地区生物多样性保护优先格局评估. 生态学杂志, 37, 3721–3728.]
- Silva MPP, Pôrto KC (2015) Diversity of bryophytes in priority areas for conservation in the Atlantic forest of Northeast Brazil. *Acta Botanica Brasilica*, 29, 16–23.
- Sim-Sim M, Ruas S, Fontinha S, Hedenäs L, Sérgio C, Lobo C (2014) Bryophyte conservation on a North Atlantic hotspot: Threatened bryophytes in Madeira and Selvagens Archipelagos (Portugal). *Systematics and Biodiversity*, 12, 315–330.
- Tuba Z, Slack NG, Stark LR (2011) *Bryophyte Ecology and Climate Change*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Turetsky MR (2003) The role of bryophytes in carbon and nitrogen cycling. *The Bryologist*, 106, 395–409.
- Vanderpoorten A, Hallingbäck T (2009) Conservation biology. In: *Bryophyte Biology*, 2nd edn (eds Goffinet B, Shaw AJ), pp. 487–533. Cambridge University Press, Cambridge.
- Vellak K, Ingerpuu N, Vellak A, Pärtel M (2010) Vascular plant and bryophytes species representation in the protected areas network on the national scale. *Biodiversity and Conservation*, 19, 1353–1364.
- Xiong YX (2007) *Research on Bryophyte Diversity of the Intersection Converge of Guizhou, Chongqing, Hunan, Hubei*. Guizhou Science and Technology Press, Guiyang. (in Chinese) [熊源新 (2007) 黔渝湘鄂交界地区苔藓植物物种多样性研究. 贵州科技出版社, 贵阳.]

(责任编辑: 朱瑞良 责任编辑: 黄祥忠)

## 附录 Supplementary Material

### 附录1 重庆市大巴山国家级自然保护区苔藓植物补充名录

Appendix 1 Additional checklist of bryophytes in the Dabashan National Nature Reserve in Chongqing

<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2019045-1.pdf>

#### 附录1 重庆市大巴山国家级自然保护区苔藓植物补充名录

#### Appendix 1 Additional checklist of bryophytes in the Dabashan National Nature Reserve in Chongqing

名录按 Frey (2009)和 Goffinet 和 Buck (2018)的苔藓植物分类系统排列。科以下的属、种按拉丁字母顺序排列。

\*为重庆市新记录种。每一种名后附 1 份凭证标本备查。所有凭证标本存放于重庆师范大学生物标本馆(CTU)。

#### 泥炭藓科 Sphagnaceae

1. \*多纹泥炭藓 *Sphagnum multifibrosus* X.J. Li & M. Zang, 海拔 2,100 m, 土生, 刘艳 DBS201708270023。
2. 泥炭藓 *Sphagnum palustre* L., 海拔 2,100 m, 土生, 刘艳 DBS201708270024。

#### 烟杆藓科 Buxbaumiaceae

3. \*筒蒴烟杆藓 *Buxbaumia minakatae* S. Okamura, 海拔 1,957 m, 腐木生, 陈红丽和刘兰湘 CK201808270555。

#### 葫芦藓科 Funariaceae

4. 葫芦藓 *Funaria hygrometrica* Hedw., 海拔 1,207 m, 石生, 刘艳 DBS201708290119。

#### 紫萼藓科 Grimmiaceae

5. 东亚长齿藓 *Niphotrichum japonicum* (Dozy & Molke.) Bednarek-Ochyra & Ochyra, 海拔 1,509 m, 石生, 刘艳 DBS201706220078。

#### 树生藓科 Erpodiaceae

6. 钟帽藓 *Venturiella sinensis* (Vent.) Müll. Hal., 海拔 1,400 m, 树生, 刘艳 CK201808280972。

#### 曲尾藓科 Dicranaceae

7. \*钩叶曲尾藓 *Dicranum hamulosum* Mitt., 海拔 1,252 m, 土生, 刘艳 DBS201706230127。

#### 白发藓科 Leucobryaceae

8. 白氏藓 *Brothera leana* (Sull.) Müll. Hal., 海拔 1,774 m, 腐木生, 刘艳 DBS201708270016。

#### 丛藓科 Pottiaceae

9. 东亚扭口藓 *Barbula subcomosa* Broth., 海拔 2,260 m, 石生, 刘艳 DBS201706240139。
10. 东亚红叶藓 *Bryoerythrophyllum wallichii* (Mitt.) P.C. Chen, 海拔 1,554 m, 石生, 刘艳 DBS201706240153。

#### 提灯藓科 Mniaceae

11. 裸帽立灯藓 *Orthomnion nudum* E.B. Bartram, 海拔 2,050 m, 石生, 刘艳 DBS201708270046。
12. 大叶匐灯藓 *Plagiomnium succulentum* (Mitt.) T.J. Kop., 海拔 960 m, 石生, 刘艳 CK201706210006。
13. \*拟毛灯藓 *Rhizomnium pseudopunctatum* (Bruch & Schimp.) T.J. Kop., 海拔 1,378 m, 石生, 刘艳 DBS201708270028。

#### 皱蒴藓科 Aulacomniaceae

14. \*皱蒴藓 *Aulacomnium palustre* (Hedw.) Schwägr., 海拔 2,260 m, 石生, 刘艳 DBS201706240134。

#### 孔雀藓科 Hypopterygiaceae

15. 黄边孔雀藓 *Hypopterygium flavolimbatum* Müll. Hal., 海拔 1,000 m, 石生, 刘艳 DBS201706210023。

#### 柳叶藓科 Amblystegiaceae

16. \*镰刀藓 *Drepanocladus aduncus* (Hedw.) Warnst., 海拔 2,345 m, 石生, 刘艳 DBS201706240141。
17. \*圆叶水灰藓 *Hygrophypnum molle* (Hedw.) Loeske, 海拔 2,271 m, 石生, 刘艳 DBS201708270021。

刘艳, 杨钰爽. 生物多样性保护优先区对重庆苔藓植物多样性保护的重要性. 生物多样性, 2019, 27 (6): 677–682.  
<http://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2019045>

18. \*紫色水灰藓 *Hygrophypnum purpurascens* Broth., 海拔 1,825 m, 石生, 刘艳 DBS201708280083。

#### 羽藓科 Thuidiaceae

19. 大粗疣藓 *Fauriella robustiuscula* Broth., 海拔 1,124 m, 石生, 刘艳 DBS201705020043。

#### 青藓科 Brachytheciaceae

20. 小青藓 *Brachythecium perminusculum* Müll. Hal., 海拔 1,530 m, 树生, 刘艳 DBS201706240207。  
21. 钩叶青藓 *Brachythecium uncinifolium* Broth & Paris, 海拔 1,423 m, 土生, 刘艳 DBS201808300529。  
22. 小叶美喙藓 *Eurhynchium filiforme* (Müll. Hal.) Y.F. Wang & R.L. Hu, 海拔 2,275 m, 土生, 刘艳 DBS201706240160。  
23. \*缩叶长喙藓 *Rhynchostegium contractum* Cardot, 海拔 1,423–2,275 m, 土生, 刘艳 DBS201706240158。  
24. 水生长喙藓 *Rhynchostegium riparioides* (Hedw.) Cardot, 海拔 1,120–2,050 m, 土生、石生、流水石生, 刘艳 DBS201704290027。

#### 蔓藓科 Meteoriaceae

25. 扭叶反叶藓 *Toloxis semitorta* (Müll. Hal.) W.R. Buck, 海拔 1,378 m, 石生, 刘艳 DBS201708270056。

#### 灰藓科 Hypnaceae

26. \*弯叶大湿原藓 *Calliergonella lindbergii* (Mitt.) Hedenäs, 海拔 2,050 m, 石生, 刘艳 DBS201708270045。  
27. 弯叶灰藓 *Hypnum hamulosum* Schimp., 海拔 1,477–2,050 m, 土生、石生, 刘艳 DBS201708270048。

#### 塔藓科 Hylocomiaceae

28. 塔藓 *Hylocomium splendens* (Hedw.) Bruch & Schimp., 海拔 2,254 m, 土生, 刘艳 DBS201706240163。  
29. 新船叶藓 *Neodolichomitra yunnanensis* (Besch.) T.J. Kop., 海拔 2,050 m, 土生, 刘艳 DBS201708270077。  
30. 大拟垂枝藓 *Rhytidiadelphus triquetrus* (Hedw.) Warnst., 海拔 2,050 m, 土生, 刘艳 DBS201708270074。

#### 刺果藓科 Symphyodontaceae

31. \*矮刺果藓 *Symphyodon pygmaeus* (Broth.) S. He & Snider, 海拔 1,000 m, 石生, 刘艳 DBS201706210026。

#### 棉藓科 Plagiotheciaceae

32. 扁平棉藓 *Plagiothecium neckeroideum* Schimp., 海拔 2,271 m, 土生, 刘艳 DBS201708270019。

#### 毛锦藓科 Pylaisiadelphaceae

33. 东亚小锦藓 *Brotherella fauriei* (Cardot) Broth., 海拔 1,957 m, 树生, 刘艳 DBS201808270301。

#### 锦藓科 Sematophyllaceae

34. 弯叶刺枝藓 *Wijkia deflexifolia* (Mitt. ex Renauld & Cardot) H.A. Crum, 海拔 1,788 m, 石生, 刘艳 DBS201808270309。

#### 带藓科 Phyllogoniaceae

35. \*兜叶藓 *Horikawaea nitida* Nog., 海拔 1,554 m, 石生, 刘艳 DBS201706240156。

#### 地钱科 Marchantiaceae

36. 楔瓣地钱 *Marchantia emarginata* Reinw., Blume & Nee, 海拔 1,465 m, 土生, 刘艳 DBS201808290460。

#### 裂叶苔科 Lophoziaceae

37. \*阔瓣裂叶苔 *Lophozia excisa* (Dicks.) Dumort., 海拔 2,124 m, 石生, 刘艳 DBS201708270018。

刘艳, 杨钰爽. 生物多样性保护优先区对重庆苔藓植物多样性保护的重要性. 生物多样性, 2019, 27 (6): 677–682.  
<http://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2019045>

**指叶苔科 Lepidoziaceae**

38. 三齿鞭苔 *Bazzania tricrenata* (Wahlenb.) Trevis., 海拔 2,271 m, 土生, 刘艳 DBS201708270020。

**羽苔科 Plagiochilaceae**

39. 卵叶羽苔 *Plagiochuila ovalifolia* Mitt., 海拔 2,050 m, 石生, 刘艳 DBS201708270047。

**角苔科 Anthocerotaceae**

40. 角苔 *Anthoceros punctatus* L., 海拔 1,467 m, 土生, 刘艳 CK201808301008。

**短角苔科 Notothyladaceae**

41. 黄角苔 *Phaeoceros laevis* (L.) Prosk., 海拔 990 m, 土生, 刘艳 CK201706220096。



•生物编目•

# 贵州习水国家级自然保护区红外相机 鸟兽监测及活动节律分析

穆君<sup>1#</sup> 王娇娇<sup>2,3#</sup> 张雷<sup>1</sup> 李云波<sup>1</sup> 李筑眉<sup>4</sup> 粟海军<sup>2,3\*</sup>

1 (贵州习水国家级自然保护区管理局, 贵州习水 564600)

2 (贵州大学林学院, 贵阳 550025)

3 (贵州大学生物多样性与自然保护研究中心, 贵阳 550025)

4 (贵州生物研究所, 贵阳 550009)

**摘要:** 2015年7月至2017年11月, 我们利用红外相机对贵州习水国家级自然保护区的鸟类及兽类进行监测。结果表明: (1)共记录到鸟类5目20科56种、兽类5目12科28种, 其中国家I级重点保护动物有林麝(*Moschus berezovskii*), 国家II级重点保护动物有红腹角雉(*Tragopan temminckii*)、白鹇(*Lophura nycthemera*)、鹰雕(*Nisaetus nipalensis*)、中华鬣羚(*Capricornis milneedwardsii*)等13种。鹰雕为贵州省新记录, 白腹锦鸡(*Chrysolophus amherstiae*)、白眉鸫(*Turdus obscurus*)等10种为保护区新记录。(2)从中国动物地理区划来看, 保护区物种以东洋型(41.67%)为主, 南中国型(29.76%)次之; 东北型(2.38%)最少。(3)区内4种主要兽类中, 毛冠鹿(*Elaphodus cephalophus*)主要在傍晚活动; 赤腹松鼠(*Callosciurus erythraeus*)日活动节律呈季节性变化, 春秋季集中在午间活动, 夏季集中在早上活动, 冬季则呈现活动双峰, 分别是在8:00–10:00及16:00–18:00之间; 豪猪(*Hystrix brachyura*)主要在20:00–24:00之间活动; 藏酋猴(*Macaca thibetana*)秋冬季集中在14:00–16:00活动, 而春季则在早上10:00–12:00之间较活跃, 夏季也有2个活动高峰, 分别是在12:00–14:00及16:00–18:00。2种主要雉类的活动节律明显不同, 红腹锦鸡(*Chrysolophus pictus*)春夏季都较为集中在午间活动, 而秋季主要在6:00–8:00之间; 红腹角雉春夏两季活动高峰在早上, 秋冬季则是在14:00–16:00之间活动频繁。本监测结果有利于进一步了解和促进此区域的生物多样性及其保护。

**关键词:** 红外相机陷阱技术; 野生动物监测; 生物编目; 活动节律; 习水国家级自然保护区

## Field monitoring using infrared cameras and activity rhythm analysis on mammals and birds in Xishui National Nature Reserve, Guizhou, China

Jun Mu<sup>1#</sup>, Jiaojiao Wang<sup>2,3#</sup>, Lei Zhang<sup>1</sup>, Yunbo Li<sup>1</sup>, Zhumei Li<sup>4</sup>, Haijun Su<sup>2,3\*</sup>

1 Guizhou Xishui National Nature Reserve Administration Bureau, Xishui, Guizhou 564600

2 College of Forestry, Guizhou University, Guiyang 550025

3 Research Center for Biodiversity and Nature Conservation of Guizhou University, Guiyang 550025

4 Guizhou Institute of Biology, Guiyang 550009

**Abstract:** In order to further enrich the regional bio-inventories of mammals and birds for the Wulingshan Priority Area for Biodiversity Conservation of China (WPABCC), we monitored mammals and birds using infrared cameras in Xishui National Nature Reserve (XNNR) in Guizhou Province from July 2015 to November 2017. From the camera data, a total of 56 avian species were classified into 5 orders and 20 families, and 28 mammal species were classified into 5 orders and 12 families. One species, *Moschus berezovskii* is listed as a first-level species on the China National Key List for Wildlife Protection, and 13 species including *Tragopan temminckii*, *Lophura nycthemera*, *Nisaetus nipalensis*, and *Capricornis milneedwardsii*, are listed as second-level. *Nisaetus nipalensis* was newly recorded in this area and 10 species including *Chrysolophus amherstiae*, and *Turdus obscurus* were recorded for the first time in XNNR.

收稿日期: 2018-12-31; 接受日期: 2019-04-24

基金项目: 贵州省林业科研课题(黔林科合[2013]4号)、习水自然保护区红外相机监测科技支撑校地合作项目、黔科合重大专项字[2016]3022-1号、国家自然科学基金(31860610)和贵州省科技计划项目(黔科合支撑[2019]2842号)

# 同等贡献第一作者 Co-first authors

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



According to the zoogeographic regionalization of China, the Oriental Region Type was dominant (41.67%), Southern China Region Type followed (29.76%), and Northeastern Region Type was the lowest (2.38%). The activity rhythm analysis of four dominant mammals and two dominant avian species revealed that, in mammals, *Elaphodus cephalophus* was more active in the evening as expected, but became active earlier in winter. The daily activity rhythm of *Callosciurus erythraeus* varied with seasons becoming more active at noon in spring and autumn, and in the mornings in summer. In winter, it showed two activity peaks, from 8:00 to 10:00 and from 16:00 to 18:00. *Hystrix brachyura* always moved frequently between 20:00–24:00 in all seasons and *Macaca thibetana* was active from 14:00 to 16:00 in autumn and winter, and from 10:00 to 12:00 in spring, in summer, it also had two activity peaks, from 12:00 to 14:00 and from 16:00 to 18:00. In birds, *Chrysolophus pictus* was active at noon in spring and summer, but from 6:00 to 8:00 in autumn; comparatively, *Tragopan temminckii* was more active in the morning in spring and summer, and from 14:00 to 16:00 in autumn and winter. Our results would be helpful to further understand the biodiversity and improve its conservation in this area.

