深圳植物物种多样性及其保育

Species Diversity and Conservation of Plants in Shenzhen, China

邢福武 余明恩 张永夏 主编

26.53

中国林业出版社

[illegible]局
国科学院华南植物园 资助出版
[illegible]市耐卓园林科技工程有限公司

深圳植物物种多样性及其保育

Species Diversity and Conservation of Plants in Shenzhen, China

邢福武 余明恩 张永夏 主编

中国林业出版社
2002

图书在版编目（CIP）数据

深圳植物物种多样性及其保育/邢福武，余明恩，张永夏主编．－北京：中国林业出版社，2003.4

ISBN 7-5038-3374-2

Ⅰ.深…　Ⅱ.①邢…②余…③张…　Ⅲ.植物-生物多样性-深圳市

Ⅳ.Q948.526.53

中国版本图书馆 CIP 数据核字（2003）第 011104 号

出版　中国林业出版社（100009　北京西城区刘海胡同 7 号）

E-mail：cfphz@public.bta.net.cn　电话：66184477

发行　新华书店北京发行所

印刷　北京地质印刷厂

版次　2003 年 7 月第 1 版

印次　2003 年 7 月第 1 次

开本　889mm×1194mm　1/16

印张　16.625

字数　600 千字

印数　1～1000 千字

定价　50.00 元

前　言

随着全球天然林面积的不断减少及其环境变化的加剧，物种绝灭的问题越来越严重。迄今为止，我们还不清楚现存有多少物种，也无法知道多少物种已经丧失。据估计物种的总数可能介于500万～1 500万种，而当今的物种绝灭率大约是过去地质时期的平均绝灭率的100～1 000倍，并且在21世纪物种的绝灭率可能会提高一个数量级。IUCN最近的报告表明，大约5%～20%的脊椎动物和植物物种面临绝灭的威胁。

中国是世界上生物多样性最丰富的国家之一，拥有30 000余种高等植物和17 300多种特有高等植物，是世界8个主要农作物的起源中心之一。可见中国的生物多样性在世界生物多样性中的重要地位，保护好中国的生物多样性不仅对中国社会经济持续发展、子孙后代的生存具有重要意义，而且对全球的环境保护和促进人类社会进步也会产生深远的影响。

深圳地处中国亚热带南缘，具有非常丰富的植物物种多样性资源、国家重点保护植物和珍稀濒危植物；同时，深圳又是中国经济社会改革和对外开放的前沿阵地，城市规模的扩大给深圳的植物物种多样性保护造成巨大的压力。因而，合理、有效、科学的保护深圳植物物种多样性对深圳社会经济的可持续发展将会产生深远的影响。

正是基于这种认识，我们在深圳龙岗区绿化委员会和深圳市南山区绿化委员会的支持下，对深圳的物种多样性进行了为期4年的野外调查，并参考了中国科学院华南植物研究所长期以来的物种多样性研究方面积累的资料和标本，编成此书。希望本书的出版能为深圳的植物物种多样性的保护和可持续利用起到积极地推动作用。对一个地区进行全面的植物物种多样性研究和编目是一项长期而艰苦的工作，本书作为一部系统研究地区性植物物种多样性的专著，希望它的出版，能为我国其他地区植物物种多样性的保护和可持续利用起到一定参考价值。由于著者水平有限、时间仓促，书中不当之处在所难免，望各位专家学者不吝指正。

本书的第1章绪论部分简要介绍物种多样性的有关概念及其研究的主要内容、原理和方法，由邢福武、严岳鸿编写；第2章主要介绍深圳的自然地理条件和植被的特点、类型和动态，由邢福武、张永夏、刘德荣、余明恩等编写；第3章研究了深圳植物物种多样性的组成、特点、起源和演

化，由邢福武、张永夏、严岳鸿编写；第4章研究了深圳不同植物群落中物种多样性的结构、组成、动态，由邢福武、张永夏、严岳鸿、刘德荣执笔；第5章介绍了深圳外来植物的组成及其对深圳植物物种多样性的影响，由邢福武、严岳鸿执笔；第6章对深圳植物物种多样性保护的理论与实践进行了探讨，由邢福武、张永夏、严岳鸿、陈红锋等执笔；第7章论述了生物多样性可持续利用的概念及其深圳植物多样性可持续利用的方向和原则，由邢福武、陈红锋、严岳鸿、余明恩、刘德荣等编写；第8章全面而系统的完成了深圳植物物种多样性的编目，主要由邢福武、张永夏、韦强、陈红锋等执笔；最后全书由邢福武统稿。全书为节省篇幅，凡第8章生物多样性编目中出现的植物名称的学名，前7章不再说明。

本书的编写过程中，得到了深圳市龙岗区农业局和深圳市耐卓园林科技工程有限公司有关领导的支持和鼓励，并资助出版经费；在野外工作期间，我们得到龙岗区及南山区绿化委员会办公室及其下属各林业站的有关领导和护林员的协助；此外，还得到了华南农业大学的暨淑仪、王玲和深圳仙湖植物园的李勇、张寿洲，香港嘉道理农场暨植物园的周锦超，深圳莲花山公园王勇进、深圳南山区城市管理办公室的吴北如，南山区绿化委员会办公室陈国华、曾如星等有关领导和专家的帮助。在此，谨向以上为本书的出版做出贡献的单位和专家、朋友致以诚挚的感谢！此外，我们对香港嘉道理农场暨植物园公司资助研究生张永夏和严岳鸿在深圳和珠江口地区进行植物物种多样性研究深表谢意！

