

ISSN 1005-0094
CODEN SHDUEM

生物多样性

BIODIVERSITY SCIENCE



主办

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

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

第29卷 第1期
2021年1月

Vol. 29 No. 1
January 2021

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

生物多样性

SHENGWU DUOYANGXING

第29卷 第1期 2021年1月

目 次

研究报告

植物多样性

- 1 土壤养分对菊科一年生入侵种和本地种繁殖性状的影响
王亚, 王伟倩, 王钦克, 李晓霞, 刘延, 黄乔乔
- 10 云南纳板河热带季节雨林20 ha动态监测样地的树种组成与群落分类
施国彬, 刘峰, 陈典, 邓云, 林露湘
- 21 太行山北段地区荆条灌丛和三裂绣线菊灌丛群落谱系结构
董雷, 王静, 刘永刚, 赵志平, 米湘成, 郭柯

动物多样性

- 32 上海苏州河治理中鱼类多样性及群落结构变化
余宏昌, 毕宝帅, 唐文乔, 张亚, 郭弘艺

微生物多样性

- 43 古尔班通古特沙漠生物土壤结皮对氨氧化微生物生态位的影响
刘鑫, 荣晓莹, 张元明
- 53 土壤细菌群落特征对高寒草甸退化的响应
李世雄, 王彦龙, 王玉琴, 尹亚丽
- 65 甘肃省祁连山国家级自然保护区的黏菌物种多样性
魏鑫磊, 李姝, 窦文俊, 亓宝, 王琦, 李玉

综述

- 72 植物氮形态利用策略及对外来植物入侵性的影响
孙思邈, 陈吉欣, 冯炜炜, 张昶, 黄凯, 管铭, 孙建坤, 刘明超, 冯玉龙
- 81 陆生食肉动物竞争与共存研究概述
李治霖, 多立安, 李晟, 王天明
- 98 动物移动网络研究对景观生态学的贡献
李月辉, 胡远满

技术与方法

- 109 被动声学监测技术在西黑冠长臂猿监测中的应用
钟恩主, 管振华, 周兴策, 赵友杰, 李函, 谭绍斌, 胡坤融
- 118 获取生物物种名录信息的R程序包SP2000
丁刘勇, 李昊, 陶捐, 张金龙, 黄敏睿, 杨科, 王军, 丁城志, 何大明

论坛

- 123 国家公园最严格保护的实现路径
闫颜, 唐芳林, 田勇臣, 金崑
- 129 致谢2020年度审稿专家
- 130 征稿简则

封面：西黑冠长臂猿(*Nomascus concolor*)是全球极危种，被列为国家一级重点保护野生动物。其全球种群数量约为1,100–1,400只，中国云南省境内分布有1,000–1,300只，占现生西黑冠长臂猿的90%以上。西黑冠长臂猿的监测一般根据鸣声，这是获得其种群信息最直接、最有效的手段(详见本期109–117页钟恩主等的文章)。封面为雄性和雌性西黑冠长臂猿。(照片提供者：云南哀牢山国家级自然保护区新平管护局)

BIODIVERSITY SCIENCE

Vol. 29 No. 1 January 2021

CONTENTS

Original Papers

Plant Diversity

- 1 Effects of soil nutrients on reproductive traits of invasive and native annual Asteraceae plants
Ya Wang, Weiqian Wang, Qinke Wang, Xiaoxia Li, Yan Liu and Qiaoqiao Huang
- 10 Species composition and community classification of the 20-ha tropical seasonal rainforest dynamics monitoring plot in the Naban River, Yunnan
Guoshan Shi, Feng Liu, Dian Chen, Yun Deng and Luxiang Lin
- 21 Phylogenetic structure of *Vitex negundo* var. *heterophylla* shrub communities and *Spiraea trilobata* shrub communities in the North Taihang Mountains
Lei Dong, Jing Wang, Yonggang Liu, Zhiping Zhao, Xiangcheng Mi and Ke Guo

Animal Diversity

- 32 Changes in fish diversity and assemblage during comprehensive restoration of the Suzhou River in Shanghai
Hongchang Yu, Baoshuai Bi, Wenqiao Tang, Ya Zhang and Hongyi Guo

Microbial Diversity

- 43 Biocrusts impact niche separation of ammonia oxidizing microorganisms in the Gurbantunggut Desert, northwestern China
Xin Liu, Xiaoying Rong and Yuanming Zhang
- 53 Response of soil bacterial community characteristics to degradation of alpine meadow
Shixiong Li, Yanlong Wang, Yuqin Wang and Yali Yin

65 Species diversity of myxomycetes in Qilian Mountain National Nature Reserve, Gansu Province

Xinlei Wei, Shu Li, Wenjun Dou, Bao Qi, Qi Wang and Yu Li

Reviews

- 72 Plant strategies for nitrogen acquisition and their effects on exotic plant invasions
Simiao Sun, Jixin Chen, Weiwei Feng, Chang Zhang, Kai Huang, Ming Guan, Jiankun Sun, Mingchao Liu and Yulong Feng
- 81 Competition and coexistence among terrestrial mammalian carnivores
Zhilin Li, Li'an Duo, Sheng Li and Tianming Wang
- 98 The contributions of animal movement network researches to landscape ecology
Yuehui Li and Yuanman Hu

Technology and Methodologies

- 109 Application of passive acoustic monitoring technology in the monitoring of western black crested gibbons
Enzhu Zhong, Zhenhua Guan, Xingce Zhou, Youjie Zhao, Han Li, Shaobin Tan and Kunrong Hu
- 118 SP2000: An open-sourced R package for querying the Catalogue of Life
Liuyong Ding, Hao Li, Juan Tao, Jinlong Zhang, Minrui Huang, Ke Yang, Jun Wang, Chengzhi Ding and Daming He

Forum

- 123 On implementation path of the strictest conservation policies in national park management
Yan Yan, Fanglin Tang, Yongchen Tian and Kun Jin

Cover Illustration: The western black crested gibbon (*Nomascus concolor*) is listed as a critically endangered species by IUCN. Its global population size is about 1,100–1,400, of which more than 90% are distributed in Yunnan Province, China. The monitoring of the western black crested gibbon generally starts with acoustic monitoring, which is the direct and effective way to obtain the information of their populations (for details see pages 109–117 of this issue). The picture shows the male and female western black crested gibbon. (Photograph credit: Xinping Management Bureau of the Ailao Mountain National Nature Reserve)



•研究报告•

土壤养分对菊科一年生入侵种和本地种繁殖性状的影响

王亚^{ID1}, 王玮倩^{1,2}, 王钦克¹, 李晓霞¹, 刘延¹, 黄乔乔^{ID1*}

1. 农业农村部热带作物有害生物综合治理重点实验室, 中国热带农业科学院环境与植物保护研究所, 海口 571101; 2. 海南大学植物保护学院, 海口 570228

摘要: 入侵植物繁殖性状的研究可为揭示植物入侵机制提供重要的科学依据。为研究土壤养分对入侵植物和本地植物繁殖性状的影响, 并进一步研究养分添加是否更能促进入侵植物的繁殖能力, 我们设置了低、高两个养分水平, 通过同质园实验比较了不同土壤养分对假臭草(*Praxelis clematidea*)、胜红薊(*Ageratum conyzoides*)、三叶鬼针草(*Bidens pilosa*) 3种菊科一年生入侵种和夜香牛(*Vernonia cinerea*)、一点红(*Emilia sonchifolia*)、墨旱莲(*Eclipta prostrata*) 3种本地种繁殖性状的影响。研究结果显示, 养分添加提高了6种菊科植物的开花株高、株高、地上生物量、单粒种子重量、总花序数、每花序种子数、总种子数量、总种子重量, 并使开花时间提前、花期延长。养分添加对入侵种的开花株高和单粒种子重量的提高幅度要比本地种更显著。相对于部分本地植物(夜香牛、墨旱莲), 养分添加更能促进部分入侵植物(假臭草、胜红薊)的繁殖能力。三叶鬼针草和一点红的总种子数量和总种子重量在两种土壤养分水平下均较小。本地种墨旱莲的总种子数量和总种子重量在低养分条件下高于3个入侵种。这些结果表明, 高土壤养分仅能促进部分入侵植物相对于部分本地植物的繁殖能力。

关键词: 繁殖能力; 繁殖性状; 入侵植物; 本地植物; 土壤养分

王亚, 王玮倩, 王钦克, 李晓霞, 刘延, 黄乔乔 (2021) 土壤养分对菊科一年生入侵种和本地种繁殖性状的影响. 生物多样性, 29, 1–9. doi: 10.17520/biods.2020212.

Wang Y, Wang WQ, Wang QK, Li XX, Liu Y, Huang QQ (2021) Effects of soil nutrients on reproductive traits of invasive and native annual Asteraceae plants. Biodiversity Science, 29, 1–9. doi: 10.17520/biods.2020212.

Effects of soil nutrients on reproductive traits of invasive and native annual Asteraceae plants

Ya Wang^{ID1}, Weiqian Wang^{1,2}, Qinke Wang¹, Xiaoxia Li¹, Yan Liu¹, Qiaoqiao Huang^{ID1*}

1 Key Laboratory of Integrated Pest Management on Tropical Crops, Ministry of Agriculture and Rural Affairs, Environment and Plant Protection Institute, Chinese Academy of Tropical Agricultural Sciences, Haikou 571101

2 College of Plant Protection, Hainan University, Haikou 570228

ABSTRACT

Aims: Understanding the reproductive strategy of invasive plants is fundamental to identify the mechanisms of plant invasion and success. In order to understand how soil nutrient conditions influence reproductive capacity in native and invasive plants, and specifically whether nutrient addition increases the reproductive capacity more for the invasive plants, we conducted a common garden experiment.

Method: In low and high soil nutrient conditions we measured and compared the reproductive traits of annual Asteraceae plants including the invasive species (*Praxelis clematidea*, *Ageratum conyzoides*, and *Bidens pilosa*) and native species (*Vernonia cinerea*, *Emilia sonchifolia*, and *Eclipta prostrata*).

Results: We found that nutrient addition increased the flowering plant height, plant height, aboveground biomass, single seed weight, total inflorescence number, seed number per inflorescence, total seed number and total seed weight of all Asteraceae plants, and also advanced the flowering time and extended the duration of flowering. Nutrient addition

收稿日期: 2020-05-22; 接受日期: 2020-07-09

基金项目: 国家自然科学基金(31670547)和中央级公益性科研院所基本科研业务费(hzsjy2018002)

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: huangqq@catas.cn

increased the flowering plant height and single seed weight of invasive species more than those of native species, and in some invasive species (*P. clematidea* and *A. conyzoides*) it increased the reproductive capacity compared to some native species (*V. cinerea* and *Eclipta prostrata*). The total seed number and total seed weight of *B. pilosa* and *Emilia sonchifolia* were small under both low and high soil nutrient conditions. The total seed number of the native *Eclipta prostrata* was higher than that of the three invasive species under low soil nutrient condition, and its total seed weight was higher than that of the three invasive species.

Conclusion: These results indicate that high soil nutrients promote the reproductive capacity of some but not all invasive plants compared with native plants.

Key words: reproductive capacity; reproductive traits; invasive plant; native plant; soil nutrient

繁殖性状决定着植物的适合度，是植物入侵能力研究的主要内容之一(徐汝梅和叶万辉, 2003; van Kleunen et al, 2010)。一些繁殖性状与外来植物的入侵和扩散相关，影响其成功入侵(Pyšek & Richardson, 2007; Hayes & Barry, 2008)。例如，与非入侵种相比，入侵种具有自交亲和、花果期长、花序数量大、结果期长、种子产量大、繁殖成熟迅速、繁殖分配占比高等特点(Daehler & Strong, 1997; Anttila et al, 1998; Ridenour & Callaway, 2001; 郝建华等, 2009)。

入侵植物能否成功入侵到新的生境中并繁殖扩散，与新生境的环境因素、入侵植物自身的性状及其对新生境的适应性密切相关(Reich et al, 1999; 冯秋红等, 2008; 刘晓娟和马克平, 2015)。影响植物入侵能力的一个重要因素是土壤养分条件。许多研究表明，相对于本地植物或外来非入侵植物，养分添加更能促进入侵植物的生长，提高生物量和竞争能力(Daehler, 2003; Burns, 2008; Funk, 2008; Nackley et al, 2017; Huang et al, 2018)。土壤养分对繁殖性状的影响在入侵植物和非入侵植物间也可能不一样。例如，对美国佛罗里达州4种入侵植物和4种非入侵植物的研究表明，养分添加更能促进入侵植物的种子产量(Burns, 2008)。然而，也有研究发现入侵植物和非入侵植物的种子产量对养分添加的响应相同(Ruprecht et al, 2014)。

菊科是我国入侵植物中物种数最多的类群(徐海根和强胜, 2004)。已有部分菊科外来植物的繁殖性状与其入侵性关系的研究，如剑叶金鸡菊(*Coreopsis lanceolata*) (曾建军等, 2010)、三叶鬼针草(*Bidens pilosa*) (郝建华等, 2009; 罗娅婷等, 2019)的自交亲和、结实率高、种子产量大、种子千粒重大等繁殖性状可能是它们成功入侵的主要原因。也有一些研究表明，菊科入侵植物的繁殖能力对资源增加有较强的响应。例如，唐赛春等(2010)发现随着

氮水平的增加，银胶菊(*Parthenium hysterophorus*)分枝数、头状花序数、繁殖器官的生物量及其比例、结实率等显著增加；随着磷养分的增加，银胶菊的株高和种子千粒重明显增加，这说明土壤氮、磷养分的增加提高了其繁殖能力。杨期和等(2003)发现薇甘菊(*Mikania micrantha*)在土壤肥力较高的条件下花数更多、花期更长、结实率更高、种子千粒重更大。此外，刘明超等(2012)发现在高养分条件下，入侵种三叶鬼针草和其近缘本地种金盏银盘(*Bidens biternata*)的株高、生物量、种子产量等性状均明显高于低养分条件，即养分添加提高了入侵种和本地种的生长和繁殖能力；但在相同的条件下(无论是高养分还是低养分水平)，相对于本地种，入侵种的花期明显更长，花序数和种子数量明显更大。目前，同时在营养生长和繁殖性状两个方面比较入侵和本地植物对土壤养分条件增加的响应的研究还较少。如果养分添加更能促进入侵植物的营养生长而不是更能提高其种子产量，则其对植物入侵能力的促进作用可能并没有之前人们所认为的那么大(Daehler, 2003)。

本研究选取3种具有高度入侵性的菊科一年生外来植物和3种常见的菊科一年生本地植物为研究对象。入侵植物为假臭草(*Praxelis clematidea*)、胜红蓟(*Ageratum conyzoides*)和三叶鬼针草。本地植物为夜香牛(*Vernonia cinerea*)、一点红(*Emilia sonchifolia*)和墨旱莲(*Eclipta prostrata*)。本文以及之前的一些研究(陈文等, 2015; Huang et al, 2018)将墨旱莲视为本地种，但也有研究认为其原产于美洲洲(史生晶等, 2019)。假臭草和胜红蓟原产于南美洲(Huang et al, 2016)，三叶鬼针草原产于热带美洲(陈新微等, 2016)。20世纪80年代在我国香港首次发现假臭草，90年代以来在中国南方种群数量急剧增加(李传军等, 2011)。胜红蓟于19世纪传入中国，在我

国华南地区大量繁殖(Huang et al, 2016)。三叶鬼针草于1857年首次在香港发现,之后广泛入侵到我国中部和南方地区(陈新微等, 2016)。这3种入侵植物大量生长于果园、农田、道路旁、草坪等生境并成为优势物种。在海南岛,这些生境经常受到施肥、洪涝及台风等因素的影响,土壤养分含量改变,并具有时空异质性(张冬明等, 2009; Huang et al, 2016)。三种本地植物夜香牛、一点红、墨旱莲虽然常见,但很少成为优势种,且经常与这些入侵植物共存,是典型的本地和入侵相互作用类型,选择它们作为研究对象具有较强的代表性。此外,选择亲缘关系较近(如同科植物)或具有相同生活史(如均为一年生植物)的入侵种和本地种进行比较是研究植物入侵性的重要方法(王坤等, 2009)。

前期针对以上入侵植物和本地植物的研究发现,土壤养分的提高对入侵种生物量增加的作用更大(Huang et al, 2018)。然而,目前还不清楚入侵植物生物量的增加是否导致其种子产量的提高。本研究采用同质园实验,设置2个养分水平,研究了3种菊科一年生入侵种和3种菊科一年生本地种在不同土壤养分条件下的繁殖性状,拟探讨以下科学问题:(1)土壤养分条件是否影响入侵种和本地种的繁殖性状?(2)入侵种和本地种的繁殖性状对养分添加的响应是否具有差异?(3)不同物种的繁殖性状对繁殖能力(总种子重量)的贡献如何?由于总种子重量代表植物在种子方面的资源投入和植物的雌性适合度,因此我们用总种子重量衡量来植物的繁殖能力。本研究通过比较土壤养分对菊科入侵种和本地种繁殖性状的影响,探讨菊科入侵植物的入侵性与其繁殖性状的关系,为揭示菊科植物入侵机制提供新的科学依据。

1 材料与方法

1.1 实验材料

2018年2月,分别在海口($19^{\circ}58'N, 110^{\circ}12'E$)和儋州($19^{\circ}30'N, 109^{\circ}29'E$)两个地方(代表两个种群)采集假臭草、胜红蓟、三叶鬼针草、夜香牛、一点红、墨旱莲6种菊科植物的种子。种子均在路边或荒地生境采集,每个物种(分海口、儋州2个种群)均选取12棵植株进行种子采集,将采集的种子在室温下干燥后保存待用。

1.2 实验方法

2018年5月5日,将采集的种子播种到填充有基质的育苗盘中进行育苗。种子均自然萌发(未进行破除休眠处理),出苗时间大约为5~10 d。基质配方为沙子和椰糠按1:1的体积比混合。播种1个月后,将幼苗进行移植,每个物种均选取12株大小一致的幼苗移入12个装有基质的花盆(直径16 cm,高度12 cm)中,每盆1株。总计288个花盆(6物种 \times 2种群 \times 2养分水平 \times 12重复)。花盆中的基质配方为耕地表层土和沙子按7:3的体积比混合。每盆中放入2 L基质(约2.1 kg干重),pH值为5.18,有机质含量为8.33 g/kg,全氮含量为0.56 g/kg,速效氮含量为70.75 mg/kg,速效磷含量为10.99 mg/kg,速效钾含量为40.98 mg/kg。表层土采集于儋州市当地耕地(表层0~20 cm),且其上没有这些物种生长。收集10个地点的土壤(每个地点至少相隔200 m),然后把它们混合均匀,过6 mm筛以除去石头、植物残茬后使用。

实验于中国热带农业科学院位于儋州院区的田间实验基地进行,实验场地顶部有PO膜可挡雨,四周敞开以便自然授粉。幼苗移入花盆1周后,于当年6月12日进行养分水平处理。低养分水平为不添加缓释肥,高养分水平为每盆添加4 g缓效肥(全氮、P₂O₅、K₂O的含量分别为14%、14%、14%,全氮的添加量为花盆中全氮含量的0.27倍、速效氮含量的3.77倍)。肥料的形态为颗粒状(直径2.2~5.3 mm),肥效可持续3~4个月,在6月12日一次性均匀播撒于花盆表面。肥料的添加按照模拟干扰、施肥等造成的土壤可利用资源增多的情形,且相同的添加量已在先前研究中使用(Huang et al, 2018)。实验过程中定期给植物浇水,保证土壤始终处于湿润状态。每个花盆下面放置一个托盘,定期把托盘中的水倒回花盆中,防止土壤养分淋溶。每两周随机移动花盆位置一次。温室大棚的温度与自然条件相同,透光率为81%,期间如有植株结果且地上部分全部干死,则确定其已死亡,并记录死亡日期,未死亡的植物于2019年5月5日停止观察并结束实验。实验持续一年,由于时间较长,在生长后期根系生长空间可能受限,即便高养分条件下植物也可能存在养分短缺的情况。

1.3 繁殖性状的观测和测定

2018年6月5日至2019年5月5日,对所有盆栽植物进行观测,统计每株植物的开花时间、开花株高、

花期、株高、地上生物量、总花序数量、种子数量/花序、单粒种子重量、总种子数量、总种子重量。开花时间为自6月5日开始至植物始花期间隔的天数，开花株高为开第一朵花时自地面至植物最高处的高度，花期为植物持续开花的天数，株高为收获时植株(干死或至2019年5月5日实验停止时)自地面至植物最高处的高度，地上生物量为收获时植株地上部分经70℃烘干至恒重的重量，总花序数量为有成熟种子的花序总量，种子数量/花序为随机选取3–5朵花序并测量其成熟种子数量的平均值，单粒种子重量为随机选取50–200粒种子的重量平均值，总种子数量为总花序数量和种子数量/花序之间的乘积，总种子重量为总种子数量和单粒种子重量的乘积。

1.4 数据处理

采用三因素方差分析，以物种来源(入侵种或本地种)、土壤养分(低或高)、种群(海口或儋州)为固定因素，物种嵌套于物种来源作为随机因素分析比较土壤养分条件对植物繁殖性状的影响，差异显著性水平设定为0.05。我们将海口或儋州定义为种群并作为固定因素，以判断研究结果是否存在地域间的差异：种群之间有显著差异说明海口和儋州两地的植物表现不同，种群和物种来源的交互作用说明入侵种和本地种间繁殖性状的差异程度在海口

和儋州两地间不一样，种群和土壤养分的交互作用说明养分添加对植物繁殖性状的影响在海口和儋州两地间不一样。采用Tukey多重比较法分析同一物种在不同养分处理和种群间是否存在差异。因种植期间有植物意外折断或结实前就死亡，故重复样本数为8–10个。除开花时间和花期，其余繁殖性状进行对数转换。选择开花时间、开花株高、株高、地上生物量、花期5个指标，采用逐步多元回归的方法，分析不同物种的繁殖性状对繁殖能力(总种子重量)的影响。用SPSS 19.0软件进行数据分析并用Origin 9.1绘图。

2 结果

2.1 土壤养分对菊科植物繁殖性状的影响

入侵种的开花时间显著晚于本地种(分别为59.7 d与37.2 d)($P = 0.016$)，而在其他繁殖性状方面，入侵种和本地种之间无显著差异(表1，图1)。

养分添加显著影响所有的繁殖性状(表1)。养分添加使开花时间提前(从49.9 d提前至46.9 d, $P = 0.019$)，但这主要适用于海口种群(从52.9 d提前至46.6 d)，对于儋州种群，养分添加对开花时间影响较小(添加前后分别为46.8 d与47.1 d) (土壤养分与种群的交互作用, $P = 0.003$)。养分添加显著影响其他的繁殖性状，如地上生物量从2.8 g增加至17.7 g

表1 物种来源、土壤养分、种群、物种(嵌套在来源内)及其交互作用对植物繁殖性状影响的方差分析结果(F 值)

Table 1 ANOVA results for the effects of species origin, nutrient, population, species (nested within origin) and their interactions on the plant reproductive traits (F)

	物种来源 Species origin (O)	土壤养分 Soil nutrient (N)	种群 Population (P)	O × N	O × P	N × PO	O × N × P	物种(物种来源) Species (origin)
开花时间 Flowering time	15.96 [*]	5.58 [*]	6.92 ^{**}	0.89 ^{ns}	10.33 ^{**}	8.75 ^{**}	0.54 ^{ns}	27.25 ^{**}
开花株高 Flowering plant height	6.01 ^{ns}	87.81 ^{**}	0.37 ^{ns}	25.14 ^{**}	13.06 ^{**}	3.37 ^{ns}	0.03 ^{ns}	50.35 ^{**}
株高 Plant height	1.55 ^{ns}	120.57 ^{**}	1.56 ^{ns}	0.52 ^{ns}	11.52 ^{**}	0.37 ^{ns}	1.02 ^{ns}	77.08 ^{**}
地上生物量 Aboveground biomass	1.35 ^{ns}	1659.2 ^{**}	2.2 ^{ns}	3.8 ^{ns}	0.36 ^{ns}	0.55 ^{ns}	3.35 ^{ns}	33.94 ^{**}
花期 Duration of flowering	1.98 ^{ns}	15.81 ^{**}	2.26 ^{ns}	0.01 ^{ns}	16.25 ^{**}	3.22 ^{ns}	0.02 ^{ns}	98.22 ^{**}
单粒种子重量 Single seed weight	0.11 ^{ns}	20.83 ^{**}	0.66 ^{ns}	6.97 ^{**}	12.42 ^{**}	1.1 ^{ns}	6.37 [*]	1704 ^{**}
总花序数量 Total inflorescence number	0.01 ^{ns}	961.97 ^{**}	3.01 ^{ns}	3.21 ^{ns}	25.94 ^{**}	0.26 ^{ns}	0.46 ^{ns}	220 ^{**}
种子数/花序 Seed number per inflorescence	0.09 ^{ns}	5.54 [*]	0.61 ^{ns}	0.1 ^{ns}	0.16 ^{ns}	0.95 ^{ns}	1.41 ^{ns}	348.2 ^{**}
总种子数量 Total seed number	0.03 ^{ns}	608.9 ^{**}	0.92 ^{ns}	2.26 ^{ns}	13.65 ^{**}	0.68 ^{ns}	1.11 ^{ns}	221.9 ^{**}
总种子重量 Total seed weight	0.01 ^{ns}	626.6 ^{**}	1.23 ^{ns}	0.83 ^{ns}	18.98 ^{**}	1.05 ^{ns}	0.24 ^{ns}	82.6 ^{**}

物种来源、土壤养分、种群、物种来源 × 土壤养分、物种来源 × 种群、土壤养分 × 种群、物种来源 × 土壤养分 × 种群的自由度为1,221，物种(物种来源)的自由度为4,221。ns, $P > 0.05$, *, $P < 0.05$, **, $P < 0.01$ 。

The degree of freedom for species origin, soil nutrient, population, species origin × soil nutrient, species origin × population, soil nutrient × population, and species origin × soil nutrient × population is 1,221, and that for species (species origin) is 4,221. ns, $P > 0.05$, *, $P < 0.05$, **, $P < 0.01$.

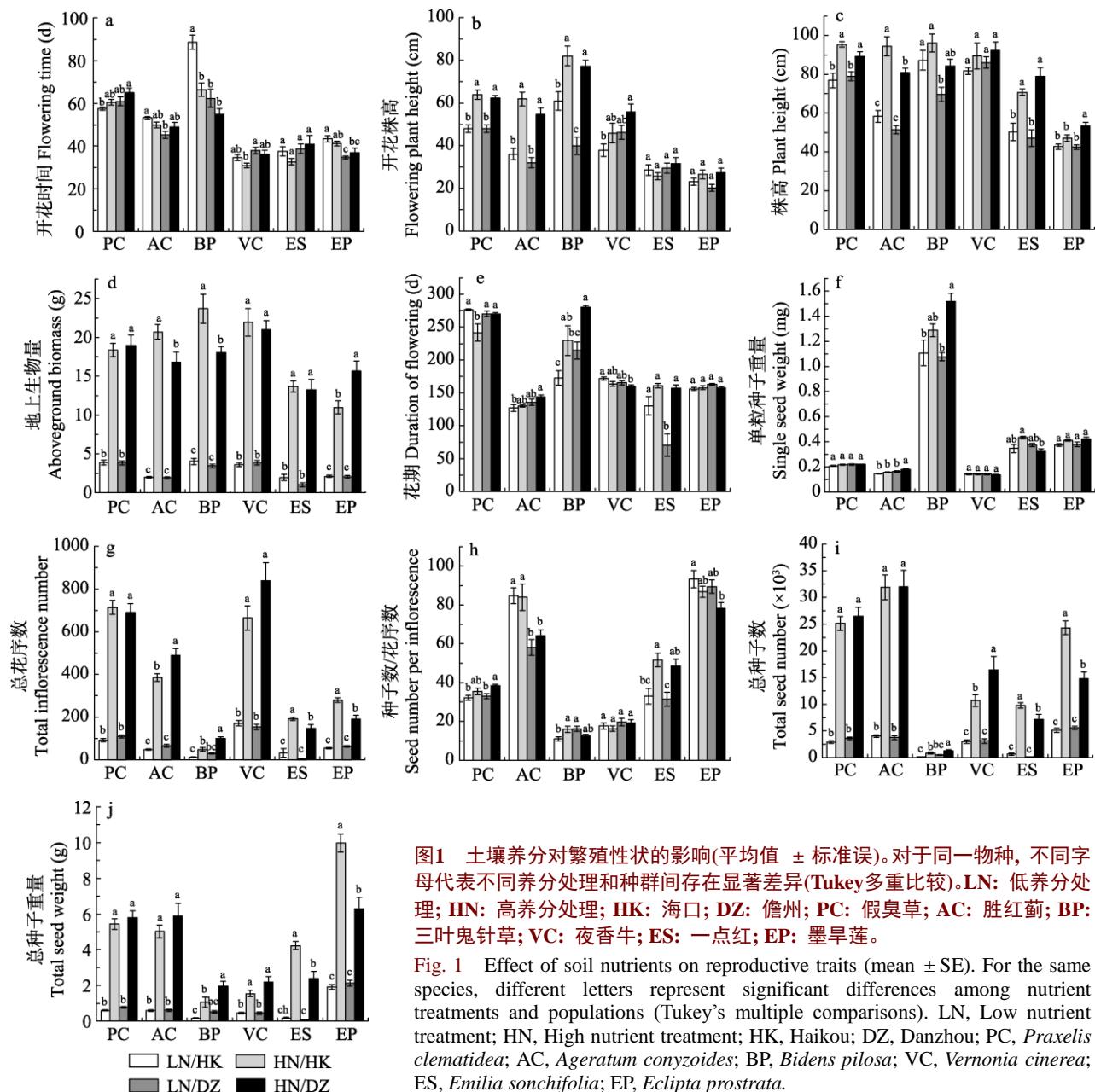


图1 土壤养分对繁殖性状的影响(平均值 \pm 标准误)。对于同一物种, 不同字母代表不同养分处理和种群间存在显著差异(Tukey多重比较)。LN: 低养分处理; HN: 高养分处理; HK: 海口; DZ: 儋州; PC: 假臭草; AC: 胜红蓟; BP: 三叶鬼针草; VC: 夜香牛; ES: 一点红; EP: 墨旱莲。

Fig. 1 Effect of soil nutrients on reproductive traits (mean \pm SE). For the same species, different letters represent significant differences among nutrient treatments and populations (Tukey's multiple comparisons). LN, Low nutrient treatment; HN, High nutrient treatment; HK, Haikou; DZ, Danzhou; PC, *Praxelis clematidea*; AC, *Ageratum conyzoides*; BP, *Bidens pilosa*; VC, *Vernonia cinerea*; ES, *Emilia sonchifolia*; EP, *Eclipta prostrata*.

($P < 0.001$)、总种子数量从2,711粒提高到17,074粒($P < 0.001$)、总种子重量从0.71 g增加到4.38 g($P < 0.001$)。

物种来源与土壤养分的交互作用对开花时间、单粒种子重量影响显著(表1)。相对于本地种, 养分添加对入侵种开花株高(入侵种: 从44.5 cm提高至66.5 cm; 本地种: 从30.9 cm提高至35.5 cm)($P < 0.001$, 图1b)和单粒种子重量(入侵种: 从0.5 mg提高到0.57 mg; 本地种: 从0.29 mg提高到0.31 mg)($P = 0.009$, 图1f)的提高更大。物种来源与土壤养分的交

互作用对其他繁殖性状无显著影响(如地上生物量, $P = 0.053$; 总种子数量, $P = 0.134$; 总种子重量, $P = 0.364$)。

物种来源与种群的交互作用对开花时间、开花株高、株高、花期、单粒种子重量、总花序数量、总种子数量、总种子重量影响显著(表1)。例如, 海口种群入侵种和本地种的株高相差较大(分别为84.5 cm与63.3 cm), 而儋州种群两者株高相差较小(分别为76.4 cm与66.8 cm)($P < 0.001$)。海口种群入侵种的总花序数量和总种子重量(219个和2.16 g)小

于本地种(233个和3.09 g), 而儋州种群入侵种的总花序数量和总种子重量(256个和2.68 g)大于本地种(238个和2.28 g)(总花序数量: $P < 0.001$; 总种子重量: $P < 0.001$)。物种来源与种群的交互作用对地上生物量($P = 0.549$)、每花序种子数($P = 0.693$)无显著影响。

所有繁殖性状在物种间差异显著(图1, 表1)。例如, 三叶鬼针草开花时间最晚(68.4 d)、开花株高最高(64.2 cm)、单粒种子重量最大(1.24 mg)。夜香牛开花时间最早(34.9 d), 墨旱莲开花株高最低(24.3 cm), 胜红蓟和夜香牛的单粒种子重量较小(分别为0.16 mg与0.14 mg)。假臭草、三叶鬼针草和夜香牛的株高(分别为85.1 cm、84.0 cm、87.4 cm)和地上生物量(分别为11.3 g、11.9 g、12.6 g)较高, 一点红和墨旱莲的株高(分别为61.1 cm、46.4 cm)和地上生物量(分别为7.6 g、7.7 g)较低。假臭草和胜红蓟的总种子数量在高养分条件下最多(分别为25,819粒和31,927粒), 墨旱莲的总种子数量在低土壤养分条件下最多(5,360粒), 三叶鬼针草和一点红的总种子数量在两种土壤养分条件下均最少(高养分下分别为1,042粒和8,525粒, 低养分下分别为312粒和285粒)。墨旱莲的总种子重量最大(5.08 g), 三叶鬼针草、夜香牛、一点红较小(分别为0.9 g、1.16 g、1.77 g)。

2.2 不同土壤养分状况下菊科植物繁殖性状对总种子重量的影响

采用多元逐步回归方法建立植物总种子重量与相关繁殖性状之间的多元回归方程(表2)。分析影响总种子重量的主要繁殖性状: 假臭草为开花株高和地上生物量, 胜红蓟为开花时间和地上生物量, 三叶鬼针草为开花时间、开花株高和花期。夜香牛和墨旱莲为地上生物量, 一点红为开花时间、株高、

地上生物量和花期(表2)。

3 讨论

研究表明, 不同植物在应对土壤资源状况改变时所表现出的繁殖特征、生殖分配策略不同(Sugiyama & Bazzaz, 1998; Herrick & Thomas, 1999; Funk, 2008; Pulido et al, 2014)。施肥、台风、洪涝等外界因素都会导致土壤养分发生改变, 而土壤养分的变化对植物功能性状具有重要影响(刘明超等, 2012; 邱娟等, 2013)。本研究结果表明, 土壤养分对入侵和本地植物的一系列繁殖性状均有显著影响(表1): 养分添加提高了所有入侵和本地植物的开花株高、株高、地上生物量、单粒种子重量、总花序数、每花序种子数、总种子数量、总种子重量(图1)。由此可知, 随着土壤养分的增加, 菊科入侵和本地植物的繁殖性状均表现出增长的趋势, 这与其他研究结果一致(杨期和等, 2003; 唐赛春等, 2010; 刘明超等, 2012)。海口种群植物的开花时间在高土壤养分条件下更早, 提前开花可能有利于植物尽快结种、萌发并进一步占据高养分的生境, 但养分对开花时间的影响在不同种群之间存在差异。养分添加延长了植物的花期, 这可能有利于植物产生更多的种子。

有研究表明, 养分添加更有利与入侵植物的生长和竞争(Daehler, 2003; Funk, 2008; Huang et al, 2018), 但在本研究中, 入侵和本地植物对养分添加的响应仅在开花株高和单粒种子重量这两个繁殖性状方面有差异。开花时的高度更高有利于竞争光资源、吸引传粉昆虫且种子传播的距离也会更远, 而单粒种子重量更重, 说明种子内营养物质丰富, 可以提高幼苗的存活率, 这些可能更加有利于入侵种在高养分、高竞争的生境中占据优势。然而, 对

表2 影响不同植物总种子重量的相关繁殖性状的多元逐步回归分析

Table 2 Stepwise multiple regression analysis of reproductive traits affecting total seed weight of different species

物种 Species	回归方程 Regression equation	R ²	标准化系数 Standardized coefficient	P
假臭草 <i>Praxelis clematidea</i>	$Y = -7.320 + 1.457X_2 + 1.013X_4$	0.927	$X_2: 0.233; X_4: 0.769$	< 0.01
胜红蓟 <i>Ageratum conyzoides</i>	$Y = 0.318 - 0.029X_1 + 0.943X_4$	0.900	$X_1: -0.134; X_4: 0.944$	< 0.01
三叶鬼针草 <i>Bidens pilosa</i>	$Y = -4.485 - 0.039X_1 + 1.228X_2 + 0.007X_5$	0.696	$X_1: -0.542; X_2: 0.407; X_5: 0.321$	< 0.01
夜香牛 <i>Vernonia cinerea</i>	$Y = -1.972 + 0.816X_4$	0.693	$X_4: 0.832$	< 0.01
一点红 <i>Emilia sonchifolia</i>	$Y = 10.057 - 0.040X_1 - 2.534X_3 + 2.048X_4 - 0.013X_5$	0.907	$X_1: -0.171; X_3: -0.417; X_4: 1.532; X_5: -0.319$	< 0.01
墨旱莲 <i>Eclipta prostrata</i>	$Y = 0.251 + 0.677X_4$	0.735	$X_4: 0.857$	< 0.01

X_1 : 开花时间; X_2 : 开花株高; X_3 : 株高; X_4 : 地上生物量; X_5 : 花期。

X_1 , Flowering time; X_2 , Flowering plant height; X_3 , Plant height; X_4 , Aboveground biomass; X_5 , Duration of flowering.

于与植物适合度密切相关的性状如总种子数量和总种子重量, 入侵和本地植物对养分添加的响应相同。先前对于相同的6种入侵和本地植物的研究表明, 养分添加更能提高入侵植物的生物量(Huang et al 2018), 这一结果与本研究结果共同表明, 生物量更大程度的提高不一定能使入侵植物的种子产量提高得更多。

所有繁殖性状在物种之间均存在显著差异, 这说明物种本身而非物种来源更能决定繁殖性状, 或者说繁殖性状存在较强的物种差异性。假臭草和胜红蓟在高土壤养分条件下倾向于具有较高的总种子数量和总种子重量。事实上, 如果仅用假臭草、胜红蓟、夜香牛、墨旱莲进行分析, 则物种来源和土壤养分的交互作用对总种子数量($F = 44.62, P < 0.001$)和总种子重量($F = 41.89, P < 0.001$)的作用显著, 说明养分添加更能促进部分入侵植物的繁殖能力。尽管如此, 本地种墨旱莲在总种子数量和总种子重量方面仍然比入侵种有一定的优势(尤其在低土壤养分条件下), 但墨旱莲在野外明显比3种入侵种少, 说明可能其他因素限制了其种群数量, 例如植株较低因而竞争力低、天敌较多、死亡率较高、种子扩散距离短等。三叶鬼针草的单粒种子重量最大, 但总种子数量和总种子重量均最小, 其在野外的高丰度可能与其种子萌发率和成活率高、竞争力强等有关。这些结果表明, 尽管养分添加更能促进部分入侵植物相对于部分本地植物的繁殖能力, 但无论入侵种还是本地种, 繁殖性状在不同的植物之间仍存在较大的差异。

本研究进一步对6种菊科植物的总种子重量与它们的繁殖性状(开花时间、开花株高、株高、地上生物量、花期)进行了相关性分析。除三叶鬼针草外, 其他物种地上生物量与总种子重量之间显著正相关, 说明植株生物量越大, 总种子重量越大。胜红蓟、三叶鬼针草、一点红的总种子重量与开花时间呈显著负相关, 说明较早开花利于种子生产。假臭草和三叶鬼针草的总种子重量与开花株高之间显著正相关, 说明在这两种植物中较高的开花株高可能更有利于花朵的授粉和种子的生产。花期与三叶鬼针草的总种子重量正相关, 而与一点红的总种子重量负相关, 说明花期对植物繁殖能力影响的方向因物种而异。

以上研究结果表明, 种子产量的优势(尤其在

高养分条件下)可能是部分外来物种(假臭草、胜红蓟)成功入侵的重要原因, 但无论入侵种还是本地种, 繁殖性状均存在较大的物种差异性, 促进不同外来植物入侵能力提高的繁殖性状和环境条件可能并不一样。先前研究表明, 强大的繁殖能力可能是区别入侵种与近缘本地种的重要特征(Rarford & Cousens, 2000; van Kleunen et al, 2010; 刘明超等, 2012)。本研究表明, 一些本地种(墨旱莲)尽管在植物高度、生物量方面没有优势, 但其种子产量可能高于入侵种, 说明繁殖能力可能仅能解释部分外来种的入侵能力。目前, 关于入侵和本地植物在营养生长和竞争能力方面的对比研究较多(Daehler, 2003; Funk, 2008; Nackley et al, 2017; Huang et al, 2018), 而在繁殖性状方面的对比研究相对还较少。相对于生物量, 繁殖性状更能反映植物的适合度, 建议将来进一步研究对比入侵和本地植物的繁殖性状及其对资源增加的响应是否存在差异。

ORCID

王亚  <https://orcid.org/0000-0002-9589-2536>
黄乔乔  <https://orcid.org/0000-0001-8801-7744>

参考文献

- Anttila CK, Daehler CC, Rank NE, Strong DR (1998) Greater male fitness of a rare invader (*Spartina alterniflora*, Poaceae) threatens a common native (*Spartina foliosa*) with hybridization. *American Journal of Botany*, 85, 1597–1601.
- Burns JH (2008) Demographic performance predicts invasiveness of species in the Commelinaceae under high-nutrient conditions. *Ecological Applications*, 18, 335–346.
- Chen W, Wang JH, Chen DS, Zhu H (2015) Responses of seed germination of five Asteraceae species to temperature and their invasivity. *Chinese Journal of Ecology*, 34, 420–424. (in Chinese with English abstract) [陈文, 王桔红, 陈丹生, 朱慧 (2015) 五种菊科植物种子萌发对温度的响应及其入侵性. 生态学杂志, 34, 420–424.]
- Chen XW, Li HY, Liu HM, Yang DL, Huangfu CH (2016) Comparison of gas exchange characteristics between invasive *Parthenium hysterophorus* and *Bidens pilosa* and co-occurring native *Cirsium setosum* (Asteraceae). *Acta Ecologica Sinica*, 36, 5732–5740. (in Chinese with English abstract) [陈新微, 李慧燕, 刘红梅, 杨殿林, 皇甫超河 (2016) 入侵种银胶菊和三叶鬼针草与本地种气体交换特性的比较. 生态学报, 36, 5732–5740.]
- Daehler CC (2003) Performance comparisons of co-occurring native and alien invasive plants: Implications for conservation and restoration. *Annual Review of Ecology, Evolution,*

- and Systematics, 34, 183–211.
- Daehler CC, Strong DR (1997) Hybridization between introduced smooth cordgrass (*Spartina alterniflora*; Poaceae) and native California cordgrass (*S. foliosa*) in San Francisco Bay, California, USA. American Journal of Botany, 84, 607–611.
- Feng QH, Shi ZM, Dong LL (2008) Response of plant functional traits to environment and its application. Scientia Silvae Sinicae, 44(4), 125–131. (in Chinese with English abstract) [冯秋红, 史作民, 董莉莉 (2008) 植物功能性状对环境的响应及其应用. 林业科学, 44(4), 125–131.]
- Funk JL (2008) Differences in plasticity between invasive and native plants from a low resource environment. Journal of Ecology, 96, 1162–1173.
- Hao JH, Liu QQ, Qiang S (2009) Reproductive traits associated with invasiveness in *Bidens pilosa* (Asteraceae). Chinese Bulletin of Botany, 44, 656–665. (in Chinese with English abstract) [郝建华, 刘倩倩, 强胜 (2009) 菊科入侵植物三叶鬼针草的繁殖特征及其与入侵性的关系. 植物学报, 44, 656–665.]
- Hayes KR, Barry SC (2008) Are there any consistent predictors of invasion success? Biological Invasions, 10, 483–506.
- Herrick JD, Thomas RB (1999) Effects of CO₂ enrichment on the photosynthetic light response of sun and shade leaves of canopy sweetgum trees (*Liquidambar styraciflua*) in a forest ecosystem. Tree Physiology, 19, 779–786.
- Huang QQ, Fan ZW, Li XX, Wang Y, Liu Y, Shen YD (2018) Effects of nutrient addition and clipping on biomass production of invasive and native annual Asteraceae plants. Weed Research, 58, 318–326.
- Huang QQ, Shen YD, Li XX, Li SL, Fan ZW (2016) Invasive *Eupatorium catarium* and *Ageratum conyzoides* benefit more than does a common native plant from nutrient addition in both competitive and non-competitive environments. Ecological Research, 31, 145–152.
- Li CJ, Yang LF, Yuan K, Wang ZH, Chen QB (2011) RAPD analysis of genetic diversity of different geographic populations of *Praxelis clematidea* in Hainan. Chinese Journal of Tropical Crops, 32, 1523–1526. (in Chinese with English abstract) [李传军, 杨礼富, 袁坤, 王真辉, 陈秋波 (2011) 海南假臭草地理群遗传多样性RAPD分析. 热带作物学报, 32, 1523–1526.]
- Liu MC, Wei CQ, Tang SC, Pan YM (2012) Bionomics of two invasive weeds, *Bidens alba* and *B. pilosa*, and their native congeners grown under different nutrient levels. Journal of Biosafety, 21, 32–40. (in Chinese with English abstract) [刘明超, 韦春强, 唐赛春, 潘玉梅 (2012) 不同土壤养分水平下2种外来鬼针草和近缘本地种的比较研究. 生物安全学报, 21, 32–40.]
- Liu XJ, Ma KP (2015) Plant functional traits—Concepts, applications and future directions. Scientia Sinica Vitae, 45, 325–339. (in Chinese with English abstract) [刘晓娟, 马克平 (2015) 植物功能性状研究进展. 中国科学: 生命科学, 45, 325–339.]
- Luo YT, Wang ZM, Cui XL, Zhao LK, Wang JH, Luo YL (2019) The reproductive traits and invasiveness of *Bidens pilosa* var. *radiata*. Chinese Journal of Ecology, 38, 655–662. (in Chinese with English abstract) [罗娅婷, 王泽明, 崔现亮, 赵利坤, 王桔红, 罗银玲 (2019) 白花鬼针草的繁殖特性及入侵性. 生态学杂志, 38, 655–662.]
- Nackley L, Hough-Shee N, Kim SH (2017) Competitive traits of the invasive grass *Arundo donax* are enhanced by carbon dioxide and nitrogen enrichment. Weed Research, 57, 67–71.
- Pulido F, Moreno G, Garc ía E, Obrador JJ, Bonal R, D áz M (2014) Resource manipulation reveals flexible allocation rules to growth and reproduction in a Mediterranean evergreen oak. Journal of Plant Ecology, 7, 77–85.
- Pyšek P, Richardson DM (2007) Traits associated with invasiveness in alien plants: Where do we stand? In: Biological Invasions (ed. Nentwig W), pp. 97–125. Springer-Verlag, Berlin.
- Qiu J, Shalimu D, Tan DY (2013) Reproductive characteristics of the invasive species *Solanum rostratum* in different habitats of Xinjiang, China. Biodiversity Science, 21, 590–600. (in Chinese with English abstract) [邱娟, 地里努尔沙里木, 谭敦炎 (2013) 入侵植物黄花刺茄在新疆不同生境中的繁殖特性. 生物多样性, 21, 590–600.]
- Radford II, Cousens RD (2000) Invasiveness and comparative life-history traits of exotic and indigenous *Senecio* species in Australia. Oecologia, 125, 531–542.
- Reich PB, Ellsworth DS, Walters MB, Vose JM, Gresham C, Volin JC, Bowman WD (1999) Generality of leaf trait relationships: A test across six biomes. Ecology, 80, 1955–1969.
- Ridenour WM, Callaway RM (2001) The relative importance of allelopathy in interference: The effects of an invasive weed on a native bunchgrass. Oecologia, 126, 444–450.
- Ruprecht E, Fenesi A, Nijs I (2014) Are plasticity in functional traits and constancy in performance traits linked with invasiveness? An experimental test comparing invasive and naturalized plant species. Biological Invasions, 16, 1359–1372.
- Shi SJ, Wang JH, Chen W, Chen XL (2019) Allelopathy and invasiveness of invasive plants *Bidens pilosa* and *Eclipta prostrata*. Ecology and Environmental Sciences, 28, 2373–2380. (in Chinese with English abstract) [史生晶, 王桔红, 陈文, 陈学林 (2019) 入侵植物鬼针草和鳢肠的化感作用及其入侵性研究. 生态环境学报, 28, 2373–2380.]
- Sugiyama S, Bazzaz FA (1998) Size dependence of reproductive allocation: The influence of resource availability, competition and genetic identity. Functional Ecology, 12, 280–288.
- Tang SC, Wei CQ, Pan YM, Pu GZ (2010) Reproductive adaptability of the invasive weed *Parthenium hysterophorus* L. under different nitrogen and phosphorus levels. Journal of Wuhan Botanical Research, 28, 213–217. (in Chinese with English abstract) [唐赛春, 韦春强, 潘玉梅, 蒲高忠 (2010) 入侵植物银胶菊对不同氮、磷水平的繁殖适应性. 武汉植物学研究, 28, 213–217.]

- van Kleunen M, Weber E, Fischer M (2010) A meta-analysis of trait differences between invasive and non-invasive plant species. *Ecology Letters*, 13, 235–245.
- Wang K, Yang J, Chen JK (2009) The applications of congreneric comparisons in plant invasion ecology. *Biodiversity Science*, 17, 353–361. (in Chinese with English abstract) [王坤, 杨继, 陈家宽 (2009) 近缘种比较研究在植物入侵生态学中的应用. 生物多样性, 17, 353–361.]
- Xu HG, Qiang S (2004) Inventory Invasive Alien Species in China. China Environmental Science Press, Beijing. (in Chinese) [徐海根, 强胜 (2004) 中国外来入侵物种编目. 中国环境科学出版社, 北京.]
- Xu RM, Ye WH (2003) Theory and Practice of Biological Invasion. Science Press, Beijing. (in Chinese) [徐汝梅, 叶万辉 (2003) 生物入侵理论与实践. 科学出版社, 北京.]
- Yang QH, Feng HL, Ye WH, Cao HL, Deng X, Xu KY (2003) An investigation of the effects of environmental factors on the flowering and seed setting of *Mikania micrantha* H. B. K (Compositae). *Journal of Tropical and Subtropical Botany*, 11, 123–126. (in Chinese with English abstract) [杨期和, 冯惠玲, 叶万辉, 曹洪麟, 邓雄, 许凯扬 (2003) 环境因素对薇甘菊开花结实影响初探. 热带亚热带植物报, 11, 123–126.]
- Zeng JJ, Xiao YA, Sun M (2010) Reproductive traits associated with invasiveness in *Coreopsis lanceolata*. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 34, 966–972. (in Chinese with English abstract) [曾建军, 肖宜安, 孙敏 (2010) 入侵植物剑叶金鸡菊的繁殖特征及其与入侵性之间的关系. 植物生态学报, 34, 966–972.]
- Zhang DM, Zhang YF, Wu PF, Qi ZP (2009) Overall assessment of soil nutrient quality in Hainan island. *Chinese Journal of Tropical Crops*, 30, 1286–1290. (in Chinese with English abstract) [张冬明, 张永发, 吴鹏飞, 漆智平 (2009) 海南岛土壤养分质量综合评价. 热带作物学报, 30, 1286–1290.]

(责任编辑: 于飞海 责任编辑: 黄祥忠)



•研究报告•

云南纳板河热带季节雨林20 ha动态监测样地的树种组成与群落分类

施国杉^{1,2}, 刘峰³, 陈典³, 邓云^{1,2,4}, 林露湘^{1,4*}

1. 中国科学院西双版纳热带植物园热带森林生态学重点实验室, 云南勐腊 666303; 2. 中国科学院大学, 北京 100049; 3. 纳板河流域国家级自然保护区管理局, 云南景洪 666100; 4. 云南西双版纳森林生态系统国家野外科学观测研究站, 云南勐腊 666303

摘要: 大型森林动态监测样地是研究物种共存、群落演替等生态学核心问题的重要平台。纳板河流域国家级自然保护区管理局与中国科学院西双版纳热带植物园合作, 于2016–2017年参照美国史密森热带森林科学中心的技术标准, 在纳板河流域国家级自然保护区内建立了一块热带季节雨林20 ha动态监测样地。本研究分析了该样地的树种组成特征, 并进行了群落数量分类。结果表明: 该样地中DBH≥1 cm的木本植物个体共有59,498株, 分属63科197属296种; 个体数超过1,000株的常见物种有15个, 个体数小于20株的稀有物种有126个。科的区系分布型以热带成分为主, 占总科数的65.08%, 温带成分占17.46%。属的区系分布型以热带成分为主, 占总属数的88.32%, 温带成分占10.66%。该样地群落类型的形成主要受海拔和凹凸度这两个地形因子的影响, 500个20 m×20 m的样方可以分为4个群丛, 分别为: (1)灰毛浆果棯 + 粗糠柴 – 假山萝 + 番龙眼群丛(*Cipadessa baccifera* + *Mallotus philippensis* – *Harpullia cupanioides* + *Pometia pinnata* Association); (2)长梗三宝木 + 腋球苎麻 – 顶果木 + 番龙眼群丛(*Trigonostemon thyrsoides* + *Boehmeria glomerulifera* – *Acrocarpus fraxinifolius* + *Pometia pinnata* Association); (3)云南银柴 + 大果山香圆 – 涅公锥 + 普文楠群丛(*Aporusa yunnanensis* + *Turpinia pomifera* – *Castanopsis mekongensis* + *Phoebe puwenensis* Association); (4)歪叶榕 + 密花火筒树 – 毒药树 + 番龙眼群丛(*Ficus cyrtophylla* + *Leea compactiflora* – *Sladenia celastrifolia* + *Pometia pinnata* Association)。

关键词: 大型森林动态监测样地; 植物区系特征; 多元回归树; 群丛

施国杉, 刘峰, 陈典, 邓云, 林露湘 (2021) 云南纳板河热带季节雨林20 ha动态监测样地的树种组成与群落分类. 生物多样性, 29, 10–20. doi: 10.17520/biods.2020138.

Shi GS, Liu F, Chen D, Deng Y, Lin LX (2021) Species composition and community classification of the 20-ha tropical seasonal rainforest dynamics monitoring plot in the Naban River, Yunnan. Biodiversity Science, 29, 10–20. doi: 10.17520/biods.2020138.

Species composition and community classification of the 20-ha tropical seasonal rainforest dynamics monitoring plot in the Naban River, Yunnan

Guoshan Shi^{1,2}, Feng Liu³, Dian Chen³, Yun Deng^{1,2,4}, Luxiang Lin^{1,4*}

1 CAS Key Laboratory of Tropical Forest Ecology, Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Mengla, Yunnan 666303

2 University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049

3 Administration Bureau of Naban River Watershed National Nature Reserve, Jinghong, Yunnan 666100

4 National Forest Ecosystem Research Station at Xishuangbanna, Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Mengla, Yunnan 666303

ABSTRACT

Aims: The large forest dynamics monitoring plot is an important research platform for answering key questions in ecology, such as species coexistence and community succession. This study reported the tree species composition and community types of the 20-ha tropical seasonal rainforest dynamics monitoring plot in the Naban River, Yunnan, which will lay a foundation for the study on species coexistence mechanism for tropical seasonal rainforests, and provide

收稿日期: 2020-04-03; 接受日期: 2020-05-12

基金项目: 国家重点研发计划(2016YFC0500202)和国家自然科学基金云南省联合基金(U1902203)

* 通讯作者 Author for correspondence. Email: linluxa@xtbg.ac.cn

scientific basis for the management and protection of tropical seasonal rainforests.

Methods: According to the protocol set forth by CTFS-ForestGEO, a 20-ha tropical seasonal rainforest dynamics monitoring plot was established by the Administration Bureau of the Naban River Watershed National Nature Reserve and the Xishuangbanna Tropical Botanical Garden of Chinese Academy of Sciences between 2016–2017. Here, we analyzed the species composition and classified community types for this large forest dynamics monitoring plot, where all free-standing woody plants with diameter at breast height (DBH) ≥ 1 cm were tagged, measured, and identified to the species level.

Results: There were 59,498 individuals with DBH ≥ 1 cm belonging to 296 species, 197 genera, and 63 families. There were 15 species designated as common with individuals numbering more than 1,000 and 126 rare species with fewer than 20 individuals in the plot. At the family level, tropical-associated families were dominant, accounting for 65.08% of the total family; temperate-associated families only accounted for 17.46% of the total family. At the genus level, the tropical-associated genera were dominant, accounting for 88.32% of the total genus; temperate genera only accounted for 10.66%. Elevation and convexity are the key topographical factors underlying the formation of community types in this plot. There were four distinct associations identified among 500 quadrates (20 m \times 20 m) as follows: (1) *Cipadessa baccifera* + *Mallotus philippensis* – *Harpullia cupanioides* + *Pometia pinnata* Association; (2) *Trigonostemon thyrsoideus* + *Boehmeria glomerulifera* – *Acrocarpus fraxinifolius* + *Pometia pinnata* Association; (3) *Aporusa yunnanensis* + *Turpinia pomifera* – *Castanopsis mekongensis* + *Phoebe puwenensis* Association; (4) *Ficus cyrtophylla* + *Leea compactiflora* – *Sladenia celastrifolia* + *Pometia pinnata* Association.

Conclusions: The main vegetation type is tropical seasonal rainforest and the flora belongs to the type of tropical north edge in the 20-ha tropical seasonal rainforest dynamics monitoring plot in the Naban River, Yunnan. In the plot, there are four forest community types, on which the topography plays a key role.

Key words: large forest dynamics monitoring plot; floristic characteristics; multivariate regression trees; association

局域尺度上的物种共存是生物多样性研究领域的核心问题之一(储诚进等, 2017)。传统的物种共存理论认为生态位分化在物种共存过程中起着重要作用, 认为具有相同生态位的物种是不能长期稳定共存的, 而生态位分化能促进物种共存(张大勇, 2000)。然而, 热带雨林具有的高多样性的树种共存现象难以用传统的生态位理论来解释。中性理论认为群落内共存的物种既没有生态位分化也没有平均适合度差异(Bell, 2000; Hubbell, 2001), 弥补了传统生态位理论所忽视的问题(周淑荣和张大勇, 2006)。传统的调查方法难以解决物种共存研究中的取样问题, 最大的制约是无法获得空间上连续分布的群落组成样本, 而大型森林动态监测样地很好地解决了上述问题(Condit, 1998), 能够保证覆盖局域尺度群落组成中的大多数木本植物, 获取连续的空间分布数据, 为局域尺度树种共存研究提供了可靠的数据和研究平台(马克平, 2017)。

中国热带雨林发育面积最大的区域为云南南部的西双版纳地区(Cao et al, 2006)。西双版纳地区是在纬度和海拔都相对较高的条件下在某些局部区域形成了适合热带雨林发育的温暖湿润的小生境(Zhu, 2006), 本区的热带雨林通常分布于低丘沟

谷地段, 故呈现片断化分布的特征, 与热带山地常绿阔叶林(Zhu, 2006; 朱华等, 2015)常呈镶嵌分布的格局。西双版纳的热带雨林具有与赤道低地热带雨林几乎相同的群落结构、生态外貌特征, 是一种真正的热带雨林类型(朱华等, 2015)。西双版纳热带植物区系与东南亚热带植物区系具有很强的关联性, 是印度-马来西亚植物区系的北部边缘类型(Zhu, 2008)。西双版纳的热带雨林与东南亚低地热带雨林具有几乎相同的科和属。然而, 大多数热带科和属在西双版纳已经达到它们分布的最北界, 其分布中心大多在马来西亚, 典型的热带科属在西双版纳的物种丰富度相对较低(Zhu, 1997)。西双版纳的热带雨林远离赤道且处在一个相对较高的海拔范围内, 发生在热带雨林植被所要求的最少降水量和最低热量的极限条件下。因此, 在热带雨林生态学研究上, 西双版纳的热带雨林具有较高的研究价值与科学意义。

植被分类一直都是生态学研究领域中充满争议的问题之一(李博, 1993), 也是最基本的学科(吴征镒, 1980)。由于植被本身的复杂性, 群落“连续性”和“间断性”理论的争论, 至今也无法形成一个统一的植被分类标准(宋永昌等, 2017)。植被分类主

要有两条途径：植物区系组成和生态—外貌分类(宋永昌, 2004)。目前对群落进行数量分类的技术已经非常成熟，能准确、客观地揭示植物群落与环境之间的关系(张峰和张金屯, 2000)。多元回归树(multivariate regression trees, MRT)作为一种先进的群落排序方法被广泛应用于大型森林动态监测样地的群落数量分类研究，并能很好地解释群落与环境的关系(赖江山等, 2010; 黄甫昭等, 2014; 张文静等, 2015; 李帅锋等, 2020)。在大型森林动态监测样地中的群落分类实践，既可以考虑群落在形成过程中的连续性，也可同时兼顾由于环境因子作用造成的植被间断分布现象(van der Maarel & Franklin, 2013)。

本研究以云南纳板河热带季节雨林20 ha动态监测样地的第一次清查数据为基础，分析其物种组成和区系特征，并重点对该样地进行群落数量分类，为进一步基于该样地探讨热带季节雨林的物种共存机制奠定基础，并为当地森林植被的管理与保护提供决策依据。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

纳板河流域国家级自然保护区($22^{\circ}04' - 22^{\circ}17' N$, $100^{\circ}32' - 100^{\circ}44' E$)地处云南省西双版纳傣族自治州中北部，景洪市与勐海县接壤地带，面积为26,600 ha。该保护区以纳板河流域为主体，分为核心区、缓冲区和试验区，主要保护对象为热带生态系统和野生动植物(刘峰和杨树华, 2015)。气候属热带季风气候，干季和湿季明显，年降水量达到1,100–1,600 mm，年均温18–22°C，年日照时数为1,800–2,100 h，热量条件充足(云南省环境保护局和西双版纳纳板河流域国家级自然保护区管理所, 2006)。自然保护区内自然条件复杂且地形起伏大，地势呈现西北高东南低，海拔范围539–2,304 m(刘峰等, 2008)，海拔高差达1,765 m。涵盖热带雨林、热带季雨林和常绿阔叶林等8种植被类型，生物资源丰富，生物多样性高(云南省环境保护局和西双版纳纳板河流域国家级自然保护区管理所, 2006)。

1.2 样地概况及调查方法

纳板河流域国家级自然保护区管理局与中国科学院西双版纳热带植物园合作，于2016–2017年间在自然保护区内建立了云南纳板河热带季节雨林

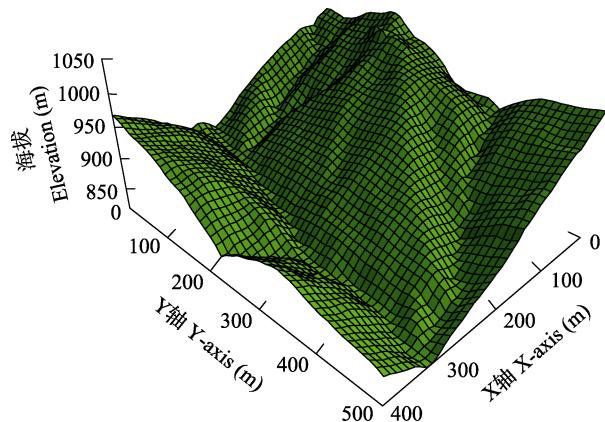


图1 云南纳板河热带季节雨林20 ha动态监测样地三维地形图

Fig. 1 Topographic map of the 20-ha tropical seasonal rainforest dynamics monitoring plot in the Nabian River, Yunnan

20 ha动态监测样地(简称为纳板河大样地)。纳板河大样地原点位于 $22^{\circ}14' N$, $100^{\circ}36' E$ (附录1)，东北方向(X轴)长400 m，西北方向(Y轴)宽500 m。样地最高海拔为1,043.0 m，最低为821.4 m(附录2)。有两条支沟由高到低并入一条位于低处的主沟，呈现山脊和沟谷交错分布的复杂地形特征(图1)。

参照美国史密森热带森林科学中心(CTFS-ForestGEO)的大型森林动态监测样地建设技术标准(Condit, 1998)，用全站仪将纳板河大样地划分为500个 $20\text{ m} \times 20\text{ m}$ 的样方，用水泥桩固定其四角，以 $10\text{ m} \times 10\text{ m}$ 为基本单元，测定其4个顶点的海拔高度。每个 $20\text{ m} \times 20\text{ m}$ 的样方再分成16个 $5\text{ m} \times 5\text{ m}$ 的小样方，对小样方内所有DBH $\geq 1\text{ cm}$ 的独立生长的木本植物个体进行挂牌标记，记录其物种、胸径、坐标、生长状态等信息。

1.3 数据分析

1.3.1 物种重要值

基于物种相对多度和相对胸高断面积来计算物种在每个 $20\text{ m} \times 20\text{ m}$ 样方和整个大样地中的重要值：

$$\text{重要值} = (\text{相对多度} + \text{相对胸高断面积})/2 \quad (1)$$

1.3.2 植物区系

参照《中国被子植物科属综论》(吴征镒等, 2003)和《种子植物分布区类型及其起源和分化》(吴征镒等, 2006)对纳板河大样地中的木本植物进行科、属区系类型的划分。根据第一次清查数据确定样地内物种的科、属，一一查证其对应的分布区类型，分析各个分布区类型所占的比例。

1.3.3 多元回归树

多元回归树通过对样方的物种组成数据和环境数据的重复分割实现对样方的分组, 最终结果以回归树的形式来显示(De’Ath, 2002)。利用二歧式的分割方法, 将500个样方逐步分割为同质的类群, 每次划分都根据某一个环境因子的最佳划分值来完成, 形成两个节点。重复此过程, 不断形成新的节点, 直到不能再进行分割或是结果满足要求, 形成一个完整的树(Vayssières et al, 2000; 曹铭昌等, 2005; 赖江山等, 2010)。多元回归树的最佳划分原则是使得同节点内部的差异尽量最小, 而节点间的差异最大。与无约束聚类一样, 每个聚类都可以定义为一个集合类型。因多元回归树存在自变量和因变量, 故可利用交叉验证对节点进行剪枝, 得到最佳的回归树。在剪枝规则中最著名的就是 $1 - SD$ 规则, 它能同时兼顾树的大小和误差大小(De’Ath, 2002), 在此范围内选取最小的树来反映样地中群落分类的结果(谢益辉, 2007)。

本文采用多元回归树对纳板河大样地进行群落数量分类, 因变量为每个物种在每个样方中的重要值, 以 $20\text{ m} \times 20\text{ m}$ 样方为研究单元, 形成物种—样方的重要值矩阵。自变量用每个 $20\text{ m} \times 20\text{ m}$ 样方的4个地形因子数据: 海拔、凹凸度、坡度、坡向。样方的海拔为样方四个顶点海拔的平均值。样方的凹凸度是样方的海拔减去与该样方相接的8个样方海拔的平均值, 处在边缘的样方则选择相邻的5个样方来进行计算。凹凸度的正负值表示样方相对于其相邻样方的位置高低, 例如山脊上的样方凹凸度通常较大, 而沟谷里的样方凹凸度通常较小。样方4个顶点中的任意3个构成的不同平面与样方投影水平面夹角的平均值为样方的坡度。上述地形因子的计算均参照大型森林动态监测样地的常用方法(Harms et al, 2001; Valencia et al, 2004)。

多元回归树分析采用R version 3.5.0 (R Core Team, 2018)软件中的mvpard程序包完成(De’Ath, 2006)。

1.3.4 群落分类修正和群丛命名

考虑到群落在空间上的分布是连续的, 需要对多元回归树的群落分类结果进行修正, 以使群落分类呈连续性(赖江山等, 2010)。因此对大样地群落分类结果中不连续分布的样方进行修正: 如果一个样方与周围分布的8个样方均不属于同一个群丛, 则

根据周围样方所属群丛的比例大小进行修正; 若该样方处在样地边缘, 则根据其周围的5个或3个样方所属群丛的比例大小进行修正。

参考宋永昌(2001)关于群丛定义的修订和中国常绿阔叶林的群丛命名(宋永昌, 2004; 宋永昌等, 2013), 以及赖江山等(2010)、黄甫昭等(2014)、孙小伟等(2018)结合群落排序与群丛命名在大型森林动态监测样地上的群丛划分实践, 采用以乔木上层优势种为主、灌木或小乔木标志种为辅的命名原则。作为主体的前两个优势乔木种放在群丛名称的最后, 指示值最大的两个灌木或小乔木物种作为标志种放在群丛名称的前面。乔木上层的优势种与灌木或小乔木的标志种之间用“-”连接, 两个优势乔木种之间用“+”连接, 优势度高的排在后面, 灌木或小乔木的标志种之间用“+”连接, 指示值高的排在后面。物种指示值(Dufrêne & Legendre, 1997)采用R version 3.5.0软件labdsv程序包中的indval函数计算(Roberts, 2006), 指示值最大值为1, 表示物种在群丛中的指示作用最大。

2 结果

2.1 物种组成

纳板河大样地中DBH $\geq 1\text{ cm}$ 的独立生长的木本植物共有59,498株, 分属63科197属296种。个体数 $\geq 1,000$ 的常见树种有番龙眼(*Pometia pinnata*)、假山萝(*Harpullia cupanioides*)、普文楠(*Phoebe puwenensis*)等15种, 占总株数的56.31%。有126种的个体数不超过20株, 占总物种数的42.57%, 其中有34种仅有1株, 包括白颜树(*Gironniera subaequalis*)、多花白头树(*Garuga floribunda* var. *gamblei*)、北碚榕(*Ficus beipeiensis*)、瑞丽润楠(*Machilus shweliensis*)等。纳板河大样地中重要值最大的树种为番龙眼, 其次为假山萝、普文楠和粗糠柴(*Machilus philippensis*) (表1)。重要值前20位的物种其个体数占样地总个体数的53.88%。

2.2 植物区系特征

对纳板河大样地的木本植物进行科、属植物区系类型的分析发现, 科的区系分布型中泛热带分布型占比最高, 为49.21%; 其次为世界分布型, 占比17.46%; 北温带分布型12.70%。总的来说, 科的区系分布型以热带成分为主, 占总科数的65.08%, 温带成分仅占17.46%。在属的区系分布型中, 热带亚

洲分布型占总属数的29.95%; 其次为泛热带分布型, 占比22.34%; 紧随其后的是旧世界热带分布型和热带亚洲至大洋洲分布型。总体而言, 属的区系分布型以热带成分为主, 占总属数的88.32%, 温带成分仅占10.66% (表2)。

2.3 群落分类

通过多元回归树分析, 纳板河大样地的500个20 m × 20 m样方可分为4类, 分别为低海拔(海拔 < 912.7 m)与高凹凸度(凹凸度 ≥ -0.91 m)的群丛1 (139个样方)、低海拔(海拔 < 912.7 m)与低凹凸度(凹凸度 < -0.91 m)的群丛2 (101个样方)、高海拔(海拔 ≥ 912.7 m)与高凹凸度(凹凸度 ≥ -2.41 m)的群丛3 (221个样方)、高海拔(海拔 ≥ 912.7 m)与低凹凸度(凹凸度 < -2.41 m)群丛4 (39个样方)。依据群丛修正的方法进行修订后, 上述4类群落的样方数分别为141个、99个、223个和37个(图2, 图3)。

2.4 群丛命名和各群丛的特征

按照本研究的群丛命名方法, 依据纳板河大样

地4类群落的优势种(附录3)和指示种(附录4)对其进行命名。四个群丛的物种组成特征如下:

(1)群丛1: 灰毛浆果棟(*Cipadessa baccifera*) + 粗糠柴 – 假山萝 + 番龙眼群丛。该群丛分布在低海拔(830.2–912.7 m)邻近沟谷的山坡和山脊上(图3), 包含242个物种, 分属59科168属。乔木上层优势种为番龙眼、假山萝, 灌木或小乔木的标志种为粗糠柴和灰毛浆果棟。植物区系以热带成分的科和属为主(分别占64.41%和90.48%), 温带成分的科和属占16.95%和8.33%。

(2)群丛2: 长梗三宝木(*Trigonostemon thyrsoideus*) + 腋球苎麻(*Boehmeria glomerulifera*) – 顶果木(*Acrocarpus fraxinifolius*) + 番龙眼群丛。该群丛分布在较低海拔(821.4–912.7 m)的沟谷区域(图3), 包含196个物种, 分属52科138属。乔木上层优势种为番龙眼和顶果木, 灌木或小乔木的标志种为腋球苎麻和长梗三宝木。植物区系以热带成分的科和属为主(分别占71.15%和91.30%), 温带成分的

表1 云南纳板河热带雨林20 ha动态监测样地木本植物重要值前20位的物种

Table 1 Species with the top 20 importance values in the 20-ha tropical seasonal rainforest dynamics monitoring plot in the Naban River, Yunnan

排序 Rank	物种 Species	个体数 No. of individuals	相对多度 Relative abundance (%)	相对胸高断面积 Relative basal area (%)	重要值 Importance values (%)
1	番龙眼 <i>Pometia pinnata</i>	4,193	7.04	7.77	7.41
2	假山萝 <i>Harpullia cupanioides</i>	3,756	6.31	1.82	4.07
3	普文楠 <i>Phoebe puwenensis</i>	2,868	4.82	2.76	3.79
4	粗糠柴 <i>Mallotus philippensis</i>	2,718	4.57	1.66	3.12
5	肉实树 <i>Sarcosperma laurinum</i>	2,255	3.79	2.04	2.91
6	湄公锥 <i>Castanopsis mekongensis</i>	588	0.99	4.33	2.66
7	西南木荷 <i>Schima wallichii</i>	217	0.37	4.87	2.62
8	歪叶榕 <i>Ficus cyrtophylla</i>	1,823	3.06	1.85	2.46
9	腋球苎麻 <i>Boehmeria glomerulifera</i>	2,411	4.05	0.27	2.16
10	密花火筒树 <i>Lee acompactiflora</i>	2,399	4.03	0.15	2.09
11	泥柯 <i>Lithocarpus feneustratus</i>	1,041	1.75	2.14	1.94
12	大果山香圆 <i>Turpinia pomifera</i>	1,423	2.39	1.37	1.88
13	顶果木 <i>Acrocarpus fraxinifolius</i>	53	0.09	3.64	1.87
14	阔叶蒲桃 <i>Syzygium megacarpum</i>	1,585	2.66	1.02	1.84
15	千果榄仁 <i>Terminalia myriocarpa</i>	27	0.05	3.50	1.77
16	滇南新乌檀 <i>Neonauclea tsaiana</i>	574	0.96	2.53	1.75
17	白花羊蹄甲 <i>Bauhinia acuminata</i>	458	0.77	2.27	1.52
18	云南野独活 <i>Miliusa tenuistipitata</i>	1,665	2.80	0.16	1.48
19	望谟崖摩 <i>Aglaia lawii</i>	1,414	2.38	0.49	1.43
20	糙叶树 <i>Aphananthe aspera</i>	587	0.99	1.87	1.43
总计 Total		32,055	50.87	46.51	50.20

表2 云南纳板河热带雨林20 ha动态监测样地木本植物科属的分布区类型统计

Table 2 Areal-types at family and genus levels of the woody flora in the 20-ha tropical seasonal rainforest dynamics monitoring plot in the Naban River, Yunnan

分布区类型 Areal-types	科数 No. of family (%)	属数 No. of genus (%)
1 世界分布 Widespread	11 (17.46)	—
2 泛热带 Pantropic	31 (49.21)	44 (22.34)
3 东亚(热带、亚热带)及热带南美间断 East Asia (Tropical & Subtropical) & Tropical South America Disjuncted	5 (7.94)	14 (7.11)
4 旧世界热带 Old World Tropic	—	22 (11.17)
5 热带亚洲至大洋洲 Tropic Asia to Tropic Australasia	1 (1.59)	27 (13.71)
6 热带亚洲至热带非洲 Tropic Asia to Tropic Africa	2 (3.17)	8 (4.06)
7 热带亚洲 Tropic Asia (Indo-Malesia)	2 (3.17)	59 (29.95)
热带成分小计 Sub-total tropic elements (2–7)	41 (65.08)	174 (88.32)
8 北温带 North Temperate	8 (12.70)	11 (5.58)
9 东亚和南美间断 East Asia and North America Disjuncted	2 (3.17)	6 (3.05)
10 地中海, 西亚至中亚 Mediterranea, West Asia to Central Asia	1 (1.59)	1 (0.51)
11 东亚 East Asia	—	3 (1.52)
温带成分小计 Sub-total temperate elements (8–11)	11 (17.46)	21 (10.66)
12 未知 Unknown	—	2 (1.02)
总计 Total	63 (100.00)	197 (100.00)

科和属占12.00%和9.00%。

(3)群丛3: 云南银柴(*Aporusa yunnanensis*) + 大果山香圆(*Turpinia pomifera*) – 梅公锥(*Castanopsis mekongensis*) + 普文楠群丛。该群丛在样地中分布于较高海拔(912.8–1043.0 m)的山脊和山坡上(图3), 包含253个物种, 分属59科167属。乔木上层优势种为普文楠和梅公锥, 灌木或小乔木的标志种为大果山香圆和云南银柴。植物区系以热带成分的科和属为主(分别占64.41%和88.02%), 温带成分的科和属占16.95%和10.78%。

(4)群丛4: 歪叶榕(*Ficus cyrtophylla*) + 密花火筒树(*Leea compactiflora*) – 毒药树(*Sladenia celastrifolia*) + 番龙眼群丛。该群丛在样地中分布于较高海拔(914.3–1004.1 m)的沟谷区域(图3), 包含172个物种, 分属51科121属, 乔木上层优势种为番龙眼和毒药树, 灌木或小乔木的标志种为密花火筒树和歪叶榕。植物区系以热带成分的科和属为主(分别占64.71%和90.08%), 温带成分的科和属占17.65%和9.22%。

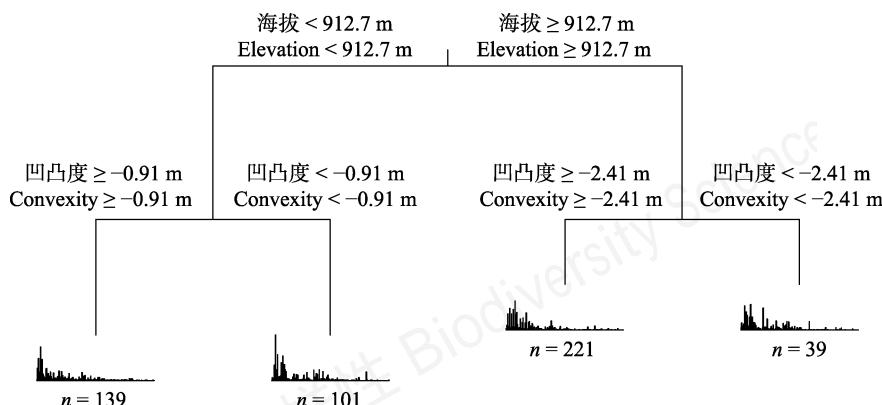
**图2 云南纳板河热带季节雨林20 ha动态监测样地多元回归分析树状图(500个20 m × 20 m样方)**

Fig. 2 Multivariate regression tree of the 20-ha tropical seasonal rainforest dynamics monitoring plot in the Naban River, Yunnan (500 quadrates of 20 m × 20 m)

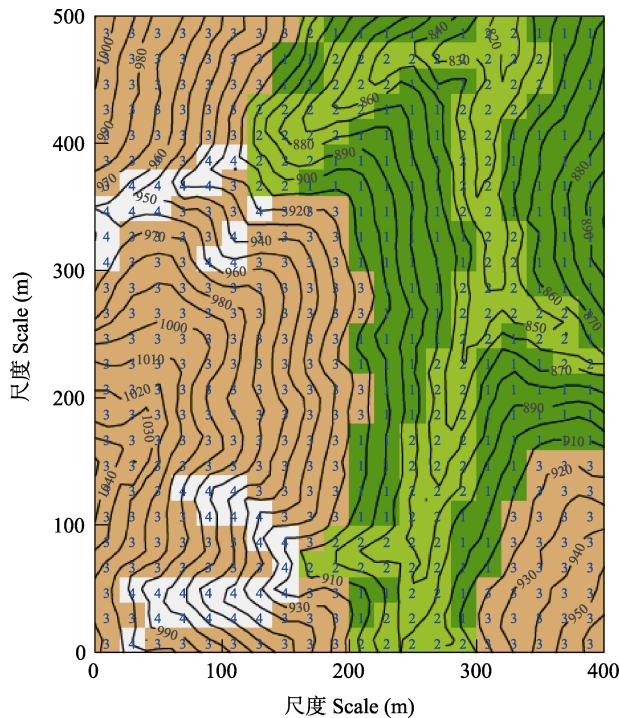


图3 云南纳板河热带季节雨林20 ha动态监测样地4个群丛的样方分布图。1–4分别表示群丛1–4。

Fig. 3 Quadrats distribution map for the four associations of the 20-ha tropical seasonal rainforest dynamics monitoring plot in the Naban River, Yunnan. 1–4, Association 1–4.

3 讨论

西双版纳地区无论是地理还是气候上都已位于热带亚洲的北缘区域，其水热条件已经处于热带雨林分布的极限(Cao et al, 2006)。西双版纳地区先期已经建成一块热带季节雨林20 ha动态监测样地(简称版纳大样地)，该样地海拔709.3–869.1 m，最优势树种为龙脑香科的望天树(*Parashorea chinensis*) (Cao et al, 2008; 兰国玉等, 2008)。纳板河大样地海拔821.4–1,043.0 m，最优势树种为无患子科的番龙眼。望天树林和番龙眼林均为西双版纳热带季节雨林中典型的沟谷雨林类型(朱华等, 2015)。纳板河大样地的物种数和个体数均远小于版纳大样地，说明随着纬度和海拔升高，热带季节雨林的物种丰富度和个体密度呈现下降趋势。从海拔分布范围、优势种、物种丰富度等方面来看，纳板河大样地是版纳大样地很好的补充，共同构成西双版纳热带季节雨林生态学研究的重要平台。

从纳板河大样地的植物区系组成特征来看，热带成分占优势，热带性质明显。在热带成分的属中，

热带亚洲分布型最多，显示了强烈的热带亚洲亲缘关系，具有热带亚洲或者印度–马来西亚植物区系的特点(Zhu, 2008)。样地内的植物区系虽然以热带成分的科占优势，但以主产热带分布区亦延伸至亚热带甚至温带的科或主产亚热带的科为主，典型热带的科较少，并且缺乏热带核心地区分布的完全热带的科属。该植物区系虽然以热带亚洲分布属为主体，但典型热带的科属在西双版纳的分布已是热带的北界，故植物区系具有明显的热带边缘性质(朱华, 2017)。与版纳大样地相比(兰国玉等, 2013)，纳板河大样地的纬度和海拔均更高，因而热带成分的科和属相应减少，而温带成分的科和属相应增加，体现了纳板河大样地的热带性质相对减弱的特征。

基于群落排序的数量分类能够同时考虑群落的物种组成及其与环境因子的关系，将群落数量分类与群丛命名相结合，是实现植物群落自然分类的常用做法(赖江山等, 2010; 黄甫昭等, 2014; 孙小伟等, 2018; 李帅锋等, 2020)。群丛作为植被分类的基本单位，其划分依据一直颇具争议。因植被本身的复杂性，对于群丛的概念和划分依据存在不同的理解，这就导致了在植被分类实践中对群丛划分和命名所采用的原则和依据各不相同，没有统一的标准(吴征镒, 1980; 吴征镒和朱彦丞, 1987; 宋永昌, 2004)。目前，普遍比较接受的群丛的定义是“层片结构相同，优势层片优势种相同，种类组成大体一致，并具有相同特征种组或标志种组的群落联合”(宋永昌, 2004)。对群丛的命名通常采用以该群丛中优势层片的优势种为主、能够指示该群丛及其特定环境特征的标志种为辅的方法(宋永昌, 2004)。纳板河大样地4类群丛分别占据4类不同的生境(图2, 图3)，并各自具有不同的指示种(附录4)。纳板河大样地划分的4类群丛中有3类的最优势种均为番龙眼，而次优势种则各不同(附录3)，因此采用两个乔木上层的优势种作为该样地群丛命名的主体是合适的。物种对某个群丛的指示值越高说明其在该群丛中的密度高于其他群丛，且在该群丛中分布比较均匀。各个群丛的指示种通常具有唯一性(附录4)，以指示值高的物种为标志种作为优势种的辅助参与群丛命名可以保证不会出现群丛命名重复的情况，即能够保证群丛命名的唯一性。纳板河大样地中群丛1、2、4的优势度最大的物种均为番龙眼(附录3)。这3个群丛应属热带季节雨林植被亚型下的沟谷雨

林群系组的番龙眼 + 千果榄仁 (*Terminalia myriocarpa*) 林群系(朱华等, 2015)。其中, 群丛2具有最强的沟谷雨林性质, 在样地中为典型的低海拔沟谷分布类型。对应地, 群丛3在样地中为典型的高海拔山坡和山脊分布类型(图3), 最大的两个优势种为普文楠和湄公锥, 该群丛应属热带山地(低山)常绿阔叶林植被型(朱华等, 2015)。然而, 番龙眼在群丛3中的优势程度排到了第四(附录3), 说明该群丛实际上仍具有部分热带季节雨林性质, 其分布的海拔带(912.8–1043.0 m)正处于热带季节雨林向热带山地(低山)常绿阔叶林过渡的交错带上(朱华, 2018)。因此, 纳板河大样地的主体植被类型为热带季节雨林, 并和该地区热带山地(低山)常绿阔叶林相衔接。

地形因子是导致生境空间异质性的重要驱动因子(方精云等, 2004)。纳板河大样地的海拔高差达221.6 m, 呈现山脊和沟谷交错分布的地形特征, 复杂的地形使得样地内水分条件在空间分布上不均匀。沟谷中水分条件好, 生境湿润, 物种组成更偏向喜湿的树种, 分布有番龙眼、千果榄仁、顶果木等西双版纳热带雨林常见的树种。山脊或山坡与沟谷相比水分条件较差, 物种组成偏向耐旱的树种。番龙眼分布于海拔912.7 m以下的群丛1和2中, 均为最优势树种; 随着海拔升高, 番龙眼的优势度逐渐降低, 在海拔912.7 m以上的群丛3中, 最优势的树种变成了该地区偏干生境中常见的普文楠和湄公锥, 而在海拔912.7 m以上、凹凸度小于-2.41 m的群丛4中, 番龙眼仍为最优势树种(附录3)。可见环境的空间异质性导致具有生境偏好的树种的空间分布具有一定的不连续性, 形成了可定量化识别的群落类型。然而, 生境的变化常常是渐变的, 群落的树种组成通常不存在非此即彼的界限, 而是沿着海拔和凹凸度进行连续的变化, 间断只是相对的。海拔的变化会影响水分和热量的分布(贺金生和陈伟烈, 1997), 水热条件的改变会影响土壤中有机物质的分布, 进一步影响植被分布(黄甫昭等, 2014)。此外, 凹凸度也会影响降水留存时间(Abrams et al, 1986, Engelbrecht et al, 2005), 凹凸度大利于水分留存, 生境中可利用的水分就会增加(刘海丰等, 2012), 从而影响群落物种组成。在同一海拔梯度带, 受到凹凸度的影响, 各个群丛的物种组成和植物区系成分存在明显差异。可以说, 纳板河大样地的地形变化是其群落类型的重要驱动力。

纳板河大样地以番龙眼这一在热带亚洲地区广泛分布的冠层树种为最优势种, 植物区系组成具有典型的热带北缘特征, 主体植被类型为热带季节雨林, 样地中群落类型的形成主要来源于地形因子中的海拔和凹凸度变化。由于该样地位于纳板河流域国家自然保护区内, 人为干扰少, 能够很好地反映该地区热带季节雨林的特征, 并和该地区热带山地(低山)常绿阔叶林相衔接, 作为版纳大样地的姊妹样地, 将共同作为西双版纳热带季节雨林生态学研究的重要平台。

致谢: 感谢纳板河流域国家级自然保护区管理局提供样地建设经费及给予的各种帮助和支持; 感谢刘光辉、马郎、马玖、沈永振、胡涛等所有参与样地建设的工作人员; 感谢谭运洪、周仕顺和张文富在物种鉴定方面给予的帮助; 感谢李汶霏帮助完成数据输入和校对工作。

ORCID

邓云  <https://orcid.org/0000-0001-9781-143X>
林露湘  <https://orcid.org/0000-0003-2727-0871>

参考文献

- Abrams MD, Knapp AK, Hulbert LC (1986) A ten-year record of aboveground biomass in a Kansas tallgrass prairie: Effects of fire and topographic position. *American Journal of Botany*, 73, 1509–1515.
- Bell G (2000) The distribution of abundance in neutral communities. *The American Naturalist*, 155, 606–617.
- Bureau of Environmental Protection of Yunnan, Administration Bureau of Nabanhe National Nature Reserve (2006) Naban River Watershed National Nature Reserve of Xishuangbanna. Yunnan Science and Technology Press, Kunming. (in Chinese)
- [云南省环境保护局, 西双版纳纳板河流域国家级自然保护区管理所 (2006) 西双版纳纳板河流域国家级自然保护区. 云南科技出版社, 昆明.]
- Cao MC, Zhou GS, Weng ES (2005) Application and comparison of generalized models and classification and regression tree in simulating tree species distribution. *Acta Ecologica Sinica*, 25, 2031–2040. (in Chinese with English abstract)
- [曹铭昌, 周广胜, 翁恩生 (2005) 广义模型及分类回归树在物种分布模拟中的应用与比较. *生态学报*, 25, 2031–2040.]
- Cao M, Zou XM, Warren M, Zhu H (2006) Tropical forests of Xishuangbanna, China. *Biotropica*, 38, 306–309.
- Cao M, Zhu H, Wang H, Lan GY, Hu YH, Zhou SS, Deng XB, Cui JY (2008) Xishuangbanna Tropical Seasonal Rainforest

- Dynamics Plot: Tree Distribution Maps, Diameter Tables and Species Documentation. Yunnan Science and Technology Press, Kunming.
- Chu CJ, Wang YS, Liu Y, Jiang L, He FL (2017) Advances in species coexistence theory. *Biodiversity Science*, 25, 345–354. (in Chinese with English abstract) [储诚进, 王酉石, 刘宇, 蒋林, 何芳良 (2017) 物种共存理论研究进展. 生物多样性, 25, 345–354.]
- Condit R (1998) Tropical Forest Census Plots: Methods and Results from Barro Colorado Island, Panama and Comparison with Other Plots. Springer, Berlin.
- De'Ath G (2002) Multivariate regression trees: A new technique for modeling species–environment relationships. *Ecology*, 83, 1105–1117.
- De'Ath G (2006) mvpart: Multivariate partitioning. R package version 1.2–4. <http://cran.r-project.org/>. (accessed on 2019-07-15)
- Dufrêne M, Legendre P (1997) Species assemblages and indicator species: The need for a flexible asymmetrical approach. *Ecological Monographs*, 67, 345–366.
- Engelbrecht BMJ, Kursar TA, Tyree MT (2005) Drought effects on seedling survival in a tropical moist forest. *Trees*, 19, 312–321.
- Fang JY, Shen ZH, Cui HT (2004) Ecological characteristics of mountains and research issues of mountain ecology. *Biodiversity Science*, 12, 10–19. (in Chinese with English abstract) [方精云, 沈泽昊, 崔海亭 (2004) 试论山地的生态特征及山地生态学的研究内容. 生物多样性, 12, 10–19.]
- Harms KE, Condit R, Hubbell SP, Foster RB (2001) Habitat associations of trees and shrubs in a 50-ha neotropical forest plot. *Journal of Ecology*, 89, 947–959.
- He JS, Chen WL (1997) A review of gradient changes in species diversity of land plant communities. *Acta Ecologica Sinica*, 17, 91–99. (in Chinese with English abstract) [贺金生, 陈伟烈 (1997) 陆地植物群落物种多样性的梯度变化特征. 生态学报, 17, 91–99.]
- Huang FZ, Wang B, Ding T, Xiang WS, Li XK, Zhou AP (2014) Numerical classification of associations in a northern tropical karst seasonal rain forest and the relationships of these associations with environmental factors. *Biodiversity Science*, 22, 157–166. (in Chinese with English abstract) [黄甫昭, 王斌, 丁涛, 向悟生, 李先琨, 周爱萍 (2014) 弄岗北热带喀斯特季节性雨林群丛数量分类及与环境的关系. 生物多样性, 22, 157–166.]
- Hubbell SP (2001) The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography. Princeton University Press, Princeton.
- 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.]
- Lan GY, Hu YH, Cao M, Zhu H, Wang H, Zhou SS, Deng XB, Cui JY, Huang JG, Liu LY, Xu HL, Song JP, He YC (2008) Establishment of Xishuangbanna tropical forest dynamics plot: Species compositions and spatial distribution patterns. *Journal of Plant Ecology (Chinese Version)*, 32, 287–298. (in Chinese with English abstract) [兰国玉, 胡跃华, 曹敏, 朱华, 王洪, 周仕顺, 邓晓保, 崔景云, 黄建国, 刘林云, 许海龙, 宋军平, 何有才 (2008) 西双版纳热带森林动态监测样地——树种组成与空间分布格局. 植物生态学报, 32, 287–298.]
- Lan GY, Zhu H, Cao M (2013) Floristic composition of tropical seasonal rain forests in Xishuangbanna. *Journal of Northwest Forestry University*, 28(1), 33–38. (in Chinese with English abstract) [兰国玉, 朱华, 曹敏 (2013) 西双版纳热带季节雨林树种的区系组成成分分析. 西北林学院学报, 28(1), 33–38.]
- Li B (1993) General Ecology. Inner Mongolia University Press, Huhhot. (in Chinese) [李博 (1993) 普通生态学. 内蒙古大学出版社, 呼和浩特.]
- Li SF, Lang XD, Huang XB, Wang YH, Liu WD, Xu CH, Su JR (2020) Association classification of a 30 hm² dynamics plot in the monsoon broad-leaved evergreen forest in Puer, Yunnan Province. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 44, 236–247. (in Chinese with English abstract) [李帅锋, 郎学东, 黄小波, 王艳红, 刘万德, 徐崇华, 苏建荣 (2020) 云南普洱30 hm²季风常绿阔叶林动态监测样地群丛数量分类. 植物生态学报, 44, 236–247.]
- Liu F, Tao GD, Wang DS (2008) Investigation on the alien invasive plants in Nabanhe Nature Reserve and precautionary measures. *Forest Inventory and Planning*, 33(6), 112–114, 117. (in Chinese with English abstract) [刘峰, 陶国达, 王东升 (2008) 纳板河自然保护区外来入侵植物状况调查及防范对策. 林业调查规划, 33(6), 112–114, 117.]
- Liu F, Yang SH (2015) A Comprehensive Scientific Investigation of the Naban River Watershed National Nature Reserve. Yunnan Science and Technology Press, Kunming. (in Chinese) [刘峰, 杨树华 (2015) 纳板河流域国家级自然保护区综合科学考察报告. 云南科技出版社, 昆明.]
- Liu HF, Xue DY, Sang WG (2012) Effect of topographic factors on the relationship between species richness and aboveground biomass in a warm temperate forest. *Ecology and Environmental Sciences*, 21, 1403–1407. (in Chinese with English abstract) [刘海丰, 薛达元, 桑卫国 (2012) 地形因子对暖温带森林群落物种丰富度–地上生物量关系的影响. 生态环境学报, 21, 1403–1407.]
- Ma KP (2017) Forest dynamics plot is a crosscutting research platform for biodiversity science. *Biodiversity Science*, 25,

- 227–228. (in Chinese) [马克平 (2017) 森林动态大样地是生物多样性科学综合研究平台. 生物多样性, 25, 227–228.]
- R Core Team (2018) R: A Language and Environment for Statistical Computing, Version 3.5.0. <https://www.r-project.org/>. (accessed on 2019-04-23)
- Roberts DW (2006) Labdsv: Laboratory for dynamic synthetic vegetationphenomenology. R package version 1.2-2. <http://cran.r-project.org/>. (accessed on 2019-08-15)
- Song YC (2001) Vegetation Ecology, 2nd edn. Higher Education Press, Beijing. (in Chinese) [宋永昌 (2001) 植被生态学(第二版). 高等教育出版社, 北京.]
- Song YC (2004) Tentative classification scheme of evergreen broad-leaved forests of China. *Acta Phytocologica Sinica*, 28, 435–448. (in Chinese with English abstract) [宋永昌 (2004) 中国常绿阔叶林分类试行方案. 植物生态学报, 28, 435–448.]
- Song YC, Wang XH, Yan ER (2013) Evergreen Broad-leaved Forest in China: Classification, Ecology, Conservation. Science Press, Beijing. (in Chinese) [宋永昌, 王希华, 阎恩荣 (2013) 中国常绿阔叶林: 分类、生态、保育. 科学出版社, 北京.]
- Song YC, Yan ER, Song K (2017) An update of the vegetation classification in China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 41, 269–278. (in Chinese with English abstract) [宋永昌, 阎恩荣, 宋坤 (2017) 再议中国常绿阔叶林分类试行方案. 植物生态学报, 41, 269–278.]
- Sun XW, Yang QS, Liu HM, Wang XH (2018) Classification of plant associations based on a 20 hm² dynamics plot of evergreen broad-leaved forest in Mt. Tiantong, Zhejiang, China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 42, 550–561. (in Chinese with English abstract) [孙小伟, 杨庆松, 刘何铭, 王希华 (2018) 基于浙江天童20 hm²常绿阔叶林动态监测样地的群丛划分. 植物生态学报, 42, 550–561.]
- van der Maarel E, Franklin J (2013) Vegetation Ecology, 2nd edn. John Wiley & Sons, Chichester.
- Valencia R, Foster RB, Villa G, Condit R, Svenning JC, Hernández C, Romoleroux K, Losos E, Magård E, Balslev H (2004) Tree species distributions and local habitat variation in the Amazon: Large forest plot in eastern Ecuador. *Journal of Ecology*, 92, 214–229.
- Vayssières MP, Plant RE, Allen-Diaz BH (2000) Classification trees: An alternative non-parametric approach for predicting species distributions. *Journal of Vegetation Science*, 11, 679–694.
- 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.]
- Wu ZY, Lu AM, Tang YC, Chen ZD, Li DZ (2003) The Families and Genera of Angiosperms in China: A Comprehensive Analysis. Science Press, Beijing. (in Chinese) [吴征镒, 路安民, 汤彦承, 陈之端, 李德铢 (2003) 中国被子植物科属综论. 科学出版社, 北京.]
- Wu ZY, Zhou ZK, Sun H, Peng H (2006) The Areal Types of Seed Plants and Their Origin and Differentiation. Yunnan Science and Technology Press, Kunming. (in Chinese) [吴征镒, 周浙昆, 孙航, 彭华 (2006) 种子植物分布区类型及其起源和分化. 云南科技出版社, 昆明.]
- Wu ZY, Zhu YC (1987) Vegetation of Yunnan. Science Press, Beijing. (in Chinese) [吴征镒, 朱彦丞 (1987) 云南植被. 科学出版社, 北京.]
- Xie YH (2007) The application of the classification and regression tree based on the package rpart in R-language. *Statistics & Information Forum*, 22(5), 67–70. (in Chinese with English abstract) [谢益辉 (2007) 基于R软件rpart包的分类与回归树的应用. 统计与信息论坛, 22(5), 67–70.]
- Zhang DY (2000) Researches on Theoretical Ecology. Higher Education Press, Beijing. (in Chinese) [张大勇 (2000) 理论生态学研究. 高等教育出版社, 北京.]
- Zhang F, Zhang JT (2000) Research progress of numerical classification and ordination of vegetation in China. *Journal of Shanxi University (Natural Science Edition)*, 23, 278–282. (in Chinese with English abstract) [张峰, 张金屯 (2000) 我国植被数量分类和排序研究进展. 山西大学学报(自然科学版), 23, 278–282.]
- Zhang WJ, Zhang QD, Wang J, Feng F, Bi RC (2015) A comparison of multivariate regression tree and two-way indicator species analysis in plant community classification. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 39, 586–592. (in Chinese with English abstract) [张文静, 张钦弟, 王晶, 冯飞, 毕润成 (2015) 多元回归树与双向指示种分析在群落分类中的应用比较. 植物生态学报, 39, 586–592.]
- Zhou SR, Zhang DY (2006) Neutral theory in community ecology. *Journal of Plant Ecology (Chinese Version)*, 30, 868–877. (in Chinese with English abstract) [周淑荣, 张大勇 (2006) 群落生态学的中性理论. 植物生态学报, 30, 868–877.]
- Zhu H (1997) Ecological and biogeographical studies on the tropical rain forest of south Yunnan, SW China with a special reference to its relation with rain forests of tropical Asia. *Journal of Biogeography*, 24, 647–662.
- Zhu H (2006) Forest vegetation of Xishuangbanna, South China. *Forestry Studies in China*, 8, 1–58.
- Zhu H (2008) The tropical flora of southern Yunnan, China, and its biogeographical affinities. *Annual Missouri Botanical Garden*, 95, 661–680.
- Zhu H (2017) Tropical flora of southern China. *Biodiversity Science*, 25, 204–217. (in Chinese with English abstract) [朱华 (2017) 中国南部热带植物区系. 生物多样性, 25, 204–217.]
- Zhu H (2018) A sketch for classification of tropical forest vegetation in Yunnan. *Guihaia*, 38, 984–1004. (in Chinese with English abstract) [朱华 (2018) 云南热带森林植被分类纲要. 广西植物, 38, 984–1004.]
- Zhu H, Wang H, Li BG, Zhou SS, Zhang JH (2015) Studies on

the forest vegetation of Xishuangbanna. Plant Science Journal, 33, 641–726. (in Chinese with English abstract) [朱华, 王洪, 李保贵, 周仕顺, 张建侯 (2015) 西双版纳森

林植被研究. 植物科学学报, 33, 641–726.]

