普通高等教育“十三五”规划教材

生物多样性导论

王慷林　李莲芳◎编著







科学出版社

普通高等教育“十三五”规划教材

生物多样性导论

王慷林　李莲芳　编著

本书由下列项目提供资助:
草果繁育技术与社区绿色发展研究（LY2017-005）、云南林业与绿色发展研究（2017CX05）、西南林业大学重点基金项目（110801、111001）

科学出版社
北京

内 容 简 介

本书系统介绍生物多样性及其4个层次（物种多样性、遗传多样性、生态系统多样性和景观多样性）的基本概念、生物多样性的价值，探讨物种形成和灭绝、生物入侵、生物多样性形成与分布、危机与丧失、保护与管理、监测与评价等内容，并阐述中国和世界重点国家生物多样性的状况。本书旨在使读者清晰地理解生物多样性的概念，认识生物多样性价值及其保护的重要性，了解生物多样性的现状及其保护的对策和方法，引导读者从自身专业的角度，切入生物多样性及其保护的领域，激发其参与生物多样性保护的积极性，培养可持续发展理念，为大众及有关专业人员关注生物科学、生态环境、生物多样性及其保护等问题提供相关参考。

本书既可作为高等院校教材，也是重要的参考书。本书可供高等院校师生、科研单位科技工作者，以及林业、农业、园艺园林、珍稀濒危动植物保护管理、经济动物养殖等部门专业技术人员使用；也可作为海关、商检、邮政、交通、防疫、卫生、建筑、轻工和旅游等部门人员的参考书。

图书在版编目（CIP）数据

生物多样性导论/王慷林，李莲芳编著. —北京：科学出版社，2019.10
普通高等教育“十三五”规划教材
ISBN 978-7-03-063128-2

Ⅰ. ①生… Ⅱ. ①王… ②李… Ⅲ. ①生物多样性－高等学校－教材 Ⅳ. ①Q16

中国版本图书馆CIP数据核字（2019）第249786号

责任编辑：刘 丹 孙 青 / 责任校对：严 娜
责任印制：张 伟 / 封面设计：铭轩堂

科学出版社 出版
北京东黄城根北街16号
邮政编码：100717
http://www.sciencep.com

北京中科印刷有限公司 印刷

科学出版社发行 各地新华书店经销

*

2019年10月第 一 版 开本：787×1092 1/16
2019年10月第一次印刷 印张：15
字数：383 000

定价：59.00元

（如有印装质量问题，我社负责调换）

前　言

“人法地，地法天，天法道，道法自然。”老子以简洁而精辟的文字阐述了天、地、人及整个宇宙的生命规律及其关系。生物多样性作为构建自然的重要组分，与人类的生活、生产、思想等密不可分，是人类生存和发展不可或缺的物质基础。“道生一，一生二，二生三，三生万物。”“以辅万物之自然而不敢为”“见素抱朴、绝学无忧、少私寡欲”“天地氤氲，万物化醇”，人与自然的和谐共存，形成了环境可持续发展、生物多样性利用和保护的“天人和谐”和“福祸相依”，进而达到“阴阳平衡”的理想目标。

本书是编著者多年科研与教学之累积，并在参阅大量相关文献资料之基础上完成，意欲为生物多样性的研究和发展贡献绵薄之力。本书的编著忠实于以下几个方面。

（1）科学性和权威性：本书涉及的所有概念，引用国内外不同学者的定义，形成百花齐放的科学氛围，然而，最终定义将以权威、最新出版的志书为主。所涉及的动植物物种，以权威的《中国植物志》《中国动物志》等为主，适当参考最新出版的地方植物志、专著、论文等相关资料，保证物种名称的权威性。

（2）通用性和地域性：本书所涉及的基本概念、研究和调查方法、评价与价值、生物多样性保护（迁地保护、就地保护）等，采用通用的方式。

（3）规范性和新颖性：参考资料均注明出处，以维护知识产权；全书统一采用国际计量单位，以体现文本的规范性。同时，尽量引用最新的研究成果作为案例，以体现教材的新颖性。

（4）连贯性和衔接性：全书共分 12 章，从论述基本概念开始，构筑生物多样性概念—形成—威胁—保护—监测—评价的体系，构建其连贯的一体性；书中也引用大量研究案例，将各章节衔接，保证逻辑的连贯性。根据各高校侧重点及学时差异，以及各专业人员需求重点不同，本书各章也可单独采用。

本书的完成，得益于作者所在的西南林业大学从人力、物力和财力等各方面的支持，以及同事们的帮助和关心。同时，感谢中国科学院昆明植物研究所、西双版纳热带植物园、国际竹藤中心、中国林业科学研究院等单位以及朋友的支持和鼓励。感谢近几届研究生帮助查阅和整理相关资料。

因编著者教学经历和科研水平有限，再加上本书涉及内容广，参考资料众多而观点异同共存，所以书中难免存在不足之处，敬请读者提出宝贵意见；同时，本书基于编著者十年来自编的生物多样性教学课件，少量基础定义或图表无法注明原始出处，希望原作者及时联系我们，以便补充完善。