编 者

2003年3月

此为试读，需要完整PDF请访问：www.ertongbook.com

目　录

前　言

第 1 章　绪论 …… (1)

1. 生物多样性的概念 …… (1)
2. 植物物种多样性研究的内容、原理和方法 …… (2)
3. 植物物种多样性的时空格局及其形成机制 …… (5)
4. 植物物种多样性的起源、演化及其形成机制 …… (7)
5. 植物物种多样性在生态系统中的功能和作用 …… (9)
6. 植物物种多样性保护 …… (11)
7. 中国植物物种多样性概览 …… (17)

第 2 章　深圳的自然地理概况和植被 …… (28)

1. 自然地理概貌 …… (28)
2. 深圳植被 …… (29)

第 3 章　深圳植物物种多样性的组成、形成和演化 …… (39)

1. 深圳植物物种多样性的组成 …… (39)
2. 深圳植物多样性的起源和演化 …… (62)

第 4 章　深圳植物群落的物种多样性 …… (67)

1. 自然地理条件及方法 …… (67)
2. 结果与讨论 …… (68)
3. 结论 …… (74)

第 5 章　外来植物对深圳植物物种多样性的影响 …… (75)

1. 外来植物的概念及其研究进展 …… (75)
2. 深圳的主要外来植物和入侵种植物 …… (76)
3. 深圳外来植物的传入时间、途径与扩散机制 …… (80)
4. 外来植物对深圳植物物种多样性的影响 …… (83)
5. 应对外来植物入侵，我们的态度和对策 …… (85)
6. 结语 …… (86)

第 6 章　深圳植物物种多样性保护 …… (87)

1. 深圳珍稀濒危植物的种类与分布 …… (87)
2. 国家一级重点保护植物仙湖苏铁的群落学特征及保育 …… (91)
3. 深圳珍稀濒危植物的保护 …… (94)
4. 深圳植物物种多样性的保护 …… (95)

第 7 章　深圳植物物种多样性的持续利用 …… (107)

1. 具有直接经济价值的植物资源 …… (107)
2. 具有间接价值的植物 …… (112)
3. 深圳植物物种多样性可持续利用的原则和发展方向 …… (112)

第 8 章　深圳植物物种多样性编目…… (113)
　　附录　深圳植物物种多样性部分样方数据表…… (236)
参考文献…… (247)

第1章　绪论

生物多样性是自然界和人类社会赖以生存和发展的基础。人类社会进入工业时代以来，传统的农业经济生产模式已被彻底粉碎，人类获得了巨大的发展，而我们赖以生存的自然环境却为之付出了惨重的代价。当今世界面临的全球气候变暖、臭氧层出现空洞、环境污染、日趋频繁的自然灾害、厄尔尼诺反常、森林砍伐、淡水匮乏等一系列环境问题，对生物多样性将会产生深远的影响，生物多样性保护也已经成为世界各国、社会各个阶层的中心议题之一。

1. 生物多样性的概念

生物多样性（biodiversity，biological diversity）是生物及其与环境形成的生态复合体以及与此相关的各种生态过程的总和，包括动物、植物、微生物和它们所拥有的基因以及它们与其生存环境形成的复杂的生态系统（蒋志刚等，1997）。也可将其简明地表述为“生物的多样化和变异性及物种生境的生态复杂性”（孙儒泳等，1993）。生物多样性通常包含多个不同的层次或水平，研究较多的主要有：遗传多样性、物种多样性和生态系统多样性。近年来，景观多样性也逐渐被纳入生物多样性的范畴（马克平，陈灵芝，1994）。

遗传多样性是指生物体内决定性状的遗传因子及其组合的多样性（蒋志刚，1997；胡志昂，王洪新，1994）。世界资源研究所（WRI）等（1992）在《全球生物多样性策略》文件中提出：“遗传多样性是指种内基因的变化，包括同种显著不同的群体间或同一群体内的遗传变异”。换句话说，遗传多样性主要是指种内不同群体之间或同一群体内不同个体的遗传变异的总和，所有生物所携带的遗传信息的总和。因而遗传多样性包含以下两个层次：①遗传多样性是生物种内的遗传变异，称为基因型的多样性；②遗传多样性的表现是多层次的，可以在外部形态上、解剖结构上、生理代谢上，甚至是分子水平上的，可称为表现型的多样性。遗传多样性的测定可在蛋白质和DNA分子水平上进行，现已发展有蛋白质凝胶电泳、DNA序列分析等多种方法（胡志昂、张亚平，1997）。

物种多样性是生物多样性在物种水平上的表现形式。有以下3个方面的含义：①物种多样性是一定区域内物种的总和，主要从分类学、系统学和生物地理学角度对一个地区的物种状况进行研究，也称为区域物种多样性，常用的测定指标有：物种丰富度（species richness）、单位面积物种数目或物种密度（species density）、特有物种比例（endemic species ratio）等；②在生态学方面的物种分布的均匀程度，是从群落组织水平上对物种多样性进行研究，称为生态学多样性或群落物种多样性。群落物种多样性可以有很多方法测定，丰富度（richness）、均匀度（equitability or evenness）等都是常用的测定方法。③物种在一个地区系统演化关系的变化，称物种的分类学多样性（taxonomic diversity）或等级多样性（hierarchical diversity），分类学多样性可用信息多样性指数进行测定（Pielou，1975；Llody，1968）。

生态系统多样性是一定区域内不同生态系统的变化，包括生物圈内生境、生物群落和生态系统的多样性以及生态系统内生境差异、生态过程变化的惊人的多样性（陈灵芝，马克平，2001）。生

