



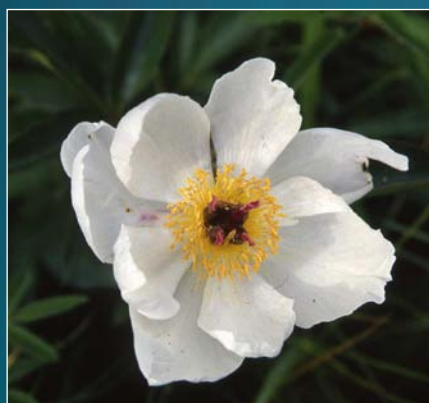
ISSN 1005-0094
CODEN SHDUEM

BIODIVERSITY SCIENCE

生物多样性

第24卷 第9期
2016年9月

Vol.24 No.9
September 2016



主 办

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

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

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

生
物
多
样
性

BIODIVERSITY SCIENCE

Vol. 24 No. 9 September 2016

pp. 977-1090

编辑委员会 Editorial Board

主 编 Editor-in-Chief

马克平 Keping Ma Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences (CAS)

副 主 编 Deputy Editors-in-Chief

| | | | |
|-------------------|--------------------------------|------------------|---------------------------|
| 傅声雷 Shenglei Fu | Henan University | 孔宏智 Hongzhi Kong | Institute of Botany, CAS |
| 郭良栋 Liangdong Guo | Institute of Microbiology, CAS | 李 博 Bo Li | Fudan University |
| 蒋志刚 Zhigang Jiang | Institute of Zoology, CAS | 薛达元 Dayuan Xue | Minzu University of China |

特邀顾问 Advisory Board

| | | | |
|------------------|---|--------------------|-----------------------------------|
| 陈宜瑜 Yiyu Chen | National Natural Science Foundation of China | 马建章 Jianzhang Ma | Northeast Forestry University |
| 方精云 Jingyun Fang | Institute of Botany, CAS; Peking University | 魏江春 Jiangchun Wei | Institute of Microbiology, CAS |
| 韩兴国 Xingguo Han | Institute of Botany, CAS | 吴常信 Changxin Wu | China Agricultural University |
| 洪德元 Deyuan Hong | Institute of Botany, CAS | 张亚平 Yaping Zhang | Kunming Institute of Zoology, CAS |
| 刘 旭 Xu Liu | Chinese Academy of Agricultural Sciences (CAAS) | 郑光美 Guangmei Zheng | Beijing Normal University |
| | | 朱有勇 Youyong Zhu | Yunnan Agricultural University |
| | | 庄文颖 Wenying Zhuang | Institute of Microbiology, CAS |

编 委 Members

| | | | |
|----------------------|---|--------------------|---|
| 白永飞 Yongfei Bai | Institute of Botany, CAS | 强 胜 Sheng Qiang | Nanjing Agricultural University |
| 卜文俊 Wenjun Bu | Nankai University | 邱英雄 Yingxiong Qiu | Zhejiang University |
| 曹坤芳 Kunfang Cao | Guangxi University | 曲鲁江 Lujiang Qu | China Agricultural University |
| 陈圣宾 Shengbin Chen | Nanjing Institute of Environmental Sciences, Ministry of Environmental Protection | 邵广昭 Guangzhao Shao | Biodiversity Research Center, Academia Sinica |
| 陈双林 Shuanglin Chen | Nanjing Normal University | 沈泽昊 Zehao Shen | Peking University |
| 陈小勇 Xiaoyong Chen | East China Normal University | 束文圣 Wensheng Shu | Sun Yat-sen University |
| 陈小勇 Xiaoyong Chen | Kunming Institute of Zoology, CAS | 孙 军 Jun Sun | Tianjin University of Science and Technology |
| 陈又生 Yousheng Chen | Institute of Botany, CAS | 谭敦炎 Dunyan Tan | Xinjiang Agricultural University |
| 邓建明 Jianming Deng | Lanzhou University | 唐志尧 Zhiyao Tang | Peking University |
| 丁建清 Jianqing Ding | Wuhan Botanical Garden, CAS | 万方浩 Fanghao Wan | Institute of Plant Protection, CAAS |
| 丁 平 Ping Ding | Zhejiang University | 汪小全 Xiao-Quan Wang | Institute of Botany, CAS |
| 东秀珠 Xiuzhu Dong | Institute of Microbiology, CAS | 王国宏 Guohong Wang | Institute of Botany, CAS |
| 冯玉龙 Yulong Feng | Shenyang Agricultural University | 王洪铸 Hongzhu Wang | Institute of Hydrobiology, CAS |
| 傅金钟 Jinzhong Fu | University of Guelph, Canada | 王 岭 Ling Wang | Northeast Normal University |
| 高连明 Lianming Gao | Kunming Institute of Botany, CAS | 王 艇 Ting Wang | South China Agricultural University |
| 高天翔 Tianxiang Gao | Zhejiang Ocean University | 王 文 Wen Wang | Kunming Institute of Zoology, CAS |
| 戈 峰 Feng Ge | Institute of Zoology, CAS | 王希华 Xihua Wang | East China Normal University |
| 葛 颂 Song Ge | Institute of Botany, CAS | 王绪高 Xugao Wang | Institute of Applied Ecology, CAS |
| 葛学军 Xuejun Ge | South China Botanical Garden, CAS | 王 勇 Yong Wang | Alabama A & M University, USA |
| 郭亚龙 Yalong Guo | Institute of Botany, CAS | 王志恒 Zhiheng Wang | Peking University |
| 郝占庆 Zhanqing Hao | Institute of Applied Ecology, CAS | 梶光一 Koichi Kaji | Tokyo University of Agriculture and Technology, Japan |
| 何舜平 Shunping He | Institute of Hydrobiology, CAS | 邬建国 Jianguo Wu | Arizona State University, USA |
| 贺纪正 Jizheng He | Research Center for Eco-Environmental Sciences, CAS | 吴东辉 Donghui Wu | Northeast Institute of Geography and Agroecology, CAS |
| 贺金生 Jinsheng He | Peking University | 吴纪华 Jihua Wu | Fudan University |
| 胡征宇 Zhengyu Hu | Institute of Hydrobiology, CAS | 徐奎栋 Kuidong Xu | Institute of Oceanology, CAS |
| 黄双全 Shuangquan Huang | Central China Normal University | 严岳鸿 Yuehong Yan | Shanghai Chenshan Plant Science Research Center, CAS |
| 黄晓磊 Xiaolei Huang | Fujian Agriculture and Forestry University | 杨庆文 Qingwen Yang | Institute of Crop Sciences, CAAS |
| 纪力强 Liqiang Ji | Institute of Zoology, CAS | 杨祝良 Zhuliang Yang | Kunming Institute of Botany, CAS |
| 江建平 Jianping Jiang | Chengdu Institute of Biology, CAS | 于飞海 Feihai Yu | Beijing Forestry University |
| 蒋 林 Lin Jiang | Georgia Institute of Technology, USA | 于晓东 Xiaodong Yu | Institute of Zoology, CAS |
| 蒋学龙 Xuelong Jiang | Kunming Institute of Zoology, CAS | 袁耀武 Yaowu Yuan | University of Connecticut, USA |
| 李俊生 Junsheng Li | Chinese Research Academy of Environmental Sciences | 臧润国 Runguo Zang | Chinese Academy of Forestry |
| 李 明 Ming Li | Institute of Zoology, CAS | 张大勇 Dayong Zhang | Beijing Normal University |
| 李新正 Xinzheng Li | Institute of Oceanology, CAS | 张德兴 Dexing Zhang | Institute of Zoology, CAS |
| 李义明 Yiming Li | Institute of Zoology, CAS | 张全国 Quanguo Zhang | Beijing Normal University |
| 李振宇 Zhenyu Li | Institute of Botany, CAS | 张元明 Yuanming Zhang | Xinjiang Institute of Ecology and Geography, CAS |
| 刘杏忠 Xingzhong Liu | Institute of Microbiology, CAS | 周开亚 Kaiya Zhou | Nanjing Normal University |
| 龙春林 Chunlin Long | Minzu University of China | 周世良 Shiliang Zhou | Institute of Botany, CAS |
| 卢宝荣 Baorong Lu | Fudan University | 朱瑞良 Ruiliang Zhu | East China Normal University |
| 马克明 Keming Ma | Research Center for Eco-Environmental Sciences, CAS | 邹晓明 Xiaoming Zou | University of Puerto Rico, USA |
| 马月辉 Yuehui Ma | Institute of Animal Sciences, CAAS | | |
| 米湘成 Xiangcheng Mi | Institute of Botany, CAS | | |

编 辑 黄祥忠 Xiangzhong Huang 时意专 Yizhuan Shi 闫文杰 Wenjie Yan (本期值班编辑) 周玉荣 Yurong Zhou

生物多样性

SHENGWU DUOYANGXING

第24卷 第9期 2016年9月

目次

编者按

- 977 生物多样性事业呼唤对物种概念和物种划分标准的深度讨论
孔宏智

物种概念专题

- 979 生物多样性事业需要科学、可操作的物种概念
洪德元
- 1000 居群、物种与生物多样性
陈家宽
- 1004 “整合物种概念”和“分化路上的物种”
刘建全
- 1009 为什么在物种概念上难以达成共识?
张德兴
- 1014 浅析物种概念的演变历史
谢平
- 1020 菌物分类学研究中常见的物种概念
姚一建 李熠
- 1024 我国植物种级水平分类学研究刍议
杨亲二

研究报告

动物多样性

- 1031 麋鹿夜间卧息地选择的季节变化
李弛 杨道德 张玉铭 宋玉成 李鹏飞
蒋志刚

- 1039 基底颜色对两种沙蜥体色变异的影响

童浩杰 张凯龙 刘宇航 张立勋 赵伟
金园庭

- 1045 基于生物量的大型底栖动物功能摄食群结构及生态质量评价

蔡文倩 刘静 周娟 夏阳 刘录三

微生物多样性

- 1056 不同进化类型大肠杆菌的适合度频率依赖性
倪川 朱璧如 张大勇

综述

- 1062 红色幼叶的适应意义探讨
陈颖卓 黄至欢
- 1068 石生真菌研究现状与展望
杨顺 孙微 刘杏忠 向梅春

生物编目

- 1077 利用红外相机调查西藏洛隆县鸟类和兽类的物种多样性
郭克疾 陆鹏飞 石胜超 唐梓钧 张同
熊嘉武 李炳章 邓学建

保护论坛

- 1082 论“濒危物种”与“保护物种”概念的异同
蒋志刚
- 1084 IPBES 框架下的全球传粉评估及我国对策
田瑜 兰存子 徐靖 李秀山 李俊生

封面: 物种的多态性与多样性涉及物种划分的关键问题。洪德元(见本期979–999页)在评述现有较流行的物种概念的基础上提出了一个新的物种概念,并以芍药属(*Paeonia*)的分类处理为例说明了这一物种概念既科学又是可操作的。图示芍药(*P. lactiflora* Pall.)野生居群的多态性和多样性。上排:花冠颜色的多态性(洪德元摄于河北赤城县大海陀山);下排:心皮数目、颜色和毛被的多样性(洪德元摄于辽宁清原(左)和内蒙古赤峰黄岗梁(中和右))。

BIODIVERSITY SCIENCE

Vol. 24 No. 9 September 2016

CONTENTS

Editorial

- 977 **Biodiversity undertakings call for extensive discussion on species concept and the criteria for species delimitation**

Hongzhi Kong

Special Feature: Species Concept

- 979 **Biodiversity pursuits need a scientific and operative species concept**

De-Yuan Hong

- 1000 **Population, species and biodiversity**

Jiakuan Chen

- 1004 **“The integrative species concept” and “species on the speciation way”**

Jianquan Liu

- 1009 **Why is it so difficult to reach a consensus in species concept?**

Dexing Zhang

- 1014 **A brief review on the historical changes in the concept of species**

Ping Xie

- 1020 **Species concepts commonly used in fungal taxonomy**

Yijian Yao and Yi Li

- 1024 **Comments on species-level taxonomy of plants in China**

Qiner Yang

Original Papers

Animal Diversity

- 1031 **Seasonal variation in nocturnal bed-site selection by Milu (*Elaphurus davidianus*) in Hubei Shishou Milu National Nature Reserve, China**

Chi Li, Daode Yang, Yuming Zhang, Yucheng Song, Pengfei Li and Zhigang Jiang

- 1039 **Effects of substrate color on the body color variation of two agamid lizards, *Phrynocephalus versicolor* and *P. frontalis***

Haojie Tong, Kailong Zhang, Yuhang Liu, Lixun Zhang, Wei Zhao and Yuanting Jin

- 1045 **Composition of macrozoobenthos functional feeding groups and assessment of ecological quality using the feeding evenness index calculated from biomass data**

Wenqian Cai, Jing Liu, Juan Zhou, Yang Xia and Lusan Liu

Microbial Diversity

- 1056 **Frequency dependent fitness in different evolved *Escherichia coli* lines**

Chuan Ni, Biru Zhu and Dayong Zhang

Reviews

- 1062 **A minireview on adaption of young leaf redness**

Yingzhuo Chen and Zhihuan Huang

- 1068 **Research status and prospects of rock-inhabiting fungi**

Shun Yang, Wei Sun, Xingzhong Liu and Meichun Xiang

Bioinventory

- 1077 **Camera trapping survey of mammals and birds in Luolong, Tibet**

Keji Guo, Pengfei Lu, Shengchao Shi, Zijun Tang, Tong Zhang, Jiawu Xiong, Bingzhang Li and Xuejian Deng

Forum

- 1082 **On the similarity and dissimilarity of “Endangered Species” and “Protected Species”**

Zhigang Jiang

- 1084 **Assessment of pollination and China’s implementation strategies within the IPBES framework**

Yu Tian, Cunzi Lan, Jing Xu, Xiushan Li and Junsheng Li

Cover Illustration: Polymorphism and diversity are key issues for species delimitation. In this issue, Hong (pages 979–999) discusses the concepts of species and proposes a new one, which is considered both scientific and operative, based on his monographic study of *Paeonia*. The pictures show the diversity and polymorphism of the wild populations in *Paeonia lactiflora* Pall. Above row: polymorphism of corolla color within population (photoed by De-Yuan Hong from Mt. Dahaituo, Chicheng, Hebei Prov.); below row: diversity of carpels in number, color, and indumentum (photoed by De-Yuan Hong from Qingyuan, Liaoning Prov. (left one) and Mt. Huanggangliang, Chifeng, Nei Mongol (middle and right ones)).

•编者按•

生物多样性事业呼唤对物种概念和物种划分标准的深度讨论

孔宏智*

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

Biodiversity undertakings call for extensive discussion on species concept and the criteria for species delimitation

Hongzhi Kong*

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

物种概念也许是这个世界上最重要、最复杂的概念了。说它重要,是因为它是划分物种的依据,而物种划分的结果直接或者间接地影响到社会的方方面面;说它复杂,是因为人们对它的讨论在过去几百年中从来就没有停止过,而且至今尚未达成共识。

近年来,随着学科的发展和社会的进步,人们对物种概念和物种划分标准的讨论进入了新的阶段。一方面,大家普遍认识到正确划分物种的必要性和迫切性,认为它是资源评估和其他工作的基础,关乎到一个国家生物多样性事业的发展。另一方面,大家都觉得中国现有的植物志书中还有很多不尽人意的地方,对许多物种的界定和描述存在错误。在这样的背景之下,一些学者(如洪德元院士、杨亲二研究员和刘建全教授)开始在不同场合对物种概念和物种划分标准发表自己的看法,并引起了大家的积极响应和高度评价。考虑到物种问题的重要性和学科发展的迫切性,《生物多样性》期刊邀请洪德元院士等多位专家通过撰写综述文章来全面阐述他们的观点,形成了“物种概念专题”。

本专题共包括7篇文章。其中,洪德元院士的《生物多样性事业需要科学、可操作的物种概念》一文是整个专题的引子与核心,也是他对自己学术观点的全面总结和系统阐述。在该文中,他首先强调了物种问题的重要性,然后对前人的物种概念进

行了归纳、总结和评述,指出了它们的贡献和不足之处;最后,他根据自己对芍药属(*Paeonia*)植物长期研究的结果,提出了一个“科学、可操作的物种概念”(洪德元, 2016)。接下来,陈家宽教授在他的《居群、物种与生物多样性》一文中指出洪先生的文章有“三个目的”、“三个贡献”和“三个启示”,并在此基础上发表了他本人对物种概念和物种划分标准的看法(陈家宽, 2016)。刘建全教授则认为前人的物种概念都只关注了物种的某些方面,类似于“盲人摸象”;科学而完整的物种概念应该是‘睁开眼睛看大象’(刘建全, 2016)。张德兴研究员进一步指出,“鉴于‘定义’实际上是一种类似协议的约定或者界定,任何定义都是一种带有局限性的概括”,人们在物种概念上难以达成共识是正常的(张德兴, 2016)。与此同时,谢平研究员对物种概念的演变历史进行了回顾,认为现有的物种概念“都揭示了物种属性的特定侧面”,“都无法令人满意”(谢平, 2016)。最后,姚一建和李熠(2016)对菌物分类学研究中常见的物种概念进行了介绍,杨亲二研究员则针对洪德元先生《关于提高物种划分合理性的意见》一文的部分观点进行了回应和评述,强调“我国植物分类学研究在一些重要发展阶段(如系统阶段和物种生物学阶段)上存在明显缺失,需要弥补”(杨亲二, 2016)。

总的来说,本专题至少有三个特点。首先,很

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

及时,具有时效性。当前,我国正处于创新驱动发展的关键时刻,分类学和生物多样性保护事业面临着重大转折,对物种概念和物种划分标准的正确认识比以前任何时候都更为迫切。如果不能正确定义和划分物种,势必会发生张冠李戴的情况:该被保护的没有得到保护,不该被保护的反而得到了保护。其次,很全面,非常有深度。本专题的内容涉及到与物种概念和物种划分标准有关的多个方面,有对历史的回顾、总结和评述,也有自己的想法。特别值得一提的是,本专题提出了至少两个新的物种概念。第三,水平高,颇具权威性。这几篇文章的作者都是分类学、生物多样性及相关领域的领军人物,长期从事与物种和物种划分有关的工作,造诣深厚且经验丰富。尤为重要的是,这些作者目前仍然活跃在科研第一线,他们提出的观点是他们对相关问题的最新认识。

本专题至少有四个方面的贡献:(1)进一步强调了物种概念和物种划分标准的重要性;(2)对已有的物种概念进行了迄今为止最为全面的梳理和点评,指出了它们的优点和缺陷;(3)剖析了物种问题本身的复杂性以及人们未能在物种概念上达成一致的原因;(4)提出了新的物种概念,为提高物种划分的合理性提供了理论指导。此外,本专题有望在三个方面起到积极作用:(1)激发大家对物种概念和物种划分标准展开进一步讨论的热情,因为真理是会越辩越明的;(2)激发大家对物种的生物学特性进行深入研究兴趣,弥补我国的植物分类学在一些重要发展阶段上的不足;(3)让政府机构和基金管理部门认识到这类研究的重要性,加大支持力度。

当然,本专题也有不足之处。

首先,文章的数量不是很多,代表性还比较有限。其他生物类群(如病毒和原生生物)和研究方向(如遗传学)的专家尚未参与讨论,其他学派(如所谓的“splitter派”)也未能发表他们的观点。

其次,对物种概念的总结和阐释还应该从发展

的眼光看问题。实际上,物种的概念和划分标准是随着人们的知识水平和对性状认识的深度而变化的。在只有肉眼、放大镜和少量标本的情况下,人们只能依据形态学性状划分物种,而且对这些性状在不同发育阶段和地理区域中是否有变异了解很少。之后,随着标本的增多和野外考察的深入,人们可以把发育、物候和地理分布等因素考虑进去,在居群层面上开展工作。再后来,随着遗传学和细胞学的兴起及相关技术的广泛应用,人们又把遗传特性和隔离机制作为划分物种的重要标准,物种的概念也因此有了新的内涵。最近二、三十年以来,随着群体层面分子系统学乃至基因组学研究的广泛开展,人们对物种概念的要求更高了,更强调其单系性。显然,物种的概念和划分标准实际上也是在不断发展的。在实际操作中,只考虑一两个标准的做法固然是不全面、不完整的,但也是可以理解的,只不过要与时俱进,要不断用新证据对已有的划分方案进行调整,保证其科学性。物种划分的结果是否科学、能否经得起历史的检验,取决于研究者掌握的资料是否足够充分、足够准确。

另外,应当把学术观点的分歧和低级错误区别开来。低级错误主要指的是名不副实、张冠李戴等命名法错误,如把同一植物不同部位或者不同发育阶段的材料描述为不同物种的做法,以及其他违反命名法规的情形。不同的学术观点则是指依据不同标准对物种进行划分时产生的差异。低级错误可以也必须通过认真的野外考察和文献考证来纠正,而学术观点的分歧是可以讨论并随着证据的增多而取得共识的。我们对物种概念和物种划分标准的讨论针对的应该是后者。

尽管如此,本专题在物种概念和物种划分标准方面做出了非常有益的探索,我们的生物多样性事业呼唤对物种概念和物种划分标准的深度讨论。

文中引用的参考文献见附录1 (<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2016291-1.pdf>)。

(责任编辑:周玉荣)

附录1 参考文献

- Chen JK (2016) Population, species and biodiversity. *Biodiversity Science*, 24, 1000–1003. (in Chinese) [陈家宽 (2016) 居群、物种与生物多样性. 生物多样性, 24, 1000–1003.]
- Hong D-Y (2016) Biodiversity pursuits need a scientific and operative species concept. *Biodiversity Science*, 24, 979–999. (in Chinese with English abstract) [洪德元 (2016) 生物多样性事业需要科学、可操作的物种概念. 生物多样性, 24, 979–999.]
- Liu JQ (2016) “The integrative species concept” and “species on the speciation way”. *Biodiversity Science*, 24, 1004–1008. (in Chinese with English abstract) [刘建全 (2016) “整合物种概念”和“分化路上的物种”. 生物多样性, 24, 1004–1008.]
- Xie P (2016) A brief review on the historical changes in the concept of species. *Biodiversity Science*, 24, 1014–1019. (in Chinese with English abstract) [谢平 (2016) 浅析物种概念的演变历史. 生物多样性, 24, 1014–1019.]
- Yang QE (2016) Comments on species-level taxonomy of plants in China. *Biodiversity Science*, 24, 1024–1030. (in Chinese with English abstract) [杨亲二 (2016) 我国植物种级水平分类学研究刍议. 生物多样性, 24, 1024–1030.]
- Yao YJ, Li Y (2016) Species concepts commonly used in fungal taxonomy. *Biodiversity Science*, 24, 1020–1023. (in Chinese with English abstract) [姚一建, 李熠 (2016) 菌物分类学研究中常见的物种概念. 生物多样性, 24, 1020–1023.]
- Zhang DX (2016) Why is it so difficult to reach a consensus in species concept? *Biodiversity Science*, 24, 1009–1013. (in Chinese with English abstract) [张德兴 (2016) 为什么在物种概念上难以达成共识? 生物多样性, 24, 1009–1013.]

•物种概念专题•

生物多样性事业需要科学、可操作的物种概念

洪德元*

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

摘要: 物种概念(species concept)是生物学家们持续关注的中心问题。物种概念决定物种划分, 而物种划分的合理性关系到生物多样性的研究、保护和可持续利用。本文把现有较流行的物种概念分为6类, 并对它们予以述评后指出: 虽然生物学物种概念、遗传学物种概念、进化物种概念、系统发生物种概念等从不同方面认识了物种的客观真实性和物种的本质, 但在实践中都难以操作。绝大多数物种是由分类学家划分的, 但目前所有的分类学物种概念都包含有不同程度的主观因素, 从而造成物种划分的人为性, 对生物多样性研究造成负面影响。因此, 生物多样性事业需要科学、可操作的物种概念。本文在吸收了生物学物种概念、遗传学物种概念、进化物种概念以及系统发生物种概念等的长处, 也分析了它们的不足和问题的基础上提出一个新的物种概念, 即形态-生物学物种概念。最后, 以芍药属(*Paeonia*)几个物种的处理为例, 说明这一新的物种概念是可操作的, 划分的物种在形态上区别分明, 易于鉴别。更重要的是, 其结果得到基于25或26个单拷贝或寡拷贝核基因DNA序列所作的系统发生分析的强有力支持。各个物种在系统发生树上形成单系和独立的谱系, 表明其间各自形成独立的基因库, 没有基因交换, 它们独立进化, 有各自的生态位和独立的分布区。因此, 利用这一新的物种概念能够达到预期目标。

关键词: 生物多样性; 物种划分; 物种概念; 生物学物种概念; 遗传学物种概念; 进化物种概念; 系统发生物种概念; 生态学物种概念; 分类学物种概念; 形态-生物学物种概念

Biodiversity pursuits need a scientific and operative species concept

De-Yuan Hong*

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

Abstract: The future of human being may rely on biodiversity, and thus depends on how to investigate, conserve, and rationally use biodiversity. Species is the basic unit of biodiversity, and therefore rational delimitation of species is one of the crucial issues for biodiversity pursuits. However, no species concept published until now is both scientific and operative. A tentative species concept is proposed here just for discussion.

Key words: biodiversity; species delimitation; species concept; biological species concept; genetic species concept; evolutionary species concept; phylogenetic species concept; ecological species concept; taxonomic species concept

生物多样性与人类息息相关。过去知道, 人类的衣食住行离不开生物, 现在更知道, 人类未来的居住环境也离不开生物多样性。人类未来生活的质量要看人类如何对待生物多样性, 那就是深入研究它、保护它、可持续地利用它。

生物多样性由3个层次组成, 即生态系统多样性、物种多样性和遗传多样性。其中物种起着承上

启下的作用, 向上组成生态系统, 向下是遗传多样性的载体。如果对物种多样性认识不到位就不可能真正认识生物多样性, 深入研究、有效保护和可持续利用就很可能是一句空话。

我数十年的研究工作都涉及物种多样性: 编写植物志, 作分类修订, 写类群专著, 主持有关生物多样性项目。因此我深深认识到, 物种的合理划分

收稿日期: 2016-07-22; 接受日期: 2016-08-25

基金项目: 国家自然科学基金(30930010)

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

对于正确认识生物多样性和编撰植物志的水平和质量是何等重要,以及物种划分的偏差对生物多样性认识造成了多大的误导。物种划分问题在国际上有以《苏联植物志》(*Flora USSR*)为代表的苏联学派和以《欧洲植物志》(*Flora Europaea*)为代表的欧美学派,他们划分物种的结果有很大差别。中国这方面的问題更加突出。《中国植物志》和*Flora of China* 的完成,在得到国际上赞扬的同时,却也很有一些外国学者认为中国的某些植物分类学家是“分裂派”(splitters),意指有乱造“新种”之嫌。在国内,也有不少人在肯定“两志”重大贡献的同时,抱怨许多类群的检索表没法使用(检索表是否好用是鉴别物种划分是否自然的试金石)。一些植物类群的物种数目在不同的分类处理中差异巨大。这种状况不仅损害生物多样性研究、保护和可持续利用的效果,也影响生物多样性评估和地区之间比较的科学性。因此,合理划分物种,作出可检验和实用的分类处理是我追求的目标。本文集我一辈子努力实践和读书结果,提出一个新的物种概念,供大家讨论。

本文选择用中文发表,是想先让国内的同事们对新提的物种概念加以讨论。文中凡我点评的物种概念都引出了原文并作了翻译,是考虑到过去国内很少讨论物种概念问题,许多有关译文不够准确,甚至很不准确。希望今后有更多的学者参与物种概念的讨论。

1 物种问题的重要性

1.1 物种问题在学术上的地位

物种问题持续成为生物学家和哲学家关注的中心(Mishler & Brandon, 1987)。著名植物学家Davis和Heywood (1963)在他们的名著*Principles of Angiosperm Taxonomy*中说:“物种不管从哪方面看都是分类学的基本单元”。

两部划时代的生物学著作都以“物种”(species)作标题。瑞典人林奈(1753)的《植物种志》(*Species Plantarum*)标志着现代生物学的诞生。英国人达尔文(1859)的《物种起源》(*The Origin of Species*)更是为人类开创了进化论时代。由此可见,物种问题一直是生物学中的一个重点话题。

Simpson (1951)明确提出物种是进化的基本单位(a basic unit in evolution)。

1.2 物种划分在生物多样性研究中的地位

物种是生物多样性的基本单元,保护国际(Conservation International)确定的世界上34个生物多样性热点地区就是以物种数目和特有物种数目为依据的;一个国家或地区生物多样性的丰富度和规模亦是以物种数目衡量的。如果没有一个客观的、可操作的物种概念,物种划分各行其是,那么生物多样性评估、地区之间的比较、热点地区的确定就难有客观性、合理性。

生物多样性保护是人类的伟大事业。完成这件大事首先要通过深入研究来确定保护对象,也即保护单元。下面我们以牡丹为例,说明只有科学地确定保护单元,生物多样性保护才能达到预期效果。

黄牡丹(*Paeonia delavayi* Franch. var. *lutea* (Franch.) Finet et Gagnep.)是《中国植物红皮书》(傅立国和金鉴明,1992)收录的354个保护单元中的一个。书中描述黄牡丹花黄色,分布于云南中部、西北部和西南部,四川西南部的木里等县,以及西藏东南部的波密、林芝、工布江达和隆子(图1),相当广布。但书中所谓的“黄牡丹”其实是滇牡丹复合群(*Paeonia delavayi* Franch. complex)中的黄花类型。这一复合群的花色极其多变,从深紫色、红色、橙色、黄色、黄中带紫或橙色斑块,直至白色,甚至在同一居群^①中都可以看到这种花色变异,只不过黄色是其中最常见的一种花色。因此,以花色划分物种和变种都是不科学的(Hong et al, 1998)。事实上,西藏东南部的“黄牡丹”(当地称大花黄牡丹)与其他广大地区的“黄牡丹”区别分明。它虽然也是花黄色,但它的根像灌木,茎丛生(图2),心皮单一,蒴果大而长,而其他地区的“黄牡丹”根白薯状,茎散生(图2),心皮2-5,果小。因此,它们是两个独立的物种,即大花黄牡丹(*Paeonia ludlowii*)和滇牡丹(*P. delavayi*)(详见下文案例5)。滇牡丹由于具有块根、地下走茎、散生的习性以及相当广泛的分布,并不是濒危物种;而大花黄牡丹丛生习性,全靠种子繁殖,更由于它局部分布,仅有5个居群,才是真正的濒危物种,但被红皮书掩埋在并不濒危的“黄牡丹”中。由于乱采滥挖(见图3)和建设林芝机场(在米林),其有限的居群遭受到近乎毁灭性的破坏。而这

^① population 一词的中文翻译除人口外还有4种:群体(主要用于遗传学和进化研究)、居群(主要用于分类学和进化研究)、种群(主要用于生态学)和族群(台湾学者)。

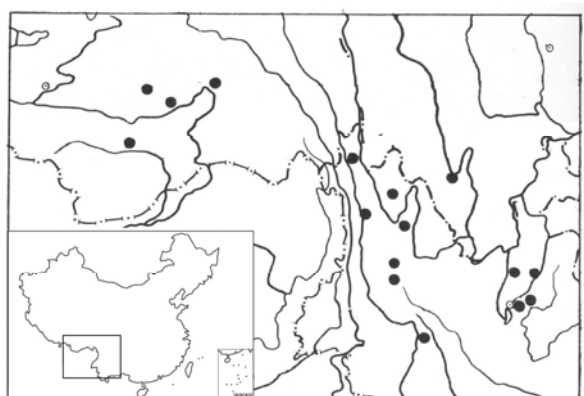


图1 所谓的“黄牡丹”的地理分布(引自傅立国和金鉴明, 1992)。东自云南东北部, 西至西藏米林和隆子。

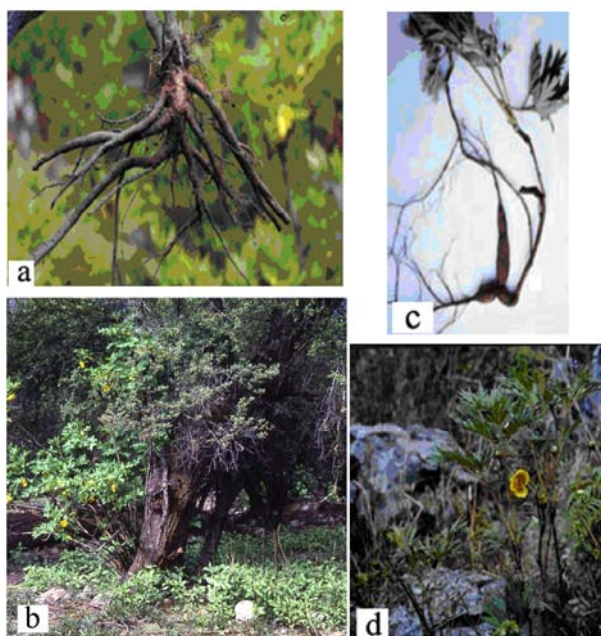


图2 西藏东南部的“黄牡丹”(大花黄牡丹) (a, b)和其他地区的“黄牡丹”(滇牡丹) (c, d)。显示两者地下部分和习性的巨大差异(洪德元摄)。

种牡丹已于1936年被英国采集家引至英国, 在辉煌的伦敦自然博物馆大门两侧花坛里健壮生长(图4)。如再不采取有效的保护措施, 很有可能重演麋鹿(*Elaphurus davidianus*)重引入那使中国人尴尬的一幕。

此案例的教训很深刻: 保护单元的误定会错把普通物种作为濒危物种来保护, 劳而无功; 而真正的濒危物种却被淹没, 惨遭破坏! 可见, 科学、合理的物种划分, 保证保护单元确定的科学性是何等重要!



图3 西藏东南部的“黄牡丹”[其实是大花黄牡丹*Paeonia ludlowii* (Stern & G. Taylor) D. Y. Hong]的遭遇(洪德元摄自西藏米林)



图4 伦敦自然博物馆大门两侧花坛中的大花黄牡丹*Paeonia ludlowii* (Stern & G. Taylor) D. Y. Hong (王强博士摄)

2 对现有较流行的物种概念的分析

2.1 现有物种概念状况

Mayden (1997)列举了22个物种概念, 5年后他增加为24个(Mayden, 2002); Wilkins (2006, 2009)列举了26个(表1); 我国学者周长发和杨光(2011)列出了68个。

2.2 现有物种概念归类

Wilkins (2006)把所有物种概念归为7类: (1)无性繁殖物种概念; (2)生物学物种概念; (3)生态学物种概念; (4)进化物种概念; (5)遗传学物种概念; (6)形态学物种概念; (7)分类学物种概念。

但是我认为归成以下6类更合适, 即: (1)强调生殖隔离的物种概念, 包括生物学物种概念、内聚物种概念、识别物种概念、生殖竞争物种概念、无维物种概念等; (2)强调基因差异的物种概念, 包括

表1 Wilkins (2006, 2009)列举的26个物种概念

| 物种概念 | Species concept |
|------|--|
| 1 | 无性繁殖物种 Agamospecies |
| 2 | 自衍征物种 Autapomorphic species |
| 3 | 生物学物种 Biospecies |
| 4 | 支序物种 Cladospecies |
| 5 | 内聚物种 Cohesion species |
| 6 | 掠夺物种 Compilospecies |
| 7 | 复合物种 Composite species |
| 8 | 生态学物种 Ecospecies |
| 9 | 进化物种 Evolutionary species |
| 10 | 进化显著单元 Evolutionary significant unit |
| 11 | 血缘和谐物种 Genealogical concordance species |
| 12 | 基因物种 Genic species |
| 13 | 遗传学物种 Genetic species |
| 14 | 基因型簇 Genotypic cluster |
| 15 | 亨氏物种 Hennigian species |
| 16 | 节点间物种 Internodal species |
| 17 | 涵盖范围最小分类单元 Least inclusive taxonomic unit (LITUS) |
| 18 | 形态学物种 Morphospecies |
| 19 | 无维物种 Non-dimensional species |
| 20 | 假物种 Nothospecies |
| 21 | 系统发生分类群物种 Phylogenetic taxon species |
| 22 | 表征物种 Phenospecies |
| 23 | 识别物种 Recognition species |
| 24 | 生殖竞争物种 Reproductive competition species |
| 25 | 接替物种 Successional (successive) species |
| 26 | 分类学物种 Taxonomic species |

遗传学物种概念、基因物种概念和基因型簇物种概念等；(3)强调进化的物种概念，包括进化物种概念、进化显著单元、接替物种概念等；(4)强调系统发生或支序分类理论的物种概念，包括系统发生物种概念、谱系物种概念、支序物种概念、亨氏物种概念、节点间物种概念、自衍征物种概念、涵盖范围最小分类单元等；(5)强调生态的物种概念，其代表就是生态学物种概念；(6)强调外部形态的物种概念，包括形态学物种概念、分类学物种概念、形态-地理学物种概念、表征物种概念等。

2.3 对现有较流行的物种概念的述评

2.3.1 强调生殖隔离的物种概念

这类物种概念最具代表性的是生物学物种概念(biological species concept)。它由Dobzhansky于1935年提出，经多次修改，1977年在他离世两年后由他和他的同事共同发表了最后版本(Dobzhansky et al, 1977): “在有性生殖的生物中，物种可定义为

孟德尔居群或孟德尔居群的集合体，它们之间的基因交换因有生殖隔离机制而受限或受阻”(In sexually reproducing organisms species can be defined as Mendelian populations, or arrays of Mendelian populations, between which the gene exchange is limited or prevented by reproductive isolating mechanisms.)。

生物学物种概念以Mayr (1942)的版本最为流行: “物种是一群实际上或潜在地异交繁育的自然居群，与其他这样的居群存在生殖隔离”(Species are groups of actually or potentially interbreeding natural populations, which are reproductively isolated from other such groups.)。有两个例子最能解释生物学物种概念的内涵。其一，马和驴能杂交，但产生的杂种骡是没有生育能力的，因此马和驴之间存在生殖隔离，故它们是两个物种。其二，鹅掌楸(*Liriodendron chinense* (Hemsl.) Sarg.)分布于中国东部和越南北部，北美鹅掌楸(*L. tulipifera* L.)分布于美国东南部，两者不仅跨太平洋间断分布，而且形态上也有明显区别，一直被认为是两个物种，但杂交试验表明，它们的后代不仅能育，而且生长强壮，说明两者之间不存在生殖隔离。按照生物学物种概念，它们应是一个物种。

Bock (1986, 2004)提出了最新的生物学物种概念: “物种是一群实际或潜在异交繁育的居群，它们在自然界中与其他这样的群存在遗传隔离”(A species is a group of actually or potentially interbreeding populations which are genetically isolated in nature from other such groups.)。对于这一物种概念，我有两点看法: (1)它把生物学物种概念和遗传学物种概念融合在一起，只是把Mayr (1942)的“reproductively”换成了“genetically”。我赞成这一改换，“遗传隔离”比“生殖隔离”涵义更宽，更有生物学意义；(2)既然强调“在自然界”，那么如何知道居群之间是具有潜在的异交繁育能力，还是生殖隔离的？

识别物种概念(recognition species concept)的代表人物是Paterson (1985, 1992)，他认为: “因此，我们可以把物种看成是涵盖所有共享一个受精系统的双亲个体的居群”(We can, therefore, regard as a species that the most inclusive population of individual biparent organisms which share a common fertilization system.)。

总之，这一类物种概念强调的是物种内所有成

员共享一个基因库, 可进行基因交换, 但这个基因库对每个物种来说是独有的, 与别的物种没有基因交换。这是物种形成、生物多样性分化的关键步骤。这类物种概念的提出在理解物种本质、物种形成和生物多样性形成机制上是一大进步, 因此是至今最广泛接受但同时也是受到最多批评的物种概念。周长发和杨光(2011)列举了多达20条批评意见。就连Mayr本人也认识到应用生物学物种概念的难点多达6个(Mayr, 1992)。van Valen (1992)更是直截了当地说, Mayr的概念美其名曰“生物学物种概念”, 其实应该称之为“生殖物种概念”(reproductive species concept)。

对这类物种概念我仅简述5点: (1)只适用于两性生殖的生物。(2)往往难于操作。例如, 对于植物界的松柏类和动物界的龟鳖类等, 实验者能等着看到其 F_1 的后代活得怎样、是否能育吗? 对海洋中的鲸类能做杂交实验吗? (3)造成生殖隔离的原因复杂, 有的物种之间仅由1个基因决定是否存在生殖隔离。(4)生殖隔离也有程度问题, 绝不是“是”与“否”、“0”与“100”这么简单(Ge & Hong, 1994)。Mishler和Donoghue (1982)也指出了这一问题。(5)生殖隔离不是物种本质的全部, 有些其他方面明显不同、且广为承认的物种却无生殖隔离, 在禾本科小麦族和兰科中均存在这种情况。

2.3.2 强调基因差异的物种概念

包括遗传学物种概念、基因物种概念、基因差异物种概念和基因型簇物种概念, 这里介绍前两个。

(1)遗传学物种概念(genetic species concept)。首先由Simpson (1943)提出: “遗传学物种是这样一群生物个体, 它们在自然界中的组成和所处状况决定它们中任何一个个体的遗传性状都有可能(但不一定)传递给其他任何一个个体的后代”(A genetic species is a group of organisms so constituted and so situated in nature that a hereditary character of any one of these organisms may be (possibly, but not necessarily) transmitted to a descendant of any other.)。有些学者提出的遗传学物种概念则几乎是生物学物种概念的翻版, 如Baker和Bradley (2006): “遗传学物种是一群遗传上相融、互交繁育的自然居群, 它们与其他这样的群在遗传上隔离”(A genetic species is a group of genetically compatible interbreeding natural populations that is genetically isolated from

other such groups.)。

(2)基因物种概念(genic species concept)。由中国学者吴仲义首次提出(Wu, 2001): “物种是适应上已经分化的类群, 即使接触也不能通过直接交换或经由中间的杂种居群共享控制这些适应性状的基因。这些类群在基因组别的位置上可能已经分化, 也可能还没有分化”(Species are groups that are differentially adapted and, upon contact, are not able to share genes controlling these adaptive characters, by direct exchange or through intermediate hybrid populations. These groups may or may not be differentiated elsewhere in the genome.)。

遗传学物种概念本质上与生物学物种概念没有显著区别, 而吴仲义的基因物种概念强调适应性基因群。它们从基因和基因组角度丰富了生物学物种概念, 但有同样的问题: 适应上分化到何种程度才是不同物种? 如何快速鉴定“控制这些适应性状的基因”(genes controlling these adaptive characters)? 目前恐怕还只能在个别生物中才有可能实现。总的看来, 基因物种概念也不比生物学物种概念更容易操作。

2.3.3 强调进化的物种概念

有3个物种概念可归入这一类: 进化物种概念(evolutionary species concept)、接替物种概念(successive species concept)和时间物种概念(chronospecies or chronological species concept)。这里介绍前两个。

(1)进化物种概念。这一概念首次由Simpson (1951)不明确地提出, 而于1961年(Simpson, 1961)正式提出: “进化物种是一个谱系(居群的祖-裔序列), 与其他谱系分别进化, 而且有独自的进化作用和趋势”(An evolutionary species is a lineage (an ancestral-descendent sequence of populations) evolving separately from others and with its own unitary evolutionary role and tendencies.)。Wiley (1992)作了修正: “物种是由祖-裔生物居群组成的单个谱系, 它与其他这样的谱系保持独立, 并有自身的进化趋势和历史命运”(A species is a single lineage of ancestral descendent populations of organisms which maintains its identity from other such lineages and which has its own evolutionary tendencies and historical fate.)。Grant (1971)也认为进化物种是一个居群系统, 具4

个特点: (a)是一个谱系, 即居群在时空上的祖-裔顺序; (b)与其他谱系分别进化; (c)有独有的进化作用, 即占据适合自己的生态位; (d)有自身的进化趋势, 在历史进程中会发生进化作用的变化。

(2) 接替物种概念(successive/successional species)。这是由Simpson (1961)首先提出的, 即一个谱系中时间短暂的一段。古生物学物种概念(paleo-species concept)也是由Simpson同年提出: “古生物学物种即单个谱系中短暂接替的物种”(palaeospecies: temporally successive species in a single lineage)。Wilkins (2006)给出了他自己的版本: “人为划分的形态类型向前进化的阶段, 主要体现在古生物记录中”(Arbitrary anagenetic stages in morphological forms, mainly in the paleontological record.)。可见, 接替物种概念和古生物学物种概念实质上是统一的。

这些物种概念强调物种是一个谱系, 在进化上具独立性, 这在理论上有助于更全面地认识物种。但如何确定谱系的组成和边界, 他们没有具体说明, 如何划分物种也没有给分类学家提供指导或参考意见。

2.3.4 强调系统发生或支序分类理论的物种概念

这一类物种概念很庞杂, 至少包括8个, 这里仅评述较流行的3个。

(1) 系统发生物种概念(phylogenetic species concept)。常被引用的版本是Cracraft (1983)提出的, “物种是可鉴别的最小生物个体群, 群内存在祖-裔传承关系”(A species is the smallest diagnosable cluster of individual organisms within which there is a parental pattern of ancestry and descent.)。Mishler和Brandon (1987) 提出: “物种是分类中识别出的涵盖范围最小的分类群, 归入其中的是有单系证据(即通常但不限于存在共有衍征)的生物个体……”(A species is the least inclusive taxon recognized in a classification, into which organisms are grouped because of evidence of monophyly (usually, but not restricted to, the presence of synapomorphies), …。

(2) 支序物种概念(cladistic species concept) = 亨氏物种概念(Hennigian species concept)。Ridley (1989)解释Hennig 1966年的支序物种概念是: “物种是两次物种形成事件中间, 或一次物种形成事件和一次物种灭绝事件之间, 或由一次物种形成事件传

下来的那一群生物”(A species is then that set of organisms between two speciation events, or between one speciation event and one extinction event, or that are descended from a speciation event.)。Ridley本人则把这一物种概念缩简为: “支序物种是两次物种形成事件之间的生物个体群……”(a cladistic species is the set of organisms between two speciation events… (Ridley, 1989)。

(3) 节点间物种概念(internodal species concept)。由Kornet (1993)提出: “亲缘网络中两次永久分裂事件之间或一次永久分裂事件和一次灭绝事件之间的那部分个体因为是共同成员而同属一个物种”(Individual organisms are conspecific in virtue of their common membership of a part of genealogical network between two permanent splitting events or between a permanent splitting event and an extinction event.)。

系统发生和支序理论物种概念的流行程度仅次于生物学物种概念。它们的最大特点是强调单系、共有衍征、祖-裔谱系关系和物种形成的节点事件, 对于认识系统发生、进化和物种形成以及物种的本质都很有积极作用。系统发生物种概念是除分类学物种概念以外最接近实际运用的。Mishler和Brandon (1987)说他们讨论物种问题的目的是为系统学的基本单元寻找一个有实用价值的定义, 提出最理想的、普适的分类, 并反映当前关于进化过程的知识。他们用共有衍征来确定单系无疑是一大进步。但遗憾的是, 他们未提确定物种一级的单系应该用多少个共有衍征, 1个, 2个, 还是更多? 我认为仅用1个共有衍征确定的单系很可能是生态型(ecotype)或亚种, 甚至是1个基因型, 但不太可能是物种。他们还提到, 确定单系“通常但不限于共有衍征”。那么, 如果不用共有衍征, 又如何来确定单系呢?

2.3.5 强调生态的物种概念

其代表就是生态学物种概念(ecological species concept), 首先由van Valen (1976)提出: “物种是一个或一组亲缘紧密的谱系, 与其分布范围内的任何其他谱系都在各自占据的适应带上有微小差异, 而与分布范围外的所有谱系都是分别进化的”(A species is a lineage (or a closely related set of lineages) which occupies an adaptive zone minimally different

from that of any other lineage in its range and which evolves separately from all lineages outside its range.)。这一概念涉及谱系、适应带(adaptive zone)、分布范围、分别进化等,强调分布范围内不同谱系之间在适应带方面有微小差异,但内容抽象。谱系如何限定?如何确定“微小差异”?如何知道“分别进化”?这一物种概念除了让人认识到同一分布范围内的物种有生态位(niche)分化外,对物种的认识和划分并无实质贡献。而且“谱系”和“亲缘紧密的谱系”是不能等同的,这一提法与进化物种概念和系统发生物种概念并不吻合。谱系之间即使亲缘关系紧密也是没有基因交流的,应属于不同的物种。

2.3.6 强调形态的物种概念

包括形态学物种概念(morphological species concept)、分类学物种概念(taxonomic species concept)、形态-地理学物种概念(morpho-geographical species concept)、表征物种概念(phenetic species concept)等。Simpson (1943)把形态学物种概念和分类学物种概念分开(见后文),但Davis和Heywood (1963)认为应把涉及形态的物种概念统归于分类学物种概念之下,因为它们都为分类学家所用。已有很多学者提出了分类学物种概念,这里仅介绍几个比较流行的。

林奈(1758)认为:“物种是一群有着相同或相似形态性状的个体或居群”(A species is a group of individuals or populations with the same or similar morphological characters.) (Mayr, 1942)。尽管林奈划分的物种大多被后来人承认为自然的,称为“林奈种”,但不是所有后来人都能分清什么算“相同”,什么算“相似”,所以林奈的概念模糊了物种、亚种和属之间的界限(Mayr, 1942)。

达尔文为了证明物种是进化的产物,不强调物种和变种之间的界限,反而强调两者之间的过渡。所以他说:“物种是由有能力的系统学家(更确切地说是那个类群的专家)认定的系统学的一个单元”(A species is a systematic unit which is considered a species by a competent systematist (preferably a specialist of the group).)。又说:“在决定一个生物类型究竟应定为物种还是变种时,似应依从判断力强、经验丰富的博物学家的意见”(In determining whether a form should be ranked as a species or a variety, the opinion of naturalists having sound judgment and

wide experience seems the only guide to follow.)。很遗憾,伟大的达尔文为分类学物种概念附上了人为成分,这对后人有很大影响。

Du Rietz (1930)把物种定义为“所谓物种就是在一系列生物型上间断分明而彼此永久分开的最小自然居群”(The smallest natural populations permanently separated from each other by a distinct discontinuity in the series of biotypes, are called species.)。他接着补充说:“因此物种是一个居群,它或者由一个严格的无性而有生命力的生物型组成,或由一群实际上不可分辨的、严格的无性而有生命力的生物型组成,或由许多有性生殖的、形成异交群^①的生物型组成,而异交群之间因完全或接近完全的性隔离或因相对小的过渡居群而分开”(A species thus is a population consisting either of one strictly asexual and vital biotype, or of a group of practically undistinguishable, strictly asexual and vital biotypes, or of many sexually propagating biotypes forming a syngameon^① separated from all other by more or less complete sexual isolation or by comparatively small transitional populations.)。就我所知,在物种概念中出现“明显不连续”(distinct discontinuity)这一字眼还是第一次,这是向科学的物种概念走近了一步,但如何精准掌握“在一系列生物型上间断分明”(a distinct discontinuity in the series of biotypes)?多少个“生物型”(biotypes)?恐怕生物学家不会有统一意见。他自己补充说“一个”、“一群”,或“许多”。但即便这样,分类学家仍然不能精确地掌握,而且他的补充使他的定义更加抽象,如何准确理解他的“完全或接近完全的有性隔离”(more or less complete sexual isolation)和“比较小的过渡居群”(comparatively small transitional populations)?

瑞典人Hedberg (1958)赞同Stebbins (1950)的见解,即在有性生殖的生物中划分物种的标准是“不同物种的成员之间没有或罕有基因交换”(absence or rarity of gene interchange between members of different species)。Hedberg意识到直接得到这样的信息常常是不可能的,用实验的方法则又费时、费力、费钱,因而不是可以普遍进行的。于是他以间接的办法,即用形态性状变异的不连续性来代之。他在

^① syngameon (异交群) = intercrossing population

处理东非高山植物的替代现象时采用的办法就是(Hedberg, 1958):“当两个这样的居群仅在一个性状上呈现完全不连续变异时(常伴有其他性状上的部分不连续),就把它区分为亚种,而当它们之间的不连续变异表现在两个或多个独立性状上时,就一律把它们分为不同的物种”(When two such populations display completely discontinuous variation in one character only (frequently supported by partial discontinuities in other characters) I have treated them as subspecifically distinct, whereas they are as a rule classified as different species if discontinuous variation occurs in two or more independent features.)。这是我认为迄今为止最客观、最可操作的划分物种的标准。但非常遗憾的是,仅仅5年后就被两位权威学者Davis和Heywood (1963)批评“过分简单”:“作为例外,人们可以用外部形态的单个差异,如果它总是与互交不育相伴——常因染色体数目的不同所致……”(As an exception one might allow a single difference in external morphology if it were constantly associated with a high degree of intersterility—often associated with a difference in chromosome number……)^①。

Davis和Heywood (1963)的*Principles of Angiosperm Taxonomy*是一本很有影响的书,对被子植物分类学原理作了详尽的阐述,也花了大量笔墨讨论物种概念。他们也提出了自己的物种概念:“可把物种看成是形态上可界定的单元,由被假定通常异交繁育的个体群(居群)组成,是一个或多个基因库的容器和表现”(In summary we may regard species as morphologically definable units, made up of groups of individuals (populations), which it is assumed are usually interbreeding, the containers and expression of one or more gene pools.)。这一物种概念认为物种是形态上“可界定的”,但未说明如何界定,被界定的物种是否异交繁育还需“假定”。一个物种能有多个基因库吗?这与生物学物种概念和遗传学物种概念相悖。

Davis和Heywood (1963)赞赏Du Rietz (1930)的

概念中提出“间断性”(discontinuity)一词,也认为“分类学家在划分物种时依据居群在形态上是否显示出变异的间断作出决定”(They (指taxonomists) base their decision about specific delimitation on the presence or absence of morphological breaks in the variation shown by these populations.)。但是他们又接着说:“居群的范围是根据样本的分布判断的(也由其他深入研究过的案例外推);所要求的形态间断的明显程度也必须依据每个场合的具体情况作出判断”(The limit of the populations is judged on the basis of the distribution of the samples (and by extrapolation from other well-studied situations); the degree of distinctness of the morphological discontinuity required has to be judged on its merits for each case.)。在他们看来,物种划分离不开判断。

Cronquist (1978)的物种概念是:“物种是一致地和持续地区别分明、可用常规手段鉴别的最小类群”(Species are the smallest group that are consistently and persistently distinct, and distinguishable by ordinary means.)。但他本人也说过,植物中物种划分的争论多数来自于这样的疑问:什么样的“一致”(consistent)才算“一致”?什么样的“持续”(persistent)才叫“持续”?什么是“常规手段”?因此他的物种概念仍然没有避开主观因素。

2.3.7 其他领域的物种概念

动物学家和古生物学家们又如何看待物种概念呢?动物分类学家Blackwelder (1967)对物种的定义是:“物种是被特定的分类学家认为是或会认为是同一类成员的所有标本,这或者依据显示的证据,或者设想它们与其后代或数代之内的遗传上的亲族一样”(…a species consists of all the specimens which are, or would be, considered by a particular taxonomist to be member of a single kind as shown by the evidence or the assumption that they are alike as their offspring or their hereditary relatives within a few generations.)。这一定义含有“特定的分类学家”、“认为”、“设想”等主观词语,于是被周长发和杨光(2011)正确地归入人为物种概念之列。

我国著名昆虫学家陈世骧(1978)的物种概念是:“物种是繁殖单元,由连续又间断的居群组成;物种是进化单元,是生物系统线上的基本环节,是分类的基本单元”。陈先生的物种概念中提到3个单

^① Davis和Heywood所说的是生物学物种概念的极端观点,其代表人物是Löve夫妇,他们(Löve & Löve, 1961)主张把染色体数目不同的生物类型都分成不同的物种,因为它们之间存在生殖隔离。这也就是van Valen (1992)把生物学物种概念贬为生殖物种概念的原因。

元, 理论上是对的, 但是过于抽象。分类学家能拿这一概念划分出实在而自然的物种吗?

古动物学家Simpson (1943)把形态学物种概念和分类学物种概念分得很清楚。他认为前者很接近遗传学物种概念, 是客观的, 但两者都是不适用的。他说(Simpson, 1943): “分类学物种是一个主观概念”(The taxonomic species is a subjective concept.)。他还说: “分类学物种是根据抽出来的一批标本就形态学物种的最有可能的性状和范围所作的一种判断”(a taxonomic species is an inference as to the most probable characters and limits of the morphological species from which a given series of specimens has been drawn.)。带有“判断”的概念至少是不够科学的。

2.3.8 小结

总结以上的介绍和评述, 除Hedberg (1958)采用的方法外, 所有其他的分类学物种概念, 不管是植物学家提出的还是动物学家提出的, 都带有人为因素。以至于Davis和Heywood (1963)说: “分类学的双重性质: 科学和艺术交汇的场所”(ambivalent nature of taxonomy: a meeting ground of Science and Art.)。对此我很不认同。理由将在讨论部分回答。

现有较流行的物种概念给我这样的印象: 前3类的关系密不可分, 它们清楚地阐述了物种的基本性质: 物种是客观存在的; 物种的所有成员共享一个基因库, 互换基因; 物种之间由于生殖隔离或遗传隔离的存在彼此不能进行基因互换, 因而独立进化。这在理论上基本回答了物种问题, 但是若按这些物种概念确定一个物种则必须进行实验, 而且在许多情况下必须进行长时间的实验, 甚至有不可能进行的实验。就是说, 这3类物种概念从理论上看起来很好, 但实际上难以操作。系统发生物种概念强调物种是单系, 并用共有衍征来认定单系。我很赞同这一点, 它体现了理论的发展, 又有可操作的方法, 但是过于简单, 既没有指出划分物种所需共有衍征的数目, 也没有提及数量性状。因此要使这一概念付诸实施也还是困难的。生态学物种概念过于抽象, 不过有一点可取, 那就是认识到物种在进化过程中占据独有的生态位。最后, 我很遗憾地说, 绝大多数物种是由分类学家划分的, 划分物种也是分类学家最大的责任, 但是除Hedberg (1958)的方法以外, 分类学物种概念全都含有人为因素。Hedberg (1958)

划分物种的原则是分类学的一大进步, 但他并未作为物种概念发表, 而且其陈述被Davis和Heywood (1963)认为“过于简单”。因此, 至今还没有一个既科学又可操作的物种概念。

3 形态-生物学物种概念及其案例

物种问题是生物学家共同关注的焦点问题之一, 而物种概念和物种划分关乎生物多样性的研究、有效保护和可持续利用。因此, 生物学的发展和生物多样性事业需要科学、可操作的物种概念。新的物种概念应该既反映物种的本质, 又可操作, 使分类学家划分的物种不仅在形态上区别分明, 易于鉴别, 而且能够反映物种的下述属性: (1)物种内的所有成员共享一个基因库, 个体间和居群间存在基因流, 而物种之间由于隔离(也包括地理隔离和生态隔离)不发生基因交换; (2)一个独立的谱系, 与别的谱系分别进化; (3)形成有两个或多个共有衍征的最小的单系群; (4)与别的物种在生态位上有分化; (5)有独立的地理分布。只有达到了这些标准, 才能经得起分子和/或基因组系统发生分析的考验。这里我提出一个新的物种概念迎接需求的挑战, 供讨论。

形态-生物学物种概念: 物种是由一个或多个自然居群组成的生物类群, 种内呈现形态性状的多态性和变异的连续性, 而种间则有两个或多个独立的形态性状显现变异的间断或统计上的间断。

下面我们用5个案例来展示这一物种概念的科学性和可操作性。

案例 1: 北美西部 *Paeonia californica* 和 *P. brownii* 分与合的故事。

对 *Paeonia californica* 曾有4种处理: (1)作独立的物种, 即 *Paeonia californica* Nutt. ex Torr. & A. Gray (1838); (2)作 *P. brownii* 的异名(Brewer & Watson, 1876; Jepson, 1909; Munz, 1935); (3)作 *P. brownii* 的变种, 即 *P. brownii* var. *californica* (Nutt. ex Torr. & A. Gray) Lynch (1890); (4)作 *P. brownii* 的亚种, 即 *P. brownii* subsp. *californica* (Nutt. ex Torr. & A. Gray) J. J. Halda (1997); Halda (2004)。这4种处理中究竟哪一种自然的?

由图5-10可以看出, *Paeonia californica* 和 *P. brownii* 之间至少有3个形态性状(下部叶一回三出 vs. 二回三出、花瓣长于萼片 vs. 短于萼片、下部叶



图5 北美西部两种芍药的形态比较(Hong, 2010)。左图: *Paeonia californica*, 茎下部叶一回三出, 花瓣长于萼片; 右图: *P. brownii*, 茎下部叶二回三出, 花瓣短于萼片。

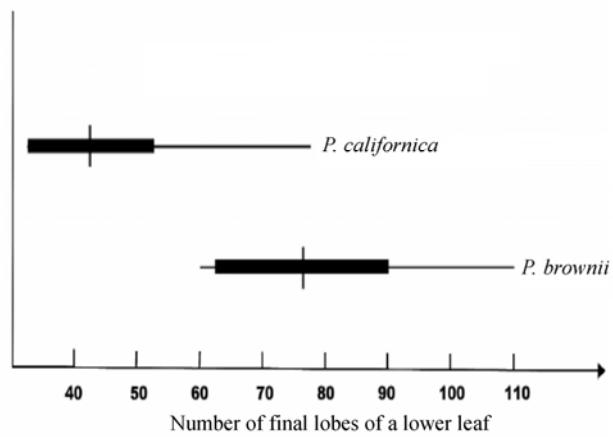


图6 北美西部两种芍药茎下部叶末级裂片数目的标准差 (standard deviation)分析(Hong, 2010)

末级裂片数目和心皮数目2 vs. 4)呈现不连续变异, 且有独立的分布区(图9), 因此它们是两个物种。基于25个单拷贝或寡拷贝核基因DNA序列的系统发生分析结果以100%的支持率支持它们是两个独立

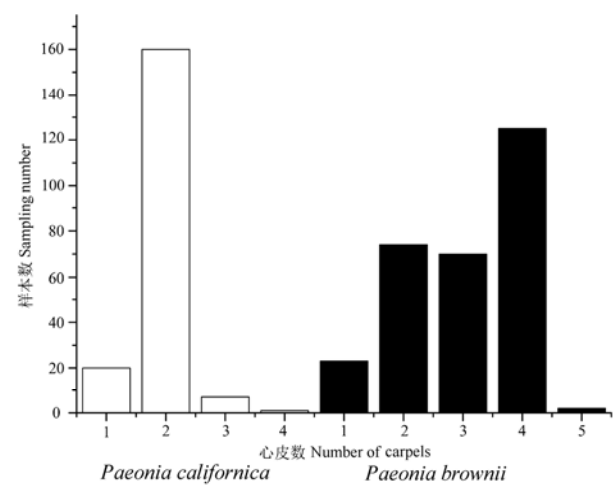


图7 北美西部两种芍药心皮数目柱状图(依据A, BM, CAS, K, MO, PE和US的标本)

的谱系, 各自成单系(图10)。
案例2: *Paeonia intermedia* C. A. Mey. (块根芍

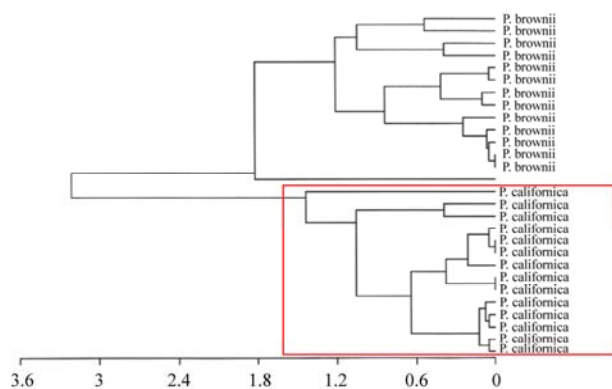
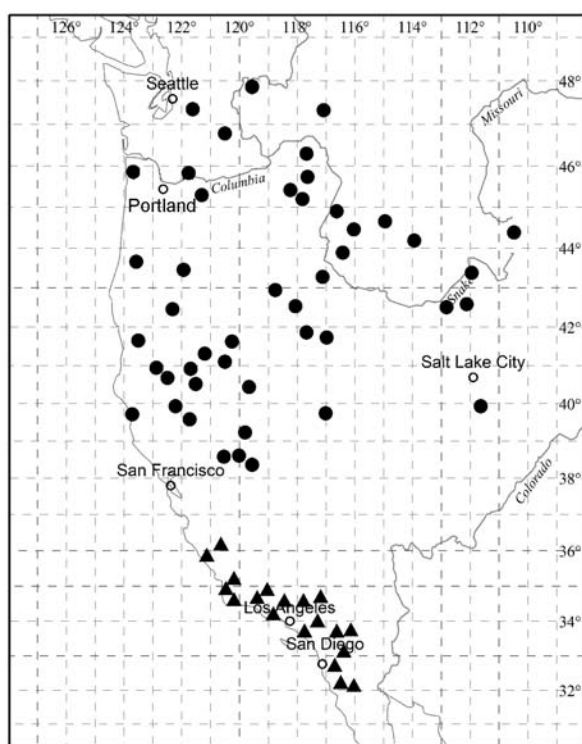


图8 北美西部两种芍药形态性状的聚类分析(Hong, 2010)

图9 北美西部两种芍药的地理分布。▲ *Paeonia californica*; ● *P. brownii*。

药, 产中亚)的故事。

块根芍药(*Paeonia intermedia* C. A. Mey.)于1830年发表后, 亦曾有4种不同的分类处理: (1)作独立的物种, 即*Paeonia intermedia* C. A. Mey. (1830); (2)作亚种, 即*P. anomala* L. subsp. *intermedia* (C. A. Mey.) Trautv. (1904); (3)作变种, 即*P. anomala* L. var. *intermedia* (C. A. Mey.) B. Fedtsch. (1905); Pan (1979); (4)作变型, 即*P. anomala* L. var. *hybrida* Pall. f. *intermedia* (C. A.

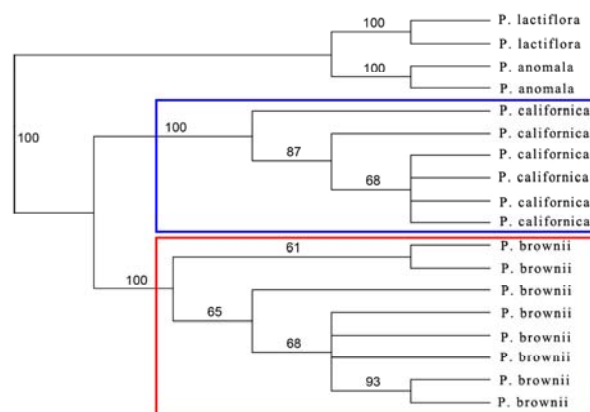


图10 北美西部两种芍药基于25个单拷贝或寡拷贝基因DNA序列的系统发生分析(周世良等, 未发表)

Mey.) Trautv. (1860)。这4种处理中哪一种是科学的呢?

Paeonia intermedia C. A. Mey.与*P. anomala* L.在叶片和体态上不易区分, 仅知道前者的根像白薯, 而后者的根呈胡萝卜状, 但在标本馆里难见带根的标本, 因而对这两个类群在形态上的关系并未澄清, 于是造成: (1)不同作者对*P. intermedia*作了4种不同的处理; (2)标本馆中的标本鉴定常张冠李戴。

由图11-14可以看出, *Paeonia intermedia*与*P. anomala*之间至少有两个形态性状呈现不连续变异, 各为单系, 即使偶尔杂交, 然杂种不育。它们各有独立的分布区(Hong, 2010), 即使有部分重叠, 也在不同的生境中, 前者在山坡灌丛或草地, 后者在沟谷林下或林窗中。因此得出结论: *Paeonia intermedia* C. A. Mey.和*P. anomala* L.是两个形态鲜明有别、存在生殖隔离、各呈单系的好种。

案例3: *Paeonia arietina* G. Anderson(产欧洲和土耳其)是不是一个独立的物种?

