

系统发育多样性测度 及其在生物多样性保护中的应用*

李义明

(中国科学院动物研究所, 北京 100080)

摘要 生物多样性保护面临两个基本问题:如何确定生物多样性测度以及如何保护生物多样性。传统的生物多样性测度是以物种概念为基础的,用生态学和地理学方法确定各种生物多样性指数。其测度依赖于样方面积的大小,并且所有的物种在分类上同等对待。系统发育多样性测度基于系统发育和遗传学的理论和方法,能确定某一物种对类群多样性的贡献大小。该方法比较复杂,只有在类群的系统发育或遗传资料比较齐全时方能应用。本文认为,物种生存力途径和系统发育多样性测度相结合有助于确定物种和生态系统保护的优先秩序。

关键词 生物多样性,测度,稀有种,系统发育多样性,生存力

The phylogenetic diversity measurements and their uses in biodiversity conservation/LI Yi-Ming

Abstract The conservation of biodiversity is faced with two basic problems: how to determine biodiversity measurements and how to conserve biodiversity. Based on species concept, the traditional ways for biodiversity measurements are to determine different kinds of biodiversity indices by using ecological and geographical approaches. These measurements depend on the size of sample areas in investigations and all species are valued equally in taxonomy. The phylogenetic diversity measurements of biodiversity are based on the theories and methods of phylogenetics and genetics and can determine contribution of a species in a taxon to the taxic diversity. But this approach is too complicated and can be used in conservation only when phylogenetic and genetic data are much complete. It is suggested that combination of species viability approach and the phylogenetic diversity measurements will contribute to determining the priority of species and ecosystem conservation.

Key words biodiversity, measurement, rarity, phylogenetic diversity, viability

Author's address Institute of Zoology, the Chinese Academy of Sciences, Beijing 100080

1 传统生物多样性测度的不足之处

生物多样性保护面临着两个急需解决的问题^[1],一是如何确定生物多样性测度,二是如何保护生物多样性。这两个问题是相互联系的。生物多样性测度是衡量物种多样性大小的定量指标,它是制定保护措施的一个主要依据。生物多样性保护的关键问题之一是如何确定物种和生态系统保护的优先秩序。最近的研究显示,生物多样性测度和其实际保护应用之间存在很大差距^[1,2],生物多样性的一些新测度正在发展和应用。

当前的生物多样性测度主要从三个层次来描述:物种多样性、生态系统多样性和遗传多样性。已提出了许多数学公式描述这三种测度。物种多样性是指某一地区物种丰富度,其测度就是物种数量。生态系统多样性尽管还没有提出比较满意的测度,但许多人用 α 多样性、 β 多样性和 γ 多样性等群落多样性指数来描述生态系统多样性测度。无论这些多样性指数多么不同,它们都是以物种为基本单位来计算的。许多人发现,以物种为基本单位的生物多样性测

度在确定物种和生态系统保护的优先秩序上有许多困难。首先,这些测度都依赖于样方面积的大小^[2,3],它们是面积的函数;第二,这些测度依赖于良好的分类学基础^[2],没有良好的分类研究,则无法确定物种数;第三,所有物种在分类上都同等对待^[2,4],这可能是保护实践中遇到的最大问题。在保护实践中,濒危种、重要的经济种以及稀有种应该比常见种受到的重视程度高。对于保护而言,不管物种的相对丰富度如何,熊猫和啮齿目的一个物种是不能同等对待的;生物多样性保护的目的是保持最大的生物多样性。根据这个目标,十分显然,物种多样性越大的地方,越值得保护。一些农业生态系统比许多自然生态系统包含的物种多,如果这样,在保护区选择过程中,会得出选择农业生态系统作为保护区的结论,这显然是十分荒谬的。保护最大的物种多样性并不总是等于保护了一个生态系统中最有价值的部分^[5]。

为确定物种和生态系统保护的优先秩序,本世纪70~80年代,一些人试图从生态学和生物地理学角度研究物种的种群密度、栖息地特性和地理分布与其保护之间的关系。这方面最重要的要数稀有种(rarity)理论。不同人对稀有种的定义和划分不同^[6]。对于保护学家而言,稀有种代表受威胁的物种,是需要保护的物种,而对于进化生物学家或生物地理学家而言,稀有种是一个多种类型的集合,包括了人类影响前物种数量和分布方面的稀有种和由人类活动引起的稀有种。