**Key words:** infrared camera-tapping technology; wildlife monitoring; biodiversity inventory; activity rhythm; Xishui National Nature Reserve

贵州习水国家级自然保护区(以下简称习水保护区)是贵州高原大娄山山脉和中国武陵山生物多样性保护优先区内最重要的自然保护区之一。位于黔北贵州高原向四川盆地过渡的斜坡地带,地理坐标为105°50'20"-106°44'30" E, 28°06'35"-28°50'15" N; 属低、中山峡谷地貌,山高谷深、切割强烈,大部分地区为由紫色砂页岩构成的丹霞地貌,区内最高海拔1,756 m (程寨乡红岩顶),最低海拔420 m (土城镇壅溪沟),相对高差1,336 m。保护区总面积48,666 ha,其中核心区面积17,436 ha,缓冲区面积7,307 ha,实验区面积23,923 ha,是贵州面积最大的自然保护区。习水保护区属亚热带湿润季风气候,冬无严寒,夏无酷暑,无霜期长,降水充沛,云、雾、雨日多,区内年平均气温14.7℃。主要保护对象为中亚热带常绿阔叶林森林生态系统及其野生动植物,区内原生性植被分布集中,面积较大,在地球上同纬度地区十分罕见,是中国乃至世界上研究亚热带常绿阔叶林生态系统最有代表性的典型区域之一(孔红, 2001)。习水保护区的地带性植被为中亚热带常绿阔叶林,以壳斗科、樟科、山茶科树种占优势,局部地段分布有面积较少的针阔混交林。

习水保护区最近一次综合科学考察是在2011年(罗扬, 2012),运用传统样线法对该保护区内的鸟兽资源进行了报道,目前记录陆生野生脊椎动物28目73科288种,其中鸟类167种、兽类56种(冉景丞等, 2002; 罗扬, 2012)。为进一步补充完善该区鸟兽物种编目信息,掌握物种资源基本特征,积累珍贵的

物种影像资料,我们利用红外相机对保护区内的兽类及鸟类进行了长期监测与调查。

## 1 研究方法

2015年7月至2017年11月,在习水保护区范围内根据以往巡护工作经验,选择人为干扰少、植被条件好、野生动物出没较多的地点布设相机,累计97台次(图1)。2015年7月进行了第一批次的安装,每个相机位点监测时长约3–4个月,完成监测后将相机换至另一批次位点。所用红外相机为猎科Ltl 6210型(参数设置:照片模式、3张连拍、灵敏度中等),不投放任何诱饵。相机安装完成后,GPS定位,记录相机放置的日期、海拔、植被类型、人为干扰等信息(附录1)。相机布设方法、参数设置与监测记录程序等参见肖治术等(2014)。

将每台相机拍摄的图像拷贝到计算机上,按照位点编号建立相应的文件夹,分别将每个位点的相机所拍摄的图像存入对应的文件夹。待所有图像数据收集完成后,对数据进行统一处理及分析。

本次监测共计4,365个独立有效工作日,拍摄115,431个图像,其中有效图像8,680个,物种独立图像3,662个。将照片按兽类、鸟类、其他动物类(家畜、两爬等)、工作人员及其他人员进行归类,兽类分类参照蒋志刚等(2017),鸟类分类参照郑光美(2017),其中啮齿目中(除松鼠科)的小型鼠类多为夜间拍摄且难以鉴别,未纳入分析。动物地理区划参照张荣祖(2015)。以1台相机在野外工作24 h算作1个有效相机工作日(camera day, CD),对于同一地点

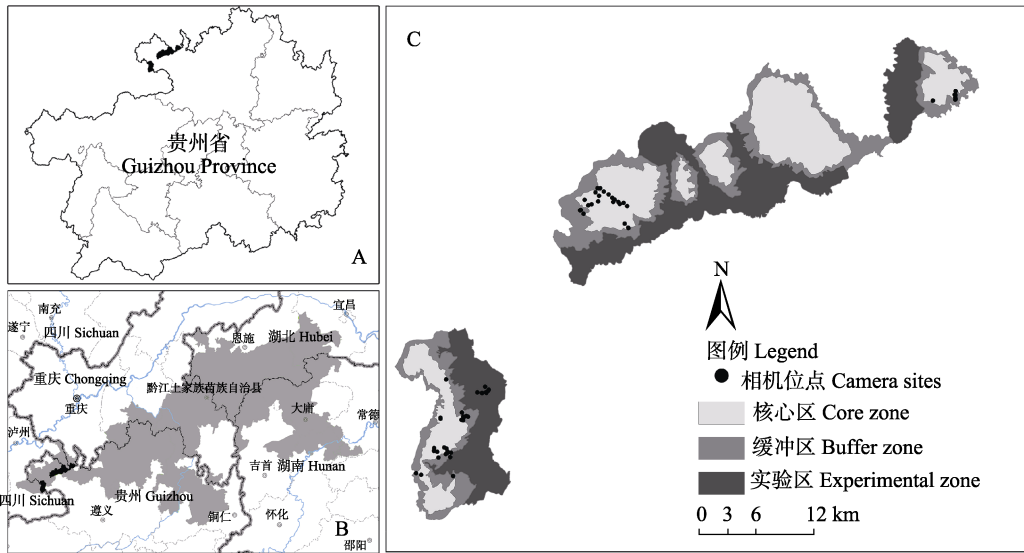


图1 习水国家级自然保护区位置图及红外相机位点图。A: 习水保护区在贵州省位置; B: 保护区在中国武陵山生物多样性保护优先区的位置; C: 保护区功能分区与红外相机监测布设位点。

Fig. 1 Location map of Xishui National Nature Reserve (XNNR) and locations of infrared cameras set up in this area. A, Location of XNNR in Guizhou Province; B, Location of XNNR within the Wulingshan Priority Area for Biodiversity Conservation of China; C, Division of functional zone of XNNR, and the locations of camera sites set up for monitoring.

时间相近(时间间隔小于30 min)连续拍摄的同一种动物的照片计作1次, 定义为1次独立探测图像(independent photograph, IP)或1次独立有效探测(O'Connell et al, 2011), 并以此计算物种的相对多度指数(relative abundance index, RAI)(李晟等, 2014, 2016), 以某一设定时段内的相对多度指数(time-period relative abundance index, TRAI)(武鹏峰等, 2012)来分析物种日和年活动节律, 计算公式为:

$$RAI = (\text{独立有效探测数} / \text{总有效工作日}) \times 1000 \quad (1)$$

$$TRAI = (\text{物种} i \text{在} t \text{时间段内的拍摄图像数} / \text{物种} i \text{拍摄的图像总数}) \quad (2)$$

## 2 结果

本次调查共鉴定鸟类5目20科56种, 兽类5目12科28种(附录2, 3)。兽类RAI排前五位的物种依次为毛冠鹿(*Elaphodus cephalophus*)、赤腹松鼠(*Callosciurus erythraeus*)、豪猪(*Hystrix brachyura*)、藏酋猴(*Macaca thibetana*)、野猪(*Sus scrofa*), 最低的是小灵猫(*Viverricula indica*); 地栖性鸟类中RAI排前四位的依次为红腹角雉(*Tragopan temminckii*)、红腹锦鸡(*Chrysolophus pictus*)、白鹇(*Lophura nycthemera*)与灰胸竹鸡(*Bambusicola thoracica*)。本次监测拍摄到国家I级重点保护动物1种, 即林麝(*Moschus*

*berezovskii*), 也是目前在贵州省首次获取到野生林麝影像, II级重点保护动物13种, 包括红腹角雉、红腹锦鸡、白腹锦鸡(*Chrysolophus amherstiae*)、白鹇、鹰雕(*Nisaetus nipalensis*)、猕猴(*Macaca mulatta*)、中华鬣羚(*Capricornis milneedwardsii*)等。拍摄到保护区新记录种11种: 棕鼯鼠(*Petaurista petaurista*)、红白鼯鼠(*P. alborufus*)、灰头小鼯鼠(*P. obscurus*)、鹰雕、长尾地鸫(*Zoothera dixonii*)、白眉鸫(*Turdus obscurus*)、棕腹仙鹑(*Niltava sundara*)、白腹锦鸡、棕噪鹛(*Garrulax berthemyi*)、长尾缝叶莺(*Orthotomus sutorius*)、红喉姬鹛(*Ficedula albicilla*), 其中鹰雕为贵州省新记录(穆君等, 2018)。习水保护区位于东洋界西部山地高原亚区(VIB), 本次调查中物种的分布型包括东洋型35种(41.67%), 南中国型25种(29.76%), 古北型9种(10.71%), 季风型5种(5.95%), 喜马拉雅-横断山区型5种(5.95%), 不易归类的3种(3.57%), 东北型2种(2.38%)。

物种累积曲线显示累积有效相机工作日在1,258日以下时, 随着有效相机工作日的增加, 物种数快速增长, 到4,663个有效相机日时, 红外相机已拍摄到全部28种兽类; 到3,465个有效相机日时鸟类物种累积曲线趋于稳定, 鸟类累积曲线无法达到平稳的主要原因是除地栖鸟类外, 也常会拍到偶入林中或下地活动的鸟类(图2)。

对保护区RAI值较高的4种兽类(毛冠鹿、赤腹松鼠、豪猪、藏酋猴)和2种雉类(红腹角雉、红腹锦鸡)进行日活动分析,结果表明(图3):毛冠鹿的活动时间主要集中在18:00–20:00之间,冬季相对于其他季节提前到16:00–18:00之间;赤腹松鼠的日活动规律在季节间有明显差异,春秋季集中在午间10:00–12:00之间活动,夏季集中在早上8:00–10:00之间活动,冬季呈现活动双峰,分别是在早上8:00–10:00及下午的16:00–18:00之间;豪猪主要活

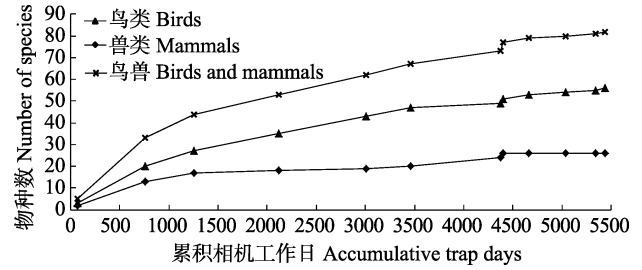


图2 习水国家级自然保护区红外相机监测物种累积曲线  
Fig. 2 Species accumulative curve of camera-trapping in Xishui National Nature Reserve

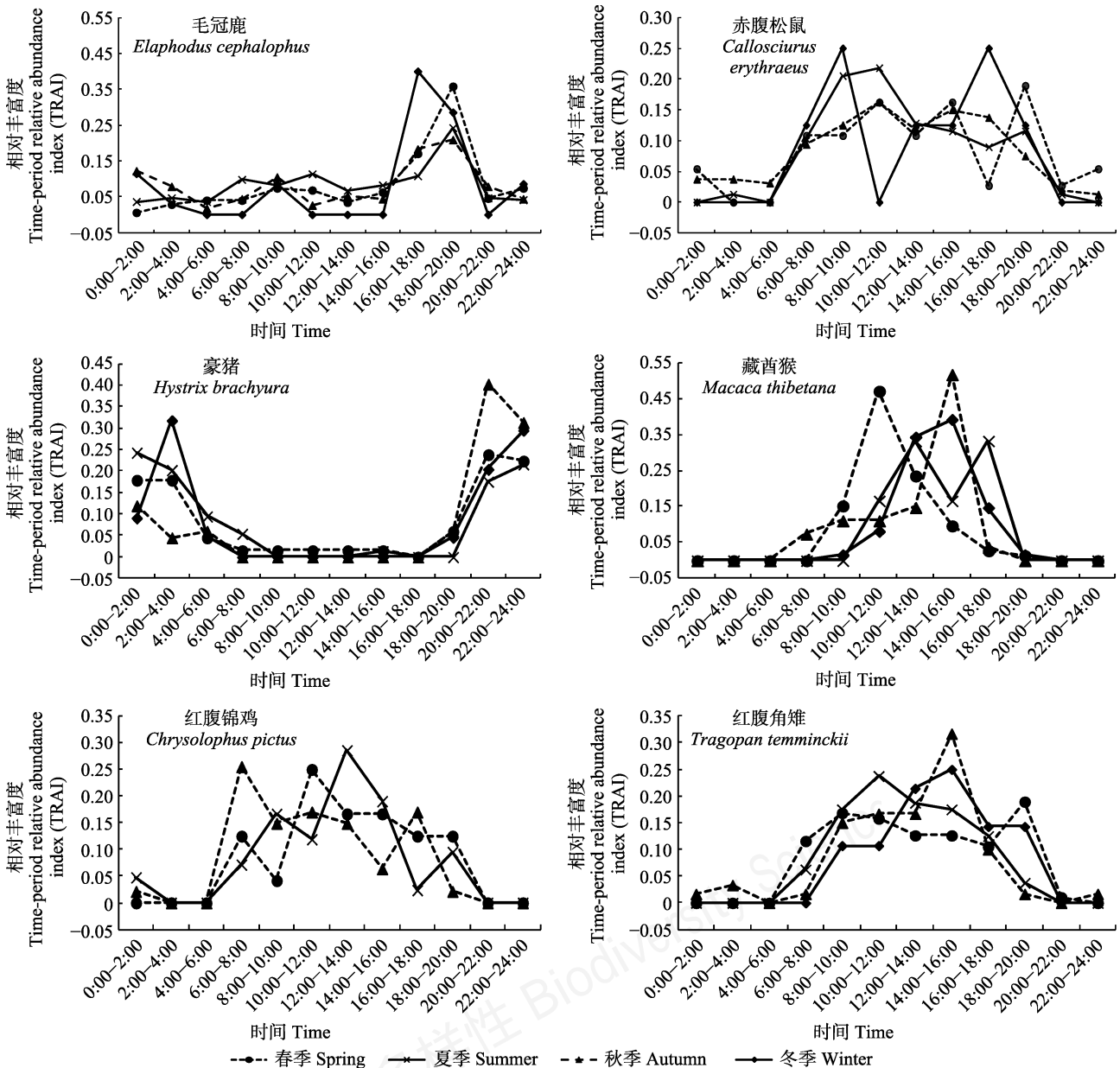


图3 习水国家级自然保护区主要物种日活动节律

Fig. 3 Daily activity rhythm of main species in Xishui National Nature Reserve



动时间是在20:00–24:00之间, 除冬季2:00–4:00之间还有一个活动高峰外, 其余季节间日活动差异较小; 藏酋猴秋冬季节活动时间集中在14:00–16:00, 但春季是在早上10:00–12:00之间活动, 而夏季有2个活动高峰, 分别是12:00–14:00及16:00–18:00。

红腹锦鸡及红腹角雉日活动规律在季节间的差异较大(图3), 红腹锦鸡春季活动高峰在10:00–12:00之间, 夏季在12:00–14:00之间, 秋季在6:00–8:00之间, 由于冬季数据太少未纳入分析; 红腹角雉春季活动高峰在早上的8:00–10:00之间, 夏季活动高峰是在10:00–12:00之间, 秋冬季节的活动高峰在14:00–16:00之间, 两种雉类的日活动在不同的季节有明显的分化。

### 3 讨论

习水保护区西邻赤水桫欏国家级自然保护区, 北接重庆四面山自然保护区, 形成面积广阔的中山峡谷原生林保护地带, 曾被认为是大娄山地区大型猫科动物最具可能性的残存区域(冉景丞等, 2003), 本次监测虽未发现大型猫科动物踪迹, 但毛冠鹿、野猪等有蹄类拍摄率较高, 表明其猎物种群繁盛, 此次未拍摄到大型猫科动物的原因可能是相机布设范围相对较窄, 在空间区域、海拔范围、生境类型的覆盖上比较有限, 也可能是大型猫科动物已经区域灭绝。另外, 即使相机多布设在保护区核心区域, 仍拍摄到大量人为干扰甚至是偷猎现象存在, 因此, 人为干扰、乱捕滥猎可能仍是威胁当地野生动物生存的重要因素。

本次监测共记录鸟类56种, 占原编目种类的33.53%, 新增8种。以往鸟类观测多以样线法和样点法为主, 样线样点通常布设在林缘或生境交错地带, 可能导致林内或植被茂密区缺乏观测, 且人为调查受遇见率影响较大, 而本次新增记录多数为林内分布的物种, 如白腹锦鸡、白眉鹑、棕噪鹛等, 采用样线法调查的遇见率可能较低, 可见利用红外相机进行鸟类监测有利于增补鸟类编目。而兽类共记录28种, 占原编目种类的50%, 新增3种, 分别是棕鼯鼠、红白鼯鼠及灰头小鼯鼠, 都为夜间活动的物种, 并且都喜欢隐匿在树林之中, 较难遇见。此外通过获取影像证实了珍稀物种的存在, 如本次监测拍摄到在贵州多年未有影像的林麝, 以及多次拍摄到黑熊等原本数量较少的大型动物, 这表明习水国家级

自然保护区兽类种群在不断恢复和增长, 群落物种不断丰富, 群落结构进一步优化。

保护区主要物种日活动节律在不同季节之间存在着较大的差异, 毛冠鹿的午后活动规律与贾晓东等(2014)在秦岭的研究结果一致, 但本区域的毛冠鹿在早上的活动相对较弱, 这与于桂清等(2018)的研究一致; 根据冉江洪等(2005)的研究, 赤腹松鼠早上的活动高峰在7:30–9:00之间, 午后是在17:00–19:30之间, 但本区域的赤腹松鼠早高峰相对滞后一些, 晚高峰相似; 红腹锦鸡与红腹角雉午间应处于静息状态, 但本区域的红腹锦鸡与红腹角雉午间都有较多的活动, 这与其他保护区(刘小斌等, 2017; 于桂清等, 2018)的结果有所不同。由此可见, 同一物种在不同地区其活动节律可能不同, 这可能与其栖息区域的生境条件、气候、人为干扰等因素相关; 因此, 揭示本地物种的日活动节律有利于开展行为生态学比较, 也有利于保护区管理部门科学掌握物种行为规律, 合理制定保护管理措施。