Paeonia arietina G. Anderson自1818年发表后近150年中一直被作为物种对待(Lynch, 1890; Stern, 1943, 1946), 但却被《欧洲植物志》(*Flora Europaea*) (Cullen & Heywood, 1964; Akeroyd, 1993)、《土耳其植物志》(*Flora of Turkey*) (Davis & Cullen, 1965)以及Halda (2004)处理为*P. mascula*中的一个亚种, 即*Paeonia mascula* (L.) Mill. subsp. *arietina* (G. Anderson) Cullen & Heywood (1964)。这一处理是否合理? 带着这一问题, 我们在欧洲南部和土耳其作



图11 *Paeonia intermedia* (a)和*P. anomala* (b)两个类群根形态的比较。持根者为1993年时的石河子大学李学禹教授。(洪德元摄)

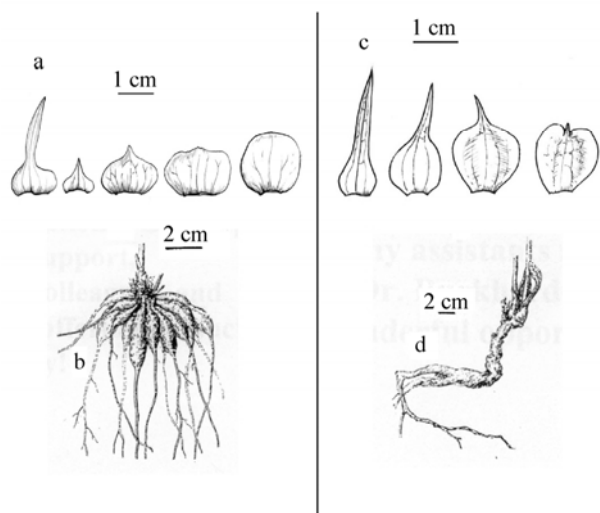


图12 *Paeonia intermedia* (a, b)和*P. anomala* (c, d)两个类群萼片和根形态的比较(Hong, 2010)

了广泛考察, 并随后作了多方面观察和分析, 得出了以下结果:

对形态性状的观察和分析显示, *Paeonia arietina* G. Anderson是一个独立于*P. mascula* (L.) Mill.的物种, 它们至少有两个形态性状呈不连续变异。前者茎、叶柄和花梗被长毛, 根块状, 而后者茎、叶柄和花梗无毛, 根胡萝卜状(图15, 16); 有着各自独立的地理分布(图17)。这一分类处理纠正了上述文献中的错误。*P. arietina*在形态性状上的独立性也在系统发生学分析中体现出来, 出现在两个分支上(图18)。

这一案例不仅说明我们的理念是正确、可行的,

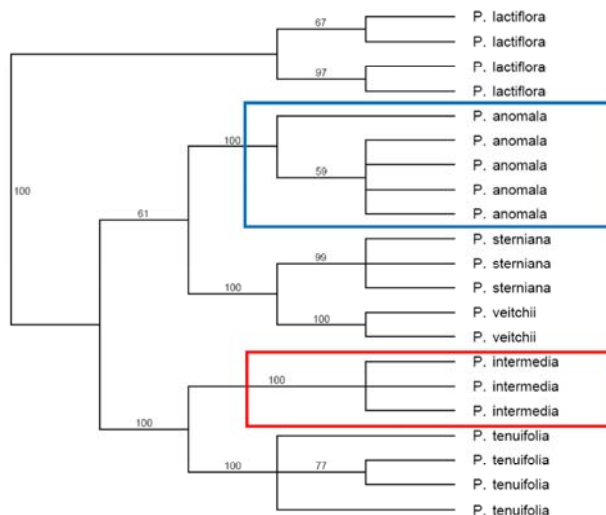


图13 基于25个单拷贝或寡拷贝核基因DNA序列的系统发生分析(周世良等, 未发表)



图14 两个不孕的个体, 疑似*Paeonia intermedia*和*P. anomala*之间的杂种(PE标本)。左图: 顶端有一朵小而发育不全的花, 根细纺锤状; 右图: 无花, 根细纺锤状。(洪德元摄)

而且也说明贯彻这一理念还需要对物种进行深入研究, 特别要对形态性状进行全面观察和分析。

案例4: *Paeonia japonica* (Makino) Miyabe & Takeda (1910)的故事。

*Paeonia japonica*是由变种*P. obovata* Maxim. var. *japonica* Makino提升为物种等级的。它的身份几经变动: (1)作为独立物种, 且被广泛认同: *Paeonia japonica* (Makino) Miyabe & Takeda (1910); Schipczinsky (1937); Stern (1946); Ding & Liu (1991); Page & Sinnott (2001); Kadota (2006)在新版

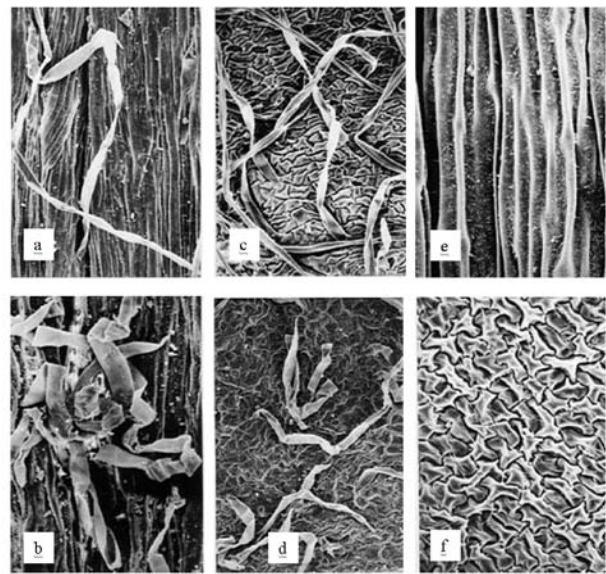


图15 *Paeonia arietina* (a–d, 均被柔毛)和*P. mascula* (e, f, 两处均无毛)的茎表面和萼片背面的扫描电镜照片, 示被毛的差异。a, b (H02216)和c, d (H02217)均采自土耳其的Sivas; e, f: H01004, 采自法国的Chadieu。a, c, e: 茎表面; b, d, f: 萼片背面。

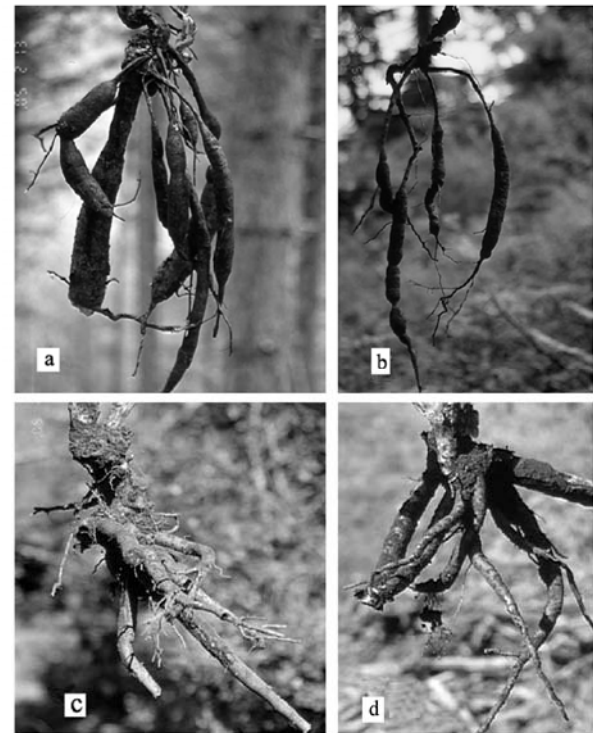


图16 *Paeonia arietina* (*P. mascula* subsp. *arietina*) (a, b)和*P. mascula* (c, d)两个类群的根形态。a: H02204, 采自土耳其的Ida山; b: H02224, 采自土耳其的Giresun; c: H02226, 采自希腊的Euboea; d: H02203, 采自土耳其的Canakkale。(洪德元摄)

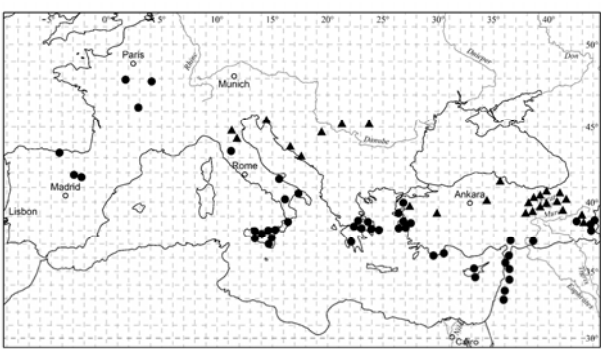


图17 *Paeonia arietina* (▲)和*P. mascula* (●) 的地理分布

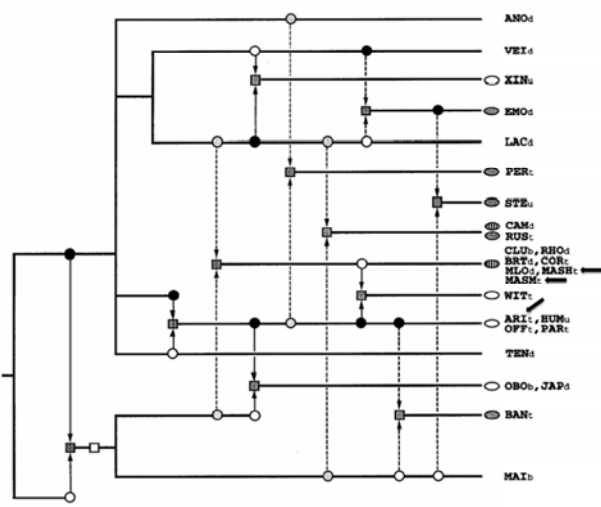


图18 芍药属芍药组内基于ITS和*mat K* DNA序列的系统发生关系(Sang et al, 1997)。箭头指本案例涉及的类群, ARI = *Paeonia arietina*; MASM和MASH = *P. mascula*, 显示它们在不同谱系中。

*Flora of Japan*中仍然坚持这一处理。(2)作为亚种: *Paeonia obovata* Maxim. subsp. *japonica* (Makino) J. J. Halda (1997); Halda (2004)。(3)作为变种: *Paeonia obovata* Maxim. *japonica* Makino (1898); Schipczinsky (1921)。(4)作为*Paeonia obovata* Maxim.的异名: Hong等(2001)和Hong (2010)认为*P. japonica*只是多变的*P. obovata*中的一些类型。那么它的身份究竟是什么?

我们在20世纪90年代对*P. obovata*和*P. japonica*分布的地区进行了广泛的野外考察, 几乎覆盖中国的所有省份, 以及日本的本州、北海道和四国。对过去学者提出的二者所有区别性状, 如花颜色, 心皮数目、柱头反卷程度、叶被毛、叶姿态等一一进



图19 *Paeonia obovata*中花色、叶姿态、花丝和花药颜色的变异。a: 长白山, 花红色, 但叶展开; b: 河南卢氏县, 花瓣白色, 但周边粉色, 花丝下部紫色, 但上部白色; c: 日本爱媛县; d: 河南卢氏县; e: 四川卧龙; f: 吉林安图县。这里也包括了“*P. japonica*”的特征。

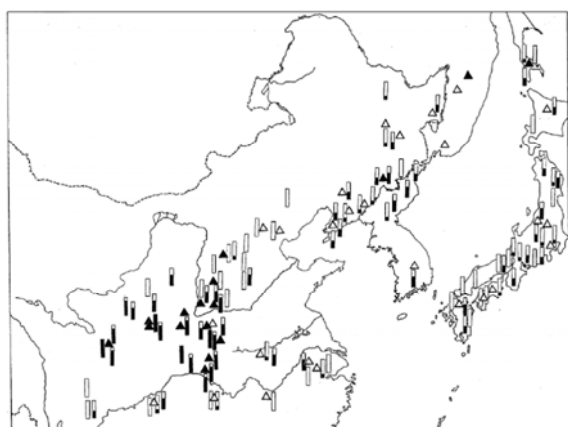


图20 *Paeonia obovata*中被毛密度和染色体倍性分布图(Hong et al, 2001)。△ 二倍体($2n=10$); ▲ 四倍体($2n=20$)。柱子表示叶背面毛的相对密度, 全白=无毛; 全黑: 最密。

行了观察和分析(Hong et al, 2001)。图19显示花颜色、叶姿态、花丝与花药颜色等的多变性, 图20显示叶被毛密度的连续变异^①。

我们在那篇文章(Hong et al, 2001)中详细描述了上述各个形态性状的变异, 没有发现一个形态性状呈现变异的间断。显然, *P. japonica*的身份是*P. obovata*中的红花类型, 而且在白花与红花之间有

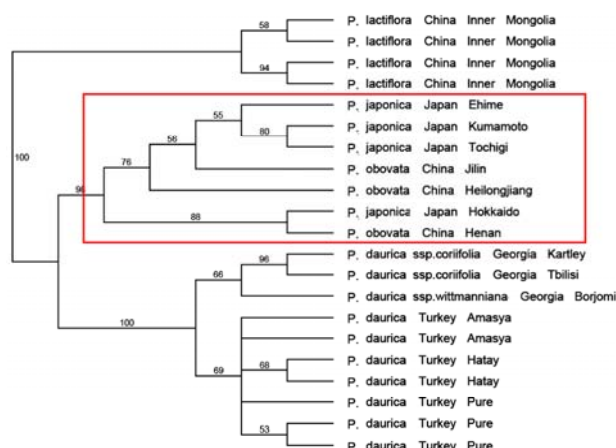


图21 *Paeonia obovata*及其近缘类群基于25个单拷贝或寡拷贝核基因DNA序列的系统发生分析(周世良等, 未发表)。

一系列过渡, *P. japonica*应是*P. obovata*的异名。这一结论也受到具有极高分辨率的系统发生分析的强有力支持(图21)。

案例5: 滇牡丹复合群(*Paeonia delavayi* Franch. complex)中物种划分的故事。

从表2可以看出滇牡丹复合群中物种划分的历史变动: 最初是4个种, Stern (1946)和方文培(1958)处理为3个种, 而《中国植物志》(潘开玉, 1979)则将它们归并为1个种, 下分3个变种。西藏东南部的*P. lutea* var. *ludlowii* Stern & G. Taylor (1951)在后两项工作中都未提及(表2), 但其分布地点被包括在

① 在中国的秦岭及周边地区, 被毛明显较密, 且为四倍体(依据我们的11个计数)。我们将它处理为亚种, 即 *P. obovata* subsp. *willmottiae* (Stapf) D. Y. Hong & K. Y. Pan [= *P. willmottiae* Stapf = *P. obovata* var. *willmottiae* (Stapf) F. C. Stern]。这一新的发现不在讨论范围。

表2 滇牡丹复合群(*Paeonia delavayi* Franch. complex) 1980年以前的分类处理

| Stern (1946) | 方文培 (1958) | 《中国植物志》27卷 (潘开玉, 1979) |
|--|-------------------------------------|--|
| <i>P. delavayi</i> Franch.: 云南丽江等 | <i>P. delavayi</i> : 四川木里、西藏察瓦龙、云南 | <i>P. delavayi</i> |
| | <i>P. lutea</i> : 云南 | var. <i>delavayi</i> : 云南西北部、四川西南部、西藏东南部 |
| <i>P. lutea</i> Delavay ex Franch.: 云南、西藏东南部 | | var. <i>lutea</i> : 云南、四川西南部、西藏东南部 |
| <i>P. potaninii</i> Kom. | <i>P. potaninii</i> | var. <i>angustiloba</i> : 四川西部 |
| var. <i>potaninii</i> : 四川西部、云南永宁 | var. <i>potaninii</i> : 四川木里、云南丽江 | |
| var. <i>trillioides</i> (= <i>P. trillioides</i> Stapf ex Stern): 云南德钦、西藏东南部 | var. <i>trillioides</i> : 四川木里、云南丽江 | |
| | | |
| <i>P. lutea</i> var. <i>ludlowii</i> Stern & G. Taylor (1951): 西藏东南部 | | |

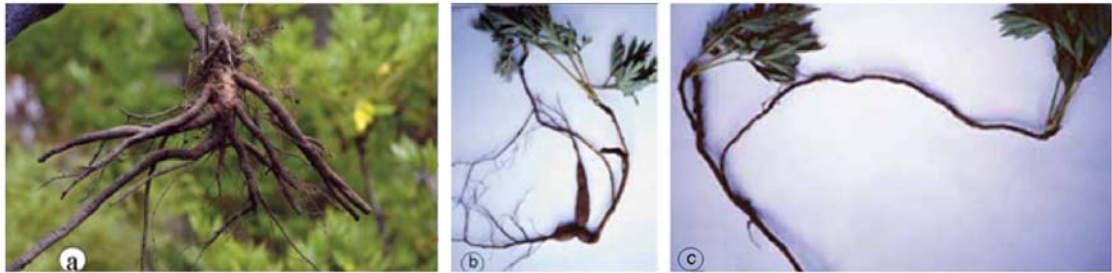


图22 西藏大花黄牡丹(*Paeonia ludlowii*)与滇牡丹(*P. delavayi*)地下部分形态比较。a: 西藏的*P. lutea* var. *ludlowii* Stern & G. Taylor (1951) (*P. delavayi* var. *lutea*的一部分), 根渐细, 无地下走茎; b, c: 滇牡丹(*P. delavayi*) (包括“黄牡丹” *P. delavayi* var. *lutea*)根块状加粗, 具地下走茎。

P. delavayi var. *lutea*的范围内。对此, 我们自然会问两个问题: (1)西藏东南部的*P. lutea* var. *ludlowii* Stern & G. Taylor是什么? (2)其余的分类群是3个种, 还是1个种的3个变种, 还是另有可能?

先回答第一个问题。图22展示的是*P. lutea* var. *ludlowii* (大花黄牡丹)和滇牡丹*P. delavayi* (包括“黄牡丹”*P. delavayi* var. *lutea*)的地下部分。前者像灌木的地下部分; 而后者有地下横走茎, 根纺锤状增粗, 像白薯。可见两者的地下部分截然不同。图23展示大花黄牡丹和滇牡丹(包括*P. delavayi* var. *lutea*)的习性, 前者靠种子繁殖, 成年植株下常见实生苗, 植株形成大丛; 后者常靠地下横走茎繁殖, 植株散生。图24显示两者心皮数目, 大花黄牡丹的花仅有1个心皮, 偶见两个, 而滇牡丹从1至5, 但以2-4为主, 1个心皮的极少见。图25展示蒴果长度的不同。虽然两者变异的极端值不重叠但相连, 然而标准偏差分析显示, 两者变异幅度的统计数据差异悬殊。这样, *P. lutea* var. *ludlowii*(大花黄牡丹)至少有4个性状与*P. delavayi*(滇牡丹)复合体(包括var. *lutea*)的对应性状呈现间断或统计上的间断。因此, 对第一个问题的回答很肯定, 西藏大花黄牡丹是一个独立的物种, 应该把*Paeonia lutea* var. *ludlowii*提升为物种等级, 即*P. ludlowii* (Stern & G. Taylor)



图23 西藏大花黄牡丹(*Paeonia ludlowii*)与滇牡丹(*P. delavayi*)习性的比较。a: 西藏的*P. lutea* var. *ludlowii* Stern & G. Taylor (1951) (*P. delavayi* var. *lutea*的一部分)种子繁殖, 茎丛生; b: 滇牡丹(*P. delavayi*)(包括“黄牡丹” *P. delavayi* var. *lutea*)克隆繁殖为主, 茎散生。

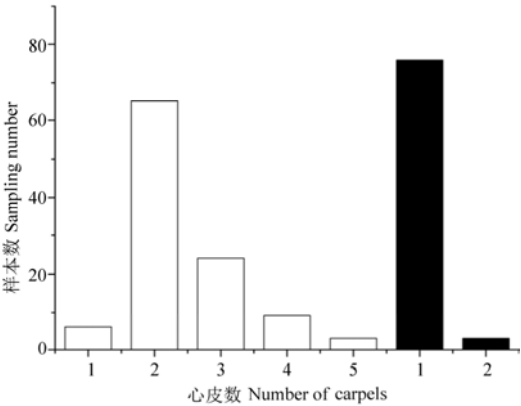


图24 西藏大花黄牡丹(*Paeonia ludlowii*, 黑色图)和滇牡丹(*P. delavayi*, 白色图)心皮数目

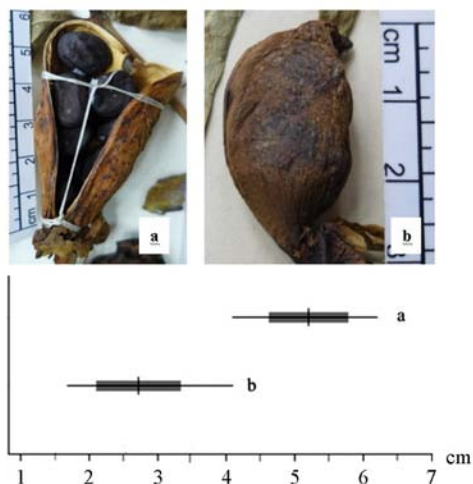


图25 西藏大花黄牡丹(*Paeonia ludlowii*) (a)与滇牡丹(*P. delavayi*, 包括“黄牡丹”*P. delavayi* var. *lutea*) (b)果实长度比较和果实长度标准差(standard deviation)分析

D. Y. Hong (大花黄牡丹), 它是西藏东南部特有的濒危物种。对于这样的分类处理, 英国学者S. G. Haw评述道: “Hong (1997)把*P. ludlowii*升级为物种, 提供了一个令人信服的案例。这一结论得到了Zou等(1999) RAPD分析结果的支持”(Haw, 2001)。

那么第二个问题呢? 以前的学者区分这3个物种或变种所依据的是单个性状, 即花冠颜色或叶裂片数目与宽度(图26)。通过对这些性状进行观察和分析发现, 花冠颜色(图27–30)显示, 滇牡丹复合群花瓣颜色不管在居群间还是居群内都是极为多变的, 因此在这一复合群内依据花冠颜色划分物种或变种都是不科学的; 叶裂片数目和宽度的变异情况(图31, 32)则显示, 该性状在居群内和居群间的变异范围都很大, 不存在间断, 而连续变异的性状不能用作分类的依据。因此, 第二个问题的答案也是明确的, 未发现有两个独立形态性状呈现变异的间断, 结论只能是一个非常多变的种滇牡丹(*Paeonia delavayi* Franch.), 亦不能划分种下等级(Hong et al, 1998)。对于这样的归并, Haw (2001)又发表了评论: “许多园艺工作者, 大概还有一些植物学家会难于接受这样一个事实, 以前承认的几个种和变种现在全都包括在单个种*P. delavayi*中, 且不分种下分类群。对此, Hong等(1998)作了认真研究和解释, 为这一做法提供了充分理由。他们的研究显示, 过去用来划分如今包括在这一物种中的那些分类群的性状, 如花颜色、明显总苞的存在与否、叶裂片的宽度全都非常多变, 且彼此之间以及与地理分布之间

未表现出相关性。因此, 不能认为它们在分类上有什么意义, 而只是一个多变的物种”。

综上, 对滇牡丹复合群(*Paeonia delavayi* Franch. complex)分类修订的结果是确认有两个物种(图33):

(1) 大花黄牡丹*P. ludlowii* (Stern & G. Taylor) D. Y. Hong, Novon 7(2): 157. 1997.

syn.(异名): *Paeonia lutea* Delavay ex Franch. var. *ludlowii* Stern & G. Taylor (1951); *Paeonia delavayi* Franch. var. *lutea* (Delavay ex Franch.) Finet & Gagnep. 1904, Sensu Fl. Reipubl. Popular. Sin. 1979; China Plant Red Data Book, 1992, p.p.

(2) 滇牡丹*P. delavayi* Franch., Bull. Soc. Bot. France 33: 382. 1886.

syn. (异名): *Paeonia lutea* Delavay ex Franch., Bull. Soc. Bot. France 33: 382. 1886 [= *P. delavayi* var. *lutea* (Delavay ex Franch.) Finet & Gagnep., 1904]; *Paeonia potaninii* Kom., Bot. Mater. Gerb. Glavn. Bot. Sada RSFSR 2: 7. 1921; *Paeonia potaninii* var. *trillioides* (Stapf ex Stern) Stern, 1943 (= *P. trillioides* Stapf ex Stern, 1931)。

更进一步, 我们团队(Zhou et al, 2014)依据26个单拷贝或寡拷贝核基因DNA序列对牡丹组作了系统发生分析, 得出了分辨率极高的分子树(近乎物种树)。在这一分子树上*P. ludlowii*和*P. delavayi*各自成独立的单系, 得到100%的支持。过去承认的*P. lutea*和*P. potaninii*及一些变种和*P. delavayi*集成单一分支(图34), 充分说明滇牡丹复合群包含两个独立的物种, 其中滇牡丹是一个多变的物种, 物种下任何正式分类群的划分都是不科学的。

4 讨论与结论

首先, 本文对现有较流行的6类物种概念作了回顾和述评, 发现生物学物种概念、遗传学物种概念和进化物种概念恰当地概括了物种的自然本质, 推动了人们对物种的认识。但可惜这些概念的可操作性不强。系统发生物种概念用共有衍征来确立单系类群, 无疑是高明的。但是对于物种一级没有指出用多少个共有衍征来限定“可鉴别的最小的簇”(the smallest diagnosable cluster)或“涵盖范围最小的分类群”(the least inclusive taxon)。若仅仅用一个共有衍征, 那得到的“簇”(cluster)或“分类群”

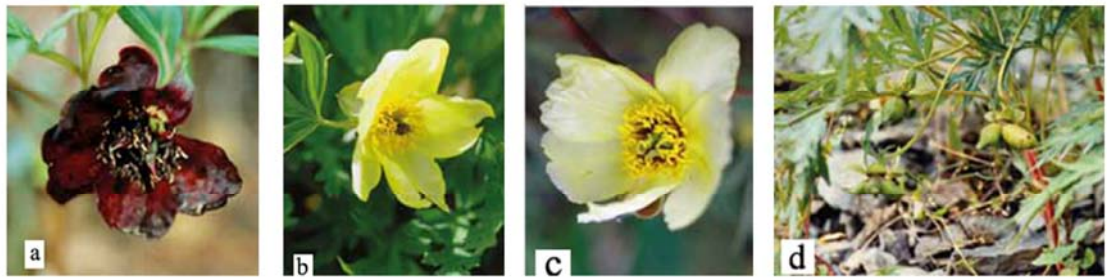


图26 滇牡丹复合群(*Paeonia delavayi* Franch. complex)中4个分类群的模式类型。a: 滇牡丹(*P. delavayi* Franch.); b: 黄牡丹(*P. lutea* Delavay ex Franch. = *P. delavayi* var. *lutea*); c: 银莲保氏牡丹(*P. potaninii* var. *trollioides* (Stapf ex Stern) Stern); d: 保氏牡丹(*P. potaninii* Kom., 1921)。 (洪德元摄)



图27 滇牡丹复合群(*Paeonia delavayi* Franch. complex)花冠颜色在云南丽江不同居群间的变异(洪德元摄)



图28 滇牡丹复合群(*Paeonia delavayi* Franch. complex)花冠颜色在一个居群(云南香格里拉哈那村)内的变异(洪德元摄)



图29 滇牡丹复合群(*Paeonia delavayi* Franch. complex)花瓣颜色在香格里拉哈那村居群内的变异(多态现象)(洪德元摄)

(taxon)则不一定是物种，而很可能是种下等级。因此，它的可操作性和准确性也不很高。物种划分是由分类学家进行的，可是所有流行的分类学物种概念都或多或少含有主观成分。Hedberg (1958)的方法虽不含主观因素，但他未作为物种概念提出，仅叙



图30 滇牡丹复合群(*Paeonia delavayi* Franch. complex)花瓣颜色在香格里拉翁水乡居群内的变异(多态现象)(洪德元摄)

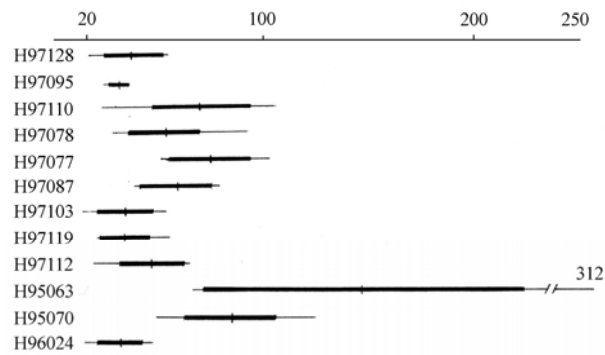


图31 滇牡丹复合群(*Paeonia delavayi* Franch. complex)叶裂片数目在居群内和居群间的变异(Hong et al, 1998)

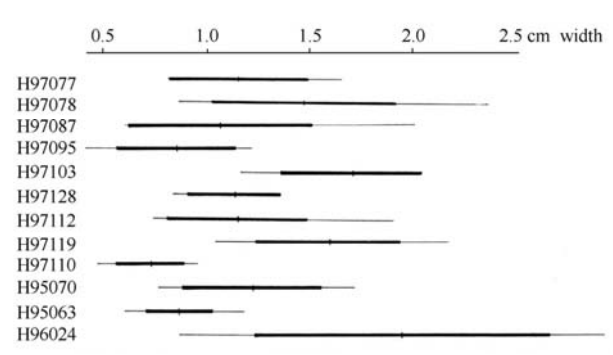


图32 滇牡丹复合群(*Paeonia delavayi* Franch. complex)叶裂片宽度在居群内和居群间的变异(Hong et al, 1998)

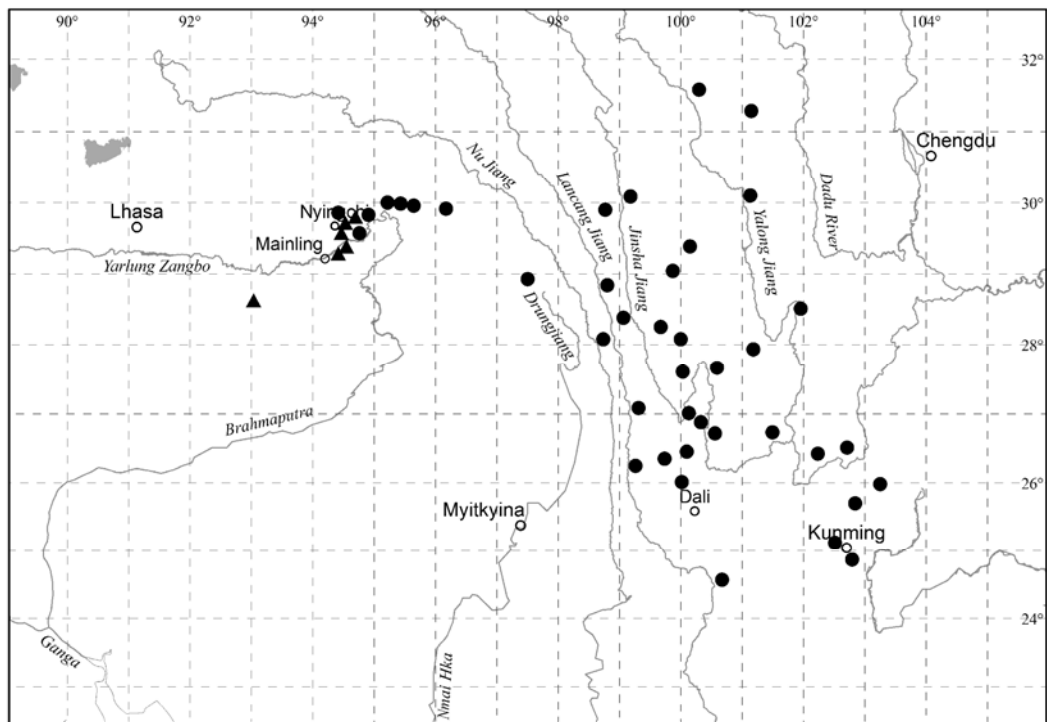


图33 滇牡丹复合群(*Paeonia delavayi* Franch. complex)两个物种的地理分布。● 滇牡丹(*Paeonia delavayi* Franch.); ▲ 大花黄牡丹(*P. ludlowii* (Stern & G. Taylor) D. Y. Hong)。

述了所用的方法，而且叙述过于简单，也未提数量性状。总之，目前尚没有一个既科学又可操作的物种概念。造成这一状况的主要原因是过去研究遗传、进化等的学者不从事分类研究的实践，而从事物种划分的学者一般不关心遗传与进化等领域的思想，就是说，学术沟通很不够。

其次，形态性状有两类：质量性状和数量性状。处理质量性状往往是回答有和无，黑与白等不同状态的问题，比较容易。数量性状是所有生物学家都必须面对的，但是如何恰当地处理它却不那么

容易。在遗传学和物种生物学(biosystematics)(早期称为实验分类学, experimental taxonomy)中，统计学方法不可或缺。但是在分类学(至少是植物分类学)中，应用统计学方法还不常见。遇到数量性状，往往用“较长”或“较短”、“宽”或“窄”等含糊词语，是否作为鉴别性状也会因人、因时而异。在我的实践中逐渐认识到，统计学方法对于科学的分类处理是必不可少的。例如在滇牡丹复合群中，叶裂片数目和它的宽度在我们研究之前一直被用作区分物种或变种的性状，然而我们的统计分析否定了它们的

分类价值(图31, 32)。我们经过统计分析后作的分类处理令人信服(Haw, 2001)。*Paeonia lutea* var. *ludlowii* Stern & G. Taylor在心皮数目和果实长度上就绝对值而言, 和该复合体的其他部分是连续的, 但心皮数目柱状图(图24)和果实长度统计数据(图25)告诉我们, 其间的性状变异是间断的。本文提出的物种概念把数量性状与质量性状分开, 并引入统计学方法处理数量性状, 这是它的一大特点。

第三, 应当充分认识单个形态性状反映的生物学本质。单个形态性状通常是由一个基因或一个基因家族决定的, 有的很显著, 如花的颜色、被毛的有无、被毛的类型等。它们通过基因突变、基因流和重组, 产生居群内的多态现象(polymorphism)。很显然, 这样的差异是不应该给予任何分类学等级的。然而很遗憾, 有不少分类学工作者把这样的差异描述为新变型、新变种, 甚至新物种。所以, 在新的物种概念中我们应用至少两个独立的形态性状来区分物种。

第四, 与上一论题有关, 持无性繁殖物种概念的学者把无性繁殖(营养繁殖、孤雌生殖、无融合结籽)生物的不同无性系(clone)区分为不同物种。自然界可能并没有真正的专性无性繁殖生物(Davis & Heywood, 1963)。无性系之间若干年后在一定条件下又可能进行有性生殖。竹子数十年至上百年开一次花, 而开花导致的后代分离, 产生更多的无性系。把不同无性系处理为物种的做法是不科学的。无性系之所以被一些人处理成物种是因为无性系之间的差异虽很微小, 但因克隆繁殖而很稳定, 看起来具有隐种(sibling species)的特点。岂不知, 真正的隐种之间存在着至少两个形态性状变异的间断, 果蝇中的*Drosophila pseudoobscura*和*D. persimilis*是隐种, 植物中的*Gilia transmontana*及另外4个物种是隐种, 这是隐种的经典例子。而无性系之间往往只有一个基因的差异, 而且它们很可能还是姐妹妹。现在有一些人把无性系、隐种以及多态现象混为一谈, 把依据多态现象和无性系描述的“新种”美其名为“隐种”。

第五, 本文提出的物种概念基于形态性状。人们会问, 基于形态性状的物种概念能否反映物种的生物学本质? 人们观察到的形态性状是两种作用的产物, 即遗传与环境饰变, 而且环境饰变的幅度(即可塑性)也是遗传控制的。在本文的5个案例中,

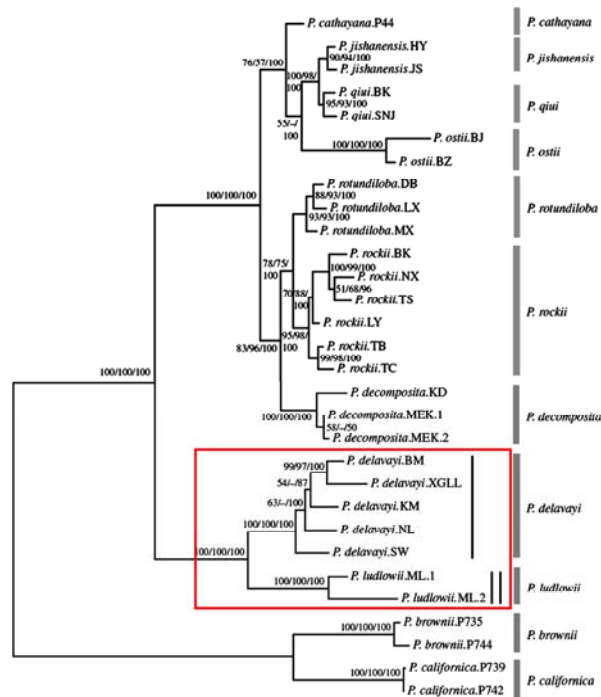


图34 所有9个牡丹野生物种基于26个单拷贝或寡拷贝核基因DNA序列的系统发生关系(≡物种树)(Zhou et al, 2014)

按新的物种概念划分的物种在高支持率的系统发生树上成为单系, 成为独立的谱系, 其内部不再有强有力支持的次级分支, 说明物种内是有基因交流的。这表明关于单一性状和连续性变异的数量性状不能作为划分物种依据的观点是科学的。这样划分的不同物种在系统发生树上均彼此独立, 互不混杂, 显示它们之间没有基因交换, 这应该是隔离(包括生殖隔离、遗传隔离、生态隔离和地理隔离)的结果。而且, 所划分的物种有独立的分布区, 与其他物种在生态位上有分化。可以说, 本文提出的物种概念与一些较为流行的物种概念高度相融, 更重要的是, 新的物种概念还有高度的可操作性。

第六, 在前文引述的分类学物种概念中, 除Hedberg (1958)所应用的方法外都含有主观成分, 充斥着“有经验的系统学家”、“判断”、“假定”、“通常手段”等带主观性的字眼。没有科学的理念和方法就难有科学的实践。对类群的处理常因人而异, 难见一致, 以至于连植物学权威Davis和Heywood (1963)都说“分类学的两重性: 科学和艺术交汇的场所”。真是这样吗? 科学与非科学的分水岭是: 结论的可重复性和可预期性。在本文叙述的5个案例中划分的物种都为后来获得的高分辨率系统发生树

所高度支持。这使我更加坚信,分类学是一门科学,当然亦是一门难于驾驭的科学。我承认,现有的分类学研究结果中大多包含有程度不同的人为成分。这是因为:(1)学科本身的难度。生物学就是一门复杂的科学,不像数学中的 $1 + 1 = 2$,物理学中的惯性定律,化学中的元素周期表。分类学比一般生物学分支更难,它研究的对象是生物多样性。可以说,生物多样性就是“复杂”的代名词。(2)客观和历史条件的限制。生物多样性规模究竟有多大,至今仍是一个谜,然而投入的人力、经费和时间仍然是非常有限的,尤其是在热带、亚热带地区困难更加突出。这些地区分类研究的深度可想而知。不能因客观和历史条件造成的现实分类处理中的人为成分而否定分类学本身的科学性。

最后,应当说明,运用这一新的物种概念的基础是要对所有形态性状进行观察和分析。不仅要观察所有形态性状,还要使掌握的样本具有代表性,为性状分析奠定扎实基础。在*Paeonia arietina*和*P. intermedia*的案例中,如果过去的分类学家对这两个物种的地下部分和萼片进行了全面深入的观察和科学分析就不会造成分类处理历史中的混乱。*P. lutea* var. *ludlowii* Stern & G. Taylor被误定为*P. delavayi* var. *lutea*也是因为对前者的形态性状缺乏全面的观察和分析。

致谢: 首先我要感谢我们牡丹、芍药团队的周世良、葛颂、汪小全、张大明、潘开玉、邹新慧、桑涛、饶广远(北京大学)和周志钦(西南大学)等。没有这一团队的努力,牡丹群和芍药群的系统发生分析不可能达到近乎物种树的水平。这使我有勇气构想我的物种概念。特别感谢组织我们1997年云南考察的虞泓教授(云南大学)和考察队成员顾红雅教授(北京大学);组织我们1993年考察新疆的李学禹教授(石河子大学)和考察队成员张芝玉教授(第二军医大学)。我也十分感谢鼓励我在年迈之年还构思物种概念这一极具挑战性课题的孔宏智研究员和王印政研究员(均属系统与进化植物学国家重点实验室)。很感谢四川大学刘建全教授与我分享他对物种概念的见解。非常感谢加拿大的Woodward女士以及美国的文军(J. Wen)、D. Boufford、B. Bartholomew和I. Al-Shehbaz 4位博士在我研究北美西部两种芍药问题上的鼎力支持;在日本我得到了Nakata博士,在土耳其和地中海地区我得到了Kuruklu博士和Fridlender博士的无私帮助。感谢王强博士提供

伦敦自然博物馆前大花黄牡丹(*Paeonia ludlowii*)的照片。很感谢宫晓林、彭丹博士和宣晶在稿件加工、图像处理中的大力协助。我十分感谢美国国家地理学会给我5个基金支持,使我的足迹能够遍布牡丹、芍药的几乎所有分布地点;十分感谢国家自然科学基金委提供重点项目支持,使我的团队能够对牡丹和芍药两类群进行如此深入的系统发生分析。

参考文献

- Akeroyd JR (1993) *Paeonia*. In: Flora of Europaea, Vol. 1, 2nd edn. (eds Tutin TG, Heywood VH, Burges NA, Moore DM, Valentine DH, Walters SM, Webb DA), pp. 292–294. Cambridge University Press, Cambridge.
- Baker RJ, Bradley R (2006) Speciation in mammals and the genetic species concept. *Journal of Mammalogy*, 87, 643–662.
- Blackwelder RE (1967) *Taxonomy: A Text and Reference Book*. Wiley, New York.
- Bock WJ (1986) Species concepts, speciation, and macroevolution. In: *Modern Aspects of Species* (eds Iwatsuki K, Raven PK, Bock WJ), pp. 31–57. University of Tokyo Press, Tokyo.
- Bock WJ (2004) Species: the concept, category and taxon. *Journal of Zoological Systematics & Evolutionary Research*, 42, 178–190.
- Chen SX (1978) *Evolution and Taxonomy*. Science Press, Beijing. (in Chinese) [陈世骧 (1978) 进化论与分类学. 科学出版社, 北京.]
- Cracraft J (1983) Species concepts and speciation analysis. *Current Ornithology*, 1, 159–187.
- Cronquist A (1978) Once again, what is a species? In: *Biosystematics in Agriculture* (ed. Knutson L), pp. 3–20. Alleheld Osmun, Montclair, NJ.
- Cullen J, Heywood VH (1964) *Paeoniaceae*. In: Flora Europaea, Vol. 1 (eds Tutin TG, Heywood VH, Burges NA, Moore DM, Valentine DH, Walters SM, Webb DA), pp. 243–244. Cambridge University Press, Cambridge.
- Davis PH, Cullen J (1965) *Paeonia* L. In: Flora of Turkey, Vol. 10 (ed. Davis PH), pp. 22–23. Edinburgh University Press, Edinburgh.
- Davis PH, Heywood VH (1963) *Principles of Angiosperm Taxonomy*. Oliver & Boyd, Edinburgh and London.
- Dobzhansky T, Ayala FJ, Stebbins GL, Valentine JW (1977) *Evolution*. W. H. Freeman and Company, San Francisco.
- Du Rietz GE (1930) The fundamental units of biological taxonomy. *Svensk Botanisk Tidskrift*, 24, 333–428.
- Fang WP (1958) Notes on Chinese Paeonies. *Acta Phytotaxonomica Sinica*, 7, 297–323. (in Chinese with English abstract) [方文培 (1958) 中国芍药属的研究. 植物分类学报, 7, 297–323.]
- Fu LK, Jin JM (1992) *China Plant Red Data Book, Vol. 1: Rare and Endangered Plants*. Science Press, Beijing. (in Chinese) [傅立国, 金鉴明 (1992) 中国植物红皮书: 稀有濒危植

- 物 (第一册). 科学出版社, 北京.]
- Ge S, Hong DY (1994) Biosystematic studies on *Adenophora potaninii* Korsh. complex (Campanulaceae). II. Crossing experiment. *Cathaya*, 6, 15–26.
- Grant V (1971) *Plant Speciation*. Columbia University Press, New York.
- Halda JJ (1997) Systematic treatment of the genus *Paeonia* L. with some nomenclatoric changes. *Acta Musei Richnoviensis*, 4, 25–32.
- Halda JJ (2004) *The Genus Paeonia*. Timber Press, Portland.
- Haw SG (2001) Tree peonies: a review of their history and taxonomy. *The New Plantsman*, 8, 156–171.
- Hedberg O (1958) The taxonomic treatment of vicarious taxa. *Uppsala Universitets Arsskrift*, 6, 186–195.
- Hong DY (1997) *Peaonia* (Paeoniaceae) in Xizang (Tibet). *Novon*, 7, 156–161.
- Hong DY (2010) *PEONIES of the World: Taxonomy and Phytogeography*. Royal Botanic Garden Kew & Missouri Botanical Garden Press, London & St. Louis.
- Hong DY, Pan KY, Yu H (1998) Taxonomy of *Paeonia delavayi* complex. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 85, 554–564.
- Hong DY, Pan KY, Rao GY (2001) Cytogeography and taxonomy of the *Paeonia obovata* polyploid complex (Paeoniaceae). *Plant Systematics and Evolution*, 227(3/4), 123–136.
- Kornet D (1993) Permanent splits as speciation events: a formal reconstruction of the internodal species concept. *Journal of Theory on Biology*, 164, 407–435.
- Löve A, Löve D (1961) Chromosome numbers of central and northwest European plant species. *Opera Botanica*, 5, 1–581.
- Lynch RI (1890) A new classification of the genus *Paeonia*. *Journal of Royal Horticultural Society*, 12, 428–445.
- Mayden RL (1997) A hierarchy of species concepts: the denouement in the saga and the species problem. In: *Species: the Units of Biodiversity* (eds Claridge MF, Dawah HA, Wilson MR), pp. 381–424. Chapman & Hall, London.
- Mayden RL (2002) On biological species, species concepts and individuation in the natural world. *Fish and Fisheries*, 3, 171–196.
- Mayr E (1942) *Systematics and the Origin of Species*. Columbia University Press, New York.
- Mayr E (1992) Species concepts and their application. In: *The Units of Evolution: Essays on the Nature of Species* (ed. Ereshefsky M), pp. 15–25. MIT Press, Cambridge, MA.
- Mishler BD, Brandon RN (1987) Individuality, pluralism, and the phylogenetic species concept. *Biology and Philosophy*, 2, 397–414.
- Mishler BD, Donoghue MJ (1982) Species concept: a case for pluralism. *Systematic Zoology*, 31, 491–503.
- Pan KY (1979) *Paeonia*. In: *Flora Reipublicae Popularis Sinicae*, Tomus 27, pp. 37–59. Science Press, Beijing. (in Chinese) [潘开玉 (1979) 芍药属. 见: 中国植物志, 27卷, 第37–59页. 科学出版社, 北京.]
- Paterson HEH (1985) The recognition concept of species. In: *Species and Speciation* (ed. Vrba E), pp. 21–29. Transvaal Museum, Pretoria.
- Paterson HEH (1992) The recognition concept of species. In: *The Units of Evolution: Essays on the Nature of Species* (ed. Ereshefsky M), pp. 139–158. MIT Press, Cambridge, MA.
- Ridley M (1989) The cladistic solution to the species problem. *Biology and Philosophy*, 4, 1–16.
- Sang T, Crawford DJ, Stuessy TF (1997) Chloroplast DNA phylogeny, reticulate evolution, and biogeography of *Paeonia* (Paeoniaceae). *American Journal of Botany*, 84, 1120–1130.
- Simpson GG (1943) Criteria for genera, species and subspecies in zoology and paleontology. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 44, 145–178.
- Simpson GG (1951) The species concept. *Evolution*, 5, 285–298.
- Simpson GG (1961) *Principles of Animal Taxonomy*. Columbia University Press, New York.
- Stebbins GL (1950) *Variation and Evolution in Plants*. Columbia University Press, New York.
- Stern FC (1943) Genus *Paeonia*. *Journal of Royal Horticultural Society*, 68, 124–131.
- Stern FC (1946) *A Study of the Genus Paeonia*. Royal Horticultural Society, London.
- Stern FC, Taylor G (1951) A new peony from SE Tibet. *Journal of the Royal Horticultural Society*, 76, 216–217.
- van Valen L (1976) Ecological species, multispecies, and oaks. *Taxon*, 25, 233–239.
- van Valen L (1992) Ecological species, multispecies, and oaks. In: *The Units of Evolution: Essays on the Nature of Species* (ed. Ereshefsky M), pp. 69–77. MIT Press, Cambridge, MA.
- Wiley EO (1992) The evolutionary species concept reconsidered. In: *The Units of Evolution: Essays on the Nature of Species* (ed. Ereshefsky M), pp. 79–92. MIT Press, Cambridge, MA.
- Wilkins JS (2006) A list of 26 species “concepts” source. http://scienceblogs.com/evolvingthoughts/2006/a_list_of_26_species_concepts.php.
- Wilkins JS (2009) *Species: A History of the Idea*. University of California Press, Berkeley.
- Wu CI (2001) The genic view of the process of speciation. *Journal of Evolutionary Biology*, 14, 851–865.
- Zhou CF, Yang G (2011) *Existence and Definition of Species*. Science Press, Beijing. (in Chinese) [周长发, 杨光 (2011) 物种的存在与定义. 科学出版社, 北京.]
- Zhou SL, Zou XH, Zhou ZQ, Liu J, Xu C, Yu J, Wang Q, Zhang DM, Wang XQ, Ge S, Sang T, Pan KY, Hong DY (2014) Multiple species of wild tree peonies gave rise to the “king of flowers” *Paeonia suffruticosa* Anderews. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 281, 0141687, doi: 10.1098/rspb.2014.1687.

•物种概念专题•

居群、物种与生物多样性

陈家宽*

(复旦大学生物多样性科学研究所, 上海 200433)

Population, species and biodiversity

Jiakuan Chen*

Institute of Biodiversity Science, Fudan University, Shanghai 200433

受《生物多样性》主编之邀, 我对洪德元先生(2016)的“生物多样性事业需要科学、可操作的物种概念”一文谈一点体会。鉴于在学术声望上我只能望洪先生之项背以及“可操作性的物种概念”之复杂性, 我后悔轻率答应了撰文。但为了引起我国植物分类与系统植物学界关注这一重要问题的讨论, 我不得不勉为其难。

1 三个目的

我理解, 洪先生撰写此文有三个非常明确的目的:

第一, 他以熟知的芍药属(*Paeonia*)植物为例, 指出科学认识物种是有效保护我国珍稀濒危物种的基石。1992年出版的《中国植物红皮书》(傅立国和金鉴明, 1992)将黄牡丹(*Paeonia delavayi* Franch. var. *lutea* (Franch.) Finet et Gagnep)收录为354个保护单元之一。但洪先生根据他的课题组长期野外生物学研究和依据26个单拷贝或寡拷贝核基因DNA序列对牡丹组作了系统发生分析后, 可以确定西藏东南部的“黄牡丹”与其他广大地区的“黄牡丹”有别。它们分明是两个独立的物种, 即大花黄牡丹(*P. ludlowii*)和滇牡丹(*P. delavayi*)。滇牡丹广泛分布, 并不是濒危物种, 而大花黄牡丹局域分布, 仅有5个居群, 是真正的濒危物种, 但被红皮书掩埋在并不濒危的“黄牡丹”中, 其有限的居群却正在遭受近乎毁灭性的破坏。

中国是世界上生物多样性最丰富的少数几个国家之一, 我们只有正确认识保护对象如独特的生

态系统、珍稀濒危物种和重要遗传资源, 保护才能达到预期效果。据报道, 至2014年底我国已建立自然保护区2,729个, 总面积147万平方公里, 约占陆地国土面积的14.84% (www.zhb.gov.cn), 高于全球12.7%的水平; 主要生态系统类型、自然遗迹和85%以上的国家重点保护野生动植物在自然保护区内得到了保护。坦言之, 我在担任国家级自然保护区评审委员会副主任的10年时间里, 从所看到的数以百计的《科学考察集》质量来评判, 黄牡丹这样的例子并不少见, 已确定的国家重点保护野生动植物物种中有相当一部分还缺少充分的科学认识。

第二, 他从《中国植物志》受到国内外学术界的批评着眼, 指出合理划分物种是提高《中国植物志》质量的重要保障。《中国植物志》是目前世界上记载植物种类最丰富的一部巨著, 全书80卷126册, 记载了中国301科3,408属31,142种, 包括植物的学名、形态、生境、分布、用途和物候等。该志书基于中国数以百位计的植物学家80年的研究积累, 历经45年艰辛编撰才得以于2004年全部完成, 是我国现代科学发展史中的重要标志性成就之一。但鉴于绝大多数作者是经典植物分类学家, 采用的是形态-地理的物种概念和模式标本的方法, 再加上历史局限, 缺少编撰世界专科专属的经验和现代生物学研究背景, 因此, 以新的物种概念修订出版新一代《中国植物志》势在必行。

第三, 他提出科学、可操作的“形态-生物学物种概念”, 引导中国分类与系统植物学家在核心概念上进入国际学术舞台。从1753年林奈的《植物种

收稿日期: 2016-08-15; 接受日期: 2016-09-07

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

志》(*Species Plantarum*)到达尔文的《物种起源》,特别是后者问世以来,物种概念、物种形成过程与机制和系统发育关系等几乎一直是现代生物学中不断争议的少数几个核心话题之一。欧美和日本等发达国家和地区在这一核心话题上处于主导地位,而我国生物学家在国际学术界几乎没有发声,在国内学术刊物上也极少看到有见地的相关论文。洪先生一反他多年用英语写作并在国际刊物上发表论文的常态,提出新的物种概念发表在《生物多样性》上,以期引起大家对“形态-生物学物种概念”进行讨论,引导中国分类与系统植物学家参与现代生物学核心概念的思考。

2 三个贡献

我以为,洪先生此文有三个学术上的贡献:

第一,指出了物种问题在学术上与在生物多样性保护事业中的重要地位,以期引起中国学术界对物种问题的关注。

第二,对4位学者即Mayden (2002, 梳理与评论了多达24个物种概念)、Wilkins (2009, 梳理与评论了多达26个物种概念)以及周长发和杨光(2011, 梳理与评论了多达68个物种概念)提到的较为流行的物种概念重新归成以下6类: (1)强调生殖隔离的物种概念(5个); (2)强调基因差异的物种概念(3个); (3)强调进化的物种概念(3个); (4)强调系统发生或支序分类理论的物种概念(7个); (5)强调生态的物种概念(1个); (6)强调外部形态的物种概念(4个)。我认为,相比之下,洪先生的重新归类更合乎逻辑,也更便于理解。特别精彩的是洪先生在6类中选择最有代表性的各个物种概念对其内涵、演变、异同和不足进行了评述。这无疑为读者提供了打开进入该领域大门的一把钥匙,也是了解其学术思想的捷径。

第三,提出“形态-生物学物种概念”。这一新概念基于形态,但吸收了生物学物种、遗传学物种、进化物种以及系统发生物种等概念的优点,摒弃它们的不足和问题。他还以芍药属几个类群中的物种处理为例,说明这一新的物种概念是可操作的,并得到基于分子证据的系统发生分析的强有力支持。这是我国学者首次提出的物种概念。

3 三个启示

我在拜读“生物多样性事业需要科学、可操作

的物种概念”一文后有以下几点启示可供读者讨论:

第一,分类学的物种与生物学的物种。分类是人类区分客观世界从而掌握客观世界规律的基本方法。生物分类学的目的是建立一个全球生物的信息归档与查询系统,包括生物的界、门、纲、目、科、属、种(亚种、变种、变型)等级系统。有了这一信息归档与查询系统,生物学家可将研究某一类群(如物种)后所获得的信息归档于这一系统下,其他生物学家只要知道类群(通常是物种)的名称就能从这一系统中查询到该类群的大量信息。作为面向公众的信息归档与查询系统,就要求系统有一定稳定性、可操作性和可预期性。因此,分类学的物种主要是采用形态-地理的标准,有以上非常明确的功利性目的。

生物学的物种是为了追求物种的真实性,并试图提出一套大家公认又有操作性的划分物种的客观标准。事实上,尽管这些研究者往往从形态、繁殖、遗传、生态、进化等不同角度或者多学科研究物种,让大家对物种真实性的认识有了革命性的变化,但没有人能颠覆分类学的物种概念与方法。原因无非有两个: (1)全球生物多样性中的物种形成过程、机制和模式远远比我们想象的复杂; (2)分类学的物种概念与划分方法有其客观性与可操作性。

以我的理解,洪先生提出“科学、可操作的物种概念”的目的是想把两者统一起来,这是中国学者的大胆尝试,但毕竟所有案例都来源于芍药属,我期望这一概念得到其他类群研究结果的强烈支持。

第二,居群(population)概念与模式(type)概念。英国著名植物分类学家Heywood在1967年明确指出,我们面对的每一个物种都是一个居群系统(Heywood, 1979)。自然物种并不是由个体直接组成,而是个体在特定时空中按照一定规律集合而成居群,再由不同的居群有规律地组成物种。毫无疑问,研究物种的居群系统比研究一份一份标本更能获得对一个物种的科学认识。而经典分类学家采用的是模式概念与模式标本的方法,这种方法强调在命名一个新物种时,必须要指定模式标本(个体),也只有与模式标本比较后有“足够”差异时才能命名一个新类群。换句话说,这一模式标本“代表”了该物

生态多样性 **Ecological diversity**

生物群区 Biomes
生物区 Bioregions
景观 Landscapes
生态系统 Ecosystems
生境 Habitats
生态位 Niche
居群 Populations

遗传多样性 **Genetic diversity**

居群 Populations
个体 Individuals
染色体 Chromosomes
基因 Genes
核苷酸 Nucleotides

有机体多样性 **Organismal diversity**

界 Kingdoms
门 Phyla
科 Families
属 Genera
种 Species
亚种 Subspecies
居群 Populations

文化多样性 **Cultural diversity**: 人类与以上各层次的关系 Human interactions at all levels

图1 生物多样性的组分与层次(修改自Heywood, 1995)

Fig. 1 Compositions and levels of biodiversity (adapted from Heywood, 1995)

种。尽管模式概念受到抨击而被逐步抛弃,但有趣的是模式标本的方法在大部分情况下还是有效的。唯一的解释是个体在相当程度上能代表物种但不能完全代表物种。

此外,分类学家的工作是鉴定个体和处理各个类群的关系,但好的分类工作必须坚持居群的概念与方法(Stebbins, 1963)。我们在1986年就指出:居群概念和居群研究方法能让人们更准确理解和处理好物种内的个体变异和变异幅度,正确处理与物种鉴定特征(检索表性状)有显著差异的异常个体,较好理解腊叶标本上的变异以及处理好疑难复合群(陈家宽和王徽勤, 1986)。洪先生在文中详述的芍药属植物的5个案例,也充分说明了居群概念与方法的重要性。

第三,居群、物种与生物多样性。生物学界公认的生物学谱是基因、细胞、器官、个体、种群和群落等6个层次,每个层次有每个层次的特征以及与环境的相互关系,但对每个层次的认识有助于对其他层次的认识。现代生物学的分支学科都是以研究这些层次的特征为基础的。我注意到物种并不在这一生物学谱之列,原因是物种只是分类学的基本单元,生物学家研究各个物种不同层次上的生物学问题,只有在分类学与进化生物学中才与物种直接打交道。

Heywood在20世纪后期对生物多样性的4个组分与层次用图1表示,把生物多样性分为生态多样

性、有机体多样性、遗传多样性和文化多样性,每个组分又划分多个层次。引人注意的是:生态多样性、有机体多样性和遗传多样性之间共有的层次是居群。我认为这样安排绝不是随意的,而是其认为居群起到连接3个组分的重要作用。可惜图1的含义并没有引起国内生物多样性保护研究者的足够重视。实际上,我们将生物多样性简单分为生态系统多样性、物种多样性和遗传多样性3个层次并不全面。

洪德元先生是一位有国际视野的分类与系统植物学家、进化生物学家和保护生物学家,同时也是我国这些领域的战略科学家和组织家。在中国实施创新驱动战略的关键时刻,他再次引领我们关注和参与现代生命科学的少数几个核心概念之一——物种概念的讨论,无疑是有远见卓识的。我特撰写此文以表示积极响应。

参考文献

- Chen JK, Wang HQ (1986) The application of the concept and method of population to plant taxonomy. *Journal of Wuhan Botanical Research*, 4, 377–383. (in Chinese with English abstract) [陈家宽, 王徽勤 (1986) 居群(population)概念和方法在植物分类学中的应用. *武汉植物学研究*, 4, 377–383.]
- Fu LK, Jin JM (1992) *China Plant Red Data Book*, Vol. 1: Rare and Endangered Plants. Science Press, Beijing. (in Chinese) [傅立国, 金鉴明 (1992) 中国植物红皮书: 稀有濒危植物(第一册). 科学出版社, 北京.]
- Heywood VH (translated by Ke ZF) (1979) *Plant Taxonomy*.

- Edward Arnold, London. (in Chinese) [柯植芬译 (1979) 植物分类学. 科学出版社, 北京.]
- Heywood VH (1995) *Global Biodiversity Assessment*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Hong DY (2016) Biodiversity pursuits need a scientific and operative species concept. *Biodiversity Science*, 24, 979–999. (in Chinese with English abstract) [洪德元 (2016) 生物多样性事业需要科学、可操作的物种概念. 生物多样性, 24, 979–999.]
- Mayden RL (2002) On biological species, species concepts and individuation in the natural world. *Fish and Fisheries*, 3, 171–196.
- Stebbins GL (translated by Institute of Genetics, Fudan University) (1963) *Variation and Evolution in Plants*. Columbia University Press, New York. (in Chinese) [复旦大学遗传学研究所译 (1963) 植物的变异与进化. 科学技术出版社, 上海.]
- Wilkins JS (2009) *Species: A History of the Idea*. University of California Press, Berkeley.
- Zhou CF, Yang G (2011) *Existence and Definition of Species*. Science Press, Beijing. (in Chinese) [周长发, 杨光 (2011) 物种的存在与定义. 科学出版社, 北京.]
- (责任编辑: 黄祥忠)

•物种概念专题•

“整合物种概念”和“分化路上的物种”

刘建全*

(四川大学生命科学学院生物资源与生态环境教育部重点实验室, 成都 610064)

摘要: 已有的各个物种概念对物种的认识类似盲人摸象, 只包含了物种的某一个方面; 而一个分化后期的成熟物种应涵盖了所有的物种概念。但是, 尚未到达分化后期的物种往往又已开始新一轮的物种分化; 自然中存在的多数“物种”处于分化路上。这种循环往复连续分化产生的物种, 存在种间生殖隔离不彻底、基因流频繁发生、网状进化突出等现象。此外, 对于不同的物种对, 最早开始分化的基因以及不同物种概念所要求的条件的分化顺序不是统一的, 而是随机的。定义一个适合所有“分化路上的物种”概念存在较大困难。但是, 应采用尽可能多的物种概念来界定分化路上的物种、发表新种和进行分类处理; 也应承认种间可能广泛存在不完全的生殖隔离和有限的基因流, 即有不属于两个物种群体的杂交或回交个体的存在。这样划分的物种比只依据一个物种概念认定的物种具有更高的客观性和科学性。

关键词: 整合物种概念; 物种分化路上; 随机分化; 物种界定

“The integrative species concept” and “species on the speciation way”

Jianquan Liu*

Key Laboratory for Bio-resources and Eco-environment of Ministry of Education, College of Life Sciences, Sichuan University, Chengdu 610064

Abstract: One of the diverse species concepts defined before may only perceive one aspect of the mature species like “the blind men feel the elephant” while the mature species at the final speciation stage should have integrated all species concepts. Most “species” in the nature are on the way to the final speciation stage. However, before reaching the final speciation stage, these species undertake further cycles of speciation. Species from the repeated splits of the incomplete divergences show incomplete reproductive isolations, frequent interspecific gene flow and reticulate evolutions. In addition, the earliest divergent gene differs between different pairs of species. Therefore, the divergence orders for different species concepts vary greatly between organisms. Such random divergences lead to the extreme difficulty to define a common and accurate species concept for all “species” on the speciation way. It is better to delimitate species, publish new species and conduct taxonomic revisions based on conditions and approaches of as many species concepts as possible. In addition, incomplete reproductive isolations, limited interspecific gene flow and some ‘abnormal’ individuals not ascribed to any species due to interspecific hybridizations and within-population mutations should be widely acknowledged during species delimitations. Such circumscribed species may be more objective and scientific than previously delimited based only on one single species concept.

