



中国特有种子植物的 多样性及其地理分布

黄继红 马克平 陈 彬 著



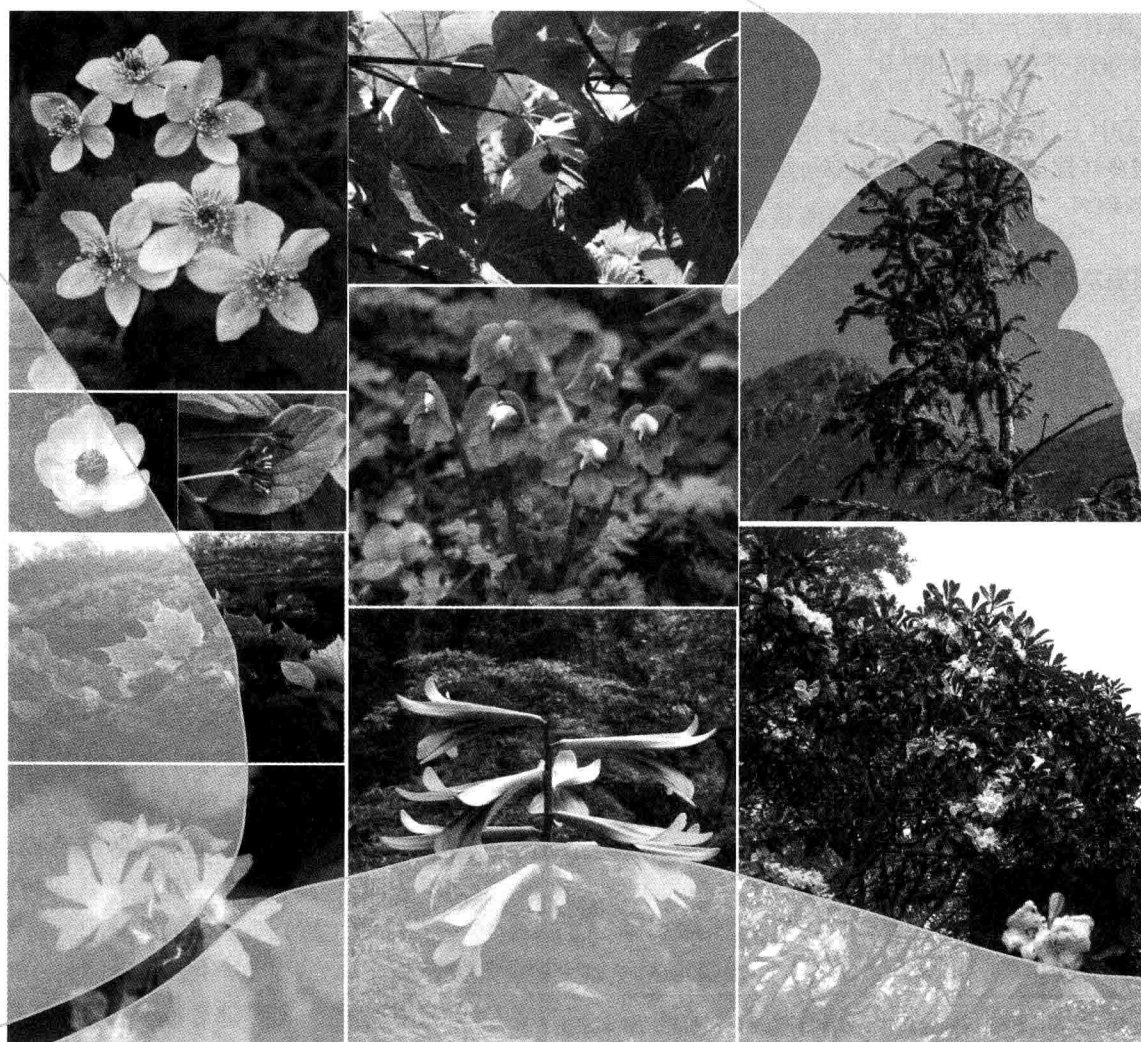
高等教育出版社



ZHONGGUO TEYOU ZHONGZI ZHIWU DE DUOYANGXING JIQI DILI FENBU

中国特有种子植物的 多样性及其地理分布

黄继红 马克平 陈 彬 著



高等教育出版社·北京

内容简介

本书为国家科学技术学术著作出版基金项目，以中国特有种子植物为研究对象，基于大量文献数据的查阅和专家审核，确定了中国特有种子植物名录；分析了中国特有种子植物组成特点、多样性分布格局及其与环境的关系；并以特有种子植物为例，基于物种空间分布和进化历史信息，确定了中国植物多样性的热点地区。

本书紧扣当前生物多样性研究的热点，首次全面地反映了中国特有种子植物的资源现状和分布概况，为中国生物多样性保护和持续利用提供新的信息，也为相应保护策略的制定提供重要的参考依据。

图书在版编目（CIP）数据

中国特有种子植物的多样性及其地理分布 / 黄继红，
马克平，陈彬著. -- 北京：高等教育出版社，2014.11
ISBN 978-7-04-041185-0

I. ①中… II. ①黄… ②马… ③陈… III. ①种子植物—生物多样性—中国 ②种子植物—地理分布—中国
IV. ①Q949.4

中国版本图书馆CIP数据核字（2014）第220576号

策划编辑 林金安 责任编辑 赵晓媛 李 融 封面设计 姜 磊
责任印制 韩 刚

出版发行	高等教育出版社	咨询电话	400-810-0598
社 址	北京市西城区德外大街4号	网 址	http://www.hep.edu.cn
邮政编码	100120		http://www.hep.com.cn
印 刷	涿州市星河印刷有限公司	网上订购	http://www.landaco.com
开 本	889mm×1194mm 1/16		http://www.landaco.com.cn
印 张	28.25	版 次	2014年11月第1版
字 数	860千字	印 次	2014年11月第1次印刷
插 页	4	定 价	98.00元（含光盘）
购书热线	010-58581118		

