

ISSN 1005-0094  
CODEN SHDUEM

# 生物多样性

BIODIVERSITY SCIENCE



## 主办

中国科学院生物多样性委员会  
中国植物学会  
中国科学院植物研究所  
中国科学院动物研究所  
中国科学院微生物研究所

Biodiversity Committee, CAS  
Botanical Society of China  
Institute of Botany, CAS  
Institute of Zoology, CAS  
Institute of Microbiology, CAS

第29卷 第4期  
2021年4月

Vol. 29 No. 4  
April 2021

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

# 生物多样性

## SHENGWU DUOYANGXING

第29卷 第4期 2021年4月

### 目次

#### 研究报告

##### 植物多样性

- 419 喜旱莲子草对模拟全天增温的可塑性: 引入地和原产地种群的比较  
黄河燕, 朱政财, 吴纪华, 拉琼, 周永洪, 潘晓云
- 428 华东地区归化植物的组成特征、引入时间及时空分布  
严靖, 闫小玲, 李惠茹, 杜诚, 马金双
- 439 格氏栲天然林林窗植物物种多样性与系统发育多样性  
陈博, 江蓝, 谢子扬, 李阳娣, 李佳萱, 李梦佳, 魏晨思, 邢聪, 刘金福, 何中声
- 449 生境片断化对濒危植物景东翅子树种群结构与动态的影响  
杨国平, 吴涛, 耿云芬, 李小双, 郝佳波, 袁春明
- 456 基于枝条木材密度分级的鼎湖山南亚热带常绿阔叶林树高曲线模型  
张剑坛, 李艳朋, 张入匀, 倪云龙, 周文莹, 练璐愉, 叶万辉

##### 动物多样性

- 467 不同放牧强度对赛罕乌拉草原蜘蛛多样性的影响  
张宇, 王露雨, 向昌林, 段美春, 张志升
- 477 农田节肢动物不同取样方法的综合比较  
段美春, 覃如霞, 张宏斌, 陈宝雄, 金彬,

张松柏, 任少鹏, 金树权, 朱升海, 华家宁, 刘云慧, 宇振荣

- 488 转*BPH9*和*Bar*基因抗褐飞虱耐除草剂水稻‘H23’对非靶标生物的影响  
李三和, 刘凯, 阚雯俊, 徐华山, 李培德, 周雷, 游艾青

#### 综述

- 495 气候变化对植物-传粉昆虫的分布区和物候及其互作关系的影响  
施雨含, 任宗昕, 赵延会, 王红
- 507 社会性昆虫级型和行为分化机制研究进展  
张慧, 刘倩, 黄晓磊
- 517 蜘蛛飞航研究进展  
武鹏峰, 崔淑艳, Abid Ali, 郑国
- 531 海洋生境制图研究进展: 概念、方法与应用  
胡文佳, 周秋麟, 陈彬, 杨圣云, 肖佳媚, 杜建国, 黄浩, 俞炜炜, 马志远

#### 生物编目

- 545 西双版纳苔藓植物多样性及其濒危状况  
全东丽, 杨斌, 马文章, 宋亮, 沈婷
- 554 四川白河国家级自然保护区鸟兽红外相机监测  
黄凯, 万雅琼, 李佳琦, 朱宇静, 孙治宇, 夏万才, 黎大勇, 任宝平
- 559 新书推介

**封面:** 在世界范围内, 目前被描述的苔藓超过20,000种, 因而苔藓植物成为多样性仅次于被子植物的第二大高等植物类群。西双版纳是世界生物多样性保护的关键和热点地区, 然而关于该地区苔藓植物多样性的认识却非常有限。全东丽等编制了该地区苔藓植物名录, 并对其多样性和受威胁状况进行了初步评价(详见本期545-553页)。封面展示了显微镜下观察到的西双版纳苔藓植物多样的形态与结构特征。(照片提供者: 全东丽)

# BIODIVERSITY SCIENCE

Vol. 29 No. 4 April 2021

## CONTENTS

### Original Papers

#### Plant Diversity

- 419 **Phenotypic plasticity of *Alternanthera philoxeroides* in response to simulated daily warming: Introduced vs. native populations**

Heyan Huang, Zhengcai Zhu, Jihua Wu, Qiong La, Yonghong Zhou and Xiaoyun Pan

- 428 **Composition, time of introduction and spatial-temporal distribution of naturalized plants in East China**

Jing Yan, Xiaoling Yan, Huiru Li, Cheng Du and Jinshuang Ma

- 439 **Taxonomic and phylogenetic diversity of plants in a *Castanopsis kawakamii* natural forest**

Bo Chen, Lan Jiang, Ziyang Xie, Yangdi Li, Jiaxuan Li, Mengjia Li, Chensi Wei, Cong Xing, Jinfu Liu and Zhongsheng He

- 449 **Effects of habitat fragmentation on population structure and dynamics of the endangered plant *Pterospermum kingtungense***

Guoping Yang, Tao Wu, Yunfen Geng, Xiaoshuang Li, Jiabo Hao and Chunming Yuan

- 456 **Height–diameter models based on branch wood density classification for the south subtropical evergreen broad-leaved forest of Dinghushan**

Jiantan Zhang, Yanpeng Li, Ruyun Zhang, Yunlong Ni, Wenying Zhou, Juyu Lian and Wanhui Ye

#### Animal Diversity

- 467 **Effects of different grazing intensities on spider diversity in Saihanwula Grassland**

Yu Zhang, Luyu Wang, Changlin Xiang, Meichun Duan and Zhisheng Zhang

- 477 **Comprehensive comparison of different sampling methods for arthropod diversity in farmland**

Meichun Duan, Ruxia Qin, Hongbin Zhang, Baoxiong Chen, Bin Jin, Songbo Zhang, Shaopeng Ren, Shuquan Jin, Shenghai Zhu, Jianing Hua, Yunhui Liu and Zhenrong Yu

- 488 **Effects of transgenic rice H23 with *BPH9* and *Bar* genes resistant to brown planthopper and herbicide on non-target organisms**

Sanhe Li, Kai Liu, Wenjun Zha, Huashan Xu, Peide Li, Lei Zhou and Aiqing You

### Reviews

- 495 **Effect of climate change on the distribution and phenology of plants, insect pollinators, and their interactions**

Yuhan Shi, Zongxin Ren, Yanhui Zhao and Hong Wang

- 507 **Mechanisms regulating caste and behavior differentiation in social insects**

Hui Zhang, Qian Liu and Xiaolei Huang

- 517 **Advances in spider ballooning research**

Pengfeng Wu, Shuyan Cui, Abid Ali and Guo Zheng

- 531 **Progress in marine habitat mapping: Concept, methods, and applications**

Wenjia Hu, Qiulin Zhou, Bin Chen, Shengyun Yang, Jiamei Xiao, Jianguo Du, Hao Huang, Weiwei Yu and Zhiyuan Ma

### Bioinventories

- 545 **Bryophyte diversity and its threatened status in Xishuangbanna**

Dongli Quan, Bin Yang, Wenzhang Ma, Liang Song and Ting Shen

- 554 **Camera-trapping survey on mammals and birds in Baihe National Nature Reserve, Sichuan Province**

Kai Huang, Yaqiong Wan, Jiaqi Li, Yujing Zhu, Zhiyu Sun, Wancai Xia, Dayong Li and Baoping Ren

---

**Cover Illustration:** With more than 20,000 species have been described worldwide, bryophytes are the second largest higher plant group after angiosperms. Xishuangbanna is a key and hot spot region for biodiversity conservation in the world; however, the bryophyte diversity of this region remains poorly understood. To fill this gap, Quan et al compile a checklist of bryophytes in Xishuangbanna and make a preliminary analysis on the diversity and threat status of bryophytes in this region (for details see pages 545–553 of this issue). The pictures show the diverse morphological and structural characteristics of bryophytes collected from Xishuangbanna under a microscope. (Photographed by Dongli Quan)



•研究报告•

# 喜旱莲子草对模拟全天增温的可塑性: 引入地和原产地种群的比较

黄河燕<sup>1,2</sup>, 朱政财<sup>4</sup>, 吴纪华<sup>2,3,1</sup>, 拉琼<sup>2,3</sup>, 周永洪<sup>2,3</sup>, 潘晓云<sup>2,3,1\*</sup>

1. 复旦大学生物多样性与生态工程教育部重点实验室, 上海 200438; 2. 西藏大学-复旦大学生物多样性与全球变化联合实验室, 拉萨 850000; 3. 西藏大学生命科学系与生物多样性研究所, 拉萨 850000; 4. 广州市增城区林业和园林科学研究所, 广州 511300

**摘要:** 植物可以通过关键功能性状的表型可塑性来适应气候变暖背景下环境温度的增加。表型可塑性增强进化假说(evolution of increased phenotypic plasticity hypothesis)认为外来植物在引入地进化出了更强的表型可塑性。以往对该假说的验证多集中于外来植物对光照、水分、养分、邻体以及天敌等的可塑性进化, 而对增温条件下植物生长和功能性状可塑性进化的研究相对较少。仅有的几项研究多集中在温带地区, 且多集中于研究植物生长相关的性状, 而对植物的抗性和草食作用对增温的响应的关注相对较少。本研究采用同质园实验比较了喜旱莲子草(*Alternanthera philoxeroides*)引入地(中国)和原产地(阿根廷)各8个种群的生物量、功能性状和草食作用在热带地区(广州市增城区)对模拟全天增温2°C的响应差异。结果表明: (1)模拟全天增温显著降低了喜旱莲子草总生物量(-7.8%)、贮藏根生物量(-12.8%)、分枝强度(-11.6%)和茎端取食率(-34.4%)。(2)模拟全天增温造成的引入地种群总生物量降低幅度大于原产地种群; 模拟全天增温使引入地种群的比茎长和茎端取食率降低, 而原产地种群则相反。(3)无论是否模拟全天增温, 引入地种群的贮藏根生物量(+31.5%)、分枝强度(+38.5%)、比茎长(+30.2%)、根冠比(+24.5%)和比叶面积(+20.0%)均高于原产地种群, 茎端取食率则低于原产地种群(-35.8%)。这些结果表明, 热带地区全天增温2°C对喜旱莲子草是一种胁迫; 引入地种群的生物量对模拟全天增温2°C的响应更强, 而其株形相关性状(比茎长)和草食作用(茎端取食率)对模拟全天增温的可塑性方向与原产地种群相反。由于引入地种群在热带地区模拟全天增温条件下生物量的下降和草食作用的增加明显高于原产地种群, 因此在未来全球气候变暖的背景下, 热带地区温度升高可能不利于喜旱莲子草种群多度的增加。

**关键词:** 增温; 表型可塑性; 植物入侵; 进化

黄河燕, 朱政财, 吴纪华, 拉琼, 周永洪, 潘晓云 (2021) 喜旱莲子草对模拟全天增温的可塑性: 引入地和原产地种群的比较. 生物多样性, 29, 419–427. doi: 10.17520/biods.2020387.

Huang HY, Zhu ZC, Wu JH, La Q, Zhou YH, Pan XY (2021) Phenotypic plasticity of *Alternanthera philoxeroides* in response to simulated daily warming: Introduced vs. native populations. Biodiversity Science, 29, 419–427. doi: 10.17520/biods.2020387.

## Phenotypic plasticity of *Alternanthera philoxeroides* in response to simulated daily warming: Introduced vs. native populations

Heyan Huang<sup>1,2</sup>, Zhengcai Zhu<sup>4</sup>, Jihua Wu<sup>2,3,1</sup>, Qiong La<sup>2,3</sup>, Yonghong Zhou<sup>2,3</sup>, Xiaoyun Pan<sup>2,3,1\*</sup>

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

2 Tibet University-Fudan University Joint Laboratory for Biodiversity and Global Change, Lhasa 850000

3 Institute of Biodiversity, Department of Biology, Tibet University, Lhasa 850000

4 Guangzhou Zengcheng Institute of Forestry and Landscape Architecture, Guangzhou 511300

### ABSTRACT

**Aims:** The evolution of increased phenotypic plasticity hypothesis predicts that populations in the introduced range of an invasive species have evolved greater plasticity than populations in the native range. Studies of this hypothesis mostly focused on the plastic evolution of invasive plants to light, water, nutrients, neighboring plants, and natural enemies. However, there are relatively few studies focusing on the evolution of plasticity in plant growth and functional

收稿日期: 2020-10-08; 接受日期: 2021-01-09

基金项目: 国家自然科学基金(41771053; 32071659; 32030067)

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

traits in response to warming. The few existing studies are concentrated in temperate regions and focus on growth-related traits, but relatively little attention has been paid to tropical regions and herbivory-related traits. To address this gap, we conducted an experiment with *Alternanthera philoxeroides* to study whether introduced and native populations of invasive plants differ in biomass, important functional traits and herbivory resistance in response to daily warming. Specifically, we addressed the following questions: (1) How do biomass, functional traits and herbivory damage of *A. philoxeroides* respond to simulated daily warming? (2) Do these responses differ between introduced and native populations of *A. philoxeroides*?

**Methods:** We conducted a field experiment in Zengcheng District (113.87° E, 23.33° N), Guangzhou City, Guangdong Province in which we grew eight populations of the invasive plant *A. philoxeroides* collected from both the introduced range (China) and the native range (Argentina) under ambient temperature and a condition of simulated daily warming of 2°C. After eight weeks of growth, we harvested all plants and measured the following variables: (1) biomass (i.e. total biomass and storage root biomass), (2) functional traits (i.e. branching intensity, specific stem length, root-to-shoot ratio and specific leaf area, and (3) herbivory damage (i.e. relative feeding area and stem-tip feeding proportion).

**Results:** Simulated daily warming of *A. philoxeroides* significantly reduced total biomass (−7.8%), storage root biomass (−12.8%), branching intensity (−11.6%) and stem-tip feeding proportion (−34.4%). The reduction in total biomass caused by the daily warming was greater in the introduced than in the native populations. Simulated daily warming reduced specific stem length and stem-tip feeding proportion of the introduced populations, while the native populations showed the opposite pattern. Regardless of simulated daily warming or not, storage root biomass (+31.5%), branch strength (+38.5%), specific stem length (+30.2%), root-to-shoot ratio (+24.5%) and specific leaf area (+20.0%) of the introduced populations were higher than those of the native populations, although stem-tip feeding proportion was lower (−35.8%).

**Conclusion:** These results indicate that simulated daily warming of 2°C in tropical regions is a stressor for the invasive plant *A. philoxeroides*. Biomass of the introduced populations has stronger plasticity in response to simulated daily warming of 2°C than that of the native populations. In response to simulated daily warming, plasticity of plant shape-related traits (specific stem length) and herbivory-related traits (stem-tip feeding proportion) of the introduced populations shows the opposite direction to that of the native populations. Given that the reduction in biomass and increase in herbivory increase were greater in the introduced than the native populations, future temperature increases due to global climate change may not be beneficial to the abundance of invasive plant *A. philoxeroides* in the tropics.

**Key words:** warming; phenotypic plasticity; plant invasion; evolution

气候变暖和生物入侵是影响全球生物多样性的重要因素(Nicotra et al, 2010)。气候变暖可通过为植物提供“热岛”和影响物种的传播方式等(McKinney, 2006), 在提高种群多度和扩大分布面积方面起到重要作用(Buckland et al, 2001)。这种效应在较高纬度和较高海拔的地区尤为明显(Nicotra et al, 2010)。而与此同时, 越来越多的研究表明, 植物可以通过关键功能性状的表型可塑性来适应气候变暖背景下环境温度的增加(Nicotra et al, 2010)。

表型可塑性是指某一基因型在不同环境条件下产生不同生理或形态表型的特性(Daehler, 2003)。研究表明, 较高的表型可塑性可以提高物种的生态位宽度, 使其在更广泛的环境中表达有利的表型(Richards et al, 2006)。表型可塑性在入侵中可能发挥重要作用: 一方面, 外来入侵物种可能比非入侵种或本地物种具有更高的表型可塑性(Richards et al, 2006); 另一方面, 表型可塑性增强进化假说

(evolution of increased phenotypic plasticity hypothesis)推测, 外来植物引入地种群可能比原产地种群进化出了更强的表型可塑性(Richards et al, 2006)。以往对该假说的验证多集中于外来植物对光照(张紫妍等, 2015)、水分(Geng et al, 2006)、养分(周方等, 2017)、邻体(Zhang et al, 2019; 于良瑞等, 2020)以及天敌(Liu et al, 2020)等的可塑性进化, 而对模拟全天增温条件下入侵植物重要功能性状表型可塑性进化的研究相对较少(Hyldgaard & Brix, 2012)。仅有的几项研究多集中在温带(Peng et al, 2019; Zhou & He, 2020), 并且多集中于关注植物生长的相关性状(He et al, 2012; Griffith et al, 2014), 而在热带地区开展以及关注植物草食作用及其抗性的研究相对较少(Paudel et al, 2020)。

喜旱莲子草(*Alternanthera philoxeroides*)是苋科莲子草属一种多年生草本植物, 适合在水生和陆地生境中生长(Julien et al, 1995), 原产于阿根廷,

1897年无意中被引入美国,如今已广泛分布于包括中国、美国和澳大利亚在内的许多国家和地区(Burgin & Norris, 2008)。自1985年以来,它已成为中国控制杂草的主要目标(Dong et al, 2015),并于2003年被中国环境保护总局列为中国首批外来入侵物种。以往关于喜旱莲子草引入地和原产地种群的比较研究发现:喜旱莲子草引入地种群与耐阴性有关的性状对光照的可塑性显著低于原产地种群(张紫妍等, 2015);引入地种群对专食性天敌的组成抗性低于原产地种群(周方等, 2017);引入地种群与资源利用相关的功能性状(如根冠比和比叶面积)对邻体根系的可塑性方向与原产地种群相反(于良瑞等, 2020);引入地种群亲属间的竞争反应高于原产地种群(Zhang et al, 2019)等。关于喜旱莲子草种群对增温表型可塑性的研究发现,其引入地中国的种群在全天增温 $0.76 \pm 0.10^{\circ}\text{C}$ 条件下净光合速率显著提高(+9.23%) (王琼等, 2017);在全天增温 $1.4^{\circ}\text{C}$ 条件下生物量无显著变化(吴昊等, 2020);在全天增温 $2^{\circ}\text{C}$ 条件下无性分株数无显著变化(褚延梅等, 2014)。但是,国内外学者尚未研究喜旱莲子草引入地和原产地种群对增温响应的差异。

为了研究入侵植物引入地和原产地种群生物量、重要功能性状和草食作用对增温响应是否存在差异,我们用喜旱莲子草引入地(中国)和原产地(阿根廷)的各8个种群,在广东省广州市增城区进行了模拟全天增温 $2^{\circ}\text{C}$ 的实验。测定的实验指标包括生长指标、功能性状和草食损伤指标。本研究主要探讨以下问题:(1)喜旱莲子草的生物量、功能性状和被取食情况如何响应模拟全天增温?(2)这种响应在引入地和原产地种群之间是否存在差异?

## 1 材料与方法

### 1.1 实验地点

模拟全天增温实验在广东省广州市增城区( $113.87^{\circ}\text{E}$ ,  $23.33^{\circ}\text{N}$ )进行。该地区属于北热带地区,夏季炎热潮湿,平均年气温 $21.8^{\circ}\text{C}$ ,年相对湿度80%,年平均降水量 $1,786\text{ mm}$ 。

### 1.2 实验材料

喜旱莲子草在原产地可以同时进行有性和无性繁殖,但是引入地种群的种子发育不充分且发芽率极低,扩繁的主要方法是通过储存根和茎节段进行无性繁殖(潘晓云等, 2007)。本实验所用植物材料

是2018年从引入地(中国)和原产地(阿根廷)收集的茎节获得,每个来源地有8个种群,基本上包括了主要分布区域。每个种群至少收集20个茎段,每个茎段间距超过 $50\text{ m}$ 以避免重复收集同一克隆植株。有关采样点信息参见附录1。所有收集的茎段均种植在复旦大学江湾校区温室中,培养三代以上以去除母体效应。

实验基质为1:1的河沙和蛭石,混匀后装入底径 $7.5\text{ cm}$ 、口径 $12\text{ cm}$ 、高 $8\text{ cm}$ 的塑料花盆中。使用MRM-2420 红外辐射器(Kalglo Electronics, Bethlehem, USA)进行加热,该辐射器悬挂在土壤表面上方 $2\text{ m}$ 处,这种加热方式将目标植物周围的空气温度提高了约 $2^{\circ}\text{C}$  (在 $1.5\text{--}2.5^{\circ}\text{C}$ 之间),处于先前研究预测的温度范围内(Peng et al, 2013)。在对照处理组中,使用一个与红外辐射器形状和尺寸相同的“虚拟”加热器来模拟红外辐射器在未经加热的条件下的遮光效果。

### 1.3 实验设计

2019年6月10日从每个种群切下20个大小相似、长度约 $4\text{ cm}$ 且中间有一个茎节的茎段,将其用去离子水清洗3遍后放入塑料盒中培养。盒中铺3层纸巾,用去离子水保持湿润,将茎段放进人工气候培养箱(GXZ-380A, 宁波)中培养萌发。培养条件设置为白天 $28^{\circ}\text{C}$ 、夜间 $25^{\circ}\text{C}$ 、湿度60%、光照 $12\text{ h}$ 。6月22日将塑料盒及其中萌发的茎段由上海带至广州实验地点,期间用去离子水保持茎段湿润。次日将新发芽的茎段种植在盛有 $500\text{ mL}$ 混合基质的花盆中,每个花盆中种植一个茎段,放在室内进行培养。确认所有茎段均定植成功后,于6月25日从每个种群中选择6株具有2对叶的生长状况良好且相似的幼苗放入增温样地进行实验。两种处理分别为:对照(环境温度)、模拟全天增温 $2^{\circ}\text{C}$ 。每个处理设置3个重复,共有96个实验单元(2个来源地  $\times$  8个种群  $\times$  2种处理  $\times$  3个重复)。为保证生长过程植物所需养分充足,每周对所有植物施加 $50\text{ mL}$ 四倍不含氮的标准霍格兰溶液和 $100\text{ mL}$ 的 $500\text{ mg/L}$ 氯化铵溶液。其他条件包括辐照度、降水和草食性均在自然条件下进行,以模拟田间情况并观察气候变暖对两个来源地种群的影响。实验采取完全随机排列,同时每周将两种处理下的所有植物位置重新随机排列以避免位置效应。每天观察植株状态,每周记录植物的株高和分枝数,实验进行8周,所有植物于2019

年8月15日收获。

#### 1.4 指标测定

测定指标为: (1)生物量, 包括总生物量(total biomass, TB)和贮藏根生物量(storage root biomass, SRB); (2)功能性状, 包括分枝强度(branching intensity, BI)、比茎长(specific stem length, SSL)、根冠比(root to shoot ratio, RSR)和比叶面积(specific leaf area, SLA); (3)食草作用, 包括相对取食面积(relative feeding area, 被取食叶面积/总叶面积)和茎端取食率(stem-tip feeding proportion, 被取食的茎端数/茎端总数)。分枝强度为分枝生物量和主枝生物量的比值, 较低的分枝强度能够减少植物地上部分的种内竞争(Pan et al, 2013)。比茎长为植物主枝长和主枝干重的比值, 即单位质量的主枝长度, 比茎长越大, 表明植物茎秆越细。分枝强度和比茎长反映了植物地上部分的形态(潘晓云等, 2007)。根冠比为植物地下部和地上部干重的比值, 与植物对自然资源的获取能力有关。当环境条件改变时, 植物根冠比增大可以提高适合度和竞争能力(Shipley & Meziane, 2002)。比叶面积即单位质量的叶面积, 与植物对光资源的利用效率有关。

收获植物样品时, 用剪刀将植物从茎基部剪下, 记录所有茎端数量以及自然条件下被动物(棉大卷叶螟(*Sylepta derogata*)、拟小黄卷叶蛾(*Adoxophyes cyrtosema*)等)取食的茎端数量; 然后将植物地上部分的茎、叶分开, 用直尺测量主枝长度(精确到0.1 cm)。植物地下部分是将花盆中基质倒出, 抖落植物根系周围的土壤并清洗干净。将地上和地下部分分别放入准备好的纸袋中, 取主枝上从上往下第三对叶作为测量比叶面积的叶片。将第三对叶拍照留档, 用照片识别软件Digimizer计算总叶面积(精确到 $0.01 \text{ cm}^2$ ), 然后按照编号放入事先准备好的2寸纸袋中。从所有叶片中随机选取4片作为测量草食作用的叶片, 将其拍照留档, 用照片识别软件Digimizer计算总叶面积和自然条件下被动物(东亚飞蝗(*Locusta migratoria manilensis*)、虾钳菜披龟甲(*Cassida piperata*)等)取食的叶面积(精确到 $0.01 \text{ cm}^2$ )。地上部分分离为第三对叶、其他叶片、主枝和侧枝, 地下部分分离为贮藏根和细根。将分离出的植物各部分置于 $60^\circ\text{C}$ 烘箱中干燥至恒重, 再分别使用电子分析天平( $0.0001 \text{ g}$ )称量, 得到各性状相关数据。

#### 1.5 统计分析

采用三因素方差分析检验各因素及其交互作用对植物生物量、功能性状以及草食作用影响的显著性, 所有检验均在 $P = 0.05$ 的水平上进行( $n = 96$ )。采用R 3.6.0 (R Development Core Team, 2020)进行分析并绘图。在R软件中调用nlme程序包, 采用线性混合效应模型分析不同处理分别对各性状的影响。在这些模型中, 将来源地(引入地vs.原产地)、模拟全天增温(对照vs.增温)及其相互作用作为固定效应, 种群作为随机效应嵌套于来源地内。用似然比检验(likelihood-ratio tests)比较剔除固定因子对模型的影响, 以评估混合效应模型里固定效应的显著性。在进行方差分析之前, 先用Shapiro-Wilk normality tests检查数据的正态性和方差的均一性。对贮藏根生物量和相对取食面积进行对数转换, 对分枝强度、比叶面积和茎端取食率进行开平方转换, 以满足残差的正态性。

## 2 结果

### 2.1 生物量、功能性状和草食作用对模拟全天增温的响应及其在来源地间的差异

模拟全天增温显著降低了喜旱莲子草的总生物量(-7.8%)、贮藏根生物量(-12.8%)、分枝强度(-11.6%)和茎端取食率(-34.4%) (表1; 图1a、b、c、h)。引入地和原产地之间喜旱莲子草的总生物量( $\chi^2 = 2.986$ ,  $P = 0.084$ )、比茎长( $\chi^2 = 3.453$ ,  $P = 0.063$ )和相对取食面积( $\chi^2 = 3.682$ ,  $P = 0.055$ )对模拟全天增温的可塑性存在显著差异。和对照相比, 模拟全天增温使原产地种群总生物量下降2.1%, 比茎长下降5.6%, 相对取食面积下降22.5%, 而引入地种群总生物量下降13.0%, 比茎长增加13.2%, 相对取食面积增加24.5% (表1; 图1a、d、g)。引入地和原产地种群间喜旱莲子草的其他性状如贮藏根生物量、分枝强度、根冠比、比叶面积和茎端取食率对模拟全天增温的可塑性无显著差异(表1; 图1b、c、e、f、h)。

### 2.2 引入地和原产地生物量、功能性状和草食作用的差异

与原产地种群相比, 喜旱莲子草引入地种群的贮藏根生物量(+31.5%,  $\chi^2 = 8.756$ ,  $P = 0.003$ )、分枝强度(+38.5%,  $\chi^2 = 8.023$ ,  $P = 0.005$ )、比茎长(+30.2%,  $\chi^2 = 8.092$ ,  $P = 0.004$ )、根冠比(+24.5%,  $\chi^2 = 5.758$ ,  $P = 0.016$ )和比叶面积(+20.0%,  $\chi^2 = 4.665$ ,  $P = 0.031$ )

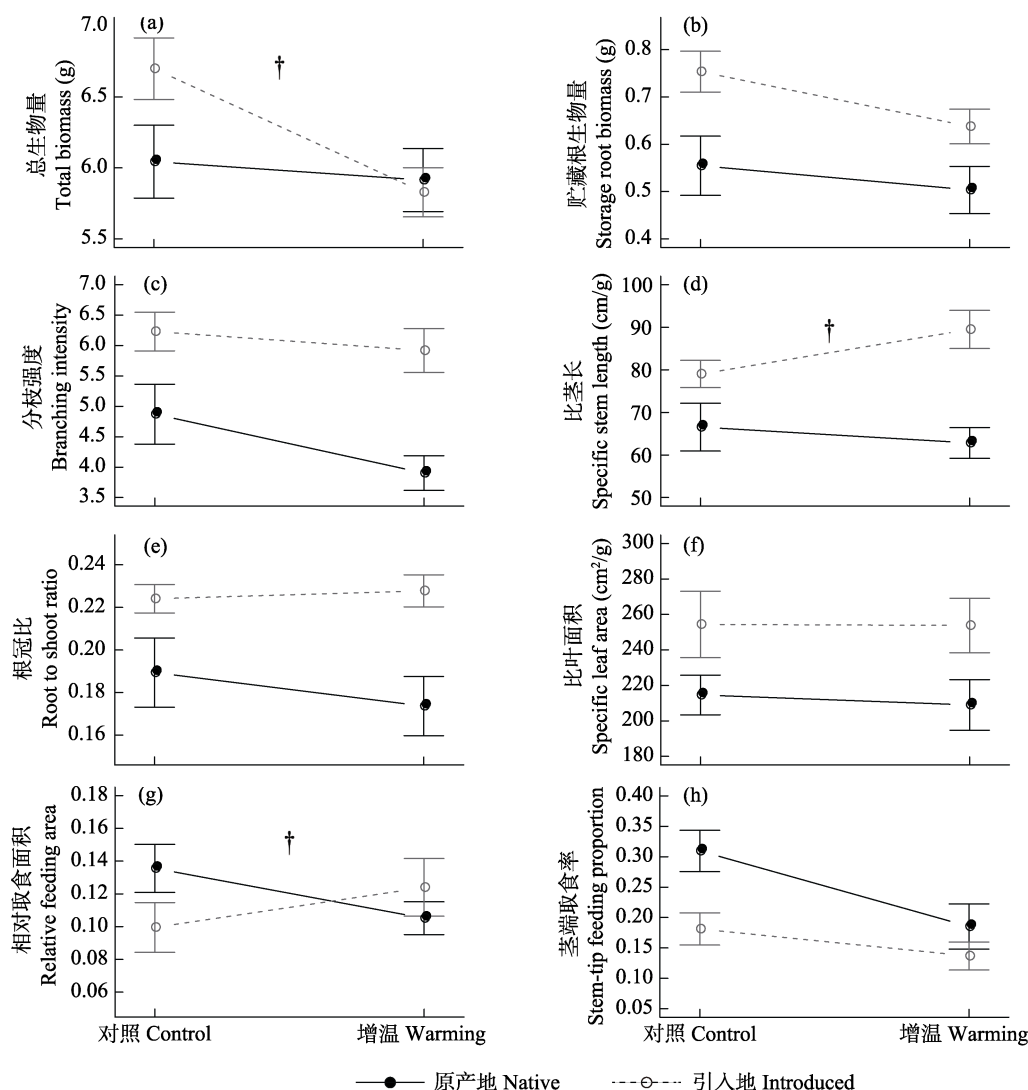


图1 喜旱莲子草引入地(中国)和原产地(阿根廷)种群对模拟全天增温的响应。误差棒代表95%的置信区间; †表示全天增温处理与来源地的交互作用弱显著。

Fig. 1 Responses of introduced (China) and native (Argentina) populations of *Alternanthera philoxeroides* to simulated daily warming. Error bars indicate 95% confidence intervals, and † indicate marginally significant differences in responses between introduced and native populations.

表1 喜旱莲子草引入地(中国)和原产地(阿根廷)种群在两种处理(不增温、全天增温2℃)下生物量(总生物量、贮藏根生物量和生长速率)、功能性状(分枝强度、比茎长、根冠比和比叶面积)和草食作用(相对取食面积和茎端取食率)的差异。字体加粗表示效应显著( $P < 0.05$ ), 加粗斜体表示弱显著( $P < 0.10$ )。

Table 1 Effects of origin (i.e. introduced vs. native) and simulated daily warming (i.e. control vs. warming) and their interaction on fitness traits (total biomass, storage root biomass (STB)), functional traits (branching intensity (BI), specific stem length (SSL), root to shoot ratio (RSR) and specific leaf area (SLA)) and herbivorous effect (relative feeding area (RFA) and stem-tip feeding proportion (SFP)) of *Alternanthera philoxeroides*. Significant effects are marked in bold and marginally significant effects are marked in italics and bold.

变异来源 Source of variation	总生物量 Total biomass		贮藏根生物量 STB		分枝强度 BI		比茎长 SSL		根冠比 RSR		比叶面积 SLA		相对取食面积 RFA		茎端取食率 SFP	
	$\chi^2$	<i>P</i>	$\chi^2$	<i>P</i>	$\chi^2$	<i>P</i>	$\chi^2$	<i>P</i>	$\chi^2$	<i>P</i>	$\chi^2$	<i>P</i>	$\chi^2$	<i>P</i>	$\chi^2$	<i>P</i>
增温 Warming (W)	5.165	<b>0.023</b>	3.207	<b>0.073</b>	4.239	<b>0.040</b>	0.761	0.383	0.343	0.558	0.021	0.884	0.083	0.773	10.552	<b>0.001</b>
来源地 Origin (O)	1.523	0.217	8.756	<b>0.003</b>	8.023	<b>0.005</b>	8.092	<b>0.004</b>	5.758	<b>0.016</b>	4.665	<b>0.031</b>	1.837	0.175	3.680	<b>0.055</b>
W × O	2.986	<b>0.084</b>	0.244	0.621	1.077	0.299	3.453	<b>0.063</b>	0.913	0.339	0.365	0.546	3.682	<b>0.055</b>	1.772	0.183



显著增加, 茎端取食率(-35.8%,  $\chi^2 = 3.680$ ,  $P = 0.055$ )显著降低(表1; 图1b、c、d、e、f、h)。

### 3 讨论

#### 3.1 喜旱莲子草生物量、功能性状和草食作用对全天增温的响应

本研究发现, 喜旱莲子草在北热带地区(广州市)模拟全天增温2℃条件下总生物量、贮藏根生物量显著降低。与此类似, 马铃薯(*Solanum tuberosum*)的产量在全天增温4℃条件下显著降低(-30.3%) (Kim & Lee, 2019)。增温导致生物量下降可能是由于高温下植物光系统受损、光合作用受到限制(Prange et al, 1990), 还可能由于增温导致气孔导度降低、细胞衰老加快等原因(Prange et al, 1990)。但也有与上述结果相反的研究报道, 如旱雀麦(*Bromus tectorum*)生物量和种子产量在增温(1.5℃/3℃, 白天/夜晚)下增加200%以上(Blumenthal et al, 2016)。此外, 一项整合分析研究也发现增温使陆地植物生物量显著增加(+12.3%) (Lin et al, 2010)。值得关注的是, 先前的研究发现喜旱莲子草在温带全天增温1.4℃条件下生物量无显著变化(吴昊等, 2020), 这表明同一物种在不同气候区的增温处理会出现不同的结果。

总体而言, 增温对植物生长促进或抑制的不同结果可能有以下原因。首先, 增温实验不可避免地涉及到不同植物物种和功能性状, 它们对增温反应有所不同(Luo, 2007)。其次, 不同增温幅度和式样(对称增温或不对称增温)的影响可能不同(Peng et al, 2013)。第三, 增温可以通过影响土壤水分和/或土壤氮的可利用性来间接影响植物的生长(Lin et al, 2010)。因此, 在今后关于植物对增温响应的实验研究中, 亟需全面考虑植物物种和功能类型、增温幅度和式样、以及增温改变土壤湿度和养分可利用性的间接效应等因素的综合影响。

除了对生长的影响, 我们的研究还发现, 模拟全天增温条件下喜旱莲子草分枝强度和茎端取食率降低, 表明增温可能提高植物的抗性或耐受性。与此结果相似, 番茄(*Solanum lycopersicum*)在全天增温4.5℃条件下叶片防御物质胰蛋白酶抑制剂和叶毛密度均显著提高(Paudel et al, 2020)。花椰菜(*Brassica oleracea*)芥子油甙含量在增温条件下(对照组: 18℃/12℃, 22℃/15℃; 实验组: 30℃/15℃;

白天/夜晚)显著提高(Pereira et al, 2002)。也有一些研究与我们的结果不同, 如飞廉(*Carduus nutans*)的叶刺密度在增温条件(对照组: 环境温度; 实验组: 增温0.58℃)下显著降低(Zhang et al, 2012)。这些结果表明, 不同植物的抗性和耐受性对增温的响应可能不同(Lemoine et al, 2013)。因此, 研究植物防御性状对增温的响应应考虑植物防御策略(如诱导抗性或耐受性)和草食动物类型(如专化昆虫或泛化昆虫)的综合影响(Paudel et al, 2020)。

#### 3.2 喜旱莲子草生物量、功能性状和草食作用对全天增温的响应在引入地和原产地间的差异

本研究发现, 喜旱莲子草生物量、比茎长和相对取食面积对模拟全天增温的响应在引入地和原产地间存在差异( $0.05 < P < 0.1$ )。引入地种群在模拟全天增温处理下的生物量下降比例是原产地种群的7倍, 这表明引入地种群生物量对增温的响应更强, 且符合“master-of-some”的范式(Richards et al, 2006), 即在更有利的环境下适合度提高。在我们的研究中, 热带不增温条件对于喜旱莲子草是更有利的环境, 而全天增温2℃对其则是胁迫的环境。比茎长是植物对资源利用效率的一个重要指标, 比茎长越大, 植物的茎秆越细长, 植物运输养分的效率越低(Pan et al, 2013)。本研究结果表明, 引入地种群的比茎长对模拟全天增温的可塑性大于原产地种群, 这一结果支持表型可塑性增强进化假说(Richards et al, 2006)。

目前关于外来植物适合度和功能性状对增温的响应在引入地和原产地之间是否存在差异, 以及如果存在差异是否符合表型可塑性进化增强假说存在很大争议。首先, 有研究发现引入地和原产地植物旱雀麦的生长相关性状(生物量、资源分配、叶长和光合作用)对增温(对照组: 10℃/5℃; 实验组: 30℃/20℃; 白天/夜晚)的可塑性没有显著差异(Griffith et al, 2014)。其次, 也有研究发现, 引入地和原产地种群生长的相关性状对增温的响应方向不同。如喜盐草(*Halophila stipulacea*)引入地种群茎数量和生长速率对增温(对照组: 26℃; 实验组: 29℃、32℃)无响应, 叶形大小对增温有正响应, 而原产地种群茎数量对增温表现为负响应(Nguyen et al, 2020)。加拿大一枝黄花(*Solidago canadensis*)引入地种群的种子发芽时间对增温(对照组: 环境温度; 实验组: 增温2℃)无响应, 而原产地种群在增


温条件下种子发芽时间显著提前; 引入地种群种子发芽率在增温条件下显著降低, 原产地种群则显著增加(Zhou & He, 2020)。第三, 引入地和原产地种群的生物量和生长相关性状在增温条件下显著增加(这与本研究结果相反)。在此情形下, 引入地种群响应大于原产地种群的例子有: 金鱼藻(*Ceratophyllum demersum*)引入地种群相对生长速率和光合作用对增温(对照组12°C; 实验组: 18°C、25°C、35°C)的可塑性大于原产地种群(Hyldgaard & Brix, 2012); 加拿大一枝黄花引入地种群叶干物质质量对增温的可塑性大于原产地种群(Zhou & He, 2020); 西洋蓍草(*Achillea millefolium*)引入地种群种子发芽率对增温(对照组: 8°C/4°C, 白天/夜晚; 实验组: 20°C/10°C, 32°C/20°C, 白天/夜晚)的可塑性大于原产地种群(Beckmann et al, 2011); 绿毛山柳菊(*Hieracium pilosella*)引入地种群种子发芽率对增温(对照组: 8°C/4°C; 实验组: 20°C/10°C; 白天/夜晚)的可塑性大于原产地种群(Beckmann et al, 2011)。相反, 引入地种群的响应小于原产地种群的案例也有, 如加拿大一枝黄花引入地种群分枝数和开花时间对增温(对照组: 环境温度; 实验组: 增温2°C)的可塑性小于原产地种群(Peng et al, 2019)。最后, 引入地和原产地种群的生物量和生长相关性状对增温响应均表现为减小且引入地种群的响应小于原产地种群。如斑点矢车菊(*Centaurea maculosa*)引入地种群的生物量对增温(对照组: 环境温度; 实验组: 增温1.5–2.5°C)的响应小于原产地种群(He et al, 2012)。

因此, 目前关于外来植物适合度和功能性状对增温的响应在引入地和原产地之间是否存在差异, 以及如果存在差异是否符合表型可塑性增强进化假说并没有一致的结论, 需要进行更深入的研究。

和对照相比, 模拟全天增温条件下植物的相对取食面积在引入地(+24.5%)和原产地(-22.5%)表现出相反的趋势, 表明在模拟全天增温条件下, 引入地种群对草食作用的抗性降低, 而原产地种群的抗性增加。这种可塑性反应的绝对值相似而方向相反的样式并未被表型可塑性增强进化假说(主要关注可塑性方向一致而绝对值大小存在差异)所描述(于良瑞等, 2020)。据我们所知, 关于增温条件下入侵植物草食作用在引入地和原产地之间差异的研究尚未见报道。

上述结果表明, 与原产地种群相比, 热带地区全天增温使喜旱莲子草引入地种群生物量显著下降、草食作用显著增加, 表明在未来全球气候变暖的背景下, 热带地区温度升高可能不利于其种群多度的增加。本研究结果表明, 喜旱莲子草引入地和原产地种群在生物量和重要功能性状出现显著分化。如引入地种群的贮藏根生物量显著高于原产地种群, 所有功能性状均高于原产地种群, 茎端取食率低于原产地种群。以上结果与我们之前的同质园实验结果既有相同也有不同之处。例如, 有两项研究发现引入地种群的总生物量显著高于原产地种群(周方等, 2017; 于良瑞等, 2020), 一项研究发现引入地种群总生物量低于原产地种群(Portela et al. 2020), 但也有两项研究中生物量无差异(张紫妍等, 2015; Liu et al, 2018)。此外, 有研究发现喜旱莲子草引入地种群对泛化天敌的组成抗性高于原产地种群, 但对专化天敌的耐受性以及泛化天敌的诱导性防御低于原产地种群(Liu et al, 2020)。上述研究中引入地种群的相关功能性状均低于原产地。这种部分性状的不一致性可能是由于实验材料和实验条件差异等造成, 如本研究使用的喜旱莲子草引入地种群来自中国, 而以上研究中喜旱莲子草的引入地种群均来自美国。而防御性状结果的差异可能与取食昆虫的种类以及防御物质种类不同有关。同时各研究中施加的处理均有差异, 也可能对植物造成了不同的影响。此外, 实验使用的基质、进行时间和开展地点均可能对植物性状造成不同影响。

## ORCID

潘晓云  <https://orcid.org/0000-0001-8421-8960>

吴纪华  <https://orcid.org/0000-0001-8623-8519>

## 参考文献

- Beckmann M, Bruelheide H, Erfmeier A (2011) Germination responses of three grassland species differ between native and invasive origins. *Ecological Research*, 26, 763–771.
- Blumenthal DM, Kray JA, Ortman W, Ziska LH, Pendall E (2016) Cheatgrass is favored by warming but not CO<sub>2</sub> enrichment in a semi-arid grassland. *Global Change Biology*, 22, 3026–3038.
- Buckland SM, Thompson K, Hodgson JG, Grime JP (2001) Grassland invasions: Effects of manipulations of climate and management. *Journal of Applied Ecology*, 38, 301–309.
- Burgin S, Norris A (2008) Alligator weed (*Alternanthera philoxeroides*) in New South Wales, Australia: A status

- report. *Weed Biology and Management*, 8, 284–290.
- Chu YM, Yang J, Li JJ, Peng PH (2014) Three warming scenarios differentially affect the morphological plasticity of an invasive herb *Alternanthera philoxeroides*. *Acta Ecologica Sinica*, 34, 1411–1417. (in Chinese with English abstract) [褚延梅, 杨健, 李景吉, 彭培好 (2014) 三种增温情景对入侵植物空心莲子草形态可塑性的影响. *生态学报*, 34, 1411–1417.]
- Daehler CC (2003) Performance comparisons of co-occurring native and alien invasive plants: Implications for conservation and restoration. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 34, 183–211.
- Dong BC, Alpert P, Zhang Q, Yu FH (2015) Clonal integration in homogeneous environments increases performance of *Alternanthera philoxeroides*. *Oecologia*, 179, 393–403.
- Geng YP, Pan XY, Xu CY, Zhang WJ, Li B, Chen JK (2006) Phenotypic plasticity of invasive *Alternanthera philoxeroides* in relation to different water availability, compared to its native congener. *Acta Oecologica*, 30, 380–385.
- Griffith AB, Andonian K, Weiss CP, Loik ME (2014) Variation in phenotypic plasticity for native and invasive populations of *Bromus tectorum*. *Biological Invasions*, 16, 2627–2638.
- He WM, Li JJ, Peng PH (2012) Simulated warming differentially affects the growth and competitive ability of *Centaurea maculosa* populations from home and introduced ranges. *PLoS ONE*, 7, e31170.
- Hyltgaard B, Brix H (2012) Intraspecific differences in phenotypic plasticity: Invasive versus non-invasive populations of *Ceratophyllum demersum*. *Aquatic Botany*, 97, 49–56.
- Julien MH, Skarratt B, Maywald GF (1995) Potential geographical-distribution of alligator weed and its biological-control *Agasicles hygrophila*. *Journal of Aquatic Plant Management*, 33, 55–60.
- Kim YU, Lee BW (2019) Differential mechanisms of potato yield loss induced by high day and night temperatures during tuber initiation and bulking: Photosynthesis and tuber growth. *Frontiers in Plant Science*, 10, 300.
- Lemoine NP, Drews WA, Burkepile DE, Parker JD (2013) Increased temperature alters feeding behavior of a generalist herbivore. *Oikos*, 122, 1669–1678.
- Lin DL, Xia JY, Wan SQ (2010) Climate warming and biomass accumulation of terrestrial plants: A meta-analysis. *New Phytologist*, 188, 187–198.
- Liu M, Pan XY, Zhang ZJ, van Kleunen M, Li B (2020) Testing the shifting defense hypothesis for constitutive and induced resistance and tolerance. *Journal of Pest Science*, 93, 355–364.
- Liu M, Zhou F, Pan XY, Zhang ZJ, Traw MB, Li B (2018) Specificity of herbivore-induced responses in an invasive species, *Alternanthera philoxeroides* (Alligator weed). *Ecology and Evolution*, 8, 59–70.
- Luo YQ (2007) Terrestrial carbon-cycle feedback to climate warming. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*, 38, 683–712.
- McKinney ML (2006) Urbanization as a major cause of biotic homogenization. *Biological Conservation*, 127, 247–260.
- Nguyen HM, Yadav NS, Barak S, Lima FP, Sapir Y, Winters G (2020) Responses of invasive and native populations of the seagrass *Halophila stipulacea* to simulated climate change. *Frontiers in Marine Science*, 6, 812.
- Nicotra AB, Atkin OK, Bonser SP, Davidson AM, Finnegan EJ, Mathesius U, Poot P, Purugganan MD, Richards CL, Valladares F, van Kleunen M (2010) Plant phenotypic plasticity in a changing climate. *Trends in Plant Science*, 15, 684–692.
- Pan XY, Geng YP, Sosa A, Zhang WJ, Li B, Chen JK (2007) Invasive *Alternanthera philoxeroides*: Biology, ecology and management. *Acta Phytotaxonomica Sinica*, 45, 884–900. (in Chinese with English abstract) [潘晓云, 耿宇鹏, Alejandro Sosa, 张文驹, 李博, 陈家宽 (2007) 入侵植物喜旱莲子草——生物学、生态学及管理. *植物分类学报*, 45, 884–900.]
- Pan XY, Jia X, Fu DJ, Li B (2013) Geographical diversification of growth-defense strategies in an invasive plant. *Journal of Systematics and Evolution*, 51, 308–317.
- Paudel S, Lin PA, Hoover K, Felton GW, Rajotte EG (2020) Asymmetric responses to climate change: Temperature differentially alters herbivore salivary elicitor and host plant responses to herbivory. *Journal of Chemical Ecology*, 46, 891–905.
- Peng SS, Piao SL, Ciais P, Myneni RB, Chen AP, Chevallier F, Dolman AJ, Janssens IA, Peñuelas J, Zhang GX, Vicca S, Wan SQ, Wang SP, Zeng H (2013) Asymmetric effects of daytime and night-time warming on Northern Hemisphere vegetation. *Nature*, 501, 88–92.
- Peng Y, Yang JX, Zhou XH, Peng PH, Li JJ, Zhang SM, He WM (2019) An invasive population of *Solidago canadensis* is less sensitive to warming and nitrogen-addition than its native population in an invaded range. *Biological Invasions*, 21, 151–162.
- Pereira FMV, Rosa E, Fahey JW, Stephenson KK, Carvalho R, Aires A (2002) Influence of temperature and ontogeny on the levels of glucosinolates in broccoli (*Brassica oleracea* var. *italica*) sprouts and their effect on the induction of mammalian phase 2 enzymes. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 50, 6239–6244.
- Portela R, Dong BC, Yu FH, Barreiro R, Roiloa SR, Silva Matos DM (2020) Trans-generational effects in the clonal invader *Alternanthera philoxeroides*. *Journal of Plant Ecology*, 13, 122–129.
- Prange RK, McRae KB, Midmore DJ, Deng RB (1990) Reduction in potato growth at high temperature: Role of photosynthesis and dark respiration. *American Potato*

- Journal, 67, 357–369.
- R Development Core Team (2020) R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna.
- Richards CL, Bossdorf O, Muth NZ, Gurevitch J, Pigliucci M (2006) Jack of all trades, master of some? On the role of phenotypic plasticity in plant invasions. *Ecology Letters*, 9, 981–993.
- Shipley B, Meziane D (2002) The balanced-growth hypothesis and the allometry of leaf and root biomass allocation. *Functional Ecology*, 16, 326–331.
- Wang Q, Tang Y, Xie T, Wang H (2017) Distinctive responses of photosynthetic characteristics to warming of invasive *Alternanthera philoxeroides* and native *Sambucus chinensis*. *Acta Ecologica Sinica*, 37, 770–777. (in Chinese with English abstract) [王琼, 唐娅, 谢涛, 王辉 (2017) 入侵植物喜旱莲子草和本地种接骨草光合生理特征对增温响应的差异. *生态学报*, 37, 770–777.]
- Wu H, Zhang C, Dai WK (2020) Interactive effects of climate warming and species diversity on the invasiveness of the alien weed *Alternanthera philoxeroides*. *Acta Prataculturae Sinica*, 29, 38–48. (in Chinese with English abstract) [吴昊, 张辰, 代文魁 (2020) 气候变暖和物种多样性交互效应对空心莲子草入侵的影响. *草业学报*, 29, 38–48.]
- Yu LR, Zhu ZC, Pan XY (2020) Phenotypic plasticity of *Alternanthera philoxeroides* in response to root neighbors of kin: Introduced vs. native genotypes. *Biodiversity Science*, 28, 651–657. (in Chinese with English abstract) [于良瑞, 朱政财, 潘晓云 (2020) 喜旱莲子草对同基因型邻体根系的表型可塑性: 入侵地和原产地的比较. *生物多样性*, 28, 651–657.]
- Zhang R, Leshak A, Shea K (2012) Decreased structural defence of an invasive thistle under warming. *Plant Biology*, 14, 249–252.
- Zhang ZJ, Zhou F, Pan XY, Kleunen M, Liu M, Li B (2019) Evolution of increased intraspecific competitive ability following introduction: The importance of relatedness among genotypes. *Journal of Ecology*, 107, 387–395.
- Zhang ZY, Zhang ZJ, Pan XY (2015) Phenotypic plasticity of *Alternanthera philoxeroides* in response to shading: Introduced vs. native populations. *Biodiversity Science*, 23, 18–22. (in Chinese with English abstract) [张紫妍, 张致杰, 潘晓云 (2015) 喜旱莲子草对遮荫的可塑性反应: 入侵地与原产地种群的比较. *生物多样性*, 23, 18–22.]
- Zhou F, Zhang ZJ, Liu M, Pan XY (2017) Effects of nutrient levels on defense against specialist insects in an invasive alligator weed. *Biodiversity Science*, 25, 1276–1284. (in Chinese with English abstract) [周方, 张致杰, 刘木, 潘晓云 (2017) 养分影响入侵种喜旱莲子草对专食性天敌的防御. *生物多样性*, 25, 1276–1284.]
- Zhou XH, He WM (2020) Climate warming facilitates seed germination in native but not invasive *solidago canadensis* populations. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 8, 595214.

(责任编辑: 于飞海 责任编辑: 黄祥忠)

## 附录 Supplementary Material

### 附录1 喜旱莲子草原产地(阿根廷)和引入地(中国)种群采样点

Appendix 1 Sampling sites of *Alternanthera philoxeroides* from native (Argentina) introduced (China) range

<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2020387-1.pdf>

附录1 喜旱莲子草原产地(阿根廷)和引入地(中国)种群采样点

Appendix 1 Sampling sites of *Alternanthera philoxeroides* from native (Argentina) introduced (China) range

采样点 Sampling site	纬度 Latitude	经度 Longitude	生境 Habitat	年均温 Annul mean temperature (°C)
阿根廷(原产地)	25°8' S	58°14' W	路边	22.66
Argentina (Native)	27°25' S	58°50' W	路边	21.07
	28°28' S	59°0' W	路边	20.61
	30°2' S	59°31' W	路边	19.64
	31°33' S	59°12' W	路边	18.42
	33°27' S	58°48' W	路边	17.63
	35°56' S	58°59' W	路边	15.61
	37°49' S	58°13' W	路边	13.89
中国(引入地)	22°58' N	113°13' E	池塘边	22.25
China (Introduced)	24°0' N	114°48' E	农田	21.26
	25°54' N	115°2' E	农田	19.19
	28°33' N	115°56' E	农田	17.90
	30°42' N	116°49' E	农田	16.73
	32°39' N	116°37' E	路边	15.58
	34°22' N	117°14' E	河边	14.73
	35°26' N	116°38' E	农田	14.15



•研究报告•

# 华东地区归化植物的组成特征、引入时间及时空分布

严靖, 闫小玲, 李惠茹, 杜诚, 马金双\*

中国科学院上海辰山植物科学研究中心/上海辰山植物园, 上海 201602

**摘要:** 归化是入侵的前期阶段, 对归化植物的深入研究是科学管理外来物种的基本前提, 有助于预防外来植物造成入侵危害, 区域性归化植物的研究对地方外来植物的管理与防治对策的制定具有重要的指导意义。本文基于文献报道、标本信息和分类学考证, 特别是于2014–2019年对华东地区(安徽省、福建省、江苏省、江西省、山东省、上海市和浙江省)归化植物的全面调查, 统计分析华东地区归化植物的物种组成和分布格局, 并对其首次引入(或发现)地、引入时间和引入途径进行综合分析。结果表明, 华东地区有归化植物62科181属299种, 总体上呈现种类丰富、以草本植物为主、原产于美洲的种类多、引入途径集中等特征。在空间尺度上, 福建省的物种多样性明显高于其他省市, 且仅分布于该省的种类也最多(达57种, 占总种数的19.1%), 其他省市之间则差别不大。对外交流程度和原产地与归化地之间的气候相似性可能是影响归化植物多样性和空间分布格局的主要因素。在时间尺度上, 1850年之后, 华东地区的归化植物呈现出指数增长的趋势, 增长速率达1.5种/年, 且当前正处于快速增长阶段; 21世纪以来, 80%以上的归化植物来自于无意引入的物种, 这提示我们需要对此特别关注。华东地区作为对外交流的重要区域, 面临着外来植物输入以及归化并造成入侵的双重压力, 因此需对该地区的热点地区如口岸、港口等地加强出入境监管, 同时构建一套行之有效的外来植物风险评估体系, 这是开展外来物种风险管理的基础, 也是预防外来物种入侵的有效手段之一。

**关键词:** 归化植物; 分布格局; 生物入侵; 引入时间; 华东地区

严靖, 闫小玲, 李惠茹, 杜诚, 马金双 (2021) 华东地区归化植物的组成特征、引入时间及时空分布. 生物多样性, 29, 428–438. doi: 10.17520/biods.2020335.

Yan J, Yan XL, Li HR, Du C, Ma JS (2021) Composition, time of introduction and spatial-temporal distribution of naturalized plants in East China. Biodiversity Science, 29, 428–438. doi: 10.17520/biods.2020335.

## Composition, time of introduction and spatial-temporal distribution of naturalized plants in East China

Jing Yan, Xiaoling Yan, Huiru Li, Cheng Du, Jinshuang Ma\*

Shanghai Chenshan Plant Science Research Center, Chinese Academy of Science / Shanghai Chenshan Botanical Garden, Shanghai 201602

### ABSTRACT

**Background:** Naturalization is the pre-invasion stage. Detailed research on naturalized plants is a fundamental first step for scientific management of alien species. This research is necessary for predicting and hence preventing such invasion caused by alien plants. Regional studies of naturalized plants are important for local governments to manage and control of such plants. As an important area for foreign exchanges, East China is facing pressures from imported alien plants being naturalized and then invading. This study aims to enrich the basic information about naturalized plants of East China, discussed the current deficiencies in the study of naturalized plants, and summarized the direction of future research.

**Methods:** We conducted a comprehensive survey of naturalized plants in East China (Anhui, Fujian, Jiangsu, Jiangxi, Shandong, Shanghai and Zhejiang provinces) from 2014 to 2019 using literature reports, specimen information, and

收稿日期: 2020-08-19; 接受日期: 2020-11-14

基金项目: 国家自然科学基金(31872645)和上海市绿化和市容管理局科研项目(G182419)

\* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: jinshuangma@gmail.com

taxonomic research. We analyzed the species composition and distribution pattern of naturalized plants in East China and conducted a comprehensive analysis of their first detected locations, introduced route, and the time when species were discovered.

**Results:** We found that 299 species belonging to 181 genera and 62 families were naturalized in East China. The four most dominant families were Compositae (49 species), Leguminosae (35 species), Gramineae (28 species) and Amaranthaceae (25 species). The four most dominant genera were *Amaranthus* (16 species), *Euphorbia* (10 species), *Ipomoea* (9 species) and *Solanum* (9 species). There was a large diversity in species identified as naturalized, with a high proportion of plants coming from the Americas, and concentration in introduction routes. The Americas are the primary geographical origin of naturalized alien plant species, with more species originating from North America rather than South America. The route of introduction analysis revealed that 143 naturalized plant species were introduced unintentionally due to human activity and 156 species were introduced intentionally. Ninety-five frequencies were introduced as ornamental plants, which take up 55.2% of all the frequencies introduced intentionally. This suggests that introductions of plants for the purpose of ornamental use is the most common way for species naturalization to occur. A comparative study of the first detected locations show that the largest number of naturalized species were firstly introduced to South China (84 species) which mostly went to the Guangdong Province (33 species) and Hong Kong District (33 species). This was followed by East China (74 species), the Taiwan Province (72 species), Southwest China (19 species, mainly from Yunnan), Northeast China (15 species, mainly from Liaoning), Northwest China (14 species, mainly from Xinjiang) and North China (14 species, mainly from Beijing). There were only two naturalized species found in Central China. Jiangsu, Fujian and Zhejiang provinces were the main importing areas for East China. This may be due to many factors such as international communication, population density, climate similarity, disturbance levels, biological characteristics unique to species and investigation degree. Spatially, the species diversity of the Fujian Province (236 species) is significantly higher than that of other provinces, but little difference has been detected among other provinces. There are 57 species that are only distributed in Fujian (19.1%), which is the most when compared with other provinces. The amount of foreign exchange and climate similarity between native habitat and naturalized place may be the primary driver of current diversity and distribution pattern. Historically, the naturalized plants in East China showed an exponential growth trend after 1850. The growth rate is 1.5 species per year, and is currently in a period of rapid growth. In the 21st century, more than 80% of naturalized plants have been unintentionally introduced. Therefore, special attention should be placed on preventing the introduction of unintentional species.

**Proposal:** Constructing an effective risk assessment system of alien plants based on an accurate and complete database of naturalized plants is one effective way to eliminate the risk of invasions from alien plant species.

**Key words:** naturalized plants; distribution pattern; biological invasion; time of introduction; East China

归化植物是指在无人干扰的情况下可自行繁衍的来自本土之外的异域植物,并且能够长期维持种群的自我更替(通常为10年以上)(Pyšek et al, 2004)。当外来物种在自然或半自然的生态系统或生境中建立了种群时,称为归化(Jiang et al, 2011),而改变且威胁本地生物多样性并造成经济和生态损失时,就构成了入侵(IUCN, 1999)。归化是入侵的前期阶段,入侵植物是归化植物的子集,归化植物有造成入侵的潜在风险。为了更好地对外来种进行管理,避免其造成入侵危害,有必要对归化植物进行深入的研究。

相对于入侵植物,那些入侵性较弱或已归化但尚未形成入侵的植物更容易被忽视(Pyšek et al, 2008)。随着全球变化加剧以及贸易、旅游和交通的发展,跨区域的物种交换也日益增多。Pyšek等(2017)对全球归化植物进行了统计分析,指出在世

界热带和温带区域所包含的归化植物分别达到了6,774种和9,036种。近年来对于中国归化植物也有相关的研究(Wu et al, 2010; Jiang et al, 2011; 许光耀等, 2019),但多数研究所依据的归化植物基础数据存在诸多问题,如错误鉴定、学名混乱、未正确区分归化与栽培、原产地不明、地理信息不清等(严靖等, 2017)。因此,无论是国家层面还是地方层面,都有必要制定一份完善且准确的归化植物名录。

华东地区地处中国东部沿海,包括安徽省、福建省、江苏省、江西省、山东省、上海市和浙江省六省一市,面积83.43万km<sup>2</sup>,占全国陆域面积的8.7%。该地区地形复杂,以丘陵、盆地和平原为主,跨北亚热带与中亚热带两个生物气候带,属亚热带湿润性季风气候和温带季风气候,气候差异明显,植物资源丰富。其海岸线绵长,沿海岛屿众多,且拥有75个国家一类口岸和4个临时开放口岸,对外

交流频繁, 交通发达, 人口众多, 经济繁荣。高度的对外开放使得华东地区成为外来植物进入中国的主要通道之一, 复杂的地形和气候则使外来物种更易在本地定殖并归化, 因此该地区所遭受的入侵威胁尤其严重。

区域性归化植物的研究对地方性外来植物管理对策的制定更具有指导意义, 为此, 作者在收集标本信息和查阅文献的基础上, 对华东地区的归化植物进行了全面调查, 统计分析了其物种组成和分布格局, 旨在制定一份完整且准确的华东地区归化植物名录, 完善华东地区归化植物的基本资料, 并对其首次引入(或发现)地、引入时间和引入途径进行综合分析; 探讨了华东地区归化植物时空格局的成因, 以期为外来植物的科学管理提供依据, 也为其他地区乃至全国归化植物的研究提供参考。

## 1 研究方法

### 1.1 数据来源

收集历年来国内外报道华东地区归化植物的文献和专著(截至2020年6月), 查询相关专业网站数据库, 对其进行分类整理和分析, 并查阅国内各高校、科研院所及博物馆的植物标本馆(室), 对其中采自华东地区的归化植物标本信息进行登记。在搜集信息的基础上, 于2014–2019年对华东地区的归化植物进行全面的野外调查。以县(县级市/区)级行政区划为调查单元, 以地级市为标本采集单元(标本存放于上海辰山植物标本馆), 以路线踏查的方式对交通道路周围、居民区、农田、建筑工地、撂荒地、河滩、车站、码头、口岸等各种生境进行调查和采集, 记录物种名称、生境、GPS信息、多度信息并拍摄照片, 并重点调查了对外交流较频繁的区域, 如港口码头和粮油加工厂附近。同时应用典型取样法(选择若干个典型的生境如荒地、林缘、林下等处进行草本样方调查)估测归化植物在区域内的个体数量和群落中的相对多度, 掌握区域内归化植物的分布状况, 评定其状态(栽培、偶有逸生、归化)。

本文根据定义并结合文献及标本记录, 对归化植物的判断标准如下: (1)在无需人为干预的情况下可建立稳定种群; (2)可长期维持种群的自我更替(通常为10年以上), 能够完成完整的生活史(如从种子到种子); (3)归化植物的种群应远离栽培群体, 即

能够占据非栽培生境, 是否归化应视(1)、(2)而定, 栽培群体(如黑松(*Pinus thunbergii*)人工林)周围的更新苗属于逸生状态; (4)归化种群的数量及分布区域应达到一定的规模, 分布不局限于一处, 且至少在一处分布地占据优势地位(优势种, 即在群落中占优势的种类, 对群落的结构和群落环境的形成具有明显控制作用); (5)对于存有争议的种类如桉属(*Eucalyptus*)的多种植物, 作者均咨询了相关专家, 根据各方面的综合意见对外来植物进行合理评定。

### 1.2 数据统计与分析

对华东地区归化植物的现状进行全面调查, 对每一物种进行准确鉴定, 并对其拉丁学名、原产地进行严格考证, 排除尚存争议的种类, 增加新发现的种类, 根据APG IV系统进行科的划分, 同时依据最新的分子系统学证据进行属的划分。根据调查所得的现有种群数量和相对多度, 结合文献与标本数据库对其状态进行评估, 形成完善且准确的华东地区归化植物名录。通过详细的历史文献考证和历史标本查阅, 确定其引入途径、首次引入(或发现)地和引入时间。以每百年为单位(并根据重大历史事件或重要纪年将其划分为6个历史时期)探讨归化植物引入的时间分布式样, 以省级行政区划为统计单元分析其空间分布格局。在此基础上统计分析华东地区归化植物的物种组成、生活型、原产地、引入途径、首次引入(或发现)地、引入时间及空间分布状况。由于主客观条件的限制, 且绝大多数归化植物均存在多次引入的可能, 先前对归化植物的研究在首次引入地和引入时间方面常存在争议。本文作者通过查阅大量的文献数据库和历史标本记录, 根据所能查到的最早的文献、著作(包括古籍)或标本确定其首次引入地和引入时间。其中古籍中所提供的信息虽然有限, 但可根据其中文名和相应的特征及分布描述, 并结合现代植物学家如吴征镒、汤彦承、李振宇等的植物学考证, 确定其对应的现代植物名称。附录1中对首次引入地和引入时间等关键信息均列出了相关依据, 以保证有据可查。

## 2 结果

### 2.1 物种组成特征

经过长期的野外普查并结合文献资料和标本记录, 以及对华东地区外来物种的状态进行核实, 共记录到华东地区归化植物299种, 隶属于62科181



属(附录1)。从科的组成来看,5种以上(含5种)的科有13个,共计223种,占总种数的74.6%。菊科(49种)、豆科(35种)、禾本科(28种)和苋科(25种)是华东地区归化植物的主体,共计137种,占总种数的45.8%,茄科(16种, 5.4%)和大戟科(15种, 5.0%)也占有一定比例。之后依次为旋花科(11种, 3.7%)、车前科(10种, 3.3%)、柳叶菜科(9种, 3.0%)、茜草科(7种, 2.3%)、十字花科(7种, 2.3%)、马鞭草科(6种, 2.0%)和锦葵科(5种, 1.7%)。此外只含1种的科有31个。

从属的组成来看,含物种数最多的是苋属(*Amaranthus*, 16种),其次为大戟属(*Euphorbia*, 10种)、番薯属(*Ipomoea*, 9种)和茄属(*Solanum*, 9种)。3种以上(含3种)的属有24个,共计116种,占总种数的38.8% (表1)。含2种的属有25个,只含1种的属有132个。

### 2.2 生活型统计

华东地区归化植物的生活型以草本为主,共计250种,占总种数的83.6%;其次为灌木(21种)和藤本(21种);乔木最少,仅7种(2.3%)。藤本植物中以一年生草质藤本为主(10种, 3.3%),多年生草质藤本和木质藤本分别有7种和4种。在草本植物中一年生草本最多,计113种,占总种数的38.1%,其次为多年生草本(100种, 33.7%),一或二年生草本(18种, 6.1%)和一或多年生草本(16种, 5.4%)数量相当,二年生草本最少(3种, 1.0%)。

### 2.3 原产地分析

由于多数物种的原产地不仅仅限于某一个地区,为方便统计,原产地的分析以频次为单位进行,即某一物种在某地区出现的频率。分析结果显示,华东地区归化植物原产于北美洲的最高,为169频

次(占总频次的37.6%),其次为南美洲(143频次, 31.8%),其中原产于美洲的物种中有81种为热带美洲起源。原产于亚洲的为48频次(10.7%),欧洲为42频次(9.3%),非洲为40频次(8.9%),其中原产于欧洲的物种中有一种为杂交起源(即黄花月见草 *Oenothera glazioviana*);原产于大洋洲的最少,为8频次,占比1.8% (图1)。

### 2.4 首次引入地与引入途径

分析结果显示,华东地区归化植物的首次引入地为华南地区的物种数最多,达84种,其中以广东省和香港为主,均为33种;其次为华东地区(74种)和台湾(72种);之后依次为西南地区(19种,以云南为主)、东北地区(15种,以辽宁为主)、西北地区(14种,以新疆为主)、华北地区(14种,以北京为主);首次发现于华中地区的只有2种,另有5种首次引入地不详(图2)。

在所有首次引入地为华东地区的物种中,以江苏、福建和浙江为主,分别为18种、17种和16种,首

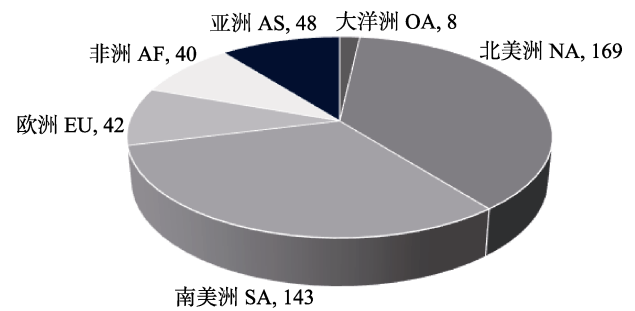


图1 华东地区归化植物原产地的频次分析  
Fig. 1 The frequency of native habitat of naturalized plants in East China. AF, Africa; AS, Asia; EU, Europe; NA, North America; OA, Oceania; SA, South America.

表1 华东地区归化植物主要属及其物种数

Table 1 Major genera and its species number of naturalized plants in East China

属 Genera	种数 No. of species	属 Genera	种数 No. of species	属 Genera	种数 No. of species
苋属 <i>Amaranthus</i>	16	婆婆纳属 <i>Veronica</i>	4	曼陀罗属 <i>Datura</i>	3
大戟属 <i>Euphorbia</i>	10	黑麦草属 <i>Lolium</i>	4	酸浆属 <i>Physalis</i>	3
番薯属 <i>Ipomoea</i>	9	独行菜属 <i>Lepidium</i>	4	鬼针草属 <i>Bidens</i>	3
茄属 <i>Solanum</i>	9	仙人掌属 <i>Opuntia</i>	3	金鸡菊属 <i>Coreopsis</i>	3
月见草属 <i>Oenothera</i>	6	猪屎豆属 <i>Crotalaria</i>	3	紫露草属 <i>Tradescantia</i>	3
决明属 <i>Senna</i>	5	含羞草属 <i>Mimosa</i>	3	莎草属 <i>Cyperus</i>	3
飞蓬属 <i>Erigeron</i>	5	酢浆草属 <i>Oxalis</i>	3	莲子草属 <i>Alternanthera</i>	3
雀稗属 <i>Paspalum</i>	5	叶下珠属 <i>Phyllanthus</i>	3	金合欢属 <i>Acacia</i>	3

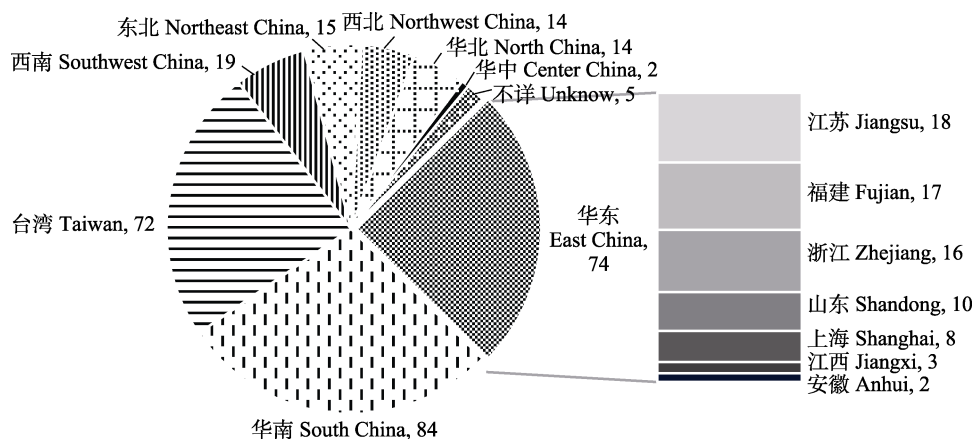


图2 华东地区归化植物的首次引入地(或首次发现地)和引入的物种数  
Fig. 2 Number of species and their first detected locations of naturalized plants in East China

次引入地为山东的有10种, 上海的有8种, 处于内陆地区的江西和安徽则较少, 分别只有3种和2种。发现于安徽的两个物种分别为头序巴豆(*Croton capitatus*) (2018年发现于滁州)和异檐花(*Triodanis perfoliata* subsp. *biflora*) (1981年发现于安庆)。

由图3可知, 华东地区归化植物的引入途径以人为有意引入为主, 达156种, 随人类活动等无意带入的有143种。有意引入的156种归化植物其引入途径共计172频次, 其中作为观赏植物引入的频次最高, 达95频次, 占55.2%, 其次为饲料牧草(25频次)、药用植物(12频次)、绿肥(12频次)和食用植物(11频次), 以其他用途如护坡、造林、纤维等引入的则较少。

### 2.5 时间分布特征

根据文献资料及标本数据对华东地区归化植物的首次引入时间(或首次记录时间)进行考证发现, 自先秦至16世纪, 华东地区归化植物的累计种类大

致趋于平稳, 只在公元1100年(北宋)和1500年(明朝)稍有增长(均增加3种), 之后一直到19世纪中期经历了一个明显的涨幅, 共增加了28种。总体来说, 1850年之前的千余年间华东地区归化植物累计只有42种, 占总数的14.0%, 增长速率为2种/百年。1850年之后, 华东地区的归化植物呈现出指数增长的趋势, 至2020年已累积达299种, 增长速率达151.2种/百年, 即平均每年增加1.5种(图4)。

如表2所示, 我们根据与国际间物种交流有关的重大历史事件或重要纪年将归化植物的传入时间划分为6个历史时期: 哥伦布发现新大陆(1492)、第一次鸦片战争(1840)、中华人民共和国成立(1949)、改革开放(1978)和21世纪。对6个历史时期华东地区归化植物的种数分析发现: 第一次明显的增长出现于第二阶段, 增加了25种; 最大增幅出现于第三阶段, 增加了166种, 且大部分的增长都集

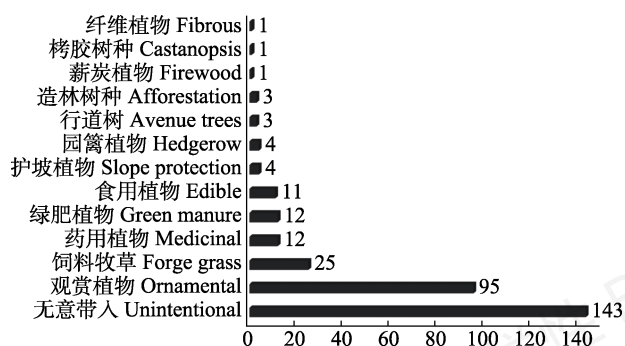


图3 华东地区归化植物的引入途径与物种数  
Fig. 3 Number of species and their introduction methods of naturalized plants in East China

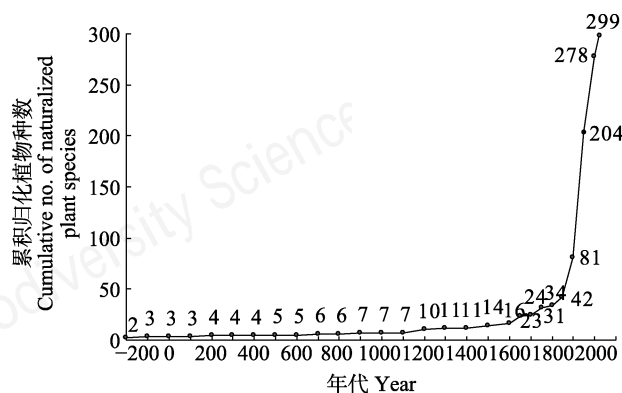


图4 华东地区归化植物种类随时间累计图  
Fig. 4 Naturalized plant species accumulated over time in East China

**表2 不同历史时期归化植物的物种数及引入途径**  
**Table 2 Species number and introduction of naturalized plants in different historical period**

年代 Year	种数 No. of species	累计种数 Cumulative no. of species	无意带入 Unintentional (%)	有意引入 Intentional (%)
~1491	14	14	7 (50.0)	7 (50.0)
1492–1839	25	39	7 (28.0)	18 (72.0)
1840–1948	166	205	72 (43.6)	93 (56.4)
1949–1977	36	241	16 (43.2)	21 (56.8)
1978–1999	37	278	24 (64.9)	13 (35.1)
2000–2020	21	299	17 (81.0)	4 (19.0)

中于19世纪末至20世纪初的几十年间; 随后增长率稍有减缓, 但依然增长迅速, 21世纪的最初20年就增加了21种。

**2.6 空间分布特征**

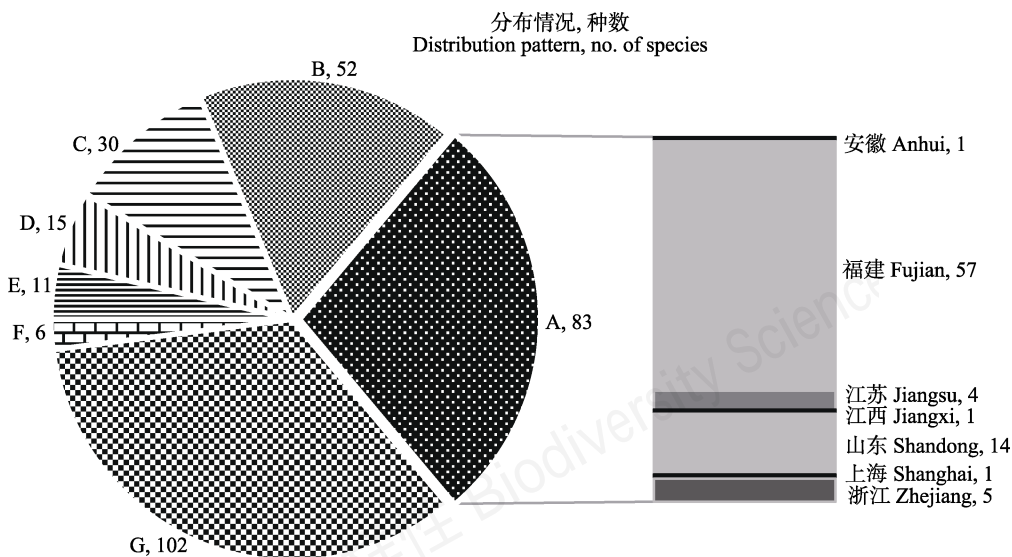
根据野外调查和文献统计, 华东地区各省(直辖市)的归化植物种数差别不大, 但总体上呈现由南往北逐渐减少的趋势。归化植物种数最多的是福建省, 有236种, 之后依次为浙江(178种)、江西(172种)、山东(147种)、江苏(143种)和安徽(137种), 最少的是上海市, 有130种, 但其物种密度最高, 达20.5种/万km<sup>2</sup>。

从物种水平来看, 华东地区归化植物中有102种在7个省(直辖市)均有分布, 占总种数的34.1%; 32种在4–6个省(直辖市)有分布; 82种在2–3个省(直

辖市)有分布。而仅在1个省(直辖市)有分布的则达83种, 占总种数的27.8%, 其中只在福建有分布的种数最多, 达57种, 其次为山东(14种)、浙江(5种)和江苏(4种), 安徽、江西和上海各只有1种(图5), 分别是双角草(*Diodia virginiana*)、翼茎丁香蓼(*Ludwigia decurrens*)和翅果裸柱菊(*Soliva sessilis*)。

**2.7 物种信息的更正**

本研究删除了一些先前文献(Wu et al, 2010; Jiang et al, 2011; 许光耀等, 2019; 罗莉等, 2020)记载为归化植物的种类: (1)经核实为国产种的物种, 如白花草木樨(*Melilotus albus*)、南苜蓿(*Medicago polymorpha*)、小藜(*Chenopodium ficifolium*)、灰绿藜(*C. glaucum*)、苦苣菜(*Sonchus oleraceus*)、牛繁缕(*Myosoton aquaticum*)、青葙(*Celosia argentea*)、欧洲千里光(*Senecio vulgaris*)、蚊母草(*Veronica peregrina*)、香附子(*Cyperus rotundus*)、芥(*Capsella bursa-pastoris*)等11种。(2)鉴定错误的物种(10种), 如白花金纽扣(*Acemella radicans* var. *debilis*)误鉴定为*A. brachyglossa*, 毛果茄(*Solanum viarum*)误鉴定为喀西茄(*S. aculeatissimum*)、南美天胡荽(*Hydrocotyle verticillata*)误鉴定为*H. vulgaris*, 北美苍耳(*Xanthium chinense*)误鉴定为苍耳(*X. strumarium*)、蒙古苍耳(*X. mongolicum*)或偏基苍耳(*X. inaequilaterum*)等。此外澄清了反枝苋(*Amaranthus retroflexus*)和绿穗苋(*A. hybridus*)之间



**图5 华东地区归化植物的分布格局。A, B, C, D, E, F, G分别代表在1, 2, 3, 4, 5, 6, 7个省有分布, 数字为物种数。**  
**Fig. 5 Distribution pattern of naturalized plants in East China. A, B, C, D, E, F, G represent the no. of species distributed in 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7 provinces in turn.**

的混淆,重新厘清了两者在华东地区的分布状况。(3)在华东地区仅处于栽培状态的物种,如申叶松香草(*Silphium perfoliatum*)、肥皂草(*Saponaria officinalis*)、一串红(*Salvia splendens*)、朱唇(*Salvia coccinea*)、罗勒(*Ocimum basilicum*)、阔荚合欢(*Albizia lebbekii*)、黑松(*Pinus thunbergii*)、灰金合欢(*Acacia glauca*)以及桉属的多种植物等。增加了近10年来新近报道的归化植物,有南美独行菜(*Lepidium bonariense*)、糙果苋(*Amaranthus tuberculatus*)、假刺苋(*A. dubius*)、匍地仙人掌(*Opuntia humifusa*)、弗吉尼亚须芒草(*Andropogon virginicus*)、苏里南莎草(*Cyperus surinamensis*)、白花金纽扣、头序巴豆、糙毛狮齿菊(*Leontodon hispidus*)等20种。

### 3 讨论

#### 3.1 归化植物物种组成特征

菊科、豆科、禾本科、苋科和茄科构成了华东地区归化植物的主体,这与中国归化植物的物种组成特征(Jiang et al, 2011; 许光耀等, 2019)相似。在美国构成入侵的533种植物中占比最高的也是禾本科、菊科和豆科(Ma, 2010),这三者均为世界性分布大科,后两者中多数种类为伴人植物,极易随人类活动如粮食贸易、货物运输或有意引种等方式跨区域传播扩散。所含种类最多的苋属(16种)即是随粮食贸易被无意带入中国,茄属(9种)中的大多数种类亦是如此。王宁等(2016)对515种中国外来入侵植物进行分析后发现,禾本科、菊科和豆科中所包含的克隆植物种数占多数。以往的研究发现,许多入侵植物是典型的克隆植物,其多样化的繁殖方式和适应机制增强了其环境适应性(Liu et al, 2006; Roiloa et al, 2014),多数植物通过克隆繁殖能够迅速归化。因此,由于其内在的生物及生态学特性,加之与人类活动具有较强的关联性,上述5个科的物种成为了归化甚至入侵植物的主体。

美洲是华东地区归化植物的主要原产地,其中以北美洲为主,南美洲次之。这主要是由相互间的交流程度和气候条件两方面因素决定的:频繁的人员交流和国际贸易使北美洲成为中国归化植物的最大来源地,相似的气候环境与不同的进化史则使外来植物更易定殖。相应地,美国入侵植物的原产地则以亚洲为主,其次为欧洲(Ma, 2010)。这说明国际间的交流程度是影响外来植物多样性的直接原

因,而气候相似性则是影响其归化或入侵比例的根本原因。

从生活型来看,草本植物占据着绝对优势,占比达83.6%,其中以一年生草本为主,多年生草本次之。这是植物本身的生活史特征和生境相互作用的结果:伴人植物大多数都是一年生植物,菊科、苋科和大戟科的大多数种类均为一年生草本,短暂的生活史使其能够快速适应干扰的生境,尤其是受人类干扰严重的开阔生境,这里允许其幼苗快速生长并产生种子。多年生植物则相对稳定,更倾向于生长在干扰相对轻微的环境中。因此,人类干扰是归化的重要驱动力(Foxcroft et al, 2017),不仅影响外来植物的归化比例,还影响归化植物的分布格局。

#### 3.2 首次引入(发现)地、引入途径与引入时间分析

从引入时间上看,16世纪前,人类跨区域的交流活动极为有限,外来植物传播扩散的途径较少,其原产地也多为欧亚大陆。自16世纪始,原产于美洲大陆的外来植物不断输入我国,但限于当时长期的闭关锁国政策,增长幅度并不大。19世纪中期,西方各国在鸦片战争后陆续侵入中国,外来植物以平均每年约1.5种的速度急剧增加,是之前的75倍,仅1840–1948年的近百年间就增加了166种。随着全球一体化进程的加速,世界各地的交流日益密切,同时伴随着中国农业、林业及园艺事业的逐渐发展,外来物种开始成规模地、有计划地被引入中国。据估计,仅兰科植物引入中国的数量就达10,000种以上,在流入的外来植物中位居第一(刘冰等, 2015)。近年来,随着土地利用方式的改变以及全球气候变化,外来植物的归化速率显著增高(Waller et al, 2016; Cabra-Rivas et al, 2016)。虽然2000年至今的20年间仅增加了21种,但据作者统计,在全国范围内已有超过60种外来植物在中国归化或入侵,其中大部分物种都能适应华东地区的气候条件(作者未发表数据)。

对外来种的引入地和引入途径的了解是早期发现和快速响应的基础,对于预防外来种建立种群具有重要意义(Capinha et al, 2015)。从引入地来看,华东和华南沿海地区是外来植物引入的热点地区,高达230种,占总种数的76.9%,其中首次引入台湾的最多,其次为广东和香港,再次为华东沿海各省市,说明华东地区的归化植物与华南地区联系更加

表3 归化植物在不同历史时期的首次引入地与引入种数(示前5个省份)

Table 3 First detected locations and no. of naturalized plants in different historical period (Show top five provinces)

年代 Year	首次引入地及引入物种数(前5名)(地点/种数) First detection locations & no. of species (Top 5) (location/No.)				
~1491	新疆 Xinjiang 6	陕西 Shaanxi 3	广东 Guangdong 2	西藏 Tibet 1	不详 Unknown 1
1492-1839	台湾 Taiwan 6	广东 Guangdong 4	福建 Fujian 3	浙江 Zhejiang 3	不详 Unknown 3
1840-1948	台湾 Taiwan 37	香港 Hong Kong 30	广东 Guangdong 22	江苏 Jiangsu 10	福建 Fujian 10
1949-1977	台湾 Taiwan 10	广东 Guangdong 4	海南 Hainan 4	北京 Beijing 3	江苏 Jiangsu 3
1978-1999	台湾 Taiwan 12	福建 Fujian 4	江苏 Jiangsu 4	北京 Beijing 3	山东 Shandong 3
2000-2020	台湾 Taiwan 7	浙江 Zhejiang 5	安徽 Anhui 1	广东 Guangdong 1	江苏 Jiangsu 1

紧密。自台湾引入的归化植物通常经福建进入华东,自华南地区引入的则大多扩散至长江以南地区,只有极少数扩散至更北的区域,如银胶菊(*Parthenium hysterophorus*)已扩散至山东。首次引入地受到多方面因素的影响,包括国际交流、人口密度、气候相似度、受干扰程度、物种生物学特征以及各地的调查程度,这些变量的综合影响称为“引入压力”,对各地的首次引入物种数具有决定性影响(Huang et al, 2012)。由表3可知,16世纪之前多为自陆路引入,且以西北地区为主,而自广东引入的2种均原产于南亚至东南亚地区,即凤仙花(*Impatiens balsamina*)和落葵(*Basella alba*)。16世纪之后则大部分自沿海地区引入,以台湾、香港和广东为主,这可能与其长期的殖民历史和作为通商口岸长期对外开放有关。改革开放以后,自福建、浙江、江苏等地引入的植物明显增多,说明我国正全面受到外来植物的影响,其中华东和华南沿海地区所遭受的压力最大。

对其引入途径进行分析可知,有意引入的比例高于无意带入,而有意引入的物种中以观赏为目的的最多,其次为饲料牧草、绿肥、食用及药用植物等。这些与人类的关联度更强,易伴人传播,更易适应干扰严重的生境。由表2可知,随着时间的推移,无意带入的比例总体上呈上升趋势,而有意引入的比例则明显降低。2000年至今引入的21种归化植物中就有17种是无意带入的,而1978年以前则以有意引入为主。这有其历史原因:早期鼓励引进具有重要价值的植物,但对引入的物种缺乏规范的管理,导致引入物种逃逸而至归化甚至造成入侵,近年来在加大引种数量的同时也加强了对引进物种的管理,因此由引种而导致的归化种类不多。

值得注意的是,近年来因无意带入而导致归化的种类明显增加,这需要引起特别关注,尤其是在

国际粮食贸易、货物运输、人员流动等方面需加强检验检疫的力度。此外,矿石的国际贸易已经成为新世纪外来植物进入的重要途径,有学者于2010-2016年在中国22个港口城市的75个矿石堆上监测到407种外来植物,其中大多数来自印度,而我国长江流域和北部湾至四川盆地是外来植物进入的高风险区域,因此在矿石贸易过程中也应加强监督与管理(Yu et al, 2020)。

### 3.3 空间分布格局及其影响因子

华东地区归化植物的数量分布总体上呈现由南往北逐渐减少的趋势,其中福建省最多,且明显高于其他省(直辖市),上海市最少,但其物种密度最高;仅在1个省(直辖市)有分布的归化植物有83种。产生这种分布格局的原因有以下2点:(1)从地理与气候条件看,长江以南地区地理条件复杂,气候的区域差异较大,生境异质性强,适宜于不同来源的多种植物定殖;往北则多为平原,气候较为单一,因此归化植物种类相对较少。以福建为例,不仅归化植物总种数最多(236种),仅分布于此的种数也最多(57种),其中原产于热带美洲的有28种,原产于热带非洲的有12种(附录1)。这是由于闽东南沿海地区属亚热带,受气候条件限制,这些热带起源的物种在华东地区的分布仅限于此;而仅分布于山东的14种归化植物均原产于北半球温带地区,其中9种原产于北美洲(附录1)。这说明气候相似性对归化植物的分布有着重要的影响。对中国外来入侵生物的研究表明,作为气候重要组成要素的降水是决定其空间分布格局的主要自然环境因子(王国欢等, 2017)。(2)从对外交流程度来看,福建省地处东南沿海,自古以来就与海外交流频繁,为外来植物的持续进入提供了便利,而其他沿海地区早期的对外交流则相对有限,直至近现代才陆续开放,这就导致了福建省的归化植物种数明显高于其他地区。但在

可预见的未来,华东沿海地区的归化植物会有明显增长。

某一地域实际存在的归化植物种数的统计受到多方面因素的影响,主要包括对物种鉴定的准确度、物种拉丁学名使用的正确率(如同物异名现象)、原产地考证的正确性(如将本地种误当作外来种)、植物分类学观点的不同、不同区域调查程度的不同等。此外,还涉及到对归化和栽培之间的界定模糊的问题,常常误将仅处于栽培状态的物种当作归化植物对待,如池杉(*Taxodium ascendens*)、美人蕉(*Canna indica*)之类。因此在归化种甚至是外来种的认知及评估方面需要更加全面而深入的研究,包括严谨的分类学研究、原产地考证等(严靖等, 2017),以使研究区域内归化植物的种数更加客观。

### 3.4 归化与入侵

外来入侵植物是归化植物的子集,归化是入侵的前期阶段,归化植物有造成入侵的潜在风险。根据《中国外来入侵植物名录》(马金双和李惠茹, 2018),华东地区归化植物(299种)中有186种外来入侵植物。在世界自然保护联盟(IUCN)公布的《外来物种入侵导致灾难性后果》报告中列出了100种入侵性最强的外来生物物种(其中被子植物35种)(Lowe et al, 2000; Courchamp, 2013),华东地区有9种;在环境总局、环境保护部和中国科学院发布的对中国生物多样性和生态环境造成严重危害和巨大经济损失的40种入侵植物中(国家环境总局和中国科学院, 2003; 环境保护部和中国科学院, 2010, 2014, 2017),华东地区就有29种(附录1),其中大部分都在华东地区造成了入侵危害。

随着长三角一体化宏伟目标的确立,华东地区作为我国对外交流的重要区域,在防范外来植物入侵方面面临着双重压力。一是外来植物的输入压力。胡长松等(2016)在江苏省的进口粮食码头、加工厂、储备库、运输沿线等区域就曾发现外来植物142种,其中中国新记录种就有21种。2020年在浙江宁波报道了弯喙苣(*Urospermum picroides*)的分布新记录,目前该种尚处于定殖阶段(杨旭东等, 2020)。由此可知,随着国际交流和贸易的进一步深入,外来物种的无意输入将会是一种常态。二是外来植物归化并造成入侵危害的压力。华东地区归化植物中被列入中国外来入侵植物的种类占62.2%,除此之外,归化植物经过一段时间的环境适应性进化,大

多数都具有潜在的入侵风险(Pyšek et al, 2008),若任其发展,可能对当地的生态系统、生物多样性和农林业生产造成严重破坏。李振宇(2003)于1985年发现于北京的长芒苣(*Amaranthus palmeri*)就已经在京津冀地区造成了严重的入侵危害。目前该种向南仅分布至山东,但其种子却常见于各大口岸的进口粮食中,且华东地区为其适生区(徐晗等, 2013),因此须特别关注该种的动态。此外还须重点监控那些尚未造成入侵但已有扩散蔓延趋势的归化植物,如北美刺龙葵(*Solanum carolinense*)、蒜芥茄(*S. sisymbriifolium*)等。

因此,为了更好地对外来种进行管理,除了加强入境检疫、规范引种栽培和注重科普宣传之外,还应该关注以下两方面的工作:(1)通过严谨的研究和考证建立详细且准确的中国归化植物数据库,同时加大对口岸或港口的外来植物监测力度;(2)基于准确完整的归化植物数据库,构建一套行之有效的外来植物风险评估体系,这是开展外来物种风险管理的基础,也是预防外来物种入侵的有效手段。

### 参考文献

- Cabra-Rivas I, Saldaña A, Castro-Díez P, Gallien L (2016) A multi-scale approach to identify invasion drivers and invaders' future dynamics. *Biological Invasions*, 18, 411–426.
- Capellini I, Baker J, Allen WL, Street SE, Venditti C (2015) The role of life history traits in mammalian invasion success. *Ecology Letters*, 18, 1099–1107.
- Courchamp F (2013) Alien species: Monster fern makes IUCN invader list. *Nature*, 498, 37.
- Foxcroft LC, Pyšek P, Richardson DM, Genovesi P, MacFadyen S (2017) Plant invasion science in protected areas: Progress and priorities. *Biological Invasions*, 19, 1353–1378.
- General Administration of Environment, Chinese Academy of Sciences (2003) The first batch of alien invasive plants in China. *Bulletin of the State Council of the People's Republic of China*. (in Chinese) [国家环境总局, 中国科学院 (2003) 中国第一批外来入侵物种名单. 中华人民共和国国务院公报.] [http://www.gov.cn/gongbao/content/2003/content\\_62285.htm/](http://www.gov.cn/gongbao/content/2003/content_62285.htm/). (accessed on 2020-07-20)
- Hu CS, Chen RH, Dong XZ, Zhou MH, Wu YL (2016) Monitoring surveys of exotic weeds in Jiangsu grain ports. *Plant Quarantine*, 30(4), 63–67. (in Chinese with English abstract) [胡长松, 陈瑞辉, 董贤忠, 周明华, 巫忆陵 (2016) 江苏粮食口岸外来杂草的监测调查. *植物检疫*, 30(4), 63–67.]
- Huang DC, Zhang RZ, Kim KC, Suarez AV (2012) Spatial

- pattern and determinants of the first detection locations of invasive alien species in mainland China. *PLoS ONE*, 7, e31734.
- IUCN (1999) IUCN guidelines for the prevention of biodiversity loss due to biological invasion. *Species*, 31–32, 28–42.
- Jiang H, Fan Q, Li JT, Shi S, Li SP, Liao WB, Shu WS (2011) Naturalization of alien plants in China. *Biodiversity and Conservation*, 20, 1545–1556.
- Li ZY (2003) *Amaranthus palmeri* S. Watson, a newly naturalized species in China. *Chinese Bulletin of Botany*, 20, 734–735. (in Chinese with English abstract) [李振宇 (2003) 长芒苋——中国苋属一新归化种. *植物学通报*, 20, 734–735.]
- 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.]
- Liu J, Dong M, Miao SL, Li ZY, Song MH, Wang RQ (2006) Invasive alien plants in China, role of clonality and geographical origin. *Biological Invasions*, 8, 1461–1470.
- Lowe S, Browne M, Boudjelas S, De Poorter M (2000) 100 of the world's worst invasive alien species: A selection from the Global Invasive Species Database. The IUCN Invasive Species Specialist Group (ISSG), Auckland, New Zealand.
- Luo L, Li LQ, Xu GY, Yang HL, He MX, Li HY (2020) Distribution patterns and influencing factors of naturalized plant species in Heilongjiang, Jilin, Liaoning, and Inner Mongolia. *Chinese Journal of Ecology*, 39, 1492–1500. (in Chinese with English abstract) [罗莉, 李龙沁, 许光耀, 杨皓璐, 贺梦璇, 李洪远 (2020) 黑、吉、辽、蒙归化植物分布格局及其影响因素. *生态学杂志*, 39, 1492–1500.]
- Ma JS (2010) The invasive plants of North America—A primary analysis. *Plant Diversity*, 32(17), 1–18.
- Ma JS, Li HR (2018) *The Checklist of the Alien Invasive Plants in China*. Higher Education Press, Beijing. (in Chinese) [马金双, 李惠茹 (2018) 中国外来入侵植物名录. 高等教育出版社, 北京.]
- Ministry of Environmental Protection, Chinese Academy of Sciences (2010) The second batch of alien invasive plants in China. Ministry of Environmental Protection. (in Chinese) [环境保护部, 中国科学院 (2010) 中国第二批外来入侵物种名单.] [http://www.mee.gov.cn/gkml/hbb/bwj/201001/t20100126\\_184831.htm/](http://www.mee.gov.cn/gkml/hbb/bwj/201001/t20100126_184831.htm/). (accessed on 2020-07-20)
- Ministry of Environmental Protection, Chinese Academy of Sciences (2014) The third batch of alien invasive plants in China. Ministry of Environmental Protection. (in Chinese) [环境保护部, 中国科学院 (2014) 中国外来入侵物种名单(第三批).] [http://www.mee.gov.cn/gkml/hbb/bgg/201408/t20140828\\_288367.htm/](http://www.mee.gov.cn/gkml/hbb/bgg/201408/t20140828_288367.htm/). (accessed on 2020-07-20)
- Ministry of Environmental Protection, Chinese Academy of Sciences (2017) The forth batch of alien invasive plants of natural ecosystem in China. Ministry of Environmental Protection. (in Chinese) [环境保护部, 中国科学院 (2017) 中国自然生态系统外来入侵物种名单(第四批).] [http://www.mee.gov.cn/gkml/hbb/bgg/201612/t20161226\\_373636.htm/](http://www.mee.gov.cn/gkml/hbb/bgg/201612/t20161226_373636.htm/). (accessed on 2020-07-20)
- Pyšek P, Pergl J, Essl F, Lenzner B, Dawson W, Kreft H, Weigelt P, Winter M, Kartesz J, Nishino M, Antonova LA, Barcelona JF, Cabelaz FJ, Cárdenas D, Cárdenas-Toro J, Castaño N, Chacón E, Chatelain C, Dullinger S, Ebel AL, Figueiredo E, Fuentes N, Genovesi P, Groom QJ, Henderson L, Inderjit, Kupriyanov A, Masciadri S, Maurel N, Meerman J, Morozova O, Moser D, Nickrent D, Nowak PM, Pagad S, Patzelt A, Peller PB, Seebens H, Shu WS, Thomas J, Velayos M, Weber E, Wieringa JJ, Baptiste MP, van Kleunen M (2017) Naturalized alien flora of the world: Species diversity, taxonomic and phylogenetic patterns, geographic distribution and global hotspots of plant invasion. *Preslia*, 89, 203–274.
- Pyšek P, Richardson DM, Pergl J, Jarošík V, Sixtová Z, Weber E (2008) Geographical and taxonomic biases in invasion ecology. *Trends in Ecology & Evolution*, 23, 237–244.
- Pyšek P, Richardson DM, Rejmánek M, Webster GL, Williamson M, Kirschner J (2004) Alien plants in checklists and floras: Towards better communication between taxonomists and ecologists. *Taxon*, 53, 131–143.
- Roiloa SR, Rodríguez-Echeverría S, Freitas H (2014) Effect of physiological integration in self/non-self genotype recognition on the clonal invader *Carpobrotus edulis*. *Journal of Plant Ecology*, 7, 413–418.
- Waller DM, Mudrak EL, Amatangelo KL, Klionsky SM, Rogers DA (2016) Do associations between native and invasive plants provide signals of invasive impacts? *Biological Invasions*, 18, 3465–3480.
- Wang GH, Bai F, Sang WG (2017) Spatial distribution of invasive alien animal and plant species and its influencing factors in China. *Plant Science Journal*, 35, 513–524. (in Chinese with English abstract) [王国欢, 白帆, 桑卫国 (2017) 中国外来入侵生物的空间分布格局及其影响因素. *植物科学学报*, 35, 513–524.]
- Wang N, Li WF, Zhou B, Yan XH (2016) Invasiveness, clonal form and geographical origin of invasive clonal plant species in China. *Biodiversity Science*, 24, 12–19. (in Chinese with English abstract) [王宁, 李卫芳, 周兵, 闫小红 (2016) 中国入侵克隆植物入侵性、克隆方式及地理起源. *生物多样性*, 24, 12–19.]
- Wu SH, Yang A, Teng YC, Chang CY, Yang KC, Hsieh CF (2010) Insights of the latest naturalized flora of Taiwan: Change in the past eight years. *Taiwania*, 55, 139–159.
- Xu GY, Li HY, Mo XQ, Meng WQ (2019) Composition and spatial-temporal distribution of Chinese naturalized plants. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 43, 601–610. (in Chinese

- with English abstract) [许光耀, 李洪远, 莫训强, 孟伟庆 (2019) 中国归化植物组成特征及其时空分布格局分析. 植物生态学报, 43, 601–610.]
- Xu H, Song Y, Fan XH, Yang SJ, Wu Y (2013) Invasion risk and suitability analysis of three kinds of *Acnida* weeds (Subgen. *Acnida* L.) in China. *Plant Quarantine*, 27(4), 20–23. (in Chinese with English abstract) [徐晗, 宋云, 范晓虹, 杨赛军, 武扬 (2013) 3种异株菟亚属杂草入侵风险及其在我国适生性分析. 植物检疫, 27(4), 20–23.]
- Yan J, Yan XL, Wang ZH, Li HR, Ma JS (2017) Distribution pattern and rating of alien invasive plants in Anhui Province. *Plant Science Journal*, 35, 679–690. (in Chinese with English abstract) [严靖, 闫小玲, 王樟华, 李惠茹, 马金双 (2017) 安徽省外来入侵植物的分布格局及其等级划分. 植物科学学报, 35, 679–690.]
- Yang XD, Li ZY, Xia CY, Yu SX (2020) *Urospermum picroides* (Asteraceae), a newly naturalized alien species in China. *Plant Quarantine*, 34(3), 58–60. (in Chinese with English abstract) [杨旭东, 李振宇, 夏常英, 于胜祥 (2020) 中国新归化菊科植物——弯喙苜. 植物检疫, 34(3), 58–60.]
- Yu SX, Fan XH, Gadagkar SR, Albright TP, Li J, Xue TT, Xu H, Huang Y, Shao XL, Ding W, Zhou MH, Hu CS, Li ZY (2020) Global ore trade is an important gateway for non-native species: A case study of alien plants in Chinese ports. *Diversity and Distributions*, 26, 1409–1420.

(责任编辑: 丁建清 责任编辑: 黄祥忠)

## 附录 Supplementary Material

### 附录1 华东地区归化植物名录

Appendix 1 List of naturalized species in East China

<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2020335-1.xlsx>





•研究报告•

# 格氏栲天然林林窗植物物种多样性与系统发育多样性

陈博<sup>1,2,3</sup>, 江蓝<sup>1,2,3</sup>, 谢子扬<sup>1,2,3</sup>, 李阳娣<sup>1</sup>, 李佳萱<sup>1</sup>, 李梦佳<sup>1,2,3</sup>, 魏晨思<sup>1,2,3</sup>, 邢聪<sup>1,2,3</sup>, 刘金福<sup>1,2,3</sup>, 何中声<sup>1,2,3\*</sup>

1. 福建农林大学林学院, 福州 350002; 2. 福建农林大学海峡自然保护区研究中心, 福州 350002; 3. 生态与资源统计福建省高校重点实验室, 福州 350002

**摘要:** 林窗环境异质性导致群落物种多样性与系统发育多样性(phylogenetic diversity, PD)存在差异, 研究不同大小的林窗中群落的物种多样性与系统发育多样性有助于揭示林下生物多样性的形成及维持机制。本文以格氏栲(*Castanopsis kawakamii*)天然林为研究对象, 通过Pearson相关性分析与广义线性模型探讨了林窗内物种多样性与系统发育多样性间的相互关系及其环境影响因素。结果表明: (1)大林窗(面积 > 200 m<sup>2</sup>)植物种类及多度均高于中林窗(50 m<sup>2</sup> ≤ 面积 < 100 m<sup>2</sup>)、小林窗(30 m<sup>2</sup> ≤ 面积 < 50 m<sup>2</sup>)和非林窗(面积 = 100 m<sup>2</sup>)。大林窗群落系统发育结构趋于发散, 中、小林窗和非林窗群落系统发育结构受到生境过滤和竞争排斥综合作用。(2)群落系统发育多样性指数与物种丰富度(species richness, SR)、Margalef丰富度指数和Shannon-Wiener指数均呈显著正相关, 这与林窗内稀有种类组成多于优势种有关。(3)林窗面积对物种多样性存在显著正效应; 土壤全氮含量对系统发育多样性和系统发育结构存在显著正效应。林窗形成提高了格氏栲天然林群落物种多样性和系统发育多样性, 林窗面积与土壤全氮共同驱动了格氏栲天然林林窗物种多样性和系统发育多样性的变化。

**关键词:** 格氏栲; 林窗; 物种多样性; 系统发育多样性; 环境因素

陈博, 江蓝, 谢子扬, 李阳娣, 李佳萱, 李梦佳, 魏晨思, 邢聪, 刘金福, 何中声 (2021) 格氏栲天然林林窗植物物种多样性与系统发育多样性. 生物多样性, 29, 439–448. doi: 10.17520/biods.2020399.

Chen B, Jiang L, Xie ZY, Li YD, Li JX, Li MJ, Wei CS, Xing C, Liu JF, He ZS (2021) Taxonomic and phylogenetic diversity of plants in a *Castanopsis kawakamii* natural forest. Biodiversity Science, 29, 439–448. doi: 10.17520/biods.2020399.

## Taxonomic and phylogenetic diversity of plants in a *Castanopsis kawakamii* natural forest

Bo Chen<sup>1,2,3</sup>, Lan Jiang<sup>1,2,3</sup>, Ziyang Xie<sup>1,2,3</sup>, Yangdi Li<sup>1</sup>, Jiaxuan Li<sup>1</sup>, Mengjia Li<sup>1,2,3</sup>, Chensi Wei<sup>1,2,3</sup>, Cong Xing<sup>1,2,3</sup>, Jinfu Liu<sup>1,2,3</sup>, Zhongsheng He<sup>1,2,3\*</sup>

1 College of Forestry, Fujian Agriculture and Forestry University, Fuzhou 350002

2 Cross-Strait Nature Reserve Research Center, Fujian Agriculture and Forestry University, Fuzhou 350002

3 Key Laboratory of Fujian Universities for Ecology and Resource Statistics, Fuzhou 350002

### ABSTRACT

**Aims:** Environmental heterogeneity of forest gaps leads to variation in taxonomic and phylogenetic diversity of trees in these areas. Studying tree diversity in different sizes of forest gap communities can help to reveal the mechanisms that drive the formation and maintenance of biodiversity. This study took *Castanopsis kawakamii* gaps as the research object, and aimed to reveal the relationship between the taxonomic and phylogenetic diversity of plants and its environmental influence factors.

**Methods:** We examined different sizes of forest gaps in a *Castanopsis kawakamii* natural forest as to study the taxonomic and phylogenetic diversity of plants, and used a generalized linear model (GLM) to explore the

收稿日期: 2020-10-13; 接受日期: 2021-02-07

基金项目: 国家自然科学基金(31700550; 31770678)、福建省自然科学基金(2019J01367)、福建省林业科技推广项目(2018TG14-2)和福建农林大学科技创新基金(CXZZ2018125)

\* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: jxhzs85@126.com

environmental factors driving the community assembly.

**Results:** We found that the plant species and plant abundance in large gaps (> 200 m<sup>2</sup>) were higher than those of medium gaps ([50 m<sup>2</sup>, 100 m<sup>2</sup>)), small gaps ([30 m<sup>2</sup>, 50 m<sup>2</sup>)) and non-gaps (100 m<sup>2</sup>). The phylogenetic community structure of the large gaps tends to diverge, while that of the medium gaps, small gaps and non-gaps were affected by the combined effect of habitat filtering and competitive exclusion. The phylogenetic community diversity index (PD) was significantly positively correlated with species richness (SR), Margalef index and Shannon-Wiener index, which is related to the higher species composition of sparse species than dense species in forest gaps. Overall, forest gap size had a significantly positive effect on species diversity, and the soil total nitrogen content had a significantly positive effect on community phylogenetic diversity and phylogenetic structure.

**Conclusion:** The formation of forest gaps increase the taxonomic and phylogenetic diversity of trees in natural forests, with gap size and soil total nitrogen jointly driving tree diversity in these natural forest gaps.

**Key words:** *Castanopsis kawakamii*; forest gap; tree taxonomic diversity; phylogenetic diversity; environment factors

林窗(forest gap)是森林群落内林冠层树木个体死亡而形成的空隙,是森林中常见的小尺度干扰(Hubbell et al, 1999)。林窗动态与生物多样性密切相关,通过改变光、温、水和土壤环境因子而影响森林生态系统循环,进而促进森林群落演替和物种更新(Mao et al, 2020)。林窗大小是林窗最基本的特征之一,不同大小林窗的环境异质性对群落物种多样性有重要影响(Lohbeck et al, 2014)。林窗形成可以促进种子萌发,增加幼苗更新潜力与幼苗生长,提高物种多样性(姚俊宇等, 2017)。物种多样性反映了一个地区物种丰富度的高低,对其保护不仅聚焦于该区域现存的物种丰富度,区域物种的进化信息也是重要的保护对象。系统发育多样性从亲缘关系角度阐释了物种的进化历程。结合系统发育多样性和物种多样性可为生物多样性保护提供新的视角。

系统发育多样性包含了物种间的系统发育关系与进化信息,是生物多样性的重要组成部分,在保护生物学研究领域有着重要地位。对南非好望角植物系统发育多样性和物种丰富度的研究表明,系统发育多样性是对物种谱系进化史在特定时空内生物类群独特性评估的重要指标,将其运用到生物多样性保护决策中能为区域群落提供更全面的保护方案(Forest et al, 2007; Pio et al, 2011)。系统发育结构是系统发育多样性的补充,反映了群落构建的生态学过程,综合系统发育多样性及系统发育结构可从进化和生态角度研究物种的组成、起源和演化过程,进而促进林下生物多样性的合理保护(慈秀芹和李捷, 2017)。群落系统发育多样性与系统发育结构易受环境因素影响(Gastauer et al, 2020),对长白山不同海拔梯度群落系统发育多样性与物种多样性的研究表明,环境因子是驱动该地区森林群落

系统发育多样性与系统发育结构变化的主要因素(Huang et al, 2010; Qian et al, 2014)。Myers等(2013)证明了温带与热带森林的光照与降水能引起群落构建机制的差异,在温带森林群落构建过程中环境过滤占主导地位,而热带森林中扩散限制占优势。因此,从物种多样性、群落系统发育多样性与系统发育结构及其环境影响因素的角度出发,更利于特定区域群落物种的保护。

珍稀濒危植物格氏栲(*Castanopsis kawakamii*)是中亚热带南缘特有的壳斗科常绿高大乔木,仅零星分布于福建、广东、广西和台湾等地区(何中声等, 2012)。福建三明格氏栲自然保护区有约700 ha以格氏栲为优势种的天然林分,有着“世界格氏栲林”之称(He et al, 2012)。然而受自身生物学特性、种源、环境和人为干扰等综合作用,格氏栲种群存在退化趋势(何中声等, 2012)。目前这片格氏栲种群已过熟,林下更新困难,部分林冠层出现严重断层现象,破碎化严重,导致林窗数量增多(何中声等, 2012)。林窗的形成使得林内微环境存在差异,潜在改变了群落物种组成,进而影响森林植被组成(王进欣和张一平, 2002)。许多学者先后开展了格氏栲林窗更新层物种多样性和林窗边缘效应等研究(刘金福等, 2003; 何中声等, 2012; Buajan et al, 2018),然而对于格氏栲天然林林窗环境下的物种多样性和系统发育多样性鲜有报道。为此,我们以格氏栲天然林为研究对象,开展不同大小林窗内物种多样性与系统发育多样性间关系的研究,主要探讨:(1)不同大小林窗物种多样性、系统发育多样性与系统发育结构之间是否存在差异?(2)物种多样性与系统发育多样性指数之间相关性如何?(3)哪些环境因子驱动群落物种多样性、系统发育多样性与系统发育结构的

形成? 以期综合群落系统发育多样性和物种多样性特征, 为格氏栲林生物多样性提供科学的保护方案, 为促进格氏栲林的可持续经营与发展提供理论依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 研究区概况

格氏栲自然保护区位于福建省三明市西南部(26°10′–26°12′ N, 117°27′–117°30′ E), 海拔范围180–604 m, 低山丘陵地貌。属于中亚热带季风气候, 年平均气温19.2°C, 年降水量约1,600 mm。土壤类型以酸性铁铝土为主, 腐殖层丰富。该地区植物种类丰富, 常见物种有树参(*Dendropanax dentiger*)、虎皮楠(*Daphniphyllum oldhami*)、细枝柃(*Eurya loquaiana*)、桂北木姜子(*Litsea subcoriacea*)、米楮(*Castanopsis carlesii*)、酸味子(*Antidesma japonicum*)、狗骨柴(*Diplospora dubia*)等(He et al, 2012)。

### 1.2 样地设置

以三明格氏栲天然林为研究对象, 根据前期调查选择代表性林窗样地进行实地调查。利用尼康数码相机搭配鱼镜头在林窗中央垂直向上拍摄照片, 采用半球面影像法计算林窗面积(胡理乐等, 2010)。依据Hubbell等(1999)对于林窗大小的划分方法, 并根据格氏栲林窗形成原因以及发育期将林窗划分为大中小3个等级。其中, 大林窗3个, 面积分别为210.55 m<sup>2</sup> (LG1)、200.39 m<sup>2</sup> (LG2)和207.56 m<sup>2</sup> (LG3); 中林窗3个, 面积分别为74.23 m<sup>2</sup> (MG1)、70.60 m<sup>2</sup> (MG2)和74.64 m<sup>2</sup> (MG3); 小林窗3个, 面积分别为32.12 m<sup>2</sup> (SG1)、31.58 m<sup>2</sup> (SG2)和36.77 m<sup>2</sup> (SG3)。同时, 在郁闭林下设置3个10 m × 10 m的非林窗(NG)样地作为对照。调查林窗与非林窗样地内所有胸径大于1 cm的植株(乔木和灌木), 记录其种名、胸径、树高等信息。植物种名参考中国在线植物志(<http://frps.iplant.cn/>)。

### 1.3 环境因子调查与测定

土壤与空气温度监测采用美国MAXIM iButton (MAXIM Intergrated, iButton, San Jose, USA) DS1922L-F50型(土壤温度)和DS1923-F5型(空气温湿度)记录器。在大、中、小以及非林窗样地中央, 空气温度记录器放置于距离土壤表层垂直高度1.5 m处, 土壤温度记录器放置于土壤表层以下10 cm处。

每日从0点开始, 每隔4 h自动记录一次空气与土壤温度, 以1年记录的平均值作为各林窗及非林窗样地的空气与土壤温度数据。在林窗及非林窗样地的中央及东南西北四个方位随机选取3个采样点, 在每个采样点分3处用土壤环刀(规格100 cm<sup>3</sup>)钻取0–20 cm土层土壤, 混合后用于土壤理化性质测定。土壤理化指标包括土壤含水量、土壤pH值、全碳、全氮、全磷、全钾、水解氮、有效磷、碳氮比、氮磷比和碳磷比(表1)。土壤含水量采用环刀法测定; 土壤pH值采用电位法测定; 土壤全碳和全氮采用碳氮分析仪(VARIO MAX CN Elemental Analyzer, Elementar, German)测定; 土壤全磷和全钾采用电感耦合等离子体发射光谱仪(PE OPTIMA 8000, PerkinElmer, USA)测定; 土壤水解氮采用碱解扩散法测定; 土壤有效磷采用钼锑抗比色法测定; 碳氮比为土壤全碳与全氮之比; 氮磷比为土壤全氮与全磷之比; 碳磷比为土壤全碳与全磷之比。详细测定方法参考《土壤农化分析》(鲍士旦, 2000)。

### 1.3 物种多样性、系统发育多样性与系统发育结构

物种 $\alpha$ 多样性采用物种丰富度(SR)、Shannon-Wiener指数、Margalef丰富度指数、Simpson优势度指数和Pielou均匀度指数测定。物种进化树通过R 3.6.1的plantlist包得到科属种列表后, 再利用phyloomatic (<http://phylodiversity.net/phyloomatic/>)在线生成植物分类系统APG III以及具有分化时间的谱系树结构数据, 并整合Zanne进化树骨架, 最后采用picante包计算系统发育多样性(PD)和系统发育结构(Faith, 1992; Qian & Jin, 2014)。系统发育多样性用于量化群落发育的总枝长。为保证物种个体在其分布空间的随机性, 采用R 3.6.1剔除SR后, 再经随机零模型运算得出标准化PD (SES.PD)值(Mori et al, 2015)。

系统发育结构采用净谱系亲缘关系指数(net relatedness index, *NRI*)和净最近种间亲缘关系指数(net nearest taxa index, *NTI*)测定。*NRI*指数侧重于物种之间的相似度, *NTI*则侧重于相似物种间的影响。*NRI*和*NTI*计算公式如下:

$$NRI = -\frac{MPD_s - MPD_{mds}}{SD(MPD_{mds})} \quad (1)$$

$$NTI = -\frac{MNTD_s - MNTD_{mds}}{SD(MPD_{mds})} \quad (2)$$

表1 格氏栲天然林不同大小林窗和非林窗环境因子指标

Table 1 Index of environmental factors of different forest gaps and non-gaps in *Castanopsis kawakamii* natural forest

	大林窗 Large gap	中林窗 Middle gap	小林窗 Small gap	非林窗 Non-gap
面积 Area (m <sup>2</sup> )	206.17 ± 4.26 <sup>a</sup>	73.16 ± 1.82 <sup>b</sup>	33.49 ± 2.33 <sup>b</sup>	100 ± 0.00 <sup>ab</sup>
海拔 Elevation (m)	216.33 ± 5.56 <sup>ab</sup>	199.33 ± 10.87 <sup>b</sup>	214.00 ± 8.98 <sup>ab</sup>	221.17 ± 0.17 <sup>a</sup>
坡度 Slope (°)	27.33 ± 3.86 <sup>ab</sup>	29.33 ± 1.25 <sup>a</sup>	17.67 ± 7.41 <sup>bc</sup>	13.23 ± 0.09 <sup>c</sup>
坡位 Slope position	2.33 ± 0.47 <sup>a</sup>	1.67 ± 0.94 <sup>a</sup>	2.00 ± 0.82 <sup>a</sup>	1.00 ± 0.01 <sup>a</sup>
土壤含水量 Soil water content (g/kg)	302.77 ± 32.7 <sup>a</sup>	280.72 ± 9.39 <sup>a</sup>	277.90 ± 11.90 <sup>a</sup>	269.56 ± 8.86 <sup>a</sup>
土壤全碳含量 Soil total C content (g/kg)	17.49 ± 3.71 <sup>a</sup>	19.19 ± 3.69 <sup>a</sup>	21.49 ± 5.34 <sup>a</sup>	23.79 ± 0.48 <sup>a</sup>
土壤全氮含量 Soil total N content (g/kg)	0.99 ± 0.07 <sup>a</sup>	1.05 ± 0.21 <sup>a</sup>	1.39 ± 0.5 <sup>a</sup>	1.48 ± 0.04 <sup>a</sup>
土壤全磷含量 Soil total P content (g/kg)	0.62 ± 0.39 <sup>a</sup>	0.67 ± 0.17 <sup>a</sup>	0.38 ± 0.08 <sup>a</sup>	0.18 ± 0.01 <sup>a</sup>
土壤全钾含量 Soil total K content (mg/L)	30.9 ± 0.62 <sup>a</sup>	22.3 ± 4.97 <sup>b</sup>	21.5 ± 0.67 <sup>b</sup>	27.17 ± 0.82 <sup>ab</sup>
pH值 pH value	3.49 ± 0.05 <sup>a</sup>	3.39 ± 0.04 <sup>a</sup>	3.52 ± 0.12 <sup>a</sup>	3.41 ± 0.02 <sup>a</sup>
水解氮 Hydrolyzed nitrogen (mg/kg)	124.45 ± 8.00 <sup>a</sup>	128.01 ± 31.19 <sup>a</sup>	111.01 ± 9.02 <sup>a</sup>	136.41 ± 3.01 <sup>a</sup>
碳氮比 C/N	17.43 ± 2.71 <sup>a</sup>	18.08 ± 1.08 <sup>a</sup>	16.66 ± 1.66 <sup>a</sup>	16.55 ± 0.83 <sup>a</sup>
有效磷含量 Available P content (mg/kg)	5.26 ± 2.70 <sup>ab</sup>	11.31 ± 8.95 <sup>ab</sup>	19.57 ± 1.84 <sup>a</sup>	3.87 ± 0.20 <sup>b</sup>
年均空气温度 Annual air temperature (°C)	25.15 ± 0.53 <sup>a</sup>	25.20 ± 0.07 <sup>a</sup>	24.91 ± 0.24 <sup>a</sup>	24.27 ± 0.48 <sup>a</sup>
年均空气湿度 Annual air humidity (%)	90.08 ± 1.22 <sup>a</sup>	85.34 ± 7.14 <sup>a</sup>	90.14 ± 2.49 <sup>a</sup>	91.75 ± 0.81 <sup>a</sup>
年均土壤温度 Annual soil temperature (°C)	24.38 ± 1.11 <sup>a</sup>	24.25 ± 0.35 <sup>a</sup>	23.40 ± 0.49 <sup>a</sup>	23.01 ± 0.47 <sup>a</sup>

同行不同字母表示不同大小林窗间环境因子具有显著差异( $P < 0.05$ )。

Different lowercases in the same row indicate that the environmental factors have significant difference between forest gap sizes ( $P < 0.05$ ).