Key words: integrative species concept; on the speciation way; random divergence; species delimitation

物种是生物学研究的基石, 任何生物学研究都离不开物种, 即以 一个或多个物种为研究对象开展各种不同的研究(Darwin, 1859; Mallet, 1995; Coyne & Orr, 2004)。但是, 物种又是生物学中争论最大的定义或概念(Mallet, 1995)。如何定义物种? 物种概

念如何指导物种界定和分类修订以及其他研究? 下面是我对这些问题的思考。

1 “整合物种概念”

到目前为止, 有接近30个(Wilkins, 2006, 2009)

收稿日期: 2016-08-15; 接受日期: 2016-08-24

基金项目: 国家自然科学基金(31590821)

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: liujq@nwipb.cas.cn

甚至更多(周长发和杨光, 2001)有关物种的定义。这些物种定义最常用的有5–7个(Wilkins, 2006, 2009), 如形态学物种概念(morphological species concept)、生物学物种概念(biological species concept)、生态学物种概念(ecological species concept)、遗传学物种概念(genetic species concept)、进化物种概念(evolutionary species concept)和系统发育物种概念(phylogenetic taxon species concept)等, 其他定义都是从中衍生或综合其中2–3个物种概念而形成的(de Queiroz & Donoghue, 1988)。其中, 形态学物种概念是生物多样性研究中定义肉眼可见的动植物物种时用得最多的物种概念, 是从模式物种概念(typological species concept)衍生而来。但是, 目前各种志书类书籍中记载的多数物种, 与其近缘物种的划分所依据的形态学性状大都没有进行过居群水平的统计检验, 尤其是数量性状。在形态学物种的现代处理过程中, “居群”和“统计显著差异”两个概念十分重要。一旦领悟了这两个概念, 就不难想象近缘物种之间可能存在部分中间个体; 但它们的存在不影响“统计显著差异”和是否存在不同的“形态聚合群”(morphological clusters)这一用于区分不同形态学物种的标准。

生物学物种是所有教科书介绍“物种”时都要介绍的经典概念。生殖隔离是生物学物种概念的核心(Mayr, 1963); 但在定义和阐述生物学物种概念时, 人们往往忽略了在群体水平上两个物种的生殖隔离存在一定的“度”, 从100% (所有的个体都存在生殖隔离)到0% (所有的个体之间都不存在生殖隔离)。合子后的生殖隔离是生物学物种中最常见的支持证据; 但是两个近缘物种杂交后代雄性不育、雌性可育(Haldane's rule)在很多动物类群中都十分常见(Coyne & Orr, 2004), 从而说明这些所谓的“生物学物种”也不是100%的生殖隔离, 因为雌性可育也可能导致种间界限打破, 使得基因在种间转移(Mallet, 1995)。植物以及部分动物属中还广泛存在多倍化现象, 多倍化形成的物种一般认为是比较理想的生物学物种; 但是, 不同倍性的物种之间仍可能存在少量的杂交后代和基因流(Grant, 1981)。因此, “生物学物种”概念应修订为“种间生殖隔离程度远大于种内居群间生殖隔离程度”才更加符合实际情况。

此外, 生物学物种概念在异域分布的地理隔离的近缘物种中应用起来十分不方便。地理隔离物种

之间可能存在由于遗传漂变等机制导致多位点分化产生的合子后生殖隔离以及其他机制产生的交配前生殖隔离(Coyne & Orr, 2004); 但是, 这些隔离机制也可能在一些最近才异域隔离分布的姊妹形态学种中都不存在。

不同的物种概念都是用来对自然界存在的某类生物进行物种划分, 只是各自强调的重点不一样。如果换一个角度来比较, 这些概念强调的是分化完全、“成熟”物种的某个方面。对于来自同一个最近共同祖先的两个分化较好的以有性生殖为主的“好种”, 既有形态上的统计间断, 也有程度比较高的生殖隔离, 还有明显的生态位分化, 各为单系, 具有显著不一样的基因型(遗传聚合群, genetic clusters)、各属于遗传分化比较大的进化单元……等等。每个物种概念的定义, 十分类似于盲人摸象(图1), 摸到的分别只是大象的某个方面; 当强调这一方面时, 则或多或少忽略了其他方面。因此, 科学而完整的物种概念是“睁开眼睛看大象”, 是涵盖以前定义所有物种概念条件的“整合物种概念”。但是, 自然界中的“物种”能涵盖所有这些方面吗? 非也。正是这种不能覆盖各方面的大量“物种”(没有发展到成熟物种阶段, 见下面论述)的存在, 影响了大家对物种的认识, 从而提出了若干“物种概念”定义, 引起了若干争论。此外, 尽管多数以有性生殖为主的动植物类群符合上述情况; 但也有很多生物类群本身也存在例外, 如一些微生物类群不具有肉眼可见的形态性状, 一些植物类群以无融合生殖为主等; 这些类群就如残疾大象, 缺了鼻子或眼睛等; 即使是分化后期的成熟物种, 也满足不了所有的物种概念。

2 “分化路上的物种”

现在看到的物种实际是其“进化”长河中的一个切面, 物种始终是在“分化路上”, 或处于分化的早期, 或处于中期, 或处于后期。产生的物种或者存留至今, 或者永久灭绝, 但更多情况下则是灭绝后又开始新一轮的物种分化, 周而复始。当处于分化的早中期时, 物种显示出来的特征可能只满足其中一个或两个物种概念条件, 而不能满足多个条件; 当处于分化后期时, 则能满足更多甚至所有物种概念的条件。但是, 自然界中处于分化后期的物种相对较少。古老孑遗单种属中的物种如银杏(*Ginkgo biloba*)、大熊猫(*Ailuropoda melanoleuca*)等, 以及少

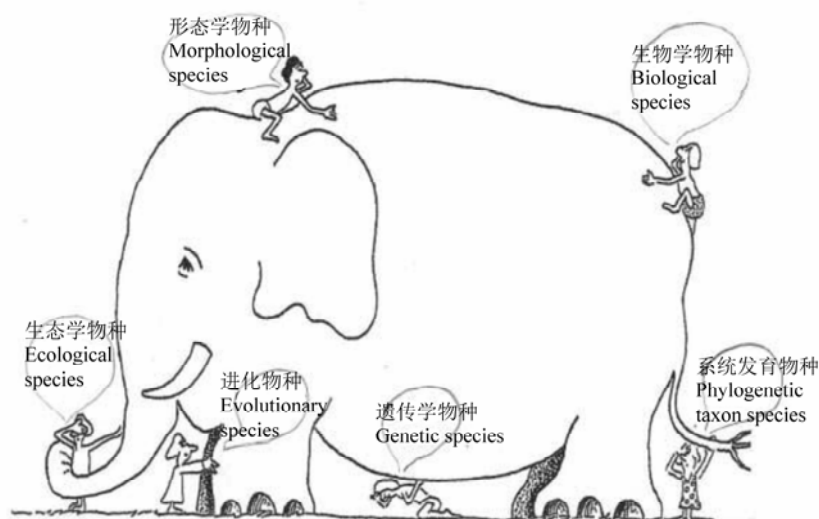


图1 以前定义的所有物种概念就像盲人摸象一样, 只看到了一个成熟物种的某一方面

Fig. 1 One of the diverse species concepts defined before may only perceive one aspect of the mature species like “the blind men feel the elephant”

种属中分化时间相对较长的一些物种应属于这种情况, 这些物种就是分类上所谓的“好种”。但是, 有些古老孑遗属的少种属尽管属起源古老, 但所包括的物种却可能是新近历史上才开始分化的年轻物种, 如领春木(*Cercidiphyllum magnificum*)和日本领春木(*C. japonicum*) (Mao & Liu, 2012; Qi et al, 2012), 它们之间的分化不一定符合所有物种概念的条件。这也说明一些所谓的“孑遗物种”实际上还是处在分化路上的“年轻”物种。

尽管很难科学检验和统计, 但自然界中可能更多的物种应处于物种分化的早中期, 不符合所有物种概念定义的条件。极端的例子是多倍化新产生的四倍体群体, 在形态特征上与祖先二倍体没有统计上的显著差异; 但多倍化导致其生殖隔离程度较高(尽管不是100%隔离, 因为可能还存在通过三倍体桥的基因流动, Grant, 1981), 符合修订后的生物学物种概念, 是生物学物种, 但不符合其他物种概念条件。另一类例子是形态隐存种(morphologically cryptic species), 在最近的研究中出现十分频繁(如Yassin et al, 2008), 甚至包括知名物种长颈鹿(*Giraffa camelopardalis*, Fennessy et al, 2016); 不同的隐存种之间存在遗传差异, 为遗传聚合群, 且各自为单系群, 因而符合遗传以及系统发育物种概念, 甚至也可能有地理分布差异而符合生态学物种概念(如Fennessy et al, 2016); 但是形态性状差异统

计不显著, 不符合形态学物种概念。

现代遗传学已经证实群体或物种间的分化都有其遗传学基础, 即本质上是DNA或基因的分化(Feder et al, 2013)。每个物种概念成立所需的条件实际上是相应基因的分化。“一因多效”(一个基因多个效果)确实存在, 如控制形态性状分化的基因同时也导致生殖隔离以及生态位分化(Coyne & Orr, 2004)。这种情况下, 一个基因的分化可能会满足形态学、生物学、遗传学和生态学4个甚至更多物种概念的条件。但是, 这样的基因和例子相对少见。多数情况下, 每个物种概念所需条件涉及的基因可能是不同的, 如系统发育分析常用的基因或DNA片段是近中性进化的, 而生态物种概念所依托的基因可能具有选择适应性; 生殖隔离和形态差异基因既可能是随机中性进化的产物, 也可能是自然选择导致的差异性表现。各个物种概念所需条件与两个物种群体水平上多个基因的分化式样一致: 有些基因快(选择或其他因素), 有些基因慢。在物种分化后期, 所有的基因都分离, 相当于所有物种概念的条件都得到满足, 成为“好种”。因此, 各物种概念所需条件在“分化路上”的分离与物种分化中的多基因分化式样是基本类似和相同的(图2)。

因为“整合物种概念”只有在物种分化后期才能完整体现, 所以在分化早中期尝试定义一个针对所有生物的物种概念似乎不可能做到: 因为对于不同

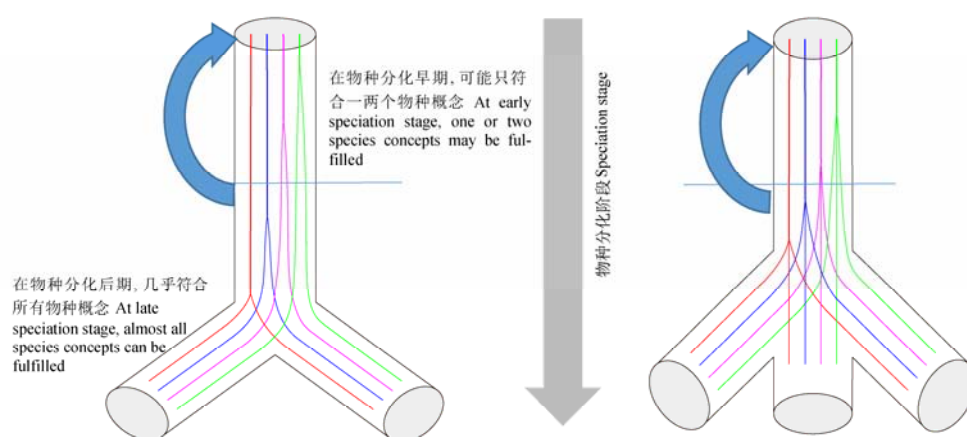


图2 在1个祖先种分化为2至3个(辐射多样化)物种过程中,满足不同物种概念(不同颜色)条件分化的非一致性。未达到物种分化的最后期,如箭头所示又开始一轮新的物种分化。由于不完全的生殖隔离,这些物种之间的基因流与遗传交换应十分频繁。

Fig. 2 Different species concepts (in different colors) may be gradually fulfilled along the divergences of one ancestral species into two or three (radiative diversification) species. Before the late speciation stage, the incomplete diverged daughter species undergo further cycles of speciation (arrows). Gene flow and genetic changes may occur frequently between these assumed “species” due to the incomplete reproductive isolations.

的物种对来说,它们的基因组结构、进化历史以及所受到的选择压力等都是不同的。在物种分化过程中,有些可能是生态位分化早,有些可能是形态分化较早,而另一些则可能是生殖隔离分化较早,情况极为复杂;各物种分化条件在不同物种对中应是随机的。还须认识到,自然界的物种分化不是进行到后期,即两个或多个后代物种之间(如图2)已经完整分化(符合所有物种概念)时才开始新一轮的物种分化;往往是还在分化中(如早中期)就已开始新一轮的物种分化(图2箭头所示),这可能导致自然界的很多物种始终处于物种分化的早中期。理论上,分化时间越长,遗传差异越大、生殖隔离程度越高;处于分化早中期的物种,种间不可避免地产生一定的基因流。种间杂交以及基因流一方面会引起一些基因或DNA片段在种间遗传界限上弱化以及种间关系网状化;另一方面也可能促进被渗入物种的环境适应性提高和分布区扩展,甚至这些杂交后代还会形成一个新的同倍性杂交或异源多倍体物种(Coyne & Orr, 2004; Abbott et al, 2010)。

3 物种界定

目前依据形态特征建立的很多物种采用的还是模式物种概念,而没有采用统计学方法来验证它们是否是真实的形态聚合群。今后采用“整合物种概念”进行物种界定、分类处理和发表新种时,要尽可

能考虑物种分化的各个方面,也就是目前各物种概念所强调的各项条件,即“整合”的思想和“整合”的方法。具体来说:

第一步是要对记载的物种或拟发表的新种及其近缘种开展形态性状的统计聚类分析。分析方法需要采用统计学上的聚类分析(如差异显著性比较分析、主成分分析等),而不是简单的间断性与连续性分析,因为分化上统计显著的两个聚合群(即物种)之间也可有部分个体处于中间状态或偏离聚合群。这是自然界中多数物种存在的常态,种间杂交导致的部分基因流以及居群内部分个体的部分基因产生的新生突变等都可能此类情况发生。对化石物种也建议开展类似的工作。由于每个化石物种的化石标本不多,多数古生物学家感觉难以全面采用形态性状差异统计显著的“形态学物种概念”,但是对那些采集标本较多的类群应该进行此类物种界定的研究工作。古生物学家在物种界定和分类时还存在另一个比较重要的问题,即把同一谱系不同时间段的化石命名为不同的物种。这些化石物种在系统发育的分子钟标记中很容易被误用,被错误地置于一个属的系统发育树的冠(crown)支或干(stem)支,从而缩短或增加拟计算节点的分化时间。

其次,应采用常用的分子标记,如DNA条形码序列变异或其他简单的分子标记对所研究物种对或物种群的多个居群进行遗传学分析。根据分析结果

来确认拟划分的物种是否可划分为不同的遗传聚合群,是否是单系,是否符合遗传学以及系统发育物种概念。这种分析对于没有可直接观察的形态性状以及无融合生殖等类群尤其重要。但是,这种遗传学研究仍然要注意“群体”和“统计”概念,只要能将多数个体划分为不同的遗传聚合群,就说明是不同的进化单元,应承认种间基因流导致的“中间”(如自然界存在的大量种间杂交个体)或“异常”个体的存在。

第三,通过生态位模拟以及实地观察来验证是否符合生态学物种概念,检查物种之间是否具有明显的生态位分化(如花期、行为、资源利用以及时空分布等)。生态模型模拟表明,两个独立进化的物种不可能具有完全重叠的生态位(Coyne & Orr, 2004)。

第四,通过同质园种植(养殖)、同域分布杂交可行性的各种实验以及染色体分析等研究来确认是否符合生物学物种概念。这里采用的生物学物种概念应该是修订过的生物学概念(modified biological species concept):即种间存在较高度度的生殖隔离,种间生殖隔离程度远大于种内居群间生殖隔离。

当然,除上述这些物种概念的标准之外,也可依据其他物种概念所需条件进行检查。检查的条件越多,所依据的证据越多,最后的分类处理应越客观和科学。对一些特定类群(如微生物、以无融合生殖为主的植物类群等)进行研究时,要注意采用适合类群特点的物种概念。

对于所检查类群中的“物种”,可能存在只符合一个物种概念到符合所有已检查物种概念的情况,后者是毫无疑问的“好种”。关键是那些只符合一个至两个物种概念条件的两个类群,是独立为两个种还是合并为一个物种?两种处理并没有本质上的区别(正如种和变种没有本质的区别一样, Darwin, 1859),因为处于分化前期的物种总是这种情况;但应尽量减少分类名称上的混乱,遵循已有的分类处理。对于符合形态学物种概念的类群,应优先考虑形态学标准,因为这更容易让其他科学工作者认识和使用这样界定和发表的物种。发表新物种时,至少应该符合两个物种概念条件。对于那些一个物种概念条件都不符合的物种,应予以合并或命名为自然杂种(hybrid),如:依据居群内少数基因突变产生的变异个体以及种间杂交个体命名的物种,这些个体尚未形成独立的进化单元。经过这样的物种界定和分类处理,就能知道所处理的物种处于物种分化

的什么时期,也知道它们之间的分化主要存在于哪个方面,从而为研究它们的物种形成机制及其保护提供更为可靠的分类学背景。

致谢:感谢马克平主编邀请撰写这篇短文。感谢郑红蕾等同学的帮助和讨论。

参考文献

- Abbott RJ, Hegarty MJ, Hiscock SJ, Brennan AC (2010) Homoploid hybrid speciation in action. *Taxon*, 59, 1375–1386.
- Coyne JA, Orr A (2004) *Speciation*. Sinauer Associates, Sunderland, MA.
- Darwin C (1859) *On the Origin of Species by Means of Natural Selection or the Presentation of Favored Races in the Struggle for Life*. John Murray, London.
- de Queiroz K, Donoghue MJ (1988) Phylogenetic systematics and the species problem. *Cladistics*, 4, 317–338.
- Feder JL, Flaxman SM, Egan SP, Comeault AA, Nosil P (2013) Geographic mode of speciation and genomic divergence. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 44, 73–97.
- Fennessy J, Bidon T, Reuss F, Vamberger M, Fritz W, Jank A (2016) Multi-locus analyses reveal four giraffe species. *Current Biology*, 26, 1–7.
- Grant V (1981) *Plant Speciation*. Columbia University Press, New York.
- Mallet J (1995) A species definition for the modern synthesis. *Trends in Ecology & Evolution*, 10, 294–299.
- Mao KS, Liu JQ (2012) Current ‘relicts’ more dynamic in history than previously thought. *New Phytologist*, 196, 329–331.
- Mayr E (1963) *Animal Species and Evolution*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- Qi XS, Chen C, Comes HP, Sakaguchi S, Liu YH, Tanaka N, Sakio H, Qiu YX (2012) Molecular data and ecological niche modelling reveal a highly dynamic evolutionary history of the East Asian Tertiary relict *Cercidiphyllum* (Cercidiphyllaceae). *New Phytologist*, 196, 617–630.
- van Valen L (1976) Ecological species, multispecies, and oaks. *Taxon*, 25, 233–239.
- Wilkins JS (2006) A list of 26 species “concepts” source. http://scienceblogs.com/evolvingthoughts/2006/a_list_of_26_species_concepts.php. (accessed on 2016-08-01)
- Wilkins JS (2009) *Species: A History of the Idea*. University of California Press, Berkeley.
- Yassin A, Capy P, Madi-Ravazzi L, Ogereau D, David JR (2008) DNA barcode discovers two cryptic species and two geographical radiations in the invasive drosophilid *Zaprionus indianus*. *Molecular Ecology Resources*, 8, 491–501.
- Zhou CF, Yang G (2011) *Existence and Definition of Species*. Science Press, Beijing. (in Chinese) [周长发, 杨光 (2011) 物种的存在与定义. 科学出版社, 北京.]

(责任编辑: 黄祥忠)

•物种概念专题•

为什么在物种概念上难以达成共识?

张德兴^{1,2*}

1 (中国科学院动物研究所, 北京 100101)

2 (中国科学院北京基因组研究所, 北京 100101)

摘要: 生物学家通常认为物种是生命多样性的基本单位。然而, 尽管近一个世纪以来生物学家们不断地讨论物种概念问题, 但到目前为止仍然难以形成共识。大多数生物学家关注如何定义物种主要是因为它有非常重要的实践意义, 所以, 不同学者提出的物种概念在很大程度上是基于实践应用上的可操作性, 并且其视角难免受其专业见地以及对形成新物种的进化过程的认识所影响。物种代表了进化过程的一个阶段, 而且不同的“物种”可能处于物种形成这个进化过程的不同阶段。鉴于“定义”实际上是一种类似协议的约定或界定, 任何定义都是一种带有局限性的概括, 因此我们可能很难建立一个与分类实践中千变万化的情况都能完全匹配协调的物种定义。已经提出来的那些物种概念或定义都有其合理性, 但是也没有一个是完美无缺的。认识到这一点很重要, 否则就可能会因为固执地坚持某一特定的物种概念而在物种界定和进化研究中自觉或不自觉地引入错误甚至制造混乱。

关键词: 物种; 物种概念; 物种形成; 生殖隔离; 种群分化; 分歧原理; 神奇性状

Why is it so difficult to reach a consensus in species concept?

Dexing Zhang^{1,2*}

1 Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101

2 Beijing Institute of Genomics, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101

Abstract: Biologists believe that species is the basic unit of biological diversity, and few people will doubt the fact that there exist distinct species in nature. Nevertheless, despite of ceaseless debating on species concept or species definition among biologists over nearly a century, no consensus has been reached. Species definition concerns many biologists because it has far-reaching practical implications. Therefore, species concepts proposed by various scholars zero in greatly on their operational convenience and practical applicability in research activity such as taxonomic classification. As a result, these concepts and definitions are unavoidably shaped by the visions of the scholars which are further shaped by their insights into the evolutionary process of speciation. Speciation represents a stage in evolutionary divergence, and also different “species” may be at different stages of the speciation process. Since a “definition” is a kind of convention or confining description, every definition would bear some limitations. It would be thus very difficult, if not impossible, to define a perfect species concept that will accord with all species in taxonomic practice. From this perspective, we should confess that while every species concept or definition proposed thus far is reasonable, none is faultless or flawless. It is very important to bear this in mind, because, otherwise, one may stubbornly insist on one single species concept and introduces errors or even triggers chaos and confusion, consciously or unconsciously, in taxonomic and other evolutionary researches.

Key words: species; species concept; speciation; reproductive isolation; population subdivision; principle of divergence; magic trait

没有多少人会对自然界中存在着形形色色的不同物种这个事实产生怀疑, 但是也没有多少人能

给物种下一个确切的定义。甚至可以说, 尽管近一个世纪以来生物学家们不断地讨论物种概念问题,

收稿日期: 2016-08-15; 接受日期: 2016-08-19

基金项目: 中国科学院先导专项动物复杂性状的进化解析与调控(XDB13030200)

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: dxzhang@ioz.ac.cn, dxzhang@big.ac.cn

先后提出了几十个不同的定义(洪德元, 2016), 可是到目前为止也并没有形成共识。为什么呢? 至少有三个方面的主要原因: (1)专业见地(*insight*)和视角(*vision*)的局限性; (2)对形成新物种的进化过程认识的局限性; (3)理论定义与分类实践之间的一些不协调也是生命多样性进化的固有特性所决定的。

1 见地影响视角

除了少数人特别关注物种概念的哲学涵义之外(例如Devitt, 2010), 大多数生物学家之所以关注怎么样定义物种主要因为它有非常重要的实践意义。因此, 不同学者提出的物种概念在很大程度上是基于使用或实践上的可操作性。例如, E. Mayr (1940)曾明确地说他感兴趣的是一个具有实用性的物种定义。显然, 这些学者本人的专业背景、对本学科的见地以及对其他相关学科的认识会对物种概念的涵义产生很大影响。应该说, 已经提出来的那些物种概念或物种定义都是有其合理性的, 但是几乎没有一个是完美无缺的。认识到这一点很重要, 否则就可能会因为固执地坚持某一特定的物种概念而在物种界定和进化研究中自觉或不自觉地引入错误甚至制造混乱。

实际上, 很多学者(例如de Rueiroz, 2007)都曾指出, 近半个世纪以来, 物种概念问题对物种界定造成了混乱, 因为依据不同的物种概念会引起对同一生物的物种地位的不同解读; 本期所刊的洪德元先生的文章生动地展示了这方面的若干例子(洪德元, 2016)。下面我通过另一个典型例子进一步探讨这个问题。在生物学物种概念(*biological species concept*, BSC)这个英文名称被正式提出之前若干年, T. Dobzhansky已经在不同场合阐述过内涵很近的一种物种概念, 只不过他当时所强调的是物种之间由于生理特性上的差别不能相互交配繁殖(Dobzhansky, 1935, 1937), 也可以理解为生理隔离。Dobzhansky的物种概念深刻地影响了人们随后对物种问题的思考。Mayr后来在他的专著中正式给出了后来被称之为BSC的物种概念(Mayr, 1942), 其中借用了A. E. Emerson早先在评论Dobzhansky 1937年的专著时提出的“生殖隔离(*reproductively isolated*)”这个术语(Emerson, 1938), 尽管两年前他还批评这个术语有很多问题, 并特别指出其最主要的问题在于难以在实际中进行检验(Mayr, 1940)。

Dobzhansky作为一个具有深厚博物学和遗传学背景的进化生物学家, 深刻地认识到物种代表了进化过程的一个阶段, 因此并不认为只有存在地理隔离才能形成新物种, 并且认为生殖隔离应该是物种分化的副产品(Dobzhansky, 1935)。而Mayr作为一个当时对遗传学和进化理论认识并不充分的鸟类分类学家则断然批评Dobzhansky的观点是错误的, 认为物种是进化过程的结果而不是一个阶段(Mayr, 1942), 并且随后逐渐把BSC神圣化了。Mayr和他的一些拥护者声称生殖隔离是形成新物种的先决条件, 否认同域物种形成的可能性。

视角的局限性还会导致思维固化, 逻辑不清, 轻率否认不同的观点, 甚至颠倒是非。例如, 在BSC的大旗下, 无性繁殖生物被完全忽略了, 因此这个物种概念对细菌、古菌等完全没有意义。再如, 我们是应该先弄明白形成物种的进化过程, 再看看怎样定义物种呢, 还是应该先对物种从理论上加以定义, 再研究符合这个定义的物种的进化过程? 许多BSC的拥护者似乎认为后者才是王道, 这无异于先买一个自己喜欢的玩具, 然后再根据从产房抱出来的孩子是否喜欢这个玩具而判别他/她是不是自己亲生的。

2 形成新物种的进化过程

达尔文在《物种起源》中提出了一个“分歧原理”(principle of divergence)用以阐述和解释新物种的形成和生物多样性的进化(Darwin, 1859); 他指出了变异分离的重要性, 但并没有认为地理隔离是必要前提。正因为后一点, Mayr及其追随者认为达尔文忽视了“生殖隔离”这个“法宝”, 进而讽刺达尔文的书取名不当或名不符实, 指责他几乎没有讨论新物种是怎么产生的, 即使说了那么一丁点也是错误的(Mayr, 1942; Coyne & Orr, 2004)。虽然达尔文当时并不知晓遗传学原理, 更不知道DNA的存在, 但是他对形成新物种的进化过程的推断总体上是正确的。这不只是我个人的观点(Zhang, 2010), 其他学者例如当代研究物种形成的知名专家, 原伦敦大学学院教授Mallet博士(现在哈佛大学)也曾鲜明地指出, 达尔文关于物种起源和形成的见解比150多年以来的所有其他提法都更接近于真实情况——我们21世纪的进化生物学家们都应该重新正视这个事实(Mallet, 2010)。

对于产生新物种的进化过程,当代进化理论大致形成了以下共识:

(1)生物繁殖的核心实质是DNA的复制,而DNA在复制过程中不可避免地会发生错误,这些错误不可能被生化机制所完全校正;此外,DNA还会发生损伤,这些损伤也不可能总是被修复。结果是DNA在从一代向下一代的传递中难免会发生错误,因此,生物在繁殖过程中不可避免地会产生遗传变异,导致一个物种的不同个体之间存在遗传(和表型)差异。同时,有性生殖时,父母本基因的自由组合以及遗传重组的发生,也会导致一个物种的不同个体间产生遗传和表型差异。所以,由于一个物种的个体之间存在遗传(和表型)异质性,因而物种在遗传上是异质的,通常其成员数量越大,异质性越高。

(2)由于地质、地理和生态环境异质性普遍存在,一个物种的成员常常聚集为不同的种群,即成员间能够进行随机交配繁殖后代的一群个体。物种的分布区越大,迁移扩散能力越弱,物种内种群的数目就会越多。种群间由于个体交换(即基因流)受到限制,不能进行完全的随机交配。这样,两种重塑遗传变异的重要进化力量——随机遗传漂变和自然选择——在不同种群中便会独立发生作用,其后果是:只要种群间基因流较弱或者只要适应(选择)的方向有所差别,随着时间的流逝,种群间的遗传差别就会变得越来越大,从而使种群发生显著的遗传分化。

(3)给定足够的时间,不同种群的成员间在基因组上的遗传差别会越来越大,基因表达调控网络甚至重要生理代谢机制也会产生显著差别,并最终导致种群间产生生殖隔离。这时,分化了的种群就变成了不同的物种。新形成的物种内部也同时开始了新的遗传变异和种群分化过程,只要不走向灭绝,它们便进入一轮新的螺旋式重复。因此,我们可以引用Dobzhansky (1935)的原话加以总结:“Considered dynamically, the species represents that stage of evolutionary divergence, at which the once actually or potentially interbreeding array of forms becomes segregated into two or more separate arrays which are physiologically incapable of interbreeding”(动态地来看,物种代表着进化分歧的那样一个阶段,即曾经进行或潜在可以进行相互交配繁殖的一整系列个

体分化为生理上彼此不能交配繁殖的两个或多个不同的系列)。物种间的生殖隔离是遗传分化的副产品这个观点已被当代进化生物学家广为接受。

有各种各样的机制可以阻碍基因流的发生并进而造成生殖隔离,例如地理隔离、基因组加倍、染色体重排、雄性快速进化以及既受分歧选择影响又能引起生殖隔离的多效性“神奇”性状的进化等等(Coyne & Orr, 2004; Servedio et al, 2011)。理论上,任何能够阻碍基因流的机制都能促进种群分化,进而促进新物种的形成。地理隔离是直接通过生殖隔离阻碍基因流的一个最简单的机制,由此所导致的物种分化被称为异域物种形成。然而,如上所述,各种各样的遗传变异总会不断产生和积累,即使在相同的地理区域,如果遗传变异(1)使得个体或种群在交配时间上存在差异,以至于不同种群的个体在交配季节难以相遇,或者(2)导致两个种群占据不同的生态位,例如一个主要在树冠而另一个在地面上觅食,或者(3)致使个体或种群在行为上发生分化,例如一些个体喜欢与红色羽毛或有某种特定气味的个体交配而另一些喜欢与蓝色羽毛或具有另一种气味的个体交配,亦或(4)引起个体或种群在对传粉媒介动物的吸引方面存在差异,例如一个花为粉色,更易吸引蜂类为它们传粉,而另一个花为红色,能更有效地吸引蜂鸟传粉,这样便降低了两类花间相互授粉的机会(例如北美洲的某些猴面花物种,见Ramsey等, 2003),等等,则它们之间都能产生一定程度的生殖隔离。那么,在持续的选择和漂变压力下,生殖隔离会不断加强,导致分化成不同的物种。所以,近十几年以来,越来越多的生物学家认为同域物种形成可能并不像以前认为的那样罕见(Via, 2001; Servedio et al, 2011)。

当然,有些进化过程甚至能即时阻断基因流从而建立起生殖隔离,例如种间杂交和多倍化导致的多倍性物种形成(speciation by polyploidy),这在植物中并不罕见,在动物和真菌中也存在(Coyne & Orr, 2004)。

(4)物种问题的复杂性。现代研究表明,种群分化达到生殖隔离所需要的时间是一个变量,不同类群间差别非常大,从几千年到几百万年甚至数千万年不等(Coyne & Orr, 2004)。而且与生殖隔离相关的基因也多种多样,在不同类群间没有统计规律。此外,在物种分化过程中,各种各样的表型差异都可

能出现(不过有时可能已产生生态、生理或行为性状等方面的差别,但是却可能没有明显的形态差别),而只有在经过足够的分化时间后,这些表型差异才可能具有种属特异性。尤其需要了解的是,形态(表型)性状间的差异程度跟物种间产生生殖隔离的时间没有直接关联性,而全基因组水平的遗传差别程度则与物种形成的时间有很强的关联性,因此遗传数据可以用来重建物种间系统发生关系和估计分歧时间(综述参见Yang, 2014)。这也是为什么分类学家现在把遗传差别作为重要性状纳入物种鉴定研究的原因之一,本期洪德元先生的文章(洪德元, 2016)也一再证明了这一点。此外,即使发生了生殖隔离,也并不意味着基因组在所有位点上都不发生基因流。如果把上述若干方面(生殖隔离的程度、分化时间、各种表型差别、基因流等)比喻为组成森林的树木的特征,那么试图通过比较树木的个别特征而确定两片森林是否相同的策略显然存在问题,也必然会引起争议。

3 生物多样性进化的固有特性意味着我们可能难以建立一个完美无缺的物种概念

在了解了产生物种的进化过程后,让我们再回过头来看看物种概念问题。除了前文讨论的物种问题的各种复杂性以外,还有另外一个极为重要的事实常常被忽略:我们今天所面对的地球生态系统存在着数以千万计的物种,各个物种出现的时间不同,持续的时间也不一样,因此它们处于不同的进化阶段。例如,有的已走完物种分化的整个过程,与最近的近缘种间存在完全的生殖隔离;有的在此基础上已步入下一个分化轮回,正在形成遗传上显著分化的种群;有的还处在物种分化的早期阶段,既存在已产生完全生殖隔离的较远的近缘种,又存在显著分化的但尚未完全生殖隔离的种群(亚种),等等。前两种情况有很多熟悉的例子,一般不会产生分类困难。最后一种情况会给物种鉴定带来诸多麻烦,一个研究很深入的典型例子是拟暗果蝇(*Drosophila pseudoobscura*)的哥伦比亚波哥大种群和美国种群(详见Orr & Irving, 2001)。对于任何一个潜在的新物种,我们既不知道它处于什么样的进化阶段,也不可能在没有进行系统研究的情况下判定它处于什么阶段。可以猜测的是会有很多物种处于类似拟暗果蝇那样的进化阶段。“定义”实际上是一

种类似协议的约定或界定,任何定义都是一种带有局限性的概括,服务于实践的物种概念更是如此。因此,我们可能很难建立一个与分类实践中千变万化的情况都完全匹配协调的物种定义。这是生命多样性进化的固有特性所决定的。

通过归纳,我们可以得出一个结论:所有的生物学物种都是一个独立进化的种群遗传谱系——正如de Queiroz (2007)所指出的。实际上目前所提出的所有物种概念都直接或间接地承认这一点,它是不同概念之间在物种进化本质上的唯一共识(应该强调的是,生殖隔离只是一个表型现象)。然而,遗憾的是,种群(种内遗传谱系)本身也存在概念上的争议,在实践中如何界定独立的种群也是一个争议的焦点(参考Waples & Gaggiotti, 2006; Ma et al, 2015),因为它们都涉及到如何确定发生类别转变的“临界标准”问题。这些争议的存在,也是生命多样性在进化进程上的异质性和进化的相对不连贯性的固有反映。由此,我们不得不赞叹Dobzhansky (1935)关于物种代表着进化分歧的一个阶段的深刻论断。科学大师的洞察力常常让后人称奇,似乎总能给后人一些不同凡响的启示或灵感,这也是为什么我们今天仍然有必要阅读那些覆盖着历史尘埃的经典著述的原因。

致谢: 真诚感谢马克平主编鼓励作者撰写这样一篇关于物种概念的评述性短文。张勇和吉亚杰对本文提出了建设性的意见,在此表示衷心感谢。

参考文献

- Coyne JA, Orr HA (2004) Speciation. Sinauer, Sunderland, MA.
- Darwin C (1859) On the Origin of Species by Means of Natural Selection, or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life. John Murray, London.
- de Queiroz K (2007) Species concepts and species delimitation. Systematic Biology, 56, 879–886.
- Devitt M (2010) Species have (partly) intrinsic essences. Philosophy of Science, 77, 648–661.
- Dobzhansky T (1935) A critique of the species concept in biology. Philosophy of Science, 2, 344–355.
- Dobzhansky T (1937) Genetics and the Origin of Species. Columbia University Press, New York.
- Emerson AE (1938) The origin of species. Ecology, 19, 152–154.
- Hong DY (2016) Biodiversity pursuits need a scientific and operative species concept. Biodiversity Science, 24, 979–

999. (in Chinese with English abstract) [洪德元 (2016) 生物多样性事业需要科学、可操作的物种概念. 生物多样性, 24, 979–999.]
- Ma L, Ji YJ, Zhang DX (2015) Statistical measures of genetic differentiation of populations: rationales, history and current states. *Current Zoology*, 61, 886–897.
- Mallet J (2010) Why was Darwin's view of species rejected by mid-20th Century biologists, and how does it fare today? *Biology & Philosophy*, 25, 497–527.
- Mayr E (1940) Speciation phenomena in birds. *The American Naturalist*, 74, 249–278.
- Mayr E (1942) *Systematics and the Origin of Species*. Columbia University Press, New York.
- Orr HA, Irving S (2001) Complex epistasis and the genetic basis of hybrid sterility in the *Drosophila pseudoobscura* Bogota-USA hybridization. *Genetics*, 158, 1089–1100.
- Ramsey J, Bradshaw HD, Schemske DW (2003) Components of reproductive isolation between the monkeyflowers *Mimulus lewisii* and *M. cardinalis* (Phrymaceae). *Evolution*, 57, 1520–1534.
- Servedio MR, van Doorn GS, Kopp M, Frame AM, Nosil P (2011) Magic traits in speciation: 'magic' but not rare? *Trends in Ecology & Evolution*, 26, 389–397.
- Via S (2001) Sympatric speciation in animals: the ugly duckling grows up. *Trends in Ecology & Evolution*, 16, 381–390.
- Waples RS, Gaggiotti O (2006) What is a population? An empirical evaluation of some genetic methods for identifying the number of gene pools and their degree of connectivity. *Molecular Ecology*, 15, 1419–1439.
- Yang ZH (2014) *Molecular Evolution: A Statistical Approach*. Oxford University Press, Oxford.
- Zhang DX (2010) A neglected dimension of evolution and the origin of species. In: *Darwin's Heritage Today: Proceedings of the Darwin 200 Beijing International Conference* (eds Long M, Gu H, Zhou Z), pp. 271–287. Higher Education Press, Beijing.

(责任编辑: 黄祥忠)

•物种概念专题•

浅析物种概念的演变历史

谢 平*

(中国科学院水生生物研究所, 武汉 430072)

摘要: 本文是一篇关于物种概念演变的简述。生物学家用不同的方法或标准划分物种, 就形成了不同的物种概念, 如生物学物种、形态学物种、生态学物种、进化物种、系统发生或支序物种, 或它们的组合, 等等。它们都揭示了物种属性的特定侧面, 都是不同物种客观存在的真实反映, 但都无法令所有人满意。对真核生物来说, 无论它们在形态上的差别有多大, 生殖隔离(不能产生可育的后代)应该是两个群体能否真正分化成不同物种的关键, 这种隔离机制可以是地理的、行为的或其他方式; 而生殖隔离总会伴随着一些形态或遗传上的变化, 虽然这些特征可能与生殖隔离本身并无多大关系, 但往往成为分类学家或分子进化生物学家区分种的依据, 对已经灭绝的化石物种来说, 生殖隔离的物种划分方式就无能为力了。如何准确定义一个物种依然充满着矛盾, 因为基于生殖隔离的物种概念不实用, 而实用的物种概念(如形态学物种)又被认为是人为的。

关键词: 物种概念; 生物学物种; 形态学物种; 生殖隔离

A brief review on the historical changes in the concept of species

Ping Xie*

Institute of Hydrobiology, Chinese Academy of Sciences, Wuhan 430072

Abstract: This is a mini-review on the historical changes in the concept of species. Biologists use different methods or criteria to discriminate species, leading to the formation of different species concepts, e.g. biological species, morphospecies, ecological species, evolutionary species, phylogenetic/cladistic species, or their combinations. These concepts respectively reveal a specific profile of the species' attributes, as well as reflecting the objective existence of these creatures as different species, but not being satisfied with everyone. For eukaryotes, reproductive isolation (incapable of reproducing fertile offspring) should be the key for two populations to differentiate into two different species, no matter how much they differ morphologically. The mechanisms underlying such isolation might be geographical, behavioral, or otherwise. Reproductive isolation is certainly accompanied by some morphological or genetic changes that are often used as criteria by taxonomists or molecular evolutionary biologists to distinguish species, although these attributes may not be associated with reproductive isolation itself. Extinct species known only from fossils are impossible to be classified taxonomically according to reproductive isolation. The exact definition of the term "species" is still controversial, as a species concept based on reproductive isolation is usually not applicable, but a usable species definition (e.g. morphospecies) is regarded to be artificial.

Key words: species concept; biological species; morphospecies; reproductive isolation

科学术语“物种(species)”来源于拉丁文中表示性状或现象的一个词(Offenberger, 1999)。物种是生命存在与繁衍的基本单元, 它既有相对的稳定性, 又有绝对的变化性。如果它亘古不变, 便没有生物界的进化, 但它也不能转瞬即逝。只有当人们试图

对生物界进行分门别类时, 才不得不思考如何对物种的内涵进行合理的界定。

1 关于物种划分的困惑

关于物种, 达尔文(Charles Robert Darwin,

1809–1882)曾说:“没有一项定义能使一切博物学者都满意;然而各个博物学者在谈到物种的时候,都能够模糊地知道它是什么意思……。关于‘变种’这个名词,几乎也是同样地难下定义……。华莱士认为动物可以分为四类:即变异类型、地方类型、地理族即地理亚种以及真正的、具有代表性的物种”(Darwin, 1872)。

Dobzhansky (1951)认为:“动物和植物分类学家利用有机体变异的不连续性来给生物进行分类和定名……,分类的范畴是学者为了自己的方便而设计的结构;在这种意义上,它们有时候被认为是‘武断的’或‘主观的’……;但是有些分类的类群,特别是种和属,分类学家通过精心努力,而使它们和一些大小不同的孟德尔式群体尽可能紧密符合”。

Barton 等(2007)指出:“人们普遍承认种的划分是真实的。而通常存在争议的是较高层次的分类阶元,如属或科。类似地,人们往往不清楚一个种内的不同形式是否应该分为地理种或亚种,却通常很清楚生活在任何一个地方的生物体应该怎样归到种里”。

一些唯名论(nominalism)者则宣称,物种只是人们给特定类群的生灵所取的名字而已,人们给物种所画的线也不代表任何生物学的基本分界点,因此,物种仅存在于人的大脑中,不过是一种命名抽象或精神抽象而已(Gregg, 1950)。而实用主义(pragmatism)者认为,物种在概念上是真实的,为了我们的便利与实际应用而存在(Dupré, 2001)。

2 强调不变性的物种概念

物种被视为特征明显的、不变的实体,物种由关键的性状确定,通过这些特征可以自动划归类似的个体。这种观点的起源可以追溯到柏拉图(Plato, 约公元前 427 年至公元前 347 年)的理念论哲学,按照这种哲学,物种被认为是一种比构成它的个体更深层次的存在。确定物种本质的是理念化的形式或结构,而不是任何一个个体的表面性状(Bowler, 1989)。可以认为,柏拉图强调了物种的绝对不变性,它由本质(essence)所决定,就像化学元素一样。如果按现代的知识来理解,柏拉图所说的理念化的形式或结构就是由 DNA 所编码的形式或结构。

3 强调变异性的物种概念

3.1 拉马克——生物之间存在不可分割的连续性

拉马克(Jean-Baptiste Lamarck, 1744–1829)认为物种只是一个人为的概念,事实上并不存在。根据他的用进废退理论,所有生物应该存在一种不可分割的连续性,如果收集足够的标本来填补物种之间形态上的缺失,就可以看出生物界是一个由一连串连续的过渡形态联结在一起的整体。既然所有物种都处在一个连续变化的过程之中,也就无所谓物种的灭绝,有的只是从一种形态转变为另一种形态(Shi, 2010)。显然,拉马克过分强调了物种的变异性而忽视了物种的相对稳定性。

3.2 达尔文——物种是一个在极长的时期内一面改变、一面分化的产物

达尔文拒绝为物种下一个定义,他在《物种起源》中写道:“在物种和变种这些名词的定义还没有得到普遍承认之前,就来讨论什么应该成为物种,什么应该成为变种,乃是徒劳无益的……。有些博物学家认为亚种已很接近物种,但还没有完全达到物种一级;在物种和亚种之间,的确还没有划出过明确的界限;此外,在亚种和显著的变种之间,在较不显著的变种和个体差异之间,也未曾划出过明确的界限……。如果一个变种很繁盛,而超过了亲种的数目,那么,它就会被列为物种,而亲种就被当作变种了;或者它会被亲种消灭而代替;或者两者并存,都被列为独立的物种……。我认为物种这个名词是为了便利而任意加于一群彼此非常类似的个体的,它和变种这个名词在本质上并没有区别,变种是指区别较少而彷徨较多的类型。还有,对变种这个名词和个体的差别比较,也是为了便利而任意取用的”(Darwin, 1872)。

对达尔文来说,一旦有机生命被看作是一个在极长的时期内一面改变、一面分化的产物,“物种”这个概念就成了相当任意的了。从进化的观点来看,它仅仅是为了较方便地指代那些由比较紧密联系在一起个体形成的群体而已,虽然这对于分类和形态描述的目的来说可能是必要的(Magner, 1994)。

达尔文认为:“物种只是特征非常显著的、稳定的变种,而且每一物种首先是作为变种而存在”(Darwin, 1872)。达尔文如此的物种观正是他内心矛

盾的真实写照。这样的见解既有一定的道理,也存在缺憾,反映了达尔文过分强调物种变异性的倾向。对后来的生物学家来说,它带来了人们对物种不确定性的认知恐慌。其实,没有变种就不可能有新物种的诞生,如果物种之间在形态等特征上没有间断性,那就不可能有真正的物种存在了。

4 主张既有稳定性也有变异性的物种概念

4.1 赫伯特——物种是比较高级和比较稳定的变化

赫伯特(R. W. Herbert)在1822年*Horticultural Transactions*第四卷和他于1837年出版的*Amaryllidaceae* (石蒜科)一书中宣称,园艺试验不可辩驳地证明了植物学上的物种不过是比较高级和比较稳定的变化而已。他认为动物亦如此,并相信每一个属的单一物种都是在原来可塑性很大的情况下被创造出来的,这些物种主要由于杂交也由于变异而产生现存的一切物种(Darwin, 1872)。

4.2 居维叶——物种在一定限度内永远存在下去,变种是物种偶然的再细分

居维叶(Georges Cuvier, 1769–1832)将物种定义为“从原初形成开始,使它们在一定的限度内永远存在下去的某种形式”,变种的存在“是物种偶然再细分的结果”。他还认为对物种的定义应该超出形态学的特点,并且应该包括遗传的或历史的成份。他认为:由于生殖是确定变种扩散范围的唯一方法,物种应当定义为这样一些个体的再结合,它们中一些个体是其他个体的后裔;或者是共同亲本的后裔;或者是另外一些个体的后裔,这些个体与它们的相似程度与它们相互间的相似程度相当。他意识到检验性的交配实验并不是在任何情况下都能办到的(Magner, 1994)。

4.3 陈世骧——又变又不变的物种概念

我国著名的昆虫学家和进化分类学家陈世骧是这样定义的:物种是由种群所组成的生殖单元,在自然界中占据有一定的生境,在谱系上归属于一定的分支。他认为物种既变也不变。之所以说物种是变的,是因为每一物种都有自己的特征,没有两个物种完全相同;但物种又是不变的,这是因为每一物种都保持有一系列祖传的特征,籍此反映其进化历史,决定其分类的隶属。他认为这是分类系统之所以反映进化历史的根本原因,而如何反映进化

历史,关键在于特征分析(陈世骧, 1983)。

5 强调生殖隔离的物种概念

5.1 雷——一个物种可通过种子繁殖而永远延续

英国博物学家雷(John Ray, 1627–1705)是第一个把物种作为分类单元,建立了适合于动植物分类系统的博物学家,他在*Historia Plantarum*中描述的植物分类是迈向现代分类学的重要一步。雷认为通过种子可以产生相同后代的植物应被归为一个种,即定义一个物种必须以繁殖试验为基础,1686年他写道:“经过长期而大量的观察后,我相信在确定一个物种时,除了应该把通过种子繁殖而使之永远延续的特点作为标准外,没有其他更合适的标准。因此不管一个个体或一个物种发生了什么样的变化,如果它们是由同一棵植物或同样的植物种子发芽生长起来的,那么这些变化只能称作是偶然的变异而不能作为区分一个物种的标志”,即不重要的变化不应成为鉴定种的依据。他认为,尽管所有的物种都是上帝创造的成对个体的后代,但在类型上还是具有某些可变性的,物种的性状并不绝对固定不变(Magner, 1994)。这应该就是被迈尔称之为生物学物种(biological species concept, BSC)的最早表述。虽然生殖隔离的物种概念被分类学家批评为可操作性不强,却得到育种学家的青睐。

5.2 布丰——生殖隔离是鉴别物种的重要标准

法国博物学家布丰(Georges Louis Leclerc de Buffon, 1707–1788)从骡子的繁殖行为认识到物种在自然界中的客观存在。他认为,物种是这样一些动物的组合,它们之间是可以杂交来产生可育的后代的,而不会产生不育的杂种。他将此视为一种检验某些个体是否属于同一物种的方法。这与雷的见解相似。布丰认为,物种确实是自然界惟有的存在,它像自然本身一样古老而久远,而“一个个体,无论它属于哪种物种,在宇宙中只不过是”,一个物种是“一个独立于数,独立于时间的整体,一个永远生存,永远同一的整体……”(Lovejoy, 1982; Magner, 1994)。布丰认为,如果我们能证明一群个体属于一个由生殖维持的群体,那么我们就可以确定它为一个真正的物种(Bowler, 1989)。

其实,布丰对物种的观点也经历了变化的过程。他在《自然史》一书的第一卷中,否认物种是真正的实体,认为物种以及由物种组成的属只不过

是分类学家想象出来的产物,实际存在的只是个体,而且我们有时可以发现两个所谓区别明显的物种之间的类型。然而,之后的两卷中,他又写道,物种是固定不变的、区别明显的实体,他在以后一直秉持这种观点,虽然略有改变(Bowler, 1989)。

5.3 沃尔什——不能自由杂交的即为物种

据达尔文记载,美国昆虫学者沃尔什(Benjamin Dann Walsh, 1808–1869)“把那些假定可以自由杂交的类型列为变种;把那些看来已经失去这种能力的列为物种”(Darwin, 1872)。这似乎也是将生殖隔离作为物种划分的标准。

5.4 迈尔——生物学物种概念

德裔美国进化生物学与分类学家迈尔(Ernst Walter Mayr, 1904–2005)提出了所谓生物学物种概念,认为物种是由相互配育的自然群体组成的类群,这些类群与其他类群之间存在着生殖隔离,即一个物种就是一个生殖共同体(Mayr, 2001)。其实,用生殖隔离来区分不同物种的思想在数世纪之前就已存在,如17世纪的雷,18世纪的布丰等。但是,在很多情况下,群体之间能否相互配育在技术上是难以确认的,分类学家不得不主要根据形态学的差异程度来进行决断。

地理隔离是造成生殖隔离的重要因素之一,达尔文早就注意到这一点。迈尔曾在1942年指出,如果某一种群和它的亲本物种被地理隔离并在隔离阶段获得了当外界障碍物消失时仍能促进或保证生殖隔离的有关性状,那么就形成了新的物种(Mayr, 1982)。地理隔离的物种形成方式也称之为异域成种,但自然界中还存在大量的同域成种现象。

当然,生物学物种概念只适用于进行有性生殖的生物。Barton等(2007)指出,如果我们坚持严格的生物种概念,那么一个无性繁殖的群体里每个成员都是一个分离的‘种’,因为不和任何一个其他个体进行杂交……。尽管许多生物学家用生殖隔离来定义物种形成,但是实际上物种的定义通常是基于形态的。

6 基于群体遗传学的物种概念

6.1 杜布赞斯基——一种是最概括性的孟德尔式群体

Dobzhansky (1951)认为,物种不是一个静态单位,而只是进化分歧过程中的一个阶段。他认为,

种就是一些群体的类群,其间的基因交换,在自然界是受一种或几种生殖隔离机制的组合所限制或阻止。总而言之,种是最概括的孟德尔式群体……。孟德尔式群体之间在遗传上的不连续性,因生殖隔离而变得固定下来……。这种阶段的到达,就是物种分化的来临。

他指出:“在孟德尔式群体间,杂交繁殖、基因互换以及生殖隔离的有无,只能借助于实验遗传学和生态学的方法才能直接加以研究。分类学家很少能运用这些方法来描述或研究种”。

6.2 巴顿等——一个物种形成一个独立的基因库

英国进化遗传学家巴顿(Nicholas H. Barton)等指出:“一个生物种形成单独一个基因库,所以一个个体中产生的偏好等位基因最终可以扩散到整个物种。原则上,通过重组,任何该等位基因的复合体都可以在一个生物种内部产生。相反,不同生物种各自独立进化,在这种意义上,一个生物种遗传变异对另一个生物种的进化没有贡献”(Barton et al, 2007)。但是,从生态的视角来看,我们不能排除一个物种的遗传变异对另一个物种的进化作出贡献的可能性。

7 基于基因差异的物种概念

一些学者怀疑基于形态学特征的物种划分,认为基于DNA序列差异的物种分类更为可靠。譬如,Barton等(2007)认为:“分子差异似乎是更客观的标准;可以用DNA序列将个体划到种里。对于不可培养的微生物,这种方法是更好的选择。很多研究表明:如果一个样本的核糖体RNA序列与另外一个样本的另外一条核糖体RNA序列的一致性低于97%,那么它们是不同的种”。但问题是为何这个标准是某个值,譬如97%?笔者认为,将某个特定的差异值作为不同物种的分界线同样是一种颇为主观的做法,比基于形态的分类标准有时可能更糟,但对既难以依赖形态也难以依赖生殖的原核生物来说,或许是一种无奈的选择。原核生物或许就是若干个大的基因库,而基因在我们现在认为的所谓亲缘关系较远的类群之间亦能自由流动。

英国进化生物学家道金斯(Richard Dawkins)曾说,两个个体同种(conspecific)的充分必要条件是,它们有同样数目的染色体,以及每个染色体具有同样数目的核苷酸(Dawkins, 1986)。但事实上,有些

物种的不同种群之间,染色体数目是高度变异的,而种群之间仍然可以交配;植物的多倍性(polyploidy)现象极为普遍。

8 其他物种概念

还有一些其他的物种概念,例如:(1)强调进化的物种概念(如进化物种、接替物种、时间物种);(2)强调系统发生的物种概念(如系统发生物种、支序物种、节点间物种);(3)强调生态的物种概念;(4)强调形态的物种概念(如形态学物种、分类学物种、形态-地理学物种、表征物种)(洪德元,2016)。依笔者之见,所谓的进化物种概念不过是对物种进化或系统发生特性、途径或结果的描述,强调生态的物种概念更难以成为物种的判别标准,而自林奈以来的形态学物种是分类学的产物,是最具可操作性的物种概念。由于形态的差异不一定与生殖隔离直接相关,因此基于形态差异的物种划分常常被批评为分类学家的主观性,这亦因为绝大多数物种的分类都无法通过生殖隔离实验来确认。

洪德元先生提出了“形态-生物学物种概念”,试图将形态、生物学、遗传学、进化等物种概念予以整合,认为一个物种应该能够反映下述属性:(1)体现物种内的所有成员共享一个基因库,个体间和居群间存在基因流,而物种之间由于隔离(也包括地理隔离和生态隔离),不发生基因交换;(2)一个独立的谱系,与别的谱系分别进化;(3)形成至少有两个共有衍征的最小的单系群;(4)与别的物种在生态位上有分化;(5)有独立的地理分布(洪德元,2016)。其实,物种的同域分化现象也不罕见,譬如,在同一个湖泊中,通过生态位细分而形成新的近缘物种(陈宜瑜等,1982)。

9 结语

物种概念可追溯至古希腊的哲学家,关于物种概念的哲学争议延续至今。生物学家用不同的方法或标准划分物种,就形成了不同的物种概念,如生物学物种(biological species)、形态学物种(morphospecies)、生态学物种(ecological species)、系统发生或支序物种(phylogenetic or cladistic species),或它们的组合,等等。它们都揭示了物种属性的特定侧面,都是物种客观存在的真实反映,但都无法令所有人满意。

依笔者之见,对真核生物来说,无论它们在形态上的差别有多大,生殖隔离应该是两个群体能否真正分化成不同物种(成种,speciation)的关键,这种隔离机制可以是地理的、行为的或其他方式;而生殖隔离总会伴随着一些形态或遗传上的变化,虽然这些特征可能与生殖隔离本身并无多大关系,但往往成为分类学家或分子进化生物学家区分种的依据。另一方面,对化石物种来说,无法验证是否存在生殖隔离。因此,古生物学家不得不寻求其他方面的证据,如结构的相似性等,这样,所判定的化石种(通常停留于较高的分类单元如科)就具有更多的或然性(谢平,2016)。

迄今为止,生物学界在物种定义的问题上尚未达成一致,还没有一个被公认的能涵盖所有生物类群的物种概念,主要原因是在物种划分的标准上难以达成统一。譬如,如果以生殖隔离来划分,而生殖方式又太复杂,因此生物学物种概念仅适合于有性生殖的物种(即便如此,大多数物种之间的生殖隔离仍难以在实践中确认),但对像细菌这类进行无性生殖的物种却无能为力,对已经灭绝的化石物种也是无法适用的(谢平,2016)。

参考文献

- Barton NH, Briggs DEG, Eisen JA, Goldstein DB, Patel NH (2007) *Evolution*. Cold Spring Harbor Laboratory Press, New York.
- Bowler PJ (1989) *Evolution: the History of an Idea*. University of California Press, Berkeley.
- Chen SX (1983) Species concept and taxonomic principles. *Science in China Series B*, 4, 315–320. (in Chinese with English abstract) [陈世骧 (1983) 物种概念与分类原理. *中国科学B辑*, 4, 315–320.]
- Chen YY, Zhang W, Huang SY (1982) Speciation in Schizothoracid fishes of Lake Lugu. *Acta Zoologica Sinica*, 28, 217–225. (in Chinese with English abstract) [陈宜瑜, 张卫, 黄顺友 (1982) 泸沽湖裂腹鱼类的物种形成. *动物学报*, 28, 217–225.]
- Darwin C (1872) *On the Origin of Species by Means of Natural Selection, or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life*, 6th edn. John Murry, London.
- Dawkins R (1986) *The Blind Watchmaker*. Norton & Company, Inc., New York.
- Dobzhansky T (1951) *Genetics and the Origin of Species*. Columbia University Press, New York and London.
- Dupré J (2001) In defence of classification. *Studies in History and Philosophy of Biological and Biomedical Sciences*, 32, 203–219.
- Gregg JR (1950) *Taxonomy, language and reality*. The Ameri-

- can Naturalist, 84, 419–435.
- Hong DY (2016) Biodiversity pursuits need a scientific and operative species concept. *Biodiversity Science*, 24, 979–999. (in Chinese with English abstract) [洪德元 (2016) 生物多样性事业需要科学、可操作的物种概念. 生物多样性, 24, 979–999.]
- Lovejoy A (1982) *The Great Chain of Being, a Study of the History of an Idea*. Harvard University Press, Cambridge.
- Magner LN (1994) *A History of the Life Science*. Marcel Dekker, New York.
- Mayr E (1982) *The Growth of Biological Thought—Diversity Evolution & Inheritance*. Belknap Press, Cambridge.
- Mayr E (2001) *What Evolution Is?* Basic Books, New York.
- Offenberger M (1999) *Von Nautilus und Sapiens. Einführung in die Evolutionstheorie*. Deutscher Taschenbuch Verlag GmbH & Co. KG, Munich, Germany.
- Shi J (2010) *Evolution! Evolution? The War Behind Darwin*. Liaoning Education Press, Shenyang. (in Chinese) [史钧 (2010) 进化! 进化? 达尔文背后的战争. 辽宁教育出版社, 沈阳.]
- Xie P (2016) *Critical Reviews and Reconstruction of Evolutionary Theories*. Science Press, Beijing. (in Chinese) [谢平 (2016) 进化理论之审读与重塑. 科学出版社, 北京.]

(责任编辑: 黄祥忠)

•物种概念专题•

菌物分类学研究中常见的物种概念

姚一建^{1*} 李 熠^{1,2}

1 (中国科学院微生物研究所真菌学国家重点实验室, 北京 100101)

2 (福建农林大学植物保护学院植物病毒研究所福建省植物病毒学重点实验室, 福州 350002)

摘要: 物种是生物多样性与分类学研究的基本单元, 物种识别是生物学研究的基本问题之一。物种的划分一直以来都没有一个明确统一的标准, 这使得分类学多少带有主观的色彩, 并经常被看作艺术而不完全是科学的研究。本文简要概述了菌物分类学研究中常见的3个物种概念, 即形态学种、生物学种和系统发育学种的背景和应用现状, 并通过实例讨论了这3个物种概念的特点及应用中存在的问题, 特别是各个物种概念之间的交错, 以期对菌物分类学研究和物种概念探讨提供参考。

关键词: 物种; 物种概念; 物种划分; 菌物

Species concepts commonly used in fungal taxonomy

Yijian Yao^{1*}, Yi Li^{1,2}

1 State Key Laboratory of Mycology, Institute of Microbiology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101

2 Fujian Province Key Laboratory of Plant Virology, Institute of Plant Virology, College of Plant Protection, Fujian Agricultural and Forestry University, Fuzhou 350002

Abstract: Both species concept and recognition are fundamental topics in the studies of taxonomy and biodiversity, and also in biological researches. There has never been any unanimous and clear standard for species delimitation and, thus, taxonomy has more or less been regarded as subjective and often seen as art rather than scientific research. The backgrounds and the current status of three commonly used species concepts, i.e. morphological, biological and phylogenetic species concepts, in the research of fungal taxonomy are briefly reviewed here. The application of the three species concepts are discussed with examples in fungal taxonomy, especially on interlaces and incongruences between the concepts. The materials presented here may provide some useful information for the study on taxonomy and the investigation on species concept.

Key words: species; species concept; species separation; fungi

物种的划分是物种多样性研究、物种保护和利用的基础(洪德元, 2016a, b), 也是生物分类学研究的主要内容。狭义的分类学仅包括物种的划分、鉴定和归类, 而广义的分类学还探讨物种的相互关系及系统学, 往往还包含了系统发育和进化的内容。在现代生物分类学早期(Linneaus, 1753), 物种被认为是上帝创造的, 其特征永恒不变, 分类学研究更多的是对物种的鉴定和描述。然而, 生物分类系统中的界、门、纲、目、科、属、种等各分类等级则

已经携有系统发育和进化的因素。达尔文生物进化论(Darwin, 1859)为分类学研究带入了进化的思想。物种不再被认为是一成不变的, 而仅仅是一个独立的进化单元。

数百年来, 物种概念及物种的划分一直都是生物分类学中讨论的热点话题。据Mayden (1997)的统计, 广泛使用的物种概念多达20余种, 如早期就已经在形态学分类中使用的形态种(morphospecies)、数字分类学派的表型种(taxospecies)、古生物学研究

收稿日期: 2016-08-19; 接受日期: 2016-08-27

基金项目: 中国科学院生物多样性委员会物种 2000 中国节点建设项目“菌物物种名录数据库建设”、中国科学院知识创新工程项目(KSCX2-EW-Z-9)、中国科学院重点部署项目(KSZD-EW-TZ-007)和科技部科技基础性工作专项(2012FY111600)

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: yaoyj@im.ac.cn

中的年代种(chronospecies)和古生物种(paleospecies), 以及生物物种(biological species)和系统发育物种(phylogenetic species)等。这些物种概念可划分为理论的(theoretical)和可操作的(operational)两大类(Mayden, 1997)。理论的物种概念有各种表述, 但一般都认为: 物种是具有一定形态、生理和生态特征, 占据一定自然地理区域, 以一定的方式进行繁衍并相互基因交流的自然生物类群; 并且物种之间在生殖上相互隔离, 也就是一个物种中的个体一般不与其他物种的个体交配, 即使交配也不产生有生殖能力的后代。理论的物种概念除生殖隔离以外, 不包含其他用以区分不同物种的可用标准, 因此在实际研究中讨论更多的是由此衍生出的可操作的物种概念, 如形态学种、生物学种和系统发育学种等等(Taylor et al, 2000)。

1 菌物学中广泛使用的物种概念及其存在的问题

1.1 形态学种

在菌物学研究中广泛使用的物种概念主要有形态学种、生物学种和系统发育学种等3类。形态学种(Mayr, 1942)是完全基于形态特征的物种, 其划分往往具有明确的、可识别的宏观或微观形态依据, 使用简便。迄今描述的绝大部分菌物物种是以形态学特征为依据的, 适用于形态学种的概念。以形态特征为基础建立的分类系统不仅可区分不同的物种, 在一定程度上也可反映物种的进化历史, 尤其是在一些高阶的分类单元上, 如以有性生殖产孢结构的差异划分出的接合菌(zygomycetes)、子囊菌(ascomycetes)、担子菌(basidiomycetes)等。但依据形态特征进行的传统分类往往无法反映物种间的进化关系, 特别是在进化末端或不同起源的生物类群形态特征出现趋同进化现象时。

形态学种概念在分类学研究的早期发挥了不可替代的作用, 但形态分类学存在很多固有的缺陷。在菌物分类学研究中, 小型或微型菌物可依据的形态特征往往十分有限, 不同类群之间极易混淆, 要发现或描述这些物种都十分困难; 即使是大型菌物, 形态特征的变异究竟是种内或是种间差异有时也很难界定。菌物分类中所依据的很多形态特征如孢子形状、大小、颜色等等, 随着研究标本范围的扩大, 变异范围往往都由间断的状态逐渐形成

了连续的无法区分的特征, 使可能的物种界限也逐渐模糊起来。此外, 形态分类不仅要求研究者熟悉各种形态特征及其变异特点, 而且对物种的生物学、遗传学、发育学以及种群特征等背景知识也要有全面的了解, 因此往往只有专业研究人员才能完成, 尤其是那些小型且复杂的菌物类群。

此外, 尽管形态分类学研究可凭借特征性状的演变趋势, 以及化石材料等在一定程度上推测出主要类群的演化历史, 但往往无法为某个进化末端的类群或单个物种的形成和演化提供更多的证据。

1.2 生物学种

与形态学物种概念相比, 生物学物种概念(Mayr, 1942; Dobzhansky et al, 1977)更接近物种的本质。它是指一个交配可育的个体群, 种内个体通过交配和基因交流联系在一起, 而与其他物种在生殖和遗传上存在隔离。生物学物种概念在动物以及有性繁殖的植物中有较好的应用, 但在菌物分类研究中的可操作性远远不如形态学种。据估计, 约20%的菌物不产生减数分裂孢子, 缺乏有性阶段(Reynolds, 1993)。近年来DNA序列分析发现自然界中可能还存在大量未描述的菌物物种(Benny et al, 2016), 而这些物种大部分为微小的菌物, 很难观察到其有性生殖过程, 生物学种概念很难得到应用。尽管菌物的交配系统及其控制基因在一些模式生物中有很好的研究, 但菌物的有性生殖过程仍然是一个谜(Ni et al, 2011)。研究发现, 粟酒裂殖酵母(*Schizosaccharomyces pombe*)等物种中甚至还存在交配型转变的现象(Heitman et al, 2007)。所有这些都限制了生物学种概念在菌物分类学研究中的应用。

1.3 系统发育学种

系统发育学种的概念最早由Cracraft (1983)提出, 与Hennig (1966)提出的支序物种概念(cladistic species concept)类似, 是指存在祖裔传承关系的可鉴别的最小生物群体。系统发育种和支序物种的概念都强调单系性。在系统发育种概念提出之初, 系统发育种的划分主要还是依赖于形态特征的衍变分析, 但近年来随着DNA测序技术的发展, DNA序列分析已广泛应用于菌物分类和系统发育研究。在分子系统发育分析中, 单系群成为物种划分的关键依据。系统发育学种概念与生物学种相比可操作性更强, 与形态学种相比受主观因素的影响更小, 理

论上可反映物种的进化历史。但在实际研究中,系统发育学种的界定仍然受到诸多因素的限制。早期菌物的系统发育研究很多都采用ITS单基因分析,但在部分类群如白僵菌中(Rehner et al, 2011), ITS的变异水平无法区分近缘种。此外,单基因系统发育分析在依据单系群划分物种界限时存在一定的不确定性。后来,菌物系统发育研究大多采用多基因分析的方法,如*LSU*、*SSU*、*rpb1*、*rpb2*、 *β -tubulin*、*EF-1a*等都是常用的DNA片段。Taylor等(2000)提出基于多基因系统发育分析的“谱系一致的系统发育物种识别法(genealogical concordance phylogenetic species recognition, GCPSR)”,将不同基因在分析中形成的一致谱系作为物种划分的依据。GCPSR相对于单基因分析提供了更多的系统发育信息,在很多形态特征难以区分的类群中如*Neurospora* (Dettman et al, 2003, 2006)、*Fusarium* (Starkey et al, 2007)、*Aspergillus* (Peterson et al, 2008)等广泛应用。但GCPSR划分出的物种也需要获得形态、生理、地理分布、生态分布、寄主范围、生物学特性等方面信息的支持。近年来随着测序成本的降低,基因组测序的菌物物种数量不断增加,线粒体基因组和核基因组数据也开始用于菌物的系统发育分析(Hettiarachige et al, 2015; Dentinger et al, 2016; Leavitt et al, 2016)。基因组数据理论上能够提供比多基因序列更多的信息,但基因组数据如何准确地反映物种间的系统发育关系,在分析方法上仍然是一个难题。

2 不同物种概念之间的交错

形态学种、生物学种及系统发育学种在菌物分类研究中都有着重要的应用,但3个物种概念出现冲突的例子并不鲜见。一般来说,一个形态种有时会包括不同生物学种和系统发育学种。形态学种与生物学种冲突的例子以蜜环菌属(*Armillaria*)的成员最为典型。由于早期的分类学家以差异甚微的担子果为物种的主要分类特征,大部分人认为蜜环菌是一个单一的物种,即*Armillaria mellea* (Vahl) P. Kumm.。随着该类群交配体系的建立(Hintikka, 1973; Ullrich & Anderson, 1978),蜜环菌被划分为不同的互交不育群,大部分不育群此后都找到了形态、生理和生态上的差异,而被描述为新的物种(Korhonen, 1978; Anderson & Ullrich, 1979)。其他大

型担子菌如糙皮侧耳(*Pleurotus ostreatus*)等也存在形态种包含不同生物学种和系统发育学种的实例(Vilgalys et al, 1993)。而且这种情况在子囊菌、接合菌及其他小型菌物中可能更为常见。

同样,生物学种和系统发育学种包含不同形态学种的例子也在很多类群中存在。比如世界性分布的红侧耳(*Pleurotus djamor* (Rumph. ex Fr.) Boedijn)曾经依据菌盖颜色和光滑度被划分为不同的物种,但不同菌株的互交和人工栽培实验表明,菌盖颜色和光滑度更大程度上与生长条件和环境有关,之前以此为依据划分出的不同种类实际上为相同的物种^①。这种互交实验不仅能帮助人们澄清物种的分类学问题,对深入理解分类学所依据的形态变异也大有裨益。而在系统发育研究中,某些即使是用多基因分析也无法区分的物种,却有明显的、稳定的形态差异。比如广泛栽培的食用菌蟹味菇(也称海鲜菇、真姬菇等) (*Hypsizygus marmoreus* (Peck) H.E. Bigelow)就存在白色短柄、褐色短柄、白色长柄、褐色长柄等不同的形态型,而这些形态型显示的是栽培性状的差异或是代表着不同物种分化的迹象,除了增加研究样品的数量、基因片段,也需要有生物学实验的支持。

从以上实例我们不难看出,物种概念尽管在理论上是明确的,但物种的划分在实际操作过程中并没有统一的标准。合理的物种划分需要结合形态、分子以及生物学等多方面的证据。

3 展望

目前对生物物种特别是菌物物种的各种界定和划分都带有一定的探索性,在未来相当长的时间内可能还是一个不易澄清的问题。但随着技术手段的发展和认识水平的提高,对物种的理解将不断深入,物种的概念也将越来越清晰。不同的生物类群往往具有不同的特点,各种物种概念的应用也会有不完全相同的含义。也许正是对这些大量错综复杂的生物类群从不同的角度进行广泛深入的研究,才能最终形成适用于地球上所有生物的物种概念。

致谢: 感谢《生物多样性》主编马克平先生和编辑部的盛情约稿,并就稿件提供了建设性意见和多方

^① Nicholl D (1996) Relationships within the *Pleurotus djamor* species complex. Master's thesis. University of Tennessee, Knoxville, TN.