编著者

2019 年 10 月

目　　录

前言
第一章　生物多样性的概念……1
第一节　生物多样性的定义……1
第二节　生物多样性的内涵……3
第三节　生物多样性的层次……7
第四节　生物多样性的形成……7
第五节　生物多样性的研究内容……8
第六节　多样性指数的测定……9
第二章　遗传多样性……13
第一节　遗传多样性的概念……13
第二节　遗传多样性的起源……14
第三节　遗传多样性的表现……16
第四节　遗传多样性的研究方法……16
第五节　遗传多样性研究的意义……18
第三章　物种多样性……20
第一节　物种的概念……20
第二节　物种形成机制……23
第三节　物种多样性的概念……25
第四节　物种多样性的研究方法……28
第五节　物种稀有性与特有性……28
第四章　生态系统多样性……31
第一节　生态系统的概念……31
第二节　生态系统多样性的概念……35
第三节　生态系统多样性的分布……38
第四节　生态系统多样性的研究内容……43
第五章　景观多样性……48
第一节　景观的概念……48
第二节　景观多样性的概念……51
第三节　景观多样性的类型……52
第四节　景观多样性与其他多样性的关系……54
第五节　景观多样性的意义……55

第六章　生物多样性的价值…… 58
第一节　生物多样性价值的分类…… 58
第二节　生物多样性的直接价值…… 60
第三节　生物多样性的间接价值…… 68
第四节　生物多样性的潜在价值…… 72
第五节　生物多样性的伦理价值…… 73
第七章　生物多样性危机与丧失…… 77
第一节　生物多样性的危机…… 77
第二节　生物多样性的丧失…… 90
第八章　生物入侵与生物多样性…… 106
第一节　生物入侵的概念…… 106
第二节　生物入侵的模式与机制…… 108
第三节　生物入侵的危害…… 121
第四节　生物入侵的控制…… 126
第五节　外来入侵物种状况…… 128
第九章　生物多样性的保护与管理…… 140
第一节　生物多样性保护原则和策略…… 140
第二节　生物多样性保护途径…… 141
第三节　自然保护区…… 142
第四节　湿地保护…… 153
第五节　迁地保护…… 161
第十章　生物多样性编目和监测与评价…… 167
第一节　生物多样性编目和监测…… 167
第二节　生物多样性的评价…… 171
第三节　生物多样性信息系统的建立…… 186
第十一章　全球的生物多样性…… 188
第一节　全球生物多样性概述…… 188
第二节　全球物种分布格局…… 189
第三节　物种多样性丰富的国家…… 195
第十二章　中国的生物多样性…… 201
第一节　中国生物多样性的特点…… 201
第二节　中国生物物种的濒危状况…… 210
第三节　中国生物多样性的关键区域…… 213
第四节　中国生物多样性保护的战略与行动…… 219
参考文献…… 222

第一章　生物多样性的概念

生物多样性是人类赖以生存的物质条件，是经济社会可持续发展的基础，是生态安全和粮食安全的保障。生物多样性保护、全球气候变化和可持续发展是国际社会关注的三大热点问题。生物多样性面临着严重威胁，保护生物多样性、保证生物资源及其永续利用，是一项全球性的战略任务。

第一节　生物多样性的定义

人类历史的发展，与形形色色的生物有着密不可分的关系，各式各样、用途众多的生物资源，是人类赖以生存的基本条件，为人类衣食住行提供了保障，是人类经济、社会和生态可持续发展的基础。创新、协调、绿色、开放、共享的发展理念，也为生物资源的合理利用和有效保护提供了巨大的政策支撑，而“绿水青山就是金山银山”更是中国政府对绿色资源保护和利用发展的承诺。

生物资源的合理利用和有效保护，是世界关注的热点，同时也是一个矛盾而艰巨的任务。理解多样的物种对形成人类生态系统的重要性，进而协调生态环境和经济可持续性，是生物多样性关注的焦点。生物多样性的内涵和意义，一直是人类共同探讨的课题。

生物多样性（biology diversity）的概念最早由 Fisher 和 Williams 于 1943 年研究昆虫物种-多度关系时提出，指的是群落的特征或属性（李俊清，2012）。Wilcox（1984）定义其为“生命形式的多样性、它们所体现的生态功能的多样性以及它们所包含的遗传多样性”。1985 年 Rosen 将其组合为“biodiversity”，但并未给出定义（张风春等，2015）。Norse 等（1986）认为，生物多样性是多个层次上的本土表现。美国技术评估办公室（U.S. Office of Technology Assessment，OTA）1987 年对生物多样性给予更明确的定义，即生物之间的多样化（variety）和变异性（variability）及物种生境的生态复杂性。

随着学科的发展，生物多样性从产生到发展，不同的学者和部门，给予不同的定义和关注，其概念在不断地变化中。学者们给出的生物多样性定义如下所述。

（1）生物多样性是地球生命的宝库——无数植物、动物和微生物，它们所包含的基因，以及由它们构成的复杂生态系统［Worldwide Fund for Nature（WWF），1989］。

（2）生物多样性是世界上有机体的多样化，包括基因多样性和由此形成的集合体（Reid and Miller，1989）。

（3）生物多样性包括所有植物、动物、微生物、生态系统，以及生物在生态系统中所参与的各种生态过程（McNeely et al.，1990）。

（4）生物多样性是所有生物种类、种内遗传变异和它们的生存环境的总称，包括所有不同种类的动物、植物和微生物，以及它们所拥有的基因，它们与生存环境所组成的生态系统（汪松和陈灵芝，1990；陈灵芝，1993）。

（5）生物多样性指的是群落的特征或属性，用它来描述一个生物群落的结构特征和物种的丰富程度（王义弘等，1990）。

（6）生物多样性是某一地区、环境、生态系统或整个地球上所有生命的多样化（McAllister，1991）。

（7）生物多样性是指所有来源的形形色色的生物体，这些来源包括陆地、海洋和其他水生生态系统及其所构成的生态综合体；还包括物种内部、物种之间和生态系统的多样性［United Nations Conference on Environment and Development（UNCED），1992］。