本书如有缺页、倒页、脱页等质量问题，请到所购图书销售部门联系调换
版权所有 侵权必究
物 料 号 41185-00
审 图 号 GS(2012)1165号

序

植物分类学的发展促成了植物地理学的建立和发展，在中国也是同样情况。我国近代植物分类学研究在 20 世纪 20 年代才开始起步，其后不久，胡先骕教授就发表了关于我国东南部森林植物区系、中国松杉类地理分布，以及中国和北美东部木本植物区系的比较等论文。20 世纪 30 和 40 年代，刘慎谔教授发表了关于我国西北部和西南部植物地理的论文；郝景盛教授发表了关于青海和甘肃南部植物地理的论文；槭树科专家方文培教授发表了中国槭树属植物地理的论文；以及李惠林教授根据对五加科的研究提出一个中国植物区系区划。20 世纪 50 年代之后，我国植物地理学的研究蓬勃发展，吴征镒、王荷生、张宏达、应俊生等诸位教授先后发表了一系列重要著作。在 20 世纪 80 年代及以后，随着《中国植物志》的多数科、属志的编写，不少作者发表了他们所研究的科、属的植物地理方面的论文，路安民教授主编的《种子植物科属地理》（1999）一书是这方面的代表著作。应俊生教授于 1994 年编写出版了关于中国种子植物特有属的重要著作，书中收载裸子植物 8 个特有属和被子植物 235 个特有属，确定了我国种子植物特有属的 3 个中心：①川东—鄂西中心；②川西—滇西北中心；③滇东南—桂西中心。并根据化石记录，推断裸子植物特有属可能起源于古生代二叠纪，推断多数被子植物特有属可能起源于中生代早白垩纪。2004 年，巨著《中国植物志》80 卷全部完成出版，中国维管植物的科、属、种的数目得以公布于世：301 科，3 408 属，31 142 种。在种的数目方面，和过去的“3 万种”的估计数近似。但是，在特有种的数目等方面则仍不清楚。令人高兴的是，马克平研究员不失时机地于 2004 年起开展了关于中国特有种子植物的研究，他和学生“历经 9 年的艰苦工作”，终于在最近完成了《中国特有种子植物的多样性及其地理分布》这一重要著作，我很高兴获得机会首先阅读了本书稿，并学到很多知识。

本书内容极为丰富，分为两部分。第一部分是“中国特有种子植物的多样性和空间分布格局”，共包含 6 章：第一章是“绪论”，介绍特有现象的定义、研究内容、分布区的类型等。第二章是“中国的自然条件和植物区系概况”。第三章是“中国特有植物的组成多样性及区系特征”，此章报导了我国特有种子植物有 15 103 种，其中裸子植物 94 种，隶属于 10 科，24 属；双子叶植物 12 568 种，隶属于 156 科，1 166 属；单子叶植物 2 441 种，隶属于 27 科，323 属。此章还介绍了包含特有种数目较多的大科、大属，以及特有种所隶属的属和科的分布区类型。第四章是“中国特有种子植物多样性分布格局”，在此章中根据各省、区的特有种数目的统计，确定云南（有 5 772 特有种）和四川（有 5 183 特有种）二省是中国特有植物分布中心。此外，利用种、属、科的分化指数来判断各地区植物类群的分化程度，

以利于认知物种分布格局；认为南横断山脉亚地区、滇中高原亚地区、三江峡谷亚地区和北横断山脉亚地区是中国 58 个植物区系分区中综合指数排序最靠前的核心区域，以及建议此核心区域的植物区系和华中地区植物区系值得予以优先保护。第五章是“中国特有种子植物地理成分及其与气候因素关系”，在此章中对中国特有种子植物所隶属的属的纬度分布，以及有关地理成分与主要气候因素的关系进行了论述。第六章是“中国特有种子植物多样性热点地区及优先保护区的确定”，在此章，根据特有种丰富度指数、谱系特有性指数、加权特有性和进化特异性指数的综合考虑，确定以下 19 个中国特有种子植物多样性热点地区：①横断山脉；②渝东—鄂西山地；③滇东—桂西山地；④桂北—黔东南—湘西南山地；⑤粤北—湘南山地；⑥藏东南山地；⑦西双版纳地区；⑧皖东南—浙西北山地；⑨浙西—闽西北—赣东南山地；⑩秦岭；⑪豫西山地；⑫渝西南地区；⑬澜沧江源头；⑭海南岛；⑮台湾岛；⑯粤中—粤西山地；⑰陇中高原西部；⑱西昆仑山叶尔羌河流域；⑲聂拉木地区。本书的第二部分是“中国特有种子植物名录”，本书作者邀请了全国 50 余位专家对名录进行了审定。

综上所述，可见本书对我国生物多样性的研究、濒危植物的保护，以及自然保护区的建立，均具有重要参考价值。此外，本书首次报导了中国种子植物和不少大科、大属的特有种数目，深入论述了中国特有种子植物的组成多样性、区系特征等方面，弥补了中国种子植物地理研究中特有种领域研究的空白。我国特有种子植物的数目巨大，有 15 103 种之多，若研究到这众多种的起源问题，就要牵涉到对特有种所隶属的 1 513 属的系统发育的了解，所以，这些方面研究的工作量极大，要结合专科、专属分类学研究进行，因此本书所取得的研究成果对中国植物区系发展史的了解有重要意义。

王文采

2014 年 3 月 30 日

前言

与许多国家相比，我国已经拥有良好的植物区系与分类学基础。如 2004 年，《中国植物志》全套 80 卷 126 册正式出版完成，截至目前《中国植物志》的英文修订版《Flora of China》已在线出版，2008 年正式发布中国高等植物物种名录，之后每年更新一次。这些资源为我国植物多样性的深入研究提供了良好条件。