态系统多样性包括3个要素，即①生境（habitat）多样性，指生物所依赖的复杂多变的栖息环境，包括气候、水文、地形、地貌、土壤等多种自然条件，生境多样性是群落多样性的基础；②群落的多样性主要指群落的组成结构和动态的多样化；③生态过程（ecology course）多样性是指生物与生物和环境之间通过相互作用、相互影响进行的错综复杂的物质循环、能量流动和信息交流。

景观多样性是指不同类型的景观要素或生态系统构成的空间结构、功能机制和时间动态的多样化和变异性（邬建国，2000；马克平，陈灵芝，1994；傅伯杰，陈利顶，1996）。种内遗传多样性与物种多样性集结而形成复杂而多样的生物学复合体系，它们与赖以生存的环境构成生态系统多样性，多样化的生态系统之间通过相互作用和相互影响而形成自然界多种多样的景观。生物多样性是一个包括植物、动物和微生物的所有物种和生态系统，以及物种所在的生态系统中的生态过程（McNeely等，1997），它把基因、物种、种群、群落、生态系统及其组成景观的格局和过程统一成一个实体。

2. 植物物种多样性研究的内容、原理和方法

物种多样性是研究一个地区物种的变化，研究的主要内容包括物种多样性的组成、编目和数据库的建立，物种多样性的格局、变化及其影响因素，物种多样性的起源、演化、维持、监测、绝灭和特有种的起源，物种多样性在生态系统中的地位、功能和作用，物种多样性的价值、保护和持续利用等。

2.1 植物物种多样性编目

植物物种多样性编目（inventory）是指对一个地区植物物种的个体、物种、种群、生境等实体（entity）进行调查、分类、排序和数据库的建立，并对这些信息进行分析和综合的过程（Heywood, *et al*., 1995）。它不仅包括该地的物种名录，而且还包括它们在系统学、生态学、生物地理及其保护生物学方面的应用。

物种多样性的组成和编目是物种多样性研究最核心的内容。科学地认识并描述物种、弄清物种的数目，是生物多样性研究最基本最关键的环节，对生物多样性研究的整体水平的先进性和研究结果的综合性、可靠性有着决定性的影响（马克平，陈灵芝，2001）。到目前为止，人们尚无法对世界上所有的生物物种给出一个准确的数量级，其变化幅度为200万至1亿种，大多数学者认为1000万种较接近实际，其中只有140万种被定名（世界资源研究所，1992）。

物种多样性的编目包括一般编目和保护编目（蒋志刚等，1997），单一物种（single-species）编目和多类群（multiple-taxa）编目（heywood, *et al*., 1995）。多类群物种多样性编目对深入了解区域性的物种多样性状况有重要意义，然而由于缺乏足够的资金和某些特别类群的专家，现在的物种多样性编目几乎都不可能完成全物种水平上的物种多样性编目。物种多样性编目有两种方法，即深入编目（intensive site or region inventory）和快速编目（rapid inventory）（Heywood, *et al*., 1995）或生物多样性快速评估（rapid biodiversity assessments, RBAs）。深入编目是指通过对研究地点进行广泛取样和标本采集，结合历史研究资料而对该地的物种多样性进行全面而深入的评估；快速编目是指对那些生物多样性状况不太清楚的地区迅速收集、分析和交流多样性信息，通过对该地区具有物种多样性指示作用的指示种、关键种、特有种和特定类群进行编目、分析，从而对该地区的植物物种多样性进行整体上的评估。近年来香港嘉道理农场对广东、广西、海南和香港等地的生物多样性进行了初步评估（香港嘉道理农场暨植物园等，2001～2002）。在群落水平上的物种多样性快速编目，可采取样带法、可变面积样带法（Stern, 1998）等手段。

当前，国际上正在致力于研究生物系统的组成、发生和分类的研究，其中专门研究物种多样性

的组成和编目的“系统学议程 2000”、“物种 2000”等项目已被各国科学家看作生物多样性研究的核心项目（IUBS, SCOPE, *et al*., 1996）。了解一个地区物种多样性的组成和物种之间的相互关系虽然只是生物多样性研究的初步，但这是必需的，也是极为重要的（马克平，陈灵芝，2001）。

2.2 物种多样性的测度方法

生物多样性研究始于 20 世纪初叶，当时的工作主要集中于群落中物种与面积关系的探讨和物种与多度关系的研究；1943 年，R.A.Fisher *et al*.（1943）首次提出生物多样性的概念，开始关注群落中物种的数目和每个物种的个体数目；Williams（1943）在研究鳞翅目昆虫物种多样性时，提出“多样性指数”的概念之后，大量有关群落物种多样性的概念、原理及测度方法的论文和专著发表。自 20 世纪 70 年代以后，Whittaker（1972）、Pielou（1975）、Washington（1984）和 Magurran（1988）等全面总结了生物群落多样性测度方法。马克平等（马克平，1994；马克平，陈灵芝，1994；马克平，刘玉明，1994；马克平，刘灿然，刘玉明，1994；刘灿然，马克平，周文能，1995）曾先后对物种多样性的测度方法进行了论述。

目前，常用的物种多样性指数有 α 多样性指数、β 多样性指数和 γ 多样性指数及分类学多样性指数等。这些指数是物种多样性测定中最基本的指数，运用这些指数在不同的条件下可以探讨物种多样性的组成、格局、动态、演替及物种多样性在生态系统中的功能等。