（8）生物多样性是地球上所有生命的多样化，它包括所有的基因、物种和生态系统，以及生物所参与的各种生态过程［International Council for Bird Preservation（ICBP），1992］。

（9）生物多样性是指生命有机体、生物群落和与生境有关的生态复合体的全部及其内部和相互之间的相异性和多样化（Fielder and Jain，1992）。

（10）生物多样性通常被用来描述各种现存生物的数量、变化及变异（Croobridge，1992）。

（11）生物多样性是指生物有机体所有水平的多样化，从属于同一物种的遗传变异体到生物类群或属或科的更高级分类单位的系统变化，包括生物群落和物理环境条件组成的生态系统的多样化（Wilson，1992）。

（12）生物多样性是生命形式在于分子、种群、物种、群落和生态系统等层次上的结构与功能的多样性（Sandlund et al.，1992）。

（13）生物多样性是生物及其环境形成的复合体及相关的生态过程的总和，包括生物与生存环境形成的复杂的生态系统多样性和景观多样性（马克平，1993；Barbier et al.，1994）。这一概念增加了景观多样性的内容。

（14）生物多样性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。它包括数以百万计的动物、植物、微生物和它们所拥有的基因，以及它们与生存环境形成的复杂的生态系统（马克平等，1994）。

（15）生物多样性是指各种生命形式的资源，它包括数百万种的植物、动物、微生物，各个物种所拥有的基因和由各种生物与环境相互作用所形成的生态系统，以及它们的生态过程（陈灵芝，1994）。

（16）生物多样性是指所有生物种类、种内遗传变异和它们与生存环境构成的生态系统的总称。它是指地球生命中的所有变异（Heywood，1995）。

（17）生物多样性是某一地区特定时间内基因、物种和生态复合体的集合以及它们之间的相互作用（Di Castri and Younès，1996）。

（18）生物多样性是生物及其环境形成的生态复合体，以及与此相关的各种生态过程的综合，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）。

（19）生物多样性是指一定空间范围内多种多样活的有机体（动物、植物、微生物）有规律地结合在一起的总称（陈道海和钟炳辉，1999）。

（20）生物多样性一般是指“地球上生命的所有变异”（孙儒泳，2000）。

（21）生物多样性是指一定时空范围内生物物种及其携带的遗传信息和其与环境形成的生态复合体的多样化，以及各种生物学、生态学过程的多样化和复杂性（丁圣彦，2004）。

（22）生物多样性是生命有机体及其借以生存的生态复合体的多样性和变异性，包括所有植物、动物和微生物物种，以及所有的生态系统及其形成的生态过程（田兴军，2005）。

（23）生物多样性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，包括所有生物和它们所拥有的基因及生物与环境形成的复杂生态系统（迟德富等，2005）。

（24）对生物多样性最简单的表达就是：生物有多少？怎样分布？起什么作用（李俊清和

李景文，2006）？

（25）生物多样性是“生物类群层次结构和功能的多样性。包括遗传多样性、物种多样性、生态系统多样性和景观多样性”（生态学名词审定委员会，2007）。

（26）生物多样性是生物（动物、植物、微生物）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，包括生态系统、物种和基因三个层次（中华人民共和国环境保护部，2010）。

（27）生物多样性包括数以百万计的动物、植物、微生物和它们所拥有的基因，以及它们与生存环境形成的复杂的生态系统（林育真和赵彦修，2013）。

（28）生物多样性是生物及其与环境形成的生态复合体的多样性和变异性，由遗传多样性（物种内）、物种多样性（物种间）和生态系统多样性 3 个层次组成（冯晓辉，2015）。

（29）生物多样性是一定地区的各种生物，以及由这些生物所构成的生命综合体的丰富程度，包括遗传多样性、物种多样性、生态系统多样性等多个层次（林学名词审定委员会，2016）。

（30）生物多样性是指地球上生命的丰富变化，包括基因、物种、种群和生态系统（奇文和伯恩斯坦，2017）。

总之，生物多样性是生物及其与环境形成的生物类群层次结构和功能的多样性，包括遗传多样性、物种多样性、生态系统多样性和景观多样性 4 个层次。

当然，也有学者并不接受生态系统多样性的概念。例如，Harper 等（1996）认为生态系统包括有机体群落和无机环境两部分，而后者显然是没有生物多样性的。迟德富等（2005）指出生态系统的多样性，与遗传多样性和物种多样性，虽然都统称为生物多样性，但生态系统多样性与后两者有较大区别：一方面生态系统多样性是遗传多样性与物种多样性在更高、更复杂层次中的体现；另一方面生态系统多样性除包含不同的物种与生物群落外，还与生物存在的生境和生态过程密切相关。生态系统多样性的形成，一方面取决于构成各类生态系统的生物群落千差万别，另一方面也与生态系统存在环境因子的特异性相关。

对景观多样性的争论则更大。王伯荪等（2005）认为景观多样性是指景观单元结构和功能方面的多样性，它包括斑块多样性、类型多样性和格局多样性，主要研究组成景观的斑块在数量、大小、形状和景观类型的分布及其斑块之间的连接度、连通性等结构和功能上的多样性。显然，景观多样性与生物多样性无论在研究内容还是研究方法上均有所不同，明显有别于生物多样性的概念与内涵，而应是另类的多样性。因而，把景观多样性与遗传多样性、物种多样性和生态系统多样性并列为第四个层次的生物多样性是不确切的。对生物多样性内涵和层次结构等达成共识，也许将是漫长的过程。