特有植物是生物多样性保护研究的重要对象，受到广泛重视。我们依据中国植物区系多年的研究成果和最新的资料，并结合专家审核意见，提出了完整的中国特有种子植物名录，共计 15 103 种；揭示了我国特有种子植物区系组成特点、多样性及其空间分布格局；运用多个指数和植物谱系学信息，对中国特有种子植物分布的热点地区做出评估，为生物多样性保护计划制定提供重要参考；提供了 15 103 种我国特有种子植物的省级分布信息，同时尽可能收集所有特有种子植物的详细分布信息，包括 12 748 个特有种的县级分布信息（该分布图见本书所附光盘）。为了使读者对中国特有种子植物具有直观的印象，提供了 1 050 个属中 1 702 种中国特有种子植物的彩色照片（或网络链接）。另外，本书运用传统纸版、光盘和网络资源相结合的出版方式，不仅提供了我国特有种子植物的完整名录、分布信息和空间分布格局，而且为充分利用可共享的资源做出了尝试。

此项工作于 2004 年底正式开始，历经 9 年的艰苦努力，终于将与读者见面。当查阅着卷帙浩繁的文献资料时，我们曾经异常地苦恼，似乎总是没有尽头地工作。但当我们了解到所参考志书编撰的艰辛，凝聚了众多分类学家可能一生的心血时，则有了继续工作的动力。我们查阅资料所耗费的时间，与他们毕生的奋斗相比，太微不足道了。如果说我们的工作是有意义的，那是因为几代植物分类学家用他们求真务实的精神和行动，奠定了开展此项工作的根基，也引导我们努力地坚持到底。

本书从中国特有种子植物名录的确定到分布信息的收集，主要参考了 983 卷（册）植物志书和专著，包括《中国植物志》《Flora of China》《中国生物物种名录 2012 版》《中国高等植物》《中国植物分布数据库》以及各种地方植物志等；515 篇期刊文献、123 册其他相关资料（主要包括科考报告、保护区资料、内部刊印资料及学位论文等）和全国 37 家植物标本馆的馆藏植物标本数据（参考资料目录详见附录 3）。因此，我们特别感谢所有的作者和标本馆的工作人员，以及相关信息数字化人员的努力，没有他们辛勤的付出，这项工作将无从谈起。

本书从基础数据的收集、名录的整理和审核及植物照片的鉴定等方面得到众多专家和同行的支持与帮助。本项工作得到科学技术部“国家标本资源共享平台”项目和环境保护部“中国特有植物资源现状与分析”等项目的资助。本书中特有种

子植物名录审定工作得到以下 57 位植物分类学家的积极支持：中国科学院植物研究所曹子余、陈家瑞、陈文莉、陈艺林、陈之端、戴伦凯、傅德志、耿玉英、谷粹芝、金效华、洪德元、郎楷永、王利松、王文采、李安仁、李振宇、梁松筠、林祁、陆玲娣、路安民、覃海宁、王印政、杨永、应俊生、张志耘、朱相云；中国科学院昆明植物研究所陈介、陈书坤、方瑞珍、李恒、彭华、庄璇；中国科学院江苏植物研究所陈守良、刘启新、陆莲立；中国科学院华南植物园邓云飞、郭丽秀、胡启明、吴德邻、夏念和、邢福武、杨亲二；武汉大学郭友好；中国科学院西北高原生物研究所何廷农；西南林业大学辉朝茂；华南农业大学李秉涛；深圳植物园李沛琼；中央民族大学刘博；北京大学刘凤；中国科学院上海辰山植物园马金双；四川大学唐亚；中国科学院广西植物研究所韦发南；南京林业大学向其柏；中山大学张宏达；西北农林科技大学张继敏；上海自然博物馆张美珍；福建省亚热带植物园张永田；其中李振宇研究员对名录（苦苣苔科和小檗科除外）进行了全面审定。本书光盘所载的彩色植物照片（链接）来自多位植物分类学家和植物爱好者朋友的友情共享。陈彬、陈又生、刘冰、高贤明、金效华和于胜祥参与了照片挑选和鉴定审核。香港嘉道理农场暨植物园张金龙帮助编写制作物种县级分布图的程序。参与数据收集和录入的人员有安慧宏、曹双芹、胡翠微、宋迎红、王春菲、苑虎、朱雪娟。

本书的出版得到了国家科学技术学术著作出版基金的资助。高等教育出版社的林金安副总编、吴雪梅女士和赵晓媛女士为本书的编辑和出版费心尽力。中国科学院植物研究所覃海宁研究员一直积极支持本工作的开展，并及时提供相关数据；中国科学院植物研究所应俊生研究员多年来耐心地提供很多宝贵的建议、指导、鼓励和帮助；澳大利亚 Arthur Rylah 环境研究所刘灿然博士帮助完成热点地区分析；中国科学院植物研究所杨永博士、中央民族大学黄建华博士提供了诸多宝贵的意见和建议；中国科学院植物研究所陈铁梅博士积极协调并认真细致地处理相关琐事细节；中国科学院植物研究所朱雪娟和邴艳红帮助完成本书所有涉及基础数据的参考资料的核对和整理。特别是王文采院士提供最新研究成果供我们使用外，还认真阅读书稿提出修改意见，并欣然为本书作序，予以推介。在此，对上述各位的大力帮助和热心支持表示由衷的感谢。

由于笔者知识有限，书中难免存在各种缺点和错误，希望读者批评指正。

作者 谨识

2014 年 3 月 31 日

于北京香山

目 录

- 第一部分 中国特有种子植物的多样性和空间分布格局 1
- 1 绪论 3
 - 1.1 特有现象的概念 3
 - 1.2 特有现象的研究意义 4
 - 1.2.1 生物地理学研究的核心内容 4
 - 1.2.2 生物多样性研究的重要内容 4
 - 1.3 研究进展评述 5
 - 1.3.1 特有现象的类型 5
 - 1.3.2 分布区的类型 6
 - 1.3.3 植物特有现象地理分布及其成因 6
 - 1.3.4 中国植物特有现象的研究现状及存在的问题 10
- 2 中国的自然条件和植物区系概况 13
 - 2.1 自然条件 13
 - 2.1.1 地形地貌 13
 - 2.1.2 气候 13
 - 2.1.3 土壤 14
 - 2.1.4 植被 14
 - 2.1.5 复杂的自然历史过程 15
 - 2.2 中国植物区系概况 15
 - 2.2.1 裸子植物的组成及古老性 16
 - 2.2.2 被子植物的组成及古老性 16
 - 2.2.3 特有性程度 18
 - 2.3 中国植物区系的历史演变 18
- 3 中国特有种子植物的组成多样性及区系特征 21
 - 3.1 名录确定 21
 - 3.2 物种统计 22
 - 3.2.1 各类群比较 22
 - 3.2.2 科、属统计 22
 - 3.2.3 生活型分析 23
 - 3.2.4 包含种数较多的科属 23
 - 3.2.5 基于特有种比例分析优先保护的科属类群 24
 - 3.3 科、属区系成分 26
 - 3.3.1 科的分布区类型及分析 26