2.2.1 α 多样性指数

α 多样性是指物种在一个群落内部的组成和变化，通常包含几个基本含义，即物种丰富度、物种均匀度和物种多样性。

（1）群落所含物种数目的多少，即物种丰富度（species richness）。物种丰富度指数是迄今为止国内外生态学家运用的最早和最广泛的一个指数，其中比较重要的有：

① Gleason（1922）指数

$$D = S/\ln A$$

② Margalef（1958）指数

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

③ Menhinick（1964）指数

$$D = S/N^{1/2}$$

④ Monk（1967）指数

$$D = S/N$$

式中 D 为物种丰富度，A 为样方面积，S 为群落中的物种数目，N 为观察到的个体总数。

（2）物种均匀度是指群落中不同物种的多度（生物量、盖度或其他指标）分布的均匀程度（马克平，1994）。自 1964 年 Lolyd 等首次提出均匀度的概念以来，已提出各种物种均匀度的测定方法，其中重要的有：

① Pielou（1969）均匀度指数

Pielou（1966）将均匀度定义为群落的实测多样性（H'）与最大多样性 H'_{max}（即在给定物种 S 下的完全均匀群落的多样性）的比率，其数学表达式为

$$J = H'/H'_{max}$$

以 Shannon-Wiener 指数为例，Pielou 指数为

$$J_{sw} = H'/H'_{max} = (-\sum P_i \log P_i)/[-\sum (1/S)\log(1/S)]$$

$$= (-\sum P_i \log P_i)/\log S$$

式中 H' 为实际观察的物种多样性指数，H'_{MAX} 为最大的物种多样性指数。

② Sheldon 均匀度指数

$$E_s = \exp(-\sum P_i \log P_i)/S$$

③ Heip 均匀度指数

$$E_h = [\exp(-\sum P_i \log P_i) - 1]/(S-1)$$

④ Alatalo 均匀度指数

$$E_a = [(\sum P_i^2)^{-1} - 1]/[\exp(-\sum P_i \log P_i) - 1]$$

该指数中未包括物种丰富度指数（S），因而不受样本面积大小的影响。

（3）多样性指数

① Simpson 指数：$D = 1 - \sum P_i^2$

式中 P_i 种的个体数占群落中总个体数的比例。

② Shannon-wiener 指数：$H' = -\sum P_i \log P_i$

式中 $P_i = N_i/N$，Shannon-wiener 指数值一般在 1.5～3.5，很少超过 4.5（Magurran，1988）。Shannon-wiener 指数包括两个因素，一是种类数目，即丰富度；二是种类个体上的均匀性。种类数目增多，可增加多样性；种类之间个体分布的均匀性增加，多样性也会提高。当 S 个物种每个种恰好只有 1 个个体时，$P_i = 1/S$，信息量最大，即 $H_{max} = -S\ (1/S \log_2\ (1/S)) = \log_2 S$；当全部个体为一个物种时，信息量最小，即 $H_{min} = -S/S \log_2\ (S/S) = 0$。

2.2.2 β 多样性指数

β 多样性是指沿着环境梯度的变化物种替代的程度（Whittaker，1972），是指群落之间的物种多样性的组成和变化。β 多样性还包括不同群落之间物种组成的差异，不同群落或某环境梯度上不同点之间的共有种越少，β 多样性越大。精确地测定 β 多样性具有重要的意义，因为：①它可以指示生境被物种隔离的程度；②β 多样性的测定值可以用来比较不同地段的生境多样性；③β 多样性与 α 多样性一起构成了总体多样性或一定地段的生物异质性（马克平，1994）。常用的 β 多样性测定指数有：

（1）Whittaker 指数（β_w）

$$\beta_W = S/m\alpha - 1$$

该指数由 Whittaker 于 1960 年提出，后又发展为其他的表达方式（Whittaker，1972）。式中 S 为所研究系统中记录的物种总数；$m\alpha$ 为各样方或样本的平均物种数。该指数计算简单，直观地反映了 β 多样性与物种丰富度、α 多样性、总体多样性（即 γ 多样性）之间的关系。

（2）Cody 指数（β_c）

$$\beta_c = [g(H) + l(H)]\ /\ 2$$

Cody（1975）在讨论三大洲鸟类物种分布时，将 β 多样性定义为“物种在生境梯度的每个点上被替代的速率”。式中：g（H）是沿生境梯度 H 增加的物种数目；l（H）是沿生境梯度 H 失去的物种数目，即在上一个梯度中存在而在下一个梯度中没有的物种数目。

（3）Wilson-Shmida 指数（β_T）

$$\beta_T = [g(H) + l(H)]\ /\ 2\alpha$$

Wilson 和 Shmida（1984）在研究物种沿着环境梯度分布时，将 Whittaker 指数（β_w）和 Cody 指数（β_c）结合起来以分析物种的替代和变化。式中变量含义与上述两式相同。

（4）Bray-Curtis 指数

$$C_N = 2jN/(aN + bN)$$

该指数是在 Sorenson 相似性指数的基础上形成的，是一个应用非常广泛的数量数据 β 多样性测度指数，式中 aN 为样地 A 的物种数目，bN 为 B 的物种数目，jN 为样地 A（jNa）和 B（jNb）

