



ISSN 1005-0094
CODEN SHDUEM

BIODIVERSITY SCIENCE

生物多样性

第27卷 第12期
2019年12月

Vol. 27 No. 12
December 2019



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

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

生物多样性

SHENGWU DUOYANGXING

第27卷 第12期 2019年12月

目次

研究报告

植物多样性

- 1269 基于系统发育的黄土高原地区木本植物多样性及特有性格局
董雪蕊 张红 张明罡
- 1279 鼎湖山南亚热带常绿阔叶林叶功能性状沿群落垂直层次的种内变异
张入匀 李艳朋 倪云龙 桂旭君 练琚愉 叶万辉

动物多样性

- 1291 基于基因组SNPs的南极恩克斯堡岛阿德利企鹅繁殖种群的遗传结构
张剑 董路 张雁云
- 1298 滇西北高山微水体与溪流生境底栖动物多样性和环境特征
刘硕然 杨道德 李先福 谭路 孙军 和晓阳 杨文书 任国鹏 Davide Fornacca 蔡庆华 肖文
- 1309 贺兰山甲虫物种丰富度分布格局及其环境解释
杨贵军 王敏 杨益春 李欣芸 王新谱

微生物多样性

- 1320 东乡野生稻可培养内生细菌群落组成及多样性
陈志远 刘珺 杨星鹏 刘梦 汪涯 张志斌 朱笃

研究简报

- 1330 浙江中南部近岸海域游泳动物功能群特征与多样性
蒋日进 张琳琳 徐开达 李鹏飞 肖祎 樊紫薇

生物编目

- 1339 利用红外相机公里网格调查钱江源国家公园的兽类及鸟类多样性
余建平 王江月 肖慧芸 陈小南 陈声文 李晟 申小莉
- 1345 中国荔波世界自然遗产地动物模式标本名录
周毅 杨天友 冉景丞 张旭

综述

- 1352 中国植物受威胁等级评估系统概述
单章建 赵莉娜 杨宇昌 谢丹 覃海宁
- 1364 复杂性-稳定性研究: 数学模型的进展
徐光华 李小玉 施春华

论坛

- 1379 遗传资源数字序列信息在生物多样性保护中的应用及对惠益分享制度的影响
李保平 薛达元
- 1386 “一带一路”与生物遗传资源获取和惠益分享: 关联、路径与策略
李一丁
- 1393 加入《迁徙物种公约》, 促进全球迁徙动物保护
蒋志刚 张正旺 张润志 马志军 初红军 李义明 丁长青 赵亚辉 徐基良 平晓鸽 曾岩 崔绍朋 李娜 曹丹丹 王苏盆 徐婧 戚英杰 李春旺

- 1396 致谢2019年度审稿专家

封面: 世界上共有 18 种企鹅, 其中阿德利企鹅仅在南极大陆繁殖。张剑等(见本期 1291-1297 页)基于种群基因组学方法分析了恩克斯堡岛阿德利企鹅的种群遗传格局, 表明该岛阿德利企鹅的亚种群间没有显著的遗传分化。封面展示恩克斯堡岛的阿德利企鹅成鸟正在饲喂两只幼鸟, 以及成群的幼鸟。(照片提供者: 张雁云)

BIODIVERSITY SCIENCE

Vol. 27 No. 12 December 2019

CONTENTS

Original Papers

Plant Diversity

- 1269 **Explaining the diversity and endemic patterns based on phylogenetic approach for woody plants of the Loess Plateau**
Xuerui Dong, Hong Zhang and Minggang Zhang
- 1279 **Intraspecific variation of leaf functional traits along the vertical layer in a subtropical evergreen broad-leaved forest of Dinghushan**
Ruyun Zhang, Yanpeng Li, Yunlong Ni, Xujun Gui, Juyi Lian and Wanhui Ye

Animal Diversity

- 1291 **Population genetic structure of Adélie penguins (*Pygoscelis adeliae*) from Inexpressible Island, Antarctica, using SNP markers**
Jian Zhang, Lu Dong and Yanyun Zhang
- 1298 **Diversity in benthic and environmental characteristics on alpine micro-waterbodies and stream ecosystems in northwest Yunnan**
Shuoran Liu, Daode Yang, Xianfu Li, Lu Tan, Jun Sun, Xiaoyang He, Wenshu Yang, Guopeng Ren, Davide Fornacca, Qinghua Cai and Wen Xiao
- 1309 **Distribution patterns and environmental interpretation of beetle species richness in Helan Mountain of northern China**
Guijun Yang, Min Wang, Yichun Yang, Xinyun Li and Xinpu Wang

Microbial Diversity

- 1320 **Community composition and diversity of cultivable endophytic bacteria isolated from Dongxiang wild rice**
Zhiyuan Chen, Jun Liu, Xingpeng Yang, Meng Liu, Ya Wang, Zhibin Zhang and Du Zhu

Research Bulletin

- 1330 **Characteristics and diversity of nekton functional groups in the coastal waters of south-central Zhejiang Province**
Rijin Jiang, Linlin Zhang, Kaida Xu, Pengfei Li, Yi Xiao and Ziwei Fan

Bioinventories

- 1339 **Camera-trapping survey of mammalian and avian biodiversity in Qianjiangyuan National Park, Zhejiang Province**
Jianping Yu, Jiangyue Wang, Huiyun Xiao, Xiaonan Chen, Shengwen Chen, Sheng Li and Xiaoli Shen
- 1345 **A catalogue of animal type specimens from the Libo World Nature Heritage Site**
Yi Zhou, Tianyou Yang, Jingcheng Ran and Xu Zhang

Reviews

- 1352 **An overview on assessment systems for threatened plants in China**
Zhangjian Shan, Lina Zhao, Yuchang Yang, Dan Xie and Haining Qin
- 1364 **The complexity–stability relationship: Progress in mathematical models**
Guanghua Xu, Xiaoyu Li and Chunhua Shi

Forum

- 1379 **Application of digital sequence information in biodiversity research and its potential impact on benefit sharing**
Baoping Li and Dayuan Xue
- 1386 **The Belt and Road initiative and access and benefit-sharing to biological genetic resource: Connection, pathway and strategies**
Yiding Li
- 1393 **Ratifying Bonn Convention, promoting global conservation of migratory animals**
Zhigang Jiang, Zhengwang Zhang, Runzhi Zhang, Zhijun Ma, Hongjun Chu, Yiming Li, Changqing Ding, Yahui Zhao, Jiliang Xu, Xiaoge Ping, Yan Zeng, Shaopeng Cui, Na Li, Dandan Cao, Supen Wang, Jing Xu, Yingjie Qi and Chunwang Li

Cover Illustration: Among totally 18 penguin species, Adélie penguins only breed along the coast of the Antarctic Continent. Zhang et al (pages 1291–1297 of this issue) analyzed the genetic structure of Adélie penguins breeding on Inexpressible Island using genomic SNPs. The results indicated that there was no significant genetic differentiation among sub-populations on Inexpressible Island. The cover shows Adélie penguin chicks on Inexpressible Island. (Photographed by Yanyun Zhang)



•研究报告•

基于系统发育的黄土高原地区木本植物多样性及特有性格局

董雪蕊¹ 张红² 张明罡^{1*}

1 (山西大学黄土高原研究所, 太原 030006)

2 (山西大学环境与资源学院, 太原 030006)

摘要: 黄土高原地区植被类型多样, 森林、草原和荒漠在此交汇并逐渐过渡。由于水热条件限制和人类活动加剧, 该地区生态环境脆弱, 生物多样性保护面临的形势日益严峻, 因此获取该区域物种多样性的空间分布格局并阐明其影响因素成为该地区生物多样性保护的首要任务。本研究首先结合标本采集记录与环境因子, 利用物种分布模型获取了293种木本植物的潜在分布区, 分析了物种丰富度和物种加权特有性的空间格局。其次, 引入系统发育信息, 分析系统发育多样性和系统发育特有性的空间格局, 并进一步利用环境因子对上述格局分别进行解释。最后, 对黄土高原地区的特有中心性质和显著性进行分析。结果表明, 生物多样性热点地区均出现在黄土高原南部水热条件较好的地区, 即秦岭和中条山一带。本区域的生物多样性空间格局由年平均降水量和最冷月最低温主导, 符合植物区系交汇带的特点。特有中心集中在南部地区和青海省, 由南向北分别是古特有中心和混合特有中心, 不存在单独的新特有中心。黄土高原地区木本植物起源较为古老, 生物多样性格局的形成来源于热带或亚热带的物种扩散为主, 物种的分化不占主导地位。上述结果表明了将植物的进化历史纳入生物多样性保护的重要性。

关键词: 多样性分布格局; 系统发育; 气候因子; 新特有; 古特有; 木本植物; 黄土高原地区

Explaining the diversity and endemic patterns based on phylogenetic approach for woody plants of the Loess Plateau

Xuerui Dong¹, Hong Zhang², Minggang Zhang^{1*}

1 Institute of Loess Plateau, Shanxi University, Taiyuan 030006

2 College of Environmental and Resource Sciences, Shanxi University, Taiyuan 030006

Abstract: The Loess Plateau is home to various vegetation types as it contains famous transitional forests, grasslands, and deserts. Due to natural resource limitation and intensive human activities, this natural environment faces serious conservation challenges. In order to effectively conserve this natural environment, spatial mapping of species diversity is key to conservation efforts. In this study, we first modeled the potential distribution of 293 woody species based on specimen records and climate data and then calculated the spatial patterns of species richness and weighted endemism. Secondly, we calculated phylogenetic diversity and phylogenetic endemism and identified environmental drivers of the observed spatial patterns. Finally, we analyzed endemism types and tested their significance. Our results suggest that biodiversity hotspots are distributed on the southern edge of the Loess Plateau and are highly related to the flora of Qinling Mountains. The biodiversity patterns of this transitional region are driven by annual precipitation and minimum temperature of coldest month. Endemism hotspots were found on the southern edge of the Loess Plateau, which contain paleo-endemism and mixed-endemism, but no neo-endemism. We concluded that most woody species of the Loess Plateau originated in tropical or subtropical regions, and the species richness patterns of this region are maintained by dispersal rather than speciation. Our study indicated the importance of incorporating the evolutionary history in biodiversity conservation.

收稿日期: 2019-07-10; 接受日期: 2019-12-12

基金项目: 国家自然科学基金(31700465)和山西省应用基础研究计划(201701D221217)

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: zhangmg@sxu.edu.cn

Key words: diversity distribution pattern; phylogeny; climatic factors; neo-endemism; paleo-endemism; woody plant; Loess Plateau

物种多样性的空间分布格局是生物多样性保护的重要依据,但是当前的研究大多停留在分类学层面,将物种视为独立、等价的个体(葛学军, 2015),而没有考虑到物种之间存在错综复杂的亲缘关系,忽略了物种在进化历史中积累的系统发育信息(Qian et al, 2017)。将物种的系统发育信息纳入物种多样性格局研究中,可以更全面地了解进化历史过程对于格局形成的影响,从而更有效地保护生物多样性,保存生物进化潜能(Jetz et al, 2012; Barnabas et al, 2015; Shapcott et al, 2015)。

基于物种之间亲缘关系形成的物种谱系树也称为系统发育树(陈之端和李德铎, 2013)。近30年来,随着物种基因序列的积累以及建树方法的不断完善,系统发育学逐渐成为备受关注的热点学科(Donoghue, 2008; 鲁丽敏等, 2014),并由此衍生出一系列的生物多样性测度指标。Faith (1992)提出以支长为基础的系统发育多样性(phylogenetic diversity, PD),该指标以系统发育树上符合最小距离路径(minimum spanning path)的分支总和来表示,不受物种分类地位的影响,有利于识别出累积了深远进化历史的类群。有研究证明物种丰富度(species richness, SR)和系统发育多样性不一定存在正相关性,如Forest等(2007)在研究南非好望角东、西部植物分布格局时发现物种丰富度和系统发育多样性表现出了相反的趋势,并认为具有较高系统发育多样性的东部更具保护价值。也有研究提出,系统发育多样性并不一定能比物种水平的指标提供更多信息,但其代表了物种的进化历史,或许反映了对环境的适应能力(Barnabas et al, 2018)。

植物在进化历史过程中表现出不均衡的特性,从而造成了植物的特有现象(黄继红等, 2013)。Crisp等(2001)在研究植物特有现象的分布格局时提出加权特有性(weighted endemism, WE),该指数在物种丰富度的基础上结合了物种的空间分布范围,物种的分布区越狭窄,被赋予的权重越高。随着系统发育学的发展, Rosauer等(2009)提出系统发育特有性(phylogenetic endemism, PE),与加权特有性类似,该指数在系统发育多样性的基础上考虑物种的分

布范围,能识别出存在孤立物种的区域,在系统进化上这些物种通常携带有更多稀有的基因和性状。为了进一步对特有中心的性质类型进行识别, Mishler等(2014)提出新、古特有中心分类(categorical analysis of neo- and paleo-endemism, CANAPE)方法,该方法基于相对系统发育特有性(relative phylogenetic endemism, RPE)进行计算,显著高的相对系统发育特有性表示研究区域内存在过多的长支,这些类群可能曾经广泛存在,但现在分布范围较为狭窄,这种情况被认为是古特有现象,古特有现象明显的地区通常是物种的避难所。相反,显著低的相对系统发育特有性意味着研究区域内存在过多分布范围狭窄的短支,它们可能因为分化时间较短,还未扩散到更大的区域,这种情况称为新特有现象,新特有现象明显的地区物种分化速率较快,是物种的分化中心。已有学者对我国植物的特有现象进行了深入研究,如Huang等(2012)结合中国特有物种空间分布以及系统发育信息,分析了我国特有木本种子植物分布格局及特有性热点地区,但未进一步关注特有性中心的性质。

黄土高原地区自北而南跨越我国温带和暖温带,包括干旱、半干旱和半湿润地带(张厚华和黄占斌, 2001),植被类型由荒漠和草原向森林过渡,西北部为荒漠区,北部为内蒙古草原植被区,南部跨入暖温带落叶阔叶林,是旱生、中生和水生植物交汇和过渡的地带(王义凤和肖向明, 1993)。该地区植物种类丰富,物种起源古老且原始类群丰富(张文辉等, 2002)。但由于降水集中且多为暴雨,黄土层覆盖深厚且质地疏松,该区水土流失严重,生态环境恶化,造成物种濒危程度加剧,遗传资源不断丧失(王力等, 2004),生物多样性保护形势严峻。长期以来,多名学者在该地区开展了相关研究:唐志尧等(2004)分析了太白山木本植物多样性的梯度格局,并利用环境因子对其进行解释;汤萃文等(2005)基于甘肃省特有种子植物的多样性格局分析了该省的优先保护区;张殷波等(2014)研究了秦岭重点保护植物的丰富度格局;赵鸣飞等(2017)从进化的角度分析了山西芦芽山草本植物多样性及其谱系结

构的海拔格局。但是,目前黄土高原地区仍然缺乏大尺度的植物多样性格局及其形成机制的相关研究。

在大尺度的研究中,气候通常被认为是影响物种分布格局的关键因素(Francis & Currie, 2003; Wang et al, 2011; Qian, 2013)。本文以黄土高原地区为研究区域,结合气候因子与标本采集记录进行多样性与特有性格局分析。由于该区尚未进行植物普查,大部分地区缺少物种记录,标本记录远低于实际丰富度,因而通过模拟得到物种的潜在分布区,成为获取黄土高原地区木本植物生物多样性格局地图的有效手段(Schmidt-Lebuhn et al, 2015)。进一步结合进化历史分析了影响植物多样性格局的主要气候因子,并对黄土高原地区木本植物特有中心的性质进行分类,拟为该地区的生物多样性保护提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 数据的获取与物种分布模型的构建

黄土高原(100°54′–114°33′ E, 33°43′–41°16′ N)位于我国中部,包括山西省和宁夏回族自治区全境、陕西省中部和北部、甘肃省中部和东部、青海省的东北部以及内蒙古自治区的河套平原和鄂尔多斯高原等地区。本研究所使用的黄土高原边界数据是在我国县级行政区划地图的基础上,依据Feng等(2016)所使用的黄土高原边界范围在ArcGIS 10.2中裁剪获得。为了与物种空间分布数据相匹配,将裁剪得到的图层重采样为10 km × 10 km的栅格,黄土高原地区共被划分为9,112个栅格。物种分布数据来源于国家标本资源共享平台(National Specimen Information Infrastructure, NSII) (<http://www.nsii.org.cn/2017/home.php/>),经初步筛选共获得167,237条标本数据。为确保数据的准确性与可用性,首先通过《中国植物志》在线版(<http://frps.iplant.cn/>)和R语言工具包(plantlist) (Zhang, 2017)对植物拉丁名进行校正,处理过程中仅保留野生种,未考虑种下等级(亚种、变种)。其次是将标本与经纬度匹配。由于历史采集的大部分标本记录没有准确的经纬度坐标,因而根据标本标签上的采集信息将物种数据归属到乡镇级或村级行政单位,使用该乡镇级或村级行政单位的经纬度作为该记录的坐标匹配到相应的栅格中,同一个物种在相同的栅格中仅保留唯一采集记录,代表该物种在本区域内存在。经过本

步骤共保留17,325条记录。最后,由于存在信息少于5个栅格的物种在物种分布建模中没有统计学意义(Wisz et al, 2008),因此将10,125条分布记录共153个物种剔除。经过筛选整理,最后保留的木本植物标本记录有7,200条,分为89科157属293种。

气候数据来源于世界气候数据库(<http://www.worldclim.org/>),选择当前气候情境下(1970–2000年)分辨率为10 km × 10 km的19个生物气候因子。为获取每个物种的潜在分布区,本研究利用物种分布模型的最大熵模型MaxEnt 3.3.3k (Phillips et al, 2006) (http://biodiversityinformatics.amnh.org/open_source/maxent/)模拟分析物种的潜在分布区。由于建模过程中预测因子之间的多重共线性问题会引起算法的过度拟合(Graham, 2003),所以对19个生物气候因子进行了Spearman相关分析,相关性较小(相关系数 < 0.75)且生态意义较大的因子被保留作为预测因子(表1) (Zhang et al, 2017)。

最大熵模型建模算法规则设置如下:(1)物种采集记录为5–9时采用线性算法,此时相当于广义线性模型;(2)物种采集记录为10–15时采用二次方算法;(3)物种采集记录> 15时采用复合算法(Raes & Ter Steege, 2007)。由于经最大熵模型训练后获取的图层为该物种在每个栅格中发生的概率值,因此需要设置一个阈值将概率值转换为逻辑值,即该物种存在或不存在。初始样本量的大小决定阈值的选取规则:(1)对于采集记录为5–9的物种,采用特异性和敏感性相等规则,即模型预测的准确概率与遗漏概率相等;(2)对于采集记录≥ 10的物种,选取训练后逻辑数列值的10%,认为该物种存在(Liu et al, 2018)。

上述设置均在MaxEnt模型中完成。模型精度依据受试者工作特征曲线(ROC)与横坐标围成的面积,即AUC值来评估,本研究设定当AUC值 ≥ 0.75时,该模型精度满足要求(Marmion et al, 2009)。

1.2 生物多样性指数的计算

选取在线建树软件phyloomatic (Webb & Donoghue, 2005)为黄土高原地区293种木本植物构建系统发育树,选择Zanne等(2014)的进化树骨架,分辨率为属级分类水平,若进化树上没有该属的信息,则到科级。该树基于APG III被子植物分类系统构建,可以直接输出带有支长的进化树,是至今为止最大的植物系统发育树,在大尺度、多类群研究中被广

表1 保留的环境因子间的Spearman相关系数

Table 1 Spearman correlation coefficient between reserved environmental variables

	年平均温度 Annual mean temperature	平均日较差 Mean diurnal range	温度季节性 Temperature seasonality	最热月最高温 Max. temperature of warmest month	最冷月最低温 Min. temperature of coldest month	年平均降水量 Annual precipitation
平均日较差 Mean diurnal range	-0.197					
温度季节性 Temperature seasonality	-0.110	0.750				
最热月最高温 Max. temperature of warmest month	0.640	0.436	0.548			
最冷月最低温 Min. temperature of coldest month	0.727	-0.713	-0.687	0.059		
年平均降水量 Annual precipitation	0.362	-0.619	-0.709	-0.167	0.702	
最干月降水量 Precipitation of driest month	0.327	-0.265	-0.134	0.209	0.374	0.602

泛应用(Qian & Sandel, 2017)。本研究对如下4个指数进行了计算:

(1)物种丰富度。它简单直观地反映了研究区域的物种数量水平,表示为所关注的空间单元内所有物种的总和。

(2)物种加权特有性。根据物种的空间分布范围设置每个物种的权重,物种的分布区越小,被赋予的权重越高。具体计算公式为:

$$WE = \sum_{i=1}^n Wi \quad (1)$$

其中, n 是所关注的空间单元分布的物种数, Wi 是第 i 个物种在该单元内的权重。

(3)系统发育多样性。定义为连接系统发育树上所有物种的最短路径的分支长度总和,具体计算公式如下:

$$PD = \sum_{\{c \in C\}} Lc \quad (2)$$

其中, C 为研究区域内所有物种构成的系统发育树最短路径支长总和, c 为 C 的一个分支, Lc 为 c 的分支长度。

(4)系统发育特有性。定义为研究区域内出现的每个物种范围比例加权的长度总和,公式如下:

$$PE = \sum_{\{c \in C\}} Lc / Rc \quad (3)$$

其中, Rc 为 c 分支所代表物种的分布范围。

上述 4 个指数均在 Biodiverse 2.0 中进行计算(Laffan et al, 2010), 与环境因子之间的关系在 SPSS 22.0 软件中通过逐步回归分析方法进行分析。

1.3 特有中心类型分析与显著性检验

系统发育多样性和系统发育特有性均是在实际的系统发育树上计算所得,引入零模型比较树(即保留系统发育树的拓扑结构,假设其分支长度

都相等)可以评估指数是高于期望值或低于期望值(Mishler et al, 2014)。此时实际树与比较树系统发育多样性的比率即为相对系统发育多样性(relative phylogenetic diversity, RPD),实际树与比较树系统发育特有性的比率即为相对系统发育特有性。新、古特有中心分类方法具体步骤如下:首先,识别实际树或比较树系统发育特有性值显著高的网格(单尾检验, $\alpha = 0.05$)并定义为特有中心;其次,根据这些网格的相对系统发育特有性进行分类(双尾检验, $\alpha = 0.05$),显著高的为古特有中心,显著低的为新特有中心,不具显著性的为混合特有中心;最后,对混合特有中心进一步分类,将实际树或比较树系统发育特有性显著高的网格(单尾检验, $\alpha = 0.01$)定义为超级混合特有中心。

PD、PE、RPD和RPE 4个指数的统计学显著性利用随机化零模型进行检验,具体方法是将出现的物种重新随机分配给空间单元但不进行替换,因此,每个物种出现的单元数和每个单元的丰富度保持不变。零模型运行999次进行随机化显著性检验(双尾检验)。对于4个指数的显著性检验,若显著性值 > 0.975,则意味着该空间单元指数显著高于期望值;若显著性值 < 0.025,则意味着该空间单元指数显著小于期望值。上述分析均利用Biodiverse 2.0完成(Laffan et al, 2010)。

2 结果

将黄土高原地区木本植物潜在分布区地图相叠加并进行系统发育分析,获取了物种丰富度、物种加权特有性、系统发育多样性以及系统发育特有性4个指数的空间格局地图(图1)。总体而言,4个指数均呈现出由东南向西北逐渐递减的趋势,数值较

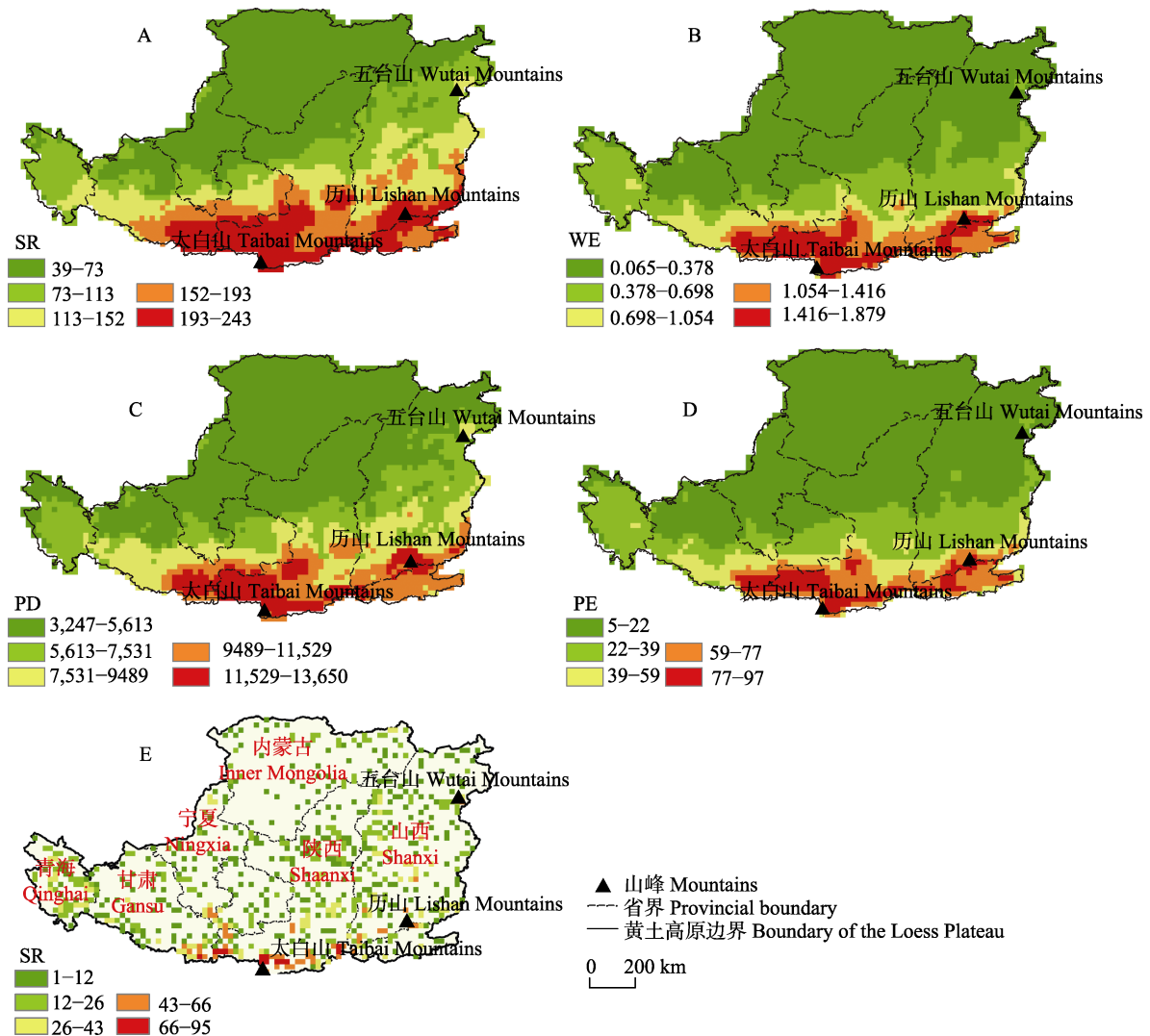


图1 黄土高原地区木本植物多样性分布格局图。(A)物种丰富度(SR);(B)物种加权特有性(WE);(C)系统发育多样性(PD);(D)系统发育特有性(PE);(E)采样记录物种丰富度。

Fig. 1 Spatial pattern of woody plant diversity in the Loess Plateau. (A) Species richness (SR); (B) Weighted endemism (WE); (C) Phylogenetic diversity (PD); (D) Phylogenetic endemism (PE); (E) Species richness of sampling records.

高的区域均出现在黄土高原南部狭长区域。采用自然间断点分级法(Jenks' natural breaks)划分为5个等级后可以看出,生物多样性热点地区集中分布在黄土高原南部的秦岭(太白山)、中条山和历山一带。

逐步回归分析表明,年平均降水量和最冷月最低温两个因子对于物种丰富度、物种加权特有性和系统发育多样性的解释能力分别达到77.2%、65.8%和76.6%。最冷月最低温单因子对于系统发育特有性的解释能力达到52% (表2)。

随机显著性检验表明(图2),对于PD、PE、RPD和RPE,黄土高原中部的观测值显著低于期望值。对于PE和RPE,黄土高原南部地区的观测值显著高

于期望值。黄土高原地区木本植物的特有现象集中在南部地区和青海省,由南向北分别出现了古特有中心和混合特有中心,不存在单独的新特有中心,呈现出较为明显的扩散趋势。青海省具有显著的混合特有现象(图3)。

3 讨论

黄土高原地区木本植物的物种丰富度、物种加权特有性、系统发育多样性和系统发育特有性表现出了相似的趋势,即生物多样性热点地区均集中在该地区南部狭长地带,与秦岭植物区关系密切(张殷波等, 2014)。其中,黄土高原南部的太白山和中

表2 黄土高原地区气候因子与生物多样性指数多元逐步回归的结果。 R_{adj}^2 : 标准化决定系数; β : 回归系数; t : 回归系数 t 检验。
Table 2 Results of multiple stepwise regression of climatic factors and biodiversity indices in the Loess Plateau. R_{adj}^2 : the adjusted coefficients of determination; β : the standardized regression coefficient; t : t test for the regression coefficient.

	R_{adj}^2	β	t
物种丰富度 Species richness			
年平均降水量 Annual precipitation	0.656	0.438	31.316
最冷月最低温 Min. temperature of coldest month	0.772	0.392	30.247
最干月降水量 Precipitation of driest month	0.777	0.098	8.549
平均日较差 Mean diurnal range	0.782	-0.097	7.798
物种加权特有性 Weighted endemism			
年平均降水量 Annual precipitation	0.544	0.197	9.037
最冷月最低温 Min. temperature of coldest month	0.658	-0.445	-2.245
最干月降水量 Precipitation of driest month	0.682	0.288	16.948
最热月最高温 Max. temperature of warmest month	0.700	0.661	3.831
平均日较差 Mean diurnal range	0.701	-0.359	-5.554
温度季节性 Temperature seasonality	0.704	-0.847	-4.621
系统发育多样性 Phylogenetic diversity			
年平均降水量 Annual precipitation	0.652	0.411	21.770
最冷月最低温 Min. temperature of coldest month	0.766	-1.014	-5.746
平均日较差 Mean diurnal range	0.771	-0.466	-8.296
最干月降水量 Precipitation of driest month	0.775	0.121	8.308
温度季节性 Temperature seasonality	0.777	-1.215	-7.670
最热月最高温 Max. temperature of warmest month	0.781	0.885	4.931
年平均温度 Annual mean temperature	0.782	0.264	2.219
系统发育特有性 Phylogenetic endemism			
最冷月最低温 Min. temperature of coldest month	0.520	-0.443	-2.166
年平均降水量 Annual precipitation	0.633	0.157	6.957
最干月降水量 Precipitation of driest month	0.659	0.307	17.472
最热月最高温 Max. temperature of warmest month	0.680	0.653	3.666
平均日较差 Mean diurnal range	0.681	-0.352	-5.270
温度季节性 Temperature seasonality	0.683	-0.866	-4.572

条山地区具有较高的代表性。太白山是秦岭植物区的一部分,地处中国亚热带和暖温带的过渡带上,物种丰富,组成复杂,是中国生物多样性最丰富的地区之一(唐志尧等, 2004)。中条山位于山西省南部,东邻太行山,西与秦岭相望,植物区系丰富,其中有大量珍稀濒危植物(上官铁梁等, 2000)。从区域尺度来看,黄土高原南部的物种多呈狭域分布,因此特有性权重较高。

黄土高原地区是我国半干旱区到半湿润区的过渡地带,降水分布极不均匀,多集中在6-9月(王毅荣等, 2004)。水分对于植被的生产力有着最直接的影响,在本研究中,物种丰富度、物种加权特有性和系统发育多样性3个指数与年平均降水量均呈显著的正相关关系,说明水分是黄土高原半干旱地区植物生长与植被恢复的主要限制因子。Shi等

(2016)通过对黄土高原地区的草本植物年轮解剖发现:黄土高原地区的植物生长对于干旱胁迫有较为敏感的反应,这意味着水分条件是决定黄土高原植物生长的先决条件;另外,气候变暖导致的干旱胁迫会对黄土高原植物生长产生明显的负面影响。本研究中,物种丰富度、物种加权特有性和系统发育多样性3个指数与最冷月最低温呈负相关关系,说明低温限制是影响物种丰富度的另一重要因素,黄土高原地区南部的物种多具有热带属性,生态位的保守性限制了这些物种的向北扩散(Xu et al, 2013; Kerkhoff et al, 2014)。Wang等(2011)利用气候因子、生境异质性和人类活动等指标构建了中国木本植物的解释模型,发现最冷季的平均温度对木本植物丰富度解释能力最高(60%-73%),支持“低温限制”假说,尤其是对于有热带亲缘的类群而言。

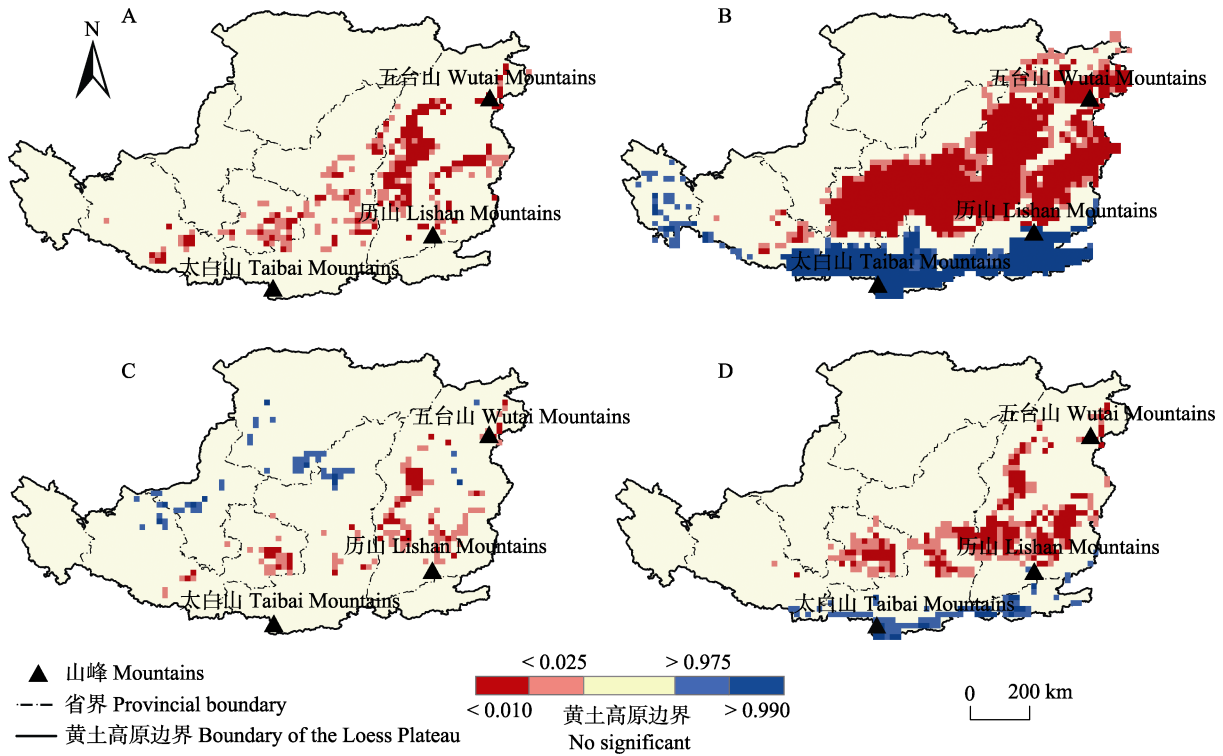


图2 黄土高原地区木本植物多样性指数的显著性检验结果图。(A)系统发育多样性;(B)系统发育特有性;(C)相对系统发育多样性;(D)相对系统发育特有性。
 Fig. 2 Spatial pattern of significant metrics of woody plant in the Loess Plateau. (A) Phylogenetic diversity; (B) Phylogenetic endemism; (C) Relative phylogenetic diversity; (D) Relative phylogenetic endemism.

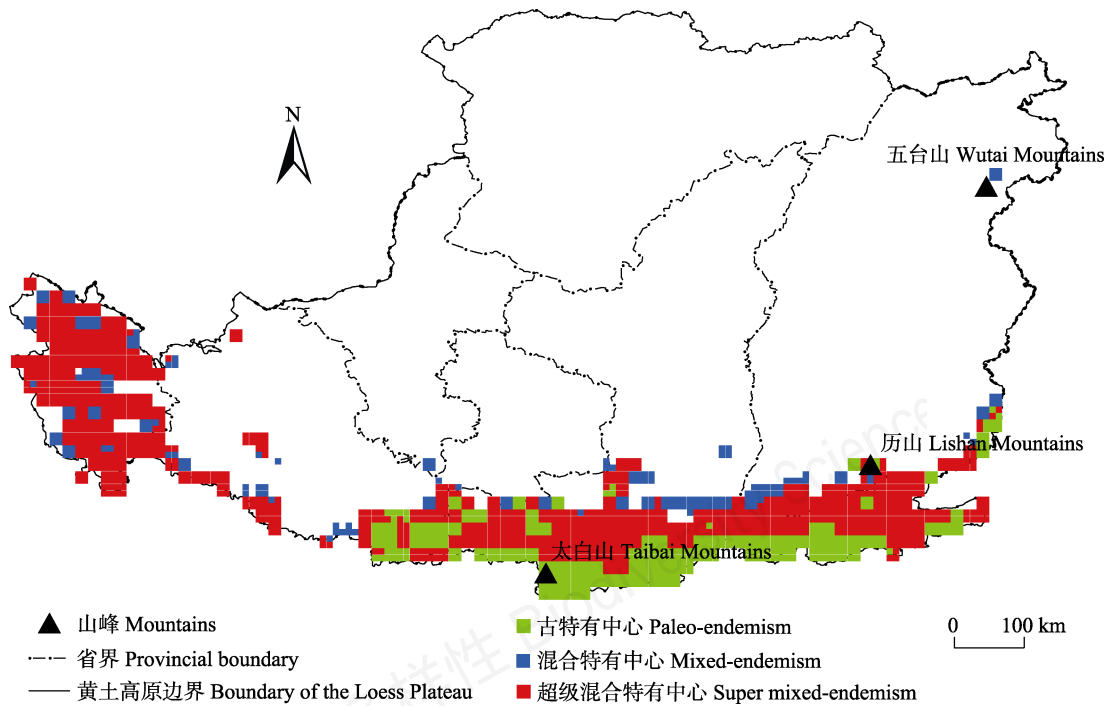


图3 黄土高原地区木本植物新、古特有中心分类
 Fig. 3 The categoral analysis of neo- and paleo-endemism of woody plants in the Loess Plateau

在随机零模型检验中,系统发育多样性、系统发育特有性、相对系统发育多样性和相对系统发育特有性4个指数在黄土高原中部地区(山西省与陕西省中部)显著低于观测值,说明该区域内的物种起源较为古老,在迁移的过程中受到秦岭及中条山脉的横向阻隔而未能向北扩散。对于系统发育特有性和相对系统发育特有性两个指数,随机零模型检验表明在黄土高原地区南部其期望值显著高于观测值,说明该区域内存在较多的年轻分支,尚未向北扩散。根据木本植物的多样性分布格局及特有中心性质分类的结果,黄土高原地区植物区系过渡性特点十分明显,具有热带亲缘的物种在该区域内占较高的比重。青海省具有超级混合特有现象,推测是因该地区山脉较多造成地理隔离,限制了植物的扩散迁移。

本研究的生物多样性格局是基于物种潜在分布区地图获得,当前黄土高原地区尚未进行植物普查或标本的系统采集,因此通过原始资料收集的记录远低于现实丰富度,而且大部分空间单元中物种记录为缺失,仅有7%的空间单元存在物种记录(图 1A、1E),而物种分布模型能够对此类物种存在信息的缺失做出较好的补充。但是以模拟的方式获取的丰富度地图仍然存在较大的不确定性:(1)物种分布模型所获取的是物种的气候适生区,但是现实中物种分布受扩散能力、种间相互作用等因素制约,潜在分布区与实际分布区可能存在较大的差异(Merow et al, 2013);(2)虽然本文中使用的黄土高原地区是地理边界,但是该地区内尚未进行过标本的系统采集,标本的采集完整程度存在较大的不确定性;(3)由于部分物种样本量过少,在物种分布建模中不具有统计学意义,本研究对该部分物种进行了剔除,但这类物种仍可能为狭域种或极小种群,对生物多样性保护有着较高的现实意义(Ma et al, 2013)。将来,随着物种分布建模理论不断发展以及标本采集量的逐渐丰富,模拟结果的可靠性能在很大程度得到提高。

参考文献

- Barnabas HD, Michelle B, Davies TJ (2015) Spatial incongruence among hotspots and complementary areas of tree diversity in southern Africa. *Diversity and Distributions*, 21, 769–780.
- Barnabas HD, Peter LR, Jeyanthi G, Daniel SP, Ben GH, Michelle G (2018) Spatial overlaps between the global protected areas network and terrestrial hotspots of evolutionary diversity. *Global Ecology and Biogeography*, 28, 757–766.
- Chen ZD, Li DZ (2013) On Barcode of Life and Tree of Life. *Plant Diversity and Resources*, 35, 675–681. (in Chinese with English abstract) [陈之端, 李德铎 (2013) 生命条形码与生命之树. *植物分类与资源学报*, 35, 675–681.]
- Crisp MD, Laffan SW, Linder HP, Monro A (2001) Endemism in the Australian flora. *Journal of Biogeography*, 28, 183–198.
- Donoghue MJ (2008) A phylogenetic perspective on the distribution of plant diversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 105, 11549–11555.
- Faith DP (1992) Conservation evaluation and phylogenetic diversity. *Biological Conservation*, 61, 1–10.
- Feng XM, Fu BJ, Piao SL, Wang S, Ciais P, Zeng ZZ, Lu Y, Zeng Y, Li Y, Jiang XH, Wu BF (2016) Revegetation in China's Loess Plateau is approaching sustainable water resource limits. *Nature Climate Change*, 6, 1019–1022.
- Forest F, Grenyer R, Rouget M, Davies TJ, Cowling RM, Faith DP, Balmford A, Manning JC, Proches S, van der Bank M, Reeves G, Hedderson TAJ, Savolainen V (2007) Preserving the evolutionary potential of floras in biodiversity hotspots. *Nature*, 445, 757–760.
- Francis AP, Currie DJ (2003) A globally consistent richness-climate relationship for angiosperms. *The American Naturalist*, 161, 523–536.
- Ge XJ (2015) Application of DNA barcoding in phylofloristics study. *Biodiversity Science*, 23, 295–296. (in Chinese) [葛学军 (2015) DNA条形码在植物系统发育区系学研究中的应用. *生物多样性*, 23, 295–296.]
- Graham MH (2003) Confronting multicollinearity in ecological multiple regression. *Ecology*, 84, 2809–2815.
- Huang JH, Chen B, Liu CR, Lai JS, Zhang JL, Ma KP (2012) Identifying hotspots of endemic woody seed plant diversity in China. *Diversity and Distributions*, 18, 673–688.
- Huang JH, Zhang JL, Yang Y, Ma KP (2013) Advances in methods for measuring patterns of endemic plant diversity. *Biodiversity Science*, 21, 99–110. (in Chinese with English abstract) [黄继红, 张金龙, 杨永, 马克平 (2013) 特有植物多样性分布格局测度方法的新进展. *生物多样性*, 21, 99–110.]
- Jetz W, Thomas GH, Joy JB, Hartmann K, Mooers AO (2012) The global diversity of birds in space and time. *Nature*, 491, 444–448.
- Kerkhoff AJ, Moriarty PE, Weiser MD (2014) The latitudinal species richness gradient in New World woody angiosperms is consistent with the tropical conservatism hypothesis. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 111, 8125–8130.
- Laffan SW, Lubarsky E, Rosauer DF (2010) Biodiverse, a tool for the spatial analysis of biological and related diversity. *Ecography*, 33, 643–647.
- Liu CR, White M, Newell G (2018) Detecting outliers in

- species distribution data. *Journal of Biogeography*, 45, 164–176.
- Lu LM, Sun M, Zhang JB, Li HL, Lin L, Yang T, Chen M, Chen ZD (2014) Tree of life and its applications. *Biodiversity Science*, 22, 3–20. (in Chinese with English abstract) [鲁丽敏, 孙苗, 张景博, 李宏雷, 林立, 杨拓, 陈闽, 陈之端 (2014) 生命之树及其应用. *生物多样性*, 22, 3–20.]
- Ma YP, Chen G, Grumbine ED, Dao ZL, Sun WB, Guo HJ (2013) Conserving plant species with extremely small populations (PSESP) in China. *Biodiversity and Conservation*, 22, 803–809.
- Marmion M, Parviainen M, Luoto M, Heikkinen RK, Thuiller W (2009) Evaluation of consensus methods in predictive species distribution modelling. *Diversity and Distributions*, 15, 59–69.
- Merow C, Smith MJ, Silander JA (2013) A practical guide to MaxEnt for modeling species' distributions: What it does, and why inputs and settings matter. *Ecography*, 36, 1058–1069.
- Mishler BD, Knerr N, Gonzalez-Orozco CE, Thornhill AH, Laffan SW, Miller JT (2014) Phylogenetic measures of biodiversity and neo- and paleo-endemism in Australian *Acacia*. *Nature Communications*, 5, 4473.
- Phillips SJ, Anderson RP, Schapire RE (2006) Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling*, 190, 231–259.
- Qian H (2013) Environmental determinants of woody plant diversity at a regional scale in China. *PLoS ONE*, 8, e75832.
- Qian H, Jin Y, Ricklefs RE (2017) Phylogenetic diversity anomaly in angiosperms between eastern Asia and eastern North America. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 114, 11452–11457.
- 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.
- Raes N, Ter Steege H (2007) A null-model for significance testing of presence-only species distribution models. *Ecography*, 30, 727–736.
- Rosauer D, Laffan SW, Crisp MD, Donnellan SC, Cook LG (2009) Phylogenetic endemism: A new approach for identifying geographical concentrations of evolutionary history. *Molecular Ecology*, 18, 4061–4072.
- Schmidt-Lebuhn AN, Knerr NJ, Miller JT, Mishler BD (2015) Phylogenetic diversity and endemism of Australian daisies (Asteraceae). *Journal of Biogeography*, 42, 1114–1122.
- Shangguan TL, Zhang F, Fan LS (2000) Analysis on the flora of xylophyta in Zhongtiao Mountains, Shanxi. *Bulletin of Botanical Research*, 20, 143–155. (in Chinese with English abstract) [上官铁梁, 张峰, 樊龙锁 (2000) 中条山木本植物区系地理成分分析. *植物研究*, 20, 143–155.]
- Shapcott A, Forster PI, Guymer GP, McDonald WJF, Faith DP, Erickson D, Kress WJ (2015) Mapping biodiversity and setting conservation priorities for SE Queensland's rainforests using DNA barcoding. *PLoS ONE*, 10, e0122164.
- Shi SL, Li ZS, Wang H, Arx GV, Lü YH, Wu X, Wang XC, Liu GH, Fu BJ (2016) Roots of forbs sense climate fluctuations in the semi-arid Loess Plateau: Herb-chronology based analysis. *Scientific Reports*, 6, 28535.
- Tang CW, Sun XG, Xiao DN (2005) Priority area assessment for species diversity conservation of spermatophytic genera endemic to China in Gansu Province. *Chinese Journal of Ecology*, 24, 1127–1133. (in Chinese with English abstract) [汤萃文, 孙学刚, 肖笃宁 (2005) 甘肃省中国种子植物特有属物种多样性保护优先地区分析. *生态学杂志*, 24, 1127–1133.]
- Tang ZY, Fang JY, Zhang L (2004) Patterns of woody plant species diversity along environmental gradients on Mt. Taibai, Qinling Mountains. *Biodiversity Science*, 12, 115–122. (in Chinese with English abstract) [唐志尧, 方精云, 张玲 (2004) 秦岭太白山木本植物物种多样性的梯度格局及环境解释. *生物多样性*, 12, 115–122.]
- Wang L, Li YY, Li YY (2004) The eco-environment deterioration and its counter measures in the Loess Plateau. *Journal of Natural Resources*, 19, 263–271. (in Chinese with English abstract) [王力, 李裕元, 李秧秧 (2004) 黄土高原生态环境的恶化及其对策. *自然资源学报*, 19, 263–271.]
- Wang YF, Xiao XM (1993) Climatic gradient of main vegetation types in the Loess Plateau region. *Acta Botanica Sinica*, 35, 291–299. (in Chinese with English abstract) [王义凤, 肖向明 (1993) 黄土高原地区主要植被类型的气候梯度分布. *植物学报*, 35, 291–299.]
- Wang YR, Yin XZ, Yuan ZP (2004) Main characteristics of climate system in Loess Plateau in China. *Journal of Catastrophology*, 19(S1), 39–45. (in Chinese with English abstract) [王毅荣, 尹宪志, 袁志鹏 (2004) 中国黄土高原气候系统主要特征. *灾害学*, 19(S1), 39–45.]
- Wang ZH, Fang JY, Tang ZY, Lin X (2011) Patterns, determinants and models of woody plant diversity in China. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 278, 2122–2132.
- Webb CO, Donoghue MJ (2005) Phylomatic: Tree assembly for applied phylogenetics. *Molecular Ecology Notes*, 5, 181–183.
- Wisz MS, Hijmans RJ, Li J, Peterson AT, Graham CH, Guisan A (2008) Effects of sample size on the performance of species distribution models. *Diversity and Distributions*, 14, 763–773.
- Xu XT, Wang ZH, Rahbek C, Lessard JP, Fang JY (2013) Evolutionary history influences the effects of water-energy dynamics on oak diversity in Asia. *Journal of Biogeography*, 40, 2146–2155.
- Zanne AE, Tank DC, Cornwell WK, Eastman JM, Smith SA, FitzJohn RG, McGlenn DJ, O'Meara BC, Moles AT, Reich PB, Royer DL, Soltis DE, Stevens PF, Westoby M, Wright

- IJ, Aarssen L, Bertin RL, Calaminus A, Govaerts R, Hemmings F, Leishman MR, Oleksyn J, Soltis PS, Swenson NG, Warman L, Beaulieu JM (2014) Three keys to the radiation of angiosperms into freezing environments. *Nature*, 506, 89–92.
- Zhang HH, Huang ZB (2001) Bio-climatic division and restoration of the degraded ecosystem on the Loess Plateau. *Journal of Arid Land Resources and Environment*, 15(1), 64–71. (in Chinese with English abstract) [张厚华, 黄占斌 (2001) 黄土高原生物气候分区与该区生态系统的恢复. *干旱区资源与环境*, 15(1), 64–71.]
- Zhang JL (2017) plantlist: Looking up the Status of Plant Scientific Names based on the Plant List Database. R package version 0.3.0. <https://github.com/helixcn/plantlist/>. (accessed on 2019-01-06)
- Zhang MG, Slik JWF, Ma KP (2017) Priority areas for the conservation of perennial plants in China. *Biological Conservation*, 210, 56–63.
- Zhang WH, Li DW, Liu GB, Xu XH (2002) The characteristics of the seed plant flora in Loess Plateau. *Bulletin of Botanical Research*, 22, 373–379. (in Chinese with English abstract) [张文辉, 李登武, 刘国彬, 徐兴华 (2002) 黄土高原地区种子植物区系特征. *植物研究*, 22, 373–379.]
- Zhang YB, Guo LL, Wang W, Tian Y, Li JS (2014) Spatial distribution patterns of species richness and hotspots of protected plants in Qinling Mountain. *Acta Ecologica Sinica*, 34, 2109–2117. (in Chinese with English abstract) [张殷波, 郭柳琳, 王伟, 田瑜, 李俊生 (2014) 秦岭重点保护植物丰富度空间格局与热点地区. *生态学报*, 34, 2109–2117.]
- 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.]

(责任编辑: 王绪高 责任编辑: 黄祥忠)



•研究报告•

鼎湖山南亚热带常绿阔叶林叶功能性状 沿群落垂直层次的种内变异

张入匀^{1,2,3} 李艳朋^{1,2,3} 倪云龙^{1,2,3} 桂旭君^{1,2,3} 练琚愉^{1,2} 叶万辉^{1,2*}

1 (中国科学院华南植物园退化生态系统植被恢复与管理重点实验室, 广州 510650)

2 (中国科学院华南植物园广东省应用植物学重点实验室, 广州 510650)

3 (中国科学院大学, 北京 100049)

摘要: 探究功能性状沿着环境梯度如何变化一直以来是基于性状的群落生态学的核心问题之一。尽管功能性状存在种内和种间变异, 但种内变异沿环境梯度如何变化仍有待探究。本文以鼎湖山南亚热带常绿阔叶林1.44 ha塔吊样地内16个树种的2,820个个体为研究对象, 探究4种叶功能性状(比叶面积、叶干物质含量、叶厚度和叶面积)沿群落垂直层次的种内变异。首先, 利用随机效应线性模型量化塔吊样地内的种内变异和种间变异; 其次, 利用Kmeans函数将森林的垂直层次划分为灌木层、亚冠层和林冠层, 并通过构建回归模型探究叶功能性状在群落垂直层次中的种内变异格局。最后, 应用混合线性模型和单因素方差分析的方法探究叶功能性状沿垂直层次的种内变异是否具有物种依赖性。结果表明: 在局域群落中, 并非所有叶功能性状的种内变异都低于种间变异; 叶功能性状在不同垂直层次的种内变异格局存在显著差异, 且种内变异与垂直范围呈正相关; 叶功能性状的种内变异具有较强的物种依赖性, 因此树种差异相对于小环境解释了更多的性状变异; 此外, 不同叶功能性状的种内变异沿垂直层次的变化趋势并不一致。本研究发现种内变异对于物种共存具有重要作用。

关键词: 种内变异; 垂直层次; 小环境; 叶功能性状; 物种共存

Intraspecific variation of leaf functional traits along the vertical layer in a subtropical evergreen broad-leaved forest of Dinghushan

Ruyun Zhang^{1,2,3}, Yanpeng Li^{1,2,3}, Yunlong Ni^{1,2,3}, Xujun Gui^{1,2,3}, Juyu Lian^{1,2}, Wanhui Ye^{1,2*}

1 Key Laboratory of Vegetation Restoration and Management of Degraded Ecosystems, South China Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510650

2 Guangdong Provincial Key Laboratory of Applied Botany, South China Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510650

3 University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049

Abstract: Exploring how functional traits vary along environmental gradients has always been one of the core issues of trait-based community ecology. While functional traits vary both among species and within species, little is known about how intraspecific variation changes along environmental gradients. We explored how intraspecific trait variations of four leaf functional traits (specific leaf area, leaf dry matter content, leaf thickness, leaf area) varied along vertical layer within community using data for 2,820 individuals belonging to 16 species in a 1.44-ha plot in the south subtropical evergreen broad-leaved forest in Dinghushan. First, we quantified the relative importance of intra- and interspecific trait variation within the canopy crane plot using linear random effect model. Trees were classified into three categories: shrub, subcanopy, canopy using the Kmeans method and investigated the patterns of intraspecific trait variation in different vertical layer using regression models. Finally, we explored whether intraspecific trait variation in different vertical layers depended on species differences using linear mixed effect models and a one-way

收稿日期: 2019-08-28; 接受日期: 2019-12-02

基金项目: 中国科学院战略性先导科技专项(XDB31030000)、国家重点研发计划(2017YFC0505802)、中国森林生物多样性监测网络建设项目和广东省国家级自然保护区生物多样性监测服务项目(1210-1741YDZB0401-1)

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: why@scbg.ac.cn

analysis of variance. Results suggest that general intraspecific trait variation was lower than interspecific variation in the local community. Moreover, the pattern of intraspecific trait variation differed significantly among different vertical layer, and intraspecific trait variation was positively correlated with the vertical range. Intraspecific variation of leaf functional traits strongly depended on species differences, so species differences were relatively more important than microenvironment in explaining trait variation. In addition, intraspecific variation of different leaf functional traits showed different trends along vertical layer. Our study found the important role of intraspecific trait variation in species coexistence.

Key words: intraspecific variation; vertical layer; microenvironments; leaf functional traits; species coexistence

植物功能性状(functional traits)是包含了“形态-生理-物候”特征的植物属性, 这些属性通过影响植物的存活、生长和繁殖进而影响其对环境的适应能力(Violle et al, 2007; Reich, 2014)。探究功能性状差异与环境梯度的关系能够预测随环境变化的生态过程, 因此被广泛用于基于性状的群落生态学研究(McGill et al, 2006; Kraft et al, 2008; Shipley et al, 2016)。目前, 基于全球性状数据的研究表明, 大尺度的气候变化可以解释叶片性状变异的一部分, 而小尺度的局域环境对叶片性状变异也存在影响(Wright et al, 2004; Siefert et al, 2015)。在局域群落中, 光合有效辐射、空气温度、相对湿度和蒸汽压亏缺(vapor pressure deficit)等环境因子会呈现梯度性变化(Anhuf & Rollenbeck, 2001), 进而导致比叶面积、叶厚度等叶片性状的平均值随着垂直层次发生显著变化(Petter et al, 2016)。群落内部的环境异质性扩大了植物的生态位, 因此探究群落不同垂直层次中的小环境对性状变异的影响至关重要(Travis et al, 2013; Scheffers et al, 2014)。

诸多研究已经揭示, 植物性状随群落垂直层次的小环境发生显著的变化(Rozendaal et al, 2006; Markesteijn et al, 2007)。林冠作为森林与外界环境相互作用最直接和最活跃的关键生态界面(Hopkin, 2005; Nakamura et al, 2017), 其在光照的直接作用下, 也具有较高的温度。为了更好地适应林冠的强光以及高温环境, 林冠层植物通常具有较高的气孔密度、气孔指数和比叶重(Ichie et al, 2016)。与林冠层植物相比, 林下层植物不仅要在较低光照的环境下实现光合效益最大化, 同时也要降低由于高湿度导致的水分输送的成本(Poorter et al, 2000), 因此它们通常具有较低的叶厚度和气孔密度以及较高的叶面积和比叶面积(Weerasinghe et al, 2014; Kenzo et al, 2015)。由此可见, 在局域群落的垂直空间中,

植物可以通过调节叶功能性状来适应不同的环境, 进而实现在资源获取与资源保守策略中的相互转换(He & Yan, 2018)。尽管以往的研究发现探究群落性状平均值与树高的关系有利于解释不同垂直层次的功能性状差异, 然而这一方法存在一定的局限性(Violle et al, 2012; Petter et al, 2016)。最近的研究已经证明性状的种内变异(intraspecific trait variation)可以调节功能性状对环境的响应方式, 这对理解物种共存机制和预测全球变化有重要意义(Violle et al, 2012; Siefert et al, 2015; Moran et al, 2016; Yang et al, 2018)。这使得生态学者们开始重新审视这一问题, 即在群落生态学的研究中是否要考虑种内变异?

Siefert等(2015)发现全球尺度的种内变异不受气候的影响。但仍有一些树种的种内变异与年均温和年降水量呈现显著关系(Rosbakh et al, 2015; Heilmeyer, 2019)。此外, 功能性状的种内变异也与植株大小密切相关(He & Yan, 2018), 而植株大小也体现了其对垂直层次小环境的响应。以往关于种内变异与垂直层次变化的研究多开展于附生植物群落, Petter等(2016)发现林内附生植物的种内变异更易受垂直层次小环境的影响: 如附生植物的气孔密度与降水量呈正相关, 与蒸汽压亏缺呈负相关(Cach-Perez et al, 2016)。Coyle (2017)则发现林冠层附生植物的性状对环境的响应十分微弱, 但是分类群内的性状变异对环境的响应却十分强烈。对木本植物群落而言, 由于对林冠层开展监测较为困难, 因此相关的研究多局限于林下层。Burton等(2017)发现林下层树种叶功能性状的种内变异在一定程度上受环境条件、资源以及竞争的控制, 其中光照和林下覆盖度是影响种内变异的主要环境因子。

塔吊技术的应用为探究木本植物群落中叶功能性状沿垂直层次的种内变异提供了良好的实验

条件。2014年6月,在中国林冠生物多样性监测专项网的组织下,中国科学院在鼎湖山建立了森林塔吊样地(马克平, 2015; 沈浩等, 2017)。本研究以鼎湖山亚热带常绿阔叶林1.44 ha塔吊样地为研究对象,利用塔吊测量了灌木层、亚冠层以及林冠层共16个物种的2,820个木本植物个体的4种叶功能性状。将垂直层次作为森林群落中随垂直层次梯度性变化的光合有效辐射、温度、相对湿度和蒸汽压亏缺等小环境的替代指标(Petter et al, 2016)。利用单因素方差分析和混合线性模型(linear mixed model)等方法,期望探讨以下科学问题: (1)在局域群落中叶功能性状的种内变异占总变异的比例是多少? (2)叶功能性状在群落不同垂直层的种内变异格局是否不同? (3)叶功能性状在不同垂直层的种内变异是否具有物种依赖性?

1 材料与方法

1.1 研究区域概况

鼎湖山塔吊样地位于广东省肇庆市鼎湖山国家级自然保护区(23°09′–23°11′ N, 112°30′–112°33′ E), 面积为1.44 ha (120 m × 120 m), 植被类型为亚热带季风常绿阔叶林。样地所在区域的年均温和年降水量分别为20.9°C和1,929 mm (叶万辉等, 2008)。鼎湖山森林塔吊的独立起升高度为54.4 m, 吊臂最大工作半径为60.0 m, 其旋转一周可覆盖的样地面积超过1.0 ha。

鼎湖山亚热带常绿阔叶林1.44 ha塔吊样地是参照美国史密森热带森林研究中心(Center for Tropical Forest Science, CTFS)的调查技术规范(Condit, 1998)建立的, 调查过程中对样地内所有胸径(DBH) > 1.0 cm的木本植物进行测量、定位和挂牌标记。该样地于2014年10月完成首次调查, 并于2018年11月完成了第1次复查(桂旭君等, 2019)。本研究利用的是第1次复查数据。

1.2 叶功能性状测量

根据第1次复查数据, 1.44 ha塔吊样地内共有4,879个个体。本研究选取了样地内个体数大于50, 且存在于至少两个垂直层次的物种进行分析。符合上述取样条件的有16个物种, 共2,820个个体。对于每个个体, 我们都测量了4种叶功能性状, 分别为: 比叶面积(specific leaf area, SLA)、叶干物质含量(leaf dry matter content, LDMC)、叶面积(leaf area, LA)

和叶厚度(leaf thickness, LT)。比叶面积对植物生长十分重要, 它体现了植物有效捕获光和光合作用的能力(Reich et al, 1997)。叶片吸收的光量以及二氧化碳的扩散能力依赖于叶厚度(Agusti et al, 1994; Pickup et al, 2005)。叶面积与叶片能量和水分平衡相关, 而部分叶片水分关系也取决于叶干物质含量(Perez-Harguindeguy et al, 2013)。

对每个取样个体均随机选取其林冠层的6片成熟、健康且完整的叶片。叶功能性状的测定方法参照Cornelissen等(2003)的功能性状采集手册中的标准方法。对于每个取样叶片, 首先用剪刀除去叶柄, 然后使用扫描仪(CanoScan LiDE 700F, 北京)和图像处理软件(ImageJ版本1.43u; National Institute of Mental Health, Bethesda, MD)测量叶面积。随后用游标卡尺测量叶厚度(mm): 首先将6片叶子的边缘对齐, 测量时尽量避开主脉和二级脉, 分别记录叶片上、中、下3个部位的数值, 然后计算6片叶子上、中、下三部分的平均值, 并以此作为该个体的叶厚度。将叶片用精确度为千分之一的天平(JA2103N)称取鲜重后, 置于60°C的烘箱烘干至少72 h, 测量获得叶干重, 并将叶干重与叶鲜重的比值记作叶干物质含量(g/g), 叶面积与叶干重的比值即为比叶面积(cm²/g)。

1.3 数据分析

1.3.1 局域群落中叶功能性状的种内变异占总变异的比例

为了分解各个叶功能性状的种内变异与种间变异, 本研究运用混合线性模型对不同层次的方差进行分解(Auger & Shipley, 2013)。对每个叶功能性状构建仅有截距的随机效应模型(树种作为随机效应), 将叶功能性状变异分解为种内变异和种间变异两部分。公式如下:

$$y_{ij} = \mu_i + \varepsilon_{ij} \quad (1)$$

其中, y_{ij} 是第*i*个树种的第*j*个个体的叶功能性状值, μ_i 是解释树种水平叶功能性状变异的随机方差项, ε_{ij} 是残差。

1.3.2 森林群落垂直结构划分

本研究利用林冠塔吊和测高杆准确测量样地内每棵树的实际高度。通过对树高进行聚类分析确定垂直分层的结果。使用R语言的Kmeans函数根据成熟树木的高度将森林垂直结构分为三类(附录1): 灌木层[1.4 m, 6.1 m]、亚冠层(6.1 m, 13.6 m)和林冠

层(13.6 m, 27.1 m]。需要指出的是,这种分层方法基本符合我们的野外实际观测结果,这也在一定程度上说明了此方法具有合理性。

1.3.3 叶功能性状在不同垂直层的种内变异格局

计算每个树种的4种叶功能性状在不同垂直层次的变异系数(coefficient of variation, CV)平均值,通过线性回归的方法分析叶功能性状变异系数平均值与垂直范围的关系。利用单因素方差分析对不同垂直层次的叶功能性状变异系数平均值进行差异显著性分析。

$$y_i = \alpha + \beta x_i + \varepsilon_i \quad (2)$$

其中, y_i 是树种*i*的性状变异系数均值, α 和 β 分别是线性模型的截距和斜率, x_i 是树种*i*的垂直范围即树高最大值与树高最小值的差, ε_i 是残差。

1.3.4 叶功能性状在不同垂直层种内变异的物种依赖性

运用单因素方差分析的方法对不同树种的叶功能性状进行差异显著性分析。为了使数据接近正态分布,本研究对部分树种的叶功能性状进行对数转换(附录2)。

以树种和垂直层次为固定效应,以样方为随机效应,通过限制最大似然法(restricted maximum likelihood)对模型进行拟合,以赤池信息准则(Akaike information criterion, AIC)作为评判标准选择模型。本研究还估计了每个模型的边际决定系数(marginal R^2 , R_m^2)和条件决定系数(conditional R^2 , R_c^2),分别表示仅由固定效应解释的方差以及固定效应和随机效应共同解释的方差。 R_m^2 和 R_c^2 反映了变量对解释性状变化的重要性(Nakagawa & Schielzeth, 2013)。

本研究所有数据分析与绘图均在R 3.4.4中完成。数据分析主要使用R软件的lme4 (Douglas et al, 2015)、lmerTest (Kuznetsova et al, 2017)和ggplot2包(Wickham, 2016)等软件包完成。

2 结果

2.1 局域群落中叶功能性状的种内变异占总变异的比例

除了叶厚度,其他叶功能性状的种间变异均大于种内变异(图1)。叶厚度(种间变异和种内变异分别为0.43和0.57)的种内变异最大,其次是比叶面积(分别为0.58和0.42)和叶干物质含量(分别为0.69和0.31),叶面积(分别为0.83和0.17)的种内变异最小。

2.2 叶功能性状在不同垂直层的种内变异格局

单因素方差分析结果表明,林冠层的种内变异显著高于灌木层($P < 0.05$, 图2A),亚冠层的种内变异与灌木层和林冠层没有显著差异(图2A)。种内变异(叶功能性状变异系数平均值)与垂直范围呈显著正相关($P < 0.05$, 图2B)。

2.3 叶功能性状在不同垂直层种内变异的物种依赖性

固定效应解释了77% (叶干物质含量)到88% (叶面积)的性状变异,但随机效应(样方)解释的方差很小(表1)。叶干物质含量和叶面积的变异主要与树种的差异有关,由树种解释的 R^2 分别为0.71和0.82 (图3);而比叶面积和叶厚度的变异除了受树种差异的影响外,由垂直分层导致异质性的小环境对其的贡献也很大(表1)。比叶面积和叶厚度沿垂直层次的种内变异有两种响应类型:88%的树种其比叶面积随垂直层次升高而显著降低,12%的树种没有变化(图4);69%的树种叶厚度随垂直层次升高而显著增加,31%的树种没有变化(图5)。而叶干物质含量和叶面积沿垂直层次的种内变异有3种响应类型:38%的树种其叶干物质含量随垂直层次升高而显著增加,19%的树种显著降低,43%的树种则没有变化(图6);56%的树种的叶面积随垂直层次升高而显著降低,13%的树种显著增加,31%的树种没有变化(图7)。

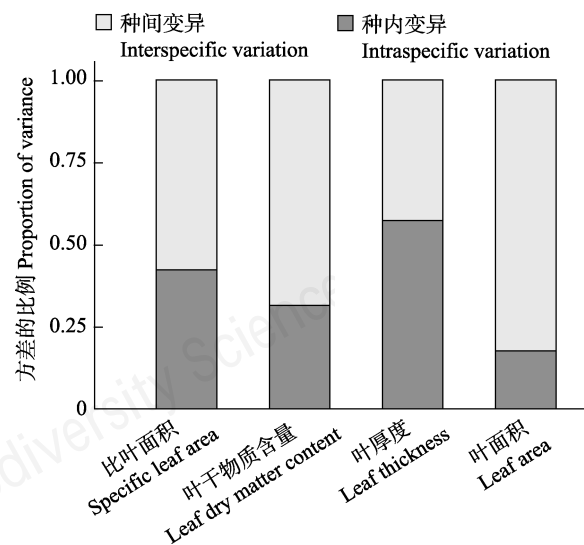


图1 叶功能性状变异来源,基于物种间和物种内两个水平的方差分解。

Fig. 1 Sources of variation in leaf functional traits. Variance decomposition based on inter- and intraspecific levels.

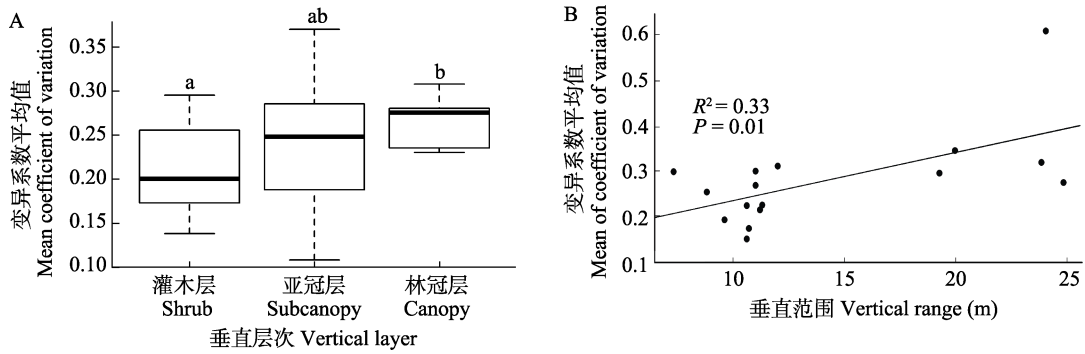


图2 叶功能性状在群落不同垂直层的种内变异格局。(A)叶功能性状的变异系数平均值在各个垂直层次的差异,不同字母表示差异显著($P < 0.05$)。(B)叶功能性状的变异系数平均值与垂直范围的关系。

Fig. 2 The patterns of intraspecific variation of leaf functional traits in different vertical layer. (A) The difference in the mean coefficient of variation of leaf functional traits at each vertical layer, the different letters indicate significantly different at 0.05 level. (B) The relationship between the mean coefficient of variation of leaf functional traits and vertical range.

表1 比较叶功能性状-小环境模型(AIC)和边际决定系数(R_m^2), 条件决定系数(R_c^2)。

Table 1 Comparisons of leaf functional traits-microenvironment models (AIC) and marginal R^2 (R_m^2) and conditional R^2 (R_c^2).

叶功能性状 Leaf functional traits	固定效应 Fixed effect	R_m^2	R_c^2	AIC
比叶面积 Specific leaf area	垂直层次 Vertical layer	0.82	0.82	-402.55
干物质含量 Leaf dry matter content	垂直层次 Vertical layer	0.77	0.77	2,314.78
叶厚度 Leaf thickness	垂直层次 Vertical layer	0.85	0.85	-1,433.96
叶面积 Leaf area	垂直层次 Vertical layer	0.88	0.88	1,547.18

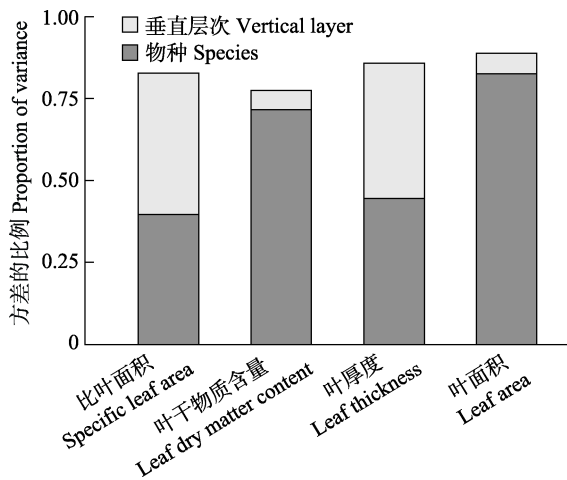


图3 模型中各个叶功能性状由固定效应解释的方差占总体方差的比例

Fig. 3 Proportion of the total variation explained by fixed effect in the models for each leaf functional traits

3 讨论

3.1 局域群落中叶功能性状的种内变异占总变异的的比例

本研究发现与不同生态策略相关的叶功能性状的种内变异存在较大差异: 叶经济型谱性状(比叶面积和叶干物质含量)的种内变异相对较大。这与

以往的研究结果一致, 这是由植物对光照、养分等环境因子响应的可塑性和遗传变异所导致的(Wright et al, 2004; Scheepens et al, 2010)。此外, 对于同属于叶经济型谱性状的比叶面积和叶干物质含量而言, 比叶面积具有更大的种内变异, 这可能与比叶面积自身较大的遗传变异有关(Wilson et al, 1999)。比叶面积更大的种内变异使得同一树种的不同个体间也能够表现出更大的差异(Wilson et al, 1999), 这对于物种共存具有十分重要的意义。例如, 局域群落中光照通常会沿着森林的垂直层次表现出梯度变化, 通过提高个体间的比叶面积差异, 植物便可以更为充分地利用不同垂直层次内的光环境(唐青青等, 2016)。不同于叶经济型谱性状, 叶片大小的种内变异并非都小于种间变异(图1)。具体而言, 叶面积的种内变异远小于种间变异, 而叶厚度的种内变异却大于种间变异。尽管Rozenaal等(2006)认为叶片大小的可塑性十分受限, 进而导致与叶片大小相关的性状的种内变异小于种间变异。然而Petter等(2016)发现叶厚度沿着群落垂直层次的变异具有较强的树种特性, 这可能是导致局域群落中叶厚度具有更大种内变异水平的原因。由此

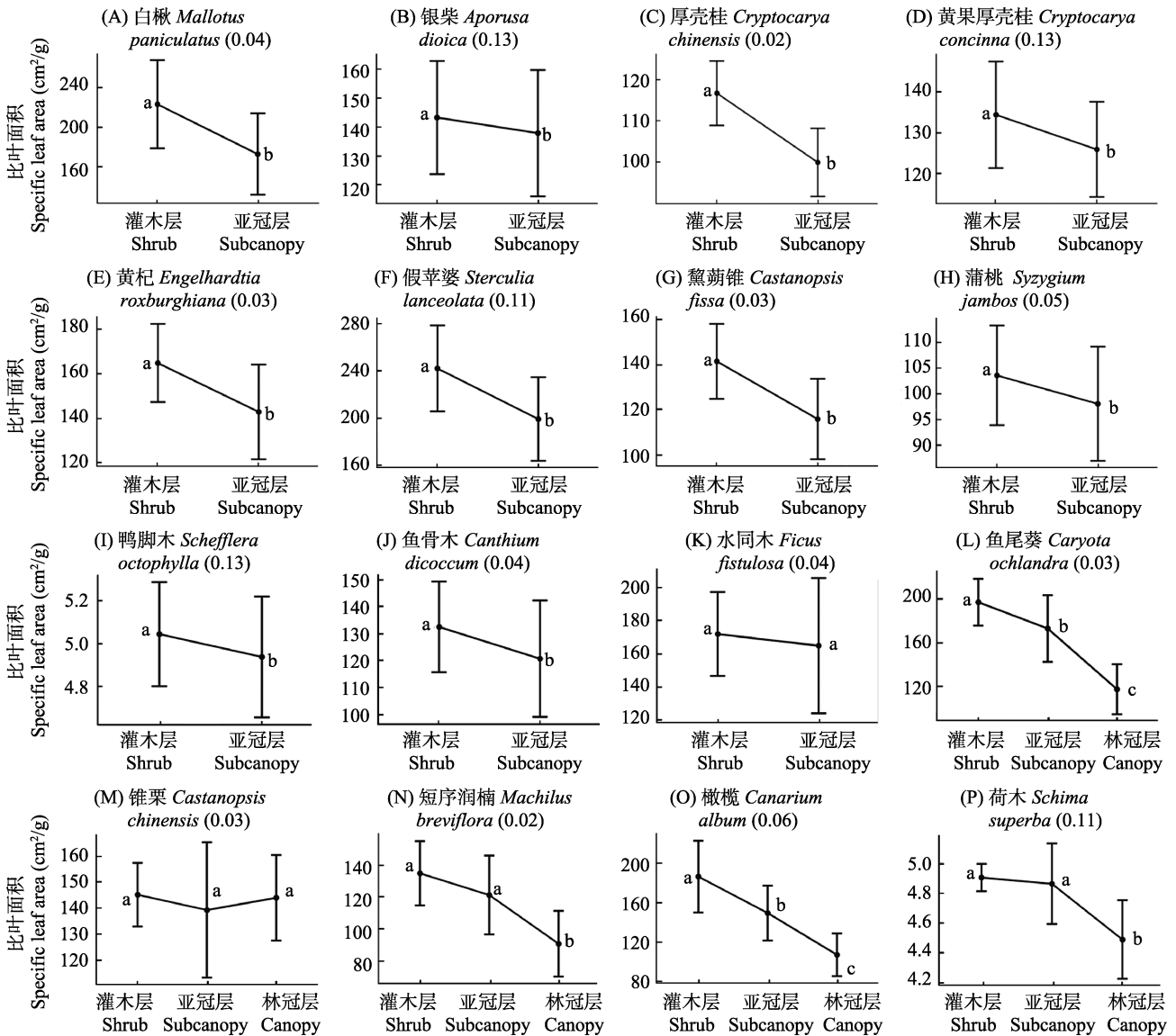


图4 16个树种比叶面积种内变异与垂直层次的关系(平均值 ± 标准差), 括号中是物种多度信息。不同字母表示同一物种的比叶面积在不同垂直层次存在显著差异($P < 0.05$)。

Fig. 4 The relationship between intraspecific variation of specific leaf area in 16 species and vertical layer (Mean ± SD), information of species abundance in brackets. The different letters indicate that specific leaf area of the same species significantly varies along different vertical layers at 0.05 level.

可见, 量化叶功能性状在树种间和树种内的变异有助于推断不同共存机制的相对重要性(Messier et al, 2010, Violle et al, 2012), 为解释植物个体的权衡策略和物种共存机制提供了新视角(Reich, 2014)。

3.2 叶功能性状在不同垂直层的种内变异格局

叶功能性状在局域群落中往往表现出明显的垂直梯度分布(Leal & Thomas, 2003)。本研究发现叶功能性状的种内变异随群落垂直层次的升高而增大, 表明种内变异对于树种在局域群落内垂直梯度上的分布具有重要意义。其中, 林冠层的种内变异

显著大于亚冠层, 这与Kenzo等(2015)的研究结果一致。这表明植物可以通过提高功能性状的种内变异来增加生态位宽度, 进而增强其对环境的适应能力(Valen, 1965; He et al, 2018)。但本研究中能够被垂直范围解释的种内变异的方差较小($R^2 = 0.33$), 这可能与变异系数受性状的频度分布以及个体数量的影响有关(Petter et al, 2016)。

3.3 不同垂直层叶功能性状种内变异的物种依赖性

叶功能性状的种内变异主要受树种差异和小环境的影响。在4种叶功能性状中, 小环境更多地解

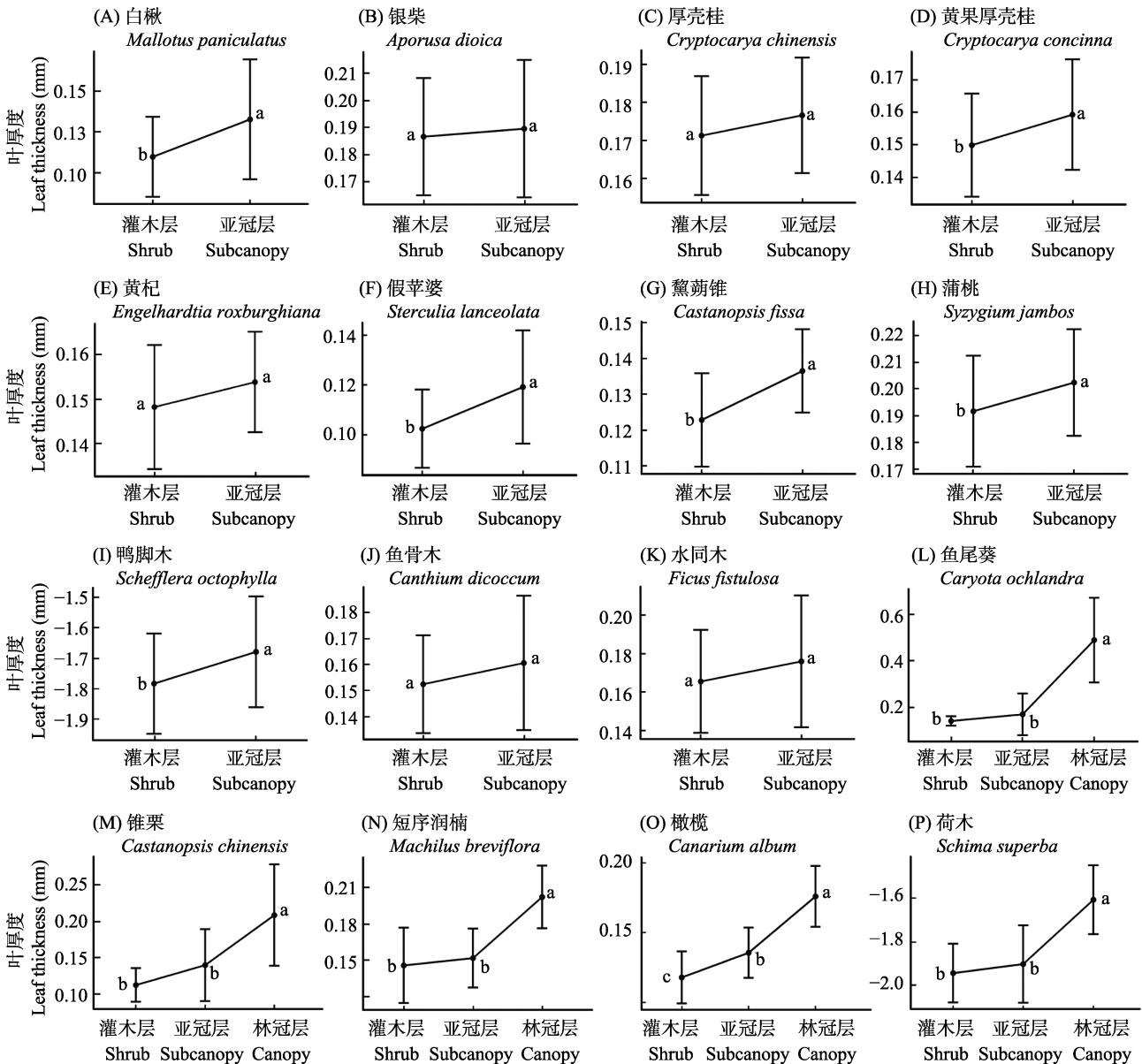


图5 16个树种叶厚度种内变异与垂直层次的关系(平均值 \pm 标准差)。不同字母表示同一物种的叶厚度在不同垂直层次存在显著差异($P < 0.05$)。

Fig. 5 The relationship between intraspecific variation of leaf thickness in 16 species and vertical layer (Mean \pm SD). The different letters indicate that leaf thickness of the same species significantly varies along different vertical layers at 0.05 level.