3.3.2 属的分布区类型及分析 27

3.3.3 不同分布区类型的科属特有率对比 29

4 中国特有种子植物多样性分布格局 31

4.1 数据的收集和整理 32

4.1.1 省级分析单元数据的收集和整理 32

4.1.2 植物区系区分析单元数据的收集和整理 33

4.2 分析方法及分布图制作 36

4.2.1 分析方法 36

4.2.2 绘制地理分布图 37

4.3 特有种子植物多样性的省级分布格局 37

4.3.1 特有种子植物组成分布格局 37

4.3.2 分化指数 40

4.3.3 区域特有种及特有性 40

4.4 特有种子植物多样性的植物区系区分布格局 42

4.4.1 特有种子植物组成分布格局 42

4.4.2 分化指数 42

4.4.3 区域特有种及特有性 46

4.4.4 植物区系区的保护优先顺序 46

4.5 纬向梯度分布格局 46

4.6 垂直梯度分布格局 48

5 中国特有种子植物地理成分及其与气候因素关系 51

5.1 数据和方法 52

5.2 中国特有种子植物隶属属地理成分的纬向分布格局 54

5.3 中国特有种子植物隶属属地理成分的分布格局与主要气候因素的关系 58

6 中国特有种子植物多样性热点地区及优先保护区的确定 59

6.1 特有种子植物多样性热点地区确定方法概述 59

6.1.1 物种丰富度的空间分布 60

6.1.2 整合系统发育信息的空间分布格局 61

6.2 确定中国特有种子植物多样性热点地区具有重要意义 63

6.3 数据整理和分析 65

6.3.1 数据收集和整理 65

6.3.2 数据分析 65

6.4 中国特有种子植物多样性分布格局 68

6.5 中国特有种子植物多样性热点地区 69

6.6 中国特有种子植物多样性热点地区与国际生物多样性热点地区的关系 72

6.7 中国特有种子植物多样性热点地区与其他重要生物多样性地区的关系 74

6.8 地理分布范围和系统发育信息对生物多样性保护的意义 75

6.9 中国特有种子植物多样性热点地区主要分布在山地的原因 76

第二部分 中国特有种子植物名录 79

参考文献 427

科中文名索引 439

科学名索引 441

附录1 中国特有种子植物县级分布（见本书所附光盘）

附录2 典型中国特有种子植物图片（见本书所附光盘）

附录3 中国特有种子植物名录及分布信息参考资料（见本书所附光盘）

第一部分

中国特有种子植物的多样性和 空间分布格局

1

绪 论

1.1 特有现象的概念

特有现象 (endemism) 是植物地理学研究的核心内容之一 (Cain 1944, Major 1988, Crisp et al. 2001), 它是指某一植物类群 (如种、属或科) 局限分布在某一地理区域内, 而不超出该区域的现象 (Cain 1944, Good 1974, Anderson 1994, Brown and Lomolino 1998)。针对不同的生物分类等级, 分别有特有科、特有属和特有种的界定。因此, 特有种是指分布仅局限于一定地理区域的物种。这里的地理区域范围的变幅很大, 大至全球, 小至一个山头或一个小集水区。理论上说, 任何植物都是其分布范围内的特有植物, 全球广布植物就整个地球而言仍然是特有的。由此可见, 特有现象是一个相对的概念 (Cain 1944), 其与要研究的区域密切相关, 所以特有中心的界定也取决于研究区域的范围。在大多数研究中以自然地理区域作为界定特有现象的范围是比较常见的情况, 但由于自然地理区域和一些行政地理区域几乎没有清晰的界线, 而且生物多样性保护更多以国家为基础实施保护政策和相应措施, 因此, 在行政区域范围内的特有现象的研究也越来越多。虽然很多植物地理学研究人员大多不赞成以行政边界来界定特有现象, 但事实上, 以行政边界界定特有现象的研究已经在全球生物多样性保护研究中发挥了重要作用。在中国的植物区系地理研究中, 一些学者提出了真特有、半特有 (或亚特有) 的概念 (王荷生 1989、1992, 王荷生和张懿锂 1994)。其中, 真特有是指分布完全局限于某一地区的现象, 而半特有则是指分布“稍超出”某一地区之外的现象。但在实践中, “稍超出”的含义十分模糊, 也是不准确的。为此, 有研究者提出: 对所研究区域而言, 某个特有类群如果完全限于该地区就是“真特有”, 否则就是“半特有”, 而不论其“超出”的程度 (李仁伟等 2001)。本文所界定的中国特有种则是指完全局限分布于中国行政辖区内的物种。虽然特有现象的界定还存在很大的争议 (Crisp et al. 2001), 但关于特有现象范围的界定以自然边界还是以行政边界为准, 完全取决于研究目标和拟解决的问题的需要。如果想探讨某一类群或植物区系的起源、发展和演化, 那么就应当选择自然地理区域; 人们经常能观察到大量的特有种聚集在非常狭小的区域 (Anderson 1994, Ceballos and Brown 1995)。由于狭域特有种在生物多样性保护研究中意义重大, 因此, 特有区域的研究成为生态学家关注的焦点之一 (Gaston 1996a, Myers et al. 2000)。相对于生态学家而言, 生物地理学家更关注特有区域的成因。他们试图厘清在特有区域形成的过程中, 生态因素的综合作用与长期隔离分化