面的帮助。

参考文献

- Anderson JB, Ullrich RC (1979) Biological species of *Armillaria mellea* in North America. *Mycologia*, 71, 402–414.
- Benny GL, Smith ME, Kirk PM, Tretter ED, White MM (2016) Challenges and future perspectives in the systematics of Kickxellomycotina, Mortierellomycotina, Mucoromycotina, and Zoopagomycotina. In: *Biology of Microfungi* (ed. Li DW), pp. 65–126. Springer International Publishing, Place.
- Cracraft J (1983) Species concepts and speciation analysis. In: *Current Ornithology*, 1 (ed. Johnston RF), pp. 159–187. Plenum Press, New York.
- Darwin CR (1859) *On the Origin of Species*. John Murray, London.
- Dentinger B, Gaya E, O'Brien H, Suz LM, Lachlan R, Díaz-Valderrama JR, Koch RA, Aime MC (2016) Tales from the crypt: genome mining from fungarium specimens improves resolution of the mushroom tree of life. *Biological Journal of the Linnean Society*, 117, 11–32.
- Dettman JR, Jacobson DJ, Taylor JW (2003) A multilocus genealogical approach to phylogenetic species recognition in the model eukaryote *Neurospora*. *Evolution*, 57, 2703–2720.
- Dettman JR, Jacobson DJ, Taylor JW (2006) Multilocus sequence data reveal extensive phylogenetic species diversity within the *Neurospora discreta* complex. *Mycologia*, 98, 436–446.
- Dobzhansky T, Ayala FJ, Stebbins GL, Valentine JW (1977) *Evolution*, pp. 572. W.H. Freeman and Co., San Francisco.
- Heitman J, Kronstad JW, Taylor JW, Casselton LA (2007) *Sex in Fungi: Molecular Determination and Evolutionary Implications*. ASM Press, Washington, DC.
- Hennig W (1966) *Phylogenetic Systematics*. University of Illinois Press, Illinois.
- Hettiarachchige IK, Ekanayake PN, Mann RC, Guthridge KM, Sawbridge TI, Spangenberg GC, Forster JW (2015) Phylogenomics of asexual *Epichloë* fungal endophytes forming associations with perennial ryegrass. *BMC Evolutionary Biology*, 15, 27.
- Hintikka V (1973) A note on the polarity of *Armillaria mellea*. *Karstenia*, 13, 32–39.
- Hong DY (2016a) Opinion of raising rationality in species delimitation. *Biodiversity Science*, 24, 360–361. (in Chinese) [洪德元 (2016) 关于提高物种划分合理性的意见. *生物多样性*, 24, 360–361.]
- Hong DY (2016b) Biodiversity pursuits need a scientific and operative species concept. *Biodiversity Science*, 24, 979–999. (in Chinese with English abstract) [洪德元 (2016) 生物多样性事业需要科学、可操作的物种概念. *生物多样性*, 24, 979–999.]
- Korhonen K (1978) Intersterility and clonal size in the *Armillaria mellea* complex. *Karstenia*, 18, 31–42.
- Leavitt SD, Grewe F, Widhalm T, Muggia L, Wray B, Lumbsch HT (2016) Resolving evolutionary relationships in lichen-forming fungi using diverse phylogenomic datasets and analytical approaches. *Scientific Reports*, 6, 22262.
- Linnaeus C (1753) *Species Plantarum*, Tomus 2. Laurentius Salvius, Stockholm, Sweden.
- Mayden RL (1997) A hierarchy of species concepts: the denouement in the saga of the species problem. In: *Species: The Units of Biodiversity* (eds Claridge MF, Dawah HA, Wilson MR), pp. 381–424. Chapman & Hall, London.
- Mayr E (1942) *Systematics and the Origin of Species*. Columbia University Press, New York.
- Ni M, Feretzaki M, Sun S, Wang X, Heitman J (2011) Sex in fungi. *Annual Review of Genetics*, 45, 405.
- Peterson SW (2008) Phylogenetic analysis of *Aspergillus* species using DNA sequences from four loci. *Mycologia*, 100, 205–226.
- Rehner SA, Minnis AM, Sung GH, Luangsa-ard JJ, Devotto L, Humber RA (2011) Phylogeny and systematics of the anamorphic, entomopathogenic genus *Beauveria*. *Mycologia*, 103, 1055–1073.
- Reynolds DR (1993) The fungal holomorph: an overview. In: *The Fungal Holomorph: Mitotic, Meiotic and Pleomorphic Speciation in Fungal Systematics* (eds Reynolds DR, Taylor JW), pp. 15–25. CAB International, Wallingford, UK.
- Starkey DE, Ward TJ, Aoki T, Gale LR, Kistler HC, Geiser DM, Suga H, Tóth B, Varga J, O'Donnell K (2007) Global molecular surveillance reveals novel *Fusarium* head blight species and trichothecene toxin diversity. *Fungal Genetics and Biology*, 44, 1191–1204.
- Taylor JW, Jacobson DJ, Kroken S, Kasuga T, Geiser DM, Hibbett DS, Fisher MC (2000) Phylogenetic species recognition and species concepts in fungi. *Fungal Genetics and Biology*, 31, 21–32.
- Ullrich RC, Anderson JB (1978) Sex and diploidy in *Armillaria mellea*. *Experimental Mycology*, 2, 119–129.
- Vilgalys R, Smith A, Sun BL, Miller OK (1993) Intersterility groups in the *Pleurotus ostreatus* complex from the continental United States and adjacent Canada. *Canadian Journal of Botany*, 71, 113–128.

(责任编辑: 黄祥忠)

•物种概念专题•

我国植物种级水平分类学研究刍议

杨亲二*

(中国科学院华南植物园, 中国科学院植物资源保护与可持续利用重点实验室, 广州 510650)

摘要: 对洪德元先生最近在《生物多样性》(2016年第24卷第3期)发表的《关于提高物种划分合理性的意见》一文中的部分观点进行了进一步阐述。强调我国植物确实还存在大量种级水平的分类学问题有待解决, 我国植物分类学研究在一些重要发展阶段(如系统阶段和物种生物学阶段)上存在明显缺失, 需要弥补。指出分类学发展到今天, 不宜再强调“经典分类学”和“实验分类学”之分, 应采用多学科手段解决分类学问题; 我国应加强植物分类专著水平的研究工作, 注意培养年轻一辈植物分类学专著工作者; 在分类处理中应用居群概念和统计学方法时应特别谨慎; 在系统植物学中接受物种概念的多元性是必要的, 但要向达到广义的生物物种概念努力, 不宜以有所谓的“归并派”和“细分派”之分为借口而完全主观地划分物种。

关键词: 多学科手段; 物种划分; 种级水平分类学

Comments on species-level taxonomy of plants in China

Qiner Yang*

Key Laboratory of Plant Resources Conservation and Sustainable Utilization, South China Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510650

Abstract: Very recently, Professor Deyuan Hong, the editor-in-chief of the ongoing *Flora of Pan-Himalaya*, put forward a series of proposals (which may be conveniently termed *Hong's Ten Points*) on raising rationality in species delimitation, a hotly-debated question in systematic biology [Hong DY (2016) Opinion on raising rationality in species delimitation. *Biodiversity Science*, 24: 360–361]. The present paper is mainly to expound on some of the points. Even after the *Flora Reipublicae Popularis Sinicae* and its English version, *Flora of China*, was published, many species-level taxonomic problems of plants from China still remain to be solved. This situation may be due in part to previous unsatisfactory taxonomic practice and in part to our poor knowledge of taxonomic characters of a large number of plant groups from the country. Indeed, a very important stage in plant taxonomy, the biosystematic phase, was basically missing in China, and even the consolidation or systematic phase (one of the stages in alpha-taxonomy) has not yet been accomplished for some groups. Nowadays, it is inappropriate to emphasize the separation of orthodox and experimental taxonomy, and a multidisciplinary approach needs to be adopted in addressing taxonomic problems. To gain a fuller understanding of plant biodiversity in China, creative monographic work is badly needed, which requires the training of young botanical monographers. Moreover, it is suggested that practicing taxonomists should take extreme caution when employing population concept and statistical methods in their routine work. Finally, it is argued that every effort should be made toward a broader biological species concept although botanists have to accept the pluralism in species concept. To revert to a purely subjective species concept, under the pretext of the existence of the so-called lumpers or splitters in systematic biology, is not correct and must be opposed.

Key words: multidisciplinary approach; species delimitation; species-level taxonomy

最近, 洪德元先生在《生物多样性》期刊发表了《关于提高物种划分合理性的意见》一文(洪德元,

2016)。该文是针对目前他正在主持编研的*Flora of Pan-Himalaya* (《泛喜马拉雅植物志》)而提出的十

收稿日期: 2016-08-17; 接受日期: 2016-09-06

基金项目: 国家自然科学基金(31370232)

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: qeyang@scib.ac.cn

点指导性意见(姑名之为“洪氏十条”),实际上也是一位长期从事具体研究工作的分类学家(practicing taxonomist)对分类学核心内容——物种划分——的学术观点和实践经验的总结。所论虽极简短,然均切中肯綮,我国年轻一辈植物分类学工作者实可视其为对自己研究工作的“箴言”。我的分类学理论基础和实际工作经验都十分有限,但这篇论文也引起了我对我国植物分类学尤其是种级水平分类学研究中存在的一些突出问题及其可能的解决办法的思考。

1 我国植物还存在大量种级水平的分类学问题有待解决

《中国植物志》完成以后,一般人都以为我国植物的家底已基本摸清。但正如洪德元先生在其文中指出的那样,《中国植物志》是在客观条件、人才培养和学术准备都不足的情况下启动和进行的,其中存在的有待解决的问题还很多。应当说稍后出版的《中国植物志》英文修订版*Flora of China*解决了其中一些问题,但由于其中大部分类群的中方作者还是原班人马,很多外方作者对我国类群并不熟悉,所以不少类群其实只是中文版的翻译,中文版中存在的一些基本的种级水平分类问题在英文版中仍然没有得到解决而遗留下来。试举菊科橐吾属(*Ligularia* Cass.)为例。该属的分类曾被认为已经比较清楚(刘尚武等, 1994),而我们和其他学者近年的研究结果表明实际情况远非如此,该属在《中国植物志》和*Flora of China*中的处理都存在较多明显的分类学问题(Ren & Yang, 2010; 任琛和杨亲二, 2013a, b, c, 2014; Illarionova, 2013, 2014, 2016; Wang et al, 2016a, b)。其中大多数问题其实并未涉及到复杂的性状变异式样分析,解决起来相当简单,只要有关作者仔细研究原始文献和查看模式标本(“尽可能查看模式标本”是“洪氏十条”第八条),就立即可以发现其中的错误并加以改正。这类比较简单的基本分类学问题尚且同时出现在《中国植物志》和*Flora of China*中,则涉及到较复杂的性状变异式样的类群还存在较多问题就不值得奇怪了。可以推想,如果一个类群中有较多种类存在分类处理问题,则其检索表必然难以使用,会给日常标本鉴定带来诸多困难,尤其对一些并非专门从事分类学研究的相关领域学者的工作会(实际上已经)带来十

分不利的影响。要真正摸清我国植物的家底,让植物分类学家的工作成果能为其他领域和学科所用,我国植物分类学家尤其是年轻一辈仍需继续努力。

2 我国植物分类学研究在重要发展阶段上存在明显缺失

从植物分类学的整体发展历史来看,一个地区或类群的分类学研究大致可分为4个阶段:(1)先锋或探索阶段(pioneer or exploratory phase),这一阶段的分类研究只基于少量标本;(2)巩固或系统阶段(consolidation or systematic phase),这一阶段的分类研究基于较多标本和广泛的野外考察;(3)物种生物学阶段(biosystematic phase),这一阶段以前两个阶段的工作为基础,注重对类群的遗传学和细胞学研究;(4)百科全书阶段(encyclopaedic phase),这一阶段的分类研究基于对各个不同学科的资料的综合(Davis & Heywood, 1963; Stace, 1980)。当然这些阶段并非截然可分,彼此存在重叠。前两个阶段也总称为alpha-分类学(alpha-taxonomy),特指基于外部形态性状进行的分类。

欧、美和日本等少数地区和国家一方面由于植物种类相对较少,另一方面由于研究历史较长,所以其植物分类研究基本上达到了物种生物学阶段,有些类群甚至达到了百科全书阶段。就我国的情况而言,至少种子植物的分类学研究已基本已完成先锋或探索阶段,完成巩固或系统阶段还有大量工作要做,物种生物学阶段的工作则基本缺失,这导致我国在植物一些重要性状方面的研究空白甚多,并进而导致很多分类学问题长期不能解决。本来,在《中国植物志》完成以后,我国的植物分类学研究理应继续完成系统阶段的研究,同时进入物种生物学阶段和百科全书阶段。但由于种种原因,我国的植物分类学研究迅速被边缘化,从事这一学科的单位和个人急骤减少。《中国植物志》完成之时又恰逢分子系统学的兴起,年轻一代工作者的兴趣迅速转向DNA技术,重心偏向于系统发育的研究。这些状况不但使得我国只有少数类群进入了物种生物学研究阶段,而且很多类群的系统阶段的研究也没有完成。这样,与欧、美和日本等地区和国家相比,我国的植物分类学研究缺失了几个极为重要的环节,导致我国物种水平的研究极为不足,野外居群观察十分不够,对植物在居群水平上的变异缺少了

解,一些重要的物种生物学信息(目前这一术语已较少使用。这里取其较广义的概念,包括居群水平上的宏观形态性状研究、微形态性状研究、细胞学、细胞遗传学、繁育系统等方面)更是相当缺乏。例如我国尚有约800属和93%的种类缺乏染色体数目报道(徐炳声等, 1996)。更为极端的情况是,即使在毛茛科广义升麻属(*Actaea* L. s.l.)这样具有重要药用价值而种类又不多的类群,一般的外部形态性状信息都还有很多空白。如南川升麻(*A. nanchuanensis* (P. K. Hsiao) J. P. Luo, Q. Yuan & Q. E. Yang)描述50年后还没有果实形态性状的报道(Luo et al, 2016a),而短果升麻(*A. brachycarpa* (P. K. Hsiao) J. Compton)描述50年后还没有花部形态性状的报道(Luo et al, 2016b),导致《中国植物志》和*Flora of China*中对这两种植物及该属其他种类的分类处理和地理分布记载都或多或少存在一定的错误。确实,要正确划分物种,“染色体、花粉以及其他学科提供的数据和资料都可能是很有价值的,甚至是不可或缺的。分类研究必须采用综合手段”(洪氏第五条)。Jeffrey (1982)也曾指出,我们实际进行分类的东西是我们关于植物的知识。换言之,我们对植物各方面的性状知道得越多,则我们做出的分类才有可能更好。显然,如果不尽快促进我国植物分类学缺失阶段的完成以弥补我国在植物重要分类性状方面的空白,则要真正解决我国植物种级水平的分类学问题从而切实摸清我国植物的家底是不可能的。我国一些植物分类学家对学科的理解存在误区,学术思想和研究手段都相对保守,不注意利用其他学科的证据。记得我国著名植物胚胎学家王伏雄先生晚年在一次研究生答辩会上曾愤愤不平地提到,他早期开展我国植物花粉研究时需要从标本上采集少量材料,但一些分类学家无视他对这种研究与分类学有密切关系的解释,以对标本有损坏为由而加以阻挠。

值得指出的是,上述对南川升麻分类处理和地理分布记载的错误也直接导致该种曾被误认为是仅分布于其模式产地的濒危植物,并被选为我国濒危植物的8个代表物种之一,一些学者从不同方面对其进行了濒危原因的研究(奇文清等, 1997, 1998; 符近等, 1998; 岳春雷和刘亚群, 1999; 岳春雷等, 2002)。现在看来,这些研究的前提业已存在问题,则其研究的意义和结论的正确性也就大打折扣。确实,“合理的物种划分是生物多样性研究、保护和可

持续利用的基础”(洪氏第十条)。

3 应跳出分类学中的“经典”框框

所谓经典分类学(orthodox or classical taxonomy)或传统分类学(traditional taxonomy)实际上就是上述alpha-水平的分类学,主要基于外部形态性状进行分类处理。这是分类学研究中不可缺少的一步。但植物分类学发展到今天,我们在实际研究工作和分类学人才培养中似应努力跳出“经典”框框。植物分类学是生物学中最基础的学科之一,既具有传统性,又具有前沿性。由于这一学科本身没有自己的资料,主要依靠来自其他多个学科的证据解决问题,因此具有无穷的综合性(unending synthesis),能不断吸收和利用不同学科的新证据改进以前的研究结果,随着其他学科的发展而不断进步。植物分类学无穷综合性的特点决定了一位合格的植物分类学家必须具备尽可能广泛的生物学背景(洪氏第一条)。过去长期认为从事植物分类学研究只需具备植物形态学、命名法规、拉丁文等方面的基本知识的时代应当说早已过去。目前如果再对分类学中的“经典”方面加以强调实际上已对学科的发展有害无益。这一方面会让其他学科的学者轻视分类学家,以为分类学研究易于进行,另一方面也会使一些分类学家固步自封,有意无意将自己封为“经典”分类学家,不主动吸收或自己动手进行实验室工作以获取其他学科的证据,满足于泛泛认识一些植物而不去努力解决真正的分类学问题(尽可能普遍认识植物值得提倡,但不宜满足于此,毕竟科学研究应当产生新的知识而不只是利用已有知识)。分类学发展到今天,分类学就是分类学,不宜再强调所谓“经典分类学”和“实验分类学(experimental taxonomy)”之分;分类学研究的无穷综合性决定了分类学家必须随时注意其他学科的发展,即“吸纳新思想、新方法、新数据”(洪氏第四条)。

国家自然科学基金委员会2013年设立了“经典植物分类学人才培养”重大资助项目,中国科学院有关机构长期以来也设有类似项目,用意是良好的,针对性也很强。但如将项目名称改为“植物分类学专著水平研究人才培养”(Training Programme for Talents in Botanical Monography)则似更能反映出植物分类学学科本身无穷综合性的特点和世界植物分类学目前的发展以及人才培养现状。植物分类专

著工作(botanical monography)是理解生物多样性的基础, 价值难以估量, 也能为生物多样性保护和高质量植物志书的编研提供重要的基础资料。由于分类学专著要求包含所涉及类群尽可能全面的信息, 所以在培养年轻一辈分类学家(主要是博士研究生)时, 如能为其选择一个大小适当的类群开展专著水平的研究, 则有可能使其在攻读学位期间从形态到分子证据的获取和分析方面都得到全面训练而成为一名真正合格的分类学家。2011年国际植物分类学协会主持出版的*Monographic Plant Systematics: Fundamental Assessment of Plant Biodiversity* (Stuessy & Lack, 2011)是一本值得我国植物分类学家特别是年轻一辈工作者关注的著作。该书首先指出自分子系统学兴起以来, 年轻一代工作者的兴趣迅速转向激动人心的DNA技术, 结果目前这一代工作者失去了对植物分类专著工作的理解、经验甚至兴趣, 这种状况现在必须改变。以后各章分别阐述了植物分类专著工作在生物多样性保护中的重要性及其涉及的各种性状数据(从形态到分子)、DNA条形码、野外考察、分类学文献、植物绘图、植物命名法规、植物学拉丁文、未来专著编研方式展望诸方面, 深刻说明了从事真正意义的创新性植物分类学研究需要具备极为广博的知识背景, 培养一位合格的专著工作者(monographer)确实需要相当长的时间。如能仔细通读该书, 对“洪氏十条”当更具会心。该书还强调: 不能简单地以论文数量及其影响因子来评价分类学专著工作, 因为这种工作经费偏少, 实际上却十分费时费力, 一部专著的完成可能需要花费5-10年。分类学专著的影响因子不可能很高, 但其价值可能大于10篇短的研究论文。过去30年分类学专著明显减少的原因之一也许是太过于强调系统发育方法和分子方法了。系统发育方面的研究无疑十分重要和有趣, 但由于有关资助和绩效评价机构对其极度重视, 以致作为系统发育研究基础的分类学专著工作遭到忽略, 得不到必要的激励和经费支持, 这种状况对全面理解生物多样性及其有效保护都十分不利。应当说这些意见确实是切中时弊的。

4 实际操作中应用居群概念和统计学方法划分物种宜注意的问题

简单而言, 居群概念的实质就是居群内的个体

皆有所不同, 因而有差异的个体不一定就属于不同的种。这一点说起来容易, 但在实际工作中其实是存在陷阱的。在标本室和野外观察中, 在对一个类群还没有深入认识的情况下, 分类学家很可能将生长于某一具体地点的形态相似而实际上属于不同物种的个体错误地认为属于一个物种同一居群内的植物, 从而将种间差异视为居群内差异并进而作出错误的分类处理。另一方面, 对于较广布而存在居群间变异的种类而言, 确定居群间的差异究竟属于种内变异还是不同物种之间的差异有时也极其困难。这两方面都可能导致分类处理错误。我在处理毛茛科乌头属(*Aconitum* L.)的狭盔高乌头(*A. angustius* (W. T. Wang) W. T. Wang)和赣皖乌头(*A. finetianum* Hand.-Mazz.)时就差点犯这样的错误。这两种植物在我国安徽黄山、湖南衡山、江西庐山同域分布, 在二者的模式产地江西庐山生长在一起, 在花梗毛被、花构造等乌头属相当重要的形态性状方面没有区别, 我从标本室也看到同号标本有时被鉴定为这两种植物, 所以最初判断它们可能只是代表同一物种的居群内变异。后来经过仔细的野外观察和广泛的细胞学研究, 发现二者的染色体倍性(狭盔高乌头为四倍体, 而赣皖乌头为二倍体)和核型组成明显不同, 同时发现以前将狭盔高乌头处理为高乌头(*A. sinomontanum* Nakai) (二倍体)的变种(即var. *angustius* W. T. Wang)也是不合适的, 以前被鉴定为高乌头的很多居群实际上属于狭盔高乌头。这就是确定居群间差异究竟属于种内变异还是不同物种之间的差异有时也颇困难的情况(Gao et al, 2012; Hong et al, 2016)。毛茛科升麻属不同种类的植物如短果升麻和单穗升麻(*Actaea simplex* (DC.) Wormsk. ex Prantl)在前者的模式产地云南东川也生长在同一群落中, 二者形态较为相似, 采自该群落的这两种植物的标本被编为同号并被鉴定为同一种(Luo et al, 2016b)。采集人和鉴定人显然都有居群概念, 但不幸都掉入陷阱中。Compton等(1998)将披针叶升麻(*Cimicifuga lancifoliolata* X. F. Pu & M. R. Jia = *Actaea lancifoliolata* (X. F. Pu & M. R. Jia) J. P. Luo, Q. Yuan & Q. E. Yang)错误处理为短果升麻的异名也应该属于类似的情况。在前者的模式产地四川大邑西冷雪山, 短果升麻也有分布; 披针叶升麻的同举模式(paratype)标本(蒲旭峰89022 (PE))与采自西冷雪山的一号短果升麻标本(蒲旭峰89021

(PE))的采集号又正好相连。这显然误导了Compton等(1998)的分类处理。实际上披针叶升麻是升麻属中一种十分独特的植物,与短果升麻易于区别(Luo et al, 2016b)。在分类学研究中,强调“树立居群概念、摒弃模式概念”(洪氏第三条)无疑极为重要,但具体操作过程中应特别小心,千万不能以为形态相似且生长在一起的个体就一定属于一个居群,而形态有所不同且又生长在不同地点的个体就一定属于不同物种。我感到从事分类学研究确实需要长期实际工作的历练,需要不断积累处理不同具体问题的经验,深入的野外居群观察和尽可能利用多学科手段开展研究尤其重要。

在分类学中利用统计学方法(主要是多元形态分析(multivariate morphometrics))无疑也是十分重要的(洪氏第三条),但要特别注意在对所涉及植物的性状有较清楚了解的情况下进行统计分析才有望取得良好效果。如果在对一个类群的有关性状还缺乏基本了解的情况下就率尔操觚,实际上并不能真正解决问题。Lee和Park (1994)曾对升麻属亚洲一些种类进行了统计分析,但他们当时对其中一些植物的重要性状如短果升麻的花部性状和南川升麻的果实性状缺乏了解,所以得出的结果与Compton和Hedderson (1997)的统计分析结果存在明显不同,也没有得到后来的形态学、细胞学、分子系统学等研究结果(Compton et al, 1998; Ren et al, 2012; Luo et al, 2016a, b)的支持。因此,首先应针对植物性状本身进行充分研究,然后再采用适当的统计学方法进行分析。缺乏数学基础毋庸置疑是生物学工作者的软肋,分类学家在进行统计学分析时最好能请教有关统计学专家,以保证统计分析过程及对其结果解释的正确性。

5 关于植物物种概念的多元性,兼论“归并派”和“细分派”

物种的概念和定义长期以来众说纷纭,所以物种的确定是分类学家最重要但同时又是最感困难的一项工作。“生物学种(biological species)”概念是目前最为广泛接受的物种概念,但由于高等植物普遍存在种间杂交、单亲本生殖和无融合生殖现象,物种形成方式多样,因此完全严格按照生殖隔离标准来划分物种的“生物学种”概念在高等植物中是不实际的。比较现实的选择是接受多元性的物种概念

(pluralistic species concept)或物种概念的多元性(pluralism in species concepts) (Stebbins, 1993; Stuessy, 2009)。尽管如此,对于大多数有性生殖植物而言,Stebbins (1993)主张的广义的生物学种概念(a broader biological species concept) (一方面强调生殖隔离,同时也考虑到形态、遗传、生态等方面因素)还是可取的,至少是分类学家应当努力达到而且通过深入的工作可以达到的目标。在实际工作中,我们可先应用表征分类方法即根据性状的全面相似性来划分类群(phenetic grouping),以此为出发点进行深入研究,最后综合考虑各种因素而达到合理规划分种类的目标。这种工作当然是费时费力的。

由于系统生物学(systematic biology)中缺乏统一的物种概念和物种划分标准,加之长期以来有所谓的“归并派(lumpers)”和“细分派(splitters)”之说(洪氏第九条),因此一些学者在物种划分上显得相当随意,甚至有意识地将自己归于细分派,认为自己的做法并不孤立,从而发表很多自然界实际上并不存在的新物种。但实际上真正意义的细分派(如前苏联柯马洛夫学派(Komarovian school))划分物种也是有一定原则的。有些广布种确实存在多型性,种下可以划分出亚种、变种或变型。如果这些种下类型确实属于有一定独立性的分类学实体(taxonomic entity),有些学者认为这些实体应当处理为独立的物种而不是种下类群,这样的学者或可称为细分派。但如果完全不考虑变异的间断性和性状的相关性,仅基于少数标本甚至一份残破不全的标本从而很难据以看出性状变异式样的情况下就随意描述新种,以致将采自一个具体产地的已经描述的物种的标本反复描述为新种,这样的作者就不能归于“细分派”而只能称为“乱分派”了。植物学家固然不必完全基于生殖隔离的有无(即严格的生物学种概念)划分物种,但也不能因此而完全主观地划分物种。由于分类学工作的复杂性,分类学家在工作中出现一些错误是很难避免的,但如果以分类学中有“细分派”和“归并派”之说作为借口而随意发表新种则是不可取的。这样的做法对学科的进步没有丝毫贡献,反而给后人的工作增加许多负担。“乱分派”的研究结果也会给其他分类学家带来不良的心理效应(psychological effects): 如果一个类群被过分细分,那么后来的作者如果对这个类群不熟悉,就很容易将与这些已经被过分细分的种类不一致的植

物描述为新种, 最后导致无法收拾的局面(Davis & Heywood, 1963)。

分类学家难免会受到发表新分类群所带来的成就感和满足感的心理驱动, 同时一些刊物也有意无意地助长了一些作者热衷于发表新种的行为。一些刊物乐于接受发表描述新分类群的论文, 但不愿意甚至拒绝发表将分类群归并为异名的论文。实际上后一方面的工作也同样重要(Davis & Heywood, 1963; 徐炳声, 1998)。当然轻易发表和轻易归并类群都是不合适的, 任何分类处理都应基于深入的研究。

致谢: 感谢中国科学院植物研究所马克平研究员对本文的细致修改。

参考文献

- Compton JA, Hedderson TAJ (1997) A morphometric analysis of the *Cimicifuga foetida* L. complex (Ranunculaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society*, 123, 1–23.
- Compton JA, Culham A, Jury SL (1998) Reclassification of *Actaea* to include *Cimicifuga* and *Souliea* (Ranunculaceae): phylogeny inferred from morphology, nrDNA ITS, and cpDNA *trnL-F* sequence variation. *Taxon*, 47, 593–634.
- Davis PH, Heywood VH (1963) *Principles of Angiosperm Taxonomy*. Oliver & Boyd, Edinburgh & London.
- Fu J, Qi WQ, Gu ZH, You RL (1998) Seed dormancy and germination in *Cimicifuga nanchuanensis*. *Acta Botanica Sinica*, 40, 303–308. (in Chinese with English abstract) [符近, 奇文清, 顾增辉, 尤瑞麟 (1998) 南川升麻种子休眠与萌发的研究. *植物学报*, 40, 303–308.]
- Gao Q, Ren C, Yang QE (2012) Taxonomic status and distributional range of *Aconitum angustius* (Ranunculaceae) based on cytological evidence. *Nordic Journal of Botany*, 30, 426–438.
- Hong DY (2016) Opinion of raising rationality in species delimitation. *Biodiversity Science*, 24, 360–361. (in Chinese) [洪德元 (2016) 关于提高物种划分合理性的意见. *生物多样性*, 24, 360–361.]
- Hong Y, Gao Q, Luo Y, Luo JP, Zhang Y, Yuan Q, Yang QE (2016) Karyology of *Aconitum* subgenus *Lycotconum* (Ranunculaceae) from China, with a report of the new base chromosome number $x = 6$ in the genus *Aconitum*. *Nordic Journal of Botany*, 34, 442–454.
- Hsu PS (1998) The species problem in plant taxonomy in China. *Acta Phytotaxonomica Sinica*, 36, 470–480. (in Chinese with English abstract) [徐炳声 (1998) 中国植物分类学中的物种问题. *植物分类学报*, 36, 470–480.]
- Hsu PS, Zhang ZY, Chen JK, Hong DY (1996) Advances in chromosome studies and plant taxonomy. *Journal of Wuhan Botanical Research*, 14, 177–187. (in Chinese with English abstract) [徐炳声, 张芝玉, 陈家宽, 洪德元 (1996) 染色体研究的进展与植物分类学(上). *武汉植物学研究*, 14, 177–187.]
- Illarionova I (2013) Typification and specific status of *Senecio lagotis* W. W. Sm. (Asteraceae). *Taiwania*, 58, 221–225.
- Illarionova I (2014) Taxonomic notes on sections *Corymbosae* and *Subracemosae* of genus *Ligularia* (Asteraceae). *The Journal of Japanese Botany*, 89, 365–375.
- Illarionova I (2016) The identity of *Ligularia euryphylla* (Asteraceae, Senecioneae). *Willdenowia*, 46, 99–104.
- Jeffrey C (1982) *An Introduction to Plant Taxonomy*. Cambridge University Press, London.
- Lee HW, Park CW (1994) A systematic study of the *Cimicifuga foetida* L. complex and related species (Ranunculaceae). *Journal of Plant Biology*, 37, 111–124. (in Korean with English Abstract)
- Liu SW, Deng DS, Liu JQ (1994) The origin, evolution and distribution of *Ligularia* Cass. (Compositae). *Acta Phytotaxonomica Sinica*, 32, 514–524. (in Chinese with English abstract) [刘尚武, 邓德山, 刘建全 (1994) 橐吾属的起源、演化与地理分布. *植物分类学报*, 32, 514–524.]
- Luo JP, Wang L, Ren C, Yang QE, Yuan Q (2016a) Taxonomic notes on *Cimicifuga nanchuanensis* (Ranunculaceae), a hitherto imperfectly known species from China. *Nordic Journal of Botany*, 34, 87–101.
- Luo JP, Hong Y, Ren C, Yang QE, Yuan Q (2016b) Rein-statement of the Chinese species *Cimicifuga lancifoliolata* (Ranunculaceae). *Nordic Journal of Botany*, 34, doi: 10.1111/njb.01092.
- Qi WQ, Feng Y, Chenzhu XZ, Li ZL, You RL (1997) Studies on the reproductive characteristics of *Cimicifuga nanchuanensis* (Ranunculaceae), an endemic endangered species to China. *Acta Botanica Sinica*, 39, 7–10. (in Chinese with English abstract) [奇文清, 冯云, 陈朱希昭, 李正理, 尤瑞麟 (1997) 濒危植物南川升麻生殖特性的研究. *植物学报*, 39, 7–10.]
- Qi WQ, You RL, Chen XL (1998) Pollination biology in *Cimicifuga nanchuanensis*, an endangered species (Ranunculaceae). *Acta Botanica Sinica*, 40, 688–694. (in Chinese with English abstract) [奇文清, 尤瑞麟, 陈晓麟 (1998) 濒危植物南川升麻传粉生物学的研究. *植物学报*, 40, 688–694.]
- Ren C, Yang QE (2010) The identity of *Ligularia yui* (Asteraceae: Senecioneae) from China. *Nordic Journal of Botany*, 28, 716–719.
- Ren C, Yuan Q, Yang QE (2012) Cytological evidence supports the taxonomic status of the Sino-Himalayan species *Cimicifuga frigida* (Ranunculaceae). *Nordic Journal of Botany*, 30, 585–595.
- Ren C, Yang QE (2013a) Taxonomic studies on the genus *Ligularia* Cass. (Asteraceae, Senecioneae) from China (I): the identity of *L. angustiligulata*. *Journal of Tropical and Subtropical Botany*, 21, 351–355. (in English with Chinese ab-

- stract) [任琛, 杨亲二 (2013a) 中国橐吾属(菊科-千里光族)的分类学研究(一): 狭舌橐吾的名实订正. 热带亚热带植物学报, 21, 351–355.]
- Ren C, Yang QE (2013b) Taxonomic studies on the genus *Ligularia* Cass. (Asteraceae, Senecioneae) from China (II): the identity of *L. fangiana*. Journal of Tropical and Subtropical Botany, 21, 389–396. (in English with Chinese abstract) [任琛, 杨亲二 (2013b) 中国橐吾属(菊科-千里光族)的分类学研究(二): 植夫橐吾的名实订正. 热带亚热带植物学报, 21, 389–396]
- Ren C, Yang QE (2013c) Taxonomic studies on the genus *Ligularia* Cass. (Asteraceae, Senecioneae) from China (III): the identities of *L. brassicoides*, *L. ianthochaeta*, and *L. paradoxo* var. *palmatifida*. Journal of Tropical and Subtropical Botany, 21, 538–542. (in English with Chinese abstract) [任琛, 杨亲二 (2013c) 中国橐吾属(菊科-千里光族)的分类学研究(三): 芥形橐吾、岷县橐吾和半裂橐吾的名实订正. 热带亚热带植物学报, 21, 538–542.]
- Ren C, Yang QE (2014) Taxonomic studies on the genus *Ligularia* Cass. (Asteraceae, Senecioneae) from China (IV): the identities of *L. kangtingensis* and *Senecio ficariifolius*. Journal of Tropical and Subtropical Botany, 22, 19–25. (in English with Chinese abstract) [任琛, 杨亲二 (2014) 中国橐吾属(菊科-千里光族)的分类学研究(四): 康定橐吾和 *Senecio ficariifolius* 的名实订正. 热带亚热带植物学报, 22, 19–25.]
- Stace CA (1980) Plant Taxonomy and Biosystematics. Edward Arnold, London.
- Stebbins GL (1993) Concepts of species and genera. In: Flora of North America (ed. Flora of North America Editorial Committee), pp. 229–246. Oxford University Press, New York & Oxford.
- Stuessy TF (2009) Plant Taxonomy: the Systematic Evaluation of Comparative Data, 2nd edn. Columbia University Press, New York.
- Stuessy TF, Lack HW (2011) Monographic Plant Systematics: Fundamental Assessment of Plant Biodiversity. A. R. G. Gantner Verlag K. G., Ruggell.
- Wang L, Luo HY, Ren C, Yang QE (2016a) Taxonomic and nomenclatural notes on *Ligularia ghatsukupa*, *L. leesicotal* and *L. rumicifolia* (Asteraceae, Senecioneae). Phytotaxa, 243, 260–270.
- Wang L, Luo HY, Ren C, Yang QE (2016b) *Cremanthodium botryocephalum* and *C. spatulifolium* are both merged with *Ligularia lagotis* (Asteraceae, Senecioneae). Phytotaxa, 247, 274–280.
- Yue CL, Liu YQ (1999) Preliminary studies on physiological ecology of photosynthesis of an endangered plant—*Cimicifuga nanchuanensis*. Acta Phytoecologica Sinica, 23, 71–75. (in Chinese with English abstract) [岳春雷, 刘亚群 (1999) 濒危植物南川升麻光合生理生态的初步研究. 植物生态学报, 23, 71–75.]
- Yue CL, Jiang H, Zhu YM (2002) Analysis on numeric dynamics of population of *Cimicifuga nanchuanensis*, an endangered plant. Acta Ecologica Sinica, 22, 793–796. (in Chinese with English abstract) [岳春雷, 江洪, 朱荫涓 (2002) 濒危植物南川升麻种群数量动态的分析. 生态学报, 22, 793–796.]

(责任编辑: 黄祥忠)

•研究报告•

麋鹿夜间卧息地选择的季节变化

李 弛¹ 杨道德^{1*} 张玉铭² 宋玉成^{1,3} 李鹏飞² 蒋志刚^{4*}

1 (中南林业科技大学野生动植物保护研究所, 长沙 410004)

2 (湖北石首麋鹿国家级自然保护区管理处, 湖北石首 434400)

3 (湖南东洞庭湖国家级自然保护区管理局, 湖南岳阳 414000)

4 (中国科学院动物研究所, 北京 100101)

摘要: 卧息地选择是野生动物对生态环境的行为适应。为了探讨麋鹿(*Elaphurus davidianus*)夜间卧息地选择的季节变化, 2013年11月至2014年12月, 采用跟踪调查法与直接观察法, 对湖北石首麋鹿国家级自然保护区围栏内麋鹿184个夜间卧息样方和184个对照样方的生态因子信息进行了观测记录。结果表明: 麋鹿春、秋、冬3个季节夜间卧息时均选择隐蔽度较高、草本盖度较高、食物丰富度较高、距隐蔽物(芦苇或树林)较近的林地生境($P < 0.05$), 并且春、秋季夜间选择在距道路距离与距居民点距离上的差异不显著($P > 0.05$); 夏季夜间选择在草本盖度较低、食物丰富度较低、隐蔽度较低、距隐蔽物较近、距道路与居民点距离较远、距水源较近的滩涂生境卧息($P < 0.05$); 冬季夜间选择在风速较小、距道路与居民点较近的生境卧息。判别分析表明: 草本盖度、食物丰富度、距道路距离、隐蔽度、风速、距水源距离以及距隐蔽物距离这7个因子组成的判别函数可区分不同季节麋鹿的夜间卧息地, 且麋鹿在不同季节的夜间卧息地特征存在部分重叠, 这可能与不同季节间食物、水、温度与人为干扰等因子的差异性有关。建议该保护区扩大饲料基地面积、保留麋鹿卧息隐蔽环境、减少人为干扰、控制长江故道水位。

关键词: 麋鹿; 夜间卧息地; 生境选择; 行为适应; 物种重引入; 湖北石首麋鹿国家级自然保护区

Seasonal variation in nocturnal bed-site selection by Milu (*Elaphurus davidianus*) in Hubei Shishou Milu National Nature Reserve, China

Chi Li¹, Daode Yang^{1*}, Yuming Zhang², Yucheng Song^{1,3}, Pengfei Li², Zhigang Jiang^{4*}

1 Institute of Wildlife Conservation, Central South University of Forestry and Technology, Changsha 410004

2 Administration Bureau of Hubei Shishou Milu National Nature Reserve, Shishou, Hubei 434400

3 Administration Bureau of Hunan East Dongting Lake National Nature Reserve, Yueyang, Hunan 414000

4 Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101

Abstract: Bed-site selection is the behavioral adaptation of wild animals to their ecological environment. In this study, we explored the seasonal variation of nocturnal bed-site characteristics by Milu (*Elaphurus davidianus*, Père David's deer). We used direct and track observation methods to assess nocturnal bed-site selection over different seasons (November 2013 to December 2014) by Milu in Hubei Shishou Milu National Nature Reserve, China. We recorded the ecological characteristics of 184 nocturnal bed-site plots and 184 control plots. Results showed that Milu preferred bed-sites with greater woodland cover, a greater proportion of vegetation, abundant food resources, and proximity to shelter (reeds or woods) during spring, autumn and winter ($P < 0.05$). Moreover, differences in distance to roads and to human settlements in bed-sites selection were not significantly different ($P > 0.05$) during spring and autumn. In summer, the Milu population preferred bedding on bare ground characterized by a low hiding cover, higher herbage coverage, lower food abundance, close proximity to hide and water, and an increased distance to road and human settlement ($P < 0.05$). This is in contrast to winter, as the Milu population preferred bed-sites with lower wind speeds that were closer to roads and human settlements ($P < 0.05$). Stepwise discriminant analysis indicated that seasonal nocturnal bed-site selection by the Milu population could be discriminated with three canonical discriminant

收稿日期: 2016-04-29; 接受日期: 2016-08-24

基金项目: 湖南省自然科学基金(2015JJ2195)和国家自然科学基金(31071946, 31402021)

* 共同通讯作者 Co-authors for correspondence. E-mail: csfuyydd@126.com; jiangzg@ioz.ac.cn

functions. A Fisher discriminant function composed of herbage coverage, food abundance, hiding cover, wind speed, and distance to hide and water could discriminate the seasonal nocturnal bed-site of the Milu population. The characteristics of bed-sites selected by Milu in different seasons had some similarities and differences, most likely as a result of food, water, temperature, and anthropogenic interference. On the basis of our findings, we suggest to expand supplementary feed base, to retain vegetation that provide adequate cover for Milu, to reduce anthropogenic interference and to regulate water levels in the oxbow around the nature reserve for the conservation of Milu in this area.

Key words: *Elaphurus davidianus*; nocturnal bed-sites; habitat selection; behavioral adaptation; species re-introduction; Hubei Shishou Milu National Nature Reserve

野生动物对生境的选择和利用是对栖息环境的一种适应行为,与气候、环境以及动物本身的生理状况等条件密切相关(刘振生等, 2004)。卧息地选择是野生动物对不同卧息环境的适应,可能与能量储存(Armstrong et al, 1983)和反捕食策略(Smith et al, 1986)有关,是衡量野生动物行为适应的关键因素之一。对卧息地的研究,可更好地了解野生动物对不同环境的适应性与选择性,以及与人类活动的关系(李弛等, 2015)。

目前关于有蹄类卧息地选择的研究报道较多,如马鹿(*Cervus elaphus*) (Millsaugh et al, 1998; 刘振生等, 2009)、狍(*Capreolus capreolus*) (Linnell et al, 1999; Van Moorter et al, 2009; Qin, 2011)、原麝(*Moschus moschiferus*) (吴建平等, 2007)、赤鹿(*Muntiacus muntjak*) (Teng et al, 2004; 谢志刚等, 2007)、盘羊(*Ovis ammon*) (初红军等, 2009)、黑尾鹿(*Odocoileus hemionus*) (Germaine et al, 2004; Horncastle et al, 2013)以及麋鹿(*Elaphurus davidianus*) (邹师杰等, 2013; 李弛等, 2015)等,但关于有蹄类夜间卧息地的研究报道较少(滕丽微等, 2007; Li et al, 2015; 李弛等, 2015),只有李弛等(2015)报道过麋鹿秋季夜间卧息地选择的研究结果。我们通过前期的文献查阅与预调查,发现水源、隐蔽物、食物、植被类型、草本盖度、人为干扰等因子可能影响麋鹿的卧息地选择,为了确定影响麋鹿夜间卧息地选择的主要生态因子,2013年11月至2014年12月,对湖北石首麋鹿国家级自然保护区围栏内麋鹿种群在不同季节的夜间卧息地选择进行了比较研究,以便为重引入麋鹿种群的科学保护和自然保护区的有效管理提供参考。

1 研究地点和研究方法

1.1 研究地区概况

湖北石首麋鹿国家级自然保护区(112°33' E,

29°49' N) (以下简称保护区),位于湖北石首市长江天鹅洲故道旁,总面积为1,567 ha,其中核心区面积730 ha。保护区地势低平,平均海拔35 m。该区属亚热带季风湿润气候,四季分明,水量充足。年均气温17.4℃,年均无霜期286 d,年均降水量1,282.3 mm,年均相对湿度75.4%。保护区南缘天鹅洲故道每年丰水期(5–9月)与长江荆江段相通,最高水位在36–37 m之间;枯水期(10月至翌年4月)水位一般在33 m左右(杨道德等, 2013)。故道水温冬季最低5.9℃,夏季最高26.9℃, pH值7.00–7.49。保护区主要植被类型有芦苇(*Phragmites australis*)群落、意杨(*Populus euramevicana*)林、旱柳(*Salix matsudana*)林、狗牙根(*Cynodon dactylon*)群落、牛毛毡(*Eleocharis yokoscensis*)群落、益母草(*Leonurus artemisia*)群落等。

1.2 研究对象

麋鹿属中国特有的大型草食性有蹄类,曾广泛分布于我国长江中下游地区,一度从中国消失,1985年被重引入我国,为国家一级重点保护野生动物。保护区成立于1991年,于1993年和1994年从北京麋鹿苑共引入64头麋鹿,放养于保护区核心区围栏内,建立了湖北石首麋鹿种群(杨道德等, 2013)。截至2014年12月,保护区围栏内有麋鹿350头左右。保护区内有麋鹿可采食植物125种,隶属33科87属,如紫云英(*Astragalus sinicus*)、狗牙根、益母草等(李鹏飞等, 2015),而分布较广的芦苇群落与意杨林构成了麋鹿的主要隐蔽生境。麋鹿在保护区内没有捕食性天敌,但采芦笋、捡拾鹿角、收割芦苇等人为干扰影响麋鹿的正常行为活动。

1.3 研究方法

1.3.1 调查方法

2013年11月至2014年12月,采用跟踪调查法和直接观察法,分春季(3–5月)、夏季(6–8月)、秋季(9–11月)、冬季(12–翌年2月)分别对石首麋鹿保护区

围栏内麋鹿夜间卧息地选择进行研究, 每月选择无雨的天气实地调查5~7 d。调查之前先确定麋鹿夜间卧息地的地理位置, 即在前一天下午和傍晚对麋鹿群进行跟踪观察, 确定麋鹿夜间卧息的大致位置, 次日7:30开始对麋鹿卧息地进行核查。当发现麋鹿夜间卧息痕迹时先进行GPS定位, 然后以卧迹为中心设置1个10 m × 10 m的样方, 并在该样方的中心和4个角各设置1个1 m × 1 m的小样方; 在每个卧息样方的任一方向250 m处选取相应的10 m × 10 m的对照样方(吴鹏举等, 2004)。最终分别对麋鹿184个夜间卧息样方和184个对照样方的生态因子信息进行观测记录。

1.3.2 生态因子描述

通过查阅文献和野外观察, 最终确定10种麋鹿夜间卧息地生态因子。其中生境类型和卧息基底为定性因子, 其余8种为定量因子。(1)生境类型: 分为林地、芦苇地、草地、滩涂地和伐迹地; (2)卧息基底: 分为裸地、草地与枯枝落叶地; (3)草本盖度: 5个小样方的草本盖度平均值, 采用网格目测法评估(秦伟等, 2006); (4)隐蔽度: 在样方中心处竖立1 m长的木杆, 在距样方中心20 m远的东南西北4个方向看到该木杆的长度占总长度的百分比平均值(滕丽微等, 2008); (5)风速: 采用华盛昌DT-82风速仪记录样方的风速平均值; (6)食物丰富度: 以麋鹿可食用草本植物(李鹏飞等, 2015)的覆盖度百分数表示, 估计5个小样方可食用草本植物的覆盖度平均值(朱洪强等, 2013); (7)距水源距离、(8)距道路距离、(9)距居民点距离、(10)距隐蔽物(芦苇群落或杨树林)距离: 应用NIKON Forestry 550 激光测距仪, 分别直接测量样方中心到最近水源边界、最近主干道、最近居民点、最近隐蔽物(芦苇群落或杨树林)的距离, 必要时利用GPS数据在Google地图上进行测算校正。

1.3.3 数据处理

利用卡方检验分析定性因子数据, 并通过Bailey置信区间法(Bailey, 1980; Cherry, 1996)判断麋鹿夜间卧息对不同生境和卧息基底的偏好。采用Kolmogorov-Smirnov Test法对定量因子数据进行检验, 因不符合正态分布, 故采用非参数估计中的Mann-Whitney U检验。对于定量因子采用逐步判别分析(Rice et al, 1983), 确定麋鹿不同季节夜间卧息地选择的关键影响因子, 得出麋鹿不同季节夜间卧

息地选择特征上的重叠与分离情况。所有数据均采用Excel 2003与SPSS 19.0进行处理, 显著水平 α 设置为0.05。

2 结果

2.1 定性因子选择

麋鹿四季夜间卧息时对生境类型具有选择性(春: $\chi^2 = 7.947$, $df = 2$, $P < 0.05$; 夏: $\chi^2 = 20.330$, $df = 3$, $P < 0.05$; 秋: $\chi^2 = 23.480$, $df = 4$, $P < 0.05$; 冬: $\chi^2 = 10.347$, $df = 4$, $P < 0.05$)。麋鹿群体在春季夜间卧息时偏好林地, 对芦苇地与草地随机选择, 避免利用滩涂地; 夏季偏好滩涂, 对芦苇地随机选择, 避免利用草地和林地; 秋季偏好林地, 对芦苇地随机选择, 避免利用草地、滩涂地和伐迹地; 冬季偏好林地, 对芦苇地与草地随机选择, 避免利用伐迹地(表1)。

麋鹿四季夜间卧息时对卧息基底具有选择性(春: $\chi^2 = 8.563$, $df = 2$, $P < 0.05$; 夏: $\chi^2 = 14.168$, $df = 2$, $P < 0.05$; 秋: $\chi^2 = 7.215$, $df = 2$, $P < 0.05$; 冬: $\chi^2 = 11.347$, $df = 2$, $P < 0.05$)。春、秋季偏好草地基底, 夏季偏好裸地基底, 冬季偏好枯枝落叶基底。

2.2 定量因子选择

麋鹿群体春季夜间倾向于选择在草本盖度较高、食物丰富度较大、隐蔽度较高、距隐蔽物较近的生境卧息; 夏季选择在草本盖度较低、食物丰富度较低、隐蔽度较低、距隐蔽物较近、距道路与居民点距离较远、距水源较近的生境卧息; 秋季夜间卧息更倾向于利用隐蔽度较高、草本盖度较大、食物丰富度较大、风速较小、距隐蔽物较近的生境; 冬季夜间倾向于选择在草本盖度较高、食物丰富度较大、隐蔽度较高、距道路与居民点较近、距隐蔽物距离较近以及风速较小的生境卧息(表2)。

通过逐步判别分析发现, $F_{\text{春}} = 3.215 \times \text{隐蔽度} + 1.920 \times 4.709 \times \text{草本盖度} - 6.295 \times \text{食物丰富度} - 1.534$, 可有效区分春季夜间卧息地; $F_{\text{夏}} = 4.276 \times \text{草本盖度} + 0.10 \times \text{距隐蔽物距离} + 0.06 \times \text{距水源距离} - 0.002 \times \text{距道路距离} - 0.394$, 可有效区分夏季的夜间卧息地; $F_{\text{秋}} = 0.026 \times \text{距隐蔽物距离} + 1.920 \times \text{风速} - 3.999 \times \text{食物丰富度} + 1.219$, 可有效区分秋季夜间卧息地; $F_{\text{冬}} = 4.003 \times \text{隐蔽度} + 0.004 \times \text{距道路距离} - 7.251 \times \text{草本盖度} - 0.008 \times \text{距隐蔽物距离} + 1.525$, 可有效区分冬季夜间卧息地。

表1 不同季节麋鹿对生境类型的偏好选择
Table 1 Habitat type preferences by Milu in different seasons

| 生境类型 Habitat type | 季节 Season | 期望利用比例 Expected proportion used (P_w) | 实际利用比率 Actual proportion used (P_i) | P_i 的Bonferroni 95%置信区间 Bonferroni 95% confidence interval for P_i |
|------------------------------|--------------|---|---|--|
| 草地 Grassland | 春季 Spring | 0.073 | 0.073 | $-0.015 \leq P_i \leq 0.161$ (o) |
| | 夏季 Summer | 0.353 | 0.088 | $-0.034 \leq P_i \leq 0.210$ (-) |
| | 秋季 Autumn | 0.797 | 0.576 | $0.411 \leq P_i \leq 0.742$ (-) |
| | 冬季 Winter | 0.286 | 0.400 | $0.118 \leq P_i \leq 0.682$ (o) |
| 林地 Woodland | 春季 Spring | 0.200 | 0.364 | $0.201 \leq P_i \leq 0.527$ (+) |
| | 夏季 Summer | 0.441 | 0.235 | $0.053 \leq P_i \leq 0.418$ (-) |
| | 秋季 Autumn | 0.051 | 0.288 | $0.136 \leq P_i \leq 0.440$ (+) |
| | 冬季 Winter | 0.000 | 0.350 | $0.075 \leq P_i \leq 0.625$ (+) |
| 芦苇地 Reed land | 春季 Spring | 0.091 | 0.218 | $0.078 \leq P_i \leq 0.358$ (o) |
| | 夏季 Summer | 0.147 | 0.147 | $-0.006 \leq P_i \leq 0.300$ (o) |
| | 秋季 Autumn | 0.034 | 0.136 | $0.021 \leq P_i \leq 0.250$ (o) |
| | 冬季 Winter | 0.095 | 0.300 | $0.036 \leq P_i \leq 0.564$ (o) |
| 滩涂地 Mudflat | 春季 Spring | 0.636 | 0.345 | $0.184 \leq P_i \leq 0.507$ (-) |
| | 夏季 Summer | 0.059 | 0.529 | $0.314 \leq P_i \leq 0.744$ (+) |
| | 秋季 Autumn | 0.102 | 0.000 | $0.000 \leq P_i \leq 0.000$ (-) |
| | 冬季 Winter | - | - | - |
| 伐迹地 Clear-cutting reed sites | 春季 Spring | - | - | - |
| | 夏季 Summer | - | - | - |
| | 秋季 Autumn | 0.034 | 0.000 | $0.000 \leq P_i \leq 0.000$ (-) |
| | 冬季 Winter | 0.619 | 0.000 | $0.000 \leq P_i \leq 0.000$ (-) |

“+”表示偏好利用; “o”表示随机选择; “-”表示避免利用。
“+” preferred; “o” random selection; “-” avoided.

2.3 不同季节夜间卧息地选择差异

对不同季节麋鹿卧息地特征的逐步判别分析发现: 有3个典型判别函数可有效区分各个季节, 其中3个函数对区分不同季节麋鹿的夜间卧息地均差异显著。按照贡献率的大小, 判别各个季节卧息地的因子依次为草本盖度、食物丰富度、距道路距离、隐蔽度、风速、距水源距离以及距隐蔽物距离(表3), 由这7个因子构成的判别函数对各个季节卧息地的判别正确率为79.8%。其中春季为70.9%, 夏季为94.1%, 秋季为83.1%, 冬季为70.0%。由前两个函数组成的判别分类图(图1)表明, 麋鹿在4个季节的夜间卧息地存在着不同程度的重叠与分离, 其中秋冬二季重叠较多, 其他季节间重叠较少。

3 讨论

3.1 麋鹿夜间卧息地选择特征的重叠

麋鹿在不同季节的夜间卧息地选择特征上存在部分重叠(图1)。这可能与该保护区内相对稳定的食物、隐蔽物与水源环境等因素有关。首先, 麋鹿

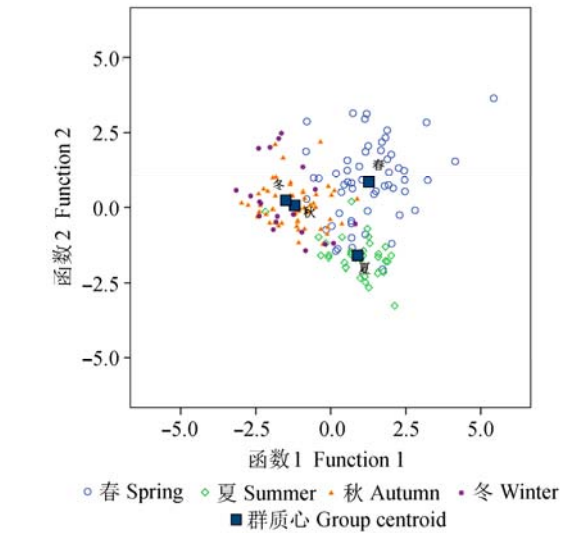


图1 不同季节麋鹿夜间卧息地判别分类图
Fig. 1 Discriminant plot of nocturnal bed-sites of Milu in different seasons

的主要隐蔽物杨树林的位置在不同季节并没有大的变动, 且保护区内设有专门的补饲基地, 可缓解

表2 不同季节麋鹿夜间卧息样方与对照样方定量因子比较(平均值±标准差)
Table 2 Comparison of quantitative ecological factors between nocturnal bed-sites of Milu population and control plots in different seasons (Mean ± SD)

| 生态因子 Ecological factors | 春季 Spring | | | 夏季 Summer | | | 秋季 Autumn | | | 冬季 Winter | | |
|---|-------------------|-----------------------|-------|-------------------|-----------------------|-------|-------------------|-----------------------|-------|-------------------|-----------------------|-------|
| | 卧息样方 Bed-sites | 对照样方 Control plots | P | 卧息样方 Bed-sites | 对照样方 Control plots | P | 卧息样方 Bed-sites | 对照样方 Control plots | P | 卧息样方 Bed-sites | 对照样方 Control plots | P |
| 草本盖度 Herbage coverage (%) | 68.84±19.45 | 57.00±23.80 | <0.05 | 55.62±27.00 | 81.75±14.25 | <0.05 | 79.58±10.52 | 58.09±20.39 | <0.05 | 71.71±15.27 | 50.63±26.69 | <0.05 |
| 食物丰富度 Food abundance (%) | 56.68±19.68 | 43.03±22.89 | <0.05 | 45.00±25.72 | 66.43±14.51 | <0.05 | 67.61±10.59 | 46.61±18.65 | <0.05 | 44.00±24.12 | 27.29±19.92 | <0.05 |
| 隐蔽度 Hiding cover (%) | 42.21±29.79 | 64.16±26.61 | <0.05 | 47.94±41.62 | 38.31±35.31 | 0.260 | 60.30±23.44 | 87.82±26.03 | <0.05 | 27.30±27.07 | 51.31±33.97 | <0.05 |
| 风速 Wind speed (m/s) | 0.66±0.51 | 0.80±0.65 | 0.281 | 0.11±0.16 | 0.16±0.22 | 0.289 | 0.12±0.14 | 0.24±0.16 | <0.05 | 0.27±0.36 | 0.65±0.55 | <0.05 |
| 距隐蔽物距离 Distance to hide (m) | 75.42±135.37 | 126.16±170.06 | <0.05 | 52.18±67.43 | 55.26±82.25 | 0.870 | 11.20±13.29 | 43.54±30.02 | <0.05 | 14.10±26.84 | 71.62±124.86 | <0.05 |
| 距道路距离 Distance to road (m) | 1,543.58±312.28 | 1,600.38±303.24 | 0.360 | 1,787.24±207.19 | 1,615.18±265.23 | <0.05 | 1,208.78±177.70 | 1,195.18±111.76 | 0.306 | 1,119.95±304.58 | 1,454.38±249.67 | <0.05 |
| 距居民点距离 Distances to human settlement (m) | 1,628.42±292.75 | 1,683.09±292.23 | 0.327 | 1,838.97±176.67 | 1,708.18±263.74 | <0.05 | 1,260.68±192.82 | 1,286.30±129.07 | 0.258 | 1,220.65±310.50 | 1,535.71±246.57 | <0.05 |
| 距水源距离 Distance to water (m) | 329.62±217.45 | 345.95±201.31 | 0.684 | 104.50±44.48 | 164.68±119.73 | <0.05 | 221.81±174.24 | 188.54±142.21 | 0.255 | 167.45±88.11 | 179.29±75.21 | 0.646 |

冬季食物的匮乏;其次,从春季到冬季是一个逐步变化的过程,包括温度的升降、降雨量、日照的变化等(武正军等, 2012), 故有些麋鹿个体在不同季节变换卧息地也可能需要有一个较长的反应时间, 这点可从麋鹿秋冬季重叠较多看出。

3.2 麋鹿夜间卧息地选择特征的分

不同季节间, 麋鹿夜间卧息地特征分离。季节间的差异可能源于内在与外在两个因素。内在因素主要是麋鹿的不同生理时期, 如发情期、产仔期等, 比如发情期的麋鹿大部分时间由于交配, 相应的采食与卧息时间减少(杨道德等, 2013); 外因则主要是指食物、温度、水源与人为干扰等因素, 比如麋鹿春季喜好卧息于食物较丰富、距水源较近、隐蔽避风的场所。不同季节间食物的量与分布的变化、温度的升降、水源的远近、人为活动频率的变化等均可引起麋鹿夜间卧息地特征的变化。

3.2.1 食物因素

食物可能导致动物的种群分布、生境选择等方面的行为变化(Crampton et al, 2011; Santicchia et al, 2015)。保护区内麋鹿一年四季的食物均较丰富, 仅在植物群落组成和空间分布上存在差别。春季, 新生的芦笋多; 夏季, 长江故道滩涂上的短尖藁草(*Carex brevicuspis*)等湿生植物较多; 秋季芦苇嫩叶与短尖藁草减少, 草地中绿色草本植物较多; 冬季麋鹿可食植物大多枯萎, 但保护区备用的小麦饲料可缓解麋鹿食物的匮乏。这些食物的变化可能导致麋鹿在夜间卧息时选择利用或者靠近有食物的生境。

3.2.2 水源因素

保护区内有长江故道, 常年水源丰富, 麋鹿并不缺水, 但长江洪水可降低食物丰富度, 导致动物被动迁移并影响其生境选择(Hawes & Peres, 2014; Bennitt et al, 2014), 故夏季长江汛期可能影响麋鹿的行为活动。每年5-9月份的长江汛期, 受到长江涨水的影响, 保护区大部分芦苇生境被淹没, 这可能是大部分麋鹿个体夏季夜间很少利用芦苇生境的原因之一。

3.2.3 人为干扰因素

人为干扰可能会使野生动物丧失栖息地, 影响动物的生境选择(Mace & Waller, 1996; Stevens & Boness, 2003; Luo et al, 2014)。保护区围栏内的麋鹿虽有围栏阻隔, 且保护区并不对外来人员开放, 但

表3 不同季节麋鹿夜间卧息地数值型生态因子的逐步判别分析结果
Table 3 Results of stepwise discriminant analysis of quantitative ecological factors of nocturnal bed-sites of Milu in different seasons

| 变量 Variable | 判别函数系数 Discriminant function coefficient | | | Wilks' Lambda | F | P |
|-------------------------------|--|-------------------|-----------------|---------------|--------|-------|
| | 函数1 Function 1 | 函数2 Function 2 | 函数3 Function 3 | | | |
| 隐蔽度 Hiding cover | -0.803 | 0.257 | 0.701 | 0.651 | 29.246 | <0.05 |
| 草本盖度 Herbage coverage | -1.285 | 0.719 | -0.312 | 0.434 | 28.103 | <0.05 |
| 食物丰富度 Food abundance | 0.641 | -0.189 | 0.957 | 0.322 | 26.002 | <0.05 |
| 距道路距离 Distance to road | 0.819 | -0.348 | 0.357 | 0.259 | 23.683 | <0.05 |
| 距隐蔽物距离 Distance to hide | 0.382 | -0.066 | 0.064 | 0.197 | 23.663 | <0.05 |
| 距水源距离 Distance to water | 0.588 | 0.439 | 0.464 | 0.155 | 23.319 | <0.05 |
| 风速 Wind speed | 0.359 | 0.757 | -0.277 | 0.144 | 20.853 | <0.05 |
| Wilks' Lambda | 0.144 | 0.361 | 0.645 | — | — | — |
| F, df, P | 313.027, 21 <0.05 | 164.739, 12 <0.05 | 70.782, 5 <0.05 | — | — | — |
| 特征值 Eigenvalue | 1.505 | 0.789 | 0.550 | — | — | — |
| 贡献率 Explained variance (%) | 52.90 | 27.80 | 19.30 | — | — | — |
| 累计贡献率 Cumulative variance (%) | 52.90 | 80.70 | 100.0 | — | — | — |

麋鹿仍面临较强的人为活动干扰，特别是每年春季采芦笋、夏季捕鱼、秋季收割芦苇与冬季捡鹿角等活动均对麋鹿造成了影响，使麋鹿选择距道路与居民点更远的地点卧息，而回避利用人为干扰较强的生境。

3.2.4 环境温度

环境温度是影响动物生理状态与生态进程的决定因素之一(Huey, 1991; Koussoroplis & Wacker, 2016)。保护区内四季分明，季节间存在一定的温差，特别是冬夏。温度因素可能和隐蔽物、风速等因素协同产生影响。这可能是导致麋鹿夏季避免利用林地裸地基底，而冬季偏好利用林地枯枝落叶基底的原因，结果导致夏冬两季麋鹿夜间卧息地特征重叠最少，这均与麋鹿选择温度合适的卧息环境有关。

根据本研究结果，建议石首麋鹿保护区从以下几个方面加强自然保护区和麋鹿种群的管理：(1)扩大饲料基地面积，确保麋鹿冬季食物的供给；(2)尽可能保证麋鹿夜间卧息的隐蔽环境，每年春秋季节植被改造时，保留或改造一定面积的芦苇群落与意杨林；(3)增加执法力度与保护宣传，减少保护区内采收芦笋、收割芦苇与捡拾鹿角等活动，减少对麋鹿种群的干扰；(4)加强保护区水源治理，避免故道在汛期水位异常升高，影响麋鹿的正常活动。

致谢：湖北石首麋鹿国家级自然保护区温华军主任、张爱民科长、蔡家奇科长，以及杨涛、刘志高

等工作人员对野外工作给予了大力支持，在此表示感谢！

参考文献

Armstrong E, Euler D, Racey G (1983) Winter bed-site selection by white-tailed deer in central Ontario. *Journal of Wildlife Management*, 47, 880–884.

Bailey BJR (1980) Large sample simultaneous confidence intervals for the multinomial probabilities based on transformation of the cell frequencies. *Technometrics*, 22, 583–589.

Bennitt E, Bonyongo MC, Harris S (2014) Habitat selection by African buffalo (*Syncerus caffer*) in response to landscape-level fluctuations in water availability on two temporal scales. *PLoS ONE*, 9, e101346.

Cherry S (1996) A comparison of confidence interval methods for habitat use-availability studies. *Journal of Wildlife Management*, 60, 653–658.

Chu HJ, Jiang ZG, Qi YJ, Tao YS, Li B (2009) Winter bed-site selection by argali *Ovis ammon sairensis*, *O. a. darwini* in Mt. Kekesen and Mt. Kalamaili in southern Altai Mountains. *Acta Theriologica Sinica*, 29, 125–132. (in Chinese with English abstract) [初红军, 蒋志刚, 戚英杰, 陶永善, 李斌 (2009) 阿尔泰山南部科克森山和卡拉麦里山盘羊冬季卧息地的选择. *兽类学报*, 29, 125–132.]

Crampton LH, Longland WS, Murphy DD, Sedingr JS (2011) Food abundance determines distribution and density of a frugivorous bird across seasons. *Oikos*, 120, 65–76.

Germaine SS, Germaine HL, Boe SR (2004) Characteristics of mule deer day-bed and forage sites in current-condition and restoration-treated ponderosa pine forest. *Wildlife Society Bulletin*, 32, 554–564.