释了比叶面积和叶干物质含量的种内变异(图3), 这表明小环境对驱动森林动态和维持物种共存具有重要作用(Perez-Ramos et al, 2012)。与小环境相比, 树种差异对叶功能性状的种内变异具有更大的贡献。这与Burton等(2017)的结果一致, 表明树种的差异在植物应对小环境的策略中具有重要作用(Wilson et al, 1999)。需要指出的是, 树种的差异导致不同叶功能性状的种内变异沿群落垂直层次的变化趋势也不一致, 并主要表现为三种趋势, 即显著正

相关、显著负相关和不相关(图4-7)。对于比叶面积而言, 其种内变异与小环境的显著关系最为普遍, 表现为88%的树种的比叶面积随着群落垂直层次的升高而降低(图4)。

光照被认为是局域群落内物种共存的主要驱动力, 因而树种在不同垂直层次的分布也取决于它们对于光环境的响应方式(Rozendaal et al, 2006; Oliveira & Scheffers, 2019)。对于与植物碳平衡的维持和光合能力密切相关的比叶面积而言(Salgado-Luarte

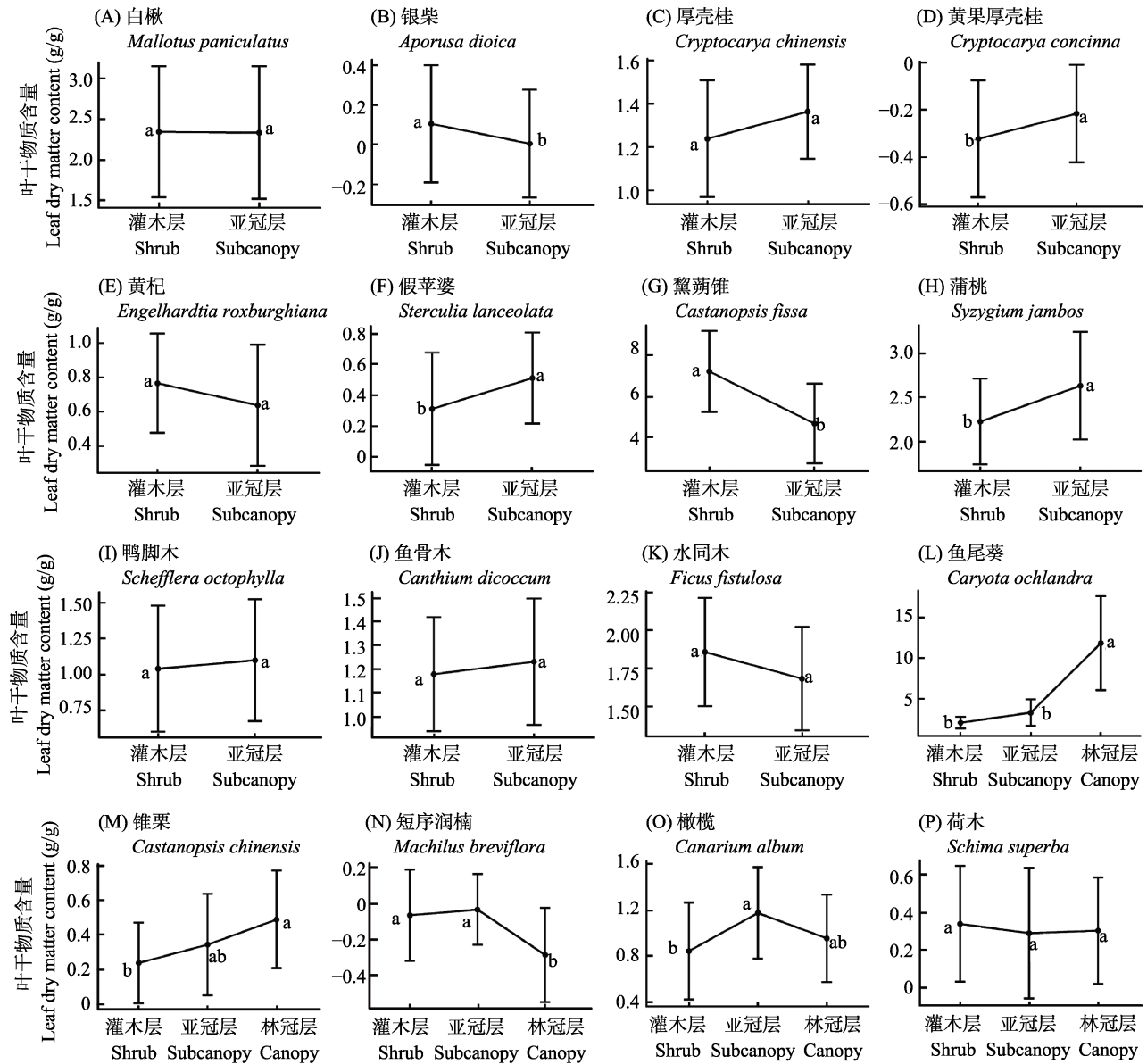


图6 16个树种叶干物质含量种内变异与垂直层次的关系(平均值 ± 标准差)。不同字母表示同一物种的叶干物质含量在不同垂直层次存在显著差异($P < 0.05$)。

Fig. 6 The relationship between intraspecific variation of leaf dry matter content in 16 species and vertical layer (Mean ± SD). The different letters indicate that leaf dry matter content of the same species significantly varies along different vertical layers at 0.05 level.

& Gianoli, 2011), 共存于亚冠层和灌木层的树种在遮荫环境下具有较大的比叶面积, 有利于植物最大化地进行光获取, 进而有利于提高单位生物量可获得的潜在碳含量(McMurtrie & Dewar, 2011; Petter et al, 2016; Burton et al, 2017)。此外, 随着群落垂直层次的升高, 蒸汽压亏缺值和温度通常会增加, 而相对湿度会降低(Petter et al, 2016)。较高的蒸汽压亏缺值会引起林冠层产生水分限制, 为了降低叶片水分的周转速度并增强植物对低水势的忍耐能力, 林冠层树种通常具有较小的比叶面积(Wright et al,

2004; Kenzo et al, 2015)。

叶厚度和叶面积的种内变异与小环境的显著关系(占有树种的69%)也较为常见(图5、图7)。其中, 69%的树种的叶厚度随着群落垂直层次的升高而增加; 56%的树种的叶面积沿着群落垂直层次的升高而减小, 13%的树种的叶面积沿垂直层次升高而增加。叶功能性状与环境的关系取决于在光照条件下单位面积的高投资与在遮荫条件下单位面积的光吸收之间的权衡(Burton et al, 2017)。林冠层通常具有较强的光照以及较高的温度, 因此共存于该

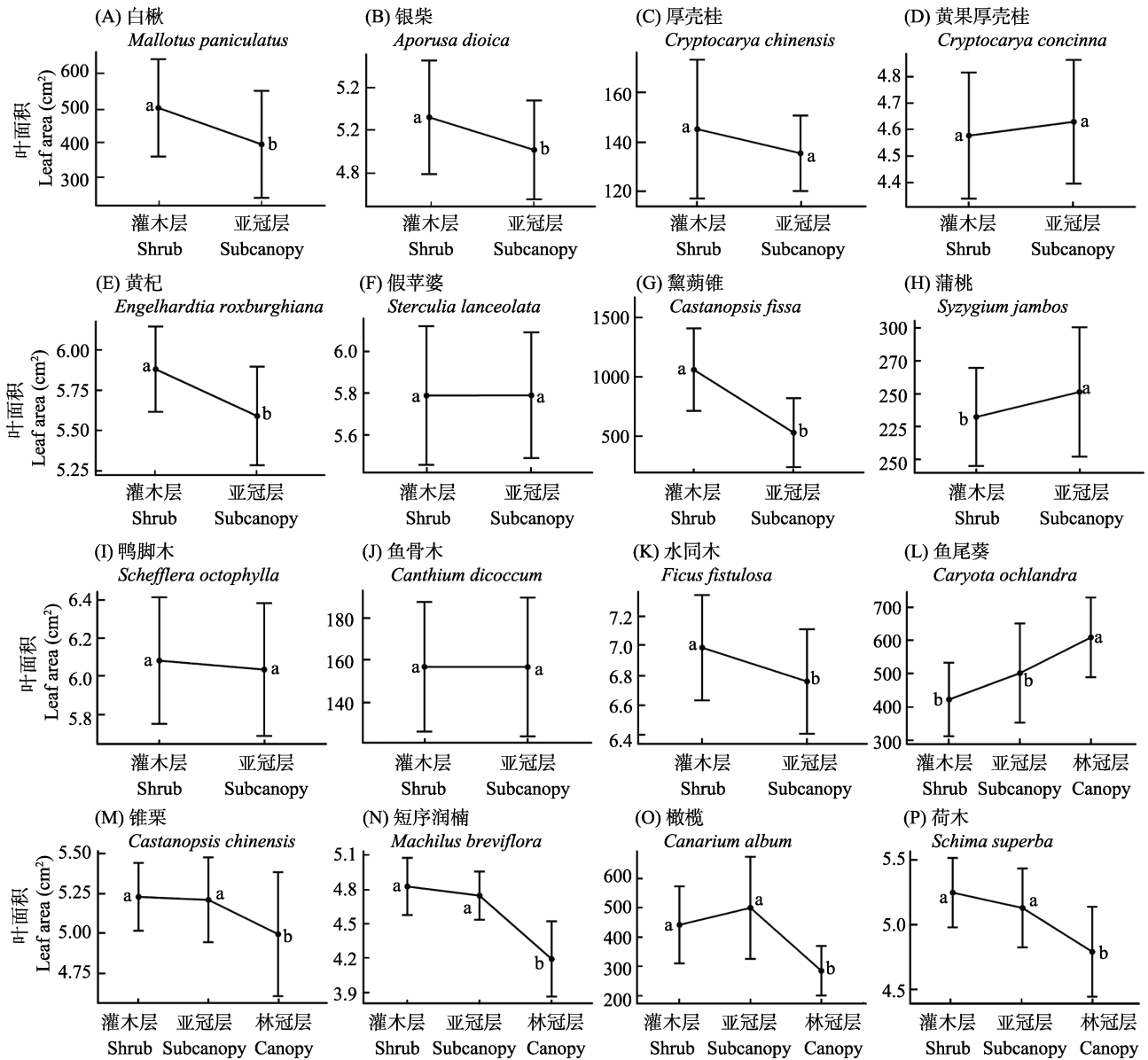


图7 16个树种叶面积种内变异与垂直层次的关系(平均值 ± 标准差)。不同字母表示同一物种的叶面积在不同垂直层次存在显著差异($P < 0.05$)。

Fig. 7 The relationship between intraspecific variation of leaf area in 16 species and vertical layer (Mean ± SD). The different letters indicate that leaf area of the same species significantly varies along different vertical layers at 0.05 level.

垂直层次的树种通常具有较小的叶面积和较大的叶厚度,这一方面有利于降低叶片的蒸腾损失,另一方面也有利于抵御强风和强光对叶片造成的物理性损伤(Wright et al, 2004; Long et al, 2011; 金明月等, 2018)。

尽管植物功能性状的种内变异对小环境的响应较为普遍,但仍有一些树种的叶功能性状并未随着群落垂直层次而表现出显著的变化(31%的树种的叶厚度和叶面积以及12%的树种的比叶面积沿垂

直层次没有显著性变化)。实际上,植物功能性状的种内变异不仅受到环境的影响,植物自身个体以及树龄的大小可能也是重要的影响因素(Zotz, 2000; Hietz & Wanek, 2003)。对于本研究所选取的4种叶功能性状,叶干物质含量沿垂直层次并未表现出显著变化的树种最多,甚至达到了所有树种的43%。Wilson等(1999)也发现,相较于其他功能性状而言,叶干物质含量的种内变异水平较为稳定,本研究的结果支持了这一观点。叶功能性状在不同垂直层的

种内变异具有较强的物种依赖性, 这表明树种特性对植物应对环境变化的策略具有重要作用(Wilson et al, 1999)。因此, 叶功能性状的种内变异沿垂直层次的不同趋势表明垂直空间的生态位分化是局域群落中物种共存的潜在驱动力(Silvertown, 2004)。

综上所述, 树种叶功能性状在不同垂直层次的种内变异格局存在显著差异。但相对于局域群落的小环境, 树种差异更多地解释了叶功能性状的种内变异。此外, 叶功能性状在不同垂直层的种内变异具有较强的物种依赖性, 而不同叶功能性状的种内变异沿垂直层次的变化趋势也不一致。本研究表明种内变异对解释垂直层面的物种共存具有重要作用(Jung et al, 2010; Violle et al, 2012; Rosindell et al, 2015)。未来可以侧重于量化垂直空间的小环境对物种共存的贡献, 并结合种内变异进一步完善森林群落垂直层面的研究。

参考文献

- Agusti S, Enriquez S, Frostchristensen H, Sandjensen K, Duarte CM (1994) Light-harvesting among photosynthetic organisms. *Functional Ecology*, 8, 273–279.
- Anhuf D, Rollenbeck R (2001) Canopy structure of the Rio Surumoni rain forest (Venezuela) and its influence on microclimate. *Ecotropica*, 7, 21–32.
- Auger S, Shipley B (2013) Inter-specific and intra-specific trait variation along short environmental gradients in an old-growth temperate forest. *Journal of Vegetation Science*, 24, 419–428.
- Burton JI, Perakis SS, McKenzie SC, Lawrence CE, Puettmann KJ (2017) Intraspecific variability and reaction norms of forest understorey plant species traits. *Functional Ecology*, 31, 1881–1893.
- Cach-Perez MJ, Andrade JL, Cetzal-Ix W, Reyes-Garcia C (2016) Environmental influence on the inter- and intraspecific variation in the density and morphology of stomata and trichomes of epiphytic bromeliads of the Yucatan Peninsula. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 181, 441–458.
- Condit R (1998) *Tropical Forest Census Plots: Methods and Results from Barro Colorado Island, Panama and A Comparison with Other Plots*. Springer, Berlin.
- Cornelissen JHC, Lavorel S, Garnier E, Díaz S, Buchmann N, Gurvich DE, Reich PB, ter Steege H, Morgan HD, van der Heijden MGA, Pausas JG, Poorter H (2003) A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 51, 335–380.
- Coyle JR (2017) Intraspecific variation in epiphyte functional traits reveals limited effects of microclimate on community assembly in temperate deciduous oak canopies. *Oikos*, 126, 111–120.
- Douglas B, Martin M, Ben B, Steve W (2015) Fitting linear mixed-effects models using lme4. *Journal of Statistical Software*, 67, 1–48.
- Gui XJ, Lian JY, Zhang RY, Li YP, Shen H, Ni YL, Ye WH (2019) Vertical structure and its biodiversity in a subtropical evergreen broadleaved forest at Dinghushan in Guangdong Province, China. *Biodiversity Science*, 27, 619–629. (in Chinese with English abstract) [桂旭君, 练璐瑜, 张入匀, 李艳朋, 沈浩, 倪云龙, 叶万辉 (2019) 鼎湖山南亚热带常绿阔叶林群落垂直结构及其物种多样性特征. *生物多样性*, 27, 619–629.]
- He D, Chen YF, Zhao KN, Cornelissen JHC, Chu CJ (2018) Intra- and interspecific trait variations reveal functional relationships between specific leaf area and soil niche within a subtropical forest. *Annals of Botany*, 121, 1173–1182.
- He D, Yan ER (2018) Size-dependent variations in individual traits and trait scaling relationships within a shade-tolerant evergreen trees species. *American Journal of Botany*, 105, 1165–1174.
- Heilmeyer H (2019) Functional traits explaining plant responses to past and future climate changes. *Flora*, 254, 1–11.
- Hietz P, Wanek W (2003) Size-dependent variation of carbon and nitrogen isotope abundances in epiphytic bromeliads. *Plant Biology*, 5, 137–142.
- Hopkin M (2005) Biodiversity and climate form focus of forest canopy plan. *Nature*, 436, 452.
- Ichie T, Inoue Y, Takahashi N, Kamiya K, Kenzo T (2016) Ecological distribution of leaf stomata and trichomes among tree species in a Malaysian lowland tropical rain forest. *Journal of Plant Research*, 129, 625–635.
- Jin MY, Jiang F, Jin GZ, Liu ZL (2018) Variations of specific leaf area in different growth periods and canopy positions of *Betula platyphylla* at different ages. *Scientia Silvae Sinicae*, 54(9), 18–26. (in Chinese with English abstract) [金明月, 姜峰, 金光泽, 刘志理 (2018) 不同年龄白桦比叶面积的生长阶段变异及冠层差异. *林业科学*, 54(9), 18–26.]
- Jung V, Violle C, Mondy C, Hoffmann L, Muller S (2010) Intraspecific variability and trait-based community assembly. *Journal of Ecology*, 98, 1134–1140.
- Kenzo T, Inoue Y, Yoshimura M, Yamashita M, Tanaka-Oda A, Ichie T (2015) Height-related changes in leaf photosynthetic traits in diverse Bornean tropical rain forest trees. *Oecologia*, 177, 191–202.
- Kraft NJB, Valencia R, Ackerly DD (2008) Functional traits and niche-based tree community assembly in an Amazonian forest. *Science*, 322, 580–582.
- Kuznetsova A, Brockhoff PB, Christensen RHB (2017) lmer-Test package: Tests in linear mixed effects models. *Journal of Statistical Software*, 82, 1–26.
- Leal DB, Thomas SC (2003) Vertical gradients and tree-to-tree variation in shoot morphology and foliar nitrogen in an

- old-growth *Pinus strobus* stand. Canadian Journal of Forest Research, 33, 1304–1314.
- Long WX, Zang RG, Schamp BS, Ding Y (2011) Within- and among-species variation in specific leaf area drive community assembly in a tropical cloud forest. Oecologia, 167, 1103–1113.
- Ma KP (2015) Biodiversity monitoring in China: From CForBio to Sino BON. Biodiversity Science, 23, 1–2. (in Chinese) [马克平 (2015) 中国生物多样性监测网络建设: 从CForBio到Sino BON. 生物多样性, 23, 1–2.]
- Markesteijn L, Poorter L, Bongers F (2007) Light-dependent leaf trait variation in 43 tropical dry forest tree species. American Journal of Botany, 94, 515–525.
- McGill BJ, Enquist BJ, Weiher E, Westoby M (2006) Rebuilding community ecology from functional traits. Trends in Ecology & Evolution, 21, 178–185.
- McMurtrie RE, Dewar RC (2011) Leaf-trait variation explained by the hypothesis that plants maximize their canopy carbon export over the lifespan of leaves. Tree Physiology, 31, 1007–1023.
- Messier J, McGill BJ, Lechowicz MJ (2010) How do traits vary across ecological scales? A case for trait-based ecology. Ecology Letters, 13, 838–848.
- Moran EV, Hartig F, Bell DM (2016) Intraspecific trait variation across scales: Implications for understanding global change responses. Global Change Biology, 22, 137–150.
- Nakagawa S, Schielzeth H (2013) A general and simple method for obtaining R^2 from generalized linear mixed-effects models. Methods in Ecology and Evolution, 4, 133–142.
- Nakamura A, Kitching RL, Cao M, Creedy TJ, Fayle TM, Freiberg M, Hewitt CN, Itioka T, Koh LP, Ma K, Malhi Y, Mitchell A, Novotny V, Ozanne CMP, Song L, Wang H, Ashton LA (2017) Forests and their canopies: Achievements and horizons in canopy science. Trends in Ecology & Evolution, 32, 438–451.
- Oliveira BF, Scheffers BR (2019) Vertical layer influences global patterns of biodiversity. Ecography, 42, 249–258.
- Pérez-Harguindeguy N, Díaz S, Garnier E, Lavorel S, Poorter H, Jaureguiberry P, Bret-Harte MS, Cornwell WK, Craine JM, Gurvich DE, Urcelay C, Veneklaas EJ, Reich PB, Poorter L, Wright IJ, Ray P, Enrico L, Pausas JG, de Vos AC, Buchmann N, Funes G, Quétier F, Hodgson JG., Thompson K, Morgan HD, ter Steege H, van der Heijden MGA, Sack L, Blonder B, Poschod P, Vaieretti MV, Conti G, Staver AC, Aquino S, Cornelissen JHC (2013) New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. Australian Journal of Botany, 61, 167–234.
- Perez-Ramos IM, Urbieta IR, Zavala MA, Maranon T (2012) Ontogenetic conflicts and rank reversals in two Mediterranean oak species: Implications for coexistence. Journal of Ecology, 100, 467–477.
- Petter G, Wagner K, Wanek W, Delgado EJS, Zotz G, Cabral JS, Kreft H (2016) Functional leaf traits of vascular epiphytes: Vertical trends within the forest, intra- and inter-specific trait variability, and taxonomic signals. Functional Ecology, 30, 188–198.
- Pickup M, Westoby M, Basden A (2005) Dry mass costs of deploying leaf area in relation to leaf size. Functional Ecology, 19, 88–97.
- Poorter L, Kwant R, Hernandez R, Medina E, Werger MJA (2000) Leaf optical properties in Venezuelan cloud forest trees. Tree Physiology, 20, 519–526.
- Reich PB (2014) The world-wide ‘fast-slow’ plant economics spectrum: A traits manifesto. Journal of Ecology, 102, 275–301.
- Rosbakh S, Romermann C, Poschod P (2015) Specific leaf area correlates with temperature: New evidence of trait variation at the population, species and community levels. Alpine Botany, 125, 79–86.
- Rosindell J, Harmon LJ, Etienne RS (2015) Unifying ecology and macroevolution with individual-based theory. Ecology Letters, 18, 472–482.
- Rozendaal DMA, Hurtado VH, Poorter L (2006) Plasticity in leaf traits of 38 tropical tree species in response to light; relationships with light demand and adult stature. Functional Ecology, 20, 207–216.
- Salgado-Luarte C, Gianoli E (2011) Herbivory may modify functional responses to shade in seedlings of a light-demanding tree species. Functional Ecology, 25, 492–499.
- Scheepens JF, Frei ES, Stocklin J (2010) Genotypic and environmental variation in specific leaf area in a widespread alpine plant after transplantation to different altitudes. Oecologia, 164, 141–150.
- Scheffers BR, Evans TA, Williams SE, Edwards DP (2014) Microhabitats in the tropics buffer temperature in a globally coherent manner. Biology Letters, 10, 12–15.
- Shen H, Cai JN, Li MJ, Chen Q, Ye WH, Wang ZF, Lian JY, Song L (2017) On Chinese forest canopy biodiversity monitoring. Biodiversity Science, 25, 229–236. (in Chinese with English abstract) [沈浩, 蔡佳宁, 李萌姣, 陈青, 叶万辉, 王峥峰, 练璐愉, 宋亮 (2017) 中国森林冠层生物多样性监测. 生物多样性, 25, 229–236.]
- Shipley B, de Bello F, Cornelissen JHC, Laliberte E, Laughlin DC, Reich PB (2016) Reinforcing loose foundation stones in trait-based plant ecology. Oecologia, 180, 923–931.
- Siefert A, Violle C, Chalmandrier L, Albert CH, Taudiere A., Fajardo A, Aarssen LW, Baraloto C, Carlucci MB, Cianciaruso MV, de Dantas V, de Bello F, Duarte LDS, Fonseca CR, Freschet GT, Gaucherand S, Gross N, Hikosaka K, Jackson B, Jung V, Kamiyama C, Katabuchi M, Kembel SW, Kichenin E, Kraft NJB, Lagerström A, Le Bagousse-Pinguet Y, Li YZ, Mason N, Messier J, Nakashizuka T, Overton JM, Peltzer DA, Pérez-Ramos IM, Pillar VD, Prentice HC, Richardson S, Sasaki T, Schamp BS, Schöb C, Shipley B, Sundqvist M, Sykes MT, Vandewalle M, Wardle DA (2015) A global meta-analysis of the relative extent of

- intraspecific trait variation in plant communities. *Ecology Letters*, 18, 1406–1419.
- Silvertown J (2004) Plant coexistence and the niche. *Trends in Ecology & Evolution*, 19, 605–611.
- Tang QQ, Huang YT, Ding Y, Zang RG (2016) Interspecific and intraspecific variation in functional traits of subtropical evergreen and deciduous broad-leaved mixed forests. *Biodiversity Science*, 24, 262–270. (in Chinese with English abstract) [唐青青, 黄永涛, 丁易, 臧润国 (2016) 亚热带常绿阔叶混交林植物功能性状的种间和种内变异. *生物多样性*, 24, 262–270.]
- Travis MJ, Delgado M, Bocedi G, Baguette M, Barton K, Bonte D, Boulangeat I, Hodgson JA, Kubisch A, Penteriani V, Saastamoinen M, Stevens VM, Bullock JM (2013) Dispersal and species' responses to climate change. *Oikos*, 122, 1532–1540.
- Valen LV (1965) Morphological variation and width of ecological niche. *The American Naturalist*, 99, 377–390.
- Violle C, Enquist BJ, McGill BJ, Jiang L, Albert CH, Hulshof C, Jung V, Messier J (2012) The return of the variance: Intraspecific variability in community ecology. *Trends in Ecology & Evolution*, 27, 244–252.
- Violle C, Navas ML, Vile D, Kazakou E, Fortunel C, Hummel I, Garnier E (2007) Let the concept of trait be functional! *Oikos*, 116, 882–892.
- Weerasinghe LK, Creek D, Crous KY, Xiang S, Liddell MJ, Turnbull MH, Atkin OK (2014) Canopy position affects the relationships between leaf respiration and associated traits in a tropical rainforest in Far North Queensland. *Tree Physiology*, 34, 564–584.
- Wickham H (2016) *ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis*. Springer-Verlag, New York.
- Wilson PJ, Thompson K, Hodgson JG (1999) Specific leaf area and leaf dry matter content as alternative predictors of plant strategies. *New Phytologist*, 143, 155–162.
- Wright IJ, Reich PB, Westoby M, Ackerly DD, Baruch Z, Bongers F, Cavender-Bares J, Chapin T, Cornelissen JHC, Diemer M, Flexas J, Garnier E, Groom PK, Gulias J, Hikosaka K, Lamont BB, Lee T, Lee W, Lusk C, Midgley JJ, Navas ML, Niinemets U, Oleksyn J, Osada N, Poorter H, Poot P, Prior L, Pyankov VI, Roumet C, Thomas SC, Tjoelker MG, Veneklaas EJ, Villar R (2004) The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, 428, 821–827.
- Yang J, Cao M, Swenson NG (2018) Why functional traits do not predict tree demographic rates. *Trends in Ecology & Evolution*, 33, 326–336.
- Ye WH, Cao HL, Huang ZL, Lian JY, Wang ZG, Li L, Wei SG, Wang ZM (2008) Community structure of a 20 hm² lower subtropical evergreen broadleaved forest plot in Dinghushan, China. *Journal of Plant Ecology (Chinese Version)*, 32, 274–286. (in Chinese with English abstract) [叶万辉, 曹洪麟, 黄忠良, 练琚愉, 王志高, 李林, 魏识广, 王章明 (2008) 鼎湖山南亚热带常绿阔叶林20公顷样地群落特征研究. *植物生态学报*, 32, 274–286.]
- Zotz G (2000) Size-related intraspecific variability in physiological traits of vascular epiphytes and its importance for plant physiological ecology. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and systematics*, 3, 19–28.

(责任编辑: 王绪高 责任编辑: 黄祥忠)

附录 Supplementary Material

附录1 各个垂直层次中的物种信息和16个树种在不同垂直层次的功能性状(平均值 ± 标准差)

Appendix 1 The summary of species information in each vertical layer and functional trait values of 16 species in different vertical layer (mean ± SD)

<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2019267-1.pdf>

附录2 16个树种功能性状的数据转换

Appendix 2 The information of data transformation of functional traits belonging to 16 species

<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2019267-2.pdf>

张入匀, 李艳朋, 倪云龙, 桂旭君, 练璐愉, 叶万辉. 鼎湖山南亚热带常绿阔叶林叶功能性状沿群落垂直层次的种内变异. 生物多样性, 2019, 27 (12): 1279–1290. <http://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2019267>

附录1 各个垂直层次中的物种信息和16个树种在不同垂直层次的功能性状(平均值 ± 标准差)

2 Appendix 1 The summary of species information in each vertical layer and functional trait values of 16 species in different vertical layer (mean ± SD)

物种 Species	垂直层次 Vertical stratification	个体数 Number of individuals	比叶面积 Specific leaf area	干物质含量 Leaf dry matter content	叶厚度 Leaf thickness	叶面积 Leaf area
白楸 <i>Mallotus paniculatus</i>	灌木层	77	222.99 ± 4.37	2.34 ± 0.8	0.21 ± 0.04	502.73 ± 140.76
	亚冠层	45	172.81 ± 40.9	2.33 ± 0.81	0.26 ± 0.07	397.22 ± 154.84
短序润楠 <i>Machilus breviflora</i>	灌木层	14	134.89 ± 20.1	0.96 ± 0.24	0.29 ± 0.06	128.2 ± 31.07
	亚冠层	21	121.26 ± 24.72	0.98 ± 0.18	0.3 ± 0.04	117.55 ± 26.28
	林冠层	22	90.67 ± 20.61	0.77 ± 0.2	0.4 ± 0.05	69.84 ± 24.86
橄榄 <i>Canarium album</i>	灌木层	147	186.26 ± 36.23	2.53 ± 1.11	0.23 ± 0.03	442.47 ± 131.53
	亚冠层	14	149.42 ± 27.78	3.45 ± 1.26	0.27 ± 0.03	500.52 ± 174.42
	林冠层	8	107.14 ± 21.7	2.73 ± 0.87	0.35 ± 0.04	285.46 ± 84.56
荷木 <i>Schima superba</i>	灌木层	29	135.89 ± 12.72	1.46 ± 0.41	0.28 ± 0.03	196.5 ± 52.75
	亚冠层	100	135.1 ± 43.34	1.41 ± 0.47	0.3 ± 0.05	176.6 ± 52.32
	林冠层	174	92.55 ± 28.49	1.4 ± 0.41	0.4 ± 0.05	128.53 ± 50.57
厚壳桂 <i>Cryptocarya chinensis</i>	灌木层	44	116.64 ± 7.77	1.23 ± 0.27	0.34 ± 0.03	145.01 ± 27.98
	亚冠层	8	99.93 ± 8.21	1.36 ± 0.21	0.35 ± 0.03	135.27 ± 15.23
黄果厚壳桂 <i>Cryptocarya concinna</i>	灌木层	362	134.37 ± 13	0.74 ± 0.19	0.29 ± 0.03	100.07 ± 25
	亚冠层	40	125.91 ± 11.62	0.82 ± 0.17	0.31 ± 0.03	105.19 ± 25
黄杞 <i>Engelhardtia roxburghiana</i>	灌木层	56	164.83 ± 17.51	2.24 ± 0.69	0.29 ± 0.02	370.97 ± 104.95
	亚冠层	23	142.91 ± 21.21	2.01 ± 0.71	0.3 ± 0.02	280.47 ± 91.43
假苹婆 <i>Sterculia lanceolata</i>	灌木层	264	241.93 ± 36.37	1.45 ± 0.55	0.2 ± 0.03	344.64 ± 121.8
	亚冠层	34	199.09 ± 35.43	1.74 ± 0.55	0.23 ± 0.04	341.04 ± 104.54
黧蒴锥 <i>Castanopsis fissa</i>	灌木层	67	141.43 ± 16.65	7.23 ± 1.98	0.24 ± 0.02	1039.14 ± 332.27
	亚冠层	6	115.81 ± 17.86	4.68 ± 1.95	0.27 ± 0.02	532.46 ± 277.64
蒲桃 <i>Syzygium jambos</i>	灌木层	88	103.61 ± 9.67	2.22 ± 0.48	0.38 ± 0.04	232.39 ± 37.17
	亚冠层	35	98.08 ± 11.07	2.63 ± 0.61	0.4 ± 0.03	251.33 ± 48.99
水同木 <i>Ficus fistulosa</i>	灌木层	93	171.93 ± 25.29	6.81 ± 2.44	0.33 ± 0.05	1153.24 ± 431.73
	亚冠层	15	164.86 ± 40.83	5.64 ± 1.68	0.35 ± 0.06	908 ± 272.35
鸭脚木 <i>Schefflera octophylla</i>	灌木层	287	159.92 ± 40.57	3.1 ± 1.4	0.34 ± 0.05	462.91 ± 151.33
	亚冠层	73	145.16 ± 42.64	3.27 ± 1.39	0.37 ± 0.07	445.49 ± 168.85
银柴 <i>Aporosa dioica</i>	灌木层	306	143.27 ± 19.63	1.16 ± 0.35	0.37 ± 0.04	163.55 ± 44.73
	亚冠层	66	137.87 ± 21.91	1.04 ± 0.3	0.37 ± 0.05	139.43 ± 35.26
鱼骨木 <i>Canthium dicoccum</i>	灌木层	55	132.51 ± 16.84	1.17 ± 0.24	0.3 ± 0.03	156.75 ± 30.55
	亚冠层	41	120.7 ± 21.59	1.23 ± 0.26	0.32 ± 0.05	156.71 ± 32.71
鱼尾葵 <i>Caryota ochlandra</i>	灌木层	14	197.25 ± 21.46	2.09 ± 0.72	0.27 ± 0.04	422.09 ± 110.26
	亚冠层	39	173.11 ± 30.57	3.32 ± 1.63	0.33 ± 0.18	501.54 ± 148.95
	林冠层	5	117.35 ± 22.98	11.82 ± 5.75	0.97 ± 0.36	608.49 ± 119.54
锥栗 <i>Castanea henryi</i>	灌木层	17	145.12 ± 12.25	1.29 ± 0.28	0.22 ± 0.04	190.07 ± 38.65
	亚冠层	19	139.22 ± 26.06	1.46 ± 0.45	0.27 ± 0.09	189.51 ± 56.82
	林冠层	12	143.94 ± 16.44	1.69 ± 0.46	0.41 ± 0.13	158.69 ± 62.11

张入匀, 李艳朋, 倪云龙, 桂旭君, 练璐愉, 叶万辉. 鼎湖山南亚热带常绿阔叶林叶功能性状沿群落垂直层次的种内变异. 生物多样性, 2019, 27 (12): 1279–1290. <http://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2019267>

附录2 16个树种功能性状的数据转换

6 Appendix 2 The information of data transformation of functional traits belonging to 16 species

功能性状 Functional traits	物种 Species	对数转换 Log-transformation
比叶面积	白楸	
	短序润楠	
	橄榄	
	荷木	
	厚壳桂	
	黄果厚壳桂	
	黄杞	
	假苹婆	
	薰蒴锥	
	蒲桃	
	水同木	
	鸭脚木	
	银柴	
	鱼骨木	
	鱼尾葵	
	锥栗	
叶干物质含量	白楸	
	短序润楠	log
	橄榄	log
	荷木	log
	厚壳桂	
	黄果厚壳桂	
	黄杞	log
	假苹婆	log
	薰蒴锥	
	蒲桃	
	水同木	log
	鸭脚木	log
	银柴	log
	鱼骨木	
	鱼尾葵	
	锥栗	log
叶厚度	白楸	
	短序润楠	
	橄榄	
	荷木	log
	厚壳桂	
	黄果厚壳桂	
	黄杞	
	假苹婆	
	薰蒴锥	
	蒲桃	
	水同木	
	鸭脚木	log
	银柴	
	鱼骨木	
	鱼尾葵	

张入匀, 李艳朋, 倪云龙, 桂旭君, 练璐愉, 叶万辉. 鼎湖山南亚热带常绿阔叶林叶功能性状沿群落垂直层次的种内变异. 生物多样性, 2019, 27 (12): 1279–1290. <http://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2019267>

功能性状 Functional traits	物种 Species	对数转换 Log-transformation
叶面积	锥栗	
	白楸	
	短序润楠	log
	橄榄	
	荷木	log
	厚壳桂	
	黄果厚壳桂	log
	黄杞	log
	假苹婆	log
	薰蒴锥	
	蒲桃	
	水同木	log
	鸭脚木	log
	银柴	log
	鱼骨木	
	鱼尾葵	
锥栗	log	



•研究报告•

基于基因组SNPs的南极恩克斯堡岛阿德利企鹅繁殖种群的遗传结构

张 剑 董 路 张雁云*

(生物多样性与生态工程教育部重点实验室, 北京师范大学生命科学院, 北京 100875)

摘要: 我国提议在南极恩克斯堡岛新站址北侧3 km的阿德利企鹅(*Pygoscelis adeliae*)聚集繁殖地建立南极特别保护区, 对保护区边界的划分, 各国尚存争议, 尤其是对南湾(South Bay)的繁殖小种群是否具有遗传独特性, 是否应将其纳入保护区是重点关注的问题。本研究采集了恩克斯堡岛海景湾(Seaview Bay)和南湾的阿德利企鹅样品, 通过全基因组重测序和种群基因组学方法, 分析了恩克斯堡岛不同区域的种群遗传结构。发现恩克斯堡岛海景湾与南湾阿德利企鹅没有显著的遗传分化, 南湾阿德利企鹅不是独特的小种群; 海景湾高海拔区域个体与低海拔区域个体之间也没有显著的遗传差异, 推测该区域阿德利企鹅繁殖群体的分布格局与冰川堆积形成的阶地不具有显著相关性。本工作为恩克斯堡岛保护区和罗斯海新站建设提供了重要科技支撑。

关键词: 恩克斯堡岛; 阿德利企鹅; 遗传结构; 南极特别保护区; SNPs

Population genetic structure of Adélie penguins (*Pygoscelis adeliae*) from Inexpressible Island, Antarctica, using SNP markers

Jian Zhang, Lu Dong, Yanyun Zhang*

Ministry of Education Key Laboratory for Biodiversity and Ecological Engineering; College of Life Sciences, Beijing Normal University, Beijing 100875

Abstract: China has proposed to establish an Antarctic Specially Protected Area (ASPAs) to protect the Adélie penguin, *Pygoscelis adeliae*, colonies on Inexpressible Island. However, the boundary of the proposed ASPA is disputed mainly by whether the South Bay population is a distinct genetic population in need of protection. We collected samples of Adélie penguins from the South Bay and neighboring Seaview Bay on Inexpressible Island and identified SNPs via Illumina sequencing for population structure analysis. Our results indicated that there was no significant genetic difference between the South Bay colonies and the Seaview Bay colonies, or between the higher and lower elevational colonies in the Seaview Bay. Thus, the breeding populations of Adélie penguin on the island could be recognized as a single conservation unit. The currently proposed boundary of the ASPA, which covers the majority of breeding populations in Seaview Bay, would be sufficient to protect the genetic diversity of Adélie penguins in Inexpressible Island.

Key words: Inexpressible Island; *Pygoscelis adeliae*; population structure; Antarctic Specially Protected Area; SNPs

理解种群遗传结构和形成机制对于物种保护非常重要(Manel et al, 2003), 当物种内种群间具有较高的遗传分化且扩散受限制时, 繁殖群体应对不确定的局部环境变化的能力会下降(Walther et al, 2002)。划定繁殖群体精确的地理界线能够更准确地

对种群数量动态进行监测, 从而提出更有效的管理计划(Palsboll et al, 2007; Funk et al, 2012)。

基于种群遗传学方法划分繁殖种群并评估种群连续性是制定有效保护策略的重要依据(Funk et al, 2012)。阿德利企鹅(*Pygoscelis adeliae*)是南极陆

收稿日期: 2019-08-16; 接受日期: 2019-11-20

基金项目: 南极恩克斯堡岛企鹅保护区项目(23020005)和南大洋鸟类多样性和分布格局调查项目(JDXT2019-02)

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: zhangyy@bnu.edu.cn

地动物的代表类群, 约占南极鸟类生物量的90% (Croxall & Prince, 1979; Borowicz et al, 2018)。阿德利企鹅的繁殖地点集中在南极大陆无冰的沿海岸区域, 常形成高密度的繁殖地, 目前最大的繁殖地约有75万个繁殖对(Borowicz et al, 2018)。冬季在环南极大陆的海冰上生活, 夏季初期到达南极大陆沿海岸的无冰区域结成繁殖对, 个体表现出强烈的归巢行为(Ainley et al, 1983), 这种行为可能是一种隔离机制, 对基因流形成阻碍。利用线粒体DNA以及少量核基因对西南极大陆阿德利企鹅的研究(Gorman et al, 2017), 以及利用单核苷酸多态性位点(single nucleotide polymorphisms, SNPs)对泛南极区域的研究(Clucas et al, 2018), 尚未发现各繁殖群体间存在显著的遗传分化。然而这些研究都缺少罗斯海地区阿德利企鹅的样本。作为冰川时代阿德利企鹅的重要避难所, 罗斯海区域的阿德利企鹅种群可能具有独特的遗传特征(Ritchie et al, 2004)。Shepherd等(2005)利用微卫星分子标记对恩克斯堡岛(74°53' S, 163°45' E)现生阿德利企鹅与古阿德利企鹅的比较研究发现, 现生种群与古种群之间存在明显的遗传分化, 但未对现生各繁殖种群之间的遗传分化程度进行分析。

我国拟在南极罗斯海地区的恩克斯堡岛建立第五个南极科学考察站。出于环境保护、科学研究和发展战略的需要, 目前由中国牵头, 意大利和韩国参加, 在恩克斯堡岛北部、距离站址3 km处建立南极特别保护区。在该区域共有阿德利企鹅25,013个繁殖对(2018年1月韩国考察队调查数据, Hosung Chung, 个人通讯), 由花岗岩形成的陆岬将该区域划分为海景湾和南湾两个繁殖区域, 其中海景湾区域分布有24,940个繁殖对, 南湾区域分布有73个繁殖对。对挖掘出来的恩克斯堡岛的古阿德利企鹅骨骼、蛋壳、粪便, 通过碳稳定同位素进行年代判定, 发现阿德利企鹅利用海景湾与南湾持续作为繁殖地的历史超过7,000年(Baroni & Orombelli, 1991), 也是罗斯海地区全新世以来持续繁殖时间最长的种群(Baroni & Hall, 2004; Emslie et al, 2007; Lorenzini et al, 2010)。保护区内阿德利企鹅繁殖群自1963年就有监测记录(Stonehouse, 1969), 是迄今罗斯海地区阿德利企鹅最早的研究记录(Woehler & Croxall, 1997), 并一直持续到现在(Lyver et al, 2014),

对于研究气候变化对种群动态的影响有重要的价值。

阿德利企鹅具有较强的归巢行为, 基于少量个体的标记观测结果发现, 罗斯海地区的阿德利企鹅的归巢行为会受到冰山位置变动的影响(Shepherd et al, 2005), 但由于遗传数据的缺乏, 也还无法评估归巢行为的波动是否会对这一地区不同繁殖群体之间的基因流造成影响, 因此目前难以确定是把恩克斯堡岛的阿德利企鹅划分为一个大的保护单元还是几个小的保护单元。此外, 海景湾繁殖地存在常年积雪的带状地区(海拔20 m, 图1), 而阿德利企鹅仅在裸露的地面繁殖, 雪线对该区域阿德利企鹅繁殖群的隔离是否导致遗传分化, 也是划分保护单元的重要影响因素。

中国主持完成的设立保护区的预评估报告已经在第41次南极条约体系协商会议上得到通过, 并同意由中方牵头撰写保护区管理计划草案, 该草案已经过美国、意大利、新西兰、韩国和德国科学家的多轮讨论, 但大家在边界确定上还存在分歧。南湾的阿德利企鹅种群是否为特殊的小种群, 这涉及到与繁殖地相接海域(也是我国科考船在科考站后勤保障中可能停靠的区域)的保护范围。加强对恩克斯堡岛阿德利企鹅的研究和保护, 不仅可以提升我国对南极鸟类研究的水平, 也可以体现我国环境保护和参与全球环境治理的理念和行动。我们采集了恩克斯堡岛阿德利企鹅海景湾和南湾两个主要繁殖区域的样品, 利用基因组重测序的方法筛选单核苷酸多态性位点进行遗传多样性分析, 以检测不同地点的群体是否具有显著的遗传分化, 明晰种群结构, 从而划定重点保护种群, 为制订更为有效的保护计划提供信息, 同时也为保护区边界的划定提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 研究区域

恩克斯堡岛位于南极罗斯海(74°54' S, 163°39' E), 阿德利企鹅繁殖地集中于恩克斯堡岛北部的海景湾和南湾区域。企鹅的栖息地沿冰川漂砾堆积的冰碛阶, 形成不同高度的14级阶地地貌, 区内海滩在全新世抬升高度达30 m (Baroni & Orombelli, 1991), 冰碛阶南北走向, 西高东低, 总体形成西北突出的弧形, 企鹅的巢见于不同级阶地中。

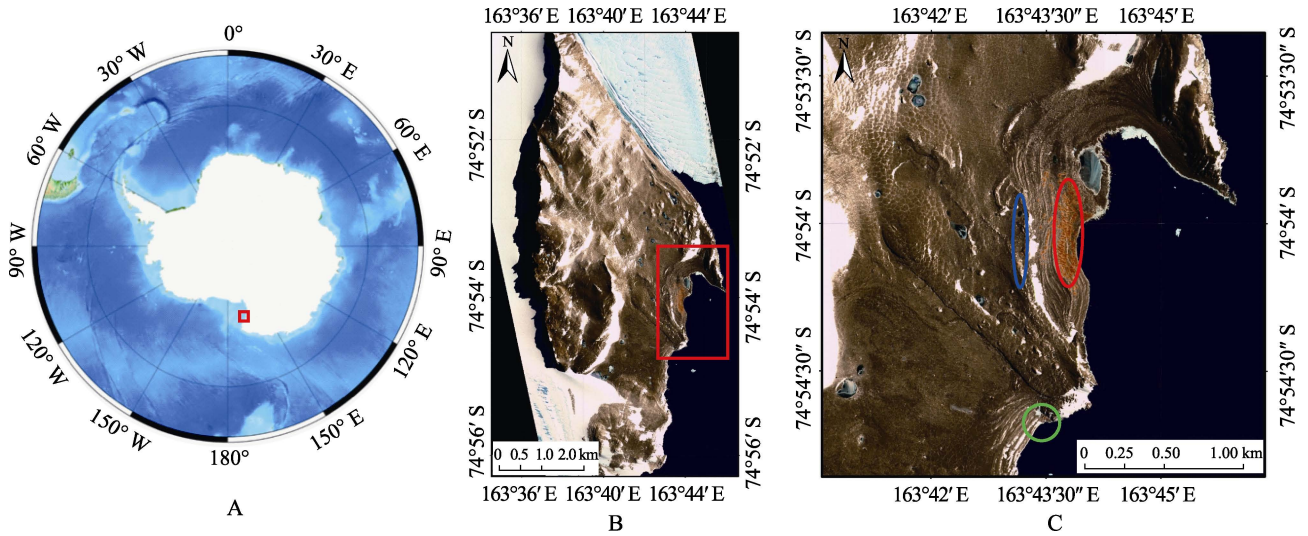


图1 阿德利企鹅采样区地图。A: 南极地图, 红框示恩克斯堡岛的位置; B: 恩克斯堡岛地图, 红框示拟建保护区的位置; C: 采样区域, 蓝色和红色圆圈分别为海景湾高海拔和低海拔采样区, 绿色圆圈为南湾采样区。

Fig. 1 Sampling sites of Adélie penguins (*Pygoscelis adeliae*) in Inexpressible Island. (A) Map of Antarctic (Red rectangle: Inexpressible Island). (B) Map of Inexpressible Island (Red rectangle: the proposed Antarctic Specially Protected Area). (C) Sampling areas in Inexpressible Island. Blue circle, high altitude area in Seaview Bay; red circle, low altitude area in Seaview Bay; green circle, South Bay.

区内气候条件严酷, 依据1988–2012年气象资料, 年平均气温为 -18.5°C , 每年低于 -40°C 的天数不超过0.1%, 年均风速12.0 m/s, 日均最大风速为34.2 m/s, 最大瞬时风速45 m/s。在持续的强下降风及Drygalski冰舌对浮冰阻隔的作用下, 当周围其他水域都覆盖固定冰或浮冰的时候, 在海景湾和南湾附近的特拉诺瓦湾形成了面积约为1,300 km²的巨大冰间湖(Bromwich & Kurtz, 1984), 为阿德利企鹅繁殖期觅食育雏提供了条件, 这也可能是这些阿德利企鹅长期在此繁衍的主要原因(Emslie et al, 2007)。

1.2 样品采集与基因组DNA提取

2018年1月参加我国第35次南极科学考察期间, 我们在恩克斯堡岛共采集自然死亡的阿德利企鹅样品147个, 采集样点见图1, 其中在南湾区域采集样品15个, 在海景湾高海拔区域(海拔20–58 m)采集样品44个, 低海拔区域(海拔1–20 m)采集样品88个。样品置于无水乙醇 -20°C 保存。

使用TIANamp Genomic DNA Kit血液/组织/细胞基因组DNA提取试剂盒(离心柱型)(天根, 北京)提取基因组DNA。使用Qubit 3.0荧光定量仪测量DNA浓度, 并利用琼脂糖凝胶电泳检测基因组DNA的完整性。将浓度较高且基因组DNA比较完整的86个样品进行全基因组重测序分析。首先通过Covaris系统将基因组随机打断成长度为350 bp左右

的片段, 采用TruSeq Library Construction Kit (Illumina, 美国)进行建库, 在Illumina HiSeq平台以PE 2×150 (Paired-End 150 bp)模式进行测序。

1.3 数据分析

1.3.1 原始测序数据过滤和比对

将原始测序序列(raw reads)进行过滤, 去除接头和低质量的reads, 得到clean reads, 进行后续分析。采用阿德利企鹅*De novo*基因组作为参考基因组(Zhang et al, 2014), 应用BWA (Li & Durbin, 2010)将重测序结果比对至参考基因组。

1.3.2 SNPs检测及筛选

利用Sentieon DNaseq 软件包 v.201711.05 (Freed et al, 2017)获取SNPs位点(emit_conf = 10, call_conf = 30)。应用Perl v5.10.1编写脚本, 保留在个体平均测序深度的1/3至2倍的SNPs位点, 应用卡方检验基于测序深度对等位基因频率进行校正(Nielsen et al, 2011), 过滤单一序列标签(read)形成的多态性位点(singleton)及存在缺失数据的位点。应用PopLDdecay 3.31 (Zhang et al, 2019)进行连锁不平衡(LD)分析, 选用间隔10 kb以上的位点, 以确保获得不连锁的独立SNPs位点。通过以上筛选获得的SNPs位点用于后续的种群遗传结构分析。

1.3.3 遗传多样性分析

应用VCFtools 0.1.15 (Danecek et al, 2011)分别

对海景湾个体和南湾个体的全部SNPs位点进行分析, 计算 π 值。

1.3.4 种群结构分析

应用基于最大似然法的ADMIXTURE 1.3.0 (Alexander et al, 2009)推算种群遗传结构, K取值为1–10, 根据交叉验证(cross-validation, CV)错误值判断种群分组情况(K值), CV值最小时所对应的K值为最佳分组数目。进而在指定个体地理信息的基础上(K = 2: 海景湾区域与南湾区域; K = 3: 海景湾高海拔区域、海景湾低海拔区域和南湾区域), 进行个体的种群归属(population assignment)分析, 如果同一个地理种群的个体未形成独特的遗传单元(具有共同祖先来源), 且不同地理种群的个体具有相同的遗传来源, 则表明地理种群之间不存在显著的遗传分化。利用基于贝叶斯算法的fastSTRUCTURE 1.0 (Raj et al, 2014)分析种群遗传结构, K值设为1–10, seed值设为100, 并应用SNPRelate 1.18.1 (Zheng et al, 2012)进行主成分分析(principal component analysis, PCA), 评估种群分化程度。对亲缘关系较近的个体仅保留其中一只纳入数据分析(见1.3.5节)。

1.3.5 距离隔离效应分析

利用PGDSpider 2.1.1.5 (Lischer & Excoffier, 2012)进行数据格式转换。随机选择8,000个SNPs位点, 利用GenALEx 6.51b2 (Peakall & Smouse, 2012)计算个体间的亲缘系数, 根据Ritland's (1996)算法得到RI值, 对亲缘关系较近(RI > 0.3)的个体保留其中一只, 纳入后续分析。结合采样点的地理坐标进行Mantel检验, 以检验是否存在伴随地理距离增加而遗传分化程度增加的距离隔离效应(isolation by distance, IBD)

2 结果

2.1 遗传多样性

测序个体中共有72只阿德利企鹅与参考基因组的比对率超过95% (海景湾高海拔区域25只 低海拔区域39只; 南湾区域8只), 平均测序深度为15.63倍。其余样品可能存在来源于环境中的DNA污染, 导致比对率较低(< 90%)。基于亲缘关系分析排除10个亲缘关系较近的个体, 应用62个个体进行后续分析。基于种群数据获取SNPs位点50,598,094个, 筛选后用于数据分析的SNPs位点共110,451个。

海景湾区域所有个体的遗传多样性(π)为0.153%, 其中高海拔为0.152%, 低海拔区域为0.153%。南湾区域所有个体的遗传多样性(π)为0.153%。

2.2 种群遗传结构

基于最大似然法估计的地理种群最佳分组数目为1, 即没有显著的遗传分化。在根据样品采集地进行分组估算个体的祖先来源时, 不同种群的个体未形成明显的分组(图2), 表明各种群之间的基因流频繁, 不存在显著的遗传分化。应用贝叶斯法估计的最佳分组数目同样为1。主成分分析表明, 虽然个体间存在一定程度的分化(主成分1), 但是海景湾高

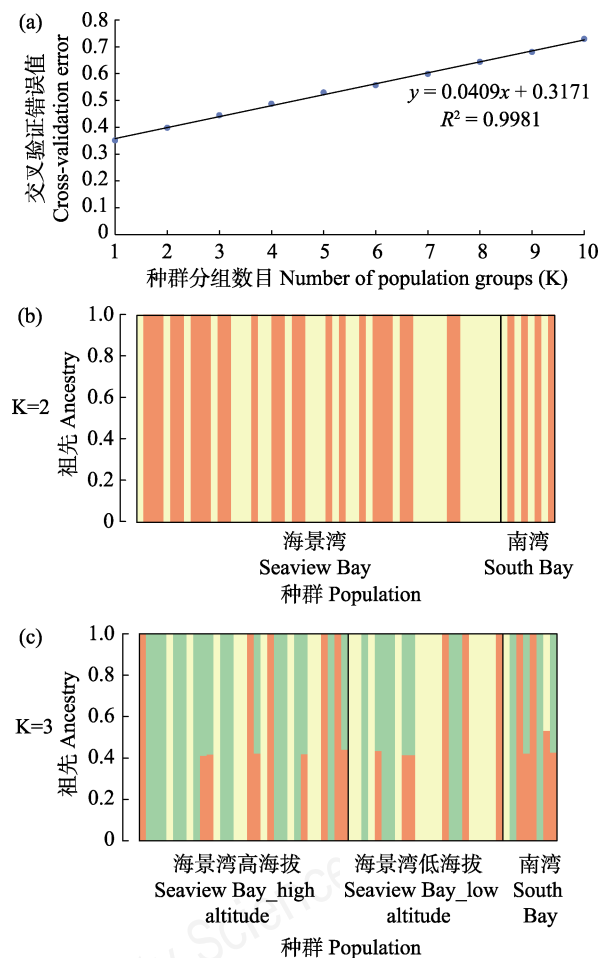


图2 基于110,451个SNPs利用最大似然法构建的恩克斯堡岛阿德利企鹅的种群遗传结构。(a)交叉验证错误率分布; (b) K = 2; (c) K = 3。图中每一竖条为1个个体, 用颜色表示每个个体基因组中不同祖先所占的比例。

Fig. 2 Based on 110,451 SNPs, the population genetic structure of Adélie penguins was constructed by maximum likelihood method. (a) Distribution of cross-validation errors; (b) K = 2 and (c) K = 3, each vertical bar represents an individual, and the colours show the proportion of ancestry assigned to each of the clusters.

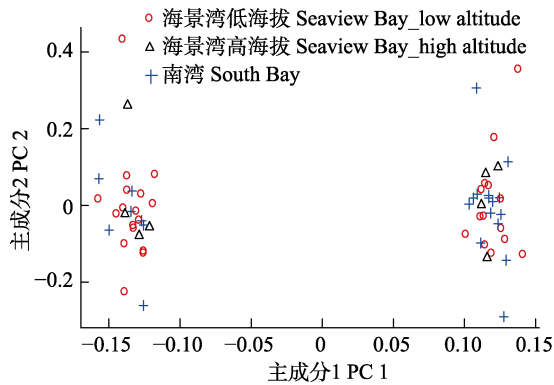


图3 基于62只阿德利企鹅110,451个SNPs的主成分分析

Fig. 3 PCA analysis based on 62 Adélie penguins using 110,451 SNPs

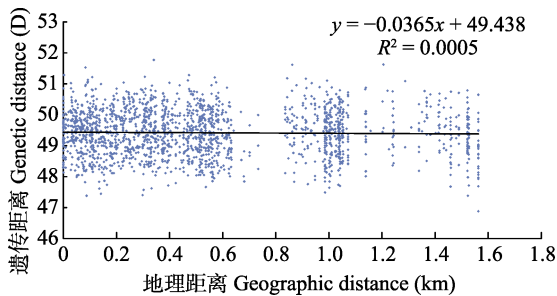


图4 阿德利企鹅个体间遗传距离与地理距离的Mantel检验

Fig.4 Mantel test between genetic distance and geographic distance among Adélie penguins

海拔区域、海景湾低海拔区域和南湾区域三个繁殖种群之间未出现与地理分布格局相对应的遗传分化(图3), 不存在显著的种群遗传结构。

2.3 Mantel检验

个体间的遗传距离与地理距离没有显著相关性($P = 0.400$), 地理距离的增加并没有导致基因流受限, 不存在距离隔离效应(图4)。

3 讨论

本研究对恩克斯堡岛上的阿德利企鹅进行全基因组重测序, 利用贝叶斯法、最大似然法及主成分分析等多种方法对分布于海景湾与南湾的阿德利企鹅繁殖种群进行了遗传多样性调查和种群遗传结构分析。结果表明, 海景湾与南湾附近分布的阿德利企鹅没有显著的遗传差异, 海景湾附近的海拔差异对阿德利企鹅的基因流与扩散也没有显著影响。

对于海景湾和南湾区域阿德利企鹅个体进行遗传多样性分析发现, 阿德利企鹅核苷酸多态性水平约为0.153%。Younger等(2017)对南极8个帝企鹅

(*Aptenodytes forsteri*)繁殖地个体进行遗传多样性分析发现, 帝企鹅的核苷酸多态性水平约为0.126%, Clucas等(2016)对王企鹅(*Aptenodytes patagonicus*)遗传多样性分析发现, 王企鹅的核苷酸多态性水平约为0.122%。相对帝企鹅和王企鹅来说, 恩克斯堡岛的阿德利企鹅具有较高的遗传多样性, 这可能与本区域的繁殖种群持续时间较长, 且数量稳定, 保留了较高的祖先遗传多样性有关。

Shepherd等(2005)对恩克斯堡岛上48只现生阿德利企鹅的种群结构进行了研究, 他们通过9个微卫星位点等位基因频率的分析发现, 恩克斯堡岛的现生种群倾向于随机交配($P = 0.375$), 可能不存在明显的种群结构。但其研究中未结合采样个体的地理信息对繁殖种群之间的遗传分化程度进行比较, 使用的少量微卫星位点数目对微地理尺度下种群结构的分析也缺乏解析力, 采样过程中没有考虑海拔是否会对阿德利企鹅群体间的基因流与扩散造成影响。本研究应用全基因组水平上的SNPs数据对种群遗传结构的分析结果更为精确, 为恩克斯堡岛阿德利企鹅繁殖群体之间不存在显著的遗传分化提供了充足的证据, 同时也支持Shepherd等(2005)通过标记观测所推测的, 本地区阿德利企鹅的归巢行为并没有阻隔海景湾和南湾区域繁殖群体间的基因交流。

本研究中主成分分析表明个体间存在一定程度的分化, 但个体间遗传分化情况与地理分布格局无关。推测可能是祖先遗传多样性的保留, 或者该地区的繁殖种群来自两个曾经隔离的避难所。基于现有数据无法确定遗传分化的来源, 有待于在更广泛采集样品的基础上, 进行演化历史的研究。

精确划分繁殖地边界对于制定精准的保护策略具有重要意义。1994年对全球阿德利企鹅进行首次普查时即提出了应当划分一个大的繁殖地或是几个小繁殖地的保护管理问题, 并建议遵循以往数目调查时的边界划分来定义阿德利企鹅繁殖地边界(Lynch & LaRue, 2016)。在本研究中, 利用全基因组水平的SNPs位点进行分析, 表明恩克斯堡岛内不同阿德利企鹅种群之间均不具有显著的遗传分化, 不同繁殖小群之间存在频繁的扩散, 基因流较强, 应属于同一个保护单元, 各繁殖小群不具有独特的保护单元地位。因此, 可以将南湾和海景湾归为同一个大繁殖地。而且, 海景湾的种群数量远远

多于南湾, 应作为重点保护种群, 建议保护区划界时涵盖海景湾繁殖种群的分布范围。

致谢: 感谢第34次南极科学考察队和罗斯海新站建设队在项目执行中的大力支持, 感谢中国科学技术大学高月嵩、黑龙江测绘地理信息局朱李忠在采样和地图绘制中的帮助。

参考文献

- Ainley DG, LeResche RE, Sladen WJL (1983) Breeding Biology of the Adélie Penguin. University of California Press, Oakland.
- Alexander DH, Novembre J, Lange K (2009) Fast model-based estimation of ancestry in unrelated individuals. *Genome Research*, 19, 1655–1664.
- Baroni C, Hall BL (2004) A new Holocene relative sea-level curve for Terra Nova Bay, Victoria Land, Antarctica. *Journal of Quaternary Science*, 19, 377–396.
- Baroni C, Orombelli G (1991) Holocene raised beaches at Terra Nova Bay, Victoria Land, Antarctica. *Quaternary Research*, 36, 157–177.
- Borowicz A, McDowall P, Youngflesh C, Sayre-McCord T, Clucas G, Herman R, Forrest S, Rider M, Schwaller M, Hart T, Jenouvrier S, Polito MJ, Singh H, Lynch HJ (2018) Multi-modal survey of Adélie penguin mega-colonies reveals the Danger Islands as a seabird hotspot. *Scientific Reports*, 8, 9.
- Bromwich DH, Kurtz DD (1984) Katabatic wind forcing of the Terra Nova Bay polynya. *Journal of Geophysical Research Oceans*, 89, 3561–3572.
- Clucas GV, Younger JL, Kao D, Emmerson L, Southwell C, Wienecke B, Rogers AD, Bost CA, Miller GD, Polito MJ, Lelliott P, Handley J, Crofts S, Phillips RA, Dunn MJ, Miller KJ, Hart T (2018) Comparative population genomics reveals key barriers to dispersal in Southern Ocean penguins. *Molecular Ecology*, 27, 4680–4697.
- Clucas GV, Younger JL, Kao D, Rogers AD, Handley J, Miller GD, Jouventin P, Nolan P, Gharbi K, Miller KJ, Hart T (2016) Dispersal in the sub-Antarctic: King penguins show remarkably little population genetic differentiation across their range. *BMC Evolutionary Biology*, 16, 211.
- Croxall JP, Prince PA (1979) Antarctic seabird and seal monitoring studies. *Polar Record*, 19, 573–595.
- Danecek P, Auton A, Abecasis G, Albers CA, Banks E, DePristo MA, Handsaker RE, Lunter G, Marth GT, Sherry ST (2011) The variant call format and VCFtools. *Bioinformatics*, 27, 2156–2158.
- Emslie SD, Coats L, Licht K (2007) A 45,000 yr record of Adélie penguins and climate change in the Ross Sea, Antarctica. *Geology*, 35, 61–64.
- Freed D, Aldana R, Weber JA, Edwards JS (2017) The Sentieon Genomics Tools—A fast and accurate solution to variant calling from next-generation sequence data. *bioRxiv*, 115717.
- Funk WC, McKay JK, Hohenlohe PA, Allendorf FW (2012) Harnessing genomics for delineating conservation units. *Trends in Ecology & Evolution*, 27, 489–496.
- Gorman KB, Talbot SL, Sonsthagen SA, Sage GK, Gravely MC, Fraser WR, Williams TD (2017) Population genetic structure and gene flow of Adélie penguins (*Pygoscelis adeliae*) breeding throughout the western Antarctic Peninsula. *Antarctic Science*, 29, 499–510.
- Li H, Durbin R (2010) Fast and accurate long-read alignment with Burrows-Wheeler transform. *Bioinformatics*, 26, 589–595.
- Lischer HEL, Excoffier L (2012) PGDSpider: An automated data conversion tool for connecting population genetics and genomics programs. *Bioinformatics*, 28, 298–299.
- Lorenzini S, Baroni C, Fallick AE, Baneschi I, Salvatore MC, Zanchetta G, Dallai L (2010) Stable isotopes reveal Holocene changes in the diet of Adélie penguins in Northern Victoria Land (Ross Sea, Antarctica). *Oecologia*, 164, 911–919.
- Lynch HJ, LaRue MA (2016) First global census of the Adélie penguin. *Auk*, 133, 236.
- Lyver POB, Barron M, Barton KJ, Ainley DG, Pollard A, Gordon S, McNeill S, Ballard G, Wilson PR (2014) Trends in the breeding population of Adélie penguins in the Ross Sea, 1981–2012: A coincidence of climate and resource extraction effects. *PLoS ONE*, 9, e91188.
- Manel S, Schwartz MK, Luikart G, Taberlet P (2003) Landscape genetics: Combining landscape ecology and population genetics. *Trends in Ecology & Evolution*, 18, 189–197.
- Nielsen R, Paul JS, Albrechtsen A, Song Y (2011) Genotype and SNP calling from next-generation sequencing data. *Nature Reviews Genetics*, 12, 443–451.
- Palsboll PJ, Berube M, Allendorf FW (2007) Identification of management units using population genetic data. *Trends in Ecology & Evolution*, 22, 11–16.
- Peakall R, Smouse PE (2012) GenAlEx 6.5: Genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research—an update. *Bioinformatics*, 28, 2537–2539.
- Raj A, Stephens M, Pritchard JK (2014) fastSTRUCTURE: Variational inference of population structure in large SNP data sets. *Genetics*, 197, 573–589.
- Ritchie PA, Millar CD, Gibb GC, Baroni C, Lambert DM (2004) Ancient DNA enables timing of the Pleistocene origin and Holocene expansion of two Adélie penguin lineages in Antarctica. *Molecular Biology and Evolution*, 21, 240–248.
- Shepherd LD, Millar CD, Ballard G, Ainley DG, Wilson PR, Haynes GD, Baroni C, Lambert DM (2005) Microevolution and mega-icebergs in the Antarctic. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 102, 16717–16722.
- Stonehouse B (1969) Air census of two colonies of Adélie pen-

- guins (*Pygoscelis adeliae*) in Ross Dependency, Antarctica. *Polar Record*, 14, 471–475.
- Walther GR, Post E, Convey P, Menzel A, Parmesan C, Beebee TJC, Fromentin JM, Hoegh-Guldberg O, Bairlein F (2002) Ecological responses to recent climate change. *Nature*, 416, 389–395.
- Woehler EJ, Croxall JP (1997) The status and trends of Antarctic and sub-Antarctic seabirds. *Marine Ornithology*, 25, 43–66.
- Younger JL, Clucas GV, Kao D, Rogers AD, Gharbi K, Hart T, Miller KJ (2017) The challenges of detecting subtle population structure and its importance for the conservation of emperor penguins. *Molecular Ecology*, 26, 3883–3897.
- Zhang C, Dong SS, Xu JY, He WM, Yang TL (2019) PopL-Ddecay: A fast and effective tool for linkage disequilibrium decay analysis based on variant call format files. *Bioinformatics*, 35, 1786–1788.
- Zhang G, Li C, Li Q, Li B, Larkin DM, Lee C, Storz JF, Antunes A, Greenwold MJ, Meredith RW (2014) Comparative genomics reveals insights into avian genome evolution and adaptation. *Science*, 346, 1311–1320.
- Zheng XW, Levine D, Shen J, Gogarten SM, Laurie C, Weir BS (2012) A high-performance computing toolset for relatedness and principal component analysis of SNP data. *Bioinformatics*, 28, 3326–3328.

(责任编辑: 李明 责任编辑: 闫文杰)



滇西北高山微水体与溪流生境底栖 动物多样性和环境特征

刘硕然^{1,2,3} 杨道德^{1*} 李先福^{2,3,4} 谭路⁴ 孙军⁵ 和晓阳⁵ 杨文书⁵
任国鹏^{2,3} Davide Fornacca^{2,3} 蔡庆华⁴ 肖文^{2,3*}

1 (中南林业科技大学野生动植物保护研究所, 长沙 410004)

2 (大理大学东喜玛拉雅研究院, 云南大理 671003)

3 (中国三江并流区域生物多样性协同创新中心, 云南大理 671003)

4 (中国科学院水生生物研究所淡水生态与生物技术国家重点实验室, 武汉 430072)

5 (高黎贡山国家级自然保护区贡山管理局, 云南怒江 673500)

摘要: 高山微水体由于面积微小且通过地表径流形成串联结构常常被认为与高山溪流具有类似的生境, 然而由于这两类生境中环境因子与底栖动物多样性存在差异, 它们在生态系统中的作用可能完全不同。滇西北地区是全球生物多样性热点区域之一, 境内高山微水体和高山溪流分布密集, 在区域底栖生物多样性维持方面具有重要的功能, 然而目前对这两类高山淡水生态系统的研究较少。为了比较这两类生境环境因子的异同及其对底栖动物多样性的维持作用, 2015年6月, 作者在云南省怒江州贡山县的高山峡谷内, 对27个高山微水体和同区域分布的1条高山溪流(海拔高差500 m范围)的底栖动物多样性和水环境因子进行了实地调查。结果表明: (1)高山微水体和高山溪流底栖动物群落中优势分类单元种群数量均比较庞大, 而稀有分类单元数量较多且种群较小; (2)两种生境在环境因子、物种多样性、功能多样性和群落结构方面的差异明显, 高山溪流有较高的物种丰富度、物种多样性和功能多样性; (3)高山微水体底栖动物多样性的分布与水环境因子无关, 而高山溪流底栖动物多样性与群落结构的形成受到与流速关联的水环境因子和海拔的影响。因此, 高山微水体与高山溪流不能简单地视为类似的生境类型, 它们对区域底栖动物多样性和生态功能维持可能具有不同的作用。

关键词: 高山淡水生态系统; 环境异质性; 群落结构; 生物多样性维持; 高黎贡山

Diversity in benthic and environmental characteristics on alpine micro-waterbodies and stream ecosystems in northwest Yunnan

Shuoran Liu^{1,2,3}, Daode Yang^{1*}, Xianfu Li^{2,3,4}, Lu Tan⁴, Jun Sun⁵, Xiaoyang He⁵, Wenshu Yang⁵, Guopeng Ren^{2,3}, Davide Fornacca^{2,3}, Qinghua Cai⁴, Wen Xiao^{2,3*}

1 Institute of Wildlife Conservation, Central South University of Forestry and Technology, Changsha 410004

2 Institute of Eastern Himalaya Biodiversity Research, Dali University, Dali, Yunnan 671003

3 Collaborative Innovation Center for Biodiversity and Conservation in the Three Parallel Rivers Region of China, Dali, Yunnan 671003

4 State Key Laboratory of Freshwater Ecology and Biotechnology, Institute of Hydrobiology, Chinese Academy of Sciences, Wuhan 430072

5 Gongshan Administration Bureau, Gaoligong Mountain National Nature Reserve, Nujiang, Yunnan 673500

Abstract: Due to the small area and the cascaded structure formed by surface water, alpine micro-waterbodies are often considered to have similar habitats to alpine streams. However, due to the differences between the environmental factors and the benthic diversity, the functions of these two habitats in the ecosystem may be completely different. Northwest Yunnan hosts one of the richest global biodiversity

收稿日期: 2019-05-08; 接受日期: 2019-09-26

基金项目: 国家自然科学基金(31760126; U1602262; 31472021)、云南省“大理大学三江并流区域生物多样性保护与利用省创新团队”和第二次青藏高原综合科学考察(SQ2019QZKK2002)

* 共同通讯作者 Authors for correspondence. E-mail: csfuyydd@126.com; xiaow@eastern-himalaya.cn

hotspots where alpine micro-waterbodies and streams are densely concentrated. These two fresh water ecosystems have important functions in regional benthic biodiversity maintenance, however, these peculiar freshwater ecosystems have barely received research attention. In order to compare the similarities and differences of environmental factors and biodiversity between these two habitats and their maintenance effects on benthic diversity, in this study, benthic biodiversity and the environmental factors of 27 alpine micro-waterbodies and a stream in the same region (9 sample sites within an altitude gradient of 500 m) were investigated in an alpine valley of Gongshan County, Nujiang, Yunnan Province in June of 2015. Results showed that: (1) The common characteristics of benthic communities in alpine micro-waterbodies and the stream were that the dominant taxa have large population size, while, the rare taxa had higher richness but small population size. (2) However, the environmental factors, species diversity, functional diversity and community structures were quite different between the alpine micro-waterbodies and the stream, the alpine stream had higher species richness, species diversity and functional diversity than alpine micro-waterbodies. (3) the benthic biodiversity and formation of community structure in alpine stream were related to the elevation and aquatic environmental factors relating to flow rate regulation, while, the aquatic environmental factors of alpine micro-waterbodies did not act as the drivers for the distribution of benthic biodiversity. Therefore, these findings suggest that alpine micro-waterbodies and streams are distinct ecosystems that each feature has very different characteristics, they cannot be regarded as similar ecosystem types. Both of them play an important role in the maintenance of regional benthic biodiversity and ecosystem functions.

Key words: alpine freshwater ecosystem; environmental heterogeneity; community structure; biodiversity maintenance; Gaoligong Mountain

生物多样性的研究重点是人类社会经济发展与生物多样性丧失之间的矛盾(Myers, 1988; Myers et al, 2000)。淡水生态系统相对脆弱, 遭到破坏后更难恢复, 其生物多样性的丧失比陆地生态系统更为严重(Sala et al, 2000), 故其生物多样性的保护面临着更大的挑战(Dudgeon et al, 2006)。

滇西北地处中国西南山地、喜马拉雅及南亚次大陆三个全球生物多样性热点区的交汇区(Hoffman et al, 2016), 生物多样性资源十分丰富。该地区海拔较高处有一类特殊的天然水体, 与溪流和河流相比, 其边界形态相对封闭、面积微小、数量众多, 是滇西北最常见但又是最容易受到忽视的淡水生态系统。刘硕然等(2017)将这类天然水体命名为微水体(micro-waterbodies)。微水体之间可通过高山溪流形成相互联系的完整系统, 具有为上下游来回迁移的水生生物提供栖息地等重要的生态功能(Stokstad, 2014)。

高山微水体因面积微小, 常常被视为高山溪流生境类型, 但实际情况可能并非如此。第一, 高山溪流滞水区和激流区之间的水文特征虽有差异(Taft & Koncelik, 2006; Belletti et al, 2015), 但高山微水体与高山溪流的底质及水文特征差异更加显著, 相关的水环境指标可能截然不同, 导致这两类生境水生生物群落同样存在显著差异(Miserendino, 2001;

Bazzanti et al, 2003)。第二, 相邻或距离非常近的两个微水体之间能产生较高的环境异质性(Liu et al, 2018), 这种现象在高山溪流中一般不会发生。第三, 由干流与支流形成的复杂河流网络生态系统, 其水环境和生物群落明显地受到连通性的影响(Carrara et al, 2012, 2014; Altermatt, 2013), 而微水体系统之间可依赖溪流支流连通, 最终汇集并输出到高山溪流干流中, 故微水体生境中的物质和生物可能会影响高山溪流的水环境及生物群落。底栖动物作为高山微水体和高山溪流最优势的生物类群, 充分代表了这两类生境的生物多样性特征。

为比较高山微水体与高山溪流在环境因子、水生生物多样性和群落结构上的异同, 分析环境因子对生物多样性分布格局的影响, 探讨这两种生境对区域底栖动物多样性的维持作用, 我们在云南省怒江州贡山县的一片高山峡谷, 对同域分布的高山微水体与高山溪流生态系统的环境异质性和底栖动物多样性进行了实地调查。

1 研究方法

1.1 研究区域

野外研究地点位于云南省怒江州贡山县, 属怒江流域, 地处滇西北高山峡谷区, 大小河流众多、地势险陡、雨量充沛, 水利资源极为丰富。本地区

天然植被以松(*Pinus*)、杉类针叶林为主, 辅以箭竹(*Fargesia*)类草本植物。

研究区域位于贡山县城至贡山县独龙江乡废弃公路途中的一片高山峡谷湿地, 地理位置为 98°27'33"-98°28'09" E, 27°47'50"-27°46'33" N, 海拔3,087-3,586 m, 整个区域面积约1.4 km²。年平均气温7.7°C, 年平均降水量2,525 mm (根据贡山县林业局安装在县城至独龙江乡老公路与新公路交叉

口处的全自动野外实时监测气象站2014年8月1日至2015年7月31日的数据计算)。为方便起见, 将研究区域内的微水体群定义为A区, 溪流为AS (图1)。在A区内, 上述废弃的老公路将整个微水体群分割成两个小的微水体群AD和AU, 两者之间水体没有直接连通。位于微水体群西边的溪流(AS), 沿山谷坡势顺流而下, 无径流穿越微水体群; 微水体群则有径流汇入溪流形成连通。

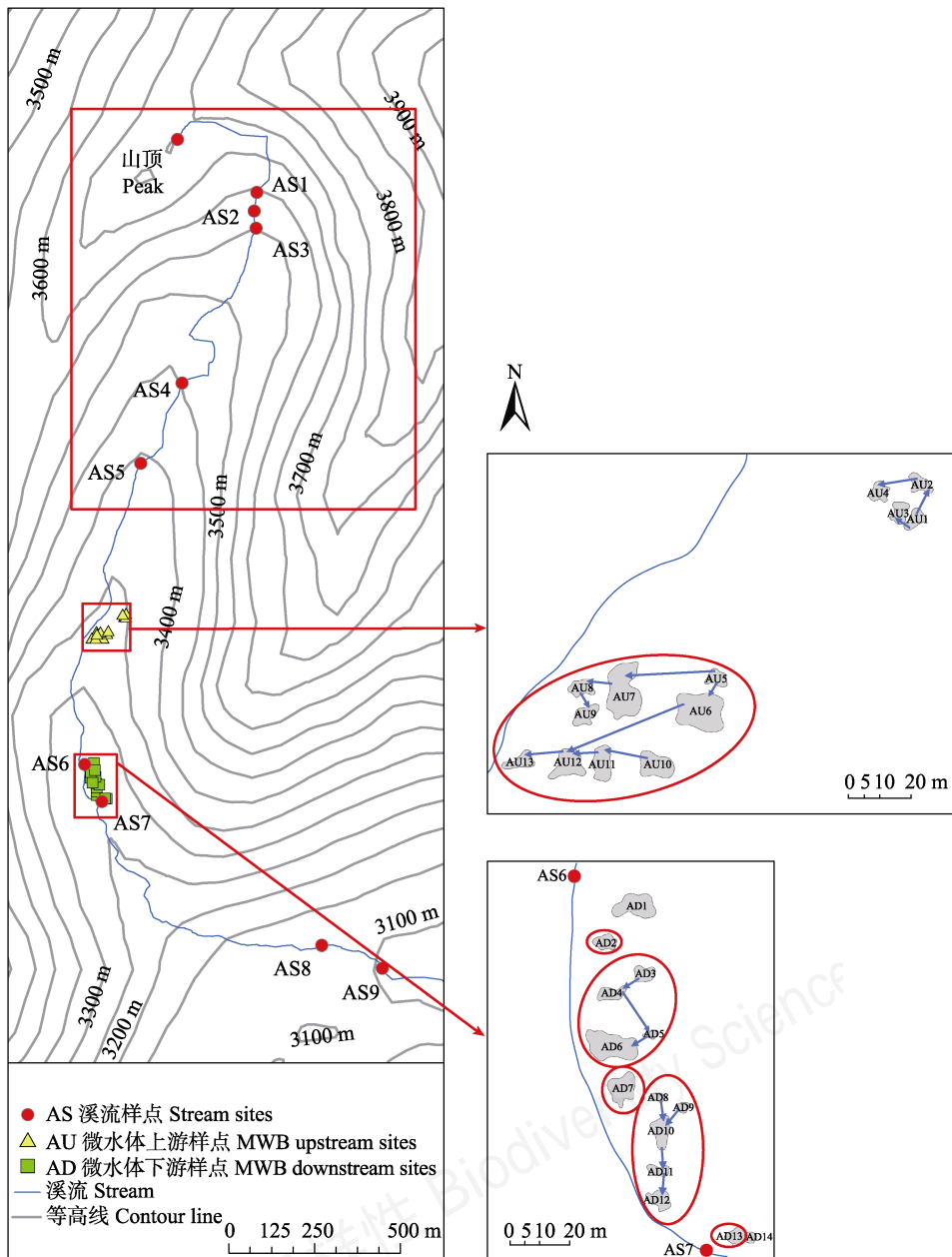


图1 研究区域及样点图示(微水体串联图示中圈内的微水体串最终与溪流连通)

Fig. 1 Research area and sampling sites. The micro-waterbodies (MWB) which are circled indicate that the water flow from the micro-waterbody cascades is running into the stream finally.