和物种形成哪个更重要 (Major 1988, Anderson 1994, Brown and Lomolino 1998)。特有现象的概念与要研究的区域密切相关, 因此特有中心的界定也取决于研究区域的范围。

1.2 特有现象的研究意义

1.2.1 生物地理学研究的核心内容

植物类群在历史发展过程中的灭绝、进化和迁移, 导致了世界不同地区在植物区系上的多样性和复杂性的差别。由于灭绝、进化和迁移等事件在不同地区的不均匀发生, 不同植物区系中特有现象的显著程度、性质、组成以及起源和演化过程都有所不同 (杨亲二和左家哺 1998)。因此, 特有现象就成为一个地区最重要的特征之一, 对于认识一个地区植物区系的特点、发生、发展和演变都具有十分重要的意义 (Cain 1944, Good 1974, Wood 2006, Burke 2007)。不同分类阶元特有现象是划分植物区系区和植被区划区的重要标志 (吴征镒 1980, Takhtajan 1986, 王荷生 1992, 应俊生 1996)。此外, 植物种系的发生历史与其分布区的发生历史密切相关, 因此特有现象的研究对于解决相关类群的系统发育问题也能提供有价值的线索 (Raven and Axelrod 1974, Richardson 1978)。

特有现象本身是依赖于物种空间分布区的范围而界定的。分布区是指一个物种或种以上分类单元在地球表面所占据的地理区域 (Wulff 1943, 托尔马乔夫 1965, 张文驹和陈家宽 2003)。植物物种的分布区是物种重要的空间特征, 其大小、形状、种群的丰度等是物种与环境长期相互作用的结果, 其形成规律的确立和自身的历史和起源的阐明, 是历史植物地理学的基本任务 (Wulff 1943)。因此, 植物分布区是植物地理学最基本的概念之一 (托尔马乔夫 1965), 也是植物地理学研究的核心内容之一 (Cain 1944, MacArthur and Wilson 1967, Lomolino et al. 2006)。植物分布区通常用图来表现, 具体在地图上表现为沿分布区边界的一条或几条封闭曲线和散布于封闭曲线内的点的集合 (Wulff 1943, 托尔马乔夫 1965, 张文驹和陈家宽 2003)。物种的地理分布与地方种群密度呈正相关是具有普遍意义的生物地理现象, 但这一关系受到物种的历史和迁移特性以及取样大小等因素的影响 (Gaston 2003, Lomolino et al. 2006, Gaston and Fuller 2009), 因此, 植物分布区图成为植物地理学家用来推测物种的起源、散布、分化等规律的最基本的研究资料 (Brown 1995, Gaston and Blackburn 2000, Gaston 2003, Lomolino et al. 2006)。由于分布区大小、地方种群密度、物种灭绝、生态位幅度、物种多样性的纬度梯度以及 Rapoport 规律是彼此相关和相互影响的, 因此, 分布区的研究, 对于从理论上探讨物种地理分布格局与地方种群的关系、Rapoport 规律以及物种多样性的纬度梯度格局及其成因等生物地理学关注的焦点问题都具有特殊的作用。近几十年来, 由于人类活动的加剧而持续不断的干扰, 众多物种的分布区迅速缩小而致物种灭绝, 物种多样性以空前的速度减少, 因此, 物种分布区的研究再次引起宏生态学 (macroecology) 领域众多学者的关注, 已经成为宏生态学 (Gaston and Blackburn 2000) 和保护生物地理学领域的一个重要概念和研究对象 (Whittaker et al. 2005), 分布区不仅与物种绝灭、生物入侵、生态位幅度密切相关, 而且还与地方种群密度以及物种多样性的纬度梯度有关 (Gaston 2003, Lomolino et al. 2006, Gaston and Fuller 2009)。在理论和应用生态学研究, 许多人正在研究物种分布区大小的分布格局及其成因 (Gaston 1994b)。在生物多样性保护研究中, 个别物种的分布区范围的大小和不同种间物种分布区范围的差异分别作为生物多样性优先保护区确定的重要参考指标; 分布范围大小通常被作为稀有性的测度指标 (Dony and Denholm 1985)。而且物种分布区范围也被作为判定土地利用影响以及变化的环境条件影响的指示特征 (Turin and Denboer 1988); 同时也作为入侵种影响的重要标志 (Usher 1986)。因此, 物种分布区的研究在生物多样性科学的理论研究和保护政策制定中也具有十分重要的意义。

1.2.2 生物多样性研究的重要内容

近几十年来, 随着全球生物多样性保护研究的深入开展, 特有现象及其分布格局的研究也成为生态学

家和保护生物学家关注的焦点 (马克平等 1994, Myers et al. 2000, Hugo and Exequiel 2005, Brooks et al. 2006, Lamoreux et al. 2006)。当前, 由于可利用的资源极为有限, 人们尚不可能同时保护所有的物种, 因此, 采用分类群和生境作为参考指标, 确定生物多样性优先保护区就成为生物多样性保护研究中的重要课题 (Olson and Dinerstein 1998, Gaston 2000, Myers et al. 2000, Brummitt and Lughadha 2003, Myers 2003, Brooks et al. 2006)。分类群相关的指标主要涉及科、属、种丰富度, 特有种丰富度, 濒危物种的丰富度等; 而生境指标主要是以原始生境的丧失程度来衡量。在不同等级的分类群中, 物种丰富度的研究最为广泛, 且在很大程度上得到认可和普及。特有种已成为确定生物多样优先保护区的最佳代表类群之一 (Myers et al. 2000, Orme et al. 2005, Lamoreux et al. 2006), 其主要原因如下: 第一, 由于其分布区域狭窄, 特有种具有更高的潜在受威胁风险 (Linder 1995, Gaston and Blackburn 1996); 第二, 在大尺度上, 特有现象明显的地区通常是生物多样性十分丰富的地区 (Huston 1994), 特有种分布中心往往也是物种多样性聚集的中心 (Beard et al. 2000, Kessler et al. 2001, Contreras-Medina and Luna-Vega 2007, Reyjol et al. 2007, Reyjoul et al. 2008); 第三, 特有种分布中心往往与濒危物种的分布中心重合, 保护了特有种分布区, 通常能更好地保护濒危物种; 第四, 在考虑人力物力等情况时, 人类目前尚没有能力去调查清楚所有的物种, 相对于濒危物种而言, 特有种定义清楚, 范围明确。因此, 特有类群分布格局研究在生物多样性保护中占据着极为重要的地位。