其中, SD指标准差, MPD和MNTD分别表示物种间的平均成对系统发育距离与平均最近种间系统发育距离, MPD<sub>s</sub>和MNTD<sub>s</sub>则表示实际观察到的MPD值和群落内亲缘关系最近的物种之间的平均系统发育距离, MPD<sub>mds</sub>和MNTD<sub>mds</sub>表示通过软件随机模拟999次的平均谱系距离和最近相邻谱系距离的平均值。当 $NRI > 0$ ,  $NTI > 0$ 时, 系统发育结构聚集, 表示该群落是趋向于亲缘关系比较近的物种组成; 当 $NRI < 0$ ,  $NTI < 0$ 时, 系统发育结构趋于分散, 群落由亲缘关系较远的物种组成, 竞争排斥是群落构建的主导因素; 若 $NRI = 0$ ,  $NTI = 0$ , 代表此群落系统发育结构随机, 环境与生物因素共同维持物种结构的多样性(Webb et al, 2002)。

由于林窗面积不一致, 根据物种面积累计曲线将每个林窗的SES.PD、Margalef、Simpson、Shannon-Wiener和Pielou指数及SR根据林窗面积大小进行标准化处理(即相关指标除以lg(面积)进行对数转换, 面积单位为m<sup>2</sup>) (孙雀等, 2009; Qian et al, 2019)。由于 $NTI$ 和 $NRI$ 为标准化指数, 研究中未进行转换(Qian et al, 2019)。

#### 1.4 数据分析

在检验数据符合正态分布后, 采用单因素方差分析(one-way ANOVA)检验物种多样性与系统发育多样性指数在不同大小林窗间的差异性。采用

Pearson相关性分析检验物种多样性、系统发育多样性和系统发育结构间的相互关系。

林窗和非林窗的环境因子经正态分布检验后, 进行Duncan's检验和方差分析。采用Pearson相关性分析筛选对群落物种多样性、系统发育多样性和系统发育结构存在显著性的环境因子, 采用广义线性模型(generalized linear model, GLM)中基于正态分布的回归模型探讨影响系统发育指数与物种多样性指数的关键因子。根据AIC (Akaike information criterion)准则筛选“最优模型”确定主要驱动因子, 并采用方差膨胀因子(variance inflation factor, VIF)进行共线性诊断, 剔除 $VIF > 10$ 的变量后再进行重新拟合。

数据分析采用R 3.6.1完成, 使用mass包进行单因素方差分析、正态分布检验, corrplot进行相关分析, broom包进行广义线性模型分析, picante包进行零模型分析(R core team, 2019; Mori et al, 2015)。

## 2 结果

### 2.1 不同大小林窗物种组成

大林窗内物种丰富度大于15的优势种包括: 格氏栲、木荷(*Schima superba*)、鼠刺(*Itea chinensis* var. *oblonga*)、光叶山矾(*Symplocos lancifolia*)、桂北木姜子、狗骨柴、黄绒润楠(*Machilus grijsii*)和茜树

表2 格氏栲天然林不同大小林窗群落系统发育多样性与物种多样性

Table 2 Phylogenetic diversity (PD) and plants taxonomic diversity of different forest gaps in *Castanopsis kawakamii* nature forest

	指数 Index	大林窗 Large gap	中林窗 Middle gap	小林窗 Small gap	非林窗 Non-gap
系统发育多样性 Phylogenetic diversity	SES.PD	995.37 ± 173.75 <sup>a</sup>	904.14 ± 0.82 <sup>b</sup>	901.02 ± 89.64 <sup>b</sup>	638.09 ± 74.88 <sup>b</sup>
	<i>NRI</i>	-0.231 ± 0.213 <sup>a</sup>	-0.051 ± 0.327 <sup>a</sup>	-0.283 ± 0.598 <sup>a</sup>	-0.502 ± 0.380 <sup>a</sup>
	<i>NTI</i>	-0.261 ± 0.487 <sup>a</sup>	0.577 ± 0.546 <sup>a</sup>	1.391 ± 0.977 <sup>a</sup>	0.473 ± 0.769 <sup>a</sup>
物种多样性 Species diversity	Margalef	2.72 ± 0.44 <sup>a</sup>	2.69 ± 0.17 <sup>b</sup>	2.24 ± 0.42 <sup>b</sup>	1.98 ± 0.36 <sup>b</sup>
	Simpson	0.59 ± 0.01 <sup>a</sup>	0.58 ± 0.01 <sup>a</sup>	0.48 ± 0.02 <sup>a</sup>	0.45 ± 0.01 <sup>a</sup>
	Shannon-Wiener	1.48 ± 0.23 <sup>a</sup>	1.59 ± 0.05 <sup>b</sup>	1.33 ± 0.12 <sup>b</sup>	1.27 ± 0.08 <sup>b</sup>
	物种丰富度 Species richness	11.33 ± 2.28 <sup>a</sup>	9.01 ± 2.24 <sup>ab</sup>	8.51 ± 2.37 <sup>b</sup>	6.67 ± 0.62 <sup>b</sup>
	Pielou均匀度 Pielou evenness	0.43 ± 0.08 <sup>a</sup>	0.53 ± 0.02 <sup>a</sup>	0.46 ± 0.01 <sup>a</sup>	0.45 ± 0.01 <sup>a</sup>

*NRI*: 净谱系亲缘关系指数; *NTI*: 净最近种间亲缘关系指数。同行不同字母表示不同大小林窗间系统发育多样性和物种多样性具有显著差异 ( $P < 0.05$ )。

*NRI*, Net relatedness index; *NTI*, Net nearest taxa index. Different lowercases in the same row indicate significant differences of phylogenetic diversity and plants taxonomic diversity between different forest gap sizes ( $P < 0.05$ ).

(*Aidia cochinchinensis*)。中林窗优势种为格氏栲、木荷、桂北木姜子、茜树和光叶山矾。小林窗优势种包括格氏栲、木荷、桂北木姜子、茜树和鼠刺。非林窗优势种主要有格氏栲、狗骨柴和桂北木姜子。大林窗优势种基本涵盖了中、小林窗和非林窗的优势种,中、小林窗优势种种类基本一致(附录1)。

## 2.2 不同大小林窗群落物种多样性与系统发育多样性

由表2可知,林窗的SES.PD指数介于901.02–995.37之间,从大到小依次是大林窗、中林窗和小林窗。物种多样性指数越大,SES.PD值也越大。*NRI*和*NTI*在不同大小林窗之间无显著差异性。群落系统发育结构在大林窗中趋于发散( $NRI < 0$ ,  $NTI < 0$ ),在中、小林窗和非林窗中*NRI*指数与*NTI*指数结果正负不一致,无法判定该区域群落系统发育结构发散还是聚集。

## 2.3 物种多样性与系统发育多样性的相关性

由物种多样性与系统发育多样性的相关性可知(图1),格氏栲林窗木本植物群落系统发育多样性SES.PD指数与SR、Margalef和S-W指数均存在显著正相关关系( $P < 0.05$ )。*NRI*、*NTI*与物种多样性指数之间相关关系不显著。

## 2.4 物种多样性与系统发育多样性的驱动因子

去除共线性后的环境因子与群落物种多样性、系统发育多样性和系统发育结构指数进行GLM分析(图2,附录2)发现,林窗大小对SES.PD、

SR和Shannon-Wiener指数均存在显著正效应( $P < 0.05$ )。土壤全氮是影响系统发育结构(*NRI*、*NTI*)

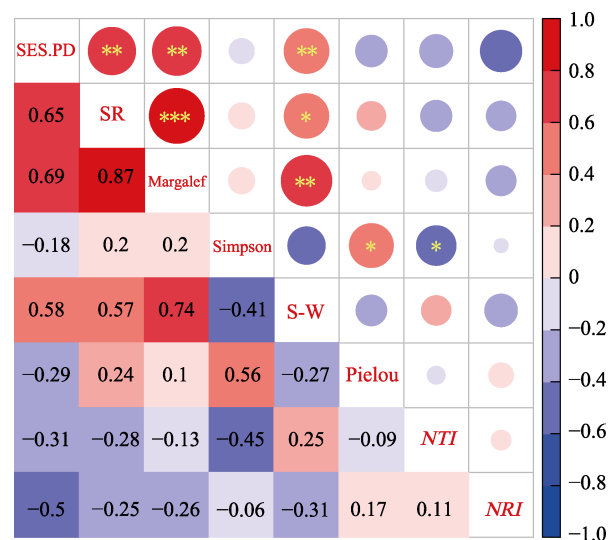


图1 格氏栲天然林群落物种多样性指数与系统发育指数之间的相关分析。红色表示正相关,蓝色表示负相关。颜色越深,圆形越大,表示相关性越强。SES.PD: 标准化系统发育多样性; SR: 物种丰富度; *NRI*: 净谱系亲缘关系指数; *NTI*: 净最近种间亲缘关系指数; S-W: Shannon-Wiener指数; \*,  $P < 0.05$ ; \*\*,  $P < 0.01$ ; \*\*\*,  $P < 0.001$ 。

Fig. 1 Pearson correlation between plants taxonomic and phylogenetic indices of *Castanopsis kawakamii* forest communities. Red and blue indicated positive and negative correlation, respectively. The darker color and larger circle indicated a stronger correlation. SES.PD, standardization phylogenetic diversity; SR, Species richness; *NRI*, Net relatedness index; *NTI*, Net nearest taxa index; S-W, Shannon-Wiener index; \*,  $P < 0.05$ ; \*\*,  $P < 0.01$ ; \*\*\*,  $P < 0.001$ .

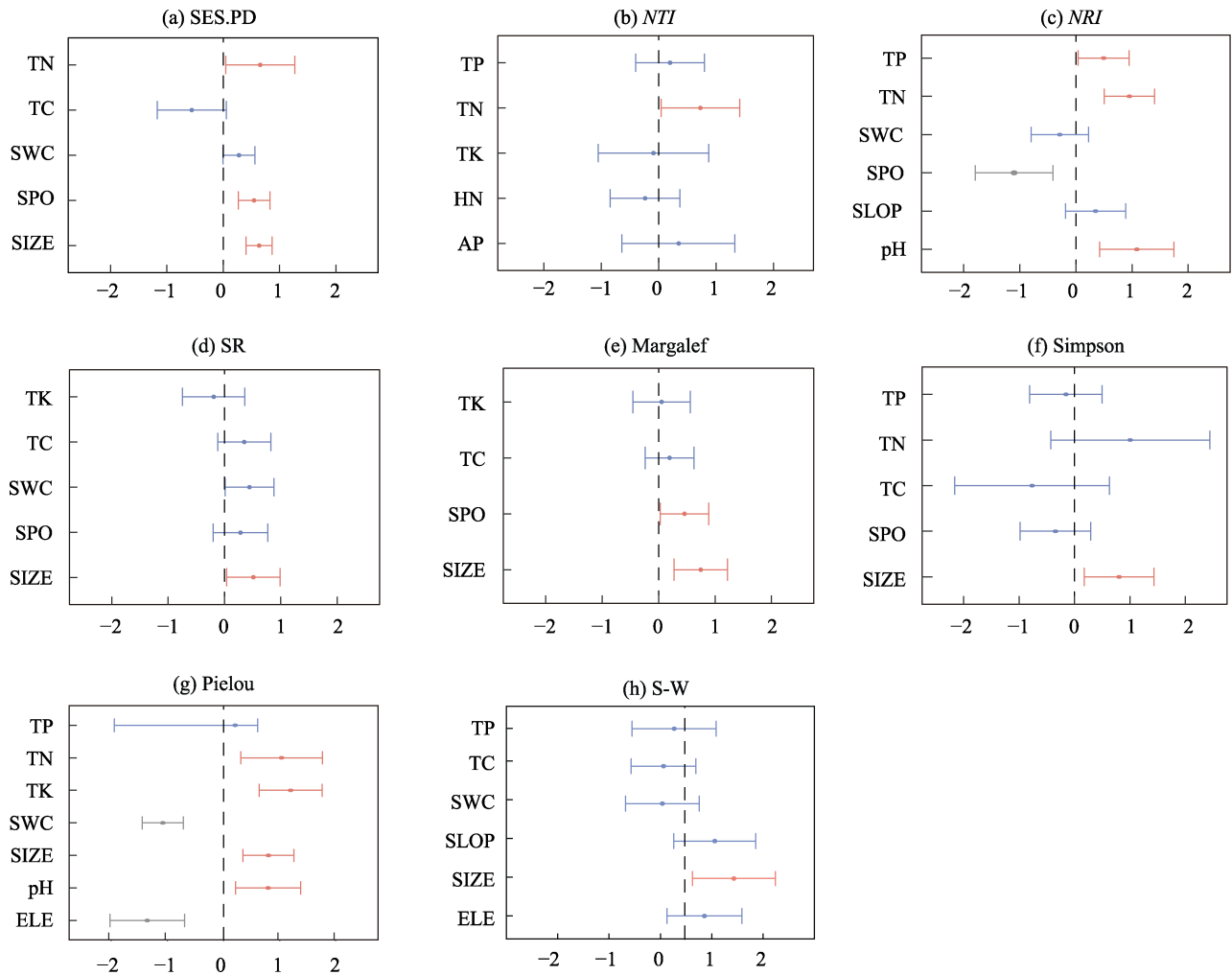


图2 环境因子对系统发育多样性、系统发育结构和物种多样性指数的影响。线条表示95%置信区间，红点表示显著正效应 ( $P < 0.05$ )，灰点表示显著负效应 ( $P < 0.05$ )，蓝点表示不显著影响。SES.PD: 标准化系统发育多样性; SR: 物种丰富度; NRI: 净谱系亲缘关系指数; NTI: 净最近种间亲缘关系指数; S-W: Shannon-Wiener指数; SIZE: 面积; ELE: 海拔; TC: 全碳; TN: 全氮; TP: 全磷; AP: 有效磷; TK: 全钾; SWC: 土壤含水量; HN: 水解氮; SPO: 坡位; SLOP: 坡度。

Fig. 2 The relative effects of environmental factors on phylogenetic diversity, phylogenetic structure and plants taxonomic index. The lines represent 95% confidence intervals; the red dots represent significant positive effects ( $P < 0.05$ ), and the gray dots represent significant negative effects ( $P < 0.05$ ), the blue dots show an insignificant effect. SES.PD, Standardization phylogenetic diversity; SR, Species richness; NRI, Net relatedness index; NTI, Net nearest taxa index; S-W, Shannon-Wiener index; SIZE, Area; ELE, Elevation; TC, Total carbon; TN, Total nitrogen; TP, Total phosphorus; AP, Available phosphorus; TK, Total potassium; SWC, Soil water content; HN, Hydrolyzed nitrogen; SPO, Slope position; SLOP, Slope.

指数和SES.PD指数的重要因子，且随土壤全氮增加，NRI、NTI和SES.PD指数呈单调递增趋势。坡位与SES.PD指数存在显著正效应 ( $P < 0.05$ )，与NRI指数存在显著负效应 ( $P < 0.05$ )。海拔和土壤含水量与Pielou均匀度指数存在负效应 ( $P < 0.05$ )。

### 3 讨论

#### 3.1 不同大小林窗的物种多样性与系统发育多样性

林窗面积增加或减少会影响树木幼苗生长和

群落更新(Terra et al, 2012)。格氏栲天然林物种多样性和系统发育多样性随林窗面积增大而增加(表2)。这是因为随着林窗面积增大，一方面增强了光能吸收，使地表温度上升，促进了土壤种子的萌发和有机质的分解(Lu et al, 2018); 另一方面，大林窗可为物种扩散提供更多机会，提高林窗内物种多样性(Hammond & Pokorný, 2020)。此外，林窗边缘效应也有效促进了物种多样性增加(张艳等, 2016)。大林窗相较于中、小林窗具有更大的边缘区域和更明显的边缘效应，其生物多样性

也较高(刘金福等, 2003)。

由群落系统发育多样性与系统发育结构可推断出群落构建的生态过程, 对揭示群落动态有重要意义(Webb, 2000)。不同大小林窗群落种类组成和物种丰富度存在差异, 大林窗物种种类与丰富度相对较高, 其物种组成基本涵盖了中、小林窗和非林窗, 对应的系统发育多样性指数也高于中、小林窗。中、小林窗中物种组成基本一致, 其对应的SES.PD指数基本相等。可见, 物种种类多的林窗, 其对应的SES.PD指数也相对较高(表2, 附录1)。格氏栲木本植物群落系统发育结构在大林窗中趋于发散( $NRI < 0$ ,  $NTI < 0$ ), 表明在大林窗中竞争作用占主导地位(Qian et al, 2020)。而中、小林窗和非林窗中 $NTI$ 、 $NRI$ 正负性不一致, 其可能原因是中、小林窗及非林窗中, 物种组成差异不大, 群落受生境过滤与竞争排斥综合作用, 导致无法判定该区域群落系统发育结构是发散还是聚集(Kress et al, 2009)。 $NTI$ 与 $NRI$ 指数不一致与其对分类阶元等级的依赖以及物种在不同阶元等级分布不均有关, 或受参数本身适用范围和敏感程度影响, 也可能与系统发育信号强度有关(Tucker et al, 2017)。

### 3.2 林窗群落的物种多样性与系统发育多样性的相关性

SES.PD指数与SR、Margalef丰富度指数和Shannon-Wiener指数呈极显著正相关( $P < 0.01$ ), 与物种Simpson优势度指数和Pielou均匀度指数相关性不显著(图1), 其可能原因是格氏栲林窗中稀有种的物种种类多于林窗内优势种数, 且在大林窗中更为明显; Shannon-Wiener指数对于稀有种更加敏感(马克平等, 1995), 物种稀疏的群落中, 群落系统发育结构趋于发散, 反之则为聚集, 进一步说明大林窗中群落系统发育结构趋于发散。此外, 物种多样性指数如Shannon-Wiener、Simpson和Pielou指数均与 $NTI$ 和 $NRI$ 之间无明显相关性, 可能是由于格氏栲林窗处于发育早期, 生态位分化较大, 资源相对较为丰富导致的(白家焯等, 2018)。

### 3.3 物种多样性与系统发育多样性的驱动因子

土壤养分含量是影响物种多样性的关键因素(Long et al, 2018)。随着土壤全氮含量增加, 物种

多样性会降低(Niu et al, 2014)。Lu等(2011)研究发现氮含量与物种多样性呈显著负相关, 主要通过改变土壤性质来影响植物生长, 进而影响到物种多样性。林窗研究中氮含量与物种多样性呈显著正相关, 与Lu等(2010)的研究不一致, 在于他们主要关注郁闭的林下层植被, 但林下层植被主要受光因素限制, 土壤氮含量可能对植物生长影响不大, 而林窗群落光资源限制较小, 土壤氮的可利用性对植物生长更为重要(Guo et al, 2019)。氮存在于光合酶中, 参与植物光合作用, 除光照水平外, 氮含量也是影响植物光合作用的重要环境因子之一(Rho et al, 2020)。格氏栲天然林林窗土壤全氮含量与 $NTI$ 、 $NRI$ 和SES.PD指数呈极显著正相关关系( $P < 0.01$ ) (图2)。土壤全氮含量影响林窗内群落系统发育结构, 这与Cao等(2020)全氮含量对植被恢复的研究结果一致。林窗内光照强度发生变化, 促进了植物对氮的吸收和生长, 有利于群落物种多样性与系统发育多样性增加。

林窗形成提高了群落物种多样性, 增加物种丰富度, 为树种更新和生存提供有利的生存空间(Devagiri et al, 2016)。林窗面积是影响林窗群落物种多样性和群落系统发育多样性的重要因子(图2)。随着林窗面积增加, 昆虫和小型动物等更易被天敌捕食, 使得林窗内种子被取食概率降低, 植物种子存活几率升高, 进而提高林窗群落的物种多样性与系统发育多样性, 这与李强等(2019)在西双版纳关于林窗植物多样性研究的结果一致。

坡向、坡位是重要地形因子, 通过改变光照、水分、温度和土壤等生态因子间接影响植物生长发育和生物多样性(Finkel et al, 2013; 张荣等, 2020)。格氏栲天然林林窗中, 坡位是驱动SES.PD指数重要的环境因子。林窗坡位不同, 光照以及温度环境也存在异质性, 直接影响林窗内种子萌发、幼苗生长和发育, 最终影响林窗内群落系统发育多样性(Seyednasrollah & Kumar, 2014)。

林窗海拔与Pielou均匀度指数之间存在显著负相关关系( $P < 0.01$ ) (图2)。海拔升高改变了林窗内的温度、热量、水分等条件, 导致部分幼苗无法适应特定环境而被淘汰, 呈现出随海拔上升均匀度下降的趋势。该结论与宋爱云等(2006)在卧龙自然保护区亚高山植物群落多样性的研究结果相

反,可能是因为本研究的格氏栲样地均处于低海拔地区,而卧龙自然保护区的研究样地处于中高海拔地区。有研究表明,海拔高度是影响群落均匀度的重要因素:在低海拔时,均匀度随海拔升高而减小,到中海拔时,则随着海拔升高而增大,呈现出波浪上升趋势(金章利等, 2019)。

林窗形成促进了格氏栲天然林群落物种多样性和系统发育多样性。大林窗物种多样性和系统发育多样性显著高于中、小林窗和非林窗,且大林窗内优势种种类基本涵盖了中、小林窗与非林窗内优势种种类。林窗面积对物种多样性呈显著正效应,是驱动物种多样性变化的重要因子。土壤全氮含量对林窗群落系统发育多样性与系统发育结构存在显著正效应。

## ORCID

何中声  <https://orcid.org/0000-0002-7031-7340>

## 参考文献

- Bai JY, Liu WH, Zhao BQ, Zhang Q, Guo DG (2018) Biodiversity of subalpine meadow in Heyeping of Luya Mountain, China. *Journal of Applied Ecology*, 29, 389–396. (in Chinese with English abstract) [白家焯, 刘卫华, 赵冰清, 张青, 郭东昱 (2018) 芦芽山荷叶坪亚高山草甸生物多样性. *应用生态学报*, 29, 389–396.]
- Bao SD (2000) *Soil Agrochemical Analysis*, 3rd edn. China Agriculture Press, Beijing. (in Chinese) [鲍士旦 (2000) 土壤农化分析 (第三版). 中国农业出版社, 北京.]
- Buajan S, Liu JF, He ZS, Feng XP, Muhammad A (2018) Effects of gap size and locations on the regeneration of *Castanopsis kawakamii* in a subtropical natural forest, China. *Journal of Tropical Forest Science*, 30, 39–48.
- Cao ZW, Fang X, Xiang WH, Lei PF, Peng CH (2020) The vertical differences in the change rates and controlling factors of soil organic carbon and total nitrogen along vegetation restoration in a subtropical area of China. *Sustainability*, 12, 6443.
- Ci XQ, Li J (2017) Phylogenetic diversity and its application in floristics and biodiversity conservation. *Biodiversity Science*, 25, 175–181. (in Chinese with English abstract) [慈秀芹, 李捷 (2017) 系统发育多样性在植物区系研究与生物多样性保护中的应用. *生物多样性*, 25, 175–181.]
- Devagiri GM, Khaple AK, Mohan S, Venkateshamurthy P, Tomar S, Arunkumar AN, Joshi G (2016) Species diversity, regeneration and dominance as influenced by canopy gaps and their characteristics in tropical evergreen forests of Western Ghats, India. *Journal of Forestry Research*, 27, 799–810.
- Faith DP (1992) Conservation evaluation and phylogenetic diversity. *Biological Conservation*, 61, 1–10.
- Finkel M, Fragman O, Nevo E (2013) Biodiversity and interslope divergence of vascular plants caused by sharp microclimatic differences at “Evolution Canyon II”, Lower Nahal Keziv, Upper Galilee, Israel. *Israel Journal of Plant Sciences*, 49, 285–296.
- Forest F, Grenyer R, Rouget M, Jonathan Davies T, Cowling RM, Faith DP, Balmford A, Manning JC, Procheş Ş, van der Bank M, Reeves G, Hedderson TAJ, Savolainen V (2007) Preserving the evolutionary potential of floras in biodiversity hotspots. *Nature*, 445, 757–760.
- Gastauer M, Thiele J, Porembski S, Neri AV (2020) How do altitude and soil properties influence the taxonomic and phylogenetic structure and diversity of Brazilian páramo vegetation? *Journal of Mountain Science*, 17, 1045–1057.
- Guo XL, Chen L, Zheng RB, Zhang K, Qiu YP, Yue HT (2019) Differences in soil nitrogen availability and transformation in relation to land use in the Napahai Wetland, Southwest China. *Journal of Soil Science and Plant Nutrition*, 19, 92–97.
- Hammond ME, Pokorný R (2020) Preliminary assessment of effect of disturbance on natural regeneration in gaps of different sizes. *Journal of Forest Science*, 66, 185–196.
- He ZS, Liu JF, Wu CT, Zheng SQ, Hong W, Su SJ, Wu CZ (2012) Effects of forest gaps on some microclimate variables in *Castanopsis kawakamii* natural forest. *Journal of Mountain Science*, 9, 706–714.
- He ZS, Liu JF, Zheng SQ, Hong W, Wu ZY, Xu DW, Wu CZ (2012) Effects of forest gap disturbance on plant species diversity and stability in regeneration layers of *Castanopsis kawakamii* natural forests. *Plant Science Journal*, 30, 133–140. (in Chinese with English abstract) [何中声, 刘金福, 郑世群, 洪伟, 吴则焰, 徐道炜, 吴承祯 (2012) 林窗对格氏栲天然林更新层物种多样性和稳定性的影响. *植物科学学报*, 30, 133–140.]
- Huang JX, Zheng FY, Mi XC (2010) Influence of environmental factors on phylogenetic structure at multiple spatial scales in an evergreen broad-leaved forest of China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 34, 309–315. (in Chinese with English abstract) [黄建雄, 郑凤英, 米湘成 (2010) 不同尺度上环境因子对常绿阔叶林群落的谱系结构的影响. *植物生态学报*, 34, 309–315.]
- Hubbell SP, Foster RB, O'Brien ST, Harms KE, Condit R, Wechsler B, Wright SJ, de Lao SL (1999) Light-gap disturbances, recruitment limitation, and tree diversity in a Neotropical forest. *Science*, 283, 554–557.
- Hu LY, Li JS, Wu XP, Yan BQ, Zhu JJ, Luo JW, Xiao NW (2010) Reviews on methods of measuring geometric characteristics of forest gaps involving gap size, gap shape, and the height of canopy trees surrounding the gap. *Acta Ecologica Sinica*, 30, 1914–1919. (in Chinese with English abstract) [胡理乐, 李俊生, 吴晓蕾, 闫伯前, 朱



- 教君, 罗建武, 肖能文 (2010) 林窗几何特征的测定方法. 生态学报, 30, 1911–1919.]
- Jin ZL, Liu GP, Zhou MT, Xu WN (2019) Elevation characteristics of grassland community diversity and effect of soil physical and chemical properties in karst mountain grassland. *Ecology and Environmental Sciences*, 28, 661–668. (in Chinese with English abstract) [金章利, 刘高鹏, 周明涛, 许文年 (2019) 喀斯特山地草地群落多样性海拔特征及土壤理化性质特征. 生态环境学报, 28, 661–668.]
- Kress WJ, Erickson DL, Jones FA, Swenson NG, Perez R, Sanjur O, Bermingham E (2009) Plant DNA barcodes and a community phylogeny of a tropical forest dynamics plot in Panama. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 106, 18621–18626.
- Li Q, Wang B, Deng Y, Lin LX, Dawa ZX, Zhang ZM (2019) Correlation between spatial distribution of forest canopy gaps and plant diversity indices in Xishuangbanna tropical forests. *Biodiversity Science*, 27, 273–285. (in Chinese with English abstract) [李强, 王彬, 邓云, 林露湘, 达瓦扎喜, 张志明 (2019) 西双版纳热带雨林林窗空间分布格局及其特征指数与林窗下植物多样性的相关性. 生物多样性, 27, 273–285.]
- Liu JF, Hong W, Li JQ, Lin RF (2003) Gap edge effect of *Castanopsis kawakamii* community. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 14, 1421–1426. (in Chinese with English abstract) [刘金福, 洪伟, 李俊清, 林荣福 (2003) 格氏栲群落林窗边缘效应研究. 应用生态学报, 14, 1421–1426.]
- Lohbeck M, Poorter L, Martínez-Ramos M, Rodríguez-Velázquez J, van Breugel M, Bongers F (2014) Changing drivers of species dominance during tropical forest succession. *Functional Ecology*, 28, 1052–1058.
- Long C, Yang XB, Long WX, Li DH, Zhou W, Zhang H (2018) Soil nutrients influence plant community assembly in two tropical coastal secondary forests. *Tropical Conservation Science*, 11, 194008291881795.
- Lu DL, Wang GG, Yu LZ, Zhang T, Zhu JJ (2018) Seedling survival within forest gaps: The effects of gap size, within-gap position and forest type on species of contrasting shade-tolerance in Northeast China. *Forestry Research*, 91, 470–479.
- Lu XK, Mo JM, Gilliam FS, Yu GR, Zhang W, Fang YT, Huang J (2011) Effects of experimental nitrogen additions on plant diversity in tropical forests of contrasting disturbance regimes in southern China. *Environmental Pollution*, 159, 2228–2235.
- Ma KP, Huang JH, Yu SL, Chen LZ (1995) Plant community diversity in Dongling Mountain, Beijing, China: II. Species richness, evenness and species diversities. *Acta Ecologica Sinica*, 15, 268–277. (in Chinese) [马克平, 黄建辉, 于顺利, 陈灵芝 (1995) 北京东灵山地区植物群落多样性的研究. II. 丰富度、均匀度和物种多样性. 生态学报, 15, 268–277.]
- Mao XG, Zhu L, Fan WY (2020) Object-oriented automatic identification of forest gaps using digital orthophoto maps and LiDAR data. *Canadian Journal of Remote Sensing*, 46, 177–192.
- Mori AS, Fujii S, Kitagawa R, Koide D (2015) Null model approaches to evaluating the relative role of different assembly processes in shaping ecological communities. *Oecologia*, 178, 261–273.
- Myers JA, Chase JM, Jiménez I, Jørgensen PM, Araujo-Murakami A, Paniagua-Zambrana N, Seidel R (2013) Beta-diversity in temperate and tropical forests reflects dissimilar mechanisms of community assembly. *Ecology Letters*, 16, 151–157.
- Niu KC, Choler P, de Bello F, Mirotchnick N, Du GZ, Sun SC (2014) Fertilization decreases species diversity but increases functional diversity: A three-year experiment in a Tibetan alpine meadow. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 182, 106–112.
- Pio DV, Broennimann O, Barraclough TG, Reeves G, Rebelo AG, Thuiller W, Guisan A, Salamin N (2011) Spatial predictions of phylogenetic diversity in conservation decision making. *Conservation Biology*, 25, 1229–1239.
- Qian H, Deng T, Jin Y, Mao LF, Zhao D, Richlefs RE (2019) Phylogenetic dispersion and diversity in regional assemblages of seed plants in China. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 116, 23192–23201.
- Qian H, Hao ZQ, Zhang J (2014) Phylogenetic structure and phylogenetic diversity of angiosperm assemblages in forests along an elevational gradient in Changbaishan, China. *Journal of Plant Ecology*, 7, 154–165.
- Qian H, Jin Y (2014) An updated megaphylogeny of plants, a tool for generating plant phylogenies and an analysis of phylogenetic community structure. *Journal of Plant Ecology*, 9, 233–239.
- Qian H, Zhang J, Sandel B, Jin Y (2020) Phylogenetic structure of angiosperm trees in local forest communities along latitudinal and elevational gradients in eastern North America. *Ecography*, 43, 419–430.
- R core team (2019) R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna.
- Rho H, Doty SL, Kim SH (2020) Endophytes alleviate the elevated CO<sub>2</sub>-dependent decrease in photosynthesis in rice, particularly under nitrogen limitation. *Journal of Experimental Botany*, 71, 707–718.
- Seyednasrollah B, Kumar M (2014) Net radiation in a snow-covered discontinuous forest gap for a range of gap sizes and topographic configurations. *Journal of Geophysical Research*, 119, 10323–10342.
- Song AY, Liu SR, Shi ZM, Dong LS, Liu JT (2006) Study on species diversity of subalpine meadow communities in Wolong Nature Reserve. *Forest Research*, 19, 767–772.

- (in Chinese with English abstract) [宋爱云, 刘世荣, 史作民, 董林水, 刘京涛 (2006) 卧龙自然保护区亚高山草甸植物群落物种多样性研究. 林业科学研究, 19, 767–772.]
- Sun Q, Lu JB, Zhang FF, Xu GF (2009) Plant species diversity in relation to island size. *Acta Ecologica Sinica*, 29, 2195–2202. (in Chinese with English abstract) [孙雀, 卢剑波, 张凤凤, 徐高福 (2009) 植物物种多样性与岛屿面积的关系. 生态学报, 29, 2195–2202.]
- Tucker CM, Cadotte MW, Carvalho SB, Davies TJ, Ferrier S, Fritz SA, Grenyer R, Helmus MR, Jin LS, Mooers AO, Pavoine S, Purschke O, Redding DW, Rosauer DF, Winter M, Mazel F (2017) A guide to phylogenetic metrics for conservation, community ecology and macroecology. *Biological Reviews*, 92, 698–715.
- Terra NAR, Araújo GM, Giroldo AB, Silva PPF (2013) Gap area and tree community regeneration in a tropical semideciduous forest. In: *Tropical Forests* (ed. Sudarshana P), pp. 139–154. IntechOpen, London.
- Wang JX, Zhang YP (2002) A review on within-gap micro-environmental heterogeneity and species' response. *Journal of Nanjing Forestry University (Natural Sciences Edition)*, 26(1), 69–74. (in Chinese with English abstract) [王进欣, 张一平 (2002) 林窗微环境异质性及物种的响应. 南京林业大学学报(自然科学版), 26(1), 69–74.]
- Webb CO (2000) Exploring the phylogenetic structure of ecological communities: An example for rain forest trees. *The American Naturalist*, 156, 145–155.
- Webb CO, Ackerly DD, McPeck MA, Donoghue MJ (2002) Phylogenies and community ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 33, 475–505.
- Yao JY, Wu XB, Sun QH, Wu X, Yao XL, Hao JF, Qi JQ (2018) Effects of canopy gap size on understory species diversity and biomass in a *Pinus massoniana* plantation in western Sichuan. *Chinese Journal of Applied and Environmental Biology*, 24, 214–220. (in Chinese with English abstract) [姚俊宇, 伍炫蓓, 孙千惠, 吴霞, 姚小兰, 郝建锋, 齐锦秋 (2018) 林窗大小对川西马尾松人工林林下物种多样性和生物量的影响. 应用与环境生物学报, 24, 214–220.]
- Zhang R, Yu FY, Zhou RH, Dong HJ, Wang M, Ye X, Hao JF (2020) Effects of slope position and aspect on structure and species diversity of shrub community in the Jiain Mountains, Sichuan Province, China. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 31, 2507–2514. (in Chinese with English abstract) [张荣, 余飞燕, 周润惠, 董洪君, 王敏, 叶鑫, 郝建锋 (2020) 坡向和坡位对四川夹金山灌丛群落结构与物种多样性特征的影响. 应用生态学报, 31, 2507–2514.]
- Zhang Y, Zhang DJ, Li X, Liu H, Zhang MJ, Yang WQ, Zhang J (2016) Edge effects of forest gap in *Pinus massoniana* plantations on the decomposition of leaf litter recalcitrant components of *Cinnamomum camphora* and *Toona ciliata*. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 27, 1116–1124. (in Chinese with English abstract) [张艳, 张丹桔, 李勋, 刘华, 张明锦, 杨万勤, 张健 (2016) 马尾松人工林林窗边缘效应对樟和红椿凋落叶难降解物质分解的影响. 应用生态学报, 27, 1116–1124.]

(责任编辑: 臧润国 责任编辑: 黄祥忠)

## 附录 Supplementary Material

### 附录1 不同大小林窗的群落物种组成

Appendix 1 Species composition of plant community in various areas of forest gaps

<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2020399-1.pdf>

### 附录2 利用广义线性模型分析物种多样性、系统发育多样性指数与环境因子的关系

Appendix 2 Using generalized linear model to analyze the relationship between plants taxonomic, phylogenetic diversity index and environmental factors

<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2020399-2.pdf>

### 附录1 不同大小林窗的群落物种组成

Appendix 1 Species composition of plant community in various areas of forest gaps

林窗/非林窗	种名 Species	多度 Abundance	耐阴特性 Characteristics of shade tolerance
大林窗	格氏栲 <i>Castanopsis kawakamii</i>	102	中性
	桂北木姜子 <i>Litsea subcoriacea</i>	85	耐阴
	鼠刺 <i>Itea chinensis</i> var. <i>oblonga</i>	72	耐阴
	木荷 <i>Schima superba</i>	46	喜光
	黄绒润楠 <i>Machilus grijsii</i>	32	喜光
	茜树 <i>Aidia cochinchinensis</i>	21	喜光
	狗骨柴 <i>Diplospora dubia</i>	19	耐阴
	光叶山矾 <i>Symplocos lancifolia</i>	16	喜光
	山矾 <i>Symplocos sumuntia</i>	14	喜光
	小叶蚊母树 <i>Distylium buxifolium</i>	13	中性
	虎皮楠 <i>Daphniphyllum oldhami</i>	11	耐阴
	新木姜子 <i>Neolitsea aurata</i>	11	喜光
	细枝柃 <i>Eurya loquaiana</i>	9	耐阴
	华南木姜子 <i>Litsea greenmaniana</i>	7	喜光
	毛冬青 <i>Ilex pubescens</i>	7	喜光
	马尾松 <i>Pinus massoniana</i>	6	喜光
	山杜英 <i>Elaeocarpus sylvestris</i>	5	耐阴
	红皮糙果茶 <i>Camellia octopetala</i>	5	耐阴
	冬青 <i>Ilex chinensis</i>	3	耐阴
	中林窗	桂北木姜子 <i>Litsea subcoriacea</i>	71
格氏栲 <i>Castanopsis kawakamii</i>		38	中性
木荷 <i>Schima superba</i>		46	喜光
光叶山矾 <i>Symplocos lancifolia</i>		20	喜光
细枝柃 <i>Eurya loquaiana</i>		14	耐阴
香港新木姜子 <i>Neolitsea cambodiana</i> var. <i>glabra</i>		13	耐阴
赤楠 <i>Syzygium buxifolium</i>		11	耐阴
黄绒润楠 <i>Machilus grijsii</i>		11	喜光
狗骨柴 <i>Diplospora dubia</i>		6	耐阴
山杜英 <i>Elaeocarpus sylvestris</i>		6	耐阴
马尾松 <i>Pinus massoniana</i>		5	喜光
日本杜英 <i>Elaeocarpus japonicus</i>		3	耐阴
红皮糙果茶 <i>Camellia octopetala</i>		3	耐阴
新木姜子 <i>Neolitsea aurata</i>		3	喜光
米槠 <i>Castanopsis carlesii</i>		3	中性
毛冬青 <i>Ilex chinensis</i>		3	喜光
树参 <i>Dendropanax dentigerus</i>		2	耐阴
山黄皮 <i>Randia cochinchinensis</i>		2	耐阴
闽楠 <i>Phoebe bournei</i>		3	喜光
小林窗		桂北木姜子 <i>Litsea subcoriacea</i>	74
	茜树 <i>Aidia cochinchinensis</i>	46	喜光
	木荷 <i>Schima superba</i>	43	喜光
	格氏栲 <i>Castanopsis kawakamii</i>	38	中性

林窗/非林窗	种名 Species	多度 Abundance	耐阴特性 Characteristics of shade tolerance
	鼠刺 <i>Itea chinensis</i> var. <i>oblonga</i>	35	耐阴
	榕叶冬青 <i>Ilex ficoidea</i>	14	耐阴
	黄绒润楠 <i>Machilus grijsii</i>	13	喜光
	山矾 <i>Symplocos sumuntia</i>	12	喜光
	光叶山矾 <i>Symplocos lancifolia</i>	11	喜光
	毛冬青 <i>Ilex chinensis</i>	11	喜光
	狗骨柴 <i>Diplospora dubia</i>	11	耐阴
	木姜叶柯 <i>Lithocarpus litseifolius</i>	8	中性
	新木姜子 <i>Neolitsea aurata</i>	5	喜光
	日本杜英 <i>Elaeocarpus japonicus</i>	4	耐阴
	细枝柃 <i>Eurya loquaiana</i>	3	耐阴
	白花苦灯笼 <i>Tarenna mollissima</i>	3	中性
	香港新木姜子 <i>Neolitsea cambodiana</i> var. <i>glabra</i>	2	耐阴
	小叶赤楠 <i>Syzygium grijsii</i>	2	耐阴
	马尾松 <i>Pinus massoniana</i>	1	喜光
非林窗	狗骨柴 <i>Diplospora dubia</i>	33	耐阴
	桂北木姜子 <i>Litsea subcoriacea</i>	23	耐阴
	格氏栲 <i>Castanopsis kawakamii</i>	21	中性
	油茶 <i>Camellia oleifera</i>	14	喜光
	黄绒润楠 <i>Machilus grijsii</i>	13	喜光
	树参 <i>Dendropanax dentigerus</i>	12	耐阴
	木荷 <i>Schima superba</i>	11	喜光
	小叶石楠 <i>Photinia parvifolia</i>	10	耐阴
	新木姜子 <i>Neolitsea aurata</i>	8	喜光
	光叶山矾 <i>Symplocos lancifolia</i>	7	喜光
	山矾 <i>Symplocos sumuntia</i>	7	喜光
	白花苦灯笼 <i>Tarenna mollissima</i>	6	中性
	毛冬青 <i>Ilex chinensis</i>	5	耐阴
	尖叶水丝梨 <i>Distyliopsis dunnii</i>	4	耐阴
	香叶树 <i>Lindera communis</i>	4	喜光
	小叶蚊母树 <i>Distylium buxifolium</i>	3	耐阴
	香港新木姜子 <i>Neolitsea cambodiana</i> var. <i>glabra</i>	2	耐阴
	细枝柃 <i>Eurya loquaiana</i>	2	耐阴

物种按照各区域内物种丰富度进行排序。

Species are sorted according to the species richness in each area.

附录2 利用广义线性模型分析物种多样性、系统发育多样性指数与环境因子的关系

Appendix 2 Using generalized linear model to analyze the relationship between plants taxonomic, phylogenetic diversity index and environmental factors

指数 Index	环境因子 Environmental factors	回归参数 B	标准误差 SE	t	P
标准化系统发育多样性 Standardization phylogenetic diversity (SES. PD)	面积 SIZE	0.637	0.094	6.739	<b>0.0005</b>
	坡位 SPO	0.547	0.114	4.779	<b>0.0030</b>
	土壤含水量 SWC	0.278	0.116	2.399	0.0534
	全碳 TC	-0.558	0.250	-2.229	0.0674
	全氮 TN	0.651	0.250	2.624	<b>0.0394</b>
净谱系亲缘关系指数 Net relatedness index (NRI)	坡度 SLOP	0.351	0.208	1.682	0.1534
	坡位 SPO	-1.101	0.269	-4.092	<b>0.0094</b>
	土壤含水量 SWC	-0.287	0.199	-1.439	0.2096
	全氮 TN	0.954	0.175	5.455	<b>0.0028</b>
	全磷 TP	0.4949	0.1768	2.799	<b>0.0380</b>
	pH	1.0857	0.2577	4.213	<b>0.0084</b>
净最近种间亲缘关系指数 Net nearest taxa index (NTI)	全氮 TN	0.726	0.280	2.599	<b>0.0407</b>
	全磷 TP	0.198	0.244	0.811	0.4485
	全钾 TK	-0.090	0.393	-0.231	0.8250
	水解氮 HN	-0.237	0.247	-0.956	0.3759
	有效磷 AP	0.342	0.402	0.850	0.4279
	面积 SIZE	0.512	0.195	2.633	<b>0.0389</b>
物种丰富度 Species richness (SR)	海拔 ELE	0.283	0.197	1.436	0.2011
	坡位 SPO	0.444	0.177	2.513	0.0557
	土壤含水量 SWC	0.351	0.193	1.821	0.1185
	全钾 TK	-0.192	0.226	-0.851	0.4273
	面积 SIZE	0.747	0.199	3.746	<b>0.0072</b>
Margalef 丰富度指数	坡位 SPO	0.459	0.183	2.509	<b>0.0404</b>
	全碳 TC	0.194	0.183	1.063	0.3232
	全钾 TK	0.054	0.216	0.249	0.8103
	全磷 TP	-1.754	0.559	-3.135	0.2202
Simpson 优势度指数	全氮 TN	1.609	0.655	2.456	0.0894
	全碳 TC	-0.9759	0.3706	-2.633	0.1389
	坡位 SPO	-0.630	0.352	-1.792	0.1234
	面积 SIZE	0.956	0.4949	1.933	<b>0.0091</b>
	面积 SIZE	0.799	0.164	4.882	<b>0.0082</b>
Pielou 均匀度指数	海拔 ELE	-1.360	0.2391	-5.688	<b>0.0047</b>
	土壤含水量 SWC	-1.083	0.1329	-8.148	<b>0.0012</b>
	全氮 TN	1.032	0.262	3.945	<b>0.0169</b>
	全磷 TP	0.207	0.145	1.430	0.2260
	全钾 TK	1.1943	0.202	5.921	<b>0.0041</b>
	pH	0.794	0.209	3.792	<b>0.0192</b>
	面积 SIZE	0.761	0.250	3.041	<b>0.0287</b>
Shannon-Wiener 指数(S-W)	海拔 ELE	0.305	0.226	1.349	0.2353
	坡度 SLOP	0.464	0.248	1.875	0.1196
	土壤含水量 SWC	-0.348	0.222	-1.568	0.1777
	全碳 TC	-0.330	0.196	-1.686	0.1525
	全磷 TP	-0.165	0.254	-0.650	0.5441

表中加粗字体表示具有显著相关性( $P < 0.05$ )。

The bold letters in the table indicate a significant correlation ( $P < 0.05$ ).



•研究报告•

# 生境片断化对濒危植物景东翅子树种群结构与动态的影响

杨国平<sup>1</sup>, 吴涛<sup>2,3,4</sup>, 耿云芬<sup>2,3,4</sup>, 李小双<sup>2</sup>, 郝佳波<sup>2,3,4</sup>, 袁春明<sup>2,3,4\*</sup>

1. 中国科学院西双版纳热带植物园, 云南勐腊 666303; 2. 云南省林业和草原科学院, 昆明 650204; 3. 国家林业和草原局云南珍稀濒危森林植物保护和繁育重点实验室, 昆明 650204; 4. 云南省森林植物培育与利用重点实验室, 昆明 650204

**摘要:** 生境的破坏及其片断化是生物多样性丧失的主要原因, 了解生境片断化对植物种群动态的影响十分必要。本文比较分析了不同大小生境片断(5 ha和15 ha)和连续森林中濒危植物景东翅子树(*Pterospermum kingtungense*)种群的结构与动态, 目的是明确影响景东翅子树种群动态的关键生活史阶段及其种群保护的目标, 为濒危植物种群保护和管理策略的制定提供科学依据。在上述3种生境中分别设立3个50 m × 100 m的1.5 ha固定样地, 调查景东翅子树所有个体的胸径(其中幼苗和幼树为地径)和高度、个体的存活及幼苗的补充情况。基于上述统计参数, 建立预测种群动态的Lefkovitch矩阵模型, 同时应用矩阵模型的弹性分析方法量化种群统计参数对种群增长率的相对贡献。结果表明: (1)在5 ha和15 ha生境片断及连续森林各1.5 ha的样地中, 2018年首次调查到景东翅子树的个体数分别为34、82和88株, 2019年复查时的个体数分别为33、82和87株。3种生境中景东翅子树种群的年龄结构均以幼树为主, 但5 ha生境片断森林缺乏幼苗和大树(包括成树和亚成树), 而15 ha生境片断森林幼苗较丰富。(2)在3种生境中景东翅子树种群的增长率等于1(15 ha生境片断)或趋近于1(5 ha生境片断和连续森林), 说明不同生境中的景东翅子树种群比较稳定, 这主要是因为其各生活史阶段的存活率均较高。(3)景东翅子树成树和亚成树阶段的存活率对种群增长率的贡献最大, 是影响其种群动态的关键生活史阶段。因此对于大树(包括成树和亚成树)的保护是极度濒危植物景东翅子树种群维持的关键。研究结果揭示小生境片断降低了景东翅子树种群的数量, 改变了种群的结构, 但对种群动态的影响效应尚未显现。因此对于这些生境片断中濒危植物种群的保护和恢复是可行的, 也是有价值的。

**关键词:** 生境片断化; 种群动态; Lefkovitch矩阵模型; 种群增长率; 弹性分析

杨国平, 吴涛, 耿云芬, 李小双, 郝佳波, 袁春明 (2021) 生境片断化对濒危植物景东翅子树种群结构与动态的影响. 生物多样性, 29, 449–455. doi: 10.17520/biods.2020397.

Yang GP, Wu T, Geng YF, Li XS, Hao JB, Yuan CM (2021) Effects of habitat fragmentation on population structure and dynamics of the endangered plant *Pterospermum kingtungense*. Biodiversity Science, 29, 449–455. doi: 10.17520/biods.2020397.

## Effects of habitat fragmentation on population structure and dynamics of the endangered plant *Pterospermum kingtungense*

Guoping Yang<sup>1</sup>, Tao Wu<sup>2,3,4</sup>, Yunfen Geng<sup>2,3,4</sup>, Xiaoshuang Li<sup>2</sup>, Jiabo Hao<sup>2,3,4</sup>, Chunming Yuan<sup>2,3,4\*</sup>

1 Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Mengla, Yunnan 666303

2 Yunnan Academy of Forestry and Grassland, Kunming 650204

3 Key Laboratory of Rare and Endangered Forest Plants of National Forestry and Grassland Administration, Kunming 650204

4 Key Laboratory for Forest Silviculture and Resources Development of Yunnan Province, Kunming 650204

### ABSTRACT

**Aims:** Habitat destruction and fragmentation are the leading cause of biodiversity loss. Therefore, it is necessary to understand the effect of fragmentation on plant population dynamics. The present study compared the population structure and dynamics of the endangered plant *Pterospermum kingtungense* in fragmented habitats of different sizes (5-ha and 15-ha) and continuous forests. We sought to identify the key life history stages that affect the population dynamics of *P. kingtungense*, with the goal of the providing a scientific basis for the formulation of endangered plant

收稿日期: 2020-10-12; 接受日期: 2021-01-14

基金项目: 国家自然科学基金(31760176)

\* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: yuanchunming1017@163.com

protection and management strategies.

**Methods:** Censuses were conducted over a one-year (2018–2019) period in three 50 m × 100 m sampling plots in each of the three habitats. All *P. kingtungense* plants were measured for DBH (diameter at breast height, but ground diameter for seedlings and saplings), height, survival, and seedling replenishment. Based on the investigated demographic parameters, annual transition matrices were established for each habitat to predict the population dynamics, and the relative contribution of the population demographic parameters to the population growth rate was quantified by the elastic analysis method of the matrix model.

**Results:** Across the two years, we recorded an average of 33.5, 82 and 87.5 *P. kingtungense* individuals in the 5-ha fragment, 15-ha fragment and continuous forest plots, respectively. Saplings dominated in the three habitats, but seedlings and big trees (comprising subadult and adult) are scarce in the 5-ha forest fragment, while seedlings are abundant in the 15-ha forest fragment. The population growth rate of *P. kingtungense* was equal to (15-ha fragment) or approaching (5-ha fragment and continuous forests) one, suggesting that *P. kingtungense* populations were stable in different size fragments and continuous forests. This stability is mainly due to the high survival rates of the populations in each life cycle stages. The survival rates of adult and subadult stages contribute substantially to the population growth rate, and these are the key life cycle stages affecting population dynamics in this species. Thus the protection of large trees (i.e., adults and subadults) is key to maintaining populations of the endangered plant *P. kingtungense*.

**Conclusion:** Our findings reveal that the population size of *P. kingtungense* decreased and its population structure altered in the small fragmented habitat, but the effect on the population dynamics may not yet have shown themselves. Therefore, it is feasible and valuable to protect and restore the endangered plant populations even in small, fragmented habitats.

**Key words:** habitat fragmentation; population dynamics; Lefkovitch matrix models; population growth rate; elasticity analysis

生境的破坏及其片断化(或破碎化)是自然种群生存的一个主要威胁因素(Ewers & Didham, 2006; Melo et al, 2013)。生境片断化导致生境面积减少、种群隔离程度及生境边缘长度增加,造成种群个体数量减少,直接增加了局域种群灭绝的风险(Ewers & Didham, 2006)。有关森林片断化对植物种群影响的研究表明,与片断化相关的生物和非生物因子的改变可以显著地影响残存种群的繁殖、生长和存活(Bruna et al, 2009)。由于人口的不断增长和人为活动的加剧,生境的片断化日益严重。因此,为了保护这些残存片断生境中的濒危物种,对其种群的数量和动态开展研究是十分必要的。

种群的衰退或灭绝从根本上来讲是一个种群统计学过程(张大勇和姜新华, 1999; Bruna et al, 2009),因此了解自然种群的动态变化可以揭示种群生活史阶段中的薄弱环节及其濒危的原因(林永慧等, 2011)。矩阵模型是动植物种群动态研究应用的主要模型(Morris & Doak 2002; Crone et al, 2011),其中Leslie (1945)矩阵模型以等距年龄分组划分种群,而Lefkovitch (1965)矩阵模型以不等距的大小或发育阶段划分,在生活史复杂的种群以及个体年龄难以获取的研究对象如树木等的研究中应用更为广泛(Hueneke & Marks, 1987; 胡玉佳和王寿松,

1988; 尤海梅和小池文人, 2011; Aschero et al, 2016)。与此同时,研究方法上新的工具或手段也已建立起来,如弹性分析(Caswell, 1984; de Kroon et al, 1986)已成为种群统计学和保护生物学中扰动分析的主要方法(Crouse et al, 1987; Silvertown et al, 1993)。弹性分析主要用于评价和比较种群特定生活史阶段生存、生长和繁殖等种群参数对种群增长率的相对贡献(de Kroon et al, 2000; Heppell et al, 2000)。

景东翅子树(*Pterospermum kingtungense*)属梧桐科翅子树属,为云南特有种,主要分布在景东彝族自治县川河流域。由于其分布区域狭窄、植株稀少,属极小种群物种,已被列为国家二级保护植物。袁春明等(2011, 2012)基于4个种群的不完全调查初步分析了景东翅子树种群的分布、年龄结构、动态及萌生特征,罗忠华等(2011)对景东翅子树种群的结构及分布进行了较为系统的调查研究。根据第二次国家野生保护植物调查,该物种有12个空间或地理上分隔的种群,分布在不同大小的片断或连续森林中(数据未发表)。本文基于不同大小的片断和连续森林中景东翅子树种群统计参数的调查,建立了预测种群动态的Lefkovitch矩阵模型,同时应用矩阵模型的弹性分析方法量化了种群统计参数

对种群增长率的相对贡献。试图回答以下3个问题: (1)不同大小片断和连续森林中景东翅子树种群数量与结构怎样? (2)不同大小片断和连续森林中景东翅子树种群增长率如何? (3)哪类种群参数(即生存、生长和繁殖)对种群增长率的贡献最大? 目的是明确片断化生境中影响景东翅子树种群动态的关键生活史阶段及其种群保护的目标, 为濒危植物保护和管理策略的制定提供科学依据。

## 1 材料与方 法

### 1.1 研究地概况

研究地点位于云南景东彝族自治县川河流域。根据景东彝族自治县气象站的统计资料, 该地年平均气温18.3℃, 最冷月平均气温10.9℃, 最热月平均气温23.2℃; 年平均降水量1,086.7 mm, 5-10月为雨季, 其降水量占全年降水的84.1%。研究区域自然植被主要为松林和山地常绿阔叶林。常绿阔叶林主要分布在山体的下部, 由于人为干扰破坏如开垦、修路等, 造成了这些常绿阔叶林的片断化。

景东翅子树主要分布在海拔1,400 m左右的山地常绿阔叶林中, 该类森林其他乔木树种还有滇青冈(*Cyclobalanopsis glaucoides*)、滇润楠(*Machilus yunnanensis*)、粗糠柴(*Mallotus philippensis*)、蒙自合欢(*Albizia bracteata*)、滇菜豆树(*Radermachera yunnanensis*)、椴子皮(*Itoa orientalis*)、密花树(*Rapanea neriifolia*)、绒毛崖豆(*Millettia velutina*)、越南安息香(*Styrax tonkinensis*)等, 灌木主要有羽萼木(*Colebrookea oppositifolia*)、米团花(*Leucoscepterum canum*)、灰毛浆果楝(*Cipadessa cinerascens*)、红皮水锦树(*Wendlandia tinctoria*)、杜茎山一种(*Maesa* sp.)、清香木(*Pistacia weinmannifolia*)等。

### 1.2 样地设置与调查

选择3种类型的生境, 包括5 ha和15 ha的森林片断各1个, 以及2个大片的连续森林(表1)。因为坡

陡(甚至为悬崖), 不便于样地调查, 大片的连续森林选择了2个地点。5 ha生境片断与其中一个连续森林相邻, 但被一条溪流隔开, 而15 ha生境片断距离两个连续森林均超过50 km。所选择的残存森林片断大约是20世纪80年代农业开垦活动后形成的, 由于坡陡和裸露的岩石不适合耕种, 也和连续森林一样得到了较好的保护。在每一种生境中分别建立3个50 m × 100 m的固定样地(共9个), 其中片断生境中的样地尽可能靠近片断中心, 连续森林中的样地则设置在远离森林边缘的位置。

2018年1-2月对样地内景东翅子树的所有个体进行全面调查并挂牌编号, 记录胸径(DBH) (胸径位置用油漆进行标注)和高度, 其中幼苗和幼树测定其地径。2019年1-2月进行复查, 对每一个体跟踪记录其生长状况(胸径或地径、树高)的变化、是否死亡, 以及新增幼苗个体等情况。

### 1.3 Lefkovitch矩阵模型的建立

景东翅子树个体的开花数与其胸径大小显著相关, 观察到的最小开花个体的胸径为12.1 cm, 但其开花数仅10朵左右, 也只有几个果实, 95.8%的开花结实个体的胸径大于15 cm (Yuan et al, 2021)。本文据此及相关的调查方法人为地将其种群生活史简化为幼苗(树高 $h < 50$  cm)、幼树( $h \geq 50$  cm且 $DBH < 5$  cm)、小树( $5 \text{ cm} \leq DBH < 10$  cm)、亚成树( $10 \text{ cm} \leq DBH < 15$  cm)和成树( $DBH \geq 15$  cm) 5个阶段, 其生活史模式如图1。在2018-2019年调查时间段内, 一个个体在其某个生活史阶段*i*存活并进入到下一个生活史阶段*i + 1*, 记为*G*, 或者存活并留存在某个生活史阶段, 记为*S*, 还有可能移出种群, 即死亡(死亡的概率 $D = 1 - S - G$ )。根据景东翅子树种群统计参数的调查结果, 建立Lefkovitch矩阵模型(*M*) (Lefkovitch, 1965), 其中繁殖率*F*根据样地内幼苗的个体数除以成树的个体数再乘以成树存活的概率

表1 不同生境景东翅子树种群样地情况

Table 1 Sampling plots of the investigated *Pterospermum kingtungense* populations in different habitats

生境类型 Habitat type	地理位置 Geographic location	海拔 Altitude (m)	土壤类型 Soil type	林冠高度 Canopy height (m)	郁闭度 Canopy density	样方数 No. of plots
5 ha生境片断 5-ha fragmented habitat	100°41' E, 24°38' N	1,440	黄壤 Yellow soil	20	0.85	3
15 ha生境片断 15-ha fragmented habitat	101°05' E, 24°17' N	1,352	红壤 Red soil	12	0.70	3
连续森林 Continuous forest	100°40' E, 24°38' N	1,485	黄壤 Yellow soil	20	0.92	2
	100°38' E, 24°43' N	1,430	黄壤 Yellow soil	18	0.90	1



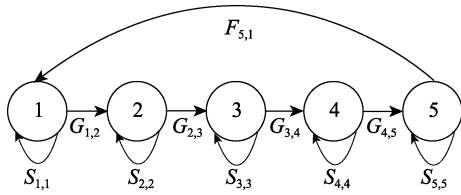


图1 景东翅子树种群生活史。图中数字1–5分别代表景东翅子树生活史的5个阶段， $F$ 为繁殖率， $G_{i,i+1}$ 表示一个调查时间段内(本调查为2018–2019年)一个个体在生活史阶段*i*存活并进入到下一个生活史阶段*i* + 1的概率， $S_{i,i}$ 表示一个个体存活并留存在生活史阶段*i*的概率。

Fig. 1 Life history model of *Pterospermum kingtungense* populations. The figures represent the different stages (1, seedling; 2, sapling; 3, small tree; 4, subadult; 5, adult),  $F$ , Fertility;  $G_{i,i+1}$ , Probability of survival and growth from a give stage to a large one;  $S_{i,i}$ , Probability of surviving and remaining in the same stage over the one-year period (2018–2019).

$$M = \begin{pmatrix} S_{1,1} & 0 & 0 & 0 & F_{5,1} \\ G_{1,2} & S_{2,2} & 0 & 0 & 0 \\ 0 & G_{2,3} & S_{3,3} & 0 & 0 \\ 0 & 0 & G_{3,4} & S_{4,4} & 0 \\ 0 & 0 & 0 & G_{4,5} & S_{5,5} \end{pmatrix} \quad (1)$$

估算(Caswell, 1989)。

#### 1.4 弹性分析

首先计算灵敏度(sensitivity)，它表示一个矩阵元素 $a_{ij}$ 的变化引起的增长率 $\lambda$ 的变化：

$$S_{ij} = \frac{\partial \lambda}{\partial a_{ij}} = \frac{w_i v_j}{\langle wv \rangle} \quad (2)$$

式中， $S_{ij}$ 为灵敏度， $\lambda$ 为周限增长率， $a_{ij}$ 为转移矩阵中的元素， $w_i$ 为种群稳定阶段的分布(即不同生活史阶段个体数所占比例)组成的向量中的第*i*个元素(此向量也称为矩阵M的右向量)， $v_j$ 为种群不同生活史阶段的繁殖值组成的向量中的第*j*个元素(此向量也称为矩阵M的左向量，它是通过矩阵M的转置矩阵 $M^T$ 的右向量求得)， $\langle wv \rangle$ 为此2个向量的积，为一标量。

由于各种群参数的单位不一致导致其可比性不强，需进一步计算弹性值(elasticity value,  $e_{ij}$ )，它代表种群参数( $a_{ij}$ )对种群增长率( $\lambda$ )的相对贡献率，其合计值为1 (de Kroon et al, 1986)。

$$e_{ij} = \frac{a_{ij}}{\lambda} \times \frac{\partial \lambda}{\partial a_{ij}} = \frac{a_{ij} S_{ij}}{\lambda} \quad (3)$$

#### 1.5 数据统计分析

由于景东翅子树为极小种群，个体数量较少，

因此本文汇总了同一类生境中3个样方的数据来分析种群的数量和结构，并分别建立3种不同生境的种群矩阵模型。这种处理的好处是在有限的样方面积中可以弥补有的径级小而可能没有分布的情况。

种群的动态表述为 $n_{t+1} = Mn_t$ ，式中M为转移矩阵， $n_{t+1}$ 和 $n_t$ 分别为时间t+1和t时种群的大小分布(为一个列向量，由不同生活史阶段种群的个体数组成)。种群增长率、弹性分析等的计算应用R软件共享包popbio完成(Stubben & Milligan, 2007)，其中迭代次数设为100。

## 2 结果

### 2.1 种群数量与年龄结构

在5 ha和15 ha生境片断及连续森林各1.5 ha的样地中，2018年首次调查到的景东翅子树个体数分别为34、82和88株，2019年复查时的个体数分别为33、82和87株。15 ha生境片断和连续森林中景东翅子树的个体数量分别是5 ha生境片断中的2.4和2.6倍。3种生境中景东翅子树种群的年龄结构均以幼树为主，但5 ha生境片断缺乏幼苗和大树(包括成树和亚成树)，而15 ha生境片断幼苗较丰富。调查期间3种生境种群数量变化不大，个体间生活史阶段的转移主要发生在幼苗、幼树和小树之间(图2)。

### 2.2 种群增长率

2018–2019年间不同生境中景东翅子树种群的Lefkovich矩阵如表2。由表2可知，15 ha生境片断中，景东翅子树种群的增长率等于1，说明该种群是稳定的；5 ha生境片断中，种群的增长率为0.9999 < 1，表明该种群以每年0.01%的速度呈几何级数减少；连续森林中，种群的增长率为1.0172 > 1，表明该种群以每年1.72%的速度呈几何级数增长。

### 2.3 弹性值

不同生境中景东翅子树种群不同生活史阶段的弹性值如表3所示(弹性值合计应为1，如大于或小于1是因为四舍五入的缘故)。5 ha生境片断中，亚成树阶段种群存活率的弹性值最大，成树阶段次之，分别为0.8889和0.1111。15 ha生境片断中，成树阶段种群存活率的弹性值最大达0.9242，占据较大的优势。连续森林中，成树阶段种群存活率的弹性值也最高，但所占比例不占优势，其值为0.5958，幼树阶段存活率的的弹性值次之，为0.2250。

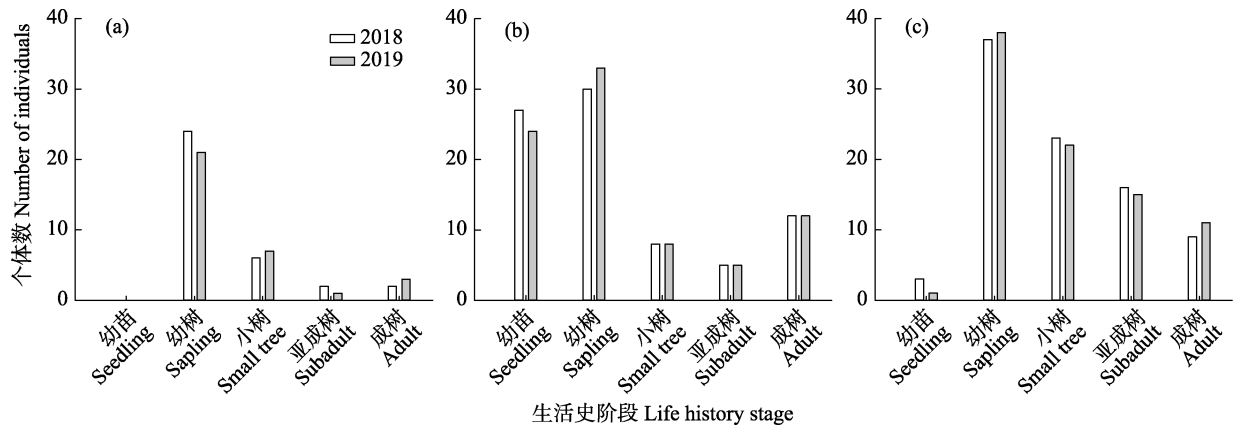


图2 不同生境中景东翅子树种群的年龄结构。(a) 5 ha生境片段; (b) 15 ha生境片段; (c)连续森林。

Fig. 2 Age structure of *Pterospermum kingtungense* populations in different habitats. (a) 5-ha fragmented habitat; (b) 15-ha fragmented habitat; (c) Continuous forest.

表2 不同生境中景东翅子树种群转移矩阵

Table 2 Transition matrices of *Pterospermum kingtungense* populations in different habitats

生境 Habitat	矩阵 Matrix					特征向量 Eigen vector	种群增长率 $\lambda$
5 ha生境片段 5-ha fragmented habitat	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.9999
	0.0000	0.8750	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	
	0.0000	0.0417	0.5000	0.0000	0.0000	0.0000	
	0.0000	0.0000	0.50000	1.0000	0.0000	<b>0.8889</b>	
	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	1.0000	0.1111	
15 ha生境片段 15-ha fragmented habitat	0.8519	0.0000	0.0000	0.0000	0.1667	0.1618	1.0000
	0.1111	0.9667	0.0000	0.0000	0.0000	<b>0.5386</b>	
	0.0000	0.0000	1.0000	0.0000	0.0000	0.0959	
	0.0000	0.0000	0.0000	1.0000	0.0000	0.0599	
	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	1.0000	0.1438	
连续森林 Continuous forest	0.3333	0.0000	0.0000	0.0000	0.0909	0.0387	1.0172
	0.6667	0.9730	0.0000	0.0000	0.0000	<b>0.5837</b>	
	0.0000	0.0270	0.8696	0.0000	0.0000	0.1069	
	0.0000	0.0000	0.0435	0.8750	0.0000	0.0327	
	0.0000	0.0000	0.0000	0.1250	1.0000	0.2381	

### 3 讨论

与连续森林和15 ha生境片段相比, 5 ha生境片段中景东翅子树种群的数量较低, 并且种群年龄结构不合理(缺乏成树、亚成树和幼苗)。5 ha生境片段面积小、边缘效应作用明显, 边缘生物和非生物因子的改变可能导致该生境中大树的死亡(Laurance et al, 2000), 并进一步降低景东翅子树的繁殖产出, 如由于成树个体数少造成的开花率降低甚至隔年或多年才开花等现象等, 导致幼苗补充率下降, 因此种群中幼苗缺乏(Yuan et al, 2021)。连续森林中景东翅子树种群幼苗的补充率虽然也不高, 但其幼苗的更新具有连续性, 因而种群结构趋于稳定。这是因为景东翅子树生长缓慢, 属演替后期的物种, 其

幼苗具有一定的耐阴性(Yuan et al, 2021)。从稳定阶段种群的年龄结构来看, 5 ha生境片段中亚成树应占有较大的比例, 而15 ha生境片段和连续森林中幼树占有较大的比例(表2)。

在不同大小片段和连续森林中景东翅子树种群的增长率等于1 (15 ha生境片段)或趋近于1 (5 ha生境片段和连续森林), 说明不同生境中景东翅子树种群是稳定的, 这主要是因为种群各生活史阶段的存活率均较高(图2, 表2)。此结果与巴西大西洋森林中3种棕榈科植物的种群统计结果相似(Quitete Portela et al, 2010)。本研究中, 尽管5 ha生境片段中种群数量减少, 但其降低的速度非常缓慢, 而连续森林中种群数量的增加也较慢。这是因为不同生境

表3 不同生境中景东翅子树种群生活史阶段参数的弹性值矩阵

Table 3 Elasticity matrices of life history stage's parameters for *Pterospermum kingtungense* populations in different habitats

生境 Habitat	生活史阶段 Life history stage	幼苗 Seedling	幼树 Sapling	小树 Small tree	亚成树 Subadult tree	成树 Adult tree
5 ha生境片断 5-ha fragmented habitat	幼苗 Seedling	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000
	幼树 Sapling	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000
	小树 Small tree	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000
	亚成树 Subadult tree	0.0000	0.0000	0.0000	<b>0.8889</b>	0.0000
	成树 Adult tree	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.1111
15 ha生境片断 15-ha fragmented habitat	幼苗 Seedling	0.0058	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000
	幼树 Sapling	0.0008	0.0226	0.0000	0.0000	0.0000
	小树 Small tree	0.0000	0.0000	0.0329	0.0000	0.0000
	亚成树 Subadult tree	0.0000	0.0000	0.0000	0.0128	0.0000
	成树 Adult tree	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	<b>0.9242</b>
连续森林 Continuous forest	幼苗 Seedling	0.0050	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000
	幼树 Sapling	0.0102	0.2250	0.0000	0.0000	0.0000
	小树 Small tree	0.0000	0.0102	0.0602	0.0000	0.0000
	亚成树 Subadult tree	0.0000	0.0000	0.0102	0.0629	0.0000
	成树 Adult tree	0.0000	0.0000	0.0000	0.0102	<b>0.5958</b>

中景东翅子树种群的死亡率和种子萌发率均较低,其幼苗幼树的死亡与幼苗补充相互抵消,使种群处于相对平衡状态。

景东翅子树成树和亚成树阶段的存活率对种群增长率( $\lambda$ )的贡献最大,是影响其种群动态的关键生活史阶段。这一结果与其他长寿命树种研究结果一致(如Kwit et al, 2004; Paludo et al, 2016)。15 ha片断森林和连续森林中成树阶段的弹性值均最大(分别达0.9242和0.5958),表明成树阶段是影响种群动态的关键生活史阶段。但连续森林中成树阶段的弹性值不占绝对优势,其幼树阶段也占一定的份额(占0.2352),说明幼树阶段对该种群动态也有一定的调节作用。5 ha片断森林中亚成树阶段的弹性值最大,说明亚成树阶段对该种群的贡献率最大(占总贡献率的88.89%),因而是影响该种群动态的关键生活史阶段。虽然亚成树阶段不具备繁殖能力,但一旦进入到成树阶段后其繁殖行为应当会发生。

本研究结果对于濒危物种的保护具有重要参考作用:(1)尽管生境片断化降低了小片断生境中景东翅子树种群的数量,改变了种群的年龄结构,但其种群还是趋于稳定的,这表明小片断生境在濒危物种保护中也可以起到重要的作用。如果忽视对这些片断生境的保护和管理,那么特定分布在这些生境中的濒危物种局域种群将会丧失。(2)弹性分析表明成树和亚成树阶段是影响种群动态的关键生活史阶段,因此对于大树(包括成树和亚成树)的保护

是极度濒危植物景东翅子树种群维持的关键。最后必须指出,应用Lefkovich矩阵模型的前提是假定不同大小级或生活史阶段间的转移概率是不变的,但由于环境随机性的影响,实际情况并非如此。因此,为了提高种群动态预测的准确性,还需要开展长期及更为深入的研究(如考虑环境的影响等)。

**致谢:** 野外调查工作得到哀牢山无量山国家级自然保护区景东管理局袁小龙、魏启军、鲁成荣,以及护林员罗正文、汪大志、施啟明、施江等同志的大力支持,特此致谢!

## ORCID

袁春明  <https://orcid.org/0000-0001-6914-3921>

## 参考文献

- Aschero V, Morris WF, Vázquez DP, Alvarez JA, Villagra PE (2016) Demography and population growth rate of the tree *Prosopis flexuosa* with contrasting grazing regimes in the Central Monte Desert. *Forest Ecology and Management*, 369, 184–190.
- Bruna EM, Fiske IJ, Trager MD (2009) Habitat fragmentation and plant populations: Is what we know demographically irrelevant? *Journal of Vegetation Science*, 20, 569–576.
- Caswell H (1984) Optimal life histories and age-specific costs of reproduction: Two extensions. *Journal of Theoretical Biology*, 107, 169–172.
- Caswell H (1989) *Matrix Population Models: Construction Analysis and Interpretation*. Sinauer Associates, Sunderland.
- Crone EE, Menges ES, Ellis MM, Bell T, Bierzychudek P,

- Ehrlén J, Kaye TN, Knight TM, Lesica P, Morris WF, Oostermeijer G, Quintana-Ascencio PF, Stanley A, Ticktin T, Valverde T, Williams JL (2011) How do plant ecologists use matrix population models? *Ecology Letters*, 14, 1–8.
- Crouse DT, Crowder LB, Caswell H (1987) A stage-based population model for loggerhead sea turtles and implications for conservation. *Ecology*, 68, 1412–1423.
- de Kroon H, Plaisier A, van Groenendael J, Caswell H (1986) Elasticity: The relative contribution of demographic parameters to population growth rate. *Ecology*, 67, 1427–1431.
- de Kroon H, van Groenendael J, Ehrlén J (2000) Elasticities: A review of methods and model limitations. *Ecology*, 81, 607–618.
- Ewers RM, Didham RK (2006) Confounding factors in the detection of species responses to habitat fragmentation. *Biological Reviews*, 81, 117–142.
- Heppell SS, Pfister CA, de Kroon H (2000) Elasticity analysis in population biology: Methods and applications. *Ecology*, 81, 605–606.
- Hu YJ, Wang SS (1988) A matrix model of population growth of dominant tropical rain forest species *Vatica hainanensis* in Hainan Island. *Acta Ecologica Sinica*, 8, 104–110. (in Chinese with English abstract) [胡玉佳, 王寿松 (1988) 海南岛热带雨林优势种——青梅种群增长的矩阵模型. *生态学报*, 8, 104–110.]
- Huenneke LF, Marks PL (1987) Stem dynamics of the shrub *Alnus incana* ssp. *rugosa*: Transition matrix models. *Ecology*, 68, 1234–1242.
- Kwit C, Horvitz CC, Platt WJ (2004) Conserving slow-growing, long-lived tree species: Input from the demography of a rare understory conifer, *Taxus floridana*. *Conservation Biology*, 18, 432–443.
- Laurance WF, Delamônica P, Laurance SG, Vasconcelos HL, Lovejoy TE (2000) Rainforest fragmentation kills big trees. *Nature*, 404, 836.
- Lefkovich LP (1965) The study of population growth in organisms grouped by stages. *Biometrics*, 21, 1–18.
- Leslie PH (1945) On the use of matrices in certain population mathematics. *Biometrics*, 33, 183–212.
- Lin YH, He XB, Tian QJ, Hu WY, Chen L, He P (2011) Numeric dynamics of endangered plant *Euonymus chloranthoides* populations after habitat fragmentation. *Bulletin of Botanical Research*, 31, 443–450. (in Chinese with English abstract) [林永慧, 何兴兵, 田启建, 胡文勇, 陈玲, 何平 (2011) 生境破碎化后濒危植物缙云卫矛种群的数量动态. *植物研究*, 31, 443–450.]
- Luo ZH, Xie YN, Lu ZJ, Luo YY, Luo Y, Wang BY (2011) Survey on populations and distribution of *Pterospermum kingtungense* in Jingdong County of Yunnan Province. *Journal of West China Forestry Science*, 40(4), 41–47. (in Chinese with English abstract) [罗忠华, 谢有能, 卢宗菊, 罗有勇, 罗尧, 王博轶 (2011) 景东翅子树的居群结构及分布动态研究. *西部林业科学*, 40(4), 41–47.]
- Melo FPL, Arroyo-Rodríguez V, Fahrig L, Martínez-Ramos M, Tabarelli M (2013) On the hope for biodiversity-friendly tropical landscapes. *Trends in Ecology and Evolution*, 28, 462–468.
- Morris WF, Doak DF (2002) *Quantitative Conservation Biology: Theory and Practice of Population Viability Analysis*. Sinauer Associates, Sunderland, MA.
- Paludo GF, Lauterjung MB, dos Reis MS, Mantovani A (2016) Inferring population trends of *Araucaria angustifolia* (Araucariaceae) using a transition matrix model in an old-growth forest. *Southern Forests*, 78, 137–143.
- Quitete Portela RdC, Bruna EM, Santos FAM (2010) Demography of palm species in Brazil's Atlantic forest: A comparison of harvested and unharvested species using matrix models. *Biodiversity and Conservation*, 19, 2389–2403.
- Silvertown J, Franco M, Pisanty I, Mendoza A (1993) Comparative plant demography—Relative importance of life-cycle components to the finite rate of increase in woody and herbaceous perennials. *Journal of Ecology*, 81, 465–476.
- Stubben CJ, Milligan BG (2007) Estimating and analyzing demographic models using the popbio package in R. *Journal of Statistical Software*, 22(11), 1–23.
- You HM, Koike F (2011) Population dynamics of *Oxalis griffithii* using the Lefkovich matrix model. *Journal of Zhejiang A & F University*, 28(1), 66–71. (in Chinese with English abstract) [尤海梅, 小池文人 (2011) 基于Lefkovich矩阵模型的山酢浆草种群动态分析. *浙江农林大学学报*, 28(1), 66–71.]
- Yuan CM, Sima YK, Geng YF, Hao JB, Mao YL, Wei DK, He QJ (2011) Population distribution, age structure and its dynamics feature of endangered species *Pterospermum kingtungense*. *Journal of Northeast Forestry University*, 39(5), 15–16, 33. (in Chinese with English abstract) [袁春明, 司马永康, 耿云芬, 郝佳波, 毛云玲, 魏大坤, 何琪金 (2011) 濒危植物景东翅子树种群的分布、年龄结构及其动态特征. *东北林业大学学报*, 39(5), 15–16, 33.]
- Yuan CM, Sima YK, Geng YF, Hao JB, Mao YL, Luo ZH, Lu CR, Yuan DC (2012) Sprouting traits of endangered plant *Pterospermum kingtungense*. *Journal of Northeast Forestry University*, 40(3), 113–114, 122. (in Chinese with English abstract) [袁春明, 司马永康, 耿云芬, 郝佳波, 毛云玲, 罗忠华, 鲁成荣, 袁德财 (2012) 濒危植物景东翅子树的萌生特征. *东北林业大学学报*, 40(3), 113–114, 122.]
- Yuan CM, Zhang SS, Yang GP, Chen J, Geng YF, Li XS, Yang WZ (2021) Effects of habitat fragmentation on the demography of the critically endangered tree *Pterospermum kingtungense* (Sterculiaceae) in Yunnan, China. *Tropical Ecology*, 62, 27–33.
- Zhang DY, Jiang XH (1999) Progress in studies of genetic diversity and conservation biology of endangered plant species. *Chinese Biodiversity*, 7, 31–37. (in Chinese with English abstract) [张大勇, 姜新华 (1999) 遗传多样性与濒危植物保护生物学研究进展. *生物多样性*, 7, 31–37.]

(责任编辑: 臧润国 责任编辑: 黄祥忠)



•研究报告•

# 基于枝条木材密度分级的鼎湖山南亚热带常绿阔叶林树高曲线模型

张剑坛<sup>1,2,3</sup>, 李艳朋<sup>4</sup>, 张入匀<sup>5</sup>, 倪云龙<sup>1,2,3</sup>, 周文莹<sup>1,2,3</sup>, 练琚愉<sup>1,2,6\*</sup>, 叶万辉<sup>1,2,6</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; 4. 中国林业科学研究院热带林业研究所森林生态研究中心, 广州 510520; 5. 华东师范大学生态与环境科学学院, 上海 200241; 6. 南方海洋科学与工程广东省实验室(广州), 广州 511458

**摘要:** 如何便捷准确地测量树高一直是林学及群落生态学所关心的问题。由于木材密度与树木生长密切相关, 因此基于木材密度建立树高曲线模型能够为测量树高提供新的方法。本文以鼎湖山南亚热带常绿阔叶林1.44 ha塔吊样地内119个物种的4,032个个体为研究对象, 利用树高、胸径和木材密度数据来探究基于枝条木材密度分级的树高曲线模型。首先, 对个体进行随机抽样, 将其划分为建模样本(占总样本量的70%)和检验样本(占总样本量的30%), 并通过聚类分析将所有个体的木材密度划分为4级。其次, 基于建模样本利用常见的5种理论生长方程(Richards、Korf、Logistic、Gompertz和Weibull方程)对不同分级建立树高-胸径模型; 基于检验样本检验模型精度, 并确定各分级的最适模型。最后, 构建基于物种分类的树高曲线模型, 并比较其与木材密度分级模型的差异。结果表明: 基于木材密度分级的模型, 各分级小组检验样本的平均绝对误差(MAE)和均方根误差(RMSE)最小值所对应的模型类型与建模样本结果一致, 确定Gompertz模型和Weibull模型为鼎湖山南亚热带常绿阔叶林最适树高模型类型。比较基于木材密度分级的模型与基于物种分类的模型, 发现二者的MAE、RMSE指数差异小。综上, 基于木材密度分级的树高曲线模型对树高估测精度高, 使用方便, 为树高预测提供了新方法, 可以更好服务森林调查等生产实践。

**关键词:** 植物功能性状; 木材密度分级; 理论生长方程; 非线性回归; 树高-胸径模型

张剑坛, 李艳朋, 张入匀, 倪云龙, 周文莹, 练琚愉, 叶万辉 (2021) 基于枝条木材密度分级的鼎湖山南亚热带常绿阔叶林树高曲线模型. 生物多样性, 29, 456–466. doi: 10.17520/biods.2020369.

Zhang JT, Li YP, Zhang RY, Ni YL, Zhou WY, Lian JY, Ye WH (2021) Height-diameter models based on branch wood density classification for the south subtropical evergreen broad-leaved forest of Dinghushan. Biodiversity Science, 29, 456–466. doi: 10.17520/biods.2020369.

## Height-diameter models based on branch wood density classification for the south subtropical evergreen broad-leaved forest of Dinghushan

Jiantan Zhang<sup>1,2,3</sup>, Yanpeng Li<sup>4</sup>, Ruyun Zhang<sup>5</sup>, Yunlong Ni<sup>1,2,3</sup>, Wenying Zhou<sup>1,2,3</sup>, Juyu Lian<sup>1,2,6\*</sup>, Wanhui Ye<sup>1,2,6</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

4 Forest Ecology Research Center, Research Institute of Tropical Forestry, Chinese Academy of Forestry, Guangzhou 510520

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

6 Southern Marine Science and Engineering Guangdong Laboratory (Guangzhou), Guangzhou 511458

### ABSTRACT

**Aims:** Knowing how to measure tree height conveniently and accurately has always been a concern for the fields of

收稿日期: 2020-09-19; 接受日期: 2020-11-05

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)、南方海洋科学与工程广东省实验室(广州)人才团队引进重大专项(GML2019ZD0408)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

forestry and community ecology. Since wood density is closely related with tree growth, building a tree height curve model based on wood density could provide a new method for measuring tree height. This method would provide data support for vegetation investigation of forest dynamics plots and exploration of spatial differences in the radial and vertical distribution of community species resources.

**Methods:** Here, we explored tree height using a curve model based on branch wood density classification using tree height data, diameter at breast height (DBH), and wood density of 4,032 individuals belonging to 119 species in a 1.44 ha plot in a south subtropical evergreen broad-leaved forest in Dinghushan (DHS). First, we randomly sampled individuals, and divided them into model development (70% of the total sample size) and model validation (30% of the total sample size). We then classified wood density of all individuals into one of several categories using a cluster analysis. Second, we built a tree height-DBH model for different classifications based on modeling samples using five common theoretical growth equations (Richards, Korf, Logistic, Gompertz and Weibull equations). We estimated the fitting accuracy using the root mean squared error (RMSE) and Akaike information criterion (AIC). A smaller RMSE index and AIC index indicated the best fitting effect. Third, we determined the most optimal models based on the one model with the smallest mean average absolute error (MAE) and RMSE index. Finally, we established tree height curve models using species classification and compared the differences between models based on wood density and species classifications using the MAE index and RMSE index.

**Result:** Results suggest that when the classification order of cluster analysis was 4, the SSI (simple structure index) value was the largest, so the individual wood density of the plot was unevenly divided into four categories: [0.06, 0.31), [0.31, 0.45), [0.45, 0.57), and [0.57, 0.82]. There was little difference when fitting the five equations and all the parameter values were extremely significant. Models based on wood density classification corresponding to the MAE index and RMSE index were consistent with the results of the modeling samples. The Gompertz equation and Weibull equation were selected as the optimal tree height models and the Weibull equation had the highest frequency equation for the DHS plot. Moreover, when comparing models based on wood density classification with species classification, the MAE and RMSE indices of the two models in 17 species were less different. In addition, since the estimation accuracy of models based on wood density classification and species classification was low, the tree height of *Caryota maxima*, *Schima superba* and *Castanea henryi* was hardly to be estimated.

**Conclusions:** The tree height curve model based on wood density classification has a well-fitting effect and high estimation accuracy. It is also more convenient and generally used than the species classification model, which can realize the establishment of tree height curve models for many species easily. What's more, models based on wood density classification directly reflect plant response to the environment from a mechanistic perspective, and represents the ecological trade-off among individuals with different wood densities in the vertical growth of trees. In summary, this model based on wood density classification provides a new method for tree height prediction and can better serve production practices such as forest surveys and help with understanding scientific issues.

**Key words:** plant functional traits; wood density classification; theoretical growth equations; nonlinear regression analysis; height-diameter model

树木生长量表征着个体水平在一定时间内的增长量, 其中树高和胸径是衡量树木生长的两个重要指标(Bowman et al, 2013)。树高反映了树木在垂直梯度上对光照竞争能力的大小, 而胸径与树木的机械支撑和吸水能力相关, 并且树高和胸径之间存在密切的异速生长关系(Aiba & Kohyama, 1996; King, 1996)。森林生物量的反演是当今生态学和全球变化研究的热点问题之一(Houghton, 2005; 汤萃文等, 2010)。研究表明, 地上生物量与树高因子紧密相关(贺鹏等, 2020), 因此, 可通过建立胸径、树高与树木生物量之间的异速生长关系来估算生物量(石玉立等, 2014)。在野外调查过程中, 利用胸径尺或生长环可以对树木的胸径进行测量或长期监

测, 并获得相对精确的数据。相较胸径而言, 树高的测量既费时耗力又不精确。目前森林调查中树高的获取方法主要包括目测法、测高器法、遥感法以及模型预估法等(van Leeuwen & Nieuwenhuis, 2010; 刘发林等, 2011; Adamec & Drápela, 2016)。目测法主要根据测量人员的经验进行估测, 该方法的缺点是主观性强且误差大; 测高器法尽管理论上能较准确地获得树高, 但在实际操作中往往受到林分过密或地形等因素的限制而不便于操作。因此, 如何获取精度较高的树高数据一直都是林学和生态学领域亟待解决的问题之一。

近几十年来, 科研人员已经建立了多种树高曲线模型, 并通过实测的胸径数据对树高进行间接估

算。对于树高曲线模型的研究,最常见的方法是基于物种进行分类,然后对二次函数、幂函数等经验方程或Richards、Korf、Logistic等理论生长方程进行回归拟合,最后选择最适方程(Liu et al, 2008; 徐悦等, 2008; 陈飞鹏等, 2012)。然而基于物种分类的模型通常都较为复杂,适用范围有限,不仅难以参数化,并且需要大量数据支持(Garrard et al, 2013; Weiss et al, 2014)。除了基于物种进行分类外,基于亲缘关系分类(Aiba & Kohyama, 1996; 张瑜和贾黎明, 2013; 李明华和肖舜祯, 2019)以及林分类型分类(朱永红和翁国庆, 2000; Feldpausch et al, 2011; Vibrans et al, 2015)的树高曲线模型也得到了较好的应用。因此,选择合适的对象构建树高曲线模型,可为森林中树高的精准获取提供一条便捷且有效的途径(Mehtätalo, 2004)。

为提高树高模型的预测精度,研究人员将立地条件、林分密度和林分结构等因素纳入模型当中,并通过建立混合模型来提高拟合精度(Sharma & Parton, 2007; Meng et al, 2008; 赵俊卉等, 2009)。曹美等(2019)利用主成分分析法确定影响隆林县油茶(*Camellia oleifera*)林分布的主要立地因子为土壤类型、坡度、地貌和坡向,从而构建了不同立地类型的油茶树高生长模型。但在实际的野外调查过程中通常难以获取物种在不同地区的立地条件,因此李海奎和法蕾(2011)采用树高分级方法建立了比较适用的全国主要树种树高模型。此外,研究人员发现植物功能性状(plant functional traits)可以有效表征植物的存活、生长、繁殖以及死亡等生态策略(刘晓娟和马克平, 2015),例如树高、比叶面积和冠层结构与植物邻体之间的竞争能力有关(Westoby et al, 2002; 贺鹏程和叶清, 2019);植物生长速率与木材密度(wood density, WD)呈负相关(Poorter et al, 2010);木材密度与存活率和个体寿命呈正相关,而与最大树高呈负相关(Martínez-Cabrera et al, 2011),同时,研究还发现基于植物功能性状建立的模型通常可以简化模型的参数化工作,且具有更好的普适性,因此将其纳入分析可能有助于构建更为精确、普适的树高曲线模型(Zakharova et al, 2019)。

本研究以鼎湖山南亚热带常绿阔叶林1.44 ha塔吊样地(以下简称塔吊样地)内的4,032个个体为研究对象,通过测量个体水平的木材密度性状,探究了基于木材密度分级建立树高曲线模型的可行性,

并比较了其与基于物种分类构建的树高曲线模型的差异性,试图为森林动态监测样地的植被调查以及群落物种资源径向与垂直分配的空间差异研究提供数据支撑。

## 1 材料与方法

### 1.1 研究区域概况

鼎湖山塔吊样地位于广东省肇庆市鼎湖山国家级自然保护区内(23°09′–23°11′N, 112°30′–112°33′E),面积为1.44 ha (120 m × 120 m)。该区属南亚热带湿润型季风气候,年平均温度20.9℃,年平均降水量1,927 mm,年均蒸发量1,115 mm,年均相对湿度80.3%,样地植被类型为南亚热带常绿阔叶林(黄忠良等, 1998; 叶万辉等, 2008)。

鼎湖山森林塔吊的独立起升高度为54.4 m,吊臂最大工作半径为60.0 m,旋转一周可覆盖的样地面积超过1.0 ha (张入匀等, 2019)。参照美国史密森热带森林研究中心(Center for Tropical Forest Science, CTFS)的调查技术规范(Condit, 1998), 2014年10月完成了对塔吊样地内所有胸径 ≥ 1.0 cm的木本植物的调查,测量并记录了每个植株的树号、胸径、树高、生长状态以及相对于样地起始点的坐标等。该样地于2018年11月完成第一次复查工作,在复查过程中,胸径数据由胸径尺实测获得,树高则利用林冠塔吊和测高杆对样地内每个个体的高度进行了准确测量。具体方法为:对于高度较低的树木利用测高杆直接测量;对于难以用测高杆直接测量的高树,则利用塔吊吊篮在森林林冠层之上用皮尺向下进行垂直测量,并记录该树树冠顶部到根部的高度,作为该树的树高(桂旭君等, 2019)。第一次复查结果显示,塔吊样地在本次调查期间的新增及死亡个体分别为1,890个和393个,目前共有存活植株4,484个,隶属于48科91属122种。本研究采用的是第一次复查数据。

### 1.2 木材密度测量

Swenson和Enquist (2008)研究表明,枝条木材密度与茎木材密度呈高度相关。因此,为了避免取样对样地内树木个体造成大的破坏,本研究选择以枝条木材密度作为测量对象。2018年12月,对样地内的所有个体进行枝条取样以获得枝条木材密度。由于个别高树位于塔吊作业范围外,不能保证树高的精准获取,加之部分个体处于濒死或叶片稀少等

状态,因而无法对它们的枝条进行采集,所以最终仅采集了119种树木4,032个个体的枝条样品。每个个体剪取成熟的枝条,然后将其剪成6 cm长的小段,并选取大小相近的5个小段作为木材密度的测量样本。先采用排水法(Cornelissen et al, 2003)测定木材体积,然后将枝条样本放入70℃烘箱中烘干至少96 h,直至恒重,测量枝条样本干重;枝条干重与枝条体积之比即为枝条木材密度(g/cm<sup>3</sup>)。

### 1.3 数据分析

#### 1.3.1 模型选择

本文选择了常见的Richards、Korf、Logistic、Gompertz和Weibull 5种理论生长模型作为树高曲线候选模型(表1)。对于林木生长模型来说, Richards模型的应用最广,不仅形式灵活多样,而且也具有广泛的适应性(Richards, 1959)。Gompertz模型和Logistic模型被提出的时间最早,且最早用于描述种群的增长及分布问题; Gompertz模型是Richards模型的特殊形式,而Logistic模型的S型曲线由于能够体现自然界大量事物的变化规律且具有良好的预测精度,因而应用较为广泛(段爱国和张建国, 2013)。此外, Korf模型和Weibull模型在构建树高生长模型方面也取得了较好的效果(Mehtätalo, 2004; Ng'Andwe等, 2019)。

#### 1.3.2 木材密度分级

以往的研究表明植物生长速率与木材密度呈负相关关系(Poorter et al, 2010), 因此, 首先对木材密度进行分级处理, 进而获得不同木材密度等级下的树高关系。对塔吊样地内4,032个个体的木材密度进行K均值聚类分析, 以获得木材密度分级数和各分级的密度范围。本文采用ssi指数(simple structure index)判断确定最佳分类数。通常情况下, ssi值最大时对应的分类数为最佳分类组数(Dolnicar et al,

表1 5种候选树高-胸径曲线模型。H为树高; D为胸径; a, b, c为参数。

Table 1 Five kinds of height-diameter models. H, Tree height; D, Diameter at breast height; a, b and c are parameters.

序号 No.	模型类型 Model types	模型表达式 Model forms
1	Richards	$H = a \times (1 - e^{-b \times D})^c$
2	Korf	$H = a \times (e^{-b \times D^c})$
3	Logistic	$H = a / (1 + b \times e^{-c \times D})$
4	Gompertz	$H = a \times (e^{-b \times e^{-(c \times D)}})$
5	Weibull	$H = a \times (1 - e^{-b \times D^c})$

1999)。将最佳分类组数代入K均值聚类法中, 进而得出每一级的木材密度范围; 最后再根据每个个体木材密度的大小, 将样地内4,032个个体划分到相应的层级之中。

#### 1.3.3 建立树高曲线模型

对所有个体通过随机无放回抽样划分为拟合样本(70%)和检验样本(30%), 通过非线性回归模型将拟合样本应用于5种候选模型, 进而得到不同分级区间对应的树高曲线模型。模型拟合精度通过均方根误差(root mean squared error, RMSE)和赤池信息准则(Akaike information criterion, AIC)判断; 其中, RMSE和AIC越小, 模型拟合效果越好。具体计算公式如下:

$$RMSE = \sqrt{\frac{1}{n} \sum_{i=1}^n (y_i - \hat{y}_i)^2} \quad (1)$$

$$AIC = 2k - 2\ln(L) \quad (2)$$

式中,  $n$ 为拟合样本量,  $y_i$ 和 $\hat{y}_i$ 分别为第*i*个真实值和预测值,  $k$ 为参数数量,  $L$ 为似然函数。

#### 1.3.4 树高曲线模型检验

将检验样本的胸径数据应用于各分级区间模型中, 得到树高预测值。通过比较真实值与预测值的差异判断模型模拟的精确度。模型检验通过平均绝对误差(mean absolute error, MAE)和RMSE判断, MAE和RMSE值越小, 说明模型预估精度越好, 最终确定各分级区间的最佳树高模型。具体公式如下:

$$MAE = \frac{1}{m} \sum_{j=1}^m |y_j - \hat{y}_j| \quad (3)$$

式中,  $m$ 为检验样本量,  $y_j$ 和 $\hat{y}_j$ 分别为第*j*个真实值和预测值。

#### 1.3.5 基于物种分类的树高曲线模型

为了保证基于物种分类的树高曲线模型的分析功效, 首先筛选出塔吊样地建模样本中个体数大于50的17个物种, 然后利用上述5种候选模型对每个物种进行树高-胸径关系建模, 最后根据RMSE和AIC值确定每个物种的最佳模型。此外, 为了比较其与基于木材密度分级构建的树高曲线模型的差异, 在前文已确定的各分级区间最佳树高模型基础上, 本文还对筛选出的物种构建了基于木材密度分级的树高曲线模型, 并通过计算MAE和RMSE指数探究两种方法的差异。

本研究所有数据分析与绘图均在R 3.6.2中完



成。主要使用了R软件的vegan包(Oksanen et al, 2019)、stats包和ggplot2包(Wickham, 2016)。

## 2 结果

### 2.1 木材密度分级划分

由图1可知, 划分级数为4时, ssi指数值最大。因此, 确定木材密度最优划分级数为4级, 即可将塔吊样地个体木材密度划分为4级, 木材密度( $\text{g}/\text{cm}^3$ )范围由低到高依次为[0.06, 0.31)、[0.31, 0.45)、[0.45, 0.57)和[0.57, 0.82] (表2)。

### 2.2 各分级区间最适树高曲线模型

在4个分级小组中, 5种方程类型拟合结果差异较小, 所有的参数值均极显著。在各分级小组中, 依据RMSE和AIC值均最小的评价标准, 选定I、II、III、IV组的最适模型类型分别为Weibull模型、Weibull模型、Gompertz模型和Weibull模型(表3)。

利用检验样本验证模型的精度发现, I、II和IV组Weibull模型的MAE和RMSE值在5种模型中最小

(表3), 表明Weibull模型在这3个等级区间内预估精度最好, Weibull模型为I、II、IV组的最适模型类型; III组Gompertz模型的MAE和RMSE值在5种模型中最小(表3), 表明Gompertz模型在第III组中预估精度最好, Gompertz模型为III组最适模型类型。综上, 本文最适树高模型有两种: 第III组的最适模型类型为Gompertz模型, I、II和IV组的最适模型均为Weibull模型(表3)。

各分级区间中, 真实值在模型拟合曲线上均匀分布, 较好地拟合了数据的分布和变化趋势(图2)。综上, 建立了鼎湖山南亚热带常绿阔叶林基于木材密度分级的树高曲线模型(表2)。

### 2.3 与基于物种分类的树高曲线模型比较

在17个物种中, 两种方法的MAE和RMSE值差异总体小, 而鱼尾葵(*Caryota maxima*)、木荷(*Schima superba*)和锥栗(*Castanea henryi*) 3个物种基于两种方法构建的模型MAE值均大于1.6, 且RMSE值均大于2.2, 表明对于这3个物种, 两种模型的预估值

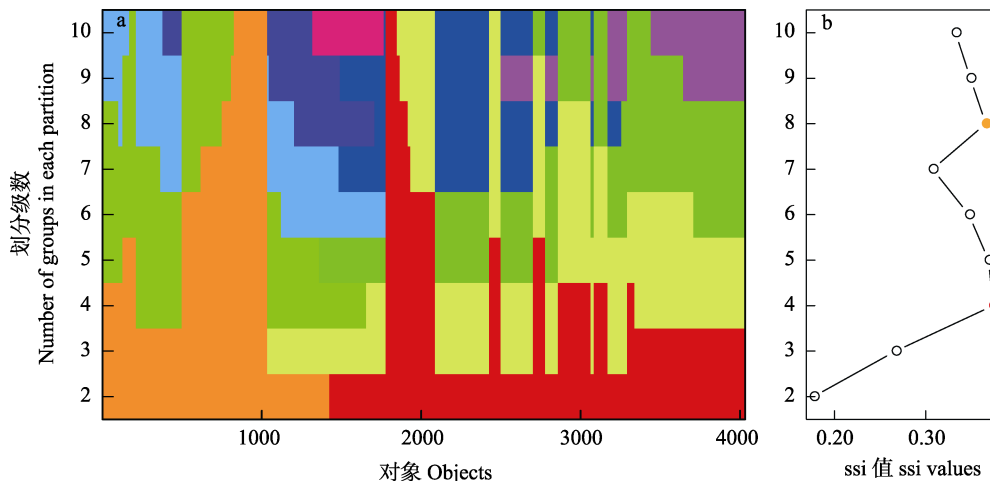


图1 木材密度分级最优分级组数判断指标。(a)表示每个对象在不同分级情况下的归属, 一种颜色代表一个分级组; (b)展示了不同分级组数对应的ssi值大小。

Fig. 1 The judgment index partitioning optimal groups of wood density classification. (a) The groups that each object is categorized with different conditions and different groups were distinguished by different colors; (b) The value of simple structure index (ssi) for different number of groups.

表2 基于木材密度分级的树高曲线模型。H为树高, D为胸径。

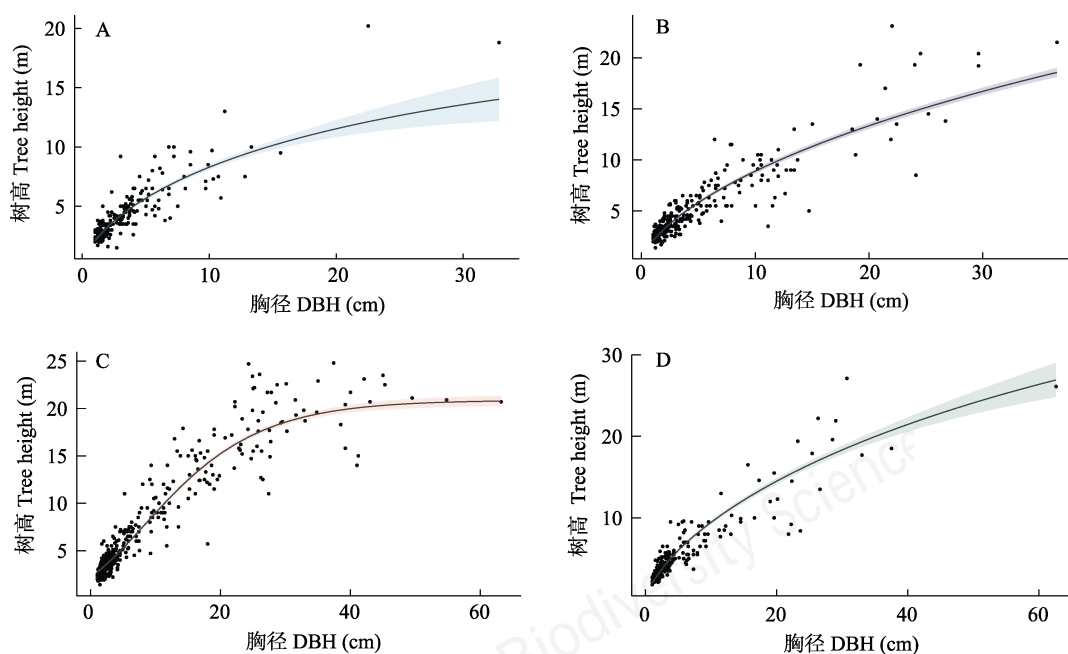
Table 2 Height-diameter models based on wood density classification. H, Tree height; D, Diameter at breast height.

组别 Groups	木材密度范围 Wood density ranges ( $\text{g}/\text{cm}^3$ )	个体数 No. of individuals	胸径范围 D ranges (cm)	树高范围 Tree height ranges (m)	模型表达式 Model expressions
I	[0.06, 0.31)	747	[1.0, 32.8]	[1.5, 21.5]	$H = 20.100 \times (1 - e^{-0.111 \times D^{0.680}})$
II	[0.31, 0.45)	908	[1.0, 47.8]	[1.4, 25.7]	$H = 54.000 \times (1 - e^{-0.040 \times D^{0.656}})$
III	[0.45, 0.57)	1,577	[1.0, 66.0]	[1.4, 27.1]	$H = 20.890 \times e^{-2.257 \times e^{(-0.098 \times D)}}$
IV	[0.57, 0.82]	800	[1.0, 62.6]	[1.6, 27.1]	$H = 51.700 \times (1 - e^{-0.040 \times D^{0.704}})$

**表3** 不同木材密度分级区间树高曲线模型的拟合与检验。**AIC**: 赤池信息准则; **MAE**: 平均绝对误差; **RMSE**: 均方根误差。\*\*\*,  $P < 0.001$ .

Table 3 The fitting and validation results of tree height curve model in different wood density grading ranges. AIC, Akaike information criterion; MAE, Mean absolute error; RMSE, Root mean squared error. \*\*\*,  $P < 0.001$ .

组别 Group	样本数 Sample site		模型 Model	参数 Parameter			拟合精度 Fitting accuracy		预估精度 Prediction accuracy		最适模型 Optimal model
	拟合 Fitting	检验 Validation		a	b	c	RMSE	AIC	MAE	RMSE	
I	504	204	Richards	13.300***	0.068***	0.680***	1.070	1,503.427	0.796	1.313	Weibull
			Korf	27.100***	2.689***	0.349***	1.098	1,529.476	0.821	1.338	
			Logistic	12.168***	4.165***	0.232***	1.069	1,502.340	0.844	1.334	
			Gompertz	13.370***	1.841***	0.141***	1.056	1,489.855	0.814	1.281	
			Weibull	20.100***	0.111***	0.680***	1.055	1,489.608	0.783	1.250	
II	637	283	Richards	34.200***	0.013***	0.648***	1.537	2,357.280	0.966	1.532	Weibull
			Korf	99.700***	4.112***	0.241***	1.621	2,430.865	1.052	1.598	
			Logistic	20.517***	6.009***	0.132***	1.575	2,394.034	1.075	1.571	
			Gompertz	21.977***	2.140***	0.078***	1.532	2,359.453	1.013	1.529	
			Weibull	54.000***	0.040***	0.656***	1.531	2,358.118	0.960	1.520	
III	1,095	476	Richards	26.816***	0.030***	0.759***	1.753	4,344.796	1.071	1.689	Gompertz
			Korf	163.700***	4.627***	0.216***	1.788	4,388.426	1.132	1.735	
			Logistic	19.723***	6.575***	0.160***	1.796	4,398.290	1.126	1.702	
			Gompertz	20.890***	2.257***	0.098***	1.746	4,335.966	1.043	1.655	
			Weibull	28.980***	0.065***	0.796***	1.758	4,350.653	1.077	1.693	
IV	587	243	Richards	33.700***	0.018***	0.697***	1.401	2,069.142	1.030	1.639	Weibull
			Korf	83.600***	3.979***	0.271***	1.504	2,152.666	1.133	1.729	
			Logistic	21.793***	6.432***	0.139***	1.488	2,140.307	1.107	1.727	
			Gompertz	23.945***	2.236***	0.080***	1.422	2,087.314	1.059	1.663	
			Weibull	51.700***	0.040***	0.704***	1.394	2,063.593	1.025	1.624	



**图2** 四组木材密度分级区间模型拟合曲线。图A、B、C、D木材密度分别为[0.06, 0.31]、[0.31, 0.45]、[0.45, 0.57]和[0.57, 0.82]。阴影部分为95%置信区间范围。

Fig. 2 Four groups of wood density grading interval model fitting curve and original data distribution diagram. Figure A, B, C and D represent the interval of wood density [0.06, 0.31], [0.31, 0.45], [0.45, 0.57], [0.57, 0.82], respectively. The shaded part represent the 95% confidence interval.

均与真实值相差较大, 预估精度较低(表4)。因此, 基于木材密度分级模型的预估精度与基于物种分类的模型相当。

### 3 讨论

#### 3.1 木材密度分级模型为树高预测提供了新方法

本研究发现, 基于木材密度分级的树高曲线模型能为树高预测提供新方法。通过聚类分析将木材密度划分为4级, 基于木材密度分级方法构建模型, 将个体在不同分级范围中匹配相应的树高模型, 反映物种在个体水平的生长状态; 而模型的RMSE和AIC值均较小(表3), 说明基于分级方法能够较好地提高模型的拟合精度(李海奎和法蕾, 2011; 李杰, 2019)。本研究中最适树高模型的类型为Gompertz模型和Weibull模型, 这两种类型的数学函数特性有所不同, Gompertz模型以生长年龄的指数形式表示树木的相对生长率, Weibull模型以生长年龄指数与幂函数的混合形式表示树木的相对生长率(段爱国和张建国, 2013)。Yang等(1978)曾发现Weibull模型

的精度高于Gompertz模型, Ng'Andwe等(2019)利用Weibull模型发展建立了适用于赞比亚思茅松(*Pinus kesiya*)的树高-胸径生长模型, 得到各模型中的最佳效果, 而本文中Weibull模型作为最佳树高模型出现频次最高, 也表明该方程具有更好的拟合效果。

#### 3.2 木材密度分级模型比物种分类模型更具普适性

目前, 研究人员对树高-胸径关系的研究多基于物种分类构建模型, 尽管这种方法的精度较高, 但在复杂的混合林分中, 林木的生长情况呈现多样化现象, 导致树高曲线拟合难度增大, 其适用性和精确性也有待完善(雷相东和李希菲, 2003; 庄崇洋等, 2017)。本研究对鼎湖山南亚热带常绿阔叶林塔吊样地内17个物种分别建立树高曲线模型, 发现建模过程复杂, 而且因受到样本个体数的限制, 导致其余102个物种难以构建合适的树高模型。而基于木材密度分级的模型预估精度与物种分类模型相当, 且能够快速实现多个物种树高曲线模型的建立。因此, 木材密度分级模型比物种分类模型具有更好的普适性。

表4 个体数大于50的17个物种基于物种分类模型和木材密度分级模型的差异。H为树高, D为胸径; MAE: 平均绝对误差; RMSE: 均方根误差。

Table 4 Differences between species classification model and wood density classification model of 17 species with more than 50 individuals. H, Tree height, D, Diameter at breast height; MAE, Mean absolute error; RMSE, Root mean squared error.