Rabinowitz等^[7]根据物种的地理分布、栖息地专化性和局部种群大小把物种划分为8类,除了分布广、栖息地专化程度低和局部种群大的常见种外,其余的7类在某种程度上均是稀有种。一些人认为,这种划分法值得研究^[8]。该方法虽然主观,但把许多稀有种列入了保护目标,有一定的保护应用前景^[9]。

Cody^[6]根据群落多样性的类型把稀有种也分为三类:他认为 α 稀有种是指在一个群落内的稀有物种,它受资源的限制; β 稀有种发生在栖息地梯度上的很狭窄部分,它是栖息地的专化适应者; γ 稀有种是受地理区域限制的狭窄分布的特有种。Cody的划分法有助于确定适宜的保护措施^[8]。 α 稀有种,特别是那些分布区很广的稀有种,对小种群的遗传多样性损失和种群统计随机性和环境随机性引起的绝灭很敏感,需要很大的保护区才能把它们保护住。 β 稀有种可以通过建立有适宜栖息地的保护区而得到保护。 γ 稀有种可以通过创造许多小的保护区而得到保护,也可以在植物园、种子库等人为保护设施中得到保护。

稀有种途径对确定物种保护的优先秩序是有帮助的。但是,它在保护中仍存在两个问题:其一是它无法确定保护实践中被保护的物种与其它物种是什么关系,无法知道如果保护对象绝灭,它对全球生物多样性总量造成的损失有多大。其二是该途径缺乏数量指标,由于稀有种的种类较多,同是稀有种,哪一种更值得保护呢?怎样确定哪个地方的生物多样性最大?由于缺乏数量指标,无法精确地确定物种和生态系统保护的优先秩序。

2 系统发育多样性测度

2.1 系统发育多样性(phylogenetic diversity)

对于传统的生物多样性测度在保护实践遇到的困难,Atkinson^[10]是这样回答的:给定两个相似美学价值的受威胁类群,一物种与其它现存物种亲缘关系不密切,并且其它物种是另一广分布种和常见种的亚种,似乎有理由对分类上种类区别特征明显的物种给予优先保护。Atkinson这番话提出了一种可用系统发育的方法测定生物多样性的思路。Erwin^[11]对该思路作了进一步发展。Erwin认为,要明确生物多样性的定义,首先要了解生物多样性的来龙去脉。而物种间的关系和它们所属谱系(lineage)的知识提供这方面的信息。物种的世系辐射一般是

逐步进行的,需要各种连续的栖息地,有亲缘关系的物种通过它们的世系进化,一些世系逐渐繁盛,另一些世系绝灭。特有种的中心或残遗物种(relict species)是过去适应辐射最后保留的立足点,它们最有可能进化产生新物种,是未来生物多样性的发生器。这些特有种一般地理分布很局限,通常也是稀有种,处于绝灭中,携带着有关过去进化繁盛的信息,应该优先给予保护。在别处,这些特有种已被适应变化环境的世系所代替。Erwin 认为,当前有进化活力的世系将产生未来的生物多样性。这样的世系是自然环境健康的核心。保护的目标应该是对未来最大生物多样性的保护和当前与人类利益有关的物种的保护。Erwin 的观点没有被完全接受^[12],主要原因是物种的绝灭概率是种群大小、地理分布和种群参数及环境参数等因素的函数,而不是系统发育支序的函数。目前的进化理论尚不允许我们预测哪一个世系将在未来发生物种形成(speciation),下一步适应辐射从哪里开始。这些过程依赖于物种复杂的历史进化条件。不过,Krajewski 同意系统发育学为我们提供了一条确定物种保护优先秩序的方法。他认为,分类特征和遗传多样性间的关系可用系统发育树表达出来。如果每个物种的遗传特征与其趋异的时间成正比,谱系树中的分支长度就能提供生物多样性的一个测度。从这种角度出发,老的和单型的世系通常对生物多样性的贡献大,是保护优先考虑的目标。因此,系统发育学结合保护遗传学,提供了理解生物多样性测度的关键构架。

2.2 系统发育多样性指数

目前的系统发育多样性指数有三类^[13]:拓扑学测度(topology measures),趋异测度(divergence measures)和结合测度(combined measures)。

Vane-Wright 等^[2]首先根据谱系树的分支顺序提出了类群多样性测度(taxic diversity measure),他们认为单源类群的类群多样性对系统发育秩序很敏感。在谱系树中,某一物种对多样性的贡献大小反比于该物种与谱系树基部间的结点数。最近的分支成员对类群多样性的贡献小于较早的分支成员。计算某一物种多样性的方法是,首先计算谱系树每一物种的结点数,然后选择结点数最多的物种,把它的结点数定为一个单位,计算其它物种结点数相对于该物种结点数的比值,就得到该谱系树各物种对类群多样性贡献值。May^[4]提出了与 Vane-Wright 等^[2]稍微不同的方法。Vane-Wright 等人的方法的不足之处是未考虑分支情况,May 的方法能处理未解答的结点的谱系树。还有人提出拓扑学途径的其它方法^[13]。