1.2 采样和鉴定

由于所有微水体每年均经历5个月以上的季节性封冻期(一般从11月至翌年4月), 故调查取样时间避开封冻期。本研究采样时间为2015年6月18–21日。高山微水体底栖动物使用一种适用于不同水体环境的水体、生物、沉积物采集器进行采集(刘硕然等, 2018)。采样器底面积 0.06 m^2 , 在每个微水体离岸距离 0.5 m 处对微水体底泥和水样进行采集。将采集到的底泥在 $500 \mu\text{m}$ 网眼(40目)的筛网中清洗; 再将清洗后残余物中的生物手工挑拣至标本瓶, 加入10%甲醛溶液保存。高山溪流底栖动物使用索伯网(定量面积 0.09 m^2 , $500 \mu\text{m}$ 网眼, 40目)进行采集, 每个样点设5个重复, 将采集到的生物手工挑拣至标本瓶, 并保存于95%的酒精中。将生物标本带回实验室, 在光学显微镜(Olympus SZ61, 中国)下分类计数, 尽可能鉴定到最低级的分类单元。

1.3 环境因子测定

在采集生物样品的同时, 采用便携式手持水质多参数分析仪(YSI Professional Plus, 美国)测定水环境的电导率(conductivity, Cond)、溶解氧含量(dissolved oxygen, DO)、pH值; 采用GPS位置记录仪(Garmin eTrex20, 中国台湾)获得采样点的坐标和海拔(altitude, Alt); 采用便携式手持浊度仪(SGZ-200BS, 中国)测定水体的浊度(turbidity, Turb)。通过带刻度的金属长杆测定水深(depth)、底泥深度(bottom sediment depth, BSD); 用经过微水体几何中心的长轴和短轴长度的乘积估算获得微水体面积(area)。采用流速仪(Global Water FP111, 美国)测定溪流的流速(flow velocity, FV)和水深; 用皮尺测量溪流的宽度(width)。

在采集生物样品的同时, 采集 500 mL 水样装于瓶中, 在采样现场加入浓硫酸, 调节水样pH值小于2并冷藏保存, 带回实验室进一步分析。总氮含量(total nitrogen, TN)通过碱性过硫酸钾消解紫外分光光度法测定(GB11894-1989); 总磷含量(total phosphorus, TP)通过钼酸铵分光光度法测定(GB11893-1989); 化学需氧量(chemical oxygen demand, COD)通过重铬酸盐法测定(HJ 828-2017); 总有机碳含量(total organic carbon, TOC)通过TOC分析仪(Shimadzu TOC-V CPH, 日本)测定。

1.4 数据分析

高山微水体及溪流生境优势分类单元和稀有

分类单元的鉴别通过分别绘制分类单元多度排序曲线并人工寻找曲线拐点来确定。根据各个区域分类单元的丰富度绘制微水体与溪流分类单元维恩图, 其饼图的大小与分类单元丰富度无关, 仅显示区域间共有分类单元和特有分类单元信息。使用软件PC-ORD Version 7.04 (McCune & Mefford, 2016)计算物种多样性并制作群落分布热图(heatmap)。其中, 物种丰富度以 S 表示, 物种多样性用Shannon-Wiener指数(H')表示。功能多样性计算依据Poff等(2006)的描述, 选取其中能够通过形态特征和野外行为观察进行鉴别的9个功能性状(包括飞行能力、游泳能力、吸附能力、保护壳、形状、呼吸方式、个体大小、生活型、营养习性)并分别赋值; 然后将各样点群落结构特征与功能多样性赋值列表结合进行计算。在计算过程中, 功能性状赋值首先标准化到0–1之间, 然后采用矩阵乘法与加权平均相结合的方法计算功能多样性的群落加权平均(community-weighted means, CWM)矩阵。再通过功能多样性离差(functional dispersion, FDis)计算群落的功能多样性, FDis体现了物种与加权质心(c)的加权平均距离。FDis的计算公式(Laliberte & Legendre, 2010):

$$FDis = \frac{\sum a_j z_j}{\sum a_j} \quad (1)$$

$$c = \frac{\sum a_j x_{ij}}{\sum a_j} \quad (2)$$

其中: a_j 为 j 物种的丰富度, z_j 为 j 物种到性状 i 空间维度上的加权质心 c 的距离, x_{ij} 为 j 种对性状 i 的属性(由功能多样性的CWM距离矩阵获得)。FDis的计算通过软件PC-ORD Version 7.04实现(McCune & Mefford, 2016)。

采用软件SPSS Statistics Version 22完成高山微水体与溪流之间水生生物多样性和环境数据的差异分析。首先通过Kolmogorov-Smirnov检验(K-S检验)检查数据是否为正态分布, 若数据符合正态分布, 则用独立样本 T 检验; 若数据不符合正态分布, 则用非参数检验(Kruskal-Wallis检验)分析数据集间的差异。

通过主坐标分析(principal co-ordinates analysis, PCoA)对环境因子的空间分布格局进行分析。环境因子PCoA计算时排除了海拔, 以降低采样点的选

择对排序的影响。PCoA各样点间的距离以欧式距离计算(Borcard & Legendre, 2002), 变量的计算值经过加权平均法处理, 双标图中不显示 $r^2 < 0.2$ 的环境因子, 并以最小凸多边形框定各分组。环境因子与生物群落的相关分析首先通过去趋势对应分析(detrended correspondence analysis, DCA)计算得第1轴长度为4.99, 判别生物群落属单峰模型, 选用典范对应分析(canonical correspondence analysis, CCA)。在CCA分析过程中, 未对环境因子进行筛选, 双标图中不显示 $r^2 < 0.2$ 的环境因子, 环境变量经Z值标准化处理, 并以最小凸多边形框定各分组, 因area和width的单位不同, 在微水体和溪流之间无法比较, 故CCA分析剔除这两个环境变量。PCoA、DCA、CCA运用软件PC-ORD Version 7.04 (McCune & Mefford, 2016)完成。

2 结果

2.1 环境因子

除化学需氧量外, 其他表征水体营养状态的水化学指标在溪流和微水体之间的差异均不显著, 而表征水体物理属性的很多指标则存在显著差异(表

1)。具体体现为: 电导率、溶解氧、pH值在溪流和微水体之间的差异极显著($P < 0.01$), 水深、化学需氧量在溪流和微水体之间的差异显著($P < 0.05$); 而海拔、浊度、总氮、总磷和总有机碳在溪流和微水体之间的差异不显著($P > 0.05$)。因微水体面积、底泥深度、溪流宽和流速在微水体与溪流生境之间没有可比性, 故未进行比较。各样点环境因子的PCoA排序(图2)显示, 环境因子在微水体和溪流之间呈现非常明显的差别。相比溪流生境, 微水体生境组成的最小凸多边形面积较大, 这说明微水体的环境异质性较大。另外, 结合表1和图2可知, 电导率、水深和pH是溪流与微水体环境异质性的主要影响因子。

2.2 底栖动物特征

共鉴定出底栖动物57个分类单元, 涵盖了12个目、25个科、40个属(附录1)。其中, 高山微水体共鉴定出30个分类单元, 总计1,821头。个体数超过80头的优势分类单元6个(图3A), 分别是: 冲绳摇蚊 *Chironomus okinawanus* (661头)、*Chironomus javanus* (479头)、*Chironomus circumdatus* (267头)、*Psectrocladius obvius* (107头)、水丝蚓属一种 *Limnodrilus* sp. (96头)和摇蚊属一种 *Chironomus* sp.

表1 溪流与微水体各环境因子描述及差异性分析

Table 1 List of the descriptive statistics and difference in environmental variables between stream and micro-waterbody

环境因子 Environmental variables	微水体 Micro-waterbody			溪流 Stream		
	最小值 Min.	最大值 Max.	平均值 ± 标准差 Mean ± SD	最小值 Min.	最大值 Max.	平均值 ± 标准差 Mean ± SD
海拔 Alt (m) ^{ns2}	3,266.00	3,332.00	3,299.70 ± 27.34	3,087.00	3,586.00	3,364.90 ± 188.82
电导率 Cond (µs/cm) ^{**2}	2.94	10.45	5.12 ± 1.33	10.82	34.50	17.54 ± 8.84
溶解氧含量 DO (mg/L) ^{**1}	3.13	7.51	5.68 ± 0.92	6.22	7.18	6.72 ± 0.27
pH值 pH ^{**1}	5.48	6.20	5.84 ± 0.24	5.80	6.55	6.23 ± 0.26
面积 Area (m ²) ^{none}	3.00	160.00	26.15 ± 33.65	/	/	/
水深 Depth (cm) ^{*1}	8.00	43.00	27.70 ± 10.09	6.00	26.00	18.33 ± 6.48
底泥深度 BSD (cm) ^{none}	9.50	58.00	26.09 ± 13.02	/	/	/
浊度 Turb (NTU) ^{ns1}	0.00	3.70	1.42 ± 1.08	0.00	2.40	0.98 ± 1.06
总氮 TN (mg/L) ^{ns1}	0.096	0.729	0.300 ± 0.170	0.115	0.445	0.280 ± 0.110
总磷 TP (mg/L) ^{ns1}	0.024	0.104	0.046 ± 0.016	0.036	0.068	0.050 ± 0.010
化学需氧量 COD (mg/L) ^{*1}	0.160	4.730	2.150 ± 1.290	0.160	5.056	3.320 ± 1.420
总有机碳含量 TOC (mg/L) ^{ns1}	0.924	7.590	4.270 ± 1.640	3.043	6.963	4.800 ± 1.070
溪流宽度 Width (m) ^{none}	/	/	/	0.50	5.30	2.53 ± 1.78
溪流流速 FV (m/s) ^{none}	/	/	/	0.16	0.93	0.58 ± 0.31

以独立样本T检验(上标为1)和非参数检验(上标为2)比较微水体与溪流之间环境因子的差异。* $P < 0.05$; ** $P < 0.01$; ns表示差异不显著; none表示无可比性, 不进行分析。

The difference of each environmental variable between micro-waterbody and stream are tested using independent sample T test (with superscript 1) or nonparametric tests (with superscript 2). * $P < 0.05$; ** $P < 0.01$; ns indicates non-significant; none means do not perform the analysis because the data sets are not comparable.

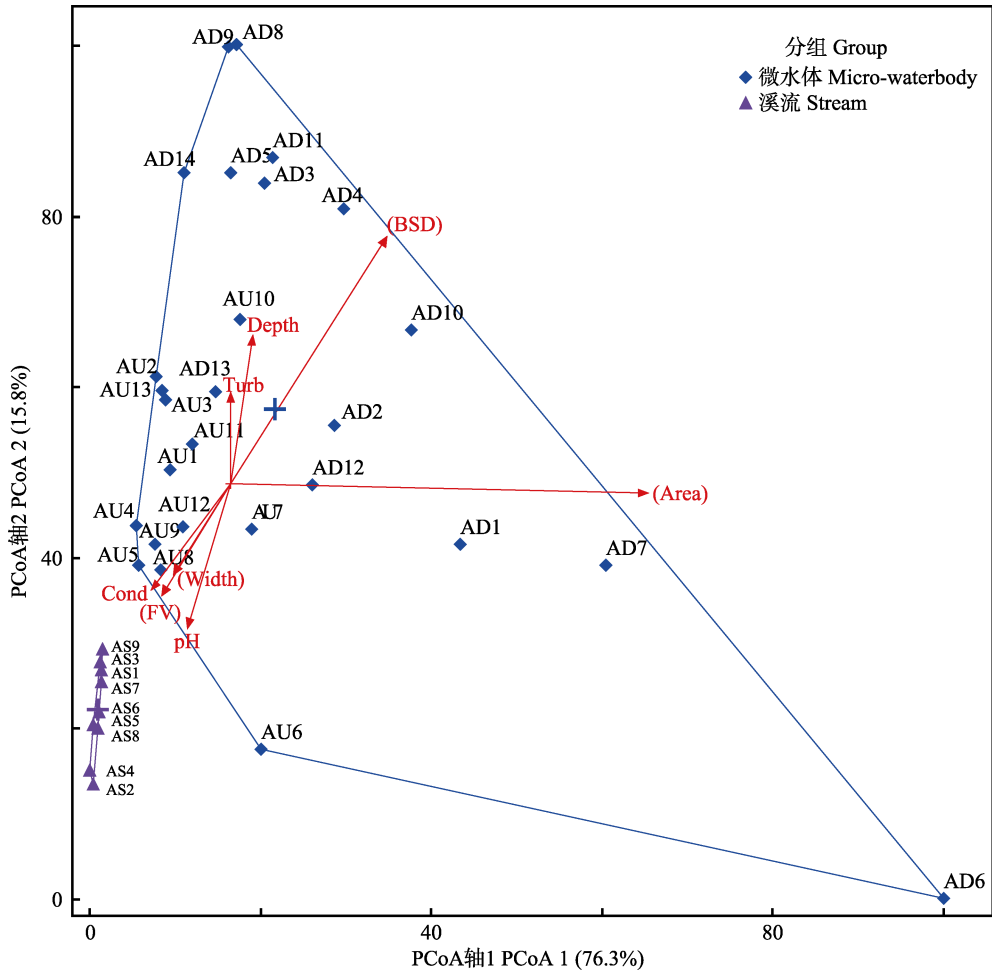


图2 基于环境因子的PCoA双标图。AS为溪流样点, AU、AD为微水体样点。Depth: 水深; Area: 面积; Width: 溪流宽度; FV: 流速; Cond: 电导率; Turb: 浊度。
 Fig. 2 Biplot of PCoA calculated based on environmental factors. AS indicates stream sites, AU and AD indicate micro-waterbody sites. Depth, Water depth; Area, Waterbody surface area; Width, Stream width; FV, Flow velocity; Cond, Conductivity; Turb, Turbidity.

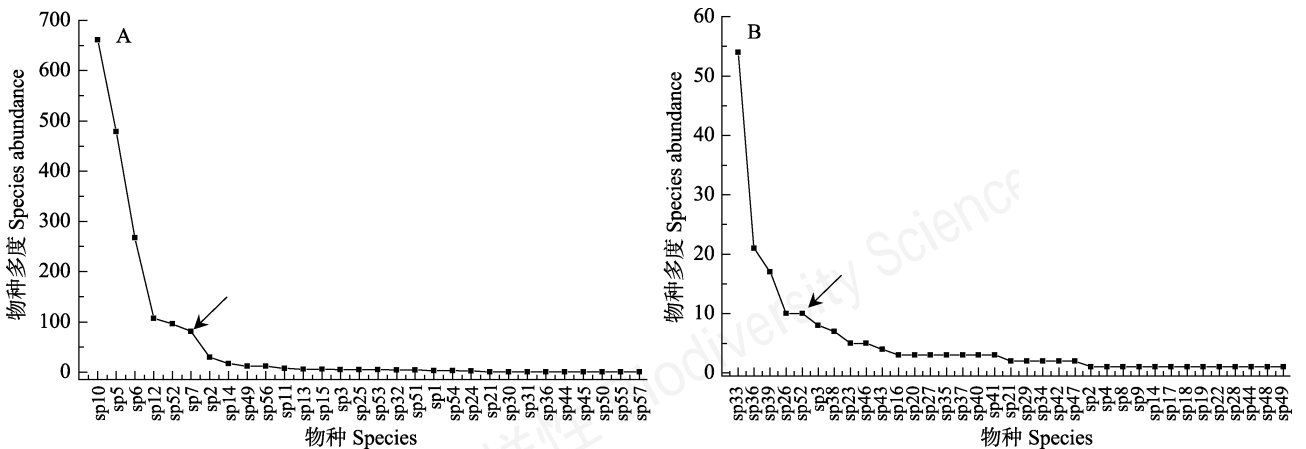


图3 高山微水体(A)及溪流(B)分类单元多度排序曲线(箭头所示为曲线拐点, 作为优势分类单元与稀有分类单元分界), 横坐标为物种排列顺序, 对应附录1。
 Fig. 3 Species abundance ranking curves for alpine micro-waterbody (A) and stream (B). Arrows indicate the inflection point of the curve between the dominant taxa and rare taxa. X axis refers to the species order in Appendix 1.

(81头); 其余分类单元平均个体数为5.4头, 最多为31头。高山溪流共鉴定出35个分类单元, 总计185头。个体数超过10头的优势分类单元5个(图3B), 分别是: 四节蜉属一种(*Beatis* sp.1) (54头)、溪颚蜉属一种(*Rhithrogena* sp.) (21头)、*Amphinemura coreana* (17头)、*Optioservus* sp. (10头)和水丝蚓属一种(*Limnodrilus* sp.) (10头); 其余分类单元平均个体数为2.4头, 最多为8头。底栖动物在溪流和微水体的分布具有优势物种数量少但个体数多的特征, 即少数分类单元个体数之和占总个体数比例较高。如上述6个微水体优势分类单元占微水体总分类单元的20%, 而个体数之和占微水体总个体数的92.9%; 上述5个溪流优势分类单元占溪流总分类单元的14.3%, 而个体数之和占溪流总个体数的60.5%。

高山溪流与微水体底栖动物群落分布定性热图(图4)表明: 大部分分类单元属于稀有分类单元, 且具有局地样点特有的特征。高山溪流与高山微水体底栖动物分类单元丰富度维恩图(图5)结果表明: 溪流与微水体底栖动物群落分类单元的组成差异较大。其中, 溪流特有分类单元有27个; 微水体特有分类单元有22个; 溪流与微水体共有分类单元为8个, 分别是: *Larsia atrocincta*、长足摇蚊属一种(*Tanytus* sp.)、巴瓦特维摇蚊(*Tvetenia bavarica*)、双翅目一种(*Diptera* sp.)、溪颚蜉属一种(*Rhithrogena* sp.)、褐纹石蛾属一种(*Eubasilissa* sp.)、仰泳蝽属一种(*Notonecta* sp.)和水丝蚓属一种(*Limnodrilus* sp.)。

2.3 底栖动物群落结构特征及环境驱动因子

底栖动物群落物种丰富度(S)在溪流与微水体

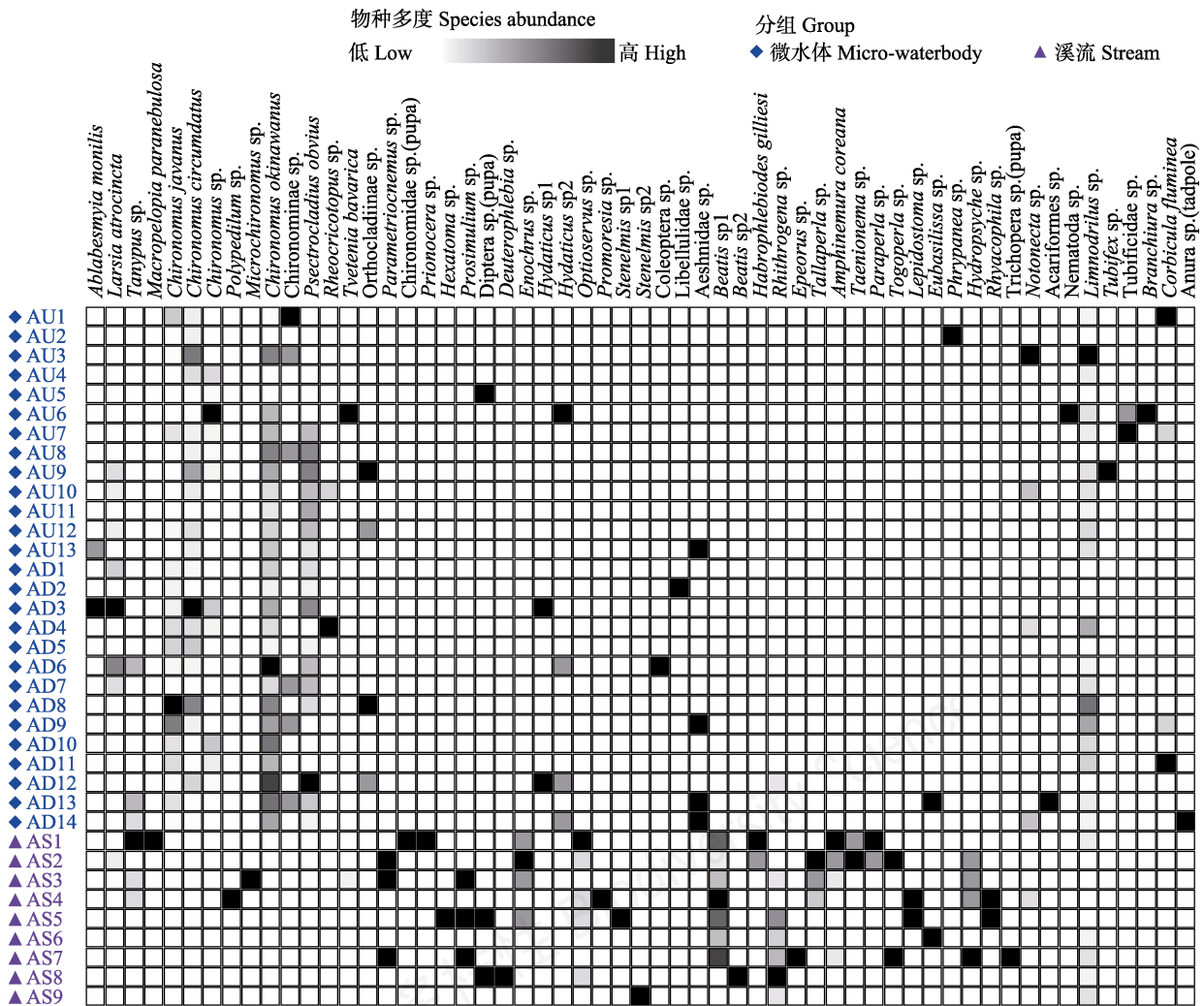


图4 底栖动物物种在样点间分布热图(分类单元物种多度以颜色深浅区分)

Fig. 4 Heatmap of the benthic species distribution among the collection sites. The species abundance for each taxon marked by the color shade

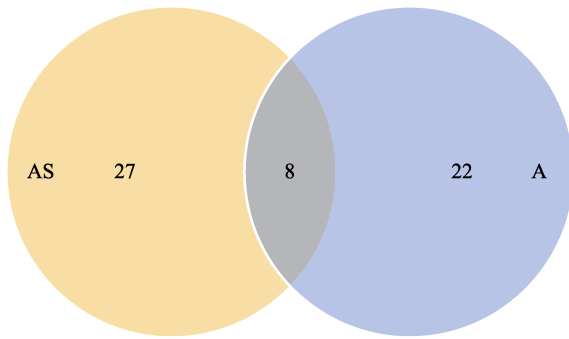


图5 溪流与微水体分类单元丰富度维恩图

Fig. 5 The Venn diagram between the micro-waterbody and stream by taxon richness

表2 溪流与微水体底栖动物群落的物种丰富度(S)、物种多样性(H')和功能多样性(FDis)

Table 2 List of the species richness, species diversity and functional diversity between stream and micro-waterbody

	微水体 Micro-waterbody			溪流 Stream		
	最小值 Min.	最大值 Max.	平均值 ± 标准差 Mean ± SD	最小值 Min.	最大值 Max.	平均值 ± 标准差 Mean ± SD
S^{ns1}	3.00	10.00	6.26 ± 2.07	3.00	12.00	8.67 ± 3.43
H'^{*1}	0.882	1.649	1.240 ± 0.250	1.011	2.265	1.720 ± 0.460
FDis ^{**1}	0.000	0.469	0.220 ± 0.130	0.544	0.968	0.820 ± 0.130

以独立样本 T 检验(上标为1)比较微水体和溪流之间多样性的差异。* $P < 0.05$; ** $P < 0.01$; ns表示差异不显著。

The difference of diversity between stream and micro-waterbody are tested using independent sample T test (with superscript 1). * $P < 0.05$; ** $P < 0.01$; ns indicates non-significant.

之间的差异不显著($P > 0.05$), 不过溪流平均物种丰富度高于微水体。物种多样性(H')在溪流与微水体之间的差异显著($P < 0.05$), 溪流物种多样性平均值显著高于微水体。功能多样性(FDis)体现出与物种多样性类似的趋势, 溪流与微水体之间的差异极显著($P < 0.01$), 且溪流生境FDis的最小值大于微水体生境的最大值(表2)。CCA排序结果显示: AS区和A区底栖动物群落在CCA排序图上完全不重叠(图6)。这表明溪流生境与微水体生境底栖动物群落结构表现出非常明显的差异。影响溪流和微水体之间底栖动物群落产生差别的主要环境因子为电导率和pH值, 而影响溪流群落内部产生差别的主要环境因子为海拔和流速, 微水体内部群落的差异与环境因子关系不大。

3 讨论

3.1 高山微水体与溪流环境因子差异

尽管本研究区域内的大部分微水体串联系统

中水流最终汇集并流入溪流, 与溪流形成连通, 但微水体仍保持着特有的生境类型。从环境因子特征来看, 溪流与微水体在环境指标上产生的差异主要是由生境固有的物理性质决定的。微水体的特征与湖泊类似, 比溪流拥有相对较大的敞水面积、较深的水深、相对静止的水文特征、富集了较厚的底泥沉积物。而溪流则有相对较大的流量、较浅的水深、基本没有底泥沉积物的富集、敞水面为典型的狭长条状。这样的生境特征差别势必造成溪流与微水体某些水质指标的差异。对溪流而言, 流速与海拔、溶解氧和溪流宽度具有显著的相关性, 因此, 由于局地地形因素导致的流速差异可能是溪流生境环境异质性产生的主要因素之一。

3.2 高山微水体与溪流底栖动物群落结构与多样性差异及其驱动因子

高山溪流与高山微水体属于两种截然不同的生境类型, 底栖动物因长期适应, 表现出对不同生境类型极大的依赖性。如蜉蝣目、毛翅目和襀翅目昆虫幼虫普遍利用溪流生境(Belmar et al, 2013), 而摇蚊科、颤蚓科等的幼虫则多检出于较深的底质沉积物生境(Real et al, 2000; Bazzanti et al, 2003)。本研究底栖动物群落的分布也符合上述规律, 溪流与微水体的底栖动物分类单元组成差异明显, 共有部分比例很小, 特有分类单元丰富(图5)。可见, 生境类型的差异是导致本研究中底栖动物群落产生差异的主要原因。

从生物多样性的角度分析, 溪流底栖动物的物种多样性和功能多样性均高于微水体并存在显著差异(表2)。就溪流而言, 底栖动物物种多样性与海拔、溪流宽度、流速、溶解氧等环境因子显著相关。因此, 无论在不同生境间还是在同一生境内, 底栖动物多样性的差异可能都是由于生境特征差异而导致的(Bonada et al, 2007; Bogan et al, 2013)。

3.3 高山微水体和高山溪流对生物多样性的维持作用

从区域尺度上看, 高山溪流沿海拔梯度形成的环境因子变化是导致溪流生物群落差异的主要原因(Miserendino, 2001; Henriques-Oliveira & Nessimian, 2010), 而与溪流流速相关的环境因子则影响局地生物群落的格局(Chakona et al, 2008)。

本研究区域地理范围较小, 高山溪流总长度不超过3 km, 高山微水体群总面积不超过0.2 km², 总

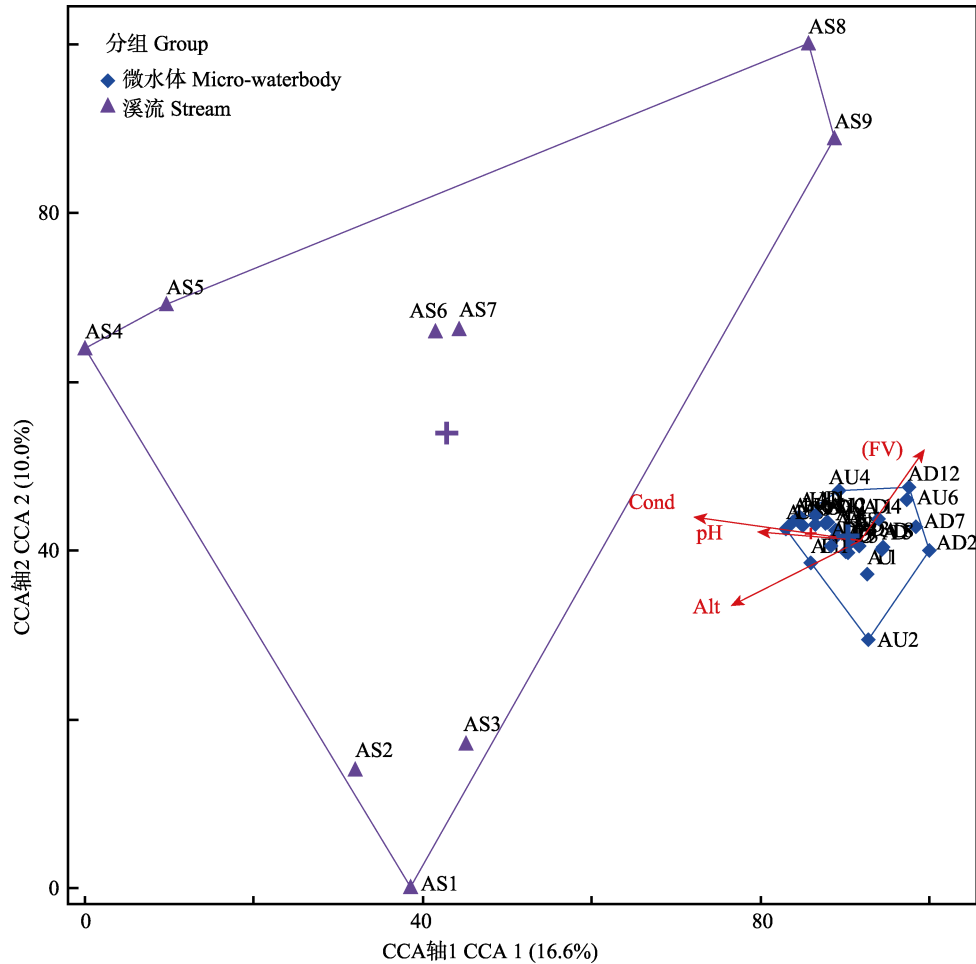


图6 基于底栖动物群落数据和环境因子的CCA双标图。AS为溪流样点，AU、AD为微水体样点。Alt: 海拔; FV: 流速; Cond: 电导率。

Fig. 6 Biplot of CCA which calculated based on the benthic community data and environmental factors. hydrogen ion concentration (pH), flow velocity (FV) and conductivity (Cond). AS indicates stream sites, AU and AD indicate micro-waterbody sites. Alt, Altitude; FV, Flow velocity; Cond, Conductivity.

体海拔落差约500 m。如此小的地理区域内却产生了丰富的生物多样性，这也佐证了本研究区域为全球生物多样性热点地区，未来应加强对高山微水体和高山溪流生物多样性不同维持机制的研究。

高山溪流与高山微水体拥有独特而丰富的底栖动物类群，且一般位于流域上游，对区域生态系统生物多样性的维持和物种库的形成具有重要意义(Biggs et al, 2005; Scheffer et al, 2006)。对于高山微水体，虽然在微小尺度下的环境异质性很高，但生物群落的形成并不与环境因子相关，可能存在其他机制影响生物群落的构建过程，如物种的扩散过程(Leibold et al, 2004)，这对后续群落动态的研究提供参考。无论从环境因子、底栖动物群落结构还是从生物多样性的角度来分析，高山溪流与微水体

均有明显的区别，各自维持着独特的生态功能，故在未来的保护措施制定和科研立项工作中，应加以重视。

参考文献

- Altermatt F (2013) Diversity in riverine metacommunities: A network perspective. *Aquatic Ecology*, 47, 365–377.
- Bazzanti M, Bella VD, Seminara M (2003) Factors affecting macroinvertebrate communities in astatic ponds in central Italy. *Journal of Freshwater Ecology*, 18, 537–548.
- Belletti B, Rinaldi M, Buijse AD, Gurnell AM, Mosselman E (2015) A review of assessment methods for river hydro-morphology. *Environmental Earth Sciences*, 73, 2079–2100.
- Belmar O, Velasco J, Gutierrezcanovas C, Melladodiaz A, Millan A, Wood PJ (2013) The influence of natural flow regimes on macroinvertebrate assemblages in a semiarid Mediterranean basin. *Ecology*, 6, 363–379.

- Biggs J, Williams P, Whitfield M, Nicolet P, Weatherby AJ (2005) 15 years of pond assessment in Britain: Results and lessons learned from the work of pond conservation. *Aquatic Conservation—Marine and Freshwater Ecosystems*, 15, 693–714.
- Bogan MT, Boersma KS, Lytle DA (2013) Flow intermittency alters longitudinal patterns of invertebrate diversity and assemblage composition in an arid-land stream network. *Freshwater Biology*, 58, 1016–1028.
- Bonada N, Rieradevall M, Prat N (2007) Macroinvertebrate community structure and biological traits related to flow permanence in a Mediterranean river network. *Hydrobiologia*, 589, 91–106.
- Borcard D, Legendre P (2002) All-scale spatial analysis of ecological data by means of principal coordinates of neighbour matrices. *Ecological Modelling*, 153, 51–68.
- Carrara F, Altermatt F, Rodrigueziturbe I, Rinaldo A (2012) Dendritic connectivity controls biodiversity patterns in experimental metacommunities. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 109, 5761–5766.
- Carrara F, Rinaldo A, Giometto A, Altermatt F (2014) Complex interaction of dendritic connectivity and hierarchical patch size on biodiversity in river-like landscapes. *The American Naturalist*, 183, 13–25.
- Chakona A, Phiri C, Magadza CH, Brendonck L (2008) The influence of habitat structure and flow permanence on macroinvertebrate assemblages in temporary rivers in north-western Zimbabwe. *Hydrobiologia*, 607, 199–209.
- Dudgeon D, Arthington AH, Gessner MO, Kawabata ZI, Knowler D, Leveque C, Naiman RJ, Prieur-Richard AH, Soto D, Stiassny MLJ, Sullivan CA (2006) Freshwater biodiversity: Importance, threats, status and conservation challenges. *Biological Reviews*, 81, 163–182.
- Henriques-Oliveira AL, Nessimian JL (2010) Aquatic macroinvertebrate diversity and composition in streams along an altitudinal gradient in southeastern Brazil. *Biota Neotropica*, 10, 115–128.
- Hoffman M, Koenig K, Bunting G, Costanza J, Kristen JM (2016) Biodiversity Hotspots (version 2016.1). <http://doi.org/10.5281/zenodo.3261807>. (accessed on 2019-03-18)
- Laliberte E, Legendre PA (2010) Distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology*, 91, 299–305.
- Leibold MA, Holyoak M, Mouquet N, Amarasekare P, Chase JM, Hoopes MF, Holt RD, Shurin JB, Tilman D, Loreau M, Gonzalez A (2004) The metacommunity concept: A framework for multi-scale community ecology. *Ecology Letters*, 7, 601–613.
- Liu SR, He XY, Yang WS, Ren GP, Li YP, Zhou J, Cai QH, Xiao W (2017) Spatial distribution and significance of high mountain micro-waterbodies in northwestern Yunnan, China. *Journal of Hydroecology*, 38, 18–23. (in Chinese with English abstract) [刘硕然, 和晓阳, 杨文书, 任国鹏, 李延鹏, 周俊, 蔡庆华, 肖文 (2017) 滇西北高山微水体空间分布格局及研究意义初探. *水生态学杂志*, 38, 18–23.]
- Liu SR, Li YP, Yan JG, Xiao W (2018) A Waterbody, Organisms and Sediment Sampling Equipment Used for Different Kinds of Water Environments. Chinese Patent. ZL201510837357.X. 2018-10-19. (in Chinese) [刘硕然, 李延鹏, 闫家国, 肖文 (2018) 一种适用于不同水体环境的水体、生物、沉积物采集器. 中国专利: ZL201510837357.X. 2018-10-19.]
- Liu SR, Lu T, Yang DD, Ren GP, He XY, Yang WS, Cai QH, Xiao W (2018) Spatiotemporal environmental heterogeneity of alpine micro-waterbodies. *Fresenius Environmental Bulletin*, 27, 8088–8095.
- McCune B, Mefford MJ (2016) PC-ORD Multivariate Analysis of Ecological Data, Version 7.04. MjM Software, Gleneden Beach, Oregon.
- Ministry of Ecology and Environment of the People's Republic of China (2017) HJ 828-2017. Water Quality Determination of Chemical Oxygen Demand: Dichromate Method. China Environmental Press, Beijing. (in Chinese with) [中华人民共和国生态环境部 (2017) HJ 828-2017 水质化学需氧量的测定: 重铬酸盐法. 中国环境出版社, 北京.]
- Miserendino ML (2001) Macroinvertebrate assemblages in Andean Patagonian rivers and streams: Environmental relationships. *Hydrobiologia*, 444, 147–158.
- Myers N (1988) Threatened biotas: Hot spots in tropical forests. *The Environmentalist*, 8, 187–208.
- Myers N, Mittermeier RA, Mittermeier CG, Fonseca GA, Kent J (2000) Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, 403, 853–858.
- National Environmental Protection Administration (1990a) GB 11893-1989. Water Quality Determination of Total Phosphorus: Ammonium Molybdate Spectrophotometric Method. China Standard Press, Beijing. (in Chinese with) [国家环境保护总局 (1990) GB 11893-1989 水质总磷的测定: 钼酸铵分光光度法. 中国标准出版社, 北京.]
- National Environmental Protection Administration (1990b) GB 11894-1989. Water Quality Determination of Total Nitrogen: Alkaline Potassium Persulfate Digestion UV Spectrophotometric Method. China Standard Press, Beijing. (in Chinese with) [国家环境保护总局 (1990) GB 11894-1989 水质总氮的测定: 碱性过硫酸钾消解紫外分光光度法. 中国标准出版社, 北京.]
- Poff NL, Olden JD, Vieira NK, Finn DS, Simmons MP, Kondratieff BC (2006) Functional trait niches of North American lotic insects: Traits-based ecological applications in light of phylogenetic relationships. *Journal of the North American Benthological Society*, 25, 730–755.
- Real M, Rieradevall M, Prat N (2000) Chironomus species (Diptera: Chironomidae) in the profundal benthos of Spanish reservoirs and lakes: Factors affecting distribution patterns. *Freshwater Biology*, 43, 1–18.

- Sala OE, Chapin FS, Armesto JJ, Berlow EL, Bloomfield J, Dirzo R, Huber-Sanwald E, Huenneke LF, Jackson RB, Kinzig AP, Leemans R, Lodge DM, Mooney HA, Oesterheld M, Poff NL, Sykes MT, Walker BH, Walker M, Wall DH (2000) Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science*, 287, 1770–1774.
- Scheffer M, Van Geest GJ, Zimmer KD, Jeppesen E, Sondergaard M, Butler MG, Hanson MA, Declerck S, De Meester L (2006) Small habitat size and isolation can promote species richness: Second-order effects on biodiversity in shallow lakes and ponds. *Oikos*, 112, 227–231.
- Stokstad E (2014) EPA science report signals start of wetlands battle. *Science*, 343, 15.
- Taft B, Koncelik JP (2006) Methods for Assessing Habitat in Flowing Waters: Using the Qualitative Habitat Evaluation Index (QHEI). Division of Surface Water, Ohio EPA. <http://epa.ohio.gov/portals/35/documents/QHEIManualJune2006.pdf>. (accessed on 2019-05-07)

(责任编辑: 王洪铸 责任编辑: 时意专)

附录 Supplementary Material

附录1 各分类单元鉴定结果及其多度列表

Appendix 1 List of taxa from identification results and the abundance

<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2019157-1.pdf>

附录2 各样点物种丰富度、物种多度、物种多样性及功能多样性列表

Appendix 2 Species richness, species abundance, species diversity and functional diversity of each site

<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2019157-2.pdf>

刘硕然, 杨道德, 李先福, 谭路, 孙军, 和晓阳, 杨文书, 任国鹏, Davide Fornacc, 蔡庆华, 肖文. 滇西北高山微水体与溪流生境底栖动物多样性和环境特征. 生物多样性, 2019, 27(12): 1298–1308.

<http://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2019157>

附录1 各分类单元鉴定结果及其多度列表

Appendix 1 List of taxa from identification results and the abundance

序号 No.	目 Order	科 Family	属 Genus	分类单元 Taxon	多度 Abundance
sp1	Diptera	Chironomidae	<i>Ablabesmyia</i>	<i>Ablabesmyia monilis</i>	3
sp2	Diptera	Chironomidae	<i>Larsia</i>	<i>Larsia atrocincta</i>	31
sp3	Diptera	Chironomidae	<i>Tanypus</i>	<i>Tanypus</i> sp.	13
sp4	Diptera	Chironomidae	<i>Macropelopia</i>	<i>Macropelopia paranebulosa</i>	1
sp5	Diptera	Chironomidae	<i>Chironomus</i>	<i>Chironomus javanus</i>	479
sp6	Diptera	Chironomidae	<i>Chironomus</i>	<i>Chironomus circumdatus</i>	267
sp7	Diptera	Chironomidae	<i>Chironomus</i>	<i>Chironomus</i> sp.	81
sp8	Diptera	Chironomidae	<i>Polypedilum</i>	<i>Polypedilum</i> sp.	1
sp9	Diptera	Chironomidae	<i>Microchironomus</i>	<i>Microchironomus</i> sp.	1
sp10	Diptera	Chironomidae	<i>Chironomus</i>	<i>Chironomus okinawanus</i>	661
sp11	Diptera	Chironomidae	/	Chironominae sp.	7
sp12	Diptera	Chironomidae	<i>Psectrocladius</i>	<i>Psectrocladius obvius</i>	107
sp13	Diptera	Chironomidae	<i>Rheocricotopus</i>	<i>Rheocricotopus</i> sp.	6
sp14	Diptera	Chironomidae	<i>Tvetenia</i>	<i>Tvetenia bavarica</i>	18
sp15	Diptera	Chironomidae	/	Orthocladiinae sp.	6
sp16	Diptera	Chironomidae	<i>Parametriocnemus</i>	<i>Parametriocnemus</i> sp.	3
sp17	Diptera	Chironomidae	/	Chironomidae sp.(pupa)	1
sp18	Diptera	Tipulidae	<i>Prionocera</i>	<i>Prionocera</i> sp.	1
sp19	Diptera	Limoniidae	<i>Hexatoma</i>	<i>Hexatoma</i> sp.	1
sp20	Diptera	Simuliidae	<i>Prosimulium</i>	<i>Prosimulium</i> sp.	3
sp21	Diptera	/	/	Diptera sp.(pupa)	3
sp22	Diptera	Deuterophlebiidae	<i>Deuterophlebia</i>	<i>Deuterophlebia</i> sp.	1
sp23	Coleoptera	Hydrophilidae	<i>Enochrus</i>	<i>Enochrus</i> sp.	5
sp24	Coleoptera	Dytiscidae	<i>Hydaticus</i>	<i>Hydaticus</i> sp1	2

刘硕然, 杨道德, 李先福, 谭路, 孙军, 和晓阳, 杨文书, 任国鹏, Davide Fornacc, 蔡庆华, 肖文. 滇西北高山微水体与溪流生境底栖动物多样性和环境特征. 生物多样性, 2019, 27(12): 1298–1308.

<http://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2019157>

序号 No.	目 Order	科 Family	属 Genus	分类单元 Taxon	多度 Abundance
sp25	Coleoptera	Dytiscidae	<i>Hydaticus</i>	<i>Hydaticus</i> sp2	5
sp26	Coleoptera	Elmidae	<i>Optioservus</i>	<i>Optioservus</i> sp.	10
sp27	Coleoptera	Elmidae	<i>Promoresia</i>	<i>Promoresia</i> sp.	3
sp28	Coleoptera	Elmidae	<i>Stenelmis</i>	<i>Stenelmis</i> sp1	1
sp29	Coleoptera	Elmidae	<i>Stenelmis</i>	<i>Stenelmis</i> sp2	2
sp30	Coleoptera	/	/	Coleoptera sp.	1
sp31	Odonata	Libellulidae	/	Libellulidae sp.	1
sp32	Odonata	Aeshnidae	/	Aeshnidae sp.	4
sp33	Ephemeroptera	Baetidae	<i>Beatis</i>	<i>Beatis</i> sp1	54
sp34	Ephemeroptera	Baetidae	<i>Beatis</i>	<i>Beatis</i> sp2	2
sp35	Ephemeroptera	Leptophlebiidae	<i>Habrophlebiodes</i>	<i>Habrophlebiodes gilliesi</i>	3
sp36	Ephemeroptera	Heptageniidae	<i>Rhithrogena</i>	<i>Rhithrogena</i> sp.	22
sp37	Ephemeroptera	Heptageniidae	<i>Epeorus</i>	<i>Epeorus</i> sp.	3
sp38	Plecoptera	Peltoperlidae	<i>Tallaperla</i>	<i>Tallaperla</i> sp.	7
sp39	Plecoptera	Nemouridae	<i>Amphinemura</i>	<i>Amphinemura coreana</i>	17
sp40	Plecoptera	Taeniopterygidae	<i>Taenionema</i>	<i>Taenionema</i> sp.	3
sp41	Plecoptera	Leuctridae	<i>Paraperla</i>	<i>Paraperla</i> sp.	3
sp42	Plecoptera	Perlidae	<i>Togoperla</i>	<i>Togoperla</i> sp.	2
sp43	Trichoptera	Lepidostomatidae	<i>Lepidostoma</i>	<i>Lepidostoma</i> sp.	4
sp44	Trichoptera	Phryganeidae	<i>Eubasilissa</i>	<i>Eubasilissa</i> sp.	2
sp45	Trichoptera	Phryganeidae	<i>Phrypanea</i>	<i>Phrypanea</i> sp.	1
sp46	Trichoptera	Hydropsychidae	<i>Hydropsyche</i>	<i>Hydropsyche</i> sp.	5
sp47	Trichoptera	Rhyacophilidae	<i>Rhyacophila</i>	<i>Rhyacophila</i> sp.	2
sp48	Trichoptera	/	/	Trichoptera sp.(pupa)	1
sp49	Hemiptera	Notonectidae	<i>Notonecta</i>	<i>Notonecta</i> sp.	13

刘硕然, 杨道德, 李先福, 谭路, 孙军, 和晓阳, 杨文书, 任国鹏, Davide Fornacc, 蔡庆华, 肖文. 滇西北高山微水体与溪流生境底栖动物多样性和环境特征. 生物多样性, 2019, 27(12): 1298–1308.

<http://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2019157>

序号 No.	目 Order	科 Family	属 Genus	分类单元 Taxon	多度 Abundance
sp50	Acariformes	/	/	Acariformes sp.	1
sp51	Nematoda	/	/	Nematoda sp.	4
sp52	Tubificida	Tubificidae	<i>Limnodrilus</i>	<i>Limnodrilus</i> sp.	106
sp53	Tubificida	Tubificidae	<i>Tubifex</i>	<i>Tubifex</i> sp.	5
sp54	Tubificida	Tubificidae	/	Tubificidae sp.	3
sp55	Tubificida	Tubificidae	<i>Branchiura</i>	<i>Branchiura</i> sp.	1
sp56	Eulamellibranchia	Corbiculidae	<i>Corbicula</i>	<i>Corbicula fluminea</i>	12
sp57	Anura	/	/	Anura sp.(tadpole)	1

刘硕然, 杨道德, 李先福, 谭路, 孙军, 和晓阳, 杨文书, 任国鹏, Davide Fornacc, 蔡庆华, 肖文. 滇西北高山微水体与溪流生境底栖动物多样性和环境特征. 生物多样性, 2019, 27(12): 1298–1308.

<http://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2019157>

附录2 各样点物种丰富度、物种多度、物种多样性及功能多样性列表

Appendix 2 Species richness, species abundance, species diversity and functional diversity of each site

样点 Site	丰富度 <i>S</i>	多度 Abundance	香依指数 <i>H'</i>	功能多样性离差 FDis
AU1	6	53	0.95	0.32
AU2	3	7	0.96	0.39
AU3	6	120	1.35	0.47
AU4	3	19	0.94	0.21
AU5	4	4	1.39	0
AU6	9	94	1.49	0.24
AU7	8	58	1.57	0.19
AU8	6	63	0.97	0
AU9	8	83	1.57	0.22
AU10	7	30	1.65	0.41
AU11	3	16	0.88	0.13
AU12	7	41	1.65	0.22
AU13	6	31	1.22	0.27
AD1	5	33	1.31	0.15
AD2	4	14	1.09	0.18
AD3	8	136	1.58	0.20
AD4	7	63	1.62	0.30
AD5	4	51	0.91	0
AD6	9	98	1.09	0.22
AD7	6	25	1.41	0.31
AD8	6	255	1.15	0.13
AD9	7	151	0.98	0.16
AD10	4	83	1.06	0.10
AD11	5	63	1.28	0.37

刘硕然, 杨道德, 李先福, 谭路, 孙军, 和晓阳, 杨文书, 任国鹏, Davide Fornacc, 蔡庆华, 肖文. 滇西北高山微水体与溪流生境底栖动物多样性和环境特征. 生物多样性, 2019, 27(12): 1298–1308.

<http://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2019157>

样点 Site	丰富度 <i>S</i>	多度 Abundance	香依指数 <i>H'</i>	功能多样性离差 FDis
AD12	9	104	1.15	0.11
AD13	9	83	1.21	0.15
AD14	10	43	1.18	0.43
AS1	12	43	2.09	0.82
AS2	12	21	2.27	0.54
AS3	11	15	2.25	0.92
AS4	10	25	1.70	0.97
AS5	10	24	1.83	0.90
AS6	4	8	1.21	0.84
AS7	10	28	1.87	0.90
AS8	6	15	1.30	0.70
AS9	3	6	1.01	0.78

AU、AD 为微水体样点, AS 为溪流样点。

AU and AD refer to the micro-waterbody sites, AS refers to the stream sites.



•研究报告•

贺兰山甲虫物种丰富度分布格局及其环境解释

杨贵军^{1*} 王 敏¹ 杨益春¹ 李欣芸¹ 王新谱²

1 (宁夏大学生命科学学院, 银川 750021)

2 (宁夏大学农学院, 银川 750021)

摘要: 理解山地物种丰富度分布格局及其成因对于山地生物多样性保护具有重要意义。本文基于贺兰山地区甲虫31科252属469种的分布信息, 结合相关气候与生境异质性数据, 系统地探讨了贺兰山地区甲虫及6个优势科物种丰富度地理格局及其影响因素。结果表明, 甲虫物种丰富度及科属区系分化强度以贺兰山中段最高, 南段比北段高, 西坡比东坡高。基于183个栅格内物种分布的二元数据聚类分析, 贺兰山甲虫分布可分为北段强旱生景观甲虫地理群、中西段半湿生景观甲虫地理群、中东段及南段半旱生景观甲虫地理群3个地理群。冗余分析(RDA)表明年均温和年均降水量是影响最显著的因子。方差分解结果显示, 水分与能量因子共同解释了全部甲虫物种丰富度57.1%的空间变异, 单独解释率分别为5.9%和7.1%。生境异质性解释了全部甲虫物种丰富度35.2%的变异, 单独解释率仅为1.8%。气候因素与生境异质性对不同优势科物种丰富度的相对影响并不一致。在贺兰山的南段和北段, 生境异质性和水分因子对甲虫物种丰富度影响作用明显。水分和能量因子是贺兰山地区甲虫物种丰富度空间分布格局的主导因子, 生境异质性有助于提高甲虫物种丰富度。从未解释的比例来分析, 地形和土壤因素可能对贺兰山甲虫物种丰富度存在重要影响。

关键词: 甲虫; 物种丰富度; 分布格局; 水分; 能量; 生境异质性; 贺兰山

Distribution patterns and environmental interpretation of beetle species richness in Helan Mountain of northern China

Guijun Yang^{1*}, Min Wang¹, Yichun Yang¹, Xinyun Li¹, Xinpu Wang²

1 School of Life Sciences, Ningxia University, Yinchuan 750021

2 School of Agriculture, Ningxia University, Yinchuan 750021

Abstract: Spatial patterns of species richness and mechanism are vital to biodiversity conservation. Based on the distribution of beetles and combined the climate and habitat heterogeneity, we explored the distribution patterns and effect factors of beetle species richness of overall and six dominant families in Helan Mountain of northern China. The results showed that species richness and fauna differentiation intensity of beetles were the highest in the middle of Helan Mountain, the southern section was higher than the northern section, and the western section was higher than the eastern section. After clustering analysis of species distributed in 183 grids, the distribution of beetles could be classified into three groups (xerophilic landscape beetle groups in the northern section, semi-hygic landscape beetle groups in the middle-western section, and semi-xerophytic beetle groups in the middle-east and south section). The mean annual temperature and precipitation were the most significant factors on beetle distribution by analyzing of RDA. Meanwhile, water and energy factors together explained 57.1% of the spatial variation in overall beetle species richness, only 5.9% and 7.1% separately, followed by habitat heterogeneity (35.2%) and only 1.8% separately. The relative effect of dominant species richness were inconsistent with climatic and habitat heterogeneity, but water and habitat heterogeneity have significant effect on beetle species richness in southern and northern of Helan Mountain. Water and energy factors dominantly impacted beetle spatial distribution, and habitat heterogeneity increased the species richness. Therefore, we suggested that topographic and soil factors may also have an important influence on beetle species richness in Helan Mountain according to the unexplained proportion.

收稿日期: 2019-06-05; 接受日期: 2019-09-17

基金项目: 国家自然科学基金(31760618; 31360511)

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: yang_gj@nxu.edu.cn

Key words: beetle; species richness; distribution pattern; water factors; energy factors; habitat heterogeneity; Helan Mountain

探索生物多样性的分布格局及其影响机制一直是宏观生态学和生物地理学的基本问题和研究热点(Gaston, 2000; Green & Bohannan, 2006)。基于栅格法(张荣祖, 2011; 王健铭等, 2019)和行政区划法(冯建孟和朱有勇, 2010; 张宇和冯刚, 2018)进行不同尺度生物空间分布格局分析是最简单有效的方法。生物多样性的空间分布格局是各种生态因子梯度变化的综合反映, 已有许多学者提出水热动态假说(O'Brien, 2006)、环境能量假说(Turner, 2004)、寒冷忍耐假说(Hawkins, 2001)、种库假说(Zobel, 1997)以及生境异质性假说(Cox et al, 2016)等来解释物种多样性空间分布格局的形成机制, 亦有研究通过分析物种多样性的地理分异格局及其与区系分化强度之间的关系(冯建孟和朱有勇, 2010), 来解释物种多样性的地理分布格局及其成因。

关于昆虫地理分布格局及其形成机制的研究, 随着分类研究的深入正逐步开展, 涉及蝗虫(许升全等, 2004; 白义等, 2006)、蚜虫(乔格侠等, 2003; 郭昆和乔格侠, 2005)、飞虱(李红荣和陈祥盛, 2009)、瓢蜡蝉(张争光等, 2018)、蚂蚁(沈梦伟等, 2016)等类群, 并应用分子生物学数据探讨生物地理学分布(刘殿锋等, 2009; Dong et al, 2018)。基于昆虫物种的分布信息, 探讨昆虫的多样性及区系分化格局, 结合地质、地貌、气候及生态环境等特征进行空间分异研究, 有助于理解昆虫区系起源及其进化, 并为生物多样性保护提供依据。研究表明, 在较小尺度下, 单一类群昆虫的分布格局主要受某类因子影响, 例如在山地森林中蚂蚁的丰富度主要受能量制约(Sanders et al, 2007); 在较大空间尺度, 降水量、年均温、最冷月温度、生境异质性等均可显著影响蚂蚁丰富度格局(Gotelli & Arnett, 2000; 沈梦伟等, 2016)。影响多类群昆虫分布格局的因子主要有植物多样性、海拔等生境异质性因素(Schuldt et al, 2010; Shah et al, 2015; 张宇和冯刚, 2018)。

贺兰山地处银川平原与阿拉善高原之间, 是北温带草原向荒漠过渡的地带, 是我国北方阿拉善-鄂尔多斯生物多样性核心区域。贺兰山以西是腾格里沙漠, 以东是毛乌素沙漠, 以北是乌兰布和沙漠, 是干旱半干旱地区具有代表性的自然综合

体和较完整的自然生态系统, 其孤立于荒漠之中, 是趋于中生环境的“岛屿”, 具有带谱比较完整的山地植被垂直带结构和丰富的生物资源(王小明, 2011; 梁存柱等, 2012)。关于该地区昆虫区系的研究集中于近些年的综合考察, 其中记录甲虫30科211属355种(王新谱和杨贵军, 2010; 白晓拴等, 2013)。甲虫是昆虫纲中最大的类群, 起源于三叠纪, 其生态功能十分重要(Diniz-Filho et al, 2010), 其分类信息及地理分布信息的缺乏, 是限制进行生物地理分布格局研究的主要原因。作者在近些年考察的基础上, 陆续采集并整理鉴定该地区甲虫31科252属469种, 并详细记录了物种分布信息(附录1)。本文依据贺兰山甲虫的分布信息及其相关的环境数据, 以期探究以下问题: (1)研究区甲虫物种丰富度及科属区系分化强度在水平方向上存在怎样的分布格局; (2)研究区甲虫物种丰富度的主导因素是什么, 不同优势科物种多样性的影响因素是否存在差异。

1 研究区域与方法

1.1 研究区概况

贺兰山位于105°41'–106°41' E, 38°13'–39°30' N, 山体呈西南–东北走向, 长约270 km, 宽约20–40 km, 山体东坡地势平缓, 西坡相对陡峭。山地主体海拔2,000–3,000 m, 最高峰鄂博疙瘩海拔3,556 m。该区域属中温带干旱气候区, 是典型的大陆性气候, 且山地气候明显。年均气温为-0.8℃, 年降水量为200–400 mm。受气候、土壤、地势等因素影响, 贺兰山保护区植被具有明显的垂直分异特征(王小明, 2011; 梁存柱等, 2012)。

1.2 物种分布数据

昆虫的物种分布信息主要通过以下途径获取: (1)作者2007–2018年的实地采集; (2)宁夏农林科学院昆虫馆保存标本; (3)2007–2011年贺兰山自然保护区综合科学考察中的甲虫标本信息(王新谱和杨贵军, 2010; 白晓拴等, 2013)。共获取标本40,000余份, 隶属于31科252属469种, 其中步甲科(31属97种)、拟步甲科(24属63种)、金龟科(26属49种)、天牛科(31属42种)、象甲科(27属34种)和瓢虫科(16属27种)数量较多。

利用ArcGIS结合贺兰山数字高程模型(DEM),将贺兰山区域按照5 km × 5 km进行栅格划分(图1),栅格内面积不足1/4的忽略不计,面积介于1/4-1/2的合并至相邻栅格,总计获得有效栅格183个。将贺兰山甲虫采集坐标信息在GIS叠加,统计每个栅格内的昆虫分布信息(贾龙,2014)。

1.3 环境数据

1.3.1 气候数据

选取影响物种丰富度分布格局的7个气候指标,包括3个水分因子,即年均降水量(mean annual precipitation, MAP)、年均实际蒸散量(mean annual actual evapotranspiration, AET)、年均潜在蒸散量(mean annual potential evapotranspiration, PET);4个能量因子,即年均温(mean annual temperature, MAT)、最冷月均温(mean temperature of coldest month, MTCM)、最热月均温(mean temperature of warmest month, MTWM)和年均太阳辐射(mean annual solar radiation,

MASR)。其中,PET和AET数据来源于国际农业研究组织提供的1 km × 1 km分辨率的全球干旱指数和潜在蒸散气候数据库(<http://www.cgiarcsi.org>),其余气候变量数据来自世界气候数据网(<http://www.worldclim.org>)1 km × 1 km分辨率的气候数据,以上数据均为1970-2000年的平均值。

1.3.2 生境异质性数据

用单位栅格内的海拔高差(altitude difference, AD)、植被类型数(植被多样性, vegetation diversity, VD)和植被归一化指数(normalized difference vegetation index, NDVI)表征生境异质性。海拔高差,即各栅格内最高海拔与最低海拔之差,根据贺兰山数字高程模型(DEM)计算得到。将等面积栅格系统与贺兰山植被1:250000植被图(梁存柱等,2012)叠加,统计每个网格内的植被类型数(VD)。植被归一化指数(NDVI)获取自地理国情监测云平台(<http://www.dsac.cn>)30 m × 30 m分辨率的数据(2000-2016)。

1.4 物种丰富度、多样性、区系分化强度和相似性分析

(1)以每个栅格内昆虫物种数表征物种丰富度。采用G-F指数(蒋志刚和纪力强,1999)衡量属(D_G)与科(D_F)水平上的物种多样性变化, D_G 是 D_F 的次一级分类阶元多样性,所以 $D_G \leq D_F$,非单种科越多,则 D_G/D_F 比值越小,G-F指数越高,计算公式如下:

$$D_{G-F} = 1 - D_G/D_F \quad (1)$$

$$D_F = \sum D_{FK}, D_{FK} = -\sum p_i \ln p_i \quad (2)$$

$$D_G = -\sum q_j \ln q_j \quad (3)$$

式中, $p_i = S_{ki}/S_k$, S_k 为群落中 k 科的物种数, S_{ki} 为群落中 k 科 i 属的物种数。 $q_j = S_j/S$, S 为群落物种总数, S_j 为群落中 j 属的物种数。

(2)属(D_g)和科(D_f)的区系分化强度计算公式如下:

$$D_g = N_{sp}/N_g \quad (4)$$

$$D_f = N_g/N_f \quad (5)$$

其中, N_{sp} 、 N_g 和 N_f 分别为栅格内的物种数、属数和科数(冯建孟和朱有勇,2010)。

(3)基于栅格单元中的物种分布数据(二元数据,有分布为1,无分布为0),运用Jaccard系数(C_j)计算相似性,采用非加权组平均法(unweighted pair-group method with arithmetic means, UPGMA)对地理单元进行层次聚类分析。 $C_j = c/(a + b - c)$,式中 C_j 是两个研究地理单元间的相似性系数, a 和 b 分别是两单元的物种数, c 是两个单元的共有物种数(Jaccard,1912)。

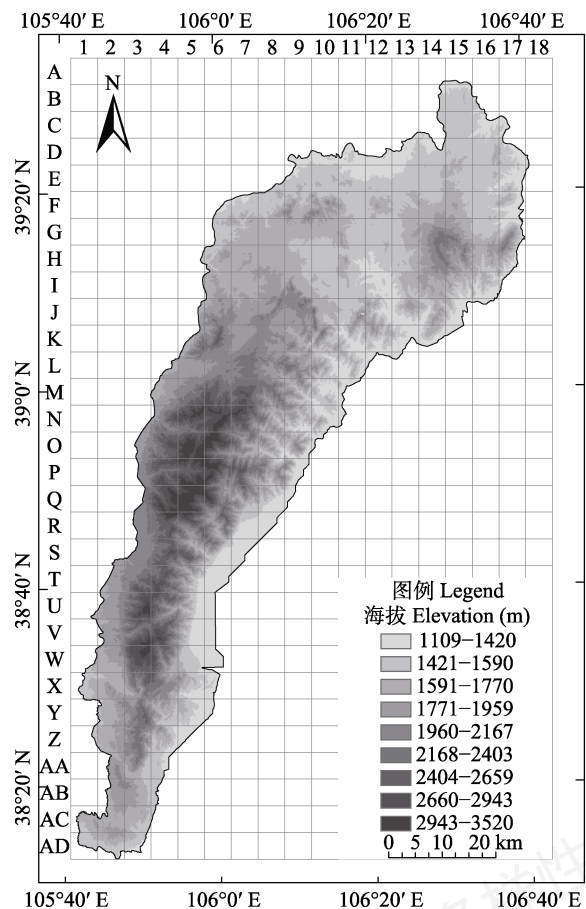


图1 贺兰山地区甲虫分布格局研究的地理单元

Fig. 1 Grids for study on geographic distribution patterns of beetle in the Helan Mountain area

1.5 数据分析

运用Origin 9.0软件,采用一元非线性回归方法的高斯函数模型,分析甲虫物种丰富度和区系分化强度在南北、东西方向上的变化,以阐明物种丰富度的空间分布格局。用SPSS 23.0软件对区域内物种丰富度与气候因素、生境异质性进行一元线性回归分析,确定物种丰富度与不同环境因素的关系。

利用物种丰富度与环境变量(水分因子、能量因子及生境异质性)做冗余分析(RDA),并通过方差分解来探讨水分、能量和生境异质性3组变量对物种丰富度的独立解释率以及共同解释率。冗余分析(RDA)和方差分解用Canoco 5.12软件,用前向选择(forward selection)分析各种环境因子对甲虫分布及多样性的贡献率和显著性,分析前对地表甲虫类群个体数量及环境因子数据进行 $\lg(x+1)$ 转换。

2 结果

2.1 甲虫物种丰富度及科属区系分化强度的空间分布格局

甲虫物种丰富度在经度和纬度方向均呈现明

显的不对称单峰曲线变化趋势,在自北向南65–125 km范围较高,在此范围的南、北段减少,而且南段比北段略高(图2A)。沿经度方向,物种丰富度在自西向东15–30 km范围较高,西部显著高于东部,东部呈显著的降低趋势(图2B)。因此,物种丰富度以贺兰山中段(自北段插旗口沟至南段小口子沟)较高,西坡较东麓高。

自北向南方向上,科和属区系分化强度呈现明显的单峰曲线($P < 0.0001$)(图3)。属的区系分化强度在自北向南60–110 km范围较高(自北段插旗口沟至南段小口子沟),在1.68–1.72之间,此范围的南北两端逐渐下降(图3A)。科的分化强度在自北向南55–85 km范围较高,在4.80–5.42之间,在自北段插旗口沟至南段甘沟范围达到峰值(图3B)。

自西向东方向上(图4),属和科的区系分化强度呈明显的不对称单峰曲线。在属的水平上,分化强度在1.53–1.90之间,峰值(1.90)出现在自西向东10–20 km范围内,即最高值范围在西坡(图4A);科的水平上,区系分化强度在4.06–6.06之间,最高峰(6.06)出现在自西向东10–30 km范围内,最高值也

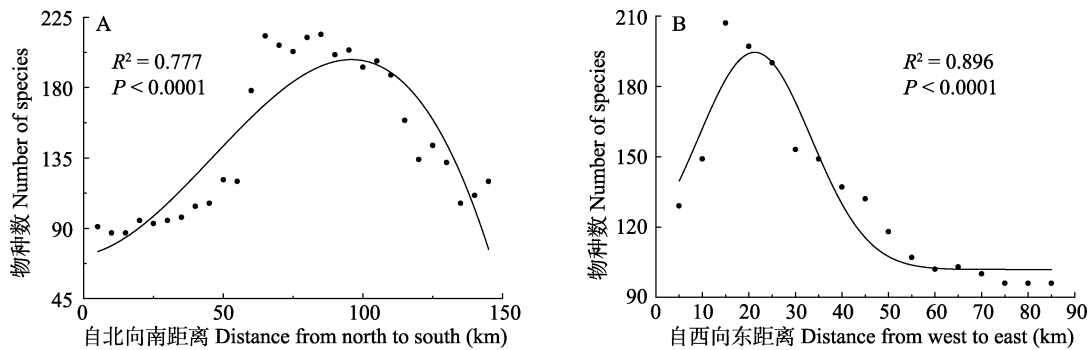


图2 贺兰山甲虫物种丰富度分布格局

Fig. 2 The distribution patterns of beetle species richness in Helan Mountain

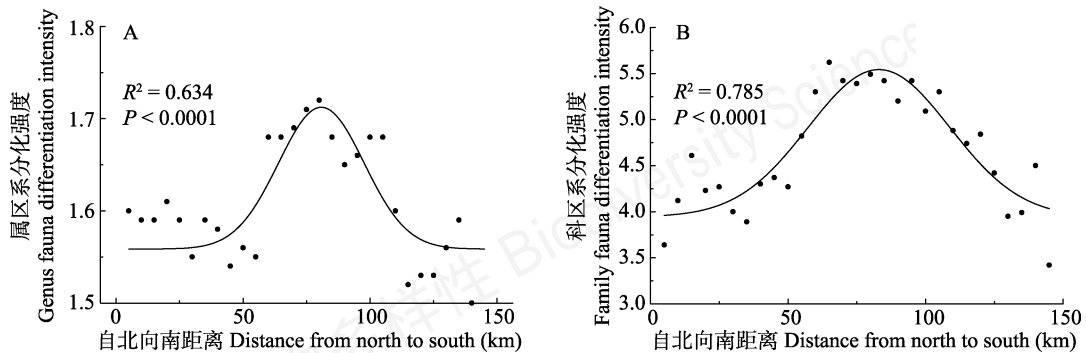


图3 贺兰山甲虫属、科的区系分化在南北方向变化

Fig. 3 The shift of fauna differentiation of the genus and the family of beetles from north to south in Helan Mountain

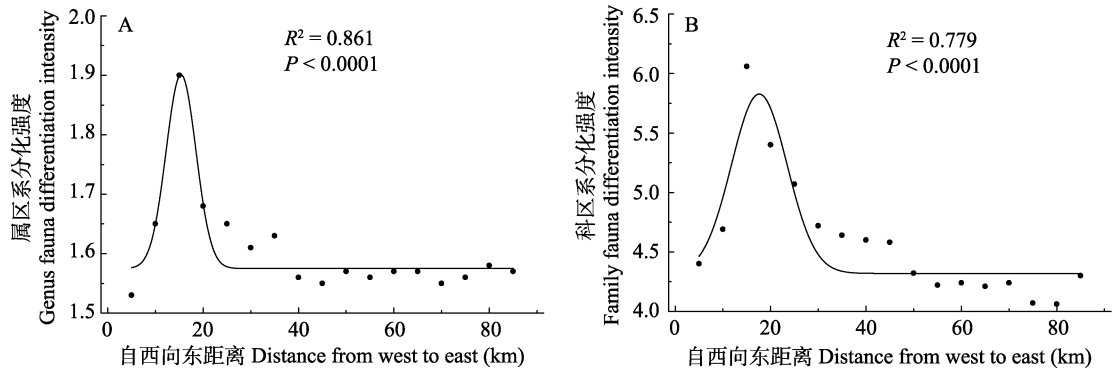


图4 贺兰山甲虫属、科的区系分化在东西方向变化

Fig. 4 The shift of fauna differentiation of the genus and the family of beetles from west to east in Helan Mountain

集中在西坡(图4B), 但属的分化强度的峰值范围(105.85°–105.95°E)比科的分化强度的峰值范围(105.85°–106.05°E)窄。

总体上, 贺兰山东麓甲虫区系分化强度低于西坡, 东坡106.05°E以东范围, 属和科的分化强度基本呈水平变化。因此, 区系分化强度较大区域主要集中在地形复杂、物种多样性丰富的中段区域, 而在北段与南段, 甲虫属和科的区系分化能力则相对较弱。

2.2 甲虫分布格局的相似性聚类分析

基于183个地理单元中469种昆虫的二元分布数据, 采用Jaccard相似性系数计算相似性矩阵, 运用非加权组平均法(UPGMA), 对地理单元进行聚类分析。结果表明, 在Jaccard相似性系数为0.36时, 贺兰山183个地理单元的甲虫聚为3个地理群(图5), 即北段强旱生景观甲虫地理群(I), 界线大致为汝箕沟(东坡)–油门沟(西坡)一线以北; 中西段半湿生景观甲虫地理群(II), 界线大致为汝箕沟(东坡)–油门沟(西坡)一线以南, 榆树沟(西坡–东坡)以北海拔1,800 m以上; 中东段及南段半旱生景观甲虫地理群(III), 界线大致为中段东部汝箕沟(东坡)和南段榆树沟以南海拔1,200–1,800 m范围的半旱生景观甲虫地理群。

不同地理单元群甲虫多样性比较结果见表1, 地理群III的科、属数最多, 地理群II的物种丰富度最高, 从 D_G 、 D_F 指数看, 中东段及南段半旱生景观甲虫地理群(III)均最高, 其次是中西段半湿生景观甲虫地理群(II), 说明贺兰山中段和南段种类比较丰富。 $G-F$ 指数方面, 3个地理群都非常接近, 可能是因为同属于一个山体, 地理位置相近, 总体上地理群

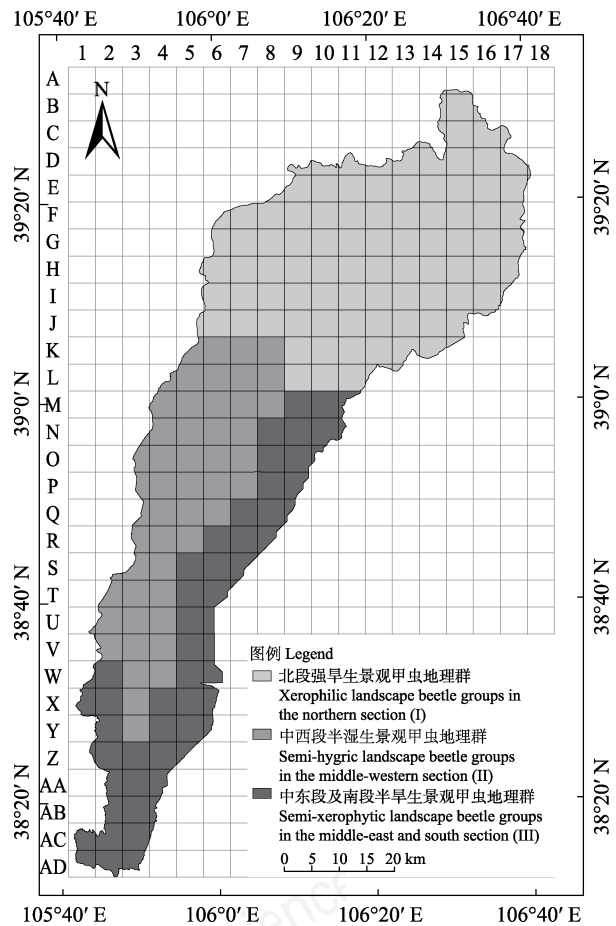


图5 贺兰山甲虫地理单元划分

Fig. 5 The geographical division of beetle in Helan Mountain

II和III大于地理群I, 说明贺兰山中段和南段甲虫非单种科最多, 而北段区域最少。属和科的区系分化强度均以地理群II为最高。

2.3 不同环境因子与甲虫物种丰富度及区系分化强度的关系

线性回归分析结果显示(表2), 贺兰山甲虫物

表1 贺兰山不同地理单元甲虫群落多样性比较

Table 1 Comparison of beetle diversity in different geographical units in Helan Mountain

	科数 No. of family	属数 No. of genus	种数 No. of species	G指数 (D_G)	F指数 (D_F)	G-F指数 (D_{G-F})	属区系分化强度 Genus fauna differentiation intensity (D_g)	科区系分化强度 Family fauna differentiation intensity (D_f)
北段强旱生景观甲虫地理群 Xerophilic landscape beetle groups in the northern section (I)	26	145	250	4.71	26.80	0.824	1.57	3.19
中西段半湿生景观甲虫地理群 Semi-hygic landscape beetle groups in the middle-western section (II)	29	218	419	5.03	35.35	0.858	1.73	4.29
中东段及南段半旱生景观甲虫地理群 Semi-xerophytic landscape beetle groups in the middle-east and south section (III)	30	222	378	5.14	37.49	0.863	1.53	3.79

表2 贺兰山甲虫物种丰富度和区系分化强度与环境因子的一元回归相关系数

Table 2 The correlation coefficients between beetle species richness, fauna differentiation intensity and environmental factors in Helan Mountain

环境因子 Environmental factor	物种丰富度 Species richness (N_{sp})	属区系分化强度 Genus fauna differentiation intensity (D_g)	科区系分化强度 Family fauna differentiation intensity (D_f)
海拔高差 Altitude difference (AD)	0.54*	0.27*	0.46*
植被类型数 Vegetation diversity (VD)	0.55*	0.49*	0.27*
植被归一化指数 Normalized difference vegetation index (NDVI)	0.56*	0.41*	0.60*
年均降水量 Mean annual precipitation (MAP)	0.61*	0.34*	0.62*
年均潜在蒸散量 Mean annual potential evapotranspiration (PET)	0.31*	0.50*	0.25*
年均实际蒸散量 Mean annual actual evapotranspiration (AET)	0.49*	0.39*	0.36*
年均温 Mean annual temperature (MAT)	-0.34*	-0.58*	-0.44*
最冷月均温 Mean temperature of coldest month (MTCM)	-0.26*	-0.51*	-0.19*
最热月均温 Mean temperature of warmest month (MTWM)	-0.41*	-0.58*	-0.34*
年均太阳辐射 Mean annual solar radiation (MASR)	-0.56*	-0.32*	-0.57*

* $P < 0.001$

表3 环境因子对甲虫物种丰富度分布的相对贡献

Table 3 The relative contribution of environmental factors for distribution of beetle species richness

环境因子 Environmental factor	解释率 Percentage of variance explained (%)	贡献率 Contribution (%)	F	P
年均温 Mean annual temperature (MAT)	34.8	57.0	96.6	0.002
年均降水量 Mean annual precipitation (MAP)	9.9	16.2	32.1	0.002
最冷月均温 Mean temperature of coldest month (MTCM)	3.8	6.1	13	0.002
年均潜在蒸散量 Mean annual potential evapotranspiration (PET)	3.6	5.9	13.3	0.002
海拔高差 Altitude difference (AD)	3.0	4.9	11.7	0.002
最热月均温 Mean temperature of warmest month (MTWM)	2.8	4.5	11.6	0.002
年均实际蒸散量 Mean annual actual evapotranspiration (AET)	1.5	2.5	6.5	0.002
年均太阳辐射 Mean annual solar radiation (MASR)	1.0	1.6	4.2	0.002
植被归一化指数 Normalized difference vegetation index (NDVI)	0.6	0.9	2.5	0.002
植被类型数 Vegetation diversity (VD)	0.3	0.5	1.4	0.048

种丰富度和区系分化强度与全部水分因子呈极显著的正相关($P < 0.001$), 而与全部能量因子呈极显

著的负相关($P < 0.001$)。生境异质性可明显提高甲虫物种丰富度及科、属区系分化强度($P < 0.001$)。

2.4 水分、热量与生境异质性的对甲虫物种丰富度的相对影响

运用Canoco软件对甲虫物种丰富度与环境因子进行冗余分析(RDA), 前项选择结果表明(表3), 年均温(34.8%, $P < 0.01$)、年均降水量(9.9%, $P < 0.01$)、海拔高差(3.0%, $P < 0.01$)分别是能量因子、水分因子和生境异质性因子中独立解释率最高的因子。

冗余分析和方差分解分析的结果显示(图6), 水分、能量和生境异质性因子共同解释了全部物种丰富度58.9%的变异, 其中水分和能量共同解释率为57.1%, 单独解释率分别为5.9%和7.1%。生境异质性可以解释物种丰富度35.2%的变异, 单独解释率仅为1.8%。水分、能量和生境异质性因子三者公共解释率为25.0%。

水分、能量与生境异质性对不同优势科类群丰富度解释率不同。水分因子对拟步甲科丰富度具有最大解释率(48.7%), 能量因子对天牛科丰富度有着最大解释率(52.6%), 生境异质性对所有科的独立解释率均低于水分、能量因子的影响, 其中对天牛科的解释率最大(41.5%)。水分、能量和生境异质性三类因子中任意两个因子的共同影响均表现为对天牛科丰富度具有最大解释率。

依据图5贺兰山甲虫地理群划分结果, 分析不同地理群水分、能量和生境异质性因子对物种丰富度的影响(图7), 水分、能量和生境异质性因子共计

分别解释了地理群I、II和III物种丰富度47.2%、39.9%和48.6%的变异。水分因子分别解释了地理群I、II和III甲虫物种丰富度33.5%、28.9%和30.2%的变异, 对地理群I物种丰富度解释率最大。对于地理群II和III, 能量因子解释率最大, 分别为30.7%和31.2%。生境异质性单独解释率均最低, 对地理群III物种丰富度解释率最大(21.1%), 单独解释率为9.7%。

3 讨论

3.1 贺兰山甲虫物种丰富度及区系分化强度格局

贺兰山是我国北方阿拉善-鄂尔多斯生物多样性中心的核心区域, 是北温带草原向荒漠过渡的地带, 该区域生态环境脆弱, 但孕育了较为丰富的生物多样性, 植物群落物种丰富度存在着显著的空间异质性, 即中段以森林和丛生灌丛为主, 南、北段荒漠化程度较高, 东坡比西坡植被覆盖度低(王炜等, 2004; 梁存柱等, 2012)。本研究结果表明, 贺兰山已知的31科252属469种甲虫也存在着明显的地理分布差异, 物种丰富度以贺兰山中段(自北段插旗口沟至南段小口子沟)较高, 西坡较东麓高, 说明贺兰山中段地区甲虫物种多样性最为丰富, 值得重点保护和关注, 而其他地区则相对贫乏。区系分化强度较大区域主要集中在物种多样性丰富的中段区域及西坡, 而在北段与南段, 甲虫属和科的区系分化能力则相对较弱, 说明贺兰山地区甲虫物种丰

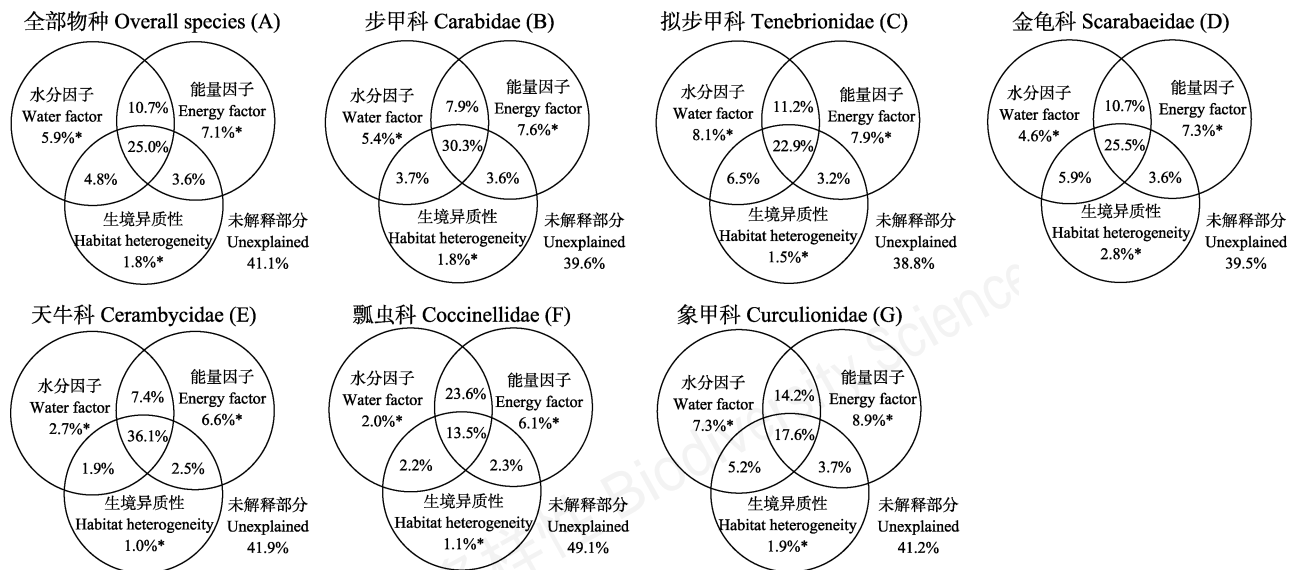


图6 水分、能量与生境异质性因子对甲虫全部物种和优势科丰富度分布的影响(A-G)。* $P < 0.001$ 。

Fig. 6 Relative influence of water, energy and habitat heterogeneity on distribution of beetle species richness of overall and dominant family. * $P < 0.001$.

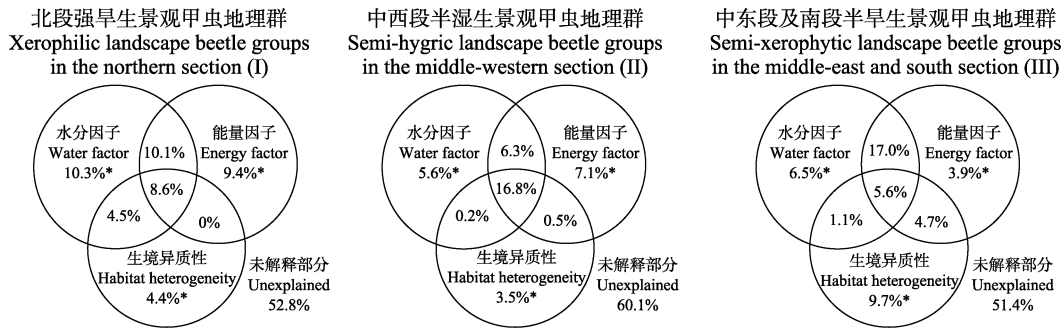


图7 水分、能量与生境异质性因子对不同地理单元甲虫丰富度分布格局的解释。* $P < 0.001$ 。

Fig. 7 Relative influence of water, energy and habitat heterogeneity on distribution of beetle species richness in different geographical units. * $P < 0.001$.