**致谢:** 感谢习水国家级自然保护区的工作人员在野外调查工作中的辛苦付出, 感谢贵州大学生物多样性与自然保护研究中心的各位老师和研究人员在外业工作及数据收集分析上提供的帮助与支持。

### 参考文献

- Jia XD, Liu XH, Yang XZ, Wu PF, Songer M, Cai Q, He XB, Zhu Y (2014) Seasonal activity patterns of ungulates in Qinling Mountains based on camera-trap data. *Biodiversity Science*, 22, 737–745. (in Chinese with English abstract) [贾晓东, 刘雪华, 杨兴中, 武鹏峰, Songer M, 蔡琼, 何祥博, 朱云 (2014) 利用红外相机技术分析秦岭有蹄类动物活动节律的季节性差异. *生物多样性*, 22, 737–745.]
- Jiang ZG, Liu SY, Wu Y, Jiang XL, Zhou KY (2017) China's mammal diversity (2nd edition). *Biodiversity Science*, 25, 886–895. (in Chinese with English abstract) [蒋志刚, 刘少英, 吴毅, 蒋学龙, 周开亚 (2017) 中国哺乳动物多样性(第2版). *生物多样性*, 25, 886–895.]
- Kong H (2001) Xishui National Nature Reserve in Guizhou. *Chinese Journal of Wildlife*, 22(5), 22–23. (in Chinese) [孔红 (2001) 贵州习水国家级自然保护区. *野生动物学报*, 22(5), 22–23.]
- Li S, Wang DJ, Bu HL, Liu XG, Jin T (2016) Camera-trapping survey on the mammal diversity of the Laohegou Nature Reserve, Sichuan Province. *Acta Theriologica Sinica*, 36, 282–291. (in Chinese with English abstract) [李晟, 王大军,

- 卜红亮, 刘小庚, 靳彤 (2016) 四川省老河沟自然保护区兽类多样性红外相机调查. 兽类学报, 36, 282–291.]
- Li S, Wang DJ, Xiao ZS, Li XH, Wang TM, Feng LM, Wang Y (2014) Camera-trapping in wildlife research and conservation in China: Review and outlook. *Biodiversity Science*, 22, 685–695. (in Chinese with English abstract) [李晟, 王大军, 肖治术, 李欣海, 王天明, 冯利民, 王云 (2014) 红外相机技术在我国野生动物研究与保护中的应用与前景. 生物多样性, 22, 685–695.]
- Liu XB, Wei W, Zheng XG, Zhao KH, He SW, Zhou WL (2017) Activity rhythms of golden pheasant (*Chrysolophus pictus*) and Satyr tragopan (*Tragopan temminckii*) revealed by infrared-triggered cameras. *Chinese Journal of Zoology*, 52, 194–202. (in Chinese with English abstract) [刘小斌, 韦伟, 郑筱光, 赵凯辉, 何少文, 周文良 (2017) 红腹锦鸡和红腹角雉活动节律——基于红外相机监测数据. 动物学杂志, 52, 194–202.]
- Luo Y (2012) Study on Scientific Investigation of Xishui Reserve in Guizhou. Guizhou Science and Technology Publishing House, Guiyang. (in Chinese) [罗扬 (2012) 贵州习水保护区科学考察研究. 贵州科技出版社, 贵阳.]
- Mu J, Wang JJ, Hu CS, Zhang MM, Li ZM, Zhang L, Li YB, Su HJ (2018) Hawk eagle *Nisaetus nipalensis* found in Xishui, Guizhou. *Chinese Journal of Zoology*, 53, 527, 553. (in Chinese) [穆君, 王娇娇, 胡灿实, 张明明, 李筑眉, 张雷, 李云波, 粟海军 (2018) 贵州习水发现鹰雕. 动物学杂志, 53, 527, 553.]
- O'Connell AF, Nichols JD, Karanth KU (2011) Camera Traps in Animal Ecology: Methods and Analyses. Springer, Tokyo.
- Ran JC, Luo Y, Luo HZ, Liu WF, Wang LQ (2002) Preliminary report on the vertebrate fauna of Xishui National Nature Reserve in Guizhou. *Chinese Journal of Zoology*, 37, 45–50. (in Chinese with English abstract) [冉景丞, 罗杨, 罗洪章, 刘维风, 王利强 (2002) 贵州习水国家级自然保护区脊椎动物区系初报. 动物学杂志, 37, 45–50.]
- Ran JC, Luo HZ, Luo Y, Liu WF, Wang LQ, Guo JY (2003) The pilot study in possible existence of *Panthera tigris amoyensis* in Xishui Nature Reserve, Guizhou Province. *Guizhou Science*, 21(3), 39–43. (in Chinese with English abstract) [冉景丞, 罗洪章, 罗杨, 刘维风, 王利强, 郭俊源 (2003) 贵州习水自然保护区华南虎野生种群生存的可能性初步研究. 贵州科学, 21(3), 39–43.]
- Ran JH, Xu W, Cai HX, Lin ZH, Yuan YF (2005) A primary study on the biology of red-bellied squirrels. *Journal of Sichuan Forestry Science and Technology*, 26(6), 8–10, 13. (in Chinese with English abstract) [冉江洪, 徐玮, 蔡红霞, 林泽红, 袁亚夫 (2005) 赤腹松鼠生物学特性初步研究. 四川林业科技, 26(6), 8–10, 13.]
- Wu PF, Liu XH, Cai Q, He XB, Songer M, Zhu Y, Shao XM (2012) The application of infrared camera in mammal research in Guanyinshan Nature Reserve, Shaanxi. *Acta Theriologica Sinica*, 32, 67–71. (in Chinese with English abstract) [武鹏峰, 刘雪华, 蔡琼, 何祥博, Songer M, 朱云, 邵小明 (2012) 红外相机技术在陕西观音山自然保护区兽类监测研究中的应用. 兽类学报, 32, 67–71.]
- Xiao ZS, Li XH, Wang XZ, Zhou QH, Quan RC, Shen XL, Li S (2014) Developing camera-trapping protocols for wildlife monitoring in Chinese forests. *Biodiversity Science*, 22, 704–711. (in Chinese with English abstract) [肖治术, 李欣海, 王学志, 周岐海, 权锐昌, 申小莉, 李晟 (2014) 探讨我国森林野生动物红外相机监测规范. 生物多样性, 22, 704–711.]
- Yu GQ, Kang ZJ, Liu MS, Chen ZF, Deng ZC (2018) Preliminary survey using infrared camera reveals fauna and avifauna diversity at Hupingshan National Nature Reserve, Hunan, China. *Acta Theriologica Sinica*, 38, 104–112. (in Chinese with English abstract) [于桂清, 康祖杰, 刘美斯, 陈振法, 邓忠次 (2018) 利用红外相机对湖南壶瓶山国家级自然保护区兽类和鸟类多样性的初步调查. 兽类学报, 38, 104–112.]
- Zhang RZ (2015) Zoogeography of China. Science Press, Beijing. (in Chinese) [张荣祖 (2015) 中国动物地理. 科学出版社, 北京.]
- Zheng GM (2017) A Checklist on the Classification and Distribution of the Birds of China. Science Press, Beijing. (in Chinese) [郑光美 (2017) 中国鸟类分类与分布名录. 科学出版社, 北京.]

(责任编辑: 蒋学龙 责任编辑: 闫文杰)

## 附录 Supplementary Material

### 附录1 习水国家级自然保护区红外相机安装位点信息表

Appendix 1 Information table of infrared camera installation location in Xishui National Nature Reserve, Guizhou  
<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2018347-1.xlsx>

### 附录2 习水国家级自然保护区红外相机监测到的物种名录

Appendix 2 The list of wildlife captured by camera traps in Xishui National Nature Reserve, Guizhou  
<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2018347-2.pdf>

### 附录3 习水国家级自然保护区红外相机调查中记录到的部分兽类和鸟类物种照片

Appendix 3 Photographs of mammal and bird species recorded by the camera-trapping in Xishui National Nature Reserve, Guizhou  
<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2018347-3.pdf>



穆君, 王娇娇, 张雷, 李云波, 李筑眉, 粟海军. 贵州习水国家级自然保护区红外相机鸟兽监测及活动节律分析. 生物多样性, 2019, 27 (6): 683–688.  
<http://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2018347>

附录2 习水国家级自然保护区红外相机监测到的物种名录

Appendix 2 The list of wildlife captured by camera traps in Xishui National Nature Reserve, Guizhou

物种名 Species	分布型 Distribution pattern	区系 Fauna	国家保护级别 State protection level	RAI	监测到的位点数 Number of sites monitored	独立有效照片数 Number of independent effective photographs
<b>I 鸟纲 AVES</b>						
一 鸡形目 GALLIFORMES						
(一)雉科 Phasianidae						
1.灰胸竹鸡 <i>Bambusicola thoracicus</i>	Sc	东	-	3.21	9	14
2.红腹角雉 <i>Tragopan temminckii</i>	Hm	东	II	75.14	40	328
3.白鹇 <i>Lophura nycthemera</i>	Wc	东	II	10.77	17	47
4.白腹锦鸡 <i>Chrysolophus amherstiae</i>	Hc	东	II	0.46	2	2
5.红腹锦鸡 <i>Chrysolophus pictus</i>	Si	东	II	26.12	27	114
二 鹰形目 ACCIPITRIFORMES						
(二)鹰科 Accipitridae						
6.鹰雕 <i>Nisaetus nipalensis</i>	Wc	东	II	0.23	1	1
三 鸮形目 STRIGIFORMES						
(三)鸮科 Strigidae						
7.灰林鸮 <i>Strix aluco</i>	O <sub>1</sub>	广	II	0.23	1	1
8.斑头鸺鹠 <i>Glaucidium cuculoides</i>	Wd	东	II	0.69	2	2
四 啄木鸟目 PICIFORMES						
(四)啄木鸟科 Picidae						
9.黄嘴栗啄木鸟 <i>Blythipicus pyrrhotis</i>	Wd	东	-	0.69	3	3
10.灰头绿啄木鸟 <i>Picus canus</i>	Uh	广	-	1.15	5	5
五 雀形目 PASSERIFORMES						
(五)卷尾科 Dicruridae						
11.黑卷尾 <i>Dicrurus macrocercus</i>	We	广	-	0.23	1	1
(六)鸦科 Corvidae						

穆君, 王娇娇, 张雷, 李云波, 李筑眉, 粟海军. 贵州习水国家级自然保护区红外相机鸟兽监测及活动节律分析. 生物多样性, 2019, 27 (6): 683–688.  
<http://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2018347>

物种名 Species	分布型 Distribution pattern	区系 Fauna	国家保护级别 State protection level	RAI	监测到的位点数 Number of sites monitored	独立有效照片数 Number of independent effective photographs
12.松鸦 <i>Garrulus glandarius</i>	Uh	广	-	2.06	7	9
13.小嘴乌鸦 <i>Corvus corone</i>	Eh	广	-	0.92	4	4
14.灰树鹊 <i>Dendrocitta formosae</i>	Wa	广	-	1.60	3	7
15.红嘴蓝鹊 <i>Urocissa erythrorhyncha</i>	We	广	-	3.44	6	15
(七)玉鹡科 Stenostiridae						
16.方尾鹡 <i>Culicicapa ceylonensis</i>	Wd	东	-	0.23	1	1
(八)扇尾莺科 Cisticoliade						
17.长尾缝叶莺 <i>Orthotomus sutorius</i>	Wb	东	-	0.69	1	1
(九)山雀科 Paridae						
18.大山雀 <i>Parus cinereus</i>	O	广	-	0.23	1	1
19.绿背山雀 <i>Parus monticolus</i>	Wd	东	-	0.69	3	3
20.黄腹山雀 <i>Pardaliparus venustulus</i>	Sh	广	-	0.92	3	4
(十)鹎科 Pycnonotidae						
21.黄臀鹎 <i>Pycnonotus xanthorrhous</i>	We	东	-	0.23	1	1
22.白头鹎 <i>Pycnonotus sinensis</i>	Sd	广	-	0.23	1	1
23.绿翅短脚鹎 <i>Ixos maclellandii</i>	Wc	东	-	0.46	2	2
(十一)树莺科 Cettiidae						
24.棕脸鹟莺 <i>Abroscopus albogularis</i>	Sd	东	-	0.23	1	1
(十二)长尾山雀科 Aegithalidae						
25.红头长尾山雀 <i>Aegithalos concinnus</i>	Wd	东	-	0.23	1	1
(十三)莺鹟科 Sylviidae						
26.灰头鹟雀 <i>Psittiparus gularis</i>	Sv	广	-	1.60	5	7
(十四)林鹟科 Timaliidae						
27.棕颈钩嘴鹟 <i>Pomatorhinus ruficollis</i>	Wa	东	-	6.64	15	29
28.斑胸钩嘴鹟 <i>Erythrogenys gravivox</i>	Sd	东	-	1.60	5	7

穆君, 王娇娇, 张雷, 李云波, 李筑眉, 粟海军. 贵州习水国家级自然保护区红外相机鸟兽监测及活动节律分析. 生物多样性, 2019, 27 (6): 683–688.  
<http://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2018347>

物种名 Species	分布型 Distribution pattern	区系 Fauna	国家保护级别 State protection level	RAI	监测到的位点数 Number of sites monitored	独立有效照片数 Number of independent effective photographs
29.红头穗鹛 <i>Cyanoderma ruficeps</i>	Sd	东	-	0.92	2	4
(十五)幽鹛科 Pellorneidae						
30.灰眶雀鹛 <i>Alcippe morrisonia</i>	Wd	东	-	7.10	16	31
31.褐胁雀鹛 <i>Schoeniparus dubius</i>	Wc	东	-	1.83	2	8
(十六)噪鹛科 Leiothrichidae						
32.画眉 <i>Garrulax canorus</i>	Sd	东	-	18.33	16	80
33.灰翅噪鹛 <i>Garrulax cineraceus</i>	Sv	东	-	8.93	10	39
34.褐胸噪鹛 <i>Garrulax maesi</i>	Sc	东	-	1.60	3	7
35.黑脸噪鹛 <i>Garrulax perspicillatus</i>	Sd	广	-	0.23	1	1
36.黑喉噪鹛 <i>Garrulax chinensis</i>	Wa	东	-	0.92	4	4
37.白颊噪鹛 <i>Garrulax sannio</i>	Sd	东	-	1.15	2	5
38.棕噪鹛 <i>Garrulax berthemyi</i>	Sc	东	-	11.00	9	48
39.赤尾噪鹛 <i>Trochalopteron milnei</i>	Wc	东	-	7.10	12	31
40.红嘴相思鸟 <i>Leiothrix lutea</i>	Wd	东	-	49.71	32	217
(十七)河乌科 Cinclidae						
41.褐河乌 <i>Cinclus pallasii</i>	We	广	-	0.69	3	3
(十八)鸫科 Turididae						
42.长尾地鸫 <i>Zoothera dixonii</i>	Hm	东	-	2.29	3	10
43.虎斑地鸫 <i>Zoothera aurea</i>	U	广	-	0.46	2	2
44.乌鸫 <i>Turdus mandarinus</i>	O <sub>3</sub>	东	-	1.37	4	6
45.白眉鸫 <i>Turdus obscurus</i>				1.37	2	6
46.宝兴歌鸫 <i>Turdus mupinensis</i>	Hc	东	-	0.46	2	2
(十九)鹟科 Muscicapidae						
47.白顶溪鹟 <i>Chaimarrornis leucocephalus</i>	Hm	广	-	0.23	1	1
48.北红尾鹟 <i>Phoenicurus auroreus</i>	M	广	-	0.69	3	3
49.紫啸鹟 <i>Myiophoneus caeruleus</i>	We	广	-	42.61	24	186

穆君, 王娇娇, 张雷, 李云波, 李筑眉, 粟海军. 贵州习水国家级自然保护区红外相机鸟兽监测及活动节律分析. 生物多样性, 2019, 27 (6): 683–688.  
<http://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2018347>

物种名 Species	分布型 Distribution pattern	区系 Fauna	国家保护级别 State protection level	RAI	监测到的位点数 Number of sites monitored	独立有效照片数 Number of independent effective photographs
50.灰背燕尾 <i>Enicurus schistaceus</i>	Wd	东	-	1.37	1	1
51.白冠燕尾 <i>Enicurus leschenaulti</i>	Wd	东	-	0.46	1	1
52.小燕尾 <i>Enicurus scouleri</i>	Sd	东	-	0.23	1	1
53.红喉姬鹀 <i>Ficedula albicilla</i>	Uc	广	-	0.23	1	1
54.棕腹仙鹟 <i>Niltava sundara</i>	Hm	东	-	0.23	1	1
55.红胁蓝尾鸫 <i>Tarsiger cyanurus</i>	M	广	-	0.23	1	1
(二十)蝗莺科 Locustellidae						
56.棕褐短翅莺 <i>Locustella luteoventris</i>	Sd	东	-	0.23	1	1
<b>II 哺乳纲 MAMMALIA</b>						
一 食虫目 PRIMATES						
(一)树鼩科 Tupaiidae						
1.短尾鼩 <i>Anourosorex squamipes</i>	Sd	东	-	0.23	1	1
二 灵长目 PRIMATES						
(二)猴科 Cercopithecidae						
2.猕猴 <i>Macaca mulatta</i>	We	广	II	18.33	25	80
3.藏酋猴 <i>Macaca thibetana</i>	Se	东	II	38.03	28	166
三 食肉目 CARNIVORA						
(三)猫科 Felidae						
4.豹猫 <i>Prionailurus bengalensis</i>	We	广	-	0.69	3	3
(四)鼬科 Mustelidae						
5.黄鼬 <i>Mustela sibirica</i>	Uh	广	-	29.78	28	130
6.黄腹鼬 <i>Mustela kathiah</i>	Sd	东	-	7.33	9	32
7.猪獾 <i>Arctonyx collaris</i>	We	广	-	1.60	4	7
8.狗獾 <i>Meles leucurus</i>	Uh	广	-	0.92	3	4
9.鼬獾 <i>Melogale moschata</i>	Sd	东	-	0.92	1	1
(五)灵猫科 Viverridae						
10.小灵猫 <i>Viverricula indica</i>	Wc	东	II	0.23	1	1
11.花面狸 <i>Paguma larvata</i>	We	广	-	11.68	13	51
(六)熊科 Ursidae						

穆君, 王娇娇, 张雷, 李云波, 李筑眉, 粟海军. 贵州习水国家级自然保护区红外相机鸟兽监测及活动节律分析. 生物多样性, 2019, 27 (6): 683–688.  
<http://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2018347>

