



ISSN 1005-0094
CODEN SHDUEM

BIODIVERSITY SCIENCE

生物多样性

第25卷 第1期
2017年1月

Vol.25 No.1
January 2017



主 办

中国科学院生物多样性委员会

中国植物学会

中国科学院植物研究所

中国科学院动物研究所

中国科学院微生物研究所

Biodiversity Committee, CAS

Botanical Society of China

Institute of Botany, CAS

Institute of Zoology, CAS

Institute of Microbiology, CAS

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

生物多样性

SHENGWU DUOYANGXING

第25卷 第1期 2017年1月

目次

编者按

- 1 亚洲植物多样性数字化计划
马克平

研究报告

植物多样性

- 3 秦岭西部森林群落相似性递减格局及其影响因素
赵鸣飞 王国义 邢开雄 王宇航 薛峰
康慕谊 罗开
- 11 天童常绿阔叶林定居幼苗存活和生长的关联
刘何铭 马遵平 杨庆松 方晓峰 林庆凯
宗意 阿尔达克·阿庆 王希华
- 23 云南哀牢山常绿阔叶林的空间分异及其影响因素
徐远杰 林敦梅 石明 谢妍洁 王逸之
管振华 向建英
- 34 艾比湖流域杜加依林荒漠植物群落多样性及优势种生态位
龚雪伟 吕光辉
- 46 云南佤族传统文化对蔬菜种质多样性的影响
邵桦 薛达元

动物多样性

- 53 青藏高原东北部边缘高原鳅属鱼类的多样性与分布格局

冯晨光 童超 张仁意 李国刚 王贺崑元
汤永涛 张存芳 赵凯

- 62 基于红外相机技术对四川卧龙国家级自然保护区雪豹(*Panthera uncia*)的研究
唐卓 杨建 刘雪华 王鹏彦 李周园
- ##### 自然保护区

- 71 三江源国家公园功能分区与目标管理
付梦娣 田俊量 朱彦鹏 田瑜 赵志平
李俊生
- 80 论国家公园建设的公众参与
张婧雅 张玉钧

论坛

- 88 论《濒危野生动植物种国际贸易公约》物种概念的内涵和外延
蒋志刚
- 91 极小种群植物广东含笑应当被评估为极危等级
李西贝阳 付琳 王发国 邢福武
- 94 遗传密码子的起源——从能量转化到信息化
谢平

- 107 致谢 2016 年度审稿专家

- 108 征稿简则

封面: 雪豹(*Panthera uncia*)属于猫科豹亚科豹属,是山地生物多样性的旗舰物种。唐卓等(详见本期62–70页)利用红外相机技术在四川卧龙国家级自然保护区研究了雪豹的活动规律和生境偏好等。图示为一只雪豹在卧龙国家级自然保护区的高山流石滩上。图片由唐卓等提供。

BIODIVERSITY SCIENCE

Vol. 25 No. 1 January 2017

CONTENTS

Editorial

- 1 **Mapping Asia Plants: a cyberinfrastructure for plant diversity in Asia**

Keping Ma

Original Papers

Plant Diversity

- 3 **Patterns and determinants of species similarity decay of forest communities in the western Qinling Mountains**

Mingfei Zhao, Guoyi Wang, Kaixiong Xing, Yuhang Wang, Feng Xue, Muyi Kang and Kai Luo

- 11 **Relationships between established seedling survival and growth in evergreen broad-leaved forest in Tiantong**

Heming Liu, Zunping Ma, Qingsong Yang, Xiaofeng Fang, Qingkai Lin, Yi Zong, Ardak Aqing and Xihua Wang

- 23 **Spatial heterogeneity and its causes in evergreen broad-leaved forests in the Ailao Mountains, Yunnan Province**

Yuanjie Xu, Dunmei Lin, Ming Shi, Yanjie Xie, Yizhi Wang, Zhenhua Guan and Jianying Xiang

- 34 **Species diversity and dominant species' niches of eremophyte communities of the Tugai forest in the Ebinur basin of Xinjiang, China**

Xuwei Gong and Guanghui Lü

- 46 **Influence of traditional Wa culture on vegetable germplasm diversity in Yunnan Province**

Hua Shao and Dayuan Xue

Animal Diversity

- 53 **Biodiversity and distribution patterns of *Triplophysa* species in the northeastern margin of the Tibetan Plateau**

Chenguang Feng, Chao Tong, Renyi Zhang, Guogang Li, Kunyuan Wanghe, Yongtao Tang, Cunfang Zhang and Kai Zhao

- 62 **Research on snow leopards (*Panthera uncia*) using camera-trapping in Wolong National Nature Reserve, China**

Zhuo Tang, Jian Yang, Xuehua Liu, Pengyan Wang and Zhouyuan Li

Protected Area

- 71 **Identification of functional zones and methods of target management in Sanjiangyuan National Park**

Mengdi Fu, Junliang Tian, Yanpeng Zhu, Yu Tian, Zhiping Zhao and Junsheng Li

- 80 **On public participation in the construction of national parks**

Jingya Zhang and Yujun Zhang

Forum

- 88 **On the connotation and extension of species concept used by the Convention on International Trade in Endangered Species of Wild Fauna and Flora (CITES)**

Zhigang Jiang

- 91 ***Michelia guangdongensis* (Magnoliaceae), an endangered plant species with extremely small populations, should be evaluated as CR C2a(i); D**

Xibei Yang Li, Lin Fu, Faguo Wang and Fuwu Xing

- 94 **The origin of genetic codes: from energy transformation to informatization**

Ping Xie

Cover Illustration: Snow leopard (*Panthera uncia*) is a flagship species of the mountain biodiversity conservation. In this issue, Tang et al (see pages 62–70) investigated the activity rhythm and habitat preference of wild snow leopard using camera-trapping in the Wolong National Nature Reserve. The picture shows a snow leopard in the alpine scree. The photo was offered by Zhuo Tang and his collaborators.

•编者按•

亚洲植物多样性数字化计划

马克平*

(中国科学院植物研究所植被与环境变化国家重点实验室, 北京 100093)

Mapping Asia Plants: a cyberinfrastructure for plant diversity in Asia

Keping Ma*

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

近年来,生物多样性信息学快速发展,全球和区域水平的生物多样性数据库不断建立和完善。用关键词“biodiversity”和“database”在Web of Science检索可知,2016年发表的生物多样性数据库相关的论文数量是20年前即1997年的22倍,是10年前即2007年的2倍(附录1)。全球生物多样性信息网络(GBIF)等全球大型数据库,以及若干国家水平的数据库,如澳大利亚生物多样性信息系统(Atlas of Living Australia, ALA)和美国标本数字化平台(iDigBio)等,都可以提供数千万条物种分布信息,GBIF可以提供7亿多条物种分布信息(植物信息只占约1/4)。海量的物种分布数据为生物多样性科学研究提供了有力支撑,大大促进了生物多样性大尺度格局、生物多样性保护规划、生物多样性对全球变化的响应、外来种入侵态势预测等方面的研究。从全球生物多样性在线数据资源分布看,亚洲整体上属于数据贫乏的区域,GBIF的植物分布数据亚洲只占4%。截至目前,亚洲还没有区域尺度的生物多样性数据库。尽管中国大陆和台湾、印度、日本、韩国等在生物多样性数据库建设方面有比较好的基础,但大多数亚洲国家尚没有比较完整的生物多样性数据库,严重影响了亚洲区域尺度的生物多样性研究和保护。鉴于此,中国科学院生物多样性委员会主导的亚洲生物多样性保护与信息网络(ABCDNet, www.abcdn.org)在2015年11月的年度工作会议上通过了中方提出的亚洲植物多样性数字化计划(Mapping Asia Plants, MAP),经费上得到了中国科学院国际合作局和东南亚生物多样性研究

中心的大力支持。

与MAP类似的项目为数不多。全球尺度上有Map of Life (MOL, www.mol.org/), 设置4个模块,分别是物种分布图(map species)、按照地点查物种(species by location)、变化趋势指标(indicator)和手机应用(mobile app)模块。截至2017年2月6日,该网站上已有279个数据集5.56亿条记录,涉及84.5万个物种。目前提供信息服务的类群主要有兽类、鸟类、龟鳖类(不包括海洋种)、两栖类、蝶类、天蛾类、松柏类和仙人掌类,主要是动物方面的,植物方面信息比较少。MOL旨在搜集和整合全球物种分布及其动态变化的数据和知识,为生物多样性教育、保护、研究和科学决策服务。其理念是把生物多样性画在图上(putting biodiversity on the map)。近年来,通过普及手机客户端应用有效地推动了公众科学在发现、鉴定和记录物种方面的贡献。在数据挖掘上,将物种分布模型与不断更新的遥感数据结合展示了良好的发展前景。在区域尺度上,植物学信息与生态网络(Botanical Information and Ecology Network, BIEN, http://bien.nceas.ucsb.edu/bien/)提供了很好的参考案例。BIEN的目标在于:(1)建立针对跨尺度综合分析的科学家、数据管理者和信息技术专家的合作网络;(2)搜集植物学信息,包括物种、多度和性状数据,主要是美洲的植物;(3)开发在线信息技术平台以推动植物信息的发现、研究和管理。BIEN2.0版的数据集包括1,217.1万个观测记录、934.5万份数字化标本、33万个植被样方、14万个性状数据,涉及20.1万个物种。目前,BIEN的数据只对

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

网络成员开放,计划将来对社会开放。

MAP旨在建立亚洲植物学信息的大数据在线平台,为亚洲植物多样性保护与研究提供综合性基础信息和跨学科数据挖掘环境。第一阶段(2016–2020年)的重点在于建立亚洲高等植物物种名录与分布数据库,并开发数据管理和挖掘的在线平台,逐步整合植物性状数据、分子-组学数据、古植物学数据、环境数据和遥感数据。植物物种名录与分布数据库是本计划的核心,数据来源主要有:(1)植物志书、植物名录和相关论文;(2)植物分布图;(3)植物标本,包括鉴定可靠的植物照片;(4)植被调查样方;(5)植物考察资料;(6)植物观测资料,包括植物爱好者发布的数据;(7)数字化的在线数据集。除建设综合性数据平台来服务于植物生态学、进化植物学、植物地理学、保护生物学和全球变化生物学研究之外,计划形成下列产品或者服务:(1)植物物种分布图;(2)植物多样性分布图;(3)国家/区域植物物种名录;(4)植物学名校订和物种分布模型等数据清理与挖掘工具包和在线综合分析平台。

ABCDNet工作组和年度工作会议负责审议和指导MAP工作组的工作。MAP工作组由组长和7名成员组成,分别负责东南亚、南亚、西亚、中亚、北亚(俄罗斯亚洲部分)和东北亚的组织协调,以及在线平台开发(附录2)。每个成员负责搜集相关地区的植物名录与分布信息,形成初步材料,然后邀请相关国家的植物分类学家审订完善。目前,除西亚外,各个地区的进展都比较好。2016年11月在北京召开了MAP东南亚植物多样性信息研讨会(www.abcdn.org/news/3126),来自8个国家的植物分类学专家参加了会议;今年计划召开针对南亚和亚洲北部(中亚、北亚和东北亚)地区的专题研讨会。

在基础相对薄弱的亚洲,开展区域尺度植物多样性数据库建设充满了挑战。很多数据集都未公开

发表或发布,特别是植物分布数据很多是当地语言,而且难以搜集到;大多数国家的植物学研究都是境外专家为主完成的,有时甚至连找到相关的分类学家都很困难,索取资料就更难;研究水平参差不齐,再加上持续了上百年时间,物种分类学概念的变化和多源异构数据汇总后的清理与整合难度很大;与发达国家相比,亚洲的数据共享精神相对薄弱,增加了信息搜集的难度和使用中知识产权问题的复杂性;目前中国政府的研究经费管理制度不利于跨境项目,难以申请到大额度经费,而且经费境外使用难度较大;现行的科研评价体系不利于开展这样的基础性工作,花费时间长、短期内很难发表高水平的文章,需要对MAP的未来充满信心的成员加盟,增加了团队建设的难度。

尽管存在诸多挑战,但中国牵头启动MAP的时机已经成熟。中国在植物分类和分布方面的科学积累是亚洲最好的,《中国植物志》和*Flora of China*等志书的出版,以及《中国生物物种名录》植物部分的不断更新已奠定了坚实的基础;在生物多样性信息学方面也是亚洲最有优势的,如数字化的植物标本达到九百多万份(www.nsii.org.cn/),是GBIF中所有亚洲植物标本总和的1.5倍;基于大型植物分布数据集发表的植物地理学、保护生物学、入侵生物学和全球变化生物学等方面的高水平学术论文也是亚洲国家最多的;在科学优势的基础上,通过多年国际交流建立起来的亚洲植物学同行的合作网络,特别是2013年建立的ABCDNet为MAP项目的开展创造了条件;中国科学院陆续建立的海外研究中心为MAP项目的开展提供了重要支持;中国政府以“走出去”为标志的新一轮开放战略,是MAP等区域性项目得以施行的政治基础。因此,有理由相信,亚洲植物多样性数字化计划定会在各个方面的合作与支持下健康稳步发展。

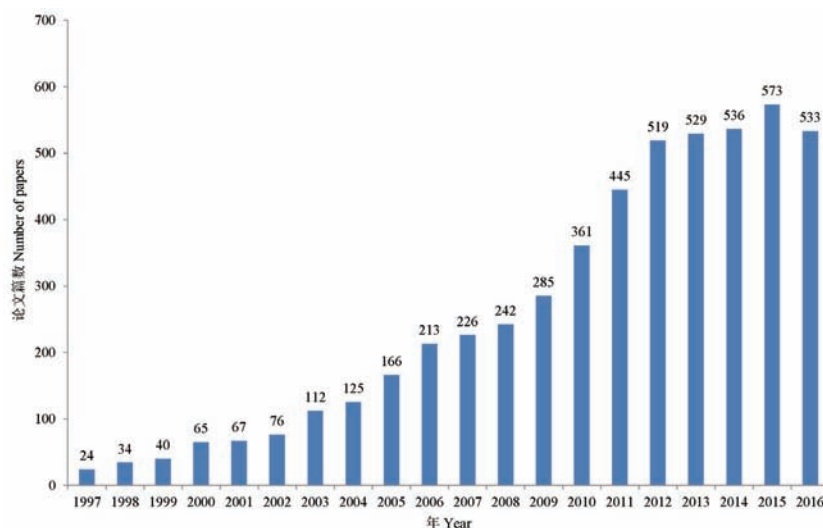
附录 Supplementary Material

附录1 二十年来生物多样性数据库相关论文数量变化趋势

Appendix 1 Trends of number of papers on biodiversity database published in the past 20 years
(<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2017030-1.pdf>)

附录2 亚洲植物多样性数字化计划工作组

Appendix 2 Working group for Mapping Asia Plants
(<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2017030-2.pdf>)



附录1 二十年来生物多样性数据库相关论文数量变化趋势。用关键词“biodiversity”和“database”在Web of Science检索(检索时间: 2017年2月5日)

Appendix 1 Trends of number of papers on biodiversity database published in the past 20 years.

附录2 亚洲植物多样性数字化计划工作组
Appendix 2 Working group for Mapping Asia Plants

组长: 罗茂芳(maofang@ibcas.ac.cn)

成员: 李文军(liwenjunao@126.com), 负责中亚

刘 博(boliu@muc.edu.cn), 负责东南亚

林秦文(linqinwen83@163.com), 负责南亚

王洪峰(wanghongfeng90@163.com), 负责东北亚

徐学红(strawberry@ibcas.ac.cn), 负责北亚

许哲平(xuzp@ibcas.ac.cn), 负责信息技术

*: 负责西亚的成员待补充。

• 研究报告 •

秦岭西部森林群落相似性递减格局及其影响因素

赵鸣飞^{1,2} 王国义^{1,2} 邢开雄³ 王宇航^{1,2} 薛峰^{1,2} 康慕谊^{1,2*} 罗开⁴

1 (北京师范大学资源学院, 北京 100875)

2 (北京师范大学地表过程与资源生态国家重点实验室, 北京 100875)

3 (中国科学院地理科学与资源研究所, 北京 100101)

4 (宝鸡市马头滩林业局, 陕西宝鸡 721006)

摘要: 群落间物种组成的相似性递减格局与生境过滤、空间过程密切相关, 探索其成因涉及到群落构建机制等生态学核心问题。本研究以秦岭西部森林群落为研究对象, 运用Mantel检验和基于距离矩阵的多元回归方法, 探究了不同生态因子对群落相似性变异的贡献, 并通过置换检验比较不同生活型之间相似性的空间递减率差异。结果显示: (1) 3种生活型物种组成相似性与地理距离、海拔距离、局地生境异质性差异均呈显著递减趋势; (2) 地理距离与生境差异作为主导因子, 分别共同解释乔木、灌木和草本群落相似性变异的41.1%、59.0%和47.4%, 且地理距离的单独解释率均大于生境过滤的单独解释率; (3) 不同生活型相似性在空间上的递减率大小关系为: 乔木 > 灌木 > 草本, 表明物种因扩散能力的不同而对空间阻隔效应的响应存在差异。本研究初步确定扩散限制与生境过滤共同主导了秦岭西部森林群落的构建过程, 且扩散限制所起作用更为显著。

关键词: 扩散限制; 生境过滤; 生境异质性; 海拔梯度; 群落构建; 物种周转率

Patterns and determinants of species similarity decay of forest communities in the western Qinling Mountains

Mingfei Zhao^{1,2}, Guoyi Wang^{1,2}, Kaixiong Xing³, Yuhang Wang^{1,2}, Feng Xue^{1,2}, Muyi Kang^{1,2*}, Kai Luo⁴

1 College of Resources Science & Technology, Beijing Normal University, Beijing 100875

2 State Key Laboratory of Earth Surface Processes and Resource Ecology, Beijing Normal University, Beijing 100875

3 Institute of Geographic Sciences and Natural Resources Research, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101

4 Baoji Matoutan Forestry Bureau, Baoji, Shaanxi 721006

Abstract: Although much research has focused on biodiversity in mountain regions, elevational patterns of community similarity (i.e. species turnover) and the underlying processes are still rarely discussed. In this study, based on field investigations of 28 forest communities in the western Qinling Mountains, we evaluated the combined effects of habitat divergence and geographical distance on patterns of similarity in species composition using Mantel tests and multiple regressions on distance matrices (MRM). We also compared the rates of similarity decay of different life forms with geographical distance using permutation tests. Results indicated that, for all three life forms, community similarity decreased significantly with elevational, geographical, and habitat distances. Geographical distance and habitat heterogeneity together explained 41.1%, 59.0% and 47.4% of variance in species composition of trees, shrubs and herbs, respectively, with geographical distance uniformly explaining more variance than habitat heterogeneity. Woody plants showed a faster decay in similarity with geographical distance than herbaceous species. These results suggest that, at the scale of our study, dispersal limitations and habitat filtering influence species composition together, and highlighted that dispersal limitation may play a more important role in structuring the forest communities of the western Qinling Mountains.

Key words: dispersal limitation; habitat filtering; habitat heterogeneity; elevational gradient; community assembly; species turnover

收稿日期: 2016-08-11; 接受日期: 2016-10-19

基金项目: 国家自然科学基金(41271059)和科技部科技基础性工作专项(2011FY110300)

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

理解生境因子与空间过程如何影响生物多样性格局的形成是生态学和生物地理学的共同目标之一(Gilbert & Lechowicz, 2004; Ricklefs, 2004; Capinha et al, 2015)。一般来说, 群落之间成员构成的相似度会随着空间距离的增加而逐渐降低, 此现象既可以看作地理学第一定律——“空间自相关性”在生态学上的表现(Tobler, 1970; Nekola & White, 1999), 同时也可代表群落间的物种周转率, 亦即beta多样性(Legendre & Legendre, 1998; Qian, 2009)。

造就上述这种普适格局的原因十分复杂, 其基础性假说可归纳为生态位理论与群落中性理论(Soininen et al, 2007)。生态位理论认为生态位分化是物种共存的前提, 物种间的性状差异为生境过滤作用以及种间竞争排斥创造了条件, 进而决定着群落的构建过程。因此, 群落物种组成的相似性与生境差异之间往往显示出负关联。由于生境因子本身通常具有空间自相关性(Smith & Lundholm, 2010), 往往导致物种组成相似性随之呈现为空间递减格局(Tuomisto et al, 2003; Gilbert & Lechowicz, 2004)。而群落中性理论则强调, 即便忽略生境过滤作用, 传播体拓殖到新斑块的概率也会随着距离的增加而减少, 而空间属性(如粒度、范围和基底等)对扩散的限制作用、数量效应(mass effect)以及物种本身的扩散能力等因素则具体影响到拓殖速率(Nekola & White, 1999)。也就是说, 物种的扩散过程本身亦可视为空间距离的递减函数, 同样能够解释相似格局(Hubbell, 2001; Götzenberger et al, 2012)。上述两类对立假说为检验、量化群落构建机制提供了较为完备的理论框架。

在限定研究范围之后, 空间或生境差异相对容易控制和测量(Gilbert & Lechowicz, 2004; Steinitz et al, 2006), 但群落成员的生境偏好与扩散能力不尽相同, 很难按种做到精准估计。因此, 宏观上可依据生态功能将物种划分到不同群组, 然后借由比较群组间递减速率的差异来揭示关键过程(Qian, 2009; 陈圣宾等, 2010; Lenoir et al, 2012)。例如, Tuomisto等(2003)通过比较亚马逊西部森林群落蕨类与野牡丹科植物的物种集聚情况, 发现后者所受扩散限制作用要强于前者。Liu等(2015)通过比较中国阔叶林3类生活型相似性沿地理距离和生境差异的递减情况, 同样得出生境过滤主导群落构建的结

论。Qian (2009)比较了北美孢子植物和种子植物相似性递减率, 发现扩散能力差异显著影响不同类群的大尺度beta多样性。

近年来, 国内学者开始在相关领域开展有益尝试(谭珊珊等, 2013; 王丹等, 2013; 彭思羿等, 2014), 但总体而言, 研究者对于beta多样性格局及其形成机制的关注仍显不足(Tang et al, 2012a), 对关键过程的相对重要性尚未达成统一认识(陈圣宾等, 2010; Capinha et al, 2015)。基于上述原因, 本文拟以秦岭西部嘉陵江源头马头滩林场内的森林群落为研究对象, 通过系统取样, 综合分析比较不同生活型的物种相似性及其更替情况, 尝试回答以下科学问题: (1)群落间物种组成相似性在空间距离和生境梯度上呈现出怎样的格局? (2)空间、生境因子对其格局的相对重要性如何? (3)随空间距离与生境差异的变化, 不同生活型之间的递减率是否具有显著差异?

1 材料与方法

1.1 研究区概况

研究区位于秦岭西部主梁两侧的马头滩林场(34°04'–34°35' N, 106°54'–107°11' E), 总面积34,668 ha, 海拔1,500–2,650 m。该区地处北亚热带与暖温带交汇处, 气候温暖湿润, 垂直变化明显。年均温约11°C, 年降水量600–900 mm, 主要集中于7–9月。土壤类型主要为棕壤, 其次为暗棕壤及褐土等, 土层厚度30–60 cm, 且腐殖质层较厚。马头滩地区森林植被垂直地带性显著, 海拔由低到高天然分布有暖温性落叶阔叶林、温性针阔混交林和寒温性针叶林。建群种主要有巴山冷杉(*Abies fargesii*)、华山松(*Pinus armandii*)、红桦(*Betula albosinensis*)、辽东栎(*Quercus wutaishanica*)和锐齿槲栎(*Q. aliena* var. *acuteserrata*)等(韩星海等, 2011; 王棣等, 2014)。

1.2 样地设置及取样方法

于2014年7–8月植物生长季进行野外调查。从海拔1,500–2,500 m, 每升高100 m选取一个典型森林群落样地, 并设置20 m × 30 m大样方2–3个(进一步划分为6个10 m × 10 m样格), 共计28个。调查样方内所有胸径(DBH) > 3 cm的乔木, 记录其种名、胸径、高度和枝下高等指标。将对角位置的两个10 m × 10 m样格作为灌木子样方, 记录物种名称、基径、高度和盖度等属性信息。草本子样方设置于每

样格中间位置,共6个,大小为1 m × 1 m,统计其种类、盖度与高度。将大样方内出现但子样方没有统计到的物种均作为样方外植物记录在案。同时,利用GPS读取样地经纬度、海拔高度信息,并利用罗盘测量其坡度、坡向。分析时依余弦公式将坡向转换为0–1之间的数值(刘秋锋等, 2006),以反映生境的干湿状况。在植被调查的同时,于每一样格随机选取3个点(共18个重复),使用钢尺测量凋落物厚度。每样地挖取一个土壤剖面,评估其特征并测量土壤深度。收集0–20 cm层土壤样品,带回实验室经风干、研磨过筛后,分别采用湿燃烧法、凯氏定氮法和钼锑抗比色法测定土壤有机碳、全氮与全磷含量(Rayment & Higginson, 1992)。

调查共记录到维管植物414种,其中乔木70种、灌木100种、草本244种。

1.3 数据分析

1.3.1 物种相似性与生境距离计算

基于物种有/无的二元数据,通过计算样地间的Simpson相似性指数来度量乔木、灌木、草本3种生活型的物种相似性(Tang et al, 2012b):

$$S_{sim} = a/[a + \min(b,c)] \tag{1}$$

式中, *a*为两个样地共有种, *b*和*c*分别为两个样地独有种。该指数在样地物种数不均衡的情况下仍可保持稳定,因而被广泛应用于生态学及生物地理学领域(Lennon et al, 2001; Kreft & Jetz, 2010)。

基于样地经纬度计算得到群落间地理距离矩阵;基于样地间海拔差异计算得到海拔距离矩阵。为度量群落间局地生境的异质性大小,首先对坡度、坡向、土壤深度、土壤元素含量、凋落物厚度、冠层厚度(平均树高和平均枝下高之差)、总胸高断面面积(由胸径计算得到)和立木密度等生境因子与生物因子进行标准化以消除量纲影响,然后将每个变量单独转换为欧氏距离矩阵。利用Mantel检验分别计算并检验3种生活型物种相似性与各因子之间的Spearman秩相关系数。为兼顾可比性与简约性,将与3种生活型物种相似性矩阵之间均无显著相关关系的变量予以舍弃(包括冠层厚度、立木密度和土壤深度,表1)。最后,利用保留下来的因子统一计算,得到除海拔以外的生境差异矩阵。

1.3.2 回归分析

首先使用普通最小二乘回归分别考察群落间不同生活型物种相似性与各距离矩阵之间的相关

表1 基于Mantel检验的群落物种相似性与地理距离、海拔距离、生境差异之间的相关关系

Table 1 Mantel tests for the correlation between the community similarity and geographic distance, elevational distance and habitat divergence

解释变量 Explanatory variable	乔木 Tree	灌木 Shrub	草本 Herb
地理距离 Geographic distance	0.640***	0.787***	0.656***
海拔距离 Elevational distance	0.674***	0.647***	0.586***
坡向 Aspect	0.067	0.057	0.216***
坡度 Slope	0.035	0.071	0.151*
冠层厚度 Canopy thickness	0.060	−0.026	0.090
总胸高断面面积 Total basal area	0.184**	0.122	0.226**
乔木密度 Tree density	−0.101	−0.197	−0.028
土壤深度 Soil depth	0.003	−0.080	0.024
凋落层厚度 Litter thickness	0.319***	0.107	0.295***
土壤有机碳 Soil organic C	0.355***	0.300***	0.440***
土壤全氮 Soil total N	0.395***	0.306***	0.441***
土壤全磷 Soil total P	0.214**	0.210***	0.265***

P* < 0.05; *P* < 0.01; ****P* < 0.001。

关系。由于点对数据之间并不独立,故本文使用基于距离矩阵的多元回归(multiple regressions on distance matrices, MRM)作为统计检验方法。该方法是Mantel检验思想在回归分析领域的拓展,它通过置换检验来获得相关统计量的经验分布,尤其适合于非独立距离矩阵之间的析因分析(Legendre & Legendre, 1998; Lichstein, 2007)。

利用MRM进行偏回归分析来进一步比较生境过滤与扩散限制影响的相对大小。群落相似性矩阵总变异可分解为:生境单独解释、地理空间单独解释、二者共同解释以及残差等4部分。在此,我们将标准化后的海拔数据也加入生境距离矩阵,这样既能在一定程度上降低海拔距离与地理距离之间的共线性问题,又能将海拔所代表的热量梯度影响纳入模型。

1.3.3 回归系数比较

当空间距离作为自变量时,群落相似性的距离递减速率等价于群落间的物种周转率,一般可由线性回归模型的斜率绝对值来表征(Nekola & White, 1999; Steinbauer et al, 2012)。通过比较其大小,可反映物种的扩散能力或空间受限程度,进而捕捉到相关生态过程的信号。本文比较了不同生活型的回归模型斜率,其两两比较的统计显著性参照Nekola和White (1999)提出的随机化方法。

以上统计分析均在R软件中完成,其中样方间

地理距离计算、Mantel检验、MRM模型和斜率比较分别使用了fossil、vegan、ecodist和simba等软件包(Goslee & Urban, 2007; Jurasinski, 2007; Vavrek, 2011; Oksanen et al, 2013)。

2 结果

2.1 群落相似性与海拔距离、地理距离及生境差异的相关性

不同生活型的物种相似性随地理距离、海拔距离及生境差异的增大均呈显著递减格局(图1, $P < 0.001$), 且前二者对各生活型相似性变异的线性解

释率较生境因子高(表1)。具体来说, 地理距离对灌木物种相似性的解释率最高(调整后决定系数为0.572, 下同), 草本物种相似性次之(0.407), 乔木物种相似性最小(0.377); 海拔差异对乔木物种相似性的解释率最高(0.426), 其次为灌木(0.399)和草本(0.338); 群落间局地生境差异总体上与草本层物种相似性关系最为密切(0.124), 并且大部分生境因子均与其显著相关, 其相关系数绝对值普遍大于木本植物物种相似性(表1), 而生境差异对乔木(0.047)和灌木(0.041)物种相似性解释率则不及总变异的5%。

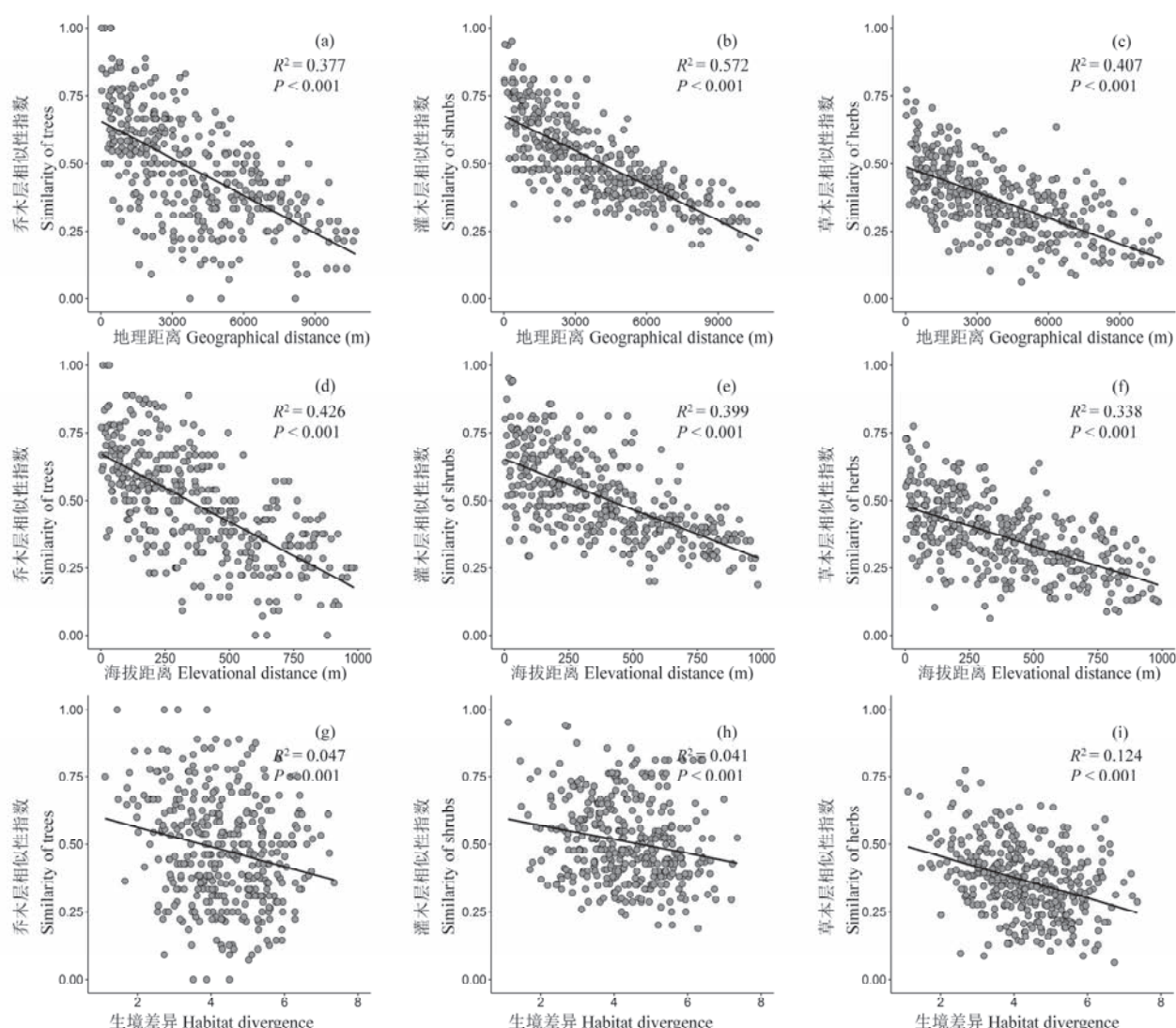


图1 群落物种相似性指数与地理距离(a, b, c)、海拔距离(d, e, f)、生境差异(g, h, i)之间的关系。图中直线为线性回归拟合线。
Fig. 1 Scatter plots of species similarity against geographical distance (a, b, c), elevational distance (d, e, f) and habitat divergence (g, h, i). Lines in the plots are fitted by ordinary least square regression.

2.2 地理距离与生境差异的相对重要性

全局模型分别解释了乔木、灌木和草本种类组成变异的41.1%、59.0%和47.4%，地理距离和生境差异联合解释了18.0%、22.2%和22.5% (图2)。其中，地理距离的单独解释率均大于生境差异的单独解释率。而生境差异对草本物种相似性的决定程度相对最高，其单独解释率为6.5%，生境差异对乔木和灌木物种相似性的解释率分别为3.2%和1.7%。

2.3 不同生活型物种相似性的距离递减率比较

沿地理距离，群落间不同生活型物种相似性的递减率大小依次为乔木 > 灌木 > 草本(图1a, b, c)，其中乔木和灌木物种相似性递减率分别是草本植物的1.69和1.25倍，但乔木与灌木之间差异并不显著。同样，沿海拔距离，物种相似性递减率大小同样有乔木 > 灌木 > 草本(图1d, e, f)，其中乔木和灌木物种相似性递减率分别是草本物种相似性的1.45和1.36倍，其两两比较结果均为极显著(表2, $P < 0.001$)。

3 讨论

海拔本身虽然代表了空间上的一个维度，但在本研究中，一方面它比地理距离要小一个数量级，对物种扩散的阻碍作用十分有限，另一方面，山地条件下水热梯度(特别是热量)与海拔通常存在非常显著的相关关系。所以海拔距离本身实际上更多代表了气候差异，特别是地形、光照条件等局地生境异质性往往与海拔相互独立(Körner, 2007)，这为分离各组主要变量的独立作用提供了可能性。正是上述特点，使得山地生态系统成为多样性研究的理想之地(Tang et al, 2012a; Qian et al, 2014)。

本研究结果显示，与局地生境差异相比，群落间不同生活型物种相似性变异均更多地被地理距离所解释(图2)。这可能是因为生态位过程与中性过程相对作用力大小具有尺度依赖(Legendre et al, 2009; Chase, 2014)。尺度越大，气候条件对物种的筛选作用越强烈；反之，则更容易观测到中性过程的作用(Chase, 2014)。如Liu等(2015)关于中国温带阔叶林、Tang等(2012b)关于中国草地的大尺度研究均得出生境过滤主导群落构建的结论。而本研究涉及范围属于局地小尺度(最远样地间距约10 km)，因此，以扩散限制为代表的中性过程对马头滩地区森林群落构建所起作用更为突出。

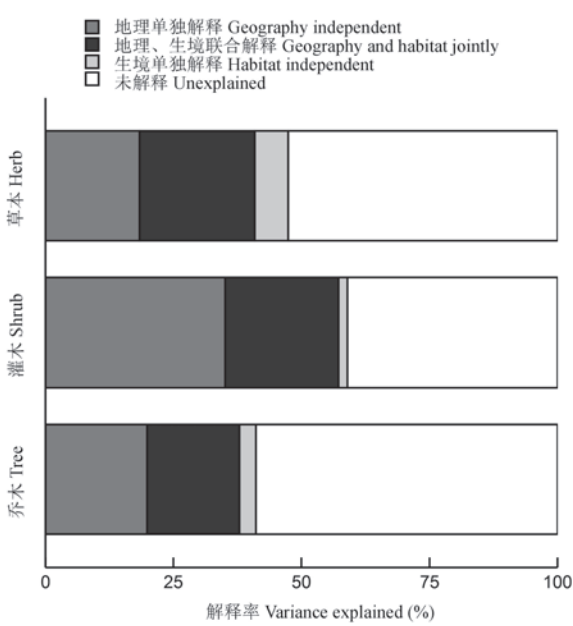


图2 偏MRM (距离矩阵多元回归)模型中地理距离、生境差异对乔木、灌木、草本3种生活型物种相似性的解释率
Fig. 2 Variances in species similarity of life forms of trees, shrubs and herbs explained by geographic distance and habitat divergence according to partial MRM (multiple regressions on distance matrices)

表2 不同生活型物种相似性沿空间距离递减率差异比较
Table 2 Differences in the rate of distance decay in species composition of trees, shrubs and herbs

空间变量 Spatial variables	生活型 Life form	灌木 Shrubs	草本 Herbs
海拔距离 Elevational distance	乔木 Tree	$P < 0.001$	$P < 0.001$
	灌木 Shrub	–	$P = 0.006$
地理距离 Geographical distance	乔木 Tree	$P = 0.182$	$P < 0.001$
	灌木 Shrub	–	$P < 0.001$

显著性通过9,999次置换检验获得
The significance of parameters is obtained by permutaion test (9,999 times)

事实上，物种的不同生活型对解释变量的响应也不尽相同。对于乔木而言，海拔差异的解释率大于地理距离(图1a, d)，暗示了乔木物种更大程度上受到生境过滤作用的影响(主要体现为垂直方向上热量梯度的急剧递减)。乔木个体通常较灌木和草本高大，并且其最关键更新组织——顶芽直接暴露于空气中，因此更容易遭受冬季低温的伤害(Wang et al, 2010; Hawkins et al, 2011)，导致海拔越高，能适应低温生境的乔木种类越少。此结果符合大尺度多样性格局理论中寒冷-忍耐假说的预测(Wiens & Donoghue, 2004; Wang et al, 2010)。

与乔木相比,处于林冠之下的种类组成变异则更多被地理距离所解释(图1b, c, e, f)。这说明水热等气候条件对灌木和草本物种聚集的筛选作用相对较弱,其中又以草本植物最为典型。由于草本物种植株矮小,其芽组织离地表更近而不易受到冷害;较短生活史周期提高了时间维度上的机动性,当气候条件不利其生存时,草本植物多以种子或地下组织等休眠方式灵活应对,故对气候的依赖性相对较低(Latham & Ricklefs, 1993; Donoghue, 2008)。但是,草本植物相对更依赖于光照、土壤、地形等局地微生境条件(Brad et al, 2009; Reich et al, 2012)。本研究结果也显示,局地生境差异与草本植物物种相似性的关系比木本植物密切。

我们发现木本植物物种相似性递减率总是显著大于草本植物,这与其他相似研究结果基本一致(Nekola & White, 1999; Tuomisto et al, 2003; Lenoir et al, 2010)。这可能是由于木本物种的生活史策略更多为 K 选择,更倾向于产生质量较大的种子(Navarro et al, 2009),如栎属(*Quercus*)植物,其传播方式上也以效率较低的自助扩散(autochory)和动物扩散(zoochory)为主(动物扩散虽然传播距离可以很远,但偶然性较大,不易形成规模效应)(肖治术等, 2001)。相反,草本植物则更多采取机会主义生活史策略,其种子质量普遍微小,因而能够利用风作为高效传播媒介的物种比例更高,如多数草本菊科、兰科植物。这有利于多数草本物种迅速占领适宜生境斑块,导致草本层种类组成的同质化,从而降低了物种周转率。

总的来说,本研究揭示了秦岭西部森林群落物种相似性沿地理距离及生境差异的递减格局,发现以扩散限制为代表的中性过程与以生境过滤等为代表的生态位过程共同主导了该地区森林植物群落的构建,中性过程在小尺度上重要性更加凸显。此外,其他因素也有可能对研究结果产生影响。例如,空间对物种扩散的阻隔往往具有异向性(anisotropic),使得传播媒介的扩散作用在不同尺度上表现不一(Eiserhardt et al, 2011);生境解释率容易受限于测量手段和取样粒度的选择等(John et al, 2007; 卢品等, 2013)。另外,需要强调的是,由于生境因子同样具有空间自相关性,致使地理距离所代表的生态过程除了包含扩散限制以外,还可能混杂了其他未被测量的重要生境因子。上述问题有待

今后通过进一步补充完善实验设计,以期进一步揭示群落构建机制的全貌。

参考文献

- Brad O, Grace JB, Chase JM (2009) Beneath the veil: plant growth form influences the strength of species richness-productivity relationships in forests. *Global Ecology and Biogeography*, 18, 416–425.
- Capinha C, Essl F, Seebens H, Moser D, Pereira HM (2015) The dispersal of alien species redefines biogeography in the Anthropocene. *Science*, 348, 1248–1251.
- Chase JM (2014) Spatial scale resolves the niche versus neutral theory debate. *Journal of Vegetation Science*, 25, 319–322.
- Chen SB, Ouyang ZY, Xu WH, Xiao Y (2010) A review of beta diversity studies. *Biodiversity Science*, 18, 323–335. (in Chinese with English abstract) [陈圣宾, 欧阳志云, 徐卫华, 肖隼 (2010) Beta多样性研究进展. *生物多样性*, 18, 323–335.]
- Donoghue MJ (2008) Phylogenetic perspective on the distribution of plant diversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 105, 11549–11555.
- Eiserhardt WL, Svenning JC, Kissling WD, Balslev H (2011) Geographical ecology of the palms (Arecaceae): determinants of diversity and distributions across spatial scales. *Annals of Botany*, 108, 1391–1416.
- Gilbert B, Lechowicz MJ (2004) Neutrality, niches, and dispersal in a temperate forest understory. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 101, 7651–7656.
- Goslee SC, Urban DL (2007) The ecodist package for dissimilarity-based analysis of ecological data. *Journal of Statistical Software*, 22, 1–19.
- Götzenberger L, Bello F, Bräthen KA, Davison J, Dubuis A, Guisan A, Lepš J, Lindborg R, Moora M, Pärtel M (2012) Ecological assembly rules in plant communities—approaches, patterns and prospects. *Biological Reviews*, 87, 111–127.
- Han XH, Wen LF, Liu Y, Wang Z (2010) Current situation of forest resources and management measures for Matoutan Forestry Bureau. *Shaanxi Forest Science and Technology*, (4), 59–61. (in Chinese with English abstract) [韩星海, 汶录凤, 刘勇, 王周 (2010) 马头滩林业局森林资源现状分析. *陕西林业科技*, (4), 59–61.]
- Hawkins BA, Rodríguez MÁ, Weller SG (2011) Global angiosperm family richness revisited: linking ecology and evolution to climate. *Journal of Biogeography*, 38, 1253–1266.
- Hubbell SP (2001) *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*. Princeton University Press, Princeton.
- John R, Dalling JW, Harms KE, Yavitt JB, Stallard RF, Mirabello M, Hubbell SP, Valencia R, Navarrete H, Vallejo M (2007) Soil nutrients influence spatial distributions of tropical tree species. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 104, 864–869.
- Jurasinski G (2007) Simba: a collection of functions for similarity calculation of binary data R package Version 0.2–5.

- <http://www.r-project.org/>. (accessed on 2016-07-20)
- Körner C (2007) The use of "altitude" in ecological research. *Trends in Ecology & Evolution*, 22, 569–574.
- Kreft H, Jetz W (2010) A framework for delineating biogeographical regions based on species distributions. *Journal of Biogeography*, 37, 2029–2053.
- Latham RE, Ricklefs RE (1993) Global patterns of tree species richness in moist forests: energy-diversity theory does not account for variation in species richness. *Oikos*, 67, 325–333.
- Legendre P, Legendre LFJ (1998) *Numerical Ecology*. Elsevier, Amsterdam.
- Legendre P, Mi XC, Ren HB, Ma KP, Yu MJ, Sun IF, He FL (2009) Partitioning beta diversity in a subtropical broad-leaved forest of China. *Ecology*, 90, 663–674.
- Lennon JJ, Koleff P, Greenwood J, Gaston KJ (2001) The geographical structure of British bird distributions: diversity, spatial turnover and scale. *Journal of Animal Ecology*, 70, 966–979.
- Lenoir J, Gégout JC, Guisan A, Vittoz P, Wohlgemuth T, Zimmermann NE, Dullinger S, Pauli H, Willner W, Grytnes JA (2010) Cross-scale analysis of the region effect on vascular plant species diversity in southern and northern European mountain ranges. *PLoS ONE*, 5, e15734.
- Lenoir J, Virtanen R, Oksanen J, Oksanen L, Luoto M, Grytnes JA, Svenning JC (2012) Dispersal ability links to cross-scale species diversity patterns across the Eurasian Arctic tundra. *Global Ecology and Biogeography*, 21, 851–860.
- Lichstein JW (2007) Multiple regression on distance matrices: a multivariate spatial analysis tool. *Plant Ecology*, 188, 117–131.
- Liu QF, Kang MY, Liu QR (2006) Quantitative classification and environmental interpretation of forest tree species in Hungou, Zhongtiao Mountain. *Journal of Plant Ecology (Chinese Version)*, 30, 383–391. (in Chinese with English abstract) [刘秋锋, 康慕谊, 刘全儒 (2006) 中条山混沟地区森林乔木种的数量分类与环境解释. *植物生态学报*, 30, 383–391.]
- Liu Y, Tang ZY, Fang JY (2015) Contribution of environmental filtering and dispersal limitation to species turnover of temperate deciduous broad-leaved forests in China. *Applied Vegetation Science*, 18, 34–42.
- Lu P, Jin Y, Chen JH, Li MH, Yu MJ (2013) Influence of geographical distance and topographic difference on β diversity in two large-scale forest dynamics plots. *Biodiversity Science*, 21, 554–563. (in Chinese with English abstract) [卢品, 金毅, 陈建华, 李铭红, 于明坚 (2013) 地理距离和地形差异对两个大型森林动态样地 β 多样性的影响. *生物多样性*, 21, 554–563.]
- Navarro T, Oualidi JE, Taleb MS, Pascual V, Cabezudo B (2009) Dispersal traits and dispersal patterns in an oro-Mediterranean thorn cushion plant formation of the eastern High Atlas, Morocco. *Flora*, 204, 658–672.
- Nekola JC, White PS (1999) The distance decay of similarity in biogeography and ecology. *Journal of Biogeography*, 26, 867–878.
- Oksanen J, Blanchet FG, Kindt R, Legendre P, Minchin PR, O'Hara RB, Simpson GL, Solymos P, Henry M, Stevens H, Wagner H (2013) *vegan: community ecology package*. R package version 2.0–10. <http://cran.r-project.org/>. (accessed on 2016-07-20)
- Peng SY, Hu G, Yu MJ (2014) Beta diversity of vascular and its influencing factors on islands in the Thousand Island Lake. *Acta Ecologica Sinica*, 34, 3866–3872. (in Chinese with English abstract) [彭思羿, 胡广, 于明坚 (2014) 千岛湖岛屿维管植物 β 多样性及其影响因素. *生态学报*, 34, 3866–3872.]
- Qian H (2009) Beta diversity in relation to dispersal ability for vascular plants in North America. *Global Ecology and Biogeography*, 18, 327–332.
- Qian H, Hao ZJ, Zhang J (2014) Phylogenetic structure and phylogenetic diversity of angiosperm assemblages in forests along an elevational gradient in Changbaishan, China. *Journal of Plant Ecology*, 7, 154–165.
- Rayment GE, Higginson FR (1992) *Australian Laboratory Handbook of Soil and Water Chemical Methods*. Inkata Press, Melbourne.
- Reich PB, Frelich LE, Voldseth RA, Bakken P, Adair EC (2012) Understorey diversity in southern boreal forests is regulated by productivity and its indirect impacts on resource availability and heterogeneity. *Journal of Ecology*, 100, 539–545.
- Ricklefs RE (2004) A comprehensive framework for global patterns in biodiversity. *Ecology Letters*, 7, 1–15.
- Smith TW, Lundholm JT (2010) Variation partitioning as a tool to distinguish between niche and neutral processes. *Ecography*, 33, 648–655.
- Soininen J, McDonald R, Hillebrand H (2007) The distance decay of similarity in ecological communities. *Ecography*, 30, 3–12.
- Steinbauer MJ, Dolos K, Reineking B, Beierkuhnlein C (2012) Current measures for distance decay in similarity of species composition are influenced by study extent and grain size. *Global Ecology and Biogeography*, 21, 1203–1212.
- Steinitz O, Heller J, Tsoar A, Rotem D, Kadmon R (2006) Environment, dispersal and patterns of species similarity. *Journal of Biogeography*, 33, 1044–1054.
- Tan SS, Ye ZL, Yuan LB, Zhou RF, Hu G, Jin XF, Yu MJ (2013) Beta diversity of plant communities in Baishanzu Nature Reserve. *Acta Ecologica Sinica*, 33, 6944–6956. (in Chinese with English abstract) [谭珊珊, 叶珍林, 袁留斌, 周荣飞, 胡广, 金孝锋, 于明坚 (2013) 百山祖自然保护区植物群落 β 多样性. *生态学报*, 33, 6944–6956.]
- Tang ZY, Fang JY, Chi XL, Feng JM, Liu YN, Shen ZH, Wang XP, Wang ZH, Wu XP, Zheng CY (2012a) Patterns of plant beta-diversity along elevational and latitudinal gradients in mountain forests of China. *Ecography*, 35, 1083–1091.
- Tang ZY, Fang JY, Chi XL, Yang YY, Ma WH, Mohamot A, Guo ZD, Liu YN, Gaston KJ (2012b) *Geography, environ-*

- ment, and spatial turnover of species in China's grasslands. *Ecography*, 35, 1103–1109.
- Tobler WR (1970) A computer movie simulating urban growth in the Detroit region. *Economic Geography*, 46, 234–240.
- Tuomisto H, Ruokolainen K, Yli-Halla M (2003) Dispersal, environment, and floristic variation of western Amazonian forests. *Science*, 299, 241–244.
- Vavrek MJ (2011) Fossil: palaeoecological and palaeogeographical analysis tools. *Palaeontologia Electronica*, 14, 50–64.
- Wang D, Wang XA, Guo H, Wang SX, Zheng WN, Liu SL (2013) Effect of species dispersal and environmental factors on species assemblages in grassland communities. *Acta Ecologica Sinica*, 33, 4409–4415. (in Chinese with English abstract) [王丹, 王孝安, 郭华, 王世雄, 郑维娜, 刘史力 (2013) 环境和扩散对草地群落构建的影响. *生态学报*, 33, 4409–4415.]
- Wang D, Geng ZC, Yu D, He WX, Hou L (2014) Vertical distribution of soil active carbon and soil organic carbon storage under different forest types in the Qinling Mountains. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 25, 1569–1577. (in Chinese with English abstract) [王棣, 耿增超, 余雕, 和文祥, 侯琳 (2014) 秦岭典型林分土壤活性有机碳及碳储量垂直分布特征. *应用生态学报*, 25, 1569–1577.]
- Wang ZH, Fang JY, Tang ZY, Lin X (2010) Patterns, determinants and models of woody plant diversity in China. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 278, 2122–2132.
- Wiens JJ, Donoghue MJ (2004) Historical biogeography, ecology and species richness. *Trends in Ecology & Evolution*, 19, 639–644.
- Xiao ZS, Wang YS, Zhang ZB (2001) Seed bank and the factors influencing it for three Fagaceae species in Dujiangyan Region, Sichuan. *Biodiversity Science*, 9, 373–381. (in Chinese with English abstract) [肖治术, 王玉山, 张知彬 (2001) 都江堰地区三种壳斗科植物的种子库及其影响因素研究. *生物多样性*, 9, 373–381.]

(责任编辑: 唐志尧 责任编辑: 黄祥忠)

• 研究报告 •

天童常绿阔叶林定居幼苗存活和生长的关联

刘何铭^{1,2} 马遵平^{1,2} 杨庆松^{1,2} 方晓峰^{1,2} 林庆凯^{1,2} 宗 意^{1,2}
阿尔达克·阿庆^{1,2} 王希华^{1,2*}

1 (华东师范大学生态与环境科学学院, 上海 200241)

2 (浙江天童森林生态系统国家野外科学观测研究站, 浙江宁波 315114)

摘要: 群落幼苗的更新过程是维持群落物种共存的关键环节, 其中幼苗成功定居后的发展阶段是群落幼苗更新过程的重要组成部分, 对群落可繁殖个体补充格局的形成起着十分重要的作用。然而, 相比于新生幼苗, 群落内定居幼苗短期死亡率相对较低, 需要较长时间的监测才能完整地了其存活格局, 所以相关的研究还相对较少。本研究假设群落内已经成功定居的幼苗的生长状况能够较好地预测其存活情况, 通过分析影响其生长的外在因素, 尝试间接地估计定居幼苗可能的存活格局, 从而了解定居幼苗的存活和生长过程。为验证该假设, 本文选取浙江天童20 ha森林动态监测样地内的定居幼苗作为研究对象, 利用广义线性混合模型分析其相对生长速率, 以及生物邻体因子(同种/异种成树邻体指数, 同种/异种幼苗邻体密度, 同种/异种成树邻体的凋落叶产量)和微生境因子(冠层开度、草本覆盖率、海拔、坡度、坡向、土壤pH、全氮和全磷含量)对定居幼苗短期存活概率的影响, 并利用线性混合模型分析生物邻体因子和微生境因子对定居幼苗相对生长速率的影响。结果显示, 群落内定居幼苗的相对生长速率对其本身的短期存活概率有显著正影响, 且其影响程度最高; 冠层开度对群落幼苗相对生长速率有显著正影响, 且是唯一有显著影响的因子。上述结果说明, 在群落幼苗成功定居后, 其生长状况能够较好地预测其存活情况, 加之林下较好的光照条件能够促进幼苗的生长, 这可能间接导致在林下光照较好的生境条件下定居幼苗长期存活的可能性相对较高。

关键词: 存活率; 相对生长速率; 广义线性混合模型; 冠层开度; 森林动态样地

Relationships between established seedling survival and growth in evergreen broad-leaved forest in Tiantong

Heming Liu^{1,2}, Zunping Ma^{1,2}, Qingsong Yang^{1,2}, Xiaofeng Fang^{1,2}, Qingkai Lin^{1,2}, Yi Zong^{1,2}, Ardak·Aqing^{1,2}, Xihua Wang^{1,2*}

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

2 Tiantong National Forest Ecosystem Observation and Research Station, Ningbo, Zhejiang 315114

Abstract: Community seedling regeneration is a crucial process for maintaining species coexistence. The stage from which an established seedling becomes a new reproductive individual is one of the most important components of community regeneration, and influences the community recruitment pattern. However, the short-term mortality of established seedlings is lower than newly germinated seedlings, and previous studies have not been able to analyze the effect of biotic neighborhoods and abiotic micro-habitat factors on established seedling survival perfectly. Therefore, we suggest that the growth status of established seedlings could predict established seedling survival during development, and analyze the effects of these biotic and abiotic factors on established seedling growth, in order to indirectly estimate their effects on established seedling survival. To test this hypothesis, we selected established seedlings in the 20 ha forest dynamics plot in Tiantong as samples. Then, we used generalized linear mixed models to assess the effects of relative growth rate, biotic neighborhood factors (conspecific/heterospecific adult neighborhood indices, density of conspecific/heterospecific seedling neighbors, the amount of conspecific/heterospecific leaf litter from neighbors)

收稿日期: 2016-10-05; 接受日期: 2016-11-30

基金项目: 国家自然科学基金重大国际合作项目(31210103920)

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

and abiotic micro-habitat factors (canopy openness, herbaceous coverage, elevation, slope, aspect, pH value, total nitrogen and total phosphorus in the soil) on short-term established seedling survival rates. We used linear mixed models to assess the effects of biotic neighborhood factors and abiotic micro-habitat factors on relative growth rates of established seedlings. Results showed that relative growth rates have a significant, positive effect on established seedling survival, and this factor is the most important factor among potential influencing factors. In addition, canopy openness, as only one significant influencing factor, has a positive effect on relative growth rates of established seedlings. These results suggest that the growth status of seedlings could predict established seedling survival during development. Meanwhile, established seedlings prefer to grow in habitat with better light. Therefore, the established seedling survival rate would be higher in the habitat with better light through higher relative growth rates.

Key words: survival rate; relative growth rate; generalized linear mixed models; canopy openness; forest dynamics plot

群落定居幼苗(established seedling)向可繁殖径级的发展是幼苗更新的最后一步(Grubb, 1977; Kitajima & Fenner, 2000)。定居幼苗的存活格局将最终决定整个群落新的可繁殖个体的补充格局。然而,该阶段的时间跨度较幼苗定居阶段相对较长,短期死亡率相对较低,并且群落内不同物种经历此阶段所需要的时间差异较大(De-Steven, 1991; Alvarez-Buylla & Martinez-Ramos, 1992; Tanouchi et al, 1994),因而无法在较短的时间跨度内监测到群落内大部分物种定居幼苗的最终存活情况。所以需要通过分析影响群落定居幼苗短期存活的关键因素,间接地预测定居幼苗可能的存活格局。

许多研究发现,在群落幼苗定居阶段,新生幼苗的高度是决定其能否成功定居的关键因素(Gerhardt, 1996; Comita & Hubbell, 2009; Chanthorn et al, 2013; Lu et al, 2015),而新生幼苗的高度能够较好地代表幼苗定居前的生长状况,因此,新生幼苗能否成功定居主要受制于其生长状况。由于群落幼苗定居后需要获取更多资源(von Arnim & Deng, 1996; Boudell & Stromberg, 2015; Zahawi et al, 2015),以便在群落内的个体竞争中占据优势,所以生长状况对其存活的影响更加突出。然而,鲜有研究将定居幼苗的生长情况与存活状况进行关联。另外,生长作为定居幼苗发展的重要特征,了解其外部影响因素也很必要。

在群落定居幼苗生长过程中,由于不同生境的资源配比可能具有一定差异,所以在不同生境下,幼苗间的生长速率可能也会出现差异(Bazzaz, 1991; Wright & Westoby, 1999; Castro et al, 2004),表现出一定的生境偏好。已有研究表明,群落内幼苗的生

长主要受制于光照条件(Kitajima, 1992; Kobe et al, 1995; von Arnim & Deng, 1996)。在光照充足的条件下,幼苗的生长速率较高(Gerhardt, 1996),而且当幼苗高度明显超过周围邻体时,其在光资源竞争中会明显占据优势,从而更有可能存活下来(Hubbell et al, 2001)。另外,土壤养分含量的空间变化也可能导致不同幼苗个体所获得的营养不同,从而出现生长速率的差异(祝燕等, 2009)。除此之外,在不同微地形条件下,地表径流结构会有较大差异,导致不同区域的土壤湿度不同(Wright, 2002),也可能会影响幼苗的生长。

除了生境偏好外,生物邻体也可能会影响幼苗生长速率(Kitajima & Fenner, 2000)。当周围的资源不足以供给所有幼苗的生长时,幼苗间会产生十分剧烈的资源竞争,以致部分幼苗在竞争中占据优势,而另一部分幼苗的生长受到抑制,在一段时间后可能会死亡(祝燕等, 2009)。另外,根据Janzen-Connell效应假说(以下简称J-C效应),同种成树邻体也可能通过传播专一性病原菌和吸引食草动物捕食(Janzen, 1970; Connell, 1971),从而抑制目标幼苗的生长,甚至导致其死亡(McCarthy-Neumann & Kobe, 2010)。然而,部分研究显示,由于定居幼苗的各个器官发育相对完善,其抵御专一性病原菌和食草动物侵害的能力也有所加强(Connell, 1971; Condit et al, 2000),所以J-C效应的影响可能会变弱。此外,由于受J-C效应影响显著(Comita & Hubbell, 2009; Kobe & Vriesendorp, 2011; Bai et al, 2012; Lin et al, 2014),大部分幼苗可能会在远离母株的低密度区域定居,导致定居后的幼苗与母株间的距离相对较远,其周围大部分为异种成树邻体。而异种成树邻

体的聚集可能会阻碍专一性天敌发现和侵害定居幼苗, 形成明显的异群保护现象(Wills, 1996; Peters, 2003)。

综上所述, 在群落幼苗成功定居后, 由于其短期死亡率相比于未定居前时明显偏低, 难以在较短的时间尺度内充分了解影响其存活的外在因素。因此我们需要先判断其存活是否主要受生长状况的影响, 然后分析外在因素对生长的影响, 间接地了解可能影响其存活的因素。为此, 我们选取浙江天童20 ha森林动态监测样地内的定居幼苗作为监测对象, 连续3年记录其存活和生长情况, 并收集和整理其周围的生物邻体和微生境因子, 拟探讨以下科学问题: (1)在群落幼苗定居后, 其生长速率是否为影响其短期存活的关键因素? 生物邻体或微生境因子的影响程度如何? (2)如果定居幼苗的生长速率是影响其存活的主要因子, 那么哪些生物邻体或微生境因子会对其生长速率产生影响, 从而间接影响定居幼苗的存活?