物种 Species	基于物种分类模型 Model based on species classification				基于木材密度分级模型 Model based on wood density classification			
	模型表达式 Model expressions	MAE	RMSE	模型表达式 Model expressions	MAE	RMSE		
白楸 <i>Mallotus paniculatus</i>	$H = 18.621 \times e^{-1.727 \times e^{(-0.088 \times D)}}$	0.805	1.198	$H = 54.000 \times (1 - e^{-0.040 \times D^{0.656}})$	0.961	1.323		
橄榄 <i>Canarium album</i>	$H = 20.194 \times e^{-2.230 \times e^{(-0.115 \times D)}}$	0.677	0.979	$H = 20.100 \times (1 - e^{-0.111 \times D^{0.680}})$	0.950	1.705		
黄杞 <i>Engelhardia roxburghiana</i>	$H = 22.881 \times (1 - e^{-0.118 \times D^{0.774}})$	0.678	0.992	$H = 54.000 \times (1 - e^{-0.040 \times D^{0.656}})$	1.418	1.795		
假苹婆 <i>Sterculia lanceolata</i>	$H = 12.486 \times e^{-1.837 \times e^{(-0.144 \times D)}}$	0.565	0.839	$H = 54.000 \times (1 - e^{-0.040 \times D^{0.656}})$	0.611	0.960		
九节 <i>Psychotria asiatica</i>	$H = 4.063 / (1 + 1.628 \times e^{-0.471 \times D})$	0.312	0.482	$H = 20.890 \times e^{-2.257 \times e^{(-0.098 \times D)}}$	0.848	0.927		
鬃荆 <i>Castanopsis fissa</i>	$H = 9.203 \times (1 - e^{-0.177 \times D})^{0.742}$	0.585	0.823	$H = 20.890 \times e^{-2.257 \times e^{(-0.098 \times D)}}$	0.934	1.567		
罗伞树 <i>Ardisia quinquegona</i>	$H = 7.523 / (1 + 4.178 \times e^{-0.637 \times D})$	0.454	0.593	$H = 51.700 \times (1 - e^{-0.040 \times D^{0.704}})$	0.497	0.648		
蒲桃 <i>Syzygium jambos</i>	$H = 11.534 / (1 + 4.412 \times e^{-0.242 \times D})$	0.718	1.030	$H = 51.700 \times (1 - e^{-0.040 \times D^{0.704}})$	1.050	1.616		
肉实树 <i>Sarcosperma laurinum</i>	$H = 12.527 \times e^{-1.966 \times e^{(-0.159 \times D)}}$	0.386	0.532	$H = 54.000 \times (1 - e^{-0.040 \times D^{0.656}})$	0.460	0.678		
水同木 <i>Ficus fistulosa</i>	$H = 9.300 \times (1 - e^{-0.204 \times D^{0.881}})$	0.560	0.749	$H = 20.100 \times (1 - e^{-0.111 \times D^{0.680}})$	0.674	0.873		
鱼骨木 <i>Canthium dicoccum</i>	$H = 15.121 \times e^{-2.057 \times e^{(-0.215 \times D)}}$	1.109	1.516	$H = 51.700 \times (1 - e^{-0.040 \times D^{0.704}})$	1.527	1.951		
鱼尾葵 <i>Caryota maxima</i>	$H = 32.827 / (1 + 8.650 \times e^{-0.090 \times D})$	1.881	2.563	$H = 54.000 \times (1 - e^{-0.040 \times D^{0.656}})$	2.572	3.412		
木荷 <i>Schima superba</i>	$H = 20.978 / (1 + 5.011 \times e^{-0.131 \times D})$	2.020	2.694	$H = 20.890 \times e^{-2.257 \times e^{(-0.098 \times D)}}$	2.055	2.724		
黄果厚壳桂 <i>Cryptocarya concinna</i>	$H = 8.149 / (1 + 4.416 \times e^{-0.604 \times D})$	0.481	0.710	$H = 20.890 \times e^{-2.257 \times e^{(-0.098 \times D)}}$	0.691	1.066		
鹅掌柴 <i>Schefflera heptaphylla</i>	$H = 12.604 \times e^{-1.740 \times e^{(-0.137 \times D)}}$	0.777	1.097	$H = 20.100 \times (1 - e^{-0.111 \times D^{0.680}})$	0.791	1.106		
银柴 <i>Aporosa dioica</i>	$H = 18.300 \times (1 - e^{-0.107 \times D^{0.725}})$	0.634	0.931	$H = 20.890 \times e^{-2.257 \times e^{(-0.098 \times D)}}$	0.764	1.105		
锥栗 <i>Castanea henryi</i>	$H = 19.793 \times e^{-2.253 \times e^{(-0.101 \times D)}}$	1.662	2.247	$H = 20.890 \times e^{-2.257 \times e^{(-0.098 \times D)}}$	1.752	2.346		




### 3.3 木材密度分级模型方法的机理解释及其潜在优势

实际上, 基于木材密度分级的树高曲线模型不仅具有较好的拟合效果或预测能力, 也较好地反映了树木个体在生长过程中的生态权衡策略(Zakharova et al, 2019)。木材密度不仅可以有效表征物种对光照、水分和土壤养分等因子的耐受能力或偏好程度, 其大小也是植物物种沿降水梯度分布的最佳指示性状之一(Maharjan et al, 2011; 何东, 2016)。对于本研究而言, 不同分级水平下的树高曲线模型表征了不同木材密度个体在树木垂直生长上的生态权衡。通常情况下, 木材密度低则含有更高的水分, 结构投资较少, 生长速率较快(Chave et al, 2009), 所以树木的垂直生长速率会随着木材密度的增大而降低(Poorter et al, 2010)。因此, 木材密度从机理上直接反映了植物在垂直方向上对环境的响应。此外, 前人的研究也表明, 树木的径向生长与导管直径大小密切相关, 且随着海拔的增高, 树干导管直径和木材密度降低, 径向生长缓慢(Chave et al, 2006; Fisher et al, 2007)。木材密度不仅直接影响着树木的生长, 也间接影响着树木的存活与死亡(Wright et al, 2010)。如先锋树种通常具有较低的木材密度以确保能够在林窗内快速生长, 而耐阴物种通常具有较高的木材密度, 以增加自身在林下层的存活率(van Gelder et al, 2006; Poorter et al, 2008)。

与物种分类模型相比, 性状分级模型具有诸多优势, 比如可在不同生物类群、区系和生境之间通用, 可在不同观察尺度上通用, 可独立于分类学上的不确定性, 以及可提供相对明确的机理线索等(Weiher & Keddy, 1995)。McGill等(2006)认为基于性状的研究方法有望改善以往群落生态学过于纠缠物种问题而难以发现普适法则的局面。本文基于木材密度分级的树高曲线模型在鼎湖山南亚热带常绿阔叶林中总体稳定, 参数可靠, 表现出良好的树高预估精度, 具有较好的普适性。若已知木材密度和胸径, 就能够方便、准确地得到树高值, 为林分树高测量提供了新方法, 从而为森林动态监测样地的植被调查及探究物种垂直-径向生长权衡机制提供数据支撑。此外, 利用该模型获得较为准确的树高, 结合生物量模型能够更好地推算出森林地上生物量, 对亚热带混合林的地上生物量估算具有实

践意义。但是, 该方法目前也存在一些局限性, 例如对木材密度取样及测定有严格的要求和方法, 操作复杂, 一定程度上增加了工作量; 再者, 利用木材密度分级构建树高模型增加了模型复杂程度, 且对于分级方法尚不具有普遍性和推广意义。因此本研究结果目前较适宜用于探讨树高科学问题, 为树高测量提供参考方法, 要想真正实现实际应用, 还需对模型作进一步改进与完善。研究表明, 生境类型和群落演替阶段与木材密度及物种多样性密切相关(刘文平等, 2011; Poorter et al, 2019), 未来可以在基于木材密度分级基础上, 探讨将生境及群落演替特征等因子纳入模型, 构建混合效应模型, 使模型具有更好的普适性和预估精度。

### ORCID

张剑坛  <https://orcid.org/0000-0001-7933-1870>  
李艳朋  <https://orcid.org/0000-0002-2977-6289>  
张入匀  <https://orcid.org/0000-0002-4173-2668>  
倪云龙  <https://orcid.org/0000-0002-1857-661X>  
练璐愉  <https://orcid.org/0000-0001-6777-7170>  
叶万辉  <https://orcid.org/0000-0003-2900-5828>

### 参考文献

- Adamec Z, Drápela K (2016) Generalized additive models as an alternative approach to the modelling of the tree height-diameter relationship. *Journal of Forest Science*, 61, 235–243.
- Aiba SI, Kohyama T (1996) Tree species stratification in relation to allometry and demography in a warm-temperate rain forest. *Journal of Ecology*, 84, 207–218.
- Bowman DMJS, Brien RJW, Gloor E, Phillips OL, Prior LD (2013) Detecting trends in tree growth: Not so simple. *Trends in Plant Science*, 18, 11–17.
- Cao M, Mo H, Ye JQ (2019) The height growth model of *Camellia oleifera* based on site type. *Forestry and Environmental Science*, 35(3), 56–62. (in Chinese with English abstract) [曹美, 莫辉, 叶嘉齐 (2019) 基于立地类型的油茶树高生长模型. *林业与环境科学*, 35(3), 56–62.]
- Chave J, Coomes D, Jansen S, Lewis SL, Swenson NG, Zanne AE (2009) Towards a worldwide wood economics spectrum. *Ecology Letters*, 12, 351–366.
- Chave J, Muller-Landau HC, Baker TR, Easdale TA, ter Steege H, Webb CO (2006) Regional and phylogenetic variation of wood density across 2456 neotropical tree species. *Ecological Applications*, 16, 2356–2367.
- Chen FP, Xu WQ, Yang X, Lu HF (2012) A review of *Eucalyptus* plantation growth model. *World Forestry Research*, 25(4), 34–38. (in Chinese with English abstract)

- [陈飞鹏, 许文强, 杨雪, 陆宏芳 (2012) 桉树人工林生长模型研究进展. 世界林业研究, 25(4), 34–38.]
- Condit R (1998) Tropical Forest Census Plots: Methods and Results from Barro Colorado Island, Panama and A Comparison with Other Plots. Springer, Berlin.
- Cornelissen JHC, Lavorel S, Garnier E, Díaz S, Buchmann N, Gurvich DE, Reich PB, ter Steege H, Morgan HD, van der Heijden MGA, Pausas JG, Poorter H (2003) A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. Australian Journal of Botany, 51, 335–380.
- 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.
- Duan AG, Zhang JG (2013) Research progress of theoretical growth equations. East China Forest Management, 27(1), 1–7. (in Chinese with English abstract) [段爱国, 张建国 (2013) 理论生长方程研究概述. 华东森林经理, 27(1), 1–7.]
- Feldpausch TR, Banin L, Phillips OL, Baker TR, Lewis SL, Quesada CA, Affum-Baffoe K, Arets EJMM, Berry NJ, Bird M, Brondizio ES, de Camargo P, Chave J, Djagbletey G, Domingues TF, Drescher M, Fearnside PM, França MB, Fyllas NM, Lopez-Gonzalez G, Hladik A, Higuchi N, Hunter MO, Iida Y, Salim KA, Kassim AR, Keller M, Kemp J, King DA, Lovett JC, Marimon BS, Marimon-Junior BH, Lenza E, Marshall AR, Metcalfe DJ, Mitchard ETA, Moran EF, Nelson BW, Nilus R, Nogueira EM, Palace M, Patiño S, Peh KSH, Raventos MT, Reitsma JM, Saiz G, Schrodt F, Sonké B, Taedoum HE, Tan S, White L, Wöll H, Lloyd J (2011) Height-diameter allometry of tropical forest trees. Biogeosciences, 8, 1081–1106.
- Fisher JB, Goldstein G, Jones TJ, Cordell S (2007) Wood vessel diameter is related to elevation and genotype in the Hawaiian tree *Metrosideros polymorpha* (Myrtaceae). American Journal of Botany, 94, 709–715.
- Garrard GE, McCarthy MA, Williams NSG, Bekessy SA, Wintle BA (2013) A general model of detectability using species traits. Methods in Ecology and Evolution, 4, 45–52.
- Gui XJ, Lian JY, Zhang RY, Li YP, Shen H, Ni YL, Ye WH (2019) Vertical structure and its biodiversity in a subtropical evergreen broad-leaved forest at Dinghushan in Guangdong Province, China. Biodiversity Science, 27, 619–629. (in Chinese with English abstract) [桂旭君, 练璐瑜, 张入匀, 李艳朋, 沈浩, 倪云龙, 叶万辉 (2019) 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, 27, 619–629.]
- He D (2016) Plant Functional Trait Variation and Community Assembly: A Case Study in a Subtropical Evergreen Forest. PhD dissertation, Sun Yat-Sen University, Guangzhou. (in Chinese with English abstract) [何东 (2016) 植物功能性状变异与群落构建: 以黑石顶常绿阔叶林为例. 博士学位论文, 中山大学, 广州.]
- He P, He DB, Chen ZX, Xiao QH (2020) Compatibility model of stand volume and above-ground biomass based on tree height and crown characteristics. Journal of Central South University of Forestry & Technology, 40(4), 28–33. (in Chinese with English abstract) [贺鹏, 贺东北, 陈振雄, 肖前辉 (2020) 基于树高和树冠因子的立木材积与地上生物量相容模型研究. 中南林业科技大学学报, 40(4), 28–33.]
- He PC, Ye Q (2019) Plant functional traits: From individual plant to global scale. Journal of Tropical and Subtropical Botany, 27, 523–533. (in Chinese with English abstract) [贺鹏程, 叶清 (2019) 基于植物功能性状的生态学研究进展: 从个体水平到全球尺度. 热带亚热带植物学报, 27, 523–533.]
- Houghton RA (2005) Aboveground forest biomass and the global carbon balance. Global Change Biology, 11, 945–958.
- 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.]
- King DA (1996) Allometry and life history of tropical trees. Journal of Tropical Ecology, 12, 25–44.
- Lei XD, Li XF (2003) A review on growth models of mixed forests. Journal of Beijing Forestry University, 25(3), 105–110. (in Chinese with English abstract) [雷相东, 李希菲 (2003) 混交林生长模型研究进展. 北京林业大学学报, 25(3), 105–110.]
- Li HK, Fa L (2011) Height-diameter model for major tree species in China using the classified height method. Scientia Silvae Sinicae, 47(10), 83–90. (in Chinese with English abstract) [李海奎, 法蕾 (2011) 基于分级的全国主要树种树高-胸径曲线模型. 林业科学, 47(10), 83–90.]
- Li J (2019) Classification based height-diameter model for *Castanopsis fargesii* in Jiangle, Fujian. Journal of Northwest A & F University (Natural Science Edition), 47(11), 34–42. (in Chinese with English abstract) [李杰 (2019) 基于分级的福建将乐地区栲树树高曲线模型研究. 西北农林科技大学学报(自然科学版), 47(11), 34–42.]
- Li MH, Xiao SZ (2019) Diameter-height models of main tree species in Shanghai. Acta Agriculturae Universitatis Jiangxiensis, 41, 501–511. (in Chinese with English abstract) [李明华, 肖舜祯 (2019) 上海市主要造林树种的胸径-树高模型研究. 江西农业大学学报, 41, 501–511.]
- Liu FL, Lü Y, Zeng SQ (2011) Status and prospects of forest measurement instruments. Forest Resources Management, (1), 96–99. (in Chinese with English abstract) [刘发林, 吕勇, 曾思齐 (2011) 森林测树仪器使用现状与研究展望. 林业资源管理, (1), 96–99.]

- Liu RT, Bi RC, Zhao HL (2008) Mathematical simulations of the relationship between height and DBH of *Juglans mandshurica* population in Taiyue forest region. *Journal of Biomathematics*, 23, 416–422.
- Liu WP, Cao HL, Liu W, Lian JY, Wu LF (2011) Study on diversity of monsoon evergreen broad-leaved forest in different kinds of habitat in Dinghushan. *Journal of Anhui Agricultural Sciences*, 39, 16159–16163. (in Chinese with English abstract) [刘文平, 曹洪麟, 刘卫, 练琚愉, 吴林芳 (2011) 鼎湖山季风常绿阔叶林不同生境物种多样性研究. *安徽农业科学*, 39, 16159–16163.]
- Liu XJ, Ma KP (2015) Plant functional traits—Concepts, applications and future directions. *Scientia Sinica Vitae*, 45, 325–339. (in Chinese with English abstract) [刘晓娟, 马克平 (2015) 植物功能性状研究进展. *中国科学: 生命科学*, 45, 325–339.]
- Maharjan SK, Poorter L, Holmgren M, Bongers F, Wieringa JJ, Hawthorne WD (2011) Plant functional traits and the distribution of West African rain forest trees along the rainfall gradient. *Biotropica*, 43, 552–561.
- Martínez-Cabrera HI, Schenk HJ, Cevallos-Ferriz SRS, Jones CS (2011) Integration of vessel traits, wood density, and height in angiosperm shrubs and trees. *American Journal of Botany*, 98, 915–922.
- McGill BJ, Enquist BJ, Weiher E, Westoby M (2006) Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology & Evolution*, 21, 178–185.
- Mehtätalo L (2004) A longitudinal height-diameter model for Norway spruce in Finland. *Canadian Journal of Forest Research*, 34, 131–140.
- Meng SX, Huang S, Lieffers VJ, Nunifu T, Yang YQ (2008) Wind speed and crown class influence the height-diameter relationship of lodgepole pine: Nonlinear mixed effects modeling. *Forest Ecology and Management*, 256, 570–577.
- Ng'Andwe P, Chungu D, Yambayamba AM, Chilambwe A (2019) Modeling the height-diameter relationship of planted *Pinus kesiya* in Zambia. *Forest Ecology and Management*, 447, 1–11.
- Oksanen J, Blanchet FG, Friendly M, Kindt R, Legendre P, McGlinn D, Minchin PR, O'Hara RB, Simpson GL, Solymos P, Stevens MHH, Szoecs E, Wagner H (2019) *vegan: Community Ecology Package*. <https://CRAN.R-project.org/package=vegan> (accessed on 2020-10-27)
- Poorter L, McDonald I, Alarcón A, Fichtler E, Licona JC, Peña-Claros M, Sterck F, Villegas Z, Sass-Klaassen U (2010) The importance of wood traits and hydraulic conductance for the performance and life history strategies of 42 rainforest tree species. *New Phytologist*, 185, 481–492.
- Poorter L, Rozendaal DMA, Bongers F, de Almeida-Cortez JS, Zambrano AMA, Álvarez FS, Luís Andrade JL, Arreola Villa LF, Balvanera P, Becknell JM, Bentos TV, Bhaskar R, Boukili V, Brancalion PHS, Broadbent EN, César RG, Chave J, Chazdon RL, Dalla Colletta G, Craven D, de Jong BHI, Denslow JS, Dent DH, DeWalt SJ, Díaz García ED, Manuel Dupuy J, Durán SM, Espírito Santo MM, Fandiño MC, Fernandes GW, Finegan B, Moser VG, Hall JS, Hernández-Stefanoni JL, Jakovac CC, Junqueira AB, Kennard D, Lebrija-Trejos E, Letcher SG, Lohbeck M, Lopez OR, Marín-Spiotta E, Martínez-Ramos M, Martins SV, Massoca PES, Meave JA, Mesquite R, Mora F, Moreno VDS, Müller SC, Muñoz R, Muscarella R, de Oliveira Neto SN, Nunes YRF, Ochoa-Gaona S, Paz H, Peña-Claros M, Piotto D, Ruíz J, Sanaphre-Villanueva L, Sanchez-Azofeifa A, Schwartz NB, Steininger MK, Thomas WW, Toledo M, Uriarte M, Utrera LP, van Breugel M, van der Sande MT, van der Wal H, Veloso MDM, Vester HFM, Vieira ICG, Villa PM, Williamson GB, Wright SJ, Zanini KJ, Zimmerman JK, Westoby M (2019) Wet and dry tropical forests show opposite successional pathways in wood density but converge over time. *Nature Ecology & Evolution*, 3, 928–934.
- Poorter L, Wright SJ, Paz H, Ackerly DD, Condit R, Ibarra-Manríques G, Harms KE, Licona JC, Martínez-Ramos M, Mazer SJ, Muller-Landau HC, Peña-Claros M, Webb CO, Wright IJ (2008) Are functional traits good predictors of demographic rates? Evidence from five Neotropical forests. *Ecology*, 89, 1908–1920.
- Richards FJ (1959) A flexible growth function for empirical use. *Journal of Experimental Botany*, 10, 290–301.
- Sharma M, Parton J (2007) Height-diameter equations for boreal tree species in Ontario using a mixed-effects modeling approach. *Forest Ecology and Management*, 249, 187–198.
- Shi YL, Wang L, Xia Z (2014) Current progress in the research of allometric scaling and resource limitations models. *Science Technology and Engineering*, 14(19), 159–166. (in Chinese with English abstract) [石玉立, 王林, 夏振 (2014) 异速生长和资源限制生物量模型研究的最新进展. *科学技术与工程*, 14(19), 159–166.]
- Swenson NG, Enquist BJ (2008) The relationship between stem and branch wood specific gravity and the ability of each measure to predict leaf area. *American Journal of Botany*, 95, 516–519.
- Tang CW, Chen YP, Tao L, Xiao DN (2010) Overview of forest biomass and models of estimating NPP. *Arid Zone Research*, 27, 939–946. (in Chinese with English abstract) [汤萃文, 陈银萍, 陶玲, 肖笃宁 (2010) 森林生物量和净生长量测算方法综述. *干旱区研究*, 27, 939–946.]
- van Gelder HA, Poorter L, Sterck FJ (2006) Wood mechanics, allometry, and life-history variation in a tropical rain forest tree community. *New Phytologist*, 171, 367–378.
- van Leeuwen M, Nieuwenhuis M (2010) Retrieval of forest structural parameters using LiDAR remote sensing. *European Journal of Forest Research*, 129, 749–770.
- Vibrans AC, Moser P, Oliveira LZ, de Maçaneiro JP (2015)

- Height-diameter models for three subtropical forest types in southern Brazil. *Ciência e Agrotecnologia*, 39, 205–215.
- Weiher E, Keddy PA (1995) Assembly rules, null models, and trait dispersion: New questions from old patterns. *Oikos*, 74, 159–164.
- Weiss L, Pfestorf H, May F, Körner K, Boch S, Fischer M, Müller J, Prati D, Socher SA, Jeltsch F (2014) Grazing response patterns indicate isolation of semi-natural European grasslands. *Oikos*, 123, 599–612.
- Westoby M, Falster DS, Moles AT, Vesk PA, Wright IJ (2002) Plant ecological strategies: Some leading dimensions of variation between species. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 33, 125–159.
- Wickham H (2016) *ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis*. Springer-Verlag, New York.
- Wright SJ, Kitajima K, Kraft NJB, Reich PB, Wright IJ, Bunker DE, Condit R, Dalling JW, Davies SJ, Díaz S, Engelbrecht BMJ, Harms KE, Hubbell SP, Marks CO, Ruiz-Jaen MC, Salvador CM, Zanne AE (2010) Functional traits and the growth-mortality trade-off in tropical trees. *Ecology*, 91, 3664–3674.
- Xu Y, Chen CH, Jiang ZF, Pan HB, Long ML, Cui TQ (2008) Study on correlated models between the diameter at breast height and the tree height of natural red pine. *Forest Inventory and Planning*, 33(3), 56–58. (in Chinese with English abstract) [徐悦, 陈昌华, 蒋之富, 潘海波, 龙妙玲, 崔同琦 (2008) 天然赤松胸径与树高相关模型的研究. *林业调查规划*, 33(3), 56–58.]
- Yang RC, Kozak A, Smith JHG (1978) The potential of Weibull-type functions as flexible growth curves. *Canadian Journal of Forest Research*, 8, 424–431.
- 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, 练璐愉, 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.]
- Zakharova L, Meyer KM, Seifan M (2019) Trait-based modelling in ecology: A review of two decades of research. *Ecological Modelling*, 407, 108703.
- Zhang RY, Li YP, Ni YL, Gui XJ, Lian JY, Ye WH (2019) Intraspecific variation of leaf functional traits along the vertical layer in a subtropical evergreen broad-leaved forest of Dinghushan. *Biodiversity Science*, 27, 1279–1290. (in Chinese with English abstract) [张入匀, 李艳朋, 倪云龙, 桂旭君, 练璐愉, 叶万辉 (2019) 鼎湖山南亚热带常绿阔叶林叶功能性状沿群落垂直层次的种内变异. *生物多样性*, 27, 1279–1290.]
- Zhang Y, Jia LM (2013) Study advances in growth models of *Quercus* spp. *World Forestry Research*, 26(2), 48–53. (in Chinese with English abstract) [张瑜, 贾黎明 (2013) 栎属树种生长模型研究进展. *世界林业研究*, 26(2), 48–53.]
- Zhao JH, Kang XG, Zhang HD, Liu Y (2009) Relationships between coefficient of variation of diameter and height and competition index of main coniferous trees in Changbai Mountains. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 20, 1832–1837. (in Chinese with English abstract) [赵俊卉, 亢新刚, 张慧东, 刘燕 (2009) 长白山主要针叶树种胸径和树高变异系数与竞争因子的关系. *应用生态学报*, 20, 1832–1837.]
- Zhu YH, Weng GQ (2000) Introduction to tropical rainforest growth and harvest estimation. *Forest Resources Management*, (6), 14–17. (in Chinese) [朱永红, 翁国庆 (2000) 热带雨林生长与收获预估简介. *林业资源管理*, (6), 14–17.]
- Zhuang CY, Huang QL, Ma ZB, Zheng QR, Wang H (2017) Study on height-diameter relationship in each stratum of typical natural broadleaved forests in mid-subtropics. *Forest Research*, 30, 479–485. (in Chinese with English abstract) [庄崇洋, 黄清麟, 马志波, 郑群瑞, 王宏 (2017) 典型中亚热带天然阔叶林各林层树高胸径关系研究. *林业科学研究*, 30, 479–485.]

(责任编辑: 臧润国 责任编辑: 黄祥忠)



•研究报告•

# 不同放牧强度对赛罕乌拉草原蜘蛛多样性的影响

张宇<sup>1#</sup>, 王露雨<sup>1#</sup>, 向昌林<sup>2</sup>, 段美春<sup>3\*</sup>, 张志升<sup>1\*</sup>

1. 西南大学生命科学学院三峡库区生态环境教育部重点实验室, 重庆 400715; 2. 赛罕乌拉国家级自然保护区管理局, 内蒙古赤峰 025150; 3. 西南大学农学与生物科技学院, 重庆 400715

**摘要:** 蜘蛛作为草原生态系统中的主要消费者, 对维系草原生物多样性和生态系统功能具有重大意义。放牧是人类利用草原最普遍的方式, 了解放牧对蜘蛛多样性的影响具有重要生态学意义。本研究调查了内蒙古赛罕乌拉草原上5个不同放牧强度样地中的蜘蛛多样性, 通过单因素方差分析(one-way analysis of variance)比较各样地中的蜘蛛多样性, 非度量多维标度分析(non-metric multidimensional scale, NMDS)和相似性分析(analysis of similarities, ANOSIM)比较各样地间的蜘蛛物种组成相似性, 再结合相关性分析探讨了植被高度对蜘蛛多样性的影响。结果表明: 重度放牧强度样地的蜘蛛多样性显著低于其他未放牧及轻度放牧样地; 具体到常见科上, 放牧强度对织网型的园蛛物种数和个体数影响显著, 而对游猎型的狼蛛、跳蛛却不明显; 织网型蜘蛛主要受植被结构影响, 而游猎型蜘蛛更可能受潜在猎物可得性的影响。NMDS分析表明不同放牧强度下, 蜘蛛类群的物种组成呈现明显的梯度变化, 放牧强度越低, 物种组成和未放牧样地越相近。相关性分析表明草原植被高度与蜘蛛多样性总体上呈正相关关系, 即植被高度越高, 蜘蛛多样性越高。其中依靠植物构建蛛网的园蛛科和在植物上层伏击猎物的蟹蛛科、逍遥蛛科等与植被高度显著相关。这说明植物资源及其空间异质性可能对草原蜘蛛多样性起着主导作用。因此, 降低放牧强度有助于保护草原蜘蛛群落的多样性, 特别有利于织网型蜘蛛。

**关键词:** 草原生态系统; 放牧强度; 织网型蜘蛛; 游猎型蜘蛛; 功能群

张宇, 王露雨, 向昌林, 段美春, 张志升 (2021) 不同放牧强度对赛罕乌拉草原蜘蛛多样性的影响. 生物多样性, 29, 467–476. doi: 10.17520/biods.2020214.

Zhang Y, Wang LY, Xiang CL, Duan MC, Zhang ZS (2021) Effects of different grazing intensities on spider diversity in Saihanwula Grassland. Biodiversity Science, 29, 467–476. doi: 10.17520/biods.2020214.

## Effects of different grazing intensities on spider diversity in Saihanwula Grassland

Yu Zhang<sup>1#</sup>, Luyu Wang<sup>1#</sup>, Changlin Xiang<sup>2</sup>, Meichun Duan<sup>3\*</sup>, Zhisheng Zhang<sup>1\*</sup>

1 Key Laboratory of Eco-Environments in Three Gorges Reservoir Region (Ministry of Education), School of Life Sciences, Southwest University, Chongqing 400715

2 Saihanwula National Nature Reserve Administration, Chifeng, Inner Mongolia 025150

3 College of Agronomy and Biotechnology, Southwest University, Chongqing 400715

### ABSTRACT

**Aims:** As the main consumers of grassland ecosystem, spiders are of great significance to maintain biodiversity and ecosystem function in grasslands. Grazing is the most common way for humans to exploit grasslands, so it is ecologically important to understand the effects of grazing on the spider diversity. In this study, we selected five sample plots that varied in their grazing intensity in the Saihanwula Grassland in Inner Mongolia.

**Methods:** We analyzed differences in spider diversity and species composition among these five sample sites using one-way analysis of variance tests and non-metric multidimensional scale analysis (NMDS) and analysis of similarities (ANOSIM), respectively. We also evaluated the effect of vegetation height on spider biodiversity using a correlation analysis.

**Results:** Spider biodiversity in heavily grazed sites is significantly lower than in non-grazed and lightly grazed sites.

收稿日期: 2020-05-26; 接受日期: 2020-12-09

基金项目: 科技部基础调查专项(2018FY100305)、国家自然科学基金(31672278)和重庆市研究生科研创新项目(CYS20104)

# 共同第一作者 Co-first authors

\* 共同通讯作者 Co-authors for correspondence. E-mail: duanmc@swu.edu.cn; zhangzs327@qq.com



Grazing intensity also had a significant effect on spider richness and the abundance of garden spiders, but not on the number of wolf and jumping spiders. Web-building spiders were mainly affected by vegetation structure, while hunting spiders were more likely to be affected by potential prey availability. NMDS analysis revealed that species composition significantly varied across sites of different grazing intensities. Sites with lower grazing intensities had more similar composition to non-grazed sites than sites that were heavily grazed. The correlation analysis showed that the height of grassland vegetation was positively related to spider biodiversity. Spiders from the family Araneidae (which build webs on plants), Thomisidae and Philodromidae (which ambush prey on the upper layer of plants) were highly correlated with vegetation height.

**Conclusions:** Our results suggest that available resources and spatial heterogeneity of habitat could play a leading role in supporting high grassland spider diversity. Therefore, reducing grazing intensity can contribute to the maintenance of grassland spider diversity community composition, especially for web-building spiders that depend on the vegetation structure provided by intact grasslands.

**Key words:** grassland ecosystem; grazing intensity; web-building spiders; hunting spiders; functional group; biodiversity

草地是我国陆地上面积最大的生态系统, 可利用面积 $3.10 \times 10^8$  ha, 对发展畜牧业、保护生物多样性、保持水土和维护生态平衡有着重要的作用和价值(谢高地等, 2001)。放牧是草原最普遍和最经济的利用方式之一, 也是调节草地生产力最有效的管理方式(刘勇等, 2016)。另一方面, 在对草原生态系统的众多干扰因素中, 放牧干扰强度最大、频率最高、干扰时间最长、影响后果最严重(李文龙等, 2010)。不同的放牧强度对草原生态系统会产生不同的影响, 过度放牧直接导致植物多样性(宋洁等, 2019)、土壤动物物种与群落多样性(武崎等, 2016)以及土壤微生物群落多样性(丁成翔等, 2020)的显著下滑, 导致草原植被退化, 从而加剧土壤荒漠化(李东丽, 2020)。荒漠化的土壤动物群落又通过改变土壤特性、微生物活动等影响分解过程和生态系统的物质循环和能量流动(Wardle et al, 2004), 进而影响生物生存环境, 进一步加剧生物多样性的下滑。

蜘蛛是草原中常见的动物类群之一, 是许多草原害虫的重要天敌。蜘蛛多样性的变化可以反映土地利用的变化(Duan et al, 2019a), 以及其他土壤生物群落的组成、丰度和丰富度的变化(Bell et al, 2001)。蜘蛛在自然生物控制中起着重要作用, 它们对耕作、播种、收获、施用农药、放牧方式都很敏感(Freiberg et al, 2019), 常被选作生物多样性指示类群进行研究。蜘蛛主要有两种捕食方式: 织网型和游猎型。蜘蛛捕食方式在驱动营养级联和影响生态系统功能方面具有重要意义(Perkins et al, 2018)。近年来, 有研究从不同角度探讨了蜘蛛功能群在各种生境下的多样性, 但对草地蜘蛛的研究较少(周

文婕等, 2019; 胡文浩等, 2020), 而放牧强度对两种捕食方式蜘蛛多样性的影响也尚不清楚。

本研究在内蒙古赛罕乌拉草原选择5个不同放牧强度的样地, 分析蜘蛛的群落多样性、分布格局以及功能群结构的差异, 以及植被高度对蜘蛛多样性的影响, 探讨放牧强度对蜘蛛群落多样性和功能群的影响, 以为草原管理和蜘蛛多样性的保护提供依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 研究区域

研究区域位于内蒙古赤峰市巴林右旗赛罕乌拉草原(118°18′–118°55′ E, 43°59′–44°27′ N)。该地区是草原向森林、东亚阔叶林向大兴安岭寒温带针叶林过渡的地带, 属中温带半湿润温寒气候区, 冬季漫长而寒冷, 夏季短而骤热, 年均降水量400 mm左右(袁梨等, 2009)。土壤主要以山地黑土、灰黑土、暗棕壤、暗栗钙土为主(周梅等, 2014)。主要植物为羊草(*Leymus chinensis*)、叉分蓼(*Polygonum divaricatum*)、灰脉薹草(*Carex appendiculata*)、鹅绒委陵菜(*Potentilla anserina*)和寸草薹(*Carex duriuscula*)等(张书理等, 2008)。

### 1.2 蜘蛛采集及标本鉴定

根据不同放牧强度选取5块样地, 每块样地面积在1 km<sup>2</sup>以上。(1)样地I: 位于二林坝, 由重度放牧样地包围所形成的一块孤岛, 由灌丛包围, 内部为草地, 没有牲畜进去取食, 平均植被高度19.31 cm; (2)样地II: 未放牧样地, 位于正沟, 既不打草也不放牧, 平均植被高度27.84 cm; (3)样地III: 轻度放

牧样地, 位于大东沟, 秋季打草, 偶尔放牧, 约1只羊/ha, 平均植被高度25.04 cm; (4)样地IV: 中度放牧样地, 位于常兴东沟, 秋季打草, 打草后的秋季和春季放牧, 约4只羊/ha, 平均植被高度17.09 cm; (5)样地V: 重度放牧样地, 位于二林坝, 约6只羊/ha, 平均植被高度4.11 cm (图1), 样地间隔500 m以上。每块样地随机选取3个2 m × 25 m的样方, 相邻样方间距至少100 m。

在样地选择时, 取样样方与林地或其他生境的最近距离均在500 m以上, 以尽量减少周围生境的影响。2014年8月, 我们采用扫网法和徒手法从样方四周边缘向中心逐步进行蜘蛛样本采集。所有取样均于9:30 am开始、天气晴朗或微阴、气温 > 15℃、风速 < 2.5 m/s的条件下进行。在样方内边走边挥网,

每1 s挥网1次, 持续进行5 min。步行速度大约为6–7 m/min, 捕虫网网纱80目, 网口直径40 cm, 网深55 cm, 杆长110 cm。扫网后, 将样方内的草压倒, 尽可能采集草根、落叶层下、石下等各种微生境中的蜘蛛, 由两个人前后各采集1次。同样地内的样方采集时间相当, 但不同样地的样方采集时间随样地的复杂程度不同而不同: 植被茂盛、蜘蛛个体丰富的样方采集时间长, 超过了1 h; 重度放牧样地约20 min。所有样地都是相同的取样人和取样时间, 并尽量收集到样方内所有的蜘蛛个体。采集的标本保存于75%的酒精中带回实验室进行鉴定。成体根据第二性征(触肢器和外雌器)鉴定到物种水平; 幼体根据体形、眼的排列、身体上的斑纹等特征, 尽可能鉴定到种, 部分幼体只能鉴定到属或科(以属



图1 不同放牧强度样地生境照片  
Fig. 1 Photos of sample sites

名或科名 + sp.表示,如同属或同科有多种类似幼体,以sp.1, sp.2, ..., 等表示)。

参考Sanders等(2011, 2015)的功能群分类方法,将蜘蛛分为织网型和游猎型。

### 1.3 植被调查

在每块样地中沿对角线选取3块50 cm × 50 cm的小样方,记录样方中出现的维管植物物种名和数量,测定物种的平均高度,以样方中所有维管植物物种的高度加权平均值作为植被群落的平均高度。

### 1.4 数据处理

采用蜘蛛科数、物种数、总个体数、织网型蜘蛛个体数和游猎型蜘蛛个体数作为蜘蛛多样性的评价指标,并将个体数量占该样地个体总数10%以上的物种定义为优势种。在ArcGIS 10.2中利用Mantel I空间自相关分析对各个蜘蛛多样性指标进行分析,结果显示各指标在不同样地间均不存在显著的空间自相关。采用单因素方差分析检验各样地蜘蛛多样性的差异,利用LSD检验进行不同放牧强度下蜘蛛多样性的多重比较。在方差分析前对变量进行正态性和齐性检验,不符合正态性和方差齐性的变量进行对数转换。为了确定不同放牧强度下蜘蛛群落物种组成的差异,分别对科级组成、物种组成、织网型蜘蛛和游猎型蜘蛛物种组成,基于Bray-Curtis指数进行非度量多维标度分析(non-metric multidimensional scale, NMDS)。进一步通过相似性分析(analysis of similarities, ANOSIM)研究不同放牧强度样地的组内及组间差异,差异显著性采用999次重复置换检验。最后,对植被高度和蜘蛛群落多样性指数进行相关性分析。以上数据分析使用R 3.6.1中的vegan包和agricolae包。

## 2 结果

### 2.1 蜘蛛群落组成

5个样地共采集到蜘蛛19科79种1,112头,其中幼体744头,占比66%(附录1)。逍遥蛛科、蟹蛛科、狼蛛科和园蛛科的个体数量最多,分别占总个体数的23.11%、17.27%、14.12%和11.33%。不同放牧强度样地中蜘蛛群落的类群数、优势类群和常见类群组成不同。样地I的优势种为娇长逍遥蛛(*Tibellus tenellus*)、金黄逍遥蛛(*Philodromus aureoles*)、岛民花蟹蛛(*Xysticus insulicola*)和灌木新园蛛(*Neoscona adianta*),个体数分别占该样地总数的69.59%、

15.67%、14.75%和14.29%;样地II的优势种为朝鲜狼逍遥蛛(*Thanatus coreanus*)、岛民花蟹蛛和申氏豹蛛(*Pardosa schenkeli*),个体数分别占该样地总数的12.68%、10.87%和10.67%;样地III的优势种为朝鲜狼逍遥蛛和岛民花蟹蛛,个体数分别占该样地总数的25.10%和16.87%;样地IV的优势种为灌木新园蛛、印痕叶球蛛(*Phylloneta impressa*)和岛民花蟹蛛,个体数分别占该样地总数的22.34%、17.02%和17.02%;样地V的优势种为星豹蛛(*Pardosa astrigera*)、岛民花蟹蛛和肥腹蛛属一种(*Steatoda* sp.),个体数分别占该样地总数的21.43%、14.29%和10.00%。蜘蛛丰富度最高的样地为未放牧的样地II,采集到497个个体。而丰富度最低的是重度放牧的样地V,仅采集到70个个体。

### 2.2 蜘蛛群落多样性差异分析

蜘蛛科数、物种数、个体数、织网型蜘蛛数、游猎型蜘蛛数均随着放牧强度的增加而减少,呈负相关,而且不同放牧强度下各类多样性指标均有显著性差异(图2)。其中未放牧样地(II)的蜘蛛物种数、个体数、织网型蜘蛛数和游猎型蜘蛛数都极显著高于中度放牧样地(IV)和重度放牧样地(V)。轻度放牧样地(III)、被重度放牧包围的样地(I)和未放牧样地(II)的物种数、蜘蛛个体数、织网型蜘蛛数和游猎型蜘蛛数差异都不明显。中度放牧样地(IV)和重度放牧样地(V)间5种多样性指标的差异也不明显。除重度放牧样地(V),其他四个样地间的织网型蜘蛛个体数差异均不显著。而游猎型蜘蛛在未放牧样地(II)与中度放牧(IV)和重度放牧样地(V)间差异显著。对两种功能群中捕获数量较多的科——狼蛛科、跳蛛科、园蛛科等的分析发现,只有园蛛科的物种数和个体数在不同放牧强度间存在显著差异(图3),而狼蛛科和跳蛛科的物种数和个体数差异都不显著。

### 2.3 蜘蛛群落及功能群相似性分析

通过NMDS分析结果可知(图4),不同放牧强度样地的3个样方各自聚集在一起,说明不同放牧强度下蜘蛛群落组成具有一定差异。从总体上看,“孤岛”样地、未放牧样地和轻度放牧样地的蜘蛛群落更为接近,与后两个放牧梯度的蜘蛛群落有较显著的差异。NMDS第一轴主要代表了放牧强度的差异,各样地蜘蛛分类群在科一级上的组成差异在放牧强度越接近的情况下越小,被重度放牧区域所包围的样地I与未放牧和轻度放牧样地之间更为相似,

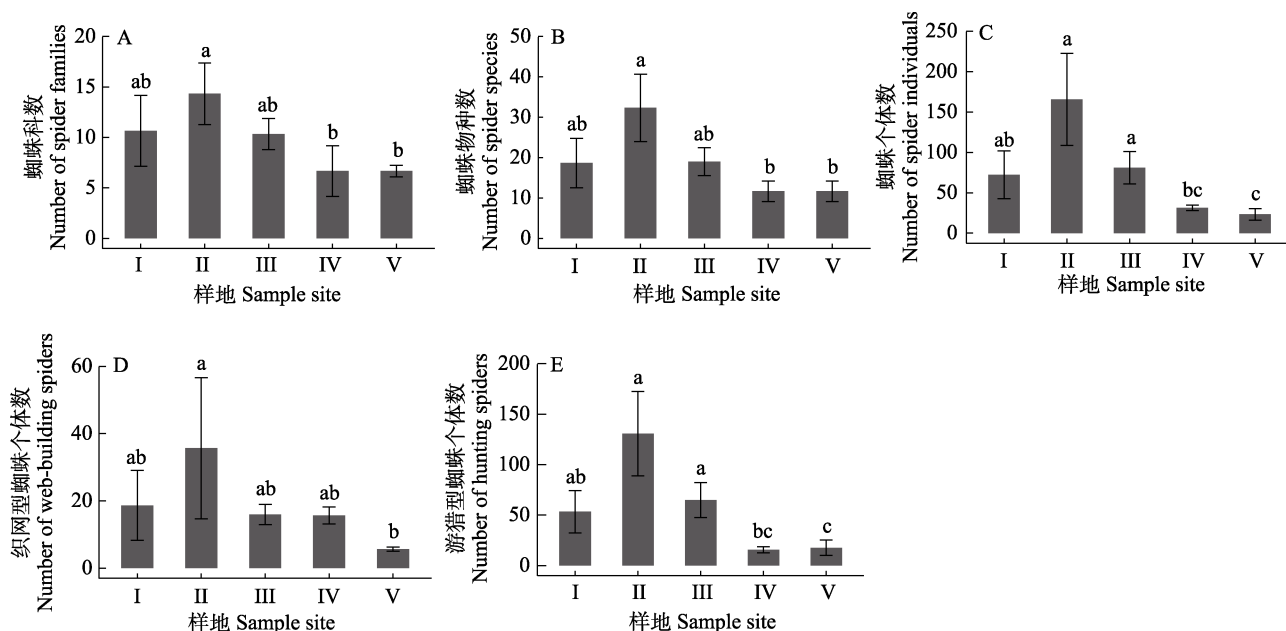


图2 不同放牧强度下蜘蛛的科数(A)、种数(B)、个体数(C)、织网型蜘蛛个体数(D)和游猎型蜘蛛个体数(E) (平均值 ± 标准误)。不同小写字母表示不同生境间差异显著( $P < 0.05$ )。I: “孤岛”; II: 未放牧样地; III: 轻度放牧样地; IV: 中度放牧样地; V: 重度放牧样地。

Fig. 2 The number of spider families (A), species (B), individuals (C), web-building spiders (D) and hunting spiders (E) of different grazing intensities (Mean ± SE). Different letters show significant differences among different sample sites ( $P < 0.05$ ). I, “isolated island”; II, Non-grazed; III, Lightly grazed; IV, Moderately grazed; V, Heavily grazed.

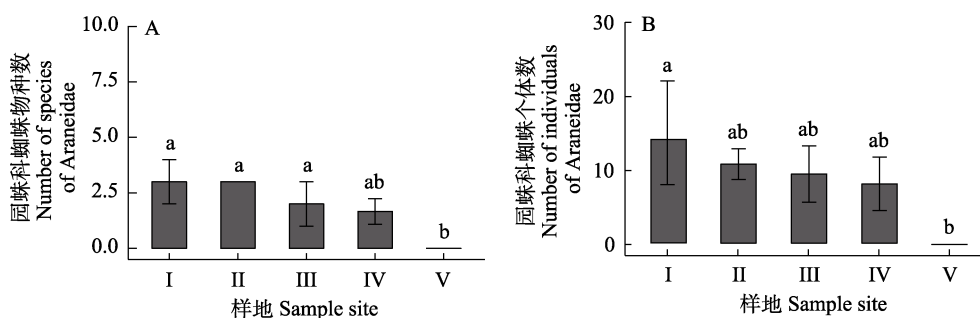


图3 不同放牧强度下园蛛科蜘蛛物种数(A)和个体数(B) (平均值 ± 标准误)。不同字母表示不同生境间的差异显著( $P < 0.05$ )。I: “孤岛”; II: 未放牧样地; III: 轻度放牧样地; IV: 中度放牧样地; V: 重度放牧样地。

Fig. 3 The number of species (A) and individuals (B) of Araneidae under different grazing intensities (Mean ± SE). Different letters show significant differences among different sample sites ( $P < 0.05$ ). I, “isolated island”; II, Non-grazed; III, Lightly grazed; IV, Moderately grazed; V, Heavily grazed.

而与中度放牧样地和重度放牧样地差异更大(图4A)。在物种一级上,蜘蛛类群的物种组成呈现更为明显的梯度变化,放牧强度越低,物种组成和未放牧样地(II)越相近(图4B)。而织网型蜘蛛和游猎型蜘蛛的物种组成在孤岛(I)、未放牧(II)和轻度放牧(III)3个样地间更为相近,与重度放牧样地(V)差异较大。此外,相似性分析(ANOSIM)表明蜘蛛群落在科级( $R = 0.726$ ,  $P < 0.001$ )、种级( $R = 0.791$ ,  $P < 0.001$ )、织网型( $R = 0.599$ ,  $P < 0.001$ )和游猎型( $R =$

$0.721$ ,  $P < 0.001$ )四个指标上,不同放牧强度样地中的组间差异显著大于组内差异。

#### 2.4 植被高度与蜘蛛多样性的相关性分析

相关分析发现植被高度与蜘蛛物种数、蜘蛛个体数、织网型蜘蛛个体数和游猎型蜘蛛个体数显著正相关( $P < 0.05$ ),而与蜘蛛科数无显著的正相关关系( $P = 0.056$ )(图5)。此外,对采集标本中数量较多的科与植被高度的相关性分析结果表明:植被高度与蟹蛛科和逍遥蛛科呈极显著正相关( $P < 0.001$ ),

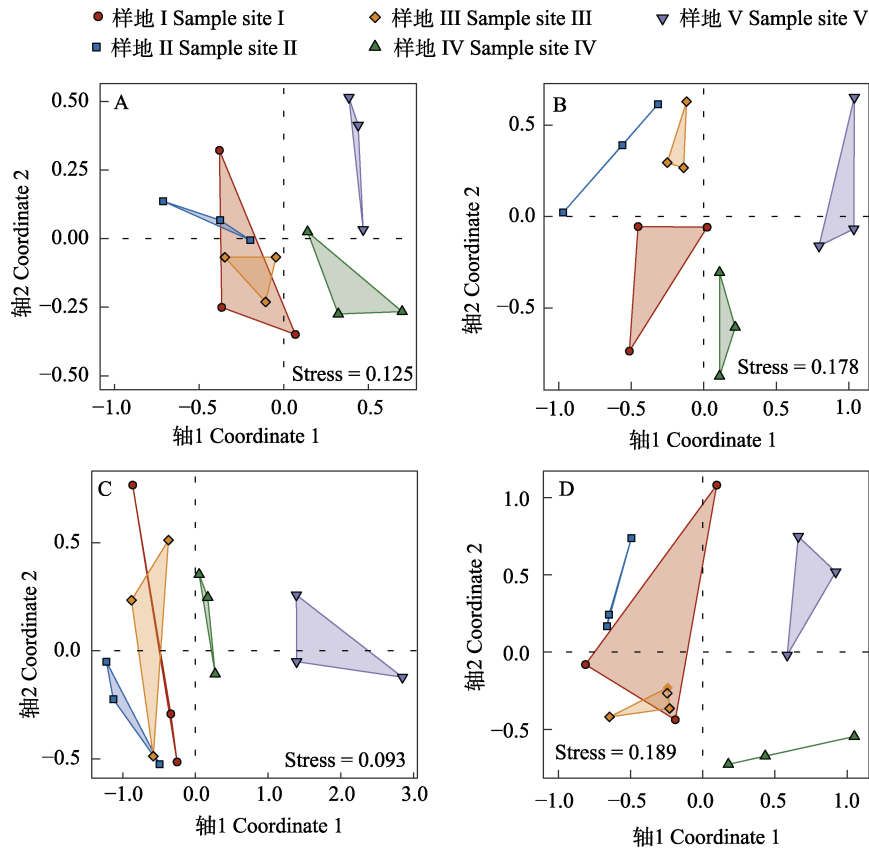


图4 基于NMDS的不同放牧强度样地的蜘蛛群落。A: 科级; B: 种级; C: 织网型蜘蛛; D: 游猎型蜘蛛。I: “孤岛”; II: 未放牧样地; III: 轻度放牧样地; IV: 中度放牧样地; V: 重度放牧样地。

Fig. 4 Community composition of sample plots under different grazing intensities by NMDS analysis. A, Family; B, Species; C, Web-building spiders; D, Hunting spiders. I, “Isolated island”; II, Non-grazed; III, Lightly grazed; IV, Moderately grazed; V, Heavily grazed.

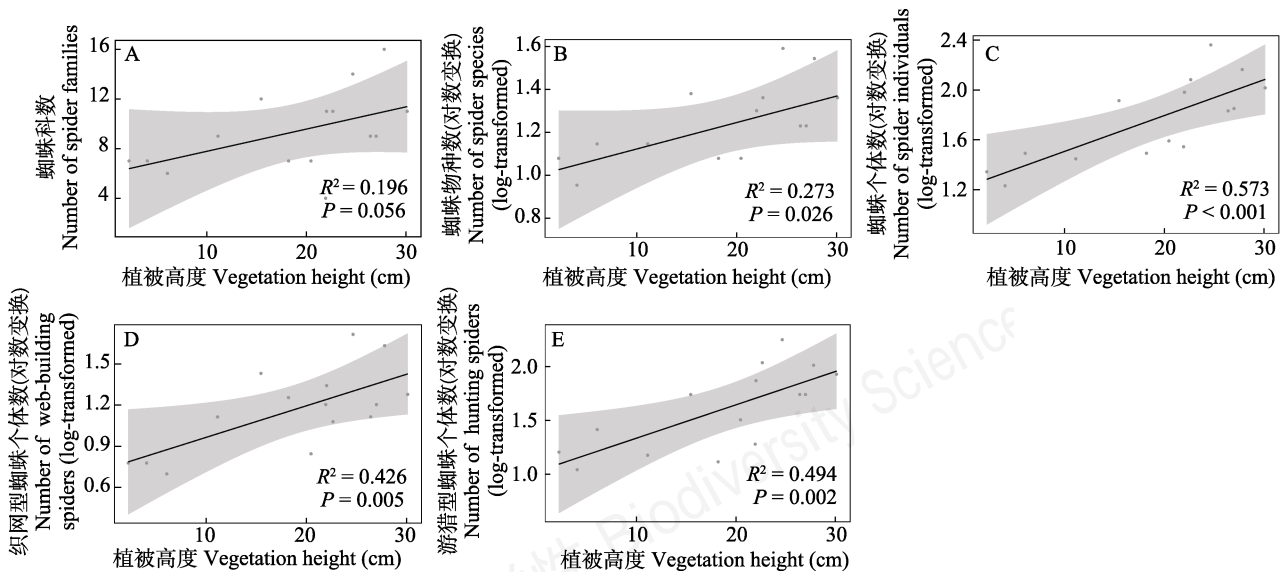


图5 蜘蛛多样性与植被高度的相关性拟合

Fig. 5 Correlation fitting of spider biodiversity and vegetation height

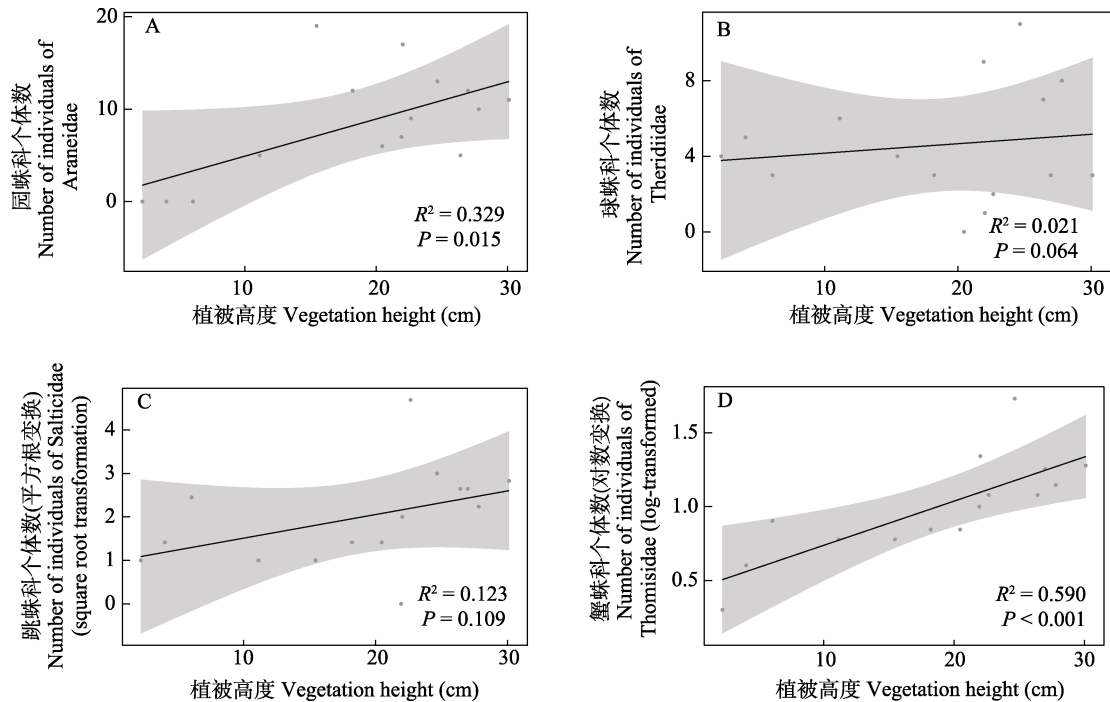


图6 蜘蛛各科个体数与植被高度的相关性拟合

Fig. 6 Correlation fitting of number of spider families and vegetation height

与园蛛科呈显著正相关( $P = 0.015$ ), 与球蛛科、跳蛛科和狼蛛科不存在显著的相关性( $P = 0.604$ ;  $P = 0.109$ ;  $P = 0.367$ ) (图6)。草原植被高度与蜘蛛多样性相关性比较显著, 总体上是植被高度越高的样地, 蜘蛛科数、物种数、个体数以及织网蜘蛛个体数和游猎蜘蛛个体数也更多。

### 3 讨论

#### 3.1 放牧强度对蜘蛛多样性的影响

与其他研究(Gibson et al, 1992; Řezáč & Heneberg, 2019)类似, 我们也发现重度放牧样地(V)与未放牧样地(II)之间的蜘蛛科数、物种数、个体数、织网型蜘蛛数和游猎型蜘蛛数均有着显著差异, 符合资源异质性与生产力假说(resource-heterogeneity and resource-productivity hypotheses) (Siemann, 1998; Waide et al, 1999)。上述样地的植被特征差异明显, 重度放牧样地牧草的高度仅有4 cm左右, 而未放牧样地牧草高度超过20 cm。牧草高度越高, 垂直结构越复杂, 空间异质性越高, 为蜘蛛提供的隐蔽场所就越多, 蜘蛛多样性也更为丰富(图5) (Dennis et al, 2001; Horváth et al, 2009)。我们的研究结果也印证了植被高度对蜘蛛物种数、个体数、织网型蜘蛛、

游猎型蜘蛛和常见科的个体数都有显著的影响。一种可能的原因是上行效应(bottom-up effect)。放牧通过破坏植物与昆虫的相互作用并减少了地上无脊椎动物栖息地的空间大小和复杂性来影响昆虫群落, 如直翅目、鳞翅目、膜翅目等, 它们均为蜘蛛的主要猎物类群(Kruess & Tschamtk, 2002)。

#### 3.2 放牧强度对不同功能群蜘蛛的影响

织网型蜘蛛需要环境中存在有适宜的物理结构支持才能织网捕食(Lubin, 1978), 因此, 植被高度相对较高的样地(II、III、IV)的织网型蜘蛛多样性差异不明显, 而植被高度仅5 cm的样地(V)却难见其踪影(图2D)。而且, 由于重度放牧区域牲畜频繁地践踏, 导致在地面织漏斗网的漏斗蛛科也难以生存(Warui et al, 2005)。本研究中织网型蜘蛛的多样性及组成差异对于不同放牧强度的响应相比于游猎型蜘蛛更小。这可能是由于游猎型蜘蛛受植被结构的影响相比织网型蜘蛛要小, 其多样性减少更可能是由于猎物的可获得性减少导致。游猎型蜘蛛活动能力强, 消耗能量快, 需要频繁进食, 当重度放牧样地的食物资源不足时, 便会开始迁移。而织网型蜘蛛几乎均为“坐等型”捕食者, 能量消耗慢, 受食物资源影响相对较小(Sanders et al, 2011)。植被高度

差异明显的样地IV与样地V之间蜘蛛多样性差异不明显,这可能是由于重度放牧会增加耐受能力较强蜘蛛的多样性。例如,狼蛛是蜘蛛中的拓荒者,其耐受能力非常强。我们在样地V发现了5种狼蛛22个个体;而在样地IV只发现了3种狼蛛12个个体。分别占到各自蜘蛛群落物种数及个体数的22.73%、30.99%和14.29%、12.77%。虽然样地V织网型蜘蛛较少,但狼蛛及其他耐受能力强的物种的种类和个体的增加使两个样地的蜘蛛多样性差异不大。相对于对放牧强度响应不显著的狼蛛科和跳蛛科,园蛛科的物种数和个体数在不同放牧强度样地间差异显著(图4)。这可能是由于狼蛛和跳蛛以游猎型为主,主要在地表活动,而园蛛科主要在植物上织网取食,因此对于植物结构具有更为强烈的需求(Bell et al, 2001; Schmidt et al, 2008)。而放牧强度对于样地的影响主要就是体现在植物群落上,植被高度越高,可供园蛛织网的空间就越多,园蛛科个体数也随之增多。狼蛛和跳蛛由于更强的活动能力,可以尽量降低过度放牧的负面影响,因而植被高度和狼蛛科、跳蛛科个体数之间没有显著的相关性(图6C)(Duan et al, 2019a)。因此,织网型蜘蛛,特别是园蛛科,更适合作为重度放牧的指示类群。





值得注意的是,本研究观察到球蛛科与植被高度呈不显著正相关,这可能是由于板隅拟肥腹蛛(*Parasteatoda tabulata*)、温室拟肥腹蛛(*P. tepidariorum*)和拟肥腹蛛属一种(*Parasteatoda* sp.)虽为织网型蜘蛛,但却偏好在大石块下织网,因此对植被结构的依赖性不高。而逍遥蛛科和蟹蛛科与植被高度呈极显著正相关(图6),这可由逍遥蛛科和蟹蛛科的习性及其多捕食者效应(multiple predators effect)解释。主动出击的游猎型蜘蛛(如跳蛛、狼蛛等)多栖息于植被的中下层,而逍遥蛛科及蟹蛛科等依靠伏击猎物捕食的蜘蛛倾向于占领植被的冠层(Barton & Schmitz, 2009)。当放牧强度增加,植被高度降低,迫使它们的栖息地下移,从而两者的生境重合。实验模拟(Schmitz, 2007)表明,这种情况会导致种间侵略,因为捕食者在有限的空间中争夺和保卫狩猎区域。主动出击的蜘蛛获取资源的能力更强,受到植被高度降低的影响较小,抑制了逍遥蛛科及蟹蛛科的种群数量。因而植被高度对逍遥蛛科及蟹蛛科的显著影响更可能是间接效应(Barton & Schmitz, 2009)。

### 3.3 残存生境对蜘蛛多样性的影响

样地I位于重度放牧区域之中,是由重度放牧草原包围形成的一片生境孤岛,四周为一片灌木林,从而与重度放牧样地隔开。茂盛的灌木丛阻碍了牛羊的踩踏,使这片孤岛未受放牧的影响。大多数蜘蛛在幼年期都具有飞航的能力,且飞航能力从几米到几千公里不等,从而使其可以逃离原生生境的不利环境,在新的适宜生境快速建立种群(Bell et al, 2005; Pfister et al, 2015; Duan et al, 2019b)。样地I的物种组成与未放牧样地和轻度放牧样地更接近,却与周边的重度放牧样地差异很大,可能是集约化的土地利用强度迫使蜘蛛进行迁徙和寻找避难所,使周边重度放牧草地中的蜘蛛群落向样地I转移,导致样地I保持着周边样地未放牧时的多样性,因而与未放牧样地物种组成更接近(Rand et al, 2006)。可见残存生境对蜘蛛保护具有重要意义。

草原蜘蛛群落的多样性及功能群结构与生境类型及土地利用强度密切相关,更高的空间及资源异质性能有效提高蜘蛛的多样性。织网型和游猎型两种不同捕食方式的蜘蛛占据不同的生态位,并起到连接草原生态系统不同食物网的重要作用。因此,减少放牧强度(放牧持续时间和牲畜密度等),维持植被群落复杂的垂直结构,有利于蜘蛛多样性的保护,考虑到蜘蛛的捕食性,可以具有较好的虫害生物控制潜力,对草原的可持续发展和利用有着重要意义。

### ORCID

张宇  <https://orcid.org/0000-0003-0663-9852>  
 王露雨  <https://orcid.org/0000-0002-5250-3473>  
 段美春  <https://orcid.org/0000-0002-9061-2654>  
 张志升  <https://orcid.org/0000-0002-9304-1789>

### 参考文献

- Barton BT, Schmitz OJ (2009) Experimental warming transforms multiple predator effects in a grassland food web. *Ecology Letters*, 12, 1317–1325.
- Bell JR, Bohan DA, Shaw EM, Weyman GS (2005) Ballooning dispersal using silk: World fauna, phylogenies, genetics and models. *Bulletin of Entomological Research*, 95, 69–114.
- Bell JR, Wheeler CP, Cullen WR (2001) The implications of grassland and heathland management for the conservation of spider communities: A review. *Journal of Zoology*, 255, 377–387.
- Dennis P, Young MR, Bentley C (2001) The effects of varied

- grazing management on epigeal spiders, harvestmen and pseudoscorpions of *Nardus stricta* grassland in upland Scotland. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 86, 39–57.
- Ding CX, Yang XX, Dong QM (2020) Effects of grazing patterns on vegetation, soil and microbial community in alpine grassland of Qinghai-Tibetan Plateau. *Acta Agrestia Sinica*, 28, 159–169. (in Chinese with English abstract) [丁成翔, 杨晓霞, 董全民 (2020) 青藏高原高寒草原放牧方式对植被、土壤及微生物群落的影响. *草地学报*, 28, 159–169.]
- Duan MC, Hu WH, Liu YH, Yu ZR, Li X, Wu PL, Zhang F, Shi HL, Baudry J (2019a) The influence of landscape alterations on changes in ground beetle (Carabidae) and spider (Araneae) functional groups between 1995 and 2013 in an urban fringe of China. *Science of the Total Environment*, 689, 516–525.
- Duan MC, Liu YH, Li X, Wu PL, Hu WH, Zhang F, Shi HL, Yu ZR, Baudry J (2019b) Effect of present and past landscape structures on the species richness and composition of ground beetles (Coleoptera: Carabidae) and spiders (Araneae) in a dynamic landscape. *Landscape and Urban Planning*, 192, 103649.
- Freiberg JA, de Sales Dambros C, Rodrigues ENL, Teixeira RA, Vieira ÂDHN, de Almeida HS, de Faccio Carvalho PC, Jacques RJS (2019) Increased grazing intensity in pastures reduces the abundance and richness of ground spiders in an integrated crop-livestock system. *Agronomy for Sustainable Development*, 40, 1–10.
- Gibson CWD, Hamblen C, Brown VK (1992) Changes in spider (Araneae) assemblages in relation to succession and grazing management. *Journal of Applied Ecology*, 29, 132–142.
- Horváth R, Magura T, Szinetár C, Tóthmérész B (2009) Spiders are not less diverse in small and isolated grasslands, but less diverse in overgrazed grasslands: A field study (East Hungary, Nyírség). *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 130, 16–22.
- Hu WH, Duan MC, Na SH, Zhang F, Yu ZR (2020) Spider diversity and community characteristics in cropland and two kinds of recovery habitats in Bashang area, China. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 31, 643–650. (in Chinese with English abstract) [胡文浩, 段美春, 那书豪, 张锋, 宇振荣 (2020) 坝上地区农田及两种恢复生境中蜘蛛多样性与群落特征. *应用生态学报*, 31, 643–650.]
- Kruess A, Tschamtker T (2002) Grazing intensity and the diversity of grasshoppers, butterflies, and trap-nesting bees and wasps. *Conservation Biology*, 16, 1570–1580.
- Li DL (2020) On the causes of grassland desertification and the countermeasures. *Forestry Science and Technology Information*, 52(1), 16–18. (in Chinese with English abstract) [李东丽 (2020) 草原荒漠化的成因及防治对策. *林业科技情报*, 52(1), 16–18.]
- Li WL, Su M, Li ZZ (2010) Analysis of AHP strategic decisions for the ecological risk of grazing system and management decisions in an alpine meadow at Gannan, Gansu. *Acta Prataculturae Sinica*, 19, 22–28. (in Chinese with English abstract) [李文龙, 苏敏, 李自珍 (2010) 甘南高寒草地放牧系统生态风险的AHP决策分析及管理对策. *草业学报*, 19, 22–28.]
- Liu Y, Zhang YW, Nan ZB, Duan TY (2016) Progress of research into the effects of native grassland management practices on plant disease. *Acta Ecologica Sinica*, 36, 4211–4220. (in Chinese with English abstract) [刘勇, 张雅雯, 南志标, 段廷玉 (2016) 天然草地管理措施对植物病害的影响研究进展. *生态学报*, 36, 4211–4220.]
- Lubin YD (1978) Seasonal abundance and diversity of web-building spiders in relation to habitat structure on Barro Colorado Island, Panama. *Journal of Arachnology*, 6, 31–51.
- Perkins MJ, Inger R, Bearhop S, Sanders D (2018) Multichannel feeding by spider functional groups is driven by feeding strategies and resource availability. *Oikos*, 127, 23–33.
- Pfister SC, Schäfer RB, Schirmel J, Entling MH (2015) Effects of hedgerows and riparian margins on aerial web-building spiders in cereal fields. *Journal of Arachnology*, 43, 400–405.
- Rand TA, Tylianakis JM, Tschamtker T (2006) Spillover edge effects: The dispersal of agriculturally subsidized insect natural enemies into adjacent natural habitats. *Ecology Letters*, 9, 603–614.
- Řezáč M, Heneberg P (2019) Grazing as a conservation management approach leads to a reduction in spider species richness and abundance in acidophilous steppic grasslands on andesite bedrock. *Journal of Insect Conservation*, 23, 777–783.
- Sanders D, Schaefer M, Platner C, Griffiths GJK (2011) Intraguild interactions among generalist predator functional groups drive impact on herbivore and decomposer prey. *Oikos*, 120, 418–426.
- Sanders D, Vogel E, Knop E (2015) Individual and species-specific traits explain niche size and functional role in spiders as generalist predators. *Journal of Animal Ecology*, 84, 134–142.
- Schmidt MH, Thies C, Nentwig W, Tschamtker T (2008) Contrasting responses of arable spiders to the landscape matrix at different spatial scales. *Journal of Biogeography*, 35, 157–166.
- Schmitz OJ (2007) Predator diversity and trophic interactions. *Ecology*, 88, 2415–2426.
- Siemann E (1998) Experimental tests of effects of plant productivity and diversity on grassland arthropod diversity. *Ecology*, 79, 2057–2070.
- Song J, Wang FG, Wen L, Wang LX, Li JL, Wu SN, Xu ZC (2019) Effects of grazing on plant diversity and soil nutrients in typical temperate steppe. *Acta Agrestia Sinica*,



- 27, 1694–1701. (in Chinese with English abstract) [宋洁, 王凤歌, 温璐, 王立新, 李金雷, 武胜男, 徐智超 (2019) 放牧对温带典型草原植物物种多样性及土壤养分的影响. 草地学报, 27, 1694–1701.]
- Waide RB, Willig MR, Steiner CF, Mittelbach G, Gough L, Dodson SI, Juday GP, Parmenter R (1999) The relationship between productivity and species richness. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 30, 257–300.
- Wardle DA, Bardgett RD, Klironomos JN, Setälä H, van der Putten WH, Wall DH (2004) Ecological linkages between aboveground and belowground biota. *Science*, 304, 1629–1633.
- Warui CM, Villet MH, Young TP, Jocqué R (2005) Influence of grazing by large mammals on the spider community of a Kenyan savanna biome. *Journal of Arachnology*, 33, 269–279.
- Wu Q, Wu PF, Wang Q, Wen YL, Gao YM, Zhang RZ, Long W (2016) Effects of grazing intensity on the community structure and diversity of different soil fauna in alpine meadow. *Scientia Agricultura Sinica*, 49, 1826–1834. (in Chinese with English abstract) [武崎, 吴鹏飞, 王群, 文勇立, 高艳美, 张荣芝, 龙伟 (2016) 放牧强度对高寒草地不同类群土壤动物的群落结构和多样性的影响. 中国农业科学, 49, 1826–1834.]
- Xie GD, Zhang YL, Lu CX, Zheng D, Cheng SK (2001) Study on valuation of rangeland ecosystem services of China. *Journal of Natural Resources*, 16, 47–53. (in Chinese with English abstract) [谢高地, 张钰铨, 鲁春霞, 郑度, 成升魁 (2001) 中国自然草地生态系统服务价值. 自然资源学报, 16, 47–53.]
- Yuan L, Dai K, Bao WD, Yu PL (2009) Field survey on amphibians and reptiles in Saihanwula Nature Reserve, Inner Mongolia. *Sichuan Journal of Zoology*, 28, 283–285. (in Chinese with English abstract) [袁梨, 戴魁, 鲍伟东, 蔚培龙 (2009) 内蒙古赛罕乌拉国家级自然保护区两栖爬行动物调查. 四川动物, 28, 283–285.]
- Zhang SL, Yong WY, Yang YX, Lu ZX, Zhang F, Li GL (2008) Study on the vegetation classification in Saihanwula Nature Reserve. *Journal of Inner Mongolia University (Natural Science Edition)*, 39, 74–79. (in Chinese with English abstract) [张书理, 雍伟义, 杨永昕, 卢朝霞, 张帆, 李桂林 (2008) 赛罕乌拉自然保护区植被分类研究. 内蒙古大学学报(自然科学版), 39, 74–79.]
- Zhou M, Zeng N, Zhao PW, Wei JS, Li P, Zhai MY (2014) Evaluation on the *Betula platyphylla* forest ecosystem service values in southern Daxing'anling. *Forest Resources Management*, (1), 120–126. (in Chinese with English abstract) [周梅, 曾楠, 赵鹏武, 魏江生, 李攀, 翟明瑶 (2014) 大兴安岭南段白桦次生林生态系统服务价值评估. 林业资源管理, (1), 120–126.]
- Zhou WJ, Zhong L, Huang JL, Xie YY, Luo YY (2019) Species diversity, functional group structure, and influencing factors of spider community in fragmented landscape of Thousand Island Lake. *Acta Ecologica Sinica*, 39, 2226–2236. (in Chinese with English abstract) [周文婕, 仲磊, 黄杰灵, 谢央央, 罗媛媛 (2019) 千岛湖片段化景观中蜘蛛群落物种多样性和功能群结构及其影响因素. 生态学报, 39, 2226–2236.]

(责任编辑: 吴东辉 责任编辑: 闫文杰)

## 附录 Supplementary Material

### 附录1 各样地蜘蛛名录

Appendix 1 List of spider species of each sample plot

<https://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2020214-1.pdf>

附录1 各样地蜘蛛名录

Appendix 1 List of spider species of each sample plot

物种 Species	个体数量 Number of individuals					捕食方式 Foraging type
	样地 I Sample site I	样地 II Sample site II	样地 III Sample site III	样地 IV Sample site IV	样地 V Sample site V	
<b>漏斗蛛科 Agelenidae</b>						
迷宫漏斗蛛 <i>Agelena labyrinthica</i> (Clerck, 1757)		2				织网型
双纹异漏斗蛛 <i>Allagelena bistrata</i> (Grube, 1861)	3	4	1			织网型
<b>园蛛科 Araneidae</b>						
帕氏尖蛛 <i>Aculepeira packardi</i> (Thorell, 1875)	1	6		1		织网型
肥胖园蛛 <i>Araneus pinguis</i> (Karsch, 1879)	2	17	23			织网型
园蛛属一种 <i>Araneus</i> sp.1	4					织网型
园蛛属一种 <i>Araneus</i> sp.2	3					织网型
横纹金蛛 <i>Argiope bruennichii</i> (Scopoli, 1772)	1	2	1	2		织网型
灌木新园蛛 <i>Neoscona adianta</i> (Walckenaer, 1802)	31	7	4	21		织网型
<b>红螯蛛科 Cheiracanthiidae</b>						
绿色红螯蛛 <i>Cheiracanthium virescens</i> Sundevall, 1833	7	17				游猎型
<b>管巢蛛科 Clubionidae</b>						
褐管巢蛛 <i>Clubiona neglecta</i> O. P. –Cambridge, 1862	1	28	1	4		游猎型
管巢蛛属一种 <i>Clubiona</i> sp.		2				游猎型
<b>卷叶蛛科 Dictynidae</b>						
大卷叶蛛 <i>Dictyna major</i> Menge, 1869	1					织网型
<b>平腹蛛科 Gnaphosidae</b>						
掠蛛属一种 <i>Drassodes</i> sp.	1	5	2			游猎型
欠虑平腹蛛 <i>Gnaphosa inconspicua</i> Simon, 1878		2				游猎型
曼平腹蛛 <i>Gnaphosa mandshurica</i> Schenkel, 1963		1				游猎型
平腹蛛属一种 <i>Gnaphosa</i> sp.1		5				游猎型
平腹蛛属一种 <i>Gnaphosa</i> sp.2		1				游猎型
狂蛛属一种 <i>Zelotes</i> sp.1		2	1		1	游猎型
狂蛛属一种 <i>Zelotes</i> sp.2		1			1	游猎型

物种 Species	个体数量 Number of individuals					捕食方式 Foraging type
	样地 I Sample site I	样地 II Sample site II	样地 III Sample site III	样地 IV Sample site IV	样地 V Sample site V	
狂蛛属一种 <i>Zelotes</i> sp.3			1			游猎型
<b>皿蛛科 Linyphiidae</b>						
斑皿蛛属一种 <i>Abiskoa</i> sp.				4	3	织网型
指丘皿蛛 <i>Agyneta dactylis</i> (Tao, Li & Zhu, 1995)					1	织网型
斑皿盖蛛 <i>Allomengea dentisetis</i> (Grube, 1861)		1				织网型
齿肢微蛛 <i>Erigone dentipalpis</i> (Wider, 1834)					1	织网型
三角弗蛛 <i>Floronia bucculenta</i> (Clerck, 1757)	2	27	2			织网型
卡氏盖蛛 <i>Neriere cavaleriei</i> (Schenkel, 1963)		5				织网型
明显盖蛛 <i>Neriere emphana</i> (Walckenaer, 1842)	1		1			织网型
皿蛛科一种 Linyphiidae sp.1	2	2	1			织网型
皿蛛科一种 Linyphiidae sp.2		2				织网型
皿蛛科一种 Linyphiidae sp.3		3				织网型
<b>拟态蛛科 Mimetidae</b>						
谄蛛属一种 <i>Ermetus</i> sp.		2	13			游猎型
<b>光盖蛛科 Liocranidae</b>						
蒙古田野蛛 <i>Agroeca mongolica</i> Schenkel, 1936		3				游猎型
<b>狼蛛科 Lycosidae</b>						
白纹舞蛛 <i>Alopecosa albostrata</i> (Grube, 1861)	4	1		9	2	游猎型
耳毛舞蛛 <i>Alopecosa auripilosa</i> (Schenkel, 1953)	3	2				游猎型
楔形舞蛛 <i>Alopecosa cuneata</i> (Clerck, 1757)	2					游猎型
利氏舞蛛 <i>Alopecosa licenti</i> (Schenkel, 1953)	1		2	2	1	游猎型
舞蛛属一种 <i>Alopecosa</i> sp.	6	8		1		游猎型
田园豹蛛 <i>Pardosa agrestis</i> (Westring, 1861)		10				游猎型
星豹蛛 <i>Pardosa astrigera</i> L. Koch, 1878	2				15	游猎型
蒙古豹蛛 <i>Pardosa mongolica</i> Kulczyn'ski, 1901					3	游猎型
申氏豹蛛 <i>Pardosa schenkeli</i> Lessert, 1904	8	53	21		1	游猎型

物种 Species	个体数量 Number of individuals					捕食方式 Foraging type
	样地 I Sample site I	样地 II Sample site II	样地 III Sample site III	样地 IV Sample site IV	样地 V Sample site V	
<b>米图蛛科 Miturgidae</b>						
刺佐蛛 <i>Zora spinimana</i> (Sundevall, 1833)	3	5				游猎型
<b>猫蛛科 Oxyopidae</b>						
猫蛛属一种 <i>Oxyopes</i> sp.	1	15	6			游猎型
<b>逍遥蛛科 Philodromidae</b>						
金黄逍遥蛛 <i>Philodromus aureoles</i> (Clerck, 1757)	34	33	2	2	1	游猎型
逍遥蛛属一种 <i>Philodromus</i> sp.	1		1			游猎型
白斑狼逍遥蛛 <i>Thanatus coloradensis</i> Keyserling, 1880		1				游猎型
朝鲜狼逍遥蛛 <i>Thanatus coreanus</i> Paik, 1979	24	63	61	3	2	游猎型
娇长逍遥蛛 <i>Tibellus tenellus</i> (L. Koch, 1876)	151	13				游猎型
<b>盗蛛科 Pisauridae</b>						
锚盗蛛 <i>Pisaura ancora</i> Paik, 1969	4	15				游猎型
<b>跳蛛科 Salticidae</b>						
丽亚蛛 <i>Asianellus festivus</i> (C. L. Koch, 1834)		1			3	游猎型
弓拱猎蛛 <i>Evarcha arcuate</i> (Clerck, 1757)		8	6			游猎型
三带怜蛛 <i>Talavera trivittata</i> (Schenkel, 1963)				1		游猎型
跳蛛科一种 <i>Salticidae</i> sp.1	6	10	13	1	4	游猎型
跳蛛科一种 <i>Salticidae</i> sp.2		1			1	游猎型
跳蛛科一种 <i>Salticidae</i> sp.3	1					游猎型
跳蛛科一种 <i>Salticidae</i> sp.4				1		游猎型
跳蛛科一种 <i>Salticidae</i> sp.5		7	1		1	游猎型
跳蛛科一种 <i>Salticidae</i> sp.6			1			游猎型
跳蛛科一种 <i>Salticidae</i> sp.7		4	1			游猎型
跳蛛科一种 <i>Salticidae</i> sp.8		2				游猎型
跳蛛科一种 <i>Salticidae</i> sp.9		3				游猎型
<b>肖蛸蛛科 Tetragnathidae</b>						

物种 Species	个体数量 Number of individuals					捕食方式 Foraging type
	样地 I Sample site I	样地 II Sample site II	样地 III Sample site III	样地 IV Sample site IV	样地 V Sample site V	
尖尾肖蛸 <i>Tetragna caudicula</i> (Karsch, 1879)						织网型
羽斑肖蛸 <i>Tetragna pinicola</i> L. Koch, 1870	1	6	2	1		织网型
<b>球蛛科 Theridiidae</b>						
齿螯蛛属一种 <i>Enoplognatha</i> sp.	1	7	1			织网型
板隅拟肥腹蛛 <i>Parasteatoda tabulate</i> (Levi, 1980)				1		织网型
温室拟肥腹蛛 <i>Parasteatoda tepidariorum</i> (C.L. Koch, 1841)	2					织网型
拟肥腹蛛属一种 <i>Parasteatoda</i> sp.	1					织网型
印痕叶球蛛 <i>Phylloneta impressa</i> (L. Koch, 1881)	1	1	6	16		织网型
白斑肥腹蛛 <i>Steatoda albomaculata</i> (De Geer, 1778)					5	织网型
肥腹蛛属一种 <i>Steatoda</i> sp.					7	织网型
辽源球蛛 <i>Theridion liaoyuanense</i> (Zhu & Yu, 1982)		8	4	1		织网型
球蛛属一种 <i>Theridion</i> sp.		5	2			织网型
<b>蟹蛛科 Thomisidae</b>						
伊氏蛛属一种 <i>Ebrechtella</i> sp.	2	17	5	4		游猎型
梅氏毛蟹蛛 <i>Heriaeus melloteei</i> Simon, 1886		7				游猎型
圆花叶蛛 <i>Synema globosum</i> (Fabricius, 1775)		2	1	1		游猎型
满蟹蛛 <i>Thomisus onustus</i> Walckenaer, 1805	1				1	游猎型
岛民花蟹蛛 <i>Xysticus insulicola</i> Bösenberg & Strand, 1906	32	54	41	16	10	游猎型
条纹花蟹蛛 <i>Xysticus striatipes</i> L. Koch, 1870			2	2	3	游猎型
<b>隐石蛛科 Titanoeceidae</b>						
黄冠隐石蛛 <i>Titanoeca flavicoma</i> L. Koch, 1872	1				3	游猎型
合计 Total	217	497	243	94	70	



•研究报告•

# 农田节肢动物不同取样方法的综合比较

段美春<sup>1</sup>, 覃如霞<sup>1</sup>, 张宏斌<sup>2</sup>, 陈宝雄<sup>2\*</sup>, 金彬<sup>3</sup>, 张松柏<sup>3</sup>, 任少鹏<sup>4</sup>, 金树权<sup>4</sup>, 朱升海<sup>5</sup>, 华家宁<sup>5</sup>, 刘云慧<sup>6</sup>, 宇振荣<sup>6</sup>

1. 西南大学农学与生物科技学院, 重庆 400715; 2. 农业农村部农业生态与资源保护总站, 北京 100125; 3. 宁波市农产品质量安全总站, 浙江宁波 315012; 4. 宁波市农业科学研究院, 浙江宁波 315040; 5. 宁波天胜农牧发展有限公司, 浙江宁波 315012; 6. 中国农业大学资源与环境学院, 北京 100193

**摘要:** 农田节肢动物多样性具有病虫害控制、传粉等价值, 选择一种或多种适宜、准确且高效的取样方法和指示类群来衡量农田节肢动物多样性是一项基础性工作。本文通过地表陷阱法、挂盆陷阱法、扫网法、目测计数法和吸虫器法在有机管理和常规管理农田区的不同农业生境类型中取样, 比较不同方法对不同生物类群的捕获效率、经济成本、响应敏感性等。研究发现在捕获效率方面, 地陷法和挂盆法最高, 其次是扫网法, 而吸虫器法和目测计数法较差。挂盆法对步甲、蜘蛛、蜂类和瓢虫类群的捕获效率较佳。陷阱法主要适用于蜘蛛和步甲的取样, 扫网法也可用于蜘蛛和瓢虫的取样。在经济成本方面, 地陷法的成本最低, 扫网法的总成本最高。每种取样方法下仅有个别类群个体数量具有较好的响应敏感性, 如地陷法的蜘蛛目个体数和步甲科个体数、挂盆法的总个体数、蜂类个体数和瓢虫科个体数、扫网法的直翅目个体数和半翅目个体数等。在此基础上, 综合类群经济价值, 操作难易, 类群鉴定难度, 被动取样程度, 是否受取样人影响等比较发现: 地陷法对步甲和蜘蛛的取样的综合效果最佳, 而不同取样方法下多种类群的组合能更好地监测和评价农田节肢动物多样性的整体情况。地陷法捕获步甲或/和蜘蛛以及挂盆法调查蜂类的组合是基于本研究得出的调查农田节肢动物多样性的最佳组合。

**关键词:** 节肢动物; 取样方法; 农田生物多样性; 农田生态系统; 农业昆虫

段美春, 覃如霞, 张宏斌, 陈宝雄, 金彬, 张松柏, 任少鹏, 金树权, 朱升海, 华家宁, 刘云慧, 宇振荣 (2021) 农田节肢动物不同取样方法的综合比较. 生物多样性, 29, 477–487. doi: 10.17520/biods.2020034.

Duan MC, Qin RX, Zhang HB, Chen BX, Jin B, Zhang SB, Ren SP, Jin SQ, Zhu SH, Hua JN, Liu YH, Yu ZR (2021) Comprehensive comparison of different sampling methods for arthropod diversity in farmland. Biodiversity Science, 29, 477–487. doi: 10.17520/biods.2020034.

## Comprehensive comparison of different sampling methods for arthropod diversity in farmland

Meichun Duan<sup>1</sup>, Ruxia Qin<sup>1</sup>, Hongbin Zhang<sup>2</sup>, Baoxiong Chen<sup>2\*</sup>, Bin Jin<sup>3</sup>, Songbo Zhang<sup>3</sup>, Shaopeng Ren<sup>4</sup>, Shuquan Jin<sup>4</sup>, Shenghai Zhu<sup>5</sup>, Jianing Hua<sup>5</sup>, Yunhui Liu<sup>6</sup>, Zhenrong Yu<sup>6</sup>

1 College of Agronomy and Biotechnology, Southwest University, Chongqing 400715

2 Rural Energy and Environment Agency, Ministry of Agriculture and Rural Affairs, Beijing 100125

3 Ningbo Agricultural Products Quality and Safety Management Station, Ningbo, Zhejiang 315012

4 Ningbo Academy of Agricultural Sciences, Ningbo, Zhejiang 315040

5 Ningbo Tiansheng Farming Development Co., Ltd, Ningbo, Zhejiang 315012

6 College of Resources and Environmental Sciences, China Agricultural University, Beijing 100193

### ABSTRACT

**Aims:** Arthropod biodiversity in farmlands has considerable value in terms of pest control, pollination, and other ecological services. To adequately assess arthropod biodiversity in farmlands, a fundamental step to select appropriate, accurate, and efficient sampling methods and identify appropriate indicator taxa.

**Methods:** Here, we compared several arthropod sampling methods in different types of agricultural habitats within organic managed and conventional managed farmland, including the surface trap cup method, coloured pan traps,

收稿日期: 2020-02-03; 接受日期: 2020-06-09

基金项目: 国家自然科学基金(41901218)、国家重点研发计划课题(2018YFC0507203)和中央高校基本科研业务费(XDJK2019C098)

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

the sweeping method, visual counting, and the vacuum-suction method. We compared the capture efficiency, economic costs, and response sensitivity of each method for different species assemblages.

**Results:** We found that the surface trap cup method and coloured pan traps had the highest capture efficiency, followed by the sweeping method, the vacuum-suction method, and visual counting, which had the lowest capture efficiency. Coloured pan traps was more efficient at capturing carabids, spiders, bees, and ladybugs. The surface trap cup method was mainly applicable to sampling ground spiders and carabids. The sweeping method was also effective at sampling spiders and ladybugs. In terms of economic costs, the most economical method was the surface trap cup method, which was used to capture carabids or spiders. The sweeping method had the highest cost due to its low capture efficiency of spiders. Sampling methods varied in their response sensitivity and were reasonably able to estimate abundances only of certain taxa (e.g., the number of spiders and carabids by the surface trap cup method, the total number of specimens, the number of bees, and the number of ladybugs by coloured pan traps, and the number of Orthoptera and Hemiptera by the sweeping method).

**Conclusion:** We further compared sampling methods after taking into account the economic value of the taxon, the difficulty of sampling operation, the difficulty of taxon identification, the degree of passive sampling, and whether the taxon was influenced by different individuals conducting the sampling. The most comprehensive method was the surface trap cup method targeting carabids and spiders. Using a combination of different sampling methods for multiple taxa is recommended to comprehensively evaluate and monitor overall farmland arthropod biodiversity, and our results suggest that the best combination includes sampling carabids and spiders using the surface trap cup method and sampling bees using coloured pan traps.

**Key words:** arthropod; sampling methods; farmland biodiversity; agricultural ecosystem; agricultural insect

农田生物多样性(farmland biodiversity)特指农田生态系统中的生物多样性, 可以理解为在农田进行生长、繁殖、栖息、取食、迁移、避难等活动的所有物种及其相互间复杂的营养级联系(Fahrig et al, 2011)。节肢动物是农田中最多的类群, 其中步甲、蜘蛛、蝴蝶、蜜蜂、瓢虫和食蚜蝇常被作为生物多样性指示类群(Dennis et al, 2012; Fahrig et al, 2015; Duan et al, 2019)。农田节肢动物及其提供的生态系统服务(如生物控制、授粉等)是农业可持续发展的基础(尤民生等, 2004; 李正跃等, 2009), 为人类带来巨大经济利益(Costanza et al, 1998; Altieri, 1999; Tschamntke et al, 2005), 例如传粉昆虫使全球124种作物产量提高了70%, 影响了全球35%的食物供给(Klein et al, 2003)。虽然集约化的农业生产方式对于粮食产量的增加发挥了巨大作用, 却成为农田生物多样性下滑和生态系统服务功能丧失的主要原因之一(Pimentel et al, 1992; Benton et al, 2003; Kleijn et al, 2009)。因此, 保护和恢复农田生态系统中的节肢动物多样性刻不容缓(Butler et al, 2007; Concepción et al, 2012)。

监测和评价是实现农田生物多样性保护的前提条件。相对于自然生态系统, 农田生态系统中的节肢动物多样性同样广泛而丰富。我国旱地农业生态系统有害动物及昆虫有1,300多种、捕食性节肢动

物约2,000种, 仅棉田蜘蛛就有205种(章家恩, 1999), 稻田蜘蛛多达372种(王洪全等, 1996)。因此面对丰富多样的农田生物多样性, 如何选择最合适的节肢动物采集方法一直是探讨的话题(吴进才等, 1993; Zou et al, 2012; 黄杰灵等, 2013)。

全面调查所有农田节肢动物类群是不现实的(刘向东, 2013)。农田中蜂类、步甲、蜘蛛和瓢虫种群数量大、种类丰富、对环境干扰敏感, 是农田生物多样性调查和评估最广泛选择的类群(Rainio & Niemelä, 2003; Belfrage et al, 2005; Dennis et al, 2012)。针对不同的生物类群乃至同一生物类群都有不同的取样调查方法, 挂盆陷阱法(挂盆法/彩盘法)、地表陷阱法(地陷法)、扫网法、目测计数法(目测法)、吸虫器法和马氏网法是节肢动物取样常用的方法。不同取样方法的比较主要是从捕获效率, 如物种数或功能群的多度(吴进才等, 1993; 黄杰灵等, 2013; 王宇等, 2016), 以及操作难易程度来衡量其优劣(章康华和钟玲, 1992)。通过不同取样方法的主动与被动性, 取样有无“活动密度”来进行比较, 并定性评价取样方法的成本和不足(Zou et al, 2012)。同时, 生物指示类群还要求其对于环境变化具敏感性, 也就是说在取样地生态环境好、受到人为干扰较少的地方, 该类群就具有较高多样性; 如果取样地受人为干扰影响较大、生态环境较差, 那么该类

群的多样性就应该低。因此某一方法下某一类群的多样性高低能否反映不同干扰梯度下的差异, 即其对干扰等的响应敏感性, 也是评价不同方法优劣的因素之一(Dennis et al, 2012; Duan et al, 2016b)。目前, 综合考虑以上诸多因素的研究较为缺乏。因此综合比较以上因素, 选出标准、专业、快速、可重复、低成本、高效率的方法十分重要(黄杰灵等, 2013; 刘向东, 2013)。

本研究通过定量化综合比较几种常见的农田生物多样性调查方法及其类群的捕获效率、操作鉴定难易、经济时间成本、响应敏感性及准确性等差异, 旨在探讨: (1) 每种方法适宜的取样类群及捕获效率; (2) 某一方法下该类群多样性指数的响应敏感性; (3) 效果最优的一个或多个取样方法和类群。以期找到简单、准确、高效的农田生物多样性标准化调查取样方法, 比较和评估不同地方的农田生物多样性, 为保护和恢复农田生物多样性及其服务功能提供参考。

## 1 材料与方法

### 1.1 研究区及样地设置

为衡量不同取样方法及类群对于农田干扰梯度的响应敏感性, 设置有机管理和常规管理区及代表不同干扰梯度的生境类型。研究区在浙江省宁波市鄞州区古林镇, 该地区属亚热带季风气候, 地形以平原为主, 水系丰富, 土壤以红壤和黄壤为主, 土层较厚。

有机管理区位于古林镇前虞村(29°80' N, 121°40' E)的天胜农牧“四不用”农场, 总面积1,030亩; 农场自2011年建立至今一直由公司统一经营并实行有机管理, 不施用化肥和农药。大棚蔬菜地一年种植2轮蔬菜, 露天田块每年种植蔬菜或作物1轮, 水稻田一年内进行水稻小麦轮作, 均施用自制湿基有机肥。果园进行林下养鸡, 50只/亩, 每年机器割草1次。

常规管理区位于有机农场以西约5 km的古林镇共任村(29°81' N, 121°45' E), 调查区总面积约1,000亩; 该村土地由村民各自进行集约化种植管理。大棚蔬菜地年种植绿叶蔬菜6轮, 施用复合肥约125 kg/亩, 年喷洒农药约5次。露天田块一年一般种植2轮蔬菜为主, 施用化肥复合肥40 kg/亩, 喷洒农药约3次。水稻田一年内进行水稻席草轮作, 施用氮

肥15 kg/亩, 复合肥25 kg/亩, 喷洒农药约4次。对照地选择的3个果园生境管理较为粗放, 近两年未施用化肥和农药(孙玉芳等, 2019)。

在两个农田管理区都分别选择大棚蔬菜(DC)、果园(GY)、水稻田埂(SD)、露天田块(LC)和露天田块边缘的农田边界(NB)共5种生境类型。每种生境类型设置3个重复, 合计30块样地。每块样地面积在100 m<sup>2</sup>以上, 样地之间间隔100 m以上(露天田块及其农田边界除外)。在果园、露天田块两类面状生境样地中心设置1块10 m × 10 m的样方, 在大棚蔬菜、农田边界和水稻田埂等线状生境样地中心设置1条2 m × 50 m (或1 m × 100 m)的样带。

### 1.2 节肢动物不同类群调查方法

#### 1.2.1 地表陷阱杯法(地陷法)

用埋入地表陷阱杯对地表节肢动物进行取样。在面状生境采用五点法对每个样方设置5个陷阱杯。在线状样地沿着样带中间每间隔5 m分别放置5个陷阱杯。陷阱杯为高度12 cm、杯口直径8 cm的硬质塑料杯。杯内倒入1/3的饱和食盐水, 添加几滴洗洁精以破坏液面的表面阻力。使容器边缘稍低于或与土壤表面持平, 并在容器上方5 cm处支撑一块有机玻璃片作为防雨罩。每周收集标本并更换溶液。

#### 1.2.2 挂盆陷阱法(挂盆法)

用挂盆陷阱法对空中飞行节肢动物进行取样。在每个面状生境内设置9个陷阱盆, 分别置于样方为2 m的小栅格交叉点上, 在每个交叉点分别间隔放置黄白蓝色盆形陷阱。在每个线状生境监测点分别设置1条50 m长的样带, 每条样带上相间放置黄白蓝盆形陷阱各3个, 每个陷阱至少间隔2 m, 两端的陷阱距样带端部至少5 m。将上口径为21 cm、高为12.5 cm的盆形陷阱挂在长1.5 m的支架上, 支架插入地下约30 cm固定。陷阱中放入300 mL (约盆的1/4)饱和食盐水和少量洗洁精。每周收集标本并更换溶液。

#### 1.2.3 扫网法

用扫网法对空中节肢动物进行收集。在面状样地内, 调查人员在样地内行走20 min, 同时利用捕虫网捕获节肢动物; 或两个人同时进行, 每人捕获10 min。在线状样地样带内, 调查人员沿样带往返行走20 min, 以保证和面状样地的取样强度一致。步行速度大约为6-7 m/min, 捕虫网网纱80目, 网口



直径30 cm, 网深55 cm, 杆长110 cm。取样于9:30–17:30的晴天或微阴天、气温 > 15°C、风速 < 2.5 m/s的情况进行。

#### 1.2.4 目测计数法(目测法)

采用目测计数法记录植株上的节肢动物。在面状样地内随机选择10株距离边界至少2 m的植物, 在线状样地内至少间隔1 m随机选择10株植物。按大类或能鉴定到的水平记录每个植株上各类节肢动物的数量, 捕获的蜘蛛和甲虫放入装有80%酒精的离心管中并带回实验室进行鉴定。

#### 1.2.5 吸虫器法

在稻田田埂样带边的稻田和露天菜地采用吸虫器法调查节肢动物。在每个样地内随机设置5个取样点(间隔2 m以上)。采用经复叶式鼓风机(leaf blower-vac)改装的吸虫器抽吸节肢动物(Zou et al, 2016)。在每一个取样点用去底的塑料桶(底面直径40 cm, 高40 cm, 体积约50 L), 上部带纱网罩, 防止节肢动物逃逸。用桶快速地罩住2–4丛水稻或其他植物, 再用吸虫器吸取2 min。将取到的节肢动物装入80%的酒精保存并带回实验室分类鉴定。

所有节肢动物标本依据《中国亚热带土壤动物》(尹文英, 1992)、《中国土壤动物检索图鉴》(尹文英, 1998)、《昆虫分类(上、下)》(郑乐怡和归鸿, 1999)和《昆虫分类学(修订版)》(蔡邦华等, 2017)分类至目, 并统计步甲科、瓢虫科、金龟子科、蜘蛛目、蜂类在各样地的个体数。

### 1.3 不同取样方法的比较

(1)不同取样方法的捕获效率, 采用单因素方差分析。包括3部分: (i)不同方法对常见目级节肢动物类群捕获效率差异。将7月27日至8月4日持续一周的挂盆法和地陷法获得的数据和7月29日至8月3日间采用目测法和扫网法一轮取样获得的数据进行比较, 探讨不同取样方法在相似的采样强度下(主要是采集人的田间时间投入, 如布置陷阱或操作设备的时间)的捕获不同生物类群的个体数差异。(ii)不同方法对常用指示类群(蜘蛛、步甲、瓢虫、金龟子、蜜蜂等)捕获效率的差异。将采用挂盆法和地陷法在5月28日至6月11日、7月27日至8月24日共计6周的取样数据, 5月29日至6月2日、7月29日至8月3日、8月23–25日共3次扫网法的数据, 和5月29日至6月2日, 7月29日至8月3日共2次的目测法数据进行比较。(iii)吸虫器法与其他方法的捕获效率的

差异。由于吸虫器法仅在8月26日对露天农田和水稻田两种生境共12个样地取样, 所以只利用水稻田和露天田块的8月17–24日一周的挂盆法和地陷法, 以及8月23–25日间扫网法的取样数据进行比较。

(2)取样成本差异。基于所有30个样地采用地陷法和挂盆法进行1次, 持续取样2周(从布置取样仪器, 中间收标本和换液, 到最后回收仪器)的调查成本, 扫网法调查和目测计数法调查1轮(每个样地调查1次)的人力成本、交通成本和器材成本进行比较, 人力成本还包括田间取样和室内挑选、制作、统计分类标本的时间成本。考虑到不同方法捕获效率的差异, 最后综合换算成每种方法要达到平均一个样地50只蜘蛛(几种方法捕获量都很多, 且是农田常用指示类群)所需要取样次数后的总成本。

(3)相同取样方法下某一生物类群的响应敏感性。如果某方法下某类群的个体数符合有机管理高于常规管理, 且农田边界、水稻田埂和果园(粗放管理, 非集约化生境)高于露天农田, 更高于大棚菜地(集约化管理生境)的规律, 则认为该方法下该类群有较好的响应敏感性, 即对环境梯度或干扰敏感(Dennis et al, 2012; Duan et al, 2016a)。我们采用个体数而不是物种数作为多样性指标, 因为鉴定所有的标本到物种水平是很困难的。已完成鉴定的蜘蛛和蜂类分析标本, 其个体数和物种数之间具有显著的正相关性, Pearson相关分析结果分别为 $r = 0.59$ ,  $P < 0.01$ 和 $r = 0.84$ ,  $P < 0.01$ 。衡量不同取样方法及类群对于农田干扰梯度的响应敏感性差异, 采用双因素方差分析。在方差分析前, 先进行物种数据的正态性和方差齐性检验。多重比较选用Tukey检验法, 方差分析在SPSS 16.0软件中进行。

(4)对不同取样方法的综合比较。综合以上三方面内容, 我们分别对每种方法下的9项评价标准分别赋予权重, 包括: 指示类群的捕获效率(10%)、取样经济成本(10%)、响应敏感性(20%)、类群经济价值(对农业生产的直接价值, 如是否具有病虫害控制功能、传粉功能等)(10%)、操作难度(10%)、专家田间支持(10%)、鉴定难度(10%)、被动取样程度(主动取样需要人工捕获, 被动取样不需要人工捕获)(10%)、受取样人影响(取样人差异是否会显著影响取样结果)(10%)。对以上9项进行打分(1–3分), 其中捕获效率、响应敏感性、类群经济价值、被动取样程度等这4项的“低、中、高”三个级别分别记为

1、2、3分; 而操作难度、取样经济成本、专家田间支持、鉴定难度和受取样人影响等这5项的“低、中、高”三个级别分别记为3、2、1分。根据权重计算综合得分, 得分>2.5则建议入选, 推荐作为代表方法和和代表指示类群; 得分<2.5则不推荐。

## 2 结果

### 2.1 不同取样方法的捕获效率比较

#### 2.1.1 不同方法对常见目级类群的捕获效率差异

总个体数和常见7个类群的个体数在不同取样方法间均存在显著性差异( $df = 3, F = 4.0-16.7, P < 0.009$ , 表1)。多重比较发现, 挂盆法和地陷法捕获总个体数差异不显著, 但都显著大于扫网法(表1)。目测法发现3,000多只节肢动物, 但蚜虫数量超过半数, 而其他鞘翅目、蜘蛛、蜂类等常用指示类群数量少。从目级类群上看, 挂盆法对双翅目、膜翅目、鞘翅目和蜘蛛目昆虫的捕获效果都较好; 地陷法适用于蜘蛛目、鞘翅目和膜翅目(主要是蚂蚁); 扫网法捕获半翅目、蜘蛛目和双翅目的效果较好, 而对鳞翅目和膜翅目效果较差。

#### 2.1.2 不同方法对常用指示类群捕获效率的差异

除图中所列多数类群外(图1), 还捕获113只隐翅虫、201只食蚜蝇、90只埋葬甲、54只蜻蜓, 但这些取样方法对这几个类群的捕获效率太低, 因此未进行方差分析。鞘翅目中金龟子(658只)和叶甲(503只)数量虽多, 但70%以上都是植食性害虫(如棕色鳃金龟 *Holotrichia titanis* 和黄守瓜 *Aulacophora indica*)。

常用的5个指示类群的个体数在不同取样方法

间均存在显著性差异( $df = 3, F = 26.0-83.4, P < 0.001$ )。多重比较发现, 对于蜘蛛捕获量, 扫网法和目测法显著低于挂盆法和地陷法(图1)。对蜂类、瓢虫和金龟子的捕获效率最高的方法是挂盆法, 且蜂类只适合挂盆法。对于步甲, 挂盆法和地陷法的捕获效率差异不大。扫网法捕获蜂类、金龟子和步甲的效率较低, 但对于瓢虫的取样效率较高。

#### 2.1.3 吸虫器法在露天农田和稻田的取样效率和其他方法比较

对于膜翅目(含蜂类)和鞘翅目的瓢虫、步甲、

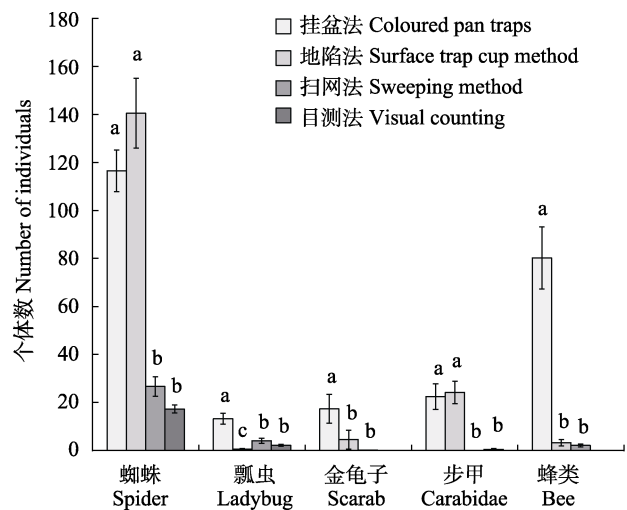


图1 不同取样方法捕获常见指示类群个体数量的差异(图中柱上有不同字母表示不同方法之间的捕获数量差异显著) Fig. 1 Differences in the number of individuals in common indicator groups captured by different sampling methods. For each group, bars sharing different superscript letters were significantly different at  $P < 0.05$  (Tukey HSD post hoc tests) in the same blow.

表1 挂盆法、目测法、地陷法和扫网法的常见目级类群捕获效率差异(个体数单位: 个)

Table 1 The difference in the number of common taxa of coloured pan traps, visual counting, surface trap cup method, and sweeping method (unit: PCS)

	挂盆法 Coloured pan traps	目测法 Visual counting	地陷法 Surface trap cup method	扫网法 Sweeping method
鞘翅目 Coleopteran	16.32 ± 3.74 <sup>a</sup>	4.73 ± 0.89 <sup>b</sup>	12.83 ± 3.35 <sup>a</sup>	5.10 ± 0.68 <sup>b</sup>
蜘蛛目 Araneae	18.36 ± 2.15 <sup>a</sup>	6.92 ± 0.90 <sup>c</sup>	23.52 ± 3.22 <sup>a</sup>	13.79 ± 2.17 <sup>b</sup>
鳞翅目 Lepidoptera	5.27 ± 1.39 <sup>a</sup>	0.40 ± 0.11 <sup>c</sup>	0.90 ± 0.25 <sup>b</sup>	0.27 ± 0.20 <sup>c</sup>
膜翅目 Hymenoptera	36.64 ± 10.19 <sup>a</sup>	15.05 ± 2.59 <sup>b</sup>	46.81 ± 10.28 <sup>a</sup>	2.53 ± 0.48 <sup>c</sup>
双翅目 Diptera	49.46 ± 14.62 <sup>a</sup>	3.55 ± 0.66 <sup>c</sup>	11.25 ± 1.97 <sup>b</sup>	5.40 ± 1.36 <sup>c</sup>
直翅目 Orthoptera	4.22 ± 1.09 <sup>b</sup>	3.18 ± 0.45 <sup>b</sup>	14.59 ± 2.42 <sup>a</sup>	4.29 ± 0.86 <sup>b</sup>
半翅目 Hemiptera	10.00 ± 1.94 <sup>a</sup>	6.56 ± 2.06 <sup>b</sup>	3.11 ± 0.69 <sup>c</sup>	15.81 ± 3.09 <sup>a</sup>
总个体数 Total number of individuals	125.67 ± 21.11 <sup>a</sup>	100.60 ± 25.81 <sup>a</sup>	98.23 ± 13.88 <sup>a</sup>	39.50 ± 4.70 <sup>b</sup>

同一行中不同字母表示差异显著 Different letters in the same row indicate significant difference

金龟子等类群, 吸尘器法取样效率低(见附录1)。吸尘器法单次取样的总个体数和鞘翅目个体数虽显著低于挂盆法, 但与地陷法、扫网法相差不大(图2)。对于蜘蛛, 吸尘器法除显著地高于目测法外, 和其他方法的取样效率差异都不显著。

## 2.2 不同取样方法的成本比较

目测法单次调查成本最低, 其次是扫网法和吸尘器法; 但由于捕获效率低, 目测法和扫网法需要6次、吸尘器法需要4次才能达到一个样地平均50只蜘蛛的取样量, 因此总成本更高。地陷法和挂盆法捕获50只蜘蛛只需1.5次(即3周), 总成本较低, 且还可有效捕获步甲或蜂类。

## 2.3 不同方法下不同类群响应敏感性的差异

符合常规农业措施和高干扰生境的生物多样性显著更低这一预期的结果有: 挂盆法总个体数、直翅目、瓢虫数、膜翅目、蜂类、步甲数、半翅目和金龟子个体数; 扫网法直翅目个体数; 地陷法蜘蛛目个体数、步甲科个体数, 其中地陷法步甲个体数响应敏感性最佳(表3, 其他不符合预期的结果见附录2)。

## 2.4 不同方法的综合比较

由表4可见, 挂盆法的蜘蛛捕获效率虽高, 但响应敏感性差, 不建议采用。目测计数法受人取

样干扰明显, 且移动迅速的节肢动物容易逃逸, 不建议采纳。扫网法捕获效率一般, 成本较高, 预测效果一般, 也受到一定的人为干扰, 不建议选。吸尘器法捕获效率一般, 田间操作难度较大, 不建议选。蜘蛛、蜜蜂鉴定费用较高且难度大; 步甲大部分能通过自学鉴定, 单价也相对便宜, 建议采用。

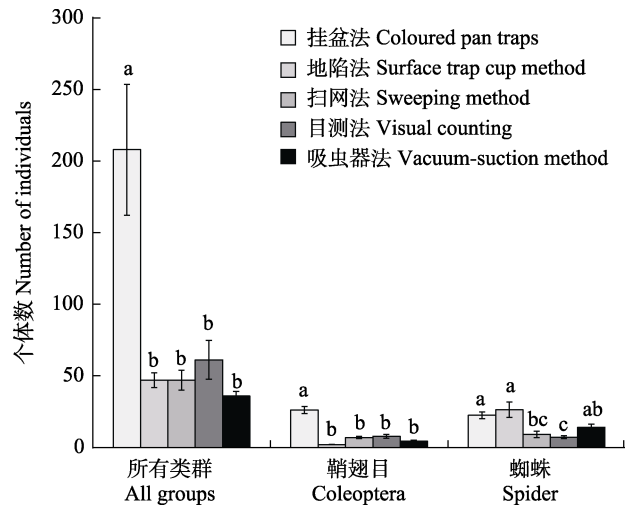


图2 吸尘器法和其他取样方法捕获常见指示类群个体数量的差异

Fig. 2 Differences in the number of individuals in common indicator groups captured by vacuum-suction method and other sampling methods

表2 不同方法取样成本统计表

Table 2 Statistics of sampling cost by different methods

	挂盆法 Coloured pan trap	地陷法 Surface trap cup method	目测法 Visual counting	扫网法 Sweeping method	吸尘器法 Vacuum-suction method
样地取样量(个) Sampling amount (PCS)	1,165	1,413	259	266	775
田间费时(时) Time consuming in the field (Hour)	60	48	29	27	30
室内费时(时) Time consuming indoor (Hour)	30	30	2	10	10
租车(天) Total rental time (Day)	3	3	2	2	2
人工费用(元) Labor cost (RMB)	2,250	1,950	775	925	1,000
租车费用(元) Car rental cost (RMB)	1,500	1,500	1,000	1,000	1,000
单次取样成本(元) Cost of one sampling (RMB)	3,750	3,450	1,775	1,925	2,000
取样次数 Sampling times	1.5	1.5	6	6	4
样地取样成本(元) Sampling cost (RMB)	5,625	5,175	10,650	11,550	8,000
器材成本(元) Equipment cost (RMB)	3,676	1,574	45	1,202	2,500
总成本(元) Total cost (RMB)	9,301	6,749	10,695	12,752	10,500

表3 生物多样性指标在不同管理措施和生境下F检验都存在显著性差异时不同水平间的多重比较(单位: 个)

Table 3 The post hoc tests of biodiversity indicators in different levels when F test were significant under both different management measures and different habitats types

	管理措施 Management		不同生境 Habitats				
	有机管理 Organic management	常规管理 Conventional management	大棚蔬菜 Greenhouse vegetable plot	果园 Orchard	露天农田 Open farmland	农田边界 Farmland boundary	水稻田埂 Rice field ridge
<b>挂盆法 Coloured pan traps</b>							
总个体数 Total	886.93±59.17 <sup>A</sup>	622.38±60.90 <sup>B</sup>	480.17±61.14 <sup>c</sup>	601.50±66.37 <sup>b</sup>	759±148.24 <sup>b</sup>	893.00±169.74 <sup>b</sup>	1,178.50±121.55 <sup>a</sup>
直翅目 Orthoptera	15.53±1.99 <sup>A</sup>	4.77±1.03 <sup>B</sup>	2.00±1.00 <sup>b</sup>	8.83±2.91 <sup>a</sup>	12.17±6.24 <sup>a</sup>	17.83±4.71 <sup>a</sup>	8.50±3.71 <sup>a</sup>
瓢虫 Ladybug	19.33±2.61 <sup>A</sup>	7.54±1.08 <sup>B</sup>	5.00±2.03 <sup>b</sup>	17.00±5.30 <sup>a</sup>	21.67±4.50 <sup>a</sup>	17.83±4.97 <sup>a</sup>	4.67±1.28 <sup>b</sup>
膜翅目 Hymenoptera	194.80±33.72 <sup>A</sup>	82.62±14.21 <sup>B</sup>	91.83±31.32 <sup>b</sup>	72.17±12.51 <sup>b</sup>	165.67±107.91 <sup>a</sup>	260.33±114.00 <sup>a</sup>	92.33±32.41 <sup>c</sup>
蜂类 Bee	124.67±13.22 <sup>A</sup>	35.77±4.91 <sup>B</sup>	11.17±3.27 <sup>b</sup>	115.33±34.61 <sup>a</sup>	107.67±27.01 <sup>a</sup>	82.00±24.29 <sup>a</sup>	81.67±29.44 <sup>a</sup>
步甲 Carabidae	37.87±6.19 <sup>A</sup>	7.69±1.66 <sup>B</sup>	1.50±0.56 <sup>b</sup>	13.00±4.36 <sup>a</sup>	40.67±12.94 <sup>a</sup>	41.50±15.53 <sup>a</sup>	15.50±6.19 <sup>a</sup>
半翅目 Hemipter	46.20±8.22 <sup>A</sup>	30.38±4.40 <sup>B</sup>	8.33±3.66 <sup>b</sup>	38.67±9.41 <sup>a</sup>	59.33±24.53 <sup>a</sup>	56.50±11.44 <sup>a</sup>	20.83±7.69 <sup>b</sup>
金龟子 Scarab	29.67±7.93 <sup>A</sup>	5.69±0.96 <sup>B</sup>	1.33±0.49 <sup>bc</sup>	4.17±1.58 <sup>b</sup>	38.33±10.90 <sup>a</sup>	42.33±21.04 <sup>a</sup>	0.50±0.22 <sup>c</sup>
<b>扫网法 Sweeping method</b>							
直翅目 Orthoptera	21.40±3.25 <sup>A</sup>	5.38±1.14 <sup>B</sup>	6.17±3.32 <sup>c</sup>	23.33±8.25 <sup>a</sup>	17.67±2.15 <sup>ab</sup>	9.67±2.84 <sup>ab</sup>	8.50±3.81 <sup>bc</sup>
<b>地陷法 Coloured pan traps</b>							
蜘蛛 Spider	176.13±15.47 <sup>A</sup>	110.54±10.65 <sup>B</sup>	107.83±27.88 <sup>bc</sup>	212.83±50.59 <sup>a</sup>	140.17±17.01 <sup>ab</sup>	136.50±8.11 <sup>ab</sup>	105.00±29.52 <sup>bc</sup>
步甲 Carabidae	35.27±5.46 <sup>A</sup>	14.23±2.61 <sup>B</sup>	5.17±2.18 <sup>d</sup>	13.50±4.90 <sup>c</sup>	49.00±9.45 <sup>a</sup>	28.00±4.68 <sup>ab</sup>	25.00±12.55 <sup>bc</sup>

同一行不同大写字母代表该方法下该类群的个体数在不同管理措施下存在显著性差异, 不同小写字母表示该指标在不同生境间存在显著性差异( $P < 0.05$ )。Different capital letters on the same low represent the significant difference of the number of individuals in this group under different management measures, and different lowercase letters represent the significant difference of the index among different habitats ( $P < 0.05$ ).