也有学者将文化多样性作为生物多样性的一个组分（张新时，1995），表现在语言、宗教信仰、社会结构等人类社会特征的多样性上（裴盛基等，2012）。然而，文化多样性是指在不同文化背景或同一文化背景下，人类对生物多样性保护和持续利用方式的多样化，以及因文化背景差异而反映出来的人类生活方式和在不同环境中采取的生存策略的多样化（陈灵芝和马克平，2001）。文化多样性应属于对生物多样性保护和利用的方式或形式，或影响，不宜置于生物多样性中。

第二节　生物多样性的内涵

一、生物多样性具有进化的意义

构成生物群落的物种区系是经历长期选择、适应、协同进化的产物，任何一个种或一部

分种的丧失将导致一系列连锁后果。特别是关键种的命运更关系到整个群落的兴衰，原生生境的破坏，单纯引种的推广，导致生物多样性的同源化和单一化，还会产生严重的后果（Soule，1985）。

生物多样性是生物与环境协同进化的结果。生物与环境通过物质循环、能量流动与信息交流形成了一个相对稳定的开放系统，维持着人类赖以生存的生物多样性和生态系统。例如，食果动物与依赖其传播种子的植物间在进化过程中形成互惠关系，生境破碎化往往干扰种子的传播过程，继而破坏这种关系。生境破碎化通常降低食果动物的多样性，但亦有相反的情况出现（白冰等，2011）。

生物入侵也导致一些本地物种的进化，而形成物种多样性的共存。本地种能对入侵植物做出适应性进化响应，以减小或消除入侵植物的危害。本地种在与入侵植物的互作过程中产生了一系列的适应进化、物种形成及灭绝事件，且这些事件不仅局限于地上生态系统，土壤生物多样性同样受到影响，甚至也能发生进化响应。重视土著种与外来种的协同进化，尤其是土著种应对双重或多重外来入侵时的适应性进化，将对保护本地生态系统多样性，抑制外来种的迅速扩散具有指导意义（类延宝等，2010）。

景观文化多样性与生物多样性的关系存在一定的争议，但生物多样性和文化多样性之间存在着协同进化的关系。生物多样性和文化多样性的保护在当代发展进程中应被视为综合的和不可分割的统一体，由于一些民族传统智慧的存在，当地人既充分有效地利用自然资源，同时又善待资源，使得其生境内大多数的动植物多样性和生态景观得以维护（李琦，2008）。

二、生物多样性的多学科含义

不同学科对生物多样性有不同的理解和关注度。

正如马克平（1993）所述，物种多样性在物种水平和生态系统研究中有不同的含义。物种水平的多样性，往往是从分类学、系统学和生物地理学角度对一定区域内物种的状况进行研究，是一个地区内物种的多样化；而生态系统多样性中，物种多样性指的是生态角度上的群落组织水平。因此，马克平认为，生物多样性一词至少包含三个方面的含义，即生物学的、生态学的和生物地理学的生物多样性。①生物学意义上的多样性多侧重于不同等级的生命实体群（主要是指物种及其以下的实体）在代谢、生理、形态、行为等方面表现出的差异性，如生命的、有机体、分类学和生物的多样性。②生态学意义上的多样性主要是指群落、生态系统甚至景观在组成、结构、功能及动态等方面的差异性，当然包括有关的生态过程及生境的差异，如生态、物种和生境多样性。③生物地理学含义的多样性，主要是指不同的分类群或其组合的分布特征或差异，如植物区系多样性。

李俊清和李景文（2006）认为：生物多样性是不同层次、不同等级水平的各种生命系统、生物类群、生命与非生命复合体，以及与此相关的各种生态过程的总和，包括植物、动物、微生物和它们所拥有的基因、所形成的群落和所产生的各类生态现象。生物多样性是描述生物特征的词汇，描述的就是生物数量多与少的属性。生物多样性应归纳为 3 个相互独立的属性，包括：①组成水平，即单元的统一性和变异性；②结构水平，即物理组织或单元的格局；③功能水平，即生态和进化过程。

通常，理解生物多样性，更加关注区域生物多样性，一般着眼于两个方面。①物种的丰富程度：对于从事分类学、生态学和自然保护的科学家，一定空间范围内物种的总数，常常被作为考虑生物多样性最简单的表达方式；育种学家和药物学家们往往更关心种以下的单位，如基因内部不同物质的多样性、种群内或种群间不同种质的遗传多样性。②物种的优势和均

匀性强度：指各个物种在一定区域或一个生态系统中分布多少的程度。生态优势度指数反映了各物种种群数量的变化情况，生态优势度指数越大，说明群落内物种数量分布越不均匀，优势种的地位越突出。

香农-维纳指数（Shannon-Wiener index）为区域性生物多样性的研究提供了有效的工具。在香农-维纳指数中，包含两个因素：①种类数目，即丰富度；②种类中个体分配上的均匀度（equitability）或均匀性（evenness），种类数目多，可增加多样性；同样，种类之间个体分配的均匀性增加，也会使多样性提高。

因此，生物多样性不仅要根据物种的丰富程度计算，还要根据种的不均匀性、划分种的优势程度或均匀程度所得的指数计算（陈道海和钟炳辉，1999）。

三、生物多样性具有时空格局

达尔文认为“生物的时空分布是有规律的，不论它们是在连续世代中产生的变异，还是在迁移到远地以后所产生的变异，都遵循同一谱系演变法则，在这种情况下变异规律都是一样的，而且所产生的变异都是自然选择作用积累起来的”（舒德干，2001）。此外，生物多样性是生物进化的结果，是生物与环境相互作用的适应产物。因此，环境的变化和异质性必然影响生物多样性分布和组成特征，形成生物多样性的时空格局（李俊清和李景文，2006）。