1 材料与方法

1.1 研究区概况

研究区域位于浙江省宁波市鄞州区天童国家森林公园内。该森林公园地处 $29^{\circ}48' N$, $121^{\circ}47' E$ 附近, 属于中亚热带季风气候, 四季分明, 年均温 $16.2^{\circ}C$, 其中7月平均气温 $28.1^{\circ}C$ (全年最热), 1月平

均气温 $4.2^{\circ}C$ (全年最冷)。另外, 该区域东临东海, 全年温和多雨, 年平均降水量 $1,374.7 mm$, 大多集中于夏季6–8月, 冬季降水量相对较少, 雨热同期。土壤类型为山地黄红壤, 母质主体为中生代沉积岩(宋永昌和王祥荣, 1995)。常绿阔叶林为公园内主要植被类型, 沟谷附近也常聚集生长部分落叶阔叶树种(宋永昌和王祥荣, 1995; Yan et al, 2006), 斑块状镶嵌于成熟群落内, 形成常绿落叶共存的植物群落类型(谢玉彬等, 2012)。

天童20 ha森林动态监测样地(以下简称天童样地)毗邻天童禅寺, 位于公园核心保护区内, 该区域植被作为寺院的风水林长期保存, 群落结构完整, 植物种类丰富(杨庆松等, 2011)。样地东西长500 m, 南北宽400 m, 海拔范围304.26–602.89 m, 落差298.63 m, 其间包含两条贯穿南北的山脊。样地整体地形复杂多变, 环境异质性较高(图1)。2009年对样地内所有胸径(DBH) $\geq 1 cm$ 的木本植物进行了每木调查, 包括鉴定种名、测量胸径以及记录空间坐标等(杨庆松等, 2011)。

1.2 幼苗监测样点的设置

为了了解群落幼苗的更新过程, 在天童样地全面建成后, 我们于2011年8月在样地内设置了187个幼苗监测样点。监测样点均匀分布于每个 $20 m \times 20 m$ 样格的对角点(图1), 但为了避免边缘效应, 并未在样地边缘40 m范围内设置监测样点。监测样点内

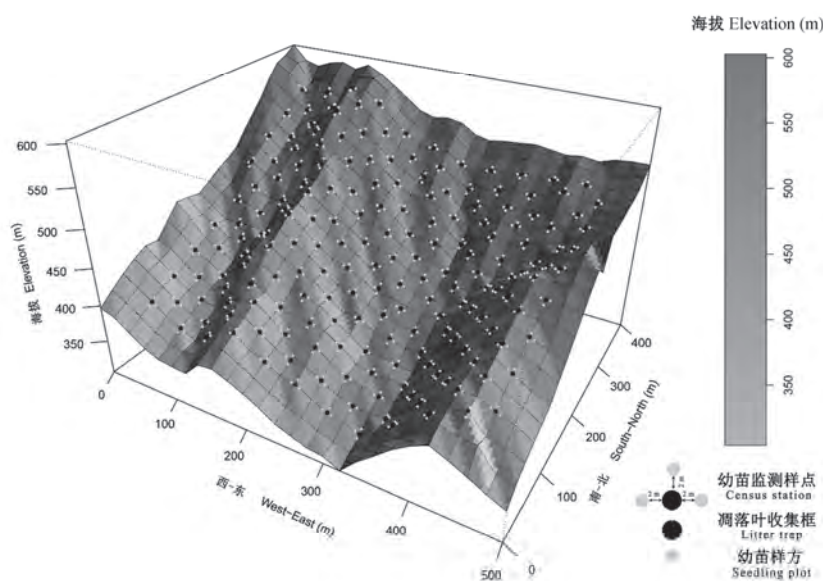


图1 天童20 ha森林动态监测样地地形图及幼苗监测样点分布图

Fig. 1 Topography of 20 ha forest dynamics plot in Tianlong and the distribution of seedling census stations

包含1个0.5 m²的凋落物收集框(中心位置)和距离其2 m的3个1 m × 1 m的幼苗监测样方(方向随机)(图1), 共计187个凋落物收集框和561个幼苗监测样方。此种设置方式能够全面监测天童样地内不同地形条件下幼苗的更新过程, 并通过监测样点中心点的凋落物收集框, 在不影响幼苗样方地表凋落物层的情况下, 收集幼苗周围的凋落叶并估计其产量。

1.3 监测内容及定居幼苗样本的筛选

2011年10月, 我们首先对561个幼苗样方内的已有木本植物幼苗(胸径DBH ≤ 1 cm)进行了本底调查, 包括挂牌、物种鉴定、株高测量、辨别木质部是否形成(对形成木质部的幼苗进行基径测量)、空间位置和草本覆盖度记录。2012–2014年, 每年10月复查株高和存活情况。本研究选择的定居幼苗为2011年10月本底调查期间, 木质部已基本形成(基径BD ≥ 1 mm)并具有多层明显叶痕的幼苗个体(附录1)。考虑到需要分析同种成树邻体对定居幼苗存活和生长的影响, 我们首先去除了未能进行物种鉴定的定居幼苗样本10株, 以及在20 ha动态监测样地每木调查过程中未出现(无成年个体)的3个物种(浙皖虎刺(*Damnacanthus macrophyllus*)、花椒簕(*Zanthoxylum scandens*)和虎刺(*Damnacanthus indicus*))的定居幼苗样本共22株, 这些定居幼苗占有定居幼苗样本数的2.58% (附录2)。

1.4 定居幼苗相对生长速率

本研究利用定居幼苗的相对生长速率(relative growth rate, RGR)代表其生长情况, 以尽量避免由于苗龄原因造成的绝对生长量的差异。计算公式如下:

$$\overline{RGR}_i = [\ln(Height_i) - \ln(Height_{i-1})] / (t_i - t_{i-1}) \quad (1)$$

式中, i 为调查年份, $Height$ 为幼苗株高, $t_i - t_{i-1}$ 为两次调查的间隔时间, 均为1年。

在筛选影响定居幼苗短期存活的关键因素时, 需要分析幼苗相对生长速率(生长状况)对存活的影响。但幼苗在调查过程中会出现死亡的现象, 导致无法获取当年的相对生长速率, 因此, 我们选择其前一年的相对生长速率代替当年的相对生长速率作为影响幼苗存活的生长速率因子。其中2011年10月至2012年10月死亡的幼苗个体, 其前一年的相对生长速率无法计算(研究期间以外), 所以本研究并

未分析该时间段内定居幼苗短期存活的影响因素。在分析影响幼苗生长的因素时, 我们筛选的是一直存活的定居幼苗个体, 可以计算每株幼苗当年的相对生长速率, 因此我们选择当年的相对生长速率代表定居幼苗的生长情况。

1.5 生物邻体因子

1.5.1 目标幼苗周围同种/异种成树邻体指数和幼苗邻体密度

为了辨别幼苗周围成树邻体是否通过J-C效应影响定居幼苗的存活和生长, 本研究参考相关的研究, 将成树邻体定义为幼苗所在幼苗样方中心点周围10 m范围内胸径 ≥ 1 cm的个体(Comita & Hubbell, 2009; Lin L et al, 2012; Lin F et al, 2014), 并将其分为同种成树邻体和异种成树邻体, 分别计算其成树邻体指数。由于其距离幼苗越近、胸径越大, 对幼苗存活和生长的影响越大(Canham et al, 2004), 所以成树邻体指数为考虑距离权重的成树邻体胸高断面面积和。计算公式如下:

$$A = \sum_{j=1}^N BA_j / DISTANCE_j \quad (2)$$

式中, N 为成树邻体数量, BA 为成树邻体的胸高断面面积, $DISTANCE$ 为成树邻体到目标幼苗所在幼苗样方中心点的距离, 当成树邻体生长在幼苗样方内, A 会异常增大, 所以此时我们将 $DISTANCE$ 调整为0.5 m(假设成树邻体在1 m × 1 m的幼苗样方边缘)。

同种/异种幼苗邻体密度作为衡量密度制约格局的重要指标(Comita & Hubbell, 2009; Kobe & Vriesendorp, 2011; Bai et al, 2012; Lu et al, 2015), 也可能是影响定居幼苗生长的重要因子。为此我们调查了与其处于同一幼苗样方内的同种和异种幼苗密度(包括非定居幼苗), 作为同种和异种幼苗邻体密度因子。

1.5.2 同种/异种叶凋落量因子

同种成树邻体产生的凋落叶可能携带专一性的病原菌和昆虫, 抑制其周围同种定居幼苗的存活和生长(Xiong & Nilsson, 1997; García-Guzmán & Benítez-Malvido, 2003); 而大量的其他异种凋落叶有可能通过改变微生境而间接影响其周围定居幼苗的存活和生长(Xiong & Nilsson, 1997)。为此, 我们需要估计幼苗周围同种和异种凋落叶的产量, 从而分析其对定居幼苗存活和生长的影响。我们利用

2011年10月至2014年10月期间, 187个凋落物框每两个星期收集一次的凋落叶分种称量^{①②③④}, 计算幼苗存活或生长时段内其所对应的凋落叶框收集到的同种/异种凋落叶总量(干重), 作为同种/异种叶凋落量因子。

1.6 微生境因子

由于群落幼苗生长过程对于微生境十分敏感, 所以本研究仔细测量了定居幼苗周围的微生境因子, 包括幼苗样方上部的冠层开度(光环境), 所处的海拔、坡向和坡度, 样方内的草本覆盖度, 以及周围土壤的pH值、全氮含量和全磷含量, 力求获得较为完整的微生境信息。其中, 幼苗样方内精确的坡度和坡向数据是在幼苗调查期间(2014年1–5月), 利用具有两向刻度调节的三脚架(A650F, BENRO, 中国)和地质罗盘仪(DQL-11), 通过计算每个幼苗样方中心位置与水平面的二面角(坡度), 以及坡面法线在水平面的投影方向(坡向)获得的^⑤。另外, 在三脚架上安装配有鱼镜头(AF DX 10.5mm F2.8G ED, Nikon, 日本)的单反相机(D70, Nikon, 日本), 拍摄幼苗样方中心点0.5 m高度以上的180度全景冠层照片。然后利用冠层开度分析软件(Regent Instruments, WinSCANOPY2013a, 加拿大)分析冠层照片, 计算出幼苗样方上部的冠层开度^⑤。除此之外, 2008–2011年天童样地建设期间, 已对每个20 m × 20 m样方顶点的海拔(全站仪)、土壤pH值(水土比例1:5混合后, 利用电极法测定)、全磷(SAN⁺⁺, Skalar, 荷兰)和全氮(vario MICRO cube, Elementar, 德国)(详见张娜等, 2012)进行测量和取样分析。由于本研究的幼苗样方设置于部分20 m × 20 m样方顶点附近(图1), 因此, 幼苗样方的海拔和土壤理化性质(土壤pH值、全氮和全磷含量), 均采用对应顶点的数据。草本覆盖度是在幼苗调查过程中进行实地记录的。基本情况如表1。

1.7 统计分析

1.7.1 短期存活影响因素模型

由于需要分析幼苗相对生长速率以及生物邻体和微生境因子对群落定居幼苗短期存活情况(二项分布数据)的影响, 加之群落幼苗是由群落内不同空间、不同调查时间, 以及不同物种的幼苗共同组成的, 为此我们需要构建能够综合各分组变量并转换为二项分布概率的回归模型。本研究选择二项分布族(binomial distribution)的广义线性混合模型(generalized linear mixed models), 用以分析幼苗相对生长速率、生物邻体和微生境因子对群落定居幼苗短期存活情况的影响。其中, 因变量被定义为不同物种(层次五)的幼苗, 在不同调查年份间(层次四), 其在不同监测样点内(层次三)的幼苗样方中(层次二)的个体(层次一)存活情况(存活为1, 死亡为0), 该数据类型属于五层巢式数据。自变量为可能影响其存活的因子, 包括幼苗前一年的相对生长速率, 生物邻体因子如同种和异种成树邻体指数、同种和异种幼苗邻体密度、同种和异种凋落叶产量, 及微生境因子如冠层开度、草本覆盖度、海拔、坡度、坡向、土壤pH值、土壤全氮含量、土壤全磷含量。综上所述, 广义线性混合模型应设计为:

$$Y_{ijpqk} \sim \text{binomial}(1, \pi_{ijpqk}) \quad (3)$$

$$\text{logit}(\pi_{ijpqk}) = [\alpha + \beta \times x]_{\text{fixed part}} + [\mu_{j|p|q|k} + \mu_{p|q|k} + \mu_{q|k} + \mu_k]_{\text{random part}} \quad (4)$$

式中, Y_{ijpqk} 为物种 k 在 q 调查年份, 其监测样点 p 内的幼苗样方 j 中的幼苗个体 i 的存活情况(存活为1, 死亡为0), π_{ijpqk} 为定居幼苗 i 的存活概率。公式(4)中随机项为物种 $k(\mu_k)$, 调查年份 $q(\mu_{q|k})$, 幼苗监测样点 $p(\mu_{p|q|k})$ 和幼苗样方 $j(\mu_{j|p|q|k})$ 。其中, 幼苗样方 j 包含于监测样点 p 内, 幼苗监测样点 p 包含于调查年份 q 内, 调查年份 q 包含于物种 k 内(Zuur et al, 2009)。固定项包括截距 α 和潜在解释变量 x 的系数 β 。

1.7.2 生长影响因素模型

由于需要了解生物邻体和微生境因子对群落定居幼苗生长情况的影响, 而群落幼苗的生长状况(相对生长速率)是正态分布数据, 为此, 本研究选择了线性混合模型(linear mixed models)。其中, 因变量为幼苗当年的相对生长速率, 分组类型与短期存活影响因素模型相同, 也为五层巢式数据。自变

① 王樟华 (2013) 浙江天童常绿阔叶林凋落物量的时空分布特征. 硕士学位论文, 华东师范大学, 上海.

② 赵青青 (2014) 浙江天童常绿阔叶林凋落物动态及凋落叶空间扩散模型研究. 硕士学位论文, 华东师范大学, 上海.

③ 董舒 (2016) 天童常绿阔叶林 6 个优势种凋落量及养分特征研究. 硕士学位论文, 华东师范大学, 上海.

④ 袁铭姣 (2016) 极端天气对天童常绿阔叶林凋落物量的影响. 硕士学位论文, 华东师范大学, 上海.

⑤ 邢九州 (2015) 林内光环境的精确测量方法及时空异质性. 硕士学位论文, 华东师范大学, 上海.

表1 幼苗样方微生境因子
Table 1 Micro-habitat factors of seedling plots

微生境因子 Micro-habitat factors	最大值 Maximum value	最小值 Minimum value	平均值 Mean	标准差 Standard deviation
冠层开度 Canopy openness (%)	35.31	2.58	9.09	3.86
海拔 Elevation (m)	572.28	321.89	441.87	53.9
坡度 Slope (°)	82.65	4.00	35.08	11.98
坡向 Aspect (°)	318.92	30.00	185.93	54.86
草本覆盖度 Herbaceous coverage (%)	100.00	0.00	20.76	24.94
全氮 Total nitrogen (g/kg)	10.04	0.95	3.15	1.27
全磷 Total phosphorus (g/kg)	0.79	0.02	0.26	0.13
pH值 pH value	5.26	3.50	4.14	0.25

坡向为以北方向为起点的顺时针旋转角度。
Aspect is the clockwise rotation from the north.

量也是可能影响其生长的生物邻体和微生境因子。
综上所述，线性混合模型应设计为：

$$RGR_{ijkpqk} = [\alpha + \beta \times x]_{\text{fixed,part}} + [\mu_{j|p|q|k} + \mu_{p|q|k} + \mu_{q|k} + \mu_k]_{\text{random,part}}$$

(5)

式中， RGR_{ijkpqk} 为物种 k 在调查年份 q 间，其幼苗监测样点 p 内的幼苗样方 j 中的幼苗个体 i 的相对生长速率，而随机项和固定项与短期存活影响因素模型相同。

1.7.3 模型筛选和分析

由于群落幼苗成功定居后，影响其存活和生长的潜在影响因子数量都相对较多，可能存在多重共线性的问题。为此，本文采用全子集回归的方法 (Burnham & Anderson, 2002)，筛选所有子集模型中的一个或多个最优模型，组成最优模型组(去除具有共线性或无关的潜在影响因子)，综合分析最优模型组中解释变量的平均估计量(model-averaged estimators)或二阶平均估计量(second model-averaged estimator)，用以筛选主要影响因子(显著影响)。然后根据平均估计量的正负了解其影响的方式(显著正影响或负影响)。另外，根据所有潜在因子的 AIC_c 权重确定其影响程度。

全子集回归模型即将所有潜在影响因子进行不重复的随机组合(附录3公式1)。然后依次对组合形成的回归模型进行分析，获得每个模型的 AIC (Akaike information criterion)值。由于本研究中部分物种尺度的模型的样本量较小(样本数/潜在影响因子的个数 ≤ 30)，所以需要将 AIC 转换成二阶即 AIC_c (附录3公式2) (Blau & Neely, 1975)进行模型筛选和相关运算(AIC_c 用法与 AIC 完全一样) (Burnham &

Anderson, 2002)。另外，根据附录3公式3和4计算所有模型的 ΔAIC_c 值和权重 w_i ，用以筛选最优模型和分析潜在影响因子。

根据全子集中每个回归模型的 AIC_c 权重 w_i 计算每个潜在影响因子的相对权重 $w_+(j)$ (附录3公式5和6) (Burnham & Anderson, 2002)，用以表示各潜在影响因子对于定居幼苗存活和生长(因变量变化)的影响程度，如果相对权重 $w_+(j)$ 的值相同，则比较平均估计量或二阶平均估计量。

筛选所有子集模型中 $\Delta AIC_c \leq 2$ 的模型组成最优模型组(ΔAIC_c 值相差2的模型间没有显著性差异) (Burnham & Anderson, 2002)，分析最优模型组内各个潜在影响因子对于定居幼苗存活和生长(因变量变化)的影响方式，即分析各因子回归系数的显著程度及其正负。由于本研究采用的是全子集回归的方法，所以最优模型可能是一个或者多个，需要利用平均估计量 $\hat{\beta}_j$ (附录3公式7, 8和9)，或二阶平均估计量 $\bar{\beta}_j$ (附录3公式10) (Burnham & Anderson, 2002)，综合考虑各潜在影响因子在最优模型组内全部的回归系数，用以分析其对于定居幼苗存活和

生长(因变量变化)的影响方式。当 $\hat{\beta}_j$ 或 $\bar{\beta}_j \neq 0$ 时，说明该潜在影响因子对定居幼苗的存活和生长(因变量变化)有显著影响，即为主要影响因子；其中，当 $\hat{\beta}_j$ 或 $\bar{\beta}_j > 0$ 时，为显著正影响；如果小于0，则为显著负影响。如果等于0，则无显著影响。

所有统计分析均采用R软件完成，其中广义线性混合模型和线性混合模型分析分别采用R软件的

lme4软件包中的glmer()和lmer()命令完成(Bates et al, 2013), 统计检验的显著性水平为 $\alpha = 0.05$ 。

2 结果

2.1 群落内定居幼苗的年际存活和生长动态

2011年10月本底调查时, 共调查已经成功定居的实生木本幼苗1,239株(图2A) (其中10株个体未能鉴定), 分别属于30科53属77种。从本底调查至2014年10月最后一次复查, 3年间共死亡344株(图2A), 年均死亡率为 $10.2 \pm 0.2\%$ 。另外, 年均相对生长速率为 $6.6 \pm 1.4 \text{ cm}\cdot\text{m}^{-1}\cdot\text{yr}^{-1}$, 且3年间无显著差异(图2B)。

2.2 各因子对定居幼苗短期存活的影响

群落定居幼苗的短期存活率主要受其相对生长速率的显著正影响, 即幼苗相对生长速率的升高会提高其存活率。另外, 异种成树邻体指数的升高也会显著提高定居幼苗的短期存活率, 但影响程度低于相对生长速率。其他潜在影响因子对定居幼苗短期存活率无显著影响(图3)。

2.3 各因子对定居幼苗生长的影响

在群落尺度上, 定居幼苗的相对生长速率会随着冠层开度的增加而显著增加, 且是唯一一对定居幼

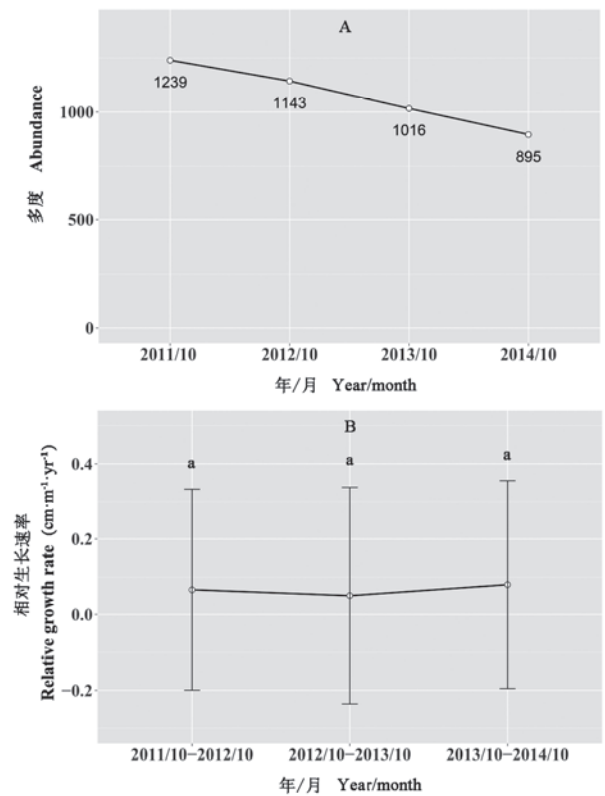


图2 定居幼苗多度(A)和相对生长速率(B)随时间的动态变化
Fig. 2 Temporal dynamic changes of abundance (A) and relative growth rate (B) of the established seedlings

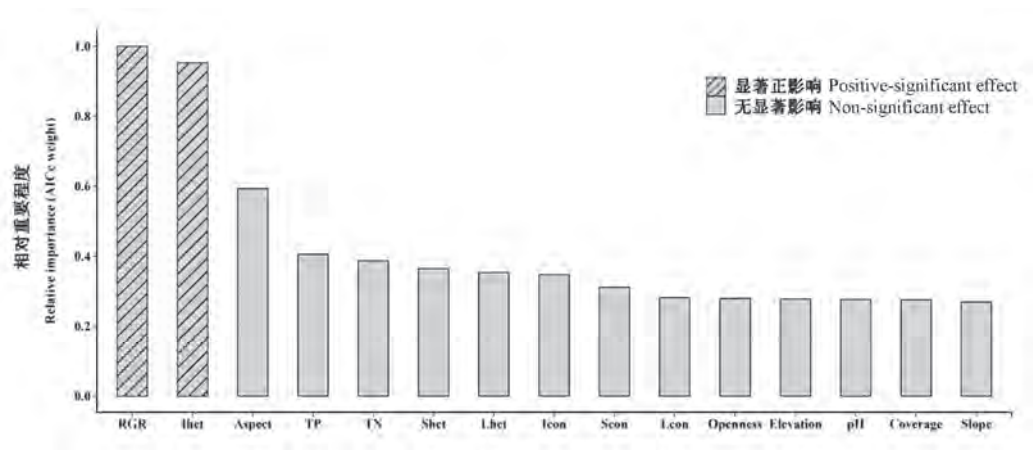


图3 各因子对群落内定居幼苗短期存活概率的影响。 $AICc$ 的相对权重为该因子的影响程度(按影响程度降序排列)。**RGR**: 前一年相对生长速率; **Icon**: 同种成树邻体指数; **Ihet**: 异种成树邻体指数; **Scon**: 同种幼苗邻体密度; **Shet**: 异种幼苗邻体指数; **Lcon**: 同种凋落叶产量; **Lhet**: 异种凋落叶产量; **Coverage**: 幼苗样方内的草本覆盖度; **Openness**: 冠层开度; **Slope**: 坡度; **Aspect**: 坡向(经 $\cos(\alpha)+1.1$ 转换); **Elevation**: 幼苗监测样点周围的海拔; **pH**: 土壤pH值; **TN**: 土壤全氮含量; **TP**: 土壤全磷含量。

Fig. 3 Effects of factors on established seedlings survival in the community. The $AICc$ weight indicates the relative importance of each factor. The ranking of potential factors in the X axis is ordered by the $AICc$ weight. RGR, Relative growth rate in the previous year; Icon, Conspecific adult neighborhood indices; Ihct, Heterospecific adult neighborhood indices; Scon, Density of conspecific seedling neighbors; Shet, Density of heterospecific seedling neighbors; Lcon, Amount of conspecific leaf litter; Lhet, Amount of heterospecific leaf litter; Coverage, Coverage of herb in the focal seedling plot; Openness, Canopy openness; Aspect, Transformed by $\cos(\alpha)+1.1$; pH, pH value in the soil; TN, Total nitrogen in the soil; TP, Total phosphorus in the soil.

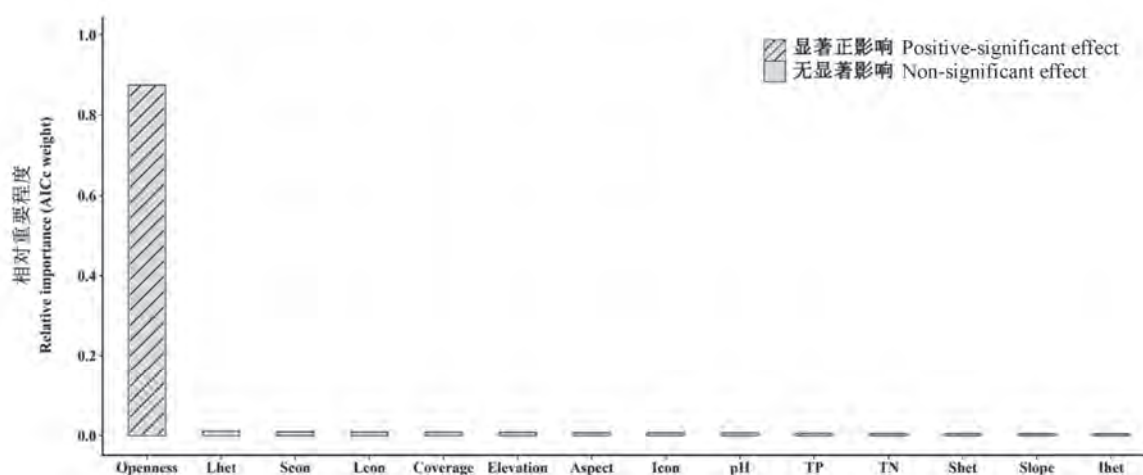


图4 生物邻体和微生境因子对群落内定居幼苗相对生长速率的影响。 $AICc$ 的相对权重为该因子的影响程度(按影响程度降序排列)。**Icon**: 同种成树的邻体指数; **Ihct**: 异种成树的邻体指数; **Scon**: 同种幼苗邻体密度; **Shet**: 异种幼苗邻体指数; **Lcon**: 同种凋落叶产量; **Lhet**: 异种凋落叶产量; **Coverage**: 幼苗样方内的草本覆盖度; **Openness**: 冠层开度; **Slope**: 坡度; **Aspect**: 坡向(经 $\cos(\alpha)+1.1$ 转换); **Elevation**: 幼苗监测样点周围的海拔; **pH**: 土壤pH值; **TN**: 土壤全氮含量; **TP**: 土壤全磷含量。

Fig. 4 Effects of biotic neighborhood and micro-habitat factors on the relative growth rate of established seedlings in the community. The $AICc$ weight indicates the relative importance of each factor. The ranking of potential factors in the X axis is ordered by the $AICc$ weight. Icon, Conspecific adult neighborhood indices; Ihct, Heterospecific adult neighborhood indices; Scon, Density of conspecific seedling neighbors; Shet, Density of heterospecific seedling neighbors; Lcon, Amount of conspecific leaf litter; Lhet, Amount of heterospecific leaf litter; Coverage, Coverage of herb in the focal seedling plot; Openness, Canopy openness; Aspect, Transformed by $\cos(\alpha)+1.1$; pH, pH value in the soil; TN, Total nitrogen in the soil; TP, Total phosphorus in the soil.

苗相对生长速率有显著性影响的因子, 其他因子都没有显著影响(图4)。

3 讨论

通过分析发现, 定居幼苗的相对生长速率是影响其短期存活最重要的因素, 随着相对生长速率的增加, 其存活率也显著提高。这说明即使在较短的时间尺度内(较低的死亡率), 群落定居幼苗的存活仍然受其生长状况的显著影响。在分析影响群落定居幼苗生长的外在因素时我们发现, 在群落尺度上, 冠层开度是影响群落定居幼苗相对生长速率的唯一因子, 在林下冠层开度大的位置, 群落定居幼苗的相对生长速率显著提高。

在分析影响群落定居幼苗短期存活的因素时, 我们发现微生境因子并未对群落定居幼苗的短期存活产生显著影响。可能的原因是幼苗定居后, 其短期死亡率会大幅下降(De-Steven, 1991; Alvarez-Buylla & Martinez-Ramos, 1992; Kitajima & Fenner, 2000)。由于死亡率低(本研究中定居幼苗的年均死亡率仅为 $10.2 \pm 0.2\%$), 所以微生境因子对群落定居幼苗存活的影响难以在较短的时间尺度

内表现出来, 需要进行较长时间的监测。

另外, J-C效应导致的密度制约和距离制约格局在定居幼苗的短期存活格局中并未体现。密度制约格局未形成的主要原因可能是群落定居幼苗的多度与频度(附录2)呈现极显著正相关($r = 0.97$, $P < 0.001$), 多度大、频度小的聚集格局较少出现(ЯрошенкоПД, 1966), 加之定居幼苗相比于未定居的幼苗, 其植株抵抗天敌侵害的能力更强(Kitajima & Fenner, 2000), 从而导致专一性天敌难以集中侵害定居幼苗个体并造成其大量死亡, 形成密度制约格局; 而距离制约格局未形成的主要原因可能是由于群落幼苗在定居前的阶段已经远离母株(Comita & Hubbell, 2009; Kobe & Vriesendorp, 2011; Bai et al, 2012; Lin F et al, 2014), 使专一性天敌难以侵害。然而, 由于定居幼苗远离母株, 造成异种成树成为围绕在其周围的重要成树类型。在分析影响定居幼苗短期存活的因素时, 我们发现异种成树邻体指数上升, 会显著提高定居幼苗的短期存活率。可能的原因是异种成树个体的聚集能够有利地阻隔专一性天敌的侵害, 形成明显的异群保护现象(Hubbell & Foster, 1986; Kochummen et al, 1990)。然

而, 异种成树邻体对定居幼苗短期存活的影响程度要小于相对生长速率, 相对生长速率能够更好地解释定居幼苗的短期存活情况。

由于定居幼苗已经成功定植, 所以在较短的时间尺度上, 我们并未观测到大部分生物邻体和微生境因子对定居幼苗存活的明显影响。然而, 幼苗自身的相对生长速率却在较短的时间尺度上对定居幼苗存活产生了十分显著的正影响(当幼苗的相对生长速率明显高于周围同种同阶段个体时, 其存活率也会上升)。说明定居幼苗的相对生长速率是影响幼苗存活的关键因素, 加之幼苗相对生长速率对外部生物邻体和微生境因子影响的敏感性较高(Turner, 1990; Berkowitz et al, 1995), 所以本研究通过分析不同因子对定居幼苗相对生长速率的影响, 从而间接推测定居幼苗的存活格局是可行的。

通过分析发现, 在群落尺度上冠层开度是唯一显著影响定居幼苗相对生长速率的因素。随着冠层开度的增加, 幼苗的相对生长速率也会增加, 说明较好的光照条件能够促进群落内定居幼苗的生长。虽然本群落内存在较多的耐阴种(刘何铭等, 2015), 根据以往的研究, 在高光环境下耐阴种幼苗的生长会受到抑制(Walters et al, 1993; Kitajima, 1994; Walters & Reich, 1996), 但由于幼苗样方顶部的冠层开度最大仅为35.31% (表1), 未达到仅适宜阳生种存活和生长的高光或全光环境(冠层开度> 40%) (Ellenberg, 1974)。而在非高光环境下, 适量增加的光照也会促进耐阴种幼苗的生长(Canham, 1988)。所以光照成为影响该区域群落定居幼苗生长重要的外在因素。另外, 不同物种间定居幼苗相对生长速率的差异是影响群落定居幼苗生长的重要内在因素(附录4), 但这并未干扰冠层开度作为重要的外在因素对于其相对生长速率的影响程度和方式。

许多研究显示, 当光资源成为植物生长的限制因素时, 植物体通常会选择快速生长以获取更多的光资源存活下来, 形成生长率高、存活率也高的现象(Walters & Reich, 1996; Hubbell et al, 2001; Lin F et al, 2014; Ley-López et al, 2016)。本研究中光照是限制天童群落定居幼苗生长的唯一因素。通过分析我们也发现, 在群落水平上, 定居幼苗的相对生长速率与存活率呈现极显著的正相关(附录5), 说明天童群落大部分物种的定居幼苗会选择快速生长, 从而获取更多的光资源。

综上所述, 群落内定居幼苗的存活主要受生长状况的影响。相对生长速率较高的定居幼苗, 其存活的可能性也相对较大, 而林下光环境较好的区域, 幼苗的相对生长速率也较高, 因此光环境可能会间接地影响定居幼苗的存活格局。另外, 由于光环境是通过促进定居幼苗生长, 从而逐渐提升幼苗存活的可能性, 该过程需要在较长的时间尺度上才能检验, 所以在本研究中我们并未发现光环境对于定居幼苗短期存活产生显著的直接影响。除此之外, 本研究所考虑的生物邻体和环境因子并不全面, 其对定居幼苗短期存活率和相对生长速率变化的解释程度也都相对较小(附录6)。许多未考虑的外界因素也可能通过影响定居幼苗的生长从而间接地影响其存活, 光环境也同样可能通过影响其他外界因素间接影响定居幼苗的存活。为此, 在以后的研究中应该尝试考虑更多的生物邻体和环境因子, 寻找其他可能的影响因素。

致谢: 十分感谢邢九州同学为本研究提供的冠层开度数据, 以及王樟华、赵青青、董舒和袁铭皎同学为本研究提供的凋落物数据。

参考文献

- Alvarez-Buylla ER, Martinez-Ramos M (1992) Demography and allometry of *Cecropia obtusifolia*, a neotropical pioneer tree—an evaluation of the climax-pioneer paradigm for tropical rain forests. *Journal of Ecology*, 80, 275–290.
- Bai XJ, Queenborough SA, Wang XG, Zhang J, Li BH, Yuan ZQ, Xing DL, Lin F, Ye J, Hao ZQ (2012) Effects of local biotic neighbors and habitat heterogeneity on tree and shrub seedling survival in an old-growth temperate forest. *Oecologia*, 170, 755–765.
- Bates D, Maechler M, Bolker B, Walker S (2013) lme4: Linear mixed-effects models using Eigen and S4. R package version 3.2.1. <http://lme4.r-forge.r-project.org/>. (accessed on 2016-10-01)
- Bazzaz FA (1991) Habitat selection in plants. *The American Naturalist*, 137, 116–130.
- Berkowitz AR, Canham CD, Kelly VR (1995) Competition vs. facilitation of tree seedling growth and survival in early successional communities. *Ecology*, 76, 1156–1168.
- Blau GE, Neely WB (1975) Mathematical model building with an application to determine the distribution of Dursban insecticide added to a simulated ecosystem. *Advances in Ecological Research*, 9, 133–163.
- Boudell JA, Stromberg JC (2015) Impact of nitrate enrichment on wetland and dryland seed germination and early seedling development. *Journal of Vegetation Science*, 26, 452–463.

- Burnham KP, Anderson DR (2002) Model Selection and Multimodel Inference: A Practical Information-Theoretical Approach, 2nd edn. Springer, New York.
- Canham CD (1988) Growth and canopy architecture of shade-tolerant trees: response to canopy gaps. *Ecology*, 69, 786–795.
- Canham CD, LePage PD, Coates KD (2004) A neighborhood analysis of canopy tree competition: effects of shading versus crowding. *Canadian Journal of Forest Research*, 34, 778–787.
- Castro J, Zamora R, Hódar JA, Gómez JM (2004) Seedling establishment of a boreal tree species (*Pinus sylvestris*) at its southernmost distribution limit: consequences of being in a marginal Mediterranean habitat. *Journal of Ecology*, 92, 266–277.
- Chanthorn W, Caughlin T, Dechkla S, Brockelman WY (2013) The relative importance of fungal infection, conspecific density and environmental heterogeneity for seedling survival in a dominant tropical tree. *Biotropica*, 45, 587–593.
- Comita LS, Hubbell SP (2009) Local neighborhood and species' shade tolerance influence survival in a diverse seedling bank. *Ecology*, 90, 328–334.
- Condit R, Ashton PS, Baker P, Bunyavejchewin S, Gunatilleke S, Gunatilleke N, Hubbell SP, Foster RP, Itoh A, LaFrankie JV (2000) Spatial patterns in the distribution of tropical tree species. *Science*, 288, 1414–1418.
- Connell JH (1971) On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees. In: *Dynamics of Populations* (eds den Boer PJ, Gradwell GR), pp. 298–312. Centre for Agricultural Publishing and Documentations, Wageningen.
- De-Steven D (1991) Experiments on mechanisms of tree establishment in old-field succession: seedling survival and growth. *Ecology*, 72, 1076–1088.
- Ellenberg H (1974) *Scripta Geobotanica*. Verlag Erich. Goltze, Göttingen. (in German)
- García-Guzmán G, Benítez-Malvido J (2003) Effect of litter on the incidence of leaf-fungal pathogens and herbivory in seedlings of the tropical tree *Nectandra ambigens*. *Journal of Tropical Ecology*, 19, 171–177.
- Gerhardt K (1996) Effects of root competition and canopy openness on survival and growth of tree seedlings in a tropical seasonal dry forest. *Forest Ecology and Management*, 82, 33–48.
- Grubb PJ (1977) The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biological Reviews*, 52, 107–145.
- Hubbell SP, Foster RB (1986) Biology, chance, and history and the structure of tropical rain forest tree communities. In: *Community Ecology* (eds Diamond J, Case JT), pp. 314–329. Harper & Row, New York.
- Hubbell SP (2001) *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography*. Princeton University Press, Princeton & Oxford.
- Hubbell SP, Ahumada JA, Condit R, Foster RB (2001) Local neighborhood effects on long-term survival of individual trees in a neotropical forest. *Ecological Research*, 16, 859–875.
- Janzen DH (1970) Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *The American Naturalist*, 104, 501–528.
- Kitajima K (1992) The importance of cotyledon functional morphology and patterns of seed reserve utilization for the physiological ecology of neotropical tree seedling. PhD dissertation, Illinois Urbana-Champaign, Illinois.
- Kitajima K (1994) Relative importance of photosynthetic traits and allocation patterns as correlates of seedling shade tolerance of 13 tropical trees. *Oecologia*, 98, 419–428.
- Kitajima K, Fenner M (2000) Ecology of seedling regeneration. In: *Seeds: the Ecology of Regeneration in Plant Communities* (ed. Fenner M), pp. 331–359. CABI, Oxon & New York.
- Kobe RK, Pacala SW, Silander JA, Canham CD (1995) Juvenile tree survivorship as a component of shade tolerance. *Ecological Applications*, 5, 517–532.
- Kobe RK, Vriesendorp CF (2011) Conspecific density dependence in seedlings varies with species shade tolerance in a wet tropical forest. *Ecology Letters*, 14, 503–510.
- Kochummen KM, LaFrankie JV, Manokaran N (1990) Floristic composition of Pasoh Forest Reserve, a lowland rain forest in Peninsular Malaysia. *Journal of Tropical Forest Science*, 3, 1–13.
- Ley-López JM, Ávalos G, Chacón-Madriral E (2016) Seedling growth and survival of five tree species in secondary forests and adjacent pastures in the montane rain forests of southern Costa Rica. *Revista de Biología Tropical*, 64, 1565–1583.
- Lin F, Comita LS, Wang XG, Bai XJ, Yuan ZQ, Xing DL, Hao ZQ (2014) The contribution of understory light availability and biotic neighborhood to seedling survival in secondary versus old-growth temperate forest. *Plant Ecology*, 215, 795–807.
- Lin LX, Comita LS, Zheng Z, Cao M (2012) Seasonal differentiation in density-dependent seedling survival in a tropical rain forest. *Journal of Ecology*, 100, 905–914.
- Liu HM, Yang QS, Fang XF, Ma ZP, Shen GC, Zhang ZG, Wang ZH, Wang XH (2015) Influences on gap species richness in a subtropical evergreen broadleaved forest. *Biodiversity Science*, 23, 149–156. (in Chinese with English abstract) [刘何铭, 杨庆松, 方晓峰, 马遵平, 沈国春, 张志国, 王樟华, 王希华 (2015) 亚热带常绿阔叶林林窗物种丰富度的影响因素. *生物多样性*, 23, 149–156.]
- Lu JM, Johnson DJ, Qiao XJ, Lu ZJ, Wang QG, Jiang MX (2015) Density dependence and habitat preference shape seedling survival in a subtropical forest in central China. *Journal of Plant Ecology*, 8, 568–577.
- McCarthy-Neumann S, Kobe RK (2010) Conspecific and heterospecific plant–soil feedbacks influence survivorship and growth of temperate tree seedlings. *Journal of Ecology*, 98, 408–418.
- Peters HA (2003) Neighbour-regulated mortality: the influence of positive and negative density dependence on tree

- populations in species-rich tropical forests. *Ecology Letters*, 6, 757–765.
- Song YC, Wang XR (1995) *Vegetation and Flora of Tiantong National Forest Park, Zhejiang Province*. Shanghai Science and Technology Literature Press, Shanghai. (in Chinese with English summary) [宋永昌, 王祥荣 (1995) 浙江天童国家森林公园的植被和区系. 上海科学技术文献出版社, 上海.]
- Tanouchi H, Sato T, Takeshita K (1994) Comparative studies on acorn and seedling dynamics of four *Quercus* species in an evergreen broad-leaved forest. *Journal of Plant Research*, 107, 153–159.
- Turner IM (1990) Tree seedling growth and survival in a Malaysian rain forest. *Biotropica*, 22, 146–154.
- von-Arnim A, Deng XW (1996) Light control of seedling development. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 47, 215–243.
- Walters MB, Kruger EL, Reich PB (1993) Growth, biomass distribution and CO₂ exchange of northern hardwood seedlings in high and low light: relationships with successional status and shade tolerance. *Oecologia*, 94, 7–16.
- Walters MB, Reich PB (1996) Are shade tolerance, survival, and growth linked? Low light and nitrogen effects on hardwood seedlings. *Ecology*, 77, 841–853.
- Wills C (1996) Safety in diversity. *New Scientist*, 149, 38–42.
- Wright IJ, Westoby M (1999) Differences in seedling growth behaviour among species: trait correlations across species, and trait shifts along nutrient compared to rainfall gradients. *Journal of Ecology*, 87, 85–97.
- Wright JS (2002) Plant diversity in tropical forests: a review of mechanisms of species coexistence. *Oecologia*, 130, 1–14.
- Xie YB, Ma ZP, Yang QS, Fang XF, Zhang ZG, Yan ER, Wang XH (2012) Coexistence mechanisms of evergreen and deciduous trees based on topographic factors in Tiantong region, Zhejiang Province, eastern China. *Biodiversity Science*, 20, 159–167. (in Chinese with English abstract) [谢玉彬, 马遵平, 杨庆松, 方晓峰, 张志国, 阎恩荣, 王希华 (2012) 基于地形因子的天童地区常绿树种和落叶树种共存机制研究. 生物多样性, 20, 159–167.]
- Xiong S, Nilsson C (1997) Dynamics of leaf litter accumulation and its effects on riparian vegetation: a review. *Botanical Review*, 63, 240–264.
- Yan ER, Wang XH, Huang JJ (2006) Shifts in plant nutrient use strategies under secondary forest succession. *Plant and Soil*, 289, 187–197.
- Yang QS, Ma ZP, Xie YB, Zhang ZG, Wang ZH, Liu HM, Li P, Zhang N, Wang DL, Yang HB, Fang XF, Yan ER, Wang XH (2011) Community structure and species composition of an evergreen broadleaved forest in Tiantong's 20 ha dynamics plot, Zhejiang Province, eastern China. *Biodiversity Science*, 19, 215–223. (in Chinese with English abstract) [杨庆松, 马遵平, 谢玉彬, 张志国, 王樟华, 刘何铭, 李萍, 张娜, 王达力, 杨海波, 方晓峰, 阎恩荣, 王希华 (2011) 浙江天童20 ha常绿阔叶林动态监测样地的群落特征. 生物多样性, 19, 215–223.]
- Zahawi RA, Eckert C, Chaves-Fallas JM, Schwanitz L, Rosales JA, Holl KD (2015) The effect of restoration treatment soils and parent tree on tropical forest tree seedling growth. *Open Journal of Forestry*, 5, 154.
- Zhang N, Wang XH, Zheng ZM, Ma ZP, Yang QS, Fang XF, Xie YB (2012) Spatial heterogeneity of soil properties and its relationships with terrain factors in broadleaved forest in Tiantong of Zhejiang Province, East China. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 23, 2361–2369. (in Chinese with English abstract) [张娜, 王希华, 郑泽梅, 马遵平, 杨庆松, 方晓峰, 谢玉彬 (2012) 浙江天童常绿阔叶林土壤的空间异质性及其与地形的关系. 应用生态学报, 23, 2361–2369.]
- Zhu Y, Mi XC, Ma KP (2009) A mechanism of plant species coexistence: the negative density-dependent hypothesis. *Biodiversity Science*, 17, 594–604. (in Chinese with English abstract) [祝燕, 米湘成, 马克平 (2009) 植物群落物种共存机制: 负密度制约假说. 生物多样性, 17, 594–604.]
- Zuur A, Ieno EN, Walker N, Saveliev AA, Smith GM (2009) *Mixed Effects Models and Extensions in Ecology with R*. Springer Science & Business Media, New York.
- Ярошенко ПД (translated by Fu ZZ) (1966) *Geobotany*, pp. 408. Science Press, Beijing. (in Chinese) [傅子楨 (译) (1966) 地植物学, pp. 408. 科学出版社, 北京.]

(责任编辑: 曹坤芳 责任编辑: 黄祥忠)

附录 Supplementary Material

附录1 天童20 ha样地内定居幼苗的照片

Appendix 1 The photo of established seedling in 20 ha forest dynamics plot in Tiantong
<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2016290-1.pdf>

附录2 天童20 ha样地内定居幼苗的物种组成

Appendix 2 Species composition of established seedlings in 20 ha forest dynamics plot in Tiantong
<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2016290-2.pdf>

附录3 公式

Appendix 3 Equations

<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2016290-3.pdf>**附录4 物种平均相对生长速率与潜在影响因子组合后作为生长影响因素模型固定项时的pseudo-R-squared和估计参数**

Appendix 4 The pseudo-R-squared and estimator of combined fixed factors including species' average relative growth rate factor and each potential impact factor in seedling growth mechanism model

<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2016290-4.pdf>

附录5 天童20 ha样地内定居幼苗存活率与相对生长速率的相关关系。(a)为定居幼苗多度大于50, 频度大于40的8个优势物种在不同幼苗样方内的年存活率与平均相对生长速率间的关系; (b)为所有物种在不同幼苗样方内的年存活率与平均生长速率间的关系。

Appendix 5 Relationship between survival rate and relative growth rate of established seedlings in 20 ha forest dynamics plot in Tiantong. (a) represents the relationship between annual survival rate and mean relative growth rate of established seedlings of dominant species (abundance is more than 50 and frequency is more than 40) in seedling plots; (b) represents the relationship between annual survival rate and mean relative growth rate of established seedlings of the whole species in seedling plots.

<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2016290-5.pdf>**附录6 潜在影响因子的pseudo-R-squared**

Appendix 6 The pseudo-R-squared of potential impact factors

<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2016290-6.pdf>

刘何铭, 马遵平, 杨庆松, 方晓峰, 林庆凯, 宗意, 阿尔达克·阿庆, 王希华. 天童常绿阔叶林定居幼苗存活和生长的关联. 生物多样性, 2017, **25** (1): 11–22.
<http://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2016290>

附录1 天童20 ha样地内定居幼苗的照片

Appendix 1 The photo of established seedling in 20 ha forest dynamics plot in Tiantong



附录 2 天童 20 ha 样地内定居幼苗的物种组成

Appendix 2 Species composition of established seedlings in 20 ha forest dynamics plot in Tiantong

种名 Species	多度 Abundance (ind.)	频度 Frequency (No. of seedling plots)
黄丹木姜子 <i>Litsea elongata</i>	150	96
杨梅叶蚊母 <i>Distylium myricoides</i>	105	49
连蕊茶 <i>Camellia fraterna</i>	100	80
毛脉槭 <i>Acer pubinerve</i>	72	44
红楠 <i>Machilus thunbergii</i>	71	47
云山青冈 <i>Cyclobalanopsis sessilifolia</i>	67	58
华东楠 <i>Machilus leptophylla</i>	63	27
披针叶茴香 <i>Illicium lanceolatum</i>	55	40
细叶香桂 <i>Cinnamomum subavenium</i>	53	43
浙江新木姜子 <i>Neolitsea aurata</i> var. <i>chekiangensis</i>	50	38
短梗冬青 <i>Ilex buergeri</i>	41	40
茶 <i>camellia.sinensis</i>	34	16
细枝柃 <i>Eurya loquaiana</i>	32	29
长叶石栎 <i>Lithocarpus henryi</i>	31	30
栲树 <i>Castanopsis fargesii</i>	25	21
赤楠 <i>Syzygium buxifolium</i>	21	13
腺点樱 <i>Laurocerasus phaeosticta</i>	14	14
浙皖虎刺 <i>Damnacanthus macrophyllus</i> *	14	7
木荷 <i>Schima superba</i>	13	13
山矾 <i>Symplocos sumuntia</i>	11	10
窄基红褐柃 <i>Eurya rubiginosa</i> var. <i>attenuata</i>	11	10
薄叶山矾 <i>Symplocos anomala</i>	10	10
杨桐 <i>Cleyera japonica</i>	9	9
南酸枣 <i>Choerospondias axillaris</i>	9	8
黄牛奶树 <i>Symplocos laurina</i>	8	7
大青 <i>Clerodendrum cyrtophyllum</i>	8	7
油桐 <i>Vernicia fordii</i>	7	7
四川山矾 <i>Symplocos setchuensis</i>	7	7
拟赤杨 <i>Alniphyllum fortunei</i>	7	7
细叶青冈 <i>Cyclobalanopsis myrsinifolia</i>	7	6
小叶青冈 <i>Cyclobalanopsis gracilis</i>	7	5
米槠 <i>Castanopsis carlesii</i>	6	6
老鼠矢 <i>Symplocos stellaris</i>	6	6
光叶山矾 <i>Symplocos lancifolia</i>	6	6
光叶石楠 <i>Photinia glabra</i>	6	4
赛山梅 <i>Styrax confusus</i>	5	5
华东木犀 <i>Osmanthus cooperi</i>	5	5
木犀 <i>Osmanthus fragrans</i>	5	3
雷公鹅耳枥 <i>Carpinus viminea</i>	4	4
花椒簕 <i>Zanthoxylum scandens</i> *	4	4
马银花 <i>Rhododendron ovatum</i>	4	3
青冈 <i>Cyclobalanopsis glauca</i>	4	3
虎刺 <i>Damnacanthus indicus</i> *	4	3

刘何铭, 马遵平, 杨庆松, 方晓峰, 林庆凯, 宗意, 阿尔达克·阿庆, 王希华. 天童常绿阔叶林定居幼苗存活和生长的关联. 生物多样性, 2017, **25** (1): 11–22.

<http://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2016290>

梔子 <i>Gardenia jasminoides</i>	4	2
红山茶 <i>Camellia japonica</i>	4	2
白背叶 <i>Mallotus apelta</i>	3	3
红脉钓樟 <i>Lindera rubronervia</i>	3	3
虎皮楠 <i>Daphniphyllum oldhami</i>	3	3
紫楠 <i>Phoebe sheareri</i>	3	2
三尖杉 <i>Cephalotaxus fortunei</i>	3	2
黄檀 <i>Dalbergia hupeana</i>	2	2
刺叶桂樱 <i>Laurocerasus spinulosa</i>	2	2
野鸦椿 <i>Euscaphis japonica</i>	2	2
红枝柴 <i>Meliosma oldhamii</i>	2	2
铁冬青 <i>Ilex rotunda</i>	2	2
厚壳树 <i>Ehretia thyrsoiflora</i>	2	2
豹皮樟 <i>litsea coreana</i> var. <i>sinensis</i>	2	2
华紫珠 <i>Callicarpa cathayana</i>	2	1
无患子 <i>Sapindus mukorossi</i>	1	1
西川朴 <i>Celtis vanderhoetiana</i>	1	1
狗骨柴 <i>Diplospora dubia</i>	1	1
苦枥木 <i>Fraxinus insularis</i>	1	1
米饭 <i>Vaccinium mandarinorum</i>	1	1
皱柄冬青 <i>Ilex kengii</i>	1	1
总状山矾 <i>Symplocos botryantha</i>	1	1
格药枰 <i>Eurya muricata</i>	1	1
檫木 <i>Sassafras tzumu</i>	1	1
厚皮香 <i>Ternstroemia gymnanthera</i>	1	1
山鸡椒 <i>Litsea cubeba</i>	1	1
野桐 <i>Mallotus japonicus</i> var. <i>floccosus</i>	1	1
杨梅 <i>Myrica rubra</i>	1	1
白花苦灯笼 <i>Tarenna mollissima</i>	1	1
山合欢 <i>Albizia kalkora</i>	1	1
冬青 <i>Ilex chinensis</i>	1	1
刺楸 <i>Kalopanax septemlobus</i>	1	1
银杏 <i>Ginkgo biloba</i>	1	1
石斑木 <i>Raphiolepis indica</i>	1	1
未知 Unknown	10	9
总计 Total	1,239	

* 样地每木调查时未调查到成树(DBH ≥ 1 cm)的物种。多度为 2011 年 10 月幼苗本底调查时,定居幼苗的数量; 频度为包含该种定居幼苗的幼苗样方的个数。

* indicate this species' adults were not surveyed in the census of Tiantong plot in 2011. The abundance indicated the individual number of this species' established seedlings during the first census in October 2011; the frequency indicated the number of seedling plots which contain this species' established seedlings.

附录3 公式

Appendix 3 Equations

$$\sum_{i=0}^n C_n^i = 2^n \quad (1)$$

n 为潜在影响因子的个数。

$$AIC_c = AIC + \frac{2K(K+1)}{N-K-1} \quad (2)$$

K 为模型内包含的解释变量的个数, N 为样本数量。

$$\Delta AIC_{ci} = AIC_{ci} - AIC_{c\min} \quad (3)$$

$AIC_{c\min}$ 全子集回归模型的 AIC_c 最小值。

$$w_i = \frac{\exp(-\frac{1}{2} \Delta AIC_{ci})}{\sum_{r=1}^R \exp(-\frac{1}{2} \Delta AIC_{cr})} \quad (4)$$

R 为全子集回归模型的数量。

$$I_j(g_i) = \begin{cases} 1 & \text{如果潜在影响因子 } x_j \text{ 在回归模型 } g_i \text{ 中} \\ 0 & \text{如果潜在影响因子 } x_j \text{ 不在回归模型 } g_i \text{ 中} \end{cases} \quad (5)$$

$$w_+(j) = \sum_{i=1}^R w_i I_j(g_i) \quad (6)$$

$$w_i' = \frac{\exp(-\frac{1}{2}\Delta AIC_{ci})}{\sum_{r=1}^{R1} \exp(-\frac{1}{2}\Delta AIC_{cr})} \quad (7)$$

$R1$ 为最优模型组内的模型数量。

$$w_+'(j) = \sum_{i=1}^{R1} w_i' I_j(g_i) \quad (8)$$

$$\frac{\hat{\beta}_j}{w_+'(j)} = \frac{\sum_{i=1}^{R1} w_i' I_j(g_i) \hat{\beta}_{j,i}}{w_+'(j)} \quad (9)$$

$\hat{\beta}_{j,i}$ 代表潜在影响因子 x_j 在回归模型 g_i 中的回归系数 β_j , 如果该潜在因子不包含在回归模型 g_i 中, 则 $I_j(g_i)$ 和 $\hat{\beta}_{j,i}$ 都为 0; 如果该潜在因子包含在回归模型 g_i 中, 但回归系数与 0 没有显著性差异即 $p \geq 0.05$, 则 $\hat{\beta}_{j,i}$ 为 0。

$$\tilde{\beta}_j = \sum_{i=1}^{R1} w_i' I_j(g_i) \hat{\beta}_{ji} \quad (10)$$

当 $w_+'(j)$ 的值为 0 时, 采用二阶平均估计量 $\tilde{\beta}_j$ 替代平均估计量 $\frac{\hat{\beta}_j}{w_+'(j)}$ 。

附录 4 物种平均相对生长速率与潜在影响因子组合后作为生长影响因素模型固定项时的 pseudo-R-squared 和估计参数

Appendix 4 The pseudo-R-squared and estimator of combined fixed factors including species' average relative growth rate factor and each potential impact factor in seedling growth mechanism model

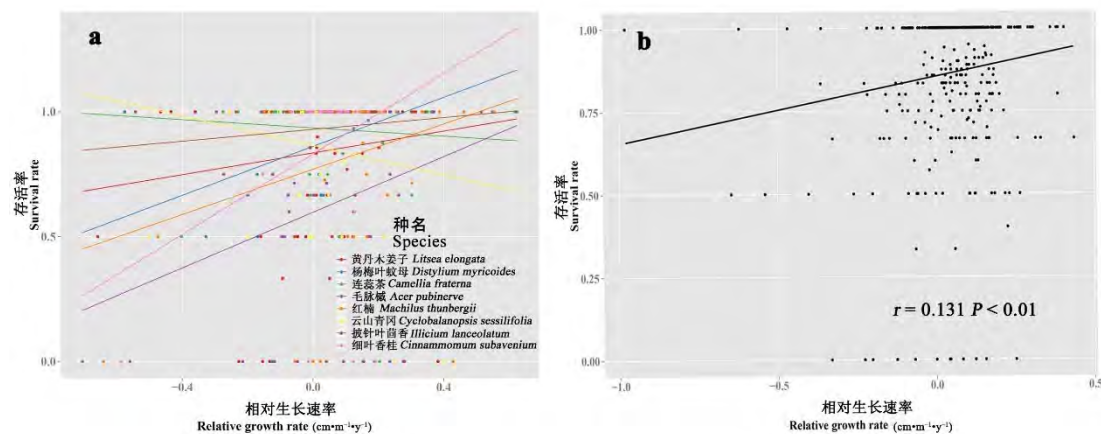
固定项 Fixed factor	R^2	排序	β_{RGR}	β
物种平均相对生长速率和同种成树的邻体指数 Species' average relative growth rate and conspecific adult neighborhood indices	2.71×10^{-2}	10	$4.52 \times 10^{-2}^{**}$	2.65×10^{-3}
物种平均相对生长速率和异种成树邻体指数 Species' average relative growth rate and heterospecific adult neighborhood indices	2.70×10^{-2}	13	$4.53 \times 10^{-2}^{**}$	3.07×10^{-4}
物种平均相对生长速率和同种幼苗邻体密度 Density of conspecific seedling neighbors	2.77×10^{-2}	2	$4.58 \times 10^{-2}^{**}$	8.72×10^{-3}
物种平均相对生长速率和异种幼苗邻体密度 Species' average relative growth rate and density of heterospecific seedling neighbors	2.71×10^{-2}	8	$4.53 \times 10^{-2}^{**}$	-3.50×10^{-3}
物种平均相对生长速率和同种凋落叶产量 Species' average relative growth rate and amount of conspecific leaf litter	2.72×10^{-2}	7	$4.52 \times 10^{-2}^{**}$	4.01×10^{-3}
物种平均相对生长速率和异种凋落叶产量 Species' average relative growth rate and amount of heterospecific leaf litter	2.74×10^{-2}	5	$4.50 \times 10^{-2}^{**}$	-6.24×10^{-3}
物种平均相对生长速率和冠层开度 Species' average relative growth rate and canopy openness	3.00×10^{-2}	1	$4.32 \times 10^{-2}^{**}$	$1.48 \times 10^{-2}^{**}$
物种平均相对生长速率和海拔 Species' average relative growth rate and elevation	2.71×10^{-2}	8	$4.50 \times 10^{-2}^{**}$	3.44×10^{-3}
物种平均相对生长速率和坡度 Species' average relative growth rate and slope	2.72×10^{-2}	6	$4.53 \times 10^{-2}^{**}$	-4.34×10^{-3}
物种平均相对生长速率和坡向 Species' average relative growth rate and aspect	2.70×10^{-2}	11	$4.54 \times 10^{-2}^{**}$	-2.41×10^{-3}
物种平均相对生长速率和草本覆盖度 Species' average relative growth rate and herbaceous coverage	2.76×10^{-2}	3	$4.51 \times 10^{-2}^{**}$	6.88×10^{-3}
物种平均相对生长速率和全氮 Species' average relative growth rate and total nitrogen	2.70×10^{-2}	12	$4.52 \times 10^{-2}^{**}$	-8.95×10^{-4}
物种平均相对生长速率和全磷 Species' average relative growth rate and total phosphorus	2.70×10^{-2}	14	$4.53 \times 10^{-2}^{**}$	1.92×10^{-4}
物种平均相对生长速率和 pH 值 Species' average relative growth rate and pH value	2.75×10^{-2}	4	$4.54 \times 10^{-2}^{**}$	-6.72×10^{-3}

β_{RGR} 代表物种平均相对生长速率因子的估计参数; β 代表不同的潜在影响因子的估计参数; **代表该估计参数与 0 之间有极显著的差异。

β_{RGR} represents the estimator of species' average relative growth rate factor; β represents the estimator of each potential impact factor; ** represents this estimator has a highly significant difference with 0.

附录 5 天童 20 ha 样地内定居幼苗存活率与相对生长速率的相关关系。a 图为定居幼苗多度大于 50, 频度大于 40 的 8 个优势物种在不同幼苗样方内的年存活率与平均相对生长速率间的关系; b 图为所有物种在不同幼苗样方内的年存活率与平均生长速率间的关系。

Appendix 5 Relationship between survival rate and relative growth rate of established seedlings in 20 ha forest dynamics plot in Tiantong. Fig. a represents the relationship between annual survival rate and mean relative growth rate of established seedlings of dominant species (abundance is more than 50 and frequency is more than 40) in seedling plots; Fig. b represents the relationship between annual survival rate and mean relative growth rate of established seedlings of the whole species in seedling plots.



刘何铭, 马遵平, 杨庆松, 方晓峰, 林庆凯, 宗意, 阿尔达克·阿庆, 王希华. 天童常绿阔叶林定居幼苗存活和生长的关联. 生物多样性, 2017, **25** (1): 11–22.
<http://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2016290>

附录 6 潜在影响因子的 pseudo-R-squared

Appendix 6 The pseudo-R-squared of potential impact factors

固定项 Fixed factor	短期存活影响因素模型 Short-term seedling survival mechanism model		生长影响因素模型 Seedling growth mechanism model	
	R^2	排序 Rank	R^2	排序 Rank
前一年的幼苗相对生长速率 Relative growth rate of seedling in the previous year	2.89×10^{-2}	1	/	/
同种成树的邻体指数 Conpecific adult neighborhood indices	2.85×10^{-3}	4	1.98×10^{-4}	9
异种成树邻体指数 Heterospecific adult neighborhood indices	1.36×10^{-2}	2	4.62×10^{-11}	14
同种幼苗邻体密度 Density of conspecific seedling neighbors	5.34×10^{-4}	9	6.15×10^{-4}	5
异种幼苗邻体密度 Density of heterospecific seedling neighbors	3.16×10^{-3}	3	1.63×10^{-4}	11
同种凋落叶产量 Amount of conspecific leaf litter	6.30×10^{-4}	8	3.05×10^{-4}	7
异种凋落叶产量 Amount of heterospecific leaf litter	1.63×10^{-4}	12	1.12×10^{-3}	2
冠层开度 Canopy openness	5.85×10^{-9}	15	5.34×10^{-3}	1
海拔 Elevation	2.29×10^{-4}	11	6.57×10^{-4}	4
坡度 Slope	2.59×10^{-4}	10	2.79×10^{-4}	8
坡向 Aspect	2.52×10^{-3}	5	1.70×10^{-5}	13
草本覆盖度 Herbaceous coverage	7.44×10^{-5}	13	9.09×10^{-4}	3
全氮 Total nitrogen	3.95×10^{-5}	14	1.29×10^{-4}	12
全磷 Total phosphorus	2.32×10^{-3}	6	1.93×10^{-4}	10
pH 值 pH value	8.62×10^{-4}	7	4.52×10^{-4}	6

/代表该因子无法成为该模型的固定项; 坡向经 $\cos(\alpha) + 1.1$ 转换。

/ represents this factor could not be a fixed factor in that model; aspect transformed by $\cos(\alpha) + 1.1$.

•研究报告•

云南哀牢山常绿阔叶林的空间分异及其影响因素

徐远杰¹ 林敦梅² 石 明³ 谢妍洁³ 王逸之¹ 管振华^{1*} 向建英¹¹ (西南林业大学云南生物多样性研究院, 昆明 650224)² (重庆大学三峡库区生态环境教育部重点实验室, 重庆 400044)³ (西南林业大学林学院, 昆明 650224)

摘要: 理解物种丰富度在空间上的变化, 阐明植物群落组成对生境异质性的响应是群落生态学研究的核心议题之一。与生境异质性有关的生态位分化对植物群落的多样性格局和物种分布具有重要影响。本文以分布在云南哀牢山的4种常绿阔叶林为研究对象, 通过对42个森林样地的调查取样, 探讨了常绿阔叶林的群落分布和树种丰富度在地形和土壤环境梯度上的变异。结果表明: 4种常绿阔叶林的树种组成有显著的差异。季风常绿阔叶林的树种丰富度极显著地高于其他3种类型; 中山湿性常绿阔叶林极显著地高于半湿润常绿阔叶林; 其他类型之间的差异不显著。非度量多维尺度分析显示, 海拔、坡度、土壤含水率及有机质等9个环境梯度是控制森林群落结构和树种分布的主要因素。土壤有效硼、海拔、全钾和凹凸度为树种丰富度的最佳预测变量, 累积解释了树种丰富度63.2%的变异。地形和土壤因子一起能够解释哀牢山常绿阔叶林的群落组成和树种丰富度的大部分变异。

关键词: 生境异质性; 群落组成; 树种丰富度; 常绿阔叶林; 哀牢山

Spatial heterogeneity and its causes in evergreen broad-leaved forests in the Ailao Mountains, Yunnan Province

Yuanjie Xu¹, Dunmei Lin², Ming Shi³, Yanjie Xie³, Yizhi Wang¹, Zhenhua Guan^{1*}, Jianying Xiang¹¹ Yunnan Academy of Biodiversity, Southwest Forestry University, Kunming 650224² Key Laboratory of the Three Gorges Reservoir Region's Eco-Environment, Ministry of Education, Chongqing University, Chongqing 400044³ The Faculty of Forestry, Southwest Forestry University, Kunming 650224

Abstract: Understanding the variation of species richness over spatial scales, and elucidating the response of plant community composition to habitat heterogeneity has been one of the major topics in the study of community ecology. Niche differentiation related to habitat heterogeneity plays an important role in shaping diversity levels and species distribution patterns of plant communities. Based on a survey of 42 plots of four types of evergreen broad-leaved forests in the Ailao Mountains of Yunnan Province, this paper explored how community distribution and tree species richness of such forests changed along topographic and edaphic gradients. We found significant differences in community composition among the four types of evergreen broad-leaved forests. Tree species richness of monsoon evergreen broad-leaved forests was significantly higher than that of the other forest types. Tree species richness of mid-montane moist evergreen broad-leaved forests was significantly higher than that of semi-humid evergreen broad-leaved forests, whereas no significant difference was observed among the other forest types. Non-metric multidimensional scaling (NMDS) revealed that nine environmental gradients, including elevation, slope, soil water content, soil organic matter, were the determinants of forest community composition and tree distribution patterns. As the best predictors of tree species richness, soil available boron, elevation, soil total potassium and convexity together explained 63.2% of the variance of tree species richness. The combination of topographic and edaphic factors explained most of the variance of community composition and tree species richness of the evergreen broad leaved forests in the Ailao Mountains.