综合而言, 用挂盆法取样蜂类、瓢虫和步甲, 地陷法取样步甲和蜘蛛是较优的取样方法及调查类群。

### 3 讨论

以往研究发现, 每种方法都有各自适宜的捕获类群, 而非对所有节肢动物类群都有效(黄杰灵等, 2013; 王宇等, 2016)。蜻蜓、隐翅虫和食蚜蝇虽是农田益虫, 但本研究中挂盆法、地陷法和扫网法捕获的数量都太少, 因此暂不考虑将其作为农田生物多样性指示类群。鳞翅目、双翅目、直翅目和半翅目的捕获数量虽很多, 且具有较好的响应敏感性, 但由于鉴定困难且是农田植食性害虫类群, 我们推荐采用它们相同取样强度下的个体数作为衡量多样性的指标; 因为不仅个体数和物种数之间大都有较强的相关性, 而且不同功能群的个体数多少也代表了整个节肢动物群落的虫害程度、病虫害控制或传粉等潜力(Tscharntke et al, 2005)。

类似每种方法有其擅长的捕获昆虫功能团/组, 例如挂盆法用于膜翅目传粉昆虫取样, 地陷法用于甲虫取样(Dennis et al, 2012; 周红章等, 2014; Fahrig et al, 2015), 本研究也发现每种方法适合对某一种或几种类群取样, 如挂盆法适合飞行蜂类昆虫。挂盆法通过不同的颜色吸引不同的低空飞行生物, 在传粉昆虫的研究中使用较多(王润等, 2017; 伍盘龙等, 2018)。不同颜色有各自的吸引对象, 如蓝盆比黄盆陷阱更吸引冠蜂科蜂类, 白盆比黄盆更吸引双翅类昆虫(Zou et al, 2012)。降雨会影响挂盆法捕获效率和标本保存, 需定期检查。本研究中挂盆法对蜂类的捕获效率不太理想, 可增加取样次数或在开花季节传粉蜂类较多时调查。挂盆法的蜘蛛数量在不同管理措施和不同生境间都没有显著差异, 捕获到的蜘蛛可能是随气流随机扩散而来, 因此受到管理措施和生境类型的影响很小。挂盆法对步甲和瓢虫也具有较好捕获效果, 可在今后的研究

表4 基于加权得分的不同取样方法的综合比较

Table 4 Comprehensive comparison of different sampling methods based on weighted score

	权重 Weight	挂盆法 Coloured pan traps				地陷法 Surface trap cup method		目测法 Visual counting		扫网法 Sweeping method			吸虫器法 Vacuum-suc- tion method
		蜂类 Bee	瓢虫 Ladybug	蜘蛛 Spider	步甲 Carabidae	步甲 Carabidae	蜘蛛 Spider	瓢虫 Ladybug	蜘蛛 Spider	蜂类 Bee	蜘蛛 Spider	直翅目 Orthoptera	蜘蛛 Spider
捕获效率 Capture efficiency	10%	2	3	3	3	2	3	1	1	1	2	3	2
取样经济成本 Economic cost of sampling	10%	2	2	2	2	3	3	1	1	1	1	1	2
响应敏感性 Response sensitivity	20%	3	3	1	3	3	3	–	1	–	1	3	–
类群经济价值 Economic value of groups	10%	3	3	3	2	2	3	3	3	3	3	1	3
操作难度 Operation difficulty	10%	3	3	3	3	3	3	2	2	2	2	2	1
专家田间支持 Expert field support	10%	3	3	3	3	3	3	2	2	2	3	3	3
鉴定难度 Identification difficulty	10%	1	3	1	2	2	1	3	1	1	1	2	1
被动取样程度 Degree of passive sampling	10%	3	3	3	3	3	3	1	1	1	1	1	2
受取样人影响 Affected by sampling people	10%	3	3	3	3	3	3	1	1	2	2	2	2
加权得分 Weighted score	–	2.6	2.9	2.3	2.7	2.7	2.8	1.4	1.4	1.3	1.7	2.1	1.6
建议入选 Recommend- for inclusion	–	是 Yes	是 Yes	否 No	是 Yes	是 Yes	是 Yes	否 No	否 No	否 No	否 No	否 No	否 No

中进一步验证和发展。目前已经发展出营造昆虫巢穴进行传粉昆虫调查和保护的方法,效果比挂盆法更好,可在今后的研究中采用。

陷阱法是最常见的农田地表或半土生的节肢动物调查与监测方法,已成为调查地表步甲和蜘蛛多样性的标准化方法(Rainio & Niemelä, 2003; 周红章等, 2014; Duan et al, 2019), 我们的研究也发现地陷法最适合捕获地表步甲和蜘蛛。陷阱法具有操作简单、取样效率高、成本低、对原有生境破坏小等优点(黄杰灵等, 2013)。争议问题是陷阱杯中溶液的选择: 有研究认为酒精存在强烈挥发性, 因而会主动吸引某些物种如软体动物等; 而福尔马林、甲醛等存在一定毒性和污染性(MacGavin, 1997)。因此我们采用饱和食盐水, 该溶液配置方便、成本低, 也被其他研究采用(Zou et al, 2012; Bertrand et al, 2016)。但是降雨会稀释溶液, 影响标本保存效果, 建议更换溶液周期不超过1周。虽然有研究也在稻田采用改进的陷阱法取样(施波等, 2011), 但地陷法

显然更适用于对旱地的节肢动物采样, 与挂盆法同时使用可取得更为全面的节肢动物取样结果。

基于调查方法的简易性和适用性, 目测法最为简单。多用在植物病虫害的调查, 但受人为扰动最大, 不适用农田生物多样性的取样和调查。先前的研究也表明目测法获得的各种害虫和天敌的数量最少、准确性最差(章康华和钟玲, 1992), 我们的研究也印证了目测法是所有方法中综合评价最低的。

扫网法常被用于鳞翅目蝴蝶和膜翅目蜂类的取样(Dennis et al, 2012), 其成本低、操作简易, 可有效地比较小型低空节肢动物的多样性(Zou et al, 2012), 但捕获效率受到收集者影响较大, 还受到天气特别是风速的影响(MacGavin, 1997)。在本研究中, 扫网法对蜂类和蝴蝶的捕获效率都不理想, 不太适合于该地区鳞翅目蝴蝶和膜翅目蜂类的调查。扫网法对蜘蛛取样效果较好, 可以作为蜘蛛取样的备选或补充方法, 特别是针对植被层的蜘蛛等节肢动物, 结合地陷法捕获地表蜘蛛, 总体效果更好(Zou et al,

2012; Duan et al, 2019)。

吸虫器法被大量运用在稻田节肢动物采样中,特别是稻田蜘蛛(吴进才等, 1993; 刘雨芳等, 2002)。吸虫器法在稻田节肢动物取样中具有较高的取样效率,高于目测法和挂盆法,低于马氏网法(吴进才等, 1993; 王宇等, 2016)。在本研究中,该方法取样效率与挂盆法、地陷法差异不大。以前的研究通常采用弥雾机改装的吸虫器取样,容易造成部分标本的破碎(吴进才等, 1993; 刘雨芳等, 1999; 刘向东, 2013),采用经过吹风机改装的吸虫器可避免此现象(Zou et al, 2016)。采用去底的塑料桶且带纱网罩快速地罩住植物,再用吸虫器吸取2 min,基本能保证被罩住的昆虫全部被吸虫器收集(Zou et al, 2016)。因此,这样的操作对不同体型个体都能充分取样,而且可以定量地衡量单位面积上的节肢动物多样性。但吸虫器法捕获的节肢动物个体数对环境响应敏感性较差,且操作复杂,并受到人为操作的影响,会惊飞一些节肢动物(王宇等, 2016)。吸虫器价格较贵、组装麻烦,且笨重不易携带(Zou et al, 2012; 刘向东, 2013);在旱地不能很好地实现底部的封闭,常导致部分节肢动物逃逸,且在密植高秆作物地(如玉米地)中操作不便,因此不建议在旱地农田中采用。

根据不同的调查目的和要求,可选择不同的调查方法和类群(Zou et al, 2012; 王宇等, 2016)。对于数据要求高的科学研究,稻田害虫和天敌的调查可以采用吸虫器法,而一般性调查可选用目测法(章康华和钟玲, 1992)。相对于采用单一方法捕获的单一生物类群进行农田生物多样性评价,多种不同的取样方法下不同生物类群的组合会有更好的效果(Zou et al, 2012; 王宇, 2016)。例如Winkler法和陷阱法的同时使用有利于获取不同活动能力和范围的土壤节肢动物,从而提高数据的完整性和可靠性(黄杰灵等, 2013)。陷阱法的捕获效率还受到生境类型、作物种植密度的影响(MacGavin, 1997; Zou et al, 2012)。入选的方法和类群基本都能满足响应敏感性的要求,也就是其个体数在有机管理条件下高于常规管理,低干扰强度的生境高于高干扰的生境。这和以往的研究一致,有机管理由于使用化肥农药少并采用对生物多样性更为友好的措施,因此具有更高的生物多样性。高强度的人为干扰,除化肥农药施用外,还包括除草、翻耕等人为管理措施,都不

利于维持较高的生物多样性。所有的取样方法和类群在大棚菜地的捕获效率都最低,主要是由于其封闭的环境和强的集约化程度。因此,将不同方法和不同生物类群,特别是生活习性差异大、相互关系少、进化关系远的类群进行组合会有更好的指示效果(Duan et al, 2016a)。不同方法和指示生物类群的组合也可以减少由一种方法或类群带来的偏差甚至错误的结果。地表陷阱法可以捕获地表捕食性为主的步甲和蜘蛛,而挂盆法对于传粉节肢动物,特别是蜂类具有较好的效果,且两种方法的取样仪器可以同时布置。因此,综合考虑捕获效率、经济成本、响应敏感性、类群功能价值、操作难易,地陷法捕获步甲或/和蜘蛛以及挂盆法调查蜂类的组合是基于本研究的最佳组合。

**致谢:** 感谢宁波天胜农牧“四不用”农场职工裘辰光、俞婉君、陈良才、梁东生的田间协助。感谢古林镇共任村经济合作社吴红峰社长对调查的支持和帮助。

## 参考文献

- Altieri MA (1999) The ecological role of biodiversity in agroecosystems. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 74, 19–31.
- Belfrage K, Bjrkklund J, Salomonsson L, Liang H (2005) The effects of farm size and organic farming on diversity of birds, pollinators, and plants in a Swedish landscape. *AMBIO-A Journal of the Human Environment*, 34, 576–582, 643. (in Chinese) [Belfrage K, Bjrkklund J, Salomonsson L, 梁虹 (2005) 农场规模和有机耕作对瑞典一个景观区域内鸟类、传粉者和植物多样性的影响. *AMBIO-人类环境杂志*, 34, 576–582, 643.]
- Benton TG, Vickery JA, Wilson JD (2003) Farmland biodiversity: Is habitat heterogeneity the key? *Trends in Ecology & Evolution*, 18, 182–188.
- Bertrand C, Baudry J, Burel F (2016) Seasonal variation in the effect of landscape structure on ground-dwelling arthropods and biological control potential. *Basic and Applied Ecology*, 17, 678–687.
- Butler SJ, Vickery JA, Norris K (2007) Farmland biodiversity and the footprint of agriculture. *Science*, 315, 381–384.
- Cai BH, Cai XM, Huang FS (2017) *Insect Taxonomy (Revised Edition)*. Chemical Industry Press, Beijing. (in Chinese) [蔡邦华, 蔡晓明, 黄复生 (2017) 昆虫分类学(修订版). 化学工业出版社, 北京.]
- Concepción ED, Díaz M, Kleijn D, Báldi A, Batáry P, Clough Y, Gabriel D, Herzog F, Holzschuh A, Knop E, Marshall EJP, Tscharntke T, Verhulst J (2012) Interactive effects of

- landscape context constrain the effectiveness of local agri-environmental management. *Journal of Applied Ecology*, 49, 695–705.
- Costanza R, d'Arge R, de Groot R, Farber S, Grasso M, Hannon B, Limburg K, Naeem S, O'Neill RV, Paruelo J, Raskin RG, Sutton P, van den Belt M (1998) The value of the world's ecosystem services and natural capital. *Ecological Economics*, 25, 3–15.
- Dennis P, Bogers M, Bunce R, Herzog F, Jeanneret P, Geijzendorffer I, Jongman R (2012) Biodiversity in organic and low-input farming systems. Handbook for recording key indicators. Wageningen, Alterra, Alterra-Rreport, 2308.
- Duan MC, Hu WH, Liu YH, Yu ZR, Li X, Wu PL, Zhang F, Shi HL, Baudry J (2019) The influence of landscape alterations on changes in ground beetle (Carabidae) and spider (Araneae) functional groups between 1995 and 2013 in an urban fringe of China. *Science of the Total Environment*, 689, 516–525.
- Duan MC, Liu YH, Yu ZR, Baudry J, Li LT, Wang CL, Axmacher JC (2016a) Disentangling effects of abiotic factors and biotic interactions on cross-taxon congruence in species turnover patterns of plants, moths and beetles. *Scientific Reports*, 6, 23511.
- Duan MC, Liu YH, Yu ZR, Li LT, Wang CL, Axmacher JC (2016b) Environmental factors acting at multiple scales determine assemblages of insects and plants in agricultural mountain landscapes of Northern China. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 224, 86–94.
- Fahrig L, Baudry J, Brotons L, Burel FG, Crist TO, Fuller RJ, Sirami C, Siriwardena GM, Martin JL (2011) Functional landscape heterogeneity and animal biodiversity in agricultural landscapes. *Ecology Letters*, 14, 101–112.
- Fahrig L, Girard J, Duro D, Pasher J, Smith A, Javorek S, King D, Lindsay KF, Mitchell S, Tischendorf L (2015) Farmlands with smaller crop fields have higher within-field biodiversity. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 200, 219–234.
- Huang JL, Hu G, Yuan JF, Luo YY (2013) A comparison of pitfall trapping and the Winkler method for investigating soil arthropod diversity: A case study on the closed habitats of Land-bridge Islands. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 50, 1679–1691. (in Chinese with English abstract) [黄杰灵, 胡广, 袁金凤, 罗媛媛 (2013) 陷阱法和Winkler法调查土壤节肢动物多样性比较: 以千岛湖岛屿封闭生境研究为例. *应用昆虫学报*, 50, 1679–1691.]
- Kleijn D, Kohler F, Báldi A, Batáry P, Concepcion ED, Clough Y, Díaz M, Gabriel D, Holzschuh A, Knop E, Kovács A, Marshall EJP, Tschamtk T, Verhulst J (2009) On the relationship between farmland biodiversity and land-use intensity in Europe. *Proceedings of the Royal Society B*, 276, 903–909.
- Klein AM, Steffan-Dewenter I, Tschamtk T (2003) Fruit set of highland coffee increases with the diversity of pollinating bees. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, 270, 955–961.
- Li ZY, Altieri MA, Zhu YY (2009) Biodiversity and Integrated Pest Management. Science Press, Beijing. (in Chinese) [李正跃, Altieri MA, 朱有勇 (2009) 生物多样性与害虫综合治理. 科学出版社, 北京.]
- Liu XD (2013) Sampling techniques of insects in the field. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 50, 863–867. (in Chinese with English abstract) [刘向东 (2013) 田间昆虫的取样调查技术. *应用昆虫学报*, 50, 863–867.]
- Liu YF, Gu DX, Zhang GR (2002) An investigation of species of predatory arthropods in paddy ecosystems. *Natural Enemies of Insects*, 24, 145–153. (in Chinese with English abstract) [刘雨芳, 古德祥, 张古忍 (2002) 稻田生态系统中捕食性天敌节肢动物种类调查分析. *昆虫天敌*, 24, 145–153.]
- Liu YF, Zhang GR, Gu DX (1999) Study on arthropod communities in paddy fields with modified fluke. *Plant Protection*, 25(6), 39–40. (in Chinese) [刘雨芳, 张古忍, 古德祥 (1999) 利用改装的吸尘器研究稻田节肢动物群落. *植物保护*, 25(6), 39–40.]
- MacGavin GC (1997) Expedition Field Techniques: Insects and Other Terrestrial Arthropods. Royal Geographical Society, London.
- Pimentel D, Stachow U, Takacs DA, Brubaker HW, Dumas AR, Meaney JJ, O'Neil JAS, Onsi DE, Corzilius DB (1992) Conserving biological diversity in agricultural/forestry systems: Most biological diversity exists in human-managed ecosystems. *BioScience*, 42, 354–362.
- Rainio J, Niemelä J (2003) Ground beetles (Coleoptera: Carabidae) as bioindicators. *Biodiversity & Conservation*, 12, 487–506.
- Shi B, Yao FL, Chen SB, You MS (2011) An improved pitfall trap for better sampling of spiders in paddy fields. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 48, 782–786. (in Chinese with English abstract) [施波, 姚凤奎, 陈少波, 尤民生 (2011) 陷阱法的改进及其在稻田蜘蛛取样中的应用. *应用昆虫学报*, 48, 782–786.]
- Sun YF, Chen BX, Jin B, Zhu SH, Zhang SB, Zhang HB, Li YK, Liu YH, Duan MC (2019) Effects of organic management on the diversity of  $\alpha$ ,  $\beta$  and  $\gamma$  of herbaceous plants in different agricultural habitats. *Chinese Journal of Eco-Agriculture*, 27, 1617–1625. (in Chinese with English abstract) [孙玉芳, 陈宝雄, 金彬, 朱升海, 张松柏, 张宏斌, 李垚奎, 刘云慧, 段美春 (2019) 有机管理对不同农田生境草本植物 $\alpha$ ,  $\beta$ 和 $\gamma$ 多样性的影响. *中国生态农业学报(中英文)*, 27, 1617–1625.]
- Tschamtk T, Klein AM, Kruess A, Steffan-Dewenter I, Thies C (2005) Landscape perspectives on agricultural intensification and biodiversity-ecosystem service management. *Ecology Letters*, 8, 857–874.
- Wang HQ, Yan HM, Yang HM (1996) Studies on the ecology of spiders in paddy fields and utilization of spiders for

- biological control in China. *Scientia Agricultura Sinica*, 29(5), 68-75. (in Chinese with English abstract) [王洪全, 颜亨梅, 杨海明 (1996) 中国稻田蜘蛛生态与利用研究. 中国农业科学, 29(5), 68-75.]
- Wang R, Ding SY, Lu XL, Song B (2017) Effects of landscape simplification on pollinator diversity in agricultural areas near the lower reaches of the Yellow River: A case study. *Acta Ecologica Sinica*, 37, 2225-2236. (in Chinese with English abstract) [王润, 丁圣彦, 卢训令, 宋博 (2017) 黄河中下游农业景观中景观简化对传粉昆虫多样性的影响——以巩义市为例. 生态学报, 37, 2225-2236.]
- Wang Y, Chen J, Xiao DH, Ma FG, Hua HX (2016) Assessing the efficacy of different sampling methods for arthropods in rice field. *Journal of Environmental Entomology*, 38, 1090-1098. (in Chinese with English abstract) [王宇, 陈杰, 肖敦皇, 马富岗, 华红霞 (2016) 不同取样方式在稻田节肢动物采集中的效率评估. 环境昆虫学报, 38, 1090-1098.]
- Wu JC, Guo YJ, Shu ZL, Yang JS (1993) Comparison of different sampling methods for arthropod communities in rice fields. *Entomological Knowledge*, 30, 182-183. (in Chinese) [吴进才, 郭玉杰, 束兆林, 杨金生 (1993) 稻田节肢动物群落不同取样方法的比较. 昆虫知识, 30, 182-183.]
- Wu PL, Song X, Xia BH, Xu HL, Liu YH (2018) Temporal-spatial dynamics of wild bee diversity in agricultural landscapes in Changping District, Beijing. *Chinese Journal of Eco-Agriculture*, 26, 357-366. (in Chinese with English abstract) [伍盘龙, 宋潇, 夏博辉, 徐环李, 刘云慧 (2018) 北京昌平区农业景观野生蜂多样性的时空动态分布. 中国生态农业学报, 26, 357-366.]
- Yin WY (1992) *Subtropical Soil Animals of China*. Science Press, Beijing. (in Chinese) [尹文英 (1992) 中国亚热带土壤动物. 科学出版社, 北京.]
- Yin WY (1998) *Chinese Soil Fauna Retrieval Map*. Science Press, Beijing. (in Chinese) [尹文英 (1998) 中国土壤动物检索图鉴. 科学出版社, 北京.]
- You MS, Liu YF, Hou YM (2004) Biodiversity and integrated pest management in agroecosystems. *Acta Ecologica Sinica*, 24, 117-122. (in Chinese with English abstract) [尤民生, 刘雨芳, 侯有明 (2004) 农田生物多样性与害虫综合治理. 生态学报, 24, 117-122.]
- Zhang JE (1999) Agricultural biodiversity and its protection in China. *Journal of Ecology and Rural Environment*, 15(2), 37-41. (in Chinese) [章家恩 (1999) 中国农业生物多样性及其保护. 农村生态环境, 15(2), 37-41.]
- Zhang KH, Zhong L (1992) Accuracy comparison of several pest investigation methods in rice field. *China Plant Protection*, 12(3), 45-46. (in Chinese) [章康华, 钟玲 (1992) 水稻田几种害虫调查方法的准确性比较. 中国植保导刊, 12(3), 45-46.]
- Zheng LY, Gui H (1999) *Insect Classification*. Nanjing Normal University Press, Nanjing. (in Chinese) [郑乐怡, 归鸿 (1999) 昆虫分类(上、下). 南京师范大学出版社, 南京.]
- Zhou HZ, Yu XD, Luo TH, Li XY, Wang FY, Li DE, Zhou YLZ, Zhao CY (2014) Collecting methods and sampling techniques of ground dwelling and predating carabids and staphylinids beetles. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 51, 1367-1375. (in Chinese with English abstract) [周红章, 于晓东, 罗天宏, 李晓燕, 王凤艳, 李德娥, 周毓灵子, 赵彩云 (2014) 土壤步甲和隐翅虫的采集与田间调查取样技术. 应用昆虫学报, 51, 1367-1375.]
- Zou Y, Feng JC, Xue DY, Sang WG, Axmacher JC (2012) A comparison of terrestrial arthropod sampling methods. *Journal of Resources and Ecology*, 3, 174-182.
- Zou Y, van Telgen MD, Chen JH, Xiao HJ, de Kraker J, Bianchi FJ, van der Werf W (2016) Modification and application of a leaf blower-vac for field sampling of arthropods. *Journal of Visualized Experiments*, 114, e54655.

(责任编辑: 傅声雷 责任编辑: 时意专)

## 附录 Supplementary Material

### 附录1 吸虫器法在露天农田和稻田的取样效率与其他方法的比较

Appendix 1 Difference of the sampling efficiency between vacuum-suction method and other methods in open field and rice field  
<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2020034-1.pdf>

### 附录2 生物多样性指标在不同管理措施和生境下的差异显著性

Appendix 2 The statistical differences of biodiversity indicators under different management measures and habitats  
<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2020034-2.pdf>



段美春, 覃如霞, 张宏斌, 陈宝雄, 金彬, 张松泊, 任少鹏, 金树权, 朱升海, 华家宁, 刘云慧, 宇振荣 (2021) 农田节肢动物不同取样方法的综合比较. 生物多样性, 29 (4): 477-487.

<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2020034>

**附录 1 吸虫器法在露天农田和稻田的取样效率和其他方法的比较(单位: 个体数)**

Appendix 1 Difference of the sampling efficiency between vacuum-suction method in open field and rice field and other methods (Unit: individuals)

	挂盆法 pan traps	Coloured 目测法 counting	Visual 地陷法 trap cup method	Surface 扫网法 method	Sweeping 吸虫器 Vacuum- suction method
鞘翅目 Coleoptera	313	31	16	62	36
蜘蛛目 Araneae	269	71	315	81	155
鳞翅目 Lepidoptera	114	6	2	10	31
膜翅目 Hymenoptera	238	76	102	24	11
双翅目 Diptera	515	32	49	62	67
直翅目 Orthoptera,	27	27	67	59	76
半翅目 Hemiptera	106	491	1	255	52
瓢虫 Ladybug	20	2	0	6	7
金龟子 Scarab	52	0	0	0	0
步甲 Carabidae	21	0	10	0	4
蜂类 Bee	180	0	12	23	4
总个体数 Total	2,495	1,145	563	564	430

附录 2 生物多样性指标在不同管理措施和生境下的差异显著性

Appendix 2 The statistical differences of biodiversity indicators under different management measures and habitats

方法 Method	类群或指 标 Taxon or indicator	标本总数 Total number of specimens	有机和常规管 理区是否显 著 Are organic and conventional management areas significant	哪种管理 区显著性 高 Which managemen t area is significant	生境间是 否显著 Significant between habitats	大棚蔬菜 Greenhouse vegetable plot	果园 Orch ard	露天农 田 Open farmland	农田边界 Farmland boundary	水稻田 埂 Rice field ridge
挂盆法 CT	总个体数 Total	23,473	显著 Significant	有机 Organic	显著 Significant	c	bc	b	b	a
地陷法 ST	总个体数 Total	13,796	显著 Significant	有机 Organic	否 No	—	—	—	—	—
扫网法 SN	总个体数 Total	7,091	显著 Significant	常规 Convention al	显著 Significant	b	a	b	b	b
挂盆法 CT	直翅目 Orthoptera	296	显著 Significant	有机 Organic	显著 Significant	b	a	a	a	a
地陷法 ST	直翅目 Orthoptera	1,462	显著 Significant	有机 Organic	显著 Significant	a	a	a	a	b
扫网法 SN	直翅目 Orthoptera	392	显著 Significant	有机 Organic	显著 Significant	c	a	ab	ab	bc
挂盆法 CT	蜘蛛数 Spider	3,495	否 No	—	否 No	—	—	—	—	—
地陷法 ST	蜘蛛数 Spider	4,214	显著 Significant	有机 Organic	显著 Significant	bc	a	ab	ab	bc
扫网法 SN	蜘蛛数 Spider	800	显著 Significant	常规 Convention al	显著 Significant	b	a	ab	ab	b
目测法 VC	蜘蛛数 Spider	518	否 No	—	否 No	—	—	—	—	—
挂盆法 CT	双翅目 Diptera	8,455	否 No	—	显著 Significant	c	b	b	bc	a
地陷法 ST	双翅目 Diptera	772	否 No	—	否 No	—	—	—	—	—
扫网法 SN	双翅目 Diptera	821	否 No	—	否 No	—	—	—	—	—
挂盆法 CT	鞘翅目 Coleoptera	4,057	是 Yes	有机 Organic	否 No	—	—	—	—	—
地陷法 ST	鞘翅目 Coleoptera	3,076	显著 Significant	有机 Organic	否 No	—	—	—	—	—
扫网法 SN	鞘翅目 Coleoptera	556	显著 Significant	有机 Organic	显著 Significant	ab	ab	ab	a	b
挂盆法 CT	瓢虫数 Ladybug	397	显著 Significant	有机 Organic	显著 Significant	b	a	a	a	b
扫网法 SN	瓢虫数 Ladybug	120	显著 Significant	有机 Organic	显著 Significant	b	a	a	a	b

方法 Method	类群或指 标 Taxon or indicator	标本总数 Total number of specimens	有机和常规管 理区是否显 著 Are organic and conventional management areas significant	哪种管理 区显著性 高 Which managemen t area is significant	生境间是 否显著 Significant between habitats	大棚蔬菜 Greenhouse vegetable plot	果园 Orch ard	露天农 田 Open farmland	农田边界 Farmland boundary	水稻田 埂 Rice field ridge
挂盆法 CT	膜翅目 Hymenopt era	4,094	显著 Significant	有机 Organic	显著 Significant	b	b	a	a	c
地陷法 ST	膜翅目 Hymenopt era	3,023	否 No	—	否 No	—	—	—	—	—
挂盆法 CT	蜂类数 Bee	2,387	显著 Significant	有机 Organic	显著 Significant	b	a	a	a	a
地陷法 ST	蜂类数 Bee	96	显著 Significant	有机 Organic	显著 Significant	b	ab	a	a	a
扫网法 SN	蜂类数 Bee	63	否 No	—	显著 Significant	b	b	a	b	b
挂盆法 CT	鳞翅目 Lepidopter a	984	显著 Significant	有机 Organic	否 No	—	—	—	—	—
挂盆法 CT	步甲数 Carabidae	673	显著 Significant	有机 Organic	显著 Significant	b	a	a	a	a
地陷法 ST	步甲数 Carabidae	724	显著 Significant	有机 Organic	显著 Significant	d	c	a	ab	bc
地陷法 ST	倍足纲 Diplopoda	249	显著 Significant	有机 Organic	否 No	—	—	—	—	—
挂盆法 CT	半翅目 Hemiptera	1,102	显著 Significant	有机 Organic	显著 Significant	b	a	a	a	b
扫网法 SN	半翅目 Hemiptera	1,285	否 No	—	显著 Significant	b	a	a	a	a
挂盆法 CT	金龟子数 Scarab	520	显著 Significant	有机 Organic	显著 Significant	bc	b	a	a	c

a、b、c、d 代表指标在不同生境间差异的显著性水平( $P < 0.05$ ), 同一行的单元格如果具有 1 个相同的字母表示差异不显著, a 对应值最高, b, c 次之, d 最低。a, b, c, d represent the significance level of this indicator in different habitats ( $P < 0.05$ ). If the cell of the same row has the different letter, there is significant difference between them. a is correspond to the maximum value, the next is b and c, d is correspond to the minimum value.

CT, coloured pan traps; VC, visual counting; ST, surface trap cup method; SN, sweeping net method.



•研究报告•

# 转*BPH9*和*Bar*基因抗褐飞虱耐除草剂水稻‘H23’对非靶标生物的影响

李三和, 刘凯, 阚雯俊, 徐华山, 李培德, 周雷, 游艾青\*

湖北省农业科学院粮食作物研究所/粮食作物种质创新与遗传改良湖北省重点实验室, 武汉 430064

**摘要:** 为探明转*BPH9*和*Bar*基因抗褐飞虱耐除草剂水稻‘H23’对非靶标生物安全性的影响, 本文以‘H23’的非转基因亲本改良的‘广占63-4S’为对照, 比较二者对二化螟(*Chilo suppressalis*)、大型蚤(*Daphnia magna*)和赤子爱胜蚓(*Eisenia foetida*)的影响。其中, 对二化螟采用水稻稻苗饲养法, 观察接虫后6 d二化螟的存活情况, 并称取活虫体重; 对大型蚤采用水稻粉液饲喂法, 考察28 d大型蚤的存活率、繁殖数等指标; 对赤子爱胜蚓则用添加水稻秸秆的人工土壤培养法, 考察28 d内赤子爱胜蚓的存活、体重和行为情况。结果表明, 与受体对照‘广占63-4S’相比, 转*BPH9*和*Bar*基因抗褐飞虱耐除草剂水稻‘H23’对二化螟、大型蚤和赤子爱胜蚓均无显著影响, 可以认为, 短期内转*BPH9*和*Bar*基因水稻‘H23’对这3种非靶标生物无明显的生态风险。

**关键词:** 转基因水稻‘H23’; 二化螟; 大型蚤; 赤子爱胜蚓; 生态风险

李三和, 刘凯, 阚雯俊, 徐华山, 李培德, 周雷, 游艾青 (2021) 转*BPH9*和*Bar*基因抗褐飞虱耐除草剂水稻‘H23’对非靶标生物的影响. 生物多样性, 29, 488–494. doi: 10.17520/biods.2020295.

Li SH, Liu K, Zha WJ, Xu HS, Li PD, Zhou L, You AQ (2021) Effects of transgenic rice H23 with *BPH9* and *Bar* genes resistant to brown planthopper and herbicide on non-target organisms. Biodiversity Science, 29, 488–494. doi: 10.17520/biods.2020295.

## Effects of transgenic rice H23 with *BPH9* and *Bar* genes resistant to brown planthopper and herbicide on non-target organisms

Sanhe Li, Kai Liu, Wenjun Zha, Huashan Xu, Peide Li, Lei Zhou, Aiqing You\*

Food Crops Institute, Hubei Academy of Agricultural Sciences / Hubei Key Laboratory of Food Crop Germplasm and Genetic Improvement, Wuhan 430064

### ABSTRACT

**Aim:** In order to investigate the effects of transgenic rice H23 with *BPH9* and *Bar* genes resistant to brown planthopper and herbicide on the safety of non-target organisms, we used *Chilo suppressalis*, *Daphnia magna* and *Eisenia foetida* as environmental bio-indicators.

**Methods:** The survival and weight of *C. suppressalis* was examined on the 6th day after infestation at the tillering and jointing stage. Under indoor conditions, the survival rate and reproduction number of *D. magna* was investigated by feeding them H23 rice powder. We also measured the survival, weight and behavior of *E. foetida* after being fed with transgenic rice straw in artificial soil for 28 days. As control for these trials, we fed each species non-transgenic rice Guangzhan 63-4S.

**Results:** The survival and single weight of *C. suppressalis*, the survival rate and reproduction number of *D. magna*, the survival, weight and behavior of *E. foetida* had no significant difference between H23 and Guangzhan 63-4S. H23 had no significant effect on the growth of all three organisms, as compared with that of the nontransgenic control.

**Conclusion:** Transgenic rice H23 did not pose an ecological risk to *C. suppressalis*, *D. magna* and *E. foetida* after short-term exposure.

**Key words:** transgenic rice H23; *Chilo suppressalis*; *Daphnia magna*; *Eisenia foetida*; ecological risk

收稿日期: 2020-07-23; 接受日期: 2020-09-16

基金项目: 国家转基因重大专项(2018ZX0800101B)

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

水稻是我国第一大粮食作物,产量占整个粮食作物产量的40%以上,我国2/3的人口以稻米为主食。我国水稻面积约占世界总面积的23%,仅次于印度而居第二位;总产量约占世界总产量的30%,居世界第一(FAOSTAT, 2018)。水稻的安全、稳定生产是保障我国乃至世界粮食安全的关键。

病虫害的发生严重影响水稻的产量和品质,采用转基因的方法使水稻获得病虫害的抗性是一个比较有效的解决途径。但是,转基因水稻对环境 and 人类健康可能造成潜在生态风险,因此,在转基因作物推向市场大面积生产应用前都要经过严格的环境安全风险评价(EFSA, 2010; Li et al, 2014; 路献勇等, 2017),其中转基因抗虫水稻对农田非靶标生物的影响是生态环境风险评价的重要内容(Ramirez-Romero et al, 2008; 杨艳等, 2014; 周霞等, 2018)。

褐飞虱(*Nilaparvata lugens*)是为害水稻生长的主要害虫,在我国各稻区均有发生。抗褐飞虱转基因水稻因缺乏高效基因而发展缓慢,已报道的转GNA基因水稻可显著提高对褐飞虱的抗性,但一般难以达到高抗水平(唐克轩等, 2001; 左示敏等, 2004)。BPH9基因克隆于籼稻品种‘Pokkali’,对褐飞虱具有较好的抗性(Zhao et al, 2016),利用该基因培育抗褐飞虱水稻品种是一条有效的途径。湖北省农业科学院培育的转BPH9和Bar基因水稻‘H23’显著提高了对褐飞虱的抗性,进一步探明‘H23’对非靶标生物的生态风险具有重要意义。

为此,本研究拟在室内条件下,研究转BPH9和Bar基因抗褐飞虱耐除草剂水稻‘H23’及其非转基因对照改良的‘广占63-4S’对非靶标生物二化螟(*Chilo suppressalis*)、大型蚤(*Daphnia magna*)和赤子爱胜蚓(*Eisenia foetida*)的影响,以期为该转基因水稻的安全性评价提供基础数据。

## 1 材料与方法

### 1.1 供试材料

本研究所用抗虫耐除草剂水稻‘H23’为湖北省农业科学院粮食作物研究所自主研发的品系,是以亲本对照水稻品种改良的‘广占63-4S’为受体材料,插入外源抗褐飞虱基因BPH9和草铵膦抗性基因Bar,同时具有褐飞虱抗性和草铵膦除草剂抗性。

二化螟虫源由江西省农业科学院提供,大型蚤

和赤子爱胜蚓由国家环境保护部生物安全重点实验室提供。

## 1.2 试验方法

### 1.2.1 ‘H23’水稻对二化螟的影响

试验参考《转基因植物及其产品环境安全检测抗虫水稻 第一部分: 抗虫性》中对二化螟幼虫室内生测的方法研究转化体对二化螟存活和生长发育的影响,具体方法:从田间采集二化螟幼虫,经羽化配产卵后孵化所得1代幼虫用于试验。转化体和受体对照水稻单粒播种于温室种植池中,种植池用网罩隔离以防其他害虫为害,从播种至试验开始前不施用任何化学农药,水肥常规管理。分别在分蘖盛期(播种后57 d)和拔节期(播种后69 d),每份水稻材料随机抽取10株,设3个重复,共计测定30株。每株选取3–4片倒1叶,剪取中间约6 cm的一段,两端用浸过1%苯并咪唑液的滤纸保湿,放于小试管中(长10 cm,直径1.2 cm),每管接12头1日龄幼虫后用棉球塞紧管口,平放,试管两端约2 cm用黑布遮光,置于环境温度为 $27 \pm 1^\circ\text{C}$ 的养虫室内。第3天添加2–3片同一株的新鲜叶片,6 d后检查试验幼虫的存活(幼虫存活数和存活率)与发育(每试管存活幼虫总体重)情况。称量存活幼虫的体重。

### 1.2.2 ‘H23’水稻对大型蚤的影响

试验参照张莉等(2018)的方法进行,通过考察28 d内大型蚤的存活率和新生数,评价‘H23’水稻对大型蚤的影响。试验选用的大型蚤均为培养3代以上、遗传背景相同的6–24 h孤雌生殖的幼蚤。试验蚤 $20^\circ\text{C}$ 时对重铬酸钾的24h-EC<sub>50</sub> = 1.218 mg/L,符合大型蚤敏感性的试验要求(0.9–1.7 mg/L)。将‘H23’和受体对照水稻种子分别粉碎至粒径10–15  $\mu\text{m}$ ,称取粉碎后的粉末,用大型蚤培养液(OECD, 2012)配制浓度为1.2 g/L的水稻粉液, $-80^\circ\text{C}$ 储存备用。试验设置小球藻(*Chlorella vulgaris*)组、‘广占63-4S’组、转基因水稻‘H23’组共3组,每处理3个平行样,每平行样均设置10只试验蚤,共90只受试蚤。试验在温度 $22 \pm 1^\circ\text{C}$ 、光强为4,800 lx、光暗比为16 h : 8 h的恒温培养室中进行。试验过程中,每隔2天更换一次大型蚤培养液以保证水质新鲜。试验时选用50 mL烧杯,每杯盛放40 mL大型蚤培养液,放置1只幼蚤。大型蚤每日饲喂1次。小球藻组饲喂浓缩藻液,喂食终密度约为 $5 \times 10^5$ 个/mL,米粉组饲喂量为1.2 g/L的水稻粉液1 mL。试验过程

中, 每天上午9:00定时观察记录试验蚤的生长繁殖情况, 记录试验蚤死亡率、试验期间产幼蚤总数等。当试验蚤开始繁殖后, 每天统计新生大型蚤数目并及时将其移出。试验共持续28 d。

### 1.2.3 ‘H23’水稻对赤子爱胜蚓的影响

试验参照Liu等(2009)的方法进行, 通过考察28天内赤子爱胜蚓的存活、体重和行为情况, 评价转基因水稻‘H23’对赤子爱胜蚓的影响, 具体为: 水稻植株自然晾干至恒重。选择二月龄以上、大小一致、健康、平均体重0.274 g左右、具有生殖环的赤子爱胜蚓作为试验对象。试验处理分4组: 转基因水稻‘H23’茎秆组; 非转基因水稻‘广占63-4S’茎秆组; 发酵牛粪组(阴性对照组); 混入氯乙酰胺的发酵牛粪组(阳性对照组, 氯乙酰胺浓度为30 mg/kg)。分别粉碎转基因水稻‘H23’、非转基因水稻‘广占63-4S’和发酵牛粪备用。用石英砂: 高岭土: 泥炭藓灰按照7: 2: 1的比例配制干人工土壤。按照120 g水稻秸秆: 880 g人工土壤的比例(此比例为赤子爱胜蚓在农田条件下对转基因水稻可能暴露剂量的20倍)配制成处理组赤子爱胜蚓的土壤基质, 并添加去离子水, 使得含水量占土壤总重的33%, 调节pH值至6.0左右。发酵牛粪处理组土壤也按上述配置(120 g发酵牛粪: 880 g干土)。将配制好的土壤按每圆形玻璃杯750 g分装, 玻璃杯内径9 cm, 高度18 cm。将受试赤子爱胜蚓放置在未添加其他成分的人工土壤中24 h适应环境。将挑选出的赤子爱胜蚓用去离子水洗净, 用灭菌纱布吸干后称重, 随机分配, 每处理设置3个平行样, 每平行样10条蚯蚓, 放入相应处理的圆形玻璃杯中, 并封上纱布。将装有赤子爱胜蚓的圆形玻璃杯放入人工气候箱中, 设定培养温度 $20 \pm 2^\circ\text{C}$ , 相对湿度为 $80\% \pm 5\%$ , 连续提供光照, 光照强度为400–600 lx。在试验的第7、14、28天, 将每个圆形玻璃杯中的土壤倒在搪瓷盘上, 观察所有赤子爱胜蚓死亡情况和生存状态。每组所有

赤子爱胜蚓用去离子水洗净后称重并记录。然后土壤被倒回相应处理组容器中, 并将赤子爱胜蚓重新放到土壤表面, 观察钻洞行为, 继续试验。

### 1.3 数据处理与分析

采用Excel 2003进行数据整理, 试验数据以3个生物学重复的平均值  $\pm$  标准差( $\pm$ SD)表示, Sigmaplot 10.0绘图。使用SPSS 17.0软件ANOVA程序进行单因子方差分析, Tukey’s test进行比较, 以0.05作为统计学上检验的显著性水准。

## 2 结果

### 2.1 ‘H23’水稻对二化螟幼虫存活和生长发育的影响

如表1所示, 在分蘖期接虫后6 d检查, 饲养于‘H23’上二化螟的平均存活率为82.5%, 与对照‘广占63-4S’上平均存活率80.6%无显著差异; ‘H23’上存活二化螟的单头平均体重为0.27 mg, 与对照亦无显著差异(0.31 mg)。与此相似, 拔节期接虫后6 d的‘H23’上二化螟的存活率和单头体重与对照‘广占63-4S’上二化螟的均无显著差异。可以认为, 与非转基因受体对照相比, 转基因水稻‘H23’对二化螟的存活和生长发育均无明显影响。

### 2.2 ‘H23’水稻对大型蚤的影响

小球藻组、亲本水稻‘广占63-4S’组和转基因水稻‘H23’组1–28 d内试验蚤的存活率变化结果表明(图1), 试验蚤的存活率随试验天数的增加而下降, 但同一时间, 两个水稻组间及其与小球藻空白对照组间均无显著差异( $P > 0.05$ )。

不同处理下大型蚤的繁殖情况见图2, 至第28天试验结束时, 小球藻组、亲本水稻‘广占63-4S’组和转基因水稻‘H23’组新生大型蚤总数分别为 $124.00 \pm 15.62$ 只、 $84.67 \pm 10.26$ 只、 $90.67 \pm 9.07$ 只, 两个水稻组间无显著差异( $P > 0.05$ )。与小球藻组相比差异显著, 主要是因为大型蚤生存就是以水中浮游藻类等为主要食物, 而水稻种子粉末并不是大型

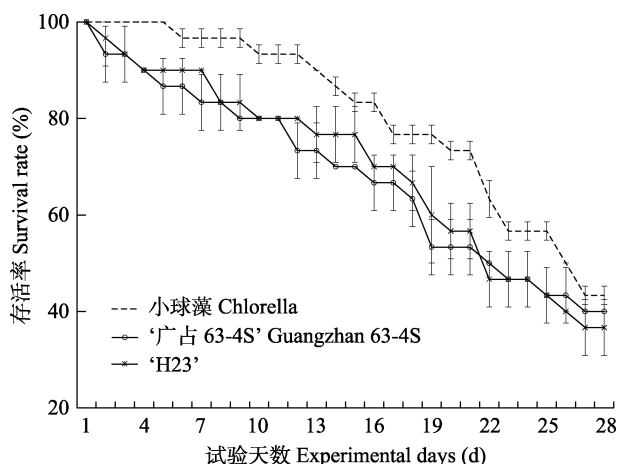
表1 ‘H23’水稻对二化螟幼虫存活和生长发育的影响

Table 1 Effects of H23 on the survival rate and growth of *Chilo suppressalis* nymph

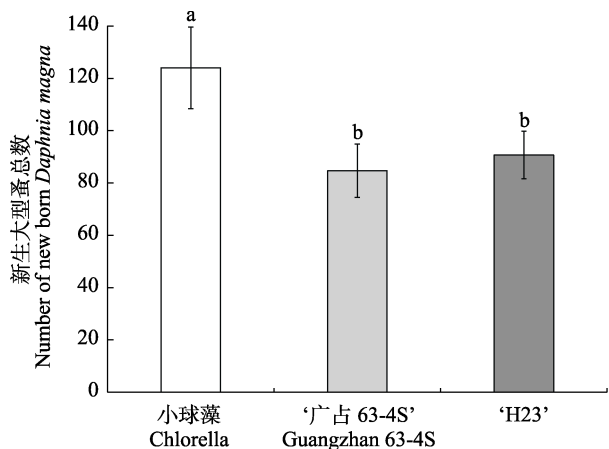
材料 Material	分蘖期 Tillering stage		拔节期 Jointing stage	
	存活率 Survival rate (%)	单头体重 Single weight (mg)	存活率 Survival rate (%)	单头体重 Single weight (mg)
‘H23’	$82.5 \pm 3.0^a$	$0.27 \pm 0.00^a$	$69.2 \pm 9.5^a$	$0.28 \pm 0.06^a$
‘广占63-4S’ Guangzhan 63-4S	$80.6 \pm 6.7^a$	$0.31 \pm 0.06^a$	$71.4 \pm 10.9^a$	$0.31 \pm 0.02^a$

同一列相同上标字母表示不同材料间没有显著性差异

Same lowercase letters in the same column indicate no significant difference



**图1 不同处理组大型蚤存活率变化趋势**  
Fig. 1 Survival rate of *Daphnia magna* in different treatment groups



**图2 不同处理组新生大型蚤总数。相同小写字母表示不同处理间无显著差异(P > 0.05)。**  
Fig. 2 Number of new born *Daphnia magna* in different treatments. Same lowercase letters indicate that there is no significant difference between different treatments ( $P > 0.05$ ).

蚤合适的食物, 因而造成在繁殖能力方面的差异。可以认为, 转基因水稻‘H23’与对照受体对大型蚤的存活率和繁殖的影响无显著差异。

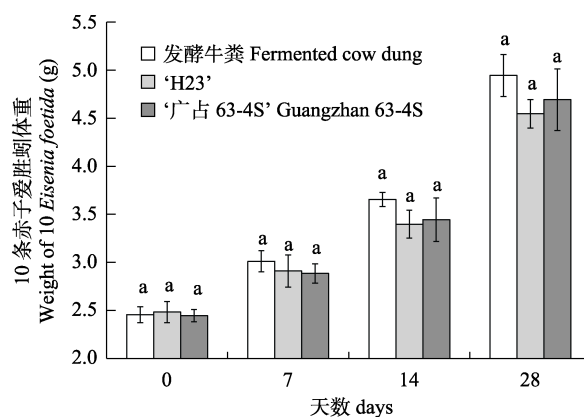
### 2.3 ‘H23’水稻对赤子爱胜蚓的影响

试验第14 d, 氯乙酰胺发酵牛粪组赤子爱胜蚓平均死亡率为63% ± 12%, 说明本试验体系能够对毒物做出灵敏的反应(表2)。试验的第7、14、28 d, 转基因水稻‘H23’秸秆组、非转基因水稻‘广占63-4S’秸秆组和发酵牛粪组赤子爱胜蚓死亡率均为0, 且赤子爱胜蚓的体征、对机械刺激反应敏感性、钻洞行为均表现正常。

转基因水稻‘H23’秸秆组、受体对照‘广占

**表2 不同处理赤子爱胜蚓死亡率**  
Table 2 Death rate of *Eisenia foetida* in different treatments

处理 Treatment	第7天 The 7th day (%)	第14天 The 14th day (%)	第28天 The 28th day (%)
发酵牛粪 + 30 mg/kg氯乙酰胺 Fermented cow dung + 30 mg/kg Chloroacetamide	33 ± 12	63 ± 12	93 ± 4.3
发酵牛粪 Fermented cow dung	0	0	0
转基因水稻‘H23’秸秆 Straw of transgenic rice H23	0	0	0
非转基因水稻‘广占63-4S’秸秆 Straw of non-transgenic rice Guangzhan 63-4S	0	0	0



**图3 不同处理组赤子爱胜蚓体重变化。同一时间不同处理间具相同小写字母者表示无显著差异(P > 0.05)。**  
Fig. 3 Weight changes of *Eisenia foetida* in different treatment groups. Same lowercase letters indicate that there is no significant difference between different treatments in the same time ( $P > 0.05$ ).

63-4S’秸秆组和发酵牛粪组三个试验组赤子爱胜蚓的体重均随着培养时间延长而增加, 但同一时间段(0、7、14或28 d), 各组赤子爱胜蚓的平均体重均无显著差异( $P > 0.05$ )(图3)。

综上所述, 转基因水稻‘H23’和对照受体间大型蚤的存活、体重均无显著差异。

## 3 讨论

自1999年关于转基因玉米花粉对帝王蝶的影响被报道后(Losey et al, 1999), 转基因作物对非靶标生物的影响引起了研究人员的广泛关注。

转基因抗虫作物使用最广泛的是Bt基因, 该基因表达产生的蛋白对鳞翅目昆虫具有较强的毒杀作用, 因此, 二化螟也是转Bt基因作物的靶标害虫, 转基因作物对二化螟的影响也是作为靶标害虫进

行研究,且一般都因抗虫转基因作物表达的Bt蛋白对二化螟产生相应的毒害而对二化螟具有较好的抗性(姜永厚等,2005;赖凤香,2009<sup>①</sup>;傅强等,2013;徐雪亮等,2013),未见其作为转基因作物非靶标昆虫的研究报道。本研究中BPH9基因针对的靶标昆虫是半翅目的褐飞虱,属于鳞翅目的二化螟是其非靶标害虫。研究转BPH9基因水稻对二化螟的影响具有重要意义。本研究结果表明,转BPH9和Bar基因植株‘H23’和非转基因受体对照上二化螟的存活率和体重均无显著差异,可以认为,转BPH9和Bar基因水稻‘H23’对二化螟的存活和生长发育不会产生显著影响。

大型蚤为浮游动物的重要类群,是水中细菌、单细胞藻类、有机物碎屑的主要消费者,也是鱼类等水生生物的天然饵料,且其生活周期短、室内培养简易、对污染物反应灵敏(Sturm & Hansen, 1999; Rosa et al, 2006),已具备成熟的环境物质监测评价方法,是转基因作物常用的非靶标生物。张莉等(2018)用抗虫耐除草剂转基因玉米C0030.3.5(外源基因Cry1Ab和epsps)玉米粉饲喂大型蚤,饲喂结果显示与非转基因对照DBN318相比,大型蚤体长、存活率、新生幼蚤总数等指标均没有显著性差异;张莉等(2019)以抗虫耐除草剂玉米ZM030饲喂大型蚤28 d, ZM030转基因玉米并没有对大型蚤产生不良影响;Mendelsohn等(2003)用转Cry1Ab花粉和转cry1F基因玉米花粉饲喂大型蚤,测试期间大型蚤没有出现不良反应。我们的试验结果与这些研究一致。但Bøhn等(2008, 2010)使用转Cry1Ab基因玉米饲喂大型蚤42 d,发现与对照组相比Bt玉米组的大型蚤适合度下降,使用转基因玉米饲喂的大型蚤死亡率增加、试验蚤性成熟时间延长、新生幼蚤总数下降;Cuhra等(2015)的研究发现转基因大豆饲喂大型蚤的存活率、生长繁殖能力都不如常规大豆或有机大豆,这些负面影响的产生可能跟作物品种的差异和试验处理不完全相同有一定关系。

蚯蚓是土壤中常见的杂食性环节动物,在土壤生态系统中占有重要地位,对土壤物理性状改良和植物营养循环具有重要作用(Cortez & Bouché, 2001; 乔玉辉等,2004; 张卫信等,2007)。由于蚯蚓直接暴露于土壤的污染物中,对多种污染物较敏感,因此

常被作为指示生物,成为土壤污染生态毒理诊断的重要指标,也常被作为转基因作物安全评价的非靶标动物。周蕾等(2017)报道转Cry1c基因抗虫水稻1c-5对赤子爱胜蚓存活率、繁殖率和体重变化率的影响与受体‘吉粳88’无显著差异,认为转Cry1c基因水稻1c-5对赤子爱胜蚓无生态风险。肖能文等(2005)通过将不同浓度的Cry1Ac杀虫蛋白加入试验土壤处理赤子爱胜蚓,明确Cry1Ac杀虫蛋白对蚯蚓存活率、体重变化等均没有不利影响。丁帅等(2012)和冷春龙等(2012)报道转基因棉花与非转基因棉花对赤子爱胜蚓体重变化的影响趋势基本一致,蚓茧数、新产生的幼蚓数等均无显著差异。Ahmad等(2006)在土壤中添加转Cry3Bb1基因玉米植株残体,未对普通蚯蚓的生存和体重产生显著影响。Vercesi等(2006)将表达Cry1Ab蛋白的转基因玉米叶研磨成细粉与土壤混合,没有发现转基因玉米组织在降解过程中对蚯蚓的存活、生长和繁殖产生影响。本研究结果与以上试验均一致,即转基因作物对赤子爱胜蚓无明显不良影响。

本研究明确转基因作物‘H23’对二化螟、大型蚤、赤子爱胜蚓等非靶标生物无明显不利影响,但其对其他更多的非靶标生物、生物多样性和生存竞争力等方面的影响还有待进一步研究,以确保转基因作物的安全性。

## 参考文献

- Ahmad A, Wilde GE, Zhu KY (2006) Evaluation of effects of Coleopteran-specific Cry3Bb1 protein on earthworms exposed to soil containing corn roots or biomass. *Environmental Entomology*, 35, 976–985.
- Bøhn T, Primicerio R, Hessen DO, Traavik T (2008) Reduced fitness of *Daphnia magna* fed a Bt-transgenic maize variety. *Archives of Environmental Contamination and Toxicology*, 55, 584–592.
- Bøhn T, Traavik T, Primicerio R (2010) Demographic responses of *Daphnia magna* fed transgenic Bt-maize. *Ecotoxicology*, 19, 419–430.
- Cortez J, Bouché M (2001) Decomposition of Mediterranean leaf litters by *Nicodrilus meridionalis* (Lumbricidae) in laboratory and field experiments. *Soil Biology and Biochemistry*, 33, 2023–2035.
- Cuhra M, Traavik T, Bøhn T (2015) Life cycle fitness differences in *Daphnia magna* fed Roundup-Ready soybean or conventional soybean or organic soybean. *Aquaculture Nutrition*, 21, 702–713.
- Ding S, Fang ZX, Liu B, Shen WJ, Meng J (2012) Effects of

① 赖凤香 (2009) 转基因抗虫水稻生态安全性评价. 硕士学位论文, 中国农业科学院水稻研究所, 杭州.



- wild-shepherd's-purse-agglutinin (WSA) transgenic cotton on *Eisenia foetida*. *Journal of Ecology and Rural Environment*, 28, 389–393. (in Chinese with English abstract) [丁帅, 方志翔, 刘标, 沈文静, 孟军 (2012) 转基因芥菜凝集素基因棉花对赤子爱胜蚓的影响. *生态与农村环境学报*, 28, 389–393.]
- EFSA (European Food Safety Authority) (2010) Guidance on the environmental risk assessment of genetically modified plants. *The EFSA Journal*, 8, 1879.
- FAOSTAT (2018) Production Quantities of Rice in 2011–2016 [DB/OL]. <http://www.fao.org/faostat/en/#data/QC/visualize>. (accessed on 2018-07-04)
- Fu Q, Lai FX, Chen Y, Li KL (2013) A review of the ecological safety of the insect-resistant transgenic rices to non-target organisms. *Plant Physiology Journal*, 49, 655–663. (in Chinese with English abstract) [傅强, 赖凤香, 陈洋, 李凯龙 (2013) 抗虫转基因水稻对非靶标生物的生态安全性研究进展. *植物生理学报*, 49, 655–663.]
- Jiang YH, Fu Q, Cheng JA, Zhu ZR, Jiang MX, Zhang ZT (2005) Effect of transgenic *sck + cryIAc* rice on the survival and growth of *Chilo suppressalis* (Walker) (Lepidoptera: Pyralidae) and its parasitoid *Apanteles chilonis* (Munakata) (Hymenoptera: Braconidae). *Acta Entomologica Sinica*, 48, 554–560. (in Chinese with English abstract) [姜永厚, 傅强, 程家安, 祝增荣, 蒋明星, 张志涛 (2005) 转*sck + cryIAc*基因水稻对二化螟及二化螟绒茧蜂存活和生长发育的影响. *昆虫学报*, 48, 554–560.]
- Leng CL, Yu YC, Wu DM, Shu HL, Liu B (2012) Effect of transgenic pest-resistant cotton on the growth, reproduction and SOD activity of *Eisenia foetida*. *Chinese Journal of Eco-Agriculture*, 20, 927–931. (in Chinese with English abstract) [冷春龙, 俞元春, 吴电明, 舒洪岚, 刘标 (2012) 转基因抗虫棉对赤子爱胜蚓生长、生殖及SOD活性的影响. *中国生态农业学报*, 20, 927–931.]
- Li YH, Romeis J, Wu KM, Peng YF (2014) Tier-1 assays for assessing the toxicity of insecticidal proteins produced by genetically engineered plants to non-target arthropods. *Insect Science*, 21, 125–134.
- Liu B, Wang L, Zeng Q, Meng J, Hu WJ, Li XG, Zhou KX, Xue K, Liu DD, Zheng YP (2009) Assessing effects of transgenic *CryIAc* cotton on the earthworm *Eisenia foetida*. *Soil Biology and Biochemistry*, 41, 1841–1846.
- Losey JE, Rayor LS, Carter ME (1999) Transgenic pollen harms monarch larvae. *Nature*, 399, 214.
- Lu XY, Li SY, Zhu JB, Luo JY, Ma Y, Cui JJ, Cheng FR (2017) Population dynamics of the cotton aphid (*Aphis gossypii*) and its natural enemies on the transgenic *RRM2* cotton and its parental cultivar in Anhui Province, China. *Journal of Biosafety*, 26, 152–158. (in Chinese with English abstract) [路献勇, 李淑英, 朱加保, 雒珺瑜, 马艳, 崔金杰, 程福如 (2017) 转*RRM2*基因棉和其亲本苗蚜种群数量及其优势天敌的动态规律. *生物安全学报*, 26, 152–158.]
- Mendelsohn M, Kough J, Vaituzis Z, Matthews K (2003) Are *Bt* crops safe? *Nature Biotechnology*, 21, 1003–1009.
- OECD (Organization for Economic Co-Operation and Development) (2012) OECD Guideline for the Testing of Chemicals, *Daphnia magna* Reproduction Test. OECD Guideline 211. OECD Publishing, Paris.
- Qiao YH, Cao ZP, Wu WL (2004) Secondary succession of earthworm population in high production agro-ecosystem in North China. *Acta Ecologica Sinica*, 24, 2307–2311. (in Chinese with English abstract) [乔玉辉, 曹志平, 吴文良 (2004) 华北高产农田生态系统中蚯蚓种群次生演替规律. *生态学报*, 24, 2307–2311.]
- Ramirez-Romero R, Desneux N, Chaufaux J, Kaiser L (2008) *Bt*-maize effects on biological parameters of the non-target aphid *Sitobion avenae* (Homoptera: Aphididae) and Cry1Ab toxin detection. *Pesticide Biochemistry and Physiology*, 91, 110–115.
- Rosa E, Barata C, Damásio J, Bosch MP, Guerrero A (2006) Aquatic ecotoxicity of a pheromonal antagonist in *Daphnia magna* and *Desmodesmus subspicatus*. *Aquatic Toxicology*, 79, 296–303.
- Sturm A, Hansen PD (1999) Altered cholinesterase and monooxygenase levels in *Daphnia magna* and *Chironomus riparius* exposed to environmental pollutants. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 42, 9–15.
- Tang KX, Wan BL, Sun XF, Qi HX, Lu XG (2001) *GNA* confers resistance to rice brown planthopper in transgenic rice pure lines by both bioassay and feeding tests. *Journal of Fudan University (Natural Science)*, 40, 108–111, 116. (in Chinese with English abstract) [唐克轩, 万丙良, 孙小芬, 戚华雄, 卢兴桂 (2001) 生物鉴定和饲养试验证明*GNA*赋予转基因水稻纯系对褐飞虱的抗性. *复旦学报(自然科学版)*, 40, 108–111, 116.]
- Vercesi ML, Krogh PH, Holmstrup M (2006) Can *Bacillus thuringiensis* (*Bt*) corn residues and *Bt*-corn plants affect life-history traits in the earthworm *Aporrectodea caliginosa*? *Applied Soil Ecology*, 32, 180–187.
- Xiao NW, Ge F, Liu XH (2005) Effects of *Bt* toxin Cry1Ac on biochemical responses of *Eisenia foetida* in an artificial soil. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 16, 1523–1526. (in Chinese with English abstract) [肖能文, 戈峰, 刘向辉 (2005) *Bt*毒蛋白Cry1Ac在人造土壤中对赤子爱胜蚓毒理及生化影响. *应用生态学报*, 16, 1523–1526.]
- Xu XL, Yao YJ, Chen DZ, Xiao YQ, Hu LX (2013) Impact of transgenic *Bt* gene rice to *Chilo suppressalis* (Walker) larvae and arthropod community under field conditions. *Journal of Huazhong Agricultural University*, 32(5), 50–54. (in Chinese with English abstract) [徐雪亮, 姚英娟, 陈大洲, 肖叶青, 胡兰香 (2013) 转基因抗虫水稻对二化螟幼虫和田间节肢动物群落的影响. *华中农业大学学报*, 32(5), 50–54.]
- Yang Y, Li YH, Cao FQ, Cheng LS, Peng YF (2014) Progress in the assessment of ecological effects of insect-resistant *Bt*

- crops on non-target of Lepidopteran insects. *Journal of Biosafety*, 23(4), 224–237, 214. (in Chinese with English abstract) [杨艳, 李云河, 曹凤勤, 程立生, 彭于发 (2014) 转*Bt*基因抗虫作物对鳞翅目非靶标昆虫生态影响的研究进展. *生物安全学报*, 23(4), 224–237, 214.]
- Zhang L, Han J, Liu B (2018) Ecotoxicological effects of genetically modified maize C0030.3.5 with *cryIAb* and *epsps* gene on *Daphnia magna*. *Asian Journal of Ecotoxicology*, 13(3), 122–128. (in Chinese with English abstract) [张莉, 韩娟, 刘标 (2018) 转*cryIAb*和*epsps*基因玉米C0030.3.5对大型蚤(*Daphnia magna*)的生态毒性研究. *生态毒理学报*, 13(3), 122–128.]
- Zhang L, Shen WJ, Fang ZX, Liu B (2019) Effect of transgenic maize ZZM030 on growth and reproduction of *Daphnia magna*. *Journal of Agro-Environment Science*, 38, 2074–2079. (in Chinese with English abstract) [张莉, 沈文静, 方志翔, 刘标 (2019) 转基因玉米ZZM030对大型蚤(*Daphnia magna*)生长和繁殖的影响. *农业环境科学学报*, 38, 2074–2079.]
- Zhang WX, Chen DM, Zhao CC (2007) Functions of earthworm in ecosystem. *Biodiversity Science*, 15, 142–153. (in Chinese with English abstract) [张卫信, 陈迪马, 赵灿灿 (2007) 蚯蚓在生态系统中的作用. *生物多样性*, 15, 142–153.]
- Zhao Y, Huang J, Wang ZZ, Jing SL, Wang Y, Ouyang YD, Cai BD, Xin XF, Liu X, Zhang CX, Pan YF, Ma R, Li QF, Jiang WH, Zeng Y, Shangguan XX, Wang HY, Du B, Zhu LL, Xu X, Feng YQ, He SY, Chen RZ, Zhang QF, He GC (2016) Allelic diversity in an NLR gene *BPH9* enables rice to combat planthopper variation. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 113, 12850–12855.
- Zhou L, Jing LG, Zhou L, Wang BF, Feng SD, Song XY (2017) Effects of transgenic rice leaf residues on *Folsomia candida* and *Eisenia foetida*. *Journal of Agro-Environment Science*, 36, 1978–1983. (in Chinese with English abstract) [周蕾, 井乐刚, 周琳, 王柏凤, 冯树丹, 宋新元 (2017) 转基因水稻叶片残体对白符跳和赤子爱胜蚓的影响. *农业环境科学学报*, 36, 1978–1983.]
- Zhou X, Xie X, Zuo J, Tan YH, Cao Y, Huo SS, Yi XP, Zhao H, Zhang LL, Guo AP (2018) The advance on the effects of transgenic crops on natural enemies. *Journal of Environmental Entomology*, 40, 1021–1026. (in Chinese with English abstract) [周霞, 谢翔, 左娇, 谭燕华, 曹扬, 霍姗姗, 易小平, 赵辉, 张丽丽, 郭安平 (2018) 转基因作物对天敌的影响研究进展. *环境昆虫学报*, 40, 1021–1026.]
- Zuo SM, Zhang P, Zhu SD, Chen ZX, Tian WZ, Zhu Z, Pan XB (2004) Resistance to brown planthopper in progenies of *GNA* transgenic rice. *Acta Agronomica Sinica*, 30, 371–375. (in Chinese with English abstract) [左示敏, 张平, 祝树德, 陈宗祥, 田文忠, 朱祯, 潘学彪 (2004) 水稻转*GNA*基因后代对褐飞虱的抗性研究. *作物学报*, 30, 371–375.]

(责任编辑: 万方浩 责任编辑: 闫文杰)



•综述•

# 气候变化对植物–传粉昆虫的分布区和物候及其互作关系的影响

施雨含<sup>1,2</sup>, 任宗昕<sup>ID1</sup>, 赵延会<sup>ID1</sup>, 王红<sup>1\*</sup>

1. 中国科学院昆明植物研究所东亚植物多样性与生物地理学重点实验室, 昆明 650201; 2. 中国科学院大学, 北京 100049

**摘要:** 全球气候变化对生态系统的影响是人类社会面临的紧迫而又严峻的挑战。气候变化带来的极端气候事件的增多, 直接影响到生态系统生产力和服务功能。本文总结了气候变化对植物–传粉昆虫互作研究进展, 强调植物–传粉昆虫互作网络结构和其时空演变的解析, 以及互作关系和功能性状重组研究的重要性。近年来在气温持续上升背景下对植物–传粉昆虫互作关系影响的研究也受到了更多关注, 这些研究主要集中在两方面: 一是植物和传粉昆虫分布区的变化, 包括部分种群可能灭绝; 二是物候的变化, 即植物花期和传粉昆虫活动期的改变。植物与传粉昆虫任何一方在空间或时间上的改变, 都会导致传粉关系的错配或丢失。此外, 也可能导致植物–传粉昆虫双方的功能性状及其耦合的改变, 从而影响其互作关系的稳定。建议在今后的研究中关注: (1)覆盖生物多样性的多个尺度的研究; (2)对植物–传粉者互作网络的长期监测; (3)重要指示物种繁殖适合度评价; (4)植物–传粉昆虫互作双方功能性状在时间和空间尺度上的变化, 及其互作关系的重组; (5)关键植物和传粉昆虫类群的评估和保护。

**关键词:** 气候变化; 植物–传粉昆虫; 分布; 物候; 错配; 互作关系

施雨含, 任宗昕, 赵延会, 王红 (2021) 气候变化对植物–传粉昆虫的分布区和物候及其互作关系的影响. 生物多样性, 29, 495–506. doi: 10.17520/biods.2020196.

Shi YH, Ren ZX, Zhao YH, Wang H (2021) Effect of climate change on the distribution and phenology of plants, insect pollinators, and their interactions. Biodiversity Science, 29, 495–506. doi: 10.17520/biods.2020196.

## Effect of climate change on the distribution and phenology of plants, insect pollinators, and their interactions

Yuhan Shi<sup>1,2</sup>, Zongxin Ren<sup>ID1</sup>, Yanhui Zhao<sup>ID1</sup>, Hong Wang<sup>1\*</sup>

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

2 University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049

### ABSTRACT

**Aim:** The impact of global climate change on ecosystems creates a pressing and significant challenge to society. Climate change is increasing the frequency and severity of extreme climate events, which have a direct impact on ecosystem productivity and service functions. Here, we conducted a literature review on research progress in this field, including analyses of interaction network structure, temporal and spatial distribution changes, and the importance of “rewiring” interactive relationships and functional traits.

**Progress:** Recent research has focused on the effects that increasing temperatures have on plant–pollinators in two primary ways. The first is the change in plant and pollinator distributions, including the potential for extirpation of some populations. The second is the change in plant and pollinator phenology, or the change in timing of plant flowering and pollinator activity. Spatial or temporal changes in plants and pollinators under climate change may cause mismatches and potential losses of current plant–pollinator relationships. In addition, climate change may alter the functional traits

收稿日期: 2020-05-08; 接受日期: 2020-08-14

基金项目: 中国科学院先导专项 B (XDB31000000)、国家自然科学基金–云南省联合重点基金(U1502261)、国家自然科学基金(32071670)和云岭学者人才项目

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

and coupling between plants and their pollinators, which could affect the stability of their interactions.

**Outlook:** We recommend that future research should increasingly focus on: (1) covering multiple scales of biodiversity, (2) long-term monitoring of plant–pollinator interaction networks, (3) measuring the fitness of important indicator species, (4) recording changes in the functional traits of plants and pollinators along spatial and temporal scales to help rewire and/or restore their interactions, and (5) evaluating the conservation status of key plants and their pollinators.

**Key words:** climate change; plant–insect pollinators; distribution; phenology; mismatch; interaction

自然界约87.5%的被子植物需要动物传粉而实现繁殖(Ollerton et al, 2011)。全球已知的传粉动物约有34.9万种, 其中占比最高的是昆虫(Ollerton, 2017)。据统计, 全球约3/4的农作物依赖于动物传粉(Potts et al, 2010)。据统计, 2005年传粉昆虫对全球经济贡献值约为2,150亿美元, 占全球农业总产值的9.5% (Gallai et al, 2009)。在我国, 被子植物种数约占全球被子植物总种数的10%, 同时传粉昆虫多样性也极其丰富, 如中国已知熊蜂种数占全球熊蜂物种总数的50% (黄家兴和安建东, 2018)。我国有着悠久的农耕和养蜂历史, 刘朋飞等(2011)选取了我国36种主要农作物, 对中国蜜蜂传粉的经济价值进行评估, 研究显示2006–2008年间蜜蜂传粉的年均价值高达3,042.20亿元, 相当于中国农业总产值的12.30%。由此可见, 植物与传粉昆虫互作关系的建立对传统农业的可持续发展和生物多样性保护具有重要的意义(Ren et al, 2014, 2018)。

植物–传粉昆虫互作关系的研究起步于19世纪上半期, 从达尔文时期对物种的观察、描述开始, 发展到当今以进化为核心探讨物种多样性发生历史、维持机制和生态保护为最终目标的综合性研究。随着全球气候变暖, 传粉昆虫多样性和种群数量急剧下降导致的传粉危机已引起世界各国对生态安全和粮食安全的关注(Klein et al, 2007; Potts et al, 2010; Ren et al, 2014; Garibaldi et al, 2016)。因此, 植物–传粉昆虫互作关系的研究受到了广泛和持续的关注(Ren et al, 2018)。植物–传粉昆虫关系的建立, 需要互动双方在时间和空间以及功能性状等方面匹配才能建立起有效的传粉交流信号(传粉吸引)和访花关系。气候变暖对植物和传粉昆虫产生的影响主要表现是, 在空间上影响植物和传粉昆虫的地理分布, 时间上植物花期和果期提前或推后, 以及改变传粉昆虫的活动期(Hegland et al, 2009), 进而改变双方互作的时空和性状匹配(图1), 影响其传粉网络的结构和功能(Menéndez et al, 2007)。这种气候变

化导致的植物–传粉昆虫互作关系的瓦解和错配, 已有一些理论框架的讨论和思考(Memmott et al, 2007; Hegland et al, 2009)。本文总结了该领域的研究特点和进展, 特别是气候变暖对植物和传粉昆虫的影响, 强调了植物–传粉昆虫互作网络及其时空演变, 以及互作关系和功能性状重组研究的重要性, 并提出今后的研究建议和展望。

## 1 气候变化对植物和传粉昆虫分布区及物候的影响

### 1.1 植物地理分布

在气候变化的影响下植物的生存环境发生变化, 它们可以通过扩散到更适宜的生境实现分布区变迁, 或通过改变自身的繁殖特性来适应环境的变化。通常, 温度升高导致多数物种的分布范围发生变化, 大部分植物的分布区呈现出向高纬度(Cavanaugh et al, 2014)和高海拔(Kelly & Goulden, 2008; Lenoir et al, 2008)地区迁移的趋势。也有研究指出, 近几十年许多动植物的分布区已经发生了明显的变化, 但观测到的变化并不完全遵循向高纬度、高海拔移动的预测趋势, 局域分布的物种, 特别是生长在极地、山顶的物种的分布范围则出现了严重的收缩(Parmesan, 2006)。

目前, 对已有植物分布区改变的分析包括两方面: (1)使用历史数据集和当前的数据作比较。例如, Lenoir等(2008)通过对1905–1985年和1986–2005年西欧地区171种森林植物从海平面到2,600 m的分布比较发现, 气候变暖导致物种最适海拔高度显著上升, 除了影响植物的中心分布区外, 还影响其边缘区域。Kelly和Goulden (2008)从1977年和2006–2007年在南加州Santa Rosa山脉2,314 m海拔的植被变化比较研究表明, 随着气候变暖, 群落中优势植物的平均海拔上升了65 m, 这种变化可能是区域气候变化的结果。(2)基于历史数据通过模型预测气候变化对物种分布的影响。例如, He等(2019a)对喜马拉雅–

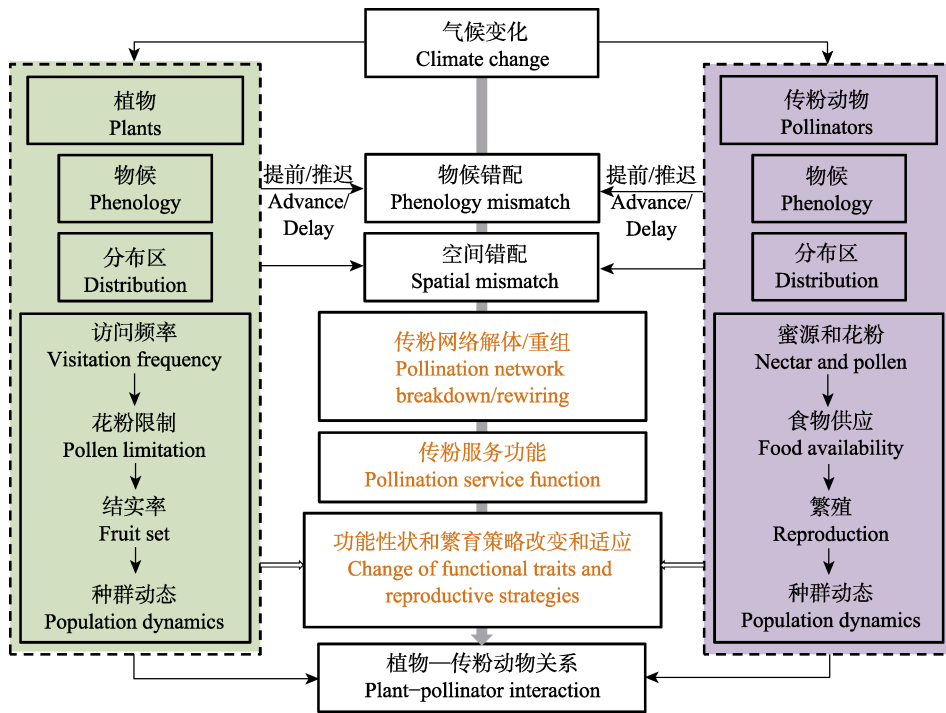


图1 气候变化对植物-传粉昆虫关系的影响(参考Hegland et al, 2009绘制, 图中黄字部分为新增内容)

Fig. 1 Effect on plant-pollinating insect interaction under climate change (Modified from Hegland et al, 2009. The yellow parts in the figure are new content.)

横断山脉特有的10种高山蓝钟花属(*Cyananthus*)和报春花属(*Primula*)的分布区预测发现, 在气候变暖情景下, 所有研究物种的分布海拔将向上移动, 纬度上向北移动, 以占据与其之前栖息地相似的生境; 此外, 通过比较有海拔记录的标本数据发现该地区特有的7种绿绒蒿属(*Meconopsis*)植物在1970年前(1922–1969年)和1970年后(1970–2016年)平均海拔向上移动了302.3 m, 并预测到2070年所有物种的适宜气候空间将继续向上移动(包括向北和向西), 且其分布范围可能会发生收缩。徐晓婷等(2008)运用Diva-GIS软件和物种分布模型相结合, 估测了珍稀濒危植物白豆杉(*Pseudotaxus chienii*)的潜在分布区, 发现在气候变化情景下白豆杉的基本适生区范围扩大, 但其最适生境出现了破碎化。张雷等(2011)运用3种大气环流模型和6种物种分布模型预测马尾松(*Pinus massoniana*)对气候变化的响应, 发现在气候变化下马尾松的分布区将逐渐向北迁移, 未来潜在分布区的面积将逐渐增加; 在不同模型和不同气候情景下, 马尾松潜在分布区的迁移距离和面积变化幅度不同。目前国内大多已有的研究主要是基于气候数据利用物种分布模型对植物地理分布变

化进行预测, 但这些研究在模型模拟中并没有将植物与传粉昆虫互作关系作为一个综合因素考虑。

以往多数模型预测研究都假设一个物种的所有种群对环境变化的反应是一致的, 然而也有研究指出在不同的气候环境中物种可能存在局部适应性(Hällfors et al, 2016)。最近, Chen等(2020)利用MaxEnt模型预测了不同气候情景下我国西南地区特有物种美丽芍药(*Paeonia mairei*)在横断山脉的种群以及秦岭山脉的种群的分布区变化, 发现不同种群对气候变化的响应差异很大。如果将所有种群作为一个整体预测, 将产生较窄的生态位, 并且可能无法预测一些适宜的分布区。因而, 对于物种可能存在的局部环境适应性也是模型预测研究中值得考虑的问题。

## 1.2 植物物候

不同植物的物候对气候变暖的响应存在差异, 随着温度的上升, 有些植物的花期会出现提前(Pyke et al, 2016; 杨丽萍等, 2020)或延迟(王冬妮等, 2020), 有些植物的花期则没有明显变化(Scaven & Rafferty, 2013)。Bertin (2008)总结了欧洲、北美以及亚洲已发表的关于植物物候对气候变化响应的

研究,发现植物物候变化的格局和程度存在地理差异,春季花期通常会提前,而秋季通常会延迟且变化程度不同。王明和桑卫国(2020)根据北京东灵山2003–2014年的气象数据和暖温带3种乔木及3种灌木的物候观测数据分析表明,所有物种的生长季均缩短,物候整体表现为春季推迟而秋季物候提前的趋势。李登科和王钊(2020)基于2001–2016年的气候数据对秦岭地区植被物候研究发现,物候在开始期、生长期、末期大体呈现由南到北的纬向分异规律,且物候期与海拔具有相关性。

温度升高不仅会改变植物的始花期和整个花期长短,还可能在群落水平上改变植物的繁殖模式并使植物花果期向生长季两端分化,导致花果交错期出现明显的分割(Sherry et al, 2007)。为了预测全球变暖对植物繁殖成功的影响,有研究报道在日本北部的冷温带落叶林中,对极暖春季(2002年)和正常年份早春短命植物花期的比较分析发现,观测的所有植物的花期均在极暖春季提前开花,依靠熊蜂(*Bombus* spp.)传粉的延胡索(*Corydalis ambigua*)的结实率在其所有种群中急剧下降,依赖一种小型蜂(*Halictus* spp.)传粉的顶冰花(*Gagea lutea*)数量也显著减少。但是,由蝇类传粉的辽吉侧金盏花(*Adonis ramosa*)和鹅掌草(*Anemone flaccida*)的结实率不受提前开花的影响。这些研究表明,全球变暖对早春短命植物繁殖成功的影响因传粉昆虫的类型而异,其中对依靠蜂类传粉的植物繁殖成功的影响较大(Kudo et al, 2004)。

最近有研究表明,植物物候在时空上的变化可能比先前认识的更为复杂,植物可以根据微气候的时空变化来调整开花时间(Rafferty et al, 2020)。此外,植物的物候对气候变暖的响应在不同物种中具有显著的一致性(Thackeray et al, 2016)。Theobald等(2017)通过对2010–2015年间美国雷尼尔山48种亚高山植物的花期与气候的关系研究发现,植物的开花/开花持续时间与融雪时间、温度和土壤湿度相关,尽管物种间的物候敏感性差异较大,但值得关注的是,他们所研究的所有物种的开花时间都提前,这种一致性的反应被称为“物候重组”,有助于利用气候的年际变化进一步认识不同物种物候的共同变化。

### 1.3 传粉昆虫地理分布

与植物相同,能飞行的传粉昆虫的分布区变迁

也得到了较多的关注,特别是对气候变化敏感类群,如蝶类和熊蜂。有研究表明气候变暖导致昆虫分布区变化(Konvicka et al, 2003; Pyke et al, 2016)。除了物种生命周期的变化外,气候变暖还导致传粉昆虫向两极和更高海拔地区移动的范围扩大,而在靠近赤道边缘保持稳定(Kerr et al, 2015)。有研究报道,1967–2004年西班牙中部16种蝶类的海拔分布范围在30年内平均上升了212 m,这些变化意味着这些蝴蝶种类的生境面积平均减少了1/3,预计未来一个世纪的生境面积损失将达到50%–80%,许多物种遭受气候变化导致栖息地丧失,这可能威胁到它们的长期生存机会(Wilson et al, 2005)。Warren等(2001)评估了英国北部46种蝴蝶的分布区大小和物种丰富度,发现种群丰富度与其分布的变化密切相关,生境变化和气候变化的双重压力可能导致当地的特有物种种群数量下降。Aguirre-Gutiérrez等(2017)利用物种分布模型和超过60年(1951–2014年)的数据集,模拟了荷兰398种传粉昆虫(蜜蜂、蝴蝶和食蚜蝇)的分布区发现,传粉昆虫的分布随着时间推移发生变化,并指出依据当前气候条件校准的物种分布模型可能很难充分预测环境因素对物种未来分布区变化的影响。

值得关注的是,熊蜂属是北半球生态系统中重要的传粉昆虫之一(Bingham & Orthner, 1998; Williams et al, 2017)。熊蜂是典型的适应高山和低温的类群,对气温升高极为敏感。Kerr等(2015)对北美和欧洲的熊蜂分布区变迁预测,发现熊蜂并不能随着温度的升高而向极地迁移,但是南部的分布区不断减少,并预测熊蜂将向高海拔迁移;此外,自1974年以来,欧洲南部熊蜂物种的平均观测海拔上升了约300 m,且不同物种沿海拔梯度的迁移有很大的差异,高海拔地区的生境变化可能会导致山地熊蜂种类数量的大幅减少。

### 1.4 传粉昆虫物候

传粉昆虫的物候同样也受到温度的调节,温度变化直接影响昆虫的生存、发育、分布范围和丰富度(Bale et al, 2002)。Bartomeus等(2011)研究了全球最重要的野生传粉蜂类的物候变化,利用历史数据(2000–2010年),结合19世纪80年代的博物馆标本记录的数据分析发现,在过去的130年中,北美东北部早春出现的10种蜂类的物候期平均提前了约10天,这些传粉昆虫活动期的提前大多发生在1970年

以后,与全球气温上升同步发生,并且所调查的蜂类的出现与其访问的植物开花时间的变化是同步的。CaraDonna等(2018)对美国西南部干旱地区的壁蜂属昆虫(*Osmia ribifloris*)开展了为期20年的田间实验发现,该传粉昆虫的物候期延迟,导致其活动期与植物花期不同步、适应能力下降,面临局部灭绝的危险。

## 2 气候变化对植物与传粉昆虫关系的影响

### 2.1 植物-传粉昆虫空间错配

气候变化可能破坏物种营养级上的相互作用,这是因为不同物种不一定以类似的方式对这种变化作出反应。从海拔梯度上,温度变化引起的物种分布空间变化更容易观测到。有研究表明,历史气候变化在空间上影响了植物-传粉昆虫的互作(Sosa-Pivatto et al, 2017)。温度升高引起低海拔地区的物种向高海拔地区迁移的现象较为普遍(Johnson et al, 2010),由于高纬度和高海拔地区物种的物候晚于低纬度和低海拔地区,在营养关系错配发生时,传粉昆虫可向更高的纬度或海拔迁移,植物和传粉昆虫之间的迁移速度差异可能引起它们在地理分布上出现不匹配。

依赖于传粉昆虫获得繁殖成功的植物的分布,往往受限于其传粉昆虫的分布。最近, Tsiftsis和 Djordjević (2020)利用物种分布模型对兰科植物(*Ophrys argolica*、*O. delphinensis*)及其传粉昆虫(*Anthrophora tractita*)的研究发现,如果考虑传粉昆虫的分布,两种兰花的潜在适宜面积将分别减少约52%和73%。在未来气候变化下,兰花的一些种群可能会缺乏传粉昆虫。Gorostiague等(2018)对安第斯山中部的11种仙人掌类进行分布区模拟,并预测了分布区变迁的情况下植物与传粉昆虫错配的可能性,发现二者并没有出现空间上的错配。目前的这些研究大多是基于理论研究和模型预测,气候变暖引起的植物-传粉昆虫空间不匹配的现象仍很少被直接观察(肖宜安等, 2015; Gérard et al, 2020)。需要强调的是,很多体型较大的昆虫,其飞行范围能达到1 km,而现有证据表明无论是植物还是传粉昆虫,实际观测到的空间迁移大多为数百米(Wolf & Moritz, 2008)。

### 2.2 植物-传粉昆虫物候错配

气候变化直接影响植物-传粉昆虫的互作关系,

可能会破坏植物繁殖期和传粉昆虫飞行活动季节上的重叠,从而改变动植物之间相互作用的机会。研究表明,传粉昆虫繁殖力或寿命降低,可能降低种群密度或增长速度,进而增加灭绝的风险(Memmott et al, 2007)。传粉昆虫活动与植物开花时间不同步时,会使传粉互作的重叠时间缩短,从而导致植物-传粉昆虫相互关系的减弱甚至瓦解。

在过去的一个世纪里,全球变暖使美国伊利诺伊州西部草原森林植物的始花期提前约4天,一些传粉昆虫的季节性活动期在温带地区平均每摄氏度提前约4天,在没有补偿机制的情况下,气候变化引起的物候变化有可能破坏传粉昆虫取食与其花朵食物资源之间的时间重叠,这种互作双方重叠时间的减少降低了传粉昆虫的觅食生态位的宽度,特别是生态位较窄、特化的传粉昆虫,很容易受到物候错配的干扰(Memmott et al, 2007)。Kudo和Ida (2013)调查了分布在日本北海道的早春短命植物延胡索,该植物在融雪后10-14天(4月中旬至5月中旬)开花,传粉昆虫为熊蜂,对两者的物候监测以及植物结实率的统计发现,延胡索和熊蜂对早春的敏感度不同,导致了它们之间的物候错配,植物的结实率降低,因此物候错配是早春短命植物繁殖的主要限制因素。

此外, Doi等(2008)对李属(*Prunus*)植物和菜粉蝶的研究发现,在过去的几十年里,植物开花时间提前,而蝴蝶的出现时间推迟。开花前30-40天,植物受温度的强烈影响,而蝴蝶受温度的影响较小,两者对温度的最佳适应期不同;植物敏感期的温度自1953年以来急剧上升,而蝴蝶敏感期的温度变化不大,这种对气候敏感性的不同影响了李属植物与传粉昆虫的物候匹配。Rafferty和Ives (2011)研究了美国威斯康星州南部14种多年生植物始花期变化对传粉昆虫访花的影响发现,在过去70年中不受传粉昆虫限制的植物表现出提前开花,而受传粉昆虫限制的植物则没有变化,这一研究与已有植物-传粉昆虫物候不匹配的报道不同。一些植物的开花和传粉昆虫的活动受到其生物钟的控制,在精细的日变化时间尺度上开展植物开花和传粉昆虫活动周期的互作关系研究,目前还没有引起足够的重视(Fründ et al, 2011; Knop et al, 2018)。

### 2.3 传粉网络的构建和重组

气候变化导致的植物和传粉昆虫之间分布及

物候的错配, 会破坏它们之间原有的互作关系, 从而影响传粉网络结构的稳定。Burkle等(2013)利用历史数据集, 量化了120年来全球变化对美国伊利诺伊州温带森林下层植物-传粉昆虫相互作用的干扰, 研究发现50%蜂类传粉者的相互作用、网络结构和功能发生变化, 可归因于植物和蜂类之间物候不匹配、非随机蜂类物种灭绝, 以及现存物种空间共存的变化。同时, 传粉服务的数量和质量随着时间的推移而下降, 传粉网络结构对未来变化的适应力在逐渐降低。如果物种通过迁移扩散追踪气候变化的能力不同, 新的物种组合可能会形成, 解体和重组的相互作用网络可能会改变气候变化下物种的丰富度、分布和灭绝概率, 这会增加物种灭绝的风险(Gilman et al, 2010)。

除了一些特化的传粉关系外, 很多植物与传粉昆虫形成了泛化的连接, 即一种植物在不同时间和地点能被不同的传粉昆虫访问, 并且能获得相同的传粉效率。有研究表明随着海拔升高, 物种的减少会导致传粉昆虫的丰富度下降。在高海拔地区, 传粉昆虫对植物的选择更加泛化, 其营养生态位宽度更大(Lara-Romero et al, 2019)。对传粉网络结构的研究表明, 许多物种能够通过快速响应环境变化来持续生存, 尽管它们的互惠伙伴的种类可能会改变(Burkle & Alarcón, 2011), 即一些特化的传粉昆虫可能会消失, 但一些泛化的传粉昆虫能够代替其传粉, 实现重组。此外, 风媒传粉在一定程度上也会取代或补充高山植物对传粉者的需求(Inouye et al, 2020), 这有助于缓冲气候变暖对植物-传粉昆虫互作关系的影响。

### 3 气候变化对植物和传粉昆虫的功能性状、及植物繁殖的影响

#### 3.1 植物功能性状的改变

自然状况下一些植物不同种群的表型发生变化, 这些性状变化是否由气候变化直接引起, 或是其可塑性导致, 或是快速进化的结果, 这些问题引起了学者们的关注(Franks et al, 2014)。随着气候的变化, 植物种群可能不能适应新环境, 选择迁移并追踪适合的生存条件, 从而保持其适应性的最佳状态。然而这种选择是有限的, 可能会导致种群与其他环境因素, 如光周期等不同步, 或与关键传粉昆

虫访花不同步(McNamara et al, 2011)。在极端的气候条件下, 早春气候变暖能直接导致大量野生植物花部结构的损伤, 从而影响植物的结实率(任宗昕等, 未发表数据; 图2)。



图2 早春干旱对植物花朵造成了直接伤害(2015年由于高温导致玉龙雪山黄花杓兰萎蔫, 任宗昕摄)

Fig. 2 Early spring drought caused direct damage to plant flowers (Yulong Snow Mountain, *Cypripedium flavum* wilting due to high temperature in 2015, Photo by Zongxin Ren)

许多植物可能通过功能性状的表型可塑性或适应性进化应对气候变化(Hoffmann & Sgro, 2011; Anderson & Gezon, 2015)。Dai等(2017)在滇西北调查了不同海拔梯度的管花马先蒿(*Pedicularis siphonantha*)自然种群, 并在低海拔开展同质园实验, 研究表明移栽到低海拔的植株花期提前, 花寿命缩短, 花粉产量减少, 而昆虫访花频率提高, 种子产量增加。这种可塑性有助于植物在传粉前和传粉后调整其资源分配策略, 可能有利于适应环境变化。Franks等(2014)讨论了可能影响植物表型可塑性和进化的因素, 包括环境变化的模式、物种的生活史特征(包括世代和繁殖系统), 以及基因流动的程度和方向。他们对38个研究案例的总结和分析表明, 所有研究都显示了植物的表型可塑性或适应性响应, 其中有26项研究显示这两种策略同时存在。然而, 由于气候变化或其他选择压力, 依赖传粉昆虫的植物的繁育系统转变如何响应气候变化仍有许多问题需要进一步探索。

#### 3.2 传粉昆虫功能性状的改变

近期研究表明, 一些长喙传粉昆虫多样性和种群数量的下降, 传粉系统中的性状匹配正在受到威胁。Miller-Struttmann等(2015)使用美国落基山脉中部1966–1980年和2012–2014年收集的熊蜂标本, 测



量了两种高山熊蜂的喙长变化发现, 40年来两种熊蜂的喙长变短, 而与其传粉相关的花管长度并没有明显变化, 推测引起熊蜂喙长变化的原因可能是体型的减小, 以及与亚高山入侵熊蜂种类的竞争和食物资源减少。由于开花植物花蜜和花粉资源的减少, 有利于泛化熊蜂的觅食, 喙变短更适用于访问具短花冠管的植物。长喙熊蜂在花蜜资源较少的情况下, 其优势减弱, 这有可能推动短喙熊蜂种类的快速进化。

### 3.3 对传粉网络的影响

在传粉网络中物种间的功能性状匹配影响物种间互作关系(Vázquez et al, 2009)。如果植物或传粉昆虫某个功能性状缺失, 可能影响其功能多样性, 在营养级水平上引起植物-传粉昆虫互作生态位的收缩, 这意味着一个营养级水平上物种功能多样性的减少会引发另一营养级互作物种的竞争加剧(Gagic et al, 2015; Albrecht et al, 2018)。在评估气候变化对生物多样性的影响时, 虽然预测单个物种对气候变化的响应模型被广泛应用, 但生物间的相互作用常常被忽略, 气候变化在多大程度上影响种间互作尚不十分清楚。Schleuning等(2016)将物种分布模型与生态网络分析相结合, 测试了气候变化对欧洲中部地区超过700种动植物传粉网络的潜在影响, 对植物及其传粉昆虫(蜜蜂、蝴蝶和食蚜蝇)和种子传播者(鸟类)的气候生态位宽度分析发现, 与多样性较低的植物互作的传粉昆虫具有较狭窄的生态位, 更容易受到气候变化的影响。相反, 植物的特化程度与其生态位宽度和脆弱程度无关, 这种重要差异对在气候变化下预测其灭绝风险具有重要的影响, 因为从植物到传粉昆虫的级联效应很可能在其互作关系中引发传粉昆虫的灭绝, 并可能加剧气候变化对生物多样性的影响。因此, 考虑物种之间的相互作用对于准确预测气候变化对传粉昆虫的影响非常重要, 不同的传粉功能群在环境梯度的分布及其对气候变化的响应是不同的(Schleuning et al, 2016)。然而这方面的研究还较为匮乏。

### 3.4 对植物繁殖的影响

气候变化下, 植物-传粉昆虫互作关系的改变影响着植物的繁殖成功(Richman et al, 2020)。Eckert等(2010)对涉及27种植物的22项研究整合分析发现, 由于人为干扰和气候变化引起生境改变, 植物异交产生种子的比例显著下降。此外, 融雪时间和生长

季温度的持续改变对北极和高山的植物繁殖和种群动态产生重要影响(Kudo, 1991; Kudo et al, 2004; Kudo & Ida, 2013; Totland, 1997; Totland & Alatalo, 2002)。除了温度和降水外, 光周期的变化也影响植物的繁殖(Walker et al, 2019)。此外, 外来植物入侵也影响本土植物的繁殖成功(Hernández-Castellano et al, 2020)。通过增温实验发现, 入侵植物*Calluna vulgaris*对物候的响应更迅速, 特别是花密度较高的入侵物种, 增加了其对本土植物的传粉竞争(Giejsztowt et al, 2020)。气候变化一方面可能使那些无法迁移到新生境或环境适应能力低的物种增加灭绝的风险(Grazer & Martin, 2012); 另一方面可能会刺激物种遗传物质变化来适应环境(Jump & Penuelas, 2005; Parmesan, 2006; Visser, 2008)。目前有关植物微观进化在应对气候变化中的作用仍需要深入研究。

## 4 适合度的影响: 传粉限制

传粉功能的健康程度多以传粉昆虫多样性是否能维持植物的繁殖或作物的产量为指标。异交的植物依靠传粉昆虫来传递花粉(配子)实现有性生殖, 而花粉的数量或质量不足会降低植物繁殖的成功率, 即受到“传粉限制”(Ashman et al, 2004)。花粉接收量是植物繁殖成功的一个关键指标, 通过人工授粉实验可以估算传粉限制的程度, 如果通过人工异花授粉的植物结实率比自然传粉的植物高, 则表明其繁殖成功受传粉限制的影响, 而不是受非生物因素的影响(Bennett et al, 2018)。以往的研究表明, 大多数植物都存在传粉限制。Benjamin和Winfree(2014)研究了美国新泽西西南部的两个蓝莓品种的传粉限制程度, 发现栽培蓝莓存在较大的花粉限制。一些高山植物的传粉昆虫可利用率随着海拔的升高而降低(García-Camacho & Totland, 2009; Zhao & Wang, 2015)。目前气候变化或人为干扰正在加剧传粉限制的水平(IPBES, 2016)。

传粉限制通过影响繁殖适合度来影响植物花性状的自由选择水平(Harder & Aizen, 2010; Johnston & Bartkowska, 2017)。如果一个物种的种群数量受到种子产量的限制, 传粉限制也可能不同程度地减少该物种的丰富度, 从而改变群落的物种组成和结构(Ashman et al, 2004), 因此深入研究气

候变化引起的传粉限制的动态和潜在后果是非常必要的。需要关注的是, GloPL数据库汇集了用于评估全球1,265种野生植物传粉限制的强度和变异性的基础数据(Bennett et al, 2018), 为进一步研究提供了重要依据。

## 5 展望

全球大多数地区的生物受到气候变化的影响, 而且这些趋势可能在未来几十年内持续(He et al, 2019a, b)。以往对于植物、传粉昆虫在气候变化下的分布区变迁做了大量的模型预测(Elith et al, 2006; Bose et al, 2016; He et al, 2019a, b), 近年来的研究正逐步将物种间相互作用考虑到物种分布模型中(Pellissier et al, 2013)。随着物种分布预测方法的发展, 潜在的气候变化影响正在以越来越现实的方式被考虑到模型预测中(Bellard et al, 2012), 为了使模型预测结果更精准, 需要在模型预测中考虑和生物相关的高质量的基础数据(Grazer & Martin, 2012)。目前国内模型预测的数据主要来源, 除了数据库资料、植物志数据, 包括《中国植物志》和各地方植物志外, 还包括中国物种信息系统、遥感图像提取等(刘晓彤等, 2019)。



当前除了研究植物、传粉昆虫在时间和空间上对气候变化的响应外, 植物表型可塑性和快速适应性进化也需要深入探讨, 了解植物的可塑性和其调节自身温度的能力对于制定保护策略至关重要(van der Kooi et al, 2019)。一些昆虫可以通过表型适应性以及快速进化响应来调节和减轻气候变化的影响, 但目前对气候变化可能引发的昆虫遗传变化机理研究较为匮乏(Bale et al, 2002)。植物的表型和繁育系统对气候变化的响应相对难以检测, 在植物分布区迁移之前发生的种群波动很难察觉。对于气候条件持续变化时植物可能的响应速率和类型, 以及植物和其性状特异性预测的经验数据仍然相对较少。因此, 有必要开展更多的野外观察和控制实验, 以大样本量来检测种群随时间的变化; 同时需要建立相关的标准数据库, 综合研究和预测植物种群对气候变化的响应(Franks et al, 2014)。

在今后的工作中需要关注的问题和建议如下: (1)覆盖生物多样性的多个尺度的研究; (2)植物-传粉昆虫互作网络的长期观测。(3)重要指示物种繁殖

适合度评价。(4)植物和传粉昆虫功能性状的改变和重组。特别是跨海拔梯度的多样地观测和物候数据的积累。(5)植物和传粉昆虫重要类群的评估和保护。依赖于传粉昆虫或者具有特化传粉系统的植物, 首当其冲会受到传粉昆虫种群数量波动的影响, 需要加强对这些重要类群的评估和保护。

**致谢:** 感谢Judith Trunschke博士、Graham Pyke教授 Klaus Lunau教授和Peter Bernhardt教授以及研究组成员参与讨论。

## ORCID

任宗昕  <https://orcid.org/0000-0001-7265-065X>  
赵延会  <https://orcid.org/0000-0002-7569-4591>

## 参考文献

- Aguirre-Gutiérrez J, Kissling WD, Biesmeijer JC, WallisDeVries MF, Reemer M, Carvalheiro LG (2017) Historical changes in the importance of climate and land use as determinants of Dutch pollinator distributions. *Journal of Biogeography*, 44, 696–707.
- Albrecht J, Classen A, Vollstädt MGR, Mayr A, Mollet NP, Costa DS, Dulle HI, Fischer M, Hemp A, Howell KM, Kleyer M, Nauss T, Peters MK, Tschapka M, Steffan-Dewenter I, Böhning-Gaese K, Schleuning M (2018) Plant and animal functional diversity drive mutualistic network assembly across an elevational gradient. *Nature Communications*, 9, 3177.
- Anderson JT, Gezon ZJ (2015) Plasticity in functional traits in the context of climate change: A case study of the subalpine forb *Boechera stricta* (Brassicaceae). *Global Change Biology*, 21, 1689–1703.
- Ashman TL, Knight TM, Steets JA, Amarasekare P, Burd M, Campbell DR, Dudash MR, Johnston MO, Mazer SJ, Mitchell RJ, Morgan MT, Wilson WG (2004) Pollen limitation of plant reproduction: Ecological and evolutionary causes and consequences. *Ecology*, 85, 2408–2421.
- Bale JS, Masters GJ, Hodkinson ID, Awmack C, Bezemer TM, Brown VK, Butterfield J, Buse A, Coulson JC, Farrar J, Good JEG, Harrington R, Hartley S, Jones TH, Lindroth RL, Press MC, Symrnioudis I, Watt AD, Whittaker JB (2002) Herbivory in global climate change research: Direct effects of rising temperature on insect herbivores. *Global Change Biology*, 8, 1–16.
- Bartomeus I, Ascher JS, Wagner D, Danforth BN, Colla S, Kornbluth S, Winfree R (2011) Climate-associated phenological advances in bee pollinators and bee-pollinated plants. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 108, 20645–20649.

- Bellard C, Bertelsmeier C, Leadley P, Thuiller W, Courchamp F (2012) Impacts of climate change on the future of biodiversity. *Ecology Letters*, 15, 365–377.
- Benjamin FE, Winfree R (2014) Lack of pollinators limits fruit production in commercial blueberry (*Vaccinium corymbosum*). *Environmental Entomology*, 43, 1574–1583.
- Bennett JM, Steets JA, Burns JH, Durka W, Vamosi JC, Arceo-Gómez G, Burd M, Burkle LA, Ellis AG, Freitas L, Li J, Rodge JG, Wolowski M, Xia J, Ashman TL, Knight TM (2018) GloPL, a global data base on pollen limitation of plant reproduction. *Scientific Data*, 5, 180249.
- Bertin RI (2008) Plant phenology and distribution in relation to recent climate change. *The Journal of the Torrey Botanical Society*, 135, 126–146.
- Bingham RA, Orthner AR (1998) Efficient pollination of alpine plants. *Nature*, 391, 238–239.
- Bose R, Munoz F, Ramesh BR, Pelissier R (2016) Past potential habitats shed light on the biogeography of endemic tree species of the Western Ghats biodiversity hotspot, south India. *Journal of Biogeography*, 43, 899–910.
- Burkle LA, Alarcón R (2011) The future of plant–pollinator diversity: Understanding interaction networks across time, space and global change. *American Journal of Botany*, 98, 528–538.
- Burkle LA, Marlin JC, Knight TM (2013) Plant–pollinator interactions over 120 years: Loss of species, co-occurrence, and function. *Science*, 339, 1611–1615.
- CaraDonna PJ, Cunningham JL, Iler AM (2018) Experimental warming in the field delays phenology and reduces body mass, fat content and survival: Implications for the persistence of a pollinator under climate change. *Functional Ecology*, 32, 2345–2356.
- Cavanaugh KC, Kellner JR, Forde AJ, Gruner DS, Parker JD, Rodriguez W, Feller IC (2014) Poleward expansion of mangroves is a threshold response to decreased frequency of extreme cold events. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 111, 723–727.
- Chen QH, Yin YJ, Zhao R, Yang Y, da Silva JAT, Yu XN (2020) Incorporating local adaptation into species distribution modeling of *Paeonia mairei*, an endemic plant to China. *Frontiers in Plant Science*, 10, 1717.
- Dai WK, Amboka GM, Kadiri EL, Wang QF, Yang CF (2017) Phenotypic plasticity of floral traits and pollination adaptation in an alpine plant *Pedicularis siphonantha* D. Don when transplanted from higher to lower elevation in Eastern Himalaya. *Journal of Mountain Science*, 14, 1995–2002.
- Doi H, Gordo O, Katano I (2008) Heterogeneous intra-annual climatic changes drive different phenological responses at two trophic levels. *Climate Research*, 36, 181–190.
- Eckert CG, Kalisz S, Geber MA, Sargent R, Elle E, Cheptou PO, Goodwillie C, Johnston MO, Kelly JK, Moeller DA, Porcher E, Ree RH, Vallejo-Marín M, Winn AA (2010) Plant mating systems in a changing world. *Trends in Ecology and Evolution*, 25, 35–43.
- Elith J, Graham CH, Anderson RP, Dudik M, Ferrier S, Guisan A, Hijmans RJ, Huettmann F, Leathwick JR, Lehmann A, Li J, Lohmann LG, Loiselle BA, Manion G, Moritz C, Nakamura M, Nakazawa Y, Overton JM, Peterson AT, Phillips SJ, Richardson K, Scachetti-Pereira R, Schapire RE, Soberon J, Williams S, Wisz MS, Zimmermann NE (2006) Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. *Ecography*, 29, 129–151.
- Franks SJ, Weber JJ, Aitken SN (2014) Evolutionary and plastic responses to climate change in terrestrial plant populations. *Evolutionary Applications*, 7, 123–139.
- Fründ J, Dormann CF, Tschamntke T (2011) Linne's floral clock is slow without pollinators-flower closure and plant–pollinator interaction webs. *Ecology Letters*, 14, 896–904.
- Gagic V, Bartomeus I, Jonsson T, Taylor A, Winqvist C, Fischer C, Slade EM, Steffan-Dewenter I, Emmerson M, Potts SG, Tschamntke T, Weisser W, Bommarco R (2015) Functional identity and diversity of animals predict ecosystem functioning better than species-based indices. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 282, 20142620.
- Gallai N, Salles JM, Settele J, Vaissière BE (2009) Economic valuation of the vulnerability of world agriculture confronted with pollinator decline. *Ecological Economics*, 68, 810–821.
- García-Camacho R, Totland Ø (2009) Pollen limitation in the alpine: A meta-analysis. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, 41, 103–111.
- Garibaldi LA, Carvalheiro LG, Vaissiere BE, Gemmill-Herren, B, Hipolito J, Freitas BM, Ngo HT, Azzu N, Saez A, Astrom J, An JD, Blochtein B, Buchori D, Garcia FJC, da Silva FO, Devkota K, Ribeiro MD, Freitas L, Gaglianone MC, Goss M, Irshad M, Kasina M, Pacheco AJS, Kiill LHP, Kwapong P, Parra GN, Pires C, Pires V, Rawal RS, Rizali A, Saraiva AM, Veldtman R, Viana BF, Witter S, Zhang H (2016) Mutually beneficial pollinator diversity and crop yield outcomes in small and large farms. *Science*, 351, 388–391.
- Gérard M, Vanderplanck M, Wood T, Míchez D (2020) Global warming and plant–pollinator mismatches. *Emerging Topics in Life Sciences*, 4, 77–86.
- Giejsztowt J, Classen AT, Deslippe JR (2020) Climate change and invasion may synergistically affect native plant reproduction. *Ecology*, 101, e02913.
- Gilman SE, Urban MC, Tewksbury J, Gilchrist GW, Holt RD (2010) A framework for community interactions under climate change. *Trends in Ecology & Evolution*, 25, 325–331.
- Gorostiague P, Sajama J, Ortega-Baes P (2018) Will climate change cause spatial mismatch between plants and their pollinators? A test using Andean cactus species. *Biological*

- Conservation, 226, 247–255.
- Grazer VM, Martin OY (2012) Investigating climate change and reproduction: Experimental tools from evolutionary biology. *Biology*, 1, 411–438.
- Hällfors MH, Liao J, Dzurisin J, Grundel R, Hyvärinen M, Towle K, Wu GC, Hellmann JJ (2016) Addressing potential local adaptation in species distribution models: Implications for conservation under climate change. *Ecological Applications*, 26, 1154–1169.
- Harder LD, Aizen MA (2010) Floral adaptation and diversification under pollen limitation. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 365, 529–543.
- He X, Burgess KS, Gao LM, Li DZ (2019a) Distributional responses to climate change for alpine species of *Cyananthus* and *Primula* endemic to the Himalaya-Hengduan Mountains. *Plant Diversity*, 41, 26–32.
- He X, Burgess KS, Yang XF, Ahrends A, Gao LM, Li DZ (2019b) Upward elevation and northwest range shifts for alpine *Meconopsis* species in the Himalaya-Hengduan Mountains region. *Ecology and Evolution*, 9, 4055–4064.
- Hegland SJ, Nielsen A, Lázaro A, Bjerknes AL, Totland Ø (2009) How does climate warming affect plant–pollinator interactions? *Ecology Letters*, 12, 184–195.
- Hernández-Castellano C, Rodrigo A, Gómez JM, Stefanescu C, Calleja JA, Reverté S, Bosch J (2020) A new native plant in the neighborhood: Effects on plant–pollinator networks, pollination, and plant reproductive success. *Ecology*, 101, e03046.
- Hoffmann AA, Sgro CM (2011) Climate change and evolutionary adaptation. *Nature*, 470, 479–485.
- Huang JX, An JD (2018) Species diversity, pollination application and strategy for conservation of the bumblebees of China. *Biodiversity Science*, 26, 486–497. (in Chinese with English abstract) [黄家兴, 安建东 (2018) 中国熊蜂多样性、人工利用与保护策略. *生物多样性*, 26, 486–497.]
- Inouye DW (2020) Effects of climate change on alpine plants and their pollinators. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1469, 26–37.
- IPBES (2016) Summary for policymakers of the assessment report of the Intergovernmental Science–Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services on pollinators, pollination and food production. In: Intergovernmental Science–Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services Deliverables of the 2014–2018 Work Programme (eds Potts SG, Imperatriz-Fonseca VL, Ngo HT, Biesmeijer JC, Breeze TD, Dicks LV, Garibaldi LA, Hill R, Settele J, Vanbergen AJ, Aizen MA, Cunningham SA, Eardley C, Freitas BM, Gallai N, Kevan PG, Kovács-Hostyánszki A, Kwapong PK, Li J, Li X, Martins DJ, Nates-Parra G, Pettis JS, Rader R, Viana BF), pp. 1–28. IPBES, Bonn, Germany.
- Johnson DM, Büntgen U, Frank DC, Kausrud K, Haynes KJ, Liebhold AM, Esper J, Stenseth NC (2010) Climatic warming disrupts recurrent alpine insect outbreaks. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 107, 20576–20581.
- Johnston MO, Bartkowska MP (2017) Individual pollen limitation, phylogeny and selection. *New Phytologist*, 214, 909–912.
- Jump AS, Penuelas J (2005) Running to stand still: Adaptation and the response of plants to rapid climate change. *Ecology Letters*, 8, 1010–1020.
- Kelly AE, Goulden ML (2008) Rapid shifts in plant distribution with recent climate change. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 105, 11823–11826.
- Kerr JT, Pindar A, Galpern P, Packer L, Potts SG, Roberts SM, Rasmont P, Schweiger O, Colla SR, Richardson LL, Wagner DL, Gall LF, Sikes DS, Pantoja A (2015) Climate change impacts on bumblebees converge across continents. *Science*, 349, 177–180.
- Klein AM, Vaissiere BE, Cane JH, Steffan-Dewenter I, Cunningham SA, Kremen C, Tscharntke T (2007) Importance of pollinators in changing landscapes for world crops. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 274, 303–313.
- Knop E, Gerpe C, Ryser R, Hofmann F, Menz MHM, Trösch S, Ursenbacher S, Zoller L, Fontaine C (2018) Rush hours in flower visitors over a day-night cycle. *Insect Conservation and Diversity*, 11, 267–275.
- Konvicka M, Maradova M, Benes J, Fric Z, Kepka P (2003) Uphill shifts in distribution of butterflies in the Czech Republic: Effects of changing climate detected on a regional scale. *Global Ecology and Biogeography*, 12, 403–410.
- Kudo G (1991) Effects of snow-free period on the phenology of alpine plants inhabiting snow patches. *Arctic and Alpine Research*, 23, 436–443.
- Kudo G, Ida TY (2013) Early onset of spring increases the phenological mismatch between plants and pollinators. *Ecology*, 94, 2311–2320.
- Kudo G, Nishikawa Y, Kasagi T, Kosuge S (2004) Does seed production of spring ephemerals decrease when spring comes early? *Ecological Research*, 19, 255–259.
- Lara-Romero C, Seguí J, Pérez-Delgado A, Nogales M, Traveset A (2019) Beta diversity and specialization in plant–pollinator networks along an elevational gradient. *Journal of Biogeography*, 46, 1598–1610.
- Lenoir J, Gegout JC, Marquet PA, de Ruffray P, Brisse H (2008) A significant upward shift in plant species optimum elevation during the 20th century. *Science*, 320, 1768–1771.
- Li DK, Wang Z (2020) Spatiotemporal variation of vegetation phenology and its response to climate in Qinling Mountains based on MCD12Q2. *Ecology and Environmental Sciences*, 29, 11–22. (in Chinese with English abstract) [李登科, 王钊 (2020) 基于MCD12Q2的秦岭植被物候时空变化及对气候的响应. *生态环境学报*, 29, 11–22.]
- Liu PF, Wu J, Li HY, Lin SW (2011) Economic values of bee

- pollination to China's agriculture. *Scientia Agricultura Sinica*, 44, 5117–5123. (in Chinese with English abstract) [刘朋飞, 吴杰, 李海燕, 林素文 (2011) 中国农业蜜蜂授粉的经济价值评估. *中国农业科学*, 44, 5117–5123.]
- Liu XT, Yuan Q, Ni J (2019) Research advances in modelling plant species distribution in China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 43, 273–283. (in Chinese with English abstract) [刘晓彤, 袁泉, 倪健 (2019) 中国植物分布模拟研究现状. *植物生态学报*, 43, 273–283.]
- McNamara JM, Barta Z, Klaassen M, Bauer S (2011) Cues and the optimal timing of activities under environmental changes. *Ecology Letters*, 14, 1183–1190.
- Memmott J, Craze PG, Waser NM, Price MV (2007) Global warming and the disruption of plant-pollinator interactions. *Ecology Letters*, 10, 710–717.
- Menéndez R, González-Megías A, Collingham Y, Fox R, Roy DB, Ohlemüller R, Thomas CD (2007) Direct and indirect effects of climate and habitat factors on butterfly diversity. *Ecology*, 88, 605–611.
- Miller-Struttmann NE, Geib JC, Franklin JD, Kevan PG, Holdo RM, Ebert-May D, Lynn AM, Kettenbach JA, Hedrick E, Galen C (2015) Functional mismatch in a bumble bee pollination mutualism under climate change. *Science*, 349, 1541–1544.
- Ollerton J (2017) Pollinator diversity: Distribution, ecological function, and conservation. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 48, 353–376.
- Ollerton J, Winfree R, Tarrant S (2011) How many flowering plants are pollinated by animals? *Oikos*, 120, 321–326.
- Parmesan C (2006) Ecological and evolutionary responses to recent climate change. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 37, 637–669.
- Pellissier L, Rohr RP, Ndiribe C, Pradervand JN, Salamin N, Guisan A, Wisz M (2013) Combining food web and species distribution models for improved community projections. *Ecology and Evolution*, 3, 4572–4583.
- Potts SG, Biesmeijer JC, Kremen C, Neumann P, Schweiger O, Kunin WE (2010) Global pollinator declines: Trends, impacts and drivers. *Trends in Ecology & Evolution*, 25, 345–353.
- Pyke GH, Thomson JD, Inouye DW, Miller TJ (2016) Effects of climate change on phenologies and distributions of bumble bees and the plants they visit. *Ecosphere*, 7, e01267.
- Rafferty NE, Diez JM, Bertelsen CD (2020) Changing climate drives divergent and nonlinear shifts in flowering phenology across elevations. *Current Biology*, 30, 432–441.
- Rafferty NE, Ives AR (2011) Effects of experimental shifts in flowering phenology on plant-pollinator interactions. *Ecology Letters*, 14, 69–74.
- Ren ZX, Wang H, Peter B, Li DZ (2014) Insect pollination and self-incompatibility in edible and/or medicinal crops in southwestern China, a global hotspot of biodiversity. *American Journal of Botany*, 101, 1700–1710.
- Ren ZX, Zhao YH, Liang H, Tao ZB, Tang H, Zhang HP, Wang H (2018) Pollination ecology in China from 1977 to 2017. *Plant Diversity*, 40, 172–180.
- Richman SK, Levine JM, Stefan L, Johnson CA (2020) Asynchronous range shifts drive alpine plant-pollinator interactions and reduce plant fitness. *Global Change Biology*, 26, 3052–3064.
- Scaven VL, Rafferty NE (2013) Physiological effects of climate warming on flowering plants and insect pollinators and potential consequences for their interactions. *Current Zoology*, 59, 418–426.
- Schleuning M, Fründ J, Schweiger O, Welk E, Albrecht J, Albrecht M, Beil M, Benadi G, Blüthgen N, Bruelheide H, Böhning-Gaese K, Dehling DM, Dormann CF, Exeler N, Farwig N, Harpke A, Hickler T, Kratochwil A, Kuhlmann M, Kühn I, Michez D, Mudri-Stojnić S, Plein M, Rasmont P, Schwabe A, Settele J, Vujčić A, Weiner CN, Wiemers M, Hof C (2016) Ecological networks are more sensitive to plant than to animal extinction under climate change. *Nature Communications*, 7, 13965.
- Sherry RA, Zhou XH, Gu SL, Arnone JA, Schimel DS, Verburg PS, Wallace LL, Luo YQ (2007) Divergence of reproductive phenology under climate warming. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 104, 198–202.
- Sosa-Pivatto M, Cosacov A, Baranzelli MC, Iglesias MR, Espíndola A, Sérsic AN (2017) Do 120,000 years of plant-pollinator interactions predict floral phenotype divergence in *Calceolaria polyrhiza*? A reconstruction using species distribution models. *Arthropod-Plant Interactions*, 11, 351–361.
- Thackeray SJ, Henrys PA, Hemming D, Bell JR, Botham MS, Burthe S, Helaouet P, Johns DG, Jones ID, Leech DI, Mackay EB, Massimino D, Atkinson S, Bacon PJ, Brereton TM, Carvalho L, Clutton-Brock TH, Duck C, Edwards M, Elliott JM, Hall SJG, Harrington R, Pearce-Higgins JW, Høye TT, Kruuk LEB, Pemberton JM, Sparks TH, Thompson PM, White I, Winfield IJ, Wanless S (2016) Phenological sensitivity to climate across taxa and trophic levels. *Nature*, 535, 241–245.
- Theobald EJ, Breckheimer I, HilleRisLambers J (2017) Climate drives phenological reassembly of a mountain wildflower meadow community. *Ecology*, 98, 2799–2812.
- Totland Ø (1997) Effects of flowering time and temperature on growth and reproduction in *Leontodon autumnalis* var. *taraxaci*, a late flowering alpine plant. *Arctic and Alpine Research*, 29, 285–290.
- Totland Ø, Alatalo JM (2002) Effects of temperature and date of snowmelt on growth, reproduction, and flowering phenology in the arctic/alpine herb, *Ranunculus glacialis*. *Oecologia*, 133, 168–175.
- Tsiftsis S, Djordjević V (2020) Modelling sexually deceptive orchid species distributions under future climates: The

- importance of plant–pollinator interactions. *Scientific Reports*, 10, 10623.
- van der Kooij CJ, Kevan PG, Koski MH (2019) The thermal ecology of flowers. *Annals of Botany*, 124, 343–353.
- Vázquez DP, Blüthgen N, Cagnolo L, Chacoff NP (2009) Uniting pattern and process in plant–animal mutualistic networks: A review. *Annals of Botany*, 103, 1445–1457.
- Visser ME (2008) Keeping up with a warming world; assessing the rate of adaptation to climate change. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 275, 649–659.
- Walker WH, Meléndez-Fernández OH, Nelson RJ, Reiterer RJ (2019) Global climate change and invariable photoperiods: A mismatch that jeopardizes animal fitness. *Ecology and Evolution*, 9, 10044–10054.
- Wang DN, Tang XL, Lian Y, Cui JL, Du CY, Ji YH (2020) Response of phenology of three typical deciduous trees to climate warming—Take Changbai Mountains as an example. *Journal of Northeast Forestry University*, 48(9), 51–55. (in Chinese with English abstract) [王冬妮, 唐晓玲, 廉毅, 崔佳龙, 杜春英, 纪仰慧 (2020) 气候增暖对3种典型落叶乔木物候的影响——以长白山区为例. *东北林业大学学报*, 48(9), 51–55.]
- Wang M, Sang WG (2020) The change of phenology of tree and shrub in warm temperate zone and their relationships with climate change. *Ecological Science*, 39, 164–175. (in Chinese with English abstract) [王明, 桑卫国 (2020) 暖温带乔木和灌木物候变化及对气候变化的响应. *生态科学*, 39, 164–175.]
- Warren MS, Hill JK, Thomas JA, Asher J, Fox R, Huntley B, Royk DB, Telfer MG, Jeffcoate S, Harding P, Jeffcoate G, Willis SG, Greatorex-Davies JN, Moss D, Thomas CD (2001) Rapid responses of British butterflies to opposing forces of climate and habitat change. *Nature*, 414, 65–69.
- Williams PH, Huang JX, An JD (2017) Bear wasps of the Middle Kingdom: A decade of discovering China's bumblebees. *Antenna*, 41, 21–24.
- Wilson RJ, Gutierrez D, Gutierrez J, Martinez D, Agudo R, Monserrat VJ (2005) Changes to the elevational limits and extent of species ranges associated with climate change. *Ecology Letters*, 8, 1138–1146.
- Wolf S, Moritz RFA (2008) Foraging distance in *Bombus terrestris* L. (Hymenoptera: Apidae). *Apidologie*, 39, 419–427.
- Xiao YA, Zhang SS, Yan XH, Dong M (2015) New advances in effects of global warming on plant–pollinator networks. *Acta Ecologica Sinica*, 35, 3871–3880. (in Chinese with English abstract) [肖宜安, 张斯斯, 闫小红, 董鸣 (2015) 全球气候变暖影响植物–传粉者网络的研究进展. *生态学报*, 35, 3871–3880.]
- Xu XT, Yang Y, Wang LS (2008) Geographic distribution and potential distribution estimation of *Pseudotsuga chienll*. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 32, 1134–1145. (in Chinese with English abstract) [徐晓婷, 杨永, 王利松 (2008) 白豆杉的地理分布及潜在分布区估计. *植物生态学报*, 32, 1134–1145.]
- Yang LP, Zhang CH, Dai HY, Lü DB, Han J (2020) Effects of climate change on phenophase of woody plants at the northern foot of Yinshan Mountain. *Journal of Meteorology and Environment*, 36, 102–107. (in Chinese with English abstract) [杨丽萍, 张存厚, 代海燕, 吕迪波, 韩君 (2020) 气候变化对阴山北麓木本植物物候期的影响. *气象与环境学报*, 36, 102–107.]
- Zhang L, Liu SR, Sun PS, Wang TL (2011) Comparative evaluation of multiple models of the effects of climate change on the potential distribution of *Pinus massoniana*. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 35, 1091–1105. (in Chinese with English abstract) [张雷, 刘世荣, 孙鹏森, 王同立 (2011) 气候变化对马尾松潜在分布影响预估的多模型比较. *植物生态学报*, 35, 1091–1105.]
- Zhao ZG, Wang YK (2015) Selection by pollinators on floral traits in generalized *Trollius ranuncuoides* (Ranunculaceae) along altitudinal gradients. *PLoS ONE*, 10, e0118299.