1. 生物多样性的空间格局

在生物群落组成方面，受到生态因子的差异性影响，不同的气候带分布着不同的植被类型（水平格局），而同一地理区域由于海拔等因子的影响，植被的分布呈现出明显垂直梯度变化（垂直格局），即所有的生物类群都有这样一种趋势，那就是物种丰富度由热带向极地减少，由低海拔向高海拔减少。一个显而易见的原因是，极地和高海拔环境都很“严酷”或“极端”，从而对生物的生存构成明显的挑战（Pulin，2005）。空间格局通常显现如下的特征。

（1）生物多样性从赤道向两极，物种数目有规律地递减。例如，热带往往具有更多的物种，有不同的学说给予支持。①灾难假说（catastrophe hypothesis）：所有稳定的环境都会在时间上促使生物多样性的形成。热带地区的稳定时间比温带的长，因为温带经历过冰期气候的灾难性变化。②进化速度假说（evolutionary speed hypothesis）：热带的条件比较适宜，生物发育较快，从而单位时间内能产生更多的后代。那里全年都有比较恒定的适宜条件，所以温暖气候中的生物类群要比寒冷气候中的进化速度快，并因此加快世代更替的时间。而温带和极地，由于群落地质年代比较年轻，仍然有新的物种在填充，因此热带具有较大的多样性。③能量输入假说（energy input hypothesis）：某个给定地点的多样性与可得到的太阳能量有关。热带比极地接受的太阳能要多，所以可以预料到那里所存在的多样性梯度（Brown，1981）。④生产力假说（productivity hypothesis）：生物多样性取决于年实际土壤水分蒸发蒸腾损失总量（realised annual evapotranspiration，RAE），热带雨林的 RAE 非常高，而热带荒漠的却非常低，从而解释了这两种环境中初级生产力水平的差异。对于不同的生物类群，主导其物种多样性地理格局的能量形式及能量对多样性的影响机制可能是不同的，因而不同假说的适用性可能也是不同的（王志恒等，2009）。上述假说含有同样的理论内涵。

（2）一般生物多样性随海拔升高而降低，但在不同水热条件下，物种表现出不同的垂直分布格局。地球上陆地生物群落极大地受限于气候因子及其随纬度而变化的形式，某种程度

上还取决于海拔。通常，海拔每升高 100m，其温度降低 0.6℃，相当于沿纬度梯度往北递进 50～75km（Holdridge，1967）；随着山地海拔的增加，降水增加，干旱程度降低；但随着海拔继续增加，降水又减少，干旱程度又加剧。海拔的变化，导致温度和降水（湿度）的变化，进而影响物种的多样性。

（3）生物多样性随干旱程度的增加而降低，尤其在水分受到限制的干旱、半干旱地区最为明显。干旱、半干旱地区，水分是决定生态系统结构与功能的关键因子，良好的水分条件是植被恢复的必要条件。随着降水量的减少，草原群落的物种丰富度、多样性逐渐降低（白永飞等，2000）。例如，中国西南干旱河谷地区植物多样性显现一定的特点：①构成复杂但优势科、属明显；②较强的热带区系亲缘；③种、属特有度差异大，新特有性特征明显；④局地多样性较低，但区域差异显著；⑤具有独特的乡土生物多样性资源（沈泽昊等，2016）。

（4）海洋中生物多样性随深度和盐度呈现出有规律的变化。海洋生物多样性的水平分布呈现由近岸到大洋、由极地到热带大洋多样性逐渐增高的趋势。垂直分布方面，影响上浮游层海洋生物多样性垂直分布的主要环境因子是光和温度，中浮游层以下则主要由生物因子，即食物来源所控制。因此海洋生物多样性一般呈表层、底层高，中间低的沙漏形状（孙军，2011）。例如，深海底的生物多样性，与陆地动物的纬度梯度格局相同，即由热带向极地递减。从区域尺度上大型和小型底栖动物的多样性格局是一条抛物线，多样性的高峰值出现在半深海（bathyal）大陆坡上。沿着水深的营养盐梯度，扰动过程和竞争取代间的非平衡相互作用是其控制机制。在局域尺度上，低的食物供给防止了竞争排除，非平衡斑块动力学控制着物种多样性（Lambshead，1993，引自蔡立哲，2006）。

（5）中度干扰条件下，拥有最高的生物多样性，即中度干扰假说（intermediate disturbance hypothesis）：局限在整个地区中小斑块内的适度干扰，如自然火或倒伏树木所引起的干扰，则能允许演替初期的物种存在，也不会排斥太多的特化性物种，因而形成较高的生物多样性（Connell，1978）。故此，在人类活动或突发性自然因子的干扰下，生物多样性也会发生明显变化。

2. 生物多样性的时间格局

物种多样性的时间格局取决于最近一次大绝灭后的初始状态，较短的时间范围内，如生态群落演替、季节周期等，物种多样性变化呈现特殊的模式（周红章等，2000）。这里所涉及的是短期内生物多样性的时间格局。

温度和降水对环境的影响取决于季节性，不同的环境，季节性表现不同。例如，温带和极地的重要季节是寒季和暖季，而热带和亚热带地区的季节主要是湿季和干季。生物群落是一个动态的概念，会因为群落自身的变化和自然影响而发生变化，如森林生物群落的演替及其受一年四季气候变化的影响而表现出季相差异。特别是草本植物，从早春到秋季各阶段，草本植物死亡率和新物种出现的概率不同，物种多样性变化较大。