物种名 Species	分布型 Distribution pattern	区系 Fauna	国家保护级别 State protection level	RAI	监测到的位点数 Number of sites monitored	独立有效照片数 Number of independent effective photographs
12.黑熊 <i>Ursus thibetanus</i>	Eg	广	II	5.96	15	26
四 偶蹄目 ARTIODACTYLA						
(七)洞角科 Bovidae						
13.斑羚 <i>Naemorhedus goral</i>	Eb	广	II	2.29	3	10
14.中华鬣羚 <i>Capricornis milneedwardsii</i>	We	东	II	12.37	14	54
(八)猪科 Suidae						
15.野猪 <i>Sus scrofa</i>	Uh	广	-	36.20	35	158
(九)麝科 Moschidae						
16.林麝 <i>Moschus berezovskii</i>	Sd	东	I	2.75	5	12
(十)鹿科 Cervidae						
17.毛冠鹿 <i>Elaphodus cephalophus</i>	Sv	东	-	130.13	60	568
18.小麂 <i>Muntiacus reevesi</i>	Sd	东	-	17.87	18	78
19.赤麂 <i>Muntiacus muntjak</i>	Wc	东	-	5.27	9	23
五 啮齿目 RODENTIA						
(十一)松鼠科 Sciuridae						
20.赤腹松鼠 <i>Callosciurus erythraeus</i>	We	东	-	70.99	43	310
21.红腿长吻松鼠 <i>Dremomys pyrrhomerus</i>	Sc	东	-	33.91	13	148
22.珀氏长吻松鼠 <i>Dremomys pernyi</i>	Sd	东	-	1.15	4	5
23.岩松鼠 <i>Sciurotamias davidianus</i>	E	广	-	8.93	4	39
24.隐纹花松鼠 <i>Tamiops swinhoei</i>	We	东	-	31.62	17	138
25.棕鼯鼠 <i>Petaurista petaurista</i>	Wd	东	-	1.60	4	7
26.红白鼯鼠 <i>Petaurista alborufus</i>	Wd	东	-	0.69	1	3
27.灰头小鼯鼠 <i>Petaurista caniceps</i>	Hm	东	-	0.23	1	1
(十二)豪猪科 Hystricidae						
28.豪猪 <i>Hystrix brachyura</i>	We	东	-	68.04	45	297

注: 1. 区系: 广: 广布种; 东: 东洋界物种;

2. 分布型: M: 东北型; U: 古北型; Uc: 古北型(寒温带); Uh: 古北型(欧亚温带-亚热带); E: 季风型; Eb: 季风型(包括乌苏里或再延展至朝鲜及俄罗斯远东); Eg: 季风型(包括乌苏里; 朝鲜); Eh: 季风型(包括俄罗斯远东地区; 日本); Hc: 喜马拉雅-横断山区型(喜马拉雅东南部); Hm: 喜马拉雅-横断山区型(横断山及喜马拉雅); Sc: 南中国型(热带-中亚热带); Sd: 南中国型(热带-北亚热带); Se: 南中国型(南亚热带-中亚热带); Sh: 南中国型(中亚热带-北亚热带); Si: 南中国型(中亚热带); Sv: 南中国型(热带-中温带); Wa: 东洋型(热带); Wb: 东洋型(热带-南亚热带);



穆君, 王娇娇, 张雷, 李云波, 李筑眉, 粟海军. 贵州习水国家级自然保护区红外相机鸟兽监测及活动节律分析. 生物多样性, 2019, 27 (6): 683–688.  
<http://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2018347>

Wc: 东洋型(热带–中亚热带); Wd: 东洋型(热带–北亚热带); We: 东洋型(热带–温带); O: 不易归类型; O1: 不易归类型(旧大陆温带; 热带或温带–热带); O3: 不易归类型(地中海附近–中亚或包括东亚);

3. 保护级别中: 国家重点保护指《国家重点保护野生动物名录》中 I, II 级保护动物。



白腹锦鸡 *Chrysolophus amherstiae*



红腹角雉 *Tragopan temminckii*



白眉鸫 *Eyebrowed Thrush*



黄嘴栗啄木鸟 *Blythipicus pyrrhotis*



白鹇 *Lophura nycthemera*



鹰雕 *Nisaetus nipalensis*



黑喉噪鹛 *Garrulax chinensis*



红腹锦鸡 *Chrysolophus pictus*





画眉 *Garrulax canorus*



豹猫 *Prionailurus bengalensis*



黑熊 *Ursus thibetanus*



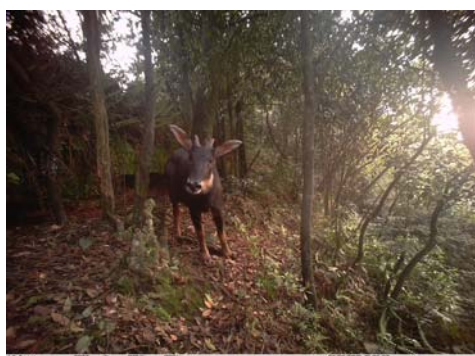
赤腹松鼠 *Callosciurus erythraeus*



林麝 *Moschus berezovskii*



豪猪 *Hystrix brachyura*



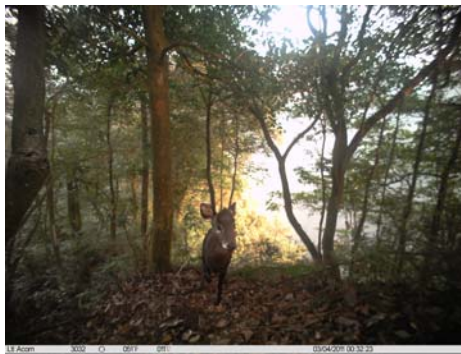
中华鬃羚 *Capricornis sumatraensis*



黄腹鼬 *Mustela sibirica*

穆君, 王娇娇, 张雷, 李云波, 李筑眉, 粟海军. 贵州习水国家级自然保护区红外相机鸟兽监测及活动节律分析. 生物多样性, 2019, 27 (6): 683–688.

<http://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2018347>



毛冠鹿 *Elaphodus cephalophus*



野猪 *Sus scrofa*



猕猴 *Macaca mulatta*



红白鼯鼠 *Petaurista alborufus*

附录3 习水国家级自然保护区红外相机调查中记录到的部分兽类和鸟类物种照片

Appendix 3 Photographs of mammal and bird species recorded by the camera-trapping in Xishui National Nature Reserve, Guizhou





•生物编目•

# 近年来中国国产豆科的属级分类学变动

蒋凯文<sup>1</sup> 潘勃<sup>2\*</sup> 田斌<sup>1\*</sup>

1 (西南林业大学国家林业局西南地区生物多样性保育重点实验室, 昆明 650224)

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)

**摘要:** 豆科是被子植物中仅次于菊科和兰科的第三大科, 包含约791属, 19,325–19,560种, 其中许多分类群具有重要的经济价值。自《中国植物志》出版以来, 随着分子系统学的不断发展, 不少豆科属的范畴发生了变动。本文结合国内外的多项研究成果, 以1998年完整出版的《中国植物志》豆科相关卷册中的属为基准, 对近年来国产豆科植物的属的分类学变动进行了整理和总结, 包括32个分类学处理以及4个新记录属, 以期为未来国产豆科植物的分类学研究提供工作提供参考。

**关键词:** 豆科; 分类; 中国; 属; 新记录属; 总结

## Recent taxonomic changes for Fabaceae (Leguminosae) genera in China

Kaiwen Jiang<sup>1</sup>, Bo Pan<sup>2\*</sup>, Bin Tian<sup>1\*</sup>

1 Key Laboratory of Biodiversity Conservation in Southwest China, State Forestry Administration, Southwest Forestry University, Kunming 650224

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

**Abstract:** Fabaceae (= Leguminosae) is the third largest plant family after Asteraceae and Orchidaceae. It contains ca. 791 genera and 19,325–19,560 species. Many taxa possess great economic and ecological significance. Since the publication of *Flora Republicae Popularis Sinicae* in 1998, molecular systematics has continued to develop, and thus the classification categories of many genera have changed tremendously. In this paper, we summarize recent research results from both home and abroad (including 32 treatments and 4 newly recorded genera), compare these new changes with the treatment of legume genera in *Flora Republicae Popularis Sinicae* and provide a reference for future taxonomic research into native Chinese legumes.

**Key words:** Fabaceae; taxonomy; China; genera; newly recorded genera, summary

豆科(Leguminosae = Fabaceae)通常被认为是被子植物中仅次于菊科和兰科的第三大科。约有791属, 19,325–19,560种(多识团队, 2016至今)。豆科植物对人类的生产生活具有举足轻重的意义(Lewis et al, 2005; LPWG, 2017)。首先, 它是仅次于禾本科的人类第二大食品来源植物, 为人类提供了大量必不可少的淀粉、脂肪、蛋白质和植物纤维等营养物质(Lewis et al, 2005)。其次, 由于大部分豆科植物能与根瘤菌共生固氮, 因此可以改良土壤结构, 提高土壤肥力, 并且可作为先锋植物, 成为生态系统中提

供有效氮源的中心(Sprent, 2007)。此外, 豆科植物还为人类提供了大量木材、燃料、树脂以及药材等生活必需品(林彦翔等, 2014)。

《中国植物志》(FRPS)是中国豆科分类的集大成者, 共收录了中国原产或引种栽培的分别隶属于3亚科172属的1,485种豆科植物(中国科学院中国植物志编辑委员会, 1959–2004)。1998年, 在《中国植物志》豆科相关卷册(第39、40、41卷, 第42卷第一、二分册)正式出版后, 许多分类学观点得到了广泛的应用。然而, 随着分子系统学的兴起, 一些属的

收稿日期: 2019-02-11; 接受日期: 2019-04-13

基金项目: 国家自然科学基金(41861008)

\* 共同通讯作者 Co-authors for correspondence. E-mail: pb@xtbg.org.cn, tianbin@swfu.edu.cn



界定发生了变动,许多传统的属被合并或拆分,这些变动对中国豆科的系统分类产生了重大影响。2010年,Wu等主编的*Flora of China* Vol. 10正式出版,其中就收录了不少基于分子系统学的新处理。2017年,豆科植物系统发育工作组(Legumes Phylogeny Working Group, LPWG)发表了新的豆科6亚科分类系统(LPWG, 2017),其中中国原产有5亚科,这一工作对中国豆科的分类学研究有着重要的意义。本文以FRPS中的豆科分类系统为基础,以多识植物百科(<http://duocet.ibiodiversity.net>)中豆科的属列表为序(其中亚科参考LPWG (2017)的处理),分亚科对近20年来中国国产豆科植物的属级分类变动(包括一些种的分类学变动及被组合至其他属的情况)进行了总结,以期为我国豆科植物类群的分系统学研究提供参考。中文名称参考多识植物百科,对于被拆分的类群的中文名称变动,以中文名称所指代类群为依据,使用广义和狭义加以区分。

## 1 属的分类学地位变动

### 1.1 紫荆亚科

#### Subfam. Cercidoideae Legumes Phylogeny Working Group

广义羊蹄甲属(*Bauhinia* L. s. l.)被拆分(Lewis et al, 2005; Sinou et al, 2009; Mackinder & Clark, 2014; Clark et al, 2017),拆分后的国产类群包括龙须藤属(*Lasiobema* (Korth.) Miq.)、火索藤属(*Phanera* Lour.)、首冠藤属(*Cheniella* R. Clark & Mackinder, 该属名是为了纪念中国著名豆科专家陈德昭先生,她发表了现归属于首冠藤属下的5个种)和狭义羊蹄甲属(*Bauhinia* L. s. s.)。其中狭义羊蹄甲属包含FRPS中羊蹄甲亚属(*Bauhinia* subg. *Bauhinia*)的所有种;龙须藤属包含FRPS中厚盘亚属(*Bauhinia* subg. *Lasiobema* Korth.)的所有种;FRPS中显托亚属(*Bauhinia* subg. *Phanera* (Lour.) Wunderlin)的黔南羊蹄甲(*B. quinanensis* T. Chen)、卵叶羊蹄甲(*B. ovatifolia* T. Chen)、孪叶羊蹄甲(*B. didyma* L. Chen)、囊托羊蹄甲(*B. touranensis* Gagnep.)、大苗山羊蹄甲(*B. damiaoshanensis* T. Chen)、粉叶羊蹄甲(*B. glauca* (Wall. ex Benth.) Benth.)、薄叶羊蹄甲(*B. glauca* subsp. *tenuiflora* (Watt ex C. B. Clarke) K. Larsen & S. S. Larsen)、首冠藤(*B. corymbosa* Roxb. ex DC.)以及之后被作为新记录种发表的中越羊蹄甲(*B. clem-*

*ensiorum* Merr.)和拉康羊蹄甲(*B. lakhonensis* Gagnep.) (张莫湘和陈德昭, 1996)分别被转入首冠藤属,其中薄叶羊蹄甲被提升为种级,即薄叶首冠藤(*Cheniella tenuiflora* (Watt ex C. B. Clarke) R. Clark & Mackinder),剩余种归入火索藤属。Wunderlin (2010)基于Sinou等(2009)的系统发育结果和个人知识主张将龙须藤属并入火索藤属,LPWG (2017)在发表豆科新亚科系统的同时认可了这一处理,将龙须藤属并入火索藤属。

### 1.2 云实亚科

#### Subfam. Caesalpinioideae DC. (包括含羞草亚科 Subfam. Mimosoideae DC.)

(1)广义决明属(*Cassia* L. s. l.)被拆分为3属:腊肠树属(*Cassia* L. s. s.)、狭义决明属(*Senna* Mill.)和山扁豆属(*Chamaecrista* Moench) (Irwin & Barneby, 1982; Chen et al, 2010)。其中:乔木、荚果木质化、成熟时不开裂的类群归入腊肠树属;无小苞片、花瓣近乎等大的类群被归入狭义决明属;通常为草本、具小苞片、花瓣不等大、荚果弹性开裂的类群被归入山扁豆属。*Flora of China*中将豆茶决明(*Cassia nomame* (Makino) Kitagawa)归入番泻决明属,即*Senna nomame* (Makino) T. C. Chen (Chen et al, 2010),本文作者认为不妥,因为该种的形态特征(叶形态、荚果形态、种子形态等)均更接近山扁豆属,故应归入山扁豆属,即豆茶山扁豆(*Chamaecrista nomame* (Makino) H. Ohashi)。

需要说明的是:关于本类群的中文名,决明(*Cassia tora* L., 现为*Senna tora* (L.) Roxb.)原为*Cassia* L. s. l.的中文基名,该属拆分后,决明被组合至*Senna* Mill.,因而本文建议将*Senna* Mill.的中文名拟为“决明属”(为与*Cassia* L. s. l.相区分,本文在正式中文属名前用“广义”、“狭义”加以区别);而*Cassia* L. s. s.模式种为腊肠树(*Cassia fistula* L.),且该属荚果通常木质化,成熟时黑褐色,垂挂于枝上,酷似“腊肠”,故本文建议将*Cassia* L. s. s.的中文名拟为“腊肠树属”;*Chamaecrista* Moench则依*Flora of China*的处理,定为“山扁豆属”。

(2)广义云实属(*Caesalpinia* L. s. l.)的拆分(Lewis et al, 2005; Gagnon et al, 2016)。其中:云实(*C. decapetala* (Roth) Alston)、小叶云实(*C. millettii* Hook. & Arn.)和苏木(*C. sappan* L.)被转入狭义云实属(*Biancaea* Tod.);刺果苏木(*C. bonduc* (L.) Roxb.)