Hawes JE, Peres CA (2014) Fruit–frugivore interactions in Amazonian seasonally flooded and unflooded forests. *Jour-*

- nal of Tropical Ecology, 30, 381–399.
- Horncastle VJ, Yarborough RF, Rosenstock SS (2013) Summer habitat use by adult female mule deer in a restoration-treated ponderosa pine forest. *Wildlife Society Bulletin*, 37, 707–713.
- Huey RB (1991) Physiological consequences of habitat selection. *The American Naturalist*, 137, S91–S115.
- Koussoroplis AM, Wacker A (2016) Covariance modulates the effect of joint temperature and food variance on ectotherm life-history traits. *Ecology Letters*, 19, 1–11.
- Li C, Yang DD, Zhang YM, Song YC, Li PF (2015) Autumn nocturnal bed-site selection by two populations of Milu (*Elaphurus davidianus*) in Shishou County of Hubei Province, China. *Chinese Journal of Ecology*, 34, 2855–2860. (in Chinese with English abstract) [李弛, 杨道德, 张玉铭, 宋玉成, 李鹏飞 (2015) 湖北石首散放麋鹿与野化麋鹿秋季夜间卧息地选择. *生态学杂志*, 34, 2855–2860.]
- Li PF, Yang T, Zhang YM, Cai JQ, Wang JF (2015) Habitats of edible plants for wild Milu population in Shishou and its restoration approach. *Journal of Yangtze University (Natural Science Edition)*, 12(15), 48–50. (in Chinese with English abstract) [李鹏飞, 杨涛, 张玉铭, 蔡家奇, 王建福 (2015) 石首野生麋鹿种群采食植物生境及其修复途径. *长江大学学报(自科版)*, 12(15), 48–50.]
- Li Y, Yu YQ, Shi L (2015) Foraging and bedding site selection by Asiatic ibex (*Capra sibirica*) during summer in Central Tianshan Mountains. *Pakistan Journal of Zoology*, 47, 1–6.
- Linnell JDC, Nijhuis P, Teurlings I, Andersen R (1999) Selection of bed-sites by roe deer *Capreolus capreolus* fawns in a boreal forest landscape. *Wildlife Biology*, 5, 225–231.
- Liu ZS, Cao LR, Zhai H, Hu TH, Wang XM (2004) Winter habitat selection by red deer (*Cervus elaphus alxaicus*) in Helan Mountain, China. *Zoological Research*, 25, 403–409. (in Chinese with English abstract) [刘振生, 曹丽荣, 翟昊, 胡天华, 王小明 (2004) 贺兰山区马鹿对冬季生境的选择性. *动物学研究*, 25, 403–409.]
- Liu ZS, Zhang MM, Li ZG, Hu TH, Zhai H (2009) Feeding and bedding habitat selection by red deer (*Cervus elaphus alxaicus*) during winter in the Helan Mountains, China. *Acta Theriologica Sinica*, 29, 133–141. (in Chinese with English abstract) [刘振生, 张明明, 李志刚, 胡天华, 翟昊 (2009) 贺兰山马鹿冬季取食和卧息生境选择. *兽类学报*, 29, 133–141.]
- Luo Z, Liu B, Liu S, Jiang Z, Halbrook RS (2014) Influences of human and livestock density on winter habitat selection of Mongolian gazelle (*Procapra gutturosa*). *Zoological Science*, 31, 20–30.
- Mace RD, Waller JS (1996) Grizzly bear distribution and human conflicts in Jewel Basin Hiking Area, Swan Mountains, Montana. *Wildlife Society Bulletin*, 24, 461–467.
- Millsaugh JJ, Raedeke KJ, Brundige GC, Willmott CC (1998) Summer bed sites of Elk (*Cervus elaphus*) in the Black Hills, South Dakota: considerations for thermal cover management. *The American Midland Naturalist*, 139, 133–140.
- Qin W, Zhu QK, Zhang XX, Li WH, Fang B (2006) Review of vegetation covering and its measuring and calculating method. *Journal of Northwest Sci-Tech University of Agriculture and Forestry (Natural Science Edition)*, 34, 163–170. (in Chinese with English abstract) [秦伟, 朱清科, 张学霞, 李文华, 方斌 (2006) 植被覆盖度及其测算方法研究进展. *西北农林科技大学学报(自然科学版)*, 34, 163–170.]
- Qin X (2011) Summer bed-site selection by roe deer in a predator free area. *Hystrix, the Italian Journal of Mammalogy*, 22, 269–279.
- Rice J, Ohmart RD, Anderson BW (1983) Habitat selection attributes of an avian community: a discriminant analysis investigation. *Ecological Monographs*, 53, 263–290.
- Santicchia F, Romeo C, Martinoli A, Lanfranchi P, Wauters LA, Ferrari N (2015) Effects of habitat quality on parasite abundance: do forest fragmentation and food availability affect helminth infection in the Eurasian red squirrel? *Journal of Zoology*, 296, 1–7.
- Smith HD, Oveson MC, Pritchett CL (1986) Characteristics of mule deer beds. *Western North American Naturalist*, 46, 542–546.
- Stevens MA, Boness DJ (2003) Influences of habitat features and human disturbance on use of breeding sites by a declining population of southern fur seals (*Arctocephalus australis*). *Journal of Zoology*, 260, 145–152.
- Teng LW, Liu ZS, Song YL, Zeng ZG (2004) Forage and bed sites characteristics of Indian muntjac (*Muntiacus muntjak*) in Hainan Island, China. *Ecological Research*, 19, 675–681.
- Teng LW, Liu ZS, Zhang ED, Ma JZ (2007) Winter bed-site selection of *Capreolus capreolus* in low mountain areas of southern Xiaoxing'anling Mountains. *Chinese Journal of Ecology*, 26, 213–218. (in Chinese with English abstract) [滕丽微, 刘振生, 张恩迪, 马建章 (2007) 小兴安岭南低山丘陵地区狍冬季卧息地选择. *生态学杂志*, 26, 213–218.]
- Teng LW, Wang L, Ma JZ, Sun YL, Liu ZQ (2008) Microhabitat selection by *Capreolus capreolus* in winter in Liangshui National Nature Reserve. *Journal of Northeast Forestry University*, 38, 95–98. (in Chinese with English abstract) [滕丽微, 王磊, 马建章, 孙云龙, 刘志奇 (2008) 凉水国家级自然保护区狍冬季对微生境的选择. *东北林业大学学报*, 38, 95–98.]
- Van Moorter B, Gaillard JM, McLoughlin PD, Delorme D, Francois K, Boyce MS (2009) Maternal and individual effects in selection of bed sites and their consequences for fawn survival at different spatial scales. *Oecologia*, 159, 669–678.
- Wu JP, Zhang HL, Zhang Y (2007) The habitat selection of Siberian Musk Deer in winter in Daxing'an Mountains. *Chinese Journal of Zoology*, 42(4), 45–50. (in Chinese with English abstract) [吴建平, 张海龙, 张勇 (2007) 大兴安岭原麝冬季的生境选择. *动物学杂志*, 42(4), 45–50.]
- Wu PJ, Zhang ED (2004) Habitat selection and its seasonal change of serow (*Capricornis sumatraensis*) in Cibagou

- Nature Reserve, Tibet. *Acta Theriologica Sinica*, 24, 6–11. (in Chinese with English abstract) [吴鹏举, 张恩迪 (2004) 西藏慈巴沟自然保护区鬣羚生境选择的季节性变化. 兽类学报, 24, 6–11.]
- Wu ZJ, Dai DL, Ning JJ, Huang SM, Yu H (2012) Seasonal differences in habitat selection of the crocodile lizard (*Shinisaurus crocodilurus*) in Luokeng Nature Reserve, Guangdong. *Acta Ecologica Sinica*, 32, 4691–4699. (in Chinese with English abstract) [武正军, 戴东亮, 宁加佳, 黄乘明, 于海 (2012) 广东罗坑自然保护区鳄蜥生境选择的季节性差异. 生态学报, 32, 4691–4699.]
- Xie ZG, Liu ZT, Song YL, Zhao WG, Li SY, Zhang H, Fu YN (2007) Bedding-site characteristics of *Muntiacus muntjak* at enclosure in its natural habitat. *Chinese Journal of Zoology*, 42(4), 40–44. (in Chinese with English abstract) [谢志刚, 刘志涛, 宋延龄, 赵文阁, 李善元, 张海, 符运南 (2007) 半散放条件下赤麂卧息地特征分析. 动物学杂志, 42(4), 40–44.]
- Yang DD, Li ZY, Li PF, Jiang ZG (2013) Diurnal activity time budget of Père David's deer in Hubei Shishou Milu National Nature Reserve, China. *Acta Ecologica Sinica*, 33, 1397–1404. (in Chinese with English abstract) [杨道德, 李竹云, 李鹏飞, 蒋志刚 (2013) 湖北石首麋鹿昼间活动时间分配. 生态学报, 33, 1397–1404.]
- Zhu HQ, Ge ZY, Liu G, Jiang CY, Zhang DD, Zhang XD, Chang SH, Mao ZX (2013) Winter bed-site selection by roe deer (*Capreolus capreolus*) in Huangnihe Nature Reserve. *Acta Ecologica Sinica*, 33, 2054–2061. (in Chinese with English abstract) [朱洪强, 葛志勇, 刘庚, 姜春燕, 张冬冬, 张香东, 常素惠, 毛之夏 (2013) 黄泥河自然保护区狍冬季卧息地选择. 生态学报, 33, 2054–2061.]
- Zou SJ, Song YC, Yang DD, Li PF (2013) Winter bed-site microhabitat selection by Père David's deer (*Elaphurus davidianus*) in Hubei Shishou Milu National Nature Reserve, South-central China. *Chinese Journal of Ecology*, 32, 899–904. (in Chinese with English abstract) [邹师杰, 宋玉成, 杨道德, 李鹏飞 (2013) 湖北石首麋鹿国家级自然保护区麋鹿冬季卧息地微生境选择. 生态学杂志, 32, 899–904.]

(责任编辑: 李义明 责任编辑: 闫文杰)

• 研究报告 •

基底颜色对两种沙蜥体色变异的影响

童浩杰¹ 张凯龙¹ 刘宇航¹ 张立勋² 赵伟² 金园庭^{1*}¹ (中国计量大学生命科学学院, 杭州 310018)² (兰州大学生命科学学院, 兰州 730000)

摘要: 生存在不同基底颜色环境下的爬行动物种群通常表现出丰富的体色地理变异, 其体色变化的潜在机制具有多样性。变色沙蜥(*Phrynocephalus versicolor*)和草原沙蜥(*P. frontalis*)具有较近的遗传关系, 曾被认为与荒漠沙蜥(*P. przewalskii*)组成同一系统发育种组。本文应用光纤光谱仪(AvaSpec-2048), 通过记录沙蜥背部体表12个部位的皮肤光反射率, 定量比较在黑化环境下的深色变色沙蜥与非黑化环境下的浅色草原沙蜥自然体色变异, 研究其种群体色变异是否具有时间可逆性, 并探讨基底颜色对沙蜥体色的影响机制。研究结果表明, 黑化生境下的变色沙蜥体色显著深于非黑化枯黄色生境下的草原沙蜥。此外, 对黑化与非黑化样本开展的生境互换移植围栏实验, 即把枯黄色生境中非黑化的草原沙蜥移植于黑色的基底环境中饲养, 把黑化生境中黑化的变色沙蜥移植于枯黄色生境中饲养。结果表明, 饲养1周后黑化群体背部6个检测部位的光反射率显著变大, 其他部位均无显著变化; 而非黑化群体只有左后肢和背部右上方2个部位的皮肤光反射率发生显著变化, 其他部位反射率无显著变化。结果表明, 变色沙蜥体色变异能力比草原沙蜥强, 体色表型可能已经在两个近缘沙蜥物种中稳定遗传, 基底生境颜色的短期变化在统计学上能引起肉眼难以识别的轻微的体色变异, 个体发育相关的一些遗传因素可能对体色变异起控制作用。

关键词: 黑化; 体色变异; 沙蜥; 皮肤反射率

Effects of substrate color on the body color variation of two agamid lizards, *Phrynocephalus versicolor* and *P. frontalis*

Haojie Tong¹, Kailong Zhang¹, Yuhang Liu¹, Lixun Zhang², Wei Zhao², Yuanting Jin^{1*}¹ College of Life Sciences, China Jiliang University, Hangzhou 310018² College of Life Sciences, Lanzhou University, Lanzhou 730000

Abstract: Geographical variation of body color is widely present in reptile populations that survive in different substrate habitats, multiple potential mechanisms can account for this color variation. *Phrynocephalus versicolor* and *P. frontalis*, close genetic relatives, constitute a phylogenetic species group together with *P. przewalskii*. In this study, a fiber spectrophotometer (AvaSpec-2048) was used to record the skin luminous reflectivity of 12 sites across the lizard's body, and we quantitatively compared the natural color variation of dark *P. versicolor* and light *P. frontalis* that lived in "melanistic" and "non-melanistic" habitats, respectively. We aimed to determine whether the color variations of both populations were time reversible, and further discuss potential mechanisms that substrate color may have on color variation of *Phrynocephalus* lizards. Our results showed that the body color of *P. versicolor* in "melanistic" habitat was significantly darker than *P. frontalis* in the "non-melanistic" withered yellow habitat. We also conducted a reciprocal transplantation experiments (i.e. "non-melanistic" withered yellow *P. frontalis* individuals were transplanted and fed in "melanistic" substrate environment, while "melanistic" *P. versicolor* individuals were transplanted and fed in withered yellow substrate environment). For "melanistic" *P. versicolor*, the skin reflectivity of six sites increased significantly after one week, while no significant changes were detected in other sites. For "non-melanistic" *P. frontalis*, except the skin reflectivity of two sites (left hind limb and top right on the

收稿日期: 2016-04-29; 接受日期: 2016-07-08

基金项目: 国家自然科学基金(31372183)

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

back) significantly changed, compared to corresponding values one week previously, other sites showed no significant changes. Our results suggest that *P. versicolor* possesses stronger color variation ability than *P. frontalis*, and the color phenotypes are likely inherited in both species. Short-term changes of substrate color can cause slightly color variations that are difficult to distinguish by naked eyes, suggesting ontogeny related hereditary factors may also play a controlling role.

Key words: melanistic; body color variation; *Phrynocephalus*; skin reflectivity

受到自然选择作用, 动物能表现出丰富的体色变异, 在其避敌、交流等方面发挥重要作用(Barlett & Gates, 1966; Geen & Johnston, 2014)。一些动物的体色会随着所处基底颜色而变化, 如头足动物(Hanlon, 2007)、甲壳动物(Hemmi et al, 2006)、鱼(Moretz & Morris, 2003)、两栖动物(Stegen et al, 2004), 以及乌龟(Woolley, 1957)、变色树蜥(*Calotes versicolor*)(蔡波, 2014)、变色龙(*Bradypodion tae-niabronchum*)(Stuart-Fox et al, 2008)等一些爬行动物。此类体色变化可能与表型可塑性或者遗传因素相关(Vroonen et al, 2012)。

爬行动物的体色变异有两种主要形式: 一种是生理体色变化, 它是对短期环境刺激的适应, 一般通过色素扩散与聚集而快速地实现与基底颜色的匹配(Nery & Castrucci, 1997); 另一种是形态体色变化, 这种变化是对长期环境刺激的适应, 通常与色素的产量有关(Rosenblum, 2004)。一些爬行动物的生理体色变化可以在几毫秒或者几小时内实现(Thurman, 1988), 而形态体色变化可能需要数天或者数月, 并通常受众多遗传因素的影响(蔡波, 2014)。

沙蜥属(*Phrynocephalus*)属于有鳞目、爬行纲、鬣蜥科, 约有40个物种(赵尔宓等, 1998, 1999)。沙蜥广泛分布于不同自然基底色的开阔生境中, 其种群体色表现出丰富的地理变异。变色沙蜥(*P. versicolor*)和草原沙蜥(*P. frontalis*)均属于卵生物种, 两者广泛分布于中国北部和西北部, 包括新疆、内蒙古、甘肃以及宁夏的荒漠和半荒漠地区(赵尔宓等, 1999)。基于线粒体基因的分子系统学研究认为, 分布于新疆及其东部较高地区的沙蜥(变色沙蜥、草原沙蜥与荒漠沙蜥)起源于共同祖先, 被视为一个种组(Wang & Fu, 2004)。目前, 对该种组的生态学研究主要还是集中于食性(全仁哲等, 2006; 赵雪等, 2013)、繁殖策略(陈强等, 1993; 郭砺和赵辰光, 2001)、两性异形(Qu et al, 2011)等方面, 未见有关其

体色变异的研究报道。我们在甘肃瓜州县的柳园镇黑山口附近发现的变色沙蜥躯体明显黑化, 而与分布在枯黄色生境中的与其近缘的草原沙蜥具有显著的体色差异。由此可见, 不同基底色环境下生存的变色沙蜥种组的不同类群是研究动物体色变异机制的良好模型。

近年来, 光谱技术开始逐渐应用于动物体色研究(杨灿朝等, 2011; 杨灿朝和梁伟, 2013), 它能对动物体表颜色变化进行量化分析, 包括对紫外光、可见光以及红外光区的探测, 为生物体体色生态学研究提供了强大的技术支持。不同颜色的皮肤对光的反射率存在差异, 黑化的皮肤相对于浅色的皮肤具有更低的光反射率(Porter & Gates, 1969)。本文应用光谱技术, 比较了在黑化与非黑化生境下生存的两个沙蜥近缘种(分别为变色沙蜥和草原沙蜥)的体色差异, 旨在评估基底颜色对沙蜥体色变异的影响, 并采用生境互换移植实验研究两种沙蜥体色变异是否具有可逆性, 区分其体色变异的具体类型。

1 材料与方法

1.1 采样、饲养与围栏实验

30条黑化的变色沙蜥成体(15♂, 15♀)采集自甘肃省瓜州县柳园镇的黑山口(95.47° E, 41.01° N), 海拔1,683 m; 30条非黑化的草原沙蜥成体(15♂, 15♀)采集自内蒙古自治区巴彦淖尔市乌拉特前旗(108.73° E, 40.75° N), 海拔1,080 m (图1)。沙蜥样本于2015年8月采集后剪趾标记, 分A、B两类(A基底使用黑沙石, B使用枯黄色沙石)饲养于兰州大学实验室。采用0.60 m×0.45 m×0.35 m (长×宽×高)的浅白色塑料盒围栏养殖, 每个盒子下方铺上3–5 cm厚的沙石, 沙石采集自样本自然种群生境。在白天, 盒子内的部分区域可以受到阳光照射以供蜥蜴调节体温。此外, 给蜥蜴提供充足的食物(黄粉虫幼虫)和饮水。将30条非黑化的草原沙蜥饲养于2个A盒, 30条黑化的变色沙蜥饲养于2个B盒。部分样本移植



图1 沙蜥体色及体色测定点选择。(A)黑化的变色沙蜥采集自黑色基底的生境(上), 非黑化的草原沙蜥采集自枯黄色基底的生境(下); (B) M1至M12分别代表蜥蜴个体体色测量的12个部位, 包括头顶部中心(M1)、背部左上方(M2)、背部右上方(M3)、背中部左侧(M4)、背中部右侧(M5)、背部左下方(M6)、背部右下方(M7)、左前肢(M8)、右前肢(M9)、左后肢(M10)、右后肢(M11)和尾根部背侧(M12)。

Fig. 1 Body color of lizards and the selected sites for color measurement. (A) “Melanistic” *P. versicolor* were collected from black substrate habitat (above), “non-melanistic” *P. frontalis* were sampled from withered yellow substrate habitat (below); (B) M1–12 represent twelve color measuring sites for each lizard, including cranial center (M1), top left on the back (M2), top right on the back (M3), left side on the central back (M4), right side on the central back (M5), bottom left on the back (M6), bottom right on the back (M7), left forelimb (M8), right forelimb (M9), left hind limb (M10), right hind limb (M11), and tail root (M12).

实验后经处理用于后续分子实验。

1.2 体色测量

个体体色的测量涉及12个部位(图1)。采用荷兰Avantes公司生产的AvaSpec-2048光纤光谱仪进行测量, 该仪器由光谱仪主机AvaSpec-2048-USB2、光源AvaLight-DH-S、反射探头FCR-7UV400-2-ME、探头固定器RPH-1和白色漫射板WS-2等部件组成。光谱采样间隔为0.60 nm, 波段范围为200–1,100 nm (杨灿朝等, 2011), 涵盖了有鳞目及其捕食者鸟类300–700 nm的视觉范围(Bennett & Cuthill, 1994)。用探头固定器固定反射探头, 预热主机后用白色漫射板WS-2校准, 在垂直蜥蜴检测皮肤部位表面和距离约2 mm的位置测量发射光谱, 曝光时间设为100 ms。每个蜥蜴个体抓捕2天后测量1次, 生境互换移植饲养后第8、9、10天分别测量1次, 共测量4次。每次对所有个体的体色测量均在上午9–11点进行。

1.3 数据分析

光谱数据用配套软件AvaSoft 8.1提取和转换, 提取光谱范围为300–700 nm的光反射率值并用于后续分析。Origin8.0用于图形制作, SPSS20.0软件用于统计学分析。用配对 t 检验比较分析各部位初次测定的光反射率分别与第8、9、10天的光反射率之间的差异。描述性统计值用平均值 \pm 标准误表示, 显著

性水平设置为 $P < 0.05$ 。

2 结果

分析结果显示, 黑化的变色沙蜥与非黑化的草原沙蜥种群个体各部位光反射率均存在显著差异(M1: $t_{29} = 8.273$, $P < 0.001$; M2: $t_{28} = 9.239$, $P < 0.001$; M3: $t_{29} = 9.533$, $P < 0.001$; M4: $t_{28} = 10.089$, $P < 0.001$; M5: $t_{29} = 10.572$, $P < 0.001$; M6: $t_{26} = 11.959$, $P < 0.001$; M7: $t_{29} = 10.923$, $P < 0.001$; M8: $t_{18} = 5.192$, $P < 0.001$; M9: $t_{20} = 6.579$, $P < 0.001$; M10: $t_{19} = 6.959$, $P < 0.001$; M11: $t_{19} = 7.258$, $P < 0.001$; M12: $t_{18} = 9.010$, $P < 0.001$)。

经过基底环境互换饲养后发现沙蜥样本体色变化很轻微, 实际上肉眼难以识别判定, 更无法定量。黑化与非黑化沙蜥种群各部位4次光谱测定的反射率统计描述值见表1。配对 t 检验结果(表2)显示, 在黑化的变色沙蜥种群中, 背部区域(M2–M7)第1天的皮肤光反射率与环境移植饲养后第8天、第9天及第10天的皮肤光反射率均存在显著差异(M5第10天除外), 而其他部位移植饲养前后的皮肤光反射率并无显著差异; 非黑化的草原沙蜥种群中, 背部右上方(M3)区域第1天的皮肤光反射率与移植饲养后第8天及第9天的皮肤光反射率存在显著差

表1 黑化的变色沙蜥与非黑化的草原沙蜥各检测部位的反射率(平均值±标准误)
Table 1 Mean values of reflectivity of each site for both “melanistic” *P. versicolor* and “non-melanistic” *P. frontalis*

| 检测部位 Sites | 非黑化草原沙蜥 “Non-melanistic” <i>P. frontalis</i> | | | | 黑化变色沙蜥 “Melanistic” <i>P. versicolor</i> | | | |
|---------------|--|----------------|----------------|------------------|--|----------------|----------------|------------------|
| | 第1天 1st day | 第8天 8th day | 第9天 9th day | 第10天 10th day | 第1天 1st day | 第8天 8th day | 第9天 9th day | 第10天 10th day |
| M1 | 1.89±0.18 | 2.10±0.19 | 2.18±0.22 | 2.31±0.20 | 0.27±0.05 | 0.45±0.08 | 0.29±0.06 | 0.38±0.07 |
| M2 | 2.23±0.18 | 2.57±0.16 | 2.87±0.22 | 2.72±0.20 | 0.40±0.05 | 0.75±0.09 | 0.82±0.09 | 0.75±0.09 |
| M3 | 2.52±0.19 | 3.24±0.23 | 3.20±0.18 | 3.12±0.23 | 0.48±0.05 | 0.95±0.11 | 0.83±0.11 | 0.83±0.11 |
| M4 | 2.20±0.18 | 2.42±0.18 | 2.42±0.24 | 2.40±0.17 | 0.29±0.03 | 0.55±0.06 | 0.64±0.08 | 0.60±0.08 |
| M5 | 2.48±0.16 | 2.27±0.18 | 2.25±0.16 | 2.27±0.15 | 0.44±0.07 | 0.72±0.09 | 0.65±0.07 | 0.58±0.06 |
| M6 | 2.37±0.15 | 2.30±0.15 | 2.51±0.16 | 2.96±0.26 | 0.39±0.05 | 0.68±0.09 | 0.73±0.10 | 0.61±0.08 |
| M7 | 2.60±0.18 | 2.37±0.17 | 2.60±0.19 | 2.52±0.17 | 0.41±0.05 | 0.74±0.13 | 0.66±0.07 | 0.66±0.08 |
| M8 | 2.83±0.37 | 2.83±0.27 | 2.81±0.34 | 1.99±0.17 | 0.58±0.15 | 0.53±0.09 | 0.59±0.18 | 0.62±0.17 |
| M9 | 2.83±0.29 | 2.57±0.33 | 2.78±0.41 | 2.61±0.47 | 0.47±0.16 | 0.59±0.14 | 0.54±0.07 | 0.48±0.07 |
| M10 | 2.21±0.29 | 1.67±0.25 | 0.99±0.13 | 0.93±0.13 | 0.18±0.03 | 0.22±0.06 | 0.19±0.02 | 0.21±0.06 |
| M11 | 2.23±0.26 | 2.72±0.42 | 1.87±0.24 | 1.96±0.27 | 0.24±0.05 | 0.28±0.04 | 0.22±0.03 | 0.45±0.16 |
| M12 | 3.82±0.40 | 3.56±0.38 | 3.38±0.45 | 3.09±0.31 | 0.64±0.11 | 0.72±0.08 | 0.96±0.20 | 1.16±0.25 |

表2 黑化的变色沙蜥与非黑化的草原沙蜥各测量部位移植实验前后反射率的配对t检验
Table 2 Paired t test analyses on reflectivity for each site in lizards before and after transplantation

| 检测部位 Sites | 非黑化的草原沙蜥 “Non-melanistic” <i>P. frontalis</i> | | | 黑化的变色沙蜥 “Melanistic” <i>P. versicolor</i> | | |
|---------------|---|----------------------------------|------------------------------------|---|----------------------------------|------------------------------------|
| | 第1天vs.第8天 1st day vs. 8th day | 第1天vs.第9天 1st day vs. 9th day | 第1天vs.第10天 1st day vs. 10th day | 第1天vs.第8天 1st day vs. 8th day | 第1天vs.第9天 1st day vs. 9th day | 第1天vs.第10天 1st day vs. 10th day |
| M1 | $t_{28} = 1.085, P = 0.287$ | $t_{27} = 1.346, P = 0.189$ | $t_{27} = 1.742, P = 0.093$ | $t_{28} = 1.660, P = 0.108$ | $t_{28} = 1.659, P = 0.109$ | $t_{27} = 1.646, P = 0.112$ |
| M2 | $t_{28} = 1.382, P = 0.178$ | $t_{27} = 1.724, P = 0.096$ | $t_{27} = 1.990, P = 0.057$ | $t_{28} = 3.598, P = 0.001^*$ | $t_{27} = 4.297, P < 0.001^*$ | $t_{27} = 3.099, P = 0.005^*$ |
| M3 | $t_{28} = 2.376, P = 0.025^*$ | $t_{27} = 3.773, P = 0.001^*$ | $t_{27} = 1.828, P = 0.079$ | $t_{27} = 4.385, P < 0.001^*$ | $t_{27} = 3.051, P = 0.005^*$ | $t_{27} = 2.995, P = 0.006^*$ |
| M4 | $t_{28} = 0.741, P = 0.465$ | $t_{27} = 0.530, P = 0.600$ | $t_{27} = 0.515, P = 0.611$ | $t_{28} = 3.669, P = 0.001^*$ | $t_{27} = 3.749, P = 0.001^*$ | $t_{27} = 3.438, P = 0.002^*$ |
| M5 | $t_{28} = -0.644, P = 0.525$ | $t_{28} = -0.909, P = 0.372$ | $t_{27} = -1.476, P = 0.152$ | $t_{28} = 2.473, P = 0.020^*$ | $t_{28} = 2.205, P = 0.036^*$ | $t_{27} = 1.611, P = 0.119$ |
| M6 | $t_{27} = -0.348, P = 0.731$ | $t_{26} = 0.467, P = 0.644$ | $t_{23} = 1.593, P = 0.126$ | $t_{27} = -2.686, P = 0.012^*$ | $t_{26} = -3.366, P = 0.002^*$ | $t_{23} = 2.248, P = 0.035^*$ |
| M7 | $t_{28} = -1.010, P = 0.321$ | $t_{28} = -0.383, P = 0.705$ | $t_{27} = -0.759, P = 0.455$ | $t_{28} = -2.472, P = 0.020^*$ | $t_{28} = -2.891, P = 0.007^*$ | $t_{27} = 2.686, P = 0.012^*$ |
| M8 | $t_{16} = -0.068, P = 0.947$ | $t_{16} = -0.111, P = 0.913$ | $t_{16} = -1.789, P = 0.095$ | $t_{16} = -0.527, P = 0.606$ | $t_{16} = -0.396, P = 0.698$ | $t_{16} = -0.100, P = 0.922$ |
| M9 | $t_{17} = 0.059, P = 0.954$ | $t_{17} = 0.552, P = 0.589$ | $t_{17} = 0.126, P = 0.902$ | $t_{17} = -0.208, P = 0.838$ | $t_{17} = 0.005, P = 0.996$ | $t_{17} = -0.229, P = 0.822$ |
| M10 | $t_{16} = -1.477, P = 0.162$ | $t_{16} = -4.168, P = 0.001^*$ | $t_{16} = -4.049, P = 0.001^*$ | $t_{16} = 0.639, P = 0.533$ | $t_{16} = 0.046, P = 0.663$ | $t_{16} = 0.564, P = 0.582$ |
| M11 | $t_{16} = 1.092, P = 0.293$ | $t_{16} = -0.899, P = 0.384$ | $t_{16} = -0.259, P = 0.799$ | $t_{16} = 0.349, P = 0.733$ | $t_{16} = -0.405, P = 0.691$ | $t_{16} = -1.018, P = 0.372$ |
| M12 | $t_{16} = -0.261, P = 0.798$ | $t_{16} = -0.605, P = 0.555$ | $t_{16} = -1.630, P = 0.125$ | $t_{16} = 1.428, P = 0.175$ | $t_{16} = -1.847, P = 0.086$ | $t_{16} = 2.235, P = 0.051$ |

* $P < 0.05$.

异; 左后肢(M10)区域第一天的皮肤光反射率与移植饲养后第9天和第10天的皮肤光反射率存在显著差异; 而其他部位移植饲养前后的光反射率并无显著差异。

3 讨论

我们的研究表明, 黑化生境下的变色沙蜥体色显著深于非黑化枯黄色沙丘生境下生存的草原沙蜥。生境互换围栏移植实验结果表明, 饲养1周后, 黑化种群背部6个检测部位(M2–M7)的光反射率统计值显著升高, 其他部位均无显著变化; 而非黑化种群只有背部右上方和左后肢2个部位(M3

和M10)的皮肤光反射率统计值发生显著变化, 其他部位反射率并无显著变化。虽然一些部位有统计差异, 但种群内样本体色变异程度非常轻微, 甚至肉眼难以识别是否发生体色变化。

动物体色变异的机制主要有生理体色变异和形态体色变异两种(Devi & Adnan, 2009)。对基底颜色的匹配可以降低动物在外出活动时被捕食者及猎物发现的可能性(Merilaita et al, 2001; Stuart-Fox et al, 2003; Vignieri et al, 2010), 而短期内快速匹配基底颜色的能力主要依赖于色素颗粒的快速扩散与聚集(即生理体色变化)(Nery & Castrucci, 1997)。研究发现部分鱼类以及一些两栖爬行类动物中存

在着生理上的快速体色变化, 并能在短时间内匹配基底颜色(Mäthger et al, 2003; Boback & Siefferman, 2010; Choi & Jang, 2014)。我们的研究发现, 两种沙蜥群体自然体色变化存在显著差异($P < 0.05$), 相比于上述快速的生理体色变化, 互换环境饲养1周至10天后沙蜥样本体色与饲养时所处的基底颜色依然存在很大差异, 并且肉眼难以区分是否发生了显著的体色变化。这说明, 对基底生境颜色的短期适应变化并不能解释不同基底色生境中两种沙蜥所具有的显著的自然体色差异。

此外, 有研究发现, 在人为制造的具有不同颜色深度的基底环境中, “浅色”动物个体的体色变化程度通常要比黑化个体大(Norris, 1965; Schlichting & Pigliucci, 1999; Rosenblum, 2004), 这是因为相比于“浅色”个体, 黑化个体由于增加了皮肤黑色素的产量来匹配起初的黑化基底环境, 在短期非黑化环境刺激下聚集和扩散黑色素颗粒的能力相对更弱。然而, 我们对两种沙蜥生境互换实验结果却发现, 黑化的变色沙蜥种群样本在短期内的体色显著变化部位比非黑化草原沙蜥种群多, 表明变色沙蜥可能具有比草原沙蜥更强的体色变异能力。此外, 两种沙蜥种群显著的自然体色变化并不是色素颗粒的快速扩散或聚集而形成, 其色素积累或体色变化在个体发育过程中可能是一个渐进的过程。

本文只比较了成体样本, 未对幼体与亚成体进行比较, 但这种体色变化显然是不同群体对不同基底环境的长期适应而形成的稳定的变化。我们的研究还发现西藏沙蜥(*P. theobaldi*)低海拔种群没有腹部黑斑, 而海拔4,200 m以上的种群出现腹部黑斑, 且腹部黑斑面积随海拔上升显著变大, 并认为这是对不同温度环境的一种热适应(Jin & Liao, 2015)。而本研究选择的两种沙蜥群体海拔分布相近, 但基底颜色显著不同, 各沙蜥群体体色保持与基底颜色相近, 有利于其反捕食。

动物体皮肤黑化的程度跟黑色素细胞的活性相关(Alibardi, 2013), 一些动物表皮黑色素细胞层可能需要数天或数月时间将黑色素体逐渐转移到邻近的角质细胞层从而使皮肤黑化(即形态体色变异)(Cooper & Greenberg, 1992)。少数研究表明, 与黑色素合成通路密切相关的基因遗传变异可能在爬行动物体色变异中扮演重要角色(Rosenblum et al, 2004, 2010)。本研究表明, 不同基底色生境中生

存的2种沙蜥体色的显著差异并不是对基底生境颜色的短期适应改变, 而更倾向于是受遗传与进化因素影响的形态体色变异, 两物种体色表型分化明显, 其差异体色表型已在各自然种群中稳定遗传, 但潜在的影响机制还需要日后分子生物学与功能实验进一步揭示。

致谢: 感谢中国计量大学曾炜炜同学的实验协助与部分数据分析工作。

参考文献

- Alibardi L (2013) Observations on the ultrastructure and distribution of chromatophores in the skin of chelonians. *Acta Zoologica*, 94, 222–232.
- Barlett PN, Gates DM (1966) The energy budget of a lizard on a tree trunk. *Ecology*, 48, 315–322.
- Bennett ATD, Cuthill IC (1994) Ultraviolet vision in birds: what is its function? *Vision Research*, 34, 1471–1478.
- Boback SM, Siefferman LM (2010) Variation in color and color change in island and mainland boas (*Boa constrictor*). *Journal of Herpetology*, 44, 506–515.
- Cai B (2014) Rapid color variation in reptile animals. *Bulletin of Biology*, 49(12), 4–6. (in Chinese) [蔡波 (2014) 爬行动物体色的快速变化. *生物学通报*, 49(12), 4–6.]
- Chen Q, Han ZX, Song ZM (1993) A study on the reproduction of lizard *Phrynocephalus versicolor*. *Journal of Lanzhou University*, 29, 199–203. (in Chinese with English abstract) [陈强, 韩昭雪, 宋志明 (1993) 变色沙蜥繁殖的研究. *兰州大学学报*, 29, 199–203.]
- Choi N, Jang Y (2014) Background matching by means of dorsal color change in treefrog populations (*Hyla japonica*). *Journal of Experimental Zoology Part A Ecological Genetics & Physiology*, 321, 108–118.
- Cooper WE, Greenberg N (1992) Reptilian coloration and behavior. In: *Biology of the Reptilia*, Vol. 18. Physiology E: Hormones, Brain and Behavior (eds Gans C, Crews D), pp. 298–422. University of Chicago Press, Chicago.
- Cott HB (1940) *Adaptive Coloration in Animals*. Methuen and Co. Ltd., London.
- Devi SF, Adnan M (2009) Camouflage, communication and thermoregulation: lessons from colour changing organisms. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 364, 463–470.
- Geen MRS, Johnston GR (2014) Coloration affects heating and cooling in three color morphs of the Australian bluetongue lizard, *Tiliqua scincoides*. *Journal of Thermal Biology*, 43, 54–60.
- Guo L, Zhao CG (2001) Study on the reproductive strategy of lizard *Phrynocephalus frontalis*. *Acta Scientiarum Naturalium Universitatis Neimongol* (Natural Science Edition), 32, 214–275. (in Chinese with English abstract) [郭砾, 赵辰光 (2001) 草原沙蜥 (*Phrynocephalus*

- frontalis*生殖策略的研究. 内蒙古大学学报(自然科学版), 32, 214–275.]
- Hanlon R (2007) Cephalopod dynamic camouflage. *Current Biology*, 17, 400–404.
- Hemmi JM, Marshall J, Pix W, Vorobyev M, Zeil J (2006) The variable colours of the fiddler crab *Uca vomeris* and their relation to background and predation. *Journal of Experimental Biology*, 209, 4140–4153.
- Jin YT, Liao PH (2015) An elevational trend of body size variation in a cold-climate agamid lizard, *Phrynocephalus theobaldi*. *Current Zoology*, 61, 444–453.
- Mäthger LM, Land MF, Siebeck UE, Marshall NJ (2003) Rapid colour changes in multilayer reflecting stripes in the paradise whiptail, *Pentapodus paradiseus*. *Journal of Experimental Biology*, 206, 3607–3613.
- Merilaita S, Lyytinen A, Mappes J (2001) Selection for cryptic coloration in a visually heterogeneous habitat. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 268, 1925–1929.
- Moretz JA, Morris MR (2003) Evolutionarily labile responses to a signal of aggressive intent. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 270, 2271–2277.
- Nery LEM, Castrucci AMDL (1997) Pigment cell signalling for physiological color change. *Comparative Biochemistry & Physiology Part A Physiology*, 118, 1135–1144.
- Norris KS (1965) Color adaptation in desert reptiles and its thermal relationships. In: *Lizard Ecology: A Symposium* (ed. Milstead WW), pp. 162–226. University of Missouri Press, Columbia, Missouri.
- Porter WP, Gates DM (1969) Thermodynamic equilibria of animals with environment. *Ecological Monographs*, 39, 227–244.
- Qu YF, Gao JF, Mao LX, Ji X (2011) Sexual dimorphism and female reproduction in two sympatric toad-headed lizards, *Phrynocephalus frontalis* and *P. versicolor* (Agamidae). *Animal Biology*, 61, 139–151.
- Quan RZ, Chen DF, Zhang JF (2006) Studies on the hunger-resistance and the feeding habit of *Phrynocephalus versicolor*. *Journal of Shihezi University (Natural Science)*, 24, 436–438. (in Chinese with English abstract) [全仁哲, 陈道富, 张继锋 (2006) 变色沙蜥(*Phrynocephalus versicolor*)的耐饥能力与食性研究. 石河子大学学报(自然科学版), 24, 436–438.]
- Rosenblum EB, Hoekstra HE, Nachman MW (2004) Adaptive reptile color variation and the evolution of the *Mclr* gene. *Evolution*, 58, 1794–1808.
- Rosenblum EB, Römler H, Schöneberg T, Hoekstra HE (2010) Molecular and functional basis of phenotypic convergence in white lizards at white sands. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 107, 2113–2117.
- Schlichting CD, Pigliucci M (1999) Phenotypic evolution: a reaction norm perspective. *American Journal of Physical Anthropology*, 109, 144–146.
- Stegen JC, Gienger CM, Sun LX (2004) The control of color change in the Pacific tree frog, *Hyla regilla*. *Canadian Journal of Zoology*, 82, 889–896.
- Stuart-Fox DM, Moussalli A, Marshall NJ, Owens IPF (2003) Conspicuous males suffer higher predation risk: visual modelling and experimental evidence from lizards. *Animal Behaviour*, 66, 541–550.
- Stuart-Fox D, Moussalli A, Whiting MJ (2008) Predator-specific camouflage in chameleons. *Biology Letters*, 4, 326–329.
- Thurman CL (1988) Rhythmic physiological color change in crustacea: a review. *Comparative Biochemistry & Physiology Part C. Comparative Pharmacology*, 91, 171–185.
- Vignieri SN, Larson JG, Hoekstra HE (2010) The selective advantage of crypsis in mice. *Evolution*, 64, 2153–2158.
- Vroonen J, Vervust B, Fulgione D, Maselli V, Damme RV (2012) Physiological colour change in the Moorish gecko, *Tarentola mauritanica* (Squamata: Gekkonidae): effects of background, light, and temperature. *Biological Journal of the Linnean Society*, 107, 182–191.
- Wang YZ, Fu JZ (2004) Cladogenesis and vicariance patterns in the toad-headed lizard *Phrynocephalus versicolor* species complex. *Copeia*, 2004, 199–206.
- Woolley P (1957) Colour change in a chelonian. *Nature*, 179, 1255–1256.
- Yang CC, Cai Y, Liang W (2011) Analysis of the correlation between plumage color and male quality in yellow-throated buntings. *Sichuan Journal of Zoology*, 30(1), 1–5. (in Chinese with English abstract) [杨灿朝, 蔡燕, 梁伟 (2011) 黄喉鹀的羽色与雄鸟质量相关性分析. 四川动物, 30(1), 1–5.]
- Yang CC, Liang W (2013) Using spectra and visual modeling to study animal coloration. *Zoological Research*, 34, 564–573. (in Chinese with English abstract) [杨灿朝, 梁伟 (2013) 通过光谱与视觉模型研究动物体色. 动物学研究, 34, 564–573.]
- Zhao EM, Jiang YM, Huang QY, Hu SQ, Fei L, Ye CY (1998) Latin-Chinese-English Names of Amphibians and Reptiles. Science Press, Beijing. (in Chinese) [赵尔宓, 江跃明, 黄庆云, 胡淑琴, 费梁, 叶昌媛 (1998) 拉汉英两栖爬行动物名称. 科学出版社, 北京.]
- Zhao EM, Zhao KT, Zhou KY (1999) Fauna Sinica, Reptilia Vol. 2, Squamata, Lacertilia. Science Press, Beijing. (in Chinese) [赵尔宓, 赵肯堂, 周开亚 (1999) 中国动物志, 爬行纲第二卷, 有鳞目, 蜥蜴亚目. 科学出版社, 北京.]
- Zhao X, Bi JH, Liu R, He ZC, Chen SY (2013) The feeding habits of toad-headed lizard (*Phrynocephalus frontalis*) in autumn. *Chinese Journal of Zoology*, 48, 321–330. (in Chinese with English abstract) [赵雪, 毕俊怀, 刘睿, 何志超, 陈绍勇 (2013) 草原沙蜥秋季食性分析. 动物学杂志, 48, 321–330.]

(责任编辑: 傅金钟 责任编辑: 时意专)

• 研究报告 •

基于生物量的大型底栖动物功能摄食群结构及生态质量评价

蔡文倩 刘 静 周 娟 夏 阳 刘录三*

(中国环境科学研究院国家环境保护河口与海岸带环境重点实验室, 北京 100012)

摘要: 基于2011年5月和9月2个航次获取的生物及环境数据, 分析了渤海湾大型底栖动物的功能摄食群组成, 并首次利用以生物量构建的摄食均匀度指数(the feeding evenness index, b_{jFD})和多元AZTI海洋生物指数(multivariate-biomass AZTI marine biotic index, M-bAMBI)对渤海湾生态质量进行评价。结果表明, 渤海湾大型底栖动物功能群由4类组成, 分别是肉食者、碎屑食者、浮游生物食者和杂食者, 未发现植食者。2个航次均以浮游生物食者和杂食者的生物量最高, 碎屑食者最低。聚类分析结果表明海河口内大型底栖动物群落功能摄食群组成与其他区域明显不同。两个航次均以海河口的重金属潜在生态风险指数值(risk index, RI)较低, 且5月航次该指数沿河口向外有明显的空间分布梯度。 b_{jFD} 平均值为0.28, 指示研究区大部分区域生态质量较差, 其中低值区集中在海河口、北塘口及其附近海域, 与风险指数值的低值区基本吻合。BEST分析表明温度、盐度、重金属及营养盐等是影响 b_{jFD} 变化的主要环境因子。与M-bAMBI相比, b_{jFD} 对海河口及北塘口较差的环境质量状况更为敏感。总体上, b_{jFD} 适用于评价渤海湾的生态质量。

关键词: 大型底栖动物群落; 功能摄食群; 生物量; 摄食均匀度指数; 多元AZTI海洋生物指数; 渤海湾

Composition of macrozoobenthos functional feeding groups and assessment of ecological quality using the feeding evenness index calculated from biomass data

Wenqian Cai, Jing Liu, Juan Zhou, Yang Xia, Lusan Liu*

State Environmental Protection Key Laboratory of Estuary and Coastal Environment, Chinese Research Academy of Environmental Sciences, Beijing 100012

Abstract: Based on biological and environmental materials collected during May and September of 2011, the composition of macrozoobenthos functional feeding groups was analyzed. Meanwhile, the feeding evenness index calculated from biomass data, together with M-bAMBI erected using biomass data, were used to assess the ecological quality of Bohai Bay for the first time. Results showed that the macrozoobenthos community was divided into five feeding groups, including a carnivorous group (CA), omnivorous group (OM), planktivorous group (PL), herbivorous group (HE) and detritivorous group (DE). Except for group HE, the other four groups were all sampled in the study area. Groups PL and OM displayed the greatest percentages of community average biomass in both voyages and the group DE displayed the smallest percentage. Cluster analysis indicated that the composition of the macrozoobenthos feeding group in the Haihe Estuary was significantly different from other areas. The risk index (RI) values were relatively lower in the Haihe Estuary than the other areas in the study region. Meanwhile, an obvious spatial gradient was observed along the Haihe estuary towards the offshore area during May 2011. The average feeding evenness index value was 0.28 indicating poor ecological quality in most study areas. In addition, the lower b_{jFD} values were found in the Haihe Estuary, Beitang outlet and their surrounding areas, which was similar to the RI spatial pattern. BEST analysis indicated that temperature, salinity, heavy metals, and nutrients were the main environmental

收稿日期: 2016-03-02; 接受日期: 2016-04-15

基金项目: 国家自然科学基金(41406160)和国家环保公益性行业专项(201309007)

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: liuls@craes.org.cn

factors affecting the feeding evenness index. Compared with the M-bAMBI, b_{jFD} was more sensitive to the poor environmental quality status of the Haihe Estuary and Beitang outlet. In general, b_{jFD} could be used to evaluate the ecological quality of Bohai Bay.

Key words: macrozoobenthos community; functional feeding groups; biomass; b_{jFD} ; M-bAMBI; Bohai Bay

河口海湾生物多样性较高, 能为人类提供多样的生态服务, 也最易受人类活动的干扰。大型底栖动物作为河口海湾生物群落的重要组分, 不仅对其他经济生物资源的分布有重要影响, 且能较为敏感地指示栖息环境的变化, 因此常被用来指示当地的环境质量, 广泛地应用于生态质量状况评价(Borja, 2014)。

“生物指数”的数值大小可用来反映大型底栖动物栖居地的生态质量状况, 而建立在底栖动物个体和数量上的常用生物指数已有上百种(Hoey et al, 2013), 发展较为成熟的有基于分类学方法上的多元AZTI海洋生物指数(multivariate AZTI's marine biotic index, M-bAMBI)及建立在功能摄食群上的指数(如摄食均匀度指数, feeding evenness index)等(Muxika et al, 2007; Peng et al, 2013; Cai et al, 2014a)。其中, 摄食均匀度指数因简化了群落内物种之间的关系、增加了大型底栖动物群落在时空上的稳定性和可预测性、与其他指数的协同性高、计算简便及节约成本等诸多优点而被越来越多的学者成功用于研究区的生态质量状况评价(Steneck & Watling, 1982; Gamito & Furtado, 2009; Gamito et al, 2012; Peng et al, 2013; 吴祖立等, 2015)。

学者们通常采用栖息密度来构建大型底栖动物群落摄食均匀度指数。但与栖息密度相比, 生物量的生态相关性更高, 也更适用于生物指数的构建(Warwick et al, 2010)。已有研究证实, 采用生物量指标构建的AZTI海洋生物指数与基于栖息密度构建的指数显著相关, 且对环境质量的响应状况基本一致(Warwick et al, 2010), 类似的结果在我国也有例证(Cai et al, 2014a, 2015)。尽管AZTI海洋生物指数已有成功的应用, 但目前还鲜有学者从生物量的角度去探究摄食均匀度指数的适用性。

渤海湾作为我国北方重要的内湾之一, 伴随着京津冀的快速发展, 生态环境受到人类活动的强烈干扰, 海岸带栖居地退化严重(Ning et al, 2010), 底栖动物群落结构变化较大(Zhou et al, 2007)。目前, 多种生物指数已被成功地用于评价渤海湾的生物质量状况, 且证实了基于生物量构建的M-bAMBI

的适用性较高(Cai et al, 2014a, b, 2015), 而同时Peng等(2013)证实采用栖息密度构建的摄食均匀度指数也适用于评价渤海湾生态质量状况。然而该研究并未采用生物量来构建该指数, 也未对该指数与M-bAMBI在渤海湾的适用程度进行比较。

鉴于此, 本文选取渤海湾天津海岸段为研究区域, 分析渤海湾大型底栖动物的功能摄食群概况, 并从生物量的角度构建摄食均匀度指数(feeding evenness index calculated using biomass data, b_{jFD}), 结合M-bAMBI对渤海湾生态质量状况进行评价。

1 材料与方法

1.1 采样设计和数据获取

本研究采样区域位于渤海湾天津段(117°30'–118°10' E, 38°40'–39°10' N)。为评估该海域的生态质量状况, 研究组于2011年5月和9月进行了2个航次各43个样点的大型底栖动物生物、表层水样及沉积物等样品的采集工作。两个航次的重复采样点有37个(1–2, 5–25, 27–30, 32–35, 37–40, 42–43), 其他6个样点则分别在2个航次进行了采样(5月航次: 3–4, 47–50; 9月航次: 26, 31, 36, 41, 44, 45。图1)。两个航次均采用0.05 m²的箱式采泥器, 每个样点采集3个重复样, 并使用0.5 mm孔径的网筛分选底栖动物样品。pH、溶解氧、水深、水温、浊度及电导率等采用船载CTD进行采集, 营养盐和重金属则是在现场采集水样后冷藏保存(–4℃), 并尽快带到实验室进行分析测定。所有数据的获取方式和测定方法详见Cai等(2014a)和国家环保总局(2002)。

1.2 生物指数

本研究将大型底栖动物划分为5个功能摄食群: 肉食者、杂食者、浮游生物食者、植食者、碎屑食者。摄食均匀度指数的计算公式如下所示。

$$bH'_{FD} = -\sum_{i=1}^n (p_i \log_2 p_i) \quad (1)$$

式中, p_i 为样方中第*i*个摄食群的生物量所占的比例, n 等于5。 b_{jFD} 值对应的样点扰动等级及生态质量评价标准详见Peng等(2013)。

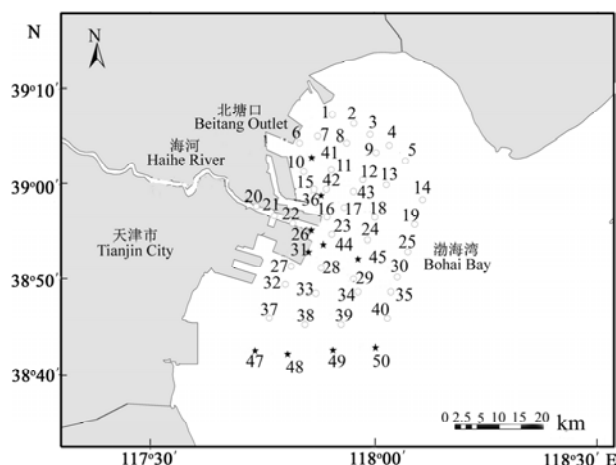


图1 2011年5月和9月航次渤海湾采样点示意图

Fig. 1 Sampling stations for the voyages of May and September, 2011 in the Bohai Bay.

$$bj_{FD} = \frac{bH_{FD}}{\log_2 n} \quad (2)$$

1.3 重金属潜在生态风险指数

为探讨沉积物中的重金属对大型底栖动物群落的影响,引入潜在生态风险指数(potential ecological risk index, RI; Hakanson, 1980)。本研究选用Cu、Pb、Zn、Cd、Cr、As来计算风险指数;用RI值判断各样点生态风险强度的阈值分级标准参照方明等(2013)。其计算公式如下:

$$f_i = C_i/B_i \quad (3)$$

$$E_i = T_i \times f_i \quad (4)$$

$$RI = \sum_{i=1}^n E_i \quad (5)$$

式中, f_i 为重金属 i 的污染系数; C_i 为沉积物中重金属 i 的实测值; B_i 为重金属 i 的背景值; E_i 为重金属 i 的生态风险系数; T_i 为重金属 i 的毒性响应系数; RI 为所有重金属生态风险系数的总和。Cu、Pb、Zn、Cd、Cr、As 的毒性响应系数分别取 5.00、5.00、1.00、30.00、2.00、10.00, 其中, Cu、Zn、Pb、Cd、Cr 的背景值上限分别为 26.26、75.00、17.31、0.14、60.00 mg/kg (陈静生和周家义, 1992; 李淑媛等, 1995), As 取工业化以前的背景值上限, 为 15 mg/kg (Hakanson, 1980)。

1.4 数据处理

考虑到关键种在食物链中的特殊地位, 本研究仅采用任一样点中栖息密度占该点总栖息密度比例大于 5% 的物种进行功能摄食群的分析 (Peng et al, 2013)。采用 ANOVA 分析及一元线性回归法检验各指数的季节性差异以及 bj_{FD} 与 M-bAMBI 之间的相

关性。采用 Pearson 分析检验指数与环境因子之间的相关性。上述分析均在 SPSS 13.0 软件包中进行。群落结构分析采用聚类法。数据分析前, 原始栖息密度数据经平方根转换后, 以 Bray-Curtis 相似性为基础构建相似性矩阵, 在 53.00% 的相似性基础上对所有样点进行分组。在聚类分析的基础上, 应用 ANOSIM 分析来检验各聚类组之间物种组成的差异。用 BEST 分析检验影响生物指数变化的主要环境压力, 而生物指数与重金属潜在生态风险指数之间的相关性则采用 RELATE 来分析。SIMPER 分析被用来计算各底栖动物对样本组间差异性和组内相似性的平均贡献率 (周红和张志南, 2003)。以上分析均在 PRIMER 6.0 中进行。

2 结果

2.1 渤海湾大型底栖动物摄食群概况

2.1.1 摄食群多样性分析

本研究中大型底栖动物可分为肉食者、碎屑食者、浮游生物食者和杂食者等 4 个摄食群 (表 1), 未发现植食者。由图 2 可知, 5 月航次浮游生物食者的生物量最高, 占比为 74.31%, 其次为杂食者, 占比为 16.39%, 碎屑食者最少, 占比为 4.35%; 9 月航次各类群摄食组成状况与 5 月航次的一致。与 5 月航次相比, 9 月份浮游生物食者和杂食者的生物量有所升高, 而肉食者和碎屑食者的生物量则有所下降。

2.1.2 摄食群的时空分布

5 月航次碎屑食者占优的样点主要分布在南北两端及海河口附近海域; 浮游生物食者占优的集中在研究区南北两端; 肉食者占优的则主要集中在研究区近岸海域; 杂食者分布整体无明显规律, 但在近岸海域基本上未见分布。9 月航次各摄食群的分布模式与 5 月份较为相似, 差别较大的地方在于碎屑食者的分布范围缩小且仅在海河口纵深线的样点占优, 而肉食者占优的则主要集中在离岸海域 (图 3)。

2.1.3 摄食群的结构分析

聚类分析结果表明, 5 月航次可以分为 3 个组, 组 I 包括海河口内的 S20^① 及 S21, 组 II 仅有 1 个样点即 S18, 剩余 40 个样点为第 III 组 (图 4a), 3 个组之间差异显著 ($R = 0.34, P < 0.05$); 9 月航次可以划分为 5 个组,

① 为避免引起歧义, 特在正文阐述中在样点名前添加“S”。如“S20”代表“station 20”, 下同。

表1 渤海湾主要大型底栖动物功能摄食群
Table 1 Functional feeding groups for the key macrozoobenthos species in the Bohai Bay

| 物种 Species | 摄食群 Feeding group | 物种 Species | 食性 Feeding group |
|---|-------------------|--|------------------|
| 中华内卷齿虫 <i>Aglaophamus sinensis</i> | CA | 双栉虫 <i>Ampharete acutifrons</i> | DE |
| 日本鼓虾 <i>Alpheus japonicus</i> | CA | 中华倍棘蛇尾 <i>Amphioplus sinicus</i> | DE |
| 白毛钩虫 <i>Cabira pilargiformis</i> | CA | 小双鳞蛇尾 <i>Amphipholis squamata</i> | DE |
| 日本浪漂水虱 <i>Cirolana japonensis</i> | CA | 小头虫 <i>Capitella capitata</i> | DE |
| 小头栉孔鰕虎鱼 <i>Ctenotrypauchen chinensis</i> | CA | 刚毛虫 <i>Chaetozone setosa</i> | DE |
| 黄海埃刺梳磷虫 <i>Ehersileanira incisa hwanghaiensis</i> | CA | 细丝鳃虫 <i>Cirratulus filiformis</i> | DE |
| 内肋蛤 <i>Eocylichna braunsi</i> | CA | 须鳃虫 <i>Cirriformia tentaculata</i> | DE |
| 渤海格鳞虫 <i>Gattyana pohaiensis</i> | CA | 三叶针尾涟虫 <i>Diastylis tricincta</i> | DE |
| 长吻沙蚕 <i>Glycera chirori</i> | CA | 内肋蛤 <i>Endopleura lubrica</i> | DE |
| 锥唇吻沙蚕 <i>Glycera onomichiensis</i> | CA | 塞切尔泥钩虾 <i>Eriopisella sechellensis</i> | DE |
| 寡节甘吻沙蚕 <i>Glycinde gurjanovae</i> | CA | 丝异须虫 <i>Heteromastus filiformis</i> | DE |
| 日本角吻沙蚕 <i>Goniada japonica</i> | CA | 异足科索沙蚕 <i>Kuwaita heteropoda</i> | DE |
| 色斑角吻沙蚕 <i>Goniada maculata</i> | CA | 中华后指虫 <i>Laonice sinica</i> | DE |
| 软背鳞虫 <i>Lepidonotus helotypus</i> | CA | 短吻铲莱鎰 <i>Listriolobus brevirostris</i> | DE |
| 含糊拟刺虫 <i>Linopherus ambigua</i> | CA | 中国索沙蚕 <i>Lumbrineris sinensis</i> | DE |
| 岩虫 <i>Marphysa sanguinea</i> | CA | 索沙蚕属一种 <i>Lumbrineris</i> sp. | DE |
| 红带织纹螺 <i>Nassarius succinctus</i> | CA | 尖叶长手沙蚕 <i>Magelona cincta</i> | DE |
| 全刺沙蚕 <i>Nectoneanthes oxypoda</i> | CA | 彩虹明樱蛤 <i>Moerella iridescens</i> | DE |
| 纽虫一种 <i>Nemertinea</i> sp. | CA | 多齿沙蚕 <i>Nereis multignatha</i> | DE |
| 寡鳃齿吻沙蚕 <i>Nephtys oligobranchia</i> | CA | 背蚓虫 <i>Notomastus latericeus</i> | DE |
| 狭细蛇潜虫 <i>Ophiodromus angustifrons</i> | CA | 豆形核桃蛤 <i>Nucula faba</i> | DE |
| 拟特须虫 <i>Paralacydonia paradoxa</i> | CA | 梳鳃虫 <i>Terebellides stroemii</i> | DE |
| 格陵兰半突虫 <i>Phyllodoce groenlandica</i> | CA | 对称拟蚶 <i>Arcopsis symmetrica</i> | DE |
| 乳突半突虫 <i>Phyllodoce papillosa</i> | CA | 双纹须蚶 <i>Barbatia bistrigata</i> | DE |
| 肥壮巴豆蟹 <i>Pinnixa tumida</i> | CA | 大螺赢蜚 <i>Corophium major</i> | PL |
| 耳口露齿螺 <i>Ringicula doliaris</i> | CA | 中华螺赢蜚 <i>Corophium sinensis</i> | PL |
| 深钩毛虫 <i>Sigambra bassi</i> | CA | 小刀蛭 <i>Cultellus attenuatus</i> | PL |
| 叉毛卷须虫 <i>Cirrophorus furcatus</i> | OM | 津知圆蛤 <i>Cycladicama tsuchi</i> | PL |
| 异足倒颚蟹 <i>Asthenognathus inaequipes</i> | OM | 凸镜蛤 <i>Dosinia derupta</i> | PL |
| 黄色刺沙蚕 <i>Neanthes flava</i> | OM | 细螯虾 <i>Leptochela gracilis</i> | PL |
| 豆形拳蟹 <i>Philyra pisum</i> | OM | 微黄镰玉螺 <i>Lunatia yokoyamai</i> | PL |
| 扁形动物门一种 <i>Platyhelminthes</i> sp. | OM | 长偏顶蛤 <i>Modiolus elongatus</i> | PL |
| 杂毛虫属一种 <i>Poecilochaetus</i> sp. | OM | 凸壳肌蛤 <i>Musculus senhousei</i> | PL |
| 锯额瓷蟹 <i>Porcellana serratifrons</i> | OM | 黑龙江篮蛤 <i>Potamocorbula amurensis</i> | PL |
| 绒毛细足蟹 <i>Raphidopus ciliatus</i> | OM | 光滑篮蛤 <i>Potamocorbula laevis</i> | PL |
| 哈氏刻肋海胆 <i>Temnopleurus hardwickii</i> | OM | 秀丽波纹蛤 <i>Raetellops pulchella</i> | PL |
| 短角双眼钩虾 <i>Ampelisca brevicornis</i> | DE | 金星碟铰蛤 <i>Trigonothracia jinxingae</i> | PL |

CA: 肉食者; OM: 杂食者; DE: 碎屑食者; PL: 浮游生物食者
CA, Carnivorous group; OM, Omnivorous group; DE, Detritivorous group; PL, Planktivorous group

其中组I包括研究区北部离岸海域的S5、S9及S14, 组II包括研究区北部靠岸海域的S2、S17、S22、S24 及S43, 组III包括S6等22个样点, 组IV包括海河口 及附近海域的S20、S21及S31, 组V包括S1等10个样

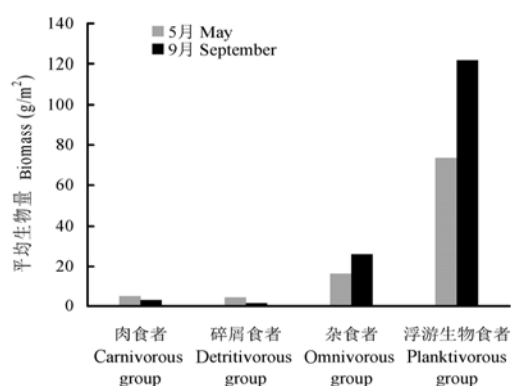


图2 渤海湾大型底栖动物功能摄食群组成

Fig. 2 The macrozoobenthos feeding group composition in the Bohai Bay

点(图4b), 5个组之间差异显著($R = 0.06$, $P < 0.01$)。SIMPER分析表明, 两个航次不同样点大型底栖动物群落的相似性均较低(5月: 36.39%; 9月: 33.45%), 对相似性贡献最高的均为杂食者和肉食者, 二者贡献率超过60.00%。两个季节间相比, 大型底栖动物群落的平均相似性较高(64.80%), 对群落相似性贡献最高的是杂食者(35.68%)和浮游生物食者(34.58%), 季节间的群落差异不显著($P > 0.05$)。

2.2 基于摄食均匀度指数(b_{jFD})的渤海湾生态质量评价

5月航次中, b_{jFD} 的最高值在调查区北部海域的S42, 生物群落受到轻度干扰, 生态质量为“良”; 最低值在海河口入海纵深线的S18以及海河口内的

S20、S21, 生态质量为“劣”, 余下样点中, b_{jFD} 位于0.60–0.80之间的有3个, 生态质量为“良”; 0.40–0.60的有8个, 生态质量“中等”; 0.20–0.40的有13个, 生态质量“差”; 小于0.20的占比最多, 共15个, 生态质量为“劣”(表2)。9月航次中, b_{jFD} 的最高值在调查区北部离岸海域的S13, 生态质量为“良”; 最低值在离岸海域的S5、S14、S34以及海河口南侧靠岸海域的S27, 生态质量为“劣”。余下样点中, b_{jFD} 位于0.60–0.80之间的有8个, 生态质量为“良”; 0.40–0.60的有4个, 生态质量“中等”; 0.20–0.40的有14个, 生态质量“差”; 小于0.20的占比最多, 共16个, 生态质量为“劣”(表2)。两个航次相比, 9月航次“差”及“劣”的样点比例有所升高, 指示整体上生态质量状况略差于5月份。总体上, 两个航次37个相同样点的 b_{jFD} 平均值最高值在北部海域的S8 (0.68), 生态质量为“良”, 最低值在海河口内的S20 (0.00), 生态质量为“劣”, 余下35个样点的 b_{jFD} 平均值均低于0.60, 即生态质量均处于“中等”以下, 一定程度上说明研究区的大型底栖动物群落均受到不同程度的干扰, 生态质量较差。从空间分布的角度来看, 两个航次 b_{jFD} 低值区均主要集中在海河口、北塘口及其附近海域, 整体上高、低值区呈斑块状分布(图5a)。

与M-bAMBI相比, 除“良”的样点分布范围大于 b_{jFD} 的外, 二者的空间分布模式基本一致。Pearson和一元线性回归分析表明, b_{jFD} 与M-bAMBI呈显著线性相关($df_1 = 1$, $df_2 = 84$, $P < 0.01$; 图6)。ANOVA分析表明, M-bAMBI指示2个航次大型底栖

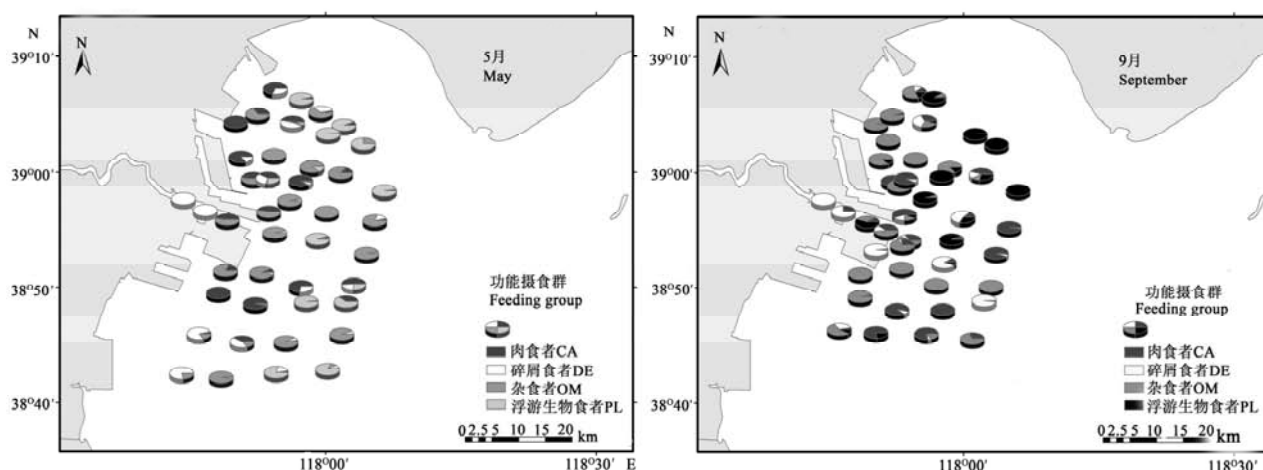


图3 2011年5月和9月航次各功能摄食群的空间分布

Fig. 3 Spatial distributions of the functional feeding groups in the voyages of May and September, 2011.

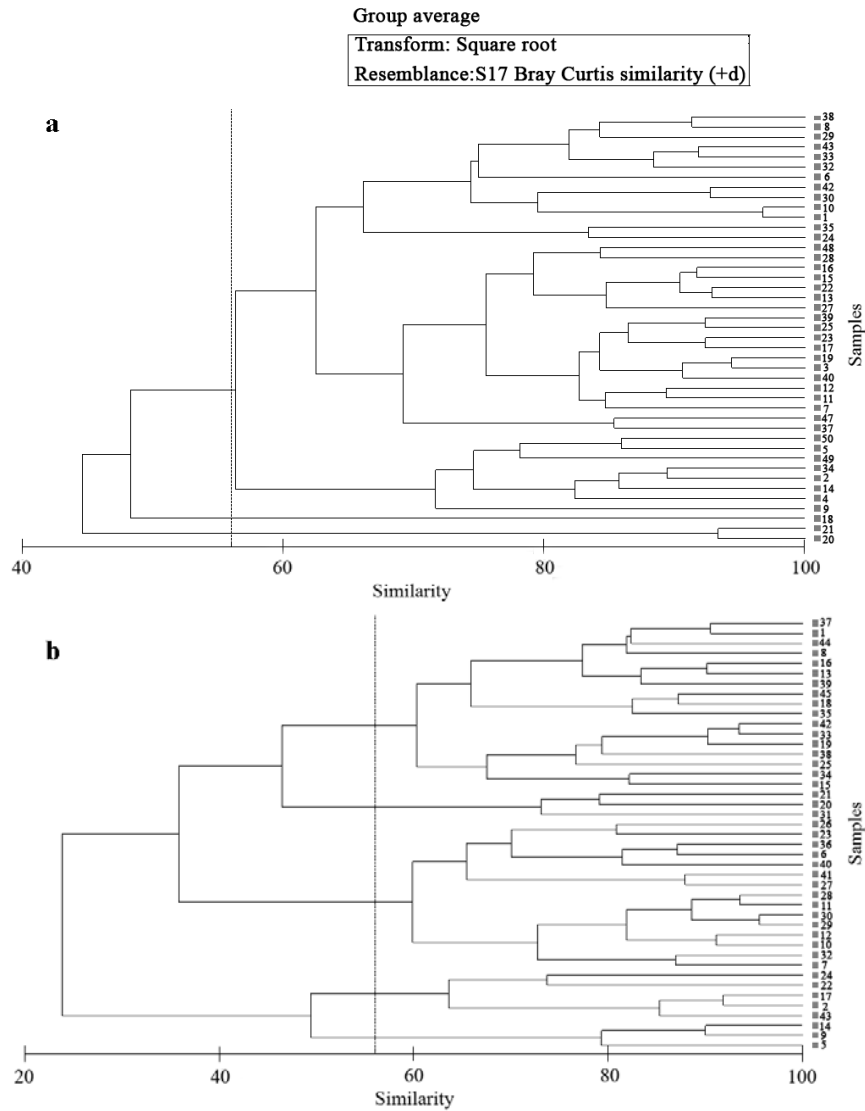


图4 2011年5月(a)和9月(b)航次摄食均匀度指数聚类分析结果
Fig. 4 Cluster analysis on the bj_{FD} for the voyages of May and September, 2011 in the Bohai Bay. a, May; b, September.