拓扑学测度的缺点是没有考虑分支长度,一些离祖先遗传距离较近的物种可能比离祖先遗传距离远的物种给予较高的测度。另外,该方法需要知道谱系祖先的位置,这也是不合逻辑的,因为物种遗传多样性的积累不依赖于谱系树祖先的位置。该方法依赖于结点和分支数,在很大程度上过分依赖于分类学谱系树,如果发现了新物种,整个谱系树将重新改变。

Solow 等用物种间的特征趋异量来计算多样性,该方法用遗传距离作为类群中物种的多样性测度^[13]。某一物种的多样性测度是该物种到类群中每个物种的所有的成对遗传距离的集合。某物种的绝灭会减少类群多样性,通过排列物种对类群多样性的损失量来确定物种的多样性贡献大小。

Weitzman 认为物种对类群多样性的贡献与类群中绝灭物种引起的谱系树长度的减少量成比例。为此他提出了用动态规划方法来计算多样性^[13]。

用遗传距离作为物种的多样性测度,其优点在于不必考虑祖先的位置和结点数及分支数,不受谱系树变化的影响^[14]。其缺点是遗传资料经常缺乏,不能满足研究需要。为此,Crozier^[14]提出了遗传距离和拓扑方法相结合的多样性测度。他把遗传距离当作系统发育树上的分支长度,而分支长度是沿谱系树分支的遗传特征变化的估算概率。某一物种的唯一特征

(uniqueness, 用 U 表示)是指它拥有的与其它物种不同的特征。假定在一个分支图中有 3 个物种(1、2 和 3),它们的共同祖先是 A ,物种 1 的唯一特征:

$$U_1 = d_{1A} + (1 - d_{1A})d_{2A}d_{3A}$$

这里 d_{ij} 是结点 i 和 j 间的分支长度,并且 $0 \leq d_{ij} \leq 1$ 。物种可以通过它们的唯一特征而排列出来。该方法的假设条件是,物种未知特征的变化可能性与遗传距离成正比。遗传距离可用等位基因的频率、限制酶位点出现或缺乏以及 DNA 序列的替换率等多种方法计算出。Crozier 的计算方法有不妥之处^[15],Faith 提出了一些修正。

Faith^[11]提出了结合测度的另一种方法,他认为,系统发育多样性等于符合最小距离路线(minimum spanning path)的成员的那些分支之和。

Krajewski^[13]用鹤的杂交数据比较了上述几种系统发育多样性测度,发现 DNA 杂交数据的分析方法在判断类群多样性的最大贡献者和最小贡献者上与上述几种发育多样性测度的结果一致,但对中间贡献的物种的分析结果上存在分歧。

最近 Witting 和 Loeschcke^[16]把系统发育多样性和多物种的风险分析结合起来。假设系统发育多样性为 D ,中间结点(internode)的多样性权重(weight)为 D_i ,则:

$$D = \sum_{i=1}^n D_i$$

n 是谱系树共有中间结点的数目。系统发育多样性的损失量是系统发育谱系树中每一个共有中间结点损失之和,则为:

$$D^{(-)} = \sum_{i=1}^n D_i \prod_{j=1}^{S_j} P_j$$

S_j 是端点物种到第 j 中间结点的物种数, P_j 是在给定时间内第 j 个物种绝灭的概率。 $D^{(-)}$ 定义为平均损失量。当绝灭时间独立时,此公式有效。

2.3 保护应用

上述的几种发育多样性测度可以用于自然保护区选择决策。自然保护区选择中所用的叠代法^[17]以及 Margules 等人发展的保护区选择程序^[18,19]已在这些多样性测度中应用^[2,14,15]。在保护区选择中,为了达到保护最大生物多样性的目的,需要考虑补偿性原则,即已选入保护区中的保护性状或特征在下次选择时可以给予较低的保护值或不予考虑。有关自然保护区选择决策的方法,请参见有关介绍^[20]。