收稿日期: 2016-07-20; 接受日期: 2017-01-05

基金项目: 国家自然科学基金(31300454)

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: gzhenhua009@gmail.com

Key words: habitat heterogeneity; community composition; tree species richness; evergreen broad-leaved forests; the Ailao Mountains

局地环境条件和生态系统过程对树种分布和丰富度格局的影响是植物生态学和生物地理学的核心议题之一(Poulos & Camp, 2010), 森林群落中树种的分布和多度格局反映着树种生态位需求和种群动态与生境的时空变化相互作用的结果(Urban et al, 2000)。物理环境的空间异质性造成资源可利用性的水平(如土壤养分和水分)和垂直(如林冠层和根系区域)方向上的差异(Oliveira-Filho et al, 2001; Pinto et al, 2005), 从而可导致树种的生态位分化, 形成特定的空间分布格局(Palmiotto et al, 2004; Russo et al, 2005)。除了对森林群落结构和树种组成复杂性产生影响(Pinto et al, 2005)外, 许多研究还表明生境异质性与树种多样性之间存在正相关关系(Balvanera & Aguirre, 2006; Pereira et al, 2007; Lundholm, 2009; Homeier et al, 2010)。多样化的生境能够支持较高的物种多样性, 这是因为树种资源利用策略的差异抑制了群落的竞争排除效应(Balvanera & Aguirre, 2006), 促成了更大范围的树种共存(Oliveira-Filho et al, 1994; Itoh et al, 2003; Yasuhiro et al, 2004)。

地形特征及土壤属性是环境异质性的主要决定因素(Ferreira-Júnior et al, 2007), 对树种多样性和群落结构具有重要的影响(Potts et al, 2002; Jones et al, 2008; Baldeck et al, 2013)。地形因素是为植物群落提供生境多样性最重要的环境梯度(Takyu et al, 2002), 森林树种与基于地形属性划分的生境类型之间存在普遍的关联(Chuyong et al, 2011), 随土壤养分的变化呈现出非随机分布格局(Baldeck et al, 2013)。局地尺度的研究常以地形变异替代生境异质性(Baldeck et al, 2013), 这是因为通过调节土壤养分和水分有效性(Tsui et al, 2004; Yimer et al, 2006; Engelbrecht et al, 2007), 地形因素对树木个体生长、死亡、更新的动态过程产生影响(Tateno & Takeda, 2003; Yasuhiro et al, 2004; de Toledo et al, 2011)。土壤属性对森林的群落结构和树种分布格局起实质性的作用(Budke et al, 2007; Pinto et al, 2005)。在树种极其丰富的森林群落中, 超过1/3的树种分布受到土壤养分资源的影响(John et al, 2007), 土壤质

地、阳离子构成和碳氮比是森林树种组成的决定因素(Bohlman et al, 2008)。由于群落结构的复杂性以及环境因子间的交互作用, 树种分布及多样性格局沿环境梯度变化的机制尚不清楚(Engelbrecht et al, 2007; Homeier et al, 2010)。

常绿阔叶林是云南亚热带植被的优势类型, 有着极为广阔的分布地域, 其类型之多样和物种之丰富为该省多数植被类型所不及(云南植被编写组, 1987)。哀牢山纵贯云南中部, 位于我国云贵高原、横断山地和青藏高原三大自然区域的结合部, 是多种生物区系地理成分东西交汇、南北过渡之地, 保存着我国亚热带地区面积最大的山地常绿阔叶林(哀牢山自然保护区综合考察团, 1988)。本文以分布在哀牢山的4种常绿阔叶林植被亚型——山顶苔藓矮林、中山湿性、半湿润、季风常绿阔叶林为研究对象, 通过样地调查和取样分析, 拟探讨以下问题: (1)4种常绿阔叶林的群落组成和树种丰富度是否存在显著差异; (2)哪些环境因子与常绿阔叶林树种构成的空间分异之间存在密切联系; (3)树种丰富度格局能被哪些关键环境因子所解释。通过揭示常绿阔叶林群落分布及树种丰富度格局的变化规律, 以及关键环境梯度的作用和影响, 可为云南常绿阔叶林资源及其树种多样性的保护提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

哀牢山属云岭山脉向南分支的余脉, 呈西北往东南走向, 纵贯云南省中部。根据哀牢山森林生态系统研究站的长期监测资料, 该区年平均降雨量为1,931 mm, 雨季(5–10月)降雨量占年降雨量的85%左右。年平均蒸发量为1,485 mm, 年平均温度为11.3℃, 最热月(7月)平均气温为16.4℃, 最冷月(1月)平均气温为5.4℃。哀牢山海拔高差达2,000 m以上, 气候、植被、土壤沿海拔梯度分异明显。森林类型丰富多样, 以云南特有种或以云南为分布中心的树种为优势; 常绿阔叶林有4个植被亚型, 即山顶苔藓矮林、中山湿性、半湿润和季风常绿阔叶林, 以山地黄棕壤和红壤为主要土壤类型(哀牢山自然

保护区综合考察团, 1988; 巩合德等, 2011)。

1.2 样地调查

野外调查取样路线的确定主要参考《云南植被》(云南植被编写组, 1987)对常绿阔叶林植被亚型的划分, 以及《哀牢山自然保护区综合考察报告集》(哀牢山自然保护区综合考察团, 1988)中对山地植被垂直带谱和常绿阔叶林分布状况的研究结果。山顶苔藓矮林和中山湿性常绿阔叶林样地设置在哀牢山森林生态系统研究站附近(24°32' N, 101°01' E), 海拔范围2,400–2,700 m; 季风常绿阔叶林样地设置在镇沅县恩乐镇民江村(24°03' N, 101°09' E), 海拔1,800–1,900 m; 半湿润常绿阔叶林样地设置在新平县大帽耳山(24°12' N, 101°25' E), 海拔2,100–2,200 m左右。由于中山湿性常绿阔叶林是哀牢山自然保护区的主体和精华, 分布最为广泛, 保存最为完整, 所以设置样地数目为24个, 其余植被亚型均为6个, 共计42个(图1)。样地投影面积为20 m×20 m, 借助于全站仪, 我们还测定了样地顶点及中心的相对高差, 用于计算地形因子(坡度、坡向、凹凸度)。用GPS记录每个样地的海拔和经纬度, 测量了样地内所有木本个体的胸径(≥1 cm)。调查时将样地划分为

4个象限, 在每个象限中心处对表层土(0–20 cm)取样, 混合均匀, 风干后以备实验分析。

1.3 环境因子的测定

样地海拔为4个顶点海拔的平均值; 坡度为样地任意3个顶点组成的平面与水平面夹角的平均值; 坡向为坡面法线在水平面上投影与正北方向的夹角; 凹凸度为样地中心的海拔减去4个顶点海拔的平均值, 详细算法参照Yamarura等(1995)和Lai等(2009)。数据分析时对坡度数值取正弦, 使之成为0–1之间的数值; 坡向的转换使用以下公式:

$$TRASP = \frac{1 - \cos[\pi (aspect - 30) / 180]}{2}$$

式中 $aspect$ 为坡向的角度数值, $TRASP$ 为转换后的坡向数值, 该值越大表明越向阳, 如1代表南偏西30°, 0代表北偏东30°(Xu et al, 2011)。

土壤样品在实验室内处理分析, 共获得10项理化指标。土壤含水量的测定用烘干法, pH值用电位测定法, 有机质用重铬酸钾容量-外加热法, 全氮用高氯酸-硫酸消化法, 全磷用酸溶-钼锑抗比色法, 全钾用酸溶-火焰光度法, 有效氮用碱解蒸馏法, 有效磷采用碳酸氢钠浸提-钼锑抗比色法, 有效钾用

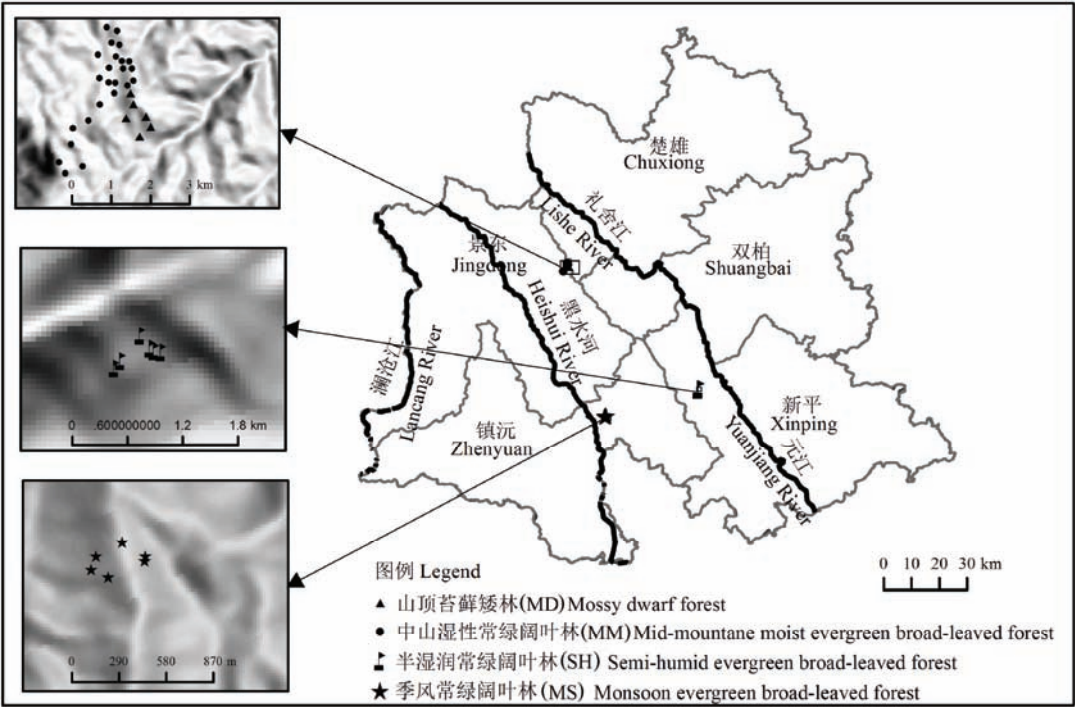


图1 哀牢山和研究区的地理位置
Fig. 1 Location of the Ailao Mountains and overview of the study area

乙酸铵浸提-火焰光度计法,有效硼用甲亚胺H分光光度法(鲍士旦, 2005)。

1.4 数据分析

相对优势度为样地内某树种的胸径截面积之和占全部树种的胸径截面积总和的比例。用相似性百分比(similarity percentage, SIMPER)检测对4种常绿阔叶林植被亚型的群落组成差异贡献最大的优势种,用非度量多维尺度分析(non-metric multidimensional scaling, NMDS)揭示森林群落在环境梯度上的分布格局及其关键影响因子。选用Margalef指数刻画样地的树种丰富度(Magurran, 2004),采用Kruskal-Wallis test及Dunn's test检验4种植被亚型的树种丰富度是否存在显著性差异。Dunn's test是一种非参数多重比较方法,适用于数据不满足方差齐性要求时组间数据的两两比较,往往在Kruskal-Wallis test检测到显著组间差异后使用(Dinno, 2015)。

为了探究树种丰富度对关键环境因子的响应以及各个预测变量的解释能力,我们采取以下分析过程:(1)以树种丰富度为响应变量,以全部环境因子为预测变量,构建广义可加模型(generalized additive model, GAM)。(2)环境因子任意组合,计算由此产生的所有模型的AICc (the second-order Akaike information criterion)值。AICc为修正后的赤池信息准则,适用于样本量较小($n/K < 40$, n 为样本量, K 为参数个数)时最佳模型的选择(Peruggia, 2003)。各个模型将按照AICc值的大小排列,AICc值最小者为最优模型,并根据AICc的权重值计算相关环境因子的相对重要性。(3)以树种丰富度为响应变量,以入选最优模型的环境因子为预测变量,重新构建广义可加模型,检验模型的解释能力以及入选环境因子的显著性。(4)最后拟合树种丰富度对入选环境因子的响应曲线。

相似性百分比分析和多样性指数的计算在PRIMER 5.0中进行,其余分析均在R 3.2.5软件(www.cran.r-project.org)中完成。筛选GAM最佳模型和评估相关环境因子相对重要性时调用了“dredge”和“importance”函数。非度量多维尺度分析、Kruskal-Wallis秩和检验以及Dunn's多重比较、“dredge”和“importance”分别在“vegan”、“dunn.test”、“MuMIn”软件包中完成(Bartoń, 2015; Oksanen et al, 2016; Dinno, 2016)。用“mgcv”软件包(Wood, 2016)

构建广义可加模型、绘制树种丰富度对环境因子的响应曲线。在进行非度量多维尺度分析时,对树种的相对优势度和环境因子分别进行了平方根和标准化处理。

2 结果

2.1 森林群落的树种组成及分布

42个森林样地共记录乔木和灌木(胸径 ≥ 1 cm)105种,隶属34科63属。其中较大的科依次为樟科(7属16种)、壳斗科(4属16种)、山茶科(6属11种)、蔷薇科(7属7种)、杜鹃花科(4属7种)、冬青科(1属7种)、山矾科(1属6种)和五加科(2属3种)。相似性百分比分析显示,苔藓矮林样地特有的优势树种为倒卵叶石栎(*Lithocarpus crassifolius*)、云南桫欏树(*Clethra delavayi*)、露珠杜鹃(*Rhododendron irroratum*)、珍珠花(*Lyonia ovalifolia*)、珊瑚冬青(*Ilex corallina*)和云南越桔(*Vaccinium duclouxii*)的优势很明显,但也是中山湿性常绿阔叶林的优势树种。中山湿性常绿阔叶林特有的优势树种为木果石栎(*Lithocarpus xylocarpus*)、腾冲栲(*Castanopsis wattii*)、硬斗柯(*Lithocarpus hancei*)、薄叶马银花(*Rhododendron leptothrium*)、舟柄茶(*Stewartia pteropetiolata*)、滇木荷(*Schima noronhae*)和四川冬青(*Ilex szechwanensis*)。季风常绿阔叶林的优势树种有9种,主要是旱冬瓜(*Alnus nepalensis*)、高山栲(*Castanopsis delavayi*)、母猪果(*Helicia nilagirica*)、茶梨(*Anneslea fragrans*)、截头石栎(*Lithocarpus truncatus*)、小果栲(*Castanopsis fleuryi*)、滇南木姜子(*Litsea garrettii*)、西南木荷(*Schima wallichii*)、红梗润楠(*Machilus rufipes*)。半湿润常绿阔叶林的树种较为单一,其中滇青冈(*Cyclobalanopsis glaucoides*)、白穗石栎(*Lithocarpus craibianus*)、多穗石栎(*L. polystachyus*)、旱冬瓜占绝对优势(表1)。

NMDS排序的stress值为0.091,小于0.1,表明排序效果良好(图2)。海拔、土壤含水率、pH值、有效硼、有效磷的箭头连线较长,表明这些预测变量有着较强的解释能力。其中土壤含水率和pH值的箭头连线与NMDS第一轴的夹角较小,表明与其相关性较高,NMDS第一轴主要展示了土壤含水率和pH值两个梯度;此外,海拔、土壤有机质、有效磷与第一轴呈现出极显著的负相关关系($P < 0.01$)。有效硼和有效钾与第二轴正相关,坡度和全钾与第二轴

表1 4种常绿阔叶林样地树种相对优势度(%)及其对组内相似性的贡献率(括号内的数值, %)

Table 1 Relative dominance (%) of tree species and their contributions (%) to within-group similarities. The contributions of different tree species are shown in brackets.

树种名 Species name	苔藓矮林 MD	中山湿性阔叶林 MM	季风常绿阔叶林 MS	半湿润常绿阔叶林 SH
倒卵叶石栎 <i>Lithocarpus crassifolius</i>	25.54(23.40)			
云南桫欏树 <i>Clethra delavayi</i>	12.81(17.81)			
露珠杜鹃 <i>Rhododendron irroratum</i>	19.47(17.51)			
云南越桔 <i>Vaccinium duclouxii</i>	8.37(13.47)	8.68(21.18)		
珍珠花 <i>Lyonia ovalifolia</i>	10.45(12.52)	9.99(10.38)		
珊瑚冬青 <i>Ilex corallina</i>	5.94(6.35)	8.50(13.34)		
木果石栎 <i>Lithocarpus xylocarpus</i>		16.88 (20.10)		
腾冲栲 <i>Castanopsis wattii</i>		7.50(7.53)		
硬斗柯 <i>Lithocarpus hancei</i>		8.96(6.42)		
薄叶马银花 <i>Rhododendron leptothrium</i>		3.30(4.70)		
舟柄茶 <i>Stewartia pteropetiolata</i>		3.94(3.51)		
滇木荷 <i>Schima noronhae</i>		5.13(2.59)		
四川冬青 <i>Ilex szechwanensis</i>		2.72(2.01)		
旱冬瓜 <i>Alnus nepalensis</i>			19.39(21.73)	9.71(18.22)
高山栲 <i>Castanopsis delavayi</i>			9.56(21.37)	
母猪果 <i>Helicia nilagirica</i>			4.29(10.23)	
茶梨 <i>Anneslea fragrans</i>			2.51(8.21)	
截头石栎 <i>Lithocarpus truncatus</i>			10.20 (7.47)	
小果栲 <i>Castanopsis fleuryi</i>			8.93(7.35)	
滇南木姜子 <i>Litsea garrettii</i>			4.37(6.19)	
西南木荷 <i>Schima wallichii</i>			6.13(4.77)	
红梗润楠 <i>Machilus rufipes</i>			4.96(2.97)	
滇青冈 <i>Cyclobalanopsis glaucoides</i>				35.04(27.95)
白穗石栎 <i>Lithocarpus craibianus</i>				28.38(27.93)
多穗石栎 <i>Lithocarpus polystachyus</i>				20.47(24.96)

MD, Mossy dwarf forest; MM, Mid-mountane moist evergreen broad-leaved forest; MS, Monsoon evergreen broad-leaved forest; SH, Semi-humid evergreen broad-leaved forest.

表2 NMDS排序轴与环境因子的相关性系数

Table 2 Correlation coefficients of the NMDS ordination axes and the environmental factors

环境因子 Environmental factors	NMDS第一轴 NMDS1	NMDS第二轴 NMDS2	r^2	P
海拔 Elevation	-0.779	-0.627	0.897	0.001
凹凸度 Convexity	0.992	-0.128	0.098	0.134
坡向 Aspect	-0.025	-1.000	0.035	0.490
坡度 Slope	-0.352	-0.936	0.241	0.007
土壤含水率 Soil water content (SW)	-0.994	-0.107	0.635	0.001
土壤有机质 Soil organic matter (SOM)	-0.825	-0.566	0.293	0.003
土壤pH值 pH	0.998	0.067	0.597	0.001
全氮 Total nitrogen (TN)	-0.367	-0.930	0.060	0.312
全磷 Total phosphorus (TP)	-0.543	0.840	0.108	0.121
全钾 Total potassium (TK)	0.150	-0.989	0.374	0.002
有效氮 Available nitrogen (AN)	-0.582	0.813	0.079	0.210
有效磷 Available phosphorus (AP)	-0.918	0.396	0.432	0.001
有效钾 Available potassium (AK)	0.112	0.994	0.316	0.001
有效硼 Available boron (AB)	-0.272	0.962	0.503	0.001

P 值表示环境因子与NMDS第一轴或第二轴相关系数的显著性。 P refers to significant correlation between the environmental variables and either NMDS axis 1, or NMDS axis 2.

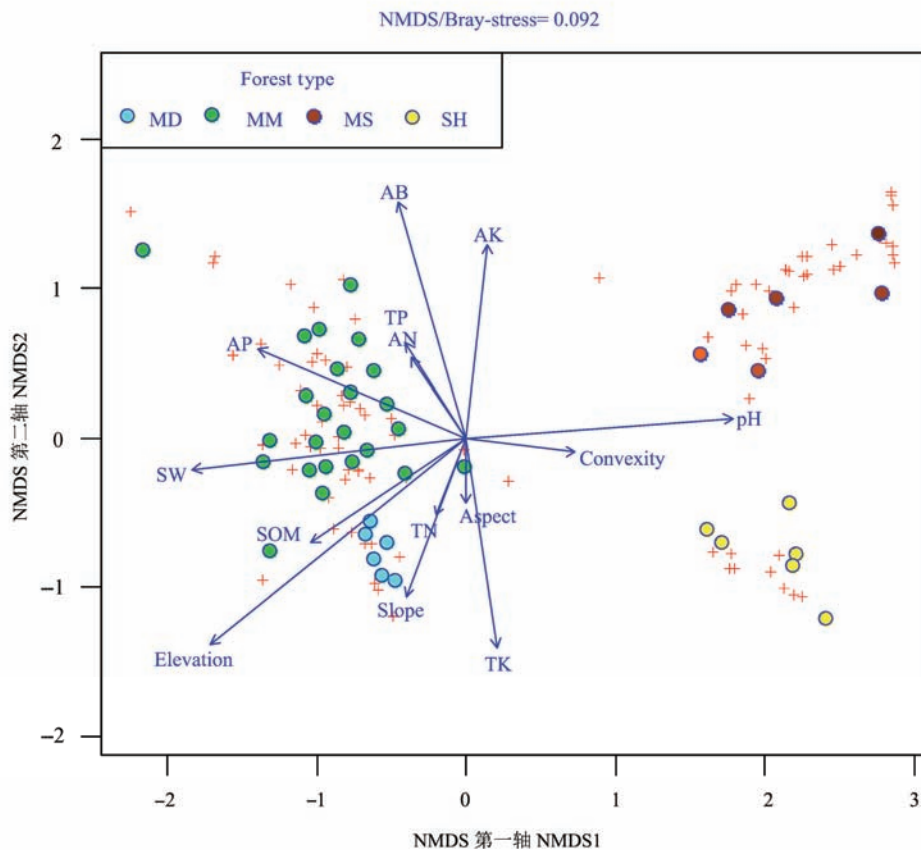


图2 哀牢山4种植被亚型森林样地非度量多维尺度分析。圆圈、+、箭头分别代表样地、树种及环境因子(图注同图1及表2)
Fig. 2 Non-metric multidimensional scaling ordination of forest plots (4 vegetation sub-types) in the Ailao Mountains. Colored circles, symbols “+” and arrows indicate plots, tree species and environmental factors respectively. Notes see Fig. 1 and Table 2.

负相关, 均达到极显著水平(表2)。苔藓矮林样地之间的距离最近, 表明其树种组成有较大的相似性; 而组成季风常绿阔叶林样地的树种差异相对较大。季风常绿阔叶林和半湿润常绿阔叶林的生境都具有土壤含水率较低、pH值较高的特征, 不同之处在于季风常绿阔叶林的海拔和土壤有机质含量较低, 而半湿润常绿阔叶林的土壤有效磷和有效硼含量较低。苔藓矮林位于海拔高、坡度大的地段, 土壤有机质和全钾含量均较高。中山湿性常绿阔叶林具有较高的土壤含水率、有效磷含量以及较低的pH值(图2)。

2.2 树种丰富度格局及其关键影响因子
Kruskal-Wallis秩和检验结果表明至少有一种常绿阔叶林的树种丰富度与其他植被亚型存在极显著差异($\chi^2 = 22.845$, $P = 0.000$), Dunn's多重比较进一步显示, 季风常绿阔叶林的树种丰富度极显著地高于中山湿性常绿阔叶林($z = 2.463$, $P = 0.007$)、

山顶苔藓矮林($z = 3.177$, $P = 0.001$)及半湿润常绿阔叶林($z = 4.518$, $P = 0.000$); 中山湿性常绿阔叶林极显著地高于半湿润常绿阔叶林($z = 3.252$, $P = 0.001$); 中山湿性常绿阔叶林与山顶苔藓矮林($z = 1.555$, $P = 0.060$)以及山顶苔藓矮林与半湿润常绿阔叶林($z = 1.341$, $P = 0.090$)之间的差异没有达到显著性水平(图3)。

广义可加模型的筛选结果显示土壤有效硼、海拔、全钾、凹凸度等4个环境因子为树种丰富度格局的最佳解释变量。“importance”函数的评估结果表明除以上环境因子外, 土壤有效钾和pH值对树种丰富度也有较大影响(表3)。最佳模型累积解释了树种丰富度格局63.2%的变异, 4个环境因子对树种丰富度的影响力依次是有效硼($F = 19.288$, $P = 0.000$)、海拔($F = 11.973$, $P = 0.001$)、全钾($F = 5.096$, $P = 0.030$)和凹凸度($F = 2.859$, $P = 0.099$)。其中, 有效硼和海拔达到极显著水平, 全钾达到显著水平,

表3 “dredge”模型筛选表
Table 3 Model selection with the “dredge” function

	有效硼 AB	有效钾 AK	凹凸度 Convexity	海拔 Elevation	pH	全钾 TK	自由度 df	AICc	ΔAICc	权重值 Weight
1	1.796		-0.128	-0.001		-0.345	5	90.0	0.00	0.261
2	2.082			-0.001		-0.250	4	90.4	0.39	0.214
3	2.374			-0.001			4	91.0	0.95	0.162
4	2.001	-0.005	-0.124	-0.002		-0.409	6	91.3	1.26	0.139
5	2.290	-0.005		-0.002		-0.320	6	91.5	1.44	0.127
6	2.544				0.676	-0.302	5	92.0	2.00	0.096
相对重要性 Importance	1.00	0.27	0.40	0.90	0.10	0.84				

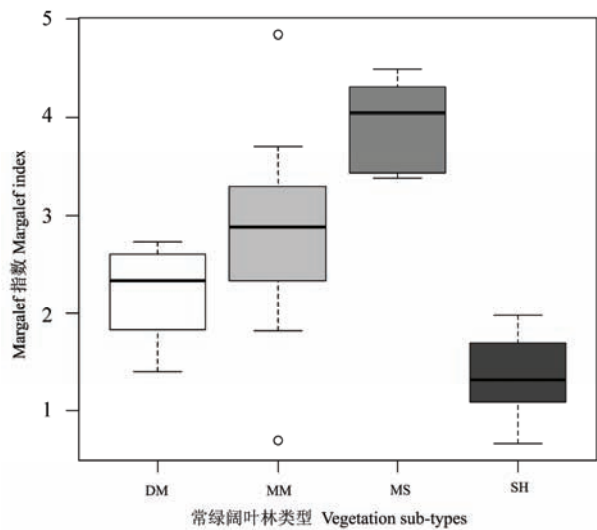


图3 哀牢山4种植被亚型森林的树种丰富度。林型代号同图1。
Fig. 3 Tree species richness of four vegetation sub-types in the Ailao Mountains. Forest types see Fig. 1.

凹凸度对模型的影响不显著。具体而言, 树种丰富度随土壤有效硼含量的增加而直线上升; 与海拔的关系是非线性的, 在1,800–2,200 m范围内呈下降趋势, 并在2,188 m处达到极值, 在2,200–2,500 m范围内呈上升趋势, 之后又随海拔的升高而下降。树种丰富度与土壤有效钾之间整体上呈负相关关系, 拟合曲线波动下降。树种丰富度对凹凸度的变异响应虽未到达显著水平, 但呈现出随之近线性平缓下降的关系(图4)。

3 讨论

哀牢山4种常绿阔叶林群落在树种组成和丰富度格局上均有显著的差异, 非度量多维尺度分析表明关键环境因子的梯度变化是控制森林群落和树

种分布的主要原因。入选预测树种丰富度格局的最佳模型的环境因子也是非度量尺度分析揭示的重要环境梯度, 即土壤有效硼、海拔、全钾和凹凸度。尽管凹凸度与NMDS第一轴相关系数高达0.992, 但没有达到显著水平($P = 0.134$)(表2); 同样在GAM最佳模型中也未达到显著水平($F = 2.859$, $P = 0.099$); 其余3个环境因子的影响都达到了极显著或显著的水平。影响树种分布和丰富度格局的是同一组环境因子, 这可能是因为树种对地形和土壤属性的空间变异产生响应而常常表现出非随机分布的状态(Clark et al, 1999; Palmiotto et al, 2004; Baldeck et al, 2013), 而树种对特定生境的偏好又是形成树种丰富度空间变异格局的主要原因(Yasuhiro et al, 2004)。对应于优势树种组成和树种丰富度格局的异质性, 4种常绿阔叶林的生境也呈现出空间分异特征, 说明生境的分化对局地尺度上的群落构建和多样性维持具有极其重要的作用(Itoh et al, 2003; Russo et al, 2005; Lundholm, 2009; Chuyong et al, 2011)。

尽管地形变异被认为是控制植被格局和树种多样性的关键因子(Poulos & Camp, 2010), 但受地形因子调节的资源梯度(如土壤养分和太阳辐射)才是树种分布和森林更新的直接决定因素(Tateno & Takeda, 2003)。山谷是适宜树木生长的地形, 土层深厚、水分充足, 因而支持了较高水平的树种多样性(Homeier et al, 2010)。与之相适应的是, 分布在山谷的树种在获取光资源方面有较强的竞争力, 而山顶树种则更能有效获取土壤氮素(Tateno & Takeda, 2003)。坡度与森林群落的分布有很强的关系(Bohlman et al, 2008), 生长在陡坡上的森林群落具有较高的树种多样性(Guo et al, 2016)。凹凸度是影

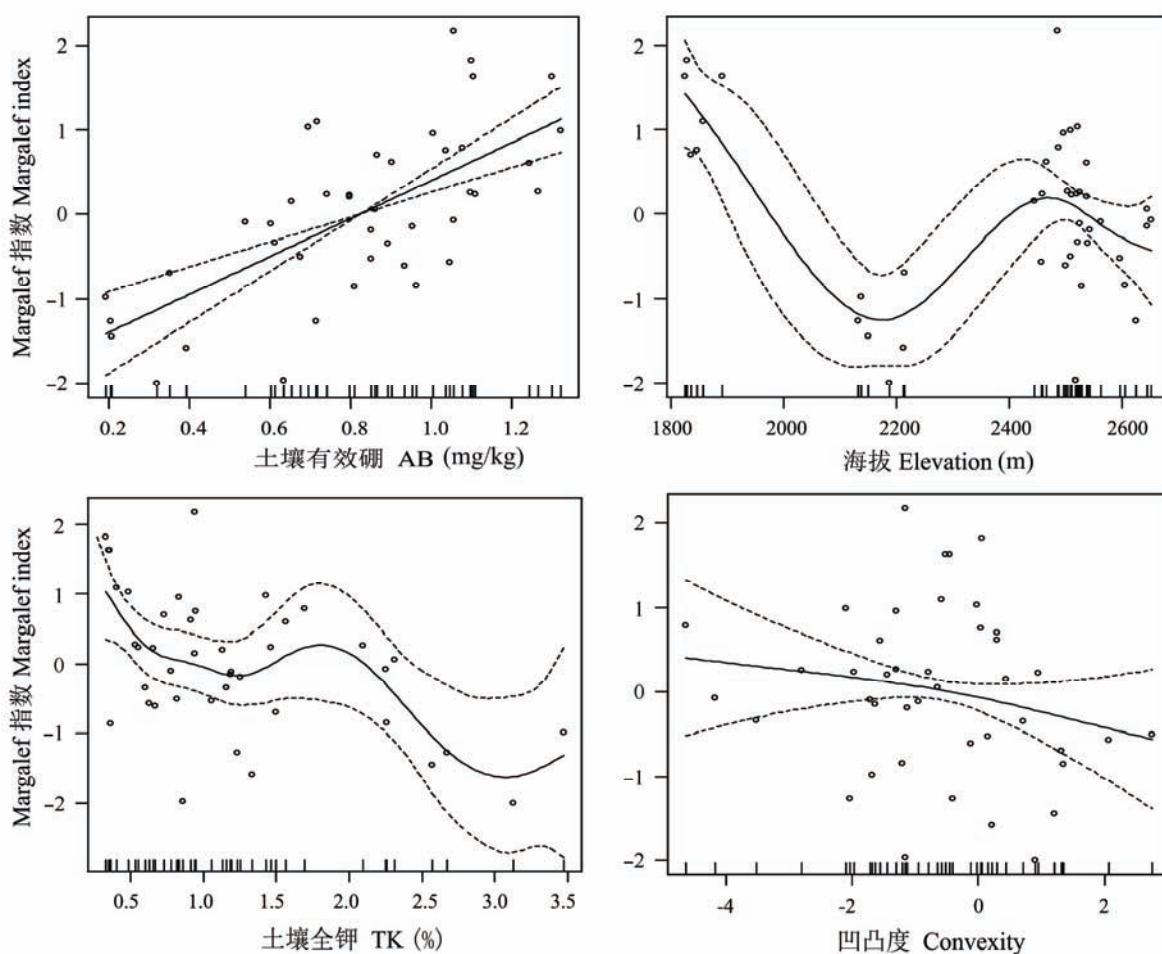


图4 树种丰富度对环境因子的响应。图中实线表示树种丰富度的期望值, 虚线表示95%置信区间。

Fig. 4 Responds of tree species richness to environmental factors. The solid line shows the estimations of tree richness, and the dashed lines indicate 95% confidence interval.

响土壤水分含量的重要因子, 越小越有利于水分存留(郭屹立等, 2016), 在本研究中, 凹凸度与树种丰富度之间呈现出负相关关系, 说明了水分因素的影响不可忽视。本研究中海拔因子对群落分布、树种组成及其丰富度格局都有极显著的影响, 但海拔与丰富度之间并未呈现出确定的关系, 这可能是因为植物群落物种多样性的海拔格局很大程度上取决于环境变量之间的协变与互作(Lomolino, 2001)。

树种沿土壤养分资源梯度的生态位分化被认为是物种极其丰富的森林群落中树种共存的潜在机制之一(Steidinger, 2015)。稀有种的多样性在土壤氮磷含量最高时达到峰值, 而常见种的丰富度与土壤变量无显著相关关系(Laurance et al, 2010)。树种丰富度是在土壤肥力水平中等或较低时最大(Potts et al, 2002); 本研究中树种丰富度随土壤全钾含量

呈波动下降趋势, 与前人的研究结论一致。土壤钾素含量对森林的生产力和维持具有重要的作用(Tripler et al, 2006), 已有研究表明, 过量的土壤钾素会降低群落水平的细根生物量(Wright et al, 2011)。由于其普遍的稀缺性, 土壤有效硼是引起树种生态位分化的一个重要的土壤养分资源轴(John et al, 2007), 树种丰富度与有效硼之间存在正相关关系(Christensen & Heilmann-Clausen, 2009), 这一结论在本研究中得到了验证。值得注意的是, 有效硼与树种丰富度之间呈现出线性关系, 而入选最佳模型的其他3个环境因子与树种丰富度之间的关系为非线性。Steidinger (2015)对Barro Colorado Island上的193个树种生态位宽度的研究提供了可能的解释, 即树种对土壤磷和钙的专化利用主要集中在资源轴的前半段, 也就是说树种针对土壤磷和钙的生

态位分化只发生在磷和钙含量较低的情况下; 树种对土壤锰和铝的专化利用主要集中在资源轴的后半段, 而发生生态位分化的树种在土壤硼的整个资源轴上都有分布, 这可能是土壤硼比其他化学元素更能对森林群落的组成和结构产生影响的原因。

理解树种沿环境梯度的分布格局是制定森林保护方案的基础(John et al, 2005), 土壤资源梯度和地形因素对群落树种组成的变异具有相当的解释能力(Baldeck et al, 2013)。但目前对于这些格局产生的机制尚不清楚, 研究具体树种对相关环境变异梯度的反应是一个重要的途径(Engelbrecht et al, 2007)。由于所处地理位置的海拔较低, 位于保护区之外, 哀牢山的季风常绿阔叶林和半湿润常绿阔叶林普遍遭受到了长期的人为干扰, 如砍伐栎木作为薪柴、林下放牧等, 从而森林呈现出残存的岛屿状星散分布。根据本文结果, 季风常绿阔叶林蕴藏着更为丰富多样的树种; 半湿润常绿阔叶林虽然树种较为单一, 但是非常独特, 除优势种外, 部分伴生树种也仅在这一类型中分布, 如金叶子(*Craibiodendron stellatum*)、云南柃木(*Docynia delavayi*)、毛杨梅(*Myrica esculenta*)等。因此, 季风常绿阔叶林和半湿润常绿阔叶林的保护工作亟需加强, 这对于保护哀牢山常绿阔叶林和维持生物多样性具有重要的意义。

致谢: 哀牢山亚热带森林生态系统研究站、哀牢山国家级自然保护区景东、镇沅、新平管理局提供支持, 张仲富、陆双飞、张陈刚、鄂保贵等十余人参与野外调查及样品处理, 米湘成、赖江山、邓建明、牛明香在数据分析时提供帮助, 实验分析依托“西南林业大学大型仪器共享平台(生物多样性研究院科研实验平台)”完成。感谢三位匿名审稿专家提出的宝贵意见。

参考文献

- Baldeck CA, Harms KE, Yavitt JB, John R, Turner BL, Valencia R, Navarrete H, Davies SJ, Chuyong GB, Kenfack D, Thomas DW, Madawala S, Gunatilleke N, Gunatilleke S, Bunyavejchewin S, Kiratiprayoon S, Yaacob A, Supardi MNN, Dalling JW (2013) Soil resources and topography shape local tree community structure in tropical forests. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 280, 20122532.
- Balvanera P, Aguirre E (2006) Tree diversity, environmental heterogeneity, and productivity in a Mexican tropical dry forest. *Biotropica*, 38, 479–491.
- Bao SD (2005) *Agricultural Chemistry Analysis of Soil*. China Agriculture Press, Beijing. (in Chinese) [鲍士旦 (2005) 土壤农化分析. 中国农业出版社, 北京.]
- Bartoń K (2015) MuMIn: Multi-model Inference. R package version, 1.15.6. <https://CRAN.R-project.org/package=MuMIn>
- Bohlman SA, Laurance WF, Laurance SG, Nascimento HE, Fearnside PM, Andrade A (2008) Importance of soils, topography and geographic distance in structuring central Amazonian tree communities. *Journal of Vegetation Science*, 19, 863–874.
- Budke JC, Jarenkow JA, de Oliveira-Filho AT (2007) Relationships between tree component structure, topography and soils of a riverside forest, Rio Botucaraí, Southern Brazil. *Plant Ecology*, 189, 187–200.
- Christensen M, Heilmann-Clausen J (2009) Forest biodiversity gradients and the human impact in Annapurna Conservation Area, Nepal. *Biodiversity and Conservation*, 18, 2205–2221.
- Chuyong GB, Kenfack D, Harms KE, Thomas DW, Condit R, Comita LS (2011) Habitat specificity and diversity of tree species in an African wet tropical forest. *Plant Ecology*, 212, 1363–1374.
- Clark DB, Palmer MW, Clark DA (1999) Edaphic factors and the landscape-scale distributions of tropical rain forest trees. *Ecology*, 80, 2662–2675.
- Comprehensive Investigation Group of the Ailao Mountain National Nature Reserve (1988) Reports on a Comprehensive Investigation of the Ailao Mountain National Nature Reserve. The Nationalities Publishing House of Yunnan, Kunming. (in Chinese) [哀牢山自然保护区综合考察团 (1988) 哀牢山自然保护区综合考察报告集. 云南民族出版社, 昆明.]
- de Toledo JJ, Magnusson WE, Castilho CV, Nascimento HE (2011) How much variation in tree mortality is predicted by soil and topography in Central Amazonia? *Forest Ecology and Management*, 262, 331–338.
- Dinno A (2015) Nonparametric pairwise multiple comparisons in independent groups using Dunn's test. *The Stata Journal*, 15, 292–300.
- Dinno A (2016) Dunn's Test of Multiple Comparisons Using Rank Sums, R package version, 132. <https://CRAN.R-project.org/package=dunn.test>.
- Editorial Committee of the Vegetation of Yunnan (1987) The Vegetation of Yunnan. Science Press, Beijing. (in Chinese) [云南植被编写组 (1987) 云南植被. 科学出版社, 北京.]
- Engelbrecht BM, Comita LS, Condit R, Kursar TA, Tyree MT, Turner BL, Hubbell SP (2007) Drought sensitivity shapes species distribution patterns in tropical forests. *Nature*, 447, 80–82.
- Ferreira-Júnior WG, Silva AF, Schaefer CEGR, Neto JAAM, Dias AS, Ignácio M, Medeiros MCMP (2007) Influence of soils and topographic gradients on tree species distribution in a Brazilian Atlantic tropical semideciduous forest. *Edinburgh Journal of Botany*, 64, 137–157.

- Gong HD, Yang GP, Lu ZY, Liu YH, Cao M (2011) Composition and spatio-temporal distribution of tree seedlings in an evergreen broad-leaved forest in the Ailao Mountains, Yunnan. *Biodiversity Science*, 19, 151–157. (in Chinese with English abstract) [巩合德, 杨国平, 鲁志云, 刘玉洪, 曹敏 (2011) 哀牢山常绿阔叶林乔木树种的幼苗组成及时空分布特征. *生物多样性*, 19, 151–157.]
- Guo YL, Wang B, Xiang WS, Ding T, Lu SH, Huang FZ, Wen SJ, Li DX, He YL, Li XK (2016) Responses of spatial pattern of woody plants' basal area to topographic factors in a tropical karst seasonal rainforest in Nonggang, Guangxi, southern China. *Biodiversity Science*, 24, 30–39. (in Chinese with English abstract) [郭屹立, 王斌, 向悟生, 丁涛, 陆树华, 黄甫昭, 文淑均, 李冬兴, 何运林, 李先琨 (2016) 喀斯特季节性雨林木本植物胸高断面面积分布格局及其对地形因子的响应. *生物多样性*, 24, 30–39.]
- Guo YL, Wang B, Mallik AU, Huang FZ, Xiang WS, Ding T, Wen SJ, Lu SH, Li DX, He YL, Li XK (2016) Topographic species–habitat associations of tree species in a heterogeneous tropical karst seasonal rain forest, China. *Journal of Plant Ecology*, 9, 1–11.
- Homeier J, Breckle SW, Günter S, Rollenbeck RT, Leuschner C (2010) Tree diversity, forest structure and productivity along altitudinal and topographical gradients in a species-rich ecuadorian montane rain forest. *Biotropica*, 42, 140–148.
- Itoh A, Yamakura T, Ohkubo T, Kanzaki M, Palmiotto PA, LaFrankie JV, Ashton PS, Lee HS (2003) Importance of topography and soil texture in the spatial distribution of two sympatric dipterocarp trees in a Bornean rainforest. *Ecological Research*, 18, 307–320.
- John R, Dalling JW, Harms KE, Yavitt JB, Stallard RF, Mirabello M, Hubbell SP, Valencia R, Navarrete H, Vallejo M, Foster RB (2007) Soil nutrients influence spatial distributions of tropical tree species. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 104, 864–869.
- Jones MM, Tuomisto H, Borcard D, Legendre P, Clark DB, Olivas PC (2008) Explaining variation in tropical plant community composition: influence of environmental and spatial data quality. *Oecologia*, 155, 593–604.
- Lai JS, Mi XC, Ren HB, Ma KP (2009) Species–habitat associations change in a subtropical forest of China. *Journal of Vegetation Science*, 20, 415–423.
- Laurance SG, Laurance WF, Andrade A, Fearnside PM, Harms KE, Vicentini A, Luizão RC (2010) Influence of soils and topography on Amazonian tree diversity: a landscape-scale study. *Journal of Vegetation Science*, 21, 96–106.
- Lomolino MV (2001) Elevation gradients of species–density: historical and perspective views. *Global Ecology and Biogeography*, 10, 3–13.
- Lundholm JT (2009) Plant species diversity and environmental heterogeneity: spatial scale and competing hypotheses. *Journal of Vegetation Science*, 20, 377–391.
- Magurran AE (2004) *Measuring Biological Diversity*. Blackwell Science Ltd., Blackwell Publishing Company, Victoria, Australia.
- Oksanen J, Blanchet FG, Kindt R, Legendre P, Minchin PR, O'Hara RB, Simpson GL, Solymos P, Stevens MHH, Wagner H (2016) *Vegan: Community Ecology Package*, Version 2.3-5. <https://CRAN.R-project.org/package=vegan> (accessed on 2017-2-3).
- Oliveira-Filho AT, Vilela EA, Carvalho DA, Gavilanes ML (1994) Effects of soils and topography on the distribution of tree species in a tropical riverine forest in south-eastern Brazil. *Journal of Tropical Ecology*, 10, 483–508.
- Oliveira-Filho AD, Curi N, Vilela EA, Carvalho DA (2001) Variation in tree community composition and structure with changes in soil properties within a fragment of semi-deciduous forest in south-eastern Brazil. *Edinburgh Journal of Botany*, 58, 139–158.
- Palmiotto PA, Davies SJ, Vogt KA, Ashton MS, Vogt DJ, Ashton PS (2004) Soil-related habitat specialization in dipterocarp rain forest tree species in Borneo. *Journal of Ecology*, 92, 609–623.
- Pereira JAA, Oliveira-Filho AT, Lemos-Filho JP (2007) Environmental heterogeneity and disturbance by humans control much of the tree species diversity of Atlantic montane forest fragments in SE Brazil. *Plant Conservation and Biodiversity*, 16, 1761–1784.
- Peruggia M (2003) Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach. *Journal of the American Statistical Association*, 98, 778–779.
- Pinto JRR, Oliveira-Filho AT, Hay JDV (2005) Influence of soil and topography on the composition of a tree community in a central Brazilian valley forest. *Edinburgh Journal of Botany*, 62, 69–90.
- Potts MD, Ashton PS, Plotkin JB, Kaufmann LS (2002) Habitat patterns in tropical rainforests: a comparison of 105 plots in northwest Borneo. *Ecology*, 83, 2782–2797.
- Poulos HM, Camp AE (2010) Topographic influences on vegetation mosaics and tree diversity in the Chihuahuan Desert Borderlands. *Ecology*, 91, 1140–1151.
- Russo SE, Davies SJ, King DA, Tan S (2005) Soil-related performance variation and distributions of tree species in a Bornean rain forest. *Journal of Ecology*, 93, 879–889.
- Steidinger B (2015) Qualitative differences in tree species distributions along soil chemical gradients give clues to the mechanisms of specialization: why boron may be the most important soil nutrient at Barro Colorado Island. *New Phytologist*, 206, 895–899.
- Takyu M, Aiba S, Kitayama K (2002) Effects of topography on tropical lower montane forests under different geological conditions on Mount Kinabalu, Borneo. *Plant Ecology*, 159, 35–49.
- Tateno R, Takeda H (2003) Forest structure and tree species distribution in relation to topography-mediated heterogeneity of soil nitrogen and light at the forest floor. *Ecological Research*, 18, 559–571.
- Tripler CE, Kaushal SS, Likens GE, Walter TM (2006) Patterns in potassium dynamics in forest ecosystems. *Ecology Letters*, 9, 451–466.

- Tsui CC, Chen ZS, Hsieh CF (2004) Relationships between soil properties and slope position in a lowland rain forest of southern Taiwan. *Geoderma*, 123, 131–142.
- Urban DL, Miller C, Halpin PN, Stephenson NL (2000) Forest gradient response in Sierran landscapes: the physical template. *Landscape Ecology*, 15, 603–620.
- Wood S (2016) Mixed GAM Computation Vehicle with GCV/AIC/REML Smoothness Estimation, Version 1.8-12. <https://CRAN.R-project.org/package=mcmc> (accessed on 2017-2-3).
- Wright SJ, Yavitt JB, Wurzbarger N, Turner BL, Tanner EV, Sayer EJ, Santiago LS, Kaspari M, Hedin LO, Harms KE, Garcia MN, Corre MD (2011) Potassium, phosphorus, or nitrogen limit root allocation, tree growth, or litter production in a lowland tropical forest. *Ecology*, 92, 1616–1625.
- Xu YJ, Chen YN, Li WH, Fu AH, Ma XD, Gui DW, Chen YP (2011) Distribution pattern of plant species diversity in the mountainous region of Ili River Valley, Xinjiang. *Environmental Monitoring and Assessment*, 177, 681–694.
- Yamakura T, Kanzaki A, Itoh T, Ohkubo K, Ogino EOK, Chai HS, Ashton PS (1995) Topography of a large-scale research plot established within a tropical rain forest at Lambir, Sarawak. *Tropics*, 5, 41–56.
- Yasuhiro K, Hirofumi M, Kihachiro K (2004) Effects of topographic heterogeneity on tree species richness and stand dynamics in a subtropical forest in Okinawa Island, southern Japan. *Journal of Ecology*, 92, 230–240.
- Yimer F, Ledin S, Abdelkadir A (2006) Soil property variations in relation to topographic aspect and vegetation community in the south-eastern highlands of Ethiopia. *Forest Ecology and Management*, 232, 90–99.

(责任编辑: 沈泽昊 责任编辑: 时意专)

• 研究报告 •

艾比湖流域杜加依林荒漠植物群落多样性及优势种生态位

龚雪伟^{1,2} 吕光辉^{1,3*}

1 (绿洲生态教育部重点实验室, 乌鲁木齐 830046)

2 (新疆大学资源与环境科学学院, 乌鲁木齐 830046)

3 (新疆大学干旱生态环境研究所, 乌鲁木齐 830046)

摘要: 多样性格局的形成是物种间相互作用及其适应环境的结果。为了阐释艾比湖流域荒漠植物的物种多样性及优势种生态位特征, 我们对艾比湖湿地国家级自然保护区内阿其克苏河北岸的杜加依林进行了物种组成与环境因子调查。结果表明: (1)按照土壤水盐含量, 根据多元回归树(multivariate regression tree, MRT)方法可将植被划分为胡杨-罗布麻-芦苇(Ass. *Populus euphratica* – *Apocynum venetum* – *Phragmites australis*) (I型)、胡杨-琵琶柴(Ass. *Populus euphratica* – *Reaumuria songonica*) (II型)和盐爪爪-胡杨-罗布麻+骆驼刺(Ass. *Kalidium foliatum* | *Populus euphratica* – *Apocynum venetum* + *Alhagi sparsifolia*) (III型) 3个主要群丛。(2) I型群丛抵御极端环境的能力较差, 包括5个样方, II型群丛能够忍受轻微的盐旱胁迫, 包括3个样方, III型群丛对盐旱生境具有一定的适应性, 包括22个样方; 随着典型群丛从I型演替成为III型, 沙生和盐生植物逐渐占据生境并成为主要优势种, Shannon-Wiener多样性指数(*H*)和Margalef丰富度指数(*Ma*)先降低后增加, Simpson优势度指数(*C*)和Pielou均匀度指数(*E*)先增加后逐渐降低, 体现了杜加依林植物群落的演替序列。(3)生态位宽度Bray-Curtis相似性聚类分析将13个优势种分为2组, 平均相似性分别为96.89%和97.66%, 反映了研究区物种生态位宽度具有较高的相似性; 基于物种多度数据的非度量多维标度排序(NMDS)压力系数为0.04, 除铃铛刺(*Halimodendron halodendron*)与甘草(*Glycyrrhiza uralensis*)外, 物种之间的分布也具有较高的相似性。综上所述, 土壤水盐含量是影响艾比湖流域杜加依林中荒漠植物群丛结构及多样性的主要环境因子, 并决定了群落的演替方向; 各优势种之间的生态位和分布具有较高的相似性, 存在明显的竞争关系。

关键词: 荒漠河岸林; 多元回归树; 非度量多维标度排序; 生态位宽度; 生态位重叠

Species diversity and dominant species' niches of eremophyte communities of the Tugai forest in the Ebinur basin of Xinjiang, China

Xuewei Gong^{1,2}, Guanghui Lü^{1,3*}

1 Key Laboratory of Oasis Ecology of Ministry of Education, Urumqi 830046

2 College of Resource and Environment Sciences, Xinjiang University, Urumqi 830046

3 Institute of Arid Ecology and Environment, Xinjiang University, Urumqi 830046

Abstract: Patterns of species diversity are determined by both species interactions and environmental adaptations. The species composition and environmental factors of the Tugai forest on the north shore of the Aqikesu River was investigated to determine species diversity and the ecological niche of dominant species in the Ebinur basin. Using a multivariate regression tree based on the content of soil water and salinity, our results showed that the plant communities were divided into three associations. The three associations are the Ass. *Populus euphratica* – *Apocynum venetum* – *Phragmites australis* (type I), the Ass. *Populus euphratica* – *Reaumuria songonica* (type II), and the Ass. *Kalidium foliatum* | *Populus euphratica* – *Apocynum venetum* + *Alhagi sparsifolia* (type III). Association I had a weak ability to tolerate extreme environments, including 5

收稿日期: 2016-06-23; 接受日期: 2016-10-31

基金项目: 国家自然科学基金(31560131)

* 通讯作者 Author for correspondence. Email: ler@xju.edu.cn

quadrats, while Association II could tolerate mild salt and drought stress, including 3 quadrats, and Association III had a certain degree of adaptability to salty and dry habitats, including 22 quadrats. With succession of typical associations from type I to III, psammophytes and halophytes gradually occupied the habitats and become the dominant species. The Shannon-Wiener biodiversity index and Margalef richness index initially decreased and then increased along with environmental degradation, while the Simpson dominance index and Pielou evenness index showed the opposite trend. The variation of associations and species diversity along the environmental gradient reflects the succession of plant communities. The Bray-Curtis similarity analysis of niche breadth clustered 13 dominant species into two groups, with an average similarity of 96.89% and 97.66%, respectively, reflecting that the niche breadth of species has a high similarity. The pressure coefficient of non-metric multidimensional scaling (NMDS) ordination was 0.04 and except for *Halimodendron halodendron* and *Glycyrrhiza uralensis*, and species distribution also had a high similarity. In summary, soil water and salt contents are the main environmental factors that are responsible for plant structure and diversity, and determine the direction of succession. The niche and distribution of dominant species show high similarity, indicating obvious competitive relationship between them.

Key words: desert riparian forest; multivariate regression tree; non-metric multidimensional scaling; ecological niche breadth; ecological niche overlap

艾比湖形成于第四纪高山冰雪融水丰沛期,在鼎盛时期,面积为3,000–3,500 km²,水深40 m左右,贮水量700–1,000亿m³,为水质良好的淡水湖(周驰等, 2010)。自更新世起,因冰期结束,气候转暖,入湖水量逐渐减少,汇集于此的河流沿途冲刷挟带大量矿物离子进入湖泊,加之蒸发强烈,目前艾比湖面积已缩减至835 km²,平均水深仅1.4 m左右,是新疆最大的封闭咸水湖(张亚丽等, 2011)。艾比湖流域处于准噶尔盆地西南低洼处和水盐汇集中心,其西北部是著名风口阿拉山口。作为新疆继塔里木河流域之后的第二大干旱生态环境退化区,其面临的主要问题是沙漠化和盐渍化及由此带来的生物多样性和生产力下降,该区已成为我国北部重要的沙尘来源地之一。

艾比湖流域分布有典型的干旱荒漠和沼泽湿地,景观类型多样,生物资源丰富,兼具湿地沼泽生态系统和荒漠生态系统的双重特征,是开展湖泊湿地影响下荒漠生态系统研究的理想场所和天然实验场。艾比湖流域植物区系属古北界蒙新区北疆荒漠亚区准噶尔荒漠小区,在湖滨区和补给河流沿岸分布有大量由荒漠植物组成的天然植物群落——杜加依林(Tugai forest)。杜加依林是干旱荒漠中沿河流分布的以乔木树种为主、伴生灌木和草本的河谷林(田裕钊, 1988),它不仅能够忍耐干旱,还对盐渍化土壤有一定的适应能力,在防风固沙、水源涵养和多样性维持方面具有重要作用,是干旱荒漠中能够天然形成的唯一森林群落类型。

群落物种多样性是群落结构和功能复杂性的量度(Leendertse et al, 1997; Otto et al, 2006),不仅可以反映植物群落与环境之间的相互关系(王丽娟等, 2009),还能揭示群落中物种的丰富度、优势度和均匀度(班卫强等, 2012),因此一直是群落生态学研究的重点和热点(Tilman, 1999)。生态位是一个既抽象又富有内涵的现代生态学重要概念,在研究群落结构和功能、群落内物种关系、生物多样性等方面有重要作用(李显森等, 2013)。生态位宽度反映物种的资源利用能力和适应性,生态位重叠度反映物种之间的资源竞争状态,二者都能反映物种分布的相似性。研究不同群丛间的多样性差异和优势种在不同资源维度上的生态位特征,对揭示各物种在群落中的地位 and 作用、物种间的相互关系和干旱荒漠区物种多样性维持机制等具有重要意义(谭芮等, 2013)。以往关于艾比湖流域杜加依林植物群落的研究多集中于空间格局(李尝君等, 2013)、点格局(王庭权等, 2015)、种间关联(袁月等, 2008)、数量分类和排序(王合玲等, 2013)等,对于不同荒漠植物群丛类型间植物多样性差异和优势种在不同资源维度上的生态位宽度及生态位重叠缺乏系统研究。

本研究选择艾比湖湿地国家级自然保护区内阿其克苏河北岸杜加依林为研究对象,采用规则取样法调查植物群落与土壤特性,利用多元回归树(multivariate regression tree, MRT)进行群丛分类,分析不同群丛间物种多样性的差异;计算优势种的生态位宽度和生态位重叠指数,将优势种在不同资

源维度上的生态位宽度进行Bray-Curtis相似性聚类,采用非度量多维标度排序(non-metric multidimensional scaling, NMDS)分析不同优势种的分布情况。旨在探讨以下科学问题: (1)哪些土壤因子主导着研究区的植物群丛结构、多样性和群落演替? (2)优势种之间的生态位特征及分布状况反映着怎样的种间关系? 上述问题的回答可为干旱区湖泊湿地的生态保护和植被恢复提供科学参考。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

艾比湖湿地国家级自然保护区(44°30′–45°09′ N, 82°36′–83°50′ E)位于新疆维吾尔自治区博尔塔拉蒙古自治州精河县西北,东西长102.63 km,南北宽72.3 km。该流域地处亚欧大陆腹地,在远离海洋和三面高山环列的综合影响下,平原区为典型的温带大陆性干旱气候。年蒸发量1,600 mm以上,年降水量100 mm左右,日照时数约2,800 h,极端最高气温44℃,极端最低气温–33℃,全年大风日数约164 d,最大风速55.0 m/s。复杂的地形和严酷的气候条件使得流域内形成了独特的荒漠–湿地–戈壁复合景观(龚雪伟等, 2016),区内典型地带性土壤类型有灰漠土、灰棕漠土、风沙土,隐域性土壤类型为盐(盐渍化)土、草甸土和沼泽土。植物区系属古北界蒙新

区北疆荒漠亚区准噶尔荒漠小区,代表植物类型包括旱生、沙生、盐生、湿生、水生和短生植物。在湖滨三角洲及入湖河流沿岸分布有杜加依林,主要植物种有胡杨(*Populus euphratica*)、梭梭(*Haloxylon ammodendron*)、白刺(*Nitraria tangutorum*)、罗布麻(*Apocynum venetum*)和芦苇(*Phragmites australis*)等。

1.2 样方设置及群落调查

野外调查于2014年7月植物生长季内进行。在艾比湖保护区内东大桥管护站以北,垂直于艾比湖补给河流之一的阿其克苏河河岸,设置2 km × 3 km (东西–南北)大样地,将大样地均分为30个400 m × 500 m小样地。在每个小样地中央设置1个30 m × 30 m样方(图1),进行群落调查和样品采集。调查样方中所有物种的种类和多度;记录乔木的高度、冠幅、胸径和枝下高,灌木和草本的丛(株)数、丛幅、高度和盖度。在样方内分别按照裸地土、冠下土挖取土壤剖面(0–50 cm),并将两种类型的土壤用四分法混匀作为该样方的土壤样品,取适量分别装入铝盒和密封袋带回实验室待测。

1.3 土壤样品分析

采用烘干称重法测定含水量,采用残渣烘干法(土水比1:5)测定含盐量,采用酸度计法测定pH值,采用重铬酸钾容量法测定有机质(soil organic matter, SOM)含量。

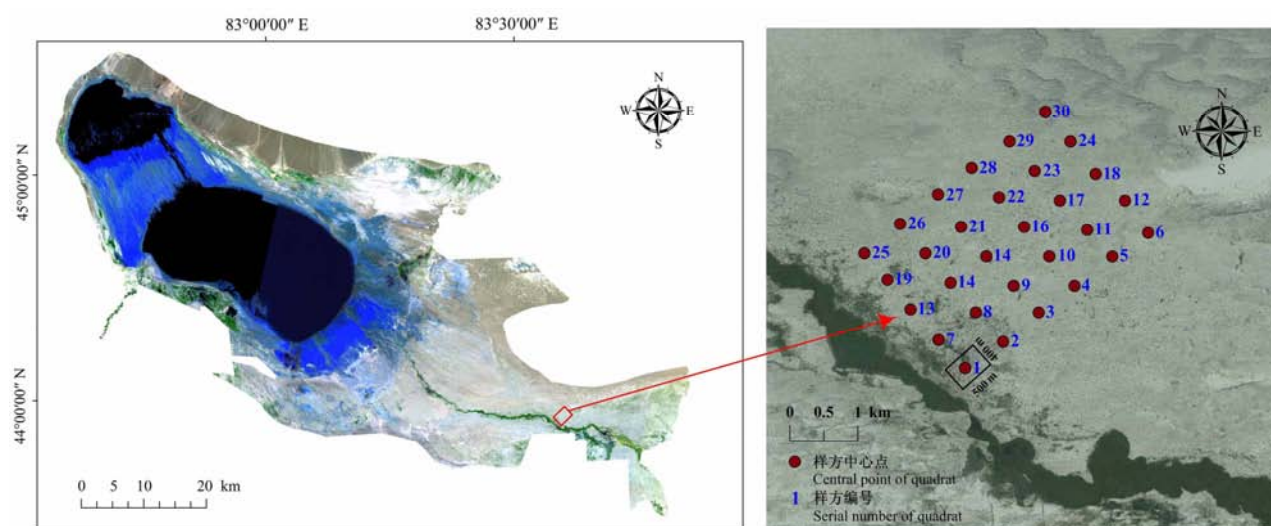


图1 研究区位置及样方布设。左图为艾比湖湿地国家级自然保护区遥感影像图,右图为东大桥管护站附近的样方布设。
Fig. 1 Location of the study area and quadrats setting. The picture on the left shows the remote sensing image of Ebinur Lake Wetland National Nature Reserve and the picture on the right shows the scheme of quadrats near Dongdaqiao Management and Protection Station.

1.4 物种多样性计算

运用重要值方法计算物种多样性指数、丰富度指数、优势度指数和均匀度指数。乔木的重要值计算公式为: 重要值 = (相对多度+相对频度+相对盖度)/3; 灌木和草本的重要值计算公式为: 重要值 = (相对盖度+相对高度)/2 (张金屯, 2011); 其中: 相对多度 = (某种植物的多度/全部植物的多度之和) × 100%, 相对频度 = (某种植物的频度/全部植物的频度之和) × 100%, 相对盖度 = (某种植物的盖度/全部植物的盖度之和) × 100%, 相对高度 = (某种植物的平均高度/全部植物的平均高度之和) × 100%。多样性指数的计算参照张金屯(2011)的方法。

Shannon-Wiener多样性指数(H):

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

Margalef丰富度指数(Ma):

$$Ma = (S - 1) / \log_2 N \quad (2)$$

Simpson优势度指数(C):

$$C = \sum_{i=1}^S N_i^2 \quad (3)$$

Pielou均匀度指数(E):

$$E = H / \ln(S) \quad (4)$$

式中, N_i 为群落中物种*i*的重要值, N 为样方中所有物种的个体总数, S 为样方中总的物种数。

1.5 生态位宽度及生态位重叠计算

生态位宽度采用Levins (1968)的方法计算, 生态位重叠采用Pianka (1973)生态位重叠指数:

$$B_i = 1 / r \sum_{k=1}^r P_{ik}^2 \quad (5)$$

$$O_{ij} = \sum_{k=1}^r P_{ik} P_{jk} / \sqrt{\left(\sum_{k=1}^r P_{ik}^2 \right) \left(\sum_{k=1}^r P_{jk}^2 \right)} \quad (6)$$

式中, B_i 为物种*i*的生态位宽度, O_{ij} 为物种*i*和*j*的生态位重叠指数, P_{ik} 和 P_{jk} 分别为物种*i*和*j*在第*k*个资源等级下(指某一土壤因子的某一资源等级)的重要值占该物种在所有资源等级上的重要值总和的比例, r 为资源等级数。

1.6 多元统计

多元回归树(MRT)是一元回归树的拓展, 作为研究物种分布与环境因子之间关系的数量分类方法, 它将环境因子梯度作为分类节点, 利用递归划

分法, 将样地划分为尽可能同质的类别, 减少样地中群落的差异性, 同时采用交叉验证相对误差(cross validation relative error, CVRE)来确定分类结果, 能很好地反映异质环境下群落的结构特征, 比常用数量方法更客观(赖江山等, 2010)。本研究采用30个样方的土壤含水量、含盐量、pH值和SOM含量为自变量, 植物在样地内的重要值为因变量进行群落分类。MRT采用R软件(<http://cran.rproject.org>)mvpart程序包中的mvpart函数进行运算。

使用优势种的物种-生态位宽度矩阵进行Bray-Curtis相似性聚类, 按其生态位宽度特征分组归类。通过物种多度数据的非度量多维标度排序分析优势种的分布情况, 以压力系数(stress)表示相似性等级与标序图中相应的距离等级不一致程度: stress < 0.05为吻合极好; stress < 0.1为吻合较好; stress < 0.2为吻合一般; stress > 0.3为吻合较差(李显森, 2013)。生态位宽度Bray-Curtis相似性聚类和多度NMDS分析均在PRIMER 7 (Plymouth Routines In Multivariate Ecological Research, Plymouth Marine Laboratory)中完成。

2 结果

2.1 植物群落调查结果

野外调查共记录到植物17种, 其中藜科占比最高, 达30%, 为优势科。剔除4种偶见种后, 仅剩13个物种, 物种组成较为单一; 按植物生长型计, 乔木1种, 小乔木2种, 灌木3种, 半灌木4种, 草本3种。13个优势种分别为胡杨、梭梭、怪柳(*Tamarix ramosissima*)、琵琶柴(*Reaumuria songonica*)、花花柴(*Karelinia caspica*)、白刺、骆驼刺(*Alhagi sparsifolia*)、铃铛刺(*Halimodendron halodendron*)、罗布麻、盐爪爪(*Kalidium foliatum*)、盐节木(*Halocnemum strobilaceum*)、芦苇和甘草(*Glycyrrhiza uralensis*)。基于CVRE值最小代表预测能力最佳的原则, MRT按照环境变量将30个样方划分为3个群丛(图2), 其中pH值和SOM含量未被纳入, 说明研究区的植被分布主要受到土壤水盐含量影响。根据《中国植被》(吴征镒, 1980)中的分类和命名方法, 命名结果如下:

I. 胡杨-罗布麻-芦苇群丛(Ass. *Populus euphratica* - *Apocynum venetum* - *Phragmites australis*), 包括1、2、7、8和14共5个样方, 该类型群

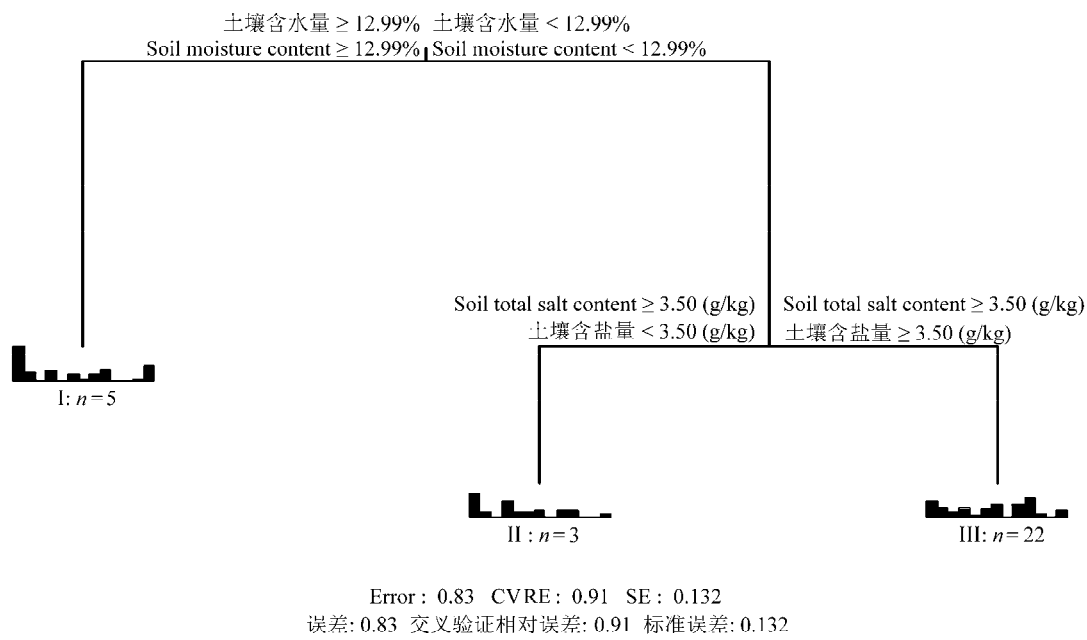


图2 群丛分类多元回归树。柱状图代表物种平均重要值, n 表示所包含的样方个数。
Fig. 2 Multivariate regression tree for associations classification. The columns represent the importance values of the species and n refers to the amount of quadrats included.