丰富度与区系分化强度之间存在密切的联系。甲虫物种丰富度和区系分化与植被空间分异有较好的对应关系,说明植物多样性增加有助于甲虫多样性的提高,为甲虫提供了更丰富的生态空间及食物资源(Zhang et al, 2016)。

属的分化通常被认为是近现代历史地质和环境的表现,科的分化被认为表征比较久远的地质历史(李果等, 2009; 梁存柱等, 2012)。目前关于贺兰山昆虫的起源未见报道,但植物与昆虫是协同进化的,植物的区系变化、地质历史、气候变迁特征等均在一定程度上反映本地甲虫区系的起源历史非常悠久(王新谱和杨贵军, 2010)。研究表明贺兰山是滨太平洋和特提斯-喜马拉雅构造域联合作用的结果,贺兰山经历了3次较大隆升,致使大陆性气候增强,山地垂直植被带于第三纪末形成,中段抬升最高,在南北方向和东西方向上具有不同的水热条件组合以及植被组成(赵红格等, 2007; 王小明, 2011)。生境异质性的增强为甲虫分布创造了条件,地形相对复杂的中段地区甲虫区系强烈分化,其物种丰富度显著增加,南、北段则较低,尤其是北段整体维持在较低水平。基于甲虫分布栅格的聚类分析表明,中段的地理群II的物种丰富度、属和科的区系分化强度最大(表1),推测是由于该区域海拔高差最大,由此引起的生境异质性最大,昆虫物种分化明显。因此,该区域是甲虫物种多样性保护的核心区域。地理群III具有较高的科、属多样性, $G-F$ 指数较大,可能是由于该区域有银川平原及湿地昆虫种类的渗透。

3.2 气候和生境异质性对甲虫物种丰富度分布格局的相对影响

大尺度上的水热条件被认为是地带性植被与

生物物种多样性地理分布格局形成的决定性因素。贺兰山地处银川平原和阿拉善高原之间,位于中温带干旱气候区,是典型的大陆性气候,山体陡峭、地形复杂,山地气候明显。贺兰山三面环绕的沙漠景观对该山体水热空间分布有着强烈影响。因此,较小尺度下,山地生物多样性空间分布格局受自身地形地貌及周围景观引起的水热条件的影响。本研究表明,甲虫物种丰富度与水分因子呈显著正相关,与能量因子显著负相关,说明能量对于地处干旱区的贺兰山甲虫多样性更多是抑制因素,这可能是贺兰山地区日照强,蒸发量大,降低了昆虫直接或间接对水资源的利用(王健铭等, 2019)。方差分解结果显示,水分和能量对甲虫全部物种丰富度变异的总解释率相当,共同解释了贺兰山全部甲虫物种丰富度57.1%的变异,且它们均存在显著的单独解释率(图6),说明它们共同决定了贺兰山地区甲虫物种丰富度地理格局。冗余分析(RDA)方差分解结果显示(图7),水分因子对地理群I和III甲虫物种丰富度影响大于能量因子,地理群II中能量因子影响大于水分因子。很多研究证明生境异质性可以为更多物种提供更多样化的资源与生态位(Chen et al, 2011)。本研究显示,贺兰山甲虫物种丰富度均与生境异质性存在显著的正相关,这说明高生境异质性可以为甲虫物种共存与多样性维持提供更多的机会。但是,生境异质性对全部物种单独解释率明显低于水分和能量因子。在地理群III中,生境异质性对全部物种的解释率明显提高,和水分因子成为贺兰山北段、南段甲虫物种丰富度的限制性因子。

水分、能量与生境异质性对不同优势科物种丰富度影响并不一致,这可能是由于进化历史、食性、扩散能力与生活史策略的差异造成的(王志恒等,

2009)。本研究表明(图6), 水分因子对拟步甲科丰富度具有最大解释率, 该科昆虫在贺兰山的分布以海拔2,000 m以下的干旱生境为主, 说明水分因子是干旱地区拟步甲昆虫物种多样性维持最为关键的限制因子。步甲科广泛分布于各种生境, 且在中高海拔趋于向中生湿润的环境聚集, 能量因子的作用大于水分因子。天牛科和瓢虫科等其他科昆虫趋向分布于植被郁闭度较高的中生环境, 物种丰富度受能量因子的作用略大。生境异质性对所有科的独立解释率均低于水分、能量因子的单独影响, 在各自的模型中, 占比最高的是天牛科, 最低的是瓢虫科, 可能是由于瓢虫科几乎全部是肉食性, 生境异质性对该科的影响比对植食性的天牛科昆虫要小。

综上所述, 水分和能量因子是贺兰山地区甲虫物种丰富度空间分布格局的主导因子, 生境异质性有助于提高甲虫物种丰富度, 而在贺兰山的南、北段, 生境异质性和水分因子作用明显。在本研究中, 水分、能量和生境异质性并没有完全解释对贺兰山甲虫全部物种和优势科种类丰富度格局的所有变异。山地是具有一定的海拔高度、相对高度和坡度的生态复合系统, 地形通过地貌过程控制了光、热、水和土壤养分等资源因子的空间再分配, 对植被产生直接作用(Cantón et al, 2004)。已有研究表明, 地形因子对地表甲虫分布存在影响(杨贵军等, 2016; 杨益春等, 2017), 土壤理化性质对地表甲虫多样性也存在重要作用(Thomas & Marshall, 1999; 郭海滨等, 2009; 娄巧哲等, 2011; 李岳诚等, 2014)。地表甲虫在甲虫中占较大比例, 因此, 今后的研究应进一步引入土壤与地形等因素, 将有助于更全面探究该区域甲虫物种丰富度分布格局的潜在影响机制。

参考文献

- Bai XS, Cai WZ, Nonnaizab (2013) Insects in Helan Mountain of Inner Mongolia. Inner Mongolia People's Publishing House, Hohhot. (in Chinese) [白晓拴, 彩万志, 能乃扎布 (2013) 内蒙古贺兰山地区昆虫. 内蒙古人民出版社, 呼和浩特.]
- Bai Y, Xu SQ, Deng SF (2006) Cluster analysis on the distribution patterns of grasshopper in Shaanxi. *Acta Zootaxonomica Sinica*, 31, 18–24. (in Chinese with English abstract) [白义, 许升全, 邓素芳 (2006) 陕西蝗虫地理分布格局的聚类分析. *动物分类学报*, 31, 18–24.]
- Cantón Y, Del Barrio G, Solé-Benet A, Lázaro R (2004) Topographic controls on the spatial distribution of ground cover in the Tabernas badlands of SE Spain. *Catena*, 55, 341–365.
- Chen SB, Jiang GM, Ouyang ZY, Xu WH, Xiao Y (2011) Relative importance of water, energy, and heterogeneity in determining regional pteridophyte and seed plant richness in China. *Journal of Systematics and Evolution*, 49, 95–107.
- Cox CB, Moore PD, Ladle R (2016) *Biogeography: An Ecological and Evolutionary Approach*. John Wiley & Sons, Chichester.
- Diniz-Filho JAF, Marco PD, Hawkins BA (2010) Defying the curse of ignorance: Perspectives in insect macroecology and conservation biogeography. *Insect Conservation and Diversity*, 3, 172–179.
- Dong J, Kergoat GJ, Vicente N, Rahmadi C, Xu S, Robillard T (2018) Biogeographic patterns and diversification dynamics of the genus *Cardiodactylus* Saussure (Orthoptera, Grylloidea, Eneopterinae) in Southeast Asia. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 129, 1–14.
- Feng JM, Zhu YY (2010) Geographical patterns of diversity of Gymnosperms in northwest Yunnan and their correlation with flora differentiation. *Ecology and Environmental Sciences*, 19, 830–835. (in Chinese with English abstract) [冯建孟, 朱有勇 (2010) 滇西北地区裸子植物多样性的地理分布格局及其与区系分化之间的关系. *生态环境学报*, 19, 830–835.]
- Gaston KJ (2000) Global patterns in biodiversity. *Nature*, 405, 220–227.
- Gotelli NJ, Arnett AE (2000) Biogeographic effects of red fire ant invasion. *Ecology Letters*, 3, 257–261.
- Green J, Bohannan BJM (2006) Spatial scaling of microbial biodiversity. *Trends in Ecology and Evolution*, 21, 501–507.
- Guo HB, Li BP, Qiang S, Yang DX, Song L (2009) Insect community structure in relation to environmental factors on bermudagrass lawn. *Journal of Nanjing Agricultural University*, 32, 63–70. (in Chinese with English abstract) [郭海滨, 李保平, 强胜, 杨德鑫, 宋琳 (2009) 狗牙根草坪昆虫群落组成与环境因子相关性研究. *南京农业大学学报*, 32, 63–70.]
- Guo K, Qiao GX (2005) Study on geographical distributional pattern of the subfamily Hormaphidinae (Homoptera, Ormaphididae). *Acta Zootaxonomica Sinica*, 30, 252–256. (in Chinese with English abstract) [郭昆, 乔格侠 (2005) 扁蚜亚科(同翅目, 扁蚜科)蚜虫地理分布格局初探. *动物分类学报*, 30, 252–256.]
- Hawkins BA (2001) Ecology's oldest pattern? *Trends in Ecology & Evolution*, 16, 470.
- Jaccard P (1912) The distribution of the flora in the alpine zone. *New Phytologist*, 11, 37–50.
- Jia L (2014) Fauna and Distribution of Tenebrionid Beetles in Alxa Plateau (Coleoptera: Tenebrionoidea). PhD dissertation, Hebei University, Baoding. (in Chinese with English abstract) [贾龙 (2014) 阿拉善高原拟步甲区系与地理分布(鞘翅目: 拟步甲总科). 博士学位论文, 河北大学, 保定.]
- Jiang ZG, Ji LQ (1999) Avian-mammalian species diversity in

- nine representative sites in China. *Chinese Biodiversity*, 7, 220–225. (in Chinese with English abstract) [蒋志刚, 纪力强 (1999) 鸟兽物种多样性测度的 *G-F* 指数方法. *生物多样性*, 7, 220–225.]
- Li G, Shen ZH, Ying JS, Fang JY (2009) The spatial pattern of species richness and diversity centers of gymnosperm in China. *Biodiversity Science*, 17, 272–279. (in Chinese with English abstract) [李果, 沈泽昊, 应俊生, 方精云 (2009) 中国裸子植物物种丰富度空间格局与多样性中心. *生物多样性*, 17, 272–279.]
- Li HR, Chen XS (2009) The fauna and biogeography of planhoppers (Hemiptera, Fulgoroidea, Delphacidae) in Guizhou. *Journal of Mountain Agriculture and Biology*, 28, 485–491. (in Chinese with English abstract) [李红荣, 陈祥盛 (2009) 贵州飞虱科昆虫物种多样性及地理分布格局(半翅目, 蜡蝉总科, 飞虱科). *山地农业生物学报*, 28, 485–491.]
- Li YC, Zhang DZ, He DH (2014) Species diversity of ground-dwelling beetles and its relationship with environmental factors in the artificial *Caragana* brushland of fixed sandy lands in Ningxia. *Scientia Silvae Sinicae*, 50, 109–117. (in Chinese with English abstract) [李岳诚, 张大治, 贺达汉 (2014) 荒漠景观固沙柠条林地地表甲虫多样性及其与环境因子的关系. *林业科学*, 50, 109–117.]
- Liang CZ, Zhu ZY, Li ZG (2012) *The Vegetation of Helan Mountain*. Sunshine Publishing House, Yinchuan. (in Chinese) [梁存柱, 朱宗元, 李志刚 (2012) 贺兰山植被. 阳光出版社, 银川.]
- Liu DF, Zhang ZX, Jiang GF, Zhang DY, Liu JW, Huo GM (2009) Molecular biogeography of some species of the Acrididae in China. *Science Bulletin*, 54, 756–764. (in Chinese with English abstract) [刘殿锋, 张志轩, 蒋国芳, 张大羽, 刘建文, 霍光明 (2009) 中国蝗科部分昆虫的分子生物地理学分析. *科学通报*, 54, 756–764.]
- Lou QZ, Xu YC, Ma JH, Lü ZZ (2011) Diversity of ground-dwelling beetles within the southern Gurbantunggut Desert and its relationship with environmental factors. *Biodiversity Science*, 19, 441–452. (in Chinese with English abstract) [娄巧哲, 徐养诚, 马吉宏, 吕昭智 (2011) 古尔班通古特沙漠南缘地表甲虫物种多样性及其与环境的关系. *生物多样性*, 19, 441–452.]
- O'Brien EM (2006) Biological relativity to water–energy dynamics. *Journal of Biogeography*, 33, 1868–1888.
- Qiao GX, Xu XQ, Qu YH, Zhang GX, Lei FM (2003) Species diversity and geographical distribution patterns of Drepanosiphidae in China. *Acta Zootaxonomica Sinica*, 28, 416–427. (in Chinese with English abstract) [乔格侠, 徐晓群, 屈延华, 张广学, 雷富民 (2003) 中国斑蚜科物种多样性及地理分布格局. *动物分类学报*, 28, 416–427.]
- Sanders NJ, Lessard JP, Fitzpatrick MC, Dunn RR (2007) Temperature, but not productivity or geometry, predicts elevational diversity gradients in ants across spatial grains. *Global Ecology and Biogeography*, 16, 640–649.
- Schuldt A, Baruffol M, Böhnke M, Bruelheide H, Hädtle W, Lang AC, Nadrowski K, von Oheimb G, Voigt W, Zhou HZ, Assmann T (2010) Tree diversity promotes insect herbivory in subtropical forests of south-east China. *Journal of Ecology*, 98, 917–926.
- Shah DN, Tonkin JD, Haase P, Jähnig SC (2015) Latitudinal patterns and large-scale environmental determinants of stream insect richness across Europe. *Limnologia*, 55, 33–43.
- Shen MW, Chen SB, Bi MJ, Chen WD, Zhou KX (2016) Relationships between geographic patterns of ant species richness and environmental factors in China. *Acta Ecologica Sinica*, 36, 7732–7739. (in Chinese with English abstract) [沈梦伟, 陈圣宾, 毕孟杰, 陈文德, 周可新 (2016) 中国蚂蚁丰富度地理分布格局及其与环境因子的关系. *生态学报*, 36, 7732–7739.]
- Thomas CFG, Marshall EJP (1999) Arthropod abundance and diversity in differently vegetated margins of arable fields. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 72, 131–144.
- Turner JR (2004) Explaining the global biodiversity gradient: Energy, area, history and natural selection. *Basic and Applied Ecology*, 5, 435–448.
- Wang JM, Cui PJ, Zhong YM, Li JW, Chu JM (2019) Biogeographic patterns and environmental interpretation of plant regional species richness in Alxa Plateau of northern China. *Journal of Beijing Forestry University*, 41(3), 14–23. (in Chinese with English abstract) [王健铭, 崔盼杰, 钟悦鸣, 李景文, 褚建民 (2019) 阿拉善高原植物区域物种丰富度格局及其环境解释. *北京林业大学学报*, 41(3), 14–23.]
- Wang W, Pei H, Liang CZ, Zhu ZY, Wang YL, Zhang T (2004) The diversity and spatial distribution of plant communities in the Helan Mountains. *Acta Phytocologica Sinica*, 28, 361–368. (in Chinese with English abstract) [王炜, 裴浩, 梁存柱, 朱宗元, 王永利, 张韬 (2004) 贺兰山植物群落类型多样性及其空间分异. *植物生态学报*, 28, 361–368.]
- Wang XM (2011) *Comprehensive Scientific Investigation Report on Helan Mountain National Nature Reserve in Ningxia*. Sunshine Publishing House, Yinchuan. (in Chinese) [王小明 (2011) 宁夏贺兰山国家级自然保护区综合科学考察报告. 阳光出版社, 银川.]
- Wang XP, Yang GJ (2010) *Insects of Helan Mountain in Ningxia*. Ningxia People's Publishing House, Yinchuan. (in Chinese) [王新谱, 杨贵军 (2010) 宁夏贺兰山昆虫. 宁夏人民出版社, 银川.]
- Wang ZH, Tang ZY, Fang JY (2009) The species–energy hypothesis as a mechanism for species richness patterns. *Biodiversity Science*, 17, 613–624. (in Chinese with English abstract) [王志恒, 唐志尧, 方精云 (2009) 物种多样性地理格局的能量假说. *生物多样性*, 17, 613–624.]
- Xu SQ, Zheng ZM, Li HH (2004) Cluster analysis on the distribution patterns of grasshopper in Ningxia. *Zoological Research*, 25, 96–104. (in Chinese with English abstract) [许升全, 郑哲民, 李后魂 (2004) 宁夏蝗虫地理分布格局的聚类分析. *动物学研究*, 25, 96–104.]

- Yang GJ, Jia L, Zhang JY, Yu YZ (2016) Distribution of darkling beetles and its relationships with topography in Helan Mountain, Ningxia. *Journal of Environmental Entomology*, 38, 77–86. (in Chinese with English abstract) [杨贵军, 贾龙, 张建英, 于有志 (2016) 宁夏贺兰山拟步甲科昆虫分布与地形的关系. *环境昆虫学报*, 38, 77–86.]
- Yang YC, Yang GJ, Wang J (2017) Effects of topographic factors on the distribution pattern of carabid species diversity in the Helan Mountains, northwestern China. *Acta Entomologica Sinica*, 60, 1060–1073. (in Chinese with English abstract) [杨益春, 杨贵军, 王杰 (2017) 地形对贺兰山步甲群落物种多样性分布格局的影响. *昆虫学报*, 60, 1060–1073.]
- Zhang K, Lin SL, Ji YQ, Yang CX, Wang XY, Yang CY, Wang HS, Jiang HD, Harrison RD, Yu DW (2016) Plant diversity accurately predicts insect diversity in two tropical landscapes. *Molecular Ecology*, 25, 4407–4419.
- Zhang RZ (2011) *Zoogeography of China*. Science Press, Beijing. (in Chinese) [张荣祖 (2011) *中国动物地理*. 科学出版社, 北京.]
- Zhang Y, Feng G (2018) Distribution pattern and mechanism of insect species diversity in Inner Mongolia. *Biodiversity Science*, 26, 701–706. (in Chinese with English abstract) [张宇, 冯刚 (2018) 内蒙古昆虫物种多样性分布格局及其机制. *生物多样性*, 26, 701–706.]
- Zhang ZG, Jiang X, Zhang MB, Xu ZC, Deng DM, You YF (2018) Geographical distribution pattern of Issidae (Hemiptera: Fulgoroidea) from China. *Journal of Jingtangshan University (Natural Science)*, 39, 97–103. (in Chinese with English abstract) [张争光, 江西, 张梦博, 徐镇超, 邓德美, 尤云菲 (2018) 中国瓢蜡蝉科(半翅目: 蜡蝉总科)昆虫的地理分布格局. *井冈山大学学报(自然科学版)*, 39, 97–103.]
- Zhao HG, Liu CY, Wang F, Wang JQ, Li Q, Yao YM (2007) Uplift time and its evolution of Helan Mountain. *Science China (D: Geoscience)*, 66, 185–192. (in Chinese with English abstract) [赵红格, 刘池洋, 王锋, 王建强, 李琼, 姚亚明 (2007) 贺兰山隆升时限及其演化. *中国科学(D辑: 地球科学)*, 66, 185–192.]
- Zobel M (1997) The relative role of species pools in determining plant species richness: An alternative explanation of species coexistence? *Trends in Ecology & Evolution*, 12, 266–269.

(责任编辑: 黄晓磊 责任编辑: 闫文杰)

附录 Supplementary Material

附录 1 贺兰山甲虫物种名录

Appendix 1 List of beetle species in Helan Mountain

<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2019184-1.pdf>

附录 1 贺兰山甲虫物种名录

Appendix 1 List of beetle species in Helan Mountain

科名 Family	属 Genus	物种名 Species	地理单元 Geographical unit	
龙虱科 Dytiscidae	真龙虱属 <i>Cybister</i>	1 黄缘龙虱 <i>Cybister japonicus</i>	II, III	
	斑龙虱属 <i>Hydaticus</i>	2 宽缝斑龙虱 <i>Hydaticus grammicus</i>	II, III	
	瓢龙虱属 <i>Agabus</i>	3 敖龙虱 <i>Agabus amoenus amoenus</i>	II, III	
		4 日敖龙虱 <i>Agabus japonicus japonicus</i>	II, III	
步甲科 Carabidae	唇虎甲属 <i>Cephalota</i>	5 黄唇虎甲 <i>Cephalota chiloleuca</i>	I, II, III	
		虎甲属 <i>Cicindela</i>	6 芽斑虎甲 <i>Cicindela gemmata</i>	I, II, III
	斑虎甲属 <i>Cosmodela</i>	7 星斑虎甲 <i>Cosmodela kaleea kaleea</i>	I, II, III	
	卡虎甲属 <i>Calomera</i>	8 月斑虎甲 <i>Calomera lunulata</i>	I, II, III	
	圆虎甲属 <i>Cylindera</i>	9 斜斑虎甲 <i>Cylindera germanica germanica</i>	I, II, III	
		10 云纹虎甲 <i>Cylindera elisae elisae</i>	I, II, III	
		11 卷纹虎甲 <i>Cylindera contorta</i>	I, II, III	
		12 拟沙漠虎甲 <i>Cylindera pseudodeserticola</i>	I, III	
		暗步甲属 <i>Amara</i>	13 短胸暗步甲 <i>Amara brevicollis</i>	II
			14 大卫暗步甲 <i>Amara davidi</i>	II, III
			15 婪胸暗步甲 <i>Amara harpaloides</i>	II
			16 棒胸暗步甲 <i>Amara banghaasi</i>	I, II, III
			17 点胸暗步甲 <i>Amara dux</i>	I, II, III
			18 甘肃胸暗步甲 <i>Amara gansuensis</i>	II
			19 膨胸暗步甲 <i>Amara tumida</i>	II, III
			20 <i>Amara magnicollis</i>	II
			21 <i>Amara ovata</i>	II
			22 <i>Amara biarticulata</i>	II
			23 <i>Amara communis</i>	II
			24 雅暗步甲 <i>Amara congrua</i>	II
		25 点翅暗步甲 <i>Amara majuscula</i>	II, III	
		26 <i>Amara obscuriper</i>	II	
		27 北暗步甲 <i>Amara robusta</i>	II, III	
	28 乡居暗步甲 <i>Amara rupicola</i>	II		
	29 陕西暗步甲 <i>Amara shaanxiensis</i>	II		
	30 <i>Amara ussuriensis</i>	II		
	斑步甲属 <i>Anisodactylus</i>	31 <i>Anisodactylus pseudoaenus</i>	II, III	
		32 麦穗斑步甲 <i>Anisodactylus signatus</i>	II, III	
	细胫步甲属 <i>Agonum</i>	33 <i>Agonum mandli</i>	I, II	
		34 纤细胫步甲 <i>Agonum gracilipes</i>	I, II	
		35 小细胫步甲 <i>Agonum nitidum</i>	II, III	
	锥须步甲属 <i>Bembidion</i>	36 杂色锥须步甲 <i>Bembidion varium</i>	II, III	
	柄胸步甲属 <i>Broscus</i>	37 大头肉步甲 <i>Broscus cephalotes</i>	II, III	
		38 考氏肉步甲 <i>Broscus kozlovi</i>	I, II, III	
	星步甲属 <i>Calosoma</i>	39 中华金星步甲 <i>Calosoma chinense</i>	I, II, III	
		40 暗星步甲 <i>Calosoma lugens</i>	I, II, III	
		41 大星步甲 <i>Calosoma maximoviczi</i>	I, II, III	

科名 Family	属 Genus	物种名 Species	地理单元 Geographical unit
	大步甲属 <i>Carabus</i>	42 麻步甲 <i>Carabus brandti</i>	I, II, III
		43 锥步甲 <i>Carabus glyptopterus</i>	I, III
		44 刻步甲 <i>Carabus kruberi</i>	I, II, III
	青步甲属 <i>Chlaenius</i>	45 黄斑青步甲 <i>Chlaenius micans</i>	I, II
		46 毛青步甲 <i>Chlaenius pallipes</i>	I, II, III
		47 点沟清步甲 <i>Chlaenius praefectus</i>	II, III
		48 黄缘青步甲 <i>Chlaenius spoliatus</i>	II, III
	皮步甲 <i>Corsyra</i>	49 皮步甲 <i>Corsyra fusula</i>	I, II, III
	猛步甲属 <i>Cymindis</i>	50 双斑猛步甲 <i>Cymindis binotata</i>	I, II, III
		51 <i>Cymindis collaris</i>	II
		52 半猛步甲 <i>Cymindis daimio</i>	I, II, III
		53 <i>Cymindis mannerheimi</i>	II
		54 <i>Cymindis faldermanni</i>	II
		55 <i>Cymindis pilosissima dshungarica</i>	II
	<i>Daptus</i>	56 条噬步甲 <i>Daptus vittatus</i>	I, II, III
	<i>Dicheirotichus</i>	57 横额角步甲 <i>Dicheirotichus obsoletus</i>	I, II, III
	蠋步甲属 <i>Dolichus</i>	58 赤胸长步甲 <i>Dolichus halensis</i>	I, III
	婪步甲属 <i>Harpalus</i>	59 广胸婪步甲 <i>Harpalus amplicollis</i>	I, II, III
		60 <i>Harpalus amariformis</i>	II, III
		61 红角婪步甲 <i>Harpalus amplicornis</i>	I, II, III
		62 <i>Harpalus anxius</i>	I, II
		63 短胸婪步甲 <i>Harpalus brevis</i>	I
		64 棒婪步甲 <i>Harpalus bungii</i>	II
		65 谷婪步甲 <i>Harpalus calceatus</i>	I, II, III
		66 铜绿婪步甲 <i>Harpalus chalcatus</i>	I, II, III
		67 直角婪步甲 <i>Harpalus corporosus</i>	I, II, III
		68 强婪步甲 <i>Harpalus crates</i>	I, II, III
		69 大卫婪步甲 <i>Harpalus davidi</i>	II, III
		70 红缘婪步甲 <i>Harpalus froelichii</i>	III
		71 毛婪步甲 <i>Harpalus griseus</i>	II
		72 肖毛婪步甲 <i>Harpalus jureceki</i>	I, II, III
		73 列穴婪步甲 <i>Harpalus lumbaris</i>	I, II, III
		74 巨胸婪步甲 <i>Harpalus macronotus</i>	I, II, III
		75 <i>Harpalus major</i>	II
		76 纤婪步甲 <i>Harpalus modestus</i>	II, III
		77 喜婪步甲 <i>Harpalus optabilis</i>	II
		78 黄鞘婪步甲 <i>Harpalus pallidipennis</i>	I, II, III
		79 <i>Harpalus pumilus</i>	II
		80 径婪步甲 <i>Harpalus salinus</i>	I, II, III
		81 单齿婪步甲 <i>Harpalus simplicidens</i>	II
		82 中华婪步甲 <i>Harpalus sinicus</i>	II
		83 弯婪步甲 <i>Harpalus sinuatus</i>	II, III

科名 Family	属 Genus	物种名 Species	地理单元 Geographical unit
		84 <i>Harpalus tarsalis</i>	II
	<i>Idiomelas</i>	85 黑足异步甲 <i>Idiomelas nigripes</i>	II, III
	盆布甲属 <i>Lebia</i>	86 十字盆布甲 <i>Lebia cruxminor</i>	I, II, III
	<i>Martyr</i>	87 圆胸钝颚步甲 <i>Martyr alter</i>	II, III
	<i>Microderes</i>	88 短毛腹步甲 <i>Microderes brachypus</i>	II, III
	心步甲属 <i>Nebria</i>	89 黄缘心步甲 <i>Nebria livida</i>	I, II, III
	偏须步甲属 <i>Panagaeus</i>	90 <i>Panagaeus bipustulatus</i>	II
	<i>Poecilus</i>	91 强足通缘步甲 <i>Poecilus fortipes</i>	II, III
		92 亮背通缘步甲 <i>Poecilus lamproderus</i>	II
		93 光颈通缘步甲 <i>Poecilus nitidicollis</i>	II
	<i>Pogonus</i>	94 虹翅碱步甲 <i>Pogonus iridipennis</i>	II, III
		95 日本尖须步甲 <i>Pogonus japonicus</i>	II
	锯步甲属 <i>Pristosia</i>	96 <i>Pristosia proxima</i>	II
	伪葬步甲属 <i>Pseudotaphoxenus</i>	97 短翅伪葬步甲 <i>Pseudotaphoxenus brevipennis</i>	I, II, III
		98 蒙古伪葬步甲 <i>Pseudotaphoxenus mongolicus</i>	I, II, III
		99 皱翅伪葬步甲 <i>Pseudotaphoxenus rugipennis</i>	I, II, III
	通缘步甲属 <i>Pterostichus</i>	100 直角通缘步甲 <i>Pterostichus gebleri</i>	I, II, III
	蝼步甲属 <i>Kruberi</i>	101 单齿蝼步甲 <i>Scarites terricola</i>	III
牙甲科 Hydrophilidae	牙甲属 <i>Hydrophilus</i>	102 长须牙甲 <i>Hydrous acuminatus</i>	II, III
	刺腹牙甲属 <i>Hydrochara</i>	103 小巨牙甲 <i>Hydrochara affinis</i>	II, III
阎甲科 Histeridae	<i>Atholus</i>	104 窝胸清亮阎虫 <i>Atholus depistor</i>	II, III
	阎甲属 <i>Hister</i>	105 谢氏腐阎甲 <i>Hister sedakovi</i>	II
	歧阎甲属 <i>Margarinotus</i>	106 美斑歧阎甲 <i>Margarinotus gratiosus</i>	II
	分阎甲属 <i>Merohister</i>	107 吉氏分阎虫 <i>Merohister jekeli</i>	II
	腐阎甲属 <i>Saprinus</i>	108 平腐阎甲 <i>Saprinus planiusculus</i>	II
		109 半纹腐阎甲 <i>Saprinus semistriatus</i>	II, III
		110 细纹腐阎虫 <i>Saprinus tenuistrius</i>	II, III
葬甲科 Silphidae	尸葬甲属 <i>Necrodes</i>	111 滨尸葬甲 <i>Necrodes littoralis</i>	II, III
	亡葬甲属 <i>Thanatophilus</i>	112 异亡葬甲 <i>Thanatophilus dispar</i>	I, II, III
		113 侧脊亡葬甲 <i>Thanatophilus latericarinatus</i>	II, III
		114 曲亡葬甲 <i>Thanatophilus sinuatus</i>	I, II, III
	覆葬甲属 <i>Nicrophorus</i>	115 亮覆葬甲 <i>Nicrophorus argutor</i>	II, III
		116 黑覆葬甲 <i>Nicrophorus concolor</i>	I, II, III
		117 中国覆葬甲 <i>Nicrophorus sinensis</i>	I, II, III
		118 件作覆葬甲 <i>Nicrophorus investigator</i>	I, II, III
隐翅甲科 Staphylinidae	斧须隐翅虫属 <i>Oxyporus</i>	119 大颚斧须隐翅虫 <i>Oxyporus maxillosus</i>	II, III
	菲隐翅虫属 <i>Philonthus</i>	120 <i>Philonthus</i> sp1.	II
		121 <i>Philonthus</i> sp2.	II
	肩隐翅虫属 <i>Quedius</i>	122 <i>Quedius</i> sp1.	II
		123 <i>Quedius</i> sp2.	II
	<i>Tasgius</i>	124 <i>Tasgius praetorius</i>	I, II, III

科名 Family	属 Genus	物种名 Species	地理单元 Geographical unit
	迅隐翅虫属 <i>Ocybus</i>	125格式迅隐翅虫 <i>Ocybus graeseri</i>	II
	喜高隐翅虫属 <i>Ochtheophilus</i>	126凹缘丘居隐翅虫 <i>Ochtheophilus emarginatus</i>	II, III
	背筋隐翅虫属 <i>Oxytelus</i>	127焦黑异形隐翅虫 <i>Oxytelus piceus</i>	II, III
	<i>Bryoporus</i>	128细布瑞隐翅虫 <i>Bryoporus gracilis</i>	II, III
	<i>Bledius</i>	129布里隐翅虫属 <i>Bledius rhinceros</i>	II
		130 <i>Bledius tricornis</i>	II
	<i>Deleaster</i>	131巴克特里亚寻花隐翅虫 <i>Deleaster bactrianus</i>	II, III
	<i>Tachinus</i>	132 <i>Tachinus elegans</i>	I, II, III
		133 <i>Tachinus</i> sp.1	II, III
		134 <i>Tachinus</i> sp.2	II
粪金龟科 Geotrupidae	<i>Lethrus</i>	135波笨粪金龟 <i>Lethrus potanini</i>	I, II, III
	<i>Bolbotrypes</i>	136戴锤角粪金龟 <i>Bolbotrypes davidis</i>	I, II, III
皮金龟科 Trogidae	皮金龟属 <i>Trox</i>	137祖氏皮金龟 <i>Trox zoufali</i>	I, II, III
锹甲科 Lucanidae	刀锹甲属 <i>Dorcus</i>	138戴维刀锹甲 <i>Dorcus davidis</i>	I, II, III
		139短颚刀锹甲 <i>Dorcus vivinus</i>	I, II
红金龟科 Ochodaeidae	<i>Ochodaeus</i>	140锈红金龟 <i>Ochodaeus ferrugineus</i>	I, III
金龟科 Scarabaeoidea	蜉金龟属 <i>Codocera</i>	141血斑蜉金龟 <i>Aphodius haemorrhoidalis</i>	II, III
		142红亮蜉金龟 <i>Aphodius impunctatus</i>	I, II, III
		143直蜉金龟 <i>Aphodius rectus</i>	I, II, III
	<i>Psammodius</i>	144滩沙蜉金龟 <i>Psammodius convexus</i>	I, II, III
	禾犀金龟属 <i>Allomyrina</i>	145阔胸禾犀金龟 <i>Pentodon mongonlicus</i>	II, III
		146宽额禾犀金龟 <i>Pentodon latifrons</i>	II, III
	齿爪鳃金龟属 <i>Holotrichia</i>	147小黑齿爪鳃金龟 <i>Holotrichia picea</i>	I, II, III
		148华北大黑鳃金龟 <i>Holotrichia oblita</i>	I, II, III
		149暗黑鳃金龟 <i>Holotrichia parallela</i>	II
		150棕色鳃金龟 <i>Holotrichia titanis</i>	I, II, III
	<i>Miridiba</i>	151毛黄脊鳃金龟 <i>Miridiba trichophora</i>	II
	婆鳃金龟属 <i>Brahmina</i>	152福婆鳃金龟 <i>Brahmina faldermanni</i>	II
		153介婆鳃金龟 <i>Brahmina intermedia</i>	II
	<i>Chioneosoma</i>	154莱雪鳃金龟 <i>Chioneosoma reitteri</i>	I, II, III
	<i>Hilyotrogus</i>	155二色希鳃金龟 <i>Hilyotrogus bicolorous</i>	II
	单爪鳃金龟属 <i>Hoplia</i>	156戴单爪鳃金龟 <i>Hoplia davidis</i>	I, II, III
		157斑单爪鳃金龟 <i>Hoplia aureola</i>	I, II, III
		158围绿单爪鳃金龟 <i>Hoplia cincticollis</i>	I, II, III
	玛绢金龟属 <i>Maladera</i>	159阔胫玛绢金龟 <i>Maladera verticalis</i>	I, II, III
		160东方玛金龟 <i>Maladera orientalis</i>	I, II, III
	绢金龟属 <i>Serica</i>	161小阔胫玛绢金龟 <i>Serica ovatula</i>	I, II, III
	云鳃金龟属 <i>Polyphylla</i>	162大云鳃金龟 <i>Polyphylla laticollis</i>	I, II, III
	皱鳃金龟属 <i>Trematodes</i>	163大皱鳃金龟 <i>Trematodes grandis</i>	I, II, III
		164黑皱鳃金龟 <i>Trematodes tenebrioides</i>	I, II, III
	弧丽金龟属 <i>Popillia</i>	165中华弧丽金龟 <i>Popillia quadriguttata</i>	I, II, III
	斑丽金龟属 <i>Cyriopertha</i>	166弓斑丽金龟 <i>Cyriopertha arcuata</i>	I, II, III

科名 Family	属 Genus	物种名 Species	地理单元 Geographical unit
	喙丽金龟属 <i>Adoretus</i>	167斑喙丽金龟 <i>Adoretus tenuimaculatus</i>	I, II, III
	异丽金龟属 <i>Anomala</i>	168弱脊异丽金龟 <i>Anomala sulcipennis</i>	I, II, III
		169黄褐异丽金龟 <i>Anomala exoleta</i>	I, II, III
	彩丽金龟属 <i>Mimela</i>	170粗绿彩丽金龟 <i>Mimela holosericea holosericea</i>	II, III
	裸蛻螂属 <i>Gymnopleurus</i>	171墨侧裸蛻螂 <i>Gymnopleurus mopsus</i>	I, II, III
	凯蛻螂属 <i>Caccobius</i>	172短亮凯蛻螂 <i>Caccobius brevis</i>	I, II, III
		173克氏毛凯蛻螂 <i>Caccobius christophi</i>	I, II
		174独角凯蛻螂 <i>Caccobius unicornis</i>	II, III
	粪蛻螂属 <i>Copris</i>	175车粪蛻螂 <i>Copris ochus</i>	II
	喙蛻螂属 <i>Onthophagus</i>	176翅驼喙蛻螂 <i>Onthophagus atripennis</i>	II
		177双顶喙蛻螂 <i>Onthophagus bivertex</i>	I, II, III
		178小驼喙蛻螂 <i>Onthophagus gibbulus</i>	I, II, III
		179黑缘喙蛻螂 <i>Onthophagus marginalis nigrimargo</i>	I, II, III
		180立叉喙蛻螂 <i>Onthophagus olsoufieffi</i>	II, III
		181镰角喙蛻螂 <i>Onthophagus productus</i>	II, III
		182中华喙蛻螂 <i>Onthophagus sinicus</i>	I, II, III
		183同艾喙蛻螂 <i>Onthophagus uniformis</i>	II
	蛻螂属 <i>Scarabaeus</i>	184台风蛻螂 <i>Scarabaeus typhon</i>	II, III
	花金龟属 <i>Cetonia</i>	185华美花金龟 <i>Cetonia magnifica</i>	II, III
		186暗绿花金龟 <i>Cetonia viridiopaca</i>	II, III
	青花金龟属 <i>Gametis</i>	187小青花金龟 <i>Gametis jucunda</i>	II, III
	星花金龟属 <i>Protaetia</i>	188白星花金龟 <i>Protaetia brevitarsis</i>	I, II, III
		189多纹星花金龟 <i>Protaetia famelica</i>	I, II, III
吉丁科 Buprestidae	<i>Poecilota</i>	190杨锦纹吉丁 <i>Poecilota variolosa</i>	I, II, III
	<i>Lamprodila</i>	191梨金缘吉丁甲 <i>Lamprodila limbata</i>	I, II, III
		192红缘绿吉丁 <i>Lamprodila bellula</i>	II
		193榆绿吉丁 <i>Lamprodila decipiens</i>	I, II, III
	窄吉丁属 <i>Agrilus</i>	194棕窄吉丁 <i>Agrilus integerrimus</i>	I, II, III
		195小黄绿窄吉丁 <i>Agrilus subrobustus</i>	II, III
		196赭色窄吉丁 <i>Agrilus sundai</i>	II, III
		197绿窄吉丁甲 <i>Agrilus viridis</i>	I, II, III
	扁吉丁虫属 <i>Anthaxia</i>	198胸双带吉丁 <i>Anthaxia hungarica</i>	I, II, III
		199松四凹点吉丁 <i>Anthaxia quadripunctata</i>	II, III
	吉丁属 <i>Buprestis</i>	200 <i>Buprestis salamoni</i>	II, III
	接眼吉丁属 <i>Chrysobothris</i>	201铜陵吉丁甲 <i>Chrysobothris chrysostigma</i>	II, III
		202六星吉丁虫 <i>Chrysobothris succedanea</i>	II, III
		203光滑小星吉丁甲 <i>Chrysobothris laevicollis</i>	II, III
	<i>Melanophila</i>	204杨十斑吉丁 <i>Melanophila decastigma</i>	I, II, III
	<i>Scintillatrix</i>	205紫缘绿吉丁 <i>Scintillatrix chinganensis</i>	II, III
		206橙缘绿吉丁 <i>Scintillatrix pretiosa</i>	II, III
丸甲科 Byrrhoidae	丸甲属 <i>Byrrhus</i>	207 <i>Byrrhus fasciatus</i>	II
		208 <i>Byrrhus pilula</i>	II

科名 Family	属 Genus	物种名 Species	地理单元 Geographical unit	
叩甲科 Elateridae	槽缝叩甲属 <i>Agrypnus</i>	209泥红槽缝叩甲 <i>Agrypnus argillaceus</i>	I, II, III	
		210暗色槽缝叩甲 <i>Agrypnus musculus</i>	II, III	
	金叩甲属 <i>Selatosomus</i>	211宽背金叩甲 <i>Selatosomus latus</i>	I, II, III	
	锥尾叩甲属 <i>Agriotes</i>	212细胸锥尾叩甲 <i>Agriotes fusicollis</i>	I, II, III	
	锥胸叩甲属 <i>Ampedus</i>	213黑色锥胸叩甲 <i>Ampedus nigrinus</i>	III	
		214黑斑锥胸叩甲 <i>Ampedus sanguinolentus</i>	III	
	梳爪叩甲属 <i>Melanotus</i>	215栗腹梳爪叩甲 <i>Melanotus nuceus</i>	III	
	心盾叩甲属 <i>Cardiophorus</i>	216 <i>Cardiophorus vulgaris</i>	I, II, III	
	田叩甲属 <i>Harminius</i>	217兴安叩甲 <i>Harminius dauricus</i>	II	
	花萤科 Cantharidae	花萤属 <i>Cantharis</i>	218柯氏花萤 <i>Cantharis knizeki</i>	I, II, III
219红毛花萤 <i>Cantharis plebejus</i>			I, III	
220 <i>Cantharis tristis</i>			I, III	
异花萤属 <i>Lycocerus</i>		221疑异花萤 <i>Lycocerus plebejus</i>	I, II, III	
皮蠹科 Dermestidae		圆皮蠹属 <i>Anthrenus</i>	222白带圆皮蠹 <i>Anthrenus pimpinellae pimpinellae</i>	I, II, III
	斑皮蠹属 <i>Trogoderma</i>	223红斑皮蠹 <i>Trogoderma variabile</i>	I, II, III	
	毛皮蠹属 <i>Attagenus</i>	224褐毛皮蠹 <i>Attagenus augustatus</i>	II, III	
	皮蠹属 <i>Dermestes</i>	225拟白腹皮蠹 <i>Dermestes frischi</i>	I, II, III	
		226赤毛皮蠹 <i>Dermestes tessellatocollis</i>	III	
长蠹科 Bostrichidae	粉蠹属 <i>Lyctus</i>	228中华粉蠹 <i>Lyctus sinensis</i>	II, III	
郭公虫科 Cleridae	毛郭公虫属 <i>Trichodes</i>	229中华食蜂郭公虫 <i>Trichodes sinae</i>	I, III	
		奥郭公属 <i>Opilo</i>	230连斑奥郭公虫 <i>Opilo communimacula</i>	II, III
		<i>Thanasimus</i>	231莱维斯郭公虫 <i>Thanasimus lewisi</i>	III
		232蚁形郭公虫 <i>Thanasimus formicarius</i>	III	
		233红胸郭公虫 <i>Thanasimus substriatus</i>	I, II, III	
	<i>Korynetes</i>	234 <i>Korynetes ruficornis</i>	II, III	
	<i>Neoclerus</i>	235绣纹郭公虫 <i>Neoclerus ornatus</i>	II, III	
	瓢虫科 Coccinellidae	盔唇瓢虫属 <i>Chilocorus</i>	236孪斑唇瓢虫 <i>Chilocorus geminus</i>	I, II, III
237红点唇瓢虫 <i>Chilocorus kuwanae</i>			I, II, III	
238黑缘红瓢虫 <i>Chilocorus rubidus</i>			II, III	
光缘瓢虫属 <i>Exochomus</i>		239蒙古光瓢虫 <i>Exochomus mongol</i>	I, II, III	
		240四斑光瓢虫 <i>Exochomus quadripustulatus</i>	I, II, III	
大丽瓢虫属 <i>Adalia</i>		241二星瓢虫 <i>Adalia bipunctata</i>	I, II, III	
瓢虫属 <i>Coccinella</i>		242七星瓢虫 <i>Coccinella septempunctata</i>	I, II, III	
		243横斑瓢虫 <i>Coccinella transversoguttata</i>	I, II, III	
		244十一星瓢虫 <i>Coccinella undecimpunctata</i>	I, II, III	
长隆瓢虫属 <i>Coccinula</i>		245双七瓢虫 <i>Coccinula quatuordecimpustulata</i>	I, II, III	
		246中国双七瓢虫 <i>Coccinula sinensis</i>	I, II, III	
盘耳瓢虫属 <i>Coelophora</i>		247黄斑盘瓢虫 <i>Coelophora saucia</i>	II, III	
和谐瓢虫属 <i>Harmonia</i>		248异色瓢虫 <i>Harmonia axyridis</i>	I, II, III	
长足瓢虫属 <i>Hippodamia</i>		249十三星瓢虫 <i>Hippodamia tredecimpunctata</i>	I, II, III	
		250多异瓢虫 <i>Hippodamia variegata</i>	I, II, III	

科名 Family	属 Genus	物种名 Species	地理单元 Geographical unit
		251北方异瓢虫 <i>Hippodamia arctica</i>	I, II, III
	中齿瓢虫属 <i>Myzia</i>	252黑中齿瓢虫 <i>Mysia gebleri</i>	I, II, III
	小巧瓢虫属 <i>Oenopia</i>	253菱斑巧瓢虫 <i>Oenopia conglobata</i>	I, II, III
		254梯斑巧瓢虫 <i>Oenopia scalaris</i>	I, II, III
		255十二斑巧瓢虫 <i>Oenopia bissexnotata</i>	I, II, III
	龟纹瓢虫属 <i>Propylea</i>	256龟纹瓢虫 <i>Propylaea japonica</i>	I, II, III
	显盾瓢虫属 <i>Hyperaspis</i>	257六斑显盾瓢虫 <i>Hyperaspis gyotokui</i>	II, III
		258四斑显盾瓢虫 <i>Hyperaspis leechi</i>	I, II, III
	小毛瓢虫属 <i>Scymnus</i>	259连斑小毛瓢虫 <i>Scymnus inderihensis</i>	II, III
	弯叶毛瓢虫属 <i>Nephus</i>	260圆斑弯叶毛瓢虫 <i>Nephus quadrimaculatus</i>	II, III
	食螨瓢虫属 <i>Stethorus</i>	261深点食螨瓢虫 <i>Stethorus punctillum</i>	II, III
	裂臀瓢虫属 <i>Henosepilachna</i>	262二十八星瓢虫 <i>Henosepilachna vigintioctopunctata</i>	II, III
花蚤科 Mordellidae	姬花蚤属 <i>Mordellistena</i>	263大麻花蚤 <i>Mordellistena cannabisi</i>	I, II, III
拟步甲科 Tenebrionidae	砚甲属 <i>Cyphogenia</i>	264中华砚甲 <i>Cyphogenia chinensis</i>	II, III
	龙甲属 <i>Leptodes</i>	265谢氏龙甲 <i>Leptodes szekessyi</i>	II, III
	漠王属 <i>Platyope</i>	266蒙古漠王 <i>Platyope mongolica</i>	I, II, III
		267维氏漠王 <i>Platyope victori</i>	I, II, III
	宽漠王属 <i>Mantichorula</i>	268宽漠王 <i>Mantichorula grandis</i>	I
	宽漠甲属 <i>Platyope</i>	269多毛宽漠甲 <i>Sternoplax setosa setosa</i>	I, III
	角漠甲属 <i>Trigonocnera</i>	270突角漠甲 <i>Trigonocnera pseudopimela</i>	II, III
	脊漠甲属 <i>Platyope</i>	271莱氏脊漠甲 <i>Pterocomma reitteri</i>	I, II, III
		272泥脊漠甲 <i>Pterocomma vittata</i>	I, II
	圆鳖甲属 <i>Scytosoma</i>	273裂缘圆鳖甲 <i>Scytosoma dissilimarginis</i>	II, III
		274小圆鳖甲 <i>Scytosoma pygmaeum</i>	I, II, III
		275棕腹圆鳖甲 <i>Scytosoma rufiabdomina</i>	I, II
	小鳖甲属 <i>Microdera</i>	276阿小鳖甲 <i>Microdera kraatzi alashanica</i>	I, II, III
		277克小鳖甲 <i>Microdera kraatzi kraatzi</i>	I, II, III
		278球胸小鳖甲 <i>Microdera globata</i>	I, II, III
	东鳖甲属 <i>Trigonocnera</i>	279小东鳖甲 <i>Anatolica minima</i>	I, III
		280平原东鳖甲 <i>Anatolica ebenina</i>	I, II
		281小丽东鳖甲 <i>Anatolica amoenula</i>	I, II, III
		282宽腹东鳖甲 <i>Anatolica gravidula</i>	I, II
		283尖尾东鳖甲 <i>Anatolica mucronata</i>	I
		284纳氏东鳖甲 <i>Anatolica nureti</i>	I, II
		285弯胫东鳖甲 <i>Anatolica pandaroides</i>	I, II, III
		286平坦东鳖甲 <i>Anatolica planate</i>	I, II, III
		287磨光东鳖甲 <i>Anatolica polita polita</i>	I, II
		288宽突东鳖甲 <i>Anatolica sternalia</i>	I
		289波氏东鳖甲 <i>Anatolica potanini</i>	II, III
		290瘦东鳖甲 <i>Anatolica strigosa</i>	I, III
	琵琶甲属 <i>Blaps</i>	291拟步行琵琶甲 <i>Blaps caraboides</i>	I, II
		292达氏琵琶甲 <i>Blaps davidea</i>	III

科名 Family	属 Genus	物种名 Species	地理单元 Geographical unit
		293弯齿琵甲 <i>Blaps femoralis femoralis</i>	I, II, III
		294钝齿琵甲 <i>Blaps femoralis medusula</i>	I, II, III
		295戈壁琵甲 <i>Blaps gobiensis</i>	I, II, III
		296异距琵甲 <i>Blaps kirishenkoi</i>	I, II, III
		297边粒琵甲 <i>Blaps miliaria</i>	I, II, III
		298磨光琵甲 <i>Blaps opaca</i>	II, III
		299条纹琵甲 <i>Blaps potanini</i>	I, II, III
		300扁长琵甲 <i>Blaps variolaris</i>	II, III
		301异形琵甲 <i>Blaps variolosa</i>	II, III
	齿琵甲属 <i>Itagonia</i>	302原齿琵甲 <i>Itagonia provostii</i>	II, III
	真土甲属 <i>Eumylada</i>	303奥氏真土甲 <i>Eumylada oberbergeri</i>	I, II
	土甲属 <i>Gonocephalum</i>	304网目土甲 <i>Gonocephalum reticulatum</i>	II, III
	漠土甲属 <i>Melanesthes</i>	305纤毛漠土甲 <i>Melanesthes ciliata</i>	I, II, III
		306蒙古漠土甲 <i>Melanesthes mongolica</i>	I, II, III
		307多皱漠土甲 <i>Melanesthes rugipennis</i>	I, II
	方土甲属 <i>Myladina</i>	308长爪方土甲 <i>Myladina unguiculina</i>	I, II
	沙土甲属 <i>Opatyum</i>	309类沙土甲 <i>Opatyum asperienne</i>	II, III
		310沙土甲 <i>Opatyum sabulosum</i>	III
	笨土甲属 <i>Penthicus</i>	311阿笨土甲 <i>Penthicus alashanicus</i>	I, III
		312厉笨土 <i>Penthicus laelaps</i>	III
		313钝突笨土甲 <i>Penthicus nojonicus</i>	I, II, III
		314吉氏笨土甲 <i>Penthicus kiritschenkoi</i>	II, III
	伪坚土甲属 <i>Scleropatrum</i>	315粗背伪坚土甲 <i>Scleropatrum horridum horridum</i>	II, III
	刺甲属 <i>Platyscelis</i>	316郝氏刺甲 <i>Platyscelis hauseri</i>	I, II, III
	栉甲属 <i>Cteniopinus</i>	317光滑栉甲 <i>Cteniopinus glabratus</i>	I, II, III
		318阿栉甲 <i>Cteniopinus altaicus</i>	II, III
		319异点栉甲 <i>Cteniopinus diversipunctatus</i>	II, III
		320小栉甲 <i>Cteniopinus parvus</i>	II, III
		321波氏栉甲 <i>Cteniopinus potanini</i>	II, III
		322窄跗栉甲 <i>Cteniopinus tenuitarsis</i>	II, III
		323异角栉甲 <i>Cteniopinus varicornis</i>	II, III
	伪叶甲属 <i>Lagria</i>	324红翅伪叶甲 <i>Lagria rufipennis</i>	II, III
	刺足甲属 <i>Centorus</i>	325贺兰刺足甲 <i>Centorus helanensis</i>	I, II, III
	隐甲属 <i>Crypticus</i>	326淡红毛隐甲 <i>Crypticus rufipes</i>	I, II, III
芫菁科 Meloidae	豆芫菁属 <i>Epicauta</i>	327中国豆芫菁 <i>Epicauta chinensis</i>	I, II, III
		328黑头黑芫菁 <i>Epicauta dubid</i>	I, II, III
		329大头豆芫菁 <i>Epicauta megalcephala</i>	II
		330暗头豆芫菁 <i>Epicauta obsкуроcephala</i>	III
		331西伯利亚豆芫菁 <i>Epicauta sibirica</i>	II, III
		332凹胸黑芫菁 <i>Epicauta xantusi</i>	II, III
	绿芫菁属 <i>Lytta</i>	333绿芫菁 <i>Lytta caraganae</i>	II, III
	斑芫菁属 <i>Mylabris</i>	334莘斑芫菁 <i>Mylabris calida</i>	I, II, III

科名 Family	属 Genus	物种名 Species	地理单元 Geographical unit
		335西北斑芫菁 <i>Mylabris sibirica</i>	I, II, III
		336红斑芫菁 <i>Mylabris speciosa</i>	I, II, III
		337蒙古斑芫菁 <i>Mylabris mongolica</i>	I, II, III
		338小斑芫菁 <i>Mylabris splendidula</i>	I, II, III
	沟芫菁属 <i>Hycleus</i>	339霍氏沟芫菁 <i>Hycleus chodschenticus</i>	I, II, III
	短翅芫菁属 <i>Meloe</i>	340阔胸短翅芫菁 <i>Meloe brevicollis brevicollis</i>	II
	狭翅芫菁属 <i>Stenoria</i>	341栉芫菁 <i>Stenoria</i> sp.	II, III
蚁形甲科 Anthicidae	<i>Notoxus</i>	342三点蚁形甲 <i>Notoxus monoceros</i>	I, II, III
		343蚁形甲 <i>Cyclodinus humilis</i>	I, II, III
暗天牛科 Vesperidae	芫天牛属 <i>Mantitheus</i>	344芫天牛 <i>Mantitheus pekinensis</i>	I, II, III
天牛科 Cerambycidae	土天牛属 <i>Dorysthenes</i>	345大牙土天牛 <i>Dorysthenes paradoxus</i>	I, II, III
	厚花天牛属 <i>Pachyta</i>	346松厚花天牛 <i>Pachyta lamed</i>	II
		347内蒙厚花天牛 <i>Pachyta degener</i>	II
	眼花天牛属 <i>Acmaeops</i>	348红缘眼花天牛 <i>Acmaeops septentrionis</i>	II
	梗天牛属 <i>Arhopalus</i>	349褐梗天牛 <i>Arhopalus rusticus</i>	I, II, III
	幽天牛属 <i>Asemum</i>	350松幽天牛 <i>Asemum striatum</i>	II
	截尾天牛属 <i>Atimia</i>	351中华截尾天牛 <i>Atimia chinensis</i>	II, III
	断眼天牛属 <i>Tetropium</i>	352光胸断眼天牛 <i>Tetropium castaneum</i>	II
		353云杉断眼天牛 <i>Tetropium gracilicornis</i>	II
	膜花天牛属 <i>Necydalis</i>	354点胸漠花天牛 <i>Necydalis lateralis</i>	II, III
	颈天牛属 <i>Aromia</i>	355杨红颈天牛 <i>Aromia orientalis</i>	II, III
		356桃红颈天牛 <i>Aromia bungii</i>	II, III
	多带天牛属 <i>Polyzonus</i>	357黄带蓝天牛 <i>Polyzonus fasciatus</i>	I, II, III
	绿天牛属 <i>Chelidonium</i>	358榆绿天牛 <i>Chelidonium provosti</i>	I, II, III
	长绿天牛属 <i>Chloridolum</i>	359黄胸长绿天牛 <i>Chloridolum sieversi</i>	I, II
	扁胸天牛属 <i>Callidiellum</i>	360竖毛扁胸天牛 <i>Callidiellum przewalskyi</i>	II
	杉天牛属 <i>Semanotus</i>	361双条杉天牛 <i>Semanotus bifasciatus</i>	II
	绿虎天牛属 <i>Chlorophorus</i>	362槐绿虎天牛 <i>Chlorophorus diadema</i>	I, II, III
		363六斑绿虎天牛 <i>Chlorophorus simillimus</i>	I, II, III
	茸天牛属 <i>Trichoferus</i>	364家茸天牛 <i>Trichoferus campestris</i>	I, II, III
	亚天牛属 <i>Anoplistes</i>	365红缘亚天牛 <i>Anoplistes halodendri pirus</i>	I, II, III
		366鞍背亚天牛 <i>Anoplistes halodendri ephippium</i>	I, II, III
	长角天牛属 <i>Acanthocinus</i>	367长角天牛 <i>Acanthocinus aedilis</i>	II
		368小灰长角天牛 <i>Acanthocinus griseus</i>	II, III
	多节天牛属 <i>Agapanthia</i>	369首蓓多节天牛 <i>Agapanthia amurensis</i>	II, III
	粒肩天牛属 <i>Apriona</i>	370粒肩天牛 <i>Apriona germari</i>	I, II
	草天牛属 <i>Eodorcadion</i>	371密条草天牛 <i>Eodorcadion virgatum virgatum</i>	I, II
		372粒肩草天牛 <i>Eodorcadion heros</i>	I, II, III
		373齿肩草天牛 <i>Eodorcadion kaznakovi</i>	I, III
		374红足草天牛 <i>Eodorcadion lutshniki lutshniki</i>	I, II, III
		375多脊草天牛 <i>Eodorcadion multicarinatum</i>	I, II, III
		376黄角草天牛 <i>Eodorcadion jakovlevi</i>	I, II, III

科名 Family	属 Genus	物种名 Species	地理单元 Geographical unit
	象天牛属 <i>Mesosa</i>	377 四点象天牛 <i>Mesosa myops</i>	II, III
	星天牛属 <i>Anoplophora</i>	378 光肩星天牛 <i>Anoplophora glabripennis</i>	I, II, III
	墨天牛属 <i>Monochamus</i>	379 云杉大墨天牛 <i>Monochamus urussovii</i>	II
	筒天牛属 <i>Oberea</i>	380 狭筒天牛 <i>Oberea donceeli</i>	II, III
	小筒天牛属 <i>Phytoecia</i>	381 菊小筒天牛 <i>Phytoecia rufiventris</i>	II, III
	坡天牛属 <i>Pterolophia</i>	382 柳坡天牛 <i>Pterolophia rigida</i>	II, III
	弱脊天牛属 <i>Menesia</i>	383 培甘弱脊天牛 <i>Menesia sulphurata</i>	II, III
	楔天牛属 <i>Saperda</i>	384 青杨楔天牛 <i>Saperda populnea</i>	I, II, III
	竖毛天牛属 <i>Thyestilla</i>	385 麻竖毛天牛 <i>Thyestilla gebleri</i>	II, III
	<i>Anaesthetis</i>	386 北亚拟健天牛 <i>Anaesthetis confossicollis</i>	II, III
负泥虫科 <i>Crioceridae</i>	负泥虫属 <i>Crioceris</i>	387 十四点负泥虫 <i>Crioceris quatuordecimpunctata</i>	II, III
	合爪负泥虫属 <i>Lema</i>	388 枸杞负泥虫 <i>Lema decempunctata</i>	I, II, III
肖叶甲科 <i>Eumolpidae</i>	锯角叶甲属 <i>Clytra</i>	389 黑盾锯角叶甲 <i>Clytra atraphaxicls</i>	I, II, III
		390 光背锯角叶甲 <i>Clytra laeviuscula</i>	II, III
	切头叶甲属 <i>Coptocephala</i>	391 亚洲切头叶甲 <i>Coptocephala asiatica</i>	I, II, III
	钳叶甲属 <i>Labidostomis</i>	392 二点钳叶甲 <i>Labidostomis bipunctata</i>	II, III
	光叶甲属 <i>Smaragdina</i>	393 梨光叶甲 <i>Smaragdina semiaurantica</i>	II, III
	盾叶甲属 <i>Aspidolopha</i>	394 双斑盾叶甲 <i>Aspidolopha bisignata</i>	II, III
	隐头叶甲属 <i>Cryptocephalus</i>	395 黑斑隐头叶甲 <i>Cryptocephalus agnus</i>	I, II, III
		396 艾蒿隐头叶甲 <i>Cryptocephalus koltzei koltzei</i>	I, II, III
		397 斑额隐头叶甲 <i>Cryptocephalus kulibini</i>	I, III
		398 榆隐头叶甲 <i>Cryptocephalus lemniscatus</i>	I, III
		399 齿腹隐头叶甲 <i>Cryptocephalus stchukini</i>	II, III
		400 槭隐头叶甲 <i>Cryptocephalus mannerheimi</i>	I, II, III
		401 内蒙古隐头叶甲 <i>Cryptocephalus bivulnertus</i>	I, II, III
	短柱叶甲属 <i>Pachybrachys</i>	402 花背短柱叶甲 <i>Pachybrachys scriptidorsum</i>	I, II, III
		403 黄臀短柱叶甲 <i>Pachybrachys ochropygus</i>	II, III
	甘薯肖叶甲属 <i>Colasposoma</i>	404 甘薯肖叶甲 <i>Colasposoma dauricum</i>	II, III
	杨梢肖叶甲属 <i>Parnops</i>	405 杨梢叶甲 <i>Parnops glasunowi</i>	II, III
	萝藦肖叶甲属 <i>Chrysochus</i>	406 中华萝藦肖叶甲 <i>Chrysochus chinensis</i>	I, II, III
		407 蓝紫萝藦肖叶甲 <i>Chrysochus asclepiadeus asclepiadeus</i>	II, III
	绿肖叶甲属 <i>Chrysochares</i>	408 大绿叶甲 <i>Chrysochares asiaticus</i>	III
叶甲科 <i>Chrysomelidae</i>	金叶甲属 <i>Chrysolina</i>	409 阿拉善金叶甲 <i>Chrysolina alaschanica</i>	I, II, III
		410 漠金叶甲 <i>Chrysolina aeruginosa aeruginosa</i>	I, II, III
		411 蒿金叶甲 <i>Chrysolina aurichalcea</i>	I, II, III
		412 薄荷金叶甲 <i>Chrysolina exanthematica</i>	II, III
		413 有序金叶甲 <i>Chrysolina ordinate</i>	II, III
	榆叶甲属 <i>Ambrostoma</i>	414 紫榆叶甲 <i>Ambrostoma quadriimpressum</i>	I, II, III
	无缘叶甲属 <i>Colaphellus</i>	415 菜无缘叶甲 <i>Colaphellus bowringii</i>	I, II, III
	齿胫叶甲属 <i>Gastrophysa</i>	416 蓼蓝齿胫叶甲 <i>Gastrophysa atrocyanea</i>	II, III
		417 蓼蓄齿胫叶甲 <i>Gastrophysa polygoni</i>	I, II, III
	弗叶甲属 <i>Phratora</i>	418 杨弗叶甲 <i>Phratora laticollis</i>	I, II, III

科名 Family	属 Genus	物种名 Species	地理单元 Geographical unit
	圆叶甲属 <i>Plagioder</i>	419柳圆叶甲 <i>Plagioder versicolor</i>	II, III
	萤叶甲属 <i>Galeruca</i>	420灰褐萤叶甲 <i>Galeruca pallasia</i>	I, II, III
	胫萤叶甲属 <i>Pallasiola</i>	421阔胫萤叶甲 <i>Pallasiola absinthii</i>	I, II, III
	粗角萤叶甲 <i>Diorhabda</i>	422白茨粗角萤叶甲 <i>Diorhabda rybakowi</i>	I, II, III
	毛萤叶甲 <i>Pyrrhalta</i>	423榆绿毛萤叶甲 <i>Pyrrhalta aenescens</i>	I, III
		424榆黄毛萤叶甲 <i>Pyrrhalta maculicollis</i>	I, II, III
	蚤跳甲属 <i>Psylliodes</i>	425模带蚤跳甲 <i>Psylliodes obscufofasciata</i>	II, III
	沟胸跳甲属 <i>Crepidodera</i>	426黄角沟胸跳甲 <i>Crepidodera fulvicornis</i>	II
		427柳沟胸跳甲 <i>Crepidodera pluta pluta</i>	II
	跳甲属 <i>Altica</i>	428地榆跳甲 <i>Altica sanguisobae</i>	I, II, III
	毛跳甲属 <i>Epitrix</i>	429枸杞毛跳甲 <i>Epitrix abeillei</i>	III
	细足豆象属 <i>Kytorhinus</i>	430柠条豆象 <i>Kytorhinus immixtus</i>	II, III
铁甲科 Hispidae	龟甲属 <i>Cassida</i>	431甜菜龟甲 <i>Cassida nebulosa</i>	I, II, III
		432枸杞血斑龟甲 <i>Cassida deltoides</i>	I, II, III
齿颚象科 Rhychitidae	金象属 <i>Byctiscus</i>	433梨卷叶象 <i>Byctiscus betulae</i>	II, III
		434苹果卷叶象 <i>Bystiscus princeps</i>	II, III
		435山杨卷叶象 <i>Bystiscus omissus</i>	I, III
象甲科 Curculionidae	齿小蠹属 <i>Ips</i>	436云杉八齿小蠹 <i>Ips typographus</i>	III
	星坑小蠹属 <i>Pityogenes</i>	437中穴星坑小蠹 <i>Pityogenes chalcographus</i>	II, III
	四眼小蠹属 <i>Polygraphus</i>	438云杉四眼小蠹 <i>Polygraphus polygraphus</i>	II, III
	小蠹属 <i>Scolytus</i>	439脐腹小蠹 <i>Scolytus schevyrewi</i>	I, II, III
		440云杉小蠹 <i>Scolytus sinopiceus</i>	II, III
		441多毛小蠹 <i>Scolytus seulensis</i>	II, III
	切梢小蠹属 <i>Tomicus</i>	442多毛切梢小蠹 <i>Tomicus pilifer</i>	II, III
	跳象属 <i>Orchestes</i>	443榆跳象 <i>Orchestes alni</i>	I, II, III
	沟眶象属 <i>Eucryptorrhynchus</i>	444沟眶象 <i>Eucryptorrhynchus chinensis</i>	II, III
		445臭椿沟眶象 <i>Eucryptorrhynchus brandti</i>	II, III
	遮眼象属 <i>Callirhopalus</i>	446亥象 <i>Callirhopalus sedakowii</i>	I, II, III
	草象属 <i>Chloebius</i>	447长毛草象 <i>Chloebius immeritus</i>	I, II, III
	树叶象属 <i>Phyllobius</i>	448金树绿叶象 <i>Phyllobius virideaeris</i>	I, III
	齿足象属 <i>Deracanthus</i>	449甘肃齿足象 <i>Deracanthus potanini</i>	I, III
		450深洼齿足象 <i>Deracanthus grumi</i>	I, II, III
	土象属 <i>Meteutinopus</i>	451蒙古土象 <i>Meteutinopus mongolicus</i>	III
	绿象属 <i>Chlorophanus</i>	452西伯利亚绿象 <i>Chlorophanus sibiricus</i>	I, II, III
		453红背绿象 <i>Chlorophanus solaria</i>	I, III
	叶喙象属 <i>Diglossotrox</i>	454黄柳叶喙象 <i>Diglossotrox mannerheimi</i>	I, III
	纤毛象属 <i>Megamecus</i>	455黄褐纤毛象 <i>Tanymecus urbanus</i>	I, III
	毛足象属 <i>Phacephorus</i>	456甜菜毛足象 <i>Phacephorus umbratus</i>	I, II, III
	伪锉象属 <i>Pseudocneorhinus</i>	457鳞片遮眼象 <i>Pseudocneorhinus squamosus</i>	I, II
	大粒象属 <i>Adosomus</i>	458平行大粒象 <i>Adosomus parallelocollis</i>	I, III
	阿斯象属 <i>Asproparthenis</i>	459甜菜象甲 <i>Asproparthenis punctiventris</i>	I, II, III
	斜纹象属 <i>Bothynoderes</i>	460黑斜纹象 <i>Bothynoderes declivis</i>	I, III

杨贵军, 王敏, 杨益春, 李欣芸, 王新谱. 贺兰山甲虫物种丰富度分布格局及其环境解释. 生物多样性, 2019, 27 (12): 1309–1319. <http://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2019184>

科名 Family	属 Genus	物种名 Species	地理单元 Geographical unit
	方喙象属 <i>Cleonis</i>	461欧洲方喙象 <i>Cleonus piger</i>	I, III
	锥喙象属 <i>Conorrhynchus</i>	462粉红锥喙象 <i>Conorrhynchus conirostris</i>	I, II, III
	菊花象属 <i>Larinus</i>	463三角菊花象 <i>Larinus griseopilosus</i>	III
	筒喙象属 <i>Lixus</i>	464锥喙筒喙象 <i>Lixus fairmairei</i>	III
		465大筒喙象 <i>Lixus divaricatus</i>	III
		466油菜筒喙象 <i>Lixus ochraceus</i>	II, III
	冠象属 <i>Stephanocleonus</i>	467尖翅冠象 <i>Stephanocleonus labilis</i>	I, III
	<i>Chromonotus</i>	468二斑尖眼象 <i>Chromonotus bipunctatus</i>	I, III
	<i>Polydrosus</i>	469中国多露象 <i>Polydrosus chinensis</i>	I, III

I: 北段强旱生景观甲虫地理群; II: 中西段半湿生景观甲虫地理群; III: 中东段及南段半旱生景观甲虫地理群。

I, Xerophilic landscape beetle groups in the northern section; II, Semi-hygic landscape beetle groups in the middle-western section;

III, Semi-xerophytic landscape beetle groups in the middle-east and south section.



•研究报告•

东乡野生稻可培养内生细菌群落组成及多样性

陈志远¹ 刘 珺¹ 杨星鹏¹ 刘 梦¹ 汪 涯² 张志斌^{1*} 朱 筠^{1,2*}¹ (江西师范大学生命科学学院, 江西省亚热带植物资源保护与利用重点实验室, 南昌 330022)² (江西科技师范大学生命科学学院, 江西省生物加工过程重点实验室, 南昌 330013)

摘要: 内生细菌对宿主植物生长发育和生理代谢具有重要影响, 揭示其群落组成和多样性具有重要的生物学和生态学意义。本研究采用可培养法从东乡野生稻(*Oryza rufipogon*)不同组织中分离获得94株内生细菌, 基于16S rRNA基因序列比对和系统发育分析将其归属于变形菌门、放线菌门和厚壁菌门3门14科17属, 其中芽孢杆菌属(*Bacillus*)和微小菌属(*Microbacterium*)为优势属, 分别占总株数的27.7%和20.2%。不同组织中内生细菌的分布和多样性存在差异, 根中内生细菌数量最多(34株, 36.2%), 叶次之(32株, 34.0%), 茎最少(28株, 29.8%); 根中内生细菌Shannon-Wiener多样性指数($H' = 2.52$)、Simpson优势度指数($D = 0.88$)和Pielou均匀度指数($E = 0.72$)均高于茎与叶, 根和茎的Jaccard相似性系数($C = 0.29$)低于根和叶($C = 0.47$)以及茎和叶($C = 0.45$)。研究结果表明, 东乡野生稻内生细菌具有丰富的物种多样性, 并且不同组织部位的内生细菌组成存在差异, 根中内生细菌多样性最丰富。

关键词: 野生稻; 植物内生菌; 分类; 系统发育; 组成分析

Community composition and diversity of cultivable endophytic bacteria isolated from Dongxiang wild rice

Zhiyuan Chen¹, Jun Liu¹, Xingpeng Yang¹, Meng Liu¹, Ya Wang², Zhibin Zhang^{1*}, Du Zhu^{1,2*}¹ Key Laboratory of Protection and Utilization of Subtropical Plant Resources of Jiangxi Province, College of Life Sciences, Jiangxi Normal University, Nanchang 330022² Key Laboratory of Bioprocess Engineering of Jiangxi Province, College of Life Sciences, Jiangxi Science and Technology Normal University, Nanchang 330013

Abstract: Endophytic bacteria are essential to the growth and metabolism of their host plants. To better understand the community structure and diversity of endophytic bacteria on plants, we isolated 94 strains of endophytic bacteria from the roots, stems and leaves of Dongxiang wild rice (*Oryza rufipogon*). Subsequent 16S rRNA sequence alignments and phylogenetic analyses revealed that the 94 strains could be categorized into 17 genera of 14 families in 3 phyla (Proteobacteria, Actinobacteria, and Firmicutes). *Bacillus* and *Microbacterium*, accounting for 27.7% and 20.2% of the diversity, respectively, were the two most dominant genera. The distribution and diversity of endophytic bacteria differed across different tissues of Dongxiang wild rice: the roots contained the most endophytic bacteria strains ($n = 34, 36.2\%$), followed by leaves ($n = 32, 34.0\%$), and stems ($n = 28, 29.8\%$). Shannon-Wiener diversity index ($H' = 2.52$), Simpson dominance index ($D = 0.88$) and Pielou evenness index ($E = 0.72$) were higher in the roots than in the stems or leaves. Meanwhile, the Jaccard similarity index between roots and stems ($C = 0.29$) was lower than that between roots and leaves ($C = 0.47$), or that between stems and leaves ($C = 0.45$). Our efforts to uncover the diversity of endophytic bacteria in Dongxiang wild rice confirms that roots contain the most diverse strains but that the composition of endophytes varies across tissues.