3 分析和讨论

生物多样性测度是生物多样性研究和保护的基本问题之一。传统的生态学和生物地理学途径由于以物种作为研究的基本单位,把所有物种同等对待,失去了区分不同物种对生物多样性的贡献大小。尽管 70~80 年代以后发展了一套稀有种分类理论,但总的来说,不能满足物种多样性保护的实际需要。特别是无法科学地衡量某一特定物种绝灭对多样性损失的影响。尽管如此,该方法由于比较简单,便于掌握和应用,在实践中广泛使用。90 年代发展出的系统发育多样性测度主要基于系统发育和遗传学的理论和方法,能够较科学地度量某一物种对类群多样性的贡献大小,使生物多样性测度研究获得了实质性的进展。它提供了精确的和可操作的生物多样性定义^[13],是保护生物学潜在的有前途的方法。然而,该方法比较复杂,只有在类群的系统发育树或遗传资料比较齐全时方能应用。另外,该方法尚有不足之处^[13],目前尚不太可能取代传统使用的多样性指数。

确定物种和生态系统保护优先秩序的基础是确定它们的保护值大小。确定保护值的标准

是多种多样的^[21]。由于当前的生物多样性损失是由人类活动引起的,与人类利益密切相关,纯粹的生物学标准和地理学标准并不令人满意。在保护区选择过程中,除了考虑生物学标准和地理学标准,如系统发育多样性、稀有种、特有种外,还必须考虑对人类有利益的物种,如有重要美学价值、伦理价值、经济价值以及濒危的物种^[21]。因此必须把发育系统多样性测度和其它的方法结合起来,综合地确定保护的优先目标和秩序。

生物多样性保护的目标不仅是要保护最大的生物多样性,而且更重要的是如何使生物多样性损失最小以及如何保护产生未来多样性的重要物种、环境条件以及进化过程。从全球的角度来看,每个物种都是特有种,都携带有不同于其它物种的遗传信息,任何一个物种的人为绝灭都是我们所不愿见到的事情。阻止物种绝灭是我们的根本目标。从这种角度出发,对物种绝灭过程和绝灭机理的了解对达到保护目标尤为重要,因此以物种的生存力作为物种保护的优先秩序可能更加可取。要完成这一步,必须确定物种的濒危等级^[22];世界自然保护联盟物种生存委员会(SSC/IUCN)自本世纪 60 年代起,致力于建立一套物种受威胁等级标准,用于指导各国确定物种保护的优先秩序。该标准几经修订,目前实施的标准实际上是以物种生存力为基础的^[23]。该标准的缺点是,它也是以物种为基础的。在保护应用中同样会遇到一些困难,如在保护资金有限的情况下,该标准就很难确定处于同一受威胁等级的物种的保护优先秩序。在这种情况下,把物种生存力途径和系统发育多样性测度结合起来,将有助于确定物种保护的优先秩序。上述的 Witting 和 Loeschcke 的方法朝这个方向迈了一步^[16]。这种结合的指数一方面包含了生物多样性损失风险因素,另一方面也结合了物种对类群多样性的贡献大小,能比较客观地反映因某一物种绝灭对生物多样性总量的影响。因此,用这样的指数来确定物种保护的优先秩序可能更加合理。至于生态系统的保护,则可以象上述几种系统发育多样性测度那样,以物种的这种结合指数为基础,通过科学的选择决策^[20],确定出优先保护秩序。

参 考 文 献

- 1 Faith D P. Conservation evaluation and phylogenetic diversity. *Biological Conservation*, 1992, **61**: 1 ~ 10
- 2 Vane-Wright R I, Humphries C J, Williams P H. What to protect? —systematics and agony of choice. *Biological Conservation*, 1991, **55**: 235 ~ 254
- 3 Soule M E. Patterns of diversity and rarity: their implications for conservation. In: Michael E Soule(ed.), *Conservation Biology: The Science of Scarcity and Diversity*. Sunderland: INC Publishers. 1986, 117 ~ 121
- 4 May R M. Taxonomy as destiny. *Nature*, 1990, **347**: 129 ~ 130
- 5 Rapoport E H, Borioli G, Monjeau J A et al. The design of nature reserves: a simulation trial for assessing specific conservation value. *Biological Conservation*, 1986, **37**: 269 ~ 290
- 6 Cody M L. Diversity, rarity and coversion in Mediteranean-climate regions. In: Michael E Soule(ed.), *Conservation Biology: The Science of Scarcity and Diversity*. Sunderland: INC Publishers, 1986, 122 ~ 152
- 7 Rabinowitz D, Cairnes S, Dillon T. Seven forms of rarity and thier frequency in the flora of the British Isles. In: Michael E Soule(ed.), *Conservation Biology: The Science of Scarcity and Diversity*. Sunderland: INC Publishers, 1986, 182 ~ 204
- 8 Bond W J. Describing and conserving biotic diversity. In: Huntley B J(ed.), *Biotic Diversity in Southern Africa: Concepts and Conservation*. Cape Town: Oxford University Press, 1989, 2 ~ 18
- 9 McNeely J A, Miller K R, Reid W V. Conserving the World's Biological Diversity. International Union For Conservation of Nature and Natural Resources, World Resources Institute, Conservation International, World Wildlife Fund-US, World Bank, 1990
- 10 Atkinson I. Introduced animal, and extinctions. In: Western D, Peal M(eds.), *Conservation for the Twenty-first Century*. New York: Oxford University Press, 1989, 54 ~ 69
- 11 Erwin T L. An evolutionary basis for conservation strategies. *Science*, 1991, **253**: 750 ~ 752
- 12 Krajewski C. Phylogeny and diversity. *Science*, 1991, **254**: 918 ~ 919
- 13 Krajewski C. Phylogenetic measures of biodiversity: a comparison and critique. *Biological Conservation*, 1994, **69**: 33 ~ 39