和喙荚云实(*C. minax* Hance)被转入鹰叶刺属(*Guilandina* L.), 其中后者的新组合尚未正式发表; 含羞云实(*C. mimosoides* Lam.)被转入含羞云实属(*Hultholia* Gagnon & G. P. Lewis); 见血飞(*C. cucullata* Roxb.)、九羽见血飞(*C. enneaphylla* Roxb.)和膜荚见血飞(*C. hymenocarpa* (Prain) Hattink)被转入见血飞属(*Mezoneuron* Desf.); 肉荚云实(*C. digyna* Rottler)和扭果苏木(*C. tortuosa* Roxb.)被转入肉荚云实属(*Moullava* Adans.); 粉叶苏木(*C. caesia* Hand.-Mazz.)、华南云实(*C. crista* L.)、大叶云实(*C. magnifoliolata* Metc.)、鸡嘴箭(*C. sinensis* (Hemsl.) J. E. Vidal)和春云实(*C. vernalis* Champ.), 还有后来发表的新种椭圆叶云实(*C. elliptifolia* S. J. Li, Z. Y. Chen & D. X. Zhang)和云南云实(*C. yunnanensis* S. J. Li, D. X. Zhang & Z. Y. Chen)以及新记录菱叶云实(*C. rhombifolia* J. E. Vidal) (李世晋等, 2001, 2006; Li et al, 2002, 2006)的分类地位有待进一步研究, 未来可能会被转入南天藤属(*Ticanto* Adans.)或其他属。此外, 中国引栽的洋金凤(*Caesalpinia pulcherrima* (L.) Sw.)保留于*Caesalpinia* L. s. s., 该属中文名改为小凤花属(多识团队, 2016至今)。

需要说明的是: 关于本类群的中文名, 云实(*Caesalpinia decapetala* (Roth) Alston, 现为*Biancaea decapetala* (Roth) O. Deg.)原为*Caesalpinia* L. s. l.的中文基名, 该属拆分后, 云实被转入*Biancaea* Tod., 因而本文建议将*Biancaea* Tod.的中文名拟为“云实属”(为与*Caesalpinia* L. s. l.相区分, 本文在正式中文属名前用“广义”、“狭义”加以区别); 而*Caesalpinia* L. s. s.依其模式种小凤花(*Caesalpinia brasiliensis* L., 刘夙拟, 据其花较洋金凤*Caesalpinia pulcherrima* (L.) Sw.小而定)而改为“小凤花属”。

(3) 广义金合欢属(*Acacia* Mill. s. l.)的拆分(Maslin, 2008; Kyalangalilwa et al, 2013)。其中: 中国原产的类群归入儿茶属(*Senegalia* Raf.) (欧阳铖人等, 2013), 台湾栽培的阿拉伯胶树(*A. senegal* (L.) Willd.)亦归入该属; 主产澳大利亚、(多数)具叶状柄的类群归入相思树属(*Acacia* Mill. s. s.) (Maslin, 2015); 福建、广东等地引栽的灰金合欢(*A. glauca* (L.) Moench)归入灰合欢属(*Acaciella* Britton & Rose) (Rico-Arce & Bachman, 2006); 中国南部引栽的金合欢(*A. farnesiana* (L.) Willd.)和阿拉伯金合欢(*A. nilotica* (L.) Willd.)归入金合欢属(*Vachellia* Wight &

Arn.) (Maslin, 2015)。

(4) 猴耳环属(*Archidendron* F. Muell.)从牛蹄豆属(*Pithecellobium* Mart.)分出, 并将棋子豆属(*Cylindrokelupha* Kosterm.)并入其中, 原牛蹄豆属中国仅有引栽1种, 即牛蹄豆(*P. dulce* (Roxb.) Benth.) (Wu & Nielsen, 2010; 刘冰等, 2015)。

### 1.3 蝶形花亚科

#### Subfam. Papilionoideae DC.

(1) 槐(*Sophora japonica* L.)和短蕊槐(*S. brachygyna* C. Y. Ma)从广义槐属(*Sophora* L. s. l.)中分出, 归入狭义槐属(*Styphnolobium* Schott), 其中后者尚未被组合, 并极有可能应处理为前者的异名(Bao & Vincent, 2010); *Sophora* s. s.中文名改为苦参属(Sousa & Rudd, 1993; Lewis et al, 2005; 刘冰等, 2015)。

需要说明的是: 关于本类群的中文名, 槐(*Sophora japonica* L., 现为*Styphnolobium japonicum* (L.) Schott)为*Sophora* L. s. l.的中文基名, 该属拆分后, 槐被转入*Styphnolobium* Schott, 因而本文建议将*Styphnolobium* Schott的中文名拟为“槐属”(为与*Sophora* L. s. s.相区分, 本文在正式中文属名前用“广义”、“狭义”加以区别), 而*Sophora* L. s. s.依其最广为人知的一种——苦参(*Sophora flavescens* Aiton)而改为“苦参属”。

(2) 黄雀儿属(*Priotropis* Wight & Arn.)并入猪屎豆属(*Crotalaria* L.) (Li et al, 2010; Subramaniam et al, 2013)。

(3) 国际上主流观点一般将水黄皮(*Pongamia pinnata* (L.) Pierre)归入崖豆藤属(*Millettia* Wight & Arn.) (Lewis et al, 2005), 但这一处理一直未得到国内分类专家的认可(Zhang & Pedley, 2010)。究竟何种处理更合理, 仍有待进一步研究。

(4) Geesink (1984)将拟鱼藤属(*Paraderris* (Miq.) R. Geesink)从广义鱼藤属(*Derris* Lour. s. l.)中分出, Chen和Pedley (2010a)在*Flora of China*中接受了这一处理。Sirichamorn等(2014)结合分子证据将拟鱼藤属重新并入鱼藤属, 并复原了短翅鱼藤属(*Solori* Adans.)的地位, 其中包括2个国产种: 毛果鱼藤(*S. eriocarpa* (F. C. How) Sirich. & Adema)和大鱼藤树(*S. robusta* (Roxb. ex DC.) Sirich. & Adema)。

(5) Adema (2000)从广义鱼藤属中分出双束鱼藤属(*Aganope* Miq.), Chen和Pedley (2010b)在*Flora*

of China中亦接受了这一处理, 该属包括3个国产种: 大叶鱼藤(*A. latifolia* (Prain) T. C. Chen & Pedley)、密锥花鱼藤(*A. thyrsoiflora* (Benth.) Polhill)和鼎湖鱼藤(*A. dinghuensis* (P. Y. Chen) T. C. Chen & Pedley)。

(6) 杨永康等(2004)发表新属中华豆属(*Sinolegumena* Y. K. Yang, L. H. Liu & J. K. Wu)及其唯一一种中华豆(*S. chendzhaoana* Y. K. Yang, L. H. Liu & J. K. Wu)。Zhang等(2018a)结合形态及分子证据证实该种实为土圜儿属(*Apios* Fabr.)下的1种, 即南岭土圜儿(*Apios chendzhaoana* (Y. K. Yang, L. H. Liu & J. K. Wu) B. Pan bis, X. L. Yu & F. Zhang)。

(7) Ohashi (1999)将小槐花(*Desmodium caudatum* DC.)和1988年新发表的淡黄小槐花(*D. luteolum* H. Ohashi & T. Nemoto)从山蚂蝗属(*Desmodium* Desv.)分入他的新属小槐花属(*Ohwia* H. Ohashi)。

需要说明的是: Ohashi和Nemoto (1998)依据存放于中国科学院昆明植物研究所标本馆的2份标本描述的新种淡黄小槐花(*Desmodium luteolum* H. Ohashi & T. Nemoto, 1998)是*D. luteolum* Staudley的一个晚出同名, 故该名称不合法。然而Ohashi (1999)并未意识到这点, 直接将*Desmodium luteolum* H. Ohashi & T. Nemoto, 1998组合到小槐花属, 即*Ohwia luteola* (H. Ohashi & T. Nemoto) H. Ohashi, 1999。Ohashi和Nemoto (2006)意识到了这一点, 故分别为*Desmodium luteolum* H. Ohashi & T. Nemoto和*Ohwia luteola* (H. Ohashi & T. Nemoto) H. Ohashi两个名称指定了新名称(nom. nov.), 即*Desmodium sino-luteolum* H. Ohashi & T. Nemoto和*Ohwia luteola* H. Ohashi。

(8) Yang和Huang (1979)发表的长柄山蚂蝗属(*Podocarpium* (Benth.) Yang & Huang) (FRPS接受)为*Podocarpium* A. Braun ex Stizenberger, 1851和*Podocarpium* Unger, 1864的晚出同名(Ohashi & Mill, 2000; 王祺, 2006)。Ohashi和Mill (2000)提议以新名称*Hylodesmum* H. Ohashi & R. R. Mill替代该属名, 为*Flora of China*所接受(Huang & Ohashi, 2010b)。

(9) Ohashi (2004)将小叶三点金(*Desmodium microphyllum* (Thunb.) DC.)组合至舞草属(*Codariocalyx* Hassk.), 即小叶舞草(*Codariocalyx microphyllus* (Thunb.) H. Ohashi), *Flora of China*未接受这一处理, 但在其注释中说明了这一情况(Huang & Ohashi, 2010a); Ohashi等(2018a)依据新的分子证据

将该种组合至纤蚂蝗属(*Leptodesmia* (Benth.) Benth. & Hook.f.)。

(10) Ohashi和Ohashi (2012a)将山蚂蝗属饿蚂蝗亚属(*Desmodium* Desv. subg. *Dollinera* (Benth.) Schindl.)从山蚂蝗属(*Desmodium* Desv.)中独立为饿蚂蝗属(*Ototropis* Nees)。

(11) Ohashi和Ohashi (2012b)依据一非国产种杯柱山蚂蝗(*Desmodium hentyi* Verdc.)发表新属杯柱蚂蝗属(*Verdesmum* H. Ohashi & K. Ohashi), 并于次年将国产的勐腊长柄山蚂蝗(*Hylodesmum menglaense* (C. Chen & X. J. Cui) H. Ohashi & R. R. Mill)转入该属(Ohashi & Ohashi, 2013)。Song等(2019)通过分子和形态学证据证实该种实际上仍应当归入长柄山蚂蝗属, 这一处理也得到了Li等(2019)的分子结果的支持。

(12) Ohashi和Ohashi (2018a)结合分子证据恢复了假地豆属(*Grona* Lour.)的分类地位, 该属包含了FRPS中山蚂蝗属三点金亚属(*Desmodium* subg. *Sagotia* Baker)髯毛山蚂蝗组(*Desmodium* sect. *Nicolsonia* (DC.) Benth.)的所有种和三点金组(*Desmodium* sect. *Sagotia*)的三点金(*D. triflorum* (L.) DC.)和异叶山蚂蝗(*D. heterophyllum* (Willd.) DC.)。

(13) Ohashi和Ohashi (2018b)结合分子证据将FRPS中的山蚂蝗属狭托叶组(*Desmodium* sect. *Angustistipulosas* H. Ohashi)独立为新属拿身草属(*Sohmaea* H. Ohashi & K. Ohashi)。

(14) Ohashi等(2018)结合分子和形态证据从山蚂蝗属中拆出数属, 包括: 凹叶山蚂蝗(*D. concinnum* DC.)独立为凹叶山蚂蝗属(*Tateishia* H. Ohashi & K. Ohashi); 二歧山蚂蝗(*D. dichotomum* DC.)独立为二歧山蚂蝗属(*Bouffordia* H. Ohashi & K. Ohashi); 肾叶山蚂蝗(*D. renifolium* (L.) Schindl.)转入新属肾叶山蚂蝗属(*Huangtcia* H. Ohashi & K. Ohashi); 大叶山蚂蝗属(*Pleurolobus* J. St.-Hil.)地位恢复, 包括原属山蚂蝗属的1个国产种, 即大叶山蚂蝗(*P. gangeticus* J. St.-Hil.)。此外, 长圆叶山蚂蝗(*D. oblongum* Wall. ex Benth.)被转入狸尾豆属(*Uraria* Desv.)。

需要说明的是: 1989年作为新种发表、2010年在*Flora of China*中被处理为糙毛山蚂蝗(*D. strigillosum* Schindl.)变种的垂果山蚂蝗(*D. strigillosum* var. *pendenticarpum* (C. Z. Gao & Q. R. Lai) P. H. Huang) (高成芝和赖其瑞, 1989; Huang & Ohashi,



2010a), Ohashi (1995)主张将其处理为糙毛山蚂蝗的异名, *Flora of China*中对垂果山蚂蝗的注释亦指出, Ohashi认为垂果山蚂蝗与糙毛山蚂蝗应为同种 (Huang & Ohashi, 2010a), 糙毛山蚂蝗被Ohashi等 (2018b)组合至假地豆属, 但垂果山蚂蝗的分类地位仍有待进一步研究。

(15) Ohashi等(2019)结合分子和形态证据将绒毛山蚂蝗(*Desmodium velutinum* (Willd.) DC.)从山蚂蝗属分出并为之建立新属绒毛山蚂蝗属(*Polhillides* H. Ohashi & K. Ohashi)。

(16) Ohashi等(2017)将硬毛宿苞豆(*Shuteria hirsuta* Baker)从宿苞豆属(*Shuteria* Wight & Arn.)转至新属硬毛宿苞豆属(*Harashuteria* K. Ohashi & H. Ohashi)。

(17) Egan和Pan (2015)经过大量研究, 将须弥葛(*Pueraria wallichii* DC.)从葛属(*Pueraria* DC.)独立, 归入新属须弥葛属(*Haymondia* A. N. Egan & B. Pan bis); 将苦葛(*P. peduncularis* (Benth.) Graham ex Benth.)和云南苦葛(*P. yunnanensis* Franch.)转入新属苦葛属(*Toxicopueraria* A. N. Egan & B. Pan bis); 恢复草葛属(*Neustanthus* Benth.)地位, 该属仅1种, 即草葛(三裂叶野葛, *N. phaseoloides* Benth.); 将小花野葛(*P. stricta* Kurz)转入琼豆属(*Teyleria* Backer)。

(18) Geesink (1984)从广义崖豆藤属(*Millettia* Wight & Arn. s. l.)中分出鸡血藤属(*Callerya* Endl.), 包括FRPS中的棒果组(*Millettia* sect. *Corynecarpae* Z. Wei)、曲柱组(*Millettia* sect. *Curvistylae* Z. Wei)和短柱组(*Millettia* sect. *Eurybotryae* Dunn) (Schot, 1994; Wei & Pedley, 2010b; 刘冰等, 2015)。Geesink (1984)将*Whitfordiodendron* Elmer (原猪腰豆属)处理为鸡血藤属的异名, 并将猪腰豆(*Whitfordiodendron filipes*)转入绢丝花属(*Afgekia* Craib)(Wei & Pedley, 2010a; 刘冰等, 2015); 后分子证据证实鸡血藤属仍不自然, 且处理后的绢丝花属亦不自然且嵌于鸡血藤属中(Li et al, 2014; Campton et al, 2019), 因此Campton等(2019)对鸡血藤属进行了进一步的拆分, 其中国产类群受影响的包括: 广东鸡血藤(*Callerya fordii* (Dunn) Schot)和美丽鸡血藤(*Callerya speciosa* (Champ. ex Benth.) Schot)被转入新属南海藤属(*Nanhaia* J. Compton & Schrire); 江西鸡血藤(*Callerya kiangsiensis* (Z. Wei) Z. Wei & Pedley)、网络鸡血藤(*Callerya reticulata* (Benth.) Schot)、绿花鸡血藤

(*Callerya championii* (Benth.) X. Y. Zhu)和宽序鸡血藤(*Callerya eurybotrya* (Drake) Schot)被转入新属拟紫藤属(*Wisteriopsis* J. Compton & Schrire); 猪腰豆被转入重新恢复的*Padbruggea* Miq., 现建议将该属中文名确定为“猪腰豆属”。

(19)从岩黄芪属(*Hedysarum* L.)中分出羊柴属(*Corethroedendron* Fisch. & Basiner), 包括FRPS中原属木本组(*Hedysarum* sect. *Fruticosa* B. Fedtsch.)的所有类群(Xu & Choi, 2010a), 这一处理得到了分子证据的支持(Amirahmadi et al, 2013; Duan et al, 2015; Liu et al, 2017); 藏豆属(*Stracheya* Benth.)并入岩黄芪属(Xu & Choi, 2010b; 刘冰等, 2015)。

需要说明的是: 关于本类群的中文名, *Flora of China*将*Corethroedendron* Fisch. & Basiner拟名为“山竹子属”, “山竹子”这一名称为藤黄科(*Clusiaceae* Lindl.)藤黄属(*Garcinia* L.)之半通名, 且该属植物莽吉柿(*Garcinia mangostana* L.)作为一种广为人知的水果, 亦有一俗称“山竹子”, 为避免混淆, 本文建议用本属下较广为人知的一种牧草植物蒙古岩黄芪(*Corethroedendron fruticosum* (Pall.) B. H. Choi & H. Ohashi var. *mongolicum* (Turcz.) Turcz. ex Kitag.)的俗称“羊柴”作为本属属名, 即“羊柴属”。

(20) Duan等(2016)依据分子和形态学证据将两豆属(*Calophaca* Fisch.)和铃铛刺属(*Halimodendron* Fisch. ex DC.)并入锦鸡儿属(*Caragana* Fabr.)。

(21) Yakovlev和Sviazeva (1987)从雀儿豆属(*Chesneya* Lindl. ex Endl.)中拆出云雀豆属(*Spongiocarpella* Yakovlev & N. Ulziykh.), 其中组合了FRPS中收录的云雾雀儿豆(*C. nubigena* (D. Don) Ali)、川滇雀儿豆(*C. polystichoides* (Hand.-Mazz.) Ali)、紫花雀儿豆(*C. purpurea* P. C. Li)和刺柄雀儿豆(*C. spinosa* P. C. Li), 并发表了云南云雀豆(*S. yunnanensis* Yakovlev)、疏叶云雀豆(*S. paucifoliolata* Yakovlev)和察隅云雀豆(*S. intermedia* Yakovlev) 3个新种。钱子刚(1998)研究了两属, 认为云雀豆属不能成立, 故将其处理为雀儿豆属的异名, 并将其新发表的3种组合到雀儿豆属。

(22) Zhang和Podlech (2006)恢复了蔓黄芪属(*Phyllolobium* Fisch.)的地位, 该属包括FRPS中隶属于黄芪属(*Astragalus* L.)簇毛亚属(*Astragalus* L. subg. *Pogonophace* Bunge)的背扁组(*Astragalus* sect. *Phyllolobium* (Fisch.) Bunge)全部种和膨果组(*Astra-*

*galus* sect. *Bibracteola* Sims.)的长小苞黄芪(*A. balfourianus* Sims., 包括小苞黄芪*A. prattii* N. D. Simpson)、弯齿黄芪(*A. camptodontus* Franch., 包括类芒齿黄芪*A. camptodontoides* Sims.)、芒齿黄芪(*A. dolichochoete* Diels, 包括黄白黄芪*A. albido-flavus* K. T. Fu)、亚东黄芪(*A. yatungensis* Ni & P. C. Li, 为*A. donianus* DC.的异名, 包括密根黄芪*A. pycnorhizus* Wall. ex Benth.)、黄绿黄芪(*A. flavovirens* K. T. Fu, 包括狭叶黄芪*A. angustifoliolatus* K. T. Fu)、拉萨黄芪(*A. lasaensis* Ni & P. C. Li)、米林黄芪(*A. milingensis* Ni & P. C. Li)、牧场黄芪(*A. pastorius* Tsai & Yu, 包括德钦黄芪*A. tehchingensis* Cheng f. ex K. T. Fu)、奇异黄芪(*A. prodigosus* K. T. Fu)、乡城黄芪(*A. sanbilingensis* Tsai & Yu)、定日黄芪(*A. tingriensis* Ni & P. C. Li)、蒺藜叶黄芪(*A. tribulifolius* Benth. ex Bunge, 包括甘青黄芪*A. tanguticus* Batalin)、膨果黄芪(*A. turgidocarpus* K. T. Fu)以及后来发表的蔓生黄芪(*A. chapmanianus* Wenninger)、九叶黄芪(*A. enneaphyllus* P. C. Li)、线耳黄芪(*A. lineariaurifer* P. C. Li)、耐旱黄芪(*A. siccanus* P. C. Li) (Wenninger, 1991; 李沛琼, 1989)。朱相云(2015)认为将甘青黄芪(*A. tanguticus* Batalin)完全处理为膨果蔓黄芪(*Phyllobium turgidocarpum* (K. T. Fu) M. L. Zhang & Podlech)的异名不妥当, 将其组合至蔓黄芪属。