丛分布在近河岸带, 土壤含水量 $\geq 12.99\%$ 。主要伴生种为白刺。

II. 胡杨-琵琶柴群丛(Ass. *Populus euphratica* – *Reaumuria songonica*), 包括24、29和30共3个样方, 该类型群丛多分布在距河岸较远处, 土壤含水量 $< 12.99\%$ 、土壤含盐量 < 3.50 g/kg的生境, 具有一定的耐旱耐盐能力, 主要伴生种包括梭梭和花花柴。

III. 盐爪爪||胡杨-罗布麻+骆驼刺群丛(Ass. *Kalidium foliatum* || *Populus euphratica* – *Apocynum venetum* + *Alhagi sparsifolia*), 包括3–6、9–13、15–23和25–28共22个样方, 该类型群丛为艾比湖流域杜加依林中的主要荒漠植物群丛, 在研究区分布广泛, 其生境土壤含水量 $< 12.99\%$ 、土壤含盐量 ≥ 3.50 g/kg, 耐旱耐盐能力较强。主要伴生种包括盐节木、梭梭、白刺、琵琶柴和芦苇。

2.2 群落多样性特征

研究区物种多样性指数 H 介于0.987–1.956之间, 丰富度指数 Ma 介于0.331–1.536之间, 优势度指数 C 介于0.136–0.397之间, 均匀度指数 E 介于0.748–0.979之间。MRT分类结果对应着环境因子的变化, 随着I型群丛到III型群丛的演替, 土壤含水量逐渐下降, 而含盐量却不断增加, 表明环境条件逐渐恶化。随着环境胁迫程度的增加, 对3种群丛类型

的物种多样性进行比较, 发现 H 和 Ma 均呈现先下降后增加的趋势(图3A, B); 而 C 和 E 则表现为先增加后下降的趋势(图3C, D)。

2.3 优势种生态位宽度

30个样方土壤因子的分析结果表明, 土壤含水量的变化范围为2.09–17.58%, 均值为 $9.98 \pm 0.73\%$, 标准差为4.02, 变异系数为40.28%; 土壤含盐量的变化范围为0.70–7.06 g/kg, 均值为 4.22 ± 0.22 g/kg, 标准差为1.23, 变异系数为29.15%; 土壤pH值的变化范围为8.25–9.03, 均值为 8.52 ± 0.03 , 标准差为0.15, 变异系数为1.76%; SOM含量的变化范围为0.68–11.19 g/kg, 均值为 3.67 ± 2.31 g/kg, 标准差为2.32, 变异系数为63.22%。根据土壤指标的测试结果, 将每个指标按照一定的梯度划分为8个等级(表1), 其中土壤含水量因变化范围相对较小, 只划分为6个等级。

优势种生态位宽度计算结果(表2)表明, 罗布麻、琵琶柴、白刺、胡杨、梭梭和怪柳具有较高的水分维度生态位宽度值, 而盐节木的水分维度生态位宽度显著低于其他物种。白刺、胡杨、芦苇、盐爪爪和骆驼刺的盐分维度生态位宽度值较大, 怪柳的盐分维度生态位宽度最小。骆驼刺、白刺、盐爪爪、琵琶柴和罗布麻具有较高的pH维度生态位宽

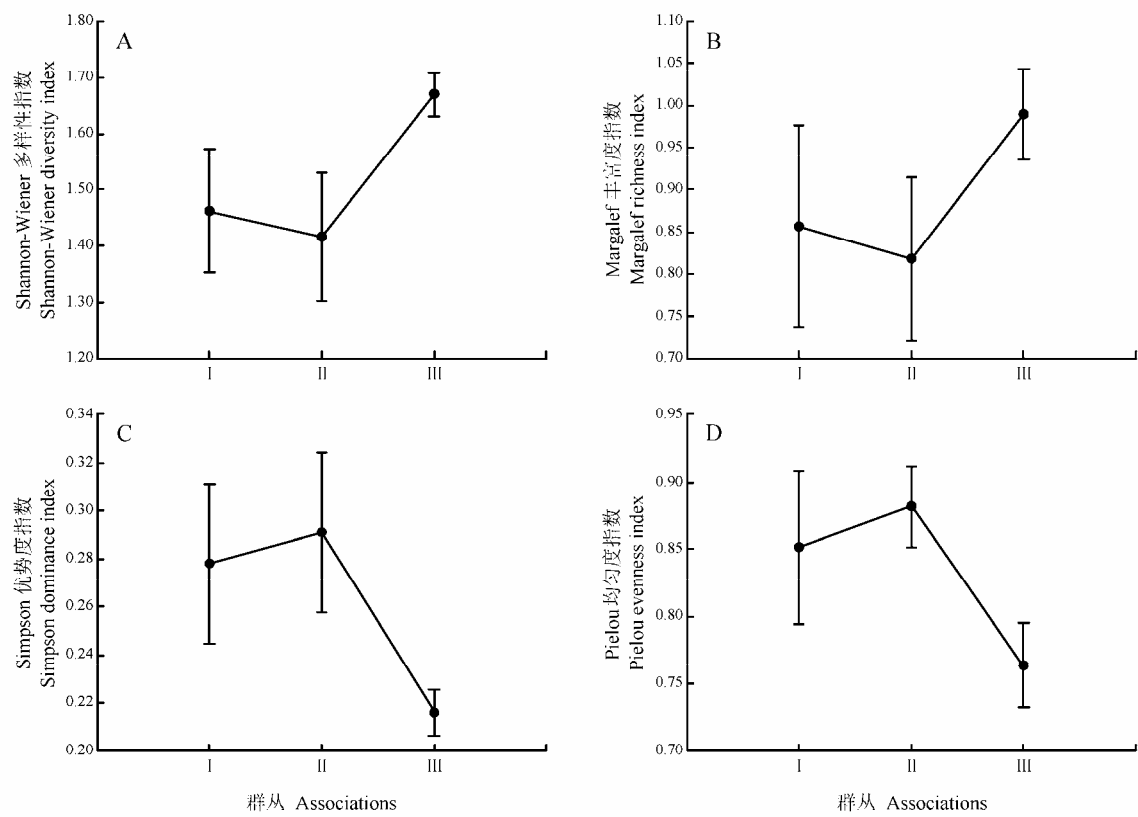


图3 不同群丛的物种多样性。I为胡杨-罗布麻-芦苇群丛, II为胡杨-琵琶柴群丛, III为盐爪爪|胡杨-罗布麻+骆驼刺群丛。
Fig. 3 Species diversity of different associations. Association I: Ass. *Populus euphratica* – *Apocynum venetum* – *Phragmites australis*, Association II: Ass. *Populus euphratica* – *Reaumuria songonica*, and Association III: Ass. *Kalidium foliatum* | *Populus euphratica* – *Apocynum venetum* + *Alhagi sparsifolia*.

表1 土壤因子梯度等级划分。相邻等级中相同的值划入低等级。
Table 1 Resource gradients division of soil factors. The same values in adjacent grades are assigned to the lower grade.

土壤因子 Soil factors	资源梯度等级 Resource gradient grade							
	1	2	3	4	5	6	7	8
含水量 Water content (%)	2.0–4.0	4.0–7.0	7.0–10.0	10.0–13.0	13.0–16.0	16.0–19.0	–	–
含盐量 Salt content (g/kg)	0.00–1.00	1.00–2.00	2.00–3.00	3.00–4.00	4.00–5.00	5.00–6.00	6.00–7.00	7.00–8.00
pH	8.25–8.34	8.34–8.44	8.44–8.54	8.54–8.64	8.64–8.74	8.74–8.84	8.84–8.94	8.94–9.04
土壤有机质 Soil organic matter (g/kg)	0.00–1.00	1.00–2.00	2.00–3.00	3.00–4.00	4.00–5.00	5.00–6.00	6.00–7.00	7.00–8.00

度,但铃铛刺的pH维度生态位宽度较小。罗布麻、白刺、胡杨和琵琶柴具有较高的SOM维度生态位宽度,骆驼刺的SOM维度生态位宽度最小。总的来说,同一资源维度上不同物种的生态位宽度存在差异,同一物种在不同资源维度上的生态位宽度也存在差异,其中胡杨和白刺在各资源维度均具有较高的生态位宽度值,而盐节木在各资源维度的生态位宽度值均较低。

为了探究物种间生态位宽度的总体特征及相

似性,通过物种生态位宽度Bray-Curtis相似性指数聚类分析,将13个优势种分为2组:第1组包括盐节木、芦苇、骆驼刺和盐爪爪,第2组包括花花柴、铃铛刺、甘草、胡杨、白刺、琵琶柴、梭梭、罗布麻和怪柳(图4)。其中,第1组成员的生态位宽度较窄,平均相似性为96.89%;第2组成员的生态位宽度相对较宽,平均相似性为97.66%。2个种组的平均生态位宽度均超过96%,高的接近98%,说明研究区优势种的生态位宽度具有较高的相似性。

表2 优势种生态位宽度
Table 2 Ecological niche breadth of dominant species

编号 No.	优势种 Dominnant species	水分维度 Water dimension	盐分维度 Salt dimension	pH维度 pH dimension	土壤有机质维度 Soil organic matter dimension
1	胡杨 <i>Populus euphratica</i>	0.536	0.455	0.414	0.437
2	梭梭 <i>Haloxylon ammodendron</i>	0.531	0.335	0.304	0.348
3	怪柳 <i>Tamarix ramosissima</i>	0.480	0.210	0.236	0.276
4	琵琶柴 <i>Reaumuria songonica</i>	0.724	0.388	0.452	0.412
5	花花柴 <i>Karelinia caspica</i>	0.354	0.317	0.377	0.251
6	白刺 <i>Nitraria tangutorum</i>	0.611	0.535	0.492	0.476
7	骆驼刺 <i>Alhagi sparsifolia</i>	0.390	0.422	0.497	0.189
8	铃铛刺 <i>Halimodendron halodendron</i>	0.329	0.246	0.211	0.299
9	罗布麻 <i>Apocynum venetum</i>	0.898	0.383	0.433	0.536
10	盐爪爪 <i>Kalidium foliatum</i>	0.367	0.427	0.468	0.221
11	盐节木 <i>Halocnemum strobilaceum</i>	0.186	0.245	0.325	0.234
12	甘草 <i>Glycyrrhiza uralensis</i>	0.333	0.250	0.250	0.250
13	芦苇 <i>Phragmites australis</i>	0.316	0.448	0.342	0.246

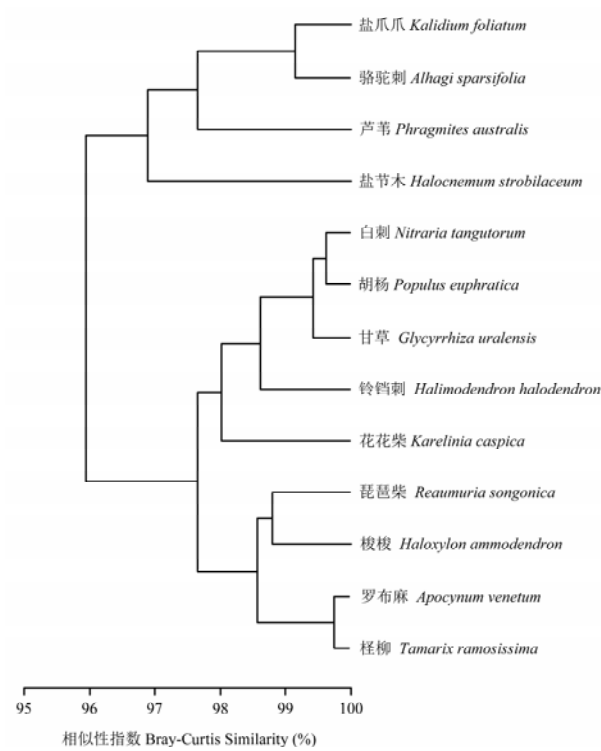


图4 优势种生态位宽度Bray-Curtis相似性聚类分析
Fig. 4 Bray-Curtis similarity clustering analysis of niche breadth of dominant species

2.4 优势种生态位重叠

由表3可见,在水分维度上,盐爪爪与盐节木的生态位重叠值最高,为0.991,怪柳与琵琶柴,铃铛刺与罗布麻,铃铛刺与芦苇,盐爪爪与花花柴的

重叠值最低,都为0。而铃铛刺的水分维度生态位较为特殊,只与怪柳、白刺和花花柴的重叠值较高,与其他物种的重叠值都不高。琵琶柴与骆驼刺、花花柴和白刺在盐分维度上的生态位重叠值较高,分别为0.992、0.981和0.945,骆驼刺与花花柴的重叠值也较高,为0.982;甘草、胡杨与其他种的生态位重叠值较低,其中怪柳与甘草和胡杨的盐分维度生态位重叠值最低,分别为0.245和0.343 (表3)。

pH维度上,怪柳与梭梭的生态位重叠值为0.975,罗布麻、琵琶柴与其他种的生态位重叠值较高;盐节木与其他种的生态位重叠值最低,其中与胡杨、铃铛刺、白刺重叠值分别为0.080、0.093和0.302,此外胡杨与骆驼刺的重叠值也较低,为0.230 (表4)。SOM维度上,花花柴、罗布麻和盐爪爪与其他优势种之间的生态位重叠值较高,其中盐爪爪与骆驼刺之间的重叠值达到0.995;铃铛刺与其他优势种之间的生态位重叠值较低,与花花柴、盐节木、怪柳和骆驼刺之间的重叠值分别为0.000、0.000、0.061和0.099 (表4)。生态位重叠值分布格局分析表明,不同维度生态位重叠值超过0.6的种对分别占所有种对的62.82%、75.64%、71.79%和52.56%,而低于0.2的分别占6.41%、0.00%、2.56%和10.25%,说明物种在水、盐、pH和SOM这4个维度都具有较高的生态位重叠度。

样方内物种多度数据的NMDS压力系数为0.04 (图5),吻合极好。除铃铛刺和甘草与其他物种之间

表3 优势种生态位水分和总盐维度重叠值

Table 3 Ecological niche overlaps between dominant species on soil water and total salinity dimension

编号 No.	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
1		0.783	0.343	0.502	0.406	0.735	0.484	0.656	0.808	0.460	0.448	0.874	0.940
2	0.941		0.544	0.665	0.592	0.785	0.647	0.702	0.801	0.636	0.580	0.731	0.892
3	0.684	0.805		0.922	0.882	0.851	0.887	0.792	0.722	0.810	0.793	0.245	0.602
4	0.898	0.911	0.000		0.981	0.945	0.992	0.715	0.748	0.937	0.911	0.499	0.836
5	0.305	0.638	0.707	0.965		0.878	0.982	0.576	0.619	0.909	0.955	0.474	0.803
6	0.962	0.597	0.815	0.800	0.953		0.929	0.828	0.891	0.884	0.819	0.645	0.935
7	0.372	0.987	0.240	0.985	0.871	0.508		0.664	0.717	0.962	0.898	0.484	0.818
8	0.280	0.119	0.743	0.279	0.938	0.880	0.380		0.961	0.669	0.467	0.420	0.671
9	0.456	0.742	0.597	0.636	0.763	0.466	0.670	0.000		0.738	0.526	0.61	0.838
10	0.284	0.779	0.476	0.975	0.000	0.731	0.943	0.604	0.716		0.765	0.436	0.759
11	0.767	0.819	0.288	0.883	0.317	0.715	0.861	0.564	0.779	0.991		0.590	0.865
12	0.728	0.420	0.693	0.878	0.732	0.798	0.902	0.569	0.751	0.805	0.693		0.968
13	0.450	0.339	0.733	0.274	0.961	0.832	0.322	0.000	0.320	0.831	0.366	0.671	

主对角线以下是优势种在水分维度的生态位重叠值矩阵, 主对角线以上是优势种在盐分维度的生态位重叠值矩阵。编号含义见表2。
Values under the main diagonal were the niche of dominant species in water dimension, and those above the main diagonal were the niche of dominant species in salt dimension. See Table 2 for the meaning of code numbers.

表4 优势种生态位pH值和有机质维度重叠值

Table 4 Ecological niche overlaps between dominant species on pH value and organic matter dimension

编号 No.	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
1		0.446	0.391	0.436	0.355	0.726	0.351	0.488	0.578	0.344	0.140	0.790	0.929
2	0.343		0.910	0.981	0.888	0.887	0.903	0.391	0.893	0.927	0.479	0.619	0.301
3	0.487	0.975		0.921	0.991	0.799	0.913	0.061	0.804	0.939	0.512	0.648	0.314
4	0.325	0.763	0.778		0.909	0.870	0.888	0.360	0.906	0.922	0.622	0.605	0.303
5	0.398	0.777	0.848	0.906		0.736	0.941	0.000	0.804	0.962	0.582	0.676	0.322
6	0.375	0.647	0.691	0.879	0.857		0.684	0.535	0.816	0.716	0.301	0.639	0.518
7	0.230	0.892	0.842	0.804	0.748	0.663		0.099	0.846	0.995	0.538	0.751	0.360
8	0.705	0.694	0.799	0.843	0.953	0.865	0.570		0.546	0.113	0.000	0.164	0.258
9	0.357	0.919	0.949	0.861	0.909	0.852	0.889	0.846		0.857	0.548	0.724	0.487
10	0.283	0.756	0.743	0.973	0.819	0.815	0.863	0.714	0.833		0.576	0.718	0.329
11	0.080	0.314	0.216	0.564	0.335	0.302	0.669	0.093	0.340	0.694		0.373	0.195
12	0.522	0.928	0.980	0.835	0.921	0.780	0.792	0.902	0.959	0.768	0.679		0.878
13	0.487	0.497	0.587	0.690	0.770	0.935	0.518	0.809	0.779	0.612	0.870	0.687	

主对角线以下是优势种在pH维度的生态位重叠值矩阵, 主对角线以上是优势种在SOM维度的生态位重叠值矩阵。编号含义见表2。
Values under the main diagonal were the niche of dominant species in pH dimension, and those above the main diagonal were the niche of dominant species in SOM dimension. See Table 2 for the meaning of code numbers.

的分布相似性普遍较低外, 其他物种之间的分布关系具有较高的相似性, 尤其是梭梭、白刺、骆驼刺、琵琶柴、罗布麻和盐爪爪与胡杨和芦苇的分布关系高度相似。

3 讨论

3.1 植物群落分类及物种多样性

植物群落的物种组成沿环境梯度呈现连续变化, 无明显界限, 因此根据植物群落本身的特征进

行群落划分难度很大(陈云等, 2014)。群落分类要求同一类型群落的物种组成和结构相对一致, 相应地, 群落所占据的生境也是进行群落分类的重要参考指标。本文采用4种环境因子进行MRT分类的结果表明, 可按照土壤水盐含量的变化将30个样方分成3类, 每个群丛类型有着不同的物种组成和环境因子。I型群丛占据土壤含水量 $\geq 12.99\%$ 的生境, II型群丛占据土壤含水量 $< 12.99\%$ 、土壤含盐量 $< 3.50\text{ g/kg}$ 的生境, 但以上2种群丛类型包含的样方

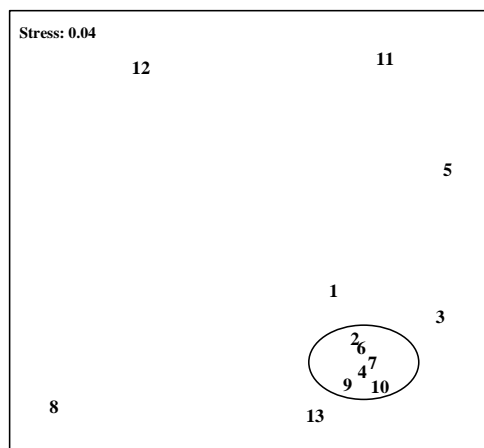


图5 优势种生态位重叠非度量多维标度排序图。编号含义见表2。

Fig. 5 Non-metric multidimensional scaling plot of niche overlap of the dominant species. See Table 2 for the meaning of code numbers.

均较少。而能够占据土壤含水量 $< 12.99\%$ 、土壤含盐量 $\geq 3.50 \text{ g/kg}$ 生境的III型群丛包含的样方最多,说明艾比湖流域杜加依林中的植物群落普遍具有耐旱耐盐的特性。这是因为杜加依林中分布的荒漠植物基本属于旱生、沙生和盐生植物类型,这些植物本身具有一定抵御水盐胁迫的能力。

沿用我国普遍采用的联名法对上述3种群丛命名,不同层之间的优势种以“-”相连,当某一层具有共优种时以“+”相连(牛翠娟等, 2007)。本研究所选区域位于阿其克苏河北岸,该类型杜加依林的主要建群种是胡杨。I和II型群丛的第一优势种及III型群丛乔木层优势种均是胡杨,这是因为胡杨属旱中生乔木,它在长期的生长发育过程中经受了中生生态型到旱生生态型的进化过程,具有较强的抗干旱、耐盐碱、抗风沙、耐腐蚀的生物生态特性(刘加珍等, 2004)。此外,胡杨作为干旱荒漠区唯一的高大乔木,其产生的肥岛效应、水分再分配和保育遮荫作用可以提高荒漠植物多样性(张雪妮等, 2013)。III型群丛是研究区最主要的群丛类型,适应干旱和盐渍化能力强,优势种盐爪爪是典型的真(稀)盐生植物,其叶片退化为同化枝,是荒漠灌丛的建群种及盐生荒漠的指示种。

同一气候背景下的植物群落物种多样性特征主要由生境异质性决定,尤其是在小尺度上,生境差异是形成群落生物多样性的主要原因(汪殿蓓等,

2001)。本研究发现,随着土壤含水量下降和含盐量上升,植物群丛逐渐由I型向III型过渡,在这个过程中,物种多样性指数(H)和丰富度指数(Ma)先下降后升高(图3A, B),这与其他学者认为的干旱区物种多样性指数与丰富度指数随干旱加剧、盐渍化程度增强而逐渐降低的结论不一致(杜泉滢等, 2007; 赵学春等, 2014)。这可能是因为在本研究中I型群丛包含的样方主要出现在距离河岸较近的区域,这一区域内土壤含水量相对较高,除建群种胡杨外,生境主要由对含水量要求较高的克隆湿地植物芦苇和罗布麻占据。克隆植物同一基株的不同分株之间通常由横生结构(匍匐茎、根茎和地上茎)相互连接在一起,并通过横生结构进行水分生理整合,充分利用水资源(朱志玲等, 2006),导致其他物种难以进入,所以水分条件较好时(I型群丛)物种多样性和丰富度偏低。与河岸距离增大时,当土壤含水量逐渐下降至 12.99% 以下,原本对土壤水分要求较高的物种逐渐消失,导致II型群丛物种多样性和丰富度指数比I型群丛低。随着与河岸距离不断增加,盐渍化程度增强,众多盐生植物如盐爪爪、琵琶柴和骆驼刺等开始替代沙生植物,成为群落的主要优势种,物种多样性和丰富度逐渐提高(III型群丛),这与马玉等(2015)认为土壤盐分增加时会驱动物种多样性和丰富度升高的结论一致。说明研究区植物对盐渍化程度的适应性较强。土壤水分的减少导致群丛类型由I型向II型群丛演替,耐受水分胁迫能力弱的物种被淘汰,优势种的地位更加突出,物种优势度升高(图3C);而后,土壤盐分的增加主导了群落演替的方向,物种多样性的增加可能是造成优势种优势地位不明显、总体物种优势度下降的原因。此外,克隆植物之间通过横生结构相互连接,大部分呈聚集分布(李尝君等, 2013),而盐生植物对生境的选择造成物种大多呈斑块状分布(赵振勇等, 2007),以上两种原因造成了I型和III型群丛均匀度指数较低(图3D)。

植物生长受到土壤因子影响。在土壤水盐序列上,当盐旱程度超出植物的生态幅后,其生长将受到限制,导致其他植物入侵和存活,引起物种更迭,群落将发生演替。已有大量学者应用空间替代时间的思路,基于对现存植物群落的空间分布及其土壤属性的调查,研究了土壤因子变化对群落演替的驱动作用,并认为土壤水盐含量是影响植物群落演替

的重要因素(宫兆宁等, 2009; 杨帆等, 2013)。本文MRT分类仅将4种土壤因子中的土壤水盐含量纳入回归树, 不同土壤水盐含量对应着不同的群丛类型及物种多样性格局, 说明土壤水盐是影响群丛结构与物种多样性的主要因子。群落分类结果表明, 随着土壤含水量的下降与含盐量的升高, 旱生群丛逐渐向沙生群丛和盐生群丛演替, 对应的生境也由荒漠河岸林转变为盐生荒漠, 说明土壤水盐也是研究区植物群落演替的主要驱动因子, 并决定着群落的演替方向。

3.2 优势种生态位宽度及生态位重叠

生态位宽度既是衡量物种对环境资源利用状况的尺度, 也反映了物种在栖息地中的地位 and 它们的分布状况, 在一定程度上, 数值越高表示该物种分布越均匀(李显森等, 2013)。本研究中胡杨和白刺在4种资源维度上都具有较高的生态位宽度, 说明这些种对研究区的环境适应较好, 分布较为广泛。而各个资源维度上盐节木的生态位宽度都较小, 这说明盐节木在研究区的分布具有选择性, 仅能适应相对独特的生境。以上结论与实际调查结果相符, 胡杨和白刺分别作为杜加依林和盐生灌丛的建群种, 在研究区分布广泛, 并在不同群丛中均有一定的优势地位; 盐节木作为盐生荒漠的指示种, 在野外调查中仅出现在III型群丛的样方中。将4个资源维度的物种生态位宽度作为输入变量, 利用Bray-Curtis相似性聚类分析可将物种分为2组, 第1组包含的物种均具有较窄的生态位宽度, 说明这些植物在该区域的空间分布不均匀, 适宜的生境少, 更倾向于特化种。第2组包含的物种生态幅较宽, 具有较强的资源利用能力和环境适应能力, 在研究区各种生境条件下均能很好地生长, 在植物群落构建中起着重要作用, 从分布上看, 这些物种的数量较多, 出现频率高, 更倾向于泛化种。

生态位重叠体现了物种对同等级资源的利用程度以及空间配置关系, 反映了物种之间对资源利用的相似程度和竞争关系(Spies, 1990)。较高的生态位重叠意味着物种之间对环境资源具有相似的要求, 因而可能存在激烈竞争; 也有学者认为, 生态位重叠并不一定会导致竞争; 资源丰富时生态位重叠度只表明两个物种因生态相似性而占据了相近的生态空间(霍红等, 2013)。艾比湖流域地处内陆干旱荒漠区, 各种资源匮乏, 复杂的生态关系使各物

种的生态位通常不表现为离散, 而是倾向于分享其他物种的基础生态位, 结果导致两个或更多的物种对某些资源的共同需求, 使不同物种的生态位之间常处于不同程度的重叠状态(张伟等, 2011)。基于物种多度数据的NMDS结果显示, 除铃铛刺与甘草之外, 其他种之间在空间分布上具有一定的相似性, 这也说明研究区物种之间存在明显的竞争关系, 在一定程度上支持上述结论。铃铛刺(盐豆木)的分布与其他种有一定差异, 这与王合玲等(2011)认为盐豆木与研究区其他种的种间关系多表现为负关联保持一致。甘草与研究区其他植物的种间关系多表现为负联结, 可能是因为其分泌物具有化感作用, 造成与其他种在空间分布上的差异(袁月等, 2008)。

本文研究结果表明, 与土壤pH值和有机质含量相比, 土壤水盐含量是影响艾比湖流域杜加依林荒漠植物群落结构与组成的主要影响因子, 按照土壤水盐胁迫程度的不同, 可将植物分为3个主要群丛。环境胁迫强度的逐渐增加导致物种更替发生, 群丛发生演替的同时物种多样性也在不断变化。优势种生态位宽度的高度相似性和较高的生态位重叠值均表示研究区物种之间在栖息地选择上具有较高的一致性, 相互之间存在明显的竞争关系。

致谢: 绿洲生态教育部重点实验室硕士研究生曹靖、王庭权、赵晓英、刘志东和刘薇在群落调查中给予帮助, 两位匿名审稿专家为论文修改提供宝贵意见, 在此一并表示感谢。

参考文献

- Ban WQ, Yan C, Yin LK, Yang ML, Wang ZC (2012) Plant species diversity and dominance population niche characteristics at different sites in southern Gurbantunggut Desert. *Journal of Desert Research*, 32, 1632–1638. (in Chinese with English abstract) [班卫强, 严成, 尹林克, 杨美琳, 王忠臣 (2012) 古尔班通古特沙漠南缘不同立地条件植物多样性和优势种群生态位特征研究. *中国沙漠*, 32, 1632–1638.]
- Chen Y, Wang HL, Han JW, Wei BL, Jia HR, Ye YZ, Yuan ZL (2014) Numerical classification, ordination and species diversity along elevation gradients of the forest community in Xiaoqinling. *Acta Ecologica Sinica*, 34, 2068–2075. (in Chinese with English abstract) [陈云, 王海亮, 韩军旺, 韦博良, 贾宏汝, 叶永忠, 袁志良 (2014) 小秦岭森林群落数量分类、排序及多样性垂直格局. *生态学报*, 34, 2068–2075.]
- Du QY, Li Z, Liu SR, Liu HY (2007) Dynamics of species di-

- versity and characteristics of halophytic plant communities around saline lakes in arid and semi-arid regions of Inner Mongolia. *Biodiversity Science*, 15, 271–281. (in Chinese with English abstract) [杜泉滢, 李智, 刘书润, 刘鸿雁 (2007) 干旱、半干旱区湖泊周围盐生植物群落的多样性格局及特点. *生物多样性*, 15, 271–281.]
- Gong XW, Lü GH, Ran QY, Yang XD (2016) Response of vegetative growth and biomass allocation of *Lappula semi-glabra* seedlings to dew gradient. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 27, 2257–2263. (in Chinese with English abstract) [龚雪伟, 吕光辉, 冉启洋, 杨晓东 (2016) 狭果鹤虱幼苗营养生长和生物量分配对凝结水梯度的响应. *应用生态学报*, 27, 2257–2263.]
- Gong ZN, Zhao WJ, Hu D (2009) Plant community characteristics and ecological succession model in Yeyahu Wetland under water and salt gradients. *Progress in Natural Science*, 19, 1272–1280. (in Chinese with English abstract) [宫兆宁, 赵文吉, 胡东 (2009) 水盐环境梯度下野鸭湖湿地植物群落特征及其生态演替模式. *自然科学进展*, 19, 1272–1280.]
- Huo H, Feng Q, Su YH, Si JH, Xi HY, Yu TF (2013) Interspecies relations and niche analysis on phytocoenosis in the Ejina oasis. *Journal of Desert Research*, 33, 1027–1033. (in Chinese with English abstract) [霍红, 冯起, 苏永红, 司建华, 席海洋, 鱼腾飞 (2013) 额济纳绿洲植物群落种间关系和生态位研究. *中国沙漠*, 33, 1027–1033.]
- Lai JS, Mi XC, Ren HB, Ma KP (2010) Numerical classification of associations in subtropical evergreen broad-leaved forest based on multivariate regression trees—a case study of 24 hm² Gutianshan forest plot in China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 34, 761–769. (in Chinese with English abstract) [赖江山, 米湘成, 任海保, 马克平 (2010) 基于多元回归树的常绿阔叶林群丛数量分类——以古田山24公顷森林样地为例. *植物生态学报*, 34, 761–769.]
- Leendertse PC, Roozen AJM, Rozema J (1997) Long-term changes (1953–1990) in the salt marsh vegetation at the Boschplaat on Terschelling in relation to sedimentation and flooding. *Plant Ecology*, 132, 49–58.
- Levins R (1968) *Evolution in Changing Environments: Some Theoretical Explorations*. Princeton University Press, Princeton.
- Li CJ, Lü GH, Gong L, Zhang HF, Liu XX (2013) Spatial point pattern and response of clonal plant communities to high drought and salt stress in the Ebinur Lake Wetland Nature Reserve, Xinjiang, China. *Arid Zone Research*, 30, 122–128. (in Chinese with English abstract) [李尝君, 吕光辉, 贡璐, 张海峰, 刘晓星 (2013) 艾比湖湿地自然保护区克隆植物群落空间格局及其对水盐胁迫的响应. *干旱区研究*, 30, 122–128.]
- Li XS, Yu ZH, Sun S, Jin XS (2013) Ecological niche breadth and niche overlap of dominant species of fish assemblage in Yangtze River estuary and its adjacent waters. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 24, 2353–2359. (in Chinese with English abstract) [李显森, 于振海, 孙珊, 金显仕 (2013) 长江口及其毗邻海域鱼类群落优势种的生态位宽度与重叠. *应用生态学报*, 24, 2353–2359.]
- Liu JZ, Chen YN, Zhang YM (2004) Niche characteristics of plants on four environmental gradients in middle reaches of Tarim River. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 15, 549–555. (in Chinese with English abstract) [刘加珍, 陈亚宁, 张元明 (2004) 塔里木河中游植物种群在四种环境梯度上的生态位特征. *应用生态学报*, 15, 549–555.]
- Ma Y, Lü GH, He XM, Zhang XN (2015) Responses of plant diversity and soil factors driving to soil salinity in wetland of Ebinur Lake. *Guangdong Agricultural Sciences*, 42(11), 141–147. (in Chinese with English abstract) [马玉, 吕光辉, 何学敏, 张雪妮 (2015) 盐梯度下艾比湖湿地植物多样性响应及土壤因子驱动研究. *广东农业科学*, 42(11), 141–147.]
- Niu CJ, Lou AR, Sun RY, Li QF (2007) *Foundations in Ecology*, 2nd edn. Higher Education Press, Beijing. (in Chinese) [牛翠娟, 娄安如, 孙儒泳, 李庆芬 (2007) 基础生态学 (第二版). 高等教育出版社, 北京.]
- Otto R, Krüsi BO, Burga CA, Fernández-Palacios JM (2006) Old-field succession along a precipitation gradient in the semi-arid coastal region of Tenerife. *Journal of Arid Environments*, 65, 156–178.
- Pianka ER (1973) The structure of lizard communities. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 4, 53–74.
- Spies TA (1990) Canopy gaps in Douglas-fir forests of the Cascade Mountains. *Canadian Journal of Forest Research*, 20, 649–658.
- Tan R, Li W, Yang YM, Du F, Wang J (2013) Niche characteristics of dominant species in Napahai wetland plant communities under different disturbance regimes. *Journal of Lake Sciences*, 25, 681–687. (in Chinese with English abstract) [谭芮, 李伟, 杨宇明, 杜凡, 王娟 (2013) 不同干扰条件下纳帕海湿地植物群落优势种群的生态位. *湖泊科学*, 25, 681–687.]
- Tian YZ (1988) Tugayi in the delta of the lower reaches of the Kerya River—a natural complex reflecting ecological degradation. *Journal of Desert Research*, 8(2), 14–28. (in Chinese with English abstract) [田裕钊 (1988) 克里雅河下游三角洲的吐加依——标志生态退化的一种自然综合体. *中国沙漠*, 8(2), 14–28.]
- Tilman D (1999) The ecological consequences of changes in biodiversity: a research for general principles. *Ecology*, 80, 1455–1474.
- Wang DB, Ji SY, Chen FP (2001) A review on the species diversity of plant community. *Chinese Journal of Ecology*, 20(4), 55–60. (in Chinese with English abstract) [汪殿蓓, 暨淑仪, 陈飞鹏 (2001) 植物群落物种多样性研究综述. *生态学杂志*, 20(4), 55–60.]
- Wang HL, Lü GH, Yang XD (2011) Interspecific association of main plants in Ebinur Lake Wetland of Xinjiang, Northwest China. *Chinese Journal of Ecology*, 30, 2713–2718. (in

- Chinese with English abstract) [王合玲, 吕光辉, 杨晓东 (2011) 新疆艾比湖湿地主要植物的种间关联分析. 生态学报, 30, 2713–2718.]
- Wang HL, Zhang HG, Lü GH (2013) Quantitative classification and ordination of plant communities in Ebinur Lake Wetland. *Journal of Arid Land Resources and Environment*, 27, 177–181. (in Chinese with English abstract) [王合玲, 张辉国, 吕光辉 (2013) 艾比湖湿地植物群落的数量分类和排序. 干旱区资源与环境, 27, 177–181.]
- Wang LJ, Zhao CY, Li J, Zhu H, Kou SY (2009) Study on the early-spring species diversity in a Haloxylon desert in the north Fukang region, Xinjiang. *Arid Zone Research*, 26, 574–581. (in Chinese with English abstract) [王丽娟, 赵成义, 李君, 朱宏, 寇思勇 (2009) 阜康北部梭梭荒漠早春物种多样性研究. 干旱区研究, 26, 574–581.]
- Wang TQ, Lü GH, Cao J, Zhao XY, Liu ZD, Liu W (2015) Point pattern analysis on dominant populations in Ebinur Lake district. *Xinjiang Agricultural Science*, 52, 2305–2313. (in Chinese with English abstract) [王庭权, 吕光辉, 曹靖, 赵晓英, 刘志东, 刘薇 (2015) 艾比湖地区主要植物种群点格局分析. 新疆农业科学, 52, 2305–2313.]
- Wu ZY (1980) *Vegetation of China*. Science Press, Beijing. (in Chinese) [吴征镒 (1980) 中国植被. 科学出版社, 北京.]
- Yang F, Wang ZC, Wang YH, An FH, Zhao CW (2013) The correlation between soil water salinity and plant community distribution under micro-topography in Songnen Plain. *Acta Ecologica Sinica*, 33, 6202–6208. (in Chinese with English abstract) [杨帆, 王志春, 王云贺, 安丰华, 赵长巍 (2013) 松嫩草原微地形下土壤水盐与植物群落分布的关系. 生态学报, 33, 6202–6208.]
- Yuan Y, Fu DP, Lü GH (2008) Inter-specific relations of the dominant plants of the wetland vegetation in the Ebinur Lake Wetland in Xinjiang Uygur Autonomous Region. *Wetland Science*, 6, 486–491. (in Chinese with English abstract) [袁月, 傅德平, 吕光辉 (2008) 新疆艾比湖湿地植被优势种种间关系研究. 湿地科学, 6, 486–491.]
- Zhang JT (2011) *Quantitative Ecology*, 2nd edn. Science Press, Beijing. (in Chinese) [张金屯 (2011) 数量生态学(第二版). 科学出版社, 北京.]
- Zhang W, Wang WL, Hu YK, Yin W, Gong YM, Fang F, Abeutailpu A (2011) Characteristics of plant niche under different restoration measures in Ili desert grassland of Xinjiang Uygur Autonomous Region. *Chinese Journal of Eco-Agriculture*, 19, 358–362. (in Chinese with English abstract) [张伟, 王万林, 胡玉昆, 尹伟, 公延明, 房飞, 阿德列提·艾列吾塔力甫 (2011) 新疆伊犁荒漠草原恢复措施下植物群落生态位特征分析. 中国生态农业学报, 19, 358–362.]
- Zhang XN, Lü GH, Yang XD, Gong L, Qin L, He XM, Liu HQ (2013) Responses of desert plant diversity, community and interspecific association to soil salinity gradient. *Acta Ecologica Sinica*, 33, 5714–5722. (in Chinese with English abstract) [张雪妮, 吕光辉, 杨晓东, 贡璐, 秦璐, 何学敏, 刘昊奇 (2013) 基于盐分梯度的荒漠植物多样性与群落、种间联结响应. 生态学报, 33, 5714–5722.]
- Zhang YL, Xu QJ, Xi BD, Zhang LY (2011) Major problems and control measures of water ecological environment in Inner Mongolia Xinjiang Plateau. *Journal of Lake Science*, 23, 828–836. (in Chinese with English abstract) [张亚丽, 许秋瑾, 席北斗, 张列宇 (2011) 中国蒙新高原湖区水环境主要问题及控制对策. 湖泊科学, 23, 828–836.]
- Zhao XC, Lai LM, Zhu LH, Wang JJ, Wang YJ, Zhou JH, Jiang LH, Lu HB, Zhao CQ, Zheng YR (2014) Correlation between characteristics of *Reaumuria soongarica* communities and soil factors in the Sangong River basin. *Acta Ecologica Sinica*, 34, 878–889. (in Chinese with English abstract) [赵学春, 来利明, 朱林海, 王健健, 王永吉, 周继华, 姜联合, 鲁洪斌, 赵春强, 郑元润 (2014) 三工河流域琵琶柴群落特征与土壤因子的相关分析. 生态学报, 34, 878–889.]
- Zhao ZY, Wang RH, Yin CH, Wang L (2007) Influence of spatial heterogeneity of soil salinity on plant community structure and composition of plain at south piedmont of Tianshan Mountains. *Arid Land Geography*, 30, 839–845. (in Chinese with English abstract) [赵振勇, 王让会, 尹传华, 王雷 (2007) 天山南麓山前平原土壤盐分空间异质性对植物群落组成及结构的影响. 干旱区地理, 30, 839–845.]
- Zhou C, He LH, Yang N (2010) Variations in the Ebinur Lake area caused by human activities and climatic changes. *Marine Geology & Quaternary Geology*, 30, 121–126. (in Chinese with English abstract) [周驰, 何隆华, 杨娜 (2010) 人类活动和气候变化对艾比湖湖泊面积的影响. 海洋地质与第四纪地质, 30, 121–126.]
- Zhu ZL, Li DZ, Wang XP, Sheng LJ, Shi Q (2006) Water physiology integration and its ecological effect of clonal plants. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 26, 2602–2614. (in Chinese with English abstract) [朱志玲, 李德志, 王绪平, 盛丽娟, 石强 (2006) 克隆植物的水分生理整合及其生态效应. 西北植物学报, 26, 2602–2614.]

(责任编辑: 张大勇 责任编辑: 黄祥忠)

• 研究报告 •

云南佤族传统文化对蔬菜种质多样性的影响

邵 桦 薛达元*

(中央民族大学生命与环境科学学院, 北京 100081)

摘要: 本文在实地调研的基础上, 对云南沧源县与西盟县传统蔬菜种质资源与佤族传统文化之间的关系进行了研究。结果表明: (1) 佤族常用蔬菜110种, 隶属40科85属, 其中栽培蔬菜60种, 野生蔬菜50种。栽培蔬菜包括53个传统品种, 36个引进品种。(2) 1985–2015年来佤族种植蔬菜种类增多, 但传统蔬菜种类呈下降趋势。(3) 佤族传统文化从食用蔬菜部位多样性、饮食习惯、祖先情怀、“药食同源”及传统留种换种方式等方面对蔬菜种质资源的保存与传承利用具有重要影响。本文还对传统文化与传统蔬菜种质资源的丧失及影响因素进行了分析, 提出应加强民族传统文化保护以促进当地传统蔬菜种质资源的保护与可持续利用。

关键词: 传统文化; 蔬菜种质资源; 佤族; 云南

Influence of traditional Wa culture on vegetable germplasm diversity in Yunnan Province

Hua Shao, Dayuan Xue*

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

Abstract: Based on field studies, the relationship between traditional vegetable germplasm resources and the traditional culture of the Wa ethnic group in Cangyuan County and Ximeng County of Yunnan Province was explored. Results showed that there were 110 species of vegetable resources used by Wa people frequently, belonging to 40 families and 85 genera, containing 60 species of cultivated vegetables and 50 species of wild vegetables. Cultivated vegetables were divided into 53 traditional cultivars and 36 introduced cultivars. During 1985–2015, home-grown vegetable cultivars used by the Wa people increased, but the cultivars of traditional vegetables decreased. The traditional culture of the Wa people, characterized by diversified utilization of vegetables' edible parts, eating habits, respect to ancestors, the “homology of medicine and food” and traditional seed reserve and exchange methods, played an important role in the conservation and utilization of vegetable germplasm resources. This paper also analyzed the possible loss and influence factors of traditional vegetable germplasm resources, and suggestions were proposed for strengthening the protection of the traditional ethnic culture, and subsequently, promotion of the protection and sustainable utilization of local traditional vegetable germplasm resources.

Key words: traditional culture; vegetable germplasm resources; Wa people; Yunnan Province

生物多样性的保护与民族文化多样性保护相辅相成(许再富和刘宏茂, 1995; 薛达元和郭砾, 2009a; 裴盛基, 2011; 许再富, 2015), 传统种质资源和相关的传统知识迅速消失, 使传统文化与生物多样性保护及可持续利用的关系成为生物多样性领域的热点(薛达元和郭砾, 2009b; 薛达元等,

2012)。民族传统文化对当地农作物品种资源的保护与利用具有重要影响(哈斯巴根等, 2011; Tamang et al, 2014; Pieroni et al, 2015; 王艳杰等, 2015)。我国许多少数民族地区因其独特的地理环境、丰富的生物多样性而造就了文化的多样性(龙春林等, 1999), 培育、驯化并保存了大量优良蔬菜种质资源(王洁如

收稿日期: 2016-11-16; 接受日期: 2016-12-31

基金项目: 教育部/国家外专局“111 高等学校创新引智计划”(B08044)

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: xuedayuan@hotmail.com

和龙春林, 1995; 刘怡涛和龙春林, 2001; 李卫芬等, 2010, 2016; 郑希龙等, 2013)。

云南沧源佤族自治县与西盟佤族自治县是佤族人口最为聚集的地区, 这里位于西南边陲, 地理位置偏僻, 交通不便, 与外界交流很少, 导致该地区经济比较落后, 仍然保持了传统生活方式(罗之基, 1995; 邹欢, 2009), 特别是长期以来利用了许多野生蔬菜资源(刘川宇等, 2012)。但是, 近年来随着对外开放和外来文化的渗入, 传统利用的蔬菜种质资源呈下降趋势。为了保护传统蔬菜种质资源及其相关的传统知识, 本研究选择在云南沧源和西盟两个佤族自治县, 通过对被选乡村的实际考察和问卷调查, 旨在查明佤族保存和利用传统蔬菜种质资源的现状, 研究佤族民族文化对当地利用和保存传统蔬菜种质资源的影响, 并通过对关键影响因素的分析, 探讨保护佤族传统文化进而保护蔬菜遗传多样性的途径。

1 佤族传统蔬菜种质资源利用现状

根据种植蔬菜情况与社会文化因素的差异, 选取了6个佤族村寨, 调查了60个农户。共调查佤族常用蔬菜110个种, 隶属于40科85属。其中栽培蔬菜17科41属60种, 野生蔬菜31科45属50种(表1), 占蔬菜总种数的45.45%。栽培蔬菜包含53个佤族历史上选育栽培的传统蔬菜品种(表2)和36个新引进的蔬菜品种, 反映出佤族地区不仅遗传多样性丰富, 而且基本上维持了传统的生产和生活方式。

问卷和访谈结果表明, 从1985–2015年的30年中佤族家庭平均种植蔬菜种类数量呈现增长趋势, 尤其2010–2015年增长速度加快, 主要是引进栽培的蔬菜种类呈增长趋势。与其相对的是, 佤族社区栽培的传统蔬菜种类呈现下降趋势, 2010–2015年下降趋势加快(图1)。

2 民族传统文化对蔬菜种质资源的影响

佤族人民在驯化和栽培蔬菜植物的历史过程中, 创造并积累了大量的传统知识, 这不仅与佤族地区自然资源分布有关, 也与佤族本民族的生产生活方式有关。当地人民在培育栽培农作物的过程中, 发展了丰富的食品文化, 而这些食品文化又促进了新的农作物品种的驯化。传统文化对蔬菜种质资源的影响主要体现在以下几方面。

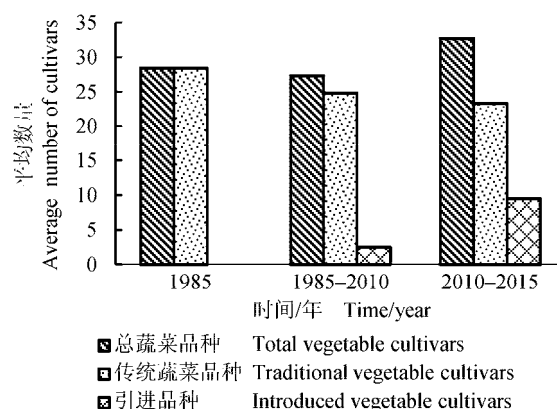


图1 1985–2015年佤族村寨平均家庭栽培蔬菜品种数量变化

Fig. 1 Variation in average home-grown vegetable cultivars in Wa villages during 1985–2015

2.1 食用蔬菜部位多样

佤族人民食用蔬菜部位的多样性体现了他们对植物资源的可持续利用方式。根据调查, 佤族对传统蔬菜植物的利用部位大致分为根、茎、嫩叶/芽、果实、花/花序、全草、种子等7类。其中利用蔬菜最多的部位是可以繁殖更新的嫩茎叶, 占59.9%, 例如宝塔菜、臭菜、革命菜等野生蔬菜, 这种采摘方式可促进蔬菜植株的自然更新和可持续利用; 利用果实部位的蔬菜次之, 占20.86%, 多为瓜类、茄果类, 如刺茄、杧果、大树番茄等, 对这类蔬菜, 当地非常注重对优良果实的选种和留种; 佤族具有食花文化, 食用花/花序部位的蔬菜占10.7%, 野生植物如白花羊蹄甲、芭蕉花、火烧花等的花可作为蔬菜食用, 但多间隔采摘。

2.2 传统饮食习惯

佤族人的传统饮食习惯促进了食用蔬菜种类的多样性。当地人喜欢食用瓜类、野生蔬菜类、茄果类、葱蒜类、叶菜类、薯蓣类等蔬菜, 这不仅与本地生物资源有关, 也与佤族本民族的饮食习俗有关(苏艳等, 2012)。西盟地区的佤族都喜欢用新鲜蔬菜和盐、米、辣椒、肉类一锅煮成较稠烂饭, 味道极为鲜美。有的地区主食以干饭为主, 副食主要是以青菜类、瓜类、酸竹笋、盐、辣椒、蒜和鲜肉熬汤菜就饭, 这也是佤族平时最讲究的一种饭食。因许多人喜欢咸辣口味, 种植调料类的蔬菜种类就较多; 此外, 也有人喜欢食用炒、腌渍、煮的食用方式。这些传统食用方式客观上要求种植更多蔬菜种类。

表1 云南佤族利用的野生蔬菜资源

Table 1 List of the wild vegetable resources used by Wa people

种 Species	地方名称 Local name	科 Family	食用部位 Edible parts	食用方法 Edible methods
羽叶金合欢 <i>Acacia pennata</i>	臭菜 Plume acacia	豆科 Leguminosae	嫩茎叶、嫩梢 Tender leaf, stem and shoots	凉拌、与鸡蛋炒食 Salad, fry with eggs
刺五加 <i>Acanthopanax trifoliatum</i>	刺五加 Trifoliate acanthopanax	五加科 Araliaceae	嫩茎叶 Tender leaf and stem	炒食 Fry
楤木 <i>Aralia chinensis</i>	刺老包 Chinese aralia	五加科 Araliaceae	嫩芽、叶 Tender leaf and bud	炒食、凉拌 Fry, salad
落葵 <i>Basella alba</i>	木耳菜 White vinespinach	落葵科 Basellaceae	嫩茎叶 Tender leaf and stem	煮食、炒食、做汤 Boil, fry, soup
白花羊蹄甲 <i>Bauhinia acuminata</i>	大白花 Snowy bauhinia	豆科 Leguminosae	花 Flower	开水漂洗后煮食、炒食 Boil, fry
密蒙花 <i>Buddleja officinalis</i>	染饭花 Pale butterflybush	马钱科 Loganiaceae	花 Flower	黄色食品染料 A yellow dye for food dyeing
番木瓜 <i>Carica papaya</i>	木瓜 Papaya	番木瓜科 Caricaceae	果实、嫩茎叶、花序 Fruit, tender leaf, stem, inflorescence	生食凉拌 Salad
积雪草 <i>Centella asiatica</i>	马蹄金 Asiatica pennywort	伞形科 Umbelliferae	全草 Whole plant	生食、炒食或做汤 Raw eating, fry, soup
水蕨 <i>Ceratopteris thalictroides</i>	水蕨 Floating fern	水蕨科 Parkeriaceae	嫩茎叶 Tender leaf and stem	炒食 Fry
野苘蒿 <i>Crassocephalum crepidioides</i>	革命菜/民国菜 Redflower ragleaf	菊科 Compositae	嫩茎叶、幼苗 Tender leaf, stem and seedling	炒食、煮食、凉拌 Fry, boil, salad
树头菜 <i>Crateva unilocularis</i>	鸡爪菜 Crateva	山柑科 Capparaceae	嫩叶和茎梢 Tender leaf and shoots	炒食、凉拌 Fry, salad
柠檬草 <i>Cymbopogon citratus</i>	香茅草 Lemongrass	禾本科 Gramineae	嫩茎叶 Tender leaf and stem	香料 Spice
树番茄 <i>Cyphomandra betacea</i>	树番茄 Treetomato	茄科 Solanaceae	果实 Fruit	生食、凉拌、炒食 Eat raw, salad, fry
版纳甜龙竹 <i>Dendrocalamus hamiltonii</i>	甜笋 Hamilton dendrocalamus	禾本科 Gramineae	初生、嫩肥、短壮的芽或鞭 Tender shoots	凉拌、炒食、煮食 Salad, fry, boil
水香薷 <i>Elsholtzia kachinensis</i>	水香菜 Kachin elsholtzia	唇形科 Labiatae	嫩茎叶 Tender leaf and stem	生食或做汤 Eat raw, soup
枇杷 <i>Eriobotrya japonica</i>	枇杷 Logquat	蔷薇科 Rosaceae	叶 Leaf	切丝生用 Shred and raw eating
芝麻菜 <i>Eruca sativa</i>	芝麻菜 Roquette	十字花科 Cruciferae	嫩茎叶 Tender leaf and stem	炒食 Fry
刺芹 <i>Eryngium foetidum</i>	阿佤芫荽 Foecid eryngo	伞形科 Umbelliferae	全株或嫩茎叶 Whole plant or tender leaf and stem	佐料 Seasoning
三桠苦 <i>Evodia lepta</i>	小黄散 Thin evodia	芸香科 Rutaceae	叶 Leaf	烘干后做汤 Drying for soup
矮萱草 <i>Hemerocallis nana</i>	黄花菜 Little daylily	百合科 Liliaceae	花 Flower	炒食、煮食 Fry, boil
蕺菜 <i>Houttuynia cordata</i>	折耳根/鱼腥草 Heartleaf houttuynia	三白草科 Saururaceae	根茎、嫩茎叶 Root, stem and tender shoots	凉拌、炒食、腌渍、煮汤 Salad, fry, pickle, soup
马兰 <i>Kalimeris indica</i>	鸡儿菜 India kalimeris	菊科 Compositae	嫩叶、幼苗 Tender leaf and seedling	炒食、凉拌 Fry, salad
山鸡椒 <i>Litsea cubeba</i>	木姜子 Fragrant litse	樟科 Lauraceae	嫩茎叶、果实 Tender leaf, stem and fruit	佐料 Seasoning
杧果 <i>Mangifera indica</i>	杧果 Mango	漆树科 Anacardiaceae	果实 Fruit	生食、腌渍 Raw eating, pickle
火烧花 <i>Mayodendron igneum</i>	炮仗花 Brightred mayodendron	紫葳科 Bignoniaceae	鲜花 Fresh flower	开水焯后炒食 Fry after boiling
树头芭蕉 <i>Musa wilsonii</i>	芭蕉 Wilson banana	芭蕉科 Musaceae	假茎和嫩叶、花序 Tender leaf, stem and inflorescence	炒食 Fry
水芹 <i>Oenanthe javanica</i>	水芹菜/野芹菜 Bengal water dropwort	伞形科 Umbelliferae	嫩茎、叶柄、花茎 Tender leaf, stem, petiole and flower	炒食、凉拌 Fry, salad
木蝴蝶 <i>Oroxylum indium</i>	海船 India trumpetflower	紫葳科 Bignoniaceae	花、幼嫩的果、嫩叶 Flower, tender leaf and fruit	嫩叶焯水春食、嫩果炒食或腌渍 Pound leaf, fry or pickle fruit
海菜花 <i>Ottelia acuminata</i>	海白菜 Yunnan ottelia	水鳖科 Hydrocharitaceae	花、嫩叶 Flower and tender leaf	炒食 Fry
连蕊藤 <i>Parabaena sagittata</i>	犁板菜 Sagittate parabaena	防己科 Menispermaceae	嫩茎叶 Tender leaf and stem	炒食或做汤 Fry, soup
黄花胡椒 <i>Piper flaviflorum</i>	野芦子 Flaviflorum pepper	胡椒科 Piperaceae	老茎 Old stem	佐料 Seasoning
车前 <i>Plantago asiatica</i>	车前草 Asiatic plantain	车前科 Plantaginaceae	幼株、嫩叶芽 Tender leaf, bud, whole plant	凉拌、炒食、煮食 Salad, fry, boil
苦竹 <i>Pleioblastus amarus</i>	苦笋 Amarus pleioblastus	禾本科 Gramineae	初生、嫩肥、短壮的芽或鞭 Tender shoots	凉拌、炒食、腌渍 Salad, fry, pickle

表1 (续) Table 1 (continuous)

种 Species	地方名称 Local name	科 Family	食用部位 Edible parts	食用方法 Edible methods
鸡蛋花 <i>Plumeria rubra</i> <i>Acutifolia</i>	马鹿角 Mexican frangipani	夹竹桃科 Apocynaceae	花、茎 Flower and stem	花瓣炸食、茎枝切片与猪脚煮食 Fry petals, boil stem
香蓼 <i>Polygonum viscosum</i>	香蓼 Viscidhairly knotweed	蓼科 Polygonaceae	嫩茎叶 Tender leaf and stem	佐料 Seasoning
马齿苋 <i>Portulaca oleracea</i>	马齿苋 Purslane	马齿苋科 Portulacaceae	嫩茎叶 Tender leaf and stem	沸水焯水后凉拌、炒食 Salad, fry
欧洲蕨 <i>Pteridium aquilinum</i>	龙须菜 Bracken fern	蕨科 Pteridiaceae	嫩芽叶 Tender leaf and bud	沸水焯水后凉拌、炒食 Salad, fry
盐肤木 <i>Rhus chinensis</i>	盐肤木 Chinese sumac	漆树科 Anacardiaceae	果实及嫩茎叶 Fruit, tender leaf and stem	果实春后泡水、凉拌菜的酸源 An acid source for salad
千年不烂心 <i>Solanum cathayanum</i>	苦子 Chinese nightshade	茄科 Solanaceae	果实 Fruit	炒食 Fry
野茄 <i>Solanum coagulans</i>	苦茄 Wild nightshade	茄科 Solanaceae	果实 Fruit	炒食 Fry
刺天茄 <i>Solanum indicum</i>	苦果 Indian nightshade	茄科 Solanaceae	果实 Fruit	炒食 Fry
龙葵 <i>Solanum nigrum</i>	天茄子 Dwarf nightshade	茄科 Solanaceae	嫩叶 Tender leaf	炒食 Fry
少花龙葵 <i>Solanum photeinocarpum</i>	苦凉菜 Violet nightshade	茄科 Solanaceae	幼苗、嫩茎叶 Tender bud, leaf and stem	开水漂烫后凉拌、炒食、做汤 Salad, fry, soup
水茄 <i>Solanum torvum</i>	刺茄 Water nightshade	茄科 Solanaceae	嫩果实 Tender fruit	炒食、油煎 Fry and oil fry
苦苣菜 <i>Sonchus oleraceus</i>	苦苦菜 Common sowthistle	菊科 Compositae	嫩茎叶 Tender leaf and stem	炒食、做汤 Fry, soup
甘露子 <i>Stachys sieboldii</i>	宝塔菜 Chinese artichoke	唇形科 Labiatae	嫩茎叶 Tender leaf and stem	炒食 Fry
蒲公英 <i>Taraxacum mongolicum</i>	蒲公英 Mongolian dandelion	菊科 Compositae	叶、根 Leaf and root	凉拌、炒食、做汤 Salad, fry, soup
苦果 <i>Trevesia palmata</i>	刺通草 Himalayan trevesia	五加科 Araliaceae	嫩果实 Fruit	嫩果水煮后捣烂食用 Boiled and pounded
马鞭草 <i>Verbena officinalis</i>	龙芽草 European verbena	马鞭草科 Verbenaceae	嫩茎叶 Tender leaf and stem	炒食、煮食 Fry, boil
蕪 <i>Zizania latifolia</i>	茭白 Fewflower wildrice	禾本科 Gramineae	肉质茎 Succulent stem	炒食或凉拌 Fry, salad

一些蔬菜属于佤族传统饮食中必不可少的种类。“鸡肉稀饭”是佤族迎宾待客的传统美味佳肴，刺芫荽又称阿佤芫荽，在佤族地区资源丰富，分布广泛，由于其味道清爽，嫩叶香，营养价值高，成为佤族人制作鸡肉稀饭或传统菜肴的必备蔬菜。佤族人将滴水芋的茎秆撕去外皮后煮汤，或者与小米辣、刺芫荽、姜蒜等舂食，这也是佤族稀饭配菜的必备佐料。另外，臭菜、树头菜、刺五加等也是佤族制作特有风味菜肴的常用蔬菜。

佤族“无辣不欢”的习俗使该地区保存的辣椒的品种多样，小米辣有白皮小米辣、老鼠屎辣椒等多个特异特优品种，栽培变种涮涮辣，有“辣中之王”的称号，辣口但不伤肠胃，因其只需将果剖开放汤里涮几下，整锅汤即有辣味而得名，深受佤族人喜爱。

佤族与傣族、哈尼族相似，也喜食蘸水(由多种调味料调制而成的酱汁，用来蘸菜)。用做蘸水的佐料多样，各个家庭根据蔬菜不同而备有多样的调味

搭配，如香蓼、八角、花椒、荆芥等因具有特殊芳香，是佤族制作传统食品的重要调料种类。

2.3 祖先情怀与口感习惯

佤族是祖先崇拜意识相当浓厚的民族。传统种植的种类是祖祖辈辈成功选育并传承下来的宝贵财富，即使产量不高，佤族人也不愿舍弃。因而那些口感好或品质好的蔬菜能够祖辈传承，持续留种，如紫青菜、圆秆青菜、他朗辣子、红豌豆、老缅甸南瓜、老缅甸冬瓜、永广大蒜等传统蔬菜种类已经种植近100年。佤族有过年食用一碗宽邦青菜的风俗，以保佑来年全家平安(李卫芬等，2010)。另外，调查还发现，40岁以上的当地人对传统栽培蔬菜感情较深，习惯于传统蔬菜的口感，表示会继续种植传统品种。

2.4 “药食同源”养生理念

佤族的传统饮食文化与科学的养生理念相当一致，许多日常食用的蔬菜也是民间常用的植物药材(龙鳞，2005)。例如，刺五加作为常用药材在佤族

表2 云南佤族传统栽培蔬菜种质资源
Table 2 List of the germplasm resources of traditionally cultivated vegetables used by Wa people

种名 Species	地方品种名 Local cultivar names	种名 Species	地方品种名 Local cultivar names
蒜头 <i>Allium chinense</i>	蒜头 Rokkyo	黄瓜 <i>Cucumis sativus</i>	地黄瓜、爬架黄瓜、老鼠黄瓜 Ground cucumber, shelf cucumber, mouse-like cucumber
芫菜 <i>Allium hookeri</i>	芫菜 Hooker onion	南瓜 <i>Cucurbita moschata</i>	本地小南瓜、金瓜、老缅甸南瓜 Local small pumpkin, gold pumpkin, Laos-Burma pumpkin
蒜 <i>Allium sativum</i>	白皮蒜、永广大蒜、紫皮蒜 White garlic, Yongguang garlic, violet garlic	薯蓣 <i>Dioscorea batatas</i>	山药、细山药、紫山药 Chinese yam, thin Chinese yam, purple Chinese yam
细香葱 <i>Allium schoenoprasum</i>	小香葱 Small chive	八角 <i>Illicium verum</i>	八角 Anise
韭 <i>Allium tuberosum</i>	细叶韭菜 Spire leek	丝瓜 <i>Luffa cylindrical</i>	本地丝瓜 Local towel gourd
莧 <i>Amaranthus tricolor</i>	薏米菜 Yimi edible amaranth	番茄 <i>Lycopersicon esculentum</i>	细番茄、小番茄 Thin tomato, small tomato
花蓍芋 <i>Amorphophallus konjac</i>	魔芋 Konjak	薄荷 <i>Mentha haplocalyx</i>	薄荷 Mint
冬瓜 <i>Benincasa hispida</i>	老缅甸瓜 Laos-Burma wax gourd	苦瓜 <i>Momordica charantia</i>	勐阿苦瓜 Menge bitter gourd
节瓜 <i>Benincasa hispida</i> var. <i>chiehqua</i>	小冬瓜 Small wax gourd	荆芥 <i>Nepeta cataria</i>	金戒指 Tenuifolia
芥菜 <i>Brassica juncea</i>	大青菜、佤族青菜、紫青菜 Chinese cabbage, Wa cabbage, violet cabbage	紫苏 <i>Perilla frutescens</i>	白苏子、黑苏子 White perilla, black perilla
蕉芋 <i>Canna edulis</i>	蕉芋 Banana-like taro	豌豆 <i>Pisum sativum</i>	豌豆 Pea
朝天椒 <i>Capsicum annuum</i> var. <i>conoides</i>	朝天辣、小寨辣 Uprturned pepper, Xiaozhai pepper	佛手瓜 <i>Sechium edule</i>	佛手瓜 Chocho
簇生椒 <i>Capsicum annuum</i> var. <i>fasciculatum</i>	他朗辣子 Talang pepper	茄子 <i>Solanum melongena</i>	本地白茄、本地紫茄 Local white eggplant, local violet eggplant
小米辣 <i>Capsicum frutescens</i>	白皮小米辣、小米辣、老鼠屎辣、涮涮辣 White pepper, Xiaomi pepper, mouse dung-like pepper, Shuanshuan pepper	香椿 <i>Toona sinensis</i>	香椿 Chinese toon
芋 <i>Colocasia esculenta</i>	班帅芋头、那卡大麻芋、紫芋 Banshuai taro, Naka big taro, violet taro	豇豆 <i>Vigna unguiculata</i>	本地豆角 Local cowpea
大野芋 <i>Colocasia gigantea</i>	滴水芋 Dishui taro	花椒 <i>Zanthoxylum bungeanum</i>	花椒 Pepper
芫荽 <i>Coriandrum sativum</i>	细叶芫荽 Spire Chinese parsley	姜 <i>Zingiber officinale</i>	黄姜 Yellow ginger

地区已经应用300多年，有祛风除湿和止痛的功效，佤族人常利用该植物的嫩尖凉拌或者加入撒撇(用特制配料与肉食凉拌的)中食用，有开胃提振食欲的作用。有些佤族群众认为使用一种叫尖芭蕉的茎秆或者花序泡水喝，可治疗感冒或小孩惊吓后哭闹(陈洪明等, 2011)。

2.5 传统留种与换种方式

传统留种与换种方式可以促进地方蔬菜种质资源得到筛选、交流、推广与传承。佤族地方传统农作物品种几乎全靠自家选种和留种的方式保存。当地留种方式既简便又经济，将种子直接挂在火塘上方烘干，或者自然风干。根据访谈，79%的家庭蔬菜种植完全靠自家留种，也有8%的家庭通过向邻居或亲友讨要或以互换的方式获得蔬菜种子。村与村之间也会发生蔬菜种子的互换，当地蔬菜种子可

在本地市场售卖。

3 问题与展望

3.1 传统文化与传统蔬菜资源逐渐消失

经济社会快速发展和外来文化的渗透是影响传统文化传承的重要因素。调查结果表明，佤族地区近年经济得到快速发展，农民收入显著提高。由于进城务工及农村产业结构的调整，以及特色农业和规模农业发展等因素，农村劳动力显著减少，佤族地区家庭种植蔬菜的传统习惯也随之改变。他们不再满足于自给自足的传统农业生产方式，转而外出打工或从事其他产业，导致留种习惯改变，传统蔬菜的种植逐渐减少。

语言文化的丢失也使佤族人民的民族认同感显著降低。40岁以下的佤族年青人掌握佤语的水平

比其年长者差, 长期生活在城镇中的佤族人比生活在村寨内的佤族人要差。现如今, 虽然多数中老年人对传统蔬菜仍然存有感情, 但青年人使用传统蔬菜制作家庭食品的认同感逐渐降低, 甚至多数人已不能使用本民族语言命名当地蔬菜。与此同时, 使用本民族语言来描述的相关传统知识也有可能一同消失。

3.2 传统文化与传统蔬菜种质资源之间的依存关系

传统农作物种质资源的保存与可持续利用是确保相关民族文化习俗传承的基础, 而民族传统文化和生活习俗也保护和促进了与该民族人民生活息息相关的农作物种质资源(陈光等, 2010)。佤族人民依靠丰富的蔬菜种质资源和自身的聪明才智, 满足了生产和生活的需求, 同时也创造了保护生物多样性和可持续利用生物资源的文化。佤族的蔬菜饮食文化对传统蔬菜资源的保护利用起到了积极的作用(郑殿升等, 2012)。需要充分理解传统文化与农作物种质资源保护之间相辅相成的关系。

3.3 弘扬民族文化, 促进传统蔬菜种质资源的保护与可持续利用

佤族地区存在大量特异的传统蔬菜种质资源, 由于其重要价值而具有开发利用的潜力。要借助民族特色饮食文化、特色节庆及特色旅游等, 促进传统蔬菜种质资源的推广应用。可以充分利用饮食习俗和传统特色蔬菜资源来发展地方产业, 如发展特色佐料、特色腌菜、特色菜的品牌产业, 以促进保护和可持续利用传统蔬菜种质资源, 并促进少数民族地区和谐生态文明社会的建立。

参考文献

- Chen G, You CL, Hu ZR, Shen D, Li LH, Liu X (2010) Investigation of landrace resources of main crops in Xishuangbanna, Yunnan Province. *Journal of Plant Genetic Resources*, 11, 335–342. (in Chinese with English abstract) [陈光, 游承俐, 胡忠荣, 沈镒, 李立会, 刘旭 (2010) 西双版纳少数民族地区主要作物地方品种调查与分析. *植物遗传资源学报*, 11, 335–342.]
- Chen HM, Li YF, Tang DY, Su KM, Yan XC, Li GY, Zheng DS, Li LH, Liu X (2011) Investigation of horticultural crop resources in Yongde County, Yunnan Province. *Journal of Plant Genetic Resources*, 12, 413–418. (in Chinese with English abstract) [陈洪明, 李亚非, 唐德英, 苏开美, 严兴初, 李国钰, 郑殿升, 李立会, 刘旭 (2011) 云南永德县民族聚居区园艺作物种质资源调查. *植物遗传资源学报*, 12, 413–418.]
- Khasbagan, Ye RH, Zhao H (2011) Study on traditional knowledge of wild edible plants used by the Mongolians in Xilingol typical steppe area. *Plant Diversity and Resources*, 33, 239–246. (in Chinese with English abstract) [哈斯巴根, 晔蕾罕, 赵晖 (2011) 锡林郭勒典型草原地区蒙古族野生食用植物传统知识研究. *植物分类与资源学报*, 33, 239–246.]
- Li WF, Lin LF, Qin R, Liu FW (2010) Investigation on species resources of vegetable culture in ethnic groups. *Southwest China Journal of Agricultural Sciences*, 23, 976–980. (in Chinese with English abstract) [李卫芬, 林立飞, 秦荣, 刘发万 (2010) 云南民族特用蔬菜资源文化调查. *西南农业学报*, 23, 976–980.]
- Li WF, Gao AN, Li JQ, Lu YY, Zheng DS, Li LH, Liu X, Jiang M (2016) Preliminary investigation on ethnic traditional knowledge of vegetable resources in Guizhou. *Journal of Plant Genetic Resources*, 17, 786–790. (in Chinese with English abstract) [李卫芬, 高爱农, 李金强, 卢颖颖, 郑殿升, 李立会, 刘旭, 江明 (2016) 贵州蔬菜资源的民族传统文化初步调查. *植物遗传资源学报*, 17, 786–790.]
- Liu CY, Du F, Wang J, Guo SP, Xi ZP, Leng TX (2012) Ethnobotanical survey of wild food plants used by Wa people in Cangyuan County of Yunnan Province. *Journal of West China Forestry Science*, 41(5), 42–49. (in Chinese with English abstract) [刘川宇, 杜凡, 汪健, 郭淑萍, 席赠濮, 冷天鑫 (2012) 佤族野生食用植物资源的民族植物学研究. *西部林业科学*, 41(5), 42–49.]
- Liu YT, Long CL (2001) Cultural dimension in edible flowers among ethnic groups in Yunnan. *Chinese Journal of Nature*, 23, 292–297+246–310. (in Chinese) [刘怡涛, 龙春林 (2001) 云南各民族食用花卉中的人文因素. *自然杂志*, 23, 292–297+246–310.]
- Long CL, Zhang FY, Pei SJ, Chen SY (1999) Impacts of traditional culture of Yi Nationality upon biodiversity in Zixishan Mountain area, Yunnan. *Chinese Biodiversity*, 7, 245–249. (in Chinese with English abstract) [龙春林, 张方玉, 裴盛基, 陈三阳 (1999) 云南紫溪山彝族传统文化对生物多样性的影响. *生物多样性*, 7, 245–249.]
- Long L (2005) On the homologous culture of medicine and food of the Wa Nationality. *Journal of Yunnan Nationalities University (Social Sciences)*, 22(5), 100–102. (in Chinese with English abstract) [龙麟 (2005) 佤族的药食同源文化. *云南民族大学学报(哲学社会科学版)*, 22(5), 100–102.]
- Luo ZJ (1995) *The Social History and Culture of Wa People*. China Minzu University Press, Beijing. (in Chinese) [罗之基 (1995) 佤族社会历史与文化. 中央民族大学出版社, 北京.]
- Pei SJ (2011) Traditional culture and biodiversity conservation. *Bulletin of Chinese Academy of Sciences*, 26, 190–196. (in Chinese with English abstract) [裴盛基 (2011) 民族文化与生物多样性保护. *中国科学院院刊*, 26, 190–196.]
- Pieroni A, Nedelcheva A, Dogan Y (2015) Local knowledge of

- medicinal plants and wild food plants among Tatars and Romanians in Dobruja (south-east Romania). *Genetic Resources & Crop Evolution*, 62(4), 1–16.
- Su Y, Yang ZY, Cao YS, Liu YF, Chen XY, Kui LM, Liu XL (2012) Characteristics and geographical distribution of Yunnan crop resources. XVI. Distribution diversity of vegetable germplasm in stress resistance. *Journal of Plant Genetic Resources*, 13, 52–56. (in Chinese with English abstract) [苏艳, 杨忠义, 曹永生, 刘义富, 陈晓艳, 奎丽梅, 刘晓利 (2012) 云南作物资源特征特性及生态地理分布研究. XVI. 蔬菜资源的多样性分布研究. 植物遗传资源学报, 13, 52–56.]
- Tamang B, Tamang JP (2014) Traditional knowledge of bio-preservation of perishable vegetable and bamboo shoots in northeast India as food resources. *Indian Journal of Traditional Knowledge*, 8(8), 89–95.
- Wang JR, Long CL (1995) Ethnobotanical study of traditional edible plants of Ji Nuo Nationality. *Plant Diversity and Resources*, 17, 161–168. (in Chinese with English abstract) [王洁如, 龙春林 (1995) 基诺族传统食用植物的民族植物学研究. 植物分类与资源学报, 17, 161–168.]
- Wang YJ, Wang YL, Jiao AX, Caiji ZM, Yang JB, Ruan RC, Xue DY (2015) Influence of national traditional culture on crop genetic diversity—take an example of Kam Sweet Rice in Liping County of Guizhou Province. *Journal of Natural Resources*, 30, 617–628. (in Chinese with English abstract) [王艳杰, 王艳丽, 焦爱霞, 才吉卓玛, 杨京彪, 阮仁超, 薛达元 (2015) 民族传统文化对农作物遗传多样性的影响——以贵州黎平县香禾糯资源为例. 自然资源学报, 30, 617–628.]
- Xu ZF, Liu HM (1995) Palm leaves Buddhism sutra culture of Xishuangbanna Dai and plant diversity conservation. *Chinese Biodiversity*, 3, 174–179. (in Chinese with English abstract) [许再富, 刘宏茂 (1995) 西双版纳傣族贝叶文化与植物多样性保护. 生物多样性, 3, 174–179.]
- Xu ZF (2015) Conservation of biodiversity and cultural diversity are two sides of a coin: Xishuangbanna Dai's ecological culture as an example. *Biodiversity Science*, 23, 126–130. (in Chinese with English abstract) [许再富 (2015) 生物多样性保护与文化多样性保护是一枚硬币的两面: 以西双版纳傣族生态文化为例. 生物多样性, 23, 126–130.]
- Xue DY, Guo L (2009a) On concepts and protection of traditional knowledge. *Biodiversity Science*, 17, 135–142. (in Chinese with English abstract) [薛达元, 郭砾 (2009a) 论传统知识的概念与保护. 生物多样性, 17, 135–142.]
- Xue DY, Guo L (2009b) On protection and benefit-sharing of genetic resources and associated traditional knowledge in the ethnic areas of China. *Resources Science*, 31, 919–925. (in Chinese with English abstract) [薛达元, 郭砾 (2009b) 中国民族地区遗传资源及传统知识的保护与惠益分享. 资源科学, 31, 919–925.]
- Xue DY, Wu JY, Zhao FW (2012) Actions, progress and prospects in implementation of the Convention on Biological Diversity during the past 20 years in China. *Biodiversity Science*, 20, 623–632. (in Chinese with English abstract) [薛达元, 武建勇, 赵富伟 (2012) 中国履行《生物多样性公约》二十年: 行动、进展与展望. 生物多样性, 20, 623–632.]
- Zheng DS, You CL, Gao AN, Li LH, Liu X (2012) Conservation and utilization on biological resources of agriculture of minority nationality in Yunnan Province and its peripheral area. *Journal of Plant Genetic Resources*, 13, 699–703. (in Chinese with English abstract) [郑殿升, 游承俐, 高爱农, 李立会, 刘旭 (2012) 云南及周边地区少数民族对农业生物资源的保护与利用. 植物遗传资源学报, 13, 699–703.]
- Zheng XL, Sun W, Li RT (2013) Ethnobotanical study on wild vegetable resources of Li Nationality. *Hubei Agricultural Sciences*, 52, 3856–3860. (in Chinese with English abstract) [郑希龙, 孙伟, 李榕涛 (2013) 黎族野生蔬菜资源的民族植物学研究. 湖北农业科学, 52, 3856–3860.]
- Zou H (2009) Discussion on Wa's economic and social development strategy. *Journal of Sichuan College of Education*, 25(10), 49–51. (in Chinese with English abstract) [邹欢 (2009) 试论佤族经济社会的发展战略. 成都师范学院学报, 25(10), 49–51.]