Key words: *Oryza rufipogon*; endophytes; classification; phylogeny; composition analysis

植物内生细菌是指可定殖在健康植物细胞间隙或细胞内的一类细菌(James & Olivares, 1998),

多样性十分丰富。植物内生细菌分布于植物不同组织部位(Baldan et al, 2014), 而且随着气候条件以及

收稿日期: 2019-07-07; 接受日期: 2019-10-20

基金项目: 国家自然科学基金(31760160)、江西省自然科学基金(20171BAB204009; 20181BAB215044)和江西师范大学研究生创新项目(YJS2018080; YC2019-S121)

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: zzbio@jxnu.edu.cn

植物生长期的不同,其种类和组成呈现出显著的差异(Reinhold-Hurek & Hurek, 2011)。在与宿主长期协同进化过程中,植物内生细菌与宿主间通过建立互惠共生关系,不仅能有效提升宿主植物的抗病虫能力(Pavlova et al, 2017)和抗逆能力(Faria et al, 2013),促进其生长发育(Tsavkelova et al, 2016),而且对于维持宿主植物生态系统的动态平衡具有重要作用(Brundrett & Tedersoo, 2018)。植物内生细菌多样性的研究对于揭示内生细菌与宿主植物的互作机制,评价宿主植物生长状况与内环境的稳定性(Shao et al, 2017),开发生防种质资源等都具有重要意义(Tsavkelova et al, 2007)。

普通野生稻(*Oryza rufipogon*)作为栽培稻的祖先(宋志平等, 2018),具有高产、抗病害、耐逆境等优良品性,现有研究表明,这些优良品性与其内生细菌紧密相关(胡桂萍等, 2010)。迄今,研究人员已从栽培稻中分离到高固氮酶活性(谭志远等, 2009)、产IAA和铁载体物质(Loaces et al, 2011)等活性的内生细菌,它们不仅能增强栽培稻抗逆境能力(Shahzad et al, 2017)和抗病虫能力(Liu et al, 2017),而且能促进植物合成多种植物生长激素(Shylla et al, 2016; Shahzad et al, 2017),并有效提高植物氮吸收与氮代谢水平(杨波等, 2013; Rangjaroen et al, 2014),在植物的生长过程中扮演重要角色。东乡野生稻是我国发现分布最北的野生稻(陈家宽等, 1998),显示出高产、抗逆等众多优良性状,因而被广泛用于种质资源与抗性基因的挖掘(Li et al, 2010; Zhang et al, 2016)。虽然已有东乡野生稻根际微生物群落特征和促生抗病活性菌株筛选的报道(罗菲等, 2011; Dai et al, 2011),但有关其内生细菌多样性和生态分布规律的相关研究未见报道。本文选择中国特有资源东乡野生稻为研究材料,研究植株内生细菌的多样性及其在不同组织部位的定殖特点,探索其生态分布规律,为进一步揭示植物内生细菌群落的生态学意义以及挖掘功能菌株提供参考。

1 材料与方法

1.1 样品采集与预处理

东乡野生稻植株材料于2014年10月采自江西省抚州市东乡县岗上积镇东乡野生稻原位保护区内(28°14' N, 116°30' E)。野外采样时,随机选取相隔一定距离且长势较好的野生稻植株5株,采集样

品放入无菌采样袋中,低温保存运回实验室,并在24 h内进行内生菌分离。

1.2 培养基

分离培养基。(1)牛肉膏蛋白胨培养基(NA): 蛋白胨10.0 g, 牛肉膏3.0 g, NaCl 5.0 g, 琼脂15.0 g, 蒸馏水1,000 mL, pH 7.2–7.4。(2) 10倍稀释的牛肉膏蛋白胨培养基(NA × 10): NA营养成分稀释10倍, 琼脂15.0 g, pH 7.2–7.4。(3) Baird-Parker agar (BPA): 酪蛋白水解液10.0 g, 甘氨酸10.0 g, NaCl 5.0 g, 牛肉膏5.0 g, 酵母提取物1.0 g, 琼脂15.0 g, 蒸馏水1,000 mL, pH 7.2。(4)任氏培养基(R2A)。(5)胰酶大豆琼脂培养基(TSA)均购自广州环凯微生物科技有限公司。

传代培养及形态观察培养基为牛肉膏蛋白胨培养基(NA)。

1.3 内生细菌的分离、纯化和保藏

植株样品预处理: 将采集的野生稻样品用自来水冲洗外表面并除去坏死组织,然后超声清洗去除与根部紧密结合的土壤。将清洗干净的水稻样品放置于阴凉通风处晾干。接下来将晾干后的植株进行表面消毒处理: 在无菌条件下将植株的根、茎、叶剪断分开,并将每种组织分别切成3–5 cm的小块,用5%的次氯酸钠处理5 min, 无菌水清洗,再用75%乙醇处理3 min,最后用无菌水清洗3–5次除去残留乙醇;同时取最后一次清洗样品的无菌水200 μL涂布于5种不同的培养基上,以验证表面消毒是否彻底,确保分离所得菌株为内生细菌。将消毒后的植物样品置于无菌的铺有滤纸的培养皿中,在无菌操作台中通风干燥备用。

植株组织内生细菌的分离纯化: 取表面消毒干燥后的根茎叶,分别置于无菌操作台中研磨粉碎,加入20 mL无菌蒸馏水制成研磨液后,将所得研磨液逐步稀释到 10^{-1} – 10^{-5} 浓度梯度,取各梯度浓度稀释液200 μL分别涂布到含制霉菌素(50 μg/mL)的分离琼脂培养基中(NA、NA × 10、TSA、BPA、R2A)进行内生细菌分离。

菌种样品保藏: 将上述培养基置于37℃恒温培养箱中培养1–3 d,根据菌落形态、颜色特征挑取单细菌菌落,经反复划线纯化得到纯培养物,并将分离纯化所得菌株冷冻保存(–80℃)在含30%的甘油管中。

1.4 内生细菌DNA提取、16S rRNA基因序列扩增测序和序列比对分析

根据菌落形态特征挑取不同菌落在培养基平板上纯化,结合镜检确定其为单一形态;选择代表性菌株,参考《常见细菌系统鉴定手册》(东秀珠和蔡妙英,2001)中的相关方法进行初步鉴定。将细菌在37℃恒温培养24 h后,收获菌体,用DNA试剂盒(OMEGA公司)提取各菌株基因组DNA,采用通用引物27F (5'-AGAGTTTGATCCTGGCTCAG-3')和1492R (5'-GGTTACCTTGTTACGACTT-3')扩增16S rRNA基因序列。PCR扩增反应体系(50 μL): ddH₂O 22 μL; 引物(10 μM)各1 μL; 模板DNA 1 μL; Mix Taq酶: 25 μL。PCR反应条件: 94℃预变性5 min, 94℃变性40 s, 55℃复性40 s, 72℃延伸1 min, 30个循环。反应完成后,72℃延伸10 min,4℃保存。PCR产物纯化后送上海英杰生物科技有限公司测序。

将所获得的16S rRNA基因序列提交到NCBI网站,与核苷酸数据库中有效描述的16S rRNA基因序列相比对,使用MEGA X软件以neighbour-joining法构建分子系统发育树。初步判定菌株所属类群,确定东乡野生稻内生细菌的种属地位。

1.5 内生细菌多样性分析

根据方法1.4节中菌株BLAST比对结果,基于东乡野生稻不同组织部位分离菌株所属类群及细菌分离来源,用以下公式对其分布的多样性与相似性进行计算:

Shannon-Wiener多样性指数(H') (Shannon, 1948):

$$H' = -\sum_{i=1}^N P_i \ln P_i \quad (1)$$

式中: $P_i = N_i/N$, 其中 N_i 为来源于植物不同组织第 i 属的个体数, N 为全部属的菌株个体数之和。

Simpson优势度指数(D) (Greenberg, 1956):

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

式中: P_i 属的个体数占群落中总属数的比例。

Pielou均匀度指数(E) (Pielou, 1966):

$$E = H'/H_{\max} \quad (3)$$

式中: H' 为实际的物种多样性指数, H_{\max} 为最大的物种多样性指数, $H_{\max} = \ln S$ (S 为群落中的总物种数)。

Jaccard相似性指数(C) (Whittaker, 1972):

$$C = j / (a + b - j) \quad (4)$$

式中: j 表示两种不同组织中共同具有的内生细菌属

数, a 表示其中一种组织中内生细菌的属数, b 表示另一种组织中内生细菌的属数。

2 结果

2.1 东乡野生稻内生细菌组成

从东乡野生稻根、茎和叶3种不同组织部位中共分离获得94株内生细菌(表1)。其中根部内生细菌最多,为34株;其次为叶,32株;最少为茎,28株(表1)。比较5种培养基的分离效果发现(图1A),NA×10培养基和NA培养基分离菌株数多于其他3种培养基,占比分别为26.5%和24.4%(图1B)。

根据BLAST比对结果(表1),将94株东乡野生稻内生细菌初步归属为37个种。基于16S rRNA基因序列构建的代表菌株与GenBank数据库中近缘菌株的系统发育树(图2)分析结果表明,分离的内生菌株分属于变形菌门、放线菌门和厚壁菌门3门17属,且代表菌株与GenBank数据库中近缘菌株16S rRNA基因序列的相似度为97%–100%。

属于变形菌门的内生细菌有28株,占分离总株数的29.8%,包括肠杆菌科、鞘氨醇单胞菌科、根瘤菌科、甲基杆菌科、假单胞菌科、黄色单胞菌科和莫拉氏菌科7科8属;根瘤菌科包括土壤杆菌属(*Agrobacterium*)和根瘤菌属(*Rhizobium*) 2属,肠杆菌科、鞘氨醇单胞菌科、甲基杆菌科、假单胞菌科、黄色单胞菌科和莫拉氏菌科下各1属,分别为泛菌属(*Pantoea*)、鞘氨醇单胞菌属(*Sphingomonas*)、甲烷细菌属(*Methylobacterium*)、假单胞菌属(*Pseudomonas*)、寡养单胞菌属(*Stenotrophomonas*)和不动杆菌属(*Acinetobacter*)。泛菌属为变形菌门中的优势属,共分离到12株,占分离总菌株数的12.8%。

属于放线菌门的内生细菌有32株,占分离总株数的34.0%,包括微杆菌科、雷弗森菌科、诺卡氏菌科、微球菌科和分支杆菌科5科6属;微杆菌科包括微小菌属(*Microbacterium*)和短杆菌属(*Curtobacterium*) 2属,雷弗森菌科、诺卡氏菌科、微球菌科和分支杆菌科下各1属,分别为雷弗森菌属(*Leifsonia*)、红球菌属(*Rhodococcus*)、节杆菌属(*Arthrobacter*)和分支杆菌属(*Mycobacterium*)。微小菌属为放线菌门中的优势属,共分离到19株,占分离总菌株数的20.2%。

属于厚壁菌门的内生细菌有34株,占分离总株数的36.2%,包括芽孢杆菌科和类芽孢杆菌科2科3

表1 东乡野生稻不同组织中内生细菌的分布情况

Table 1 The distribution of endophytic bacteria isolated from different tissues of Dongxiang wild rice

代表菌株 Representative strains	NCBI库中相似度最高菌种 (登录号) Closest relatives in NCBI (GenBank accession no.)	基因登录号 GenBank accession no.	序列相 似度 Identity (%)	分离菌株数 No. of strains			培养基分离菌株数 No. of strains from medium				
				根 Root	茎 Stem	叶 Leaf	NA	BPA	R2A	TSA	NA×10
变形菌门 Proteobacteria											
泛菌属 <i>Pantoea</i>				5	1	6	3	2	3	2	2
JXR10	<i>Pantoea</i> sp. (JX994157.1)	KP980595	100								
JXS8	<i>Pantoea</i> sp. (KJ733870.1)	KP980579	100								
JXL1	<i>Pantoea</i> sp. (KJ733870.1)	KP980566	100								
鞘氨醇单胞菌属 <i>Sphingomonas</i>				1	-	1	-	1	-	1	-
JXR34	<i>Sphingomonas yanoikuyae</i> (KJ009425.1)	KP980605	100								
JXL6	<i>Sphingomonas sanguinis</i> (NR113637.1)	KP980568	100								
土壤杆菌属 <i>Agrobacterium</i>				-	3	1	1	-	1	-	2
JXS10	<i>Agrobacterium</i> sp. (GQ169803.1)	KP980581	100								
JXL9	<i>Agrobacterium</i> sp. (KJ184856.1)	KP980570	100								
甲烷细菌属 <i>Methylobacterium</i>				1	1	1	-	1	-	1	1
JXR16	<i>Methylobacterium</i> sp. (KM083547.1)	KP980599	100								
JXS9	<i>Methylobacterium</i> sp. (AB604650.1)	KP980580	100								
JXL16	<i>Methylobacterium</i> sp. (KM083546.1)	KP980572	100								
假单胞菌属 <i>Pseudomonas</i>				1	-	1	-	-	-	-	2
JXR26	<i>Pseudomonas</i> sp. (HE978359.1)	KP980602	100								
JXL21	<i>Pseudomonas fulva</i> (AY741159.1)	KP980573	100								
寡养单胞菌属 <i>Stenotrophomonas</i>				-	3	-	-	1	-	1	1
JXS14	<i>Stenotrophomonas maltophilia</i> (JN571747.1)	KP980583	100								
根瘤菌属 <i>Rhizobium</i>				-	1	-	1	-	-	-	-
JXS18	<i>Rhizobium</i> sp. (JN082742.1)	KP980584	100								
不动杆菌属 <i>Acinetobacter</i>				1	-	-	1	-	-	-	-
JXR29	<i>Acinetobacter oleivorans</i> (KJ806471.1)	KP980603	100								
放线菌门 Actinobacteria											
微小菌属 <i>Microbacterium</i>				1	8	10	5	3	6	2	3
JXR14	<i>Microbacterium trichothecenolyticum</i> (KF953537.1)	KP980598	100								
JXS2	<i>Microbacterium</i> sp. (AB773218.1)	KP980577	100								
JXL7	<i>Microbacterium</i> sp. (EU741023.1)	KP980569	100								
JXL12	<i>Microbacterium laevaniformans</i> (KC252695.1)	KP980571	100								
短杆菌属 <i>Curtobacterium</i>				1	2	1	-	1	2	-	1
JXR24	<i>Curtobacterium citreum</i> (KC329830.1)	KP980601	100								
JXS1	<i>Curtobacterium luteum</i> (JQ660182.1)	KP980576	97								
JXL30	<i>Curtobacterium</i> sp. (KC841444.1)	KP980575	100								
分支杆菌属 <i>Mycobacterium</i>				2	-	-	1	-	-	-	1
JXR17	<i>Mycobacterium</i> sp. (AB605021.1)	KP980600	100								
节杆菌属 <i>Arthrobacter</i>				3	-	-	1	-	-	-	2
JXR12	<i>Arthrobacter phenanthrenivorans</i> (KC934897.1)	KP980596	100								

表1(续) Table 1 (continued)

代表菌株 Representative strains	NCBI库中相似度最高菌种 (登录号) Closest relatives in NCBI (GenBank accession no.)	基因登录号 GenBank accession no.	序列相 似度 Identity (%)	分离株数 No. of strains			培养基分离株数 No. of strains from medium				
				根 Root	茎 Stem	叶 Leaf	NA BPA	R2A	TSA	NA×10	
雷弗森菌属 <i>Leifsonia</i>				3	-	-	-	-	1	-	2
JXR6	<i>Leifsonia</i> sp. (KJ944083.1)	KP980592	100								
红球菌属 <i>Rhodococcus</i>				1	-	-	-	-	-	1	-
JXR8	<i>Rhodococcus equi</i> (NR041910.1)	KP980594	100								
厚壁菌门 Firmicutes											
类芽孢杆菌属 <i>Paenibacillus</i>				3	-		1	1	-	1	-
JXR1	<i>Paenibacillus agarexedens</i> (KC355292.1)	KP980588	100								
JXR5	<i>Paenibacillus</i> sp. (KJ000069.1)	KP980591	99								
JXR30	<i>Paenibacillus vulneris</i> (KM272755.1)	KP980604	100								
芽孢杆菌属 <i>Bacillus</i>				7	9	10	8	8	1	2	7
JXR2	<i>Bacillus cereus</i> (KF831402.1)	KP980589	100								
JXR3	<i>Bacillus</i> sp. (JX566646.1)	KP980590	100								
JXS6	<i>Bacillus subtilis</i> (KP229430.1)	KP980578	100								
JXS20	<i>Bacillus</i> sp. (KM555037.1)	KP980585	100								
JXS25	<i>Bacillus mojavensis</i> (HQ123468.1)	KP980587	97								
JXL24	<i>Bacillus</i> sp. (KP119613.1)	KP980574	100								
赖氨酸芽孢杆菌属 <i>Lysinibacillus</i>				4	-	1	1	-	2	1	1
JXR13	<i>Lysinibacillus sphaericus</i> (KM070813.1)	KP980597	100								
JXL2	<i>Lysinibacillus fusiformis</i> (JN867122.1)	KP980567	100								
总计 Total				34	28	32	23	18	16	12	25

属, 芽孢杆菌科下有芽孢杆菌属(*Bacillus*)和赖氨酸芽孢杆菌属(*Lysinibacillus*) 2属, 类芽孢杆菌科仅有类芽孢杆菌属(*Paenibacillus*) 1属。芽孢杆菌属为厚壁菌门中的优势属, 共分离到26株, 占分离总菌株数的27.7%。

从分离菌株数的比例来看, 芽孢杆菌属和微小菌属为东乡野生稻内生细菌的优势菌属, 分别占分离总株数的27.7%和20.2%, 枯草芽孢杆菌(*Bacillus subtilis*)和产左聚糖微杆菌(*Microbacterium laevaniformans*)为优势种, 分别占分离总菌株数的5.3%和4.3%。

2.2 不同组织内生细菌群落组成及多样性

2.2.1 不同组织中内生细菌群落组成

研究结果(表1, 图3)表明, 东乡野生稻根部共分离到34株内生细菌(36.2%), 包括12科14属; 茎部共分离到28株内生细菌(29.8%), 包括6科8属; 叶部共分离到32株内生细菌(34.0%), 包括7科9属。不动杆菌属、类芽孢杆菌属、雷弗森菌属、红球菌属、节杆菌属和分支杆菌属6属仅在根部分离获得; 寡养单胞菌属和根瘤菌属2属仅在茎部分离获得; 泛

菌属、甲烷细菌属、微小菌属、短杆菌属、芽孢杆菌属5属在根、茎和叶均有分布; 鞘氨醇单胞菌属、土壤杆菌属、假单胞菌属、赖氨酸芽孢杆菌属4属在根、茎和叶中至少两个不同组织内均有发现。比较不同组织中内生细菌属的分布发现: 根部优势属(图3A)为芽孢杆菌属, 有7株, 占根内菌株数的20.6%; 茎部优势属(图3B)为芽孢杆菌属, 有9株, 占茎部菌株数的32.1%; 叶部优势属(图3C)为微小菌属和芽孢杆菌属, 各有10株, 各占叶部菌株数的31.3%。

2.3.2 不同组织间内生细菌多样性

从分离自东乡野生稻根部、茎部和叶部的内生细菌多样性指数来看(表2), 根部内生细菌的Shannon-Wiener多样性指数、Simpson优势度指数和Pielou均匀度指数均最大, 分别为2.52、0.88和0.72; 茎部内生细菌Shannon-Wiener多样性指数和Pielou均匀度指数最小, 分别为1.81和0.54; 叶部内生细菌Simpson优势度指数最小, 为0.74, Shannon-Wiener多样性指数和Pielou均匀度指数分别为2.09和0.60。结果表明东乡野生稻不同组织内生细菌多样性为

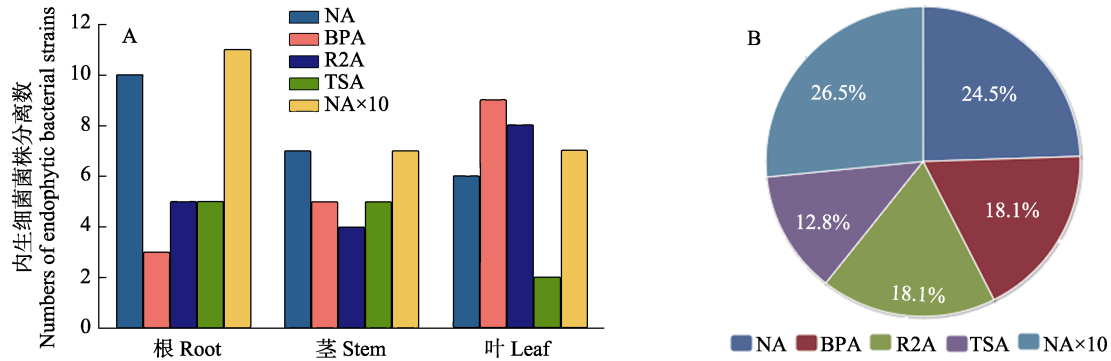


图1 东乡野生稻不同组织内生细菌在牛肉膏蛋白胨培养基(NA)、Baird-Parker agar (BPA)、任氏培养基(R2A)、胰酶大豆琼脂培养基(TSA)和10倍稀释牛肉膏蛋白胨培养基(NA × 10)上的分离情况。(A)东乡野生稻不同组织在不同培养基中的分离菌株数;(B)不同培养基分离菌株百分比。

Fig. 1 The endophytic bacteria isolated by nutrient agar, Baird-Parker agar, Reasoner's 2A agar, Tryptone soy agar and 10-fold nutrient agar from each tissues of Dongxiang wild rice. (A) The amount of endophytic bacterial, derived from any tissues of Dongxiang wild rice, isolated from different media; (B) The percentage of the isolated strains from each medium.

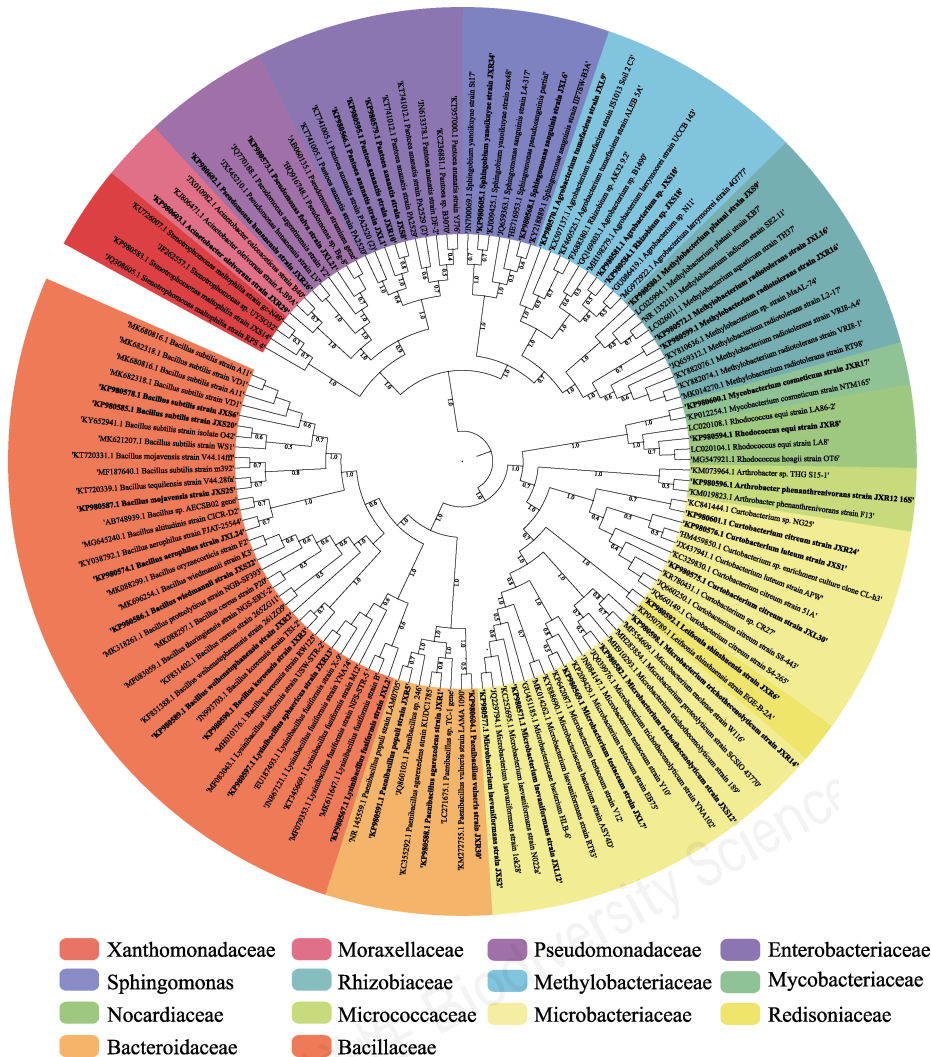


图2 东乡野生稻内生细菌16S rRNA基因序列系统进化树(分支中加粗菌株为东乡野生稻内生细菌,非加粗菌株为近缘菌株)
Fig. 2 Neighbor-joining tree based on 16S rRNA gene sequences showing the phylogenetic relationships among the strains and their closely related taxa. The thicker branches represent endophytic bacteria of Dongxiang wild rice and the others represent related strains.

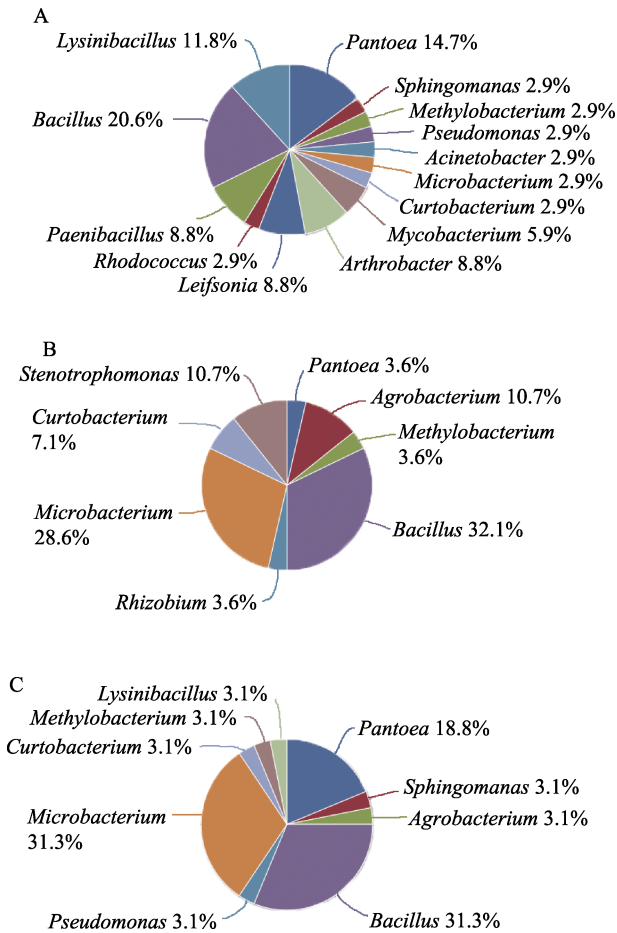


图3 东乡野生稻不同组织内生细菌属水平上的分布。(A)根;(B)茎;(C)叶。

Fig. 3 Distribution of endophytic bacteria from different tissues of Dongxiang wild rice at the genus level. (A) Root; (B) Stem; (C) Leaf.

表2 东乡野生稻不同组织内生细菌的多样性指数(按属进行计算)

Table 2 Diversity analysis of endophytic bacteria in different tissues of Dongxiang wild rice (according to genera)

组织名称 Tissue	细菌属数 Genus	多样性指数 Shannon- Wiener index	优势度指数 Simpson index	均匀度指数 Pielou index
根 Root	14	2.52	0.88	0.72
茎 Stem	8	1.81	0.80	0.54
叶 Leaf	9	2.09	0.74	0.60

根部 > 叶部 > 茎部。

从东乡野生稻根部、茎部和叶部的内生细菌属水平的Jaccard相似性指数来看,叶部和根部、叶部和茎部以及茎部和根部的相似性系数分别为0.47、0.45和0.29,均值为0.40。整体来看,东乡野生稻不同组织可培养内生细菌相似性指数较低,茎部和根

部的相似性系数明显低于叶部和根部以及叶部和茎部,表明根部内生细菌与叶部和茎部内生细菌有明显不同。

3 讨论

3.1 东乡野生稻内生细菌的群落组成

水稻内生细菌对于宿主的生长发育(Zhou et al, 2016)、抗病抗逆性(Yang et al, 2008; Quan et al, 2018)和抗虫害(Xia et al, 2009)等有着重要的作用,因此,从水稻中分离内生细菌并研究其群落组成和多样性有助于阐明内生细菌在水稻生长过程中的作用和功能。本研究采用5种分离培养基,从东乡野生稻根、茎和叶3种不同组织部位中共分离获得94株内生细菌(图1),隶属于3门14科17属(表1,图2),说明东乡野生稻内生细菌资源丰富且分布广泛。

已有研究表明,芽孢杆菌属、假单胞菌属和泛菌属为水稻内生细菌的常见优势属(胡桂萍等, 2010; 黎起秦等, 2010),本研究结果显示,芽孢杆菌属和微小菌属为东乡野生稻的优势内生菌属,枯草芽孢杆菌和产左聚糖微杆菌为优势内生菌种,这和之前关于栽培稻内生细菌的研究结果不完全一致(Marcus et al, 2004; 孙磊, 2006; 李龚程等, 2015)。内生细菌根瘤菌属、类芽孢杆菌属、肠杆菌属(*Enterobacter*)、寡养单胞菌属、微小菌属、不动杆菌属、鞘氨醇单胞菌属和土壤杆菌属等在栽培稻中均有分离(Silo-Suh et al, 1994; 孙磊, 2006; Mano & Morisaki, 2008; 胡桂萍, 2010^①),但从东乡野生稻分离到的一些内生细菌种属如分支杆菌属、红球菌属、节杆菌属和短杆菌属则鲜有报道(图3)。东乡野生稻(Zhang et al, 2016; 宋志平等, 2018)和已有报道的水稻品种不同,这可能是导致上述研究结果不同的主要原因(赵娟等, 2015; 李楠楠等, 2017)。此外,生长的土壤环境、气候特点以及栽培措施(陈家宽等, 1998)的不同也会导致其内环境与栽培稻有所差异,内环境的变化也会影响植株体内的营养成分,进而对微生物群落有重要的影响(Nelson, 2004),因此东乡野生稻内生细菌的群落多样性不同于栽培水稻,可培养内生细菌种群组成也不同。

3.2 不同组织内生细菌的分布和多样性分析

由于植株各个营养组织所处的微环境不同,植

① 胡桂萍 (2010) 水稻内生菌及其根系土壤微生物群落多样性的研究. 硕士学位论文, 福建农林大学, 福州.

物内生细菌在组织中的分布存在明显差异,部分内生细菌有明显的偏好性(Dominika et al, 2018)。本文研究了内生细菌在东乡野生稻不同组织内的分布情况,根部内生细菌菌株数量与多样性均高于茎部和叶部(表1, 表2),根部分离所得的菌株归属为14属,明显多于茎部和叶部,优势属为芽孢杆菌属(表1, 图3C)。茎部和叶部的内生细菌多样性指数不高(表2),分离所得菌株分别归属8属和9属,优势属为芽孢杆菌属和假单胞菌属(图3A, B)。根部和茎部内生细菌属水平的Jaccard相似性系数最低,菌落组成差异明显,这可能是由于根部长有丰富的根毛,增加了根部与土壤的接触面积,也增加了与根际土壤微生物接触的几率,因此根部较其他组织内生细菌多样性更为丰富。已有报道表明,茎部的内生细菌丰富度相比叶部更高(黎起秦等, 2010; 王雪君等, 2015),本研究中茎部和叶部的多样性指数比较接近但相似性指数较低,且寡养单胞菌属和根瘤菌属仅在茎部分布(表1, 图3B)。我们认为,空气中分布的菌株能够通过水稻茎和叶的细胞壁进入水稻体内,一旦适应水稻内部的微环境,将成为内生细菌成员之一,而茎部的内生细菌除了可以通过空气侵染,还可以通过茎部的维管束由植物根系从下到上传递,这可能是茎部和叶部所分离内生菌株种属差异较大的原因。

3.3 内生细菌与宿主抗逆相关性

植物的许多内生细菌在提高宿主抗逆和促进植物的生长发育方面具有明显作用(Faria et al, 2013; Tsavkelova et al, 2016),如芽孢杆菌属、短小杆菌属、假单胞菌属和泛菌属等植物内生细菌通过固氮、溶磷、产IAA、分泌铁载体和产生抗菌活性物质(Ryan et al, 2008; Santoyo et al, 2016)等方式帮助宿主植物抵御生物和非生物胁迫。在本研究中,从东乡野生稻不同组织中分离所得的内生细菌优势属为芽孢杆菌属和微小菌属,这和之前报道的东乡野生稻根际土壤微生物的优势属为芽孢杆菌属、泛菌属和鞘氨醇单胞菌属(罗菲等, 2011)存在一些差异,但核心微生物芽孢杆菌属是一致的。

本研究中优势属芽孢杆菌属的代表菌株JXR2的16S rRNA基因序列与蜡样芽孢杆菌(*Bacillus cereus*)相似性达100%,蜡样芽孢杆菌能够产生抗菌活性物质(Silo-Suh et al, 1994)和防御酶,提高植株的免疫力(Marcus et al, 2004; 孙磊, 2006; 李龚程

等, 2015),枯草芽孢杆菌、巨大芽孢杆菌(*Bacillus megaterium*)和短小芽孢杆菌(*B. pumilus*)对水稻稻瘟病的防治和植物生长发育都有显著效果(沙月霞等, 2018; Xie et al, 2019),因此我们推测类似JXR2的内生芽孢菌属菌株能够在一定程度上抑制某些水稻病原菌的生长,从而增强东乡野生稻的抗病性。假单胞菌属的代表菌株JXL21与GenBank数据库中的黄褐假单胞菌(*Pseudomonas fulva*) (登录号AY741159.1)的16S rRNA的相似度为100%,该菌株具有产铁载体的能力(Gerry et al, 2017),因此推测JXL21可能也为东乡野生稻在铁离子含量较少的环境中提供铁载体。此外,假单胞菌属和芽孢杆菌属具有较强的溶磷能力(罗菲等, 2011),短小杆菌属和鞘氨醇单胞菌属等能够帮助水稻在铁离子浓度较低的环境中汲取铁离子(Loaces et al, 2011),微小菌属、泛菌属、土壤杆菌属和根瘤菌属等具有较强的固氮能力(Mano & Morisaki, 2008; 谭志远等, 2009),它们在东乡野生稻可培养内生细菌中具有较高的丰度,可能对东乡野生稻获取营养物质及增强抗病性具有重要价值。

参考文献

- Baldan E, Nigris S, Populin F, Zottini M, Squartini A, Baldan B (2014) Identification of culturable bacterial endophyte community isolated from tissues of *Vitis vinifera* "Glera". *Plant Biosystems*, 148, 508–516.
- Brundrett MC, Tedersoo L (2018) Evolutionary history of mycorrhizal symbioses and global host plant diversity. *New Phytologist*, 220, 1108–1115.
- Chen JK, Wang HY, He GQ (1998) A survey on the habitats of *Oryza rufipogon* and *Isoetes sinensis* in Jiangxi Province. *Chinese Biodiversity*, 6, 260–266. (in Chinese with English abstract) [陈家宽, 王海洋, 何国庆 (1998) 江西境内珍稀植物普通野生稻和中华水韭产地的考察. *生物多样性*, 6, 260–266.]
- Dai F, Huang YH, Peng WM, Li LM, Long ZE (2011) Studies on the microbial community in the rhizosphere soil of Dongxiang wild rice. *Agricultural Science & Technology*, 12, 527–529.
- Dominika T, Michal Z, Renata GK, Sonia S, Christel B, Katarzyna H (2018) Cadmium-induced changes in the production of siderophores by a plant growth promoting strain of *Pseudomonas fulva*. *Journal of Basic Microbiology*, 58, 623–632.
- Dong XZ, Cai MY (2001) *Manual for Systematic Identification of Common Bacteria*. Science Press, Beijing. (in Chinese) [东秀珠, 蔡妙英 (2001) 常见细菌系统鉴定手册. 科学出版社, 北京.]

- Faria DC, Dias ACF, Melo IS, de Carvalho Costa FE (2013) Endophytic bacteria isolated from orchid and their potential to promote plant growth. *World Journal of Microbiology & Biotechnology*, 29, 217–221.
- Gerry AJ, Rashid AY, Mahmoud WY (2017) Genome sequencing of *Microbacterium* sp. Yaish 1, a bacterial strain isolated from the rhizosphere of date palm trees affected by salinity. *Microbiology Resource Announcements*, 5, e01247-17.
- Greenberg JH (1956) The measurement of linguistic diversity. *Language*, 32, 105–119.
- Hu GP, You MS, Liu B, Zhu YJ, Zheng XF, Lin YZ (2010) Relationship between the stem endophytic and rhizosphere bacteria and the variety characteristics of *Oryza sativa*. *Chinese Journal of Tropical Crops*, 31, 1026–1030. (in Chinese with English abstract) [胡桂萍, 尤民生, 刘波, 朱育菁, 郑雪芳, 林营志 (2010) 水稻茎部内生细菌及根际细菌与水稻品种特性的相关性. *热带作物学报*, 31, 1026–1030.]
- James EK, Olivares FL (1998) Infection and colonization of sugar cane and other graminaceous plants by endophytic diazotrophs. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 17, 77–119.
- Li F, Guo SY, Zhao Y, Chen DZ, Chong K, Xu YY (2010) Overexpression of a homeopeptide repeat-containing bHLH protein gene (*OrbHLH001*) from Dongxiang wild rice confers freezing and salt tolerance in transgenic *Arabidopsis*. *Plant Cell Reports*, 29, 977–986.
- Li GC, Zhang SY, Xiao W, Long ZY, Zhang NM (2015) Research progress on endophytes in rice. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 31(12), 157–162. (in Chinese with English abstract) [李龚程, 张仕颖, 肖炜, 龙智勇, 张乃明 (2015) 水稻中内生菌研究进展. *中国农学通报*, 31(12), 157–162.]
- Li NN, Li N, Cao YH, Zhang X, Xiao M, Liu Y, Wang WP (2017) Diversity of endophytic bacterial communities in three parental seeds of hybrid rice (*Oryza sativa* L.) at maturity stage. *Journal of Food Science and Technology*, 35(4), 56–64. (in Chinese with English abstract) [李南南, 黎妮, 曹艳花, 张欣, 肖明, 刘洋, 王伟平 (2017) 3个杂交水稻亲本成熟期种子内生细菌多样性研究. *食品科学技术学报*, 35(4), 56–64.]
- Li QQ, Jiao C, Nong Q, Yuan GQ, Lin W, Huang YL (2010) Dynamic distribution of endophytic bacteria in rice from Guangxi and their antagonism to the pathogen of rice sheath blight. *Chinese Journal of Biological Control*, 26, 312–319. (in Chinese with English abstract) [黎起秦, 焦成, 农倩, 袁高庆, 林纬, 黄永禄 (2010) 广西水稻内生细菌的动态分布及其对水稻纹枯病菌的拮抗作用. *中国生物防治*, 26, 312–319.]
- Liu XM, Yao Z, Shim JM, Lee KW, Kim HJ, Kim JH (2017) Properties of antimicrobial substances produced by *Bacillus* species isolated from rice straw. *Microbiology and Biotechnology Letters*, 45, 133–142.
- Loaces I, Ferrando L, Scavino AF (2011) Dynamics, diversity and function of endophytic siderophore-producing bacteria in rice. *Microbial Ecology*, 61, 606–618.
- Luo F, Wang Y, Zeng QG, Yan RM, Zhang ZB, Zhu D (2011) Diversity and plant growth promoting activities of the cultivable rhizo-bacteria of Dongxiang wild rice (*Oryza rufipogon* Griff.). *Biodiversity Science*, 19, 476–484. (in Chinese with English abstract) [罗菲, 汪涯, 曾庆桂, 颜日明, 张志斌, 朱笃 (2011) 东乡野生稻根际可培养细菌多样性及其植物促生活性分析. *生物多样性*, 19, 476–484.]
- Mano H, Morisaki H (2008) Endophytic bacteria in the rice plant. *Microbes and Environments*, 23, 109–117.
- Marcus S, Ajay S, Owen PW (2004) Developments in the use of *Bacillus* species for industrial production. *Canadian Journal of Microbiology*, 50, 1–17.
- Nelson EB (2004) Microbial dynamics and interactions in the spermosphere. *Annual Review of Phytopathology*, 42, 271–309.
- Pavlova AS, Leontieva MR, Smirnova TA, Kolomeitseva GL, Netrusov AI, Tsavkelova EA (2017) Colonization strategy of the endophytic plant growth-promoting strains of *Pseudomonas fluorescens* and *Klebsiella oxytoca* on the seeds, seedlings and roots of the epiphytic orchid, *Dendrobium nobile* Lindl. *Journal of Applied Microbiology*, 123, 217–232.
- Pielou EC (1966) The measurement of diversity in different types of biological collections. *Journal of Theoretical Biology*, 13, 131–144.
- Quan RD, Wang J, Hui J, Bai HB, Lyu XL, Zhu YX, Zhang HW, Zhang ZJ, Li SH, Huang RF (2018) Improvement of salt tolerance using wild rice genes. *Frontiers in Plant Science*, 8, 2269–2280.
- Rangjaroen C, Rerkasem B, Teaumroong N, Sungthong R, Lumyong S (2014) Comparative study of endophytic and endophytic diazotrophic bacterial communities across rice landraces grown in the highlands of northern Thailand. *Archives of Microbiology*, 196, 35–49.
- Reinhold-Hurek B, Hurek T (2011) Living inside plants: Bacterial endophytes. *Current Opinion in Plant Biology*, 14, 435–443.
- Ryan RP, Germaine K, Franks A, Ryan DJ, Dowling DN (2008) Bacterial endophytes: Recent developments and applications. *FEMS Microbiology Letters*, 278, 1–9.
- Santoyo G, Moreno-Hagelsieb G, Orozco-Mosqueda MDC, Glick BR (2016) Plant growth-promoting bacterial endophytes. *Microbiological Research*, 183, 92–99.
- Sha YX, Zeng QC, Wang X, Shen RQ, Liu H, Wang XG (2018) Screening and control efficiency evaluation of *Bacillus* against rice blast *Magnaporthe oryzae*. *Chinese Journal of Biological Control*, 34, 414–422. (in Chinese with English abstract) [沙月霞, 曾庆超, 王昕, 沈瑞清, 刘浩, 王喜刚 (2018) 防治稻瘟病芽胞杆菌的筛选及效果评价. *中国生物防治学报*, 34, 414–422.]
- Shahzad R, Waqas M, Khan AL, Al-Hosni K, Kang SM, Seo WC, Lee IJ (2017) Indoleacetic acid production and plant

- growth promoting potential of bacterial endophytes isolated from rice (*Oryza sativa* L.) seeds. *Acta Biologica Hungarica*, 68, 175–186.
- Shannon CE (1948) A mathematical theory of communication. *Bell System Technical Journal*, 27, 379–423.
- Shao SC, Burgess KS, Jennifer CJ, Liu Q, Fan XL, Hui H, Gao JY (2017) Using *in situ* symbiotic seed germination to restore over-collected medicinal orchids in Southwest China. *Frontiers in Plant Science*, 8, 888–898.
- Shylla A, Shivaprakash MK, Shashidhar HE, Vishwakarma P, Sudradhar M (2016) Production of phytohormones by endophytic bacteria isolated from aerobic rice. *Journal of Pure and Applied Microbiology*, 10, 2127–2133.
- Silo-Suh LA, Lethbridge BJ, Raffel SJ, Yin HH, Clardy J, Handelsman J (1994) Biological activities of two fungistatic antibiotics produced by *Bacillus cereus* UW85. *Applied and Environmental Microbiology*, 60, 2023–2030.
- Song ZP, Chen JK, Zhao Y (2018) Rice domestication and the Yangtze River civilization. *Biodiversity Science*, 26, 346–356. (in Chinese with English abstract) [宋志平, 陈家宽, 赵耀 (2018) 水稻驯化与长江文明. *生物多样性*, 26, 346–356.]
- Sun L (2006) Endophytic Bacteria and Root-Associated Bacteria with Rice by Culture-Independent and Culture-Dependent Approaches. PhD dissertation, Capital Normal University, Beijing. (in Chinese with English abstract) [孙磊 (2006) 非培养方法和培养方法对水稻内生细菌和根结合细菌的研究. 博士学位论文, 首都师范大学, 北京.]
- Tan ZY, Peng GX, Xu PZ, Ai SY, Tang SH, Zhang GX, Zeng FY (2009) Diversity and high nitrogenase activity of endophytic diazotrophs isolated from *Oryza rufipogon* Griff. *Chinese Science Bulletin*, 54, 2839–2848. (in Chinese with English abstract) [谭志远, 彭桂香, 徐培智, 艾绍英, 唐拴虎, 张国霞, 曾风云 (2009) 普通野生稻(*Oryza rufipogon*)内生固氮菌多样性及高固氮酶活性. *科学通报*, 54, 2839–2848.]
- Tsavkelova EA, Cherdyntseva TA, Botina SG, Netrusov AI (2007) Bacteria associated with orchid roots and microbial production of auxin. *Microbiological Research*, 162, 69–76.
- Tsavkelova EA, Egorova MA, Leontieva MR, Malakho SG, Kolomeitseva GL (2016) *Dendrobium nobile* Lindl. seed germination in co-cultures with diverse associated bacteria. *Plant Growth Regulation*, 80, 79–91.
- Wang XJ, Jia RZ, Guo YL, Xu L, Zuo J, Kong H, Guo AP (2015) Diversity of culturable endobacterial communities in rice (*Oryza sativa* L.) stem at different growth stages. *Chinese Journal of Tropical Crops*, 36, 1078–1085. (in Chinese with English abstract) [王雪君, 贾瑞宗, 郭运玲, 徐林, 左娇, 孔华, 郭安平 (2015) 水稻4个生长时期茎部可培养内生菌多样性分析. *热带作物学报*, 36, 1078–1085.]
- Whittaker RH (1972) Evolution and measurement of species diversity. *Taxon*, 21, 213–251.
- Xia H, Lu BR, Su J, Chen R, Rong J, Song ZP, Wang F (2009) Normal expression of insect-resistant transgene in progeny of common wild rice crossed with genetically modified rice: Its implication in ecological biosafety assessment. *Theoretical and Applied Genetics*, 119, 635–644.
- Xie ZC, Chu YK, Zhang WJ, Lang DY, Zhang XH (2019) *Bacillus pumilus* alleviates drought stress and increases metabolite accumulation in *Glycyrrhiza uralensis* Fisch. *Environmental and Experimental Botany*, 158, 99–106.
- Yang B, Chen Y, Li X, Ren CG, Dai CC (2013) Research progress on endophyte-promoted plant nitrogen assimilation and metabolism. *Acta Ecologica Sinica*, 33, 2656–2664. (in Chinese with English abstract) [杨波, 陈晏, 李霞, 任承钢, 戴传超 (2013) 植物内生菌促进宿主氮吸收与代谢研究进展. *生态学报*, 33, 2656–2664.]
- Yang JH, Liu HX, Zhu GM, Pan YL, Xu LP, Guo JH (2008) Diversity analysis of antagonists from rice-associated bacteria and their application in biocontrol of rice diseases. *Journal of Applied Microbiology*, 104, 91–104.
- Zhang FT, Xu T, Mao LY, Yan SY, Chen XW, Wu ZF, Chen R, Luo XD, Xie JK, Gao S (2016) Genome-wide analysis of Dongxiang wild rice (*Oryza rufipogon* Griff.) to investigate lost/acquired genes during rice domestication. *BMC Plant Biology*, 16, 103–114.
- Zhao J, Liu T, Pan L, Jin BH, Zhao D, Chen C, Zhu YY, He XH (2015) Isolation and identification of root endophytic and rhizosphere bacteria of rice landraces in Yuanyang terrace, China. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 26, 3737–3745. (in Chinese with English abstract) [赵娟, 刘涛, 潘磊, 靳百慧, 赵丹, 陈晨, 朱有勇, 何霞红 (2015) 元阳梯田地方水稻品种根部内生菌及根际微生物的分离与鉴定. *应用生态学报*, 26, 3737–3745.]
- Zhou Y, Yang P, Cui FL, Zhang FT, Luo XD, Xie JK (2016) Transcriptome analysis of salt stress responsiveness in the seedlings of Dongxiang wild rice (*Oryza rufipogon* Griff.). *PLoS ONE*, 11, e014624.

(责任编辑: 陈双林 责任编辑: 时意专)



•研究简报•

浙江中南部近岸海域游泳动物功能群特征与多样性

蒋日进^{1,2} 张琳琳^{1,2} 徐开达^{1,2*} 李鹏飞^{1,2} 肖 祎^{1,2} 樊紫薇^{1,2}

1 (浙江省海洋水产研究所, 农业部重点渔场渔业资源科学观测实验站,
浙江省海洋渔业资源可持续利用技术研究重点实验室, 浙江舟山 316021)
2 (浙江海洋大学海洋与渔业研究所, 浙江舟山 316021)

摘要: 为探明浙江中南部近岸海域游泳动物的群落结构和多样性, 作者于2016年春季进行了2个航次的底拖网调查, 应用生物多样性指数、冗余分析对游泳动物功能群组成进行了研究。结果表明, 该海域166种游泳动物依据摄食习性可分为6个功能群, 平均丰度百分比最高的为浮游动物/游泳动物食性功能群, 最低的为底栖动物食性功能群; 平均生物量百分比最高的为浮游动物食性功能群, 最低的为碎屑食性功能群。相似性分析结果显示, 该海域游泳动物的功能群结构在不同月份之间差异极显著。4月和5月的功能群多样性均值分别为1.30和1.23, 功能群多样性指数与大个体种类(体质量 > 50 g)的总生物量呈极显著正相关, 功能群多样性与物种多样性呈正相关关系。冗余分析显示该海域游泳动物食性功能群受温度变化影响较大; 底栖动物食性功能群受水深变化影响较大。上述结果表明, 浙江中南部海域游泳动物群落结构相对较稳定。

关键词: 浙江中南部; 游泳动物; 功能群; 生物多样性; 环境因子

Characteristics and diversity of nekton functional groups in the coastal waters of south-central Zhejiang Province

Rijin Jiang^{1,2}, Linlin Zhang^{1,2}, Kaida Xu^{1,2*}, Pengfei Li^{1,2}, Yi Xiao^{1,2}, Ziwei Fan^{1,2}

1 Marine Fisheries Research Institute of Zhejiang Province, Key Research Station for Fisheries Resources of Main Fishing Ground, Ministry of Agriculture, Key Research Station of Sustainable Utilization for Marine Fisheries Resources, Zhoushan, Zhejiang 316021

2 Marine and Fisheries Research Institute, Zhejiang Ocean University, Zhoushan, Zhejiang 316021

Abstract: To understand the status of nekton communities and diversity in the coastal waters of south-central Zhejiang Province, we carried out two bottom trawl surveys in April and May of 2016. By using diversity index and redundancy analysis, we studied the composition of functional groups. We divided 166 species of nekton into six functional groups according to their feeding habits. The average abundance percentage of zooplanktivores/piscivores functional group was the highest while that of benthivores functional group was the lowest. Meanwhile, the average biomass percentage of zooplanktivores functional group was the highest while that of detritivorous functional group was the lowest. The results of ANOSIM showed a significant monthly difference between functional group structure of nekton communities in April and May, and the mean value of functional group diversity was 1.30 and 1.23 in those months, respectively. Functional group diversity of nekton communities was significantly positively correlated with the total biomass of large individual species (body mass > 50 g), and functional group diversity was positively correlated with species diversity. Redundancy analysis showed that the piscivores functional group were greatly affected by temperature, while benthivores functional group was greatly affected by water depth. Through the analysis of functional group composition, we found the nekton community structure was stable in the coastal waters of south-central Zhejiang Province.

Key words: south-central Zhejiang Province; nekton; functional group; diversity; environmental factors

收稿日期: 2019-09-08; 接受日期: 2019-11-23

基金项目: 浙江省公益技术应用研究项目(LGN20C190012)、国家重点研发计划项目(2018YFD0900904; 2018YFD0900903)和浙江省重点研发计划项目(2019C02056)

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: xkd1981@163.com

在生态系统中, 功能群是具有相似结构或功能的不同物种的集合, 这些物种具有相似的生态作用和较强的相互替代性。在海洋生态学研究, 功能群对外界环境的变化响应可作为推测生态系统健康受损时种群压力指标的重要参考依据(Begon et al, 1996)。由于海洋生态系统的多样性和食物关系之间的复杂性, 很难对系统内包含所有物种的食物网结构进行定性和定量研究(张波等, 2007)。功能群可以简化海洋生态系统食物网, 研究者可通过分析功能群的生物量来探索其物质循环和能量流动(唐启升等, 2005)。目前, 功能群作为一种研究方法已经被广泛应用于河流、湖泊和海洋等生物群落结构分析中(姜亚洲等, 2008)。

浙江中南部近岸海域岛屿众多, 受江浙沿岸流、台湾暖流及西部沿岸河流冲淡水势力综合作用的影响, 其水文环境适宜、基础饵料丰富, 众多海洋生物在此栖息和繁殖, 是我国重要的天然渔场(Lie & Cho, 2002)。该海域鱼类主要以暖水性种类为主(张洪亮等, 2013; 张琳琳等, 2019), 夏季在此索饵育肥的小黄鱼(*Larimichthys polyactis*)和带鱼(*Trichiurus lepturus*)为主要优势种(刘勇等, 2006; 戴黎斌等, 2018)。近年来, 由于气候变暖、涉海工程建设和捕捞强度过大等因素的影响, 沿海整体生态冗余性下降(Micheli & Halpern, 2005), 经济种类性成熟提前, 平均营养级变小(程济生和朱金声, 1997; 盛福利等, 2009; 薛莹等, 2010), 浙江近岸海域的渔业资源结构也遭到很大破坏。目前, 国内学者对浙江中南部潮间带或岛礁等局部海域的生物多样性(焦海峰等, 2011; 孙蓓蓓等, 2019)、群落结构(赵永强等, 2009; 徐开达等, 2018)等方面开展了部分研究。然而, 目前针对浙江中南部海域, 仅有岛礁鱼类功能群的相关研究报道(胡成业等, 2016), 尚无游泳动物功能群与环境因子相关性的研究报道。

游泳动物是海洋的高级消费者, 开展游泳动物功能群研究是开展海洋生态系统修复工作的重要基础(姜亚洲等, 2014)。海洋生态系统的结构稳定性与游泳动物功能群的功能发挥着有着直接的联系(刘坤等, 2016)。为此, 本研究基于2个航次的定量采样, 探讨浙江中南部海域游泳动物功能群特征及其与环境因子的相关性, 以期为该海域渔业资源的可持续利用提供科学依据和数据支撑。

1 材料与方法

1.1 数据来源

依据《海洋调查规范 第6部分: 海洋生物调查》(GB/T 12763.6-2007), 本研究于2016年春季(4月, 5月)在浙江中南部近岸海域(27°00′–29°30′ N, 120°45′–123°30′ E) 50个站位进行2个航次的底拖网调查(图1)。调查船为主机功率202 kW的有翼单囊底拖网渔船, 每站位拖网约0.5 h, 平均拖速3 kn, 囊网网目为25 mm, 网口周长50 m。采用多功能水质监测仪(JFE-AAQ171)同步调查各站位水深、温度、盐度、溶解氧与浑浊度等环境数据。环境数据的分析方法分别按照《海洋检测规范》GB17378.4-2007和GB17378.5-2007的规定执行。采集的渔获物全部冰鲜运回实验室, 参照《中国海洋生物名录》(刘瑞玉, 2008)、《浙江海洋鱼类志》(赵盛龙等, 2016)进行分类鉴定, 统计尾数和体质量(精确到0.1 g)。

1.2 数据处理

1.2.1 功能群划分

根据游泳动物的摄食习性, 参考Garrison (2000)、Floeter等(2004)、张波等(2009)、庄平等(2010)和吕振波等(2012), 将游泳动物划分为6类功能群: 浮游动物食性(zooplanktivores functional group,

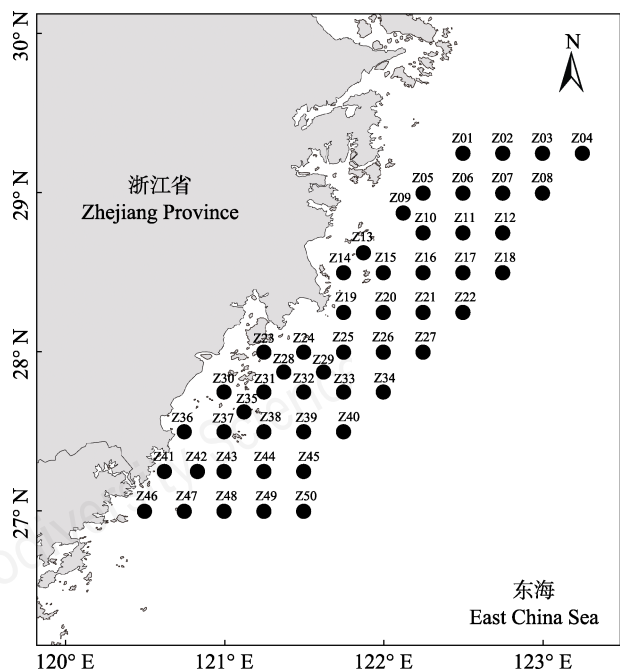


图1 浙江中南部近岸渔业资源调查站位

Fig. 1 The survey stations of fishery resource in the coastal waters of south-central Zhejiang Province

FG1); 浮游动物/游泳动物食性(zooplanktivores/piscivores functional group, FG2); 游泳动物食性(piscivores functional group, FG3); 底栖动物食性(benthivores functional group, FG4); 碎屑食性(detritivores functional group, FG5); 杂食性(omnivores functional group, FG6)。

1.2.2 多样性分析

运用Shannon-Wiener多样性指数(H')对浙江中南部海域游泳动物的功能群多样性和物种多样性进行分析, 计算公式如下(钱迎倩和马克平, 1994):

$$H' = -\sum_{i=1}^s P_i \ln(P_i)$$

式中, S 为调查站位物种数(或功能群个数), $P_i = W_i/W$, W_i 为第 i 个物种(或功能群)的生物量, W 为该站位的总生物量。

物种多样性是生物多样性最直接和最核心的体现(魏辅文等, 2014), 功能群多样性对生态系统的生产力有着较为显著的影响(Lanta & Lepš, 2006; Kong et al, 2011), 功能群多样性简化了群落结构研究过程的复杂性, 且可操作性更强(Bai et al, 2001)。为分析功能群多样性与物种多样性之间的关系, 将功能群多样性作为因变量、物种多样性作为自变量进行直线方程回归分析, 分析结果根据拟合优度 R^2 加以判断。此外, 将群落中大个体的物种(体质量 > 50 g)的总生物量作为反映群落功能的重要指标之一(Greenstreet & Rogers, 2006; 姜亚洲等, 2014), 以体现群落提供高营养级层次物种的能力, 运用Pearson分别对物种多样性、功能群多样性与物种的总生物量进行相关分析。利用相似性分析检验(one-way analysis of similarity, ANOSIM)对该海域春季(4月和5月)游泳动物群落的功能结构进行差异显著性分析(Clarke, 1993)。

1.2.3 冗余分析

运用冗余分析(redundancy analysis, RDA)对环境因子和功能群的空间分布进行分析, 以揭示功能群在该海域的空间分化状态。首先对物种数据进行除趋势对应分析(detrended correspondence analysis, DCA), 根据每个轴梯度长度(lengths of gradient, LGA)选择最佳排序方法。其中, 当LGA < 3时, 选择冗余分析(RDA); 当LGA > 4时, 选择典范对应分析(canonical correspondence analysis, CCA); 当3 < LGA

< 4时, 两者均可(Lepš & Šmolauer, 2003)。根据DCA分析结果, 本研究运用线性模型的RDA分析。

以上数据分析主要采用Primer 5.0、Canoco 5.0、SPSS 17.0等软件完成。

2 结果

2.1 游泳动物功能群种类组成

春季(4月和5月)共捕获游泳动物166种, 隶属于20目83科, 其中鱼类101种, 甲壳类52种, 头足类13种(附录1)。

浮游动物食性功能群包括赤鼻棱鳀(*Thryssa kammalensis*)和青鳞小沙丁鱼(*Sardinella zunasi*)等28种, 主要以桡足类、糠虾等浮游甲壳类为食, 少量摄食鱼类幼体, 分布于水体上层。浮游动物/游泳动物食性功能群包括蓝圆鲹(*Decapterus maruadsi*)、凤鲚(*Coilia mystus*)等30个物种, 主要摄食桡足类、太平洋磷虾(*Euphausia pacifica*)、口虾蛄(*Oratosquilla oratoria*)幼体等浮游甲壳类和鳀(*Engraulis japonicus*)等小型鱼类, 大部分属于中上层鱼类。游泳动物食性功能群包括龙头鱼(*Harpadon nehereus*)、花鲈(*Lateolabrax maculatus*)等23种, 主要摄食七星底灯鱼(*Benthosema pterotum*)、细条天竺鲷(*Aponichthys lineatus*)等中小型鱼类, 个体凶猛, 游泳速度快, 广泛栖息于各个水层。底栖动物食性功能群包括宽体舌鳎(*Cynoglossus robustus*)、短蛸(*Octopus ocellatus*)等30种, 主要摄食小型蟹类、虾类等底栖动物, 栖息于近海底层。碎屑食性功能群包括细螯虾(*Leptochela gracilis*)、葛氏长臂虾(*Palaemon gravieri*)等31种, 全部是小型虾蟹类, 以腐烂破碎的动植物残体为食, 栖息于底层水域。杂食性功能群包括三疣梭子蟹(*Portunus trituberculatus*)、口虾蛄等24种, 以大型虾蟹类为主, 摄食沙蚕、碎屑等底栖生物, 也能捕食小型鱼类、虾蟹类等游泳生物。

2.2 游泳动物群落功能群结构

ANOSIM结果表明: 4月和5月间浙江中南部近岸海域游泳动物群落的功能群结构差异极显著($R = 0.108$, $P < 0.01$)。在2个航次调查中, 该海域游泳动物的功能群组成状况见表1, 两个月平均丰度百分比最高的为浮游动物/游泳动物食性, 其次为杂食性, 最低为底栖动物食性; 平均生物量百分比最高的为浮游动物食性, 其次为杂食性, 最低为碎屑食性。

4月和5月各功能群所含物种数不同(图2)。浮游

动物/游泳动物食性功能群平均所含物种数最多(7.24), 其次为杂食性功能群(5.38)和碎屑食性功能群(5.36), 底栖动物功能群最少(3.35)。

2.3 游泳动物群落功能群多样性

4月和5月浙江中南部近岸海域游泳动物群落的功能群多样性指数分别为 1.30 ± 0.29 和 1.23 ± 0.28 。方差分析表明: 该海域春季游泳动物功能群多样性指数不存在显著的月份差异($F = 0.103, P = 0.204$)。对功能群多样性与物种多样性进行回归分析, 利用直线方程、对数方程和指数方程进行曲线拟合, 结果表明, 该海域二者间的直线方程拟合效果最优(拟合优度 $R^2 = 0.7567$, 图3), 如果该海域游泳动物的物种多样性降低, 其功能群多样性可能也会随之下降。

Pearson相关分析结果显示: 浙江中南部近岸海域游泳动物功能群多样性指数与群落中大个体(体质量 > 50 g)生物的总生物量存在极显著的正相

关关系($F = 0.310, P < 0.01$), 物种多样性指数与群落中大个体(体质量 > 50 g)生物的总生物量也呈极显著正相关关系($F = 0.918, P < 0.01$)。这表明该海域游泳动物功能群多样性越高, 群落所能提供的大个体生物的密度越大。

2.4 游泳动物群落功能群与环境因子的相关性

4月游泳动物功能群与环境因子的RDA分析结果显示, 第一轴(特征值 = 0.30)和第二轴(特征值 = 0.07)表现出很高的物种—环境相关性, 功能群与环境因子相关系数值分别为0.86和0.69。蒙特卡洛显著性检验结果显示, 第一排序轴和所有排序轴均呈现极显著差异(第一轴: $F = 1.40, P = 0.001$; 所有轴: $F = 3.20, P = 0.001$) (图4a)。底层叶绿素和底层溶解氧与第一排序轴呈正相关, 其中, 杂食性功能群受浑浊度影响较大, 底栖动物食性功能群受底盐和水深影响较大(表2)。

5月游泳动物功能群与环境因子的RDA分析结

表1 浙江中南部近岸海域4月和5月游泳动物群落功能群的丰度百分比和生物量百分比

Table 1 Abundance percentage and biomass percentage of different nekton functional groups in the coastal waters of south-central Zhejiang Province during April and May

功能群 Functional group	丰度百分比 Abundance percentage (%)		生物量百分比 Biomass percentage (%)	
	4月 April	5月 May	4月 April	5月 May
浮游动物食性 Zooplanktivores functional group (FG1)	8.36	10.83	6.43	12.02
浮游动物/游泳动物食性 Zooplanktivores /Piscivores functional group (FG2)	33.19	61.23	17.13	25.09
游泳动物食性 Piscivores functional group (FG3)	7.11	7.73	27.55	30.74
底栖动物食性 Benthivores functional group (FG4)	1.89	1.00	9.17	8.87
碎屑食性 Detritivores functional group (FG5)	15.22	7.63	4.60	3.76
杂食性 Omnivores functional group (FG6)	34.22	11.58	35.12	19.52

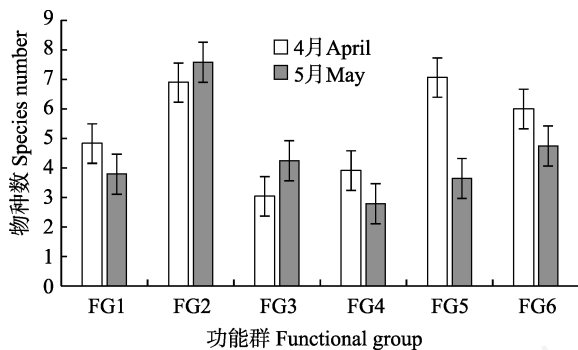


图2 4月和5月浙江中南部近岸海域游泳动物群落各功能群所含物种数。功能群代号同表1。

Fig. 2 Species number of each nekton functional group in the coastal waters of south-central Zhejiang Province during April and May. Functional group codes are the same as in Table 1.

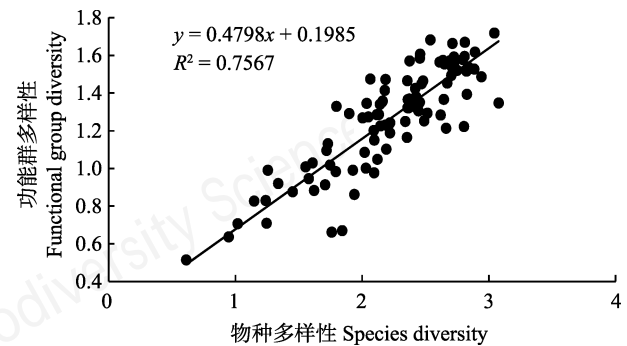


图3 浙江中南部近岸海域游泳动物群落物种多样性与功能群多样性的线性关系

Fig. 3 The linear relationship between species diversity and functional diversity for the nekton community in the coastal waters of south-central Zhejiang Province

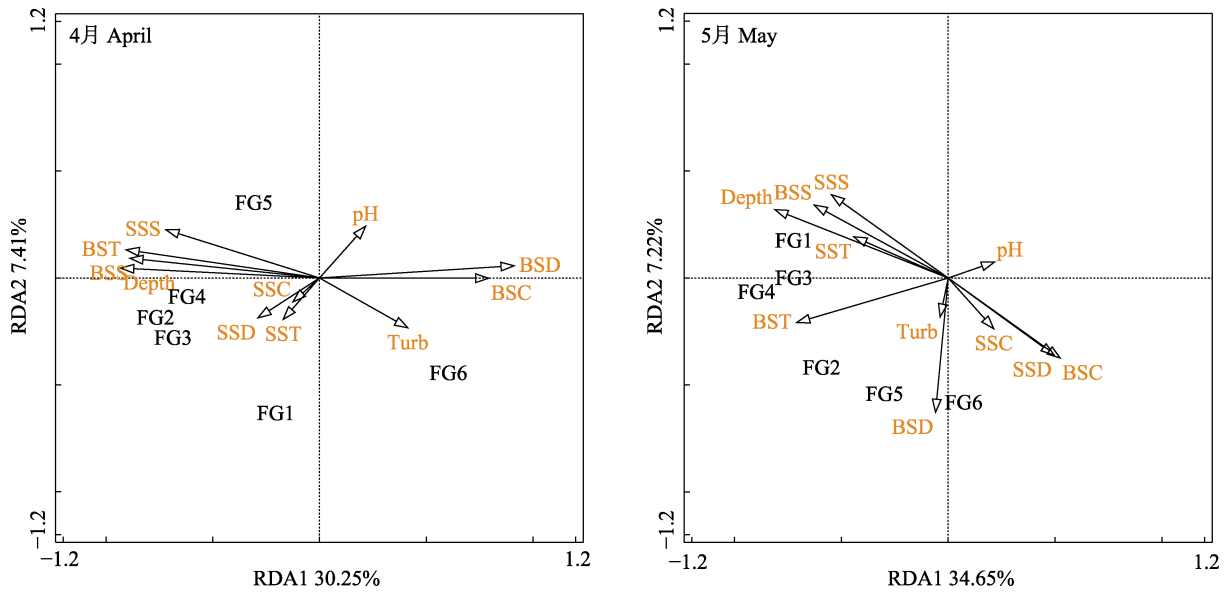


图4 4月和5月浙江中南部近岸海域游泳动物功能群与环境因子的RDA排序图。SST: 表层温度; SSS: 表层盐度; SSC: 表层叶绿素; SSD: 表层溶解氧; BST: 底层温度; BSS: 底层盐度; BSC: 底层叶绿素; BSD: 底层溶解氧; pH: 酸碱度; Turb: 浑浊度; Depth: 水深。功能群代号同表1。

Fig. 4 Redundancy analysis ordination diagrams for nekton functional groups and environmental factors in the coastal waters of south-central Zhejiang Province during April and May. SST, Surface temperature; SSS, Surface salinity; SSC, Surface chlorophyll; SSD, Surface dissolved oxygen; BST, Bottom temperature; BSS, Bottom salinity; BSC, Bottom chlorophyll; BSD, Bottom dissolved oxygen; Turb, Turbidity; Depth, Depth of water. Functional group codes are the same as in Table 1.

表2 4月和5月浙江中南部近岸海域游泳动物功能群与环境因子的RDA分析结果

Table 2 Results of redundancy analysis of nekton functional groups and environmental factors in the coastal waters of south-central Zhejiang Province during April and May

环境参数 Environmental variables	4月 April		5月 May	
	RDA1 (30.25%)	RDA2 (7.41%)	RDA1 (34.65%)	RDA2 (7.22%)
表层温度 Surface temperature (SST)	-0.15	-0.13	-0.40	0.12
表层盐度 Surface salinity (SSS)	-0.62	0.16	-0.49	0.24
表层叶绿素 Surface chlorophyll (SSC)	-0.11	-0.08	0.19	-0.15
表层溶解氧 Surface dissolved oxygen (SSD)	-0.25	-0.13	0.45	-0.22
底层温度 Bottom temperature (BST)	-0.78	0.09	-0.64	-0.13
底层盐度 Bottom salinity (BSS)	-0.76	0.06	-0.56	0.21
底层叶绿素 Bottom chlorophyll (BSC)	0.68	0.00	0.47	-0.23
底层溶解氧 Bottom dissolved oxygen (BSD)	0.78	0.04	-0.05	-0.38
pH	0.19	0.17	0.20	0.05
浑浊度 Turbidity (Turb)	0.36	-0.16	-0.03	-0.11
水深 Depth of water (Depth)	-0.80	0.03	-0.73	0.20

果显示, 第一轴(特征值 = 0.35)和第二轴(特征值 = 0.07)表现出很高的物种-环境相关性, 功能群与环境因子相关系数分别为0.90和0.61。蒙特卡洛显著性检验结果显示, 第一排序轴和所有排序轴均呈现极显著差异(第一轴: $F = 1.70$, $P = 0.001$; 所有轴: $F = 3.60$, $P = 0.001$) (图4b)。底层叶绿素和表层溶解氧与第一排序轴呈较大正相关, 其中杂食性功能群受底层溶解氧影响较大, 浮游动物/游泳动物食性功

能群和底栖动物食性功能群受底层温度影响较大, 游泳动物食性功能群受水深影响较大(表2)。

3 讨论

3.1 浙江中南部游泳动物群落功能群组成特征分析

浙江中南部海域地处亚热带, 气候变化受气旋、冷空气和台风3个主要天气系统的控制, 冬夏季风交替影响该海域的水系、水温等。各游泳动物功

能群受水文条件月变化的影响明显, 调查站位5月的平均水温高于4月, 春季随着水温升高, 带鱼、小黄鱼和银鲳(*Pampus argenteus*)等许多游泳生物洄游至浙江近岸产卵索饵(邓景耀和赵传网, 1991), 洄游时间的不同导致了不同月份功能群组成的差异变化。此外, 4月和5月浮游动物/游泳动物食性、游泳动物食性和杂食性功能群的丰度和生物量百分比均大于74.50%, 这与东海北部研究结果相似(姜亚洲等, 2008)。

通过划分功能群有助于理解生物多样性与生态系统的结构和功能之间的相互关系, 可简化海洋生态系统的食物网及其能量流动的研究(Arenas et al, 2006)。基于浙江中南部海域的游泳动物功能群组成, 大致可以将它们的食物关系归纳为以下几条食物链: (1)浮游植物→浮游动物→浮游动物食性功能群→浮游动物/游泳动物食性功能群(或游泳动物食性功能群), 如: 库氏圆筛藻(*Coscinodiscus kuetzingii*)→太平洋磷虾→七星底灯鱼→蓝圆鲹(或带鱼); (2)有机碎屑→底栖动物→底栖食性功能群(或杂食性功能群), 如: 有机碎屑→贝类或沙蚕→宽体舌鳎(或三疣梭子蟹); (3)有机碎屑→碎屑食性功能群→游泳动物食性功能群(或杂食性功能群), 如: 碎屑→细巧仿对虾(*Parapenaeopsis tenella*)→黄姑鱼(*Nibea albiflora*)(或日本螭 *Charybdis japonica*)。据统计, 浙江中南部海域浮游动物有600多种, 游泳生物超过1,000种, 通过功能群分析可以将该海域的食物网结构简化为上述几条主要的能量和物质流动途径。在潮间带食物网中, 浮游动物食性功能群和碎屑食性功能群的种类和数量的减少, 会在一定程度上影响大型底栖动物的群落结构稳定性及营养元素流通(Thrush et al, 2006)。本研究中浮游动物功能群和碎屑食性功能群是食物网中的关键种群, 其生物量的高低决定了高营养级的游泳动物功能群和杂食性功能群的多寡, 也直接影响了该海域的重要经济种类渔业产量。

3.2 浙江中南部游泳动物群落功能群多样性与冗余性分析

功能群多样性指数反映了群落中不同功能群的物种数和均匀度(马文静等, 2013)。不同功能群中功能相似的物种越多, 在面对环境变化时物种存活的几率也就越大, 有利于维持生态系统的稳定性(Shan et al, 2011)。本研究发现, 浙江中南部近岸海

域游泳动物群落的功能群多样性指数(1.23–1.30)高于东海北部近海(姜亚洲等, 2008), 推测是由于调查时间不同导致的, 通常近海春季的游泳生物种类组成和生物量高于冬季, 而姜亚洲等(2008)研究的季节在冬季。该海域游泳动物群落功能群多样性与群落大个体物种(体质量 > 50 g)的总生物量呈正相关。大个体物种营养级通常较高, 其资源密度可反映群落提供高营养级种类的能力和该水域渔业资源开发的潜力(Bellwood et al, 2003; Woodward et al, 2005)。因此, 加强该海域游泳动物群落功能群的保护具有重要的现实意义, 既可保障该海域渔获物的资源产量, 又有利于群落功能的正常运转。

浙江中南部近岸海域游泳动物群落物种多样性与功能群多样性呈正相关关系, 这表明随着该海域物种多样性的降低, 其功能群多样性也随之下落。姜亚洲等(2008, 2014)认为象山港海域比东海北部的物种冗余程度大, 同等幅度物种多样性的丧失会引起该海域的功能群多样性的降低。浙江中南部海域的物种多样性与功能群多样性拟合直线方程的斜率与象山港海域的斜率相当, 这表明该海域与象山港有相似的生态压力。本研究发现, 调查海域生态系统内游泳动物食性功能群虽然所包含种类数最少, 但是物种营养级非常高, 对控制物质循环和能量流动起着关键的作用, 部分重要种类的减少可能会导致功能群多样性的丧失。目前海域内龙头鱼所占的资源量最大(张洪亮等, 2013), 随着带鱼等高营养级资源的衰退, 龙头鱼承受着较大捕捞压力, 若其资源量持续下降, 游泳动物食性功能群的生物量也将锐减, 进而对该功能群营养结构产生较为严重的影响。因此, 在浙江沿岸产卵场保护区的管理过程中, 应对高营养级的种类进行资源保护和合理利用, 以维持游泳动物群落功能群的多样性, 确保该海域生态系统的稳定。

3.3 浙江中南部游泳动物群落功能群与环境因子的相关性分析

海洋环境因子对游泳动物功能群的分布会产生不同的影响, 环境异质性大的生态系统中的功能群数量一般多于环境差异小且稳定的系统(Poff & Allan, 1995)。其中, 温度和盐度是影响游泳动物生存最为重要的环境因子, 影响其生理过程、分布及生物资源量, 同时会引起水体中诸如溶解氧、pH值、饵料生物资源等其他因子的变化(龙华, 2005)。

溶解氧通过生理耐受限度影响其活动空间和栖息地的改变,最终影响游泳动物的群落分布。悬浮物高则会降低水体中透明度,不利于浮游植物的光合作用,进而会影响浮游动物及以其为饵料的生物的分布(李冠国和范振刚,2011)。水深和底质粒径会影响大型底栖动物各功能群的空间分布(Dolbeth et al, 2009),

本研究冗余分析表明,温度、盐度、溶解氧和水深是影响游泳动物功能群分布的主要环境因子。杂食性功能群受浑浊度和底层溶解氧浓度影响较大,该功能群以虾蟹类等底层游泳动物为主,底层溶解氧浓度影响其生理生态,高浑浊度的海域往往含有很多的有机碎屑,而杂食性功能群物种以这些有机碎屑为食。底栖动物食性功能群主要包括栖息在水体底部的舌鳎、小型蟹类等水生动物群落,受底层盐度、底层温度和水深影响较大(刘坤等,2016)。浮游动物食性功能群和游泳动物食性功能群(FG3)受水深影响大,两个功能群中都包含有上层物种和底层物种,游泳动物栖息于不同水层,因此受到不同水深梯度的影响。上述结果表明,不同类型的功能群表现出不同的环境相关性。

游泳生物的摄食生态是复杂变化着的,在不同的发育阶段其食性差异很大,一般幼体以浮游动物或小型鱼类等为食,成体摄食大个体的饵料生物(蒋日进等,2011)。另外,游泳生物很少摄食某一种甚至某一类食物,除非在贻贝筏式养殖区或洞穴等较稳定的生态系统中(王凯等,2014)。在浙江中南部这种开阔且环境变化大的海域,将游泳生物划分为6个功能群显然无法完全揭示该海域生态系统的食物关系和食物网结构,仍需要结合粒径谱或质量谱等生态学方法来开展相关研究。

致谢: 本研究工作得到了浙江省海洋水产研究所渔业资源与生态研究室张洪亮、陈峰、李振华、卢占晖、戴乾、李德伟、王好学等老师在调查和样品分析等方面的大力协助,特表谢忱!

参考文献

- Arenas F, Iñigo S, Jenkins HSR (2006) The invasibility of marine algal assemblages: Role of functional diversity and identity. *Ecology*, 87, 2851–2861.
- Bai YF, Li LH, Huang JH, Chen ZZ (2001) The influence of plant diversity and functional composition on ecosystem stability of four *Stipa* communities in the Inner Mongolia Plateau. *Acta Botanica Sinica*, 43, 280–287.
- Begon M, Harper JL, Townsend CR (1996) *Ecology: Individuals, Populations and Communities*. Blackwell Scientific, Victoria (Australia).
- Bellwood DR, Hoey A, Choat JH (2003) Limited functional redundancy in high diversity systems: Resilience and ecosystem function on coral reefs. *Ecology Letters*, 6, 281–285.
- Cheng JS, Zhu JS (1997) Study on feeding characteristics and nutrient level of main economic invertebrates in the Yellow Sea. *Acta Oceanologica Sinica*, 19(6), 102–108. (in Chinese with English abstract) [程济生, 朱金声 (1997) 黄海主要经济无脊椎动物摄食特征及其营养层次的研究. *海洋学报*, 19(6), 102–108.]
- Clarke KR (1993) Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure. *Australian Journal of Ecology*, 18, 117–143.
- Dai LB, Tian SQ, Peng X, Gao CX, Ye S, Du XX, Liu P (2018) Distribution of *Larimichthys polyactis* and its relationship with environmental factors in offshore water of southern Zhejiang. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 29, 1352–1358. (in Chinese with English abstract) [戴黎斌, 田思泉, 彭欣, 高春霞, 叶深, 杜晓雪, 刘攀 (2018) 浙江南部近海小黄鱼资源分布及其与环境因子的关系. *应用生态学报*, 29, 1352–1358.]
- Deng JY, Zhao CY (1991) *Marine Fishery Biology*. China Agriculture Press, Beijing. (in Chinese) [邓景耀, 赵传纲 (1991) 海洋渔业生物学. 中国农业出版社, 北京.]
- Dolbeth M, Teixeira H, Marques JC, Pardal MÂ (2009) Feeding guild composition of a macrobenthic subtidal community along a depth gradient. *Scientia Marina*, 73, 225–237.
- Floeter SR, Ferreira CEL, Dominici-Arosemena A, Zalmon IR (2004) Latitudinal gradients in Atlantic reef fish communities: Trophic structure and spatial use patterns. *Journal of Fish Biology*, 64, 1680–1699.
- Garrison LP (2000) Spatial and dietary overlap in the Georges Bank ground fish community. *Canadian Journal of Fishery and Aquatic Sciences*, 57, 1679–1691.
- Greenstreet SPR, Rogers S (2006) Indicators of the health of the North Sea fish community: Identifying reference levels for an ecosystem approach to management. *ICES Journal of Marine Science*, 63, 573–593.
- Hu CY, Shui YY, Tian K, Li L, Qin HL, Zhang CC, Ji MM, Shui BN (2016) Functional group classification and niche identification of major fish species in the Qixing Islands Marine Reserve, Zhejiang Province. *Biodiversity Science*, 24, 175–184. (in Chinese with English abstract) [胡成业, 水玉跃, 田阔, 李良, 覃胡林, 张春草, 冀萌萌, 水柏年 (2016) 浙江七星列岛海洋特别保护区主要鱼类功能群划分及生态位分析. *生物多样性*, 24, 175–184.]
- Jiang RJ, Xu HX, Jin HW, Zhou YD, He ZT (2012) Feeding habits of blue mackerel scad *Decapterus maruadsi* Temminck

- et Schlegel in the East China Sea. *Journal of Fisheries of China*, 36, 216–227. (in Chinese with English abstract) [蒋日进, 徐汉祥, 金海卫, 周永东 贺舟挺 (2012) 东海蓝圆鲹的摄食习性研究. *水产学报*, 36, 216–227.]
- Jiang YZ, Cheng JH, Li SF (2008) Variation in fish community structure and biodiversity in the north of the East China Sea between two periods. *Journal of Fishery Sciences of China*, 15, 453–459. (in Chinese with English abstract) [姜亚洲, 程家骅, 李圣法 (2008) 东海北部鱼类群落多样性及其结构特征的变化. *中国水产科学*, 15, 453–459.]
- Jiang YZ, Lin N, Yuan XW, Jiao HF, Li SF (2014) Functional group composition and functional diversity of nekton community in the Xiangshan Bay. *Oceanologia et Limnologia Sinica*, 45, 108–114. (in Chinese with English abstract) [姜亚洲, 林楠, 袁兴伟, 焦海峰, 李圣法 (2014) 象山港游泳动物群落功能群组成与功能群多样性. *海洋与湖沼*, 45, 108–114.]
- Jiao HF, Peng XM, You ZJ, Shi HX, Lou ZJ, Liu HD (2011) Species diversity of macrobenthos in the rocky intertidal zone of Yushan Island. *Biodiversity Science*, 19, 511–518. (in Chinese with English abstract) [焦海峰, 彭小明, 尤仲杰, 施慧雄, 楼志军, 刘红丹 (2011) 渔山岛岩石相潮间带大型底栖动物物种多样性. *生物多样性*, 19, 511–518.]
- Kong DL, Wu HF, Zeng H, Lü XT, Simmons M, Wang M, Sun XF, Han XG (2011) Plant functional group removal alters root biomass and nutrient cycling in a typical steppe in Inner Mongolia, China. *Plant and Soil*, 346, 133–144.
- Lanta V, Lepš J (2006) Effect of functional group richness and species richness in manipulated productivity–diversity studies: A glasshouse pot experiment. *Acta Oecologica*, 29, 85–96.
- Lepš J, Šmolauer P (2003) *Multivariate Analysis of Ecological Data Using CANOCO*. Cambridge University Press, New York.
- Li GG, Fan ZG (2011) *Marine Ecology*. Higher Education Press, Beijing. (in Chinese) [李冠国, 范振刚 (2011) 海洋生态学. 高等教育出版社, 北京.]
- Lie HJ, Cho CH (2002) Recent advances in understanding the circulation and hydrography of the East China Sea. *Fisheries Oceanography*, 11, 318–328.
- Lin LS, Yan LP, Ling JZ, Liu Y, Zhou RK (2005) Food habits of hairtail in the East China Sea region. *Marine Fisheries*, 27, 187–192. (in Chinese with English abstract) [林龙山, 严利平, 凌建忠, 刘勇, 周荣康 (2005) 东海带鱼摄食习性的研究. *海洋渔业*, 27, 187–192.]
- Liu K, Lin HS, He XB, Huang YQ, Lin JH, Mou JF, Zhang SY, Wang JJ (2016) Functional feeding group of macrozoobenthos and their relationships to environmental factors in Xiamen coastal waters. *Acta Oceanologica Sinica*, 38, 95–105. (in Chinese with English abstract) [刘坤, 林和山, 何雪宝, 黄雅琴, 林俊辉, 牟剑锋, 张舒怡, 王建军 (2016) 厦门近岸海域大型底栖动物摄食功能群及其与环境因子的关系. *海洋学报*, 38, 95–105.]
- Liu RY (2008) Checklist of Marine Biota of China Sea. Science Press, Beijing. (in Chinese) [刘瑞玉 (2008) 中国海洋生物名录. 科学出版社, 北京.]
- Liu Y, Li SF, Cheng JH (2006) A study on seasonal changes of the fish communities in the East China Sea and the Huanghai Sea. *Acta Oceanologica Sinica*, 28(4), 108–114. (in Chinese with English abstract) [刘勇, 李圣法, 程家骅 (2006) 东海、黄海鱼类群落结构的季节变化研究. *海洋学报*, 28(4), 108–114.]
- Long H (2005) The effect of temperature on fish survival. *Fishery Modernization*, 32(2), 20–22. (in Chinese with English abstract) [龙华 (2005) 温度对鱼类生存的影响. *渔业现代化*, 32(2), 20–22.]
- Lü ZB, Li F, Xu BQ, Wang B (2012) Fish community diversity during spring and autumn in the Yellow Sea off the coast of Shandong. *Biodiversity Science*, 20, 207–214. (in Chinese with English abstract) [吕振波, 李凡, 徐炳庆, 王波 (2012) 黄海山东海域春、秋季鱼类群落多样性. *生物多样性*, 20, 207–214.]
- Ma WJ, Zhang Q, Niu JM, Kang S, Liu PT, He X, Yang Y, Zhang YN, Wu JG (2013) Relationship of ecosystem primary productivity to species diversity and functional group diversity: Evidence from *Stipa breviflora* grassland in Nei Mongol. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 37, 620–630. (in Chinese with English abstract) [马文静, 张庆, 牛建明, 康萨如拉, 刘朋涛, 何欣, 杨艳, 张艳楠, 邬建国 (2013) 物种多样性和功能群多样性与生态系统生产力的关系——以内蒙古短花针茅草原为例. *植物生态学报*, 37, 620–630.]
- Micheli F, Halpern BS (2005) Low functional redundancy in coastal marine assemblages. *Ecology Letters*, 8, 391–400.
- Poff NL, Allan JD (1995) Functional organization of stream fish assemblages in relation to hydrological variability. *Ecology*, 76, 606–627.
- Qian YQ, Ma KP (1994) *Principle and Method of Biodiversity Studies*. China Science and Technology Press, Beijing. (in Chinese) [钱迎倩, 马克平 (1994) 生物多样性研究的原理与方法. 中国科学技术出版社, 北京.]
- Shan XJ, Jin XS, Zhou ZP, Dai FQ (2011) Fish community diversity in the middle continental shelf of the East China Sea. *Chinese Journal of Oceanology and Limnology*, 29, 1199–1208.
- Sheng FL, Zeng XQ, Xue Y (2009) Study on propagation and feeding habits of *Oratosquilla oratoria* in the inshore waters of Qingdao. *Periodical of Ocean University of China*, 39, 326–332. (in Chinese with English abstract) [盛福利, 曾晓起, 薛莹 (2009) 青岛近海口虾蛄的繁殖及摄食习性研究. *中国海洋大学学报(自然科学版)*, 39, 326–332.]
- Sun BB, Yu CG, Liu H, Yan WC, Zhang WJ, Dai DX (2019) Spring and autumn shrimp and crab biodiversity in the east Nanji Islands. *Biodiversity Science*, 27, 787–795. (in Chinese with English abstract) [孙蓓蓓, 俞存根, 刘惠, 颜文超, 张文俊, 戴冬旭 (2019) 南麂列岛东侧海域春秋季节虾蟹类生物多样性. *生物多样性*, 27, 787–795.]

- Tang QS, Su JL, Zhang J (2005) Key processes and sustainable mechanisms of ecosystem food production in the coastal ocean of China. *Advance in Earth Sciences*, 20, 1280–1287. (in Chinese with English abstract) [唐启升, 苏纪兰, 张经 (2005) 我国近海生态系统食物产出的关键过程及其可持续机理. *地球科学进展*, 20, 1280–1287.]
- Thrush SF, Hewitt JE, Gibbs M, Lundquist G, Norkko A (2006) Functional role of large organisms in intertidal communities: Community effects and ecosystem function. *Ecosystem*, 9, 1029–1040.
- Wang K, Zhang SY, Wang ZH, Zhao J, Jiang RJ (2014) Dietary composition and feeding strategy of *Agrammus agrammus* off the Ma'an Archipelago Special Marine Reserves. *Journal of Shanghai Ocean University*, 23, 251–257. (in Chinese with English abstract) [王凯, 章守宇, 汪振华, 赵静, 蒋日进 (2014) 马鞍列岛海洋特别保护区斑头六线鱼的摄食习性. *上海海洋大学学报*, 23, 251–257.]
- Wei FW, Nie YG, Miao HX, Lu H, Hu YB (2014) Advancements of the researches on biodiversity loss mechanisms. *Chinese Science Bulletin*, 59, 430–437. (in Chinese with English abstract) [魏辅文, 聂永刚, 苗海霞, 路浩, 胡义波 (2014) 生物多样性丧失机制研究进展. *科学通报*, 59, 430–437.]
- Woodward G, Ebenman B, Emmerson M, Montoya JM, Olesen JM, Valido A, Warren PH (2005) Body size in ecological networks. *Trends in Ecology & Evolution*, 20, 402–409.
- Xu KD, Lu KE, Lu ZH, Dai Q (2018) Ecological niche analysis of dominant shrimp species in the Jiushan Islands Marine Nature Reserve. *Biodiversity Science*, 26, 601–610. (in Chinese with English abstract) [徐开达, 卢衍尔, 卢占晖, 戴乾 (2018) 韭山列岛自然保护区虾类优势种生态位. *生物多样性*, 26, 601–610.]
- Xue Y, Xu BD, Gao TX, Xu H, Lin LS (2010) Preliminary study on the feeding habit of *Lophius litulon* during autumn in the North Yellow Sea. *Periodical of Ocean University of China*, 40, 39–44. (in Chinese with English abstract) [薛莹, 徐宾铎, 高天翔, 徐浩, 林龙山 (2010) 北黄海秋季黄鮟鱇摄食习性的初步研究. *中国海洋大学学报(自然科学版)*, 40, 39–44.]
- Zhang B, Jin XS, Tang QS (2009) Functional groups of high trophic level communities in adjacent waters of Changjiang estuary. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 20, 344–351. (in Chinese with English abstract) [张波, 金显仕, 唐启升 (2009) 长江口及邻近海域高营养层次生物群落功能群及其变化. *应用生态学报*, 20, 344–351.]
- Zhang B, Tang QS, Jin XS (2007) Functional groups of fish assemblages and their major species at high trophic level in the East China Sea. *Journal of Fishery Sciences of China*, 14, 939–949. (in Chinese with English abstract) [张波, 唐启升, 金显仕 (2007) 东海高营养层次鱼类功能群及其主要种类. *中国水产科学*, 14, 939–949.]
- Zhang HL, Song ZQ, Pan GL, Chen F, Zhou YD (2013) Diversity analysis of fish in the coastal area of Zhejiang during spring. *Oceanologia et Limnologia Sinica*, 44, 126–134. (in Chinese with English abstract) [张洪亮, 宋之琦, 潘国良, 陈峰, 周永东 (2013) 浙江南部近海春季鱼类多样性分析. *海洋与湖沼*, 44, 126–134.]
- Zhang LL, Jiang RJ, Yin R, Xu KD, Fang F, Xu YP, Ke AY (2019) Spatial niche and differentiation of major nekton species in Yueqing Bay, Zhejiang, China. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 30, 3911–3920. (in Chinese with English abstract) [张琳琳, 蒋日进, 印瑞, 徐开达, 方芳, 徐义平, 柯爱英 (2019) 乐清湾主要游泳动物空间生态位及其分化. *应用生态学报*, 30, 3911–3920.]
- Zhao SL, Xu HX, Zhong JS, Chen J (2016) Zhejiang Marine Ichthyology. Zhejiang Science and Technology Press, Hangzhou. (in Chinese) [赵盛龙, 徐汉祥, 钟俊生, 陈健 (2016) 浙江海洋鱼类志. 浙江科学技术出版社, 杭州.]
- Zhao YQ, Zeng JN, Gao AG, Chen QZ, Liao YB, Shou L (2009) Community pattern and diversity of macrozoobenthos in an intertidal flat, Jiaojiang Estuary. *Biodiversity Science*, 17, 303–309. (in Chinese with English abstract) [赵永强, 曾江宁, 高爱根, 陈全震, 廖一波, 寿鹿 (2009) 椒江口滩涂大型底栖动物群落格局与多样性. *生物多样性*, 17, 303–309.]
- Zhuang P, Luo G, Zhang T, Zhang LZ, Liu J, Feng GP, Hou JL (2010) Food comparison among juvenile *Acipen sersinensis* and other six economic fishes in the Yangtze estuary. *Acta Ecologica Sinica*, 30, 5544–5554. (in Chinese with English abstract) [庄平, 罗刚, 张涛, 章龙珍, 刘健, 冯广朋, 侯俊利 (2010) 长江口水域中华鲟幼鱼与6种主要经济鱼类的食性及食物竞争. *生态学报*, 30, 5544–5554.]