需要说明的是: 关于本属的中文名, *Flora of China*将其拟定为“膨果豆属”(Xu et al, 2010), 考虑到豆科中多有荚果膨胀的类群, 在本属近缘的黄芪属中亦不乏这样的类群, 如长果颈黄耆(*Astragalus englerianus* Ulbr.)等, 故本文主张依据张明理等(2009)提供的中文拟名, 将本属中文名拟定为“蔓黄芪属”(原文用“耆”而不用“芪”, 按“黄耆”为“黄芪”之后世讹写, 古代字韵书皆未见此写法, 故本文建议改为“蔓黄芪属”)。

## 2 种的分类学地位变动

(1)中国南部引栽的南洋楹(*Albizia falcataria* (L.) Fosberg)从合欢属(*Albizia* Durazz.)分出, 归入南洋楹属(*Falcataria* (I. C. Nielsen) Barneby & J. W. Grimes) (Wu & Nielsen, 2010; 刘冰等, 2015)。

(2)中国引栽的变黑金雀儿(*Cytisus nigricans* L.)从金雀儿属(*Cytisus* Desf.)分出, 归入黑金雀属(*Lembotropis* Griseb.) (Wei & Turland, 2010; 刘冰等,

2015)。

(3) Song等(2017)在研究模式标本后, 将小叶干花豆(*Fordia microphylla* Dunn ex Wei)处理为印度崖豆(*Millettia pulchra* (Benth.) Kurz)的异名。

(4)补骨脂(*Psoralea corylifolia* L.)被转入补骨脂属(*Cullen* Medik.), *Psoralea* L.易中文名为松豆属(Wei & Gilbert, 2010; 刘冰等, 2015)。

(5) FRPS收录的中国引栽的绣球小冠花(*Coronilla varia* L.)被转至芥荚豆属(*Securigera* DC.), *Coronilla* L.中文名易为冠花豆属(Lassen, 1989; 多识团队, 2016至今)。

## 3 新记录属

(1)陈涛和李泽贤(1997)报道了1个国产新记录属落地豆属(*Rothia* Pers.), 其中中国产1种, 即落地豆(*R. indica* (L.) Thuan), 分布于海南省。

(2) Zhang等(2018b)发表中国国产豆科1新种: 百年假节蚂蝗(*Pseudarthria panii* R. Zhang, T. S. Yi & B. Pan bis), 假节蚂蝗属(*Pseudarthria* Wight & Arn.)为国产新记录属, 该属(种)分布于云南省。

(3)孙航和周浙昆(1996)报道了1个国产新记录属: 闭荚藤属(*Mastersia* Benth.), 其中中国产1种, 即闭荚藤(*M. assamica* Benth.), 分布于西藏。

(4) Sun和Bartholomew (2010)在*Flora of China*上收录的刺枝豆属(*Eversmannia* Bunge)为新记录属, 其中中国产1种, 即刺枝豆(*E. subspinosa* B. Fedtsch.), 分布于新疆北部。

## 4 结语

分子系统学研究对植物系统分类起着非常重要的作用, 一方面, 分子系统学研究可以佐证一些分类处理; 另一方面, 分子系统学研究对植物的系统分类亦可以起到补充作用。豆科作为被子植物第三大科, 对人类的生产生活影响巨大, 厘清其系统分类关系具有重大意义。本文总结了近20年来国产豆科植物的属级分类变动, 但这并不是一个最终结果, 相信在不久的将来, 随着科学技术的发展, 更多曾经令分类学家困惑的分类学问题将得以澄清。

致谢: 由衷感谢华东师范大学廖帅博士、中国科学院广西植物研究所符龙飞助理研究员为本文写作



提供重要参考文献与建议。本文中采用了由中国科学院上海辰山植物园刘夙博士、中国科学院植物研究所刘冰博士主持的多识植物百科中的中文拟名, 特向二位老师表示感谢!

## 参考文献

- Adema FACB (2000) Notes on Malesian Fabaceae XX. *Derris* in Thailand and Malesia. *Thai Forest Bulletin (Botany)*, 28, 2–16.
- Amirahmadi A, Osaloo SK, Moein F, Kaveh A, Maassoumi AA (2013) Molecular systematics of the tribe Hedysareae (Fabaceae) based on nrDNA ITS and plastid *trnL-F* and *matK* sequences. *Plant Systematics and Evolution*, 300, 729–744.
- Bao BJ, Vincent MA (2010) *Sophora*. In: *Flora of China*, Vol. 10 (eds Wu ZY, Raven PH, Hong DY), pp. 85–93. Science Press, Beijing & Missouri Botanical Garden, St. Louis.
- Campton JA, Schrire BD, Könyves K, Forest F, Malakasi P, Mattapha S, Sirichamorn (2019) The *Callerya* group redefined and tribe Wisterieae (Fabaceae) emended based on morphology and data from nuclear and chloroplast DNA sequences. *Phytokeys*, 125, 1–112.
- Chen DZ, Pedley L (2010a) *Paraderris*. In: *Flora of China*, Vol. 10 (eds Wu ZY, Raven PH, Hong DY), pp. 170–172. Science Press, Beijing & Missouri Botanical Garden, St. Louis.
- Chen DZ, Pedley L (2010b) *Aganope*. In: *Flora of China*, Vol. 10 (eds Wu ZY, Raven PH, Hong DY), pp. 172–173. Science Press, Beijing & Missouri Botanical Garden, St. Louis.
- Chen DZ, Zhang DX, Larsen K (2010) Tribe Cassieae. In: *Flora of China*, Vol. 10 (eds Wu ZY, Raven PH, Hong DY), pp. 27–34. Science Press, Beijing & Missouri Botanical Garden, St. Louis.
- Chen T, Li ZX (1997) *Rothia*, a newly recorded genus of Leguminosae from China. *Journal of Tropical and Subtropical Botany*, 5(4), 8–10. (in Chinese with English abstract) [陈涛, 李泽贤 (1997) 落地豆属——中国豆科一新记录属. *热带亚热带植物学报*, 5(4), 8–10.]
- Clark RP, Mackinder BA, Banks H (2017) *Cheniella* gen. nov. (Leguminosae: Cercidoideae) from southern China, Indochina and Malesia. *European Journal of Taxonomy*, 360, 1–37.
- Delecti Florae Reipublicae Popularis Sinicae Agendae Academiae Sinicae (1959–2004) *Flora Reipublicae Popularis Sinicae*. Science Press, Beijing. (in Chinese) [中国科学院中国植物志编辑委员会 (1959–2004) 中国植物志. 科学出版社, 北京.]
- Duan L, Wen J, Yang X, Liu PL, Arslan E, Ertuğrul K, Chang ZY (2015) Phylogeny of *Hedysarum* and tribe Hedysareae (Leguminosae: Papilionoideae) inferred from sequence data of ITS, *matK*, *trnL-F* and *psbA-trnH*. *Taxon*, 64, 49–64.
- Duan L, Yang X, Liu PL, Johnson G, Wen J, Chang ZY (2016) A molecular phylogeny of Caraganeae (Leguminosae, Papilionoideae) reveals insights into new generic and infrageneric delimitations. *PhytoKeys*, 70, 111–137.
- Duocet Group (2016 onwards) Duocet Wiki of Plants. [多识团队 (2016至今) 多识植物百科.] <http://duocet.ibiodiversity.net>. (accessed on 2019-05-14)
- Egan AN, Pan B (2015) Resolution of polyphyly in *Pueraria* (Leguminosae, Papilionoideae): The creation of two new genera, *Haymondia* and *Toxicopueraria*, the resurrection of *Neustanthus*, and a new combination in *Teyleria*. *Phytotaxa*, 218, 201–226.
- Gagnon E, Bruneau A, Hughes CE, de Queiroz LP, Lewis GP (2016) A new generic system for the pantropical *Caesalpinia* group (Leguminosae). *PhytoKeys*, 71, 1–160.
- Gao CZ, Lai QR (1989) A new species of *Desmodium* from Guangxi. *Bulletin of Botanical Research*, 9(4), 41–43. (in Chinese) [高成芝, 赖其瑞 (1989) 广西山蚂蝗属一新种. *植物研究*, 9(4), 41–43.]
- Geesink R (1984) *Scala Millettiearum*: A survey of the genera of the *Millettia* (Legum.-Pap.) with methodological considerations. *Leiden Botanical Series*, 8, 1–131.
- Huang PH, Ohashi H (2010a) *Desmodium*. In: *Flora of China*, Vol. 10 (eds Wu ZY, Raven PH, Hong DY), pp. 268–278. Science Press, Beijing & Missouri Botanical Garden, St. Louis.
- Huang PH, Ohashi H (2010b) *Hedysarum*. In: *Flora of China*, Vol. 10 (eds Wu ZY, Raven PH, Hong DY), pp. 279–283. Science Press, Beijing & Missouri Botanical Garden, St. Louis.
- Irwin HS, Barneby RC (1982) The American Cassiinae, a synoptical revision of Leguminosae tribe Cassieae subtribe Cassiinae in the New World. *Memoirs of the New York Botanical Garden*, 35, 1–918.
- Kyalangalilwa B, Boatwright JS, Daru BH, Maurin O, van der Bank M (2013) Phylogenetic position and revised classification of *Acacia s. l.* (Fabaceae: Mimosoideae) in Africa, including new combinations in *Vachellia* and *Senegalia*. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 172, 500–523.
- Lassen P (1989) A new delimitation of the genera *Coronilla*, *Hippocrepis*, and *Securigera* (Fabaceae). *Willdenowia*, 19, 49–62.
- Lewis G, Schrire BD, Mackinder B, Lock M (2005) *Legumes of the World*. Royal Botanic Gardens, Kew.
- Li HC, Zhao XL, Gao XF, Xu B (2019) Molecular phylogeny of the genus *Hylodesmum* (Fabaceae). *Phytotaxa*, 403, 221–229.
- Li J, Jiang JH, Fu CX, Tang SQ (2014) Molecular systematics and biogeography of *Wisteria* inferred from nucleotide sequences of nuclear and plastid genes. *Journal of Systematics and Evolution*, 52, 40–50.
- Li JQ, Sun H, Polhill RM, Gilbert MG (2010) *Crotalaria*. In: *Flora of China*, Vol. 10 (eds Wu ZY, Raven PH, Hong DY), pp. 105–117. Science Press, Beijing & Missouri Botanical Garden, St. Louis.
- Li PQ (1989) New taxa and combinations of Fabaceae from Hengduan Mountains. *Acta Botanica Yunnanica*, 11, 285–302. (in Chinese) [李沛琼 (1989) 横断山区豆科新分类群和新组合. *云南植物研究*, 11, 285–302.]
- Li SJ, Chen ZY, Zhang DX (2002) *Caesalpinia elliptifolia*

- (Leguminosae: Caesalpinioideae): A new species from China. *Nordic Journal of Botany*, 22, 349–352.
- Li SJ, Zhang DX, Chen ZY (2001) A species of *Caesalpinia* L. (Leguminosae) new to China. *Guihaia*, 21, 106. (in Chinese with English abstract) [李世晋, 张奠湘, 陈忠毅 (2001) 中国云实属植物一新记录. *广西植物*, 21, 106.]
- Li SJ, Zhang DX, Chen ZY (2006) Revision of the genus *Caesalpinia* L. (Leguminosae: Caesalpinioideae) from China. *Guihaia*, 26, 8–12. (in Chinese with English abstract) [李世晋, 张奠湘, 陈忠毅 (2006) 中国云实属植物分类学修订. *广西植物*, 26, 8–12.]
- Li SJ, Zhang DX, Chen ZY (2006) A new species of *Caesalpinia* (Leguminosae, Caesalpinioideae) from China. *Novon*, 16, 78–80.
- Liu PL, Wen J, Duan L, Arslan E, Ertugrul K, Chang ZY (2017) *Hedysarum* L. (Fabaceae: Hedysareae) is not monophyletic — Evidence from phylogenetic analyses based on five nuclear and five plastid sequences. *PLoS ONE*, 12, e0170596.
- Lin YX, Wang Q, Shen S (2014) New advances in Legume systematics. *Botanical Research*, 3, 179–187. (in Chinese with English abstract) [林彦翔, 王祺, 申思 (2014) 豆科植物系统学研究新进展. *植物学研究*, 3, 179–187.]
- Liu B, Ye JF, Liu S, Wang Y, Yang Y, Lai YJ, Zeng G, Lin QW (2015) Families and genera of Chinese angiosperms: A synoptic classification based on APG III. *Biodiversity Science*, 23, 225–231. (in Chinese with English abstract) [刘冰, 叶建飞, 刘夙, 汪远, 杨永, 赖阳均, 曾刚, 林秦文 (2015) 中国被子植物科属概览: 依据APG III系统. *生物多样性*, 23, 225–231.]
- Mackinder BA, Clark R (2014) A synopsis of the Asian and Australasian genus *Phanera* Lour. (Cercideae: Caesalpinioideae: Leguminosae) including 19 new combinations. *Phytotaxa*, 166, 49–68.
- Maslin BR (2008) Generic and subgeneric names in *Acacia* following retypification of the genus. *Muelleria*, 26, 7–9.
- Maslin BR (2015) Synoptic overview of *Acacia sensu lato* (Leguminosae: Mimosoideae) in East and Southeast Asia. *Gardens' Bulletin Singapore*, 67, 231–250.
- Ohashi H (1995) An enumeration of Chinese *Desmodium* and its allied genera. *Journal of Japanese Botany*, 70, 111–117.
- Ohashi H (1999) The genera, tribes and subfamilies of Japanese Leguminosae. *The Science Reports of Tohoku University 4th Series Biology*, 40, 187–268.
- Ohashi H (2004) New combinations in *Codariocalyx* (Leguminosae). *Journal of Japanese Botany*, 79, 370–372.
- Ohashi H, Mill RR (2000) *Hylodesmum*, a new name for *Podocarpium* (Leguminosae). *Edinburgh Journal of Botany*, 57, 171–188.
- Ohashi K, Nata K, Ohashi H (2017) *Harashuteria*, a new genus of Leguminosae (Fabaceae) subfam. Papilionoideae Tribe Phaseoleae. *Journal of Japanese Botany*, 92, 34–43.
- Ohashi H, Nemoto T (1998) A new species of *Desmodium* (Leguminosae) from China. *Journal of Japanese Botany*, 73, 84–88.
- Ohashi H, Nemoto T (2006) A new name for *Desmodium* (Leguminosae). *Journal of Japanese Botany*, 81, 188.
- Ohashi H, Ohashi K (2012a) *Ototropis*, a genus separated from *Desmodium* (Leguminosae). *Journal of Japanese Botany*, 87, 108–118.
- Ohashi H, Ohashi K (2012b) *Verdesmum*, a new genus of Leguminosae: Tribe Desmodieae. *Journal of Japanese Botany*, 87, 299–306.
- Ohashi H, Ohashi K (2013) The second species of *Verdesmum* (Leguminosae: Tribe Desmodieae) found in China. *Journal of Japanese Botany*, 88, 156–162.
- Ohashi H, Ohashi K (2018a) *Grona*, a genus separated from *Desmodium* (Leguminosae Tribe Desmodieae). *Journal of Japanese Botany*, 93, 104–120.
- Ohashi H, Ohashi K (2018b) *Sohmaea*, a new genus of Leguminosae Tribe Desmodieae. *Journal of Japanese Botany*, 93, 155–164.
- Ohashi K, Ohashi H, Nemoto T, Ikeda T, Izumi H, Kobayashi H, Muragaki H, Nata K, Sato N, Suzuki M (2018a) Phylogenetic analyses for a new classification of the *Desmodium* group of Leguminosae Tribe Desmodieae. *Journal of Japanese Botany*, 93, 165–189.
- Ohashi K, Ohashi H, Nemoto T, Abe C, Kotani H, Nata K, Ohtake H, Yamamoto K (2018b) Phylogenetic analyses for classification of the *Desmodium* group of Leguminosae Tribe Desmodieae 2. Two new genera separated from *Desmodium* and two new combinations in *Grona* and *Sohmaea*. *Journal of Japanese Botany*, 93, 293–306.
- Ohashi K, Ohashi H, Nemoto T, Ye B, Matsumoto T, Nata K (2019) Phylogenetic analyses for a new classification of the *Desmodium* group of Leguminosae Tribe Desmodieae 3. The systematic position of *Desmodium velutinum*. *Journal of Japanese Botany*, 94, 65–77.
- Ouyang CR, Sun H, Li ZM, Zhang JW (2013) Application of DNA barcoding in Chinese *Acacia s. l.* (Leguminosae). *Plant Diversity and Resources*, 35, 547–554. (in Chinese with English abstract) [欧阳铖人, 孙航, 李志敏, 张建文 (2013) DNA条形码在中国金合欢属中的应用. *植物分类与资源学报*, 35, 547–554.]
- Qian ZG (1998) A revision of the genus *Chesneya* from East Himalayas. *Acta Botanica Yunnanica*, 20, 399–402. (in Chinese with English abstract) [钱子刚 (1998) 东喜马拉雅地区雀儿豆属的修订. *云南植物研究*, 20, 399–402.]
- Rico-Arce MdeL, Bachman S (2006) A taxonomic revision of *Acaciella* (Leguminosae, Mimosoideae). *Anales del Jardín Botánico de Madrid*, 63, 189–244.
- Schot AM (1994) A revision of *Callerya* Endl. (including *Padburggea* and *Whitfordiodendron*) (Papilionaceae: Milliettieae). *Blumea*, 39, 1–40.
- Sinou C, Forest F, Lewis GP, Bruneau (2009) The genus *Bauhinia s. l.* (Leguminosae): A phylogeny based on the plastid *trnL-trnF* region. *Botany*, 87, 947–960.
- Sirichamorn Y, Adema FACB, Roos MC, Van Welzen PC (2014) Molecular and morphological phylogenetic reconstruction reveals a new generic delimitation of Asian *Derris* (Fabaceae): Reinstatement of *Solori* and synonymisation of