(责任编辑: 王希华 责任编辑: 黄祥忠)

附录 Supplementary Material

附录1 云南纳板河热带季节雨林20 ha动态监测样地无人机航拍正射影像

Appendix 1 The drone-derived orthoimage of the 20-ha tropical seasonal rainforest dynamics monitoring plot in the Naban River, Yunnan

<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2020138-1.pdf>

附录2 云南纳板河热带季节雨林20 ha动态监测样地等高线图

Appendix 2 The contour map of the 20-ha tropical seasonal rainforest dynamics monitoring plot in the Naban River, Yunnan

<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2020138-2.pdf>

附录3 云南纳板河热带季节雨林20 ha动态监测样地4类群丛内重要值排前10位的物种

Appendix 3 The 10 species with top importance values for each of the four associations in the 20-ha tropical seasonal rainforest dynamics monitoring plot in the Naban River, Yunnan

<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2020138-3.pdf>

附录4 云南纳板河热带季节雨林20 ha动态监测样地4类群丛内指示值排前10位的物种

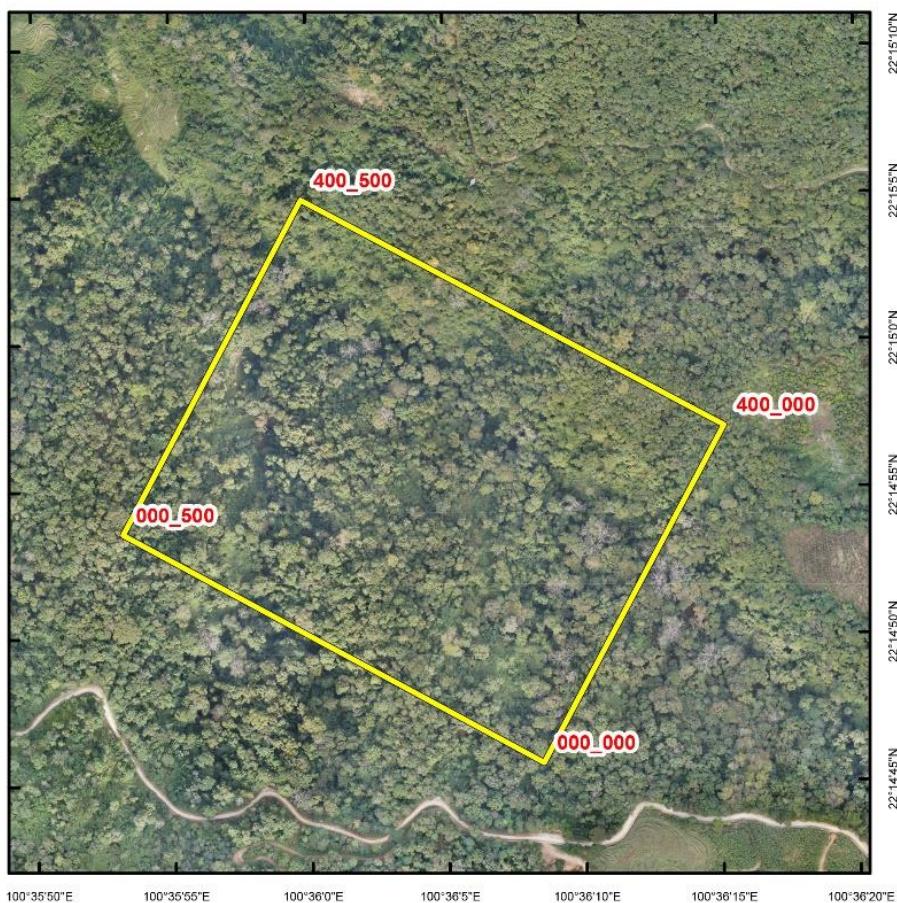
Appendix 4 The 10 species with top indicator values for each of the four associations in the 20-ha tropical seasonal rainforest dynamics monitoring plot in the Naban River, Yunnan

<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2020138-4.pdf>

Legend 图例

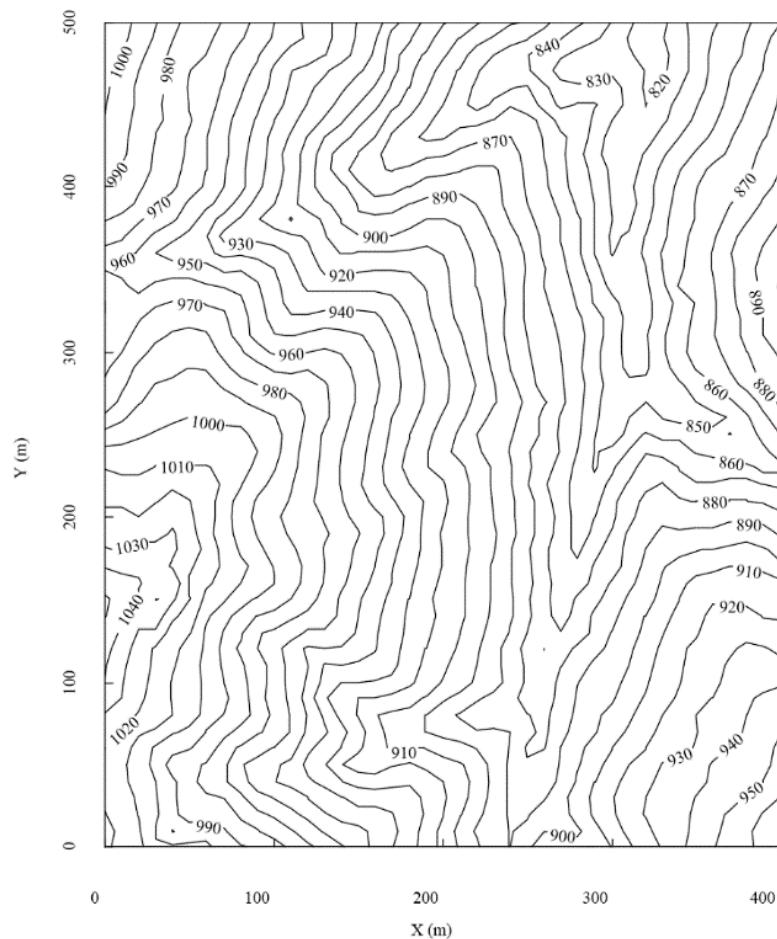
Plot boundary 样地边界

0 100 200 400 m



附录1 云南纳板河热带季节雨林20 ha动态监测样地无人机航拍正射影像

Appendix 1 The drone-derived orthoimage of the 20-ha tropical seasonal rainforest dynamics monitoring plot in the Nabian River, Yunnan



附录2 云南纳板河热带季节雨林20 ha动态监测样地等高线图

Appendix 2 The contour map of the 20-ha tropical seasonal rainforest dynamics monitoring plot in the Naban River, Yunnan

附录3 云南纳板河热带季节雨林20 ha动态监测样地4类群丛内重要值排前10位的物种

Appendix 3 The 10 species with top importance values for each of the four associations in the 20-ha tropical seasonal rainforest dynamics monitoring plot in the Naban River, Yunnan

群丛 Association	物种 Species	重要值 Importance values (%)	生长型 Growth form
群丛 1	番龙眼 <i>Pometia pinnata</i>	8.60	乔木
	假山萝 <i>Harpullia cupanioides</i>	5.02	乔木
	粗糠柴 <i>Mallotus philippensis</i>	4.63	灌木或小乔木
	肉实树 <i>Sarcosperma laurinum</i>	2.91	乔木
	糙叶树 <i>Aphananthe aspera</i>	2.57	乔木
	歪叶榕 <i>Ficus cyrtophylla</i>	2.48	灌木或小乔木
	滇南新乌檀 <i>Neonauclea tsaiana</i>	2.35	乔木
	密花火筒树 <i>Leea compactiflora</i>	2.33	灌木
	望谟崖摩 <i>Aglaia lawii</i>	2.24	乔木
	云南野独活 <i>Miliusaten uistipitata</i>	2.24	乔木
群丛 2	番龙眼 <i>Pometia pinnata</i>	11.73	乔木
	顶果木 <i>Acrocarpus fraxinifolius</i>	5.73	乔木
	阔叶蒲桃 <i>Syzygium megacarpum</i>	5.66	乔木
	腋球苣麻 <i>Boehmeria glomerulifera</i>	5.65	灌木或小乔木
	千果榄仁 <i>Terminalia myriocarpa</i>	4.61	乔木
	滇南新乌檀 <i>Neonauclea tsaiana</i>	3.61	乔木
	歪叶榕 <i>Ficus cyrtophylla</i>	3.40	灌木或小乔木
	云南风吹楠 <i>Horsfieldia prainii</i>	3.22	乔木
	云南野独活 <i>Miliusaten uistipitata</i>	2.85	乔木
	八宝树 <i>Duabanga grandiflora</i>	2.81	乔木
群丛 3	普文楠 <i>Phoebe puwenensis</i>	6.44	乔木
	湄公锥 <i>Castanopsis mekongensis</i>	5.15	乔木
	西南木荷 <i>Schima wallichii</i>	5.11	乔木
	番龙眼 <i>Pometia pinnata</i>	4.49	乔木
	假山萝 <i>Harpullia cupanioides</i>	3.96	乔木
	肉实树 <i>Sarcosperma laurinum</i>	3.87	乔木
	粗糠柴 <i>Mallotus philippensis</i>	3.55	灌木或乔木
	大果山香圆 <i>Turpinia pomifera</i>	2.88	灌木或乔木
	云南银柴 <i>Aporusa yunnanensis</i>	2.85	小乔木
	白花羊蹄甲 <i>Bauhinia acuminata</i>	2.30	灌木或小乔木
群丛 4	番龙眼 <i>Pometia pinnata</i>	5.83	乔木
	密花火筒树 <i>Leea compactiflora</i>	5.77	灌木
	歪叶榕 <i>Ficus cyrtophylla</i>	4.77	灌木或小乔木
	毒药树 <i>Sladenia celastrifolia</i>	4.63	乔木
	假山萝 <i>Harpullia cupanioides</i>	3.82	乔木
	腋球苣麻 <i>Boehmeria glomerulifera</i>	3.17	灌木或小乔木
	普文楠 <i>Phoebe puwenensis</i>	2.96	乔木
	阔叶蒲桃 <i>Syzygium megacarpum</i>	2.90	乔木
群丛 4	千果榄仁 <i>Terminalia myriocarpa</i>	2.87	乔木
	长柄油丹 <i>Alseodaphne petiolaris</i>	2.81	乔木

附录4 云南纳板河热带季节雨林20 ha动态监测样地4类群丛内指示值排前10位的物种

Appendix 4 The 10 species with top indicator values for each of the four associations in the 20-ha tropical seasonal rainforest dynamics monitoring plot in the Naban River, Yunnan

群丛	Association	物种 Species	指示值 Indicator values	生长型 Growth form	P
群丛 1	粗糠柴 <i>Mallotus philippensis</i>	0.41	灌木或小乔木	0.001***	
	糙叶树 <i>Aphananthe aspera</i>	0.38	乔木	0.001***	
	望谟崖摩 <i>Aglaia lawii</i>	0.38	乔木	0.001***	
	假山萝 <i>Harpullia cupanioides</i>	0.36	乔木	0.001***	
	灰毛浆果栎 <i>Cipadessa baccifera</i>	0.35	灌木或小乔木	0.001***	
	番龙眼 <i>Pometia pinnata</i>	0.35	乔木	0.001***	
	微毛布惊 <i>Vitex quinata</i> var. <i>puberula</i>	0.35	乔木	0.008**	
	火烧花 <i>Mayodendron igneum</i>	0.24	乔木	0.001***	
	披针叶楠 <i>Phoebe lanceolata</i>	0.23	乔木	0.014	
	云树 <i>Garcinia cowa</i>	0.21	乔木	0.003**	
群丛 2	阔叶蒲桃 <i>Syzygium megacarpum</i>	0.49	乔木	0.001***	
	腋球芒麻 <i>Boehmeria glomerulifera</i>	0.39	灌木或小乔木	0.001***	
	云南银钩花 <i>Mitrophora wangii</i>	0.34	乔木	0.001***	
	红光树 <i>Knema furfuracea</i>	0.34	乔木	0.001***	
	长梗三宝木 <i>Trigonostemon thyrsoideus</i>	0.32	灌木或小乔木	0.001***	
	云南野独活 <i>Millettia uistipitata</i>	0.32	乔木	0.001***	
	棒柄花 <i>Cleidion brevipetiolatum</i>	0.31	乔木	0.001***	
	滇南新乌檀 <i>Neonauclea tsaiana</i>	0.31	乔木	0.001***	
	云南风吹楠 <i>Horsfieldia prainii</i>	0.30	乔木	0.004**	
	大叶风吹楠 <i>Horsfieldia kingii</i>	0.28	乔木	0.001***	
群丛 3	普文楠 <i>Phoebe puwenensis</i>	0.58	乔木	0.001***	
	泥柯 <i>Lithocarpus fenestratus</i>	0.56	乔木	0.001***	
	湄公锥 <i>Castanopsis mekongensis</i>	0.56	乔木	0.001***	
	大果山香圆 <i>Turpinia pomifera</i>	0.55	灌木或小乔木	0.001***	
	云南银柴 <i>Aporusa yunnanensis</i>	0.55	小乔木	0.001***	
	肉实树 <i>Sarcosperma laurinum</i>	0.38	乔木	0.001***	
	白穗柯 <i>Lithocarpus craibianus</i>	0.37	乔木	0.001***	
	大叶刺篱木 <i>Flacourtie rukam</i>	0.35	乔木	0.001***	
	毛叶油丹 <i>Alseodaphne andersonii</i>	0.34	乔木	0.001***	
	西南木荷 <i>Schima wallichii</i>	0.31	乔木	0.001***	
群丛 4	密花火筒树 <i>Leea compactiflora</i>	0.41	灌木	0.001***	
	歪叶榕 <i>Ficus cyrtophylla</i>	0.38	灌木或小乔木	0.001***	
	窄序崖豆藤 <i>Millettia leptobotrya</i>	0.30	乔木	0.001***	
	蜡质水东哥 <i>Saurauia cerea</i>	0.30	乔木	0.001***	
	红紫麻 <i>Oreocnide rubescens</i>	0.29	灌木或小乔木	0.001***	
	毒药树 <i>Sladenia celastrifolia</i>	0.29	乔木	0.001***	
	长柄油丹 <i>Alseodaphne petiolaris</i>	0.26	乔木	0.009***	
	大果榕 <i>Ficus auriculata</i>	0.25	乔木	0.001***	
	水同木 <i>Ficus fistulosa</i>	0.22	乔木	0.001***	
	棒果榕 <i>Ficus subincisa</i>	0.22	灌木或小乔木	0.001***	

P 值由置换检验得到: **, P ≤ 0.01; ***, P ≤ 0.001。



•研究报告•

太行山北段地区荆条灌丛和三裂绣线菊灌丛群落谱系结构

董雷¹, 王静^{1,4}, 刘永刚², 赵志平³, 米湘成¹, 郭柯^{1,4*}

1. 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; 2. 中国科学院植物研究所系统与进化植物学国家重点实验室, 北京 100093; 3. 中国环境科学研究院生物多样性研究中心, 北京 100012; 4. 中国科学院大学, 北京 100049

摘要: 灌丛是太行山地区最重要的生态系统类型之一, 灌丛群落生物多样性的维持及其生态系统服务功能对京津冀地区的生态安全具有重要作用。本研究选择太行山最具代表性的两种灌木群落——荆条(*Vitex negundo* var. *heterophylla*)灌丛和三裂绣线菊(*Spiraea trilobata*)灌丛为研究对象, 利用净亲缘关系指数(net relatedness index, NRI)和多元回归等方法探究了两种灌丛群落构建机制的异同及主要的环境影响因子, 同时还利用谱系结构主坐标分析(principal coordinates of phylogenetic structure, PCPS)对决定群落谱系结构的关键系统发育节点进行了探究。结果表明: 两种灌丛群落内灌木植物的物种多样性没有显著差异, 但谱系结构差异显著。三裂绣线菊群落表现出显著的谱系发散趋势, 而荆条群落谱系聚集程度高于三裂绣线菊群落, 但未表现出显著的谱系结构。三裂绣线菊灌丛群落构建的驱动机制是生态位分化, 荆条灌丛中生境过滤作用有所增加, 与生态位分化共同驱动其群落构建过程。与干旱胁迫相关的生境过滤因素增加是荆条灌丛群落谱系聚集程度增加的重要原因。PCPS二维排序结果表明: 荆条灌丛群落谱系趋向聚集与其群落内缺乏蔷薇目、壳斗目等亲缘关系较远的类群有关, 而三裂绣线菊灌丛群落内物种则包含较多的演化分支。总体而言, 环境过滤不是决定太行山地区灌丛群落构建的主要驱动因素, 但水分条件仍然是影响区域群落谱系结构的重要因素。

关键词: 群落构建; 生态位分化; 生境过滤; 主坐标分析; 水分限制

董雷, 王静, 刘永刚, 赵志平, 米湘成, 郭柯 (2021) 太行山北段地区荆条灌丛和三裂绣线菊灌丛群落谱系结构. 生物多样性, 29, 21–31. doi: 10.17520/biods.2020192.

Dong L, Wang J, Liu YG, Zhao ZP, Mi XC, Guo K (2021) Phylogenetic structure of *Vitex negundo* var. *heterophylla* shrub communities and *Spiraea trilobata* shrub communities in the North Taihang Mountains. Biodiversity Science, 29, 21–31. doi: 10.17520/biods.2020192.

Phylogenetic structure of *Vitex negundo* var. *heterophylla* shrub communities and *Spiraea trilobata* shrub communities in the North Taihang Mountains

Lei Dong¹, Jing Wang^{1,4}, Yonggang Liu², Zhiping Zhao³, Xiangcheng Mi¹, Ke Guo^{1,4*}

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

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

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

4 University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049

ABSTRACT

Aims: Shrublands are one of the most important ecosystems in Taihang Mountains region of China. Shrub communities play an important role in maintaining biodiversity, providing ecosystem services, and promoting ecological security in the Beijing-Tianjin-Hebei region.

Methods: We explored differences in community assembly and associated environmental factors for two of the most representative shrub communities in the region, *Vitex negundo* var. *heterophylla* and *Spiraea trilobata*, by assessing their net relatedness index (NRI) and using multiple regression. We further used principal coordinates of phylogenetic structure (PCPS) to determine the key phylogenetic nodes giving rise to the community phylogenetic structure.

收稿日期: 2020-05-07; 接受日期: 2020-07-16

基金项目: 生态环境部生物多样性调查评估项目(2019HJ2096001006)

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

Results: We found that the phylogenetic structures of these two shrub communities were significantly different despite no detectable difference in their species diversity. The *S. trilobata* community showed significant phylogenetic overdispersion, whereas the *V. negundo* var. *heterophylla* community showed no significant phylogenetic structure, despite exhibiting a greater degree of clustering than *S. trilobata* community. Community assembly of *S. trilobata* shrubs was driven by niche differentiation. By contrast, habitat filtering together with niche differentiation drove community assembly of *V. negundo* var. *heterophylla* shrubs. Habitat filtering related to drought stress was the main reason for the increase in phylogenetic clustering of *V. negundo* var. *heterophylla* shrubs. The PCPS two-dimensional ranking results showed that the phylogenetic clustering trend of the *V. negundo* var. *heterophylla* shrub community was mainly attributed to the lack of distantly related groups, such as Rosales and Fagales, while the species comprising the *S. trilobata* shrub community contained more phylogenetic clades.

Conclusion: Our results suggest that habitat filtering was not a major driver of shrub community assembly in the Taihang Mountains region and that water limitation was an important factor in determining regional community phylogenetic structure of shrubland ecosystems.

Key words: community assembly; niche differentiation; habitat filtering; principal coordinates analysis; water limitation

群落内的物种共存和生物多样性维持机制一直是生态学家关注的重点(Cavender-Bares et al, 2009)。山地生态系统由于水热梯度变化较大，并在较小的空间尺度内拥有较高的空间异质性(Gaston, 2000)，从而为众多物种提供了生存环境和栖息地。因此山地一直是生物多样性研究的热点地区(Jump et al, 2009)。太行山生态涵养区是京津冀地区的重要生态屏障，也是华北平原重要的水源涵养地(迟妍妍等, 2018)。其中位于北京、河北境内的太行山北段地区由于靠近京津冀城市群，经济社会活动频繁，承担着极大的人口和生态压力。其生态安全对京津冀地区人民的生命财产安全、社会经济发展以及生态系统稳定具有举足轻重的地位(杨永辉等, 2002)。

灌丛是太行山地区最重要的生态系统类型之一，其面积约占本地区山地植被总面积的1/3 (中国科学院中国植被图编辑委员会, 2001)。其中，荆条(*Vitex negundo* var. *heterophylla*)灌丛和三裂绣线菊(*Spiraea trilobata*)灌丛是本地区分布最广泛的灌丛类型(刘濂, 1996; 崔国发等, 2008; 余新晓等, 2008)。作为太行山地区地带性分布的灌丛，这两种群落对京津冀地区的生态安全、水土保持以及经济社会的可持续发展有着极其重要的作用。对这两种群落内的物种共存机制和群落稳定性进行研究，有助于区域尺度上的生态系统稳定以及生物多样性的保护。

关于群落构建的机制目前主要有三大理论，即生境过滤、生态位分化以及中性理论(Webb et al, 2002)。近年来，利用群落谱系结构探究群落构建和

物种共存机制获得越来越多学者的关注(Swenson et al, 2007; Verdú et al, 2009; 黄建雄等, 2010; Qian & Sandel, 2017)。群落谱系结构研究由于结合了共存物种间的谱系关系，因此能比仅基于物种多样性层面的研究提供更多的信息(Webb et al, 2002)。由于亲缘关系较近的物种往往有更相似的生态位，对资源的竞争也更加激烈(Webb, 2000)，因此可通过分析群落内物种间的谱系关系来揭示群落的构建机制。如果生态位分化在群落构建中起主要作用，则群落内种间生态位相差较大，共存物种间的亲缘关系比较远，表现为谱系发散(phylogenetic over-dispersion)；反之，如果生境过滤占主导作用，则会筛选出具有相似生态位的物种，群落内种间关系较近，表现为谱系聚集(phylogenetic clustering) (Webb et al, 2002)。

已有诸多学者对太行山及其邻近地区的群落结构进行了研究(李军玲和张金屯, 2006; 刘红霞等, 2009; 张维康等, 2013; 赵方莹等, 2016)，但群落谱系层面的研究近年来才开始获得关注。如：赵鸣飞等(2017)对山西芦芽山地区林下草本层的群落谱系结构进行研究，发现海拔因素对群落谱系结构有明显的影响，高海拔地区的群落表现出谱系聚集的趋势；柴永福等(2019)对华北地区主要灌丛群落谱系结构进行研究，发现区域尺度上的气温和降水等生境过滤作用是导致华北地区灌丛群落谱系聚集的主要原因；秦浩等(2019)对山西关帝山森林群落的谱系结构进行研究，发现环境过滤作用对该地区木本植物谱系β多样性具有较强的作用。但总体而言，目前对京津冀地区灌丛群落谱系结构的研究还比

较缺乏,且决定该区域灌丛群落谱系结构的关键类群尚不明确。

本研究通过对太行山北段地区分布最为广泛的荆条和三裂绣线菊灌丛群落的谱系结构进行研究,拟探讨如下科学问题:(1)太行山北段地区主要灌丛群落的构建机制及其与环境因子的关系;(2)决定本区域群落谱系结构的关键系统发育节点。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

太行山地处我国中纬度的温带、暖温带地区,气候温和,属典型的大陆性半湿润-半干旱山地气候(杨永辉等,2002),年均温约7.3℃(Zhang et al, 2006)。本研究所指太行山北段地区行政区划上大体包括北京及河北境内的太行山生物多样性保护优先区域(太行山片区),地理范围介于 $113^{\circ}42'-116^{\circ}14' E$, $38^{\circ}33'-40^{\circ}27' N$,年均降水量约400–800 mm(吕国旭等,2017)。本区域地势北高南低,地貌多为低山丘陵,土壤类型以褐土为主(谭莉梅等,2010)。太行山植被类型丰富,主要为温带阔叶林和温带落叶灌丛(刘濂,1996)。

1.2 调查方法

群落调查于2019年6–9月进行。在对研究区植被进行整体普查的基础上,选定典型样地进行样方调查。样地布设尽量选择地势相对开阔、干扰较少且群落灌木层中荆条或三裂绣线菊占优势的群落。参照方精云等(2009)的群落调查方法,在每个样地设定若干 $5 m \times 5 m$ 的样方(对部分灌丛植株过大或生境不均匀的样方可扩大至 $10 m \times 10 m$)。记录每个样方内每种灌木物种(含灌木状的乔木和半灌木)的平均高度、盖度和个体数。用GPS记录样方所处的经纬度及海拔高度。

本研究共调查16个样地39个样方,其中荆条灌丛16个样方,三裂绣线菊灌丛23个样方(图1)。

1.3 环境数据

本研究使用的气候数据包括年均温、年均降水量、最热月最高温、最冷月最低温、最干月降水量及最湿月降水量。以上气候数据均是从CHELSA(Climatologies at high resolution for the earth's land surface areas, <http://chelsa-climate.org/>)下载的基于1979–2013年平均值的全球气候数据集获取(Karger et al, 2017)。潜在蒸散量和干旱度(aridity

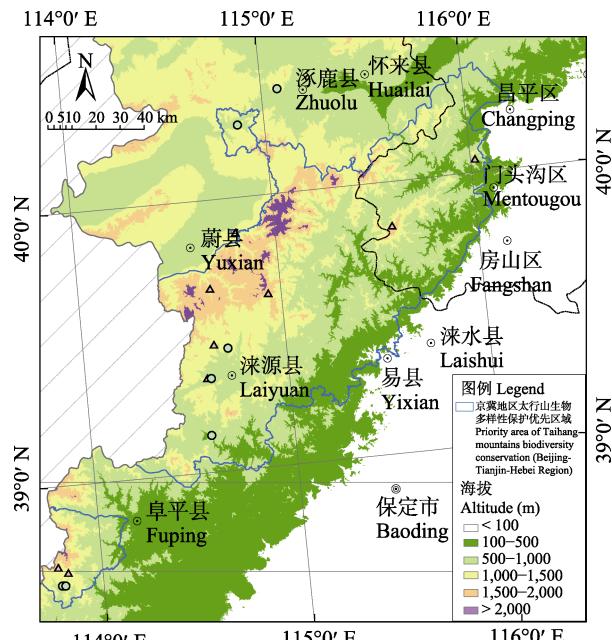


图1 太行山北段地区荆条灌丛(圆圈)和三裂绣线菊灌丛(三角)样地分布示意图

Fig. 1 Location of *Vitex negundo* var. *heterophylla* shrub (circle) and *Spiraea trilobata* shrub (triangle) sample sites in the North Taihang Mountains

index, AI)数据来源于CGIAR-CSI (<http://www.cgiar-csi.org>),是基于1970–2000年30年间的气象数据计算得到的平均值(Zomer et al, 2008)。以上因子分辨率均为 $30'$ 。使用Esri公司的ArcGIS 10.2将以上气象资料按经纬度提取到各样点。海拔、坡度及坡向使用30 m分辨率数字高程模型DEM计算。各样点的基本环境信息见图2及附录1。

1.4 谱系数据及计算

本研究涉及的所有物种系统发育树使用V.PhyloMaker软件包构建(Jin & Qian, 2019)。V.PhyloMaker包以APG IV系统(Angiosperm Phylogeny Group, 2016)为基础,参照Smith和Brown(2018)建立的GBOTB系统发育树确定分化时间。对于系统中不存在的物种则将其绑定在该属节点的基部(即设定"scenarios = S1") (Jin & Qian, 2019)。利用净亲缘关系指数(net relatedness index, NRI)分析群落的谱系结构。该指数首先计算出小样方中所有物种对的平均谱系距离(mean phylogenetic distance, MPD),然后与零模型进行比较。群落谱系关系的零模型假定群落内物种间的谱系关系是随机的,因此可以保持小样方内的物种数量及物种个体数不变,随机交换群落间的物种名999次,每次计算随机零

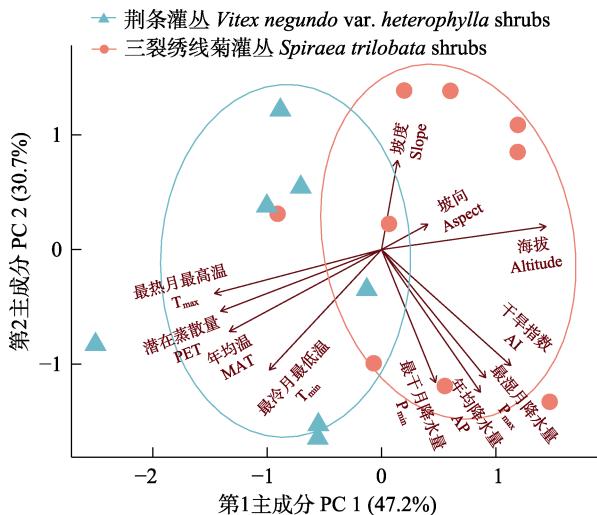


图2 11项环境因子在主成分分析(PCA)前两轴上的分布
Fig. 2 Distribution of 11 environmental factors on the first two axes of the principal components analysis (PCA). AI, Aridity index; P_{max} , Precipitation of wettest month; AP, Annual precipitation; P_{min} , Precipitation of driest month; T_{max} , Max. temperature of warmest month; T_{min} , Min. temperature of coldest month; MAT, Mean annual temperature; PET, Potential evapotranspiration.

模型下群落的平均谱系距离值。最后利用随机分布结果将观测值标准化,从而获得NRI值(Webb et al, 2002)。其计算公式为:

$$\text{NRI} = -1 \times (\text{MPD}_{\text{obs}} - \text{MPD}_{\text{rand}}) / \text{SD}(\text{MPD}_{\text{rand}}) \quad (1)$$

式中, MPD_{obs} 表示样方内物种间的平均谱系距离, MPD_{rand} 表示在谱系树上通过零模型随机化后获得的平均谱系距离, SD表示标准偏差。若 $\text{NRI} > 0$, 则表示样方内物种间的平均谱系距离低于随机零模型, 即群落谱系聚集; 若 $\text{NRI} < 0$, 说明样方中物种间的平均谱系距离高于随机零模型, 则群落谱系结构发散; 若 $\text{NRI} \approx 0$, 则表明样地群落谱系随机, 或未检测出明显的谱系结构(Webb et al, 2002; Swenson et al, 2007)。本研究使用物种重要值加权后的NRI。

1.5 其他数据处理

物种丰富度(species richness, SR)以样方内出现的所有灌木物种(含灌木状的乔木)数表示。生物多样性和重要值计算参照赵淑清等(2004)。

Shannon-Wiener指数(H'):

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

式中, $P_i = N_i/N$, 其中 N 表示样方内出现的灌木植物总物种数, N_i 表示第 i 个物种的个体数。

Pielou均匀度指数(E):

$$E = H'/\log(SR) \quad (3)$$

重要值(IV, %):

$$\text{IV} = (\text{相对多度} + \text{相对高度} + \text{相对盖度})/3 \quad (4)$$

为了消除环境因子间的多重共线性, 将方差膨胀因子(variance inflation factor, VIF) > 10 的变量剔除(Marcoulides & Raykov, 2019), 最终保留最冷月最低温、最湿月降水量、最干月降水量、海拔、坡度和坡向(以其余弦值表示, 即值越大则越接近阴坡)共6项环境因子进行多元回归分析。

使用谱系结构主坐标分析(principal coordinates of phylogenetic structure, PCPS)分析影响群落谱系结构的主要类群所属分支节点。PCPS利用谱系信息加权的物种组成矩阵进行主坐标分析(Debastiani & Duarte, 2014), 每一个PCPS主坐标轴对应一个正交的系统发育梯度并指出哪些进化分支与其相关。因此可以对包含不同物种组成的群落进行相似性比较和排序, 从而评估群落谱系结构与不同进化分支之间的关系(Duarte, 2011)。详细原理和计算方法可参见Duarte (2011)和赵鸣飞等(2017)。

使用t检验比较不同群落类型间的生物多样性、NRI等的差异, 用单尾t检验比较群落NRI平均值与0的差异。使用Blomberg's K指数检验物种株高的系统发育信号(Blomberg et al, 2003)。以上所有数据分析均在R version 3.5.3 (R Core Team, 2019)中完成, 使用到的扩展包主要有vegan、picante、PCPS等(Oksanen et al, 2007; Kembel et al, 2010; Debastiani & Duarte, 2014) (R代码见附录2)

2 结果

2.1 群落物种组成

本研究共记录到灌木植物39种, 按APG IV系统分属17科28属。39种灌木植物在谱系树上分为两个主要的分支, 即: 超菊类分支(Superasterids)和超薔薇分支(Superrosids) (Angiosperm Phylogeny Group, 2016)。其中荆条所属的超菊类分支下包含物种较多的科有菊科、忍冬科、绣球科、唇形科、木樨科等; 三裂绣线菊所属的超薔薇分支下包含物种较多的科有豆科、薔薇科、鼠李科、壳斗科、桦木科、锦葵科、瑞香科等(图3, 附录3)。

荆条灌丛样方内的灌木植物物种丰富度为2–8种, 均值为 4.6 ± 0.4 种; 三裂绣线菊灌丛样方为

2–13种, 均值为 4.9 ± 0.5 种。荆条灌丛和三裂绣线菊灌丛群落内灌木植物的物种多样性、Shannon-Wiener指数以及Pielou均匀度指数均没有显著差异($P > 0.05$, 图4A–C)。

2.2 群落谱系结构

Blomberg's K检验结果表明研究所包含的39种植物具有显著的谱系信号($K = 0.28$, $P < 0.05$), 系统发育接近的物种具有相似的株高。荆条灌丛群落NRI介于-0.66至1.13之间, 均值为 0.20 ± 0.13 。16个

样方中NRI > 0 的有9个(56.25%), 但未表现出明显的谱系结构($P > 0.05$); 三裂绣线菊灌丛群落NRI介于-0.87至0.62之间, 均值为 -0.39 ± 0.09 。23个样方中NRI < 0 的有17个(73.91%), 表现为显著的谱系发散($P < 0.05$, 图4D)。此外由图4D还可发现, 三裂绣线菊灌丛NRI显著低于荆条灌丛($P < 0.05$)。

2.3 群落谱系结构与环境因子间的关系

多元回归结果表明: 模型对群落NRI的总解释率为60.11%, 其中最湿月降水量、坡向和海拔对模

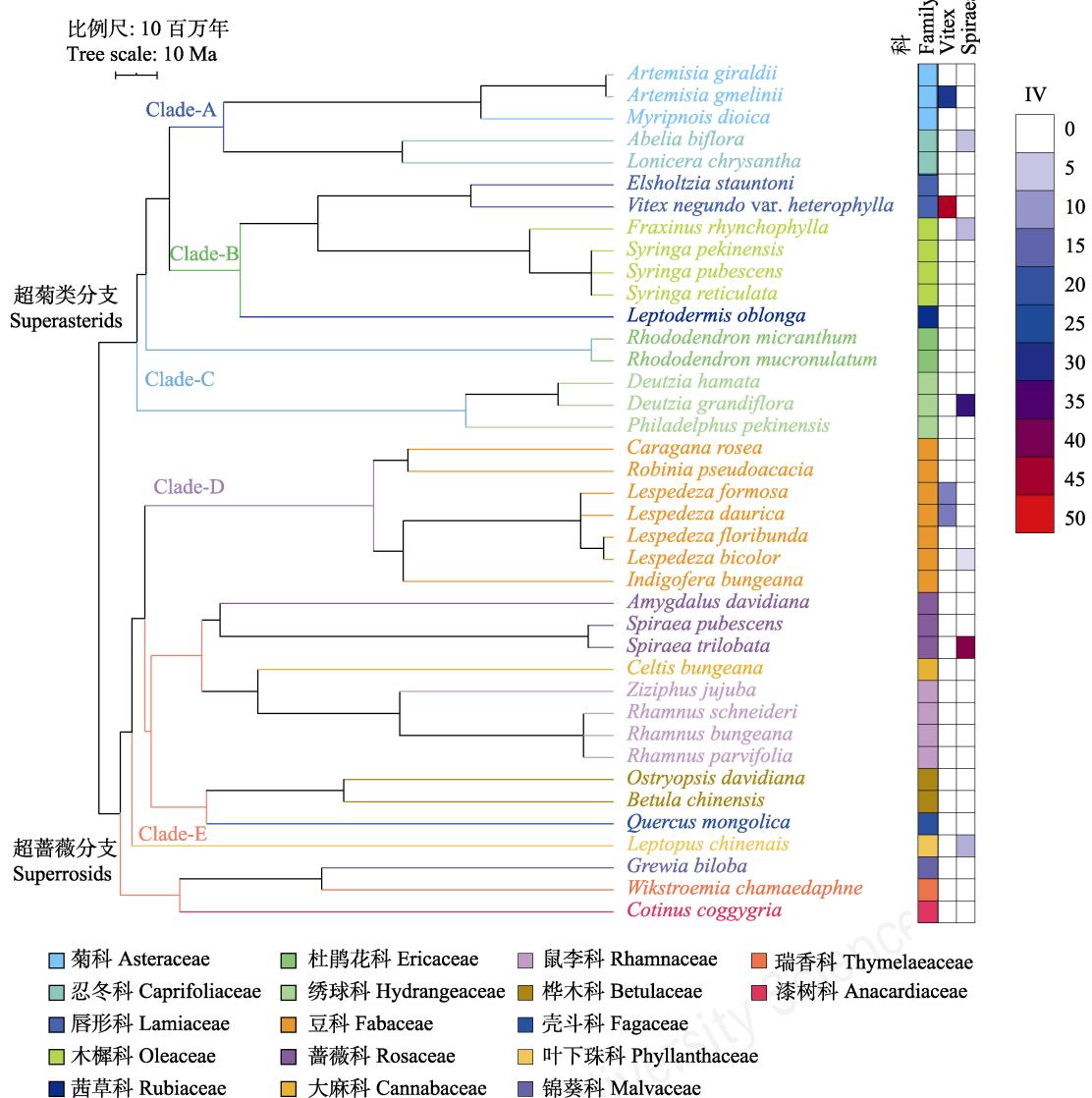


图3 本研究涉及的所有物种谱系树。Vitex和Spiraea分别表示一个典型的荆条灌丛($NRI = 0.05$)和三裂绣线菊灌丛($NRI = -0.87$)的群落组成。IV: 群落中对应物种的重要值(%)。节点A: 桔梗分支; 节点B: 唇形分支; 节点C: 超菊类分支下的其他分支; 节点D: 豆科; 节点E: 超蔷薇分支下的其他分支。

Fig. 3 Phylogenetic tree of all species involved in this study. Vitex and Spiraea represent the communities' composition of a typical *Vitex negundo* var. *heterophylla* shrub ($NRI = 0.05$) and *Spiraea trilobata* shrub ($NRI = -0.87$), respectively. IV, Importance value (%) of the corresponding species in the communities. Clade-A, Campanulids; Clade-B, Lamiids; Clade-C, Other clades in Superasterids; Clade-D, Fabaceae; Clade-E, Other clades in Superrosids.

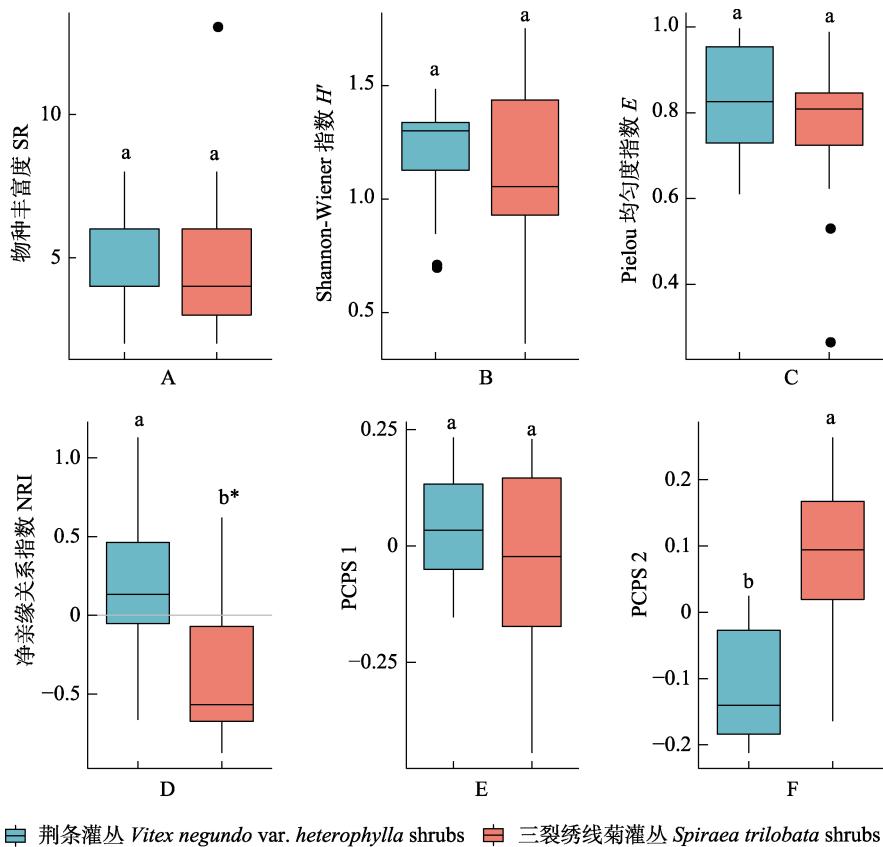


图4 荆条灌丛和三裂绣线菊灌丛群落内物种丰富度(A)、Shannon-Wiener指数(B)、Pielou均匀度指数(C)、净亲缘关系指数(D)以及谱系结构主坐标分析(PCPS)第一轴(E)和第二轴(F)分布。不同字母表示群落间差异显著($P < 0.05$)。* 均值小于0 ($P < 0.05$)。

Fig. 4 Species richness (SR) (A), Shannon-Wiener index (H') (B), Pielou's evenness index (E) (C), net relatedness index (NRI) (D), and first (E) and second (F) principal coordinates of phylogenetic structure (PCPS) axis of *Vitex negundo* var. *heterophylla* and *Spiraea trilobata* shrub communities. Different letters indicate significant difference between communities. * indicates mean is significantly less than 0.

型的影响显著($P < 0.05$), 分别解释了总变异的29.01%、20.05%和5.93% (表1)。坡度、最干月降水量和最冷月最低温对群落NRI的影响不显著。对两种群落分别回归的结果表明, 最湿月降水量和坡向均是对群落谱系结构贡献最高的环境因子, 但只有最湿月降水量对荆条灌丛群落谱系结构的影响显著(表2, 表3)。

2.4 谱系结构主坐标分析

PCPS分析结果表明, 前两轴主成分累计解释了总变异的40.18%。根据PCPS分析, 可将所有物种分为5个分支。其中节点A代表超菊类分支下的桔梗分支(Campanulids, 含菊科和忍冬科); 节点B代表超菊类分支下的唇形分支(Lamiids, 含唇形科、木樨科等); 节点C代表超菊类分支下的其他分支

(杜鹃花科、绣球科); 节点D代表超蔷薇分支下的豆科; 节点E代表超蔷薇分支下的其他分支(含蔷薇目下的蔷薇科、鼠李科等及壳斗目下的壳斗科、桦木科等。图3)。由图5可知, 第一主坐标轴(PCPS 1)对菊类分支和桔梗分支有较好的区分度, 而群落谱系结构差异主要在第二轴上(PCPS 2)显著分离(附录4)。此外荆条灌丛在PCPS 2上的载荷显著低于三裂绣线菊灌丛(图4F)。节点A和D在第二轴上有较低的载荷值, 而节点B在第二轴上有最高的载荷值(图5)。与荆条所属的唇形科关系较近的菊科和忍冬科(节点A)对群落谱系趋向聚集贡献较大, 但蔷薇目、壳斗目等亲缘关系较远的类群(节点E)缺乏。而三裂绣线菊灌丛群落中除三裂绣线菊所属的节点E外, 在节点B和节点D处也有广泛分布。

表1 太行山北段地区荆条灌丛和三裂绣线菊灌丛净亲缘关系指数(NRI)与环境因子的多元回归(仅展示影响显著的因子)

Table 1 Multiple regression between *Vitex negundo* var. *heterophylla* shrubs' and *Spiraea trilobata* shrubs' net relatedness index (NRI) and environmental factors in the North Taihang Mountains (Only significant factors were listed)

变量 Variable	自由度 <i>df</i>	标准化回归系数 Standardized regression coefficient	均方差 Mean Sq	方差贡献率 Contribution rate of variance (%)
最湿月降水量 Precipitation of wettest month (P_{\max})	1	-0.68	11.02	29.01**
坡向 Aspect	1	-0.50	7.62	20.05**
海拔 Altitude	1	-0.13	2.25	5.93*
残差 Residuals	32	-	0.47	39.89

* $P < 0.05$; ** $P < 0.01$.

表2 太行山北段地区荆条灌丛净亲缘关系指数(NRI)与环境因子的多元回归

Table 2 Multiple regression between *Vitex negundo* var. *heterophylla* shrubs' net relatedness index (NRI) and environmental factors in the North Taihang Mountains

变量 Variable	自由度 <i>df</i>	标准化回归系数 Standardized regression coefficient	均方差 Mean Sq	方差贡献率 Contribution rate of variance (%)
最湿月降水量 Precipitation of wettest month (P_{\max})	1	-1.35	4.69	31.25*
最干月降水量 Precipitation of driest month (P_{\min})	1	0.20	0.19	1.25
坡向 Aspect	1	-0.46	2.77	18.45
海拔 Altitude	1	0.39	1.12	7.47
坡度 Slope	1	-0.61	0.61	4.04
最冷月最低温 Min. temperature of coldest month	1	0.11	0.01	0.04
残差 Residuals	9	-	0.63	37.50

* $P < 0.05$; ** $P < 0.01$.

表3 太行山北段地区三裂绣线菊灌丛净亲缘关系指数(NRI)与环境因子的多元回归

Table 3 Multiple regression between *Spiraea trilobata* shrubs' net relatedness index (NRI) and environmental factors in the North Taihang Mountains

变量 Variable	自由度 <i>df</i>	标准化回归系数 Standardized regression coefficient	均方差 Mean Sq	方差贡献率 Contribution rate of variance (%)
最湿月降水量 Precipitation of wettest month (P_{\max})	1	-0.73	2.09	9.50
最干月降水量 Precipitation of driest month (P_{\min})	1	0.45	0.27	1.24
坡向 Aspect	1	-0.52	3.36	15.28
海拔 Altitude	1	-0.78	0.76	3.43
坡度 Slope	1	-0.41	1.59	7.20
最冷月最低温 Min. temperature of coldest month	1	-0.69	0.93	4.25
残差 Residuals	16	-	0.81	59.10

* $P < 0.05$; ** $P < 0.01$.

3 讨论

3.1 荆条灌丛和三裂绣线菊灌丛群落谱系结构

灌木层是太行山生态系统的重要组分之一(胡实等, 2018)。本研究发现: 尽管荆条灌丛和三裂绣线菊灌丛群落中的物种多样性差别不显著(图4A-C), 但二者的群落谱系结构(NRI)却有显著差别(图4D)。这表明谱系分析方法可能能提供比物种多样性更多的信息, 从而更深入地揭示群落内物种间的关系及群落构建的机制(Swenson et al, 2007)。此外, 本研究所包含的39种植物的性状(株高)检测出了显著的谱系信号($P < 0.05$), 表明性状具有系统发育保守性,

即亲缘关系接近的物种有更相似的功能性状(Blomberg et al, 2003)。三裂绣线菊灌丛群落表现出显著的发散趋势, 但荆条灌丛则没有表现出显著的谱系结构。这表明生态位分化在三裂绣线菊灌丛的群落构建中占主导作用, 而荆条灌丛的群落构建可能是生境过滤和生态位分化共同作用的结果(Webb et al, 2002; Swenson et al, 2007)。此外, 通过对比两种群落的谱系结构可以发现: 荆条灌丛NRI显著高于三裂绣线菊灌丛(图4D), 也表明荆条灌丛中生境过滤对群落构建的作用明显大于三裂绣线菊灌丛。这可能是因为荆条灌丛往往是落叶阔叶林破坏后的次生群落(唐丽丽等, 2019), 本身经过了砍伐、樵采

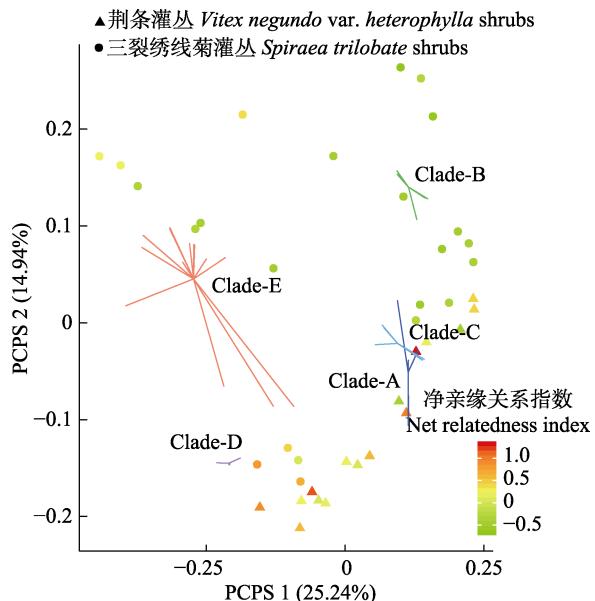


图5 荆条灌丛(圆圈)和三裂绣线菊灌丛(三角)在PCPS前两个主坐标轴上的分布。分支A-E包含物种见图3。

Fig. 5 Scatter diagram between the first two axes of the principal coordinates of phylogenetic structure (PCPS) for *Vitex negundo* var. *heterophylla* (circle) and *Spiraea trilobata* (triangle) shrub communities. Species included in Clade A–E were shown in Fig. 3.

等人为干扰的过滤作用，因此谱系发散程度降低。值得指出的是，谱系发散的群落由于其物种占有更多不同的生态位，因此对资源的利用更加充分，同时也有更强的群落稳定性和抵抗力(Cadotte et al, 2012)。因此可以认为三裂绣线菊灌丛比荆条灌丛有更高的群落稳定性。

柴永福等(2019)对华北地区主要灌丛群落谱系结构的研究结果表明，区域落叶灌丛表现出谱系聚集的趋势，作者认为这是大尺度下的气候、土壤等环境过滤作用导致的。尽管本研究中有部分群落的NRI表现为正值，但整体而言群落谱系没有明显的聚集趋势。可能的原因是本研究关注的区域尺度相对较小，而在较大尺度范围下，生境过滤往往是影响群落构建的首要因素(Swenson et al, 2006)。这是因为在大的空间尺度下，必然会包含更多适应不同环境的物种，物种库内也会包含更多亲缘关系较远的类群。考虑到本研究所使用的物种库较小，我们尝试把在太行山地区调查的其他群落样方中出现的木本植物纳入到谱系树中进行分析。当物种库扩大到148种后，计算的NRI与只有39种时没有显著差异($P = 0.60$ ，结果未展示)。因此我们认为在当前

研究尺度下，生境过滤作用不构成区域灌丛群落构建的主要驱动力。

综上，本研究认为，种间竞争导致的生态位分化是主导太行山北段地区地带性灌丛群落构建的主要驱动力，而生境过滤在部分荆条灌丛中与生态位分化共同决定了其群落的构建过程。

3.2 环境因素对荆条灌丛和三裂绣线菊灌丛群落谱系结构的影响

多元回归结果表明：与水分条件相关的降水量、坡向等因素对荆条灌丛和三裂绣线菊灌丛群落的谱系结构有较大的影响。其中最湿月降水量和坡向对NRI的影响达到了极显著($P < 0.01$, 表1)，分别解释了NRI总变异的29.01%和20.05%。环境因子对两种灌丛分别回归的结果也得出了类似的结论(表2, 表3)。这表明最湿月降水量增加以及阴坡有利于群落谱系趋向发散。本研究与柴永福等(2019)对华北地区主要灌丛群落谱系结构的研究结果相符，即：最热季降水量增加会导致灌木层物种谱系结构趋向发散。肖元明等(2018)对柴达木盆地荒漠群落的研究也发现：水分条件对群落谱系结构有重要影响，其中水分条件较好的河谷地区灌丛群落谱系发散；而在较干旱的荒漠生境中，灌丛群落则呈谱系聚集趋势。

有研究指出，在山地生态系统中群落谱系结构常随着海拔升高而趋向聚集(Qian et al, 2014; 赵鸣飞等, 2017)，因为高海拔往往是物种生存重要的生境过滤因素(Li et al, 2014)。随着海拔升高，低温是导致木本植物群落谱系聚集的重要因素(Qian et al, 2014)。本研究发现海拔是影响荆条灌丛和三裂绣线菊灌丛分布的重要因素(图2)，但海拔对群落谱系结构的影响较小(仅解释了总变异的5.93%，表1)，群落谱系的聚集程度并没有随着海拔增加而增加。相反，处于更高海拔地区的三裂绣线菊灌丛反而呈现明显的谱系发散趋势(图2, 图4D)。可能的原因是本研究调查的区域海拔本身相对较低，海拔增加的幅度并没有达到形成生境过滤的临界点；另一方面，处于低海拔地区的荆条灌丛可能受人为干扰更严重，人类干扰作为一种可能的生境过滤因素使荆条灌丛发散程度降低(董雷, 2019)。

3.3 影响荆条和三裂灌丛群落谱系结构的关键节点

由图5可知，PCPS 2是决定两种群落谱系结构差异的关键因素。与荆条所属的唇形科关系较近的节点A对荆条灌丛群落谱系趋向聚集贡献较大。但

由于亲缘关系较远的节点E缺乏,因此有一半以上(56.25%)的荆条灌丛表现出谱系聚集的趋势。而三裂绣线菊灌丛群落中除三裂绣线菊所属的节点E外,在节点B和节点D处也有广泛分布。这表明群落内物种所属多样化的谱系分支是三裂绣线菊灌丛表现出谱系发散的重要原因。但不同节点对群落谱系结构的贡献不同,其中节点B和节点E对三裂绣线菊灌丛群落谱系发散有重要贡献,而节点D则有利于谱系聚集。

赵鸣飞等(2017)发现,低海拔地区多样化的演化分支是芦芽山地区林下草本群落谱系结构表现出谱系发散趋势的主要原因。Aldana等(2017)研究发现,季节性洪水对单子叶和木兰亚纲类植物的过滤作用是南美地区热带雨林谱系聚集的重要原因。其他一些研究也发现了单子叶植物及其他较远类群节点的缺失对群落谱系聚集有重要贡献(Duarte et al, 2012; Carlucci et al, 2017)。由于本研究不涉及单子叶植物,因此在更深层次分支下对影响群落谱系结构的节点进行了研究。本研究证明:与节点B和节点E相关的类群对群落谱系发散有较大的贡献(图5),而这两个节点的缺失会导致群落谱系离散程度降低,进而影响群落稳定性。其中以蒙古栎(*Quercus mongolica*)为代表的节点E为本区域地带性植被的演替顶极群落之一(崔国发等, 2008),在未来的恢复演替中具有重要的作用。此外,豆科植物对谱系聚集贡献最大,可能指示了太行山地区土壤氮缺乏的生境过滤作用,但仍需进一步分析研究。因此,对这些类群的保护和建植也是未来本区域生态恢复应当重点关注的。

综上,本文通过对太行山北段地区荆条灌丛和三裂绣线菊灌丛群落谱系结构的研究发现:两种灌丛群落内的灌木植物物种多样性没有明显差异,但三裂绣线菊灌丛群落谱系离散程度显著高于荆条灌丛,表现为谱系发散。生态位分化是决定三裂绣线菊灌丛群落构建的主要因素,荆条灌丛则是在生境过滤和生态位分化共同作用下形成的。与干旱胁迫相关的生境过滤因素(如:降水量、坡向等)是荆条灌丛群落谱系发散程度降低的重要原因。PCPS分析表明荆条灌丛群落谱系发散程度较低与其群落内缺乏蔷薇目、壳斗目等亲缘关系较远的类群有关,而三裂绣线菊灌丛群落物种内则包含较多的演化分支。

ORCID

董雷  <https://orcid.org/0000-0002-2597-988X>

参考文献

- Aldana AM, Carlucci MB, Fine PVA, Stevenson PR (2017) Environmental filtering of eudicot lineages underlies phylogenetic clustering in tropical South American flooded forests. *Oecologia*, 183, 327–335.
- Angiosperm Phylogeny Group (APG) (2016) An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 181, 1–20.
- Blomberg SP, Garland T Jr, Ives AR (2003) Testing for phylogenetic signal in comparative data: Behavioral traits are more labile. *Evolution*, 57, 717–745.
- Cadotte MW, Dinnage R, Tilman D (2012) Phylogenetic diversity promotes ecosystem stability. *Ecology*, 93, S223–S233.
- Carlucci MB, Seger GDS, Sheil D, Amaral IL, Chuyong GB, Ferreira LV, Galatti U, Hurtado J, Kenfack D, Leal DC, Lewis SL, Lovett JC, Marshall AR, Martin E, Mugerwa B, Munishi P, Oliveira ÁCA, Razafimahaimodison JC, Rovero F, Sainge MN, Thomas D, Pillar VD, Duarte LDS (2017) Phylogenetic composition and structure of tree communities shed light on historical processes influencing tropical rainforest diversity. *Ecography*, 40, 521–530.
- Cavender-Bares J, Kozak KH, Fine PVA, Kembel SW (2009) The merging of community ecology and phylogenetic biology. *Ecology Letters*, 12, 693–715.
- Chai YF, Xu JS, Liu HY, Liu QR, Zheng CY, Kang MY, Liang CZ, Wang RQ, Gao XM, Zhang F, Shi FC, Liu X, Yue M (2019) Species composition and phylogenetic structure of major shrublands in North China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 43, 793–805. (in Chinese with English abstract) [柴永福, 许金石, 刘鸿雁, 刘全儒, 郑成洋, 康慕谊, 梁存柱, 王仁卿, 高贤明, 张峰, 石福臣, 刘晓, 岳明 (2019) 华北地区主要灌丛群落物种组成及系统发育结构特征. *植物生态学报*, 43, 793–805.]
- Chi YY, Xu KP, Wang JJ, Zhang LP (2018) Identifying regional ecological space in Beijing, Tianjin, and Hebei. *Acta Ecologica Sinica*, 38, 8555–8563. (in Chinese with English abstract) [迟妍妍, 许开鹏, 王晶晶, 张丽萍 (2018) 京津冀地区生态空间识别研究. *生态学报*, 38, 8555–8563.]
- Cui GF, Xing SH, Zhao B (2008) Study on Protection of Mountain Plants and Vegetation in Beijing. China Forestry Publishing House, Beijing. (in Chinese) [崔国发, 邢邵华, 赵勃 (2008) 北京山地植物和植被保护研究. 中国林业出版社, 北京.]
- Debastiani VJ, Duarte LDS (2014) PCPS—An R-package for exploring phylogenetic eigenvectors across metacommunities. *Frontiers of Biogeography*, 6, 144–148.
- Duarte LDS (2011) Phylogenetic habitat filtering influences forest nucleation in grasslands. *Oikos*, 120, 208–215.
- Duarte LDS, Prieto PV, Pillar VD (2012) Assessing spatial and environmental drivers of phylogenetic structure in Brazilian *Araucaria* forests. *Ecography*, 35, 952–960.
- Dong L (2019) Community Phylogenetic Structure of Grassland and Desert Ecosystem in Arid and Semi-arid: A Case

- Study of the Mongolian Plateau. PhD dissertation, Inner Mongolia University, Hohhot. (in Chinese with English abstract) [董雷 (2019) 干旱—半干旱区草地与灌丛群落谱系结构研究. 博士学位论文, 内蒙古大学, 呼和浩特.]
- Editorial Committee of Vegetation Map of China, Chinese Academy of Sciences (2001) Vegetation Atlas of China (1:1000000). Science Press, Beijing. (in Chinese) [中国科学院中国植被图编辑委员会 (2001) 1:1000000中国植被图集. 科学出版社, 北京.]
- Fang JY, Wang XP, Shen ZH, Tang ZY, He JS, Yu D, Jiang Y, Wang ZH, Zheng CY, Zhu JL, Guo ZD (2009) Methods and protocols for plant community inventory. *Biodiversity Science*, 17, 533–548. (in Chinese with English abstract) [方精云, 王襄平, 沈泽昊, 唐志尧, 贺金生, 于丹, 江源, 王志恒, 郑成洋, 朱江玲, 郭兆迪 (2009) 植物群落清查的主要内容、方法和技术规范. *生物多样性*, 17, 533–548.]
- Gaston KJ (2000) Global patterns in biodiversity. *Nature*, 405, 220–227.
- Hu S, Zhao RX, Jia YW, Niu CW, Liu LMZ, Zhan CS (2018) The characteristic of vegetation vertical zonality and the influential factors in typical mountains in China. *Chinese Journal of Nature*, 40(1), 12–16. (in Chinese with English abstract) [胡实, 赵茹欣, 贾仰文, 牛存稳, 刘梁美子, 占车生 (2018) 中国典型山地植被垂直地带性特征及其影响要素. *自然杂志*, 40(1), 12–16.]
- Huang JX, Zheng FY, Mi XC (2010) Influence of environmental factors on phylogenetic structure at multiple spatial scales in an evergreen broad-leaved forest of China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 34, 309–315. (in Chinese with English abstract) [黄建雄, 郑凤英, 米湘成 (2010) 不同尺度上环境因子对常绿阔叶林群落的谱系结构的影响. *植物生态学报*, 34, 309–315.]
- Jin Y, Qian H (2019) VPhyloMaker: An R package that can generate very large phylogenies for vascular plants. *Ecography*, 42, 1353–1359.
- Jump AS, Mátyás C, Peñuelas J (2009) The altitude-for-latitude disparity in the range retractions of woody species. *Trends in Ecology & Evolution*, 24, 694–701.
- Karger DN, Conrad O, Böhner J, Kawohl T, Kreft H, Soria-Auza RW, Zimmermann NE, Peter Linder H, Kessler M (2017) Climatologies at high resolution for the earth's land surface areas. *Scientific Data*, 4, 170122.
- Kembel SW, Cowan PD, Helmus MR, Cornwell WK, Morlon H, Ackerly DD, Blomberg SP, Webb CO (2010) Picante: R tools for integrating phylogenies and ecology. *Bioinformatics*, 26, 1463–1464.
- Li JL, Zhang JT (2006) Plant species diversity in the middle part of the Taihang Mountain. *Chinese Journal of Applied and Environmental Biology*, 12, 766–771. (in Chinese with English abstract) [李军玲, 张金屯 (2006) 太行山中段植物群落物种多样性与环境的关系. *应用与环境生物学报*, 12, 766–771.]
- Li XH, Zhu XX, Niu Y, Sun H (2014) Phylogenetic clustering and overdispersion for alpine plants along elevational gradient in the Hengduan Mountains Region, Southwest China. *Journal of Systematics and Evolution*, 52, 280–288.
- Liu HX, Gu JC, Lu SW, Gu WH, Yu JJ (2009) Study on forest community characters and species diversity of Xiaowutai. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 25, 97–100. (in Chinese with English abstract) [刘红霞, 谷建才, 鲁绍伟, 谷卫华, 于景金 (2009) 小五台森林群落特征及林下物种多样性研究. *中国农学通报*, 25, 97–100.]
- Liu L (1996) Vegetation of Hebei. Science Press, Beijing. (in Chinese) [刘濂 (1996) 河北植被. 科学出版社, 北京.]
- Lü GX, Chen YM, Zou CX, Feng CY, Hao FF (2017) Spatial pattern and driving factors of vegetation degradation in Beijing-Tianjin-Hebei. *Journal of Ecology and Rural Environment*, 33, 417–425. (in Chinese with English abstract) [吕国旭, 陈艳梅, 邹长新, 冯朝阳, 郝芳芳 (2017) 京津冀植被退化的空间格局及人为驱动因素分析. *生态与农村环境学报*, 33, 417–425.]
- Marcoulides KM, Raykov T (2019) Evaluation of variance inflation factors in regression models using latent variable modeling methods. *Educational and Psychological Measurement*, 79, 874–882.
- Oksanen J, Kindt R, Legendre P, O'Hara B, Stevens MHH, Oksanen MJ, Suggs M (2007) The vegan package. *Community Ecology Package*, 10, 631–637.
- Qian H, Hao ZQ, Zhang J (2014) Phylogenetic structure and phylogenetic diversity of angiosperm assemblages in forests along an elevational gradient in Changbaishan, China. *Journal of Plant Ecology*, 7, 154–165.
- Qian H, Sandel B (2017) Phylogenetic structure of regional angiosperm assemblages across latitudinal and climatic gradients in North America. *Global Ecology and Biogeography*, 26, 1258–1269.
- Qin H, Zhang YB, Dong G, Zhang F (2019) Altitudinal patterns of taxonomic, phylogenetic and functional diversity of forest communities in Mount Guandi, Shanxi, China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 43, 762–773. (in Chinese with English abstract) [秦浩, 张殷波, 董刚, 张峰 (2019) 山西关帝山森林群落物种、谱系和功能多样性海拔格局. *植物生态学报*, 43, 762–773.]
- R Team Core (2019) R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna. <https://www.R-project.org/>. (accessed on 2019-03-11)
- Smith SA, Brown JW (2018) Constructing a broadly inclusive seed plant phylogeny. *American Journal of Botany*, 105, 302–314.
- Swenson NG, Enquist BJ, Thompson J, Zimmerman JK (2007) The influence of spatial and size scale on phylogenetic relatedness in tropical forest communities. *Ecology*, 88, 1770–1780.
- Swenson NG, Enquist BJ, Pither J, Thompson J, Zimmerman JK (2006) The problem and promise of scale dependency in community phylogenetics. *Ecology*, 87, 2418–2424.
- Tan LM, Li HJ, Liu HT, Liu HJ, Liu JT (2010) Spatial distribution characteristics of arable lands in Taihang Mountain area of Hebei Province. *Chinese Journal of Eco-Agriculture*, 18, 872–875. (in Chinese with English abstract) [谭莉梅, 李红军, 刘慧涛, 刘宏娟, 刘金铜 (2010) 河北省太行山区域耕地资源空间分布特征研究. *中国生态农业学报*, 18, 872–875.]

- Tang LL, Yang T, Liu HY, Kang MY, Wang RQ, Zhang F, Gao XM, Yue M, Zhang M, Zheng PF, Shi FC (2019) Distribution and species diversity patterns of *Vitex negundo* var. *heterophylla* shrublands in North China. Chinese Journal of Plant Ecology, 43, 825–833. (in Chinese with English abstract) [唐丽丽, 杨彤, 刘鸿雁, 康慕谊, 王仁卿, 张峰, 高贤明, 岳明, 张梅, 郑璞帆, 石福臣 (2019) 华北地区荆条灌丛分布及物种多样性空间分异规律. 植物生态学报, 43, 825–833.]
- Verdú M, Rey PJ, Alcántara JM, Siles G, Valiente-Banuet A (2009) Phylogenetic signatures of facilitation and competition in successional communities. Journal of Ecology, 97, 1171–1180.
- Webb CO (2000) Exploring the phylogenetic structure of ecological communities: An example for rain forest trees. The American Naturalist, 156, 145–155.
- Webb CO, Ackerly DD, McPeek MA, Donoghue MJ (2002) Phylogenies and community ecology. Annual Review of Ecology and Systematics, 33, 475–505.
- Xiao YM, Yang LC, Nie XQ, Li CB, Xiong F, Zhao XH, Zhou GY (2018) Phylogenetic Structure of desert shrub community in Qaidam Basin. Acta Botanica Boreali-Occidentalis Sinica, 38, 750–760. (in Chinese with English abstract) [肖元明, 杨路存, 聂秀青, 李长斌, 熊丰, 赵晓辉, 周国英 (2018) 柴达木盆地荒漠灌丛群落谱系结构研究. 西北植物学报, 38, 750–760.]
- Yang YH, Wang ZP, Sakura Y, Tang CY, Shindo S (2002) Effects of global warming on productivity and soil moisture in Taihang Mountain: A transplant study. Chinese Journal of Applied Ecology, 13, 667–671. (in Chinese with English abstract) [杨永辉, 王智平, 佐仓保夫, 唐常源, 新藤静夫 (2002) 全球变暖对太行山植被生产力及土壤水分的影响. 应用生态学报, 13, 667–671.]
- Yu XX, Zhang XM, Wang XB (2008) Vegetation community features and succession law of natural shrubs in Beijing mountainous area. Journal of Beijing Forestry University, 30 (S2), 107–111. (in Chinese with English abstract) [余新晓, 张晓明, 王雄宾 (2008) 北京山区天然灌丛植被群落特征与演替规律. 北京林业大学学报, 30 (S2), 107–111.]
- Zhang JT, Xi Y, Li J (2006) The relationships between environment and plant communities in the middle part of Taihang Mountain Range, North China. Community Ecology, 7, 155–163.
- Zhang WK, Li H, Wang GH (2013) Community characteristics of main vegetation types along two altitudinal transects on mountains of northwestern Beijing, China. Chinese Journal of Plant Ecology, 37, 566–570. (in Chinese) [张维康, 李贺, 王国宏 (2013) 北京西北部山地两个垂直样带内主要植被类型的群落特征. 植物生态学报, 37, 566–570.]
- Zhao FY, Liu F, Cheng J, Tang XF, Shi ZH (2016) Vegetation characteristics of subalpine meadow community in Lingshan Mountain of Beijing City. Bulletin of Soil and Water Conservation, 36(3), 165–171. (in Chinese with English abstract) [赵方莹, 刘飞, 程婕, 唐晓芬, 史振华 (2016) 北京市灵山亚高山草甸植被群落特征. 水土保持通报, 36(3), 165–171.]
- Zhao MF, Xue F, Wang YH, Wang GY, Xing KX, Kang MY, Wang JL (2017) Phylogenetic structure and diversity of herbaceous communities in the conifer forests along an elevational gradient in Luya Mountain, Shanxi, China. Chinese Journal of Plant Ecology, 41, 707–715. (in Chinese with English abstract) [赵鸣飞, 薛峰, 王宇航, 王国义, 邢开雄, 康慕谊, 王菁兰 (2017) 山西芦芽山针叶林草本层群落谱系结构与多样性的海拔格局. 植物生态学报, 41, 707–715.]
- Zhao SQ, Fang JY, Zong ZJ, Zhu B, Shen HH (2004) Composition, structure and species diversity of plant communities along an altitudinal gradient on the northern slope of Mt. Changbai, Northeast China, 12, 164–173. (in Chinese with English abstract) [赵淑清, 方精云, 宗占江, 朱彪, 沈海花 (2004) 长白山北坡植物群落组成、结构及物种多样性的垂直分布. 生物多样性, 12, 164–173.]
- Zomer RJ, Trabucco A, Bossio DA, Verchot LV (2008) Climate change mitigation: A spatial analysis of global land suitability for clean development mechanism afforestation and reforestation. Agriculture, Ecosystems & Environment, 126, 67–80.

(责任编辑: 星耀武 责任编辑: 黄祥忠)

附录 Supplementary Material

附录1 太行山北段地区荆条灌丛和三裂绣线菊灌丛样地基本信息

Appendix 1 Basic information of the plots of *Vitex negundo* var. *heterophylla* shrubs and *Spiraea trilobata* shrubs in the North Taihang Mountains
<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2020192-1.xlsx>

附录2 本研究所使用的R代码

Appendix 2 R codes used in this research
<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2020192-2.pdf>

附录3 本研究涉及所有物种的系统发育树

Appendix 3 Phylogenetic tree of all species in this research
<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2020192-3.pdf>

附录4 本研究物种在谱系结构主坐标分析(PCPS)前两轴上的得分

Appendix 4 The first two principal coordinates scores on the principal coordinates of phylogenetic structure (PCPS) analysis for all species in this research
<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2020192-4.pdf>

董雷, 王静, 刘永刚, 赵志平, 米湘成, 郭柯 (2021) 太行山北段地区荆条灌丛和三裂绣线菊灌丛群落谱系结构. 生物多样性, 29 (1): 21–31. <http://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2020192>

附录 2 本研究所使用的 R 代码

Appendix 2 R codes used in this research

```
##计算 α 多样性
sp_diversity <- read.csv("sp.csv", header=T)
names(sp_diversity)[1:3] <- c("plotname", "species", "abundance")
library(spaa)
library(vegan)
shrub.mat <- data2mat(sp_diversity)
Shannon <- diversity(shrub.mat, index = "shannon")
S <- specnumber(shrub.mat)
Pielou <- Shannon/log(S)
sr.all <- cbind(Shannon, Pielou)
write.csv(sr.all, "sprichness.csv")

##去除方差膨胀因子大于 10 的环境变量
df <- read.csv("environment.csv")
library(car)
vif(lm(nri~ala+mat+map+maxt+mint+maxp+minp+pet+aspect+slope+ai, data=df))
vif(lm(nri~ala+mat+map+maxt+mint+maxp+minp+pet+aspect+slope, data=df))
vif(lm(nri~ala+mat+map+mint+maxp+minp+pet+aspect+slope, data=df))
vif(lm(nri~ala+map+maxt+mint+maxp+minp+pet+aspect+slope, data=df))
vif(lm(nri~ala+map+mint+maxp+minp+pet+aspect+slope, data=df))
vif(lm(nri~ala+mint+maxp+minp+pet+aspect+slope, data=df))
vif(lm(nri~ala+mint+maxp+minp+aspect+slope, data=df))

#####
##构建谱系树
library("VPhyloMaker")
species <- read.csv("splist.csv")
tree.a <- phylo.maker(sp.list=species, tree=GBOTB.extended, nodes=nodes.info.1, scenarios="S1")
phy <- tree.a$scenario.1
plot(phy)
write.tree(phy, "phy.tree")

##谱系信号检验
library(picante)
##性状数据
traits <- read.csv("traits.csv", header = TRUE, row.names = 1)
pairs(traits)
traits <- log10(traits)#对形状数据进行对数变换, 使数据更接近正态分布
pairs(traits)
multiPhylosignal(traits, multi2di(phy))

##样方数据预处理
library(vegan)
com <- read.csv(sample.csv)

#样方和谱系树重新匹配, 确保谱系树和样方中的物种一一对应
combined <- match.phylo.comm(phy, com)
phy <- combined$phy
comm <- combined$comm
#str(phy)

##计算 NRI
nri.weight <- ses.mpd(comm, eophenetic(phy), null.model="taxa.label", abundance.weighted = T)
nri.weight$NRI <- -nri.weight$mpd.obs.z#计算 NRI
write.csv(nri.weight, "NRI.csv")
```

董雷, 王静, 刘永刚, 赵志平, 米湘成, 郭柯 (2021) 太行山北段地区荆条灌丛和三裂绣线菊灌丛群落谱系结构. 生物多样性, 29 (1): 21–31. <http://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2020192>

```
##荆条灌丛和三裂绣线菊灌丛 α 多样性、谱系结构和谱系多样性比较
df <- read.csv("result.csv")
t.test(metadata$SR ~ df$community)
t.test(metadata$Shannon ~ df$community)
t.test(metadata$Pielou ~ df$community)
t.test(metadata$nri ~ df$community)

##群落整体与环境的多元回归
df2 <- as.data.frame( scale(df))
lm_all <- lm(nri~maxp+minp+cosasp+ala+slop+mint,data=df2)
summary(lm_all)
anova(lm_all)
round(coef(lm_all), 2)

##荆条灌丛与环境的多元回归
vitex <- subset(df2,community=="Vitex")
lm_vitex <- lm(nri~maxp+minp+cosasp+ala+slop+mint,data=vitex)
summary(lm_vitex)
anova(lm_vitex)
round(coef(lm_vitex), 2)

##三裂绣线菊灌丛与环境的多元回归
spiraea <- subset(df2,community=="Spiraea")
lm_spiraea <- lm(nri~maxp+minp+cosasp+ala+slop+mint,data=spiraea)
summary(lm_spiraea)
anova(lm_spiraea)
round(coef(lm_spiraea), 2)

#####
##谱系 PCPS 分析
library(PCPS)
res <- pcps(comm,p.dist)
summary(res, choices = c(1, 2))$scores
plot(res, display = "text", groups = c(rep("Clade-A", 5), rep("Clade-B", 7),
                                         rep("Clade-C", 5),rep("Clade-D", 7),rep("Clade-E", 15)),cex=0.6)
```

附录3 本研究涉及所有物种的系统发育树 Appendix 3 Phylogenetic tree of all species in this research

(((((Artemisia_giraldii:1.790113,Artemisia_gmelinii:1.790113):30.047893,Myripnois_dioica:31.838006):61.892
206,(Abelia_biflora:50.751674,Lonicera_chrysantha:50.751674):42.978538):13.011199,((Elsholtzia_stautoni:34
.280417,Vitex_negundo_var._heterophylla:34.280417):36.740191,(Fraxinus_rhynchophylla:20.11158,(Syringa_pe
kinensis:5.23688,Syringa_pubescens:5.236881,Syringa_reticulata:5.236881):14.8747):50.909028):18.730459,Lept
odermis_oblonga:89.751068):16.990343):5.599318,(Rhododendron_micranthum:5.244737,Rhododendron_mucro
nulatum:5.244738):107.095991):2.225571,((Deutzia_hamata:13.268877,Deutzia_grandiflora:13.268878):22.1978
65,Philadelphus_pekinensis:35.466743):79.099557):9.167937,((((Caragana_rosea:49.426521,Robinia_pseudoaca
cia:49.426521):8.204971,(Lespedeza_daurica:7.856879,Lespedeza_formosa:7.856879,(Lespedeza_floribunda:2.3
30757,Lespedeza_bicolor:2.330757):5.526123):42.66069,Indigofera_bungeana:50.517569):7.113922):55.069704,((Amygdalus_davidiana:94.561179,(Spiraea_pubescens:5.99375,Spiraea_trilobata:5.99375):88.56743):4.400616,(
Celtis_bungeana:85.493416,(Ziziphus_jujuba:51.398492,(Rhamnus_schneideri:7.134798,Rhamnus_bungeana:7.1
34798,Rhamnus_parvifolia:7.134799):44.263693):34.094924):13.46838):12.186212,((Ostryopsis_davidiana:64.85
8898,Betula_chinensis:64.858897):33.020665,Quercus_mongolica:97.879562):13.268445):1.553188):3.084369,L
eptopus_chinenais:115.785564):2.793039,((Grewia_biloba:70.118086,Wikstroemia_chamaedaphne:70.118085):34
.139973,Cotinus_coggygria:104.258059):14.320545):5.155633);

附录4 本研究物种在谱系结构主坐标分析(PCPS)前两轴上的得分

Appendix 4 The first two principal coordinates scores on the principal coordinates of phylogenetic structure (PCPS) analysis for all species in this research

物种 Species	PCPS.1	PCPS.2
多花胡枝子 <i>Lespedeza floribunda</i>	-0.22061	-0.14586
二色胡枝子 <i>Lespedeza bicolor</i>	-0.22073	-0.14573
达乌里胡枝子 <i>Lespedeza daurica</i>	-0.22248	-0.14542
美丽胡枝子 <i>Lespedeza formosa</i>	-0.22012	-0.14444
河北木蓝 <i>Indigofera bungeana</i>	-0.2461	-0.14378
刺槐 <i>Robinia pseudoacacia</i>	-0.22177	-0.14372
红花锦鸡儿 <i>Caragana rosea</i>	-0.19987	-0.13885
华北米蒿 <i>Artemisia giraldii</i>	0.129201	-0.10537
铁杆蒿 <i>Artemisia gmelinii</i>	0.130205	-0.10412
孩儿拳头 <i>Grewia biloba</i>	-0.09492	-0.08601
河朔荛花 <i>Wikstroemia chamaedaphne</i>	-0.13515	-0.08576
黄栌 <i>Cotinus coggygria</i>	-0.23217	-0.0652
金花忍冬 <i>Lonicera chrysantha</i>	0.129642	-0.03858
迎红杜鹃 <i>Rhododendron mucronulatum</i>	0.157063	-0.03854
照山白 <i>Rhododendron micranthum</i>	0.160723	-0.03772
六道木 <i>Abelia biflora</i>	0.14868	-0.02861
太平花 <i>Philadelphus pekinensis</i>	0.064468	-0.0227
钩齿溲疏 <i>Deutzia hamata</i>	0.082188	-0.00573
大花溲疏 <i>Deutzia grandiflora</i>	0.07806	-0.0025
雀儿舌头 <i>Leptopus chinensis</i>	-0.42426	0.01716
蚂蚱腿子 <i>Myripnois dioica</i>	0.108137	0.022483
蒙古栎 <i>Quercus mongolica</i>	-0.31303	0.061908
坚桦 <i>Betula chinensis</i>	-0.26649	0.06509
虎榛子 <i>Ostryopsis davidiana</i>	-0.22908	0.066518
山桃 <i>Amygdalus davidiana</i>	-0.39288	0.076893
三裂绣线菊 <i>Spiraea trilobata</i>	-0.2893	0.079557
土庄绣线菊 <i>Spiraea pubescens</i>	-0.29136	0.079967
酸枣 <i>Ziziphus jujuba</i> var. <i>spinosa</i>	-0.29941	0.081093
小叶朴 <i>Celtis bungeana</i>	-0.39044	0.089291
卵叶鼠李 <i>Rhamnus bungeana</i>	-0.3385	0.096227
小叶鼠李 <i>Rhamnus parvifolia</i>	-0.33861	0.096304
东北鼠李 <i>Rhamnus schneideri</i>	-0.3379	0.097133
薄皮木 <i>Leptodermis oblonga</i>	0.146194	0.105476
木香薷 <i>Elsholtzia stauntoni</i>	0.167515	0.126763
荆条 <i>Vitex negundo</i> var. <i>heterophylla</i>	0.162728	0.127443
北京丁香 <i>Syringa pekinensis</i>	0.10884	0.151843
暴马丁香 <i>Syringa reticulata</i>	0.10891	0.151917
小叶丁香 <i>Syringa pubescens</i>	0.107573	0.151938
大叶白蜡 <i>Fraxinus rhynchophylla</i>	0.10711	0.155388



•研究报告•

上海苏州河治理中鱼类多样性及群落结构变化

余宏昌^{ID1}, 毕宝帅^{ID1}, 唐文乔^{ID1,2*}, 张亚^{ID1,2}, 郭弘艺^{ID1,2}

1. 上海海洋大学海洋动物系统分类与进化上海高校重点实验室, 上海 201306; 2. 上海海洋大学水产种质资源发掘与利用省部共建教育部重点实验室, 上海 201306

摘要: 为了评估近20年来上海苏州河环境综合整治过程中鱼类多样性的变化状况, 本文于2019年6月(夏季)和9月(秋季)对苏州河13个断面的鱼类样本进行了采集, 对鱼类多样性和群落结构作了分析。结果显示, 2次采集共获得鱼类样本10,102号, 隶属于8目15科37属45种。夏季和秋季, 上游8个断面的鱼类均为36种, 下游5个断面则为12种和15种。从上游到下游, Shannon-Wiener多样性指数(H')、Margalef种类丰富度指数(D)和Simpson优势度指数(C)总体呈逐渐降低的趋势。相对重要性指数(IRI)显示, 夏秋两季上游断面共同的优势种为似鱎(*Pseudobrama simoni*), 下游为鲫(*Carassius auratus*)和泥鳅(*Misgurnus anguillicaudatus*)。丰度生物量曲线表明, 全河段鱼类群落结构总体上并不稳定, 特别是夏季的下游河段。Cluster聚类和非参数多维标度排序分析可明显将鱼类群落分为上游群组(I)与下游群组(II), 似鱎、泥鳅、鲫、光泽黄颡鱼(*Pelteobagrus nitidus*)和兴凯鱲(*Acheilognathus chankaensis*)等是造成群组间差异性的主要分歧种。与2001年的43种、2006年的28种相比, 本次调查的物种数出现了明显回升, 特别是下游河段。这种上游鱼类向下游迁移的趋势, 预示着下游中心城区与上游郊区河段的水质差别正在缩小, 水生态系统恢复迹象明显。本文认为, 上下游之间鱼类群落结构差异的缩小以及翘嘴鮊(*Culter alburnus*)、红鳍原鲌(*Cultrichthys erythropterus*)、棒花鱼(*Abbottina rivularis*)、子陵吻虾虎鱼(*Rhinogobius giurinus*)等在下游河段的出现, 可作为苏州河综合整治效果的重要生态标志。

关键词: 苏州河; 鱼类物种多样性; 群落结构; 指示鱼类

余宏昌, 毕宝帅, 唐文乔, 张亚, 郭弘艺 (2021) 上海苏州河治理中鱼类多样性及群落结构变化. 生物多样性, 29, 32–42. doi: 10.17520/biods.2020067.
Yu HC, Bi BS, Tang WQ, Zhang Y, Guo HY (2021) Changes in fish diversity and assemblage during comprehensive restoration of the Suzhou River in Shanghai. Biodiversity Science, 29, 32–42. doi: 10.17520/biods.2020067.

Changes in fish diversity and assemblage during comprehensive restoration of the Suzhou River in Shanghai

Hongchang Yu^{ID1}, Baoshuai Bi^{ID1}, Wenqiao Tang^{ID1,2*}, Ya Zhang^{ID1,2}, Hongyi Guo^{ID1,2}

1 Shanghai Universities Key Laboratory of Marine Animal Taxonomy and Evolution, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306

2 Key Laboratory of Exploration and Utilization of Aquatic Genetic Resources, Ministry of Education, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306

ABSTRACT

Aim: The Suzhou River, once a typical urban polluted river, flows through the central area of Shanghai. At the end of 1990s, the local government began to carry out the comprehensive treatment of the river environment. The water quality and ecosystem of the river have gradually improved. The purpose of this paper is to evaluate the changes in fish diversity and assemblage during the comprehensive restoration of the Suzhou River in Shanghai in the past two decades.

Methods: The paper sampled 13 sections along the Suzhou River in June (summer) and September (autumn) in 2019. Some statistical methods, such as diversity index, relative importance index (IRI), abundance-biomass comparison curve (ABC curve) and cluster analysis, are used to analyze the characteristic parameters of fish diversity and assemblage.

Results: A total of 10,102 fish samples were collected, comprising 45 species belonging to 8 orders, 15 families, and 37 genera. In summer and autumn, there were 36 species of fish in the upper reaches, 12 and 15 species, respectively, in

收稿日期: 2020-03-02; 接受日期: 2020-05-23

基金项目: 上海市生态环境局 2019 年苏州河鱼类群落专项调查项目和国家重点研发计划(2018YFD0900802)

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: wqtang@shou.edu.cn

the lower reaches. From upstream to downstream, the Shannon-Wiener diversity index (H'), the Margalef richness index (D), and the Simpson dominance index (C) showed gradual decreases. Relative importance index (IRI) showed that the common dominant species of the upper reaches in summer and autumn was *Pseudobrama simoni*, and the lower reaches were *Carassius auratus* and *Misgurnus anguillicaudatus*, respectively. The abundance-biomass comparison curve (ABC curve) revealed that the fish assemblage of the whole river was unstable, especially downstream in summer. Cluster analysis and non-metric multidimensional ordination, based on species and quantity, indicated that fish assemblage structure could be divided into two groups, e.g. upstream group I and downstream group II. *Pseudobrama simoni*, *Misgurnus anguillicaudatus*, *Carassius auratus*, *Pelteobagrus nitidus* and *Acheilognathus chankaensis* were the main discriminating species causing the differences between the two groups.

Conclusions: Compared with the 43 species in 2001 and 28 species in 2006, the species of fishes showed an increase, especially downstream. This trend of fish migration from upstream to downstream may indicate that water quality differences between the upper reaches and lower reaches is narrowing. The reduction of differences in the fish assemblage between upstream and downstream and the appearances of *Culter alburnus*, *Cultrichthys erythropterus*, *Abbottina rivularis*, and *Rhinogobius giurinus* in the lower reaches are ecological signs of the comprehensive restoration effects in the Suzhou River.