(责任编辑: 高天翔 责任编辑: 闫文杰)

附录 Supplementary Material

附录1 浙江中南部海域主要游泳动物功能群物种组成

Appendix 1 Species composition of main nekton functional groups in the coastal waters of south-central Zhejiang Province

<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2019281-1.pdf>

蒋日进, 张琳琳, 徐开达, 李鹏飞, 肖祎, 樊紫薇. 浙江中南部近岸海域游泳动物功能群特征与多样性. 生物多样性, 2019, 27 (12): 1330–1338. <http://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2019281>

附录1 浙江中南部海域主要游泳动物功能群物种组成

Appendix 1 Species composition of main nekton functional groups in the coastal waters of south-central Zhejiang Province

物种 Species	功能群 Functional group
枪形目 Teuthoidea	
枪乌贼科 Loliginidae	
剑尖枪乌贼 <i>Loligo edulis</i>	FG2
火枪乌贼 <i>Loligo baka</i>	FG2
日本枪乌贼 <i>Loligo japonica</i>	FG2
杜氏枪乌贼 <i>Loligo duvaucelii</i>	FG2
神户枪乌贼 <i>Loligo kobeensis</i>	FG2
乌贼目 Sepioidea	
乌贼科 Sepioidea	
曼氏无针乌贼 <i>Sepiella maindroni</i>	FG2
金乌贼 <i>Sepia esculenta</i>	FG2
武装乌贼科 Enoploteuthidae	
多钩钩腕乌贼 <i>Abralia multihamata</i>	FG2
耳乌贼科 Sepiolidae	
双喙耳乌贼 <i>Sepiola birostrata</i>	FG1
四盘耳乌贼 <i>Euprymna morsei</i>	FG1
后耳乌贼 <i>Sepiadarium kochii</i>	FG1
八腕目 Octopoda	
蛸科 Octopodidae	
短蛸 <i>Octopus ocellatus</i>	FG4
长蛸 <i>Octopus variabilis</i>	FG4
口足目 Stomatopoda	
虾蛄科 Squillidae	
窝纹虾蛄 <i>Dictyosquilla foveolata</i>	FG6
眼斑猛虾蛄 <i>Harpiosquilla annandalei</i>	FG6
口虾蛄 <i>Oratosquilla oratoria</i>	FG6
无刺小口虾蛄 <i>Oratosquillina inornata</i>	FG6
十足目 Decapoda	
瓷蟹科 Porcellanidae	
绒毛细足蟹 <i>Raphidopus ciliatus</i>	FG5
黎明蟹科 Matutidae	
红线黎明蟹 <i>Matuta planipes</i>	FG5
关公蟹科 Dorippoidea	
日本关公蟹 <i>Dorippe japonica</i>	FG5
宽背蟹科 Euryplacidae	
隆线强蟹 <i>Eucrate crenata</i>	FG5
长脚蟹科 Goneplacidae	
长手隆背蟹 <i>Carcinoplax longimana</i>	FG5
紫隆背蟹 <i>Carcinoplax purpurea</i>	FG5
泥脚隆背蟹 <i>Carcinoplax vestita</i>	FG5
玉蟹科 Leucosiidae	

七刺栗壳蟹 <i>Arcania heptacantha</i>	FG5
梭子蟹科 Portunidae	
银光梭子蟹 <i>Portunus argentatus</i>	FG5
矛形梭子蟹 <i>Portunus hastatoides</i>	FG5
红星梭子蟹 <i>Portunus sanguinolentus</i>	FG6
三疣梭子蟹 <i>Portunus trituberculatus</i>	FG6
锈斑螯 <i>Charybdis feriatus</i>	FG6
日本螯 <i>Charybdis japonica</i>	FG6
武士螯 <i>Charybdis miles</i>	FG6
双斑螯 <i>Charybdis bimaculata</i>	FG5
扇蟹科 Xanthidae	
红斑斗蟹 <i>Liagore rubromaculata</i>	FG5
弓蟹科 Varunidae	
狭颚新绒螯蟹 <i>Neoeriocheir leptognathus</i>	FG5
对虾科 Penaeidae	
细指异对虾 <i>Atypopenaeus stenodactylus</i>	FG5
中国明对虾 <i>Fenneropenaeus chinensis</i>	FG6
长毛明对虾 <i>Fenneropenaeus penicillatus</i>	FG6
须赤虾 <i>Metapenaeopsis barbata</i>	FG5
戴氏赤虾 <i>Metapenaeopsis dalei</i>	FG6
周氏新对虾 <i>Metapenaeus joyneri</i>	FG6
哈氏仿对虾 <i>Parapenaeopsis hardwickii</i>	FG6
细巧仿对虾 <i>Parapenaeopsis tenella</i>	FG5
假长缝拟对虾 <i>Parapenaeus fissuroides</i>	FG6
鹰爪虾 <i>Trachysalambria curvirostris</i>	FG6
管鞭虾科 Solenoceridae	
高脊管鞭虾 <i>Solenocera alticarinata</i>	FG6
中华管鞭虾 <i>Solenocera crassicornis</i>	FG6
凹陷管鞭虾 <i>Solenocera koelbeli</i>	FG6
大管鞭虾 <i>Solenocera melantho</i>	FG6
樱虾科 Sergestidae	
中国毛虾 <i>Acetes chinensis</i>	FG1
鼓虾科 Alpheidae	
鲜明鼓虾 <i>Alpheus distinguendus</i>	FG5
日本鼓虾 <i>Alpheus japonicus</i>	FG5
藻虾科 Hippolytidae	
疣背深额虾 <i>Latreutes planirostris</i>	FG5
红条鞭腕虾 <i>Lysmata vittata</i>	FG5
长眼虾科 Ogyrididae	
脊尾长眼虾 <i>Ogyrides striaticauda</i>	FG5
褐虾科 Crangonidae	
脊腹褐虾 <i>Crangon affinis</i>	FG5
长臂虾科 Palaemonidae	
安氏白虾 <i>Exopalaemon annandalei</i>	FG5

脊尾白虾 <i>Exopalaemon carincauda</i>	FG5
葛氏长臂虾 <i>Palaemon gravieri</i>	FG5
巨指长臂虾 <i>Palaemon macrodactylus</i>	FG5
长额虾科 Pandalidae	
东海红虾 <i>Plesionika izumiae</i>	FG5
滑脊等腕虾 <i>Procletes levicarina</i>	FG5
玻璃虾科 Pasiphaeidae	
细螯虾 <i>Leptochela gracilis</i>	FG5
异指虾科 Processidae	
日本异指虾 <i>Processa japonica</i>	FG5
藻虾科 Hippolytidae	
多齿船形虾 <i>Tozeuma lanceolatum</i>	FG5
鳐目 Rajiformes	
鳐科 Rajidae	
何氏鳐 <i>Raja hollandi</i>	FG4
鲛形目 Myliobatiformes	
魮科 Dasytidae	
光魮 <i>Dasyatis laevigatus</i>	FG4
黄魮 <i>Dasyatis bennetti</i>	FG4
尖嘴魮 <i>Dasyatis zugei</i>	FG4
奈氏魮 <i>Dasyatis navarrae</i>	FG4
小眼魮 <i>Dasyatis microphthalmus</i>	FG4
鲱形目 Clupeiformes	
鲱科 Clupeidae	
斑鲱 <i>Konosirus punctatus</i>	FG1
鳙 <i>Ilisha elongate</i>	FG1
青鳞小沙丁鱼 <i>Sardinella zunasi</i>	FG1
中华侧带小公鱼 <i>Stolephorus chinensis</i>	FG1
鲱形目 Clupeiformes	
鳀科 Engraulidae	
鳀 <i>Engraulis japonicus</i>	FG1
黄鲫 <i>Setipinna taty</i>	FG1
赤鼻棱鳀 <i>Thrissa kammalensis</i>	FG1
中颌棱鳀 <i>Thrissa mystax</i>	FG1
刀鲚 <i>Coilia ectenes</i>	FG1
凤鲚 <i>Coilia mystus</i>	FG1
鲑形目 Silluriformes	
海鲑科 Ariidae	
海鲑 <i>Arius thalassinus</i>	FG4
鲑形目 Salmoniformes	
狗母鱼科 Synodidae	
长蛇鲻 <i>Saurida elongata</i>	FG3
龙头鱼科 Harpodontidae	
龙头鱼 <i>Harpodon nehereus</i>	FG3

灯笼鱼科 Myctophidae	
七星底灯鱼 <i>Benthoosema pterotum</i>	FG1
鳗鲡目 Anguilliformes	
鳗鲡科 Anguillidae	
短尾吻鳗 <i>Rhynchocymba sivicola</i>	FG3
康吉鳗科 Congridae	
星康吉鳗 <i>Conger myriaster</i>	FG3
黑尾吻鳗 <i>Rhynchoconger ectenurus</i>	FG3
拟穴美体鳗 <i>Ariosoma anagoides</i>	FG3
海鳗科 Muraenesocidae	
海鳗 <i>Muraenesox cinereus</i>	FG3
蛇鳗科 Ophichthyidae	
豆齿鳗 <i>Pisodonophis cancrivorus</i>	FG4
尖吻蛇鳗 <i>Ophichthus apicalis</i>	FG3
蚓鳗科 Moringuidae	
小蚓鳗 <i>Moringua microchir</i>	FG4
前肛鳗科 Dysommidae	
前肛鳗 <i>Dysomma anguillaris</i>	FG3
鳕形目 Gadiformes	
犀鳕科 Bregmacerotidae	
麦氏犀鳕 <i>Bregmaceros mcelellandii</i>	FG1
长尾鳕科 Macrouridae	
多棘腔吻鳕 <i>Coelorinchus multispinulosus</i>	FG4
海龙科 Syngnathidae	
舒氏海龙 <i>Syngnathus schlegeli</i>	FG1
鲱形目 Mugiliformes	
鲚科 Sphyraenidae	
油鲚 <i>Sphyraena pinguis</i>	FG3
日本鲚 <i>Sphyraena japonica</i>	FG3
鲈形目 Perciformes	
鲷科 Serranidae	
花鲈 <i>Lateolabrax japonicus</i>	FG3
马鲛科 Polynemidae	
六丝多指马鲛 <i>Polydactylus sexfilis</i>	FG2
发光鲷科 Acropomidae	
发光鲷 <i>Acropoma japonicum</i>	FG1
天竺鲷科 Apogonidae	
细条天竺鲷 <i>Pseudolabrus gracilis</i>	FG1
四线天竺鲷 <i>Apogon quadrifasciatus</i>	FG1
拟鲈科 Paraperidae	
六带拟鲈 <i>Paraperis sexfasciatus</i>	FG2
鱈科 Sillaginidae	
少鳞鱈 <i>Sillago japonica</i>	FG1
多鳞鱈 <i>Sillago sihama</i>	FG1

方头鱼科 Branchiostegidae	
日本方头鱼 <i>Branchiostegus japonicus</i>	FG3
鲹科 Carangidae	
蓝圆鲹 <i>Decapterus maruadsi</i>	FG2
日本竹筴鱼 <i>Trachurus japonicus</i>	FG2
高体若鲹 <i>Caranx equula</i>	FG2
石首鱼科 Sciaenidae	
大黄鱼 <i>Larimichthys crocea</i>	FG3
小黄鱼 <i>Larimichthys polyactis</i>	FG3
鮠 <i>Miichthys miiuy</i>	FG3
黄姑鱼 <i>Nibea albiflora</i>	FG3
白姑鱼 <i>Pennahia argentata</i>	FG3
皮氏叫姑鱼 <i>Johnius belengerii</i>	FG2
棘头梅童鱼 <i>Collichthys lucidus</i>	FG2
尖头黄鳍牙 <i>Chrysochir aureus</i>	FG2
鲭科 Scombridae	
日本鲭 <i>Scomber japonicus</i>	FG2
鲷科 Leiognathidae	
鹿斑鲷 <i>Leiognathus ruconius</i>	FG1
鲷科 Sparidae	
二长棘鲷 <i>Parargyrops edita</i>	FG3
黄鳍鲷 <i>Sparus latus</i>	FG3
大眼鲷科 Priacanthidae	
短尾大眼鲷 <i>Priacanthus macracanthus</i>	FG2
石鲈科 Pomadasysidae	
横带髭鲷 <i>Hapalogenys mucronatus</i>	FG2
羊鱼科 Mullidae	
条尾绯鲤 <i>Upeneus bensasi</i>	FG1
鲷科 Uranoscopidae	
青鲷 <i>Gnathagnus elongatus</i>	FG2
日本鲷 <i>Uranoscopus japonicus</i>	FG2
鳄齿鲷科 Champsodontidae	
鳄齿鱼 <i>Champsodon capensis</i>	FG1
蓝子鱼科 Siganidae	
长鳍蓝子鱼 <i>Siganus canaliculatus</i>	FG3
带鱼科 Trichiuridae	
带鱼 <i>Trichiurus japonicus</i>	FG3
小带鱼 <i>Eupleurogrammus muticus</i>	FG2
绵鲷科 Zoarcidae	
绵鲷 <i>Enchelyopus elongatus</i>	FG4
鲳科 Stromateidae	
银鲳 <i>Pampus argenteus</i>	FG1
灰鲳 <i>Stromateoides cinereus</i>	FG1
长鲳科 Centrolophidae	

刺鲷 <i>Psenopsis anomala</i>	FG1
虾虎鱼科 Gobiidae	
矛尾虾虎鱼 <i>Chaeturichthys stigmatias</i>	FG2
睛尾蝌蚪虾虎鱼 <i>Lophiogobius ocellicauda</i>	FG2
六丝钝尾虾虎鱼 <i>Amblychaeturichthys hexanema</i>	FG2
髯缟虾虎鱼 <i>Tridentiger barbatus</i>	FG2
鰕虾虎鱼科 Taenioididae	
中华栉孔虾虎鱼 <i>Ctenotrypauchen chinensis</i>	FG6
拉氏狼牙虾虎鱼 <i>Odontamblyopus lacepedii</i>	FG6
鲉形目 Scorpaeniformes	
鲉科 Scorpaenidae	
褐菖鲉 <i>Sebastes marmoratus</i>	FG2
绒皮鲉科 Aploactidae	
蜂鲉 <i>Vespicula sinensis</i>	FG6
虹鲉 <i>Erisphex potti</i>	FG6
毒鲉科 Synanceidae	
单指虎鲉 <i>Minous monodactylus</i>	FG2
魴鲂科 Triglidae	
小眼绿魴鱼 <i>Chelidonichthys spinosus</i>	FG2
翼红娘鱼 <i>Lepidotrigla alata</i>	FG2
鲷科 Platycephalidae	
鲷 <i>Platycephalus indicus</i>	FG4
鲽形目 Pleuronectiformes	
牙鲆科 Paralichthyidae	
五眼斑鲆 <i>Pseudorhombus pentophthalmus</i>	FG4
鲆科 Bothidae	
纤羊舌鲆 <i>Arnoglossus tenuis</i>	FG4
鲽科 Pleuronectidae	
角木叶鲽 <i>Pleuronichthys cornutus</i>	FG4
舌鲷科 Cynoglossidae	
长吻红舌鲷 <i>Cynoglossus lighti</i>	FG4
半滑舌鲷 <i>Cynoglossus semilaevis</i>	FG4
宽体舌鲷 <i>Cynoglossus robustus</i>	FG4
窄体舌鲷 <i>Cynoglossus gracilis</i>	FG4
紫斑舌鲷 <i>Cynoglossus purpureomaculatus</i>	FG4
短吻红舌鲷 <i>Cynoglossus joyneri</i>	FG4
断线舌鲷 <i>Cynoglossus interruptus</i>	FG4
大鳞舌鲷 <i>Cynoglossus macrolepidotus</i>	FG4
鲷科 Soleidae	
日本条鲷 <i>Zebrias japonicus</i>	FG4
带纹条鲷 <i>Zebrias zebra</i>	FG4
鲉形目 Tetraodontiformes	
鲉科 Tetraodontidae	

蒋日进, 张琳琳, 徐开达, 李鹏飞, 肖祎, 樊紫薇. 浙江中南部近岸海域游泳动物功能群特征与多样性. 生物多样性, 2019, 27 (12): 1330–1338. <http://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2019281>

黄鳍东方鲀 <i>Takifugu xanthopterus</i>	FG4
黑鳃光兔鲀 <i>Lagocephalus inermis</i>	FG4
鮫鯨目 Lophiiformes	
鮫鯨科 Lophiidae	
黄鮫鯨 <i>Lophius litulon</i>	FG3
躄鱼亚目 Antennarioidei	
躄鱼科 Antennariidae	
斑条躄鱼 <i>Antennarius striatus</i>	FG4



•生物编目•

利用红外相机公里网格调查钱江源国家公园的兽类及鸟类多样性

余建平¹ 王江月² 肖慧芸³ 陈小南¹ 陈声文¹ 李 晟^{2*} 申小莉^{3*}

1 (钱江源国家公园管理局, 浙江开化 324300)

2 (北京大学生命科学学院, 北京 100871)

3 (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)

摘要: 2014年5月至2019年4月, 作者采用红外相机技术调查了浙江省钱江源国家公园的兽类及鸟类多样性。将整个国家公园划分为267个1 km × 1 km的调查网格, 每个网格内设置3个固定调查位点, 使用1台红外相机定期在同一网格内的位点之间进行轮换。其中, 古田山片区在5年内共完成14轮次调查, 古田山以外的区域自2018年7月纳入调查范围, 何田、长虹片区完成2次轮换, 齐溪片区完成1次轮换。在253个网格内的741个有效位点上共获得140,413个相机工作日的数据, 采集兽类和鸟类的照片和视频268,833份, 有效探测数74,368次, 鉴定出21种野生兽类, 72种野生鸟类, 5种家畜及家禽。包括国家一级重点保护野生动物2种, 即黑麂(*Muntiacus crinifrons*)、白颈长尾雉(*Syrmaticus ellioti*); 国家二级重点保护野生动物17种, 合计占物种总数的20.4%。被IUCN物种红色名录评估为易危(VU)的5种, 近危(NT)的4种, 合计占物种总数的9.7%。被中国脊椎动物红色名录评估为濒危(EN)的1种, 易危(VU)的9种, 近危(NT)的10种, 合计占物种总数的21.5%。相对多度指数最高的大中型兽类为小鹿(*Muntiacus reevesi*), 鸟类为白鹇(*Lophura nycthemera*)。本次调查获得了国家公园内兽类和鸟类的多样性组成、空间分布和相对多度, 为长期科研监测和科学管理提供了基础数据。

关键词: 钱江源国家公园; 生物多样性编目; 红外相机技术; 野生动物监测; 本底调查

Camera-trapping survey of mammalian and avian biodiversity in Qianjiangyuan National Park, Zhejiang Province

Jianping Yu¹, Jiangyue Wang², Huiyun Xiao³, Xiaonan Chen¹, Shengwen Chen¹, Sheng Li^{2*}, Xiaoli Shen^{3*}

1 Qianjiangyuan National Park, Kaihua, Zhejiang 324300

2 School of Life Sciences, Peking University, Beijing 100871

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

Abstract: From May 2014 to April 2019, we conducted camera-trapping surveys in the Qianjiangyuan National Park, Zhejiang Province. We divided the park into a grid containing 267 1 km × 1 km plots, with 3 fixed survey stations (> 300 m apart from each other) in each plot. One camera trap was set up in each plot and rotated among the stations within the plot every four months. In the Gutianshan section of the park, the cameras were running for 14 rotations from 2014–2019. The survey started in Hetian, Qixi and Changhong in 2018, and the cameras were rotated once in Qixi and twice in Hetian and Changhong. With a survey effort of 140,413 camera-days from 741 stations in 253 grids, we obtained 268,833 pictures/videos resulting in 74,368 independent detections. The survey recorded 21 wild mammalian and 72 avian species, as well as 5 domestic animal species. Among the species, two (black muntjac *Muntiacus crinifrons* and Elliot's pheasant *Syrmaticus ellioti*) are Class I, and seventeen are Class II national protected animals, accounting for 20.4% of total recorded wild species. Five species are red-listed by the IUCN as Vulnerable and four as Near Threatened, accounting for 9.7% of the total recorded wild species. One species is red-listed as Endangered,

收稿日期: 2019-11-04; 接受日期: 2020-01-02

基金项目: 生态环境部生物多样性调查评估项目(2019HJ2096001006)和钱江源国家公园兽类资源调查项目

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

nine as Vulnerable and ten as Near Threatened by Red list of China's vertebrates, accounting for 21.5% of the total recorded wild species. The most detected mammal species was Reeve's muntjac *Muntiacus reevesi*, and the most detected bird species was silver pheasant *Lophura nycthemera*. Our results provide reliable baseline information on the species composition, their spatial distribution, and relative abundance of mammals and birds in the Qianjiangyuan National Park.

Key words: Qianjiangyuan National Park; biodiversity inventory; camera-trapping; wildlife monitoring; baseline survey

钱江源国家公园是我国第一批国家公园体制试点之一,位于浙江省开化县境内,地处浙、皖、赣三省交界处(29°10'32"–29°26'44" N, 118°03'58"–118°21'30" E),面积252 km²,涉及开化县苏庄镇、长虹乡、何田乡和齐溪镇共4个乡镇(龚浩林等, 2019)。包括2个原有的自然保护地:南部的古田山国家级自然保护区(面积81 km²)与北部的钱江源森林公园(面积45 km²) (余建平等, 2019)。钱江源国家公园地处中亚热带湿润季风区,气候温和,四季分明,降水充沛,以保护钱塘江水源地、中亚热带低海拔常绿阔叶林自然生态系统,以及国家一级重点保护野生动物黑麂(*Muntiacus crinifrons*)、白颈长尾雉(*Syrnaticus ellioti*)及其栖息地为主要目标(余建平等, 2019)。

红外相机技术主要用来探测和记录陆生大中型兽类和鸟类。与传统方法相比较,红外相机具有多项优势(李晟等, 2014),其工作隐蔽,不易被野生动物察觉,且可以全天24 h持续工作,对于探测活动隐秘、对人类活动敏感的物种有较好的效果。此外,使用红外相机进行调查基本不会对动物造成影响,不容易受到环境因子的限制(李晟等, 2014; 肖治术, 2019)。基于以上优点,红外相机被广泛用于野生动物自然分布状况、种群密度和相对多度等方面的调查(陈立军等, 2019)。

近年来,已有学者使用红外相机对钱江源国家公园范围内的陆生大中型兽类和地栖鸟类组成进行了初步研究。章书声等(2012)调查了古田山保护区的兽类资源,记录到野生兽类14种,评估了“一”字型、“十”字型等不同相机布设模式在兽类监测中的效力及对相机拍摄率的影响。斯幸峰和丁平(2014)调查了古田山24 ha森林动态监测样地内的鸟兽多样性,记录到10种兽类与10种鸟类,分析了优势种的种群动态与日活动节律。陈声文等(2016)于2014年5月至2015年4月,调查了古田山保护区内的大中

型兽类和雉类生物多样性组成,记录到了21种野生兽类和5种野生雉类。钱海源等(2019)收集了钱江源国家公园范围内基于多种野外观测手段所获得的鸟类物种记录,共记录到鸟类物种252种,红外相机记录到其中的69种。余建平等(2017, 2019)基于红外相机调查数据,分析了白鹇(*Lophura nycthemera*)的活动节律和黑麂潜在栖息地的空间分布。

以上研究工作的红外相机调查均集中在古田山保护区。为了对钱江源国家公园内陆生大中型兽类与地栖鸟类的物种组成和分布有更深入的了解,本研究采用红外相机技术及公里网格布设法,开展了覆盖国家公园全域的监测工作,以期为国家公园管理和规划提供数据支撑。

1 研究方法

1.1 方案设计

借助地理信息系统(geographic information system, GIS),将整个国家公园划分为267个1 km × 1 km的网格。每个网格内设置3个固定调查位点,在每轮调查中选择其中1个位点布设1台红外相机,记录相机前经过的兽类和鸟类。每轮调查为期4个月,结束后相机被移动至同一网格内的下一个位点;在1年内完成全部3个位点的调查后,下一年则再次从1号位点开始轮换。所有位点间间距均大于300 m。在古田山片区(即原古田山国家级自然保护区),自2014年5月至2018年末共完成14轮次的调查。在齐溪、长虹、何田3个片区,于2018年5–7月开始红外相机调查,至2019年4月在长虹、何田片区完成了2轮次调查,在齐溪片区完成了1轮次调查(图1)。

本研究使用了猎科Ltl-6210和易安卫士L710两款红外相机,均设置为全天24 h持续工作,每次触发连拍3张照片与1段10–15 s的视频,触发间隔为1 s。选择相机布设位点时充分考虑动物痕迹,如兽径、粪便、足迹、食迹、毛发遗落等,并将相机固

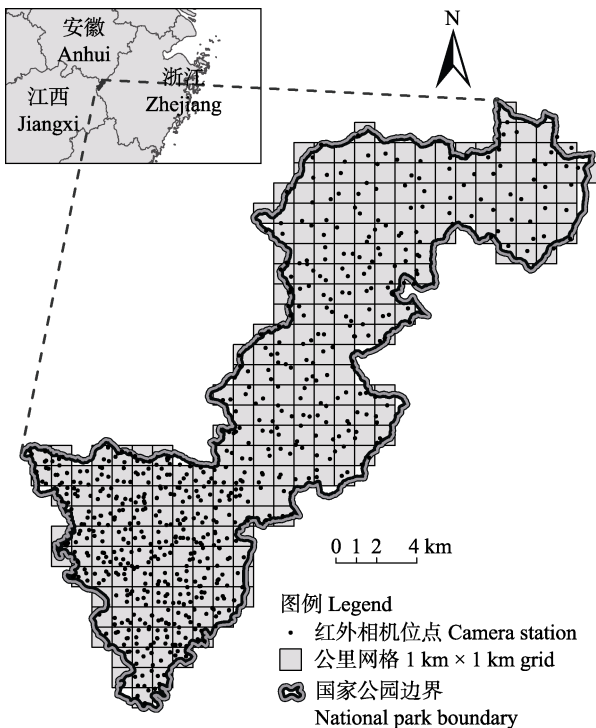


图1 钱江源国家公园2014–2019年红外相机调查公里网格与相机位点

Fig. 1 Camera-trapping survey grids and stations in the Qianjiangyuan National Park, Zhejiang Province, 2014–2019

定在树干上, 距离地面50–80 cm, 选择视野开阔但避开太阳直射的方向。同时详细记录红外相机编号、安放日期、GPS位点和生境信息如动物痕迹、植被类型等。

1.2 数据分析

收回每一轮野外调查数据后, 对照片、视频进行物种鉴定。拍摄对象共划分为以下6类: 兽类、鸟类、工作人员、其他人员、空拍、其他动物。基于Microsoft Access开发“钱江源国家公园红外相机网格化监测数据库”, 将野外记录与照片鉴定结果录入数据库进行管理。兽类物种分类体系参照《中国哺乳动物多样性(第2版)》(蒋志刚等, 2017), 鸟类物种分类体系参照《中国鸟类分类与分布名录(第三版)》(郑光美, 2017)。IUCN物种红色名录评估等级参照IUCN Red List (<http://www.iucnredlist.org/>), 中国物种红色名录等级参照《中国脊椎动物红色名录》(蒋志刚等, 2016)。

将单个位点上30 min内拍摄到的同一物种的多张照片与视频合并记为该物种的一次有效探测。在统计各物种有效探测数的基础上, 计算相对多度指数(relative abundance index, RAI) (Sollmann et al,

2013; 李晟等, 2014; 陈立军等, 2019)。单个物种RAI的计算方法如下:

$$RAI = (\text{有效探测数} / \text{总有效相机工作日}) \times 1000$$

有效工作时长小于30天的调查位点未被计入本研究。采用iNEXT (R package)方法(Chao et al, 2014; Hsieh et al, 2016)绘制物种累积曲线, 以描述记录物种数随红外相机调查工作日增长的趋势与规律。

2 调查结果

调查期间共在253个公里网格内完成741个有效位点的调查(图1), 总的有效相机工作日140,413天, 共获得兽类、鸟类的照片和视频268,833份, 有效探测数74,368次。其中, 173,305份照片及视频可鉴定到物种, 包含38,317次有效探测。记录到分属于5目14科的25种兽类(含家养兽类4种), 分属于7目23科的73种鸟类(含家禽1种)(附录1, 附录2)。

从物种累积曲线可以看出, 兽类取样比较充分, 曲线在0–1万个相机日区间内快速上升, 在约1.5万个相机日(图2a中箭头处)之后逐渐趋于平缓, 证明调查时间充足, 编目信息较为全面; 而鸟类的曲线在0–2万个相机日区间内快速上升, 2.5万个相机日(图2b中箭头处)之后逐渐趋缓, 但仍保持较为明显的上升趋势(图2)。

2.1 兽类物种多样性与组成

在记录到的21种野生兽类中, 国家一级重点保护野生动物1种, 即黑麂, 国家二级重点保护野生动物5种, 为藏酋猴(*Macaca thibetana*)、猕猴(*M. mulatta*)、豹猫(*Prionailurus bengalensis*)、亚洲黑熊(*Ursus thibetanus*)和中华鬣羚(*Capricornis milneedwardsii*), 合计占有兽类物种数的28.6%。有3种被IUCN物种红色名录评为易危, 分别是亚洲黑熊、猪獾(*Arctonyx collaris*)和黑麂; 有3种被评为近危, 分别是藏酋猴、毛冠鹿(*Elaphodus cephalophus*)和中华鬣羚, 共计占有兽类物种数量的28.6%。根据中国脊椎动物红色名录, 有1种(即黑麂)被评为濒危; 有6种被评为易危, 分别是藏酋猴、豹猫、亚洲黑熊、小鹿(*Muntiacus reevesi*)、毛冠鹿、中华鬣羚; 有5种被评为近危, 分别是花面狸(*Paguma larvata*)、黄腹鼬(*Mustela kathiah*)、猪獾、鼬獾(*Melogale moschata*)和食蟹獾(*Herpestes urva*), 总计占有兽类物种数的57.1%。上述数据显示, 钱江源国家公园内受

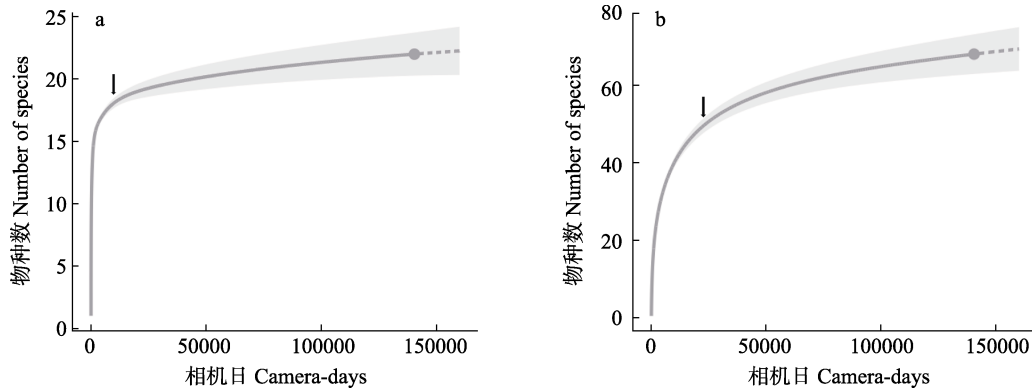


图2 钱江源国家公园红外相机调查记录物种数随相机日增加的累积曲线。a: 兽类; b: 鸟类。

Fig. 2 Species accumulation curves of camera-trap survey in the Qianjiangyuan National Park, Zhejiang Province. a, Mammals; b, Birds.

威胁兽类物种所占比例较高。

兽类中相对多度最高的是小鹿(RAI = 102.6543), 最低的是藏酋猴(RAI = 0.0071)(附录1)。其中, 藏酋猴仅有1次有效探测, 据了解可能为1只逃逸或人为放生个体。

2.2 鸟类物种多样性与组成

在记录到的72种野生鸟类中, 有国家一级重点保护野生动物1种, 即白颈长尾雉, 国家二级重点保护野生动物12种, 分别是白鹇、勺鸡(*Pucrasia macrolopha*)、仙八色鸫(*Pitta nympha*)、凤头鹰(*Accipiter trivirgatus*)、松雀鹰(*A. virgatus*)、蛇雕(*Spilornis cheela*)、鹰雕(*Nisaetus nipalensis*)、赤腹鹰(*Accipiter soloensis*)、领角鸮(*Otus lettia*)、灰林鸮(*Strix aluco*)、领鸺鹠(*Glaucidium brodiei*)和草鸮(*Tyto capensis*), 共计占到鸟类物种数的18.1%。有2种被IUCN红色名录列为易危, 分别是仙八色鸫和白喉林鸮(*Rhinomyias brunneata*), 1种被列为近危, 即白颈长尾雉, 合计占到鸟类物种数的4.2%。根据中国脊椎动物红色名录, 有3种被列为易危, 分别是白颈长尾雉、仙八色鸫和白喉林鸮, 5种被列为近危, 分别是画眉(*Garrulax canorus*), 凤头鹰、蛇雕、鹰雕和灰林鸮, 共计占鸟类物种数的11.1%。鸟类物种受威胁的程度相比兽类较低。

鸟类物种中, 相对多度最高的是白鹇(RAI = 112.7816), 雀形目、隼形目、鸮形目的鸟类相对多度指数较低(附录1)。

3 讨论

与陈声文等(2016)在古田山自然保护区进行的

红外相机调查相比, 本次钱江源国家公园境内的全域调查没有新增兽类和雉类物种。对于适用红外相机调查的地栖大中型兽类与鸟类(鸡形目), 以生物多样性编目为目的的红外相机调查在工作量达到数千相机日后, 即可得到较为全面的记录(徐爱春等, 2014)。相比陈声文等(2016)的调查结果, 本研究新增鸟种记录20种, 增加了鹰形目和鸮形目的蛇雕、鹰雕、凤头鹰、赤腹鹰、领角鸮和草鸮等6种。在森林生态系统中, 与兽类相比, 鸟类的物种数更多, 物种累积曲线的增长也相对较缓, 主要原因是由于在森林生态系统中, 非地栖性鸟类占比一般远超过地栖性鸟类, 而这些鸟类是否能被红外相机拍摄到具有较大的偶然性, 不是红外相机调查的目标类群, 因此其物种数的增加与大幅提高的红外相机工作天数相关。对于非地栖性鸟类, 不应把红外相机调查技术作为编目与监测的主要方法, 而应将其列为补充手段之一(朱淑怡等, 2017)。

与周边的浙江凤阳山保护区(野生兽类18种, 雉类4种, 其他鸟类34种; 李佳等, 2018)、乌岩岭保护区(野生兽类20种, 雉类6种, 其他鸟类8种; 章书声等, 2017)、清凉峰保护区(野生兽类9种, 雉类3种, 其他鸟类3种; 李必成等, 2017)、安徽牯牛降保护区(兽类12种, 雉类3种, 其他鸟类7种; 方宏明, 2017)近年来开展的同类红外相机调查结果相比, 钱江源国家公园的野生大中型兽类及雉类多样性水平更高或与之相当。根据多年来红外相机调查与监测的结果, 这些地处华东地区的保护地当前均存在大型食肉动物缺失的状况。在本次调查中, 记录到的食肉目野生动物仅有7种, 且以小型食肉动物如灵猫

科、鼬科动物为主,猫科动物仅体型较小的豹猫1种。在近5年的调查中,国家公园范围内大中型食肉目动物探测数极低,如亚洲黑熊仅记录到3次。与浙江省开化县林业局与古田山自然保护区1999年编写的《浙江省古田山自然保护区自然资源综合考察报告》中的物种名录相比,钱江源缺失了13种食肉兽类,其中4种为大型食肉动物,分别是豹(*Panthera pardus*)、云豹(*Neofelis nebulosa*)、豺(*Cuon alpinus*)和狼(*Canis lupus*)。考虑到本研究中红外相机调查强度极高(位点覆盖全区,总相机工作日 > 14万天),可以认为这些大型食肉动物在钱江源国家公园内处于“缺失”状态。而近15年来,整个华东地区众多自然保护区开展的红外相机调查均没有记录到这些大型食肉动物。大型食肉动物本就是容易受到灭绝威胁的类群(Cardillo et al, 2005; Ripple et al, 2014)。在我国华东、华南地区人口稠密,土地利用强度极高,人类生产生活对自然资源压力巨大且历史较长,这些因素都可能对这一地区大型食肉动物的种群、栖息地及其猎物产生深远的影响。钱江源国家公园大型食肉动物“缺失”的现状,在整个华东、华南地区都具有代表性(Tilson et al, 2004),是该区域未来长期生态规划与保护管理中需要考虑的关键问题之一。

致谢: 感谢钱江源国家公园全体野外工作人员在红外相机布设和数据收集中付出的辛苦努力。感谢参与数据处理与物种鉴定的工作人员、学生、志愿者。

参考文献

- Cardillo M, Mace GM, Jones KE, Bielby J, Bininda-Emonds ORP, Sechrest W, Orme CDL, Purvis A (2005) Multiple causes of high extinction risk in large mammal species. *Science*, 309, 1239–1241.
- Chao A, Gotelli NJ, Hsieh TC, Sander EL, Ma KH, Colwell RK, Ellison AM (2014) Rarefaction and extrapolation with Hill numbers: A framework for sampling and estimation in species diversity studies. *Ecological Monographs*, 84, 45–67.
- Chen LJ, Xiao WH, Xiao ZS (2019) Limitations of relative abundance indices calculated from camera-trapping data. *Biodiversity Science*, 27, 243–248. (in Chinese with English abstract) [陈立军, 肖文宏, 肖治术 (2019) 物种相对多度指数在红外相机数据分析中的应用及局限. *生物多样性*, 27, 243–248.]
- Chen SW, Yu JP, Chen XN, Shen XL, Li S, Ma KP (2016) Camera-trapping survey on the diversity of mammal and pheasant species in Gutianshan National Nature Reserve. *Acta Theriologica Sinica*, 36, 292–301. (in Chinese with English abstract) [陈声文, 余建平, 陈小南, 申小莉, 李晟, 马克平 (2016) 利用红外相机网络调查古田山自然保护区的兽类及雉类多样性. *兽类学报*, 36, 292–301.]
- Fang HM (2017) Preliminary survey and monitoring of the wildlife resources with infrared cameras in Anhui Guniujiang National Nature Reserve. *Anhui Forestry Science and Technology*, 43(5), 26–30. (in Chinese with English abstract) [方宏明 (2017) 利用红外相机对安徽牯牛降国家级自然保护区野生动物资源的初步调查监测. *安徽林业科技*, 43(5), 26–30.]
- Gong HL, Cao MC, Cui P, Yong F, Shao MQ, Jiang JH (2019) Bird diversity of Qianjiangyuan National Forest Park and the surrounding area, Kaihua County, Zhejiang Province, China. *Journal of Ecology and Rural Environment*, 35, 469–475. (in Chinese with English abstract) [龚浩林, 曹铭昌, 崔鹏, 雍凡, 邵明勤, 蒋剑虹 (2019) 浙江省开化县钱江源国家公园及周边区域鸟类多样性. *生态与农村环境学报*, 35, 469–475.]
- Hsieh TC, Ma KH, Chao A (2016) iNEXT: An R package for interpolation and extrapolation of species diversity (Hill numbers). *Methods in Ecology and Evolution*, 7, 1451–1456.
- 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.]
- Jiang ZG, Jiang JP, Wang YZ, Zhang E, Zhang YY, Li LL, Xie F, Cai B, Cao L, Zheng GM, Dong L, Zhang ZW, Ding P, Luo ZH, Ding CQ, Ma ZJ, Tang SH, Cao WX, Li CW, Hu HJ, Ma Y, Wu Y, Wang YX, Zhou KY, Liu SY, Chen YY, Li JT, Feng ZJ, Wang Y, Wang B, Li C, Song XL, Cai L, Zang CX, Zeng Y, Meng ZB, Fang HX, Ping XG (2016) Red list of China's vertebrates. *Biodiversity Science*, 24, 500–551. (in Chinese and in English) [蒋志刚, 江建平, 王跃招, 张鹗, 张雁云, 李立立, 谢锋, 蔡波, 曹亮, 郑光美, 董路, 张正旺, 丁平, 罗振华, 丁长青, 马志军, 汤宋华, 曹文宣, 李春旺, 胡慧建, 马勇, 吴毅, 王应祥, 周开亚, 刘少英, 陈跃英, 李家堂, 冯祚建, 王燕, 王斌, 李成, 宋雪琳, 蔡蕾, 臧春鑫, 曾岩, 孟智斌, 方红霞, 平晓鸽 (2016) 中国脊椎动物红色名录. *生物多样性*, 24, 500–551.]
- Li BC, Wang JF, Fang GF, He Y, Wang ZH, Ding YZ, Yang G (2017) Investigation on the biodiversity of mammals and birds in the Qingliangfeng National Nature Reserve, Anhui Province. *Journal of Anhui Agricultural Sciences*, 45(36), 83–84. (in Chinese with English abstract) [李必成, 王军馥, 方国富, 何娅, 王正寰, 丁由中, 杨刚 (2017) 安徽清凉峰国家级自然保护区鸟兽生物多样性调查. *安徽农业科学*, 45(36), 83–84.]
- Li J, Liu F, Ye LX, Liu SL, Peng H, Li DQ (2018) Camera-trapping survey of the diversity of mammals and birds in Fengyang Mountain of Zhejiang Province, China. *Acta Theriologica Sinica*, 38, 95–103. (in Chinese with

- English abstract) [李佳, 刘芳, 叶立新, 刘胜龙, 彭辉, 李迪强 (2018) 利用红外相机调查浙江省凤阳山兽类和鸟类多样性. 兽类学报, 38, 95–103.]
- 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.]
- Qian HY, Yu JP, Shen XL, Ding P, Li S (2019) Diversity and composition of birds in the Qianjiangyuan National Park pilot. *Biodiversity Science*, 27, 76–80. (in Chinese with English abstract) [钱海源, 余建平, 申小莉, 丁平, 李晟 (2019) 钱江源国家公园体制试点区鸟类多样性与区系组成. 生物多样性, 27, 76–80.]
- 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.
- Si XF, Ding P (2014) Camera trap survey on population dynamics of mammals and birds in Gutianshan Forest Dynamics Plot, eastern China. *Biodiversity Science*, 22, 819–822. (in Chinese with English abstract) [斯幸峰, 丁平 (2014) 古田山森林动态监测样地内鸟兽种群动态的红外相机监测. 生物多样性, 22, 819–822.]
- Sollmann R, Mohamed A, Samejima H, Wilting A (2013) Risky business or simple solution—Relative abundance indices from camera-trapping. *Biological Conservation*, 159, 405–412.
- Tilson R, Hu D, Muntiferung J, Nyhus PJ (2004) Dramatic decline of wild South China tigers *Panthera tigris amoyensis*: Field survey of priority tiger reserves. *Oryx*, 38, 40–47.
- Xiao ZS (2019) Application of camera trapping to species inventory and assessment of wild animals across China's protected areas. *Biodiversity Science*, 27, 235–236. (in Chinese) [肖治术 (2019) 红外相机技术在我国自然保护地野生动物清查与评估中的应用. 生物多样性, 27, 235–236.]
- Xu AC, Si XF, Wang YP, Ding P (2014) Camera traps and the minimum trapping effort for ground-dwelling mammals in fragmented habitats in the Thousand Island Lake, Zhejiang Province. *Biodiversity Science*, 22, 764–772. (in Chinese with English abstract) [徐爱春, 斯幸峰, 王彦平, 丁平 (2014) 千岛湖片段化栖息地地栖哺乳动物的红外相机监测及最小监测时长. 生物多样性, 22, 764–772.]
- Yu JP, Qian HY, Chen XN, Li S, Shen XL (2017) Daily activity pattern of silver pheasant (*Lophura nycthemera*) using camera-traps. *Chinese Journal of Zoology*, 52, 937–944. (in Chinese with English abstract) [余建平, 钱海源, 陈小南, 李晟, 申小莉 (2017) 基于红外相机技术的白鹇日活动节律研究. 动物学杂志, 52, 937–944.]
- Yu JP, Shen YY, Song XY, Chen XN, Li S, Shen XL (2019) Evaluating the effectiveness of functional zones for black muntjac (*Muntiacus crinifrons*) protection in Qianjiangyuan National Park pilot site. *Biodiversity Science*, 27, 5–12. (in Chinese with English abstract) [余建平, 申云逸, 宋小友, 陈小南, 李晟, 申小莉 (2019) 钱江源国家公园体制试点区功能分区对黑麂保护的有效性评估. 生物多样性, 27, 5–12.]
- Zhang SS, Bao YX, Wang YN, Fang PF, Ye B (2012) Comparisons of different camera trap placement patterns in monitoring mammal resources in Gutianshan National Nature Reserve. *Chinese Journal of Ecology*, 31, 2016–2022. (in Chinese with English abstract) [章书声, 鲍毅新, 王艳妮, 方平福, 叶彬 (2012) 不同相机布放模式在古田山兽类资源监测中的比较. 生态学杂志, 31, 2016–2022.]
- Zhang SS, Zheng FD, Li JQ, Bao QM, Lai JH, Cheng HY (2017) Monitoring diversity of ground-dwelling birds and mammals in Wuyanling National Nature Reserve using infrared camera traps. *Biodiversity Science*, 25, 427–429. (in Chinese) [章书声, 郑方东, 李佳琦, 包其敏, 赖家厚, 程宏毅 (2017) 基于红外相机技术对乌岩岭国家级自然保护区地面鸟兽的初步调查. 生物多样性, 25, 427–429.]
- Zheng GM (2017) A Checklist on the Classification and Distribution of the Birds of China, 3rd edn. Science Press, Beijing. (in Chinese) [郑光美 (2017) 中国鸟类分类与分布名录 (第三版). 科学出版社, 北京.]
- Zhu SY, Duan F, Li S (2017) Promoting diversity inventory and monitoring of birds through the camera-trapping network in China: Status, challenges and future outlook. *Biodiversity Science*, 25, 1114–1122. (in Chinese with English abstract) [朱淑怡, 段菲, 李晟 (2017) 基于红外相机网络促进我国鸟类多样性监测: 现状、问题与前景. 生物多样性, 25, 1114–1122.]

(责任编辑: 丁平 责任编辑: 闫文杰)

附录 Supplementary Material

附录1 钱江源国家公园2014–2019年红外相机调查记录到的兽类与鸟类动物名录

Appendix 1 Mammal and bird species recorded during the camera-trapping survey in Qianjiangyuan National Park, Zhejiang Province, 2014–2019

<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2019345-1.pdf>

附录2 钱江源国家公园2014–2019年红外相机调查中的兽类与鸟类位点记录

Appendix 2 Mammal and bird records and locations during the camera-trapping survey in Qianjiangyuan National Park, Zhejiang Province, 2014–2019

<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2019345-2.xlsx>

附录1 钱江源国家公园2014–2019年红外相机调查记录到的兽类与鸟类动物名录。*因物种鉴定困难, 蝙蝠科与鼠科及松鼠科部分物种未进行各物种分开统计, 照片数、探测数和相对多度指数等均分别合并统计。

Appendix 1 Mammal and bird species recorded during the camera-trapping survey in Qianjiangyuan National Park, Zhejiang Province, 2014–2019. * We did not identify the images/videos into species for Vespertilionidae, Muridae and Sciuridae due to the difficulty of species identification.

物种 Species	国家保护级别 National protected category	IUCN红色名录级别 IUCN Red List	中国红色名录级别 China Red List	照片/视频数 No. of images/videos	探测数 No. of detections	网格数 No. of detected grids	相对多度指数 RAI
兽类 Mammal							
一、灵长目 Primates							
(1) 猴科 Cercopithecidae							
1 藏酋猴 <i>Macaca thibetana</i>	II	NT	VU	1	1	1	0.0071
2 猕猴 <i>Macaca mulatta</i>	II	LC	LC	36	14	10	0.0997
二、翼手目 Chiroptera							
(2) 蝙蝠科 Vespertilionidae*							
蝙蝠(未定种) Unidentified bat				19	19	15	0.1353
三、兔形目 Lagomorpha							
(3) 兔科 Leporidae							
3 华南兔 <i>Lepus sinensis</i>		LC	LC	1,607	506	55	3.6037
四、啮齿目 Rodentia							
(4) 鼠科 Muridae*							
4 北社鼠 <i>Niviventer confucianus</i>		LC	LC				
5 白腹巨鼠 <i>Leopoldamys edwardsi</i>		LC	LC				
(5) 松鼠科 Sciuridae							
6 倭花鼠 <i>Tamiops maritimus</i>		LC	LC	657	324	65	2.3075
7 赤腹松鼠 <i>Callosciurus erythraeus</i>		LC	LC	669	668	60	4.7574
8 珀氏长吻松鼠 <i>Dremomys pernyi</i>		LC	LC	318	318	43	2.2647

余建平, 王江月, 肖慧芸, 陈小南, 陈声文, 李晟, 申小莉. 利用红外相机公里网格调查钱江源国家公园的兽类及鸟类多样性. 生物多样性, 2019, 27 (12): 1339–1344.
<http://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2019345>

松鼠(未定种) Unidentified squirrel				9,376	2,752	166	19.5993
(6)豪猪科 Hystricidae							
9 中国豪猪 <i>Hystrix hodgsoni</i>		LC	LC	265	97	19	0.6908
五、食肉目 Carnivora							
(7) 灵猫科 Viverridae							
10 花面狸 <i>Paguma larvata</i>		LC	NT	3,069	1,045	107	7.4423
(8) 猫科 Felidae							
11 豹猫 <i>Prionailurus bengalensis</i>	II	LC	VU	363	112	48	0.7976
12 家猫 Domestic cat				185	44	12	0.3133
(9) 犬科 Canidae							
13 家犬 Domestic dog				345	102	39	0.7264
(10) 鼬科 Mustelidae							
14 黄腹鼬 <i>Mustela kathiah</i>		LC	NT	369	148	49	1.0540
15 猪獾 <i>Arctonyx collaris</i>		VU	NT	3,881	985	130	7.0150
16 鼬獾 <i>Melogale moschata</i>		LC	NT	1,141	352	72	2.5069
(11) 獾科 Herpestidae							
17 食蟹獾 <i>Herpestes urva</i>		LC	NT	39	25	10	0.1780
(12) 熊科 Ursidae							
18 亚洲黑熊 <i>Ursus thibetanus</i>	II	VU	VU	13	3	2	0.0214
六、偶蹄目 Artiodactyla							
(13) 猪科 Suidae							
19 野猪 <i>Sus scrofa</i>		LC	LC	11,873	1,650	170	11.7511
(14) 鹿科 Cervidae							
20 黑鹿 <i>Muntiacus crinifrons</i>	I	VU	EN	2,366	516	44	3.6749
21 小鹿 <i>Muntiacus reevesi</i>		LC	VU	74,475	14,414	241	102.6543
22 毛冠鹿		NT	VU	2	2	2	0.0142

余建平, 王江月, 肖慧芸, 陈小南, 陈声文, 李晟, 申小莉. 利用红外相机公里网格调查钱江源国家公园的兽类及鸟类多样性. 生物多样性, 2019, 27 (12): 1339–1344.
<http://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2019345>

(15) 牛科 Bovidae								
23 中华鬣羚 <i>Capricornis milneedwardsii</i>	II	NT	VU	22	5	4	0.0356	
24 家牛 Domestic cow				773	50	10	0.3561	
25 家羊 Domestic goat				4	1	1	0.0071	
鸟类 Bird								
一、鸡形目 Galliformes								
(1) 雉科 Phasianidae								
1 灰胸竹鸡 <i>Bambusicola thoracica</i>		LC	LC	555	185	35	1.3175	
2 勺鸡 <i>Pucrasia macrolopha</i>	II	LC	LC	615	182	57	1.2962	
3 白鹇 <i>Lophura nycthemera</i>	II	LC	LC	75,738	15,836	233	112.7816	
4 白颈长尾雉 <i>Syrmaticus ellioti</i>	I	NT	VU	1,453	403	72	2.8701	
5 雉鸡 <i>Phasianus colchicus</i>		LC	LC	2	2	1	0.0142	
6 家鸡 Domestic chicken				2	2	1	0.0142	
二、鸽形目 Columbiformes								
(2) 鸠鸽科 Columbidae								
7 山斑鸠 <i>Streptopelia orientalis</i>		LC	LC	139	60	14	0.4273	
8 珠颈斑鸠 <i>Spilopelia chinensis</i>		LC	LC	9	3	2	0.0214	
三、鸻形目 Charadriiformes								
(3) 鹬科 Scolopacidae								
9 丘鹬 <i>Scolopax rusticola</i>		LC	LC	11	6	3	0.0427	
四、鹰形目 Accipitriformes								
(4) 鹰科 Accipitridae								
10 蛇雕 <i>Spilornis cheela</i>	II	LC	NT	4	1	1	0.0071	
11 鹰雕 <i>Nisaetus nipalensis</i>	II	LC	NT	5	1	1	0.0071	
12 凤头鹰 <i>Accipiter trivirgatus</i>	II	LC	NT	31	10	6	0.0712	
13 赤腹鹰 <i>Accipiter soloensis</i>	II	LC	LC	36	7	1	0.0499	

余建平, 王江月, 肖慧芸, 陈小南, 陈声文, 李晟, 申小莉. 利用红外相机公里网格调查钱江源国家公园的兽类及鸟类多样性. 生物多样性, 2019, 27 (12): 1339–1344.
<http://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2019345>

14 松雀鹰 <i>Accipiter virgatus</i>	II	LC	LC	86	10	3	0.0712
五、鸱形目 Strigiformes							
(5) 鸱鸃科 Strigidae							
15 领角鸱 <i>Otus lettia</i>	II	LC	LC	1	1	1	0.0712
16 灰林鸱 <i>Strix aluco</i>	II	LC	NT	18	7	4	0.0499
17 领鸺鹠 <i>Glaucidium brodiei</i>	II	LC	LC	1	1	1	0.0712
(6) 草鸱科 Tytonidae							
18 草鸱 <i>Tyto capensis</i>	II	LC	DD	3	1	1	0.0712
六、啄木鸟目 Piciformes							
(7) 啄木鸟科 Picidae							
19 灰头绿啄木鸟 <i>Picus canu</i>		LC	LC	76	34	17	0.2421
20 黄嘴栗啄木鸟 <i>Blythipicus pyrrhotis</i>		LC	LC	12	7	5	0.0499
七、雀形目 Passeriformes							
(8) 八色鸫科 Pittidae							
21 仙八色鸫 <i>Pitta nympha</i>	II	VU	VU	4	1	1	0.0712
(9) 鸦科 Corvidae							
22 松鸦 <i>Garrulus glandarius</i>		LC	LC	69	29	12	0.2065
23 红嘴蓝鹊 <i>Urocissa erythrorhyncha</i>		LC	LC	247	54	19	0.3846
24 灰树鹊 <i>Dendrocitta formosae</i>		LC	LC	454	87	32	0.6196
(10) 山雀科 Paridae							
25 黄腹山雀 <i>Parus venustus</i>		LC	LC	1	1	1	0.0712
26 大山雀 <i>Parus major</i>		LC	LC	8	8	2	0.0570
(11) 鹎科 Pycnonotidae							
27 领雀嘴鹎 <i>Spizixos semitorques</i>		LC	LC	1	1	1	0.0712
28 绿翅短脚鹎 <i>Hypsipetes maclellandii</i>		LC	LC	1	1	1	0.0712
29 栗背短脚鹎 <i>Hemixos castanonotus</i>		LC	LC	1	1	1	0.0712

余建平, 王江月, 肖慧芸, 陈小南, 陈声文, 李晟, 申小莉. 利用红外相机公里网格调查钱江源国家公园的兽类及鸟类多样性. 生物多样性, 2019, 27 (12): 1339–1344.
<http://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2019345>

30 黑短脚鹎 <i>Hypsipetes leucocephalus</i>	LC	LC	5	3	3	0.0214
(12) 柳莺科 Phylloscopidae						
31 褐柳莺 <i>Phylloscopus fuscatus</i>	LC	LC	4	2	1	0.0142
(13) 树莺科 Cettiidae						
32 棕脸鹟莺 <i>Seiurus albogularis</i>	LC	LC	9	6	4	0.0427
(14) 莺鹟科 Sylviidae						
33 灰头鸦雀 <i>Paradoxornis gularis</i>	LC	LC	22	12	6	0.0855
(15) 绣眼鸟科 Zosteropidae						
34 栗耳凤鹛 <i>Yuhina castaniceps</i>	LC	LC	7	5	3	0.0356
(16) 林鹛科 Timaliidae						
35 斑胸钩嘴鹛 <i>Pomatorhinus gravivox</i>	LC	LC	95	43	14	0.3062
36 棕颈钩嘴鹛 <i>Pomatorhinus ruficollis</i>	LC	LC	129	53	18	0.3775
37 红头穗鹛 <i>Cyanoderma ruficeps</i>	LC	LC	6	1	1	0.0712
(17) 幽鹛科 Pellorneidae						
38 褐顶雀鹛 <i>Alcippe brunnea</i>	LC	LC	15	7	2	0.0499
39 灰眶雀鹛 <i>Alcippe morrisonia</i>	LC	LC	103	61	24	0.4344
(18) 噪鹛科 Leiothrichidae						
40 画眉 <i>Garrulax canorus</i>	LC	NT	204	79	28	0.5626
41 小黑领噪鹛 <i>Garrulax monileger</i>	LC	LC	616	173	49	1.2321
42 黑领噪鹛 <i>Garrulax pectoralis</i>	LC	LC	1,644	502	74	3.5752
43 黑喉噪鹛 <i>Garrulax chinensis</i>	LC	LC	3	1	1	0.0712
44 灰翅噪鹛 <i>Garrulax cineraceus</i>	LC	LC	67	34	8	0.2421
45 灰胁噪鹛 <i>Garrulax caerulatus</i>	LC	LC	4	3	1	0.0214
46 棕噪鹛 <i>Garrulax berthemyi</i>	LC	LC	102	50	14	0.3561
47 红嘴相思鸟 <i>Leiothrix lutea</i>	LC	LC	15	6	4	0.0427

余建平, 王江月, 肖慧芸, 陈小南, 陈声文, 李晟, 申小莉. 利用红外相机公里网格调查钱江源国家公园的兽类及鸟类多样性. 生物多样性, 2019, 27 (12): 1339–1344.
<http://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2019345>

(19) 鸫科 Turdidae						
48 橙头地鸫 <i>Geokichla citrina</i>	LC	LC	1	1	1	0.0712
49 白眉地鸫 <i>Geokichla sibirica</i>	LC	LC	36	19	5	0.1353
50 虎斑地鸫 <i>Zoothera dauma</i>	LC	LC	2,117	738	83	5.2559
51 灰背鸫 <i>Turdus hortulorum</i>	LC	LC	280	144	36	1.0255
52 白眉鸫 <i>Turdus obscurus</i>	LC	LC	48	26	4	0.1852
53 白腹鸫 <i>Turdus pallidus</i>	LC	LC	262	103	31	0.7336
54 赤胸鸫 <i>Turdus chrysolaus</i>	LC	LC	1	1	1	0.0712
55 斑鸫 <i>Turdus eunomus</i>	LC	LC	28	18	6	0.1282
(20) 鹎科 Muscicapidae						
56 日本歌鹎 <i>Larvivora akahige</i>	LC	LC	2	2	1	0.0142
57 红尾歌鹎 <i>Larvivora sibilans</i>	LC	LC	64	23	5	0.1638
58 红喉歌鹎 <i>Calliope calliope</i>	LC	LC	6	3	1	0.0214
59 红胁蓝尾鹎 <i>Tarsiger cyanurus</i>	LC	LC	327	189	38	1.3460
60 蓝短翅鹎 <i>Brachypteryx montana</i>	LC	LC	14	4	1	0.0285
61 北红尾鹎 <i>Phoenicurus aureus</i>	LC	LC	3	1	1	0.0712
62 紫啸鹎 <i>Myophonus caeruleus</i>	LC	LC	616	197	32	1.4030
63 白额燕尾 <i>Enicurus leschenaulti</i>	LC	LC	41	27	4	0.1923
64 白喉矶鹎 <i>Monticola gularis</i>	LC	LC	9	3	1	0.0214
65 白腹蓝鹎 <i>Cyanoptila cyanomelana</i>	LC	LC	16	3	1	0.0214
66 白喉林鹎 <i>Rhinomyias brunneata</i>	VU	VU	9	6	2	0.0427
67 蓝歌鹎 <i>Larvivora cyane</i>	LC	LC	26	8	4	0.0570
(21) 鹨科 Motacillidae						
68 树鹨 <i>Anthus hodgsoni</i>	LC	LC	93	44	7	0.3134
(22) 燕雀科 Fringillidae						
69 燕雀 <i>Fringilla montifringilla</i>	LC	LC	18	3	1	0.0214

余建平, 王江月, 肖慧芸, 陈小南, 陈声文, 李晟, 申小莉. 利用红外相机公里网格调查钱江源国家公园的兽类及鸟类多样性. 生物多样性, 2019, 27 (12): 1339–1344.
<http://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2019345>

(23) 鹀科 *Emberizidae*

70 白眉鹀 <i>Emberiza tristrami</i>	LC	LC	39	20	11	0.1424
71 黄眉鹀 <i>Emberiza chrysophrys</i>	LC	LC	2	2	1	0.0142
72 黄喉鹀 <i>Emberiza elegans</i>	LC	LC	1	1	1	0.0712
73 栗鹀 <i>Emberiza rutila</i>	LC	LC	1	1	1	0.0712



•生物编目•

中国荔波世界自然遗产地动物模式标本名录

周 毅¹ 杨天友^{2*} 冉景丞^{3*} 张 旭⁴

1 (贵州师范大学生命科学院, 贵阳 550025)

2 (铜仁学院非人灵长类保护研究中心, 贵州铜仁 554300)

3 (贵州省野生动物和森林植物管理站, 贵阳 550001)

4 (贵阳市野生动植物管理站, 贵阳 550003)

摘要: 了解荔波世界自然遗产地动物模式标本分类学研究历史, 可为遗产地履行联合国教科文组织世界遗产中心的要求以及生物多样性保护工作提供参考。本文采用内容分析法, 对采自该遗产地并确立为模式种的物种, 收集相关文献并进行整理和分析, 编制了中国荔波世界自然遗产地动物模式标本名录。结果表明: (1)荔波世界自然遗产地动物模式标本共有204种, 隶属于3门6纲22目60科; (2)动物模式标本物种采集最早可追溯到1955年, 最近为2013年, 两者相隔58年, 而采集高峰期为1995–2004年; (3)以国内学者3人合力发表的物种最多(93种, 占总种数的45.59%); (4)模式物种的橱柜时间严重滞后, 从采集到发表滞后最长的达47年; (5)模式标本涉及66位采集人(或团队), 以国内学者居多(63位, 占总人数的95.45%); (6)遗产地动物模式标本被保存于27家国内外研究机构或私人收藏, 国内收藏1,504号标本, 国外收藏7号; (7)遗产地动物模式标本物种发表于169篇文献, 中文文献有155篇, 外文文献有14篇。随着研究的深入, 荔波世界自然遗产地有更多的新种不断被发现, 说明遗产地物种资源丰富, 生物多样性存在被低估的可能性, 暗示遗产地的物种分类研究工作仍需要投入大量的精力。

关键词: 荔波世界自然遗产地; 模式标本; 内容分析法; 新种; 名录

A catalogue of animal type specimens from the Libo World Nature Heritage Site, China

Yi Zhou¹, Tianyou Yang^{2*}, Jingcheng Ran^{3*}, Xu Zhang⁴

1 College of Life Sciences, Guizhou Normal University, Guiyang 550025

2 Primate Conservation Research Institute, Tongren University, Tongren, Guizhou 554300

3 Wild Animals and Forest Plants Management Station of Guizhou Province, Guiyang 550001

4 Wild Animals and Plant Management Station of Guiyang, Guiyang 550003

Abstract: In order to understand the history of specimens, to fulfill requirements of the UNESCO World Heritage Center, and for biodiversity conservation broadly, we cataloged all the animal type specimens from the Libo World Nature Heritage Site. The information of animal type specimens were collected and analyzed, and here, we provide an updated catalogue. The results show that: (1) There are 204 species of animal type specimens at the Libo World Natural Heritage Site, belonging to 3 phyla, 6 classes, 22 orders and 60 families. (2) The collection of animal type specimens can be traced back to 1955, with the most recent additions in 2013, spanning 58 years, while the peak period of collections being 1995–2004. (3) A large number of species (93 species, 45.59%) were published by three scholars. (4) The shelf time (from collection to publication) of type species was severely delayed, with the longest delay at 47 years. (5) Type specimens were catalogued by 66 collectors/teams, and most of them were Chinese scholars (63, 95.45%). (6) These animal type specimens are preserved in 27 Chinese and foreign research institutions or private collections, of which 1,504 were collected from China and 7 from foreign countries. (7) New species from type specimens at the heritage site were published in 169 articles, 155 in Chinese and 14 in foreign languages. With the expansion of research at the Libo World Natural Heritage Site, more and more new species have been found,

收稿日期: 2019-08-08; 接受日期: 2019-11-08

基金项目: 铜仁学院学科建设与研究生教育专项(trxkm[2018]12号)和贵州省教育厅省级重点学科项目(黔学位合字 ZDXK[2013]09号)

*共同通讯作者 Co-authors for correspondence. E-mail: yangtianyou2006@126.com; rjc68cn@163.com

which indicates that the species resources in the heritage site are abundant and that biodiversity is likely to be underestimated. We suggest that effort still needs to be devoted to the classification of heritage sites worldwide.

Key words: Libo World Nature Heritage Site; type specimens; content analysis; new species; catalogue

模式标本作为物种名称的依附实体,是确定、描述、发表新种所依据的特定标本,是生物分类学家从事分类学研究必不可少的依据,对人们认识自然、辨别物种具有重要意义(汤彦承, 1984; 徐阳, 1992)。当在鉴定物种的过程中出现不确定性时,模式标本是最有力的证据,同时也是将物种名称与物种联系起来的最直接依据(王邵能等, 2011)。模式标本是开展生物资源调查、保护、开发、利用以及生物多样性保护的基本资料,具有极高的科研价值,国家和地方开展了大量关于模式标本的研究(崔俊芝等, 2007, 2009; 杜丽娜等, 2013; 白明等, 2014; 周友兵等, 2017)。据不完全统计,我国各博物馆、标本馆保存的模式标本约2万种(杨集昆, 1997)。模式标本不仅可以衡量一个区域的科研水平,还可以反映该区域分类学研究历史以及受关注的程度。

本文通过查阅文献资料,对采自中国贵州荔波世界自然遗产地的模式标本进行整理,按分类系统、标本信息、原始文献、存放单位等整理成文,并对其进行分析,以期对荔波世界自然遗产地生物多样性保护工作及未来发展提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 研究地概况

贵州省荔波世界自然遗产地主要包括茂兰国家级自然保护区和荔波樟江国家级风景名胜区的的核心区、小七孔景区,总面积73,016 ha,核心区29,518 ha,缓冲区43,498 ha。遗产地中心位置为107°58'30" E, 25°13'15" N。喀斯特地貌发育成熟,形态多样,以典型锥状喀斯特与地表地下喀斯特生态系统的完美组合为代表。区域水系为珠江水系,注入柳江,地表水系不发育,流量小,地下水系为二元结构,上层水流量小且动态稳定,下层水流大,动态变化也较大。区域内气候属于亚热带湿润季风气候,年均气温15.3℃,极端最高气温39.4℃,极端最低气温-6.7℃,年均降水量1,750–1,950 mm,年均湿度83%左右。海拔385–1,109 m,平均747 m。森林类型为亚热带喀斯特非地带性森林生态系统,植被覆

盖率高达87.3%,是地球上同纬度面积最大的一片原生性强、物种多样性高、相对稳定的亚热带喀斯特森林生态系统,拥有大量的珍稀动植物,被誉为“地球上的一块绿宝石”(冉景丞等, 2001; 熊康宁, 2006; 兰洪波等, 2009; 熊康宁等, 2012)。

1.2 方法

模式标本数据主要来源: (1)以“荔波”+“新种”、“茂兰”+“新种”、“小七孔”+“新种”、“大七孔”+“新种”在中国知网(<http://www.cnki.net>)、百度学术(<http://xueshu.baidu.com>)、维普(<http://www.cqvip.com>)、万方数据库(<http://www.wanfangdata.com.cn>)、贵州数字图书馆(<http://www.gzlib.org>)、Google Scholar (<http://scholar.google.com>)、中国科学院机构知识库网格(<http://www.irgrid.ac.cn>)等网站上搜索中文文献; (2)以“Libo”+“new species”、“Maolan”+“new species”、“Xiaoqikong”+“new species”、“Daqikong”+“new species”在Google Scholar、百度学术、Web of Science (<http://www.isiknowledge.com>)、Species2000 (<https://www.sp2000.org>)、Socolar (<http://www.socolar.com>)、base-search (<https://www.base-search.net>)、EOL (<https://eol.org>)、BHL (<http://www.biodiversitylibrary.org/>)、Botanicus (<http://www.botanicus.org/>)、生物分类综合信息系统(ITIS)等网站上搜索英文文献; (3)分别以“荔波”、“茂兰”、“小七孔”、“大七孔”、“Libo”、“Maolan”、“Xiaoqikong”、“Daqikong”为关键词在中国科学院文献情报中心对外开放的数据库搜索相关文献; (4)通过学校图书馆查询相关数据库: 外刊资源服务系统、EBSCO外文数据库、CALIS外文期刊网等、Springer全文期刊数据、Wiley在线期刊、SAGE学术数据库、ACM全文数据库、MathSciNet数据库等; (5)查阅相关期刊网站: 昆虫分类学报(<http://xbkcfxb.alljournal.net>)、昆虫学报(<http://www.insect.org.cn>)、动物分类学报(<http://www.zootax.com.cn>)等; (6)查阅相关主题库: 国家标本资源共享平台动物标本子平台(<http://museum.ioz.ac.cn>)、GBIF (<http://www.gbif.org/>)、中国自然保护区标本资源共享平台(<http://www.papc.cn>)、

中国自然标本馆(<http://www.cfh.ac.cn>)、中国昆虫模式标本数据库(<http://www.zoology.csdb.cn/page/showEntity.vpage?uri=specimen.specimen>)、中国昆虫新种数据库(<http://www.zoology.csdb.cn/page/showEntity.vpage?uri=newinsect.species1>)等; (7) 查阅相关图书志:《茂兰景观昆虫》(李子忠和金道超, 2002)、《中国瓢蜡蝉和短翅蜡蝉》(陈祥盛等, 2014)、《中国隐脉叶蝉(同翅目: 叶蝉科)》(李子忠和陈祥盛, 1999)、《中国科学院动物研究所昆虫标本馆藏模式标本名录》(中国科学院动物研究所编, 1991)、《中国昆虫模式标本名录(1、2、3卷)》(崔俊芝等, 2007, 2009; 白明等, 2014)等。本文仅统计正式发表的物种, 对于硕博学位论文中命名的新种并未列入(戴仁怀, 2005; 张旭, 2010; 李文亮, 2014; 席玉强, 2015; 邓维安, 2016)。

文中模式标本依次按照物种名、拉丁名、定名人、原始文献、标本信息(模式标本种类、数量、采集地、采集时间、采集人)、原始文献编号、标本存放地名缩写顺序列出(附录1), 动物模式标本原始文献编号见附录2, 动物模式标本存放地名缩写见附录3。

2 结果

2.1 种类组成

采集于荔波世界自然遗产地并正式发表的模式动物物种共204种, 隶属于3门6纲22目60科(附录1)。其中, 软体动物门1纲3目4科8种, 占遗产地模式标本总数的3.92%; 节肢动物门3纲17目52科184种, 占遗产地模式标本总数的90.20%; 脊索动物门2纲2目4科12种, 占遗产地模式标本总数的5.88%。按照最新分类体系, 在纲水平上, 以昆虫纲占绝对优势, 有166种, 占遗产地模式标本总数的81.37%。在目水平上, 以半翅目、膜翅目占绝对优势, 分别有62和47种, 各占遗产地模式标本总数的30.39%和23.04%(表1)。

2.2 模式标本采集时间、命名时间和橱柜时间分析

在60年内共204种模式物种采集于荔波世界自然遗产地。其中, 一种动物模式标本的采集时间不详, 即李氏沟襁(*Kamimuria lii*); 最早采集的模式标本为光盾麦叶蜂(*Dolerus glabratus*), 采集时间为1955年5月28日, 命名时间为2002年, 采集地为贵州茂兰白鹇山, 采集人为波夫、杨星池、克雷让诺

表1 荔波世界自然遗产地动物模式标本种类组成

Table 1 Composition of animal type specimens in the Libo World Nature Heritage Site

分类 Class	物种数 No. of species	%
软体动物门 Mollusca		
腹足纲 Gastropoda		
中腹足目 Mesogastropoda	5	2.45
柄眼目 Stylommatophora	2	0.98
新进腹足目 Caenogastropoda	1	0.49
节肢动物门 Arthropoda		
甲壳纲 Crustacea		
十足目 Decapoda	4	1.96
蛛形纲 Arachnida		
蜘蛛目 Araneae	13	6.37
中气门目 Mesostigmata	1	0.49
昆虫纲 Insecta		
直翅目 Orthoptera	6	2.94
襁翅目 Plecoptera	8	3.92
虫脩目 Phasmatodae	3	1.47
螳螂目 Mantodea	1	0.49
长翅目 Mecoptera	2	0.98
半翅目 Hemiptera	62	30.39
等翅目 Isoptera	2	0.98
广翅目 Megaloptera	1	0.49
鳞翅目 Lepidoptera	10	4.90
脉翅目 Lepidoptera	6	2.94
膜翅目 Hymenoptera	47	23.04
鞘翅目 Coleoptera	7	3.43
蜻蜓目 Odonata	2	0.98
双翅目 Diptera	9	4.41
脊索动物门 Chordata		
硬骨鱼纲 Osteichthyes		
鲤形目 Cypriniformes	10	4.90
爬行纲 Reptilia		
蜥蜴目 Lacertiformes	2	0.98

夫斯基, 现保存于贵州大学(正模)和中国科学院动物研究所(副模); 最近采集的模式标本为囊毛绥螨(*Lasioseius scrotiformis*), 采集时间为2013年8月12日, 命名时间为2015年, 采集地为贵州省茂兰国家级自然保护区, 采集人为蒋志强、刘志刚、黄振兴, 现保存于贵州大学, 最早与最近采集时间之间相差58年(表2)。

从年份层次上看, 荔波世界自然遗产地采集的高峰期在1995–2004年间, 采集模式标本160种, 占

模式标本采集总数的62.26%；命名高峰期在2001–2005年间，命名模式标本物种121种，占遗产地模式标本总数的59.31%。从月份层次上看，采集的高峰期为5月(图1)。

新种从标本采集、整理、命名需要一段时间，这段时间称为物种的“橱柜时间”(shelf time, Fontaine et al, 2012)。根据统计分析，荔波世界遗产地动物模式标本橱柜时间总体平均值为9.23年。其中，橱柜时间最多的为3年，占模式标本总数的27.09%；其次为4年，占模式标本总数的24.63%；最少的为1年，占模式标本总数的0.49%。204种动物模式标本中，橱柜时间最长的物种为光盾麦叶蜂，达47年(图2)。

2.3 模式标本采集人、命名人、存放地分析

荔波世界自然遗产地动物模式标本采集人共66人(或团队)。其中，采集物种数位居第一的是魏美才，达41种，占动物模式标本总数的20.10%；位居第二的是李子忠，采集的物种达32种，占动物模式标本总数的15.69%；位居第三的是陈祥盛和陈会明，采集的物种达22种，占动物模式标本总数的10.78%；有37人采集的物种仅1种，分别占动物模式标本总数的0.49%。

荔波世界自然遗产地动物模式标本命名人有66人(或团队)。其中，位居第一的是李子忠，命名物种高达50种，占动物模式标本总数的24.51%；位居第二的是魏美才，命名物种达46种，占动物模式标本总数的22.55%；位居第三的是杨集昆，命名物种达23种，占动物模式标本总数的11.27%。204种动物模式标本中，命名人有3人和2人的各有92种，分别占总种数的45.10%；命名人有1人的有20种，占总种数的9.80%。

荔波世界自然遗产地动物模式标本分别存放在27家国内外研究机构或私人收藏。共存放物种204种，存放数量1,511号。从物种数量上看，贵州大学存放的种类最多，高达121种；其次是中国农业大学，为23种。从数量上看，贵州大学存放的数量最多，高达765号；第二是中国科学院动物研究所，达366号；第三是中国农业大学，达164号；最少的是保定学院，只有1号(附录3)。

2.4 物种发表文献、所属出版物分析

荔波世界自然遗产地采集的动物模式标本发表在19个中文期刊、11个外文期刊和3本专著，共发表文献169篇。其中，中文期刊以《动物分类学报》最多，发表文献24篇，物种31种；其次为《昆虫分类

表2 荔波世界自然遗产地动物模式标本采集时间和命名时间

Table 2 Collection and naming time of animal type specimens in the Libo World Nature Heritage Site

时间 Time	类型 Type	数量 Number	百分比 %	时间 Time	类型 Type	数量 Number	百分比 %
1955–1964	采集 Collection	6	2.33	1985–1994	采集 Collection	56	21.79
1982–1990	命名 Naming	9	4.41	2001–2005	命名 Naming	121	59.31
1965–1974	采集 Collection	1	0.39	1995–2004	采集 Collection	160	62.26
1991–1995	命名 Naming	28	13.73	2006–2010	命名 Naming	11	5.39
1975–1984	采集 Collection	23	8.95	2005–2014	采集 Collection	11	4.28
1996–2000	命名 Naming	27	13.24	2010–2015	命名 Naming	8	3.92

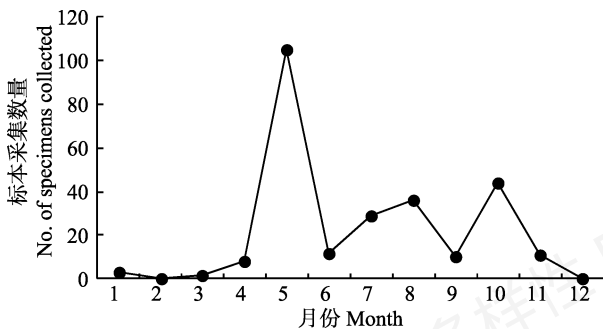


图1 荔波世界自然遗产地动物模式标本采集数量

Fig. 1 Number of animal type specimens collected in the Libo World Nature Heritage Site

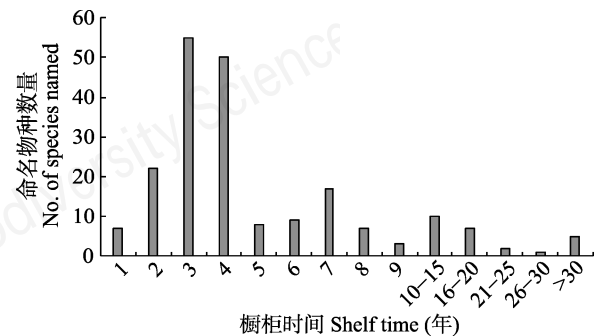


图2 荔波世界自然遗产地动物模式标本橱柜时间

Fig. 2 Shelf time of animal type specimens collected in the Libo World Nature Heritage Site

学报》, 发表文献19篇, 物种29种; 有7个中文期刊仅发表了1篇文献和1个物种。外文期刊以*Florida Entomologist*最多, 发表文献3篇, 物种4个; 其次是*Zootaxa*, 发表文献2篇, 物种2个; 8个外文期刊只发表了1篇文献和1个物种。

从发表物种数上看, 有67个物种以新种(模式种)发表在30个中英文期刊, 130个物种以新种(模式种)出版在《荔波景观昆虫》, 6种出版在《贵州农林昆虫志卷4》, 1种出版在《中国瓢蜡蝉和短翅蜡蝉》。

2.5 以荔波命名的物种

用标本采集地地名作为物种名是物种命名的方式之一。遗产地以荔波作为物种名的模式标本有17种: 荔波双边凹螺(*Chamalycaeus libonensis*)、荔波倍唇螺(*Diplommatina liboensis*)、荔波真管螺(*Euphaedusa libonensis*)、荔波类球蛛(*Nesticus libo*)、荔波胎拉蛛(*Taira liboensis*)、荔波波蚱(*Bolivaritettix liboensis*)、荔波瘤股蚱(*Tuberfemurus liboensis*)、荔波短肛虫蝽(*Baculum liboensis*)、荔波长柄茧蜂(*Streblocera (Eutanycerus) liboensis*)、荔波淡毛三节叶蜂(*Arge libona*)、荔波平缝叶蜂(*Nesoselandria libona*)、荔波方颜叶蜂(*Pachyprotarsis libona*)、荔波类广蜡蝉(*Ricanoides liboensis*)、荔波沟茎飞虱(*Sulculus liboensis*)、荔波金线鲃(*Sinocyclocheilus liboensis*)、荔波壁虎(*Gekko liboensis*)、荔波 睑虎(*Goniurosaurus liboensis*)。

3 讨论

采集于荔波世界自然遗产地的动物模式标本共1,511号, 涉及物种204种, 隶属于3门6纲22目60科, 形成了荔波世界自然遗产地动物模式标本名录, 为履行世界自然遗产中心的要求和遗产地的保护工作提供科学依据。

国家和地区要开展分类工作, 需要大量经过权威人士鉴定并定名的标本, 尤其是模式标本, 而影响一个地区模式标本种类数量的因素有很多, 包括物种丰富度和多度、研究时间、研究次数、研究区域生态环境、受关注程度、管理部门的科研态度等(杨星科等, 1991; 罗童, 1998; 曹全芝等, 2013)。荔波世界自然遗产地有长达65年的动物模式标本采集历史, 研究者涉及国内外学者及众多高校、研究所。然而, 荔波遗产地的动物模式标本仅有204种, 与猫儿山的98种(王邵能等, 2011)、大围山的219种

(程洪文等, 2010)、金佛山的289种(丁博等, 2014)、罗浮山的20种(邱国权等, 2014)、神农架的275种(周友兵等, 2017)相比, 仅处于中等偏上水平。究其原因, 这可能与研究时间有关: 遗产地采集时间的间隔为58年, 命名时间跨度为13年, 采集与命名之间的跨度为61年。而最近的采集时间是2014年, 文献发表和物种命名时间是2015年。

研究表明, 遗产地动物模式标本物种数量在纲、目、科存在严重的不平衡现象。在纲级分类水平上, 以昆虫纲最多, 达166种, 占模式标本总数的81.37%; 最少的为腹足纲, 8种, 占模式标本总数的3.92%。在目级水平上, 以半翅目最多, 62种, 占模式标本总数的30.39%; 其次是膜翅目, 47种, 占模式标本总数的23.04%; 物种数量最少的有4目(新进足腹目、中气门目、螳螂目、广翅目), 各1种, 分别占模式标本总数的0.49%。在科级水平上, 以叶蝉科最多, 42种, 占模式标本总数的20.59%; 其次为叶峰科, 41种, 占模式标本总数的20.09%; 数量最少的有23科, 各1种, 分别占模式标本总数的0.49%。

尽管荔波世界自然遗产地开展过多次大规模调查和专项调查(周正贤, 1987; 李子忠和金道超, 2002), 但仍然有新种不断被发现, 除正式发表并命名的204种物种外, 还有27种物种出现在各高校的硕博学位论文中, 未正式发表(陈明利, 2002^①; 戴仁怀, 2005; 张斌, 2006^②; 刘浩宇, 2007^③; 孟泽洪, 2009^④; 黎艳, 2009^⑤; 张旭, 2010; 李文亮, 2014; 席玉强, 2015; 蒋志强, 2015^⑥; 邓维安, 2016; 温清, 2018^⑦; 刘弢, 2018^⑧)。一方面说明遗产地仍然存在被低估的可能性, 有很大的空间值得利用, 另一方面说明遗产地生物多样性高、物种资源丰富。

①陈明利 (2002) 中国钩瓣叶蜂属系统分类研究. 硕士学位论文, 中南林学院, 长沙.