此为试读，需要完整PDF请访问：www.ertongbook.com

共有种中个体数目较小者之和，即 $jN = \Sigma_{min}$ (jNa jNb)。

2.2.3 等级多样性

1967 年 Pielou 提出用信息多样性（Shannon-wiener 指数）测度等级多样性的方法，对于科、属、种 3 个等级的多样性，有

$$D'(SGF) = D'(F) + D'_F(G) + D'_{GF}(S)$$

Lloyd 等（1968）在分析加里曼丹热带雨林中两栖爬行类动物群落时应用了上述公式，取得了较好的结果。

3. 植物物种多样性的时空格局及其形成机制

3.1 植物物种多样性的时间格局

时间有个尺度概念，有大尺度的进化时间和小尺度的演替时间（蒋志刚等，1997），还有一年中的季节更替。地质历史时期物种多样性的变化是在进化时间尺度上进行的，群落演替中物种多样性的变化是在演替的时间尺度上进行的。

3.1.1 进化时间尺度上的植物物种多样性变化

地质上植物物种多样性变化的资料是通过化石记录得到的，从总体轮廓上来看，地质历史上植物物种多样性的总趋势是增加的（Signor，1990；Raup，1992），但由于植物类群的更替，某些植物类群在一定的历史时期有显著的下降。但也有研究表明，在过去的 3 亿年时间里，植物物种多样性并无太大的变化（Brown，Gibson，1983）。

蕨类植物起源于古生代志留纪末，在古生代末的石炭纪、二叠纪时处于顶峰，中生代后开始衰退至今；裸子植物起源于古生代中、晚期，在中生代处于鼎盛阶段，此后开始大幅度衰退，如今仅剩下少数种类；被子植物大约起源于中生代早期，在中生代末至新生代早期时占领植物界的统治地位，繁盛至今。

3.1.2 演替时间尺度上的植物物种多样性变化

植物群落的演替有进展演替和逆行演替之分。在进展演替过程中，植物的物种多样性变化可分为四个阶段：演替初期，物种多样性缓慢增加；演替中期，物种多样性急剧增加（Tilman，1988；余作岳，彭少麟，1996）；演替后期，物种多样性的变化比较稳定；当群落达到演替顶极时，群落中出现优势种，物种多样性反而有所降低（Houssard，1980；高贤明等，1997）。

但由于演替的类型和过程不同，物种多样性变化不尽相同（余作岳，彭少麟，1996）。在逆行演替中，物种多样性的变化与进展演替的过程大致相反，物种多样性在演替过程中逐渐降低，最后达到一个稳定值。群落在频繁、持续的干扰中，物种多样性的变化将会出现周期性的波动。

3.1.3 季节变化尺度上的植物物种多样性变化

在较高纬度地区，植物物种多样性会随着季节的更替而呈现周期性的变化。如在北方的冬季物种多样性显著降低，林下草本植物的变化尤其明显（陈灵芝，马克平，2001）。在不同的气候带或气候类型的植物群落中，如地中海气候、萨王纳气候、温带森林中的物种多样性均随季节更替而出现明显变化，而在热带雨林中这种变化却不甚显著。

3.2 植物物种多样性的空间格局

3.2.1 纬度梯度

物种多样性的纬度梯度格局是最为显著，也是最早引起人们注意的规律。从热带到两极随着纬

度的增加，植物物种多样性有逐渐减少的趋势。如北半球从南到北，随着纬度的增加，植物群落依次出现为热带雨林、亚热带常绿阔叶林、温带落叶阔叶林、寒温带针叶林、寒带苔原，伴随着植物群落有规律的变化，物种丰富度和多样性逐渐降低。但这种规律性变化是一种大尺度范围内的普遍规律，并不代表具体由小生境和小气候引起的物种多样性的某些地段的特殊现象。

3.2.2 海拔梯度

随着海拔的升高，在温度、水分、风力、光照、土壤和人为干扰等因子的综合作用下，植物物种多样性表现出明显的垂直地带性分布规律，贺金生，陈伟烈（1997）概括了5种类型的海拔与植物物种多样性的关系：①物种多样性与海拔高度呈负相关，即随着海拔高度的升高，群落物种多样性逐渐降低；②物种多样性与海拔呈正相关，海拔增加，物种多样性增加；③在人为干扰条件下，物种多样性呈中间膨胀效应，即中海拔地段有最高的多样性；④物种多样性在中海拔高度最低；⑤物种多样性与海拔不相关。刘世荣等（1998）在研究中国暖温带森林生物多样性时植物物种多样性也据此认为海拔与植物物种多样性之间没有统一的规律。但实际上，植物物种多样性与海拔高度之间的相互关系，像植物物种多样性与纬度关系一样，也存在一个尺度问题，在全球的大尺度概念下，各种生态因子如光照、降水、温度等随着海拔的升高而呈规律性的变化，自然状况下植物物种多样性与海拔呈负相关；在区域小尺度条件下不同海拔段植物物种多样性的变化因区域性自然环境条件的具体情况而异。

3.2.3 植物物种多样性时空格局的形成机制

目前，对于物种多样性空间分布格局的形成机制已形成多种假说（黄建辉，1994；郭勤峰，1995；蒋志刚等，1997）。这些假说有些从环境因子角度进行解释，有些从生物因子的角度进行解释，有些从地质历史的角度解释，它们在一定程度上或一定区域内有正确的一面，但对全球物种多样性的分布格局来说，其形成机制应是综合的、多方面的。但物理因子是主要原因，正如Brown和Gibson（1983）所说，物种多样性的格局的形成一定是物理因子引起的，生物之间相互关系是次要的。蒋志刚等（1997）对此进行了综合（表1-1）。