研究表明, 特有类群在不同尺度的生物多样性保护研究中, 都发挥了重要的作用 (Myers et al. 2000, Hugo and Exequiel 2005, Helme and Trinder-Smith 2006)。在全球尺度上, 特有种数量已经成为全球生物多样性“热点地区”确定的重要参考指标之一 (Myers 1990, Myers et al. 2000, Brooks et al. 2006, Lamoreux et al. 2006); 在区域尺度上, 特有现象分布格局的研究不仅被用于确定优先保护区 (Crisp et al. 2001, Linder 2001b, Laffan and Crisp 2003a) 和评估生物多样性保护区的保护效力 (Hugo and Exequiel 2005, Riemann and Ezcurra 2005, Lamoreux et al. 2006), 而且也成为生物多样性分布中心预测的首选素材 (Malcolm et al. 2006)。许多国家和地区的植物学家不惜花费大量的时间和精力致力于特有维管植物分布格局的研究, 并基于相关分布信息进一步确定其植物多样性分布的热点地区和优先保护区。这些国家和地区包括非洲的坦桑尼亚 (Temu and Andrew 2008)、纳米比亚 (Burke 2004, Craven and Vorster 2006)、撒哈拉地区 (Linder 2001b)、开普半岛 (TrinderSmith et al. 1996), 南美洲的厄瓜多尔 (Borchsenius 1997)、玻利维亚 (Wood 2006), 欧亚大陆的意大利撒丁岛 (Grill et al. 2007)、喜马拉雅地区 (Dhar 2002) 和澳大利亚 (Crisp et al. 2001, Woinarski et al. 2006) 等。

由此可见, 特有现象的研究已超出传统历史生物地理学的研究范畴, 已成为生物多样性研究领域的重要内容 (马克平等 1994)。在时间、资金、人力和可利用资源有限的情况下, 特有植物成为生物多样性优先保护区确定的重要依据之一; 而且在不同的研究尺度上, 从全球、大洲、国家到地区均已开展了不少研究工作。在此, 我们对特有类群分布格局的分析方法进行初步介绍, 并结合我国实际情况, 提出特有植物的研究在生物多样性保护研究中值得关注的几个方面, 希望能为读者开展相关研究提供参考。

1.3 研究进展评述

近几十年来, 随着全球生物多样性保护工作的深入开展, 特有现象及其分布格局的研究也成为生态学家和保护生物学家关注的热点。

1.3.1 特有现象的类型

为了深入研究植物区系特有现象, 人们最初将其分为两种类型, 即古特有植物 (old endemics, paleo-

endemics, relic endemics) 和新特有植物 (new endemics, neoendemics) (Cain 1944), 古与新类型的划分是植物区系分析的重要因素 (Wulff 1943)。基于时间尺度的考虑, Richardson (1978) 提出全特有植物 (holoendemism) 的概念来指代古新特有植物之间的过渡类型。Favarger 和 Contandriopoulos 在 1961 年以特有植物及其近缘类群的细胞学资料为基础, 将特有植物划分为古特有植物、分裂特有植物、祖特有植物及衍生特有植物 4 个类型 (杨亲二和左家哺 1998)。对于特有现象成因的解释, 主要包括历史的、遗传的、生态的和综合作用的理论 4 种观点 (杨亲二和左家哺 1998)。历史理论 (historical theories) 观点认为特有植物都是古老的, 可能快要灭绝的植物 (Fernald 1924)。遗传理论 (genetical theories) 观点解释特有现象是因为植物缺乏遗传变异而造成的 (Stebbins 1942)。生态理论 (ecological theories) 观点坚持生态因素是控制植物分布的最重要的因子, 其中代表性的假说包括先锋植物假说 (pioneer plant hypothesis) 和生态岛假说 (ecological island hypothesis) (Stebbins 1976)。综合作用的理论则是指类群的进化速度和方向取决于种群与环境的相互作用, 并受自身选择的调节 (Stebbins 1980)。

1.3.2 分布区的类型

依据地理空间连续与否, 分布区类型主要分为两大类。吴鲁夫将除世界广布种以外的物种分为星散种和特有种。星散种或称为多区域特有种, 是指分布在各种不同区域或地方的种, 相当于间断分布类型。特有种是指局限分布于极狭小的分布区范围内, 而不超出该范围的种 (Wulff 1943), 专指分布区相对狭窄且连续的物种。应俊生 (1996) 将这种分布区类型的划分应用到中国特有属的研究中, 将属的分布区类型定义为该属所包含的各个种的分布区的总和。总体来看, 主要分为间断分布和连续分布两种类型。但由于属内各个种的分布区可能彼此分离或重叠, 因此, 根据物种的分布点信息而将属的分布区类型细分为 5 种: 邻接分布区、包含分布区、重叠分布区、孤立分布区和间断分布区, 其中前 4 种对属而言属于连续分布类型的范畴。