(责任编辑: 杨庆文 责任编辑: 时意专)

• 研究报告 •

青藏高原东北部边缘高原鳅属鱼类的多样性与分布格局

冯晨光^{1,2,3} 童超^{1,2,3} 张仁意^{1,2} 李国刚^{1,2} 王贺崑元^{1,2,3}
汤永涛^{1,2,3} 张存芳^{1,2*} 赵凯^{1,2*}

1 (中国科学院西北高原生物研究所高原生物适应与进化重点实验室, 西宁 810008)

2 (中国科学院西北高原生物研究所高原鱼类进化与功能基因组学实验室, 西宁 810008)

3 (中国科学院大学, 北京 100049)

摘要: 为了了解青藏高原东北部边缘地区高原鳅属(*Triplophysa*)鱼类的多样性和分布格局, 本文基于2012–2015年的野外调查数据, 对该地区高原鳅属鱼类的分布情况进行了调查。结果发现: 与历史记录相比, 部分物种的分布区已经萎缩或破碎化。物种在整个区域的分布很不均匀, 其中洮河、大通河和黑河的中上游是高原鳅分布较集中的地区; 同时这3条河也有着较高的多样性水平。海拔梯度上, 物种丰富度呈现随海拔上升先增后减的单峰分布模式, 在2,200–2,400 m海拔区间最高; 且峰值点出现在两个物种丰富的群落的过渡区, 很好地印证了Lomolino对物种密度海拔分布的预测。多样性指数的海拔回归分析获得与物种丰富度的海拔分布相一致的结果。结合已有报道, 我们认为这种中间海拔最大的单峰分布模式可能是青藏高原及其周边地区物种多样性分布的普遍规律。因而, 中海拔地区需要优先保护。

关键词: 青藏高原; 高原鳅; 多样性; 分布格局; 海拔梯度; 保护

Biodiversity and distribution patterns of *Triplophysa* species in the northeastern margin of the Tibetan Plateau

Chenguang Feng^{1,2,3}, Chao Tong^{1,2,3}, Renyi Zhang^{1,2}, Guogang Li^{1,2}, Kunyuan Wanghe^{1,2,3}, Yongtao Tang^{1,2,3}, Cunfang Zhang^{1,2*}, Kai Zhao^{1,2*}

1 Key Laboratory of Adaptation and Evolution of Plateau Biota, Northwest Institute of Plateau Biology, Chinese Academy of Sciences, Xining 810008

2 Laboratory of Plateau Fish Evolutionary and Functional Genomics, Northwest Institute of Plateau Biology, Chinese Academy of Sciences, Xining 810008

3 University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049

Abstract: The northeastern region of the Tibetan Plateau is a region with high genetic diversity for endemic species. To comprehensively document the patterns of diversity and the distribution of *Triplophysa* species in this area, we probed the allocation of *Triplophysa* species using field surveys from 2012 to 2015. We found that areal shrinkage and fragmentation had occurred in some species. Species richness in this area was uneven. But the middle to upper reaches of the Heihe River, Datong River and Taohe River were uncommon areas with high species-richness and high biodiversity. Along altitudinal gradients, species richness presented a unimodal pattern and peaked at mid-elevations (2,200–2,400 m), which was the transition area between two community zones with high species richness. The unimodal pattern fit Lomolino's prediction regarding species density and altitude. Biodiversity indices displayed uniform patterns with species richness and elevation. Consistent with most studies, the unimodal shape may be the universal pattern of biodiversity distribution along elevational gradients in the Tibetan Plateau and its adjacent highlands. The intermediate elevational re-

收稿日期: 2016-09-12; 接受日期: 2016-12-30

基金项目: 国家自然科学基金(31572258)、中国科学院知识创新工程重要方向项目(KSCX2-YW-N-101 和 KSCX2-EW-N-004)和中国科学院科技服务网络计划(KFJ-SW-STS-145)

* 共同通讯作者 Co-authors for correspondence. E-mail: zhaokai@nwipb.cas.cn; cfzhang@nwipb.cas.cn

gions should be conservation priorities.

Key words: Tibetan Plateau; *Triplophysa*; biodiversity; distribution pattern; elevational gradient; conservation

青藏高原东北部边缘地区在地理上包括甘肃省大部分区域、青海省东部和北部以及四川省北部,面积约469,000 km²,地貌复杂,气候各异,是青藏高原、黄土高原、蒙新高原的交汇地带。水系为青藏高原水系的一部分。由南向北主要分为:长江流域、黄河流域、青海湖流域、河西内陆河流域。我国三大动物地理区(古北区、东洋区、青藏高原区)也在此交汇(陈宜瑜等, 1996)。目前认为,青藏高原东北部边缘可能是一个重要的冰河期避难所和目前一些广泛分布在高原的特有物种遗传多样性较高的地区(赵凯, 2009)。

高原鳅属(*Triplophysa*)隶属于鲤形目条鳅科,是一类主营底层生活的中小型鱼类;主要分布于青藏高原及其周边地区,为该地区鱼类区系的重要组成部分(武云飞和吴翠珍, 1992)。与裂腹鱼类相似,高原鳅属鱼类是随着青藏高原的隆升而出现,由条鳅亚科的原始类群演化而来(陈宜瑜等, 1996)。然而,高原鳅作为青藏高原鱼类区系最重要的类群之一,有关其研究依然主要集中在分类学上(何春林等, 2011),其他方面很少开展研究。

青藏高原的东北部边缘是高原鳅属鱼类分布的一个热点地区(何春林等, 2011),高原鳅属的原始物种也分布于此(何德奎等, 2006)。尽管该区域在流域上分属不同的水系,但水系间鱼类组成的相似性显示这些水系的演化在历史上有着极为密切的关系(朱松泉, 1989; 武云飞和吴翠珍, 1992; 何德奎和陈毅峰, 2007),因此可以作为一个整体单元对待。朱松泉(1989)、王香亭(1991)、武云飞和吴翠珍(1992)、丁瑞华(1994)等较详细地整理了该区域高原鳅种类与分布情况;此后也有不少相关的报道,但都是一些局部水域的工作。同时,由于方法的局限性,早期工作不能全面地反映物种或种群在空间分布上的变异情况,因而无法最大限度地指导物种多样性的保护工作。鉴于此,本研究基于2012–2015年间对该区域的调查,结合现有的资料,对青藏高原东北部边缘地区的高原鳅属鱼类的多样性与分布格局进行了全面的研究,旨在为该地区的鱼类保护、生态学和生物地理学研究提供基础资料。

1 材料与方法

1.1 研究区域

研究区域位于32°14'–40°36' N, 94°19'–106°08' E之间;跨8个纬度,12个经度。海拔范围600–4,300 m。调查区域覆盖了青藏高原东北部边缘地区各大水体。依据水系演化关系和水系间鱼类组成的差异,将研究区域分为嘉陵江水系(JLJ)、黄河上游水系、渭河水系(WH)、青海湖水系(QHH)、河西水系;其中,黄河上游水系进一步分为贵德以下兰州段(YH1)和以上段(YH2),河西水系包括石羊河(SY)、黑河(HH)和疏勒河(SL) 3个水系单元(图1)。

1.2 调查方法

2012–2015年,在全区各水系的干支流设置采样点,较长的河流分上、中、下段进行采样,每段至少设置2个采样点。主要使用地笼采集标本,并结合小网目的刺网和捕鱼器进行实地捕捞。使用GPS定位设备标定采样点的地理信息。捕获样品使用95%的酒精固定保存;对较大的个体,现场进行鉴定,测量体长、体重并拍照后,剪去部分鳍条固定。物种的鉴定及分类依据《中国条鳅志》(朱松泉, 1989)、《青藏高原鱼类》(武云飞和吴翠珍, 1992)和《四川鱼类志》(丁瑞华, 1994)。

1.3 数据分析

1.3.1 水系单元间物种组成相似性分析

分析所用数据为水系单元间鱼类种类分布的有无,有分布的赋值为1,没有分布的赋值为0。相似性采用Jaccard指数(Jaccard, 1901),然后根据相似性系数使用UPGMA法(unweighted pair-group method with arithmetic means)进行聚类分析(Fu et al, 2003)。

1.3.2 分布热点区分析

运用地理信息系统软件ArcGIS 9.2将调查区域栅格化,形成25 km × 25 km的地理单元,对高原鳅属鱼类的分布格局进行热点区域预测。基于调查结果,并结合历史资料估计高原鳅属每个物种现有的分布区域;根据物种分布的有无,确定地理单元内物种的丰富度。

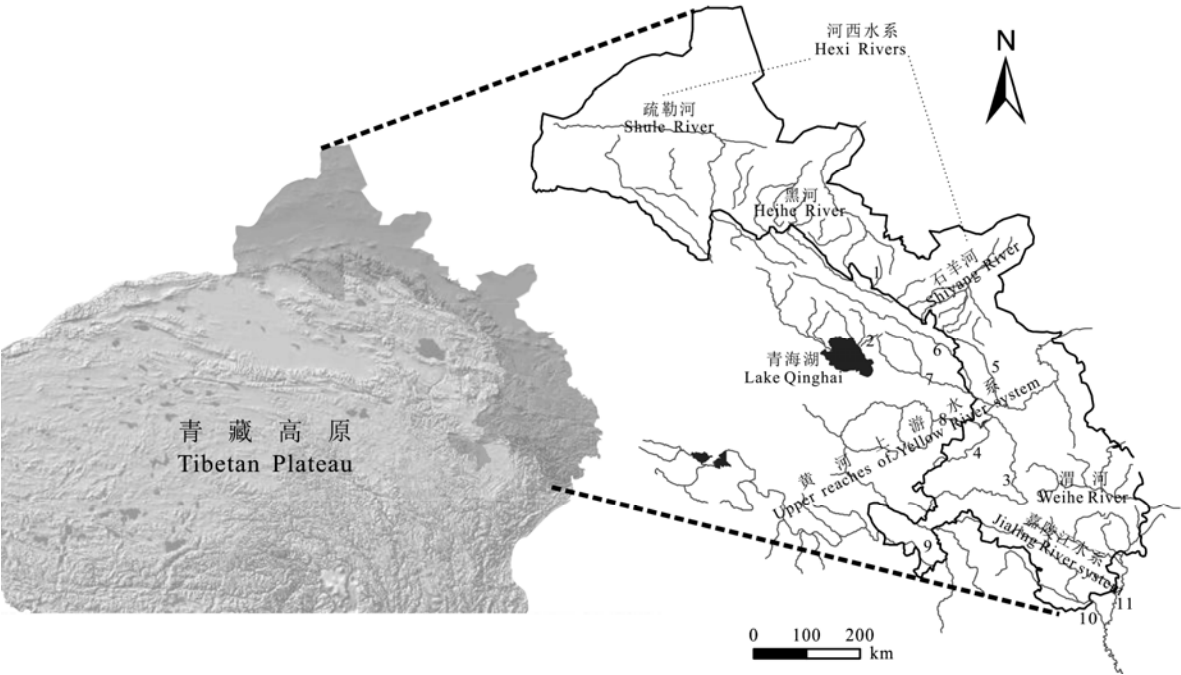


图1 调查区域水系图示。右图灰色线中, 1: 大马营河; 2: 甘子河; 3: 洮河; 4: 大夏河; 5: 庄浪河; 6: 大通河; 7: 湟水河; 8: 贵德; 9: 玛曲; 10: 白龙江; 11: 嘉陵江上游。
Fig. 1 Drainage systems of investigation area. Gray lines in right part: 1, Damaying River; 2, Ganzi River; 3, Taohe River; 4, Daxia River; 5, Zhuanglang River; 6, Datong River; 7, Huangshui River; 8, Guide; 9, Maqu; 10, Bailong River; 11, Upper reaches of Jialing River.

1.3.3 物种多样性指数

使用以下指数进行鱼类群落的物种多样性分析:
物种丰富度(S) = 群落中的物种数目(王太等, 2015)

Shannon-Wiener 多样性指数(H') (Shannon & Weaver, 1949):

$$H' = -\sum P_i \ln P_i \tag{1}$$

Pielou 均匀度指数(J') (Pielou, 1975):

$$J' = H' / \ln S \tag{2}$$

Simpson 集中性概率指数(戈峰, 2002):

$$\lambda = \sum P_i^2 \tag{3}$$

其中, P_i 代表第*i*种个体占总个体数的比例。

1.3.4 物种海拔分布格局分析

根据调查结果并结合大量的早期资料, 尽可能准确地确定每个高原鳅物种的种域(物种的海拔分布范围)。

在分析物种丰富度与海拔高度之间的关系时, 我们以200 m为单位划分海拔带(例如, 600–799 m, 800–999 m)。统计每个海拔带内的高原鳅属物种总数, 并以上文介绍的聚类方法分析各海拔带间的物

种组成关系。

在物种多样性的海拔格局分析中, 将每个样点定义为1个群体单元, 然后进行物种多样性分析。对多样性分析结果进行曲线估计(curve estimation), 以探究多样性指数与海拔的关系, 拟合曲线的选择依据刘哲等(2015)的方法。内容包括Shannon-Wiener 指数、Simpson 指数和Pielou 指数与海拔梯度的关系。全部分析在SPSS 19.0中完成。

2 结果

2.1 高原鳅的种类与分布

2012–2015年间的调查中, 共发现高原鳅属鱼类19种, 其中未定种2种。整体上高原鳅的物种数量有所减少(附录1)。河西内陆水系共发现高原鳅7种; 其中以黑河流域最多, 有6种; 而石羊河与疏勒河各发现4种。河西水系中那些与主流水体隔离的附属河流明显包含较少的高原鳅物种; 除黑河水系的大马营河有4种外, 其余最多仅有2种高原鳅属鱼类(表1)。青海湖水系发现高原鳅4种, 其中甘子河2种。黄河水系共发现高原鳅12种, 其中洮河的物种数最

表1 青藏高原东北部边缘地区高原鳅属鱼类的多样性(平均值 ± 标准差)
Table 1 Fish diversity of *Triplophysa* species in northeastern margin of Tibetan Plateau (mean ± SD)

水系 Basin	水系单元 Basin unit	物种丰富度 Species richness	Shannon-Wiener指数 Shannon-Wiener index	Pielou指数 Pielou index	Simpson指数 Simpson index
河西 Hexi rivers	疏勒河干流 Shule River	4	0.690 ± 0.114	0.727 ± 0.074	0.553 ± 0.047
	疏勒河附属水体 Tributaries of Shule River	2	0.560 ± 0.217	0.810 ± 0.312	0.556 ± 0.250
	黑河干流 Heihe River	6	1.136 ± 0.213	0.842 ± 0.078	0.350 ± 0.064
	黑河附属水体—大马营河 Damaying-tributary of Heihe River	4	1.100	0.790	0.346
	黑河附属水体—其他 Other tributaries of Heihe River	2	0.320 ± 0.157	0.463 ± 0.229	0.806 ± 0.117
	石羊河干流 Shiyang River	4	1.035 ± 0.093	0.893 ± 0.121	0.364 ± 0.035
	石羊河附属水体 Tributaries of Shiyang River	2	0.640 ± 0.044	0.923 ± 0.064	0.545 ± 0.040
	小计 Subtotal	7			
青海湖 Lake Qinghai	甘子河 Ganzhi River	2	0.620 ± 0.028	0.890 ± 0.042	0.539 ± 0.054
	入湖河流 Tributaries of Qinghai Lake	2	0.673 ± 0.029	0.973 ± 0.046	0.418 ± 0.075
	小计 Subtotal	4			
黄河上游 Upper reaches of Yellow River	洮河 Taohe River	8	1.198 ± 0.246	0.848 ± 0.122	0.337 ± 0.072
	大夏河 Daxia River	4	0.573 ± 0.107	0.633 ± 0.261	0.589 ± 0.229
	庄浪河 Zhuanglang River	4	0.570	0.410	0.723
	大通河 Datong River	6	1.390 ± 0.014	0.820 ± 0.057	0.293 ± 0.019
	湟水河 Huangshui River	7	1.060 ± 0.159	0.753 ± 0.130	0.368 ± 0.103
	贵德至玛曲段 Guide-Maqu section	4	0.777 ± 0.168	0.950 ± 0.053	0.417 ± 0.086
	玛曲段 Maqu section	6	0.645 ± 0.134	0.515 ± 0.021	0.674 ± 0.049
	玛曲至玛多段 Maqu-Maduo section	3	0.530 ± 0.382	0.545 ± 0.247	0.667 ± 0.269
	小计 Subtotal	12			
	渭河上游 Upper reaches of Weihe River	4	1.010 ± 0.113	0.790 ± 0.098	0.419 ± 0.045
嘉陵江 Jialing River	白龙江 Bailong River	4	0.845 ± 0.247	0.950 ± 0.028	0.446 ± 0.104
	嘉陵江上游 Upper reaches of Jialing River	3	0.990	0.900	0.392
	小计 Subtotal	5			

多,有8种;其次为湟水河7种;大通河与黄河玛曲段的支流均发现6种。渭河水系包含4种高原鳅。嘉陵江水系5种。19种高原鳅中仅斯氏高原鳅(*Triplophysa stoliczkae*)在各大水系都有分布,其余物种只在少数水系有分布。各水系间均存在共有种,物种较多的区域几乎都有邻近水系的物种。

2.2 水系单元间的物种组成相似性

水系单元的物种组成相似性聚类分析结果显示(图2),河西三个水系有最相似的物种组成,它们首先和青海湖聚在一起;黄河贵德以上段和以下兰州段聚在一起;嘉陵江与渭河聚在一起。当相似性系数介于0.29和0.33之间时,聚类结果分为5组,与主要水系划分相一致(河西,青海湖,渭河,嘉陵江,黄河)。此外,结果也显示,地理或水系距离越近的水体单元的物种组成越相似。

2.3 高原鳅的分布热点估计

整个调查区域中,黑河中上游、大通河、洮河的高原鳅属鱼类物种丰富度最高;河西地区整体的物种丰富度较低(图3)。而且,区域内物种分布呈现不均匀现象,河西地区尤为明显。

2.4 物种多样性指数

对各水系的Shannon-Wiener指数、Pielou指数和Simpson指数分析结果(表1)显示:大通河的Shannon-Wiener指数最高(1.390 ± 0.014),其次为洮河(1.198 ± 0.246)、黑河(1.136 ± 0.213);最低的是黑河流域水体(0.320 ± 0.157)。青海湖流域河流Pielou指数最高(0.973 ± 0.046),庄浪河最低(0.410);大通河(0.820 ± 0.057)、洮河(0.848 ± 0.122)、黑河(0.842 ± 0.078)较高。黑河流域的附属水体Simpson指数最高(0.806 ± 0.117),其次是庄浪河(0.723);最低的是

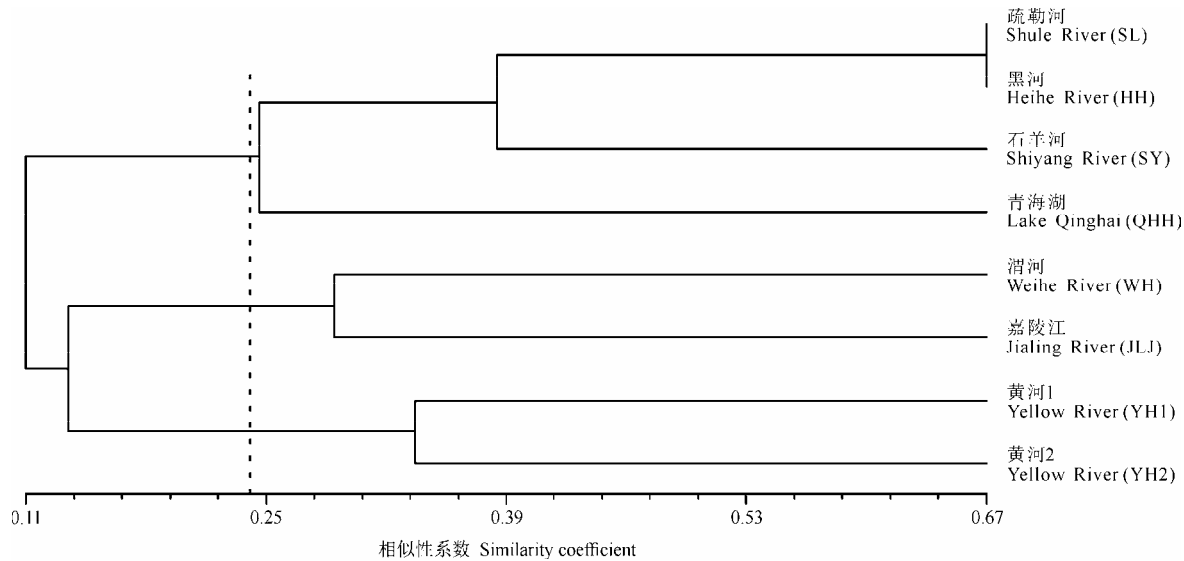


图2 研究区域各水系单元基于高原鳅属物种组成的UPGMA聚类分析。YH1是黄河上游水系贵德以下段, YH2是黄河上游水系贵德以上段。
Fig. 2 UPGMA cluster of basin units in study area based on component of *Triplophysa* species. YH1 and YH2 are the sections above and below of Guide in upper reaches of Yellow River.

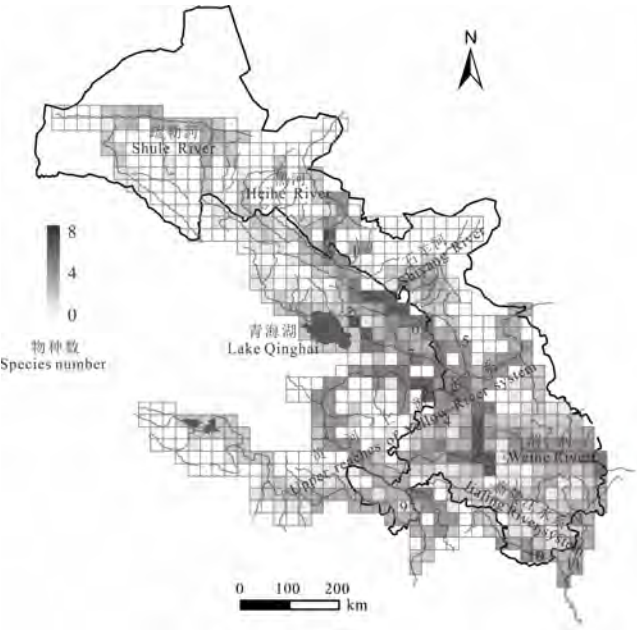


图3 青藏高原东北部边缘地区高原鳅属鱼类物种丰富度分布格局, 图中河流编号与图1中一致。
Fig. 3 The species richness pattern of *Triplophysa* species in northeastern margin of Tibetan Plateau, serial number in accordance with Fig. 1.

大通河(0.293 ± 0.019), 其次是洮河(0.337 ± 0.072), 黑河(0.350 ± 0.064)较低。

以上结果表明, 大通河、洮河和黑河是青藏高原东北部边缘地区高原鳅属鱼类多样性水平最高

的河流; 黑河流域附属水体(大马营河除外)的多样性最低。黄河水系中, 玛曲至玛多段、庄浪河、大夏河为多样性较低的区域。河西地区三大水系的干流与附属隔离水体间存在明显的多样性差异, 其中黑河水系最为显著。

2.5 物种多样性的海拔分布格局

聚类分析显示, 研究区域的海拔根据高原鳅的组成可以分成4段(图4): 600–1,200 m、1,200–2,400 m、2,400–3,600 m和3,600–4,400 m。随着海拔的上升, 物种丰富度呈现先增后减的变化模式, 在2,200–2,400 m海拔区间内达到最高。

依据图2的聚类结果, 相似性系数为0.24时可将全部水系分为3组(河西与青海湖、黄河、嘉陵江与渭河)。据此, 我们也分析了各组内多样性系数与海拔的关系。

Shannon-Wiener指数与海拔的回归结果(图5a)显示, 河西与青海湖区域($R^2 = 0.512, P = 0.000$)、黄河区域($R^2 = 0.341, P = 0.004$)以及整体拟合曲线($R^2 = 0.121, P = 0.009$)均呈明显的单峰曲线, 峰值都在2,000–3,000 m的海拔范围内; 其中, 黄河区域的峰值点海拔较河西与青海湖区域的高。渭河与嘉陵江区域($R^2 = 0.477, P = 0.000$)的拟合曲线并未呈现单峰型, 而是随着海拔的上升缓缓下降。

图5b显示的是Pielou指数与海拔的回归分析,

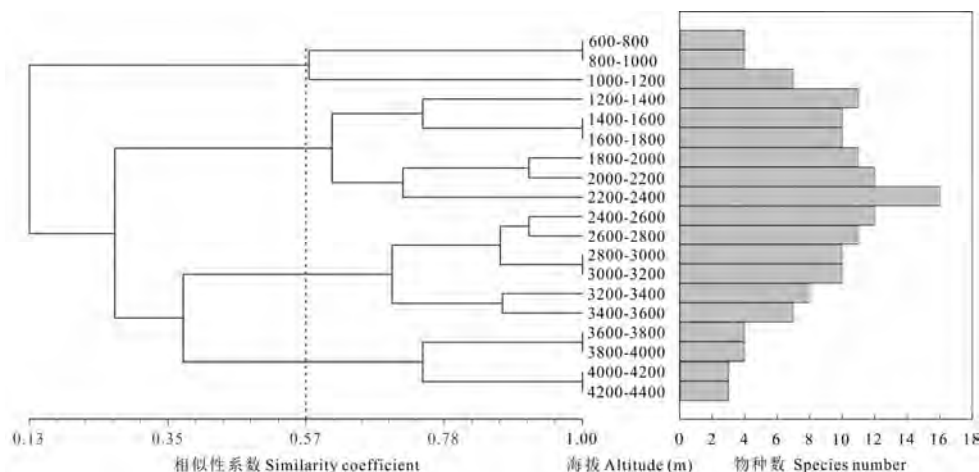


图4 青藏高原东北部边缘地区高原鳅属鱼类物种丰富度的海拔分布格局

Fig. 4 Elevational distribution pattern of species richness of *Triplophysa* in northeastern margin of Tibetan Plateau

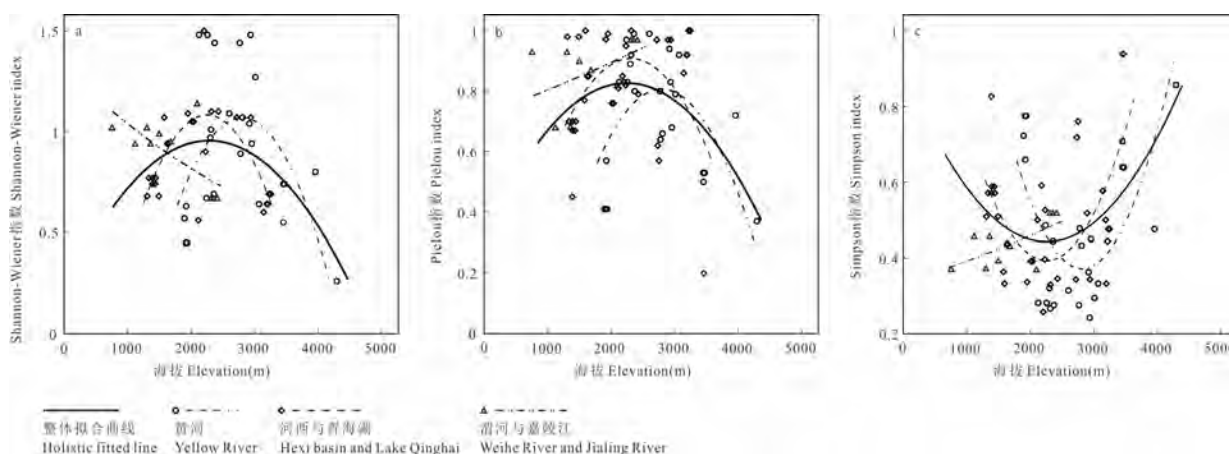


图5 生物多样性指数与海拔的关系

Fig. 5 The relationship between biodiversity indices and elevation

结果与Shannon-Wiener指数较相似: 河西与青海湖区域($R^2 = 0.162$, $P = 0.019$)、黄河区域($R^2 = 0.353$, $P = 0.003$)以及整体拟合曲线($R^2 = 0.115$, $P = 0.008$)都为明显的单峰曲线, 峰值都在2,000–3,000 m的海拔范围内; 其中, 黄河区域峰值点的海拔仍较河西与青海湖区域的高。渭河与嘉陵江区域($R^2 = 0.202$, $P = 0.000$)的拟合线随着海拔的上升而上升。

Simpson指数与海拔的回归结果(图5c)也类似。河西与青海湖区域($R^2 = 0.307$, $P = 0.001$)、黄河区域($R^2 = 0.449$, $P = 0.000$)和整体拟合曲线($R^2 = 0.133$, $P = 0.004$)也均呈明显的单峰曲线, 峰值都在2,000–3,000 m的海拔范围内; 其中黄河区域的峰值点海拔较河西与青海湖区域的高。渭河与嘉陵江区域($R^2 = 0.406$, $P = 0.000$)的拟合曲线随着海拔的上

升而上升。

结合以上结果, 该区域整体上在海拔2,000–3,000 m的范围内物种多样性达到最高。河西与青海湖区域物种多样性最大时的海拔较黄河区域的低, 但都落在2,000–3,000 m的海拔范围内。渭河与嘉陵江区域的Shannon-Wiener指数与Simpson指数显示, 随海拔的上升物种多样性水平下降; 而Pielou指数却显示均匀度随着海拔上升而上升。

3 讨论

3.1 青藏高原东北部边缘区高原鳅属鱼类的分布与多样性现状分析

本次调查中没有发现部分历史记录的高原鳅属物种, 有少许的物种其分布区域也呈现缩小的趋

势,可能意味着该区域高原鳅属鱼类部分物种的种群已经萎缩或者破碎化。高原鳅是主营底层生活的一类中小型鱼类,对环境有着广泛的适应性(陈宜瑜等,1996)。因此,相比于环境的波动,人类活动的过度干扰可能是导致高原鳅种群衰退的最主要因素。在调查过程中,水电站、灌渠等水利设施随处可见。大规模的水利设施使得水体生境变得单一和不连续,使部分对生境依赖性强的物种不得不退缩至有限的区域或者消失(杨友桃和张迎梅,1991;青弘^①)。庄浪河和大夏河河段水体污染严重,生活垃圾在河道内较为常见,这些人为的污染在改变水体理化环境的同时也使得河水由原本适合高原鱼类生存的贫营养型转化为适合鲤鲫鱼类生存的富营养型,改变着鱼类区系成分(武云飞和吴翠珍,1990),进而使得这些河段的高原鳅鱼类多样性明显低于同地区其他河段。此外,河道的挖沙采石、大量外来鱼种的引入等都影响着该地区高原鳅属鱼类种群的稳定。

分布热点预测和生物多样性分析显示:黑河中上游、大通河、洮河是该区域物种丰富度和多样性较大的3个区域,是生物多样性热点地区。其中,洮河被认为是青藏区与古北区的过渡(陈宜瑜等,1996),这里不仅有大量高原鳅属鱼类和裂腹鱼类,也有古北区的物种,如北方花鳅(*Cobitis granoei*)等;同时洮河与白龙江(青藏区与东洋区的过渡)也可能存在着相互渗透。黑河与大通河的鱼类主要为中亚高山区系复合体,这里的物种密度和资源量均明显高于其他地区。此外,武云飞和吴翠珍(1992)曾记录黑河地区有武威高原鳅(*Triplophysa wuweiensis*)的分布,而我们调查的结果发现这里分布的其实是黄河广泛分布的拟硬刺高原鳅(*T. pseudoscleroptera*);这也可能意味着黑河与黄河(大通河或湟水河)在历史上曾发生过袭夺或渗透事件。这些现象也反映了这3个区域的特殊性。现有研究认为,生物多样性热点地区往往是物种丰富度最高,稀有或分类地位特殊的物种集中分布的地区,需要优先保护(Williams et al, 1991; Prendergast et al, 1993; Myers et al, 2000; 张有瑜等, 2008)。此外,分布热点和多样性分析的结果也显示,青藏高原东北部边缘地区高原鳅属鱼类的分布很不均匀,河西地区尤为

显著。造成此现象的原因除了地史和人为干扰的因素外,气候和水体条件也是重要因素。大而连续的水体相比于较小的水体对于干旱等环境因素有着更强的抗扰动能力,同时较大的水体又可以提供更多的生态位和生境类型,能容纳更多的物种(董哲仁等, 2010)。

3.2 青藏高原东北部边缘地区高原鳅属鱼类多样性的海拔格局

物种多样性随海拔梯度的变化是生物多样性保护研究的重要内容(Vetaas & Grytnes, 2002; Parmesan, 2006),为保护区的选择以及保护方法的提出提供参考。聚类分析结果显示(图4),根据高原鳅的物种组成可以将该区域的海拔分成4段:600–1,200 m、1,200–2,400 m、2,400–3,600 m和3,600–4,400 m。意味着该区域在海拔梯度上存在着至少4个物种群落带,即每一段内有着较相似的物种组成而与相邻段在物种成分上差异较大。该结果与Fu等(2004)在长江流域淡水鱼类海拔梯度的研究结果基本吻合。高原鳅物种丰富度呈现随海拔上升先增后降的单峰曲线分布,在中海拔处最高。物种海拔丰富度与聚类结果的结合很好地印证了Lomolino (2001)的预测,即“物种密度会在中海拔处达到最大,且出现在两个并列的有着丰富物种的群落的过渡带”。我们推测,这种随海拔上升先增后降的单峰模式在一定程度上与物种在海拔方向上的扩散活动有关。

多样性指数的海拔回归分析获得了几乎一致的结果,反映出多样性水平在中海拔处达到最高,与物种丰富度的海拔分布相一致。这进一步说明这种中海拔处最大的单峰分布格局可能是青藏高原及其周边山地物种多样性分布的普遍规律(马俊等, 2010; 吴永杰等, 2012; 郑智等, 2014; 刘哲等, 2015)。同样,在该区域内海拔跨度较大的水域我们也发现了这种中海拔处最大的多样性分布模式,并且黄河区域的峰值点海拔明显高于河西与青海湖区域的峰值点海拔。这种现象可能与该区域中黄河流域有着较高的中点海拔有关。其次,渭河与嘉陵江流域的Shannon-Wiener指数和Simpson指数均显示随海拔降低多样性水平升高。这两条河我们仅对其上游区段进行了详细调查,而根据文献记录(朱松泉, 1989; 武云飞和吴翠珍, 1992),其下游区段的高原鳅减少;因而我们推断其完整区域的多样性也

① 青弘 (2010) 嘉陵江流域鱼类多样性格局及中下游渔业资源变迁分析. 硕士学位论文, 西南大学, 重庆.

应该是中间高的分布模式。对于Pielou指数随海拔降低而下降,我们认为可能是由于随海拔下降,其他非高原冷水鱼类的增多降低了高原鳅的均匀度。

3.3 青藏高原东北部边缘地区鱼类资源保护与管理的建议

整个青藏高原东北部边缘区域的鱼类几乎都是由中亚高山区系复合体的高原鳅和裂腹鱼组成。在调查的过程中,我们也发现高原鳅物种数和资源量较大的地区往往其他鱼类也有着较高的资源量。因而我们认为,高原鳅的群落动态在一定程度上可以反映一定区域水体的渔业资源状况。而且,高原鳅因其物种分布相对集中且资源量较大,便于实时地进行群体监测。依据我们的调查与分析结果,对该区域的鱼类资源保护与管理提出几点建议:

(1)中海拔处(2,000–3,000 m)需要优先保护。中海拔处物种丰富度最高,且有着较高的多样性水平。本研究中高原鳅的分布热点区也几乎都落在这一范围内。同时,对于海拔跨度较大的水域,也应考虑其中间海拔,这里也往往有着较高的物种丰富度。

(2)合理的水利设施建设。大量的水利建设是影响鱼类种群动态的主要原因之一。水坝的建设在破坏水体生境异质性、阻隔鱼类洄游通道的同时也影响了水坝下游水环境的稳定性;尤其在河西干旱地区,水坝下游的河道经常干涸,有些甚至已经消失,即便有水的河道也已经渠化,这些都直接影响鱼类的生存。河道的渠化在破坏土著种生境的同时使得水体的连续性遭破坏,这样的水体环境更容易遭受扰动。因此,对于水坝的建设我们认为应尽可能选在物种多样性峰值点以下的海拔位置,这样可以尽可能多地保存河道中的鱼类物种。

(3)增强河道整治力度。甘肃地区多数河道都存在采石挖沙的现象,有些河段极为严重。采挖活动破坏河道原有生态环境的同时也改变着水体的理化条件,直接影响水体中鱼类的组成和数量。需要加大监管和治理力度,减少生活垃圾对水体的污染。

总之,该区域鱼类资源的保护和管理应以就地保护为主,重点在于保护物种栖息地。其次,保障河流水体的连续性,减少水体环境受外界因素的波动也是该地区鱼类保护的重要内容。

致谢: 感谢中国科学院西北高原生物研究所李颖、刘哲以及中国农业科学院农田灌溉研究所米兆荣

博士在数据分析过程中给予的帮助。甘肃省、青海省、四川省阿坝州各级渔政部门在调查过程中也给予了很大的支持与协助,在此一并表示感谢。

参考文献

- Chen YY, Chen YF, Liu HZ (1996) Studies on the position of the Qinghai-Xizang Plateau region in zoogeographic divisions and its eastern demarcation line. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 20, 97–103. (in Chinese with English abstract) [陈宜瑜, 陈毅峰, 刘焕章 (1996) 青藏高原动物地理区的地位和东部界线问题. *水生生物学报*, 20, 97–103.]
- Ding RH (1994) *The Fishes of Sichuan*. Sichuan Publishing House of Science and Technology, Chengdu. (in Chinese) [丁瑞华 (1994) *四川鱼类志*. 四川科学技术出版社, 成都.]
- Dong ZR, Sun DY, Zhao JY, Zhang J (2010) Holistic conceptual model for the structure and function of river ecosystems. *Advances in Water Science*, 21, 550–559. (in Chinese with English abstract) [董哲仁, 孙东亚, 赵进勇, 张晶 (2010) 河流生态系统结构功能整体性概念模型. *水科学进展*, 21, 550–559.]
- Fu CZ, Wu JH, Chen JK, Wu QH, Lei GC (2003) Freshwater fish biodiversity in the Yangtze River basin of China: patterns, threats and conservation. *Biodiversity and Conservation*, 12, 1649–1685.
- Fu CZ, Wu JH, Wang XY, Lei GC, Chen JK (2004) Patterns of diversity, altitudinal range and body size among freshwater fishes in the Yangtze River basin, China. *Global Ecology and Biogeography*, 13, 543–552.
- Ge F (2002) *Modern Ecology*. Science Press, Beijing. (in Chinese) [戈峰 (2002) *现代生态学*. 科学出版社, 北京.]
- He CL, Song ZB, Zhang E (2011) *Triplophysa* fishes in China and the status of its taxonomic studies. *Sichuan Journal of Zoology*, 30, 150–155. (in Chinese with English abstract) [何春林, 宋昭彬, 张鄂 (2011) 中国高原鳅属鱼类及其分类研究现状. *四川动物*, 30, 150–155.]
- He DK, Chen YX, Chen YF (2006) The molecular phylogeny and biogeography of genus *Triplophysa*. *Progress in Natural Science*, 16, 1395–1404. (in Chinese with English abstract) [何德奎, 陈咏霞, 陈毅峰 (2006) 高原鳅属 *Triplophysa* 鱼类的分子系统发育和生物地理学研究. *自然科学进展*, 16, 1395–1404.]
- He DK, Chen YF (2007) Molecular phylogeny and biogeography of the highly specialized grade schizothoracine fishes. *Chinese Science Bulletin*, 52, 303–312. (in Chinese with English abstract) [何德奎, 陈毅峰 (2007) 高度特化等级裂腹鱼类的分子系统发育与生物地理学. *科学通报*, 52, 303–312.]
- Jaccard P (1901) Distribution de la flore alpine dans le Bassin des Dranes et dans quelques régions voisines. *Bulletin Société Vaudoise des Science Naturelles*, 37, 241–272.
- Liu Z, Li Q, Chen DD, Zhai WT, Zhao L, Xu SX, Zhao XQ (2015) Patterns of plant species diversity along an altitudinal

- gradient and its effect on above-ground biomass in alpine meadows in Qinghai-Tibet Plateau. *Biodiversity Science*, 23, 451–462. (in Chinese with English abstract) [刘哲, 李奇, 陈懂懂, 翟文婷, 赵亮, 徐世晓, 赵新全 (2015) 青藏高原高寒草甸物种多样性的海拔梯度分布格局及对地上生物量的影响. *生物多样性*, 23, 451–462.]
- Lomolino MV (2001) Elevation gradients of species-density: historical and prospective views. *Global Ecology and Biogeography*, 10, 3–13.
- Ma J, Wu YJ, Xia L, Zhang Q, Ma Y, Yang QS (2010) Elevational diversity of small mammals in Luoji Mt. Nature Reserve, Sichuan Province. *Acta Theriologica Sinica*, 30, 400–410. (in Chinese with English abstract) [马俊, 吴永杰, 夏霖, 张乾, 马勇, 杨奇森 (2010) 螺髻山自然保护区非飞行小型哺乳动物垂直多样性调查. *兽类学报*, 30, 400–410.]
- Myers N, Mittermeier RA, Mittermeier CG, da Fonseca GAB, Kent J (2000) Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, 403, 853–858.
- Parmesan C (2006) Ecological and evolutionary responses to recent climates change. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 37, 637–669.
- Pielou EC (1975) *Ecological Diversity*. Wiley, New York.
- Prendergast JR, Quinn RM, Lawton JH, Eversham BC, Gibbons DW (1993) Rare species, the coincidence of diversity hotspots and conservation strategies. *Nature*, 365, 335–337.
- Shannon EC, Weaver W (1949) *The Mathematical Theory of Communication*. Urbana University of Illinois Press, Illinois.
- Vetaas OR, Grytnes JA (2002) Distribution of vascular plant species richness and endemic richness along the Himalayan elevation gradient in Nepal. *Global Ecology and Biogeography*, 11, 291–301.
- Wang T, Zhang YP, Guan LH, Du YY, Lou ZY, Jiao WL (2015) Current freshwater fish resources and the application of DNA barcoding in species identification in Gansu Province. *Biodiversity Science*, 23, 306–313. (in Chinese with English abstract) [王太, 张艳萍, 管丽红, 杜岩岩, 姜忠玉, 焦文龙 (2015) 甘肃省鱼类资源现状及DNA条形码在鱼类物种鉴定中的应用. *生物多样性*, 23, 306–313.]
- Wang XT (1991) *Vertebrate Fauna of Gansu*. Gansu Science and Technology Press, Lanzhou. (in Chinese) [王香亭 (1991) 甘肃省脊椎动物志. 甘肃科学技术出版社, 兰州.]
- Williams PH, Humphries CJ, Vane-Wright RI (1991) Measuring biodiversity: taxonomic relatedness for conservation priorities. *Australian Systematic Botany*, 4, 665–679.
- Wu YF, Wu CZ (1990) A preliminary study of the fishery resources and the countermeasures of fishery development in the region of the Karakorum-Kunlun Mountains, China. *Journal of Natural Resources*, 5, 354–364. (in Chinese with English abstract) [武云飞, 吴翠珍 (1990) 喀喇昆仑山-昆仑山地区渔业资源及渔业发展对策的初步研究. *自然资源学报*, 5, 354–364.]
- Wu YF, Wu CZ (1992) *The Fishes of the Qinghai-Xizang Plateau*. Sichuan Publishing House of Science & Technology, Chengdu. (in Chinese) [武云飞, 吴翠珍 (1992) 青藏高原鱼类. 四川科学技术出版社, 成都.]
- Wu YJ, Yang QS, Xia L, Feng ZJ, Zhou HM (2012) Species diversity and distribution pattern of non-volant small mammals along the elevational gradient on eastern slope of Gongga Mountain. *Acta Ecologica Sinica*, 32, 4318–4328. (in Chinese with English abstract) [吴永杰, 杨奇森, 夏霖, 冯祚建, 周华明 (2012) 贡嘎山东坡非飞行小型兽类物种多样性的垂直分布格局. *生态学报*, 32, 4318–4328.]
- Yang YT, Zhang YM (1991) Study on fishes' fauna and evolution of the Inland River, Hexi Corridor. *Journal of Lanzhou University (Natural Sciences)*, 27, 141–144. (in Chinese with English abstract) [杨友桃, 张迎梅 (1991) 河西走廊鱼类区系及其演变的研究. *兰州大学学报(自然科学版)*, 27, 141–144.]
- Zhang YY, Zhou LZ, Wang QS, Wang XJ, Xing YJ (2008) Distribution pattern and hotspot analysis of breeding birds in Anhui Province. *Biodiversity Science*, 16, 305–312. (in Chinese with English abstract) [张有瑜, 周立志, 王岐山, 王新建, 邢雅俊 (2008) 安徽省繁殖鸟类分布格局和热点区分析. *生物多样性*, 16, 305–312.]
- Zhao K (2009) *Adaptive Evolution and Biogeography in the Schizothoracine Fish (Cyprinidae) Endemic to the Northeast Tibetan Plateau*. Postdoctoral research report, Northwest Institute of Plateau Biology, Chinese Academy of Sciences, Xining. (in Chinese with English abstract) [赵凯 (2009) 东北部青藏高原特有裂腹鱼类的适应性进化和生物地理学研究. 博士后研究工作报告, 中国科学院西北高原生物研究所, 西宁.]
- Zheng Z, Gong DJ, Sun CX, Li XJ, Li WJ (2014) Elevational pattern of amphibian and reptile diversity in Qinling Range and explanation. *Biodiversity Science*, 22, 596–607. (in Chinese with English abstract) [郑智, 龚大洁, 孙呈祥, 李晓军, 李万江 (2014) 秦岭两栖、爬行动物物种多样性海拔分布格局及其解释. *生物多样性*, 22, 596–607.]
- Zhu SQ (1989) *The Loaches of the Subfamily Nemacheilinae in China*. Jiangsu Science and Technology Publishing House, Nanjing. (in Chinese) [朱松泉 (1989) 中国条鳅志. 江苏科学技术出版社, 南京.]

(责任编辑: 陈小勇 责任编辑: 闫文杰)

附录 Supplementary Material

附录1 青藏高原东北部边缘区高原鳅属鱼类名录和分布

Appendix 1 Species list and distribution of *Triplophysa* in northeastern margin of Tibetan Plateau

<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2016259-1.pdf>

冯晨光, 童超, 张仁意, 李国刚, 王贺崑元, 汤永涛, 张存芳, 赵凯. 青藏高原东北部边缘高原鳅属鱼类的多样性与分布格局. 生物多样性, 2017, 25 (1): 53–61.
<http://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2016259>

附录 1 青藏高原东北部边缘区高原鳅属鱼类名录和分布

Appendix 1 Species list and distribution of *Triplophysa* in northeastern margin of Tibetan Plateau

物种名 Species	嘉陵江 Jialing River	黄河上游 Upper reaches of Yellow River		渭河 Weihe	青海湖 Lake Qinghai	河西 Hexi rivers		
		YH1	YH2	River		Hexi rivers		
						SY	HH	SL
岷县高原鳅 <i>Triplophysa minxianensis</i>		+		+				
粗壮高原鳅 <i>Triplophysa robusta</i>	+	+	-					
忽吉图高原鳅 <i>Triplophysa hutjertjuensis</i>						-		
达里湖高原鳅 <i>Triplophysa dalaica</i>	+	+		+				
东方高原鳅 <i>Triplophysa orientalis</i>	-	+	+			-	-	
黑体高原鳅 <i>Triplophysa obscura</i>	-	-	-					
硬鳍高原鳅 <i>Triplophysa scleroptera</i>			+		+			
拟硬鳍高原鳅 <i>Triplophysa pseudoscleroptera</i>	-	+	+				+	
武威高原鳅 <i>Triplophysa wuweiensis</i>						+		
长身高原鳅 <i>Triplophysa tenuis</i>							+	+
黄河高原鳅 <i>Triplophysa pappenheimi</i>		+	+					
拟鲶高原鳅 <i>Triplophysa siluroides</i>		+	+					
酒泉高原鳅 <i>Triplophysa hsutschouensis</i>						+	+	+
短尾高原鳅 <i>Triplophysa breviceauda</i>		-	-				-	-
勃氏高原鳅 <i>Triplophysa bleekeri</i>	+							
多带高原鳅 <i>Triplophysa polyfasciata</i>	+							
修长高原鳅 <i>Triplophysa leptosoma</i>	-	+	-		+	+	+	+
蛇形高原鳅 <i>Triplophysa longianguis</i>			-					
斯氏高原鳅 <i>Triplophysa stoliczkae</i>	+	+		+	+	+	+	
隆头高原鳅 <i>Triplophysa alticeps</i>		+			+			
河西叶尔羌高原鳅 <i>Triplophysa yarkandensis macroptera</i>							+	+
未定种 1 <i>Triplophysa</i> sp.1			+					
未定种 2 <i>Triplophysa</i> sp.2				+				

+, 捕获到; -, 有记录但没有捕获到。YH1, 黄河兰州至贵德段 Lanzhou-Guide section of Yellow River; YH2, 黄河贵德以上段 Upper reaches of Yellow River from Guide; SY, 石羊河 Shiyang River; HH, 黑河 Heihe River; SL, 疏勒河 Shule River。

• 研究报告 •

基于红外相机技术对四川卧龙国家级自然保护区雪豹(*Panthera uncia*)的研究

唐卓^{1,2} 杨建² 刘雪华^{1*} 王鹏彦² 李周园¹¹ (清华大学环境学院, 北京 100084)² (卧龙国家级自然保护区管理局, 四川汶川 623006)

摘要: 2013年11月至2016年3月, 在四川卧龙国家级自然保护区内布设20台Ltl-6210MC红外相机, 对雪豹(*Panthera uncia*)及其同域野生动物进行研究。相机工作日7,056个, 拍摄记录约12万条。雪豹的有效探测43次, 相对多度指数为6.09。28个月中红外相机持续记录到雪豹, 并且记录中还有幼雪豹, 说明卧龙国家级自然保护区雪豹的生存状况较好。数据分析表明, 雪豹年活动高峰是1月, 日活动高峰为18:00–20:00, 日活动节律存在季节差异。关于环境因子, 雪豹偏好生境为高山流石滩, 尤其常见于高山流石滩的山脊, 其活动最适宜的参考温度范围为–10℃到–3℃。此外, 本文提出了月相活动强度指数, 用于评价夜间不同光照强度下野生动物的活动情况。结果显示, 雪豹夜行能力较强, 月相对其夜间活动有显著影响($P < 0.01$)。本研究为进一步开展雪豹及其同域野生动物的保护和研究提供了第一手资料, 对全面了解雪豹的生态习性及其栖息地评价有参考意义。

关键词: 雪豹; 红外相机; 卧龙国家级自然保护区; 活动规律; 生境选择; 月相

Research on snow leopards (*Panthera uncia*) using camera-trapping in Wolong National Nature Reserve, China

Zhuo Tang^{1,2}, Jian Yang², Xuehua Liu^{1*}, Pengyan Wang², Zhouyuan Li¹¹ School of Environment, Tsinghua University, Beijing 100084² Administration Bureau of Wolong National Nature Reserve, Wenchuan, Sichuan 623006

Abstract: Between November 2013 and March 2016, twenty Ltl-6210MC infrared-triggered camera-traps were installed in Wolong National Nature Reserve, Sichuan, China, to monitor snow leopards (*Panthera uncia*) and other wildlife. A total of 7,056 camera-days of data were collected, including approximately 120,000 photos and video clips. The effective number of snow leopard samples collected by the infrared cameras was 43, and the calculated relative abundance index (RAI) for this species was 6.09. During the 28 months of continuous data collection using infrared cameras, records of snow leopards, including leopard cubs, demonstrated that Wolong National Nature Reserve is a relatively hospitable environment for this species. The analytical results indicate that the annual activity peaked in January, and the daily activity peaked between the hours of 18:00–20:00, and daily activity patterns showed seasonal variations. When considering environmental factors, the preferred habitat is the alpine scree where snow leopards appeared most in the ridge areas and the range of preferred reference temperatures for snow leopard activity was found between –10℃ and –3℃. In addition, the lunar-phase relative abundance index was originally created to assess the appearance of wildlife under different night lightness levels. It was found that the snow leopard is fairly active at night, and the lunar-phase has a significant impact on its level of nocturnal activity ($P < 0.01$). We provided primary sources for further protection and research of snow leopards and the other wildlife. This study could be utilized to comprehensively learn the ecological characteristics and assess snow leopard habitat.

收稿日期: 2016-11-03; 接受日期: 2016-12-14

基金项目: 香港特别行政区支持四川灾后重建川港卧龙自然保护区持续合作计划资助项目

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: xuehua-hjx@tsinghua.edu.cn

Key words: snow leopard; infrared camera; Wolong National Nature Reserve; activity pattern; habitat selection; lunar-phase

雪豹(*Panthera uncia*)属于猫科豹亚科豹属,是山地生物多样性的旗舰物种。雪豹主要生活在12或13个境内有高山或高原的国家和地区,如中国、阿富汗、不丹、印度、俄罗斯等。全球雪豹的活动区域为124万–240万km²,其中60万–120万km²在中国;野外种群数量4,500–7,350只,中国有2,500–3,500只(马鸣等, 2013)。此前已有不少关于雪豹的研究积累,主要涉及雪豹的饲养与繁殖(廖炎发等, 1986)、分类地位(于宁等, 1996)、生境选择(Jackson, 1996)、地理分布(Hunter & Jackson, 1997)、形态学(McCarthy & Chapron, 2003)、食性(刘楚光等, 2003)、数量和密度(Jackson et al, 2006)、和主要猎物之间的关系(Namgail, 2007)、与人的冲突及保护对策(Xu et al, 2008)、遗传多样性(周芸芸等, 2014)、生存现状(Alexander, 2015)、行为学^①等,研究区域集中于尼泊尔、蒙古、巴基斯坦、印度以及中国新疆、青海、西藏等地。有关四川的雪豹研究很少,仅彭基泰(2009)采用痕迹调查、访问调查和贸易统计等方法研究了甘孜地区的雪豹资源并估算了雪豹的数量。

红外相机技术在野生动物领域中广泛应用于物种监测(刘芳等, 2012; Liu et al, 2013; 陈声文等, 2016)、活动节律研究(武鹏峰等, 2012; 贾晓东等, 2014; 李峰和蒋志刚, 2014; 张晋东等, 2015)、数量估计(Li et al, 2014; 李治霖等, 2014; 宋大昭等, 2014)、行为研究(薛亚东等, 2014b; 王长平等, 2015)、道路影响评价(李佳等, 2015)等。一些科研人员还深入探讨了红外相机技术在我国野生动物保护与研究中的应用和前景、问题与限制以及监测规范等(李晟等, 2014; 肖治术等, 2014; 张履冰等, 2014)。2009年,卧龙国家级自然保护区管理局和北京大学以及山水自然保护中心合作,首次运用红外相机证实了雪豹在卧龙自然保护区的存在(Li et al, 2010),但是没有进行更深入的研究。本文运用红外相机技术研究了卧龙自然保护区雪豹的活动规律,拟为进一步开展雪豹及其同域野生动物以及高山生态系统的保护和研究提供基础数据。

1 研究区域与方法

1.1 研究区域

卧龙国家级自然保护区位于四川省阿坝藏族羌族自治州汶川县,距离四川省省会成都市约120 km,处于四川盆地向青藏高原的过渡地带,地理坐标为102°52'–103°24' E、30°45'–31°25' N。该保护区建于1963年,总面积2,000 km²,东部木江坪海拔高度1,150 m,西北部四姑娘山海拔高度6,250 m,相对高差达5,100 m。卧龙自然保护区主要河流有皮条河、正河、西河和中河,河流两侧发育有各级支流,形成树枝状水系(周世强等, 2016)。该保护区主要保护对象为大熊猫(*Ailuropoda melanoleuca*)、川金丝猴(*Rhinopithecus roxellana*)、四川羚牛(*Budorcas tibetanus*)、珙桐(*Davidia involucrata*)、水青树(*Tetracentron sinense*)等珍稀濒危动植物以及高山生态系统。

卧龙自然保护区具有典型的亚热带、温带、寒温带、寒带、高寒带、极高寒冰雪带等不同的气候垂直带谱(陈利顶等, 1999),植被类型主要有常绿阔叶林、常绿落叶阔叶混交林、落叶阔叶林、温性针叶林、温性针阔混交林、寒温性针叶林、高山灌丛、高山草甸和高山流石滩稀疏植被等(黄金燕等, 2007)。该保护区年平均气温9.8℃,月平均气温最低–1.7℃(1月),最高17℃(7月),年平均日照时数926.7 h,年均降水量1,800 mm,年均蒸发量873.9 mm,相对湿度80%以上。

1.2 红外相机数据获取

2013年11月至2016年3月,我们在卧龙自然保护区内的银厂沟热水、梯子沟木香坡和魏家沟毛狗洞(以下简称为银厂沟、梯子沟和魏家沟)的雪豹栖息地安装了20台Ltl-6210MC红外相机。相机布设在雪豹的痕迹点、山脊、兽径等地,和地面的高度40–50 cm,距离预计拍摄位置3–5 m,未使用引诱剂(附录1)。相机位点海拔高度3,536–4,481 m,生境类型包括高山灌草丛、高山草甸和高山流石滩,部分位点设2台相机以获取雪豹的不同侧面进行个体识别。根据坡位、生境类型等情况的不同,相邻相机位点的直线距离在100–500 m。相机全天工作,拍

① 潘国梁 (2016) 低海拔笼养雪豹行为特征探究. 硕士学位论文, 北京林业大学, 北京.