表1-1 生物多样性时空格局的形成机制

影响因子	解　释
气候	适宜的气候允许较多物种的生存
气候变率	稳定的气候为物种分化创造了条件
生境异质性	物理因子或生物因子的复杂性孕育了较多的生态位
历史因素	进化时间越短，形成新物种越多
能量	物种丰富性由每个物种所分配的能量所决定
竞争	a. 竞争有利于减小生态位宽度，b. 竞争排斥减小物种数目
捕食	捕食减缓了竞争排斥
干扰	中等干扰减缓了竞争排斥

3.3 内禀格局（innate pattern of biodiversity）

F.Preston（1948）曾经发现，在一个生物群落中，大部分的物种具有中等大小的丰富度，而丰富度大和稀有的物种在群落中仅占有很小的比例。Whittaker（1965）将这种分布规律描述为正态分布曲线。我们将植物物种多样性的正态分布现象称正态分布规律，或称物种多样性分布的内禀格局，以区别于多样性分布的时空格局，我们用它来表示影响生物多样性分布的内部因素或生物内部的自身因素，以便与其他如时空因素等外部环境区别开来。

但在大多数正态分布中，只有曲线的“钟形”部分比较明显，没有表现出完整的正态分布曲线(Molles，2000)。对多样性的正态分布规律的解释，Robert May（1975）认为这是随机变化的环境因子在各物种种群上产生作用的结果。也就是说，正态分布是统计学期望。实际上，对于多样性在群落中的正态分布现象，不仅仅是一种数学结果，更重要的是反映了物种在群落中的一种生态过程，是物种的个体在群落中发生生态位分化的结果（George Sugihara，1980)。Brian Walker 等(Brian Walker *et al*.1999）的实验表明，物种多样性的这种分布格局是生物多样性功能的体现，群落中的大多数稀有物种对维护生态系统的功能具有重要作用。

4. 植物物种多样性的起源、演化及其形成机制

“地球是一个巨大的墓地，岩石就是墓碑。”正如 Louis Agassiz 所说，岩石的历史记载着地球上发生的一切。要了解植物物种多样性的起源、演化以及当今植物物种多样性的形成过程，岩层中的化石植物可以使我们了解当时的复杂情形。

4.1 植物物种多样性的发生与演化

大约在 20 亿年以前，地球出现了最古老的生命——蓝藻。蓝藻利用水、二氧化碳进行光合作用，制造有机物，排出氧气。大气中的氧在太阳的照射下，变成了臭氧，积聚在地球的上空形成了臭氧层，像一把保护伞，使地球变得更适于万物的生存。蓝藻的出现是生命发展史上最伟大的事件。

大约 5 亿～6 亿年前，出现了生物进化史所称的“寒武纪生物大爆炸”，绝大多数无脊椎动物和宏体藻类植物在几百万年的很短时间内出现了。但是什么原因使得早期寒武纪世界能够激发这样的生命“爆发”，是长期以来古生物学研究中的一个谜。

苔藓植物是一群小型的多细胞绿色植物，仅有假根和类似茎、叶的分化；但体内出现了胚胎，故属于高等植物。苔藓植物起源于距今 3.5 亿年前的石炭纪时一群高度分化的绿藻，但它不是现代有花植物的祖先，成为植物进化史上的盲支（吴鹏程，1998)。

蕨类植物具有根茎叶的分化，能很好的适应陆地生活。在距今 4 亿年前的晚志留纪至早泥盆纪，一群起源于绿藻的裸蕨类植物由海洋登上了陆地。它的登陆，改变了以往大陆一片荒漠的景观，使大陆逐渐披上绿装而富有生机。蕨类植物继续发展，演化出多种多样的适应类群，大约在 3.5 亿年前的石炭纪时形成地球历史上第一片大森林，史称“蕨类植物时代”。

在距今 2 亿～3 亿年前的古生代泥盆纪后期，最早的种子植物——种子蕨出现了。之后，在 1.8 亿年前的古生代末期，真正的裸子植物开始出现，裸子植物能够产生种子，银杏、苏铁类和针叶类裸子植物兴盛，故有“苏铁时代”之称。

到距今 2.5 亿年至 6 500 万年前的中生代，包括了三叠纪、侏罗纪和白垩纪，裸子植物开始衰退，具有真正的花的被子植物出现并繁荣起来。具有导管、筛管和双受精作用的被子植物终于完全摆脱了水域环境的束缚，取代了裸子植物，成为植物界的霸主，繁荣至今。然而被子植物究竟在何时何地起源于何种类群，至今仍是生物学家最感兴趣、争论最多的问题之一（泰勒，1992)。

4.2 植物物种多样性的形成机制

物种多样性的产生是从新物种形成（speciation）开始的。无论是通过遗传漂变还是自然选择，物种形成的最终标志都是物种之间建立生殖隔离。一般来说，新物种形成的方式有 3 种（孙儒泳等，1993；陈灵芝，马克平，2001)：一是异域物种形成（allopatric speciation)，它们通过地理隔离、独立进化、最终形成生殖隔离机制而形成新物种；二是邻域物种形成（parapatric speciation)，

是指种群内部出现次群分化，造成基因交流的障碍而形成新种；三是同域物种形成（sympatric speciation），这种类型主要是由于种群内部之间出现生存竞争，导致生态位的分离而建立若干子种群形成新种。