②张斌 (2006) 中国片角叶蝉亚科分类及系统发育研究. 硕士学位论文, 贵州大学, 贵阳.

③刘浩宇 (2007) 中国蟋蟀科系统学初步研究(直翅目: 蟋蟀总科). 硕士学位论文, 河北大学, 保定.

④孟泽洪 (2009) 中国大叶蝉亚科分子系统学研究(半翅目: 叶蝉科). 硕士学位论文, 贵州大学, 贵阳.

⑤黎艳 (2009) 贵州茂兰自然保护区陆生贝类物种多样性及其动物地理学研究. 硕士学位论文, 贵州师范大学, 贵阳.

⑥蒋志强 (2015) 贵州囊蟊科分类研究(蜚蠊亚纲: 中气门目: 囊蟊总科). 硕士学位论文, 贵州大学, 贵阳.

⑦温清 (2018) 贵州省喀斯特洞穴昆虫分类研究. 硕士学位论文, 贵州师范大学, 贵阳.

⑧刘弢 (2018) 贵州南部及西南部典型洞穴鱼类物种多样性研究. 硕士学位论文, 贵州师范大学, 贵阳.

对于遗产地动物分类的进一步深入研究,应加强探索遗产地生物资源现状,以便为生物多样性保护工作提供科学依据。对此,我们提出以下建议:(1)加强遗产地与国内外科研机构及高校的合作与交流,开展生物资源调查与保护研究项目以及科研人才的培养;(2)停止以牺牲生态环境为代价的开发,对已开发的景区进行调整,加强对生物多样性及生境修复方面的基础研究;(3)加快完成遗产地立法工作,建立一套合理有序的管理、监测、保护和科研体系;(4)遗产地应秉承“保护为主、科学发展、持续利用”的原则探索出适合自身的荔波模式。

致谢: 感谢茂兰国家级自然保护区兰洪波、贵州大学昆虫研究所严斌博士在文献资料方面提供帮助,贵州师范大学研究生周旭林、张旭帮助查找部分文献,在此一并致谢。

参考文献

- Bai M, Cui JZ, Hu JY, Li LZ (2014) Catalogue of the Insect Type Specimens Deposited in China, Vol. 3. China Forestry Publishing House, Beijing. (in Chinese) [白明, 崔俊芝, 胡佳耀, 李利珍 (2014) 中国昆虫模式标本名录, (第3卷). 中国林业出版社, 北京.]
- Cao CQ, Chen SZ, Tong C (2013) A checklist of type specimens of insect from Mount Emei of Sichuan Province. *Journal of Leshan Normal University*, 28, 38–45. (in Chinese with English abstract) [曹成全, 陈申芝, 童超 (2013) 四川峨眉山昆虫模式标本名录. *乐山师范学院学报*, 28, 38–45.]
- Cheng HW, Zhang GL, Yang ZG (2010) The holotype plants and their conservation and utilization in Daweishan Nature Reserve in Yunnan. *Forest Inventory and Planning*, 35(2), 58–62. (in Chinese with English abstract) [程洪文, 张贵良, 杨治国 (2010) 云南大围山国家级自然保护区模式标本植物及其保护利用. *林业调查规划*, 35(2), 58–62.]
- Cheng XS, Zhang ZG, Chang ZM (2014) Issidae and Caliscelidae (Hemiptera, Fulgoroidea) from China. Guizhou Science and Technology Publishing House, Guiyang. (in Chinese). [陈祥盛, 张争光, 常志敏 (2014) 中国瓢蜡蝉和短翅蜡蝉. 贵州科技出版社, 贵阳.]
- Cui JZ, Bai M, Fan RJ, Wu H (2009) Catalogue of the Insect Type Specimens Deposited in China, Vol. 2. China Forestry Publishing House, Beijing. (in Chinese) [崔俊芝, 白明, 范仁俊, 吴鸿 (2009) 中国昆虫模式标本名录(第2卷). 中国林业出版社, 北京.]
- Cui JZ, Bai M, Wu H, Ji LQ (2007) Catalogue of the Insect Type Specimens Deposited in China, Vol. 1. China Forestry Publishing House, Beijing. (in Chinese) [崔俊芝, 白明, 吴鸿, 纪力强 (2007) 中国昆虫模式标本名录(第1卷). 中国林业出版社, 北京.]
- Dai RH (2005) Taxonomic, Faunistic and Phylogenetic Studies on the Subfamily Euscelinae from China (Homoptera: Cicadellidae). PhD dissertation, Zhejiang University, Hangzhou. (in Chinese with English abstract) [戴仁怀 (2005) 中国秧叶蝉亚科区系分类及系统发育研究. 博士学位论文, 浙江大学, 杭州.]
- Deng WA (2016) Taxonomic Study of Tetrigoidea from China. PhD dissertation, Huazhong Agricultural University, Wuhan. (in Chinese with English abstract) [邓维安 (2016) 中国蚌总科分类学研究. 博士学位论文, 华中农业大学, 武汉.]
- Ding B, Hua B, Wen HJ, Deng HP, Ding X (2014) On floristic study and scientific name revision of seed type specimens distributed in Jinfo Mountain Nature Reserve. *Journal of Southwest Normal University (Natural Science)*, 39(12), 47–52. (in Chinese with English abstract) [丁博, 华波, 文海军, 邓洪平, 丁醒 (2014) 金佛山自然保护区种子植物模式标本物种的区系分析及学名修订. *西南师范大学学报 (自然科学版)*, 39(12), 47–52.]
- Du LN, Chen XY, Yang JX (2013) A catalog of fish specimens preserved within Kunming Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences. *Zoological Research*, 34, 345–360. (in Chinese with English abstract) [杜丽娜, 陈小勇, 杨君兴 (2013) 中国科学院昆明动物研究所鱼类模式标本名录. *动物学研究*, 34, 345–360.]
- Fontaine B, Perrard A, Bouchet P (2012) 21 years of shelf life between discovery and description of new species. *Current Biology*, 22, 943–944.
- Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences (1991) Catalogue of the Type Specimens In the Insect Collection of the Institute of Zoology Academia Sinica, China. Agricultural Publishing House, Beijing. (in Chinese) [中国科学院动物研究所 (1991) 中国科学院动物研究所昆虫标本馆藏模式标本名录. 农业出版社, 北京.]
- Lan HB, Ran JC, Meng HL, Yu P, Xu H, Deng BL (2009) An overview on biodiversity and its protection in Maolan Nature Reserve. *Journal of Mountain Agriculture and Biology*, 28, 119–125. (in Chinese with English abstract) [兰洪波, 冉景丞, 蒙惠理, 玉屏, 徐获, 邓碧林 (2009) 茂兰自然保护区生物物种多样性及其保护. *山地农业生物学报*, 28, 119–125.]
- Li WL (2014) Systematics of Lauxaniidae (Diptera: Lauxaniidae) from Southwest China. PhD dissertation, China Agricultural University, Beijing. (in Chinese with English abstract) [李文亮 (2014) 中国西南地区缟蝇科(双翅目: 缟蝇总科)系统分类研究. 博士学位论文, 中国农业大学, 北京.]
- Li ZZ, Cheng XS (1999) Nirvaninae from China (Homoptera, Cicadellidae). Guizhou Science and Technology Publishing House, Guiyang. (in Chinese). [李子忠, 陈祥盛 (1999) 中国隐脉叶蝉(同翅目: 叶蝉科). 贵州科技出版社, 贵阳.]
- Li ZZ, Jin DC (2002) Maolan Landscape Insects. Guizhou Science and Technology Publishing House, Guiyang. (in

- Chinese) [李子忠, 金道超 (2002) 茂兰景观昆虫. 贵州科技出版社, 贵阳.]
- Luo T (1998) Catalogue of the mammal type specimens preserved in the Mammal Collection of the Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences. *Acta Zootaxonomica Sinica*, 23, 333–335. (in Chinese with English abstract) [罗童 (1998) 中国科学院动物研究所兽类标本馆藏模式标本名录. *动物分类学报*, 23, 333–335.]
- Qiu GQ, Deng HG, Miao SY, Tao WQ, Long LD, Zeng GC (2014) Origin of type specimen and specialty plants named with Luofushan. *Science and Technology Innovation Herald*, 11(36), 90. (in Chinese) [邱国权, 邓华格, 缪绅裕, 陶文琴, 龙连娣, 曾庆昌 (2014) 以罗浮山命名的模式标本产地及特产植物考证. *科技创新导报*, 11(36), 90.]
- Ran JC, Chen HM, Chen ZR, Yu DL, Yu P (2001) The present situation of poaching and wildlife conservation measures in Maolan Nature Reserve. *Biodiversity Science*, 9, 482–486. (in Chinese with English abstract) [冉景丞, 陈会明, 陈正仁, 余登利, 玉屏 (2001) 茂兰自然保护区内捕猎现状与野生动物保护. *生物多样性*, 9, 482–486.]
- Tang YC (1984) Introduction of International Code of Plant nomenclature (VI). *Chinese Bulletin of Botany*, 2(4), 58–61. (in Chinese with English abstract) [汤彦承 (1984) 国际植物命名法规简介(VI). *植物学通报*, 2(4), 58–61.]
- Wang SN, Pan D, Wen ZH, Huang JH (2011) A checklist of type specimens of insects from Maershan Nature Reserve of Guangxi, China. *Journal of Guangxi Normal University (Natural Science Edition)*, 29, 122–131. (in Chinese with English abstract) [王邵能, 潘冬, 文忠华, 黄建华 (2011) 广西猫儿山自然保护区昆虫模式标本名录. *广西师范大学学报(自然科学版)*, 29, 122–131.]
- Xi YQ (2015) Systematics of Milichiidae from China (Diptera). PhD dissertation, China Agricultural University, Beijing. (in Chinese with English abstract) [席玉强 (2015) 中国叶蝇科系统分类研究 (双翅目). 博士学位论文, 中国农业大学, 北京.]
- Xiong KN (2006) South China Karst Cone Karst Ecological Processes and Biodiversity of Libo. Guizhou People's Publishing House, Guiyang. (in Chinese) [熊康宁 (2006) 中国南方喀斯特荔波锥状喀斯特生态过程与生物多样性. 贵州人民出版社, 贵阳.]
- Xiong KN, Li GC, Wang LY (2012) Study on the protection and sustainable development of South China Karst Libo World Nature Heritage Site. *Chinese Landscape Architecture*, 28(8), 66–71. (in Chinese) [熊康宁, 李高聪, 王玲玉 (2012) 中国南方喀斯特荔波世界自然遗产地保护与可持续发展. *中国园林*, 28(8), 66–71.]
- Xu Y (1992) Allotype management in academic research. *Archives Science Bulletin*, 2(5), 37–41. (in Chinese) [徐阳 (1992) 科学研究中模式标本档案的管理. *档案学通讯*, 2(5), 37–41.]
- Yang JK (1997) Allotype should be appointed as far as possible. *Acta Zootaxonomica Sinica*, 22, 441. (in Chinese with English abstract) [杨集昆 (1997) 模式标本中宜尽量指定配模. *动物分类学报*, 22, 441.]
- Yang XK, Sun HG, Jiang GM (1991) Catalogue of the Insect Type Specimens Deposited in Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences. China Agriculture Press, Beijing. (in Chinese) [杨星科, 孙洪国, 江国妹 (1991) 中国科学院动物研究所昆虫标本馆藏模式标本名录. 中国农业出版社, 北京.]
- Zhang X (2010) The Study on Systematics of Subfamily Phylinae from China (Hemiptera: Heteroptera: Miridae). PhD dissertation, Nankai University, Tianjin. (in Chinese with English abstract) [张旭 (2010) 中国叶盲蝽亚科的系统学研究(半翅目: 异翅亚目: 盲蝽科). 博士学位论文, 南开大学, 天津.]
- Zhou YB, Yu XL, Wu N, Shen GZ, Xiong GM, Xu WT, Fan DY, Zhao CM, Xie ZQ (2017) A catalogue of animal type from the Shennongjia World Nature Heritage Site, China. *Biodiversity Science*, 25, 513–517. (in Chinese with English abstract) [周友兵, 余小林, 吴楠, 申国珍, 熊高明, 徐文婷, 樊大勇, 赵常明, 谢宗强 (2017) 神龙架世界自然遗产地动物模式标本名录. *生物多样性*, 25, 513–517.]
- Zhou ZX (1987) Scientific Survey of Maolan Karst Forest. Guizhou People's Publishing House, Guiyang. (in Chinese) [周正贤 (1987) 茂兰喀斯特森林科学考察集. 贵州人民出版社, 贵阳.]

(责任编辑: 黄晓磊 责任编辑: 时意专)

附录 Supplementary Material

附录1 中国荔波世界自然遗产地动物模式标本名录

Appendix 1 Checklist of animal type specimens in the Libo World Natural Heritage Site of China

<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2019246-1.pdf>

附录2 中国荔波世界自然遗产地动物模式标本发表的原始文献

Appendix 2 Checklist of the original references recording type specimens in the Libo World Natural Heritage Site of China

<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2019246-2.pdf>

附录3 中国荔波世界自然遗产地动物模式标本馆藏单位

Appendix 3 Collection units of animal type specimens from the Libo World Natural Heritage Site of China

<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2019246-3.pdf>

附录1 中国荔波世界自然遗产地动物模式标本名录

Appendix 1 Checklist of animal type specimens in the Libo World Natural Heritage Site of China

软体动物门 Mollusca

一、腹足纲 Gastropoda

(一) 中腹足目 Mesogastropoda

1 环口螺科 Cyclophoridae

(1) 荔波双边凹螺 *Chamalycaeus libonensis* Chen, Li et Luo

陈德牛等. 2003. *Acta Zootaxonomica Sinica* (动物分类学报), 13, 614–620.

标本信息: 正模标本 1 个, 贵州省荔波县封洞, 2001-07-08, 陈德牛、黎道洪、罗泰昌采。副模标本 45 个, 贵州省荔波县封洞, 2001-07-08, 陈德牛、黎道洪、罗泰昌采。

原始发表文献编号: [1] (见附录 2, 下同)

标本存放地名称缩写: IZ-CAS (见附录 3, 下同)

(2) 荔波倍唇螺 *Diplommatina liboensis* Ran, Chen et Zhang

冉景丞等. 1999. *Acta Zootaxonomica Sinica* (动物分类学报), 20, 281–284.

标本信息: 正模标本 1 个, 贵州省荔波县小七孔石炭森林中, 1997-08-13, 冉景丞、陈德牛、张国庆采。副模标本 87 个, 贵州省荔波县小七孔石炭森林中, 1997-08-13, 冉景丞、陈德牛、张国庆采。

原始发表文献编号: [2]

标本存放地名称缩写: IZ-CAS

(3) 小七孔倍唇螺 *Diplommatina xiaoqikongensi* Ran, Chen et Zhang

冉景丞等. 1999. *Acta Zootaxonomica Sinica* (动物分类学报), 20, 281–284.

标本信息: 正模标本 1 个, 贵州省荔波县小七孔石炭森林中, 1997-08-13, 冉景丞、陈德牛、张国庆采。副模标本 38 个, 贵州省荔波县小七孔石炭森林中, 1997-08-13, 冉景丞、陈德牛、张国庆采。

原始发表文献编号: [2]

标本存放地名称缩写: IZ-CAS

(4) 茂兰腹皱螺 *Gastroptychia maolanensis* Luo, Chen et Zhang

罗泰昌等. 2002. *Acta Zootaxonomica Sinica* (动物分类学报), 21, 50–52.

标本信息: 正模标本 1 个, 贵州省荔波县茂兰石炭森林中, 1998-07-12, 罗泰昌、陈德牛、张国庆采。副模标本 28 个, 贵州省荔波县茂兰石炭森林中, 1998-07-12, 罗泰昌、陈德牛、张国庆采。

原始发表文献编号: [3]

标本存放地名称缩写: IZ-CAS

(5) 茂兰沟螺 *Dioryx maolanensis* Luo, Zhang et Zhou

罗泰昌等. 2009. *Acta Zootaxonomica Sinica* (动物分类学报), 34, 862–864.

标本信息: 正模标本 1 个, 贵州省荔波县茂兰石炭森林中, 2001-07-09, 罗泰昌、张卫红、周卫川采。副模标本 6 个, 贵州省荔波县茂兰石炭森林中, 1998-07-12, 罗泰昌、张卫红、周卫川采。

原始发表文献编号: [4]

标本存放地名称缩写: IZ-CAS

(二) 柄眼目 Stylommatophora

2 扭轴蜗牛科 Streptaxidae

(6) 茂兰弯螺 *Sinoennea maolanensis* Luo, Zhou et Chen

罗泰昌等. 2004. *Acta Zootaxonomica Sinica* (动物分类学报), 17, 77–79.

标本信息: 正模标本 1 个, 贵州省荔波县茂兰, 2001-07-09, 罗泰昌、周卫川、陈德牛采。副模标本 4 个, 贵州省荔波县茂兰, 2001-07-09, 罗泰昌、周卫川、陈德牛采。

原始发表文献编号: [5]

标本存放地名称缩写: IZ-CAS

3 烟管螺科 Clausiliidae

(7) 荔波真管螺 *Euphaedusa libonensis*, Li, Luo et Chen

黎道洪等. 2003. *Acta Zootaxonomica Sinica* (动物分类学报), 26, 446–447.

标本信息: 正模标本 1 个, 贵州省荔波董背洞, 2001-07-08, 黎道洪、罗泰昌、陈德牛采。副模标本 4 个, 贵州省荔波董背洞, 2001-07-08, 黎道洪、罗泰昌、陈德牛采。

原始发表文献编号: [6]

标本存放地名称缩写: IZ-CAS

(三) 新进腹足目 Caenogastropoda

4 倍唇螺科 Diplommatinidae

(8) 茂兰阿勇螺 *Arinia maolanensis* Zhang, Chen et Zhou

张卫红等. 2013. *Acta Zootaxonomica Sinica* (动物分类学报), 38, 773–775.

标本信息: 正模标本 1 个, 贵州省荔波县茂兰洞腮, 2001-07-09, 张卫红、陈德牛、周卫川采。副模标本 135 个, 贵州省荔波县茂兰洞腮, 2001-07-09, 张卫红、陈德牛、周卫川采。

原始发表文献编号: [7]

标本存放地名称缩写: IZ-CAS

节肢动物门 Arthropoda

二、甲壳纲 Crustacea

(四) 十足目 Decapoda

5 溪蟹科 Potamidae

(9) 珍蟹 *Daipotamon minos*

Peter K L. et al. 1996. Proceedings of the Biololocal Society Of Washington, 109, 476–481.

标本信息: 正模♂, 标本编号为: 1996. 1044, 中国贵州省南部荔波县贾班, 1993-03-05, Peter 采。副模 2♀, 标本编号为: 1996. 1045–1046; 中国贵州省南部荔波县贾班, 1993-03-05, Peter 采; 副模 2♀, 标本编号为: 1996. 1047–1048; 中国贵州省南部荔波县贾班, 1993-03-05, Peter 采; 副模 1♀, 标本编号为: 1996. 1049; 中国贵州省南部荔波县贾班, 1993-03-05, Peter 采。

原始发表文献编号: [8]

标本存放地名称缩写: UL(正模和标本号为 1996. 1047–1048 的副模)、NUS(标本号为 1996. 1045–1046 的副模)、IZ-CAS(标本号为 1996. 1049 的副模)

6 米虾科 Achilidae

(10) 洞穴米虾 *Caridina caverna* Chen

梁象秋. 2005. Acta Zootaxonomica Sinica (动物分类学报), 36, 529–534.

标本信息: 正模 1♂, 荔波县洞塘乡板寨村消水洞, 2002-05-07, 陈会明采。副模 1♀, 荔波县洞塘乡板寨村消水洞, 2002-05-07, 陈会明采。

原始发表文献编号: [9]

标本存放地名称缩写: SHOU

(11) 锐刺米虾 *Caridina acuta* Chen

梁象秋. 2005. Acta Zootaxonomica Sinica (动物分类学报), 36, 529–534.

标本信息: 正模♂, 荔波县翁昂乡吉扰村拉标桥洞, 2003-1-21, 陈会明采。副模 1♂、4♀♀, 荔波县翁昂乡吉扰村拉标桥洞, 2003-04-08, 陈会明采。

原始发表文献编号: [9]

标本存放地名称缩写: SHOU

(12) 短指新米虾 *Neocaridina brevidactyla* Chen

梁象秋. 2005. Acta Zootaxonomica Sinica (动物分类学报), 36, 529–534.

标本信息: 正模♀, 荔波县洞塘乡板寨村消水洞, 2003-01-16, 陈会明采。副模 2♀♀、1♂, 荔波县洞塘乡板寨村消水洞, 2002-05-07, 陈会明采。

原始发表文献编号: [9]

标本存放地名称缩写: SHOU

三、蛛行纲 Arachnida

(五) 蜘蛛目 Araneae

7 泰莱蛛科 Telemidae

(13) 凉席泰莱蛛 *Telema liangxi* Chen

陈会明等. 2002. *Acta Zootaxonomica Sinica* (动物分类学报), 14, 82–84.

标本信息: 正模♂, 贵州荔波县茂兰自然保护区凉席洞, 1999-11-05, 陈会明采。副模 2♀♀, 采集资料同正模。

原始发表文献编号: [10]

标本存放地名称缩写: HBU

(14) 董背泰莱蛛 *Telema liangxi* Chen

Wang XP et al. 1998. *Acta Zoologica Taiwanica* (动物分类学报), 9, 93–96.

标本信息: 正模♂, 贵州荔波县茂兰自然保护区董背洞, 1994-11-05, 陈会明采。

原始发表文献编号: [11]

标本存放地名称缩写: HBU

8 弱蛛科 Leptonetidae

(15) 镰形弱蛛 *Leptoneta falcata* Chen, Gao et Zhu

陈会明等. 2000. *Acta Arachnologica Sinica* (蛛形学报), 3, 10–13.

标本信息: 正模♂, 贵州茂兰, 1998-08-15, 陈会明采。副模♀, 贵州茂兰, 1998-08-15, 陈会明采。

原始发表文献编号: [12]

标本存放地名称缩写: HBU

(16) 徐氏弱蛛 *Leptoneta xui* Chen, Gao et Zhu

陈会明等. 2000. *Acta Arachnologica Sinica* (蛛形学报), 3, 10–13.

标本信息: 正模♂, 贵州茂兰, 1998-08-15, 陈会明采。副模 1♂, 贵州茂兰, 1998-08-15, 陈会明采。

原始发表文献编号: [12]

标本存放地名称缩写: HBU

9 栲足蛛科 Ctenidae

(17) 茂兰阿纳蛛 *Anahita maolana* Zhu et Chen

朱明生等. 1999. Sinozoologia (动物学会论文集), 73–76.

标本信息: 正模♂, 贵州茂兰自然保护区, 1997-08-10, 陈会明采。副模♀, 贵州茂兰自然保护区, 1997-08-10, 陈会明采。

原始发表文献编号: [13]

标本存放地名称缩写: HBU

10 拟平腹蛛科 Zodariidae

(18) 茂兰玛琳蛛 *Mallinella maolanensis* Wang, Ran et Chen

Wang XP et al. 1999. Bulletin British Arachnological Society, 11, 193–194.

标本信息: 正模♂, 贵州茂兰自然保护区, 1997-08-10, 陈会明采。

原始发表文献编号: [14]

标本存放地名称缩写: HBU

11 巨蟹蛛科 Sparassidae

(19) 双叉异足蛛 *Heteropoda bifurcata* Wang, Chen et Zhu

王洪海等. 2002. Journal of Baoding Normal College (保定师范专科学校学报), 22, 18–19.

标本信息: 正模♂, 贵州荔波县洞塘乡白鹇山, 1998-09-02, 陈会明采。

原始发表文献编号: [15]

标本存放地名称缩写: BDU

12 类球蛛科 Achilidae

(20) 荔波类球蛛 *Nesticus libo* Chen

陈会明等. 2005. Acta Zootaxonomica Sinica (动物分类学报), 28, 735–736.

标本信息: 正模 1♂, 贵州茂兰国家级自然保护区翁外洞, 2000-11-13, 陈会明采。副模 1♂、4♀♀, 贵州茂兰国家级自然保护区翁外洞, 2000-11-13, 陈会明采。

原始发表文献编号: [16]

标本存放地名称缩写: HBU(正模)、MLNNR(副模)

(21) 宋氏小类球蛛 *Nesticella songi* Chen

Chen HM et al. 2004. Acta Zootaxonomica Sinica (动物分类学报), 29, 87–88.

标本信息: 正模♂, 贵州荔波县茂兰自然保护区拔水洞, 2001-07-07, 陈会明采。副模 1♂、2♀♀, 贵州荔

波县茂兰自然保护区拔水洞, 2001-07-07, 陈会明采。

原始发表文献编号: [17]

标本存放地名称缩写: HBU(正模)、MLNNR(副模)

(22) 荔波胎拉蛛 *Taira liboensis* Zhu, Chen et Zhang

朱明生等, 2004. Journal of Hebei University (Natural Science Edition) (河北大学学报 (自然科学版)), 17, 61–64.

标本信息: 正模♀, 贵州荔波县水江洞, 2001-07-08, 陈会明采。副模 1♂、8♀♀, 贵州荔波县水江洞, 2001-07-08, 陈会明采。

原始发表文献编号: [18]

标本存放地名称缩写: HBU

13 球体蛛科 Theridiosomatidae

(23) 科氏纳尔蛛 *Wendilgarda coddingtoni* Zhu, Zhang et Chen

Zhu MS et al. 2001. Acta Zoologica Taiwanica (动物分类学报), 12, 1–7.

标本信息: 正模♂, 贵州省荔波县, 1997-10-06, 陈会明采。

原始发表文献编号: [19]

标本存放地名称缩写: HBU

14 球蛛科 Theridiidae

(24) 黑斑肥腹蛛 *Steatoda nigrimaculata* Zhang, Chen et Zhu

张俊霞等. 2001. Journal of Hebei University (Natural Science Edition) (河北大学学报 (自然科学版)), 32, 305–309.

标本信息: 正模♂, 贵州省荔波县, 1997-10-06, 陈会明采。

原始发表文献编号: [20]

标本存放地名称缩写: HBU

(25) 弯钩肥腹蛛 *Steatoda uncata* Zhang, Chen et Zhu

张俊霞等. 2001. Journal of Hebei University (Natural Science Edition) (河北大学学报 (自然科学版)), 32, 305–309.

标本信息: 正模♂, 贵州省荔波县, 1998-08-20, 陈会明采。

原始发表文献编号: [20]

标本存放地名称缩写: HBU

(六) 中气门目 Mesostigmata

15 囊螨科 Ascidae

(26) 囊毛绥螨 *Lasioseius scrotiformis* Jiang et Jin

蒋志强等. 2015. *Journal of Mountain Agriculture and Biology* (山地农业生物学报), 34, 7–13.

标本信息: 正模♀, 贵州省都匀市斗篷山落叶层(1000–1100m), 2013-08-09, 蒋志强、刘志刚、黄振兴采。

副模 18♀♀, 贵州省茂兰国家级自然保护区(900–1000m), 2013-08-12, 蒋志强、刘志刚、黄振兴采; 副模 3♂♂, 贵州省黔南州独山县森林公园(1000–1100m), 2013-08-15, 蒋志强、刘志刚、黄振兴采。

原始发表文献编号: [21]

标本存放地名称缩写: GZU

四、昆虫纲 Insecta

(七) 直翅目 Orthoptera

16 露螽科 Phaneropteridae

(27) 细尾拟鼓鸣螽 *Subibulbis gracilis* Shi

石福明. 2002. *Insects form Maolan Landscapes* (茂兰景观昆虫), pp. 138.

标本信息: 正模♂, 贵州荔波茂兰, 19980525, 王举全采。

原始发表文献编号: [22]

标本存放地名称缩写: SWU

(28) 双刺奇螽 *Mirollia bispina* Shi

石福明等. 2005. *Acta Entomologica Sinica* (昆虫学报), 33, 954–959.

标本信息: 正模♂, 贵州荔波, 2000-VIII-22, 石福明采。副模 6♂♂、2♀♀, 贵州荔波, 2000-VIII-21, 石福明采; 副模 1♂, 贵州荔波, 1998-X-23, 陈会明采。

原始发表文献编号: [23]

标本存放地名称缩写: HBU

17 蚱螽科 Meconematidae

(29) 扩板剑螽 *Xiphidiopsis tonikosa* Shi et Chen

石福明等. 2002. *Acta Entomologica Sinica*, 2002, 20 (03), 65–68.

标本信息: 正模♂, 贵州荔波, 2000-08-22, 石福明采。配模 3♂♂、3♀♀, 贵州荔波, 2000-08-22–24, 石福明采; 配模 1♂, 贵州荔波, 2000-07-26, 陈会明采。

原始发表文献编号: [24]

标本存放地名称缩写: SWU

(30) 钳尾剑螽 *Xiphidiopsis forcipa* Shi et Chen

石福明等. 2002. Acta Entomologia Sinica, 20, 65–68.

标本信息: 正模♂, 贵州荔波, 1998-08-31, 陈会明采。

原始发表文献编号: [24]

标本存放地名称缩写: SWU

18 短翼蚱科 Metrodoridae

(31) 荔波波蚱 *Bolivaritettix liboensis* Zhen et Shi

郑哲民等. 2004. Journal of Shaanxi Normal University (Natural Science Edition) (陕西师范大学学报 (自然科学版)), 17, 80–81.

标本信息: 正模♂, 贵州荔波, 2000-08-19, 石福明采。副模 1♂, 贵州荔波, 2000-08-19, 石福明采。

原始发表文献编号: [25]

标本存放地名称缩写: SXNU

19 枝背蚱科 Cladonotidae

(32) 荔波瘤股蚱 *Tuberfemurus liboensis* Deng, Zhen et Wei

邓维安等. 2009. Acta Zoological Systematics (动物分类学报), 34, 211–213.

标本信息: 正模♀, 贵州荔波(茂兰)(600m), 2008-05-02, 邓维安采。副模 1♂、1♀, 贵州荔波(茂兰)(600m), 2008-05-02, 邓维安采。

原始发表文献编号: [26]

标本存放地名称缩写: SXNU

(八) 襜翅目 Plecoptera

20 襜科 Perlidae

(33) 茂兰新襜 *Ncoperla maolanensis* Yang et Yang

杨定等. 1993. Entomotaxonomia (昆虫分类学报), 37, 235–238.

标本信息: 正模♂, 贵州板寨, 1990-V-14, 杨集昆、刘志琦采。

原始发表文献编号: [27]

标本存放地名称缩写: CAU

(34) 双瘤新襜 *Ncoperla maolanensis* Yang et Liu

杜予州. 2000. Entomotaxonomia (昆虫分类学报), 3, 1–5.

标本信息: 正模♂, 贵州荔波(茂兰自然保护区三岔河), 1994-VII-8, 杜予州采。副模 1♂、1♀, 采集资料同前

原始发表文献编号: [28]

标本存放地名称缩写: CAU

(35) 曲囊新襖 *Ncoperla maolanensis* Yang et Liu

杜予州. 2000. Entomotaxonomia (昆虫分类学报), 3, 1–5.

标本信息: 正模♂, 贵州荔波 (小七孔), 1994-VII-12, 杜予州采。副模 9♂♂、11♀♀, 采集资料同前; 1♂、2♀♀, 贵州荔波(大七孔), 1994-VII-6, 杜予州采; 2♂♂, 贵州思南(大坝), 1994-VII-24, 杜予州采; 3♂♂、3♀♀, 贵州凤岗(城关), 1994-VII-25, 杜予州采; 2♂♂、2♀♀, 贵州罗甸(八茂), 1994-IX-16, 陈祥盛、张亚洲采。

原始发表文献编号: [28]

标本存放地名称缩写: CAU

(36) 短宽沟襖 *Kamimuria brevilata* Du

杜予州等. 2002. Insects form Maolan Landscapes (茂兰景观昆虫), pp. 110.

标本信息: 正模♂, 贵州(茂兰的小七孔), 19940712, 杜予州采。副模 15♂♂、8♀♀, 采集资料同前。

原始发表文献编号: [29]

标本存放地名称缩写: YZU

(37) 茂兰沟襖 *Kamimuria maolanensis* Du

杜予州等. 2002. Insects form Maolan Landscapes (茂兰景观昆虫), pp. 111.

标本信息: 正模♂, 贵州荔波(茂兰的三岔河), 19940708, 杜予州采。副模 4♀♀, 采集资料同前。

原始发表文献编号: [30]

标本存放地名称缩写: YZU

(38) 小齿沟襖 *Kamimuria microda* Du

杜予州等. 2002. Insects form Maolan Landscapes (茂兰景观昆虫), pp. 112.

标本信息: 正模♂, 贵州荔波(茂兰三岔河), 19940708, 杜予州采。副模 4♂♂、1♀♀, 采集资料同前; 2♂♂、1♀♀, 贵州荔波(茂兰的板寨), 19940710, 杜予州采; 2♂♂, 贵州荔波(茂兰的小七孔), 19940712, 杜予州采。

原始发表文献编号: [31]

标本存放地名称缩写: YZU

(39) 李氏沟襖 *Kamimuria lii* Du

杜予州等. 2002. Insects form Maolan Landscapes (茂兰景观昆虫), pp. 110.

标本信息: 正模♂, 贵州荔波茂兰(三岔河), 采集时间不详, 杜予州采。

原始发表文献编号: [29]

标本存放地名称缩写: YZU

21 卷襱科 Leuctridae

(40) 中华诺襱 *Rhopalopsola sinensis* Yang et Yang

杨定等. 1993. Entomotaxonomia (昆虫分类学报), 37, 235–238.

标本信息: 正模♂, 茂兰三岔河, 1990-v-18, 杨集昆、刘志琦采。配模 1♀, 湖北神龙架阳日(400m), 1984-VI-26, 杨集昆、王心丽采。副模 1♂, 同正模; 1♂、7♀♀, 同配模; 1♂1♀, 湖北神龙架大岩屋(1700m), 1984-VI-29, 杨集昆采; 1♂、6♀♀, 广西金秀大瑶山, 1982-VI-11, 杨集昆、王心丽采。

原始发表文献编号: [32]

标本存放地名称缩写: CAU

(九) 蜚目 Phasmatodae

22 异蜚科 Heteronemiidae

(41) 贵州新建蜚 *Neosibia guizhouensis* Chen et Ran

陈树春等. 2002. Insects form Maolan Landscapes (茂兰景观昆虫), pp. 124.

标本信息: 正模♀, 贵州荔波县茂兰, 1999, 冉景丞采集。副模 2♀♀、4♂♂, 采集资料同前。

原始发表文献编号: [33]

标本存放地名称缩写: BJFU

23 蜚科 Phasmatidae

(42) 荔波短肛蜚 *Baculum liboensis* Chen et Ran

陈树春等. 2002. Insects form Maolan Landscapes (茂兰景观昆虫), pp. 126.

标本信息: 正模♀, 贵州荔波县茂兰, 1999, 冉景丞采。

原始发表文献编号: [34]

标本存放地名称缩写: MLNRR

(43) 茂兰短肛蜚 *Baculum maolanense* Chen et Ran

陈树春等. 2002. Insects form Maolan Landscapes (茂兰景观昆虫), pp. 127.

标本信息: 正模♀, 贵州荔波县茂兰, 1999, 冉景丞采。

原始发表文献编号: [35]

标本存放地名称缩写: MLNRR

(十) 螳螂目 Mantodea

24 花螳科 Hymenopodidae

(44) 大姬螳 *Acromantis magna* Yang

杨集昆. 1996. Guizhou Science (贵州科学), 14, 1–3.

标本信息: 正模♀, 贵州荔波县茂兰保护区黎门关, 1990-V-14, 杨集昆采。副模 1♂, 贵州荔波县茂兰保护区黎门关, 1990-V-14, 杨集昆采。

原始发表文献编号: [36]

标本存放地名称缩写: CAU

(十一) 长翅目 Mecoptera

25 蝎蛉科 Panoripidae

(45) 六带蝎蛉 *Panorpa sextaenis* Zhou et Bao

周文豹等. 2002. Insects form Maolan Landscapes (茂兰景观昆虫), pp. 409.

标本信息: 正模♂, 贵州茂兰, 19981023, 杨茂发采。配模♀, 采集资料同正模。

原始发表文献编号: [37]

标本存放地名称缩写: GZU

(46) 茂兰蝎蛉 *Neopanorpa maolanensis* Zhou et Bao

周文豹等. 2002. Insects form Maolan Landscapes (茂兰景观昆虫), pp. 410.

标本信息: 正模♂, 贵州茂兰洞塘, 19981026, 杨茂发采。配模♀, 采集资料同正模。副模♀, 采集资料同正模。

原始发表文献编号: [38]

标本存放地名称缩写: GZU

(十二) 半翅目 Hemiptera

26 猎蝽科 Reduviidae

(47) 华猛猎蝽 *Sphedanolestes sinicus* Cai et Yang

彩万志等. 2002. Insects form Maolan Landscapes (茂兰景观昆虫), pp. 220.

标本信息: 正模♂, 贵州荔波黎明关, 19900514, 杨集琨采。配模♀, 四川峨眉山清音阁, 800–1000m, 黄克仁采。副模 1♂, 贵州荔波茂兰板寨, 19900513, 刘志琦采; 1♂, 浙江杭州, 19800509, 李法圣采。

原始发表文献编号: [39]

标本存放地名称缩写: GZU

(48) 李短猎蝽 *Brachytonus lii* Cai et Yang

彩万志等. 2002. Insects form Maolan Landscapes (茂兰景观昆虫), pp. 226.

标本信息: 正模♀, 广西龙州拢温, 19820520, 周至宏采。配模 1♂, 广西龙州弄岗, 198005, 王助引采。

副模 1♀, 贵州荔波永康, 19980529, 王举全采。

原始发表文献编号: [40]

标本存放地名称缩写: CAU(正模和配模)、GZU(副模)

(49) 粒杨猎蝽 *Yangicoris geniculatus* Cai

彩万志. 1995. Entomotaxonomia (昆虫分类学报), 11, 5–4.

标本信息: 正模♀, 贵州茂兰黎明关, 1990-V-14, 杨集琨采。副模♀, 采集地点和时间同正模, 徐坪山、马贵燕采。

原始发表文献编号: [41]

标本存放地名称缩写: CAU

27 扁蜡蝉科 Tropicuchidae

(50) 竹蛄扁蜡蝉 *Tambinia bambusana* Chang

Chang ZM et al. 2012. Florida Entomologist, 95, 970–974.

标本信息: 正模 1♂, 贵州荔波茂兰, 2011-5-18, 常志敏采。

原始发表文献编号: [42]

标本存放地名称缩写: GZU

28 广翅蜡蝉科 Ricaniidae

(51) 荔波类广蜡蝉 *Ricanoides liboensis* Zheng

Zhang YB et al. 2014. Florida Entomologist, 97, 762–766.

标本信息: 正模 1♂, 贵州荔波, 2011-5-17, 郑维斌采。

原始发表文献编号: [43]

标本存放地名称缩写: GZU

29 瓢蜡蝉科 Issidae Spinola

(52) 茂兰杨氏瓢蜡蝉 *Yangissus maolanensis* Yang

陈祥盛等. 2014. Issidae and Caliscelidae (Hemiptera, Fulgoroidea) from China (中国瓢蜡蝉和短翅蜡蝉), pp. 147.

标本信息: 正模♂, 贵州荔波茂兰板寨, 2011-VII-16, 龙见坤采。副模 3♂♂、3♀♀, 采集记录同正模; 2♂♂、

3♀♀, 贵州荔波茂兰板寨, 2011-VII-16, 郑维斌、常志敏采; 1♂、3♀♀, 贵州荔波茂兰五眼桥, 2011-VII-19, 龙见坤采。

原始发表文献编号: [44]

标本存放地名称缩写: GZU

30 颖蜡蝉科 Achilidae

(53) 廖氏卡颖蜡蝉 *Caristianus liaoi* Chen

Chen XS et al. 2005. Florida Entomologist, 14, 25–28.

标本信息: 正模 1♂, 贵州茂兰, 2001-9-14, 廖启荣采。

原始发表文献编号: [45]

标本存放地名称缩写: GZU

(54) 茂兰卡颖蜡蝉 *Caristianus maolanensis* Chen

Chen XS et al. 2005. Florida Entomologist, 14, 25–28.

标本信息: 正模 1♂, 贵州茂兰, 1998-5-28, 陈祥盛采。

原始发表文献编号: [45]

标本存放地名称缩写: GZU

(55) 李氏广颖蜡蝉 *Catonidia lii* Chen

Chen XS et al. 2009. Zootaxa, 20, 42–47.

标本信息: 正模 1♂, 贵州荔波茂兰, 2000-10-24, 李子忠采。

原始发表文献编号: [46]

标本存放地名称缩写: GZU

31 飞虱科 Delphacidae

(56) 小黑飞虱 *Altekon marpessa* Fennah

陈祥盛等. 2001. Entomotaxonomia (昆虫分类学报), 11, 71–74.

标本信息: 正模 1♂, 贵州茂兰翁昂, 1998-X-28, 陈祥盛采。副模 2♂♂、1♀, 贵州茂兰板寨, 1998-X-23。

原始发表文献编号: [47]

标本存放地名称缩写: GZU

(57) 齿突小黑飞虱 *Altekon charcamis* Fennah

陈祥盛等. 2001. Entomotaxonomia (昆虫分类学报), 11, 71–74.

标本信息: 正模 1♀, 贵州茂兰瑶所, 1998-X-21, 陈祥盛采。副模 2♂♂, 采集资料同正模。

原始发表文献编号: [47]

标本存放地名称缩写: GZU

(58) 葛氏奇臀飞虱 *Miranus kuohi* Chen et Li

陈祥盛等. 2001. *Zoological Systematics* (动物分类学报), 26, 324–327.

标本信息: 正模 1♂, 贵州荔波小七孔(600m), 1995-05-24, 陈祥盛采。副模 1♀, 贵州荔波小七孔(600m), 1995-05-24, 陈祥盛采; 1♂, 贵州荔波茂兰, 1998-10-25, 戴仁怀采; 1♂, 贵州荔波永康, 1998-10-26, 李子忠采。

原始发表文献编号: [48]

标本存放地名称缩写: GZU

(59) 环鳞奇臀飞虱 *Miranus circus* Chen et Ding

陈祥盛等. 2001. *Zoological Systematics* (动物分类学报), 26, 324–327.

标本信息: 正模♂, 贵州望谟打易(1200m), 1997-09-24, 陈祥盛采。副模 7♂♂、13♀♀, 贵州望谟打易(1200m), 1997-09-24, 陈祥盛采; 7♂♂、2♀♀, 贵州荔波小七孔, 1998-10-25, 李子忠、汪廉敏采。

原始发表文献编号: [48]

标本存放地名称缩写: GZU

(60) 东洋飞虱 *Orientoya orientalis* Chen et Ding

陈祥盛等. 2001. *Zoological Systematics* (动物分类学报), 26, 324–327.

标本信息: 正模♂, 贵州荔波永康(620m), 1998-05-29, 陈祥盛采。副模 2♂♂, 贵州荔波茂兰, 1998-10-24, 陈祥盛采; 2♂♂, 贵州思南塘头, 采集时间不详, 陈毓祥采; 1♂, 浙江天目山, 1984-06-21, 丁锦华采; 2♂♂, 江苏江浦, 1973-08-21, 丁锦华采。

原始发表文献编号: [48]

标本存放地名称缩写: GZU(正模、陈祥盛和陈毓祥采集的副模)、NJAU(丁锦华采集的副模)

(61) 荔波沟茎飞虱 *Sulculus liboensis* Chen

陈祥盛等. 2002. *Acta Entomologica Sinica* (昆虫学报), 45, 223–228.

标本信息: 正模♂, 贵州荔波, 1998-VI-1, 陈祥盛采。副模 1♀, 同正模。

原始发表文献编号: [49]

标本存放地名称缩写: GZU

(62) 白边皱茎飞虱 *Opiconsiva albimarginata* Chen et Li

陈祥盛等. 2000. *Entomotaxonomia* (昆虫分类学报), 22, 20–22.

标本信息: 正模♂, 贵州茂兰板寨(500m), 1998-X-23, 陈祥盛采。

原始发表文献编号: [50]

标本存放地名称缩写: GZU

(63) 褐额簇角飞虱 *Belocera fuscifrons* Chen

陈祥盛. 2002. Insects form Maolan Landscapes (茂兰景观昆虫), pp. 164.

标本信息: 正模♀, 贵州茂兰洞塘(570m), 19980524, 陈祥盛采。副模 1♀, 贵州茂兰板寨, 19980525, 陈祥盛采。

原始发表文献编号: [51]

标本存放地名称缩写: GZU

(64) 茂兰竹飞虱 *Bambusiphaga maolanensis* Chen

Chen XS et al. 2007. Zoological Study, 46, 510–513.

标本信息: 正模♀, 贵州茂兰板寨(500m), 19981026, 陈祥盛采。

原始发表文献编号: [52]

标本存放地名称缩写: GZU

(65) 中突长跗飞虱 *Kakuna zhongtuana* Chen

Hou XH et al. 2010. Zootaxa, 11, 35–39.

标本信息: 正模♀, 贵州茂兰, 2004-05-24, 葛德燕采。

原始发表文献编号: [53]

标本存放地名称缩写: GZU

(66) 白带奇节飞虱 *Mirocauda albilineana* Chen

Chen XS et al. The Canadian Entomologist, 14, 135–141.

标本信息: 正模♂, 贵州茂兰, 1998-06-11, 陈祥盛采。

原始发表文献编号: [54]

标本存放地名称缩写: GZU

32 叶蝉科 Cicadellidae

(67) 褐纹边大叶蝉 *Kolla fusciosigna* Yang et Li

杨茂发等. 2002. Insects form Maolan Landscapes (茂兰景观昆虫), pp. 173.

标本信息: 正模♂, 贵州荔波茂兰, 19841027, 李子忠采。副模 3♂♂、2♀♀, 采集记录同正模; 12♂♂、8♀♀, 贵州荔波茂兰, 198810155–16; 2♂♂, 贵州水城, 19871001–02. 李子忠采; 1♀, 贵州紫云, 19960723, 杨茂发

采。

原始发表文献编号: [55]

标本存放地名称缩写: GZU

(68) 黄脉条大叶蝉 *Atkinsoniella xanthovena* Yang et Li

杨茂发等. 2002. Insects form Maolan Landscapes (茂兰景观昆虫), pp. 176.

标本信息: 正模♂, 贵州茂兰, 1998-05-24, 陈会明采。副模 4♀♀, 采集记录同正模; 3♀♀, 贵州望谟, 19860627, 李子忠采。

原始发表文献编号: [56]

标本存放地名称缩写: GZU

(69) 舌突长大叶蝉 *Sphinctogonia lingula* Yang et Li

杨茂发等. 2002. Insects form Maolan Landscapes (茂兰景观昆虫), pp. 177.

标本信息: 正模♂, 福建建阳(270–590m), 19600407, 马成林采。副模 2♀, 19980530, 贵州茂兰, 李子忠、汪廉敏采; 1♀, 广西花坪, 19970605, 杨集昆采。

原始发表文献编号: [57]

标本存放地名称缩写: GZU

(70) 蓝斑大叶蝉 *Anatkina livimacula* Yang

杨茂发等. 2001. Zoological Systematics (动物分类学报), 26, 46–49.

标本信息: 正模♂, 贵州茂兰, 1998-05-30, 李子忠采。副模 1♀, 采集地同正模, 1995-05-18, 陈祥盛采; 1♀, 贵州紫云, 1988-07-18, 魏濂濂采。

原始发表文献编号: [58]

标本存放地名称缩写: GZU

(71) 红翅斑大叶蝉 *Anatkina rubipennis* Yang

杨茂发等. 2001. Zoological Systematics (动物分类学报), 26, 46–49.

标本信息: 正模♂, 贵州茂兰, 1995-05-19, 陈祥盛采。

原始发表文献编号: [58]

标本存放地名称缩写: GZU

(72) 双条斑大叶蝉 *Anatkina bistriata* Yang

杨茂发等. 2001. Zoological Systematics (动物分类学报), 26, 46–49.

标本信息: 正模♂, 贵州茂兰, 1995-05-21, 陈祥盛采。副模 2♂♂、1♀, 采集记录同正模

原始发表文献编号: [58]

标本存放地名称缩写: GZU

(73) 月斑边大叶蝉 *Kolla lunulata* Li et Wang

李子忠等. 1992. Agroforestry Insectology of Guizhou (Volume 4) (贵州农林昆虫志 4), pp.85.

标本信息: 正模♂, 贵州荔波, 1984-X-27, 李子忠采。配模♀, 贵州荔波, 1984-X-27, 李子忠采。副模
10♂♂、15♀♀, 贵州荔波, 1984-X-27, 李子忠采; 2♂♂、3♀♀, 贵州荔波, 1986-VI-27, 李子忠、谭诗信采。

原始发表文献编号: [59]

标本存放地名称缩写: GZU

(74) 黑条边大叶蝉 *Kolla nigrifascia* Yang et Li

李子忠等. 1992. Agroforestry Insectology of Guizhou (Volume 4) (贵州农林昆虫志 4), pp.85.

标本信息: 正模♂, 贵州荔波, 1996-IX-27, 杨茂发采。副模 6♂♂、1♀, 采集地同正模, 1988-X-15; 2♂♂、
5♀♀, 贵州石阡, 1994-VIII-14; 2♂♂、8♀♀, 贵州道真, 1988-IX-14; 3♂♂、11♀♀, 贵州水城, 1986-VIII-22; 5♂♂、
7♀♀, 贵州盘县, 1985-VII-29; 1♂, 贵州榕江, 1989-VIII-13; 3♂♂、1♀, 贵州三都, 1984-X-24; 2♂♂、1♀, 贵
州梵净山, 1986-VII-22; 2♂♂, 贵州贵阳, 1977-VI-28; 2♂♂, 贵州绥阳, 1984-VIII-2; 4♂♂、2♀♀, 贵州望谟,
1986-VIII-27, 李子忠采; 7♂♂、8♀♀, 贵州紫云, 1996-VIII-23; 5♂♂、2♀♀, 四川峨眉山, 1995-VII-13, 杨茂发
采; 1♂, 四川灌县, 1982-V-15, 朱松青采; 8♂♂、2♀♀, 云南丽江, 1996-V-28, 杜予州采。

原始发表文献编号: [59]

标本存放地名称缩写: GZU

(75) 锚纹窗翅叶蝉 *Mileewa anchora* Yang et Li

杨茂发等. 1999. Acta Entomologica Sinica (昆虫学报), 42, 406.

标本信息: 正模♂, 贵州荔波茂兰, 1996-IX-24, 杨茂发、陈会明采。副模 12♂♂、9♀♀, 贵州荔波茂兰,
1996-IX-24, 杨茂发、陈会明采; 5♂♂、7♀♀, 贵州荔波茂兰, 1995-V-22, 陈祥盛采; 1♀, 贵州石阡佛顶山,
1994-VIII-16, 杨茂发采。

原始发表文献编号: [60]

标本存放地名称缩写: GZU

(76) 船茎窗翅叶蝉 *Mileewa ponta* Yang et Li

杨茂发等. 1999. Acta Entomologica Sinica (昆虫学报), 42, 406.

标本信息: 正模♂, 贵州荔波茂兰, 1996-IX-23, 杨茂发采。副模 1♀, 贵州荔波茂兰, 1995-V-22, 陈祥盛
采; 2♂♂、1♀, 贵州荔波茂兰, 1995-VIII-1, 陈会明采。

原始发表文献编号: [60]

标本存放地名称缩写: GZU

(77) 乳突窗翅叶蝉 *Mileewa papillata* Yang et Li

杨茂发等. 1999. *Acta Entomologica Sinica* (昆虫学报), 42, 406.

标本信息: 正模♂, 贵州荔波茂兰, 1996-IX-23, 杨茂发采。副模 1♂、1♀, 贵州荔波茂兰, 1996-IX-23, 杨茂发采。

原始发表文献编号: [60]

标本存放地名称缩写: GZU

(78) 全斑窗翅叶蝉 *Mileewa holomacula* Yang et Li

杨茂发等. 2000. *Study on Insect Taxonomy and Fauna* (昆虫分类区系研究), pp.52.

标本信息: 正模♂, 贵州荔波, 1998-07-14, 杨茂发、李子忠采。

原始发表文献编号: [61]

标本存放地名称缩写: GZU

(79) 角突窄头叶蝉 *Batracomorphus cornutus* Li et Li

李建达等. 2010. *Journal of Mountain Agriculture and Biology* (山地农业生物学报), 30, 492–495.

标本信息: 正模♂, 海南尖峰岭, 2007-07-11, 张斌、邢济春采。副模 1♂、1♀, 同正模; 1♂、1♀, 广西龙州, 1997-05-30, 杨茂发采; 1♂, 广西南宁, 1997-05-31, 杨茂发采; 2♂♂, 贵州茂兰翁昂, 1995-08-04, 杨茂发采。

原始发表文献编号: [62]

标本存放地名称缩写: GZU

(80) 刺瓣斑翅叶蝉 *Mimotettix spinosus* Li et Xing

李子忠等. 2010. *Journal of Mountain Agriculture and Biology* (山地农业生物学报), 29, 377–380.

标本信息: 正模♂, 贵州荔波(茂兰), 1998-10-21, 李子忠采。

原始发表文献编号: [63]

标本存放地名称缩写: GZU

(81) 罗汉长突叶蝉 *Amritodus podocarpus* Li

张斌等. 2010. *Zoological Systematics* (动物分类学报), 35, 730–732.

标本信息: 正模♂, 贵州省茂兰自然保护区, 2006-5-14, 张斌采。副模 1♂、1♀, 采集信息同正模。

原始发表文献编号: [64]

标本存放地名称缩写: IMNU

(82) 齿突点线叶蝉 *Gessius dentatus* Li et Li

李建达等. 2010. Sichuan Journal of Zoology (四川动物), 29, 569–572, 575.

标本信息: 正模♂, 贵州茂兰, 1998-V-25, 汪廉敏采。副模♀, 贵州茂兰, 1998-X-23, 李子忠采。

原始发表文献编号: [65]

标本存放地名称缩写: GZU

(83) 刺茎网背叶蝉 *Reticuluma spinata* Chen et Li

程霞英等. 2005. Zoological Systematics (动物分类学报), 24, 379–383.

标本信息: 正模♂, 贵州荔波, 采集时间不详, 李子忠采。副模 2♂♂、2♀♀, 贵州荔波, 1998-10-15, 李子忠采。

原始发表文献编号: [66]

标本存放地名称缩写: GZU

(84) 茂兰扁叶蝉 *Penthimia maolanensis* Chen et Li

程霞英等 2003. Zoological Systematics (动物分类学报), 13, 288–290.

标本信息: 正模♂, 贵州茂兰, 1998-05-15, 李子忠采。副模 3♂♂、2♀♀, 贵州茂兰, 1998-05-15, 李子忠采。

原始发表文献编号: [67]

标本存放地名称缩写: GZU

(85) 中带大眼叶蝉 *Paivanana centristriata* Chen et Li

戴仁怀等. 2003. Entomotaxonomia (昆虫分类学报), 11, 31–33.

标本信息: 正模♂, 贵州荔波, 1998-V-24, 李子忠采。副模 4♂♂、1♀, 贵州荔波, 1998-V-24, 李子忠采。

原始发表文献编号: [68]

标本存放地名称缩写: GZU

(86) 茂兰弯茎叶蝉 *Fexocerus maozanus* Chen et Li

陈祥盛等. 1998. Journal of Mountain Agriculture and Biology (山地农业生物学报), 11, 25–27.

标本信息: 正模♂, 贵州茂兰板寨, 1995-V-22, 陈祥盛采。

原始发表文献编号: [69]

标本存放地名称缩写: GZU

(87) 褐点窗翅叶蝉 *Mileewa mira* Yang et Li

杨茂发等. 1999. *Zoological Systematics* (动物分类学报), 14, 315–319.

标本信息: 正模♂, 贵州荔波茂兰, 1996-10-24, 杨茂发采。副模 20♂♂、21♀♀, 贵州荔波茂兰, 1996-10-24, 杨茂发采; 9♂♂、6♀♀, 1995-05-22, 贵州荔波茂兰, 陈祥盛采; 5♂♂、8♀♀, 1995-08-03, 贵州荔波茂兰, 陈会明采。

原始发表文献编号: [70]

标本存放地名称缩写: GZU

(88) 黑色弯头叶蝉 *Vangama picea* Wang et Li

汪廉敏等. 1999. *Entomotaxonomia* (昆虫分类学报), 15, 30–31, 35.

标本信息: 正模♂, 贵州茂兰, 1998-V-27, 汪廉敏、李子忠采。副模 7♂♂、9♀♀, 贵州茂兰, 1998-V-27, 汪廉敏、李子忠采。

原始发表文献编号: [71]

标本存放地名称缩写: GZU

(89) 钩淡脉叶蝉 *Japanagallia hamata* Zhang et Li

张亚洲等. 1999. *Entomotaxonomia* (昆虫分类学报), 15, 32–35.

标本信息: 正模♂, 贵州荔波拉芽, 1995-V-23, 陈祥盛采。副模 9♀♀, 贵州荔波拉芽, 1995-V-23, 陈祥盛采。

原始发表文献编号: [72]

标本存放地名称缩写: GZU

(90) 弯突脊额叶蝉 *Carinata recurvana* Wang et Li

汪廉敏等. 1998. *Entomotaxonomia* (昆虫分类学报), 17, 40–43.

标本信息: 正模♂, 贵州荔波, 1996-VII-24, 杨茂发采。副模 1♂、2♀♀, 贵州荔波, 1996-VII-24, 杨茂发采。

原始发表文献编号: [73]

标本存放地名称缩写: GZU

(91) 一点脊额叶蝉 *Carinata unipuncta* Wang et Li

汪廉敏等. 1998. *Entomotaxonomia* (昆虫分类学报), 17, 40–43.

标本信息: 正模♂, 贵州荔波, 1996-VII-24, 杨茂发采。副模 1♂、2♀♀, 贵州荔波, 1996-VII-24, 杨茂发采。

原始发表文献编号: [73]

标本存放地名称缩写: GZU

(92) 双带扁头叶蝉 *Ophiuchus bizonatus* Li et Wang

李子忠等. 1997. *Journal of Guizhou Agricultural College* (贵州农学院学报), 12, 14–15.

标本信息: 正模♂, 贵州荔波, 1995-VIII-24, 陈会明采。副模 1♂、1♀, 贵州荔波, 1995-VIII-24, 陈会明采。

原始发表文献编号: [74]

标本存放地名称缩写: GZU

(93) 白色脊额叶蝉 *Caribnata albusa* Li et Wang

李子忠等. 1996. *Entomotaxonomia* (昆虫分类学报), 21, 94–100.

标本信息: 正模♂, 贵州荔波, 1994-VII-25, 陈祥盛采。副模 5♂♂、9♀♀, 贵州荔波, 1994-VII-25, 陈祥盛采。

原始发表文献编号: [75]

标本存放地名称缩写: NJAU

(94) 暗褐角胸叶蝉 *Tituria fusca* Cai et Li

蔡平等. 1995. *Zoological Systematics* (动物分类学报), 11, 86–89.

标本信息: 正模♂, 贵州荔波, 1988-10-15, 李子忠采。

原始发表文献编号: [76]

标本存放地名称缩写: GZU

(95) 黑额凸冠叶蝉 *Convexana nigrifronta* Li

李子忠. 1994. *Zoological Systematics* (动物分类学报), 35, 465–470.

标本信息: 正模♂, 贵州贵阳, 1986-06-5, 李子忠采。配模 20♂♂、30♀♀, 贵州贵阳, 1986-06-5, 李子忠采; 5♂♂、7♀♀, 贵州道真, 1988-09-15, 李子忠采; 7♂♂、10♀♀, 贵州荔波, 1988-10-25, 李子忠、谭诗信采。

原始发表文献编号: [77]

标本存放地名称缩写: GZU

(96) 宽带拟隐叶蝉 *Sophonia zonulata* Li et Wang

李子忠等. 1991. *Zoological Research* (动物学研究), 12, 125-132.

标本信息: 正模♂, 贵州荔波, 1984-X-12, 李子忠、覃诗信采。配模♀, 贵州荔波, 1984-X-12, 李子忠、覃诗信采。副模 2♂♂、1♀, 贵州荔波, 1984-X-12, 李子忠、覃诗信采。

原始发表文献编号: [78]

标本存放地名称缩写: GZU

(97) 叉突片叶蝉 *Thagria fircata* Li

李子忠. 1989. *Journal of Guizhou Agricultural College* (贵州农学院学报), 11, 1–5.

标本信息: 正模♂, 贵州荔波(小七孔), 1984-X-15, 李子忠、覃诗信采。副模 1♂, 贵州荔波(小七孔), 1984-X-15, 李子忠、覃诗信采。

原始发表文献编号: [79]

标本存放地名称缩写: GZU

(98) 端刺丽叶蝉 *Calodia apicalis* Li

李子忠. 1989. *Journal of Guizhou Agricultural College* (贵州农学院学报), 11, 1–5.

标本信息: 正模♂, 贵州荔波(小七孔), 1984-X-15, 李子忠、覃诗信采。副模 1♂, 贵州荔波(小七孔), 1984-X-15, 李子忠、覃诗信采。

原始发表文献编号: [79]

标本存放地名称缩写: GZU

(99) 针尾片叶蝉 *Thagria aciculara* Li et Wang

杨茂发等. 2002. *Insects form Maolan Landscapes* (茂兰景观昆虫), pp. 186.

标本信息: 正模♂, 贵州茂兰, 19980525, 李子忠采。副模 1♂, 贵州茂兰, 采集时间不详, 陈会明采。

原始发表文献编号: [80]

标本存放地名称缩写: GZU

(100) 曲突片叶蝉 *Thagria curvistyla* Li et Wang

杨茂发等. 2002. *Insects form Maolan Landscapes* (茂兰景观昆虫), pp. 187.

标本信息: 正模♂, 贵州茂兰, 19980529, 李子忠采。

原始发表文献编号: [81]

标本存放地名称缩写: GZU

(101) 斑颊脊额叶蝉 *Carinata signigena* Li et Wang

杨茂发等. 2002. *Insects form Maolan Landscapes* (茂兰景观昆虫), pp. 190.

标本信息: 正模♂, 贵州茂兰, 19980525, 李子忠采。副模 4♂♂, 贵州茂兰, 19980525, 李子忠采。

原始发表文献编号: [82]

标本存放地名称缩写: GZU

(102) 黑缘斜脊叶蝉 *Bundera flavocapitata* Kato

杨茂发等. 2002. *Insects form Maolan Landscapes* (茂兰景观昆虫), pp. 191.

标本信息: 正模♂, 贵州茂兰, 19980529, 李子忠采。副模♀, 贵州茂兰, 19980529, 李子忠采。

原始发表文献编号: [83]

标本存放地名称缩写: GZU

(103) 白边拟锥头叶蝉 *Onukiades albicostatus* Li et Wang

杨茂发等. 2002. Insects form Maolan Landscapes (茂兰景观昆虫), pp. 194.

标本信息: 正模♂, 贵州茂兰, 19980529, 李子忠采。副模 2♂♂、3♀♀, 贵州茂兰, 19980529, 李子忠采。

原始发表文献编号: [84]

标本存放地名称缩写: GZU

(104) 黑带侧脊叶蝉 *Paratkina nigrifasciana* Li et Wang

李子忠等. 1992. Agroforestry Insectology of Guizhou (Volume 4) (贵州农林昆虫志 4), pp.102.

标本信息: 正模♀, 贵州荔波, 1984-V-20, 马国燕采。

原始发表文献编号: [85]

标本存放地名称缩写: GZU

(105) 膝突片叶蝉 *Thagria geniculata* Li et Wang

杨茂发等. 2002. Insects form Maolan Landscapes (茂兰景观昆虫), pp. 185.

标本信息: 正模♂, 贵州茂兰, 19980525, 李子忠采。副模 2♂♂、3♀♀, 贵州茂兰, 19980525, 李子忠采。

原始发表文献编号: [86]

标本存放地名称缩写: GZU

(106) 剑突拟隐脉叶蝉 *Sophonia spathulata* Chen et Li

陈祥盛等. 2000. Acta Entomologica Sinica (昆虫学报), 4, 77–79.

标本信息: 正模♂, 贵州荔波(700m), 1984-X-27, 李子忠采。副模 2♀♀, 同正模; 1♂、1♀, 贵州贵阳(1070m), 1993-XI-2, 陈祥盛采; 2♀♀, 贵州罗甸(650m), 1994-IX-16, 陈祥盛采。

原始发表文献编号: [87]

标本存放地名称缩写: GZU

(107) 锥顶带叶蝉 *Scaphoideus turbinatus* Li

李子忠等. 1992. Agroforestry Insectology of Guizhou (Volume 4) (贵州农林昆虫志 4), pp.197.

标本信息: 正模♂, 贵州荔波, 1988-X-17, 李子忠采。配模♀, 贵州荔波, 1988-X-17, 李子忠采。

原始发表文献编号: [88]

标本存放地名称缩写: GZU

(108) 黄斑锥头叶蝉 *Onukia flavopunctata* Li

李子忠等. 1992. Agroforestry Insectology of Guizhou (Volume 4) (贵州农林昆虫志 4), pp.61.

标本信息: 正模♂, 贵州罗甸, 1985. VI. 25–30, 李子忠、汪廉敏采集。配模♀, 贵州罗甸, 1985. VI. 25–30, 李子忠、汪廉敏采集。副模 5♂♂、7♀♀, 贵州罗甸, 1985. VI. 25–30, 李子忠、汪廉敏采集; 5♂♂、8♀♀, 贵州荔波, 1988. X. 15–17, 李子忠、谭诗信采集。

原始发表文献编号: [89]

标本存放地名称缩写: GZU

(十三) 等翅目 Isoptera

33 杆蠹科 Kalotermitidae

(109) 直颚杆蠹 *Styloterme orthognathus* Ping et Xu

平正明等. 1984. Journal of Southwest Forestry University (西南林学院学报), 8, 106–111.

标本信息: 正模: 兵型和若虫, 贵州省荔波县, 1983-VI-8, 龚才、平正明采, 采于风断树。兵型, 若虫模式组 I No. E7730。

原始发表文献编号: [90]

标本存放地名称缩写: GDIABR

34 木蠹科 Kalotermitidae

(110) 琥珀树蠹(琥珀树白蚁) *Glyptotermes succineus* Ping et Gong

平正明等. 1986. Scientia Silvae Sinicae (林业科学), 9, 153–160.

标本信息: 正模: 兵型和若虫, 贵州省荔波县, 1983-VI-8, 龚才、平正明采, 采于风断树。兵型, 若虫模式组 I No. E7730。

原始发表文献编号: [91]

标本存放地名称缩写: GDIABR

(十四) 广翅目 Megaloptera

35 齿蛉科 Corydalidae

(111) 碎斑鱼蛉 *Neochauliodes discretus* Yang et Yang

杨定等. 1993. Entomotaxonomia (昆虫分类学报), 12, 246–248.

标本信息: 正模♂, 贵州都匀, 1979-VI-6。配模♀, 贵州茂兰板寨, 1990-V-15。副模 1♂, 陕西旬阳坝, 1980-VII-17; 1♀, 陕西镇安, 1981-VIII-16, 周启珍、王俐采; 1♂, 陕西镇巴, 1985-VII-19, 李法圣采; 2♂♂, 云南镇雄(1200–1500m), 1980-VII-24, 郑家华采; 2♂♂, 甘肃康县两河(800m), 1980-VII-30, 杨春华采; 3♂♂, 湖北神龙架松柏(700–800m), 1984-VII-25-26, 杨集昆、王心丽采。

原始发表文献编号: [92]

标本存放地名称缩写: CAU

(十五) 鳞翅目 Lepidoptera

36 麦蛾科 Pterophoridae

(112) 贵州条麦蛾 *Anarsia guizhouensis* Li

李后魂等. 2002. Insects form Maolan Landscapes (茂兰景观昆虫), pp. 376.

标本信息: 正模♂, 贵州荔波洞塘, 19980520, 廖启荣采。

原始发表文献编号: [93]

标本存放地名称缩写: GZU

(113) 刺瓣拟蛮麦蛾 *Homoshelas valvispinata* Li

李后魂等. 2002. Insects form Maolan Landscapes (茂兰景观昆虫), pp. 376.

标本信息: 正模♂, 贵州荔波洞塘, 19980523, 廖启荣采。副模 1♀, 19980526, 其他采集资料同正模。

原始发表文献编号: [93]

标本存放地名称缩写: GZU

(114) 长叶棕麦蛾 *Dichomeris longijuxtella* Li

李后魂等. 2002. Insects form Maolan Landscapes (茂兰景观昆虫), pp. 377.

标本信息: 正模♂, 贵州荔波洞塘, 19980525, 廖启荣采。

原始发表文献编号: [94]

标本存放地名称缩写: GZU

(115) 洞塘棕麦蛾 *Dichomeris dongtangica* Li

李后魂等. 2002. Insects form Maolan Landscapes (茂兰景观昆虫), pp. 378.

标本信息: 正模♂, 贵州荔波洞塘, 19980524, 廖启荣采。

原始发表文献编号: [95]

标本存放地名称缩写: GZU

(116) 红棕麦蛾 *Dichomeris rufumbrina* Li

李后魂等. 2002. Insects form Maolan Landscapes (茂兰景观昆虫), pp. 379.

标本信息: 正模♂, 贵州荔波洞塘, 19980526, 廖启荣采。

原始发表文献编号: [96]

标本存放地名称缩写: GZU

(117) 南方棕麦蛾 *Dichomeris meridionalis* Li

李后魂等. 2002. Insects form Maolan Landscapes (茂兰景观昆虫), pp. 379.

标本信息: 正模♂, 贵州荔波洞塘, 19980525, 宋琼章采。副模 1♂, 采集地点同正模, 19980523, 廖启荣采。

原始发表文献编号: [96]

标本存放地名称缩写: GZU

37 羽蛾科 Pterophoridae

(118) 小滑羽蛾 *Hellinsia minutella* Li

李后魂等. 2002. Insects form Maolan Landscapes (茂兰景观昆虫), pp. 372.

标本信息: 正模♀, 贵州荔波, 19981028, 廖启荣采。副模 1♀, 19981029, 其他采集资料同正模。

原始发表文献编号: [97]

标本存放地名称缩写: GZU

(119) 棕红滑羽蛾 *Hellinsia rubifusca* Li

李后魂等. 2002. Insects form Maolan Landscapes (茂兰景观昆虫), pp. 373.

标本信息: 正模♀, 贵州茂兰(洞塘), 19981021, 廖启荣采。副模 1♀, 19980528, 其他采集资料同正模

原始发表文献编号: [98]

标本存放地名称缩写: GZU

(120) 茂兰羽蛾 *Hellinsia maolanensis* Li

李后魂等. 2002. Insects form Maolan Landscapes (茂兰景观昆虫), pp. 373.

标本信息: 正模♂, 贵州茂兰, 19981029, 廖启荣采。

原始发表文献编号: [98]

标本存放地名称缩写: GZU

38 织蛾科 Oecophoridae

(121) 裂顎斑织蛾 *Ripeacma scissignatha* Wang et Li

王淑霞. 2002. Insects form Maolan Landscapes (茂兰景观昆虫), pp. 383.

标本信息: 正模♂, 茂兰茂兰洞塘, 19980523, 廖启荣采。

原始发表文献编号: [99]

标本存放地名称缩写: GZU

(十六) 脉翅目 Lepidoptera

39 草蛉科 Chrysopidae

(122) 彩翼罗草蛉 *Retipenna callioptera* Yang et Yang

杨星科等. 1993. Entomotaxonomia (昆虫分类学报), 34, 265–274.

标本信息: 正模♂, 贵州省荔波茂兰(560m), 1990-V-13, 杨集昆采。配模♀, 同正模, 1990-V-15, 刘志琦采。副模 1♂, 同正模, 1990-V-13, 杨集昆采; 2♂♂, 贵州省荔波茂兰, 1990-V-14, 贵州林业科学研究所采; 2♂♂、1♀, 贵州省荔波茂兰, 1990-V-15, 贵州林业科学研究所采。

原始发表文献编号: [100]

标本存放地名称缩写: CAU

40 粉蛉科 Coniopterygidae

(123) 双齿粉蛉 *Coniopteryx bispicalis* Liu et Yang

刘志琦等. 1993. Entomotaxonomia (昆虫分类学报), 36, 255–260.

标本信息: 正模♂, 贵州荔波县茂兰小七孔, 1990-V-21, 刘志琦采。配模♀, 同正模, 杨集昆采。副模 2♂♂, 贵州荔波县茂兰三岔河, 1990-V-19, 杨集昆、刘志琦采; 2♂♂、6♀♀, 云南景洪, 1981-IV-9, 李法圣采; 3♂♂, 云南瑞丽勐休, 1981-V-2, 杨集昆采; 1♂, 龙胜天平山, 1982-VI-25, 杨集昆采。

原始发表文献编号: [101]

标本存放地名称缩写: CAU

(124) 云贵齿粉蛉 *Conwentzia yunguiana* Liu et Yang

刘志琦等. 1993. Entomotaxonomia (昆虫分类学报), 36, 255–260.

标本信息: 正模♂, 贵州林业科学研究所, 1987-IX-6, 陈红叶采。配模♀, 贵州林业科学研究所, 1987-IX-6, 陈红叶采。副模 3♂♂, 同正模; 1♂、2♀♀, 贵州林业科学研究所, 1987-VIII-29, 陈红叶采; 1♂, 贵州荔波县茂兰三岔河, 1990-V-18, 杨集昆采; 1♂, 云南景洪橄榄坝, 1989-IX-12, 李法圣采。

原始发表文献编号: [101]

标本存放地名称缩写: CAU

(125) 锚突重粉蛉 *Semidalis anchoroides* Liu et Yang

刘志琦等. 1993. Entomotaxonomia (昆虫分类学报), 36, 255–260.

标本信息: 正模♂, 云南瑞丽, 1981-IV-29, 杨集昆采。配模♀, 云南瑞丽, 1981-IV-29, 杨集昆采。副模 2♂♂, 云南瑞丽, 1981-V-02, 李法圣采; 1♂、23♀♀, 贵州荔波县茂兰计才三岔河, 1990-V-17, 杨集昆、刘志琦采。

原始发表文献编号: [101]

标本存放地名称缩写: CAU

41 溪蛉科 Osmylidea

(126) 茂兰窗溪蛉 *Thyridosmylus maolanus* Yang

杨集昆. 1993. Entomotaxonomia (昆虫分类学报), 36, 261–264.

标本信息: 正模♂, 贵州荔波县茂兰自然保护区瑶寨, 1990-V-13, 杨集昆采。配模♀, 贵州荔波县茂兰自然保护区瑶寨, 1990-V-13, 杨集昆采。副模 1♀, 同正模, 贵州林业科学研究所采。

原始发表文献编号: [102]

标本存放地名称缩写: CAU

(127) 三带窗溪蛉 *Thyrosmylus trifasciatus* Yang

杨集昆. 1993. Entomotaxonomia (昆虫分类学报), 36, 261–264.

标本信息: 正模♂, 贵州荔波县茂兰自然保护区瑶寨, 1990-V-13, 杨集昆采。

原始发表文献编号: [102]

标本存放地名称缩写: CAU

(十七) 膜翅目 Hymenoptera

42 扁蜂科 Pamphiliidae

(128) 黑端齿扁蜂 *Onycholyda euapicalis* Wei

魏美才等. 2002. Insects form Maolan Landscapes (茂兰景观昆虫), pp. 482.

标本信息: 正模♀, 贵州茂兰白鹇山(750m), 19990511, 魏美才采。

原始发表文献编号: [103]

标本存放地名称缩写: GZU

43 茧蜂科 Braconidae

(129) 荔波长柄茧蜂 *Streblocera (Eutanycerus) liboensis* Chen et He

魏美才等. 2002. Insects form Maolan Landscapes (茂兰景观昆虫), pp. 490.

标本信息: 正模♀, 贵州荔波洞塘, 19980524, 罗庆怀采。

原始发表文献编号: [104]

标本存放地名称缩写: GZU

44 项蜂科 Xiphydriidae

(130) 短颊杨氏项蜂 *Yangixiphia brachygenata* Wei

魏美才等. 2002. Insects form Maolan Landscapes (茂兰景观昆虫), pp. 485.

标本信息: 正模♂, 贵州荔波茂兰(800m), 19950810, 魏美才采。

原始发表文献编号: [105]

标本存放地名称缩写: GZU

45 三节叶峰科 Argidae

(131) 尖鞘黄腹三节叶峰 *Arge acuminitheca* Wei

魏美才等. 2002. Insects form Maolan Landscapes (茂兰景观昆虫), pp. 422.

标本信息: 正模♂, 贵州荔波洞多(800m), 19950802, 魏美才采。副模♀, 贵州荔波洞多(800m), 19950802, 魏美才采。

原始发表文献编号: [106]

标本存放地名称缩写: GZU

(132) 荔波淡毛三节叶峰 *Arge libona* Wei

魏美才等. 2002. Insects form Maolan Landscapes (茂兰景观昆虫), pp. 423.

标本信息: 正模♀, 贵州荔波(700m), 19950812, 魏美才采。

原始发表文献编号: [107]

标本存放地名称缩写: GZU

(133) 隆盾小头三节叶峰 *Pampsilota scutellis* Wei

魏美才. 1997. Entomotaxonomia (昆虫分类学报), 38, 38-45.

标本信息: 正模♀, 湖南炎陵桃源洞, 1995-VII-26, 郑波益采。副模 1♂, 湖南炎陵桃源洞, 1995-VII-26, 郑波益采; 1♂, 贵州荔波洞多(800m), 1995-VIII-02, 魏美才采; 1♀, 浙江莫干山, 1991-VII-16, 沈立荣采; 6♀♀、4♂♂, 浙江天目山, 1984-VIII-03, 沈立荣采; 1♀, 四川峨眉山, 1980-VIII-08, 何均华采; 1♂, 广西龙胜, 1982-VI-21, 何均华采,

原始发表文献编号: [108]

标本存放地名称缩写: CSUFT ZJU(沈立荣、何均华采集的副模)

46 叶蜂科 Tenthredinidae

(134) 马氏平缝叶蜂 *Nesoselandria maliae* Wei

魏美才等. 2002. Insects form Maolan Landscapes (茂兰景观昆虫), pp. 429.

标本信息: 正模♀, 广东韶关, 19920509, 陈学新、何均华采。副模 8♂♂、4♀♀, 广东韶关, 19920509, 陈学新、何均华采; 1♀, 广东始兴车八岭, 19910624, 李法圣采; 3♂♂、1♀, 贵州荔波永康, 19981028, 汪廉敏采; 1♀, 贵州荔波, 19980507, 汪廉敏采; 3♂♂, 贵州荔波茂兰, 19981027, 汪廉敏采; 1♀, 福建武夷山,

19830802, 马云采; 1♂, 浙江宁波, 19960608, 魏美才采。

原始发表文献编号: [109]

标本存放地名称缩写: GZU

(135) 荔波平缝叶蜂 *Nesoselandria libona* Wei

魏美才等. 2002. Insects form Maolan Landscapes (茂兰景观昆虫), pp. 430.

标本信息: 正模♀, 贵州荔波洞塘(800m), 19950802, 魏美才采。

原始发表文献编号: [110]

标本存放地名称缩写: GZU

(136) 汪式平缝叶蜂 *Nesoselandria wangae* Wei

魏美才等. 2002. Insects form Maolan Landscapes (茂兰景观昆虫), pp. 431.

标本信息: 正模♀, 贵州贵阳花溪(1150m), 19950723, 魏美才采。副模 1♀, 贵州茂兰三岔河(750m), 19990511, 魏美才采; 1♀, 贵州荔波茂兰(600m), 19950729, 魏美才采; 2♂♂, 贵州荔波板寨(800m), 19950801, 魏美才采。

原始发表文献编号: [111]

标本存放地名称缩写: GZU

(137) 双窝侧齿叶蜂 *Neostromboceros bifovella* Wei

魏美才等. 2002. Insects form Maolan Landscapes (茂兰景观昆虫), pp. 432.

标本信息: 正模♂, 贵州茂兰白鹇山(750m), 19990510, 魏美才采。

原始发表文献编号: [112]

标本存放地名称缩写: GZU

(138) 圆额侧齿叶蜂 *Neostromboceros circulofrons* Wei

魏美才等. 2002. Insects form Maolan Landscapes (茂兰景观昆虫), pp. 432.

标本信息: 正模♂, 贵州茂兰白鹇山(750m), 19990510, 魏美才采。副模 1♂、1♀, 贵州茂兰白鹇山(750m), 19990510, 魏美才采; 1♂, 贵州茂兰白鹇山(750m), 19990507, 魏美才采。

原始发表文献编号: [112]

标本存放地名称缩写: GZU

(139) 斑股侧齿叶蜂 *Neostromboceros maculifemoratus* Wei

魏美才等. 2002. Insects form Maolan Landscapes (茂兰景观昆虫), pp. 434.