(责任编辑: 朱朝东 责任编辑: 时意专)



•综述•

# 社会性昆虫级型和行为分化机制研究进展

张慧<sup>ID</sup>, 刘倩, 黄晓磊<sup>ID\*</sup>

闽台作物有害生物生态防控国家重点实验室, 福建农林大学植物保护学院, 福州 350002

**摘要:** 社会性的出现是生物演化过程中的重要革新, 理解社会性的演化和调控机制具有重要的理论和实际意义。社会性昆虫的个体间有着明显的级型分化和劳动分工, 这有利于它们适应复杂的环境变化。理解社会性昆虫如何产生不同的形态、行为和生活史特性, 一直是进化和发育生物学的重要目标。随着测序技术的不断更新及生物信息学的快速发展, 已经有众多关于社会性昆虫级型和行为分化机制的研究报道。本文通过整理社会性昆虫研究的已有成果, 从环境因素、生理调控和分子机制等方面对社会性昆虫级型和行为分化机制相关研究进展进行了综述, 并对未来的研究方向做出了展望。根据现有证据, 社会性昆虫所生活的生物环境(食物营养、信息素、表皮碳氢化合物)和非生物环境(温度、气候等)均能直接或间接影响社会性昆虫级型和行为的分化; 保幼激素、蜕皮激素、类胰岛素及生物胺等内分泌激素和神经激素对社会性昆虫的级型和行为分化也有重要的调控作用; 此外, 遗传因素、新基因等DNA序列或基因组结构上的变化以及表观遗传修饰、基因的差异表达等基因调控机制均能不同程度地影响社会性昆虫的行为分化。本文建议加强昆虫纲其他社会性类群如半翅目蚜虫和缨翅目蓟马等的社会性行为及其演化机制的研究, 以加深对社会性昆虫起源及其行为演化的理解和认识。

**关键词:** 社会性昆虫; 行为分化; 环境因素; 生理调控; 分子机制

张慧, 刘倩, 黄晓磊 (2021) 社会性昆虫级型和行为分化机制研究进展. 生物多样性, 29, 507–516. doi: 10.17520/biods.2020224.

Zhang H, Liu Q, Huang XL (2021) Mechanisms regulating caste and behavior differentiation in social insects. Biodiversity Science, 29, 507–516. doi: 10.17520/biods.2020224.

## Mechanisms regulating caste and behavior differentiation in social insects

Hui Zhang<sup>ID</sup>, Qian Liu, Xiaolei Huang<sup>ID\*</sup>

State Key Laboratory of Ecological Pest Control for Fujian and Taiwan Crops, College of Plant Protection, Fujian Agriculture and Forestry University, Fuzhou 350002

### ABSTRACT

**Background & Aims:** Eusociality is a critical evolutionary innovation. Understanding the origin of eusociality and related regulating mechanisms has theoretical and practical significance to several research fields. A clear hierarchy and division of labor exists among individuals of social insects. The behavioral differentiation and extensive cooperation between castes are beneficial for their adaptation to complicated environmental changes. Understanding how social insects can produce individuals with differences in morphology, behavior and life-history characteristics is an important goal of much evolutionary and developmental biology research. With the rapid development of sequencing technology and bioinformatics, there have been many studies on the mechanisms underlying social insect behavioral differentiation. Here, we present recent advances on the environmental factors and physiological and molecular mechanisms regulating caste and behavioral differentiation in social insects by summarizing the current results of social insect studies, and propose the future research directions.

**Progresses:** Both biotic factors (e.g., nutrients, pheromones, cuticular hydrocarbons) and abiotic factors (e.g., temperature, climate) can directly and indirectly affect the differentiation of insect social behavior and castes. Endocrine hormones, such as juvenile hormone (JH), ecdysteroids (20E), insulin-like peptides (ILPs), and neurohormonal bioamines, also play important roles. In addition, evolutionary changes in gene sequences or genome structure, including heritable differences and novel genes, as well as gene regulatory mechanisms, such as DNA methylation and

收稿日期: 2020-05-29; 接受日期: 2020-09-01

基金项目: 国家自然科学基金(31970446)

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

differential expression of genes, can also affect the caste and behavior differentiation of social insects to different degrees.

**Prospects:** We suggest strengthening the study of social behavior and regulating mechanisms in other social insect lineages, such as aphids and thrips, which are relatively understudied and which will improve the understanding of the origins and evolution of eusociality and social behaviors in insects.

**Key words:** social insect; behavioral differentiation; environmental factor; physiological regulation; molecular mechanism

典型的真社会性昆虫包括膜翅目的蜜蜂、蚂蚁、胡蜂以及蜚蠊目的白蚁(原归于等翅目)等,常具有亲代照料、生殖分工和世代重叠三个最主要的特征(Wilson, 1971; Wilson & Hölldobler, 2005)。在外界或种群内部选择压力的影响下,社会性昆虫将利他性作用于群体层面而非个体本身(Corona et al, 2016),导致了不同个体间职能的分工,也就是所谓的劳动分工。社会性昆虫的劳动分工一般包括生殖个体与非生殖个体间的生殖分工,以及不具生殖功能的工虫和兵虫的任务分工;不同级型个体因分工的不同而分化出不同的行为。常见社会性昆虫的种群一般由王后和职虫(工虫和兵虫)阶级组成,它们在形态、行为和寿命等方面均有着明显不同;许多社会性昆虫种类的职虫阶级因承担的任务不同,其行为也存在分化,如亲代照料、觅食或看守巢穴等(Robinson, 1992)。一些物种内职虫行为的分化往往还伴随着形态上的特化,比如在佛罗里达弓背蚁(*Camponotus floridanus*)中防卫蚁巢的兵蚁要比那些觅食和照料后代的工蚁的体型大许多(Simola et al, 2016)。社会性昆虫在进化和生态上的成功主要归因于其生活方式由独居性到社会性生活的重大改变,社会性昆虫级型之间的职能分工和广泛合作有利于它们适应复杂的环境变化(Wilson, 1985, 1987)。

社会性昆虫王后与职虫间的级型分化以及不同职虫间的行为分化一直是进化生物学研究的热点(LeBoeuf et al, 2013; Gadagkar et al, 2019)。目前研究最多的社会性昆虫是蜜蜂、蚂蚁、白蚁等真社会性昆虫,其他一些社会昆虫类群如半翅目的一些蚜虫物种(Stern & Foster, 1996)和缨翅目的一些蓟马物种(Crespi, 1992),也表现出一定程度的社会性,如防御天敌或外来入侵者等利他社会行为,但一般缺乏广泛的合作或繁殖分工,目前关于这类社会性昆虫的研究不多,对这两个类群行为分化的了解和认识也较少。理解社会性昆虫如何演化出不同的形

态、行为或生活史特性,一直以来都是进化和发育生物学的一个重要内容,对社会性昆虫演化及其行为分化机制的探索更是引起了广泛关注(Toth & Robinson, 2007; Toth & Rehan, 2017; Weitekamp et al, 2017)。

不同的社会性昆虫类群所面临的选择压力或具有的社会性复杂程度也有所不同,导致其级型和行为分化的因素也具有多样性(Zayed & Kent, 2015; Toth & Rehan, 2017)。目前对社会性昆虫行为机制的研究已经从最初相关环境因子的探索逐步发展到内部生理调控及分子作用机理上。近年来,分子测序技术和生物信息学工具的发展快速推进了对不同社会性昆虫类群的比较和进化基因组学研究(Simola et al, 2013; Kapheim et al, 2015; Harrison et al, 2018),加深了对社会行为产生和进化机制的理解。基于对近些年代表性研究的梳理,本文将从影响昆虫社会行为的环境因素、生理调控和分子机制等方面对社会性昆虫行为分化机制研究进展进行综述。

## 1 影响社会性昆虫级型和行为分化的环境因素

环境因素可以直接或间接地影响社会性昆虫的行为和进化。这些环境因素主要分为生物因素和非生物因素,也就是昆虫所生活的生物环境及非生物环境。其中生物因素主要指社会性昆虫所生活的社会环境(如母体效应、亲缘效应等),非生物因素包括温度、气候等外界因子(Toth & Rehan, 2017)。已有证据表明,食物、王后信息素、表皮碳氢化合物、王后年龄、温度、气候等因素均可影响社会性昆虫级型和行为的分化。

社会性昆虫生活在一个比较复杂的社会性环境中,个体在发育的过程中很容易受到营养、信息素、个体间物理接触等的影响。社会性昆虫的级型分化可能在个体发育的早期阶段就已经发生,如母体对后代营养分配的不均衡(Wheeler, 1996;



Schwander et al, 2008; Judd et al, 2015)。营养是社会性昆虫级型和行为分化的一个主要驱动力, 鉴于食物通常由群体中其他成员所提供, 营养可以看作一种社会环境因素。在蜜蜂中, 幼虫期营养物质的数量和质量决定了它们的发育方向, 如被喂食营养丰富的蜂王浆的幼虫会发育为蜂后, 而被喂食营养较缺乏食物的幼虫则发育为工蜂(Haydak, 1943; Kamakura, 2011)。年龄较大的工蜂负责外出觅食, 年龄较小的工蜂则负责储存食物及喂养幼虫等巢内事务, 而由巢内工作到外出觅食的转变时间是由社会环境和营养因素共同调控的(Toth et al, 2005; Ament et al, 2011)。除蜜蜂外, 蚂蚁、胡蜂和白蚁的生理、行为和发育也受营养因素的调控(Cassill & Tschinkel, 1999; Korb & Schmidinger, 2004; Daugherty et al, 2011)。

化学信号是另一个影响社会性昆虫行为分化的生物因素, 主要包括来自种群中其他个体的表皮碳氢化合物和信息素。例如, 在红胡须蚁(*Pogonomyrmex barbatus*)中, 执行不同任务的工蚁所具有的碳氢化合物不同(Greene & Gordon, 2003)。蜜蜂警戒信息素的有效成分为乙酸异戊酯(IAA), 能够引起大多数蜜蜂的防御反应(Nouvian et al, 2018); 而由蜜蜂蜂后所释放的信息素, 活性成分主要有反式-9-氧代-2-癸烯酸(9-ODA)、正/反式-9-羟基-2-癸烯酸(+/-9-HDA)、对羟基苯甲酸甲酯(HOB)、4-羟基-3-甲氧基苯乙醇(HVA)等(Slessor et al, 1988), 能够抑制工蜂的卵巢发育, 从而使蜂后垄断了生殖权; 若将蜂后从蜂巢中移除, 工蜂的卵巢就会有一定程度的发育, 并可能恢复生殖能力(Page & Erickson, 1988; Barron & Oldroyd, 2001)。信息素也能够影响白蚁的级型分化, 由补充生殖蚁分泌的含丁酸丁酯和2-甲基-1-丁醇两种活性成分的信息素能够抑制蚁群中新的补充生殖蚁的产生, 且白蚁的卵也能够分泌这种信息素, 以此作为吸引工蚁抚育照料的引诱剂以及补充生殖蚁分化的抑制剂(Matsuura et al, 2010)。此外, 信息素也会参与调节蚂蚁的社会性行为, 如暗足弓背蚁(*Camponotus obscuripes*)警报信息素的活性成分是甲酸和十一烷, 能够激活蚂蚁触角上的神经元, 从而调控激发弓背蚁的攻击行为(Mizunami et al, 2010)。

此外, 在某些社会性昆虫物种中, 王后年龄也是影响其级型分化的一种生物因素。罗纹须蚁

(*Pogonomyrmex rugosus*)蚁后年龄对后代的级型分化有重要影响, 只有那些年龄大于两年的蚁后所产的卵才能发育为新的蚁后(Schwander et al, 2008)。王后年龄的影响在小红蚁(*Myrmica rubra*)中也有所体现, 一般年轻蚁后所产的卵中发育为工蚁的比例会更大(Brian & Hibble, 1964)。

非生物的环境因子也是昆虫社会性合作行为的重要驱动力。如对瑞士阿尔卑斯山脉的176种社会性程度不同的膜翅目昆虫种群的生活史和分布进行比较研究发现, 海拔和季节长短可以影响兼性群居物种的独居性与合作建巢行为的动态转变(Kocher et al, 2014)。对初级社会性类群马蜂属(*Polistes*)的研究表明, 其社会性的合作繁殖可能受气候变化的影响, 合作种群的形成与短时期内较大的温度波动有关, 且在比较温暖湿润的环境下, 合作建巢蜂后的数量也会增多(Sheehan et al, 2015)。温度也会影响蚂蚁的级型分化。罗纹须蚁的蚁后只有经历一段时间低温(越冬)后产下的卵才能发育成为新的蚁后(Schwander et al, 2008), 而台湾乳白蚁(*Coptotermes formosanus*)工蚁向兵蚁的转化受温度的影响较大, 较高的温度条件能促使产生更多的兵蚁(Fei & Henderson, 2002; Tarver et al, 2012)。

## 2 社会性昆虫级型和行为分化的生理调控

保幼激素(JH)、蜕皮激素(20E)、类胰岛素(insulin-like peptides, ILPs)及生物胺等内分泌激素和神经激素对社会性昆虫的行为和级型分化有着重要的调控作用。关于调控社会性昆虫劳动分工的生理机制已经在蜜蜂中开展了广泛研究, 比如给蜜蜂幼虫喂食不同营养的食物会导致蜂后和工蜂的分化, 而食物对蜜蜂级型的调节是通过保幼激素水平的变化实现的; 此外, 保幼激素还参与调节蜜蜂和熊蜂工蜂行为的分化(Sullivan et al, 2000; Schulz et al, 2002; Amsalem et al, 2014)。在蚂蚁中亦发现了该现象, 高的保幼激素水平能够使切叶蚁工蚁的行为发生转变, 使其更多地由巢内活动转为外出觅食活动(Norman & Hughes, 2016)。很多对白蚁的研究均表明保幼激素在调控其级型分化中起到至关重要的作用(Watanabe et al, 2014; Korb, 2015; Korb & Belles, 2017)。如对山林原白蚁(*Hodotermopsis sjostedti*)的研究发现高的JH滴度与其兵蚁的分化有关, 而补充型繁殖蚁中JH的滴度相对较低, 说明JH

可能参与了白蚁的兵蚁和繁殖蚁的分化(Cornette et al, 2008)。蜕皮激素被认为与某些社会性昆虫的卵黄蛋白合成相关(Dong et al, 2009)。对内华达古白蚁(*Zootermopsis nevadensis*)的研究发现,其头部的 $\beta$ -转化生长因子(TGF $\beta$ )信号与白蚁级型分化有关,它可以通过调节20E和JH信号来调控白蚁兵蚁的分化过程(Masuoka et al, 2018)。

胰岛素是一类进化十分保守的多功能性肽类激素,存在于众多生物体中,昆虫体内也存在类似结构和功能的肽类激素,被称为“类胰岛素肽”。昆虫类胰岛素肽可参与调控昆虫的寿命以及代谢、生长发育和生殖等生命活动(Wu & Brown, 2006),使其成为调节社会性昆虫劳动分工的主要候选因素。类胰岛素直接发挥的功能较少,主要通过类胰岛素受体以及相关信号通路来调节昆虫的各种生理过程。在昆虫中,以多基因家族编码的类胰岛素(ILPs)为主,其功能与哺乳动物的胰岛素和胰岛素样生长因子1 (IGF1)是同源的,是昆虫生活史的重要调控因子(Flatt et al, 2005)。大多数被研究的膜翅目昆虫有两种类胰岛素: ILP1和ILP2,在结构上,ILP1类似胰岛素样生长因子,ILP2与胰岛素比较相似(Chandra et al, 2018)。多数蚂蚁的级型分化是通过发育过程中汲取营养的不平衡引起的,这会导致幼虫体内胰岛素水平上的差异,使食物充足的蚁后有较高的胰岛素水平(Trible & Kronauer, 2017)。最近一项对7种蚂蚁的生殖蚁和非生殖蚁的脑部转录组比较研究发现,ILP2总是在生殖蚁中高表达,其中毕氏卵角蚁(*Ooceraea biroi*)幼虫释放的信号通过降低ILP2水平抑制成虫生殖,使其产生亲代抚育行为,而增加ILP2可以抵消幼虫的这种抑制作用(Chandra et al, 2018)。此外,胰岛素或其相关通路也可参与调控蜜蜂的级型分化及工蜂的劳动分工(Ament et al, 2008; de Azevedo & Hartfelder, 2008; Mott & Breed, 2012)。

生物胺类如五羟色胺(5-HT)、酪胺(TA)、章鱼胺(OA)和多巴胺(DA)等作为神经调质或神经递质存在于神经系统中,对昆虫的生理和行为有着重要的调控作用(Monastirioti, 1999; Scheiner et al, 2006; Wada-Katsumata et al, 2011)。五羟色胺、多巴胺以及酪胺被证明对蚂蚁的攻击性行为有明显的影 响(Szczuka et al, 2013),而章鱼胺系统可参与调控蚂

蚁各级型间(蚁后和工蚁)及工蚁不同型间(大、小工蚁)攻击行为的转变(Aonuma & Watanabe, 2012; Kamhi et al, 2015)。白蚁兵蚁中章鱼胺和酪胺的水平要高于工蚁,章鱼胺、酪胺水平升高可加强兵蚁的攻击防御行为,而工蚁经酪胺处理后也可产生防御行为(Ishikawa et al, 2016)。在蜜蜂中,章鱼胺可刺激蜜蜂体内的咽侧体分泌保幼激素(Kaatz et al, 1994),且能够调节工蜂的劳动分工、诱导觅食行为的发生,其中觅食工蜂的大脑中比亲代抚育工蜂有更高的章鱼胺水平(Schulz et al, 2002; Reim & Scheiner, 2014),章鱼胺还可参与调控蜜蜂的飞舞行为(Schulz et al, 2002; Barron et al, 2007; Reim & Scheiner, 2014)。此外,蜜蜂的警戒信息素可以提升脑中五羟色胺和多巴胺的水平,引起蜜蜂攻击和叮刺等防御行为(Nouvian et al, 2018)。

### 3 社会性昆虫级型和行为分化的分子机制

随着基因组学、转录组学、甲基化检测技术、RNAi技术、荧光定量PCR技术以及生物信息学分析的发展,有关社会性昆虫级型和行为分化的分子机制也逐渐被揭示,包括基于DNA序列和基因组结构上的发现及基因调控机制的探索。

#### 3.1 DNA序列改变

##### 3.1.1 遗传决定

级型分化一直以来都是社会性昆虫分子水平研究所聚焦的领域,社会性昆虫各级型的分化大都是环境诱导的基因表达变化引起,而不是遗传决定的,但也有级型由遗传因素决定的例子存在。关于社会性昆虫劳动分工的遗传和基因组分析常限于为数不多的物种,但随着对更多物种研究的深入,发现遗传因素对社会性昆虫劳动分工的影响比原先预想的要普遍得多,对社会性昆虫各级型的行为、形态和生理方面都有一定的影响(Smith et al, 2008)。须蚁属的红胡须蚁和罗纹须蚁是遗传级型决定(genetic caste determination, GCD)的两个特殊例子:两个物种在分布的重叠区域可以进行种间杂交,最终每个种都获得一对不同的杂交谱系,谱系间杂交产生工蚁,谱系内交配产生蚁后(Julian et al, 2002; Cahan & Keller, 2003; Anderson et al, 2006)。由遗传因素引起的社会性昆虫的级型决定在其他蚂蚁和白蚁中也有报道(Pearcy et al, 2004; Hayashi et al, 2007; Wiernasz & Cole, 2010)。另外,遗传因素对社

社会性昆虫工蜂(蚁)之间的行为分化也有一定的影响。例如在蜜蜂种群内, 由于蜜蜂多次交配的特点, 群体内工蜂的遗传异质性程度很高, 而工蜂之间的遗传差异能够影响工蜂间的劳动分工, 比如看守蜂巢入口的工蜂与清除蜂巢内尸体的工蜂之间行为分化(Frumhoff & Baker, 1988; Robinson & Page, 1988)。对顶切叶蚁属的棘顶切叶蚁(*Acromyrmex echinator*)及游蚁属的*Eciton hamatum*研究发现, 同一种群中来自不同父系的个体, 具有发展成为体型不等的兵、工蚁的潜能, 从而产生了不同的劳动分工(Hughes et al, 2003; Jaffé et al, 2007)。

### 3.1.2 新基因

新基因在社会性昆虫表型进化革新的过程中起着十分重要的作用, 每一个新测序的社会性昆虫的基因组中都存在新基因, 并且比例可能达到10%–30% (Wissler et al, 2013; Sumner, 2014)。社会性昆虫基因组中的新基因与各级型形态或行为的特化有着紧密联系, 如对7种蚂蚁的比较基因组研究发现新基因在它们的适应性进化过程中有着重要的作用, 每个物种的基因组中含有大量物种特异的新基因, 表明社会性昆虫在进化过程中存在新基因快速获取的过程, 这可能与物种特异性特征的适应性进化有关(Simola et al, 2013)。对蜜蜂进行群体基因组学研究发现, 那些仅存在于蜜蜂中的新基因有着显著的正选择作用, 尤其是那些在工蜂中高表达的新基因(Harpur et al, 2014), 并且有研究表明在蜜蜂工蜂中高表达的新基因数目是蜂后中高表达新基因的2倍(Johnson & Tsutsui, 2011), 说明新基因在工蜂特征的适应性进化中扮演着重要角色。同样的情况在初级社会性的红纸黄蜂(*Polistes canadensis*)中也有发现, 该物种级型之间75%的差异表达基因是新基因, 其中在工蜂中上调表达的新基因占到90% (Ferreira et al, 2013)。

## 3.2 基因调控

基因调控(如表观遗传修饰和基因差异表达)对社会性昆虫特性的演化同样有着重要作用(Harrison et al, 2018; Marshall et al, 2019)。基因调控是在不改变DNA序列的前提下, 通过改变昆虫生长发育相关的基因功能或表达情况来调控昆虫的形态、行为或生理, 进而使其产生不同的表型, 对社会性昆虫的级型和行为分化均有着重要的影响。

### 3.2.1 表观遗传修饰

表观遗传修饰如DNA甲基化在调控社会性昆虫表型可塑性进化的过程中扮演着重要的角色(Weiner & Toth, 2012)。目前关于表观遗传修饰对社会性昆虫级型决定和行为分化的相关调控机制的研究已有许多。如Li等(2018)确定了欧洲熊蜂(*Bombus terrestris*)中6个重要的调控DNA甲基化修饰的基因, 并发现这些基因表现出一定的级型特异性表达模式, 与工蜂、雄蜂相比, 蜂后有着较高的表达水平。此外, 对蜜蜂的表观遗传分析发现, 幼虫在不同的营养或空间等饲养条件下, 其发育相关通路上的DNA甲基化水平也会有所不同, 进而产生蜂后与工蜂的分化(He et al, 2017)。佛罗里达弓背蚁和印度跳蚁(*Harpegnathos saltator*)在社会性程度及等级制度上均有着很大的不同: 佛罗里达弓背蚁的种群由蚁后以及形态和行为显著不同的大、小工蚁组成; 而印度跳蚁的蚁后和工蚁形态相近, 且工蚁有着发育为蚁后的可塑能力。对二者进行基因组比较研究发现, 两种蚂蚁的DNA甲基化程度差异明显, 有着较原始社会性生活方式的印度跳蚁相对于佛罗里达弓背蚁有着较低的DNA甲基化水平(Bonasio et al, 2010)。此外, 这两种蚂蚁各级型之间也有着明显不同的甲基化模式, 揭示了表观遗传修饰在调控不同级型之间的劳动分工方面起着重要作用(Bonasio et al, 2012; Chittka et al, 2012)。

### 3.2.2 基因的差异表达

关于基因差异表达对社会性昆虫级型或行为分化的影响已被相关研究所证实(Whitfield et al, 2003; Steller et al, 2010; Chandrasekaran et al, 2011)。对北美散白蚁(*Reticulitermes flavipes*)的生殖型幼虫与无生殖能力的兵蚁和工蚁的比较转录组学研究发现, 二者共有93个基因差异表达, 其中表现为兵蚁特异性的基因占有所有差异表达基因的78%, 这些基因可能导致了防御型兵蚁与生殖蚁和工蚁之间功能的分化(Wu et al, 2018)。一些蚂蚁物种的种群内分化出形态及行为明显不同的兵蚁和工蚁, 兵蚁体型较大, 一般负责守卫巢穴, 工蚁体型较小, 负责外出觅食。有研究发现苍白大头蚁(*Pheidole pallidula*)的兵蚁在某些情况下也能够转为觅食, 而这是通过大头蚁中觅食基因(*ppfor*)编码的环鸟苷酸依赖性蛋白激酶(cGMP-PKG)所调控的。通常兵蚁的脑部相对于觅食的工蚁有着较高的环腺苷酸依

赖性激酶活性,且该酶在二者脑中的空间分布也有所不同。当用食物刺激兵蚁时,其脑中的PKG表达量会降低,而当蚁巢需要防御时,兵蚁中该酶的表达量明显升高(Lucas & Sokolowski, 2009)。另外,对亚社会性木蜂、熊蜂的转录组学研究表明,种群内个体因职能分工(生殖和亲代照料)不同,其基因表达模式也存在很大差异(Rehan et al, 2014; Woodard et al, 2014)。

此外,一些比较重要的单一基因的差异表达对不同社会性昆虫的行为分化有重要影响。例如卵黄蛋白的前体物质卵黄原蛋白(vitellogenin, Vg),可作为雌性昆虫生殖活动的重要指标,也是社会性昆虫级型和行为分化的重要调控因子,通常在各物种的不同个体中表现出级型特异性的表达模式。在蜜蜂中,通过RNAi干扰Vg基因的表达后,工蜂由巢内工作向外觅食行为转变的时间提早(Nelson et al, 2007; Marco Antonio et al, 2008)。通过比较红胡须蚁

中两个Vg基因的表达模式,发现*Pb\_Vg1*在蚁后(相较于兵蚁)及亲代照料工蚁(相较于觅食工蚁)中高表达,而相较于亲代抚育工蚁和蚁后,*Pb\_Vg2*在觅食工蚁中高表达,表明蚂蚁亦可通过控制Vg基因的表达来调控其个体间行为的分化(Corona et al, 2013)。Vg基因也可参与调控白蚁的级型分化,如内华达古白蚁(*Zootermopsis nevadensis*)基因组中有4个Vg基因拷贝,其中有3个在蚁后中的表达显著高于其他级型(Terrapon et al, 2014)。

#### 4 小结与展望

不同类群的社会性昆虫所面对的生态因素及选择压力不同,其社会性复杂程度以及分化机制也有所不同。前人对膜翅目蜜蜂、蚂蚁、胡蜂和蜚蠊目白蚁的研究已经揭示了一些高级社会性昆虫的劳动分工和行为分化的机制(表1列出了一些代表性研究),但对于昆虫纲其他社会性昆虫类群如半翅

表1 社会性昆虫级型和行为分化的影响因素

Table 1 Influencing factors underlying caste and behavior differentiation in social insects


影响因素 Influencing factors	昆虫类群 Insect groups	劳动分工类型 Labour division	参考文献 References		
外界环境 External environment	营养 Nutrition	西方蜜蜂 <i>Apis mellifera</i>	蜂后-工蜂 Queen-worker	Kamakura, 2011	
	表皮碳氢化合物 Cuticular hydrocarbons	红胡须蚁 <i>Pogonomyrmex barbatus</i>	觅食-侦查 Foraging-patrolling	Greene & Gordon, 2003	
	信息素 Pheromone	黄胸散白蚁 <i>Reticulitermes speratus</i>	生殖蚁-工蚁 Neotomics-worker	Matsuura et al, 2010	
	王后年龄 Queen age	罗纹须蚁 <i>Pogonomyrmex rugosus</i>	蚁后-工蚁 Queen-worker	Schwander et al, 2008	
	海拔和季节 Elevation and season	蜜蜂总科 Apoidea	独居-合作筑巢 Solitary-cooperative	Kocher et al, 2014	
	气候 Climate	马蜂属 <i>Polistes</i>	合作繁殖 Cooperative breeding	Sheehan et al, 2015	
	温度 Temperature	台湾乳白蚁 <i>Coptotermes formosanus</i>	工蚁-兵蚁 Worker-soldier	Tarver et al, 2012	
	生理调控 Physiological regulation	保幼激素 Juvenile hormone	八刺顶切叶蚁 <i>Acromyrmex octospinosus</i>	巢内活动-觅食 Nest work-foraging	Norman & Hughes, 2016
		蜕皮激素 Ecdysone	内华达古白蚁 <i>Zootermopsis nevadensis</i>	兵蚁-工蚁 Soldier-worker	Masuoka et al, 2018
		类胰岛素 Insulin-like peptides	毕氏卵角蚁 <i>Ooceraea biroii</i>	工蚁-生殖蚁 Worker-reproductives	Chandra et al, 2018
生物胺 Biogenic amine		西方蜜蜂 <i>Apis mellifera</i>	攻击防御 Defensive aggression	Nouvian et al, 2018	
分子调控 Molecular regulation		遗传决定 Genetic determination	棘顶切叶蚁 <i>Acromyrmex echinator</i>	大工蚁-小工蚁 Major-minor worker	Hughes et al, 2003
	新基因 Novel gene	西方蜜蜂 <i>Apis mellifera</i>	工蜂特性 Worker traits	Johnson & Tsutsui, 2011	
	表观遗传修饰 Epigenetic modification	西方蜜蜂 <i>Apis mellifera</i>	蜂后-工蜂 Queen-worker	He et al, 2017	
	基因差异表达 Gene differential expression	北美散白蚁 <i>Reticulitermes flavipes</i>	兵蚁-工蚁(生殖蚁) Soldier-worker (reproductives)	Wu et al, 2018	

目蚜虫和缨翅目蓟马的研究还很欠缺, 关于其行为分化相关机制的研究更是寥寥无几。与行为分化相关的表型可塑性是社会性昆虫的一个主要特征, 虽然不同的社会性昆虫是独立进化的(Anderson, 1984), 但通过对主要社会性昆虫的比较分析揭示了一些与级型分化有关的保守基因和信号通路(Berens et al, 2015), 包括胰岛素信号通路、保幼激素和蜕皮激素信号通路、生物胺、卵黄原蛋白等(Corona et al, 2016)。这些相对保守的基因或信号通路在不同社会性昆虫类群中是否具有一致的调控作用, 以及是否参与调控蚜虫和蓟马社会性行为的分化, 尚有待开展深入的研究。除了膜翅目和蜚蠊目常见社会性昆虫外, 将来对更多社会性昆虫类群行为分化机制的研究将有助于我们更好地理解昆虫纲中社会性行为的起源和演化过程。

随着新一代的测序技术和生物信息学工具的日益发展和普及, 以及比较基因组和转录组学、表观遗传学、RNA干扰及基因编辑技术等广泛应用, 越来越多的社会性昆虫的基因组将被破译, 通过对不同社会性昆虫类群的比较基因组和转录组学研究工作的开展, 将为确定参与调控社会性昆虫行为分化的基因或调控网络以及揭示社会性昆虫行为分化的调控机理提供更多的线索。

## ORCID

张慧  <https://orcid.org/0000-0002-4883-1642>

黄晓磊  <https://orcid.org/0000-0002-6839-9922>

## 参考文献

- Ament SA, Corona M, Pollock HS, Robinson GE (2008) Insulin signaling is involved in the regulation of worker division of labor in honey bee colonies. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 105, 4226–4231.
- Ament SA, Velarde RA, Kolodkin MH, Moysse D, Robinson GE (2011) Neuropeptide Y-like signalling and nutritionally mediated gene expression and behaviour in the honey bee. *Insect Molecular Biology*, 20, 335–345.
- Amsalem E, Malka O, Grozinger C, Hefetz A (2014) Exploring the role of juvenile hormone and vitellogenin in reproduction and social behavior in bumble bees. *BMC Evolutionary Biology*, 14, 45.
- Anderson KE, Gadau J, Mott BM, Johnson RA, Altamirano A, Strehl C, Fewell JH (2006) Distribution and evolution of genetic caste determination in *Pogonomyrmex* seed-harvester ants. *Ecology*, 87, 2171–2184.
- Anderson M (1984) The evolution of eusociality. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 15, 165–189.
- Aonuma H, Watanabe T (2012) Octopaminergic system in the brain controls aggressive motivation in the ant, *Formica japonica*. *Acta Biologica Hungarica*, 63, 63–68.
- Barron AB, Maleszka R, Vander Meer RK, Robinson GE (2007) Octopamine modulates honey bee dance behavior. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 104, 1703–1707.
- Barron AB, Oldroyd BP (2001) Social regulation of ovary activation in “anarchistic” honey-bees (*Apis mellifera*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 49, 214–219.
- Berens AJ, Hunt JH, Toth AL (2015) Comparative transcriptomics of convergent evolution: Different genes but conserved pathways underlie caste phenotypes across lineages of eusocial insects. *Molecular Biology and Evolution*, 32, 690–703.
- Bonasio R, Li QY, Lian JM, Mutti NS, Jin LJ, Zhao HM, Zhang P, Wen P, Xiang H, Ding Y, Jin ZH, Shen SS, Wang ZJ, Wang W, Wang J, Berger SL, Liebig J, Zhang GJ, Reinberg D (2012) Genome-wide and caste-specific DNA methylomes of the ants *Camponotus floridanus* and *Harpegnathos saltator*. *Current Biology*, 22, 1755–1764.
- Bonasio R, Zhang GJ, Ye CY, Mutti NS, Fang XD, Qin N, Donahue G, Yang PC, Li QY, Li C, Zhang P, Huang ZY, Berger SL, Reinberg D, Wang J, Liebig J (2010) Genomic comparison of the ants *Camponotus floridanus* and *Harpegnathos saltator*. *Science*, 329, 1068–1071.
- Brian MV, Hibble J (1964) Studies of caste differentiation in *Myrmica rubra* L. *Insectes Sociaux*, 11, 223–238.
- Cahan SH, Keller L (2003) Complex hybrid origin of genetic caste determination in harvester ants. *Nature*, 424, 306–309.
- Cassill DL, Tschinkel WR (1999) Task selection by workers of the fire ant *Solenopsis invicta*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 45, 301–310.
- Chandra V, Fetter-Prunedo I, Oxley PR, Ritger AL, McKenzie SK, Libbrecht R, Kronauer DJC (2018) Social regulation of insulin signaling and the evolution of eusociality in ants. *Science*, 361, 398–402.
- Chandrasekaran S, Ament SA, Eddy JA, Rodriguez-Zas SL, Schatz BR, Price ND, Robinson GE (2011) Behavior-specific changes in transcriptional modules lead to distinct and predictable neurogenomic states. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 108, 18020–18025.
- Chittka A, Wurm Y, Chittka L (2012) Epigenetics: The making of ant castes. *Current Biology*, 22, R835–R838.
- Cornette R, Gotoh H, Koshikawa S, Miura T (2008) Juvenile hormone titers and caste differentiation in the damp-wood termite *Hodotermopsis sjostedti* (Isoptera, Termitidae). *Journal of Insect Physiology*, 54, 922–930.
- Corona M, Libbrecht R, Wheeler DE (2016) Molecular mechanisms of phenotypic plasticity in social insects. *Current Opinion in Insect Science*, 13, 55–60.
- Corona M, Libbrecht R, Wurm Y, Riba-Grognuz O, Studer RA, Keller L (2013) Vitellogenin underwent subfunctional-

- zation to acquire caste and behavioral specific expression in the harvester ant *Pogonomyrmex barbatus*. PLoS Genetics, 9, e1003730.
- Crespi BJ (1992) Eusociality in Australian gall thrips. Nature, 359, 724–726.
- Daugherty THF, Toth AL, Robinson GE (2011) Nutrition and division of labor: Effects on foraging and brain gene expression in the paper wasp *Polistes metricus*. Molecular Ecology, 20, 5337–5347.
- de Azevedo SV, Hartfelder K (2008) The insulin signaling pathway in honey bee (*Apis mellifera*) caste development—Differential expression of insulin-like peptides and insulin receptors in queen and worker larvae. Journal of Insect Physiology, 54, 1064–1071.
- Dong SZ, Ye GY, Guo JY, Hu C (2009) Roles of ecdysteroid and juvenile hormone in vitellogenesis in an endoparasitic wasp, *Pteromalus puparum* (Hymenoptera: Pteromalidae). General and Comparative Endocrinology, 160, 102–108.
- Fei HX, Henderson G (2002) Formosan subterranean termite (Isoptera: Rhinotermitidae) wood consumption and worker survival as affected by temperature and soldier proportion. Environmental Entomology, 31, 509–514.
- Ferreira PG, Patalano S, Chauhan R, Ffrench-Constant R, Gabaldón T, Guigó R, Sumner S (2013) Transcriptome analyses of primitively eusocial wasps reveal novel insights into the evolution of sociality and the origin of alternative phenotypes. Genome Biology, 14, R20.
- Flatt T, Tu MP, Tatar M (2005) Hormonal pleiotropy and the juvenile hormone regulation of *Drosophila* development and life history. BioEssays, 27, 999–1010.
- Frumhoff PC, Baker J (1988) A genetic component to division of labour within honey bee colonies. Nature, 333, 358–361.
- Gadagkar R, Gordon D, Keller L, Michod R, Queller D, Robinson GE, Strassmann J, West-Eberhard MJ (2019) Insights and opportunities in insect social behavior. Current Opinion in Insect Science, 34, ix–xx.
- Greene MJ, Gordon DM (2003) Social insects: Cuticular hydrocarbons inform task decisions. Nature, 423, 32.
- Harpur BA, Kent CF, Molodtsova D, Lebon JMD, Alqarni AS, Owayss AA, Zayed A (2014) Population genomics of the honey bee reveals strong signatures of positive selection on worker traits. Proceedings of the National Academy of Sciences, USA, 111, 2614–2619.
- Harrison MC, Jongepier E, Robertson HM, Arning N, Bitard-Feildel T, Chao H, Childers CP, Dinh H, Doddapaneni H, Dugan S, Gowin J, Greiner C, Han Y, Hu HF, Hughes DST, Huylmans AK, Kemena C, Kremer LPM, Lee SL, Lopez-Ezquerria A, Mallet L, Monroy-Kuhn JM, Moser A, Murali SC, Muzny DM, Otani S, Piulachs MD, Poelchau M, Qu JX, Schaub F, Wada-Katsumata A, Worley KC, Xie QL, Ylla G, Poulsen M, Gibbs RA, Schal C, Richards S, Belles X, Korb J, Bornberg-Bauer E (2018) Hemimetabolous genomes reveal molecular basis of termite eusociality. Nature Ecology & Evolution, 2, 557–566.
- Hayashi Y, Lo N, Miyata H, Kitade O (2007) Sex-linked genetic influence on caste determination in a termite. Science, 318, 985–987.
- Haydak MH (1943) Larval food and development of castes in the honeybee. Journal of Economic Entomology, 36, 778–792.
- He XJ, Zhou LB, Pan QZ, Barron AB, Yan WY, Zeng ZJ (2017) Making a queen: An epigenetic analysis of the robustness of the honeybee (*Apis mellifera*) queen developmental pathway. Molecular Ecology, 26, 1598–1607.
- Hughes WOH, Sumner S, Van Borm S, Boomsma JJ (2003) Worker caste polymorphism has a genetic basis in *Acromyrmex* leaf-cutting ants. Proceedings of the National Academy of Sciences, USA, 100, 9394–9397.
- Ishikawa Y, Aonuma H, Sasaki K, Miura T (2016) Tyraminergetic and octopaminergic modulation of defensive behavior in termite soldier. PLoS ONE, 11, e0154230.
- Jaffé R, Kronauer DJ, Kraus FB, Boomsma JJ, Moritz RF (2007) Worker caste determination in the army ant *Eciton burchellii*. Biology Letters, 3, 513–516.
- Johnson BR, Tsutsui ND (2011) Taxonomically restricted genes are associated with the evolution of sociality in the honey bee. BMC Genomics, 12, 164.
- Judd TM, Teal PEA, Hernandez EJ, Choudhury T, Hunt JH (2015) Quantitative differences in nourishment affect caste-related physiology and development in the paper wasp *Polistes metricus*. PLoS ONE, 10, e0116199.
- Julian GE, Fewell JH, Gadau J, Johnson RA, Larrabee D (2002) Genetic determination of the queen caste in an ant hybrid zone. Proceedings of the National Academy of Sciences, USA, 99, 8157–8160.
- Kaatz H, Eichmüller S, Kreissl S (1994) Stimulatory effect of octopamine on juvenile hormone biosynthesis in honey bees (*Apis mellifera*): Physiological and immunocytochemical evidence. Journal of Insect Physiology, 40, 865–872.
- Kamakura M (2011) Royalactin induces queen differentiation in honeybees. Nature, 473, 478–483.
- Kamhi JF, Nunn K, Robson SKA, Traniello JFA (2015) Polymorphism and division of labour in a socially complex ant: Neuromodulation of aggression in the Australian weaver ant, *Oecophylla smaragdina*. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, 282, 20150704.
- Kapheim KM, Pan H, Li C, Salzberg SL, Puiu D, Magoc T, Robertson HM, Hudson ME, Venkat A, Fischman BJ, Hernandez A, Yandell M, Ence D, Holt C, Yocum GD, Kemp WP, Bosch J, Waterhouse RM, Zdobnov EM, Stolle E, Kraus FB, Helbing S, Moritz RFA, Glastad KM, Hunt BG, Goodisman MAD, Hauser F, Grimmelikhuijzen CJP, Pinheiro DG, Nunes FMF, Soares MPM, Tanaka ÉD, Simões ZLP, Hartfelder K, Evans JD, Barribeau SM, Johnson RM, Massey JH, Southey BR, Hasselmann M, Hamacher D, Biewer M, Kent CF, Zayed A, Blatti C, Sinha S, Johnston JS, Hanrahan SJ, Kocher SD, Wang J, Robinson GE, Zhang G (2015) Genomic signatures of evolutionary

- transitions from solitary to group living. *Science*, 348, 1139–1143.
- Kocher SD, Pellissier L, Veller C, Purcell J, Nowak MA, Chapuisat M, Pierce NE (2014) Transitions in social complexity along elevational gradients reveal a combined impact of season length and development time on social evolution. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 281, 20140627.
- Korb J (2015) Juvenile hormone: A central regulator of termite caste polyphenism. *Advances in Insect Physiology*, 48, 131–161.
- Korb J, Belles X (2017) Juvenile hormone and hemimetabolism eusociality: A comparison of cockroaches with termites. *Current Opinion in Insect Science*, 22, 109–116.
- Korb J, Schmidinger S (2004) Help or disperse? Cooperation in termites influenced by food conditions. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 56, 89–95.
- LeBoeuf AC, Benton R, Keller L (2013) The molecular basis of social behavior: Models, methods and advances. *Current Opinion in Neurobiology*, 23, 3–10.
- Li BB, Hou L, Zhu D, Xu XL, An SH, Wang XH (2018) Identification and caste-dependent expression patterns of DNA methylation associated genes in *Bombus terrestris*. *Scientific Reports*, 8, 2332.
- Lucas C, Sokolowski MB (2009) Molecular basis for changes in behavioral state in ant social behaviors. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 106, 6351–6356.
- Marco Antonio DS, Guidugli-Lazzarini KR, do Nascimento AM, Simões ZLP, Hartfelder K (2008) RNAi-mediated silencing of vitellogenin gene function turns honeybee (*Apis mellifera*) workers into extremely precocious foragers. *Naturwissenschaften*, 95, 953–961.
- Marshall H, Lonsdale ZN, Mallon EB (2019) Methylation and gene expression differences between reproductive and sterile bumblebee workers. *Evolution Letters*, 3, 485–499.
- Masuoka Y, Yaguchi H, Toga K, Shigenobu S, Maekawa K (2018) TGF $\beta$  signaling related genes are involved in hormonal mediation during termite soldier differentiation. *PLoS Genetics*, 14, e1007338.
- Matsuura K, Himuro C, Yokoi T, Yamamoto Y, Vargo EL, Keller L (2010) Identification of a pheromone regulating caste differentiation in termites. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 107, 12963–12968.
- Mizunami M, Yamagata N, Nishino H (2010) Alarm pheromone processing in the ant brain: An evolutionary perspective. *Frontiers in Behavioral Neuroscience*, 4, 28.
- Monastirioti M (1999) Biogenic amine systems in the fruit fly *Drosophila melanogaster*. *Microscopy Research and Technique*, 45, 106–121.
- Mott CM, Breed MD (2012) Insulin modifies honeybee worker behavior. *Insects*, 3, 1084–1092.
- Nelson CM, Ihle KE, Fondrk MK, Page RE, Amdam GV (2007) The gene *vitellogenin* has multiple coordinating effects on social organization. *PLoS Biology*, 5, e62.
- Norman VC, Hughes WOH (2016) Behavioural effects of juvenile hormone and their influence on division of labour in leaf-cutting ant societies. *Journal of Experimental Biology*, 219, 8–11.
- Nouvian M, Mandal S, Jamme C, Claudianos C, d’Ettorre P, Reinhard J, Barron AB, Giurfa M (2018) Cooperative defence operates by social modulation of biogenic amine levels in the honey bee brain. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 285, 20172653.
- Page RE, Erickson EH (1988) Reproduction by worker honey bees (*Apis mellifera* L.). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 23, 117–126.
- Pearcy M, Aron S, Doums C, Keller L (2004) Conditional use of sex and parthenogenesis for worker and queen production in ants. *Science*, 306, 1780–1783.
- Rehan SM, Berens AJ, Toth AL (2014) At the brink of eusociality: Transcriptomic correlates of worker behaviour in a small carpenter bee. *BMC Evolutionary Biology*, 14, 260.
- Reim T, Scheiner R (2014) Division of labour in honey bees: Age- and task-related changes in the expression of octopamine receptor genes. *Insect Molecular Biology*, 23, 833–841.
- Robinson GE (1992) Regulation of division of labor in insect societies. *Annual Review of Entomology*, 37, 637–665.
- Robinson GE, Page RE (1988) Genetic determination of guarding and undertaking in honey-bee colonies. *Nature*, 333, 356–358.
- Scheiner R, Baumann A, Blenau W (2006) Aminergic control and modulation of honeybee behaviour. *Current Neuropharmacology*, 4, 259–276.
- Schulz DJ, Sullivan JP, Robinson GE (2002) Juvenile hormone and octopamine in the regulation of division of labor in honey bee colonies. *Hormones and Behavior*, 42, 222–231.
- Schwander T, Humbert JY, Brent CS, Cahan SH, Chapuis L, Renai E, Keller L (2008) Maternal effect on female caste determination in a social insect. *Current Biology*, 18, 265–269.
- Sheehan MJ, Botero CA, Hendry TA, Sedio BE, Jandt JM, Weiner S, Toth AL, Tibbetts EA (2015) Different axes of environmental variation explain the presence vs. extent of cooperative nest founding associations in *Polistes* paper wasps. *Ecology Letters*, 18, 1057–1067.
- Simola DF, Graham RJ, Brady CM, Enzmann BL, Desplan C, Ray A, Zwiebel LJ, Bonasio R, Reinberg D, Liebig J, Berger SL (2016) Epigenetic (re)programming of caste-specific behavior in the ant *Camponotus floridanus*. *Science*, 351, aac6633.
- Simola DF, Wissler L, Donahue G, Waterhouse RM, Helmkampf M, Roux J, Nygaard S, Glastad KM, Hagen DE, Viljakainen L, Reese JT, Hunt BG, Graur D, Elhaik E, Kriventseva EV, Wen J, Parker BJ, Cash E, Privman E, Childers CP, Muñoz-Torres MC, Boomsma JJ, Bornberg-Bauer E, Currie CR, Elsik CG, Suen G,

- Goodisman MAD, Keller L, Liebig J, Rawls A, Reinberg D, Smith CD, Smith CR, Tsutsui N, Wurm Y, Zdobnov EM, Berger SL, Gadau J (2013) Social insect genomes exhibit dramatic evolution in gene composition and regulation while preserving regulatory features linked to sociality. *Genome Research*, 23, 1235–1247.
- Slessor KN, Kaminski LA, King GGS, Borden JH, Winston ML (1988) Semoiochemical basis of the retinue response to queen honey bees. *Nature*, 332, 354–356.
- Smith CR, Toth AL, Suarez AV, Robinson GE (2008) Genetic and genomic analyses of the division of labour in insect societies. *Nature Reviews Genetics*, 9, 735–748.
- Steller MM, Kambhampati S, Caragea D (2010) Comparative analysis of expressed sequence tags from three castes and two life stages of the termite *Reticulitermes flavipes*. *BMC Genomics*, 11, 463.
- Stern DL, Foster WA (1996) The evolution of soldiers in aphids. *Biological Reviews*, 71, 27–79.
- Sullivan JP, Jassim O, Fahrbach SE, Robinson GE (2000) Juvenile hormone paces behavioral development in the adult worker honey bee. *Hormones and Behavior*, 37, 1–14.
- Sumner S (2014) The importance of genomic novelty in social evolution. *Molecular Ecology*, 23, 26–28.
- Szczuka A, Korczyńska J, Wnuk A, Symonowicz B, Gonzalez-Szwacka A, Mazurkiewicz P, Kostowski W, Godzińska EJ (2013) The effects of serotonin, dopamine, octopamine and tyramine on behavior of workers of the ant *Formica polyctena* during dyadic aggression tests. *Acta Neurobiologiae Experimentalis*, 73, 495–520.
- Tarver MR, Florane CB, Zhang DH, Grimm C, Lax AR (2012) Methoprene and temperature effects on caste differentiation and protein composition in the Formosan subterranean termite, *Coptotermes formosanus*. *Journal of Insect Science*, 12, 18.
- Terrapon N, Li C, Robertson HM, Ji L, Meng XH, Booth W, Chen ZS, Childers CP, Glastad KM, Gokhale K, Gowin J, Gronenberg W, Hermansen RA, Hu HF, Hunt BG, Huylmans AK, Khalil SMS, Mitchell RD, Munoz-Torres MC, Mustard JA, Pan HL, Reese JT, Scharf ME, Sun FM, Vogel H, Xiao J, Yang W, Yang ZK, Yang ZQ, Zhou JJ, Zhu JW, Brent CS, Elsik CG, Goodisman MAD, Liberles DA, Roe RM, Vargo EL, Vilcinskas A, Wang J, Bornberg-Bauer E, Korb J, Zhang GJ, Liebig J (2014) Molecular traces of alternative social organization in a termite genome. *Nature Communications*, 5, 3636.
- Toth AL, Kantarovich S, Meisel AF, Robinson GE (2005) Nutritional status influences socially regulated foraging ontogeny in honey bees. *Journal of Experimental Biology*, 208, 4641–4649.
- Toth AL, Rehan SM (2017) Molecular evolution of insect sociality: An eco-evo-devo perspective. *Annual Review of Entomology*, 62, 419–442.
- Toth AL, Robinson GE (2007) Evo-devo and the evolution of social behavior. *Trends in Genetics*, 23, 334–341.
- Trible W, Kronauer DJC (2017) Caste development and evolution in ants: It's all about size. *Journal of Experimental Biology*, 220, 53–62.
- Wada-Katsumata A, Yamaoka R, Aonuma H (2011) Social interactions influence dopamine and octopamine homeostasis in the brain of the ant *Formica japonica*. *Journal of Experimental Biology*, 214, 1707–1713.
- Watanabe D, Gotoh H, Miura T, Maekawa K (2014) Social interactions affecting caste development through physiological actions in termites. *Frontiers in Physiology*, 5, 127.
- Weiner SA, Toth AL (2012) Epigenetics in social insects: A new direction for understanding the evolution of castes. *Genetics Research International*, 2012, 609810.
- Weitekamp CA, Libbrecht R, Keller L (2017) Genetics and evolution of social behavior in insects. *Annual Review of Genetics*, 51, 219–239.
- Wheeler D (1996) The role of nourishment in oogenesis. *Annual Review of Entomology*, 41, 407–431.
- Whitfield CW, Cziko AM, Robinson GE (2003) Gene expression profiles in the brain predict behavior in individual honey bees. *Science*, 302, 296–299.
- Wiernasz DC, Cole BJ (2010) Patriline shifting leads to apparent genetic caste determination in harvester ants. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 107, 12958–12962.
- Wilson EO (1971) *The Insect Societies*. Harvard University Press, Cambridge.
- Wilson EO (1985) The sociogenesis of insect colonies. *Science*, 228, 1489–1495.
- Wilson EO (1987) Causes of ecological success: The case of the ants. *Journal of Animal Ecology*, 56, 1–9.
- Wilson EO, Hölldobler B (2005) Eusociality: Origin and consequences. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 102, 13367–13371.
- Wissler L, Gadau J, Simola DF, Helmkampf M, Bornberg-Bauer E (2013) Mechanisms and dynamics of orphan gene emergence in insect genomes. *Genome Biology and Evolution*, 5, 439–455.
- Woodard SH, Bloch GM, Band MR, Robinson GE (2014) Molecular heterochrony and the evolution of sociality in bumblebees (*Bombus terrestris*). *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 281, 20132419.
- Wu Q, Brown MR (2006) Signaling and function of insulin-like peptides in insects. *Annual Review of Entomology*, 51, 1–24.
- Wu T, Dhami GK, Thompson GJ (2018) Soldier-biased gene expression in a subterranean termite implies functional specialization of the defensive caste. *Evolution & Development*, 20, 3–16.
- Zayed A, Kent CF (2015) Genomics, physiology and behaviour of social insects. *Advances in Insect Physiology*, 48, 1–363.

(责任编辑: 周欣 责任编辑: 时意专)





•综述•

# 蜘蛛飞航研究进展

武鹏峰<sup>1</sup>, 崔淑艳<sup>1</sup>, Abid Ali<sup>1,2</sup>, 郑国<sup>1\*</sup>

1. 沈阳师范大学生命科学学院, 沈阳 110034; 2. Department of Entomology, University of Agriculture, Faisalabad 38040, Pakistan

**摘要:** 种群扩散能够避免生物类群在同一栖息地中的资源竞争和同类相残, 促进基因流动, 具有重要的进化和生态意义。相比于昆虫的迁飞行为, 某些不具翅的节肢动物也能够借助细丝的作用而实现远距离扩散, 即飞航。蜘蛛为肉食性动物, 是陆地生态系统的重要组成部分, 在生态系统中防控害虫方面作用显著。飞航是蜘蛛的一种重要扩散方式, 在其物种形成、生态位分化及害虫防控等方面具有重要意义, 但有关其飞航扩散的报道较少。本文回顾了蜘蛛飞航的研究历程, 大致可分为三个阶段: 总结了其研究现状, 包括飞航蜘蛛的优势类群及特征、飞航过程中的三个环节(即起飞、空中航行和降落)及影响因子、两种飞航机制及四种相关模型、飞航蜘蛛采集和研究方法。同时基于过往研究, 指出了未来蜘蛛飞航研究的重点领域: 加强飞航蜘蛛类群鉴定工作, 继续深度挖掘飞航数据与环境因子间的关系, 探索蜘蛛飞航的全过程(包括起飞、空中航行和降落), 更加明确蜘蛛飞航作为一种扩散方式的意义。本综述将为蜘蛛飞航的知识普及、资源保护和利用等方面提供重要参考。

**关键词:** 节肢动物; 扩散; 栖息地; 空气对流; 大气电势梯度

武鹏峰, 崔淑艳, Abid Ali, 郑国 (2021) 蜘蛛飞航研究进展. 生物多样性, 29, 517–530. doi: 10.17520/biods.2020301.

Wu PF, Cui SY, Abid Ali, Zheng G (2021) Advances in spider ballooning research. Biodiversity Science, 29, 517–530. doi: 10.17520/biods.2020301.

## Advances in spider ballooning research

Pengfeng Wu<sup>1</sup>, Shuyan Cui<sup>1</sup>, Abid Ali<sup>1,2</sup>, Guo Zheng<sup>1\*</sup>

1 College of Life Science, Shenyang Normal University, Shenyang 110034, China

2 Department of Entomology, University of Agriculture, Faisalabad 38040, Pakistan

### ABSTRACT

**Backgrounds:** Population dispersal is important for avoiding resource competition and cannibalism in the same habitat, and for ensuring gene flow which has an evolutionary and ecological importance. Some wingless arthropods can achieve long-distance dispersal using their filaments (which is called ballooning). Spiders are important for terrestrial ecosystems and can play a significant role in pest control due to being carnivores. Ballooning is one of the most important dispersal modes for spiders and is believed to be important for speciation, niche differentiation and pest control. Yet, focus on the role ballooning plays for dispersal has been given less attention.

**Progresses:** In this study, we review the research history of spider ballooning (which can be categorized into three periods) and summarize the progress that had been made which includes: the dominant groups and characteristics of ballooning spiders, understanding the three stages of ballooning (take-off, flight, and setting) and influencing factors, two prevalent theories explaining the mechanism of ballooning with four related models, and information on the collection of spiders as well as other research methods.

**Prospects:** In order to exclusively understand the significance of ballooning for population dispersal, research emphases are being put forward to strengthen the identification of ballooning spiders, better understanding the relationship between ballooning data with environmental factors, and to explore the whole process of spider ballooning (e.g., take-off, flight, and setting). We hope this study will serve as an important reference for knowledge popularization, resource protection and utilization of ballooning.

**Key words:** arthropod; dispersal; habitat; aerodynamic convection; atmospheric potential gradient

收稿日期: 2020-07-27; 接受日期: 2020-11-05

基金项目: 国家自然科学基金(31970410, 31672315)、辽宁省重点研发计划(2018103004)、辽宁省自然科学基金(20170540816)、辽宁省教育厅青年项目(LQN201701)和沈阳师范大学重大孵化项目(ZD201521)

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

种群扩散是指生物个体(或繁殖体)在不同栖息地中进行转移,并不断扩展种群空间的行为过程,具有重要的进化和生态意义(Kokko & López-Sepulcre, 2006; 王艳妮等, 2020)。扩散行为逐渐受到学者关注,并已经成为生态学研究中的一个重点领域。通过扩散行为能够避免同一栖息地的资源竞争(包括食物和配偶)和同类相残(Duffey, 1997; Bonte, 2013),提高资源利用效率,扩大种群的分布范围;还能避免种群均值化,降低自交率;而且从不适宜栖息地中迁移出去,促进基因流动(Thomas, 1996),有效保护了生物多样性。

从扩散的形式看,有近距离扩散和远距离扩散两种。就节肢动物而言,近距离扩散包括爬行(crawling)、下降(rappelling)(Hogg & Daane, 2018)等;远距离扩散包括迁飞(migration)、飞航(ballooning)(Morley & Robert, 2018)等。关于昆虫的迁飞已有大量的研究(如Johnson, 1960; 江幸福等, 2016; 周燕等, 2020)。相似于昆虫的迁飞行为,某些不具翅的节肢动物也能够借助自身产生的细丝来实现远距离扩散,即飞航。多种节肢动物存在飞航行为,如蜘蛛、叶螨、鳞翅目幼虫等(Bell et al, 2005; Stevens et al, 2019)。

众所周知,蜘蛛是陆地生态系统中最丰富的捕食性天敌,承担着生态平衡调控者的角色。蜘蛛的数量和分布直接与生态系统的功能相关,而飞航在决定蜘蛛群落规模和物种组成方面具有重要意义(Suter, 1999; Gillespie et al, 2012),尤其是一些受到干扰的环境(如农田系统)中,飞航显得更加关键。以农田生态系统为例,飞航蜘蛛是农田中主要的捕食者之一(Bishop & Riechert, 1990)。Hogg和Daane(2018)也指出蜘蛛飞航能力能够使得蜘蛛顺利到达农田系统,且群落的再建立还依赖于其对栖息地的适应性和种群竞争能力。蜘蛛飞航的具体过程如何?飞航机制又有哪些?本文回顾了蜘蛛飞航的研究历程,梳理了蜘蛛飞航的过程和影响因子,比较了目前流行的几种关于飞航机制的解释,并基于我国研究现状提出了蜘蛛飞航未来的研究方向。

## 1 蜘蛛飞航研究历程

蜘蛛飞航的研究最早可追溯到19世纪早期,Blackwall在1827年首次精确地记录了蜘蛛的飞航行为(Blackwall, 1827),同时代的Darwin也在其专

著中有过类似的描述(Darwin, 1845)。飞航作为一种非常有效的扩散方式,尽管这些年来受到学者们的青睐(Richter, 1970; Greenstone et al, 1985, 1987; Szymkowiak et al, 2007; Cho et al, 2018),但仍有许多问题尚未解决。在ISI Web of Science基本检索中以“spider balloon”“spider aerial”“spider aeronautic”作为检索词,检索到1950–2019年间的文献有590篇,去掉不相关的、重复的或关于螨类(spider mite)的结果,共得到相关文献332篇。统计发现,自1970年之后发文量逐年增加,尤其是2000年之后;近20年发文量占82.2%(图1)。

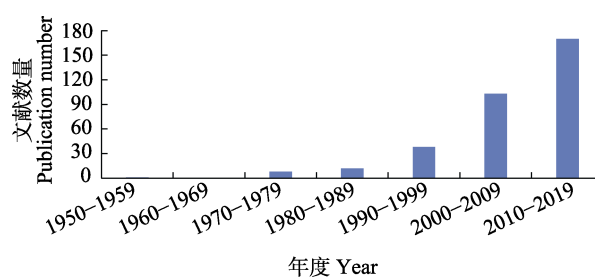


图1 历年发表的关于蜘蛛飞航的论文数  
Fig. 1 No. of publications on spider ballooning among ages

国内关于蜘蛛飞航的论著极少,部分文献仅提及了飞航的功能作用,缺乏深入性研究。在中国知网期刊论文数据库、硕博论文数据库、会议论文数据库中搜索“蜘蛛飞航”,仅发现3篇文献。宋大祥(1983)首次在国内报道了日本学者调查的中国华南地区飞航蜘蛛的基本构成;陈毓祥(1986)观察了几种常见蜘蛛的飞航习性;郑国等(2011)报道了辽东地区飞航蜘蛛的多样性特征。

纵观已发表的文献资料,蜘蛛飞航的研究历程大致可分为三个阶段:第一阶段(1820s–1940s),主要是对飞航现象的观察以及对飞航机制的猜测与假设,以Blackwall(1827)、Darwin(1845)和Glick(1939)等为代表;第二阶段(1950s–1990s),更多关注飞航蜘蛛多样性及影响飞航的相关因子(如栖息地条件和气象因子),以Vugts和van Wingerden(1976)、Greenstone等(1987)和Weyman(1993)等为代表;第三阶段(2000s–),深入分析飞航影响因子,尝试构建飞航模型并提供验证飞航机制的试验证据,以Reynolds等(2006, 2007)、Morley和Robert(2018)等为代表,研究的广度和深度都明显增加。

笔者在Lee等(2015)的基础上,将蜘蛛飞航的研究概括为如下几个方面(表1): (1)飞航的意义; (2)飞航蜘蛛的多样性; (3)飞航过程和影响因素; (4)飞航机制解析。在飞航过程和飞航机制方面所知甚少,可能与这两个方面的研究相对较难开展有关。

## 2 飞航蜘蛛的多样性

### 2.1 飞航蜘蛛种类构成

许多科属的蜘蛛都有飞航行为,目前已记录具有飞航行为的蜘蛛有27个科(表2)。有些研究明确记

表1 目前蜘蛛飞航研究中涉及的主要内容

Table 1 Main contents involved in the study of spider ballooning at present

主要内容 Main contents	关于内容的描述 Description on contents	参考文献 References
飞航的意义 Significance of ballooning	蜘蛛扩散 Dispersal of spiders	Bristowe, 1939; Glick, 1939; Bell et al, 2005
飞航蜘蛛的多样性 Diversity of ballooning-spiders	飞航蜘蛛组成及差异性 Composition and difference of spiders by ballooning	Greenstone, 1982; Greenstone et al, 1987; Schneider et al, 2001; Pearce et al, 2005; Blandenier, 2009; Lee et al, 2015
飞航过程和影响因素 Ballooning course and influencing factors	栖息地因子、气象因子、大气电场 Habitat factors, meteorological factors, and atmospheric electric field	Richter, 1970; van Wingerden & Vugts, 1974; Vugts & van Wingerden, 1976; Greenstone, 1990; Bishop, 1990; Weyman, 1993; Bonte et al, 2003a; Morley & Robert, 2018
飞航机制解析 Analysis about spider ballooning	模型、机制 Model and mechanism	Humphrey, 1987; Suter, 1991, 1999; Reynolds et al, 2006, 2007; Gorham, 2013; Cho et al, 2018; Morley & Robert, 2018; Stevens et al, 2019

表2 目前已知的具有飞航行为的蜘蛛类群

Table 2 Known spider groups with ballooning behavior at present

科名 Family	种名 Species	研究区域 Study area	时间段 Time period	参考文献 References
漏斗蛛科 Agelenidae	—	瑞士沃州 Canton de Vaud, Switzerland	全年 The whole year	Blandenier, 2009
近管蛛科 Anyphaenidae	—	美国德克萨斯州 Texas, USA	全年 The whole year	Dean & Sterling, 1985
	—	瑞士沃州 Canton de Vaud, Switzerland	全年 The whole year	Blandenier, 2009
园蛛科 Araneidae	—	美国德克萨斯州 Texas, USA	全年 The whole year	Dean & Sterling, 1985
	—	美国田纳西州 Tennessee, USA	9-10月 Sept. to Oct.	Bishop, 1990
	—	瑞士沃州 Canton de Vaud, Switzerland	全年 The whole year	Blandenier, 2009
	<i>Argiope bruennichi</i>	德国哈勒(室内实验) Halle, Germany (laboratory experiments)	—	Walter et al, 2005
	<i>A. trifasciata</i> and <i>A. aurantia</i>	美国田纳西州 Tennessee, USA	4-5月 Apr. to May	Tolbert, 1977
	<i>Nephila pilipes</i>	新加坡乌敏岛(室内实验) Pulau Ubin, Singapore (laboratory experiments)	—	Lee et al, 2015
地蛛科 Atypidae	<i>Sphodros</i> spp.	美国北卡罗来纳州 North Carolina, USA	3月 Mar.	Coyle, 1983
管巢蛛科 Clubionidae	—	美国德克萨斯州 Texas, USA	全年 The whole year	Dean & Sterling, 1985
	—	美国田纳西州 Tennessee, USA	9-10月 Sept. to Oct.	Bishop, 1990
	—	瑞士沃州 Canton de Vaud, Switzerland	全年 The whole year	Blandenier, 2009
圆颚蛛科 Corinnidae	—	瑞士沃州 Canton de Vaud, Switzerland	全年 The whole year	Blandenier, 2009
螳螂蛛科 Ctenizidae	<i>Ummidia</i> spp.	美国北卡罗来纳州 North Carolina, USA	4月 Apr.	Coyle, 1985
卷叶蛛科 Dictynidae	—	美国德克萨斯州 Texas, USA	全年 The whole year	Dean & Sterling, 1985
	—	瑞士沃州 Canton de Vaud, Switzerland	全年 The whole year	Blandenier, 2009
石蛛科 Dysderidae	—	瑞士沃州 Canton de Vaud, Switzerland	全年 The whole year	Blandenier, 2009
隆头蛛科 Eresidae	<i>Stegodyphus mimosarum</i>	南非纳塔尔省 Natal, South Africa	11月 Nov.	Wickler & Seibt, 1986
	<i>S. dumicola</i>	纳米比亚温得和克 Windhoek, Namibia	1月 Jan.	Schneider et al, 2001
平腹蛛科 Gnaphosidae	—	美国德克萨斯州 Texas, USA	全年 The whole year	Dean & Sterling, 1985
	—	美国田纳西州 Tennessee, USA	9-10月 Sept. to Oct.	Bishop, 1990
	—	瑞士沃州 Canton de Vaud, Switzerland	全年 The whole year	Blandenier, 2009
栅蛛科 Hahniidae	—	美国德克萨斯州 Texas, USA	全年 The whole year	Dean & Sterling, 1985

表2(续) Table 2 (continued)

科名 Family	种名 Species	研究区域 Study location	时间段 Time period	参考文献 References
皿蛛科 Linyphiidae	—	美国德克萨斯州 Texas, USA	全年 The whole year	Dean & Sterling, 1985
	—	美国田纳西州 Tennessee, USA	9–10月 Sept. to Oct.	Bishop, 1990
	—	瑞士沃州 Canton de Vaud, Switzerland	全年 The whole year	Blandenier, 2009
	<i>Erigone atra</i>	(室内实验) (laboratory experiments)	—	Bonte et al, 2008
光盖蛛科 Liocranidae	—	瑞士沃州 Canton de Vaud, Switzerland	全年 The whole year	Blandenier & Fürst, 1998
狼蛛科 Lycosidae	—	美国德克萨斯州 Texas, USA	全年 The whole year	Dean & Sterling, 1985
	—	美国田纳西州 Tennessee, USA	9–10月 Sept. to Oct.	Bishop, 1990
	—	瑞士沃州 Canton de Vaud, Switzerland	全年 The whole year	Blandenier, 2009
	<i>Pardosa amentata</i> , <i>P. lugubris</i> , <i>P. monticola</i> , <i>P. nigriceps</i> , <i>P. palustris</i> , <i>P. pratvaga</i> , <i>P. pullata</i> , and <i>P. purbeckensis</i>	荷兰(室内实验) The Netherlands (laboratory experiments)	—	Richter, 1970
	<i>P. ramulosa</i> and <i>P. tuoba</i>	美国旧金山 (室内实验) San Francisco, USA (laboratory experiments)	—	Greenstone, 1982
	<i>Allocosa senex</i> , <i>A. marindia</i> and <i>Schizocosa malitiosa</i>	乌拉圭卡内洛内斯Canelones, Uruguay	3–4月 Mar. to Apr.	Postiglioni et al, 2017
拟态蛛科 Mimetidae	—	美国德克萨斯州 Texas, USA	全年 The whole year	Dean & Sterling, 1985
米图蛛科 Miturgidae	—	瑞士沃州 Canton de Vaud, Switzerland	全年 The whole year	Blandenier, 2009
蜜蛛科 Mysmenidae	—	美国德克萨斯州 Texas, USA	全年 The whole year	Dean & Sterling, 1985
类球蛛科 Nesticidae	—	中国岫岩Xiuyan, China	5–9月 May to Sept.	郑国等, 2011
猫蛛科 Oxyopidae	—	美国德克萨斯州 Texas, USA	全年 The whole year	Dean & Sterling, 1985
	—	美国田纳西州 Tennessee, USA	9–10月 Sept. to Oct.	Bishop, 1990
逍遥蛛科 Philodromidae	—	美国德克萨斯州 Texas, USA	全年 The whole year	Dean & Sterling, 1985
	—	美国田纳西州 Tennessee, USA	9–10月 Sept. to Oct.	Bishop, 1990
	—	瑞士沃州 Canton de Vaud, Switzerland	全年 The whole year	Blandenier, 2009
盗蛛科 Pisauridae	—	美国德克萨斯州 Texas, USA	全年 The whole year	Dean & Sterling, 1985
	—	美国田纳西州 Tennessee, USA	9–10月 Sept. to Oct.	Bishop, 1990
跳蛛科 Salticidae	—	美国德克萨斯州 Texas, USA	全年 The whole year	Dean & Sterling, 1985
	—	美国田纳西州 Tennessee, USA	9–10月 Sept. to Oct.	Bishop, 1990
	—	瑞士沃州 Canton de Vaud, Switzerland	全年 The whole year	Blandenier, 2009
肖蛸蛛科 Tetragnathidae	—	美国德克萨斯州 Texas, USA	全年 The whole year	Dean & Sterling, 1985
	—	美国田纳西州 Tennessee, USA	9–10月 Sept. to Oct.	Bishop, 1990
	—	瑞士沃州 Canton de Vaud, Switzerland	全年 The whole year	Blandenier, 2009
球蛛科 Theridiidae	—	美国德克萨斯州 Texas, USA	全年 The whole year	Dean & Sterling, 1985
	—	美国田纳西州 Tennessee, USA	9–10月 Sept. to Oct.	Bishop, 1990
	—	瑞士沃州 Canton de Vaud, Switzerland	全年 The whole year	Blandenier, 2009
蟹蛛科 Thomisidae	—	美国德克萨斯州 Texas, USA	全年 The whole year	Dean & Sterling, 1985
	—	美国田纳西州 Tennessee, USA	9–10月 Sept. to Oct.	Bishop, 1990
	—	瑞士沃州 Canton de Vaud, Switzerland	全年 The whole year	Blandenier, 2009
	<i>Xysticus</i> spp.	德国 (室内实验) Germany (laboratory experiments)	—	Cho et al, 2018
妩蛛科 Uloboridae	—	美国德克萨斯州 Texas, USA	全年 The whole year	Dean & Sterling, 1985

—表示文章中未记录蜘蛛具体种类。 — refers to no certain species of spider in references.

录了具体飞航种类, 如狼蛛科的*Pardosa ramulosa*和*P. tuoba* (Greenstone, 1982)和园蛛科的斑络新妇(*Nephila pilipes*) (Lee et al, 2015), 但大多是见于多

样性分析中。不同区域的飞航蜘蛛种类组成和丰富度存在差异。从全年的情况来看, 皿蛛科蜘蛛所占比例最高。Dean和Sterling (1985)在美国德克萨斯州

利用Johnson-Taylor吸虫塔采集飞航蜘蛛, 鉴定出18个科的蜘蛛, 采集个体数量居于前3位的分别是皿蛛科、园蛛科和猫蛛科。Blandenier和Fürst (1998)在瑞士农田景观中利用吸虫塔做过类似的研究, 共采集到13个科的蜘蛛, 前3位分别是皿蛛科、逍遥蛛科和园蛛科。一般来说, 皿蛛是飞航的优势类群, 个体数量常居首位, 许多学者的研究结果均支持这一结论(Blandenier, 2009; Simonneau et al, 2016)。然而, 从具体月份的飞航蜘蛛组成来看, 结果又有所不同。Greenstone等(1987)分别于6–10月在美国密苏里州和11月在澳大利亚新南威尔士州采集飞航蜘蛛, 发现在这两个地点皿蛛都是优势科, 所占比例分别为42%和52%。而Bishop (1990)在美国田纳西州橡树岭9–10月采集的结果显示蟹蛛是优势科, 占比为65%, 皿蛛科仅占9%。

在统计飞航蜘蛛丰富度时, 需考虑季节的差异。Duffey (1956)提到了蜘蛛飞航具有季节性, 不同季节或气候条件下其丰富度不同。飞航行为多发生在5–10月, 冬季获取的飞航蜘蛛个体数量最少(Salmon & Horner, 1977; Dean & Sterling, 1985)。Simonneau等(2016)比较了连续3年(2000–2002年)的飞航蜘蛛采集数据, 发现无论是成体还是幼体其春末夏初的采集量都是最大的。Toft (1995)基于连续7年的采集数据发现, 温暖季节的蜘蛛倾向于远距离飞航, 而在早春和晚秋蜘蛛更多地进行近距离运动。除了物种组成之外, 不同飞航群体性别比例也存在差异, 有些雄性居多(Thomas & Jepson, 1999)、有些雌性居多(Duffey, 1956)或者雌雄相近(Meijer, 1977); 在年龄结构方面, 往往幼体居多, 所占比例甚至高达90%以上(Horner, 1975; Bishop, 1990; Postiglioni et al, 2017)。

## 2.2 飞航蜘蛛的个体大小

蜘蛛个体形态是限制飞航的一个重要因子(Humphrey, 1987), 尤其是个体大小。如上所述, 皿蛛是飞航蜘蛛的主体类群, 而其重要特征之一就是个体小; 飞航群体中幼体居多也从侧面体现了飞航对于蜘蛛重量和大小的要求。有研究表明, 蜘蛛飞航频率的差异可能与其重量有关(Weyman, 1993)。有的学者对飞航蜘蛛的重量和体型进行了试验性研究, 发现飞航蜘蛛的重量一般介于0.2–1.0 mg之间(Greenstone et al, 1987); 郑国等(2011)调查发现辽宁东部地区飞航蜘蛛体型小于3 mm的占91.44%。

原蛛下目的蜘蛛同样具有飞航行为, 且个体都较新蛛下目蜘蛛略大(Coyle et al, 1985)。Coyle等(1985)发现*Ummidia* spp. (螳螂蛛科)和*Sphodros. atlanticus* (地蛛科)的重量分别是 $3.45 \pm 0.13$  mg ( $N = 9$ )、 $1.25 \pm 0.03$  mg ( $N = 15$ )。随着研究的深入, 一些学者认为较大个体同样能够进行飞航, 如隆头蛛科(Wickler & Seibt, 1986; Henschel et al, 1995; Schneider et al, 2001)、园蛛科(Lee et al, 2015)、蟹蛛科(Cho et al, 2018); 而且Wickler和Seibt (1986)提到*Stegodyphus. mimosarum* (隆头蛛科)重量最大能够达到150 mg, 体长接近12 mm。

尽管大个体蜘蛛也具有飞航行为, 但从飞航比例来看, 仍以小蜘蛛为主。Weyman等(1995)基于实验发现, 在农田生态系统中皿蛛科微蛛属(*Erigone*)的种类具备很强的飞航能力, 且飞航能够在各个季节、各种条件下进行。

## 3 蜘蛛飞航过程及影响因子

### 3.1 起飞—空中航行—降落

起飞(take-off)是蜘蛛飞航的首要步骤, 也是核心环节。目前学者们对蜘蛛飞航过程的研究重点也是蜘蛛的起飞, 因为这一环节更容易观察。Weyman (1993)提到蜘蛛不能直接从地上飞到空中, 需要到达高处(树枝或草丛)并进行预飞航。对于新蛛下目来说, 预飞航有两种形式: 一种是“脚尖式”(tip-toe), 即蜘蛛先爬到高处, 选好位置, 步足伸展, 尾部抬起并释放蛛丝(图2a); 另一种是“漂筏式”(dragline), 在蜘蛛爬到高处后, 通过蛛丝下降到一定高度, 然后再次释放蛛丝而实现飞行(图2b) (Bell et al, 2005; Sheldon et al, 2017; Cho et al, 2018)。还有一些原蛛下目的类群采用另一种漂筏式进行预飞航, 区别在于起飞时不释放蛛丝(Weyman, 1993)。目前鲜有文献比较两种预飞航方式在蜘蛛科属中所占比例及对后续飞航的影响。比较而言, “脚尖式”是一种更加主动(Richter, 1970)、更加进化的行为(Bell et al, 2005), 且同种蜘蛛可能只会采取其中的一种方式进行预飞航。

目前, 对于空中航行(flight)和降落(setting)两个环节还鲜有报道。Thomas等(2003)指出, 如果天气条件适宜, 蜘蛛启动飞航, 且能够在6小时内飞航30 km; 如果考虑连续飞航, 水平方向上能够达到3,200 km (Gressitt, 1965); 在垂直方向上能够到

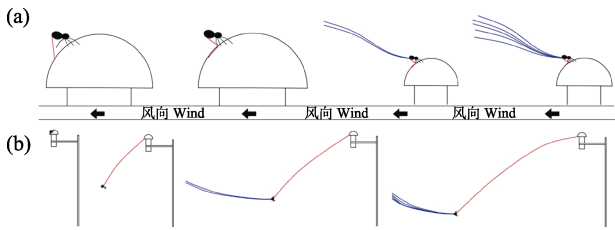


图2 飞航蜘蛛预飞航的两种方式(修改自Cho et al, 2018) (a) 脚尖式; (b) 漂筏式。红蓝色线都表示蛛丝, 红色蛛丝主要起到固定蜘蛛的作用, 蓝色蛛丝则参与飞航过程。

Fig. 2 Two ways of pre-ballooning of spiders (modified from Cho et al, 2018). a, Tiptoe; b, Dragline. Red and blue threads represent spider silk. The red ones are mainly related to the fixed function of spider and the blue ones take part in the course of ballooning.

达5 km (Foelix, 2011), 甚至在大气平流层也发现过飞航蜘蛛。不同蜘蛛的飞航能力不同, 整体来看结网型蜘蛛的飞航频率大于游猎型蜘蛛(Larrivé & Buddle, 2011)。飞航者能利用不同长度的蛛丝实现对飞航距离和降落点的控制(Humphrey, 1987)。然而, Suter (1999)认为“飞航者是否能够实现飞航过程的有效控制”仍然是不清楚的, 因为大气环境条件是不可预测的。Reynolds等(2006)更进一步指出, 在混乱气流中飞航者对扩散距离的控制力较弱。

到底是什么原因促使了飞航的终止, 目前也缺乏证据(Weyman, 1993; Pearce et al, 2005)。有报道称蜘蛛对飞航的落点无法进行选择(Bonte, 2013), 但也有学者持不同观点, 如Tolbert (1977)发现当降落点环境状况不理想时, 蜘蛛会再次飞航, 直至到达合适位点; 某些情况下, 蜘蛛甚至可以连续飞航超过6次。Greenstone (1982)基于简易的飞航平台, 研究了两种狼蛛(*Pardosa ramulosa*和*P. tuoba*)的飞航行为, 发现*P. ramulosa* (栖息地适宜性低)的飞航频率高于*P. tuoba* (栖息地适宜性高), 肯定了栖息地适宜性与飞航频率间的相关性。总的来说, 在某些刺激下, 蜘蛛开启飞航过程; 而蜘蛛飞航的终止同样需要在内、外源因子的作用下发生。

## 3.2 影响蜘蛛飞航的主要因子

### 3.2.1 内源性因子

在蜘蛛的生活史中, 飞航是其关键的策略。Marc等(1999)曾发现在一些特殊的阶段(如成体的繁殖期、幼体的群居-独居转变期), 随着一些内源性因子的作用蜘蛛会进行扩散。内源性因子主要包括繁殖需求、食物需求和栖息地空间需求, 已有文献

表明这些需求能够有效刺激并启动飞航(Bonte, 2013)。Toft (1995)推测蜘蛛夏季空中扩散行为更多地是在不同繁殖地间的长距离飞航。Weyman等(1994)考察了食物供应与蜘蛛飞航间的关系, 指出当食物不足时, 蜘蛛飞航频率增加, 反之则减少。通过飞航, 可避免在原生地的资源竞争和自相残杀, 能够实现蜘蛛群体在更大区域范围内的合理分布。

### 3.2.2 气象因子

如前所述, 20世纪中期, 学者们开始致力于研究引起蜘蛛飞航的关键因子, 尤其集中于外界刺激方面。气象因子(温度、湿度、风速等)、栖息地条件、大气电场等因子都会对蜘蛛飞航的各环节产生巨大影响。其中, 气象因子的研究最早也最深入。Duffey (1956)在英国牛津不同景观中研究蜘蛛飞航时, 就发现温度会影响飞航群体构成和飞航频率。Weyman (1993)综述了影响蜘蛛飞航的主要因子, 温度升降、湿度变化、气流运动、光强和压力等都曾被看作是蜘蛛飞航启动的刺激因素。当然, 目前普遍接受的观点是, 由太阳热量不均引起的空气对流能够启动飞航过程, 这是一种常见的飞航机制(见4.1.1)。当气象条件适宜蜘蛛起飞时, 飞航是一种非常有效的扩散方式(Reynolds et al, 2007)。

(1)温度。Duffey (1956)认为当温度上升且风小时, 蜘蛛飞航频率较高; Richter (1970)也发现当风速较小时(1.4 m/s), 蜘蛛飞航频率与温度间存在显著的正相关关系。在不同的温度下, 蜘蛛飞航频率是截然不同的, 如Bonte等(2003b)发现在20℃时黑微蛛(*Erigone atra*) (皿蛛科)飞航频率显著低于15℃时。温度对飞航的影响不仅体现在成体蜘蛛方面, 而且与幼蛛的关系也非常密切, 如Bonte等(2008)以黑微蛛为研究对象, 发现幼蛛发育温度能够强烈影响成体蜘蛛的扩散行为, 即当幼蛛在15℃时近距离扩散频率最低, 而在30℃时飞航频率最低。另外, 温差是否影响飞航也一度是学者们关注的问题, Duffey (1956)提出早晚温度差异无法解释飞航行为, 而Yeagen (1975)则认为蜘蛛飞航与最高温和最低温间温差有关。

(2)湿度。关于哪种湿度条件下蜘蛛倾向于飞航, 不同学者的观点不同, 如Nielsen (1932)认为高湿度条件对蜘蛛飞航有利, 而Bishop (1990)则持相反的意见; 但Vugt和van Wingerden (1976)则认为湿度不应该是一个重要因子。湿度对飞航的影响往往与

温度一起考虑, 温湿度可通过改变周围大气环境而影响飞航。Richter (1970)以4种豹蛛(*Pardosa* spp.)为例, 测试了不同温湿度组合对飞航的影响, 发现高温低湿的环境更利于飞航。

(3)风速。风是影响飞航的关键因子, 这是众多学者公认的结论, 且风速上限是3 m/s (Vugts & van Wingerden, 1976; Greenstone, 1990; Suter, 1999)。Richter (1970)和Tolbert (1977)分别通过实验证明了蜘蛛偏爱的风速条件, 即实验条件下0.35–1.7 m/s, 自然条件下0.55–0.75 m/s。Simonneau等(2016)利用吸虫塔收集飞航蜘蛛, 并发现风速对于飞航蜘蛛的个体数量存在显著的负影响; 且风速达到5.5 m/s时, 蜘蛛几乎不飞航。

在微气候的调节作用下, 蜘蛛会启动飞航过程, 而且主要是对飞航起飞环节产生影响。Weyman (1993)一方面肯定了各气象因子在蜘蛛飞航方面的作用, 同时也建议进行更广泛的研究来寻找影响飞航的其他因子。

### 3.2.3 栖息地条件

栖息地条件对蜘蛛飞航的影响表现在两个方面: 第一, 在不同的栖息地中飞航蜘蛛组成结构不同。Pearce等(2005)对比了澳大利亚昆士兰州大豆田和非作物区的飞航蜘蛛组成, 发现每天大豆田中飞航蜘蛛密度(14.8头/m<sup>2</sup>)高于非作物区(7头/m<sup>2</sup>)。Hogg和Daane (2018)比较了美国加利福尼亚州葡萄园和周围橡树林地中飞航蜘蛛构成, 结果显示葡萄园中的蜘蛛个体数量比橡树林中多25%。Blandenier等(2013)利用11年的吸虫塔数据, 调查了25种飞航蜘蛛的物候特征, 并探究了物候特征与栖息地因子间的关系, 发现生活于较封闭和稳定环境中的蜘蛛扩散呈现单峰模型。第二, 不同栖息地条件下蜘蛛飞航频率不同。当栖息地不适宜时, 蜘蛛倾向于启动飞航, 如Tolbert (1977)提到的连续飞航。Richter (1970)提出: 栖息地连续、面积大时, 蜘蛛倾向于短距离运动; 而在不连续或稀少的栖息地中, 蜘蛛会倾向于飞航以寻求新的栖息地。Greenstone (1982)和Postiglioni等(2017)的研究支持这一观点。Postiglioni等(2017)统计了3种狼蛛(*Allocosa senex*、*A. marindia*和*S. malitiosa*)的预飞航行为, 认为相比于泛化种, 栖息地特有种或处于破碎化栖息地中的种类具有更高的飞航频率。但也有学者认为栖息地空间异质性会降低飞航频率, 因为扩散到不适宜栖

息地的风险增加了(Weyman et al, 2002)。Bonte等(2003a)也发现在破碎化栖息地中, 飞航方向性控制较差会直接导致远距离扩散成本增加, 因而窄域分布的物种具有较低的飞航频率。

### 3.2.4 大气电场

即使在晴朗的天气下, 大气中也经常存在着带电粒子。引起大气中分子电离的主要原因是贯穿整个大气的宇宙射线、高层大气中的太阳紫外辐射、低层大气中由地壳内的天然放射性物质发出的射线及人工放射性等(张三慧, 2009)。晴天时, 区域中的大气电场都指向下方, 地表附近的平坦地面上电场强度在100–200 V/m之间。大气电场强度随高度的增加而减小, 从而形成了大气电势梯度(atmospheric potential gradient, APG)。Wilson于1903年在*Nature*发表*Atmospheric electricity*的文章证实APG是广泛存在的。已有学者证实APG在昆虫传粉行为、昆虫间通信方面的作用(Clarke et al, 2013), 但关于APG对蜘蛛飞航影响的研究还较少。Gorham (2013)指出当蛛丝带电时, APG所产生的静电力能够实现飞航过程。Morley和Robert (2018)首次开展了蜘蛛电感受实验, 进一步证实了APG在蜘蛛飞航中的作用, 确认电场作用力足以驱动蜘蛛的飞航。

究竟什么原因引起了蜘蛛飞航? Vugts和van Wingerden (1976)认为当温度升高且风速低时, 蜘蛛飞航频率大量增加; Weyman (1993)提到大气压力的增加会导致温度升高和风速降低, 据此推测大气压力的变化才是蜘蛛飞航的真正原因。另外, 如果把植被因子也考虑进去, 问题会更加复杂, 因为植被上的微环境存在差异(如各项环境因子、大气电场等条件都不一致), 导致刺激蜘蛛飞航的因子也会有所不同。

结合一些学者的研究结果, 笔者推测蜘蛛飞航动力可能同时来自热对流、风、电场, 也许还有其他未知因子, 如Greenstone (1990)认为蜘蛛飞航向上的力可能来自于热对流, 也可能来自于风(向上的分力); Gorham (2013)认为静电力和空气对流一起提供了蜘蛛飞航向上的力, 而且相比于空气动力, 静电力贡献较小。Duffey (1956)及van Wingerden和Vugts (1974)都提到如果承认蜘蛛飞航是主动行为, 那么基于利益最大化原则, 理想的飞航条件是晚上降温后转暖、微风和近地面不稳定的气层环境。

另外, 蜘蛛怎么感受环境而实现飞航? 如上所

述, 学者们认为温度、湿度、风、大气压力、大气电场等因子都是飞航的影响因子, 并相应地提出了诸多的感受器, 如温度和湿度感受器(Foelix, 1985)、表皮张力感受器(Barth, 1985)、压力感受器(Weyman, 1993)、听毛(Morley & Robert, 2018)。其中有关听毛的研究最早。听毛是一种振动感受器, 广泛存在于节肢动物的足上, 环境中任何特定物体的位置改变而引发的空气振波均能刺激听毛产生一系列相应的反应(Humphrey, 1987; Barth, 2000), 但听毛作为蜘蛛飞航感受器的研究才刚刚起步。

## 4 蜘蛛飞航机制解析

### 4.1 两种理论的博弈

在飞航机制方面, 目前普遍存在两种观点, 即空气动力学理论(aerodynamics theory) (Blackwall, 1827; Greenstone, 1990; Cho et al, 2018)和大气静电理论(atmospheric electrostatic theory) (Murray, 1830; Gorham, 2013; Morley & Robert, 2018)。前者认为空气对流是蜘蛛起飞的主要驱动力; 而后者则认为大气电场的作用才是导致蜘蛛飞航的关键。实际上, 在著名的贝格尔号的第二次航行中(1831–1836年), Darwin曾观察到两类蜘蛛存在飞航行为, 小的个体约2–3 mm, 另外一种稍大个体约7 mm, 并在其论著中有如下描述(Darwin, 1845): 小蜘蛛从尾部发出一条丝, 然后迅速水平飞出; 大个体蜘蛛站在杆上, 同时发出4–5条蛛丝, 然后快速消失。Darwin曾推测, 空气对流对小蜘蛛的飞航起关键作用; 而大个体蜘蛛的飞航似乎与静电排斥有关。

#### 4.1.1 空气动力学理论

空气动力学理论的基本观点是: 蜘蛛在一条(或数条)蛛丝的牵引下, 能够在上升气流的作用下向上运动(Blackwall, 1827)。从20世纪中期开始, 这一理论逐渐受到重视, 学者们发表了大量文章解释蜘蛛飞航的启动行为, 并分析飞航影响因子, 提出了飞航启动模型等(Duffey, 1956; van Wingerden & Vugts, 1974; Vugts & van Wingerden, 1976; Humphrey, 1987)。Greenstone (1990)则进一步基于实验证实了风在飞航启动中的作用, 发现热对流与蜘蛛飞航存在显著负相关关系, 但风速和飞航存在正相关关系。Cho等(2018)观察了蟹蛛(*Xysticus* spp., 10–25 mg)的飞航行为, 发现在近地气层中, 上升动力不是由热对流来提供, 而是由切变风产生的混乱

气流来完成。

#### 4.1.2 大气静电理论

随着飞航机制的深入研究, 有学者对空气动力学理论产生了质疑, 并提出了如下问题: (1)飞航蜘蛛的数百条蛛丝如何形成扇形的蛛丝结构, 而且蛛丝间保持分离? (2)飞航蜘蛛如何能够快速释放蛛丝, 是否有外力参与? (3)在极低的风速条件下, 蜘蛛如何获得非常高的起飞速度? (4)大个体蜘蛛的飞航中, 到底需要多少(或多长)的蛛丝来参与?

大气静电理论首先是Murray于1830年提出的, 基本观点是广泛存在的大气电势梯度(APG)能提供足够的静电力使得蜘蛛飞航。关于大个体蜘蛛的飞航, 对于穹蛛(*Stegodyphus* spp.)的研究最多, 如Wickler和Seibt (1986)曾观察到(*S. mimosarum*) (85–150 mg)具有飞航行为, 这个重量明显超出了基于空气对流的界限。Schneider等(2001)以另一种穹蛛(*S. dumicola*)为例, 得到了类似的结果, 推测可能是在静电的作用下启动了飞航。蜘蛛蛛丝从纺器喷出时能够迅速带电, 从而导致整个蛛丝间存在静电排斥, 在静电排斥的作用下, 数百条蛛丝形成了一个三角形的结构, 并给蜘蛛提供一种向上的分力。相比于空气动力学理论, 这一理论一直未受到关注, 更谈不上量化层次。Morley和Robert (2018)以微蛛属(*Erigone*)蜘蛛为例, 统计了在两个APG梯度(1.25 kV/m和6.26 kV/m)下两种预飞航行为(tiptoe和dragline)的差异, 并发现电场的有无可以引起飞航蜘蛛向上或向下运动; 且比较了蜘蛛听毛在感受风、电场时所产生飞航行为的差异性。

#### 4.2 常见的数学模型

蜘蛛起飞需要一个向上的分力, 而这个分力可能来自于热对流(也有风的作用)或者静电场。有的学者基于模型来模拟飞航的起飞动作, 用来找出完成起飞所需的最小指标。常见的有如下几种模型:

Humphrey (1987)结合物理学首次提出了一个数学模型, 此模型对于解释飞航行为具有重要意义(图3a)。模型中把飞航者看作一个球形物体, 并连接到固定长度的丝线上。飞航者在空中飞航的时间和距离都与其终端速度相关, 而终端速度主要与飞航者的质量和丝线长度有关。

$$(V_z)_{\min} = mg[\ln(2l/d) - 0.72]\pi^2 ul \quad (1)$$

式中,  $(V_z)_{\min}$ 为用于启动飞航的垂直方向最小速度



(m/s);  $m$ 为蜘蛛质量(mg);  $d$ 和 $l$ 分别为蛛丝的直径(um)和长度(m);  $u$ 为空气黏度。

Suter (1991)在Humphrey (1987)的公式基础上, 简化了表达:

$$V_{sb} = W / (11.5LW^{0.094} + 1.94W^{0.366}) \quad (2)$$

式中,  $V_{sb}$ 为用于启动飞航的垂直方向速度(m/s);  $W$ 为蜘蛛重量( $\mu\text{N}$ ;  $1 \mu\text{N} \approx 0.1 \text{ mg}$ );  $L$ 为蛛丝长度(m)。

Reynolds等(2006)对Humphrey (1987)模型提出了质疑, 认为蛛丝不可能是僵直的, 而且在湍流中甚至会出现扭曲现象, 并使蛛丝呈现各种形状。基于此, 他们提出了一个新的模型(图3b), 其中蛛丝是可变的和可延伸的; 并指出湍流环境中蜘蛛飞航不依赖于蛛丝的长度, 认为飞航的距离与蛛丝长度关系很小。

$$F_i = m_i \tau_s^{-1} (u_i - v_i) + K(p_{i,i-1} s_{i,i-1} + p_{i,i+1} s_{i,i+1}) + m_0 g \delta_{i,0} \quad (3)$$

式中,  $m_0$ 为蜘蛛质量(mg);  $m_i$ 为各个节点的质量( $m_i = m_s/N$ , mg);  $u_i$ 为当地空气速度;  $\tau_s$ 为蛛丝的空气动力学响应时间;  $v_i$ 为蜘蛛从第1个节点 $i = 1$ 到第 $N$ 个节点 $i = N$ 的速度集合;  $K$ 为弹性常数;  $\delta_{i,0}$ 为克罗内克函数;  $p_{i,i+1}$ 为连接节点 $i$ 、 $i+1$ 的单位向量集合;  $s_{i,i+1}$ 为在节点 $i$ 、 $i+1$ 上实际分离值和平衡分离值间的差异。

Zhao等(2017)基于浸入边界算法对飞航过程进行二维模拟, 发现在不稳定大气中飞航者能通过蛛丝感知涡流震动从而实现持续飞航, 侧面支持了Reynolds等(2006)的观点。

Gorham (2013)承认APG的存在, 并基于电场和电势, 给出了静电场模型和电量模型。

$$E(h) = E_0 e^{-\alpha h} \quad (4)$$

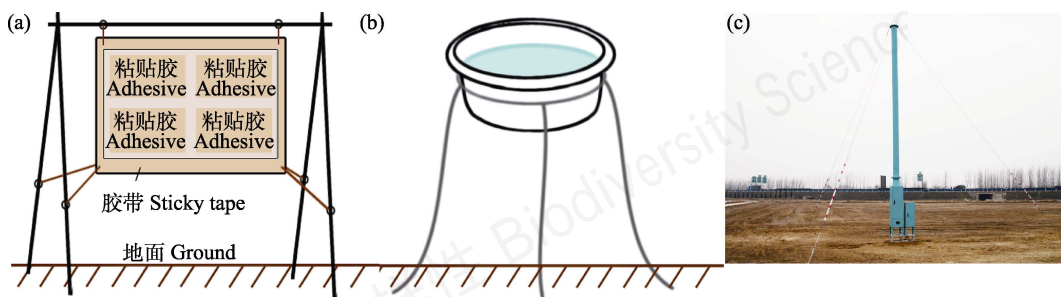


图4 飞航蜘蛛的3种采集方法。(a)粘帖法; (b)水域陷阱法; (c)吸虫塔(照片由李学军提供)。

Fig. 4 Three ways to capture ballooning spiders. (a) Sticky traps; (b) Water traps; (c) Suction traps (photo provided by Xuejun Li).

$$Q_{req} = m(\beta+g)/E_0 \quad (5)$$

式中,  $E(h)$ 为电场强度(V/m);  $E_0$ 为 $h = 0$ 时电场强度, 即 $-120 \text{ V/m}$ ;  $\alpha$ 为常数, 值为 $3 \times 10^{-4}$ ;  $h$ 为高度(m);  $Q_{req}$ 为用于启动飞航的电量;  $m$ 为蜘蛛质量(mg);  $\beta$ 为垂直方向初始加速度, 值为 $3-6 \text{ m/s}^2$ 。

## 5 蜘蛛飞航研究的主要方法和技术

### 5.1 飞航蜘蛛获取方法

飞航蜘蛛的获取是研究其多样性、扩散的前提, 截至目前常用的方法包括粘帖法(sticky traps)、陷阱法(traps)、吸虫塔(suction traps) (图4)等。实际上, 这3种方法都是基于陷阱法原理, 只是捕获蜘蛛的具体过程略有区别。

(1)粘帖法。这是较早使用的一种方法, 就是利用粘帖板捕获蜘蛛。在进行设置时, 一般会把粘帖板放置于离地1-2 m的高处, 并在粘帖板的外围固定胶带条, 以避免地面蜘蛛爬入而被收集(图4a)。

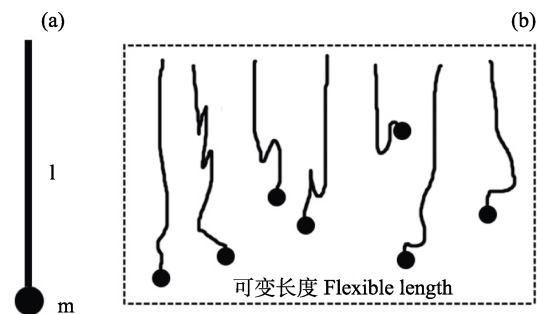


图3 飞航蜘蛛两种模型(修改自Reynolds et al, 2006)。(a) Humphrey模型; (b) Reynolds模型。

Fig. 3 Two models of ballooning spiders (modified from Reynolds et al, 2006). (a) Humphrey model; (b) Reynolds model.

Greenstone等(1985)在美国密苏里州大豆田中成功运用两种粘贴陷阱(水平横线、垂直面板),持续18周捕获飞航蜘蛛,并比较了两种方法的差异性。

Hogg和Daane (2018)在美国加利福尼亚州葡萄园和橡树林两种景观中利用粘贴法、地面陷阱法、枝叶敲击法分别收集了空中(飞航蜘蛛)、地面、枝叶上的蜘蛛数量,发现两种景观中最多的飞航蜘蛛类群都是结网型,而且游猎型蜘蛛飞航频率较低。

(2)陷阱法。利用各种形式的陷阱来实施捕获,如飞机陷阱(airplane traps)、网陷阱(net traps)、旋转陷阱(rotary traps)、水域陷阱(water traps) (图4b)和瓶陷阱(bottle traps)等。Felt (1928)首次利用飞机陷阱法收集了空中的昆虫标本, Glick (1939)沿用此法在美国密西西比州Tallulah收集5年,在20–15,000英尺的高度上共收集到3万余份昆虫和蜘蛛标本。网陷阱往往与粘贴法、飞机陷阱等结合使用,如Reling和Taylor (1984)比较了4种网陷阱的优缺点,并在152–610 m的高度进行了连续2年的收集试验,确认了其有效性。Topping和Sunderland (1995)使用旋转陷阱(Topping et al, 1992)、水域陷阱和吸虫塔法(见下文)来采集飞航蜘蛛,并基于4–11月小麦田中的采集数据比较了3种方法的异同点。Pearce等(2005)分别用水域陷阱法和地面陷阱法在澳大利亚昆士兰州大豆田收集飞航蜘蛛和地面蜘蛛,并比较了二者的群落组成差异。

预飞航是蜘蛛飞航启动前的重要行为,与后续的飞航密切相关;而在预飞航时,蜘蛛往往会先向高处爬行。Thorbek等(2002)使用BI参数(ballooning index, 与蜘蛛预飞航时向上爬行有关)来考察预飞航行为,发现BI参数与吸虫塔法获取的数据存在相关性,且简单、可靠。Woolley等(2007)提出一种新的获取预飞航蜘蛛的方法——瓶陷阱法;且发现该方法获取的蜘蛛数量能够达到粘贴法的8倍左右。Woolley等(2016)成功使用上述方法,在英格兰南部农田中开展了18个月的连续收集试验,发现飞航蜘蛛中部分类群与地面采集量间存在正相关关系。

(3)吸虫塔法。吸虫塔是当前欧美等国用于节肢动物动态监控和预警的大型植保测报设备,已经在欧洲和北美形成了比较成熟的监控预警网络系统。在蜘蛛监测方面, Horner (1975)在美国俄克拉荷马州利用2台吸虫塔研究了飞航蜘蛛中跳蛛科的年际

分布。众多学者利用吸虫塔来获取飞航蜘蛛的数据,如Blandenier (2009)基于瑞士观察站11年的吸虫塔数据,研究了破碎农田景观中飞航蜘蛛的多样性及长期的气候格局效应。Simonneau等(2016)利用吸虫塔研究了农田景观中蜘蛛飞航的决定因素,并成功测试了几个与飞航时间节点有关的假说。

2008年以来,我国陆续在东北、华北、华中、华东、西北等地布局,共安装了21台吸虫塔(图4c),初步构建成功覆盖我国小麦和大豆主要产区的节肢动物监测预警系统(乔格侠等, 2011)。部分学者已经利用吸虫塔来研究蜘蛛的多样性和活动规律,如郑国等(2011)利用吸虫塔调查了辽宁东部地区飞航蜘蛛的群落组成及特征,发现成熟蜘蛛个体中,皿蛛科和肖蛸蛛科占有较大比例,且8月上旬至9月上旬飞航蜘蛛的个体数量显著高于其他时期。

## 5.2 飞航机制研究的技术手段

20世纪末期,学者们开始利用多种手段和方法尝试模拟蜘蛛飞航过程,探索飞航机制。首先,在实验性工作的基础上,结合物理学知识尝试并构建了诸多数学模型,如Humphrey模型(1987)、Reynolds模型(2006)、Gorham模型(2013)等。模型具有简单化和直观化等特点,而多学科交叉研究能够对飞航过程和飞航机制进行深入和细致地探索。另外,有些学者在野外或实验室条件下,人为搭建蜘蛛飞航平台,对蜘蛛飞航动态进行精确监测。平台构建的优势是可以真实地观察到蜘蛛的飞航过程,实现对各环节的严格把控。如Walter等(2005)对Follner和Klarenberg (1995)的观点提出质疑,在实验条件下验证了横纹金蛛(*Argiope bruennichi*)二龄幼蛛的飞航行为,并指出了飞航不是强制性的行为。Lee等(2015)首次在控制条件下验证了斑络新妇一龄幼蛛的飞航行为,同时肯定了飞航在种群扩散中的意义和价值。Cho等(2018)通过人为平台模拟实验,积累了大个体蜘蛛飞航的实验性数据。Morley和Robert (2018)则在人为构建蜘蛛飞航平台的基础上模拟了大气电场,利用激光多普勒测振仪(laser Doppler vibrometry, LDV)对比研究了蜘蛛听毛在应对大气电场和风时的响应差异。总的来说,目前飞航机制研究中的技术手段还相当有限,相关研究也不是很多,如何更广泛地开展这方面的研究并提出更优的方法,是我们迫切需要解决的问题。

## 6 小结与展望

### 6.1 飞航是蜘蛛参与维持生态平衡的重要方式

蜘蛛是生态系统(尤其是农田)中重要的天敌,在减少害虫威胁、增加农业产量、维持生态平衡等方面具有举足轻重的作用(Marc et al, 1999)。大多数蜘蛛是肉食性的(Foelix, 2011)。Nyffeler和Birkhofer (2017)报道蜘蛛每年吃掉的猎物总量约为4–8亿吨。飞航蜘蛛是受害虫威胁的农田系统中的首批捕食者,能够有效控制害虫的指数式增长(Sunderland et al, 1986)。Bishop和Riechert (1990)发现农田中约50%的蜘蛛来源于飞航;据初步估算在4个月的生长季中,每天每平方米农田中飞航蜘蛛数量至少达到0.18头。通过飞航扩散,蜘蛛在不同空间上重新分布;而且由于生活史、行为或应对外界刺激方式的差异,会导致蜘蛛产生不同的空间扩散格局(Woolley et al, 2016)。飞航作为一种有效的扩散方式,当农田中蜘蛛数量上升并达到足够数量时,无疑会对猎物和农田产量产生巨大影响(Suter, 1999; Bell et al, 2005)。

### 6.2 未来研究方向和重点领域

针对目前研究现状,笔者认为以后的工作重点应该立足于以下两个方面:

(1)深入蜘蛛多样性研究。一方面利用DNA条形码等技术,查清飞航蜘蛛种类,并归纳飞航蜘蛛总体特征。如前所述,皿蛛作为飞航蜘蛛的优势类群,与其个体大小直接相关,是否也与皿蛛的结网特性(结网型蜘蛛种类最多)相关,有待后续研究。另一方面,利用多种方法分析飞航蜘蛛群体与环境因子间关系。利用不同采集法可以获得大量的、长期的飞航蜘蛛数据,如何对这些数据进行深层次挖掘,是未来研究的一个重要方面。如Blandenier等(2014)基于11年的调查数据,采用非参数相关分析法探索了飞航蜘蛛数量高峰与气象因子间的关系。Simonneau等(2016)基于法国布列塔尼农田景观中2000–2002年吸虫塔采集数据,利用广义线性模型分析了物候和气象变量对飞航蜘蛛数量的影响。

(2)鼓励多学科交叉,探索新的方法和技术,揭秘蜘蛛飞航全过程。无论是飞航模型的提出,还是飞航机制的解析,都离不开数学、物理等学科的共同参与。自然界任何一个生物过程都不是简简单单


的,其中包含着特定的规律性、复杂性,而从复杂的现象中找到规律,需要多学科知识的综合。飞航过程目前还有许多疑问无法解答,迫切需要新方法和技术的涌现和应用。正如南非生物学家Sydney Brenner曾经说过的:科学上的任何进展均离不开新的技术、新的发现和新的想法,而且新的技术可能处于首位。

飞航究竟是属于主动行为还是被动行为呢?这是飞航过程中一个值得讨论的问题。多数学者认为蜘蛛飞航属于被动行为(Bonte et al, 2003a; Szymkowiak et al, 2007; Blandenier et al, 2014),因为在飞航的方向、速度、距离等方面都缺乏控制(Vugts & van Wingerden, 1976)。然而Bell等(2005)指出飞航者会对环境条件进行选择,在最大可能成功扩散的情况下才启动飞航。Cho等(2018)也曾谈到蜘蛛飞航不是被动地、简单地依赖于风速条件的随机过程,而是会主动抬起前足评价环境情况(持续时间5–8秒),并对起飞时间点进行主动选择的行为过程。另外也有报道称蜘蛛可以通过改变蛛丝的长度来对飞行时间和高度进行一定控制(Greenstone et al, 1985)。蜘蛛还可以对落点进行选择,当落点不理想时,甚至可以连续飞行超过6次(Tolbert, 1977)。从这些例证来看,笔者倾向于认为飞航属于主动行为,因为在飞航目的、飞航前准备、飞航过程及目的地选择中都有一定的主观性,但未来需要开展更多的相关研究进一步证明。

### ORCID

武鹏峰  <https://orcid.org/0000-0001-5617-6708>

Abid Ali  <https://orcid.org/0000-0003-3674-7811>

郑国  <https://orcid.org/0000-0002-9735-9700>

### 参考文献

- Barth FG (1985) Slit sensilla and the measurement of cuticular strains. In: Neurobiology of Arachnids (ed. Barth FG), pp. 162–188. Springer, Berlin.
- Barth FG (2000) How to catch the wind: Spider hairs specialized for sensing the movement of air. *Naturwissenschaften*, 87, 51–58.
- Bell JR, Bohan DA, Shaw EM, Weyman GS (2005) Ballooning dispersal using silk: World fauna, phylogenies, genetics and models. *Bulletin of Entomological Research*, 95, 69–114.
- Bishop L (1990) Meteorological aspects of spider ballooning. *Environmental Entomology*, 19, 1381–1387.
- Bishop L, Riechert SE (1990) Spider colonization of

- agroecosystems: Mode and source. *Environmental Entomology*, 19, 1738–1745.
- Blackwall J (1827) Observations and experiments, made with a view to ascertain the means by which the spiders that produce gossamer effect their aerial excursions. *Transactions of the Linnean Society of London*, 15, 449–459.
- Blandenier G, Fürst PA (1998) Ballooning spiders caught by a suction trap in an agricultural landscape in Switzerland. *Proceedings of the 17th European Colloquium of Arachnology*, Edinburgh.
- Blandenier G (2009) Ballooning of spiders (Araneae) in Switzerland, general results from an eleven-year survey. *Arachnology*, 14, 308–316.
- Blandenier G, Bruggisser OT, Rohr RP, Bersier LF (2013) Are phenological patterns of ballooning spiders linked to habitat characteristics? *Journal of Arachnology*, 41, 126–132.
- Blandenier G, Bruggisser OT, Bersier LF (2014) Do spiders respond to global change? A study on the phenology of ballooning spiders in Switzerland. *Ecoscience*, 21, 79–95.
- Bonte D, Vandenbroecke N, Lens L, Maelfait JP (2003a) Low propensity for aerial dispersal in specialist spiders from fragmented landscapes. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 270, 1601–1607.
- Bonte D, Deblauwe I, Maelfait JP (2003b) Environmental and genetic background of tiptoe-initiating behaviour in the dwarfspider *Erigone atra*. *Animal Behaviour*, 66, 169–174.
- Bonte D, Travis JMJ, De Clercq N, Zwertvaegher I, Lens L (2008) Thermal conditions during juvenile development affect adult dispersal in a spider. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 105, 17000–17005.
- Bonte D (2013) Cost–benefit balance of dispersal and the evolution of conditional dispersal strategies in spiders. In: *Spider Ecophysiology* (ed. Nentwig W), pp. 67–78. Springer, London.
- Bristowe WS (1939) *The Comity of Spiders*. Quarith Ltd, London.
- Chen YX (1986) Observation of habits of ballooning spiders. *Chinese Journal of Zoology*, 21(3), 37–39. (in Chinese) [陈毓祥 (1986) 蜘蛛飞航习性观察. *动物学杂志*, 21(3), 37–39.]
- Cho M, Neubauer P, Fahrenson C, Rechenberg I (2018) An observational study of ballooning in large spiders. Nanoscale multifibers enable large spiders' soaring flight. *PLoS Biology*, 16, e2004405.
- Clarke D, Whitney H, Sutton G, Robert D (2013) Detection and learning of floral electric fields by bumblebees. *Science*, 340, 66–69.
- Coyle FA (1983) Aerial dispersal by mygalomorph spiderlings (Araneae, Mygalomorphae). *Journal of Arachnology*, 11, 283–286.
- Coyle FA (1985) Ballooning behaviour of *Ummidia* spiderlings (Araneae, Ctenizidae). *Journal of Arachnology*, 13, 137–138.
- Coyle FA, Greenstone MH, Hultsch AL, Morgan CE (1985) Ballooning mygalomorphs: Estimates of the masses of *Sphodros* and *Ummidia* ballooners (Araneae: Atypidae, Ctenizidae). *Journal of Arachnology*, 13, 291–296.
- Darwin CR (1845) *Journal of Researches into the Natural History and Geology of the Countries Visited during the Voyage of H. M. S. Beagle Round the World, under the Command of Capt. Fitz Roy, R. N.*, 2nd edn. John Murray, London.
- Dean DA, Sterling WL (1985) Size and phenology of ballooning spiders at two locations in Eastern Texas. *Journal of Arachnology*, 13, 111–120.
- Duffey E (1956) Aerial dispersal in a known spider population. *Journal of Animal Ecology*, 25, 85–111.
- Duffey E (1997) Spider adaptation to artificial biotopes: The fauna of percolating filter beds in a sewage treatment works. *Journal of Applied Ecology*, 34, 1190–1202.
- Felt EP (1928) Dispersal of insects by air currents. *New York State Museum Bulletin*, 274, 59–129.
- Foelix RF (1985) Mechano- and chemoreceptive sensilla. In: *Neurobiology of Arachnids* (ed. Barth FG), pp. 4187. Springer, Berlin.
- Foelix RF (2011) *Biology of Spiders*, 3rd edn. Oxford University Press, Oxford.
- Follner K, Klarenberg AJ (1995) Aeronautic behaviour in the wasp-like spider, *Argiope bruennichi* (Scopoli) (Araneae, Argiopidae). *Proceedings of the 15th European Colloquium of Arachnology*, Ceske Budejovice.
- Gillespie RG, Baldwin BG, Waters JM, Fraser CI, Nikula R, Roderick GK (2012) Long-distance dispersal: A framework for hypothesis testing. *Trends in Ecology and Evolution*, 27, 47–56.
- Glick PA (1939) The distribution of insects, spiders, and mites in the air. *United States Department of Agriculture, Technical Bulletin*, 673, 1–150.
- Gorham PW (2013) Ballooning spiders, the case for electrostatic flight. <https://arxiv.org/pdf/1309.4731v1.pdf>. (accessed on 2020-07-10)
- Greenstone MH (1982) Ballooning frequency and habitat predictability in two wolf spider species (Lycosidae, *Pardosa*). *The Florida Entomologist*, 65, 83–89.
- Greenstone MH, Morgan CE, Hultsch AL (1985) Spider ballooning: Development and evaluation of filed trapping methods (Araneae). *Journal of Arachnology*, 13, 337–345.
- Greenstone MH, Morgan CE, Hultsch AL (1987) Ballooning spiders in Missouri, USA, and New South Wales, Australia, family and mass distributions. *Journal of Arachnology*, 15, 163–170.
- Greenstone MH (1990) Meteorological determinants of spider ballooning: The roles of thermals vs. the vertical windspeed gradient in becoming airborne. *Oecologia*, 84, 164–168.
- Gressitt JL (1965) Biogeography and ecology of land

- arthropods of Antarctica. In: Biogeography and Ecology in Antarctica (eds van Miegheem J, van Oye P), pp. 431–490. Springer, Dordrecht.
- Henschel JR, Schneider J, Lubin YD (1995) Dispersal mechanisms of *Stegodyphus* (Eresida): Do they balloon? *Journal of Arachnology*, 23, 202–204.
- Hogg B, Daane K (2018) Aerial dispersal ability does not drive spider success in a crop landscape. *Ecological Entomology*, 43, 683–694.
- Horner NV (1975) Annual aerial dispersal of jumping spiders in Oklahoma (Araneae, Salticidae). *Journal of Arachnology*, 2, 101–105.
- Humphrey JAC (1987) Fluid mechanic constraints on spider ballooning. *Oecologia*, 73, 469–477.
- Jiang XF, Zhang L, Cheng YX, Luo LZ (2016) Research advances and perspectives on migration-induced mechanisms promoting outbreaks of major Lepidopteran insect pests in China. *Scientia Sinica Vitae*, 46, 565–572. (in Chinese with English abstract) [江幸福, 张蕾, 程云霞, 罗礼智 (2016) 中国主要鳞翅目农业害虫迁飞致灾机制研究与展望. *中国科学: 生命科学*, 46, 565–572.]
- Johnson C (1960) A basis for a general system of insect migration and dispersal by flight. *Nature*, 186, 348–350.
- Kokko H, López-Sepulcre A (2006) From individual dispersal to species ranges: Perspectives for a changing world. *Science*, 313, 789–791.
- Larrivé M, Buddle CM (2011) Ballooning propensity of canopy and understorey spiders in a mature temperate hardwood forest. *Ecological Entomology*, 36, 144–151.
- Lee VMJ, Kuntner M, Li DQ (2015) Ballooning behavior in the golden orbweb spider *Nephila pilipes* (Araneae: Nephilidae). *Frontiers in Ecology and Evolution*, 3, 1–5.
- Marc PA, Canard A, Ysnel F (1999) Spiders (Araneae) useful for pest limitation and bioindication. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 74, 229–273.
- Meijer J (1977) The immigration of spiders (Araneida) into a new polder. *Ecological Entomology*, 2, 81–90.
- Morley EL, Robert D (2018) Electric fields elicit ballooning in spiders. *Current Biology*, 28, 2324–2330.
- Murray J (1830) *Researches in Natural History*, 2nd edn. John Murray, London.
- Nielsen E (1932) *The Biology of Spiders*. Levin & Munksgaard, Copenhagen.
- Nyffeler M, Birkhofer K (2017) An estimated 400–800 million tons of prey are annually killed by the global spider community. *The Science of Nature*, 104, 30.
- Pearce S, Zalucki MP, Hassan E (2005) Spider ballooning in soybean and non-crop areas of southeast Queensland. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 105, 273–281.
- Postiglioni R, Aisenberg A, Carozzi A, Bidegaray-Batista L (2017) The dark side of ballooning: Nocturnal aerial dispersal in wolf spiders from the South American coastline. *Arachnology*, 17, 312–316.
- Qiao GX, Qin QL, Liang HB, Cao YZ, Xu GQ, Gao ZL, Xu WJ, Wu YQ, Li XJ, Zhao ZW, Cheng XY (2011) A new aphid-monitoring network system based on suction trapping and development of “green techniques” for aphid management. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 48, 1596–1601. (in Chinese with English abstract) [乔格侠, 秦启联, 梁红斌, 曹雅忠, 许国庆, 高占林, 徐伟钧, 武予清, 李学军, 赵章武, 成新跃 (2011) 蚜虫新型预警网络的构建及其绿色防控技术研究. *应用昆虫学报*, 48, 1596–1601.]
- Reling D, Taylor RAJ (1984) A collapsible tow net used for sampling arthropods by airplane. *Journal of Economic Entomology*, 77, 1615–1617.
- Reynolds AM, Bohan DA, Bell JR (2006) Ballooning dispersal in arthropod taxa with convergent behaviours: Dynamic properties of ballooning silk in turbulent flows. *Biology Letters*, 2, 371–373.
- Reynolds AM, Bohan DA, Bell JR (2007) Ballooning dispersal in arthropod taxa: Conditions at take-off. *Biology Letters*, 3, 237–240.
- Richter CJ (1970) Aerial dispersal in relation to habitat in eight wolf spider species (*Pardosa*, Araneae, Lycosidae). *Oecologia*, 5, 200–214.
- Salmon JT, Horner NV (1977) Aerial dispersion of spiders in North Central Texas. *Journal of Arachnology*, 5, 153–157.
- Schneider JM, Roos J, Lubin Y, Henschel JR (2001) Dispersal of *Stegodyphus dumicola* (Araneae, Eresidae): They do balloon after all! *Journal of Arachnology*, 29, 114–116.
- Sheldon KS, Zhao LH, Chuang A, Panayotova IN, Miller LA, Bourouiba L (2017) Revisiting the Physics of Spider Ballooning. *Women in Mathematical Biology*, 8, 163–178.
- Simonneau M, Courtial C, Pétilion J (2016) Phenological and meteorological determinants of spider ballooning in an agricultural landscape. *Comptes Rendus Biologies*, 339, 408–416.
- Song DX (1983) Ballooning spiders over the East China Sea. *Chinese Journal of Zoology*, 18(3), 50. (in Chinese) [宋大祥 (1983) 东海空空的飞航蜘蛛. *动物学杂志*, 18(3), 50.]
- Stevens T, Zhao LH, Courtney R, Zhang W, Miller L (2019) Flying spiders: Effects of the dragline length and the spider mass in free-fall. *Proceedings of ASME-JSME-KSME 2019 8th Joint Fluids Engineering Conference*, July 28–August 1, 2019, San Francisco.
- Sunderland KD, Fraser AM, Dixon AFG (1986) Distribution of linyphiid spiders in relation to capture of prey in cereal fields. *Pedobiologia*, 29, 367–375.
- Suter RB (1991) Ballooning in spiders: Results of wind tunnel experiments. *Ethology Ecology & Evolution*, 3, 13–25.
- Suter RB (1999) An aerial lottery, the physics of ballooning in a chaotic atmosphere. *Journal of Arachnology*, 27, 281–293.
- Szymkowiak P, Górski G, Bajerlein D (2007) Passive dispersal in arachnids. *Biological Letters*, 44, 75–101.
- Thomas CFG (1996) Modeling aerial dispersal of linyphiid

- spiders. *Aspects of Applied Biology*, 46, 217–222.
- Thomas CFG, Jepson PC (1999) Differential aerial dispersal of linyphiid spiders from a grass and a cereal field. *Journal of Arachnology*, 27, 294–300.
- Thomas CFG, Brain P, Jepson PC (2003) Aerial activity of linyphiid spiders: Modelling dispersal distances from meteorology and behaviour. *Journal of Applied Ecology*, 40, 912–927.
- Thorbek P, Topping CJ, Sunderland KD (2002) Validation of a simple method for monitoring aerial activity of spiders. *Journal of Arachnology*, 30, 57–64.
- Toft S (1995) Two functions of gossamer dispersal in spiders? In: *Arthropod Natural Enemies in Arable Land I: Density, Spatial Heterogeneity and Dispersal* (eds Toft S, Riedel W), pp. 257–268. Aarhus University Press, Århus, Denmark.
- Tolbert WW (1977) Aerial dispersal behavior of two orb weaving spiders. *Psyche*, 84, 13–27.
- Topping CJ, Sunderland KD, Bewsey J (1992) A large improved rotary trap for sampling aerial invertebrates. *Annals of Applied Biology*, 121, 707–714.
- Topping CJ, Sunderland KD (1995) Methods for monitoring aerial dispersal by spiders. In: *Arthropod Natural Enemies in Arable Land I: Density, Spatial Heterogeneity and Dispersal* (eds Toft S, Riedel W), pp. 245–256. Aarhus University Press, Århus, Denmark.
- van Wingerden WKRE, Vugts HF (1974) Factors influencing aeronautic behaviour of spiders. *Bulletin of the British Arachnology Society*, 3, 6–10.
- Vugts HF, van Wingerden WKRE (1976) Meteorological aspects of aeronautic behavior of spiders. *Oikos*, 27, 433–444.
- Walter A, Bliss P, Moritz RFA (2005) The wasp spider *Argiope bruennichi* (Arachnida, Araneidae): Ballooning is not an obligate life history phase. *Journal of Arachnology*, 33, 516–522.
- Wang YN, Sun J, Yang WM (2020) A review on dispersal behavior of small mammals. *Journal of Zhejiang Normal University (Natural Sciences)*, 43, 66–71. (in Chinese with English abstract) [王艳妮, 孙佼, 杨文敏 (2020) 小型哺乳动物的扩散行为研究进展. *浙江师范大学学报(自然科学版)*, 43, 66–71.]
- Weyman GS (1993) A review of the possible causative factors and significance of ballooning in spiders. *Ethology Ecology & Evolution*, 5, 279–291.
- Weyman GS, Sunderland KD, Fenlon JS (1994) The effect of food deprivation on aeronautic dispersal behaviour (ballooning) in *Erigone* spp. spiders. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 73, 121–126.
- Weyman GS, Jepson PC, Sunderland KD (1995) Do seasonal changes in numbers of aerially dispersing spiders reflect population density on the ground or variation in ballooning motivation? *Oecologia*, 101, 487–493.
- Weyman GS, Sunderland KD, Jepson PC (2002) A review of the evolution and mechanisms of ballooning by spiders inhabiting arable farmland. *Ethology Ecology & Evolution*, 14, 307–326.
- Wickler W, Seibt U (1986) Aerial dispersal by ballooning in adult *Stegodyphus mimosarum*. *Naturwissenschaften*, 73, 628–629.
- Wilson CTR (1903) Atmospheric electricity. *Nature*, 68, 102–104.
- Woolley C, Thomas C, Hutchings L, Goodacre S, Hewitt G, Brooks S (2007) A novel trap to capture ballooning spiders. *Journal of Arachnology*, 35, 307–312.
- Woolley C, Thomas CFG, Blackshaw RP, Goodacre SL (2016) Aerial dispersal activity of spiders sampled from farmland in southern England. *Journal of Arachnology*, 44, 347–358.
- Yeagen KV (1975) Factors influencing the aerial dispersal of spiders (Arachnida: Araneida). *Journal of the Kansas Entomological Society*, 48, 403–408.
- Zhang SH (2009) *College Physics: Mechanics, Electricity and Magnetism*, 3rd edn. Tsinghua University Press, Beijing. (in Chinese) [张三慧 (2009) *大学物理学: 力学、电磁学(第3版)*. 清华大学出版社, 北京.]
- Zhao L, Panayotova IN, Chuang A, Sheldon KS, Bourouiba L, Miller LA (2017) Flying spiders: Simulating and modeling the dynamics of ballooning. *Women in Mathematical Biology*, 8, 179–210.
- Zheng G, Li XJ, Wang SX, Chen Q, Xu B, Xing X (2011) Community composition and its characteristics of ballooning spiders in east Liaoning Province of Northeast China. *Chinese Journal of Ecology*, 30, 4044. (in Chinese with English abstract) [郑国, 李学军, 王淑贤, 陈强, 许彪, 邢星 (2011) 辽宁东部地区飞航蜘蛛的群落组成及特征. *生态学杂志*, 30, 40–44.]
- Zhou Y, Zhang HW, Wu KM (2020) Frequency of migration of agricultural pests across the Bohai Sea in northern China and a control strategy for these species. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 57, 233–243. (in Chinese with English abstract) [周燕, 张浩文, 吴孔明 (2020) 农业害虫跨越渤海的迁飞规律与控制策略. *应用昆虫学报*, 57, 233–243.]