4.2.1 地理环境的变迁

地理环境的变迁是物种多样性发生和衰退最重要的因素，这是因为环境的改变可以造成物种的隔离或直接淘汰不适应生存的物种。

在生物演化的历程中，随着地壳运动的周期性发生和海陆位置的不断变迁，迫使生物适应不断变化的环境，形成一次又一次的生物大发展，对地球上的物种多样性变化产生了巨大的影响。如发生在古生代早期的加里东运动，使海洋面积缩小，陆地面积增加，原来单一的海洋性气候不复存在，致使大批植物登陆，在石炭纪时出现了地球上植物界的第一次大发展（中国科学院《中国自然地理》编辑委员会，1986），此后，地球环境进一步恶化，最终导致了今天植物界的繁荣；发生在中生代时泛古陆与冈瓦纳古陆的破碎和大陆漂移，加剧了植物物种之间的扩散和地理隔离过程，加速了新物种的形成（蒋志刚等，1997）；发生在第三纪的喜马拉雅山脉的隆起，对中国生物多样性的形成产生了重要影响；发生在第四纪的冰川运动，则又造成大量的植物不适应环境而突然绝灭。当前，以气候变暖、臭氧层空洞、土地利用格局变化等为标志的全球环境变化已经而且还在继续改变着世界的生物多样性格局。

4.2.2 竞争与适应性

一个非常简单的问题："为什么会有如此众多的生物多样性"，推动着现代生态学的发展。自从达尔文的《物种起源》发表以来，人们一直在探讨这个有趣而又令人迷惑的问题。竞争导致生态位分化，是当前生物学界的解释之一（Molles，2000）。

自达尔文开始，竞争就一直是生态学和进化论研究的焦点（张大勇等，2000）。竞争概念的涵义有多种，但一般都认为是指两个或多个个体（群体）在资源短缺时发生的相互争斗（Molles，2000；孙儒泳等，1993）。自然界中，竞争随时随地都在发生。基于不同的角度，竞争有多种类型，如资源利用型竞争和相互干涉型竞争（孙儒泳等，1993），种内竞争与种间竞争（Molles，2000），竞赛性竞争（contest competition）和抢夺性竞争（scramble competition）（Colinvaux，1993；张大勇等，2000）等。

竞争的结果有两种情形，即排斥或共存。排斥即意味着淘汰；共存则是指物种彼此之间通过改变适应方式或资源利用方式，即生态位的分化，而共同生活在同一空间，以分享有限的资源条件。物种的适应方式和资源利用方式的改变必然会引起物种的形态、结构、生理、生化及遗传基础等一系列的改变，结果物种便形成众多的生态型或生态小种，最终导致新物种的形成，自然界出现多种多样的生物类群。因而竞争是物种多样性形成的重要动力之一。

4.2.3 植物的散布

植物的散布是指繁殖体由离开母体起到达新生境的全部过程。散布受繁殖体的可动性、散布的动力、散布的距离、地形、散布的方向等因素影响。所以，物种多样性的形成，不但决定于植物繁殖体产生数量的多少，而且还决定于环境条件的情况（林鹏，1986）。植物繁殖体散布到一个新的环境后，只要环境条件适宜就能生长和繁殖，从而定居下来参与非生物环境的适应和生物之间的竞争。植物散布的结果不仅丰富了扩散目的地的植物种类的多样性，而且散布后导致与原产地种群之间的隔离分化，促进新物种的形成。

4.3 植物物种多样性兴亡的周期性

迄今为止，地球上曾生存过的绝大部分物种都已经灭绝了，每个物种的平均寿命约1 000万年

(Raup, 1988)。物种的灭绝同物种的发生一样，都是自然界的正常现象，时时刻刻都在发生。

在植物界的演化史上，曾经发生过 4 次大绝灭。第 1 次大绝灭发生在二叠纪末，大量的木本石松类植物和部分原始的真蕨类植物灭绝；同时还有大约 40% 的动物科和 95% 的海洋动物物种灭绝了（蒋志刚等，1997)。第 2 次发生在6 500年前的前白垩纪，那时有大量的种子蕨、前裸子植物、裸子植物和部分原始被子植物和中生代地球的霸主恐龙均绝灭了，这是生物多样性演化史上最富有传奇色彩的一幕。第 3 次发生在第四纪冰川期，寒冷的冰川气候导致大量的喜温暖植物从地球上消失。第 4 次大绝灭发生在最近的 100 年时间，由于人类工业社会的发展，森林砍伐严重，估计有许多物种因生境丧失而绝灭，这是历史上植物物种多样性消失速度最快的时期，而且这种趋势目前尚没有根本上的缓和。

历史上每一次物种大绝灭，随之而来的是物种多样性的兴盛，新的生物科、属和种大量出现(蒋志刚等，1997)。其原因可能是环境的改变导致一部分物种的绝灭，同时也使一部分物种的适应方式发生改变所致。但也有人（Patterson and Smith，1987）对物种绝灭的周期性持否定态度。然而，无论物种兴亡周期律存在与否，最近一次由于人类社会干扰引起的物种绝灭也许不可能带给我们植物繁荣的希望了。

5. 植物物种多样性在生态系统中的功能和作用

5.1 有关物种在生态系统中作用的假说

物种与生态系统的功能之间有什么作用？物种以什么样的机制维持生态系统的功能？这是争论已久并愈演愈烈的问题。为此，有关的生态科学家提出了多个假说，形成了两大阵营（黄建辉等，2001)：其中一方试图通过实验证明生态系统确实因其内部组成的物种多样性的降低而影响其运作功能（Tilman *et al*., 1996；Naeem *et al*., 1994)；另一方则对此提出质疑，认为前者的结论是由于“样方效应”造成的，但没有否定物种在生态系统功能过程中的作用。目前有关物种多样性与生态系统功能之间相互关系的假说主要有下列 8 种（Lawton，1994；韩兴国等，1995；黄建辉等，2001；陈灵芝，马克平，2001)。