Key words: Suzhou River; species diversity of fish; assemblage; indicative fish

苏州河也称吴淞江，是长江最后一条大型支流黄浦江的支流。发源于江苏太湖，自青浦区进入上海，流经上海中心城区，在外白渡桥汇入黄浦江；在上海市境内长约53 km，河面宽一般为50–70 m。苏州河涉及上海12个区2,012条中小河道，区域面积855 km² (陈一申等, 1997)。由于上海早期的城市建设均在苏州河干流沿岸展开，因此苏州河被誉为上海的“母亲河”。苏州河曾有过水质清澈、鱼虾丰富的历史，“吴淞江垂钓”曾是清朝末年上海的十景之一。但自1920年起，上海市区段开始出现季节性水质恶化，50–60年代污染加重，到70年代末上海段全线遭受污染，市区河段终年黑臭(张广强等, 2009)，成为一条典型的城市污染河道。

从20世纪90年代后期以来，上海市实施了三期苏州河环境综合整治工程。一期工程(1999–2003年)以消除苏州河干流黑臭以及与黄浦江交汇处“黑黄”界面、整治两岸脏乱环境和改善滨河面貌为目标，二期工程(2003–2005年)以稳定苏州河干流水质、改善陆域环境为目标，三期工程(2006–2011年)以持续改善苏州河干流和支流的水质为目标，为生态系统的恢复创造条件(赵敏华和龚屹巍, 2018)。对照上海建设卓越全球城市的要求，上海市2019年启动了第四期苏州河环境综合整治工程，计划4年内投入资金254亿元，全面消除劣V类水体，提高防洪能力，提升生态环境质量(季永兴和刘水芹, 2020)。

随着水环境污染状况的日益加剧，对水生态安全的监测及预警预报成为迫切的需求。水生生物环

境监测作为有效的水质环境监测评估和预警手段也得到广泛应用和快速发展，鱼类、底栖动物、浮游生物和着生生物等成为常用的指示生物(Beugly & Pyron, 2010; 戴舒雅等, 2013; Sá-Oliveira et al, 2015; 张述伟等, 2015; 刘焕章等, 2016)。已有对苏州河浮游植物、底栖动物和着生生物群落的相关研究，阐述了这些类群与水质变化的一些对偶关系(廖祖荷和顾泳洁, 2003; 程曦等, 2009; 刘冬燕等, 2009)。

本世纪以前，仅《上海鱼类志》(中国水产科学研究院东海水产研究所和上海市水产研究所, 1990)中对苏州河鱼类有一些零星记载。随着苏州河环境综合整治工程的开展，鱼类的跟踪调查日益增多。2001年，夏建宏等(2009)采集了苏州河10个断面的鱼类样本，记录鱼类43种；2006年，陈小华等(2008)对苏州河上游2个断面的鱼类样本作了分析，记录鱼类28种。本研究旨在通过全面而深入的样本采集，分析鱼类物种多样性及群落结构现状，阐明苏州河综合整治工程开始以来鱼类物种多样性的变化，为进一步整治提供生态学参考。

1 材料与方法

1.1 采集断面的设置

结合河流形态、水文特点以及水质监测的历史习惯，在苏州河设置13个采样断面，其中干流10个，即赵屯(S1)、白鹤(S2)、黄渡(S5)、封浜河口(S7)、北新泾(S8)、中山西路桥(S9)、武宁路桥(S10)、昌化路桥(S11)、成都路桥(S12)、外白渡桥(S13)；支流



图1 上海苏州河各采样断面示意图

Fig. 1 Collecting sites of the Suzhou River in Shanghai

表1 上海苏州河各采样断面位置信息表

Table 1 The coordinates of sections of the Suzhou River in Shanghai

代号 Codes	断面名称 Section names	中心经纬度 Coordinates
上游 Upstream		
S1	赵屯 Zhaotun	121°04' E, 31°16' N
S2	白鹤 Baihe	121°08' E, 31°16' N
S3	油墩港 Youdungang	121°09' E, 31°14' N
S4	蕰藻浜 Wenzaobang	121°12' E, 31°18' N
S5	黄渡 Huangdu	121°12' E, 31°15' N
S6	新通波塘 Xintongbotang	121°12' E, 31°14' N
S7	封浜河口 Fengbanghekou	121°18' E, 31°13' N
S8	北新泾 Beixinjing	121°22' E, 31°13' N
下游 Downstream		
S9	中山西路桥 Zhongshanxiu Bridge	121°23' E, 31°13' N
S10	武宁路桥 Wuninglu Bridge	121°25' E, 31°14' N
S11	昌化路桥 Changhualu Bridge	121°26' E, 31°15' N
S12	成都路桥 Chengdulu Bridge	121°27' E, 31°14' N
S13	外白渡桥 Waibaidu Bridge	121°29' E, 31°14' N

3个，即油墩港(S3)、蕰藻浜(S4)、新通波塘(S6)，具体位置见图1和表1。一般以北新泾为界，将苏州河分为上游河段和下游河段。

1.2 鱼类样本采集方法

2019年6月4–23日(夏季)和2019年9月14–26日(秋季)，租用专业渔船在苏州河13个采样断面对鱼类样本进行了2次采集。同一次采集期间，气温和风力接近，都为晴或多云天气，以消除天气对采样的影响。在每个断面的200 m左右河道范围内，定量和定性采集标本。

1.2.1 定量样本

每一个断面均采用地笼网和三层刺网进行采样，地笼网主要用于采集底层鱼类，三层刺网可以

采集全水层鱼类。地笼网由中间10节笼体和2个尾稍组成，拉伸后长度为7 m；每节笼体长宽高为0.5 m × 0.4 m × 0.4 m，两侧各设1个进口，两条底纲加石子坠，上纲各伸出14 cm的翅；尾稍长各1 m，网目均为10 mm。在离岸15–20 m的水域，垂直河岸，间隔20 m平行放置8–10条，由于水上交通限制，中山西路桥及以下断面放置4–6 h，以上断面放置10 h左右。三层刺网规格为1.5 m × 30 m，网目内层15 mm，外层30 mm。在沿岸缓流处放置10–12条，由于航运和漂浮物的干扰，保证回收时下游段有4条、上游段有6条以上的有效采集网具，采集时间为2–6 h。

1.2.2 定性样本

定量采集的同时，在每个断面用小型地笼网和撒网进行定性采集，以弥补定量样本采集物种的可能遗漏。小型地笼网的结构略有不同，中间10节笼体的长宽高为0.4 m × 0.3 m × 0.3 m，每节设1个进口，底部加石子坠，上纲无翅，尾稍长0.5 m，全网拉伸5 m，网目5 mm。将30–40条网具放在各类小生境中采集。撒网的规格为口径5 m、网长5 m、网目20 mm，每个采样断面撒网10次以上。

1.3 样本保存和鉴定

采集的样本用10%的福尔马林固定，每个断面的每一种网具样本分别保存，集中带回实验室鉴定。物种鉴定及生态特征分类主要依据《中国鱼类系统检索》(成庆泰和郑葆珊, 1987)、《上海鱼类志》(中国水产科学研究院东海水产研究所和上海市水产研究所, 1990)和《江苏鱼类志》(倪勇和伍汉霖, 2006)等，目、科等高级阶元依*Fishes of the World* (Nelson et al, 2016)。鉴定好的标本用电子天平称量，体重精度为0.1 g，游标卡尺或量鱼板测量体长，精度为1 mm。记录每个采样断面、每种网具的鱼类种

类、数量和重量。

1.4 生态类群划分

按照唐文乔等(2003), 本文将苏州河鱼类生态类型分为洄游性、河口性和淡水性; 营养结构分为肉食性、植食性和杂食性; 栖息水层分为中上层、中下层和底层; 体型大小分为大型、中型和小型。

1.5 数据分析

1.5.1 物种优势度及多样性

采用Pinkas相对重要性指数(relative importance index, *IRI*)、Shannon-Wiener多样性指数(*H'*)、Pielou均匀度指数(*J*)、Margalef种类丰富度指数(*D*)、Simpson优势度指数(*C*)分析物种优势度及其多样性(林龙山等, 2012)。*IRI*计算公式为:

$$IRI = (W_i + N_i) \times F_i \quad (1)$$

式中, W_i 为某一物种的重量比(%), N_i 为该物种的数量比(%), F_i 为该物种在样本中的出现频率(%). 定义 $IRI \geq 1,000$ 的物种为优势种, $100 \leq IRI < 1,000$ 的物种为常见种, $10 \leq IRI < 100$ 的物种为一般种, $IRI < 10$ 的物种为少见种(程济生和俞连福, 2004)。

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

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

$$D = (S - 1) / \ln N \quad (4)$$

$$C = 1 - \sum (P_i)^2 \quad (5)$$

式中, S 为物种数, N 为所有种类的总个体数, P_i 为第*i*种个体在全部个体中的比例。

1.5.2 丰度生物量曲线

丰度生物量曲线(abundance-biomass comparison curve, 简称ABC曲线)最初用于污染对大型海洋底栖动物群落的影响监测(Warwick, 1986), 随后扩展到由污染引起的人为变化对游泳动物群落的影响监测(Chiu & Kuo, 2012), 也可以反映鱼类群落中种类组成的变化情况以及受干扰的程度(李圣法, 2008)。ABC曲线的统计量用W表示, 公式为:

$$W = \sum_{i=1}^s \frac{(W_i - N_i)}{50(S - 1)} \quad (6)$$

式中, W_i 和 N_i 为ABC曲线中种类序号对应的生物量和丰度的累积百分比。

1.5.3 群落结构特征

以鱼类种类和数量组成原始的数据矩阵, 样本为采样的13个断面, 变量为各断面每种鱼的数量百

分比。以Bray-Curtis相似性系数为基础构建断面之间的相似性矩阵, 建立聚类分析(Cluster)图和非参数多维标度排序(non-metric multidimensional scaling, nMDS)平面图(Clarke & Warwick, 2001; Lozupone & Knight, 2005)。根据胁强系数(stress)检验nMDS分析结果的优劣: Stress < 0.05时拟合极好; 0.05 ≤ Stress < 0.1时拟合较好; 0.1 ≤ Stress < 0.2时拟合一般; 0.2 ≤ Stress < 0.3时拟合较差(王卓等, 2019)。运用相似性分析(ANOSIM)检验类群之间的差异显著性, 应用Simper分析每种鱼对群落组内相似性和组间相异性的平均贡献率。为提高数据的正态性和方差齐性, 降低极端数值的负面影响, 对原始数据矩阵进行开四次方根转换, 并且只对鱼类数量百分比大于1%的种类进行聚类和排序分析。

1.6 统计分析

采用PRIMER 5.0软件进行ABC、Cluster、nMDS、Simper和Anosim分析, 并使用SPSS 19.0、Excel 2010、Vision 2010和Photoshop CS6绘图。

2 结果

2.1 种类组成

定量和定性采集鱼类10,102尾, 隶属于8目15科37属45种(附录1)。其中, 鲤形目有2科19属24种, 占总种数的53.33%; 鲈形目6科9属10种; 鲇形目2科2属4种; 合鳃鱼目2科2属2种; 鳕形目1科2属2种; 鲈形目、鳗鲡目、颌针鱼目各1科1属1种(图2a)。从生态类型看, 洄游性鱼类有2种, 即刀鲚(*Coilia nasus*)和鳗鲡(*Anguilla japonica*); 河口性5种, 即鲻(*Mugil cephalus*)、鮰(*Liza haematocheilus*)、花鮰(*Lateolabrax japonicus*)、纹缟虾虎鱼(*Tridentiger trigonocephalus*)和拉氏狼牙虾虎鱼(*Odontamblyopus lacepedii*); 其余38种均为淡水鱼类。从营养结构、栖息水层和体型大小看(图2b), 苏州河鱼类以肉食性、底层的中小型鱼类为主。

2.2 物种优势度的季节变化

在定量样本中, 夏季上游有鱼类26种, 其中优势种(表2)有似鱎(*Pseudobrama simoni*)、餐(*Hemiculter leucisculus*)、贝氏鱊(*H. bleekeri*)和兴凯鱊(*Acheilognathus chankaensis*), 合计占种数的15.38%、个体数的78.88%、总重量的76.83%, 常见种8种, 一般种6种, 少见种8种; 下游有鱼类11种,

优势种有鲫(*Carassius auratus*)、泥鳅(*Misgurnus anguillicaudatus*)和乌鳢(*Channa argus*)，合计占种数的27.27%、个体数的91.43%、重量的97.28%，常见种1种，一般种6种，少见种1种。

秋季上游有鱼类22种，优势种有似鱎、鲫和刀鲚，合计占种数的13.64%、个体数的75.02%、重量的84.09%，常见种9种，一般种4种，少见种6种；下游有鱼类15种，优势种有鲫、泥鳅和鲤(*Cyprinus carpio*)，合计占种数的20%、个体数的68.09%、重量的82%，常见种4种，一般种7种，少见种1种。

夏季和秋季上游共同的优势种为似鱎，且为两季的绝对优势种，其 IRI 值分别为10,159.54和11,302.52，远高于其他种类；下游共同的优势种为鲫和泥鳅，两者都属于两季的绝对优势种。

2.3 物种多样性指数的季节差异

利用定量样本分析了苏州河各采样断面4类物

种多样性指数的季节差异(图3)。从全河段看，夏季Shannon-Wiener多样性指数(H')、Pielou均匀度指数(J)、Simpson优势度指数(C)和Margalef丰富度指数(D)的平均值分别为1.27 (0.34–2.02)、0.59 (0.21–0.91)、0.57 (0.13–0.83)和1.77 (0.56–2.80)，均小于相应的秋季平均值1.48 (0.58–2.12)、0.67 (0.21–0.86)、0.66 (0.22–0.82)和1.92 (1.00–3.14)。

分河段看，北新泾以上的上游河段，夏季多样性指数(H')、种类丰富度指数(D)和优势度指数(C)普遍高于秋季，北新泾以下的下游河段则是秋季高于夏季。从具体的断面看，夏秋两季从上游到下游，多样性指数(H')、种类丰富度指数(D)和优势度指数(C)均呈逐渐降低的趋势，说明上游鱼类群落结构相对稳定，物种相对丰富。而均匀度指数(J)的波动性较大，缺乏明显的时空变化规律(图3)。

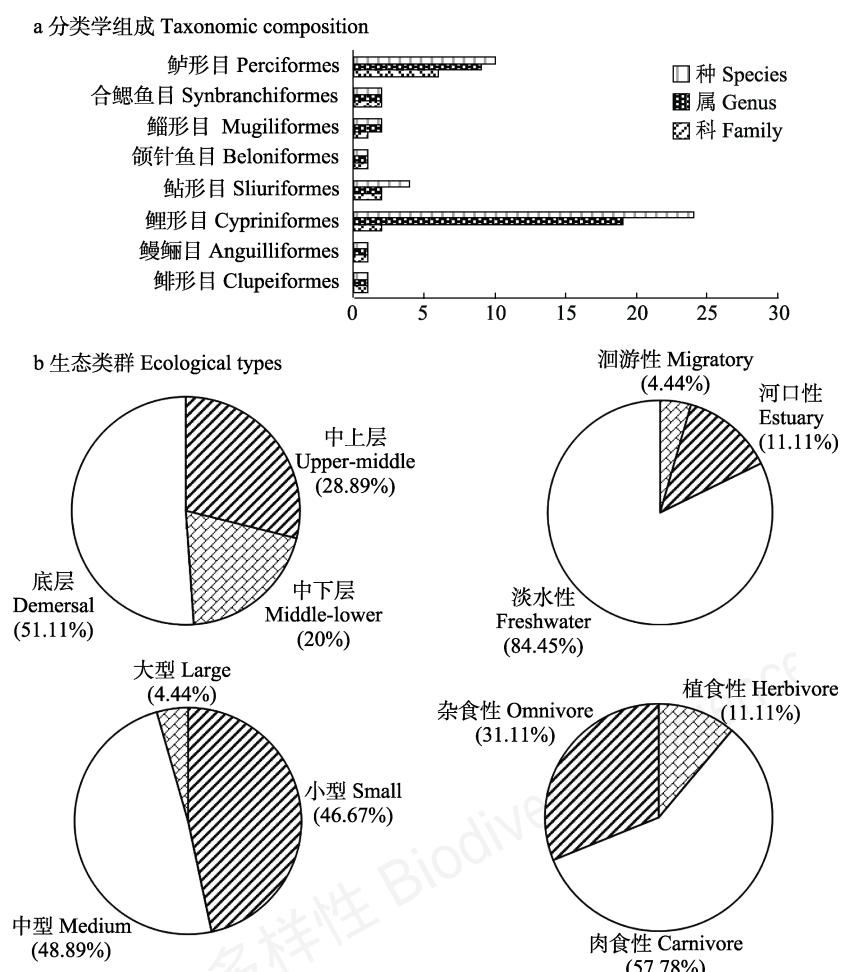


图2 上海苏州河鱼类组成

Fig. 2 Fish species composition of the Suzhou River in Shanghai

表2 上海苏州河鱼类优势种($IRI \geq 1,000$)和常见种($100 \leq IRI < 1,000$)的相对重要性指数

Table 2 Index of relative importance (IRI) of the dominant ($IRI \geq 1,000$) and common ($100 \leq IRI < 1,000$) fish species of the Suzhou River in Shanghai

种类 Species	夏季 Summer		秋季 Autumn	
	上游 Upstream	下游 Downstream	上游 Upstream	下游 Downstream
刀鲚 <i>Coilia nasus</i>			1,045.89	154.59
翘嘴鮊 <i>Culter alburnus</i>			130.01	
达氏鮈 <i>Culter dabryi</i>	920.05		827.64	
红鳍原鮈 <i>Cultrichthys erythropterus</i>	454.52		109.75	
贝氏鱥 <i>Hemiculter bleekeri</i>	1,116.50		139.41	
鱥 <i>Hemiculter leucisculus</i>	2,898.83		183.99	
似鳊 <i>Pseudobrama simoni</i>	10,159.54	309.94	11,302.52	756.94
麦穗鱼 <i>Pseudorasbora parva</i>	391.31		244.64	
兴凯鱥 <i>Acheilognathus chankaensis</i>	1,024.73		976.12	
大鳍鱥 <i>Acheilognathus macropterus</i>			215.51	
高体鳑鲏 <i>Rhodeus ocellatus</i>	274.22			
鲫 <i>Carassius auratus</i>	549.44	6,752.95	1,798.81	7,029.52
鲤 <i>Cyprinus carpio</i>				1,666.27
泥鳅 <i>Misgurnus anguillicaudatus</i>	167.30	5,946.77	264.08	5,202.53
光泽黄颡鱼 <i>Pelteobagrus nitidus</i>	179.78			932.39
子陵吻虾虎鱼 <i>Rhinogobius giurinus</i>	182.71			
乌鳢 <i>Channa argus</i>		1,334.40		765.65

空白处为该季节 $IRI < 100$ 的种类, 未列出具体数值。

The blank space show species with $IRI < 100$ in this season, and the specific value is not listed.

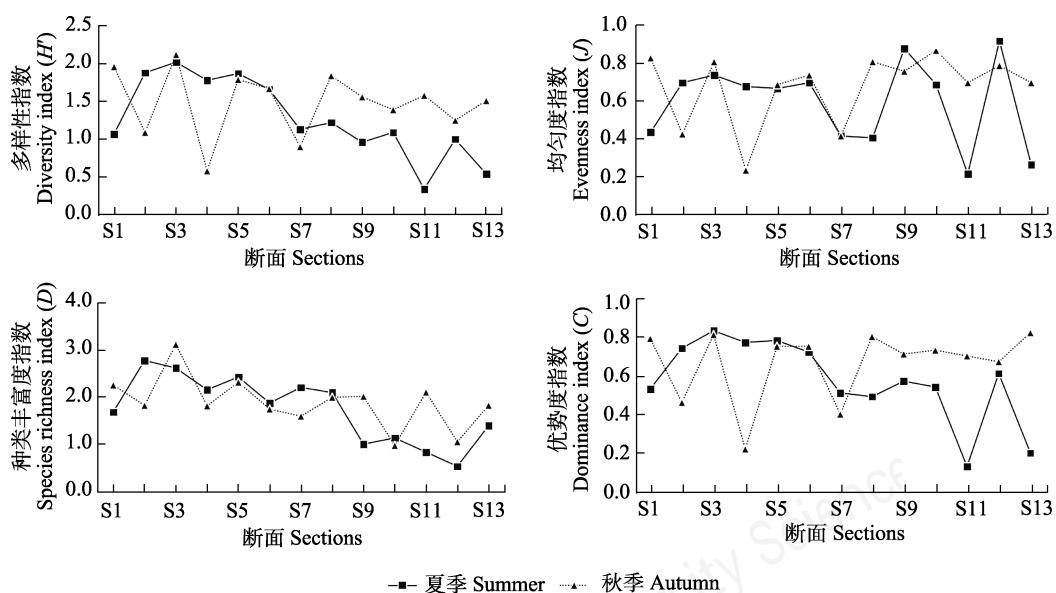


图3 上海苏州河鱼类多样性指数的季节变化。断面代号见表1。

Fig. 3 Seasonal changes of fish diversity index of the Suzhou River in Shanghai. Section codes see Table 1.

2.4 ABC曲线的特征

根据定量样本, 对苏州河上游和下游的鱼类群落分别作ABC曲线(图4)。夏季, 上游的W为负值, 生物量与丰度优势度曲线走向接近且有多次交叉,

表明该水域的鱼类群落中以小型鱼类占主体(孙莎莎等, 2013), 鱼类群落受到了严重干扰; 下游的W值略大于0, 生物量优势度曲线总体位于丰度优势度曲线之上, 起点也远高于后者, 但在第二优势种

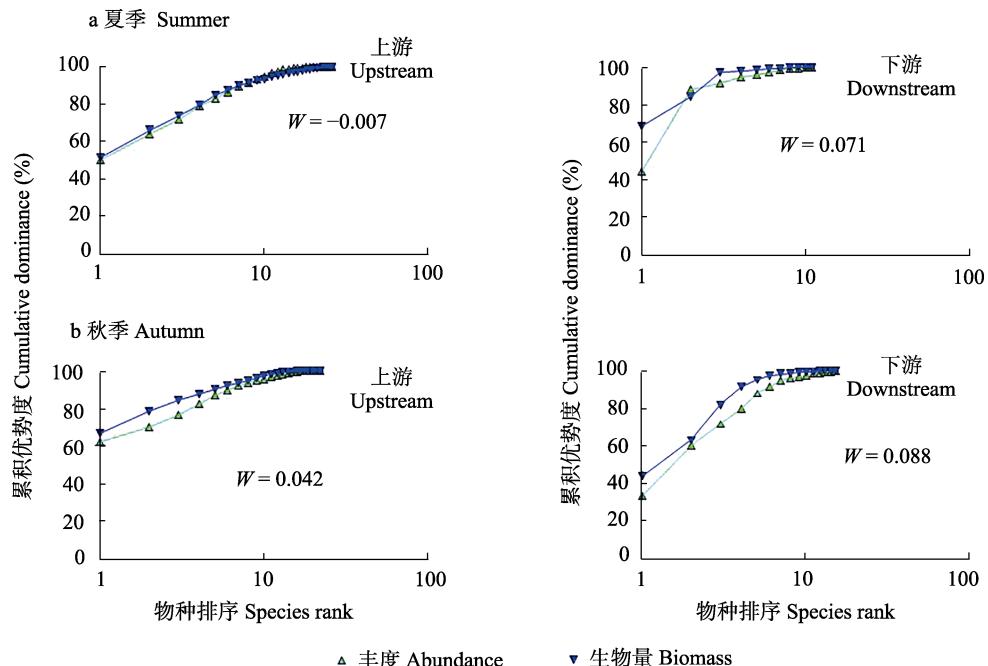


图4 上海苏州河夏季和秋季鱼类群落的丰度生物量曲线以及W统计值

Fig. 4 ABC curves and W values of fish assemblage of the Suzhou River in Shanghai in summer and autumn

处存在交叉，表明第一优势种为个体均重大于群落平均体重的鱼类，第二优势种则为小型的 r 对策鱼类，群落处于不稳定状态。

秋季，上游的生物量优势度曲线始终位于丰度优势度曲线之上，表明鱼类群落结构相对稳定，环境干扰较少。但下游的ABC曲线走势与夏季类似，鱼类群落也处于相对不稳定状态，受到较大的干扰。

2.5 物种的空间分布及群落结构差异

通过定量样本和定性样本的分析，获得各断面的物种数如图5。可以看出，上游河段的种类较多，最高的黄渡(S5)有33种，最低的北新泾(S8)也有18种，平均25种。下游河段的种类较少，平均仅10种，但靠近黄浦江的外白渡桥(S13)断面也有13种。与干流相比，3个支流断面的种类相对较少，油墩港(S3)、蕰藻浜(S4)、新通波塘(S6)分别为23种、22种和14种。

基于定量样本的鱼类数量百分比所作的Cluster聚类分析显示(图6)，Bray-Curtis相似性在17.03%的水平上，可以将苏州河鱼类群落分为I、II群组，群组I为5个上游干流断面和3个支流断面，群组II为下游5个断面。Anosim检验结果表明，群组I和群组II之间的差异极显著($R = 0.988, P = 0.001$)。nMDS排序分析的平均胁强系数为0.06，结果可信。聚类分

析所得出的两个组在nMDS二维点阵排序图上也获得了很好体现，都能解释苏州河上游与下游鱼类群落结构的明显差异性。

对上述分组进行Simper分析，鱼类群组平均相似性(相异性)贡献之和占90%以上的特征种(分歧种)见表3。群组I的平均相似性为59.73%，主要特征种有似鳊、鯉、兴凯鱥和达氏鮈(*Culter dabryi*)等，似鳊的贡献率最大。群组II的平均相似性为43.90%，主要特征种有泥鳅、鲫、似鳊和光泽黄颡鱼(*Pelteobagrus nitidus*)等，泥鳅的贡献率最大。群组I-群组II的平均相异性为82.93%，主要分歧种包括似鳊、泥鳅、鲫、光泽黄颡鱼和兴凯鱥等11种，累

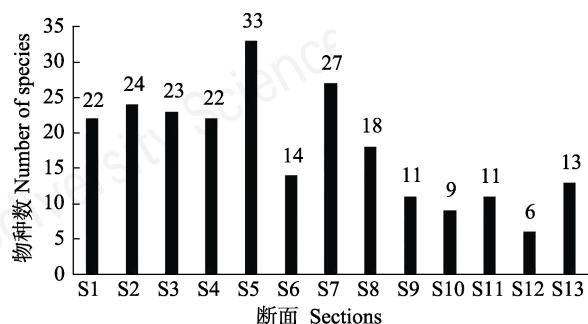


图5 上海苏州河鱼类物种的空间分布。断面代号见表1。

Fig. 5 Spatial distribution of fish species of the Suzhou River in Shanghai. Section codes see Table 1.

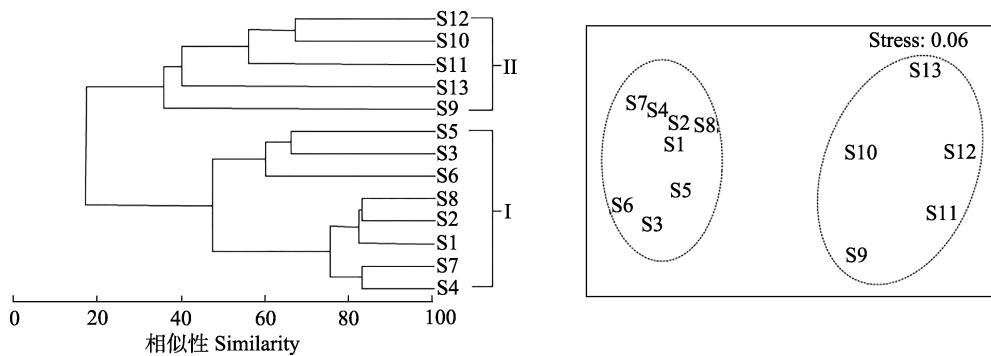


图6 上海苏州河鱼类群落聚类图和非参数多维标度排序图。断面代号见表1。

Fig. 6 The cluster and nMDS plots of fish assemblage of the Suzhou River in Shanghai. Section codes see Table 1.

表3 上海苏州河鱼类群组内相似性(或群组间相异性)贡献率之和占90%以上的特征种(或分歧种)

Table 3 Fish characteristic species (or divergent species) with more than 90% of the total contribution rate of similarity within group (or dissimilarity between groups) of the Suzhou River in Shanghai

种类 Species	平均相似性贡献率 Average similarity contribution (%)		平均相异性贡献率 Average dissimilarity contribution (%)
	群组I Group I	群组II Group II	
似鳊 <i>Pseudobrama simoni</i>	66.34	4.43	26.37
鱥 <i>Hemiculter leucisculus</i>	8.61		4.65
兴凯鱲 <i>Acheilognathus chankaensis</i>	7.18		5.63
达氏鮈 <i>Culter dabryi</i>	3.05		2.62
鲫 <i>Carassius auratus</i>	2.58	34.68	15.62
泥鳅 <i>Misgurnus anguillicaudatus</i>		47.65	21.45
光泽黄颡鱼 <i>Pelteobagrus nitidus</i>		4.36	6.19
麦穗鱼 <i>Pseudorasbora parva</i>			2.67
乌鳢 <i>Channa argus</i>			2.43
贝氏鱥 <i>Hemiculter bleekeri</i>			2.25
鲤 <i>Cyprinus carpio</i>			2.16
不足1% Less than 1%	4.23		
总计 Total	91.99	91.12	92.04
平均值 Average values	59.73	43.90	82.93

表中空白处为不属于前90%范围内的物种, 未列出具体数值。

The blank spaces in the table show species that do not belong to the top 90%, and specific values are not listed.

积对群组间平均相异性贡献率为92.04%, 其中似鳊的贡献率最大, 为26.37%。

3 讨论

3.1 苏州河治理过程中鱼类多样性的比较

根据前人的研究报道(中国水产科学研究院东海水产研究所和上海市水产研究所, 1990; 陈小华等, 2008; 夏建宏等, 2009)及本研究, 苏州河历年记录的鱼类有75种。苏州河整治过程中的前2次跟踪调查, 2001年(夏建宏等, 2009)记录鱼类43种, 占总种数的57.33%; 2006年(陈小华等, 2008)记录28种,

占37.33%, 鱼类物种数呈下降趋势。本次调查记录到鱼类45种, 占60.00%, 较苏州河整治之前, 物种数出现了明显的回升。水质监测数据也显示, 虽然2007—2011年间水质有逐渐好转的趋势, 但2012年又出现了恶化现象(丁义等, 2013), 表明前三期苏州河整治并没有形成鱼类生存所需的稳定生态条件, 也表明鱼类物种多样性监测更能全面地反映水域生态系统的健康状况。

图7展示了3次苏州河鱼类调查在各断面所采集的鱼类种数, 可见历次调查均是北新泾S8以上的上游郊区河段种类较多, 下游中心城区河段的种类

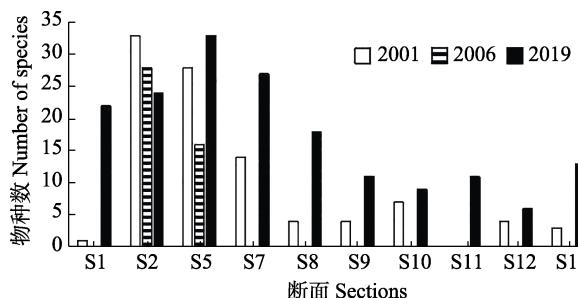


图7 上海苏州河各断面鱼类种类的历年变化。2001年数据引自夏建宏等(2009); 2006年数据引自陈小华等(2008)。断面代号见表1。

Fig. 7 Changes of fish species in different sections of Suzhou River in Shanghai over the years. Data for 2011 from Xia et al, 2009; Data for 2006 from Chen et al, 2008. Section codes see Table 1.

相对较少, 明显的水质差异和下游河道的渠化改造可能是造成鱼类多样性差异的主要原因(陈一申等, 1997; 张广强等, 2009; Yan et al, 2010; 丁义等, 2013)。但本次调查发现下游河段的物种数有明显增多的趋势, 5个采样断面平均达10种, 与上游河段的种类数差异有所缩小。这种上游鱼类向下游迁移的趋势, 可能预示着中心城区和郊区河段的水质差别正在缩小, 下游河段的水生态系统已出现明显的恢复迹象。

3.2 苏州河鱼类群落结构的现状

物种多样性、优势种、等级聚类和ABC曲线等常用来分析鱼类群落结构的现状(Clarke & Warwick, 2001; 程济生和俞连福, 2004; Sá-Oliveira et al, 2015)。本次调查发现, 夏季和秋季上游鱼类均为36种, 下游分别为12种和15种, 说明上游的物种多样性季节变化不明显, 下游季节变化差异较大。这可能与苏州河河口水闸的开启, 使某些栖息于黄浦江的鱼类逆流进入苏州河下游有关, 如在下游采集到了河口性的鲻和鮀。但相对重要性指数(IRI)显示, 上游优势种组成的季节性波动较大, 夏季为似鳊、鰈、贝氏鰈和兴凯鱥, 而秋季为似鳊、鲫和刀鲚, 似鳊是两季的绝对优势种。相反, 下游的季节性波动较小, 优势种均以鲫和泥鳅为主。这种优势种通常由1个或少数几个种类组成的群落, 一般存在于干扰因素较多的河流生境中(Prista et al, 2003)。

Cluster聚类和nMDS排序分析表明, 苏州河鱼类群落可以分为上游及其支流与下游断面2个群组。Simper分析显示, 群组I的平均相似性(59.73%)明显高于群组II (43.90%), 说明上游各断面间的相

似程度比下游高(汪振华等, 2011; Chen et al, 2018; 郑亦婷等, 2019)。两群组之间除种类数不同外, 特征种也有很大差异。群组I的主要特征种为似鳊、鰈、兴凯鱥和达氏鮀等, 似鳊的贡献率最大。群组II的主要特征种为泥鳅、鲫、似鳊和光泽黄颡鱼等, 泥鳅的贡献率最大。似鳊、泥鳅、鲫、光泽黄颡鱼和兴凯鱥等是造成群组I和群组II差异性的主要分歧种。

ABC曲线也可反映出上游鱼类群落以小型鱼类占主体, 下游鱼类群落的第一优势种则为个体均重较大的种类。同时, 从W值接近于0的分析结果看, 苏州河鱼类群落结构总体上并不稳定, 环境干扰较大(李圣法, 2008; 孙莎莎等, 2013)。特别是夏季的下游, 第一优势种鲫的生物量优势度曲线起点远高于丰度优势度曲线之上, 而第二优势种泥鳅的这两类曲线则相反, 表明这两个种受到了严重的人为干扰。近年慈善放生活动较多, 主要种类为鲫、泥鳅、鲤、乌鳢和黄鳝(*Monopterus albus*)等, 并且夏汛期暴雨冲刷使得城区污染物大量溢入苏州河, 这二者可能是主要原因。季节变化产生的一些水文特征如水温和流量等变化, 影响着鱼类的索饵、产卵和越冬等行为, 本身也会造成季节性的鱼类群落结构差异(Beugly & Pyron, 2010; Sá-Oliveira et al, 2015)。

3.3 苏州河治理过程中指示鱼类的筛选

鱼类是水域生态系统中高度可见且最具经济价值的组成部分, 处于水生食物链的顶端。由于生活史相对较长、对水环境改变反应敏感, 几乎对所有类型的人为干扰都有响应, 能较全面地反映水环境的整体健康状态和水污染的综合生物学效应, 对水域生态系统的变化趋势具有重要的指示价值, 被广泛用于水污染的生物监测(Beugly & Pyron, 2010; 戴舒雅等, 2013; Sá-Oliveira et al, 2015; 张述伟等, 2015; 刘焕章等, 2016)。

根据苏州河现有的鱼类种类及其生物学特征, 理想的敏感指示鱼类应具有以下特征: (1)自然种群, 没有放流个体; (2)全河段都有分布; (3)游泳能力较强, 足以抵御水流的流动力; (4)生态学特征明确; (5)种群数量较大; (6)对环境压力敏感; (7)易于采集等。在苏州河上游广泛分布的翘嘴鮊(*Culter alburnus*)、红鳍原鮊(*Cultrichthys erythropterus*)、棒花鱼(*Abbottina rivularis*)、子陵吻虾虎鱼(*Rhinogobius giurinus*)等符合上述特征指标, 但目前还没有在下游出现。我们认为, 第四期苏州河环

境整治的目标,除了进一步改善水质,还应将这些鱼类的出现作为生态环境质量提升的标志之一。同时,下游河段鱼类多样性的增加以及上下游鱼类群落结构之间差异程度的缩小,标志着上下游河段水质的一致性和生态条件的连通性,是更全面的鱼类多样性指标。在苏州河整治过程中,也应定期监测和评估这些指标。

致谢: 赵振官实验师、龚珑博士及倪健夫、刘思琪、邵严、邓彦等研究生参加野外采集,汤琳教授、吴阿娜教授和龚珑博士帮助课题设计,特此致谢!

ORCID

- 余宏昌  <https://orcid.org/0000-0002-7072-1204>
 毕宝帅  <https://orcid.org/0000-0002-8207-3048>
 唐文乔  <https://orcid.org/0000-0001-5992-5022>
 张亚  <https://orcid.org/0000-0002-2942-286X>
 郭弘艺  <https://orcid.org/0000-0001-9338-731X>

参考文献

- Beugly J, Pyron M (2010) Temporal and spatial variation in the long-term functional organization of fish assemblages in a large river. *Hydrobiologia*, 654, 215–226.
- Chen XH, Li XP, Cheng X (2008) Spatial-temporal distribution of fish assemblages in the upstreams of Huangpu River and Suzhou Creek. *Biodiversity Science*, 16, 191–196. (in Chinese with English abstract) [陈小华, 李小平, 程曦(2008) 黄浦江和苏州河上游鱼类多样性组成的时空特征. 生物多样性, 16, 191–196.]
- Chen YL, Shan XJ, Jin XS, Arne J, Yang T, Dai FQ (2018) Changes in fish diversity and community structure in the central and southern Yellow Sea from 2003 to 2015. *Journal of Oceanology and Limnology*, 36, 805–817.
- Chen YS, Wu GH, Huang JT (1997) Analysis on current status of Suzhou Creek pollution. *Shanghai Environmental Science*, 16(1), 11–14. (in Chinese with English abstract) [陈一申, 吴国豪, 黄解田(1997) 苏州河水环境污染现状分析. 上海环境科学, 16(1), 11–14.]
- Cheng JS, Yu LF (2004) The change of structure and diversity of demersal fish communities in the Yellow Sea and East China Sea in winter. *Journal of Fisheries of China*, 28, 29–34. (in Chinese with English abstract) [程济生, 俞连福(2004) 黄、东海冬季底层鱼类群落结构及多样性变化. 水产学报, 28, 29–34.]
- Cheng QT, Zheng BS (1987) Systematic Synopsis of Chinese Fishes. Science Press, Beijing. (in Chinese) [成庆泰, 郑葆珊(1987) 中国鱼类系统检索. 科学出版社, 北京.]
- Cheng X, Li XP, Chen XH (2009) An assessment of long-term changes in water quality and benthos community of Suzhou Creek (1996–2006). *Acta Ecologica Sinica*, 29, 3278–3287. (in Chinese with English abstract) [程曦, 李小平, 陈小华(2009) 苏州河水质和底栖动物群落1996–2006年的时空变化. 生态学报, 29, 3278–3287.]
- Chiu MC, Kuo MH (2012) Application of r/k selection to macroinvertebrate responses to extreme floods. *Ecological Entomology*, 37, 145–154.
- Clarke KR, Warwick RM (2001) Change in Marine Communities: An Approach to Statistical Analysis and Interpretation, 2nd edn. PRIMER-E Ltd., Plymouth.
- Dai SY, Yu J, Ding B, Yin WQ (2013) Application and developmental tendency of biomonitoring in water environmental monitoring. *Pollution Control Technology*, 26(5), 62–65, 71. (in Chinese with English abstract) [戴舒雅, 余俭, 丁波, 殷伟庆(2013) 生物监测在水环境监测中的应用及发展趋势. 污染防治技术, 26(5), 62–65, 71.]
- Ding Y, Sun ZZ, Zhang YP, Lin HS, Hong B, Qi JY, Zhao R, Zhang D (2013) Analysis and assessment of long-term changes in water quality of Suzhou River (2007–2012). *Fisheries Science and Technology Information*, 40, 199–203. (in Chinese) [丁义, 孙振中, 张玉平, 林惠山, 洪波, 戚隽渊, 赵冉, 张丹(2013) 2007–2012年苏州河水水质变化分析与评价. 水产科技情报, 40, 199–203.]
- East China Sea Fisheries Research Institute, Chinese Academy of Fishery Sciences, Shanghai Fisheries Research Institute (1990) Fishes of Shanghai. Shanghai Science and Technology Press, Shanghai. (in Chinese) [中国水产科学研究院东海水产研究所, 上海市水产研究所(1990) 上海鱼类志. 上海科学技术出版社, 上海.]
- Ji YX, Liu SQ (2020) Review and prospect of Suzhou Creek water environment treatment in 20 years. *Water Resources Protection*, 36(1), 25–30, 51. (in Chinese with English abstract) [季永兴, 刘水芹(2020) 苏州河水环境治理20年回顾与展望. 水资源保护, 36(1), 25–30, 51.]
- Li SF (2008) Status of fish community in East China Sea using the method of abundance-biomass comparison (ABC) curve. *Journal of Fishery Sciences of China*, 15, 136–143. (in Chinese with English abstract) [李圣法(2008) 以数量生物量比较曲线评价东海鱼类群落的状况. 中国水产科学, 15, 136–143.]
- Liao ZH, Gu YJ (2003) The relationship between periphytic biology communities and water quality in Suzhou River. *Journal of East China Normal University (Natural Science)*, (3), 109–112. (in Chinese with English abstract) [廖祖荷, 顾泳洁(2003) 苏州河着生生物群落结构的变化与水质的关系. 华东师范大学学报(自然科学版), (3), 109–112.]
- Lin LS, Zhao GG, Li Y, Gao TX, Zhang J (2012) Diversity of nekton in Dongshan Bay and adjacent areas. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 36, 1119–1127. (in Chinese with English abstract) [林龙山, 赵贵根, 李渊, 高天翔, 张静(2012) 东山湾及其邻近海域游泳动物多样性的分析. 水生生物学报, 36, 1119–1127.]
- Liu DY, Lin WP, Zhao M (2009) Community structural characteristics of phytoplankton in Suzhou Creek. *Resources and Environment in the Yangtze Basin*, 18, 914–918. (in Chinese with English abstract) [刘冬燕, 林文鹏, 赵敏

- (2009) 苏州河浮游植物群落结构特征. 长江流域资源与环境, 18, 914–918.]
- Liu HZ, Yang JX, Liu SW, Gao X, Chen YS, Zhang CG, Zhao K, Li XH, Liu W (2016) Theory and methods on fish diversity monitoring with an introduction to the inland water fish diversity observation in China. *Biodiversity Science*, 24, 1227–1233. (in Chinese with English abstract) [刘焕章, 杨君兴, 刘淑伟, 高欣, 陈宇顺, 张春光, 赵凯, 李新辉, 刘伟 (2016) 鱼类多样性监测的理论方法及中国内陆水体鱼类多样性监测. 生物多样性, 24, 1227–1233.]
- Lozupone C, Knight R (2005) UniFrac: A new phylogenetic method for comparing microbial communities. *Applied and Environmental Microbiology*, 71, 8228–8235.
- Nelson JS, Grande TC, Wilson MVH (2016) *Fishes of the World*, 5th edn. Wiley, New York.
- Ni Y, Wu HL (2006) *Fishes of the Jiangsu Province*. China Agriculture Press, Beijing. (in Chinese) [倪勇, 伍汉霖 (2006) 江苏鱼类志. 中国农业出版社, 北京.]
- Prista N, Vasconcelos RP, Costa MJ (2003) The demersal fish assemblage of the coastal area adjacent to the Tagus: Relationships with environmental conditions. *Acta Oceanologica*, 26, 525–536.
- Sá-Oliveira JC, Isaac VJ, Ferrari SF (2015) Fish community structure as an indicator of the long-term effects of the damming of an Amazonian river. *Environmental Biology of Fishes*, 98, 273–286.
- Sun SS, Tang WQ, Guo HY, Li HH, Liu D, Zhou TS, Chen HZ, Shen LH, Gu SX (2013) Composition and changes in abundance and biomass of fish assemblages along the Jingjiang section of the Yangtze River over the last decade. *Biodiversity Science*, 21, 688–698. (in Chinese with English abstract) [孙莎莎, 唐文乔, 郭弘艺, 李辉华, 刘东, 周天舒, 陈浩洲, 沈林宏, 顾树信 (2013) 靖江沿岸秋季鱼类群聚的组成特点及其丰度生物量变化. 生物多样性, 21, 688–698.]
- Tang WQ, Zhu TJ, Chen JK, Han HF, Sun Y (2003) Resources and conservation of fishes of Jiuduansha wetland in Changjiang River estuary. *Journal of Shanghai Fisheries University*, 12(3), 193–200. (in Chinese with English abstract) [唐文乔, 诸廷俊, 陈家宽, 韩洪发, 孙瑛 (2003) 长江口九段沙湿地的鱼类资源及其保护价值. 上海水产大学学报, 12(3), 193–200.]
- Wang Z, Song C, Yan WL, Zhu LF (2019) Biodiversity and spatial pattern of fish in the Pingchuan segment of the upper reaches of Hanjiang River. *Resources and Environment in the Yangtze Basin*, 28, 1675–1681. (in Chinese with English abstract) [王卓, 宋策, 闫文龙, 朱来福 (2019) 汉江上游平川段鱼类群落多样性及空间格局分析. 长江流域资源与环境, 28, 1675–1681.]
- Wang ZH, Wang K, Zhao J, Zhang SY (2011) Fish community structure and its seasonal change in subtidal sandy beach habitat off southern Gouqi Island. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 22, 1332–1342. (in Chinese with English abstract) [汪振华, 王凯, 赵静, 章守宇 (2011) 枸杞岛潮下带沙地生境鱼类群落结构和季节变化. 应用生态学报, 22, 1332–1342.]
- Warwick RM (1986) A new method for detecting pollution effects on marine macrobenthic community. *Marine Biology*, 92, 557–562.
- Xia JH, Lu JF, Zhou BC, Tan HZ (2009) A preliminary study on fish communities in Suzhou Creek, Shanghai. *Journal of Lake Sciences*, 21, 538–546. (in Chinese with English abstract) [夏建宏, 陆剑锋, 周保春, 谈慧珍 (2009) 上海苏州河鱼类群落的初步研究. 湖泊科学, 21, 538–546.]
- Yan Y, He S, Chu L (2010) Spatial and temporal variation of fish assemblages in a subtropical small stream of the Huangshan Mountain. *Current Zoology*, 6, 30–37.
- Zhang GQ, Zhang MX, Han ZH, Hu XX (2009) The research on the Suzhou River water quality for the latest 20 years. *Environmental Monitoring in China*, 25(2), 39–44. (in Chinese with English abstract) [张广强, 张明旭, 韩中豪, 胡雄星 (2009) 苏州河近20年水质状况研究. 中国环境监测, 25(2), 39–44.]
- Zhang SW, Kong XF, Jiang YQ, Lü J, Wu N, Zhang J, Ma R, Zou Y (2015) Review of application and research of biological monitoring technologies in aquatic environment. *Environmental Protection Science*, 191, 107–111. (in Chinese with English abstract) [张述伟, 孔祥峰, 姜源庆, 吕婧, 吴宁, 张婧, 马然, 邹妍 (2015) 生物监测技术在水环境中的应用及研究. 环境保护科学, 191, 107–111.]
- Zhao MH, Gong YW (2018) Review and achievement of Suzhou Creek environment treatment in 20 years. *China Flood and Drought Management*, 28(12), 38–41. (in Chinese) [赵敏华, 龚屹巍 (2018) 上海苏州河治理20年回顾及成效. 中国防汛抗旱, 28(12), 38–41.]
- Zheng YT, Han P, Ni JR, Xiong MH (2019) Studies on structure of fish community and species diversity in Wuhan section of the Yangtze River. *Journal of Basic Science and Engineering*, 27(1), 29–40. (in Chinese with English abstract) [郑亦婷, 韩鹏, 倪晋仁, 熊美华 (2019) 长江武汉江段鱼类群落结构及其多样性研究. 应用基础与工程科学学报, 27(1), 29–40.]

(责任编辑: 陈小勇 责任编辑: 闫文杰)

附录 Supplementary Material

附录1 上海苏州河鱼类采集名录

Appendix 1 Fish list of the Suzhou River in Shanghai
<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2020067-1.pdf>

余宏昌, 毕宝帅, 唐文乔, 张亚, 郭弘艺 (2021) 上海苏州河治理中鱼类多样性及群落结构变化. 生物多样性, 2021, 29 (1): 32–42. <http://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2020067>

附录1 上海苏州河鱼类采集名录

Appendix 1 Fish list of the Suzhou River in Shanghai

种类 Species	2001	2006	2019
海鲢目 Elopiformes			
大海鲢科 Megalopidae			
1 大海鲢 <i>Megalops cyprinoids</i>	√		
鲱形目 Clupeiformes			
鳀科 Engraulidae			
2 刀鲚 <i>Coilia nasus</i>	√	√	√
鳗鲡目 Anguilliformes			
鳗鲡科 Anguillidae			
3 鳗鲡 <i>Anguilla japonica</i>			√
鲤形目 Cypriniformes			
鲤科 Cyprinidae			
4 草鱼 <i>Ctenopharyngodon idella</i>	√	√	
5 青鱼 <i>Mylopharyngodon piceus</i>	√	√	
6 赤眼鳟 <i>Squaliobarbus curriculus</i>	√		
7 翘嘴鮊 <i>Culter alburnus</i>		√	√
8 达氏鮊 <i>Culter dabryi</i>	√	√	√
9 蒙古鮊 <i>Culter mongolicus</i>			√
10 尖头鮊 <i>Culter oxycephalus</i>			√
11 红鳍原鮊 <i>Cultrichthys erythropterus</i>	√		√
12 贝氏鱉 <i>Hemiculter bleekeri</i>	√		√
13 鱉 <i>Hemiculter leucisculus</i>	√		√
14 团头鲂 <i>Megalobrama amblycephala</i>	√		
15 鲂 <i>Megalobrama skolkovii</i>	√		√
16 三角鲂 <i>Megalobrama terminalis</i>	√		
17 鲔 <i>Parabramis pekinensis</i>	√	√	√
18 寡鳞飘鱼 <i>Pseudolaubuca engraulis</i>	√	√	
19 银飘鱼 <i>Pseudolaubuca sinensis</i>		√	
20 似鱈 <i>Toxabramis swinhonis</i>	√		
21 湖北圆吻鲴 <i>Distoechodon hupeinensis</i>			√
22 似鱈 <i>Pseudobrama simoni</i>	√	√	√
23 鲢 <i>Hypophthalmichthys molitrix</i>	√	√	√
24 鲔鱼 <i>Hypophthalmichthys nobilis</i>	√		
25 棒花鱼 <i>Abbottina rivularis</i>	√	√	√
26 花鮰 <i>Hemibrbus maculatus</i>			√
27 麦穗鱼 <i>Pseudorasbora parva</i>	√	√	√
28 黑鳍鳈 <i>Sarcocheilichthys nigripinnis</i>	√	√	√
29 银鮈 <i>Squalidus argentatus</i>			√
30 斑条鱈 <i>Acheilognathus taenianalis</i>	√	√	
31 短须鱈 <i>Acheilognathus barbatulus</i>	√		

余宏昌, 毕宝帅, 唐文乔, 张亚, 郭弘艺 (2021) 上海苏州河治理中鱼类多样性及群落结构变化. 生物多样性, 2021, 29 (1): 32–42. <http://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2020067>

种类 Species	2001	2006	2019
32 兴凯鱥 <i>Acheilognathus chankaensis</i>	√	√	√
33 大鳍鱥 <i>Acheilognathus macropterus</i>	√		√
34 越南鱥 <i>Acheilognathus tonkinensis</i>	√		
35 高体鳑鲏 <i>Rhodeus ocellatus</i>	√	√	√
36 彩石鳑鲏 <i>Rhodeus lighti</i>	√		
37 鲫 <i>Carassius auratus</i>	√	√	√
38 鲤 <i>Cyprinus carpio</i>	√	√	√
鳅科 Cobitidae			
39 中华花鳅 <i>Cobitis sinensis</i>		√	
40 泥鳅 <i>Misgurnus anguillicaudatus</i>	√	√	√
41 大鳞副泥鳅 <i>Paramisgurnus dabryanus</i>	√		√
鲇形目 Siluriformes			
鲿科 Bagridae			
42 长须黄颡鱼 <i>Pelteobagrus eupogon</i>		√	√
43 黄颡鱼 <i>Pelteobagrus fulvidraco</i>	√	√	√
44 光泽黄颡鱼 <i>Pelteobagrus nitidus</i>			√
鮀科 Siluridae			
45 鮀 <i>Silurus asotus</i>	√		√
鱂形目 Cyprinodontiformes			
胎鳉科 Poeciliidae			
46 食蚊鱼 <i>Gambusia affinis</i>	√	√	
颌针鱼目 Beloniformes			
鱊科 Hemiramphidae			
47 间下鱊 <i>Hyporhamphus intermedius</i>			√
鲻形目 Mugiliformes			
鲻科 Mugilidae			
48 鳔 <i>Mugil cephalus</i>	√		√
49 鯷 <i>Liza haematocheilus</i>			√
合鳃鱼目 Synbranchiformes			
合鳃鱼科 Synbranchidae			
50 黄鳝 <i>Monopterus albus</i>	√	√	√
51 中华刺鳅 <i>Sinobdella sinensis</i>			√
鲈形目 Perciformes			
鳜科 Siniperidae			
52 鳜 <i>Siniperca chuatsi</i>			√
亚洲海鲈科 Lateolabracidae			
53 花鲈 <i>Lateolabrax japonicus</i>			√
沙塘鳢科 Odontobutidae			
54 小黄黝鱼 <i>Micropercops swinhonis</i>	√	√	√
55 河川沙塘鳢 <i>Odontobutis potamophila</i>	√		√
虾虎鱼科 Gobiidae			

余宏昌, 毕宝帅, 唐文乔, 张亚, 郭弘艺 (2021) 上海苏州河治理中鱼类多样性及群落结构变化. 生物多样性, 2021, 29 (1): 32–42. <http://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2020067>

种类 Species	2001	2006	2019
56 波氏吻虾虎鱼 <i>Rhinogobius cliffordpopei</i>			√
57 子陵吻虾虎鱼 <i>Rhinogobius giurinus</i>	√	√	√
58 纹缟虾虎鱼 <i>Tridentiger trigonocephalus</i>			√
59 拉氏狼牙虾虎鱼 <i>Odontamblyopus lacepedii</i>			√
斗鱼科 Belontiidae			
60 圆尾斗鱼 <i>Macropodus chinensis</i>	√	√	√
鳢科 Channidae			
61 乌鳢 <i>Channa argus</i>	√	√	√
鲀形目 Tetraodontiformes			
鲀科 Tetraodontidae			
62 暗纹东方鲀 <i>Takifugu obscurus</i>	√		

2001年数据引自夏建宏等(2009); 2006年数据引自陈小华等(2008)。Data for 2011 from Xia et al, 2009; Data for 2006 from Chen et al, 2008.

Chen XH, Li XP, Cheng X (2008) Spatial-temporal distribution of fish assemblages in the upstreams of Huangpu River and Suzhou Creek. Biodiversity Science, 16, 191–196. (in Chinese with English abstract) [陈小华, 李小平, 程曦 (2008) 黄浦江和苏州河上游鱼类多样性组成的时空特征. 生物多样性, 16, 191–196.]

Xia JH, Lu JF, Zhou BC, Tan HZ (2009) A preliminary study on fish communities in Suzhou Creek, Shanghai. Journal of Lake Sciences, 21, 538–546. (in Chinese with English abstract) [夏建宏, 陆剑锋, 周保春, 谈慧珍 (2009) 上海苏州河鱼类群落的初步研究. 湖泊科学, 21, 538–546.]



•研究报告•

古尔班通古特沙漠生物土壤结皮对氨氧化微生物生态位的影响

刘鑫^{ID1,2}, 荣晓莹^{ID1}, 张元明^{ID1*}

1. 中国科学院新疆生态与地理研究所荒漠与绿洲生态国家重点实验室, 乌鲁木齐 830011; 2. 中国科学院大学, 北京 100049

摘要: 生物结皮作为荒漠地表的重要覆被类型, 在荒漠生态系统的氮素循环中扮演重要角色。融雪期为古尔班通古特沙漠生物结皮的复苏和生长提供了充足的水分, 也成为该沙漠氮素固定和转化的重要时期, 但该时期生物结皮如何影响驱动氨氧化转化的微生物群落动态尚未明确。因此, 我们利用荧光定量PCR (fluorescent quantitative PCR, qPCR)方法分析融雪期生物结皮与去除结皮不同土层(0–2, 2–5, 5–10和10–20 cm)氨氧化菌群丰度特征, 结合潜在硝化速率和土壤理化参数, 探究融雪期生物结皮对荒漠土壤氮素转化作用。结果表明: 氨氧化古菌(ammonia-oxidizing archaea, AOA)是古尔班通古特沙漠土壤优势氨氧化菌, 生物结皮对0–2 cm层土壤中AOA、氨氧化细菌(ammonia-oxidizing bacteria, AOB) *amoA*基因丰度具有显著抑制作用($P < 0.01$), 对10–20 cm层土壤中AOA *amoA*基因丰度具有显著促进作用($P < 0.01$)。冗余分析(redundancy analysis, RDA)表明, AOA、AOB *amoA*基因丰度主要受土壤含水量和铵态氮含量的影响, 占总条件效应的54.90%。氨氧化速率分析发现, 去除生物结皮显著降低古尔班通古特沙漠土壤硝化作用潜力($P < 0.001$), 证实生物结皮对荒漠土壤氮素转化具有重要的调控作用。综上所述, 古尔班通古特沙漠氨氧化微生物的分布规律受环境因子调控, 特别是生物结皮可以通过调节土壤含水量和铵态氮含量影响AOA和AOB的空间生态位分化, 促进沙漠土壤的硝化作用。

关键词: 生物结皮; 融雪期; 氨氧化菌; 荒漠土壤; 氮素转化

刘鑫, 荣晓莹, 张元明 (2021) 古尔班通古特沙漠生物土壤结皮对氨氧化微生物生态位的影响. 生物多样性, 29, 43–52. doi: 10.17520/biods.2019415.
Liu X, Rong XY, Zhang YM (2021) Biocrusts impact niche separation of ammonia oxidizing microorganisms in the Gurbantunggut Desert, northwestern China. Biodiversity Science, 29, 43–52. doi: 10.17520/biods.2019415.

Biocrusts impact niche separation of ammonia oxidizing microorganisms in the Gurbantunggut Desert, northwestern China

Xin Liu^{ID1,2}, Xiaoying Rong^{ID1}, Yuanming Zhang^{ID1*}

1 State Key Laboratory of Desert and Oasis Ecology, Xinjiang Institute of Ecology and Geography, Chinese Academy of Sciences, Urumqi 830011

2 University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049

ABSTRACT

Aims: Biological soil crusts (Biocrusts) are complex assemblages of lichens, bryophytes, cyanobacteria, fungi, and heterotrophic microbial organisms in the top few centimetres of desert soils. Biocrusts perform important ecological roles in the nitrogen cycle of desert ecosystems. In desert ecosystems, water sources are vital, and the seasonal melting snow in early spring resurrects biocrusts in the Gurbantunggut desert and begins nitrogen fixation. However, little is known about how biocrusts impact nitrifier distributions across the landscape, specifically ammonia oxidation archaea (AOA) and ammonia oxidation bacteria (AOB).

Methods: We used fluorescent quantitative PCR (qPCR) methods to characterize AOA and AOB *amoA* gene abundances

收稿日期: 2019-12-31; 接受日期: 2020-03-20

基金项目: 国家自然科学基金(31670007)、自治区高层次人才天池百人计划和中国科学院“西部青年学者”项目(2019-XBQNXZ-B-007)

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: zhangym@ms.xjb.ac.cn

at different soil depths (0–2, 2–5, 5–10 and 10–20 cm) in biocrust and biocrust-removal soils. Desert nitrification potential and soil physicochemical parameters were researched to understand biocrust impacts on the desert soil nitrogen cycle.

Results: The AOA *amoA* gene abundance was remarkably larger than that of AOB across all soil samples. ANOVA results showed that biocrusts significantly affected AOA and AOB *amoA* gene abundance ($P < 0.01$) while PNR results indicated that biocrust removal significantly reduced soil nitrification potential ($P < 0.001$), which confirmed that biocrusts play an important role in regulating nitrogen transformation in the Gurbantunggut desert. A redundancy analysis confirmed that soil moisture and $\text{NH}_4^+ \text{-N}$ were the key environmental factors affecting niche separation of AOA and AOB in desert soil.

Conclusion: Biocrusts coupled with oil moisture and $\text{NH}_4^+ \text{-N}$ affected differential distribution of ammonia oxidizing microorganisms in the temperate desert in the early spring.

Key words: biological soil crust; snowmelt period; ammonia-oxidizing microbes; desert soil; nitrogen transformation

生物土壤结皮(biological soil crusts, BSCs, 简称生物结皮)是由蓝细菌、地衣、苔藓和其他微生物与表层土壤颗粒组成的群落复合体, 是全球干旱和半干旱地区的重要地表覆盖类型(Belnap, 2003)。生物结皮可增强荒漠土壤肥力(Zhuang et al, 2015), 在促进植物种子萌发与生长(Condon & Pyke, 2018)和荒漠碳、氮循环等方面(Weber et al, 2015; Zhang et al, 2018)具有极其重要的作用。已有研究发现, 生物土壤结皮以7%的初级生产力固定了全球40%以上的生物氮, 而生物结皮固氮酶活性更多地受到破坏程度的影响, 因干扰导致的生物结皮固氮酶活性下降了30%–100% (Belnap, 1996; Weber et al, 2015), 对荒漠生态系统氮收支产生了重要的影响。同时, 干扰也不利于生物结皮集结雨水或凝结水, 加速荒漠土壤侵蚀以及土壤碳氮流失(Belnap, 2003; Eldridge et al, 2006; Garcia et al, 2015; Scott et al, 2015)。因此, 厘清生物结皮在荒漠生态系统中的氮素转化过程, 对深入认识荒漠氮素循环具有重要意义。

生物结皮调控荒漠土壤氮素固定和转化。在已知的氮循环中, 氨氧化反应(ammonia oxidation)是土壤氮素固定和转化的限速步骤, 平衡和控制土壤中稳定铵态氮(NH_4^+)和不稳定的亚硝酸盐(NO_2^-)以及硝酸盐(NO_3^-) (Kowalchuk & Stephen, 2001; Johnson et al, 2005)。据估计, 生物结皮年固氮量介于3.7–13.2 mg/m²之间 (Hu et al, 2015), 氨氧化反应对荒漠土壤有效氮素的利用、硝酸盐淋失和温室气体如氧化亚氮(N_2O)的排放等环境问题具有重要影响(Matzner & Borken, 2008)。氨氧化菌群包括氨氧化古菌(AOA)和氨氧化细菌(AOB)。近年来, 随着对氨氧化过程研究的不断深入, 人们发现AOA和AOB广泛分布于多种生态环境(Yao et al, 2013; Liu

et al, 2014; Stempfhuber et al, 2015; Liu et al, 2018)。相对AOB, AOA在寡营养生态系统中具有更强的生态适应性(Leininger et al, 2006)。Magalhaes等(2014)发现在低C/N比的南极土壤和高导电率的McMurdo干谷沙漠土壤中, 氨氧化细菌的分布受到限制。Marusenko等(2013)分析生物结皮氨氧化微生物分布发现, 美国西部索诺兰、科罗拉多高原、大盆地和奇瓦环沙漠的生物结皮中, AOA与AOB丰度的比值由北部大盆地沙漠至南部索诺兰和奇瓦环沙漠逐渐降低, 大尺度上生物结皮中氨氧化菌群演替主要受土壤温度驱动。

土壤有效水分通常是限制生物结皮活性和发挥生态功能的重要因素之一(Belnap et al, 2004; Zhang et al, 2013)。在古尔班通古特沙漠, 冬季具有稳定的积雪覆盖期, 春季积雪的融化明显增加土壤水分有效性, 影响土壤温度、理化性质和微生物生物量(Steinweg et al, 2008; Zhou et al, 2013), 促进了生物结皮和荒漠植被群落的发育和维持(Zhao et al, 2018)。近年来, 随着放牧、鼠害、旅游、道路施工和石油勘探开采等活动(Eldridge et al, 2013), 古尔班通古特沙漠生物结皮遭到了不同程度的破坏, 固氮功能受到影响。本研究团队前期工作表明, 荒漠区氮输入具有伴随积雪融化和降雨脉冲输入土壤的特征, 融雪期不同类型生物结皮的多种氮素形态含量呈现峰值, 短时期供给荒漠土壤充足的氮素(Zhou & Zhang, 2014a, b)。值得注意的是, 冬季也是生物结皮发育主要的碳截获时段(Kirsten et al, 2012; Wu et al, 2015), 因此, 融雪期生物结皮氮素转化可能长期影响系统氮素循环, 并且更宽泛地关联结皮其他微生物群落及高等生物群落的生态过程。虽然在理解生物结皮对荒漠生态系统氮循环方面取得

了一些进展(Zhou et al, 2016, 2019), 但关于古尔班通古特沙漠生物结皮和氨氧化微生物的相关研究主要集中在沙漠表层土壤坡位变化的微生境差异(Liu et al, 2014)。在融雪期, 生物结皮耦合土壤含水量、pH及土壤碳、氮利用资源等发生变化, 那么干扰引起的固氮作用降低以及荒漠资源分配对氨氧化微生物会产生怎样的影响? 通过分析生物结皮氨氧化微生物菌群丰度的变化, 探究氨氧化微生物群落对生物结皮和土壤环境因子变化的响应, 对进一步了解生物结皮氮输入与流失, 评估荒漠生物结皮长期维持的“肥岛”效应具有重要意义。

目前, 我们对融雪期古尔班通古特沙漠生物结皮氨氧化微生物原生态位相互作用及其氮素转化的环境影响因素了解得仍然有限。本文通过qPCR方法分析古尔班通古特沙漠氮素转化活跃时期AOA、AOB生态位差异及其环境影响因子, 旨在探究温带荒漠生物结皮对氨氧化菌群分布的重要影响, 及融雪期荒漠土壤氮素转化的微生物驱动过程, 进一步认识荒漠土壤氮素转化过程。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

研究区位于古尔班通古特沙漠($44^{\circ}11' \text{--} 46^{\circ}20' \text{N}$, $84^{\circ}31' \text{--} 90^{\circ}00' \text{E}$)腹地。该沙漠属于温带荒漠生态系统, 是中国第二大沙漠, 也是中国最大的固定和半固定沙漠。年降水量 $70\text{--}150 \text{ mm}$, 年均蒸发量超过 $2,000 \text{ mm}$ 。一般情况下, 由11月下旬至第二年3月中旬沙漠被稳定积雪覆盖, 冬春两季降水占全年降水量的 $30\text{--}45\%$; 在早春时期, 沙漠冻融循环发生频繁(2019年春季结皮覆盖土壤冻融频次10次, 去除结皮土壤14次)。该沙漠发育有良好的生物结皮, 结皮覆盖度约为30% (Zhang et al, 2007), 并在冻融时期保持较强的生理活性。

1.2 样地设置和土壤样品采集

选取古尔班通古特沙漠腹地地势较为平坦、结皮发育一致且干扰较小的丘间低地设置样方, 每个样方 $1.5 \text{ m} \times 1.5 \text{ m}$, 样方间距大于 10 m 。2015年7月, 随机选取4个样方设置为去除结皮处理(Biocrusts-removal), 为避免破坏土壤结构, 使用解剖刀和毛刷轻轻剥离表层生物结皮; 另外选取4个样方作为结皮处理(Biocrusts) (附录1)。根据课题组长期样

地的水分温度监测数据, 于2019年3月13日积雪融化几近完成时(积雪融化 $> 90\%$), 采用5点梅花混合取样法采集不同土层($0\text{--}2 \text{ cm}$ 、 $2\text{--}5 \text{ cm}$ 、 $5\text{--}10 \text{ cm}$ 、 $10\text{--}20 \text{ cm}$)土壤样品。清除样品中可见植物根系、凋落物、石子和其他杂物, 低温保存带回实验室。每份土壤样品分为3份, 1份置于 -80°C 冰箱备用提取DNA, 1份样品置于 4°C 冰箱, 测定土壤潜在硝化速率(potential nitrification rate, PNR), 剩下的样品风干后用于测定土壤理化性质。

1.3 土壤理化性质的测定

土壤温度(Tem)和土壤含水量(SM)由样地长期水温监测探头EM50获得; 并用烘干法确定土壤含水量。电位法测定土壤pH和电导率(Cond)(土水比1:2.5); 干烧法测定土壤全碳(TC)含量(TOC总有机碳/总氮分析仪, Analytik Jena Multi N/C 3100, 德国); 高氯酸-硫酸消化法测定土壤全氮(TN)含量(全自动定氮仪, Foss 1035, 丹麦)。氯化钙浸提土壤硝态氮(NO_3^- -N)和铵态氮(NH_4^+ -N), 并用连续流动分析仪测定其含量(BRAN+LUEBBE AA3, 德国)。

1.4 土壤总DNA提取和实时荧光定量PCR

取 0.75 g (鲜重)土壤样品, 用土壤专用DNA提取试剂盒(DNeasy® Power Soil® Kit, QIAGEN)提取土壤总DNA, 分光光度计NanoDrop 2000检测核酸质量与浓度。土壤DNA保存于 -20°C 冰箱用于后续DNA片段扩增和荧光定量PCR(qPCR)。

使用AOA、AOB氨单加氧酶基因特异性引物对Arch-amoAF/Arch-amoAR (Francis et al, 2005)和amoA-1F/amoA-2R (Rotthauwe et al, 1997) (附录2), 定量分析荒漠土壤AOA和AOB amoA基因丰度。使用琼脂糖凝胶电泳切胶回收的PCR产物, 经克隆、转化后, 筛选出成功插入目的基因的阳性克隆并提取质粒, 制备10倍梯度稀释qPCR标准曲线。qPCR反应体系为: TB Green™ Premix Ex Taq™ II (Takara, 中国) $10 \mu\text{L}$, 正、反向引物各 $0.4 \mu\text{L}$ ($10 \mu\text{M}$), 无菌MilliQ水 $7.2 \mu\text{L}$, 质粒或土壤DNA $2 \mu\text{L}$ 。qPCR扩增程序为: 95°C 预变性1 min, 95°C 变性10 s, 退火30 s, 72°C 延伸1 min, 共40个循环; 72°C 后延伸1 min。用循环阈值(Ct)确定AOA、AOB amoA基因初始模板浓度, 使用公式1转换计算荒漠土壤目的基因的拷贝数:

$$\text{拷贝数} = \frac{\frac{X}{n} \times C \times V}{0.75 \times (1-SM)} \quad (1)$$

式中, X 为AOA、AOB *amoA*基因初始模板浓度; n 为模板DNA用量(ng); C 和 V 分别是提取0.75 g土壤DNA原始浓度(ng/ μ L)和体积(μ L); SM 为土壤含水量; 本文中qPCR实验扩增效率90%–99%, R^2 值大于0.99。所有土壤样品qPCR独立重复2次。

1.5 土壤潜在硝化速率测定

参照Kurola等(2005)的方法,采用氯酸盐抑制法测定荒漠土壤潜在硝化速率。取10 g新鲜土壤,加入装有40 mL磷酸盐的缓冲溶液(NaCl, 8.0 g/L; KCl, 0.2 g/L; Na₂HPO₄, 0.2 g/L; NaH₂PO₄, 0.2 g/L)和10 mL (NH₄)₂SO₄ (6 mM)的150 mL玻璃培养瓶中,添加10 mL KClO₃ (60 mM),抑制亚硝酸盐氧化。震荡培养,并分别于0、3、6 h,用2 M KCl溶液浸提土壤培养液亚硝酸盐;经对氨基苯磺酸- α -萘胺溶液显色,读取520 nm吸光度(Zhou et al, 2016);制定NO₂⁻标准曲线($R^2 = 0.99$),计算荒漠土壤NO₂⁻产生速率($\mu\text{g}\cdot\text{N day}^{-1}\cdot\text{g}^{-1}$)。土壤样品重复测定3次。

1.6 统计分析方法

使用双因素方差分析(Two-way ANOVA) (SAS 9.2),检验生物结皮覆盖与土壤深度(0–2 cm、2–5 cm、5–10 cm、10–20 cm)对AOA、AOB *amoA*基因

丰度、土壤理化性质和潜在硝化速率的影响。利用R 3.5.1 vegan包,将AOA、AOB *amoA*基因丰度经过对数(log)转化后,对环境参数进行多重共线性和逐步回归分析筛选显著相关环境参数,并使用ggplot2包绘制氨氧化菌群丰度与土壤理化参数冗余分析(redundancy analysis, RDA)关系图;利用psych和corrplot包进行Pearson相关性分析。

2 结果

2.1 土壤理化性质

生物结皮对荒漠土壤全碳、氮含量具有显著性影响(表1)。结皮表层TC含量(0–2 cm, 6.72 ± 0.12 mg/g)显著高于去除结皮表层土壤(0–2 cm, 5.86 ± 0.21 mg/g) ($P < 0.05$);结皮表层TN含量(0–2 cm, 0.38 ± 0.02 mg/g)显著高于去除结皮表层土壤(0–2 cm, 0.23 ± 0.01 mg/g) ($P < 0.01$)及结皮下层土壤(2–5 cm, 0.23 ± 0.02 mg/g; 5–10 cm, 0.25 ± 0.01 mg/g; 10–20 cm, 0.23 ± 0.02 mg/g) ($P < 0.05$)。

结皮与去除结皮表层土壤为富NH₄⁺-N土壤(图1A)。结皮表层NH₄⁺-N含量(0–2 cm, 4.07 ± 0.16 $\mu\text{g/g}$)显著高于结皮下层土壤(2–5 cm, 2.43 ± 0.12 $\mu\text{g/g}$; 5–10 cm, 2.13 ± 0.13 $\mu\text{g/g}$; 10–20 cm, 2.32 ± 0.08 $\mu\text{g/g}$) ($P < 0.05$);去除结皮表层土壤NH₄⁺-N含量(0–2

表1 土壤理化性质

Table 1 Soil physical and chemical properties

	温度 Temperature (°C)	含水量 Soil moisture (%)	pH	电导率 Conductivity ($\mu\text{s/cm}$)	全碳 Total Carbon (mg/g)	全氮 Total Nitrogen (mg/g)
结皮覆盖 Biocrusts						
0–2 cm	0.5 ± 0.0 A**	10.63 ± 0.45 A	8.25 ± 0.05 C	4.55 ± 0.26 A	6.72 ± 0.12 A*	0.38 ± 0.02 A**
2–5 cm	0.2 ± 0.0 B*	6.17 ± 0.23 B**	8.37 ± 0.03 B	3.38 ± 0.17 B	5.76 ± 0.17 A	0.23 ± 0.02 B
5–10 cm	0.2 ± 0.0 ^a B**	3.90 ± 0.12 C	8.55 ± 0.02 A	2.92 ± 0.04 B**	6.74 ± 0.29 A	0.25 ± 0.01 B
10–20 cm	0.1 ± 0.0 B**	2.00 ± 0.21 D	8.57 ± 0.01 A	3.33 ± 0.16 B**	6.47 ± 0.33 A	0.23 ± 0.02 B
去除结皮 Biocrusts-removal						
0–2 cm	0.1 ± 0.0 A	10.75 ± 1.54 A	8.43 ± 0.06 A*	3.96 ± 0.53 A	5.86 ± 0.21 A	0.23 ± 0.01 AB
2–5 cm	0.1 ± 0.0 A	4.90 ± 0.21 B	8.44 ± 0.02 A	3.65 ± 0.24 A	5.83 ± 0.39 A	0.27 ± 0.00 A*
5–10 cm	-0.1 ± 0.0 ^a B	3.65 ± 0.22 B	8.60 ± 0.05 A	2.37 ± 0.13 B	5.82 ± 0.44 A	0.27 ± 0.02 AB
10–20 cm	-0.2 ± 0.0 C	2.48 ± 0.10 B	8.61 ± 0.07 A	2.65 ± 0.06 B	6.04 ± 0.23 A	0.22 ± 0.01 B

大写字母表示相同结皮处理不同土层显著差异性, $\alpha = 0.05$ 。*表示相同土层不同结皮处理之间差异性, * $P < 0.05$, ** $P < 0.01$ 。a表示根据其他土层温度预测值($n = 4$)。

Capital letters indicate significant differences among soil depth in biocrusts or biocrusts-removal treatments, $\alpha = 0.05$. * indicates the difference between biocrusts and biocrusts-removal treatments for the same soil depth, * $P < 0.05$, ** $P < 0.01$. a Predicted value obtained from temperature of other soil depths ($n = 4$).

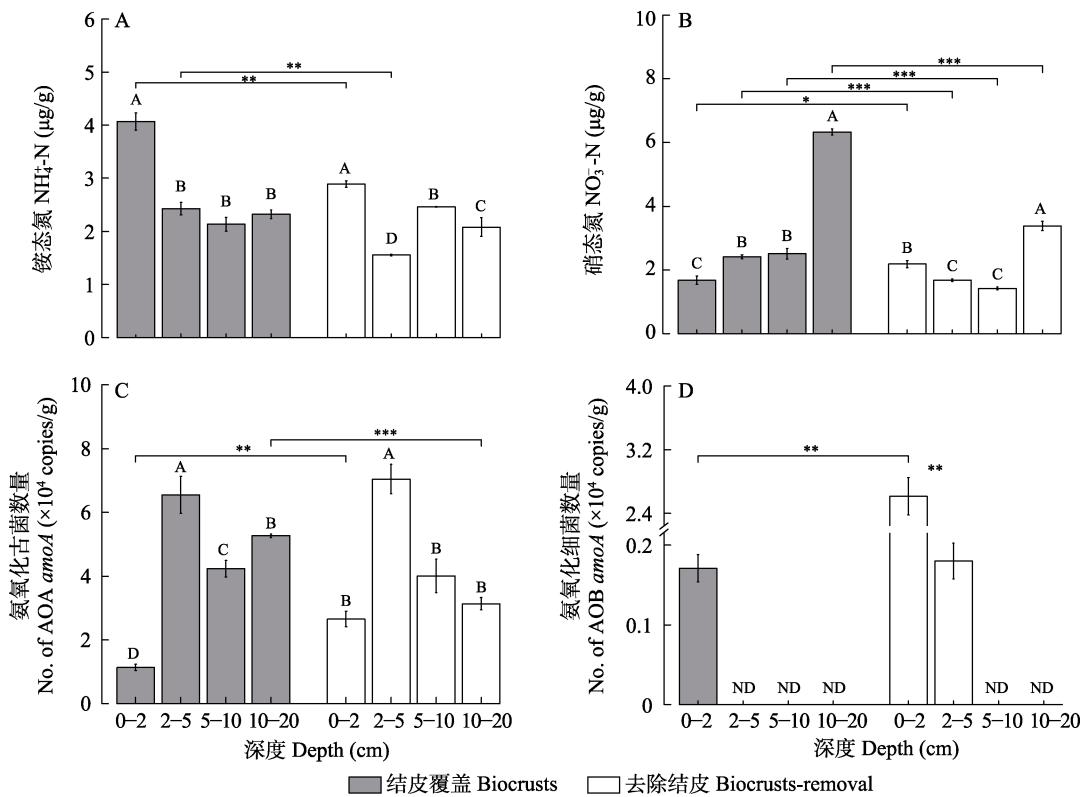


图1 古尔班通古特沙漠土壤有效态氮含量与氨氧化菌群丰度。ND表示*amoA*基因丰度低于检测标准。大写字母表示相同结皮处理不同土层显著差异性, $\alpha = 0.05$ 。*为相同土层不同结皮处理之间差异性; * $P < 0.05$, ** $P < 0.01$, *** $P < 0.001$ 。

Fig. 1 Available nitrogen content and *amoA* gene abundance in the Gurbantunggut Desert during snow melt period. (A): NH₄⁺-N (μg/g); (B): NO₃⁻-N (μg/g); (C): AOA *amoA* gene abundance (copies/g) and (D): AOB *amoA* gene abundance (copies/g). ND indicates that *amoA* gene abundance is lower than the detection empirical value. Capital letters indicate significant differences among soil depth in biocrusts or biocrusts-removal treatments, $\alpha = 0.05$. * indicates the difference between biocrusts and biocrusts-removal treatments for the same soil depth; * $P < 0.05$, ** $P < 0.01$, *** $P < 0.001$.

cm, 2.89 ± 0.06 μg/g)最高, 次表层土壤 NH₄⁺-N 含量(2-5 cm, 1.55 ± 0.01 μg/g)低于深层(5-10 cm, 2.46 ± 0.01 μg/g; 10-20 cm, 2.08 ± 0.18 μg/g) ($P < 0.05$)。

结皮土壤与去结皮土壤不同土层硝态氮含量均具有显著差异($P < 0.05$)。荒漠深层土壤(10-20 cm: 6.33 ± 0.10 μg/g; 3.38 ± 0.15 μg/g)为富硝态氮土壤(图 1B)。

2.2 荒漠土壤氨氧化古菌与细菌*amoA*基因丰度特征

定量分析结果显示, AOA 是荒漠土壤优势氨氧化菌, AOA *amoA* 基因丰度范围为 1×10^4 – 7×10^4 copies/g, 显著高于 AOB *amoA* 基因丰度(1×10^3 – 2×10^4 copies/g) ($P < 0.001$, $n = 32$; 图 1C, D; 附录 3)。

结皮土壤不同土层AOA *amoA*基因丰度存在显著差异($P < 0.05$)。表层AOA *amoA*基因丰度(0-2 cm, 1.1×10^4 copies/g)最低, 次表层最高(2-5 cm, 6.6×10^4 copies/g), 显著高于5-10 cm (4.2×10^4 copies/g)

和10-20 cm层(5.3×10^4 copies/g)土壤($P < 0.05$); 结皮表层土壤AOB *amoA*基因丰度为 1.7×10^3 copies/g, 但在2-20 cm层土壤中AOB *amoA*基因丰度未达到检测限(低于1,000 copies/g)。

去除结皮次土层土壤AOA *amoA*基因丰度(2-5 cm, 7.0×10^4 copies/g)最高, 表层(0-2 cm, 2.7×10^4 copies/g)与深层土层AOA *amoA*基因丰度(5-10 cm, 4.0×10^4 copies/g; 10-20 cm, 3.1×10^4 copies/g)没有显著差异($P > 0.05$); 同样, 在去除结皮5-20 cm土壤中, AOB *amoA*基因丰度也未达到检测标准。去除结皮显著增加表层土壤AOA (0-2 cm, 2.7×10^4 copies/g)、AOB *amoA*基因丰度(0-2 cm, 2.6×10^4 copies/g) ($P < 0.01$), 降低深层土壤AOA *amoA*基因丰度(10-20 cm, 3.1×10^4 copies/g) ($P < 0.001$)。

方差膨胀因子分析结果显示(图 2), SM、NH₄⁺-N、Cond、pH 和 Tem 5 个环境因子与融雪期古尔班通古特沙漠AOA和AOB *amoA*基因丰度显著相

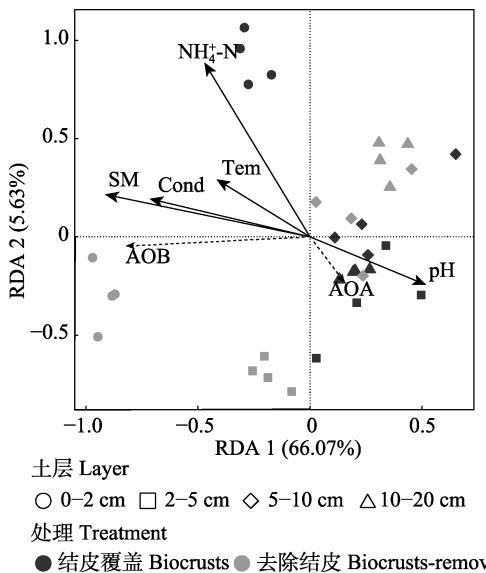


图2 AOA和AOB amoA基因丰度与环境参数的冗余分析。
Tem表示土壤温度, SM代表土壤含水量, Cond代表土壤电导率, NH₄⁺-N代表土壤铵态氮含量。

Fig. 2 Redundancy analysis (RDA) analysis on AOA/AOB amoA gene abundance and selected environmental factors. Tem represents soil temperature, SM represents soil moisture, Cond represents soil conductivity, and NH₄⁺-N represents soil ammonium nitrogen content.

关, 其中, 土壤SM和NH₄⁺-N含量与AOA、AOB amoA基因丰度相关性最强, 分别占总条件效应的48.96% ($F = 46.49, P < 0.001$)和5.94% ($F = 6.62, P < 0.05$)。结皮上层土壤AOA amoA基因丰度与NH₄⁺-N呈显著正相关关系, 结皮下层土壤AOA amoA基因丰度与pH呈显著正相关关系, 与SM、NH₄⁺-N、Cond和Tem呈显著负相关关系; 去结皮表层土壤AOB amoA基因丰度和SM、Cond和Tem显著正相关, 与pH显著负相关。

2.3 荒漠土壤潜在硝化作用和环境影响因子

生物结皮对荒漠土壤潜在硝化作用(PNR)具有显著促进作用($P < 0.001$, 表2)。随土壤深度增加, 结皮和去除结皮土壤PNR均显著降低($P < 0.05$) (图3)。荒漠土壤PNR与环境参数相关性分析显示, 结皮土壤PNR与AOB amoA基因丰度、Cond、NH₄⁺-N、SM、Tem和TN显著正相关, 与AOA amoA基因丰度、NO₃⁻-N和土壤pH显著负相关; 去结皮土壤PNR与AOB amoA基因丰度、Tem和SM显著正相关(表3)。

3 讨论

3.1 生物结皮对荒漠土壤氨氧化速率的影响

氨氧化作用决定荒漠土壤硝化过程的速率与

表2 AOA和AOB amoA基因丰度和土壤潜在硝化速率的方差分析

Table 2 Variance analyses of AOA/AOB amoA gene abundance and potential nitrification rate (PNR)

	差异来源 Source	自由度 df	f值 f	Pr > F
氨氧化古菌 AOA amoA	处理 Treatment	1	0.13	0.725
	土层 Layer	3	64.00	< 0.001
	处理 × 土层 Treatment × layer	3	9.45	< 0.001
氨氧化细菌 AOB amoA	处理 Treatment	1	118.85	< 0.001
	土层 Layer	3	128.34	< 0.001
	处理 × 土层 Treatment × layer	3	103.57	< 0.001
潜在硝化速率 PNR	处理 Treatment	1	24.03	< 0.001
	土层 Layer	3	50.81	< 0.001
	处理 × 土层 Treatment × layer	3	8.69	< 0.001

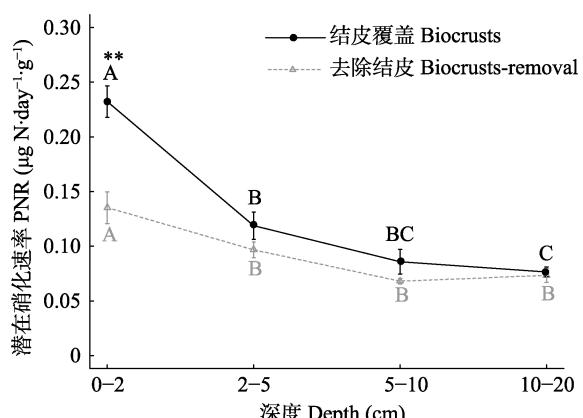


图3 结皮覆盖与去除结皮不同荒漠土层潜在硝化速率。大写字母表示相同结皮处理不同土层显著差异性, $\alpha = 0.05$; * 表示相同土层不同结皮处理之间差异性; * $P < 0.05$, ** $P < 0.01$ 。

Fig. 3 Potential nitrification rate (PNR) of different soil depths in biocrusts and biocrusts-removal soil. Capital letters indicate significant differences among soil depth in biocrusts or biocrusts-removal treatments, $\alpha = 0.05$; * indicates the difference between biocrusts and biocrusts-removal treatments for the same soil depth; * $P < 0.05$, ** $P < 0.01$.

通量, 生物结皮作为荒漠生态系统重要的地表覆盖类型, 对荒漠土壤氮素固定和转化具有重要影响, 然而, 我们对结皮系统氨氧化微生物驱动的氮素转化的认识仍然有限。本文中, 长期去除生物结皮显著降低了吉尔班通古特沙漠土壤的硝化作用潜力($P < 0.001$, 表2), 推测干扰首先通过降低固氮活性影响结皮氮素转化(Belnap, 2002; Wu et al, 2009)。Ferrenberg等(2015, 2017)研究发现, 物理踩踏可迅

表3 结皮覆盖土壤和去除结皮土壤的潜在硝化速率与AOA/AOB amoA基因丰度及环境参数相关性分析

Table 3 Pearson correlation analyses of potential nitrification rate (PNR) and AOA/AOB amoA gene abundance and environmental factors in Biocrusts and Biocrusts-removal soil

	潜在硝化速率 Potential nitrification rate	
	结皮覆盖土壤	去除结皮土壤
	Biocrusts soil	Biocrusts-removal soil
氨氧化古菌 AOA	-0.73**	-0.06
氨氧化细菌 AOB	0.88**	0.76**
温度 Tem	0.90**	0.66*
含水量 SM	0.91**	0.87**
pH	-0.79**	-0.44
电导率 Cond	0.75**	0.48
全碳 TC	0.05	0.09
全氮 TN	0.80**	-0.26
铵态氮 NH ₄ ⁺ -N	0.93**	0.36
硝态氮 NO ₃ ⁻ -N	-0.60*	-0.08

* P < 0.05, ** P < 0.01.