表2 渤海湾各样点摄食均匀度指数值

Table 2 The values of the feeding evenness index for all the stations in the Bohai Bay

| 样点 | 5月 | 9月 | 样点 | 5月 | 9月 | 样点 | 5月 | 9月 | 样点 | 5月 | 9月 |
|---------|------|-----------|---------|------|-----------|---------|------|-----------|---------|------|-----------|
| Station | May | September | Station | May | September | Station | May | September | Station | May | September |
| 1 | 0.38 | 0.73 | 14 | 0.08 | 0.00 | 27 | 0.30 | 0.00 | 40 | 0.19 | 0.46 |
| 2 | 0.14 | 0.24 | 15 | 0.49 | 0.28 | 28 | 0.31 | 0.07 | 41 | — | 0.06 |
| 3 | 0.55 | — | 16 | 0.45 | 0.71 | 29 | 0.38 | 0.01 | 42 | 0.75 | 0.21 |
| 4 | 0.16 | — | 17 | 0.11 | 0.15 | 30 | 0.66 | 0.01 | 43 | 0.27 | 0.05 |
| 5 | 0.38 | 0.00 | 18 | 0.00 | 0.64 | 31 | — | 0.11 | 44 | — | 0.50 |
| 6 | 0.02 | 0.18 | 19 | 0.40 | 0.06 | 32 | 0.04 | 0.11 | 45 | — | 0.35 |
| 7 | 0.44 | 0.13 | 20 | 0.00 | 0.00 | 33 | 0.14 | 0.27 | 47 | 0.33 | — |
| 8 | 0.61 | 0.76 | 21 | 0.00 | 0.36 | 34 | 0.08 | 0.00 | 48 | 0.18 | — |
| 9 | 0.06 | 0.04 | 22 | 0.48 | 0.64 | 35 | 0.45 | 0.06 | 49 | 0.37 | — |
| 10 | 0.27 | 0.28 | 23 | 0.15 | 0.58 | 36 | — | 0.31 | 50 | 0.42 | — |
| 11 | 0.06 | 0.05 | 24 | 0.15 | 0.19 | 37 | 0.38 | 0.64 | | | |
| 12 | 0.31 | 0.31 | 25 | 0.08 | 0.18 | 38 | 0.64 | 0.37 | | | |
| 13 | 0.30 | 0.78 | 26 | — | 0.62 | 39 | 0.22 | 0.43 | | | |

“—”表示某一航次未在该样点取样
“—” representing not sampled in the station for the voyage

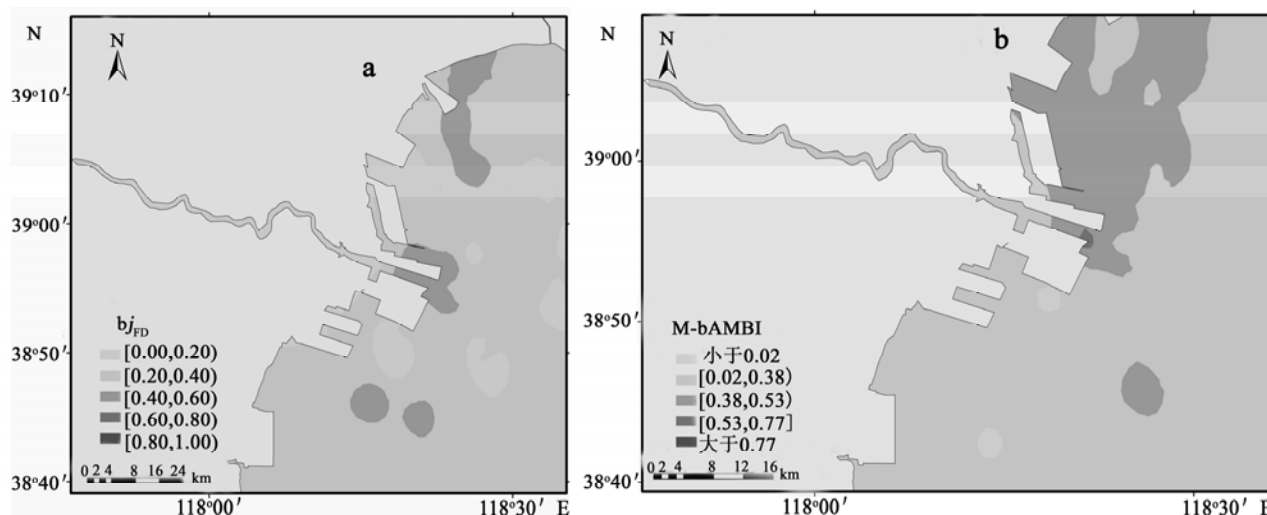


图5 2011年5月和9月航次的渤海湾各样点 b_{jFD} (a)和M-bAMBI (b)空间分布

Fig. 5 Spatial distributions of b_{jFD} (a) and M-bAMBI (b) for each sampling station for the voyages of May and September, 2011 in the Bohai Bay

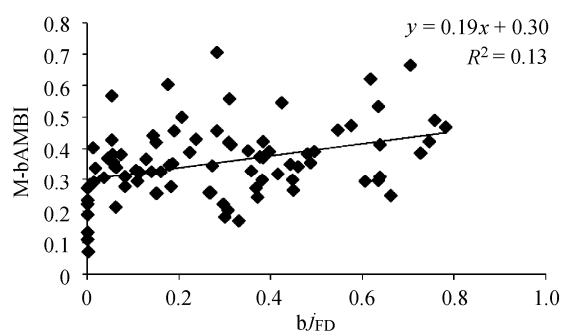


图6 渤海湾2011年5月和9月航次M-bAMBI和 b_{jFD} 线性回归分析

Fig. 6 Linear regression analysis on the M-bAMBI and b_{jFD} for the voyages of May and September, 2011 in the Bohai Bay

动物群落存在显著的差异($P < 0.01$), 而 b_{jFD} 的则显示不存在($P > 0.05$)。特别地, b_{jFD} 能敏感地指示海河口及北塘口生态质量明显差于其他区域, 但M-bAMBI却并未明显区分出来(图5b)。

2.3 大型底栖动物摄食群与环境参数的关系

5月航次生态风险指数(RI)位于41.08–168.14之间, 平均值为86.62。其中, 位于海河口北侧靠岸海域的S10处于中等重金属生态风险水平, 余下42个样点均处于低生态风险水平。与5月航次相比, 9月航次6种重金属的RI取值范围在45.19–224.29之间, 平均值为98.91。除了调查区北侧靠岸海域的S5及东南离岸海域的S40处于中等水平外, 余下40个样点的生态风险状态均处于低水平。两个航次对RI贡献

最大的均为Cd, 5月航次S6、S10的毒性系数最高, 达到强生态风险水平; 9月航次则是S5的毒性系数最高, 达到极强的风险水平。从空间分布的角度来看, 5月航次RI高值区集中在海河口和北塘口附近海域, 且沿着其向外有明显的空间分布梯度; 低值区则无明显分布规律(图7a)。9月航次的RI分布整体无明显规律, 但海河口区的也明显较低(图7b), 这与 b_{jFD} 在该处值较低的空间分布模式一致。

Pearson分析表明, b_{jFD} 与表层水中的Pb ($R = -0.248$, $P < 0.05$)及Cd ($R = -0.228$, $P < 0.05$)呈显著负相关。BEST分析表明, 9月航次底层水的盐度和温度及表层水的Cd、Sn及Sb是解释 b_{jFD} 变化的最佳环境因子; 5月航次水体深度、表层水中的亚硝酸盐、总磷、Al、As、Sn及底层水中的pH是解释其变化的最佳环境因子。RELATE分析表明, 5月航次RI矩阵与 b_{jFD} 矩阵显著相关($R = 0.13$, $P < 0.05$)。

3 讨论

3.1 渤海湾大型底栖动物摄食群概况

功能摄食群与其生存的环境密切相关。本研究区域未发现植食者, 可能与渤海湾浊度较高且其底质不适合藻类生长有关, 类似的情况也发生在九龙江口^①。同时, 这也在一定程度上说明渤海湾生态环

① 王蔚颖 (2014) 大型底栖动物生态学研究. 硕士学位论文, 华东师范大学, 上海。

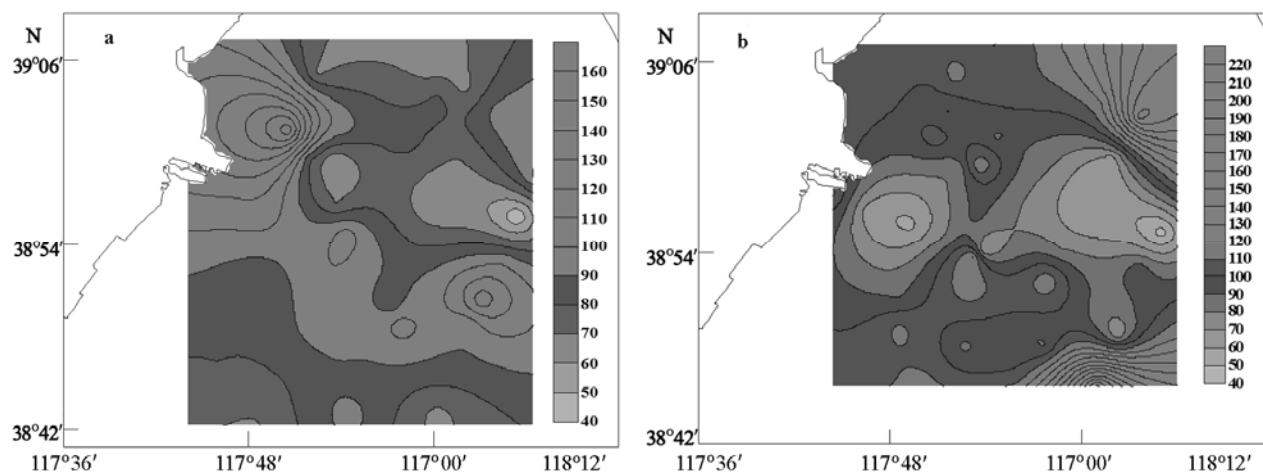


图7 渤海湾2011年5月(a)和9月(b)航次生态风险指数(RI)空间分布

Fig. 7 Spatial distribution of the risk index for the voyages of May (a) and September (b), 2011 in the Bohai Bay

境恶化对该海域的底栖动物产生了不可逆的作用(Peng et al, 2013)。与20世纪50年代相比, 本研究中大型底栖动物群落的生物多样性明显降低, 且以小型机会种多毛类居多(Zhou et al, 2007), 但由于多毛类生物量较低, 故此两个航次碎屑食者的比例最小。

底质特征是控制大型底栖动物群落分布的关键环境因子(Sanders, 1956)。渤海湾沿岸河流输入的大量细颗粒泥沙为营埋栖生活的小型双壳类、甲壳类等提供了良好的栖息环境, 加上沉积环境的改变可能会导致个别物种获得迅速拓殖的机会, 如营浮游生物食性的凸壳肌蛤(*Musculus senhousi*)和长偏顶蛤(*Modiolus elongates*)以及营杂食性的光滑河篮蛤(*Potamocorbula laevis*; 蔡文倩等, 2013), 群落结构指标如生物量、栖息密度、物种数等迅速升高, 这直接导致了本研究两个航次均以浮游生物食者和杂食者的生物量占比最高。

已有研究证实, 渤海湾主要的人为干扰之一为陆源排污, 河口区及近岸海域的大型底栖动物群落因此而受到较大的干扰(蔡文倩等, 2012), 群落组成基本以主营碎屑食者的多毛类为主, 如本研究海河口碎屑食者占优所示。同时, 渤海湾大量围海造陆工程和航道疏浚带来的泥沙堆积在南北两岸及海河口附近海域(蔡文倩等, 2013), 造成主营浮游生物食性的小型双壳类大量栖居于此。研究证实, 海河口及其北部附近海域作为渤海湾污染最为严重的区域之一, 其生态干扰呈现明显的空间分布梯度模

式(刘成等, 2003; 秦延文等, 2012), 而本研究中聚类分析亦证实海河口、海河北部近岸海域及离岸海域底栖动物功能摄食群的显著差异, 这也与建立在分类学方法上的生物多样性指数评价结果一致(蔡文倩等, 2012)。

3.2 摄食均匀度指数在渤海湾生态质量状况评价中的适用性

大多数学者已证实渤海湾生态环境恶化, 底栖动物群落变化较大(Zhou et al, 2007; 蔡文倩等, 2012, 2013), 如 b_{jFD} 指示的研究区大型底栖动物群落受到较为严重的干扰所示。北塘口和大沽排污口(海河口)自2003年以来一直是渤海湾氮、磷污染严重区域, 水动力条件的变化导致营养盐堆积在渤海湾北部海域(秦延文等, 2012)。因此, 这两个区域的北部地区生态质量状况较差(Cai et al, 2015), 而 b_{jFD} 能较为敏感地响应这种状况, 如其低值区集中在这两个区域。然而, M-bAMBI却对这两处较差的环境指示作用较弱, 这跟建立在分类学方法上的指数适用于评价中等或差的生态质量状况有关(Gamito & Furtado, 2009), 如建立在栖息密度基础上的M-AMBI也对这两处的环境质量变化的敏感性相对较差, 这已被其他研究证实(Cai et al, 2014a)。

事实上, 基于栖息密度构建的摄食均匀度指数及基于栖息密度和生物量构建的多元AZTI海洋生物指数均适用于评价渤海湾生态质量状况(Peng et al, 2013; Cai et al, 2014a)。本研究中, b_{jFD} 与M-bAMBI的评价结果也基本一致, 明显的差别在

于M-bAMBI能区分底栖动物群落季节性差异,这可能与两者建立依据的原理不同有关。 bj_{FD} 建立在功能摄食群基础上,而物种功能群的划分依据的是底栖动物不同时期的摄食行为,不会随着季节的变化而有所改变;但M-bAMBI建立在群落结构指标上,而这些指标如多样性指数对季节变化较为敏感。

3.3 渤海湾摄食群与环境参数的关系

入海河流携带大量的营养盐和污染物进入渤海湾,加之沿岸水动力条件的变化,导致营养盐堆积在近岸海域,使得该海域的富营养化状况不断恶化(Liu et al, 2011)。富营养化会在一定程度上削弱硅藻食物链,进而导致鱼类减少(许思思, 2011)。捕食天敌的减少使得主营杂食和浮游生物食性的甲壳、软体动物等迅速增殖,也使得杂食者和浮游生物食者在大型底栖动物类群中占优。此外,水体中总氮和总磷过高会导致一些大型底栖动物种类的消失,而使另一些耐污种的生物量增加^①,如本研究中营浮游生物食性的小型双壳类凸壳肌蛤(耐污种)占绝对优势。

温度波动是引起饵料生物桡足类生理活动变化的重要因素之一,在一定的适宜温度范围内,摄食率随温度的升高而加大(Huntley & Lopez, 1992)。在一定的梯度内,盐度越低,鱼类的活动能力和摄食量则会持续降低(张雅芝等, 2009)。这些均通过食物链的传递方式进而影响到底栖动物的摄食群组成,如本研究中温度和盐度对功能摄食群的影响所示。研究表明,重金属污染能在底栖动物的内脏及组织内积累(Sola & Prat, 2006),阻碍其生长、繁殖,降低大型底栖动物群落密度及生物多样性,同时造成群落组成由敏感种向耐污种转化,底栖动物种群产生一定程度的衰退(Maret et al, 2003; Gray & Delaney, 2008)。本研究中重金属与 bj_{FD} 的相关关系也印证了渤海湾重金属污染已干扰到栖息于此的大型底栖动物群落(刘成等, 2003)。此外,研究也表明Zn和Pb高值区分别集中在河口区及北部区域(秦延文等, 2012),这两个区域的生态风险指数也较低,而 bj_{FD} 的低值区与之吻合也验证了上述结论。特别地,渤海湾沉积物中的Cd含量远高于背景值,且其毒性系数较高(秦延文等, 2012),使得两个航次该元

素的生态风险均最高,可能已经影响了栖居于此的大型底栖动物群落功能,如该元素是解释 bj_{FD} 变化的最佳环境因子之一所示。

3.4 渤海湾底栖生物评价方法的历史演变趋势

渤海湾底栖生物评价方法的发展历程与国内外河口海湾(如厦门湾)生物评价方法的总体演变历程一致(朱延忠等, 2015),也经历了从二十世纪八九十年代以前的比对大型底栖动物群落结构特征变化趋势、个别指示种的有无等来初步判断栖居地的生态质量演变状况(崔玉珩和孙道元, 1983; 孙道元和刘银城, 1991)。90年代以后,学者们开始广泛地采用国外较为成熟的单因子指数(如Shannon-Wiener生物多样性指数)、图形法(丰度/生物量曲线)、AZTI海洋生物指数等(Cai et al, 2014a, b, 2015),这其中不仅有对各类指数的直接使用(张培玉, 2005),也有对个别指数的改良,包括图形法的数据化(Cai et al, 2014b)、引入新的群落指标(生物量, Cai et al, 2014a)以及采用不同前处理方式对群落指标数据处理后再构建生物指数等(Cai et al, 2015)。结果表明,相比Shannon-Wiener生物多样性指数及图形法, AZTI海洋生物指数对该海域环境质量演变趋势更为敏感,且以生物量构建的M-bAMBI更优(Cai et al, 2015)。

然而,目前的渤海湾底栖生态质量评价基本以建立在群落结构基础上的生物指数为主,缺少建立在群落功能基础上的生物指数评价效果研究,而本研究恰恰从群落功能的角度对渤海湾生态质量进行评价,取得了较好的效果,可为该海域底栖生态质量评价方法研究提供案例支撑。但是,任何一种指数都不是万能的,只有综合使用各类指数才能更精准地指示研究区的生态质量(Dauer et al, 1993)。

致谢: 感谢中国科学院海洋研究所张宝琳老师、张均龙副研究员、隋吉星博士、肖宁博士等在大型底栖动物分类上的无私帮助,并特别感谢隋吉星博士赠与关键的功能摄食类群文献。

参考文献

- Borja Á (2014) Grand challenges in marine ecosystems ecology. *Frontiers in Marine Science*, 1, 1–6.
- Cai WQ, Liu LS, Qiao F, Lin KX, Zhou J (2012) Study on the changes of macrobenthos communities and their causes in Bohai Bay. *Environmental Science*, 33, 3104–3109. (in

① 刘立杰 (2010) 黄河三角洲湿地大型底栖动物时空变化规律及其功能群研究. 硕士学位论文, 山东农业大学, 泰安.

- Chinese with English abstract) [蔡文倩, 刘录三, 乔飞, 林岍璇, 周娟 (2012) 渤海湾大型底栖生物群落结构变化及原因探讨. *环境科学*, 33, 3104–3109.]
- Cai WQ, Meng W, Liu LS, Zhu YZ, Zhou J (2013) Long-term trends of the dominant macrozoobenthos in Bohai Bay. *Acta Scientiae Circumstantiae*, 33, 2332–2340. (in Chinese with English abstract) [蔡文倩, 孟伟, 刘录三, 朱延忠, 周娟 (2013) 渤海湾大型底栖动物群落优势种长期变化研究. *环境科学学报*, 33, 2332–2340.]
- Cai WQ, Borja Á, Liu LS, Muxika I, German JR (2014a) Assessing benthic health under multiple human pressures in Bohai Bay (China), using density and biomass in calculating AMBI and M-AMBI. *Marine Ecology*, 35, 180–192.
- Cai WQ, Meng W, Liu LS, Lin KX (2014b) Evaluation of the ecological status with benthic indices in the coastal system: the case of Bohai Bay (China). *Frontiers of Environmental Science and Engineering*, 8, 737–746.
- Cai WQ, Borja Á, Lin KX, Zhu YZ, Zhou J, Liu LS (2015) Assessing the benthic quality status of the Bohai Bay (China) with proposed modifications of M-AMBI. *Acta Oceanologica Sinica*, 34(10), 111–121.
- Chen JS, Zhou JY (1992) Study on the Heavy Metals in the Chinese Watershed. China Environmental Science Press, Beijing. (in Chinese) [陈静生, 周家义 (1992) 中国水环境重金属研究. 中国环境科学出版社, 北京.]
- Cui YH, Sun DY (1983) Preliminary report on the macrobenthos in the outlets of Bohai Bay. *Marine Sciences*, (3), 29–35. (in Chinese) [崔玉珩, 孙道元 (1983) 渤海湾排污区底栖动物调查初步报告. *海洋科学*, (3), 29–35.]
- Dauer DM, Luckenbach MW, Rodi AJ (1993) Abundance-biomass comparison (ABC method): effects of an estuarine gradient, anoxic/hypoxic events and contaminated sediments. *Marine Biology*, 116, 507–518.
- Fang M, Wu YJ, Liu H, Jia Y, Zhang Y, Wang XT, Wu MH, Zhang CL (2013) Distribution, sources and ecological risk assessment of heavy metals in sediments of the Yangtze River estuary. *Acta Scientiae Circumstantiae*, 33, 563–569. (in Chinese with English abstract) [方明, 吴友军, 刘红, 贾英, 张媛, 王学彤, 吴明红, 张春雷 (2013) 长江口沉积物重金属的分布、来源及潜在生态风险评价. *环境科学学报*, 33, 563–569.]
- Gamito S, Furtado R (2009) Feeding diversity in macroinvertebrate communities: a contribution to estimate the ecological status in shallow waters. *Ecological Indicators*, 9, 1009–1019.
- Gamito S, Patrício J, Neto JM, Teixeira H, Marques JC (2012) Feeding diversity index as complementary information in the assessment of ecological quality status. *Ecological Indicators*, 19(8), 73–78.
- Gray NF, Delaney E (2008) Comparison of benthic macroinvertebrate indices for the assessment of the impact of acid mine drainage on an Irish river below an abandoned Cu-S mine. *Environmental Pollution*, 155, 31–40.
- Hakanson L (1980) An ecological risk index for aquatic pollution control: a sedimentological approach. *Water Research*, 14, 975–1001.
- Hoey GV, Permy DC, Vandendriessche S, Vincx M, Hostens K (2013) An ecological quality status assessment procedure for soft-sediment benthic habitats: weighing alternative approaches. *Ecological Indicators*, 25, 266–278.
- Huntley ME, Lopez MGD (1992) Temperature dependent production of marine copepods: a global synthesis. *The American Naturalist*, 140, 202–242.
- Li SY, Miao FM, Liu GX, Hao J (1995) Preliminary study on the environmental background values of heavy metals in the Bohai Sea. *Acta Oceanologica Sinica*, 17(2), 78–85. (in Chinese) [李淑媛, 苗丰民, 刘国贤, 郝静 (1995) 渤海底质重金属环境背景值初步研究. *海洋学报*, 17(2), 78–85.]
- Liu C, Wang ZY, He Y, Wu YS (2003) Investigation on sediment quality of the river mouths around Bohai Bay. *Acta Scientiae Circumstantiae*, 23, 58–63. (in Chinese with English abstract) [刘成, 王兆印, 何耘, 吴永胜 (2003) 环渤海湾诸河口底质现状的调查研究. *环境科学学报*, 23, 58–63.]
- Liu SG, Lou S, Kuang CP, Huang WR, Chen WJ, Zhang JL, Zhong GH (2011) Water quality assessment by pollution-index method in the coastal waters of Hebei Province in western Bohai Sea, China. *Marine Pollution Bulletin*, 62, 2220–2229.
- Maret TR, Cain DJ, MacCoy DE (2003) Response of benthic invertebrate assemblages to metal exposure and bioaccumulation associated with hard-rock mining in northwestern streams, USA. *Journal of the North American Benthological Society*, 22, 598–620.
- Ministry of Environmental Protection of the People's Republic of China (2002) Determination Methods for Examination of Water and Wastewater. China Environmental Science Press, Beijing. (in Chinese) [国家环保总局 (2002) 水和废水监测分析方法. 中国环境科学出版社, 北京.]
- Muxika I, Borja Á, Bald J (2007) Using historical data, expert judgement and multivariate analysis in assessing reference conditions and benthic ecological status, according to the European Water Framework Directive. *Marine Pollution Bulletin*, 55, 16–29.
- Ning X, Lin C, Su J, Liu CG, Hao Q, Le FF, Tang QS (2010) Long-term environmental changes and the responses of the ecosystems in the Bohai Sea during 1960–1996. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 57, 1079–1091.
- Peng ST, Zhou R, Qin XB, Shi HH, Ding DW (2013) Application of macrobenthos functional groups to estimate the ecosystem health in a semi-enclosed bay. *Marine Pollution Bulletin*, 74, 302–310.
- Qin YW, Zhang L, Zheng BH, Cao W, Liu XB, Jia J (2012) Impact of shoreline changes on the coastal water quality of Bohai Bay (2003–2011). *Acta Scientiae Circumstantiae*, 32, 2149–2159. (in Chinese with English abstract) [秦延文, 张雷, 郑丙辉, 曹伟, 刘宪斌, 贾静 (2012) 渤海湾岸线变

- 化(2003–2011年)对近岸海域水质的影响. 环境科学学报, 32, 2149–2159.]
- Sanders HL (1956) Oceanography of Long Island Sound, 1952–4, X. The biology of marine bottom communities. Bulletin of the Bingham Oceanographic Collection, 15, 345–414.
- Sola C, Prat N (2006) Monitoring metal and metalloid bioaccumulation in *Hydropsyche* (Trichoptera, Hydropsychidae) to evaluate metal pollution in a mining river. Whole body versus tissue content. Science of the Total Environment, 359, 221–231.
- Steneck RS, Watling L (1982) Feeding capabilities and limitations of herbivorous molluscs: a functional group approach. Marine Biology, 68, 299–319.
- Sun DY, Liu YC (1991) Species composition and quantitative distributions of biomass and density of the microbenthic infauna in the Bohai Sea. Journal of Oceanography of Huanghai & Bohai Seas, 9(1), 42–50. (in Chinese with English abstract) [孙道元, 刘银城 (1991) 渤海底栖动物种类组成和数量分布. 黄渤海海洋, 9(1), 42–50.]
- Warwick RM, Clarke KR, Somerfield PJ (2010) Exploring the marine biotic index (AMBI): variations on a theme by Ángel Borja. Marine Pollution Bulletin, 60, 554–559.
- Wu ZL, Zhang SY, Chen Y, Bi YX (2015) Analysis of functional feeding groups of macroinvertebrates communities in the macroalgae beds of Gouqi Island, Zhejiang Province. Journal of Fisheries of China, 39, 382–391. (in Chinese with English abstract) [吴祖立, 章守宇, 陈彦, 毕远新 (2015) 枸杞岛海藻场大型底栖无脊椎动物摄食类群研究. 水产学报, 39, 382–391.]
- Xu SS (2011) Decline Mechanisms of Fishery Resources in the Bohai Sea Under Anthropogenic Activities. PhD dissertation, Institute of Oceanology, Chinese Academy of Sciences, Beijing. (in Chinese with English abstract) [许思思 (2011) 人为影响下渤海渔业资源的衰退机制. 博士学位论文, 中国科学院海洋研究所, 青岛.]
- Zhang PY (2005) Studies on Ecology of Zoobenthos and Environmental Quality Assessment in Coastal Waters of Bohai Bay. PhD dissertation, Ocean University of China, Qingdao. (in Chinese with English abstract) [张培玉 (2005) 渤海湾近岸海域底栖生物生态学与环境质量评价研究. 博士学位论文, 中国海洋大学, 青岛.]
- Zhang YZ, Liu DE, Fang QS, Wang HS, Qin ZQ (2009) Effects of temperature and salinity on growth and survival rate of young *Epinephelus coioides*. Journal of Jimei University, 14(1), 8–13. (in Chinese with English abstract) [张雅芝, 刘冬娥, 方琼珊, 王涵生, 秦志清 (2009) 温度和盐度对斜带石斑鱼幼鱼生长与存活的影响. 集美大学学报, 14(1), 8–13.]
- Zhou H, Zhang ZN (2003) Rationale of the multivariate statistical software PRIMER and its application in benthic community ecology. Journal of Ocean University of Qingdao, 33, 58–64. (in Chinese with English abstract) [周红, 张志南 (2003) 大型多元统计软件PRIMER的方法原理及在底栖群落生态学中的应用. 青岛海洋大学学报, 33, 58–64.]
- Zhou H, Zhang ZN, Liu XS, Tu LH, Yu ZS (2007) Changes in the shelf macrobenthic community over large temporal and spatial scales in the Bohai Sea, China. Journal of Marine Systems, 67, 312–321.
- Zhu YZ, Zhou J, Lin KX, Liu J, Cai WQ, Liu LS (2015) Assessment on the macrozoobenthos community health in Xiamen Bay using macrozoobenthos community index. Guangxi Sciences, 22, 549–557. (in Chinese with English abstract) [朱延忠, 周娟, 林岿璇, 刘静, 蔡文倩, 刘录三 (2015) 基于MCI的厦门湾大型底栖动物群落健康状况评价. 广西科学, 22, 549–557.]

(责任编辑: 李新正 责任编辑: 闫文杰)

• 研究报告 •

不同进化类型大肠杆菌的适合度频率依赖性

倪 川 朱璧如 张大勇*

(北京师范大学生物多样性与生态工程教育部重点实验室, 北京 100875)

摘要: 进化实验中使用竞争实验测量两个物种或基因型的相对适合度时, 通常假定两者的适合度差异是恒定的。然而竞争双方的相互作用可能导致适合度差异受到初始相对频率的影响。本研究通过测量两种进化株系的大肠杆菌(*Escherichia coli*)在不同初始相对频率下的相对适合度, 分析了初始相对频率对相对适合度的影响。结果发现高氮进化株系相对低氮进化株系的相对适合度随其初始相对频率的减小而增加, 表现出显著的负频率依赖。两种株系在培养高氮株系的滤出液中均没有显著的生长, 在培养低氮株系的滤出液中均有生长, 但高氮株系的细胞加倍次数是低氮株系的3倍, 说明导致适合度出现负频率依赖的原因可能是低氮株系的竞争能力较低, 不能完全利用培养基中的资源; 也可能是低氮株系的代谢产物能被高氮株系利用, 产生互养作用。不同的相互作用可能导致不同的初始相对频率与相对适合度间的关系, 因此, 为了更准确地衡量适合度, 进化实验中需要考虑初始相对频率对相对适合度的影响。

关键词: 竞争实验; 初始相对频率; 互养作用; 他感作用

Frequency dependent fitness in different evolved *Escherichia coli* lines

Chuan Ni, Biru Zhu, Dayong Zhang*

Key Laboratory for Biodiversity Science and Ecological Engineering of Ministry of Education, Beijing Normal University, Beijing 100875

Abstract: Differences in fitness between two species or genotypes is usually assumed to be constant when competition experiments are used to measure relative fitness in evolutionary experiments. However, interactions between competitors may lead to frequency-dependence in fitness. We measured the relative fitness of two types of evolved lines of *Escherichia coli* under different initial relative frequencies to analyze the effects of initial relative frequency on relative fitness. Competed with the low nitrogen evolved lines, the high nitrogen evolved lines displayed increased relative fitness with decreased initial relative frequency, which suggests negative frequency dependence. Both types did not grow in the filtrate from high nitrogen evolved lines, but grew in the filtrate from low nitrogen evolved lines. However, the number of cell doublings of the high nitrogen evolved lines was three times higher than that of the low nitrogen evolved lines. One probable explanation for the negative frequency dependent fitness was that the low nitrogen evolved lines had weaker resource competitive ability and could not sufficiently use resources. Another explanation was that the high nitrogen evolved lines could use some metabolites produced by the low nitrogen evolved lines, which suggests the existence of cross-feeding interaction. Different interactions may lead to different relationships between relative fitness and initial relative frequency. Therefore, we need to account for the effects of initial relative frequency on relative fitness to more accurately measure fitness in evolutionary experiments.

Key words: competition experiment; initial relative frequency; cross-feeding interaction; allelopathic interaction

竞争实验是进化生物学中测量两个物种或基因型相对适合度的常用方法。该方法通过测量竞争

双方的相对频率经过一段时间后的变化来衡量相对适合度, 相对频率增加的一方具有较高的适合

收稿日期: 2016-05-30; 接受日期: 2016-06-13

基金项目: 国家自然科学基金(31030014)

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: zhangdy@bnu.edu.cn

度。通常这种方法假定两者之间的适合度差异是恒定的(Lenski, 1988; Lenski et al, 1991)。然而生态学中很多竞争实验的结果表明两个物种或基因型的竞争结果是频率依赖的(Ayala, 1971; Debenedictis, 1977; Harpole & Suding, 2007; Kerswell & Burd, 2012), 因此基于竞争实验测量的相对适合度也可能是频率依赖的, 即相对适合度会随初始相对频率变化而变化。这种频率依赖性的产生可能与竞争双方的相互作用例如他感作用(allelopathic interaction)和互养作用(cross-feeding interaction)有关。

他感作用是指竞争双方中一方会产生有毒物质而抑制另一方的生长, 甚至杀死另一方。如果产毒的一方相对频率较高, 产生的有毒物质较多, 对竞争者的抑制作用也越强, 这就会导致产毒者的相对适合度随着其初始相对频率的增加而增大。Greig和Travisano (2008)研究发现, 当产毒酵母的初始频率较低时, 其相对适合度低于不产毒的酵母; 但随着产毒酵母的初始频率增加, 其相对适合度也增加。因此他感作用可能导致正频率依赖选择(positive frequency dependent selection), 加速稀少物种或基因型的灭绝, 降低多样性(Chao & Levin, 1981)。不过最近的一些理论和实验研究表明, 当种群呈斑块状分布在异质环境中时, 正频率依赖也可能维持多样性(Molofsky et al, 2001; Molofsky & Bever, 2002; Rendueles et al, 2015)。

与此相反, 互养作用是指竞争双方中的一方产生的物质能被另一方利用, 从而导致能利用对方产物的一方相对适合度大于产生可利用物质的一方。这时能利用对方产物的一方的相对适合度将会随着自身初始频率的降低而增大, 因为这时它们可利用的资源更多。Ribeck和Lenski (2015)发现两种存在互养作用的大肠杆菌实验体系中相对适合度均随着初始频率的增加而降低。因此互养作用可能导致负频率依赖选择(negative frequency dependent selection), 从而促进物种共存(Pfeiffer & Bonhoeffer, 2004; Estrela & Gudelj, 2010)。

由此可见, 当两个竞争者间的相互作用不同时, 相对适合度随初始相对频率变化的情况也不同。所以进化生物学的研究应该充分考虑不同初始相对频率对相对适合度的影响, 这将有助于我们研究频率依赖选择, 理解不同相互作用在频率依赖选择中的作用及其对生物多样性的影响。但是目前的

进化实验研究很少考虑相对适合度的变化(Ribeck & Lenski, 2015)。因此, 本研究测量了两种不同进化类型的大肠杆菌(*Escherichia coli*)在不同初始相对频率情况下的相对适合度, 检测初始相对频率是否会影响相对适合度; 通过分析相对适合度随初始相对频率变化的模式, 探讨两种进化类型的大肠杆菌间可能存在的相互作用。

1 材料与方法

1.1 实验菌株

本研究中使用两种进化类型的大肠杆菌株系是由K-12 GM4792株系分别在高、低两种氮资源环境下进化1,300代后得到的, 通过调节培养基中 NH_4Cl 的含量, 最终使高氮资源环境中氮元素含量约为654 mg/L, 低氮资源环境中氮元素含量约为4.36 mg/L。1,300代后, 进化株系的大肠杆菌在各自环境中的适合度均显著大于祖先株系, 说明它们均对自己生长的环境产生了适应性进化(倪川, 2011)。高氮环境中进化的株系标记为N+, 低氮环境中进化的株系标记为N-, 两种进化株系分别有10个重复的种群。这10个重复种群中有5个种群带有Lac+标记, 可以分解乳糖, 另外5个种群带有Lac-标记, 不能分解乳糖。两种标记的大肠杆菌能在含有X-gal的LB培养基上分别形成蓝色和白色菌落, 因此可以用含有不同Lac标记的两种进化株系进行竞争实验, 测量相对适合度。

1.2 相对适合度测量

所有的竞争实验都是在高氮资源的MOPS培养基中进行, 培养基具体配方参见倪川(2011)。竞争实验之前所有的竞争株系都要单独在该培养基中驯化培养24 h。将N+株系和N-株系的10个重复种群随机配对, 要求每个竞争对含有不同的Lac标记, 然后得到10个竞争对。分别测量每一个竞争对在5种不同初始相对频率下N+株系对N-株系的相对适合度。通过调整竞争双方混合的比例使得N+株系的初始相对频率分别为: 0.01、0.1、0.5、0.9、0.99。两个竞争者驯化培养后按照设置的初始频率取相应体积的菌液混匀, 将混合菌液以100倍的稀释倍数接入含有160 μL 新鲜培养基的96孔微孔板中, 37℃, 200 rpm振荡培养24 h; 同时取部分混合菌液稀释到合适的浓度后, 取100 μL 涂布到含有X-gal的LB培养基平板上, 37℃静止培养过夜, 通过计数平板上

蓝色和白色菌落的个数来计算初始时刻两种进化株系的种群密度($N_+(0)$ 和 $N_-(0)$)。前述混合菌液培养 24 h 后,再次使用相同的方法测量两种进化株系的种群密度($N_+(1)$ 和 $N_-(1)$),按照 Lenski 等(1991)的方法计算 N+ 株系对 N- 株系的相对适合度:
$$w = \frac{\ln(N_+(1)/\ln(N_+(0)))}{\ln(N_-(1)/\ln(N_-(0)))}$$
。 $w > 1$ 说明 N+ 株系的适合度大于 N- 株系, $w = 1$ 说明 N+ 株系的适合度等于 N- 株系, $w < 1$ 说明 N+ 株系的适合度小于 N- 株系。每个竞争对在每种初始频率条件下重复测量两遍相对适合度,然后取平均值。

1.3 滤出液中生长情况的测量

为了进一步分析竞争双方产生的物质对竞争者的影响,我们测量了两种进化株系分别在自己和竞争对手生长后的滤出液中的生长情况。大肠杆菌的繁殖方式是无性的细胞分裂,因此可以用相同时间内细胞加倍的次数来衡量生长情况。将 24 h 驯化培养后的菌液按 100 倍稀释倍数接入 160 μ L 和 5 mL 新鲜培养基中, 37 $^{\circ}$ C, 200 rpm 振荡培养 24 h。之后将 5 mL 菌液用 0.2 μ m 无菌滤器过滤,除掉其中的细菌,得到滤出液。N+ 株系产生的滤出液标记为 N+F, N- 株系产生的滤出液标记为 N-F。按照相对适合度测量中设置的竞争对,从培养了 24 h 的 160 μ L 菌液中分别取出 1.6 μ L 的菌液接入 160 μ L 自己的滤出液和竞争对手的滤出液中, 37 $^{\circ}$ C, 200 rpm 振荡培养 24 h,同时使用前述的涂板方法测量初始时的种群密度(N_0)。24 h 后,再次测量种群密度(N_1)。计算每个种群在 24 h 内细胞加倍的次数: $D = \ln(N_1/N_0)/\ln 2$ 。 $D > 0$ 说明种群数量增加, $D = 0$ 说明种群数量不变, $D < 0$ 说明种群数量减小。每个种群只测量 1 次。

1.4 数据分析

所有的数据分析都使用 R 软件 3.1.3 (R Core Team, 2015)。首先用单样本 t 检验分别检验每一种初始相对频率情况下, N+ 株系相比于 N- 株系的相对适合度是否显著偏离 1。然后计算每一种初始相对频率下相对适合度的平均值,对平均相对适合度和初始相对频率进行回归分析,分析相对适合度随初始相对频率的变化情况。另外我们把初始相对频率作为因子,用单因素方差分析(one-way ANOVA)检验不同初始相对频率下的相对适合度是否有显著差异。用单样本 t 检验分别检验 N+ 和 N- 两种进化株系在 N+F 和 N-F 两种滤出液中的生长率是否显著偏离于 0。用两个独立样本 t 检验分别检验两种不同滤出液中,两种进化株系的生长率是否有显著差异。

2 结果

在实验设置的 5 种初始相对频率下, N+ 株系相对于 N- 株系的相对适合度均显著大于 1 (表 1)。说明在各种初始相对频率下 N+ 株系的适合度均大于 N- 株系。但是 N+ 株系的相对适合度随着它的初始相对频率的增加而减小,回归分析显示 N+ 株系的相对适合度与其初始相对频率有显著的非线性负相关关系(图 1A)。说明 N+ 株系在初始相对频率较低的时候具有较高的适合度,存在负频率依赖。单因素方差分析结果表明初始相对频率对相对适合度有显著影响($F = 22.08$, $df = 4$, $P < 0.001$),多重比较(Tukey HSD 检验)结果发现初始相对频率主要在较小的时候对相对适合度有显著影响,当初始频率大于 0.5 以后, 0.5、0.9 和 0.99 三种初始相对频率下的相对适合度之间并没有显著差异(表 1)。

表1 N+株系在不同初始相对频率下相对N-株系的相对适合度。使用单样本t检验,零假设是相对适合度等于1。用Tukey HSD检验对5种初始相对频率下的相对适合度进行多重比较,相对适合度右上角的字母不同表示统计差异显著。

Table 1 The relative fitness of N+ lines with different initial relative frequencies when comparing with N- lines. One sample t -tests were used and the null hypothesis was the relative fitness equaled to one. Tukey HSD test was used to do multiple comparisons for the relative fitness with different initial relative frequencies, and the different letters on the upper right indicate statistically significant difference.

| N+株系初始相对频率 Initial relative frequency of N+ | 相对适合度 Relative fitness (mean \pm SE, n = 10) | t 统计量 t -statistic | 自由度 df | P 值 P -value |
|--|---|---------------------------|-----------|---------------------|
| 0.01 | 1.5176 \pm 0.0760 ^a | 6.812 | 9 | <0.001 |
| 0.1 | 1.2992 \pm 0.0345 ^b | 8.681 | 9 | <0.001 |
| 0.5 | 1.0829 \pm 0.0188 ^c | 4.414 | 9 | 0.002 |
| 0.9 | 1.0814 \pm 0.0241 ^c | 3.384 | 9 | 0.008 |
| 0.99 | 1.0750 \pm 0.0282 ^c | 2.658 | 9 | 0.026 |

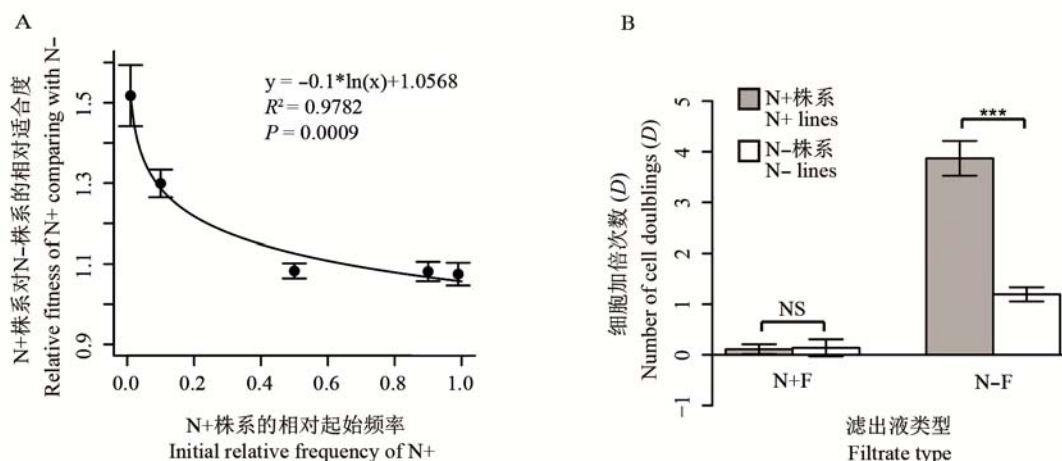


图1 N+株系的相对适合度与其初始相对频率的相关性(A)及两种进化株系的大肠杆菌在两种滤出液中的24 h内细胞加倍次数(B)。(A)图中黑点表示每种初始相对频率下N+株系相对于N-株系的相对适合度的平均值,误差线表示标准误($n = 10$)。图中曲线拟合的是平均相对适合度与初始相对频率的关系,右上角显示了拟合的方程和统计显著性。(B)图中数据显示了均值 \pm 标准误($n = 10$)。N+F和N-F分别是N+株系和N-株系培养24 h后的滤出液。*** $P < 0.001$, NS表示 $P > 0.05$ (两个独立样本 t 检验)。

Fig. 1 The relationship between relative fitness and initial relative frequency of N+ lines (A), and the number of cell doublings (D) of two types of evolved *Escherichia coli* lines in two different filtrates (B). (A) The black dots show the mean relative fitness of N+ lines comparing with N- lines, and the error bars show SE ($n = 10$). The curve indicates the regression model, whose equation and statistical significance are showed upper right. (B) Data show mean \pm SE ($n = 10$). N+F and N-F indicate filtrate prepared from 24 h cultures of N+ lines and N- lines, respectively. *** $P < 0.001$, and NS indicates $P > 0.05$ (two independent sample t -tests).

两种进化株系在N+F滤出液中均没有生长, N+株系的细胞加倍次数为 0.110 ± 0.098 (平均值 \pm 标准误, $n = 10$), N-株系的细胞加倍次数为 0.137 ± 0.169 , 单样本 t 检验显示两者均不显著偏离0 (N+株系: $t = 1.1266$, $df = 9$, $P = 0.289$; N-株系: $t = 0.8149$, $df = 9$, $P = 0.436$), 并且两者间没有显著的差别($t = -0.138$, $df = 14.467$, $P = 0.892$) (图1B)。说明培养N+株系24 h以后, 培养基中可利用的资源已经耗尽, 两种进化株系的种群数量保持不变。两种进化株系在N-F滤出液中均有生长, N+株系的细胞加倍次数为 3.8691 ± 0.3430 , N-株系的细胞加倍次数为 1.1948 ± 0.1398 , 单样本 t 检验的结果显示两者均显著大于1 (N+株系: $t = 11.279$, $df = 9$, $P < 0.001$; N-株系: $t = 8.5439$, $df = 9$, $P < 0.001$)。说明培养N-株系24 h以后, 培养基中还有可以被利用的资源。虽然两种进化株系在N-F滤出液中均有生长, 但是N+株系的生长显著大于N-株系($t = 7.219$, $df = 11.911$, $P < 0.001$) (图1B)。

3 讨论

本研究测量了两种进化类型的大肠杆菌在不同初始相对频率下的相对适合度, 发现N+株系相

对N-株系的相对适合度随着N+株系初始相对频率的减小而增加, 表现为负频率依赖。这种负频率依赖可能与两种进化株系资源竞争能力的差异有关。生物对有限资源的竞争能力可以用其降低环境中有限资源含量的能力表示, 即竞争能力越强, 越能充分利用环境中的有限资源(Tilman & Wedin, 1991)。滤出液的结果显示两种大肠杆菌株系在N+F滤出液中均没有显著的生长, 但在N-F滤出液中均能生长(图1B), 说明N+株系在24 h后就已经将培养基中的资源消耗殆尽, 而N-株系则不能完全利用培养基中的资源。这表明N+株系竞争资源的能力大于N-株系。因此当N-株系相对频率增加时, 由于N-株系不能充分利用资源, N+株系能利用的资源相对增加, 有利于种群增长, 其相对适合度增加。

另外, 相对适合度的负频率依赖也可能暗示了这两种进化类型的大肠杆菌间存在互养作用。在资源贫乏的环境中, 生物可能通过快速吸收有限的资源来提高自己的适合度, 但资源的吸收和利用常常存在权衡关系, 即快速的资源吸收可能导致低效的资源利用。例如在葡萄糖受限环境中进化的大肠杆菌虽然提高了吸收葡萄糖分子的能力, 但是不能充分代谢葡萄糖分子, 因而产生部分降解的代谢产

物, 这些代谢产物可能被其他株系利用, 从而形成互养关系(Helling et al, 1987; Rosenzweig et al, 1994; Turner et al, 1996; Treves et al, 1998; Rozen & Lenski, 2000)。本研究使用的N-株系是在极度缺氮的环境中进化的, 提高了吸收氮资源的速率(倪川, 2011), 因此有可能不能充分利用吸收的资源, 产生代谢不完全的产物, 这些产物能被N+株系利用, 从而形成互养作用。在培养N-株系24 h后的滤出液中, 虽然两种株系的大肠杆菌均有生长, 但是N+株系的生长率约是N-株系的3倍, 可能是因为N-株系无法彻底利用培养基中的资源, 也有可能是N-株系分泌的某些代谢产物能被N+株系利用, 促进它们的生长。

虽然N+株系相对N-株系的相对适合度表现出负频率依赖, 但N+株系的相对适合度始终显著大于N-株系, 并且当N+株系的初始相对频率大于0.5以后, N+株系相对N-株系的相对适合度基本保持一致(图1A)。Ribeck和Lenski (2015)的模型预测, 如果只存在互养作用, 那么相对适合度随初始相对频率的变化应该是线性负相关, 如果不是线性, 说明还存在其他的相互作用。在本研究中, 当N+株系初始相对频率较高时, 互养作用的效用较小, 这可能是由于他感作用导致了N+株系较高的适合度。但在N+F滤出液中, 两种进化株系均没有显著的生长, 且两者的生长率并没有显著差异, 说明N+株系的代谢产物并未对N-株系产生毒害作用。因此本研究使用的两种大肠杆菌株系间不太可能存在他感作用。另一种可能的解释就是当N+株系的初始相对频率大于0.5以后, 双方的相互作用主要是资源竞争, 并且相对竞争能力不再随初始相对频率变化。

本研究中相对适合度表现出明显的频率依赖性, 这一结果显然与进化实验中通常假定的恒定相对适合度不符, 但不能确定在各种不同的进化实验系统中是否普遍存在这种频率依赖的相对适合度现象。因为通常采用竞争实验测量相对适合度时使用的都是0.5的初始相对频率, 很少有研究在多种初始相对频率下测量相对适合度。因此有必要在不同的实验系统中衡量初始相对频率对相对适合度的影响。这样不仅能更加准确地测量相对适合度, 还能通过分析初始相对频率与相对适合度间的相关关系研究不同进化类型间可能存在的相互作用。

参考文献

- Ayala FJ (1971) Competition between species: frequency dependence. *Science*, 171, 820–824.
- Chao L, Levin BR (1981) Structured habitats and the evolution of anticompetitor toxins in bacteria. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 78, 6324–6328.
- Debenedictis PA (1977) Meaning and measurement of frequency-dependent competition. *Ecology*, 58, 158–166.
- Estrela S, Gudelj I (2010) Evolution of cooperative cross-feeding could be less challenging than originally thought. *PLoS ONE*, 5, e14121.
- Greig D, Travisano M (2008) Density-dependent effects on allelopathic interactions in yeast. *Evolution*, 62, 521–527.
- Harpole WS, Suding KN (2007) Frequency-dependence stabilizes competitive interactions among four annual plants. *Ecology Letters*, 10, 1164–1169.
- Helling RB, Vargas CN, Adams J (1987) Evolution of *Escherichia coli* during growth in a constant environment. *Genetics*, 116, 349–358.
- Kerswell KJ, Burd M (2012) Frequency-dependent and density-dependent larval competition between life-history strains of a fly, *Lucilia cuprina*. *Ecological Entomology*, 37, 109–116.
- Lenski RE (1988) Experimental studies of pleiotropy and epistasis in *Escherichia coli*. I. Variation in competitive fitness among mutants resistant to virus T4. *Evolution*, 42, 425–432.
- Lenski RE, Rose MR, Simpson SC, Tadler SC (1991) Long-term experimental evolution in *Escherichia coli* 1: adaptation and divergence during 2000 generations. *The American Naturalist*, 138, 1315–1341.
- Molofsky J, Bever JD (2002) A novel theory to explain species diversity in landscapes: positive frequency dependence and habitat suitability. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 269, 2389–2393.
- Molofsky J, Bever JD, Antonovics J (2001) Coexistence under positive frequency dependence. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 268, 273–277.
- Ni C (2011) The Experimental Evolution of *Escherichia coli* in Nitrogen Limited Environment. PhD dissertation, Beijing Normal University, Beijing. (in Chinese with English abstract) [倪川 (2011) 大肠杆菌在缺氮环境下的实验进化. 博士学位论文, 北京师范大学, 北京.]
- Pfeiffer T, Bonhoeffer S (2004) Evolution of cross-feeding in microbial populations. *The American Naturalist*, 163, E126–E135.
- R Core Team (2015) R: A Language and Environment for Statistical Computing. <https://www.r-project.org/>
- Rendueles O, Amherd M, Velicer GJ (2015) Positively frequency-dependent interference competition maintains diversity and pervades a natural population of cooperative microbes. *Current Biology*, 25, 1673–1681.

- Ribeck N, Lenski RE (2015) Modeling and quantifying frequency-dependent fitness in microbial populations with cross-feeding interactions. *Evolution*, 69, 1313–1320.
- Rosenzweig RF, Sharp RR, Treves DS, Adams J (1994) Microbial evolution in a simple unstructured environment: genetic differentiation in *Escherichia coli*. *Genetics*, 137, 903–917.
- Rozen DE, Lenski RE (2000) Long-term experimental evolution in *Escherichia coli* VIII: dynamics of a balanced polymorphism. *The American Naturalist*, 155, 24–35.
- Tilman D, Wedin D (1991) Plant traits and resource reduction for 5 grasses growing on a nitrogen gradient. *Ecology*, 72, 685–700.
- Treves DS, Manning S, Adams J (1998) Repeated evolution of an acetate-crossfeeding polymorphism in long-term populations of *Escherichia coli*. *Molecular Biology and Evolution*, 15, 789–797.
- Turner PE, Souza V, Lenski RE (1996) Tests of ecological mechanisms promoting the stable coexistence of two bacterial genotypes. *Ecology*, 77, 2119–2129.

(责编编委: 张全国 责任编辑: 时意专)

•综述•

红色幼叶的适应意义探讨

陈颖卓^{1*} 黄至欢²

¹ (湖南第一师范学院城南书院, 长沙 410205)

² (广西喀斯特植物保育与恢复生态学重点实验室, 广西壮族自治区中国科学院植物研究所, 广西桂林 541006)

摘要: 很多木本植物的叶片会在春季和其他时期产生花青素而呈现红色, 该现象已经被众多学者所关注。本文对已有工作作了归纳总结。研究表明: 这种广泛存在的现象需要消耗营养和能量并影响光合作用, 并非只是代谢的副产品。前人以秋季红叶为研究对象, 主要提出了两大类假说: 第一类假说认为红叶是对强光、低温、干旱等恶劣环境的适应; 第二类认为红叶是植物通过化学防御警示、适口性差、隐蔽自身或暴露啃食者等方式来防御植食动物的啃食。这两类假说也都存在争议。目前对红色幼叶的研究相对较少且多侧重其作为独立视觉信号的作用, 而未能将红叶与植物的其他防御策略结合进行讨论。今后的研究应当综合环境因子的影响和啃食者的视觉分析, 并与植物其他出现红色的器官对比, 深入探讨红色幼叶的适应意义。

关键词: 红叶; 机械保护; 群落; 啃食; 权衡

A minireview on adaption of young leaf redness

Yingzhuo Chen^{1*}, Zhihuan Huang²

¹ Chengnan Academy, Hunan First Normal University, Changsha 410205

² Guangxi Key Laboratory of Plant Conservation and Restoration Ecology in Karst Terrain, Guangxi Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Guilin, Guangxi 541006

Abstract: It is well known that the leaves of many woody plant species flush red rather than green during particular stages across their life span. Non-green leaf coloration caused by active synthesis of anthocyanin in plant organs at these stages costs the plant significant resources and energy, resulting in a reduction of primary photosynthesis. Therefore, it is likely that the coloration change is an active process and not simply a by-product of metabolism. Various hypotheses formulated to explain the potential reasons for coloration change can be divided into two categories: (1) those that suggest it is physiological adaptation for resistance to severe environments (high light, drought and low temperatures); and (2) those that suggest it protects against herbivory damage (coevolution, unpalatability, camouflage and anticamouflage, etc.). To date, there is no consensus on the relative validity of these ideas. The majority of previous work has focused on only a few species and autumn leaf color change. The relatively few studies done on red young leaves in spring mostly focused on red coloration as an independent visual signal. Future studies need to consider the chemical and mechanical defense of leaf redness, as well as the anthocyanins presented in other plant organs (thorns, stems and particularly, flowers), which may experience similar selection as leaves. The quantification of environmental factors and herbivore selection would be helpful in expansion our understanding in young leaf redness.

Key words: red leaf; mechanical protection; community; herbivore; trade-off

由于叶绿素的富集, 大多数叶片都呈现绿色。然而在木本植物中, 不少种类的春季幼叶(Stone,

1979; Juniper, 1994; Dominy et al, 2002)或者秋冬季的衰老叶(Wheldale, 1925; Sanger, 1971; Lee, 2002)

收稿日期: 2016-05-12; 接受日期: 2016-08-25

基金项目: 国家自然科学基金(31400326)

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: yzchen@whu.edu.cn

呈现红色,这一现象很早就引起了人们的关注。

1 红叶的普遍性

秋、冬季红叶的出现绝非仅存在于少数物种中,而是温带的一种普遍现象。根据Archetti (2009a)对全世界温带地区400个属2,368种木本植物进行统计,其中有至少290种植物(分属于70个属)的叶片在秋季呈现出红色,约占物种总数的12% (Archetti et al, 2009)。在个别地区例如美国的新英格兰,红叶植物的种类甚至占当地总种数的70% (Lee et al, 2003)。

除秋叶外,我们习见的红叶石楠(*Photinia × fraseri*)、桂花(*Osmanthus fragrans*)、樟树(*Cinnamomum bodinieri*)等绿叶植物的春季幼叶也呈现为红色。国外已发表的有关春季幼叶的工作目前多数集中在热带雨林(Coley, 1983; Coley & Aide, 1989; Coley & Barone, 1996; Coley & Kursar, 1996)。根据Dominy等(2002)的综述,春季红色幼叶物种的比例在不同地区变化较大,在7–62%之间。该文调查范围包括中美洲、亚洲、欧洲和非洲的一些森林群落,其中亚洲和非洲的红色幼叶物种相对较多(51–62%),而欧美则较少(7–36%)。

2 红叶的适应意义

植物学家们早就开始思考叶色变化的原因(Wheldale, 1925; Sanger, 1971; Stone, 1979; Gould et al, 1995; Lee, 2002)。前人的研究表明:一方面可能是由于叶绿素合成或者叶绿体发育的延迟(Whatley, 1992; Coley & Kursar, 1996; Hughes et al, 2008),使得叶片的绿色相对不明显;另一方面可能是叶片在特定时期产生了红色色素例如花青素(Sanger, 1971; Lee, 2002),因而显现出红色。

在传统的植物教科书中,叶片的红色被认为仅仅只是代谢的一种副产物,是其他色素在叶绿素含量降低时显现出来的颜色(Lee & Gould, 2002; Ougham et al, 2005)。但是研究表明,秋季红叶的出现不仅仅是由于叶绿素的降解,同时也伴随着红色素的合成。而合成新的色素需要消耗能量和资源,同时叶片变红也使得植物光合效率降低(Archetti 2000; Hamilton & Brown, 2001),植物需要付出昂贵的代价,那么植物为什么要合成新的色素呢?学者们提出了很多种假说来解释这一现象。Archetti (2009b)曾列举了10多种相关的假说,大致可分为以

下两类。

第一类假说认为,叶色变红是为了应对非生物环境胁迫。例如在早期研究中,有人指出低温环境下花青素可以将光能转化为热能以提高叶片的温度,促进叶片的代谢活动和蒸腾作用(Oberbauer & Starr, 2002; Becker et al, 2014);也有人提出积累花青素可以降低细胞内的水势,提高叶片对于干旱胁迫的耐受力(Chalker-Scott, 1999, 2002)。还有学者认为,红色的多少与无机营养的水平有关(Masram et al, 2015)。在此类假说中,光保护假说(Photoprotection Hypothesis)得到了较多的关注。Gould等(1995)提出,花青素通过分布在叶表皮细胞中形成屏障来阻挡强光,或者是通过中和光合作用中产生的氧自由基来降低光氧化(photooxidation)和光抑制(photoinhibition)对植物的伤害,有利于氮元素等可流动的营养物质在老叶脱落前被回收。一些后来发表的研究也支持这一假说。如Lee等(2003)调查了美国马萨诸塞州的89种木本植物,发现其衰老叶组织内的氮元素含量与衰老叶积累的花青素含量呈负相关,表明红叶物种相对于非红叶物种可以更好地回收老叶中的营养;Hoch等(2003)将3种木本植物的野生型与缺失花青素的变种进行对比,在同一物种内证实了花青素有利于氮元素的重吸收;Gould等(2002)发现含花青素的叶片虽然光和效率较绿叶低,但是受到光抑制的影响也比较小,而且在受到强光照射后也能更快恢复正常;Neill和Gould (2003)的工作证实,花青素可以有效减少叶绿体产生的超氧化物;Novak和Short (2011)研究发现,UV-B对海草幼叶的花青素积累具有重要的作用。

但也有研究对光保护假说提出了质疑。Manetas (2006)指出,花青素并不是光保护最理想的物质,它在叶片内的分布也并不适合光保护的功能,其他的无色类黄酮,甚至是合成花青素的前体,都完全可以替代它的作用;其抗氧化的功能也仅限于叶肉细胞中含有花青素才能实现。由于适应非生物环境的假说存在一定的矛盾之处,因此一些学者开始考虑红叶可能是动植物互作的结果。

第二类假说认为,红叶的产生是对群落内其他生物(主要是啃食者及其捕食者天敌)的适应,认为红叶出现的根本意义是为了降低无脊椎啃食者(主要是各类昆虫的幼虫)的伤害。不过每一种假说都有不同的侧重点。例如,由于大部分植食性昆虫对红

色不敏感,红色的叶片难以被啃食者发现,由此提出了“伪装者假说”(camouflage hypothesis) (Stone, 1979; Juniper, 1993)。也有学者认为,由于啃食者常常具有与绿叶相近的保护色,因此红叶与之形成的强烈反差使得它们更容易被捕食者或寄生生物发现,这就是“反伪装者假说”(Anticamouflage Hypothesis) (Lev-Yadun et al, 2004)。还有学者认为,由于花青素具有刺激性味道,叶片积累花青素可以防御啃食者,这就是“适口性差的假说”(Unpalatability Hypothesis) (Coley & Aide, 1989)。在此类假说中,由Archetti等提出的“共进化假说”得到的支持较多。他们发现,植物叶片出现红色意味着更高的化学防御,可以减少冬季植株上蚜虫产卵的数量(coevolution hypothesis) (Archetti, 2000; Hamilton & Brown, 2001)。蚜虫会在秋季选择合适的植物产卵越冬,次年春天新生的蚜虫直接在产卵植株上取食。根据Ramirez等(2008)对蚜虫在山毛榉科植物上产卵行为的研究发现,蚜虫秋季在绿叶植株上产卵显著多于同种红叶植株,而在次年春季,在不同颜色叶片上取食的子代蚜虫的密度差别并不明显。这表明蚜虫的偏好不是为了直接取食而是寻找更好的产卵地。Archetti (2009c)比较了野生和种植的苹果,发现在蚜虫较多的野生植株上红叶较为常见,而在受到人为保护的种植个体中,红叶只有在易感染由蚜虫传播的疾病的个体上较为常见。另一方面,具有红叶的个体果实较小,故蚜虫倾向于在非红叶植株上产卵以获得较高的适合度。上述研究结果表明,在叶色、抗病能力和果实大小之间可能存在权衡,支持了红叶是一种防御信号的假说。

不论是何种内在的机制,红叶可以有效防御啃食者这一解释获得了不少实验证据的支持(Aide & Londono, 1989; Döring et al, 2009; Holopainen et al, 2009; Archetti, 2009c)。然而这些证据也存在一定的不足。首先,研究大多集中于蚜虫这种高度特化且运动能力低的啃食者,其他种类是否适用该假说则不得而知;另外,有人提出蚜虫的眼并不具备红光受体(Döring & Chittka, 2007),因此它对红叶的识别可能不是通过颜色而是气味。这使得防御假说面临挑战。

3 红色幼叶的适应意义

根据Lev-Yadun等(2012)通过在芬兰、日本和以

色列3个地区的调查,发现具有绿色幼叶的物种,其老叶绝大多数也是绿色或黄色;而具有红色老叶的物种,其幼叶也或多或少会表现出一些红色;而当幼叶为红色时,则有一半左右物种的老叶还是黄绿色。这可能暗示幼叶和老叶所受到的选择压力可能不尽相同。这一规律在其他一些研究中也得到了证实(Lee & Collins, 2001; Chen & Huang, 2013)。与成熟叶相比,生长过程中的幼叶含有丰富的营养,同时机械组织又相对不发达,因此更容易受到啃食者的伤害(Numata et al, 2004; Karageorgou & Manetas, 2006)。那么普遍存在的红色幼叶现象与防御啃食之间是否存在联系呢?目前还没有公认的结论。已发表的工作大都关注热带雨林的幼叶(Coley, 1983; Coley & Aide, 1989; Dominy et al, 2002),其他地区则鲜有报道。

另一方面,因为很多物种的叶片具有各种机械结构或附属物,包括表皮毛、复表皮、角质层,还有胞内草酸钙晶体等,这些结构同样具有保护叶片的功能,可以有效抵御啃食(Ward et al, 1997; Ruiz et al, 2002; Lev-Yadun, 2006; Lev-Yadun & Halpern, 2008)。以往的研究或单独考虑红色对于叶片的意义,或专注于机械组织对叶片的保护,并未将两方面联系起来。Chen和Huang (2013)对武汉地区76种常见木本植物的叶色和形态特征进行了分析,发现幼叶在红色与机械保护水平之间存在权衡,具有红色幼叶的物种,在表皮毛、复表皮和加厚角质层3项特征上的水平较低,而绿色幼叶的物种则具备更多的机械保护结构。这项工作表明,幼叶的红色并非独立作用的性状,而是与其他特征共同参与防御功能。把红色和机械保护结合考虑,可以更准确地理解幼叶红色的适应意义。

为进一步研究红色幼叶的意义,笔者认为应该从下面几个方面入手:(1)明确有哪些因素会影响红叶的出现。前人的研究已经涉及到各种生物和非生物因子(Archetti et al, 2009),但是多数工作都集中在一个或少数几个物种,其研究内容也多为提出或验证某类假说(Ougham et al, 2005; Karageorgou & Manetas, 2006; Hughes et al, 2007; Karageorgou et al, 2008)。几种假说都得到了一些支持。近年来,有学者提出红叶的出现可能是多种选择压力作用的共同结果,多种假说可以同时成立(Lev-Yadun, 2009)。这种观点在一定程度上可以解决目前争论不

体的局面,但是也让问题变得更加复杂,以往对少数物种的研究结果可能不具备广泛的意义。因此,在较大尺度上选取更多的物种来进行相关因素的定量分析也许是一种可行的思路。即可以选取不同地区和不同群落,对植物特征和环境因子进行测量。例如,测定光照、土壤湿度等环境参数,同时调查啃食水平和啃食者种类,比较这些参数在不同的群落环境中的同种个体之间存在哪些差异,以及这些差异是否与红叶的表达水平有关,然后用相关性分析找到可能的相关因素,再利用多元回归分析同时建立线性回归和非线性回归的模型,以推测这些因素之间较为合理的关系。也可以比较不同群落中的同一物种,利用多因素方差分析找出在不同地区对叶色影响较大的因素;或者从年际变化入手,长时间跟踪监测气候指标(如有效积温、年降水量等)的变化,分析其是否会引起次年红叶水平变化;或者通过人工控制,一方面模拟不同的啃食程度研究其对叶色的影响,另一方面也可以通过改变叶色来研究其对植物受啃食程度的影响等等。