(1) 冗余种假说（redundancy species hypothesis)

生态系统保持正常功能有一个物种多样性的域值，低于这个域值生态系统的功能会受影响，高于这个域值则会有一部分物种的作用是冗余的（Walker 1992；Lawton and Brown，1993)。

(2) 铆钉假说（rivet hypothesis)

铆钉假说的观点与冗余假说相反，认为生态系统中所有的物种对其功能的正常发挥都有贡献而且是独特的、不可替代的（Ehrlich and Ehrlich，1981)。正如由铆钉固定的机器一样，任何一个铆钉（物种）的丢失都会使机器（生态系统）作用的发挥受到影响。也就是说，生态系统中的物种保存越多，其功能就相对维持得较好（黄建辉等，2001)。

(3) 不确定假说（idiosyncratic hypothesis)

不确定假说认为生态系统的功能随着物种多样性的变化而变化，但变化的强度和方向是不可预测的，因为这些物种的作用是复杂而多变的。

(4) 零假说（null hypothesis)

零假说认为生态系统功能与物种多样性无关，即物种的增减不影响生物群落功能的正常发挥。

(5) 补偿/关键种假说（compensatory/keystone species hypothesis)

生态学实验证明，物种对生态系统功能过程的贡献具有不对称性（Lauenroth *et al*., 1978；Sala *et al*., 1981)。众多的研究表明，在一个生态系统中，仅有小部分的物种完成了生态系统的大

部分功能；而大量的稀有物种，虽然占了大部分的物种多度，却只完成一小部分的生态系统功能（Golluscio and Sala，1993；Brian Walker *et al*.，1999）。他们普遍认为，在生物群落中不同物种的作用是有差别的，其中有一些物种的作用是至关重要的，它们的存在与否会影响到整个生物群落的结构和功能，这样的物种即称为关键种（keystone species）或关键种组（keystone group），少数几个关键种或优势种对生态系统功能的影响要大于系统中其他物种的生态作用（Sala *et al*.，1996）。

（6）单调/驼峰模型假说（monotonic/unimodal hypothesis）

植物的初级生产力是生态系统的一个重要功能。最近几年，在讨论生态系统功能与物种多样性关系时，生产力被认为是受生物多样性影响的一个重要的生态系统功能特征（黄建辉等，2001）。单调模型认为，物种多样性与生产力呈单调变化关系，即生产力增加，物种多样性增加（但可能有极限）；而驼峰模型认为多样性与生产力呈单峰曲线关系，即生产力在低水平时随着生产力的增加而增加，但最终在达到极限时生产力随多样性的增加反而降低。

（7）非线性假说（non-linear hypothesis）

Schindler（1990）等认为，一个特殊的物种对决定生态系统域值的位点是否具有至关重要的作用存在有许多不确定性。生态系统的功能过程与物种多样性之间存在一种非线性的关系，每一种生态系统都具有自身特征性的非线性关系。

（8）弱相互作用假说（weak interaction hypothesis）

弱相互作用的假说是建立在食物网理论的基础上的。在许多生态系统中，仅有少数一些物种具有强的相互作用，而大部分物种由于其相对小的作用或低的多度只有在系统中产生弱的相互作用。然而这些弱的作用者的灭绝将会显著地改变生态系统的自然特征，其原因是弱相互作用的物种对生态系统起着重要的稳定或消除干扰作用（Berlow，1999）。

5.2 物种多样性与生态系统的复杂性和稳定性

稳定性（stability）是基于所研究的对象而言的，是指生态系统经过扰动后，所有考察的对象回到扰动前状态的能力（黄建辉，1994；黄建辉，韩兴国，1995）。稳定性分为两方面的基本含义：①抵抗力（resistance）是指生态系统或群落面对潜在干扰时维持其本身结构和功能的能力（Molles，2000）；②恢复力（resilience），生态系统受到扰动后恢复到原状态的能力。

MacArthur（1955）首次提出物种多样性与稳定性之间的相互关系，并认为群落内物种的多少和种间关系的大小决定群落的稳定性。物种多样性高的群落，物种之间往往形成了比较复杂的相互关系，食物链和食物网更加趋于复杂，当面对来自外界环境的变化或群落内部种群的波动时，群落由于有一个较强大的反馈系统，从而可以得到较大的缓冲。从群落能量学的角度来看，多样性高的群落，能流途径更多一些，当某一条途径受到干扰时，就会有其他的路线予以补充。因而物种多样性越高，生态系统越稳定。

May（1981）等生态学家认为，生物群落的波动是呈非线形的，复杂的自然生物群落往往是脆弱的，如生态关系非常复杂的多物种共存的热带雨林比温带森林更易遭受人类的干扰而不稳定，某一个物种的波动往往会牵连到整个群落的结构和功能，而一旦遭到破坏，恢复却几乎是不可能的。相反，在某些结构简单、多样性低的生态系统中，物种多为 r-对策种群，遭到破坏后能很快恢复，因而稳定性是高的。

但生态系统的稳定性是不能单纯采用多样性或复杂性来说明和判断的。把稳定性区分为抵抗力和恢复力是有助于解释上述表面上看起来相悖的现象。越来越多的证据表明，这两类稳定性是相互排斥的，两者之间存在相反的关系。例如，森林生态系统的抵抗力比草场生态系统的抵抗力高，森林生态系统的多样性和复杂性比草场生态系统的高，但前者的恢复力却比后者低；抵抗力和恢复力，对于一个生态系统的稳定性也就有不同的评价。

此为试读，需要完整PDF请访问：www.ertongbook.com