速改变生物结皮的微生物群落组成, 结皮短时期内转变为以蓝细菌为优势细菌的初级藻结皮类型。早期研究表明, 浅色藻结皮固氮速率比深色蓝藻结皮和苔藓结皮的平均固氮速率低3~4倍。荒漠生物结皮氮素固定与转化同时进行, 将生物结皮固定的氮素快速集中释放于结皮地表以下1~10 mm的土壤中, 包括无机硝酸盐(NO₃⁻)、铵离子(NH₄⁺), 以及其他少量的酰胺、多肽和游离氨基酸等(Garcia-Pichel et al, 2003; Johnson et al, 2007)。融雪期生物结皮显著增加古尔班通古特沙漠表层土壤NH₄⁺-N含量($P < 0.01$), 对比结皮下层土壤(2~20 cm)和去结皮土壤(0~20 cm), 结皮表层潜在硝化速率分别增加96%~204%和72%~99%。这与Johnson等(2005)测定美国大盆地沙漠靠近生物结皮表层土壤的最大氨氧化速率(46 μmol N · m⁻² · h⁻¹)研究结果一致。以上结果说明, 除氮素固定外生物结皮对荒漠土壤氮素转化具有重要调控作用。

季节性降雪是古尔班通古特沙漠重要水分输入来源, 对维持沙漠短命植被群落至关重要, 结皮组成与分布也明显不同于北美及我国中部地区。本文显示, 土壤含水量是影响古尔班通古特沙漠结皮潜在硝化作用最关键的环境因子(表3, 附录4)。较全年生物结皮处于干旱休眠状态相比, 积雪融水很大程度上解除了荒漠土壤氨氧化作用水分限制, 促使该时期结皮氮循环活跃, 硝化和反硝化作用交替进

行(Zhou & Zhang, 2014a, b)。生物结皮硝化作用潜力同时受到土壤温度、氮素含量(TN、NO₃⁻-N和NH₄⁺-N)、土壤pH和氨氧化菌群丰度的影响(表3, 图3), 融雪期生物结皮快速推进荒漠土壤氮素转化, 可为春季荒漠植被萌发和生长提供更有利的土壤养分条件, 对维持荒漠生态系统生物结皮的“肥岛”效应具有重要作用。

3.2 含水量和有效态氮含量是影响荒漠土壤AOA、AOB菌群差异的主要因素

土壤含水量耦合氮素、pH、电导率和温度促使荒漠氨氧化菌群的空间分布呈异质性(图2)。融雪期荒漠土壤AOA丰度与土壤含水量和铵态氮显著负相关, 与pH显著正相关。由结皮表层至深层土壤含水量和铵态氮逐渐降低, pH增加(表1, 图1A), 深层土壤AOA丰度比表层土壤迅速增加6倍, 提示土壤含水量、铵态氮含量和pH是影响结皮氨氧化菌群垂直分布的重要原因。Delgado-Baquerizo等(2016)对澳大利亚东部氨氧化微生物分析发现, 随微生境干旱程度增加, AOA丰度急剧增加, 表明土壤含水量较高对AOA可能具有抑制作用。而且有研究指出, AOA适应的pH范围(2.5~9.0)较宽(Hu et al, 2014), 适宜生长在中性或偏酸性环境中。当pH降低时, 氨的质子化可以降低氨的生物利用度, 从底物利用的角度来看, 这可能更有利于AOA的生长。因此, 土壤含水量与pH的交互作用导致生物结皮表层土壤的AOA amoA基因丰度降低, 荒漠土壤次表层(包括结皮和去结皮2~5 cm土层) AOA amoA基因丰度最高。

以往的研究发现, 铵态氮的有效性对AOA amoA基因丰度有直接的负效应(Delgado-Baquerizo et al, 2016), Ergude等(2010)的研究同样表明高肥力条件有利于AOB的生长, 而低营养环境有利于AOA的生长。Valentine (2007)认为, 氨氧化古菌利用细胞膜低渗透性和特殊分解代谢途径, 形成对寡营养环境较强的生态适应性。Leininger等(2006)对跨越3个气候区的12个未开发土壤与农田土壤氨氧化菌群分析发现, AOA在大多数原位土壤环境氨氧化菌群中占主导地位。综上所述, AOA相对AOB在寡营养生态环境中分布更广泛(Adair & Schwartz, 2008; Tao et al, 2018)。古尔班通古特沙漠生物结皮虽然对维持荒漠“肥岛”效应具有重要作用, 但在大空间尺度上仍然处于氮贫瘠状况, 所以本研究结果

也符合上述规律,荒漠土壤AOA *amoA*基因丰度相对AOB *amoA*基因占绝对优势($P < 0.001$) (图1C, D; 表2)。因此,有效态氮含量差异是导致融雪期古尔班通古特沙漠AOA、AOB丰度差异的主要因素之一。

在古尔班通古特沙漠,由于基质亲和力和硝化途径的差异,AOA和AOB应对环境干扰引起的生物结皮氮素分配可能具有不同的反应。本研究中,生物结皮显著影响古尔班通古特沙漠AOA和AOB的*amoA*基因丰度,结皮表层富营养土壤(C/N = 17.68; NH₄⁺-N = 4.07 μg/g) AOA *amoA*基因丰度低于结皮下层土壤(C/N比值介于25.04–28.13; NH₄⁺-N = 2.13–2.43 μg/g)和去结皮不同土层土壤(C/N比值介于21.55–27.45; NH₄⁺-N = 1.55–2.89 μg/g)($P < 0.05$, $P < 0.01$) (图1C),因此对于荒漠土壤,生物结皮通过介导小尺度范围土壤养分含量,促使AOA、AOB按照氨底物利用效率差异分布(Verhamme et al, 2011; Prosser & Nicol, 2012)。本研究发现,古尔班通古特沙漠氨氧化微生物在空间尺度上表现为高肥力表层土壤的AOA *amoA*基因丰度低于下层土壤;高肥力表层的AOB *amoA*基因丰度高于下层土壤,这与Di等(2010)对新西兰3个牧场不同土层中氨氧化微生物的研究结果一致。有意思的是,去除结皮显著增加表层土壤AOB *amoA*基因丰度($P < 0.01$),我们推测干扰可强制解除氨氧化菌群与结皮微生物群落对氮底物的竞争作用(Xiao et al, 2019),去除结皮减少了表层土壤NH₄⁺-N含量,但相对于去除结皮下层土壤,仍然为富NH₄⁺-N土壤,通过耦合融雪期水分,迅速增加AOB丰度。因此,干扰导致的有效态氮素含量的差异也可能是造成古尔班通古特沙漠AOA、AOB空间生态位分化的重要因素之一。

致谢:感谢课题组尹本丰博士和李永刚对本文工作提出的宝贵意见;感谢课题组殷进飞、陆永兴和李继文在采集沙漠样地土壤样品过程中提供大力帮助。

ORCID

刘鑫  <https://orcid.org/0000-0001-9612-4830>
荣晓莹  <https://orcid.org/0000-0002-0613-8479>
张元明  <https://orcid.org/0000-0002-7159-6652>

参考文献

- Adair KL, Schwartz E (2008) Evidence that ammonia-oxidizing Archaea are more abundant than ammonia-oxidizing bacteria in semiarid soils of northern Arizona, USA. *Microbial Ecology*, 56, 420–426.
- Belnap J (1996) Soil surface disturbances in cold deserts: Effects on nitrogenase activity in cyanobacterial-lichen soil crusts. *Biology and Fertility of Soils*, 23, 362–367.
- Belnap J (2002) Impacts of off-road vehicles on nitrogen cycles in biological soil crusts: Resistance in different U. S. deserts. *Journal of Arid Environments*, 52, 155–165.
- Belnap J (2003) The world at your feet: Desert biological soil crusts. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 1, 181–189.
- Belnap J, Phillips SL, Miller ME (2004) Response of desert biological soil crusts to alterations in precipitation frequency. *Oecologia*, 141, 306–316.
- Condon LA, Pyke DA (2018) Resiliency of biological soil crusts and vascular plants varies among morphogroups with disturbance intensity. *Plant and Soil*, 433, 271–287.
- Delgado-Baquerizo M, Maestre FT, Eldridge DJ, Singh BK (2016) Microsite differentiation drives the abundance of soil ammonia oxidizing bacteria along aridity gradients. *Frontiers in Microbiology*, 7, 505.
- Di HJ, Cameron KC, Shen JP, Winefield CS, O'Callaghan M, Bowatte S, He JZ (2010) Ammonia-oxidizing bacteria and archaea grow under contrasting soil nitrogen conditions. *FEMS Microbiology Ecology*, 72, 386–394.
- Eldridge DJ, Freudenberger D, Koen TB (2006) Diversity and abundance of biological soil crust taxa in relation to fine and coarse-scale disturbances in a grassy eucalypt woodland in Eastern Australia. *Plant and Soil*, 281, 255–268.
- Eldridge DJ, Soliveres S, Bowker MA, Val J (2013) Grazing dampens the positive effects of shrub encroachment on ecosystem functions in a semi-arid woodland. *Journal of Applied Ecology*, 50, 1028–1038.
- Erguder TH, Boon N, Wittebolle L, Marzorati M, Verstraete W (2009) Environmental factors shaping the ecological niches of ammonia-oxidizing archaea. *FEMS Microbiology Reviews*, 33, 855–869.
- Ferrenberg S, Reed SC, Belnap J (2015) Climate change and physical disturbance cause similar community shifts in biological soil crusts. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 112, 12116–12121.
- Ferrenberg S, Tucker CL, Reed SC (2017) Biological soil crusts: Diminutive communities of potential global importance. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 15, 160–167.
- Francis CA, Roberts KJ, Beman JM, Santoro AE, Oakley BB (2005) Ubiquity and diversity of ammonia-oxidizing archaea in water columns and sediments of the ocean. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 102,

- 14683–14688.
- Garcia V, Aranibar J, Pietrasik N (2015) Multiscale effects on biological soil crusts cover and spatial distribution in the Monte Desert. *Acta Oecologica*, 69, 35–45.
- Garcia-Pichel F, Johnson SL, Youngkin D, Belnap J (2003) Small-scale vertical distribution of bacterial biomass and diversity in biological soil crusts from arid lands in the Colorado Plateau. *Microbial Ecology*, 46, 312–321.
- Hu BL, Liu S, Wang W, Shen LD, Lou LP, Liu WP, Tian GM, Xu XY, Zheng P (2014) pH-dominated niche segregation of ammonia-oxidising microorganisms in Chinese agricultural soils. *FEMS Microbiology Ecology*, 90, 290–299.
- Hu R, Wang XP, Pan YX, Zhang YF, Zhang H, Chen N (2015) Seasonal variation of net N mineralization under different biological soil crusts in Tengger Desert, North China. *CATENA*, 127, 9–16.
- Johnson SL, Budinoff CR, Belnap J, Garcia-Pichel F (2005) Relevance of ammonium oxidation within biological soil crust communities. *Environmental Microbiology*, 7, 1–12.
- Johnson SL, Neuer S, Garcia-Pichel F (2007) Export of nitrogenous compounds due to incomplete cycling within biological soil crusts of arid lands. *Environmental Microbiology*, 9, 680–689.
- Coe KK, Belnap J, Sparks JP (2012) Precipitation-driven carbon balance controls survivorship of desert biocrust mosses. *Ecology*, 93, 1626–1636.
- Kowalchuk GA, Stephen JR (2001) Ammonia-oxidizing bacteria: A model for molecular microbial ecology. *Annual Review of Microbiology*, 55, 485–529.
- Kurola J, Salkinoja-Salonen M, Aarnio T, Hultman J, Romantschuk M (2005) Activity, diversity and population size of ammonia-oxidising bacteria in oil-contaminated landfarming soil. *FEMS Microbiology Letters*, 250, 33–38.
- Leininger S, Urich T, Schloter M, Schwark L, Qi J, Nicol GW, Prosser JI, Schuster SC, Schleper C (2006) Archaea predominate among ammonia-oxidizing prokaryotes in soils. *Nature*, 442, 806–809.
- Liu JJ, Yu ZH, Yao Q, Sui YY, Shi Y, Chu HY, Tang CX, Franks AE, Jin J, Liu XB, Wang GH (2018) Ammonia-oxidizing archaea show more distinct biogeographic distribution patterns than ammonia-oxidizing bacteria across the black soil zone of Northeast China. *Frontiers in Microbiology*, 9, 171.
- Liu RY, Li K, Zhang HX, Zhu JG, Joshi D (2014) Spatial distribution of microbial communities associated with dune landform in the Gurbantunggut Desert, China. *Journal of Microbiology*, 52, 898–907.
- MagalhÃ£es CM, Machado A, Frank-Fahle B, Lee CK, Cary SC (2014) The ecological dichotomy of ammonia-oxidizing archaea and bacteria in the hyper-arid soils of the Antarctic Dry Valleys. *Frontiers in Microbiology*, 5, 515.
- Marusenko Y, Bates ST, Anderson I, Johnson SL, Soule TY, Garcia-Pichel F (2013) Ammonia-oxidizing archaea and bacteria are structured by geography in biological soil crusts across North American arid lands. *Ecological Processes*, 2, 1–10.
- Matzner E, Borken W (2008) Do freeze-thaw events enhance C and N losses from soils of different ecosystems? A review. *European Journal of Soil Science*, 59, 274–284.
- Prosser JI, Nicol GW (2012) Archaeal and bacterial ammonia-oxidisers in soil: The quest for niche specialisation and differentiation. *Trends in Microbiology*, 20, 523–531.
- Rotthauwe JH, Witzel KP, Liesack W (1997) The ammonia monooxygenase structural gene *amoA* as a functional marker: Molecular fine-scale analysis of natural ammonia-oxidizing populations. *Applied and Environmental Microbiology*, 63, 4704–4712.
- Ferrenberg S, Reed SC, Belnap J (2015) Climate change and physical disturbance cause similar community shifts in biological soil crusts. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 112, 12116–12121.
- Steinweg JM, Fisk MC, McAlexander B, Groffman PM, Hardy JP (2008) Experimental snowpack reduction alters organic matter and net N mineralization potential of soil macroaggregates in a northern hardwood forest. *Biology and Fertility of Soils*, 45, 1–10.
- Stempfhuber B, Engel M, Fischer D, Nesovic-Prit G, Wubet T, Schöning I, Gubry-Rangin C, Kublik S, Schloter-Hai B, Rattei T, Welzl G, Nicol GW, Schrumpf M, Buscot F, Prosser JI, Schloter M (2015) pH as a driver for ammonia-oxidizing archaea in forest soils. *Microbial Ecology*, 69, 879–883.
- Tao JJ, Bai TS, Xiao R, Wang P, Wang FW, Duryee AM, Wang Y, Zhang Y, Hu SJ (2018) Vertical distribution of ammonia-oxidizing microorganisms across a soil profile of the Chinese Loess Plateau and their responses to nitrogen inputs. *Science of The Total Environment*, 635, 240–248.
- Valentine DL (2007) Adaptations to energy stress dictate the ecology and evolution of the Archaea. *Nature Reviews Microbiology*, 5, 316–323.
- Verhamme DT, Prosser JI, Nicol GW (2011) Ammonia concentration determines differential growth of ammonia-oxidising archaea and bacteria in soil microcosms. *The ISME Journal*, 5, 1067–1071.
- Weber B, Wu DM, Tamm A, Ruckteschler N, Rodríguez-Caballero E, Steinkamp J, Meusel H, Elbert W, Behrendt T, Sörgel M, Cheng YF, Crutzen PJ, Su H, Pöschl U (2015) Biological soil crusts accelerate the nitrogen cycle through large NO and HONO emissions in drylands. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 112, 15384–15389.
- Wu L, Zhang YM, Zhang J, Downing A (2015) Precipitation intensity is the primary driver of moss crust-derived CO₂ exchange: Implications for soil C balance in a temperate desert of northwestern China. *European Journal of Soil Biology*, 67, 27–34.

- Wu N, Zhang YM, Downing A (2009) Comparative study of nitrogenase activity in different types of biological soil crusts in the Gurbantunggut Desert, Northwestern China. *Journal of Arid Environments*, 73, 828–833.
- Xiao R, Qiu YP, Tao JJ, Zhang XL, Chen HH, Reberg-Horton SC, Shi W, Shew HD, Zhang Y, Hu SJ (2019) Biological controls over the abundances of terrestrial ammonia oxidizers. *Global Ecology and Biogeography*, 29, 384–399.
- Yao HY, Campbell CD, Chapman SJ, Freitag TE, Nicol GW, Singh BK (2013) Multi-factorial drivers of ammonia oxidizer communities: Evidence from a national soil survey. *Environmental Microbiology*, 15, 2545–2556.
- Zhang BC, Zhang YM, Su YG, Wang JZ, Zhang J (2013) Responses of microalgal-microbial biomass and enzyme activities of biological soil crusts to moisture and inoculated *microcoleus vaginatus* gradients. *Arid Land Research and Management*, 27, 216–230.
- Zhang CP, Niu DC, Song ML, Elser JJ, Okie JG, Fu H (2018) Effects of rainfall manipulations on carbon exchange of cyanobacteria and moss-dominated biological soil crusts. *Soil Biology and Biochemistry*, 124, 24–31.
- Zhang YM, Chen J, Wang L, Wang XQ, Gu ZH (2007) The spatial distribution patterns of biological soil crusts in the Gurbantunggut Desert, Northern Xinjiang, China. *Journal of Arid Environments*, 68, 599–610.
- Zhao RM, Hui R, Liu LC, Xie M, An LZ (2018) Effects of snowfall depth on soil physical-chemical properties and soil microbial biomass in moss-dominated crusts in the Gurbantunggut Desert, Northern China. *CATENA*, 169, 175–182.
- Zhou XB, Smith H, Giraldo SA, Belnap J, Garcia-Pichel F (2016) Differential responses of dinitrogen fixation, diazotrophic cyanobacteria and ammonia oxidation reveal a potential warming-induced imbalance of the N-cycle in biological soil crusts. *PLoS ONE*, 11, e0164932.
- Zhou XB, Tao Y, Yin BF, Tucker C, Zhang YM (2020) Nitrogen pools in soil covered by biological soil crusts of different successional stages in a temperate desert in Central Asia. *Geoderma*, 366, 114166.
- Zhou XB, Zhang YM (2014a) Season and nitrogen effects on activities of three hydrolytic enzymes in soils of the gurbantunggut desert, northwest China. *Communications in Soil Science and Plant Analysis*, 45, 1699–1713.
- Zhou XB, Zhang YM (2014b) Seasonal pattern of soil respiration and gradual changing effects of nitrogen addition in a soil of the Gurbantunggut Desert, northwestern China. *Atmospheric Environment*, 85, 187–194.
- Zhou XQ, Chen CR, Wang YF, Xu ZH, Duan JC, Hao YB, Smaill S (2013) Soil extractable carbon and nitrogen, microbial biomass and microbial metabolic activity in response to warming and increased precipitation in a semiarid Inner Mongolian grassland. *Geoderma*, 206, 24–31.
- Zhuang WW, Downing A, Zhang YM (2015) The influence of biological soil crusts on ^{15}N translocation in soil and vascular plant in a temperate desert of northwestern China. *Journal of Plant Ecology*, 8, 420–428.

(责任编辑: 张丽梅 责任编辑: 时意专)

附录 Supplementary Material

附录1 本研究的样方示意图

Appendix 1 Plot quadrat diagram of this study

<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2019415-1.pdf>

附录2 本研究所用引物序列

Appendix 2 Primer sequences used in this study

<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2019415-2.pdf>

附录3 AOA和AOB amoA基因丰度配对T检验

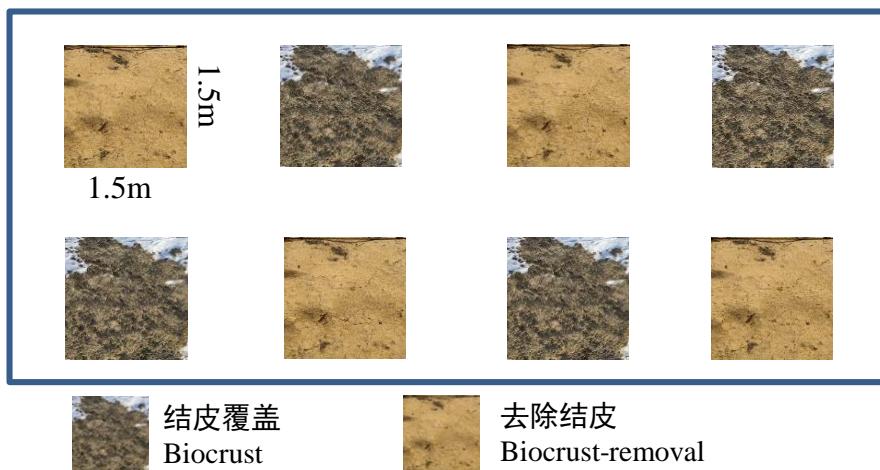
Appendix 3 Paired T test for AOA and AOB amoA gene abundance

<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2019415-3.pdf>

附录4 AOA、AOB amoA基因丰度与潜在硝化速率及环境因子的冗余分析

Appendix 4 Redundancy analysis (RDA) analysis on AOA, AOB amoA gene abundance potential nitrification rate (PNR) and environmental factors

<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2019415-4.pdf>



附录1 本研究的样方示意图
Appendix 1 Plot quadrat diagram of this study

刘鑫, 荣晓莹, 张元明 (2021) 古尔班通古特沙漠生物土壤结皮对氨氧化微生物生态位的影响. 生物多样性, 29(1): 43–52. <http://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2019415>

附录2 本研究所用引物序列

Appendix 2 Primer sequences used in this study

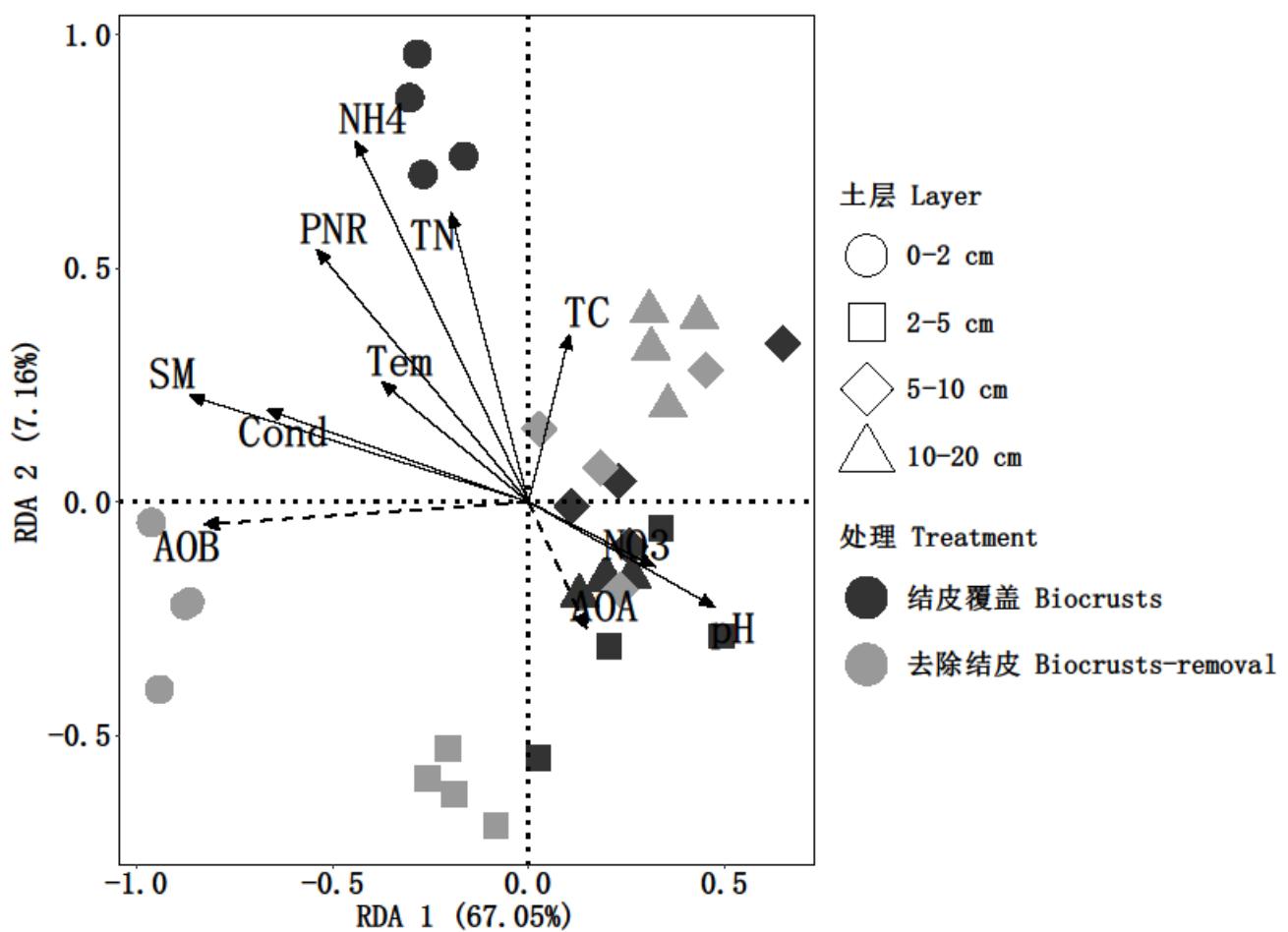
基因 Gene	引物 Primers	序列(5' – 3') Sequence (5' – 3')	退火温度 Annealing temperature (°C)	参考文献 Reference
氨氧化古菌 AOA <i>amoA</i>	Arch-amoAF Arch-amoAR	STAATGGTCTGGCTTAGACG GC GGCCATCCATCTGTATGT	60	Francis et al, 2005
氨氧化细菌 AOB <i>amoA</i>	amoA-1F amoA-2R	GGGGTTTCTACTGGTGTT CCCCTCKGSAAAGCCTTCTTC	57	Rotthauwe et al, 1997

刘鑫, 荣晓莹, 张元明 (2021) 古尔班通古特沙漠生物土壤结皮对氨氧化微生物生态位的影响. 生物多样性, 29(1): 43–52. <http://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2019415>

附录3 AOA和AOB *amoA*基因丰度配对T检验

Appendix 3 Paired T test for AOA and AOB *amoA* gene abundance

分组	差的平均值	标准误	自由度	t 值	Pr> t
Group	Mean's differences	Standard error	df	t value	
AOAv.s. AOB	38674.7	4253.3	31	9.09	< 0.001



附录4 AOA、AOB *amoA*基因丰度与潜在硝化速率及环境因子的冗余分析

Appendix 4 Redundancy analysis (RDA) analysis on AOA, AOB *amoA* gene abundance potential nitrification rate (PNR) and environmental factors



•研究报告•

土壤细菌群落特征对高寒草甸退化的响应

李世雄^{1,2,3}, 王彦龙^{1,2,3}, 王玉琴¹, 尹亚丽^{1,3*}

1. 青海大学畜牧兽医学院/青海省畜牧兽医学院, 西宁 810016; 2. 三江源区高寒草地生态教育部重点实验室, 西宁 810016; 3. 青海省高寒草地适应性管理重点实验室, 西宁 810016

摘要: 为明确高寒草甸土壤细菌物种组成及功能结构对草地环境恶化的响应规律, 本文采用高通量基因测序技术对高寒草甸未退化、轻度退化、中度退化、重度退化和极重度退化草地土壤细菌的组成、格局和功能进行了研究。结果表明: 高寒草甸土壤优势细菌为酸杆菌门、放线菌门、浮霉菌门、变形菌门和疣微菌门, 在土壤细菌中占比分别为16%–18%、9%–12%、12%–14%、23%–29%和11%–12%。退化草地中土壤细菌物种组成明显改变, 变形菌门细菌丰度降低, 酸杆菌门和浮霉菌门丰度增加, 不同草地科水平细菌丰度差异因土层而异。草地退化对细菌Chao1指数无影响, 轻度退化提高了细菌Simpson指数, 重度退化草地土壤细菌Shannon-Wiener指数最高。Faprotax细菌功能分组以化能异养、硝化作用、亚硝酸盐氧化及硫代谢作用为主, 草地退化改变了微生物介导的碳循环、氮循环、硫循环、铁循环和锰循环。重度及极重度退化提高了细菌氨氧化功能作用, 降低了硫化物、亚硝酸盐氧化及尿素水解作用; 草地退化过程中细菌化能异养、芳香族化合物降解及反硝化作用功能等均呈先降低后升高的变化趋势, 中度退化阶段是微生物群落生态功能结构转变的拐点。高寒草甸退化改变了土壤细菌的群落及功能结构, 土壤含水量、pH、总有机碳、全氮、全钾和有效氮磷比是土壤细菌群落及功能结构变化的主要驱动因子。

关键词: 退化高寒草甸; 土壤细菌; 物种组成; 群落特征; 生态功能结构

李世雄, 王彦龙, 王玉琴, 尹亚丽 (2021) 土壤细菌群落特征对高寒草甸退化的响应. 生物多样性, 29, 53–64. doi: 10.17520/biods.2020137.
Li SX, Wang YL, Wang YQ, Yin YL (2021) Response of soil bacterial community characteristics to alpine meadow degradation. Biodiversity Science, 29, 53–64. doi: 10.17520/biods.2020137.

Response of soil bacterial community characteristics to alpine meadow degradation

Shixiong Li^{1,2,3}, Yanlong Wang^{1,2,3}, Yuqin Wang¹, Yali Yin^{1,3*}

1 Academy of Animal and Veterinary Science, Qinghai University/Qinghai Academy of Animal and Veterinary Science, Xining 810016

2 Key Laboratory of Alpine Grassland Ecosystem in the Three-River-Source, Ministry of Education, Xining 810016

3 Qinghai Provincial Key Laboratory of Adaptive Management on Alpine Grassland, Xining 810016

ABSTRACT

Aim: This study aims to clarify the response of soil bacterial species composition, pattern, and functional structure to a range of grassland degradation in alpine meadows.

Methods: Degraded alpine meadows at five stages (including non-degraded, light-degraded, moderate-degraded, severe-degraded, and extreme-degraded) were selected in 2017 by the classification standard in the Three-River-Source. Four different plots at each degraded stages were set as replications, and the area of each plot is about 80 m². Soil microbial characteristics were analyzed by high-throughput gene detection, and the soil physical and chemical properties were analyzed by conventional methods.

Results: Acidobacteria, Actinobacteria, Planctomycetes, Proteobacteria and Verrucomicrobia were the dominant bacteria in alpine meadow soil, accounting for 16%–18%、9%–12%、12%–14%、23%–29% and 11%–12% of the total soil bacteria abundance, respectively. The soil bacterial species compositions changed substantially with increasing

收稿日期: 2020-04-03; 接受日期: 2020-08-11

基金项目: 青海省重大科技专项(2019-SF-A3-1)、青海省科技项目(2019-ZJ-7070)和国家自然科学基金(31560660)

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

grassland degradation: Proteobacteria abundance decreased, while Acidobacteria and Planctomycetes abundance increased significantly with increasing degradation. Furthermore, the number of taxa (at the family level) differed across the diverse soil layers in degraded alpine meadows. Grassland degradation had no effect on bacterial diversity, as measured by the Chao1 index, but alpine meadow that were lightly degraded increased bacterial diversity, as measured by the Simpson index. Soil bacterial diversity, as measured by the Shannon-Wiener index, was greatest in severe-degraded grasslands. The Faprotax functions were mainly composed by the processes of Chemoheterotrophy, nitrification, nitrite oxidation, and sulfur metabolism. Grassland degradation altered the carbon, nitrogen, sulfur, iron and manganese cycles, which were mediated by microorganisms. Severe and extreme degradation increased the bacterial ammonia-oxidizing function, and decreased the functions of sulfide, nitrite oxidation, and ureolysis. Across the gradient of grassland degradation, the bacteriological Chemoheterotrophy, aromatic compounds degradation, and the denitrification functions all initially decreased before subsequently increasing; moderate stages of degradation stage represented turning points of the bacterial community in terms of ecological functional structure changes.

Conclusion: Alpine meadow degradation altered the soil bacterial community and functional structures. The main driving factors for differences in soil bacterial community and functional structures were soil moisture content, pH, total organic carbon, total nitrogen, total potassium, and the ratio of available nitrogen and phosphorus.

Key words: grassland degradation; soil bacteria; species composition; diversity; community characteristics; ecological functional structures

近年来,受全球气候变化与人类活动的持续影响,加之不合理的放牧管理和家畜数量与草地资源的不当匹配使得草地严重超载,草地环境日益恶化,大面积的草地出现不同程度退化(王一博等,2005;张中华等,2018)。草地退化是在特定环境下草原生态系统逆向演替的过程,主要表现为草地植被衰退、土壤生境恶化、草地生产能力和生态功能下降。据统计,我国的草地退化和荒漠化面积已经分别达到 1.35×10^8 ha和 2.62×10^8 ha,并且每年还在持续增加,黄河源头在20世纪80—90年代平均草场退化速率比70年代增加了1倍以上(赵新全和周华坤,2005)。与20世纪50年代相比,江河源区高寒草地单位面积产草量下降了30%—50%,优质牧草比例下降了20%—30%,有毒有害类杂草增加了70%—80%,草地植被盖度减少了15%—25% (赵新全和周华坤,2005)。长时间大范围的草地退化、地面覆盖度降低、土壤侵蚀、水土流失、草地生产力下降、生态系统结构和功能严重受损,不仅阻碍了牧区社会、经济和生态环境的可持续发展,还严重威胁到长江流域和黄河中下游地区的生态平衡与人类的生存发展(龙瑞军,2007)。

土壤微生物是土壤中一切生态功能的媒介,是土壤有机质和土壤养分等在土壤和大气圈双向循环和转化中的主要推动力,在调节营养物质循环和有机质降解等生态功能方面发挥着重要作用(褚海燕,2013;刘安榕等,2018),推动着整个环境中物质的循环转化和能量的流动转移(Yang YF et al, 2013;

Yang YS et al, 2016)。细菌作为微生物中含量最多、丰度最高的类群,具有丰富的遗传多样性,促进营养物质释放、有机质的分解,参与碳、氮等物质循环过程(戴雅婷等,2017),在土壤生态过程中有着不可或缺的地位。由于微生物生命周期短暂,对微环境极其敏感,可对环境胁迫和生态变化做出快速反应(戴雅婷等,2017; Li et al, 2020),因此土壤微生物群落结构差异可指示土壤环境的变化(李飞等,2018)。草地退化使原有的土壤微环境受到扰动,土壤质量和养分循环发生改变,逐渐形成了与之相适应的土壤微生物群落结构并发挥其相应功能(Mganga et al, 2016)。微生物的生态特征可分为结构特征和功能特征,结构特征是决定生物群落生态功能的关键,也是认识与解决环境问题的有效切入点(杨浩等,2017);功能特征是生物多样性模式和生态系统功能之间的重要联系,它决定了微生物之间的营养关系和相互作用(Arthur et al, 2019)。

以往对不同退化阶段高寒草甸土壤微生物的研究多采用平板分离培养、磷脂脂肪酸(PLFA)和Biolog-ECO对微生物数量、群落多样性及碳源利用情况进行分析,关于土壤细菌物种组成、群落结构和功能等对草地退化的响应规律及其变化的调控因子等方面尚不清楚。高通量测序技术作为新兴分子生物学测序技术,可以一次分析测定几十万到几百万条DNA序列,结果能够准确反映土壤微生物物种组成、群落及功能结构变化情况(Wang et al, 2016)。因此,本研究采用高通量基因测序技术,对

高寒草甸不同退化演替阶段土壤细菌物种组成及群落结构和功能多样性进行研究, 以明确环境因子对细菌群落结构的调控作用, 揭示高寒草甸土壤细菌对草地退化的响应规律, 为退化草地生态环境恢复治理提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 实验地概况

样地位于三江源国家级自然保护区青海省果洛州玛沁县大武镇($34^{\circ}27'N$, $100^{\circ}13'E$, 海拔约3,700 m)。该区昼夜温差大, 全年日照时间短、太阳辐射强, 寒冷、多风, 属典型的高原大陆性气候。年平均气温为 $-3.9^{\circ}C$, $\geq 5^{\circ}C$ 的年积温850.3°C, 最冷月1月的平均气温为 $-12.6^{\circ}C$, 最热月7月的平均气温为 $9.7^{\circ}C$; 年降水量为513.2–542.9 mm, 多集中于5–9月, 占年均降水量的85.20%。牧草生长期约为156 d, 全年无绝对无霜期。植被为高寒矮嵩草(*Kobresia humilis*)草甸, 土壤为高山草甸土。

1.2 样地设置与样本采集

参照马玉寿等(2002)的分类标准, 依据草地植被覆盖度、可食牧草及有毒有害植物比例和草场质量等指标, 在海拔高度及土壤状况基本一致的高寒草甸设置5个不同退化程度的处理, 即: 未退化(non-degradation, ND)、轻度退化(light-degradation, LD)、中度退化(moderate-degradation, MD)、重度退化(severe-degradation, SD)和极重度退化草地(extreme-degradation, ED)为, 各重复4次。每实验小区面积约80 m², 共20个小区。

2017年8月, 采用蛇形取样法, 以直径3.5 cm的土钻在各小区采集0–10 cm和10–20 cm的土样, 每小区5–8个点的土壤混合为1个土样, 过2 mm筛, 捆除石粒及植物根系等, 装入10 mL离心管, 干冰运输至广州基迪奥生物科技有限公司进行测序。测序和生物信息服务在Illumina 2500 PE平台完成。

1.3 土壤理化性质分析

土壤含水量(soil water content, SWC)采用恒重法测定, 总有机碳(total organic carbon, TOC)含量采用硫酸亚铁滴定法测定, 全氮(total nitrogen, TN)含量采用凯氏定氮法测定, 全磷(total phosphorus, TP)和全钾(total potassium, TK)含量采用碱熔融法测定, 有效磷(available phosphorus, AP)含量采用碳酸氢钠浸提法测定, 速效钾(available potassium, AK)含量

采用醋酸铵-火焰光度法测定, 铵态氮(ammonium nitrogen, NH₄⁺-N)和硝态氮(nitrate nitrogen, NO₃⁻-N)含量采用氯化钾浸提法测定。

1.4 土壤细菌DNA提取及基因检测

采用HiPure Soil DNA Mini Kit (Magen, Guangzhou, China)提取土壤微生物DNA。取2 μL DNA样品, 采用NanoDrop微量分光光度计(NanoDrop 2000, Thermo Fisher, USA)测定核酸的吸光度, 检测核酸的纯度。采用琼脂糖(1% agarose)凝胶电泳检测核酸样品的完整性和蛋白污染程度。取2 μL DNA样品, 采用Qubit荧光定量(Qubit 3.0, Thermo Fisher, USA)检测每一个样品的DNA浓度, 并根据浓度计算样品DNA总量。采用微生物Marker基因高通量测序评估土壤细菌群落结构和多样性, 细菌检测区为16S rRNA基因的V3 + V4区(王娜等, 2019)。

测序得到的Rawreads通过过滤、Tags拼接、过滤、去嵌合体, 对N50、N90 Tags由长到短加和, 最终在有效Tags样本中随机选取 $8.0\text{--}9.2 \times 10^4$ Tags开展OTU (operational taxonomic units)聚类分析(He et al, 2016)。用Uparse软件对所有样品的全部有效Tags序列聚类, 以97%的一致性将序列聚类成为OTUs结果, 并计算出每个OTU在各个样品中的Tags绝对丰度和相对信息(Li et al, 2016)。采用Silva (Quast et al, 2013)数据库进行物种注释(设定置信度的阈值为0.8–1.0), 并根据注释信息统计每个样品在各个分类水平(界、门、纲、目、科、属、种)上的Tags序列数目。基于OTUs计数统计, 利用Bray-Curtis距离系数分析土壤细菌群落差异(王娜等, 2019), 采用Faprotax数据库对土壤细菌生态功能进行预测。

1.5 数据处理

采用Excel 2010进行数据整理, 采用SPSS 17.0软件对数据进行Kruskal-Wallis秩和检验、Wilcoxon秩和检验、单因素(one-way ANOVA)和Duncan方差分析和多重比较($\alpha = 0.05$), 采用R 3.5.2进行物种组成及多样性、非度量多维标度(NMDS)、Adonis、Anosim及Mantel test分析; 利用SigmaPlot 14.0和R 3.5.2软件作图; 表1中数据为平均值 ± 标准差。

(1) Chao1指数。是用Chao1算法估计群落中含OTU数目的指数, 在生态学中常用来估计物种总数(曹辉等, 2016)。

$$\text{Chao1} = S_{\text{obs}} + F1(F1 - 1)/2(F2 + 1) \quad (1)$$

式中: S_{obs} 表示样本中观察到的OTU数目; F_1 是样本中数量只为1的OTU数目(称为Singleton); F_2 是样本中数量只为2的OTU数目(称为Doubleton)。

(2) Shannon-Wiener多样性指数(H 指数)。用来估算群落多样性的高低(曹辉等, 2016)。

$$H = -\sum_{i=1}^{S_{obs}} \frac{n_i}{N} \ln \frac{n_i}{N} \quad (2)$$

式中: S_{obs} 为实际测出的OTU数目; n_i 为含有*i*条序列的OTU数目; N 为所有的序列数。

(3) Simpson多样性指数(D)。反映群落中最常见的物种, 评估微生物群落丰富度(朱金山等, 2018)。

$$D = 1 - \sum_{i=1}^{S_{obs}} P_i^2 \quad (3)$$

式中: S_{obs} 为实际测出的OTU数目; P_i 为种*i*的个体在群落中的比例; P_i^2 表示随机取2个个体为同种的概率。

2 结果

2.1 高寒草甸退化对土壤细菌物种组成的影响

对不同退化程度高寒草甸土壤中细菌群落门水平物种组成进行分析, 获得的细菌序列分属于11个门, 包括酸杆菌门、放线菌门、拟杆菌门、绿弯

菌门、厚壁菌门、芽单胞菌门、硝化螺旋菌门、浮霉菌门、变形菌门、疣微菌门和检菌门(图1)。

高寒草甸土壤优势细菌为酸杆菌门、放线菌门、浮霉菌门、变形菌门和疣微菌门, 在土壤细菌中占比分别为16%–18%、9%–12%、12%–14%、23%–29%和11%–12%; 在0–10 cm土层, 酸杆菌门、放线菌门、浮霉菌门、变形菌门和疣微菌门的相对丰度之和在未退化、轻度退化、中度退化、重度退化和极重度退化草地分别为79.78%、81.05%、83.34%、79.31%和81.31%; 在10–20 cm土层, 分别为、78.04%、77.73%、74.85%、75.4%和76.35%。与未退化草地相比, 退化导致变形菌门细菌相对丰度减少, 酸杆菌门和浮霉菌门相对丰度增加, 酸杆菌门、放线菌门、拟杆菌门、绿弯菌门、芽单胞杆菌门、硝化螺旋菌门和变形菌门和细菌在不同草地间差异显著($P < 0.05$) (图1)。

不同退化程度高寒草甸土壤细菌在科水平的丰度差异见图2, 图3。在0–10 cm土层有显著差异的科主要是Blastocatellaceae、芽单胞菌科、硫还原菌科、鞘脂单胞菌科、0319-6A21、丛毛单胞菌科和黄单胞菌科; 其中丛毛单胞菌科、黄单胞菌科和硫还原菌科在未退化草地, Blastocatellaceae在中度退化草地显著富集, 而鞘脂单胞菌科在轻度退化草

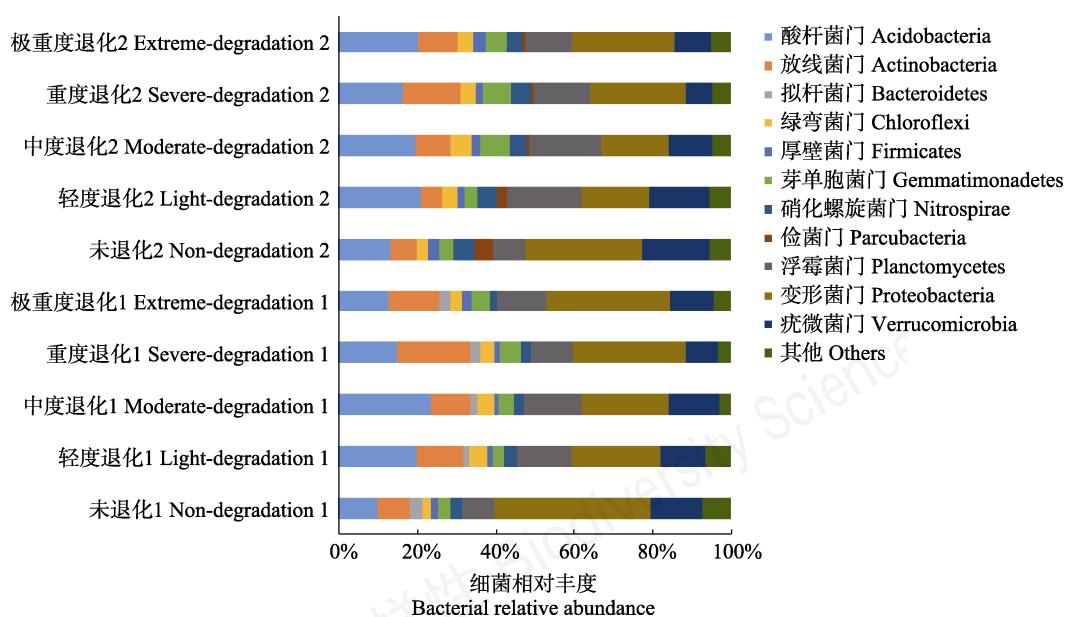
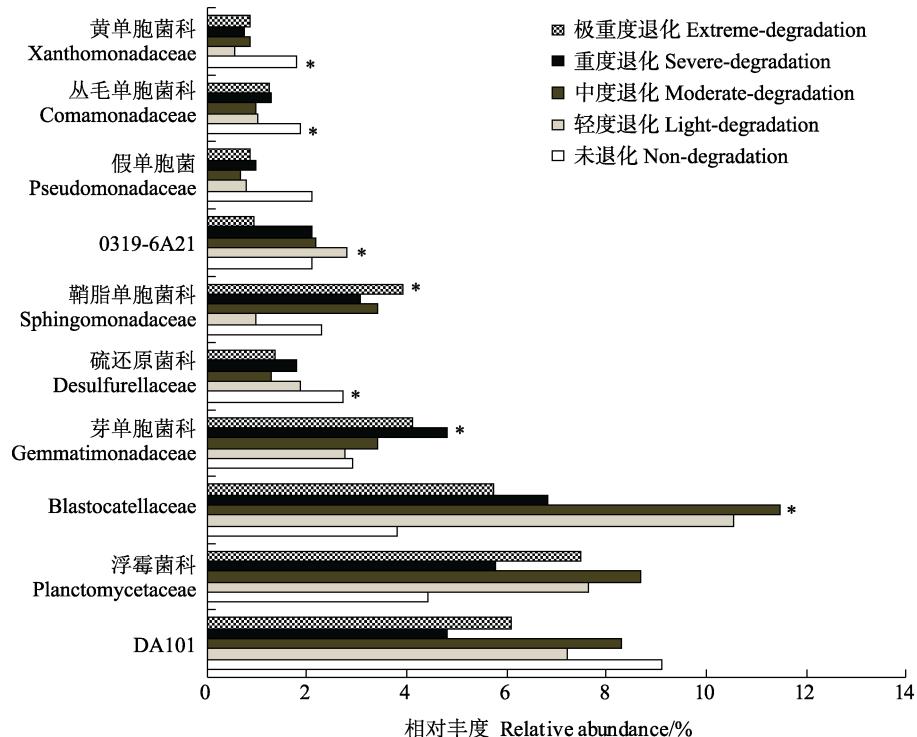
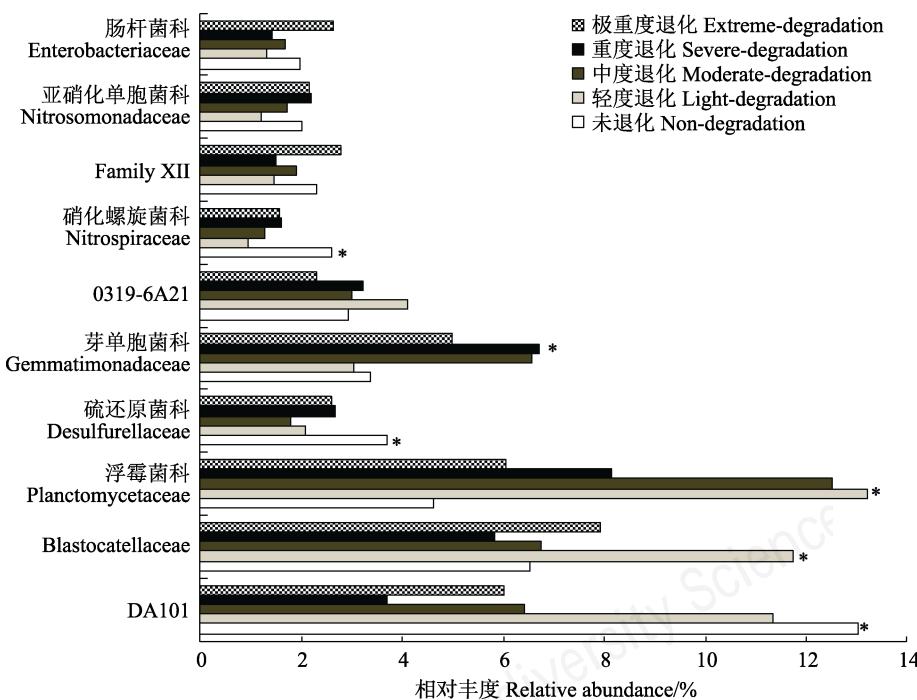


图1 不同退化程度高寒草甸土壤细菌门水平的相对丰度。图中1和2分别代表0–10 cm和10–20 cm土层。

Fig. 1 Soil bacterial relative abundance at the phylum level in different degraded alpine meadows. Numbers 1 and 2 in the figure represent 0–10 cm and 10–20 cm soil layer, respectively.

图2 不同退化程度高寒草甸0–10 cm土壤科水平细菌丰度差异。 $* P < 0.05$ 。Fig. 2 The soil bacterial abundance in family level at soil depth of 0–10 cm in different degraded alpine meadows. $*P < 0.05$.图3 不同退化程度高寒草甸10–20 cm土壤科水平细菌丰度差异。 $* P < 0.05$ 。Fig. 3 The soil bacterial abundance in family level at soil depth of 10–20 cm in different degraded alpine meadows. $*P < 0.05$.

地显著减少($P < 0.05$) (图2)。在10–20 cm土层有显著差异的科主要是DA101、Blastocatellaceae、浮霉

菌科、硫还原菌科、芽单胞杆菌科和硝化螺旋菌科($P < 0.05$) (图3)。可见，不同退化程度草地间丰度

有差异的科因土层而异。

2.2 高寒草甸退化对土壤细菌物种多样性的影响

对不同退化程度高寒草甸土壤细菌Chao1指数、Shannon-Wiener指数和Simpson指数进行分析(表1), 在0–10 cm和10–20 cm土层, Chao1指数在各草地间均无显著差异, 即不同退化程度草地土壤细菌物种总数无明显差异。在0–10 cm土层, 重度退化草地土壤细菌Shannon-Wiener多样性指数最高(11.05), 显著高于未退化和中度退化草地($P < 0.05$); 未退化草地最低(8.83), 与轻度退化和重度退化草地间差异显著($P < 0.05$) (表1)。在10–20 cm土层, 草地土壤细菌群落多样性Shannon-Wiener指数由高到低依次为: 重度退化草地 > 极重度退化草地 > 轻度退化草地 > 未退化草地 > 中度退化草地, 除极重度退化草地外, 重度退化草地与其他草地间均表现出显著差异, 未退化和中度退化草地显著低于极重度退化草地, 轻度退化草地与中度退化草地间差异显著($P < 0.05$) (表1)。Simpson-Wiener指数用于指示群落丰富度, 在0–10 cm土层, 极重度退化草地Simpson指数最低, 与轻度退化和重度退化草地相比差异显著, 轻度退化草地最高, 显著高于未退化和极重度退化草地($P < 0.05$), 其他草地间均无显著差异; 在10–20 cm土层, 重度退化草地最高, 与其他草地间差异显著, 轻度退化草地和极重度退化草地次之, 二者均显著高于未退化和中度退化草地($P < 0.05$) (表1)。

2.3 高寒草甸退化对土壤细菌功能的影响

Faprotax功能预测结果(图4)显示, 化能异养、

硝化作用、亚硝酸盐氧化及硫呼吸和硫化物呼吸作用为高寒草甸主要功能群。功能预测相对丰度前30的菌群中, 在各草地间表现出差异的共28种, 碳、氮、硫、铁、锰等功能群在不同草地间差异显著($P < 0.05$); 28种差异功能群中, 16种在中度退化草地丰度最低, 占比57%。硫化物呼吸、硝酸盐呼吸、亚硝酸盐呼吸、氮呼吸、尿素水解、动物寄生-共生作用、人类病原体、有氧氨氧化、固氮作用、硝酸盐还原、亚硝酸盐反硝化、一氧化二氮反硝化、内寄生、外寄生、光异养、光自养、无氧光自养S氧化、无氧光自养和几丁质分解作用等功能群在0–10 cm和10–20 cm土层不同草地间均表现出显著差异($P < 0.05$), 而化能异养(含有氧化能异养)和亚硝酸盐氧化作用等功能群仅在0–10 cm土层不同草地间表现出显著差异(图4)。

对功能预测相对丰度前10的菌群进行分析, 硝化作用功能群在各草地间无显著差异; 草地退化前期有氧氨氧化作用功能群无明显变化, 重度退化和极重度退化草地有氧氨氧化作用功能群显著升高; 硫化物呼吸、亚硝酸盐氧化、尿素水解及氮呼吸作用功能群则呈降低趋势, 中度退化草地氮呼吸作用功能群最少; 化能异养、有氧化能异养和芳香族化合物降解作用功能群在轻度退化草地最低, 极重度退化草地最高($P < 0.05$) (图4)。反硝化作用、固氮作用及光养作用功能群均呈先降低后升高的变化趋势, 中度退化草地最低。

2.4 土壤细菌群落结构对草地退化的响应

NMDS分析结果显示, 两土层高寒草甸土壤细

表1 不同退化程度高寒草甸土壤细菌 α -多样性

Table 1 Soil bacterial α -diversity in different degraded alpine meadows

土层深度 Soil depth	退化程度 Degradation degree	多样性指数 Diversity index		
		Chao1	Shannon-Wiener index	Simpson index
0–10 cm	未退化 Non-degradation	8,828.18 ± 363.61 ^a	10.31 ± 0.15 ^c	0.997 ± 0.001 ^{bc}
	轻度退化 Light-degradation	9,015.26 ± 2,567.38 ^a	10.54 ± 0.13 ^{ab}	0.998 ± 0.000 ^a
	中度退化 Moderate-degradation	9,904.47 ± 490.73 ^a	10.32 ± 0.05 ^{bc}	0.997 ± 0.000 ^{abc}
	重度退化 Severe-degradation	11,054.59 ± 1,330.52 ^a	10.63 ± 0.07 ^a	0.997 ± 0.000 ^{ab}
	极重度退化 Extreme-degradation	9,517.00 ± 1,023.90 ^a	10.52 ± 0.18 ^{abc}	0.996 ± 0.001 ^c
10–20 cm	未退化 Non-degradation	7,686.14 ± 636.88 ^a	9.95 ± 0.19 ^{cd}	0.996 ± 0.000 ^c
	轻度退化 Light-degradation	8,022.41 ± 1,254.05 ^a	10.19 ± 0.15 ^{bc}	0.997 ± 0.000 ^b
	中度退化 Moderate-degradation	7,251.09 ± 706.01 ^a	9.91 ± 0.05 ^d	0.996 ± 0.000 ^c
	重度退化 Severe-degradation	8,891.85 ± 1,224.30 ^a	10.48 ± 0.11 ^a	0.998 ± 0.000 ^a
	极重度退化 Extreme-degradation	8,756.00 ± 1,594.71 ^a	10.29 ± 0.22 ^{ab}	0.997 ± 0.000 ^b

同列不同字母表示差异显著($P < 0.05$)。Different letters in the same column indicate significant difference at the probability of $P = 0.05$

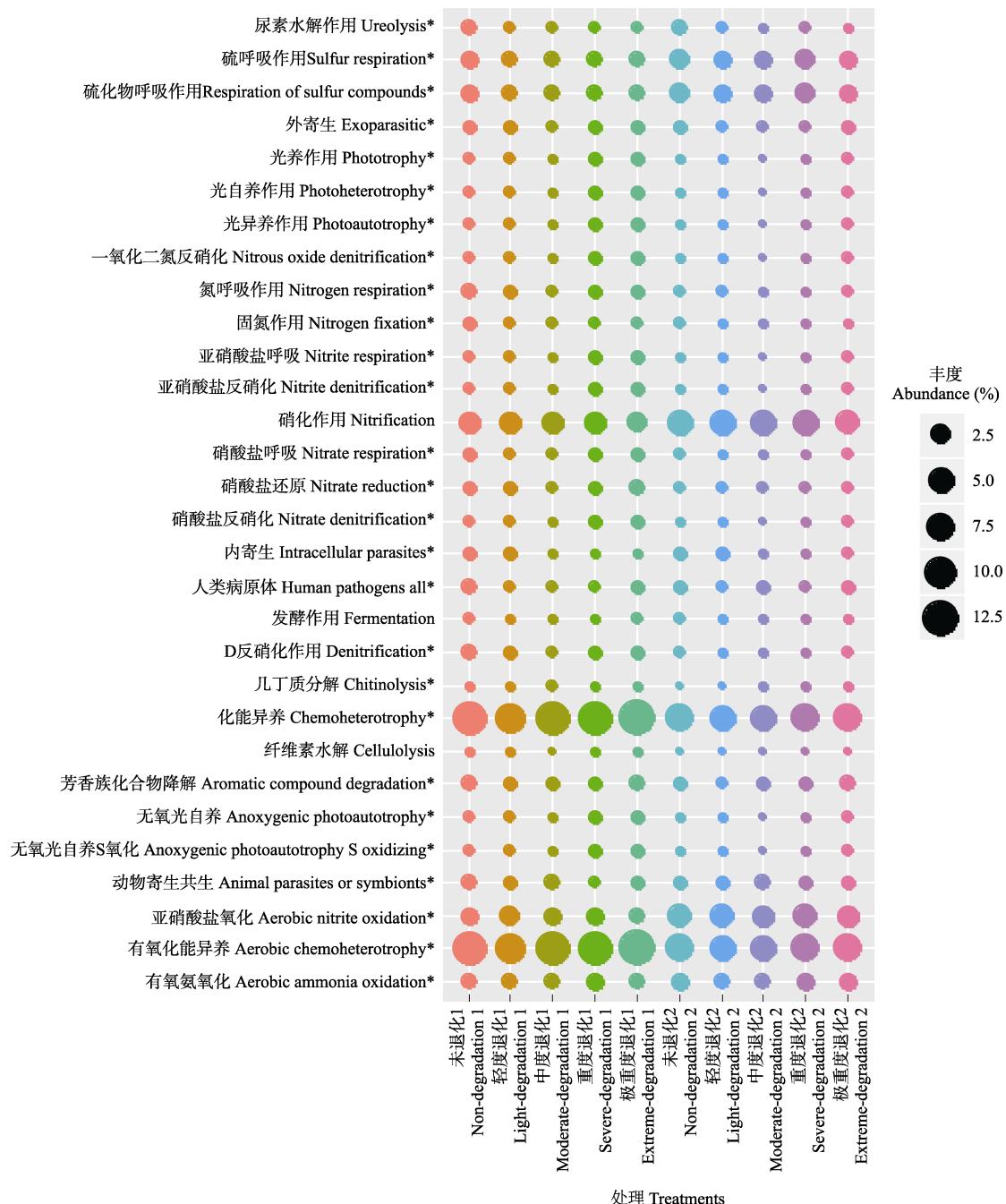


图4 不同退化程度高寒草甸土壤细菌生态功能多样性。图中1和2分别代表0–10 cm和10–20 cm土层。^{*} $P < 0.05$ 。

Fig. 4 Ecological functiona diversity of soil bacterial community in different degraded alpine meadows. Numbers 1 and 2 in the figure represent 0–10 cm and 10–20 cm soil layer, respectively. ^{*} $P < 0.05$.

菌群落结构在各草地间均表现出显著差异(Stress 分别为 0.064 和 0.05) (图 5), 即草地退化土壤细菌群落结构发生了明显变化。

2.5 植被及土壤环境因子对细菌群落及功能特征的影响

Mantel test分析结果显示 (表2), 退化高寒草甸

植被因子对土壤细菌群落和功能结构均无明显影响($r = 0.03, P = 0.42; r = 0.14, P = 0.11$), 土壤因子与细菌群落和功能结构显著关联($r = 0.21, P = 0.01; r = 0.23, P = 0.009$), SWC、pH、TOC、TN、TK和AN/AP对土壤细菌群落及功能结构起主要调控作用, 即土壤状况越好, 细菌群落及功能结构越稳定,

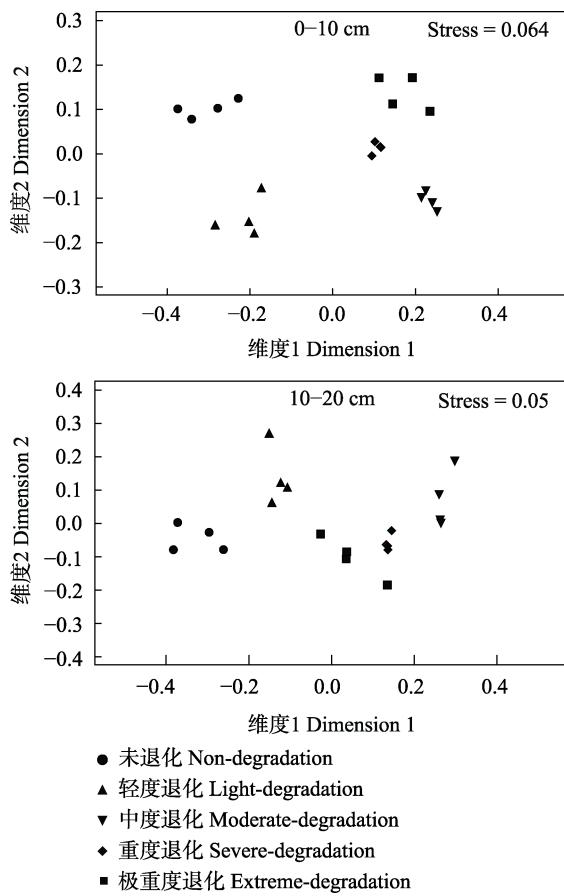


图5 不同退化程度高寒草甸土壤细菌群落结构
Fig. 5 Soil bacterial community structures in different degraded alpine meadows

土壤系统物质循环效率就越高(表2)。

冗余分析结果表明(图6)，高寒草甸植被和土壤环境因子对土壤细菌群落结构变化的解释率为85.69%，未能解释率为14.31%，其中土壤因子可单独解释48.45%，植被因子单独解释率为7.39%，土壤植被因子交互作用可解释29.85% (图6a)。植被和土壤环境因子对土壤细菌Faprotax生态功能结构变化的解释率为87.17%，未能解释率为12.83%，其中土壤因子可单独解释31.55%，植被因子单独解释率为4.88%，土壤植被因子交互作用可解释50.74% (图6b)。即相比土壤细菌群落结构，土壤-植被耦联作用对细菌功能结构的影响更大。

3 讨论

本文调查的高寒草甸土壤细菌分属于10个门，其中酸杆菌门、放线菌门、浮霉菌门、变形菌门和疣微菌门为高寒草甸优势细菌。草地退化过程中，

表2 植被特征、土壤性质与土壤细菌群落结构的Mantel test分析

Table 2 Mantel test analysis of plant community characters, soil properties and soil bacterial community composition in an alpine meadow

指标 Item	细菌群落结构		Faprotax生态功能结构	
	Bacterial community composition		Faprotax ecological functional structure	
	r	P	r	P
植物Shannon-Wiener指数	-0.01	0.52	0.07	0.23
物种丰富度 Species richness	0.12	0.12	0.02	0.39
植被盖度 Coverage	0.02	0.38	0.08	0.23
地上生物量 Above-ground biomass	0.04	0.32	0.12	0.14
地下生物量 Below-ground biomass	-0.04	0.62	-0.08	0.09
土壤含水量 SWC	0.17	0.02	0.18	0.02
土壤酸碱度 pH	0.19	0.02	0.18	0.04
总有机碳 TOC	0.17	0.03	0.21	0.02
全氮 TN	0.17	0.03	0.17	0.03
铵态氮 NH ₄ ⁺ -N	0.05	0.22	0.23	0.008
硝态氮 NO ₃ ⁻ -N	0.11	0.09	0.14	0.06
全磷 TP	0.10	0.11	0.15	0.09
速效磷 AP	0.09	0.17	0.10	0.20
全钾 TK	0.22	0.006	0.21	0.02
速效钾 AK	0.07	0.19	-0.04	0.61
土壤有效氮磷比 AN/AP	0.15	0.048	0.20	0.03
土壤碳氮比 C/N	0.18	0.05	0.09	0.22

变形菌门相对丰度减少。Blastocatellaceae、芽单胞菌科、硫还原菌科、鞘脂单胞菌科、0319-6A21、丛毛单胞菌科、黄单胞菌科、DA101、浮霉菌科和硝化螺旋菌科是造成丰度差异的主要科。Li等(2016)对西藏那曲不同退化程度高寒草甸土壤微生物群落的研究指出，高寒草甸土壤中优势细菌与退化程度无关；高寒草甸土壤细菌相对丰度由高到低依次为变形菌门、放线菌门和酸杆菌门等；认为草地退化过程中，中度退化与未退化草地土壤细菌种类组成无差异，但是相对于未退化和中度退化，重度退化显著改变了土壤细菌种类组成。Zhou等(2019)的研究也指出，退化高寒草原的优势类群为放线菌门、变形菌门、酸杆菌门和绿弯菌门，高寒草原退

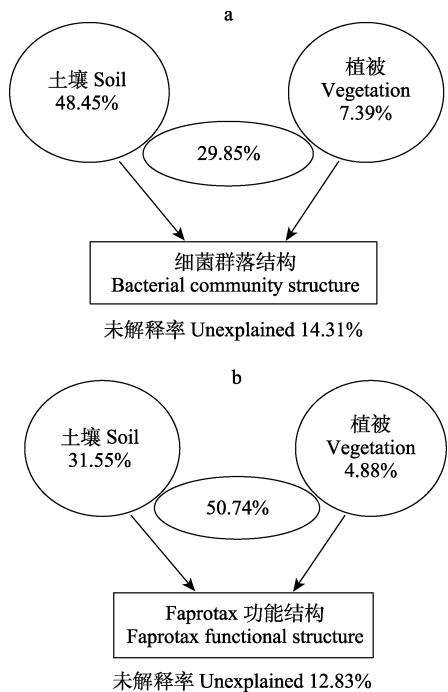


图6 高寒草甸土壤和植被环境因子与土壤细菌群落的冗余分析。圆圈表示环境因子, 圆中的数字表示解释率, 中心椭圆的数字表示两个环境因子的共同解释率。

Fig. 6 Redundancy analysis of soil and vegetation environmental factors to soil bacterial community in an alpine meadow. The circles show the variation explained by each factor alone. The number in the ellipse represents interactions of the two factors.

化可能导致微生物群落组成的变化, 放线菌、变形杆菌和酸性细菌对青藏高原退化高寒草原的生境条件(如土壤性质和植被变异)具有很好的适应性, 认为与土壤中有机物质输入的改变、土壤性质变化及生物竞争、对物理和生物环境的扰动适应性等因素有关(Li et al, 2016; Nixon et al, 2019)。

高寒草甸土壤细菌Chao1指数在各草地间无明显差异; Shannon-Wiener指数随草地退化加剧呈之字形变化, 与未退化和中度退化相比, 重度退化显著提高了细菌Shannon-Wiener指数; Simpson指数则随草地退化加重先升高后降低, 轻度退化提高了土壤细菌Simpson指数, 极度退化则显著降低了Simpson指数。Li等(2016)等研究发现, 未退化和中度退化草地土壤细菌Shannon-Wiener指数和物种丰富度差异不显著; 但是与未退化相比, 重度退化显著增加了细菌Shannon-Wiener指数和物种丰富度; 与中度退化相比, 重度退化显著提高了细菌Shannon-Wiener指数, 但没有显著改变其物种丰富度, 本文结果与前人基本一致。而Zhou等(2019)和

Luo等(2020)则认为, 不同退化程度草地的细菌 α -多样性差异不显著, 即退化对土壤细菌 α -多样性无影响, 是否是因草地类型差异所导致, 还有待证实。

高寒草甸土壤细菌生态功能以化能异养(含有氧化能异养)、硝化作用、亚硝酸盐氧化及硫代谢作用为主(图4)。草地退化改变了微生物介导的碳、氮、硫、铁和锰循环功能。中度退化阶段是微生物群落功能结构转变的拐点。化能异养、硝化作用、氨氧化作用、亚硝酸盐氧化作用及硝酸盐还原作用功能类细菌在土壤中具有较高的丰度(包明等, 2018), 本文结果与前人研究结果一致。氨氧化作用功能群在草地退化前期无明显变化, 重度退化和极重度退化草地氨氧化作用功能显著增强。微生物功能基因对环境干扰更敏感(Ma et al, 2019)。氨氧化是硝化反应的第一步, 也是硝化反应的限速步骤(Yang et al, 2017), 对土壤硝化过程起关键作用, 是生物地球化学氮循环的关键过程。生态系统类型的转换可能会对参与氨氧化的土壤微生物产生重要的潜在影响, 土壤氨氧化细菌数量与土壤NH₄⁺-N含量显著正相关(杨亚东等, 2017), NH₄⁺-N显著影响土壤氨氧化细菌种群组成, 土壤理化性质差异导致土壤氨氧化细菌种群和丰度多样性的改变(王丰等, 2020), 本课题组以往研究(王玉琴等, 2019)发现, 高寒草甸中度退化阶段后土壤铵态氮含量显著升高, 草地退化后期土壤出现了明显的铵聚积现象, 这可能是导致氨氧化功能基因富集的主要原因。

草地退化过程中, 硫化物呼吸、亚硝酸盐氧化及尿素水解作用功能群呈减少趋势。微生物是硫化物氧化过程中的主要作用者, 已报道两类细菌可以有效进行硫的氧化作用, 即化能自养细菌(硫杆菌属 *Thiobacillus*)和异养硫细菌, 它们可将环境中硫及硫的无机化合物氧化成硫酸盐, 并还原硝酸盐为亚硝酸盐或氮气(修世荫, 1993)。本研究未测定土壤中硫素含量, 那么是否是退化过程中硫化物底物的减少导致了硫相关功能基因丰度的降低, 还有待进一步研究。而关于亚硝酸盐氧化作用和尿素水解作用功能群的减少, 我们认为一方面可能是草地退化中引起微生物物种组成改变, 新的优势物种与相关功能物种存在种间竞争所致; 另一方面可能与土壤中铵态氮和硝态氮的累积有关, 土壤性质的变化导致微生物生存环境改变, 进而抑制了此类功能菌群的生长繁殖。化能异养、有氧化能异养、芳香族化

合物降解、反硝化及光养等功能菌群均呈先降低后升高的趋势，其中化能异养、有氧化能异养、芳香族化合物降解作用功能菌群在轻度退化草地最低，极重度退化草地最高，其他分组功能则在中度退化草地最低。我们认为可能与土壤紧实度、土壤结构及土壤温度有关，草地退化前期随放牧家畜践踏强度加大，土壤紧实度增加、土壤孔隙结构压缩而导致土壤通气状况变差(Sørensen et al, 2009)，土壤物理环境的改变抑制了好氧微生物生长，而到草地退化后期，土壤粘粒含量减少、砂粒含量增加(Li et al, 2016)，土壤孔隙度加大激发了好氧微生物再度活跃；反硝化作用是一个在嫌气条件下进行的微生物学过程(刘义等, 2006)，土壤因子可以解释约40%的反硝化速率变化，反硝化速率受硝酸根离子、土壤温度和水分及土壤通气状况等因子的制约(Robertson & Klemedtsson, 1996)，氧可以抑制反硝化过程中还原酶的活性(刘义等, 2006)。本课题组前期研究(王玉琴等, 2019)发现土壤硝态氮含量在中度退化阶段后显著升高，为反硝化作用细菌提供了更多的作用底物，加之退化后期植被覆盖度下降，太阳直射导致土壤温度急剧升高(杨元武等, 2016；刘育红等, 2018)，为反硝化细菌提供了良好的土壤环境。

NMDS结果显示，两土层高寒草甸土壤细菌群落结构在各草地间均表现出显著差异。青藏高原高寒草甸退化过程中微生物群落在不同草地间差异显著(Li et al, 2016)，细菌群落结构随着草地退化程度的增加而明显不同(Che et al, 2019; Zhou et al, 2019; Luo et al, 2020)，认为这些差异是由于过度放牧等人类活动促进了草地退化，植物生长、土壤结构和养分状况受到物理伤害引起的不同退化草地之间土壤性质和植被特征的差异所致。不同土层土壤微生物群落结构变化的驱动因子不同，土壤有机碳和氮含量等环境因素是青藏高原活跃层土壤中细菌、古菌和真菌群落结构变化的主要驱动因素，而年平均降水量和总磷等环境变量在驱动多年冻土层微生物群落多样性方面起主导作用(Quast et al, 2013)；土壤温度、pH、碳氮比、土壤质地是细菌、古菌和真菌群落结构的主要驱动因子(Cui et al, 2019; Hu et al, 2019)，本课题组前期研究结果显示土壤pH、土壤碳氮比在不同草地间差异显著(王玉琴等, 2019)。此外，地上植物的消失可能会限制某

些土壤微生物群落的发展和种群组成(Zhang et al, 2014; Yin et al, 2021)，认为是对土壤的凋落物投入的减少导致微生物底物有效性下降所致(王小平等, 2019)。Yang等(2013)指出土壤微生物群落功能结构的变化主要受地上植被、土壤碳氮比和铵态氮含量的控制，细菌群落结构与植被群落结构显著正相关(Luo et al, 2020)。本研究认为高寒草甸植被因子对土壤细菌群落及功能结构无影响，退化引起的土壤因子差异是土壤细菌群落及功能结构变化的主要驱动因子。

参考文献

- Bao M, He HX, Ma XL, Wang ZH, Qiu WH (2018) Effects of chemical nitrogen fertilizer and green manure on diversity and functions of soil bacteria in wheat field. *Acta Pedologica Sinica*, 55, 734–743. (in Chinese with English abstract) [包明, 何红霞, 马小龙, 王朝辉, 邱炜红 (2018) 化学氮肥与绿肥对麦田土壤细菌多样性和功能的影响. 土壤学报, 55, 734–743.]
- Cao H, Li YG, Zhou CR, Ning LF, Yang HQ (2016) Effect of carbonized apple branches on bacterial and fungal diversities in apple root-zone soil. *Scientia Agricultura Sinica*, 49, 3413–3424. (in Chinese with English abstract) [曹辉, 李燕歌, 周春然, 宁留芳, 杨洪强 (2016) 炭化苹果枝对苹果根区土壤细菌和真菌多样性的影响. 中国农业科学, 49, 3413–3424.]
- Che RX, Wang YF, Li KX, Xu ZH, Hu JM, Wang F, Rui YC, Li LF, Pang Z, Cui XY (2019) Degraded patch formation significantly changed microbial community composition in alpine meadow soils. *Soil and Tillage Research*, 195, 104426.
- Chen YL, Deng Y, Ding JZ, Hu HW, Xu TL, Li F, Yang GB, Yang YH (2017) Distinct microbial communities in the active and permafrost layers on the Tibetan Plateau. *Molecular Ecology*, 26, 6608–6620.
- Chu HY (2013) Microbial communities in high latitudes and high altitudes ecosystems. *Microbiology China*, 40, 123–136. (in Chinese with English abstract) [褚海燕 (2013) 高寒生态系统微生物群落研究进展. 微生物学通报, 40, 123–136.]
- Cui YX, Bing HJ, Fang LC, Wu YH, Yu JL, Shen GT, Jiang M, Wang X, Zhang XC (2019) Diversity patterns of the rhizosphere and bulk soil microbial communities along an altitudinal gradient in an alpine ecosystem of the eastern Tibetan Plateau. *Geoderma*, 338, 118–127.
- Dai YT, Yan ZJ, Xie JH, Wu HX, Xu LB, Hou XY, Gao L, Cui YW (2017) Soil bacteria diversity in rhizosphere under two types of vegetation restoration based on high throughput sequencing. *Acta Pedologica Sinica*, 54, 735–748. (in Chinese with English abstract) [戴雅婷, 闫志坚, 解继红, 吴洪新, 徐林波, 侯向阳, 高丽, 崔艳伟 (2017) 基于高通量测序的两种植被恢复类型根际土壤细菌多样性研究.

- 土壤学报, 54, 735–748.]
- Escalas A, Hale L, Voordeckers JW, Yang YF, Firestone MK, Alvarez-Cohen L, Zhou JZ (2019) Microbial functional diversity: From concepts to applications. *Ecology and Evolution*, 9, 12000–12016.
- He D, Xiang XJ, He JS, Wang C, Cao GM, Adams J, Chu HY (2016) Composition of the soil fungal community is more sensitive to phosphorus than nitrogen addition in the alpine meadow on the Qinghai-Tibetan Plateau. *Biology and Fertility of Soils*, 52, 1059–1072.
- Hu YJ, Veresoglou SD, Tedersoo L, Xu TL, Ge TD, Liu L, Chen YL, Hao ZP, Su YR, Rillig MC, Chen BD (2019) Contrasting latitudinal diversity and co-occurrence patterns of soil fungi and plants in forest ecosystems. *Soil Biology and Biochemistry*, 131, 100–110.
- Li F, Liu ZH, Jia TH, Li SS, Bai YF, Guo CC, Wang WW, Kong M, Zhang T, Iqbal A, Zhou HK, Jia Y, Shang ZH (2018) Functional diversity of soil microbial community carbon metabolism with the degradation and restoration of alpine wetlands and meadows. *Acta Ecologica Sinica*, 38, 6006–6015. (in Chinese with English abstract) [李飞, 刘振恒, 贾甜华, 李珊珊, 白彦福, 郭灿灿, 王惟惟, 孔猛, 张涛, Iqbal A, 周华坤, 贾宇, 尚占环 (2018) 高寒湿地和草甸退化及恢复对土壤微生物碳代谢功能多样性的影响. 生态学报, 38, 6006–6015.]
- Li M, Zhang XZ, He YT, Niu B, Wu JS (2020) Assessment of the vulnerability of alpine grasslands on the Qinghai-Tibetan Plateau. *PeerJ*, 8, e8513.
- Li YM, Wang SP, Jiang LL, Zhang LR, Cui SJ, Meng FD, Wang Q, Li XE, Zhou Y (2016) Changes of soil microbial community under different degraded gradients of alpine meadow. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 222, 213–222.
- Liu AR, Yang T, Xu W, Shangguan ZJ, Wang JZ, Liu HY, Shi Y, Chu HY, He JS (2018) Status, issues and prospects of belowground biodiversity on the Tibetan alpine grassland. *Biodiversity Science*, 26, 972–987. (in Chinese with English abstract) [刘安榕, 杨腾, 徐炜, 上官子健, 王金洲, 刘慧颖, 时玉, 褚海燕, 贺金生 (2018) 青藏高原高寒草地地下生物多样性: 进展、问题与展望. 生物多样性, 26, 972–987.]
- Liu Y, Chen JS, Liu Q, Chen LW (2006) Advances in studies of soil nitrification and denitrification and controlling factors. *Journal of Sichuan Forestry Science and Technology*, 27(2), 36–41. (in Chinese with English abstract) [刘义, 陈劲松, 刘庆, 陈林武 (2006) 土壤硝化和反硝化作用及影响因素研究进展. 四川林业科技, 27(2), 36–41.]
- Liu YH, Yang YW, Zhang Y (2018) Redundancy analysis of the relationship between plant functional groups and soil factors in the degraded alpine meadow. *Journal of Ecology and Rural Environment*, 34, 1112–1121. (in Chinese with English abstract) [刘育红, 杨元武, 张英 (2018) 退化高寒草甸植物功能群与土壤因子关系的冗余分析. 生态与农村环境学报, 34, 1112–1121.]
- Long RJ (2007) Functions of ecosystem in the Tibetan grassland. *Science & Technology Review*, 25(9), 26–28. (in Chinese with English abstract) [龙瑞军 (2007) 青藏高原草地生态系统之服务功能. 科技导报, 25(9), 26–28.]
- Luo ZM, Liu JX, Jia T, Chai BF, Wu TH (2020) Soil bacterial community response and nitrogen cycling variations associated with subalpine meadow degradation on the Loess Plateau, China. *Applied and Environmental Microbiology*, 86, e00180-20.
- Ma XY, Zhang QT, Zheng MM, Gao Y, Yuan T, Hale L, van Nostrand JD, Zhou JZ, Wan SQ, Yang YF (2019) Microbial functional traits are sensitive indicators of mild disturbance by lamb grazing. *The ISME Journal*, 13, 1370–1373.
- Ma YS, Lang BN, Li QY, Shi JJ, Dong QM (2002) Study on rehabilitating and rebuilding technologies for degenerated alpine meadow in the Changjiang and Yellow River source region. *Pratacultural Science*, 19(9), 1–5. (in Chinese with English abstract) [马玉寿, 郎百宁, 李青云, 施建军, 董全民 (2002) 江河源区高寒草甸退化草地恢复与重建技术研究. 草业科学, 19(9), 1–5.]
- Mganga KZ, Razavi BS, Kuzyakov Y (2016) Land use affects soil biochemical properties in Mt. Kilimanjaro region. *Catena*, 141, 22–29.
- Nixon SL, Daly RA, Borton MA, Soden LM, Welch SA, Cole DR, Mouser PJ, Wilkins MJ, Wrighton KC (2019) Genome-resolved metagenomics extends the environmental distribution of the verrucomicrobia phylum to the deep terrestrial subsurface. *mSphere*, 4, e00613-19.
- Quast C, Pruesse E, Yilmaz P, Gerken J, Schweer T, Yarza P, Peplies J, Glöckner FO (2013) The SILVA ribosomal RNA gene database project: Improved data processing and web-based tools. *Nucleic Acids Research*, 41, D590–D596.
- Robertson K, Klemedtsson L (1996) Assessment of denitrification in organogenic forest soil by regulating factors. *Plant and Soil*, 178, 49–57.
- Sørensen LI, Mikola J, Kyttöviita MM, Olofsson J (2009) Trampling and spatial heterogeneity explain decomposer abundances in a sub-arctic grassland subjected to simulated reindeer grazing. *Ecosystems*, 12, 830–842.
- Wang F, Ren LL, An TT, Liu LZ (2020) Effect of long-term fertilization and seasonal variation on abundance and population diversity of soil ammonia oxidizing bacteria. *Journal of Huazhong Agricultural University*, 39, 86–94. (in Chinese with English abstract) [王丰, 任灵玲, 安婷婷, 刘灵芝 (2020) 长期施肥对土壤中氨氧化细菌丰度和种群多样性的影响. 华中农业大学学报, 39, 86–94.]
- Wang LW, Li F, Zhan Y, Zhu LZ (2016) Shifts in microbial community structure during *in situ* surfactant-enhanced bioremediation of polycyclic aromatic hydrocarbon-contaminated soil. *Environmental Science and Pollution Research*, 23, 14451–14461.
- Wang N, Gao J, Wei J, Liu Y, Zhuang XL, Zhuang GQ (2019) Effects of wetland reclamation on soil microbial community structure in the Sanjiang plain. *Environmental Science*, 40, 2375–2381. (in Chinese with English abstract) [王娜, 高婕, 魏静, 刘颖, 庄绪亮, 庄国强 (2019) 三江平原湿地开垦对土壤微生物群落结构的影响. 环境科学, 40,

- 2375–2381.]
- Wang XP, Yang X, Yang N, Xin XJ, Qu YB, Zhao NX, Gao YB (2019) Effects of litter diversity and composition on litter decomposition characteristics and soil microbial community. *Acta Ecologica Sinica*, 39, 6264–6272. (in Chinese with English abstract) [王小平, 杨雪, 杨楠, 辛晓静, 曲耀冰, 赵念席, 高玉葆 (2019) 淀落物多样性及组成对淀落物分解和土壤微生物群落的影响. 生态学报, 39, 6264–6272.]
- Wang YB, Wang GX, Shen YP, Wang YL (2005) Degradation of the eco-environmental system in alpine meadow on the Tibetan Plateau. *Journal of Glaciology and Geocryology*, 27, 633–640. (in Chinese with English abstract) [王永平, 王根绪, 沈永平, 王彦莉 (2005) 青藏高原高寒区草地生态环境系统退化研究. 冰川冻土, 27, 633–640.]
- Wang YQ, Yin YL, Li SX (2019) Physicochemical properties and enzymatic activities of alpine meadow at different degradation degrees. *Ecology and Environmental Sciences*, 28, 1108–1116. (in Chinese with English abstract) [王玉琴, 尹亚丽, 李世雄 (2019) 不同退化程度高寒草甸土壤理化性质及酶活性分析. 生态环境学报, 28, 1108–1116.]
- Xiu SY (1993) Microbial geochemistry of sulfur and its implication to geology. *Geology of Chemical Minerals*, 15, 101–106. (in Chinese with English abstract) [修世荫 (1993) 硫元素微生物地球化学研究及其地质意义. 化工地质, 15, 101–106.]
- Yang H, Zhang GZ, Yang XN, Wu FP, Zhao W, Zhang HW, Zhang X (2017) Microbial community structure and diversity in cellar water by 16S rRNA high-throughput sequencing. *Environmental Science*, 38, 1704–1716. (in Chinese with English abstract) [杨浩, 张国珍, 杨晓妮, 武福平, 赵炜, 张洪伟, 张翔 (2017) 16S rRNA高通量测序研究集雨窖水中微生物群落结构及多样性. 环境科学, 38, 1704–1716.]
- Yang YD, Wang ZM, Hu YG, Zeng ZH (2017) Irrigation frequency alters the abundance and community structure of ammonia-oxidizing archaea and bacteria in a northern Chinese upland soil. *European Journal of Soil Biology*, 83, 34–42.
- Yang YD, Zhang MC, Hu JW, Zhang K, Hu YG, Zeng ZH (2017) Effects of nitrogen fertilizer application on abundance and community structure of ammonia oxidizing bacteria and Archaea in a North China agricultural soil. *Acta Ecologica Sinica*, 37, 3636–3646. (in Chinese with English abstract) [杨亚东, 张明才, 胡君蔚, 张凯, 胡跃高, 曾昭海 (2017) 施氮肥对华北平原土壤氨氧化细菌和古菌数量及群落结构的影响. 生态学报, 37, 3636–3646.]
- Yang YF, Wu LW, Lin QY, Yuan MT, Xu DP, Yu H, Hu YG, Duan JC, Li XZ, He ZL, Xue K, van Nostrand J, Wang SP, Zhou JZ (2013) Responses of the functional structure of soil microbial community to livestock grazing in the Tibetan alpine grassland. *Global Change Biology*, 19, 637–648.
- Yang YS, Li HQ, Zhang L, Zhu JB, He HD, Wei YX, Li YN (2016) Characteristics of soil water percolation and dissolved organic carbon leaching and their response to long-term fencing in an alpine meadow on the Tibetan Plateau. *Environmental Earth Sciences*, 75, 1471.
- Yang YW, Li XL, Zhou XH, Qi YJ, Shi YY, Li CY, Zhou HK (2016) Study on relationship between plant community degradation and soil environment in an alpine meadow. *Acta Agrestia Sinica*, 24, 1211–1217. (in Chinese with English abstract) [杨元武, 李希来, 周旭辉, 祁银姐, 师月英, 李成一, 周华坤 (2016) 高寒草甸植物群落退化与土壤环境特征的关系研究. 草地学报, 24, 1211–1217.]
- Yin YL, Wang YQ, Bao GS, Wang HS, Li SX, Song ML, Shao BL, Wen YC (2017) Characteristics of soil microbes and enzyme activities in different degraded alpine meadows. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 28, 3881–3890. (in Chinese with English abstract) [尹亚丽, 王玉琴, 鲍根生, 王宏生, 李世雄, 宋梅玲, 邵宝莲, 温玉存 (2017) 退化高寒草甸土壤微生物及酶活性特征. 应用生态学报, 28, 3881–3890.]
- Yin YL, Wang YQ, Li SX, Liu Y, Zhao W, Ma YS, Bao GS (2021) Soil microbial character response to plant community variation after grazing prohibition for 10 years in a Qinghai-Tibetan alpine meadow. *Plant Soil*, 458, 175–189.
- Zhang Y, Cao CY, Peng M, Xu XJ, Zhang P, Yu QJ, Sun T (2014) Diversity of nitrogen-fixing, ammonia-oxidizing, and denitrifying bacteria in biological soil crusts of a revegetation area in Horqin Sandy Land, Northeast China. *Ecological Engineering*, 71, 71–79.
- Zhang ZH, Zhou HK, Zhao XQ, Yao BQ, Ma Z, Dong QM, Zhang ZH, Wang WY, Yang YW (2018) Relationship between biodiversity and ecosystem functioning in alpine meadows of the Qinghai-Tibet Plateau. *Biodiversity Science*, 26, 111–129. (in Chinese with English abstract) [张中华, 周华坤, 赵新全, 姚步青, 马真, 董全民, 张振华, 王文颖, 杨元武 (2018) 青藏高原高寒草地生物多样性与生态系统功能的关系. 生物多样性, 26, 111–129.]
- Zhao XQ, Zhou HK (2005) Eco-environmental degradation vegetation regeneration and sustainable development in the headwaters of three rivers on Tibetan Plateau. *Bulletin of the Chinese Academy of Sciences*, 20, 471–476. (in Chinese with English abstract) [赵新全, 周华坤 (2005) 三江源区生态环境退化、恢复治理及其可持续发展. 中国科学院院刊, 20, 471–476.]
- Zhou H, Zhang DG, Jiang ZH, Sun P, Xiao HL, Wu YX, Chen JG (2019) Changes in the soil microbial communities of alpine steppe at Qinghai-Tibetan Plateau under different degradation levels. *Science of the Total Environment*, 651, 2281–2291.
- Zhu JS, Zhang H, Ma LJ, Liao DX, Yang XY, Wang LC, Wang DY (2018) Diversity of the microbial community in rice paddy soil with biogas slurry irrigation analyzed by illumine sequencing technology. *Environmental Science*, 39, 2400–2411. (in Chinese with English abstract) [朱金山, 张慧, 马连杰, 廖敦秀, 杨星勇, 王龙昌, 王定勇 (2018) 不同沼灌年限稻田土壤微生物群落分析. 环境科学, 39, 2400–2411.]

(责任编辑: 郭良栋 责任编辑: 时意专)



•研究报告•

甘肃省祁连山国家级自然保护区的黏菌物种多样性

魏鑫磊, 李姝, 窦文俊, 亓宝, 王琦^{id*}, 李玉^{id}

吉林农业大学食用菌教育部工程研究中心, 长春 130118

摘要: 黏菌是森林生态系统中不可或缺的生物资源, 在生态系统中发挥重要的作用。为了探讨黏菌在西北地区森林中的物种多样性及影响物种组成和多样性的因素, 本文对甘肃省祁连山国家级自然保护区进行为期2年的多点调查采样, 获得黏菌标本826份, 经形态学鉴定属于4目5科22属71种, 其中甘肃省新记录种30种。发现鹅绒菌(*Ceratiomyxa fruticulosa*)等9个物种是祁连山保护区广泛分布的物种, 针叶林中的黏菌总物种数(58种)和特有物种数(38种)均高于阔叶林(33种; 13种), 海拔高度对黏菌多样性无明显影响。主成分分析结果表明, 腐木型基质上的黏菌物种多样性最丰富, 木本基物与草本基物上的黏菌物种组成具有明显差异。研究结果表明, 甘肃省祁连山自然保护区的山地森林带的植被类型与基物类型是影响黏菌物种组成和多样性的重要因素。

关键词: 黏菌; 分类学; 物种多样性; 森林生态系统; 分布特征

魏鑫磊, 李姝, 窦文俊, 亓宝, 王琦, 李玉 (2021) 甘肃省祁连山国家级自然保护区的黏菌物种多样性. 生物多样性, 29, 65–71. doi: 10.17520/biods.2020050.

Wei XL, Li S, Dou WJ, Qi B, Wang Q, Li Y (2021) Species diversity of myxomycetes in Qilian Mountain National Nature Reserve, Gansu. Biodiversity Science, 29, 65–71. doi: 10.17520/biods.2020050.

Species diversity of myxomycetes in Qilian Mountain National Nature Reserve, Gansu Province

Xinlei Wei, Shu Li, Wenjun Dou, Bao Qi, Qi Wang^{id*}, Yu Li^{id}

Engineering Research Center of Chinese Ministry of Education for Edible and Medicinal Fungi, Jilin Agricultural University, Changchun 130118

ABSTRACT

Aims: As indispensable biological resources, myxomycetes play an important role in forest ecosystems. We studied the diversity of myxomycetes and the factors affecting myxomycetes community composition and diversity in the forests of Northwest China.

Methods: We collected myxomycetes from multiple locations in Qilian Mountain National Nature Reserve of Gansu province continuously over two years. Specimens were identified by morphological features. Principal component analysis method was used to analyze the relationship between substrates and myxomycetes.

Results: In total, we collected 826 specimens of myxomycetes belonged to four orders, five families, 22 genera, and 71 species. Among them, 30 species were newly recorded in Gansu province. We analyzed each species' distribution and found that nine species, including *Ceratiomyxa fruticulosa*, were widely distributed in the natural reserve. A total of 58 species, including 38 endemic species, were recorded in coniferous forests, compared to 33 total and 13 endemic species that were recorded in broadleaved forests. The diversity of myxomycetes did not vary significantly over elevation. A principal components analysis showed that the diversity of myxomycetes was richest in rotten wood, and that the species composition of myxomycetes on woody substrates was significantly different from that on herbal

收稿日期: 2020-02-20; 接受日期: 2020-05-11

基金项目: 国家自然科学基金(31770011)、重点生态保护修复治理专项资金(张山水湖办【2018】20号)和甘肃省引导科技创新发展专项资金(2017zx-10)

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: q_wang2006@126.com

substrates.

Conclusion: Our results suggests that substrate and vegetation type in montane forests are both important factors affecting myxomycetes community composition and diversity in Qilian Mountain Natural Reserve of Gansu Province.