- 14 Crozier R H. Genetic diversity and the agony of choice. *Biological Conservation* ,1992 ,**61** :11 ~ 15
- 15 Faith D P. Genetic diversity and taxonomic priorities for conservation. *Biological Conservation* ,1994 ,**68** :69 ~ 74
- 16 Witting L , Loeschke V. The optimization of biodiversity conservation. *Biological Conservation* ,1995 ,**71** :205 ~ 207
- 17 Kirpatrick J B. An iterative method for establishing priorities for the selection of nature reserves : an example from Tasmania. *Biological Conservation* ,1983 ,**25** :127 ~ 134
- 18 Margules C R , Nicholl A O. Selection networks of reserve to maximise biological diversity. *Biological Conservation* ,1988 ,**43** :63 ~ 76
- 19 Margules C R , Stein J L. Patterns in the distributions of species and the selection of nature reserves : an example from Eucalyptus forest in southeastern New South Wales. *Biological Conservation* ,1989 ,**50** :219 ~ 238
- 20 李义明 李典谟. 自然保护区设计的主要原理和方法. 生物多样性 ,1996 **4** (1) :32 ~ 40
- 21 Usher M B. Wildlife conservation evaluation : attributes , criteria and values. In : Michael B Usher (ed.) , *Wildlife Conservation Evaluation* , 11 Neu Futter lane : Chapman Ltd ,1986 :3 ~ 44
- 22 Mace G M , Lande R. Assessing extinction threats : toward a reevaluation of IUCN threatened species categories. *Conservation Biology* ,1991 **5** (2) :148 ~ 157
- 23 SSC/IUCN. IUCN red list categories. 1994

“亚洲和西太平洋地区森林生态系统多样性与动态国际研讨会”简况

由日本京大学生态研究中心、DIVERSITAS项目西太平洋和亚洲地区网络(DIWA)、全球变化对亚洲季风区陆地生态系统影响执行委员会(IGBP-GCTE-TEMA)和Smithsonian热带研究所的热带森林科学中心(CTFS)联合主持于1997年11月10~11日在日本京都召开了亚洲和西太平洋地区森林生态系统多样性与动态的国际研讨会。会议的主题是:

1. 比较西太平洋和东亚地区由固定样地进行森林动态监测所取得的结果 2. 探讨此区域内森林动态特征与树木多样性的关系 3. 建立该区域森林动态和树木多样性研究网络。

从生物多样性角度进行森林动态监测始于本世纪80年代初,固定样地面积从不足1 hm²到10 hm²,截止目前,地球上主要森林类型都建立了形式不同的固定样地。存在的主要问题是样地面积和监测项目等缺乏统一的标准(或指导性原则),严重影响了监测效果,特别是监测结果的比较和交流。从这次会议看,热带地区森林动态监测起步较早,又一直受到多数生态学家的重视,取得的成果较好。温带地区如中国、日本、朝鲜等分别建立了若干野外研究站(点)和一定数量的固定样地,但样地面积大多比较小,且监测项目和资料分析都存在一定的不足,亟待加强这方面的工作。

目前,加强科学家间的交流与合作,推动监测和分析方法的标准化是重要的问题。在监测内容上应注重树种致死率(mortality)和增补速率(recruitment),几乎成为所有与会者的共识。

鉴于目前国际上生物多样性动态研究的现状和发展趋势以及我国的实际需要,亟待建立中国生物多样性监测网络,希望国内有关部门能共同努力推动这项工作在中国的开展。

(中国科学院植物研究所 马克平)