3张照片后摄制10–20 s的视频, 拍摄周期时间间隔20 s, 灵敏度中档。研究过程中相机丢失4台, 损坏3台, 进行了补安装。相机位点一共是27个, 包括梯子沟13个、银厂沟9个和魏家沟5个(图1)。

1.3 红外相机数据处理

红外相机数据包括照片和视频。本文对照片进行了分析, 视频用于协助物种鉴定等。

1.3.1 独立有效照片的提取

为了降低同一种动物红外相机照片的相关性, 参考Yasuda (2004)和薛亚东等(2014a)的方法, 按以下步骤提取出独立有效照片: 每1台相机能够准确鉴定动物物种的照片中, 与上一张照片动物物种相同且时间间隔 ≥ 30 min或动物物种不同的照片记为有效照片; 比对可能重复的有效照片, 删除动物物种相同且时间间隔 < 30 min的照片。

1.3.2 有效探测的信息录入

每张独立有效照片中的每种动物视为1次有效探测, 用红外相机数据管理系统录入动物物种、数量、时间、月相、温度等信息。

1.4 红外相机数据分析

1.4.1 雪豹相对多度指数

相对多度指数(relative abundance index, *RAI*)以红外相机调查中的拍摄率为基础, 数值的高低与动物种群数量之间存在正相关的函数关系(李晟等, 2016), 公式如下:

$$RAI = (A/N) \times 1000 \quad (1)$$

式中, *RAI*代表雪豹的相对种群数量; *A*代表雪豹的有效探测次数; *N*代表相机工作日天数。1台红外相机持续正常工作24 h记为1个相机工作日。

1.4.2 雪豹年活动节律和季节活动节律

特定时间段内动物被红外相机记录到的概率与其本身活动强度成正相关(李明富等, 2011), 因此相对多度指数的大小可以反映雪豹的活动强度。分别比较雪豹在各个月份和季节的相对多度指数大小, 分析其年和季节活动节律。根据卧龙自然保护区的物候特征, 定义3–5月为春季, 6–8月为夏季, 9–11月为秋季, 12月至翌年2月为冬季。

1.4.3 雪豹日活动节律及其季节差异

通过时间段活动强度指数(time-period activity intensity index, *TAII*)分析雪豹的日活动节律及其季节差异, 公式如下:

$$TAII = (A_i/A) \times 100 \quad (2)$$

式中, *TAII*代表雪豹在第*i*个时间段($i = 1, \dots, 12$, 以每2个小时为1个时间段)的活动强度; *A_i*代表雪豹在第*i*个时间段的有效探测次数。

1.4.4 雪豹夜间活动强度和月相活动强度

通过夜间活动强度指数(night-time activity intensity index, *NAII*)分析雪豹的夜间活动能力, 公式如下:

$$NAII = (D/A) \times 100 \quad (3)$$

式中, *NAII*代表雪豹在夜间时段(20:00–06:00)的活动强度; *D*代表雪豹在夜间时段的有效探测次数。

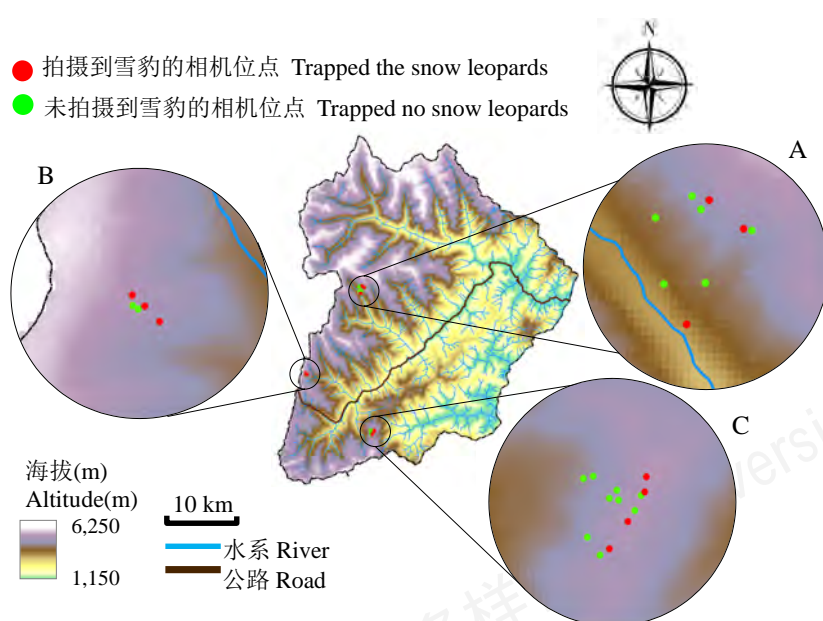


图1 四川卧龙国家级自然保护区雪豹研究的红外相机位点及其海拔高度信息。A: 银厂沟(3,536–4,214 m); B: 魏家沟(4,221–4,418 m); C: 梯子沟(3,985–4,481 m)。

Fig. 1 Map of infrared cameras installation sites for studying snow leopards with altitude information in the Wolong National Nature Reserve, Sichuan Province. A, Yinchang Valley (3,536–4,214 m); B, Weijia Valley (4,221–4,418 m); C, Tizi Valley (3,985–4,481 m).

通过月相活动强度指数(lunar-phase activity intensity index, *LAI*)探讨月相对雪豹夜间活动的影响, 公式如下:

$$LAI = (D_i/D) \times 100 \quad (4)$$

式中, *LAI*代表雪豹在夜间时段中第*i*种月相(*i* = 1, ..., 6, *Lti*-6210MC相机包括娥眉月、盈凸月、满月、亏凸月、残月和新月共6种月相)的活动强度; *D_i*代表雪豹在夜间时段中第*i*种月相的有效探测次数。针对结果, 我们利用Excel数据分析工具计算不同月相下*D_i*之间的统计指标, 进行单因素方差分析(ANOVA), 判断月相对雪豹夜间活动影响的显著性。

1.4.5 雪豹的生境和坡位选择

比较雪豹在高山灌草丛、高山草甸和高山流石滩相对多度指数的大小, 分析雪豹的生境选择。梯子沟的部分相机安装在山脊, 生境类型是高山流石滩。通过雪豹在高山流石滩的山脊和非山脊相对多度指数的大小探讨雪豹对高山流石滩的坡位选择。

1.4.6 雪豹活动对环境温度的选择

通过温度活动强度指数(temperature activity intensity index, *TEAI*)分析雪豹活动对环境温度的选择, 公式如下:

$$TEAI = (T_i/A) \times 100 \quad (5)$$

式中, *TEAI*代表雪豹在温度为*i*°C(*i* = -15, -14, -13, ..., 13, 14, 15)的活动强度; *T_i*代表雪豹在温度为*i*°C的有效探测次数。其中, 环境温度数据读取自红外相机照片上显示的温度值, 该值为照片拍摄时刻周边环境的参考温度。

2 研究结果

2.1 红外相机工作状况及雪豹拍摄概况

经统计, 相机工作日7,056个; 在月份上, 4月(449个)最少, 7月(717个)最多; 在季节上, 春季(1,457个)最少, 夏季(1,988个)最多。红外相机的照片和视频文件约12万个, 从中得到野生动物有效探测2,251次。雪豹的有效探测43次, 占野生动物有效探测次数的1.91%, 相对多度指数是6.09。10个相机位点拍摄到雪豹, 银厂沟和魏家沟各有3个, 梯子沟有4个, 海拔高度区间是3,536–4,481 m (图1)。

拍摄到雪豹最早和最晚的时间分别是2014年1月和2016年3月, 基本贯穿了整个研究期间。2015

年1月、5月和10月, 红外相机分别在银厂沟3个不同的位点记录到2只或3只雪豹同时活动的情形, 其中1月和5月是雌性雪豹带着幼雪豹。从雪豹的生物学特性和幼雪豹个体大小判断, 2只幼雪豹是2014年6月左右出生。图2是本研究中红外相机拍摄的4张有代表性的雪豹照片。

2.2 雪豹年活动节律和季节活动节律

雪豹的年活动高峰是1月。从3月开始雪豹的活动逐渐减少, 最少的是6、7月。8月雪豹活动也比较频繁, 是全年的次高峰。从季节上看, 雪豹在冬季最活跃, 春季次之, 秋季第三, 夏季活动最少(图3)。

2.3 雪豹日活动节律及其季节差异

雪豹的日活动强度在16:00–18:00迅速上升, 18:00–20:00达到高峰之后急剧下降(图4)。20:00至次日08:00雪豹比较活跃, 8:00–16:00很少活动。雪豹在夏秋季节比冬春季节更集中在夜间活动。春季雪豹在10:00–14:00也比较活跃, 黄昏的活动高峰有所提前。

2.4 雪豹夜间活动强度和月相活动强度

雪豹的43次有效探测中, 夜间时段的有效探测是19次, 夜间活动强度指数为44.19, 说明雪豹具有较强的夜行能力。19次有效探测中, 亏凸月、盈凸月、残月各5次, 满月和新月各2次, 娥眉月0次。雪豹在盈凸月、满月、亏凸月和残月这4种比较明亮月相的月相活动强度指数之和占有所有月相的月相活动强度指数之和的89.47% (图5)。ANOVA分析结果显示, 不同月相下*D_i*值之间存在极显著差异($P < 0.01$), 可见月相对雪豹夜间活动有显著影响。

2.5 雪豹的生境和坡位选择

雪豹在高山灌草丛、高山草甸和高山流石滩的相对多度指数分别是1.10、0和7.64, 在高山流石滩的山脊和非山脊的相对多度指数分别是24.20和3.81。以上数据说明雪豹更偏好高山流石滩尤其是高山流石滩的山脊。

2.6 雪豹活动对环境温度的选择

拍摄到雪豹的最低环境温度是-13°C, 最高环境温度是14°C, 平均环境温度是-2.44°C。统计发现雪豹的温度活动强度指数呈偏峰分布, 较高的温度活动强度指数集中在-10°C到-3°C, 可以认为这是雪豹活动最适宜的参考环境温度范围(图6)。

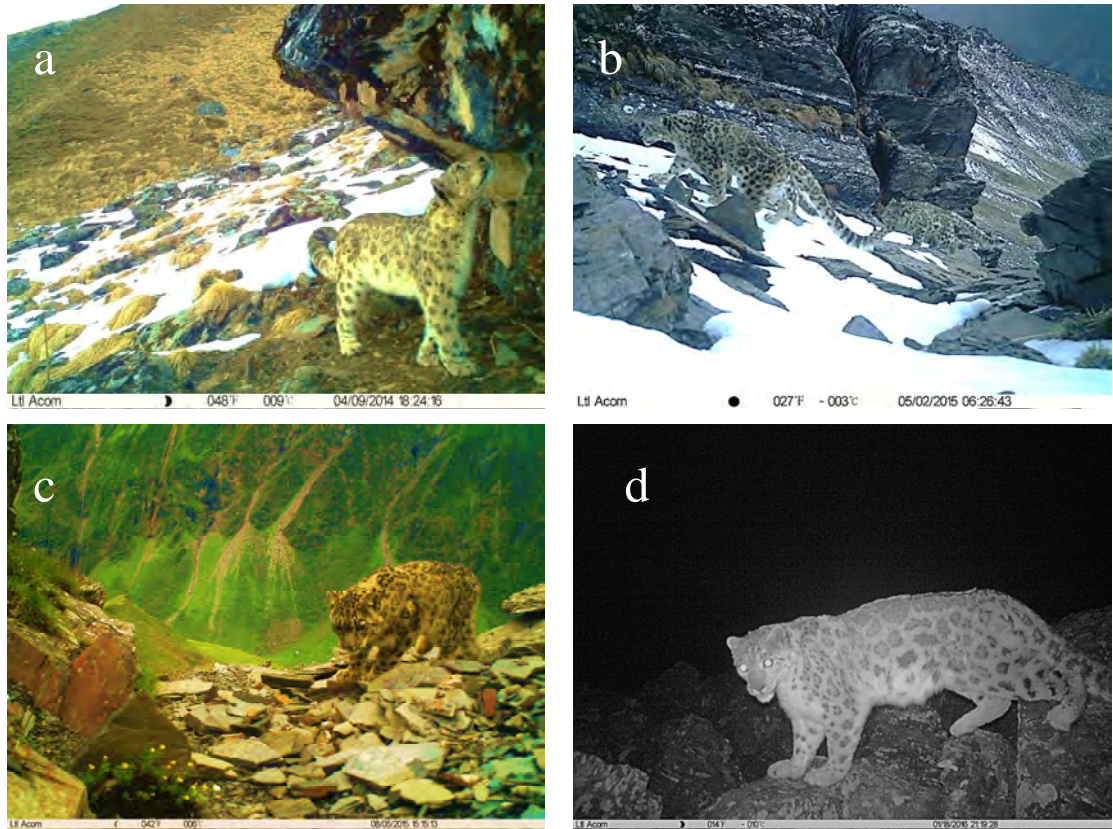


图2 卧龙国家级自然保护区红外相机拍摄的雪豹照片。a, b, c: 白天活动的雪豹; d: 夜间活动的雪豹。
Fig. 2 The photos of the snow leopards trapped by the infrared cameras in Wolong National Nature Reserve. Snow leopards taken during the days in picture a, b, c; snow leopard taken in the night in picture d.

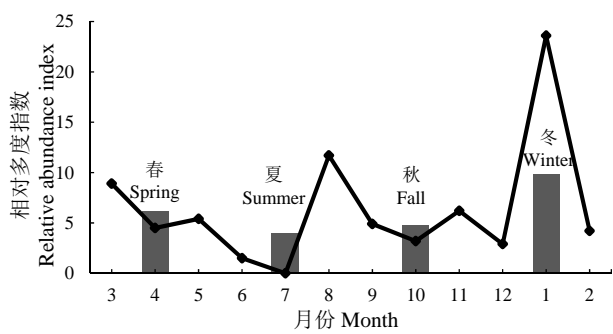


图3 卧龙国家级自然保护区雪豹年和季节活动节律
Fig. 3 Annual and seasonal activity rhythm of the snow leopards in Wolong National Nature Reserve

3 讨论

3.1 红外相机技术在卧龙自然保护区雪豹研究中的应用

卧龙自然保护区雪豹栖息地海拔高, 地形复杂, 气候多变, 传统的研究方法如样线法实施难度大, 并且不易估计其准确性。本研究表明, 红外相

机技术在雪豹研究中具有较强的适用性。王亮等(2014)在甘肃安西极旱荒漠自然保护区检验并分析了红外相机技术在山区动物种类调查中的优缺点, 认为其在大型兽类、猫科动物及夜行性动物调查中具有明显优势, 可以弥补样线法的不足。本文在约28个月的监测期间, 银厂沟、魏家沟和梯子沟的红外相机分别持续记录到雪豹, 在银厂沟还拍摄到母子雪豹(图2b)。由此可见, 雪豹在卧龙自然保护区的生存状况较好。

在计算方法上, 本研究采用了有效探测次数而不是独立有效照片数量进行计算, 结果更加准确。本文中雪豹的有效探测次数较小, 一方面是由于雪豹作为一种大型猫科动物, 种群密度极低。Alexander等(2016)使用红外相机技术在甘肃祁连山国家级自然保护区识别出17–19只雪豹, 种群密度是1.46–3.29只/100 km²。另一方面, 为了保证红外相机照片的独立性, 本文的照片处理方法考虑了同一台红外相机照片的自相关性和邻近红外相机照片

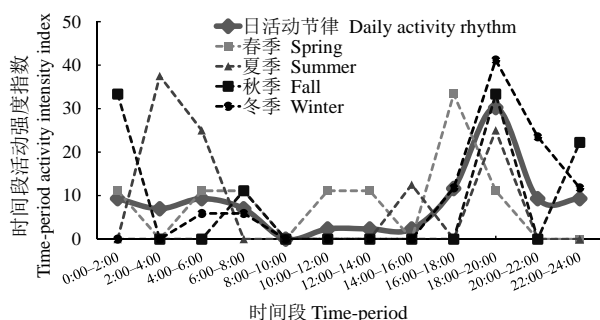


图4 卧龙国家级自然保护区雪豹日活动节律及其季节差异
Fig. 4 Daily activity rhythm of the snow leopards and its seasonal differences in Wolong National Nature Reserve

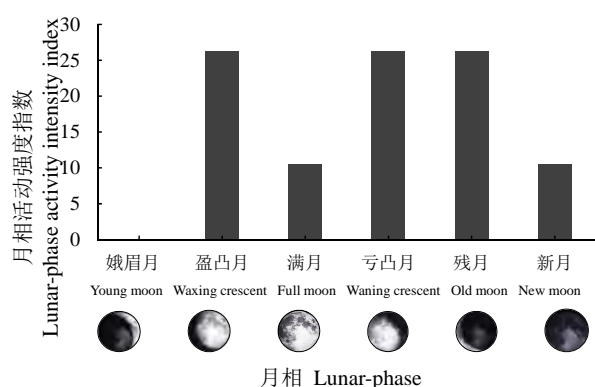


图5 月相对卧龙国家级自然保护区雪豹夜间活动的影响
Fig. 5 Impacts of lunar-phase on the night activity of the snow leopards in Wolong National Nature Reserve

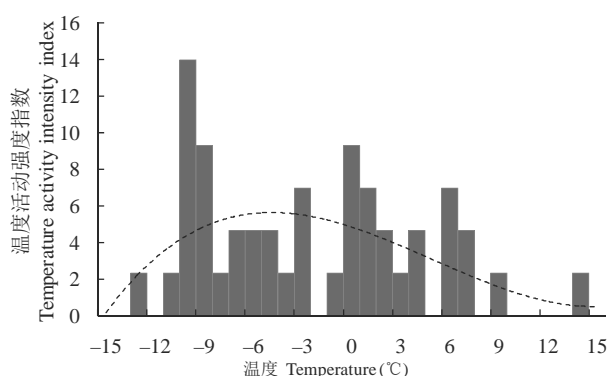


图6 卧龙国家级自然保护区雪豹活动对环境温度的选择
Fig. 6 Preference for ambient temperature by the snow leopards in Wolong National Nature Reserve

的互相关性。另外, 本研究中雪豹的有效探测次数还不足以确定卧龙自然保护区雪豹的种群数量。

因为红外相机丢失、损坏等原因, 各个月份的相机工作日数量不同。本研究中相对多度指数的计

算用到相机工作日数量, 而相机工作日数量和有效探测次数正相关, 并且本文中相机工作日数量较大, 因此各个月份的相机工作日数量不同不会明显影响计算结果。

红外相机在拍摄照片的同时也记录了环境温度、月相等信息。结合最新相关研究可知, 红外相机的工作原理是被拍摄对象所散发的热辐射与周围环境的热量差异触发相机拍摄, 其温度传感装置比较灵敏, 所记录的环境温度信息有一定参考意义 (Welbourne et al, 2016)。同一环境下, 红外相机所测量的温度与温湿仪等专业仪器所测量的温度可能存在一定差异, 因此本文中雪豹活动最适宜的环境温度范围仅供参考。如需获得更准确的环境温度信息, 可以通过校正等方式实现。

3.2 卧龙自然保护区雪豹的活动规律

本研究的结果反映出温度、生境、光照是雪豹活动的重要环境影响因子。McCarthy等(2005)运用无线电和卫星项圈研究了蒙古阿尔泰山低密度猎物区的4只成年雪豹, 发现它们在夜间更加活跃, 喜欢有蹄类猎物丰富的地区, 偏好陡峭、崎岖的地形和栖息地的边缘。徐峰等(2006)对新疆雪豹的活动痕迹进行调查后指出雪豹喜欢较崎岖的区域。李娟(2012)的研究表明, 雪豹主要生活在岩羊 (*Pseudois nayaur*) 密度高、年均温较低和崎岖度较大的地方, 喜欢山脊、峡谷和破碎的悬崖。这些研究结果可以和本文的结果互相印证。

关于本文首次提出的月相活动强度指数, 尽管雪豹在夜间时段的有效探测次数有限, 但其反映的雪豹夜间活动规律值得深入探究。月相盈亏, 周而复始、渐变对称。从本研究所使用的Ltl-6210MC红外相机的月相设置上看, 满月和亏凸月是农历中旬, 是夜间光照强度最高的两种月相; 盈凸月和残月夜间光照强度中等; 夜间光照强度最低的是娥眉月和新月。研究结果显示雪豹在盈凸月和残月的月相活动强度指数之和最高, 在娥眉月和新的月相活动强度指数之和最低, 我们认为这是由于雪豹夜间捕食等活动需要一定的光照强度。但是雪豹在满月和亏凸月的月相活动强度指数之和反而低于盈凸月和残月的月相活动强度指数之和, 推测此时雪豹的猎物岩羊等动物因为夜视能力增强而更难捕获, 导致雪豹活动也相应减少。这一推测尚有待进一步检验和论证。

3.3 卧龙自然保护区雪豹的研究方向

关于卧龙自然保护区的雪豹还有很多问题亟待深入研究,比如种群数量和密度、遗传多样性、食性、人为干扰对其影响等。科研人员已在其他区域进行了探索。Mishra等(2003)评估了在印度和蒙古实施的雪豹保护激励项目的成效,并提出扩大该项目的实施范围。马鸣等(2006)在新疆天山托木尔峰自然保护区运用红外相机技术计算雪豹拍摄率,并结合雪后痕迹调查法估计雪豹的数量和密度。张于光等(2008)在青藏高原和蒙古南部3个独立的雪豹分布区采集粪便样品,运用mtDNA进行基因分型,分别鉴定出4只、1只和5只雪豹。Lovari等(2009)在尼泊尔索鲁坤布区萨加玛塔国家公园通过雪豹粪便分析雪豹的食性、性别和种群数量,发现当地有2雄2雌共4只雪豹,它们的主要猎物是塔尔羊(*Hemitragus jemlahicus*)。这些探索可以为研究卧龙国家级自然保护区的雪豹提供很好的参考。

致谢: 野外工作期间得到卧龙国家级自然保护区管理局邓生保护站全体职工以及卧龙特别行政区卧龙镇杨春贵、杨攀峰、万宝红等人的帮助;香港海洋公园保育基金赞助本文作者唐卓在清华大学攻读硕士研究生的学费。在此一并表示衷心的感谢!

参考文献

- Alexander JS (2015) Advancing Research and Conservation of Snow Leopards in the Qilianshan Mountains of China: Management and Methodological Implications. PhD dissertation, Beijing Forestry University, Beijing.
- Alexander JS, Zhang CC, Shi K, Riordan P (2016) A granular view of a snow leopard population using camera traps in Central China. *Biological Conservation*, 197, 27–31.
- Chen LD, Liu XH, Fu BJ (1999) Evaluation on giant panda habitat fragmentation in Wolong Nature Reserve. *Acta Ecologica Sinica*, 19, 291–297. (in Chinese with English abstract) [陈利顶, 刘雪华, 傅伯杰 (1999) 卧龙自然保护区大熊猫生境破碎化研究. *生态学报*, 19, 291–297.]
- Chen SW, Yu JP, Chen XN, Shen XL, Li S, Ma KP (2016) Camera-trapping survey on the diversity of mammal and pheasant species in Gutianshan National Nature Reserve, Zhejiang Province. *Acta Theriologica Sinica*, 36, 292–301. (in Chinese with English abstract) [陈声文, 余建平, 陈小南, 申小莉, 李晟, 马克平 (2016) 利用红外相机网络调查古田山自然保护区的兽类及雉类多样性. *兽类学报*, 36, 292–301.]
- Huang JY, Zhou SQ, Tan YC, Zhou XP, Wang PY, Zhang HM (2007) Study on the species diversity of plant community in the giant panda habitat of Wolong Natural Reserve: species richness, species diversity and evenness. *Scientia Silvae Sinicae*, 43(3), 73–78. (in Chinese with English abstract) [黄金燕, 周世强, 谭迎春, 周小平, 王鹏彦, 张和民 (2007) 卧龙自然保护区大熊猫栖息地植物群落多样性研究: 丰富度、物种多样性指数和均匀度. *林业科学*, 43(3), 73–78.]
- Hunter DO, Jackson RM (1997) A range wide model of potential snow leopard habitat. In: *Proceedings of the Eighth International Snow Leopard Symposium* (eds Jackson RM, Ahmad A), pp. 51–56. International Snow Leopard Trust, Seattle and WWF Pakistan, Lahore, Islamabad.
- Jackson RM (1996) Home Range, Movements and Habitat Use of Snow Leopard (*Uncia uncia*) in Nepal. PhD dissertation, University of London, London.
- Jackson RM, Roe JD, Wangchuk R, Hunter DO (2006) Estimating snow leopard abundance using photography and capture-recapture techniques. *Wildlife Society Bulletin*, 34, 772–781.
- Jia XD, Liu XH, Yang XZ, Wu PF, Songer M, Cai Q, He XB, Zhu Y (2014) Seasonal activity patterns of ungulates in Qinling Mountains based on camera-trap data. *Biodiversity Science*, 22, 737–745. (in Chinese with English abstract) [贾晓东, 刘雪华, 杨兴中, 武鹏峰, Songer M, 蔡琼, 何祥博, 朱云 (2014) 利用红外相机技术分析秦岭有蹄类动物活动节律的季节性差异. *生物多样性*, 22, 737–745.]
- 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 J (2012) Ecology and Conservation Strategy of Snow Leopard (*Panthera uncia*) in Sanjiangyuan Area on the Tibetan Plateau. PhD dissertation, College of Life Sciences, Peking University, Beijing. (in Chinese with English abstract) [李娟 (2012) 青藏高原三江源地区雪豹 (*Panthera uncia*) 的生态学研究及保护. 博士学位论文, 北京大学生命科学院, 北京.]
- Li J, Cong J, Liu X, Zhou YY, Wang XL, Li GL, Li DQ (2015) Effect of tourist roads on mammal activity in Shennongjia National Nature Reserve based on the trap technique of infrared cameras. *Chinese Journal of Ecology*, 34, 2195–2200. (in Chinese with English abstract) [李佳, 丛静, 刘晓, 周芸芸, 王秀磊, 李广良, 李迪强 (2015) 基于红外相机技术调查神农架旅游公路对兽类活动的影响. *生态学杂志*, 34, 2195–2200.]
- Li MF, Li S, Wang DJ, McShea WJ, Guan TP, Chen LM (2011) The daily activity patterns of takin *Budorcas taxicolor* in winter and spring at Tangjiahe Nature Reserve, Sichuan Province. *Sichuan Journal of Zoology*, 30, 850–855. (in Chinese with English abstract) [李明富, 李晟, 王大军,

- McShea WJ, 官天培, 谌利民 (2011) 四川唐家河自然保护区扭角羚冬春季日活动模式研究. 四川动物, 30, 850–855.]
- Li S, Wang DJ, Bu HL, Liu XG, Jin T (2016) Camera-trapping survey on the mammal diversity in the Laohegou Nature Reserve, Sichuan Province. Acta Theriologica Sinica, 36, 282–291. (in Chinese with English abstract) [李晟, 王大军, 卜红亮, 刘小庚, 靳彤 (2016) 四川省老河沟自然保护区兽类多样性红外相机调查. 兽类学报, 36, 282–291.]
- Li S, Wang DJ, Xiao ZS, Li XH, Wang TM, Feng LM, Wang Y (2014) Camera-trapping in wildlife research and conservation in China: review and outlook. Biodiversity Science, 22, 685–695. (in Chinese with English abstract) [李晟, 王大军, 肖治术, 李欣海, 王天明, 冯利民, 王云 (2014) 红外相机技术在我国野生动物研究与保护中的应用与前景. 生物多样性, 22, 685–695.]
- Li S, Wang DJ, Lü Z, McShea WJ (2010) Cats living with pandas: the status of wild felids within giant panda range, China. Cat News, 52, 20–23.
- Li XY, Buzzard P, Jiang XL (2014) Validity of the camera trapping method for abundance estimate and its application to a habitat association analysis for four ungulate species in mountain forests. Population Ecology, 56, 251–256.
- Li ZL, Kang AL, Lang JM, Xue YG, Ren Y, Zhu ZW, Ma JZ, Liu PQ, Jiang GS (2014) On the assessment of big cats and their prey populations based on camera trap data. Biodiversity Science, 22, 725–732. (in Chinese with English abstract) [李治霖, 康磊黎, 郎建民, 薛延刚, 任毅, 朱治文, 马建章, 刘培琦, 姜广顺 (2014) 探讨基于红外相机技术对大型猫科动物及其猎物的种群评估方法. 生物多样性, 22, 725–732.]
- Liao YF, Luo HW, Liu DN, Xu SR, Yuan BK (1986) A preliminary study on the rearing and breeding of ounce, *Panthera uncia*. Acta Theriologica Sinica, 6, 93–100. (in Chinese with English abstract) [廖炎发, 罗焕文, 刘德宁, 许树仁, 袁秉奎 (1986) 雪豹饲养与繁殖的初步研究. 兽类学报, 6, 93–100.]
- Liu CG, Zheng SW, Ren JR (2003) Research foods and foods source about snow leopard (*Panthera uncia*). Journal of Shaanxi Normal University (Natural Science Edition), 31, 154–159. (in Chinese with English abstract) [刘楚光, 郑生武, 任军让 (2003) 雪豹的食性与食源调查研究. 陕西师范大学学报(自然科学版), 31, 154–159.]
- Liu F, Li DQ, Wu JG (2012) Using infrared 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.]
- Liu XH, Wu PF, Cai Q, He XB, Songer M, Zhu Y, Shao XM (2013) Monitoring wildlife abundance and diversity with infrared camera traps in Guanyinshan Nature Reserve of Shaanxi Province, China. Ecological Indicators, 33(10), 121–128.
- Lovari S, Boesi R, Minder I, Mucci N, Randi E, Dematteis A, Ale SB (2009) Restoring a keystone predator may endanger a prey species in a human-altered ecosystem: the return of the snow leopard to Sagarmatha National Park. Animal Conservation, 12, 559–570.
- Ma M, Xu F, Cheng Y (2013) Snow Leopards in Xinjiang. Science Press, Beijing. (in Chinese) [马鸣, 徐峰, 程芸 (2013) 新疆雪豹. 科学出版社, 北京.]
- Ma M, Xu F, Chundawat RS, Jumabay K, Wu YQ, Ai ZZ, 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.]
- McCarthy T, Chapron G (2003) Snow Leopard Survival Strategy. International Snow Leopard Trust and Snow Leopard Network, Seattle.
- McCarthy T, Fuller T, Munkhtsog B (2005) Movements and activities of snow leopards in Southwestern Mongolia. Biological Conservation, 124, 527–537.
- Mishra C, Allen P, McCarthy T, Madhusudan M, Bayarjargal A, Prins H (2003) The role of incentive programs in conserving the snow leopard. Conservation Biology, 17, 1512–1520.
- Namgail T (2007) Vigilance behavior of the Tibetan argali *Ovis ammon hodgsoni* in the Indian Trans-Himalaya. Acta Zoologica Sinica, 53, 195–200.
- Peng JT (2009) An investigation on snow leopard resources in Ganzi prefecture in the Hengduan Mountains on the southeast of the Qinghai-Tibet Plateau. Journal of Sichuan Forestry Science and Technology, 30, 57–59. (in Chinese with English abstract) [彭基泰 (2009) 青藏高原东南横断山脉甘孜地区雪豹资源调查研究. 四川林业科技, 30, 57–59.]
- 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.]
- Wang CP, Liu XH, Wu PF, Cai Q, Shao XM, Zhu Y, Songer M (2015) Research on behavior and abundance of wild boar (*Sus scrofa*) via infrared camera in Guanyinshan Nature Reserve in Qinling Mountains, China. Acta Theriologica Sinica, 35, 147–156. (in Chinese with English abstract) [王长平, 刘雪华, 武鹏峰, 蔡琼, 邵小明, 朱云, Songer M (2015) 应用红外相机技术研究秦岭观音山自然保护区内野猪的行为和丰富度. 兽类学报, 35, 147–156.]
- Wang L, Zhao W, Yang ZW, Tao JD, Bao XK (2014) The application of infrared camera-trapping in wildlife survey in

- mountainous regions. Chinese Journal of Wildlife, 35, 381–387. (in Chinese with English abstract) [王亮, 赵伟, 杨增武, 陶金鼎, 包新康 (2014) 红外触发相机技术在山区动物调查中的应用. 野生动物学报, 35, 381–387.]
- Welbourne DJ, Claridge AW, Paull DJ, Lambert A (2016) How do passive infrared triggered camera traps operate and why does it matter? Breaking down common misconceptions. Remote Sensing in Ecology and Conservation, 2, 77–83.
- Wu PF, Liu XH, Cai Q, He XB, Songer M, Zhu Y, Shao XM (2012) The application of infrared camera in mammal research in Guanyinshan Nature Reserve, Shaanxi. Acta Theriologica Sinica, 32, 67–71. (in Chinese with English abstract) [武鹏峰, 刘雪华, 蔡琼, 何祥博, Songer M, 朱云, 邵小明 (2012) 红外相机技术在陕西观音山自然保护区兽类监测研究中的应用. 兽类学报, 32, 67–71.]
- Xiao ZS, Li XH, Wang XZ, Zhou QH, Quan RC, Shen XL, Li S (2014) Developing camera-trapping protocols for wildlife monitoring in Chinese forests. Biodiversity Science, 22, 704–711. (in Chinese with English abstract) [肖治术, 李欣海, 王学志, 周岐海, 权锐昌, 申小莉, 李晟 (2014) 探讨我国森林野生动物红外相机监测规范. 生物多样性, 22, 704–711.]
- Xu AC, Jiang ZG, Li CW, Guo JX, Da SL, Cui QH, Yu SY, Wu GS (2008) Status and conservation of the snow leopard *Panthera uncia* in the Gouli Region, Kunlun Mountains, China. Oryx, 42, 460–463.
- Xu F, Ma M, Yin SJ, Chundawat RS, Mardan, Niu YL (2006) Preliminary study on the habitat selection of *Uncia uncia*. Arid Zone Research, 23, 471–474. (in Chinese with English abstract) [徐峰, 马鸣, 殷守敬, Chundawat RS, 买尔旦, 牛亚林 (2006) 雪豹栖息地选择研究初报. 干旱区研究, 23, 471–474.]
- Xue YD, Liu F, Guo TZ, Yuan L, Li DQ (2014a) Using camera traps to survey wildlife at water sources on the northern slope of the Altun Mountains, China. Acta Theriologica Sinica, 34, 164–171. (in Chinese with English abstract) [薛亚东, 刘芳, 郭铁征, 袁磊, 李迪强 (2014a) 基于相机陷阱技术的阿尔金山北坡水源地鸟兽物种监测. 兽类学报, 34, 164–171.]
- Xue YD, Liu F, Zhang YG, Li DQ (2014b) Grouping behavior of wild camel (*Camelus ferus*) referred from video data of camera trap in Kumtag Desert. Biodiversity Science, 22, 746–751. (in Chinese with English abstract) [薛亚东, 刘芳, 张于光, 李迪强 (2014b) 利用红外相机视频数据进行库姆塔格沙漠地区野骆驼集群行为研究的可行性. 生物多样性, 22, 746–751.]
- Yasuda M (2004) Monitoring diversity and abundance of mammals with camera traps: a case study on Mount Tsukuba, central Japan. Mammal Study, 29, 37–46.
- Yu N, Zheng CL, Wang XL, He GX, Zhang ZH, Zhang AJ, Lü WQ, Tang F (1996) A revision of genus *Uncia* (Gray, 1854) based on mitochondrial DNA restriction site maps. Acta Theriologica Sinica, 16, 105–108. (in Chinese with English abstract) [于宁, 郑昌琳, 王行亮, 何光昕, 张志和, 张安居, 吕文其, 唐飞 (1996) 雪豹线粒体DNA(mtDNA)研究及其分类地位的探讨. 兽类学报, 16, 105–108.]
- Zhang JD, Li YJ, Li RG (2015) Application of infrared camera technology in studies of mammal activity patterns. Sichuan Journal of Zoology, 34, 671–676. (in Chinese with English abstract) [张晋东, 李玉杰, 李仁贵 (2015) 红外相机技术在珍稀兽类活动模式研究中的应用. 四川动物, 34, 671–676.]
- 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 YG, Janecka JE, Li DQ, Duo HR, Jackson R, Murphy WJ (2008) Population survey and genetic diversity of snow leopards *Panthera uncia* as revealed by fecal DNA. Acta Zoologica Sinica, 54, 762–766. (in Chinese with English abstract) [张于光, Janecka JE, 李迪强, 朵海瑞, Jackson R, Murphy WJ (2008) 基于粪便DNA的雪豹种群调查和遗传多样性. 动物学报, 54, 762–766.]
- Zhou SQ, Hull V, Zhang JD, Huang JY, Liu D, Huang Y, Li DS, Zhang HM (2016) Comparative space use patterns of wild giant pandas and livestock. Acta Theriologica Sinica, 36, 138–151. (in Chinese with English abstract) [周世强, Hull V, 张晋东, 黄金燕, 刘巅, 黄炎, 李德生, 张和民 (2016) 野生大熊猫与放牧家畜的空间利用格局比较. 兽类学报, 36, 138–151.]
- Zhou YY, Feng JC, Duo HR, Yang HL, Li J, Li DQ, Zhang YG (2014) Population survey and genetic diversity of snow leopard (*Uncia uncia*) in Qinghai-Tibet Plateau as revealed by fecal DNA. Acta Theriologica Sinica, 34, 138–148. (in Chinese with English abstract) [周芸芸, 冯金朝, 朵海瑞, 杨海龙, 李娟, 李迪强, 张于光 (2014) 基于粪便DNA的青藏高原雪豹种群调查和遗传多样性分析. 兽类学报, 34, 138–148.]

(责任编辑: 闫文杰)

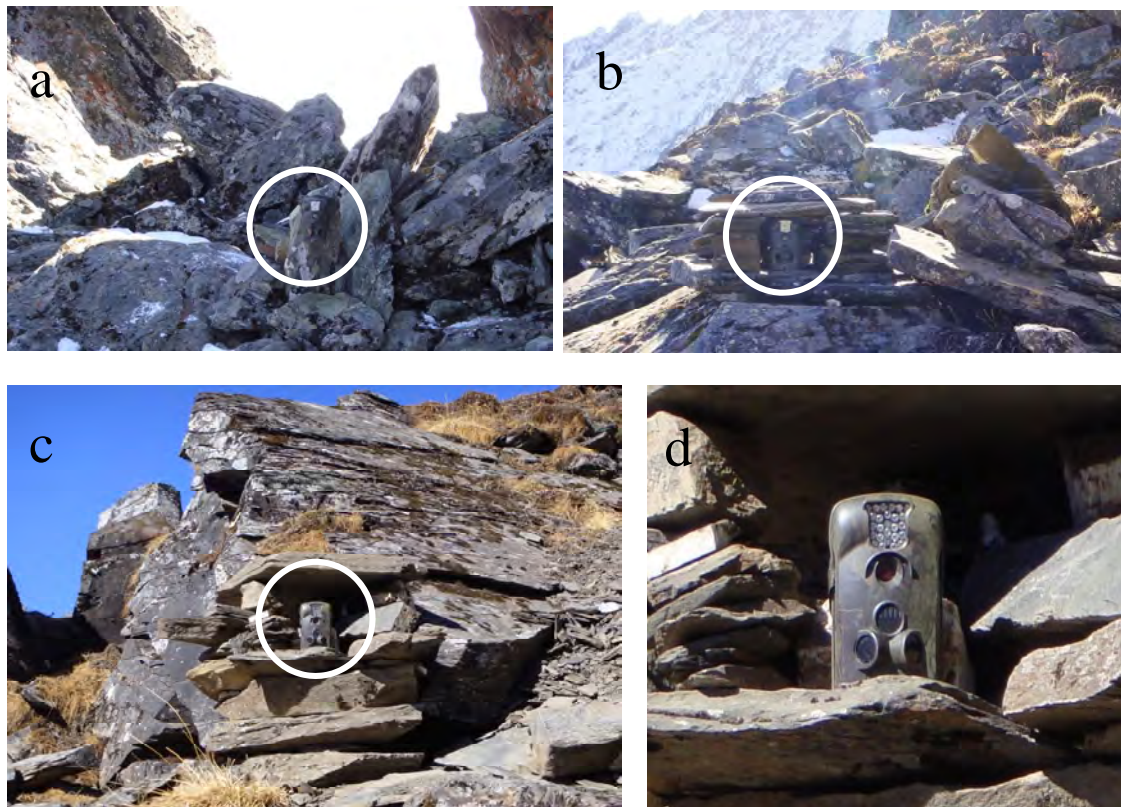
附录 Supplementary Material

附录1 卧龙国家级自然保护区雪豹研究的红外相机安装位置及其生境示例

Appendix 1 The demonstration of habitats in the infrared cameras installation sites for the snow leopards in Wolong National Nature Reserve

<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2016313-1.pdf>

唐卓, 杨建, 刘雪华, 王鹏彦, 李周园. 基于红外相机技术对四川卧龙国家级自然保护区雪豹(*Panthera uncia*)的研究. 生物多样性, 2017, 25 (1): 62–70.
<http://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2016313>



附录1 卧龙国家级自然保护区雪豹研究的红外相机安装位置及其生境示例。a: 梯子沟; b: 魏家沟; c: 银厂沟; d: 图c的局部放大。

Appendix 1 The demonstration of habitats in the infrared cameras installation sites for the snow leopards in Wolong National Nature Reserve. a, Tizi Valley; b, Weijia Valley; c, Yinchang Valley; d, Magnified part of figure c.

• 研究报告 •

三江源国家公园功能分区与目标管理

付梦娣¹ 田俊量² 朱彦鹏¹ 田 瑜¹ 赵志平¹ 李俊生^{1*}¹ (中国环境科学研究院生物多样性研究中心, 北京 100012)² (三江源国家公园管理局, 西宁 810007)

摘要: 功能分区是国家公园总体规划和科学管理的重要环节。本研究以三江源国家公园黄河源园区为研究对象, 在综合分析区域生态环境基本特征的基础上, 选择生态系统服务、重要物种潜在生境、生态敏感性、生态压力4大类13项评价指标, 构建了国家公园功能分区评价指标体系, 运用层次分析法(AHP)和专家打分法, 结合管控目标需求, 将黄河源园区划分为核心保育区、生态保育修复区、传统利用区、居住和游憩服务区4个功能区, 保护程度依次降低, 利用程度及公众可进入性依次增强。该功能分区不仅可为三江源国家公园合理规划打下理论基础, 同时也对同类型的国家公园具有可借鉴性。

关键词: 国家公园; 三江源; 功能分区; 指标体系; 管控措施

Identification of functional zones and methods of target management in Sanjiangyuan National Park

Mengdi Fu¹, Junliang Tian¹, Yanpeng Zhu¹, Yu Tian¹, Zhiping Zhao, Junsheng Li^{1*}¹ Biodiversity Research Center, Chinese Research Academy of Environmental Sciences, Beijing 100012² Three-River-Source National Park Service, Xining 810007

Abstract: Functional zones are the key link for the master planning and scientific management of national parks. We established an evaluation index system to comprehensively analyze regional ecological and environmental features in our study area, the source region of the Yellow River in the Sanjiangyuan National Park. The evaluation index system contains 13 evaluation indices, which include ecosystem services, potential habitat for key species, ecological sensitivity, and ecological pressure classes. By using the Analytic Hierarchy Process (AHP) and experts marking methods and combining the requirements of management and control measures, the study area was divided into four primary functional zones, including a core reserve area, ecological restoration area, traditional utilization area, and residential and recreational service area. The protection gradation for each zone is reduced in turn, and the gradation of utilization and public accessibility is enhanced. This functional zones method laid a solid foundation for the effective planning of Sanjiangyuan National Park, while at the same time, our study provides new insight into the functional zones of national parks.

Key words: national park; Sanjiangyuan; functional zone; index system; control measures

建设国家公园是一种严格保护并合理利用自然文化资源的可持续发展理念和举措(陈耀华等, 2014)。党的十八届三中全会首次明确提出建立国家公园体制。为有效推动国家公园体制建设, 国家发展改革委等13部委共同印发《建立国家公园体

制试点方案》, 选择在青海省开展国家公园体制试点。青海三江源地区是国家重要生态安全屏障, 也是我国重要的淡水资源供给地和高原生物多样性最集中的地区, 生态系统保持着较高的原始性和完整性, 并保存着丰富的传统民族文化资源。但同时,

收稿日期: 2016-04-06; 接受日期: 2016-09-29

基金项目: 国家自然科学基金(31300458)和环境保护部业务经费“国家公园”项目

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

三江源地区生态环境脆弱,对气候变化敏感,一旦受到较大干扰,生态系统服务功能退化,将关系到全国的生态安全和中华民族的长远发展。有鉴于此,在三江源地区开展国家公园试点工作,加强对三江源地区生态系统完整性、原始性的保护,探索建立国家公园制度,统筹生态保护和区域经济社会的全面发展显得尤为重要。

功能分区是国家公园总体规划中必不可少的核心内容,它规定了国家公园保护和利用的具体空间和管控要求。黄丽玲等(2007)归纳总结了国外自然保护区分区模式,呼延佼奇等(2014)分析了我国自然保护区功能区划中存在的难点与问题,发现目前各国的国家公园均有独立的功能分区体系,大体存在主观性较强、概念不清、操作性差等诸多问题。如何提高功能分区的科学性,建立功能明确、优势互补的发展格局,建立国家公园开发保护制度,从而严格按照功能分区定位保护发展,值得研究讨论。本文以三江源国家公园黄河源园区为例,建立了功能分区评价指标体系,研究生态系统服务、重要物种潜在生境、生态敏感性、生态压力及其空间分布特征,以期为国家公园实行分区目标管理提供参考。

1 研究区概况

黄河源园区位于青海省果洛州玛多县境内,面积1.91万km²,占玛多县总面积的78.01%。地势自西北向东南倾斜,平均海拔在4,400 m左右,年平均气温-4℃,年均降水量303.9 mm,年蒸发量为1,374.6 mm,年均相对湿度38%,属高寒草原气候。园区内河流纵横,黄河流经约408 km,主要一级支流有勒那曲、麻石加、东曲、多曲和白玛曲等;湖泊星罗棋布,主要有扎陵湖、鄂陵湖、尕拉拉错、岗纳格玛错等。草地类型以高寒草甸为主,分布广、面积大、区系成分简单,以小嵩草(*Kobresia pygmaea*)、禾叶嵩草(*K. graminifolia*)和矮生嵩草(*K. humilis*)等为优势种。国家重点保护动物有69种,其中国家一级保护动物有雪豹(*Panthera uncia*)、白唇鹿(*Cervus albirostris*)、藏野驴(*Equus kiang*)、野牦牛(*Bos mutus*)、黑鹳(*Ciconia nigra*)、黑颈鹤(*Grus nigricollis*)、金雕(*Aquila chrysaetos*)、胡兀鹫(*Gypaetus barbatus*)等9种,国家二级重点保护动物17种,省级

保护动物15种。

2 研究方法

2.1 数据来源

数据主要包括:(1)土地利用数据。以遥感影像作为基本信息源,结合土地利用现状图、30 m×30 m分辨率的数字高程模型(DEM)以及野外实测的地物光谱数据,采用人工交互解译的方法提取土地利用信息,经过精度验证及成果修订后形成玛多县土地利用矢量数据。(2)气候数据。来源于中国气象局数据共享中心,包括日平均温度、相对湿度、降水量和日照时数等。其中,降水量的空间分布格局通过ANUSPLIN插值软件(Hutchinson & Xu, 2013)将研究区及周边气象站点的降水量观测值进行插值获得,空间分辨率为1 km×1 km;各气象站点的潜在蒸散(ET₀)采用联合国粮农组织(FAO)1998年对Penman-Monteith模型修订后的版本(Allan et al, 1998)计算获得,并进一步借助ANUSPLIN插值软件得到其空间分布格局,空间分辨率为1 km×1 km。(3)土壤数据。通过对1:100万土壤空间属性数据栅格化获得。(4)NPP(净初级生产力)。采用周广胜等(1998)的自然植被NPP模型得到。(5)人口及牲畜数量。由玛多县统计年鉴获得。(6)重要物种分布点数据。来源于中国科学院西北高原生物研究所开展的玛多县陆生哺乳动物资源调查项目。

2.2 评价指标体系的构建

建立国家公园功能分区指标体系是进行功能区划的重要依据,直接影响分区过程的科学性和分区结果的合理性。本次研究在总结前人研究成果的基础上(王维正, 2000; Zafar, 2011; Nandy et al, 2015),提出三江源国家公园黄河源园区功能分区指标体系(表1)。以自然环境因素为主,综合考虑人类活动因素,兼顾指标的重要性、系统性和可获得性,选取了13项指标对研究区的生态系统服务、重要物种潜在生境、生态敏感性和生态压力进行综合评价。

生态系统服务评价有助于确定生态保护的重要区域,可为生态功能定位以及生态环境的建设和保护提供科学依据。本研究选取了固碳、水源涵养、土壤保持3个主要的生态系统服务功能指标进行评价(赖敏等, 2013)。

表1 三江源国家公园功能分区评价指标体系
Table 1 Evaluation index system on functional zones of the Sanjiangyuan National Park

指标类 Category	权重 Weight	指标项 Indicator	权重 Weight
生态系统服务 Ecosystem services	0.35	固碳 Carbon sequestration	0.18
		水源涵养 Water conservation	0.51
		土壤保持 Soil conservation	0.31
重要物种潜在生境 Potential habitat of important species	0.30	有蹄类潜在分布 Potential distribution of ungulates	0.47
		鸟类潜在分布 Potential distribution of birds	0.37
		鱼类潜在分布 Potential distribution of fish	0.16
生态敏感性 Ecological sensitivity	0.20	植被覆盖度 Vegetation coverage	0.36
		河流湖泊 Rivers and lakes	0.29
		地形地貌 Topography	0.14
		土壤侵蚀强度 Soil erosion intensity	0.12
生态压力 Ecological pressure	0.15	气候变化指数 Climatic change index	0.09
		人口密度 Population density	0.50
		牲畜密度 Livestock density	0.50

三江源地区拥有大量国家级重点保护动物,是我国野生动物保护的重点区域,明确物种生境空间分布格局对制定合理有效的保护措施亦十分重要。园区兽类、鸟类数量巨大,根据野生物种的重要性筛选了14个物种、3个类群进行分析,其中包括有蹄类8种、鸟类4种、鱼类2种。利用物种分布模型Maxent针对重要物种的潜在分布进行模拟(王维等, 2010; 齐增湘等, 2011),将模拟得到的物种数据进行空间插值,得到每个物种的潜在分布等级图。

生态敏感性是生态系统受到多因子共同作用而呈现出的抗干扰能力。敏感性高的地区,生态系统容易受损,是生态环境保护和恢复建设的重点,也是人为活动受限或禁止的地区。本研究选取植被覆盖度、河流湖泊、地形地貌、土壤侵蚀强度和气候变化指数5个指标对园区生态敏感性进行综合评价(韦晶等, 2015),其中气候变化指数反映该地区应对气候变化的能力和对气候变化的敏感性(吴浩等, 2012)。

生态压力主要是指生态系统受到外界扰动的压力,三江源地区主要表现为人口活动和草原载畜量压力,这里分别用人口密度和牲畜密度表示。

2.3 评价方法

首先,为便于不同评价指标进行空间叠加运算,借助GIS技术将各指标图层统一到同一坐标系和投影系统下,并将各指标图层栅格(grid)大小统一为30 m × 30 m。其次,将各评价指标自身所对应的属性数据按照生态重要性的程度,依4个层次分

级赋值(表2)。第三,结合层次分析法(analytic hierarchy process)和专家打分法确定指标体系中各个指标的权重(邓雪等, 2012)。最后,采用综合指数法(厉彦玲等, 2005)对各评价指标分级赋值后进行加权叠加,并将评价结果分为4级,即一般重要区、较重要区、重要区和极重要区。

3 结果

3.1 生态特征分析

通过建立国家公园功能分区评价指标体系(表1),对黄河源园区的生态特征进行评价。黄河源园区生态系统服务空间分布规律明显(图1a),由东南部山区向西北部黄河谷地逐渐降低。巴颜喀拉山北麓冰川雪山、岗纳格玛错、贺陆峡里卡也玛一带生态系统服务重要性最高,该区保存有原始的高寒湿地生态系统,年均降雨量高,植被覆盖度较高,是黄河源区水源涵养的极重要区域。

由图1b所示,园区南部为野生动物类型最多的区域,主要分布有藏羚羊(*Pantholops hodgsonii*)、野牦牛、雪豹、藏野驴、棕熊(*Ursus arctos*)及黑颈鹤等野生动物,种类多、种群大;中部也分布有多种野生动物,其主要生境为扎陵湖和鄂陵湖两大淡水湖泊,由于中部是黄河源区的典型湖泊群和沼泽的分布区域,因此是鸟类和鱼类的主要分布区域,且珍稀鸟类多、数量大,水生生物资源丰富。

黄河源园区生态系统敏感程度高(图1c),其中以重度敏感为主,且集中分布在扎陵湖、鄂陵湖和

表2 三江源国家公园功能分区评价指标分级
Table 2 Classification of evaluation indices on functional zones of the Sanjiangyuan National Park

指标项 Indicator	一般 General	较重要 Relatively important	重要 Important	极重要 Very important
固碳 Carbon sequestration (g_C/m ²)	<60	60–120	120–180	>180
水源涵养 Water conservation (mm)	<200	200–300	300–400	>400
土壤保持 Soil conservation (t/ha)	0–50	50–200	200–400	>400
有蹄类潜在分布 Potential distribution of ungulates	不适宜 Unsuitable	较不适宜 Less suitable	适宜 Suitable	最适宜 Most suitable
鸟类潜在分布 Potential distribution of birds	不适宜 Unsuitable	较不适宜 Less suitable	适宜 Suitable	最适宜 Most suitable
鱼类潜在分布 Potential distribution of fish	不适宜 Unsuitable	较不适宜 Less suitable	适宜 Suitable	最适宜 Most suitable
植被覆盖度 Vegetation coverage (%)	<30	30–45	45–60	>60
河流湖泊 Rivers and lakes	其他区域 Other regions	河流100 m缓冲区 River 100 m buffer	河流50 m缓冲区 River 50 m buffer	河流、湖泊、湿地 Rivers, lakes and wetlands
地形地貌 Topography	—	冲湖积平原 Alluvial lacustrine plain	—	高原极高山 Plateau and extremely high mountains
土壤侵蚀强度 Soil erosion intensity	微度侵蚀 Mired erosion	轻度侵蚀 Mild erosion	中度侵蚀 Medium erosion	强烈侵蚀 Strong erosion
气候变化指数 Climatic change index	<2.5	2.5–3.0	3.0–3.5	>3.5
人口密度 Population density (人/km ²)	0–0.25	0.25–0.5	0.5–0.75	0.75–1.0
牲畜密度 Livestock density (头/km ²)	0–15	15–30	30–45	45–60
分级赋值 Classification assignment	1	2	3	4

星星海一带，占研究区总面积的42.45%；其次为中度敏感，多为中低盖度草地，所占比例为34.22%；轻度和微度敏感区所占比例分别为16.56%和6.77%，主要分布在鄂陵湖北部哈拉山、扎陵湖南部、塘格玛及黄河沿岸。

生态压力度由高至低依次为花石峡镇、黄河乡、玛查里镇、扎陵湖乡。总体上，黄河源园区地广人稀，土地利用以传统畜牧业为主，产业结构单一，人类活动对自然生态的干扰程度相对较低(图1d)。

3.2 分区方案

依据不同区域主导生态系统服务功能及生态保护目标，统筹考虑未来社区发展、访客体验、环境教育的主要区域，遵循完整性、等级性、相似性与差异性、发生学原则，将三江源国家公园黄河源园区划分为4个功能区，分别为核心保育区、生态保育修复区、传统利用区、居住和游憩服务区(图2)。核心保育区面积为5,488.83 km²，占公园总面积的28.74%，该区保存有原始的湿地生态系统、草地生态系统，是重要的生态系统服务功能区，主要分布

的代表性珍稀濒危物种有雪豹、藏羚羊、野牦牛、藏野驴、藏原羚等；生态保育修复区面积为2,788.49 km²，占公园总面积的14.60%，该区含有重要并脆弱的生态系统类型，包括退化草地，以及需要进行湿地修复、沙化治理、鼠虫害防治等重点生态治理工程项目实施区域，是生态保护和建设的重点区域；传统利用区面积为10,817.92 km²，占公园总面积的56.65%，该区有质量良好的草场，相对丰富的人文资源，生态状况稳定，可在一定约束条件下利用；居住和游憩服务区约占公园总面积的0.3%，以开放的、具有重要宣教意义的自然和人文景观为基础，呈点线状分布，包括玛查里镇、花石峡镇、黄河乡和扎陵湖乡19个村城乡规划建设用地、道路和基础设施、旅游景点和游憩服务规划用地。该区是为满足公园必要的经济发展和当地居民生活要求而设立的区域，是生态旅游和特许经营产业发展的支撑基地。

3.3 管控措施

结合黄河源园区功能区划，实行各有侧重的保护、利用管控策略和补偿、奖补政策。同时，在遵

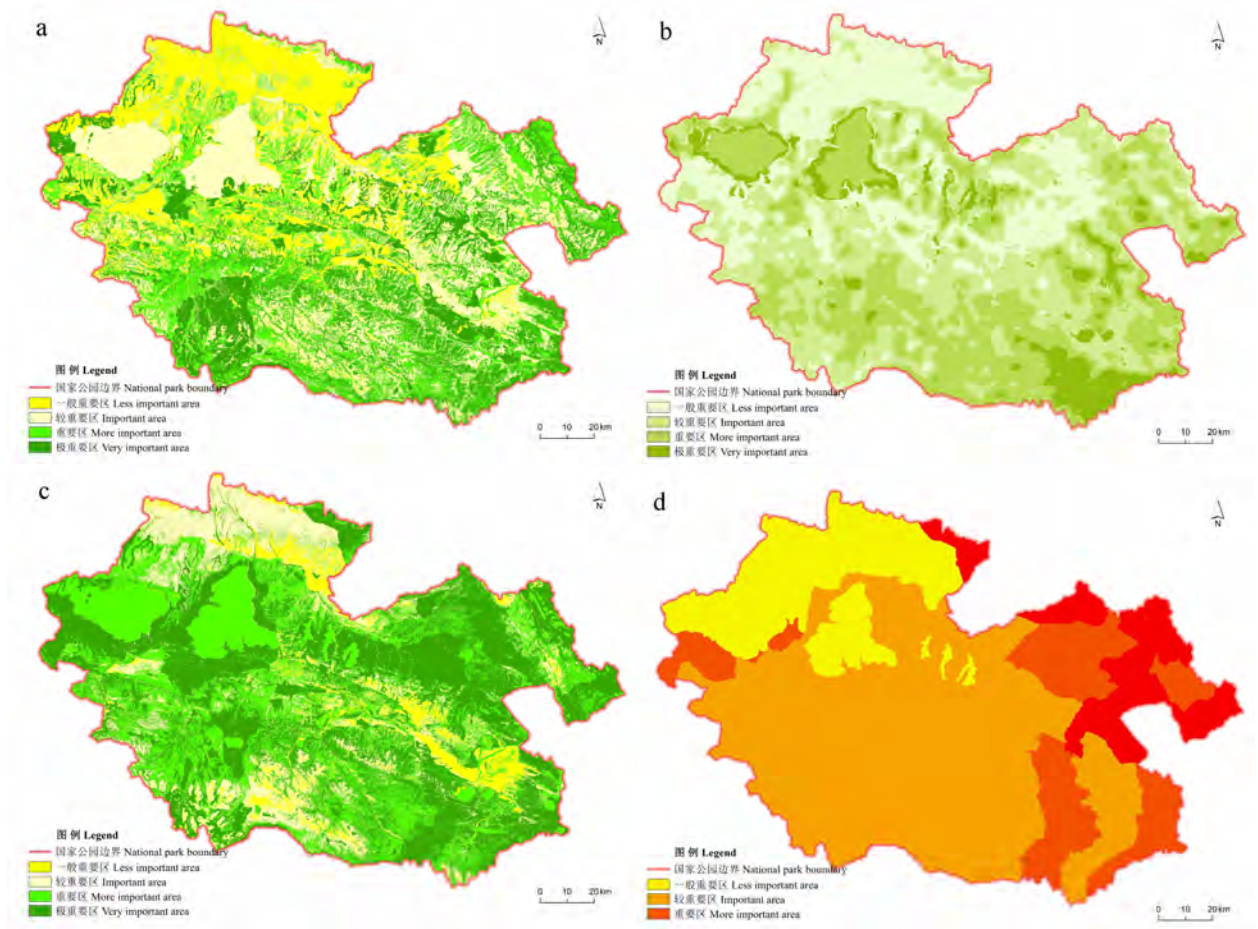


图1 三江源国家公园各指标项的空间分布。(a)生态系统服务; (b)重要物种潜在生境; (c)生态敏感性; (d)生态压力。
Fig. 1 The spatial distribution of each indicator in Sanjiangyuan National Park. (a) Ecosystem service; (b) Potential habitat of important species; (c) Ecological sensitivity; (d) Ecological pressure.

循自然规律的前提下,通过采取适宜于三江源生态保护特点的畜牧业生产经营方式和草场利用方式,科学实现草畜平衡,有效降低草场退化和沙化程度。从核心保育区到居住和游憩服务区,保护程度逐渐降低,利用程度及公众可进入性逐渐增强,各类功能分区生态特征及管控措施见Box1。

4 讨论与结论

国家公园具有自然资源保护、科研监测、访客体验、解说教育、社区发展等多重功能,采用合适的分区模式是实现国家公园科学管理、有效提升其功能的关键。美国国家公园的分区管理经历了一个不断发展的过程,由二分法演进至三分法、四分法,到现今采用的ORRRC分区模式:高密度游憩区、一般户外游憩区、自然环境区、特殊自然区、原始区、历史文化遗址等(Dilsaver, 1994; Nationnal Park

Service, 2009),从而最大化发挥其多重功能。加拿大国家公园按照生态系统和文化资源的保护要求、现存和潜在的游客体验机会及影响进行分区,划分为特别保护区、荒野区、自然环境区、户外游憩区、公园服务区(Price, 1983),从而在有效保护自然生态环境的同时,也让国家公园充分发挥其公益性功能。日本依据保护对象重要程度和可开发利用强度将国家公园划分为特别保护地区、特别地域(又分为I级、II级和III级)、普通地域和海中公园地区(Xu, 2013),使保护目标与可持续利用界线分明。我国在国家公园功能分区上的研究起步较晚,台湾地区按资源特性与土地利用形态将国家公园划分为生态保护区、特别景观区、史迹保存区、游憩区和一般管制区,以不同措施达成保护与利用功能(陈丹, 2015)。总之,不同国家的国家公园类型多样,其自然地理、社会经济、保护对象各不相同,其对功能

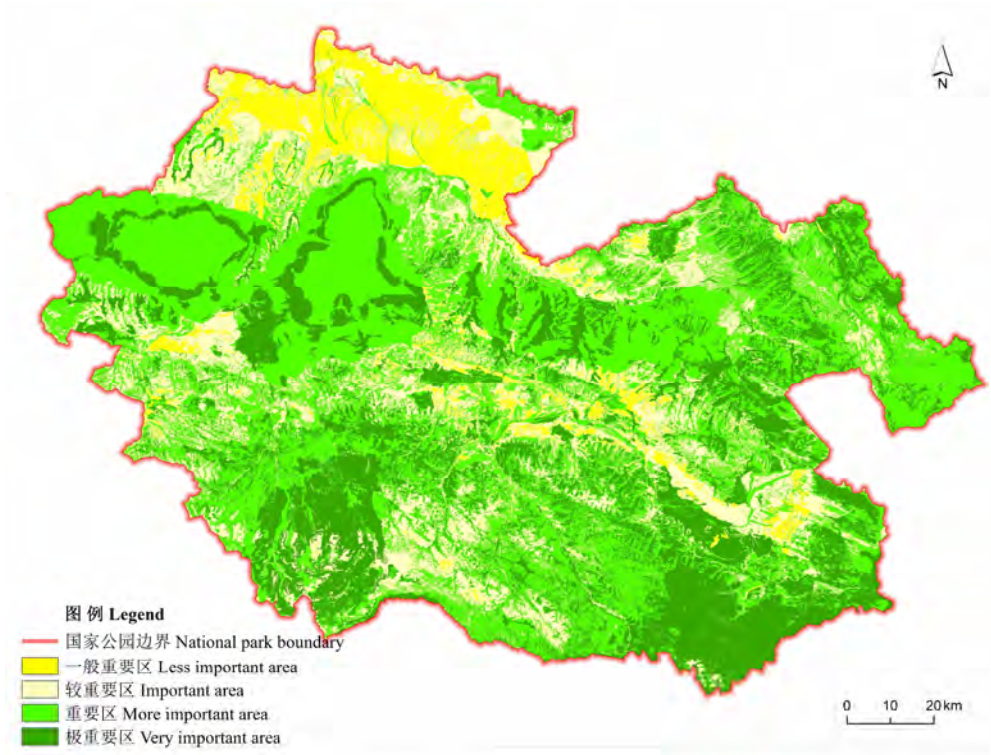


图2 三江源国家公园黄河源园区综合评价
Fig. 2 Comprehensive assessment of the source region of Yellow River of Sanjiangyuan National Park

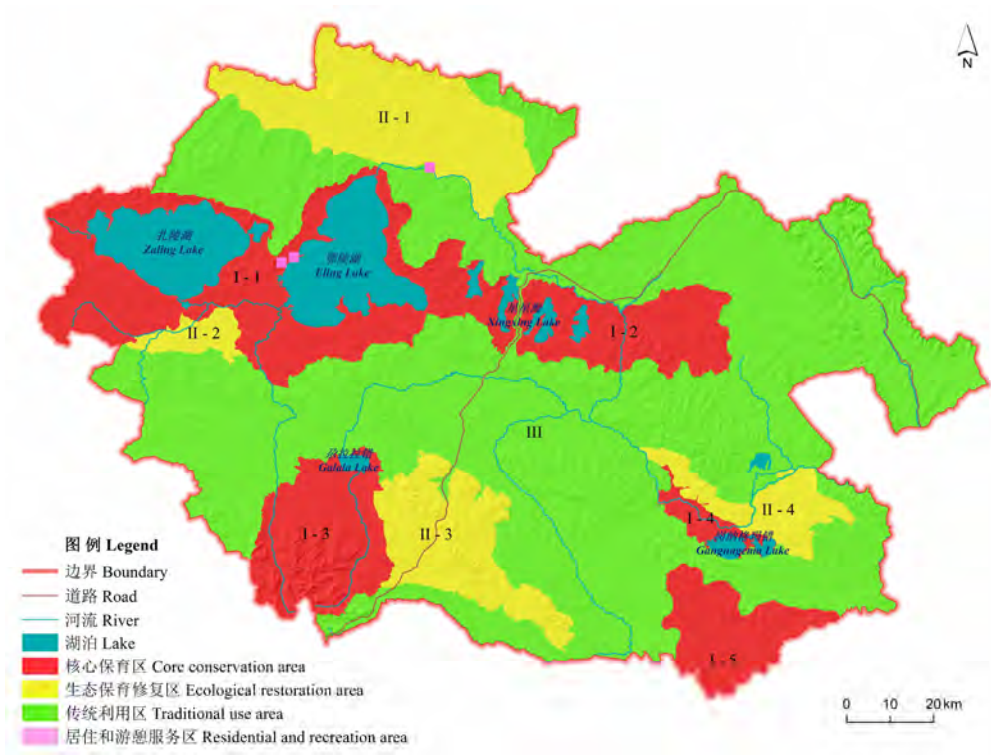


图3 三江源国家公园黄河源园区功能分区(I、II、III、IV为分区编号, 同Box 1)
Fig. 3 The functional zones of the source region of Yellow River of the Sanjiangyuan National Park. I, II, III and IV are the partition numbers corresponding to Box 1.