Key words: myxomycetes; taxonomy; species diversity; forest ecosystem; distribution characteristics

黏菌是一类特殊的原生生物，在其生活史中既有真菌的特征，又有与原生动物相似的取食方式(李玉等, 2008a)。黏菌在自然界广泛分布，主要生长在潮湿的森林，是森林生态系统中不可或缺的生物资源，扮演着分解者的角色。在高山融雪带、沙漠、沼泽地等也有发生。黏菌生长的主要基物有腐木、枯枝、枯叶等，其中腐木为最佳基物类型，(Stephenson & Stempf, 1996; Abdel-Raheem, 2002; Takahashi & Hada, 2012)。人类活动特别是工业化的快速发展对包括黏菌在内的各种生物的自然生存环境造成了不同程度的破坏，严重威胁着生物多样性(Hosokawa, 2019)。黏菌对环境因素变化反应灵敏，因此，通过黏菌多样性的调查研究可以评估不同生境下生物多样性的保护水平，为进一步保护管理提供科学依据。

目前，人们对青藏高原东部森林(王琬等, 2018)、小兴安岭地区(赵凤云等, 2019)、北回归线以南地区(闫淑珍, 2012)、华东丘陵林地(戴群等, 2013)等地的黏菌物种多样性进行了较多调查，报道了青藏高原91种，小兴安岭44种，热带地区169种，华东丘陵林地有58种，但对西北地区的黏菌研究较少。近些年来，由于矿产资源开发、水电设施建设等问题，甘肃省祁连山地区的生态环境遭到了严重破坏，生物多样性面临着极大威胁。祁连山国家级自然保护区位于我国西北干旱和半干旱气候区，海拔2,000–4,500 m，海拔由低到高分为大陆性荒漠和荒漠草原气候带、大陆性草原气候带、大陆性寒温半湿润气候带和大陆性高山气候带，其中海拔2,500–3,300 m处为山地森林(席亚丽等, 2011; 陈明霞等, 2018)。祁连山拥有丰富的动植物资源，湿润的环境中蕴含着丰富的菌物资源(桂建华, 2010^①; 席亚丽等, 2011)，有巨大的生物多样性保护价值(靳芳等, 2005)。但是，以往对于甘肃省黏菌资源的调查尚未涉及祁连山国家级自然保护区(李玉等, 2008a, b; Chen et al, 2009)，因此，本文选择甘肃省

祁连山国家级自然保护区的山地森林带，分析了黏菌优势科、属分布及其与海拔、林型和基物类型间的关系，以期为祁连山黏菌生物多样性研究提供本底资料。

1 材料与方法

1.1 黏菌标本采集

分别于2018年7–10月和2019年8–9月对祁连山自然保护区的黏菌资源进行调查，选取16个采集地点(表1)，主要分布在张掖市和武威市。本研究的调查范围为99°47'–103°09' E, 30°44'–38°33' N，海拔2,482–3,087 m，采集地点主要为分布于山地森林带的针叶林及阔叶林。

野外调查时主要采集黏菌成熟的子实体及其着生基物，用锡纸包裹放入采集盒内，用变色硅胶干燥。标记采集地点的海拔和经纬度等信息。在实验室用镊子将标本从锡纸中取出，固定在纸质的标本盒内，在盒子表面标记详细的采集信息，包括标本号、采集时间和地点及采集人等信息。

1.2 黏菌形态鉴定

在体式显微镜下观察黏菌子实体外部形态特征，包括子实体类型、颜色、大小等。使用光学显微镜及扫描电子显微镜观察黏菌显微形态特征，包括孢子、孢丝、石灰质、囊轴等。参考《中国真菌志·黏菌卷》(李玉等, 2008a, b)和《粘菌分类资料》(吉林农业大学和中国科学院微生物研究所, 1977年印刷内部资料)采用的分类系统进行形态学鉴定。

1.3 统计学分析

使用SIMCA 14.1软件对8种不同基物(枯枝、树皮、松塔、腐木、苔藓、枯叶、枯草、马勃)与黏菌物种的关系进行主成分分析，对不同基物的得分进行显示与分析，将基物类型进行归类(每个象限的基物类型对黏菌发生的影响相似，可分为一类)。通过载荷图反映各种基物对不同物种的影响程度，结合得分图可以得知不同基物类型对黏菌的影响。

^① 桂建华 (2010) 祁连山自然保护区大型真菌资源调查研究. 硕士学位论文，甘肃农业大学，兰州。

表1 祁连山自然保护区黏菌标本采集地点信息

Table 1 Information of the collecting sites of myxomycetes specimens in the Qilian Mountain Nature Reserve

序号	No.	保护站 Station	采集点 Collection site	经纬度 Locality	海拔 Altitude (m)
1		大黄山站 Dahuangshan Station	焉支山 Yanzhi Mountain	101°14' E, 38°26' N	2,846
2		古城站 Gucheng Station	科拉村 Kela Village	102°36' E, 36°56' N	3,032
			朱岔峡 Zhucha Gorge	102°33' E, 36°56' N	2,604
3		哈溪站 Haxi Station	哈溪 Haxi	102°33' E, 37°23' N	2,568
4		康乐站 Kangle Station	康乐 Kangle	99°47' E, 30°44' N	3,087
5		祁连站 Qilian Station	冰沟河 Binggou River	102°17' E, 37°40' N	2,816
6		上房寺站 Shangfangsi Station	上房寺 Shangfangsi	102°37' E, 37°38' N	3,087
7		十八里堡站 Shibalipu Station	尚家沟 Shangjiagou	103°00' E, 37°20' N	2,705
8		寺大隆站 Sidalong Station	向阳台 Xiangyangtai	99°54' E, 38°26' N	2,716
9		乌鞘岭站 Wushaoling Station	乌鞘岭 Wushaoling	102°59' E, 37°16' N	2,824
			朵什乡 Duoshi Township	102°59' E, 37°16' N	2,816
10		西水站 Xishui Station	大野口 Dayekou	100°17' E, 38°33' N	2,482
			西水 Xishui	100°17' E, 38°32' N	2,814
11		夏玛站 Xiama Station	夏玛 Xiama	103°09' E, 37°18' N	2,604
12		大河口站 Dahekou Station	大河口 Dahekou	100°45' E, 38°17' N	2,905
			小河滩 Xiaohetan	103°09' E, 37°18' N	2,702

2 结果

2.1 祁连山自然保护区的黏菌种类

2018–2019年间在甘肃省祁连山国家级自然保护区共采集获得826份黏菌标本, 通过形态学方法鉴定为5目7科22属71种, 其中鹅绒菌目1科1属1种, 无丝菌目2科5属7种, 团毛菌目1科3属15种, 绒泡菌目2科9属39种, 发网菌目1科4属9种(附录1)。其中有30个种为甘肃省新记录种。

将黏菌物种在10个以上的科定义为优势科。在针叶林中, 团毛菌科、绒泡菌科、钙皮菌科为优势科; 在阔叶林中, 绒泡菌科为优势科。黏菌物种在5个以上的属为优势属, 在针叶林中, 团网菌属(*Arcyria*)、团毛菌属(*Trichia*)、绒泡菌属、钙皮菌属为优势属; 在阔叶林中, 绒泡菌属、钙皮菌属为优势属。

2.2 物种分布特征

2.2.1 物种分布与海拔的关系

本次调查的海拔区间为2,482–3,087 m, 属于山地森林草原带, 采集地集中在针叶林(主要为青海云杉 *Picea crassifolia*)。依据海拔高度平均划分为4个区间(2,600 m以下、2,600–2,800 m、2,800–3,000 m和3,000 m以上)。在海拔2,600 m以下采集到47种; 2,600–2,800 m间采集43种; 2,800–3,000 m间采集41

种; 3,000 m以上采集36种(图1)。其中有18种在4个海拔区间均有发生, 占本研究黏菌物种总数的26.1%, 分别为: 鹅绒菌(*Ceratiomyxa fruticulosa*)、粉瘤菌(*Lycogala epidendrum*)、皱杯筛菌(*Cribaria persoonii*)、灯笼菌(*Dictyidium cancellatum*)、灰团网菌(*Arcyria cinerea*)、暗红团网菌(*A. denudata*)、黄垂网菌(*A. obvelata*)、白头高杯菌(*Craterium leucocephalum*)、高杯菌(*C. minutum*)、光果菌(*Leocarpus fragilis*)、垂头绒泡菌(*Physarum album*)、白柄绒泡菌(*P. leucopus*)、白褐绒泡菌(*P. leucophaeum*)、卵孢绒泡菌(*P. ovisporum*)、白环钙皮菌(*Didymium anellus*)、白壳钙皮菌(*D. crustaceum*)、黄柄钙皮菌(*D. iridis*)和锈发网菌(*Stemonitis axifera*) (图1)。

2.2.2 物种分布与林型的关系

本研究对祁连山自然保护区的12个保护站中的16个采集点进行了黏菌标本采集。其中, 在针叶林获得58种, 阔叶林获得33种。对比发现, 部分黏菌物种单一出现在两种林型中: 单独出现在阔叶林中的有13种, 占比18.3%; 单独出现在针叶林的为38种, 占比53.5%。而在两种不同林型均能发生的黏菌物种为20种, 占本研究黏菌物种总数的28.2%, 分别为: 鹅绒菌、线膜菌(*Enteridium lycoperdon*)、粉瘤菌、灰团网菌、暗红团网菌、棒形半网菌(*Hem-*

itrichia clavata)、朦纹团毛菌(*Trichia contorta*)、鲜黄团毛菌(*T. lutescens*)、灰堆钙丝菌(*Badhamia cinerascens*)、白头高杯菌、高杯菌、光果菌、灰绒泡菌(*Physarum cinereum*)、白柄绒泡菌、辐射双皮菌(*Diderma radiatum*)、黄柄钙皮菌、暗孢钙皮菌(*Didymium melanospermum*)、黑柄钙皮菌(*D. nigripes*)、刺发网菌(*Stemonitis flavogenita*)、网孢拟发网菌(*Stemonitopsis dictyospora*) (图2)。

2.2.3 保护区黏菌分布广泛

祁连山国家级自然保护区不同海拔高度、不同植被类型均可发生的黏菌物种隶属于4目5科7属9种, 即: 鹅绒菌、粉瘤菌、灰团网菌、暗红团网菌、白头高杯菌、高杯菌、光果菌、白柄绒泡菌、黄柄钙皮菌。

2.2.4 物种分布与基物的关系

发现腐木型基物的黏菌物种数最多(54种), 其

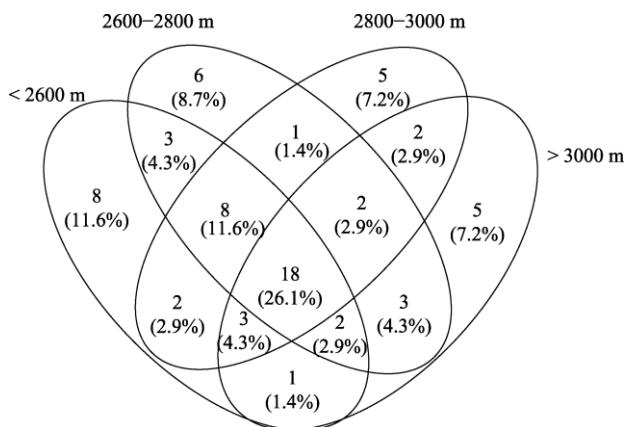


图1 祁连山自然保护区4个海拔区间内黏菌物种组成对比的维恩图

Fig. 1 Venn diagram of myxomycetes species composition comparison at four elevations of the Qilian Mountain Nature Reserve

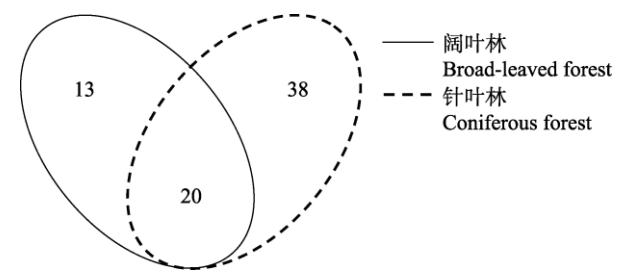


图2 祁连山自然保护区阔叶林与针叶林内黏菌物种组成对比的维恩图

Fig. 2 Venn diagram of myxomycetes species composition comparison in broad-leaved and coniferous forests of Qilian Mountain Nature Reserve

次是树皮(25种)、苔藓(21种)、枯枝(21种);以马勃为基物的黏菌物种数最少,仅1种(图3)。以腐木作为基物的黏菌科数最多(7科),属数最多(22属)(图3),物种数也最多(54种)(图4);在枯枝和苔藓上的黏菌物种数均为21种,但发生于苔藓上的黏菌属数与科数明显多于枯枝。分析表明腐木作为基物更适宜黏菌发生,其次是树皮,而马勃与枯草上发生的黏菌数量较少(图3, 图4)。9种在祁连山自然保护区广泛分布的黏菌种类中,暗红团网菌仅发生在腐木上,而白头高杯菌可发生在各种基物上,表明暗红团网菌在基物选择上相对单一,而白头高杯菌对基物没有选择性。这些广布黏菌种对于基物选择的偏好性

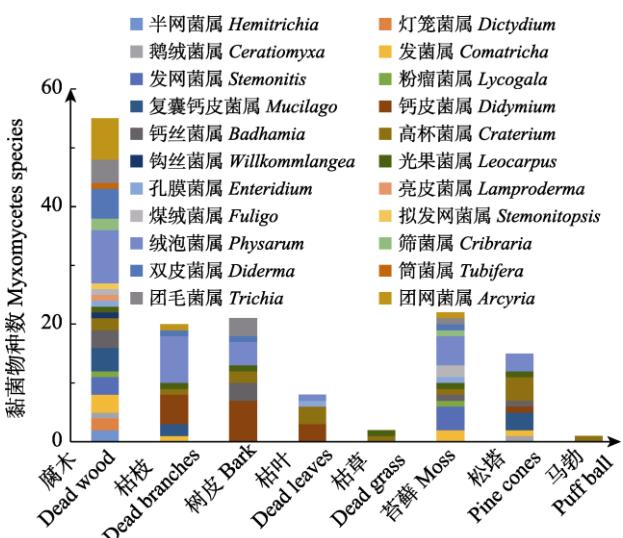


图3 祁连山自然保护区森林不同基物类型与黏菌属间的对应关系图

Fig. 3 The correlation pattern of substrate types and myxomycetes genera in the Qilian Mountain Nature Reserve

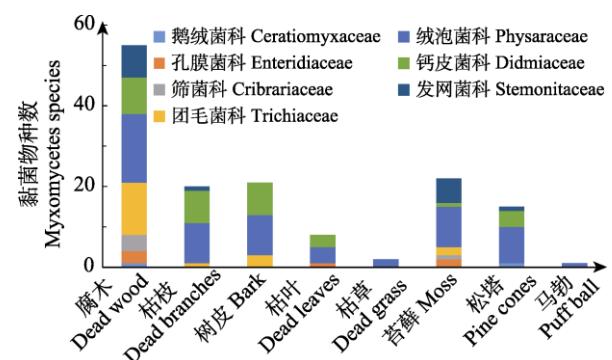


图4 祁连山自然保护区不同基物类型与黏菌科间的对应关系图

Fig. 4 The correlation pattern of substrate types and myxomycetes families in the Qilian Mountain Nature Reserve

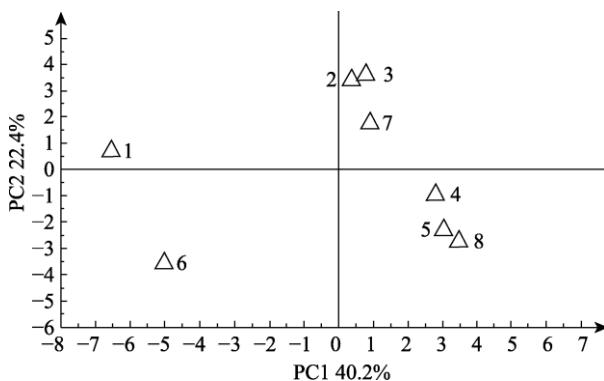
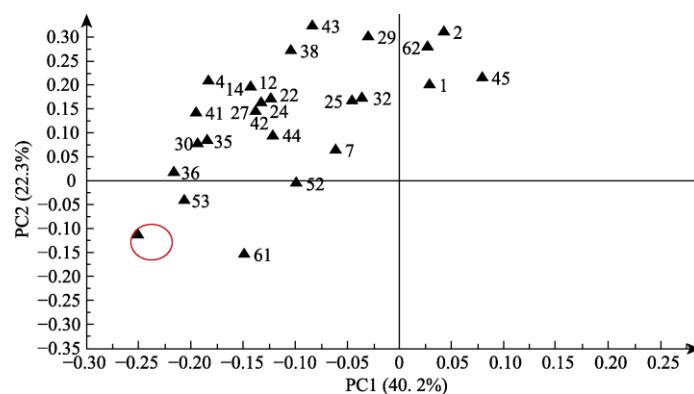


图5 祁连山自然保护区8种基物类型与黏菌间的PCA得分图(PC1与PC2处在95%置信区间的椭圆内)。1: 腐木, 2: 枯枝, 3: 树皮, 4: 枯叶, 5: 枯草, 6: 苔藓, 7: 松塔, 8: 马勃

Fig. 5 PCA score diagram of eight substrate types and myxomycetes in the Qilian Mountain Nature Reserve (PC1 vs PC2 with 95% confidence interval error ellipse). 1, Dead wood; 2, Dead branch; 3, Bark; 4, Dead leaves; 5 Dry grass; 6, Moss; 7, Pine tower; 8, Puff ball.

为: 腐木 > 松塔 > 枯枝 = 树皮 > 苔藓 > 枯叶 > 枯草 > 马勃。

为了研究黏菌物种与基物间的关系, 采用主成分分析得到了黏菌物种与基物间关系的得分图(图5)与载荷图(图6)。由得分图可知, 8种基物可被分为4大类: (1)枯枝、树皮与松塔; (2)腐木; (3)苔藓; (4)枯叶、枯草和马勃。由载荷图可知, 处在第一象限的黏菌物种小钙皮菌(*Didymium minus*)、暗高杯菌(*Craterium concinnum*)、暗孢钙皮菌、卵形钙皮菌(*Didymium ovoideum*)与枯枝、树皮与松塔呈现显著正相关, 而和苔藓呈现显著负相关; 处在第三象限的物种松发菌(*Comatricha laxa*)、线膜菌等与苔藓呈现显著正相关, 与枯枝、树皮与松塔呈现显著负相关。在载荷图(图6)中, 物种数并未全部显示, 在该图的第三象限, 由椭圆标示的是由隶属于22属7科



1	暗孢钙皮菌	<i>Didymium melanospermum</i>	25	高杯菌	<i>Craterium minutum</i>	49	美亮皮菌	<i>Lamproderma splendens</i>
2	暗高杯菌	<i>Craterium concinnum</i>	26	钩丝菌	<i>Willkommlangea reticulata</i>	50	朦纹团毛菌	<i>Trichia contorta</i>
3	暗红团网菌	<i>Arcyria denudata</i>	27	光果菌	<i>Leocarpus fragilis</i>	51	球形双皮菌	<i>Diderma globosum</i>
4	白柄绒泡菌	<i>Physarum leucopus</i>	28	褐发网菌	<i>Stemonitis fusca</i>	52	全白绒泡菌	<i>Physarum globuliferum</i>
5	白褐绒泡菌	<i>Physarum leucophaeum</i>	29	黑柄钙皮菌	<i>Didymium nigripes</i>	53	松发菌	<i>Comatricha laxa</i>
6	白环钙皮菌	<i>Didymium anellus</i>	30	黑发菌	<i>Comatricha nigra</i>	54	筒菌	<i>Tubifera ferruginosa</i>
7	白壳双皮菌	<i>Didymium crustaceum</i>	31	花状双皮菌	<i>Diderma floriforme</i>	55	网孢拟发网菌	<i>Stemonitopsis dictyospora</i>
8	白头高杯菌	<i>Craterium leucocephalum</i>	32	黄柄钙皮菌	<i>Didymium iridis</i>	56	网抱团毛菌	<i>Trichia favoginea</i>
9	半网灯笼菌	<i>Dictyidium mirabile</i>	33	黄垂网菌	<i>Arcyria obvelata</i>	57	网纹钙皮菌	<i>Didymium intermedium</i>
10	棒形半网菌	<i>Hemitrichia clavata</i>	34	黄高杯菌	<i>Craterium aureum</i>	58	细柄半网菌	<i>Hemitrichia calyculata</i>
11	扁凹钙皮菌	<i>Didymium bahiense</i>	35	灰堆钙丝菌	<i>Badhamia cinerascens</i>	59	鲜红团网菌	<i>Arcyria insignis</i>
12	彩囊钙丝菌	<i>Badhamia utricularis</i>	36	灰绒泡菌	<i>Physarum cinereum</i>	60	鲜黄团毛菌	<i>Trichia lutescens</i>
13	叉尖团毛菌	<i>Trichia persimilis</i>	37	灰色双皮菌	<i>Diderma cinereum</i>	61	线膜菌	<i>Enteridium lycoperdon</i>
14	垂头绒泡菌	<i>Physarum nutans</i>	38	灰团网菌	<i>Arcyria cinerea</i>	62	小钙皮菌	<i>Didymium minus</i>
15	刺发网菌	<i>Stemonitis flavogenita</i>	39	金黄绒泡菌	<i>Physarum citrinum</i>	63	锈发网菌	<i>Stemonitis axifera</i>
16	淡黄绒泡菌	<i>Physarum mellatum</i>	40	蓝虹绒泡菌	<i>Physarum betheliai</i>	64	锈色团网菌	<i>Arcyria ferruginea</i>
17	灯笼菌	<i>Dictyidium cancellatum</i>	41	联合绒泡菌	<i>Physarum contextum</i>	65	亚小发网菌	<i>Stemonitis smithii</i>
18	钉形钙皮菌	<i>Didymium clavus</i>	42	两瓣绒泡菌	<i>Physarum bivalve</i>	66	异色团网菌	<i>Arcyria versicolor</i>
19	鹅绒菌	<i>Ceratiomyxa fruticulosa</i>	43	鳞钙皮菌	<i>Didymium squamulosum</i>	67	异形团网菌	<i>Arcyria occidentalis</i>
20	粉红团网菌	<i>Arcyria incarnata</i>	44	卵孢绒泡菌	<i>Physarum cf. ovisporum</i>	68	长尖团毛菌	<i>Trichia decipiens</i>
21	粉瘤菌	<i>Lycogala epidendrum</i>	45	卵形钙皮菌	<i>Didymium ovoideum</i>	69	皱杯筛菌	<i>Cibraria persoonii</i>
22	辐射双皮菌	<i>Diderma radiatum</i>	46	绿绒泡菌	<i>Physarum viride</i>	70	皱皮绒泡菌	<i>Physarum gilkeyanum</i>
23	复囊钙皮菌	<i>Mucilago crustacea</i>	47	煤绒菌	<i>Fuligo septica</i>	71	紫筛菌	<i>Cibraria violacea</i>
24	钙丝菌	<i>Badhamia capsulifera</i>	48	美发菌	<i>Comatricha pulchella</i>			

图6 祁连山自然保护区8种基物类型与黏菌发生间的PCA载荷图(PC1与PC2处在95%置信区间的椭圆内)

Fig. 6 PCA load diagram of eight substrate types and myxomycetes in Qilian Mountain Nature Reserve. PC1 vs PC2 with 95% confidence interval error ellipse.

的47个不同的物种完全重合，说明这些物种受8种不同基物的影响无差别。结合得分图和载荷图，载荷图中本应处在第四象限的物种被聚到了第二象限，说明腐木对黏菌能否发生的影响远远大于枯叶、枯草和马勃，第四象限没有物种出现，并不是枯叶枯草与马勃这3种基物没有物种出现，而是该3类基物类型对黏菌发生的影响不明显。当一个物种在枯枝、树皮和松塔上发生的时候，它往往也可以在腐木上发生，但是却很难在苔藓上发生，证明黏菌物种的出现确实与基物类型存在一定的相关性。

3 讨论

本研究在祁连山国家自然保护区采集和鉴定出黏菌71种，发现有30种为甘肃新记录种。通过分析优势科属与林型、基物及海拔的关系，发现祁连山黏菌的发生确实与基物类型存在显著相关。邓叔群(1963)首次对甘肃省黏菌进行了调查研究，记录了黏菌17种3变种；李玉等增加了1种(Li & Li, 1989)；陈萍等(2006)对甘肃省南部地区黏菌进行了调查研究，报道了68种2变种；李玉等(2008a, b)描述甘肃省黏菌物种28种；Chen等(2009)报道了52种；魏书威等(2019)报道甘肃省民勤县黏菌39种。经过比较发现，两瓣绒泡菌(*Physarum bivalve*)、鳞钙皮菌(*Didymum squamulosum*)、小钙皮菌、刺发网菌等4个物种为甘肃省广布种。

Chen等(2009)对甘肃省白龙江上游黏菌调查研究中，从腐木上采集和鉴定出的黏菌数量最多，占比36.5%；本文从腐木上采集和鉴定出的黏菌数量也最多(496份标本和54种黏菌)，占比37.5%。Abdel-Raheem (2002)认为腐木是黏菌生长的最佳基质，本文通过主成分分析也说明腐木是黏菌发生的最主要基质条件。Chen等(2009)对白龙江黏菌生物多样性研究中发现绒泡菌目黏菌数量最多(占58.1%)。本文对祁连山自然保护区黏菌研究中也发现绒泡菌目黏菌数量最多(占49.1%)，表明山地森林适宜绒泡菌目黏菌发生，与王琬等(2018)对青藏高原东部森林黏菌的研究结论一致。本文在对祁连山自然保护区黏菌生物多样性的研究中并未发现黏菌物种丰富度与海拔存在明显联系。本文研究结果表明，林型或基物类型以及小环境是影响黏菌物种生物多样性的重要营养和环境因素，与Eliasson (2004)对夏威夷群岛黏菌生物多样性的研究结果基

本一致。

本文对祁连山自然保护区各林型和生境下的黏菌生物多样性进行了2年的调查研究，初步明确了祁连山黏菌的种类和区系分布规律，但关于环境条件变化(如气候变化)对黏菌生物多样性的影响还有待于深入研究。

ORCID

李玉  <https://orcid.org/0000-0003-4719-7210>
王琦  <https://orcid.org/0000-0002-9431-7281>

参考文献

- Abdel-Raheem AM (2002) Myxomycetes from Upper Egypt. *Microbiological Research*, 157, 47–67.
- Chen MX, Zhao XJ, Zhao PQ (2018) A study on the distribution characteristics and protection system of biodiversity in Qilian Mountains (north slope). *Environment and Development*, 30, 200–202. (in Chinese with English abstract)
[陈明霞, 赵晓岡, 赵培强 (2018) 祁连山北坡生物多样性分布特征与保护体系研究. 环境与发展, 30, 200–202.]
- Chen P, Xu MQ, Chen SL (2006) Notes on myxomycetes from Gansu Province. *Journal of Gansu Sciences*, 18(3), 35–38.
(in Chinese) [陈萍, 徐美琴, 陈双林 (2006) 甘肃粘菌考录. 甘肃科学学报, 18(3), 35–38.]
- Chen SL, Dai Q, Chen P, Li Y (2009) Myxomycetes from the mid-upper reaches of Bailong River, Gansu Province, China. *Mycosistema*, 28, 86–91.
- Dai Q, Yan SZ, Yao HQ, Chen SL (2013) Myxomycete diversity in hilly forests of East China. *Biodiversity Science*, 21, 507–513. (in Chinese with English abstract) [戴群, 闫淑珍, 姚慧琴, 陈双林 (2013) 华东丘陵林地黏菌的物种多样性. 生物多样性, 21, 507–513.]
- Deng SQ (1963) Fungi of China. Science Press, Beijing. (in Chinese) [邓叔群 (1963) 中国的真菌. 科学出版社. 北京.]
- Eliasson UH (2004) A critical review of myxomycete records from the Hawaiian Islands. *Systematics and Geography of Plants*, 74, 81–86.
- Hosokawa A, Reid CR, Latty T (2019) Slimes in the city: The diversity of myxomycetes from inner-city and semi-urban parks in Sydney, Australia. *Fungal Ecology*, 39, 37–44.
- Jin F, Zhang ZM, Yu XX, Rao LY, Niu JZ, Lu SW, Xie YY (2005) Service function and value evaluation of forest ecosystem in Qilian Mountain, Gansu Province. *Science of Soil and Water Conservation*, (3), 53–57. (in Chinese with English abstract) [靳芳, 张振明, 余新晓, 饶良懿, 牛健植, 鲁绍伟, 谢媛媛 (2005) 甘肃祁连山森林生态系统服务功能及价值评估. 中国水土保持科学, (3), 53–57.]
- Li Y, Li HZ (1989) Myxomycetes from China I. A checklist of myxomycetes from China. *Mycotaxon*, 35, 429–436.
- Li Y, Li HZ, Wang Q, Chen SL (2008a) Flora Myxomycetes

- Sinicorum I. Science Press, Beijing. (in Chinese) [李玉, 李惠中, 王琦, 陈双林 (2008a) 中国真菌志黏菌卷一. 科学出版社. 北京.]
- Li Y, Li HZ, Wang Q, Chen SL (2008b) Flora Myxomycetes. Sinicorum II. Science Press, Beijing. (in Chinese) [李玉, 李惠中, 王琦, 陈双林 (2008b) 中国真菌志, 黏菌卷(二). 科学出版社. 北京.]
- Stephenson SL, Stempel H (1996) Myxomycetes: A handbook of slime molds. Quarterly Review of Biology, 45, 601–602.
- Takahashi K, Hada Y (2012) Seasonal occurrence and distribution of myxomycetes on different types of leaf litter in a warm temperate forest of western Japan. Mycoscience, 53, 245–255.
- Wang W, Li S, Yuan CF, Wei XL, Zhu XY, Qi B, Wang Q, Li Y (2018) Study on the diversity of myxomycetes in Eastern Qinghai-Tibet Plateau. In: Reports Presented at 2018 Annual Meeting of Mycological Society of China. Science Press, Beijing. (in Chinese) [王琬, 李姝, 原超峰, 魏鑫磊, 朱相杨, 亓宝, 王琦, 李玉 (2018) 青藏高原东部森林黏菌多样性研究. 见: 中国菌物学会2018年学术年会论文汇编. 科学出版社, 北京.]
- Wei SW, Li S, Qi B, Li Z, Hu YP, Wang Q, Li Y (2019) Macromycetes and myxomycetes diversity of Minqin County, Gansu Province. Journal of Arid Land Resources and Environment, 33(9), 140–144. (in Chinese) [魏书威, 李姝, 亓宝, 李壮, 胡亚萍, 王琦, 李玉 (2019) 甘肃省民勤县大型真菌及黏菌多样性调查. 干旱区资源与环境, 33(9), 140–144.]
- Xi YL, Wang ZJ, Yu HP, Wei SL (2011) Preliminary report on macromycetes resources in Qilian Mountain National Nature Reserve. China Edible Fungi, 30, 7–13. (in Chinese) [席亚丽, 王治江, 于海萍, 魏生龙 (2011) 祁连山国家自然保护区大型真菌资源研究初报. 中国食用菌, 30, 7–13.]
- Yan SZ, Liu QS, Li Y, Chen SL (2012) Known species of myxomycetes from tropical China. Journal of Fungal Research, 10, 157–172. (in Chinese with English abstract) [闫淑珍, 刘歧莎, 李玉, 陈双林 (2012) 中国热带黏菌的已知种类. 菌物研究, 10, 157–172.]
- Zhao FY, Li Y, Tom Hsiang, Liu SY (2019) Species diversity of myxomycetes in two forests of the Lesser Khinggan Mountains, China. Biodiversity Science, 27, 896–902. (in Chinese with English abstract) [赵凤云, 李玉, Hsiang Tom, 刘淑艳 (2019) 小兴安岭两种林地的黏菌物种多样性. 生物多样性, 27, 896–902.]

(责任编辑: 郭良栋 责任编辑: 时意专)

附录 Supplementary Material

附录1 祁连山国家级自然保护区黏菌物种名录

Appendix 1 A list of myxomycetes species in Qilian Mountain National Nature Reserve

<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2020050-1.pdf>

附录 1 祁连山国家级自然保护区黏菌物种名录。基物类型: DW: 腐木; M: 苔藓; DL: 枯叶; PC: 松塔; B: 树皮; DB: 枯枝; PB: 马勃; DG: 枯草。采集地点: 1: 焉支山; 2: 科拉村; 3: 朱岔峡; 4: 哈溪; 5: 康乐; 6: 冰沟河; 7: 上房寺; 8: 尚家沟; 9: 向阳台; 10: 乌鞘岭; 11: 朵什乡; 12: 大野口; 13: 西水; 14: 夏玛; 15: 大河口; 16: 小河滩。* 表示甘肃省新记录种。

Appendix 1 A list of myxomycetes species in Qilian Mountain National Nature Reserve. Substrate Types: DW, Dead wood; M, moss; DL, Dead leaves; PC, Pine cones; B, Bark; DB, Dead branches; PB, Puff ball; DG, Dead grass. Collecting Sites, 1, Yanzhi Mountain; 2, Kela village; 3, Zhucha gorge; 4, Haxi; 5, Kangle; 6, Binggou river; 7, Shangfangsi; 8, Shangjiagou; 9, Xiangyangtai; 10, Wushaoling; 11, Duoshi Township; 12, Dayekou; 13, Xishui; 14, Xiama; 15, Dahekou; 16, Xiaohetan. The meaning of * is new records in Gansu Province.

科 Family	属 Genus	物种 Species	基物类型 Substrate type	采集地点 Collecting site
鹅绒菌目 Ceratiomyxales				
鹅绒菌科	鹅绒菌属 <i>Ceratiomyxa</i>	鹅绒菌 <i>Ceratiomyxa fruticulosa</i>	腐木, 苔藓	1, 3, 4, 6, 7, 9, 15, 16
Ceratiomyxaceae				
无丝菌目 Liceales				
孔膜菌科	孔膜菌属 <i>Enteridium</i>	线膜菌 <i>Enteridium lycoperdon</i>	枯叶, 腐木, 苔藓	2, 3, 9, 12, 14
Enteridiaceae				
	粉瘤菌属 <i>Lycogala</i>	粉瘤菌 <i>Lycogala epidendrum</i>	树皮, 腐木, 苔藓, 松塔	1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 12, 13, 14, 15, 16
	筒菌属 <i>Tubifera</i>	筒菌 <i>Tubifera ferruginea</i>	腐木	9
筛菌科 Cibrariaceae	筛菌属 <i>Cibraria</i>	皱杯筛菌 <i>Cibraria persoonii*</i>	腐木, 苔藓	1, 4, 6, 7, 9, 16
		紫筛菌 <i>Cibraria violacea*</i>	腐木	9
	灯笼菌属 <i>Dictyidium</i>	灯笼菌 <i>Dictyidium cancellatum*</i>	腐木	1, 2, 4, 6, 7, 9, 12, 14, 15, 16
		半网灯笼菌 <i>Dictyidium mirabile*</i>	腐木	1, 6, 7, 16
团毛菌目 Trichiales				
团毛菌科 Trichiaceae	团网菌属 <i>Arcyria</i>	灰团网菌 <i>Arcyria cinerea</i>	树皮, 枯枝, 腐木	2, 3, 4, 9, 11
		暗红团网菌 <i>Arcyria denudata</i>	腐木	2, 3, 6, 9, 14
		锈色团网菌 <i>Arcyria ferruginea</i>	腐木	9, 14
		粉红团网菌 <i>Arcyria incarnata</i>	腐木	2
		鲜红团网菌 <i>Arcyria insignis*</i>	树皮, 腐木	9, 14
		黄垂网菌 <i>Arcyria obvelata*</i>	腐木, 苔藓	6, 9, 12, 15, 16
		异型团网菌 <i>Arcyria occidentalis*</i>	腐木	1
		异色团网菌 <i>Arcyria</i>	腐木	9

科	属	物种	基物类型	采集地点
Family	Genus	Species	Substrate type	Collecting site
<i>versicolor</i> *				
	半网菌属 <i>Hemitrichia</i>	细柄半网菌	腐木	3
		<i>Hemitrichia calyculata</i>		
		棒形半网菌	腐木	2, 3, 11, 15, 16
		<i>Hemitrichia clavata</i>		
	团毛菌属 <i>Trichia</i>	朦纹团毛菌 <i>Trichia</i>	腐木, 苔藓, 松塔	1, 3, 5, 11, 14, 15
		<i>contorta</i>		
		长尖团毛菌 <i>Trichia</i>	腐木	11
		<i>decipiens</i> *		
		网孢团毛菌 <i>Trichia</i>	腐木	9, 14
		<i>favoginea</i>		
		鲜黄团毛菌 <i>Trichia</i>	腐木	1, 2, 3, 6, 9, 11, 15
		<i>lutescens</i> *		
		叉尖团毛菌 <i>Trichia</i>	树皮	14
		<i>persimilis</i> *		
绒泡菌目 Physarales				
绒泡菌科	钙丝菌属 <i>Badhamia</i>	钙丝菌 <i>Badhamia</i>	树皮, 腐木	1, 2, 4
Physaraceae		<i>capsulifera</i> *		
		灰堆钙丝菌 <i>Badhamia</i>	树皮, 腐木, 苔藓, 松塔	1, 3, 11, 12, 15, 16
		<i>cinerascens</i> *		
		彩囊钙丝菌 <i>Badhamia</i>	树皮, 腐木	1, 4, 9, 16
		<i>utricularis</i>		
	高杯菌属 <i>Craterium</i>	黄高杯菌 <i>Craterium</i>	松塔	15
		<i>aureum</i> *		
		暗高杯菌 <i>Craterium</i>	树皮, 枯枝, 枯叶, 松塔	2, 4, 6, 13
		<i>cinereum</i> *		
		白头高杯菌 <i>Craterium</i>	树皮, 枯枝, 枯草, 枯叶, 腐木, 苔	1, 2, 3, 4, 6, 9, 11, , 13,
		<i>leucocephalum</i>	藓, 马勃, 松塔	14, 16
		高杯菌 <i>Craterium</i>	枯枝, 枯叶, 腐木, 松塔	2, 3, 4, 5, 6, 9, 11, 13,
		<i>minutum</i>		16
	煤绒菌属 <i>Fuligo</i>	煤绒菌 <i>Fuligo septica</i> *	腐木, 苔藓	1, 5, 6, 12, 15
	光果菌属 <i>Leocarpus</i>	光果菌 <i>Leocarpus</i>	树皮, 枯枝, 枯草, 腐木, 苔藓, 松	1, 3, 5, 6
		<i>fragilis</i>	塔	
	绒泡菌属 <i>Physarum</i>	蓝虹绒泡菌 <i>Physarum</i>	腐木	1
		<i>bethelii</i> *		
		两瓣绒泡菌 <i>Physarum</i>	枯枝, 腐木	3, 4
		<i>bivalve</i>		
		灰绒泡菌 <i>Physarum</i>	枯枝, 腐木, 苔藓	2, 3, 9, 15
		<i>cinereum</i> *		
		金黄绒泡菌 <i>Physarum</i>	腐木	5
		<i>citrinum</i>		

科	属	物种	基物类型	采集地点
Family	Genus	Species	Substrate type	Collecting site
		联合绒泡菌 <i>Physarum contextum</i> *	树皮, 枯枝, 腐木, 苔藓, 松塔	2, 3, 4, 16
		皱皮绒泡菌 <i>Physarum gilkeyanum</i> *	树皮	9
		全白绒泡菌 <i>Physarum globuliferum</i> *	枯枝, 苔藓	1, 9
		白褐绒泡菌 <i>Physarum leucophaeum</i>	枯枝, 松塔	1
		白柄绒泡菌 <i>Physarum leucopus</i> *	树皮, 枯枝, 腐木, 苔藓, 松塔	1, 2, 34, 5, 6, 9, 11, 14, 15
		淡黄绒泡菌 <i>Physarum melleum</i> *	枯枝	2
		垂头绒泡菌 <i>Physarum album</i>	树皮, 枯枝, 枯叶, 腐木, 苔藓, 松塔	1, 2, 3, 5, 6, 7, 9, 11, 14, 15
		卵孢绒泡菌 <i>Physarum cf. ovisporum</i> *	树皮, 枯叶, 腐木, 松塔	3, 9, 11, 14, 15
		绿绒泡菌 <i>Physarum viride</i> *	腐木	5, 9, 15
	钩丝菌属	钩丝菌	腐木	9
	<i>Willkommrlangea</i>	<i>Willkommrlangea reticulata</i> *		
钙皮菌科 Didmiaceae	双皮菌属 <i>Diderma</i>	灰色双皮菌 <i>Diderma cinereum</i>	腐木, 苔藓	3, 9
		花状双皮菌 <i>Diderma floriforme</i>	腐木	9
		球形双皮菌 <i>Diderma globosum</i> *	腐木	2
		辐射双皮菌 <i>Diderma radiatum</i> *	树皮, 腐木	2, 3, 9
	钙皮菌属 <i>Didymium</i>	白环钙皮菌 <i>Didymium anellus</i> *	腐木, 枯枝	5, 9
		扁凹钙皮菌 <i>Didymium bahiense</i> *	树皮	3
		钉形钙皮菌 <i>Didymium clavus</i> *	枯枝	9
		白壳钙皮菌 <i>Didymium crustaceum</i> *	枯枝, 腐木	3, 4, 5, 6, 13, 15, 16
		网纹钙皮菌 <i>Didymium intermedium</i> *	树皮	3
		黄柄钙皮菌 <i>Didymium iridis</i>	树皮, 枯叶, 腐木, 松塔	1, 3, 5, 11, 16
		暗孢钙皮菌 <i>Didymium</i>	枯枝, 松塔	1, 3, 4, 9

科	属	物种	基物类型	采集地点
Family	Genus	Species	Substrate type	Collecting site
<i>melanospermum</i>				
		小钙皮菌 <i>Didymium minus</i>	树皮, 腐木	3
<i>nigripes</i>				
		黑柄钙皮菌 <i>Didymium nigripes</i>	树皮, 枯枝, 枯叶, 腐木, 松塔	3, 4, 6
<i>ovoideum*</i>				
		卵形钙皮菌 <i>Didymium ovoideum*</i>	树皮, 枯叶	3
<i>squamulosum</i>				
复囊钙皮菌属	复囊钙皮菌 <i>Mucilago squamulosum</i>	腐木, 枯枝		1, 4, 5, 7
<i>Mucilago</i>	<i>crustacea</i>			5, 11
发网菌目				
Stemonitales				
发网菌科	发菌属 <i>Comatricha laxa*</i>	松发菌 <i>Comatricha laxa*</i>	腐木, 苔藓, 松塔	1, 2, 5
Stemonitaceae		黑发菌 <i>Comatricha nigra</i>	树皮, 枯枝, 腐木, 松塔	4, 11, 13
		美发菌 <i>Comatricha pulchella*</i>	腐木	3
亮皮菌属	亮皮菌 <i>Lamproderma splendens*</i>	腐木		9
发网菌属	锈发网菌 <i>Stemonitis axifera</i>	腐木, 苔藓		11, 12, 15, 16
<i>Stemonitis</i>		刺发网菌 <i>Stemonitis flavogenita</i>	腐木, 苔藓	3, 11, 12, 16
		褐发网菌 <i>Stemonitis fusca</i>	苔藓, 腐木	15, 16
		亚小发网菌 <i>Stemonitis smithii</i>	苔藓	12
拟发网菌属	网孢拟发网菌 <i>Stemonitopsis dictyospora*</i>	腐木		3, 15
<i>Stemonitopsis</i>				



•综述•

植物氮形态利用策略及对外来植物入侵性的影响

孙思邈¹, 陈吉欣¹, 冯炜炜¹, 张昶¹, 黄凯¹, 管铭^{1,2}, 孙建坤¹, 刘明超^{1*}, 冯玉龙^{1*}

1. 辽宁省全球变化与生物入侵重点实验室, 沈阳农业大学生物科学技术学院, 沈阳 110866; 2. 台州学院生命科学学院, 浙江台州 318000

摘要: 氮是影响外来植物入侵性的重要因素之一, 但相关研究多关注土壤氮水平的效应, 较少考虑氮形态的作用。为从土壤氮形态利用的角度阐释外来植物的入侵机制, 本文在植物氮形态利用策略分析的基础上, 综述了外来植物氮形态利用的偏好性及其对入侵性的影响。植物的氮形态利用策略有偏好性和可塑性两种, 这可能与植物对土壤氮形态特性的长期适应有关; 植物不仅可以对土壤氮形态做出响应, 而且还能改造土壤氮形态, 并对改变后的土壤氮形态做出反馈响应。很多外来植物入侵硝态氮占优势的干扰生境, 偏好硝态氮的外来植物与本地植物竞争硝态氮; 而偏好铵态氮的外来植物通过抑制土壤硝化作用, 营造铵态氮环境, 促进自身生长, 同时抑制偏好硝态氮的本地植物生长。然而, 植物氮形态利用策略不是一成不变的, 而是受多种生物和非生物因素共同作用影响的复杂过程, 今后应加强多因素交互作用对外来入侵植物氮形态利用策略的影响及机制研究, 更好地揭示氮形态利用策略, 尤其是氮形态利用的可塑性与外来植物入侵性的关系。

关键词: 植物氮形态利用策略; 氮形态偏好; 氮形态可塑性; 土壤氮形态; 适应进化; 外来植物入侵

综述

孙思邈, 陈吉欣, 冯炜炜, 张昶, 黄凯, 管铭, 孙建坤, 刘明超, 冯玉龙 (2021) 植物氮形态利用策略及其对外来植物入侵性的影响. 生物多样性, 29, 72–80. doi: 10.17520/biods.2020072.

Sun SM, Chen JX, Feng WW, Zhang C, Huang K, Guan M, Sun JK, Liu MC, Feng YL (2021) Plant strategies for nitrogen acquisition and their effects on exotic plant invasions. Biodiversity Science, 29, 72–80. doi: 10.17520/biods.2020072.

Plant strategies for nitrogen acquisition and their effects on exotic plant invasions

Simiao Sun¹, Jixin Chen¹, Weiwei Feng¹, Chang Zhang¹, Kai Huang¹, Ming Guan^{1,2}, Jiankun Sun¹, Mingchao Liu^{1*}, Yulong Feng^{1*}

1 Liaoning Key Laboratory for Biological Invasions and Global Changes, College of BioScience and BioTechnology, Shenyang Agricultural University, Shenyang 110866

2 School of Life Sciences, Taizhou University, Taizhou, Zhejiang 318000

ABSTRACT

Aim: Available nitrogen is a major factor that influences invasion success of exotic plants. However, our understanding behind the effects of different forms of soil nitrogen on exotic plant invasions remains inconclusive. To elucidate invasion mechanisms of exotic plants in context of soil nitrogen, we reviewed nitrogen form preferences of invasive plants and their effects on invasiveness in comparison to native plant strategies.

Progresses: Different plants have different nitrogen form acquisition strategies, including preference and plasticity, which may be associated with long-term adaption to characteristics of soil nitrogen form and occur at different scales. In addition, some plants can modulate soil nitrogen forms, and respond to altered soil nitrogen. Many invasive plants succeed in disturbed habitats where nitrate is the dominant form of soil nitrogen, as they prefer nitrate and compete for nitrate with co-occurring native plants. Whereas ammonium-preferring invasive plants may accumulate ammonium in soil by inhibiting soil nitrification, thereby facilitating their own growth and inhibiting native plant growth, further contributing to invasion success. However, plant strategies for nitrogen acquisition are not invariable and can be

收稿日期: 2020-03-02; 接受日期: 2020-06-01

基金项目: 国家自然科学基金(31670545; 31971557; 31470575)和国家重点研发计划(2017YFC1200101)

* 共同通讯作者 Co-authors for correspondence. E-mail: fyl@syau.edu.cn; liumingchao8866@163.com.

influenced by many biotic and abiotic factors and interactions.

Prospects: In future research we should study plant nitrogen acquisition strategies along with their ecological and evolutionary mechanisms in conjunction with ecosystem and environmental factors, especially plasticity of nitrogen form utilization and its relationship with invasiveness of exotic plants. In addition, mycorrhizal fungi may also affect plant utilization of different nitrogen forms, which is also worth studying.

Key words: adaptive evolution; exotic plant invasions; plant nitrogen form preference; plant strategies for acquiring different nitrogen forms; plasticity of nitrogen form utilization; soil nitrogen forms

随着经济全球化与现代化进程的加快,世界各地外来入侵植物的种类越来越多,危害越来越严重(Ochocki & Miller, 2017; Seebens et al, 2017)。外来植物入侵已成为全球性的重大经济、环境和科学问题,给人类带来了严峻的挑战。因此,迫切需要揭示外来植物的入侵机制,这不仅有利于对外来植物进行风险评估,也是有效防控外来植物入侵的前提(Catford et al, 2009; Lau & Schultheis, 2015)。氮素是植物生长发育的必需元素之一,土壤氮有效性的提高能促进外来植物入侵(王满莲和冯玉龙, 2005; Lee et al, 2012; Castro-Díez et al, 2014)。外来入侵植物不仅对土壤氮的吸收能力强,具有更高的叶片氮含量(Huang et al, 2020),而且还能更有效地利用叶片中的氮(Feng et al, 2009, 2011)。但是,相关研究大多只考虑氮水平的影响,较少考虑氮形态的效应。

在大多数生态系统中,植物主要通过细根和与之共生的菌根真菌吸收利用土壤中的 NH_4^+ 、 NO_3^- 及小分子有机氮,但不同植物对不同形态氮的吸收利用能力不同,且土壤氮形态具有时空异质性(Lee et al, 2012; Shannon-Firestone et al, 2015; Kong et al, 2019; Gao et al, 2020)。自然条件下,一些植物总是偏好吸收利用土壤中某一特定形态的氮,且这种偏好利用策略不受土壤中不同形态氮比例的影响(Huangfu et al, 2016; Chen & Chen, 2019);而另一些植物却总是吸收利用土壤中的优势氮形态,表现出氮形态利用的可塑性(Houlton et al, 2007; Wang & Macko, 2011; Andersen & Turner, 2013; Russo et al, 2013)。外来植物氮形态利用策略的差异必然会影响其入侵性在氮形态时空异质性生境中的表达,以及全球变化背景下其入侵性的演化,但相关研究较少。为了从氮形态利用角度理解外来植物的入侵性,本文首先介绍了植物氮形态利用策略、形成机制及生态学意义,在此基础上综述了外来植物氮形态利用策略及其对入侵性的影响。

1 植物的氮形态利用策略、形成机制及生态学意义

在土壤微生物的作用下,土壤中复杂的含氮有机物逐步分解为简单的小分子氨基化合物,再经氨化作用转化成氨和其他更简单的中间产物,大部分氨与有机或无机酸结合形成铵盐,或被生物吸收利用,或在微生物的作用下进一步氧化成硝酸盐。气候、土壤理化性质及其交互作用均能直接或间接影响土壤氮转化过程中的关键微生物,如氨氧化细菌、氨氧化古菌和亚硝酸氧化菌等(Attard et al, 2010; Ke et al, 2013),进而影响土壤氮转化过程、土壤氮形态特性及植物对土壤氮的利用(Dannenmann et al, 2016; Hu et al, 2016)。

1.1 植物氮形态利用的偏好性

大量研究表明,不同植物的氮形态利用策略不同,相对于小分子有机氮,大多数植物明显偏好吸收利用土壤中的无机氮(Harrison et al, 2007; Ashton et al, 2010; Liu M et al, 2017; Gao et al, 2020)。而且,不同植物对不同形态无机氮的吸收利用能力也有差异,有些植物偏好吸收利用土壤中的 NO_3^- ,而另一些植物则偏好利用土壤中的 NH_4^+ (Huangfu et al, 2016; Zhang ZL et al, 2018; Chen & Chen, 2019)。物种在群落中的优势度与其氮形态偏好和土壤优势氮形态密切相关,优势物种常常利用土壤中最丰富的氮形态,而非优势物种则利用土壤中的非优势氮形态(McKane et al, 2002; Gao et al, 2020)。在自然生态系统中,不同植物通过吸收利用不同的土壤氮形态降低对土壤氮素的竞争,有利于促进物种共存、维持生物多样性和生态平衡(Ashton et al, 2010; Song et al, 2015)。

植物对不同氮形态的偏好与其对不同形态氮的吸收和同化策略有关(Andrews et al, 2013; von Wittgenstein et al, 2014; Coskun et al, 2017)。植物吸

收 NH_4^+ 与 NO_3^- 的机制不同,前者需要铵转运蛋白,后者需要硝酸盐转运蛋白(Li et al, 2017; Wang et al, 2018)。植物吸收的 NH_4^+ 通过谷氨酰胺合成酶同化为谷氨酰胺,再由谷氨酸合成酶催化生成谷氨酸,进而合成其他氨基酸和蛋白质供植物利用;但吸收的 NO_3^- 必须先通过硝酸还原酶还原成 NH_4^+ ,才能经过上述过程合成氨基酸等(Coskun et al, 2017; Rajs et al, 2019)。在高浓度的 NH_4^+ 下,很多喜 NO_3^- 植物会表现出中毒症状,而喜 NH_4^+ 植物则可通过调控 NH_4^+-N 吸收或其他解毒机制防止 NH_4^+ 中毒(Mahmood & Kaiser, 2003; Wang & Macko, 2011)。

自然界中,植物偏好的氮形态常与生境中土壤的主要氮形态一致。例如,分布在以 NO_3^- 为优势氮形态的中性或碱性土壤(Zhang JB et al, 2018)、干旱和半干旱生境中的植物(Ashton et al, 2010; Engel et al, 2019),以及低海拔阔叶林、荒地和农田中的植物(Shannon-Firestone et al, 2015; Zhang et al, 2016)多偏好 NO_3^- 。分布在以 NH_4^+ 为优势氮形态的酸性土壤(Kronzucker et al, 1997; Wallander et al, 1997; Lee, 1998; Li et al, 2013)、湿润生境(Wang & Macko, 2011)、高海拔针叶林中的植物(Malagoli et al, 2000; Pyatt et al, 2001; Zhang ZL et al, 2018)多偏好 NH_4^+ 。分布在 NH_4^+ 和有机氮占优势的极地和高山生境中的植物多偏好 NH_4^+ 和有机氮(Averill & Finzi, 2011; Shan et al, 2014)。而长期生长在小分子有机氮占优势的北极苔原和北方森林(boreal forests)中的植物多偏好小分子有机氮(McKane et al, 2002; Zhang ZL et al, 2018)。上述研究结果暗示,植物对不同形态氮的偏好可能与其对土壤中主要氮形态的长期适应有关,长期生长在 NO_3^- 、 NH_4^+ 或小分子有机氮占优势的土壤中,植物可能进化出相应的氮形态偏好利用策略。

植物不仅可以对大范围区域环境中的土壤氮形态做出响应,也能对不同尺度的局域环境中的氮形态(空间异质性)做出响应,而且同种植物也能通过适应不同的土壤氮形态而发生遗传分化。例如,在干旱草原,浅根系的禾本科牧草一般偏好吸收利用 NH_4^+ ,而深根系的灌木偏好 NO_3^- ,两类植物偏好的氮形态与其根系所处的土壤分层中的主要氮形态一致(Gherardi et al, 2013)。Wang和Macko (2011)研究发现,从干旱到湿润生境,土壤优势氮形态由 NO_3^- 逐渐转变为 NH_4^+ ,同种植物(如*Schmidtia pappophoroides*)的氮形态偏好也发生相应的转变。Song等(2015)研究发现,用不同形态的氮长期处理后(8年),具有相同氮偏好的高山植物的氮形态偏好发生了明显分化,支持植物氮形态偏好的适应性进化机制。

pappophoroides)的氮形态偏好也发生相应的转变。Song等(2015)研究发现,用不同形态的氮长期处理后(8年),具有相同氮偏好的高山植物的氮形态偏好发生了明显分化,支持植物氮形态偏好的适应性进化机制。

植物不仅可以适应,而且还能调控土壤氮形态,并对改变后的土壤氮形态做出反馈响应。很多植物都能通过根系分泌物、地上和地下凋落物及地上淋溶物影响土壤氮素转化关键微生物的群落结构与功能,进而影响土壤氮转化过程和氮形态(Chen et al, 2009; Subbarao et al, 2012; Tharayil et al, 2013; Diallo et al, 2015)。这类植物可以在其根际、冠层下形成有别于其周围本底环境的土壤氮形态;如果连成片分布,这类植物还可以形成土壤氮形态不同于其周围本底环境的不同尺度的斑块。这类植物对土壤氮形态的改变可能会反过来影响其自身的氮形态偏好。例如,金花柚木(*Eperua falcata*)根系分泌4',7-二羟基黄烷酮和4,2',4-三羟基查耳酮,降低根际土壤反硝化细菌丰度,抑制土壤的反硝化作用,使土壤积累 NO_3^- ,自身偏好 NO_3^- (Michalet et al, 2013)。水稻根系分泌1,9-癸二醇,抑制氨氧化过程中的关键酶氨单加氧酶活性,降低土壤硝化速率,提高根际土 NH_4^+ 含量,自身偏好 NH_4^+ (Sun et al, 2016; Li et al, 2017)。

菌根真菌在植物氮形态偏好利用中也可能发挥重要作用。自然界中,植物根系常与菌根真菌形成共生体(菌根),以提高宿主植物对土壤氮等元素的吸收利用(Kong et al, 2019)。有研究表明,菌根真菌对很多植物的氮贡献率可达到50%,甚至更高(Toussaint et al, 2004; Jin et al, 2005; Tanaka & Yano, 2005; Mayor et al, 2015)。Seck-Mbengue等(2017)发现,在 NH_4^+ 占优势的土壤中,丛枝菌根真菌对无芒虎尾草(*Chloris gayana*)的氮贡献率是在 NO_3^- 占优势的土壤中的两倍,表明其菌根真菌偏好 NH_4^+ 。豇豆(*Vigna unguiculata*)的丛枝菌根真菌根内球囊霉(*Glomus intraradices*)也偏好吸收 NH_4^+ (Ngwene et al, 2013)。

1.2 植物氮形态利用的可塑性

与土壤氮含量类似,土壤氮形态也具有空间上的异质性和时间上的波动性(Wilson et al, 2005; Zhang ZL et al, 2018)。在长期的适应进化过程中,一些植物形成了氮形态利用的可塑性,即根据土壤

氮形态特点调整自身氮形态利用策略, 始终利用土壤优势氮形态 (Tylova-Munzarova et al, 2005; Houlton et al, 2007; Wang et al, 2016)。与具有严格氮形态偏好的植物相比, 具有氮形态利用可塑性的植物可以始终利用环境中的主要氮源, 能更好地适应氮形态时空变化较频繁的异质生境(Andersen & Turner, 2013)。

Houlton等(2007)研究发现, 随着降水量的逐渐增加, 夏威夷热带雨林土壤优势氮形态由 NO_3^- 逐渐转变为 NH_4^+ , 相同功能群的植物对不同氮形态的利用也发生了相应的改变, 表现出对土壤氮形态利用的可塑性, 以降低氮获取成本。槐叶萍(*Salvinia natans*)是偏 NH_4^+ 植物, 自然条件下 NH_4^+ 是其最佳氮源, 但当环境中 NH_4^+ 浓度很低且 NO_3^- 浓度很高时, 它会通过吸收 NO_3^- 获取氮素(Jampeetong & Brix, 2009)。在激烈竞争或胁迫环境下, 群落中的优势植物通常主要利用土壤中的优势氮形态, 而不是它们偏好的氮形态, 表现出氮形态利用的可塑性(McKane et al, 2002)。例如, 在缺乏竞争时, 美国科罗拉多州干旱高寒草甸优势种偏好 NO_3^- , 但与非优势种竞争时, 它们增加了对 NH_4^+ 的吸收量(Ashton et al, 2010)。

在我国青藏高原东部, 随着林龄增加(20–70年), 云杉(*Picea asperata*)林土壤主要无机氮形态由 NO_3^- 逐渐转变为 NH_4^+ , 与此同时, 云杉利用的主要无机氮形态也发生相应的变化: 20和30年生云杉主要利用 NO_3^- , 40和50年生云杉对 NO_3^- 和 NH_4^+ 的利用相似, 70年生云杉主要利用土壤 NH_4^+ , 这既与云杉氮形态利用的可塑性有关, 也与云杉氮形态偏好有关(Zhang ZL et al, 2018)。云杉通常偏好 NH_4^+ , 但在演替早期表现出明显的偏 NO_3^- 特性, 表明其氮形态偏好不是固定不变的, 会随着发育时期或土壤环境的变化而变化。有研究表明, 不同的生长发育时期, 植物对不同氮形态的利用策略不同(Marschner et al, 1991; Cui et al, 2017); 在植被演替过程中, 多年生植物的生理特性以及土壤主要氮形态等均会发生变化, 这可能会引起植物氮获取策略的改变(Kronzucker et al, 1997; Beyschlag et al, 2009)。

2 外来植物的氮形态偏好及对入侵的影响

2.1 外来植物的氮形态偏好

与本地植物的情况类似, 不同外来入侵植物的

氮形态利用策略也不同。研究表明, 外来入侵植物柔枝莠竹(*Microstegium vimineum*)、裂稃燕麦(*Avena barbata*)、大麦状雀麦(*Bromus hordeaceous*)、旱雀麦(*B. tectorum*)、反枝苋(*Amaranthus retroflexus*)、三叶鬼针草(*Bidens pilosa*)、五爪金龙(*Ipomoea cairica*)和薇甘菊(*Mikania micrantha*)等均偏好 NO_3^- (Hawkes et al, 2005; MacKown et al, 2009; Lee et al, 2012; Shannon-Firestone et al, 2015; Wang et al, 2017; Chen & Chen, 2019)。外来入侵植物的氮形态偏好也与其对生境中土壤主要氮形态的适应有关。很多外来入侵植物都具有杂草性, 在原产地和入侵地常分布在 NO_3^- 占优势的干扰生境(陈伟彬等, 2013), 长期适应高 NO_3^- 环境使这些外来入侵植物偏好 NO_3^- 。

但是, 也有外来入侵植物偏好土壤 NH_4^+ 的报道。例如, 外来入侵植物须芒草(*Andropogon gayanus*)、加拿大一枝黄花(*Solidago canadensis*)、南美蟛蜞菊(*Wedelia trilobata*)、黄顶菊(*Flaveria bidentis*)、飞机草(*Chromolaena odorata*)和紫茎泽兰(*Ageratina adenophora*)等均偏好 NH_4^+ (Rossiter-Rachor et al, 2009; 高燕, 2014^①; 陈静瑜等, 2015; 侯玉平等, 2015; Huangfu et al, 2016; Hu et al, 2019; Huangfu & Li, 2019)。在 NO_3^- 占优势的干扰生境中, 这些入侵植物表现出偏 NH_4^+ 特性, 这与它们对入侵地土壤氮形态的调控作用有关。例如, 须芒草入侵能促进土壤氨化作用, 抑制土壤硝化作用, 使土壤积累 NH_4^+ (Rossiter-Rachor et al, 2009); 黄顶菊根围土氨氧化细菌活性、硝化潜势和 NO_3^- 含量均低于非入侵土壤(赵晓红等, 2015; 李科利等, 2017); 飞机草入侵地土壤 NH_4^+ 含量是非入侵地的1.43倍(Hu et al, 2019); 紫茎泽兰入侵地 NH_4^+ 含量是非入侵地的1.56–2.10倍(Niu et al, 2007; Hu et al, 2019), 根围土 NH_4^+ 含量是非根围土的1.20倍(Zhao et al, 2019)。

2.2 氮形态偏好对外来植物入侵的影响

外来植物的氮形态偏好必然会影响其在土壤氮形态时空异质性环境中的入侵性表达与分布, 也会影响全球变化背景下其入侵性的演化。很多外来入侵植物偏好 NO_3^- , 这与它们易于入侵 NO_3^- 占优势的干扰生境的现象相一致(陈伟彬等, 2013)。在干扰生境, 很多本地植物也偏好 NO_3^- , 入侵植物和本地植物不可避免地要竞争土壤中的 NO_3^- , 外来植物对

^① 高燕 (2014) 氮营养对加拿大一枝黄花入侵性的影响. 硕士学位论文, 中国科学院植物研究所, 北京.

土壤 NO_3^- 的吸收能力越强，其在 NO_3^- 占优势的生境中的入侵性也可能就越强。研究表明，偏好 NO_3^- 的外来入侵植物反枝苋能在叶片中积累较高浓度的 NO_3^- （高达30%），牛食用后会中毒(Casteel et al, 1994; Wang et al, 2017)。偏好 NO_3^- 的外来入侵植物在体内积累 NO_3^- ，既能提高天敌防御能力(Casteel et al, 1994)，又能作为渗透调节物质提高其抗旱能力(Song et al, 2006)，促进其入侵性。与小分子有机渗透调节物质相比，植物积累 NO_3^- 成本更低，且同样能起到渗透调节作用，提高抗旱性，有利于偏 NO_3^- 外来植物入侵 NO_3^- 占优势的干旱和半干旱生境。

相反，偏好 NH_4^+ 的外来植物更容易入侵 NH_4^+ 占优势的生境(陈静瑜等, 2015)。偏好 NH_4^+ 的植物往往能抑制土壤氨氧化过程，降低氨氧化速率，减少 NO_3^- 的生成，使土壤积累 NH_4^+ (Sun et al, 2016)。例如，偏好 NH_4^+ 的入侵植物加拿大一枝黄花、黄顶菊、南美蟛蜞菊、飞机草和紫茎泽兰等均能提高土壤 NH_4^+ 含量，降低 NO_3^- 含量(高燕, 2014^①; 陈静瑜等, 2015; 侯玉平等, 2015)，这不仅有利于其自身生长，同时还能抑制偏好 NO_3^- 的本地植物的生长，从而促进其入侵。与此相应，这些偏 NH_4^+ 的外来入侵植物在我国经常大面积暴发。

全球变化也能影响土壤氮转化和氮形态，进而影响外来植物的入侵性，其中大气氮沉降的影响最直接也最明显。从氮含量上看，大气氮沉降可以提高土壤氮有效性，促进外来植物的入侵性(Liu YJ et al, 2017; Payne et al, 2017)。从氮形态上看，目前大气沉降氮中 NH_4^+ 多于 NO_3^- (Liu et al, 2013; Zhu et al, 2015; Yu et al, 2019)，有利于偏好 NH_4^+ 的外来植物入侵；但大气沉降氮中 NO_3^- 的比例逐年上升，未来可能有利于偏好 NO_3^- 的外来植物入侵。

理论上，氮形态利用的可塑性有利于外来植物入侵氮形态变化较大的时空异质性环境，但截至目前，有关外来植物氮形态利用可塑性的研究还很少。我们还不清楚外来入侵植物氮形态利用的可塑性情况以及环境和发育阶段等对其的影响，不清楚氮形态利用可塑性对外来植物入侵性的影响。

3 问题与展望

在长期适应进化过程中形成的氮形态利用策

^① 高燕 (2014) 氮营养对加拿大一枝黄花入侵性的影响. 硕士学位论文，中国科学院植物研究所，北京。

略能影响外来植物入侵生境的选择、机制及在全球变化背景下其入侵性的演化。但目前有关外来入侵植物氮形态利用的研究多是在简单条件下进行的，考虑的影响因素较少，难以反映其在生态系统中的真实情况。为更好地理解氮形态利用策略与外来植物入侵性的关系，今后需要在自然环境中或控制条件下，深入研究地上/地下生物和非生物因素、植物自身发育阶段及生理状况等多因素综合作用对外来入侵植物氮形态利用策略的影响，利用基因组、转录组、蛋白质组和代谢组等多组学技术，揭示外来入侵植物氮形态利用策略的进化生态学、生理学和分子生物学机制。

有关外来入侵植物氮形态利用可塑性的研究很少，我们还不清楚外来入侵植物氮形态利用可塑性的存在程度、环境的影响及其与氮形态利用偏好性和系统发生的关系，以及氮形态利用可塑性在外来植物成功入侵中的作用，这些都亟需研究。表型可塑性是植物适应环境的重要机制之一，深入研究外来入侵植物对土壤氮形态的可塑性响应及机制，可以更好地理解外来植物的入侵性。

有些外来入侵植物具有生态系统工程师的作用，能在不同空间尺度上影响土壤氮转化过程中的关键微生物，改变土壤氮形态，深入研究外来入侵植物影响土壤氮形态的机制、范围及程度，有助于揭示外来植物的入侵机制。

菌根真菌是植物获取氮素的重要途径之一，不同植物的菌根真菌种类不同，不同菌根真菌对氮的吸收能力和氮形态的利用策略不同，这些差异可能会影响外来入侵植物的氮形态利用策略及入侵性，值得深入研究。

ORCID

孙思邈  <https://orcid.org/0000-0002-0289-1287>

张昶  <https://orcid.org/0000-0001-8813-3198>

刘明超  <https://orcid.org/0000-0003-0047-628x>

冯玉龙  <https://orcid.org/0000-0003-0243-2280>

参考文献

- Andersen KM, Turner BL (2013) Preferences or plasticity in nitrogen acquisition by understorey palms in a tropical montane forest. *Journal of Ecology*, 101, 819–825.
- Andrews M, Raven JA, Lea PJ (2013) Do plants need nitrate? The mechanisms by which nitrogen form affects plants. *Annals of Applied Biology*, 163, 174–199.
- Ashton IW, Miller AE, Bowman WD, Suding KN (2010)

- Niche complementarity due to plasticity in resource use: Plant partitioning of chemical N forms. *Ecology*, 91, 3252–3260.
- Attard E, Poly F, Commeaux C, Laurent F, Terada A, Smets BF, Recous S, Roux XL (2010) Shifts between Nitrospira- and Nitrobacter-like nitrite oxidizers underlie the response of soil potential nitrite oxidation to changes in tillage practices. *Environmental Microbiology*, 12, 315–326.
- Averill C, Finzi A (2011) Increasing plant use of organic nitrogen with elevation is reflected in nitrogen uptake rates and ecosystem $\delta^{15}\text{N}$. *Ecology*, 92, 883–891.
- Beyschlag W, Hanisch S, Friedrich S, Jentsch A, Werner C (2009) ^{15}N natural abundance during early and late succession in a middle-European dry acidic grassland. *Plant Biology*, 11, 713–724.
- Casteel SW, Johnson GC, Miller MA, Chudomelka HJ, Cupps DE, Haskins HE, Gosser HS (1994) *Amaranthus retroflexus* (redroot pigweed) poisoning in cattle. *Journal of the American Veterinary Medical Association*, 204, 1068–1070.
- Castro-Díez P, Godoy O, Alonso A, Gallardo A, Saldaña A (2014) What explains variation in the impacts of exotic plant invasions on the nitrogen cycle? A meta-analysis. *Ecology Letters*, 17, 1–12.
- Catford JA, Jansson R, Nilsson C (2009) Reducing redundancy in invasion ecology by integrating hypotheses into a single theoretical framework. *Diversity and Distributions*, 15, 22–40.
- Chen BM, Peng SL, Ni GY (2009) Effects of the invasive plant *Mikania micrantha* H. B. K. on soil nitrogen availability through allelopathy in South China. *Biological Invasions*, 11, 1291–1299.
- Chen JY, Gu YR, Tian XS, Li WH (2015) Responses of the invasive plant *Wedelia trilobata* to NH_4^+ -N and NO_3^- -N. *Journal of South China Normal University (Natural Science Edition)*, 47(5), 84–90. (in Chinese with English abstract) [陈静瑜, 谷妍蓉, 田兴山, 李伟华 (2015) 入侵植物南美蟛蜞菊对 NH_4^+ -N和 NO_3^- -N的响应. 华南师范大学学报(自然科学版), 47(5), 84–90.]
- Chen WB, Chen BM (2019) Considering the preferences for nitrogen forms by invasive plants: A case study from a hydroponic culture experiment. *Weed Research*, 59, 49–57.
- Chen WB, Su JQ, Peng SL, Chen BM (2013) Responses of several exotic invasive plant to different nitrogen forms in southern China. *Chinese Science Paper Online*, <http://www.paper.edu.cn/researchpaper/content/201308-113>. (in Chinese with English abstract) [陈伟彬, 苏锦权, 彭少麟, 陈宝明 (2013) 华南几种外来入侵植物对不同氮源的响应. 中国科技论文在线, <http://www.paper.edu.cn/researchpaper/content/201308-113>.]
- Coskun D, Britto DT, Kronzucker HJ (2017) The nitrogen–potassium intersection: Membranes, metabolism, and mechanism. *Plant, Cell & Environment*, 40, 2029–2041.
- Cui JH, Yu CQ, Qiao N, Xu XL, Tian YQ, Ouyang H (2017) Plant preference for NH_4^+ versus NO_3^- at different growth stages in an alpine agroecosystem. *Field Crops Research*, 201, 192–199.
- Dannenmann M, Bimüller C, Gschwendtner S, Leberecht M, Tejedor J, Bilela S, Gasche R, Hanewinkel M, Baltensweiler A, Kögel-Knabner I, Polle A, Schloter M, Simon J, Renneberg H (2016) Climate change impairs nitrogen cycling in European beech forests. *PLoS ONE*, 11, e0158823.
- Diallo MD, Guisse A, Sall SN, Dick RP, Assigbetse KB, Dieng AL, Chotte J (2015) Influence of tropical leaf litter on nitrogen mineralization and community structure of ammonia-oxidizing bacteria. *Biotechnology, Agronomy, Society and Environment*, 19, 173–183.
- Engel RE, Romero CM, Carr P, Torrion JA (2019) Performance of nitrate compared with urea fertilizer in a semiarid climate of the northern Great Plains. *Canadian Journal of Soil Science*, 99, 345–355.
- Feng YL, Lei YB, Wang RF, Callaway RM, Valiente-Banuet A, Inderjit, Li YP, Zheng YL (2009) Evolutionary tradeoffs for nitrogen allocation to photosynthesis versus cell walls in an invasive plant. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 106, 1853–1856.
- Feng YL, Li YP, Wang RF, Callaway RM, Valiente-Banuet A, Inderjit (2011) A quicker return energy-use strategy by populations of a subtropical invader in the non-native range: A potential mechanism for the evolution of increased competitive ability. *Journal of Ecology*, 99, 1116–1123.
- Gao L, Cui XY, Hill, PW, Guo YF (2020) Uptake of various nitrogen forms by co-existing plant species in temperate and cold-temperate forests in northeast China. *Applied Soil Ecology*, 147, 103398.
- Gherardi LA, Sala OE, Yahdjian L (2013) Preference for different inorganic nitrogen forms among plant functional types and species of the Patagonian steppe. *Oecologia*, 173, 1075–1081.
- Harrison KA, Bol R, Bardgett RD (2007) Preferences for different nitrogen forms by coexisting plant species and soil microbes. *Ecology*, 88, 989–999.
- Hawkes CV, Wren IF, Herman DJ, Firestone MK (2005) Plant invasion alters nitrogen cycling by modifying the soil nitrifying community. *Ecology Letters*, 8, 976–985.
- Hou YP, Liu L, Chu H, Ma SJ, Zhao D, Liang RR (2015) Effects of exotic plant *Rhus typhina* invasion on soil properties in different forest types. *Acta Ecologica Sinica*, 35, 5324–5330. (in Chinese with English abstract) [侯玉平, 柳林, 初航, 马淑杰, 赵丹, 梁荣荣 (2015) 外来植物火炬树(*Rhus typhina* L.)入侵对不同林型土壤性质的影响. 生态学报, 35, 5324–5330.]
- Houlton BZ, Sigman DM, Schuur EA, Hedin LO (2007) A climate-driven switch in plant nitrogen acquisition within tropical forest communities. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 104, 8902–8906.

- Hu CC, Lei YB, Tan YH, Sun XC, Xu H, Liu CQ, Liu XY (2019) Plant nitrogen and phosphorus utilization under invasive pressure in a montane ecosystem of tropical China. *Journal of Ecology*, 107, 372–386.
- Hu HW, Macdonald CA, Trivedi P, Anderson IC, Zheng Y, Holmes B, Bodrossy L, Wang JT, He JZ, Singh BK (2016) Effects of climate warming and elevated CO₂ on autotrophic nitrification and nitrifiers in dryland ecosystems. *Soil Biology and Biochemistry*, 92, 1–15.
- Huang K, Kong DL, Lu XR, Feng WW, Liu MC, Feng YL (2020) Lesser leaf herbivore damage and structural defense and greater nutrient concentrations for invasive alien plants: Evidence from 47 pairs of invasive and non-invasive plants. *Science of the Total Environment*, 723, 137829.
- Huangfu CH, Li HY, Chen XW, Liu HM, Wang H, Yang DL (2016) Response of an invasive plant, *Flaveria bidentis*, to nitrogen addition: A test of form-preference uptake. *Biological Invasions*, 18, 3365–3380.
- Huangfu CH, Li KL (2019) Growing density interacts with competitor identity to modulate nitrogen form preference of an invasive plant. *Ecological Indicators*, 107, 105641.
- Jampeetong A, Brix H (2009) Nitrogen nutrition of *Salvinia natans*: Effects of inorganic nitrogen form on growth, morphology, nitrate reductase activity and uptake kinetics of ammonium and nitrate. *Aquatic Botany*, 90, 67–73.
- Jin H, Pfeffer PE, Douds DD, Piotrowski E, Lammers PJ, Shachar-Hill Y (2005) The uptake, metabolism, transport and transfer of nitrogen in an arbuscular mycorrhizal symbiosis. *New Phytologist*, 168, 687–696.
- Ke XB, Angel R, Lu YH, Conrad R (2013) Niche differentiation of ammonia oxidizers and nitrite oxidizers in rice paddy soil. *Environmental Microbiology*, 15, 2275–2292.
- Kong DL, Wang JJ, Wu HF, Valverde-Barrantes OJ, Wang RL, Zeng H, Kardol P, Zhang HY, Feng YL (2019) Nonlinearity of root trait relationships and the root economics spectrum. *Nature Communications*, 10, 2203.
- Kronzucker HJ, Yaeesh Siddiqi M, Glass ADM (1997) Conifer root discrimination against soil nitrate and the ecology of forest succession. *Nature*, 385, 59–61.
- Lau JA, Schultheis EH (2015) When two invasion hypotheses are better than one. *New Phytologist*, 205, 958–960.
- Lee JA (1998) The calcicole-calcifuge problem revisited. *Advances in Botanical Research*, 29, 1–30.
- Lee MR, Flory SL, Phillips RP (2012) Positive feedbacks to growth of an invasive grass through alteration of nitrogen cycling. *Oecologia*, 170, 457–465.
- Li H, Hu B, Chu CC (2017) Nitrogen use efficiency in crops: Lessons from *Arabidopsis* and rice. *Journal of Experimental Botany*, 68, 2477–2488.
- Li SX, Wang ZH, Stewart BA (2013) Responses of crop plants to ammonium and nitrate N. *Advances in Agronomy*, 118, 205–397.
- Li KL, Zhao XH, Liu HM, Yang DL, Qu B, Huangfu CH (2017) Effects of *Flaveria bidentis* invasion on diversity of soil ammonia-oxidizing archaea. *Soils*, 49, 1053–1057. (in Chinese with English abstract) [李科利, 赵晓红, 刘红梅, 杨殿林, 曲波, 皇甫超河 (2017) 黄顶菊入侵对土壤氨氧化古菌群落多样性的影响. 土壤, 49, 1053–1057.]
- Liu M, Li CC, Xu XL, Wanek W, Jiang N, Wang HM, Yang XD (2017) Organic and inorganic nitrogen uptake by 21 dominant tree species in temperate and tropical forests. *Tree Physiology*, 37, 1515–1526.
- Liu XJ, Zhang Y, Han WX, Tang AH, Shen JL, Cui ZL, Vitousek P, Erisman JW, Goulding K, Christie P, Fangmeier A, Zhang F (2013) Enhanced nitrogen deposition over China. *Nature*, 494, 459–462.
- Liu YJ, Oduor AMO, Zhang Z, Manea A, Tooth IM, Leishman MR, Xu XL, van Kleunen M (2017) Do invasive alien plants benefit more from global environmental change than native plants? *Global Change Biology*, 23, 3363–3370.
- MacKown CT, Jones TA, Johnson DA, Monaco TA, Redinbaugh MG (2009) Nitrogen uptake by perennial and invasive annual grass seedlings: Nitrogen form effects. *Soil Science Society of America Journal*, 73, 1864–1870.
- Mahmood T, Kaiser WM (2003) Growth and solute composition of the salt-tolerant kallar grass [*Leptochloa fusca* (L.) Kunth] as affected by nitrogen source. *Plant and Soil*, 252, 359–366.
- Malagoli M, Dal Canal A, Quaggiotti S, Pegoraro P, Bottacin A (2000) Differences in nitrate and ammonium uptake between Scots pine and European larch. *Plant and Soil*, 221, 1–3.
- Marschner H, Häussling M, George E (1991) Ammonium and nitrate uptake rates and rhizosphere pH in non-mycorrhizal roots of Norway spruce [*Picea abies* (L.) karst.]. *Trees*, 5, 14–21.
- Mayor J, Bahram M, Henkel T, Buegger F, Pritsch K, Tedersoo L (2015) Ectomycorrhizal impacts on plant nitrogen nutrition: Emerging isotopic patterns, latitudinal variation and hidden mechanisms. *Ecology Letters*, 18, 96–107.
- McKane RB, Johnson LC, Shaver GR, Nadelhoffer KJ, Rastetter EB, Fry B, Giblin AE, Kielland K, Kwiatkowski BL, Laundre JA, Murray G (2002) Resource-based niches provide a basis for plant species diversity and dominance in arctic tundra. *Nature*, 415, 68–71.
- Michalet S, Rohr J, Warshan D, Bardon C, Roggy JC, Domenach AM, Czarnes S, Pommier T, Combourieu B, Guillaumaud N, Bellvert F, Comte G, Poly F (2013) Phytochemical analysis of mature tree root exudates *in situ* and their role in shaping soil microbial communities in relation to tree N-acquisition strategy. *Plant Physiology and Biochemistry*, 72, 169–177.
- Ngwene B, Gabriel E, George E (2013) Influence of different mineral nitrogen sources (NO₃⁻-N vs. NH₄⁺-N) on arbuscular mycorrhiza development and N transfer in a *Glomus*

- intraradices-cowpea* symbiosis. *Mycorrhiza*, 23, 107–117.
- Niu HB, Liu WX, Wan FH, Liu B (2007) An invasive aster (*Ageratina adenophora*) invades and dominates forest understories in China: Altered soil microbial communities facilitate the invader and inhibit natives. *Plant and Soil*, 294, 73–85.
- Ochocki BM, Miller TEX (2017) Rapid evolution of dispersal ability makes biological invasions faster and more variable. *Nature Communications*, 8, 14315.
- Payne RJ, Dise NB, Field CD, Dore AJ, Caporn SJ, Stevens CJ (2017) Nitrogen deposition and plant biodiversity: Past, present, and future. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 15, 431–436.
- Pyatt G, Ray D, Fletcher J (2001) An Ecological Site Classification for Forestry in Great Britain. *Forestry Commission*, Edinburgh.
- Rajsz A, Wojtuń B, Mróz L, Żołnierz L, Kempers AJ (2019) Nitrate reductase activity in high-mountain plants: A test across species, growth form and habitat type. *Journal of Plant Ecology*, 12, 519–530.
- Rossiter-Rachor NA, Setterfield SA, Douglas MM, Hutley LB, Cook GD, Schmidt S (2009) Invasive *Andropogon gayanus* (gamba grass) is an ecosystem transformer of nitrogen relations in Australian savanna. *Ecological Applications*, 19, 1546–1560.
- Russo SE, Kochsiek A, Olney J, Thompson L, Miller AE, Tan S (2013) Nitrogen uptake strategies of edaphically specialized Bornean tree species. *Plant Ecology*, 214, 1405–1416.
- Seck-Mbengue MF, Müller A, Ngwene B, Neumann E, George E (2017) Transport of nitrogen and zinc to Rhodes grass by arbuscular mycorrhiza and roots as affected by different nitrogen sources (NH_4^+ -N and NO_3^- -N). *Symbiosis*, 73, 191–200.
- Seebens H, Blackburn TM, Dyer EE, Genovesi P, Hulme PE, Jeschke JM, Pagad S, Pyšek P, Winter M, Arianoutsou M, Bacher S, Blasius B, Brundu G, Capinha C, Celesti-Grapow L, Dawson W, Dullinger S, Fuentes N, Jäger H, Kartesz J, Kenis M, Kreft H, Kühn I, Lenzner B, Liebold A, Mosena A, Moser D, Nishino M, Pearman D, Pergl J, Rabitsch W, Rojas-Sandoval J, Roques A, Rorke S, Rossinelli S, Roy HE, Scalera R, Schindler S, Štajerová K, Tokarska-Guzik B, van Kleunen M, Walker K, Weigelt P, Yamanaka T, Essl F (2017) No saturation in the accumulation of alien species worldwide. *Nature Communications*, 8, 14435.
- Shan S, Coleman M, Kimsey M (2014) Soil soluble nitrogen availability across an elevation gradient in a cold-temperate forest ecosystem. *Soil Science Society of America Journal*, 78, 217–224.
- Shannon-Firestone S, Reynolds HL, Phillips RP, Flory SL, Yannarell A (2015) The role of ammonium oxidizing communities in mediating effects of an invasive plant on soil nitrification. *Soil Biology and Biochemistry*, 90, 266–274.
- Song J, Ding XD, Feng G, Zhang FS (2006) Nutritional and osmotic roles of nitrate in a euhalophyte and a xerophyte in saline conditions. *New Phytologist*, 171, 357–366.
- Song MH, Zheng LL, Suding KN, Yin TF, Yu FH (2015) Plasticity in nitrogen form uptake and preference in response to long-term nitrogen fertilization. *Plant and Soil*, 394, 215–224.
- Subbarao GV, Sahrawat KL, Nakahara K, Ishikawa T, Kishii M, Rao IM, Hash CT, George TS, Srinivasa Rao P, Nardi P, Bonnett D, Berry W, Suenaga K, Lata JC (2012) Biological nitrification inhibition—A novel strategy to regulate nitrification in agricultural systems. *Advances in Agronomy*, 114, 249–302.
- Sun L, Lu YF, Yu FW, Kronzucker HJ, Shi WM (2016) Biological nitrification inhibition by rice root exudates and its relationship with nitrogen-use efficiency. *New Phytologist*, 212, 646–656.
- Tanaka Y, Yano K (2005) Nitrogen delivery to maize via mycorrhizal hyphae depends on the form of N supplied. *Plant, Cell & Environment*, 28, 1247–1254.
- Tharayil N, Alpert P, Bhownik P, Gerard P (2013) Phenolic inputs by invasive species could impart seasonal variations in nitrogen pools in the introduced soils: A case study with *Polygonum cuspidatum*. *Soil Biology and Biochemistry*, 57, 858–867.
- Toussaint JP, St-Arnaud M, Charest C (2004) Nitrogen transfer and assimilation between the arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus intraradices* Schenck & Smith and *Ri* T-DNA roots of *Daucus carota* L. in an *in vitro* compartmented system. *Canadian Journal of Microbiology*, 50, 251–260.
- Tylova-Munzarova E, Lorenzen B, Brix H, Votrubova O, (2005) The effects of NH_4^+ and NO_3^- on growth, resource allocation and nitrogen uptake kinetics of *Phragmites australis* and *Glyceria maxima*. *Aquatic Botany*, 81, 326–342.
- von Wittgenstein NJB, Le CH, Hawkins BJ, Ehling J (2014) Evolutionary classification of ammonium, nitrate, and peptide transporters in land plants. *BMC Evolutionary Biology*, 14, 1–17.
- Wallander H, Arnebrant K, Östrand F, Kårén O (1997) Uptake of ^{15}N -labelled alanine, ammonium and nitrate in *Pinus sylvestris* L. ectomycorrhiza growing in forest soil treated with nitrogen, sulphur or lime. *Plant and Soil*, 195, 329–338.
- Wang CY, Zhou JW, Liu J, Jiang K (2017) Differences in functional traits between invasive and native *Amaranthus* species under different forms of N deposition. *The Science of Nature*, 104, 59.
- Wang LX, Macko SA (2011) Constrained preferences in nitrogen uptake across plant species and environments. *Plant, Cell & Environment*, 34, 525–534.
- Wang ML, Feng YL (2005) Effects of soil nitrogen levels on morphology, biomass allocation and photosynthesis in

- Ageratina adenophora* and *Chromolaena odorata*. *Acta Phytocologica Sinica*, 29, 697–705. (in Chinese with English abstract) [王满莲, 冯玉龙 (2005) 紫茎泽兰和飞机草的形态、生物量分配和光合特性对氮营养的响应. 植物生态学报, 29, 697–705.]
- Wang RX, Tian YQ, Ouyang SN, Xu XL, Xu FZ, Zhang Y (2016) Nitrogen acquisition strategies used by *Leymus chinensis* and *Stipa grandis* in temperate steppes. *Biology and Fertility of Soils*, 52, 951–961.
- Wang YY, Cheng YH, Chen KE, Tsay YF (2018) Nitrate transport, signaling, and use efficiency. *Annual Review of Plant Biology*, 69, 85–122.
- Wilson SM, Pyatt DG, Ray D, Malcolm DC, Connolly T (2005) Indices of soil nitrogen availability for an ecological site classification of British forests. *Forest Ecology and Management*, 220, 51–65.
- Yu GR, Jia YL, He NP, Zhu JX, Chen Z, Wang QF, Piao SL, Liu XJ, He HL, Guo XB, Wen Z, Li P, Ding GA, Goulding K (2019) Stabilization of atmospheric nitrogen deposition in China over the past decade. *Nature Geoscience*, 12, 424–429.
- Zhang JB, Wang J, Müller C, Cai ZC (2016) Ecological and practical significances of crop species preferential N uptake matching with soil N dynamics. *Soil Biology and Biochemistry*, 103, 63–70.
- Zhang JB, Cai ZC, Müller C (2018) Terrestrial N cycling associated with climate and plant-specific N preferences: A review. *European Journal of Soil Science*, 69, 488–501.
- Zhang ZL, Li N, Xiao J, Zhao CZ, Zou TT, Li DD, Liu Q, Yin HJ (2018) Changes in plant nitrogen acquisition strategies during the restoration of spruce plantations on the eastern Tibetan Plateau, China. *Soil Biology and Biochemistry*, 119, 50–58.
- Zhao MX, Lu XF, Zhao HX, Yang YF, Hale LR, Gao Q, Liu WX, Guo JY, Li Q, Zhou JZ, Wan FH (2019) *Ageratina adenophora* invasions are associated with microbially mediated differences in biogeochemical cycles. *Science of the Total Environment*, 677, 47–56.
- Zhao XH, Yang DL, Wang H, Liu HM, Qu B, Huangfu CH (2015) Effects of *Flaveria bidentis* invasion on soil nitrogen cycling and soil microbial biomass in different regions. *Acta Prataculturae Sinica*, 24(2), 62–69. (in Chinese with English abstract) [赵晓红, 杨殿林, 王慧, 刘红梅, 曲波, 皇甫超河 (2015) 黄顶菊入侵对不同地区土壤氮循环及微生物量的影响. 草业学报, 24(2), 62–69.]
- Zhu JX, He NP, Wang QF, Yuan GF, Wen D, Yu GR, Jia YL (2015) The composition, spatial patterns, and influencing factors of atmospheric wet nitrogen deposition in Chinese terrestrial ecosystems. *Science of the Total Environment*, 511, 777–785.

(责任编辑: 万方浩 责任编辑: 黄祥忠)



•综述•

陆生食肉动物竞争与共存研究概述

李治霖^{1,2}, 多立安^{1,2}, 李晟^{3*}, 王天明^{4,5,6*}

1. 天津师范大学生命科学学院天津市动植物抗性重点实验室, 天津 300387; 2. 天津师范大学生命科学学院天津市动物多样性保护与利用重点实验室, 天津 300387; 3. 北京大学生命科学学院, 北京 100871; 4. 生物多样性与生态工程教育部重点实验室, 北京 100875; 5. 东北虎豹国家公园保护生态学国家林草局重点实验室, 北京 100875; 6. 北京师范大学生命科学学院, 北京 100875

摘要: 陆生食肉动物(食肉目哺乳动物, 以下简称食肉动物)作为食物链与营养级的高位物种对维持生态系统结构与功能稳定性起到重要作用。过度人类干扰已在全球范围内造成食肉动物种群数量剧烈下降和栖息地质量显著退化, 探究食肉动物的区域共存机制对理解生物群落构建、濒危物种保护与管理具有重要意义。本文通过梳理100余篇有关食肉动物在空间、时间和营养3个生态位维度上相互作用的研究, 分析了体型大小、猎物组成、种群结构、环境差异、人类干扰和气候变化等因素对食肉动物种间关系和区域共存的影响, 并对今后食肉动物区域共存研究中亟需解决的问题进行了展望。食肉动物通过生态位分离达到共存并没有单一的理论解释, 猎物、栖息地和人类干扰等因素可以调节食肉动物相互作用关系并直接或间接地影响共存, 共同适应在食肉动物区域共存中具重要作用。食肉动物区域共存是经过长期演化形成的相对稳定状态, 需要以动态的眼光去审视。要明晰生态位重叠与区域共存机制的区别与联系, 在理解生态位分离的基础上, 结合生活史、家域和行为等对食肉动物共存进行综合分析。

关键词: 食肉动物; 生态位分离; 物种共存; 集团内捕食理论; 种间关系

李治霖, 多立安, 李晟, 王天明 (2021) 陆生食肉动物竞争与共存研究概述. 生物多样性, 29, 81–97. doi: 10.17520/biods.2020359.
Li ZL, Duo LA, Li S, Wang TM (2021) Competition and coexistence among terrestrial mammalian carnivores. Biodiversity Science, 29, 81–97. doi: 10.17520/biods.2020359.

Competition and coexistence among terrestrial mammalian carnivores

Zhilin Li^{1,2}, Li'an Duo^{1,2}, Sheng Li^{3*}, Tianming Wang^{4,5,6*}

1 Tianjin Key Laboratory of Animal and Plant Resistance, College of Life Sciences, Tianjin Normal University, Tianjin 300387

2 Tianjin Key Laboratory of Conservation and Utilization of Animal Diversity, College of Life Sciences, Tianjin Normal University, Tianjin 300387

3 School of Life Sciences, Peking University, Beijing 100871

4 Ministry of Education Key Laboratory for Biodiversity Science and Engineering, Beijing 100875

5 National Forestry and Grassland Administration Key Laboratory for Conservation Ecology in the Northeast Tiger and Leopard National Park, Beijing 100875

6 College of Life Sciences, Beijing Normal University, Beijing 100875

ABSTRACT

Background & Aim: Carnivores play an important role in maintaining the structural and functional stability of ecosystems. Increasing anthropogenic pressure has resulted in dramatic population decline and habitat degradation of carnivores worldwide. Exploring regional coexistence mechanisms of carnivore populations is important to understand how mammal communities assemble, along with protecting and managing endangered species. This review summarizes the interactions of terrestrial carnivores along three dimensions (i.e., spatial, temporal and dietary), of their ecological niches, analyzing the influence of factors such as body size, prey composition, environmental difference, human disturbance and climate change on the coexistence of carnivores based on more than 100 related studies.

Review Results: We put forward the problems to be addressed for current study of carnivore coexistence. This study demonstrates that there is no single theoretical explanation for carnivore coexistence through niche separation. Prey,

收稿日期: 2020-09-09; 接受日期: 2020-12-29

基金项目: 国家自然科学基金(31971539)、科技部国家重点研发计划(2019FY101702)和天津师范大学校级科研项目(52XB2010)

* 共同通讯作者 Co-authors for correspondence. E-mail: shengli@pku.edu.cn; wangtianming@bnu.edu.cn

habitat and human disturbance may mediate the intensity of carnivore interactions and then influence their coexistence directly and indirectly. We also emphasize the critical role of co-adaptation for carnivore coexistence. Carnivore coexistence is a relatively stable state of long-term evolution, which needs to be examined dynamically.

Perspectives: We should correctly understand the differences and connections between niche overlap and coexistence. Besides niche separation, carnivores' life history, movement and behavior should also be considered to interpret their coexistence.