(责任编辑: 黄晓磊 责任编辑: 周玉荣)



•综述•

## 海洋生境制图研究进展：概念、方法与应用

胡文佳<sup>1,3</sup>, 周秋麟<sup>1</sup>, 陈彬<sup>1,3\*</sup>, 杨圣云<sup>2</sup>, 肖佳媚<sup>2</sup>, 杜建国<sup>ID 1,3</sup>, 黄浩<sup>1,3</sup>, 俞炜炜<sup>1,3</sup>, 马志远<sup>1,3</sup>

1. 自然资源部第三海洋研究所, 福建厦门 361005; 2. 厦门大学海洋与地球学院, 福建厦门 361005; 3. 福建省海洋生态保护与修复重点实验室, 福建厦门 361005

**摘要:** 基于生态系统的海洋管理采用生态边界而非行政边界来指导管理实践, 海洋生境制图旨在探寻海洋环境与生物群落/物种的分布规律, 从而为生物多样性保护和海洋空间规划等管理行动提供可以依循的生态边界。海洋生境制图是科研监测数据通往管理决策应用的有效途径, 近年来已成为海洋生态保护与管理领域的国际研究热点, 但我国对于海洋生境制图的研究才刚刚起步。本文对海洋生境制图的国内外研究进展进行了综述, 介绍了海洋生境制图的定义和内涵, 明确了海洋生境制图的步骤及其在生态系统管理中的应用; 系统阐述了海洋生境制图的主要研究方法, 从生境分类方案、生境分区和生态特征描述等方面对海洋生境制图的研究过程及采用的分析方法进行了总结; 全面梳理了国内外的代表性海洋生境制图研究案例, 对各国已开发的海洋生境分类分区体系进行了对比和评述, 总结了共性特征; 最后提出研究建议, 对我国开展海洋生境制图研究的前景进行展望, 以期为我国海洋生态空间管理工作提供科学依据和参考。

**关键词:** 生境制图; 海洋空间规划; 生境分类; 生态分区

胡文佳, 周秋麟, 陈彬, 杨圣云, 肖佳媚, 杜建国, 黄浩, 俞炜炜, 马志远 (2021) 海洋生境制图研究进展: 概念、方法与应用. 生物多样性, 29, 531–544. doi: 10.17520/biods.2020176.

Hu WJ, Zhou QL, Chen B, Yang SY, Xiao JM, Du JG, Huang H, Yu WW, Ma ZY (2021) Progress in marine habitat mapping: Concept, methods, and applications. Biodiversity Science, 29, 531–544. doi: 10.17520/biods.2020176.

### Progress in marine habitat mapping: Concept, methods, and applications

Wenjia Hu<sup>1,3</sup>, Qiulin Zhou<sup>1</sup>, Bin Chen<sup>1,3\*</sup>, Shengyun Yang<sup>2</sup>, Jiamei Xiao<sup>2</sup>, Jianguo Du<sup>ID 1,3</sup>, Hao Huang<sup>1,3</sup>, Weiwei Yu<sup>1,3</sup>, Zhiyuan Ma<sup>1,3</sup>

1 Third Institute of Oceanography, Ministry of Natural Resources, Xiamen, Fujian 361005

2 College of Oceanic and Earth, Xiamen University, Xiamen, Fujian 361005

3 Fujian Provincial Key Laboratory of Marine Ecological Conservation and Restoration, Xiamen, Fujian 361005

#### ABSTRACT

**Context:** The ecological boundaries rather than the administrative boundaries are adopted in the Marine Ecosystem-Based Management (MEBM) guide to management practices. Marine habitat mapping aims to explore the distribution patterns of the marine environment, biomes, and species. This provides ecological boundaries for management actions like biodiversity conservation and marine spatial planning.

**Aims:** Marine habitat mapping is an effective approach in using monitoring data for decision-making, which has become popular for research focused on marine ecosystem conservation and management. However, marine habitat mapping has only just begun in China. This article aims at reviewing domestic and foreign research progress of marine habitat mapping.

**Progresses:** First, we explain the definition and connotation of marine habitat mapping. Then, we clarify the steps of marine habitat mapping and its applications for ecosystem-based management. The methods for marine habitat mapping were systematically summarized based on the aspects of habitat classification scheme, ecoregion delineation, and characteristics descriptions. Furthermore, we summarize the representative marine habitat mapping cases. By comparing the marine habitat mapping systems developed by different countries/regions, we proposed common

收稿日期: 2020-04-29; 接受日期: 2020-08-18

基金项目: 科技部国家重点研发计划(2018YFC0507205; 2017YFC0506105)和国家自然科学基金(41906127; 42076163)

\* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: chenbin@tio.org.cn

characteristics across different systems. Finally, we present suggestions in interpreting the prospects of marine habitat mapping applications in China, providing scientific basis for China's marine ecological spatial management.

**Key words:** habitat mapping; marine spatial planning; habitat classification; ecological regions

生态系统是植物、动物、微生物群落及其生存环境作为一个生态单位交互作用形成的动态复合体(Cropper, 1993)。在一定海域内,海洋生物群落与周围环境相互作用构成了具有相对稳定功能并能自我调控的生态单元,其中在特定时空尺度上可通过非生物特征和其中的生物聚落来区分的空间称为生境(ICES, 2005)。海洋生境制图(marine habitat mapping)研究能够揭示海洋环境和海洋生物群落的地理分异规律,划定不同尺度的海洋生物地理区,同时识别各类生境之间空间、时间的分界,以及它们相互之间的联系。

为推动海洋重要物种、生物群落、典型生态系统和渔业资源的保护与恢复,以及海洋生态系统健康与风险的科学评估、监控和管理,需要解决海洋生态系统类型重叠、生物群落空间分布不明、管理边界不确定等问题(Gray, 1997; Bland et al, 2017),海洋生境制图在这方面为科研监测数据通往管理决策应用提供了有效的途径和工具。但海洋生境制图研究的发展滞后于陆地同类研究,仅有约5%–10%的全球海底生境以与陆地研究近似的分辨率绘制(Wright & Heyman, 2008),此外,海洋生态系统的描述程度也较低,据估计陆地未知生境的比例约为17%,而在海洋领域则约为40% (European Commission, 2007)。因此,国际海洋考察理事会(International Council for the Exploration of the Sea, ICES)发布的《海洋战略框架指令》(Marine Strategy Framework Directive)基于底栖生境保护、海洋空间规划、人类活动对海洋影响的空间估算等管理行动的迫切需求,已将海洋生境地图列为海洋管理和研究中必不可少的项目(Strong et al, 2019)。目前,国际上已形成从全球尺度到国家区域尺度的多种海洋生境分类方案和分区地图(Connor et al, 2004; Spalding et al, 2007; UNESCO, 2009; FGDC, 2012; Populus et al, 2017),在各国的生物多样性保护和海洋国土空间管理中发挥了关键作用,但我国鲜有这方面的研究探索。

为掌握我国海洋生态系统现状、支撑空间化的海洋生态保护与管理行动,需要开展海洋生境制图

研究,从而科学确定海洋生态单元的独立空间,明确各类生态单元的主导生态特征和生物资源。长期以来,我国在各类海洋专项调查中获取了大量的观测数据,但缺乏有效工具将不同的海洋生物和环境观测数据进行科学的整合评估,实现从科学调查到管理实践的衔接。通过开展海洋生境制图研究,能够对调查获取的海量数据进行系统整理及信息可视化,从而促进对海洋珍稀物种、关键生物群落和重要生态系统的监测、评估和保护的科学认知,推进以生态系统为基础的自然资源管理。因此,本文对海洋生境制图的国内外研究进展进行综述,对海洋生境制图的定义和步骤进行介绍,系统阐述海洋生境制图的主要研究方法,总结各国已开发的海洋生境分类体系和案例,最后提出未来的研究方向,以为我国开展海洋生境分类制图的相关工作提供科学依据与参考。

## 1 海洋生境制图的定义与步骤

### 1.1 海洋生境制图的定义和内涵

整合海洋生物和环境等生境信息,辅以遥感技术和空间分析手段,将所收集的数据解释并转换为有生态意义的地图的过程被称为海洋生境制图,其已成为国际上通用的生态系统管理工具之一(Ball et al, 2006)。国际上对海洋生境制图尚没有公认的定义,这可能是由于相关研究的目的各不相同,不同环境和生物要素分布特征的区别决定了生境制图的具体内容及其展现形式的差异(Diaz et al, 2004)。在欧盟的海洋生境制图计划中,海洋生境制图被定义为“绘制生境的分布和范围,以形成完整覆盖海底并显示相邻生境间的清晰分隔边界的地图”(Buhl-Mortensen et al, 2015a),目前该定义的采用程度相对较高。

从字面定义看,海洋生境制图的目标在于区分海洋生境的边界,但在看似简单的边界中内含海洋生物和环境分布规律的复杂信息,将生态系统组分与空间地理格局进行了紧密的联系。在生态系统中,物种沿环境梯度分布,物种之间的相互作用(捕食、共栖、共生和竞争等)导致一定环境条件下某些物种



类别同时出现, 从而形成生物群落, 因此生物群落的空间分布格局往往也与环境梯度密切相关(Gray, 1997)。海洋生境制图通过将环境因子和生物信息(例如, 水深、地形、底质、水动力、生物群落组成等)划入不同的生境类别, 假定每个类别都与独特的非生物条件和可识别的生物群落相关联, 由此产生具备环境或生态意义的空间单元(Strong et al, 2019)。海洋生境制图基于生态系统的理论, 从海洋生态系统的整体性和连通性出发, 关注生物潜在分布、结构特征和生态问题均相似的生态空间单元。

## 1.2 海洋生境制图的步骤及其应用

生态系统管理的特点是采用物种、群落或生态系统分布的生态边界来指导海洋管理, 而不是行政或政治边界(McLeod et al, 2005; Crowder & Norse, 2008; Katsanevakis et al, 2011)。在海洋中, 由于水体的覆盖使得管理者无法直接观察和确定生态边界, 故需通过海洋生境制图来标记并向管理者直观展示这些生境的空间分布(Mumby & Harborne, 1999)。

海洋生境制图通过在特定的分类系统内进行分区绘制来识别空间单元, 并在特定尺度下以适当的比例表征生态空间单元, 一般包括三个步骤: (1) 数据收集。除文献资料数据外, 通常还包括两类主要数据集: 全覆盖的多变量空间数据集; 底质或生物群落的站位记录数据集(Buhl-Mortensen et al, 2015b)。(2) 针对研究或应用目标提出生境分类方案(habitat classification scheme)。生境分类方案提供了一个结构化的框架, 旨在借助归类过程将具有不同空间比例尺、单位和格式的环境与生物信息统一至具有生态意义的决策节点, 集成为最终的成果(Costello, 2009)。(3) 生境分区及特征描述。在生境分类的框架下通过各种技术方法将收集的文献资料数据、离散样本数据和连续变量数据分割为生态相关的空间单元, 从而生成海洋生境地图, 并对划分出的空间单元内的环境生物特征及其生态意义予以定义和描述(Strong et al, 2019)。海洋生境地图的形式可以是生物地理分区图、底栖物种或群落分布图、典型生态系统分布图等。海洋生境制图的根本目的是寻找物种、群落或生态系统分布的生态边界, 在这三个步骤中, 生境分类方案和生境分区及特征描述是海洋生境制图的核心内容, 前者是后者的依据, 后者是前者的产品(Strong et al, 2019), 在部分研究中, 这两者有时会同时进行。

在基于生态系统的海洋管理过程中, 海洋生境制图及其相关工作往往位于最底层的阶段, 为其上的各种决策和行动提供最基础的支持(Keefe et al, 2008; Cogan et al, 2009) (图1)。例如, 在全球尺度上海洋生境制图的代表性示例包括全球大洋和深海海底生物地理分类(UNESCO, 2009)和沿海大陆架“世界海洋生态区”(Spalding et al, 2007)等, 在这些分区框架下, 可以使用统一的生态边界和分区来支持特定的管理活动(ICES, 2008; Schiele et al, 2015)。经研究和实践, 海洋生境制图可为解决以下应用需求提供关键支持: (1) 海洋空间规划, 包括管理实践的有效性评估及其在保护生物多样性中的作用; (2) 生物多样性和海洋生态系统健康评估; (3) 敏感生态系统(深海珊瑚、海山、北极等)以及珍稀或资料匮乏物种的保护; (4) 了解生态系统产品和服务对社会经济的作用并预测人类活动的影响; (5) 沿海栖息地对资源物种种群动态的作用; (6) 风能、潮汐能和波能等可再生能源的开发对海洋生境和生物区系的影响; (7) 沿海地区污染物、富营养化和栖息地变化对人口和社区的影响; (8) 捕捞对海洋生态系统的影响; (9) 气候变化过程和影响预测; (10) 外来种和入侵种对生态系统的影响以及与气候变化过程的相互作用(McGowan et al, 2013; Malcolm et al, 2016; Thiault et al, 2020; Ware & Downie, 2020)。

## 2 海洋生境制图的方法

### 2.1 海洋生境分类方案

#### 2.1.1 海洋生境分类方案的内容

海洋生境制图的过程和最终结果取决于具体的生境分类方案, Robinson和Levings (1995)将生境分类方案定义为识别、划定和描述具有不同生物组合(群落或物种)的生境的指南。国际上针对海洋生境分类方案已进行了不同程度的研究和探索, 目前已有的大部分生境分类方案具有层次结构, 其中普遍混合了地貌和生物的信息。

生境分类方案的具体内容与制图的空间范围和精度有关, 选择恰当的目标和空间尺度十分重要, 这决定了生境分类方案需采用哪些生境信息, 类型细分到什么层次。在较高级别的分类中, 尺度和类型都较粗略, 而在较低的级别上, 分类则更趋向生物学属性等更精细的分类(TFMPA ANZECC, 2000)。总体来看, 物理、化学和生物信息的相对重

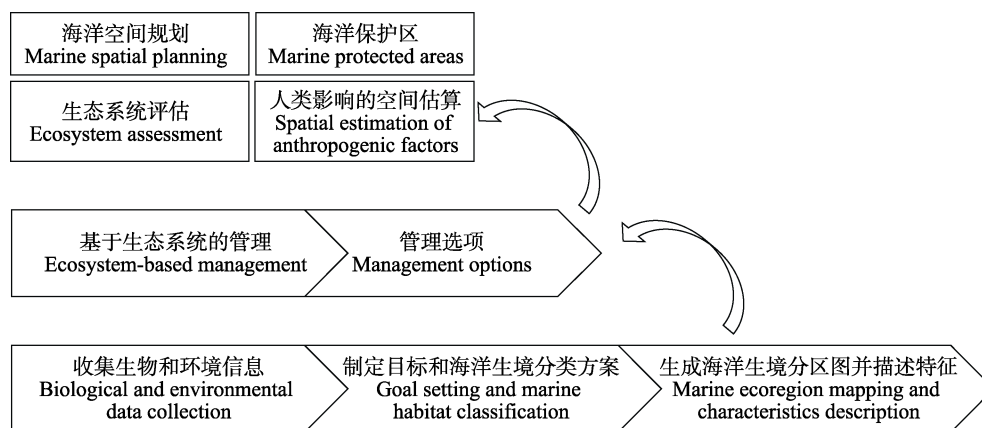


图1 海洋生境制图及应用步骤

Fig. 1 Stages of marine habitat mapping and application

要性会直接体现到生境单元分类的最终结果上，其中物理信息通常与分类层次结构的上层相关联，往往基于水动力模型和数字高程模型的大尺度低分辨率数据进行分类。层次结构的较低级别可能描述了生物群落和单个物种分布，这需要生物数据并且通常应用于更小的尺度。由于生物数据的不足，某些生境分类方案纯粹基于海底的物理和环境特征，在假设非生物特征与生物群落分布之间具备相关性的前提下，它们被用作生境的替代(Brown et al, 2011; Huang et al, 2011)。但也有研究指出，在仅采用非生物因子进行生境分类的情况下，只能解释30%以下的生物群落相似性，生境分类的误差在20%–62%之间，因此需要通过适当规模的生物学调查对这类生境制图结果进行校准(Stevens & Connolly, 2004; Ramos et al, 2017)。

### 2.1.2 海洋生境分类的因子选择

过去海洋生境制图的发展滞后于陆地同类研究，这与海洋调查采样的难度有关。近几十年来，随着科技的发展海洋环境和生物的采样技术取得了长足的进步，人类对海洋的监测已往更大的尺度和更高的空间分辨率发展，制定海洋生境分类方案时所能获取的驱动因子信息越来越多(Boswarva et al, 2018)。目前海洋生境制图的采样方式可以分为四大类：(1)声学、声呐技术；(2)光学遥感；(3)水下摄影录像；(4)沉积物和生物采样(Harris & Baker, 2020)。其中声呐技术主要用于水下地形探测，可获取水深、地形等因子的数据；光学遥感技术通过收集浅表海洋环境的光谱和影像信息，可获取海表叶绿素、海温等因子的时空分布；水下摄影录像技术

用于收集水下静态或动态图像，可直接对海底底质和动植物分布进行观测和记录；沉积物和生物采样获得的样本可用于判断沉积物特性(例如粒径大小、矿物类型等)和生物物种分类，这些因子的确切信息仅能通过实体样本获取。

虽然技术的进步驱动着海洋生境制图的进化，但生境分类方案设计、空间分辨率和绘制尺度仍应基于科学的需求(Cogan et al, 2009)，而非盲目追求更高的精度或者更复杂的体系。目前人们尚无法对所有海洋生物的存在及其空间分布具备完全精确的了解，难以绘制出海洋的真实生境地图。但是，使用已有的数据信息和已知的生物环境关系，推测并大致区分生物和生态系统可能的空间分布是可行的(Harris & Baker, 2020)。所以，从生态系统管理的目标出发，选择适当的驱动因子和分辨率，用最合理的分类对生境进行清晰的表征，才能够实现海洋生境制图的高效应用。

因此，在实际应用中，虽然目前已提出了很多复杂的生境分类方案，但各研究机构或政府部门往往根据各自的区域特色和不同研究尺度选择主导生物环境因子来进行分类(Carey et al, 2015; Livingstone et al, 2018)，以确保生境制图的可操作性和实用性。在已有的各种生境分类中，最主要的依据包括地理隔离、水深和地形，或遥感和海洋学数据(Longhurst, 2007; Oliver & Irwin, 2008; Silvia et al, 2013; Bailey, 2014)，有的研究则同时采用了海底和水体变量(Harris & Whiteway, 2009)，而在中小尺度上，底栖生物、大型藻类等生物调查数据可用于对生境类型的细化、验证和描述(Fontaine et al, 2015;

Ramos et al, 2017)。鉴于海洋环境和生物数据的获取难度, 为保证制图和分区结果具备足够的科学依据, 主导因子的选择可结合生物多样性分布和物种生态位研究的结论来确定(Vassallo et al, 2018), 例如有研究表明全球海洋生物的综合分布主要取决于3个关键驱动因子: 水深、海温和光照强度(Gagne et al, 2020)。当然, 在有些尺度上溶解氧、底质等可能也是重要因素(Mittermayr et al, 2020)。在数据有限的情况下, 这些因子可以作为制定生境分类方案时的优先选择。

## 2.2 海洋生境分区和特征描述方法

在确定生境制图所采纳的分类方案和驱动因子后, 需对各类因子进行数据分析与评估, 从而根据分类方案将海洋空间划分为管理所需的分区。目前已有多项研究将全球海岸带、大陆架、深海和大洋生境进行分区(表1), 方法主要有三类: (1)以文献资料或调查结果获取的单一环境因子为主导要素进行直接分区; (2)专家咨询法(德尔菲法); (3)多元聚类分析法。其中后两类主要用于决定综合生物环境因子下的分区, 在信息模糊或者难以进行直接采样的情形下(例如深海)专家咨询法具有较大的优势, 但比起专家咨询法可能具备的主观认知限制, 目前公认最全面和最客观的分区方法是多元聚类分析法。数据聚类技术能够将相似的点、图斑或对象集进行分组, 旨在将大型数据集划分为包含具有共同特征元素的较小聚类, 因此十分适用于生物/生态分区研究(Grant et al, 2006; Brown et al, 2011)。在多元空间聚类分析法中, 近年来得到最广泛应用的方法为K-均值聚类法(K-means clustering) (Livingstone et al, 2018)。K-均值聚类将数据(n)划分为多个预设聚类(k), 同一个聚类内的数据点(在多元空间中)彼此之间的相似性比其他聚类中的点更高, 从而实现海洋生境制图中多个生物环境因子的聚类分区。伴随着海洋数据信息获取技术的发展, 这可能会成为未来的主流分区方法。

在分区完成后, 需对分区或分区内的生境单元特征进行描述。分区的大小和空间分辨率决定了能够在生境地图上展示出哪些物理或生态特征, 以及多少生态异质性。分区或生境单元内往往镶嵌或混合了各种生物环境因子类型, 在描述过程中通常根据优势类别来标记空间单位, 并附加相关次要生境的信息作为修饰因子。特征描述方式主要有两种: (1)

采用统计图表对分区或生境单元内各类因子的范围取值进行表征(Ramos et al, 2017; de la Hoz et al, 2018); (2)建立生境名称代码表, 将特征描述信息与代码进行一一对应, 从而使用唯一的标识符表征特定的生境信息, 例如群落构成、物种多样性、相对丰度等(Sotheran et al, 2014; Carey et al, 2015; Bekkby et al, 2017)。前者适用于对大范围分区的环境变量或特征信息进行直观的标示, 后者适用于对复杂的生境分类因子进行标准化描述。

## 3 国内外海洋生境制图研究案例

### 3.1 国外研究案例

目前国际上较为成熟的海洋生境制图方案包括两个全球性的大洋分区, 以及美国、加拿大、英国及爱尔兰、欧盟、波罗的海、澳大利亚等各个国家或区域开发的海洋生境分类方案及制图产品, 其中部分国家/地区的海洋生境分类方案中包括了海岸带分类, 在此对代表性的海洋生境分类和区划体系进行归纳和介绍。

#### 3.1.1 全球海洋生境分区图

全球性的海洋生境制图案例以“世界海洋生态区系统”(Marine Ecoregions of the World, MEOW)和“全球大洋和深海海底生物地理分类”(Global Open Oceans and Deep Seabed: Biogeographic Classification, GOODS)为代表, 分别对全球的近岸和深海进行了全面的分区绘制。

2007年, 大自然保护协会(The Nature Conservancy, TNC)和世界自然基金会(World Wildlife Fund, WWF)完善并提出了全球的海洋生态分区, 以提供一个全面的近岸(至水深200 m)世界海洋生态区系统(Spalding et al, 2007)。为保证该系统兼容已有的国家或地区分类体系, 其组织架构采用了网络层次方法, 以便于开展多尺度分析。在该系统内, 全球海岸带和大陆架水域被划分成由12个生物带(realm)、62个生物省(province)和232个生态区(ecoregion)构成的网络系统。其主要分区依据为海岸带和大陆架水域的底栖及水层生物, 分区信息来源包括期刊杂志、非政府组织报告、政府出版物等。生物带分区的驱动因子包括水温、大时间和空间尺度的地理隔离以及底栖生物亲缘关系; 生物省分区的驱动因子包括地形特征(孤立的岛屿、大陆架系统、半封闭海洋)、水文学特征(海流、上升流、海

表1 全球海洋生境分区研究及方法总结(修改自Zhao &amp; Costello, 2019)

Table 1 Global marine habitat classifications and methods (Modified from Zhao &amp; Costello, 2019)

产品 Product	方法 Methodology	采用的数据和信息 Utilized data and information	来源 Sources
大洋生物地理边界图 Pelagic biogeography boundaries	专家意见 Expert opinion	文献资料 Previous literature	van der Spoel, 1994
大海洋生态系内的渔业区划 Fishery regions in Large Marine Ecosystems	现有文献整合 Synthesizing previous work	大海洋生态系和出版物 Large Marine Ecosystem and publications	Watson et al, 2003
大洋表层生态分区(不包括海岸带) Surface pelagic zones, not coastal	专家意见 Expert opinion	海洋水色和理化数据 Ocean color and physio-chemical data	Longhurst, 2007
世界海洋生态区系统 Coastal marine ecoregions of the world	专家意见 Expert opinion	已有的各区域的海岸带分区的综合资料 Previous regional coastal mapping	Spalding et al, 2007
基于叶绿素 $a$ 的海洋中上层生物群落分类分区 Classification of biomes based on chlorophyll- $a$ in pelagic ocean	层次聚类分析 Hierarchical cluster analysis	月均叶绿素 $a$ Mean monthly chlorophyll- $a$ content	Hardman-Mountford et al, 2008
全球海洋生物地理省分区 Global ocean biogeographic provinces	多元聚类分析 Multivariate cluster analysis	MODIS/Aqua衍生的海表温度和海洋水色数据 Sea surface temperature and ocean color from MODIS/Aqua reprocessing	Oliver & Irwin, 2008
全球大洋和深海海底分区 Global open oceans and deep seabed classification	专家意见 Expert opinion	现有研究的综述 Review of previous studies	UNESCO, 2009
为全球公海海洋保护区设计的海洋底栖生境图 Global benthic seascapes for high seas marine protected areas	多元分析 Multivariate analysis	水深、斜坡、初级生产力、沉积物厚度、底层温度、底层溶解氧 Depth, slope, net primary productivity, sediment thickness, bottom temperature, and bottom dissolved oxygen	Harris & Whiteway, 2009
全球深海(> 800 m)生物省分区 Biogeographic provinces for deep ocean floor (> 800 m)	专家意见 Expert opinion	指示深海生物分布的理化变量 Physical and chemical variables indicating organism distribution at the deep-sea floor	Watling et al, 2013
大洋浮游生物多样性热点区 Oceanic phytoplankton hotspot regions	Shannon熵值法 Shannon entropy	海洋水色遥感 Remote sensing of ocean color	Silvia et al, 2013
大洋生态区 Ecoregions of ocean	表层海流分带 Sea surface currents classification	海流, 包括水温、盐度和上升流 Ocean currents, including temperature, salinity, and upwellings	Bailey, 2014
海洋动植物的生物地理带分区 Biogeographic realms of marine animals and flora	物种出现数据的标准化聚类分析 Standardized cluster analysis of species occurrence data	中上层和底栖生物分布数据 Pelagic and benthic species distribution data	Costello et al, 2017
海洋水体的三维生态单元分区 Three-dimensional ecological marine units	K-均值聚类分析 K-means clustering analysis	水温、盐度、溶解氧、硝酸盐、磷酸盐和硅酸盐的三维环境变量 Three-dimensional environmental variables of temperature, salinity, oxygen, nitrate, phosphate, and silicate	Sayre et al, 2017
全球大洋中层生物地球化学分区 Global mesopelagic biogeochemical provinces	多元聚类分析和边界频次 Multivariate cluster analysis and boundary frequency	世界大洋地图的中层环境数据 Mesopelagic environmental data from World Ocean Atlas	Reygondeau et al, 2018
世界海洋生态系统聚类分区 Clustered marine ecosystems of the world ocean	主成分分析和K-均值聚类分析 Principal component analysis and K-means clustering analysis	20项海洋环境变量 20 environmental variables	Zhao et al, 2020

冰)及地球化学影响(大尺度的营养盐浓度和盐度);生态区分区的驱动因子主要为局部地区占优势的生物地理胁迫因子,包括隔离程度、上升流、营养盐输入、淡水通量、水温、海冰、沉积物、海流和水深等。目前,已有部分国际生物保护组织(如,TNC和WWF)把MEOW系统划定的海洋生态区作为保护管理工作的规划单元,一些极具影响力的研

究成果也已采纳MEOW分区用于全球海洋保护区的保护成效评估、人类活动对世界海洋的影响评估、典型海洋生态系统的风险评估和管理对策研究等(Beck et al, 2011; Edgar et al, 2014; Halpern et al, 2015)。

2009年,联合国科教文组织出版了《全球大洋和深海海底生物地理分类》报告,首次尝试将全球

的开阔大洋和深海海底划分为不同的生物地理区域。此分类是由多学科专家组提出的, 报告将世界海洋细分为30个生物省的水体分区, 跨越3大深度(800–3,500 m, 3,500–6,500 m, >6,500 m)38个生物省(14个次深海区、14个深渊区和10个超深渊区)的底栖生物分区, 以及10个热液喷口区。报告指出, 这套生物分区方案旨在利用底层和水体环境的地球物理和环境特征来识别具有相似生境和生物群落特征的同质化区域, 其前提在于对生物分布和环境关系的假设(UNESCO, 2009)。为提高其准确性, 未来对海洋生物地理分类方案的改进还需依赖生物等各方面信息资料的继续补充, 这些资料最终可为描述代表性海洋动植物区系的全球格局提供基础, 从而帮助人类了解海洋物种和栖息地的分布, 以便进行科学的研究、保护和管理(Watling et al, 2013)。

### 3.1.2 国家海洋生境制图方案

从21世纪初开始, 美国、加拿大、澳大利亚、英国和爱尔兰等国相继提出了国家层面的海洋生境分类制图方案, 根据各国的海洋生态系统特点, 它们的分类体系和制图应用各有特色:

(1)美国海岸/海洋生态分类标准(Coastal and Marine Ecological Classification Standard, CMECS)(FGDC, 2012)。在21世纪初, 美国国家海洋和大气管理局曾提出两个河口海洋生境分类系统, 以满足自然资源管理者和科学家对识别和管理海洋生态系统需要的统一分类标准和语言(Allee et al, 2000; Madden & Grossman, 2004)。此后, 在上述标准基础上修订形成了目前美国所采用的海岸/海洋生态分类标准。其框架由水域环境和生物地理环境两大基本环境背景(settings)构成, 包括水体、地形地貌、底质、生物四个具体组分(components), 组合形成若干个嵌套级别的分类。CMECS框架的设计适用于各种空间尺度, 并可用于河口、海岸和开阔大洋系统的沿海、底栖和中上层分区。在CMECS框架中还提出了修饰因子概念(modifier), 该因子本身位于分类层次之外, 但能够提供各分类的其他相关信息, 一般包括底质、水质特征、物理属性、生物学属性等。修饰因子在生境单元和生态小区的水平上十分重要, 例如通常使用底质作为修饰因子来定义生境单元, 而描述植被或群落的空间分布斑块/密度的修饰因子是区分生态小区的重要特征。目前该分类标准已用于美国多个河口海湾区域的底栖生物栖息

地分布图绘制、生态系统服务和生态恢复评估等研究(Keefer et al, 2008; Carollo et al, 2013; Mittermayr et al, 2020)。

(2)加拿大海洋生境分类。加拿大为海洋保护规划提出了一套海洋生境分类体系, 研究范围包括北极、大西洋和太平洋区域截然不同的环境, 其目的在于以统一的分类识别区域内代表性的或独特的生境类型并划定其边界, 这是确定保护区位置和大小基本的前提。该体系基于5个分类级别, 分别代表海洋环境的“持续”和周期性反复出现的地球物理特征(Roff & Taylor, 2000)。在该体系中, 其出发点认为海洋群落的边界比陆地生态系统更具有动态性, 但仍有可能根据相对的“持续特征”来定义代表性群落, 这些“持续特征”的持续尺度大约在数百到数千年的时间。由于加拿大地理范围的特点, 其生境分类因子除了常见的海洋生物环境因子外, 还包括海冰覆盖率这一独特因子。该体系提出, 由于许多区域事实上缺乏海洋生物数据, 因此使用地球物理特征替代海洋群落的方法应被广泛采纳, 并且在某些情况下可能是唯一可行的方法, 而使用混合物理和生物学特征(例如指示种)反而可能是一些分类方案的弱点。

(3)澳大利亚生境分类数据库。澳大利亚早期使用澳大利亚海洋环境生物分区表进行生境分类, 其将环境分为大的单元(3,000–240,000 km<sup>2</sup>), 这些单元具有广泛的自然特征和影响整个生态系统功能的环境过程(IMCRA, 1998)。但IMCRA的空间分辨率过粗, 无法定义栖息地, 也无法发现群落的变化或损失。其后澳大利亚国家数据服务(Australian National Data Service)基于更高分辨率提出了澳大利亚海底生境分类方案, 并建立了“澳大利亚海洋地图”(SEAMAP)空间数据库。其中包括生物地理和水域两个维度, 以及水体、地貌、底质、生物四个组分(Butler et al, 2017), 这与美国和欧盟的生境分类体系具有相似之处, SEAMAP将澳大利亚近岸栖息地分为37类25,684个斑块。

(4)英国和爱尔兰海洋生境分类。联合自然保护委员会(Joint Nature Conservation Committee, JNCC)开发了一种海洋生境分类系统The Marine Habitat Classification for Britain and Ireland, 作为管理与保护英国和爱尔兰海洋栖息地的辅助工具(Connor et al, 2004)。该分类系统包括6个级别, 其顶层分类区

分为海洋、陆地和淡水系统,在高级层次中识别了影响生物群落结构的各种环境因素,包括底质、水层、暴露性、海洋学、水质和其他物理参数。其中水平梯度的底质和垂直梯度的水层似乎是决定群落分布的主要因素,这些也是最易记录和最可靠的属性,因此,底质和水层被认为适于构建较高级别的分类。而在较低级别的层次上,由群落生境和亚群落生境来定义(Parry, 2019)。通过对调查数据进行统计分析,将数据分组为具有相似特征的聚类,这是定义群落生境和亚群落生境的基础。群落生境由群落中存在和丰度均最“显著”的物种组合决定。亚群落生境是生物群落的进一步分类,并且使用相对不那么显著的物种来定义。通常在制图时,群落生境的规模至少为25 m<sup>2</sup>,大尺度上可覆盖若干平方公里。

### 3.1.3 区域海洋生境制图方案

区域性的海洋生境分类制图目前主要以欧洲地区为代表,其中包括一个泛欧洲区域的生境分类体系,以及以北欧海洋生境为特色的波罗的海生物群落和生境分类系统。

欧洲自然信息系统(the European Nature Information System, EUNIS)是由欧洲环境署开发的泛欧洲生境分类体系(Moss, 2008; Evans, 2012; Evans et al, 2014),其地理范围为欧洲大陆外的海洋,包括离岸岛屿以及欧盟成员国的群岛。EUNIS的海洋计划涵盖了从潮间带到深渊的整个海床,还包括一部分中上层生境。整个EUNIS生境大类大约有30个,其下包括若干小类,能支持对1 m<sup>2</sup>至100 m<sup>2</sup>的小尺度样本进行分类。近海的一些生境则被归类为“生境综合体”,涵盖生境的常见组合或镶嵌体,通常占地至少10 ha,例如包括潮间带、滩涂、盐沼和其他沿海生境的河口。EUNIS生境分类方案与美国CMECS标准的不同之处在于,EUNIS方案描述的生境类型以单一层次排列(而非互相嵌套),形成了海洋生境分类的6个级别。较高的级别关注物理特征,而较低的级别描述生境的生物成分。目前,该体系下已形成了泛欧洲的大尺度EUNIS海洋生境地图(EU SeaMap)(Cameron & Askew, 2011; Vasquez et al, 2015; Populus et al, 2017)以及其他各类地方生境地图(Bekkby et al, 2017),并实现了各尺度生境地图的在线发布和查询,是各个国家/地区的生境制图方案里数据应用产品最丰富的。

波罗的海生物群落和生境分类系统(HELCOM HUB)是波罗的海海洋环境保护委员会(Baltic Marine Environment Protection Commission-Helsinki Commission, HELCOM)为波罗的海海洋生物群落生境开发的综合分类系统(HELCOM, 2013a)。它起源于HELCOM ECNATURE红色清单项目(HELCOM, 1998),这是第一个基于底质类型和水深的波罗的海通用生境分类方案,其分类规则主要依靠专家判断,但不包括生物学分类标准。在2007年,HELCOM红色名录生物群落专家小组设定了更新红色名录分类系统的目标,从而将生物分类加入该方案。该项研究曾尝试直接将EUNIS应用于波罗的海地区,但发现该方案难以指示波罗的海本地海洋生境的生物和非生物特征(Galparsoro et al, 2012)。目前的HELCOM HUB与EUNIS兼容,并兼顾了波罗的海特有的海洋生物群落信息。HELCOM HUB主要关注底栖生境/生物群落,仅在分类系统的较高层次考虑水层环境,其中使用了光照穿透深度作为主要变量,这与传统的分类方案有所区别。HELCOM HUB为非生物和生物学分类标准提供了清晰的定量分类规则,目前该体系已被波罗的海国家广泛使用,例如被用作制定德国“北海和波罗的海受威胁栖息地类型红色名录”国家分类系统的基础(Finck et al, 2017),并被若干国家尺度的案例研究采纳(Schiele et al, 2014, 2015)。此外,HELCOM HUB还可以作为依据用于划分并评估海洋和沿海红色名录生物群落及生物群落复合体(HELCOM, 2013b)。

### 3.1.4 小结

综上所述,各个国家和研究机构目前提出的生境制图方案各有特色,说明任何用于生境制图的方法都取决于各主导团体的研究与管理目标。综合现有各项研究中的分类分区方法,我们总结了海洋生境的共性分异特征:海洋生境的基本分异规律包括水平梯度的底层分异、垂直梯度的水层分异和其他因子引起的局部或微域分异。水层分异决定了河口、海岸、大洋、深海等系统的分布,而底层分异决定了生物群落生境的水平分布范围。水平梯度和垂直梯度的分异构成了海洋生境在三维空间上的多样性,也是现有通行的多数海洋生境分类方案内具备的两大背景支柱。在这两大支柱的框架下,各分类方案根据管理目标的差异选择不同的环境/生

物驱动因子, 构成层级化或嵌套的分类方案并制定分区。

海洋生境分类方案是海洋生境制图的核心, 虽然在制定具体生境分类方案时应当因地制宜, 但为了保证方案的易用性和可操作性, 制定过程中仍应遵循一定的通用规则, 本文在总结全球、国家和区域海洋生境制图案例的基础上对海洋生境分类方案应具备的特征进行了归纳(表2)。

### 3.2 国内研究进展

自20世纪50年代以来, 我国开展了多次大规模的全国性海洋专项调查, 包括1958–1960年开展的全国海洋综合调查、20世纪80年代开展的全国海岸带和海涂资源综合调查、20世纪90年代开展的中国海岛资源综合调查、2000年后开展的我国近海海洋综合调查与评价等, 调查内容包括海洋水文、海洋

气象、海洋化学、海洋生物、海洋地质和社会经济等多项要素, 通过这些调查获取了宝贵的海洋观测数据记录, 形成了相关的图集、图志, 初步掌握了中国近海环境和生物要素的基本特征和变化规律。2010年后随着海洋科研调查水平的提升, 中国海洋调查的范围更是向大洋扩展。但以往的调查和图集成果仍然是以航次、学科为主题进行收集和产出, 缺乏成熟的标准化生境制图方案将这些不同来源、不同形式的观测数据进行系统整合和分区分类绘制, 从而科学确定海洋生态单元边界、形成现代化的海洋生境地图。

国内此前海域空间管理的主要依据是海洋功能区划, 主要以用海需求界定空间分区, 而近年来我国的海洋国土空间管理理念逐渐向基于生态系统的管理转变, 开始以海洋生态系统的基本类型及

表2 海洋生境分类方案特征列表(修改自Ball et al, 2006)

Table 2 Characteristics of marine habitat classification (Modified from Ball et al, 2006)

序号 Number	特征名称 Name	特征描述 Description
1	分级化 Hierarchical	分类系统应该是分级的, 以避免定义的重叠以及在系统不同层次上出现类别重复, 并确保在生态上相似的类型彼此接近并处于恰当的级别。The classification system should be hierarchical to avoid overlap of definitions and duplication of categories at different levels of the system, and ensure that ecologically similar types are placed near to each other and at an appropriate level.
2	互斥性 Exclusive	分类方案应互斥且详尽, 每个要分类的要素都应仅属于一个类。A classification scheme should be mutually exclusive and exhaustive so that every feature to be classified should fall within one class only.
3	全面性 Comprehensive	全面考虑制图区域内的所有海洋生境类型。Be comprehensive, accounting for all the marine habitats within the mapping region.
4	可识别性和重复性 Identifiable and repeatable	生境应该是可识别的、有重复性的环境单元类型。Habitats should be identifiable, repeatable environmental units.
5	可描述性 Descriptive	可提供通用且易于理解的语言来描述海洋生境。Provide a common and easily understood language for the description of marine habitats.
6	易用性 Practical	形式实用, 表述清晰。Be practical in format and clear in its presentation.
7	通用性 Versatility	保证各种生境采样技术都能产生相同的生境类别或群落定义, 尽管生境分类分区的等级可能取决于采样技术的分辨率。All types of sampling techniques should result in the same habitat classes or community definitions, although the level to which a habitat can be classified in a hierarchy will be dependent on the resolution of the sampling technique.
8	动态性 Dynamic	分类体系应能识别动态的时间尺度。与在较长时间范围内变化的生境因子(例如礁岩)相比, 在较短时间范围内变化的生境因子(例如生物群落)应纳入在层次分类体系中的较低级别。The classification should recognize time scales over which variables may change. Habitat variables that change over shorter time scales (e.g. biota) should be incorporated at a lower level in the hierarchy than variables that change over longer time scales (e.g. reef substratum).
9	普遍性 Universality	它应包括足够的细节, 以供自然资源管理者和监测人员应用; 但也应足够宽泛(通过层次结构), 以使宏观的生境信息能够在国家和全球层面上呈现或供非专业人员使用。It should include sufficient detail to be of practical use for resource managers and field surveyors, but be sufficiently broad (through hierarchical structuring) to enable summary habitat information to be presented at national and international levels or be used by nonspecialists.
10	可扩展性 Scalable	它应该足够灵活, 能够通过添加新信息进行修改, 但又要足够稳定以支持正在进行的应用。修改的内容可以被清晰地记录, 有可能的话可将新定义的类型重新关联到之前的分类体系中。It should be sufficiently flexible to enable modification resulting from the addition of new information, but stable enough to support ongoing uses. Changes should be clearly documented and where possible, newly defined types need to be related back to types in earlier versions of the classification.

其特征引导空间规划,例如海洋生态保护红线(胡文佳等, 2020)。在实践过程中发现,现有规划普遍缺乏充分的海洋生物地理空间数据支持,存在家底不明、空间边界难以确定等问题。以往也有一些学者尝试探索综合性的海洋生态分区绘制方案,例如王传胜等(2014)在生态重要性和环境胁迫性评价的基础上将辽宁海岸带划分成4类重要生态空间;Huang等(2015)在中国近海开展了海洋生物多样性保护优先区的研究,按生物地理因素将中国近海划分为98个分区,其中有43个分区被确定为保护优先区;陈甘霖等(2017)对福建东山县海洋生态系统分类和划分,识别了红树林生态系统、珊瑚礁生态系统、海岛生态系统、渔业资源的育幼场和珍稀濒危物种分布区等。但总体来看,国内尚缺乏真正意义上的海洋生境制图研究,对海洋生态分类分区综合体系的探索仍处于起步阶段,分类依据仍以传统的海洋生态系统类型或生物保护等级为主,尚未满足跨学科、跨专业的自然资源综合管理需求。

在中央强化国土空间规划体系、推进生态系统保护和修复等战略意见的指导下,海洋生态空间和生产空间的统筹规划是未来海洋和海岸带国土空间管理工作的基石。随着我国对于海洋生态空间管理的升级,亟待将生物群落和生态系统与海洋生物地理环境相匹配,形成量化、精细化的海洋生境制图,从而准确识别海洋生态空间的管控边界;此外,出于我国海洋开发战略的需求,亟待通过海洋生境制图的研究为海洋生产空间选址布局提供依据,并根据不同海域/海区的生境类型设计相应的受损生境修复和渔业资源恢复方案(杨红生等, 2019),探索海洋生物资源可持续利用的方式。

#### 4 总结与展望

海洋生境制图是海洋生态系统空间管理的基础,旨在探寻海洋环境与生物群落/物种的分布规律,为生物多样性保护和资源空间管理工作提供可以依循的边界。海洋生境分类方案的具体内容与研究的目标和空间尺度相关,总体来看“以不变应万变”是主流趋势,即优先采用变化少的分类指标以及周期变化的分类指标,以保证分类区划体系的稳定性、完整性和科学性。海洋生境分区的划分方法大致可分为定性和定量两种。专家咨询法是定性分析的典型代表,目前已有多个权威性的区划方案是

在文献资料的基础上采用专家咨询法确定的。而对于定量分区方法,多元统计和聚类分析是较多被采用的,其中K-均值聚类分析在近年来发表的多个分区案例研究中得到了有效的应用。目前已有多个国家和研究机构提出了全球和区域尺度的海洋生境制图方案,并在相关的海洋保护区规划、濒危物种栖息地名录制定、海洋生境变化监测和海洋空间规划等管理活动中发挥了重要的作用。

我国海洋国土从北至南穿过温带、亚热带和热带3个气候带,覆盖黄海、东海、黑潮暖流、南中国海等大海洋生态系,大陆海岸线超过18,000 km,岛屿岸线14,000 km,拥有近300万km<sup>2</sup>的主张管辖海域(王永生, 2004),以及丰富的海洋生物多样性。探索海洋生境的空间分布规律,了解海区内生态系统和生物群落特征与物理化学环境因子之间的关系,科学划分海洋生物多样性保护与海洋国土生态空间的管理边界,对于推进基于生态系统的海洋管理、实现海洋生态文明和可持续发展目标具备关键的意义。基于国内外目前的研究进展,笔者认为,未来国内亟待开展以下几个方面的研究:

(1)研究制定中国特色海洋生境分类方案。在国外各海洋生境分类方案的基础上继续深入理论方法的探讨,构建起符合中国海洋生态系统特色的海洋生境分类方案,完善、深化对我国海洋生境及其地域分异规律的认知。

(2)海洋生境区划技术研究。开展海洋生物地理分区的研究和实践,将分类方案、分区方法和生态过程进行有机结合,分区过程中既关注海洋生态系统的完整性,又兼顾海洋生态系统的连通性,既将分区单元作为生物与环境的相对独立整体来认识,又重视生态过程的联系。


(3)海洋生境基础信息融合和数据库建立。灵活融合现场采样、卫星遥感、船载测量等各种数据调查成果,基于最新的空间分析技术,建立不同区域尺度的生物/环境信息数据库,以便进行存储、检索和分区,并据此开展各尺度下不同分区单元的图文特征描述。

(4)形成决策辅助用地数据产品。为了支持海洋生物多样性保护和海洋国土生态空间管理工作,应根据管理需求有针对性地生产各类海洋生境制图产品,一些重要的产品可能包括国家海洋生态系统类型分布图、近岸和近海底栖生境制图、主要



渔业资源产卵场和育幼场分布图等, 从而为我国海洋生态保护红线划定调整、海洋空间规划修编、海洋保护地网络建设、海洋牧场选址规划、海洋生态保护与修复规划等行动提供关键科学依据。

## ORCID

杜建国  <https://orcid.org/0000-0002-8722-903X>

## 参考文献

- Allee RJ, Dethier M, Brown D, Deegan L, Ford RG, Hourigan TF, Maragos J, Schoch C, Sealey K, Twilley R, Weinstein MP, Yoklavich M (2000) Marine and Estuarine Ecosystem and Habitat Classification. NOAA/National Marine Fisheries Service, Silver Spring, MD.
- Bailey RG (2014) Ecoregions: The Ecosystem Geography of the Oceans and Continents. Springer, New York.
- Ball D, Blake S, Plummer A (2006) Review of Marine Habitat Classification Systems. Parks Victoria, Melbourne, Australia.
- Beck MW, Brumbaugh RD, Airoidi L, Carranza A, Coen LD, Crawford C, Defeo O, Edgar GJ, Hancock B, Kay MC, Lenihan HS, Luckenbach MW, Toropova CL, Zhang GF, Guo XM (2011) Oyster reefs at risk and recommendations for conservation, restoration, and management. *BioScience*, 61, 107–116.
- Bekkby T, Gerovasileiou V, Papadopoulou KN, Sevastou K, Dailianis T, Fiorentino D, McOwen C, Smith CJ, Amaro T, Bakran-Petricioli T, Bilan M, Boström C, Carreiro-Silva M, Carugati L, Cebrian E, Cerrano C, Christie H, Danovaro R, Eronat EGT, Frascchetti S, Gagnon K, Gambi C, Grehan A, Hereu B, Kipson S, Kizilkaya IT, Kotta J, Linares C, Milanese M, Morato T, Ojaveer H, Orav-Kotta H, Pham CK, Rinde E, Sarà A, Scharfe M, Scrimgeour R (2017) State of the Knowledge on European Marine Habitat Mapping and Degraded Habitats. [http://www.merces-project.eu/sites/default/files/MERCES\\_D1.1\\_0.pdf](http://www.merces-project.eu/sites/default/files/MERCES_D1.1_0.pdf). (accessed on 2020-03-01)
- Bland LM, Keith DA, Miller RM, Murray NJ, Rodríguez JP (2017) Guidelines for the Application of IUCN Red List of Ecosystems Categories and Criteria, Version 1.1. IUCN, Gland, Switzerland.
- Boswarva K, Butters A, Fox CJ, Howe JA, Narayanaswamy B (2018) Improving marine habitat mapping using high-resolution acoustic data; a predictive habitat map for the Firth of Lorn, Scotland. *Continental Shelf Research*, 168, 39–47.
- Brown CJ, Smith SJ, Lawton P, Anderson JT (2011) Benthic habitat mapping: A review of progress towards improved understanding of the spatial ecology of the seafloor using acoustic techniques. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 92, 502–520.
- Buhl-Mortensen L, Buhl-Mortensen P, Dolan MJF, Gonzalez-Mirelis G (2015a) Habitat mapping as a tool for conservation and sustainable use of marine resources: Some perspectives from the MAREANO Programme, Norway. *Journal of Sea Research*, 100, 46–61.
- Buhl-Mortensen L, Buhl-Mortensen P, Dolan MJF, Holte B (2015b) The MAREANO programme—A full coverage mapping of the Norwegian off-shore benthic environment and fauna. *Marine Biology Research*, 11, 4–17.
- Butler C, Lucieer V, Walsh P, Flukes E, Johnson C (2017) Seemap Australia [Version 1.0] the Development of a National Benthic Marine Classification Scheme for the Australian Continental Shelf. The Institute for Marine and Antarctic Studies, University of Tasmania.
- Cameron A, Askew N (2011) EUSeaMap—Preparatory Action for Development and Assessment of a European Broad-Scale Seabed Habitat Map. [https://webgate.ec.europa.eu/maritimeforum/system/files/20110301\\_FinalReport\\_EUSeaMap\\_v2.9.pdf](https://webgate.ec.europa.eu/maritimeforum/system/files/20110301_FinalReport_EUSeaMap_v2.9.pdf). (accessed on 2020-03-01)
- Carey DA, Hayn M, Germano JD, Little DI, Bullimore B (2015) Marine habitat mapping of the Milford Haven Waterway, Wales, UK: Comparison of facies mapping and EUNIS classification for monitoring sediment habitats in an industrialized estuary. *Journal of Sea Research*, 100, 99–119.
- Carollo C, Allee RJ, Yoskowitz DW (2013) Linking the Coastal and Marine Ecological Classification Standard (CMECS) to ecosystem services: An application to the US Gulf of Mexico. *International Journal of Biodiversity Science, Ecosystem Services & Management*, 9, 249–256.
- Chen GL, Hu WJ, Chen B, Ma ZY, Liao JJ (2017) Marine spatial planning using in marine ecological red line zoning—A case study of Dongshan County. *Journal of Applied Oceanography*, 36, 6–15. (in Chinese with English abstract) [陈甘霖, 胡文佳, 陈彬, 马致远, 廖建基 (2017) 海洋空间规划技术在小尺度海洋生态红线区划中的应用——以东山县海域为例. *应用海洋学学报*, 36, 6–15.]
- Cogan CB, Todd BJ, Lawton P, Noji TT (2009) The role of marine habitat mapping in ecosystem-based management. *ICES Journal of Marine Science*, 66, 2033–2042.
- Connor DW, Allen JH, Golding N, Howell KL, Lieberknecht LM, Northen KO, Reker JB (2004) The Marine Habitat Classification for Britain and Ireland, Version 04.05. Joint Nature Conservation Committee, Peterborough, UK.
- Costello MJ (2009) Distinguishing marine habitat classification concepts for ecological data management. *Marine Ecology Progress Series*, 397, 253–268.
- Costello MJ, Tsai P, Wong PS, Cheung AKL, Basher Z, Chaudhary C (2017) Marine biogeographic realms and species endemism. *Nature Communications*, 8, 1057.
- Cropper A (1993) Convention on Biological Diversity. *Environmental Conservation*, 20, 364.
- Crowder L, Norse E (2008) Essential ecological insights for marine ecosystem-based management and marine spatial planning. *Marine Policy*, 32, 772–778.

- de la Hoz CF, Ramos E, Puente A, Méndez F, Menéndez M, Juanes JA, Losada ÍJ (2018) Ecological typologies of large areas: An application in the Mediterranean Sea. *Journal of Environmental Management*, 205, 59–72.
- Diaz RJ, Solan M, Valente RM (2004) A review of approaches for classifying benthic habitats and evaluating habitat quality. *Journal of Environmental Management*, 73, 165–181.
- European Commission (2007) Data Completeness, Quality and Coherence. Guidance document on “Habitats Directive”, European Commission.
- Edgar GJ, Stuart-Smith RD, Willis TJ, Kininmonth S, Baker SC, Banks S, Barrett NS, Becerro MA, Bernard ATF, Berkhout J, Buxton CD, Campbell SJ, Cooper AT, Davey M, Edgar SC, Försterra G, Galván DE, Irigoyen AJ, Kushner DJ, Moura R, Parnell PE, Shears NT, Soler G, Strain EMA, Thomson RJ (2014) Global conservation outcomes depend on marine protected areas with five key features. *Nature*, 506, 216–220.
- Evans D (2012) The EUNIS habitats classification: Past, present and future. *Revista de Investigación Marina*, 19, 28–29.
- Evans D, Condé S, Gelabert ER (2014) Crosswalks between European Marine Habitat Typologies—A Contribution to the MAES Marine Pilot. ETC/BD Report for the EEA.
- FGDC (2012) Coastal and Marine Ecological Classification Standard. FGDC-STD-018-2012, United States.
- Finck P, Heinze S, Raths U, Riecken U, Ssymank A (2017) Red List of Endangered Biotope Types in Germany—Third Updated Version in 2017. The Federal Agency of Nature Conservation, Berlin.
- Fontaine A, Devillers R, Peres-Neto PR, Johnson LE (2015) Delineating marine ecological units: A novel approach for deciding which taxonomic group to use and which taxonomic resolution to choose. *Diversity and Distributions*, 21, 1167–1180.
- Gagne TO, Reygondeau G, Jenkins CN, Sexton JO, Bograd SJ, Hazen EL, Van Houtan KS (2020) Towards a global understanding of the drivers of marine and terrestrial biodiversity. *PLoS ONE*, 15, 0228065.
- Galparsoro I, Connor DW, Borja A, Aish A, Amorim P, Bajjouk T, Chambers C, Coggan R, Dirberg G, Ellwood H, Evans D, Goodin KL, Grehan A, Haldin J, Howell K, Jenkins C, Míchez N, Mo G, Buhl-Mortensen P, Pearce B, Populus J, Salomidi M, Sánchez F, Serrano A, Shumchenia E, Tempera F, Vasquez M (2012) Using EUNIS habitat classification for benthic mapping in European seas: Present concerns and future needs. *Marine Pollution Bulletin*, 64, 2630–2638.
- Grant S, Constable A, Raymond B, Doust S (2006) Bioregionalisation of the Southern Ocean. CE-CRC and WWF, Australia.
- Gray JS (1997) Marine biodiversity: Patterns, threats and conservation needs. *Biodiversity and Conservation*, 6, 153–175.
- Halpern BS, Frazier M, Potapenko J, Casey KS, Koenig K, Longo C, Lowndes JS, Rockwood RC, Selig ER, Selkoe KA, Walbridge S (2015) Spatial and temporal changes in cumulative human impacts on the world’s ocean. *Nature Communications*, 6, 7615.
- Hardman-Mountford NJ, Hirata T, Richardson KA, Aiken J (2008) An objective methodology for the classification of ecological pattern into biomes and provinces for the pelagic ocean. *Remote Sensing of Environment*, 112, 3341–3352.
- Harris PT, Baker EK (2020) Why map benthic habitats? Seafloor geomorphology as benthic habitat. In: *Seafloor Geomorphology as Benthic Habitat* (eds Harris PT, Baker EK), pp. 3–22. Elsevier Science.
- Harris PT, Whiteway T (2009) High seas marine protected areas: Benthic environmental conservation priorities from a GIS analysis of global ocean biophysical data. *Ocean and Coastal Management*, 52, 22–38.
- HELCOM (1998) Red List of Marine and Coastal Biotopes and Biotopes Complexes of the Baltic Sea, Belt Sea and Kattegat. Helsinki Commission, Helsinki, Finland.
- HELCOM (2013a) HELCOM HUB—Technical Report on the HELCOM Underwater Biotope and Habitat Classification. Helsinki Commission, Helsinki, Finland.
- HELCOM (2013b) Red List of Baltic Sea Underwater Biotopes, Habitats and Biotope Complexes. Helsinki Commission, Helsinki, Finland.
- Hu WJ, Chen B, Ma ZY, Yu WW, Xiao JM, Zhang D (2020) The research progress and enlightenment of ecosystem-based marine spatial planning. *Ocean Development and Management*, 37(4), 3–11. (in Chinese with English abstract) [胡文佳, 陈彬, 马志远, 俞炜炜, 肖佳媚, 张典 (2020) 基于生态系统的海洋空间规划: 研究进展与启示. *海洋开发与管理*, 37(4), 3–11.]
- Huang H, Chen B, Lin JL (2015) The marine spatial classification and the identification of priority conservation areas (PCAs) for marine biodiversity conservation—A case study of the offshore China. *Ocean and Coastal Management*, 116, 224–236.
- Huang Z, Brooke BP, Harris PT (2011) A new approach to mapping marine benthic habitats using physical environmental data. *Continental Shelf Research*, 31, S4–S16.
- ICES (2005) Report of the Working Group on Habitat Mapping (WGMHM), p. 87. ICES, Bremerhaven.
- ICES (2008) ICES Science Plan, 2009–2013, p. 14. ICES, Copenhagen.
- IMCRA (1998) Interim Marine and Coastal Regionalisation for Australia: An Ecosystem-based Classification for Marine and Coastal Environments, Version 3.3. IMCRA Technical Group, Canberra.
- Katsanevakis S, Stelzenmüller V, Andy S, Sørensen TK, Jones

- PJS, Kerr S, Badalamenti F, Anagnostou C, Breen P, Chust G, D'Anna G, Duijn M, Filatova T, Fiorentino F, Hulsman H, Johnson K, Karageorgis AP, Kröncke I, Mirto S, Pipitone C, Portelli S, Qiu WF, Reiss H, Sakellariou D, Salomidi M, van Hoof L, Vassilopoulou V, Fernández TV, Vöge S, Weber A, Zenetos A, ter Hofstede R (2011) Ecosystem-based marine spatial management: Review of concepts, policies, tools, and critical issues. *Ocean and Coastal Management*, 54, 807–820.
- Keefe ML, Peery CA, Wright N, Daigle WR, Caudill CC, Clabough TS, Griffith DW, Zacharias MA (2008) Evaluating the NOAA Coastal and Marine Ecological Classification Standard in estuarine systems: A Columbia River Estuary case study. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 78, 89–106.
- Livingstone TC, Harris JM, Lombard AT, Smit AJ, Schoeman DS (2018) Classification of marine bioregions on the east coast of South Africa. *African Journal of Marine Science*, 40, 51–65.
- Longhurst A (2007) *Ecological Geography of the Sea*. Academic Press, Boston.
- Madden CJ, Grossman DH (2004) *Coastal/Marine Systems of North America: Framework for an Ecological Classification Standard*. NatureServe, Arlington, Virginia.
- Malcolm HA, Jordan A, Schultz AL, Smith SDA, Ingleton T, Foulsham E, Linklater M, Davies P, Ferrari R, Hill N, Lucieer V (2016) Integrating seafloor habitat mapping and fish assemblage patterns improves spatial management planning in a marine park. *Journal of Coastal Research*, 75, 1292–1296.
- McGowan J, Hines E, Elliott M, Howar J, Dransfield A, Nur N, Jahncke J (2013) Using seabird habitat modeling to inform marine spatial planning in central California's National Marine Sanctuaries. *PLoS ONE*, 8, e71406.
- McLeod KL, Lubchenco J, Palumbi SR, Rosenberg AA (2005) *Scientific Consensus Statement on Marine Ecosystem-based Management, USA*. <https://marineplanning.org/wp-content/uploads/2015/07/Consensusstatement.pdf>. (accessed on 2020-03-21)
- Mittermayr A, Legare B, Borrelli M (2020) Applications of the Coastal and Marine Ecological Classification Standard (CMECS) in a Partially Restored New England Salt Marsh Lagoon. *Estuaries and Coasts*, doi:10.1007/s12237-020-00707-2.
- Monte SD, Soccodato A, Alvain S, d'Ovidio F (2013) Can we detect oceanic biodiversity hotspots from space? *The ISME Journal*, 7, 2054.
- Moss D (2008) *EUNIS Habitat Classification—A Guide for Users*. European Topic Centre on Biological Diversity.
- Mumby PJ, Harborne AR (1999) Development of a systematic classification scheme of marine habitats to facilitate regional management and mapping of Caribbean coral reefs. *Biological Conservation*, 88, 155–163.
- Oliver MJ, Irwin AJ (2008) Objective global ocean biogeographic provinces. *Geophysical Research Letters*, 35, L15601.
- Parry MEV (2019) *Guidance on Assigning Benthic Biotores using EUNIS or the Marine Habitat Classification of Britain and Ireland*. JNCC, Peterborough.
- Populus J, Vasquez M, Albrecht J, Manca E, Agnesi S, Al Hamdani Z, Andersen J (2017) EUSeaMap, a European Broad-scale Seabed Habitat Map. <https://doi.org/10.13155/49975>. (accessed on 2020-03-21)
- Ramos E, Puente A, Guinda X, Juanes JA (2017) A hierarchical ecological classification system along the NE Atlantic coast: Focusing on the local scale (Cantabria, N Spain). *European Journal of Phycology*, 52, 75–89.
- Reygondeau G, Guidi L, Beaugrand G, Henson SA, Koubbi P, Mackenzie BR, Sutton TT, Fioroni M, Maury O (2018) Global biogeochemical provinces of the mesopelagic zone. *Journal of Biogeography*, 45, 500–514.
- Robinson CLK, Levings CD (1995) An overview of habitat classification systems, ecological models, and geographic information systems applied to shallow foreshore marine habitats. *British Journal of Criminology*, 7, 3–10.
- Roff JC, Taylor ME (2000) National frameworks for marine conservation—A hierarchical geophysical approach. *Aquatic Conservation Marine and Freshwater Ecosystems*, 10, 209–223.
- Sayre RG, Wright DJ, Breyer SP, Butler KA, Van Graafeiland K, Costello MJ, Harris PT, Goodin KL, Guinotte JM, Basher Z, Kavanaugh MT, Halpin PN, Monaco ME, Cressie N, Aniello P, Frye CE, Stephens D (2017) A three-dimensional mapping of the ocean based on environmental data. *Oceanography*, 30, 90–103.
- Schiele KS, Darr A, Zettler ML (2014) Verifying a biotope classification using benthic communities—An analysis towards the implementation of the European Marine Strategy Framework Directive. *Marine Pollution Bulletin*, 78, 181–189.
- Schiele KS, Darr A, Zettler ML, Friedland R, Tauber F, von Weber M, Voss J (2015) Biotope map of the German Baltic Sea. *Marine Pollution Bulletin*, 96, 127–135.
- Sothoran I, Benson A, Crawford-Avis O (2014) *Mapping Habitats and Biotores from Acoustic Datasets to Strengthen the Information Base of Marine Protected Areas in Scottish Waters*. JNCC, Peterborough.
- Spalding MD, Fox HE, Allen GR, Davidson N, Ferdaña ZA, Finlayson M, Halpern BS, Jorge MA, Lombana A, Lourie SA, Martin KD, McManus E, Molnar J, Recchia CA, Robertson J (2007) *Marine ecoregions of the world: A bioregionalization of coastal and shelf areas*. *BioScience*, 57, 573–583.
- Stevens T, Connolly RM (2004) Testing the utility of abiotic surrogates for marine habitat mapping at scales relevant to management. *Biological Conservation*, 119, 351–362.

- Strong JA, Clements A, Lillis H, Galparsoro I, Bildstein T, Pesch R (2019) A review of the influence of marine habitat classification schemes on mapping studies: Inherent assumptions, influence on end products, and suggestions for future developments. *ICES Journal of Marine Science*, 76, 10–22.
- TFMPA ANZECC (Task Force on Marine Protected Areas of Australian and New Zealand Environment and Conservation Council) (2000) NRSMPA Strategic Plan of Action: Review of Methods for Ecosystem Mapping for the NRSMPA, Report on Action 8. Connell Wagner for Environment, Australia.
- Thiault L, Weekers D, Curnock M, Marshall N, Pert PL, Beeden R, Dyer M, Claudet J (2020) Predicting poaching risk in marine protected areas for improved patrol efficiency. *Journal of Environmental Management*, 254, 109808.
- UNESCO (2009) Global Open Oceans and Deep Seabed (GOODS) Biogeographic Classification. UNESCO-IOC, Paris.
- van der Spoel S (1994) The basis for boundaries in pelagic biogeography. *Progress in Oceanography*, 34, 121–133.
- Vasquez M, Chacón DM, Tempera F, O’Keeffe E, Galparsoro I, Alonso JLS, Gonçalves JMS, Bentes L, Amorim P, Henriques V, McGrath F, Monteiro P, Mendes B, Freitas R, Martins R, Populus J (2015) Broad-scale mapping of seafloor habitats in the north-east Atlantic using existing environmental data. *Journal of Sea Research*, 100, 120–132.
- Vassallo P, Bianchi CN, Paoli C, Holon F, Navone A, Bavestrello G, Vietti RC, Morri C (2018) A predictive approach to benthic marine habitat mapping: Efficacy and management implications. *Marine Pollution Bulletin*, 131, 218–232.
- Wang CS, Zhu SS, Dang LJ (2014) Key ecological spaces division of coastal Liaoning. *Resources Science*, 36, 1739–1747. (in Chinese with English abstract) [王传胜, 朱珊珊, 党丽娟 (2014) 辽宁海岸带重点生态空间分类研究. *资源科学*, 36, 1739–1747.]
- Wang YS (2004) WTO and marine resources development and management in China. *Ocean Development and Management*, 21(1), 11–15. (in Chinese) [王永生 (2004) WTO与我国海洋资源开发与管理. *海洋开发与管理*, 21(1), 11–15.]
- Ware S, Downie AL (2020) Challenges of habitat mapping to inform marine protected area (MPA) designation and monitoring: An operational perspective. *Marine Policy*, 111, 103717.
- Watling L, Guinotte J, Clark MR, Smith CR (2013) A proposed biogeography of the deep ocean floor. *Progress in Oceanography*, 111, 91–112.
- Watson R, Pauly D, Christensen V, Froese R, Longhurst A, Platt T, Sathyendranath S, Sherman K, O’reilly J, Celone P (2003) Mapping fisheries onto marine ecosystems for regional, oceanic and global integrations. In: *Large Marine Ecosystems of the World: Trends in Exploitation, Protection, and Research* (eds Hempel G, Sherman K), pp. 365–396. Elsevier, Amsterdam.
- Wright DJ, Heyman WD (2008) Introduction to the special issue: Marine and coastal GIS for geomorphology, habitat mapping, and marine reserves. *Marine Geodesy*, 31, 223–230.
- Yang HS, Zhang SY, Zhang XM, Chen PM, Tian T, Zhang T (2019) Strategic thinking on the construction of modern marine ranching in China. *Journal of Fisheries of China*, 43, 1255–1262. (in Chinese with English abstract) [杨红生, 章守宇, 张秀梅, 陈丕茂, 田涛, 张涛 (2019) 中国现代化海洋牧场建设的战略思考. *水产学报*, 43, 1255–1262.]
- Zhao QS, Basher Z, Costello MJ (2020) Mapping near surface global marine ecosystems through cluster analysis of environmental data. *Ecological Research*, 35, 327–342.
- Zhao QS, Costello MJ (2019) *Marine Ecosystems of the World*. University of Auckland, New Zealand.

(责任编辑: 郭庆华 责任编辑: 闫文杰)



•生物编目•

# 西双版纳苔藓植物多样性及其濒危状况

全东丽<sup>1,2#</sup>, 杨斌<sup>3,5,7#</sup>, 马文章<sup>4\*</sup>, 宋亮<sup>1,7\*</sup>, 沈婷<sup>6</sup>

1. 中国科学院西双版纳热带植物园热带森林生态学重点实验室, 云南勐仑 666303; 2. 中国科学院大学, 北京 100049; 3. 中国科学院西双版纳热带植物园综合保护中心, 云南勐仑 666303; 4. 中国科学院昆明植物研究所植物多样性与生物地理学重点实验室, 昆明 650201; 5. 中国科学院东南亚生物多样性研究中心, 缅甸内比都 05282; 6. Institute of Botany, University of Liege, Sart Tilman, 4000 Liege, Belgium; 7. 中国科学院核心植物园, 云南勐仑 666303

**摘要:** 在世界范围内, 目前被描述的苔藓超过20,000种, 因而, 苔藓植物成为多样性仅次于被子植物的第二大高等植物类群。西双版纳是世界生物多样性保护的关键和热点地区, 然而, 关于该地区苔藓植物多样性的认识却非常有限。为此, 本文结合野外调查和文献收集的方法, 编制了西双版纳苔藓植物名录, 并对其多样性和受威胁状况进行了初步分析。本次调查共采集苔藓植物标本307份, 最终有效鉴定37科70属101种, 其中有5种新记录种。综合野外调查与文献资料, 西双版纳地区共有苔藓植物82科233属661种(含种下分类单元), 占云南省苔藓植物种数的34.7%, 占全国的20.5%。其中苔类30科54属200种、角苔类3科7属12种、藓类49科172属449种, 包括9个东亚特有属、1个中国特有属和26个中国特有种。不同区域尺度、不同时期的红色名录中对西双版纳地区苔藓植物受威胁状况评估结果不同。西双版纳地区苔藓植物物种多样性存在被低估的可能, 随着未来调查区域的扩大和深入, 可能会有更多的苔藓物种被发现。本研究为进一步深入研究该地区苔藓植物区系、保护及利用提供了基础数据。

**关键词:** 热带; 隐花植物; 生物多样性; 濒危状况; 红色名录

全东丽, 杨斌, 马文章, 宋亮, 沈婷 (2021) 西双版纳苔藓植物多样性及其濒危状况. 生物多样性, 29, 545–553. doi: 10.17520/biods.2020216.

Quan DL, Yang B, Ma WZ, Song L, Shen T (2021) Bryophyte diversity and its threat status in Xishuangbanna. Biodiversity Science, 29, 545–553. doi: 10.17520/biods.2020216.

## Bryophyte diversity and its threat status in Xishuangbanna

Dongli Quan<sup>1,2#</sup>, Bin Yang<sup>3,5,7#</sup>, Wenzhang Ma<sup>4\*</sup>, Liang Song<sup>1,7\*</sup>, Ting Shen<sup>6</sup>

1 CAS Key Laboratory of Tropical Forest Ecology, Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Menglun, Yunnan 666303, China

2 University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China

3 Center for Integrative Conservation, Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Menglun, Yunnan 666303, China

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

5 Southeast Asia Biodiversity Research Institute, Chinese Academy of Sciences, Nay Pyi Taw, 05282 Myanmar

6 Institute of Botany, University of Liege, Sart Tilman, 4000 Liege, Belgium

7 Core Botanical Gardens, Chinese Academy of Sciences, Menglun, Yunnan 666303, China

### ABSTRACT

**Aims:** With more than 20,000 species recorded worldwide, bryophytes are no doubt the second largest higher plant group after angiosperms. We aim to understand the bryophyte diversity of Xishuangbanna, a key and hot spot region for biodiversity conservation in the world.

收稿日期: 2020-05-26; 接受日期: 2020-10-02

基金项目: 中国科学院“一三五”战略规划专项(2017XTBG-F03; 2017XTBG-F01)、国家自然科学基金(31670452)、澜沧江-湄公河合作专项基金、中国科学院“西部之光”人才培养引进计划、云南省高层次人才支持计划青年拔尖人才项目、生态环境部重大工程项目: 景洪、勐海、勐腊三县市高等植物调查与评估项目、云南西双版纳国家级自然保护区综合科学考察项目

# 共同第一作者 Co-first authors

\* 共同通讯作者 Co-authors for correspondence. E-mail: mawenzhang@mail.kib.ac.cn; songliang@xtbg.ac.cn

**Methods:** This study compile a checklist of bryophytes in Xishuangbanna based on literature collection and field investigation. Then, a preliminary analysis was made on the diversity and threat status of bryophytes in this region according to different red lists.

**Results:** The research results show that a total of 307 bryophyte specimens were collected in this field survey. Among them, 101 species belonging to 37 families, 70 genera including 5 newly recorded species (including infraspecific taxa) were finally identified. According to the compiled bryophyte checklist, 661 species (including infraspecific taxa) belonging to 233 genera and 82 families were recorded in Xishuangbanna, accounting for 34.7% of the bryophytes in Yunnan Province and 20.5% in China. Among them, there are 200 liverworts belonging to 54 genera of 30 families, 12 hornworts belonging to 7 genera of 3 families, and 449 mosses belonging to 172 genera of 49 families, including 9 genera endemic to East Asia, one genus endemic to China, and 26 species endemic to China. The threatened statuses of bryophytes in Xishuangbanna were different in the red lists evaluated at different scales and different periods.

**Conclusions:** Bryophyte diversity in Xishuangbanna is likely to be underestimated; many more species may be discovered from further investigations in the future. This study provides a basis for further study on the flora, conservation and utilization of bryophytes in Xishuangbanna.

**Key words:** tropic; cryptogam; biodiversity; threat status; red list

生物多样性研究的关键和前提是科学地描述并认识现有的生物物种，摸清生物物种数目(周红章, 2000)。而在世界范围内的生物调查、定名工作还远没有完成，很多物种还没被定名就已经灭绝了(Barnosky et al, 2011; De Vos et al, 2015)。苔藓植物作为最简单最原始的高等植物，目前已被描述的物种数超过20,000种，仅次于被子植物(Crosby et al, 2000)，是生物多样性的重要组成部分。然而，微小的苔藓植物因为冷门，且多数种类缺乏直接的经济价值而长期被人们忽略。

西双版纳位于云南省南部，有着极为丰富的动植物资源，是世界生物多样性保护的关键和热点地区(Tordoff et al, 2012; Corlett, 2014)，也是中国热带森林生态系统保护得较好的地区之一，分布有我国面积最大的热带森林植被(朱华等, 2015)，承载了我国16%的高等植物多样性(Zhang & Cao, 1995)。西双版纳是我国著名的热带多雾地区(黄玉生等, 1992)，孕育着非常丰富的苔藓植物。然而，刀耕火种、林下经济、橡胶种植等人为活动正导致该地区生物多样性迅速丧失(朱华等, 2015)，生物多样性保护形势严峻。因此，了解西双版纳地区苔藓植物多样性及其受威胁状况对该地区苔藓植物的保护具有重要意义。

西双版纳地区的苔藓植物调查最早始于1936年(Wang, 1939)，之后，一些高校和研究室的学者先后到该地区进行过苔藓植物的调查和标本采集工作(Wang, 1939; 陈邦杰和吴鹏程, 1964; Wu, 1989,

1992; 张力, 1990<sup>①</sup>; Zhang, 1992)。21世纪初出版的《云南植物志》第17–19卷(高谦和曹同, 2000; 黎兴江, 2002, 2005)是对西双版纳地区苔藓植物首次较为系统的整理，共记录苔藓植物53科136属289种(王东升等, 2008)。此后，一些学者相继在该地区进行了一系列有价值的苔藓植物调查研究(王东升等, 2008; Higuchi et al, 2010; 刘倩等, 2011; Song et al, 2015; Shen et al, 2018; 沈婷等, 2019)。然而，截至目前，尚无一份完整的西双版纳苔藓植物名录可供参考。随着分子技术与系统发育分析的兴起，苔藓植物分类学也有了较快的发展，一些物种的名称和分类学地位发生了变化，加上十多年间西双版纳地区一系列新类群的发表，有必要对该地区的苔藓植物名录进行系统的整理和更新。

IUCN濒危物种红色名录是世界生物多样性安全状况的重要指标，提供有关物种分布范围、种群大小、生境、利用和贸易、威胁因素和保护行动等信息，能为生物多样性保护和政策制定提供依据和指导(IUCN, 2020)。世界首份苔藓植物红色名录是由国际苔藓学家协会(The International Association of Bryologists, IAB)于1994年公布的，初选出50种，包括24种藓类和26种苔类(Tan et al, 1994)。2000年，IUCN公布了首份苔藓植物红色名录，共收录92种，包括47种藓类及45种苔类和角苔类(Tan et al, 2000)。同年，IUCN制定了《苔藓植物现状调查及保护行动计划：藓类、苔类和角苔类》(Hallingbäck & Hodgetts, 2000)，首次将苔藓植物纳入保护计划之

① 张力 (1990) 西双版纳勐仑地区藓类研究. 硕士学位论文, 中国科学院昆明植物研究所, 昆明.

中。截至目前, IUCN红色名录共收录苔藓植物181种(IUCN, 2020)。而《中国首批濒危苔藓植物红色名录简报》于2006年正式发布, 共记录濒危苔藓82种, 包括50种藓类、31种苔类和1种角苔类(曹同等, 2006; Cao et al, 2006)。我国关于苔藓植物的第二份红色名录为2013年发布的《中国生物多样性红色名录——高等植物卷》([http://www.mee.gov.cn/gkml/hbb/bgg/201309/t20130912\\_260061.htm](http://www.mee.gov.cn/gkml/hbb/bgg/201309/t20130912_260061.htm)), 该名录第一次对我国3,221种苔藓植物进行了全面评估, 共收录受威胁苔藓植物(即极危(CR)、濒危(EN)和易危(VU)等级)的物种186种, 近危(NT) 214种, 无危(LC) 1,900种和数据缺乏(DD) 921种(何强和贾渝, 2017)。经修订更新并于2017年发布的《中国高等植物受威胁物种名录》(覃海宁等, 2017), 最终列出了国内受威胁苔藓植物187种(何强和贾渝, 2017)。同年, 云南省发布了《云南省生物物种红色名录(2017版)》, 成为全国第一个公布物种红色名录的省份, 其中收录了苔藓植物248种([http://www.cas.cn/yx/201705/t20170522\\_4602412.shtml](http://www.cas.cn/yx/201705/t20170522_4602412.shtml))。这些基于不同区域尺度、不同时间发布的红色名录对苔藓物种的评级不甚一致, 从这些物种濒危等级变动情况可看出这些苔藓物种在评估期间的生存和保护状况。

了解西双版纳地区苔藓植物的受威胁状况对于帮助确定该地区哪些苔藓物种及关键地点需要有针对性的保护和恢复来说至关重要。然而, 目前还没有文献系统地介绍西双版纳地区苔藓植物的受威胁状况。基于上述背景, 本研究通过野外调查与文献综述相结合的方法, 对西双版纳地区的苔藓植物进行综合整理, 编制出一份西双版纳苔藓植物名录, 并对该地区苔藓植物组成、濒危状况及其动态变化进行了初步评价。本研究可为西双版纳地区苔藓植物多样性保护政策的制定提供科学依据。

## 1 材料和方法

### 1.1 研究区域概况

西双版纳傣族自治州(99°56′–101°50′ E, 21°08′–22°36′ N)位于云南省南部边缘, 总面积19,690 km<sup>2</sup>, 辖1市2县31个乡镇, 与缅甸、老挝接壤。西双版纳属于横断山系南延部分, 海拔475.0–2,429.5 m, 地势四周高、中间低, 山地丘陵众多, 东部为无量山脉, 西部为怒山山脉余脉, 中部多为宽阔的峡谷和盆地。境内河流众多、水网密布,

属于澜沧江水系。西双版纳地处热带北部边缘, 年均温15.1–21.7℃, 年降水量1,193–2,491 mm, 属于热带季风气候, 有明显的雨季和旱季之分, 雨季高温多雨, 旱季雾露浓重, 雾水弥补了干季水分的不足, 因此终年温暖湿润(朱华, 2015)。

西双版纳有着极为丰富的动植物资源, 是我国生物多样性保护的重要地区, 也是我国热带生态系统保存最完整的地区, 被誉为“动植物王国皇冠上的绿宝石”和“热带生物种质基因库”。境内有西双版纳国家级自然保护区(包括勐腊、勐仑、勐养、曼稿、尚勇5个子保护区)和纳板河国家级自然保护区, 这些保护区对于西双版纳的热带雨林和生物多样性保护起着重要的作用。保护区内的主要植被类型为热带雨林、热带季节性湿润林、热带季雨林、热带山地(低山)常绿阔叶林、热带棕榈林、暖热性针叶林和竹林等, 拥有国家重点保护野生动物114种, 如国家一级重点保护野生动物亚洲象(*Elephas maximus*)、绿孔雀(*Pavo muticus*)、白颊长臂猿(*Hylobates leucogenys*)等, 约占云南省重点保护野生动物总种数的58.8%, 占全国重点保护野生动物的11.6% ([http://www.gov.cn/xinwen/2021-02/09/content\\_5586227.htm](http://www.gov.cn/xinwen/2021-02/09/content_5586227.htm)), 拥有国家重点保护野生植物31种, 保存有大量古老孑遗植物如鸡毛松(*Podocarpus imbricatus*)、木莲(*Manglietia fordiana*)等以及云南热带雨林特有树种望天树(*Parashorea chinensis*)等。根据《中国生物多样性保护优先区范围》([http://www.mee.gov.cn/gkml/hbb/bgg/201601/t20160105\\_321061.htm](http://www.mee.gov.cn/gkml/hbb/bgg/201601/t20160105_321061.htm)), 西双版纳州全境属于西双版纳生物多样性保护优先区域。

### 1.2 数据来源

苔藓物种数据主要来源: *Moss Flora of China* (第1–8卷) (Gao et al, 1999, 2003; Li et al, 2001, 2007; Wu et al, 2002, 2005, 2011; Hu et al, 2008), 《中国苔藓志》(第1–10卷) (高谦, 1994, 1996, 2003; 黎兴江, 2000, 2006; 吴鹏程, 2002; 吴鹏程和贾渝, 2004, 2011; 胡人亮和王幼芳, 2005; 高谦和吴玉环, 2008), 《中国苔纲和角苔纲植物属志》(高谦和吴玉环, 2010), 《中国生物物种名录》(第一卷) (王利松等, 2018), 《云南植物志》(第17–19卷) (高谦和曹同, 2000; 黎兴江, 2002, 2005), 《横断山区苔藓志》(吴鹏程, 2000), *Epiphyllous Liverworts of China* (Zhu & So, 2001)。对于以上专著以外由正式文献发表的新

分布物种记录,以是否有标本引证为收录原则。名录的分类系统和所有苔藓植物学名的异名核对以 Catalogue of Life China (<http://www.sp2000.org.cn>)、Tropicos (<https://www.tropicos.org/>)及相关文献(见附录1)为依据。

采用IUCN标准,分别根据The 2000 IUCN World Red List of Bryophytes (Tan et al, 2000)、IUCN (2020)、《中国首批濒危苔藓植物红色名录简报》(曹同等, 2006)、《中国生物多样性红色名录——高等植物卷》([http://www.mee.gov.cn/gkml/hbb/bgg/201309/t20130912\\_260061.htm](http://www.mee.gov.cn/gkml/hbb/bgg/201309/t20130912_260061.htm))、《中国高等植物受威胁物种名录》(覃海宁等, 2017)和《云南省生物物种红色名录(2017)》(云南省环境保护厅等, 2017)统计受威胁苔藓物种。近危(NT)指虽未达到受威胁标准,但在未来接近符合或者可能符合受威胁等级的分类单元。笔者认为该等级物种在未来受威胁风险较高,同样应该作为保护的重点关注对象,因此本文将西双版纳地区属于该等级的苔藓物种一并列出,以供参考。

### 1.3 野外调查路线

我们于2019年4–7月对西双版纳地区展开了苔藓植物野外调查,调查采用走样线的方法进行(附录2),采集标本并记录采集时间、地点、GPS、海拔和生境(水生、石生、土生和叶附生)信息,带回实验室进行物种鉴定。

### 1.4 标本鉴定

野外采集标本的鉴定参考上文1.2节所列专著及相关工具书、文献和数据库等。凭证标本保存于中国科学院昆明植物研究所标本馆(KUN)。

## 2 结果

### 2.1 西双版纳苔藓植物多样性

本次野外调查共采集苔藓植物标本307份,最终有效鉴定105种,属于39科71属(附录3)。其中西双版纳地区新记录种有5种(含变种),分别为带叶苔(*Pallavicinia lyellii*)、毛边光萼苔(*Porella perrottetiana*)、缺齿蓑藓(*Macromitrium gymnostomum*)、尖叶拟草藓(*Pseudoleskeopsis tozana*)和兜瓣耳叶苔(*Frullania neurota*) (附录3)。

通过检索文献资料,结合上述野外调查结果,编制了西双版纳地区苔藓植物名录(附录1)。该名录共记录苔藓植物82科233属661种(及种下分类单元),

其中苔类30科54属200种、角苔类3科7属12种、藓类49科172属449种。西双版纳地区苔藓物种数占云南省苔藓植物种数(1,906种)的34.7%,占全国(3,221种)的20.5%。

将物种数量最多的前10科定义为优势科,可得出11个优势科共含76属310种,分别占总属数和总种数的32.6%和46.9% (表1)。细鳞苔科、蔓藓科和凤尾藓科等都是典型的热带科,优势科的组成体现了西双版纳地区苔藓植物组成具有明显的热带特征。将物种数量最多的前10属定义为优势属,可得出14个优势属共含197种,占总种数的29.8% (表1)。

根据《中国苔藓图鉴》(吴鹏程等, 2017),西双版纳地区苔藓植物具有东亚特有属9个:单月苔属(*Monosolenium*)、异鳞苔属(*Tuzibeanthus*)、拟牛毛藓属(*Ditrichopsis*)、蔓枝藓属(*Bryowijkia*)、拟蕨藓属(*Pterobryopsis*)、兜叶藓属(*Horikawaea*)、尾枝藓属(*Caduciella*)、拟无毛藓属(*Juratzkaeella*)和新船叶藓属(*Neodolichomitra*);中国特有属1个:拟无毛藓属(*Juratzkaeella*)。根据《中国生物物种名录》(第一卷)(王利松等, 2018),西双版纳地区苔藓植物含中国特有种26种(附录1)。此外,有西双版纳特有种1种,即版纳中角苔(*Mesoceros porcatus*) (Pippo, 1999)。

### 2.2 西双版纳地区苔藓植物受威胁状况

根据不同区域尺度、不同时期的红色名录,西双版纳地区苔藓植物受威胁的状况不同(附录4)。根据2000 IUCN World Red List of Bryophytes (Tan et al, 2000)和IUCN (2020),受威胁物种均为1种,占西双版纳地区苔藓植物所有种的0.1%;根据《中国首批濒危苔藓植物红色名录简报》(曹同等, 2006),受威胁苔藓植物共5种,占0.7%;根据《中国生物多样性红色名录——高等植物卷》([http://www.mee.gov.cn/gkml/hbb/bgg/201309/t20130912\\_260061.htm](http://www.mee.gov.cn/gkml/hbb/bgg/201309/t20130912_260061.htm)),受威胁物种共10种,占1.5%;根据《中国高等植物受威胁物种名录》(覃海宁等, 2017),受威胁物种共9种,占1.3%;根据《云南省生物物种红色名录(2017)》(云南省环境保护厅等, 2017),受威胁物种共8种,占1.2%。在这些被列入不同红色名录(附录4)的物种中,中国特有种为3种,占所列物种(38种)的7.9%。在本次野外调查采集的标本中,有1次以上被任一红色名录评定为受威胁等级的物种有5种,即细指叶苔(*Lepidozia trichodes*)、阔边大叶藓



表1 西双版纳苔藓植物优势科和优势属

Table 1 The dominant families and genera of bryophytes in Xishuangbanna

序号 No.	优势科 Dominant families			优势属 Dominant genera		
	科 Family	属数 No. of genera	种数 No. of species	属名 Genus	种数 No. of species	
1	细鳞苔科 Lejeuneaceae	12	57	凤尾藓属 <i>Fissidens</i>	27	
2	蔓藓科 Meteoriaceae	16	34	耳叶苔属 <i>Frullania</i>	22	
3	丛藓科 Pottiaceae	15	33	疣鳞苔属 <i>Cololejeunea</i>	21	
4	凤尾藓科 Fissidentaceae	1	27	管口苔属 <i>Solenostoma</i>	20	
5	青藓科 Brachytheciaceae	9	27	绢藓属 <i>Entodontopsis</i>	17	
6	灰藓科 Hypnaceae	7	24	羽苔属 <i>Plagiochila</i>	13	
7	耳叶苔科 Frullaniaceae	1	22	真藓属 <i>Bryum</i>	12	
8	叶苔科 Jungermanniaceae	3	22	泽藓属 <i>Philonotis</i>	10	
9	提灯藓科 Mniaceae	4	22	鹤嘴藓属 <i>Pelekium</i>	10	
10	真藓科 Bryaceae	4	21	鞭苔属 <i>Bazzania</i>	9	
11	羽藓科 Thuidiaceae	4	21	藓属 <i>Macromitrium</i>	9	
12				扁萼苔属 <i>Radula</i>	9	
13				匍灯藓属 <i>Plagiomnium</i>	9	
14				青藓属 <i>Brachythecium</i>	9	
	总计 Total	76	310		197	

(*Rhodobryum laxelimbatum*)、带叶耳平藓(*Calypothecium phyllogonoides*)、尾枝藓(*Caduciella mariei*)和灰果藓(*Chaetomitriopsis glaucocarpa*), 占所有种的0.7%。

西双版纳地区苔藓植物在2000年和2020年被IUCN收录的物种均为日本树角苔(*Dendroceros japonicas*), 等级分别为易危(VU)和濒危(EN)。该种在2006年《中国首批濒危苔藓植物红色名录简报》中被评为濒危(EN), 在此后2013年和2017年的两份国家级红色名录中被认为数据缺乏(DD)而未被列入受威胁等级, 在2017年的《云南省生物物种红色名录》中仍被评为易危。

比较三份国家级红色名录, 可以看到十多年间随着对苔藓植物广泛调查和深入研究工作的开展, 一些物种的濒危等级发生了变动。在2006年未被列入受威胁等级的一些物种在2013年的名录中被评为, 一些被认为极危(CR)或濒危的物种更改为数据缺乏, 而这些物种又在云南省红色名录中得到评级。对比2013年和2017年红色名录, 一些物种的濒危程度被降级, 如2013年评级为濒危的异形拟绢藓(*Entodontopsis pygmaea*)和小藓(*Groutiella tomentosa*), 在2017年分别降级为易危和不受威胁物种(即评级为近危(NT)、无危(LC)和数据缺乏(DD)的物种), 另有7个物种由易危降级为不受威胁。一

些物种被升级, 如近危的越南鞭苔(*Bazzania vietnamica*)和带叶耳平藓、无危的长刺刺果藓(*Symphyodon echinatus*)均升级为易危, 无危的花栉小赤藓(*Oligotrichum crossidioides*)升级为濒危。此外, 还新收录了一些物种, 如云南灰气藓(*Aerobryopsis yunnanensis*)和灰果藓被评为易危。

地区性的云南省生物物种红色名录的评级与国家级红色名录不太一致, 不少物种的等级发生了变化, 多数表现为受威胁等级增加, 如易危的舌叶拟绢藓(*Entodontopsis nitens*)、阔边大叶藓和东亚虫叶苔(*Zoopsis liukuensis*), 无危的暖地大叶藓(*Rhodobryum giganteum*)和狭边大叶藓(*Rhodobryum ontariense*)均升级为濒危。另外, 考虑到因为过度商业开采, 原生泥炭藓已经消失殆尽, 全部泥炭藓属物种面临同样的风险, 因此云南省的泥炭藓属植物作为一个整体被评为极危。此外, 一些数据缺乏的物种得到评估, 而绿枝青藓(*Brachythecium viridefactum*)由于存在分类学争议暂被列为不宜评估(NA)。西双版纳特有种版纳中角苔(*Mesoceros porcatus*)在几份红色名录中则一直未被评估。

### 3 讨论

#### 3.1 西双版纳地区苔藓植物名录及动态变化

得益于适宜的栖息环境, 即具有保存较好的原

始森林和温暖湿润的气候,西双版纳地区的苔藓植物物种资源非常丰富。虽然西双版纳苔藓植物的调查工作可追溯到1936年(Wang, 1939),但直到21世纪初人们才对该地区苔藓植物物种组成有了初步的认识,其中,《云南植物志》第17–19卷首次报道了西双版纳地区有分布的苔藓植物共53科136属289种(高谦和曹同, 2000; 黎兴江, 2002, 2005)。之后,王东升等(2008)对西双版纳纳板河流域国家级自然保护区的苔藓植物进行了系统调查,共记录到苔藓物种59科157属385种,其中包含新记录种140种。本研究是对西双版纳苔藓植物多样性的首次系统总结,共收录苔藓植物661种(附录1),占云南省苔藓物种数的34.7%,占全国苔藓物种数的20.5%,说明西双版纳地区苔藓植物对云南省乃至全国苔藓植物资源都具有极重要的意义。相关研究结果可为未来西双版纳高等植物名录的更新和完善提供基础数据。特别需要指出的是,在本次有限的调查时间和范围内,发现有西双版纳地区新记录种5种,说明该地区仍有丰富的苔藓物种有待发现,在今后越来越频繁的调查和深入的探索中,必然会增加更多类群的新分布记录或新种的发现。

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重要指标之一(刘艳和杨钰爽, 2019)。西双版纳地区苔藓植物具有9个东亚特有属和1个中国特有属,亦即具有我国目前已知苔藓中1/5的东亚特有属(45属)和1/12的中国特有属(12属)(吴鹏程等, 2017)。东亚特有属的分布范围主要局限于亚洲东部地区,包括中国、日本、朝鲜、俄罗斯的远东地区和西伯利亚,少数种类也见于周边地区(吴鹏程和贾渝, 2006; 吴鹏程等, 2017)。中国特有属指属内各个种的分布范围不超过中国国界,常见于中国局部山区,而且属内种的数目不多,一般不超过3种,多为1–2个种,因此也成为少种属或寡种属(吴鹏程和贾渝, 2006; 吴鹏程等, 2017)。由于东亚特有属和中国特有属局限的分布范围,加上中国特有属属内种数较少的特点,在资源调查和保护工作中应对这些特有物种予以特别关注。

### 3.2 西双版纳地区濒危苔藓物种组成及动态变化

根据不同时期的红色名录,西双版纳地区苔藓植物受威胁的状况是动态变化的。例如,日本树角苔在2000年被IUCN评为易危(Tan et al, 2000),如今其受威胁等级上升为濒危(IUCN, 2012)。日本树角

苔主要生长于亚热带和温带森林中的树干上,其面临的主要威胁是森林的砍伐和退化。此外,虽然日本树角苔分布范围广泛,但是其分布地点非常分散和破碎化,而且每个分布地的面积非常小。目前,该物种的栖息地正受到人类活动的破坏,其种群数量和分布范围已经大大减少。另外,根据《中国生物多样性红色名录——高等植物卷》([http://www.mee.gov.cn/gkml/hbb/bgg/201309/t20130912\\_260061.htm](http://www.mee.gov.cn/gkml/hbb/bgg/201309/t20130912_260061.htm)),越南鞭苔和带叶耳平藓被评为近危,而在《中国高等植物受威胁物种名录》(覃海宁等, 2017)中升级为易危,而花栉小赤藓也从2013年的无危升级为2017年的濒危。因此,在日常管理和保护工作中需要注意了解上述物种等级变动的原因和目前的生存环境状况,分析并及时消除威胁因子,避免这些物种的濒危程度在未来进一步加剧甚至遭到灭绝。

不同区域尺度的红色名录由于考虑的面积范围、评估标准等不同,对物种生存状况的认识和判断也不同。仍以日本树角苔为例,2012年IUCN将其评估为濒危,而2017年在《中国高等植物受威胁物种名录》(覃海宁等, 2017)中并未将其列为受威胁物种,但同年发布的《云南省生物物种红色名录(2017)》(云南省环境保护厅等, 2017)则将其评为易危。因此,为了更全面、更准确地评估物种的受威胁状况,应规范评估标准,并综合考量不同时空尺度物种的分布数据。

另外,根据此次文献研究和实地调查所获得物种的实际分布情况,我们建议将一些在《中国生物多样性红色名录——高等植物卷》([http://www.mee.gov.cn/gkml/hbb/bgg/201309/t20130912\\_260061.htm](http://www.mee.gov.cn/gkml/hbb/bgg/201309/t20130912_260061.htm))中被评估为数据缺乏(DD)的物种,包括芒尖小黄藓(*Daltonia aristifolia*)、东亚细黄藓(*Leskeodon maibarae*)和长蕨藓(*Penzigiella cordata*)重新评估为无危(LC)。

西双版纳特有种版纳中角苔(*Mesoceros porcatus*)是Piippo (1999)根据Redfearn于1986年在云南采集的标本发表的新种。根据采集记录,该标本采自西双版纳勐仑镇至勐伴镇路边的石灰岩山,海拔为1,200–1,260 m。中角苔属全世界仅有2种,另外一种*Mesoceros mesophoros*分布在巴布亚新几内亚(Piippo, 1993)。该属分布范围狭窄,值得进一步的研究与保护。遗憾的是,版纳中角苔自发表以来,

再无新标本采集记录,也没有相关研究报道。在此次野外调查中也未有发现,其在西双版纳的分布和保护状况应予以关注。


### 3.3 西双版纳地区环境保护和研究队伍建设建议

从野外调查和文献资料收集整理结果来看,西双版纳地区的森林植被孕育和保存着丰富的苔藓植物资源,需要注重该地区的生态保护工作,继续维持其种质资源库的地位。近年来,刀耕火种、毁林开荒种植橡胶、香蕉、菠萝等活动正在侵蚀该地区的原始森林,当地居民还在保护区周边甚至保护区内种植砂仁、茶等经济作物,并施用化肥、农药及除草剂等外源化学添加剂,这些人为活动对苔藓植物的影响是致命的。此外,商业性的非法采伐等活动也对保护区内森林造成了破坏,给保护区管理带来了不小的压力。为了更好地保护热带森林中丰富的苔藓植物及其他动植物资源,建议当地政府把资源保护和社区发展结合起来,在保障经济平稳发展的前提下,禁止当地居民进入保护区内种植经济作物,禁止砍伐雨林种橡胶、非法开采等活动。

目前人们对苔藓植物仍缺乏关注,还需支持建立和培养西双版纳地区的苔藓植物研究队伍,加强苔藓植物物种多样性调查研究工作,促进相关保护工作的开展。在森林退化和人类活动日益加剧的背景下,对于受到越来越严峻威胁的一些物种,如日本树角苔、越南鞭苔、带叶耳平藓、花柄小赤藓等,应对其进行长期的野外监测和研究,并制定具有针对性的保护措施。

**致谢:** 感谢中国科学院西双版纳热带植物园谭运洪老师及其团队、李剑武老师及其团队对野外采样工作的帮助;感谢刘露露制图;感谢普洱学院张海龙协助野外采样和数据整理。

### ORCID

全东丽  <https://orcid.org/0000-0002-0749-2007>  
 杨斌  <https://orcid.org/0000-0001-9791-5159>  
 马文章  <https://orcid.org/0000-0003-3144-001X>  
 宋亮  <https://orcid.org/0000-0002-1452-9939>  
 沈婷  <https://orcid.org/0000-0002-3061-624x>

### 参考文献

Barnosky AD, Matzke N, Tomiya S, Wogan GOU, Swartz B, Quental TB, Marshall C, McGuire JL, Lindsey EL, Maguire

- KC, Mersey B, Ferrer EA (2011) Has the Earth's sixth mass extinction already arrived? *Nature*, 471, 51–57.
- Cao T, Zhu RL, Guo SL, Zuo BR, Yu J (2006) A brief report of the first red list of endangered bryophytes in China. *Bulletin of Botanical Research*, 26, 756–762. (in Chinese with English abstract) [曹同, 朱瑞良, 郭水良, 左本荣, 于晶 (2006) 中国首批濒危苔藓植物红色名录简报. *植物研究*, 26, 756–762.]
- Cao T, Zhu RL, Tan B, Guo SL, Gao C, Wu PC, Li XJ (2006) A report of the first national red list of Chinese endangered bryophytes. *Journal of the Hattori Botanical Laboratory*, 99, 275–295.
- Chen BJ, Wu PC (1964) Study on epiphyllous liverworts of China (I). *Acta Phytotaxonomica Sinica*, 9, 213–276. (in Chinese with English abstract) [陈邦杰, 吴鹏程 (1964) 中国叶附生苔类植物的研究(一). *植物分类学报*, 9, 213–276.]
- Corlett RT (2014) *The Ecology of Tropical East Asia*. Oxford University Press, New York.
- Crosby MR, Magill RE, Allen B, He S (2000) *A Checklist of the Mosses*. Missouri Botanical Garden, St. Louis.
- De Vos JM, Joppa LN, Gittleman JL, Stephens PR, Pimm SL (2015) Estimating the normal background rate of species extinction. *Conservation Biology*, 29, 452–462.
- Gao C, Crosby MR, He S (1999) *Moss Flora of China (English version)*, Vol. 1. Science Press, Beijing & Missouri Botanical Garden Press, St. Louis.
- Gao C, Crosby MR, He S (2003) *Moss Flora of China (English version)*, Vol. 3. Science Press, Beijing & Missouri Botanical Garden Press, St. Louis.
- Gao Q (1994) *Flora Bryophytarum Sinicorum*, Vol. 1. Science Press, Beijing. (in Chinese) [高谦 (1994) 中国苔藓志(第一卷). 科学出版社, 北京.]
- Gao Q (1996) *Flora Bryophytarum Sinicorum*, Vol. 2. Science Press, Beijing. (in Chinese) [高谦 (1996) 中国苔藓志(第二卷). 科学出版社, 北京.]
- Gao Q (2003) *Flora Bryophytarum Sinicorum*, Vol. 9. Science Press, Beijing. (in Chinese) [高谦 (2003) 中国苔藓志(第九卷). 科学出版社, 北京.]
- Gao Q, Cao T (2000) *Flora Yunnanica*, Vol. 17. Science Press, Beijing. (in Chinese) [高谦, 曹同 (2000) 云南植物志(第17卷). 科学出版社, 北京.]
- Gao Q, Wu YH (2008) *Flora Bryophytarum Sinicorum*, Vol. 10. Science Press, Beijing. (in Chinese) [高谦, 吴玉环 (2008) 中国苔藓志(第十卷). 科学出版社, 北京.]
- Gao Q, Wu YH (2010) *Genera Hepaticopsida et Anthocerotopsida Sinicorum*. Science Press, Beijing. (in Chinese) [高谦, 吴玉环 (2010) 中国苔纲和角苔纲植物属志. 科学出版社, 北京.]
- Hallingbäck T, Hodgetts N (2000) *Status Survey and Conservation Action Plan for Bryophytes: Mosses, Liverworts and Hornworts*. IUCN/SSC Bryophyte Specialist Group, Gland and Cambridge.

- He Q, Jia Y (2017) Assessing the threat status of China's bryophytes. *Biodiversity Science*, 25, 774–780. (in Chinese with English abstract) [何强, 贾渝 (2017) 中国苔藓植物濒危等级的评估原则和评估结果. 生物多样性, 25, 774–780.]
- Higuchi M, Nishimura N, Li XJ (2010) Mosses of Xishuangbanna, Yunnan, China. *Memoirs of the National Museum of Nature and Science*, 46, 83–94.
- Hu RL, Wang YF (2005) *Flora Bryophytarum Sinicorum*, Vol. 7. Science Press, Beijing. (in Chinese) [胡人亮, 王幼芳 (2005) 中国苔藓志(第七卷). 科学出版社, 北京.]
- Hu RL, Wang YF, Crosby MR, He S (2008) *Moss Flora of China (English version)*, Vol. 7. Science Press, Beijing & Missouri Botanical Garden Press, St. Louis.
- Huang YS, Xu WR, Li ZH, Fan L, Huang WJ (1992) An observation and analysis on the radiation fog in Xishuangbanna. *Acta Meteorologica Sinica*, 50, 112–117. (in Chinese with English abstract) [黄玉生, 许文荣, 李子华, 樊玲, 黄文娟 (1992) 西双版纳地区冬季辐射雾的初步研究. 气象学报, 50, 112–117.]
- IUCN (International Union for Conservation of Nature) (2012) *The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2012-1.* <https://www.iucnredlist.org>. (accessed on 2020-05-03)
- IUCN (International Union for Conservation of Nature) (2020) *The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2020-1.* <https://www.iucnredlist.org> (accessed on 2020-05-03)
- Li XJ (2000) *Flora Bryophytarum Sinicorum*, Vol. 3. Science Press, Beijing. (in Chinese) [黎兴江 (2000) 中国苔藓志(第三卷). 科学出版社, 北京.]
- Li XJ (2002) *Flora Yunnanica*, Vol. 18. Science Press, Beijing. (in Chinese) [黎兴江 (2002) 云南植物志(第18卷). 科学出版社, 北京.]
- Li XJ (2005) *Flora Yunnanica*, Vol. 19. Science Press, Beijing. (in Chinese) [黎兴江 (2005) 云南植物志(第19卷). 科学出版社, 北京.]
- Li XJ (2006) *Flora Bryophytarum Sinicorum*, Vol. 4. Science Press, Beijing. (in Chinese) [黎兴江 (2006) 中国苔藓志(第四卷). 科学出版社, 北京.]
- Li XJ, Crosby MR, He S (2001) *Moss Flora of China (English version)*, Vol. 2. Science Press, Beijing & Missouri Botanical Garden Press, St. Louis.
- Li XJ, Crosby MR, He S (2007) *Moss Flora of China (English version)*, Vol. 4. Science Press, Beijing & Missouri Botanical Garden Press, St. Louis.
- Liu Q, Wang YF, Zhu YQ (2011) The bryophytes of Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Yunnan Province, China. *Chenia*, 10, 63–70.
- Liu Y, Yang YS (2019) Importance of conservation priority areas for bryophyte biodiversity in Chongqing. *Biodiversity Science*, 27, 677–682. (in Chinese with English abstract) [刘艳, 杨钰爽 (2019) 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, 27, 677–682.]
- Piippo S (1993) Hepatics from the Solomon Islands. I. *Nova Hedwigia*, 56, 355–365.
- Piippo S (1999) *Mesoceros porcatius*, a new hornwort from Yunnan. *Hausknechtia Beiheft*, 9, 279–282.
- 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, 林森文, 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.]
- Shen T, Corlett RT, Song L, Ma WZ, Guo XL, Song Y, Wu Y (2018) Vertical gradient in bryophyte diversity and species composition in tropical and subtropical forests in Yunnan, SW China. *Journal of Vegetation Science*, 29, 1075–1087.
- Shen T, Song L, Guo XL, Corlett RT, Wu Y, Ma ZX, Chen Q (2019) Habitat preferences of epiphytic bryophytes along the vertical gradient and their indicator functions in a tropical dipterocarp rain forest. *Guihaia*, 39, 776–787. (in Chinese with English abstract) [沈婷, 宋亮, 郭新磊, Corlett RT, 吴毅, 马占霞, 陈泉 (2019) 龙脑香热带雨林附生苔藓沿宿主垂直梯度的微生境偏好及其指示作用. 广西植物, 39, 776–787.]
- Song L, Ma WZ, Yao YL, Liu WY, Li S, Chen K, Lu HZ, Cao M, Sun ZH, Tan ZH, Nakamura A (2015) Bole bryophyte diversity and distribution patterns along three altitudinal gradients in Yunnan, China. *Journal of Vegetation Science*, 26, 576–587.
- Tan B, Geissler P, Hallingbäck T (1994) Towards a world red list of bryophytes. *Bryological Times*, 77, 3–6.
- Tan B, Geissler P, Hallingbäck T, Söderström L (2000) The 2000 IUCN World Red List of Bryophytes. In: *Status Survey and Conservation Action Plan for Bryophytes: Mosses, Liverworts, and Hornworts* (eds Hallingbäck T & Hodgetts N), pp. 77–90, IUCN/SSC Bryophyte Specialist Group, IUCN, Gland, Switzerland and Cambridge, UK.
- Tordoff AW, Baltzer MC, Fellowes JR, Pilgrim JD, Langhammer PF (2012) Key biodiversity areas in the Indo-Burma hotspot: Process, progress and future directions. *Journal of Threatened Taxa*, 4, 2779–2787.
- Wang CW (1939) A preliminary study of the vegetation of Yunnan. *Bulletin of the Fan Memorial Institute of Biology*, 9, 65–125.
- Wang DS, Shi CL, Liu F, Cao T, Guo SL, Song GY (2008) Studies on bryophytes of Nabanhe National Nature Reserve,

- Yunnan, China. *Journal of Tropical and Subtropical Botany*, 16, 452–465. (in Chinese with English abstract) [王东升, 施春蕾, 刘峰, 曹同, 郭水良, 宋国元 (2008) 中国云南纳板河国家级自然保护区苔藓植物研究. 热带亚热带植物学报, 16, 452–465.]
- Wang LS, Jia Y, Zhang XC, Qin HN (2018) *Species Catalogue of China*, Vol. 1. Plants: A Synoptic Checklist (I). Science Press, Beijing. (in Chinese) [王利松, 贾渝, 张宪春, 覃海宁 (2018) 中国生物物种名录(第一卷), 植物: 总名录(上). 科学出版社, 北京.]
- Wu PC (1989) Recent bryo-floristic exploration in China. *Bryology Times*, 51, 1–3.
- Wu PC (1992) The mossflora of Xishuangbanna, southern Yunnan, China. *Bryophyte Diversity and Evolution*, 5, 27–33.
- Wu PC (2000) *Bryoflora of Hengduan Mts (Southwest China)*. Science Press, Beijing. (in Chinese) [吴鹏程 (2000) 横断山区苔藓志. 科学出版社, 北京.]
- Wu PC (2002) *Flora Bryophytarum Sinicorum*, Vol. 6. Science Press, Beijing. (in Chinese) [吴鹏程 (2002) 中国苔藓志(第六卷). 科学出版社, 北京.]
- Wu PC, Crosby MR, He S (2002) *Moss Flora of China (English version)*, Vol. 6. Science Press, Beijing & Missouri Botanical Garden Press, St. Louis.
- Wu PC, Crosby MR, He S (2005) *Moss Flora of China (English version)*, Vol. 8. Science Press, Beijing & Missouri Botanical Garden Press, St. Louis.
- Wu PC, Crosby MR, He S (2011) *Moss Flora of China. English version*. Vol. 5. Science Press, Beijing & Missouri Botanical Garden Press, St. Louis.
- Wu PC, Jia Y (2004) *Flora Bryophytarum Sinicorum*, Vol. 8. Science Press, Beijing. (in Chinese) [吴鹏程, 贾渝 (2004) 中国苔藓志(第八卷). 科学出版社, 北京.]
- Wu PC, Jia Y (2006) The regionalization and distribution types of the bryophytes in China. *Journal of Plant Resources and Environment*, 15, 1–8. (in Chinese with English abstract) [吴鹏程, 贾渝 (2006) 中国苔藓植物的地理分区及分布类型. 植物资源与环境学报, 15, 1–8.]
- Wu PC, Jia Y (2011) *Flora Bryophytarum Sinicorum*, Vol. 5. Science Press, Beijing. (in Chinese) [吴鹏程, 贾渝 (2011) 中国苔藓志(第五卷). 科学出版社, 北京.]
- Wu PC, Jia Y, Wang QH, Yu NN, He Q, Wang MZ (2017) *Chinese Illustrated Bryophytes*. China Forestry Publishing House, Beijing. (in Chinese) [吴鹏程, 贾渝, 王庆华, 于宁宁, 何强, 汪楣芝 (2017) 中国苔藓图鉴. 中国林业出版社, 北京.]
- Zhang JH, Cao M (1995) Tropical forest vegetation of Xishuangbanna, SW China and its secondary changes, with special reference to some problems in local nature conservation. *Biological Conservation*, 73, 229–238.
- Zhang L (1992) The study on the life-form of mosses in Menglun Area, Xishuangbanna, Yunnan. *Acta Botanica Austro Sinica*, 8, 39–43.
- Zhou HZ (2000) Species and species diversity. *Chinese Biodiversity*, 8, 215–226. (in Chinese with English abstract) [周红章 (2000) 物种与物种多样性. 生物多样性, 8, 215–226.]
- Zhu H, Wang H, Li BG, Zhou SS, Zhang JH (2015) Studies on the forest vegetation of Xishuangbanna. *Plant Science Journal*, 33, 641–726. (in Chinese with English abstract) [朱华, 王洪, 李保贵, 周仕顺, 张建侯 (2015) 西双版纳森林植被研究. 植物科学学报, 33, 641–726.]
- Zhu RL, So ML (2001) *Epiphyllous Liverworts of China*. Borntraeger Verlagsbuchhandlung, Stuttgart.