在生物多样性的时间格局上，也表现出某些成分累积与人为干扰的综合效应。陈小林等（2015）对云南滇池和抚仙湖的研究表明，在系统生产力较低的抚仙湖，可获得性资源有限，物种竞争较弱，营养盐等资源的增加直接促进物种数量的上升与生物多样性的增加；而在人类扰动（如富营养化）较强的滇池，可获得性资源持续快速地增加，导致物种竞争增强，栖息地减少，环境异质性降低，从而出现硅藻多样性与群落异质性的持续降低（即 α 多样性和 β 多样性下降），滇池群落生产力随着硅藻多样性的降低出现显著的上升，指示营养盐的富集对群落生产力的促进作用可能超过硅藻多样性缺失带来的负效应。

第三节　生物多样性的层次

前期的学者将生物多样性分为 3 个层次，即遗传多样性、物种多样性和生态系统多样性，后来增加的景观多样性层次，逐渐被接受（马克平，1993；马克平等，1994）。各层次的产生，也有自己特殊的内涵和作用，其中遗传多样性是联系的桥梁。

（1）遗传多样性：表明生物体内遗传信息的多样化，是生命进化和适应的基础。生物物种所包含的基因、基因型存在多样化和可变性，是基因层次的多样性。物种间遗传多样性和变异性越丰富，则物种对环境的适应力越强，物种进化的潜力越大。此外，物种遗传多样性的丰富程度，也有助于保持物种和生态系统的多样性，并可减缓物种或生态系统退化或灭绝。可以说，保持遗传多样性就是保持种质资源，是生物多样性保护的关键所在。

（2）物种多样性：生物有机体的复杂多样化。物种是生物分类的基本单元，代表一群在形态、生理、生化上与其他生物有明显区别的生物。通常这群生物之间可以交换遗传物质，产生可育后代。

（3）生态系统多样性：生物圈内生物群落及其生境的多样性及差异；地球表面分布着各种各样的生态系统类型及由此构成的各种生境，是生态系统层次上的多样性。

（4）景观多样性：由不同类型的景观要素或生态系统构成的景观的多样性或变异性。

近期，物种的概念更多关注居群，生物多样性层次的讨论进一步突出。陈家宽（2016）基于 Heywood（1995）的生物多样性 4 个组分与层次，勾画出生物多样性组分和层次，并认为生态多样性、有机体多样性和遗传多样性之间共有的层次是居群，而居群起到连接 3 个组分的重要作用（图 1-1）。这一层次系统中，有机体多样性的实质是物种多样性，而生态系统多样性和景观多样性包含于生态多样性中；文化多样性更关注人与自然的和谐共生关系。



图 1-1　生物多样性组分与层次

第四节　生物多样性的形成

基因遗传和变异决定遗传的多样性，生物的进化导致物种的多样性，生物与环境构成了生态系统多样性，而景观的多样性和异质性表现了景观的多样性，因此，生物多样性的形成，既有内在因子，也有外在因子的相互作用。

生物多样性的形成主要受 3 类生态因子的制约（Jeffries，1997）。

（1）主因子，即地理和自然因子，这是一些大尺度的全球或区域的物理影响因子。这类因子又可分为 4 种：①历史和年龄，即生态系统形成的时间越古老，生物多样性就越高；②梯度，即生物多样性随环境梯度，即纬度、海拔、深度、干旱度和盐度等的变化而变化；③面积，即生物多样性随面积的增加而增加；④隔离，又可称岛屿化，生物多样性随隔离的增加而降低。

（2）区域或较小尺度的生态学模板，又可分为 4 种：①生产力，全球尺度上，生物多样性随生产力的增加而增加，但在局地，生产力的增加或降低通常会降低生物多样性；②无量纲格局，指与种群多度有关的食物网的一致性、物种丰富度格局等；③生境异质性与镶嵌性，即生境种类越多，物种多样性越高；④生境架构，生物多样性随自然生境架构复杂性的增加

而增加。

（3）相互作用的内部因子，又可分为4种，即演替、种间作用、干扰和散布与拓居。

一个生态系统的物种多样性水平是历史、气候、土壤、种间作用及干扰等许多因子综合作用的结果（Guisan et al.，1999）。郭志华等（2002）简述了生物因子（如生产力、生物量、种间关系、土壤微生物）和非生物因子（干扰与空间异质性、气候、土壤因子等）与生物多样性之间的相互作用机制，人类活动对生物多样性的影响，以及在生物多样性影响机制研究中所用的“3S”技术（遥感、全球定位系统和地理信息系统）与数学方法。他们认为：从不同的时间和空间尺度、在不同的对象层次上，全面、深入地研究各类生物和非生物因子与生物多样性之间的相互作用机制，才能得出关于生物多样性的形成与维持机制的全面、完善的理论。

第五节　生物多样性的研究内容

按“DIVERSTAS计划新方案”，生物多样性研究应包括5个核心领域和4个交叉领域。5个核心领域包括：①生物多样性的起源、维持和丧失的机制；②生物多样性的生态系统功能；③生物多样性的编目和分类；④生物多样性的评价和监测；⑤生物多样性的保存和恢复。4个交叉领域包括：①人类活动对生物多样性的影响；②土壤及沉积物的生物多样性；③海洋生物多样性；④微生物多样性。

基于生物多样性领域专家的观点（傅之屏，2001；马克平等，2004，2016；国政和臧润国，2013），生物多样性研究应关注下列热点问题。

（1）生物多样性的生态系统功能：选择重要的生态系统类型，以种间关系为核心，通过不同生物类群的生态系统功能的研究，揭示生物多样性维持机制，为生物多样性的保育和管理提供科学依据。研究若干典型退化生态系统在恢复过程中生物多样性的动态和作用，为退化生态系统的恢复和重建提供理论和方法。