Box 1 三江源国家公园黄河源园区功能分区、生态特征及其管控措施

I 核心保育区(5,488.83 km²)

I-1 扎陵湖-鄂陵湖 核心保育区	生态特征: 大面积高原湖泊 湿地, 中高覆盖度草地, 有 蹄类、鸟类等重要物种栖息 地	管理目标: 保护高寒生态系统、珍稀野生动植物 措施要求: 对湿地进行封禁保育, 执行严格的草畜平衡, 执行野生 动物保护补偿制度; 在允许的范围内可开展一定的参观游憩, 景观 周边禁止修建与国家公园整体相违背的人工设施和建筑, 且游客 的数量、路线和行为等受园区管理委员会统一管理
I-2 星星海核心 保育区	生态特征: 原始的高寒湿地 生态系统	
I-3 尕拉拉错核心 保育区	生态特征: 巴颜喀拉山水源 涵养功能区	
I-4 岗纳格玛错 核心保育区	生态特征: 原始的湿地生态 系统, 特有鱼类分布区	管理目标: 保护高寒生态系统、珍稀野生动植物 措施要求: 对湿地进行封禁保育, 执行严格的草畜平衡, 执行野生 动物保护补偿制度
I-5 贺陆峡里卡也 玛核心保育区	生态特征: 白唇鹿、藏牦牛 等重要物种栖息地	管理目标: 保护高寒草原草甸生态系统、珍稀野生动植物 措施要求: 考虑草地承载力和野生动物种群数量, 可开展一定程度 的传统牧业, 执行严格的草畜平衡, 执行野生动物保护补偿制度

II 生态保育修复区(2,795.45 km²)

II-1 哈拉山保育 修复区	生态特征: 低盖度草地、裸 岩	管理目标: 对退化草地及水土流失区修复 措施要求: 以自然恢复和人工修复相结合的方式修复, 恢复草 地生态系统, 阶段性禁牧、禁止开发建设项目进入
II-2 扎陵湖南保 育修复区	生态特征: 退化草地、沙 地、裸岩	管理目标: 对退化草地、沙化地及水土流失区修复 措施要求: 以自然恢复和人工修复相结合的方式修复, 恢复草 地生态系统, 实施封沙育草、生物治沙等重点生态治理工程项目, 阶段性禁牧、禁止开发建设项目进入
II-3 叶合苟南门得 保育修复区	生态特征: 低盖度草地、裸 岩、雪山	管理目标: 对退化草地、湿地及水土流失区修复 措施要求: 以自然恢复和人工修复相结合的方式修复, 恢复草 地生态系统, 阶段性禁牧、禁止开发建设项目进入
II-4 塘格玛保育 修复区	生态特征: 退化草地、沙地	管理目标: 对退化草地、沙化地、“黑土滩”及水土流失区修复 措施要求: 以自然恢复和人工修复相结合的方式修复, 恢复草 地生态系统, 实施沙化治理、鼠虫害防治等重点生态治理工程项目, 阶段性禁牧、禁止开发建设项目进入

III 传统利用区(10,810.96 km²)

生态特征: 中低覆盖度草 地, 区域生态状况稳定	管理目标: 保护湿地、草原草甸生态系统、珍稀野生动植物, 开展 生态畜牧业 措施要求: 基于草场承载力, 严格执行草畜平衡; 在该区的草地退 化、沙化、黑土滩等区域, 以自然恢复为主, 通过实施阶段性禁牧, 促进生态系统的良性发展; 在允许的范围内可开展一定的参观游 憩, 景观周边禁止修建与国家公园整体相违背的人工设施和建筑, 且游客的数量、路线和行为等受园区管理委员会统一管理
-----------------------------	--

IV 居住和游憩服务区面积

生态特征: 具有重要宣教 意义的自然和人文景观	管理目标: 社区发展, 访客体验, 环境教育 措施要求: 作为园区支撑区域, 是人口聚居和集中区域、访客体验 和环境教育的主要区域, 保护生态环境, 建设必要的、完备的基础 服务设施。
----------------------------	---

区划的要求亦不相同,但大体上都是基于联合国教科文组织提出的三圈层结构展开。人地关系的紧张程度决定了各功能区面积分配比例关系。

不同国家针对国家公园功能分区过程亦有着不同的理论框架,但内容都包括:确定保护对象和目标、资源评估、管理决策和制定监测方案(Margules & Pressey, 2000)。

保护对象是国家公园内受保护的生物多样性特征或要素,可以是生物特征(物种和群落),也可以是作为生物特征替代的环境要素(地质、气候等)。保护目标的确定是在确定主要保护对象的基础上权衡多方利益,最终在平衡保护与可持续利用关系后确定不同等级的保护目标,其过程一般采用专家访谈法(Groves et al, 2002)。

资源评估是国家公园功能区划的重要方法之一,主要是通过评估公园内的生物多样性价值、保护对象的生存力和生态完整性(Anderson, 1999)、生态脆弱性、气候变化敏感性(Scott et al, 2002)、生态承载力和威胁因子等,来确定资源的不同保护等级,以此作为重要参考值,划分不同的功能区。此外,历史和人文价值也被作为重要资源的评价内容,从而最大可能地保护原有自然文化资源不受侵害。

管理决策主要是通过功能区划协调不同保护目标和管理或参与者之间的相互关系,达到管理效能最大化,其内容涵盖了自然文化资源保护、访客体验教育和促进社区发展三方面,多利益群体(公园管理者、访客、社区居民)参与式预警(Puhakka & Saarinen, 2013)、公众参与式地理信息系统(PPGIS)等(Brown & Weber, 2011)已逐渐成为规划管理决策的重要途径。制定国家公园监测方案,掌握保护对象的动态,是完善或修编国家公园功能区划的重要基础,已受到国家公园管理者的普遍关注,而生态环境监测、生物多样性保护监测、社区发展监测、游客体验监测等在不同国家成为国家公园的监测指标以及国家公园功能区划的重要指标。

我国现有的自然保护地类型包括自然保护区、风景名胜区、森林公园、地质公园、湿地公园等。自然保护地分区模式多注重自然生态系统,基本都采用联合国教科文组织提出的三圈层模式。而国家公园分区模式在生态保护的前提下,更加突出人类在生态系统中的地位,尤其在其评价指标体系中,

统筹考虑未来社区发展、访客体验、环境教育等人类活动。黄河源园区内有三江源国家级自然保护区的扎陵湖—鄂陵湖自然保护分区、星星海自然保护分区、黄河源国家水利风景区、扎陵湖鄂陵湖花斑裸鲤和极边扁咽齿鱼国家级水产种质资源保护区、扎陵湖国际重要湿地和鄂陵湖国际重要湿地,存在着各类保护地交叉重叠的问题。三江源国家公园的建立将重点解决保护地交叉重叠、多头管理、管理不到位等突出问题,科学合理的功能分区有助于自然资源保护和平衡各方利益。

本文借鉴国际经验,遵循突出保护价值和级别,注重保护与持续利用相协调,结合生态环境实际状况,构建了具有三江源特点的国家公园功能分区评价指标体系,能够识别出区域生态系统服务重要区、重要物种潜在生境分布情况以及生态敏感性、生态压力的空间分布特征,可为国家公园总体布局与分区分管打下基础;将生态保护、访客体验、社区发展三大目标具体深化为各功能区的管控措施,形成了具有三江源特色的国家公园管理目标体系,以期最大限度地保持自然生态系统和自然文化遗产的完整性与原始性。

参考文献

- Allan RG, Pereira LS, Raes D, Smith M (1998) Crop Evapotranspiration: Guidelines for Computing Crop Water Requirements. Irrigation and Drainage Paper No. 56. FAO, 56.
- Anderson MG (1999) Viability and Spatial Assessment of Ecological Communities in the Northern Appalachian Ecoregion. PhD dissertation, University of New Hampshire, Durham.
- Brown G, Weber D (2011) Public participation GIS: a new method for national park planning. *Landscape and Urban Planning*, 102, 1–15.
- Chen D (2015) The enlightenment of Taiwan national parks on the construction management of the mainland nature reserves. *China Forest Products Industry*, 42(5), 58–60. (in Chinese) [陈丹 (2015) 台湾国家公园对大陆自然保护区建设管理的启示. *林产工业*, 42(5), 58–60.]
- Chen YH, Huang D, Yan SQ (2014) Discussions on public welfare, state dominance and scientificity of National Park. *Scientia Geographica Sinica*, 34, 257–264. (in Chinese with English abstract) [陈耀华, 黄丹, 颜思琦 (2014) 论国家公园的公益性、国家主导性和科学性. *地理科学*, 34, 257–264.]
- Deng X, Li JM, Zeng HJ, Chen JY, Zhao JF (2012) Research on computation methods of AHP weight vector and its applications. *Mathematics in Practice and Theory*, 42(7),

- 93–100. (in Chinese with English abstract) [邓雪, 李家铭, 曾浩健, 陈俊羊, 赵俊峰 (2012) 层次分析法权重计算方法分析及其应用研究. 数学的实践与认识, 42(7), 93–100.]
- Dilsaver LM (1994) America's National Park System: The Critical Documents. Rowman & Littlefield, Lanham MD.
- Groves CR, Jensen DB, Valutis LL, Redford KH, Shaffer ML, Scott MJ, Baumgartner JV, Higgins JV, Beck MW, Anderson AM (2002) Planning for biodiversity conservation: putting conservation science into practice. *BioScience*, 52, 499–512.
- Huang LL, Zhu Q, Chen T (2007) Comparison of zoning models in protected natural areas overseas and its enlightenment. *Tourism Tribune*, 22(3), 18–25. (in Chinese with English abstract) [黄丽玲, 朱强, 陈田 (2007) 国外自然保护区分区模式比较及启示. 旅游学刊, 22(3), 18–25.]
- Hutchinson MF, Xu TB (2013) ANUSPLIN version 4.4 User Guide. Centre for Resource and Environmental Studies, The Australian National University, Canberra.
- Huyan JQ, Xiao J, Yu BW, Xu WH (2014) Research progress in function zoning of nature reserves in China. *Acta Ecologica Sinica*, 34, 6391–6396. (in Chinese with English abstract) [呼延俊奇, 肖静, 于博威, 徐卫华 (2014) 我国自然保护区功能分区研究进展. 生态学报, 34, 6391–6396.]
- Lai M, Wu SH, Dai EF, Yin YH, Zhao DS (2013) The indirect value of ecosystem services in the Three-River Headwaters Region. *Journal of Natural Resources*, 28, 38–50. (in Chinese with English abstract) [赖敏, 吴绍洪, 戴尔阜, 尹云鹤, 赵东升 (2013) 三江源区生态系统服务间接使用价值评估. 自然资源学报, 28, 38–50.]
- Li YL, Zhu BL, Wang L, Zhao R (2005) Designing and application of comprehensive index method based on ecological environment quality comprehensive evaluation system. *Science of Surveying and Mapping*, 30(1), 89–91. (in Chinese with English abstract) [厉彦玲, 朱宝林, 王亮, 赵荣 (2005) 基于综合指数法的生态环境质量综合评价系统的设计与应用. 测绘科学, 30(1), 89–91.]
- Margules CR, Pressey RL (2000) Systematic conservation planning. *Nature*, 405, 243–253.
- Nandy S, Singh C, Das KK, Kingma NC, Kushwaha S (2015) Environmental vulnerability assessment of eco-development zone of Great Himalayan National Park, Himachal Pradesh, India. *Ecological Indicators*, 57, 182–195.
- National Park Service (2009) General Management Planning Dynamic Sourcebook. https://parkplanning.nps.gov/files/GMPSourcebook/GMPSourcebook_Dec2009ver2.2.pdf. (accessed on 2016-11-14).
- Price MF (1983) Management planning in the sunshine area of Canada's Banff National Park. *Parks*, 7, 6–10.
- Puhakka R, Saarinen J (2013) New role of tourism in national park planning in Finland. *Journal of Environment and Development*, 22, 411–434.
- Qi ZX, Xu WH, Xiong XY, Ouyang ZY, Zheng H, Gan DX (2011) Assessment of potential habitat for *Ursus thibetanus* in the Qinling Mountains. *Biodiversity Science*, 19, 343–352. (in Chinese with English abstract) [齐增湘, 徐卫华, 熊兴耀, 欧阳志云, 郑华, 甘德欣 (2011) 基于MAXENT模型的秦岭山系黑熊潜在生境评价. 生物多样性, 19, 343–352.]
- Scott D, Malcolm JR, Lemieux C (2002) Climate change and modelled biome representation in Canada's national park system: implications for system planning and park mandates. *Global Ecology Biogeography*, 11, 475–484.
- Wang W, Zhang Z, Jiang Y, Liu XF, Xu C (2010) Assessment of giant panda habitat after the Chengdu earthquake based on habitat suitability. *Research of Environmental Sciences*, 23, 1128–1135. (in Chinese with English abstract) [王维, 张哲, 江源, 刘孝富, 许超 (2010) 基于生境适宜度的成都震后大熊猫生境评价. 环境科学研究, 23, 1128–1135.]
- Wang WZ (2000) National Parks. China Forestry Publishing House, Beijing. (in Chinese) [王维正 (2000) 国家公园. 中国林业出版社, 北京.]
- Wei J, Guo YM, Sun L, Jiang T, Tian XP, Sun GD (2015) Evaluation of ecological environment vulnerability for Sanjiangyuan area. *Chinese Journal of Ecology*, 34, 1968–1975. (in Chinese with English abstract) [韦晶, 郭亚敏, 孙林, 江涛, 田信鹏, 孙光德 (2015) 三江源地区生态环境脆弱性评价. 生态学杂志, 34, 1968–1975.]
- Wu H, Hou W, Qian ZH, Hu JG (2012) The research on the sensitivity of climate change in China in recent 50 years based on composite index. *Acta Physica Sinica*, 61, 149–205. (in Chinese with English abstract) [吴浩, 侯威, 钱忠华, 胡经国 (2012) 基于气候变化综合指数的中国近50年来气候变化敏感性研究. 物理学报, 61, 149–205.]
- Xu H (2013) Evolvement, system and characteristics of national parks in Japan. *World Forestry Research*, 26(6), 69–74.
- Yang PF (2012) Biodiversity monitoring of Meili Snow Mountain National Park. *Forest Inventory and Planning*, 37(5), 108–111. (in Chinese with English abstract) [杨沛芳 (2012) 梅里雪山国家公园生物多样性监测. 林业调查规划, 37(5), 108–111.]
- Zafar SM, Baig MA, Irfan M (2011) Application of GIS/RS for management zoning of Margallah Hills National Park, Islamabad. *International Conference on Environmental Science and Technology*, 2, 6–9.
- Zhou GS, Zheng YR, Chen SQ, Luo TX (1998) NPP model of natural vegetation and its application in China. *Scientia Silvae Sinicae*, 34(5), 2–11. (in Chinese with English abstract) [周广胜, 郑元润, 陈四清, 罗天祥 (1998) 自然植被净第一性生产力模型及其应用. 林业科学, 34(5), 2–11.]

(责任编辑: 马克平 责任编辑: 时意专)

• 研究报告 •

论国家公园建设的公众参与

张婧雅 张玉钧*

(北京林业大学园林学院, 北京 100083)

摘要: 公众参与是一种提高公众积极性和主动权的新型管理策略, 应用于保护地管理已数十年, 迄今已贯穿于许多国家的国家公园管理环节中, 成为国家公园治理的必然趋势。我国现行的保护地管理体系实行属地管理, 其建设和管理在实际中多为政府行为, 鲜有的公众参与也多为非规范的、被动的。本文梳理并提炼了保护地管理中公众参与的起源、内涵及特征, 在借鉴国外保护地管理公众参与实践经验的基础上, 依照公众参与程度的高低, 将国家公园建设管理的公众参与途径分为信息反馈、咨询、协议与合作4个层次; 提出了我国国家公园的公众参与途径, 旨在为我国国家公园体制的建设管理提供参考。

关键词: 国家公园; 保护地; 公众参与; 利益相关者; 国家公园治理

On public participation in the construction of national parks

Jingya Zhang, Yujun Zhang*

School of Landscape Architecture, Beijing Forestry University, Beijing 100083

Abstract: Public participation is an attempt by development partners to broadly consult and involve the public as to where projects should be situated. The clear trend is toward broader and more frequent public involvement and collaboration for national park governance as public participation has been applied in the management of protected areas for several decades. Public participation in the Chinese protected area system presents a passive and non-standardized situation. The preliminary model of public participation in China's national parks is presented in this paper through synthesizing the background of the construction of China's national park system. Results obtained in this research indicate that, according to the degree of public participation, there could be four types of public participation in China's national parks, which include information feedback, consultation, agreement and partnerships. The impacts of our obtained results provide references for a pilot project involving the construction of China's national park system.

Key words: national park; protected area; public participation; stakeholders; national park governance

国家公园是19世纪上半叶欧美国家自然意识转变的产物, 截至2015年, 全世界已有153个国家共建立5,358处国家公园, 总面积6,415,644.82 km² (<http://www.protectedplanet.net/>)。国家公园作为自然保护地的一种类型, 承担着生物多样性保护和游憩的功能, 是系统管理自然资源的重要方式。如何科学平衡生物多样性保护与游客利用之间的关系, 始终是国家公园管理的核心内容, 也是制定管理政策时最棘手的问题。面对越来越大的管理压力, 广泛且高频的公众参与已成为国际上众多保护地管理

机构制定决策时普遍采用的方法。我国的国家公园体制建设正处于起步阶段, 管理策略的制定及实施过程是否需要公众的参与, 以及谁来参与、如何参与, 是今后国家公园体制建设进程中需要深入研究的问题。

1 国外保护地管理中的公众参与

1.1 公众参与的概念

公众参与兴起于20世纪60年代的西方, 是针对政府决策及规划制定过程的社会运动(Parks &

收稿日期: 2016-06-12; 接受日期: 2016-10-06

基金项目: 中央高校基本科研业务费专项资金(2015ZCQ-YL-04)

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: yjzhang@bjfu.edu.cn

Wildlife Commission of the Northern Territory, 2002)。它可以理解为是居于“政府集权”与“公众自治”两种方式之间的状态。保护地管理中公众参与的兴起,源于对自然资源管理模式的修正,其发展历程也从侧面反映了人类自然资源保护理念的转变(Agrawal & Gibson, 1999)。最初,人类活动被认为是自然环境恶化的主因,当地社区被认为是自然保护的对立群体,因此土地和自然资源的管理都是自上而下的单向模式,涉及公众利益的公共资源管理政策均由政府独立制定(Selin & Chavez, 1995)。然而,之后的实践表明,尽管拥有强大资金及人力的政府强制性管理,资源保护的效果却是失败的,其中的主要原因就是政府的全权管理模式(相较于基于公众的共同管理模式)在决策制定时存在理性缺失,在管理方案的确定上存在选择缺失(Fiorino, 1990)等弊端,公众参与的缺失导致了保护地多种问题及冲突的发生(Mannigel, 2008)、政府与利益相关者关系长期敌对(Selin & Chavez, 1995)、管理政策与实际脱节、国民凝聚力缺乏等结果^①。因此,让公众参与到管理政策的制定及实施过程中来,成为破解这些困境的唯一途径(Agrawal & Gibson, 1999)。

公众参与最初是指政府为了获得更广泛的认可和支持,让各利益相关者、公民及当地社区等公众群体参与保护地决策制定的过程(WWF, 1991)。随着保护地管理领域的不断扩大,除参与决策制定以外,公众逐渐成为政府管理规划制定的咨询者、项目实施的合作伙伴(Chambers, 2005)。如今,保护地公众参与已被视为保护地管理范式从传统的自上而下到广泛讨论磋商的改变,是受益人、目标对象、利益相关者及全体公民共同参与保护地建设及管理的过程(Seitz, 2001),是一种提高公众积极性和主动权的新型管理策略(Gaventa & Valderrama, 1999),参与性、法制性、透明性、问责制、权限界定和人权是其关键要素(Edralin, 1997; Schneider, 1999)。有效的公众参与可以确保信息的一致性和连续性,提升决策的合法性和合理性,增强公众对政府的信任度,促进利益相关者之间的理解。在生物多样性保护方面,可以提升公众的知识技能以及对社区的理解,增强公众的认知和责任感(Eneji et al, 2009)。

目前,公众参与保护地建设管理已成为许多国家保护地管理的趋势。例如,日本在20世纪80年代就已形成了森林治理(forest governance)的理念,即在行政管理部门主导下,包括经营者和公民,尤其是当地居民在内的利益相关者以相互协调的方式参与森林管理,同样的理念也运用到了日本里山的保护中(张玉钧和殷鸣放, 2006; 张玉钧和张英云, 2012)。美国鱼类与野生动物管理局(U.S. Fish and Wildlife Service)召集利益相关者共同审议濒危物种的恢复计划;美国林务局(U.S. Forest Service)持续实施一系列例如“合作学习(collaborative learning)”和“适应性管理(adaptive management)”的公众参与制度;美国国家公园管理局(U.S. National Park Service)更是将公众参与机制贯穿于国家公园的确立、规划决策、管理运营等多项环节,并通过《公民共建与公众参与》(Civic Engagement and Public Involvement)和《国家环境政策法案》(National Environmental Policy Act, NEPA)规定公众至少可参与范围界定、环评草案和环评决案3个阶段(Tuler & Webler, 2000; 张振威和杨锐, 2015),其中黄石国家公园每年批准的科研项目中,近1/4的项目由基金会等社会组织完成(Lynch, 2008)。由此可见,公众参与已经逐渐成为划定利益相关者界限,实现保护地适应性管理的重要途径(Keen & Mahanty, 2006; Stringer et al, 2010)。

1.2 公众参与的框架

1.2.1 适用条件


保护地的建设和管理涉及面众多,并不是所有领域或项目都适合采用公众参与机制。因此,首先应明确公众参与的适用条件,例如具有多维度、科学不确定、价值冲突或不确定、公众对管理机构缺乏信任、项目紧急等特征的情况,公众参与会是较为合适的选择(Dietz & Stern, 1998)。

1.2.2 公众群体

对于不同的管理实施计划,参与的公众也会发生变化,要依据实际现状具体甄选。总体来说,参与保护地建设管理的公众可分为两大类,即与保护地资源保护或利用相关的各类利益相关者(包括社区、企业、游客等),以及对保护地建设管理感兴趣的公民及社会组织。例如,澳大利亚保护地建设管理的参与公众包括公民个人、保护地周边用地的管理机构、游客、与保护地管理相关的私营企业或个体、与保护地管理相关的社会团体、与保护地资源

^① Smith GS (2012) Planning and Management in Eastern Ontario's Protected Spaces: How Do Science and Public Participation Guide Policy? Master dissertation, Queen's University, Kingston.

表1 公众参与的不同类别
Table 1 Different classes of public participation

Arnstein (1969)	Connor (1988)	澳大利亚保护地* Australia's Protected area*	公众参与程度 Degree of public participation
操控 Manipulation	(政府)决断 Resolution	通知 Inform	低 Low
治疗 Therapy	(政府)诉讼 Litigation	咨询 Consult	
告知 Informing	调解、仲裁 Mediation	合作 Collaborate	
征询意见 Consultation	与(政府)联合规划 Joint planning	伙伴 Partner	
安抚 Placation	咨询 Consultation	移交 Hand Over	
合作关系 Partnership	信息互通 Information		
契约授权 Delegated power	教育 Education		
公众控制 Citizen control			高 High

* Parks & Wildlife Commission of the Northern Territory, 2002.

保护或利用相关的社会或国际组织(Parks & Wildlife Commission of the Northern Territory, 2002)。

1.2.3 公众参与类别

依据公众参与程度, Arnstein (1969)从社会学角度首次提出8个类别, Connor (1988)又在此基础上提出了更符合实际的7类。这些类别是对社会各类项目领域公众参与形式的提炼和概括, 当具体涉及保护地管理时, 根据需

1.2.4 保障体系

此外, 公众参与机制的保障也是体制设计中的关键环节。美国政府以法律的形式保证了政府信息公开化、信息电子化以及公众可以参与的具体阶段; 国家公园管理局以条例的形式对公众参与的目标、授权、框架、定义、政策与标准、职能与义务、评估与审计作了全面的注解与技术规定, 并制订了微观的、精细的操控体系; 同时还建立了信息交互平台——“规划、环境和公众评议”(PEPC)网(张振威和杨锐, 2015)。同样, 澳大利亚也以规章的形式设计了公众参与的保障体系, 包括政策信息传递的连续性、平等性、精确性和综合性, 以及详细的公众及政府执行者的技能培训平台(Parks & Wildlife Commission of the Northern Territory, 2002)。

1.3 公众参与的主要环节

澳大利亚保护地管理机构制订了较为详细的公众参与方案, 大致分为3个阶段。第一阶段是方案设计: 调研保护地的实际情况, 分析公众参与的必要性和可行性, 之后进一步明确项目的目标, 以匹配合

适的公众参与战略, 联合相关公众共同制定详细的方案计划。第二阶段是项目实施: 包括分步骤的实施方案计划、政府及第三方的监督机制以及公众反馈机制, 及时的反馈信息有助于实施计划的动态调整。第三阶段是评估: 利用系统的评估体系对公众参与的过程和结果分别进行评估, 收集公众对项目效果的阶段性意见反馈, 并形成阶段性报告(Parks & Wildlife Commission of the Northern Territory, 2002)。

2 我国保护地公众参与现状及存在的问题

自1956年建立第一个自然保护区开始, 我国的自然保护地体系迄今已发展为8类, 各类国家级保护地总数为2,999处, 总面积约131.78万km²^①, 约占陆地国土总面积的13.73%。庞大的保护地数量为我国的自然保护事业奠定了坚实的基础, 但在建设和管理中暴露出了许多亟须解决的实际问题。与西方国家前期的保护地管理相似, 很多问题都与没有形成规范科学的公众参与机制相关。

2.1 地方发展决策凌驾于公众利益之上

我国的保护地为属地管理模式, 这种将公益性事业权责下放至低级别地方政府的方式, 势必出现违背保护地保护性质和公益性原则的现象。地方政府将重点集中于经营性项目而非资源保护上, 将不可再生的自然和文化资源等同于一

① 数据来源: 国家级自然保护区源于环保部 2014 中国环境状况公报, 国家级风景名胜区源于住房和城乡建设部《中国风景名胜区事业发展公报》, 国家级森林公园源于中国森林公园网, 国家湿地公园源于湿地中国官网, 国家地质公园源于国土资源部官网, 国家级水利风景区源于国家水利部官网, 国家级海洋特别保护区(含海洋公园)源于国家海洋局官网, 国家沙漠公园源于国家林业局官网。总面积的统计包含保护地相互重叠的面积, 其中国家湿地公园和国家水利风景区面积数据缺乏未纳入统计。

游开发、门票过高、园区环境教育配备缺乏等有悖于保护地“可持续利用”及“公平分享惠益”等基本功能的现象。具体来说,以门票价格占人均GDP来算,我国许多著名风景名胜区的门票价格是美国、加拿大等国家公园的近50倍(刘鹏飞,2011)。这是因为我国相当多的保护地管理单位被地方政府作为必须纳税的经营单位(张晓,2005),这种做法导致了保护地性质的根本改变,公众利益诉求被侵犯。此外,我国许多游客众多的景区,其经营及部分管理常交由企业运营,这种所有权与经营权分离、管理权与经营权统一的模式,也是导致目前多数保护地出现资源开发凌驾于生物多样性保护之上现象的原因(徐嵩龄,2003)。

2.2 缺乏原住民利益诉求的有效渠道

我国的保护地多数地处边远的贫困地区,一方面,当地政府和居民发展经济、脱贫致富的愿望十分强烈;另一方面,居民生产生活对自然资源的依赖性也很强。社区居民作为资源最直接的利用者,其利益诉求常常得不到满足,在被禁止对资源的不合理利用的同时,缺乏可代替的发展途径,他们作为保护地建设的潜在力量也被忽视,从而导致资源保护与社区生产生活的矛盾频繁发生。具体来说,保护地建设对原住民的影响大致包括保护地发展旅游业给社区带来就业、平等经营权、收入分配等方面的影响(苗鸿等,2000);外来游客对社区文化的冲击引起地域文化的变迁;资源保护与社区居民资源利用间的平衡关系等。由此可见,只有“自上而下”(政府介入下达保护计划)的策略与“自下而上”(社区参与)的程序结合起来,才是提高保护成效的重要手段。而我国保护地现有的社区补偿形式多为自上而下的单一性补偿,如提供就业、生态补偿等,社区参与也多是被动的(潘植强等,2014)。

2.3 缺乏第三方监督评估机制

国际上的属地管理模式需要各级政府尤其是中央政府与地方政府之间的协调,需要更多的管制措施来保证基本的透明度、责任和代表性,同时要求中央政府必须对地方政府加以监督、调控,并在必要的时候给予惩罚(The United Nations Development Programme, 2003)。而我国大多是以政府文件的形式将保护地管理权下放至地县级政府,没有配套的法律法规,也没有规定定期或不定期的考核,这样做的结果首先是导致权利、责任、义务规定的

缺失,其次是监管、惩罚的缺失,最终将导致国家权力的丧失和公共权利的缺失(张晓,2005)。此外,在保护地经营项目参与制度不规范的现状下,众多企业的涌入很容易导致保护地管理进入追逐眼前利益的怪圈,这是公众参与缺乏第三方评估监督机制的体现。近几年,我国非政府组织(NGO)的数量虽在不断增长,但与国际相比,其专业化和影响力还远远不够,真正参与保护地建设的渠道也非常不足(黄浩明,2013, <http://www.doc88.com/p-6753972-942811.html>)。我国保护地第三方监督机制的不健全,与保护地信息公开程度低、NGO的知情权与监督权以及NGO参与制度的缺失息息相关。此外,对于企业及社区的参与效果并没有系统的机制进行定期评估,也是导致我国保护地诸多管理问题频发的原因之一。

总体来说,保护地信息公开程度低、公众参与主体数量少、参与阶段不完全、参与范畴太窄、参与形式过于被动、参与机制空缺(刘雪梅和保继刚,2005;张健等,2013)是目前保护地公众参与存在的普遍问题。

3 我国国家公园建设的公众参与途径

我国自2013年正式提出建立国家公园体制,2015年开始9个国家公园体制试点的建设工作。国家公园是保护地的一种类型,是以完整生态系统和典型自然资源为基底,体现国家最具代表性的资源和景观,为大众提供认知自然、体验自然的游憩机会,凝聚全民共同意识的场所。不确定性、复杂性及多维度是国家公园管理,尤其是国家公园体制建设初期的特点,因此,公众参与就显得格外重要。

3.1 公众参与的前提

政府作为国家公园的管理机构,应在宏观上负责引导国家公园体制的建设和运转。通过制定政策规则,引导并规范各参与方的运转及相互配合,确保公众参与的规范性、主动性和平等性,这是国家公园公众参与的前提。坚持把政府主导和公众参与作为国家公园体制建设的两个重要抓手,相互配合,以科学系统的法律体系控制国家公园建设的基本原则,合理吸收借鉴国际经验、结合本国实情进行调整创新,探索保护和利用的平衡协作,以保障管理体制与运行机制的科学运转(图1)。

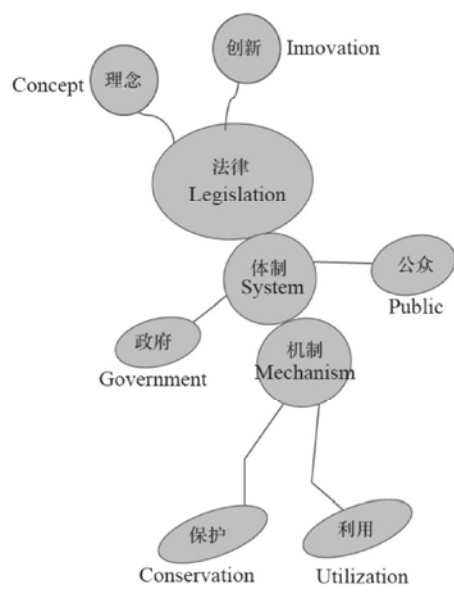


图1 ANT(蚂蚁)模型: 国家公园体制建设的动态运转
Fig. 1 The ANT model: the operation of national park system construction

3.2 公众参与机制的构建

(1)明确基本原则。国家公园的目标应是在资源有效保护的前提下实现资源的高效管理,这一目标应作为公众参与机制构建的宗旨。公众参与机制的最终目的是广泛的信息数据分析后的决策判断,绝非简单地各利益相关方搭建对话平台。国家公园

的公众参与机制应是“自下而上”,注重体验者、技术人员、社区居民等基层群体的意愿诉求和信息反馈。

(2)制定技术规程。必须有相对全面且详细的技术操作手册作为指导,应至少包括公众参与机制的适用准则、参与对象的选取办法、参与方案的制定规范、组织方的具体权责、机制的运转模型等关键方面。

(3)建立保障体系。公众参与机制能否高效运转的关键是要建立完备的保障体系,包括面向公众的信息公开平台、及时准确的信息反馈通道,以及包括政府和公众在内的培训体系等。最重要的是还要有相关的专项法律法规支持,从立法的层面明确公众参与的必要性、合理性甚至强制性。

3.3 公众参与的途径

借鉴社会学提出的公众参与类别和澳大利亚保护地的公众参与机制,结合我国保护地管理过程中可能涉及的公众主体及实际情况,同样依据公众的参与程度,将我国国家公园的公众参与途径分为信息反馈、咨询、协议以及合作4个层级(表2)。需要说明的是,这4个层级是理论意义上的理想层级,在实际情况中,它们之间的界限也许并不清晰;并且在实际的保护地项目实施过程中,这4个层级可能会组合出现在一个项目中,也可能不会全部出现。

表2 我国国家公园的公众参与途径
Table 2 The approach of public participation in China’s national park

类型 Type	内容 Content	主要参与主体 Main participants	形式 Form	备注 Remark	公众参与程度 Degree of public participation
信息反馈 Information feedback	政府将管理政策等信息通知公众 Government informs public	公民、社会组织、企业、社区 Citizens, social organizations, enterprises and communities	公众集会、新闻发布会、教育培训、公开出版物、网络等 Public meetings, press releases, education, publication and internet	建立反馈制度,包括问询、投诉、网页点击率等数量 Feedback system include the numbers of inquiry, complaint and internet hits	低 Low
咨询 Consult	政府在决策制定时咨询公众 Government consults public for decision-making	社区、社会组织 Communities, social organizations	问卷访谈、利益相关者委员会、咨询会、工作组 Questionnaire surveys, stakeholder meetings, consultation and workshops	确保利益相关者的多元化 Diversity of stakeholder	
协议 Agreement	政府在建设管理过程中雇佣、聘请公众 Government employs public	企业、社区、社会组织、公民 Enterprises, communities, social organizations and citizens	特许经营、协议保护、工作人员、专家聘请、第三方监督、志愿者 Franchise, conservation steward, staff, supervision and volunteer	需构建协议期满后的评估制度 Evaluation scheme	
合作 Partner	政府与公众共同分享权责 Government and public (stakeholders) share responsibility	社区、企业 Communities, enterprises	委员会、工作组、社区共管、公私合营等 Committee, workshop, community co-management and PPP	需依据共同目标和利益确定合作范围、明晰各方权责界限及产出 Outcomes and bound of rights and liabilities based on common aim and interests	高 High



图2 国家公园的政府与公众权责关系

Fig. 2 The authority-responsibility relationship between government and public in national park governance



图3 国家公园的政府与公众信息传递

Fig. 3 The information transfer between government and public in national park governance



图4 国家公园的政府与公众资金流动

Fig. 4 The cash flow between government and public in national park governance

(1)信息反馈。政府将国家公园的管理政策等信息通知公众,有可能得到公众的意见反馈,这种反馈机制便是公众参与国家公园建设途径的最浅层次。公众通过集会、新闻发布会、教育培训、公开

出版物、网络等渠道获取信息,并从同样的多元化渠道反馈信息。信息反馈是为了找到国家公园管理政策的修改依据或后续政策的制定依据,以提高规划决策的支持度,确保政策的实施效果。因此,为达到这一目标,反馈信息的分析应力求多角度、立体化,信息覆盖的公众类型力求多元化。此外,游客的体验也是一种信息反馈。例如,利用公众参与地理信息系统(public participation geographic information system, PPGIS)收集整理游客的公园体验、环境印象、设施需求等信息,通过网络共享使公众和规划者在同一平台制定规划。

(2)咨询。国家公园的利益相关者,尤其是当地社区应享有平等的知情权和公平的对话平台。通过由政府部门、规划设计团队、科研专家等组织的听证会、咨询会、联合工作小组、问卷访谈、开放论坛等形式,利益相关者代表、社区代表、社会组织等公众群体对国家公园的决策及规划编制过程进行意见的表达和有效的参与。对于规划前期,公众主要参与环境调查、资源信息收集等工作;对于规划中后期,公众主要参与目标、发展方向的制定过程;对于宏观方向性的保护性规划,公众可参与现状分析评价、保护对象确定等方面;对于需要落地实施的详细的专项规划和管理计划,需要得到利益相关方尤其是当地社区的理解及未来的人力支持,这时的公众参与更加重要,可以包括社区需求提出、保护措施确定、禁止行为确定、土地管理方式等方面。

(3)协议。协议是指政府雇佣或聘请对国家公园建设管理感兴趣或有一定知识技能的公众,参与到国家公园建设管理的多个方面,可应用于国家公园的保护、经营、技术支持等。

首先,在生物多样性保护方面,政府可采用协议保护模式积极吸收当地社区力量。通过构建国家公园管理局、社区村委会、相关NGO组织(可多个)组成的三方模式,签署社区保护协议(附录1)。由社区实施国家公园管理局制定的、经过专家考察论证的、适于当地居民的生态环境保护监测方案,定期接受由国家公园管理局组织的第三方专家的评估。并建立激励机制反哺社区发展,调动当地居民生物多样性保护的积极性。

其次,在国家公园的经营方面,企业可利用特许经营模式与政府签订协议,为国家公园的建设运

营提供公共服务。此外,政府还可以通过签订协议聘请相关社会组织为国家公园提供多项技术支持,例如拓宽生物多样性保护渠道、为社区提供技能支持、完善公众参与机制、提高公众自然保护意识、促进公众环保行为的改善等(附录2)。

(4)合作。合作与协议的关键区别在于,协议中的公众一般只需对协议中指定的领域负责,而合作需要公众与政府共同分享该项目的权益并承担责任。例如,企业可通过公私合营制模式(public-private-partnership, PPP)与政府合作建设国家公园的基础设施(附录3)以及后续的运营维护。合作的关键是依据共同目标和利益确定合作范围,明晰各方权责界限及产出分配。一般来说,PPP合作模式中企业承担基础设施运行和维护过程中的全部责任,而政府部门对该项目拥有所有权。同时,还应建立第三方机构对合作双方的检测、评价以及监督机制,包括对公园管理决策制定过程及结果的全程监督,国家公园信息公开状况、经费公开状况及捐款项目运作情况的监督,以及在国家公园设投诉处理部门或官网投诉平台进行公园经营质量、服务质量等的监督投诉等。

此外,社区也可以以合作的形式参与国家公园建设。我国的国家公园多是现有保护地的整合,但由于历史原因,我国保护地土地所有权大多数为集体所有且用途复杂(苗鸿等, 2000),这就为我国国家公园的建设管理带来很大困难。基于此,政府可采用流转、租赁、协议等方式与土地所有者合作,进行国家公园的土地管理。

4 结语

国家公园的公众参与就是在政府主导下的多方公众共同建设管理国家公园的过程,是为了实现资源有效保护和全民享用的共同目标,自下而上、体现各方权益、符合法律法规政策、共同承担国家公园建设事务、提供公共服务责任的过程,这个过程也可以称为国家公园治理(governance)。公众通过信息反馈、咨询、协议以及合作4种途径中的一种或多种方式参与国家公园的建设管理,同时,政府通过权责赋予(图2)、信息传递(图3)和资金流动(图4) 3个方面对公众做出规定和引导,共同搭建国家公园的公众参与平台。这种“4+3”的公众参与形式,旨在为我国国家公园管理中公众参与机制的研究

抛砖引玉。未来我国国家公园公众参与机制建立的关键是公众参与技术规程的制定以及保障体系的建立,最终达到保护地公众参与机制在技术操作层面及立法层面规范化、制度化和常态化。

参考文献

- Agrawal A, Gibson C (1999) Enchantment and disenchantment: the role of community in natural resource conservation. *World Development*, 27, 629–649.
- Arnstein SR (1969) A ladder of citizen participation. *Journal of The American Planning Association*, 35, 216–224.
- Chambers R (2005) Participatory mapping and geographic information systems: whose map? Who empowered and who disempowered? Who gains and who loses? *Electronic Journal on Information Systems in Developing Countries*, 25(2), 1–11.
- Connor DM (1988) A new ladder of citizen participation. *National Civic Review*, 77, 249–257.
- Dietz T, Stern PC (1998) Science, values and biodiversity. *BioScience*, 48, 441–444.
- Edralin JS (1997) The new local governance and capacity building: a strategic approach—examples from Africa, Asia, and Latin America. *Regional Development Studies*, 3, 109–149.
- Eneji VCO, Gubo Q, Okpiliya FI, Aniah EJ, Eni DD, Afangide D (2009) Problems of public participation in biodiversity conservation: the Nigerian scenario. *Impact Assessment and Project Appraisal*, 27, 301–307.
- Fiorino DJ (1990) Citizen participation and environmental risk: a survey of institutional mechanisms. *Science, Technology, & Human Values*, 15, 226–243.
- Gaventa J, Valderrama C (1999) Participation, citizenship and local governance. *Strengthening Participation in Local governance*, 21, 1–16.
- Keen M, Mahanty S (2006) Learning in sustainable natural resource management: challenges and opportunities in the Pacific. *Society and Natural Resources*, 19, 497–513.
- Liu PF, Liang LK, Liu Y (2011) A comparative study on admission tickets price between national scenic resort in China and national park in the United States. *Areal Research and Development*, 30(5), 108–122. (in Chinese with English abstract) [刘鹏飞, 梁留科, 刘英 (2011) 中美国家风景名胜门票价格比较研究. *地域研究与开发*, 30(5), 108–122.]
- Liu XM, Bao JG (2005) Analysis on unqualified ecotourism practice: from the point of view of stakeholders. *Chinese Journal of Ecology*, 24, 348–353. (in Chinese with English abstract) [刘雪梅, 保继刚 (2005) 从利益相关者角度剖析国内外生态旅游实践的变形. *生态学杂志*, 24, 348–353.]
- Lynch HJ, Hodge S, Albert C, Dunham M (2008) The Greater Yellowstone Ecosystem: challenges for regional ecosystem management. *Environmental Management*, 41, 820–833.
- Mannigel E (2008) Integrating parks and people: how does participation work in protected area management? *Society &*

- Natural Resources, 21, 498–511.
- Miao H, Ouyang ZY, Wang XK, Song M (2000) Management of communities in natural reserves: challenge and solution. In: Proceedings of the Fourth National Conference on the Conservation and Sustainable Use of Biodiversity in China (ed. Chen YY), pp. 37–50. China Forestry Publishing House, Beijing. (in Chinese with English abstract) [苗鸿, 欧阳志云, 王效科, 宋敏 (2000) 自然保护区的社区管理: 问题与对策. 见: 第四届全国生物多样性保护与持续利用研讨会论文集(陈宜瑜主编), pp. 37–50. 中国林业出版社, 北京.]
- Pan ZQ, Liang BE, Wu YH, Lin Y, Cao TT (2014) Community empowerment: an effective way to realize community's involvement in tourism development. *Tourism Forum*, 7(6), 43–49. (in Chinese with English abstract) [潘植强, 梁保尔, 吴玉海, 林琰, 曹婷婷 (2014) 社区增权: 实现社区参与旅游发展的有效路径. *旅游论坛*, 7(6), 43–49.]
- Parks & Wildlife Commission of the Northern Territory (2002) Public Participation in Protected Area Management, The Committee on National Parks and Protected Area Management, Benchmarking and Best Practice Program.
- Schneider H (1999) Participatory Governance: The Missing Link for Poverty Reduction. OECD Publishing, Paris.
- Seitz V (2001) A new model: participatory planning for sustainable community development. *Race Poverty & the Environment*, 8(1), 8–11, 38.
- Selin SW, Chavez D (1995) Developing a collaborative model for environmental planning and management. *Environmental Management*, 18, 189–195.
- Stringer LC, Dougill AJ, Fraser E, Hubacek K, Prell C, Reed MS (2010) Unpacking “participation” in the adaptive management of social–ecological systems: a critical review. *Ecology and Society*, 11, doi: 10.5751/ES-01896-110239.
- The United Nations Development Programme (translated by Translating Group of Human Development Report 2003) (2003) Human Development Report 2003—Millennium Development Goals: A Compact Among Nations to End Human Poverty. China Financial and Economic Publishing House, Beijing. (in Chinese) [2003年人类发展报告翻译组 (2003) 2003年人类发展报告——千年发展目标: 消除人类贫困的全球公约. 中国财政经济出版社, 北京.]
- Tuler S, Webler T (2000) Public participation: relevance and application in the national park service. *Park Science*, 20(1), 24–26.
- WWF (1991) Local Participation in Environmental Assessment of Projects. Working paper No. 2, Washington, DC.
- Xu SL (2003) The management system reform of China's cultural and natural heritage. *Management World*, (6), 63–73. (in Chinese) [徐嵩龄 (2003) 中国文化与自然遗产的管理体制改革. *管理世界*, (6), 63–73.]
- Zhang J, Chen SB, Chen B, Du YJ, Huang XL, Pan XB, Zhang Q (2013) Citizen science: integrating scientific research, ecological conservation and public participation. *Biodiversity Science*, 21, 738–749. (in Chinese with English abstract) [张健, 陈圣宾, 陈彬, 杜彦君, 黄晓磊, 潘绪斌, 张强 (2013) 公众科学: 整合科学研究、生态保护和公众参与. *生物多样性*, 21, 738–749.]
- Zhang X (2005) Analysis on the institutional disadvantages of decentralized administration and management for world heritage and key national park in China. *Chinese Landscape Architecture*, 21(7), 9–16. (in Chinese with English abstract) [张晓 (2005) 世界遗产和国家重点风景名胜区分权化(属地)管理体制的制度缺陷. *中国园林*, 21(7), 9–16.]
- Zhang YJ, Yin MF (2006) The latest development: a case of processes of forest policy formation by Kanagawa Prefecture. *Environmental Science and Management*, 31(9), 8–10. (in Chinese with English abstract) [张玉钧, 殷鸣放 (2006) 日本森林管理的最新发展——以日本神奈川县林业政策过程为例. *环境科学与管理*, 31(9), 8–10.]
- Zhang YJ, Zhang YY (2012) Protection of citizens-participating rural landscape: a case study of state-run Satoyama Park (or Kaisho Forest) in Japan. *Chinese Journal of Eco-Agriculture*, 20, 838–841. (in Chinese with English abstract) [张玉钧, 张英云 (2012) 市民参与型的乡村景观保护——以日本海上森林国营里山公园建设为例. *中国生态农业学报*, 20, 838–841.]
- Zhang ZW, Yang R (2015) The public involvement mechanism of American national park management planning. *Chinese Landscape Architecture*, 31(2), 23–27. (in Chinese with English abstract) [张振威, 杨锐 (2015) 美国国家公园管理规划的公众参与制度. *中国园林*, 31(2), 23–27.]

(责任编辑: 薛达元 责任编辑: 黄祥忠)

附录 Supplementary Materia

附录1 国家公园社区协议保护模型

Appendix 1 The model of conservation steward program
<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2016156-1.pdf>

附录2 社会组织与政府及其他公众的合作领域

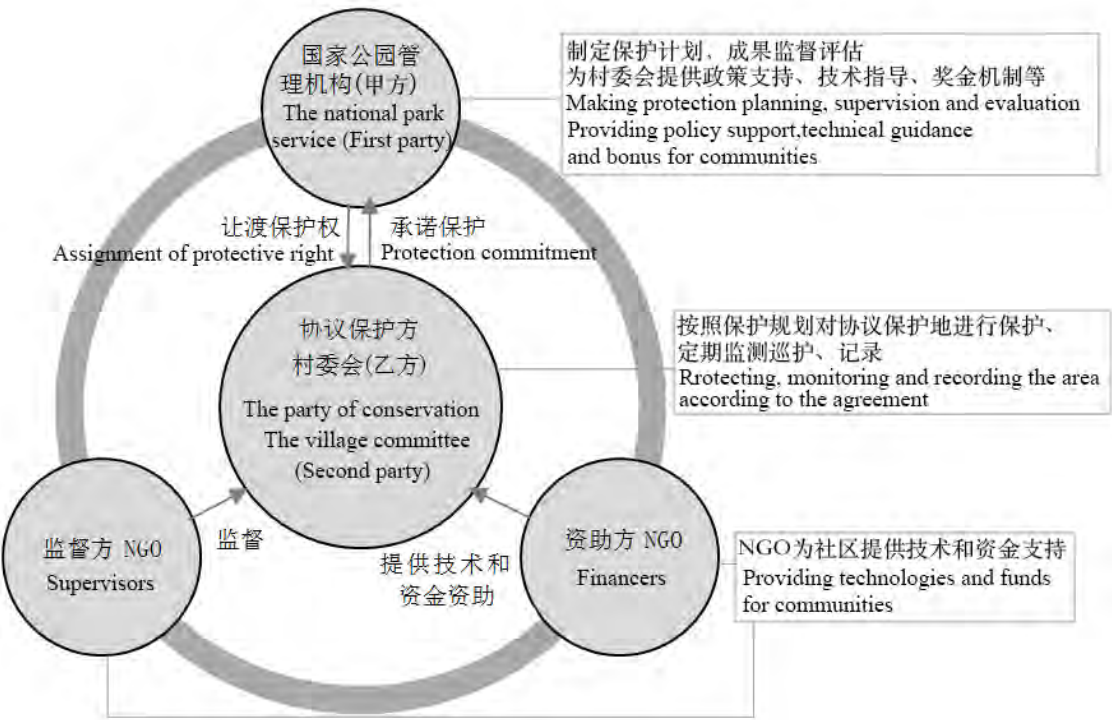
Appendix 2 The scope of cooperation among social organization, government and public
<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2016156-2.pdf>

附录3 企业参与国家公园基础设施建设

Appendix 3 The post of enterprises participation in infrastructure construction in national parks
<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2016156-3.pdf>

附录1 国家公园社区协议保护模型

Appendix 1 The model of conservation steward program



附录2 社会组织与政府及其他公众的合作领域
Appendix 2 The scope of cooperation among social organization, government and public

合作方 Partners	合作领域 Cooperation fields
政府机构 Government	生态保护的数据监测和共享 Data monitoring and share of ecological protection 生态补偿、特许经营、社区参与等领域的公共政策的制定 Public policy making of eco-compensation, franchise and community participation 搭建环境教育平台, 拓展环保宣传的空间, 弥补政府宣传的不足 Establishing the platform of environmental education, expanding the space of environmental awareness and make up for the inadequacy of government propaganda 生态补偿、特许经营、资金使用等领域的监督 Supervision on eco-compensation, franchise and fund utilizing 环境评价、环境影响听证会制度的完善 Perfecting the system of environmental evaluation and environmental influence
社区 Community	建立地域文化传承与保护的动态发展机制 Establishing the mechanism of protection and inheritance about regional culture 社区能力建设、社区培训 Community capacity building and training 社区参与制度的完善 Perfecting the system of community participation
企业 Enterprise	提供环保节能方案, 促进企业及社区环保行为的改善 Providing environmental protection and energy saving solutions, promote the improvement of the enterprise and community environmental behavior 定期的自然环境考核、企业服务考核 Regular check of natural environment and enterprise service
公民 citizen	规划及重大决策等的知情权与参与权 Informed rights and participation rights about planning and great decision 信息披露机制的完善 Perfecting the system of information disclosure 公众投诉渠道的完善 Perfecting the system of the citizen complaint

附录3 企业参与国家公园基础设施建设
Appendix 3 The post of enterprises participation in infrastructure construction in national parks

项目类型 Project Types	项目内容 Project Content
道路系统 Road system	风景道 (原有道路) 基础修缮 Parkway Repairing 游步道建设 Trail construction
接待设施 Reception facilities	访客服务中心 Visitor services center
标识系统 Interpretation and navigation system	解说性标识 Intentionality interpretation 导览图 Guide map 导览手册 Guide manual 道路场所指向标识 Direct interpretation 公告性标识Announcement interpretation
给排水 Water supply and drainage equipment	给排水设施改善工程 Improvement of water supply and drainage equipment
通讯、电力设施 Communication, electricity systems	通讯、电力设施改善工程 Improvement of communication, electricity systems
环卫设施 Sanitation facilities	生态厕所 Bio-toilet 垃圾转运站 Refuse transfer station 垃圾桶 Trash can
医疗设施 Medical facilities	医疗设施 Medical facilities
防火防灾设施 Fire and disaster prevention facilities	防火防灾设施改善工程 Improvement of fire and disaster prevention facilities

• 论坛 •

论《濒危野生动植物种国际贸易公约》 物种概念的内涵和外延

蒋志刚*

(中国科学院动物研究所, 中华人民共和国濒危物种科学委员会, 北京 100101)

On the connotation and extension of species concept used by the Convention on International Trade in Endangered Species of Wild Fauna and Flora (CITES)

Zhigang Jiang*

Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences; Endangered Species Scientific Commission, P.R.C., Beijing 100101

2016年9月23日至10月3日, 在南非约翰内斯堡举行的《濒危野生动植物种国际贸易公约》第17届缔约方大会(The 17th Conference of the Parties to the Convention on International Trade in Endangered Species of Wild Fauna and Flora, CITES CoP 17)上, 讨论了由各缔约方提交的近120项有关濒危野生动植物贸易管制、立法、执法等的政策性议题, 审议了62项附录修订提案, 其中51项获得通过。2016年12月16日, 公约秘书处发布2016年第68号电子公告, 公布了第17届缔约方大会后更新的《濒危野生动植物种国际贸易公约》附录I、II和III。该附录自2017年1月2日起生效(cites.org)。公约附录中文翻译版本已于2017年1月由中华人民共和国濒危物种进出口管理办公室和中华人民共和国濒危物种科学委员会共同编印发布(cites.org.cn)。

《濒危野生动植物种国际贸易公约》有183个缔约方, 其宗旨是确保野生动植物国际贸易不危害野生动植物的野外生存, 对其附录中的濒危物种国际贸易实施管理。禁止附录I物种的国际商业贸易, 仅在贸易对物种野外种群“非致危”的前提下允许附录II物种实行许可证管理的国际商业贸易(蒋志刚, 2011)。列入附录I和附录II的物种由缔约方大会通

过, 列入附录III的物种则由1个或多个缔约方提出并执行管理。每届缔约方大会都要修订公约的附录。到目前为止, 已有5,600多种动物和30,000多种植物被列入公约附录, 使得世界范围内60–65%的野生动植物种国际贸易得到了有效控制。《濒危野生动植物种国际贸易公约》已成为控制野生动植物及其产品国际贸易、保护生物多样性的一项有效的、可操作性强的国际条约(Wijnstekers, 2009)。

《濒危野生动植物种国际贸易公约》是一项以物种为基础、旨在保护珍稀濒危野生动植物物种的国际公约, 因此, “物种”概念是其核心。目前关于物种概念的争议颇多(孔宏智, 2016), 对一个物种的分类地位常常不能达成一致。那么, 以物种为核心的《濒危野生动植物种国际贸易公约》怎么处理这一难题? 公约附录文本规定: “本附录所列的物种是指: (a)名称所示的物种或(b)一个高阶分类单元所包括的全部物种或其被特别指定的一部分”(cites.org), 即公约的“物种”概念内涵是生物学家认定的“物种”, 但其外延则扩大到“物种”以上的分类阶元, 如“属”、“科”, 甚至可能是“目”, 以及一个“属”、一个“科”或是一个“目”的部分物种, 甚至还可能指一个“种”的亚种和种群(图1)。

收稿日期: 2016-12-29; 接受日期: 2016-12-30

基金项目: 国家科技部基础性专项(2013FY110300)、国家自然科学基金(31372175)和国家重点研发计划课题(2016YFC0503303)

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

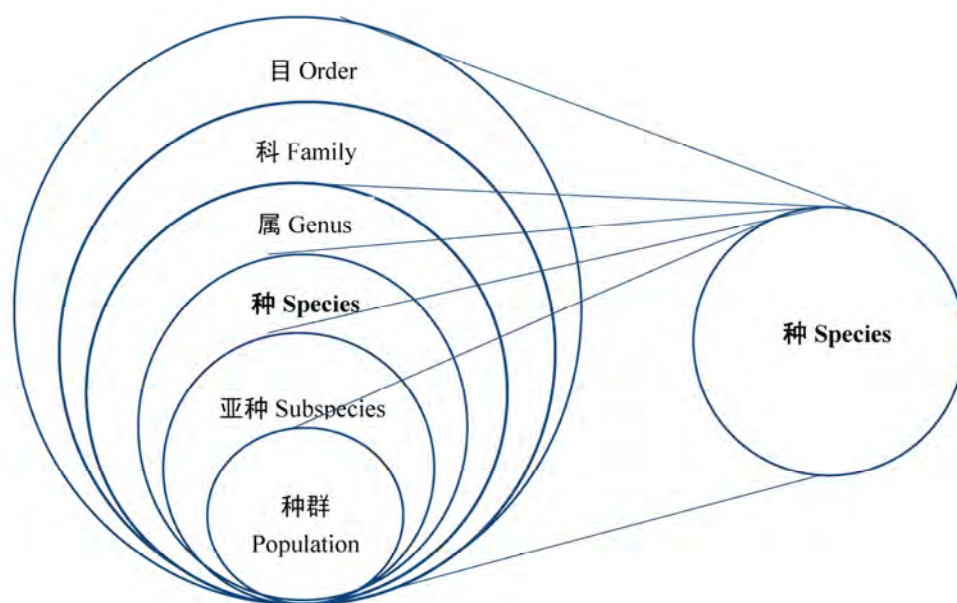


图1 《濒危野生动植物种国际贸易公约》物种概念的内涵和外延。其“物种”概念内涵是生物学家认定的“物种”，但其外延则扩大到“物种”以上的分类单元，如“属”、“科”，甚至可能是“目”，以及一个“属”、一个“科”或是一个“目”的部分物种，还甚至可能指一个“种”的亚种和种群。

Fig. 1 Connotation and extension of the species concept used by the Convention on International Trade in Endangered Species of Wild Fauna and Flora (CITES). The connotation of species concept used by CITES is the connotation by name of the species recognized by biologists, whereas the extension of the concept is extended to as being all of the species included in a higher taxon, such as “genus”, “family” or even “order”, or designated part thereof. Species of CITES may also refer to subspecies or population.

在目级阶元上，灵长目^①、鲸目、隼形目、鳄目、鲟形目和角珊瑚目的所有种，分别被列入附录I和附录II。树鼯目的所有种则全被列入附录II。在科级与亚科级阶元上，猫科(Felidae)、西貘科(Tayassuidae)、熊科(Ursidae)、蜂鸟科(Trochilidae)、鹤科(Gruidae)、鸚科(Otididae)、极乐鸟科(Paradisaeidae)、美洲闪鳞蛇科(Loxocemidae)、蟒科(Pythonidae)、林蚰科(Tropidophiidae)、陆龟科(Testudinidae)、砗磲科(Tridacnidae)、仙人掌科(Cactaceae)、苏铁科(Cycadaceae)、龙树科(Didiereaceae)、兰科(Orchidaceae)的所有种，以及水獭亚科(Lutrinae)的所有种，分别被列入附录I和附录II；红鹳科(Phoenicopteridae)所有种均被列入附录II。在属级阶元上，麝属(*Moschus* spp.)、毛皮海狮属(*Arctocephalus* spp.)、原针鼹属(*Zaglossus* spp.)、穿山甲属(*Manis* spp.)、皱盔犀鸟属(*Aceros* spp.)、凤

头犀鸟属(*Anorrhinus* spp.)、斑犀鸟属(*Anthracoceros* spp.)、白冠犀鸟属(*Berenicornis* spp.)、犀鸟属(*Buceros* spp.)、斑嘴犀鸟属(*Penelopides* spp.)、拟皱盔犀鸟属(*Rhyticeros* spp.)、大鲵属(*Andrias* spp.)、棘尾蜥属(*Saara* spp.)、刺尾蜥属(*Uromastix* spp.)、塞舌尔避役属(*Archaius* spp.)、侏儒避役属(*Bradypodion* spp.)、变色龙属(*Brookesia* spp.)、绳蜥属(*Cordylus* spp.)、拉马绳蜥属(*Namazonurus* spp.)、拟绳蜥属(*Hemicordylus* spp.)、卡卢绳蜥属(*Karusaurus* spp.)、毒蜥属(*Heloderma* spp.)、巨蜥属(*Varanus* spp.)、箭毒蛙属(*Dendrobates* spp.)、前口蝠鲼属(*Manta* spp.)、蝠鲼属(*Mobula* spp.)、海马属(*Hippocampus* spp.)、雪花莲属(*Galanthus* spp.)、棒锤树属(*Pachypodium* spp.)、酒瓶兰属(*Beaucarnea* spp.)、桫欏属(*Cyathea* spp.)、芦荟属(*Aloe* spp.)、仙客来属(*Cyclamen* spp.)、瓶子草属(*Sarracenia* spp.)、沉香属(*Aquilaria* spp.)、棱柱木属(*Gonystylus* spp.)、拟沉香属(*Gyrinops* spp.)的所有种，分别被列入附录I和附录II。因此，公约附录的动植物以物种为主，并可能收录一个属、一个科甚至一个目的所有种。

① 本文动植物分类体系和中文名均依据由中华人民共和国濒危物种进出口管理办公室和中华人民共和国濒危物种科学委员会共同编印发布的公约附录中文翻译版本——《濒危野生动植物种国际贸易公约》附录I、附录II和附录III(cites.org.cn)。

公众可能很难分辨特定生物种类,如不同的海马种类。于是,除被列入附录I的物种外,海马属所有种均被列入了附录II,其国际贸易受到严格的监管。在第17届缔约方大会上所有的穿山甲均被列入附录I,禁止贸易。这样,避免了分辨特定物种的困难,方便海关和市场执法人员对海马、穿山甲进出口和市场的管理。同时也回避了物种划分的困难,避开了分类学家的争议。

同一物种的不同亚种、种群的商业利用和收藏价值不同,因而受到国际贸易的威胁程度不同。公约还将一些种的亚种列入其附录,如马鹿巴克特利亚亚种(*Cervus elaphus bactrianus*)被列入附录I;黄披肩吸蜜鸟卡西迪亚种(*Lichenostomus melanops cassidix*)、大貂羚安哥拉亚种(*Hippotragus niger variani*)、美洲小鸵指名亚种(*Pterocnemia pennata pennata*)、盘羊西藏亚种(*Ovis ammon hodgsonii*)、盘羊西哈萨克斯坦亚种(*O. a. nigrimontana*)、东方盘羊塞浦路斯亚种(*O. orientalis ophion*)和维氏盘羊指名亚种(*O. vignei vignei*)都被列入了附录I。公约甚至将一些物种的种群列入其附录,如不丹、印度、尼泊尔和巴基斯坦的狼(*Canis lupus*)种群被列入附录I;其他狼种群则被列入附录II。俄罗斯联邦的人参(*Panax ginseng*)种群被列入附录II。对不同亚种、不同种群实施不同的管理措施,既保护了濒危野生动植物种群,控制了其国际贸易,又达到了可持续利用生物资源的目的。

生物多样性事业需要科学、可操作的物种概念(洪德元, 2016)。《濒危野生动植物种国际贸易公约》指定了植物、无脊椎动物、鱼类、两栖类、爬行类、鸟类和哺乳类物种命名参考著作。第17届缔约方大会通过了标准命名法决议修正案Conf.12.11 (Rev. CoP17 (cites.org))。然而,由于物种本身的特征(张德兴, 2016; 谢平, 2016),加之分子生物学手段、大数据的应用,科学考察手段的更新,新物种不断被发现,分类学家们在不断厘定物种分类地位(刘建全, 2016),提出新的生物分类系统,但公约未及时更新其参考著作目录,因而也没有更新其依据的分类系统。例如,关于哺乳动物的分类系统,《濒危野生动植物种国际贸易公约》仍参考Wilson和Reeder (2005)的著作,自*Handbook of the Mammals of the World* 第1卷(Wilson & Mittermeier, 2009)出版以来,

Wilson和Reeder (2005)的哺乳动物分类系统已经陆续被修正。尽管未能应用修订的分类系统,《濒危野生动植物种国际贸易公约》的实践仍然提供了一种解决物种难题的模式。物种与分类系统是不同学派对生命世界的认识,不同学派有不同观点;而生命世界是客观存在,是唯一的。

参考文献

- 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.]
- Jiang ZG (2011) Non-detrimental findings should be enhanced for the management of international trade in endangered species of wild fauna and flora. *Biodiversity Science*, 19, 495–496. (in Chinese) [蒋志刚 (2011) 濒危野生动植物种国际贸易管理亟待加强贸易物种的非致危险性判断. 生物多样性, 19, 495–496.]
- Kong HZ (2016) Biodiversity undertakings call for extensive discussion on species concept and the criteria for species delimitation. *Biodiversity Science*, 24, 977–978. (in Chinese) [孔宏智 (2016) 生物多样性事业呼唤对物种概念和物种划分标准的深度讨论. 生物多样性, 24, 977–978.]
- 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.]
- Wijnstekers W (2009) The Evolution of CITES: A Reference to the Convention on International Trade in Endangered Species. CITES, Lausanne, Switzerland.
- Wilson DE, Mittermeier RA (2009) *Handbook of the Mammals of the World*, Vol. 1, Carnivores. Lynx Edicions, Barcelona.
- Wilson DE, Reeder DM (2005) *Mammal Species of the World. A Taxonomic and Geographic Reference*, 3rd edn. John Hopkins University Press, New York.
- 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.]
- 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.]

(责任编辑: 闫文杰)

• 论坛 •

极小种群植物广东含笑应当被评估为极危等级

李西贝阳^{1,2} 付琳¹ 王发国^{1*} 邢福武¹

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

2 (中国科学院大学, 北京 100049)

Michelia guangdongensis (Magnoliaceae), an endangered plant species with extremely small populations, should be evaluated as CR C2a(i); D

Xibeiyang Li^{1,2}, Lin Fu¹, Faguo Wang^{1*}, Fuwu Xing¹

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

2 University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049

广东含笑(*Michelia guangdongensis*)是金叶含笑(*M. foveolata*)和雅致含笑(*M. elegans*)的近缘种,但三者形态特征区别明显。本种此前已知仅分布于广东清远的英德市,模式标本于2003年5月23日采自木龙山顶处,海拔约1,250–1,400 m (Yan et al, 2005),尚未有过其他分布地点的报道。

我们于2015年1月25–26日及2016年8月31日,在广东韶关乳源瑶族自治县大布镇的广东大峡谷省级自然保护区核心区与曲江罗坑省级自然保护区山体上部海拔约1,100–1,300 m的山顶矮林与灌丛交界处调查到广东含笑的3处野外分布,这3处分布点两两相距3.76, 4.02和7.45 km,且分属不同山体,中间有多道深谷相隔。山顶矮林中的乔木以乌冈栎(*Quercus phillyraeoides*)、疏齿木荷(*Schima remotiserrata*)、网脉山龙眼(*Helicia reticulata*)等常绿树种为主(表1),高度一般仅4–6 m。灌丛以芒(*Miscanthus sinensis*)、野古草(*Arundinella anomala*)等禾草为主(表1)。广东含笑在群落中属伴生种,采用样线法共调查到5株个体,3处分布点分别为3株、1株和1株,均为成年植株(小乔木)。所有植株均生长良好,但未见果实(该种春季花期3月,秋季花期10–11月),且林下未见幼苗,自然更新不良,种群结构较不健康。

该种分布点所在的山顶矮林在保护区内面积

较小。原因是保护区内的地形较为特殊,多深谷与台地,二者之间多以悬崖或陡坡为过渡。1998年广东大峡谷省级自然保护区建立之前及建立初期曾有频繁烧荒、樵采、放牧等人为干扰,导致了植被的退化。台地顶部为受干扰的主要区域,植被严重退化为灌丛,原有植被——山顶矮林仅残存于台地边缘至陡坡上部的狭窄地带。而山顶以下植被受破坏程度不大。2005年,保护区加强管理,人为干扰减少,但山顶矮林至今并未明显恢复。据以往文献报道,我国亚热带地区的山顶矮林与邻近地区分布的灌丛在土壤性质上显著不同,山顶矮林的土壤含水量低于灌丛,而持水能力、土壤渗透率均高于灌丛(叶居新, 1989)。灌丛土壤氮、磷、钾含量在当地所有植被类型中均为最低,且土壤各层次间营养元素含量的差异也较大^①,有机碳含量亦为当地主要植被类型中最低^②。山顶矮林一旦遭受严重破坏,则会因土壤性质改变等原因再也难以恢复成林,而演变为长期稳定的灌丛草坡,形成“假林线”及“假林线”之上的无林景观(叶居新, 1989)。广东含笑的生境现状即属于此类恢复困难的情况,因此该物种生境仍处于狭窄脆弱状态。另外,保护

① 林巧香 (2011) 天宝岩国家级自然保护区森林景观格局动态及其环境效应研究. 硕士学位论文, 福建农林大学, 福州.

② 肖毅峰 (2013) 莽山土壤有机碳空间分布及其影响因子分析, 硕士学位论文. 中南林业科技大学, 长沙.