1.3.3 植物特有现象地理分布及其成因

特有现象地理分布格局的研究不但对认识某一地区生物区系的起源、演化和发展起到了关键的作用 (Brown and Lomolino 1998, Cox and Moore 2005), 而且为生物多样性在景观和区域尺度上实施有效的保护提供了科学依据 (Myers et al. 2000, Brooks et al. 2006)。虽然在景观尺度上有时总物种多样性和特有种多样性的分布格局并不吻合 (Stohlgren et al. 2005), 但大量研究证实, 两者在地理空间尺度上的分布格局一致, 特有现象明显的地区通常是生物多样性十分丰富的地区 (Huston 1994), 特有种分布中心往往也是物种多样性聚集的中心 (Beard et al. 2000, Kessler et al. 2001, Contreras-Medina and Luna-Vega 2007, Reyjol et al. 2007, Reyjol et al. 2008)。近 20 年来, 特有现象空间地理分布格局的研究越来越引起生态学家、生物地理学家和保护生物学家的广泛关注。特有植物地理分布格局及其成因的研究也已成为植物多样性研究工作的重要内容, 相关报道屡见不鲜。

1.3.3.1 分布格局

对于特有植物类型的研究, 是人们深入认识特有植物性质的重要方面。Trigas 等 (2007) 对石竹科植物在希腊的分布进行研究发现, 此类群的特有植物在该国以分裂特有为主。人们对高海拔的喜马拉雅地区的植物区系研究表明分裂特有植物是该地区特有植物区系的主要类群, 且特有植物主要分布在干旱地区, 尤其是高山地区 (Dhar 2002)。

特有区域 (areas of endemism) 是分支生物地理分析的基本单元, 是历史生物地理学研究的基本问题。有关特有区域的定义目前仍存在争议, 因此对于特有区域的确定也发展了很多方法, 其中特有性简约分析 (Morrone 1994, Lomolino et al. 2006) 是被广泛采用的研究方法之一, 后来有人在此基础上进行了补充和改善 (Lomolino et al. 2006)。Carine 等对西班牙加那利群岛 (Canary Islands) 的特有种子植物进行分析, 通过不同方法对比, 选取最佳方式确定了种子植物特有区域 (Carine et al. 2009)。Linder (2001a) 在表型分

析和简约分析的基础上提出新的方法确定特有区域。Contreras-Medina 和 Vega (2002) 对全球裸子植物特有属的地理空间分布格局进行了分析, 同时确定了全球 9 个裸子植物特有区域, 这些区域与世界植物区系区的边界比较符合。

特有植物分布格局的研究有利于认识某一地区特有植物区系的进化路线、系统发育格局、区系关系和演化过程 (Wood 2006, Burke 2007)。特有现象分布格局与分子系统研究手段的结合为揭示维管植物冰期孑遗区的研究提供了有效途径 (Tribsch and Schonswetter 2003)。随着人们将谱系多样性逐渐纳入生物多样性保护有效性的研究中, 特有植物对于保护生物多样性的谱系多样性提供了重要的线索和范例 (Sorrie and Weakley 2006)。

特有植物物种信息和相关的调查和收集仍然是特有植物地理分布格局研究中很重要的基础工作。许多国家和地区的植物学家不惜花费大量的时间和精力致力于特有维管植物分布格局的研究, 并基于相关分布信息进一步分析了植物多样性分布热点地区和保护优先区。Morawetz 等以分辨率 1° 的栅格数据, 分析了热带美洲地区被子植物及特有种分布格局, 并基于此提出该地区被子植物优先保护区 (Morawetz and Raedig 2007)。同时资源地理分异分析也成为选择植物多样性保护空白区的有效途径 (Perez-Garcia et al. 2007)。此外, 针对某些类群或某类生境中特有现象地理分布格局的研究比较突出。Smith-Ramirez 等 (2004) 研究了南美洲温带森林的特有现象分布格局。Kilroy 等 (2007) 研究了淡水硅藻的特有现象分布格局。Soria-Auza 和 Kessler (2008) 在热带地区以蕨类植物为例的研究表明不同取样强度明显地影响了物种多样性的分布格局, 但不影响特有现象分布格局。生境的差异明显地影响了特有植物的分布格局 (Bernardos et al. 2007), 因此人们也可以通过特有植物的研究判定生物多样性保护区的关键生境 (Leon-de la Luz and Breceda 2006)。

当前, 植物多样性优先保护区大多是依据特有植物的分布格局确定。在全球 (Caldecott et al. 1996, Brooks et al. 2006) 和区域 (Vega et al. 2004, Riemann and Ezcurra 2005, Sorrie and Weakley 2006) 尺度上都有一定程度的运用。就目前的研究状况来看, 已经为全球生物多样性保护提供了初步的行动指南。

1.3.3.2 格局成因

特有现象的分布格局不但与历史成因有关, 而且与环境因子密切相关。其中历史因素包括第四纪冰期、地质变迁以及物种自身进化的历史, 环境因子主要包括当代地形、气候、生境破碎化程度等因素。

面积无疑也是影响特有植物多样性的一个重要因素 (Kessler 2002, Roos et al. 2004)。Roos 等 (2004) 对马来西亚诸岛的种-面积关系进行研究, 表明岛屿的表面积可有效地预测特有植物的数量。Craven 和 Vorster (2006) 对纳米比亚植物区系特有现象的研究发现山区地形、热沙漠、地被基质多样性和微环境多样性都是特有现象形成的可能因素。Linder 等 (2005) 对兰花的分布进行研究, 结果表明当代生境和第四纪气候变化都是影响特有类群分布的重要因素。历史和生态因素影响了特有植物的分布格局和多样性 (Casazza et al. 2008)。在东阿尔卑斯山, 人们对维管植物分布格局的研究揭示更新世冰期所导致的地理分异是限制特有种分布和形成特有区域的主要原因 (Tribsch 2004)。已有研究表明, 在全球万年到 10 万年时间尺度上, 气候变幅越小, 残存的古特有种越多; 一个地区温度变化越大, 则特有植物数量越少 (Jansson 2003)。针对深海巨藻的研究表明长期持续的生境隔离是维持澳大利亚深海巨藻高度特有的主要原因 (Phillips 2001)。类似地, 人们对热带非洲撒哈拉植物区系的研究表明特有现象的分布格局主要是古气候波动的结果, 这种气候的波动已经影响了该地区当代植物区系的分布格局 (Linder 2001b)。McGlone 等 (2001) 的研究也表明特有种分布中心主要与地形差异、气候隔离、环境异质、生境连续性 (有益于物种形成和分化) 等因素有关。钱宏 (2001) 通过对东亚和北美维管植物特有属的对比研究发现, 两个大陆不同的多样性主要是由于不同的物种形成、迁移和灭绝速率造成的, 而这些不同的速率主要受到陆地连接、大陆漂移、地质历史和地质构造以及过去气候变化的影响, 同时环境的变化也能在植物区系上留下明显的烙印 (Lavergne et al. 2006)。另外, 有学者认为特有现象的纬向分布格局与特有类群的散布和适应能力密切相关 (Rogers and Walker 2005), 适度的人为活动有利于群落中特有植物多样性的维持 (Kessler 2001)。目前, 动态平衡模型假说 (dynamic equilibrium model, DEM) 不但在陆生植物多样性研究中广泛应用, 而且在水生植物硅藻的研究中也进一步得到证实 (Kilroy et al. 2007), 该假说认为生产力适中、且相对稳定