（2）人类活动与物种的濒危机制：选择关键地区有代表性的濒危物种，研究以物种栖息地退化和破碎为表征的生态环境变化，以及随机因素、个体行为、扩散机制对物种生存的影响。探索人工增殖濒危物种个体，以及人工增殖的濒危物种个体在自然状态下恢复野生种群的途径和方法。并针对若干成功完成人工繁殖的濒危物种进行重归自然的基础研究和实验。

（3）全球变化与生物多样性：以全球变暖为标志的全球环境变化已引起人们的广泛关注。无论是过去、现在还是将来，生物多样性的各个层次都受到全球环境变化的影响。设立专门的项目，研究现代全球环境变化对物种生存和生态系统功能过程的影响，预测全球环境变化背景下，生物多样性未来的变化情景，对于保护生物多样性、社会经济的可持续发展都是十分必要的。

（4）生物安全与生物多样性：外来种入侵对生物多样性已经产生影响，转基因生物（genetically modified organism，GMO）的环境释放对生物多样性也具有潜在的影响，已有一些实际案例可以说明。外来种和GMO的生物安全问题是一个世界性的问题，现在和将来都将有大量的外来种和GMO进入自然生态系统，加强和深入开展外来入侵物种和GMO对生物多样性影响的理论研究和基础性应用研究，探讨保证生物安全的新对策和新方法，对保护国家安全是十分必要的。

（5）植物迁地保护与种质保存：植物园是植物迁地保护的重要基地。利用中国科学院处于不同气候带的12个植物园和相关的野生植物种质库，可开展植物引种驯化和受威胁的植物迁地保护与种质资源保存的应用基础研究。

（6）生物多样性编目、监测与信息系统的建立：选择调查空白区或了解不充分且具有代表性的地区进行详细的编目工作，建设和完善中国森林生物多样性监测网络。加大中国科学院生物多样性信息系统（Chinese Biodiversity Information System，CBIS）的建设力度，并将监测和编目获取的信息及时整合到CBIS中。同时开展中国生物多样性区划和热点地区保护差距分析研究，为政府的有关决策提供科学依据。

（7）小种群的生存和濒危机制、关键种（keystone species）或关键种组（keystone group）的研究，也是生物多样性研究的热点问题。

极小种群野生植物主要是指野外数量极少、极度濒危、随时有灭绝危险的；生境要求独特、生态幅度狭窄的；潜在基因价值不清楚，其灭绝将引起基因流失、生物多样性降低、社会经济价值损失巨大的种群。

随着小种群内近亲交配系数的逐代上升，遗传杂合性逐代降低，导致种群的适合度下降，最终导致一个小种群的灭绝。

在生物群落中，某些种类对决定大多数其他种类在群落中的持续生存能力具有重要意义，它们的存在与否会影响到整个生态系统的结构与功能，这些物种即称之为关键种或关键种组。关键种应优先保护，因为假如其在保护地丧失，众多其他物种也会随之丧失，即关键种一旦灭绝将会引起连锁反应，并导致生物多样性减少和某一生态系统功能的紊乱。

关键种，即那些活动或多度对群落组成、生态系统功能过程和群落的演替方向等具有比其他物种更重要作用的物种，其对于研究群落中物种的相互作用强度、食物链理论、生物多样性的维持机制、生物多样性与生态系统功能等具有一定的意义。然而，关键种不能作为生物多样性保护的依据：①关键种的定义太广，它几乎包括生态系统中处于食物链各个营养级上的物种，关键种表示不同的物种；②关键种只表示在一定的时空范围内物种在群落中的相对地位，并不是物种的特有性质，现无法确定衡量关键种的定量标准；③过分强调关键种的作用，实际上等于承认生态系统中有冗余种，往往使人们产生非关键种的丢失无关紧要的错觉；④以关键种作为生物多样性保护重点的策略不利于那些具有特殊意义的物种（如生物活化石）和农业生物资源的保护；⑤物种灭绝的主要原因是生境破坏，围绕关键种制定生物多样性保护对策时，必须谨慎（韩兴国等，1995）。

第六节　多样性指数的测定

美国生态学家R. H. Whittaker创造性地提出物种多样性的3个不同侧面或水平，包括α多样性（alpha diversity或α diversity）、β多样性（beta diversity或β diversity）和γ多样性（gamma diversity或γ diversity）（Whittaker，1960），并被应用于生物多样性不同的测定中。α多样性显示群落内物种数量的变化，而β多样性的变化反映生物群落变化的驱动过程（Magurran，2004）。

一、α多样性

α多样性是测度均质群落内物种组成状况的一个指标，包括物种总数及个体在物种上的分配状况，即用以测度群落内的物种多样性，又称生境内多样性。

α多样性又可分为物种丰富度指数、物种多样性指数和物种均匀度指数。其中，物种多样性指数一般用辛普森指数和香农-维纳指数计算。

1. 物种丰富度指数

物种丰富度指数（S）是对一个群落中所有实际物种数目（D）的测量：

$$D=S/N$$

式中，S 为物种数目；N 为所有物种个体数之和。

当研究的对象是样本而不是整个群落时，又可以表示为：

$$D=(S-1)\lg N$$

物种丰富度指数的不足之处是没有考虑物种在群落中分布的均匀性，因此统计出的物种数目不能完全反映群落中的生物多样性。

2. 物种多样性指数

1）辛普森指数（Simpson's diversity index）（D）　辛普森指数是基于在一个无限大小的群落中，随机抽取两个个体，它们属于同一物种的概率是多少这样的假设而推导出来的。