Key words: carnivores; niche segregation; species coexistence; intraguild predation theory; interspecific relationship

陆生食肉动物通常指食肉目哺乳动物(以下简称食肉动物), 它们作为陆地生态系统的重要组成部分, 在维持群落结构和物种多样性上具有重要作用。一般地, 根据成体体型大小可把食肉动物分为大型食肉动物(体重 $\geq 15\text{ kg}$)与小型食肉动物($< 15\text{ kg}$) (表1), 根据其在特定生态系统营养级结构中的位置可分为优势性食肉动物(dominant carnivores)与次要竞争者(subordinate competitors) (Ripple et al, 2014; Wallach et al, 2015)。目前全球共记录陆生食肉目哺乳动物13科250种, 其中大型食肉动物31种, 小型食肉动物219种(Hunter, 2020)。

随着全球人类活动强度的不断加剧, 自然生境遭到持续破坏与干扰, 致使大量食肉动物栖息地面临破碎化和岛屿化的问题(Crooks et al, 2017; Wang et al, 2017)。近期有研究显示, 全球71%的大型食肉动物种群数量持续减少, 60%的大型食肉动物现存分布区不到其历史分布区面积的一半(Ripple et al, 2014)。过度的捕猎、放牧、森林采伐、城镇建设等活动严重降低了食肉动物的生态适合度, 并潜在影响了种间相互作用(Soh et al, 2014; Li et al, 2017; Miller & Schmitz, 2019)。野生动物管理者在推动和促进食肉动物群落及栖息地恢复的同时, 还需兼顾

当地居民的民生发展, 这为食肉动物的管理与保护提出了新的挑战(Wang et al, 2018; Farrington & Tsering, 2019)。与此同时, 全球性气候变化导致的自然栖息地改变也可能对食肉动物生境适宜性及种间相互作用带来新的挑战(Lovari et al, 2013)。例如, 气候变化使南亚山区的雪线上升, 改变了猎物和栖息地范围, 进而增大了雪豹(*Panthera uncia*)与豹(*P. pardus*)的相遇概率, 有可能加剧二者之间的种间竞争(Lovari et al, 2013)。

在此背景下, 食肉动物怎样通过不同生态位维度上的交互作用达到区域共存, 近年来成为保护生物学及动物生态学的热点问题。Grinnell (1917)首先使用生态位(niche)一词来描述动物在生态系统中的位置。空间、时间和营养生态位是物种生态位构建中典型的3个维度, 独立地描述了动物的生态位置和资源使用。当多个物种共存于同一个群落时, 它们在生态位的各个维度上就不可避免地发生相互作用(Sæbø, 2016)。空间、时间和营养生态位为食肉动物提供了3个可变的坐标维度, 动物可以在种间竞争中通过适应或行为改变来调整其在各个维度上的生态幅宽度与范围, 获取最大化收益(Schoener, 1974; Bruno et al, 2003), 并减少物种之间的竞争作

表1 依据体重的食肉动物分类及其种群调控方式与生态作用

Table 1 Carnivore classification based on body weight, corresponding with population regulation mode and their ecological function

分类 Classification	体重 Body weight	种群调节方式 Population regulation	生态作用 Ecological function	参考文献 References
大型食肉动物 Large carnivore	$\geq 15\text{ kg}$	种群内部调节 Intra-population regulation	控制草食类动物过度繁殖、维护植被结构、防止外来物种入侵及疾病传播、降低碳排放 Control over-reproduction of herbivores, maintain vegetation structure, prevent exotic species invasion and diseases spread, and reduce carbon emissions	Ripple et al, 2014
小型食肉动物 Small carnivore	$< 15\text{ kg}$	外部环境调节 Environmental regulation	控制物质循环、塑造猎物群落构成、促进植被群落更新、调控疾病传播 Control material circulation, shape the composition of prey communities, promote the regeneration of vegetation communities, and regulate the diseases spread	Salo et al, 2007; Roemer et al, 2009

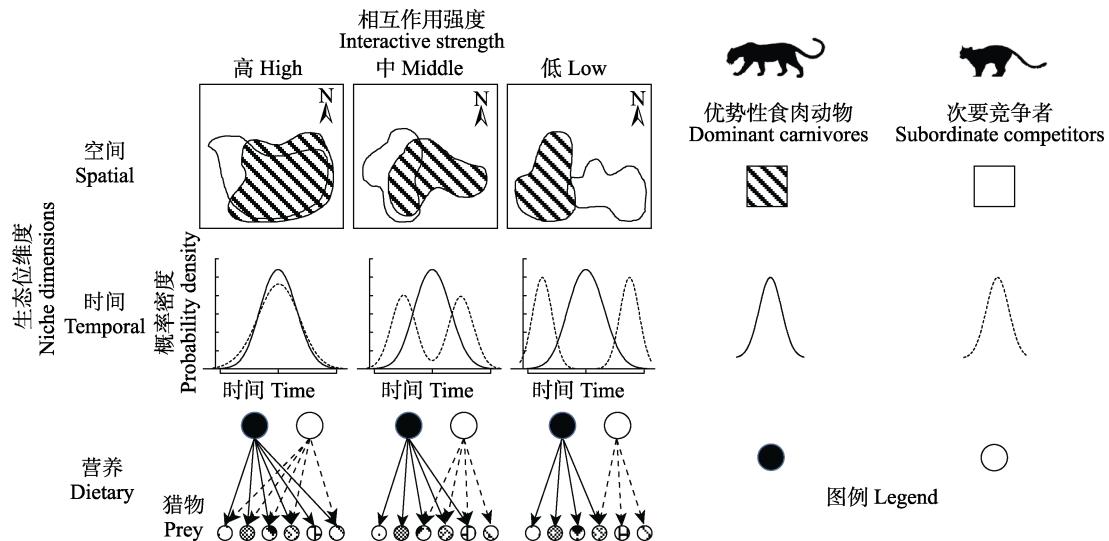


图1 优势性食肉动物和次要竞争者需要在空间、时间和营养等生态位维度分化以促进共存

Fig. 1 Dominant carnivores and subordinate competitors need to segregate among spatial, temporal and dietary niche dimensions to promote coexistence

用强度,包括干涉型竞争(interference competition,直接相遇与杀戮)和资源利用型竞争(exploitation competition, 对共同的猎物资源的利用)(Kronfeld-Schor & Dayan, 2003)。食肉动物在空间、时间以及营养生态位上的可塑性和适应是一种减缓竞争的演化结果(图1),可以促进不同物种的共存(Sæbø, 2016)。

本文从空间、时间和营养生态位这3个维度综述了食肉动物区域共存机制,指出现有食肉动物相互作用研究中存在的局限,并提出了食肉动物共存研究的发展方向。本文主要围绕以下3个方面展开:(1)哪些因素影响食肉动物在空间、时间和营养生态位上的分化并调节物种共存?(2)在气候变化背景下,促进食肉动物区域共存的关键因素有哪些?(3)食肉动物区域共存有哪些亟需解决的问题?以期促进对于食肉动物区域共存的理解,并为今后相关研究方向的确立与方案设计提供参考。

1 空间生态位竞争与共存

空间生态位是理解食肉动物区域共存和相互作用的基础。物种只有在一定空间范围内共存,才可能在时间和营养等生态位维度上潜在地发生相互作用(Farris et al, 2020)。大量研究证明,空间使用差异能有效促进物种共存,但在全球尺度上,具有相似生态特征的物种并不会产生完全的空间竞争

性排除,反而会选择资源相似的空间来促进共存(Davis et al, 2018)。大型食肉动物也因此发生区域性聚集而形成全球的8个热点分布区(Ripple et al, 2014)。集团内捕食理论(Intraguild Predation Theory, IGPT)很好地解释了食肉动物间的作用关系,强调在集团内不同食肉动物之间同时存在资源利用型竞争与干涉型竞争(Holt & Polis, 1997)。集团内捕食理论主要表现为同域分布的食肉动物为了争夺资源会进行一系列恐吓、杀戮甚至生态位排除(Palomares & Caro, 1999; Vanak et al, 2013)。在区域尺度,斑块资源的质量与分布对优势性食肉动物的空间分布起决定性作用(Karanth et al, 2017),而体型较小的次要竞争者除了需要考虑栖息地质量因素外,还要承受来自优势性食肉动物的空间压制(Mondal et al, 2012)。例如,在南亚区域,虎(*Panthera tigris*)作为优势物种占据了猎物资源丰富的优势生境,把豹排挤到周边的劣质生境中(Odden et al, 2010; Harihar et al, 2011)。优势性食肉动物除了直接对次要竞争者进行空间排除外,也会通过遗留足迹、粪便、尿液等痕迹信息来间接地迫使次要竞争者改变行为和活动空间(Torretta et al, 2016; Haswell et al, 2018)。这种间接作用符合代价收益原理,以尽可能减少食肉动物因集团内捕食作用带来的适宜性降低。

食肉动物的空间关系会受到体型、性别、种群

密度、活动节律和空间定位感知能力等生物学因素的调节。Davis等(2018)对全球768例食肉动物区域共存研究的整合分析结果表明, 大型食肉动物相较于小型食肉动物更容易因种间竞争而产生空间躲避。此外, 活动节律差异较大的物种更容易空间共存(de Satgé et al, 2017)。在美国, 雌性的黑足鼬(*Mustela nigripes*)只会对雌性的美洲獾(*Taxidea taxus*)表现出空间回避, 而对雄性则几乎不回避(Grassel et al, 2015)。因此, 不同性别美洲獾空间分布的差异导致了黑足鼬被捕食风险的空间异质性。种群密度对食肉动物的空间作用调节表现出不对称性: 当次要竞争者密度增大时, 优势性食肉动物会增大对栖息地的利用强度, 比如增大日活动距离或家域面积; 当优势性食肉动物密度增大时, 次要竞争者会减少对优质生境的利用, 转向较为安全的劣质生境(St-Pierre et al, 2006)。此外, 有研究发现食肉动物还表现出跟踪和感知对方空间位置的能力, 可以与竞争者保持最小间隔距离, 以此来减缓种间竞争, 表明食肉动物间风险躲避是一个反应过程而不是预测过程(López-Bao et al, 2016)。

隐蔽所的使用是次要竞争者在空间上躲避优势性食肉动物的有效方式(Salo et al, 2008)。空间异质性较高的栖息地可以提供多种生境类型, 满足不同食肉动物生境选择的需求, 同时也增加了潜在的隐蔽所来降低种间相互作用以促进区域共存(Finke & Denno, 2006; McGee et al, 2006)。在东北亚, 东北虎(*P. t. altaica*)偏好在山谷巡视领地, 而东北豹(*P. p. orientalis*)偏好在山脊活动, 生境选择的差异是这两种大型猫科动物在有限空间内共存的重要因素(Li et al, 2019)。在山地生态系统中, 海拔是空间异质性的主要体现, 对食肉动物区域共存具有重要意义。例如, 在苏门答腊岛, 苏门答腊虎(*P. t. sumatrae*)、巽他云豹(*Neofelis diardi*)、亚洲金猫(*Catopuma temminckii*)、云猫(*Pardofelis marmorata*)及豹猫(*Prionailurus bengalensis*)具有不同的海拔利用偏好, 使得这5种猫科动物能够在6–460 m的海拔区间内共存(Sunarto et al, 2015)。海拔因素也有利于高密度的同种食肉动物的区域共存。例如, 不同波斯豹(*P. p. saxicolor*)个体的家域能沿海拔梯度产生分化而降低种内竞争(Farhadinia et al, 2019)。微生境空间分离和行为特征也是促进食肉动物区域共存的重要因素, 特别是多种小型食肉动物具有的穴居性或树

栖性等特点, 可以有效避免主要在地面活动的优势性食肉动物的空间压制。如狗獾属(*Meles*)动物通过长时间的地下活动来避免大型食肉动物的威胁(Roper, 1992); 香鼬(*Mustela altaica*)在地面对赤狐(*Vulpes vulpes*)并没有表现出明显的趋近或趋避, 却可以躲进岩石缝隙或者地洞中来躲避赤狐的捕食(Bischof et al, 2014)。

猎物可以沿食物链的上行作用(bottom-up)对食肉动物产生影响(Li et al, 2017)。猎物的丰富度、物种组成、可获得性和空间分布在调控食肉动物空间分布和区域共存上可以起到决定性作用(Odden et al, 2010; Steinmetz et al, 2013; Carter et al, 2015)。而且在决定食肉动物空间分布与区域共存方面, 猎物因素可能比食肉动物种间作用更为重要(Santos et al, 2019)。一方面, 较充足的食物资源会缓解食肉动物空间生态位竞争。例如, 在印度纳加拉霍雷国家公园(Nagarahole National Park), 因为猎物资源丰富, 虎并没有对豹产生明显的空间排除, 而是在更精细的空间尺度以及行为上对豹进行限制(Karanth & Sunquist, 2000)。当猎物资源较贫乏时, 优势性食肉动物会通过增加活动频率来提高对猎物的搜索强度, 继而可能会提高与次要捕食者的相遇概率, 导致对后者的捕食概率增加。另一方面, 不同食肉动物对猎物利用的协同作用也可能影响食肉动物的空间关系(Prugh & Sivy, 2020)。在美国大黄石地区, 赤狐作为小型食肉动物很难捕食大型的有蹄类猎物, 但会选择利用美洲狮(*Puma concolor*)密度较高的区域, 主动搜寻和取食美洲狮捕获猎物的残骸, 通过美洲狮的协助增加自己的食物收益(O’Malley et al, 2018)。

人类活动可以对食肉动物的空间活动带来严重干扰, 被认为是影响野生动物产生景观恐惧(landscape of fear)的重要因素(Støen et al, 2015)。人类干扰导致的栖息地类型转变和资源衰退很大程度上重塑了全球食肉动物的空间分布格局(Ripple et al, 2014)。栖息地持续丧失与生境质量不断下降使处于食物链顶端的大型食肉动物相继灭绝, 继而引发中级捕食者释放(meso-carnivore release; Brashares et al, 2010), 从根本上改变了食肉动物固有的空间共存模式。在区域尺度, 栖息地的破碎化与斑块化使食肉动物往往分布在有限空间内, 进而抑制了空间上的进一步分化(Geldmann et al, 2014)。

随着人类城镇化水平的不断提高, 食肉动物的家域面积不断被压缩(Šálek et al, 2015), 迫使食肉动物增加对次优生境的利用强度(Wilmers et al, 2013), 增加了它们获取优质食物资源的难度。考虑到人类活动可以潜在地改变食肉动物的行为(Oriol-Cotterill et al, 2015), 同域分布的竞争性食肉动物可以在人类主导的系统中, 通过对人类活动(例如人类频繁访问或者城市化发展)忍受的差异性反应来重塑食肉动物之间的关系(Polis & Holt, 1992)。大型食肉动物通常对人类活动表现出较为严格的空间回避, 而小型食肉动物则偏好在居民密集的区域活动(Nickel et al, 2020)。在美国加利福尼亚地区, 美洲狮对居民点表现出空间回避, 而斑臭鼬(*Spilogale gracilis*)等小型动物则把居民点作为躲避美洲狮的避难所(Wang et al, 2015)。因人类干预导致食肉动物空间生态位重叠度的降低可以被理解为一种警告信号, 表明食肉动物之间原有的种间关系已被破坏(Sévèque et al, 2020)。

此外, 人类活动导致的外来物种入侵会对本地食肉动物产生空间压制。家狗(*Canis lupus familiaris*)和家牛(*Bos primigenius taurus*)作为全球最常见的伴人入侵物种, 会对本土食肉动物产生严重的空间排除, 并潜在影响食肉动物的种间关系(Farris et al, 2016; Li et al, 2019; Mella-Méndez et al, 2019a)。狗可作为捕食者、猎物、竞争者、病源和疾病传播者等不同角色, 通过多种途径对野生食肉动物产生影响, 并能通过与野生食肉动物分享传染性疾病与寄生虫而重塑食肉动物种间关系(Vanak & Gompper, 2009; Silva-Rodríguez & Sieving, 2012)。在流浪狗密度较高、大型食肉动物匮乏的城市与近郊生态系统中, 狗可能对小型食肉动物造成较大的生态压制(Vanak & Gompper, 2009; Yen et al, 2019)。但专职的畜牧看护犬可以有效减低野生大型食肉动物对家畜的捕食, 降低因家畜损失带来的兽冲突强度, 促进人与野生食肉动物的区域共存(Spencer et al, 2020)。长期以来, 家畜放牧已成为全球最主要的土地利用方式之一, 能导致野生动物群落多样性下降和物种构成发生改变(Schielz & Rubenstein, 2016)。例如, 散放家牛会降低有蹄类猎物多度和空间分布, 进而通过营养级联效应(trophic cascading effect)影响食肉动物的种间竞争关系(Filazzola et al, 2020)。在亚洲, 许多高强度放牧的地区, 高密度的家畜会

导致野生猎物资源的下降和生境的丧失, 使得虎和豹的空间竞争加剧, 甚至导致局域种群的消失(Ramakrishnan et al, 1999; Wang et al, 2016; Li et al, 2019)。

2 时间生态位竞争与共存

时间生态位是生态位理论中物种生态位构建的重要组成部分(Hutchinson, 1957, 1959)。时间也可以看作一种限制性资源, 为食肉动物提供了一种行为改变维度来促进共存(Halle, 2000)。动物的活动节律是描述其时间生态位的主要方式, 是描述一天中动物怎样分配活动时间的一种量化方式(Schoener, 1974); 活动节律受到生物机体内在调节与外部因素的共同影响, 以适应自然环境的周期性变化(Kronfeld-Schor & Dayan, 2003)。目前有关食肉动物时间生态位维度关系的研究主要集中于日活动节律, 或是在其他时间尺度探究日活动关系的差异性。在群落水平, 理解同域分布物种的时间分配(time budget)对理解物种共存机制具有重要作用(Carothers & Jakšić, 1984; Kronfeld-Schor & Dayan, 2003)。野生动物的活动节律很容易受到当地环境影响, 在生态研究和生物多样性保护中, 生物类和非生物类的因素对动物活动节律和时间生态位重叠的影响都是重要的问题(Halle, 2000)。很多研究表明, 捕猎(Di Bitetti et al, 2010)、人类活动(Wang et al, 2015; Ngoprasert et al, 2017)、捕食者控制(Brook et al, 2012)、土地类型变化(Ramesh et al, 2012)和外来物种入侵(Gerber et al, 2012; Zapata-Rios & Branch, 2016)等都会改变动物的活动节律和种间关系。因此在制定保护决策时, 除了需要考虑到干扰因素可能影响同域物种的空间共存, 还应考虑各因素对物种时间生态位关系的影响(Frey et al, 2017)。

食肉动物在时间和空间生态位上的活动差异是降低竞争强度的重要途径(Karanth et al, 2017)。相较于空间生态位, 时间生态位分化具有弹性大、灵活度高的特点, 可以有效降低很多同域分布且具有相似生态特征的食肉动物的集团内捕食风险。当食肉动物在空间、营养和功能性状等方面具有较高相似性时, 活动节律的差异可以有效促进区域共存(Andersen et al, 2020)。如墨西哥的灰狐(*Urocyon cinereoargenteus*)与长鼻浣熊(*Nasua narica*)在食性和栖息地使用方面具有较高相似性, 但在时间生态

位上产生分化(Gómez-Ortiz et al, 2019)。东北虎与东北豹种群因适宜生境有限,很难在空间生态位上产生显著分化,因而时间生态位分化就成为促进二者区域共存的重要基础(Li et al, 2019)。对新热带区域同域分布猫科动物的研究发现,形态特征越相似的物种,时间生态位的分化越明显(Di Bitetti et al, 2010)。因此,同域分布物种的时间生态位分化可以作为它们在其他生态位维度上差异性缺失的一种补充(Frey et al, 2017)。

同域分布食肉动物的物种丰度(species richness)可能通过影响时间生态位对食肉动物的稳定共存起到重要作用。研究发现,小型食肉动物群落的物种丰度与每对物种的时间生态位平均重叠度呈显著负相关(Frey et al, 2017)。当在有限区域内同域分布多种食肉动物时,种间压制导致的时间生态位分化更为明显。Monterroso等(2014)对非洲同域分布的狮(*Panthera leo*)、豹、猎豹(*Acinonyx jubatus*)、斑点鬣狗(*Crocuta crocuta*)、非洲野狗(*Lycaon pictus*)等6种食肉动物的时间生态位分析发现,次要竞争者(非洲野狗与猎豹)的活动明显避开其他优势性食肉动物(Hayward & Slotow, 2009)。在这个食肉动物群落中,优势性食肉动物主要为夜行性与晨昏活动,而次要竞争者则表现为昼行性活动,以躲避来自优势性物种的干扰性压制,并防止优势性物种前来抢夺捕获的猎物(偷窃寄生行为)。

优势性食肉动物的活动节律很大程度上受到猎物活动模式的驱动,不同猎物物种活动节律的差异是调节食肉动物活动节律差异的主要因素。次要竞争者在时间生态位上表现出较高的灵活性与容忍性,其活动节律除受到猎物驱动外,还要受优势性食肉动物活动和环境因素的调节。在印度的西高止山脉,虎与其主要猎物水鹿(*Rusa unicolor*)的活动节律具有较高的重叠度,豹针对时间生态位所受的胁迫表现出较高的容忍性,从而能够更好地兼顾各种资源的综合利用(Ramesh et al, 2012)。在虎被人为引入之前或者没有虎分布的区域,豹表现出夜行性和晨昏活动的特点;虎被重引入以后或者在虎已经存在的区域,豹则变为昼行性活动,以降低与虎活动的重叠(Mondal et al, 2012; Steinmetz et al, 2013)。在非洲,猎豹的昼行性节律使其可以有效避免与夜行性的狮之间的冲突;但在满月期间,猎豹会增大夜间的活动频率,因为较强的月光会提高其

夜晚捕猎的成功率,表明月光强度对猎豹在觅食需求和捕食风险权衡中具有调节作用(Broekhuis et al, 2014)。即使次要竞争者为躲避优势性食肉动物而发生活动节律的改变,很多次要竞争者仍在时间或空间等维度与主要捕食对象保持较高的生态位重叠(Bischof et al, 2014; Li et al, 2019)。次要竞争者的时间生态位选择同时满足了对优势性物种的躲避和对最优猎物觅食的需求,最大限度避免了因优势性食肉动物生态压制而造成的适合度降低。

人类活动和栖息地景观的改变可以对食肉动物活动节律和时间生态位关系产生重要影响。野生哺乳动物在人类控制区域会增加夜间活动的强度已成为全球性现象(Wang et al, 2015; Gaynor et al, 2018),而在城市中心则会表现出完全的夜行性(Ditchkoff et al, 2006)。但人类干扰移除后,食肉动物又会逐渐恢复其原有的活动节律(Kitchen et al, 2000)。食肉动物也表现出对昼行性散放家养动物(例如家牛和家狗)的躲避(Mella-Méndez et al, 2019b; Yen et al, 2019)。大量的人类活动会对食肉动物造成压倒性的时间压制,迫使食肉动物之间的时间生态位重叠加大,继而加剧种间竞争(Wang et al, 2015)。

3 营养生态位竞争与共存

营养生态位是野生动物生态位的一个重要属性,能够影响动物在生态系统及食物网中的功能。比较同域分布物种的食性可以揭示不同物种之间营养生态位的重叠程度,并以此作为物种间潜在竞争强度的量度之一(du Preez et al, 2017)。食物资源的分割可以有效降低食肉动物的种间竞争(Lovari et al, 2015)。猎物丰富度、种间竞争、系统发育等多种因素都能影响食肉动物的觅食差异(Radloff & Du Toit, 2004; Andheria et al, 2007),特别是食肉动物的体型差异可以起到决定性作用(Gómez-Ortiz et al, 2015)。捕食者体型与猎物体型一般成正相关关系(Scharf et al, 2000)。许多大型食肉动物表现为专性肉食性,主要以大中型哺乳动物为食(Simcharoen et al, 2018),而小型食肉动物则大多属于机会主义捕食者,可以捕食小型哺乳动物、鸟类、两栖类、爬行类、无脊椎动物并取食部分植物,表现出一定的杂食性并具有较宽的营养生态位(张逦嘉等, 2011; Choi et al, 2015; Elmeros et al, 2018)。

食肉动物营养生态位宽度与体重一般呈单峰

关系, 研究发现体重约为2.5 kg时食肉动物表现出最大的营养生态位宽度(Lanszki et al, 2019)。食肉动物物种之间的营养生态位重叠度随着种间体重差异的增大而呈现非线性减少趋势; 体重差异最小(约为0.01 kg)时, 预测营养生态位重叠度为62%; 体重差异最大(160 kg)时, 预测的营养生态位重叠度为12% (Lanszki et al, 2019)。同域分布的大型与小型食肉动物之间一般不存在高度的食性重叠(Gómez-Ortiz et al, 2015), 而体型相似的食肉动物之间因为捕食相似的猎物而更可能发生激烈的种间竞争甚至出现杀戮行为(Donadio & Buskirk, 2006)。因此食肉动物需要在猎物的物种(Karanth & Sunquist, 2000)、体型(Gittleman, 1985)、年龄(Karanth & Sunquist, 1995)、取食比例(Andheria et al, 2007)和捕食地点(Palomares et al, 1996)等方面产生分化, 以缓解竞争来促进共存。如在南亚区域, 虎作为优势性物种表现出对野猪(*Sus scrofa*)、水鹿、印度野牛(*Bos gaurus*)等大型猎物的偏好(Andheria et al, 2007; Wang & MacDonald, 2009; Kerley et al, 2015)。同域分布的豹则在选择体型稍小的白斑鹿(*Axis axis*)、豚鹿(*A. porcinus*)的同时, 还捕食劣质生境中的家畜等小型猎物, 表现出更为宽泛的食谱(Mondal et al, 2012; Lovari et al, 2015; Pokhrel & Wegge, 2019)。在欧洲北部, 同域分布的貉(*Nyctereutes procyonoides*)、欧亚狗獾(*Meles meles*)以及赤狐3种小型食肉动物有着相似的食物谱, 但是却在各成分的组成比例上具有明显差异: 貉更多地捕食啮齿类等小型哺乳动物, 赤狐则偏向于捕食兔形目等体型稍大的哺乳动物, 欧亚狗獾则倾向于捕食无脊椎动物(Kauhala et al, 1998)。

偷窃寄生行为是食肉动物间资源竞争的重要方式, 是一种食肉动物通过偷窃或抢夺的方式从另一种食肉动物中获取食物等资源以增加收益的行为(Nishimura, 2010)。食肉动物通过偷窃寄生可以用较少的投入获得巨大的收益(Cusack et al, 2017)。在非洲, 豹捕食的猎物有21%会遭到狮、斑点鬣狗和其他豹个体的抢夺或偷窃, 而较大的“猎物/捕食者”体型比能显著促进偷窃寄生行为的发生(Balme et al, 2017)。当猎物/捕食者体型比为2时, 豹捕食的猎物有50%的概率被抢夺或偷窃, 因此导致豹在选择捕猎对象时, 可能会选择比最优觅食理论所预测的体型更小的猎物, 以此作为应对偷窃寄生行为与维持

自身能量需求之间的一个权衡。偷窃寄生行为会降低猎物被抢夺或偷窃的食肉动物的适合度, 比如导致雌豹的繁殖率降低, 因此会促使这些食肉动物采取藏食行为来躲避同域分布的偷窃寄生者, 增加自身进食量(Balme et al, 2017)。比如豹通常会把猎物藏到树上来避免被抢夺和偷窃。优势性食肉动物通过捕食为生态系统提供猎物残骸和腐肉, 客观上可以作为一种生态系统服务, 而作为清道夫的次要竞争者则会促进这种资源在景观上的扩散, 并通过猎物残骸和腐肉的不均匀分布而增加景观的异质性, 食肉动物对猎物残骸和腐肉产生与消耗的协同作用会促进区域共存(O’Malley et al, 2018)。

系统发育对食肉动物营养生态位关系也具有调控作用, 主要表现在具有共同演化起源的同一类群内的物种在体型大小、形态特征和活动方式上比非同类物种具有更高的相似性, 因此会有更加一致的猎物偏好, 从而增加资源利用型竞争(Donadio & Buskirk, 2006)。

猎物的多度(abundance)和物种丰度(richness)可以对食肉动物营养生态位关系产生不同影响。猎物多度越高, 同域分布食肉动物的食性越相似(Karanth & Sunquist, 1995; Andheria et al, 2007)。较高的猎物多度可以使食肉动物更容易获得高能量收益的猎物从而降低资源利用型竞争以促进共存。在泰国, 当虎、豹和豺(*Cuon alpinus*)共存于猎物资源较差的生境时, 各物种的营养生态位宽度显著大于猎物资源丰富的区域, 而物种间的营养生态位重叠度则低于猎物资源丰富的区域(Steinmetz et al, 2020)。同时, 较高的猎物种丰度使得生态系统中的猎物种群在空间分布、活动时间和体型大小上表现出更大的异质性, 为不同种类的食肉动物物种提供了更多的选择可能, 有利于食肉动物共存(Ramesh et al, 2012)。因此维持生态系统中猎物群落的多度和物种丰度对促进食肉动物区域共存有重要意义。

食肉动物间的营养生态位关系还会受到集团内捕食作用的调控。优势性食肉动物对次要竞争者的捕杀一般有两个动机: 一是把次要竞争者作为食物, 二是减少次要竞争者密度以降低种间竞争强度(Ritchie & Johnson, 2009)。当次要竞争者与优势性食肉动物体型大小很接近时, 它们可能捕食共同的猎物, 彼此是重要的生态竞争者; 当它们体型差异

较大时,次要竞争者更容易受到优势性食肉动物伤害。优势性食肉动物对次要竞争者发起捕食攻击的可能性由二者体型大小比例决定:比例小于2时,优势性食肉动物更容易在攻击中受到次要竞争者反击的伤害;比例为2–5.4时,优势性食肉动物最可能对次要竞争者发起捕食性攻击;比例大于5.4时,优势性食肉动物则难以得到明显的生态收益(Donadio & Buskirk, 2006)。在评估食肉动物间的捕食作用时,很重要的一点是确定种间捕杀造成的死亡是补偿性的(compensatory)还是附加性的(additive)。如果次要竞争者受到优势性食肉动物的捕杀只改变了影响种群稳定的某一因子(例如优势性食肉动物只捕杀老幼病残个体而缓解次要竞争者的种内竞争),此时捕杀所造成的死亡率会对次要竞争者种群造成一种持续的积极影响,有利于后者的种群稳定与种间共存(补偿性捕杀);而当种间捕杀不只针对次要竞争者的弱势个体,此时种间捕杀成为附加性的致死因素而导致次要竞争者种群数量持续下降甚至灭绝,则不利于食肉动物共存(Ralls & White, 1995)。

气候变化对食肉动物营养生态位关系的影响主要体现在通过改变栖息地质量和猎物分布,继而可能对食肉动物的食性选择和竞争产生间接影响(Carroll, 2007)。此外,人类控制景观中存在大量人造食物和城市垃圾,也可能造成各物种食性和食物组成的改变。例如,印度城市景观中生活的赤狐大量利用人造食物,这一现象在食物短缺的冬季尤为明显(Ghoshal, 2011)。

4 空间、时间和营养生态位协同作用

空间、时间和营养生态位在促进物种区域共存进程中相互协调,互为补充。集团内捕食理论很好地解释了空间、时间和营养生态位在促进食肉动物区域共存的协同作用。优势性食肉动物对次要竞争者施加生态压迫主要表现在两个方面:一是把次要竞争者作为猎物直接捕食,二是增加次要竞争者的生态恐惧以减少其对共同资源(例如猎物)的竞争,一般以后者为主要作用。很多情况下,优势性食肉动物会杀死次要竞争者但并不取食,同时次要竞争者因生态恐惧而降低与优势性食肉动物在空间、时间和营养生态位的重叠(Ritchie & Johnson, 2009)。食肉动物需要对猎物可获得性、被捕食风险及人类

干扰等诸多因素进行权衡,选择最佳行为策略以取得最大收益(Sévèque et al, 2020)。因此,食肉动物在一个生态位维度的行为方式会受到其他生态位维度行为策略的影响,并与整个环境背景相契合。在尼泊尔的奇旺国家公园(Chitwan National Park)共存的虎与豹,在空间生态位上,虎会把豹排挤到公园外猎物资源较差的劣质生境;在营养生态位上,虎主要捕食水鹿等大型野生猎物,而豹只能捕食小型猎物和家畜(Bhattarai & Kindlmann, 2012);在时间生态位上,豹在国家公园内部活动时会进行妥协,以昼行性活动为主来降低与虎的干涉型竞争,而在公园外豹则可以保持夜行性来增加与猎物的时间生态位重叠,同时降低与人类的相遇概率(Carter et al, 2015)。空间、时间和营养生态位可以协同作用达成一种动态平衡状态。当外界环境改变时(如外来物种入侵或顶级捕食者灭亡),食肉动物可能采取以下策略:(1)保持原有生态位策略不变;(2)改变生态位策略以降低环境变化带来的损失并达到新的平衡状态;(3)改变生态位策略并达到应对环境变化的过渡状态(Farris et al, 2020)。不同策略的选择依然受到代价收益的调控。

5 我国食肉动物竞争共存研究

我国是全球食肉动物物种多样性最为丰富的国家之一,涉及多个食肉动物多样性分布热点区域(Ripple et al, 2014)。蒋志刚等(2017)记录我国共有食肉目哺乳动物10科40属63种,其中陆生食肉目哺乳动物8科58种;根据野外记录,近期确认在我国有分布的陆生食肉目哺乳动物共计8科51种(刘少英和吴毅, 2019),约占全球陆生食肉目哺乳动物物种总数的20%。长期以来人类社会的生产生活活动对自然生境的破坏导致我国食肉动物栖息地大量丧失,种群数量和分布范围剧烈缩小,潜在种间关系发生改变(Li ZL et al, 2019; Li S et al, 2020)。目前,我国的食肉动物研究与保护主要以虎、雪豹、豹等明星物种为引领,并在长白山、完达山、秦岭和西南山地等区域开展了较为系统的食肉动物研究(Wang TM et al, 2017; Wang F et al, 2018)。但我国对食肉动物竞争与共存的研究仍不够系统与深入,大多数食肉动物特别是小型食肉动物没有得到足够关注。使用谷歌学术以“物种名 + China + interaction”为关键词检索2000–2020年发表的文献,

发现研究者对我国分布的63.3%的大型食肉动物开展过不同程度的生态位竞争与共存研究, 而这一比例在我国小型食肉动物中只占28.6%。豹猫、赤狐、亚洲狗獾(*Meles leucurus*)、猪獾(*Arctonyx collaris*)、果子狸(*Paguma larvata*)、黄喉貂(*Martes flavigula*)、黄鼬(*Mustela sibirica*)等广布物种具有较高的科研关注度(Hua et al, 2020; Zhao et al, 2020)。如Bu等(2016)使用双物种占域模型证明了西南山地果子狸与猪獾之间负的空间关系。张逦嘉等(2011)利用粪便内容物分析了内蒙古赤狐、亚洲狗獾、香鼬和豹猫的食性重叠程度。而小型食肉动物中的鼬科、灵猫科、獴科和一些小型猫科动物, 如野猫(*Felis silvestris*)、荒漠猫(*F. bieti*)等, 则存在较大的研究空白。许多小型食肉动物物种具有种群数量少、分布范围狭窄等特点, 需要今后给予重点关注。关注程度较高的大型食肉动物多为生物多样性保护中的旗舰物种, 但针对少数旗舰物种而设置的保护策略与管理计划不一定能够充分满足其他同域物种的生态需求(Shen et al, 2020), 容易造成保护工作的片面性(Li et al, 2020)。结合物种共存理论的群落水平研究和大型动物区系的物种共存机制研究应成为我国未来食肉动物共存研究的重点。此外, 我国现有的食肉动物研究多为应用型研究, 针对种间交互作用及物种区域共存机制的理论研究和方法创新也应成为未来关注的重点方向。

我国对城市景观中食肉动物竞争与共存的研究较为匮乏。城市野生动物会在食性、活动行为等方面发生改变以适应城市化特征, 因而与自然景观中的野生动物种群表现出不同的生态响应(Santini et al, 2019)。国外已有部分研究对食肉动物在城市景观中的竞争与共存开展了较为系统的探索(Gallo et al, 2017; Mueller et al, 2018), 例如阐明了北美城市中绿岛斑块的可获得性对短尾猫(*Lynx rufus*)和郊狼(*Canis latrans*)的竞争共存具有重要的调节作用(Parsons et al, 2019)。我国城市景观中通常缺乏大面积自然或半自然栖息地, 因而难以承载大型食肉动物种群。但最近的报道表明, 随着我国生态环境的改善, 黄鼬、貉等小型食肉动物正逐步在部分城市景观中建立种群(http://www.xinhuanet.com/english/2020-03/25/c_138916301.htm)。在我国城市景观开展食肉动物竞争与共存等研究, 能够加深对高强度人类干扰下食肉动物群落组装与构建的理解, 同时

对疾病防控、入侵物种管理、城市建设与规划具有重要意义(Gallo et al, 2017)。

6 总结与展望

猎物、栖息地和人类干扰等关键因素可以调节食肉动物在空间、时间和营养生态位之间的相互作用关系, 并直接或间接地影响食肉动物共存。同时, 食肉动物区域共存是演化过程中长期自然选择所达到的相对稳定状态, 因此并没有单一的机理可以全面解释不同动物群落的构建机制。食肉动物生态位分离和区域共存需要与分布地背景相契合, 因此需要在理解猎物丰富度和群落组成、栖息地资源质量与分布、人类干扰类型与强度等背景特征的基础上进行综合分析(Odden et al, 2010; Lovari et al, 2015)。共同适应是促进食肉动物区域共存的关键因素, 食肉动物需要在演化过程中不断学习, 并调整行为以应对环境、气候和人类干扰的变化(Carter & Linnell, 2016)。共存是物种关系不断变化中的相对稳定状态, 需要以动态和演化的视角去理解食肉动物的区域共存。目前食肉动物竞争与共存研究多使用生态位重叠程度表征相互作用强度(du Preez et al, 2017; Shamoon et al, 2017; Allen et al, 2018)。但生态位重叠程度仅是一种表象, 并不能等价于食肉动物相互作用强度。例如, 两种食肉动物高度的空间重叠表明两者与随机状态相比更偏好使用同样的空间, 而高度的时间重叠只表明食肉动物在同一个区域更可能发生交互作用而不代表二者活动具有一致性。每一个生态位维度上, 重叠的表象并不一定是共存物种发生交互作用的结果(Farris et al, 2020)。在考虑生态位重叠的同时, 更需要充分结合详细的自然史、运动(家域)以及行为信息来对食肉动物的区域共存进行解读。

由于理论方法与认知水平的限制, 食肉动物竞争与共存研究长期存在关注尺度和维度单一、技术手段落后、研究目标粗放等问题, 严重限制了对于食肉动物群落组装与构建机制的理解。近年来, 红外相机(O'Connell et al, 2010; 李晟等, 2014; 李晟, 2020)、环境DNA(Bohmann et al, 2014)、高通量测序 (high-throughput sequencing, HTS)与宏条形码(Monterroso et al, 2019; 邵昕宁等, 2019)等数据采集技术和占域模型以及多物种模拟方法的发展(Richmond et al, 2010; Tobler et al, 2019), 极大地促

进了食肉动物种间相互作用研究的发展。未来的食肉动物竞争与共存研究在继续围绕空间、时间和营养三个生态位维度开展的同时，还应鼓励多视角的理论与技术创新。在科学问题阐述上既要细致明确，又要做到多角度整合(例如从多尺度和多维度探究竞争与共存)。鼓励应用控制性实验探究食肉动物的种间相互作用，从而推动食肉动物竞争与共存研究的精细化、精准化和全面化发展。今后，食肉动物区域共存研究应着重在以下各方面开展深入探索并注意以下问题，总结如下：

(1) 在空间生态位研究中明确区分种间关系与共同生境偏好。已有的大多数空间生态位研究中，没有很好地区分种间关系与共同生境偏好之间的关系。不同物种对栖息地共同选择所产生的表象，有可能会潜在地导致对物种空间关系的错误判断(Farris et al, 2020)。例如，在泰国，食蟹獴(*Herpestes urva*)与虎都选择相似的溪流、河床生境，但其原因并不相同：食蟹獴是为了捕食半水生的猎物，而虎则是利用该生境来巡护领地，因此产生了两者空间分布上存在正相关关系的表象(Chutipong et al, 2017)。与之类似，捕食者之间的空间排斥作用也可能只是反映了不同的生境选择。研究者需要充分了解食肉动物的觅食、集群、繁殖、活动规律等生物学和生活史信息，以物种的生态需求而不是模型统计为导向，从而精准探究食肉动物的生物学关系。

(2) 在时间生态位研究中应考虑不完美探测的影响。已有研究在探究物种时间生态位关系时，往往没有考虑不完美探测(即动物在某位点存在但调查中未被记录到)的问题。如果在分析中忽视不完美探测的实际情况，可导致对物种活动节律的估计产生较大偏差(Lashley et al, 2018)。例如在基于红外相机技术(camera-trapping)开展的食肉动物调查与研究中，较低的环境温度可导致红外相机触发延迟甚至漏拍，这一现象在高纬度和高海拔区域的冬季监测中尤为明显。食肉动物大多为夜行性和晨昏活动，这些特点使得在时间生态位分析中加入对不完美探测的考虑尤为重要。今后，在对时间生态位的描述中，需要在方案设计中充分考虑不完美探测所带来的可能影响，开发相关技术对其数值进行量化评估并纳入整体分析框架，以对目标物种的时间生态位进行更可靠、更全面的评估(Ait Kaci Azzou et al, 2019)。

(3) 在营养生态位研究中充分发挥分子生物学方法与技术的优势。分子生物学方法在食肉动物营养生态学研究中的应用需要加强。虽然高通量测序技术近年来快速发展，但基于毛发、骨骼等粪便内容物的传统形态学分析法仍在食肉动物营养生态学研究中占较大比例，而使用分子生物学技术进行食肉动物食性分析的研究只占到全部食性研究数量的8% (Monterroso et al, 2019)。传统的粪便内容物形态学分析法具有较高的假阳性(把其他物种的成分错认为目标物种)和假阴性(漏掉目标物种或把目标物种错认为非目标物种)，可能对食性分析结果造成较大的误差和误判(Lonsinger et al, 2015; Mumma et al, 2016)。今后的研究重点应聚焦于分子生物学方法的普及与创新，特别是对杂食性食肉动物的食性分析(邵昕宁等, 2019)，以更为精准、可靠的数据定量化地描述食肉动物的营养生态位以及物种之间的营养生态位重叠程度。

(4) 积极开展食肉动物区域共存与生态位重叠的多维度、多尺度动态研究。目前多数研究独立地从空间、时间和营养生态位探究食肉动物种间生态关系，能够同时从时间-空间、空间-营养、时间-营养等多维度探究物种关系的研究严重匮乏(Cusack et al, 2017; Karanth et al, 2017)。从单一生态位维度去考虑物种关系势必会造成信息的丢失以及结果的片面性。这种情况的出现主要是受限于数据采集与分析方法，目前跨生态位的统计方法创新性与稳健性不足(Farris et al, 2020)，各监测体系之间也缺乏有效连通。在今后的研究中，要注重红外相机、项圈追踪技术和食性分析等多维度方法的交互与整合。

在研究尺度上，现有的空间生态位研究往往尺度单一，缺乏从多尺度对食肉动物共存的理解。在不同的空间尺度上，影响食肉动物相互作用的因素与途径、机制是不同的，物种之间所表现出的相互作用类型和方向也可能与研究的空间尺度相关，即存在尺度依赖效应。红外相机技术近年来快速发展，并被作为食肉动物生态研究中的最有效手段之一(O'Connell et al, 2010; 李晟等, 2014; 李治霖等, 2014; 李晟, 2020)，因此目前的研究多数聚焦于相机位点尺度，而在物种家域、斑块、景观乃至区域尺度上的食肉动物共存研究相对较为缺乏。此外，现有的时间生态位维度的研究主要集中于日活动

尺度, 季节、年度等其他时间生态位尺度的研究同样匮乏。食肉动物时间生态位相互作用强度可能存在季节间的差异性(Vilella et al, 2020), 而从多时间尺度探究食肉动物的交互与共存同样需要大量数据的支持(Marinho et al, 2020)。食肉动物的种间关系并不是固定不变的, 环境、人类干扰和食肉动物种群结构在季节和年际间的变化均可能导致食肉动物种间关系和生态位重叠程度的改变(Fedriani et al, 1999; Vanak et al, 2013; Petersen et al, 2019)。例如, 在北美地区, 赤狐与郊狼的空间生态位关系会因农业景观的季节性变化而在夏季与冬季间表现出巨大的差异(Gosselink et al, 2003); 生态旅游等季节性人类活动的差异也可能潜在地改变食肉动物的生态位作用关系与强度(Monterroso et al, 2014)。在食肉动物区域共存研究中, 如果不考虑种间关系的动态变化势必会造成认识的片面性(Sévèque et al, 2020), 而探究气候变化导致的食肉动物种间关系的改变则需要长期的监测与积累。

(5)加强对食肉动物种间作用强度的直接量度。食肉动物共存研究长期使用生态位重叠程度代表种间作用强度, 而缺乏对食肉动物种间作用强度的直接量度(Schoener, 1982)。生态位重叠程度并不能完全表征物种间的作用强度, 存在有偏估计的风险(Farris et al, 2020)。食肉动物种间作用强度可以通过直接观测物种间争斗或对猎物的争夺频次进行推断, 但该方法通常只适用于开阔生境, 无法用于隐蔽度较高的生境(Seidensticker, 1976)。比较单位面积内食肉动物种群密度变化的关系也可以对种间作用强度进行推断, 但同样需要长期监测和大量的数据支撑(Wootton & Emmerson, 2005)。在营养生态位维度, 分子生物学和宏条形码技术的进一步发展和应用, 则有可能为物种间营养生态位作用强度的量化评估提供基础, 具有较好的应用前景。总体而言, 由于食肉动物的稀少性和活动隐蔽性, 研究人员多采用监测性研究而难以开展控制性实验, 未来需要在食肉动物种间作用强度评估中进行理论体系和方法技术上的创新(Sévèque et al, 2020)。

(6)深入探究气候变化对食肉动物交互作用与共存的影响。大型食肉动物大多具有独居、繁殖率低、种间竞争激烈的特点, 容易最先受到气候变化的影响。猞猁(*Lynx lynx*)、貂熊(*Gulo gulo*)、棕熊(*Ursus arctos*)、北极熊(*U. maritimus*)等高纬度分布

物种和雪豹等高海拔分布的物种, 其栖息地受到气候变化影响的风险更高, 此类物种应受到优先关注(Scully et al, 2018)。未来的研究方向可尝试使用气候因子对物种关系和种群变化进行解释(Yan et al, 2013), 同时结合对未来气候情境的预测, 关注气候变化是怎样沿食物链以“上行效应”模式对食肉动物共存产生影响。

(7)在红外相机技术应用中进行技术创新与系统整合。红外相机技术已经在食肉动物及其猎物的研究与保护中得到广泛利用(O’Connell et al, 2010; Steenweg et al, 2017), 但近年来红外相机自动监测技术研发进展缓慢。红外相机长期处于记录声音和影像阶段, 而在个体标记、声景记录监测、动物体重和移动速度评估、微距和三维立体拍摄等领域少有突破, 制约了野生动物区域共存研究的发展。将模块化技术应用于红外相机监测可有效增加红外相机应对不同研究背景的灵活性, 同时对经济性也有较好兼顾。自然资源管理物联网系统可对红外相机、定位追踪项圈、采样调查和其他传感器信息进行有效整合, 结合云计算、大数据分析、机器视觉人工智能和地理信息等技术, 使食肉动物监测研究走向系统化、规范化、体系化, 成为未来食肉动物研究与保护的必然趋势(Norouzzadeh et al, 2018; Tabak et al, 2019)。

致谢: 衷心感谢两位匿名审稿专家及编委对本文提出的宝贵意见和建议。

ORCID

- 李治霖  <https://orcid.org/0000-0001-6384-601X>
 李晟  <https://orcid.org/0000-0001-7200-9539>
 王天明  <https://orcid.org/0000-0003-3370-0209>

参考文献

- Ait Kaci Azzou S, Aebischer T, Singer L, Wolf B, Wegmann D (2019) A sparse occupancy model to quantify species interactions in time and space. *BioRxiv*, 815027.
 Allen ML, Peterson B, Krofel M (2018) No respect for apex carnivores: Distribution and activity patterns of honey badgers in the Serengeti. *Mammalian Biology*, 89, 90–94.
 Andersen GE, Johnson CN, Jones ME (2020) Space use and temporal partitioning of sympatric Tasmanian devils and spotted-tailed quolls. *Austral Ecology*, 45, 355–365.
 Andheria AP, Karanth KU, Kumar NS (2007) Diet and prey profiles of three sympatric large carnivores in Bandipur

- Tiger Reserve, India. *Journal of Zoology*, 273, 169–175.
- Balme GA, Miller JRB, Pitman RT, Hunter LTB (2017) Caching reduces kleptoparasitism in a solitary, large felid. *Journal of Animal Ecology*, 86, 634–644.
- Bhattarai BP, Kindlmann P (2012) Interactions between Bengal tiger (*Panthera tigris*) and leopard (*Panthera pardus*): Implications for their conservation. *Biodiversity and Conservation*, 21, 2075–2094.
- Bischof R, Ali H, Kabir M, Hameed S, Nawaz MA (2014) Being the underdog: An elusive small carnivore uses space with prey and time without enemies. *Journal of Zoology*, 293, 40–48.
- Bohmann K, Evans A, Gilbert MTP, Carvalho GR, Creer S, Knapp M, Yu DW, de Bruyn M (2014) Environmental DNA for wildlife biology and biodiversity monitoring. *Trends in Ecology & Evolution*, 29, 358–367.
- Brashares JS, Prugh LR, Stoner CJ, Epps CW (2010) Ecological and conservation implications of mesopredator release. In: *Trophic Cascades: Predators, Prey, and the Changing Dynamics of Nature* (ed. Zdilla KM), pp. 221–240. Island Press, Washington, DC.
- Broekhuis F, Grunewalder S, McNutt JW, MacDonald DW (2014) Optimal hunting conditions drive circalunar behavior of a diurnal carnivore. *Behavioral Ecology*, 25, 1268–1275.
- Brook LA, Johnson CN, Ritchie EG (2012) Effects of predator control on behaviour of an apex predator and indirect consequences for mesopredator suppression. *Journal of Applied Ecology*, 49, 1278–1286.
- Bruno JF, Stachowicz JJ, Bertness MD (2003) Inclusion of facilitation into ecological theory. *Trends in Ecology & Evolution*, 18, 119–125.
- Bu HL, Wang F, McShea WJ, Lü Z, Wang DJ, Li S (2016) Spatial co-occurrence and activity patterns of mesocarnivores in the temperate forests of Southwest China. *PLoS ONE*, 11, e0164271.
- Carothers JH, Jaksic FM (1984) Time as a niche difference: The role of interference competition. *Oikos*, 42, 403–406.
- Carroll C (2007) Interacting effects of climate change, landscape conversion, and harvest on carnivore populations at the range margin: Marten and lynx in the northern Appalachians. *Conservation Biology*, 21, 1092–1104.
- Carter NH, Linnell JDC (2016) Co-adaptation is key to coexisting with large carnivores. *Trends in Ecology & Evolution*, 31, 575–578.
- Carter N, Jasny M, Gurung B, Liu J (2015) Impacts of people and tigers on leopard spatiotemporal activity patterns in a global biodiversity hotspot. *Global Ecology and Conservation*, 3, 149–162.
- Choi MB, Woo D, Choi TY (2015) Composition of the insect diet in feces of yellow-throated marten, *Martes flavigula*, in Jirisan National Park, South Korea. *Journal of Ecology and Environment*, 38, 389–395.
- Chutipong W, Steinmetz R, Savini T, Gale GA (2017) Assessing resource and predator effects on habitat use of tropical small carnivores. *Mammal Research*, 62, 21–36.
- Crooks KR, Burdett ChL, Theobald DM, King SRB, di Marco M, Rondinini C, Boitani L (2017) Quantification of habitat fragmentation reveals extinction risk in terrestrial mammals. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 114, 7635–7640.
- Cusack JJ, Dickman AJ, Kalyahe M, Rowcliffe JM, Carbone C, MacDonald DW, Coulson T (2017) Revealing kleptoparasitic and predatory tendencies in an African mammal community using camera traps: A comparison of spatiotemporal approaches. *Oikos*, 126, 812–822.
- Davis CL, Rich LN, Farris ZJ, Kelly MJ, Di Bitetti MS, Blanco YD, Albanesi S, Farhadinia MS, Gholikhani N, Hamel S, Harmsen BJ, Wultsch C, Kane MD, Martins Q, Murphy AJ, Steenweg R, Sunarto S, Taktehrani A, Thapa K, Tucker JM, Whittington J, Widodo FA, Yoccoz NG, Miller DAW (2018) Ecological correlates of the spatial co-occurrence of sympatric mammalian carnivores worldwide. *Ecology Letters*, 21, 1401–1412.
- de Satgé J, Teichman K, Cristescu B (2017) Competition and coexistence in a small carnivore guild. *Oecologia*, 184, 873–884.
- Di Bitetti MS, de Angelo CD, Di Blanco YE, Paviolo A (2010) Niche partitioning and species coexistence in a Neotropical felid assemblage. *Acta Oecologica*, 36, 403–412.
- Ditchkoff SS, Saalfeld ST, Gibson CJ (2006) Animal behavior in urban ecosystems: Modifications due to human-induced stress. *Urban Ecosystems*, 9, 5–12.
- Donadio E, Buskirk SW (2006) Diet, morphology, and interspecific killing in Carnivora. *The American Naturalist*, 167, 524–536.
- Elmeros M, Mikkelsen DMG, Nørgaard LS, Pertoldi C, Jensen TH, Chriél M (2018) The diet of feral raccoon dog (*Nyctereutes procyonoides*) and native badger (*Meles meles*) and red fox (*Vulpes vulpes*) in Denmark. *Mammal Research*, 63, 405–413.
- Farhadinia MS, Heit DR, Montgomery RA, Johnson PJ, Hoboali K, Hunter LTB, MacDonald DW (2019) Vertical relief facilitates spatial segregation of a high density large carnivore population. *Oikos*, 129, 346–355.
- Farrington JD, Tsering D (2019) Human-snow leopard conflict in the Chang Tang region of Tibet, China. *Biological Conservation*, 237, 504–513.
- Farris ZJ, Gerber BD, Karpanty S, Murphy A, Wampole E, Ratelolahy F, Kelly MJ (2020) Exploring and interpreting spatiotemporal interactions between native and invasive carnivores across a gradient of rainforest degradation. *Biological Invasions*, 22, 2033–2047.
- Farris ZJ, Kelly MJ, Karpanty S, Ratelolahy F (2016) Patterns of spatial co-occurrence among native and exotic carnivores in north-eastern Madagascar. *Animal Conservation*, 19,

- 189–198.
- Fedriani JM, Palomares F, Delibes M (1999) Niche relations among three sympatric Mediterranean carnivores. *Oecologia*, 121, 138–148.
- Filazzola A, Brown C, Dettlaff MA, Batbaatar A, Grenke J, Bao T, Peetoom Heida I, Cahill JF Jr (2020) The effects of livestock grazing on biodiversity are multi-trophic: A meta-analysis. *Ecology Letters*, 23, 1298–1309.
- Finke DL, Denno RF (2006) Spatial refuge from intraguild predation: Implications for prey suppression and trophic cascades. *Oecologia*, 149, 265–275.
- Frey S, Fisher JT, Burton AC, Volpe JP (2017) Investigating animal activity patterns and temporal niche partitioning using camera-trap data: Challenges and opportunities. *Remote Sensing in Ecology and Conservation*, 3, 123–132.
- Gómez-Ortiz Y, Monroy-Vilchis O, Castro-Arellano I (2019) Temporal coexistence in a carnivore assemblage from central Mexico: Temporal-domain dependence. *Mammal Research*, 64, 333–342.
- Gómez-Ortiz Y, Monroy-Vilchis O, Mendoza-Martínez GD (2015) Feeding interactions in an assemblage of terrestrial carnivores in central Mexico. *Zoological Studies*, 54, 16.
- Gallo T, Fidino M, Lehrer EW, Magle SB (2017) Mammal diversity and metacommunity dynamics in urban green spaces: Implications for urban wildlife conservation. *Ecological Applications*, 27, 2330–2341.
- Gaynor KM, Hojnowski CE, Carter NH, Brashares JS (2018) The influence of human disturbance on wildlife nocturnality. *Science*, 360, 1232–1235.
- Geldmann J, Joppa LN, Burgess ND (2014) Mapping change in human pressure globally on land and within protected areas. *Conservation Biology*, 28, 1604–1616.
- Gerber BD, Karpanty SM, Randrianantenaina J (2012) Activity patterns of carnivores in the rain forests of Madagascar: Implications for species coexistence. *Journal of Mammalogy*, 93, 667–676.
- Ghoshal A (2011) Impact of Urbanization on Winter Resource Use and Relative Abundance of a Commensal Carnivore, the Red Fox (*Vulpes vulpes*). PhD dissertation, Forest Research Institute University, Dehradun.
- Gittleman JL (1985) Carnivore body size: Ecological and taxonomic correlates. *Oecologia*, 67, 540–554.
- Gosselink TE, Van Deelen TR, Warner RE, Joselyn MG (2003) Temporal habitat partitioning and spatial use of coyotes and red foxes in east-central Illinois. *The Journal of Wildlife Management*, 67, 90–103.
- Grassel SM, Rachlow JL, Williams CJ (2015) Spatial interactions between sympatric carnivores: Asymmetric avoidance of an intraguild predator. *Ecology and Evolution*, 5, 2762–2773.
- Grinnell J (1917) The niche-relationships of the California thrasher. *Auk*, 34, 427–433.
- Halle S (2000) Ecological relevance of daily activity patterns. In: *Activity Patterns in Small Mammals* (eds. Halle S, Stenseth NC), pp. 67–90. Springer, Berlin.
- Harihar A, Pandav B, Goyal SP (2011) Responses of leopard *Panthera pardus* to the recovery of a tiger *Panthera tigris* population. *Journal of Applied Ecology*, 48, 806–814.
- Haswell PM, Jones KA, Kusak J, Hayward MW (2018) Fear, foraging and olfaction: How mesopredators avoid costly interactions with apex predators. *Oecologia*, 187, 573–583.
- Hayward MW, Slotow R (2009) Temporal partitioning of activity in large African carnivores: Tests of multiple hypotheses. *South African Journal of Wildlife Research*, 39, 109–125.
- Holt RD, Polis GA (1997) A theoretical framework for intraguild predation. *The American Naturalist*, 149, 745–764.
- Hua Y, Vitekere K, Wang J, Zhu MY, Zaman M, Jiang GS (2020) Coexistence of sympatric carnivores in a relatively homogenous landscape and the effects of environmental factors on site occupation. *Annales Zoologici Fennici*, 57, 47–58.
- Hunter L (2020) *Field Guide to Carnivores of the World*. Bloomsbury Publishing, London.
- Hutchinson GE (1959) Homage to Santa Rosalia or why are there so many kinds of animals? *The American Naturalist*, 93, 145–159.
- Hutchinson GE (1957) Concluding remarks Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology. *Bulletin of Mathematical Biology*, 53, 193–213.
- Jiang ZG, Liu SY, Wu Y, Jiang XL, Zhou KY (2017) China's mammal diversity (2nd edition). *Biodiversity Science*, 25, 886–895. (in Chinese with English abstract) [蒋志刚, 刘少英, 吴毅, 蒋学龙, 周开亚 (2017) 中国哺乳动物多样性 (第2版). 生物多样性, 25, 886–895.]
- Karanth KU, Srivaths A, Vasudev D, Puri M, Parameshwaran R, Kumar NS (2017) Spatio-temporal interactions facilitate large carnivore sympatry across a resource gradient. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 284, 20161860.
- Karanth KU, Sunquist ME (1995) Prey selection by tiger, leopard and dhole in tropical forests. *Journal of Animal Ecology*, 64, 439–450.
- Karanth KU, Sunquist ME (2000) Behavioural correlates of predation by tiger (*Panthera tigris*), leopard (*Panthera pardus*) and dhole (*Cuon alpinus*) in Nagarhole, India. *Journal of Zoology*, 250, 255–265.
- Kauhala K, Laukkonen P, von Rége I (1998) Summer food composition and food niche overlap of the raccoon dog, red fox and badger in Finland. *Ecography*, 21, 457–463.
- Kerley LL, Mukhacheva AS, Matyukhina DS, Salmanova E, Salkina GP, Miquelle DG (2015) A comparison of food habits and prey preference of Amur tiger (*Panthera tigris altaica*) at three sites in the Russian Far East. *Integrative Zoology*, 10, 354–364.

- Kitchen AM, Gese EM, Schauster ER (2000) Changes in coyote activity patterns due to reduced exposure to human persecution. *Canadian Journal of Zoology*, 78, 853–857.
- Kronfeld-Schor N, Dayan T (2003) Partitioning of time as an ecological resource. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 34, 153–181.
- Lanszki J, Heltai M, Kovér G, Zalewski A (2019) Non-linear relationship between body size of terrestrial carnivores and their trophic niche breadth and overlap. *Basic and Applied Ecology*, 38, 36–46.
- Lashley MA, Cove MV, Chitwood MC, Penido G, Gardner B, DePerno CS, Moorman CE (2018) Estimating wildlife activity curves: Comparison of methods and sample size. *Scientific Reports*, 8, 4173.
- Li S (2020) Development progress and outlook of the wildlife camera-trapping networks in China. *Biodiversity Science*, 28, 1045–1048. (in Chinese) [李晟 (2020) 中国野生动物红外相机监测网络建设进展与展望. *生物多样性*, 28, 1045–1048.]
- Li S, William JM, Wang DJ, Gu XD, Zhang XF, Zhang L, Shen XL (2020) Retreat of large carnivores across the giant panda distribution range. *Nature Ecology & Evolution*, 4, 1327–1331.
- 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 ZL, Kang AL, Gu JY, Xue YG, Ren Y, Zhu ZW, Liu PQ, Ma JZ, Jiang GS (2017) Effects of human disturbance on vegetation, prey and Amur tigers in Hunchun Nature Reserve, China. *Ecological Modelling*, 353, 28–36.
- Li ZL, Wang TM, Smith JLD, Feng RN, Feng LM, Mou P, Ge JP (2019) Coexistence of two sympatric flagship carnivores in the human-dominated forest landscapes of Northeast Asia. *Landscape Ecology*, 34, 291–305.
- 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, 康震黎, 郎建民, 薛延刚, 任毅, 朱志文, 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.]
- Liu SY, Wu Y (2019) *Handbook of the Mammals of China*. The Straits Publishing & Distributing Group, Fuzhou. (in Chinese) [刘少英, 吴毅 (2019) 中国兽类图鉴. 海峡书局, 福州.]
- Lonsinger RC, Gese EM, Waits LP (2015) Evaluating the reliability of field identification and morphometric classifications for carnivore scats confirmed with genetic analysis. *Wildlife Society Bulletin*, 39, 593–602.
- López-Bao JV, Mattisson J, Persson J, Aronsson M, Andrén H (2016) Tracking neighbours promotes the coexistence of large carnivores. *Scientific Reports*, 6, 23198.
- Lovari S, Ventimiglia M, Minder I (2013) Food habits of two leopard species, competition, climate change and upper treeline: A way to the decrease of an endangered species? *Ethology Ecology & Evolution*, 25, 305–318.
- Lovari S, Pokheral CP, Jnawali SR, Fusani L, Ferretti F (2015) Coexistence of the tiger and the common leopard in a prey-rich area: The role of prey partitioning. *Journal of Zoology*, 295, 122–131.
- Marinho PH, Fonseca CR, Sarmento P, Fonseca C, Venticinque EM (2020) Temporal niche overlap among mesocarnivores in a Caatinga dry forest. *European Journal of Wildlife Research*, 66, 1–13.
- McGee BK, Ballard WB, Nicholson KL, Cypher BL, Lemons PR, Kamler JF (2006) Effects of artificial escape dens on swift fox populations in northwest Texas. *Wildlife Society Bulletin*, 34, 821–827.
- Mella-Méndez I, Flores-Peredo R, Bolívar-Cimé B, Vázquez-Domínguez G (2019a) Effect of free-ranging dogs and cats on medium-sized wild mammal assemblages in urban protected areas of a Mexican city. *Wildlife Research*, 46, 669–678.
- Mella-Méndez I, Flores-Peredo R, Pérez-Torres J, Hernández-González S, González-Uribe DU, Socorro Bolívar-Cimé B (2019b) Activity patterns and temporal niche partitioning of dogs and medium-sized wild mammals in urban parks of Xalapa, Mexico. *Urban Ecosystems*, 22, 1061–1070.
- Miller JRB, Schmitz OJ (2019) Landscape of fear and human-predator coexistence: Applying spatial predator-prey interaction theory to understand and reduce carnivore-livestock conflict. *Biological Conservation*, 236, 464–473.
- Mondal K, Gupta S, Bhattacharjee S, Qureshi Q, Sankar K (2012) Response of leopards to re-introduced tigers in Sariska Tiger Reserve, Western India. *International Journal of Biodiversity and Conservation*, 4, 228–236.
- Monterroso P, Alves PC, Ferreras P (2014) Plasticity in circadian activity patterns of mesocarnivores in Southwestern Europe: Implications for species coexistence. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 68, 1403–1417.
- Monterroso P, Godinho R, Oliveira T, Ferreras P, Kelly MJ, Morin DJ, Waits LP, Alves PC, Mills LS (2019) Feeding ecological knowledge: The underutilised power of faecal DNA approaches for carnivore diet analysis. *Mammal Review*, 49, 97–112.
- Mueller MA, Drake D, Allen ML (2018) Coexistence of coyotes (*Canis latrans*) and red foxes (*Vulpes vulpes*) in an urban landscape. *PLoS ONE*, 13, e0190971.
- Mumma MA, Adams JR, Ziemiński C, Fuller TK, Mahoney

- SP, Waits LP (2016) A comparison of morphological and molecular diet analyses of predator scats. *Journal of Mammalogy*, 97, 112–120.
- Ngoprasert D, Lynam AJ, Gale GA (2017) Effects of temporary closure of a national park on leopard movement and behaviour in tropical Asia. *Mammalian Biology*, 82, 65–73.
- Nickel BA, Suraci JP, Allen ML, Wilmers CC (2020) Human presence and human footprint have non-equivalent effects on wildlife spatiotemporal habitat use. *Biological Conservation*, 241, 108383.
- Nishimura K (2010) Kleptoparasitism and cannibalism. In: *Encyclopedia of Animal Behavior* (eds Breed MD, Moore J), pp. 667–675. Academic Press, Oxford.
- Norouzzadeh MS, Nguyen A, Kosmala M, Swanson A, Palmer MS, Packer C, Clune J (2018) Automatically identifying, counting, and describing wild animals in camera-trap images with deep learning. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 115, E5716–E5725.
- O’Connell AF, Nichols JD, Karanth KU (2010) Camera Traps in Animal Ecology: Methods and Analyses. Springer Science & Business Media, Berlin.
- O’Malley C, Elbroch LM, Lendrum PE, Quigley H (2018) Motion-triggered video cameras reveal spatial and temporal patterns of red fox foraging on carrion provided by mountain lions. *PeerJ*, 6, e5324.
- Odden M, Wegge P, Fredriksen T (2010) Do tigers displace leopards? If so, why? *Ecological Research*, 25, 875–881.
- Oriol-Cotterill A, Valeix M, Frank LG, Riginos C, Macdonald DW (2015) Landscapes of coexistence for terrestrial carnivores: The ecological consequences of being downgraded from ultimate to penultimate predator by humans. *Oikos*, 124, 1263–1273.
- Palomares F, Caro TM (1999) Interspecific killing among mammalian carnivores. *The American Naturalist*, 153, 492–508.
- Palomares F, Ferreras P, Fedriani JM, Delibes M (1996) Spatial relationships between Iberian lynx and other carnivores in an area of south-western Spain. *Journal of Applied Ecology*, 33, 5–13.
- Parsons AW, Rota CT, Forrester T, Baker-Whatton MC, McShea WJ, Schuttler SG, Millspaugh JJ, Kays R (2019) Urbanization focuses carnivore activity in remaining natural habitats, increasing species interactions. *Journal of Applied Ecology*, 56, 1894–1904.
- Petersen WJ, Savini T, Steinmetz R, Ngoprasert D (2019) Periodic resource scarcity and potential for interspecific competition influences distribution of small carnivores in a seasonally dry tropical forest fragment. *Mammalian Biology*, 95, 112–122.
- Pokheral CP, Wegge P (2019) Coexisting large carnivores: Spatial relationships of tigers and leopards and their prey in a prey-rich area in lowland Nepal. *Ecoscience*, 26, 1–9.
- Polis GA, Holt RD (1992) Intraguild predation: The dynamics of complex trophic interactions. *Trends in Ecology & Evolution*, 7, 151–154.
- du Preez B, Purdon J, Trethowan P, MacDonald DW, Loveridge AJ (2017) Dietary niche differentiation facilitates coexistence of two large carnivores. *Journal of Zoology*, 302, 149–156.
- Prugh LR, Siviy KJ (2020) Enemies with benefits: Integrating positive and negative interactions among terrestrial carnivores. *Ecology Letters*, 23, 902–918.
- Radloff FGT, Du Toit JT (2004) Large predators and their prey in a southern African savanna: A predator’s size determines its prey size range. *Journal of Animal Ecology*, 73, 410–423.
- Ralls K, White PJ (1995) Predation on San Joaquin kit foxes by larger canids. *Journal of Mammalogy*, 76, 723–729.
- Ramakrishnan U, Coss RG, Pelkey NW (1999) Tiger decline caused by the reduction of large ungulate prey: Evidence from a study of leopard diets in southern India. *Biological Conservation*, 89, 113–120.
- Ramesh T, Kalle R, Sankar K, Qureshi Q (2012) Spatio-temporal partitioning among large carnivores in relation to major prey species in Western Ghats. *Journal of Zoology*, 287, 269–275.
- Richmond OMW, Hines JE, Beissinger SR (2010) Two-species occupancy models: A new parameterization applied to co-occurrence of secretive rails. *Ecological Applications*, 20, 2036–2046.
- Ripple WJ, Estes JA, Beschta RL, Wilmers CC, Ritchie EG, Hebblewhite M, Berger J, Elmhagen B, Letnic M, Nelson MP, Schmitz OJ, Smith DW, Wallach AD, Wirsing AJ (2014) Status and ecological effects of the world’s largest carnivores. *Science*, 343, 1241484.
- Ritchie EG, Johnson CN (2009) Predator interactions, mesopredator release and biodiversity conservation. *Ecology Letters*, 12, 982–998.
- Roper TJ (1992) Badger *Meles meles* setts—Architecture, internal environment and function. *Mammal Review*, 22, 43–53.
- Šálek M, Drahníková L, Tkadlec E (2015) Changes in home range sizes and population densities of carnivore species along the natural to urban habitat gradient. *Mammal Review*, 45, 1–14.
- Salo P, Nordstrom M, Thomson RL, Korpimaki E (2008) Risk induced by a native top predator reduces alien mink movements. *Journal of Animal Ecology*, 77, 1092–1098.
- Sæbø JS (2016) Spatial and Temporal Distributions and Interactions in a Neotropical Ground-Dwelling Animal Community. Master dissertation, Norwegian University, Ås.
- Santini L, González-Suárez M, Russo D, Gonzalez-Voyer A, von Hardenberg A, Ancillotto L (2019) One strategy does not fit all: Determinants of urban adaptation in mammals. *Ecology Letters*, 22, 365–376.
- Santos F, Carbone C, Wearn OR, Rowcliffe JM, Espinosa S,

- Lima MGM, Ahumada JA, Gonçalves ALS, Trevelin LC, Alvarez-Loayza P, Spironello WR, Jansen PA, Juen L, Peres C (2019) Prey availability and temporal partitioning modulate felid coexistence in Neotropical forests. *PLoS ONE*, 14, e0213671.
- Sévèque A, Gentle LK, López-Bao JV, Yarnell RW, Uzal A (2020) Human disturbance has contrasting effects on niche partitioning within carnivore communities. *Biological Reviews*, 95, 1689–1705.
- Scharf FS, Juanes F, Rountree RA (2000) Predator size–prey size relationships of marine fish predators: Interspecific variation and effects of ontogeny and body size on trophic-niche breadth. *Marine Ecology Progress Series*, 208, 229–248.
- Schieltz JM, Rubenstein DI (2016) Evidence based review: Positive versus negative effects of livestock grazing on wildlife. What do we really know? *Environmental Research Letters*, 11, 113003.
- Schoener TW (1974) Resource partitioning in ecological communities. *Science*, 185, 27–39.
- Schoener TW (1982) The controversy over interspecific competition: Despite spirited criticism, competition continues to occupy a major domain in ecological thought. *American Scientist*, 70, 586–595.
- Scully AE, Fisher S, Miller DAW, Thornton DH (2018) Influence of biotic interactions on the distribution of Canada lynx (*Lynx canadensis*) at the southern edge of their range. *Journal of Mammalogy*, 99, 760–772.
- Seidensticker J (1976) On the ecological separation between tigers and leopards. *Biotropica*, 8, 225–234.
- Shamoon H, Saltz D, Dayan T (2017) Fine-scale temporal and spatial population fluctuations of medium sized carnivores in a Mediterranean agricultural matrix. *Landscape Ecology*, 32, 1243–1256.
- Shao XN, Song DZ, Huang QW, Li S, Yao M (2019) Fast surveys and molecular diet analysis of carnivores based on fecal DNA and metabarcoding. *Biodiversity Science*, 27, 543–556. (in Chinese with English abstract) [邵昕宁, 宋大昭, 黄巧雯, 李晟, 姚蒙 (2019) 基于粪便DNA及宏条形码技术的食肉动物快速调查及食性分析. 生物多样性, 27, 543–556.]
- Shen XL, Li S, McShea WJ, Wang DJ, Yu JP, Shi XG, Dong W, Mi XC, Ma KP (2020) Effectiveness of management zoning designed for flagship species in protecting sympatric species. *Conservation Biology*, 34, 158–167.
- Silva-Rodríguez EA, Sieving KE (2012) Domestic dogs shape the landscape-scale distribution of a threatened forest ungulate. *Biological Conservation*, 150, 103–110.
- Simcharoen A, Simcharoen S, Duangchantrasiri S, Bump J, Smith JLD (2018) Tiger and leopard diets in western Thailand: Evidence for overlap and potential consequences. *Food Webs*, 15, e00085.
- Soh YH, Carrasco LR, Miquelle DG, Jiang JS, Yang J, Stokes EJ, Tang JR, Kang AL, Liu PQ, Rao M (2014) Spatial correlates of livestock depredation by Amur tigers in Hunchun, China: Relevance of prey density and implications for protected area management. *Biological Conservation*, 169, 117–127.
- Spencer K, Sambrook M, Bremner-Harrison S, Cilliers D, Yarnell RW, Brummer R, Whitehouse-Tedd K (2020) Livestock guarding dogs enable human-carnivore coexistence: First evidence of equivalent carnivore occupancy on guarded and unguarded farms. *Biological Conservation*, 241, 108256.
- St-Pierre C, Ouellet JP, Crête M (2006) Do competitive intraguild interactions affect space and habitat use by small carnivores in a forested landscape? *Ecography*, 29, 487–496.
- Steenweg R, Hebblewhite M, Kays R, Ahumada J, Fisher JT, Burton C, Townsend SE, Carbone C, Rowcliffe JM, Whittington J, Brodie J, Royle JA, Switalski A, Clevenger AP, Heim N, Rich LN (2017) Scaling-up camera traps: Monitoring the planet's biodiversity with networks of remote sensors. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 15, 26–34.
- Steinmetz R, Seuaturien N, Chutipong W (2013) Tigers, leopards, and dholes in a half-empty forest: Assessing species interactions in a guild of threatened carnivores. *Biological Conservation*, 163, 68–78.
- Steinmetz R, Seuaturien N, Intanajitjuy P, Inrueang P, Prempee K (2020) The effects of prey depletion on dietary niches of sympatric apex predators in Southeast Asia. *Integrative Zoology*, 16, 19–32.
- Støen OG, Ordiz A, Evans AL, Laske TG, Kindberg J, Frobert O, Swenson JE, Arnemo JM (2015) Physiological evidence for a human-induced landscape of fear in brown bears (*Ursus arctos*). *Physiology & Behavior*, 152, 244–248.
- Sunarto S, Kelly MJ, Parakkasi K, Hutajulu MB (2015) Cat coexistence in central Sumatra: Ecological characteristics, spatial and temporal overlap, and implications for management. *Journal of Zoology*, 296, 104–115.
- Tabak MA, Norouzzadeh MS, Wolfson DW, Sweeney SJ, VerCauteren KC, Snow NP, Halseth JM, Di Salvo PA, Lewis JS, White MD, Teton B, Beasley JC, Schlichting PE, Boughton RK, Wight B, Newkirk ES, Ivan JS, Odell EA, Brook RK, Lukacs PM, Moeller AK, Mandeville EG, Clune J, Miller RS (2019) Machine learning to classify animal species in camera trap images: Applications in ecology. *Methods in Ecology and Evolution*, 10, 585–590.
- Tobler MW, Kéry M, Hui FKC, Guillera-Arroita G, Knaus P, Sattler T (2019) Joint species distribution models with species correlations and imperfect detection. *Ecology*, 100, e02754.
- Torretta E, Serafini M, Puopolo F, Schenone L (2016) Spatial and temporal adjustments allowing the coexistence among carnivores in Liguria (N-W Italy). *Acta Ethologica*, 19, 123–132.

- Vanak AT, Fortin D, Thaker M, Ogden M, Owen C, Greatwood S, Slotow R (2013) Moving to stay in place: Behavioral mechanisms for coexistence of African large carnivores. *Ecology*, 94, 2619–2631.
- Vanak AT, Gompper ME (2009) Dogs *Canis familiaris* as carnivores: Their role and function in intraguild competition. *Mammal Review*, 39, 265–283.
- Vilella M, Ferrandiz-Rovira M, Sayol F (2020) Coexistence of predators in time: Effects of season and prey availability on species activity within a Mediterranean carnivore guild. *Ecology and Evolution*, 10, 11422–11408.
- Wallach AD, Izhaki I, Toms JD, Ripple WJ, Shanas U (2015) What is an apex predator? *Oikos*, 124, 1453–1461.
- Wang F, McShea WJ, Li S, Wang DJ (2018) Does one size fit all? A multispecies approach to regional landscape corridor planning. *Diversity and Distributions*, 24, 415–425.
- Wang SW, Macdonald DW (2009) Feeding habits and niche partitioning in a predator guild composed of tigers, leopards and dholes in a temperate ecosystem in central Bhutan. *Journal of Zoology*, 277, 275–283.
- Wang TM, Feng LM, Mou P, Wu JG, Smith JLD, Xiao WH, Yang HT, Dou HL, Zhao XD, Cheng YC, Zhou B, Wu HY, Zhang L, Tian Y, Guo QX, Kou XJ, Han XM, Miquelle DG, Oliver CD, Xu RM, Ge JP (2016) Amur tigers and leopards returning to China: Direct evidence and a landscape conservation plan. *Landscape Ecology*, 31, 491–503.
- Wang TM, Feng LM, Yang HT, Han BY, Zhao YH, Juan L, Lü X, Zou L, Li T, Xiao WH, Mou P, Smith JLD, Ge JP (2017) A science-based approach to guide Amur leopard recovery in China. *Biological Conservation*, 210, 47–55.
- Wang YW, Allen ML, Wilmers CC (2015) Mesopredator spatial and temporal responses to large predators and human development in the Santa Cruz Mountains of California. *Biological Conservation*, 190, 23–33.
- Wilmers CC, Wang YW, Nickel B, Houghtaling P, Shakeri Y, Allen ML, Kermish-Wells J, Yovovich V, Williams T (2013) Scale dependent behavioral responses to human development by a large predator, the puma. *PLoS ONE*, 8, e60590.
- Wootton JT, Emmerson M (2005) Measurement of interaction strength in nature. *Annual Review of Ecology, Evolution & Systematics*, 36, 419–444.
- Yan CC, Stenseth NC, Krebs CJ, Zhang ZB (2013) Linking climate change to population cycles of hares and lynx. *Global Change Biology*, 19, 3263–3271.
- Yen SC, Ju YT, Shaner PL, Chen HL (2019) Spatial and temporal relationship between native mammals and free-roaming dogs in a protected area surrounded by a metropolis. *Scientific Reports*, 9, 8161.
- Zapata- Ríos G, Branch LC (2016) Altered activity patterns and reduced abundance of native mammals in sites with feral dogs in the high Andes. *Biological Conservation*, 193, 9–16.
- Zhao GJ, Yang HT, Xie B, Gong YN, Ge JP, Feng LM (2020) Spatio-temporal coexistence of sympatric mesocarnivores with a single apex carnivore in a fine-scale landscape. *Global Ecology and Conservation*, 21, e00897.
- Zhang LJ, Wang AM, Yuan L, Bao WD, Yang YX, Ba TE (2011) Preliminary comparison of diet composition of four small sized carnivores at Saihanwula Nature Reserve, Inner Mongolia. *Acta Theriologica Sinica*, 31, 55–61. (in Chinese with English abstract) [张迺嘉, 王安梦, 袁梨, 鲍伟东, 杨永昕, 巴特尔 (2011) 内蒙古赛罕乌拉自然保护区4种小型食肉目动物的食性构成的初步分析. 兽类学报, 31, 55–61.]

(责任编辑: 李彬彬 责任编辑: 周玉荣)



•综述•

动物移动网络研究对景观生态学的贡献

李月辉^{ID}, 胡远满^{ID*}

中国科学院沈阳应用生态研究所中国科学院森林生态与管理重点实验室, 沈阳 110016

摘要: 景观生态学在其发展之初的20世纪80年代, 提出了关于景观网络研究(包括景观网络概念、网络结构指数和景观连接度)的基本构想, 这些构想需要在景观过程的研究中逐渐被落实和发展。动物移动过程因动物在斑块或廊道上有着独特丰富的属性特征、与周围资源环境之间存在复杂反馈而区别于无机物运移的景观过程, 则动物移动网络研究在实现关于景观网络研究的基本构想、推动景观生态学发展中贡献独特。因此, 总结动物移动网络研究的来源脉络及其对景观生态学的理论贡献对于景观网络领域和景观生态学学科的发展都具有重要意义。本文抓住景观生态学发展之初提出的关于景观网络研究的基本构想, 寻找和剖析其中所蕴含的景观生态学思想, 追踪这些思想如何被落实、发展、并形成目前的三个热点方向: 动物移动网络模拟、重要值评价和景观连接度分析; 总结这三个方向的研究进展, 指出整合动物的空间行为特征是必然发展趋势; 揭示出动物移动网络研究始终都以发掘斑块或廊道的动物有机体的属性特征(如种群数量)、以及描述这种属性在不同斑块或廊道之间的差异和联系为方向, 正是这种属性的发掘有效地落实、发展和丰富了关于景观网络研究的最初构想, 对景观生态学的贡献比其他过程更为独特。文章还总结了我国动物移动网络研究与国际研究相比较为滞后的现状, 指出其暂时尚未显示出对我国景观生态学的独特贡献; 强调发展源于跟踪定位数据的动物空间行为生态学研究是减小差距的重要、必要前提。期望本文能引发关于景观网络乃至景观生态学理论发展的方向性思考, 为研究者提供参考。

关键词: 动物移动网络; 景观生态学; 景观格局; 景观过程; 景观功能; 迁徙网络模拟; 网络要素重要值; 景观连接度; 空间移动行为

李月辉, 胡远满 (2021) 动物移动网络研究对景观生态学的贡献. 生物多样性, 29, 98–108. doi: 10.17520/biods.2020219.

Li YH, Hu YM (2021) The contributions of animal movement network researches to landscape ecology. Biodiversity Science, 29, 98–108. doi: 10.17520/biods.2020219.

The contributions of animal movement network researches to landscape ecology

Yuehui Li^{ID}, Yuanman Hu^{ID*}

CAS Key Laboratory of Forest Ecology and Management, Institute of Applied Ecology, Chinese Academy of Sciences, Shenyang 110016

ABSTRACT

Context: As early as the emergence of landscape ecology in the 1980s, scientists began to conceive ideas about landscape networks including landscape networks concepts, network metrics, and landscape connectivity. Those early ideas needed to be gradually realized through the exploration of concrete landscape processes. Animal movement processes are substantially different from inorganic processes due to the fact that animals provide a variety of biological attributes in each corridor or patch and feed back into their habitat in a highly complex way. Therefore, the animal movement network research especially contribute to realizing and developing those early ideas to build up landscape network research.

Objectives: We present a review to summarize the development of research focusing on animal movement networks and how it has contributed to landscape ecology. We also provide an overview of animal movement network research progress in China and recognize the gap between China and developed countries.

收稿日期: 2020-05-27; 接受日期: 2020-08-17

基金项目: 国家自然科学基金(41871197; 41271201)和国家重点研发计划(2016YFC0500401)

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: huym@iae.ac.cn

Results and conclusions: We summarize the early ideas of landscape networks including landscape networks concepts, network metrics, and landscape connectivity which have shaped three current focuses in animal network research: modelling movement networks, evaluating importance of network elements, and examining functional landscape connectivity. It is considered as the trend of incorporating animal movement to movement network research. We illustrate that the research on movement networks has aimed at quantifying biological attributes in each corridor/patch as well as the connections or differences among corridors/patches in those attributes. This has made a special contribution to realizing those early ideas and developing landscape ecology from the era of focusing on only inorganic processes. Also, we highlight that there is a gap in animal movement networks research between China and developed countries, which hinders the special contributions to landscape ecology study in China. Additionally, we emphasize the importance and necessity of movement ecology research employing GPS tracking data to improve knowledge of animal movement networks and narrow the research gap.