收稿日期: 2016-10-21; 接受日期: 2016-11-25

基金项目: 韶关市第二次全国重点保护野生植物资源调查

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

表1 在广东含笑分布区域基于样线法调查到的植物种类
Table 1 Plant species recorded with the line transect method in the distributional site of *Michelia guangdongensis*

物种 Species	Drude多度 Drude abundance
乔木 Arbor	
乌冈栎 <i>Quercus phillyraeoides</i>	尚多 Copiosae 1 (cop1)
疏齿木荷 <i>Schima remotiserrata</i>	尚多 cop1
少叶黄杞 <i>Engelhardtia fenzlii</i>	不多 Sparsal (sp)
杨梅 <i>Myrica rubra</i>	不多 sp
网脉山龙眼 <i>Helicia reticulata</i>	尚多 cop1
硬壳柯 <i>Lithocarpus hancei</i>	稀少 Solitariae (sol)
米槠 <i>Castanopsis carlesii</i>	单株 Unicorn
甜槠 <i>Castanopsis eyrei</i>	不多 sp
日本杜英 <i>Elaeocarpus japonicus</i>	稀少 sol
密花树 <i>Myrsine seguinii</i>	不多 sp
木荷 <i>Schima superba</i>	稀少 sol
红锥 <i>Castanopsis hystrix</i>	不多 sp
马尾松 <i>Pinus massoniana</i>	稀少 sol
罗浮柿 <i>Diospyros morrisiana</i>	稀少 sol
鼠刺 <i>Itea chinensis</i>	稀少 sol
山苍子 <i>Litsea cubeba</i>	不多 sp
赤杨叶 <i>Alniphyllum fortunei</i>	稀少 sol
灌木 Shrub	
朱砂根 <i>Ardisia crenata</i>	不多 sp
岗松 <i>Baeckea frutescens</i>	多 Copiosae 2 (cop2)
刺毛杜鹃 <i>Rhododendron championae</i>	稀少 sol
杜鹃 <i>Rhododendron simsii</i>	不多 sp
华南桫欏树 <i>Clethra faberi</i>	尚多 cop1
阔瓣含笑 <i>Michelia cavaleriei</i> var. <i>platypetala</i>	单株 Unicorn
金叶含笑 <i>Michelia foveolata</i>	稀少 sol
滇白珠 <i>Gaultheria leucocarpa</i> var. <i>crenulata</i>	不多 sp
南烛 <i>Vaccinium bracteatum</i>	不多 sp
毛桃木莲 <i>Manglietia kwangtungensis</i>	稀少 sol
华润楠 <i>Machilus chinensis</i>	单株 Unicorn
五列木 <i>Pentaphylax euryoides</i>	不多 sp
车轮梅 <i>Rhaphiolepis indica</i>	不多 sp
草本 Herb	
芒 <i>Miscanthus sinensis</i>	尚多 cop1
野古草 <i>Arundinella anomala</i>	多 cop2
蕨 <i>Pteridium aquilinum</i>	不多 sp
匙叶茅膏菜 <i>Drosera spatulata</i>	不多 sp
华南龙胆 <i>Gentiana loureirii</i>	不多 sp
地耳草 <i>Hypericum japonicum</i>	不多 sp
里白 <i>Diplopterygium glaucum</i>	稀少 sol
芒萁 <i>Dicranopteris pedata</i>	尚多 cop1
鳞籽莎 <i>Lepidosperma chinense</i>	尚多 cop1

区内仍有零星放养家牛四处游荡采食植被，对该种的生长特别是幼苗更新仍然构成威胁。

目前，《中国生物多样性红色名录——高等植



图1 广东含笑的生境和植株照片。(A) 生境;(B) 枝叶;(C) 花期。
Fig. 1 Photos showing the habitat and plant of *Michelia guangdongensis*. (A), Habitats; (B), Twigs; (C), Flowering phase.

物卷》将广东含笑列为濒危(EN)物种(环境保护部和中国科学院, 2013), 世界自然保护联盟(IUCN)在其红色名录中将该种列为数据缺乏(DD)物种(IUCN, 2014)。结合本次新分布地的发现, 我们认为其应当被评估为极危(CR C2a(i); D)等级, 因为它仅有4个分布点, 成熟个体数少于50, 且每个亚种群成熟个体数不超过50, 另外根据本次发现的分布点计算的分布区(area of occupancy, AOO)仅有16.65 km²。目前该种的迁地保护状况尚不理想, 中国科学院华南植物园迁地栽培的植株, 实生苗常于炎热的夏季死亡, 只有嫁接苗可以存活(杨科明和陈新兰, 2011);

虽多年可见开花, 但至今未见结实。有鉴于此, 对于该种而言, 就地保护仍然具有不可替代的重要意义。

参考文献

- International Union for Conservation of Nature (IUCN) (2014) *Michelia guangdongensis* is listed as Data Deficient (DD) by the IUCN Red List of Threatened Species. <http://www.iucnredlist.org/>. (accessed on 2016-08-12)
- Ministry of Environmental Protection of the People's Republic of China, Chinese Academy of Sciences (2013) China Biodiversity Red List: Higher Plant. (in Chinese) [环境保护部和中国科学院 (2013) 中国生物多样性红色名录——高等植物卷.] http://www.zhb.gov.cn/gkml/hbb/bgg/201309/t20130912_260061.htm/. (accessed on 2016-10-02)
- Yan YH, Zeng QW, Xing FW (2005) *Michelia guangdongensis* (Magnoliaceae), a new species from China. *Annales Botanici Fennici*, 41, 491–493.
- Yang KM, Chen XL (2011) Introduction, breeding and landscape application of *Michelia guangdongensis*. *Guangdong Landscape Architecture*, 33(1), 44–46. (in Chinese with English abstract) [杨科明, 陈新兰 (2015) 广东含笑的引种繁育与园林应用研究. *广东园林*, 33(1), 44–46.]
- Ye JX (1989) The character, ecological and economic efficiency of the subtropical hilltop fruticeta-herbosa coenosia. *Jiangxi Science*, 7(4), 41–48. (in Chinese with English abstract) [叶居新 (1989) 亚热带山顶灌草丛的性质及其生态、经济效益. *江西科学*, 7(4), 41–48.]

(责任编辑: 黄祥忠)

• 论坛 •

遗传密码子的起源——从能量转化到信息化

谢 平*

(中国科学院水生生物研究所, 武汉 430072)

摘要: 大自然将奥秘或法则隐匿于一套密码之中, 藉此创作出数以千万计的物种, 之后又将其销毁, 周而复始, 生生不息……虽然遗传密码子的破译已过去了半个多世纪, 但对它的起源人们依然一无所知, 有人甚至宣称这是不可知的, 还有一些人则认为它源自外来的设计。生命/遗传密码子的起源被誉为现代生物科学的最大谜团之一, 但它却关乎人们对生命本质与演化的认知。关于遗传密码子的起源, 已提出了各式各样的假说, 如凝固事件假说、立体化学假说、共进化学假说、综合进化假说, 等等。但这些假说有两个致命缺陷: 首先, 没有哪一个能解释为何遗传密码子要如此演化; 其次, 都未从生化系统演化的视角来予以解释(部分与整体的关系)。近年, 虽然对密码子变异或可塑性及其与氨基酸分配的关系等研究很多, 但在密码子起源方面几乎没有取得实质性进展。本文从密码子与生化系统的内在关联之中探寻它们可能的协同演化机理, 认为遗传密码是原始细胞从能量转化到信息化演化过程的产物, 而三磷酸腺苷(ATP)扮演了最重要的角色。本文提出的“ATP中心假说”认为, ATP既是能量的载体, 也是信息的载体, 在核酸和蛋白质之间搭起了桥梁, 是遗传密码子出现的始作俑者: (a)ATP是光能转化成化学能的终端; (b)导演了一系列的生化循环(如卡尔文循环、糖酵解和三羧酸循环等)及令人眼花缭乱的元素重组; (c)它通过自身的转化与缩合将错综复杂的生命过程信息化——筛选出用4种碱基编码20多种氨基酸的三联体密码子系统($4^3 = 64$, 还有相当大的编码冗余), 精巧地构建了一套遗传信息的保存、复制、转录和翻译以及多肽链的生产体系; (d)演绎出蛋白质与核酸互为因果的反馈体系, 并在个体生存的方向性筛选中, 构筑了对细胞内成百上千种同步发生的生化反应进行秩序化管控(自组织)的复杂体系与规则, 最终建立起个性生命的同质化传递机制——遗传。当然, 未来还需要更多的实验证据来验证这一假说。

关键词: 遗传密码的起源; ATP中心假说; 光合介导; 信息化; 结构化; 同质性个体

The origin of genetic codes: from energy transformation to informatization

Ping Xie

Institute of Hydrobiology, Chinese Academy of Sciences, Wuhan 430072

Abstract: It is a miracle of nature that a set of genetic codes have assembled tens of millions of different species on the earth. However, no one knows exactly how these genetic codes came into being. Many biologists hold the pessimistic view that an exact reconstruction of the process of code construction may never be possible. It is even believed that the origin of the genetic code is unknowable, as there is no trace in physics or chemistry of the control of chemical reactions by a sequence of any sort or of a code between sequences. Many papers have been published with titles indicating that they explore the origin of the genetic code, but in actuality the content deals only with its evolution. More than half a century has passed since the discovery of genetic codes, but their origin is still one of the greatest mysteries in the modern life sciences. Are the genetic codons really unknowable? Do they require external design? So far, several hypotheses have been proposed to explain the origin of the genetic code, including the frozen accident hypothesis, stereochemical hypothesis, co-evolution hypothesis, and synthetic hypothesis. These hypotheses suffer from two fatal defects: first, none can explain satisfactorily why the genetic codes evolved, and second, none has explained the origin of genetic codes from that of the biochemical system (a relation of part to whole). In other words, all of these hy-

收稿日期: 2016-09-14; 接受日期: 2016-10-05

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

potheses completely overlooked the coevolution of genetic codes with the biochemical system. In recent decades, very little definitive progress has been made, although intensive studies have focused on variation or flexibility of the codes and possible rules of codon allocations to amino acids. This paper is aimed to explore the secrets of coevolution between the codon and the biochemical system. The genetic codes were likely an evolutionary product of primordial cells from energy transformation to informatization when ATP played a crucial role. Here, we present an ATP-centric hypothesis aimed at exploring the hidden primordial world inspiring the origin of genetic codes. We examined how and why ATP is at the heart of the extant biochemical system, and how the genetic codes came into being with the evolution of the biochemical system driven by photosynthesis. ATP, carriers of both energy and information, provide a bridge between amino acids and proteins, and are most likely the initiator of the genetic codes. In short, the energetic ATP together with its derivatives could randomly extend chains of both polynucleotides and polypeptides, which made it possible to establish or fix chemical relations between sequences of nucleotides in polynucleotides and amino acids in polypeptides from their numerous random combinations through a feedback mechanism (selection of cellular survival); and technically, photosynthesis, a goal-oriented process, enabled various biotic factors or reactions (ATP, lipid vesicle, informatization, structuralization, homogenous individual, individuality, survival, etc.) to be integrated into an operating system of genetic codes. It is challenging to crack the mystery of genetic codes, but sophisticated experimental evidence are needed in the future.

Key words: origin of genetic codes; ATP-centric hypothesis; photosynthesis-mediated; informatization; structuralization; homogenous individual

一套遗传密码子编织出数以千万计的不同物种,真可谓大自然的奇迹。虽然遗传密码子的破译已过去了半个多世纪,但对其如何起源的问题,人们几乎一无所知。可能大多数生物学家都悲观地认为,准确重建密码子的起源过程是不大可能的(Rauchfuss, 2008)。Yockey (2005)甚至宣称,密码子的起源是不可知的,因为没有任何迹象表明存在通过特定序列或序列之间的密码来控制化学反应的物理或化学机制。他评论道,许多冠以遗传密码起源之名的论文其内容仅仅是在论述它的演化而已。

毫无疑问,作为一种化学语言的遗传密码的设计绝不会依赖于所谓的上帝之手的干预,而我们也并没有可信的化石证据,因为数十亿年的时光已将生命演化早期的分子遗迹彻底埋葬(Leslie, 2009),但幸运的是,我们依然能够从现在的生命回溯历史,虽然我们的眼睛仅能感知早期生命历史的非常微小的一部分。

无论如何,生命/遗传密码子的起源依然是现代生命科学的最大谜团之一,但这却关乎人们对生命本质与演化的认知,因此,人类对此的探索不会停息。本文对已有的关于遗传密码子起源的理论进行了综述,试图从原始生命/生化系统演化的视角来探寻遗传密码子的起源之谜。生命就是一个能量转换系统,它是生化系统运行的核心,而遗传密码

子则是生化系统的一部分,它通过核苷酸序列来编码遗传信息,从能量转换到信息化——迎来了地球生命的诞生!

1 编码——信息处理的基础

现代人的生活离不开密码,如银行密码、邮箱密码、手机密码、保险箱密码……等等,都是使用若干公知的符号——数字/字母来保存自己的私密信息。这些虽然称之为密码,但并不形成编码(coding)规则。最早使用编码规则的密码系统可能就是谍报密码,它在战争期间的信息传递中发挥了重要作用。

从某种意义上来说,语言和符号均是一种编码系统,它们的出现都是为了处理信息。为了在电脑中表示字符(如数字、字母),计算机必须使用一定的编码系统,常见的有:ASCII字符集、GB2312字符集、BIG5字符集、GB 18030字符集、Unicode字符集等。通过这些字符编码系统,计算机得以识别和存储各种字符。编码有二进制(0和1)、十进制等。

控制论的创始人Norbert Wiener认为:“信息是人们在适应外部世界,并使这种适应反作用于外部世界的过程中同外部世界进行互相交换的内容和名称”。信息也是一种数据,据此可产生知识,例如因果关系,从而有利于我们对客观世界的认识。试

问,如果信息不能转化为知识,我们为何要拥有信息呢?很多定义主要是针对人的,涉及的是一种次级信息,因此,信息亦可泛指人类传播的一切内容。

显然,我们应该从更宽广的视角来看待信息,即除了人类社会的信息外,还应考虑自然界中诸多的生命层次,如遗传的、生理的、行为的……等等,其中,遗传信息是在所有生命中共有的初级信息,是地球上生命系统诞生的标志。

一般来说,信息必须是可编码的,这样才能进行识别、存储与传输。但人的大脑是通过什么样的编码系统来记忆一些次级信息,如视觉信息、声音信息、味觉信息呢?这依然还是未解之谜。

2 信息——生命独特的本质

地球上的生命历经了数十亿年的演化之旅,从简单的细菌、虫草等扬升到具有复杂精神与情感的人类,生命的表征与内部运行系统亦从简单走向了复杂。宇宙中的万物(物质)都是质量和能量的复合体,生命亦如此,因此,生命亦必须遵循物质世界的基本规律——质量守恒和能量守恒。当然,在特殊情况下,质量和能量之间亦可相互转化。如果撇开纷繁的衍生之物,生命的本质其实十分简单:生命 = 物质(质量+能量) + 信息。离开了生命世界,信息将毫无意义,因此,信息一定是生命的信息。

原始生命信息的本质是化学的,而专门以生物为对象的化学称之为生物化学,它有两个重要领域——生物能量学和生物信息学,前者讨论与能量有关的各种代谢过程,后者关注信息大分子的结构、功能和复制等问题。但它们都只关注运作/工作机制,而不管它们是如何起源的。知道工作原理并不意味着就知道其来源,这在生命科学中司空见惯。

3 生命——在光能转化成化学能的系统构建中启程

要了解信息是如何产生的,必须知晓产生它的生命——原始细胞是如何诞生的。地球上的生命以及信息不可能源于某种预先的设计,它们必定是物质世界的物理化学过程的产物。现代生命系统的运行离不开能量的驱动,而能量在绝大多数情况下来自太阳光能,植物细胞通过一系列精细的生化反应,将光能转化成化学能。这样,原始细胞首先必

须是一个能量转换器。

为了实现能量转换,原始生命首先必须是一个相对封闭的系统(因为跨膜电位是太阳能转化成化学能的必要条件),就如现代细胞被双分子层磷脂组成的薄膜所包裹一样(当然最初的细胞被膜不可能如此精致)。而自发生成的脂质囊泡(这是脂类在水溶液中的一种自然特性)及其所随机包裹的生命构件似乎应该具备生命演化始点的条件。原始地球上必定存在了诞生生命所必须的基本化学构件(如ATP这样的核苷酸、氨基酸、脂肪酸、糖类等),否则就会掉进设计论的陷阱(谢平, 2014)。

能量转换系统的诞生既是偶然的,也是必然的。脂类与蛋白质通道的随机耦联赋予了细胞膜对物质的选择通透性(这在今天看来好像是便于细胞对物质交流的管控)。可以设想,在这种悬浮于水溶液的膜结构中,太阳光能反复的随机性刺激,驱动了这种个性化结构中电子与质子的流动,藉此拉开了元素重组的大幕。这种膜结构对物质进出的非均衡性影响,容易导致大分子有机物质的积累与囊泡破裂,逐渐推动细胞分裂机制的形成、细胞内化学反应的秩序化与信息化,发展出个体性稳定传递的机制(即遗传),并最终迎来了具有现代生命特征的活细胞的降临。因此,生命始于水环境中光能驱动下的物质转换,即伴随着电子和质子流动的元素重组。太阳光能为地球上生命的起源、运动与发展提供了根本动力。

由于电子传递介导的能量转换过程必须在水环境中进行,所以液态水是生命演化的必要条件。首先,地球以外的其他行星没有液态水,也未见生命存在的迹象。其次,水也是地球上生命的主要组分,地球上没水的地方,生命亦不会存在。生物体内的生化反应均需以水为媒介。当然,由于缺少化石证据,人们现在还不清楚最初的生命在何时、何地以及如何出现的,甚至无法确认到底生命起源于海洋还是内陆水体。太阳系中的地球可谓得天独厚,它坐拥大量的液态水,而且这些水在固-液-气态之间不停地循环。这可能得益于地球在太阳系中占据了幸运的位置——如果离太阳太近的话,水将蒸发殆尽;如果太远的话,水只能以冰的形式存在。从生物地球化学的视角来看,生命的成功就在于它在液态水环境中发展出了将太阳光能转化为化学能的机构。

原始细胞是如何将光能转化成化学能的呢? 核心之处就在于构建了一个以ATP (三磷酸腺苷, 图1)为化学能载体的生化代谢体系。但ATP并不是太阳光能的直接产物, 它的生成需要跨膜质子(H^+)梯度, 因此, 需要具有相对封闭的像脂质囊泡这样的结构。

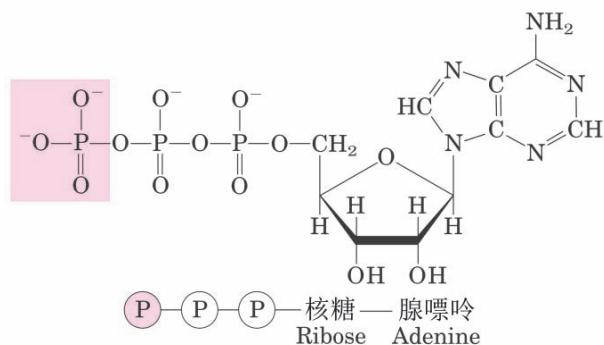


图1 三磷酸腺苷(ATP)的结构, 通过磷酸酐键的断裂移去ATP末端的磷酸基团将释放高的能量, 这在细胞中与许多吸能反应相耦联(如粉色区域所示)(引自Nelson & Cox, 2004)

Fig. 1 Adenosine triphosphate (ATP). The removal of the terminal phosphoryl group (shaded pink) of ATP, by breakage of a phosphoanhydride bond, is highly exergonic, and this reaction is coupled to many endergonic reactions in the cell (cited from Nelson & Cox, 2004)

利用跨膜 H^+ 梯度, 将ADP和 P_i 成功地合成ATP, 这是地球生命史上的一个重要事件。ADP和ATP应该是地球早期存在的生命构件, 而ATP合成酶(ATPase)是后来演化的产物。形象地说, ATP-ADP就似一个微电池, ATP放电变成ADP, 而ATPase似一个充电器, 其电能则来自跨膜的 H^+ 梯度。大量的 H^+ 恰好是太阳光能裂解水的产物, 同时, 裂解水产生的电子也需要进行跨膜传递, 这是借助一系列电子载体来实现的, 即所谓的电子传递链(图2)。

4 三联体密码子——生命独有的信息编码系统

在物质世界中, 有了信息及其记载, 历史才有意义。而生命的独特本质之一就是获得了将物质信息化的能力, 即将自身的生命过程储存于一种特殊的信息分子DNA之中。可以这样说, 生命的诞生以信息系统的成功建立为标志, 即出现了记载可重现个体发育信息的大分子——DNA。这种生命构建的可重现性就是“遗传”。

核酸是通过三联体密码子来编码氨基酸。构成DNA的碱基有4种, 而1个氨基酸由3个碱基所决定, 这样碱基的理论组合有 $4^3 = 64$ 种, 有3个终止密码子(不编码氨基酸), 因此, 共有61个编码氨基酸的密码子。可是, 构成蛋白质的氨基酸只有20多种, 这样, 大多数氨基酸都含有几个三联体密码(2-6个不等), 这就是所谓的简并性, 编码同一种氨基酸的密码子互称同义密码子, 已知同义密码子在生物界中被使用的频率不尽相同。这种简并性可能起因于相似的立体化学特征。

一般来说, 同义密码子的第1、2位碱基大多是相同的, 只是第3位不同。譬如, ACU、ACC、ACA和ACG都编码苏氨酸, UGU、UGC、UGA和UGG都编码缬氨酸。这样, 生物体对第3位碱基的点突变就具有更强的耐受性, 或者说, 同义密码子越多, 相应的遗传稳定性越大。

生物体内有三种核糖核酸——信使RNA (mRNA)、核糖体RNA (rRNA)和转运RNA (tRNA), 分别负责遗传信息的转录、氨基酸的转送和蛋白质的合成。已知的tRNA共有61种, 即每个能编码氨基酸的密码子都有一个相对应的tRNA (图3)。而一种tRNA只能携带一种氨基酸(如丙氨酸tRNA只携带丙氨酸), 这样, 一种氨基酸可被不止一种的tRNA所携带。DNA双螺旋中的碱基配对严格, 即A-T, G-C, 但tRNA反密码子与mRNA的密码子之间的配对偶尔会出现摆动(wobble)现象。

在汉语中将“genetic code”译成“遗传密码”, 这种称谓在人类破译它之前还情有可原, 但其实更应该称之为“遗传编码”, 因为它并无秘密可言, 反而是生物界的普适性规则, 呈现出惊人的一致性。

5 关于遗传密码起源的各种学说

迄今为止, 人们对遗传密码的结构及工作机制已相当清楚, 但对其起源却是一知半解。目前提出了各式各样的假说。

5.1 凝固事件假说(frozen accident hypothesis)

Crick (1968)提出了凝固事件假说, 认为密码子与氨基酸的关系是在某一时期固定的, 之后很难再改变。现在所有的生物几乎使用着同样一套密码, 似乎支持这一假说。笔者认为, 这只是对演化事件时间节点的一种推测, 并未说明密码系统是如何起源的。Eigen和Schuster (1979)指出: “在达尔文物种

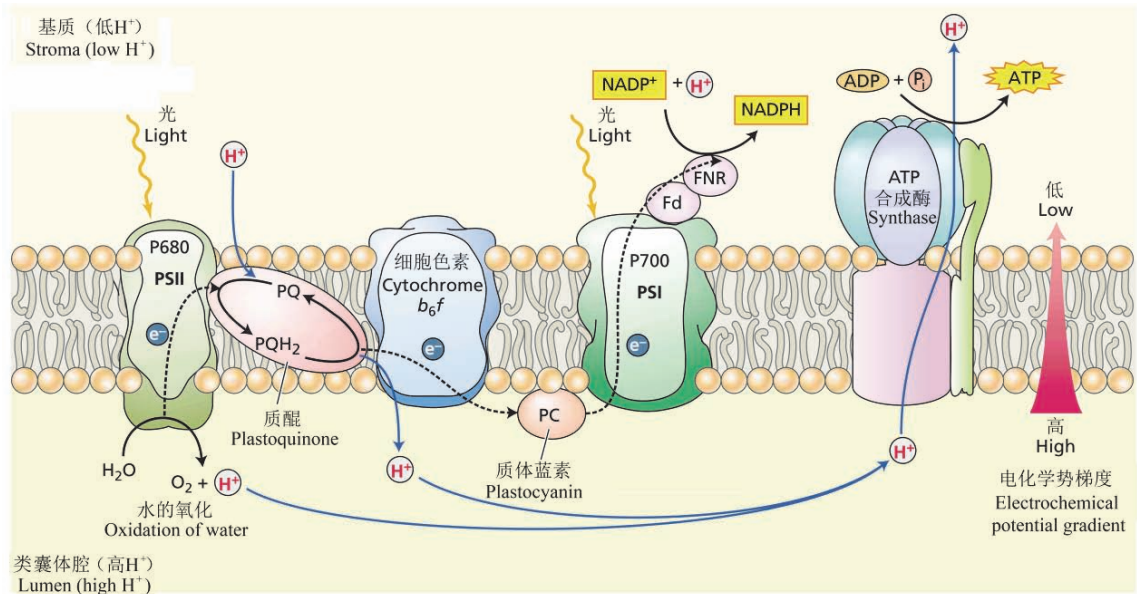


图2 在内囊体膜上, 与光合作用耦联的ATP合成示意图(引自Taiz & Zeiger, 2010)
Fig. 2 A sketch of the ATP synthesis coupled with photosynthesis in the thylakoid membrane (cited from Taiz & Zeiger, 2010)

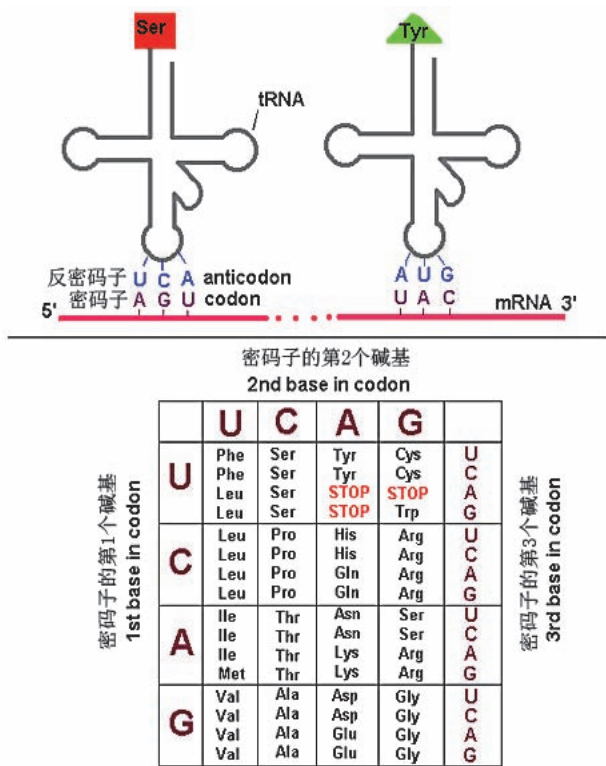


图3 三联体密码表以及tRNA的反密码子和mRNA的密码子的配对(修改自百度百科)
Fig. 3 The triplet codes and pairing between tRNA anticodon and mRNA codon (modified from Baidu Baike)

进化的前面, 还有一个类似的分子进化的渐进过程, 由此导致了唯一的一种运用普适性密码的细胞机构。这种密码最终确定起来, 并不是因为它是唯一的选择, 而是由于一种特殊的‘一旦-永存’选择机制, 可以从任何随机分配开始”。

5.2 立体化学假说(stereochemical hypothesis)

Woese等(1966)提出了立体化学假说, 认为氨基酸与它们相对应的密码子有选择性的化学结合力, 即遗传密码的起源和分配与RNA和氨基酸之间的直接化学作用密切相关, 或者说, 密码子的立体化学本质取决于氨基酸与相应的密码子之间物理和化学性质的互补性。Polyansky等(2013)发现, mRNAs中不同核酸碱基的密度分布非常类似于它们所编码的蛋白质中这些相同核酸碱基的氨基酸亲电子密度分布。笔者认为, 氨基酸与密码子的立体联系固然重要, 但单凭这一点还无法诠释一个完整的机制, 这一假说也未涉及演化动因。还有, 如何解释1个氨基酸能对应6个之多的密码子呢?

5.3 共进化假说(co-evolution hypothesis)

Wong (1975)提出了共进化假说, 认为氨基酸和相应编码的忠实性反映的是氨基酸生物合成路径的相似性, 而并非物理化学性质的相似性。笔者认为, 这也只是在推测密码子起源的一种可能路

线, 并未说明为何如此演化。此外, 从简单的原料合成各种氨基酸可能发生在前生命演化末期。

5.4 综合性假说(synthetic hypothesis)

Knight等(1999)提出了综合性假说, 认为遗传密码是由选择、历史和化学三个因素在不同阶段起作用的。初期主要是由氨基酸和密码子之间的直接相互作用来决定; 在新氨基酸的引入和密码子扩展阶段, 共进化作用可能占据主导地位; 而随着tRNA的进化和蛋白质的功能增加, 逐渐去除了氨基酸和密码子的直接相互作用, 密码子在不同尺度上的交换在某些程度上允许通过密码子的重新分配进行优化。这是对几种主要假说的综合, 但依然未能涉及演化的动因。

5.5 其他假说

1981年Manfred Eigen提出了试管选择(in vitro selection)假说, 1989年英国化学家Leslie Orgel提出了解码(decoding)机理起源假说, 1988年比利时细胞生物学和生物化学家Christian de Duve提出了第二遗传密码(second genetic code)假说。

Wu等(2005)推测, 三联体密码从两种类型的双联体密码逐渐进化而来。不过, 也有人推测三联体密码子是从更长的密码子(如四联体密码子quadruplet codons)演变而来, 因为长的密码子具有更多的编码冗余从而能抵御更大的突变压力(Baranov et al, 2009)。肖景发和于军(Yu, 2007; Xiao & Yu, 2007; 肖景发和于军, 2009)提出了遗传密码的分步进化假说(stepwise evolution hypothesis)。赵玉芬等(Zhao & Cao, 1994, 1996; Zhao et al, 1995; Zhou et al, 1996)提出了核酸与蛋白共同起源的观点, 认为“磷是生命化学过程的调控中心”, 因为磷酸化氨基酸能同时生成核酸及蛋白, 又能生成LB膜及脂质体。但磷酸化氨基酸为何要导演核酸和蛋白质的共进化故事呢?

也有人将关于密码子起源的各种学说分为以下几类: 化学原理、生物合成扩展、自然选择、信息通道、博弈论和终止密码等(Freeland et al, 2003; Itzkovitz & Alon, 2007; Tlusty, 2008; Yarus et al, 2009; Jee et al, 2013; Sengupta & Higgs, 2015)。例如, 根据率失真模型(rate-distortion models)推测, 密码子起源取决于对多样的氨基酸需求、抵御复制错误以及资源最小成本化等三种相互冲突的进化力量的平衡(Sella & Ardell, 2006; Tlusty, 2008)。

迄今为止所有关于遗传密码子起源的假说, 虽然各自反映了密码子起源的某个侧面, 但都忽视了生化系统演化的玄机。即便将眼光扩大到密码子与氨基酸之间的可能关系(Ohama et al, 2008), 从密码子本身也不可能窥见密码子演化的秘密(Sciarrino & Sorba, 2013; Baranov et al, 2015)。密码子经历了从简单到复杂的演化过程, 这不言而喻, 但如何准确刻画却是一个问题。密码子与氨基酸之间存在立体化学联系, 这亦毋庸置疑, 如果否认这一点, 就会坠入神创论或设计论的泥潭。但实际上这种联系又并不那么紧密。更重要的是, 密码子的演化必须有动因, 是随机性还是其他呢?

6 从能量到信息——遗传密码子起源的ATP中心假说

由于遗传密码子是生化系统的一部分, 因此, 只有在生化系统的演化过程中才能找到其发源的根基。当然, 生命的起源归根结底亦是一个生化系统起源的问题。

6.1 ATP——能量和信息的双重载体

在生化系统中, 没有什么比核苷酸ATP的角色更重要的了。ATP是光合作用最重要的产物之一(Umena et al, 2011), 是能量的载体(自身缩合成核酸而不再需要额外的能量、能活化氨基酸生成多肽……), 是遗传信息的载体, 协助遗传指令的执行, 等等。

构成蛋白质的氨基酸有20多种, 而构成核酸的核苷酸仅5种, 但在现代生化系统中, 氨基酸可以互相转化, 核苷酸亦如此(其他4种核苷酸均可视为从光合作用产生的ATP衍生而来)。其实, 细胞内的几乎所有的有机分子均可以相互转化, 这就为代谢调控的灵活性奠定了基础。

与蛋白质相比, 核酸在结构的多样性方面逊色不少。但核酸亦具有多样的结构类型: 核酸区分为DNA和RNA, RNA又进一步区分为mRNA、tRNA和rRNA。DNA以双链的形式存在, 既容易保持整齐的链状结构, 也方便解链(因为它们只是通过非共价的氢键聚合在一起)或以单链为模板进行复制, 而RNA则以单链的形式存在, 但能形成各种独特形状的mRNA和tRNA。

所谓遗传信息就是核酸和蛋白质之间的一种特殊的化学联系, 那么是谁在核酸和蛋白质之间搭

起了桥梁？从生物能量学的视角来看，太阳光能的获得与转化是推动地球上生命系统演化的根本动力，而各种生化循环(如卡尔文循环、糖酵解和三羧酸循环等)的核心就是与ATP相耦联，或者说将ATP-ADP(当然还有氢的载体NAD(P)H/NAD(P)⁺)与各种代谢(合成与分解)相耦联(图4)。更重要的是，ATP可以衍生出其他核苷酸，这些核苷酸可以自身缩合成核酸；它还可活化氨基酸，为多肽链的缩合提供了能量基础。很显然，只有ATP才能建立起核酸和蛋白质之间的联系——即遗传密码系统。因此，遗传密码系统应该就是以ATP为核心构建起来的。

此外，核酶(与蛋白质相比，催化效率较低)的存在似乎也暗示像ATP这样的核苷酸支撑着早期的生命运作，因它能够切割RNA或DNA，有些具有RNA连接酶或磷酸酶等的活性。之后，这种低效的原始催化酶才被高效的蛋白质酶全面接管。

6.2 遗传信息——在节律化或规律化过程中产生

生命科学已经揭示了一系列令人眼花缭乱的

法则或规律，但它们从何而来？其实，原始生命系统的演化就是一种光能驱动下的规律性的建构过程，即大自然中的生命法则或规律(如各种生化循环)是从随机性中创造出来的，这是一种从混沌走向秩序的过程。譬如，可以这样设想，在机缘中，跨膜质子梯度(与肽链通道耦联)导致了ATP合成机构的成型，而ATP又推动了多肽合成体系的诞生。在这种事件的规律性或重现性中，原始生命实现了生物大分子相互关系的信息化——建立起特定的t-RNA携带特定的氨基酸以及t-RNA氨基酸接受臂吻合反密码子这样的结构体系，当然，这亦是一种随机的筛选过程。最后，迎来了一个统一的蛋白质合成平台——根据mRNA模板来制作多肽链的rRNA的诞生。简言之，原始生命的演化就是一种与光合作用相耦联、从随机性中筛选出节律性或规律性的生化系统创建过程。需要指出的是，所有这些筛选必须以生命的个体性存在为前提。这样，物质世界中冷寂的化学关系开始变成热络的生命(遗传)

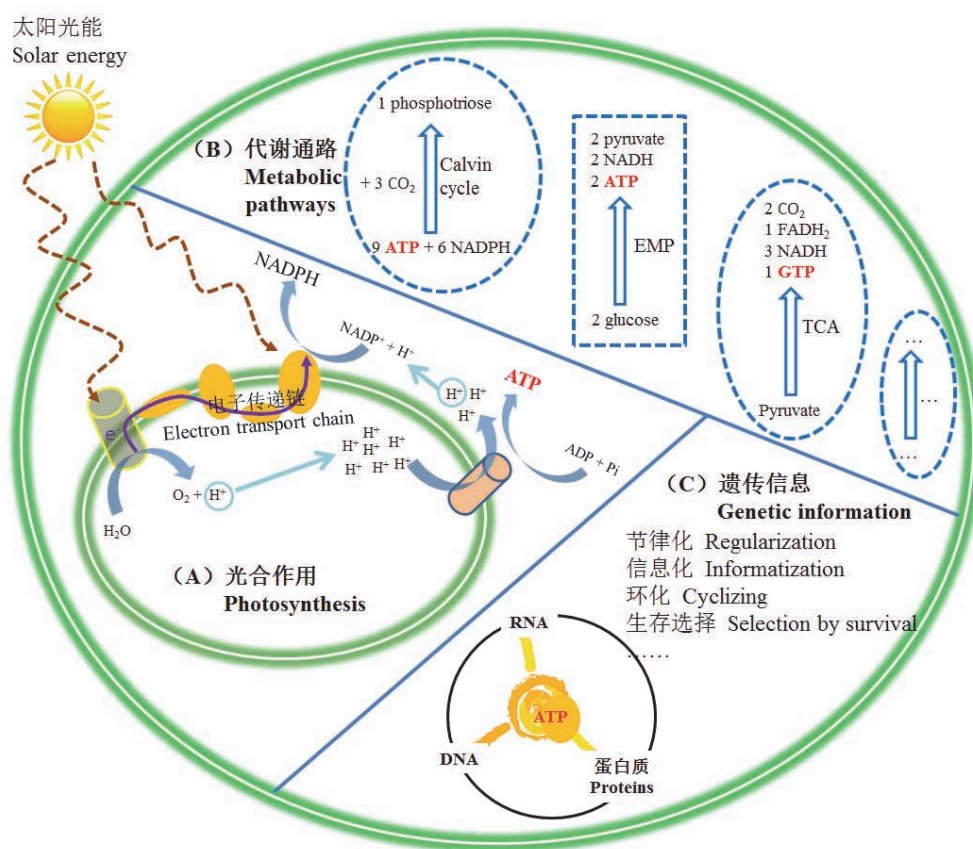


图4 作为能量和信息载体的ATP在现代细胞中位于生化系统的中心，在光合作用、代谢通路和遗传信息之间架起了桥梁
Fig. 4 ATP (a carrier of both energy and information) is at the center of the biochemical system in a modern cell. It provides a unique bridge among photosynthesis, metabolic pathways and genetic information.

信息。

遗传信息在节律化或规律化的过程中必然产生, 因为没有它, 节律或规律及其所构建的适应将失去意义, 而物质亦只能停留于随机的混沌之中。这样, 信息化就是生命系统演化的必经之路, 因此, 一个集编码、保存、复制和翻译等于一体的遗传信息系统的登场也就瓜熟蒂落了。

因此, 密码子的形成并不需要外在的设计, 它不过是从随机性中筛选出合理性(通过个体存在的选择压力)的一种化学过程。而三联体密码子正好可以处理20多个氨基酸的分类管控, 少了不行, 多了累赘, 是满足氨基酸编码最低需求的密码子数。

ATP及其衍生的核苷酸缩合成的核酸承担了信息的编码、保存、复制和翻译的功能(这亦适合其结构特点), 它选择编码氨基酸去生产蛋白质, 而核酸还承担了蛋白质生产车间的功能。由氨基酸构成的蛋白质高效催化几乎所有的生化反应(称之为酶), 它按照DNA的指令去构建生命, 是生命活动的实践者。如果以建筑一栋房屋为比喻, DNA是一个设计蓝图, RNA是工程师, 蛋白质是各种建筑工人, 形形色色的生命构件就是砖砖瓦瓦的建筑材料, 他们的有序合作才能建成一栋风格独特的房屋。

6.3 信息整合——从mRNA到DNA

既然光合作用只生产ATP, 那么, 从ATP向其他几种核苷酸的转化就不会困难。因携带有高的活化能, 三磷酸化核苷酸可以自动缩合成各式各样的mRNA, 而既然可以缩合成mRNA, 那再拼接出更长的核酸(DNA)亦是水到渠成之事。从mRNA走向DNA是生化系统信息化逐渐完善的一个标志, 用DNA来记录所有的遗传信息, 而mRNA变为专门司职于遗传指令执行的一个环节(信使)。

在信息的整合过程中, 终产物DNA与RNA在结构上出现了细微的差异: 在核糖的第二个碳原子处前者是-H后者是-OH, 碱基也变换了1个, 即DNA中的胸腺嘧啶T在RNA中被尿嘧啶U所取代, 当然两者的差别十分细微, 也就是T多了一个甲基(图5)。没人能回答为何碱基相异的是1个而不是4个。在结构上或许并无多大意义, 只是在于区别, 因为类似的例子亦不罕见(譬如NADPH和NADH), 除非RNA多样的立体结构来源于核糖或碱基的细微变化。这或许仅仅只是一种随机筛选的结果。

为何生命要分离出两套独立的系统——RNA

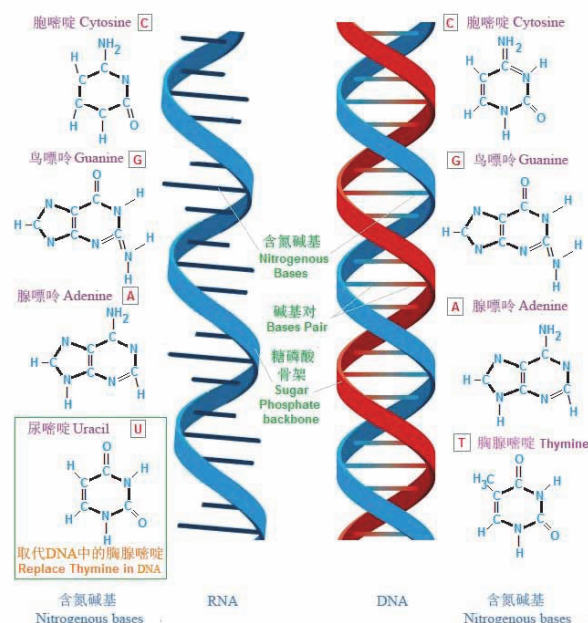


图5 脱氧核糖核酸(DNA)和核糖核酸(RNA)基本结构的比较(引自TutorVista.com™)

Fig. 5 Structural comparison between DNA and RNA (cited from TutorVista.com™)

和DNA? 这似乎是为了实现对细胞内成百上千同时发生的生化反应进行有序的信息管控。因为在生命构建与运行过程之中, mRNA的使命完成之后, 马上就被销毁掉, 而DNA所记录的遗传信息则是要永久保存的, 这是种族延续的根本。

6.4 同质性个体的生产——从混沌走向秩序

原始生化系统应该就是光合作用演化的产物, 在光合产物不断堆积、细胞不断破裂的循环过程中, 逐渐从混沌走向秩序, 在不断完善的信息化过程中, 实现了同质性个体(当然并非绝对)的生产, 最终形成了一套对生化系统进行有序管控并能在母体分裂过程中向子代稳定传递的密码系统。细胞只有能成功进行信息化管控, 重复产生出同质性个体, 才是真正生命实体的开端, 才出现了真正意义上的物种, 才开始了物种的演化历程。

密码子是生化系统自我组织的产物。在脂质囊泡中, 以ATP为代表的核苷酸可自身缩合, 一些可携带氨基酸, 一些构建氨基酸缩合的平台, 合成的多肽又可参与构建细胞膜中亲水分子/离子的跨膜通道, 强力助推光合效率, 并高效地催化核苷酸的自我缩合……这是一个从随机性中筛选出规律性的过程(即所谓的“自组织”), 通过个体的生存选择

不断地对生化系统进行优化与完善。多肽的秉性是参与催化几乎所有的生化反应过程。

由于核苷酸能够活化氨基酸,因此,最初的肽链生成可能是一种随机过程。在同质性个体选择压力下秩序化的结果可能导致了在特定的模具(rRNA)中,逐渐发展出根据mRNA链来合成特定多肽链的机构和规则(如在立体化学机制作用下的反密码子和密码子的配对原则)。

离开个体性,生命演化将失去意义。那些主张大分子(蛋白质和核酸)在体外演化的学说只能是无稽之谈。如艾根,他甚至发明了“分子拟种(quasi-species)”,将达尔文的理论生硬地套到了其大分子演化设想之中。艾根分子拟种模型影响巨大(Rauchfuss, 2008),但在笔者看来,是阻碍人们理解遗传密码起源的最大障碍。原始生化系统的演化就是一种在个性系统中受太阳光能的驱动从随机性筛选节律性或循环的过程,这种筛选就是通过个体的存在(亦可称之为合理)来实现的。各种生化循环(如卡尔文循环、糖酵解和三羧酸循环等)的起源亦如此,但演化的轨迹早已消逝。正如古希腊哲学家赫拉克利特所言:“在圆周上,起点和终点是重合的”。至此,蛋白质与核酸的所谓“鸡”与“蛋”的悖论也就迎刃而解了。

6.5 ATP——遗传密码子的始作俑者

如果从能量的普适性以及现代生化系统的结构特征来看,生命最有可能始于光合系统的演化(谢平, 2014)。支持这一观点的一个重要分子证据就是细胞色素(一类以铁卟啉或血红素为辅基的电子传递蛋白),这是一个存在于几乎所有生物之中的电子载体,而血红素可能就是从光合色素——叶绿素衍生而来的(现存生物中两者的生物合成途径亦十分相似),只是叶绿素含有镁卟啉环,它可能由卟啉环与长链脂肪酸(可能来自膜)加合而成(图6)。

因此,密码子及其耦联的生化系统应该是在太阳光能驱动下、在相对封闭的系统(如脂质囊泡,可以推测原始地球上的脂肪酸就能自动形成类似于细胞膜的双层球状结构)中物理化学过程的产物,而这个过程的核心就是光能的捕获、传递以及由此推动的水的生化裂解过程,并伴随着跨膜电子与质子的流动或传递。在这样的事件之链中,一个看似平凡的有机分子——ATP却创造了诸多生命世界的奇迹: (a)它是光能转化成化学能的终端; (b)它导演

了一系列的生化循环(如卡尔文循环、糖酵解和三羧酸循环等)及令人眼花缭乱的元素重组; (c)它通过自身的转化与缩合将错综复杂的生命过程信息化——筛选出用4种碱基编码20多个氨基酸的三联体密码子系统($4^3 = 64$, 还有相当大的编码冗余),精巧地构建了一套遗传信息的保存、复制、转录和翻译以及多肽链的生产体系; (d)演绎出蛋白质与核酸互为因果的反馈体系,并在个体生存的方向性筛选中,构筑了对细胞内成百上千种同步发生的生化反应进行秩序化管控(自组织)的复杂体系与规则,并最终建立起个性生命的同质化传递机制——遗传(图7)。因此,在无数的有机分子中,只有ATP才是遗传密码子的始作俑者。

也许有人会问,为何大自然不停留于有机汤的世界?或者说为何它从混沌走向了秩序?这从表象上来说,是太阳光能不断输入的结果,但本质或许是因为可遗传的同质性个体得到了存在的青睐(恰如德国哲学家黑格尔的一句至理名言——“存在即合理”)。个体性即意味着欲望、竞争或斗争,这即为动因,随后演化才能水到渠成。此外,有了个体性,生化反应的节律化或规律化才有可能,这亦是适应性的基础。其实,这样的禀性延续到了高等生物之中,譬如,我们熟知的动物的习性与本能就是如此。

7 密码子——为何“一妻多夫”?

已知一种tRNA只能携带一种氨基酸,这表明密码子与反密码子之间的配对还是十分严格的。但是,tRNA的反密码子如何才能与其相应的氨基酸之间建立起结构上的关联性呢?让我们假设在演化的早期没有酶协作的可能情景。可以推测,如果一种氨基酸可被多达6个不同的密码子所编码,那tRNA的氨基酸接受茎与氨基酸分子之间的立体识别就必须具有相当的可塑性,这就要求反密码子环的反密码子给予氨基酸接受茎与氨基酸之间更多的立体化学相互作用(配对)柔性,这可能只能依赖于一种整体性的随机筛选,因为氨基酸接受茎与反密码环在空间上是隔开的,这亦是打开编码可塑性空间的可能途径。显然,这条途径没有被生物界所采纳。

而我们在现存生物中见到的情形却是,一种酶(氨基酰tRNA合成酶, aminoacyl-tRNA synthetase,

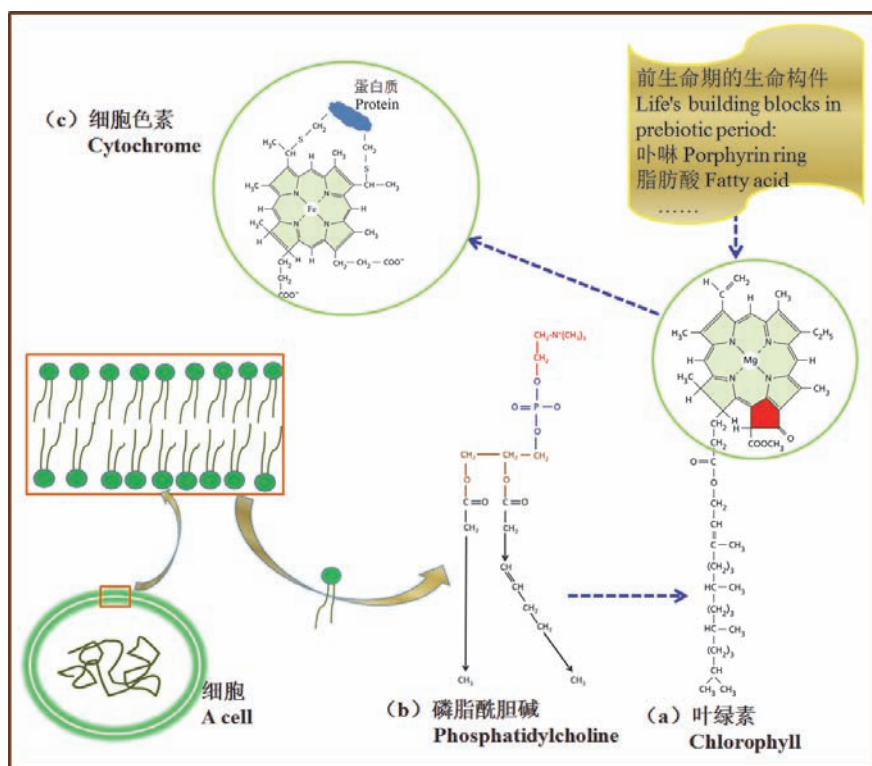


图6 叶绿素与细胞色素的血红素辅基之间在结构上的相似性。在从镁卟啉到铁卟啉的转变中发生了去环化作用(红色标记位置)。从进化上来看,膜耦联的叶绿素分子可能由磷脂与卟啉环加合而成。带箭头的蓝色虚线表示可能的演化方向

Fig. 6 Structural homology between chlorophyll and the heme of cytochrome. Decyclization occurred from magnesium porphyrin to iron porphyrin (marked with red color). Evolutionarily, the membrane-bound chlorophyll was likely a merge of phospholipid and porphyrin. Dashed blue lines with arrows indicate possible directions of evolution

简称aaRS)在tRNA氨基酸臂上所携带的氨基酸与反密码子之间架起了桥梁,因为酶的空间扩展能力与柔性容易克服这样的困难。一般情况下,aaRS至少包含1个催化核心结构域(catalytic central domain, CCD)和1个结合反密码子的结构域(anticodon-binding domain, ABD)。tRNA的氨基酸接受茎(即3'-端CCA-OH),在aaRS的催化下,与经ATP活化的氨基酸通过酯键结合。携带同一个氨基酸的所有tRNA(也称为同功tRNA)由相同的aaRS所催化,而每种酶通过若干特殊碱基来识别同工的tRNA。已知aaRS与呈L型的tRNA的内侧面广泛结合(Dong et al, 2010)。

在tRNA分子中,有些区域决定了其所携带的氨基酸种类,称之为副密码子(paracodon),但其位置并不固定(这与反密码子完全不同),可分布在氨基酸柄、反密码子环、D环和T_ψC环上。副密码子可以是一个碱基对(譬如, tRNA^{Ala}的氨基酸柄上的G3·U70似乎是tRNA^{Ala}的副密码子),亦可能不止

一个碱基对。不难理解,因为反密码子是要在立体结构复杂的核糖体中与mRNA严格配对的,所以,它在所有tRNA中的位置都必须是固定的,因核糖体也不止是接纳一种tRNA。但aaRS就完全不同了,它与tRNA只是一对一的关系,而蛋白质结构的可塑性就使得副密码子的位置以及密码数都可能更为随机。此外,正因为酶的介入,才使得一种氨基酸能被多个密码子所编码。还有,为何每个氨基酸密码子都要有一个对应的tRNA?这或许是为了满足多肽链合成的速度需求。

类似地,标准密码子的偶然变异亦不足为奇。虽然绝大多数生物都使用相同的密码子来编码蛋白质,也有极少数的例外,多见于线粒体基因组(线粒体携带有自己的DNA——mtDNA,能合成有限的蛋白质种类,但构成线粒体的蛋白质绝大多数由核DNA编码并在细胞质核糖体上合成后再运送到线粒体特定的功能位点上)。当然,只要在特定的生物中,其生化系统的运行能适应这种看似“异常”的

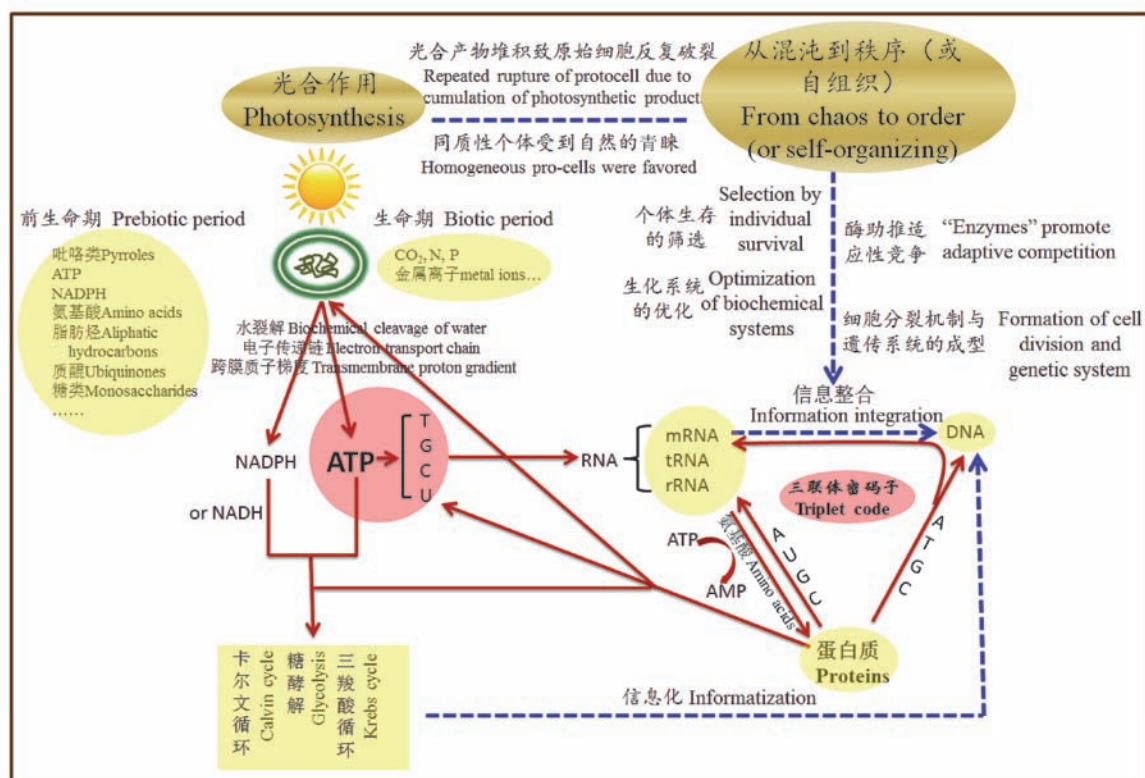


图7 密码子的起源——光合作用介导的ATP中心假说(ATP-centered hypothesis)示意图。蓝色虚线表示前生命期的演化过程,红色实线表示演化或作用从前生命期一直延续到生命期。箭头表示作用或影响方向。

Fig. 7 A simplified conceptual model on the origin of the genetic code based on the photosynthesis-mediated and ATP-centric hypothesis. Dashed blue lines indicate evolutionary processes during pre-life period, while solid red lines denote processes or interactions from pre-life period to the present. Arrows indicate the direction of influences or actions.

密码子,亦无大碍。

8 信息化之目的——个体生命的适应与扩展

没有适应便没有生命,适应的目的就是为了生存、竞争与扩展。但适应必须建立在信息的基础上。

8.1 DNA——对适应性演化的信息镌刻

如果不能保存,信息有何意义?而保存(通过DNA)就是对适应性的一种镌刻,同样没有它,演化亦不复存在。正是这样一种神奇的机制使生命铸就了惊人的适应性。譬如,多肽链的柔变性为其高效的酶催化功能奠定了基础,而竞争性存在的选择压力使这种特性登峰造极:乳清酸核苷5'-磷酸脱羧酶所催化的反应在无酶情况下,需要7,800万年才能将一半的底物转化为产物,而在这种脱羧酶的催化下,同样的反应过程只需要25毫秒(Radzicka & Wolfenden, 1995)。也就是说,酶的高效性依赖于竞

争性生存的筛选,换言之,如果没有这种筛选力量,酶不可能如此高效。

或许,水的裂解是大自然适应性演化的最大奇迹。 H_2O 中O-H键是一种稳定的共价键,平均键能高达463 KJ/mol,在普通的太阳光照射下很难裂解。而生命用平凡的原料创造了神奇:光能、多肽、金属离子(锰、钙)和非金属离子(氯)。水氧化酶通过金属离子与水分子的非共价结合,将 H_2O 的O-H键撕开,夺走电子,释放 H^+ (铸就了永不衰竭的ATP合成)和 O_2 (成全了动物界的繁荣)。这一化学事件的重要意义在于,生命在相对温和(普通的太阳光能下)的条件下找到了一种从普遍存在但难以裂解的 H_2O 中获取电子和质子的方法,从此拉开了生命在地球上快速扩张的序幕。

8.2 生命扩张——打通与ATP耦联的所有代谢通路

生命几乎遍布了地球上液态水存在的所有角

落,呈现出惊人的扩展力。现在的任何一种生命都是无与伦比的复杂,都不可能是生命一诞生就能达到的复杂程度。生命的演化必定始于一些基本的构件物质,从随机性中筛选出规律性,这是一个长达数亿年的漫长过程。这种筛选是通过个性化的存在来实现的,即存在就是一种方向性的选择力量。之后,发展出从更简单的原料实施所有生化合成/分解的体系,这一体系包含了一些重要的生化循环,而最重要的能量来源就是ATP,当然还有用于还原碳的氢载体——NAD(P)H(亦是核苷酸的衍生物)。之后,与ATP耦联的所有生化循环之连接通道被打通,生命得以实现大范围的扩张。

所用这些简单原料均来自光合作用,即尽可能地利用光合作用的产物来实现生命的构建,除了需要补充一些光合作用不能获得的元素如P、N等外,太阳光能——永不衰竭,水——永远循环,CO₂——无处不在……这些都为地球上生命的繁荣奠定了重要的物质和能量基础。

8.3 生命世界的推手——RNA or ATP

Woese (1967)提出了RNA世界学说(RNA world hypothesis),认为地球上早期的生命分子先以RNA出现,之后才是DNA,早期的RNA分子同时拥有如同DNA的遗传信息储存功能,以及如蛋白质般的催化能力,支持了早期的细胞或前细胞生命的运作。笔者虽然认同RNA早于DNA出现的观点,但是反对这种RNA从无中创造出生命世界的说法。有何证据能说RNA具有信息储存功能和催化功能,所以生命世界就一定起源于它?还有,该学说亦无法说明RNA分子为何要储存遗传信息以及为何要支持前细胞生命的运作。

RNA世界学说是一个缺乏演化动因(亦缺乏个体性)的臆想,它对生命起源的解释相当牵强(Zimmer, 2009; Atkins et al, 2011; Sengupta & Higgs, 2015)。笔者提出一个替代的名称——光合驱动的ATP世界学说(photosynthesis mediated ATP world hypothesis),即以ATP为核心的前细胞生命运作起因于脂质囊泡结构中开始的光系统演化。只要细心剖析现存生命的生化代谢系统——膜耦联的光反应系统——遗传信息系统等的结构特征(光合色素、电子传递链、利用跨膜H⁺梯度合成ATP的ATPase、DNA链的RNA引物等)及其关联性,一切就会真相大白。不过,如果不愿舍弃RNA世界一词的话,那

始作俑者也应该是核苷酸ATP,它才是RNA世界的真正推手。

9 结语

遗传密码藏匿了生命及其历史的秘密,但其起源一直是未解之谜。生命既是物质,亦超越物质,因为它开始产生与累积信息。信息是生命的独特本质,而对非生命世界来说,存在的只是物质的状态以及它们运动变化或相互转化的规律或法则。或许人们会抱怨这个“ATP中心假说”叠加了太多的推测,但笔者可以自信地说,这个素描在整体轮廓或逻辑上比以往任何一个学说都要清晰,特别是将遗传密码子的起源与光合作用介导的以ATP为核心的生化系统的演化相耦联。当然,关于密码子或生命起源的所有假说或理论既不能证实,也无法证伪(这在科学哲学家波普尔Karl Popper的眼中,就是非科学了),过去和现在一样,将来亦可能如此。但是,因为它关乎我们自身的秘密,在水落石出之前,人类不可能终止追寻。从密码子与生化系统的内在关联之中可以窥视它们可能的协同演化机密——这虽不见得就是真理,但至少会是一条通向真理之路。

参考文献

- Atkins JF, Gesteland RF, Cech TR (2011) RNA Worlds: from Life's Origins to Diversity in Gene Regulation. Cold Spring Harbor Laboratory Press, Cold Spring Harbor, NY.
- Baranov PV, Atkins JF, Yordanova MM (2015) Augmented genetic decoding: global, local and temporal alterations of decoding processes and codon meaning. *Nature Reviews Genetics*, 16, 517–529.
- Baranov PV, Venin M, Provan G (2009) Codon size reduction as the origin of the triplet genetic code. *PLoS ONE*, 4, e5708.
- Crick FH (1968) The origin of the genetic code. *Journal of Molecular Biology*, 38, 367–379.
- Dong XC, Zhou MY, Zhong C, Yang B, Shen N, Ding JP (2010) Crystal structure of *Pyrococcus horikoshii* tryptophanyl-tRNA synthetase and structure-based phylogenetic analysis suggest an archaeal origin of tryptophanyl-tRNA synthetase. *Nucleic Acids Research*, 38, 1401–1412.
- Eigen M, Schuster P (1979) The Hypercycle, A Principle of Natural Self-Organization. Springer-Verlag, Berlin.
- Freeland SJ, Wu T, Keulmann N (2003) The case for an error minimizing standard genetic code. *Origins of Life and Evolution of Biospheres*, 33, 457–477.
- Itzkovitz S, Alon U (2007) The genetic code is nearly optimal for allowing additional information within protein-coding sequences. *Genome Research*, 17, 405–412.
- Jee J, Sundstrom A, Massey SE, Mishra B (2013) What can

- information-asymmetric games tell us about the context of Crick's "frozen accident"? *Journal of the Royal Society Interface*, 10, 20130614.
- Knight RD, Freeland SJ, Landweber LF (1999) Selection, history and chemistry: the three faces of the genetic code. *Trends in Biochemical Sciences*, 24, 241–247.
- Leslie M (2009) On the origin of photosynthesis. *Science*, 323, 1286–1287.
- Nelson DL, Cox MM (2004) *Lehninger Principles of Biochemistry*, 4th edn. W. H. Freeman and Company, New York.
- Ohama T, Inagaki Y, Bessho Y, Osawa S (2008) Evolving genetic code. *Proceedings of the Japan Academy, Series B: Physical and Biological Sciences*, 84, 58–74.
- Polyansky AA, Hlevnjak M, Zagrovic B (2013) Proteome-wide analysis reveals clues of complementary interactions between mRNAs and their cognate proteins as the physico-chemical foundation of the genetic code. *RNA Biology*, 10, 1248–1254.
- Radzicka A, Wolfenden R (1995) A proficient enzyme. *Science*, 267, 90–93.
- Rauchfuss H (2008) *Chemical Evolution and the Origin of Life*. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg.
- Sciarrino A, Sorba P (2013) Codon-anticodon interaction and the genetic code evolution. *Biosystems*, 111, 175–180.
- Sella G, Ardell DH (2006) The coevolution of genes and genetic codes: Crick's frozen accident revisited. *Journal of Molecular Evolution*, 63, 297–313.
- Sengupta S, Higgs PG (2015) Pathways of genetic code evolution in ancient and modern organisms. *Journal of Molecular Evolution*, 80, 229–243.
- Taiz L, Zeiger E (2010) *Plant Physiology*, 4th edn. Sinauer Associates, Sunderland, MA.
- Tlusty T (2008) Rate-distortion scenario for the emergence and evolution of noisy molecular codes. *Physical Review Letters*, 100, 392–396.
- Umena Y, Kawakami K, Shen JR, Kamiya N (2011) Crystal structure of oxygen-evolving photosystem II at a resolution of 1.9 Å. *Nature*, 473, 55–60.
- Woese CR (1967) *The Genetic Code: The Molecular Basis for Genetic Expression*. Harper & Row, New York.
- Woese CR, Dugre DH, Dugre SA, Kondo M, Saxinger WC (1966) On the fundamental nature and evolution of the genetic code. *Cold Spring Harbor Symposium on Quantitative Biology*, 31, 723–736.
- Wong JT (1975) A co-evolution theory of the genetic code. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 72, 1909–1912.
- Wu HL, Bagby S, van den Elsen JMH (2005) Evolution of the genetic triplet code via two types of doublet codons. *Journal of Molecular Evolution*, 61, 54–64.
- Xiao JF, Yu J (2009) New arrangement of genetic codes with discussion on their origin. *Science in China Series C: Life Sciences*, 39, 717–726. (in Chinese) [肖景发, 于军 (2009) 遗传密码的新排列和起源探讨. *中国科学C辑: 生命科学*, 39, 717–726].
- Xiao J, Yu J (2007) A scenario on the stepwise evolution of the genetic code. *Genomics Proteomics & Bioinformatics*, 5, 143–151.
- Xie P (2014) *The Aufhebung and Breakthrough of the Theories on the Origin and Evolution of Life*. Science Press, Beijing. (in Chinese) [谢平 (2014) 生命的起源——进化理论之扬弃与革新: 哲学中的生命, 生命中的哲学. 科学出版社, 北京.]
- Yarus M, Widmann JJ, Knight R (2009) RNA-amino acid binding: a stereochemical era for the genetic code. *Journal of Molecular Evolution*, 69, 406–429.
- Yockey HP (2005) *Information Theory, Evolution, and the Origin of Life*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Yu J (2007) An evolutionary scenario for the origin of the genetic code. *Communications of Chinese-American Chemical Society*, 3, 3–7.
- Zhao YF, Cao PS (1994) Phosphoryl amino acids: common origin for nucleic acids and protein. *Journal of Biological Physics*, 20, 283–287.
- Zhao YF, Cao PS (1996) Basic models of chemical evolution of life: the minimum evolving system. In: *Chemical Evolution: Physics of Origin of Life* (eds Chela-Flores J, Raulin F), pp. 279–285. Kluwer Academic Publishers, Netherlands.
- Zhao YF, Ju Y, Li YM, Wang Q, Yin YW, Tan B (1995) Self-activation of N-phosphoamino acids and N-phosphodipeptides in oligopeptide formation. *International Journal of Protein Research*, 45, 514–518.
- Zhou WH, Ju Y, Zhao YF, Wang QG, Luo GA (1996) Simultaneous formation of peptides and nucleotides from N-phosphothreonine. *Origins of Life and Evolution of Biospheres*, 26, 547–560.
- Zimmer C (2009) On the origin of life on earth. *Science*, 323, 198–199.

(责任编辑: 马克平 责任编辑: 时意专)