辛普森指数＝随机取样的两个个体属于不同种的概率

＝1−随机取样的两个个体属于同种的概率

假设种 i 的个体数占群落中总个体的比例为 P_i，那么，随机取种 i 两个个体的联合概率就为 P_i^2。如果将群落中全部种的概率合起来，就可得到辛普森指数，即

$$D=1-\sum_{i=1}^{s}P_i^2=1-\sum_{i=1}^{s}(N_i/N)^2$$

式中，S 为物种数目；N_i 为种 i 的个体数；N 为群落中全部物种的个体数。

2）香农-维纳指数（Shannon-Wiener index）（H）　香农-维纳指数描述种的个体出现的紊乱和不确定性。不确定性越高，多样性也就越高。其计算公式为

$$H=-\sum P_i\log P_i \qquad P_i=N_i/N$$

式中，P_i 为属于种 i 的个体在全部个体中的比例（N_i 和 N 同辛普森指数）。

下面以一个假设的简单数据为例子，说明香农-维纳指数的含义。假设有 A、B、C 三个群落，各由两个种组成，其中各种个体数组成如表 1-1 所示，括号内数字即 P_i。

表 1-1　生物多样性指数计算

群落	物种甲/个	物种乙/个	香农-维纳指数（H）	辛普森指数（D）
群落 A	100（1.00）	0（0.00）	0.000	0.00
群落 B	50（0.50）	50（0.50）	1.000	0.50
群落 C	99（0.99）	1（0.01）	0.081	0.02

群落 A 的所有个体均属于物种甲，没有任何不定性，理论上 H 应该为零，其香农-维纳指数是：

$$H=-[(1.0\log 21.0)+0]=0.000$$

由于在群落 B 中两个物种各有 50 个体，其分布是均匀的，它的香农-维纳指数是

$$H=-[(0.5\log 20.5)+(0.5\log 20.5)]=1.000$$

群落 C 的两个物种分别具有 99 个和 1 个个体，则：

$$H=-[(0.99\log 20.99)+(0.01\log 20.01)]=0.081$$

辛普森指数，如前面所说的三个假设的群落：

群落 A：$D=1-(1.00^2+0.00^2)=0.00$

群落 B：$D=1-[(0.50)^2+(0.50)^2]=0.50$

群落 C：$D=1-[(0.99^2)+(0.01^2)]=0.02$

辛普森指数对稀有种的作用较小，而对普通种的作用较大，其变化范围自 0 到（1−1/S），S 为种数。

显然，H 值的大小与直觉是相符的：群落 B 的多样性较群落 C 的大，而群落 A 的多样性等于零。

3. 物种均匀度指数

群落多样性指数无论以何种形式表达，都是把群落物种丰富度和均匀度结合起来的一个单一的统计量。因此，均匀度是研究群落多样性非常重要的概念。均匀度是指生物群落中不同物种的多度分布的均匀程度。

二、β 多样性

Whittaker（1960）定义 β 多样性为：与环境的复杂梯度或环境格局相联系的群落组成变化的幅度或群落分化的程度。Legendre 等（2007）认为，β 多样性刻画了地理区域中不同地点物种组成的变化，是理解生态系统功能、生物多样性保护和生态系统管理的一个重要概念。

β 多样性用来测量群落的物种多样性沿着环境梯度变化的速率或群落间的多样性，说明森林群落物种组成及多样化程度对环境变化反映程度的量，反映各物种对不同环境条件适应程度的特征，也称生境间的多样性。β 多样性可以定义为沿着某一环境梯度，物种替代的程度或速率、物种周转率、生物变化速度等，还反映不同群落间物种组成的差异。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。

β 多样性可以通过不同指数计算。陈圣宾等（2010）统计 β 多样性度量方法有 40 种之多，分别从不同的角度对物种组成在时空尺度上的变化进行评价，认为 β 多样性的使用频率差异很大。斯幸峰等（2017）认为 β 多样性是指不同群落间物种组成的差异，由物种周转（或物种替换）和嵌套（或丰富度差异）这两种过程决定，对目前使用较多的 BAS 法（总体 β 多样性分解为物种周转和嵌套组分）和 POD 法（总体 β 多样性分解为物种替换和丰富度差异组分）进行了详细的分析。并从时空维度（纬度梯度、海拔梯度、生境片断化过程以及季节和年际动态）、多样性的不同方面（物种、功能和谱系多样性）和不同生物类群之间的比较等研究角度出发，进一步阐述了 β 多样性分解方法在探讨生物多样性分布格局以及形成机制中的应用。因此，怎么样合理地使用 β 多样性的测定方法，没有完全一致的观点，需要采用不同的测定方法进行。常见的指数有 Whittaker 指数、Cody 指数、Wilson-Shmida 指数以及 Bray-Curtis 指数。

1）Whittaker 指数（β_w）（Whittaker，1960）

（1）$\beta_w=\gamma/\alpha$

式中，γ 为取样区域的总物种数；α 为子区域内所有取样点物种数的平均数。

（2）$\beta_w=(\log a-\log z)/\log 2$

式中，a 为空间距离为零时群落间的相似性；z 为沿着环境梯度的第一个和最后一个取样点群落之间的相似性，用于一定的环境梯度。

（3）$\beta_w=S/(m_a-1)$

式中，S 为物种总数；m_a 为样本平均种数。

2）Cody 指数（β_c）（Cody，1975）

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

式中，$g(H)$ 为增加的物种数目；$I(H)$ 为失去的物种数目。

3）Wilson-Shmida 指数（β_T）（Wilson and Shmida，1984）

$$\beta_T=[g(H)+I(H)]/m_a$$