的环境是维持特有类群丰富多样的有利因素。

植物特有现象在山区的分布和垂直分布格局的研究尚不多。已有的研究认为山区由于较少的人为干扰和多样的生境而具有丰富的特有植物多样性 (Dhar 2002, Tang et al. 2006, Grill et al. 2007), 而且海拔带的面积和生境破碎程度也影响了特有种多样性。特有现象分布格局明显受到特有类群自身的生态特征 (主要包括生活型、繁殖、散布、数量、种群空间结构和竞争能力) 和环境因素的影响 (如地形破碎程度)。同一海拔梯度下, 不同植物类群的特有种多样性的垂直分布格局表现不同。对于给定的分类群而言, 例如科、属, 则分类学特征决定分布格局, 而对于整个特有区系而言, 地形因素决定其分布格局 (Kessler 2002)。

1.3.3.3 分布区范围的界定及影响分布区大小的决定因素

分布区类型的划分取决于分布区边界或范围的界定。在早期的研究中关于确定物种分布范围的数据主要存在以下问题: ①即使有一致的跨越整个地理分布范围的物种分布信息, 但也非常少。②有关物种分布范围估计的误差的数量级不可能与原来固有的分布范围一致。例如, 由于一个单点的分布信息可能对分布区范围有大的贡献, 因此分布点信息较少的物种其分布范围可能被低估。③由于很多迁移或游动个体的数据也被同时整合在数据库中, 因此可能严重影响分布范围的确定。④物种的历史分布范围需要与他们当前的分布区范围区分开来。⑤大部分物种只有分布点的信息, 而缺乏该物种没有分布的空间记录, 没有该物种分布可能仅仅只是取样不足而导致的结果 (Gaston 1991)。

近些年来, 随着物种分布数据库质量的不断提高, 更多的研究者开始关注有关物种分布区范围的研究 (Gaston 1994a)。Gaston (1991) 将分布区范围给出两种界定, 即物种分布区范围 (extent of occurrence, EOO) 和占据区域 (area of occupancy, AOO)。这两种范围实际上是完全不同的 (Gaston 1991, 1994a, Gaston and Fuller 2009), 但他们都具有很强的尺度依赖性 (Gaston 1994a)。由于物种不可能占据整个分布区, 因此物种占据区域总是小于, 甚至远小于分布区范围。使用错误的数量分析可能引起误导性的结论 (Gaston 1991)。目前已有许多方法用于确定物种分布, Gaston 和 Fuller (2009) 将这些方法总结为五类: ①边缘发生 (marginal occurrences), 通过绘制分布点记录估计得到地理分布的最外边界线。此类中, 最简单的测量方法就是直线距离, 例如分布区所跨的纬度范围等。显然这种测量方式存在明显的不足: 其一, 不是分布区面积的直接体现; 其二, 这种测量过度依赖于分布区轮廓, 对于破碎化或间断分布不敏感 (Gaston and Blackburn 2000)。②生境分布 (habitat distributions), 根据物种生境喜好, 依据所偏好生境的分布来估计物种的分布区边界 (Boitani et al. 2008)。③分布范围幅度 (range-wide occurrences), 在所关注区域内, 一个充分的分布点记录 (Gibbons et al. 2007)。④统计建模 (statistical modelling), 当分布范围直接由物种分布数据确定时, 统计建模方法有助于降低误差。⑤基于过程的建模 (process-based modelling)。Gaston (1994a) 认为, 虽然 Rapoport (1982) 早期提出了很多确定分布区范围的方法, 但这些方法的意义并没有进行过深入的探讨 (Gaston 1994a)。因此其适用性还有待进一步研究。尽管 Gaston 等 (2009) 总结了大量的分布区范围确定方法, 但没有一种方法是具有充分普适性的。一些分析方法会高估物种当前的分布范围, 而另一些分析方法可能由于取样偏差、统计模型对环境变量的过度依赖而低估当前物种的分布区范围 (Shaw et al. 2003, Gaston and Fuller 2009)。因此, 具体采用哪种方法, 需要综合考虑研究目的和数据的获得情况而确定 (Gaston and Fuller 2009)。当空间分析单元较大, 则估算 EOO 比较合适; 当其较小时, 则估算 AOO 更合适 (Gaston 1994b)。数据的广度和精度在实际操作中, 只能采取折中处理 (Gaston 1994a、b)。应俊生 (1996) 采用 Rapoport (1982) 的邻近距离平均法 (mean propinquity method) 分析了中国特有植物属的分布区类型, 针对具体目标和数据掌握的情况来看, 这无疑是一次有效的尝试。此外, 对于决定分布区范围大小的主要因素也进行了积极的探索。物种分布区最终必定是物种形成、绝灭以及伴随此过程的时间动态共同作用的结果 (Gaston 2003)。Gaston 和 Blackburn (2000) 进行了很好的总结 (表 1-1)。在随后的研究中, Gaston 和 Fuller (2009) 提出了决定分布区范围大小的因素。