(责任编辑: 朱瑞良 责任编辑: 时意专)

## 附录 Supplementary Material

### 附录1 西双版纳苔藓植物名录

Appendix 1 The checklist of bryophytes in Xishuangbanna  
<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2020216-1.pdf>

### 附录2 西双版纳苔藓植物调查样线地点

Appendix 2 Bryophyte sample line locations in Xishuangbanna  
<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2020216-2.pdf>

### 附录3 西双版纳苔藓植物野外调查结果

Appendix 3 Field survey results of bryophytes in Xishuangbanna  
<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2020216-3.pdf>

### 附录4 不同红色名录对西双版纳地区苔藓植物的评级情况

Appendix 4 The endangered status of bryophytes in Xishuangbanna based on different red lists  
<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2020216-4.pdf>

附录1 西双版纳苔藓植物名录。名录按科、属、种拉丁字母顺序排列。\*为西双版纳新记录种, #为中国特有种。对于专著记录以外由文献发表的新记录种, 每一种名后附文献来源或1份引证标本备查。IUCN 2000, 2020, 分别表示《2000 IUCN 世界苔藓植物红色名录》(Tan et al. 2000)和 IUCN (2020); 中国 2006, 表示《中国首批濒危苔藓植物红色名录简报》(曹同等, 2006); 中国 2013, 表示《中国生物多样性红色名录——高等植物卷》(环境保护部和中国科学院, 2013); 中国 2017, 表示《中国高等植物受威胁物种名录》(覃海宁等, 2017); 云南 2017, 表示《云南省生物物种红色名录(2017)》(云南省环境保护厅等, 2017)。

Appendix 1 The checklist of bryophytes in Xishuangbanna. The checklist is arranged in latin alphabetical order by family, genus, and species. \* means that this species is a new species recorded in Xishuangbanna, and # means that this species is endemic to China. For new records published by literature other than monographs, each species followed by source reference or one citation specimen. IUCN 2000, 2020 represent the 2000 IUCN World Red List of Bryophytes (Tan et al, 2000) and IUCN (2020), respectively. China 2006 refers to A Brief Report of the First Red List of Endangered Bryophytes in China (Cao et al, 2006). China 2013 refers the Red List of China Higher Plants (Ministry of Environmental Protection & Chinese Academy of Sciences, 2013). China 2017 and Yunnan 2017 stand for the Threatened Species List of China's Higher Plants (Qin et al, 2017) and the Red List of Yunnan (2017) (Department of Ecological Environment of Yunnan Province et al, 2017), respectively.

物种 Species	IUCN 2000, 2020	中国 2006 China 2006	中国 2013 China 2013	中国 2017 China 2017	云南 2017 Yunnan 2017	来源 Source
<b>苔类植物门 Marchantiophyta</b>						
<b>1. 隐蒴苔科 Adelanthaceae</b>						
<b>1) 无萼苔属 <i>Wettsteinia</i></b>						
[1] 无萼苔 <i>Wettsteinia inversa</i>			数据缺乏(DD)			《云南植物志》第17卷(高谦和曹同, 2000)
<b>2. 挺叶苔科 Anastrophyllaceae</b>						
<b>2) 褶萼苔属 <i>Plicanthus</i></b>						
[2] 全缘褶萼苔 <i>Plicanthus birmensis</i>			无危(LC)			王东升等, 2008: 060663
[3] 齿边褶萼苔 <i>Plicanthus hirtellus</i>			无危(LC)			贾学乙 910460 (IFP)
<b>3. 绿片苔科 Aneuraceae</b>						
<b>3) 绿片苔属 <i>Aneura</i></b>						
[4] 大绿片苔 <i>Aneura maxima</i>			未收录 (Unrecorded)			王健和彭涛 20110513-22 (HSNU)
[5] 绿片苔 <i>Aneura pinguis</i>			无危(LC)			王东升等, 2008: 060679
<b>4) 片叶苔属 <i>Riccardia</i></b>						
[6] 波叶片叶苔 <i>Riccardia chamedryfolia</i>			无危(LC)			王东升等, 2008: 060596

物种 Species	IUCN 2000, 2020	中国 2006 China 2006	中国 2013 China 2013	中国 2017 China 2017	云南 2017 Yunnan 2017	来源 Source
[7] # 中华片叶苔 <i>Riccardia chinensis</i>			未收录 (Unrecorded)			《云南植物志》第 17 卷(高谦和曹同, 2000)
[8] 南亚片叶苔 <i>Riccardia jackii</i>			数据缺乏(DD)			彭涛等 20150201-99
[9] 单胞片叶苔 <i>Riccardia kodamae</i>			数据缺乏(DD)			彭涛等 20150129-29
[10] 宽片叶苔 <i>Riccardia latifrons</i>			无危(LC)			王东升等, 2008: 060197
[11] 双毛片叶苔太平洋变种 <i>Riccardia marginata</i> var. <i>pacifica</i>			未收录 (Unrecorded)			彭涛等 20150129-3
[12] 硬枝片叶苔 <i>Riccardia vitrea</i>			未收录 (Unrecorded)			彭涛等 20150130-23 (HSNU)
<b>4. 疣冠苔科 Aytoniaceae</b>						
<b>5) 花萼苔属 <i>Asterella</i></b>						
[13] 柔叶花萼苔 <i>Asterella mitsuminensis</i>			数据缺乏(DD)			王东升等, 2008: 060736
[14] 多托花萼苔 <i>Asterella multiflora</i>			数据缺乏(DD)			王东升等, 2008: 060698
[15] 东亚花萼苔 <i>Asterella yoshinagana</i>			未收录 (Unrecorded)			王东升等, 2008: 060763
<b>6) 疣冠苔属 <i>Mannia</i></b>						
[16] 西伯利亚疣冠苔 <i>Mannia sibirica</i>			无危(LC)			王东升等, 2008: 060525
[17] 疣冠苔 <i>Mannia triandra</i>			无危(LC)			王东升等, 2008: 060139
<b>7) 紫背苔属 <i>Plagiochasma</i></b>						
[18] 紫背苔 <i>Plagiochasma rupestre</i>			无危(LC)			王东升等, 2008: 060696
<b>5. 壶苞苔科 Blasiaceae</b>						
<b>8) 壶苞苔属 <i>Blasia</i></b>						
[19] 壶苞苔 <i>Blasia pusilla</i>			无危(LC)			《云南植物志》第 17 卷(高谦和曹同, 2000)

物种 Species	IUCN 2000, 2020	中国 2006 China 2006	中国 2013 China 2013	中国 2017 China 2017	云南 2017 Yunnan 2017	来源 Source
<b>6. 护蒴苔科 Calypogeiaceae</b>						
<b>9) 护蒴苔属 Calypogeia</b>						
[20] 刺叶护蒴苔 <i>Calypogeia arguta</i>			无危 (LC)			《云南植物志》第 17 卷(高谦和曹同, 2000)
[21] 双齿护蒴苔 <i>Calypogeia tosana</i>			无危 (LC)			王东升等, 2008: 060719
<b>7. 大萼苔科 Cephaloziaceae</b>						
<b>10) 大萼苔属 Cephalozia</b>						
[22] 毛口大萼苔 <i>Cephalozia lacinulata</i>			无危 (LC)			王东升等, 2008: 060610
<b>11) 裂齿苔属 Odontoschisma</b>						
[23] 裂齿苔 <i>Odontoschisma denudatum</i>			无危 (LC)			《云南植物志》第 17 卷(高谦和曹同, 2000)
[24] 瘤壁裂齿苔 <i>Odontoschisma grosseverrucosum</i>			无危 (LC)			《云南植物志》第 17 卷(高谦和曹同, 2000)
<b>8. 蛇苔科 Conocephalaceae</b>						
<b>12) 蛇苔属 Conocephalum</b>						
[25] 小蛇苔 <i>Conocephalum japonicum</i>			无危 (LC)			《云南植物志》第 17 卷(高谦和曹同, 2000)
<b>9. 毛地钱科 Dumortieraceae</b>						
<b>13) 毛地钱属 Dumortiera</b>						
[26] 毛地钱 <i>Dumortiera hirsuta</i>			无危 (LC)			王东升等, 2008: 060220
<b>10. 耳叶苔科 Frullaniaceae</b>						
<b>14) 耳叶苔属 Frullania</b>						
[27] 折扇耳叶苔 <i>Frullania arecae</i>			无危 (LC)			《云南植物志》第 17 卷(高谦和曹同, 2000)



物种 Species	IUCN 2000, 2020	中国 2006 China 2006	中国 2013 China 2013	中国 2017 China 2017	云南 2017 Yunnan 2017	来源 Source
[28] 缅甸耳叶苔 <i>Frullania berthoumieui</i>			无危 (LC)			王东升等, 2008: 060579
[29] 达乌里耳叶苔 <i>Frullania davurica</i>			无危 (LC)			王东升等, 2008: 060845
[29a] 达乌里耳叶苔原变型 <i>Frullania davurica</i> fo. <i>davurica</i>			无危 (LC)			《云南植物志》第 17 卷(高谦和曹同, 2000)
[29b] 达乌里耳叶苔芽孢变型 <i>Frullania davurica</i> fo. <i>dorsoblastos</i>			未收录 (Unrecorded)			《云南植物志》第 17 卷(高谦和曹同, 2000)
[30] 皱叶耳叶苔 <i>Frullania ericoides</i>			无危 (LC)			《云南植物志》第 17 卷(高谦和曹同, 2000)
[31] 波脊耳叶苔 <i>Frullania evelynae</i>			数据缺乏 (DD)			《云南植物志》第 17 卷(高谦和曹同, 2000)
[32] 暗绿耳叶苔 <i>Frullania fuscovirens</i>			无危 (LC)			Shen et al., 2018: STbry00131
[33] 短瓣耳叶苔 <i>Frullania gaudichaudii</i>			数据缺乏 (DD)			《云南植物志》第 17 卷(高谦和曹同, 2000)
[34] # 斜基耳叶苔 <i>Frullania handel-mazzettii</i>			无危 (LC)			王东升等, 2008: 060212
[35] # 卡氏耳叶苔 <i>Frullania kashyapii</i>			数据缺乏 (DD)			王东升等, 2008: 060853
[36] # 弯瓣耳叶苔 <i>Frullania linii</i>			无危 (LC)			《云南植物志》第 17 卷(高谦和曹同, 2000)
[37] 盔瓣耳叶苔 <i>Frullania muscicola</i>			无危 (LC)			王东升等, 2008: 060746
[38] 尼泊尔耳叶苔 <i>Frullania nepalensis</i>			无危 (LC)			王东升等, 2008: 060984
[39] * 兜瓣耳叶苔 <i>Frullania neurota</i>			无危 (LC)			目前研究
[40] 东方耳叶苔 <i>Frullania orientalis</i>			数据缺乏 (DD)			《云南植物志》第 17 卷(高谦和曹同, 2000)
[41] 钟瓣耳叶苔 <i>Frullania parvistipula</i>			无危 (LC)			《云南植物志》第 17 卷(高谦和曹同, 2000)

物种 Species	IUCN 2000, 2020	中国 2006 China 2006	中国 2013 China 2013	中国 2017 China 2017	云南 2017 Yunnan 2017	来源 Source
[42] 顶脊耳叶苔 <i>Frullania physantha</i>			无危 (LC)			《云南植物志》第 17 卷(高谦和曹同, 2000)
[43] 多褶耳叶苔 <i>Frullania polyptera</i>			无危 (LC)			《云南植物志》第 17 卷(高谦和曹同, 2000)
[44] 刺苞叶耳叶苔 <i>Frullania ramuligera</i>			无危 (LC)			《云南植物志》第 17 卷(高谦和曹同, 2000)
[45] 褶瓣耳叶苔 <i>Frullania riojaneirensis</i>			无危 (LC)			《云南植物志》第 17 卷(高谦和曹同, 2000)
[46] 离瓣耳叶苔 <i>Frullania sackawana</i>			无危 (LC)			《云南植物志》第 17 卷(高谦和曹同, 2000)
[47] 硬叶耳叶苔 <i>Frullania valida</i>			无危 (LC)			《云南植物志》第 17 卷(高谦和曹同, 2000)
[48] # 半圆耳叶苔 <i>Frullania zangii</i>			无危 (LC)			王东升等, 2008: 060195
<b>11. 剪叶苔科 Herbertaceae</b>						
<b>15) 剪叶苔属 <i>Herbertus</i></b>						
[49] 长角剪叶苔 <i>Herbertus dicranus</i>			无危 (LC)			王东升等, 2008: 060950
[50] 多枝剪叶苔 <i>Herbertus ramosus</i>			无危 (LC)			王东升等, 2008: 060835
<b>12. 叶苔科 Jungermanniaceae</b>						
<b>16) 被蒴苔属 <i>Nardia</i></b>						
[51] 拟瓢叶被蒴苔 <i>Nardia subclavata</i>			无危 (LC)			王东升等, 2008: 060524
<b>17) 假苞苔属 <i>Notoscyphus</i></b>						
[52] 假苞苔 <i>Notoscyphus lutescens</i>			无危 (LC)			目前研究
<b>18) 管口苔属 <i>Solenostoma</i></b>						

物种 Species	IUCN 2000, 2020	中国 2006 China 2006	中国 2013 China 2013	中国 2017 China 2017	云南 2017 Yunnan 2017	来源 Source
[53] 束根管口苔 <i>Solenostoma clavellata</i>			数据缺乏 (DD)			《云南植物志》第 17 卷(高谦和曹同, 2000)
[54] 偏叶管口苔 <i>Solenostoma comatum</i>			无危 (LC)			《云南植物志》第 17 卷(高谦和曹同, 2000)
[55] 直立管口苔 <i>Solenostoma erectum</i>			无危(LC)			《云南植物志》第 17 卷(高谦和曹同, 2000)
[56] 细鞭管口苔 <i>Solenostoma flagellaris</i>			数据缺乏 (DD)			王东升等, 2008: 060722
[57] 鞭枝管口苔 <i>Solenostoma flagellatum</i>			未收录 (Unrecorded)			《云南植物志》第 17 卷(高谦和曹同, 2000)
[58] 透明管口苔 <i>Solenostoma hyalinum</i>			无危 (LC)			《云南植物志》第 17 卷(高谦和曹同, 2000)
[59] 褐绿管口苔 <i>Solenostoma infuscum</i>			无危 (LC)			王东升等, 2008: 060298
[60] 倒卵叶管口苔 <i>Solenostoma obovatum</i>			无危 (LC)			《云南植物志》第 17 卷(高谦和曹同, 2000)
[61] 小胞管口苔 <i>Solenostoma parvitextum</i>			数据缺乏 (DD)			《云南植物志》第 17 卷(高谦和曹同, 2000)
[62] 羽叶管口苔 <i>Solenostoma plagiochilaceum</i>			无危 (LC)			王东升等, 2008: 060541
[63] 小管口苔 <i>Solenostoma pumilum</i>			数据缺乏 (DD)			王东升等, 2008: 060118
[64] 梨萼管口苔 <i>Solenostoma pyriflorum</i>			无危 (LC)			王东升等, 2008: 060340
[65] 莲座丛管口苔 <i>Solenostoma rosulans</i>			无危 (LC)			《云南植物志》第 17 卷(高谦和曹同, 2000)
[66] 垂根管口苔 <i>Solenostoma radiculosa</i>			无危 (LC)			《云南植物志》第 17 卷(高谦和曹同, 2000)

物种 Species	IUCN 2000, 2020	中国 2006 China 2006	中国 2013 China 2013	中国 2017 China 2017	云南 2017 Yunnan 2017	来源 Source
[67] 红丛管口苔 <i>Solenostoma rubripunctatum</i>			无危 (LC)			《云南植物志》第 17 卷(高谦和曹同, 2000)
[68] 纤柔管口苔 <i>Solenostoma schaulianum</i>			未收录 (Unrecorded)			王东升等, 2008: 060549
[69] 南亚管口苔 <i>Solenostoma sikkimense</i>			数据缺乏 (DD)			《云南植物志》第 17 卷(高谦和曹同, 2000)
[70] 四褶管口苔 <i>Solenostoma tetragonum</i>			无危 (LC)			《云南植物志》第 17 卷(高谦和曹同, 2000)
[71] 截叶管口苔 <i>Solenostoma truncatum</i>			无危 (LC)			《云南植物志》第 17 卷(高谦和曹同, 2000)
[72] 长褶管口苔 <i>Solenostoma virgatum</i>			无危 (LC)			《云南植物志》第 17 卷(高谦和曹同, 2000)
<b>13. 细鳞苔科 Lejeuneaceae</b>						
<b>19) 顶鳞苔属 <i>Acrolejeunea</i></b>						
[73] 浅棕顶鳞苔 <i>Acrolejeunea infuscata</i>			未收录 (Unrecorded)			Song et al, 2015: CAMLC2-221
[74] 折叶顶鳞苔 <i>Acrolejeunea recurvata</i>			近危 (NT)			《云南植物志》第 17 卷(高谦和曹同, 2000)
[75] 泛生顶鳞苔 <i>Acrolejeunea sandvicensis</i>			无危 (LC)			《云南植物志》第 17 卷(高谦和曹同, 2000)
<b>20) 尾鳞苔属 <i>Caudalejeunea</i></b>						
[76] 反齿尾鳞苔 <i>Caudalejeunea recurvistipula</i>		濒危 (EN)	数据缺乏 (DD)		濒危 (EN)	Zhu & So, 2001: M.-J.Lai 99822L45
[77] 肾瓣尾鳞苔 <i>Caudalejeunea reniloba</i>			数据缺乏 (DD)			Wang et al, 2016: Wang et al. 20120714-369 (HSNU)

物种 Species	IUCN 2000, 2020	中国 2006 China 2006	中国 2013 China 2013	中国 2017 China 2017	云南 2017 Yunnan 2017	来源 Source
<b>21) 唇鳞苔属 <i>Cheilolejeunea</i></b>						
[78] 阔齿唇鳞苔 <i>Cheilolejeunea eximia</i>			未收录 (Unrecorded)			《云南植物志》第 17 卷(高谦和曹同, 2000)
[79] 圆叶唇鳞苔 <i>Cheilolejeunea intertexta</i>			无危(LC)			王东升等, 2008: 060574
[80] 亚洲唇鳞苔 <i>Cheilolejeunea krakammae</i>			无危(LC)			《云南植物志》第 17 卷(高谦和曹同, 2000)
[81] 多脊唇鳞苔 <i>Cheilolejeunea pluriplicata</i>			数据缺乏 (DD)			《云南植物志》第 17 卷(高谦和曹同, 2000)
[82] 粗茎唇鳞苔 <i>Cheilolejeunea trapezia</i>			未收录 (Unrecorded)			黎兴江 3622 (HSNU)
[83] 阔叶唇鳞苔 <i>Cheilolejeunea trifaria</i>			无危(LC)			《云南植物志》第 17 卷(高谦和曹同, 2000)
[84] 粗唇鳞苔 <i>Cheilolejeunea turgida</i>			无危(LC)			《云南植物志》第 17 卷(高谦和曹同, 2000)
[85] 南亚唇鳞苔 <i>Cheilolejeunea vittata</i>			无危(LC)			《云南植物志》第 17 卷(高谦和曹同, 2000)
<b>22) 疣鳞苔属 <i>Cololejeunea</i></b>						
[86] 耳萼疣鳞苔 <i>Cololejeunea aequabilis</i>			无危(LC)			《云南植物志》第 17 卷(高谦和曹同, 2000)
[87] # 刺边疣鳞苔 <i>Cololejeunea albodentata</i>			数据缺乏 (DD)			《云南植物志》第 17 卷(高谦和曹同, 2000)
[88] 薄叶疣鳞苔 <i>Cololejeunea appressa</i>			无危(LC)			《云南植物志》第 17 卷(高谦和曹同, 2000)

物种 Species	IUCN 2000, 2020	中国 2006 China 2006	中国 2013 China 2013	中国 2017 China 2017	云南 2017 Yunnan 2017	来源 Source
[89] 棉毛疣鳞苔 <i>Cololejeunea floccosa</i>			无危 (LC)			《云南植物志》第 17 卷(高谦和曹同, 2000)
[90] 格氏疣鳞苔 <i>Cololejeunea gottschei</i>			无危 (LC)			Zhu & So, 2001: M.-J.Lai 99822L7
[91] 岷川疣鳞苔 <i>Cololejeunea horikawana</i>			无危 (LC)			《云南植物志》第 17 卷(高谦和曹同, 2000)
[92] 白边疣鳞苔 <i>Cololejeunea inflata</i>			无危 (LC)			《云南植物志》第 17 卷(高谦和曹同, 2000)
[93] 狭瓣疣鳞苔 <i>Cololejeunea lanciloba</i>			无危 (LC)			《云南植物志》第 17 卷(高谦和曹同, 2000)
[94] 阔瓣疣鳞苔 <i>Cololejeunea latilobula</i>			无危 (LC)			王东升等, 2008: 060952
[95] 鳞叶疣鳞苔 <i>Cololejeunea longifolia</i>			无危 (LC)			《云南植物志》第 17 卷(高谦和曹同, 2000)
[96] 多胞疣鳞苔 <i>Cololejeunea ocelloides</i>			无危 (LC)			《云南植物志》第 17 卷(高谦和曹同, 2000)
[97] 粗齿疣鳞苔 <i>Cololejeunea planissima</i>			无危 (LC)			Shen et al., 2018: STbry00110
[98] 尖叶疣鳞苔 <i>Cololejeunea pseudocrystallina</i>			无危 (LC)			《云南植物志》第 17 卷(高谦和曹同, 2000)
[99] 拟棉毛疣鳞苔 <i>Cololejeunea pseudofloccosa</i>			无危 (LC)			《云南植物志》第 17 卷(高谦和曹同, 2000)
[100] 拟疣鳞苔 <i>Cololejeunea raduiloba</i>			无危 (LC)			《云南植物志》第 17 卷(高谦和曹同, 2000)
[101] 全缘疣鳞苔 <i>Cololejeunea schwabei</i>			无危 (LC)			彭涛等 20150129-31
[102] 锯齿疣鳞苔 <i>Cololejeunea serrulata</i>			近危 (NT)			《云南植物志》第 17 卷(高谦和曹同, 2000)

物种 Species	IUCN 2000, 2020	中国 2006 China 2006	中国 2013 China 2013	中国 2017 China 2017	云南 2017 Yunnan 2017	来源 Source
[103] 刺疣鳞苔 <i>Cololejeunea spinosa</i>			无危 (LC)			徐文宣 11477 (IBSC)
[104] 南亚疣鳞苔 <i>Cololejeunea tenella</i>			无危 (LC)			《云南植物志》第 17 卷(高谦和曹同, 2000)
[105] 单体疣鳞苔 <i>Cololejeunea trichomanis</i>			无危 (LC)			《云南植物志》第 17 卷(高谦和曹同, 2000)
[106] 九州疣鳞苔 <i>Cololejeunea yakusimensis</i>			无危 (LC)			曹同、宋国元 060330
<b>23) 管叶苔属 <i>Colura</i></b>						
[107] 异瓣管叶苔 <i>Colura corynephora</i>			无危 (LC)			《云南植物志》第 17 卷(高谦和曹同, 2000)
[108] 细角管叶苔 <i>Colura tenuicornis</i>			无危 (LC)			Zhu & So, 2001: X.-J. Li 3698
<b>24) 角鳞苔属 <i>Drepanolejeunea</i></b>						
[109] 日本角鳞苔 <i>Drepanolejeunea erecta</i>			无危 (LC)			《云南植物志》第 17 卷(高谦和曹同, 2000)
[110] 细角鳞苔 <i>Drepanolejeunea pentadactyla</i>			无危 (LC)			王健和彭涛 20110513-15A (HSNU)
[111] 长角角鳞苔 <i>Drepanolejeunea spicata</i>			未收录 (Unrecorded)			中苏综考会 6034-2A (IBSC)
[112] 短叶角鳞苔 <i>Drepanolejeunea vesiculosa</i>			无危 (LC)			《云南植物志》第 17 卷(高谦和曹同, 2000)
<b>25) 细鳞苔属 <i>Lejeunea</i></b>						
[113] 狭瓣细鳞苔 <i>Lejeunea anisophylla</i>			无危 (LC)			《云南植物志》第 17 卷(高谦和曹同, 2000)
[114] 瓣叶细鳞苔 <i>Lejeunea cocoes</i>			无危 (LC)			Song et al., 2015: CAMLC2-221
[115] 弯叶细鳞苔 <i>Lejeunea curviloba</i>			无危 (LC)			王东升等, 2008: 060738

物种 Species	IUCN 2000, 2020	中国 2006 China 2006	中国 2013 China 2013	中国 2017 China 2017	云南 2017 Yunnan 2017	来源 Source
[116] 黄色细鳞苔 <i>Lejeunea flava</i>			无危 (LC)			《云南植物志》第 17 卷(高谦和曹同, 2000)
[117] 暗绿细鳞苔 <i>Lejeunea obscura</i>			无危 (LC)			《云南植物志》第 17 卷(高谦和曹同, 2000)
[118] 斑叶细鳞苔 <i>Lejeunea punctiformis</i>			无危 (LC)			《横断山区苔藓志》(吴鹏程, 2000)
[119] 落叶细鳞苔 <i>Lejeunea subacuta</i>			无危 (LC)			王东升等, 2008: 060144
[120] 疣萼细鳞苔 <i>Lejeunea tuberculosa</i>			无危 (LC)			王东升等, 2008: 060337
<b>26) 薄鳞苔属 <i>Leptolejeunea</i></b>						
[121] 巴氏薄鳞苔 <i>Leptolejeunea balansae</i>			无危 (LC)			《云南植物志》第 17 卷(高谦和曹同, 2000)
[122] 尖叶薄鳞苔 <i>Leptolejeunea elliptica</i>			无危 (LC)			《云南植物志》第 17 卷(高谦和曹同, 2000)
[123] 阔叶薄鳞苔 <i>Leptolejeunea latifolia</i>			数据缺乏 (DD)			彭涛等 20150128-22
[124] 散生薄鳞苔 <i>Leptolejeunea maculata</i>			无危 (LC)			黎兴江 3188 (HSNU)
<b>27) 冠鳞苔属 <i>Lopholejeunea</i></b>						
[125] 黑冠鳞苔 <i>Lopholejeunea nigricans</i>			无危 (LC)			王东升等, 2008: 060261
[126] 褐冠鳞苔 <i>Lopholejeunea subfusca</i>			无危 (LC)			《云南植物志》第 17 卷(高谦和曹同, 2000)
<b>28) 皱萼苔属 <i>Ptychanthus</i></b>						
[127] 皱萼苔 <i>Ptychanthus striatus</i>			无危 (LC)			《云南植物志》第 17 卷(高谦和曹同, 2000)
<b>29) 多褶苔属 <i>Spruceanthus</i></b>						
[128] 多褶苔 <i>Spruceanthus semirepandus</i>			无危 (LC)			《云南植物志》第 17 卷(高谦和曹同, 2000)



物种 Species	IUCN 2000, 2020	中国 2006 China 2006	中国 2013 China 2013	中国 2017 China 2017	云南 2017 Yunnan 2017	来源 Source
<b>30) 异鳞苔属 <i>Tuzibeanthus</i></b>						
[129] 异鳞苔 <i>Tuzibeanthus chinensis</i>			未收录 (Unrecorded)			王东升等, 2008: 060329
<b>14. 指叶苔科 <i>Lepidoziaceae</i></b>						
<b>31) 鞭苔属 <i>Bazzania</i></b>						
[130] 阿萨密鞭苔 <i>Bazzania assamica</i>			近危 (NT)			《云南植物志》第 17 卷(高谦和曹同, 2000)
[131] 二瓣鞭苔 <i>Bazzania bilobata</i>			无危 (LC)			《云南植物志》第 17 卷(高谦和曹同, 2000)
[132] 圆叶鞭苔 <i>Bazzania conophylla</i>			数据缺乏 (DD)			《云南植物志》第 17 卷(高谦和曹同, 2000)
[133] 柔弱鞭苔 <i>Bazzania dibilis</i>			数据缺乏 (DD)			《云南植物志》第 17 卷(高谦和曹同, 2000)
[134] 白边鞭苔 <i>Bazzania oshimensis</i>			无危 (LC)			《云南植物志》第 17 卷(高谦和曹同, 2000)
[135] 深绿鞭苔 <i>Bazzania semiopacea</i>			无危 (LC)			《云南植物志》第 17 卷(高谦和曹同, 2000)
[136] 三裂鞭苔 <i>Bazzania tridens</i>			无危 (LC)			《云南植物志》第 17 卷(高谦和曹同, 2000)
[137] 越南鞭苔 <i>Bazzania vietnamica</i>			近危 (NT)	易危 (VU)		《云南植物志》第 17 卷(高谦和曹同, 2000)
[138] 卷叶鞭苔 <i>Bazzania yoshinagana</i>			无危 (LC)			《云南植物志》第 17 卷(高谦和曹同, 2000)
<b>32) 细指苔属 <i>Kurzia</i></b>						

物种 Species	IUCN 2000, 2020	中国 2006 China 2006	中国 2013 China 2013	中国 2017 China 2017	云南 2017 Yunnan 2017	来源 Source
[139] 南亚细指苔 <i>Kurzia gonyotricha</i>			无危 (LC)			《云南植物志》第 17 卷(高谦和曹同, 2000)
<b>33) 指叶苔属 <i>Lepidozia</i></b>						
[140] 指叶苔 <i>Lepidozia reptans</i>			无危 (LC)			《云南植物志》第 17 卷(高谦和曹同, 2000)
[141] 细指叶苔 <i>Lepidozia trichodes</i>			易危 (VU)		无危(LC)	《云南植物志》第 17 卷(高谦和曹同, 2000)
<b>34) 虫叶苔属 <i>Zoopsis</i></b>						
[142] 东亚虫叶苔 <i>Zoopsis liukiensis</i>		易危 (VU)	易危 (VU)	易危(VU)	濒危 (EN)	《云南植物志》第 17 卷(高谦和曹同, 2000)
<b>15. 齿萼苔科 <i>Lophocoleaceae</i> vanden</b>						
<b>35) 裂萼苔属 <i>Chiloscyphus</i></b>						
[143] 尖叶裂萼苔 <i>Chiloscyphus cuspidatus</i>			未收录 (Unrecorded)			王东升等, 2008: 060076
[144] 全缘裂萼苔 <i>Chiloscyphus japonicus</i>			无危 (LC)			《中国苔藓志》第 10 卷(高谦和吴玉环, 2008)
[145] 裂萼苔 <i>Chiloscyphus polyanthos</i>			无危 (LC)			《中国苔藓志》第 10 卷(高谦和吴玉环, 2008)
[146] 异叶裂萼苔 <i>Chiloscyphus profundus</i>			无危 (LC)			《中国苔藓志》第 10 卷(高谦和吴玉环, 2008)
<b>36) 异萼苔属 <i>Heteroscyphus</i></b>						
[147] 四齿异萼苔 <i>Heteroscyphus argutus</i>			无危 (LC)			《中国苔藓志》第 10 卷(高谦和吴玉环, 2008)

物种 Species	IUCN 2000, 2020	中国 2006 China 2006	中国 2013 China 2013	中国 2017 China 2017	云南 2017 Yunnan 2017	来源 Source
[148] 双齿异萼苔 <i>Heteroscyphus coalitus</i>			无危 (LC)			《中国苔藓志》第 10 卷(高谦和吴玉环, 2008)
[149] 叉齿异萼苔 <i>Heteroscyphus lophocoleoides</i>			无危 (LC)			《中国苔藓志》第 10 卷(高谦和吴玉环, 2008)
[150] 平叶异萼苔 <i>Heteroscyphus planus</i>			未收录 (Unrecorded)			《中国苔藓志》第 10 卷(高谦和吴玉环, 2008)
[151] 南亚异萼苔 <i>Heteroscyphus zollingeri</i>			未收录 (Unrecorded)			《中国苔藓志》第 10 卷(高谦和吴玉环, 2008)
<b>37) 齿萼苔属 <i>Lophocolea</i></b>						
[152] 芽胞齿萼苔 <i>Lophocolea minor</i>			无危 (LC)			王东升等, 2008: 060012
<b>16. 南溪苔科 <i>Makinoaceae</i></b>						
<b>38) 南溪苔属 <i>Makinoa</i></b>						
[153] 南溪苔 <i>Makinoa crispata</i>			无危 (LC)			《云南植物志》第 17 卷(高谦和曹同, 2000)
<b>17. 地钱科 <i>Marchantiaceae</i></b>						
<b>39) 地钱属 <i>Marchantia</i></b>						
[154] 楔瓣地钱 <i>Marchantia emarginata</i>			未收录 (Unrecorded)			王东升等, 2008: 060772
[155] 粗裂地钱 <i>Marchantia paleacea</i>			无危 (LC)			《云南植物志》第 17 卷(高谦和曹同, 2000)
[155a] 粗裂地钱原亚种 <i>Marchantia paleacea</i> subsp. <i>paleacea</i>			无危 (LC)			《云南植物志》第 17 卷(高谦和曹同, 2000)

物种 Species	IUCN 2000, 2020	中国 2006 China 2006	中国 2013 China 2013	中国 2017 China 2017	云南 2017 Yunnan 2017	来源 Source
[155b] 粗裂地钱凤兜亚种 <i>Marchantia paleacea</i> subsp. <i>diptera</i>			无危 (LC)			《云南植物志》第 17 卷(高谦和曹同, 2000)
<b>18. 叉苔科 Metzgeriaceae</b>						
40) 叉苔属 <i>Metzgeria</i>						
[156] 平叉苔 <i>Metzgeria conjugata</i>			无危(LC)			王东升等, 2008: 060206
<b>19. 莫氏苔科 Moerckiaceae</b>						
41) 拟带叶苔属 <i>Hattorianthus</i>						
[157] 拟带叶苔 <i>Hattorianthus erimonus</i>			未收录 (Unrecorded)			《云南植物志》第 17 卷(高谦和曹同, 2000)
<b>20. 单月苔科 Monosoleniaceae</b>						
42) 单月苔属 <i>Monosolenium</i>						
[158] 单月苔 <i>Monosolenium tenerum</i>			无危 (LC)			《云南植物志》第 17 卷(高谦和曹同, 2000)
<b>21. 带叶苔科 Pallaviciniaceae</b>						
43) 带叶苔属 <i>Pallavicinia</i>						
[159] 多形带叶苔 <i>Pallavicinia ambigua</i>			无危 (LC)			《云南植物志》第 17 卷(高谦和曹同, 2000)
[160] * 带叶苔 <i>Pallavicinia lyellii</i>			无危(LC)			目前研究
<b>22. 溪苔科 Pelliaceae</b>						
44) 鹿角苔属 <i>Apopellia</i>						
[161] 鹿角苔 <i>Apopellia endiviifolia</i>			无危 (LC)			《云南植物志》第 17 卷(高谦和曹同, 2000)(as <i>Pellia endiviifolia</i> )
45) 溪苔属 <i>Pellia</i>						

物种 Species	IUCN 2000, 2020	中国 2006 China 2006	中国 2013 China 2013	中国 2017 China 2017	云南 2017 Yunnan 2017	来源 Source
[162] 溪苔 <i>Pellia epiphylla</i>			无危 (LC)			《云南植物志》第 17 卷(高谦和曹同, 2000)
<b>23. 羽苔科 Plagiochilaceae</b>						
<b>46) 羽苔属 <i>Plagiochila</i></b>						
[163] 埃氏羽苔 <i>Plagiochila akiyamae</i>			无危 (LC)			《云南植物志》第 17 卷(高谦和曹同, 2000)
[164] 树形羽苔 <i>Plagiochila arbuscula</i>			无危(LC)			Song et al., 2015: CAMLC2-223
[165] 刀叶羽苔 <i>Plagiochila bantamensis</i>			无危 (LC)			《云南植物志》第 17 卷(高谦和曹同, 2000)
[166] 福氏羽苔 <i>Plagiochila fordiana</i>			无危 (LC)			《云南植物志》第 17 卷(高谦和曹同, 2000)
[167] 羽枝羽苔 <i>Plagiochila fruticosa</i>			无危(LC)			Shen et al., 2018: STbry00082
[168] 裂叶羽苔 <i>Plagiochila furcifolia</i>			无危 (LC)			《云南植物志》第 17 卷(高谦和曹同, 2000)
[169] 纤细羽苔 <i>Plagiochila gracilis</i>			无危(LC)			Song et al., 2015: CAML0404-0122
[170] 明层羽苔 <i>Plagiochila hyalodermica</i>			数据缺乏 (DD)			王东升等, 2008: 060285
[171] 明叶羽苔 <i>Plagiochila nitens</i>			无危 (LC)			王东升等, 2008: 060055
[172] 圆头羽苔 <i>Plagiochila parvifolia</i>			无危 (LC)			《云南植物志》第 17 卷(高谦和曹同, 2000)
[173] 刺叶羽苔 <i>Plagiochila sciophila</i>			无危 (LC)			《云南植物志》第 17 卷(高谦和曹同, 2000)
[174] 延叶羽苔 <i>Plagiochila semidecurrens</i>			无危 (LC)			《云南植物志》第 17 卷(高谦和曹同, 2000)
[175] 狭叶羽苔 <i>Plagiochila trabeculata</i>			无危(LC)			Shen et al., 2018: STbry00075

物种 Species	IUCN 2000, 2020	中国 2006 China 2006	中国 2013 China 2013	中国 2017 China 2017	云南 2017 Yunnan 2017	来源 Source
<b>24. 光萼苔科 Porellaceae</b>						
<b>47) 光萼苔属 <i>Porella</i></b>						
[176] 尖瓣光萼苔 <i>Porella acutifolia</i>			未收录 (Unrecorded)			
[176a] 尖瓣光萼苔原亚种 <i>Porella acutifolia</i> subsp. <i>acutifolia</i>						《云南植物志》第 17 卷(高谦和曹同, 2000)
[176b] 尖瓣光萼苔东亚亚种 <i>Porella acutifolia</i> subsp. <i>tosana</i>			未收录 (Unrecorded)			Song et al., 2015: CAML1904-0211
[177] 粗齿光萼苔 <i>Porella campylophylla</i>			无危 (LC)			
[177a] 粗齿光萼苔原变种 <i>Porella campylophylla</i> var. <i>campylophylla</i>			未收录 (Unrecorded)			《云南植物志》第 17 卷(高谦和曹同, 2000)
[177b] 粗齿光萼苔舌叶变种 <i>Porella campylophylla</i> var. <i>ligulifera</i>			未收录 (Unrecorded)			Shen et al., 2018: STbry00072
[178] 尾尖光萼苔 <i>Porella handelii</i>			无危 (LC)			《云南植物志》第 17 卷(高谦和曹同, 2000)
[179] * 毛边光萼苔 <i>Porella perrottetiana</i>			无危 (LC)			目前研究
<b>25. 扁萼苔科 Radulaceae</b>						
<b>48) 扁萼苔属 <i>Radula</i></b>						
[180] 尖舌扁萼苔 <i>Radula acuminata</i>			无危 (LC)			《云南植物志》第 17 卷(高谦和曹同, 2000)
[181] 阿萨密扁萼苔 <i>Radula assamica</i>			无危 (LC)			《云南植物志》第 17 卷(高谦和曹同, 2000)
[182] 大瓣扁萼苔 <i>Radula cavifolia</i>			无危 (LC)			《云南植物志》第 17 卷(高谦和曹同, 2000)

物种 Species	IUCN 2000, 2020	中国 2006 China 2006	中国 2013 China 2013	中国 2017 China 2017	云南 2017 Yunnan 2017	来源 Source
[183] 台湾扁萼苔 <i>Radula formosa</i>			无危 (LC)			《云南植物志》第 17 卷(高谦和曹同, 2000)
[184] # 圆瓣扁萼苔 <i>Radula inouei</i>			无危 (LC)			《云南植物志》第 17 卷(高谦和曹同, 2000)
[185] 爪哇扁萼苔 <i>Radula javanica</i>			无危 (LC)			Shen et al., 2018: STbry00010
[186] 热带扁萼苔 <i>Radula madagascariensis</i>			无危 (LC)			《云南植物志》第 17 卷(高谦和曹同, 2000)
[187] 迈氏扁萼苔 <i>Radula meyeri</i>			无危 (LC)			《云南植物志》第 17 卷(高谦和曹同, 2000)
[188] 直瓣扁萼苔 <i>Radula perrottetii</i>			无危 (LC)			《云南植物志》第 17 卷(高谦和曹同, 2000)
<b>26. 钱苔科 Ricciaceae</b>						
<b>49) 钱苔属 <i>Riccia</i></b>						
[189] 片叶钱苔 <i>Riccia crystallina</i>			无危 (LC)			《云南植物志》第 17 卷(高谦和曹同, 2000)
[190] 叉钱苔 <i>Riccia fluitans</i>			无危 (LC)			王东升等, 2008: 060019
[191] 小孢钱苔 <i>Riccia frostii</i>			无危 (LC)			《云南植物志》第 17 卷(高谦和曹同, 2000)
[192] 钱苔 <i>Riccia glauca</i>			无危 (LC)			《云南植物志》第 17 卷(高谦和曹同, 2000)
[193] 稀枝钱苔 <i>Riccia huebeneriana</i>			无危 (LC)			《云南植物志》第 17 卷(高谦和曹同, 2000)
[194] # 辽宁钱苔 <i>Riccia liaoningensis</i>			数据缺乏 (DD)			《云南植物志》第 17 卷(高谦和曹同, 2000)

物种 Species	IUCN 2000, 2020	中国 2006 China 2006	中国 2013 China 2013	中国 2017 China 2017	云南 2017 Yunnan 2017	来源 Source
[195] 肥果钱苔 <i>Riccia sorocarpa</i>			无危 (LC)			《云南植物志》第 17 卷(高谦和曹同, 2000)
<b>27. 合叶苔科 Scapaniaceae</b>						
<b>50) 合叶苔属 <i>Scapania</i></b>						
[196] 林地合叶苔 <i>Scapania nemorea</i>			无危 (LC)			《中国苔藓志》第 10 卷(高谦和吴玉环, 2008)
<b>28. 歧舌苔科 Schistochilaceae</b>						
<b>51) 歧舌苔属 <i>Schistochila</i></b>						
[197] 大歧舌苔 <i>Schistochila aligera</i>			无危 (LC)			《云南植物志》第 17 卷(高谦和曹同, 2000)
<b>29. 皮叶苔科 Targioniaceae</b>						
<b>52) 皮叶苔属 <i>Targionia</i></b>						
[198] 皮叶苔 <i>Targionia hypophylla</i>			无危(LC)			王东升等, 2008: 060731
<b>30. 绒苔科 Trichocoleaceae</b>						
<b>53) 绒柔苔属 <i>Leiomitra</i></b>						
[199] 绒柔苔 <i>Leiomitra merrillana</i>			无危(LC)			王东升等, 2008: 060977
<b>54) 绒苔属 <i>Trichocolea</i></b>						
[200] 绒苔 <i>Trichocolea tomentella</i>			无危 (LC)			《云南植物志》第 17 卷(高谦和曹同, 2000)
<b>角苔门 Anthocerotophyta</b>						
<b>31. 角苔科 Anthocerotaceae</b>						
<b>55) 角苔属 <i>Anthoceros</i></b>						
[201] 芽胞角苔 <i>Anthoceros angustus</i>			无危 (LC)			曹同和宋国元 060545 (HSNU)



物种 Species	IUCN 2000, 2020	中国 2006 China 2006	中国 2013 China 2013	中国 2017 China 2017	云南 2017 Yunnan 2017	来源 Source
[202] 印度角苔 <i>Anthoceros bharadwajii</i>			未收录 (Unrecorded)			曹同和宋国元 060913B (SHTU)
[203] 角苔 <i>Anthoceros punctatus</i>			无危 (LC)			《云南植物志》第 17 卷(高谦和曹同, 2000)
<b>56) 褐角苔属 <i>Folioceros</i></b>						
[204] 褐角苔 <i>Folioceros fuciformis</i>			未收录 (Unrecorded)			张光初和曹同 14417 (IFP)
<b>32. 树角苔科 <i>Dendrocerotaceae</i></b>						
<b>57) 树角苔属 <i>Dendroceros</i></b>						
[205] 日本树角苔 <i>Dendroceros japonicus</i>	易危 (VU) (2000)	濒危(EN)	数据缺乏 (DD)		易危(VU)	《云南植物志》第 17 卷(高谦和曹同, 2000)
<b>58) 大角苔属 <i>Megaceros</i></b>						
[206] 东亚大角苔 <i>Megaceros flagellaris</i>			无危 (LC)			黎兴江 2792 (IFP)
<b>33. 短角苔科 <i>Notothyladaceae</i></b>						
<b>59) 中角苔属 <i>Mesoceros</i></b>						
[207] # 版纳中角苔 <i>Mesoceros porcatus</i>			未收录 (Unrecorded)			Piippo, 1999
<b>60) 短角苔属 <i>Notothylas</i></b>						
[208] 东亚短角苔 <i>Notothylas japonica</i>			未收录 (Unrecorded)			《云南植物志》第 17 卷(高谦和曹同, 2000)
[209] 短角苔 <i>Notothylas orbicularis</i>			无危 (LC)			《云南植物志》第 17 卷(高谦和曹同, 2000)
[210] 云南短角苔 <i>Notothylas yunnanensis</i>			未收录 (Unrecorded)			Peng & Zhu, 2014: 彭涛等 20120715- 9B (HSNU)

物种 Species	IUCN 2000, 2020	中国 2006 China 2006	中国 2013 China 2013	中国 2017 China 2017	云南 2017 Yunnan 2017	来源 Source
<b>61) 黄角苔属 <i>Phaeoceros</i></b>						
[211] 林氏黄角苔 <i>Phaeoceros carolinianus</i>			未收录 (Unrecorded)			彭涛等 20120715-11 (HSNU)
[212] 黄角苔 <i>Phaeoceros laevis</i>			无危 (LC)			黎兴江 3778 (IFP)
<b>藓类植物门 Bryophyta</b>						
<b>34. 柳叶藓科 Amblystegiaceae</b>						
<b>62) 水灰藓属 <i>Hygrohypnum</i></b>						
[213] 扭叶水灰藓 <i>Hygrohypnum eugyrium</i>			无危 (LC)			王东升等, 2008: 060531
<b>35. 牛舌藓科 Anomodontaceae</b>						
<b>63) 牛舌藓属 <i>Anomodon</i></b>						
[214] 小牛舌藓 <i>Anomodon minor</i>			无危 (LC)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.6 (Wu et al, 2002)
[215] 皱叶牛舌藓 <i>Anomodon rugelii</i>			无危 (LC)			Higuchi et al., 2010: Higuchi 48576
[216] 碎叶牛舌藓 <i>Anomodon thraustus</i>			无危 (LC)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.6 (Wu et al, 2002)
[217] 牛舌藓 <i>Anomodon viticulosus</i>			无危 (LC)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.6 (Wu et al, 2002)
<b>64) 多枝藓属 <i>Haplohymenium</i></b>						
[218] 暗绿多枝藓 <i>Haplohymenium triste</i>			无危 (LC)			王东升等, 2008: 060010
<b>65) 羊角藓属 <i>Herpetineuron</i></b>						
[219] 羊角藓 <i>Herpetineuron toccoeae</i>			无危 (LC)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.6 (Wu et al, 2002)
<b>36. 无轴藓科 Archidiaceae</b>						
<b>66) 无轴藓属 <i>Archidium</i></b>						

物种 Species	IUCN 2000, 2020	中国 2006 China 2006	中国 2013 China 2013	中国 2017 China 2017	云南 2017 Yunnan 2017	来源 Source
[220] 无轴藓 <i>Archidium alternifolium</i>			数据缺乏 (DD)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.1 (Gao et al, 1999)
<b>37. 珠藓科 Bartramiaceae</b>						
<b>67) 泽藓属 <i>Philonotis</i></b>						
[221] 珠状泽藓 <i>Philonotis bartramioides</i>			无危 (LC)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.4 (Li et al, 2007)
[222] 小泽藓 <i>Philonotis calomicra</i>			无危 (LC)			王东升等, 2008: 060691
[223] 垂蒴泽藓 <i>Philonotis cernua</i>			无危 (LC)			王东升等, 2008: 060042
[224] 偏叶泽藓 <i>Philonotis falcata</i>			无危 (LC)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.4 (Li et al, 2007)
[225] 泽藓 <i>Philonotis fontana</i>			无危 (LC)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.4 (Li et al, 2007)
[226] 密叶泽藓 <i>Philonotis hastata</i>			无危 (LC)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.4 (Li et al, 2007)
[227] 柔叶泽藓 <i>Philonotis mollis</i>			无危 (LC)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.4 (Li et al, 2007)
[228] 倒齿泽藓 <i>Philonotis runcinata</i>			无危 (LC)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.4 (Li et al, 2007)
[229] 细叶泽藓 <i>Philonotis thwaitesii</i>			无危 (LC)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.4 (Li et al, 2007)
[230] 东亚泽藓 <i>Philonotis turneriana</i>			无危 (LC)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.4 (Li et al, 2007)
<b>38. 青藓科 Brachytheciaceae</b>						
<b>68) 青藓属 <i>Brachythecium</i></b>						

物种 Species	IUCN 2000, 2020	中国 2006 China 2006	中国 2013 China 2013	中国 2017 China 2017	云南 2017 Yunnan 2017	来源 Source
[231] 多褶青藓 <i>Brachythecium buchananii</i>			无危 (LC)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.7 (Hu et al, 2008)
[232] 圆枝青藓 <i>Brachythecium garovaglioides</i>			无危 (LC)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.7 (Hu et al, 2008)
[233] 皱叶青藓 <i>Brachythecium kuroishicum</i>			无危 (LC)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.7 (Hu et al, 2008)
[234] 柔叶青藓 <i>Brachythecium moriense</i>			无危 (LC)			王东升等, 2008: 060932
[235] # 小青藓 <i>Brachythecium perminusculum</i>			无危 (LC)			王东升等, 2008: 061007
[236] 羽枝青藓 <i>Brachythecium plumosum</i>			无危 (LC)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.7 (Hu et al, 2008)
[237] 青藓 <i>Brachythecium pulchellum</i>			无危 (LC)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.7 (Hu et al, 2008)
[238] 弯叶青藓 <i>Brachythecium reflexum</i>			无危 (LC)			王东升等, 2008: 060634
[239] # 绿枝青藓 <i>Brachythecium viridefactum</i>			易危 (VU)		不宜评估 (NA)	王东升等, 2008: 061051
<b>69) 美喙藓属 <i>Eurhynchium</i></b>						
[240] 短尖美喙藓 <i>Eurhynchium angustirete</i>			无危 (LC)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.7 (Hu et al, 2008)
[241] 尖叶美喙藓 <i>Eurhynchium eustegium</i>			无危 (LC)			王东升等, 2008: 060368
[242] 宽叶美喙藓 <i>Eurhynchium hians</i>			无危 (LC)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.7 (Hu et al, 2008)
[243] 扭尖美喙藓 <i>Eurhynchium kirishimense</i>			无危 (LC)			王东升等, 2008: 060979
[244] 疏网美喙藓 <i>Eurhynchium laxirete</i>			无危 (LC)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.7 (Hu et al, 2008)

物种 Species	IUCN 2000, 2020	中国 2006 China 2006	中国 2013 China 2013	中国 2017 China 2017	云南 2017 Yunnan 2017	来源 Source
[245] 密叶美喙藓 <i>Eurhynchium savatieri</i>			无危 (LC)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.7 (Hu et al, 2008)
[246] 糙叶美喙藓 <i>Eurhynchium squarriifolium</i>			无危 (LC)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.7 (Hu et al, 2008)
<b>70) 旋齿藓属 <i>Helicodontium</i></b>						
[247] 大旋齿藓 <i>Helicodontium robustum</i>			数据缺乏 (DD)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.6 (Wu et al, 2002)
<b>71) 同蒴藓属 <i>Homalothecium</i></b>						
[248] 白色同蒴藓 <i>Homalothecium leucodonticaule</i>			无危 (LC)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.7 (Hu et al, 2008)
<b>72) 拟无毛藓属 <i>Juratzkaeella</i></b>						
[249] # 中华拟无毛藓 <i>Juratzkaeella sinensis</i>			无危 (LC)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.6 (Wu et al, 2002)
<b>73) 鼠尾藓属 <i>Myuroclada</i></b>						
[250] 鼠尾藓 <i>Myuroclada maximowiczii</i>			无危 (LC)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.7 (Hu et al, 2008)
<b>74) 细喙藓属 <i>Rhynchostegiella</i></b>						
[251] 日本细喙藓 <i>Rhynchostegiella japonica</i>			无危 (LC)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.7 (Hu et al, 2008)
[252] 光柄细喙藓 <i>Rhynchostegiella laeviseta</i>			无危 (LC)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.7 (Hu et al, 2008)
[253] # 细肋细喙藓 <i>Rhynchostegiella leptoneura</i>			未收录 (Unrecorded)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.7 (Hu et al, 2008)
<b>75) 长喙藓属 <i>Rhynchostegium</i></b>						

物种 Species	IUCN 2000, 2020	中国 2006 China 2006	中国 2013 China 2013	中国 2017 China 2017	云南 2017 Yunnan 2017	来源 Source
[254] 缩叶长喙藓 <i>Rhynchostegium contractum</i>			无危 (LC)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.7 (Hu et al, 2008)
[255] 斜枝长喙藓 <i>Rhynchostegium inclinatum</i>			无危 (LC)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.7 (Hu et al, 2008)
[256] 卵叶长喙藓 <i>Rhynchostegium ovalifolium</i>			无危 (LC)			王东升等, 2008: 060812
[257] 淡叶长喙藓 <i>Rhynchostegium pallidifolium</i>			无危 (LC)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.7 (Hu et al, 2008)
<b>76) 溪边藓属 <i>Torrentaria</i></b>						
[258] 溪边藓 <i>Torrentaria riparioide</i>			无危 (LC)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.7 (Hu et al, 2008)
<b>39. 小炷藓科 Bruchiaceae</b>						
<b>77) 长蒴藓属 <i>Trematodon</i></b>						
[259] 长蒴藓 <i>Trematodon longicollis</i>			无危 (LC)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.1 (Gao et al, 1999)
<b>40. 真藓科 Bryaceae</b>						
<b>78) 银藓属 <i>Anomobryum</i></b>						
[260] 芽胞银藓 <i>Anomobryum nitidum</i>			无危 (LC)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.3 (Gao et al, 2003)
[261] 银藓 <i>Anomobryum julaceum</i>			无危 (LC)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.3 (Gao et al, 2003)
<b>79) 短月藓属 <i>Brachymenium</i></b>						
[262] 尖叶短月藓 <i>Brachymenium acuminatum</i>			无危 (LC)			王东升等, 2008: 060689
[263] 宽叶短月藓 <i>Brachymenium capitulatum</i>			无危 (LC)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.3 (Gao et al, 2003)

物种 Species	IUCN 2000, 2020	中国 2006 China 2006	中国 2013 China 2013	中国 2017 China 2017	云南 2017 Yunnan 2017	来源 Source
[264] 纤枝短月藓 <i>Brachymenium exile</i>			无危 (LC)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.3 (Gao et al, 2003)
[265] 短月藓 <i>Brachymenium nepalense</i>			无危 (LC)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.3 (Gao et al, 2003)
<b>80) 真藓属 <i>Bryum</i></b>						
[266] 狭网真藓 <i>Bryum algovicum</i>			无危 (LC)			王东升等, 2008: 060688
[267] 毛状真藓 <i>Bryum apiculatum</i>			无危 (LC)			王东升等, 2008: 060018
[268] 真藓 <i>Bryum argenteum</i>			无危 (LC)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.3 (Gao et al, 2003)
[269] 丛生真藓 <i>Bryum caespiticium</i>			无危 (LC)			王东升等, 2008: 060258
[270] 细叶真藓 <i>Bryum capillare</i>			无危 (LC)			Higuchi et al., 2010: Higuchi 48757
[271] 柔叶真藓 <i>Bryum cellulare</i>			无危 (LC)			Higuchi et al., 2010: Higuchi 48649
[272] 蕊形真藓 <i>Bryum coronatum</i>			无危 (LC)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.3 (Gao et al, 2003)
[273] 双色真藓 <i>Bryum dichotomum</i>			无危 (LC)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.3 (Gao et al, 2003)
[274] 刺叶真藓 <i>Bryum lonchocaulon</i>			无危 (LC)			王东升等, 2008: 060695
[275] 黄色真藓 <i>Bryum pallescens</i>			无危 (LC)			王东升等, 2008: 060796
[276] 土生真藓 <i>Bryum tuberosum</i>			数据缺乏 (DD)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.3 (Gao et al, 2003)
[277] 球蒴真藓 <i>Bryum turbinatum</i>			无危 (LC)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.3 (Gao et al, 2003)
<b>81) 大叶藓属 <i>Rhodobryum</i></b>						

物种 Species	IUCN 2000, 2020	中国 2006 China 2006	中国 2013 China 2013	中国 2017 China 2017	云南 2017 Yunnan 2017	来源 Source
[278] 暖地大叶藓 <i>Rhodobryum giganteum</i>			无危 (LC)		濒危(EN)	<i>Moss Flora of China</i> Vol.3 (Gao et al, 2003)
[279] 阔边大叶藓 <i>Rhodobryum laxelimbatum</i>		易危(VU)	易危(VU)		濒危(EN)	王东升等, 2008: 060869
[280] 狭边大叶藓 <i>Rhodobryum ontariense</i>			无危 (LC)		濒危 (EN)	<i>Moss Flora of China</i> Vol.3 (Gao et al, 2003)
<b>41. 蔓枝藓科 Bryowijkiaceae</b>						
<b>82) 蔓枝藓属 <i>Bryowijkia</i></b>						
[281] 蔓枝藓 <i>Bryowijkia ambigua</i>			无危 (LC)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.5 (Wu et al, 2011)
<b>42. 花叶藓科 Calymperaceae</b>						
<b>83) 花叶藓属 <i>Calymperes</i></b>						
[282] 梯网花叶藓 <i>Calymperes afzelii</i>			无危 (LC)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.2 (Li et al, 2001)
[283] 圆网花叶藓 <i>Calymperes erosum</i>			无危 (LC)			《云南植物志》第 18 卷(黎兴江, 2002)
[284] 剑叶花叶藓 <i>Calymperes fasciculatum</i>			无危(LC)			Song et al., 2015: CAMLC4-003
[285] 拟兜叶花叶藓 <i>Calymperes graeffeanum</i>			无危 (LC)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.2 (Li et al, 2001)
[286] 兜叶花叶藓 <i>Calymperes moluccense</i>			无危 (LC)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.2 (Li et al, 2001)
[287] 细叶花叶藓 <i>Calymperes tenerum</i>			无危(LC)			王东升等, 2008: 060322
<b>84) 拟外网藓属 <i>Exostratum</i></b>						
[288] 拟外网藓 <i>Exostratum blumii</i>			无危(LC)			Shen et al., 2018: STbry00080
<b>85) 白睫藓属 <i>Leucophanes</i></b>						



物种 Species	IUCN 2000, 2020	中国 2006 China 2006	中国 2013 China 2013	中国 2017 China 2017	云南 2017 Yunnan 2017	来源 Source
[289] 白睫藓 <i>Leucophanes octoblepharioides</i>			无危(LC)			Higuchi et al., 2010: Higuchi 12297
<b>86) 匍网藓属 <i>Mitthyridium</i></b>						
[290] 黄匍网藓 <i>Mitthyridium flavum</i>			无危(LC)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.2 (Li et al, 2001)
<b>87) 八齿藓属 <i>Octoblepharum</i></b>						
[291] 八齿藓 <i>Octoblepharum albidum</i>			无危(LC)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.1 (Gao et al, 1999)
<b>88) 网藓属 <i>Syrrhopodon</i></b>						
[292] 鞘刺网藓 <i>Syrrhopodon armatus</i>			无危(LC)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.2 (Li et al, 2001)
[293] 网藓 <i>Syrrhopodon gardneri</i>			无危(LC)			《云南植物志》第 18 卷(黎兴江, 2002)
[294] 日本网藓 <i>Syrrhopodon japonicus</i>			无危(LC)			《云南植物志》第 18 卷(黎兴江, 2002)
[295] 拟网藓 <i>Syrrhopodon parasiticus</i>			无危(LC)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.2 (Li et al, 2001)
[296] 暖地网藓 <i>Syrrhopodon tjibodensis</i>			近危(NT)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.2 (Li et al, 2001)
<b>43. 隐蒴藓科 <i>Cryphaeaceae</i></b>						
<b>89) 隐蒴藓属 <i>Cryphaea</i></b>						
[297] 卵叶隐蒴藓 <i>Cryphaea obovatocarpa</i>			数据缺乏(DD)		无危(LC)	王东升等, 2008: 060326
<b>90) 顶隐蒴藓属 <i>Schoenobryum</i></b>						
[298] 凹叶顶隐蒴藓 <i>Schoenobryum concavifolium</i>			无危(LC)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.5 (Wu et al, 2011)

物种 Species	IUCN 2000, 2020	中国 2006 China 2006	中国 2013 China 2013	中国 2017 China 2017	云南 2017 Yunnan 2017	来源 Source
<b>91) 球蒴藓属 <i>Sphaerotheciella</i></b>						
[299] 球蒴藓 <i>Sphaerotheciella sphaerocarpa</i>			无危 (LC)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.5 (Wu et al, 2011)
<b>44. 小黄藓科 Daltoniaceae</b>						
<b>92) 毛柄藓属 <i>Calypstrochaeta</i></b>						
[300] 多枝毛柄藓 <i>Calypstrochaeta ramosa</i>			无危 (LC)			王东升等, 2008: 060066
<b>93) 小黄藓属 <i>Daltonia</i></b>						
[301] 芒尖小黄藓 <i>Daltonia aristifolia</i>			数据缺乏 (DD)			王东升等, 2008: 060410
<b>94) 黄藓属 <i>Distichophyllum</i></b>						
[302] 东亚细黄藓 <i>Leskeodon maibarae</i>			数据缺乏 (DD)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.6 (Wu et al, 2002)
<b>45. 曲尾藓科 Dicranaceae</b>						
<b>95) 曲柄藓属 <i>Campylopus</i></b>						
[303] 长叶曲柄藓兜叶变种 <i>Campylopus atrovirens</i> var. <i>cucullatifolius</i>			未收录 (Unrecorded)			王东升等, 2008: 060111
<b>96) 曲尾藓属 <i>Dicranum</i></b>						
[304] 折叶曲尾藓 <i>Dicranum flagilifolium</i>			无危 (LC)			《云南植物志》第 18 卷(黎兴江, 2002)
[305] 绒叶曲尾藓 <i>Dicranum fulvum</i>			无危 (LC)			王东升等, 2008: 060450
[306] 棕色曲尾藓 <i>Dicranum fuscescens</i>			无危 (LC)			王东升等, 2008: 060502
[307] 脆叶锦叶藓 <i>Dicranum psathyrum</i>			未收录 (Unrecorded)			《云南植物志》第 18 卷(黎兴江, 2002)
[308] 曲尾藓 <i>Dicranum scoparium</i>			无危 (LC)			王东升等, 2008: 060458
<b>46. 小曲尾藓科 Dicranellaceae</b>						

物种 Species	IUCN 2000, 2020	中国 2006 China 2006	中国 2013 China 2013	中国 2017 China 2017	云南 2017 Yunnan 2017	来源 Source
<b>97) 小曲尾藓属 <i>Dicranella</i></b>						
[309] 短颈小曲尾藓 <i>Dicranella cerviculata</i>			无危(LC)			王东升等, 2008: 060548
<b>98) 纤毛藓属 <i>Leptotrichella</i></b>						
[310] # 中华纤毛藓 <i>Leptotrichella sinensis</i>			数据缺乏(DD)			王东升等, 2008: 060252
<b>47. 短颈藓科 <i>Diphysciaceae</i></b>						
<b>99) 短颈藓属 <i>Diphyscium</i></b>						
[311] 卷叶短颈藓 <i>Diphyscium mucronifolium</i>			无危(LC)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.8 (Wu et al, 2005)
<b>48. 牛毛藓科 <i>Ditrichaceae</i></b>						
<b>100) 角齿藓属 <i>Ceratodon</i></b>						
[312] 疣蒴角齿藓 <i>Ceratodon stenocarpus</i>			无危(LC)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.1 (Gao et al, 1999)
<b>101) 拟牛毛藓属 <i>Ditrichopsis</i></b>						
[313] 闭蒴拟牛毛藓 <i>Ditrichopsis clausa</i>			数据缺乏(DD)			《云南植物志》第 18 卷(黎兴江, 2002)
<b>102) 牛毛藓属 <i>Ditrichum</i></b>						
[314] 牛毛藓 <i>Ditrichum heteromallum</i>			无危(LC)			王东升等, 2008: 060827
[315] 黄牛毛藓 <i>Ditrichum pallidum</i>			无危(LC)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.1 (Gao et al, 1999)
[316] 细叶牛毛藓 <i>Ditrichum pusillum</i>			无危(LC)			王东升等, 2008: 060101
<b>103) 荷包藓属 <i>Garckea</i></b>						
[317] 荷包藓 <i>Garckea flexuosa</i>			无危(LC)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.1 (Gao et al, 1999)
<b>104) 丛毛藓属 <i>Pleuridium</i></b>						

物种 Species	IUCN 2000, 2020	中国 2006 China 2006	中国 2013 China 2013	中国 2017 China 2017	云南 2017 Yunnan 2017	来源 Source
[318] 丛毛藓 <i>Pleuridium subulatum</i>			数据缺乏 (DD)			《云南植物志》第 18 卷(黎兴江, 2002)
<b>49. 绢藓科 Entodontaceae</b>						
<b>105) 绢藓属 <i>Entodon</i></b>						
[319] 柱蒴绢藓 <i>Entodon challengeri</i>			未收录 (Unrecorded)			《云南植物志》第 19 卷(黎兴江, 2005)
[320] 绢藓 <i>Entodon cladorrhizans</i>			无危 (LC)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.7 (Hu et al, 2008)
[321] 厚角绢藓 <i>Entodon concinnus</i>			无危(LC)			王东升等, 2008: 060946
[322] 广叶绢藓 <i>Entodon flavescens</i>			无危 (LC)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.7 (Hu et al, 2008)
[323] 细绢藓 <i>Entodon giraldii</i>			无危 (LC)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.7 (Hu et al, 2008)
[324] 长叶绢藓 <i>Entodon longifolius</i>			无危 (LC)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.7 (Hu et al, 2008)
[325] 深绿绢藓 <i>Entodon luridus</i>			无危 (LC)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.7 (Hu et al, 2008)
[326] 长柄绢藓 <i>Entodon macropodus</i>			无危 (LC)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.7 (Hu et al, 2008)
[327] 钝叶绢藓 <i>Entodon obtusatus</i>			无危 (LC)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.7 (Hu et al, 2008)
[328] 皱叶绢藓 <i>Entodon plicatus</i>			无危 (LC)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.7 (Hu et al, 2008)

物种 Species	IUCN 2000, 2020	中国 2006 China 2006	中国 2013 China 2013	中国 2017 China 2017	云南 2017 Yunnan 2017	来源 Source
[329] 娇美绢藓 <i>Entodon pulchellus</i>			数据缺乏 (DD)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.7 (Hu et al, 2008)
[330] 薄叶绢藓 <i>Entodon scariosus</i>			无危 (LC)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.7 (Hu et al, 2008)
[331] 亮叶绢藓 <i>Entodon schleicheri</i>			未收录 (Unrecorded)			《云南植物志》第 19 卷(黎兴江, 2005)
[332] 亚美绢藓 <i>Entodon sullivantii</i>			无危 (LC)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.7 (Hu et al, 2008)
[333] 宝岛绢藓 <i>Entodon taiwanensis</i>			无危 (LC)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.7 (Hu et al, 2008)
[334] 绿叶绢藓 <i>Entodon viridulus</i>			无危 (LC)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.7 (Hu et al, 2008)
[335] 云南绢藓 <i>Entodon yunnanensis</i>			近危 (NT)		近危(NT)	<i>Moss Flora of China</i> Vol.7 (Hu et al, 2008)
<b>106) 赤齿藓属 <i>Erythrodontium</i></b>						
[336] 穗枝赤齿藓 <i>Erythrodontium julaceum</i>			无危 (LC)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.7 (Hu et al, 2008)
<b>107) 斜齿藓属 <i>Mesonodon</i></b>						
[337] 黄色斜齿藓 <i>Mesonodon flavescens</i>			无危 (LC)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.7 (Hu et al, 2008)
<b>50. 树生藓科 Erpodiaceae</b>						
<b>108) 苔叶藓属 <i>Aulacopilum</i></b>						
[338] 圆钝苔叶藓 <i>Aulacopilum abbreviatum</i>			数据缺乏 (DD)		无危(LC)	<i>Moss Flora of China</i> Vol.5 (Wu et al, 2011)

物种 Species	IUCN 2000, 2020	中国 2006 China 2006	中国 2013 China 2013	中国 2017 China 2017	云南 2017 Yunnan 2017	来源 Source
<b>109) 钟帽藓属 <i>Venturiella</i></b>						
[339] 广布钟帽藓 <i>Venturiella perrottetii</i>			未收录 (Unrecorded)			W.Z. Ma 19-10613
<b>51. 凤尾藓科 Fissidentaceae</b>						
<b>110) 凤尾藓属 <i>Fissidens</i></b>						
[340] 单疣凤尾藓 <i>Fissidens angustifolius</i>			数据缺乏 (DD)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.2 (Li et al, 2001)
[341] 异形凤尾藓 <i>Fissidens anomalus</i>			无危 (LC)			王东升等, 2008: 060957
[342] 小凤尾藓 <i>Fissidens bryoides</i>			无危 (LC)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.2 (Li et al, 2001)
[343] # 糙蒴凤尾藓 <i>Fissidens capitulatus</i>			数据缺乏 (DD)			王东升等, 2008: 060145
[344] 锡兰凤尾藓 <i>Fissidens ceylonensis</i>			无危 (LC)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.2 (Li et al, 2001)
[345] 齿叶凤尾藓 <i>Fissidens crenulatus</i>			无危 (LC)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.2 (Li et al, 2001)
[346] 黄叶凤尾藓 <i>Fissidens crispulus</i>						
[346a] 黄叶凤尾藓原变种 <i>Fissidens crispulus</i> var. <i>crispulus</i>			无危 (LC)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.2 (Li et al, 2001)
[346b] 黄叶凤尾藓鲁宾变种 <i>Fissidens crispulus</i> var. <i>robinsonii</i>			未收录 (Unrecorded)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.2 (Li et al, 2001)
[347] 直叶凤尾藓 <i>Fissidens curvatus</i>			无危 (LC)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.2 (Li et al, 2001)
[348] 扇叶凤尾藓 <i>Fissidens flabellulus</i>			数据缺乏 (DD)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.2 (Li et al, 2001)

物种 Species	IUCN 2000, 2020	中国 2006 China 2006	中国 2013 China 2013	中国 2017 China 2017	云南 2017 Yunnan 2017	来源 Source
[349] 暖地凤尾藓 <i>Fissidens flaccidus</i>			无危 (LC)			《云南植物志》第 18 卷(黎兴江, 2002)
[350] 短肋凤尾藓 <i>Fissidens gardneri</i>			无危 (LC)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.2 (Li et al, 2001)
[351] 裸萼凤尾藓 <i>Fissidens gymnogynus</i>			无危 (LC)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.2 (Li et al, 2001)
[352] 糙柄凤尾藓 <i>Fissidens hollianus</i>			无危 (LC)			《云南植物志》第 18 卷(黎兴江, 2002)
[353] 内卷凤尾藓 <i>Fissidens involutus</i>			无危 (LC)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.2 (Li et al, 2001)
[354] 爪哇凤尾藓 <i>Fissidens javanicus</i>			无危 (LC)			《云南植物志》第 18 卷(黎兴江, 2002)
[355] 线叶凤尾藓暗色变种 <i>Fissidens linearis</i> var. <i>obscurirete</i>			未收录 (Unrecorded)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.2 (Li et al, 2001)
[356] 大凤尾藓 <i>Fissidens nobilis</i>			无危 (LC)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.2 (Li et al, 2001)
[357] 欧洲凤尾藓 <i>Fissidens osmundoides</i>			未收录 (Unrecorded)			Higuchi et al., 2010: Higuchi 48769
[358] 粗肋凤尾藓 <i>Fissidens pellucidus</i>			无危 (LC)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.2 (Li et al, 2001)
[359] 网孔凤尾藓 <i>Fissidens polypodioides</i>			无危 (LC)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.2 (Li et al, 2001)
[360] 微疣凤尾藓 <i>Fissidens schwabei</i>			无危 (LC)			《云南植物志》第 18 卷(黎兴江, 2002)

物种 Species	IUCN 2000, 2020	中国 2006 China 2006	中国 2013 China 2013	中国 2017 China 2017	云南 2017 Yunnan 2017	来源 Source
[361] 细尖凤尾藓 <i>Fissidens subbryoides</i>			数据缺乏 (DD)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.2 (Li et al, 2001)
[362] 鳞叶凤尾藓 <i>Fissidens taxifolius</i>			无危 (LC)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.2 (Li et al, 2001)
[363] 南京凤尾藓 <i>Fissidens teysmannianus</i>			无危 (LC)			王东升等, 2008: 060714
[364] 拟小凤尾藓 <i>Fissidens tosaensis</i>			无危 (LC)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.2 (Li et al, 2001)
[365] 狭叶凤尾藓 <i>Fissidens wichurae</i>			数据缺乏 (DD)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.2 (Li et al, 2001)
[366] 车氏凤尾藓 <i>Fissidens zolligeri</i>			无危 (LC)			《云南植物志》第 18 卷(黎兴江, 2002)
<b>52. 葫芦藓科 Funariaceae</b>						
<b>111) 葫芦藓属 <i>Funaria</i></b>						
[367] 狭叶葫芦藓 <i>Funaria attenuata</i>			无危 (LC)			《云南植物志》第 18 卷(黎兴江, 2002)
[368] 葫芦藓 <i>Funaria hygrometrica</i>			无危 (LC)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.3 (Gao et al, 2003)
[369] 日本葫芦藓 <i>Funaria japonica</i>			无危 (LC)			王东升等, 2008: 060501
<b>112) 立碗藓属 <i>Physcomitrium</i></b>						
[370] 狭叶立碗藓 <i>Physcomitrium coorgense</i>			无危 (LC)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.3 (Gao et al, 2003)
[371] # 江岸立碗藓 <i>Physcomitrium courtoisii</i>			无危 (LC)			王东升等, 2008: 060041
[372] 立碗藓 <i>Physcomitrium sphaericum</i>			无危 (LC)			王东升等, 2008: 060246
<b>53. 曲背藓科 Glyphomitriaceae</b>						



物种 Species	IUCN 2000, 2020	中国 2006 China 2006	中国 2013 China 2013	中国 2017 China 2017	云南 2017 Yunnan 2017	来源 Source
<b>113) 高领藓属 <i>Glyphomitrium</i></b>						
[373] 短枝高领藓 <i>Glyphomitrium humillimum</i>			无危 (LC)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.5 (Wu et al, 2011)
<b>54. 塔藓科 <i>Hylocomiaceae</i></b>						
<b>114) 梳藓属 <i>Ctenidium</i></b>						
[374] 毛叶梳藓 <i>Ctenidium capillifolium</i>			无危 (LC)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.8 (Wu et al, 2005)
[375] 弯叶梳藓 <i>Ctenidium lychmites</i>			无危 (LC)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.8 (Wu et al, 2005)
[376] 梳藓 <i>Ctenidium molluscum</i>			无危 (LC)			王东升等, 2008: 060059
<b>115) 薄膜藓属 <i>Leptohymenium</i></b>						
[377] 薄膜藓 <i>Leptohymenium tenue</i>			无危 (LC)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.8 (Wu et al, 2005)
<b>116) 南木藓属 <i>Macrothamnium</i></b>						
[378] 南木藓 <i>Macrothamnium macrocarpum</i>			无危 (LC)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.8 (Wu et al, 2005)
<b>117) 新船叶藓属 <i>Neodolichomitra</i></b>						
[379] 新船叶藓 <i>Neodolichomitra yunnanensis</i>			无危 (LC)			王东升等, 2008: 060965
<b>55. 灰藓科 <i>Hypnaceae</i></b>						
<b>118) 扁灰藓属 <i>Breidleria</i></b>						
[380] 阔叶扁灰藓 <i>Breidleria erectiuscula</i>			无危 (LC)			王东升等, 2008: 060222
<b>119) 偏蒴藓属 <i>Ectropothecium</i></b>						
[381] 蕨叶偏蒴藓 <i>Ectropothecium aneitense</i>			近危 (NT)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.8 (Wu et al, 2005)

物种 Species	IUCN 2000, 2020	中国 2006 China 2006	中国 2013 China 2013	中国 2017 China 2017	云南 2017 Yunnan 2017	来源 Source
[382] 偏蒴藓 <i>Ectropothecium buitenzorgii</i>			无危(LC)			王东升等, 2008: 060353
[383] 淡叶偏蒴藓 <i>Ectropothecium dealbatum</i>			无危(LC)			Higuchi et al., 2010: Higuchi 48522
[384] 卷叶偏蒴藓 <i>Ectropothecium ohosimense</i>			无危(LC)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.8 (Wu et al, 2005)
[385] 大偏蒴藓 <i>Ectropothecium penzigianum</i>			无危(LC)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.8 (Wu et al, 2005)
[386] 平叶偏蒴藓 <i>Ectropothecium zollingeri</i>			无危(LC)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.8 (Wu et al, 2005)
<b>120) 粗枝藓属 <i>Gollania</i></b>						
[387] 日本粗枝藓 <i>Gollania japonica</i>			无危(LC)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.8 (Wu et al, 2005)
[388] # 圆枝粗枝藓 <i>Gollania tereticaulis</i>			无危(LC)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.8 (Wu et al, 2005)
<b>121) 灰藓属 <i>Hypnum</i></b>						
[389] 拳叶灰藓 <i>Hypnum circinale</i>			无危(LC)			王东升等, 2008: 060757
[390] 长蒴灰藓 <i>Hypnum macrogynum</i>			无危(LC)			王东升等, 2008: 060923
[391] 大灰藓 <i>Hypnum plumaeforme</i>			无危(LC)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.8 (Wu et al, 2005)
[392] 黄灰藓 <i>Hypnum pallescens</i>			无危(LC)			王东升等, 2008: 060643
[393] 卷叶灰藓 <i>Hypnum revolutum</i>			无危(LC)			王东升等, 2008: 060862
<b>122) 叶齿藓属 <i>Phyllodon</i></b>						
[394] 双齿叶齿藓 <i>Phyllodon bilobatus</i>			易危(VU)	易危(VU)		<i>Moss Flora of China</i> Vol.8 (Wu et al, 2005) (as <i>Glossadelphus bilobatus</i> )

物种 Species	IUCN 2000, 2020	中国 2006 China 2006	中国 2013 China 2013	中国 2017 China 2017	云南 2017 Yunnan 2017	来源 Source
[395] 舌形叶齿藓 <i>Phyllodon lingulatus</i>			未收录 (Unrecorded)			Higuchi et al., 2010: Higuchi 48689
<b>123) 拟鳞叶藓属 <i>Pseudotaxiphyllum</i></b>						
[396] 美丽拟鳞叶藓 <i>Pseudotaxiphyllum distichaceum</i>			无危 (LC)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.8 (Wu et al, 2005)
<b>124) 鳞叶藓属 <i>Taxiphyllum</i></b>						
[397] 细尖鳞叶藓 <i>Taxiphyllum aomoriense</i>			无危(LC)			王东升等, 2008: 060718
[398] 凸尖鳞叶藓 <i>Taxiphyllum cuspidifolium</i>			无危(LC)			Higuchi et al., 2010: Higuchi 48732
[399] 陕西鳞叶藓 <i>Taxiphyllum giraldii</i>			无危 (LC)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.8 (Wu et al, 2005)
[400] 鳞叶藓 <i>Taxiphyllum taxirameum</i>			无危 (LC)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.8 (Wu et al, 2005)
<b>125) 明叶藓属 <i>Vesicularia</i></b>						
[401] 暖地明叶藓 <i>Vesicularia ferriei</i>			无危 (LC)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.8 (Wu et al, 2005)
[402] 明叶藓 <i>Vesicularia montagnei</i>			无危 (LC)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.8 (Wu et al, 2005)
[403] 长尖明叶藓 <i>Vesicularia reticulata</i>			无危 (LC)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.8 (Wu et al, 2005)
<b>56. 孔雀藓科 Hypopterygiaceae</b>						
<b>126) 雉尾藓属 <i>Cyathophorum</i></b>						
[404] 刺叶雉尾藓 <i>Cyathophorum adiantum</i>			无危 (LC)			《云南植物志》第 19 卷(黎兴江, 2005)

物种 Species	IUCN 2000, 2020	中国 2006 China 2006	中国 2013 China 2013	中国 2017 China 2017	云南 2017 Yunnan 2017	来源 Source
[405] 短肋雉尾藓 <i>Cyathophorum hookerianum</i>			无危 (LC)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.6 (Wu et al, 2002)
<b>127) 树雉尾藓属 <i>Dendrocyathophorum</i></b>						
[406] 树雉尾藓 <i>Dendrocyathophorum decolyi</i>			无危 (LC)			王东升等, 2008: 060474
<b>128) 孔雀藓属 <i>Hypopterygium</i></b>						
[407] 黄边孔雀藓 <i>Hypopterygium flavolimbatum</i>			无危 (LC)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.6 (Wu et al, 2002)
<b>129) 雀尾藓属 <i>Lopidium</i></b>						
[408] 爪哇雀尾藓 <i>Lopidium struthiopteris</i>			无危 (LC)			《云南植物志》第 19 卷(黎兴江, 2005)
<b>57. 薄罗藓科 Leskeaceae</b>						
<b>130) 麻羽藓属 <i>Claopodium</i></b>						
[409] 狭叶麻羽藓 <i>Claopodium aciculum</i>			无危 (LC)			Song et al., 2015: CAML1303-0181
[410] 大麻羽藓 <i>Claopodium assurgens</i>			无危 (LC)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.6 (Wu et al, 2002)
[411] 齿叶麻羽藓 <i>Claopodium prionophyllum</i>			无危 (LC)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.6 (Wu et al, 2002)
<b>131) 细罗藓属 <i>Leskeella</i></b>						
[412] 细罗藓 <i>Leskeella nervosa</i>			无危 (LC)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.6 (Wu et al, 2002)
<b>132) 拟草藓属 <i>Pseudoleskeopsis</i></b>						
[413] * 尖叶拟草藓 <i>Pseudoleskeopsis tosana</i>			无危 (LC)			目前研究
[414] 拟草藓 <i>Pseudoleskeopsis zippelii</i>			无危 (LC)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.6 (Wu et al, 2002)

物种 Species	IUCN 2000, 2020	中国 2006 China 2006	中国 2013 China 2013	中国 2017 China 2017	云南 2017 Yunnan 2017	来源 Source
<b>58. 白发藓科 Leucobryaceae</b>						
<b>133) 白氏藓属 <i>Brothera</i></b>						
[415] 白氏藓 <i>Brothera leana</i>			无危 (LC)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.1 (Gao et al, 1999)
<b>134) 曲柄藓属 <i>Campylopus</i></b>						
[416] 长叶曲柄藓 <i>Campylopus atrovirens</i>			无危 (LC)			《云南植物志》第 18 卷(黎兴江, 2002)
[417] 尾尖曲柄藓 <i>Campylopus comosus</i>			无危 (LC)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.1 (Gao et al, 1999)
[418] 毛叶曲柄藓 <i>Campylopus ericoides</i>			无危 (LC)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.1 (Gao et al, 1999)
[419] 曲柄藓 <i>Campylopus flexosus</i>			无危 (LC)			《云南植物志》第 18 卷(黎兴江, 2002)
[420] 脆枝曲柄藓 <i>Campylopus fragilis</i>			无危 (LC)			王东升等, 2008: 060887
[421] 疏网曲柄藓 <i>Campylopus laxitextus</i>			无危 (LC)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.1 (Gao et al, 1999)
[422] 梨蒴曲柄藓 <i>Campylopus pyriformis</i>			未收录 (Unrecorded)			王东升等, 2008: 060365
[423] 中华曲柄藓 <i>Campylopus sinensis</i>			无危 (LC)			Higuchi et al., 2010: Higuchi 48770
[424] 节茎曲柄藓 <i>Campylopus umbellatus</i>			无危 (LC)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.1 (Gao et al, 1999)
<b>135) 青毛藓属 <i>Dicranodontium</i></b>						
[425] 青毛藓 <i>Dicranodontium denudatum</i>			无危 (LC)			Song et al., 2015: CAMLC4-100
<b>136) 白发藓属 <i>Leucobryum</i></b>						

物种 Species	IUCN 2000, 2020	中国 2006 China 2006	中国 2013 China 2013	中国 2017 China 2017	云南 2017 Yunnan 2017	来源 Source
[426] 弯叶白发藓 <i>Leucobryum aduncum</i>						
[426a] 弯叶白发藓原变种 <i>Leucobryum aduncum</i> var. <i>aduncum</i>			无危 (LC)			《云南植物志》第 18 卷(黎兴江, 2002)
[426b] 弯叶白发藓丛叶变种 <i>Leucobryum aduncum</i> var. <i>scalare</i>			未收录 (Unrecorded)			《云南植物志》第 18 卷(黎兴江, 2002)
[427] 狭叶白发藓 <i>Leucobryum bowringii</i>			无危 (LC)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.1 (Gao et al, 1999)
[428] 绿色白发藓 <i>Leucobryum chlorophyllosum</i>			无危 (LC)			王东升等, 2008: 060861
[429] 白发藓 <i>Leucobryum glaucum</i>			无危 (LC)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.1 (Gao et al, 1999)
[430] 爪哇白发藓 <i>Leucobryum javense</i>			无危 (LC)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.1 (Gao et al, 1999)
[431] 桧叶白发藓 <i>Leucobryum juniperoides</i>			无危 (LC)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.1 (Gao et al, 1999)
<b>59. 白齿藓科 Leucodontaceae</b>						
<b>137) 拟白齿藓属 <i>Pterogoniadelphus</i></b>						
[432] 拟白齿藓 <i>Pterogoniadelphus esquirolii</i>			无危(LC)			王东升等, 2008: 060744
<b>60. 白藓科 Leucomiaceae</b>						
<b>138) 白藓属 <i>Leucomium</i></b>						
[433] 白藓 <i>Leucomium strumosum</i>			无危 (LC)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.6 (Wu et al, 2002)
<b>61. 蔓藓科 Meteoriaceae</b>						
<b>139) 毛扭藓属 <i>Aerobryidium</i></b>						

物种 Species	IUCN 2000, 2020	中国 2006 China 2006	中国 2013 China 2013	中国 2017 China 2017	云南 2017 Yunnan 2017	来源 Source
[434] 卵叶毛扭藓 <i>Aerobryidium aureo-nitens</i>			无危 (LC)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.5 (Wu et al, 2011)
[435] 波叶毛扭藓 <i>Aerobryidium crispifolium</i>			数据缺乏 (DD)			Higuchi et al., 2010: Higuchi 48713
[436] 毛扭藓 <i>Aerobryidium filamentosum</i>			无危 (LC)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.5 (Wu et al, 2011)
<b>140) 灰气藓属 <i>Aerobryopsis</i></b>						
[437] # 芒叶灰气藓 <i>Aerobryopsis aristifolia</i>			数据缺乏 (DD)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.5 (Wu et al, 2011)
[438] 膜叶灰气藓 <i>Aerobryopsis membranacea</i>			数据缺乏 (DD)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.5 (Wu et al, 2011)
[439] 扭叶灰气藓 <i>Aerobryopsis parisii</i>			未收录 (Unrecorded)			王东升等, 2008: 060352
[440] 大灰气藓 <i>Aerobryopsis subdivergens</i>			无危 (LC)			王东升等, 2008: 060784
[441] 灰气藓 <i>Aerobryopsis wallichii</i>			无危 (LC)			Shen et al., 2018: STbry00094
[442] # 云南灰气藓 <i>Aerobryopsis yunnanensis</i>			未收录 (Unrecorded)	易危 (VU)		<i>Moss Flora of China</i> Vol.5 (Wu et al, 2011)
<b>141) 拟悬藓属 <i>Barbellopsis</i></b>						
[443] 拟悬藓 <i>Barbellopsis trichophora</i>			无危 (LC)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.5 (Wu et al, 2011)
<b>142) 垂藓属 <i>Chrysocladium</i></b>						
[444] 垂藓 <i>Chrysocladium retrorsum</i>			无危 (LC)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.5 (Wu et al, 2011)
<b>143) 隐松萝藓属 <i>Cryptopapillaria</i></b>						

物种 Species	IUCN 2000, 2020	中国 2006 China 2006	中国 2013 China 2013	中国 2017 China 2017	云南 2017 Yunnan 2017	来源 Source
[445] 细尖隐松萝藓 <i>Cryptopapillaria chrysoclada</i>			未收录 (Unrecorded)			王东升等, 2008: 060840
[446] 扭尖隐松萝藓 <i>Cryptopapillaria feae</i>			无危 (LC)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.5 (Wu et al, 2011)
<b>144) 异节藓属 <i>Diaphanodon</i></b>						
[447] 异节藓 <i>Diaphanodon blandus</i>			无危 (LC)			王东升等, 2008: 060227
<b>145) 绿锯藓属 <i>Duthiella</i></b>						
[448] 软枝绿锯藓 <i>Duthiella flaccida</i>			无危 (LC)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.5 (Wu et al, 2011)
[449] 绿锯藓 <i>Duthiella wallichii</i>			无危 (LC)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.5 (Wu et al, 2011)
<b>146) 丝带藓属 <i>Floribundaria</i></b>						
[450] 丝带藓 <i>Floribundaria floribunda</i>			无危 (LC)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.5 (Wu et al, 2011)
[451] 假丝带藓 <i>Floribundaria pseudofloribunda</i>			无危 (LC)			《云南植物志》第 19 卷(黎兴江, 2005)
[452] 疏叶丝带藓 <i>Floribundaria walkeri</i>			无危 (LC)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.5 (Wu et al, 2011)
<b>147) 粗蔓藓属 <i>Meteoriopsis</i></b>						
[453] 反叶粗蔓藓 <i>Meteoriopsis reclinata</i>			无危 (LC)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.5 (Wu et al, 2011)
[454] 粗蔓藓 <i>Meteoriopsis squarrosa</i>			无危 (LC)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.5 (Wu et al, 2011)
<b>148) 蔓藓属 <i>Meteorium</i></b>						



物种 Species	IUCN 2000, 2020	中国 2006 China 2006	中国 2013 China 2013	中国 2017 China 2017	云南 2017 Yunnan 2017	来源 Source
[455] 蔓藓 <i>Meteorium polytrichum</i>			无危 (LC)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.5 (Wu et al, 2011)
[456] 东亚蔓藓 <i>Meteorium atrovaryegatum</i>			无危 (LC)			Shen et al., 2018: STbry00052
[457] 川滇蔓藓 <i>Meteorium buchananii</i>			无危 (LC)			王东升等, 2008: 060611
<b>149) 新丝藓属 <i>Neodictydia</i></b>						
[458] 鞭枝新丝藓 <i>Neodictydia flagellifera</i>			无危 (LC)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.5 (Wu et al, 2011)
[459] 新丝藓 <i>Neodictydia pendula</i>			无危 (LC)			王东升等, 2008: 060905
<b>150) 假悬藓属 <i>Pseudobarbella</i></b>						
[460] 波叶假悬藓 <i>Pseudobarbella laosiensis</i>			未收录 (Unrecorded)			《云南植物志》第 19 卷(黎兴江, 2005)
[461] 假悬藓 <i>Pseudobarbella levieri</i>			无危 (LC)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.5 (Wu et al, 2011)
<b>151) 反叶藓属 <i>Toloxis</i></b>						
[462] 扭叶反叶藓 <i>Toloxis semitorta</i>			无危 (LC)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.5 (Wu et al, 2011)
<b>152) 细带藓属 <i>Trachycladiella</i></b>						
[463] 散生细带藓 <i>Trachycladiella sparsa</i>			无危 (LC)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.5 (Wu et al, 2011)
<b>153) 拟扭叶藓属 <i>Trachypodopsis</i></b>						
[464] 拟扭叶藓 <i>Trachypodopsis serrulata</i>						
[464a] 拟扭叶藓卷叶变种 <i>Trachypodopsis serrulata</i> var. <i>crispatula</i>			未收录 (Unrecorded)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.5 (Wu et al, 2011)

物种 Species	IUCN 2000, 2020	中国 2006 China 2006	中国 2013 China 2013	中国 2017 China 2017	云南 2017 Yunnan 2017	来源 Source
[464b] 拟扭叶藓短胞变种 <i>Trachypodopsis serrulata</i> var. <i>guilbertii</i>			未收录 (Unrecorded)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.5 (Wu et al, 2011)
[464c] 拟扭叶藓原变种 <i>Trachypodopsis serrulata</i> var. <i>serrulata</i>			未收录 (Unrecorded)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.5 (Wu et al, 2011)
<b>154) 扭叶藓属 <i>Trachypus</i></b>						
[465] 扭叶藓 <i>Trachypus bicolor</i>			无危 (LC)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.5 (Wu et al, 2011)
[466] 小扭叶藓 <i>Trachypus humilis</i>			无危 (LC)			Higuchi et al., 2010: Higuchi 48722
<b>62. 提灯藓科 Mniaceae</b>						
<b>155) 立灯藓属 <i>Orthomnion</i></b>						
[467] 南亚立灯藓 <i>Orthomnion bryoides</i>			无危 (LC)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.4 (Li et al, 2007)
[468] 柔叶立灯藓 <i>Orthomnion dilatatum</i>			无危 (LC)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.4 (Li et al, 2007)
[469] # 云南立灯藓 <i>Orthomnion yunnanense</i>			近危 (NT)			《云南植物志》第 18 卷(黎兴江, 2002)
<b>156) 匐灯藓属 <i>Plagiomnium</i></b>						
[470] 尖叶匐灯藓 <i>Plagiomnium acutum</i>			无危 (LC)			《云南植物志》第 18 卷(黎兴江, 2002)
[471] 皱叶匐灯藓 <i>Plagiomnium arbusculum</i>			无危 (LC)			王东升等, 2008: 061043
[472] 匐灯藓 <i>Plagiomnium cuspidatum</i>			无危 (LC)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.4 (Li et al, 2007)
[473] 无边匐灯藓 <i>Plagiomnium elimbatum</i>			数据缺乏 (DD)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.4 (Li et al, 2007)

物种 Species	IUCN 2000, 2020	中国 2006 China 2006	中国 2013 China 2013	中国 2017 China 2017	云南 2017 Yunnan 2017	来源 Source
[474] 全缘匐灯藓 <i>Plagiomnium integrum</i>			无危(LC)			《云南植物志》第 18 卷(黎兴江, 2002)
[475] 具喙匐灯藓 <i>Plagiomnium rhynchophorum</i>			无危(LC)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.4 (Li et al, 2007)
[476] 钝叶匐灯藓 <i>Plagiomnium rostratum</i>			无危(LC)			《云南植物志》第 18 卷(黎兴江, 2002)
[477] 大叶匐灯藓 <i>Plagiomnium succulentum</i>			无危(LC)			《云南植物志》第 18 卷(黎兴江, 2002)
[478] 圆叶匐灯藓 <i>Plagiomnium vesicatum</i>			无危(LC)			《云南植物志》第 18 卷(黎兴江, 2002)
<b>157) 丝瓜藓属 <i>Pohlia</i></b>						
[479] 泛生丝瓜藓 <i>Pohlia cruda</i>			无危(LC)			王东升等, 2008: 060978
[480] 林地丝瓜藓 <i>Pohlia drummondii</i>			近危(NT)		无危(LC)	王东升等, 2008: 060759
[481] 丝瓜藓 <i>Pohlia elongata</i>			无危(LC)			王东升等, 2008: 060702
[482] 疣齿丝瓜藓 <i>Pohlia flexuosa</i>			无危(LC)			王东升等, 2008: 061015
[483] 异芽丝瓜藓 <i>Pohlia leucostoma</i>			近危(NT)			王东升等, 2008: 060933
<b>158) 毛灯藓属 <i>Rhizomnium</i></b>						
[484] 扇叶毛灯藓 <i>Rhizomnium hattorii</i>			无危(LC)			王东升等, 2008: 060814
[485] 大叶毛灯藓 <i>Rhizomnium magnifolium</i>			无危(LC)			王东升等, 2008: 060605
[486] 圆叶毛灯藓 <i>Rhizomnium nudum</i>			近危(NT)			王东升等, 2008: 060497
[487] 细枝毛灯藓 <i>Rhizomnium striatulum</i>			无危(LC)			王东升等, 2008: 060560
<b>63. 平藓科 Neckeraceae</b>						
<b>159) 尾枝藓属 <i>Caduciella</i></b>						

物种 Species	IUCN 2000, 2020	中国 2006 China 2006	中国 2013 China 2013	中国 2017 China 2017	云南 2017 Yunnan 2017	来源 Source
[488] 尾枝藓 <i>Caduciella mariei</i>		极危(CR)	数据缺乏 (DD)		近危(NT)	<i>Moss Flora of China</i> Vol.5 (Wu et al, 2011)
<b>160) 片藓属 <i>Circulifolium</i></b>						
[489] 小片藓 <i>Circulifolium exiguum</i>			无危 (LC)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.5 (Wu et al, 2011)
[490] 钝叶片藓 <i>Circulifolium microdendron</i>			无危 (LC)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.5 (Wu et al, 2011)
<b>161) 波叶藓属 <i>Himantocladium</i></b>						
[491] 轮叶波叶藓 <i>Himantocladium cyclophyllum</i>			近危 (NT)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.5 (Wu et al, 2011)
<b>162) 扁枝藓属 <i>Homalia</i></b>						
[492] 扁枝藓 <i>Homalia trichomanoides</i>			无危 (LC)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.5 (Wu et al, 2011)
<b>163) 拟扁枝藓属 <i>Homaliadelphus</i></b>						
[493] 夏氏拟扁枝藓圆叶变种 <i>Homaliadelphus sharpii</i> var. <i>rotundata</i>			未收录 (Unrecorded)			Song et al., 2015: CAMLC2-450
[494] 拟扁枝藓 <i>Homaliadelphus targionianus</i>			无危 (LC)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.5 (Wu et al, 2011)
<b>164) 树平藓属 <i>Homaliodendron</i></b>						
[495] 树平藓 <i>Homaliodendron flabellatum</i>			无危 (LC)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.5 (Wu et al, 2011)
[496] 刀叶树平藓 <i>Homaliodendron scalpellifolium</i>			无危(LC)			王东升等, 2008: 060955
<b>165) 截叶藓属 <i>Neckeromnion</i></b>						

物种 Species	IUCN 2000, 2020	中国 2006 China 2006	中国 2013 China 2013	中国 2017 China 2017	云南 2017 Yunnan 2017	来源 Source
[497] 东亚截叶藓 <i>Neckeromnion calcicola</i>			无危 (LC)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.5 (Wu et al, 2011)
[498] 截叶藓 <i>Neckeromnion lepineanum</i>			无危 (LC)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.5 (Wu et al, 2011)
<b>166) 拟平藓属 <i>Neckeropsis</i></b>						
[499] 波叶拟平藓 <i>Neckeropsis crinita</i>			未收录 (Unrecorded)			《云南植物志》第 18 卷(黎兴江, 2002)
[500] 长柄拟平藓 <i>Neckeropsis exserta</i>			无危 (LC)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.5 (Wu et al, 2011)
<b>167) 鹏程藓属 <i>Pengchengwua</i></b>						
[501] 钝叶鹏程藓 <i>Pengchengwua obtusata</i>			无危 (LC)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.5 (Wu et al, 2011)
<b>168) 羽枝藓属 <i>Pinnatella</i></b>						
[502] 异苞羽枝藓 <i>Pinnatella alopecuroides</i>			近危 (NT)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.5 (Wu et al, 2011)
[503] 小羽枝藓 <i>Pinnatella ambigua</i>			无危 (LC)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.5 (Wu et al, 2011)
[504] 扁枝羽枝藓 <i>Pinnatella homaliadelphoides</i>			未收录 (Unrecorded)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.5 (Wu et al, 2011)
[505] 东亚羽枝藓 <i>Pinnatella makinoi</i>			无危 (LC)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.5 (Wu et al, 2011)
<b>169) 假平藓属 <i>Pseudoparaphysanthus</i>(新拟)</b>						
[506] 疏枝假平藓 <i>Pseudoparaphysanthus bonianus</i>			未收录 (Unrecorded)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.5 (Wu et al, 2011)

物种 Species	IUCN 2000, 2020	中国 2006 China 2006	中国 2013 China 2013	中国 2017 China 2017	云南 2017 Yunnan 2017	来源 Source
<b>64. 木灵藓科 Orthotrichaceae</b>						
<b>170) 小囊藓属 <i>Groutiella</i></b>						
[507] 小囊藓 <i>Groutiella tomentosa</i>			濒危 (EN)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.5 (Wu et al, 2011)
<b>171) 疣毛藓属 <i>Leratia</i></b>						
[508] 钝叶疣毛藓 <i>Leratia obtusifolia</i>			数据缺乏 (DD)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.5 (Wu et al, 2011)
<b>172) 囊藓属 <i>Macromitrium</i></b>						
[509] 黄肋囊藓 <i>Macromitrium comatum</i>			无危 (LC)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.5 (Wu et al, 2011)
[510] 福氏囊藓 <i>Macromitrium ferriei</i>			无危 (LC)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.5 (Wu et al, 2011)
[511] * 缺齿囊藓 <i>Macromitrium gymnostomum</i>			无危 (LC)			目前研究
[512] # 异枝囊藓 <i>Macromitrium heterodictyon</i>			未收录 (Unrecorded)			王东升等, 2008: 060164
[513] 粗叶囊藓 <i>Macromitrium incrustatifolium</i>			未收录 (Unrecorded)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.5 (Wu et al, 2011)
[514] 钝叶囊藓 <i>Macromitrium japonicum</i>			无危 (LC)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.5 (Wu et al, 2011)
[515] 尼泊尔囊藓 <i>Macromitrium nepalense</i>			未收录 (Unrecorded)			M.R. Crosby no. 14832
[516] 长柄囊藓 <i>Macromitrium microstomum</i>			无危 (LC)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.5 (Wu et al, 2011)

物种 Species	IUCN 2000, 2020	中国 2006 China 2006	中国 2013 China 2013	中国 2017 China 2017	云南 2017 Yunnan 2017	来源 Source
[517] 长帽藓 <i>Macromitrium tosaе</i>			无危 (LC)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.5 (Wu et al, 2011)
<b>173) 刺藓属 <i>Rhachithecium</i></b>						
[518] 刺藓 <i>Rhachithecium perpusillum</i>			无危 (LC)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.5 (Wu et al, 2011)
<b>174) 变齿藓属 <i>Zygodon</i></b>						
[519] 绿色变齿藓 <i>Zygodon viridissimus</i>			无危 (LC)			Higuchi et al., 2010: Higuchi 48777
<b>65. 毛枝藓科 <i>Pilotrichaceae</i></b>						
<b>175) 强肋藓属 <i>Callicostella</i></b>						
[520] 强肋藓 <i>Callicostella papillata</i>			无危 (LC)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.6 (Wu et al, 2002)
<b>176) 木油藓属 <i>Thamniopsis</i></b>						
[521] 并齿木油藓 <i>Thamniopsis utacamundiana</i>			无危 (LC)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.6 (Wu et al, 2002)
<b>66. 棉藓科 <i>Plagiotheciaceae</i></b>						
<b>177) 长灰藓属 <i>Herzogiella</i></b>						
[522] 齿边长灰藓 <i>Herzogiella perrobusta</i>			无危 (LC)			王东升等, 2008: 060234
[523] 沼生长灰藓 <i>Herzogiella turfacea</i>			无危 (LC)			王东升等, 2008: 060093
<b>178) 拟同叶藓属 <i>Isopterygiopsis</i></b>						
[524] 北地拟同叶藓 <i>Isopterygiopsis muelleriana</i>			无危 (LC)			Song et al., 2015: CAML0615-0135
<b>179) 棉藓属 <i>Plagiothecium</i></b>						
[525] 圆条棉藓 <i>Plagiothecium cavifolium</i>			无危 (LC)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.7 (Hu et al, 2008)
[526] 台湾棉藓 <i>Plagiothecium formosicum</i>			无危 (LC)			王东升等, 2008: 060029

物种 Species	IUCN 2000, 2020	中国 2006 China 2006	中国 2013 China 2013	中国 2017 China 2017	云南 2017 Yunnan 2017	来源 Source
[527] 滇边棉藓 <i>Plagiothecium handelii</i>			无危(LC)			王东升等, 2008: 060080
[528] 扁平棉藓 <i>Plagiothecium neckeroideum</i>			无危(LC)			王东升等, 2008: 060339
<b>67. 金发藓科 Polytrichaceae</b>						
<b>180) 仙鹤藓属 <i>Atrichum</i></b>						
[529] 小仙鹤藓 <i>Atrichum crispulum</i>			无危(LC)			王东升等, 2008: 060286
[530] 小胞仙鹤藓 <i>Atrichum rhystophyllum</i>			无危(LC)			王东升等, 2008: 060603
[531] 薄壁仙鹤藓 <i>Atrichum subserratum</i>			无危(LC)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.8 (Wu et al, 2005)
[532] 仙鹤藓多蒴变种 <i>Atrichum undulatum</i> var. <i>gracilisetum</i>			未收录 (Unrecorded)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.8 (Wu et al, 2005)
[533] 东亚仙鹤藓 <i>Atrichum yakushimense</i>			无危(LC)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.8 (Wu et al, 2005)
<b>181) 小赤藓属 <i>Oligotrichum</i></b>						
[534] # 花栉小赤藓 <i>Oligotrichum crossidioides</i>			无危(LC)	濒危(EN)		《云南植物志》第 19 卷(黎兴江, 2005)
<b>182) 小金发藓属 <i>Pogonatum</i></b>						
[535] 穗发小金发藓 <i>Pogonatum camusii</i>			易危(VU)			Higuchi et al., 2010: Higuchi 48536
[536] 刺边小金发藓 <i>Pogonatum cirratum</i>						
[536a] 刺边小金发藓原亚种 <i>Pogonatum cirratum</i> var. <i>cirratum</i>			无危(LC)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.8 (Wu et al, 2005)
[536b] 刺边小金发藓褐色亚种 <i>Pogonatum cirratum</i> subsp. <i>fuscatum</i>			无危(LC)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.8 (Wu et al, 2005)
[537] 东亚小金发藓 <i>Pogonatum inflexum</i>			无危(LC)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.8 (Wu et al, 2005)



物种 Species	IUCN 2000, 2020	中国 2006 China 2006	中国 2013 China 2013	中国 2017 China 2017	云南 2017 Yunnan 2017	来源 Source
[538] 硬叶小金发藓 <i>Pogonatum neesii</i>			无危 (LC)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.8 (Wu et al, 2005)
[539] 川西小金发藓 <i>Pogonatum nudiusculum</i>			无危 (LC)			Higuchi et al., 2010: Higuchi 48768
<b>68. 丛藓科 Pottiaceae</b>						
<b>183) 丛藓属 <i>Anoetangium</i></b>						
[540] 扭叶丛藓 <i>Anoetangium stracheyanum</i>			无危 (LC)			王东升等, 2008: 060237
[541] 卷叶丛藓 <i>Anoetangium thomsonii</i>			无危 (LC)			王东升等, 2008: 060442
<b>184) 扭口藓属 <i>Barbula</i></b>						
[542] 朝鲜扭口藓 <i>Barbula amplexifolia</i>			数据缺乏 (DD)			张光初, 曹同 14431 (IFP)
[543] 砂地扭口藓 <i>Barbula arcuata</i>			无危 (LC)			《云南植物志》第 18 卷(黎兴江, 2002)
[544] # 狄氏扭口藓 <i>Barbula dixoniana</i>			未收录 (Unrecorded)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.2 (Li et al, 2001)
[545] 疣叶扭口藓 <i>Barbula gangetica</i>			近危 (NT)			《云南植物志》第 18 卷(黎兴江, 2002)
[546] 小扭口藓 <i>Barbula indica</i>			未收录 (Unrecorded)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.2 (Li et al, 2001)
[547] 爪哇扭口藓 <i>Barbula javanica</i>			无危 (LC)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.2 (Li et al, 2001)
[548] 扭口藓 <i>Barbula unguiculata</i>			无危 (LC)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.2 (Li et al, 2001)
<b>185) 红叶藓属 <i>Bryoerythrophyllum</i></b>						
[549] 钝头红叶藓 <i>Bryoerythrophyllum brachystegium</i>			无危 (LC)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.2 (Li et al, 2001)

物种 Species	IUCN 2000, 2020	中国 2006 China 2006	中国 2013 China 2013	中国 2017 China 2017	云南 2017 Yunnan 2017	来源 Source
[550] 无齿红叶藓 <i>Bryoerythrophyllum gymnostomum</i>			无危(LC)			Higuchi et al., 2010: Nishimura 12292
[551] 单胞红叶藓 <i>Bryoerythrophyllum inaequalifolium</i>			未收录 (Unrecorded)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.2 (Li et al, 2001)
[552] 红叶藓 <i>Bryoerythrophyllum recurvirostrum</i>			无危(LC)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.2 (Li et al, 2001)
<b>186) 对齿藓属 <i>Didymodon</i></b>						
[553] 北地对齿藓 <i>Didymodon fallax</i>			无危(LC)			王东升等, 2008: 060789
[554] 硬叶对齿藓 <i>Didymodon rigidulus</i>			无危(LC)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.2 (Li et al, 2001)
<b>187) 净口藓属 <i>Gymnostomum</i></b>						
[555] 铜绿净口藓 <i>Gymnostomum aeruginosum</i>			无危(LC)			王东升等, 2008: 060499
<b>188) 石灰藓属 <i>Hydrogonium</i></b>						
[556] 疣叶石灰藓 <i>Hydrogonium gangeticum</i>			未收录 (Unrecorded)			《云南植物志》第 18 卷(黎兴江, 2002)
<b>189) 立膜藓属 <i>Hymenostylium</i></b>						
[557] 立膜藓橙色变种 <i>Hymenostylium recurvirostrum</i> var. <i>cylindricum</i>			无危(LC)			Higuchi et al., 2010: Higuchi 48608
<b>190) 湿地藓属 <i>Hyophila</i></b>						
[558] 卷叶湿地藓 <i>Hyophila involuta</i>			无危(LC)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.2 (Li et al, 2001)
[559] 花状湿地藓 <i>Hyophila nymaniana</i>			无危(LC)			Higuchi et al., 2010: Higuchi 48575
[560] 芽胞湿地藓 <i>Hyophila propagulifera</i>			无危(LC)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.2 (Li et al, 2001)
[561] 匙叶湿地藓 <i>Hyophila spathulata</i>			无危(LC)			王东升等, 2008: 060224

物种 Species	IUCN 2000, 2020	中国 2006 China 2006	中国 2013 China 2013	中国 2017 China 2017	云南 2017 Yunnan 2017	来源 Source
<b>191) 薄齿藓属 <i>Leptodontium</i></b>						
[562] 薄齿藓 <i>Leptodontium viticulosoides</i>			无危 (LC)			《云南植物志》第 18 卷(黎兴江, 2002)
<b>192) 大丛藓属 <i>Molendoa</i></b>						
[563] 高山大丛藓 <i>Molendoa sendtneriana</i>			无危 (LC)			张光初, 曹同 14381 (IFP)
<b>193) 短壶藓属 <i>Splachnobryum</i></b>						
[564] 大短壶藓 <i>Splachnobryum aquaticum</i>			数据缺乏 (DD)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.3 (Gao et al, 2003)
<b>194) 赤藓属 <i>Syntrichia</i></b>						
[565] 芽胞赤藓 <i>Syntrichia gemmascens</i>			无危 (LC)			王东升等, 2008: 060694
<b>195) 反纽藓属 <i>Timmiella</i></b>						
[566] 小反纽藓 <i>Timmiella diminuta</i>			无危 (LC)			王东升等, 2008: 061004
<b>196) 毛口藓属 <i>Trichostomum</i></b>						
[567] # 卷叶毛口藓 <i>Trichostomum hattorianum</i>			无危 (LC)			王东升等, 2008: 060238
[568] 平叶毛口藓 <i>Trichostomum planifolium</i>			无危 (LC)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.2 (Li et al, 2001)
[569] 旋齿毛口藓 <i>Trichostomum spirale</i>			未收录 (Unrecorded)			Higuchi et al., 2010: Higuchi 48774
[570] 波边毛口藓 <i>Trichostomum tenuirostre</i>			未收录 (Unrecorded)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.2 (Li et al, 2001)
<b>197) 小石藓属 <i>Weissia</i></b>						
[571] 小石藓 <i>Weissia controversa</i>			无危 (LC)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.2 (Li et al, 2001)

物种 Species	IUCN 2000, 2020	中国 2006 China 2006	中国 2013 China 2013	中国 2017 China 2017	云南 2017 Yunnan 2017	来源 Source
[572a] 小石藓原变种 <i>Weissia controversa</i> var. <i>controversa</i>			未收录 (Unrecorded)			《云南植物志》第 18 卷(黎兴江, 2002)
[572b] 小石藓矮株变种 <i>Weissia controversa</i> var. <i>minutissima</i>			未收录 (Unrecorded)			《云南植物志》第 18 卷(黎兴江, 2002)
[572] 缺齿小石藓 <i>Weissia edentula</i>			无危 (LC)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.2 (Li et al, 2001)
<b>69. 腋苞藓科 Pterigynandraceae</b>						
<b>198) 叉肋藓属 <i>Trachyphyllum</i></b>						
[573] 叉肋藓 <i>Trachyphyllum inflexum</i>			无危(LC)			王东升等, 2008: 060198
<b>70. 蕨藓科 Pterobryaceae</b>						
<b>199) 耳平藓属 <i>Calyptothecium</i></b>						
[574] 芽胞耳平藓 <i>Calyptothecium auriculata</i>			无危 (LC)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.5 (Wu et al, 2011)
[575] 急尖耳平藓 <i>Calyptothecium hookeri</i>			无危 (LC)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.5 (Wu et al, 2011)
[576] 带叶耳平藓 <i>Calyptothecium phyllogonoides</i>			近危 (NT)	易危(VU)		<i>Moss Flora of China</i> Vol.5 (Wu et al, 2011),
[577] 耳平藓 <i>Calyptothecium urvilleanum</i>			无危 (LC)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.5 (Wu et al, 2011),
[578] 长尖耳平藓 <i>Calyptothecium wrightii</i>			无危 (LC)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.5 (Wu et al, 2011)
<b>200) 匿带藓属 <i>Cryptogonium</i></b>						
[579] 匿带藓 <i>Cryptogonium dubium</i>			无危(LC)			王东升等, 2008: 060497
<b>201) 兜叶藓属 <i>Horikawaea</i></b>						

物种 Species	IUCN 2000, 2020	中国 2006 China 2006	中国 2013 China 2013	中国 2017 China 2017	云南 2017 Yunnan 2017	来源 Source
[580] 平尖兜叶藓 <i>Horikawaea dubia</i>			未收录 (Unrecorded)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.5 (Wu et al, 2011)
<b>202) 长蕨藓属 <i>Penzigiella</i></b>						
[581] 长蕨藓 <i>Penzigiella cordata</i>			数据缺乏 (DD)			王东升等, 2008: 060097
<b>203) 拟蕨藓属 <i>Pterobryopsis</i></b>						
[582] 尖叶拟蕨藓 <i>Pterobryopsis acuminata</i>			无危 (LC)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.5 (Wu et al, 2011)
[583] 拟蕨藓 <i>Pterobryopsis crassicaulis</i>			无危 (LC)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.5 (Wu et al, 2011)
[584] 鞭枝拟蕨藓 <i>Pterobryopsis foulkesiana</i>			未收录 (Unrecorded)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.5 (Wu et al, 2011)
[585] 南亚拟蕨藓 <i>Pterobryopsis orientalis</i>			无危 (LC)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.5 (Wu et al, 2011)
<b>71. 梭蒴藓科 <i>Ptychomniaceae</i></b>						
<b>204) 绳藓属 <i>Garovaglia</i></b>						
[586] 南亚绳藓 <i>Garovaglia elegans</i>			无危 (LC)			王东升等, 2008: 060441
[587] 绳藓 <i>Garovaglia plicata</i>			数据缺乏 (DD)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.5 (Wu et al, 2011)
<b>72. 金灰藓科 <i>Pylaisiaceae</i></b>						
<b>205) 毛灰藓属 <i>Homomallium</i></b>						
[588] 贴生毛灰藓 <i>Homomallium japonico-adnatum</i>			未收录 (Unrecorded)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.8 (Wu et al, 2005)
[589] # 云南毛灰藓 <i>Homomallium yuennanense</i>			无危 (LC)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.8 (Wu et al, 2005)