在探究红叶适应意义的同时,另一个重要的问题就是人类所观察到的红叶是否也能被啃食者所感知。虽然不少的学者都支持红叶可以抵御啃食,但是有一个基本的前提至今也未能得到直接的证据支持,那就是啃食者(主要是无脊椎动物)能否从视觉上区分红叶和绿叶呢?前文提到蚜虫无法感受红光信号,在后来的工作中(Döring et al, 2009)虽然推测可以通过对红色和黄色的敏感差异来识别红色,但缺少直接的证据。近年来,越来越多的学者开始关注昆虫和人类的色觉差异(Döring & Chittka, 2007; Pegram et al, 2013; Whitney et al, 2016)。借助于便携式光谱分析仪,我们可以针对啃食者建立类似人类三原色的色觉模型,量化分析啃食者对不同颜色的感知差异(Chittka & Kevan, 2005)。根据啃食者的色觉敏感区域,对群落中不同植物红色和绿色幼叶进行量化并比较其差异,可以提供直接的证据。

除了在大尺度上的分析,也可以从个体水平入手。有研究发现,在同种个体之间甚至同一个体的不同叶片,花青素的含量并非完全一致(Schaberg et al, 2003; Lev-Yadun, 2007; Cooney et al, 2012)。对此,可以利用图像和色彩分析软件对同种内个体或叶片的颜色进行定量,或者以某种植物为对象建立

种内叶色梯度,探讨其与被啃食程度是否相关。

除此之外,在已有的工作中虽然发现幼叶在红色和机械保护之间具有一定的权衡,但是这种权衡目前还表现在种间水平。那么这种权衡在种内是否也存在呢?可以通过选取一些个体间变化较大的物种,对红色和机械保护特征进行定量分析,更细致地探讨两者之间的关系。

此外,花青素作为广泛分布于植物各器官(茎、叶、花、果等)的一类色素,它的作用也是多重的:例如花冠和成熟果实中的花青素可以有效吸引传粉者和种子传播者(Hoballah et al, 2007, Glover, 2011);在叶片中的花青素除了上述功能之外,有学者发现囊距紫堇(*Corydalis benecincta*)可以生成花青素来模拟周围的岩石环境以减少啃食(Niu et al, 2014);还有学者发现植物茎可以用花青素作为棘刺的警戒色(Lev-Yadun, 2001; Ronel & Lev-Yadun, 2012)或模拟棘刺(Lev-Yadun & Gould, 2009)。综合花青素的多种功能也许有助于更准确地评价红色在幼叶保护过程中贡献的大小,同时也可以为春季植物保护、防止虫害提供理论依据。

参考文献

- Aide TM, Londono EC (1989) The effects of rapid leaf expansion on the growth and survivorship of a lepidopteran herbivore. *Oikos*, 55, 66–70.
- Archetti M (2000) The origin of autumn colours by coevolution. *Journal of Theoretical Biology*, 205, 625–630.
- Archetti M (2009a) Phylogenetic analysis reveals a scattered distribution of autumn colours. *Annals of Botany*, 103, 703–713.
- Archetti M (2009b) Classification of hypotheses on the evolution of autumn colours. *Oikos*, 118, 328–333.
- Archetti M (2009c) Evidence from the domestication of apple for the maintenance of autumn colours by coevolution. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 276, 2575–2580.
- Archetti M, Döring TF, Hagen SB, Hughes NM, Leather SR, Lee DW, Lev-Yadun S, Manetas Y, Ougham HJ, Schaberg PG, Thomas H (2009) Unravelling the evolution of autumn colours: an interdisciplinary approach. *Trends in Ecology & Evolution*, 24, 166–173.
- Becker C, Klaering HP, Kroh LW, Krumbein A (2014) Cool-cultivated red leaf lettuce accumulates cyanidin-3-O-(6-O-malonyl)-glucoside and caffeoylmalic acid. *Food Chemistry*, 146, 404–411.
- Chalker-Scott L (1999) Environmental significance of anthocyanins in plant stress response. *Photochemistry and Photobiology*, 70, 1–9.
- Chalker-Scott L (2002) Do anthocyanins function as osmo-

- regulators in leaf tissues? *Advances in Botanical Research*, 37, 104–129.
- Chen YZ, Huang SQ (2013) Red young leaves have less mechanical defence than green young leaves. *Oikos*, 122, 1035–1041.
- Chittka L, Kevan PG (2005) Flower colours as advertisement. In: *Practical Pollination Biology* (eds Dafni A, Kevan PG, Husband BC), pp. 157–196. Enviroquest Ltd., Cambridge, Ontario, Canada.
- Coley PD (1983) Herbivory and defensive characteristics of tree species in a lowland tropical forest. *Ecological Monographs*, 53, 209–234.
- Coley PD, Aide TM (1989) Red coloration of tropical young leaves: a possible antifungal defence? *Journal of Tropical Ecology*, 5, 293–300.
- Coley PD, Barone JA (1996) Herbivory and plant defenses in tropical forests. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 27, 305–335.
- Coley PD, Kursar TA (1996) Anti-herbivore defenses of young tropical leaves: physiological constraints and ecological trade-offs. In: *Tropical Forest Plant Ecophysiology* (eds Mulkey SS, Wright SJ), pp. 305–336. Chapman and Hall, New York.
- Cooney LJ, van Klink JW, Hughes NM, Perry NB, Schaefer HM, Menzies IJ, Gould KS (2012) Red leaf margins indicate increased polygodial content and function as visual signals to reduce herbivory in *Pseudowintera colorata*. *New Phytologist*, 194, 488–497.
- Dominy NJ, Lucas PW, Ramsden LW, Riba-Hernandez P, Stoner KE, Turner IM (2002) Why are young leaves red? *Oikos*, 98, 163–176.
- Döring TF, Chittka L (2007) Visual ecology of aphids—a critical review on the role of colours in host finding. *Arthropod–Plant Interactions*, 1, 3–16.
- Döring TF, Archetti M, Hardie J (2009) Autumn leaves seen through herbivore eyes. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 276, 121–127.
- Glover BJ (2011) Pollinator attraction: the importance of looking good and smelling nice. *Current Biology*, 21, 307–309.
- Gould KS, Kuhn DN, Lee DW, Oberbauer SF (1995) Why leaves are sometimes red. *Nature*, 378, 241–242.
- Gould KS, Neill SO, Vogelmann TC (2002) A unified explanation for anthocyanins in leaves? *Advances in Botanical Research*, 37, 167–192.
- Hamilton WD, Brown SP (2001) Autumn tree colours as a handicap signal. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 268, 1489–1493.
- Hoballah ME, Guebitz T, Stuurman J, Broger L, Barone M, Mandel T, Dell’Olive A, Arnold M, Kuhlemeier C (2007) Single gene-mediated shift in pollinator attraction in petunia. *Plant Cell*, 19, 779–790.
- Hoch WA, Singsaas EL, Mccown BH (2003) Resorption protection. Anthocyanins facilitate nutrient recovery in autumn by shielding leaves from potentially damaging light levels. *Plant Physiology*, 133, 1–10.
- Holopainen JK, Semiz G, Blande JD (2009) Life-history strategies affect aphid preference for yellowing leaves. *Biology Letters*, 5, 603–605.
- Hughes NM, Morley CB, Smith WK (2007) The coordination of anthocyanin decline and photosynthetic maturation in developing leaves of three deciduous tree species. *New Phytologist*, 175, 675–685.
- Hughes NM, Vogelmann TC, Smith WK (2008) Optical effects of abaxial anthocyanin on absorption of red wavelengths by understory species: revisiting the back-scatter hypothesis. *Journal of Experimental Botany*, 59, 3435–3442.
- Juniper B (1994) Flamboyant flushes: a reinterpretation of non-green flush coloured leaves. In: *International Dendrology Society Yearbook 1993*, pp. 49–57. London.
- Karageorgou P, Manetas Y (2006) The importance of being red when young: anthocyanins and the protection of young leaves of *Quercus coccifera* from insect herbivory and excess light. *Tree Physiology*, 26, 613–621.
- Karageorgou P, Buschmann C, Manetas Y (2008) Red leaf color as a warning signal against insect herbivory: honest or mimetic? *Flora*, 203, 648–652.
- Lee DW (2002) Anthocyanins in autumn leaf senescence. *Advances in Botanical Research*, 37, 147–165.
- Lee DW, Collins TM (2001) Phylogenetic and ontogenetic influences on the distribution of anthocyanins and betacyanins in leaves of tropical plants. *International Journal of Plant Sciences*, 162, 1141–1153.
- Lee DW, Gould KS (2002) Why leaves turn red. *American Journal of Science*, 90, 524–531.
- Lee DW, O’Keefe J, Holbrook NM, Feild TS (2003) Pigment dynamics and autumn leaf senescence in a New England deciduous forest, eastern USA. *Ecological Research*, 18, 677–694.
- Lev-Yadun S (2001) Aposematic (warning) coloration associated with thorns in higher plants. *Journal of Theoretical Biology*, 210, 385–388.
- Lev-Yadun S (2006) Defensive functions of white coloration in coastal and dune plants. *Israel Journal of Plant Sciences*, 54, 317–325.
- Lev-Yadun S (2009) Aposematic (warning) coloration in plants. In: *Plant–Environment Interactions* (ed. Baluska F), pp. 167–202. Springer, Berlin, Heidelberg.
- Lev-Yadun S, Dafni A, Flaishman MA, Inbar M, Izhaki I, Katzir G, Ne’eman G (2004) Plant coloration undermines herbivorous insect camouflage. *Bioessays*, 26, 1126–1130.
- Lev-Yadun S, Halpern M (2008) External and internal spines in plants insert pathogenic microorganisms into herbivore’s tissues for defense. In: *Microbial Ecology Research Trends* (ed. Dijk TV), pp. 155–168. Nova Biomedical Books, New York.
- Lev-Yadun S, Gould KS (2009) Role of anthocyanins in plant defence. In: *Anthocyanins: Biosynthesis, Functions, and Applications* (eds Winefield C, Davies K, Gould K), pp. 22–28. Springer Science+Business Media, New York.
- Lev-Yadun S, Yamazaki K, Holopainen JK, Sinkkonen A (2012) Spring versus autumn leaf colours: evidence for different selective agents and evolution in various species and

- floras. *Flora*, 207, 80–85.
- Manetas Y (2006) Why some leaves are anthocyanic and why most anthocyanic leaves are red? *Flora*, 201, 163–177.
- Masram RS, Patil AA, Kadamand SR, Shewale BY (2015) Effect of fertilizer levels on leaf reddening in Bt and non-Bt cotton. *An Asian Journal of Soil Science*, 10, 1–12.
- Neill SO, Gould KS (2003) Anthocyanins in leaves: light attenuators or antioxidants. *Functional Plant Biology*, 30, 865–873.
- Niu Y, Chen G, Peng DL, Song B, Yang Y, Li ZM, Sun H (2014) Grey leaves in an alpine plant: a cryptic colouration to avoid attack? *New Phytologist*, 203, 953–963.
- Novak AB, Short FT (2011) UV-B induces leaf reddening and supports photosynthesis in the seagrass *Thalassia testudinum*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 409, 136–142.
- Numata S, Kachi N, Okuda T, Manokaran N (2004) Delayed greening, leaf expansion and damage to sympatric *Shorea* species in a low land rain forest. *Journal of Plant Research*, 117, 19–25.
- Oberbauer SF, Starr G (2002) The role of anthocyanins for photosynthesis of Alaskan arctic evergreens during snowmelt. *Advances in Botanical Research*, 37, 129–145.
- Ougham HJ, Morris P, Thomas H (2005) The colors of autumn leaves as symptoms of cellular recycling and defenses against environmental stresses. *Current Topics in Developmental Biology*, 66, 135–160.
- Pegram KV, Lillo MJ, Rutowski RL (2013) Iridescent blue and orange components contribute to the recognition of a multi-component warning signal. *Behaviour*, 150, 321–336.
- Ramírez CC, Lavandero B, Archetti M (2008) Coevolution and the adaptive value of autumn tree colours: colour preference and growth rates of a southern beech aphid. *Journal of Evolutionary Biology*, 21, 49–56.
- Roneli M, Lev-Yadun S (2012) The spiny, thorny and prickly plants in the flora of Israel. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 168, 344–352.
- Ruiz N, Ward D, D Saltz (2002) Responses of *Pancratium sickenbergeri* to simulated bulb herbivory: combining defence and tolerance strategies. *Functional Ecology*, 90, 472–479.
- Sanger J (1971) Quantitative investigations of leaf pigments from their inception in buds through autumn coloration to decomposition in falling leaves. *Ecology*, 52, 1075–1089.
- Schaberg PG, Berg AKVD, Murakami PF, Shane JB, Donnelly JR (2003) Factors influencing red expression in autumn foliage of sugar maple tree. *Tree Physiology*, 23, 325–333.
- Stone BC (1979) Protective coloration of young leaves in certain Malaysian palms. *Biotropica*, 11, 126.
- Ward D, Spiegel M, Saltz D (1997) Gazelle herbivory and interpopulation differences in calcium oxalate content of leaves of a desert lily. *Journal of Chemical Ecology*, 23, 333–346.
- Whatley JM (1992) Plastid development in distinctively coloured juvenile leaves. *New Phytologist*, 120, 417–426.
- Wheldale M (1925) *The Anthocyanin Pigments of Plants*, 2nd edn. Cambridge University Press, Cambridge.
- Whitney HM, Reed A, Rands SA, Chittka L, Glover BJ (2016) Flower iridescence increases object detection in the insect visual system without compromising object identity. *Current Biology*, 26, 802–808.

(责编委: 黄双全 责任编辑: 时意专)

•综述•

石生真菌研究现状与展望

杨 顺^{1,2#} 孙 微^{1,2#} 刘杏忠¹ 向梅春^{1*}

1 (中国科学院微生物研究所真菌学国家重点实验室, 北京 100101)

2 (中国科学院大学, 北京 100049)

摘要: 石生真菌是一类生长在裸露岩石上形成紧凑暗色菌落的特殊生命, 在自然界未发现其有性生殖结构, 它们具有丰富的物种多样性。石生真菌是地球上最具耐受力的一种真核生命, 具有独特的适应性, 并进化出各种适应机制以占据严酷的生态位, 它们在细胞结构、代谢方式、抗逆机制等方面具有特殊性。尽管石生真菌很常见, 但由于其体积小、生长缓慢并且缺乏明显的形态特征而常常被人们忽视。本文在介绍石生真菌的多样性、研究方法和研究历史的基础上, 重点介绍石生真菌的逆境耐受性和抗逆机制以及石生真菌的应用研究。以期能引起科学工作者对这类特殊生境里的真菌研究的重视, 更好地理解这类真菌在地球上的重要作用。

关键词: 石生真菌; 多样性; 抗逆性; 文物保护; 天体生物学

Research status and prospects of rock-inhabiting fungi

Shun Yang^{1,2#}, Wei Sun^{1,2#}, Xingzhong Liu¹, Meichun Xiang^{1*}

1 State Key Laboratory of Mycology, Institute of Microbiology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101

2 University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049

Abstract: Rock-inhabiting fungi (RIF) are peculiar organisms with high diversity that apparently lack sexual reproductive structures and form compact, melanised colonies on bare rock surfaces. These fungi are one of the most stress-tolerant eukaryotic life forms on the earth and have evolved a variety of adaptive mechanisms to occupy harsh niches. They also have special characteristics related to their cell structure, metabolism, and stress tolerance mechanisms. Although RIF are very ubiquitous, they have often been overlooked due to their small size, slow growth and lack of diagnostic features. In this review, we describe the diversity, research approaches, history, adaptive mechanism and applied research of rock-inhabiting fungi, to focus attention on RIF and their importance.

Key words: rock-inhabiting fungi; diversity; stress resistance; heritage conservation; astrobiology

石生真菌(rock-inhabiting fungi, RIF)是指生活在岩石表面或伸入岩石内部的一类暗色真菌(Krumbein & Jens, 1981; Friedmann, 1982; Staley et al, 1982)。通常人们认为裸露的岩石表面是地衣、苔藓以及藻类的寄居场所, 然而石生真菌也是一类以石质材料为基质的特殊环境微生物(Urzi et al, 2000)。人们最早在沙漠中发现了石生真菌, 它们以微菌落的形式生长在岩石上。由于它们生长缓慢、部分菌丝与酵母相似, 以前也被称为微菌落真菌(microcolonial fungi)或黑色酵母菌(black yeast) (De

Hoog, 1993; Yoshida et al, 1996; Figueras et al, 1996)。石生真菌的表面常覆盖着微小致密的坚硬外壳, 单菌落直径一般不超过1 mm, 在自然界形成一个新菌落一般需要几个月的时间。石生真菌的生长方式大多为等径的分生生长, 产生黑色素化的厚壁细胞, 菌落呈黑色菜花状(Wollenzien et al, 1995; Selbmann et al, 2005, 2013), 菌丝多呈念珠状, 并产生芽殖型分生孢子(图1)。菌落周围常产生胞外聚合物, 这些物质不仅保护真菌细胞, 并且具有疏松岩石表面的作用, 使细胞更容易吸收环境中的营养

收稿日期: 2016-05-20; 接受日期: 2016-06-30

基金项目: 国家自然科学基金(31670014)和科技基础性工作专项(2012FY111600 和 2014FY120100)

共同第一作者 Co-first authors

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: xiangmc@im.ac.cn

(Sterflinger & Krumbein, 1995)。不同物种的石生真菌形态特点非常相似(Minter, 1987; De Hoog & McGinnis, 1987), 仅从外观上难以判断微菌落属于什么物种(Friedmann, 1982)。

形态学结合分子生物学证据表明, 大多数石生真菌属于子囊菌门的座囊菌纲和散囊菌纲(Reeb et al, 2004; Ruibal et al, 2009; Selbmann et al, 2014)。利用宽松时钟模式和化石二级校准的方法对石生真菌的起源进行的研究指出, 座囊菌纲和散囊菌纲的起源存在差异: 其中, 座囊菌纲的石生真菌起源于泥盆纪后期, 远早于起源于中三叠纪后期的散囊菌纲(Gueidan et al, 2011)。石生真菌具有很强的抗逆能力(Palmer et al, 1990; Sterflinger, 2006; Zakharova et al, 2013), 它们在恶劣的环境中长期进化, 形成了一系列对极端环境的适应性特征(Dadachova & Casadevall, 2008)。石生真菌以无性形态生长在岩石表面, 目前尚未发现产孢或有性繁殖, 这可能是恶劣的环境迫使它们放弃了有性形态, 无性繁殖方式使其更快地完成生命周期, 这样能减少它们生命活动所需的能量, 以适应贫瘠的营养环境(Gorbushina, 2007)。

基于石生真菌独特的生存环境和生物学特征, 本文将详细阐述石生真菌的多样性、逆境耐受性、抗逆机制及应用研究, 并对今后石生真菌的研究进行展望。

1 石生真菌的多样性

1.1 研究方法

培养性状是目前石生真菌多样性研究的基础。由于石生真菌处于特殊的生境, 需要采取特殊的分离方法。Warscheid (1990)采取破碎岩石的方法分离石生真菌; Gorbushina等(1993)利用牙签或大头针对历史文物上的石生真菌进行分离; 后来, 为了满足大规模的调查研究, Ruibal等(2005)采用稀释平板法对石生真菌进行分离。石生真菌具有普通真菌的共性, 能用PDA、MEA等培养基进行纯培养, 最适生长温度为15–25℃(Selbmann et al, 2008; Egidi et al, 2014)。

Staley等(1982)首次从中国、澳大利亚等地采集岩石样品, 通过电子显微镜观察, 初步描述了石生真菌在岩石表面生长的菌落结构, 并采用细胞亚显微结构观察发现石生真菌具有线粒体、细胞核膜等

结构。研究人员还通过设计实验发现它们具有呼吸作用但不能进行光合作用, 明确了石生真菌为异养真核生物。由于形态学观察难以鉴别, 使石生真菌多样性研究进展非常缓慢(Taylor-George et al, 1983; Minter, 1987; De Hoog & McGinnis, 1987)。随着分子生物学的发展, 单基因分析如18S rDNA(Berbee & Taylor, 1992)、5.8S rDNA与ITS2 (De Hoog et al, 1999)和核酸限制性片段长度多态性技术(DNA RFLP)得以高效应用于石生真菌多样性的研究, 如: mtDNA RFLP (De Cock, 1994)、rDNA RFLP (Uijthof & De Hoog, 1995)。近年来, 多基因(ITS、LSU、nucSSU、mtSSU、RPB1、TUB等)序列分析方法对石生真菌进行多样性研究更是得到业界的认可(Selbmann et al, 2005; Ruibal et al, 2009)。

1.2 研究历史

早在一个世纪以前, Muntz (1890)就提出岩石的腐蚀过程有微生物的参与, 并指出这种降解作用不仅发生在岩石表面而且还深入到岩石内部。Gromov (1957)发现俄罗斯北部的原始岩石上有藻类、细菌和真菌的存在。Staley等(1982)首次对石生真菌的菌落大小和生长环境进行了描述。后来, Friedmann和Weed (1987)在南极沙漠岩石内部发现了微生物化石的存在。由于石生真菌种水平上的形态特征差异不明显, 所以相当一段时期内对石生真菌的研究较少。近年来, 分子生物学技术的发展极大地推动了石生真菌多样性的研究。De Hoog和Gueho (1984)利用脱氧核糖核酸碱基成分对*Moniliella*、*Trichosporonoides*和*Hyalodendron*属真菌进行了分类研究。Braams (1992)从德国砂岩纪念碑表面分离鉴定出70多株石生真菌; Sterflinger和Prillinger (2001)利用18S rDNA和ITS1对奥地利维也纳城市建筑物和文物上的石生真菌进行了研究, 发现优势菌群主要为*Coniothyrium*、*Epicoccum*和*Phoma*属; Selbmann等(2005)从南极岩石样品中分离出26株耐冷石生真菌, 并利用2个基因(ITS和SSU)鉴定了1个新属、3个新种; Ruibal等(2005)从西班牙马略卡岛两个不同地点采集岩石样品, 分离出170株石生真菌, 其中只有3个菌株具有特定形态特征。其后, Ruibal等(2008)又从西班牙中部山区分离石生真菌266株, 采用微卫星引物PCR扩增, 鉴定出163个基因型。随后, Ruibal等(2009)分别用3个基因(nucLSU、nucSSU、mtSSU)和5个基因(nucLSU、

nucSSU、mtSSU、RPB1、RPB2)对座囊菌纲的石生真菌进行了系统研究,发现座囊菌纲的石生真菌主要分布在煤炱目、座囊菌目和多腔菌目;Egidi等(2014)的研究发现石生真菌在座囊菌亚纲具有更高的多样性,并建立了煤炱目的31个新种和13个新属;Hubka等(2014)利用4个基因(*nuc18S*、*nuc28S*、*ITS*和*B-tubulin*)描述了刺盾炱目Trichomeriaceae科的1个新属(*Bradymyces*)和2个新种;后来,Su等(2015)从我国的西藏、江西、云南等地采集样品,分离出石生真菌上千株,对其中的60多株进行研究,描述了座囊菌纲的2个新属(*Rupestriomyces*和*Spis-siomyces*)和5个新种。最近,Isola等(2016)从意大利的石质文物上发现了座囊菌纲的2个新属(*Saxophila*和*Lithophila*)和9个新种。研究结果表明,石生真菌是子囊菌中一个典型的生态类群而非一个系统学类群(Gueidan et al, 2008; Ruibal et al, 2008)。并且这一类群中存在着大量未发现和未明确分类地位的单元。这些石生真菌新属和新种的发现,极大地丰富了石生真菌的多样性,为更好地研究石生真菌的群落组成及适应性进化奠定了基础。

2 石生真菌的耐受性及其抗逆机制

石生真菌长期暴露在恶劣的环境中,它们如何适应逆境引起了科学工作者的重视。大量的研究表明石生真菌具有较强的耐高/低温(Friedmann & Weed, 1987)、干旱(Gorbushina et al, 2003, 2008)、渗透压(Sterflinger et al, 1998, 2012)和抗辐射的能力(Dadachova et al, 2007; Onofri et al, 2007, 2008)。在耐受极端温度方面,研究人员发现石生真菌具有较强的耐冷能力(Nienow & Friedmann, 1993)。而从南极沙漠分离的菌株*Cryomyces* spp.表现出典型的适应温度变化的能力,它不仅能在南极永冻的条件下长期生存,而且也能在温度高达90°C下胁迫1小时后正常生长(Onofri et al, 2007, 2008)。在抗温胁迫机制方面,Tesei等(2012)利用二维凝胶电泳对3株不同来源的石生真菌在不同温度下产生的蛋白进行了研究,结果表明供试菌株在高温和常温下产生的蛋白存在差异,但一些关键蛋白因子如热休克蛋白的表达并没有变化。

除了温度的胁迫,往往还有盐胁迫(Van Uden, 1984)。研究发现,从南极分离的菌株能在25%的

NaCl中正常生长(Onofri et al, 2008)。此外,石生真菌还具有强抗辐射能力,南极沙漠上空由于臭氧层的空洞,导致南极生境下的石生真菌受到强辐射胁迫。研究人员把从南极分离的石生真菌和酵母在相同条件进行UV-B辐射,结果表明,使酵母失活的辐射强度对石生真菌的生存没有影响(Onofri et al, 2007; Selbmann et al, 2011)。石生真菌不仅能耐受高辐射,甚至可以利用辐射合成ATP作为能量来源(Dadachova & Casadevall, 2008),辐射使一些关键基因上调,一种可诱导的微同源介导的重组途径可能是真核生物适应性进化的潜在机制。

石生真菌不仅菌落呈黑色,而且还产生不同类型的天然黑色素,主要包括DOPA型和DHN型(Kogej et al, 2003, 2004),黑色素对石生真菌抗逆具有重要作用(Gadd & de Rome, 1988; Gunde-Cimerman et al, 2000; Zhdanova et al, 2000; Dadachova et al, 2007)。研究表明,石生真菌细胞壁的黑化现象表明黑色素聚酮化合物的生物合成途径是可诱导的(Dadachova & Casadevall, 2008)。另外,研究人员通过人工气候箱模拟干旱环境,对供试菌株进行干旱胁迫,经过二维凝胶电泳分析蛋白的表达差异,结果显示干旱胁迫使一些关键因子下调,但该研究并没有揭示相应蛋白的变化情况(Hofmann et al, 2000; Zakharova et al, 2013, 2014a)。岩石表面营养物质贫乏,石生真菌主要通过放慢生长速度节省能量。

在抗氧化和渗透压方面,研究发现石生真菌产生的次生代谢产物类菌孢素能够吸收最大波长在310 nm左右的紫外线,这不仅可以保护真菌免受UV辐射的侵害,同时也是真菌抗氧化和渗透压的保护剂(Volkman et al, 2003)。通过对菌株*Cryomyces antarcticus*的基因组解析发现,实验菌株的聚酮合酶和漆酶表达量低,但未能挖掘到相关目标基因(Sterflinger et al, 2014)。研究石生真菌的抗逆特性不仅有利于抗逆基因的挖掘,而且对明确逆境相关生物学代谢途径具有重大意义。

3 石生真菌的应用

3.1 石生真菌对石质文物的影响

石质文物主要包括石雕、石窟、壁画等。石生真菌定殖在石质文物表面,对古建筑物和历史遗迹

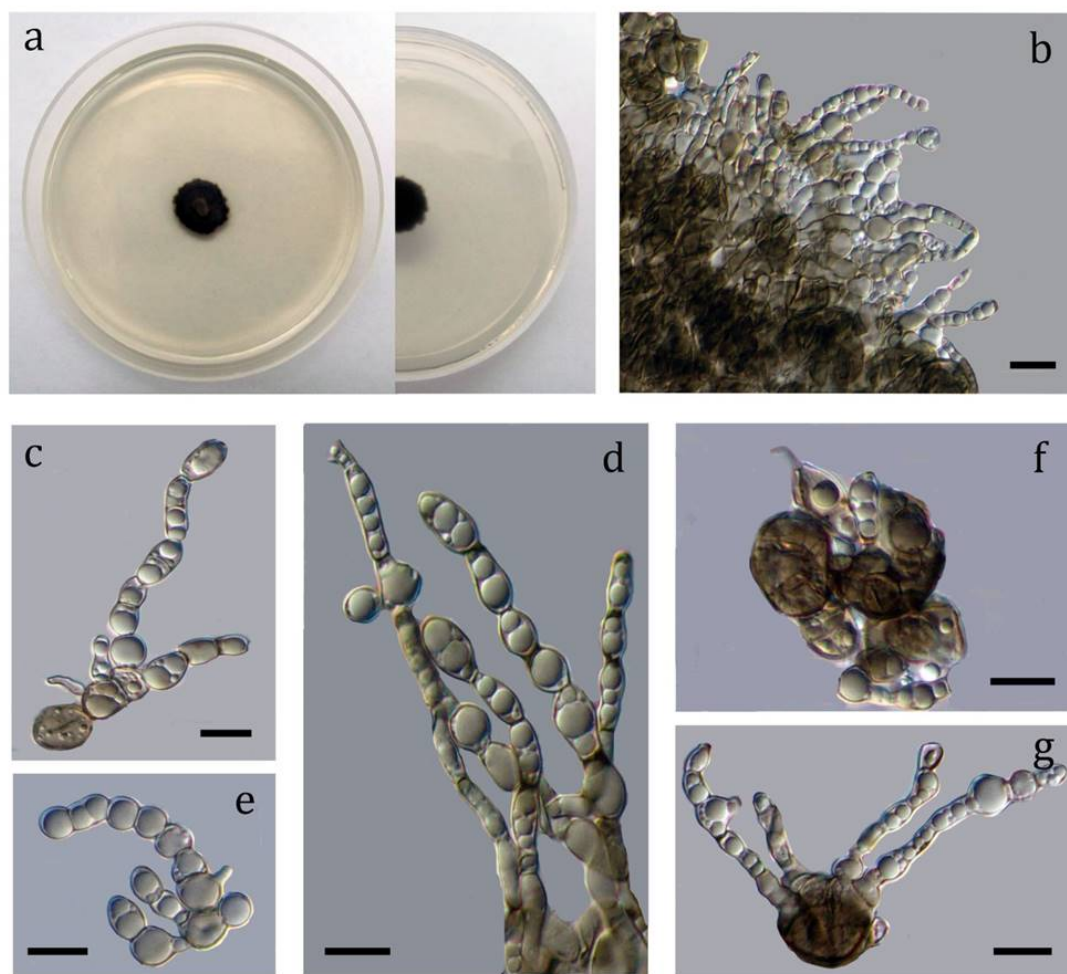


图1 一株散囊菌纲石生真菌纯培养图。(a) MEA培养基上培养6周的菌落结构; (b)链状、念珠状菌丝; (c, d, e)不同菌丝上的分生孢子; (f, g)单独的芽殖型孢子, 标尺 = 10 μm 。

Fig. 1 Pure culture of rock-inhabiting fungi (Chaetothyriales). (a) Colony after 6 weeks on MEA; (b) Catenated, moniliform hyphae; (c, d, e) holoblastic conidia in undifferentiated hyphae; (f, g) Solitary, enlarged, darkly pigmented multicellular body with enteroblastic proliferations and budding cells. Scale bars = 10 μm .

甚至宝石具有显著的破坏作用(Wollenzien et al, 1997; Tretiach et al, 2012; Onofri et al, 2014)。黑色的石生真菌菌落定殖在岩石上, 使岩石表面的颜色发生变化, 这一特点较早地引起了文物工作者的重视(Urzi et al, 1993)。Diakumaku等(1995)发现大理石和石灰岩材质纪念碑的黑化现象是由于真菌引起的, 并且是通过物理过程而不是化学作用(如产酸)来腐蚀的, 否定了人们长期认为石质文物的黑化是空气污染导致的说法。近年来, 古建筑上的石生真菌研究得到越来越多的关注(Ascaso et al, 2004; Cámara et al, 2011)。Gravesen等(1994)的研究表明真菌对建

筑材料有破坏作用; Dornieden等(1997)指出石生真菌造成岩石表面选择性吸收太阳的辐射, 导致岩石晶体局部的延伸, 进而破坏建筑物的完整结构; Daghino等(2009)发现石生真菌 *Verticillium leptobactrum* 可以风化纤维蛇纹石并可用于石棉的生物降解。Gadd (2007)报道石生真菌通过生物力学和生物化学风化岩石, 认为石生真菌和蓝细菌、地衣在全球生物地球化学循环中起着重要的作用。由于国外石质文物较为丰富, 主要包括意大利(Zucconi et al, 2012; Marvasi et al, 2012)、希腊(Sterflinger et al, 1997)、乌克兰(Bogomolova & Minter, 2003)、土耳

其(Sert et al, 2007a, b, c)等地的历史文物上的石生真菌得到了越来越多的研究(De Leo et al, 1999, 2003; Sterflinger et al, 1999)。石生真菌定殖在历史文物表面不仅对文物的美观具有影响,而且腐蚀文物(Marvasi et al, 2012)。研究石生真菌对石质文物的保护具有重要的理论及实践意义。

3.2 石生真菌与天体生物学

地球上的极端环境包括高温、低温、寡营养、极高/极低pH值、高盐、高辐射等,在这些环境中都能发现微生物,这给研究外太空是否存在生命提供了新线索(Miller, 2005)。微生物学家希望通过分子生物学和生理学方面的研究了解生命生存和适应环境的策略(Ma et al, 2004; Wang et al, 2007)。科学家早期在沙漠环境的岩石内部发现了大量微生物化石,提出如果生命起源于火星,则类似的微生物化石同样可能在火星上找到(Friedmann & Weed, 1987)。石生真菌是地球上耐胁迫能力最强的生物之一,这激发了人们对真菌生存极限以及太空生物学的研究兴趣(Gorbushina, 2003; Onofri et al, 2008, 2009)。欧洲航天局和意大利航天中心合作,首次对石生真菌进行外太空实验,研究人员于2008年2月7日通过宇宙飞船把采自南极的两株石生真菌 *Cryomyces antarcticus* 和 *C. minteri* 送入国际空间站,并使其暴露在太空条件下(Rabbow et al, 2009, 2012);经过565天的外太空处理,存活率为12.5%(Onofri et al, 2012)。Onofri等(2008, 2009)的研究结果表明,石生真菌能在模拟太空和火星的条件下生存,可以耐受90℃的高温。为了更进一步研究石生真菌耐受太空的能力,菌株 *C. antarcticus* 再次被欧洲航天局选作研究天体生物学的材料,于2014年7月被送入国际空间站进行了为期两年的实验(Selbmann et al, 2015)。石生真菌作为一种能够适应寡营养和恶劣自然环境条件的特殊生命类群,有望作为研究天体生物学的模式材料,这对于我们更好地理解生命本质和探索生命极限有非常重要的意义。

4 展望

据估计,全世界的真菌种类约为150万(Hawksworth, 1991),但至今正式描述的物种只有7%(Hawksworth, 2004),绝大多数真菌是未知的。其原因一方面在于没有合适的分离培养方法,缺少

对许多真菌类群适应的培养条件和培养基;另一方面在于对真菌生活环境特别是对极端环境缺乏了解,不能准确地评价不同地域中真菌群落的结构组成(Hawksworth & Rossman, 1997)。最近几年,意大利特殊环境保藏中心的生物学家开展了对南极真菌的系统调查,他们发现南极荒漠蕴含着大量的石生真菌(Selbmann et al, 2014; Egidio et al, 2014; Hubka et al, 2014),未来对特殊环境中石生真菌的调查是丰富其生物多样性的有效途径。

近年来,随着测序技术的发展,宏基因组测序克服了传统纯培养微生物技术的不足,为人们调查微生物的群落组成和多样性以及开发利用未培养微生物资源、发现新的基因提供了便利(Schloss & Handelsman, 2005),也给研究特殊环境中石生真菌的多样性、群落组成和功能提供了新方法。在过去的几年中,研究人员希望通过蛋白质组和基因组测序的方法找到石生真菌的抗逆机制,遗憾的是,目前结果并不清晰(Zakharova et al, 2014a, b; Sterflinger et al, 2014)。随着测序成本的降低,对石生真菌进行全基因组测序以及不同胁迫条件下的转录组研究对于揭示石生真菌的抗逆性机制具有重要意义。

尽管Staley等(1982)从我国戈壁环境采集石头样品对石生真菌进行了调查,但一直以来,我国对于石生真菌的研究极为缺乏。作者所在的实验室过去几年对国内的石生真菌资源进行了初步调查,发现我国的石生真菌分布十分广泛。我国不仅拥有丰富的地理生态类型(如新疆的戈壁、西南地区的喀斯特地貌以及有着“地球第三极”之称的青藏高原荒漠地区),而且有着不可计量的石质文物(如重庆的大足石刻千手观音、山西的云冈石窟以及不同地区的纪念碑和宝石),这些特殊的生境蕴藏着大量未被调查的石生真菌资源。开展系统的石生真菌研究不仅能极大地丰富物种多样性,而且对于阐明真菌的生存极限、起源、进化以及对逆境的适应性机制具有重要的意义。

参考文献

- Ascaso C, Cura GD, Ríos ADL (2004) Microbial biofilms on carbonate rocks from a quarry and monuments in Novelda (Alicante, Spain). In: Biodeterioration of Stone Surface (ed Clair LL, Seaward MRD), pp. 79–98. Kluwer Academic Publishers, Berlin.

- Berbee ML, Taylor JW (1992) Detecting morphological convergence in true fungi, using 18S rRNA gene sequencing data. *BioSystems*, 28, 117–125.
- Bogomolova EV, Minter DW (2003) A new microcolonial rock-inhabiting fungus from marble in Chersonesos (Crimea, Ukraine). *Mycotaxon*, 86, 195–204.
- Braams J (1992) Ecological study on the fungal microflora inhabiting historical sandstone monuments. PhD thesis, University of Oldenburg, Berlin.
- Cámara B, Ríos AD, Urizal M, Buergo MÁ, Varas MJ, Fort R, Ascaso C (2011) Characterizing the microbial colonization of a dolostone quarry: implications for stone biodeterioration and response to biocide treatments. *Microbial Ecology*, 62, 299–313.
- Dadachova E, Bryan RA, Huang X, Moadel T, Schweizer AD, Aisen P, Nosanchuk JD, Casadevall A (2007) Ionizing radiation changes the electronic properties of melanin and enhances the growth of melanized fungi. *PLoS ONE*, 5, 1–13.
- Dadachova E, Casadevall A (2008) Ionizing radiation: how fungi cope, adapt, and exploit with the help of melanin. *Current Opinion in Microbiology*, 11, 525–531.
- Daghino S, Turci F, Tomatis M, Girlanda M, Fubini B, Perotto S (2009) Weathering of chrysotile asbestos by the serpentine rock-inhabiting fungus *Verticillium leptobactrum*. *FEMS Microbiology Ecology*, 69, 132–141.
- De Cock AWAM (1994) Population biology of *Hortaea werneckii* based on restriction patterns of mitochondrial DNA. *Antonie van Leeuwenhoek*, 65, 21–28.
- De Hoog GS (1993) Evolution of black yeasts: possible adaptation to the human host. *Antonie van Leeuwenhoek*, 63, 105–109.
- De Hoog GS, Gueho E (1984) Deoxyribonucleic acid base composition and taxonomy of *Moniliella* and allied genera. *Antonie van Leeuwenhoek*, 50, 135–141.
- De Hoog GS, McGinnis MR (1987) Ascomycetous black yeasts. *Studies in Mycology*, 30, 187–199.
- De Hoog GS, Zalar P, Urzì C, De Leo F, Yurlova NA, Sterflinger K (1999) Relationship of dothideaceous black yeasts and meristematic fungi based on 5.8S and ITS2 rDNA sequence comparison. *Studies in Mycology*, 43, 31–37.
- De Leo F, Urzì C, De Hoog GS (1999) Two *Coniosporium* species from rock surfaces. *Studies in Mycology*, 43, 70–79.
- De Leo F, Urzì C, De Hoog GS (2003) A new meristematic fungus, *Pseudotaeniolina globosa*. *Antonie van Leeuwenhoek*, 83, 351–360.
- Diakumaku E, Gorbushina AA, Krumbein WE, Panina L, Soukharjeski S (1995) Black fungi in marble and limestones—an aesthetical, chemical and physical problem for the conservation of monuments. *The Science of the Total Environment*, 167, 295–304.
- Dornieden T, Gorbushina AA, Krumbein WE (1997) Änderungen der physikalischen eigenschaften von marmor durch pilzbewuchs. *International Journal for Restoration of Buildings and Monuments*, 3, 441–456.
- Egidi E, De Hoog GS, Isola D, Onofri S, Quaadvlieg W, de Vries M, Verkley GJM, Stielow JB, Zucconi L, Selbmann L (2014) Phylogeny and taxonomy of meristematic rock-inhabiting black fungi in the Dothideomycetes based on multi-locus phylogenies. *Fungal Diversity*, 65, 127–165.
- Figuera MJ, De Hoog GS, Takeo K, Guarro J (1996) Stationary phase development of *Trimmatostroma abietis*. *Antonie van Leeuwenhoek*, 69, 217–222.
- Friedmann EI (1982) Endolithic microorganisms in the Antarctic cold desert. *Science*, 215, 1045–1053.
- Friedmann EI, Weed R (1987) Microbial trace-fossil formation, biogenous, and abiotic weathering in the Antarctic cold desert. *Science*, 236, 703–705.
- Gadd GL, de Rome L (1988) Biosorption of copper by fungal melanin. *Applied Microbiology & Biotechnology*, 29, 610–617.
- Gadd GM (2007) Geomycology: biogeochemical transformations of rocks, minerals, metals and radionuclides by fungi, bioweathering and bioremediation. *Mycological Research*, 111, 3–49.
- Gorbushina AA (2003) Microcolonial fungi: survival potential of terrestrial vegetative structures. *Astrobiology*, 3, 543–554.
- Gorbushina AA (2007) Life on the rocks. *Environmental Microbiology*, 9, 1613–1631.
- Gorbushina AA, Kotlova ER, Sherstneva OA (2008) Cellular responses of microcolonial rock fungi to long-term desiccation and subsequent rehydration. *Studies in Mycology*, 61, 91–97.
- Gorbushina AA, Krumbein WK, Hamman CH, Panina L, Soukharjevski S, Wollenzien U (1993) Role of black fungi in color change and biodeterioration of antique marbles. *Geomicrobiology Journal*, 11, 205–221.
- Gorbushina AA, Whitehead K, Dornieden T, Niesse A, Schulte A, Hedges JI (2003) Black fungal colonies as units of survival: hyphal mycosporines synthesized by rock-dwelling micro-colonial fungi. *Canadian Journal of Botany*, 81, 131–138.
- Gravesen S, Frisvad JC, Samson RA (1994) Micro-Fungi. *Damaging Effects on Building Materials*. Munksgaard, Copenhagen.
- Gromov BV (1957) The microflora of rocky and primitive soils in certain northern regions of USSR. *Microbiology*, 26, 52–59.
- Gueidan C, Ruibal C, De Hoog GS, Gorbushina AA, Untereiner WA, Lutzoni F (2008) A rock-inhabiting ancestor for mutualistic and pathogen-rich fungal lineages. *Studies in Mycology*, 61, 111–119.
- Gueidan C, Ruibal C, De Hoog GS, Schneider H (2011) Rock-inhabiting fungi originated during periods of dry climate in the late Devonian and middle Triassic. *Fungal Biology*, 115, 987–996.
- Gunde-Cimerman N, Zalar P, De Hoog GS, Plemenitaš A

- (2000) Hypersaline waters in salterns: natural ecological niches for halophilic black yeasts. *Fems Microbiology Ecology*, 32, 235–240.
- Hawksworth DL (1991) The fungal dimension of biodiversity: magnitude, significance and conservation. *Mycological Research*, 95, 641–655.
- Hawksworth DL (2004) Fungal diversity and its implications for genetic resource collections. *Studies in Mycology*, 50, 9–17.
- Hawksworth DL, Rossman AY (1997) Where are all the undescribed fungi? *Phytopathology*, 87, 888–891.
- Hofmann GE, Buckley BA, Airaksinen S, Keen JE, Somero GN (2000) Heat-shock protein expression is absent in the Antarctic fish *Trematomus bernacchii* (Family Nototheniidae). *Journal of Experimental Biology*, 203, 2331–2339.
- Hubka V, Reblova M, Rehulka J, Selbmann L, Isola D, De Hoog SG, Kolarik M (2014) *Bradomyces* gen. nov. (Chaetothyriales, Trichomeriaceae), a new ascomycete genus accommodating poorly differentiated melanized fungi. *Antonie van Leeuwenhoek*, 106, 979–992.
- Isola D, Zucconi L, Onofri S, Caneva G, De Hoog GS, Selbmann L (2016) Extremotolerant rock inhabiting black fungi from Italian monumental sites. *Fungal Diversity*, 76, 75–96.
- Kogej T, Wheeler MH, Lanisnik-Rižner T, Gunde-Cimerman N (2003) Inhibition of DHN-melanin biosynthesis by tricyclazole in *Hortaea werneckii*. In: *Non-conventional Yeasts in Genetics* (ed Wolf K, Breunig G, Barth G), pp. 143–148. Springer, New York.
- Kogej T, Wheeler MH, Rižner TL, Gunde-Cimerman N (2004) Evidence for 1,8-dihydroxy-naphthalene melanin in three halophilic black yeasts grown under saline and non-saline conditions. *FEMS Microbiology Letters*, 232, 203–209.
- Krumbein WE, Jens K (1981) Biogenic rock varnishes of the Negev desert (Israel), an ecological study of iron and manganese transformation by cyanobacteria and fungi. *Oecologia*, 50, 25–38.
- Ma Y, Zhang W, Xue Y (2004) Bacterial diversity of the Inner Mongolian Baer Soda Lake as revealed by 16S rRNA gene sequence analyses. *Extremophiles*, 8, 45–51.
- Marvasi M, Donnarumma F, Frandi A, Mastromei G, Sterflinger K, Tiano P, Perito B (2012) Black microcolonial fungi as deteriogens of two famous marble statues in Florence, Italy. *International Biodeterioration & Biodegradation Int Biodeterior Biodegrad*, 68, 36–44.
- Miller, RW (2005) View point: millennial fever, extreme-philosophy, NASA, astroenvironmentalism, and planetary protection. *Electronic Green Journal*, 1(22). <http://escholarship.org/uc/item/2k07d6f1>.
- Minter DW (1987) The significance of conidiogenesis in pleomorphism. In: *The Diversity and Its Taxonomic Implications* (ed. Sugiyama J), pp. 8–11. Elsevier, Tokyo.
- Muntz A (1890) Sur la décomposition des roches et la formation de la terre arable. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences*, 110, 1370–1372.
- Nienow JA, Friedmann EI (1993) Terrestrial lithophytic (rock) communities. In: *Antarctic Microbiology* (ed. Friedmann EI), pp. 343–412. Wiley Liss, New York.
- Onofri S, Barreca D, Selbmann L, Isola D, Rabbow E, Horneck G, de Vera JP, Hatton J, Zucconi L (2008) Resistance of Antarctic black fungi and cryptoendolithic communities to simulated space and Mars conditions. *Studies in Mycology*, 61, 99–109.
- Onofri S, de la Torre R, de Vera JP, Ott S, Zucconi L, Selbmann L, Scalzi G, Venkateswaran K, Rabbow E, Horneck G (2012) Survival of rock-colonizing organisms after 1.5 years in outer space. *Astrobiology*, 12, 508–516.
- Onofri S, Selbmann L, Barreca D, Isola D, Zucconi L (2009) Do fungi survive under actual space conditions? Searching for evidence in favour of lithopanspermia. *Plant BioSystems*, 143, S85–S87.
- Onofri S, Selbmann L, De Hoog GS, Grube M, Barreca D, Ruisi S, Zucconi L (2007) Evolution and adaptation of fungi at the boundaries of life. *Advances in Space Research*, 40, 1657–1664.
- Onofri S, Zucconi L, Isola D, Selbmann L (2014) Rock-inhabiting fungi and their role in deterioration of stone monuments in the Mediterranean area. *Plant BioSystems*, 148, 384–391.
- Palmer FE, Staley JT, Ryan B (1990) Ecophysiology of microcolonial fungi and lichens on rocks in Northeastern Oregon. *New Phytologist*, 116, 613–620.
- Rabbow E, Horneck G, Rettberg P, Schott JU, Panitz C, L'Afflito A, Heise-Rotenburg R, Willnecker R, Baglioni P, Hatton J, Dettmann J, Demets R, Reitz G (2009) EXPOSE, an astrobiological exposure facility on the International Space Station—from proposal to flight. *Origins of Life*, 39, 581–598.
- Rabbow E, Rettberg P, Barczyk S, Bohmeier M, Parpart A, Panitz C, Horneck G, von Heise-rotenburg R, Hoppenbrouwers T, Willnecker R, Baglioni P, Demets R, Dettmann J, Reitz G (2012) EXPOSE-E: an ESA astrobiology mission 1.5 years in space. *Astrobiology*, 12, 374–386.
- Reeb V, Roux C, Lutzoni F (2004) Contribution of RPB2 to multilocus phylogenetic studies of the euascomycetes (Pezizomycotina, Fungi) with special emphasis on the lichen-forming Acarosporaceae and evolution of polyspory. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 32, 1036–1060.
- Ruibal C, Gueidan C, Selbmann L, Gorbushina AA, Crous PW, Groenewald JZ, Muggia L, Grube M, Isola D, Schoch CL, Staley JT, Lutzoni F, De Hoog GS (2009) Phylogeny of rock inhabiting fungi related to Dothideomycetes. *Studies in Mycology*, 64, 123–133.
- Ruibal C, Platas G, Bills GF (2005) Isolation and characterization of melanized fungi from limestone formations in Mallorca. *Mycological Progress*, 4, 23–38.
- Ruibal C, Platas G, Bills GF (2008) High diversity and morphological convergence among melanised fungi from rock

- formations in the Central Mountain System of Spain. *Perseonia*, 21, 93–110.
- Schloss PD, Handelsman J (2005) Metagenomics for studying unculturable microorganisms: cutting the Gordian knot. *Genome Biology*, 6, 229–235.
- Selbmann L, De Hoog GS, Mazzaglia A, Friedmann EI, Onofri S (2005) Fungi at the edge of life: cryptoendolithic black fungi from Antarctic desert. *Studies in Mycology*, 51, 1–32.
- Selbmann L, De Hoog GS, Zucconi L, Isola D, Ruisi S, Gerrits AHG, Ruibal C, De Leo F, Urzì C, Onofri S (2008) Drought meets acid: three new genera in a dothidealean clade of extremotolerant fungi. *Studies in Mycology*, 61, 1–20.
- Selbmann L, Egidio E, Isola D, Onofri S, Zucconi Z, De Hoog GS, Chinaglia S, Testa L, Tosi S, Balestrazzi A, Lantieri A, Compagno R, Tigini V, Varese G (2013) Biodiversity, evolution and adaptation of fungi in extreme environments. *Plant BioSystems*, 147, 237–246.
- Selbmann L, Isola D, Zucconi L, Onofri S (2011) Resistance to UV-B induced DNA damage in extreme-tolerant cryptoendolithic Antarctic fungi: detection by PCR assays. *Fungal Biology*, 115, 937–944.
- Selbmann L, Zucconi L, Isola D, Onofri S (2015) Rock black fungi: excellence in the extremes, from the Antarctic to space. *Current Genetics*, 61, 335–345.
- Selbmann L, Zucconi L, Onofri S, Cecchini C, Isola D, Turchetti B, Buzzini P (2014) Taxonomic and phenotypic characterization of yeasts isolated from worldwide cold rock-associated habitats. *Fungal Biology*, 118, 61–71.
- Sert HB, Sümbül H, Sterflinger K (2007a) Microcolonial fungi from antique marbles in Perge, Side, Termessos (Antalya, Turkey). *Antonie van Leeuwenhoek*, 91, 217–227.
- Sert HB, Sümbül H, Sterflinger K (2007b) *Sarcinomyces sideticae*, a new black yeast from historical marble monuments in Side (Antalya, Turkey). *Botanical Journal of the Linnean Society*, 154, 373–380.
- Sert HB, Sümbül H, Sterflinger K (2007c) A new species of *Capnobotryella* from monument surfaces. *Mycological Research*, 111, 1235–1241.
- Staley JT, Palmer F, Adams JB (1982) Microcolonial fungi: common inhabitants on desert rocks? *Science*, 215, 1093–1095.
- Sterflinger K (1998) Temperature and NaCl-tolerance of rock inhabiting meristematic fungi. *Antonie van Leeuwenhoek*, 74, 271–281.
- Sterflinger K (2006) Black yeasts and meristematic fungi: ecology, diversity and identification. In: *Biodiversity and Ecophysiology of Yeasts* (eds Rosa C, Gabor P), pp. 505–518. Springer, New York.
- Sterflinger K, de Baere R, De Hoog GS, de Watcher R, Krumbein WE, Haase G (1997) *Coniosporium perforans* and *C. apollinis*, two new rock-inhabiting fungi isolated from marble in the Sanctuary of Delos (Cyclades, Greece). *Antonie van Leeuwenhoek*, 72, 349–363.
- Sterflinger K, De Hoog GS, Haase G (1999) Phylogeny and ecology of meristematic ascomycetes. *Studies in Mycology*, 43, 5–22.
- Sterflinger K, Krumbein WE (1995) Multiple stress factors affecting growth of rock inhabiting black fungi. *Botanica Acta*, 108, 467–538.
- Sterflinger K, Lopandic K, Pandey RV, Blasi B, Kriegner A (2014) Nothing special in the specialist? Draft genome sequence of *Cryomyces antarcticus*, the most extremophilic fungus from Antarctica. *PLoS ONE* 9, e109908.
- Su L, Guo LY, Hao Y, Xiang MC, Cai L, Liu XZ (2015) *Rupestriomyces* and *Spissiomycetes*, two new genera of rock-inhabiting fungi from China. *Mycologia*, 107, 831–844.
- Sterflinger K, Prillinger H (2001) Molecular taxonomy and biodiversity of rock fungal communities in an urban environment. *Antonie van Leeuwenhoek*, 80, 275–286.
- Sterflinger K, Tesei D, Zakharova K (2012) Fungi in hot and cold deserts with particular reference to microcolonial fungi. *Fungal Ecology*, 5, 453–462.
- Taylor-George S, Palmer F, Staley T, Borns D, Curtiss B, Adams J (1983) Fungi and bacteria involved in desert varnish formation. *Microbial Ecology*, 9, 227–245.
- Tesei D, Marzban G, Zakharova K, Isola D, Selbmann L, Sterflinger K (2012) Alteration of protein patterns in black rock inhabiting fungi as a response to different temperatures. *Fungal Biology*, 116, 932–940.
- Tretiaich M, Bertuzzi S, Candotto F (2012) Heat shock treatments: a new safe approach against lichen growth on outdoor stone surfaces. *Environmental Science & Technology*, 46, 6851–6859.
- Uijthof JMJ, De Hoog GS (1995) PCR-Ribotyping of isolates of currently accepted *Exophiala* and *Phaeococcomycetes* species. *Antonie van Leeuwenhoek*, 68, 35–42.
- Urzì C, Krumbein WE, Criseo G, Gorbushina AA, Wollenzien U (1993) Are color changes of rocks caused by climate, pollution, biological growth or by interactions of the three? In: *Conservation of Stone and Other Materials* (ed. Thiel MJ), pp. 279–286. Spon EFN, London.
- Urzì C, Leo FD, De Hoog GS, Sterflinger K (2000) Recent advances in the molecular biology and ecophysiology of meristematic stone-inhabiting fungi. In: *Of Microbes and Art* (eds Ciferri O, Tiano P, Mastromei G), pp. 3–19. Springer, New York.
- Van Uden N (1984) Temperature profiles of yeasts. *Advances in Microbial Physiology*, 25, 195–251.
- Volkman M, Whitehead K, Rütters H, Rullkötter J, Gorbushina AA (2003) Mycosporine-glutamicol-glucoside: a native UV-absorbing secondary metabolite of rock inhabiting microcolonial fungi (MCF). *Rapid Communications in Mass Spectrometry*, 17, 897–902.
- Wang J, Zhao C, Meng B (2007) The proteomic alterations of *Thermoanaerobacter tengcongensis* cultured at different temperatures. *Proteomics*, 7, 1409–1419.
- Warscheid T (1990) Untersuchungen zur Biodeterioration von

- Sandstein unter besonderer Berücksichtigung der chemorganotrophen Bakterien. PhD thesis, Universität Oldenburg, Germany.
- Wollenzien U, De Hoog GS, Krumbein WE, Uijthof JM (1997) *Sarcinomyces petricola*, a new microcolonial fungus from marble in the Mediterranean basin. *Antonie van Leeuwenhoek*, 71, 281–288.
- Wollenzien U, De Hoog GS, Krumbein WE, Urzì C (1995) On the isolation of microcolonial fungi occurring on and in marble and other calcareous rocks. *Science of the Total Environment*, 167, 287–294.
- Yoshida S, Takeo K, De Hoog GS, Nishimura K, Miyaji M (1996) A new type of growth exhibited by *Trimmatostroma abietis*. *Antonie van Leeuwenhoek*, 69, 211–215.
- Zakharova K, Marzban G, de Vera JP, Lorek A, Sterflinger K (2014b) Protein patterns of black fungi under simulated Mars-like conditions. *Scientific Reports*, 4, 5114.
- Zakharova K, Sterflinger K, Razzazi-Fazeli E, Noebauer K, Marzban G (2014a) Global proteomics of the extremophile black fungus *Cryomyces antarcticus* using 2D-Electrophoresis. *Natural Science*, 6, 978–995.
- Zakharova K, Tesei D, Marzban G, Dijksterhuis J, Wyatt T, Sterflinger K (2013) Microcolonial fungi on rocks: a life in constant drought? *Mycopathologia*, 175, 537–547.
- Zhdanova NN, Zakharchenko VA, Vember VV, Nakonechnaya LT (2000) Fungi from Chernobyl: mycobiota of the inner regions of the containment structures of the damaged nuclear reactor. *Mycological Research*, 104, 1421–1426.
- Zucconi L, Gagliardi M, Isola D, Onofri S, Andaloro MC, Pelosi C, Pogliani P, Selbmann L (2012) Biodeteriorogenous agents dwelling the wall paintings of the Holy Saviour's Cave (Vallerano, Italy). *International Biodeterioration & Biodegradation*, 70, 40–46.

(责任编辑: 杨祝良 责任编辑: 时意专)

•生物编目•

利用红外相机调查西藏洛隆县鸟类和兽类的物种多样性

郭克疾¹ 陆鹏飞¹ 石胜超³ 唐梓钧¹ 张 同¹ 熊嘉武¹ 李炳章² 邓学建^{3*}

1 (国家林业局中南林业调查规划设计院, 长沙 410014)

2 (西藏自治区林业调查规划研究院, 拉萨 850000)

3 (湖南师范大学生命科学学院, 长沙 410081)

Camera trapping survey of mammals and birds in Luolong, Tibet

Keji Guo¹, Pengfei Lu¹, Shengchao Shi³, Zijun Tang¹, Tong Zhang¹, Jiawu Xiong¹, Bingzhang Li², Xuejian Deng^{3*}

1 Central South Forest Inventory and Planning Institute of State Forestry Administration, Changsha 410014

2 Institute of Forest Inventory, Planning and Research of Tibet Autonomous Region, Lhasa 850000

3 College of Life Sciences, Hunan Normal University, Changsha 410081

红外相机技术作为一种非损伤性的物种调查和记录技术, 于20世纪90年代起开始广泛应用于野生动物研究(Karanth, 1995; O'Connell et al, 2011; Niedballa et al, 2015)。相对于传统的粪堆法(马建章等, 1989)、样线法(Stephens et al, 2006)、样带法(Harris et al, 1992)、大样方调查法(张常智和张明海, 2011)等监测方法, 红外相机技术具有非损伤性、可日夜连续监测的优点, 已成为调查物种多样性、估算动物种群密度、研究栖息地选择以及记录动物行为模式的常用手段(肖治术等, 2014; 张履冰等, 2014)。红外相机技术不仅可以结合个体识别技术和“捕获-重捕获”模型、最大熵模型和占据模型等应用于大型猫科动物的种群数量、密度、分布和栖息地研究(O'Connell et al, 2011; Gopalaswamy et al, 2012; Athreya et al, 2013; Goldberg et al, 2015), 而且结合近年来发展的随机相遇模型, 还能较好地应用于一些不易进行个体识别的物种(例如有蹄类、啮齿类)的种群数量和分布研究(Rowcliffe et al, 2008; 章书声等, 2012)。近年来, 红外相机技术在我国得到了较好的应用和发展(Pei, 1995; 马世来和里查德·何里来, 1996; Li et al, 2010), 该技术已成功应用到野

生动物生态学研究(章书声等, 2012; 肖文宏等, 2014; Jiang et al, 2015; Qi et al, 2015)、动物行为学研究(赵玉泽等, 2013; 李峰和蒋志刚, 2014)、稀有物种的探测与记录(Feng et al, 2001; Sanderson & Trolle, 2005; 马鸣等, 2006; 肖文宏, 2014)、动物本底资源调查(宋大昭等, 2014; 肖文宏等, 2014)、生物多样性监测(刘芳等, 2012; 张明霞等, 2014)及保护地管理与保护评价(Li et al, 2012)等领域。

2014年5–10月我们在开展西藏自治区第二次陆生野生动物资源调查的工作中, 通过架设红外相机对西藏洛隆县的鸟类和兽类进行了调查研究, 以期能补充完善当地生物资源的基础信息, 为进一步开展动物区系、珍稀濒危物种种群生态学等方面的深入系统研究奠定基础, 并为该地区制定保护计划提供可靠的依据。

1 研究地概况

研究地位于西藏自治区昌都市洛隆县玉西乡境内, 地处怒江上游, 横断山脉北段边缘, 西部毗邻念青唐古拉山脉东南端, 地理坐标为30°10'–31°50' N, 95°10'–95°50' E (图1)。该区域在动物地理

收稿日期: 2016-05-11; 接受日期: 2016-08-28

基金项目: 西藏自治区第二次陆生野生动物资源调查项目和国家林业局专项资金项目

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: dxj8871922@163.com



图1 洛隆县研究区域相机位点分布图

Fig.1 The camera sites of the study area in Luolong County

区划上被列为东洋界西南区西南山地亚区, 且为古北界(青藏区)和东洋界(西南区)的交界区域, 是南北动物交流的通道, 动物物种丰富, 且分布呈明显的垂直变化(张荣祖, 2011)。调查区域属藏东南高原温带半干旱季风气候, 年平均气温 5.5°C , 极端最高气温 30.6°C , 极端最低气温 -22.1°C 。年平均降水量 423.7 mm , 降雨主要集中在5–9月。调查区域海拔为 $4,130\text{--}4,490\text{ m}$, 植被类型有针叶林、灌丛和草甸。针叶林主要是云杉(*Picea likiangensis*)、冷杉(*Abies georgei*)林, 灌丛主要由锦鸡儿(*Caragana* spp.)、小檗(*Berberis* spp.)、杜鹃(*Rhododendron* spp.)、绣线菊(*Spiraea* spp.)等物种组成, 草甸以藁草(*Carex* spp.)草甸、嵩草(*Koeleria* spp.)草甸为主。该调查区域从未开展过专项生物多样性调查。

2 方法

2.1 红外相机布设和数据采集

在西藏自治区第二次陆生野生动物资源调查中, 以调查地理单元为单位, 按 $\geq 10\%$ 的抽样强度, 设立 $10\text{ km} \times 10\text{ km}$ 规格的样区, 并在样区内按照一定走向均匀布设8–12条2–5 km长的调查样线。相机位点沿着调查样线布置, 主要选择人为活动相对较少的兽道两侧, 共选择了7个位点, 位点间至少相隔 300 m 。每个位点布设相邻的相机2台, 相机间隔 $10\text{--}100\text{ m}$ 。相机(夜鹰SG007、DTC560K)用铁丝或尼龙绳捆绑在合适的树干上, 固定高度为 0.5 m 左右。设置拍摄模式(照片或视频)、连拍(3张)、时间

间隔(1 min)、灵敏度(低)等参数。记录每个相机位点的GPS信息(经度、纬度以及海拔)。2014年5月28日至6月8日布设, 2014年10月13日前全部收回。

2.2 数据处理与统计分析

首先将照片和视频进行初步整理, 删除没有任何动物或人为活动的空拍照片和视频。然后鉴定有效照片和视频中出现的野生动物物种信息(约翰·马敬能和卡伦·菲利普斯, 2003; 盛和林, 2005)。分类系统主要参考《中国鸟类分类与分布名录》(郑光美, 2011)以及《中国哺乳动物多样性及地理分布》(蒋志刚等, 2015)。最后判断独立事件并删除重复照片和视频。

独立事件判断标准为: (1)相同或不同物种的不同个体或人、牲畜的连续照片和视频; (2)相同物种或人、牲畜的连续照片和视频之间时间间隔大于 30 min ; (3)相同物种或人、牲畜的不连续照片和视频(O'Brien et al, 2003)。符合以上任意一条标准即被定义为一次独立事件。利用ACDsee 9.0软件对独立事件照片进行标记和整理, 并用Excel 2013对每个照片和视频拍摄的日期、时间、物种组成及相机位点等信息进行汇总。

利用Photoshop CS6和ACDsee 9.0软件对拍摄到的金钱豹(*Panthera pardus*)照片进行个体识别, 主要识别依据为头部、体两侧、尾部、腿部等部位的特征花纹。

采用拍摄率(photo-graphic rate, PR)作为动物的相对多度指标, 计算公式为(刘芳等, 2012): 拍摄率(PR) = (照片数 $\times 100$)/相机日。

3 结果

3.1 相机捕获结果统计

14台红外相机总捕获天数(实际拍摄工作日)共计 552 d , 每台相机捕获天数为 $29\text{--}136\text{ d}$, 平均捕获天数为 78.9 d 。拍摄的独立事件总数为 849 次, 其中 31.3% 为鸟类, 60.6% 为兽类, 8.1% 为人类活动。在所有拍摄的独立事件中, 无法鉴别的独立事件为 15 次, 仅占总数的 1.8% ; 对其他照片和影像进行物种鉴定, 共发现物种 27 种, 隶属于 6 目 13 科。其中, 拍摄到鸟类照片共计 266 张, 其中 6 张不可鉴别物种, 其他照片鉴定出物种 3 目 7 科 15 种, 占总种数的 55.6% ; 兽类照片共计 514 张, 其中 9 张不可鉴别物种, 其他照片鉴定出物种 3 目 6 科 12 种, 占总种数的

44.4% (附录1)。另外, 根据金钱豹个体身上的独特斑纹进行个体识别, 结果表明共拍摄到至少4只金钱豹。

3.2 相对丰富度指数

调查区域中, 灰尾兔(*Lepus oiostolus*)的拍摄率(PR值)最高(54.35), 其次为喜马拉雅麝(*Moschus chrysogaster*, 21.92)和血雉(*Ithaginis cruentus*, 20.65)。鸟类中, PR值相对高的都是鸡形目鸟类, 平均为7.61。而树栖的雀形目则相对较低, 平均为0.99。大型猫科动物中, 金钱豹的PR值(1.63)高于雪豹(*Panthera uncial*, 0.54)和猞猁(*Lynx lynx*, 1.27), 且均高于同为肉食动物的狼(*Canis lupus*, 0.54); 小型肉食动物中, 石貂(*Martes foina*)的PR值(2.54)高于豹猫(*Prionailurus bengalensis*, 0.54)。杂食性的猪獾(*Arctonyx collaris*, 3.08)高于赤狐(*Vulpes vulpes*, 1.81)。草食动物中灰尾兔PR值最高, 其次为各种有蹄类。有蹄类中, 喜马拉雅麝(21.92)远高于岩羊(*Pseudois nayaur*, 2.17)和中华鬣羚(*Capricornis milneedwardsii*, 1.09)(附录1)。

3.3 珍稀濒危物种

本次调查发现的珍稀濒危物种非常丰富(附录1)。我国特有物种有6种, 占此次记录物种总数的22.2%; 国家I级重点保护动物5种, 国家II级重点保护动物6种; 自治区I级重点保护动物7种, 自治区II级重点保护动物8种; 另外被《IUCN濒危物种红色名录(2016年)》列为“濒危”和“近危”等濒危等级的物种有8种; 被列入《濒危野生动植物种国际贸易公约》附录的共有13种; 被《中国生物多样性红色名录》列为极危、濒危、易危、近危等濒危等级的物种共15种。

4 讨论

通过红外相机对怒江上游区域西藏洛隆县鸟类和兽类的调查, 我们初步掌握了栖息在洛隆县的鸟类和兽类的分布概况。为进一步深入了解该地区鸟类和兽类的分布格局提供了重要的基础资料。目前已确认的鸟兽共计27种, 隶属于6目13科。本次调查发现的珍稀濒危物种非常丰富(附录1), 被列入《IUCN濒危物种红色名录》、《中国脊椎动物红色名录》(蒋志刚等, 2016)、CITES附录和《国家重点保护野生动物名录》的物种共25种, 占总种数的93.0%。

根据个体识别统计结果, 该地金钱豹的种群数量最少有4只, 且根据红外相机捕获的亚成体照片以及访问调查结果(附录2), 可以推测该地区有较为稳定的繁殖种群。值得一提的是, 本研究在调查区域内同时观测到了雪豹和金钱豹两种大型猫科动物, 特别是在同一个红外相机监测位点先后多次捕获到雪豹和金钱豹影像(附录2), 表明该区域存在雪豹和金钱豹同域分布的现象, 这在我国十分罕见。结合各相机位点的物种捕获结果分析, 区域内雪豹、金钱豹、猞猁、狼等大中型食肉动物可能存在复杂的竞争关系。这对于开展大型猫科动物的基础生态学研究 and 保护有重要的意义。

实践表明, 在洛隆地区通过红外相机调查动物的野外分布格局是有效的监测手段, 值得青藏高原地区进一步推广应用。但由于各种客观条件的限制, 本次调查仅限于洛隆县境内约187 km²的区域, 且野外调查时间和相机实际工作时间较短, 尚难以全面准确地评估该地区鸟类和兽类的多样性格局以及重要物种的分布和种群密度, 特别是金钱豹、雪豹等关键物种的分布和密度。为了进一步掌握野生动物的资源现状, 亟需在更大范围内开展长期调查与监测工作, 合理增加红外相机的数量, 扩大监测区域和延长监测时间, 从而更全面地掌握以洛隆县为代表的藏东南地区野生动物多样性及其分布格局。

致谢: 本文调查工作得到了西藏自治区林业厅、昌都市林业局、洛隆县林业局等各级林业主管部门的支持和协助, 特此感谢。

参考文献

- Athreya V, Odden M, Linnell JDC, Krishnaswamy J, Karanth KU (2013) Big cats in our backyards: persistence of large carnivores in a human dominated landscape in India. *PLoS ONE*, 8, e57872.
- Feng L, Wang T, Mou P, Kou X, Ge J (2001) First image of an Amur leopard recorded in China. *Cat News*, 55, 9.
- Goldberg JF, Tempa T, Norbu N, Hebblewhite M, Mills LS, Wangchuk TR, Lukacs P (2015) Examining temporal sample scale and model choice with spatial capture-recapture models in the common leopard *Panthera pardus*. *PLoS ONE*, 10, e0140757.
- Gopalaswamy AM, Royle JA, Delampady M, Nichols JD, Karanth KU, Macdonald DW (2012) Density estimation in tiger populations: combining information for strong inference. *Ecology*, 93, 1741–1751.