- Paraderis* with *Derris*. *Taxon*, 63, 522–538.
- Song ZQ, Ouyang XJ, Zuo L, Huang ZL (2017) The identity of *Fordia microphylla* and lectotypification of *Millettia pulchra* (Fabaceae: Millettieae). *Phytotaxa*, 332, 51–58.
- Song ZQ, Yao G, Pan B, Li JW, Huang XX, Tan YH, Xu DX (2019) Return *Verdesmum menglaense* to the genus *Hylodessmum* (Fabaceae) based on morphological and molecular evidence. *Phytokeys*, 126, 1–12.
- Sousa SM, Rudd VE (1993) Revision del genero *Styphnolobium* (Leguminosae: Papilionoideae: Sophoreae). *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 80, 270–283.
- Sprent JI (2007) Evolving ideas of legume evolution and diversity: A taxonomic perspective on the occurrence of nodulation. *New Phytologist*, 174, 11–25.
- Subramaniam S, Pandey AK, Geeta R, Mort ME (2013) Molecular systematics of Indian *Crotalaria* (Fabaceae) based on analyses of nuclear ribosomal ITS DNA sequences. *Plant Systematics and Evolution*, 299, 1089–1106.
- Sun H, Bartholomew B (2010) *Eversmannia*. In: *Flora of China*, Vol. 10 (eds Wu ZY, Raven PH, Hong DY), p. 526. Science Press, Beijing & Missouri Botanical Garden, St. Louis.
- Sun H, Zhou ZK (1996) Additions to the Leguminosae flora of China. *Acta Botanica Yunnanica*, 18, 293–294. (in Chinese with English abstract) [孙航, 周浙昆 (1996) 中国豆科植物区系新资料. *云南植物研究*, 18, 293–294.]
- The Legume Phylogeny Working Group (LPWG) (2017) A new subfamily classification of the Leguminosae based on a taxonomically comprehensive phylogeny. *Taxon*, 66, 44–77.
- Wang Q (2006) On the identity of *Podogonium* Heer 1857, nom. illeg. (Leguminosae) from the Miocene Shanwang flora of Shandong. *Acta Phytotaxonomica Sinica*, 44, 197–203. (in Chinese with English abstract) [王祺 (2006) 山东中新世山旺植物群中豆荚属(豆科)的名实问题. *植物分类学报*, 44, 197–203.]
- Wei Z, Gilbert MG (2010) *Cullen*. In: *Flora of China*, Vol. 10 (eds Wu ZY, Raven PH, Hong DY), p. 312. Science Press, Beijing & Missouri Botanical Garden, St. Louis.
- Wei Z, Pedley L (2010a) *Afgekia*. In: *Flora of China*, Vol. 10 (eds Wu ZY, Raven PH, Hong DY), p. 174. Science Press, Beijing & Missouri Botanical Garden, St. Louis.
- Wei Z, Pedley L (2010b) *Callerya*. In: *Flora of China*, Vol. 10 (eds Wu ZY, Raven PH, Hong DY), pp. 181–187. Science Press, Beijing & Missouri Botanical Garden, St. Louis.
- Wei Z, Turland NJ (2010) Tribe Genisteae. In: *Flora of China*, Vol. 10 (eds Wu ZY, Raven PH, Hong DY), p. 119. Science Press, Beijing & Missouri Botanical Garden, St. Louis.
- Weninger J (1991) Reversion von *Astragalus* L. sect. *Chlorostachys* Bunge, Sect. *Phyllolobium* Bunge und sect. *Skythopos* Simpson. *Mitteilungen der Botanischen Staatssammlung München*, 30, 1–196. (in German)
- Wu DL, Nielsen IC (2010) Tribe Ingeae. In: *Flora of China*, Vol. 10 (eds Wu ZY, Raven PH, Hong DY), pp. 60–71. Science Press, Beijing & Missouri Botanical Garden, St. Louis.
- Wunderlin RP (2010) Reorganization of the Cercideae (Fabaceae: Caesalpinioideae). *Phytoneuron*, 48, 1–5.
- Xu LR, Choi BH (2010a) *Corethrodedendron*. In: *Flora of China*, Vol. 10 (eds Wu ZY, Raven PH, Hong DY), pp. 512–514. Science Press, Beijing & Missouri Botanical Garden, St. Louis.
- Xu LR, Choi BH (2010b) *Hedysarum*. In: *Flora of China*, Vol. 10 (eds Wu ZY, Raven PH, Hong DY), pp. 514–525. Science Press, Beijing & Missouri Botanical Garden, St. Louis.
- Xu LR, Zhang ML, Podlech D (2010) *Phyllolobium*. In: *Flora of China*, Vol. 10 (eds Wu ZY, Raven PH, Hong DY), pp. 322–328. Science Press, Beijing & Missouri Botanical Garden, St. Louis.
- Yakovlev GP, Sviazeva OA (1987) On the taxonomy of the new genus *Spongiocarpella* (Fabaceae). *Botanicheskii Zhurnal*, 17, 249–260.
- Yang YC, Huang PH (1979) *Podocarpium* (Benth.) Yang et Huang—Genus Novum Familiae Leguminosarum. *Bulletin of Botanical Laboratory of North-Eastern Forestry Institute*, 4, 1–15.
- Yang YK, Liu LH, Wu JK, Wu PL, Yu JJ (2004) New taxa of the family Leguminosae from China (1). *The Chinese Academic Medical Magazine of Organisms*, 3(3), 62–76. (in Chinese with English abstract) [杨永康, 刘林翰, 吴家坤, 伍平澜, 于建军 (2004) 中国豆科植物新分类群(一). *中国医学生物技术应用杂志*, 3(3), 62–76.]
- Zhang DX, Chen DZ (1996) Three species of *Bauhinia* L. (Leguminosae) new to China. *Journal of Tropical and Subtropical Botany*, 4(4), 16–17. (in Chinese) [张奠湘, 陈德昭 (1996) 中国羊蹄甲属植物新分布三种. *热带亚热带植物学报*, 4(4), 16–17.]
- Zhang DX, Pedley L (2010) *Pongamia*. In: *Flora of China*, Vol. 10 (eds Wu ZY, Raven PH, Hong DY), pp. 187–188. Science Press, Beijing & Missouri Botanical Garden, St. Louis.
- Zhang F, Feng S, Zhou J, Zhang R, Liu L, Yang C, Yu X, Pan B (2018a) *Apios chendehaoana* (Fabaceae), an overlooked species and a new combination from China: Evidence from morphological and molecular analyses. *Phytotaxa*, 371, 1–16.
- Zhang ML, Podlech D (2006) Revision of the genus *Phyllolobium* Fisch. (Leguminosae–Papilionoideae). *Feddes Repertorium*, 117, 41–64.
- Zhang ML, Kang Y, Podlech D (2009) A taxonomic note on the sections of the genus *Phyllolobium* (Leguminosae). *Journal of Lanzhou University (Natural Science)*, 45(2), 75–78. (in Chinese with English abstract) [张明理, 康云, Podlech D (2009) 豆科蔓黄耆属 *Phyllolobium* 及其属下组的分类. *兰州大学学报(自然科学版)*, 45(2), 75–78.]
- Zhang R, Yi TS, Pan B (2018b) *Pseudarthria panii* (Fabaceae: Desmodieae), a new species from Asia, 120 years after its first collection. *Phytotaxa*, 367, 265–274.
- Zhu XY (2015) Nomenclatural novelties and new synonyms of Leguminosae in China. *Biodiversity Science*, 23, 247–251. (in Chinese) [朱相云 (2015) 中国豆科植物新分类实体和新异名. *生物多样性*, 23, 247–251.]

(责任编辑: 陈又生 责任编辑: 黄祥忠)



•保护论坛•

# 中国重点保护物种名录、标准与管理

蒋志刚<sup>1,2\*</sup>

1 (中国科学院动物研究所, 北京 100101)

2 (中国科学院大学, 北京 100049)

**摘要:** 中国野生动物保护名录包括《国家重点保护野生动物名录》(简称《国家重点保护名录》)、《具有重要生态、科学和社会价值的陆生野生动物名录》(简称《三有名录》)和地方重点保护野生动物名录(简称地方重点保护名录)。2017年《中华人民共和国野生动物保护法》修订实施后,《国家重点保护名录》修订工作提上日程。修订《国家重点保护名录》应明确该名录与《三有名录》之间的关系,前者要突出重点,体现保护优先和方便管理的原则,划分中央和地方的保护责任。建议依据物种的濒危属性、特有属性、稀有属性、珍贵属性以及管理属性来确定重点保护野生动物物种的级别。保护名录可以采取将整个属、整个科等较高的分类阶元集体列入原则(Principle of Clump Listing)。当一个亚种、一个种群有显著的进化潜力和确定的分布区时,也可以应用拆分列入原则(Principle of Splitting Listing),将其作为管理单位列入物种保护名单。此外,还应密切跟踪并及时更新物种分类法的变化、制订保护级别的判定标准、编写物种恢复计划指南、制定《国家重点保护名录》修订程序。建议为每一个重点保护物种制定相应的种群和生境恢复计划。根据珍稀濒危野生动物动态管理的需要,通过定期评估,及时对列入名录的物种进行升级、降级、删除或维持现有保护等级等处理。

**关键词:** 物种保护; 保护物种名录; 名录标准; 集体列入原则; 拆分列入原则

## China's key protected species lists, their criteria and management

Zhigang Jiang<sup>1,2\*</sup>

1 Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101

2 University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049

**Abstract:** China's key protected species lists include the List of State Key Protected Wild Animals (LSKPWA), the List of Terrestrial Wildlife with Important Ecological, Scientific and Social Values, and the lists of local key protected wild animals. After the amendment and implementation of the Wild Animal Protection Law of the People's Republic of China in 2017, the revision of the LSKPWA is on the agenda. In order to revise the list of the state key protected species, the relationship between these lists should be delineated to reflect the priority of protection and to facilitate administration and to divide the responsibility of protection between the central and local governments. It is recommended to determine the level of key protected wildlife species according to their attributes of endangerment, endemism, rareness, preciousness and management requirement. By adopting the Principle of Clump Listing, related species or the higher taxa such as a whole genus even a whole family should be included in the lists of protected species as far as possible. It is also practical to list a subspecies or a population as a management unit on the species protection list. In addition, to reflect the new provisions of the amended Wild Animal Protection Law of the People's Republic of China, it is necessary to distinguish domesticated and wild populations, those populations which have been artificially successfully bred with mature technology and stable production traits should be exempted from the listing. Thus, using the Principle of Splitting Listing to solve the real problems in conservation. In addition, taxonomic changes should be closely tracked and species list should be updated in time. It is also necessary to formulate criteria for protection levels, to develop guidelines for species recovery plan after their listing and to design amendment procedure for the list. It is important to

收稿日期: 2019-03-19; 接受日期: 2019-06-08

基金项目: 中国科学院战略性先导科技专项(XDA19050204)、国家科技部重点基础性专项(2013FY110300)和国家重点研发计划(2016YFC0503303)

\* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: jiangzg@ioz.ac.cn



formulate populations and habitats recovery plan for each key protected species. Through periodic evaluation of the listed species, the listed species are upgraded, downgraded, deleted or maintain its status for the needs of dynamic management of rare and endangered wild animals.

**Key words:** species conservation; protected species list; criteria of key protected species; Principle of Clump Listing; Principle of Splitting Listing

1988年12月10日,国务院批准了《国家重点保护野生动物名录》(以下简称《国家重点保护名录》),1989年1月14日该名录由中华人民共和国原林业部和原农业部令第1号发布施行至今。根据2016年7月2日第十二届全国人民代表大会常务委员会第二十一次会议修订的、2017年1月国务院颁布实施的《中华人民共和国野生动物保护法》(以下简称《保护法》),国家保护的野生动物是指“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”,国家对珍贵、濒危的野生动物实行重点保护。因此,确定野生动物保护名录是实施野生动物保护法的核心。

《保护法》第十条规定:“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,并每五年根据评估情况对名录进行调整。国家重点保护野生动物名录报国务院批准公布。”

自《国家重点保护名录》颁布以来,中国的社会、自然环境状况和野生动物种群数量与栖息地都发生了显著变化。原林业部在1998年,原国家林业局在2000年、2006年和2009年,国家林业和草原局在2019年初曾专门组织了《国家重点保护名录》修订专家研讨会,征求了野生动物专家和有关省市野生动物管理专家就修订调整《国家重点保护名录》进行了多次论证。然而,除了2006年国务院批准将麝类所有种从国家II级重点保护动物调整为I级重点保护动物外,《国家重点保护名录》中其他物种的保护级别未曾调整,也未曾增补新发现的种类。学术界和公众修订《国家重点保护名录》的呼声很高(马克平,2016;刘金等,2019)。

现在,《国家重点保护名录》的调整已提上议事日程。根据《保护法》,野生动物保护名录有《国家重点保护名录》、《具有重要生态、科学和社会价值的陆生野生动物名录》(简称为《三有名录》)和地方重点保护野生动物名录(简称为地方重点保

护名录)。在修订《国家重点保护名录》之际,有必要讨论这三份法定保护名录的内涵、外延和相互关系,明确不同保护名录、不同保护级别的差异和标准,以便采取不同的保护对策。

## 1 三份保护名录之间的关系

保护名录是受保护物种的集合。按照《保护法》,应将珍贵、濒危的物种,或数量稀少、分布区狭窄的、中国特有的、中国生态系统旗舰种以及在中国分布区极小、种群极小的以及濒危的物种列入《国家重点保护名录》,分别列为国家一级或二级重点保护野生动物。关于物种濒危等级的划分标准可以参照IUCN濒危物种红色名录的划分标准([www.iucnredlist.org/resources/categories-and-criteria](http://www.iucnredlist.org/resources/categories-and-criteria))。

根据《保护法》,地方重点保护名录收录的是《国家重点保护名录》以外的省市重点保护的野生动物名单,不应与《国家重点保护名录》重叠。现在多数省市已经颁布了省市级重点保护名录。有些省份(如江西省)将国家重点保护野生动物也纳入了省级重点保护名录(图1A),而多数省份没有将国家重点保护野生动物纳入省级重点保护名录(图1B)。

那么,《三有名录》能不能包括《国家重点保护名录》和地方重点保护名录收录的物种呢?现有的《保护法》没有明确三者的关系。从已经发布的《三有名录》看,该名录收录的是《国家重点保护名录》以外的物种。值得探讨的是,具有重要生态、科学和社会价值是作为《国家重点保护名录》以外的陆生野生动物的属性而将它们单独列为一个名录,还是也作为国家重点保护陆生野生动物的属性之一?显然,目前所有列入《国家重点保护名录》,甚至列入地方重点保护名录的野生动物都具备重要的生态、科学和社会价值。因此,上述3个名录是存在交集的(图1C)。然而,从法律层面上看,《国家重点保护名录》、《三有名录》和地方重点保护名录应是不同的集合(图1D)。