Key words: animal movement network; landscape ecology; landscape patterns; landscape processes; landscape function; simulation of migratory network; importance of network elements; landscape connectivity; movement behavior

景观生态学作为一门有理论和实践的学科, 在20世纪80年代开始出现和发展(Forman, 1995), 认为景观由“廊道-斑块-基质”构成, 纵横交错的廊道及廊道所连接的斑块构成景观网络, 提出了关于景观网络概念、网络结构指数及景观连接度的基本构想(Forman & Godron, 1986)。这些构想体现出当时对景观网络的认识限于几何属性, 对功能属性的认识尚在萌芽; 同时, 也蕴含了落实和发展这些构想的研究方向, 即描述景观网络的功能属性及其差异和联系。景观网络的功能属性要在具体的景观过程中体现。目前所研究的景观过程可以归纳为四类: 水过程(水及养分迁移等)、土壤过程(土壤养分及污染物迁移等)、大气过程(大气污染物迁移等)和生物过程(动物的移动、种子和病毒的传播等)。前三类过程形成的网络其功能属性是无机物的特征, 例如土壤养分的含量和组成; 在第四类过程中, 动物移动形成的网络其功能属性是动物有机体的多水平特征, 例如种群的数量、出生率、死亡率和性别组成等, 是独特、丰富和变化的。这些独特丰富的功能属性使得动物移动网络的研究空间更大, 例如斑块上的鸟类种群数量动态可以用来评价该斑块在网络中的重要值(Runge et al, 2006)。所以, 相比其他过程形成的网络, 动物移动网络的研究在实现和发展景观网络最初构想的过程中作用更大。

动物移动网络研究始于1990年前后(Turner, 1989; Taylor et al, 1993), 至2000年后, GPS跟踪技术快速发展起来, 能够揭示陆生动物及鸟类的迁徙网络(Panzacchi et al, 2016; Van Toor et al, 2018; Cooper et al, 2019); 图论(Graph theory)的应用更深

入, 数据处理能力更强大, 能够评价网络中各要素的重要值(Erickson et al, 2017; Wiederholt et al, 2018; Sample et al, 2019)、度量景观功能连接度(Finch et al, 2017; Cohen et al, 2018; Sarà et al, 2019)。这些研究不仅落实了关于景观网络概念、网络结构指数和景观连接度的最初构想, 而且不断创新, 推动了景观网络理论的进步, 为“格局-过程”关系这一核心理论的发展做出了独特贡献。

因此, 总结动物移动网络研究的发展脉络及其对景观生态学的理论贡献对于景观网络研究领域及景观生态学学科的发展都具有重要意义。本文阐述关于景观网络的概念、网络结构指数和景观连接度的基本构想及它们如何被落实、发展并形成目前的三个热点方向; 总结这三个方向的研究进展, 凸显未来发展趋势, 揭示动物移动网络研究对景观生态学的理论贡献; 对比国际研究, 总结我国的研究现状, 寻找与国际水平之间存在差距的原因。本文试图引发关于景观网络乃至景观生态学理论发展的方向性的思考, 为研究者提供参考。

1 景观生态学对景观网络研究的最初构想

1.1 景观网络的概念

在今天看来, 景观中的网络有“结构网络”和“功能网络”之分, 前者是可见的“有形”的网络, 例如道路、树篱和河流网络等, 后者是不可见的“无形”的网络(可以通过跟踪数据处理或者模型模拟在图上展示出来), 是由各种景观过程形成的网络, 例如污染物迁移或动物运动形成的网络。“结构网络”和“功能网络”有时会部分甚至全部重合, 例如, 动

物有时沿着道路移动,道路结构网络和动物移动功能网络部分重合;车辆始终在道路上行驶,道路结构网络和车流功能网络完全重合。

景观生态学在其发展之初,清楚地认识到了“结构网络”,明确提出了廊道和网络的概念:廊道是不同于两侧基质的线状或带状结构,连通或者阻碍物质和能量的流动;廊道相互交叉形成网络,更错综复杂地与周围斑块或基质相互作用(Forman & Godron, 1986; 邬建国, 2000)。同时,也一定程度地认识到了“功能网络”,因为同一时期形成了“景观格局和过程关系”这一核心理论,识别和定义了景观过程,认为景观过程是物质、能量或信息的流动(Risser et al, 1984; Forman & Godron, 1986; Turner, 1989),意味着必然涉及到由“流”而形成的廊道和网络。只是,该认识尚不清晰,未明确提出相关概念。

景观网络概念的提出标志着景观网络理论将成为景观生态学的重要组成部分,对“结构网络”的清晰认识和对“功能网络”的萌芽认识都将在日后各种景观过程的研究中被逐渐落实和深化,成为景观网络研究的重要基础内容,即揭示和定量评价景观过程形成的“功能网络”。

1.2 景观网络结构指数

景观生态学发展之初,针对“可见”的结构性的廊道和网络,探索其结构和功能两方面特征:一方面,提出借用图论中的部分指数度量空间几何特征,针对独立廊道,有宽度、曲度和间断情况等指数;针对网络,有 γ 、 α 及网格大小等指数(Forman & Godron, 1986)。这些指数都比较简单,计算案例也很少,等待在实践中被赋予更多的生态学属性和意义。另一方面,评价廊道或网络的功能属性的思想开始萌芽,例如树篱的物种组成和植被高度影响风速(Forman & Baudry, 1984)。这些评价思想需要在日后各种景观过程的研究中赋予斑块或廊道相应的属性之后来实现,例如在污染物迁移过程中斑块对污染物的截留和清除功能(李秀珍等, 2001),就不仅可以依据斑块或廊道之间可见的空间关系,还可以依据相应的属性来度量和评价廊道和网络。

1.3 景观连接度

连接度的概念最初由Merriam引入景观生态学,度量景观空间结构单元相互之间的连续性(Merriam, 1984; 张娜, 2014)。之后,又被区分出结构连接度(structural connectivity)和功能连接度(functional

connectivity) (Baudry & Merriam, 1988),前者指景观在空间上直接表现出的几何连续性,无关乎任何过程信息,通过空间计算即可获得;后者指在结构基础上以所研究的景观过程的特征尺度来确定的景观连续性,例如种子传播的距离和动物移动的范围等(Forman & Godron, 1986; 邬建国, 2000)。

景观生态学在发展之初提出了景观功能连接度的概念,表明该学科强调网络节点或廊道具有功能属性且功能属性在节点或廊道之间是有差别和联系的。不同景观过程形成的节点或廊道有不同的属性,功能连接度研究的进步就体现在考虑了哪种功能属性,以及多大程度地考虑这种功能属性。但功能属性如何表达,由于当时对景观过程的研究很浅而尚不清楚,后来随着过程研究的深入才逐渐明晰。

2 动物移动网络研究的现状、趋势及对景观生态学发展的贡献

上述关于景观网络的概念、网络结构指数和景观连接度这三方面构想的落实方向都指向一个“焦点”:网络中节点或廊道不仅具有几何属性,还具有功能属性,描述和度量这种功能属性及其差异和联系是景观网络研究的必然趋势。由于动物在节点或廊道上有着独特、丰富和多变的多个水平的属性,如种群的数量和性别组成等,动物移动网络比土壤养分流动等无机过程网络能够更充分地满足发展“焦点”的需求,为景观网络研究提供了巨大的空间。

景观网络的基本构想在动物移动网络研究中落实和发展,并形成了目前的研究热点:网络的构建和模拟、网络要素的重要性评价和景观连接度分析,体现出发掘斑块或廊道的动物属性特征以及描述该属性在斑块或廊道间的差异和联系始终是移动网络研究的发展方向。正是对这种属性的发掘,逐渐落实、发展和丰富了景观生态学建立之初的构想,对景观生态学的贡献比其他过程更为独特。

2.1 动物移动网络的构建和模拟

最初的“功能网络”概念在动物移动过程研究中被逐渐发展和落实,目前主要体现在构建和模拟动物移动网络这一内容中。学者们从研究陆生动物开始,利用景观特征来模拟它们移动的潜在廊道网络。最常用的模型有最小费用路径模型(least-cost path models)和电路模型(current models),前者通过赋予阻力值计算阻力面,构建出移动阻力最小的潜

在廊道(LaRue & Nielsen, 2008; Watts et al, 2010; Dutta et al, 2016), 后者将景观表面视为导体计算其电阻的大小而构建潜在廊道(Adriaensen et al, 2003; Blazquez-Cabrera et al, 2019; Vanthomme et al, 2019)。在能够考虑目标种的实际空间行为特征之前, 此类模拟方法是揭示动物移动网络、为动物管理提供依据的重要手段(Watts et al, 2010)。

但是, 仅依据景观特征模拟出的潜在廊道与动物利用的实际廊道是有差别的。对于物理性质的无机过程, 模拟出的流动廊道和实际流动廊道基本相符, 例如水文模型根据栅格的高程、植被和土壤等特征就能够判断出水流的实际方向; 而对于动物移动过程, 潜在廊道是否被真正利用还决定于动物的生理或心理状态(Lapoint et al, 2013; Keeley et al, 2017)。因为不了解该状态及该状态产生的结果, 即动物的实际运动特征, 上述模型只能对此做出假设: 最小费用路径模型假设动物对景观具有整体的认识, 这样动物会根据某些标准例如生境质量等辨识出最优的路线, 并沿着该路线运动; 电路模型则假设动物“醉汉(drunkards)”似地完全随机运动, 这是不现实的两个极端的假设(Panzacchi et al, 2016)。解决该问题的唯一途径是整合动物的运动特征。2000年以后GPS跟踪技术发展起来, 极大地推进了动物移动特征的研究, 由此, 动物移动网络模拟获得了巨大的发展空间: 一方面, 能计算出动物运动的范围、最大运动距离等实际运动特征, 完善最小费用路径模拟结果, 例如确定廊道的宽度; 另一方面, 能向以运动轨迹为核心的路径模拟方向发展, 目前在小尺度上已有案例, 例如移步选择方程模型(step selection function, SSF) (Panzacchi et al, 2016; Zeller et al, 2016; Martin et al, 2018)。可以说, 整合动物空间行为学特征是陆生动物移动网络构建和模拟的必然发展趋势(Driezen et al, 2007; Pullinger & Johnson, 2010; Zeller et al, 2014)。

2000年之后, 鸟类的迁徙网络构建和模拟案例逐渐出现, 近几年成为研究热点。迁徙鸟类在越冬地、停歇地和繁殖地之间长距离飞行, 构建它们的迁徙网络时, 首先要分别识别出在越冬、中途停歇和繁殖期间的栖息地斑块: 在繁殖期和越冬期, 可直接利用核密度分析或者最小多边形法估算栖息地; 在停歇期, 一般根据停留时间确定停歇地, 例如7天、14天等, 目前主要利用社区发现法

(community detection)或第一通过时间模型法(first-passage time, FPT) (Buhnerkempe et al, 2016; Deng et al, 2019; Cooper et al, 2019)。接下来, 要构建斑块之间的廊道: 不同于陆生动物, 鸟类在栖息地斑块之间的飞行被默认为直线, 以直线廊道连接。在构建实际迁徙路线的基础上, 一个重要的发展趋势是模拟种群水平的迁徙网络, 可以通过贝叶斯模型(Bayesian model)和布朗桥运动模型(Brownian bridge movement models)等多种模拟方法来实现(Palm et al, 2015; Guillemain et al, 2017), 并且要将栖息地斑块的景观特征和目标种类飞行特征相互结合(Van Toor et al, 2018)。

至此, 可以看出, 动物移动网络的模拟实现了当初“功能网络”概念的设想, 并且从单纯考虑地面景观特征向兼顾动物空间行为学特征方向发展, 使得在实际景观中展示“功能网络”的研究内容更加丰富, 比其他过程对景观生态学的贡献更为独特。

2.2 动物移动网络的重要值评价

自景观生态学发展之初提出借用图论中的指数来度量景观网络之后, 这些指数逐渐被应用于多个案例。2000年前后, 图论应用更加深入, 计算机技术更加快速发展, 为动物移动网络特征评价带来变革性的变化, 即有能力将之前的多种指数综合起来、构造并计算出更复杂的有生态学意义的空间关系指数(Webster et al, 2002)。具体而言, 当节点和廊道交互成网络, 对整个网络进行评价时, 之前针对单独特征的指数就被综合成一个指标, 即这些节点或廊道在整个网络中的重要程度。例如, 原来针对廊道的 β 指数只表示与每个交点相连接的廊道的数量, 此时就可以和其他指数相互结合在一起, 共同决定网络节点的重要值。重要值着重表达各网络要素在结构属性和功能属性上的差异, 动物在多个生境内栖息、在多个生境之间移动, 理解这些离散生境的差异和相对重要性或者贡献率对生态学理论发展(Kneitel & Miller, 2003; Kerr et al, 2006)和物种保护管理都意义重大(Thogmartin, 2010; Sheehy et al, 2011; Wiederholt et al, 2018)。

重要性的评价包括结构和功能两方面, 结构要素的重要性针对动物移动网络的几何特征, 落实了当初网络指数评价的构想。目前多用节点中心度(centrality)来确定节点在保持网络连接性中的重要性(Estrada & Bodin, 2008; Iwamura et al, 2014), 常

用的具体指标有3个：节点特征向量中心度(eigenvector centrality)；节点中介中心性(betweenness)，表示通过目标点的最短路径的数量；节点连接中心度(node degree)，表示目标节点与其他节点的连接强度(Nicol et al, 2016; Buhnerkempe et al, 2016; Knight et al, 2018)。

评价动物移动网络要素的功能重要性，目前的研究热点是利用种群动态这一功能属性，也就是动物在不同季节所利用的斑块在整个迁徙种群动态中的相对重要性(Pulliam, 1988; Erickson et al, 2017)，是当初景观网络功能属性评价的萌芽思想的发展。与迁徙的陆生哺乳动物相比，鸟类迁徙网络的重要值研究更多，成为热点中的热点，原因是鸟类的环志数据或跟踪数据较多，更有条件估算节点的种群特征(Taylor & Norris, 2010)。

事实上，不同斑块上局部种群的重要性是复合种群研究始终关注的重要内容(Hanski, 1998; Taylor & Hall, 2012)，该内容和景观生态学思想相互融合之后，学者们开始在更大的空间尺度上评估这种重要性，并发展出多种评价指数。Runge等(2006)针对非迁徙但是具有空间结构异质性的种群提出了C^r指数，即利用r生境斑块中动物种群个体对产生下一代的贡献率来表达该生境斑块的相对重要值。Wiederholt等(2018)又将C^r指数应用于迁徙鸟类，评估两个迁徙季(如越冬期和繁殖期)斑块的重要性。后来又发展出了基于迁徙路径的指数(pathway-based metric)，可以评估多个迁徙季斑块的重要性(Erickson et al, 2017; Sample et al, 2019)。但此类指数对数据要求高，需要每一个节点上的种群数量动态特征，并非所有节点都满足需要，有时不得不利用模型来模拟这些特征(Bieri et al, 2018)，因此，此类应用案例在近几年才开始出现，有时还不得不使用模拟数据(Wiederholt et al, 2018)。尽管如此，以鸟类迁徙轨迹及鸟类种群在节点上的属性为核心的研究是必然发展趋势，将很快发展起来。

更进一步，可以根据斑块功能的相对重要值区别出斑块在网络中是“源”还是“汇”，如上述的C^r指数，当C^r > 1时，斑块为“源”，当C^r < 1时，斑块为“汇”(Runge et al, 2006)。Pulliam (1988)最早从出生率、移入率、死亡率和迁出率的角度定义了“源”或“汇”，之后学者们多探索斑块尺度上“源”和“汇”的动态属性(Pulliam, 1988; Donovan et al, 1995), 2000

年后有能力跟踪和模拟鸟类迁徙，“源”“汇”关系能够在景观水平上被予以考虑，就具有了更强烈的景观生态学意义(Runge et al, 2006; Taylor & Norris, 2010)。

鸟类迁徙网络中的“源”“汇”研究对“源”“汇”景观生态理论有特殊的贡献。多种景观过程研究都对“源”“汇”理论做出了贡献，例如，中国学者在研究非点源的污染物迁移过程中，考虑了各类型斑块在污染形成中的功能差异，从“源”“汇”景观理论角度，提出“景观空间负荷比指数”，突破了景观生态学仅描述空间几何特征的瓶颈(陈利顶等, 2006)。这种污染物的迁移被动地决定于地形和景观类型等特征、基本上是单向流动的；动物移动过程则不同，迁徙物种每年在越冬地和繁殖地之间往返迁徙，种群动态复杂多变，“源”和“汇”的关系非常复杂且具有时空动态性。例如，传统定义通常认为繁殖地是“源”(有新个体出生)，非繁殖地是“汇”，但鸟类迁徙时会在多个地点停歇，形成复杂的网络，非繁殖地在迁徙种群动态中也起着必要、重要的作用，不能简单依据是否有新个体出生判断“源”或“汇”(Erickson et al, 2017)。动物种群的复杂动态性为“源”“汇”景观理论提供了更大的研究空间，丰富了这一理论。

2.3 动物移动网络的连接度分析

从动物移动的角度研究景观连接度，落实了景观功能连接度的概念(Baguette & Van Dyck, 2007)。Taylor等(1993)首次将景观连接度定义为动物在离散的适宜生境斑块之间移动能力的度量，之后出现的多种定义都以此为基础(Kool et al, 2013)。这个起始观点就特别强调利用动物种群特征和空间行为规律才能研究景观连接度(Taylor et al, 1993)。这种观点及以后以此观点为原则的研究案例使得景观生态学最初提出的网络的概念和度量有了真正的落脚点(Diniz et al, 2020)，并通过跟踪动物轨迹获得了更多的属性特征，推动了功能连接度研究的发展。

对陆生动物而言，地表景观特征是影响其运动的主要因素之一，通常利用地表景观特征模拟景观连接度。最常用的模型是最小费用路径模型和电路理论模型，前者模拟动物通过不同景观类型的累计成本加权距离(Etherington & Holland, 2013)，后者将阻力值对应为电阻值，模拟电阻距离(Mcrae et al,

2008; 宋利利和秦明周, 2016)。这两种模型都需要同一个参数, 即不同景观类型的阻力值, 但是目前该阻力值的设定普遍带有主观性, 极少依据实际的动物移动特征(陈春娣等, 2017)。解决这个问题的办法、也是未来的发展趋势就是要考虑动物实际运动轨迹。实际的跟踪定位数据一方面有助于更加客观地设定景观阻力值, 增强上述两种模型模拟的合理性, 另一方面可以在考虑景观特征的基础上, 直接计算景观连接度, 例如利用移步选择方程模型就能够实现这种计算, 并能探讨连接度在季节及昼夜之间的变化(Thurfjell et al, 2014; Martin et al, 2018)。

对长距离迁徙的鸟类而言, 不需要考虑两个生境斑块之间的地表景观阻力, 只需要关注斑块上种群特征的迁徙连接度(degree of migratory connectivity) (Ambrosini et al, 2009; Poor et al, 2012)。迁徙连接度描述种群在不同季节之间空间利用的一致性程度, 通常用两个迁徙季栖息地斑块上种群之间的Mantel系数(r_m)来表征(Marra et al, 2006; Cohen et al, 2018), 是典型的功能连接度。近5年, 由于环志数据和跟踪定位数据的迅速积累和深度发掘, 迁徙连接度研究迅速成为热点, 出现了为数不少的针对水禽、鸣禽甚至猛禽等的研究案例(Cormier et al, 2013; Hallworth et al, 2015; Finch et al, 2017; Sarà et al, 2019)。作为新兴的热点, 迁徙连接度研究也面临着如何获得鸟类个体位置和种群数量的困难(Hallworth et al, 2015), 目前最好的数据来源是环志数据, 欧美国家在这方面有很大优势, 但也不能完全满足需求, 正在寻求解决的途径, 例如为了摆脱数据采样数量的限制, Cohen等(2018)将 r_m 指数扩展到利用种群转移概率进行估算。

3 我国动物移动网络研究的现状、问题及对景观生态学发展的贡献

我国学者克服研究基础薄弱、野外工作难度大等种种困难, 针对动物移动网络开展研究, 取得了巨大进步。但与国际水平相比尚显落后: (1)在动物移动网络的构建模拟方面, 对于陆生动物, 多数研究笼统地针对多种动物, 构建保护区或重要栖息地之间的廊道(郭贤明等, 2015; 张玥等, 2020), 即使针对某特定目标种的研究(龚明昊等, 2015), 也多仅考虑地面景观特征, 利用最小阻力模型或者电路理论模拟潜在廊道, 缺乏动物空间行为数据的支持

(Li et al, 2010; 侯宁等, 2014; 李维平等, 2017; 陈强强等, 2019); 对于迁徙鸟类, 近几年开始利用GPS跟踪数据构建迁徙网络(Wang et al, 2018; Deng et al, 2019), 但同时考虑栖息地景观特征和飞行特征的种群水平迁徙路线的模拟暂时没有报道。(2)在网络重要值评价方面, 利用中心性值评价结构重要性以及利用种群特征评价节点的功能重要性都非常少(Xu et al, 2020)。(3)在景观连接度研究方面, 针对陆生动物, 多利用地表阻力值或电路理论来度量(吴昌广等, 2009; 薛亚东等, 2011; 刘世梁等, 2017; 李慧等, 2018), 尚未考虑动物实际运动轨迹; 针对鸟类, 迁徙网络的结构连接度研究很有限(Xu et al, 2019), 功能连接度即迁徙连接度少有报道。

可以看出, 我国这三方面研究的落后之处也都指向一个“焦点”: 未能考虑动物的空间行为特征, 并且这一问题还未被充分认识(单楠等, 2019)。该问题产生的主要原因是目前我国动物空间行为研究基础尚薄弱, 不能提供家域范围和行动距离等信息, 而这些重要空间行为信息的主要来源是跟踪定位数据, 因此以跟踪数据为基础的动物空间行为生态研究就成为不能替代和逾越的内容。我国以无线电跟踪(宋延龄等, 2000; 王文等, 2007; 刘雪华等, 2008)和GPS跟踪(杨红军等, 2006; 官天培等, 2015; 袁磊等, 2015; Yuan et al, 2019)为数据源的兽类网络研究比较有限; 鸟类GPS跟踪研究近几年迅速增加(Wang et al, 2018; Deng et al, 2019; Xu et al, 2019, 2020), 尽管暂时尚不足以满足动物移动网络研究发展的需求, 但也使得鸟类迁徙网络研究最有可能成为我国近期动物移动网络研究的突破点。可以说, 源于跟踪数据的研究滞后已显现出对移动网络研究的阻碍, 甚至成为发展的瓶颈。

国际上, 以跟踪数据为基础的动物空间行为生态学研究非常扎实。例如, 陆生动物中仅鹿科动物就有很多研究利用GPS跟踪数据估算其家域, 可提供移动规律参数、用来构建和模拟移动网络及计算迁徙连接度; 鸟类也有大量跟踪定位工作, 能够支持重要值及迁徙连接度研究, 极大地促进了国际上动物移动网络及相关领域研究的发展。在此基础上, Turner于2015年展望了未来25年的景观生态学研究前景, 将“多物种的相互作用和种内的变量”作为未来六大热点研究方向之一, 意味着未来生物过程研究将更加迅猛地发展(Turner, 2015)。我国若不能及

时突破这一瓶颈，与国际水平之间的差距可能会继续加大。

景观生态学自20世纪80年代末被引入我国，至今针对多种景观过程的研究都取得了丰硕的成果。学者们结合各种具体过程研究了网络模拟、网络评价以及景观连接度，构建了景观网络研究的基本框架，例如上面提到的污染物迁移的“源”“汇”理论，极大地丰富了我国景观生态学研究。但不得不说，动物移动网络研究基本停留在空间结构关系阶段，暂时尚未体现出这种独特的生物过程研究对我国景观生态学的特殊贡献。

4 结语

景观生态学在其发展之初对网络的概念、网络结构指数和景观连接度都做出了基本构想，至今30多年间，这些构想随着各种景观过程研究的深入被逐渐落实并发展。其中，动物移动形成的网络，因其节点或廊道上的属性独特丰富，这些属性特征与环境之间相互反馈、关系复杂，给予了景观网络研究极大的发展空间，最大限度地实现了景观生态学当初的构想，并向着充分考虑动物空间行为特征的方向发展，在助推景观生态学发展中发挥着独特的作用。可以说，动物移动网络研究较全面地落实了景观生态学中的景观网络理论，是景观生态学深入到过程研究的重要标志，是“格局和过程”理论的经典案例，是持久不衰的研究议题，一直以来在景观生态学研究中熠熠生辉，值得、也吸引着学者们更加努力地探索。

我国的移动网络研究目前比较落后，暂时未能在助推我国景观生态学发展中起到应有的作用，但研究方向可以明确，即发展源于跟踪定位数据的动物空间行为特征研究，这将极大地推动动物移动网络研究的发展，最终为我国景观生态学发展做出其特有的贡献。

ORCID

李月辉  <https://orcid.org/0000-0002-6476-868X>
胡远满  <https://orcid.org/0000-0002-8017-5825>

参考文献

Adriaensen F, Chardon JP, De Blust G, Swinnen E, Villalba S, Gulinch H, Matthysen E (2003) The application of

- ‘least-cost’ modelling as a functional landscape model. *Landscape and Urban Planning*, 64, 233–247.
- Ambrosini R, Moller AP, Saino N (2009) A quantitative measure of migratory connectivity. *Journal of Theoretical Biology*, 257, 203–211.
- Baguette M, Van Dyck H (2007) Landscape connectivity and animal behavior: Functional grain as a key determinant for dispersal. *Landscape Ecology*, 22, 1117–1129.
- Baudry J, Merriam G (1988) Connectivity and connectedness: Functional versus structural patterns in landscapes. In: *Connectivity in Landscape Ecology* (ed. Schreiber KF), pp. 23–28. Münstersche Geogr, Arbeiten.
- Bieri JA, Sample C, Thogmartin WE, Diffendorfer JE, Earl JE, Erickson RA, Federico P, Flockhart DTT, Nicol S, Semmens D, Skraber T, Wiederolt R, Mattsson BJ (2018) A guide to calculating habitat-quality metrics to inform conservation of highly mobile species. *Natural Resource Modeling*, 31, 1–46.
- Blazquez-Cabrera S, Ciudad C, Gaston A, Simon MA, Saura S (2019) Identification of strategic corridors for restoring landscape connectivity: Application to the Iberian lynx. *Animal Conservation*, 22, 210–219.
- Buhnerkempe MG, Webb CT, Merton AA, Buhnerkempe JE, Givens GH, Miller RS, Hoeting JA (2016) Identification of migratory bird flyways in North America using community detection on biological networks. *Ecological Applications*, 26, 740–751.
- Chen CD, Jia ZY, Wu SJ, Tong XX, Zhou WZ, Chen RY, Zhang CL (2017) A bibliometric review of Chinese studies on the application of landscape connectivity. *Acta Ecologica Sinica*, 37, 3243–3255. (in Chinese with English abstract)
[陈春娣, 贾振毅, 吴胜军, 童笑笑, 周文佐, 陈若漪, 张超林 (2017) 基于文献计量法的中国景观连接度应用研究进展. 生态学报, 37, 3243–3255.]
- Chen LD, Fu BJ, Zhao WW (2006) Source-sink landscape theory and its ecological significance. *Acta Ecologica Sinica*, 26, 1444–1449. (in Chinese with English abstract)
[陈利顶, 傅伯杰, 赵文武 (2006) “源”“汇”景观理论及其生态学意义. 生态学报, 26, 1444–1449.]
- Chen QQ, Li ML, Wang X, Wang P, Yang JW, Wang MY, Yang WK (2019) Identification of potential ecological corridors for Marco Polo sheep in Taxkorgan Wildlife Nature Reserve, Xinjiang, China. *Biodiversity Science*, 27, 186–199. (in Chinese with English abstract)
[陈强强, 李美玲, 王旭, 王鹏, 杨建伟, 汪沐阳, 杨维康 (2019) 新疆塔什库尔干野生动物自然保护区马可波罗盘羊潜在生态廊道识别. 生物多样性, 27, 186–199.]
- Cohen EB, Hostetler JA, Hallsworth MT, Rushing CS, Sillett TS, Marra PP (2018) Quantifying the strength of migratory connectivity. *Methods in Ecology and Evolution*, 9, 513–524.
- Cooper NW, Ewert DN, Wunderle JM, Helmer EH, Marra PP (2019) Revising the wintering distribution and habitat use of

- the Kirtland's warbler using playback surveys, citizen scientists, and geolocators. *Endangered Species Research*, 38, 79–89.
- Cormier RL, Humple DL, Gardali T, Seavy NE (2013) Light-level geolocators reveal strong migratory connectivity and within-winter movements for a coastal California Swainson's Thrush (*Catharus ustulatus*) population. *The Auk*, 130, 283–290.
- Deng XQ, Zhao Q, Fang L, Xu ZG, Wang X, He HR, Cao L, Fox AD (2019) Spring migration duration exceeds that of autumn migration in Far East Asian Greater White-fronted Geese (*Anser albifrons*). *Avian Research*, 10, 319–329.
- Diniz MF, Cushman SA, Machado RB, De Marco P (2020) Landscape connectivity modeling from the perspective of animal dispersal. *Landscape Ecology*, 35, 41–58.
- Donovan TM, Thompson FR, Faaborg J, Probst JR (1995) Reproductive success of migratory birds in habitat sources and sinks. *Conservation Biology*, 9, 1380–1395.
- Driezen K, Adriaensen F, Rondinini C, Doncaster CP, Matthysen E (2007) Evaluating least-cost model predictions with empirical dispersal data: A case-study using radiotracking data of hedgehogs (*Erinaceus europaeus*). *Ecological Modelling*, 209, 314–322.
- Dutta T, Sharma S, Mcrae BH, Roy PS, Defries R (2016) Connecting the dots: Mapping habitat connectivity for tigers in central India. *Regional Environmental Change*, 16, 53–67.
- Erickson RA, Diffendorfer JE, Norris DR, Bieri JA, Earl JE, Federico P, Fryxell JM, Long KR, Mattsson BJ, Sample C (2017) Defining and classifying migratory habitats as sources and sinks: The migratory pathway approach. *Journal of Applied Ecology*, 55, 108–117.
- Estrada E, Bodin O (2008) Using network centrality measures to manage landscape connectivity. *Ecological Applications*, 18, 1810–1825.
- Etherington TR, Holland EP (2013) Least-cost path length versus accumulated-cost as connectivity measures. *Landscape Ecology*, 28, 1223–1229.
- Finch T, Butler SJ, Franco AMA, Cresswell W (2017) Low migratory connectivity is common in long-distance migrant birds. *Journal of Animal Ecology*, 86, 662–673.
- Forman RTT (1995) Some general principles of landscape and regional ecology. *Landscape Ecology*, 10, 133–142.
- Forman RTT, Baudry J (1984) Hedgerows and hedgerow networks in landscape ecology. *Environmental Management*, 8, 495–510.
- Forman RTT, Godron M (1986) *Landscape Ecology*. John Wiley & Sons, New York.
- Gong MH, Ouyang ZY, Xu WH, Song YL, Dai B (2015) The location of wildlife corridors under the impact of road disturbance: Case study of a giant panda conservation corridor. *Acta Ecologica Sinica*, 35, 3447–3453. (in Chinese with English abstract) [龚明昊, 欧阳志云, 徐卫华, 宋延龄, 戴波 (2015) 道路影响下野生动物廊道的选址——以大熊猫保护廊道为例. 生态学报, 35, 3447–3453.]
- Guan TP, Ge BM, Chen LM, You ZQ, Tang ZH, Liu H, Song YL (2015) Home range and fidelity of Sichuan takin. *Acta Ecologica Sinica*, 35, 1862–1868. (in Chinese with English abstract) [官天培, 葛宝明, 谌利民, 游章强, 唐中海, 刘昊, 宋延龄 (2015) 四川羚牛的家域与忠诚度. 生态学报, 35, 1862–1868.]
- Guillemain M, Calenge C, Champagnon J, Hearn R (2017) Determining the boundaries of migratory bird flyways: A Bayesian model for Eurasian teal *Anas crecca* in western Europe. *Journal of Avian Biology*, 48, 1331–1341.
- Guo XM, Wang LX, Yang ZB, Zhao JW, Yang HP (2015) Large design case study of wildlife migration corridor—A case study for development of biodiversity conservation corridor between Mengla Sub-reserve and Mengyang Sub-reserve. *Journal of Shandong Forestry Science and Technology*, 45(1), 1–7. (in Chinese with English abstract) [郭贤明, 王兰新, 杨正斌, 赵建伟, 杨鸿培 (2015) 大型野生动物迁徙廊道设计案例分析——以勐腊·勐养保护区间廊道设计为例. 山东林业科技, 45(1), 1–7.]
- Hallworth MT, Sillett TS, Van Wilgenburg SL, Hobson KA, Marra PP (2015) Migratory connectivity of a Neotropical migratory songbird revealed by archival light-level geolocators. *Ecological Applications*, 25, 336–347.
- Hanski I (1998) Metapopulation dynamics. *Nature*, 396, 41–49.
- Hou N, Dai Q, Ran JH, Jiao YY, Cheng Y, Zhao C (2014) A corridor design for the giant panda in the Niba Mountain of China. *Chinese Journal of Applied and Environmental Biology*, 20, 1039–1045. (in Chinese with English abstract) [侯宁, 戴强, 冉江洪, 焦迎迎, 程勇, 赵成 (2014) 大相岭山系泥巴山大熊猫生境廊道设计. 应用与环境生物学报, 20, 1039–1045.]
- Iwamura T, Fuller RA, Possingham HP (2014) Optimal management of a multispecies shorebird flyway under sea-level rise. *Conservation Biology*, 28, 1710–1720.
- Keeley ATH, Beier P, Keeley BW, Fagan ME (2017) Habitat suitability is a poor proxy for landscape connectivity during dispersal and mating movements. *Landscape Urban Planning*, 161, 90–102.
- Kerr B, Neuhauser C, Bohannan BJM, Dean AM (2006) Local migration promotes competitive restraint in a host-pathogen ‘Tragedy of the Commons’. *Nature*, 442, 75–78.
- Kneitel JM, Miller TE (2003) Dispersal rates affect species composition in metacommunities of *Sarracenia purpurea* inquiline. *The American Naturalist*, 162, 165–171.
- Knight SM, Bradley DW, Clark RG, Gow EA, Belisle M, Berzins LL, Blake T, Bridge ES, Burke L, Dawson RD, Dunn PO, Garant D, Holroyd GL, Hussell DJT, Lansdorp O, Laughlin AJ, Leonard ML, Pelletier F, Shutler D, Siefferman L, Taylor CM, Trefry HE, Vleck CM, Vleck D, Winkler DW, Whittingham LA, Norris DR (2018) Constructing and evaluating a continent-wide migratory

- songbird network across the annual cycle. *Ecological Monographs*, 88, 445–460.
- Kool JT, Moilanen A, Treml EA (2013) Population connectivity: Recent advances and new perspectives. *Landscape Ecology*, 28, 165–185.
- Lapoint SD, Gallery P, Wikelski M, Kays R (2013) Animal behavior, cost-based corridor models, and real corridors. *Landscape Ecology*, 28, 1615–1630.
- LaRue MA, Nielsen CK (2008) Modelling potential dispersal corridors for cougars in midwestern North America using least-cost path methods. *Ecological Modelling*, 212, 372–381.
- Li H, Li L, Wu GS, Zhou Y, Li WW, Mei ZW (2018) Analysis of the landscape-level connectivity of the Yunnan snub-nosed monkey habitat based on circuit theory. *Acta Ecologica Sinica*, 38, 2221–2228. (in Chinese with English abstract) [李慧, 李丽, 吴巩胜, 周跃, 李雯雯, 梅泽文 (2018) 基于电路理论的滇金丝猴生境景观连通性分析. *生态学报*, 38, 2221–2228.]
- Li HL, Li DH, Li T, Qiao Q, Yang J, Zhang HM (2010) Application of least-cost path model to identify a giant panda dispersal corridor network after the Wenchuan earthquake—Case study of Wolong Nature Reserve in China. *Ecological Modelling*, 221, 944–952.
- Li WP, Bao H, Zhang MH (2017) Habitat analysis and design of potential ecological corridors for Amur tiger in Northeastern China. *Acta Theriologica Sinica*, 37, 317–326. (in Chinese with English abstract) [李维平, 包衡, 张明海 (2017) 中国东北虎栖息地分析与潜在生态廊道构建. *兽类学报*, 37, 317–326.]
- Li XZ, Xiao DN, Hu YM, Wang XL (2001) Effect of wetland landscape pattern on nutrient reduction in the Liaohe Delta. *Acta Geographica Sinica*, 56, 32–43. (in Chinese with English abstract) [李秀珍, 肖笃宁, 胡远满, 王宪礼 (2001) 辽河三角洲湿地景观格局对养分去除功能影响的模拟. *地理学报*, 56, 32–43.]
- Liu SL, Hou XY, Yin YJ, Cheng FY, Zhang YQ, Dong SK (2017) Research progress on landscape ecological networks. *Acta Ecologica Sinica*, 37, 3947–3956. (in Chinese with English abstract) [刘世梁, 侯笑云, 尹艺洁, 成方妍, 张月秋, 董世魁 (2017) 景观生态网络研究进展. *生态学报*, 37, 3947–3956.]
- Liu XH, Wang T, Wang PY, Yang J (2008) Application research of radio-tracking data on giant panda movements in Wolong Nature Reserve, China. *Acta Theriologica Sinica*, 28, 180–186. (in Chinese with English abstract) [刘雪华, 王亭, 王鹏彦, 杨健 (2008) 无线电颈圈定位数据应用于卧龙大熊猫移动规律的研究. *兽类学报*, 28, 180–186.]
- Marra PP, Norris DR, Haig SM, Webster MS, Royle JA (2006) Migratory connectivity. In: *Conservation Connectivity* (eds Crooks K, Sanjayan MA), pp. 157–183. Cambridge University Press, New York.
- Martin J, Vourch G, Bonnot N, Cargnelutti B, Chaval Y, Lourtet B, Goulard M, Hoch T, Plantard O, Hewison AJM (2018) Temporal shifts in landscape connectivity for an ecosystem engineer, the roe deer, across a multiple-use landscape. *Landscape Ecology*, 33, 937–954.
- Mcrae BH, Dickson BG, Keitt TH, Shah VB (2008) Using circuit theory to model connectivity in ecology, evolution, and conservation. *Ecology*, 89, 2712–2724.
- Merriam G (1984) Connectivity: A fundamental ecological characteristic of landscape pattern. In: *Proceedings of the First International Seminar on Methodology in Landscape Ecological Research and Planning* (eds Brandt J, Agger P), pp. 5–15. Roskilde Universitetsforlag GeoRuc, Roskilde.
- Nicol S, Wiederholt R, Diffendorfer JE, Mattsson BJ, Thogmartin WE, Semmens DJ, Lopez-Hoffman L, Norris DR (2016) A management-oriented framework for selecting metrics used to assess habitat- and path-specific quality in spatially structured populations. *Ecological Indicators*, 69, 792–802.
- Palm EC, Newman SH, Prosser DJ, Xiao XM, Ze L, Batbayar N, Balachandran S, Takekawa JY (2015) Mapping migratory flyways in Asia using dynamic Brownian bridge movement models. *Movement Ecology*, 3, art3.
- Panzacchi M, Van Moorter B, Strand O, Saerens M, Kivimaki I, Clair CCS, Herfindal I, Boitani L (2016) Predicting the continuum between corridors and barriers to animal movements using Step Selection Functions and Randomized Shortest Paths. *Journal of Animal Ecology*, 85, 32–42.
- Poor EE, Loucks C, Jakes A, Urban DL (2012) Comparing habitat suitability and connectivity modeling methods for conserving pronghorn migrations. *PLoS ONE*, 7, e49390.
- Pulliam HR (1988) Sources, sinks, and population regulation. *The American Naturalist*, 132, 652–661.
- Pulling MG, Johnson CJ (2010) Maintaining or restoring connectivity of modified landscapes: Evaluating the least-cost path model with multiple sources of ecological information. *Landscape Ecology*, 25, 1547–1560.
- Risser PG, Karr JR, Forman RTT (1984) *Landscape Ecology: Directions and Approaches*. Illinois Natural History Survey Special Publication, Urbana.
- Runge JP, Runge MC, Nichols JD (2006) The role of local populations within a landscape context: Defining and classifying sources and sinks. *The American Naturalist*, 167, 925–938.
- Sample C, Bieri JA, Allen B, Dementieva Y, Carson A, Higgins C, Piatt S, Qiu S, Stafford S, Mattsson BJ, Semmens DJ, Thogmartin WE, Diffendorfer JE (2019) Quantifying source and sink habitats and pathways in spatially structured populations: A generalized modelling approach. *Ecological Modelling*, 407, 108715.
- Sarà M, Bondì S, Bermejo A, Bourgeois M, Bouzin M, Bustamante J, Puente J, Evangelidis A, Frassanito A, Fulco E, Giglio G, Gradev G, Griggio M, López-Ricaurte L, Kordopatis P, Marin S, Martínez J, Mascara R, Mellone U,

- Pellegrino SC, Pilard P, Podofillini S, Romero M, Gustin M, Saulnier N, Serra L, Sfougaris A, Urios V, Visceglia M, Vlachopoulos K, Zanca L, Cecere JG, Rubolini D (2019) Broad-front migration leads to strong migratory connectivity in the lesser kestrel (*Falco naumanni*). *Journal of Biogeography*, 46, 13713.
- Shan N, Zhou KX, Pan Y, Tang FK (2019) Research advances in design methods of biodiversity conservation corridors. *Acta Ecologica Sinica*, 39, 411–420. (in Chinese with English abstract) [单楠, 周可新, 潘扬, 唐夫凯 (2019) 生物多样性保护廊道构建方法研究进展. *生态学报*, 39, 411–420.]
- Sheehy J, Taylor CM, Norris DR (2011) The importance of stopover habitat for developing effective conservation strategies for migratory animals. *Journal of Ornithology*, 152, 161–168.
- Song LL, Qin MZ (2016) Identification of ecological corridors and its importance by integrating circuit theory. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 27, 3344–3352. (in Chinese with English abstract) [宋利利, 秦明周 (2016) 整合电路理论的生态廊道及其重要性识别. *应用生态学报*, 27, 3344–3352.]
- Song YL, Zeng ZG, Zhang J, Wang XJ, Gong HS, Wang KW (2000) Home range of golden takin (*Budorcas taxicolor bedfordi*) in Foping Nature Reserve, Shaanxi, China. *Acta Theriologica Sinica*, 20, 241–249. (in Chinese with English abstract) [宋延龄, 曾治高, 张坚, 王学杰, 巩会生, 王宽武 (2000) 秦岭羚牛的家域研究. *兽类学报*, 20, 241–249.]
- Taylor CM, Hall RJ (2012) Metapopulation models for seasonally migratory animals. *Biology Letters*, 8, 477–480.
- Taylor CM, Norris DR (2010) Population dynamics in migratory networks. *Theoretical Ecology*, 3, 65–73.
- Taylor PD, Fahrig L, Henein K, Merriam G (1993) Connectivity is a vital element of landscape structure. *Oikos*, 68, 571–573.
- Thogmartin WE (2010) Modeling and mapping Golden-winged Warbler abundance to improve regional conservation strategies. *Avian Conservation and Ecology*, 5, art12.
- Thurfjell H, Ciuti S, Boyce MS (2014) Applications of step-selection functions in ecology and conservation. *Movement Ecology*, 2, 1–12.
- Turner MG (1989) Landscape ecology: The effect of pattern on process. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 20, 171–197.
- Turner MG (2015) Twenty-five Years of United States Landscape Ecology: Looking Back and Forging Ahead. Springer, New York.
- Van Toor ML, Kranstauber B, Newman SH, Prosser DJ, Takekawa JY, Technitis G, Weibel R, Wikelski M, Safi K (2018) Integrating animal movement with habitat suitability for estimating dynamic migratory connectivity. *Landscape Ecology*, 33, 879–893.
- Vanthomme HPA, Nzamba BS, Alonso A, Todd AF (2019) Empirical selection between least-cost and current-flow designs for establishing wildlife corridors in Gabon. *Conservation Biology*, 33, 329–338.
- Wang W, Zhang J, Ma JZ, Liu HB (2007) Analysis on wild boars home ranges in south Lesser Khingan Mountains. *Acta Theriologica Sinica*, 27, 257–262. (in Chinese with English abstract) [王文, 张静, 马建章, 刘海波 (2007) 小兴安岭南坡野猪家域分析. *兽类学报*, 27, 257–262.]
- Wang X, Cao L, Batbayar N, Fox AD (2018) Variability among autumn migration patterns of Mongolian Common Shelducks (*Tadorna tadorna*). *Avian Research*, 9, 71–81.
- Watts K, Eycott AE, Handley P, Ray D, Humphrey JW, Quine CP (2010) Targeting and evaluating biodiversity conservation action within fragmented landscapes: An approach based on generic focal species and least-cost networks. *Landscape Ecology*, 25, 1305–1318.
- Webster MS, Marra PP, Haig SM, Bensch S, Holmes RT (2002) Links between worlds: Unraveling migratory connectivity. *Trends in Ecology & Evolution*, 17, 76–83.
- Wiederholt R, Mattsson BJ, Thogmartin WE, Runge MC, Diffendorfer JE, Erickson RA, Federico P, Lopez-Hoffman L, Fryxell JM, Norris DR, Sample C (2018) Estimating the per-capita contribution of habitats and pathways in a migratory network: A modelling approach. *Ecography*, 41, 815–824.
- Wu CG, Zhou ZX, Wang PC, Xiao WF, Teng MJ, Peng L (2009) Evaluation of landscape connectivity based on least-cost model. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 20, 2042–2048. (in Chinese with English abstract) [吴昌广, 周志翔, 王鹏程, 肖文发, 滕明君, 彭丽 (2009) 基于最小费用模型的景观连接度评价. *应用生态学报*, 20, 2042–2048.]
- Wu JG (2000) Landscape ecology—Concepts and theories. *Chinese Journal of Ecology*, 19, 42–52. (in Chinese with English abstract) [邬建国 (2000) 景观生态学——概念与理论. *生态学杂志*, 19, 42–52.]
- Xu Y, Si Y, Takekawa J, Liu Q, Prins HHT, Yin S, Prosser DJ, Gong P, de Boer WF (2020) A network approach to prioritize conservation efforts for migratory birds. *Conservation Biology*, 34, 416–426.
- Xu Y, Si Y, Wang Y, Zhang Y, Prins HHT, Cao L, de Boer WF (2019) Loss of functional connectivity in migration networks induces population decline in migratory birds. *Ecological Applications*, 29, e01960.
- Xue YD, Li L, Li DQ, Wu GS, Zhou Y, Lü XX (2011) Analysis of habitat connectivity of the Yunnan snub-nosed monkeys (*Rhinopithecus bieti*) using landscape genetics. *Acta Ecologica Sinica*, 31, 5886–5893. (in Chinese with English abstract) [薛亚东, 李丽, 李迪强, 吴巩胜, 周跃, 吕奎喜 (2011) 基于景观遗传学的滇金丝猴栖息地连接度分析. *生态学报*, 31, 5886–5893.]
- Yang HJ, Zhang HH, Dou HS, Shen XQ, Yan WB, Zhang Y,

- Gui MQ, Bao MR, Chen JRMT (2006) Home range and habitat utilization of wolves during winter in Hulunbeir, Inner Mongolia. Journal of Northeast Forestry University, 34(4), 52–53. (in Chinese with English abstract) [杨红军, 张洪海, 窦华山, 沈秀清, 颜文博, 张友, 桂满全, 包牧仁, 陈吉日本图 (2006) 呼伦贝尔草原冬季狼的巢域和生境利用. 东北林业大学学报, 34(4), 52–53.]
- Yuan B, Xie S, Liu B, Xue D, Sun D (2019) Differential movement pattern of Père David's deer associated with the temporal rhythm using GPS collar fix. Global Ecology and Conservation, 18, e00641.
- Yuan L, Ma H, Cheng Y, Yang H, Sagen GL, Yadamsuren A, Zhu HY, Ma YQ, Wang JL, Zhang S, Ma XY, Diao QA, Liu SC (2015) Qualitative study of wild camels (*Camelus ferus*) home range in Lop Nur, China. Biodiversity Science, 23, 314–320. (in Chinese with English abstract) [袁磊, 马浩, 程芸, 杨欢, 萨根古丽, Yadamsuren A, 朱海涌, 马友青, 王建林, 张砾, 马杏叶, 刁庆安, 刘少创 (2015) 罗布泊野骆驼的家域特征及其意义. 生物多样性, 23, 314–320.]
- Zeller KA, Mcgarigal K, Beier P, Cushman SA, Vickers TW, Boyce WM (2014) Sensitivity of landscape resistance estimates based on point selection functions to scale and behavioral state: Pumas as a case study. Landscape Ecology, 29, 541–557.
- Zeller KA, Mcgarigal K, Cushman SA, Beier P, Vickers TW, Boyce WM (2016) Using step and path selection functions for estimating resistance to movement: Pumas as a case study. Landscape Ecology, 31, 1319–1335.
- Zhang N (2014) Landscape Ecology. Science Press, Beijing. (in Chinese) [张娜 (2014) 景观生态学. 科学出版社, 北京.]
- Zhang Y, Xu DY, Li X, Zhang XY, Wang XB, Wang SQ (2020) Construction of ecological corridors and identification of key nodes in the core area of China-Laos transportation corridors. Acta Ecologica Sinica, 40, 1933–1943. (in Chinese with English abstract) [张玥, 许端阳, 李霞, 张晓宇, 王小博, 王绍强 (2020) 中-老交通走廊核心区生态廊道构建与关键节点识别. 生态学报, 40, 1933–1943.]

(责任编辑: 马克明 责任编辑: 闫文杰)



•技术与方法•

被动声学监测技术在西黑冠长臂猿监测中的应用

钟恩主¹, 管振华^{1,2}, 周兴策¹, 赵友杰¹, 李函³, 谭绍斌⁴, 胡坤融^{1*}

1. 西南林业大学大数据与智能工程学院, 昆明 650224; 2. 西南林业大学云南生物多样性研究院, 昆明 650224; 3. 哀牢山国家级自然保护区, 云南楚雄 675000; 4. 楚雄彝族自治州森林和草原资源监测站, 云南楚雄 675000

摘要: 近年来, 被动声学监测技术被广泛应用于陆生哺乳动物的监测, 它能以较低的价格和非侵入的方式在特定区域进行野生动物无人值守监测, 面临的主要问题是需要人工收回数据和后期数据分析整理较为困难。本研究设计了一套被动声学监测系统用于西黑冠长臂猿(*Nomascus concolor*)监测, 监测系统在野外由太阳能供电, 使用自研的指向性拾音器阵列采集鸣声数据, 并通过无线网桥实时传输数据至管护局办公楼的服务器进行存储, 通过后台的鸣声数据管理系统辅助研究人员识别鸣声和辨认鸣声来源方向, 简化数据采集和处理流程。该系统在哀牢山国家级自然保护区枇杷箐科研监听点对两个西黑冠长臂猿群体进行了351天的连续监测, 特点为: 系统运行长期稳定, 数据通过无线方式传输便捷高效且不受季节天气影响。指向性拾音器阵列能有效分辨长臂猿鸣声来源方向, 弥补了传统监测设备难以分辨鸣声方向的缺陷。该系统与现有人工监测方法相比在数据采集的持续性、连续性、完整度以及鸣声数据处理智能化和监测成本方面均具有一定优势, 符合西黑冠长臂猿持续长期监测需求, 未来可作为西黑冠长臂猿自动化监测的解决方案进行推广应用。

关键词: 被动声学监测; 指向性拾音器阵列; 西黑冠长臂猿; 声源定位

钟恩主, 管振华, 周兴策, 赵友杰, 李函, 谭绍斌, 胡坤融 (2021) 被动声学监测技术在西黑冠长臂猿监测中的应用. 生物多样性, 29, 109–117. doi: 10.17520/biods.2020215.

Zhong EZ, Guan ZH, Zhou XC, Zhao YJ, Li H, Tan SB, Hu KR (2021) Application of passive acoustic monitoring technology in the monitoring of western black crested gibbons. Biodiversity Science, 29, 109–117. doi: 10.17520/biods.2020215.

Application of passive acoustic monitoring technology in the monitoring of western black crested gibbons

Enzhu Zhong¹, Zhenhua Guan^{1,2}, Xingce Zhou¹, Youjie Zhao¹, Han Li³, Shaobin Tan⁴, Kunrong Hu^{1*}

1 College of Big Data and Intelligent Engineering, Southwest Forestry University, Kunming 650224

2 Yunnan Academy of Biodiversity, Southwest Forestry University, Kunming 650224

3 Ailao Mountain National Nature Reserve, Chuxiong, Yunnan 675000

4 Monitoring Station of Forest and Grassland Resources in Chuxiong Yi Autonomous Prefecture, Chuxiong, Yunnan 675000

ABSTRACT

Aims: Passive acoustic monitoring technology has begun to be widely used for monitoring terrestrial mammals. Such technology enables the unattended monitoring of wildlife in specific areas at a low-cost and in a non-invasive manner. The main problem, however, is the need to manually retrieve the data. Moreover, the subsequent data analysis and sorting can be complicated.

Innovation: In this study, a passive acoustic monitoring system was designed for monitoring the western black crested gibbon (*Nomascus concolor*). The monitoring system is powered by solar energy in the field. Sound data are collected by a directional pick-up array. The data are transmitted through a wireless network to a server in the management office building. Researchers are assisted in identifying the sound and the direction of the sound by using the sound-data management system, which simplifies data collection and processing.

收稿日期: 2020-05-26; 接受日期: 2020-07-31

基金项目: 国家自然科学基金(31960142)、云南省教育厅科学基金(2017ZZX212)、云南省专业学位研究生教学案例库项目和云南省高校优势特色重点学科(生物学)建设项目

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: hukunrong@swfu.edu.cn

Significance: This system has been continuously monitoring two groups of western black crested gibbons for at least 351 days at the monitoring site (of Pipaqing in the Ailao Mountain Nature Reserve). Monitoring results up until now demonstrate that the system has had a long continuous run-time and is not affected by the weather conditions; data transmission is convenient and efficient; the directions of sound source can be determined by the directional pick-up array well, overcoming the shortcomings of traditional monitoring equipment. This system has advantages over manual monitoring methods in terms of data continuity and integrity, intelligence in data processing, and monitoring costs. This system meets the continuous long-term monitoring needs of western black crested gibbons, and can be improved and applied in the future as an automated solution for the monitoring of this primate species.

Key words: passive acoustic monitoring; directional pick-up array; western black crested gibbon; sound source localization

对野生动物进行长期监测是野生动物研究、保护、管理和资源可持续利用的核心环节。被动声学监测(passive acoustic monitoring, PAM)技术最早被应用于水生动物的监测(Watkins & Schevill, 1972)。近年来,该项技术也被应用到陆栖动物的监测中(Blumstein et al, 2011),包括昆虫(Chesmore & Ohya, 2004)、鸟类(Swiston & Mennill, 2009)以及哺乳动物中的非洲象(*Loxodonta africana*, Thompson et al, 2010)、梅花鹿(*Cervus nippon*, Enari et al, 2017)、蝙蝠(MacSwiney et al, 2008)、灵长类(Kalan et al, 2015, 2016)等。被动声学监测技术通过在野生动物活动区域部署声学传感器记录动物鸣声,以非侵入的方式获取长期监测数据,能有效弥补人工监测在数据获取持续性和完整度方面的局限性,同时降低时间成本和人工开支。生态信息学和大数据技术的发展为监测数据处理提供了更高效的手段,但自动化的被动声学监测技术目前仍处于探索阶段。

在众多具有鸣叫习性的哺乳动物中,长臂猿科动物鸣声独特且传播距离较远(范朋飞等,2010),鸣叫通常被用于野生长臂猿种群的分布和数量调查,以帮助制定合理的保护措施(Brockelman & Srikosamatara, 1993),因此长臂猿十分适合作为被动声学监测系统的测试对象。长臂猿科物种是小型类人猿,目前全球已被命名的20种长臂猿中,有6种分布在中国海南、云南、广西的热带或亚热带森林中,4种被列为极危(CR, IUCN, 2020)。其中西黑冠长臂猿(*Nomascus concolor*)在中国境内分布有最大种群数量,约270群(管振华等,2017)。鸣叫是西黑冠长臂猿的典型行为特征,所有成年长臂猿个体都能发出嘹亮的鸣声,这些鸣声结构复杂,具有个体、性别、甚至群体差异(范朋飞等,2010)。

迄今为止,多项关于西黑冠长臂猿鸣声的研究

成果均是基于人工监测(Fan et al, 2009; Sun et al, 2011)。人工监测多以项目形式展开,项目一旦结束监测很难继续进行,因此数据获取的持续性、完整性能力不足(管振华等,2017)。而现有生物声学记录设备的工作方式与红外相机类似,需定期更换电池及存储介质,后期维护成本高,且存在数据丢失及损坏风险,难以适应长期监测需求。同时,当前监测方法大多使用全向拾音器(Spillmann et al, 2015)对长臂猿鸣叫方位进行判定,监测时需要至少3台能进行时间同步的设备,按照三角形的方式部署在长臂猿群体家域范围内进行基本的鸣声数据采集。而后通过人工定期回收数据,并使用专业声学软件进行汇总计算才能判定鸣声来源方向,一旦有一台设备出现故障或是监测设备部署不合理便无法实现鸣叫方位判定。整体操作复杂且后期管理成本较高,更多的是在短期监测项目中使用。

为满足西黑冠长臂猿长期监测需求,本研究设计了一套自动化被动声学监测系统。监测系统由太阳能供电,使用自研的指向性拾音器阵列对西黑冠长臂猿进行监测,并利用无线传输系统将监测到的鸣声数据实时传输至管护局中心机房服务器存储,配合数据分析管理系统,方便研究人员随时管理和分析监测数据。

1 材料与方法

1.1 实验地点

哀牢山国家级自然保护区楚雄片区位于哀牢山中北段山体的东面,地理位置为 $100^{\circ}54' - 101^{\circ}30' E$, $23^{\circ}36' - 24^{\circ}44' N$,总面积为 $46.56 km^2$,占整个云南哀牢山国家级自然保护区总面积($677 km^2$)的6.8%。其中,核心区面积为 $12.31 km^2$,实验区为 $8.76 km^2$,缓冲区为 $25.49 km^2$ 。主要保护对象是亚

热带中山湿性常绿阔叶林及其生态系统, 以及西黑冠长臂猿、红豆杉(*Taxus chinensis*)等珍稀濒危动植物资源及其栖息地。

监测系统搭建于云南哀牢山国家级自然保护区楚雄片区枇杷箐科研监听点(101°02' E, 24°34' N, 孙国政等, 2012), 监听点海拔2,397 m, 地处保护区核心区, 四周空旷, 利于长臂猿鸣声监听。

1.2 系统设计

1.2.1 整体设计方案

本研究设计的被动声学监测系统由1个监测点和2个信号传输中继点组成, 每个点位均配备了相同规格的太阳能供电系统和无线传输系统, 而指向性拾音器阵列则仅在监测点配备, 数据管理系统部署在管护局服务器(图1)。太阳能电池板单独安装在离地2 m的支架上, 其余设备均安装在小型三角拉线监测塔上, 监测塔全高为10 m(塔身高8 m, 避雷针高2 m)。

1.2.2 各部分设计

(1) 指向性拾音器阵列

本研究使用自研的指向性拾音器阵列(专利号: ZL 2018 2 2264510.6)进行鸣声数据采集。指向性拾音器阵列由多个指向性拾音器按一定规则在同一平面排列组成, 设计时为排除拾音器间距较小造成的电磁干扰和空间混叠效应, 根据被监测声源最高频率按公式1 (McCowan, 2001)对拾音器阵列中各拾音器间隔进行设计。

$$d \geq \frac{\lambda_{\min}}{2} = \frac{c}{2f} \quad (1)$$

式中, d 为拾音器间隔, 单位m; λ 为波长, 单位m; c

为声速, 空气中约为340 m/s; f 为频率, 单位Hz。西黑冠长臂猿鸣声频率主要集中于0.5–2 kHz左右, 一些强调音节谐波频率甚至可达到5.828 kHz (范朋飞等, 2010)。为便于计算, 本文将西黑冠长臂猿最高鸣声频率记为6 kHz, 带入公式(1), 计算得到用于监测西黑冠长臂猿的指向性拾音器阵列内各拾音器之间的空间距离不小于2.8 cm即可。而本研究实际制作时使用6只单独的指向性拾音器(快鱼TRADIO R系列户外拾音器, 监听范围45°夹角, 灵敏度-38 dB, 信噪比85 dB)组成拾音器阵列, 考虑到设备自身尺寸及安装维护等因素, 将拾音器间距设计为30 cm, 则真实的拾音器阵列排列近似一个边长30 cm的正六边形, 六边形的6个顶点分别对应6只指向性拾音器(图2), 拾音器阵列监测频率范围为20 Hz–22 kHz, 除监测长臂猿外还适用于其他动物的鸣声监测。

拾音器阵列安装在监测塔顶部(高度: 8 m), 同时各拾音器均安装了防风罩以减小风噪影响。阵列内各拾音器按顺时针方向依次编号, 其中3号拾音器所指中心方向为西偏北20°, 6号拾音器所指中心方向为东偏南20°(图2a)。拾音器采集到的音频数据存储格式为aac (采样率32 kHz, 位深: 32 bit, 单声道), 每个文件存储30 min音频数据, 大小为10.3 MB, 音频文件按拾音器编号分别存储, 且每份音频文件尾部均有拾音器编号标识, 具体的音频文件命名格式为“年_月_日_时_分_秒_拾音器编号.aac”。

(2) 太阳能供电系统

监测系统中除管护局外其余传输节点均由太

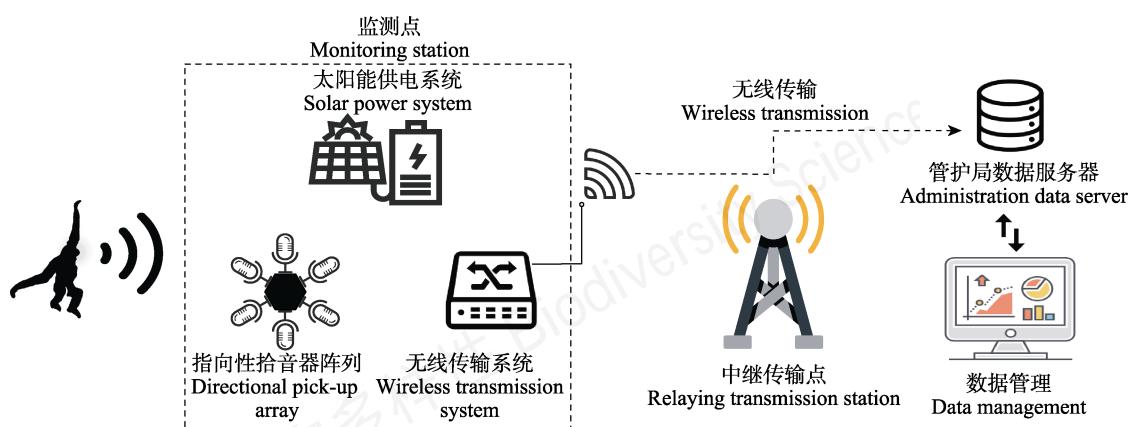


图1 被动声学监测系统架构

Fig. 1 Passive acoustic monitoring system architecture

阳能供电系统供电，每个传输节点分别配备有4块36 V/250 W多晶硅太阳能电池板(太阳能板与地面成25°夹角，面朝正南方)和4块12 V/200 Ah硅胶电池，此配置可保障监测系统不间断工作7个连续阴雨天。

(3) 无线传输系统

监测数据通过无线数字微波传输。传输系统搭建时，先利用ArcGIS 10.3平台与哀牢山保护区楚雄片区2 m分辨率数字高程数据、野生动物监测点、监测样线矢量数据进行信号传输可视化分析，预先确定监测网络各传输节点位置，经实地传输测试后确认最终传输节点位置(图3)。

图3a所示信号传输线路全长14.7 km，细分为

管护局至防火瞭望塔(传输距离: 1.5 km)、防火瞭望塔至中继传输点(传输距离: 11.4 km)、中继传输点至枇杷箐监测点(传输距离: 1.8 km)三个传输分段。在民用无线数字微波频段中，5.8 GHz频段雨衰小，稳定性高，相较于2.4 GHz频段更适合用于户外远距离无线传输，故系统采用5.8 GHz频段户外千兆无线网桥进行数据传输(最高传输速率: 867 Mbps)，无线网桥安装在监测塔顶部高度8 m的位置。

(4) 鸣声数据管理系统

为方便数据管理和处理，本研究采用B/S(浏览器/服务器架构)设计了Web端的数据管理系统，研究人员可直接通过此系统对鸣声数据进行管理和初步处理。数据管理系统使用Python作为后端开发

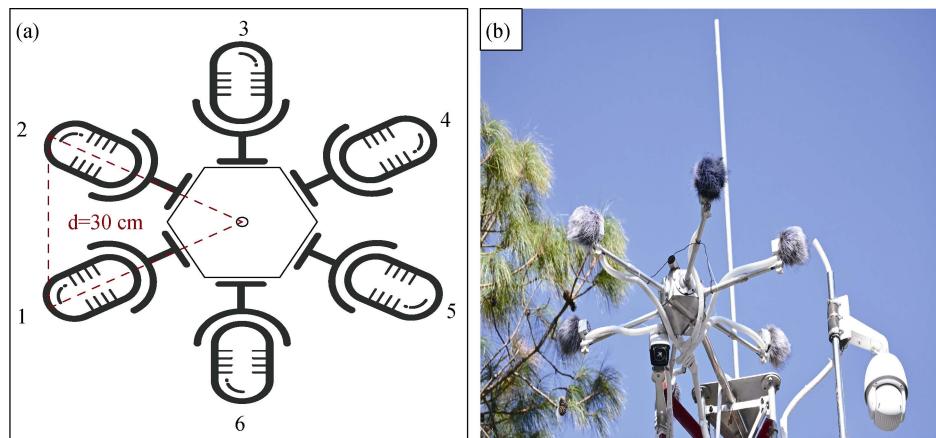


图2 指向性拾音器阵列。(a)示意图; (b)实物图。

Fig. 2 The directional pick-up array. (a) Schematic diagram; (b) Picture of real products.

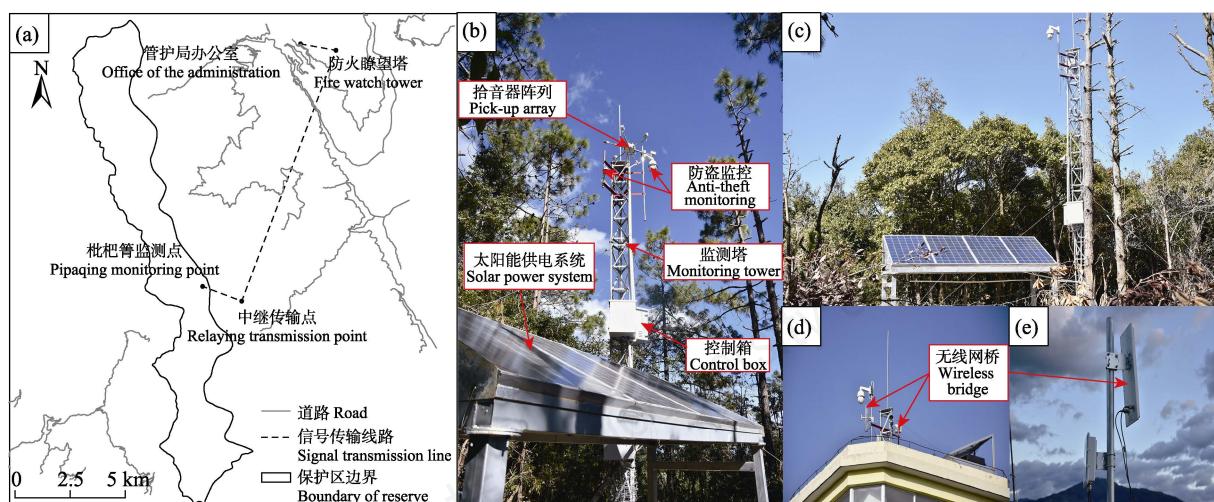


图3 无线传输线路及实物图。(a)传输线路示意; (b)监测点; (c)中继点; (d)防火瞭望塔; (e)管护局办公室。

Fig. 3 Wireless transmission line and physical figure. (a) Transmission lines diagram; (b) Monitoring point; (c) Relaying transmission point; (d) Fire watch tower; (e) Office of the administration.

语言, 配合Flask框架和WaveSurfer.js语音插件包完成, 具体功能包含: (1)数据管理。通过数据管理系统访问存储于数据服务器的监测数据, 对监测数据进行初步预览, 标记含有西黑冠长臂猿鸣声的文件, 剔除无效文件。(2)数据标注。使用者在数据管理系统中通过频谱可视化对音频文件进行标注(标注内容包含: 起止时间、持续时间和鸣叫类型等), 并根据需求截取存储对应音频片段。

1.3 实验验证

监测系统开始运行时间为2018年9月15日, 实验选取监测系统在2018年9月15日至2019年8月31日间西黑冠长臂猿的监测结果对系统进行评估。首先, 分析记录监测周期内采集到的西黑冠长臂猿鸣声起止时间及鸣叫类型。其次, 在监测点西黑冠长臂猿群体调查结果的基础上(Zhou et al, 2019), 借助拾音器阵列对西黑冠长臂猿鸣叫方向进行辨认(为减少误判, 仅选取两只或两只以上拾音器在同一时刻记录到的长臂猿鸣声作为分析对象), 辨认

时先对相同时刻来自不同拾音器的鸣声进行声强分析(Praat V6.1.09), 后将声强分析结果与拾音器空间位置对应, 进而分辨长臂猿鸣叫方向, 具体判定流程如图4所示。

2 结果

2.1 监测结果

被动声学监测系统从2018年9月15日至2019年8月31日连续工作351 d, 期间共有91 d监测到西黑冠长臂猿鸣叫(图5), 按照两次鸣叫之间15 min及以上间隔计算, 共监测到96次鸣叫。监测数据汇总显示, 2019年5月是监测周期内西黑冠长臂猿鸣叫最多的月份, 单月共有19 d监测到西黑冠长臂猿鸣叫; 2019年1月与2月, 每月均仅有2 d监测到西黑冠长臂猿鸣叫, 是监测周期内西黑冠长臂猿鸣叫最少的月份(2018年11月因供电故障, 未监测到西黑冠长臂猿鸣声)。

监测周期内监测点附近西黑冠长臂猿鸣叫开

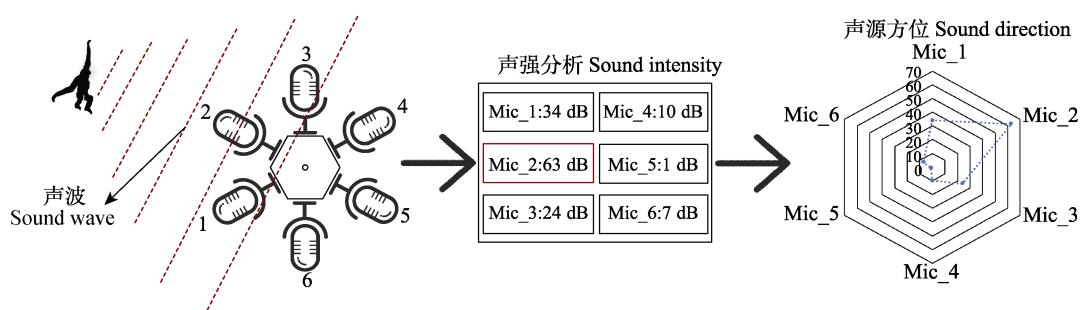


图4 鸣叫方向辨认过程

Fig. 4 Call direction recognition process

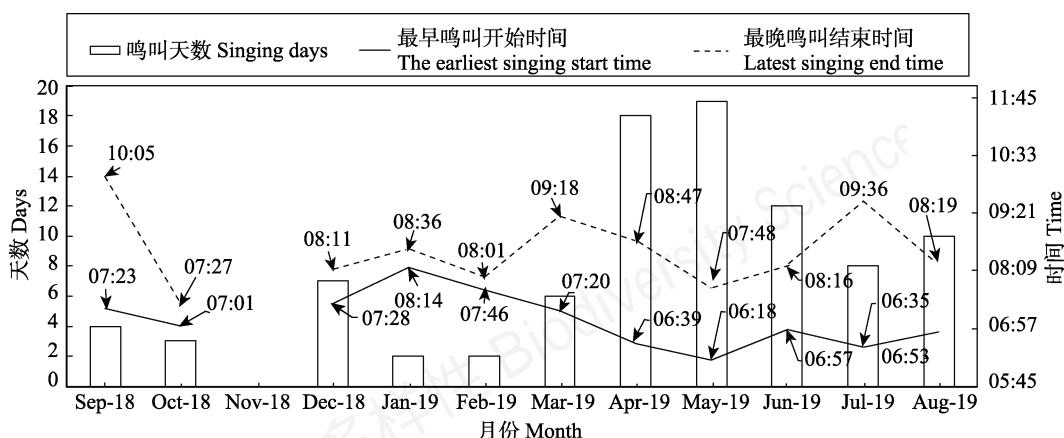


图5 2018年9月15日至2019年8月31日西黑冠长臂猿鸣声监测结果统计

Fig. 5 Statistics of monitoring results of western black crested gibbon song from September 15, 2018 to August 31, 2019

始时间最早的是06:18 (2019年5月), 最晚的是08:14 (2019年1月), 结束时间最早的是07:27 (2018年10月), 最晚的是10:05 (2018年9月) (图5)。96次鸣叫平均持续时间13.11 min (range: 1–37 min, SD = 6.21, n = 96), 最长持续鸣叫发生在2019年4月4日的6:53–7:30, 鸣叫持续了37 min。在2019年3月15日、5月22日、5月26日、6月23日和8月26日同一天内出现了两次鸣叫。监测过程中记录到的长臂猿鸣声按照范朋飞等(2010)对无量山西黑冠长臂猿鸣声音节的划分方法进行划分, 包含雄性简单的重复音节(aa notes) (图6a, b)、弱调节音节(weakly modulated figures) (图6c, d)、强调节音节(modulated figures) (图6e, f)和雌性激动鸣叫(great call) (图7)。

2.2 鸣叫方向辨认结果

监测周期内, 拾音器阵列中两只或两只以上拾音器同时记录到西黑冠长臂猿鸣声的情况共有29 d,

占有鸣声记录总天数的31.8% (共91 d)。仅有单只拾音器记录到长臂猿鸣声的共有62 d, 其中2号拾音器共记录59 d, 占有鸣声记录总数的64.8% (共91 d), 1号拾音器共记录2 d, 3号拾音器记录1 d, 其余的4、5、6号拾音器未出现过单独记录到长臂猿鸣声的情况。

监测点附近西黑冠长臂猿群体鸣声聚类(提取长臂猿鸣声的MFCC特征, 使用Mean Shift算法, 聚类过程见Zhou et al, 2019)和实地调查结果显示, 监测点附近有2个西黑冠长臂猿群体。而拾音器阵列中的6个拾音器均能记录到群体1和群体2的鸣声。将监测点不同长臂猿群体鸣声聚类结果与拾音器阵列的声强分析结果(表1)、鸣声方向分辨结果(图8)对照分析后发现, 西黑冠长臂猿群体1的鸣声主要来自2号拾音器所指方向, 声强最大值为65.88 dB。群体2的鸣声主要来自3、4号拾音器所指方向,

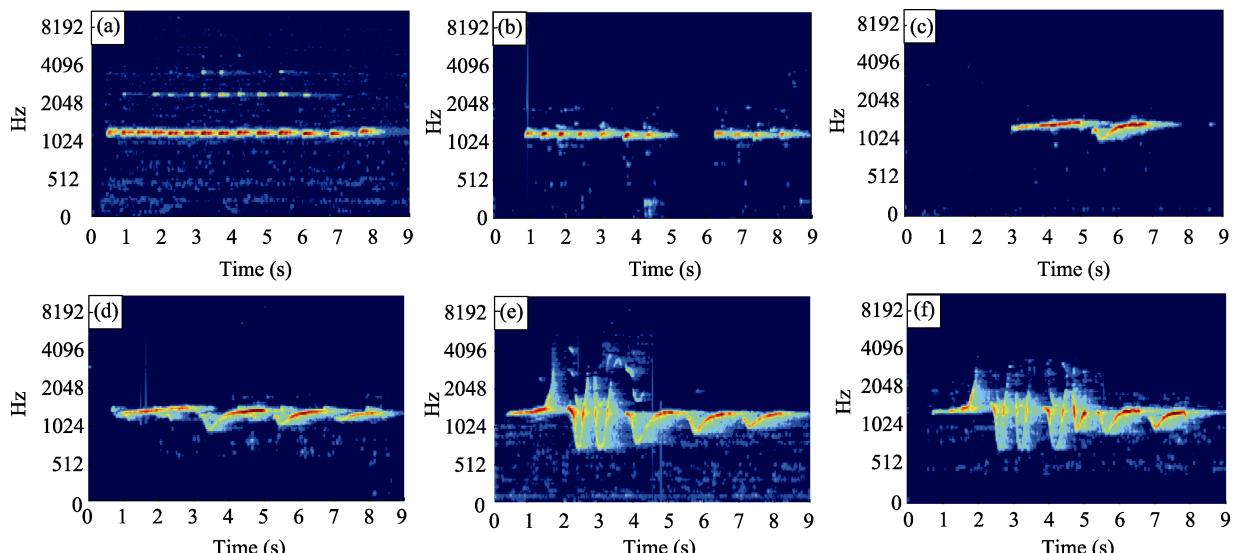


图6 监测点附近成年雄性西黑冠长臂猿不同鸣叫类型的声谱图。a, b: 重复音节; c, d: 弱调节音节; e, f: 强调节音节。

Fig. 6 The sonogram of adult western black crested gibbon male's call types in monitoring station. a, b: Aa notes; c, d: Weakly modulated figures; e, f: Modulated figures.

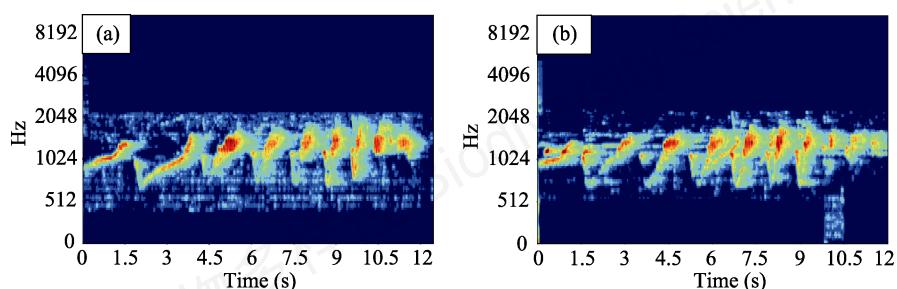


图7 监测点附近雌性西黑冠长臂猿不同类型激动鸣叫的声谱图

Fig. 7 The sonogram of adult western black crested gibbon female's great call types in monitoring station

表1 鸣声样本声强检测结果及对应西黑冠长臂猿群体

Table 1 Sound intensity detection results of the call samples and corresponding population of the western black crested gibbon

日期 Date	鸣声声强 Intensity of calls (dB)						群体 Group
	No.1	No.2	No.3	No.4	No.5	No.6	
2018/9/17	9.438	64.29	42.22	40.84	13.17	39.2	G1
2018/9/20	—	53.22	57.47	63.77	11.96	56.21	G2
2018/10/22	—	57.87	24.36	—	—	—	G1
2019/5/7	—	43.41	39.02	31.91	10.38	—	G1
2019/5/8	—	25.44	56.75	34.49	—	—	G2
2019/5/23	8.7	65.88	43.07	41.66	—	—	G1
2019/6/25	—	58.54	—	38.68	30.9	—	G1
2019/6/29	—	—	38.62	56.87	—	—	G2

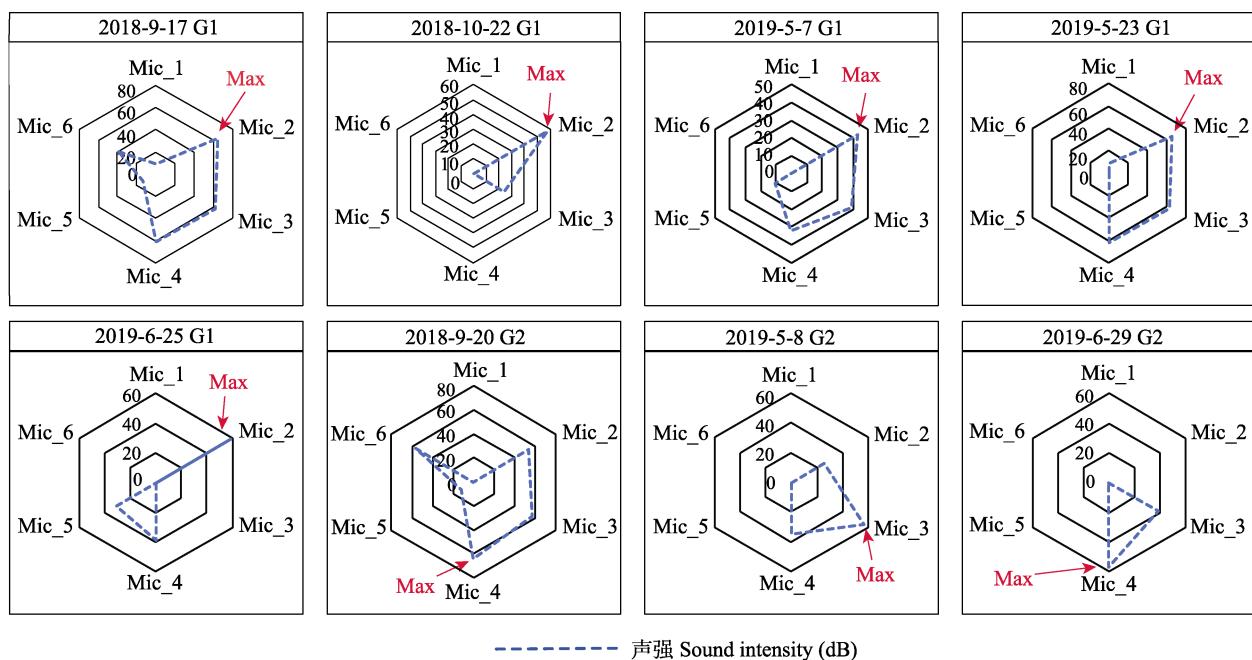
**图8 监测点附近西黑冠长臂猿鸣叫方向示意**

Fig. 8 Call directions of the western black crested gibbon in monitoring station

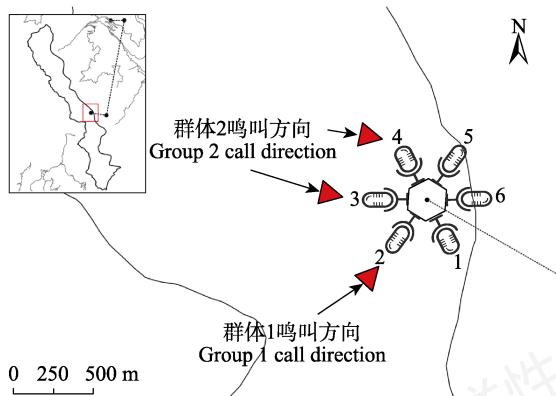
**图9 监测点附近西黑冠长臂猿鸣叫方向**

Fig. 9 Call directions of the western black crested gibbon in monitoring station

其中3号拾音器对应最大鸣声强度为56.75 dB, 4号拾音器对应的最大鸣声强度为63.77 dB。

对照拾音器阵列实际安装位置(图9)可见, 群体1主要分布在枇杷箐监测点西南方向, 群体2主要分布在监测点西北方向, 拾音器阵列方向分辨结果与护林员实际调查结果一致。在2018年9月至2019年6月间拾音器阵列记录到的长臂猿鸣声始终对应着2(群体1), 3、4(群体2)号拾音器所指方向, 1、5、6号拾音器所指方向从未单独记录到任意一个西黑冠长臂猿群体的鸣声, 这表明监测点附近的两个西黑冠长臂猿群体领地相邻, 而不同时间点两个长臂猿群体的鸣声声强变化也表明西黑冠长臂猿鸣叫

地点并不固定。

3 讨论

长臂猿监测工作一般从鸣声监测开始,这是获得长臂猿种群信息最直接、最有效的手段,需贯穿整个监测周期(管振华等,2017)。本研究的目的是开发一套自动化的被动声学监测系统,并将其应用到西黑冠长臂猿的长期监测工作中。该系统使用太阳能供电,并通过无线微波实时传输数据。系统最大的特点在于使用自研的指向性拾音器阵列对西黑冠长臂猿鸣声进行监测,除了能记录长臂猿鸣声之外,还能分辨长臂猿鸣声来源方向。监测数据实时传回管护局存储在数据服务器中,研究人员可借助后台数据管理系统对数据进行管理分析。实验结果表明,本研究设计的被动声学监测系统长期运行稳定,拾音器阵列能有效分辨西黑冠长臂猿鸣声来源方向,适用于西黑冠长臂猿的长期监测。

本文设计的自动化被动声学监测系统与传统人工监测方法相比最大的优势在于,系统使用太阳能供电并配合无线网络进行实时传输,无需定期进行电池及存储介质的更换,有效降低了后期管理成本,减少数据损坏丢失的风险。同时,系统可长期连续运行的特点使得研究者可获得持续性更好、完整度更高的监测数据。而指向性拾音器阵列的应用,也为研究人员在鸣声监测时能有效分辨西黑冠长臂猿鸣声来源方向提供了参考。

本文设计的被动声学监测系统作为一种新的监测手段,在未来推广应用时需从成本、性能和稳定性三个方面来综合考虑。从监测成本来看,系统使用的拾音器阵列成本约为1万元人民币,太阳能供电系统和无线传输系统以及各项基础费用约为2万元人民币。同时,系统使用自己搭建的无线网络,无需额外支付网络通信费用,按照至少5年的使用寿命计算,平均每年花费约为0.6万元。从长期监测的角度来看,它比不带有太阳能或远程数据传输功能的声学监测设备(例如Wildlife Acoustic Song Meter 4, 约849美元/台)或商业化的监测系统(例如ARBIMON (Aide et al, 2013), 约3千美元/年但不包含监测硬件)的性价比更高。

从指向性拾音器阵列的监测范围来看,我们在距离监测点1.8 km左右的中继点,使用牛角号(楚雄当地传统乐器,鸣奏时频率集中在1–3 kHz, 声强约

为80–100 dB)进行了测试,指向性拾音器阵列能清晰记录到牛角号的号声。而西黑冠长臂猿鸣声的主要频率也主要集中在1–2 kHz左右,传播距离在2 km左右(范朋飞等, 2010),故可以大致估算得到指向性拾音器阵列的监测范围约为以监测点为圆心半径2 km左右的范围。就哀牢山国家级自然保护区楚雄片区这样狭长的区域而言(楚雄片区长约20 km, 最宽处约4.2 km),大约5–8个监测点便可对片区内西黑冠长臂猿实现覆盖式监测。

监测系统从2018年9月15日起开始运行,就监测系统设备运行情况来说,系统内设备均未出现过硬件故障。但从监测记录统计结果(图5)来看,2018年10月至2019年2月间每月记录到鸣声的天数少于2019年3月至8月记录到的鸣叫天数。除了因为季节造成的西黑冠长臂猿鸣叫频次差异外,我们在对系统运行日志分析后发现,造成2018年9月至2019年2月监测结果较少的原因还包括以下两个方面:(1)监测初期系统整体运行还未完全稳定,监测系统数据传输网络的临时故障、管护局停电造成的数据服务器暂停工作等原因均会造成监测数据的不连续;(2)长臂猿鸣叫主要发生在日出前0.5 h至日出后3 h内(范朋飞等, 2010),通常这个时间段监测设备仅依靠蓄电池供电,超过7天的连续阴雨天和太阳能板周围树木阴影的遮挡会造成太阳能供电系统发电效率较低,蓄电池储备电量无法在清晨完全满足系统运行需求。仅当10点以后温度回升太阳照射面积加大太阳能板开始工作,系统才有足够的电力供应以恢复运行,而此时西黑冠长臂猿的鸣叫大多已经结束,即使记录到也仅有一小段。为保证监测系统运行的稳定性和数据的完整性,我们为监测系统内各子系统增加了智能控制开关,通过控制开关可设定各子系统工作状态及时长,合理调配电能使用情况,以保证系统在长臂猿鸣叫集中的时间段始终正常工作。通过对系统的调整和改进,监测系统从2019年3月开始便一直正常运行未再出现过监测中断的情况。不过,长臂猿鸣声所在的1–2 kHz频段附近还有竹鸡(*Bambusicola fytchii*)、鹧鸪(*Francolinus pintadeanus*)等鸟类鸣声会与长臂猿鸣声混叠,造成后期数据处理困难,这也是未来被动声学监测系统推广应用过程中,需重点关注的问题。

在未来的工作中,此系统可向小型化和便携化方向发展,进一步降低搭建成本,并结合声音事件

识别、大数据和机器学习等技术实现智能化监测,方便研究者将其与原有监测方法结合互补,从不同的时空尺度构建更大规模的监测网络。同时,此系统改进后也适用于具有大声鸣叫行为的其他动物类群的监测或是配合多种传感器用于更广泛的生物多样性监测。

ORCID

钟恩主  <https://orcid.org/0000-0002-3927-0927>

管振华  <https://orcid.org/0000-0003-4613-9529>

胡坤融  <https://orcid.org/0000-0001-8847-4873>

致谢: 本研究得到哀牢山国家级自然保护区楚雄分局的大力支持和协助!

参考文献

- Aide TM, Corrada-Bravo C, Campos-Cerqueira M (2013) Real-time bioacoustics monitoring and automated species identification. *PeerJ*, 1, e103.
- Blumstein DT, Mennill DJ, Clemins P, Girod L, Yao K, Patricelli G, Deppe JL, Krakauer AH, Clark C, Cortopassi KA, Hanser SF, McCowan B, Ali AM, Kirschel ANG (2011) Acoustic monitoring in terrestrial environments using microphone arrays: Applications, technological considerations and prospectus. *Journal of Applied Ecology*, 48, 758–767.
- Brockelman WY, Srikosamatara S (1993) Estimation of density of gibbon groups by use of loud songs. *American Journal of Primatology*, 29, 93–108.
- Chesmore ED, Ohya E (2004) Automated identification of field-recorded songs of four British grasshoppers using bioacoustic signal recognition. *Bulletin of Entomological Research*, 94, 319–330.
- Enari H, Enari H, Okuda K, Yoshita M, Kuno T, Okuda K (2017) Feasibility assessment of active and passive acoustic monitoring of sika deer populations. *Ecological Indicators*, 79, 155–162.
- Fan PF, Jiang XL, Liu CM, Luo WS (2010) Sonogram structure and timing of duets of western black crested gibbon in Wuliang Mountain. *Zoological Research*, 31, 293–302. (in Chinese with English abstract) [范朋飞, 蒋学龙, 刘长铭, 罗文寿 (2010) 无量山西黑冠长臂猿二重唱的声谱结构和时间特征. 动物学研究, 31, 293–302.]
- Fan PF, Xiao W, Huo S, Jiang XL (2009) Singing behavior and singing functions of black-crested gibbons (*Nomascus concolor jingdongensis*) at Mt. Wuliang, central Yunnan, China. *American Journal of Primatology*, 71, 539–547.
- Guan ZH, Yan L, Huang B (2017) Population monitoring of gibbons in China. *Sichuan Journal of Zoology*, 36, 232–238. (in Chinese with English abstract) [管振华, 阎璐, 黄蓓 (2017) 中国长臂猿科动物种群监测现状分析. 四川动物, 36, 232–238.]
- IUCN (2020) The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2020-1. <https://www.iucnredlist.org>. (accessed on 2020-03-19)
- Kalan AK, Mundry R, Wagner OJ, Heinicke S, Boesch C, Kühl HS (2015) Towards the automated detection and occupancy estimation of primates using passive acoustic monitoring. *Ecological Indicators*, 54, 217–226.
- Kalan AK, Piel AK, Mundry R, Wittig RM, Boesch C, Kühl HS (2016) Passive acoustic monitoring reveals group ranging and territory use: A case study of wild chimpanzees (*Pan troglodytes*). *Frontiers in Zoology*, 13, 1–11.
- MacSwiney GMC, Clarke FM, Racey PA (2008) What you see is not what you get: The role of ultrasonic detectors in increasing inventory completeness in Neotropical bat assemblages. *Journal of Applied Ecology*, 45, 1364–1371.
- McCowan I (2001) Robust Speech Recognition Using Microphone Arrays. PhD dissertation, Queensland University of Technology, Brisbane.
- Swiston KA, Mennill DJ (2009) Comparison of manual and automated methods for identifying target sounds in audio recordings of pileated, pale-billed, and putative ivory-billed woodpeckers. *Journal of Field Ornithology*, 80, 42–50.
- Sun GZ, Bei H, Geissmann T, Jiang XL (2011) Individuality in male songs of wild black crested gibbons (*Nomascus concolor*). *American Journal of Primatology*, 73, 431–438.
- Sun GZ, Ni QY, Huang B, Guan ZH, Li XP, Jiang XL (2012) The population number, distribution and current situation of the western black crowned gibbon. *Forestry Construction*, (1), 38–44. (in Chinese) [孙国政, 倪庆永, 黄蓓, 管振华, 李小平, 蒋学龙 (2012) 西黑冠长臂猿的种群数量、分布与现状. 林业建设, (1), 38–44.]
- Spillmann B, Maria VN, Willems EP, Setia TM, Wipfli U, Schaik CPV (2015) Validation of an acoustic location system to monitor Bornean orangutan (*Pongo pygmaeus wurmbii*) long calls. *American Journal of Primatology*, 77, 767–776.
- Thompson ME, Schwager SJ, Payne KB (2010) Heard but not seen: An acoustic survey of the African forest elephant population at Kakum Conservation Area, Ghana. *African Journal of Ecology*, 48, 224–231.
- Watkins WA, Schevill WE (1972) Sound source location by arrival-times on a non-rigid three-dimensional hydrophone array. In: *Deep Sea Research and Oceanographic Abstracts*, pp. 691–706. Elsevier, Woods Hole.
- Zhou XC, Guan ZH, Zhong EZ, Dong YY, Li H, Hu KR (2019) Automated monitoring of western black crested gibbon population based on voice characteristics. In: *2019 IEEE 5th International Conference on Computer and Communications*, pp. 1383–1387. IEEE, Chengdu.

(责任编辑: 乔慧捷 责任编辑: 闫文杰)



•技术与方法•

获取生物物种名录信息的R程序包SP2000

丁刘勇^{1,2}, 李昊³, 陶捐^{1,2}, 张金龙⁴, 黄敏睿^{1,2}, 杨科^{1,2}, 王军^{1,2}, 丁城志^{1,2*},
何大明^{1,2*}

1. 云南大学国际河流与生态安全研究院, 昆明 650504; 2. 云南大学云南省国际河流与跨境生态安全重点实验室, 昆明 650504; 3. 云南大学国家示范性软件学院, 昆明 650504; 4. 香港嘉道理农场暨植物园植物保育部, 香港 999077

摘要: 物种名录为衡量区域和全球生物多样性提供了数据基础。随着互联网的兴起与发展, 人们将地球上已知的动物、植物、微生物等类群的物种名录信息存储到公共数据平台中, 并对物种名录进行快速及时地更新, 这极大地促进了分类学、保护生物学和宏观生态学等学科的发展, 成为政府或国际组织开展物种保育现状评估、红色名录编撰和生物多样性保护的重要依据。物种2000中国节点(<http://www.sp2000.org.cn>)和Catalogue of Life网站(<http://www.catalogueoflife.org>)分别是中国和全球最大的生物物种名录数据平台, 截至2020年6月4日, 其收录的物种数分别为122,280种和1,829,672种。然而这些数据平台仅提供物种查询、检索、下载等基本功能, 难以满足使用者准确、快速地批量获取所需生物物种名录数据信息的需求, 制约了这些大数据平台在生物多样性研究和保护中的作用。因此, 我们选取R语言开发了程序包SP2000, 旨在帮助用户批量获取中国或全球生物物种名录信息。该程序包具有跨Windows、MacOS、Linux等多个系统运行、操作便捷、代码开源等特点。为了方便用户使用, 本文详细介绍了SP2000的基本原理、特点及使用指南, 包括程序包的下载、安装、运行和参数设置等。

关键词: 物种名录; 红色名录; 中国生物多样性; R语言程序包

丁刘勇, 李昊, 陶捐, 张金龙, 黄敏睿, 杨科, 王军, 丁城志, 何大明 (2021) 获取生物物种名录信息的R程序包SP2000. 生物多样性, 29, 118–122. doi: 10.17520/biods.2020235.

Ding LY, Li H, Tao J, Zhang JL, Huang MR, Yang K, Wang J, Ding CZ, He DM (2021) SP2000: An open-sourced R package for querying the Catalogue of Life. Biodiversity Science, 29, 118–122. doi: 10.17520/biods.2020235.

SP2000: An open-sourced R package for querying the Catalogue of Life

Liuyong Ding^{1,2}, Hao Li³, Juan Tao^{1,2}, Jinlong Zhang⁴, Minrui Huang^{1,2}, Ke Yang^{1,2,4}, Jun Wang^{1,2}, Chengzhi Ding^{1,2*}, Daming He^{1,2*}

1 Institute of International Rivers and Eco-security, Yunnan University, Kunming 650504

2 Yunnan Key Laboratory of International Rivers and Transboundary Eco-security, Yunnan University, Kunming 650504

3 National Pilot School of Software, Yunnan University, Kunming 650504

4 Flora Conservation Department, Kadoorie Farm and Botanic Garden, Hong Kong 999077

ABSTRACT

Aims: The Catalogue of Life provides the basis for understanding both regional and global biodiversity. With the invention and development of the internet, the up-to-date species checklists stored in the public databases has greatly promoted the development of taxonomy, conservation biology, and macroecology. Public species checklists play an indispensable role in biodiversity conservation and aid in the assessment of species' conversation status. The Species 2000 China Node (<http://www.sp2000.org.cn>) and the Catalogue of Life (<http://www.catalogueoflife.org>) are among the leading online databases in cataloguing biodiversity, contain 122,280 and 1,829,672 taxa respectively (including infraspecific taxa). Although searching the content of the websites may be relatively straightforward, downloading the data and transferring it into a statistical environment for further analysis can present challenges.

Method: To address this issue, we developed the package SP2000 using the R programming language.

收稿日期: 2020-06-11; 接受日期: 2020-08-12

基金项目: 生态环境部生物多样性调查评估项目(2019HJ2096001006)、国家重点研发计划(2016YFA0601600)和云南大学研究生科研创新基金(2019227)

* 共同通讯作者 Co-authors for correspondence. E-mail: chzhding@ynu.edu.cn; dmhe@ynu.edu.cn

Application: SP2000 is an open-source, cross-platform, and user-friendly package which aims to help users query and download the checklist of organisms (including animals, plants, fungi, and microbes) from within and outside China. Here we introduce and describe the usage of SP2000 including installation, and configuration of parameters.

Key words: species checklist; redlist; China's biodiversity; R package

物种名录是人们评估生物多样性状况、开展生物多样性保护和管理的基础(Reichhardt, 1999; Banki et al, 2019; Ower & Roskov, 2019)。随着互联网的发展,人们将地球上已知的动物、植物和微生物的物种名录信息存储到公共数据平台中,并对物种名录进行快速及时(如年度、季度和月度)的更新,这极大地促进了分类学、保护生物学和宏观生态学等学科的发展(蒋志刚等, 2015)。目前,这些数据库已经成为开展物种保育现状评估、红色名录编撰和生物多样性保护的重要依据。

物种2000中国节点(Species 2000 China Node, <http://www.sp2000.org.cn/>)是由中国科学院生物多样性委员会(The Biodiversity Committee of Chinese Academy of Sciences, BC-CAS)于2006年与其合作单位(中国科学院植物研究所、动物研究所、微生物研究所、海洋研究所)共同建设的中国生物多样性大数据平台。自2008年以来,该平台每年更新中国生物物种名录信息,并通过网络和光盘向社会公布,是世界上唯一连续多年发布年度生物物种名录的国家生物多样性数据平台(蒋志刚等, 2015; 马克平等, 2018)。2020年5月22日发布的《中国生物物种名录2020版》共收录物种及种下单元122,280个(物种110,231个,种下单元12,049个),其中包括动物54,359种,植物37,793种,真菌12,506种(The Biodiversity Committee of Chinese Academy of Sciences, 2020)。Catalogue of Life (<http://www.catalogueoflife.org/>)是全球最大的生物物种名录数据平台,截至2020年6月4日,该平台收录了全球已知的动物、植物和微生物等类群现存物种1,829,672种、灭绝物种38,145种。《全球生物物种名录》与《中国生物物种名录》都是生物物种数据的汇编,前者是全球生物物种名录研究的集合,后者则是国别研究的子集,两者研究的空间尺度不同。《全球生物物种名录》为大尺度生物多样性研究提供了大数据;国别生物物种名录确定了各国物种名录信息,填补了前者的知识空缺,两份生物物种名录互为补充。与《全球生物物种名录》相比,《中国生物物种名录》

除了包含每个物种的科学名、同物异名、别名、参考文献、分类系统、分布区等数据外,还提供了中文名和中文名的汉语拼音等内容,目前通过光盘和网站数据库的方式为用户提供信息服务。然而上述两个数据平台仅提供物种查询、检索、下载等基本功能,很难满足使用者准确、快速地批量获取所需生物物种名录数据的需求,制约了生物物种名录数据的广泛使用和高效利用。

针对以上问题,我们选取R编程语言(R Core Team, 2020),开发了SP2000程序包(<https://cran.r-project.org/package=SP2000/>),旨在帮助用户从物种2000中国节点和Catalogue of Life网站准确、快速查找和批量获取所需生物物种名录数据。R语言具有开源、在线资源丰富、支持多操作系统、易掌握等特点(Tippmann, 2014; 张金龙等, 2016; Lai et al, 2019)。R程序包SP2000的基本原理、特点和使用指南见下。

1 SP2000的基本原理

R程序包SP2000的编写基于物种2000中国节点网站提供的API服务(<http://sp2000.org.cn/api/document/>, version 2)和Catalogue of Life数据平台提供的web服务(<http://webservice.catalogueoflife.org/col/webservice/>, version 1.9)。

2 SP2000的特点

相比其他生物物种名录获取工具,如浏览器插件(Catalogue of Life Search Plugin, <http://www.catalogueoflife.org/content/web-browser-page-plugin>)、《中国生物物种名录》光盘(<http://sp2000.org.cn/download/>)和JavaScript语言开发的portal-components检索工具(<https://github.com/CatalogueOfLife/portal-components/>),R程序包SP2000具有以下特点:(1)可在Windows、MacOS、Linux等多个操作系统上运行;(2)操作便捷;(3)代码开源,程序包可及时更新;(4)查询返回data.frame数据类型,易于数据的读取、储存和挖掘,如输出的

物种名录数据可通过R程序包spocc (Chamberlain, 2020)跨生物多样性数据平台进一步挖掘物种的更多信息。

3 SP2000的使用指南

3.1 版本与安装

R语言编写的程序包SP2000已被R语言官网接收(<https://cran.r-project.org/package=SP2000/>)，源代码详见<https://github.com/Otoliths/SP2000/>。用户可直接通过R命令install.packages("SP2000")安装，也可以通过devtools::install_github("Otoliths/SP2000")安装。当前发行的SP2000程序包版本为0.1.0，主要包含8个函数：set_search_key、search_family_id、search_taxon_id、search_checklist、get_redlist_china、get_col_global、find_synonyms和get_col_taiwan。其详细使用指南见附录1。

3.2 set_search_key设置Species 2000密钥

函数set_search_key只有1个参数key。在运行函数search_*之前需先申请“Species 2000”密钥，注册物种2000中国节点网站，点击“用户信息”便可获取一个自己独享的API密钥服务，然后调用一次函数set_search_key("your key")，便可运行所有search_*函数（即search_family_id、search_taxon_id和search_checklist）。

3.3 search_family_id查询中国生物物种名录的科id

科是生物学分类中最常用的分类等级，通过科可更方便查询到种或种下的分类单位。物种2000中国节点数据平台对分类单位科、种(种下)都编写了id，具有唯一性，保证了数据查询的准确率。函数search_family_id提供了查询科id集合的功能，它有4个参数：query、start、limit和mc.cores。(1)参数query输入中国生物的科名或科名的一部分、或科拉丁名和中文名，支持单个或多个变量查询；(2)参数start设置单次查询开始的页数，默认值为1；(3)参数limit设置单次查询返回的记录，默认值为20；(4)参数mc.cores设置计算机的内核数量，缩短查询时间，默认值为2。以“鳗鲡科(Anguillidae)”为例，调用方式为search_family_id (query = "Anguillidae", mc.cores = 2)。

3.4 search_taxon_id查询中国生物物种名录的种id

通过科id可以直接获取种或种下的id(唯一性)列表，然后使用函数search_checklist获取物种名录

的详细信息。函数search_taxon_id支持科id、物种学名和中文名查询种或种的id，它有5个参数：query、name、start、limit和mc.cores。(1)参数query输入函数search_family_id查询返回的科名id、或中国生物物种的学名和中文名，支持单个或多个变量查询；(2)参数name设置查询方式，与参数query配合使用，可选择参数有“familyID”，“scientificName”和“commonName”，默认值为“scientificName”；(3)参数start设置单次查询开始的页数，默认值为1；(4)参数limit设置单次查询返回的记录，默认值为20；(5)参数mc.cores设置同3.3。函数search_taxon_id可以与search_family_id配合使用，以“鳗鲡科(Anguillidae)”为例，R代码如下：

```
## 加载包
library ("SP2000")
## 设置“Species 2000”密钥
set_search_key <- "your apikey"
## 根据科名查询，返回科id集合
familyid <- search_family_id (query =
"Anguillidae")
## 根据科id返回种或种下的id列表
query <- familyid$Anguillidae$data$record_id
taxonid <- search_taxon_id (query = query, name =
"familyID")
```

3.5 search_checklist查询中国生物物种名录信息

函数search_checklist的主要功能是通过种或种下id(唯一性)查询返回物种的详细信息，包括科学名、同物异名、别名、文献、分类系统、分布区等数据，以及中文名和中文名的汉语拼音等内容。该函数需要与函数search_family_id和search_taxon_id配合使用，有2个参数：query和mc.cores。(1)参数query输入函数search_taxon_id查询返回的种或种下id集合，支持单个或多个变量查询；(2)参数mc.cores同3.3。

以3.4查询结果taxonid为例，调用方式为：

```
query <-
taxonid[["3851c5311bed46c19529cb155d37aa9b"]][["data"]][["namecode"]]
search_checklist (query = query)
```

3.6 get_redlist_china查询中国物种红色名录信息

函数get_redlist_china有4个参数：query、option、group和viewDT。(1)参数query输入科学名或中文名；

(2)参数option设置查询方式, 与参数query配合使用, 可选择参数有“Chinese Names”和“Scientific Names”, 默认值为“Scientific Names”; (3)参数group设置查询类群, 可选择参数包括“Amphibians”, “Birds”, “Mammals”, “Inland Fishes”, “Reptiles”, “Plants”和“Fungi”, 分别是两栖类、鸟类、哺乳类、内陆鱼类、爬行类、植物和真菌; (4)参数viewDT是逻辑值, 与参数group配合使用, 如果viewDT = TRUE, 查询结果显示一个交互性页面, 以“内陆鱼类(Inland Fishes)”为例, 调用方式为get_redlist_china(..., group = "Inland Fishes", viewDT = TRUE)。

以“鳗鲡属(*Anguilla*)”查询为例, R代码如下:

```
## 加载包
library("SP2000")
## 查询鳗鲡属的中国红色名录信息
get_redlist_china(query = "Anguilla", option =
"Scientific Names")
## 查询“内陆鱼类”中国红色名录信息, 显示
一个可查询、下载的交互性页面
get_redlist_china(group = "Inland Fishes",
viewDT = TRUE)
```

3.7 get_col_global查询全球生物物种名录信息

函数get_col_global运行不受“Species 2000”密钥限制, 可独立使用, 它包含6个参数: query、option、response、start、limit和mc.cores。(1)参数query输入种或种下id、物种名; (2)参数option设置查询方式, 与参数query配合使用, 可选择参数有“id”和“name”, 默认值为“name”; (3)参数response设置查询返回结果, 可选择“full”或“terse”, “full”返回完整查询结果, “terse”返回简短查询结果, 默认值为“terse”; (4)参数start设置查询返回的第一个记录, 默认值为0, 与参数response配合使用; (5)参数limit设置单次查询返回的记录, 默认值为500, 单次简短查询返回结果的最大数量为500, 单次完整查询返回结果的最大数量为50; (6)参数mc.cores设置同3.3。

以批量获取全球“鳗鲡属(*Anguilla*)”名录信息为例, R代码如下:

```
## 加载包
library("SP2000")
x <- get_col_global(query = "Anguilla",
response = "full")
## 总的查询结果为208
```

```
x[["Anguilla"]][["meta"]][["total_number_of_results"]][1]
```

3.8 find_synonyms查询全球生物物种同物异名

函数find_synonyms有2个参数: query和mc.cores。(1)参数query输入物种名, (2)参数mc.cores设置计算机的内核数量, 缩短查询时间, 默认值为2。以“欧洲鳗鲡(*Anguilla anguilla*)”为例, 调用方式为find_synonyms("Anguilla anguilla")。

3.9 get_col_taiwan查询台湾生物物种名录信息

函数get_col_taiwan有4个参数: query、level、option、include_synonyms。(1)参数query查询分类名称信息; (2)参数level设置查询方式, 与参数query配合使用, 可选择“kingdom”, “phylum”, “class”, “order”, “family”, “genus”, “species”中的一个, 分别表示界、门、纲、目、科、属和种, 默认值为“species”; (3)参数option设置查询方式, 可选择“contain”, “equal”和“beginning”中的一个, 分别表示“包含”, “等于”, “开始于”, 默认值为“equal”; (4)参数include_synonyms是逻辑值, 查询结果是否包含同物异名信息, 默认值为TRUE。以“鳗鲡科(*Anguillidae*)”为例, 调用方式为get_col_taiwan(query = "Anguillidae", level = "family")。

为了更好地满足生物多样性信息时代的用户需求, 在R程序包SP2000基础上, 我们也使用Python语言(Perkel, 2015; Python Software Foundation, 2020)编写了程序包SP2000(<https://pypi.org/project/SP2000/>; <https://github.com/ynulihao/SP2000/>)。用户可直接通过命令pip3 install SP2000或python3 -m pip install SP2000安装, 其参数设置和函数调用方式基本与R程序包SP2000一致, 其使用指南详见附录2。

致谢: 褒心感谢两位审稿专家以及编委对R程序包SP2000提出的宝贵意见和建议。

ORCID

丁刘勇  <https://orcid.org/0000-0002-5490-182X>
张金龙  <https://orcid.org/0000-0002-1161-5460>
王军  <https://orcid.org/0000-0003-2481-1409>
丁城志  <https://orcid.org/0000-0001-5215-7374>

参考文献

- Banki O, Hobern D, Doering M, Remsen D (2019) Catalogue of Life Plus: A collaborative project to complete the checklist of the world's species. *Biodiversity Information Science and Standards*, 3, e37652.
- Chamberlain S (2020) spocc: Interface to Species Occurrence Data Sources. R package version 1.0.8. <https://CRAN.R-project.org/package=spocc/>. (accessed on 2020-06-01)
- Jiang ZG, Qin HN, Liu YN, Ji LQ, Ma KP (2015) Protecting biodiversity and promoting sustainable development: In memory of the releasing of Catalogue of Life China 2015 and China Biodiversity Red List on the International Day for Biological Diversity 2015. *Biodiversity Science*, 23, 433–434. (in Chinese) [蒋志刚, 覃海宁, 刘忆南, 纪力强, 马克平 (2015) 保护生物多样性, 促进可持续发展——纪念《中国生物物种名录》和《中国生物多样性红色名录》发布. 生物多样性, 23, 433–434.]
- Lai JS, Lortie CJ, Muenchen RA, Yang J, Ma KP (2019) Evaluating the popularity of R in ecology. *Ecosphere*, 10, e02567.
- Ma KP, Zhu M, Ji LQ, Ma JC, Guo QH, Ouyang ZY, Zhu L (2018) Establishing China Infrastructure for Big Biodiversity Data. *Bulletin of the Chinese Academy of Sciences*, 33(8), 80–87. (in Chinese with English abstract) [马克平, 朱敏, 纪力强, 马俊才, 郭庆华, 欧阳志云, 朱丽 (2018) 中国生物多样性大数据平台建设. 中国科学院院刊, 33(8), 80–87.]
- Ower G, Roskov Y (2019) The Catalogue of Life: Assembling data into a global taxonomic checklist. *Biodiversity Information Science and Standards*, 3, e37221.
- Perkel JM (2015) Programming: Pick up Python. *Nature*, 518, 125–126.
- Python Software Foundation (2020) Python Language Reference, version 3.7. <https://www.python.org/>. (accessed on 2020-06-01)
- R Core Team (2020) R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna. <https://www.R-project.org/>. (accessed on 2020-06-01)
- Reichhardt T (1999) Catalogue of life could become reality. *Nature*, 399, 519–519.
- The Biodiversity Committee of Chinese Academy of Sciences (2020) Catalogue of Life China: 2020 Annual Checklist, Beijing. (in Chinese and in English) [中国科学院生物多样性委员会 (2020) 中国生物物种名录: 2020年版. 北京] <http://www.sp2000.org.cn/CoLChina>. (accessed on 2020-05-22)
- Tippmann S (2014) Programming tools: Adventures with R. *Nature*, 517, 109–110.
- Zhang JL, Zhu HL, Liu JG, Fischer GA (2016) Principles behind designing herbarium specimen labels and the R package ‘herblabel’. *Biodiversity Science*, 24, 1345–1352. (in Chinese with English abstract) [张金龙, 朱慧玲, 刘金刚, Fischer GA (2016) 植物标本标签设计的原则及R程序包herblabel. 生物多样性, 24, 1345–1352.]