- Harris RB, Liu YS, Cai GQ, Bart WO (1992) Line transects for estimating density of musk deer pellet groups. *Acta Theriologica Sinica*, 12, 302–305. (in Chinese) [Harris RB, 刘永生, 蔡桂全, Bart WO (1992) 使用样线法进行马麝粪堆密度的测量. 兽类学报, 12, 302–305.]
- Jiang G, Qi J, Wang G, Shi Q, Darman Y, Hebblewhite M, Miquelle DG, Li Z, Zhang X, Gu J, Chang Y, Zhang M, Ma J (2015) New hope for the survival of the Amur leopard in China. *Scientific Reports*, 5, 15475.
- Jiang ZG, Ma Y, Wu Y, Wang YX, Zhou KY, Liu SY, Feng ZJ (2015) China's Mammal Diversity and Geographic Distribution. Science Press, Beijing. (in Chinese) [蒋志刚, 马勇, 吴毅, 王应祥, 周开亚, 刘少英, 冯祚建 (2015) 中国哺乳动物多样性及地理分布. 科学出版社, 北京.]
- 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 with English abstract) [蒋志刚, 江建平, 王跃招, 张鹏, 张雁云, 李立立, 谢锋, 蔡波, 曹亮, 郑光美, 董路, 张正旺, 丁平, 罗振华, 丁长青, 马志军, 汤宋华, 曹文宣, 李春旺, 胡慧建, 马勇, 吴毅, 王应祥, 周开亚, 刘少英, 陈跃英, 李家堂, 冯祚建, 王燕, 王斌, 李成, 宋雪琳, 蔡蕾, 臧春鑫, 曾岩, 孟智斌, 方红霞, 平晓鸽 (2016) 中国脊椎动物红色名录. 生物多样性, 24, 500–551.]
- Karanth KU (1995) Estimating tiger *Panthera tigris* populations from camera-trap data using capture-recapture models. *Biological Conservation*, 71, 333–338.
- Li F, Jiang ZG (2014) Is nocturnal rhythm of Asian badger (*Meles leucurus*) caused by human activity? A case study in the eastern area of Qinghai Lake. *Biodiversity Science*, 22, 758–763. (in Chinese with English abstract) [李峰, 蒋志刚 (2014) 狗獾夜间活动节律是受人类活动影响而形成的吗? 基于青海湖地区的研究实例. 生物多样性, 22, 758–763.]
- Li S, Wang D, Gu X, McShea WJ (2010) Beyond pandas, the need for a standardized monitoring protocol for large mammals in Chinese nature reserves. *Biodiversity and Conservation*, 19, 3195–3206.
- Li S, McShea WJ, Wang D, Lu Z, Gu X (2012) Gauging the impact of management expertise on the distribution of large mammals across protected areas. *Diversity and Distributions*, 18, 1166–1176.
- Liu F, Li DQ, Wu JG (2012) Using infra-red cameras to survey wildlife in Beijing Songshan National Nature Reserve. *Acta Ecologica Sinica*, 32, 730–739. (in Chinese with English abstract) [刘芳, 李迪强, 吴记贵 (2012) 利用红外相机调查北京松山国家级自然保护区的野生动物物种. 生态学报, 32, 730–739.]
- Ma JZ, Chang H, Meng XL (1989) A study on the frequency distribution of red deer's pellet groups and its practical application. *Chinese Wildlife*, (6), 6–12. (in Chinese with English abstract) [马建章, 常弘, 孟宪林 (1989) 马鹿粪堆分布型的研究及其应用. 野生动物学报, (6), 6–12.]
- Ma M, Xu F, Chundawat RS, Jumabay K, Wu YQ, Aizezi, Zhu MH (2006) Camera trapping of snow leopards for the photo capture rate and population size in the Muzat Valley of Tianshan Mountains. *Acta Zoologica Sinica*, 52, 788–793. (in Chinese with English abstract) [马鸣, 徐峰, Chundawat RS, Jumabay K, 吴逸群, 艾则孜, 朱玛洪 (2006) 利用自动照相术获得天山雪豹拍摄率与个体数量. 动物学报, 52, 788–793.]
- Ma SL, Harris RB (1996) Use of remote camera systems to document wildlife species presence in forested areas of Yunnan. *Zoological Research*, 17, 360, 370. (in Chinese) [马世来, 里查德·何里来 (1996) 自动感应照像系统在野生动物调查中的应用. 动物学研究, 17, 360, 370.]
- Mackinnon J, Phillipps K (2003) 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 (2003) 中国鸟类野外手册. 湖南教育出版社, 长沙.]
- Niedballa J, Sollmann R, Mohamed AB, Bender J, Wilting A (2015) Defining habitat covariates in camera-trap based occupancy studies. *Scientific Reports*, 5, 17041.
- O'Brien TG, Kinnaird MF, Wibisono HT (2003) Crouching tigers, hidden prey: Sumatran tiger and prey populations in a tropical forest landscape. *Animal Conservation*, 6, 131–139.
- O'Connell AF, Nichols JD, Karanth KU (2011) Camera Traps in Animal Ecology: Methods and Analyses. Springer, New York.
- Pei K (1995) Activity rhythm of the spinous country rat (*Niviventer coxingi*) in Taiwan. *Zoological Studies*, 34(1), 55–58.
- Qi J, Shi Q, Wang G, Li Z, Sun Q, Hua Y, Jiang G (2015) Spatial distribution drivers of Amur leopard density in northeast China. *Biological Conservation*, 191, 258–265.
- Rowcliffe J, Field J, Turvey SC (2008) Estimating animal density using camera traps without the need for individual recognition. *Journal of Applied Ecology*, 45, 1228–1236.
- Sanderson JG, Trolle M (2005) Monitoring elusive mammals: unattended cameras reveal secrets of some of the world's wildest places. *American Scientist*, 93, 148–155.
- Sheng HL (2005) Atlas of Reptilia of China. Henan Science and Technology Press, Zhengzhou. (in Chinese) [盛和林 (2005) 中国哺乳动物图鉴. 河南科学技术出版社, 郑州.]
- Song DZ, Wang BP, Jiang JY, Wan SP, Cui SM, Wang TM, Feng LM (2014) Using camera trap to monitor a North Chinese leopard (*Panthera pardus japonensis*) population and their main ungulate prey. *Biodiversity Science*, 22, 733–736. (in Chinese with English abstract) [宋大昭, 王卜平, 蒋进原, 万绍平, 崔士明, 王天明, 冯利民 (2014) 山西晋中庆城林场华北豹及其主要猎物种群的红外相机监测. 生

- 物多样性, 22, 733–736.]
- Stephens PA, Zaumyslova OY, Miquelle DG, Myslenkov AI, Hayward GD (2006) Estimating population density from indirect sign: track counts and the Formozov-Malyshev-Pereleshin formula. *Animal Conservation*, 9, 339–348.
- Xiao WH (2014) Amur Tiger (*Panthera tigris altaica*) and Its Prey in Hunchun Nature Reserve, Jilin, China: Their Population Size, Distribution and Occupancy. PhD dissertation, Beijing Normal University, Beijing. (in Chinese with English abstract) [肖文宏 (2014) 东北虎(*Panthera tigris altaica*)与猎物的种群分布、数量和占据研究. 博士学位论文, 北京师范大学, 北京.]
- Xiao WH, Feng LM, Zhao XD, Yang HT, Dou HL, Cheng YC, Mou P, Wang TM, Ge JP (2014) Distribution and abundance of Amur tiger, Amur leopard and their ungulate prey in Hunchun National Nature Reserve, Jilin. *Biodiversity Science*, 22, 717–724. (in Chinese with English abstract) [肖文宏, 冯利民, 赵小丹, 杨海涛, 窦海龙, 程艳超, 牟溥, 王天明, 葛剑平 (2014) 吉林珲春自然保护区东北虎和东北豹及其有蹄类猎物的多度与分布. 生物多样性, 22, 717–724.]
- Xiao ZS, Li XH, Jiang GS (2014) Applications of camera trapping to wildlife surveys in China. *Biodiversity Science*, 22, 683–684. (in Chinese) [肖治术, 李欣海, 姜广顺 (2014) 红外相机技术在我国野生动物监测研究中的应用. 生物多样性, 22, 683–684.]
- Zhang CZ, Zhang MH (2011) Population status and dynamic trends of Amur tiger's prey in Eastern Wandashan Mountain, Heilongjiang Province. *Acta Ecologica Sinica*, 31, 6481–6487. (in Chinese with English abstract) [张常智, 张明海 (2011) 黑龙江省东完达山地区东北虎猎物种群现状及动态趋势. 生态学报, 31, 6481–6487.]
- Zhang LB, Cui SP, Huang YJ, Chen DQ, Qiao HJ, Li CW, Jiang ZG (2014) Infrared camera traps in wildlife research and monitoring in China: issues and insights. *Biodiversity Science*, 22, 696–703. (in Chinese with English abstract) [张履冰, 崔绍朋, 黄元骏, 陈代强, 乔慧捷, 李春旺, 蒋志刚 (2014) 红外相机技术在我国野生动物监测中的应用: 问题与限制. 生物多样性, 22, 696–703.]
- Zhang MX, Cao L, Quan RC, Xiao ZS, Yang XF, Zhang WF, Wang XZ, Deng XB (2014) Camera trap survey of animals in Xishuangbanna Forest Dynamics Plot, Yunnan. *Biodiversity Science*, 22, 830–832. (in Chinese) [张明霞, 曹林, 权锐昌, 肖治术, 杨小飞, 张文富, 王学志, 邓晓保 (2014) 利用红外相机监测西双版纳森林动态样地的野生动物多样性. 生物多样性, 22, 830–832.]
- Zhang RZ (2011) *Zoogeography of China*. Science Press, Beijing. (in Chinese) [张荣祖 (2011) 中国动物地理. 科学出版社, 北京.]
- Zhang SS, Bao YX, Wang YN, Fang PF, Ye B (2012) Activity rhythms of black muntjac (*Muntiacus crinifrons*) revealed with infrared camera. *Acta Theriologica Sinica*, 32, 368–372. (in Chinese with English abstract) [章书声, 鲍毅新, 王艳妮, 方平福, 叶彬 (2012) 基于红外相机技术的黑麂活动节律. 兽类学报, 32, 368–372.]
- Zhao YZ, Wang ZC, Xu JL, Luo X, An LD (2013) Activity rhythm and behavioral time budgets of wild Reeves's pheasant (*Syrnaticus reevesii*) using infrared camera. *Acta Ecologica Sinica*, 33, 6021–6027. (in Chinese with English abstract) [赵玉泽, 王志臣, 徐基良, 罗旭, 安丽丹 (2013) 利用红外照相技术分析野生白冠长尾雉活动节律及时间分配. 生态学报, 33, 6021–6027.]
- Zheng GM (2011) *A Checklist on the Classification and Distribution of the Birds of China*, 2nd edn. Science Press, Beijing. (in Chinese) [郑光美 (2011) 中国鸟类分类与分布名录. 科学出版社, 北京.]

(责任编辑: 丁平 责任编辑: 闫文杰)

附录 Supplementary Material

附录1 利用红外相机拍摄到的鸟类和兽类名录

Appendix 1 List of birds and mammals captured by camera traps
<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2016128-1.pdf>

附录2 红外相机所拍摄的兽类和鸟类代表性照片

Appendix 2 Representative mammals and birds recorded from camera traps
<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2016128-2.pdf>

郭克疾, 陆鹏飞, 石胜超, 唐梓钧, 张同, 熊嘉武, 李炳章, 邓学建. 利用红外相机调查西藏洛隆县鸟类和兽类的物种多样性. 生物多样性, 2016, 24 (9): 1077–1081. <http://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2016128>

附录1 利用红外相机拍摄到的鸟类和兽类名录

Appendix 1 List of birds and mammals captured by camera traps

| 物种 Species | 保护级别 Protection level | | | | | | 相机位点 计数 Camera sites | 独立有效照片数 量合计 Independent photos | 拍摄率 (每百日捕获数) Capture rate |
|--------------------------------------|--------------------------|------------------------------------|------|-------|--|---------------------------|-------------------------------|---|---------------------------------|
| | 国家级 National level | 自治区级 Autonomous region level | IUCN | CITES | 中国生物多样性红 色名录 Red List of China's Biodiversity | 特有种 Endemic species | | | |
| 鸟纲 AVES | | | | | | | | 260 | 38.59 |
| 鸡形目 GALLIFORMES | | | | | | | | | |
| 松鸡科 Tetraonidae | | | | | | | | | |
| 斑尾榛鸡 <i>Bonasa sewerzowi</i> | I | I | NT | | NT | √ | 1 | 23 | 4.17 |
| 雉科 Phasianidae | | | | | | | | | |
| 黄喉雉鹑 <i>Tetraophasis szechenyii</i> | I | I | LC | | VU | √ | 4 | 24 | 4.35 |
| 藏雪鸡 <i>Tetraogallus tibetanus</i> | II | II | LC | I | NT | | 1 | 1 | 0.18 |
| 血雉 <i>Ithaginis cruentus</i> | II | II | LC | II | NT | | 6 | 114 | 20.65 |
| 白马鸡 <i>Crossoptilon crossoptilon</i> | II | II | NT | I | NT | √ | 6 | 48 | 8.70 |
| 鸢形目 PICIFORMES | | | | | | | | | |
| 啄木鸟科 Picidae | | | | | | | | | |
| 灰头绿啄木鸟 <i>Picus canus</i> | 三有 | | LC | | LC | | 1 | 1 | 0.18 |
| 雀形目 PASSERIFORMES | | | | | | | | | |
| 鸦科 Corvidae | | | | | | | | | |
| 大嘴乌鸦 <i>Corvus macrorhynchos</i> | 三有 | | LC | | LC | | 3 | 8 | 1.45 |
| 渡鸦 <i>Corvus corax</i> | 三有 | | LC | | LC | | 1 | 1 | 0.18 |
| 鸫科 Turdidae | | | | | | | | | |
| 白喉红尾鸫 <i>Phoenicurus schisticeps</i> | | | LC | | LC | | 1 | 6 | 1.09 |
| 长尾地鸫 <i>Zoothera dixonii</i> | | | LC | | LC | | 1 | 3 | 0.54 |
| 棕背黑头鸫 <i>Turdus kessleri</i> | 三有 | | LC | | LC | | 3 | 7 | 1.27 |
| 画眉科 Timaliidae | | | | | | | | | |
| 大噪鹛 <i>Garrulax maximus</i> | 三有 | | LC | | LC | √ | 4 | 6 | 1.09 |
| 灰腹噪鹛 <i>Garrulax henrici</i> | 三有 | | LC | | LC | √ | 3 | 14 | 2.54 |
| 棕草鹛 <i>Babax koslowi</i> | 三有 | | NT | | | √ | 1 | 3 | 0.54 |
| 燕雀科 Fringillidae | | | | | | | | | |
| 白眉朱雀 <i>Carpodacus thura</i> | 三有 | | LC | | | | 1 | 1 | 0.18 |
| 兽纲 MAMMALIA | | | | | | | | 505 | 91.48 |
| 食肉目 CARNIVORA | | | | | | | | | |

郭克疾, 陆鹏飞, 石胜超, 唐梓钧, 张同, 熊嘉武, 李炳章, 邓学建. 利用红外相机调查西藏洛隆县鸟类和兽类的物种多样性. 生物多样性, 2016, 24 (9): 1077–1081.
<http://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2016128>

| 物种 Species | 保护级别 Protection level | | | | | | 相机位点 计数 Camera sites | 独立有效照片数 量合计 Independent photos | 拍摄率 (每百日捕获数) Capture rate |
|---|--------------------------|------------------------------------|------|-------|--|---------------------------|-------------------------------|---|---------------------------------|
| | 国家级 National level | 自治区级 Autonomous region level | IUCN | CITES | 中国生物多样性红 色名录 Red List of China's Biodiversity | 特有种 Endemic species | | | |
| 犬科 Carnidae | | | | | | | | | |
| 狼 <i>Canis lupus</i> | 三有 | I | LC | II | NT | | 2 | 3 | 0.54 |
| 赤狐 <i>Vulpes vulpes</i> | 三有 | I | LC | III | NT | | 2 | 10 | 1.81 |
| 鼬科 Mustelidae | | | | | | | | | |
| 石貂 <i>Martes foina</i> | II | II | LC | III | EN | | 1 | 14 | 2.54 |
| 猪獾 <i>Arctonyx collaris</i> | 三有 | | NT | 未列入 | NT | | 6 | 17 | 3.08 |
| 猫科 Felidae | | | | | | | | | |
| 豹猫 <i>Prionailurus bengalensis</i> | 三有 | II | LC | I | VU | | 2 | 3 | 0.54 |
| 猞猁 <i>Lynx lynx</i> | II | II | LC | II | EN | | 2 | 7 | 1.27 |
| 金钱豹 <i>Panthera pardus</i> | I | I | NT | I | EN | | 4 | 9 | 1.63 |
| 雪豹 <i>Panthera uncia</i> | I | I | EN | I | EN | | 2 | 3 | 0.54 |
| 鲸偶蹄目 CETARTIODACTYLA | | | | | | | | | |
| 麝科 Moschidae | | | | | | | | | |
| 喜马拉雅麝 (白腹麝) <i>Moschus chrysogaster</i> | I | I | EN | II | EN | | 5 | 121 | 21.92 |
| 牛科 Bovidae | | | | | | | | | |
| 岩羊 <i>Pseudois nayaur</i> | II | II | LC | III | LC | | 4 | 12 | 2.17 |
| 中华鬣羚 <i>Capricornis milneedwardsii</i> | II | II | NT | I | VU | | 2 | 6 | 1.09 |
| 兔形目 LAGOMORPHA | | | | | | | | | |
| 兔科 Leporidae | | | | | | | | | |
| 灰尾兔 <i>Lepus oiostolus</i> | 三有 | | LC | 未列入 | LC | | 5 | 300 | 54.35 |

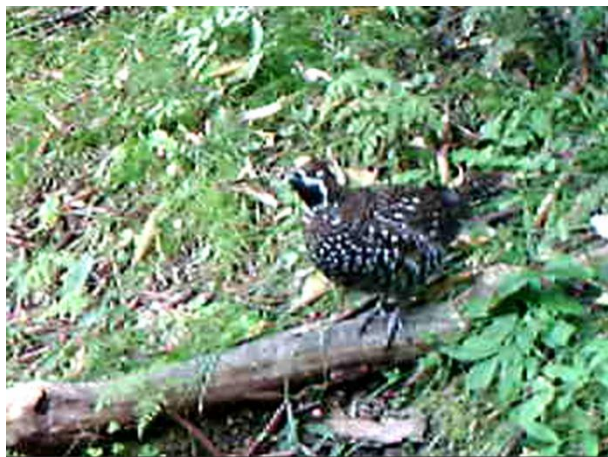
EN: 濒危; VU: 易危; NT: 近危; LC: 无危; 保护级别中“三有”指“国家保护的有益的或者有重要经济、科学研究价值的陆生野生动物”。

郭克疾, 陆鹏飞, 石胜超, 唐梓钧, 张同, 熊嘉武, 李炳章, 邓学建. 利用红外相机调查西藏洛隆县鸟类和兽类的物种多样性. 生物多样性, 2016, 24 (9): 1077-1081.

<http://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2016128>

附录 2 红外相机所拍摄的兽类和鸟类代表性照片

Appendix 2 Representative mammals and birds recorded from camera traps



A 斑尾榛鸡 *Bonasa sewerzowi*



B 黄喉雉鹑 *Tetraophasis szechenyii*



C 血雉 *Ithaginis cruentus*



D 白马鸡 *Crossoptilon crossoptilon*



E 狼 *Canis lupus*



F 猞猁 *Lynx lynx*

郭克疾, 陆鹏飞, 石胜超, 唐梓钧, 张同, 熊嘉武, 李炳章, 邓学建. 利用红外相机调查西藏洛隆县鸟类和兽类的物种多样性. 生物多样性, 2016, 24 (9): 1077-1081.

<http://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2016128>



G 雪豹 *Panthera uncia*



H 金钱豹 *Panthera pardus* (亚成体)



I 喜马拉雅麝 *Moschus chrysogaster*



J 中华鬣羚 *Capricornis milneedwardsii*



K 岩羊 *Pseudois nayaur*



L 猪獾 *Arctonyx collaris*

• 保护论坛 •

论“濒危物种”与“保护物种”概念的异同

蒋志刚^{1,2,3*}

1 (中国科学院动物研究所动物生态与保护生物学重点实验室, 北京 100101)

2 (中华人民共和国濒危物种科学委员会, 北京 100101)

3 (中国科学院大学, 北京 100049)

On the similarity and dissimilarity of “Endangered Species” and “Protected Species”

Zhigang Jiang^{1,2,3*}

1 Key Laboratory of Animal Ecology and Conservation Biology, Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101

2 Endangered Species Scientific Commission, the People's Republic of China, Beijing 100101

3 University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049

2016年9月4日, 在美国夏威夷举行的第六届世界自然保护大会上, 世界自然保护联盟(International Union for Conservation of Nature, IUCN)发布了2016年版《IUCN濒危物种红色名录》。该名录中, 大熊猫(*Ailuropoda melanoleuca*)的濒危等级经过重新评估后从“濒危”下调为“易危”。这一新闻在全球引起了广泛的关注, 世界各大媒体都进行了报道, 并在互联网上广泛传播, 引发了公众、学者热烈的讨论和政府部门的高度关注(<http://www.forestry.gov.cn/main/195/content-902929.html>)。

其实, 在2015年5月22日“国际生物多样性日”, 中国环境保护部与中国科学院联合发布的《中国生物多样性红色名录》(<http://www.zhb.gov.cn/>)中, 就已重新评估了大熊猫的生存状况。近年来, 大熊猫野外种群数量从2003年的1,596只增加到2013年的1,864只; 圈养种群数量从164只增加到375只。国家已经在大熊猫分布区建立了67个自然保护区, 覆盖了其大部分栖息地。于是, 经过中国哺乳动物红色名录工作组评估, 将大熊猫的濒危等级由“濒危”下调到“易危”(蒋志刚等, 2016)。

大熊猫是中国特有动物, 中国对大熊猫生存状况的评估即是对大熊猫种群的整体生存状况的评估。因此, 今年IUCN发布的《IUCN濒危物种红色

名录》也将大熊猫的濒危等级从“濒危”下调为“易危”。这说明中国对大熊猫这一举世瞩目的濒危物种的保护初见成效。保护措施得力, 再加上全球保护组织的协力行动, 使得其种群数量增加、栖息地扩大, 增加了生存机会, 降低了灭绝风险。

IUCN自成立之日起, 就设立了物种生存委员会(Species Survival Commission, IUCN/SSC), 开始编制《IUCN濒危物种红皮书》。之后, 随着评估物种的逐步增加, 印刷版的《IUCN濒危物种红皮书》逐步发展为网络版的《IUCN濒危物种红色名录》, 定期编制发布, 成为评估全球物种濒危状态的文件, 警示全球物种受威胁程度, 估计其灭绝风险。

《IUCN濒危物种红色名录》虽然不是法律文件, 但可以影响政府间组织、非政府组织的保护决策以及各国自然保护法律法规的制定。

IUCN/SSC研究制定了《IUCN物种红色名录濒危等级和标准》, 依据物种的种群数量与分布区来评估其生存状况, 确定其濒危等级, 是目前应用较为广泛, 影响较为深远的物种濒危标准。这个标准提出以后, 经过了反复讨论修改。除了IUCN的濒危等级和标准之外, 还有其他国际公约的濒危物种标准, 如《濒危野生动植物种国际贸易公约》(Convention on International Trade in Endangered

收稿日期: 2016-09-06; 接受日期: 2016-09-12

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: jiangzg@ioz.ac.cn

Species of Wild Fauna and Flora, CITES)、《保护野生动物迁徙物种公约》(Convention on Migratory Species, CMS)的附录I与附录II物种标准。CITES的附录是根据物种受到国际贸易威胁而导致的濒危程度来确定(<http://www.cites.org/>);而CMS的附录I物种为濒危的迁徙物种,附录II物种为保护状况不佳、需要国际协议进行保护与管理的迁徙物种(<http://www.cms.int/en/convention-text>)。

IUCN濒危物种等级标准分为“有评估数据”和“数据缺乏”两大类以及“灭绝”、“野外灭绝”、“区域灭绝”、“极危”、“濒危”、“易危”、“近危”和“无危”等8个级别。其中的“极危”、“濒危”和“易危”级都属于“受威胁物种”。也就是说,处于“易危”等级的大熊猫仍是受威胁动物,其今后的生存状况仍取决于局域种群的生存。目前有18个大熊猫种群少于10只个体,如果这些种群进一步受到人类活动、食物安全和气候变化的影响,则有可能区域灭绝。因而,大熊猫仍将是未来濒危物种保护的旗舰种与伞护种。

中国对重点保护野生动物实行分级管理。2016年修订颁布的《中华人民共和国野生动物保护法》第十条规定:“国家对野生动物实行分类分级保护。国家对珍贵、濒危的野生动物实行重点保护。国家重点保护的野生动物分为一级保护野生动物和二级保护野生动物”。在1989年颁布的《国家重点保护野生动物名录》中,大熊猫被列为国家一级重点保护野生动物。

那么,物种濒危等级与物种保护级别有何区别?二者是何关系?IUCN红色名录物种濒危等级是依据物种的生存状况,即种群与分布区状况制定。如果一个物种的数量少,种群数量持续下降,分布点少,分布区被分割,物种就面临着灭绝风险,按照《IUCN红色名录物种濒危等级和标准》,就应被列为受威胁物种。野生动物保护级别则是由国家野生动物主管部门组织专家评估,根据受威胁程度、稀有珍贵程度以及经济价值等多个因素而确定为国家一级或二级重点保护野生动物,它们的种群与栖息地受法律保护。濒危等级的评定由专家依据濒危等级标准评定,主要考虑物种的生物学属性;而保护等级由国家主管部门确定,除了生物学属性,还有社会经济属性和管理属性。

濒危物种与保护物种的异同点又在哪里呢?

濒危物种是一个保护生物学概念,而保护物种是一个法律观念,其外延更大。濒危物种是专家依据濒危等级标准评定的物种,国家保护物种是国家法定的保护物种,而濒危等级是确定保护等级的重要因素。国家重点保护物种具有较高的经济、文化、科学、社会价值,既包括濒危物种,也包括珍贵的物种,甚至包括开发利用强度大的物种。

目前,IUCN每年更新发布濒危物种红色名录,以反映物种生存状况的动态变化。如果物种的生存状况改善,其濒危等级会下调;如果物种的生存状况恶化,其濒危等级会上调。尽管《中华人民共和国野生动物保护法》规定《国家重点保护野生动物名录》必须定期调整,然而该名录自1989年发布以来,仅在2002年11月经国务院批准将麝类(*Moschus spp.*)的保护级别从国家二级重点保护动物调整到国家一级重点保护动物(http://news.xinhuanet.com/newscenter/2002-11/04/content_617933.htm)。除此之外,该名录已经多年没有调整。在此期间,许多物种的生存状况发生了变化,而且发现了许多新种,需要及时调整和更新。按照《野生动物保护法》的规定,国家重点保护野生动物名录由国务院野生动物保护主管部门组织科学评估后定期调整更新,以反映野生动物管理需求。因此,及时更新国家重点保护野生动物名录实为中国生物多样性保护的迫切需求。

参考文献

- Jiang ZG, Jiang JP, Wang YZ, Zhang E, Zhang YY, Li LL, Xie F, Cai B, Cao L, Zheng GM, Dong L, Zhang ZW, Ding P, Luo ZH, Ding CQ, Ma ZJ, Tang SH, Cao WX, Li CW, Hu HJ, Ma Y, Wu Y, Wang YX, Zhou KY, Liu SY, Chen YY, Li JT, Feng ZJ, Wang Y, Wang B, Li C, Song XL, Cai L, Zang CX, Zeng Y, Meng ZB, Fang HX, Ping XG (2016) Red List of China's Vertebrates. Biodiversity Science, 24, 500–551. (in Chinese and in English) [蒋志刚, 江建平, 王跃招, 张鹗, 张雁云, 李立立, 谢锋, 蔡波, 曹亮, 郑光美, 董路, 张正旺, 丁平, 罗振华, 丁长青, 马志军, 汤宋华, 曹文宣, 李春旺, 胡慧建, 马勇, 吴毅, 王应祥, 周开亚, 刘少英, 陈跃英, 李家堂, 冯祚建, 王燕, 王斌, 李成, 宋雪琳, 蔡蕾, 臧春鑫, 曾岩, 孟智斌, 方红霞, 平晓鸽 (2016) 中国脊椎动物红色名录. 生物多样性, 24, 500–551.]

(责任编辑:周玉荣)

•保护论坛•

IPBES框架下的全球传粉评估及我国对策

田 瑜 兰存子 徐 靖 李秀山 李俊生*

(中国环境科学研究院生物多样性研究中心, 北京 100012)

摘要: 作为重要的生态系统服务之一, 传粉与粮食生产和食品安全密切相关。传粉者的下降直接影响人类的福祉, 因此近年来受到全球各界的广泛关注。基于此, 生物多样性和生态系统服务政府间科学-政策平台(Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services, IPBES)将“传粉者、传粉和粮食生产评估”列为2014–2018年工作方案中最优先开展的快速评估。其“决策者摘要”已在IPBES第四届全体会议上获得通过。本文以IPBES框架为背景, 介绍了该评估专题的由来和评估报告的主要内容。IPBES评估报告强调了传粉和传粉者在生态系统中的重要价值, 分析了传粉和传粉者的现状与濒危趋势, 通过案例详细介绍了全球传粉者面临的威胁、驱动因素和缓解措施等。本文同时探讨了该评估与其他进程的关系及可能产生的影响, IPBES不仅是千年生态系统评估(Millennium Ecosystem Assessment)的后续, 它同时应各国政府和7个生物多样性相关公约的评估请求, 对实现《2011–2020生物多样性战略计划》和《生物多样性爱知目标》具有重要意义。作为科学和政策的桥梁, IPBES通过科学层面的评估分析, 将为决策者提供工具和方法。通过深入分析这次评估的经验教训以及我国存在的问题, 我们提出以下建议: (1)开展传粉者本底调查, 评估传粉服务的价值; (2)建立传粉监测体系; (3)深入开展致危因素分析, 制定并开展传粉者保护和恢复行动; (4)促进耕作模式优化, 加强政策支持; (5)扩大宣传, 提高公众参与。

关键词: IPBES; 2014–2018年工作方案; 传粉; 传粉者; 粮食生产; 决策者摘要

Assessment of pollination and China's implementation strategies within the IPBES framework

Yu Tian, Cunzi Lan, Jing Xu, Xiushan Li, Junsheng Li*

Biodiversity Research Center, Chinese Research Academy of Environmental Sciences, Beijing 100012

Abstract: Pollination is an important ecosystem services closely related to grain products and food security. Recent research has shown that pollinator declines directly affect human wellbeing, which has attracted widespread attention from the global community. Fittingly, the “pollinator, pollination and food production assessment” was listed as a high priority rapid assessment in 2014–2018 work programme of the Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services (IPBES). The summary for policymakers was adopted at the fourth plenary meeting of IPBES. Within the IPBES framework, we introduce the start point and main contents of the thematic assessment report and explored the relationship between this assessment and other processes and its potential impacts. We also analyze what was learned and current shortcomings. We propose the following actions: (1) to survey pollinator diversity and to assess the value of pollination services; (2) to establish pollination monitoring system; (3) to analyze the risk factors and formulate pollinator conservation and restoration activities; (4) to optimize farming modes and to enhance policy support; and (5) to expand publicity and increase public participation.

Key words: IPBES; work programme for the period 2014–2018; pollination; pollinator; food production; summary for policymakers

收稿日期: 2016-05-16; 接受日期: 2016-08-19

基金项目: 环保部生物多样性调查与评估专项(2096001006)和国家自然科学基金(31300458)

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: lijsh@craes.org.cn

传粉是农业生产中的一种重要生态系统服务,传粉者在其中起着极其重要的作用(Free, 1993; Allen-Wardell et al, 1998)。就全球而言,超过30万种有花植物需要动物参与传粉,约占全球有花植物的87.5% (Ollerton et al, 2011),其中,依赖动物传粉的粮食作物种类占全球的75%;至少部分依赖动物传粉的作物占粮食产量的35%。如果传粉者消失,至少12%的主要作物将减产90% (Klein et al, 2007),5–8%的农产品产量将会损失(Lautenbach et al, 2012)。然而,由于生境丧失与破碎化、杀虫剂的使用、病虫害、外来物种入侵、气候变化等环境原因导致了传粉者种群数量呈下降趋势,直接影响了野生植物多样性和作物的产量,对生态系统稳定性、粮食生产、食物安全和人类福祉有很大的负面影响(Le Conte & Navajas, 2008; Chauzat et al, 2010; Potts et al, 2010; Hoover et al, 2012; Montero-Castaño & Vilà, 2012; Goulson, 2013; Vanbergen et al, 2014)。

生物多样性和生态系统服务政府间科学–政策平台(Intergovernmental Science–Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services, IPBES)将“传粉者、传粉和粮食生产”作为优先启动的评估项目列入2014–2018年的工作方案,于2014年初组织专家开展快速评估(IPBES, 2013; Tian et al, 2015),2016年3月完成并公开发布。至此,首次由各国科学家联合开展的全球范围的传粉专题评估作为IPBES成立以来的第一批工作方案交付成果宣布完成。本文以IPBES框架为背景,系统介绍“传粉者、传粉和粮食生产”评估的由来、评估内容和主要结论,探讨该评估与其他IPBES进程的关系,分析评估结果可能产生的影响,通过分析这次评估的经验教训,提出我国未来工作的建议。

1 评估背景和由来

IPBES是一个独立的政府间机构,旨在加强科学和政策之间的联系,促进保护和可持续利用生物多样性和生态系统服务功能,确保人类长期福祉和可持续发展(Larigauderie & Mooney, 2010; Perrings et al, 2011)。

IPBES除了开展多尺度生物多样性和生态系统服务评估以外,还回应成员国和利益攸关方提出的评估建议。在成员国和利益攸关方提出的评估请求中,新西兰、挪威、《生物多样性公约》和《保护野

生动物迁徙物种公约》向IPBES提出开展传粉评估的请求,认为就目前传粉者面临的威胁和剧烈下降的区域,迫切需要开展传粉者和传粉的评估,包括传粉者在农业生态系统和自然生态系统中的作用,传粉者的现状、趋势、未来发展、受到的威胁,以及传粉者变化对生态系统服务的影响等。法国、日本、《生物多样性公约》和德国生物多样性研究科学政策平台(NEFO)提出了开展农业、粮食安全和生物多样性的评估请求。考虑到传粉者和传粉对粮食生产的巨大影响,专家建议合并这两项相关的请求,将“传粉者、传粉和粮食生产评估”列为评估专题,在联合国粮食及农业组织(Food and agriculture organization of the united)和其他机构现有工作的基础上开展评估工作。

秘书处针对各成员国和利益攸关方提出的请求,根据重要性、紧迫性、可行性等原则进行优先性排序,结合四项基本职能,形成了2014–2018年工作方案草案(IPBES, 2013; 田瑜等, 2015)。2013年12月,IPBES第二届全体会议通过了该方案的草案,并确定“传粉者、传粉和粮食生产评估”为该份工作方案中首批快速评估的交付成果。各成员国和利益攸关方推荐的专家根据IPBES评估报告的编写程序,经过近两年的努力,完成了传粉评估报告及其决策者摘要,并在IPBES第四次全体会议上获得通过(IPBES, 2016)。

2 评估的内容和主要结论

“传粉者、传粉和粮食生产”评估报告包括“传粉和传粉者的价值”、“传粉和传粉者的现状与趋势”以及“威胁、驱动因素和缓解措施”三个主要部分(IPBES, 2016)。

2.1 传粉和传粉者的价值

传粉是一种基本的生态系统服务,不仅对野生植物繁殖必不可少,对维持农业生产也至关重要。目前,绝大多数传粉者是野生物种,包括超过2万种昆虫及某些鸟类和蝙蝠等脊椎动物,仅一些蜂类(通过养蜂产业)受到管理。这些物种不仅为人们供给食物,它们还直接贡献于药物、生物燃料、建筑材料、娱乐等,以及为艺术、文化、宗教、教育和科技等提供灵感来源。全球有将近90%的野生有花植物物种至少部分依赖动物传粉,这些植物对生态系统功能至关重要,为其他生物提供食物、栖息地

和其他资源。同时,动物传粉也直接关系到全球农业产品的产量,依赖动物传粉的农产品产量占全球的5–8%,每年在世界各地产生的市场价值为2,350–5,770亿美元。其中,主要的粮食作物贡献了全球粮食产量的35%。依赖传粉提供的食物产品为人类的饮食健康和营养做出了重要贡献。这些传粉者对作物发挥着重要作用,但其相对贡献因作物种类和地点而有所不同,作物的产量和质量取决于传粉者的丰度和多样性。同时动物传粉对于不同作物的重要性差别很大,对不同区域作物的经济重要性差别也很大。另外,传粉者的作用可作为身份的象征,作为在美学上非常重要的景观和物种,服务于教育和娱乐,以及促进土著和地方社区的互动管理等。

2.2 传粉和传粉者的现状与趋势

传粉者的数量和多样性有下降趋势。已有研究表明,欧洲西北部和北美洲的地方和区域尺度的野生传粉者数量、多样性以及某些物种的丰度呈下降趋势。尽管缺乏拉丁美洲、非洲、亚洲和大洋洲等区域的概括性研究成果和全面的数据,但局部地区的数据仍显示了传粉者数量下降的趋势。过去50年来,全球受管理的西方蜜蜂蜂箱数量有所增加,但同期在某些欧洲国家和北美洲的数量减少。世界自然保护联盟(IUCN)物种红色名录评估显示,16.5%的传粉脊椎动物面临全球灭绝威胁(岛屿物种的比例高达30%) (IPBES, 2016)。迄今还没有具体针对传粉昆虫的全球红色名录评估,不过,区域和国家评估显示某些蜂类和蝴蝶受到的威胁程度颇高。全球农业中依赖传粉者的作物产量在过去50年增加了300%,使得人类的生存更加依赖于传粉带来的食物供给。然而,依赖传粉者作物的产量增长率和稳定性整体上要低于不依赖传粉者的作物。

2.3 威胁、驱动因素和缓解措施

传粉者的丰度、多样性和健康度,以及传粉服务的提供受到多种威胁,具体包括土地利用变化、集约化农业管理、农药使用、环境污染、外来入侵物种、病原体和气候变化等。世界各地的大量案例显示,这些因素对传粉者大多具有负面影响,常常对生态系统也造成威胁。

减缓这些威胁的对策包括:(1)推动当前密集型农业向更可持续的农业转变,扭转农业景观简单化局面,从而应对和减缓对传粉者的影响;(2)通过减

少农药用量、寻求害虫控制的替代形式,以及采用各种特定农药施用实践,包括减少农药漂移的技术,来降低传粉者对农药的接触量等;(3)无论是在传粉物种受管理还是野生的区系,重视卫生和病原体控制可有助于减少疾病在整个传粉者区系的传播,以缓解病原体的危害。对于受管理的传粉者的大量养殖和大规模运输可能带来的风险,可通过加强贸易和使用监管,降低对传粉者造成伤害的风险;(4)适应气候变化,可采取的对策包括:不断提高作物多样性和区域农业多样性,以及有针对性的生境养护、管理或恢复。可以通过改善治理以更有效地实施很多支持野生和受管理传粉者与传粉的行动。另外,基于土著和地方知识的支持传粉者的丰度和多样性的实践,可以与科学共同发挥作用,成为应对当前挑战的解决方案来源。

3 与IPBES各职能的关系

传粉评估实现了IPBES工作方案的目标之一,充分体现了与IPBES的4个职能的相互关系,IPBES的基本职能包括开展评估、创造新知识、政策支持和能力建设,其中开展全球范围的多尺度生物多样性和生态系统服务评估为核心职能。

首先,传粉评估报告通过整合已有大量的观察性、实证和模拟研究案例,对传粉服务进行了全球范围的综合评估,明确了传粉者和传粉的价值,对传粉者和传粉的现状、威胁、驱动力和趋势有了更深的认识,通过案例分析,提出缓解对策和措施。

其次,传粉评估通过整合现有的知识,识别出一些尚待解决的新问题,以补充现有知识体系对于此类问题的空缺,进而实现创造新知识这一职能。例如,世界各地的研究案例显示,很多驱动因素对传粉者均有不利影响,但具体的影响机制尚不明确,影响程度仍缺乏有效结论。同时,各驱动因素间的相关性也需要进一步研究。转基因植物一直是比较有争议的研究,从传粉角度来讲,种植转基因作物的利弊仍需更深入的研究。

第三,传粉评估报告的结论证实了决策和科学互动的必要性,通过IPBES搭建的科学和政策对话平台,在概念框架的指导下,通过开展评估,为决策提供支持和依据,进而实现科学向政策的转化。例如,投资于传粉者及其赖以生存的栖息地的保护行动,可有助于粮食安全和改善生计,以及保护和

可持续利用生物多样性。

最后,传粉评估关于传粉者在全球范围内的濒危现状、驱动因素等问题尚待补充证据,特别是发展中国家,由于缺乏研究投入,案例比较少,影响了评估结论的全面性。这就对能力建设提出了新的要求,需要依靠能力建设对发展中国家的相应研究和监测样地布设予以支持,从而进一步完善全球传粉评估。

4 与其他进程的关系及可能影响

作为千年生态系统评估(MA)的后续行动,IPBES开展的传粉评估也是一项针对生态系统及其服务与人类福祉之间联系的全球性评估。千年生态系统评估在政策支持方面尚待进一步补充完善,而IPBES在设计之初就考虑到了这一问题。因此,该传粉评估报告的决策者摘要强调了减缓威胁战略和措施,不仅开展评估,也适用于不同尺度的管理和政策执行、某一尺度内(如不同的政策部门之间)权衡利弊,以及不同尺度之间权衡利弊(兰存子等,2015)。另外,考虑到全面性和创新性,IPBES在千年生态系统评估的基础上增加了对土著和地方知识体系的利用,将土著和地方知识作为评估的一个重要来源,成立了土著和地方知识工作队,以确保土著和地方知识的科学化和标准化使用(Turnhou et al, 2012; 兰存子等, 2015)。

传粉评估对执行《2011–2020生物多样性战略计划》和实现《生物多样性爱知目标》具有重要意义。传粉专题评估报告指出,传粉是《生物多样性爱知目标》中“目标14”的一项重要的生态系统服务,探讨了传粉的重要价值,阐明了与“目标7”中可持续农业相关的关键内容。该报告评估了传粉和传粉者的威胁因素,包括生境丧失、污染、入侵物种和物种丧失等问题,也反映了“目标5、8、9和目标12”的内容;同时还完成了与传粉有关的“目标1–4”,即提出保护对策和方案,缓解对传粉者和传粉的危害。另外,评估工作组与土著和地方知识工作队联合,充分利用地方知识体系完成评估,显示了“目标18”(土著居民和地方社区传统知识、创新和做法)和“目标19”(知识、科学基础和技术)的相关性(CBD SBSTTA, 2016)。

由联合国粮食及农业组织(FAO)牵头组织的“通过生态系统做法保护和管理可持续农业传粉者”

国际传粉者倡议行动计划得到了全球环境基金的支持,参加该项目的7个国家(巴西、加纳、印度、肯尼亚、巴基斯坦、尼泊尔和南非)对传粉服务进行了评估。该倡议的一系列研究借鉴了IPBES传粉评估,包括传粉者现状快速评估、传粉服务经济价值评估、保护传粉者做法的评价及政策主流化等工具。

作为IPBES首份工作方案的首个交付成果,该评估报告完成了关于传粉者、传粉和粮食生产的评估目标,响应了挪威、法国、《生物多样性公约》等成员国和利益攸关方的评估请求,为谈判提供了科学证据。尽管各公约对评估结论如何使用尚属未知,但仍可预见,包括该报告在内的一系列IPBES评估报告将通过不断完善来影响各国生物多样性保护和生态系统服务科学发展及相关政策制定,从而成为各国在生物多样性领域对话、博弈、争取本国利益最大化的平台。

5 对我国相关工作的建议

我国对传粉者的认识大体经历了3个阶段:自然传粉阶段、人们对传粉昆虫的认识阶段和利用阶段(葛凤晨, 2012)。然而,由于对野生物种的传粉行为对农业生产的作用重视不够,以往的研究多限于对传粉者分类、人工繁育,以及经济价值的利用方面,更多关注野生传粉者种类的驯养、人工繁殖等。近些年,科学家逐渐认识到传粉服务的重要性,每两年举办一次的“全国植物繁殖生态学研讨会”第五届会议也将“传粉昆虫的多样性及其应用”列为主题之一,以促进研究人员对相关问题的研究和交流。由此,我们建议结合国外的实践经验,针对国内普遍存在的问题开展一系列有针对性的战略行动,促进传粉者种群的保护和恢复。

5.1 开展传粉者本底调查,评估传粉服务的价值

我国野生传粉动物的生物多样性十分丰富,但由于重视不够,国内在传粉的现状、作用及传粉需求方面相关的研究、保护以及利用远远落后于欧美国家,存在着现状不清楚、对未来发展缺乏预测的问题,对于中国物种的传粉功能和价值、本地和引进传粉者的种群变化趋势、农业生态系统的相应机制等研究很少涉及,对本底了解不清。近年来,我国仅有少数研究是针对传粉服务开展的评估,对传粉服务的价值评估也停留在理论探索或针对养蜂

产业的研究方面,对自然生态系统中传粉和传粉者的总体评估数据和案例均十分稀少。而从IPBES发布的传粉评估报告决策者摘要以及评估过程来看,这是目前发展中国家普遍存在的问题,研究能力有限、投入不足等原因,导致IPBES评估报告中涉及的这部分结论并不能充分且完整地在全球各个区域得到验证。与此同时,这一问题直接限制了本国决策者对传粉者普遍现状的掌握,以及保护战略的制定。

由此,我们建议在全国范围及自然生态系统和农业生态系统典型区域开展传粉者本底调查,有针对性地在典型作物区查明主要传粉者的多样性特征和空间分布现状,以及依赖于传粉者的主要植物,特别是农作物种类。了解我国传粉者特别是传粉昆虫的总体情况,查明传粉动物的种类及种群数量、空间分布格局和特点、生境需要和食物选择、致危因素及影响程度,尤其掌握农业生态系统中传粉者的基本情况、受威胁现状及对农业生产的影响。综合评估传粉服务的价值,为制定传粉者保护和恢复政策、开展行动计划提供科学依据。

5.2 建立传粉监测体系

国际上十分重视传粉者,特别是传粉昆虫的监测。例如,欧盟委员会设立了以蝴蝶和蜜蜂监测为主的大尺度生物多样性监测和传粉昆虫的状态与趋势研究项目,通过这两个项目积累了丰富的经验,建立了遍及欧洲的监测体系。我国作为世界生物多样性起源中心之一,传粉者数量多、种类丰富,传粉服务效益高。据估计,我国已被命名的传粉蜂有1,000多种,但对这些传粉蜂的种群数量、空间分布特征、威胁因素等知之甚少(徐环李等,2009)。目前,中国环境保护部推动了一系列相关的昆虫多样性监测工作,中国科学院建立了中国昆虫多样性监测网,但要实现对传粉物种的现状、动态等问题的掌握仍有一段很长的路要走。传粉者数据的缺失,直接影响着对我国传粉者多样性的综合评估,从而限制了对我国传粉状况的其他研究(谢正华等,2011)。

由此,我们建议借鉴国外已有的大规模监测体系构建模式,依赖现有基础,在对传粉者依赖度高的区域,吸取国际上长期开展传粉者监测的经验与做法,重点在秦岭、横断山、川西等对气候变化敏感且物种丰富度高的地区,以及我国重要的粮食

主产区、水果种植区规划和布设监测站点,构建监测网络体系,对传粉者和传粉行为进行长期监测,积累和掌握传粉动物特别是传粉昆虫种群多样性和分布状况的动态趋势数据,为开展传粉者致危因素分析和保护策略的提出提供权威科学的基础。

5.3 深入开展致危因素分析,制定并开展传粉者保护和恢复行动

人口增长、生境退化和片断化降低了植物多样性,缩小了野生传粉昆虫适合生存的范围。同时,农田农药的过量使用和土地不合理利用极大地降低了传粉昆虫的数量。IPBES评估报告针对传粉者的濒危现状,结合各国的研究案例和实践经验,提出了应对与传粉和传粉者相关的风险与机遇的战略对策,主要体现在:(1)改善目前的传粉条件,维持传粉现状;(2)转变农业景观;(3)改变社会与自然的关系等(IPBES, 2016)。而我国对这方面的研究多体现在定性的描述,缺乏定量的研究和分析,更缺乏政策推广和应用。尽管我国针对传粉者特别是传粉昆虫的分类和适应机制等问题开展了较为深入细致的研究,也有研究对我国传粉昆虫面临的主要致危因素进行了梳理,但对传粉者的影响因素及机理研究并不透彻,仅能从总体上分析说明影响因素,但具体的影响程度和作用机理尚缺乏足够的科学依据和案例支持,有待进一步完善。

由此,我们建议借鉴国外的先进经验,在全国或区域范围开展传粉者的保护和恢复行动,以及区域尺度的实践推广行动:

(1)限制和管理农药、杀虫剂的使用。目前,我国作物种植区存在广谱性杀虫剂和除草剂等不合理使用的现象,直接或间接地影响了传粉者的种群数量;或由于杂草的减少,传粉动物的食物来源减少。由此,建议开展农药和杀虫剂的安全性评价,限制甚至禁止使用对传粉者有毒性的农药和杀虫剂;另一方面,鼓励科技创新,研发传粉者友好型农药或杀虫剂,或专一型农药或杀虫剂。

(2)评估和管理外来入侵传粉昆虫。研究表明,外来蜂种常常通过影响本地蜂的繁殖、筑巢等行为对本地种造成威胁,由此建议加强对本土传粉蜂的保护和可持续利用,对外来蜂种,严格评估其生态风险,加强管理,以消除潜在威胁。

(3)研究转基因作物的影响。近年来,随着国内外转基因作物的研究和大规模商品化种植,转基因

作物的安全风险评估越来越受到重视,许多转基因作物就是依靠动物传粉的,同时有研究表明,转基因作物对传粉昆虫还有直接或间接的影响,其对传粉动物的安全性成为安全风险评估的一个重要方面(徐环李等,2009)。由此,从机理上探究转基因作物对传粉动物的影响迫在眉睫。

(4)推广有机农业,促进生态集约化。除农药、杀虫剂、外来入侵物种和转基因作物以外,病虫害也是造成传粉者种群数量下降的主要原因之一。因此,建议寻求减少农药使用、控制病虫害、防控病原体等科技手段,促进生态集约化,支持有机农业体系、多元化农业体系,因地制宜的开发和推广有机种植。

(5)建立以保护传粉者为目的的保护地。土地利用的改变和农业生产等人为因素以及气候和环境变化等多重因素的影响,导致传粉者生境隔离和丧失、食物来源减少、甚至某些行为的改变,严重影响传粉者种群数量和分布。为保护传粉者的核心种群,建议建立以保护传粉者为目的的保护地,有针对性地进行生境养护、管理或恢复,以适应气候变化和人为干扰。

5.4 促进耕作模式优化,加强政策支持

随着现代育种技术的发展,具有高产、抗病等功能的优良作物的研发日益受到重视,大多数区域采用大面积单一种植优良作物的模式,减少了粮食作物产地、水果蔬菜产区生态系统的多样性。由于作物类型单一,导致传粉动物的食物来源减少,从而导致种群数量下降。鉴于此,建议开展针对传粉依赖度高的农业生产模式的研究和相应政策支持工具的研发,促进可持续农业的推广,扭转农业景观简单化的现状,改变目前这种农作物大面积单一化种植模式,在农田边际选择适合传粉者生存的蜜源植物,补充野生蜂食物来源,并在农业生产中开展推广示范,促进农作物产量提升。

5.5 扩大宣传,提高公众参与

提升公众对传粉者重要性的认识,鼓励公众参与传粉者的调查和保护工作,对于自然生态系统的监测和调查,培训当地的护林员、教师、学生、业余爱好者;对于农业生态系统,充分发挥农民和当地居民的积极性,给予适当补助,实现长期监测。另一方面,通过鼓励科学家参与,提高传粉者的调查者和生物多样性保护工作者的科技创新能力,进

而促进我国基础研究和成果转化的能力。

参考文献

- Allen-Wardell G, Bernhardt P, Bitner R, Burquez A, Buchmann S, Cane J, Cox PA, Dalton V, Feinsinger P, Ingram M, Inouye D, Jones CE, Kennedy K, Kevan P, Koopowitz H, Medellin R, Medellin-Morales S, Nabhan GP, Pavlik B, Tepedino V, Torchio P, Walker S (1998) The potential consequences of pollinator declines on the conservation of biodiversity and stability of food crop yields. *Conservation Biology*, 12, 8–17.
- CBD SBSTTA (Subsidiary Body on Scientific, Technical and Technological Advice) (2016) UNEP/CBD/SBSTTA/20/9: Implication of the IPBES Assessment on Pollinators, Pollination and Food Production for the Work of the Convention. Montreal, Canada. <https://www.cbd.int/doc/recommendations/sbstta-20/sbstta-20-rec-09-en.doc>.
- Chauzat MP, Martel AC, Zeggane S, Drajnudel P, Schurr F, Clement MC, Ribiere-Chabert M, Aubert M, Faucon JP (2010) A case control study and a survey on mortalities of honey bee colonies (*Apis mellifera*) in France during the winter of 2005–6. *Journal of Apicultural Research*, 49, 40–51.
- Free JB (1993) *Insect Pollination of Crops*. Academic Press, London.
- Ge FC (2012) Review: history of bee pollination (1). *Journal of Bee*, (11), 11–12. (in Chinese) [葛凤晨 (2012) 回顾我国蜜蜂传粉的历史(1). *蜜蜂杂志*, (11), 11–12.]
- Goulson D (2013) Review: an overview of the environmental risks posed by neonicotinoid insecticides. *Journal of Applied Ecology*, 50, 977–987.
- Hoover SER, Ladley JJ, Shchepetkina A, Tisch M, Giese SP, Tylianakis JM (2012) Warming, CO₂, and nitrogen deposition interactively affect a plant–pollinator mutualism. *Ecology Letters*, 15, 227–234.
- IPBES (2013) Report of the Second Session of the Plenary of the Intergovernmental Science–Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services, pp. 1–96. Antalya, Turkey.
- 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.
- Klein AM, Vaissière 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 of London B: Biological Sciences*, 274, 303–313.

- Lan CZ, Tian Y, Xu J, Li JS (2015) Conceptual framework and operational model of Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services. *Biodiversity Science*, 23, 681–688. (in Chinese with English abstract) [兰存子, 田瑜, 徐靖, 李俊生 (2015) 生物多样性和生态系统服务政府间科学-政策平台的概念框架和运作模式. *生物多样性*, 23, 681–688.]
- Larigauderie A, Mooney HA (2010) The Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services: moving a step closer to an IPCC-like mechanism for biodiversity. *Current Opinion in Environmental Sustainability*, 2, 9–14.
- Lautenbach S, Seppelt R, Liebscher J, Dormann CF (2012) Spatial and temporal trends of global pollination benefit. *PLoS ONE*, 7, e35954.
- Le Conte Y, Navajas M (2008) Climate change: impact on honey bee populations and diseases. *Revue Scientifique et Technique*, 27, 499–510.
- Montero-Castaño A, Vilà M (2012) Impact of landscape alteration and invasions on pollinators: a meta-analysis. *Journal of Ecology*, 100, 884–893.
- Ollerton J, Winfree R, Tarrant S (2011) How many flowering plants are pollinated by animals? *Oikos*, 120, 321–326.
- Perrings C, Duraipah A, Larigauderie A, Mooney H (2011) The Biodiversity and Ecosystem Services Science-Policy Interface. *Science*, 331, 1139–1140.
- 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.
- Tian Y, Li JS, Lan CZ, Li XS (2015) Interpretation of the work programme of Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services for the period 2014–2018. *Biodiversity Science*, 23, 543–549. (in Chinese with English abstract) [田瑜, 李俊生, 兰存子, 李秀山 (2015) 生物多样性和生态系统服务政府间科学-政策平台2014–2018年工作方案解析. *生物多样性*, 23, 543–549.]
- Turnhout E, Bloomfield B, Hulme M, Vogel J, Wynne B (2012) Conservation policy: listen to the voices of experience. *Nature*, 488, 454–455.
- Vanbergen AJ, Woodcock BA, Gray A, Grant F, Telford A, Lambdon P, Chapman DS, Pywell RF, Heard MS, Cavers S (2014) Grazing alters insect visitation networks and plant mating systems. *Functional Ecology*, 28, 178–189.
- Xie ZH, Xu HL, Yang P (2011) Notes on monitoring, assessing and conserving pollinator biodiversity. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 48, 746–752. (in Chinese with English abstract) [谢正华, 徐环李, 杨璞 (2011) 传粉昆虫物种多样性监测、评估和保护概述. *应用昆虫学报* 48, 746–752.]
- Xu HL, Yang JW, Sun JR (2009) Current status on the study of wild bee-pollinators and conservation strategies in China. *Acta Phytophylacica Sinica*, 36, 371–376. (in Chinese with English abstract) [徐环李, 杨俊伟, 孙洁茹 (2009) 我国野生传粉蜂的研究现状与保护策略. *植物保护学报*, 36, 371–376.]

(责任编辑: 黄双全 责任编辑: 时意专)

《生物多样性》投稿须知

《生物多样性》(*Biodiversity Science*)于1993年创刊,是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、动物研究所和微生物研究所共同主办的生物多样性科学领域的综合性学术刊物。2016年起变更为月刊。本刊旨在报道生物多样性科学领域的创新性研究成果,具引领和示范作用的保护实践案例或新范式,热点地区、调查空白地区或重要生物类群的生物编目,有新观点的高水平综述,以及履行相关国际公约的进展。

基本要求

1 主要栏目

综述 (1)选题有新意,具前瞻性,能引起读者广泛的兴趣,对读者具有启发和参考价值。(2)有述有评,有自己独到的观点。结合文献评述国内外学者在所阐述领域的研究进展,总结该领域存在的主要问题以及今后的发展方向。避免罗列文献、内容空泛、缺乏观点,切忌写成读书报告。(3)鼓励作者自己设计图表,以帮助读者理解所阐述内容。(4)引用原始文献,应包括近5年的国内外最新文献。

研究报告、研究简报和方法 是指生物多样性科学领域基础理论和应用基础研究方面具有创造性的、高水平的原始论文。要求有明确的科学问题、完整的研究方法和普遍的学术价值。其中研究简报可以是阶段性、局部性的创新成果,正文长度为2–3印刷页,要体现“新、短、快”的特点。

数据论文 旨在推动原始数据共享。要求数据具有一定的科学意义,数据结构完整、真实可靠,并达到一定的数据量。数据类型包括植被样方调查数据集、物种分布数据集、物种性状数据集、组学数据、DNA序列数据等。论文正文分为两部分:一是数据集元数据的描述,包括数据集概述、数据采集和处理方法、数据格式、数据凭证(如凭证标本号等)、数据集链接等信息,数据集本身仅在线发表;二是对数据集的初步分析。

生物编目 由正文和附录两部分组成。正文为生物多样性编目信息的简要分析,力求简明,一般为2,000–3,000字(2个印刷页,不要求写摘要);附录为所调查地区完整的生物名录和群落调查样方等,突出原始资料性价值,仅在网站上在线发表。生物编目理论、方法和应用研究的学术论文没有字数限制。

保护论坛 针对我国生物多样性保护与利用的政策、现状、存在问题,以及生物多样性科学相关热点问题的看法和评论。鼓励发表不同的观点、见解和方法。要求短小、精炼、观点明确。特别欢迎对本刊发表的论文展开学术争鸣。

2 排版格式

为缩短稿件处理时间,各类文章均请严格按照我刊格式及投稿须知要求撰写,格式不符合要求的论文,编辑部将退回作者修改后重新投稿。

编排顺序 按照投稿信、题目、摘要、引言(不列标题)、材料与方法、结果、讨论、致谢、参考文献、表、图、图注等顺序编排。

作者署名 网上注册的通讯作者应与文章中一致。所有署名作者应对稿件内容、署名顺序没有异议。如属于多个单位,要求单位之间无署名先后、知识产权等方面的争议。

字体、字号 文本用五号字,1.5倍行距,页边距3–5 cm,中文用宋体,英文用Times New Roman字体。

计量单位、拉丁名、序列号、公式、变量、统计量、数

字、标点等的详细要求参见网站。

3 投稿办法

稿件原则上文责自负。投稿必须清稿、定稿,需论点明确、数据可靠、文字流畅、结构严谨。无一稿两投、抄袭、剽窃等学术不端行为。投稿前应请英文水平较高的学者对英文进行把关。请登录我刊网站注册后上传稿件,并可随时上网查询稿件审理情况。

注册 (1)作者人数和顺序要与文章中一致,每位作者的信息要填写完整、准确。(2)如果已经拥有用户名和密码,不要重复注册,否则可能导致您的信息不一致,查询不便。(3)建议同时上传版权转让协议(要求每位作者签字)。如果有些作者不方便签署,可用邮件向编辑部说明同意署名。

投稿信 (1)重点说明文稿的创新性;(2)申明无一稿两投等问题;(3)建议的责任编委和审稿人(3–5人)(附单位、通讯地址、邮编、E-mail地址),但应回避本单位同事、导师等专家;也可以提出希望回避或有竞争关系的其他专家(最多3人);(4)通讯作者联系方式。

投稿文件 (1)文稿简要信息:要求为Word文件,包含文章题目、作者信息、基金项目、致谢。(2)文稿正文:要求Word文件和PDF文件中均删除作者、作者单位、联系方式、基金项目和致谢的内容,连续标注偶数行号;文件大小不超过10M。(3)附录或附图:在网上以附件的格式上传。

如果两周内没有收到编辑部回复,请咨询编辑部(010-62836137, biodiversity@ibcas.ac.cn)。

4 审稿流程

《生物多样性》稿件处理实行责任编委负责制,即受理的每篇稿件均由责任编委推荐审稿专家,并向副主编/主编提出退稿或推荐发表的建议。具体流程为:稿件→编辑部初筛(必要时请副主编初审)→责任编委初审并提交审稿专家→审稿专家审阅→责任编委二审→作者修改→责任编委复审→副主编终审(决定是否录用)。

不采用的稿件在2个月内通知作者。在没有收到编辑部的正式退稿通知之前,请不要转投其他刊物,以免造成一稿两投等不必要的麻烦。

稿件录用后1周内在线发表,并尽快安排印刷版发表。本刊的发表周期(投稿到印刷版刊出的时间)为5个月左右。

5 审稿费、版面费和稿费

稿件录用后,编辑部将收取审稿费和版面费(网上的附录资料免收)。凡是没有录用的稿件,不收取审稿费。建议通过银行汇款。开户银行:中国工商银行北京分行海淀西区支行;帐号:0200004509088100989;收款单位:中国科学院植物研究所,请注明《生物多样性》编辑部及文章稿号。汇款后请通过电子邮件通知编辑部,本部收到后即挂号寄去报销凭据。稿件一经刊登,酌付作者稿酬(包括印刷版、光盘版和网络版稿酬),赠送当期期刊2册。

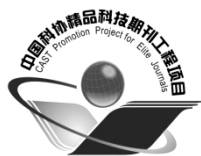
6 其他说明

以下两类稿件编辑部不再受理:

(1)简单的资源调查和区系分析;(2)单纯的以RAPD和ISSR为标记开展的种群遗传多样性分析。

7 封面

本刊封面采用彩色照片,欢迎作者在投稿时将与论文有关的、科学性和艺术性俱佳的彩色照片提供给本刊。



中国科协精品科技期刊TOP50 (2015–2017)
中国科协精品科技期刊择优支持(2008–2014)
中国科学院科学出版基金择优支持(2013–2015)
百种中国杰出学术期刊(2007–2010, 2012–2013)
中国精品科技期刊(2008–2017)
北京大学《中文核心期刊要目总览》收录期刊
中国科技核心期刊(中国科技论文统计源期刊)
RCCSE中国核心学术期刊(2013–2016年A类期刊)
中国国际影响力优秀学术期刊(2012, 2014, 2015)

《生物多样性》2014年引证指标

| | 数值 | 学科排名 |
|----------|-------|------------|
| 核心影响因子 | 1.017 | 生物学基础学科类 1 |
| 核心总被引频次 | 1813 | 生物学基础学科类 3 |
| 核心综合评价总分 | 88.4 | 生物学基础学科类 2 |

根据中国科学技术信息研究所2015年版《中国科技期刊引证报告(核心版)》

生物多样性
SHENGWU DUOYANGXING
(月刊, 1993年10月创刊)
第24卷 第9期 2016年9月

BIODIVERSITY SCIENCE
(Monthly)
(Started in October, 1993)
Vol. 24 No. 9 September, 2016

编辑 《生物多样性》编辑部
(北京香山南辛村20号, 邮政编码: 100093)
电子信箱: biodiversity@ibcas.ac.cn
网址: www.biodiversity-science.net
电话: 010-62836137, 62836665

主编 马克平
主管单位 中国科学院
主办单位 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

出版 《生物多样性》编辑部
印刷 北京科信印刷有限公司
发行 北京报刊发行局
订购 全国各地邮局
国外总发行 中国国际图书贸易总公司
(北京399信箱, 邮政编码: 100044)
广告经营许可证 京海工商广字第8010号

Edited by the Editorial Office of Biodiversity Science
(20 Nanxincun Xiangshan, Beijing 100093, China)
E-mail: biodiversity@ibcas.ac.cn
http: //www.biodiversity-science.net
Tel: 86-10-62836137, 62836665

Editor-in-Chief: Keping Ma
Responsible Institution: The Chinese Academy of Sciences
Sponsored by Biodiversity Committee of the Chinese Academy of Sciences (CAS), Botanical Society of China, Institute of Botany, Institute of Zoology and Institute of Microbiology, CAS

Published by the Editorial Office of Biodiversity Science
Printed by Beijing Kexin Printing Company
Distributed by

Domestic: Beijing Bureau for Distribution of Newspapers and Journals

Foreign: China International Book Trading Corporation
(P.O. Box 399, Beijing 100044, China)
E-mail: zw@www.cibtc.com.cn

国内外公开发行

ISSN 1005-0094

国内邮发代号: 82-858

国外发行代号: 1395 BM

国内定价: 80.00元

CN 11-3247/Q



生物多样性官网



生物多样性微信号

ISSN 1005-0094



9 771005 009169