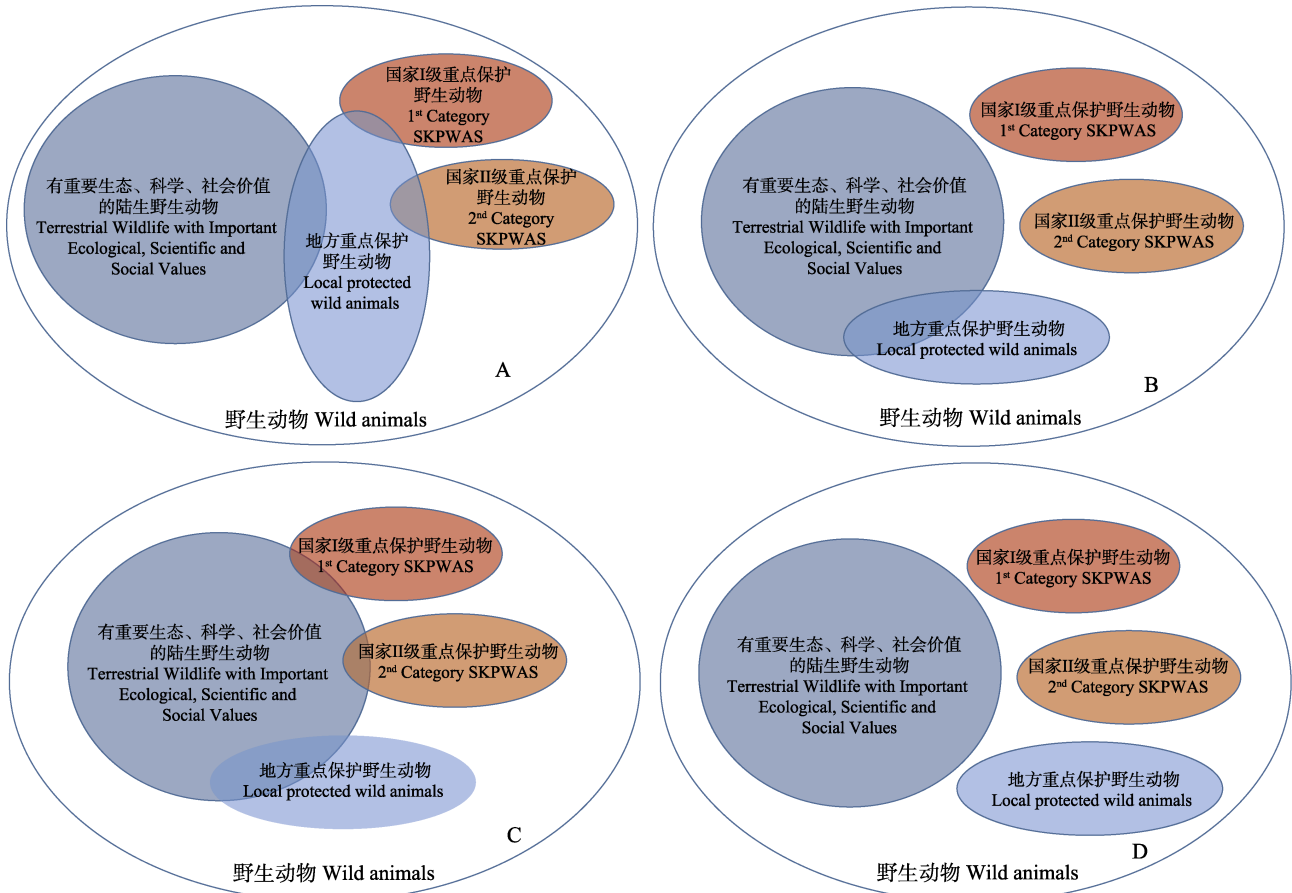


图1 《国家重点保护名录》、地方重点保护名录和《三有名录》的集合关系。图中用集合表示保护名录。部分省级重点保护名录与《国家重点保护名录》、《三有名录》有重叠(A)，多数省级重点保护名录仅与《三有名录》有重叠(B)。事实上，有重要生态、科学、社会价值是陆生野生动物的共同属性，三个名录存在着一定的交集(C)。《国家重点保护名录》、《三有名录》和地方重点保护名录应是不同的集合(D)。

Fig. 1 The set relations of the List of State Key Protected Wild Animal Species (SKPWAS), lists of local protected wild animals, and List of Terrestrial Wildlife with Important Ecological, Scientific and Social Values. Different protected species lists are represented as different sets. The lists of local key protected species of some provinces overlap with the List of State Key Protected Species and the List of Terrestrial Wildlife with Important Ecological, Scientific and Social Values (A), while lists of local key protected species in most provinces overlap only with the List of Terrestrial Wildlife with Important Ecological, Scientific and Social Values (B). As a matter of fact, important ecological, scientific and social values are the common attributes of terrestrial wildlife, and the intersection of the three lists exists (C), despite that the three lists should be different sets (D).

如何考虑物种的生态、科学、社会价值，并将其作为重点保护物种的标准，而不是试图将这些具有价值的物种与重点保护物种分开，是一个值得研究的问题。事实上，如果一个物种具有稀有的、独特的生态、科学、社会价值，那么该物种即是珍贵的物种。具备重要的生态、科学、社会价值的物种与珍贵、濒危的物种不易区分。以前的做法是，先确定国家重点保护动物，然后再确定具备重要的生态、科学、社会价值的物种，后者是前者的余集。事实上，将保护对象分为国家一级重点保护、国家二级重点保护和地方(省市级)重点保护已经足够

(图2)。总之，国家重点保护野生动物要体现集中资源、突出保护重点的原则。国家与地方重点保护名录之间物种要平衡，要明确中央与地方的责任，形成明确的保护系列。这将有利于实施保护，便于管理和识别保护对象和保护执法。

## 2 保护级别确定原则

国家保护物种是国家法定的保护物种，其外延比濒危物种更大。保护物种的保护等级除了生物学属性外，还考虑社会经济属性和管理属性。国家重点保护物种具有较高的经济、文化、科学和社会价



图2 国家与地方重点保护名录之间的集合关系。重要生态、科学、社会价值是陆生野生动物的共同属性，国家与地方重点保护名录足以区分保护重点。图中三角形的顶点指向保护重要性增加方向。

Fig. 2 The set relationship between the state and local key protection lists. Considering that important ecological, scientific and social values are common attributes of terrestrial wildlife, the lists of state and local key protected species are sufficient to distinguish the key protected species. The top point of the triangle in the figure points to the direction of increasing importance of protection.

值，既包括濒危物种和珍贵物种，还包括可能过度开发利用的物种。建议依据物种的濒危属性、特有属性、稀有属性、珍贵属性以及管理属性来确定重点保护野生动物物种的级别。当然，一个物种可能同时具有下列属性中一种以上的属性，国家重点保护野生动物应至少具有其中之一。

(1)濒危属性。物种濒危等级是确定保护等级的重要因素，其评定主要考虑物种生物学属性。IUCN濒危物种等级标准依据种群数量、分布区大小、种群数量下降速率、分布区面积下降速率以及极小种群与分布区等参数来确定物种濒危等级。“受威胁物种”应是重点保护动物的属性之一，“极危”、“濒危”物种应是列入国家重点保护野生动物名录的物种属性之一。

(2)特有属性。特有属性包括特有种、特有属与特有科。分类阶元越高的特有阶元，越具有保护价值。大熊猫(*Ailuropoda melanoleuca*)是中国特有的动物，然而，分类学家们对大熊猫是归入大熊猫科(*Ailuropodidae*)还是熊科(*Ursidae*)的意见却不统一(朱靖, 1974; Wilson & Reeder, 2005)。凡是被列入《国家重点保护名录》的物种，必须列出其所属的

纲、目、科分类阶元。一个特有单种科比一个特有种的保护价值更大。

(3)稀有属性。稀有动物指在野外数量极少、或在野外仅见于一个地点的野生动物，这些稀有动物容易灭绝，必须保护其种群与栖息地。动物的稀有属性应是列入国家重点保护野生动物名录的物种属性之一。

(4)珍贵属性。根据《保护法》，国家对珍贵的野生动物实行重点保护。野生动物及其衍生物的收藏价值、传统药用价值、战利品狩猎价值越高，其生存压力可能越大，越需要保护。因此，具有较高的收藏价值、传统药用价值、战利品狩猎价值应是列入国家重点保护野生动物名录的物种属性之一。

(5)管理属性。还可以根据管理的需要，将一个种列入重点保护名录，也可以将一个比种高的分类阶元的所有种，以及种下单元列入重点保护名录。

### 3 “集体列入”与“拆分列入”原则

分类学家常常拆分或归并某些分类单元，有时也提升或降级某些分类单元或其中的一部分(Apagow et al, 2004; Apagow, 2007; 蒋志刚等, 2016, 2017)。此外，物种概念的模糊性造成了野生动物名录也可能是一类模糊概念的集合，而立法与执法却必须明确有关概念。这一状况常常影响了物种的保护(Frank & Wilcove, 2019)。为了解决这一矛盾，CITES采用了在其附录中列入比种高一级或者低一级的分类单元，从而回避了物种分类不明确的问题。例如，考虑到鉴定困难和管理方便，将苏铁科(*Cycadales*)、兰科(*Orchidaceae*)、鸚鵡螺科(*Nautilidae*)、海马属(*Hippocampus*)、锯齿鳐科(*Pristidae*)、红鹳科(*Phoenicopteridae*)和鳄目(*Crocodylia*)以及穿山甲属(*Manis*)的所有种列入了CITES附录(cites.org/eng/app/appendices.php)。《国家重点保护名录》过去也采取了这种集体列入原则(Principle of Clump Listing)，以解决物种的不确定性与执法鉴定的困难。这一做法应当继续保持并应用到更多的阶元。

物种是野生动物保护名录集合的元素，同时又是一个集合，其亚集合也可以归入不同保护级别。长期以来，对如何管理人工长期驯养的野生动物如梅花鹿(*Cervus nippon*)、马鹿(*C. yarkandensis*, *C. wallichii*, *C. canadensis*)和驯鹿(*Rangifer tarandus*)有着不同的意见，因为这些动物有的种群已经在人工

饲养状态下繁殖了数十代。于是,2017年修订的《保护法》增加了“对关于人工繁育技术成熟稳定的国家重点保护野生动物的管理规定”。在修订《国家重点保护名录》时,可以将梅花鹿、马鹿和驯鹿的野生种群列为国家重点保护野生动物,而将其人工繁殖种群参照CITES附录物种的收录规则:对人工驯养繁殖技术成熟、已经形成生产性状品系的种群与其野生种群分列不同的保护级别。利用拆分列入原则(Principle of Splitting Listing)解决物种保护的实际问题。

此外,还可以利用拆分列入原则对物种的种下单元采取不同的管理对策,突出对种下单元的保护。矮岩羊曾被列为一个种(*Pseudois schaeferi*)(王应祥,2003),现有研究证明其是岩羊(*P. nayaur*)的一个种群,应归入岩羊(蒋志刚等,2017)。因此,建议将岩羊列为国家II级重点保护野生动物,而考虑到矮岩羊有特定分布区与进化潜力,将矮岩羊种群列为I级重点保护野生动物种群单元。

对于一些大型猫科动物人们常常关注的是其亚种,如东北虎(*Panthera tigris altaica*)和华南虎(*P. t. amoyensis*)。中国国家公园体制试点中还设立了保护大型猫科动物亚种的国家公园——东北虎豹国家公园。所以,像金钱豹(*P. pardus*)和虎(*P. tigris*)这样的大型猫科动物其保护等级要细化到亚种,其所有亚种均应列为国家I级重点保护野生动物。

#### 4 列入名录后的保护恢复措施

生物多样性保护是国家的长期战略目标,为此应制定物种保护级别划分标准和名录修订的机制。原环境保护部与中国科学院联合发布了《中国生物多样性红色名录——高等植物卷》(覃海宁等,2017)、《中国生物多样性红色名录——脊椎动物卷》(蒋志刚等,2016)和《中国生物多样性红色名录——菌物卷》(刘冬梅等,2018),评估了中国高等植物、脊椎动物和高等菌物的受威胁状况,为更新物种保护名录提供了物种生存状况的新资料。尽管物种生存状况仅是保护物种的属性之一,然而却是重要的、不可忽视的属性(蒋志刚,2016)。

一旦物种被列入国家重点保护物种之后,应尽快制定其拯救计划,实施就地保护与异地保护工程,恢复受胁物种的种群与栖息地。还应结合以国家公园为主体、以自然保护区为基础的保护地建设,加

大力度保护珍稀物种的栖息生境,增加其种群数量。进入21世纪以来,国家实施了大熊猫、虎、麝(*Moschus spp.*)、野生鹿类(*Cervidae spp.*)、金丝猴(*Rhinopithecus spp.*)、藏羚(*Pantholops hodgsonii*)、亚洲象(*Elephas maximus*)、长臂猿(*Hylobatidae spp.*)、普氏原羚(*Procapra przewalskii*)、朱鹮(*Nipponia nippon*)、野生鹤类(*Gruidae spp.*)、野生雉类(*Phasianidae spp.*)、扬子鳄(*Alligator sinensis*)、兰科植物和苏铁类等重点保护野生动植物工程,扩大了这些物种的种群,保护了它们的栖息地。今后,对所有列入国家重点保护物种名录的物种均应制定保护恢复计划。

对列入保护名录的物种还应定期开展评估,紧密关注物种濒危等级的变化和生物多样性保护形势的变化。这类评估应与国家的野生动植物普查、专项考察同步进行,也可以考虑与濒危物种红色名录的周期评估同步,通过评估对列入名录的物种进行升级、降级、维持与剔除,实现珍贵、濒危野生动物的动态管理。

#### 5 结语

野生动物保护是中国生物多样性保护的有机组成部分,列入了中央保护生物多样性的重大战略举措。本文探讨了《国家重点保护名录》、《三有名录》和地方重点保护名录的范畴与内涵,提出应重视对特有阶元、特别是高级特有阶元的保护;对一个分类单元的分类存在争议时,将上一级分类单元全部列入保护对象(集体列入原则),区别对待人工驯养繁殖技术成熟、已经形成生产性状品系的人工养殖种群与野生种群而分别列入重点保护名录(拆分列入原则),将重要物种的亚种以及有特定地理分布区和进化潜力的种群作为重点保护管理单元列为重点保护对象。

致谢:感谢马克平研究员阅读文稿并提出宝贵修改意见。

#### 参考文献

- Apagow PM (2007) Species: Demarcation and diversity. In: Phylogeny and Conservation (eds Purvis A, Gittleman JL, Brooks T), pp. 19–56. Cambridge University Press, Cambridge.



- Apagow PM, Bininda-Emonds ORP, Crandall KA, Gittleman JL, Mace GM, Marshall JC, Purvis A (2004) The impact of species concept on biodiversity studies. *Quarterly Review of Biology*, 79, 161–179.
- Chu C (Zhu J) (1974) On the systematic position of the giant panda, *Ailuropoda melanoleuca* (David). *Acta Zoologica Sinica*, 20, 174–183. (in Chinese with English abstract) [朱靖 (1974) 关于大熊猫分类地位的讨论. *动物学报*, 20, 174–183.]
- Frank EG, Wilcove DS (2019) Long delays in banning trade in threatened species. *Science*, 363, 686–688.
- Jiang ZG, Jiang JP, Wang YZ, Zhang E, Zhang YY, Li LL, Xie F, Cai B, Cao L, Zheng GM, Dong L, Zhang ZW, Ding P, Luo ZH, Ding CQ, Ma ZJ, Tang SH, Cao WX, Li CW, Hu HJ, Ma Y, Wu Y, Wang YX, Zhou KY, Liu SY, Chen YY, Li JT, Feng ZJ, Wang Y, Wang B, Li C, Song XL, Cai L, Zang CX, Zeng Y, Meng ZB, Fang HX, Ping XG (2016) Red List of China's Vertebrates. *Biodiversity Science*, 24, 500–551. (in Chinese and in English) [蒋志刚, 江建平, 王跃招, 张鸮, 张雁云, 李立立, 谢锋, 蔡波, 曹亮, 郑光美, 董路, 张正旺, 丁平, 罗振华, 丁长青, 马志军, 汤宋华, 曹文宣, 李春旺, 胡慧建, 马勇, 吴毅, 王应祥, 周开亚, 刘少英, 陈跃英, 李家堂, 冯祚建, 王燕, 王斌, 李成, 宋雪琳, 蔡蕾, 臧春鑫, 曾岩, 孟智斌, 方红霞, 平晓鸽 (2016) 中国脊椎动物红色名录. *生物多样性*, 24, 500–551.]
- Jiang ZG, Liu SY, Wu Y, Jiang XL, Zhou KY (2017) China's Mammal Diversity (2nd edn.) *Biodiversity Science*, 25, 886–895. (in Chinese with English abstract) [蒋志刚, 刘少英, 吴毅, 蒋学龙, 周开亚 (2017) 中国哺乳动物多样性 (第2版). *生物多样性*, 25, 886–895.]
- Jiang ZG (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.]
- Liu DM, Cai L, Wang K, Li JS, Wei TZ, Yao YJ (2018) Threat assessments, problems and countermeasures of China's macrofungi. *Biodiversity Science*, 26, 1236–1242. (in Chinese with English abstract) [刘冬梅, 蔡蕾, 王科, 李俊生, 魏铁铮, 姚一建 (2018) 中国野生大型真菌受威胁程度评估、问题和对策. *生物多样性*, 26, 1236–1242.]
- 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.]
- Mayr E (1997) *This is Biology: The Science of the Living World*. The Belknap Press of Harvard University Press. Cambridge, Massachusetts, USA.
- Qin HN, Zhao LN, Yu SX, Liu HY, Liu B, Xia NH, Peng H, Li ZY, Zhang ZX, He XJ, Yin LK, Lin YL, Liu QR, Hou YT, Liu Y, Liu QX, Cao W, Li JQ, Chen SL, Jin XH, Gao TG, Chen WL, Ma HY, Geng YY, Jin XF, Chang CY, Jiang H, Cai L, Zang CX, Wu JY, Ye JF, Lai YJ, Liu B, Lin QW, Xue NX (2017) Evaluating the endangerment status of China's angiosperms through the red list assessment. *Biodiversity Science*, 25, 745–757. (in Chinese and in English) [覃海宁, 赵莉娜, 于胜祥, 刘慧圆, 刘博, 夏念和, 彭华, 李振宇, 张志翔, 何兴金, 尹林克, 林余霖, 刘全儒, 侯元同, 刘滨, 刘启新, 曹伟, 李建强, 陈世龙, 金效华, 高天刚, 陈文俐, 马海英, 耿玉英, 金孝锋, 常朝阳, 蒋宏, 蔡蕾, 臧春鑫, 武建勇, 叶建飞, 赖阳均, 刘冰, 林秦文, 薛纳新 (2017) 中国被子植物濒危等级的评估. *生物多样性*, 25, 745–757.]
- Wang YX (2003) *A Complete Checklist of Mammal Species and Subspecies in China: A Taxonomic and Geographic Reference*. China Forestry Publishing House, Beijing. (in Chinese) [王应祥 (2003) 中国哺乳动物种与亚种分类名录与分布大全. 中国林业出版社, 北京.]
- Wilson DE, Reeder DM (2005) *Mammal Species of the World: A Taxonomic and Geographic Reference*, 3rd edn. John Hopkins University Press, Baltimore, MA.

(责任编辑: 江建平 责任编辑: 周玉荣)