(责任编辑: 张健 责任编辑: 黄祥忠)

附录 Supplementary Material

附录1 R程序包SP2000的安装、配置和使用指南

Appendix 1 The installation, configuration and usage for R package SP2000
<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2020235-1.pdf>

附录2 Python程序包SP2000的简介、安装、配置和使用指南

Appendix 2 The introduction, Installation, configuration and usage for Python package SP2000
<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2020235-2.pdf>

附录3 本文英文版

Appendix 3 Full-text in English
<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2020235-3.pdf>

附录1 R程序包SP2000的安装、配置和使用指南

Appendix 1 The installation, configuration and usage for R package SP2000

1. 安装 SP2000	1
2. 使用指南	2
2.1 加载 SP2000	2
2.2 set_search_key 设置 Species 2000 密钥.....	2
2.3 search_family_id 查询中国生物物种名录的科 id	2
2.4 search_taxon_id 查询中国生物物种名录的种 id	3
2.5 search_checklist 查询中国生物物种名录信息	4
2.6 get_col_global 查询全球生物物种名录信息	5
2.7 get_reddlist_china 查询中国物种红色名录信息.....	5
2.8 find_synonyms 查询全球生物物种同物异名.....	5
2.9 get_col_taiwan 查询台湾生物物种名录信息	6
2.10 测试环境.....	6
参考文献	7

附录 1 文档由 R 程序包 *markdown* (Allaire et al, 2020) 自动生成。使用 R 程序包 SP2000 之前, 用户需要安装 R 和 RStudio 软件, 该程序包可在 Windows、MacOS、Linux 等多个操作系统上运行。R 软件下载的地址为: <http://cran.r-project.org/bin/windows/base/>, 用户根据自己的计算机操作系统,选取相应 R 软件, 建议用户下载最新版的 R, 因为涉及到字符编码转换, R 版本不低于 3.0.0; RStudio 软件下载的地址为: <https://rstudio.com/products/rstudio/download/>, 用户根据安装的 R 软件选取相应的 RStudio 软件, 因为旧版本不能运行 Python 代码, 建议用户下载最新版的 RStudio。下文重点介绍 R 程序包 SP2000 的安装、配置和使用指南。

1. 安装 SP2000

```
#Current official release
install.packages ("SP2000", repos = "https://cran.r-project.org")

#Current beta / GitHub release:
# if (!requireNamespace("devtools", quietly = TRUE))
#   install.packages("devtools")

devtools::install_github ("Otoliths/SP2000")

#or
devtools::install_git ("git://github.com/Otoliths/SP2000.git")

#or
devtool::install_gitlab ("Otoliths/SP2000")

#Check if reticulate is installed
```

丁刘勇, 李昊, 陶捐, 张金龙, 黄敏睿, 杨科, 王军, 丁城志, 何大明 (2021) 获取生物物种名录信息的 R 程序包 SP2000. 生物多样性, 29 (1): 118–122. <http://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2020235>

```
if (!requireNamespace ("reticulate", quietly = TRUE))
  install.packages ("reticulate")
```

2. 使用指南

R 程序包 SP2000 主要包含 8 个函数: set_search_key、search_family_id、search_taxon_id、search_checklist、get_redlist_china、get_col_global、find_synonyms 和 get_col_taiwan, 下面以“鳗鲡科(Anguillidae)”为例, 详细介绍以上函数的使用和测试代码的操作系统, 并且通过 R 包 reticulate 提供 repl_python () 和 exit 命令, 实现 Python 代码的进入和退出, 可以使用 Python 调用 R 运行的结果, 调用方式 r.*。

2.1 加载 SP2000

```
#Load the SP2000 package
library ("SP2000")

# Welcome to R Package SP2000 0.1.0 !!

# To start with the SP2000, please digit:

# https://cran.r-project.org/package=SP2000\(R\)

# https://pypi.org/project/SP2000\(Python\)

# Load the reticulate package
library("reticulate")

# install IPython package
reticulate::py_install (packages = "IPython", pip = TRUE)
```

2.2 set_search_key 设置 Species 2000 密钥

注意: 在运行函数 search_family_id、search_taxon_id、search_checklist 之前需先申请“Species 2000”密钥, 注册物种 2000 中国节点 <http://www.sp2000.org.cn> 网站, 点击“用户信息”便可获取一个自己独享的 API 密钥服务, 然后调用一次函数 set_search_key(“your key”), 便可运行所有 search_* 函数。

#Note: You need to apply for the apiKey <<http://www.sp2000.org.cn>>

```
#to run search_* functions of this package.
set_search_key("06319834*****")
```

2.3 search_family_id 查询中国生物物种名录的科 id

```
#Search family IDs via family name
#Family name, or part of family name, supports Latin and Chinese names.
str (search_family_id (query = "鳗鲡科"))

# Request returned successfully!!!
# Download date: 2020-08-04
# |=====| 100%, Elapsed 00:00
# List of 1
# $ 鳗鲡科:List of 2
#   ..$ meta:List of 5
#     ...$ code : int 200
#     ...$ limit : int 20
#     ...$ count : int 1
#     ...$ page : int 1
```

```
# ...$ message: chr "success"
# ...$ data: tibble [1 × 14] (S3:tbl_df/tbl/data.frame)
# ...$ family_c : chr "鳗鲡科"
# ...$ phylum_c : chr "脊索动物门"
# ...$ superfamily : logi NA
# ...$ kingdom : chr "Animalia"
# ...$ record_id : chr "3851c5311bed46c19529cb155d37aa9b"
# ...$ phylum : chr "Chordata"
# ...$ kingdom_c : chr "动物界"
# ...$ family : chr "Anguillidae"
# ...$ class : chr "Actinopterygii"
# ...$ class_c : chr "辐鳍鱼纲"
# ...$ order_c : chr "鳗鲡目"
# ...$ order : chr "Anguilliformes"
# ...$ superfamily_c: logi NA
# ...$ download_date: Date[1:1], format: "2020-08-03"

familyid <- search_family_id(query = "Anguillidae")

# Request returned successfully!!!
# Download date: 2020-08-04
# |=====| 100%, Elapsed 00:00
```

```
#Calling R from Python
repl_python()

from pprint import pprint

pprint(r.familyid)

# {'Anguillidae': {'data': family_c phylum_c superfamily ...      order superfamily_c download_date
# 0  鳗鲡科  脊索动物门    True ... Anguilliformes    True  2020-08-03
#
# [1 rows x 14 columns],
#      'meta': {'code': 200,
#              'count': 1,
#              'limit': 20,
#              'message': 'success',
#              'page': 1}}}
exit
```

2.4 search_taxon_id 查询中国生物物种名录的种 id

```
#Search taxon IDs via familyID
query1 = familyid$Anguillidae$data$record_id

taxonid1 <- search_taxon_id(query = query1, name = "familyID")

# Request returned successfully!!!
# Download date: 2020-08-04
# |=====| 100%, Elapsed 00:00
# Research type: familyID

str(taxonid1[["3851c5311bed46c19529cb155d37aa9b"]][["meta"]])

# List of 5
# $ code : int 200
# $ limit : int 20
# $ count : int 5
```

丁刘勇, 李昊, 陶捐, 张金龙, 黄敏睿, 杨科, 王军, 丁城志, 何大明 (2021) 获取生物物种名录信息的 R 程序包 SP2000. 生物多样性, 29 (1): 118–122. <http://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2020235>

```
# $ page : int 1
# $ message: chr "success"

#Search taxon IDs via scientificName
queries <- c ("Anguilla marmorata", "Anguilla japonica", "Anguilla bicolor", "Anguilla nebulosa", "Anguilla luzonensis")

taxonid2 <- search_taxon_id (query = queries)

# Request returned successfully!!!
# Download date: 2020-08-04
# ======| 100%, Elapsed 00:02
# Research type: scientificName
```

2.5 search_checklist 查询中国生物物种名录信息

```
#Download detailed lists via species or infraspecies ID
query2 <- taxonid1[["3851c5311bed46c19529cb155d37aa9b"]][["data"]][["namecode"]]

x1 <- search_checklist (query = query2)

# Request returned successfully!!!
# Download date: 2020-08-04
# ======| 100%, Elapsed 00:01
# Records - Found: 5

str(x1[["Anguilla bicolor"]])

# List of 2
# $ meta:List of 2
#   ..$ code : int 200
#   ..$ message: chr "success"
# $ data:List of 12
#   ..$ searchCodeStatus: chr "accepted name"
#   ..$ Synonyms   :'data.frame': 1 obs. of 2 variables:
#     ...$ synonym: chr "Anguilla foochowensis"
#     ...$ refs   :List of 1
#     ...$ : list()
#   ..$ namecode   : chr "1bcb107bcbf74c6eb81554e398beb840"
#   ..$ scientificName : chr "Anguilla bicolor"
#   ..$ author      : chr "McClelland, 1844"
#   ..$ Refs        : chr [1:2] "McClelland J. (1844) Apodal fishes of Bengal. Calcutta Journal of Natural History, 5 (18):151-22
#   ..$ taxonTree    : tibble [1 × 8] (S3: tbl_df/tbl/data.frame)
#   ..$ phylum      : chr "Chordata"
#   ..$ genus       : chr "Anguilla"
#   ..$ species     : chr "bicolor"
#   ..$ infraspecies: chr ""
#   ..$ family      : chr "Anguillidae"
#   ..$ kingdom     : chr "Animalia"
#   ..$ class       : chr "Actinopterygii"
#   ..$ order       : chr "Anguilliformes"
#   ..$ chineseName : chr "双色鳗鲡"
#   ..$ searchCode   : chr "1bcb107bcbf74c6eb81554e398beb840"
#   ..$ CommonNames  : chr "福州鳗"
#   ..$ SpecialistInfo :'data.frame': 3 obs. of 4 variables:
#     ...$ E-Mail   : chr [1:3] "zhangcg@ioz.ac.cn" "zoskt@gate.sinica.edu.tw" ""
#     ...$ Address  : chr [1:3] "1 Beichen West Road, Chaoyang District, Beijing 100101, P.R.China(北京市朝阳区北辰西路 1 号院 5 号 中国科学院动物研究所)" "()" "No.999, Huchenghuan Rd , Nanhui New City, Shanghai, P.R. China(上海市浦东新区沪城环路 999 号)"
#     ...$ name     : chr [1:3] "Zhang Chunguang(张春光)" "Shao, Kwang-Tsao(邵广昭)" "Wu Hanlin(伍汉霖)"
```

丁刘勇, 李昊, 陶涓, 张金龙, 黄敏睿, 杨科, 王军, 丁城志, 何大明 (2021) 获取生物物种名录信息的 R 程序包 SP2000. 生物多样性, 29 (1): 118–122. <http://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2020235>

```
# ...$ Institution: chr [1:3] "Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences(中国科学院动物研究所)" "(中央研究院生物多样性研究中心)" "College of Life Science & Technology, Shanghai Ocean University(上海海洋大学生命科学与技术学院)"
# ..$ download_date : Date[1:1], format: "2020-08-03"
```

2.6 get_col_global 查询全球生物物种名录信息

```
#Get Catalogue of Life Global checklist via species name and id
x2 <- get_col_global (query = queries, option = "name")

# Download date: 2020-08-04
# Research type: name
# |=====| 100%, Elapsed 00:03

str (x2[["Anguilla bicolor"]][["meta"]])

# List of 8
# $ id           : chr ""
# $ name         : chr "Anguilla bicolor"
# $ total_number_of_results : int 3
# $ number_of_results_returned: int 3
# $ start        : int 0
# $ error_message : NULL
# $ version      : chr "1.9 rev 2126ab0"
# $ rank         : chr ""
```

2.7 get_reddlist_china 查询中国物种红色名录信息

```
#Query Redlist of Chinese Biodiversity
get_reddlist_china (query = "Anguilla", option = "Scientific Names")

## Download date: 2020-08-04

## # A tibble: 4 x 11
##   `Chinese Family...` `Chinese Names` `ScientificNames` `Status`
##   <chr>              <chr>          <chr>          <chr>
## 1 鳗鲡科            Angui... 日本鳗鲡      Anguilla japon... EN
## 2 鳗鲡科            Angui... 花鳗鲡       Anguilla marmo... EN
## 3 鳗鲡科            Angui... 双色鳗鲡     Anguilla bicol... NT
## 4 鳗鲡科            Angui... 云纹鳗鲡     Anguilla nebul... NT
## # ... with 6 more variables: `Assessment Criteria` <chr>, Endemic <chr>,
## #   Taxon <chr>, `Chinese Taxon` <chr>, Group <chr>, `Chinese Group` <chr>
```

2.8 find_synonyms 查询全球生物物种同物异名

```
#Find synonyms via species name from Catalogue of Life Global
find_synonyms (queries)

# Download date: 2020-08-04
# |=====| 100%, Elapsed 00:03

## Find 8 results of synonyms for Anguilla marmorata are as follows:
## Find 6 results of synonyms for Anguilla japonica are as follows:
## Find 23 results of synonyms for Anguilla bicolor are as follows:
## Find 4 results of synonyms for Anguilla nebulosa are as follows:
## Find 1 results of synonyms for Anguilla luzonensis are as follows:
```

```
## $`Anguilla marmorata`  
## [1] "Anguilla fidjienensis" "Anguilla hildebrandti" "Anguilla johannae"  
## [4] "Anguilla labrosa" "Anguilla marmolata" "Anguilla mauritiana"  
## [7] "Muraena manillensis" "Muraena mossambica"  
##  
## $`Anguilla japonica`  
## [1] "Anguilla angustidens" "Anguilla breviceps" "Anguilla manabei"  
## [4] "Anguilla nigricans" "Anguilla remifera" "Muraena pekinensis"  
##  
## $`Anguilla bicolor`  
## [1] "Anguilla amblodon" "Anguilla australis"  
## [3] "Anguilla bicolor bicolor" "Anguilla bicolor pacifica"  
## [5] "Anguilla bicolour" "Anguilla bicolour bicolour"  
## [7] "Anguilla bleekeri" "Anguilla cantori"  
## [9] "Anguilla dussumieri" "Anguilla malabarica"  
## [11] "Anguilla malgumora" "Anguilla mauritiana"  
## [13] "Anguilla moa" "Anguilla mowa"  
## [15] "Anguilla pacifica" "Anguilla sidat"  
## [17] "Anguilla spengeli" "Anguilla virescens"  
## [19] "Muraena halmaherensis" "Muraena macrocephala"  
## [21] "Muraena moa" "Muraena mossambica"  
## [23] "Muraena virescens"  
##  
## $`Anguilla nebulosa`  
## [1] "Anguilla bengalensis" "Anguilla elphinstonei"  
## [3] "Anguilla nebulosa nebulosa" "Muraena maculata"  
##  
## $`Anguilla luzonensis`  
## [1] "Anguilla huangi"
```

2.9 get_col_taiwan 查询台湾生物物种名录信息

```
#Search Catalogue of Life Taiwan checklist  
get_col_taiwan(query="Anguillidae", level="family")  
  
## Download date: 2020-08-04  
  
## # A tibble: 5 x 23  
##   name_code kingdom kingdom_c phylum phylum_c class class_c order order_c family  
##   <chr>   <chr>   <chr>   <chr>   <chr>   <chr>   <chr>   <chr>   <chr>  
## 1 380710  Animal... 動物界 Chord... 脊索動物門... Acti... 條鰭魚綱... Angu... 鰻形目 Angui...  
## 2 395489  Animal... 動物界 Chord... 脊索動物門... Acti... 條鰭魚綱... Angu... 鰻形目 Angui...  
## 3 380711  Animal... 動物界 Chord... 脊索動物門... Acti... 條鰭魚綱... Angu... 鰻形目 Angui...  
## 4 395491  Animal... 動物界 Chord... 脊索動物門... Acti... 條鰭魚綱... Angu... 鰻形目 Angui...  
## 5 380712  Animal... 動物界 Chord... 脊索動物門... Acti... 條鰭魚綱... Angu... 鰻形目 Angui...  
## # ... with 13 more variables: family_c <chr>, genus <chr>, genus_c <chr>,  
## #   species <chr>, infraspecies_marker <chr>, infraspecies <chr>,  
## #   infraspecies2_marker <chr>, infraspecies2 <chr>, author <chr>,  
## #   author2 <chr>, common_name_c <chr>, endemic <chr>, dataprovider <chr>
```

2.10 测试环境

```
#Collect Information About the Current R Session  
sessionInfo()  
  
# R version 4.0.0 (2020-04-24)  
# Platform: x86_64-apple-darwin17.0 (64-bit)  
# Running under: macOS Catalina 10.15.5  
#
```

丁刘勇, 李昊, 陶涓, 张金龙, 黄敏睿, 杨科, 王军, 丁城志, 何大明 (2021) 获取生物物种名录信息的 R 程序包 SP2000. 生物多样性, 29 (1): 118–122. <http://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2020235>

```
# Matrix products: default
# BLAS: /System/Library/Frameworks/Accelerate.framework/Versions/A/Frameworks/vecLib.framework/Versions/A/libBLA
# dylib
# LAPACK: /Library/Frameworks/R.framework/Versions/4.0/Resources/lib/libRlapack.dylib
#
# locale:
# [1] en_US.UTF-8/en_US.UTF-8/en_US.UTF-8/C/en_US.UTF-8/en_US.UTF-8
#
# attached base packages:
# [1] stats      graphics   grDevices  utils     datasets   methods    base
#
# other attached packages:
# [1] SP2000_0.1.0  reticulate_1.16
#
# loaded via a namespace (and not attached):
# [1] Rcpp_1.0.5      rstudioapi_0.11   xml2_1.3.2      magrittr_1.5     lattice_0.20-41
# [6] rlang_0.4.7     fansi_0.4.1      tools_4.0.0     parallel_4.0.0   DT_0.14
# [11] grid_4.0.0      data.table_1.12.8 png_0.1-7      utf8_1.1.4     cli_2.0.2
# [16] htmltools_0.5.0 ellipsis_0.3.1  assertthat_0.2.1 yaml_2.2.1     digest_0.6.25
# [21] tibble_3.0.3    lifecycle_0.2.0  crayon_1.3.4   Matrix_1.2-18   pbmcapply_1.5.0
# [26] purrr_0.3.4    vctrs_0.3.1     htmlwidgets_1.5.1 curl_4.3      rlist_0.4.6.1
# [31] glue_1.4.1     compiler_4.0.0   pillar_1.4.6   XML_3.99-0.5   jsonlite_1.7.0
# [36] pkgconfig_2.0.3
```

参考文献

Allaire J, Xie YH, McPherson J, Luraschi J, Ushey K, Atkins A, Wickham H, Cheng J, Chang W, Iannone R (2020) rmarkdown: Dynamic Documents for R. R package version 2.1. <https://rmarkdown.rstudio.com>. (accessed on 2020-06-08)

附录2 Python程序包SP2000的简介、安装、配置和使用指南
Appendix 2 The introduction, Installation, configuration and usage for Python package SP2000

1. 简介	1
2. 安装 SP2000	2
3. 使用指南	3
3.1 加载 SP2000	3
3.2 set_search_key 设置 Species 2000 密钥	3
3.3 search_family_id 查询中国生物物种名录的科 id	4
3.4 search_taxon_id 查询中国生物物种名录的种 id	4
3.5 search_checklist 查询中国生物物种名录信息	5
3.6 get_col_global 查询全球生物物种名录信息	6
3.7 get_redlist_china 查询中国物种红色名录信息	7
3.8 find_synonyms 查询全球生物物种同物异名	7
3.9 get_col_taiwan 查询台湾生物物种名录信息	8
3.10 测试环境	10
参考文献	10

1. 简介

Python 程序包 SP2000 基于 Python3 编写的, 可以在 Windows、MacOS 以及 Linux 等多种操作系统上运行, 已上传到 Python 官网(<https://pypi.org/project/SP2000>, version 0.6)。其程序包含 8 个函数: set_search_key、search_family_id、search_taxon_id、search_checklist、get_redlist_china、get_col_global、find_synonyms 和 get_col_taiwan。

附录 2 文档由 R 程序包 *rmarkdown* (Allaire et al, 2020) 自动生成。Python 程序包 SP2000 测试基于 RStudio 软件, 用户首先需要先安装 R 软件, 再安装 RStudio 软件, R 软件下载的地址为: <http://cran.r-project.org/bin/windows/base/>, 用户根据自己的计算机操作系统, 选取相应 R 软件, 建议用户下载最新版的 R, 因为涉及到字符编码转换, R 版本不低于 3.0.0; RStudio 软件下载的地址为: <https://rstudio.com/products/rstudio/download/>, 用户根据安装的 R 软件选取相应的 RStudio 软件, 因为旧版本不能运行 Python 代码, 建议用户下载最新版的 RStudio。下面以“鳗鲡科(Anguillidae)”为例, 详细介绍 Python 程序包 SP2000 函数的使用, 并且通过 R 包 reticulate 完成 R 调用 Python 结果, 调用方式 py\$*。下文重点介绍 Python 程序包 SP2000 的安装、配置和使用指南。

2. 安装 SP2000

```
#Check if reticulate is installed
if (!requireNamespace ("reticulate", quietly = TRUE))
  install.packages ("reticulate")

## trying URL 'https://mirrors.tongji.edu.cn/CRAN/bin/macosx/contrib/4.0/reticulate_1.16.tgz'
## Content type 'application/octet-stream' length 1864511 bytes (1.8 MB)
## =====
## 
## downloaded 1.8 MB
## The downloaded binary packages are in
## /var/folders/1x/5mjvgdgx0m754gnfv6_dyxqm0000gn/T//Rtmp9PBvfL downloaded_packages

# Load the reticulate package
library ("reticulate")

# install SP2000 package
reticulate::py_install ("SP2000", pip = TRUE)

# Collecting package metadata (current_repodata.json): ...working... done
# Solving environment: ...working... done
#
## All requested packages already installed.
#
# Collecting SP2000
# Using cached SP2000-0.6-py3-none-any.whl (12 kB)
# Requirement already satisfied, skipping upgrade: requests in /Users/yong/Library/r-miniconda/envs/r-reticulate/lib/python3.6/site-packages (from SP2000) (2.23.0)
# Requirement already satisfied, skipping upgrade: pandas in /Users/yong/Library/r-miniconda/envs/r-reticulate/lib/python3.6/site-packages (from SP2000) (1.0.4)
# Requirement already satisfied, skipping upgrade: certifi>=2017.4.17 in /Users/yong/Library/r-miniconda/envs/r-reticulate/lib/python3.6/site-packages (from requests->SP2000) (2020.6.20)
# Requirement already satisfied, skipping upgrade: urllib3!=1.25.0,!>1.25.1,<1.26,>=1.21.1 in /Users/yong/Library/r-miniconda/envs/r-reticulate/lib/python3.6/site-packages (from requests->SP2000) (1.25.9)
# Requirement already satisfied, skipping upgrade: idna<3,>=2.5 in /Users/yong/Library/r-miniconda/envs/r-reticulate/lib/python3.6/site-packages (from requests->SP2000) (2.9)
# Requirement already satisfied, skipping upgrade: chardet<4,>=3.0.2 in /Users/yong/Library/r-miniconda/envs/r-reticulate/lib/python3.6/site-packages (from requests->SP2000) (3.0.4)
# Requirement already satisfied, skipping upgrade: pytz>=2017.2 in /Users/yong/Library/r-miniconda/envs/r-reticulate/lib/python3.6/site-packages (from pandas->SP2000) (2020.1)
# Requirement already satisfied, skipping upgrade: numpy>=1.13.3 in /Users/yong/Library/r-miniconda/envs/r-reticulate/lib/python3.6/site-packages (from pandas->SP2000) (1.18.5)
# Requirement already satisfied, skipping upgrade: python-dateutil>=2.6.1 in /Users/yong/Library/r-miniconda/envs/r-reticulate/lib/python3.6/site-packages (from pandas->SP2000) (2.8.1)
# Requirement already satisfied, skipping upgrade: six>=1.5 in /Users/yong/Library/r-miniconda/envs/r-reticulate/lib/python3.6/site-packages (from python-dateutil>=2.6.1->pandas->SP2000) (1.15.0)
# Installing collected packages: SP2000
# Successfully installed SP2000-0.6

# install IPython package
reticulate::py_install (packages = "IPython", pip = TRUE)

# Collecting package metadata (current_repodata.json): ...working... done
# Solving environment: ...working... done
#
## All requested packages already installed.
#
# Collecting IPython
# Using cached ipython-7.16.1-py3-none-any.whl (785 kB)
```

```
# Requirement already satisfied, skipping upgrade: backcall in /Users/yong/Library/r-miniconda/envs/r-reticulate/lib/python3.6/site-packages (from IPython) (0.1.0)
# Requirement already satisfied, skipping upgrade: setuptools>=18.5 in /Users/yong/Library/r-miniconda/envs/r-reticulate/lib/python3.6/site-packages (from IPython) (47.1.1.post20200529)
# Requirement already satisfied, skipping upgrade: pexpect; sys_platform != "win32" in /Users/yong/Library/r-miniconda/envs/r-reticulate/lib/python3.6/site-packages (from IPython) (4.8.0)
# Requirement already satisfied, skipping upgrade: prompt-toolkit!=3.0.0,!=3.0.1,<3.1.0,>=2.0.0 in /Users/yong/Library/r-miniconda/envs/r-reticulate/lib/python3.6/site-packages (from IPython) (3.0.5)
# Requirement already satisfied, skipping upgrade: appnope; sys_platform == "darwin" in /Users/yong/Library/r-miniconda/envs/r-reticulate/lib/python3.6/site-packages (from IPython) (0.1.0)
# Requirement already satisfied, skipping upgrade: pickleshare in /Users/yong/Library/r-miniconda/envs/r-reticulate/lib/python3.6/site-packages (from IPython) (0.7.5)
# Requirement already satisfied, skipping upgrade: traitlets>=4.2 in /Users/yong/Library/r-miniconda/envs/r-reticulate/lib/python3.6/site-packages (from IPython) (4.3.3)
# Requirement already satisfied, skipping upgrade: pygments in /Users/yong/Library/r-miniconda/envs/r-reticulate/lib/python3.6/site-packages (from IPython) (2.6.1)
# Requirement already satisfied, skipping upgrade: jedi>=0.10 in /Users/yong/Library/r-miniconda/envs/r-reticulate/lib/python3.6/site-packages (from IPython) (0.17.0)
# Requirement already satisfied, skipping upgrade: decorator in /Users/yong/Library/r-miniconda/envs/r-reticulate/lib/python3.6/site-packages (from IPython) (4.4.2)
# Requirement already satisfied, skipping upgrade: ptyprocess>=0.5 in /Users/yong/Library/r-miniconda/envs/r-reticulate/lib/python3.6/site-packages (from pexpect; sys_platform != "win32">IPython) (0.6.0)
# Requirement already satisfied, skipping upgrade: wcwidth in /Users/yong/Library/r-miniconda/envs/r-reticulate/lib/python3.6/site-packages (from prompt-toolkit!=3.0.0,!=3.0.1,<3.1.0,>=2.0.0>IPython) (0.2.3)
# Requirement already satisfied, skipping upgrade: ipython-genutils in /Users/yong/Library/r-miniconda/envs/r-reticulate/lib/python3.6/site-packages (from traitlets>=4.2->IPython) (0.2.0)
# Requirement already satisfied, skipping upgrade: six in /Users/yong/Library/r-miniconda/envs/r-reticulate/lib/python3.6/site-packages (from traitlets>=4.2->IPython) (1.15.0)
# Requirement already satisfied, skipping upgrade: parso>=0.7.0 in /Users/yong/Library/r-miniconda/envs/r-reticulate/lib/python3.6/site-packages (from jedi>=0.10->IPython) (0.7.0)
# Installing collected packages: IPython
# Successfully installed IPython-7.16.1
```

3. 使用指南

3.1 加载 SP2000

```
#Import the SP2000 package
from SP2000.sp2000 import *
```

```
#Import the pprint package
from pprint import pprint
```

3.2 set_search_key 设置 Species 2000 密钥

注意: 在运行函数 search_family_id、search_taxon_id、search_checklist 之前需先申请“Species 2000”密钥, 注册物种 2000 中国节点 <http://www.sp2000.org.cn> 网站, 然后点击“用户信息”便可获取一个自己独享的 API 密钥服务, 最后调用一次函数 set_search_key(“your key”), 便可运行以上 search_* 函数。

```
#Note: You need to apply for the apiKey <http://www.sp2000.org.cn>
#to run search_* functions of this package.
set_search_key ("06319834*****")
```

3.3 search_family_id 查询中国生物物种名录的科 id

```
#Search family IDs via family name
#Family name, or part of family name, supports Latin and Chinese names.
search_family_id ("鳗鲡科")

## {'鳗鲡科': ['3851c5311bed46c19529cb155d37aa9b']}
```

```
familyid = search_family_id ("Anguillidae")
pprint (familyid)

## {'Anguillidae': ['3851c5311bed46c19529cb155d37aa9b']}
```

```
#Calling Python from R
py$familyid

## $Anguillidae
## [1] "3851c5311bed46c19529cb155d37aa9b"
```

3.4 search_taxon_id 查询中国生物物种名录的种 id

```
#Search taxon IDs via familyID
taxonid1 = search_taxon_id (" ".join(familyid["Anguillidae"]),
                           name = "family_id")

pprint (taxonid1)

## {'3851c5311bed46c19529cb155d37aa9b': ['1bcb107bcbf74c6eb81554e398beb840',
##                                         '9b9b328f6fa045089021ba38f912a0e8',
##                                         'cbf03e5022f94c3daad91843b9f0b1e7',
##                                         'e192fb15df24049bcd0fd01d307affa',
##                                         'f542929f776246efa44e559c389139d8']}
```

```
#Calling Python from R
py$taxonid1

## $`3851c5311bed46c19529cb155d37aa9b`
## [1] "1bcb107bcbf74c6eb81554e398beb840" "9b9b328f6fa045089021ba38f912a0e8"
## [3] "cbf03e5022f94c3daad91843b9f0b1e7" "e192fb15df24049bcd0fd01d307affa"
## [5] "f542929f776246efa44e559c389139d8"
```

```
#Search taxon IDs via scientificName
taxonid2 = search_taxon_id ("Anguilla marmorata",
                           "Anguilla japonica",
                           "Anguilla bicolor",
                           "Anguilla nebulosa",
                           "Anguilla luzonensis",
                           name = "scientific_name")

pprint (taxonid2)

## {'Anguilla bicolor': ['1bcb107bcbf74c6eb81554e398beb840'],
##  'Anguilla japonica': ['f542929f776246efa44e559c389139d8'],
##  'Anguilla luzonensis': ['cbf03e5022f94c3daad91843b9f0b1e7'],
##  'Anguilla marmorata': ['e192fb15df24049bcd0fd01d307affa'],
##  'Anguilla nebulosa': ['9b9b328f6fa045089021ba38f912a0e8']}
```

```
#Calling Python from R
py$taxonid2

## $`Anguilla marmorata`
## [1] "e192fbc15df24049bcd0fd01d307affa"
##
## $`Anguilla japonica`
## [1] "f542929f776246efa44e559c389139d8"
##
## $`Anguilla bicolor`
## [1] "1bcb107bcbf74c6eb81554e398beb840"
##
## $`Anguilla nebulosa`
## [1] "9b9b328f6fa045089021ba38f912a0e8"
##
## $`Anguilla luzonensis`
## [1] "cbf03e5022f94c3daad91843b9f0b1e7"
```

3.5 search_checklist 查询中国生物物种名录信息

```
#Download detailed lists via species or infraspecies ID
x1 = search_checklist ('e192fbc15df24049bcd0fd01d307affa',
                      'f542929f776246efa44e559c389139d8',
                      '1bcb107bcbf74c6eb81554e398beb840',
                      '9b9b328f6fa045089021ba38f912a0e8',
                      'cbf03e5022f94c3daad91843b9f0b1e7')

pprint (x1['e192fbc15df24049bcd0fd01d307affa'])

# {'CommonNames': [],
#  'Distribution': 'Zhejiang(浙江)',
#  'Refs': [{'[1]': ''}, {'[2]': ''}],
#  'SpecialistInfo': [{'Address': '1 Beichen West Road, Chaoyang District,':
#                      'Beijing 100101, P.R.China(北京市朝阳区北辰西路 1 号院 5 号',
#                      'Institution': '中国科学院动物研究所',
#                      'E-Mail': 'zhangcg@ioz.ac.cn',
#                      'Institution': 'Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences(中国科学院动物研究所),
#                                     'name': 'Zhang Chunguang(张春光)'},
#                      {'Address': '0',
#                      'E-Mail': 'zoskt@gate.sinica.edu.tw',
#                      'Institution': '(中央研究院生物多样性研究中心),
#                                     'name': 'Shao, Kwang-Tsao(邵广昭)'},
#                      {'Address': 'No.999, Huchenghuan Rd , Nanhui New City,':
#                      'Shanghai, P.R. China(上海市浦东新区沪城环路 999 号),
#                      'E-Mail': '',
#                      'Institution': 'College of Life Science & Technology,
#                                     'Shanghai Ocean University(上海海洋大学生命科学与技术学院),
#                                     'name': 'Wu Hanlin(伍汉霖)'}],
#  'author': 'Quoy et Gaimard, 1824',
#  'chineseName': '花鳗鲡',
#  'namecode': 'e192fbc15df24049bcd0fd01d307affa',
#  'scientificName': 'Anguilla marmorata',
#  'searchCode': 'e192fbc15df24049bcd0fd01d307affa',
#  'searchCodeStatus': 'accepted name',
#  'taxonTree': {'class': 'Actinopterygii',
#               'family': 'Anguillidae',
#               'genus': 'Anguilla',
```

```
# 'infraspecies': '',
# 'kingdom': 'Animalia',
# 'order': 'Anguilliformes',
# 'phylum': 'Chordata',
# 'species': 'marmorata'}}
```

3.6 get_col_global 查询全球生物物种名录信息

```
#Get Catalogue of Life Global checklist via species name and id
x2 = get_col_global ("Anguilla marmorata",
                     "Anguilla japonica",
                     "Anguilla bicolor",
                     "Anguilla nebulosa",
                     "Anguilla luzonensis",
                     option="name")
#
pprint (x2['Anguilla marmorata'])

#[{ 'bibliographic_citation': 'Froese R. & Pauly D. (eds). (2020). FishBase '
#   '(version Feb 2018). In: Species 2000 & ITIS '
#   'Catalogue of Life, 2020-06-04 Beta (Roskov Y.; '
#   'Ower G.; Orrell T.; Nicolson D.; Bailly N.; Kirk '
#   'P.M.; Bourgoin T.; DeWalt R.E.; Decock W.; '
#   'Nieukerken E. van; Penev L.; eds.). Digital '
#   'resource at www.catalogueoflife.org/col. Species '
#   '2000: Naturalis, Leiden, the Netherlands. ISSN '
#   '2405-8858.',
#   'id': '433e0a4fe332e565c1679fa149543d83',
#   'is_extinct': 'false',
#   'name': 'Anguilla marmorata',
#   'name_html': '<i>Anguilla marmorata</i> Quoy & Gaimard, 1824',
#   'name_status': 'accepted name',
#   'online_resource': 'http://www.fishbase.org/Summary/SpeciesSummary.php?ID=1275',
#   'rank': 'Species',
#   'record_scrutiny_date': [],
#   'source_database': 'FishBase',
#   'source_database_url': 'http://www.fishbase.org',
#   'url': 'http://www.catalogueoflife.org/col/details/species/id/433e0a4fe332e565c1679fa149543d83'},
#   {'accepted_name': {'bibliographic_citation': 'Froese R. & Pauly D. (eds). '
#     '(2020). FishBase (version Feb '
#     '2018). In: Species 2000 & ITIS '
#     'Catalogue of Life, 2020-06-04 '
#     'Beta (Roskov Y.; Ower G.; '
#     'Orrell T.; Nicolson D.; Bailly '
#     'N.; Kirk P.M.; Bourgoin T.; '
#     'DeWalt R.E.; Decock W.; '
#     'Nieukerken E. van; Penev L.; '
#     'eds.). Digital resource at '
#     'www.catalogueoflife.org/col. '
#     'Species 2000: Naturalis, '
#     'Leiden, the Netherlands. ISSN '
#     '2405-8858.',
#     'id': '94f902df44fd76bed84cdea361b24fd6',
#     'is_extinct': 'false',
#     'name': 'Anguilla bengalensis',
#     'name_html': '<i>Anguilla bengalensis</i> (Gray, 1831)',
#     'name_status': 'accepted name',
#     'online_resource': 'http://www.fishbase.org/Summary/SpeciesSummary.php?ID=1272',
#     'rank': 'Species',
#     'record_scrutiny_date': [],
#     'source_database': 'FishBase',
```

```
#           'source_database_url': 'http://www.fishbase.org',
#           'url': 'http://www.catalogueoflife.org/col/details/species/id/94f902df44fd76bed84cdea361b24fd6'},
#   'bibliographic_citation': 'Froese R. & Pauly D. (eds). (2020). FishBase '
#           '(version Feb 2018). In: Species 2000 & ITIS '
#           'Catalogue of Life, 2020-06-04 Beta (Roskov Y., '
#           'Ower G.; Orrell T.; Nicolson D.; Bailly N.; Kirk '
#           'P.M.; Bourgoin T.; DeWalt R.E.; Decock W.; '
#           'Nieukerken E. van; Penev L.; eds.). Digital '
#           'resource at www.catalogueoflife.org/col. Species '
#           '2000: Naturalis, Leiden, the Netherlands. ISSN '
#           '2405-8858.',
#   'id': '1a44a32b532e87f048b6bfa8fed07098',
#   'name': 'Anguilla marmorata',
#   'name_html': '<i>Anguilla marmorata</i> (non Quoy & Gaimard, 1824)',
#   'name_status': 'misapplied name',
#   'online_resource': '',
#   'rank': 'Species',
#   'source_database': 'FishBase',
#   'source_database_url': 'http://www.fishbase.org',
#   'url': 'http://www.catalogueoflife.org/col/details/species/id/94f902df44fd76bed84cdea361b24fd6/synonym/1a44a32b532e87f048b6bfa8fed07098'}]
```

3.7 get_redlist_china 查询中国物种红色名录信息

```
#Query Redlist of Chinese Biodiversity
x3 = get_redlist_china (group = 'Inland Fishes')
```

```
pprint (x3) # pandas DataFrame

#       family_c      family      species_c ... group_c kingdom      kingdom_c
# 10436 七鳃鳗科 Petromyzontidae 东北七鳃鳗 ... 内陆鱼类 Vertebrate 脊椎动物卷
# 10437 七鳃鳗科 Petromyzontidae 雷氏七鳃鳗 ... 内陆鱼类 Vertebrate 脊椎动物卷
# 10438 七鳃鳗科 Petromyzontidae 北极七鳃鳗 ... 内陆鱼类 Vertebrate 脊椎动物卷
# 10439 丝足鲈科 Osphronemidae 线足鲈 ... 内陆鱼类 Vertebrate 脊椎动物卷
# 10440 亚口鱼科 Catostomidae 胭脂鱼 ... 内陆鱼类 Vertebrate 脊椎动物卷
# ...
# 11874 鳕科 Channidae 沃氏鳕 ... 内陆鱼类 Vertebrate 脊椎动物卷
# 11875 鳓科 Channidae 黑月鳢 ... 内陆鱼类 Vertebrate 脊椎动物卷
# 11876 鮀科 Pangasiidae 长丝鮀 ... 内陆鱼类 Vertebrate 脊椎动物卷
# 11877 鮀科 Pangasiidae 贾巴鮀 ... 内陆鱼类 Vertebrate 脊椎动物卷
# 11878 鮀科 Pangasiidae 巨无齿鮀 ... 内陆鱼类 Vertebrate 脊椎动物卷
#
#[1443 rows x 11 columns]
```

3.8 find_synonyms 查询全球生物物种同物异名

```
#Find synonyms via species name from Catalogue of Life Global
x4 = find_synonyms ("Anguilla marmorata",
                    "Anguilla japonica")
```

```
pprint (x4)

# {'Anguilla japonica': {'Anguilla angustidens',
#                         'Anguilla breviceps',
#                         'Anguilla manabei',
#                         'Anguilla nigricans',
#                         'Anguilla remifera',
#                         'Muraena pekinensis'},
```

```
# 'Anguilla marmorata': {'Anguilla fidjiensis',
#                           'Anguilla hildebrandti',
#                           'Anguilla johannae',
#                           'Anguilla labrosa',
#                           'Anguilla marmolata',
#                           'Anguilla mauritiana',
#                           'Muraena manillensis',
#                           'Muraena mossambica'}}
```

3.9 get_col_taiwan 查询台湾生物物种名录信息

```
#Search Catalogue of Life Taiwan checklist
x5 = get_col_taiwan ("Anguillidae", level = "family")

pprint (x5)

# {'Anguillidae': [{ 'author': 'Schmidt, 1928',
#                    'author2': None,
#                    'class': 'Actinopterygii',
#                    'class_c': '條鰐魚綱',
#                    'common_name_c': '太平洋雙色鰐鱗;短鰐鱗;二色鰐',
#                    'dataprovider': None,
#                    'endemic': None,
#                    'family': 'Anguillidae',
#                    'family_c': '鰐鱗科',
#                    'genus': 'Anguilla',
#                    'genus_c': '鰐鱗屬',
#                    'infraspecies': 'pacifica',
#                    'infraspecies2': None,
#                    'infraspecies2_marker': None,
#                    'infraspecies_marker': None,
#                    'kingdom': 'Animalia',
#                    'kingdom_c': '動物界',
#                    'name_code': '380710',
#                    'order': 'Anguilliformes',
#                    'order_c': '鰐形目',
#                    'phylum': 'Chordata',
#                    'phylum_c': '脊索動物門',
#                    'species': 'bicolor'},
#                    {'author': 'Kaup, 1856',
#                     'author2': None,
#                     'class': 'Actinopterygii',
#                     'class_c': '條鰐魚綱',
#                     'common_name_c': '西里伯斯鰐鱗;西里伯斯鰐;鰐;黑鰐',
#                     'dataprovider': None,
#                     'endemic': None,
#                     'family': 'Anguillidae',
#                     'family_c': '鰐鱗科',
#                     'genus': 'Anguilla',
#                     'genus_c': '鰐鱗屬',
#                     'infraspecies': None,
#                     'infraspecies2': None,
#                     'infraspecies2_marker': None,
#                     'infraspecies_marker': None,
#                     'kingdom': 'Animalia',
#                     'kingdom_c': '動物界',
#                     'name_code': '395489',
#                     'order': 'Anguilliformes',
#                     'order_c': '鰐形目'},
```

```
# 'phylum': 'Chordata',
# 'phylum_c': '脊索動物門',
# 'species': 'celebesensis'},
# {'author': 'Temminck & Schlegel, 1846',
#   'author2': None,
#   'class': 'Actinopterygii',
#   'class_c': '條鰭魚綱',
#   'common_name_c': '日本鰻鱺;白鰻;日本鰻;正鰻;白鰩;鰻鱺;土鰻;淡水鰻',
#   'dataprovider': None,
#   'endemic': None,
#   'family': 'Anguillidae',
#   'family_c': '鰻鱺科',
#   'genus': 'Anguilla',
#   'genus_c': '鰻鱺屬',
#   'infraspecies': None,
#   'infraspecies2': None,
#   'infraspecies2_marker': None,
#   'infraspecies_marker': None,
#   'kingdom': 'Animalia',
#   'kingdom_c': '動物界',
#   'name_code': '380711',
#   'order': 'Anguilliformes',
#   'order_c': '鰻形目',
#   'phylum': 'Chordata',
#   'phylum_c': '脊索動物門',
#   'species': 'japonica'},
# {'author': 'Watanabe, Aoyama & Tsukamoto, 2009',
#   'author2': None,
#   'class': 'Actinopterygii',
#   'class_c': '條鰭魚綱',
#   'common_name_c': '呂宋鰻鱺;呂宋鰻;黃氏鱸鰻',
#   'dataprovider': None,
#   'endemic': None,
#   'family': 'Anguillidae',
#   'family_c': '鰻鱺科',
#   'genus': 'Anguilla',
#   'genus_c': '鰻鱺屬',
#   'infraspecies': None,
#   'infraspecies2': None,
#   'infraspecies2_marker': None,
#   'infraspecies_marker': None,
#   'kingdom': 'Animalia',
#   'kingdom_c': '動物界',
#   'name_code': '395491',
#   'order': 'Anguilliformes',
#   'order_c': '鰻形目',
#   'phylum': 'Chordata',
#   'phylum_c': '脊索動物門',
#   'species': 'luzonensis'},
# {'author': 'Quoy & Gaimard, 1824',
#   'author2': None,
#   'class': 'Actinopterygii',
#   'class_c': '條鰭魚綱',
#   'common_name_c': '花鰻鱺;鱸鰻;花鰻;烏耳鰻;土龍;黑鰻',
#   'dataprovider': None,
#   'endemic': None,
#   'family': 'Anguillidae',
#   'family_c': '鰻鱺科',
#   'genus': 'Anguilla',
#   'genus_c': '鰻鱺屬'}
```

```
# 'infraspecies': None,
# 'infraspecies2': None,
# 'infraspecies2_marker': None,
# 'infraspecies_marker': None,
# 'kingdom': 'Animalia',
# 'kingdom_c': '動物界',
# 'name_code': '380712',
# 'order': 'Anguilliformes',
# 'order_c': '鰻形目',
# 'phylum': 'Chordata',
# 'phylum_c': '脊索動物門',
# 'species': 'marmorata'}}}
```

3.10 测试环境

```
#Collect Information About the Current Python Session
import IPython
print (IPython.sys_info())

## {'commit_hash': '2486838d9',
## 'commit_source': 'installation',
## 'default_encoding': 'UTF-8',
## 'ipython_path': '/Users/yong/Library/r-miniconda/envs/r-reticulate/lib/python3.6/site-packages/IPython',
## 'ipython_version': '7.16.1',
## 'os_name': 'posix',
## 'platform': 'Darwin-19.5.0-x86_64-i386-64bit',
## 'sys_executable': '/Users/yong/Library/r-miniconda/envs/r-reticulate/bin/python',
## 'sys_platform': 'darwin',
## 'sys_version': '3.6.10 | packaged by conda-forge | (default, Apr 24 2020, '
##               '16:29:39) \n'
##               '[GCC Clang 9.0.1 ]'}
```

参考文献

Allaire J, Xie YH, McPherson J, Luraschi J, Ushey K, Atkins A, Wickham H, Cheng J, Chang W, Iannone R (2020) rmarkdown: Dynamic Documents for R. R package version 2.1. <https://rmarkdown.rstudio.com>. (accessed on 2020-06-08)

SP2000: An open-sourced R package for querying the Catalogue of Life

Liuyong Ding^{1,2}, Hao Li³, Juan Tao^{1,2}, Jinlong Zhang^{1,2}, Minrui Huang^{1,2}, Ke Yang^{1,2,4}, Jun Wang^{1,2}, Chengzhi Ding^{1,2*}, Daming He^{1,2}

¹ Institute of International Rivers and Eco-security, Yunnan University, Kunming 650504

² Yunnan Key Laboratory of International Rivers and Transboundary Eco-security, Yunnan University, Kunming 650504

³ National Pilot School of Software, Yunnan University, Kunming 650504

⁴ Flora Conservation Department, Kadoorie Farm and Botanic Garden, Hong Kong 999077

ABSTRACT

Aims: The Catalogue of Life provides the basis for understanding both regional and global biodiversity. With the invention and development of the internet, the up-to-date species checklists stored in the public databases has greatly promoted the development of taxonomy, conservation biology, and macroecology. Public species checklists play an indispensable role in biodiversity conservation and aid in the assessment of species' conversation status. The Species 2000 China Node (<http://www.sp2000.org.cn>) and the Catalogue of Life (<http://www.catalogueoflife.org>) are among the leading online databases in cataloguing biodiversity, contain 122,280 and 1,829,672 taxa respectively (including infraspecific taxa). Although searching the content of the websites may be relatively straightforward, downloading the data and transferring it into a statistical environment for further analysis can present challenges.

Method: To address this issue, we developed the package SP2000 using the R programming language.

Application: SP2000 is an open-source, cross-platform, and user-friendly package which aims to help users query and download the checklist of organisms (including animals, plants, fungi, and microbes) from within and outside China. Here we introduce and describe the usage of SP2000 including installation, and configuration of parameters.

Key words: species checklist; redlist; China's biodiversity; R package

1 Introduction

The Catalogue of Life provides the basis for understanding both regional and global biodiversity (Reichhardt, 1999; Banki et al, 2019; Ower & Roskov, 2019). With the invention and development of the internet, Annual or monthly editions of species checklists have been numerously stored in the public databases (e.g. the Species 2000 China Node and Catalogue of Life), which have greatly promoted the development of taxonomy, conservation biology and macroecology (Jiang et al, 2015). At present, these databases have been widely used in the assessment of species status, red list compilation and biodiversity conservation for governments or international organizations.

What are the similarities and differences between the Species 2000 China Node and Catalogue of Life? Their goals are to provide a validated checklist of the known species to all users in the world. As of June 4, 2020, the Species 2000 China Node (<http://www.sp2000.org.cn>, the Biodiversity Committee of Chinese Academy of Sciences, 2020) and the Catalogue of Life (<http://www.catalogueoflife.org>) record 122,280 and 1,829,672 taxa (including infraspecific taxa), respectively. The latter is a

collection of more than 130 global species databases, while the former is a subset of national studies. Therefore, the spatial scale of the both checklists is different and complementary. The Species 2000 China Node was established in 2006 by the Biodiversity Committee of the Chinese Academy of Sciences (BC-CAS), which is contributed by the Institute of Botany, Institute of Microbiology, Institute of Oceanology and Institute of Zoology, CAS. The first annual checklist of Catalogue of Life China was released in 2008 and has been updated annually, which is an important data source for the Catalogue of Life annual checklist (Jiang et al, 2015; Ma et al, 2018). Compared with global Catalogue of Life, Catalogue of Life China also provides the Chinese name (i.e., characters and pinyin) in addition to containing the scientific name of each species, synonyms, alias, references, classification system, distribution area and other information. Although all information in two websites will be available to all users in the world freely, downloading and getting required data into a statistical environment for further analysis are not straight-forward, which has become the main obstacle to restrict the widespread use of these checklists.

To address the above problems, we developed the R package SP2000 using R programming language (due to its features of open-sourced, cross-platformed,

丁刘勇, 李昊, 陶捐, 张金龙, 黄敏睿, 杨科, 王军, 丁城志, 何大明 (2021) 获取生物物种名录信息的 R 程序包 SP2000. 生物多样性, 29 (1): 118 - 122. <http://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2020235>

etc.; Tippmann, 2014; Zhang et al, 2016; Lai et al, 2019; R Core Team, 2020), which aims to help users accurately, quickly to query and download the required species checklists from the Species 2000 China node and Catalogue of Life website.

2 Methods

The R package *SP2000*, a programmatic interface to <http://sp2000.org.cn>, re-written based on an accompanying 'Species 2000' API (<http://sp2000.org.cn/api/document>, version 2), and access tables describing catalogue of the Chinese known species of animals, plants, fungi, micro-organisms, and more. This package also supports access to Catalogue of Life (<http://webservice.catalogueoflife.org/col/webservice>, version 1.9).

Compared to other tools for acquiring species checklists such as Catalogue of Life Search Plugin (<http://www.catalogueoflife.org/content/web-browser-page-plugin>), CD-ROM of Catalogue of Life China (<http://sp2000.org.cn/download>) and portal-components developed via JavaScript language (<https://github.com/CatalogueOfLife/portal-components>), the SP2000 is an open-sourced, cross-platformed, and user-friendly package which aims to help users to query and download the checklist of animals, plants, fungi and micro-organisms both in and outside China. The downloaded information goes directly into R statistical environment for further analysis, for example, mining more information of biodiversity through R package spocc (Chamberlain, 2020).

3 Usage

3.1 Version and installation

The package *SP2000* written in R language has been submitted to the CRAN (<https://cran.r-project.org/package=SP2000>, version 0.1.0), users can easily install R packages SP2000 using R commands `install.packages("SP2000", repos = "https://cran.r-project.org")`. It mainly consists of eight functions covering `set_search_key`, `search_family_id`, `search_taxon_id`, `search_checklist`, `get_redlist_China`, `get_col_global`, `find_synonyms` and `get_col_taiwan`, and the configuration of the parameters for these function are as follows.

3.2 set_search_key

This function `set_search_key` allows users to set the key variable used all `search_*` functions (e.g. `search_family_id`, `search_taxon_id` and `search_checklist`). Users can obtain a key by registering

at <http://sp2000.org.cn/api/document>, clicking on the user information. It is worth noting that the upper limit of daily API visits for ordinary users is 2000, and users can apply for increasing the daily API request limit, through filling in the application form <http://col.especies.cn/doc/API.docx> and send an email to SP2000CN@ibcas.ac.cn entitled "Application for increasing API Request Times". Set the API key by running the R code:

```
set_search_key <- "yourapikey"
```

3.3 search_family_id

The family is the most commonly used classification rank in biological classification, through which the taxonomic unit of species or subspecies can be more easily inquired. The Species 2000 China Node defines unique identity (id) for family and species (subspecies) to ensure the accuracy of data query. The function `search_family_id` provides the function querying the collection of family's ids. There are four arguments including `query`, `start`, `limit` and `mc.cores`. (1) The parameter 'query' supports one or more queries for family name, or part of family name, (2) the parameter 'start' sets the number of record to start at, the default value of 1, (3) the parameter 'limit' sets the number of records to return, the default value is 20, and (4) the parameter 'mc.cores' can set the number of cores to use, the default value is 2. Search family ids by running:

```
search_family_id (query = "Anguillidae")
```

3.4 search_taxon_id

The family ids can be used to directly obtain the list of ids for the species or subspecies, and then the details of the species list can be obtained using the function `search_checklist`. The `search_taxon_id` supports multiple types of queries for family's ids, scientific name and common name (including Chinese name). There are five arguments including `query`, `name`, `start`, `limit` and `mc.cores`. (1) The parameter `query` supports one or more queries, (2) the parameter `name` sets the query mode, in conjunction with the parameter `query`, parameters to be selected are "familyID", "scientificName" and "commonName", the default value is "scientificName", (3) the parameter `start` sets the number of record to start at, the default value of 1, (4) the parameter `limit` sets the number of records to return, the default value is 20, and (5) the parameter `mc.cores` setting is the same as 3.3. Take "Anguillidae" as an example, the R code is as follows:

```
## loading package
library("SP2000")
## Set your Species 2000 API key
set_search_key <- "yourapikey"
## Search family ids via family name
```

```
familyid <- search_family_id (query =  
"Anguillidae")  
## Search taxon ids via family's ids  
query <- familyid$Anguillidae$data$record_id  
taxonid <- search_taxon_id (query = query, name  
= "familyID")
```

3.5 search_checklist

The function `search_checklist` gets detailed information of species through species ids, including scientific name, synonym, alias, literature, classification system, distribution region and other data, as well as Chinese name and Chinese name pinyin and other contents. This function needs to be used in combination with the functions `search_family_id` and `search_taxon_id`. There are two arguments including `query` and `mc.cores`. (1) The parameter `query` supports one or more queries and (2) The parameters `mc.cores` is the same as 3.3.

Take the query result of 3.4 as an example:

```
query <- taxonid[[["3851c5311bed46c19529cb1  
55d37aa9b"]]][["data"]][["namecode"]]  
search_checklist (query = query)
```

3.6 get_redlist_china

The function `get_redlist_china` has four parameters: `query`, `option`, `group`, and `viewDT`. (1) The parameter '`query`' supports one or more queries for scientific name or Chinese name, (2) the parameter '`option`' sets the query mode, which is used in conjunction with the parameter `query`. The parameters `option` include "Chinese Names" and "Scientific Names", and the default value is "Scientific Names", (3) the optional parameters '`group`' includes "Amphibians," "Birds", "Mammals", "Inland Fishes", "Reptiles," "Plants" and "Fungi", and (4) the parameter '`viewDT`' is the logical value, which is used together with the parameter `group`. If `viewDT = TRUE`, the query result will display an interactive page. Taking Inland Fishes as an example, it is called `get_redlist_China (... , group = "Inland Fishes", viewDT = TRUE)`.

Take the `Anguilla` query as an example, the R code is as follows:

```
## Get Chinese Red List of the genus Anguilla  
get_redlist_china (query = "Anguilla", option =  
"Scientific Names")
```

Query "Inland Fish" China Red List information displaying searchable, downloadable and interactive page

```
get_redlist_china (group = "Inland Fishes",  
viewDT = TRUE)
```

3.7 get_col_global

The function `get_col_global` is unrestricted by the Species 2000 key and can be used independently. It contains six parameters: `query`, `option`, `response`, `start`, `limit` and `mc.cores`. (1) The parameter '`query`' inputs

one or more ids or the species name, (2) the parameter '`option`' sets the query mode, which is used in conjunction with the parameter `query`. The optional parameters have "ID" and "name", and the default value is "name", (3) the parameter '`response`' sets the query to return the result, which can be selected as "Full", one of "terse". "Full" returns the full query result, and "terse" returns the short query result. The default value is "terse"; (4) The parameter '`start`' sets the first record returned by the query. The default value is 0, which is used in conjunction with the parameter '`response`', (5) the parameter '`limit`' sets the record returned by a single query, the default value is 500, the maximum number of results returned by a single short query is 500, and the maximum number of results returned by a single complete query is 50, and (6) the parameter '`mc.cores`' setting is the same as 3.3.

Take the `Anguilla` query as an example, the R code is as follows:

```
x <- get_col_global (query = "Anguilla", response  
= "full")  
## The total query result is 208  
x[[["Anguilla"]]][["meta"]][["total_number_of_res  
ults"]][1]
```

3.8 find_synonyms

The function `find_synonyms` has two arguments `query` and `mc.cores`. (1) The argument '`query`' enters one or more species name, and (2) the argument '`mc.cores`' is the same as 3.3. Take "`Anguilla Anguilla`" as an example and call it `find_synonyms ("Anguilla Anguilla")`.

3.9 get_col_taiwan

The function `get_col_taiwan` has four parameters: `query`, `level`, `option` and `include_synonyms`. (1) The parameter '`query`' supports one or more queries, (2) the parameter '`level`', which can be used in conjunction with the parameter `query` to select one of "kingdom", "phylum", "class", "order", "family", "genus" and "species", (3) the parameter '`option`' includes "Contain", "Equal" and "beginning", the default is "equal", and (4) the parameter '`include_synonyms`' is the logical value, and the query result contains synonym information, with the default value of TRUE. Take `Anguillidae` as an example, the call method is

```
get_col_taiwan (query = "Anguillidae", level =  
"family").
```

4 Conclusion

In this paper, we presented a new tool (R package `SP2000`) of re-written via Web API, which provides an interface for application program to download the data of the species checklists. Its detailed usage makes

丁刘勇, 李昊, 陶捐, 张金龙, 黄敏睿, 杨科, 王军, 丁城志, 何大明 (2021) 获取生物物种名录信息的 R 程序包 SP2000. 生物多样性, 29 (1): 118 – 122. <http://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2020235>

SP2000 a useful tool for biodiversity researchers and taxonomists.

In addition to R package *SP2000*, we also developed Python package *SP2000* (<https://pypi.org/project/SP2000>) through Python programming language (Perkel, 2015; Python Software Foundation, 2020) to better meet the needs of users in the era of big biodiversity data (Bisby, 2000). Users can easily install python packages *SP2000* using commands “install pip3 install SP2000” or “python3 -m pip install SP2000”. The configuration of the parameters and query are basically the same as that of R package *SP2000*. Future work on *SP2000* includes enhancements such as search for more taxonomic information of insects and invertebrates distributed in China. We will also add China Animal Scientific Database (<http://zoology.especies.cn>) to the package *SP2000* via Web API (<http://zoology.especies.cn/database/api>).

Acknowledgements

The R package *SP2000* was made possible by leveraging integral R packages including *jsonlite* (Ooms, 2014), *tibble* (Müller & Wickham, 2020), *rlist* (Ren, 2016) and many others. We thank two anonymous reviewers whose helpful feedback helped improve the package and clarify this manuscript.

Availability

The R and Python package *SP2000* are freely available under the permissive MIT license at <https://cran.r-project.org/package=SP2000> and <https://pypi.org/project/SP2000>, respectively.

ORCID

Liuyong Ding  <https://orcid.org/0000-0002-5490-182X>
Jinlong Zhang  <https://orcid.org/0000-0002-1161-5460>
Jun Wang  <https://orcid.org/0000-0003-2481-1409>
Chengzhi Ding  <https://orcid.org/0000-0001-5215-7374>

References

- Banki O, Hobern D, Döring M, Remsen D (2019) Catalogue of Life Plus: A collaborative project to complete the checklist of the world’s species. Biodiversity Information Science and Standards, 3, e37652.
- Bisby FA (2000) The quiet revolution: Biodiversity informatics and the internet. *Science*, 289, 2309–2312.
- Chamberlain S (2020) spocc: Interface to Species Occurrence Data Sources. R package version 1.0.8. <https://CRAN.R-project.org/package=spocc/>. (accessed on 2020-06-01)
- Jiang ZG, Qin HN, Liu YN, Ji LQ, Ma KP (2015) Protecting biodiversity and promoting sustainable development: In memory of the releasing of Catalogue of Life China 2015 and China Biodiversity Red List on the International Day for Biological Diversity 2015. *Biodiversity Science*, 23, 433–434. (in Chinese)
- Lai JS, Lortie CJ, Muenchen RA, Yang J, Ma KP (2019) Evaluating the popularity of R in ecology. *Ecosphere*, 10, e02567.
- Ma KP, Zhu M, Ji LQ, Ma JC, Guo QH, Ouyang ZY, Zhu L (2018) Establishing China Infrastructure for Big Biodiversity Data. *Bulletin of the Chinese Academy of Sciences*, 33(8), 80–87. (in Chinese with English abstract)
- Müller K, Wickham H (2020). *tibble*: Simple Data Frames. R package version 3.0.3. <https://CRAN.R-project.org/package=tibble>. (accessed on 2020-08-01)
- Ooms J (2014) The jsonlite Package: A Practical and Consistent Mapping Between JSON Data and R Objects. *arXiv*, 1403, 2805.
- Ower G, Roskov Y (2019) The Catalogue of Life: Assembling data into a global taxonomic checklist. *Biodiversity Information Science and Standards*, 3, e37221.
- Perkel JM (2015) Programming: Pick up Python. *Nature*, 518, 125–126.
- Python Software Foundation (2020) Python Language Reference, version 3.7. <https://www.python.org/>. (accessed on 2020-06-01)
- R Core Team (2020) R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/>. (accessed on 2020-06-01)
- Reichhardt T (1999) Catalogue of life could become reality. *Nature*, 399, 519–519.
- Ren K (2016) rlist: A Toolbox for Non-Tabular Data Manipulation. R package version 0.4.6.1. <https://CRAN.R-project.org/package=rlist>. (accessed on 2020-08-01)
- The Biodiversity Committee of Chinese Academy of Sciences (2020) Catalogue of Life China: 2020 Annual Checklist, Beijing, China (in Chinese and in English). <http://www.sp2000.org.cn/CoLChina>. (accessed on 2020-05-22)
- Tippmann S (2014) Programming tools: Adventures with RNature. *Nature*, 517(7532), 109–110.
- Zhang JL, Zhu HL, Liu JG, Fischer GA (2016) Principles behind designing herbarium specimen labels and the R package ‘herblabel’. *Biodiversity Science*, 24, 1345–1352. (in Chinese with English abstract)



•论坛•

国家公园最严格保护的实现路径

闫颜¹, 唐芳林^{1*}, 田勇臣², 金崑³

1. 国家林业和草原局国家公园规划研究中心, 昆明 650216; 2. 国家林业和草原局竹子研究开发中心, 杭州 310012; 3. 中国林业科学研究院森林生态环境与保护研究所, 北京 100091

摘要: 国家公园是我国自然保护地最重要的类型之一, 属于全国主体功能区规划中的禁止开发区域, 纳入全国生态保护红线区域管控范围, 实行最严格保护。对国家公园实行最严格保护具有重要意义, 但在国家公园理论研究和具体管理实践中, 严格保护并未被准确理解。作为一种新型自然保护地类型的国家公园, 其功能定位、保护管理理念和方式区别于其他自然保护地, 对国家公园实行严格保护也要与国家公园这些特殊的功能定位和特别的保护管理理念、管理方式相结合。本文系统分析了国家公园最严格保护的提出背景和过程, 探讨了如何全面准确理解最严格保护及其重要意义, 在此基础上, 提出对国家公园实行最严格保护的实现路径, 包括理顺管理体制、健全法制保障、强化监督管理、强化协同管理、规范特许经营、完善社会参与、加强教育培训等七个方面, 包含实行中央直管、明确央地事权、落实资金保障、完善法律法规、实行综合执法等23项具体策略。

关键词: 国家公园; 严格保护; 实现路径

闫颜, 唐芳林, 田勇臣, 金崑 (2021) 国家公园最严格保护的实现路径. 生物多样性, 29, 123–128. doi: 10.17520/biods.2020073.
Yan Y, Tang FL, Tian YC, Jin K (2021) On realization path of the strictest conservation policy in the national park management. Biodiversity Science, 29, 123–128. doi: 10.17520/biods.2020073.

On implementation path of the strictest conservation policies in national park management

Yan Yan¹, Fanglin Tang^{1*}, Yongchen Tian², Kun Jin³

1 Plan and Research Center for National Park, State Forestry and Grassland Administration, Kunming 650216

2 China National Bamboo Research Center, State Forestry and Grassland Administration, Hangzhou 310012

3 Institute of Forest Ecology, Environment and Protection, Chinese Academy of Forestry, Beijing 100091

ABSTRACT

Background: As a new type of protected area, national parks are different from other protected areas in function and how they are protected and managed. Combination of these differences for the strictest conservation and management of national parks should be considered. Here, we analyze the background and reasons behind the strict conservation policies for national parks and discuss how to correctly understand their significance. The implementation path of the strictest conservation policy of national parks are shared here.

Aims: National parks are the most important type of the protected area in China. National parks belong to the forbidden development area, which are included in the national ecological redline, and are strictly conserved. Strict conservation of national parks is important, but has not been accurately understood in the theoretical research and specific management practices for national parks.

Suggestion: There are seven major aspects to the strict conservation policies of national parks, including improvement in the management system, improving the legal system guarantee, strengthening supervision and collaborative management, standardizing franchise management, improving social participation, strengthening education and training, which incorporate 23 specific management strategies. These management strategies include: implementing the vertical administration system, clarifying the power between central and local authorities and capital guarantee,

收稿日期: 2020-05-13; 接受日期: 2020-09-30

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: 4aces@sina.com

establishing a scientific and perfect legal system, implementing comprehensive law enforcement and having strict law enforcement.

Key words: national park; strict conservation; implementation path

国家公园在国外已发展得较为成熟，但在我国才刚刚起步，对中国特色的国家公园，不同人群有不同的认识和理解。在我国，对国家公园实行最严格保护具有重要意义，但对最严格保护的含义人们普遍理解得不够全面准确。最严格保护体现了中国国家公园的本质和特色，明确了国家公园的功能定位，对宣扬正确的国家公园理念、维护和巩固我国六十多年来的保护成果、真正实现自然生态系统的原真性完整性保护和世代传承等具有重要意义。

1 国家公园最严格保护理念的提出

1.1 提出背景

随着我国经济社会的快速发展，自然资源和生态环境面临的压力也日趋增大，不顾资源环境承载力的肆意开发带来了环境污染、森林破坏、湿地萎缩、水土流失、沙漠化、石漠化等一系列环境问题，一些地区气象灾害、地质灾害、海洋灾害等频发，威胁人们的生命财产安全，也造成了巨大经济损失。

建立自然保护地是保护生态环境的重要方式，我国已建的各类自然保护地保护了我国绝大多数的自然生态系统及其生物多样性，保护成效显著。但因交叉重叠、多头管理等管理体制机制问题，一些自然保护地存在管理效率低、污染破坏严重的现象；自然保护地中保存了大量全民所有自然资源资产，由于存在所有者不到位、权责不明、监管不力等问题，导致一些珍贵的自然资源在各种利益纠葛中被浪费或破坏。特别是《自然保护区条例》虽然规定得很严，但在实际管理中难以严格执行。我国自然保护地实行分级管理，即便是国家级自然保护地，其实际管理权也在地方政府。以自然保护区为例，其机构、人员、日常管理经费都由地方政府设立和保障，国家层面只对一些保护管理基础设施和管理能力提升给予一定资金支持。地方政府既要发展经济保障民生，又要出资用于自然保护区管理（而保护管理产生的效益难以量化，且并不都是当地享用），因而在保护与发展相矛盾时，往往选择保护给开发让路（苏杨，2017；苏红巧等，2019）。

2013年，我国正式提出建立国家公园体制，通

过改革现有管理体制和管理方式中存在的问题和矛盾，有效解决交叉重叠、多头管理等问题，形成自然保护的新体制新模式，提升生态环境治理能力，形成现代化的治理体系。建立国家公园是为了把最应该保护的地方保护起来，给子孙后代留下珍贵的自然遗产。国家公园是我国最高价值的自然生态空间，保护着极为丰富和重要的生物多样性，囊括了具全球意义、珍稀濒危的野生动植物物种，一旦遭到破坏将很难恢复。作为一种新生事物，社会公众对国家公园的理解存在偏差，认知易与普通“公园”混淆，加上我国生态产品供给不足，地方政府亦希望借新的体制解放手脚，进一步拉动经济，一时间关于国家公园的争论和猜测不断。作为一种自然保护地类型，国家公园在国外已经发展了一百多年，保护是其最基本和最重要的功能，采取的管理理念和方式都服从于保护。因此，国家公园最严格保护理念是在我国生态环境面临种种压力、自然保护方面存在诸多问题的情况下提出的，也是由国家公园的作用和功能决定的（唐芳林，2017）。

1.2 提出过程

2015年5月，《中共中央国务院关于加快推进生态文明建设的意见》中提出，经济社会发展必须建立在资源得到高效循环利用、生态环境受到严格保护的基础上。通过建立国家公园体制，实行分级、统一管理，保护自然生态和自然文化遗产原真性、完整性。2015年9月，《生态文明体制改革总体方案》进一步提出：国家公园实行更严格保护，除不损害生态系统的原住民生活生产设施改造和自然观光科研教育旅游外，禁止其他开发建设，保护自然生态和自然文化遗产的原真性和完整性。

2017年9月，《建立国家公园体制总体方案》正式出台，明确了国家公园的定位，指出其首要功能是重要自然生态系统的原真性、完整性保护，始终突出自然生态系统的严格保护、整体保护、系统保护，同时兼具科研、教育、游憩等综合功能。明确国家公园是我国自然保护地最重要的类型之一，属于全国主体功能区规划中的禁止开发区域，纳入全国生态保护红线区域管控范围，实行最严格的保

护。国家公园内要禁止除原住民生产生活设施改造和自然观光、科研教育、旅游以外的其他开发建设活动,而这些被允许的原住民生产生活设施改造等活动也要以不损害生态系统为前提;要逐步搬离国家公园区域内不符合保护和规划要求的各类设施、工矿企业等,已设立的矿业权也要逐步退出。

2019年6月,《关于建立以国家公园为主体的自然保护地体系的指导意见》中提出要坚持严格保护、世代传承的基本原则,牢固树立尊重自然、顺应自然、保护自然的生态文明理念,把应该保护的地方都保护起来,做到应保尽保。

2 全面理解国家公园最严格保护

国家公园是就地保护生态系统及其生物多样性的一种自然保护地类型,对国家公园实行最严格保护可以理解为执行国家公园相关法律法规、制度规定、标准规范等特别认真严肃,不容马虎。从这个意义上讲,要实现对国家公园最严格保护,首先要要有科学完善的法律制度体系,规范国家公园建设和管理,使各项管理事务有章可循;其次这些法律法规、制度规定、标准规范要切合实际,具有较强的可操作性,能够在实际管理中发挥作用。也就是在正确的国家公园理念指引下,通过制定严格的法律制度体系,引导人们科学合理的行为方式。

自然保护地属于全国主体功能区规划中的禁止开发区。禁止开发区是在国土空间开发中禁止进行工业化城镇化开发的重点生态功能区,要依法实施强制性保护,严格控制人为因素对自然生态和文化遗产原真性、完整性的干扰,要引导人口逐步有序转移,实现污染物零排放。

国家公园是我国自然保护地的主体,要实行严格的规划建设管控,除不损害生态系统的原住民生产生活设施改造和自然观光、科研、教育、旅游外,禁止其他开发建设活动。生态保护红线是我国国家层面确定的生态保护的生命线,是我国生态环境安全的底线。划定生态保护红线的目的是建立最为严格的生态保护制度,实行严格保护的空间边界与管理限值,对我国自然生态服务功能、环境质量安全和自然资源利用等方面提出了更高的监管要求(辛培源等,2019)。将国家公园纳入全国生态保护红线区域管控范围,是实行严格保护制度的生态保护红线中的重点区域。

3 国家公园最严格保护的重要意义

3.1 只有最严格保护才能进一步巩固保护成果

近年来,我国生态环境质量得到很大改善,野生动植物数量增长,这是我国以自然保护区为主体的自然保护地体系经过六十多年保护与发展取得的成效。只有坚持保护第一,对国家公园实行最严格保护,才能持续保护好现有的成果。

3.2 能够宣扬正确的国家公园理念

国家公园保护了我国最重要、最独特、最精华、最富集的自然财富,是我国具国家代表性的“自然传家宝”,必须坚持保护第一,才能给子孙后代留下珍贵的自然遗产,并作为国民福祉世代传承,持续不断地为公众提供良好的生态产品。

3.3 有效保护自然生态系统的原真性和完整性

只有实行最严格保护,才能杜绝不合理的开发利用,保存珍贵的自然遗产,真正保护好自然生态系统的原真性和完整性。

3.4 激发全民自然保护意识,增强民族自豪感

只有对国家公园实行最严格保护,才能让公众真正认识到国家公园的重要性。我国建立国家公园体制,将国家公园作为宝藏,体现了国家对自然资源和生态环境保护的决心,使人们认识到国家公园在保护自然资源和生物多样性方面的重要作用。

4 准确把握最严格保护

“最严格保护”不是“最严格防守”,并不是将国家公园完全封闭起来。国家公园在维护生态服务功能的同时,具有科研、教育、游憩等综合功能,在坚持生态保护第一的前提下,合理利用国家公园自然资源,开展科学研究和自然环境教育,能够为社会提供高质量的生态产品。要在明确国家公园保护管理目标的前提下,综合考虑其各项功能,制定科学合理、具体可操作的法律法规制度标准体系,在具体保护管理工作中不折不扣、严格执行;在实际管理工作中,也要坚持有法必依,执法必严,对国家公园实行严格执法;实现统一规范管理,杜绝不合理的建设利用活动,防止一切污染和破坏。

5 国家公园最严格保护的实现路径

5.1 路径目标

通过建立统一规范高效的国家公园管理体制,

形成自然生态系统保护的新体制新模式，实现自然保护领域治理体系和治理能力的现代化。国家公园实行最严格保护的目标是保护好我国最重要的自然生态系统的原真性和完整性，保障国家生态安全。

5.2 路径框架

国家公园严格保护的路径包括理顺管理体制、健全法制保障、强化监督管理、强化协同管理、规范特许经营、完善社会参与、加强教育培训等七个方面，包括实行中央直管、明确央地事权、落实资金保障、加强资金管理、管理科学决策、完善法律法规、实行综合执法等23项具体策略(图1)。

5.3 主要路径

(1)理顺管理体制。包括实行中央直管、明确央地事权、落实资金保障、加强资金管理、管理科学决策5项策略。国家机构改革后，各类自然保护地统一由国家林业和草原局管理，解决了自然保护地横向的多头管理问题。国家公园体制试点期间，各试点国家公园采用了中央直管、共同管理、委托管理等管理模式，但因自上而下、统一规范的国家公园管理体制还未建立，纵向的多头管理问题仍未解决。实行中央直管有利于中央政府直接行使国家公园内全民所有自然资源资产所有权，有效解决自然资源所有者不到位、所有权边界模糊、责任主体缺失等问题。在事权划分方面，国家公园管理机构主要承担国家公园相关保护管理职责，地方政府要配合做好工作，并承担国家公园内外的经济社会发展综合协调、公共服务、社会管理、市场监管等职责。

国家公园布局确定后，要摸清用于国家公园范围内的各类保护、管理、补偿等方面的资金本底，同时科学测算国家公园各类资金实际需求；国家公园收支统一交由中央财政管理，实行收支两条线，除人头费、日常管理等常规性资金纳入中央财政预算外，用于国家公园建设的各项资金实行“辩论制”项目资金申请模式，充分考虑项目的必要性、可行性、紧迫性，避免无序建设，并根据每年全国财政收入情况统筹支出。

在实际管理中，有法律政策依据的要严格按照相关法律法规或政策要求执行，对于一些不明确的管理事项，特别是资金规模较大，对自然环境、生物多样性、经济社会发展等有较大影响的事项要经过严格的科学研究和论证，在科学数据和研究成果

的有力支撑下开展管理行动，避免盲目决策给国家公园生态环境、自然资源、自然景观造成污染和破坏；要提高科学家在国家公园管理中的地位，建立国家公园管理科学决策机制和科学顾问机制。

(2)健全法制保障。包括完善法律法规、实行综合执法、完善责任追究3项策略。要建立健全国家公园法律制度体系，制定完善相关法律、法规、标准、规范，实行统一规范管理，夯实国家公园建设管理基础，保障中国特色国家公园体制不走样。国家公园保护着我国最重要最有价值的自然资源，特别是一些珍贵稀有的极小种群物种，一旦遭到破坏，后果严重且不可挽回。及时有效、强有力的执法对国家公园至关重要。国家公园作为自然资源综合体，执法专业性特殊性强，只有建立统一规范的执法体系，开展国家公园范围内的资源环境综合执法，才能及时发现和制止非法行为，形成强大威慑力。要明确与国家公园保护管理密切相关的各相关利益主体责任，严格追查国家公园内各类破坏、污染和损害事件，严厉追究相关责任主体责任。国家公园是我国生态文明建设的重要体现地，国家公园保护的好坏是领导干部任期生态文明建设责任落实的关键。领导干部要切实履行国家公园保护责任，在开展领导干部自然资源资产离任审计中，应将国家公园保护管理相关内容与领导干部完成自然资源资产管理和生态环境保护目标情况切实挂钩，查明履责情况，加强考核问责，对违反规定造成国家公园损失的要严厉追责、终身追责。

(3)强化监督管理。包括规划建设管控、建立监测体系、开展科学评估、拓展社会监督4项策略。要充分掌握国家公园内自然生态系统、野生动植物、资源利用现状、生态环境问题等情况，全局性、长远性、战略性考量国家公园各项管理行动方案，从注重新建项目向改造升级转变，严控新建各类人工设施及人工景观，重点提升国家公园管理能力和服务水平。建立国家公园范围及功能分区动态调整机制，在野生动植物分布范围内如自然原因或其他特殊原因发生变化，可根据需要建立机制，动态调整国家公园范围和功能分区；落实国家公园分区管控措施，坚持保护第一的前提下科学合理确定人类活动正负面清单，明确国家公园内禁止、限制、允许的人类活动范围；要加强国家公园建设项目宏观管理，严格控制各类开发建设活动，严格管控国

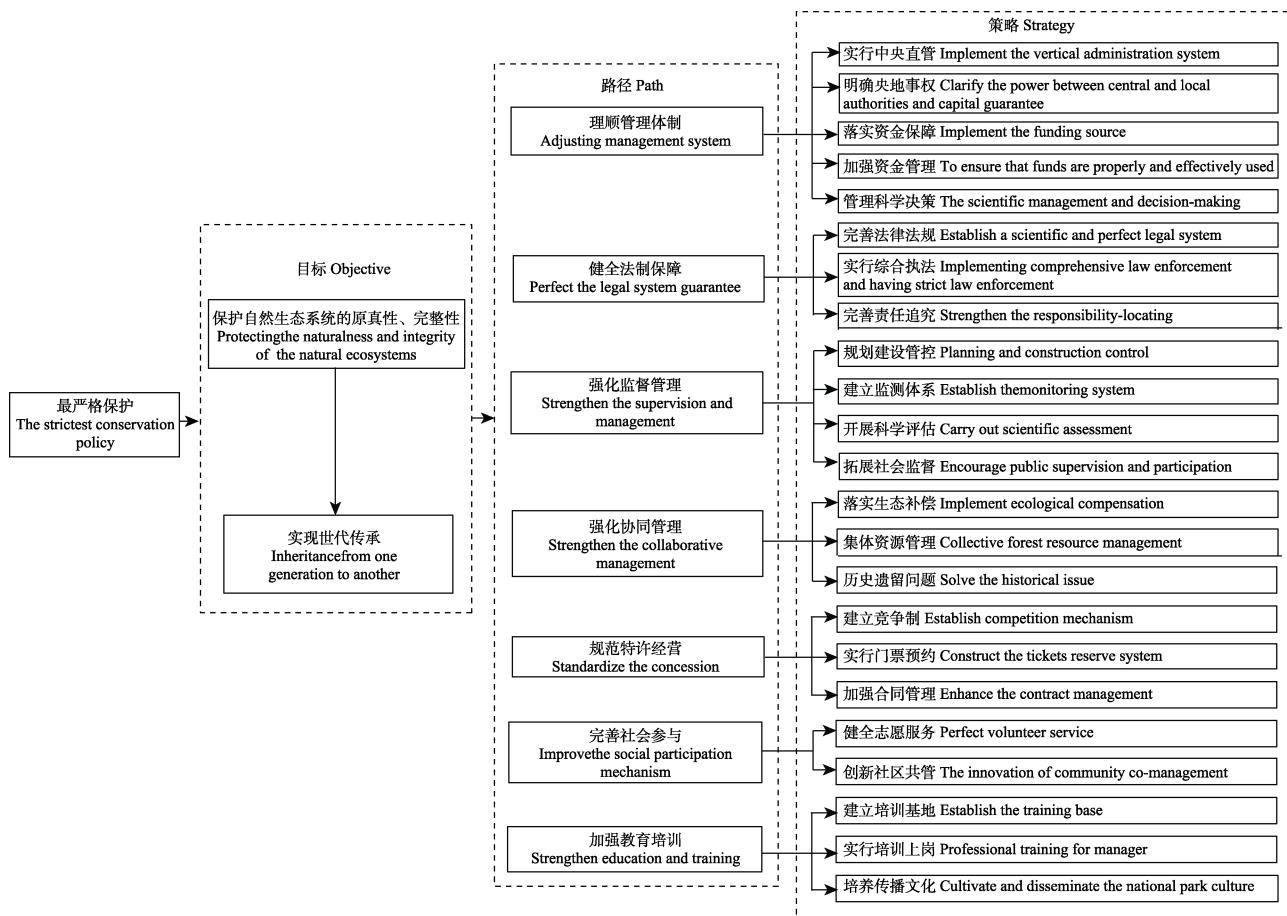


图1 国家公园最严格保护的实现路径及策略

Fig. 1 The implementation paths and strategies of the strictest conservation policy of national parks

家公园建设项目审批，涉及国家公园的建设项目要按照法律程序进行严格的保护管理评价，深入调查研究国家公园保护对象、有关保护管理工作可能造成的影响，对影响较大的项目不得审批，对影响较小的项目要规划落实减缓措施。要健全国家公园监管制度，建立国家公园监测体系，定期开展国家公园科学评估。特别对一些由于大型兽类出没或其他原因不便于开展巡护管理工作的区域，要注重新技术新方法的运用，完善国家公园监测技术体系，根据实际情况建立科学化现代化的监测网络，及时掌握国家公园内人为干扰情况，构建国家公园自然环境和自然资源数据库，根据其动态变化调整管理决策。国家公园是全民公益性事业，应鼓励公众参与，国家公园的各项保护管理及特许经营活动受社会公众监督，要利用新媒介拓展社会监督的范围和方式，调动全民参与国家公园保护。

(4) 强化协同管理。包括落实生态补偿、集体资

源管理、历史遗留问题3项策略。要综合考虑保护对象、当地经济发展水平、中央财政收入、特许经营情况等，科学确定对国家公园所在地当地政府的生态补偿资金规模，补偿当地政府及社区因建立国家公园减少的发展机会成本，充分调动当地政府积极性。对森林防火、灾害防治等由央地共同承担更有利于保护管理的事项，中央应根据地方政府支出情况，给予足额补偿。国家公园内集体自然资源可通过置换、租赁、赎买等方式规范流转，或与国家公园管理机构签订入股、共享收益等合作协议，着力维护好集体产权人权益。要妥善解决好国家公园范围内的历史遗留问题，应综合考虑生态、社会、经济等多重因素，逐步搬离不符合保护和规划要求的各类设施、工矿企业等，根据对国家公园的影响程度、居民意愿等有序实施生态搬迁，以科学理论和数据为指导，分门别类，建立不同时空尺度的差别化退出机制。

(5) 规范特许经营。包括建立竞争机制、实行门票预约、加强合同管理3项策略。要严格控制国家公园自然资源的利用方式、规模和强度，在国家公园一般控制区内可划出一定面积开展生态教育和自然体验，通过特许经营方式，落实国家公园自然资源有偿使用制度。摸清现有特许经营情况，包括各类接待设施、产权、经营主体等情况；制定科学合理的特许经营制度，明确特许经营的范围、内容、资金管理等；分门别类制定特许经营项目目录及管理办法，规范当地居民经营活动，建立市场竞争机制，引导管理先进、实力雄厚的企业参与国家公园特许经营活动。主管部门应根据全国国家公园建设管理情况，做好国家公园特许经营规划，按照国家公园的理念和标准，全面提升国家公园服务水平，鼓励条件成熟的国家公园优先开展特许经营活动。建立全国统一的网络信息平台，科学测算国家公园环境容量，全面实行预约制，有效控制访客数量。

(6) 完善社会参与。包括健全志愿服务、创新社区共管2项策略。积极引导社会公益组织参与国家公园自然教育、社区发展等活动，鼓励社会公益组织帮助国家公园管理机构提高保护管理能力；加强与企业、科研机构的交流合作，优先在自然教育、科研监测等方面开展志愿者服务活动。

(7) 加强教育培训。包括建立培训基地、实行培训上岗、培养传播文化3项策略。要加强国家公园管理机构能力建设，根据保护管理需要，完善组织机构建设，积极引入专业人才，设立人才教育培训机构，定期对管理人员进行教育培训。实行培训上岗制，科学合理设置培训内容，全面提升国家公园管理人员业务水平及管理能力。要加强公众教育，培养形成中国特色国家公园文化，加强舆论引导，广泛传播国家公园知识，推动形成全社会参与国家公园保护管理的良好氛围。

国家公园作为一种保护目标明确、能够合理利用资源、积极调动社会公众广泛参与的极具活力的自然保护地类型，其保护理念与时俱进，在对自然环境予以最大尊重的前提下，保护管理方式极具包容力和灵活性，能够最大程度地服务于保护管理目标。对国家公园实行最严格保护是应我国国家公园体制提出的时代背景，是在环境形势严峻、自然保护面临诸多问题的前提下提出的；实行最严格保护

不是意味着将国家公园完全看管、严守起来不可进入、不可利用，而是要明确自然资源的利用方式，规范利用行为，通过科学合理的管理手段和方式实现自然资源的可持续利用；是通过法律法规明确各相关利益者的权利义务及其合法非法行为，并建立综合执法机制，真正实现执法必严违法必究，让全社会特别是在国家公园保护管理中具有主要责任、起到关键作用的管理者、决策者、实施者、参与者们提高生态环境保护意识，切实维护好国家公园的生态环境和自然资源，使其能够全民共享、世代传承(黄德林和孙雨霖, 2018；黄德林等, 2018)。

参考文献

- Huang DL, Sun YL (2018) The characteristics of the most stringent protection system in the national park from a comparative perspective. *Natural Resource Economics of China*, 31(8), 38–43. (in Chinese with English abstract) [黄德林, 孙雨霖 (2018) 比较视野下国家公园最严格保护制度的特点. 中国国土资源经济, 31(8), 38–43.]
- Huang DL, Zhao MF, Zhang ZY, Sun YL (2018) Construction of the most stringent protection system for national parks. *Safety and Environment Engineering*, 25(4), 22–27. (in Chinese with English abstract) [黄德林, 赵森峰, 张竹叶, 孙雨霖 (2018) 国家公园最严格保护制度构建的探讨. 安全与环境工程, 25(4), 22–27.]
- Su HQ, Luo M, Su Y (2019) “The strictest protection” should be “the strictest conservation based on science”: Analysis of “National parks should perform the strictest conservation”. *Journal of Beijing Forestry University (Social Sciences)*, 18(1), 13–21. (in Chinese with English abstract) [苏红巧, 罗敏, 苏杨 (2019) “最严格的保护”是最严格地按照科学来保护——解读“国家公园实行最严格的保护”. 北京林业大学学报(社会科学版), 18(1), 13–21.]
- Su Y (2017) National park can realize stricter conservation, why and how? *China Development Observation*, (1), 57–61. (in Chinese) [苏杨 (2017) 为何和如何让“国家公园实行更严格保护”. 中国发展观察, (1), 57–61.]
- Tang FL (2017) Construction of national park system with Chinese characteristics. *Forestry Construction*, (2), 1–7. (in Chinese with English abstract) [唐芳林 (2017) 试论中国特色国家公园体系建设. 林业建设, (2), 1–7.]
- Xin PY, Tian T, Zhan Q (2019) Research on the development relationship between the natural protected areas and the ecological conservation red line. *Environmental Ecology*, 1(4), 29–33. (in Chinese with English abstract) [辛培源, 田甜, 战强 (2019) 自然保护地与生态保护红线的发展关系研究. 环境生态学, 1(4), 29–33.]

(责任编辑: 马克平 责任编辑: 时意专)