物种 Species	IUCN 2000, 2020	中国 2006 China 2006	中国 2013 China 2013	中国 2017 China 2017	云南 2017 Yunnan 2017	来源 Source
<b>206) 金灰藓属 <i>Pylaisia</i></b>						
[590] 东亚金灰藓 <i>Pylaisiella brotheri</i>			无危 (LC)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.8 (Wu et al, 2005)
[591] 弯叶金灰藓 <i>Pylaisia falcata</i>			无危 (LC)			王东升等, 2008: 060274
[592] # 丝金灰藓 <i>Pylaisia levieri</i>			无危 (LC)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.8 (Wu et al, 2005)
<b>73. 毛锦藓科 <i>Pylaisiadelphaceae</i></b>						
<b>207) 小锦藓属 <i>Brotherella</i></b>						
[593] 赤茎小锦藓 <i>Brotherella erythrocaulis</i>			无危 (LC)			王东升等, 2008: 060316
[594] 南方小锦藓 <i>Brotherella henonii</i>			无危 (LC)			王东升等, 2008: 060650
[595] 垂蒴小锦藓 <i>Brotherella nictans</i>			无危 (LC)			王东升等, 2008: 060409
[596] 外弯小锦藓 <i>Brotherella recurvans</i>			未收录 (Unrecorded)	易危 (VU)		贾渝 01334 (PE)
<b>208) 拟疣胞藓属 <i>Clastobryopsis</i></b>						
[597] 拟疣胞藓 <i>Clastobryopsis planula</i>			无危 (LC)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.8 (Wu et al, 2005)
[598] 粗枝拟疣胞藓 <i>Clastobryopsis robusta</i>			无危 (LC)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.8 (Wu et al, 2005)
<b>209) 疣胞藓属 <i>Clastobryum</i></b>						
[599] 三列疣胞藓 <i>Clastobryum glabrescens</i>			无危 (LC)			王东升等, 2008: 060562
<b>210) 鞭枝藓属 <i>Isocradiella</i></b>						
[600] 鞭枝藓 <i>Isocradiella surcularis</i>			无危 (LC)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.8 (Wu et al, 2005)
<b>211) 同叶藓属 <i>Isopterygium</i></b>						

物种 Species	IUCN 2000, 2020	中国 2006, China 2006	中国 2013, China 2013	中国 2017, China 2017	云南 2017, Yunnan 2017	来源, Source
[601] 淡色同叶藓 <i>Isopterygium albescens</i>			无危 (LC)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.8 (Wu et al, 2005)
[602] 纤枝同叶藓 <i>Isopterygium minutirameum</i>			无危 (LC)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.8 (Wu et al, 2005)
[603] 芽胞同叶藓 <i>Isopterygium propaguliferum</i>			无危 (LC)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.8 (Wu et al, 2005)
[604] 柔叶同叶藓 <i>Isopterygium tenerum</i>			无危 (LC)			Higuchi et al., 2010: Higuchi 48573
<b>212) 毛锦藓属 <i>Pylaisiadelphina</i></b>						
[605] 弯叶毛锦藓 <i>Pylaisiadelphina tenuirostris</i>			无危 (LC)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.8 (Wu et al, 2005)
[606] 短叶毛锦藓 <i>Pylaisiadelphina yokohamae</i>			无危 (LC)			Song et al., 2015: CAMLC2-328
<b>213) 麻锦藓属 <i>Taxithelium</i></b>						
[607] 短茎麻锦藓 <i>Taxithelium lindbergii</i>			无危 (LC)			Higuchi et al., 2010: Higuchi 48653
[608] 尼泊尔麻锦藓 <i>Taxithelium nepalense</i>			无危 (LC)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.8 (Wu et al, 2005)
[609] 卵叶麻锦藓 <i>Taxithelium oblongifolium</i>			无危 (LC)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.8 (Wu et al, 2005)
<b>214) 刺枝藓属 <i>Wijkia</i></b>						
[610] 细枝刺枝藓 <i>Wijkia surcularis</i>			无危 (LC)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.8 (Wu et al, 2005)
[611] 毛尖刺枝藓 <i>Wijkia tanytricha</i>			无危 (LC)			王东升等, 2008: 060675
<b>74. 卷柏藓科 <i>Racopilaceae</i></b>						
<b>215) 卷柏藓属 <i>Racopilum</i></b>						

物种 Species	IUCN 2000, 2020	中国 2006 China 2006	中国 2013 China 2013	中国 2017 China 2017	云南 2017 Yunnan 2017	来源 Source
[612] 薄壁卷柏藓 <i>Racopilum cuspidigerum</i>			无危 (LC)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.5 (Wu et al, 2011)
[613] 直蒴卷柏藓 <i>Racopilum orthocarpum</i>			无危 (LC)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.5 (Wu et al, 2011)
<b>75. 异齿藓科 Regmatodontaceae</b>						
<b>216) 异齿藓属 <i>Regmatodon</i></b>						
[614] 异齿藓 <i>Regmatodon declinatus</i>			无危 (LC)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.6 (Wu et al, 2002)
[615] 多蒴异齿藓 <i>Regmatodon orthostegius</i>			无危 (LC)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.6 (Wu et al, 2002)
<b>76. 垂枝藓科 Rhytidiaceae</b>						
<b>217) 垂枝藓属 <i>Rhytidium</i></b>						
[616] 垂枝藓 <i>Rhytidium rugosum</i>			未收录 (Unrecorded)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.8 (Wu et al, 2005)
<b>77. 锦藓科 Sematophyllaceae</b>						
<b>218) 顶胞藓属 <i>Acroporium</i></b>						
[617] 狭叶顶胞藓 <i>Acroporium lamprophyllum</i>			无危 (LC)			Shen et al., 2018: STbry00081
[618] 心叶顶胞藓 <i>Acroporium secundum</i>			无危 (LC)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.8 (Wu et al, 2005)
<b>219) 花锦藓属 <i>Chionostomum</i></b>						
[619] 花锦藓 <i>Chionostomum rostratum</i>			无危 (LC)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.8 (Wu et al, 2005)
<b>220) 厚角藓属 <i>Gammiella</i></b>						



物种 Species	IUCN 2000, 2020	中国 2006 China 2006	中国 2013 China 2013	中国 2017 China 2017	云南 2017 Yunnan 2017	来源 Source
[620] 小厚角藓 <i>Gammiella ceylonensis</i>			无危 (LC)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.8 (Wu et al, 2005)
[621] 厚角藓 <i>Gammiella pterogonioides</i>			无危 (LC)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.8 (Wu et al, 2005)
<b>221) 小蒴藓属 <i>Meiothecium</i></b>						
[622] 疣帽小蒴藓 <i>Meiothecium microcarpum</i>			未收录 (Unrecorded)			《云南植物志》第 18 卷(黎兴江, 2002)
<b>222) 拟刺疣藓属 <i>Papillidiopsis</i></b>						
[623] 褶边拟刺疣藓 <i>Papillidiopsis macrosticta</i>			无危(LC)			Higuchi et al., 2010: Higuchi 48680
[624] 光泽拟刺疣藓 <i>Papillidiopsis ramulina</i>			数据缺乏(DD)			王东升等, 2008: 060911
<b>223) 锦藓属 <i>Sematophyllum</i></b>						
[625] 橙色锦藓 <i>Sematophyllum phoeniceum</i>			无危 (LC)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.8 (Wu et al, 2005)
[626] 矮锦藓 <i>Sematophyllum subhumile</i>			无危 (LC)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.8 (Wu et al, 2005)
[627] 锦藓 <i>Sematophyllum subpinnatum</i>			无危 (LC)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.8 (Wu et al, 2005)
<b>224) 刺疣藓属 <i>Trichosteleum</i></b>						
[628] 垂蒴刺疣藓 <i>Trichosteleum boschii</i>			无危 (LC)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.8 (Wu et al, 2005)
[629] 长喙刺疣藓 <i>Trichosteleum stigmatosum</i>			无危(LC)			Shen et al., 2018: STbry00079
<b>78. 泥炭藓科 Sphagnaceae</b>						
<b>225) 泥炭藓属 <i>Sphagnum</i></b>						

物种 Species	IUCN 2000, 2020	中国 2006 China 2006	中国 2013 China 2013	中国 2017 China 2017	云南 2017 Yunnan 2017	来源 Source
[630] 泥炭藓 <i>Sphagnum palustre</i>			无危 (LC)		极危 (CR)	《云南植物志》第 18 卷(黎兴江, 2002)
<b>79. 壶藓科 Splachnaceae</b>						
<b>226) 小壶藓属 <i>Tayloria</i></b>						
[631] 南亚小壶藓 <i>Tayloria indica</i>			无危 (LC)			王东升等, 2008: 060419
<b>80. 硬叶藓科 Stereophyllaceae</b>						
<b>227) 拟绢藓属 <i>Entodontopsis</i></b>						
[632] 尖叶拟绢藓 <i>Entodontopsis anceps</i>			无危 (LC)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.7 (Hu et al, 2008)
[633] 舌叶拟绢藓 <i>Entodontopsis nitens</i>			易危 (VU)		濒危 (EN)	<i>Moss Flora of China</i> Vol.7 (Hu et al, 2008)
[634] 异形拟绢藓 <i>Entodontopsis pygmaea</i>			濒危 (EN)	易危 (VU)	无危 (LC)	<i>Moss Flora of China</i> Vol.7 (Hu et al, 2008)
[635] 四川拟绢藓 <i>Entodontopsis setschwanica</i>			数据缺乏 (DD)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.7 (Hu et al, 2008)
[636] 狭叶拟绢藓 <i>Entodontopsis wightii</i>			未收录 (Unrecorded)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.7 (Hu et al, 2008)
<b>81. 刺果藓科 Symphyodontaceae</b>						
<b>228) 灰果藓属 <i>Chaetomitriopsis</i></b>						
[637] 灰果藓 <i>Chaetomitriopsis glaucocarpa</i>			未收录 (Unrecorded)	易危 (VU)		<i>Moss Flora of China</i> Vol.6 (Wu et al, 2002)
<b>229) 刺果藓属 <i>Symphyodon</i></b>						
[638] 长刺刺果藓 <i>Symphyodon echinatus</i>			无危 (LC)	易危 (VU)		<i>Moss Flora of China</i> Vol.6 (Wu et al, 2002)

物种 Species	IUCN 2000, 2020	中国 2006 China 2006	中国 2013 China 2013	中国 2017 China 2017	云南 2017 Yunnan 2017	来源 Source
[639] 刺果藓 <i>Symphiodon perrottetii</i>			无危 (LC)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.6 (Wu et al, 2002)
[640] 矮刺果藓 <i>Symphiodon pygmaeus</i>			无危 (LC)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.6 (Wu et al, 2002)
<b>82. 羽藓科 Thuidiaceae</b>						
<b>230) 细羽藓属 <i>Cyrto-hypnum</i></b>						
[641] 密枝细羽藓 <i>Cyrto-hypnum tamariscellum</i>			无危 (LC)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.6 (Wu et al, 2002)
<b>231) 小羽藓属 <i>Haplocladium</i></b>						
[642] 狭叶小羽藓 <i>Haplocladium angustifolium</i>			无危 (LC)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.6 (Wu et al, 2002)
[643] 细叶小羽藓 <i>Haplocladium microphyllum</i>			无危 (LC)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.6 (Wu et al, 2002)
[644] 东亚小羽藓 <i>Haplocladium strictulum</i>			无危 (LC)			Higuchi et al., 2010: Higuchi 48527
<b>232) 鹤嘴藓属 <i>Pelekium</i></b>						
[645] 二列鹤嘴藓 <i>Pelekium bifarium</i>			数据缺乏 (DD)			《云南植物志》第 19 卷(黎兴江, 2005)
[646] 纤枝鹤嘴藓 <i>Pelekium bonianum</i>			无危 (LC)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.6 (Wu et al, 2002)
[647] 美丽鹤嘴藓 <i>Pelekium contortulum</i>			易危 (VU)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.6 (Wu et al, 2002)
[648] 尖毛鹤嘴藓 <i>Pelekium fuscatum</i>			无危 (LC)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.6 (Wu et al, 2002)

物种 Species	IUCN 2000, 2020	中国 2006 China 2006	中国 2013 China 2013	中国 2017 China 2017	云南 2017 Yunnan 2017	来源 Source
[649] 密毛鹤嘴藓 <i>Pelekium gratum</i>			无危 (LC)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.6 (Wu et al, 2002)
[650] 小叶鹤嘴藓 <i>Pelekium microphyllum</i>			未收录 (Unrecorded)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.6 (Wu et al, 2002)
[651] 糙柄鹤嘴藓 <i>Pelekium minusculum</i>			未收录 (Unrecorded)			《云南植物志》第 19 卷(黎兴江, 2005)
[652] 多疣鹤嘴藓 <i>Pelekium pygmaeum</i>			无危(LC)			《云南植物志》第 19 卷(黎兴江, 2005)
[653] 鹤嘴藓 <i>Pelekium velatum</i>			未收录 (Unrecorded)			王东升等, 2008: 060958
[654] 红毛鹤嘴藓 <i>Pelekium versicolor</i>			无危 (LC)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.6 (Wu et al, 2002)
<b>233) 羽藓属 <i>Thuidium</i></b>						
[655] 绿羽藓 <i>Thuidium assimile</i>			无危 (LC)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.6 (Wu et al, 2002)
[656] 大羽藓 <i>Thuidium cymbifolium</i>			无危 (LC)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.6 (Wu et al, 2002)
[657] 细枝羽藓 <i>Thuidium delicatulum</i>			无危(LC)			王东升等, 2008: 060082
[658] 拟灰羽藓 <i>Thuidium glaucinoides</i>			无危 (LC)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.6 (Wu et al, 2002)
[659] 短肋羽藓 <i>Thuidium kanedae</i>			无危 (LC)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.6 (Wu et al, 2002)
[660] 灰羽藓 <i>Thuidium pristocalyx</i>			无危 (LC)			<i>Moss Flora of China</i> Vol.6 (Wu et al, 2002)

物种 Species	IUCN 2000, 2020	中国 2006 China 2006	中国 2013 China 2013	中国 2017 China 2017	云南 2017 Yunnan 2017	来源 Source
[661] 亚灰羽藓 <i>Thuidium subglaucinum</i>			无危 (LC)			《云南植物志》第 19 卷(黎兴江, 2005)

## 参考文献

- Cao T, Zhu RL, Guo SL, Zuo BR, Yu J (2006) A brief report of the first red list of endangered bryophytes in China. *Bulletin of Botanical Research*, 26, 756–762. (in Chinese with English abstract) [曹同, 朱瑞良, 郭水良, 左本荣, 于晶 (2006) 中国首批濒危苔藓植物红色名录简报. *植物研究*, 26, 756–762.]
- Department of ecological environment of Yunnan Province, Kunming Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Kunming Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences (2017) The red list of Yunnan. 云南省环境保护厅, 中国科学院昆明植物研究所, 中国科学院昆明动物研究所 (2017) 云南省生物物种红色名录. [http://www.cas.cn/yx/201705/t20170522\\_4602412.shtml](http://www.cas.cn/yx/201705/t20170522_4602412.shtml) (accessed on 2020-05-03)
- Gao C, Crosby MR, He S (1999) Moss Flora of China (English version). Vol. 1. Science Press, Beijing & Missouri Botanical Garden Press, St. Louis.
- Gao C, Crosby MR, He S (2003) Moss Flora of China (English version). Vol. 3. Science Press, Beijing & Missouri Botanical Garden Press, St. Louis.
- Gao Q, Cao T (2000) *Flora Yunnanica*, Vol. 17. Science Press, Beijing. (in Chinese) [高谦, 曹同 (2000) 云南植物志(第 17 卷). 科学出版社, 北京.]
- Gao Q, Wu YH (2008) *Flora Bryophytarum Sinicorum*, Vol. 10. Science Press, Beijing. (in Chinese) [高谦 (2008) 中国苔藓志(第十卷). 科学出版社, 北京.]
- Higuchi M, Nishimura N, Li XJ (2010) Mosses of Xishuangbanna, Yunnan, China. *Memoirs of the National Museum of Nature and Science*, 46, 83–94.
- Hu RL, Wang YF, Crosby MR, He S (2008) Moss Flora of China (English version). Vol. 7. Science Press, Beijing & Missouri Botanical Garden Press, St. Louis.
- IUCN (International Union for Conservation of Nature) (2020) The IUCN red list of threatened species. Version 2020-1. <https://www.iucnredlist.org> (accessed on 2020-05-03)
- Li XJ (2002) *Flora Yunnanica*, Vol. 18. Science Press, Beijing. (in Chinese) [黎兴江 (2002) 云南植物志(第 18 卷). 科学出版社, 北京.]
- Li XJ (2005) *Flora Yunnanica*, Vol. 19. Science Press, Beijing. (in Chinese) [黎兴江 (2005) 云南植物志(第 19 卷). 科学出版社, 北京.]
- Li XJ, Crosby MR, He S (2001) Moss Flora of China (English version). Vol. 2. Science Press, Beijing & Missouri Botanical Garden Press, St. Louis.
- Li XJ, Crosby MR, He S (2007) Moss Flora of China (English version). Vol. 4. Science Press, Beijing & Missouri Botanical Garden Press, St. Louis.
- Ministry of Environmental Protection of the People's Republic of China and Chinese Academy of Sciences (2013) The evaluation of China Biodiversity Red List—Higher Plants. 环境保护部和中国科学院 (2013) 中国生物多样性红色名录——高等植物卷. [http://www.zhb.gov.cn/gkml/hbb/bgg/201309/t20130912\\_260061.htm/](http://www.zhb.gov.cn/gkml/hbb/bgg/201309/t20130912_260061.htm/) (accessed on 2020-05-03)
- Peng T, Zhu RL (2014) A revision of the genus *Notothytlas* (Notothytladaceae, Anthocerotophyta) in China. *Phytotaxa*, 156, 156–164.
- Piippo S (1999) *Mesoceros porcatus*, a new hornwort from Yunnan. *Haussknechtia Beiheft*, 9, 279–282.
- 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.]
- Shen T, Corlett RT, Song L, Ma WZ, Guo XL, Song Y, Wu Y (2018) Vertical gradient in bryophyte diversity and species composition in tropical and subtropical forests in Yunnan, SW China. *Journal of Vegetation Science*, 29, 1075–1087.
- Song L, Ma WZ, Yao YL, Liu WY, Li S, Chen K, Lu HZ, Cao M, Sun ZH, Tan ZH, Nakamura, A (2015) Bole bryophyte diversity and distribution patterns along three altitudinal gradients in Yunnan, China. *Journal of vegetation science*, 26, 576–587.
- Tan B, Geissler P, Hallingb äck T, S öderstr öm L (2000) "The 2000 IUCN World Red List of Bryophytes, In Status Survey and Conservation Action Plan for Bryophytes: Mosses, Liverworts, and Hornworts (eds Hallingb äck T & Hodgetts N), pp. 77-90, IUCN/SSC Bryophyte Specialist Group, IUCN, Gland, Switzerland and Cambridge, UK.
- Wang DS, Shi CL, Liu F, Cao T, Guo SL, Song GY (2008) Studies on bryophytes of Nabanhe National Nature Reserve, Yunnan, China. *Journal of Tropical and Subtropical Botany*, 16, 452–465. (in Chinese with English abstract) [王东升, 施春蕾, 刘峰, 曹同, 郭水良, 宋国元 (2008) 中国云南纳板河国家级自然保护区苔藓植物研究. *热带亚热带植物学报*, 16, 452–465. ]
- Wang J, Zhu RL, Gradstein SR (2016) Taxonomic revision of Lejeuneaceae subfamily Ptychanthoideae (Marchantiophyta) in China. *Borntraeager Verlagsbuchhandlung, Stuttgart*.
- Wu PC (2000) *Bryoflora of Hengduan MTS*. Science Press, Beijing. (in Chinese) [吴鹏程 (2000) 横断山区苔藓志. 科学出版社, 北京.]
- Wu PC, Crosby MR, He S (2002) *Moss Flora of China (English version)*. Vol. 6. Science Press, Beijing & Missouri Botanical Garden Press, St. Louis.
- Wu PC, Crosby MR, He S (2005) *Moss Flora of China (English version)*. Vol. 8. Science Press, Beijing & Missouri Botanical Garden Press, St. Louis.
- Wu PC, Crosby MR, He S (2011) *Moss Flora of China (English version)*. Vol. 5. Science Press, Beijing & Missouri Botanical Garden Press, St. Louis.
- Zhu RL, So ML (2001) *Epiphyllous liverworts of China*. *Borntraeager Verlagsbuchhandlung, Stuttgart*.

附录 2 西双版纳苔藓植物调查样线地点

Appendix 2 Locations of bryophyte sample lines in Xishuangbanna

序号	代号	样线地点	海拔	时间
No.	Code	Sample line locations	Altitude (m)	Time
1	MD	勐腊镇曼旦村 Mandan Village, Mengla Town	1,213–1,300	2019-04-18
2	HW	勐伴镇红卫村 Hongwei Village, Mengban Town	1,052–1,136	2019-04-20
3	NX	勐伴镇茅草山纳秀村 Naxiu Village, Mengban Town	722–1,180	2019-04-21
4	HYH	勐伴镇灰阴河 Huiyin River, Mengban Town	623–848	2019-04-22
5	NGPB	瑶区乡南嘎瀑布 Nanga Waterfall, Yao Township	773–977	2019-04-23
6	YWS	瑶区乡一碗水 Yiwanshui Village, Yao Township	812–1,008	2019-04-24
7	MYSHS	勐远仙境石灰山 Mengyuan Paradise	646–905	2019-04-25
8	NP	勐远镇南拼村 Nanpin Village, Mengyuan Town	809–889	2019-05-05
9	NK	勐远镇纳卡村新寨 Naka Village, Mengyuan Town	1,000–1,022	2019-05-06
10	MBD	勐远镇南沙河路段曼班东 Manbandong Village, Nansha River, Mengyuan Town	1,080–1,238	2019-05-07
11	MK	勐远镇曼康村瑶寨 Mankang Village, Mengyuan Town	916–1,337	2019-05-08
12	PY	勐远镇怕约石灰山 Payue Village, Mengyuan Town	613–1,187	2019-05-09
13	ML	勐仑水库 Menglun Reservoir	541–1,047	2019-06-29
14	MW	普文镇勐旺乡 Mengwang Township, Puwen Town	1,138–1,326	2019-07-02
15	BZL	普文镇班竹林村 Banzhulin Village, Puwen Town	761–913	2019-07-03
16	DDG	大渡岗乡 Dadugang Township	703–1,054	2019-07-06
17	DHB	大渡岗乡大荒坝村委会 Dahuangba Village Committee, Dadugang Township	900–1,010	2019-07-07
18	HSB	大渡岗乡红沙河红下村 Hongxia Village, Dadugang Township	878–1,116	2019-07-08

附录3 西双版纳苔藓植物野外调查结果。\*为西双版纳新记录种。

Appendix 3 Field survey results of bryophytes in Xishuangbanna. \* means that this species is a new species recorded in Xishuangbanna.

1. 牛舌藓科 *Anomodontaceae*

1) 羊角藓属 *Herpetineuron*

[1] 羊角藓 *Herpetineuron toccocae* (Sull. & Lesq.) Cardot

大渡岗乡大荒坝村委会, 22°16'56.21" N, 100°51'45.00" E, 树生, DHB20190707322

2. 青藓科 *Brachytheciaceae*

2) 青藓属 *Brachythecium*

[2] 皱叶青藓 *Brachythecium kuroishicum* Besch.

南沙河路段曼班东, 21°37'22.54" N, 101°28'25.86" E, 石生, MBD20190507177

[3] 羽枝青藓 *Brachythecium plumosum* (Hedw.) Bruch & Schimp.

勐远纳卡新寨, 21°43'2.84" N, 101°24'58.12" E, 石生, NK20190506139

3) 美喙藓属 *Eurhynchium*

[4] 密叶美喙藓 *Eurhynchium savatieri* Schimp. ex Besch.

勐远南拼村, 21°41'9.07" N, 101°24'19.01" E, 地生, NP20190505108

4) 长喙藓属 *Rhynchostegium*

[5] 缩叶长喙藓 *Rhynchostegium contractum* Cardot

勐仑水库, 21°58'36.02" N, 101°8'51.59" E, 石生, ML20190629201

[6] 斜枝长喙藓 *Rhynchostegium inclinatum* (Mitt.) A. Jaeger

勐伴灰阴河, 21°37'48.25" N, 101°37'32.87" E, 石生, HYH20190422046;

勐伴红卫, 21°43'42.32" N, 101°43'11.46" E, 石生, HW20190420008

[7] 卵叶长喙藓 *Rhynchostegium ovalifolium* S. Okamura

勐远怕约石灰山, 21°45'17.04" N, 101°21'52.95" E, 石生, PY20190509191

3. 真藓科 *Bryaceae*

5) 短月藓属 *Brachymenium*

[8] 宽叶短月藓 *Brachymenium capitulatum* (Mitt.) Kindb.

普文勐旺乡, 22°30'29.54" N, 101°10'45.83" E, 树生, MW20190702236

[9] 短月藓 *Brachymenium nepalense* Hook.

普文勐旺乡, 22°30'32.17" N, 101°10'54.88" E, 树生, MW20190702255

6) 真藓属 *Bryum*

[10] 双色真藓 *Bryum dichotomum* Hedw.

勐伴灰阴河, 21°37'48.61" N, 101°37'28.29" E, 石生, HYH20190422040

7) 大叶藓属 *Rhodobryum*

[11] 阔边大叶藓 *Rhodobryum laxelimbatum* (Ochi) Z. Iwats. & T. J. Kop.

勐远怕约石灰山, 21°45'18.30" N, 101°21'53.04" E, 石生, PY20190509192

4. 花叶藓科 *Calympereaceae*

8) 网藓属 *Syrrhopodon*



[12] 网藓 *Syrrhopodon gardneri* (Hook.) Schw ägr.

南沙河路段曼班东, 21°37'35.87" N, 101°28'13.51" E, 树生, MBD20190507163;

普文镇班竹林村, 22°20'41.60" N, 101°9'22.70" E, 树生, BZL20190704288;

瑶区一碗水, 21°47'5.73" N, 101°35'4.72" E, 树生, YWS20190424090

[13] 拟网藓 *Syrrhopodon parasiticus* (Brid.) Besch.

瑶区一碗水, 21°47'2.38" N, 101°35'21.23" E, 树生, YWS20190424097

## 5. 隐蒴藓科 Cryphaeaceae

### 9) 隐蒴藓属 *Cryphaea*

[14] 卵叶隐蒴藓 *Cryphaea obovatocarpa* S. Okamura

勐仑水库, 21°58'05.49" N, 101°8'44.99" E, 倒木生, ML20190629215

## 6. 毛地钱科 Dumortieraceae

### 10) 毛地钱属 *Dumortiera*

[15] 毛地钱 *Dumortiera hirsuta* (Sw.) Nees

大渡岗乡大荒坝村委会, 22°17'21.04" N, 100°51'58.26" E, 石生, DHB20190707323;

南沙河路段曼班东, 21°37'35.95" N, 101°28'36.39" E, 石生, MBD20190507174;

勐远南拼村, 21°41'9.07" N, 101°24'19.01" E, 地生, NP20190505107

## 7. 绢藓科 Entodontaceae

### 11) 绢藓属 *Entodon*

[16] 广叶绢藓 *Entodon flavescens* (Hook.) A. Jaeger

勐远仙境石灰山, 21°42'28.11" N, 101°23'0.06" E, 石生, MYSHS20190425105

[17] 长柄绢藓 *Entodon macropodus* (Hedw.) Müll. Hal.

勐远曼康瑶, 21°46'42.74" N, 101°24'1.45" E, 树生, MK20190508182;

勐远怕约石灰山, 21°41'15.70" N, 101°21'55.42" E, 倒木生, PY20190509189

### 12) 赤齿藓属 *Erythrodontium*

[18] 穗枝赤齿藓 *Erythrodontium julaceum* (Schw ägr.) Paris

勐仑水库, 21°58'05.49" N, 101°8'44.99" E, 倒木生, ML20190629214

普文勐旺乡, 22°30'32.17" N, 101°10'54.88" E, 树生, MW20190702239

### 13) 斜齿藓属 *Mesonodon*

[19] 黄色斜齿藓 *Mesonodon flavescens* (Hook.) W. R. Buck

勐伴红卫, 21°43'53.04" N, 101°43'59.86" E, 树生, HW20190420021

## 8. 凤尾藓科 Fissidentaceae

### 14) 凤尾藓属 *Fissidens*

[20] 黄叶凤尾藓 *Fissidens crispulus* Brid.

[20a] 黄叶凤尾藓原变种 *Fissidens crispulus* var. *crispulus* Brid.

勐仑水库, 21°58'33.98" N, 101°8'53.36" E, 石生, ML20190629202

[20b] 黄叶凤尾藓鲁宾变种 *Fissidens crispulus* var. *robinsonii* (Broth.) Z. Iwats. & Z. H. Li

普文班竹林村, 22°20'43.48" N, 101°8'55.84" E, 石生, BZL20190704285;

勐远怕约石灰山, 21°45'11.07" N, 101°22'12.25" E, 地生, PY20190509187

[21] 内卷凤尾蕨 *Fissidens involutus* Wilson ex Mitt.

勐远南拼村, 21°41'9.38" N, 101°24'20.29" E, 地生, NP20190505113;

瑶区一碗水, 21°46'55.56" N, 101°35'30.87" E, 石生, YWS20190424101

[22] 爪哇凤尾蕨 *Fissidens javanicus* Dozy & Molke.

瑶区南嘎瀑布, 21°41'38.56" N, 101°31'53.44" E, 石生, NGPB20190423075

[23] 大凤尾蕨 *Fissidens nobilis* Griff.

瑶区南嘎瀑布, 21°41'39.72" N, 101°31'56.15" E, 石生, NGPB20190423061;

勐伴灰阴河, 21°37'33.70" N, 101°36'18.02" E, 地生, HYH20190422030;

瑶区一碗水, 21°47'3.61" N, 101°35'4.66" E, 石生, YWS20190424092

[24] 车氏凤尾蕨 *Fissidens zollingeri* Mont.

普文镇班竹林村, 22°20'01.57" N, 101°8'39.44" E, 石生, BZL20190703265

## 9. 耳叶苔科 Frullaniaceae

### 15) 耳叶苔属 *Frullania*

[25] \* 兜瓣耳叶苔 *Frullania neurota* Taylor(图版 A-C)

普文勐旺乡, 22°30'32.17" N, 101°10'54.88" E, 树生, MW20190702257

## 10. 灰藓科 Hypnaceae

### 16) 偏蒴藓属 *Ectropothecium*

[26] 卷叶偏蒴藓 *Ectropothecium ohosimense* Cardot & Thér.

勐远南拼村, 21°41'5.89" N, 101°24'41.39" E, 树生, NP20190505132;

勐伴灰阴河, 21°37'47.05" N, 101°37'14.59" E, 石生, HYH20190422050

[27] 大偏蒴藓 *Ectropothecium penzigianum* M. Fleisch.

勐仑水库, 21°57'54.07" N, 101°9'06.15" E, 倒木生, ML20190629227

[28] 平叶偏蒴藓 *Ectropothecium zollingeri* (Müll. Hal.) A. Jaeger

勐远南拼村, 21°41'12.35" N, 101°24'26.86" E, 石生, NP20190505119;

瑶区南嘎瀑布, 21°41'37.37" N, 101°31'51.88" E, 石生, NGPB20190423085

### 17) 鳞叶藓属 *Taxiphyllum*

[29] 凸尖鳞叶藓 *Taxiphyllum cuspidifolium* (Cardot) Z. Iwats.

勐远南拼村, 21°41'11.85" N, 101°24'49.04" E, 树生, NP20190505124

### 18) 明叶藓属 *Vesicularia*

[30] 长尖明叶藓 *Vesicularia reticulata* (Dozy & Molke.) Broth.

勐伴灰阴河, 21°37'48.61" N, 101°37'28.29" E, 地生, HYH20190422039

## 11. 孔雀藓科 Hypopterygiaceae

### 19) 孔雀藓属 *Hypopterygium*

[31] 黄边孔雀藓 *Hypopterygium flavolimbatum* Müll. Hal.

南沙河路段曼班东, 21°37'45.43" N, 101°28'48.22" E, 石生, MBD20190507168;

瑶区南嘎瀑布, 21°41'39.72" N, 101°31'56.15" E, 石生, NGPB20190423067

## 12. 叶苔科 Jungermanniaceae

### 20) 假苞苔属 *Notoscyphus*

[32] 假苞苔 *Notoscyphus lutescens* (Lehm. & Lindenb.) Mitt.

勐仑水库, 21°58'26.24" N, 101°8'54.67" E, 地生, ML20190629205

### 13. 细鳞苔科 *Lejeuneaceae*

#### 21) 疣鳞苔属 *Cololejeunea*

[33] 刺边疣鳞苔 *Cololejeunea albodentata* P. C. Chen & P. C. Wu

勐远南拼村, 21°41'10.12" N, 101°24'36.45" E, 叶附生, NP20190505128;

勐伴灰阴河, 21°37'49.16" N, 101°37'25.88" E, 叶附生, HYH20190422034

#### 22) 细鳞苔属 *Lejeunea*

[34] 黄色细鳞苔 *Lejeunea flava* (Sw.) Nees

瑶区一碗水, 21°47'2.38" N, 101°35'21.23" E, 树生, YWS20190424097

[35] 暗绿细鳞苔 *Lejeunea obscura* Mitt.

勐仑水库, 21°57'55.35" N, 101°9'09.44" E, 树生, ML20190629231

#### 23) 薄鳞苔属 *Leptolejeunea*

[36] 巴氏薄鳞苔 *Leptolejeunea balansae* Steph.

勐伴茅草山纳秀村, 21°35'35.61" N, 101°46'53.94" E, 叶附生, NX20190421024

#### 24) 皱萼苔属 *Ptychanthus*

[37] 皱萼苔 *Ptychanthus striatus* (Lehm. & Lindenb.) Nees

南沙河路段曼班东, 22°37'18.45" N, 101°27'43.72" E, 树生, MBD20190507153;

勐远南拼村, 21°41'13.12" N, 101°24'20.95" E, 树生, NP20190505116;

勐伴红卫, 21°43'42.95" N, 101°43'08.83" E, 倒木生, HW20190420007

### 14. 指叶苔科 *Lepidoziaceae*

#### 25) 鞭苔属 *Bazzania*

[38] 三裂鞭苔 *Bazzania tridens* (Reinw., Blume. & Nees) Trevis.

勐仑水库, 21°58'22.92" N, 101°8'51.52" E, 地生, ML20190629209

#### 26) 指叶苔属 *Lepidozia*

[39] 细指叶苔 *Lepidozia trichodes* (Reinw. ex Blume & Nees) Gottsche

大渡岗乡红沙河红下村, 22°15'39.43" N, 100°57'06.05" E, 石生, HSH20190708325

### 15. 薄罗藓科 *Leskeaceae*

#### 27) 麻羽藓属 *Claopodium*

[40] 大麻羽藓 *Claopodium assurgens* (Sull. & Lesq.) Cardot

勐仑水库, 21°58'06.26" N, 101°8'45.84" E, 石生, ML20190629213;

勐远曼康瑶寨, 21°46'49.04" N, 101°23'57.23" E, 石生, MK20190508183

[41] 齿叶麻羽藓 *Claopodium prionophyllum* (Müll. Hal.) Broth.

勐伴红卫, 21°43'56.01" N, 101°43'40.58" E, 石生, HW20190420017

#### 28) 拟草藓属 *Pseudoleskeopsis*

[42] \* 尖叶拟草藓 *Pseudoleskeopsis tosana* Cardot(图版 I)

南沙河路段曼班东, 21°37'45.43" N, 101°28'42.22" E, 石生, MBD20190507169

### 16. 白发藓科 *Leucobryaceae*

## 29) 曲柄藓属 *Campylopus*

[43] 曲柄藓 *Campylopus flexosus* (Hedw.) Brid.

大渡岗乡, 22°19'20.65" N, 100°59'48.03" E, 石生, DDG20190706302;

勐仑水库, 21°58'25.49" N, 101°8'53.28" E, 地生, ML20190629206

[44] 疏网曲柄藓 *Campylopus laxitextus* Sande Lac.

勐仑水库, 21°58'25.03" N, 101°8'51.99" E, 地生, ML20190629208

## 30) 白发藓属 *Leucobryum*

[45] 白发藓 *Leucobryum glaucum* (Hedw.) Ångstr.

普文勐旺乡, 22°30'32.17" N, 101°10'54.88" E, 树生, MW20190702248

[46] 爪哇白发藓 *Leucobryum javense* (Brid.) Mitt.

大渡岗乡红沙河红下村, 22°15'12.79" N, 100°56'59.24" E, 地生, HSH20190708330

## 31) 八齿藓属 *Octoblepharum*

[47] 八齿藓 *Octoblepharum albidum* Hedw.

普文班竹林村, 22°20'42.08" N, 101°9'23.24" E, 树生, BZL20190704290;

瑶区一碗水, 21°47'5.73" N, 101°35'4.72" E, 树生, YWS20190424090

## 17. 白齿藓科 *Leucodontaceae*

### 32) 拟白齿藓属 *Pterogoniadelphus*

[48] 拟白齿藓 *Pterogoniadelphus esquirolii* (Thér.) Ochyra & Zijlstra

普文勐旺乡, 22°30'32.17" N, 101°10'54.88" E, 树生, MW20190702245

## 18. 齿萼苔科 *Lophocoleaceae*

### 33) 异萼苔属 *Heteroscyphus*

[49] 四齿异萼苔 *Heteroscyphus argutus* (Reinw., Blume & Nees) Schiffn.

瑶区南嘎瀑布, 21°41'38.56" N, 101°31'53.44" E, 石生, NGPB20190423070;

勐伴灰阴河, 21°37'48.61" N, 101°37'28.19" E, 石生, HYH20190422037;

瑶区一碗水, 21°46'55.56" N, 101°35'30.87" E, 石生, YWS20190424101

[50] 双齿异萼苔 *Heteroscyphus coalitus* (Hook.) Schiffn.

瑶区南嘎瀑布, 21°41'37.37" N, 101°31'51.88" E, 石生, NGPB20190423085

[51] 南亚异萼苔 *Heteroscyphus zollingeri* (Gottsche) Schiffn.

普文班竹林村, 22°19'59.53" N, 101°8'49.39" E, 倒木生, BZL20190703268;

勐伴灰阴河, 21°37'48.61" N, 101°37'28.19" E, 树生, HYH20190422038

## 19. 地钱科 *Marchantiaceae*

### 34) 地钱属 *Marchantia*

[52] 楔瓣地钱 *Marchantia emarginata* Reinw., Blume & Nees.

普文班竹林村, 22°19'59.86" N, 101°8'48.49" E, 地生, BZL20190703266;

勐仑水库, 21°58'02.60" N, 101°9'01.18" E, 地生, ML20190629221

## 20. 蔓藓科 *Meteoriaceae*

### 35) 毛扭藓属 *Aerobryidium*

[53] 毛扭藓 *Aerobryidium filamentosum* (Hook.) M. Fleisch.

大渡岗乡红沙河红下村, 22°15'39.43" N, 100°57'06.05" E, 树生, HSH20190708324;

勐远怕约石灰山, 21°45'17.16" N, 101°22'14.40" E, 树生, PY20190509186

### 36) 垂藓属 *Chrysocladium*

[54] 垂藓 *Chrysocladium retrorsum* (Mitt.) M. Fleisch.

勐远纳卡新寨, 21°42'43.84" N, 101°25'54.21" E, 树生, NK20190506151;

勐远南拼村, 21°41'11.75" N, 101°24'28.60" E, 树生, NP20190505122;

勐伴红卫, 21°43'42.95" N, 101°43'08.83" E, 倒木生, HW20190420006

### 37) 绿锯藓属 *Duthiella*

[55] 软枝绿锯藓 *Duthiella flaccida* (Cardot) Broth.

勐仑水库, 21°57'59.24" N, 101°9'02.21" E, 石生, ML20190629226;

勐远纳卡新寨, 21°42'55.54" N, 101°25'32.11" E, 石生, NK20190506144;

勐伴灰阴河, 21°37'45.61" N, 101°37'6.32" E, 地生, HYH20190422032

[56] 绿锯藓 *Duthiella wallichii* (Mitt.) Broth.

普文班竹林村, 22°19'59.84" N, 101°9'00.97" E, 石生, BZL20190703277;

大渡岗乡大荒坝村委会, 22°16'57.13" N, 100°51'41.21" E, 石生, DHB20190707316

### 38) 丝带藓属 *Floribundaria*

[57] 疏叶丝带藓 *Floribundaria walkeri* (Renauld & Cardot) Broth.

普文班竹林村, 22°19'59.47" N, 101°9'02.19" E, 倒木生, BZL20190703279;

勐伴红卫, 21°43'53.04" N, 101°43'59.86" E, 树生, HW20190420022

### 39) 粗蔓藓属 *Meteoriopsis*

[58] 反叶粗蔓藓 *Meteoriopsis reclinata* (Müll. Hal.) M. Fleisch.

普文班竹林村, 22°19'59.84" N, 101°8'51.56" E, 倒木生, BZL20190703269;

勐远怕约石灰山, 21°45'19.02" N, 101°21'51.86" E, 树生, PY20190509196;

南沙河路段曼班东, 21°37'22.54" N, 101°28'25.86" E, 石生, MBD20190507177

### 40) 反叶藓属 *Toloxis*

[59] 扭叶反叶藓 *Toloxis semitorta* (Müll. Hal.) W. R. Buck

勐伴红卫, 21°43'46.50" N, 101°43'17.57" E, 树生, HW20190420012

### 41) 拟扭叶藓属 *Trachypodopsis*

[60] 拟扭叶藓卷叶变种 *Trachypodopsis serrulata* var. *crispatula* (Hook.) Zanten

大渡岗乡红沙河红下村, 22°15'28.25" N, 100°57'08.20" E, 石生, HSH20190708328

### 42) 扭叶藓属 *Trachypus*

[61] 扭叶藓 *Trachypus bicolor* Reinw. & Hornsch.

勐远纳卡新寨, 21°42'43.34" N, 101°25'44.65" E, 石生, NK20190506150

## 21. 提灯藓科 Mniaceae

### 43) 立灯藓属 *Orthomnion*

[62] 南亚立灯藓 *Orthomnion bryoides* (Griff.) Nork.

勐远南拼村, 21°41'04.93" N, 101°24'36.22" E, 树生, NP20190505136

- [63] 云南立灯藓 *Orthomnion yunnanense* T. J. Kop., X. J. Li & M. Zang  
普文勐旺乡, 22°30'32.17" N, 101°10'54.88" E, 树生, MW20190702241

#### 44) 匐灯藓属 *Plagiomnium*

- [64] 匐灯藓 *Plagiomnium cuspidatum* (Hedw.) T. J. Kop.  
勐远南拼村, 21°41'14.34" N, 101°24'33.62" E, 石生, NP20190505125
- [65] 具喙匐灯藓 *Plagiomnium rhynchophorum* (Hook.) T. J. Kop.  
大渡岗乡大荒坝村委会, 22°16'56.80" N, 100°51'41.65" E, 树生, DHB20190707315;  
瑶区南嘎瀑布, 21°41'38.56" N, 101°31'53.44" E, 石生, NGPB20190423070;  
勐远曼康瑶寨, 21°46'49.04" N, 101°23'57.23" E, 石生, MK20190508184

#### 45) 丝瓜藓属 *Pohlia*

- [66] 丝瓜藓 *Pohlia elongata* Hedw.  
勐仑水库, 21°58'02.60" N, 101°9'01.18" E, 地生, ML20190629222
- [67] 异芽丝瓜藓 *Pohlia leucostoma* (Bosch & Sande Lac.) M. Fleisch.  
勐仑水库, 21°57'58.11" N, 101°8'58.33" E, 石生, ML20190629219

## 22. 平藓科 Neckeraceae

#### 46) 尾枝藓属 *Caduciella*

- [68] 尾枝藓 *Caduciella mariei* (Besch.) Enroth  
勐伴红卫, 21°43'40.81" N, 101°41'04.72" E, 树生, HW20190420003;  
勐伴灰阴河, 21°37'49.01" N, 101°37'23.32" E, 树生, HYH20190422033

#### 47) 片藓属 *Circulifolium*

- [69] 小片藓 *Circulifolium exiguum* (Bosch & Sande Lac.) S. Olsson, Enroth & D. Quandt  
瑶区南嘎瀑布, 21°41'38.55" N, 101°31'42.44" E, 树生, NGPB20190423088
- [70] 钝叶片藓 *Circulifolium microdendron* (Mont.) S. Olsson, Enroth & D. Quandt  
勐远纳卡新寨, 21°42'43.34" N, 101°25'44.65" E, 石生, NK20190506146;  
勐伴茅草山纳秀村, 21°35'41.47" N, 101°46'55.89" E, 倒木生, NX20190421028;  
勐远仙境石灰山, 21°42'28.11" N, 101°23'0.06" E, 石生, MYSHS20190425105

#### 48) 波叶藓属 *Himantocladium*

- [71] 轮叶波叶藓 *Himantocladium cyclophyllum* (Müll. Hal.) M. Fleisch.  
瑶区南嘎瀑布, 21°41'37.67" N, 101°31'50.97" E, 树生, NGPB20190423086;  
勐伴红卫, 21°43'42.95" N, 101°43'08.83" E, 倒木生, HW20190420006

#### 49) 拟平藓属 *Neckeropsis*

- [72] 长柄拟平藓 *Neckeropsis exserta* (Hook. ex Schwägr.) Broth.  
勐远怕约石灰山, 21°45'17.16" N, 101°22'14.40" E, 树生, PY20190509188;  
勐远南拼村, 21°41'9.07" N, 101°24'19.01" E, 地生, NP20190505108;  
瑶区南嘎瀑布, 21°41'38.55" N, 101°31'42.44" E, 树生, NGPB20190423088

#### 50) 羽枝藓属 *Pinnatella*

- [73] 异胞羽枝藓 *Pinnatella alopecuroides* (Hook.) M. Fleisch.  
勐仑水库, 21°57'59.03" N, 101°9'01.97" E, 倒木生, ML20190629225;

勐远南拼村, 21°41'13.94" N, 101°24'34.89" E, 树生, NP20190505126;

勐远仙境石灰山, 21°42'28.11" N, 101°23'0.06" E, 石生, MYSHS20190425105

### 23. 木灵藓科 Orthotrichaceae

#### 51) 藓属 *Macromitrium*

[74] 福氏藓 *Macromitrium ferriei* Cardot & Thér.

普文勐旺乡, 22°30'32.17" N, 101°10'54.88" E, 树生, MW20190702263

[75] \* 缺齿藓 *Macromitrium gymnostomum* Sull. & Lesq.(图版 J-K)

大渡岗乡红沙河红下村, 22°15'17.88" N, 100°57'15.13" E, 树生, HSH20190708329

### 24. 带叶苔科 Pallaviciniaceae

#### 52) 带叶苔属 *Pallavicinia*

[76] \* 带叶苔 *Pallavicinia lyellii* (Hook.) Gray(图版 D-E)

南沙河路段曼班东, 22°37'22.33" N, 101°27'57.44" E, 石生, MBD20190507159

### 25. 溪苔科 Pelliaceae

#### 53) 溪苔属 *Pellia*

[77] 溪苔 *Pellia epiphylla* (L.) Corda

勐远纳卡新寨, 21°42'43.84" N, 101°25'54.21" E, 石生, NK20190506149

### 26. 羽苔科 Plagiochilaceae

#### 54) 羽苔属 *Plagiochila*

[78] 刺叶羽苔 *Plagiochila sciophila* Nees ex Lindenb.

勐伴灰阴河, 21°37'49.01" N, 101°37'23.32" E, 树生, HYH20190422033

### 27. 金发藓科 Polytrichaceae

#### 55) 小金发藓属 *Pogonatum*

[79] 刺边小金发藓 *Pogonatum cirratum* (Sw.) Brid.

普文班竹林村, 22°15'30.23" N, 100°57'06.76" E, 地生, BZL20190704331;

瑶区一碗水, 21°47'2.83" N, 101°35'5.60" E, 地生, YWS20190424093

[80] 硬叶小金发藓 *Pogonatum neesii* (Müll. Hal.) Dozy

大渡岗乡, 22°19'09.03" N, 101°0'09.67" E, 地生, DDG20190706306

### 28. 光萼苔科 Porellaceae

#### 56) 光萼苔属 *Porella*

[81] 尖瓣光萼苔 *Porella acutifolia* (Lehm. & Lindb.) Trevis.

普文班竹林村, 22°20'39.14" N, 101°8'46.98" E, 石生, BZL20190704283

[82] \* 毛边光萼苔 *Porella perrottetiana* var. *perrottetiana*(图版 F-H)

大渡岗乡大荒坝村委会, 22°16'57.40" N, 100°51'39.25" E, 树生, DHB20190707314

### 29. 丛藓科 Pottiaceae

#### 57) 扭口藓属 *Barbula*

[83] 扭口藓 *Barbula unguiculata* Hedw.

普文勐旺乡, 22°30'32.17" N, 101°10'54.88" E, 树生, MW20190702256

#### 58) 湿地藓属 *Hydrogonium*

[84] 卷叶湿地藓 *Hyophila involuta* (Hook.) A. Jaeger

普文班竹林村, 22°20'00.06" N, 101°8'45.68" E, 石生, BZL20190703281;

大渡岗乡, 22°19'20.77" N, 100°59'50.69" E, 石生, DDG20190706304;

勐仑水库, 21°58'08.02" N, 101°8'47.01" E, 石生, ML20190629212

**30. 蕨藓科 Pterobryaceae**

**59) 耳平藓属 *Calyptothecium***

[85] 带叶耳平藓 *Calyptothecium phyllogonoides* Nog. & X. J. Li

勐远南拼村, 21°41'04.93" N, 101°24'36.22" E, 树生, NP20190505136;

勐伴红卫, 21°43'53.04" N, 101°43'59.86" E, 树生, HW20190420021;

勐伴茅草山纳秀村, 21°35'41.47" N, 101°46'55.89" E, 倒木生, NX20190421028

[86] 长尖耳平藓 *Calyptothecium wrightii* (Mitt.) M. Fleisch.

勐远怕约石灰山, 21°45'17.51" N, 101°21'52.05" E, 石生, PY20190509193;

勐远南拼村, 21°41'13.12" N, 101°24'20.95" E, 石生, NP20190505116

**60) 拟蕨藓属 *Penzigiella***

[87] 尖叶拟蕨藓 *Pterobryopsis acuminata* (Hook.) M. Fleisch.

勐远怕约石灰山, 21°45'19.02" N, 101°21'51.86" E, 石生, PY20190509195

**31. 稜蒴藓科 Ptychomniaceae**

**61) 绳藓属 *Garovaglia***

[88] 南亚绳藓 *Garovaglia elegans* (Dozy & Molk.) Hampe ex Bosch. & Sande Lac.

普文班竹林村, 22°20'38.10" N, 101°9'24.65" E, 树生, BZL20190704296;

大渡岗乡红沙河红下村, 22°15'30.23" N, 100°57'06.76" E, 倒木生, HSH20190708327

**32. 毛锦藓科 Pylaisiadelphaceae**

**62) 同叶藓属 *Isopterygium***

[89] 淡色同叶藓 *Isopterygium albescens* (Hook.) A. Jaeger

南沙河路段曼班东, 21°37'22.54" N, 101°28'25.86" E, 树生, MBD20190507178

[90] 纤枝同叶藓 *Isopterygium minutirameum* (Müll. Hal.) A. Jaeger

勐远南拼村, 21°41'4.93" N, 101°24'36.22" E, 树生, NP20190505130

**63) 刺枝藓属 *Wijkia***

[91] 细枝刺枝藓 *Wijkia surcularis* (Mitt.) H. A. Crum

普文勐旺乡, 22°30'32.17" N, 101°10'54.88" E, 树生, MW20190702248;

普文班竹林村, 22°20'35.48" N, 101°9'24.00" E, 树生, BZL20190704332

**33. 卷柏藓科 Racopilaceae**

**64) 卷柏藓属 *Racopilum***

[92] 薄壁卷柏藓 *Racopilum cuspidigerum* (Schw ägr.) Ångstr.

普文班竹林村, 22°19'58.76" N, 101°9'04.10" E, 树生, BZL20190703278;

南沙河路段曼班东, 21°37'45.43" N, 101°28'42.22" E, 树生, MBD20190507167;

勐远纳卡新寨, 21°43'2.84" N, 101°24'58.12" E, 石生, NK20190506139



[93] 直蒴卷柏藓 *Racopilum orthocarpum* Wilson ex Mitt.

南沙河路段曼班东, 21°37'39.37" N, 101°28'36.29" E, 树生, MBD20190507172

#### 34. 扁萼苔科 *Radulaceae*

##### 65) 扁萼苔属 *Radula*

[94] 阿萨密扁萼苔 *Radula assamica* Steph.

勐远南拼村, 21°41'10.12" N, 101°24'36.45" E, 叶附生, NP20190505128;

勐伴灰阴河, 21°37'49.16" N, 101°37'25.88" E, 叶附生, HYH20190422034

#### 35. 锦藓科 *Sematophyllaceae*

##### 66) 花锦藓属 *Chionostomum*

[95] 花锦藓 *Chionostomum rostratum* (Griff.) Müll. Hal.

普文勐旺乡, 22°30'32.17" N, 101°10'54.88" E, 树生, MW20190702260;

普文班竹林村, 22°20'35.01" N, 101°9'23.89" E, 树生, BZL20190704301

#### 36. 刺果藓科 *Symphyodontaceae*

##### 67) 灰果藓属 *Chaetomitriopsis*

[96] 灰果藓 *Chaetomitriopsis glaucocarpa* (Reinw. ex Schw. ãgr.) M. Fleisch.

大渡岗乡大荒坝村委会, 22°16'57.82" N, 100°51'43.74" E, 树生, DHB20190707319;

普文班竹林村, 22°20'48.52" N, 101°9'14.70" E, 树生, BZL20190704286;

瑶区一碗水, 21°46'29.59" N, 101°35'44.85" E, 树生, YWS20190424104

#### 37. 羽藓科 *Thuidiaceae*

##### 68) 小羽藓属 *Haplocladium*

[97] 细叶小羽藓 *Haplocladium microphyllum* (Hedw.) Broth.

大渡岗乡大荒坝村委会, 22°16'53.89" N, 100°51'31.03" E, 树生, DHB20190707313

##### 69) 鹤嘴藓属 *Pelekium*

[98] 纤枝鹤嘴藓 *Pelekium bonianum* (Besch.) A. Touw

勐伴红卫, 21°43'55.00" N, 101°43'36.14" E, 石生, HW20190420016

##### 70) 羽藓属 *Thuidium*

[99] 大羽藓 *Thuidium cymbifolium* (Dozy & Molk.) Dozy & Molk.

勐仑水库, 21°57'44.48" N, 101°9'13.98" E, 石生, ML20190629233;

勐伴茅草山纳秀村, 21°35'36.68" N, 101°46'54.75" E, 倒木生, NX20190421025;

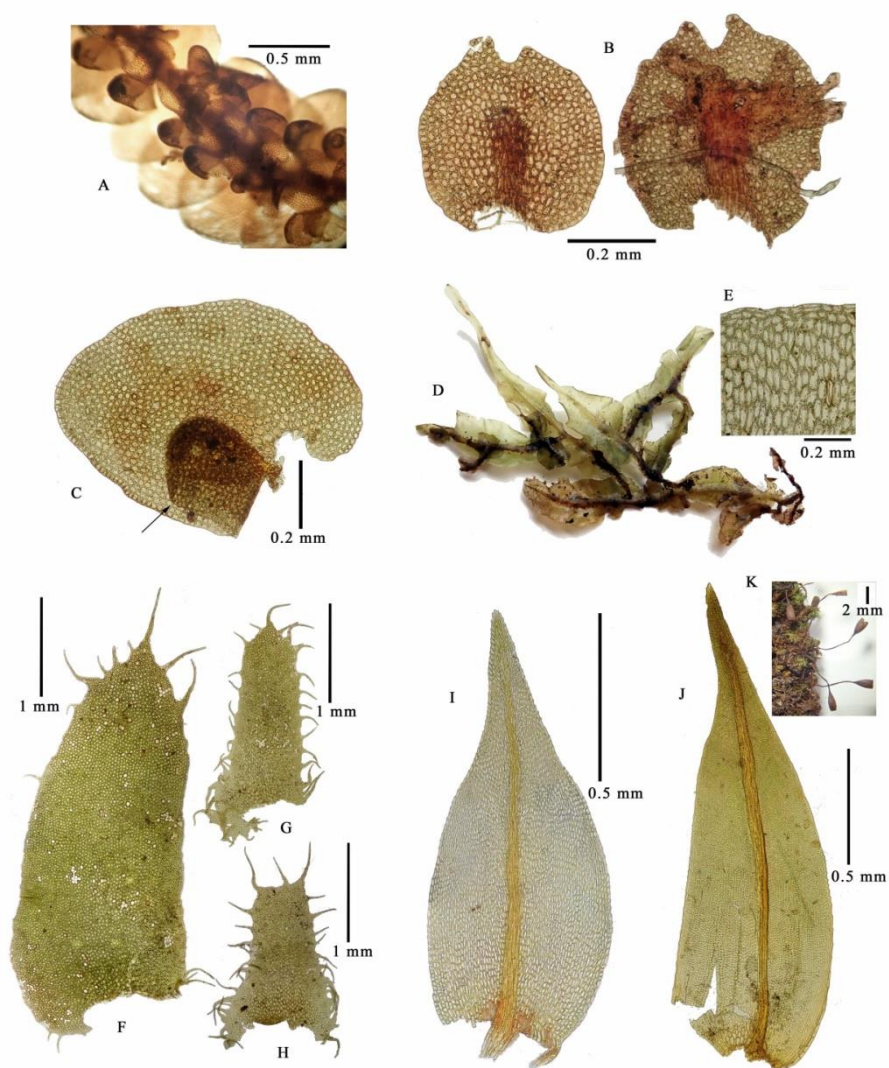
南沙河路段曼班东, 21°37'22.54" N, 101°28'25.86" E, 石生, MBD20190507177

[100] 细枝羽藓 *Thuidium delicatulum* (Hedw.) Schimp.

大渡岗乡大荒坝村委会, 22°16'56.21" N, 100°51'45.00" E, 石生, DHB20190707321

[101] 灰羽藓 *Thuidium pristocalyx* (Müll. Hal.) A. Jaeger

大渡岗乡大荒坝村委会, 22°16'56.21" N, 100°51'45.00" E, 树生, DHB20190707320



图版: 野外调查采集到的西双版纳苔藓植物新记录种。A-C. 兜瓣耳叶苔 *Frullania neurota* Taylor, A.植物体, B.腹瓣, C.侧叶; D-E.带叶苔 *Pallavicinia lyellii* (Hook.) Gray, D.植物体, E.叶边缘细胞; F-H.毛边光萼苔 *Porella perrottetiana* var. *perrottetiana*, F.侧叶, G.腹瓣, H.腹叶; I.尖叶拟草藓 *Pseudoleskeopsis tosana* Cardot; J-K.缺齿藓 *Macromitrium gymnostomum* Sull. & Lesq., J.叶片, K.孢蒴

Appended fig. : New record species of bryophytes collected from field survey in Xishuangbanna. A-C. *Frullania neurota* Taylor, A. Lateral leaf, B. Ventral lobe, C. Lateral leaf; D-E. *Pallavicinia lyellii* (Hook.) Gray, D. Portions of shoot, E. Leaf margin cell; F-H. *Porella perrottetiana*, F. Lateral leaf, G. Ventral lobe, H. Amphigastrium; I. *Pseudoleskeopsis tosana* Cardot; J-K. *Macromitrium gymnostomum* Sull. & Lesq., J. Leave, K. Capsule.

附录 4 不同红色名录对西双版纳地区苔藓植物的评级情况。+, 表示该物种本次野外调查有采集到标本; #, 表示中国特有种; IUCN 2000, 2020, 分别表示《2000 IUCN 世界苔藓植物红色名录》(Tan et al, 2000)和 IUCN (2020); 中国 2006, 表示《中国首批濒危苔藓植物红色名录简报》(曹同等, 2006); 中国 2013, 表示《中国生物多样性红色名录——高等植物卷》(环境保护部和中国科学院, 2013); 中国 2017, 表示《中国高等植物受威胁物种名录》(覃海宁等, 2017); 云南 2017, 表示《云南省生物物种红色名录(2017)》(云南省环境保护厅等, 2017)。

Appendix 4 The endangered status of bryophytes in Xishuangbanna based on different red lists. + means that this species has been collected in this field survey. # means that this species is endemic to China. IUCN 2000, 2020 represent the 2000 IUCN World Red List of Bryophytes (Tan et al, 2000) and IUCN (2020), respectively. China 2006 refers to A Brief Report of the First Red List of Endangered Bryophytes in China (Cao et al, 2006). China 2013 refers the Red List of China Higher Plants (Ministry of Environmental Protection & Chinese Academy of Sciences, 2013). China 2017 and Yunnan 2017 stand for the Threatened Species List of China's Higher Plants (Qin et al, 2017) and the Red List of Yunnan (2017) (Department of Ecological Environment of Yunnan Province et al, 2017), respectively.

苔藓植物 Bryophytes	IUCN 2000, 2020	中国 2006 China 2006	中国 2013 China 2013	中国 2017 China 2017	云南 2017 Yunnan 2017
异形拟绢藓 <i>Entodontopsis pygmaea</i>			濒危(EN)	易危(VU)	无危(LC)
小蓑藓 <i>Groutiella tomentosa</i>			濒危(EN)		
# 绿枝青藓 <i>Brachythecium viridefactum</i>			易危(VU)		不宜评估(NA)
舌叶拟绢藓 <i>Entodontopsis nitens</i>			易危(VU)		濒危(EN)
+ 细指叶苔 <i>Lepidozia trichodes</i>			易危(VU)		无危(LC)
美丽鹤嘴藓 <i>Pelekium contortulum</i>			易危(VU)		
双齿叶齿藓 <i>Phyllodon bilobatus</i>			易危(VU)	易危(VU)	
穗发小金发藓 <i>Pogonatum camusii</i>			易危(VU)		
+ 阔边大叶藓 <i>Rhodobryum laxelimbatum</i>		易危(VU)	易危(VU)		濒危(EN)
东亚虫叶苔 <i>Zoopsis liukiensis</i>		易危(VU)	易危(VU)	易危(VU)	濒危(EN)
折叶顶鳞苔 <i>Acrolejeunea recurvata</i>			近危(NT)		
疣叶扭口藓 <i>Barbula gangetica</i>			近危(NT)		
阿萨密鞭苔 <i>Bazzania assamica</i>			近危(NT)		
越南鞭苔 <i>Bazzania vietnamica</i>			近危(NT)	易危(VU)	
+ 带叶耳平藓 <i>Calypothecium phyllogonoides</i>			近危(NT)	易危(VU)	
锯齿疣鳞苔 <i>Cololejeunea serrulata</i>			近危(NT)		
蕨叶偏蒴藓 <i>Ectropothecium aneitense</i>			近危(NT)		
云南绢藓 <i>Entodon yunnanensis</i>			近危(NT)		近危(NT)
+ 轮叶波叶藓 <i>Himantocladium cyclophyllum</i>			近危(NT)		

苔藓植物 Bryophytes	IUCN 2000, 2020	中国 2006 China 2006	中国 2013 China 2013	中国 2017 China 2017	云南 2017 Yunnan 2017
+ # 云南立灯藓 <i>Orthomnion yunnanense</i>			近危(NT)		
+ 异苞羽枝藓 <i>Pinnatella alopecuroides</i>			近危(NT)		
林地丝瓜藓 <i>Pohlia drummondii</i>			近危(NT)		无危(LC)
+ 异芽丝瓜藓 <i>Pohlia leucostoma</i>			近危(NT)		
圆叶毛灯藓 <i>Rhizomnium nudum</i>			近危(NT)		
暖地网藓 <i>Syrrhopodon tjibodensis</i>			近危(NT)		
# 花栉小赤藓 <i>Oligotrichum crossidioides</i>			无危(LC)	濒危(EN)	
暖地大叶藓 <i>Rhodobryum giganteum</i>			无危(LC)		濒危(EN)
狭边大叶藓 <i>Rhodobryum ontariense</i>			无危(LC)		濒危(EN)
泥炭藓 <i>Sphagnum palustre</i>			无危(LC)		极危(CR)
长刺刺果藓 <i>Symphiodon echinatus</i>			无危(LC)	易危(VU)	
圆钝苔叶藓 <i>Aulacopilum abbreviatum</i>			数据缺乏(DD)		无危(LC)
+ 尾枝藓 <i>Caduciella mariei</i>		极危(CR)	数据缺乏(DD)		近危(NT)
反齿尾鳞苔 <i>Caudalejeunea recurvistipula</i>		濒危(EN)	数据缺乏(DD)		濒危(EN)
+ 卵叶隐蒴藓 <i>Cryphaea obovatocarpa</i>			数据缺乏(DD)		无危(LC)
日本树角苔 <i>Dendroceros japonicus</i>	易危(VU)(2000)	濒危(EN)	数据缺乏(DD)		易危(VU)
云南灰气藓 <i>Aerobryopsis yunnanensis</i>			未收录	易危(VU)	
外弯小锦藓 <i>Brotherella recurvans</i>			未收录	易危(VU)	
+ 灰果藓 <i>Chaetomitriopsis glaucocarpa</i>			未收录	易危(VU)	

### 参考文献

- Cao T, Zhu RL, Guo SL, Zuo BR, Yu J (2006) A brief report of the first red list of endangered bryophytes in China. *Bulletin of Botanical Research*, 26, 756–762. (in Chinese with English abstract) [曹同, 朱瑞良, 郭水良, 左本荣, 于晶 (2006) 中国首批濒危苔藓植物红色名录简报. *植物研究*, 26, 756–762.]
- Department of ecological environment of Yunnan Province, Kunming Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Kunming Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences (2017) The red list of Yunnan. 云南省环境保护厅, 中国科学院昆明植物研究所, 中国科学院昆明动物研究所 (2017) 云南省生物物种红色名录. [http://www.cas.cn/yx/201705/t20170522\\_4602412.shtml](http://www.cas.cn/yx/201705/t20170522_4602412.shtml) (accessed on 2020-05-03)
- International Union for Conservation of Nature (IUCN) (2020) The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2020-1. <https://www.iucnredlist.org> (accessed on 2020-05-03)

全东丽, 杨斌, 马文章, 宋亮, 沈婷 (2021) 西双版纳苔藓植物多样性及其濒危状况. 生物多样性, 29(4): 545–553.  
<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2020216>

Ministry of Environmental Protection of the People's Republic of China and Chinese Academy of Sciences (2013) The evaluation of China Biodiversity Red List—Higher Plants. 环境保护部和中国科学院 (2013) 中国生物多样性红色名录——高等植物卷. [http://www.zhb.gov.cn/gkml/hbb/bgg/201309/t20130912\\_260061.htm/](http://www.zhb.gov.cn/gkml/hbb/bgg/201309/t20130912_260061.htm/) (accessed on 2020-05-03)

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.]

Tan B, Geissler P, Hallingbäck T, Söderström L (2000) The 2000 IUCN World Red List of Bryophytes. In *Status Survey and Conservation Action Plan for Bryophytes: Mosses, Liverworts, and Hornworts* (eds Hallingbäck T & Hodgetts N), pp. 77–90, IUCN/SSC Bryophyte Specialist Group, IUCN, Gland, Switzerland and Cambridge, UK.



•生物编目•

# 四川白河国家级自然保护区鸟兽红外相机监测

黄凯<sup>1</sup>, 万雅琼<sup>2</sup>, 李佳琦<sup>2</sup>, 朱宇静<sup>1</sup>, 孙治宇<sup>3</sup>, 夏万才<sup>1</sup>, 黎大勇<sup>1\*</sup>, 任宝平<sup>4\*</sup>

1. 西华师范大学生命科学院, 四川南充 637009; 2. 生态环境部南京环境科学研究所, 南京 210042; 3. 四川省林业科学研究院, 成都 610081; 4. 中国科学院动物研究所动物生态与保护生物学重点实验室, 北京 100101

**摘要:** 为了调查四川白河国家级自然保护区及其周边区域兽类及鸟类多样性, 2018年11月至2019年9月, 我们利用GIS将调查区域划分成1 km × 1 km的网格, 并布设了110台红外相机, 每3–6个月回收一次数据。累计获得19,748个相机工作日, 采集可辨别鸟兽照片和视频55,858份, 独立有效探测6,856次, 共记录到野生兽类4目12科17种, 鸟类5目12科33种。其中, 国家一级重点保护野生动物5种, 即川金丝猴(*Rhinopithecus roxellana*)、林麝(*Moschus berezovskii*)、四川羚牛(*Budorcas tibetanus*)、红喉雉鹑(*Tetraophasis obscurus*)和绿尾虹雉(*Lophophorus lhuysii*); 国家II级重点保护野生动物有黑熊(*Ursus thibetanus*)、黄喉貂(*Martes flavigula*)和中华斑羚(*Naemorhedus griseus*)等15种, 合计占野生物种总数的40.0%; 被IUCN红色名录评估为濒危(EN)的2种, 易危(VU)的5种, 近危(NT)的2种, 合计占野生物种总数的18.0%; 被《中国脊椎动物红色名录》评估为极危(CR)的1种, 濒危(EN)的1种, 易危(VU)的8种, 近危(NT)的9种, 合计占野生物种总数的38.0%。相对多度指数较高的前5种兽类为毛冠鹿(*Elaphodus cephalophus*)、猪獾(*Arctonyx collaris*)、岩松鼠(*Sciurotamias davidianus*)、野猪(*Sus scrofa*)和川金丝猴, 相对多度指数较高的前5种鸟类为红腹角雉(*Tragopan temminckii*)、红嘴蓝鹊(*Urocissa erythrorhyncha*)、紫啸鸫(*Myophonus caeruleus*)、勺鸡(*Pucrasia macrolopha*)和橙翅噪鹛(*Trochalopteron elliotii*)。本调查为白河国家级自然保护区鸟兽多样性研究提供了基础数据, 为后续保护区的保护和管理工作提供了支持。

**关键词:** 红外相机技术; 鸟兽多样性; 生物编目; 相对多度指数; 白河国家级自然保护区

黄凯, 万雅琼, 李佳琦, 朱宇静, 孙治宇, 夏万才, 黎大勇, 任宝平 (2021) 四川白河国家级自然保护区鸟兽红外相机监测. 生物多样性, 29, 554–559. doi: 10.17520/biods.2020270.

Huang K, Wan YQ, Li JQ, Zhu YJ, Sun ZY, Xia WC, Li DY, Ren BP (2021) Camera-trapping survey on mammals and birds in Baihe National Nature Reserve, Sichuan Province. Biodiversity Science, 29, 554–559. doi: 10.17520/biods.2020270.

## Camera-trapping survey on mammals and birds in Baihe National Nature Reserve, Sichuan Province

Kai Huang<sup>1</sup>, Yaqiong Wan<sup>2</sup>, Jiaqi Li<sup>2</sup>, Yujing Zhu<sup>1</sup>, Zhiyu Sun<sup>3</sup>, Wancai Xia<sup>1</sup>, Dayong Li<sup>1\*</sup>, Baoping Ren<sup>4\*</sup>

1 College of Life Sciences, China West Normal University, Nanchong, Sichuan 637009

2 Nanjing Institute of Environmental Sciences, Ministry of Ecology and Environment, Nanjing 210042

3 Sichuan Academy of Forestry Sciences, Chengdu 610081

4 Key Laboratory of Animal Ecology and Conservation Biology, Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101

### ABSTRACT

**Aims:** We aim to investigate the diversity and abundance of large mammals and birds in Baihe National Nature Reserve and surrounding areas in Sichuan Province.

**Methods:** We divided the reserve into 1 km × 1 km grids using the Geographical Information System. We selected 110 grids according to habitat type and placed one camera-trapping per grid. We collected data from camera-trappings every 3–6 months from November 2018 to September 2019.

**Results:** The surveys produced a total of 19,748 camera-days of data, including 55,858 pictures and videos, and 6,856 independent detections. We recorded 17 mammal species belonging to 4 orders and 12 families, as well as 33 bird species belonging to 5 orders and 12 families. Among the detected species, 5 species are listed as first-class National

收稿日期: 2020-07-07; 接受日期: 2020-12-03

基金项目: 生态环境部生物多样性保护专项(2110404)和四川省科技厅应用基础研究项目(2017JY0325)

\* 共同通讯作者 Co-authors for correspondence. E-mail: 980119lsc@163.com; renbp@ioz.ac.cn

Protected Wildlife (*Rhinopithecus roxellana*, *Moschus berezovskii*, *Budorcas tibetanus*, *Tetraophasis obscurus*, and *Lophophorus lhuysii*), and 15 species are listed as second-class National Protected Wildlife (including *Ursus thibetanus*, *Martes flavigula*, *Naemorhedus griseus*, and others). Combined, these species accounted for 40.0% of the total recorded species. Two species are listed as Endangered (EN), five as Vulnerable (VU), and two as Near Threatened (NT) according to the IUCN Red List, together accounting for 18.0% of the total recorded species. Moreover, *Moschus berezovskii* is also listed as Critically Endangered in the Red List of China's Vertebrates. The five mammals with the highest relative abundance index were *Elaphodus cephalophus*, *Arctonyx collaris*, *Sciurotamias davidianus*, *Sus scrofa*, and *Rhinopithecus roxellana*. The five birds with the highest relative abundance index were *Tragopan temminckii*, *Urocissa erythrorhyncha*, *Myophonus caeruleus*, *Pucrasia macrolopha*, and *Trochaloxyeron elliotii*.

**Conclusion:** Our results show that the Baihe National Nature Reserve has high species diversity and many rare and endangered species. As the main protected species, the Sichuan snub-nosed monkey is abundant and widely distributed in the reserve. In addition, we detected some human and livestock disturbance in the reserve. We suggest that to preserve the high diversity and abundance of important mammal and bird species that the protected area should strengthen management and increase public awareness of the reserve.

**Key words:** camera-trapping technology; mammal and bird diversity; biodiversity inventory; relative abundance index (RAI); Baihe National Nature Reserve

野生动物资源的本底调查和编目评估对我国构建以国家公园为主体的自然保护地体系有着重要的意义和作用,但是目前我国各类自然保护地在野生动物本底资源和编目评估方面存在基础数据缺乏等问题(马克平, 2015)。传统调查方法存在主观性强、难度大、获得数据质量不高等缺陷(肖治术, 2019),难以有效监测评估活动隐秘和数量稀少的物种(O'Connell et al, 2011)。近年来红外相机技术在国内发展迅速。较传统调查方法而言,红外相机良好的隐蔽性及全天候可持续工作的特点,使其在探测隐秘、珍稀物种方面具有极大的优势和便利(肖治术等, 2014)。目前红外相机技术被广泛地应用于野生动物科研、保护和管理等方面(李晟等, 2014)。

四川白河国家级自然保护区(以下简称白河保护区)建立于1963年,是以保护川金丝猴(*Rhinopithecus roxellana*)、大熊猫(*Ailuropoda melanoleuca*)为主的森林和野生动物类型的自然保护区。白河保护区位于四川省阿坝藏族、羌族自治州九寨沟县白河乡,处于岷山山西北段-四川盆地向青藏高原过渡的高山峡谷地带,地理坐标为104°01'-104°12' E, 33°10'-33°22' N。白河保护区内最低海拔1,240 m,最高海拔4,453 m,总面积16,204.3 ha。保护区属于川西高原气候中的暖温带干温河谷气候,气候温和,干湿季分明,年平均降水量551.6-769.2 mm。保护区内气候垂直差异明显,降水量随海拔升高而增加,气温随海拔的升高而显著降低,年均气温12.7℃,1月平均气温1.8℃,7月平

均气温22.4℃(袁施彬, 2018)。

根据最近一次白河保护区综合科学考察,保护区内记录有兽类65种,隶属7目24科;鸟类163种,隶属14目45科(袁施彬, 2018)。为进一步补充完善白河保护区物种编目信息,积累物种影像资料,我们利用红外相机对该保护区进行了监测调查,所得数据可为今后保护区的保护与管理工作提供参考。

## 1 研究方法

### 1.1 红外相机布设

利用GIS将白河保护区及周边区域划分成1 km × 1 km的网格,在每个网格内选择合适位置放置1台红外相机,共布设110台,相机间隔至少500 m(图1)。相机布设时充分考虑动物活动的痕迹,如兽道、粪便、食迹等,相机捆绑在合适的树干上,确保具有开阔的视野,调整相机角度避免阳光直射,高度在0.5 m左右。记录每台相机的编号、经纬度、海拔等基本信息(附录1)。红外相机型号为猎科Ltl-6511。相机参数设置:相机时间为24 h制;灵敏度为“中”或“高”;照片设为3连拍,视频设定为10 s;拍摄间隔时间设定为1 s。

每隔3-6个月对相机进行1次检查并收集数据,适时更换内存卡和电池。每一次回收的原始数据按照相机位点进行编号并分类存储。后续对数据进行处理时,从原始数据拷贝出一份进行处理,原始数据留存备份。

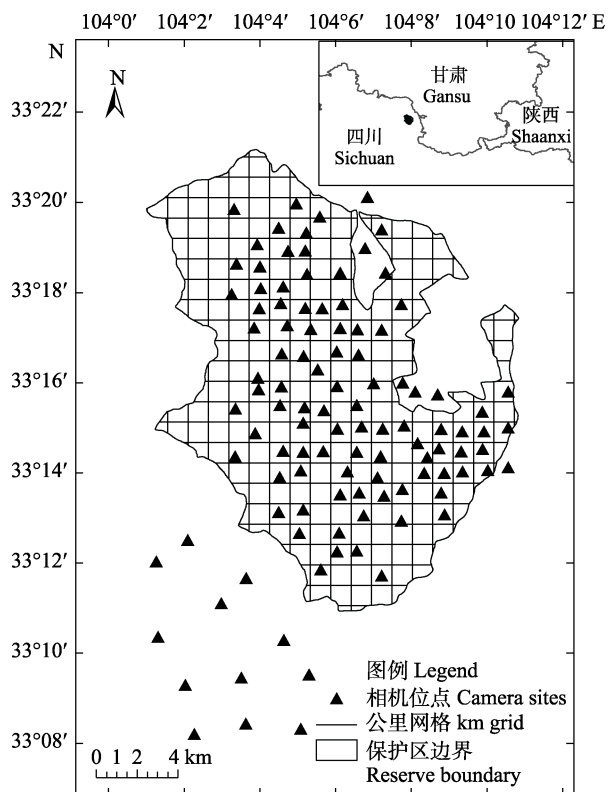


图1 四川白河国家级自然保护区红外相机布设位点  
Fig. 1 Camera-trapping stations in Baihe National Nature Reserve, Sichuan Province

## 1.2 数据处理和分析

收集的数据每3张照片 + 1段视频作为1组,以组为单位删除空拍照片后,生成Excel表格进行物种鉴定与统计。兽类物种鉴定与分类参照《中国兽类野外手册》(Andrew和焱, 2009)和《中国哺乳动物多样性(第2版)》(蒋志刚等, 2017), 鸟类物种鉴定与分类参照《中国鸟类野外手册》(约翰·马敬能等, 2000)和《中国鸟类分类与分布名录(第三版)》(郑光美, 2017)。IUCN物种红色名录等级的评估参照IUCN Red List (<http://www.iucnredlist.org/>), 中国物种红色名录等级参照《中国脊椎动物红色名录》(蒋志刚等, 2016), 物种国家保护等级参照2021年发布的《国家重点保护野生动物名录》(<http://www.forestry.gov.cn/main/5461/20210205/122418860831352.html>)。

同一物种在单个位点30 min内连续拍摄到视为1次独立有效探测, 对物种照片进行鉴定后, 计算各物种相对多度指数(relative abundance index, RAI)(李晟等, 2014, 2016), 公式如下:

$$RAI = (\text{独立有效探测数} / \text{总相机工作日}) \times 1000$$

## 2 结果

2018年11月至2019年9月, 累计获得19,748个相机工作日, 可辨别鸟兽的照片和视频55,858份(附录2), 独立有效探测6,856次。共记录野生兽类4目12科17种, 鸟类5目12科33种, 家畜3目3科3种(附录3)。

### 2.1 兽类多样性

记录到的17种野生兽类中, 国家I级重点保护野生动物3种: 川金丝猴、林麝(*Moschus berezovskii*)和四川羚牛(*Budorcas tibetanus*); 国家II级重点保护野生动物7种, 分别是赤狐(*Vulpes vulpes*)、黑熊(*Ursus thibetanus*)、黄喉貂(*Martes flavigula*)、豹猫(*Prionailurus bengalensis*)、毛冠鹿(*Elaphodus cephalophus*)、中华斑羚(*Naemorhedus griseus*)和中华鬣羚(*Capricornis milneedwardsii*), 共计占野生兽类物种总数的58.8%。被IUCN红色名录评估为濒危(EN)的2种, 分别是川金丝猴和林麝; 易危(VU)的4种, 分别是黑熊、猪獾(*Arctonyx collaris*)、四川羚牛和中华斑羚; 近危(NT)的2种, 分别为毛冠鹿和中华鬣羚, 合计占野生兽类物种总数的47.1%。被《中国脊椎动物红色名录》评估为极危(CR)的1种, 即林麝; 易危(VU)的7种, 分别是川金丝猴、黑熊、豹猫、毛冠鹿、四川羚牛、中华斑羚和中华鬣羚; 近危(NT)的4种, 分别为赤狐、黄喉貂、猪獾和花面狸(*Paguma larvata*), 共计占野生兽类物种总数的70.6%。

兽类中相对多度指数较高的前5种为毛冠鹿(RAI = 91.9587)、猪獾(RAI = 23.2935)、岩松鼠(*Sciurotamias davidianus*, RAI = 23.0403)、野猪(*Sus scrofa*, RAI = 17.6220)和川金丝猴(RAI = 16.0016)。四川羚牛仅在1个位点拍到1次。

### 2.2 鸟类多样性

记录到的33种鸟类中, 国家I级重点保护野生动物2种: 红喉雉鹑(*Tetraophasis obscurus*)和绿尾虹雉(*Lophophorus lhuysii*); 国家II级重点保护野生动物8种, 分别是血雉(*Ithaginis cruentus*)、红腹角雉(*Tragopan temminckii*)、勺鸡(*Pucrasia macrolopha*)、蓝马鸡(*Crossoptilon auritum*)、红腹锦鸡(*Chrysolophus pictus*)、大噪鹛(*Garrulax maximus*)、画眉(*G. canorus*)和橙翅噪鹛(*Trochalopteron elliotii*), 共计占鸟类物种总数的30.3%。被IUCN红色名录评估为易危(VU)的1种, 为绿尾虹雉; 占鸟类物种总数的3.0%。被《中国脊椎动物红色名录》评估为濒



表1 四川白河国家级自然保护区人为干扰情况

Table 1 Human disturbance in Baihe National Nature Reserve, Sichuan Province

	人类活动 Human activity			家畜活动 Livestock activity		
	独立探测数 Independent effective photos	相对多度 Relative abundance index	位点数及比例 No. of stations (%)	独立探测数 Independent effective photos	相对多度 Relative abundance index	位点数及比例 No. of stations (%)
核心区 Core zone	1	0.0506	1 (0.9)	18	0.9115	5 (4.5)
缓冲区 Buffer zone	28	1.4179	16 (14.5)	172	8.7097	22 (20.0)
实验区 Experimental zone	74	3.7472	20 (18.2)	166	8.4059	23 (20.9)

危(EN)的1种,即绿尾虹雉;易危(VU)的1种,为红喉雉鹑;近危(NT)的5种,即血雉、红腹角雉、蓝马鸡、红腹锦鸡和画眉,共计占鸟类总数的21.2%。

鸟类中相对多度指数较高的前5种为红腹角雉(RAI = 23.2429)、红嘴蓝鹊(*Urocissa erythrorhyncha*, RAI = 10.8365)、紫啸鸫(*Myophonus caeruleus*, RAI = 8.1021)、勺鸡(RAI = 7.1906)和橙翅噪鹛(RAI = 6.9880)。绿尾虹雉仅在2个位点拍到3次。

本次监测新增鸟类记录11种,分别为丘鹑(*Scolopax rusticola*)、灰头绿啄木鸟(*Picus canus*)、长尾地鸫(*Zoothera dixonii*)、灰翅鸫(*Turdus boulboul*)、灰头鸫(*T. rubrocanus*)、宝兴歌鸫(*T. mupinensis*)、红胁蓝尾鸫(*Tarsiger cyanurus*)、白眉林鸫(*T. indicus*)、大噪鹛、画眉和黑顶噪鹛(*Trochalopteron affine*)。

### 2.3 人为干扰

红外相机监测发现,白河保护区内存在一定程度的人为干扰,这些干扰主要表现为人类和家畜活动(表1)。核心区干扰较小,零星有人类(RAI = 0.0506)及家畜(RAI = 0.9115)活动;实验区存在较多人类活动(RAI = 3.7472);家畜主要在缓冲区(RAI = 8.7097)和实验区(RAI = 8.4059)活动。

## 3 讨论

本次红外相机监测记录到17种兽类和33种鸟类,分别占已知记录物种数(袁施彬, 2018)的26.15%和20.25%。本次调查发现白河保护区内国家I、II级保护物种以及受威胁物种均占有较高的比例,表明白河保护区拥有较为丰富的物种多样性资源,珍稀濒危物种较多。

白河保护区是目前所知的川金丝猴种群最大、密度最高、最具代表性的保护区(袁施彬, 2018)。本次监测中,川金丝猴的相对多度在兽类中排在前五

名,且有89个位点拍摄到川金丝猴,表明保护区内川金丝猴数量较高,分布范围较广。本次红外相机共监测到7种雉类,均为国家保护物种,并且红腹角雉和勺鸡的相对多度在所有监测到的鸟类中排在第一和第四,表明白河保护区的雉类资源较为丰富。与邻近的四川王朗国家级自然保护区(野生兽类16种,雉类5种,总物种25种;田成等, 2018)、四川勿角大熊猫自然保护区(野生兽类19种,雉类5种,总物种40种;张德丞等, 2020)近年红外相机监测结果相比,白河保护区大中型兽类和雉类具有相似或较好的多样性水平。


本次监测到的食肉动物主要以黄喉貂、花面狸、豹猫等中小型物种为主;记录到的大型食肉动物有赤狐和杂食性的黑熊,而豺、狼等并未监测到,邻近地区近年也无发现大型食肉动物的记录(田成等, 2018; 张德丞等, 2020)。可能是受人类活动的影响,种群密度极低或已经区域灭绝(李晟等, 2016)。啮齿目等小型兽类难以用红外相机进行有效监测(李晟等, 2016),拍摄到的影像资料大多难以鉴别具体种类。本次监测新增加的11个记录均为鸟类,且其中多数为地栖或林中活动,其他鸟类(如水鸟和猛禽等)拍到的几率较小。若要对鸟类多样性进行更全面的调查,需要以样线法等多种方法加以辅助(朱淑怡等, 2017)。

监测发现,白河保护区存在一些人为干扰。相关研究表明,保护区内放牧对部分野生动物具有一定程度的威胁和干扰(陈星等, 2019)。白河保护区周边居民较多,未来可能会面临更大的人为干扰压力,建议管理部门今后在保护区周边社区加强相关法规、政策的宣传,逐渐降低保护区内的人为干扰。

致谢: 本研究得到四川白河国家级自然保护区管理

人员和当地向导的大力支持,同时西华师范大学生命科学学院的本科生对野外红外相机的安放与维护以及后期的数据处理提供了大量帮助,在此一并表示诚挚的感谢。

## ORCID

黄凯  <https://orcid.org/0000-0003-0453-0423>

## 参考文献

- Andrew TS, Xie Y (2009) A Guide to the Mammals of China. Hunan Education Publishing House, Changsha. (in Chinese) [Andrew TS, 解焱 (2009) 中国兽类野外手册. 湖南教育出版社, 长沙.]
- Chen X, Zhao LJ, Hu XX, Luo CP, Liang CP, Jiang SW, Liang L, Zheng WC, Guan TP (2019) Impact of livestock terrain utilization patterns on wildlife: A case study of Wanglang National Nature Reserve. *Biodiversity Science*, 27, 630–637. (in Chinese with English abstract) [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 (2019) 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. *生物多样性*, 27, 630–637.]
- 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, 张鹖, 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 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.]
- 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.]
- Ma KP (2015) Species Catalogue of China: A remarkable achievement in the field of biodiversity science in China. *Biodiversity Science*, 23, 137–138. (in Chinese) [马克平 (2015) 中国生物多样性编目取得重要进展. *生物多样性*, 23, 137–138.]
- MacKinnon J, Phillipps K, He FQ (2000) A Field Guide to the Birds of China. Hunan Education Publishing House, Changsha. (in Chinese) [约翰·马敬能, 卡伦·菲利普斯, 何芬奇 (2000) 中国鸟类野外手册. 湖南教育出版社, 长沙.]
- O'Connell AF, Nichols JD, Karanth KU (2011) Camera Traps in Animal Ecology: Methods and Analyses. Springer, New York.
- Tian C, Li JQ, Yang XY, Yu L, Yuan D, Li YX (2018) Preliminary surveys of wild animals using infrared camera in Wanglang National Nature Reserve, Sichuan Province. *Biodiversity Science*, 26, 620–626. (in Chinese with English abstract) [田成, 李俊清, 杨旭煜, 余麟, 袁丹, 黎运喜 (2018) 利用红外相机技术对四川王朗国家级自然保护区野生动物物种多样性的初步调查. *生物多样性*, 26, 620–626.]
- Xiao ZS (2019) Application of camera trapping to species inventory and assessment of wild animals across China's protected areas. *Biodiversity Science*, 27, 235–236. (in Chinese) [肖治术 (2019) 红外相机技术在我国自然保护地野生动物清查与评估中的应用. *生物多样性*, 27, 235–236.]
- 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.]
- Yuan SB (2018) Report on Comprehensive Scientific Survey in Baihe National Nature Reserve of Sichuan. Science Press, Beijing. (in Chinese) [袁施彬 (2018) 四川白河自然保护区综合科学考察报告. 科学出版社, 北京.]
- Zhang DC, He YL, Feng YF, Hu JC, Yang B, Li SQ (2020) Preliminary camera-trapping survey on wild mammals and birds in the Wujiao Nature Reserve, Sichuan. *Sichuan Journal of Zoology*, 39, 221–228. (in Chinese with English abstract) [张德丞, 和延龙, 冯一帆, 胡建成, 杨彪, 李生强 (2020) 四川勿角自然保护区野生鸟兽的红外相机初步监测. *四川动物*, 39, 221–228.]
- Zheng GM (2017) A Checklist on the Classification and Distribution of the Birds of China, 3rd edn. Science Press, Beijing. (in Chinese) [郑光美 (2017) 中国鸟类分类与分布名录(第三版). 科学出版社, 北京.]

Zhu SY, Duan F, Li S (2017) Promoting diversity inventory and monitoring of birds through the camera-trapping network in China: Status, challenges and future outlook. *Biodiversity Science*, 25, 1114–1122. (in Chinese with English abstract) [朱淑怡, 段菲, 李晟 (2017) 基于红外

相机网络促进我国鸟类多样性监测: 现状、问题与前景. *生物多样性*, 25, 1114–1122.]

(责任编辑: 蒋学龙 责任编辑: 闫文杰)

## 附录 Supplementary Material

### 附录1 四川白河国家级自然保护区红外相机布设位点

Appendix 1 Stations of camera-trappings in Baihe National Nature Reserve, Sichuan Province  
<https://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2020270-1.pdf>

### 附录2 四川白河国家级自然保护区红外相机调查部分兽类和鸟类物种照片

Appendix 2 Photographs of mammals and birds by camera-trappings in Baihe National Nature Reserve, Sichuan Province  
<https://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2020270-2.pdf>

### 附录3 四川白河国家级自然保护区红外相机监测兽类和鸟类名录

Appendix 3 Mammals and birds recorded by camera-trappings in Baihe National Nature Reserve, Sichuan Province  
<https://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2020270-3.pdf>

## •新书推介•

## *Flora of Japan* 介绍

*Flora of Japan* Kunio Iwatsuki, Takasi Yamazaki, David E. Boufford & Hideaki Ohba (Vols. 1 & 3, eds) and Kunio Iwatsuki, David E. Boufford & Hideaki Ohba (Vols. 2 & 4, eds); Vols. 1–4, 1993–2020; Kodansha Ltd., Tokyo. 第1卷, 蕨类植物: 松叶蕨科至满江红科, 裸子植物: 苏铁科至红豆杉科, 320页, 1995。第2a卷, 被子植物: 三白草科至十字花科, 550页, 2006; 第2b卷, 茅膏菜科至亚麻科, 321页, 2001; 第2c卷, 大戟科至伞形科, 328页, 1999; 第3a卷, 岩梅科至川续断科, 483页, 1993; 第3b卷, 菊科, 181页, 1995; 第4a卷, 香蒲科至莎草科, 430页, 2020; 第4b卷, 棕榈科至兰科, 332页, 2016; 总索引, 238页, 2020。

日本是东亚植物分类学起步比较早而且植物分类学背景资料比较清楚的国家, 20世纪40年代就已出版了牧野富太郎的《牧野植物图鉴》, 50年代又出版了大井次三郎的《日本植物志》(种子植物, 1953)、《日本植物志——蕨类篇》(1957), 并在此基础上翻译并校勘出版了英文版*Flora of Japan* (1965)。今日的4卷8册(外加索引)的*Flora of Japan*于1993年出版第3a卷, 2020年全部完成, 是日本第一次自己组织编写的英文版本(有外国学者参加), 并首次全面记载了日本国产和归化维管植物。全套书从组织到完成历时30多年, 几乎涉及到日本全部植物分类学工作者, 可谓倾举国之力。与大井次三郎的翻译与校勘版本比较, 本书更新了很多内容, 因此被称为真正完整的*Flora of Japan*。日本学者的工作非常细腻, 包括描述、异名、染色体数目以及地理分布等都十分详细, 值得学习和借鉴。

然而, 本书仍然有很多不便: 首先是没有图, 没有具体的数据统计(尽管后来出版社的网站上给出了相关记载: 第1卷660种, 第2卷1,980种, 第3卷1,270种, 第4卷1,460种, 总数约5,370种), 也没有给出特有种和归化种的具体数据。其次是科属以上阶元没有描述, 但文献引证太过详细。再加上出版周期过长, 个别类群的处理与近年来国际或者周边国家与地区的研究工作不符。如使用柳杉科(*Cryptomeriaceae*)而不是惯用的杉科(*Taxodiaceae*)或者柏科(*Cupressaceae*), 承认*Sabina*而不是*Juniperus* (*Cupressaceae*), 把*Aria*和*Pourthiana*从*Sorbus*和*Photinia* (*Rosaceae*)中分出, 把*Styphnolobium*从*Sorophora* (*Fabaceae*)中分出等, 类似的地方很多。种下单位也是如此, 有的划分过细, 同时包括很多新组合。如日本特有的*Hamamelis japonica* (*Hamameliaceae*)有4个变种外加4个变型, 其中2个是新类群; 而实际上这些都是园艺学上的栽培变异或者是园艺品种。

早期出版的卷册已经有相关的英文书评, 参见: George Yatskievych, 1996, *American Fern Journal* 86(3): 104; Rudolf Schmid, 1997, *Taxon* 46(1): 170–171; Jinshuang Ma, 2006, *Taxon* 55(4): 1072; 最后的第4卷拖了15–20年(2001–2016, 2001–2020)才完成, 目前尚未见相关评介。由于日本紧邻中国东部, 从北到南, 彼此之间存在很多共有类群, 特此介绍。

(北京市植物园马金双 jinshuangma@gmail.com)

附录1 四川白河国家级自然保护区红外相机布设位点

Appendix 1 Stations of camera-trappings in Baihe National Nature Reserve, Sichuan Province

相机编号 Camera code	经度 Longitude (E)	纬度 Latitude (N)	累计工作日 Accumulated camera days (d)	有效照片数 Number of independent images	拍摄物种数 Captured species
001	104.12 °	33.24 °	238	68	11
002	104.07 °	33.27 °	209	70	9
003	104.09 °	33.21 °	121	35	10
004	104.06 °	33.33 °	139	106	15
005	104.08 °	33.28 °	137	175	17
006	104.06 °	33.25 °	181	64	9
007	104.06 °	33.24 °	164	304	22
008	104.07 °	33.31 °	196	22	6
009	104.10 °	33.21 °	230	55	13
010	104.10 °	33.21 °	179	34	7
011	104.06 °	33.29 °	79	50	10
012	104.11 °	33.20 °	173	155	17
013	104.13 °	33.23 °	190	88	12
014	104.09 °	33.26 °	206	51	11
015	104.08 °	33.23 °	115	25	6
016	104.10 °	33.29 °	216	104	11
017	104.10 °	33.28 °	79	10	4
018	104.13 °	33.24 °	216	77	13
019	104.13 °	33.25 °	176	20	3
020	104.16 °	33.26 °	231	290	21
021	104.10 °	33.26 °	240	267	25
022	104.08 °	33.26 °	210	48	15
023	104.11 °	33.24 °	183	75	14
024	104.09 °	33.28 °	139	30	5
025	104.09 °	33.20 °	121	57	6
026	104.08 °	33.30 °	238	140	15
027	104.14 °	33.25 °	227	198	25
028	104.11 °	33.29 °	138	81	18
029	104.09 °	33.32 °	177	181	20
030	104.07 °	33.29 °	144	97	14
031	104.10 °	33.24 °	107	14	6
032	104.09 °	33.29 °	202	247	18
033	104.05 °	33.31 °	218	194	21
034	104.15 °	33.25 °	89	114	11
035	104.13 °	33.30 °	233	141	17
036	104.06 °	33.26 °	202	100	18
037	104.11 °	33.28 °	117	297	14

黄凯, 万雅琼, 李佳琦, 朱宇静, 孙治宇, 夏万才, 黎大勇, 任宝平 (2021) 四川白河国家级自然保护区鸟兽红外相机监测. 生物多样性, 29, 554–559. <http://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2020270>

相机编号 Camera code	经度 Longitude (E)	纬度 Latitude (N)	累计工作日 Accumulated camera days (d)	有效照片数 Number of independent images	拍摄物种数 Captured species
038	104.12 °	33.23 °	116	54	13
039	104.05 °	33.30 °	82	47	8
040	104.09 °	33.27 °	48	89	13
041	104.08 °	33.22 °	157	106	13
042	104.06 °	33.32 °	186	134	14
043	104.12 °	33.29 °	157	388	19
044	104.16 °	33.25 °	234	162	10
045	104.08 °	33.24 °	166	11	6
046	104.12 °	33.22 °	177	302	20
047	104.09 °	33.29 °	234	406	23
048	104.12 °	33.19 °	145	28	7
049	104.13 °	33.22 °	175	48	8
050	104.08 °	33.27 °	106	46	10
051	104.12 °	33.27 °	273	73	15
052	104.11 °	33.26 °	197	73	10
053	104.07 °	33.27 °	101	37	10
054	104.06 °	33.14 °	247	67	12
055	104.14 °	33.26 °	83	3	1
056	104.04 °	33.14 °	144	79	9
057	104.08 °	33.14 °	138	9	3
058	104.15 °	33.26 °	2	5	2
059	104.09 °	33.16 °	156	33	10
060	104.14 °	33.24 °	210	35	7
061	104.14 °	33.23 °	228	44	8
062	104.14 °	33.22 °	182	63	9
063	104.15 °	33.24 °	53	5	1
064	104.15 °	33.23 °	252	44	6
065	104.17 °	33.23 °	211	23	9
066	104.18 °	33.26 °	228	83	14
067	104.16 °	33.24 °	208	39	6
068	104.17 °	33.23 °	271	24	5
069	104.18 °	33.25 °	133	30	6
070	104.18 °	33.24 °	276	46	6
071	104.09 °	33.25 °	109	32	3
072	104.09 °	33.24 °	341	98	15
073	104.09 °	33.23 °	185	29	7
074	104.09 °	33.22 °	130	31	5

黄凯, 万雅琼, 李佳琦, 朱宇静, 孙治宇, 夏万才, 黎大勇, 任宝平 (2021) 四川白河国家级自然保护区鸟兽红外相机监测. 生物多样性, 29, 554–559. <http://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2020270>

相机编号 Camera code	经度 Longitude (E)	纬度 Latitude (N)	累计工作日 Accumulated camera days (d)	有效照片数 Number of independent images	拍摄物种数 Captured species
075	104.10 °	33.25 °	190	100	14
076	104.06 °	33.16 °	272	70	13
077	104.11 °	33.23 °	69	6	2
078	104.10 °	33.23 °	220	25	6
079	104.11 °	33.22 °	193	56	7
080	104.11 °	33.25 °	271	92	8
081	104.03 °	33.15 °	82	57	8
082	104.06 °	33.19 °	148	43	7
083	104.10 °	33.33 °	179	55	14
084	104.11 °	33.22 °	132	8	3
085	104.10 °	33.27 °	214	75	16
086	104.08 °	33.30 °	139	33	5
087	104.13 °	33.22 °	1	0	0
088	104.13 °	33.24 °	277	20	7
089	104.09 °	33.30 °	259	48	11
090	104.14 °	33.21 °	143	19	7
091	104.08 °	33.33 °	169	16	8
092	104.07 °	33.32 °	181	82	11
09	104.08 °	33.32 °	191	34	5
094	104.07 °	33.31 °	280	66	13
095	104.08 °	33.29 °	217	35	6
096	104.05 °	33.18 °	225	33	8
097	104.02 °	33.17 °	217	60	12
098	104.09 °	33.31 °	147	17	3
099	104.03 °	33.21 °	134	37	10
100	104.13 °	33.27 °	288	145	16
101	104.12 °	33.25 °	259	60	12
102	104.08 °	33.17 °	339	81	7
103	104.02 °	33.20 °	209	32	6
104	104.10 °	33.31 °	166	19	8
105	104.10 °	33.29 °	202	48	13
106	104.11 °	33.34 °	59	4	2
107	104.12 °	33.32 °	208	54	12
108	104.11 °	33.32 °	186	13	5
109	104.12 °	33.31 °	280	53	10
110	104.11 °	33.30 °	201	52	8

黄凯, 万雅琼, 李佳琦, 朱宇静, 孙治宇, 夏万才, 黎大勇, 任宝平 (2021) 四川白河国家级自然保护区鸟兽红外相机监测. 生物多样性, 29, 554-559. <http://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2020270>

附录2 四川白河国家级自然保护区红外相机调查部分兽类和鸟类物种照片

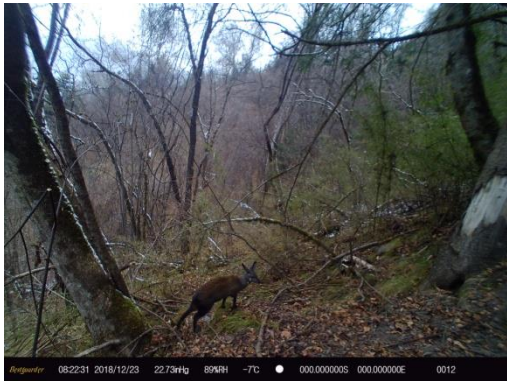
Appendix 2 Photographs of mammals and birds by camera-trappings in Baihe National Nature Reserve, Sichuan Province



川金丝猴 *Rhinopithecus roxellana*



黑熊 *Ursus thibetanus*



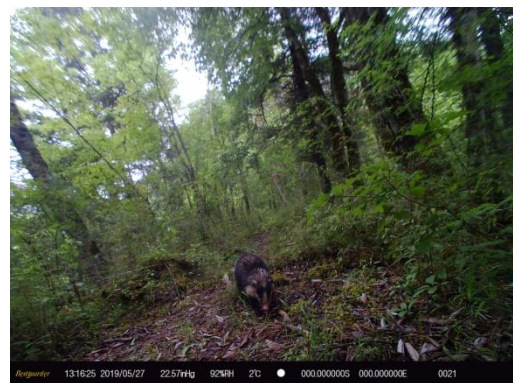
林麝 *Moschus berezovskii*



中华鬣羚 *Capricornis milneedwardsii*



黄喉貂 *Martes flavigula*



猪獾 *Arctonyx collaris*

黄凯, 万雅琼, 李佳琦, 朱宇静, 孙治宇, 夏万才, 黎大勇, 任宝平 (2021) 四川白河国家级自然保护区鸟兽红外相机监测. 生物多样性, 29, 554-559. <http://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2020270>



豹猫 *Prionailurus bengalensis*



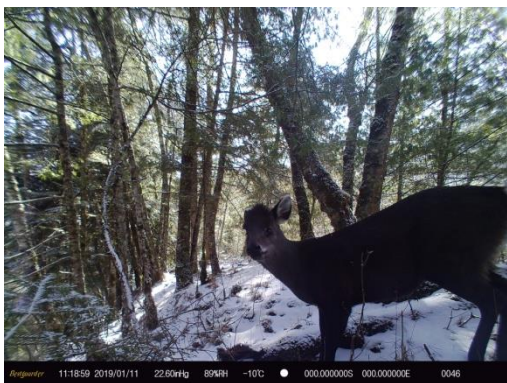
花面狸 *Paguma larvata*



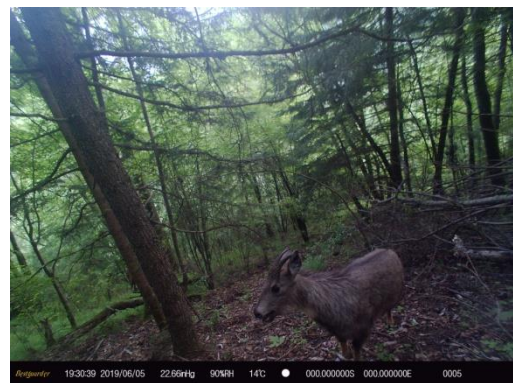
中国豪猪 *Hystrix hodgsoni*



黄鼬 *Mustela sibirica*



毛冠鹿 *Elaphodus cephalophus*



中华斑羚 *Naemorhedus griseus*





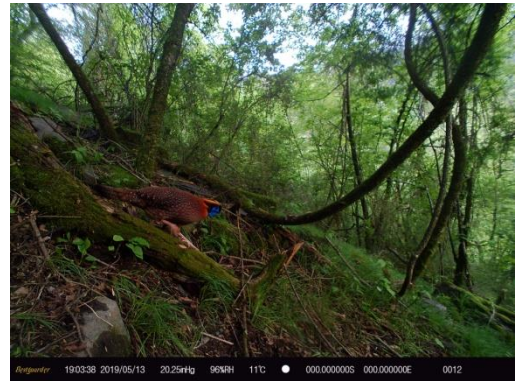
勺鸡 *Pucrasia macrolopha*



蓝马鸡 *Crossoptilon auritum*



红腹锦鸡 *Chrysolophus pictus*



红腹角雉 *Tragopan temminckii*



绿尾虹雉 *Lophophorus lhuysii*



红喉雉鹑 *Tetraophasis obscurus*



血雉 *Ithaginis cruentus*



红嘴蓝鸮 *Urocissa erythrorhyncha*



紫啸鸫 *Myophonus caeruleus*



灰头鸫 *Turdus rubrocanus*



大斑啄木鸟 *Dendrocopos major*



灰翅鸫 *Turdus boulboul*

附录3 四川白河国家级自然保护区红外相机监测兽类和鸟类名录

Appendix 3 Mammals and birds recorded by camera-trappings in Baihe National Nature Reserve, Sichuan Province

物种 Species	IUCN 红 色名录 级别 IUCN Red List	中国红 色名录 级别 China Red List	国家保 护级别 National protected category	照片/视 频数 No. of images/ videos	独立有效照 片 No. of independent effective photos	相对多 度指数 Relative abundance index (RAI)	位点数 及比例 No. of stations with animals (%)
<b>哺乳纲 Mammalia</b>							
一、灵长目 Primates							
猴科 Cercopithecidae							
川金丝猴 <i>Rhinopithecus roxellana</i>	EN	VU	I	7,192	316	16.0016	89 (80.9)
二、食肉目 Carnivora							
犬科 Canidae							
赤狐 <i>Vulpes vulpes</i>	LC	NT	II	8	1	0.0506	1 (0.9)
家犬 Domestic dog				97	22	1.1140	13 (11.8)
熊科 Ursidae							
黑熊 <i>Ursus thibetanus</i>	VU	VU	II	94	23	1.1647	20 (18.2)
鼬科 Mustelidae							
黄喉貂 <i>Martes flavigula</i>	LC	NT	II	731	233	11.7987	51 (46.4)
黄鼬 <i>Mustela sibirica</i>	LC	LC		54	17	0.8608	11 (10)
猪獾 <i>Arctonyx collaris</i>	VU	NT		1,797	460	23.2935	60 (54.5)
灵猫科 Viverridae							
花面狸 <i>Paguma larvata</i>	LC	NT		271	83	4.2030	27 (24.5)
猫科 Felidae							
豹猫 <i>Prionailurus bengalensis</i>	LC	VU	II	57	20	1.0128	9 (8.2)
三、偶蹄目 Artiodactyla							
猪科 Suidae							
野猪 <i>Sus scrofa</i>	LC	LC		3,726	348	17.6220	57 (51.8)
麝科 Moschidae							
林麝 <i>Moschus berezovskii</i>	EN	CR	I	100	12	0.6077	8 (7.3)

物种 Species	IUCN 红 色名录 级别 IUCN Red List	中国红 色名录 级别 China Red List	国家保 护级别 National protected category	照片/视 频数 No. of images/ videos	独立有效照 片 No. of independent effective photos	相对多 度指数 Relative abundance index (RAI)	位点数 及比例 No. of stations with animals (%)
<b>鹿科 Cervidae</b>							
毛冠鹿 <i>Elaphodus cephalophus</i>	NT	VU	II	12,756	1,816	91.9587	102 (92.7)
<b>牛科 Bovidae</b>							
四川羚牛 <i>Budorcas tibetanus</i>	VU	VU	I	28	1	0.0506	1 (0.9)
中华斑羚 <i>Naemorhedus griseus</i>	VU	VU	II	3,018	270	13.6723	61 (55.5)
中华鬣羚 <i>Capricornis milneedwardsii</i>	NT	VU	II	453	39	1.9749	26 (23.6)
家牛 Domestic cow				6,646	246	12.4570	44 (40.0)
<b>四、奇蹄目 Perissodactyla</b>							
<b>马科 Equidae</b>							
家马 Domestic horse				3,744	95	4.8106	11 (10.0)
<b>五、啮齿目 Rodentia</b>							
<b>松鼠科 Sciuridae</b>							
隐纹花松鼠 <i>Tamiops swinhoei</i>	LC	LC		250	64	3.2408	22 (20.0)
岩松鼠 <i>Sciurotamias davidianus</i>	LC	LC		1,363	455	23.0403	60 (54.5)
<b>豪猪科 Hystricidae</b>							
中国豪猪 <i>Hystrix hodgsoni</i>	LC	LC		687	156	7.8995	34 (30.9)
<b>鸟纲 Aves</b>							
<b>六、鸡形目 Galliformes</b>							
<b>雉科 Galliformes</b>							
红喉雉鹑 <i>Tetraophasis obscurus</i>	LC	VU	I	223	24	1.2153	7 (6.4)
血雉 <i>Ithaginis cruentus</i>	LC	NT	II	1,634	97	4.9119	15 (13.6)
红腹角雉 <i>Tragopan temminckii</i>	LC	NT	II	2,548	459	23.2429	73 (66.4)
勺鸡 <i>Pucrasia macrolopha</i>	LC	LC	II	1,766	142	7.1906	36 (32.7)
绿尾虹雉 <i>Lophophorus lhuysii</i>	VU	EN	I	9	3	0.1519	2 (1.8)

物种 Species	IUCN 红 色名录 级别 IUCN Red List	中国红 色名录 级别 China Red List	国家保 护级别 National protected category	照片/视 频数 No. of images/ videos	独立有效照 片 No. of independent effective photos	相对多 度指数 Relative abundance index (RAI)	位点数 及比例 No. of stations with animals (%)
蓝马鸡 <i>Crossoptilon auritum</i>	LC	NT	II	548	28	1.4179	13 (11.8)
红腹锦鸡 <i>Chrysolophus pictus</i>	LC	NT	II	113	36	1.8230	15 (13.6)
七、鸻形目 Charadriiformes							
鹬科 Scolopacidae							
丘鹬 <i>Scolopax rusticola</i>	LC	LC		5	1	0.0506	1 (0.9)
八、鸽形目 Columbiformes							
鸠鸽科 Columbidae							
山斑鸠 <i>Streptopelia orientalis</i>	LC	LC		2	1	0.0506	1 (0.9)
九、啄木鸟目 Piciformes							
啄木鸟科 Picidae							
大斑啄木鸟 <i>Dendrocopos major</i>	LC	LC		80	17	0.8608	12 (10.9)
灰头绿啄木鸟 <i>Picus canus</i>	LC	LC		105	25	1.2660	5 (4.5)
十、雀形目 Passeriformes							
鸦科 Corvidae							
松鸦 <i>Garrulus glandarius</i>	LC	LC		47	14	0.7089	13 (11.8)
红嘴蓝鹊 <i>Urocissa erythrorhyncha</i>	LC	LC		1,087	214	10.8365	41 (37.3)
星鸦 <i>Nucifraga caryocatactes</i>	LC	LC		228	38	1.9242	14 (12.7)
鸫科 Turdidae							
长尾地鸫 <i>Zoothera dixonii</i>	LC	LC		3	1	0.0506	1 (0.9)
虎斑地鸫 <i>Zoothera dauma</i>	LC	LC		68	18	0.9115	11 (10.0)
灰翅鸫 <i>Turdus boulboul</i>	LC	LC		195	35	1.7723	17 (15.5)
乌鸫 <i>Turdus mandarinus</i>	LC	LC		3	1	0.0506	1 (0.9)
灰头鸫 <i>Turdus rubrocanus</i>	LC	LC		716	115	5.8234	31 (28.2)
宝兴歌鸫 <i>Turdus mupinensis</i>	LC	LC		272	79	4.0004	12 (10.9)

物种 Species	IUCN 红 色名录 级别 IUCN Red List	中国红 色名录 级别 China Red List	国家保 护级别 National protected category	照片/视 频数 No. of images/ videos	独立有效照 片 No. of independent effective photos	相对多 度指数 Relative abundance index (RAI)	位点数 及比例 No. of stations with animals (%)
鸫科 Muscicapidae							
棕腹仙鸫 <i>Niltava sundara</i>	LC	LC		12	4	0.2026	1 (0.9)
红胁蓝尾鸫 <i>Tarsiger cyanurus</i>	LC	LC		22	8	0.4051	6 (5.5)
白眉林鸫 <i>Tarsiger indicus</i>	LC	LC		78	29	1.4685	3 (2.7)
紫啸鸫 <i>Myophonus caeruleus</i>	LC	LC		400	160	8.1021	29 (26.4)
噪鹛科 Leiothrichidae							
大噪鹛 <i>Garrulax maximus</i>	LC		II	120	31	1.5698	11 (10.0)
画眉 <i>Garrulax canorus</i>	LC	NT	II	3	1	0.0506	1 (0.9)
橙翅噪鹛 <i>Trochalopteron elliotii</i>	LC	LC	II	789	138	6.9880	25 (22.7)
黑顶噪鹛 <i>Trochalopteron affine</i>	LC	LC		360	61	3.0889	9 (8.2)
林鸫科 Timaliidae							
棕颈钩嘴鹛 <i>Pomatorhinus ruficollis</i>	LC	LC		3	1	0.0506	1 (0.9)
山雀科 Paridae							
黄腹山雀 <i>Parus venustulus</i>	LC	LC		1	1	0.0506	1 (0.9)
绿背山雀 <i>Parus monticolus</i>	LC	LC		42	18	0.9115	10 (9.1)
鹎科 Sittidae							
普通鹎 <i>Sitta europaea</i>	LC	LC		21	4	0.2026	4 (3.6)
燕雀科 Fringillidae							
灰头灰雀 <i>Pyrhula erythaca</i>	LC	LC		4	2	0.1013	2 (1.8)

1. IUCN 红色名录参考 <http://www.iucnredlist.org/>. IUCN Red List refer to <http://www.iucnredlist.org/>

2. 中国红色名录参考《中国脊椎动物红色名录》(蒋志刚等, 2016). China Red List refer to *Red List of China's Vertebrates* (Jiang ZG et al, 2016)

3. 国家保护级别参考 <http://www.forestry.gov.cn/main/5461/20210205/122418860831352.html>. National protected category refer to <http://www.forestry.gov.cn/main/5461/20210205/122418860831352.html>

•新书推介•

## *Flora of Japan*介绍

*Flora of Japan* Kunio Iwatsuki, Takasi Yamazaki, David E. Boufford & Hideaki Ohba (Vols. 1 & 3, eds) and Kunio Iwatsuki, David E. Boufford & Hideaki Ohba (Vols. 2 & 4, eds); Vols. 1–4, 1993–2020; Kodansha Ltd., Tokyo。第1卷, 蕨类植物: 松叶蕨科至满江红科, 裸子植物: 苏铁科至红豆杉科, 320页, 1995。第2a卷, 被子植物: 三白草科至十字花科, 550页, 2006; 第2b卷, 茅膏菜科至亚麻科, 321页, 2001; 第2c卷, 大戟科至伞形科, 328页, 1999; 第3a卷, 岩梅科至川续断科, 483页, 1993; 第3b卷, 菊科, 181页, 1995; 第4a卷, 香蒲科至莎草科, 430页, 2020; 第4b卷, 棕榈科至兰科, 332页, 2016; 总索引, 238页, 2020。

日本是东亚植物分类学起步比较早而且植物分类学背景资料比较清楚的国家, 20世纪40年代就已出版了牧野富太郎的《牧野植物图鉴》, 50年代又出版了大井次三郎的《日本植物志》(种子植物, 1953)、《日本植物志——蕨类篇》(1957), 并在此基础上翻译并校勘出版了英文版*Flora of Japan* (1965)。今日的4卷8册(外加索引)的*Flora of Japan*于1993年出版第3a卷, 2020年全部完成, 是日本第一次自己组织编写的英文版本(有外国学者参加), 并首次全面记载了日本国产和归化维管植物。全套书从组织到完成历时30多年, 几乎涉及到日本全部植物分类学工作者, 可谓倾举国之力。与大井次三郎的翻译与校勘版本比较, 本书更新了很多内容, 因此被称为真正完整的*Flora of Japan*。日本学者的工作非常细腻, 包括描述、异名、染色体数目以及地理分布等都十分详细, 值得学习和借鉴。

然而, 本书仍然有很多不便: 首先是没有图, 没有具体的数据统计(尽管后来出版社的网站上给出了相关记载: 第1卷660种, 第2卷1,980种, 第3卷1,270种, 第4卷1,460种, 总数约5,370种), 也没有给出特有种和归化种的具体数据。其次是科属以上阶元没有描述, 但文献引证太过详细。再加上出版周期过长, 个别类群的处理与近年来国际或者周边国家与地区的研究工作不符。如使用柳杉科(*Cryptomeriaceae*)而不是惯用的杉科(*Taxodiaceae*)或者柏科(*Cupressaceae*), 承认*Sabina*而不是*Juniperus* (*Cupressaceae*), 把*Aria*和*Pourthiana*从*Sorbus*和*Photinia* (*Rosaceae*)中分出, 把*Styphnolobium*从*Sorophora* (*Fabaceae*)中分出等, 类似的地方很多。种下单位也是如此, 有的划分过细, 同时包括很多新组合。如日本特有的*Hamamelis japonica* (*Hamameliaceae*)有4个变种外加4个变型, 其中2个是新类群; 而实际上这些都是园艺学上的栽培变异或者是园艺品种。

早期出版的卷册已经有相关的英文书评, 参见: George Yatskievych, 1996, *American Fern Journal* 86(3): 104; Rudolf Schmid, 1997, *Taxon* 46(1): 170–171; Jinshuang Ma, 2006, *Taxon* 55(4): 1072; 最后的第4卷拖了15–20年(2001–2016, 2001–2020)才完成, 目前尚未见相关评介。由于日本紧邻中国东部, 从北到南, 彼此之间存在很多共有类群, 特此介绍。

(北京市植物园马金双 jinshuangma@gmail.com)