标本信息: 正模♂, 贵州茂兰白鹇山(750m), 19990510, 魏美才采。

原始发表文献编号: [113]

标本存放地名称缩写: GZU

(140) 红胸侧齿叶蜂 *Neostromboceros rugosulus* Wei

魏美才等. 2002. Insects form Maolan Landscapes (茂兰景观昆虫), pp. 435.

标本信息: 正模♀, 贵州茂兰白鹇山(750m), 19990510, 魏美才采。副模 4♀♀、1♂, 贵州茂兰白鹇山(750m), 19990510, 魏美才采。

原始发表文献编号: [114]

标本存放地名称缩写: GZU

(141) 褐腹齿角叶蜂 *Denticornia bruneiventris* Wei

魏美才等. 2002. Insects form Maolan Landscapes (茂兰景观昆虫), pp. 436.

标本信息: 正模♀, 贵州茂兰白鹇山(750m), 19990511, 魏美才采。副模 1♂, 贵州茂兰白鹇山(750m), 19990511, 魏美才采; 1♀、2♂♂, 贵州茂兰洞多, 19950803, 魏美才采。

原始发表文献编号: [115]

标本存放地名称缩写: GZU

(142) 后柄尖臀叶蜂 *Neoselandriola pedicella* Wei

魏美才等. 2002. Insects form Maolan Landscapes (茂兰景观昆虫), pp. 437.

标本信息: 正模♂, 贵州茂兰(360m), 19990509, 魏美才采。

原始发表文献编号: [116]

标本存放地名称缩写: GZU

(143) 黑角齿柄叶蜂 *Busarbia nigroscapa* Wei

魏美才等. 2002. Insects form Maolan Landscapes (茂兰景观昆虫), pp. 439.

标本信息: 正模♀, 贵州茂兰白鹇山(750m), 19990511, 魏美才采。副模 1♀1♂, 贵州茂兰白鹇山(750m), 19990510, 魏美才采。

原始发表文献编号: [117]

标本存放地名称缩写: GZU

(144) 无柄线框叶蜂 *Linorbitalia sessilia* Wei

魏美才等. 2002. Insects form Maolan Landscapes (茂兰景观昆虫), pp. 440.

标本信息: 正模♀, 贵州茂兰(750m), 19981027, 汪廉敏采。副模 1♂, 广西田林浪平, 19820520, 王心丽采。

原始发表文献编号: [118]

标本存放地名称缩写: GZU

(145) 黑胫粘叶蜂 *Caliroa pseudocerasi* Wei

魏美才等. 2002. Insects form Maolan Landscapes (茂兰景观昆虫), pp. 442.

标本信息: 正模♀, 四川峨眉山(800m), 19570505, 魏美才采。副模 1♀、1♂, 四川峨眉山清音阁(800–1000m), 黄克仁采; 1♀, 贵州茂兰白鹇山(750m), 19990511, 魏美才采。

原始发表文献编号: [119]

标本存放地名称缩写: GZU

(146) 黑足拟栉叶蜂 *Priophorus niger* Wei

魏美才等. 2002. Insects form Maolan Landscapes (茂兰景观昆虫), pp. 443.

标本信息: 正模♀, 云南丽江, 19790816, 邹环光采。副模 1♂, 云南景东(1200m), 19570308, Monqadsky 采; 1♂, 云南温泉(1750m), 19820308, 吴如燕采; 3♂♂, 广西田林, 19820503, 何俊华采; 1♀, 贵州茂兰白鹇山(750m), 19990511, 魏美才采。

原始发表文献编号: [120]

标本存放地名称缩写: IZ-CAS(正模和云南采集的副模)、GZU(茂兰采集副模)、ZJU(广西采集的副模)

(147) 小齿拟栉叶蜂 *Priophorus paranigricans* Wei

魏美才等. 2002. Insects form Maolan Landscapes (茂兰景观昆虫), pp. 444.

标本信息: 正模♀, 四川峨眉山(1800–2000m), 19570811, 黄克仁采。副模 1♂, 四川峨眉山(700m), 19570508, 黄克仁采; 1♂, 四川峨眉山(600m), 19570508, 郑乐怡、程汉华采; 1♂, 贵州茂兰, 19990511, 魏美才采; 4♂♂, 湖南石门, 199407, 刘志伟采; 1♀、1♂, 贵州梵净山, 198805, 王象贤采; 1♂, 重庆北培, 19950520, 魏美才、聂海燕采; 1♀、1♂, 西藏墨脱, 19800625, 金根桃、吴建毅采; 1♂, 浙江舟山, 1931011, Piel 采。

原始发表文献编号: [121]

标本存放地名称缩写: IZ-CAS(正模和黄克仁采集的副模)、GZU(其他采集的副模标本和其他标本)

(148) 线颊锤脉叶蜂 *Pristiphora lineogenata* Wei

魏美才等. 2002. Insects form Maolan Landscapes (茂兰景观昆虫), pp. 445.

标本信息: 正模♀, 贵州茂兰白鹇山(750m), 19990511, 魏美才采。

原始发表文献编号: [122]

标本存放地名称缩写: IZ-CAS(正模和黄克仁采集的副模)

(149) 光盾麦叶蜂 *Dolerus glabratus* Wei

魏美才等. 2002. Insects form Maolan Landscapes (茂兰景观昆虫), pp. 446.

标本信息: 正模♀, 贵州茂兰白鹇山(750m), 19990511, 魏美才采。副模 4♀♀, 云南保山, 19550528, 波夫、杨星池、克雷让诺夫斯基。

原始发表文献编号: [123]

标本存放地名称缩写: IZ-CAS(副模) GZU(正模)

(150) 红胸原曲叶蜂 *Protomphytus rufithoracinus* Wei

魏美才等. 2002. Insects form Maolan Landscapes (茂兰景观昆虫), pp. 447.

标本信息: 正模♀, 贵州荔波小七孔, 19980527, 汪廉敏采。

原始发表文献编号: [124]

标本存放地名称缩写: GZU

(151) 贵州片爪叶蜂 *Darjilingia guizhouensis* Wei

魏美才等. 2002. Insects form Maolan Landscapes (茂兰景观昆虫), pp. 448.

标本信息: 正模♀, 贵州茂兰(700m), 19950812, 魏美才采。

原始发表文献编号: [125]

标本存放地名称缩写: GZU

(152) 百环狭腹叶蜂 *Athlophorus albocincta* Wei

魏美才等. 2002. Insects form Maolan Landscapes (茂兰景观昆虫), pp. 449.

标本信息: 正模♀, 贵州茂兰白鹇山(750m), 19980510–11, 魏美才采。副模 6♀♀、6♂♂, 贵州茂兰白鹇山(750m), 19980510–11, 魏美才采。

原始发表文献编号: [126]

标本存放地名称缩写: GZU

(153) 双色方颜叶蜂 *Pachyprotarsis bicoloricornis* Wei et Nie

魏美才等. 2002. Insects form Maolan Landscapes (茂兰景观昆虫), pp. 452.

标本信息: 正模♀, 贵州茂兰(750m), 19990510, 魏美才采。副模 4♀♀、1♂, 贵州茂兰(750m), 19990510–11, 魏美才采; 1♀, 贵州茂兰(750m), 19950801, 魏美才采。

原始发表文献编号: [127]

标本存放地名称缩写: GZU

(154) 荔波方颜叶蜂 *Pachyprotarsis libona* Wei et Nie

魏美才等. 2002. Insects form Maolan Landscapes (茂兰景观昆虫), pp. 453.

标本信息: 正模♂, 贵州荔波茂兰, 19981027, 汪廉敏采。副模 1♂, 贵州荔波, 19980507, 汪廉敏采。

原始发表文献编号: [128]

标本存放地名称缩写: GZU

(155) 黄斑钩瓣叶蜂 *Macrophya flavomaculata* Cameron

魏美才等. 2002. Insects form Maolan Landscapes (茂兰景观昆虫), pp. 454.

标本信息: 正模♀, 贵州茂兰, 19990510, 魏美才采。

原始发表文献编号: [129]

标本存放地名称缩写: GZU

(156) 小斑钩瓣叶蜂 *Macrophya micromaculata* Wei et Nie

魏美才等. 2002. Insects form Maolan Landscapes (茂兰景观昆虫), pp. 455.

标本信息: 正模♀, 贵州茂兰三岔河, 19990511, 魏美才采。

原始发表文献编号: [130]

标本存放地名称缩写: GZU

(157) 小鞘宽腹叶蜂 *Macrophya minutithecra* Wei et Nie

魏美才等. 2002. Insects form Maolan Landscapes (茂兰景观昆虫), pp. 455.

标本信息: 正模♀, 贵州茂兰白鹇山(750m), 19990510–11, 魏美才采。副模 7♀♀、2♂♂, 贵州茂兰白鹇山(750m), 19990510–11, 魏美才采; 1♀, 贵州茂兰(800m), 19950810, 魏美才采。

原始发表文献编号: [130]

标本存放地名称缩写: GZU

(158) 方凹宽腹叶蜂 *Macrophya quadriclypeata* Wei et Nie

魏美才等. 2002. Insects form Maolan Landscapes (茂兰景观昆虫), pp. 455.

标本信息: 正模♀, 贵州茂兰白鹇山(750m), 19990511, 魏美才采。

原始发表文献编号: [130]

标本存放地名称缩写: GZU

(159) 黄痣宽腹叶蜂 *Macrophya stigmatalis* Wei et Nie

魏美才等. 2002. Insects form Maolan Landscapes (茂兰景观昆虫), pp. 457.

标本信息: 正模♀, 贵州茂兰 (750m), 19990511, 魏美才采。副模 1♀, 贵州茂兰(750m), 19990510, 魏美才采。

原始发表文献编号: [131]

标本存放地名称缩写: GZU

(160) 细条斑黄叶蜂 *Tenthredo titlineata* Wei et Nie

魏美才等. 2002. Insects form Maolan Landscapes (茂兰景观昆虫), pp. 458.

标本信息: 正模♀, 贵州茂兰, 19990510, 魏美才采。

原始发表文献编号: [132]

标本存放地名称缩写: GZU

(161) 白转横带叶蜂 *Tenthredo leucotrochanteratina* Wei et Nie

魏美才等. 2002. Insects form Maolan Landscapes (茂兰景观昆虫), pp. 459.

标本信息: 正模♀, 贵州茂兰白鹇山(750m), 19990511, 魏美才采。

原始发表文献编号: [133]

标本存放地名称缩写: GZU

(162) 蓝青基叶蜂 *Beleses nigrolividus* Wei

魏美才等. 2002. Insects form Maolan Landscapes (茂兰景观昆虫), pp. 461.

标本信息: 正模♀, 贵州茂兰永康, 19981028, 汪廉敏采。副模 1♀, 云南西双版纳勐遮, 19580710, 陈之梓采。

原始发表文献编号: [134]

标本存放地名称缩写: GZU

(163) 平额异基叶蜂 *Abeleses flatofrontalis* Wei

魏美才等. 2002. Insects form Maolan Landscapes (茂兰景观昆虫), pp. 462.

标本信息: 正模♀, 贵州茂兰白鹇山(750m), 19990511, 魏美才采。

原始发表文献编号: [135]

标本存放地名称缩写: GZU

(164) 黄背大片叶蜂 *Megatomostethus fulvitergus* Wei

魏美才等. 2002. Insects form Maolan Landscapes (茂兰景观昆虫), pp. 463.

标本信息: 正模♀, 贵州贵阳花溪公园(1100m), 19950720, 魏美才采。副模 1♂, 贵州荔波翁昂(800m), 19950803, 魏美才采。

原始发表文献编号: [136]

标本存放地名称缩写: GZU

(165) 双斑开片叶蜂 *Onychostethomostus bimaculatus* Wei

魏美才等. 2002. Insects form Maolan Landscapes (茂兰景观昆虫), pp. 464.

标本信息: 正模♀, 贵州茂兰白鹇山(750m), 19990511, 魏美才采。

原始发表文献编号: [137]

标本存放地名称缩写: GZU

(166) 淡柄开片叶蜂 *Onychostethomostus pedicellus* Wei

魏美才等. 2002. Insects form Maolan Landscapes (茂兰景观昆虫), pp. 465.

标本信息: 正模♀, 贵州茂兰白鹇山(750m), 19990511, 魏美才采。副模 2♀♀, 贵州茂兰白鹇山(750m), 19990511, 魏美才采。

原始发表文献编号: [138]

标本存放地名称缩写: GZU

(167) 白足真片叶蜂 *Eutomostethus albipes* Wei

魏美才等. 2002. Insects form Maolan Landscapes (茂兰景观昆虫), pp. 466.

标本信息: 正模♀, 贵州茂兰白鹇山(750m), 19990511, 魏美才采。

原始发表文献编号: [139]

标本存放地名称缩写: GZU

(168) 烟翅真片叶蜂 *Eutomostethus infumatellus* Wei

魏美才等. 2002. Insects form Maolan Landscapes (茂兰景观昆虫), pp. 467.

标本信息: 正模♀, 贵州茂兰白鹇山(750m), 19990509, 魏美才采。

原始发表文献编号: [140]

标本存放地名称缩写: GZU

(169) 冉氏真片叶蜂 *Eutomostethus rani* Wei

魏美才等. 2002. Insects form Maolan Landscapes (茂兰景观昆虫), pp. 468.

标本信息: 正模♀, 贵州茂兰白鹇山(750m), 19990511, 魏美才采。

原始发表文献编号: [141]

标本存放地名称缩写: GZU

(170) 汪氏真片叶蜂 *Eutomostethus wangae* Wei

魏美才等. 2002. Insects form Maolan Landscapes (茂兰景观昆虫), pp. 468.

标本信息: 正模♀, 贵州茂兰永康, 19980528, 汪廉敏采。

原始发表文献编号: [141]

标本存放地名称缩写: GZU

(171) 红背颊片叶蜂 *Genatomostethus sculpturalis* Wei

魏美才等. 2002. Insects form Maolan Landscapes (茂兰景观昆虫), pp. 470.

标本信息: 正模♀, 贵州荔波(360m), 19990519, 魏美才采。副模 5♂♂, 贵州荔波(360m), 19990519, 魏美才采。

原始发表文献编号: [142]

标本存放地名称缩写: GZU

(172) 黑片弯眶叶蜂 *Phymatoceridea nigrotegularis* Wei

魏美才等. 2002. Insects form Maolan Landscapes (茂兰景观昆虫), pp. 471.

标本信息: 正模♀, 贵州荔波板寨(800m), 19950701, 魏美才采。副模 1♂, 贵州荔波板寨(800m), 19950701, 魏美才采。

原始发表文献编号: [143]

标本存放地名称缩写: GZU

(173) 尖鞘弯眶叶蜂 *Phymatoceridea acutitheca* Wei

魏美才等. 2002. Insects form Maolan Landscapes (茂兰景观昆虫), pp. 472.

标本信息: 正模♀, 贵州茂兰白鹇山(750m), 19990511, 魏美才采。

原始发表文献编号: [144]

标本存放地名称缩写: GZU

(174) 邻脉尖唇叶蜂 *Mallachiella interstitialis* Wei

魏美才. 1997. Zoological Research (动物学研究), 15 (2), 4–12, 13.

标本信息: 正模♀, 贵州茂兰翁昂, 1995-08-03, 魏美才采。

原始发表文献编号: [145]

标本存放地名称缩写: CSUFT

(十八) 鞘翅目 Coleoptera

47 步甲科 Carabidae

(175) 奇异盲步甲 *Sinaphaenops mirabilissimus* Ueno et Ran

Ueno et al. 1991. Elytra, 19, 127–135.

标本信息: 正模♂, 贵州荔波, 1987-8-14, Ueno 采。

原始发表文献编号: [146]

标本存放地名称缩写: SICU

(176) 上野行步甲 *Uenotrechus liboenis* Deuve et Tian

Ueno et al. 2001. *Speleol*, 26, 35–41.

标本信息: 正模♂, 贵州荔波, 1997-06-05, Ueno 采。

原始发表文献编号: [147]

标本存放地名称缩写: SICU

48 花金龟科 Cetoniidae

(177) 茂兰角花金龟 *Goliathopsis maolanus* Yang

杨臣瑾. 1988. *Guizhou Science* (贵州科学), 11, 8–12.

标本信息: 正模♂, 贵州荔波茂兰自然保护区(600m), 1985-06-26, 赵敬华、王群、刘宴贤采。副模♀, 贵州荔波茂兰自然保护区(600m), 1985-06-26, 赵敬华、王群、刘宴贤采。

原始发表文献编号: [148]

标本存放地名称缩写: GZAS

49 瓢虫科 Coccinellidae

(178) 长丝食植瓢虫 *Epilachna filamentacea* Zeng et Pang

庞红等. 2002. *Insects form Maolan Landscapes* (茂兰景观昆虫), pp. 280.

标本信息: 正模♂, 贵州荔波小七孔, 19981026, 李子忠采。副模 6♂♂、4♀, 记录同正模; 1♀, 地点同正模, 19981028, 宋琼章采。

原始发表文献编号: [149]

标本存放地名称缩写: GZU

(179) 茂兰食植瓢虫 *Epilachna maolanensis* Zeng et Pang

庞红等. 2002. *Insects form Maolan Landscapes* (茂兰景观昆虫), pp. 281.

标本信息: 正模♂, 贵州(茂兰洞塘), 19981021, 杨茂发采。

原始发表文献编号: [150]

标本存放地名称缩写: GZU

50 叶甲科 Chrysomelidae

(180) 李氏额凹萤叶甲 *Sermyloides lii* Yang et Li

王书永等. 2002. *Insects form Maolan Landscapes* (茂兰景观昆虫), pp. 308.

标本信息: 正模♂, 贵州荔波茂兰小七孔, 19980530, 宋琼章采。

原始发表文献编号: [151]

标本存放地名称缩写: GZU

(181) 黄斑峨眉球跳甲 *Omeisphaera flavimaculata* Wang

王书永等. 2002. Insects form Maolan Landscapes (茂兰景观昆虫), pp. 314.

标本信息: 正模♂, 贵州荔波茂兰(450m), 19981027, 杨星科采。

原始发表文献编号: [152]

标本存放地名称缩写: GZU

(十九) 蜻蜓目 Odonata

51 隼口科 Chiorocyphidae

(182) 茂兰印度隼口 *Indocypha maolanensis* Zhou et Bao

周文豹等. 2002. Insects form Maolan Landscapes (茂兰景观昆虫), pp. 96.

标本信息: 正模♂, 贵州茂兰, 19980510, 周文豹采。副模♂, 采期与地点同正模, 周文豹采。

原始发表文献编号: [153]

标本存放地名称缩写: ZJMNH

52 蜓科 Aeshnidae

(183) 茂兰普莱蜓 *Planaeschna maolanensis* Zhou et Bao

周文豹等. 2002. Insects form Maolan Landscapes (茂兰景观昆虫), pp. 98.

标本信息: 正模♂, 贵州茂兰, 19981010, 周文豹采。副模♂, 同正模, 周文豹采。

原始发表文献编号: [154]

标本存放地名称缩写: ZJMNH

(二十) 双翅目 Diptera

53 秆蝇科 Chloropidae

(184) 永富颜脊秆蝇 *Eurina angatomii* Yang et Yang

杨集昆等. 1993. Guizhou Science (贵州科学), 14, 1–2, 6.

标本信息: 正模♀, 贵州茂兰, 1990-V-13, 杨集昆, 刘志琦采。副模♀, 贵州茂兰, 1990-V-13, 杨集昆, 刘志琦采。

原始发表文献编号: [155]

标本存放地名称缩写: CAU

54 食蚜蝇科 Corydalidae

(185) 茂兰食蚜蝇 *Milesia maolana* Cheng et Yang

成新跃等. 1993. Entomotaxonomia (昆虫分类学报), 21, 327–332.

标本信息: 正模♂, 贵州荔波县茂兰瑶寨, 1990-V-13, 杨集昆、刘志琦采。

原始发表文献编号: [156]

标本存放地名称缩写: CAU

55 舞虻科 Empididae

(186) 茂兰隐肩舞虻 *Drapetis (Drapetis) Maolana* Yang et Yang

杨定等. 1994. Guizhou Science (贵州科学), 3, 1–2.

标本信息: 正模♂, 贵州茂兰三岔河, 1990-V-18, 杨集昆、刘志琦采。

原始发表文献编号: [157]

标本存放地名称缩写: CAU

56 眼蕈蚊科 Sciaridea

(187) 茂兰眼蕈蚊 *Sciara maolana* Yang et Zhang

杨集昆等. 1993. Entomotaxonomia (昆虫分类学报), 21, 283–311.

标本信息: 正模♂, 贵州荔波县茂兰计才, 1990-V-17, 刘志琦采。副模 1♂, 茂兰三岔河, 1990-V-18, 杨集昆采。

原始发表文献编号: [158]

标本存放地名称缩写: CAU

(188) 钩臂眼蕈蚊 *Sciara hamatilis* Yang et Zhang

杨集昆等. 1993. Entomotaxonomia (昆虫分类学报), 21, 283–311.

标本信息: 正模♂, 贵州荔波县茂兰板寨, 1990-V-11, 杨集昆采。副模 1♂, 茂兰, 1986-IX-1, 贵州林业科学研究所采; 1♂, 贵州贵阳王武, 1987-IX-2, 张学敏采; 1♂, 贵州林业科学研究所, 1987-VII-7, 杨集昆采。

原始发表文献编号: [158]

标本存放地名称缩写: CAU

(189) 丽奇眼蕈蚊 *Qisciara bellula* Yang et Zhang

杨集昆等. 1993. Entomotaxonomia (昆虫分类学报), 21, 283–311.

标本信息: 正模♂, 贵州荔波县茂兰三岔河, 1990-V-18, 杨集昆采。

原始发表文献编号: [158]

标本存放地名称缩写: CAU

(190) 长角齿眼蕈蚊 *Phorodonta longiantenna* Yang et Zhang

杨集昆等. 1993. Entomotaxonomia (昆虫分类学报), 21, 283–311.

标本信息: 正模♂, 贵州荔波县茂兰三岔河, 1990-V-18, 杨集昆采。

原始发表文献编号: [158]

标本存放地名称缩写: CAU

(191) 叉刺迟眼蕈蚊 *Bradysia furcata* Yang et Zhang

杨集昆等. 1993. Entomotaxonomia (昆虫分类学报), 21 (04), 283–311.

标本信息: 正模♂, 贵州茂兰计才, 1990-V-17, 杨集昆采。

原始发表文献编号: [158]

标本存放地名称缩写: CAU

57 鹬虻科 Heteronemiidae

(192) 茂兰鹬虻 *Rhagio maolanus* Yang et Yang

杨集昆等. 1993. Entomotaxonomia (昆虫分类学报), 21, 280–282.

标本信息: 正模♂, 茂兰板寨, 1990-V-12, 杨集昆、刘志琦采。副模 2♂♂, 采集资料同前。

原始发表文献编号: [159]

标本存放地名称缩写: CAU

脊索动物门 Chordata

五、硬骨鱼纲 Osteichthyes

(二十一) 鲤形目 Cypriniformes

58 鲤科 Cyprinidae

(193) 荔波金线鲃 *Sinocyclocheilus liboensis* Li

李维贤等. 2004. Journal of Zhanjiang Ocean University (湛江海洋大学学报), 31, 1–3.

标本信息: 正模♂, 贵州省荔波县洞矿乡翁根洞(520m), 199505, 李维贤采。副模 1♂, 贵州省荔波县洞矿乡翁根洞(520m), 199505, 李维贤采。

原始发表文献编号: [160]

标本存放地名称缩写: HLTRMS

(194) 洞塘金线鲃 *Sinocyclocheilus dongtangensis* Zhou, Liu et Wang

周江等. 2011. Sichuan Journal of Zoology (四川动物), 30, 387–389, 494.

标本信息: 正模标本编号: 20091123005, 贵州省荔波县茂兰自然保护区里根村, 2009-11-23, 刘倩采。副模标本编号: 20091123002, 贵州省荔波县茂兰自然保护区里根村, 2009-11-23, 刘倩采。

原始发表文献编号: [161]

标本存放地名称缩写: GZNU

(195) 尧兰金线鲃 *Sinocyclocheilus yaolanensis* Zhou, Liu et Wang

周江等. 2009. Sichuan Journal of Zoology (四川动物), 28, 321–323, 482.

标本信息: 正模标本编号: 200610060, 贵州省荔波县茂兰自然保护区尧兰村, 2006-10-06, 李显周采。副模标本编号: 200610057, 贵州省荔波县茂兰自然保护区尧兰村, 2006-10-06, 李显周采;

原始发表文献编号: [162]

标本存放地名称缩写: GZNU

(196) 大鳞金线鲃 *Sinocyclocheilus macrolepis* Wang et Chen

王大忠等. 1989. Journal of Zunyi Medical College (遵义医学院学报), 6, 29–34.

标本信息: 正模标本编号: 87IV457, 贵州省荔波县打狗河支流, 1987-IV, 王大忠、陈宜瑜采。副模标本编号: 87IV458–462, 副模标本数量: 9 尾, 贵州省荔波县打狗河支流, 1987-IV, 王大忠、陈宜瑜采; 副模标本编号: 87IV448–452, 副模标本数量: 4 尾, 贵州省荔波县打狗河支流, 1987-IV, 王大忠、陈宜瑜采;

原始发表文献编号: [163]

标本存放地名称缩写: IH-CAS(正模和标本号为 87IV448–452 的副模)、ZYMU(标本号为 87IV448–452 的副模)

(197) 长须金线鲃 *Sinocyclocheilus longibarbus* Wang et Chen

王大忠等. 1989. Journal of Zunyi Medical College (遵义医学院学报), 6, 29–34.

标本信息: 正模标本编号: 87IV469, 贵州荔波县洞塘乡洞旧村和甲纠村, 1987-IV, 王大忠、陈宜瑜采。副模标本编号: 87IV465–568, 副模标本数量: 4 尾, 贵州荔波县洞塘乡洞旧村和甲纠村, 1987-IV, 王大忠、陈宜瑜采; 副模标本编号: 87IV463–464, 副模标本数量: 2 尾, 贵州荔波县洞塘乡洞旧村和甲纠村, 1987-IV, 王大忠、陈宜瑜采;

原始发表文献编号: [163]

标本存放地名称缩写: IH-CAS(正模和标本号为 87IV465–568 的副模)、ZYMU(标本号为 87IV463–464 的副模)

(198) 小口华缨鱼 *Sinocyclocheilus microstomatus* Wang et Chen

王大忠等. 1989. Journal of Zunyi Medical College (遵义医学院学报), 6, 29–34.

周毅, 杨天友, 冉景丞, 张旭. 中国荔波世界自然遗产地动物模式标本名录. 生物多样性, 2019, 27 (12): 1345–1351.
<http://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2019246>

标本信息: 正模标本编号: 87IV509, 贵州省荔波县王蒙乡翁龙村, 1987-IV, 王大忠、陈宜瑜采。副模标本编号: 87IV506–508, 副模标本数量: 4 尾, 贵州省荔波县王蒙乡翁龙村, 1987-IV, 王大忠、陈宜瑜采; 副模标本编号: 87IV504–505, 副模标本数量: 2 尾, 贵州省荔波县王蒙乡翁龙村, 1987-IV, 王大忠、陈宜瑜采;

原始发表文献编号: [163]

标本存放地名称缩写: IH-CAS(正模和标本号为 87IV506–508 的副模)、ZYMU(标本号为 87IV504–505 的副模)

(199) 巨须金线鲃 *Sinocyclocheilus hugeibarbus* Li et Ran

李维贤等. 2003. Journal of Jishou University (Natural Sciences Edition) 吉首大学学报 (自然科学版), 34, 61–63.

标本信息: 正模标本编号: 200210005, 贵州省荔波县一洞穴地下河(790m), 2002-10, 李维贤、冉景丞采。副模标本编号: 200210001–004, 副模标本数量: 4 尾, 贵州省荔波县一洞穴地下河(790m), 2002-10, 李维贤、冉景丞采。

原始发表文献编号: [164]

标本存放地名称缩写: HLTRMS

59 爬鳅科 Balitoridae

(200) 佳荣盲高原鳅 *Triplophysa jiarongensis* Lin et Li

林昱等. 2012. Zoological Systematics (动物分类学报), 37, 640–647.

标本信息: 正模♂, 标本编号: Shou10111801, 中国贵州省荔波县佳荣镇水井湾溶洞, 2011-11-18, 林昱、李超、宋佳坤采。副模 2♀♀, 标本编号: Shou10111802, 中国贵州省荔波县佳荣镇水井湾溶洞, 2011-11-18, 林昱、李超、宋佳坤采。

原始发表文献编号: [165]

标本存放地名称缩写: SHOU

60 鳅科 Cobitidae

(201) 鼻须高原鳅 *Triplophysa nasobarbatula* Wang et Li

王大忠等. 2001. Zoological Systematics (动物分类学报), 13, 98–101.

标本信息: 正模标本编号: 840207, 贵州省荔波县翁昂乡和洞塘乡, 1984-04, 王大忠、李德俊采。副模标本编号: 840198–199, 副模标本数量: 2 尾, 贵州省荔波县翁昂乡和洞塘乡, 1984-04, 王大忠、李德俊采; 副模标本编号: 840201, 副模标本数量: 1 尾, 贵州省荔波县翁昂乡和洞塘乡, 1984-04, 王大忠、李德俊采;

原始发表文献编号: [166]

周毅, 杨天友, 冉景丞, 张旭. 中国荔波世界自然遗产地动物模式标本名录. 生物多样性, 2019, 27 (12): 1345–1351. <http://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2019246>

标本存放地名称缩写: ZYMU(正模和标本号 840198–199 的副模)、IH-CAS(标本号为 840201 的副模)

(202) 茂兰盲副鳅 *Paracobitis maolanensis* Li, Ran et Chen

李维贤等. 2006. Journal of Zhanjiang Ocean University (湛江海洋大学学报), 38, 1–2.

标本信息: 模式标本编号: 05010300101, 贵州省茂兰自然保护区一洞穴, 2005-01-03, 李维贤、冉景丞、陈会明采。

原始发表文献编号: [167]

标本存放地名称缩写: HLTRMS

六、爬行纲 Reptilia

(二十二) 蜥蜴目 Lacertiformes

61 壁虎科 Cyprinidae

(203) 荔波壁虎 *Gekko liboensis* Zhou et Liu

周开亚等. 1982. Zoological Systematics (动物分类学报), 36, 438–448.

标本信息: 正模♀(TMC791669), 贵州省荔波县城关(430m), 1979-07-05, 赵执搏采。

原始发表文献编号: [168]

标本存放地名称缩写: ZYMU

(204) 荔波睑虎 *Goniurosaurus liboensis* Wang YY et Yang JH

Wang YY et al. 2013. Herpetologica, 69, 214–226.

标本信息: 正模♀, 贵州省茂兰自然保护区, 1995-10, 王映勇、杨建桓、Grismer 采。副模 1♂, 贵州省茂兰自然保护区, 1995-10, 王映勇、杨建桓、Grismer 采。

原始发表文献编号: [169]

标本存放地名称缩写: SYS

附录2 中国荔波世界自然遗产地动物模式标本发表的原始文献

Appendix 2 Checklist of the original references recording type specimens in the Libo World Natural Heritage Site of China

- 1 Chen DN, Li DH, Luo TC (2003) Study on Fauna of freshwater and land snails from cave of Guizhou Province, China, with descriptions of a new species (Prosobranchia, Pulmonata, Mesogastropoda, Stylommatophora). *Acta Zootaxonomica Sinica*, 13, 614–620. (in Chinese with English abstract) [陈德牛, 黎道洪, 罗泰昌 (2003) 贵州洞穴淡水、陆生贝类区系及新种记述. *动物分类学报*, 13, 614–620.]
- 2 Ran JC, Chen DN, Zhang GQ (1999) Two new species of Land Snails from China (Prosobranchia, Mesogastropoda, Cyclophoridae). *Acta Zootaxonomica Sinica*, 20, 281–284. (in Chinese with English abstract) [冉景丞, 陈德牛, 张国庆 (1999) 中国环口螺科二新种 (前鳃亚纲, 中腹足目, 环口螺科). *动物分类学报*, 20, 281–284.]
- 3 Luo TC, Chen DN, Zhang GQ (2002) A new species of Cyclophoridae from China (Prosobranchia, Mesogastropoda, Cyclophoridae). *Acta Zootaxonomica Sinica*, 21, 50–52. (in Chinese with English abstract) [罗泰昌, 陈德牛, 张国庆 (2002) 贵州环口螺科一新种 (前鳃亚纲, 中腹足目, 环口螺科). *动物分类学报*, 21, 50–52.]
- 4 Luo TC, Zhang WH, Zhou WC (2009) A New Species of the Genus *Dioryx* Benson from China (Prosobranchia, Mesogastropoda, Cyclophoridae). *Acta Zootaxonomica Sinica*, 34, 862–864. (in Chinese with English abstract) [罗泰昌, 张卫红, 周卫川 (2009) 贵州沟螺属一新种记述 (前鳃亚纲, 中腹足目, 环口螺科). *动物分类学报*, 34, 862–864.]
- 5 Luo TC, Zhou WC, Chen DN (2004) A New Species of the *Sinoennea* Kobelt from China (Pulmonata, Styommatophora, Streptaxidae). *Acta Zootaxonomica Sinica*, 17, 77–79. (in Chinese with English abstract) [罗泰昌, 周卫川, 陈德牛 (2004) 中国弯螺属一新种 (肺螺亚纲, 柄眼目, 扭轴蜗牛科). *动物分类学报*, 17, 77–79.]
- 6 Li DH, Luo TC, Chen DN (2003) A New Species of Land Snail from Guizhou Province, China (Pulmonata, Styommatophora, Clausiliidae). *Acta Zootaxonomica Sinica*, 26, 446–447. (in Chinese with English abstract) [黎道洪, 罗泰昌, 陈德牛 (2003) 贵州洞穴陆生贝类一新种 (肺螺亚纲, 柄眼目, 烟管螺科). *动物分类学报*, 26, 446–447.]
- 7 Zhang WH, Chen DN, Zhou WC (2013) A New Species of the Genus *Arini* H&A Adams from China (Prosobranchia, Caenogastropoda, Diplommatinidae). *Acta Zootaxonomica Sinica*, 38, 773–775. (in Chinese with English abstract) [张卫红, 陈德牛, 周卫川 (2013) 中国阿勇螺属一新种记述 (前鳃亚纲, 新进腹足目, 倍唇螺科). *动物分类学报*, 38, 773–775.]
- 8 Peter & Trontelj (1996) *Daipotamon minos*, a new genus and species of potamid crab (Crustacea, Decapoda, Brachyura) from a cave in China. *Proceedings of the Biololocal Society of Washington*, 28, 476–481.
- 9 Liang XQ, Chen HM, Li WX (2005) Three New Species of Atyid Shrimps (Decapoda, Caridea) from Caves of Guizhou, China. *Acta Zootaxonomica Sinica*. 36, 529–534. (in Chinese with English abstract) [梁象秋, 陈会明,

- 李维贤 (2005) 贵州荔波洞穴匙指虾三新种. 动物分类学报, 36, 529–534.]
- 10 Zhu MS, Chen HM (2002) A New Cave Spider of the Genus *Telema* from China (Araneae, Telemidae). Acta Zootaxonomica Sinica, 14, 82–84. (in Chinese with English abstract) [朱明生, 陈会明 (2002) 中国泰莱蛛属一新种记述 (蜘蛛目, 泰莱蛛科). 动物分类学报, 14, 82–84.]
- 11 Wang XP, Ran JC (1998) A new cave spider of the genus *Telema* (Araneae, Telemidae) from China. Acta Zoologica Taiwanica, 9, 93–96.
- 12 Chen HM, Gao L, Zhu MS (2000) Two New Species of the Genus *Leptoneta* (Araneae, Leponetidae) from China. Acta Arachnologica Sinica, 3, 10–13. (in Chinese with English abstract) [陈会明, 高莉, 朱明生 (2000) 我国弱蛛属 (蜘蛛目, 弱蛛科) 2 新种记述. 蛛形学报, 3, 10–13.]
- 13 Zhu MS (1999) A new species of the Genus *Keywords* (Araneae, Ctenidae) from China. China Zoological Society, Animal Science Research in China—Papers of the 14th Congress of the Chinese Zoological Society and the 65th Anniversary Conference of the Chinese Zoological Society. China Zoological Society, 73–76. (in Chinese with English abstract) [朱明生 (1999) 中国阿纳蛛属 (蜘蛛目, 栉足蛛科)——新种记述. 中国动物学会, 中国动物科学研究——中国动物学会第十四届会员代表大会及中国动物学会 65 周年年会论文集. 中国动物学会, 73–76.]
- 14 Wang XP, Ran JC, Chen HM (1999) A new species of *Mallinella* from China (Araneae, Zodariidae). Bulletin British Arachnological Society, 11 (5), 193–194.
- 15 Wang HH, Chen HM, Zhu MS (2002) A New Species of the Genus *Heteropoda* from China (Araneae, Sparassidae). Journal of Baoding Normal College, 22, 18–19. (in Chinese with English abstract) [王洪海, 陈会明, 朱明生 (2002) 中国异足蛛属一新种记述 (蜘蛛目, 巨蟹蛛科). 保定师范专科学校学报, 22, 18–19.]
- 16 Chen HM, Zhu MS (2005) A New Species of the Genus *Nesticus* from the Cave of China (Araneae, Nesticidae). Acta Zootaxonomica Sinica, 28, 735–736.
- 17 Chen HM, Zhu MS (2004) A new cave spider of the genus *Telema* from China (Araneae, Telemidae). Acta Zootaxonomica Sinica, 29, 87–88.
- 18 Zhu MS, Chen HM, Zhang ZS (2004) A New Species of the Genus *Taira* from China (Araneae, Amaurobiidae, Amaurobiinae). Journal of Hebei University (Natural Science Edition), 17, 61–64. (in Chinese with English abstract) [朱明生, 陈会明, 张志升 (2004) 中国胎拉蛛属 1 新种 (蜘蛛目, 暗蛛科, 暗蛛亚科). 河北大学学报(自然科学版), 17, 61–64.]
- 19 Zhu MS, Zhang JX, Chen HM (2001) A new species of the Genus *Wendilgarda* from China (Araneae, Theridiidae). Acta Zoologica Taiwanica, 12 (1), 1–7.
- 20 Zhang JX, Chen HM, Zhu MS (2001) Three New Species of the Genus *Steatoda* from Guizhou (Araneae, Theridiidae). Journal of Hebei University (Natural Science Edition), 32, 305–309. (in Chinese with English abstract) [张俊霞, 陈会明, 朱明生 (2001) 贵州肥腹蛛属 3 新种记述 (蜘蛛目, 球蛛科). 河北大学学报 (自然科学版), 32, 305–309.]

- 21 Jiang ZQ, Guo JJ, Yi TC, Jin DC (2015) Description of a new species of *Lasioseius* from China (Acari, Mesostigmata, Ascidae). *Journal of Mountain Agriculture and Biology*, 34, 7–13. (in Chinese with English abstract) [蒋志强, 郭建军, 乙天慈, 金道超 (2015) 中国毛绥螨属一新种记述 (蜱螨亚纲, 中气门目, 囊螨科). *山地农业生物学报*, 34, 7–13.]
- 22 Shi FM (2002) Orthoptera, Phaneropteridae// Li ZZ, Jin DC Editor-in-chief. *Maolan Landscapes Insects*. Guiyang, Guizhou Science and Technology Publishing House, pp.138. (in Chinese) [石福明 (2002) 直翅目, 露螽科// 李子忠, 金道超主编. 茂兰景观昆虫. 贵阳: 贵州科技出版社, 138.]
- 23 Shi FM, Chang YL, Chen HM (2005) A taxonomic review of the genus *Mirollia* Stal (Orthoptera, Phaneropteridae) from China. *Acta Entomologica Sinica*, 33, 954–959. (in Chinese with English abstract) [石福明, 常岩林, 陈会明 (2005) 中国奇螽属的分类研究 (直翅目, 露螽科). *昆虫学报*, 33, 954–959.]
- 24 Shi FM, Chen HM (2002) Descriptions of two new species of *Xiphidiopsis* Redtenbacher (Orthoptera, Meconematidae) from Guizhou Province, China. *Acta Entomologica Sinica*, 20, 65–68.
- 25 Zheng ZM, Shi FM (2004) Survey of Tetrigoidea from Maolan Natural Reserve of Guizhou (Orthoptera). *Journal of Shaanxi Normal University (Natural Science Edition)*, 17, 80–81. (in Chinese with English abstract) [郑哲民, 石福明 (2004) 茂兰自然保护区蚱总科昆虫的初步调查. *陕西师范大学学报 (自然科学版)*, 17, 80–81.]
- 26 Deng WA, Zheng ZM, Wei SZ (2009) A new species of the Genus *Tuberfemurus* Zheng (Orthoptera, Tetrigoidea, Cladonotidae) from China. *Zoological Systematics*, 34, 211–213. (in Chinese with English abstract) [邓维安, 郑哲民, 韦仕珍 (2009) 中国瘤股蚱属一新种记述 (直翅目, 蚱总科, 枝背蚱科). *动物分类学报*, 34, 211–213.]
- 27 Yang D, Yang JK (1993) New and little-known species of Plecoptera from Guizhou Province Volume.III. *Entomotaxonomia*, 37, 235–238. (in Chinese with English abstract) [杨定, 杨集昆 (1993) 贵州省襁翅目昆虫之三 (襁翅目, 襁科, 卷襁科). *昆虫分类学报*, 37, 235–238.]
- 28 Du YZ (2000) Two New Species of the Genus *Neoperla* Needham (Plecoptera, Perlidae, Perlinae) from Guizhou, China. *Entomotaxonomia*, 3, 1–5. (in Chinese with English abstract) [杜予州 (2000) 贵州新襁属二新种记述 (襁翅目, 襁科, 襁亚科). *昆虫分类学报*, 11, 1–5.]
- 29 Du YZ, Ran JC (2000) Plecoptera, Perlidae// Li ZZ, Jin DC Editor-in-chief. *Maolan Landscapes Insects*. Guiyang, Guizhou Science and Technology Publishing House, pp.110. (in Chinese) [杜予州, 冉景丞 (2002) 襁翅目, 襁科// 李子忠, 金道超主编. 茂兰景观昆虫. 贵阳: 贵州科技出版社, 110.]
- 30 Du YZ, Ran JC (2002) Plecoptera, Perlidae// Li ZZ, Jin DC Editor-in-chief. *Maolan Landscapes Insects*. Guiyang, Guizhou Science and Technology Publishing House, pp.111. (in Chinese) [杜予州, 冉景丞 (2002) 襁翅目, 襁科// 李子忠, 金道超主编. 茂兰景观昆虫. 贵阳: 贵州科技出版社, 111.]
- 31 Du YZ, Ran JC (2002) Plecoptera, Perlidae// Li ZZ, Jin DC Editor-in-chief. *Maolan Landscapes Insects*. Guiyang, Guizhou Science and Technology Publishing House, pp.112. (in Chinese) [杜予州, 冉景丞 (2002) 襁

周毅, 杨天友, 冉景丞, 张旭. 中国荔波世界自然遗产地动物模式标本名录. 生物多样性, 2019, 27 (12): 1345–1351. <http://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2019246>

翅目, 襖科// 李子忠, 金道超主编. 茂兰景观昆虫. 贵阳: 贵州科技出版社, 112.]

32 Yang D, Yang JK (1993) New and little-known species of Plecoptera from Guizhou Province volume.III. Entomotaxonomia, 37, 235–238 (in Chinese with English abstract) [杨定, 杨集昆 (1993) 贵州省襖翅目昆虫之三 (襖翅目, 襖科, 卷襖科). 昆虫分类学报, 37, 235–238.]

33 Chen SC, Ran JC (2002) Phasmatodae, Heteronemiidae// Li ZZ, Jin DC Editor-in-chief.Maolan Landscapes Insects. Guiyang, Guizhou Science and Technology Publishing House, pp.124. (in Chinese) [陈树春, 冉景丞 (2002) 蛭蟊目, 异蛭蟊科// 李子忠, 金道超主编. 茂兰景观昆虫. 贵阳: 贵州科技出版社, 124.]

34 Chen SC, Ran JC (2002) Phasmatodae, Phasmatidae// Li ZZ, Jin DC Editor-in-chief.Maolan Landscapes Insects. Guiyang, Guizhou Science and Technology Publishing House, pp.126. (in Chinese) [陈树春, 冉景丞 (2002) 蛭蟊目, 蛭蟊科// 李子忠, 金道超主编. 茂兰景观昆虫. 贵阳: 贵州科技出版社, 126.]

35 Chen SC, Ran JC (2002) Phasmatodae, Phasmatidae// Li ZZ, Jin DC Editor-in-chief.Maolan Landscapes Insects. Guiyang, Guizhou Science and Technology c, pp.127. (in Chinese) [陈树春, 冉景丞 (2002) 蛭蟊目, 蛭蟊科// 李子忠, 金道超主编. 茂兰景观昆虫. 贵阳: 贵州科技出版社, 127.]

36 Yang JK (1996) Notes on a new species of genus *Acromantis* from Guizhou (Mantodea, Hymenopodidae). Guizhou Science, 14, 1–3. (in Chinese with English abstract) [杨集昆 (1996) 贵州省姬螳属新种记述. 贵州科学, 14, 1–3.]

37 Zhou WB, Bao KH (2002) Mecoptera, Panoripidae// Li ZZ, Jin DC Editor-in-chief.Maolan Landscapes Insects. Guiyang, Guizhou Science and Technology Publication, pp.409. (in Chinese) [周文豹, 包开洪 (2002) 长翅目, 蝎蛉科// 李子忠, 金道超主编. 茂兰景观昆虫. 贵阳: 贵州科技出版社, 409.]

38 Zhou WB, Bao KH (2002) Mecoptera, Panoripidae// Li ZZ, Jin DC Editor-in-chief.Maolan Landscapes Insects. Guiyang, Guizhou Science and Technology Publishing House, pp.410. (in Chinese) [周文豹, 包开洪 (2002) 长翅目, 蝎蛉科// 李子忠, 金道超主编. 茂兰景观昆虫. 贵阳: 贵州科技出版社, 410.]

39 Cai WZ, Yang SL (2002) Hemiptera, Reduviidae// Li ZZ, Jin DC Editor-in-chief.Maolan Landscapes Insects. Guiyang, Guizhou Science and Technology Publishing House, pp.220. (in Chinese) [彩万志, 杨书林 (2002) 半翅目, 猎蝽科// 李子忠, 金道超主编. 茂兰景观昆虫. 贵阳: 贵州科技出版社, 220.]

40 Cai WZ, Yang SL (2002) Hemiptera, Reduviidae// Li ZZ, Jin DC Editor-in-chief.Maolan Landscapes Insects. Guiyang, Guizhou Science and Technology Publishing House, pp.226. (in Chinese) [彩万志, 杨书林 (2002) 半翅目, 猎蝽科// 李子忠, 金道超主编. 茂兰景观昆虫. 贵阳: 贵州科技出版社, 226.]

41 Cai WZ (1995) Yangicoris, A new genus of *Dicrotelini* (Heteroptera, Reduviidae, Harpactorinae) from China. Entomotaxonomia, 11, 1–5. (in Chinese with English abstract) [彩万志 (1995) 中国狄猎蝽族一新属——杨猎蝽属 (半翅目: 猎蝽科). 昆虫分类学报, 11, 1–5.]

42 Chang ZM, Chen XS (2012) *Tambinia bambusana* sp.nov., a new bamboofeeding species of *Tambiniini* (Hemiptera, Fulgoroidae, Tropicuchidae) from China. Florida Entomologist, 95, 970–974.

43 Zhang YB, Yang L, Chen XS (2014) Revision of the genus *Ricanoides* (Hemiptera, Fulgoroidae, Ricaniidae)

- with descriptions of three new species and one new combination. *Florida Entomologist*, 32, 762–766.
- 44 Cheng XS, Zhang ZG, Chang ZM (2014) Issidae and Caliscelidae (Hemiptera, Fulgoroidea) from China. Guiyang, Guizhou Science and Technology Publishing House, pp.147. (in Chinese). [陈祥盛, 张争光, 常志敏主编 (2014) 中国瓢蜡蝉和短翅蜡蝉. 贵阳: 贵州科技出版社, 147.]
- 45 Chen XS, Li ZZ (2005) Descriptions of two new species of *Caristianus* (Hemiptera, Fulgoroidea, Achilidae) from Maolan National Nature Reserve in Guizhou, China. *Florida Entomologist*, 14 (1), 25–28.
- 46 Chen X, He TT (2009) Two new species of *Caristianus* Uhler (Hemiptera, Fulgoroidea, Achilidae) from Southwestern China, with the first description of the male *Catonidia wuyishanana* Wang & Huang. *Zootaxa*, 20 (3), 42–47.
- 47 Cheng XS, Li ZZ, Ding JH, Jiang SN (2001) New Records of a Genus and Three Species of *Delphacidae* (Homoptera, Fulgoroidea) from China. *Entomotaxonomia*, 11, 71–74. (in Chinese with English abstract) [陈祥盛, 李子忠, 丁锦华, 蒋书楠 (2001) 中国飞虱科一新记录属和三新记录种. 昆虫分类学报, 11, 71–74.]
- 48 Cheng XS, Li ZZ, Ding JH (2001) Three new genus and Four species of *Delphacidae* (Homoptera, Fulgoroidea). *Zoological Systematics*, 26, 324–327. (in Chinese with English abstract) [陈祥盛, 李子忠, 丁锦华 (2001) 飞虱科三新属四新种 (同翅目, 蜡蝉总科). 动物分类学报, 26, 324–327.]
- 49 Cheng XS, Ding JH (2002) One new genus and two new species of *Delphacidae* (Homoptera, Fulgoroidea) from China. *Acta Entomologica Sinica*, 45, 223–228. (in Chinese with English abstract) [陈祥盛, 丁锦华 (2002) 飞虱科一新属二新种 (同翅目, 蜡蝉总科). 昆虫学报, 45, 223–228.]
- 50 Cheng XS, Li ZZ (2000) One New Species of the Genus *Opiconsiva* (Homoptera, Delphacidae) from China. *Entomotaxonomia*, 22, 20–22. (in Chinese with English abstract) [陈祥盛, 李子忠 (2000) 中国皱茎飞虱属一新种 (同翅目, 飞虱科). 昆虫分类学报, 22, 20–22.]
- 51 Cheng XS (2002) Homoptera, Delphacidae// Li ZZ, Jin DC Editor-in-chief. *Maolan Landscapes Insects*. Guiyang, Guizhou Science and Technology Publishing House, pp.164. (in Chinese) [陈祥盛 (2002) 同翅目, 飞虱科// 李子忠, 金道超主编. 茂兰景观昆虫. 贵阳: 贵州科技出版社, 164.]
- 52 Chen XS, Liang AP (2007) Revision of the Oriental genus *Bambusiphaga* Huang and Ding (Hemiptera, Fulgoroidea, Delphacidae). *Zoological Studies*, 46, 510–513.
- 53 Hou XH, Chen XS (2010) Oriental bamboo delphacid planthoppers, three new species of the genus *Kakuna* *Matsumura* (Hemiptera, Fulgoroidea, Delphacidae) from Guizhou Province, China. *Zootaxa*, 14, 35–39.
- 54 Chen XS (2003) Key to genera of the tribe *Tropidocephalini* (Homoptera, Fulgoroidea, Delphacidae) from the People's Republic of China, with description of new genus. *The Canadian Entomologist*, 17, 135–141.
- 55 Yang MF, Li ZZ, Wang LM, Chen XS (2002) Homoptera, Cicadellidae, Cicadellinae// Li ZZ, Jin DC Editor-in-chief. *Maolan Landscapes Insects*. Guiyang, Guizhou Science and Technology Publishing House, pp.173. (in Chinese) [杨茂发, 李子忠, 汪廉敏, 陈祥盛 (2002) 同翅目, 叶蝉科, 大叶蝉亚科// 李子忠, 金道超主编. 茂兰景观昆虫. 贵阳: 贵州科技出版社, 173.]

- 56 Yang MF, Li ZZ, Wang LM, Chen XS (2002) Homoptera, Cicadellidae, Cicadellinae// Li ZZ, Jin DC Editor-in-chief. Maolan Landscapes Insects. Guiyang, Guizhou Science and Technology Publishing House, pp.176. (in Chinese) [杨茂发, 李子忠, 汪廉敏, 陈祥盛 (2002) 同翅目, 叶蝉科, 大叶蝉亚科// 李子忠, 金道超主编. 茂兰景观昆虫. 贵阳: 贵州科技出版社, 176]
- 57 Yang MF, Li ZZ, Wang LM, Chen XS (2002) Homoptera, Cicadellidae, Cicadellinae// Li ZZ, Jin DC Editor-in-chief. Maolan Landscapes Insects. Guiyang, Guizhou Science and Technology Publishing House, pp.177. (in Chinese) [杨茂发, 李子忠, 汪廉敏, 陈祥盛 (2002) 同翅目, 叶蝉科, 大叶蝉亚科// 李子忠, 金道超主编. 茂兰景观昆虫. 贵阳: 贵州科技出版社, 177.]
- 58 Yang MF, Li ZZ (2001) Three new species of the genus *Anatkina* from Guizhou Province, China. Zoological Systematics, 26, 46–49. (in Chinese with English abstract) [杨茂发, 李子忠 (2001) 贵州斑大叶蝉属三新种 (同翅目, 大叶蝉科). 动物分类学报, 26, 46–49.]
- 59 Li ZZ, Wang LM (1992) Agroforestry Entomology of Guizhou (Volume 4). Homoptera, Cicadellidae. Guiyang, Guizhou Science and Technology Publishing House, pp.85. (in Chinese) [李子忠, 王廉敏 (1992) 贵州农林昆虫志, (卷 4). 同翅目, 叶蝉科. 贵阳: 贵州科技出版社, 85.]
- 60 Yang MF, Li ZZ (1999) Three new species of *Mileewa* from Guizhou Province, China (Homoptera, Cicadellidae). Acta Entomologica Sinica, 42, 406. (in Chinese with English abstract) [杨茂发, 李子忠 (1999) 贵州窗翅叶蝉属三新种 (同翅目, 大叶蝉科). 昆虫学报, 42, 406.]
- 61 Yang MF, Li ZZ (2000) Two species of *Mileewa* (Homoptera, Cicadellidae)// Zhang YL Editor-in-chief. Study on Insect Taxonomy and Fauna. Beijing, China Agricultural Publishing House, pp.52. (in Chinese) [杨茂发, 李子忠 (2000) 窗翅叶蝉属二新种记述 (同翅目, 大叶蝉科)// 张雅林主编. 昆虫分类区系研究. 北京: 中国农业出版社, 52.]
- 62 Li JD, Li ZZ (2011) Two New Species of Genus *Krisna* (Hemiptera, Cicadellidae, Iassinae) from China. Journal of Mountain Agriculture and Biology, 30, 492–495. (in Chinese with English abstract) [李建达, 李子忠 (2011) 中国网脉叶蝉属二新种记述 (半翅目, 叶蝉科, 叶蝉亚科). 山地农业生物学报, 30, 492–495.]
- 63 Li ZZ, Xing JC (2010) A new species and Two new combination of *Mimotettix* (Hemiptera, Cicadellidae, Deltocephalinae) from China. Journal of Mountain Agriculture and Biology, 29, 377–380. (in Chinese with English abstract) [李子忠, 邢济春 (2010) 中国斑翅叶蝉属一新种及二新组合 (半翅目, 叶蝉科, 角顶叶蝉亚科). 山地农业生物学报, 29, 377–380.]
- 64 Zhang B, Li ZZ (2010) *amritodus podocarpus*, A new species of the Genus *Amritodus* Anufriev Breeding on Podocarpus Macrophyllus (Hemiptera, Cicadellidae). Zoological Systematics, 35, 730–732. (in Chinese with English abstract)
- 65 Li JD, Li ZZ (2010) Study on the Taxonomy of the Genus *Gessius* Distant (Hemiptera, Cicadellidae, Iassinae) from China. Sichuan Journal of Zoology, 29, 569–572, 575. (in Chinese with English abstract) [李建达, 李子忠 (2010) 中国点线叶蝉属分类研究 (半翅目, 叶蝉科, 叶蝉亚科). 四川动物, 29, 569–572, 575.]

- 66 Cheng XY, Li ZZ (2005) A new genus and Three new species of Penthimiinae (Homoptera, Cicadellidae) from China. *Zoological Systematics*, 24, 379–383. (in Chinese with English abstract) [程霞英, 李子忠 (2005) 中国扁叶蝉亚科一新属三新种 (同翅目, 叶蝉科, 扁叶蝉亚科). *动物分类学报*, 24, 379–383.]
- 67 Cheng XY, Li ZZ (2003) Two new *Penthimia* species from China (Homoptera, Cicadellidae). *Zoological Systematics*, 13, 288–290. (in Chinese with English abstract) [程霞英, 李子忠 (2003) 中国扁叶蝉属二新种 (同翅目, 叶蝉科). *动物分类学报*, 13, 288–290.]
- 68 Dai RH, Cheng XX, Li ZZ (2003) A New Species of the Genus *Paivanana* (Homoptera, Cicadellidae, Euscelinae) from China. *Entomotaxonomia*, 11, 31–33. (in Chinese with English abstract) [戴仁怀, 陈学新, 李子忠 (2003) 大眼叶蝉属一新种记述 (同翅目, 叶蝉科, 殃叶蝉亚科). *昆虫分类学报*, 11, 31–33.]
- 69 Cheng XS, Li ZZ (1998) A new species of *Flexocerus* from Guizhou (Homoptera, Cicadellidae, Idioeeriinae). *Journal of Mountain Agriculture and Biology*, 11, 25–27. (in Chinese with English abstract) [陈祥盛, 李子忠 (1998) 贵州弯茎叶蝉属一新种 (同翅目, 叶蝉科, 片角叶蝉亚科). *山地农业生物学报*, 11, 25–27.]
- 70 Yang MF, Li ZZ (1999) Three new species and A new record of the genus *Mileewa* from China (Homoptera, Cicadellidae). *Zoological Systematics*, 14, 315–319. (in Chinese with English abstract) [杨茂发, 李子忠 (1999) 中国窗翅叶蝉属三新种和一新纪录种 (同翅目, 大叶蝉科). *动物分类学报*, 14, 315–319.]
- 71 Wang LM, Li ZZ (1999) Description of a new species of the genus *Vangama* (Homoptera, Cicadellidae, Evacanthinae) from China. *Entomotaxonomia*, 15, 30–31, 35. (in Chinese with English abstract) [汪廉敏, 李子忠 (1999) 弯头叶蝉属一新种记述 (同翅目, 叶蝉科, 横脊叶蝉亚科). *昆虫分类学报*, 15, 30–31, 35.]
- 72 Zhang YZ, Li ZZ (1999) Two new species of Agalliinae (Homoptera, Cicadellidae) from Guizhou, China. *Entomotaxonomia*, 15, 32–35. (in Chinese with English abstract) [张亚洲, 李子忠 (1999) 贵州圆痕叶蝉亚科二新种 (同翅目, 叶蝉科). *昆虫分类学报*, 15, 32–35.]
- 73 Wang LM, Li ZZ (1998) Three new species of *Carinata* (Homoptera, Cicadellidae, Evacanthinae) from China. *Entomotaxonomia*, 17, 40–43. (in Chinese with English abstract) [汪廉敏, 李子忠 (1998) 脊额叶蝉属三新种 (同翅目, 叶蝉科, 横脊叶蝉亚科). *昆虫分类学报*, 17, 40–43.]
- 74 Li ZZ, Wang LM (1997) Description of A New Species of *Ophiuchus* (Homoptera, Nirvanjinae). *Journal of Guizhou Agricultural College*, 12, 14–15. (in Chinese with English abstract) [李子忠, 汪廉敏 (1997) 扁头叶蝉属一新种记述 (同翅目: 隐脉叶蝉亚科). *贵州农学院学报*, 12, 14–15.]
- 75 Li ZZ, Wang LM (1996) Five New Species of Evacanthinae (Homoptera, Cicadellidae) from China. *Entomotaxonomia*, 21, 94–100. (in Chinese with English abstract) [李子忠, 汪廉敏 (1996) 横脊叶蝉亚科五新种 (同翅目: 叶蝉科). *昆虫分类学报*, 21, 94–100.]
- 76 Cai P, Li ZZ (1995) Two New Species of the Genus *Tituria* from China (Homoptera, Ledridae). *Zoological Systematics*, 11, 86–89. (in Chinese with English abstract) [蔡平, 李子忠 (1995) 角胸叶蝉属二新种 (同翅目: 耳叶蝉科). *动物分类学报*, 11, 86–89.]
- 77 Li ZZ (1994) A New Genus And Three New Species of Evacanthidae from China (Homoptera, Cicadellidae).

Zoological Systematics, 35, 465–470. (in Chinese with English abstract) [李子忠 (1994) 横脊叶蝉科一新属三新种 (同翅目: 叶蝉总科). 动物分类学报, 35, 465–470.]

78 Li ZZ, Wang LM (1991) Five New Species of the Genus *Sophonina* from Guizhou, China (Homoptera, Nirvanidae). Zoological Research, 12, 125–132. (in Chinese with English abstract) [李子忠, 汪廉敏 (1991) 贵州拟隐脉叶蝉属五新种 (同翅目, 隐脉叶蝉科). 动物学研究, 12, 125–132.]

79 Li ZZ (1989) Five new species of *Coelidiidae* from Guizhou Province (Homoptera, Cicadelloidea). Journal of Guizhou Agricultural College, 11, 1–5. (in Chinese with English abstract) [李子忠 (1989) 贵州离脉叶蝉科五新种 (同翅目, 叶蝉总科). 贵州农学院学报, 11, 1–5.]

80 Yang MF, Li ZZ, Wang LM, Chen XS (2002) Homoptera, Cicadellidae// Li ZZ, Jin DC Editor-in-chief. Maolan Landscapes Insects. Guiyang, Guizhou Science and Technology Publishing House, pp.186. (in Chinese) [杨茂发, 李子忠, 汪廉敏, 陈祥盛 (2002) 同翅目, 叶蝉科, 大叶蝉亚科// 李子忠, 金道超主编. 茂兰景观昆虫. 贵阳: 贵州科技出版社, 186.]

81 Yang MF, Li ZZ, Wang LM, Chen XS (2002) Homoptera, Cicadellidae// Li ZZ, Jin DC Editor-in-chief. Maolan Landscapes Insects. Guiyang, Guizhou Science and Technology Publishing House, pp.187. (in Chinese). [杨茂发, 李子忠, 汪廉敏, 陈祥盛 (2002) 同翅目, 叶蝉科, 大叶蝉亚科// 李子忠, 金道超主编. 茂兰景观昆虫. 贵阳: 贵州科技出版社, 187.]

82 Yang MF, Li ZZ, Wang LM, Chen XS (2002) Homoptera, Cicadellidae// Li ZZ, Jin DC Editor-in-chief. Maolan Landscapes Insects. Guiyang, Guizhou Science and Technology Publishing House, pp.190. (in Chinese). [杨茂发, 李子忠, 汪廉敏, 陈祥盛 (2002) 同翅目, 叶蝉科, 大叶蝉亚科// 李子忠, 金道超主编. 茂兰景观昆虫. 贵阳: 贵州科技出版社, 190.]

83 Yang MF, Li ZZ, Wang LM, Chen XS (2002) Homoptera, Cicadellidae// Li ZZ, Jin DC Editor-in-chief. Maolan Landscapes Insects. Guiyang, Guizhou Science and Technology Publishing House, pp.191. (in Chinese). [杨茂发, 李子忠, 汪廉敏, 陈祥盛 (2002) 同翅目, 叶蝉科, 大叶蝉亚科// 李子忠, 金道超主编. 茂兰景观昆虫. 贵阳: 贵州科技出版社, 191.]

84 Yang MF, Li ZZ, Wang LM, Chen XS (2002) Homoptera, Cicadellidae// Li ZZ, Jin DC Editor-in-chief. Maolan Landscapes Insects. Guiyang, Guizhou Science and Technology Publishing House, pp.194. (in Chinese). [杨茂发, 李子忠, 汪廉敏, 陈祥盛 (2002) 同翅目, 叶蝉科, 大叶蝉亚科// 李子忠, 金道超主编. 茂兰景观昆虫. 贵阳: 贵州科技出版社, 194.]

85 Li ZZ, Wang LM (1992) Agroforestry Entomology of Guizhou (Volume 4). Homoptera, Cicadellidae. Guiyang, Guizhou Science and Technology Publishing House, pp.102. (in Chinese). [李子忠, 汪廉敏 (1992) 贵州农林昆虫志 (卷4), 同翅目, 叶蝉科. 贵阳, 贵州科技出版社, 102.]

86 Yang MF, Li ZZ, Wang LM, Chen XS (2002) Homoptera, Cicadellidae// Li ZZ, Jin DC Editor-in-chief. Maolan Landscapes Insects. Guiyang, Guizhou Science and Technology Publishing House, pp.185 (in Chinese). [杨茂发, 李子忠, 汪廉敏, 陈祥盛 (2002) 同翅目, 叶蝉科, 大叶蝉亚科// 李子忠, 金道超主编. 茂兰景观昆虫. 贵阳:

贵州科技出版社, 185.]

87 Cheng XS, Li ZZ (2000) A new species of the genus *Sophonia* (Homoptera, Cicadellidae, Nirvaninae). Acta Entomologica Sinica, 4, 77–79. (in Chinese with English abstract) [陈祥盛, 李子忠 (2000) 拟隐脉叶蝉属一新种 (同翅目, 叶蝉科, 隐脉叶蝉亚科). 昆虫学报, 4, 77–79.]

88 Li ZZ, Wang LM (1992) Agroforestry Entomology of Guizhou (Volume 4) Homoptera, Cicadellidae. Guiyang, Guizhou Science and Technology Publishing House, pp.197. (in Chinese). [李子忠, 汪廉敏 (1992) 贵州农林昆虫志 (卷 4), 同翅目, 叶蝉科. 贵阳, 贵州科技出版社, 197.]

89 Li ZZ, Wang LM (1992) Agroforestry Entomology of Guizhou (Volume 4) Homoptera, Cicadellidae. Guiyang, Guizhou Science and Technology Publishing House, pp.61 (in Chinese). [李子忠, 汪廉敏 (1992) 贵州农林昆虫志 (卷 4), 同翅目, 叶蝉科. 贵阳, 贵州科技出版社, 61.]

90 Ping ZM, Xu CG, Gong C (1984) Three new species of the *Termites* from Guizhou Province, China (Isoptera, Rhinotermitidae). Journal of Southwest Forestry University, 8, 106–111. (in Chinese with English abstract) [平正明, 徐春贵, 龚才 (1984) 贵州省等翅目三新种. 西南林学院学报, 8, 106–111.]

91 Ping ZM, Xu YL, Xu CG, Gong C (1986) Trunk-Dwellers termites and five new species from Guizhou Province, China. Scientia Silvae Sinicae, 9, 153–160. (in Chinese with English abstract) [平正明, 徐月莉, 徐春贵, 龚才 (1986) 贵州省蛀害树干的等翅目及五新种. 林业科学, 9, 153–160.]

92 Yang D, Yang JK (1993) The fishflies (Megaloptera, Corydalidae) from Maolan, Guizhou. Entomotaxonomia, 12, 246–248. (in Chinese with English abstract) [杨定, 杨集昆 (1993) 贵州茂兰的广翅目昆虫 (广翅目, 齿蛉科). 昆虫分类学报, 12, 246–248.]

93 Li HH, Liao QR (2002) Lepidoptera, Pterophoridae// Li ZZ, Jin DC Editor-in-chief. Maolan Landscapes Insects. Guiyang, Guizhou Science and Technology Publishing House, pp.376. (in Chinese) [李后魂, 廖启荣 (2002) 鳞翅目, 麦蛾科// 李子忠, 金道超主编. 茂兰景观昆虫. 贵阳: 贵州科技出版社, 376.]

94 Li HH, Liao QR (2002) Lepidoptera, Pterophoridae// Li ZZ, Jin DC Editor-in-chief. Maolan Landscapes Insects. Guiyang, Guizhou Science and Technology Publishing House, pp.377. (in Chinese) [李后魂, 廖启荣 (2002) 鳞翅目, 麦蛾科// 李子忠, 金道超主编. 茂兰景观昆虫. 贵阳: 贵州科技出版社, 377.]

95 Li HH, Liao QR (2002) Lepidoptera, Pterophoridae// Li ZZ, Jin DC Editor-in-chief. Maolan Landscapes Insects. Guiyang, Guizhou Science and Technology Publishing House, pp.378. (in Chinese) [李后魂, 廖启荣 (2002) 鳞翅目, 麦蛾科// 李子忠, 金道超主编. 茂兰景观昆虫. 贵阳: 贵州科技出版社, 378.]

96 Li HH, Liao QR (2002) Lepidoptera, Pterophoridae// Li ZZ, Jin DC Editor-in-chief. Maolan Landscapes Insects. Guiyang, Guizhou Science and Technology Publishing House, pp.379. (in Chinese) [李后魂, 廖启荣 (2002) 鳞翅目, 麦蛾科// 李子忠, 金道超主编. 茂兰景观昆虫. 贵阳: 贵州科技出版社, 379.]

97 Li HH, Liao QR (2002) Lepidoptera, Pterophoridae// Li ZZ, Jin DC Editor-in-chief. Maolan Landscapes Insects. Guiyang, Guizhou Science and Technology Publishing House, pp.372. (in Chinese) [李后魂, 廖启荣 (2002) 鳞翅目, 瓢虫科// 李子忠, 金道超主编. 茂兰景观昆虫. 贵阳: 贵州科技出版社, 372.]

- 98 Li HH, Liao QR (2002) Lepidoptera, Pterophoridae// Li ZZ, Jin DC Editor-in-chief. *Maolan Landscapes Insects*. Guiyang, Guizhou Science and Technology Publishing House, pp.373. (in Chinese) [李后魂, 廖启荣 (2002) 鳞翅目, 瓢虫科// 李子忠, 金道超主编. 茂兰景观昆虫. 贵阳: 贵州科技出版社, 373.]
- 99 Wang SX (2002) Lepidoptera, Pterophoridae// Li ZZ, Jin DC Editor-in-chief. *Maolan Landscapes Insects*. Guiyang, Guizhou Science and Technology Publishing House, pp.383. (in Chinese) [王淑霞 (2002) 鳞翅目, 麦蛾科// 李子忠, 金道超主编. 茂兰景观昆虫. 贵阳: 贵州科技出版社, 383.]
- 100 Yang XK, Yang JK (1993) The lacewings (Neuroptera, Chrysopidae) of Guizhou Province. *Entomotaxonomia*, 34, 265–274. (in Chinese with English abstract) [杨星科, 杨集昆 (1993) 贵州省草蛉区系的研究 (脉翅目, 草蛉科). 昆虫分类学报, 34, 265–274.]
- 101 Liu ZQ, Yang JK (1993) Four new species of Coniopteryginae (Neuroptera, Coniopterygidae) from Guizhou Province. *Entomotaxonomia*, 36, 255–260. (in Chinese with English abstract) [刘志琦, 杨集昆 (1993) 贵州省粉蛉亚科四新种 (脉翅目, 粉蛉科). 昆虫分类学报, 36, 255–260.]
- 102 Yang JK (1993) Three new species of Osmylidae (Neuroptera) from Guizhou. *Entomotaxonomia*, 36, 261–264. (in Chinese with English abstract) [杨集昆 (1993) 贵州省溪蛉三新种记述 (脉翅目, 溪蛉科). 昆虫分类学报, 36, 261–264.]
- 103 Wei MC, Wen J (2002) Hymenoptera, Pamphiliidae// Li ZZ, Jin DC Editor-in-chief. *Maolan Landscapes Insects*. Guiyang, Guizhou Science and Technology Publishing House, pp.482. (in Chinese) [魏美才, 文军 (2002) 膜翅目, 扁蜂科// 李子忠, 金道超主编. 茂兰景观昆虫. 贵阳: 贵州科技出版社, 482.]
- 104 Wei MC, Wen J (2002) Hymenoptera, Braconidae// Li ZZ, Jin DC Editor-in-chief. *Maolan Landscapes Insects*. Guiyang, Guizhou Science and Technology Publishing House, pp.490. (in Chinese) [魏美才, 文军 (2002) 膜翅目, 茧蜂科// 李子忠, 金道超主编. 茂兰景观昆虫. 贵阳: 贵州科技出版社, 490.]
- 105 Wei MC, Wen J (2002) Hymenoptera, Xiphidiidae// Li ZZ, Jin DC Editor-in-chief. *Maolan Landscapes Insects*. Guiyang, Guizhou Science and Technology Publishing House, pp.485. (in Chinese) [魏美才, 文军 (2002) 膜翅目, 项蜂科// 李子忠, 金道超主编. 茂兰景观昆虫. 贵阳: 贵州科技出版社, 485.]
- 106 Wei MC, Wen J (2002) Hymenoptera, Argidae// Li ZZ, Jin DC Editor-in-chief. *Maolan Landscapes Insects*. Guiyang, Guizhou Science and Technology Publishing House, pp.422. (in Chinese) [魏美才, 文军 (2002) 膜翅目, 三节叶蜂科// 李子忠, 金道超主编. 茂兰景观昆虫. 贵阳: 贵州科技出版社, 422.]
- 107 Wei MC, Wen J (2002) Hymenoptera, Argidae// Li ZZ, Jin DC Editor-in-chief. *Maolan Landscapes Insects*. Guiyang, Guizhou Science and Technology Publishing House, pp.423. (in Chinese) [魏美才, 文军 (2002) 膜翅目, 三节叶蜂科// 李子忠, 金道超主编. 茂兰景观昆虫. 贵阳: 贵州科技出版社, 423.]
- 108 Wei MC (1997) Taxonomical studies on *Argidae* (Hymenoptera) of China IV Revision of *Tanyphatnideini* from China With Descriptions of two new species. *Entomotaxonomia*, 38, 38–45. (in Chinese with English abstract) [魏美才 (1997) 中国三节叶蜂科分类研究 (IV) 中国小头三节叶蜂族研究附及二新种记述 (膜翅目). 昆虫分类学报, 38, 38–45.]

- 109 Wei MC, Wen J (2002) Hymenoptera, Tenthredinidae// Li ZZ, Jin DC Editor-in-chief. Maolan Landscapes Insects. Guiyang, Guizhou Science and Technology Publishing House, pp.429. (in Chinese) [魏美才, 文军 (2002) 膜翅目, 叶蜂科// 李子忠, 金道超主编. 茂兰景观昆虫. 贵阳: 贵州科技出版社, 429.]
- 110 Wei MC, Wen J (2002) Hymenoptera, Tenthredinidae// Li ZZ, Jin DC Editor-in-chief. Maolan Landscapes Insects. Guiyang, Guizhou Science and Technology Publishing House, pp.430. (in Chinese) [魏美才, 文军 (2002) 膜翅目, 叶蜂科// 李子忠, 金道超主编. 茂兰景观昆虫. 贵阳: 贵州科技出版社, 430.]
- 111 Wei MC, Wen J (2002) Hymenoptera, Tenthredinidae// Li ZZ, Jin DC Editor-in-chief. Maolan Landscapes Insects. Guiyang, Guizhou Science and Technology Publishing House, pp.431. (in Chinese) [魏美才, 文军 (2002) 膜翅目, 叶蜂科// 李子忠, 金道超主编. 茂兰景观昆虫. 贵阳: 贵州科技出版社, 431.]
- 112 Wei MC, Wen J (2002) Hymenoptera, Tenthredinidae// Li ZZ, Jin DC Editor-in-chief. Maolan Landscapes Insects. Guiyang, Guizhou Science and Technology Publishing House, pp.432. (in Chinese) [魏美才, 文军 (2002) 膜翅目, 叶蜂科// 李子忠, 金道超主编. 茂兰景观昆虫. 贵阳: 贵州科技出版社, 432.]
- 113 Wei MC, Wen J (2002) Hymenoptera, Tenthredinidae// Li ZZ, Jin DC Editor-in-chief. Maolan Landscapes Insects. Guiyang, Guizhou Science and Technology Publication, pp.434. (in Chinese) [魏美才, 文军 (2002) 膜翅目, 叶蜂科// 李子忠, 金道超主编. 茂兰景观昆虫. 贵阳: 贵州科技出版社, 434.]
- 114 Wei MC, Wen J (2002) Hymenoptera, Tenthredinidae// Li ZZ, Jin DC Editor-in-chief. Maolan Landscapes Insects. Guiyang, Guizhou Science and Technology Publishing House, pp.435. (in Chinese) [魏美才, 文军 (2002) 膜翅目, 叶蜂科// 李子忠, 金道超主编. 茂兰景观昆虫. 贵阳: 贵州科技出版社, 435.]
- 115 Wei MC, Wen J (2002) Hymenoptera, Tenthredinidae// Li ZZ, Jin DC Editor-in-chief. Maolan Landscapes Insects. Guiyang, Guizhou Science and Technology Publishing House, pp.436. (in Chinese) [魏美才, 文军 (2002) 膜翅目, 叶蜂科// 李子忠, 金道超主编. 茂兰景观昆虫. 贵阳: 贵州科技出版社, 436.]
- 116 Wei MC, Wen J (2002) Hymenoptera, Tenthredinidae// Li ZZ, Jin DC Editor-in-chief. Maolan Landscapes Insects. Guiyang, Guizhou Science and Technology Publishing House, pp.437. (in Chinese) [魏美才, 文军 (2002) 膜翅目, 叶蜂科// 李子忠, 金道超主编. 茂兰景观昆虫. 贵阳: 贵州科技出版社, 437.]
- 117 Wei MC, Wen J (2002) Hymenoptera, Tenthredinidae// Li ZZ, Jin DC Editor-in-chief. Maolan Landscapes Insects. Guiyang, Guizhou Science and Technology Publishing House, pp.439. (in Chinese) [魏美才, 文军 (2002) 膜翅目, 叶蜂科// 李子忠, 金道超主编. 茂兰景观昆虫. 贵阳: 贵州科技出版社, 439.]
- 118 Wei MC, Wen J (2002) Hymenoptera, Tenthredinidae// Li ZZ, Jin DC Editor-in-chief. Maolan Landscapes Insects. Guiyang, Guizhou Science and Technology Publishing House, pp.440. (in Chinese) [魏美才, 文军 (2002) 膜翅目, 叶蜂科// 李子忠, 金道超主编. 茂兰景观昆虫. 贵阳: 贵州科技出版社, 440.]
- 119 Wei MC, Wen J (2002) Hymenoptera, Tenthredinidae// Li ZZ, Jin DC Editor-in-chief. Maolan Landscapes Insects. Guiyang, Guizhou Science and Technology Publishing House, pp.442. (in Chinese) [魏美才, 文军 (2002) 膜翅目, 叶蜂科// 李子忠, 金道超主编. 茂兰景观昆虫. 贵阳: 贵州科技出版社, 442.]
- 120 Wei MC, Wen J (2002) Hymenoptera, Tenthredinidae// Li ZZ, Jin DC Editor-in-chief. Maolan Landscapes

- Insects. Guiyang, Guizhou Science and Technology Publishing House, pp.443. (in Chinese) [魏美才, 文军 (2002) 膜翅目, 叶蜂科// 李子忠, 金道超主编. 茂兰景观昆虫. 贵阳: 贵州科技出版社, 443.]
- 121 Wei MC, Wen J (2002) Hymenoptera, Tenthredinidae// Li ZZ, Jin DC Editor-in-chief.Maolan Landscapes Insects. Guiyang, Guizhou Science and Technology Publishing House, pp.444. (in Chinese) [魏美才, 文军 (2002) 膜翅目, 叶蜂科// 李子忠, 金道超主编. 茂兰景观昆虫. 贵阳: 贵州科技出版社, 444.]
- 122 Wei MC, Wen J (2002) Hymenoptera, Tenthredinidae// Li ZZ, Jin DC Editor-in-chief.Maolan Landscapes Insects. Guiyang, Guizhou Science and Technology Publishing House, pp.445. (in Chinese) [魏美才, 文军 (2002) 膜翅目, 叶蜂科// 李子忠, 金道超主编. 茂兰景观昆虫. 贵阳: 贵州科技出版社, 445.]
- 123 Wei MC, Wen J (2002) Hymenoptera, Tenthredinidae// Li ZZ, Jin DC Editor-in-chief.Maolan Landscapes Insects. Guiyang, Guizhou Science and Technology Publishing House, pp.446. (in Chinese) [魏美才, 文军 (2002) 膜翅目, 叶蜂科// 李子忠, 金道超主编. 茂兰景观昆虫. 贵阳: 贵州科技出版社, 446.]
- 124 Wei MC, Wen J (2002) Hymenoptera, Tenthredinidae// Li ZZ, Jin DC Editor-in-chief.Maolan Landscapes Insects. Guiyang, Guizhou Science and Technology Publishing House, pp.447. (in Chinese) [魏美才, 文军 (2002) 膜翅目, 叶蜂科// 李子忠, 金道超主编. 茂兰景观昆虫. 贵阳: 贵州科技出版社, 447.]
- 125 Wei MC, Wen J (2002) Hymenoptera, Tenthredinidae// Li ZZ, Jin DC Editor-in-chief.Maolan Landscapes Insects. Guiyang, Guizhou Science and Technology Publishing House, pp.448. (in Chinese) [魏美才, 文军 (2002) 膜翅目, 叶蜂科// 李子忠, 金道超主编. 茂兰景观昆虫. 贵阳: 贵州科技出版社, 448.]
- 126 Wei MC, Wen J (2002) Hymenoptera, Tenthredinidae// Li ZZ, Jin DC Editor-in-chief.Maolan Landscapes Insects. Guiyang, Guizhou Science and Technology Publishing House, pp.449. (in Chinese) [魏美才, 文军 (2002) 膜翅目, 叶蜂科// 李子忠, 金道超主编. 茂兰景观昆虫. 贵阳: 贵州科技出版社, 449.]
- 127 Wei MC, Wen J (2002) Hymenoptera, Tenthredinidae// Li ZZ, Jin DC Editor-in-chief.Maolan Landscapes Insects. Guiyang, Guizhou Science and Technology Publishing House, pp.452. (in Chinese) [魏美才, 文军 (2002) 膜翅目, 叶蜂科// 李子忠, 金道超主编. 茂兰景观昆虫. 贵阳: 贵州科技出版社, 452.]
- 128 Wei MC, Wen J (2002) Hymenoptera, Tenthredinidae// Li ZZ, Jin DC Editor-in-chief.Maolan Landscapes Insects. Guiyang, Guizhou Science and Technology Publishing House, pp.453. (in Chinese) [魏美才, 文军 (2002) 膜翅目, 叶蜂科// 李子忠, 金道超主编. 茂兰景观昆虫. 贵阳: 贵州科技出版社, 453.]
- 129 Wei MC, Wen J (2002) Hymenoptera, Tenthredinidae// Li ZZ, Jin DC Editor-in-chief.Maolan Landscapes Insects. Guiyang, Guizhou Science and Technology Publishing House, pp.454. (in Chinese) [魏美才, 文军 (2002) 膜翅目, 叶蜂科// 李子忠, 金道超主编. 茂兰景观昆虫. 贵阳: 贵州科技出版社, 454.]
- 130 Wei MC, Wen J (2002) Hymenoptera, Tenthredinidae// Li ZZ, Jin DC Editor-in-chief.Maolan Landscapes Insects. Guiyang, Guizhou Science and Technology Publishing House, pp.455. (in Chinese) [魏美才, 文军 (2002) 膜翅目, 叶蜂科// 李子忠, 金道超主编. 茂兰景观昆虫. 贵阳: 贵州科技出版社, 455.]
- 131 Wei MC, Wen J (2002) Hymenoptera, Tenthredinidae// Li ZZ, Jin DC Editor-in-chief.Maolan Landscapes Insects. Guiyang, Guizhou Science and Technology Publishing House, pp.457. (in Chinese) [魏美才, 文军 (2002)

膜翅目, 叶蜂科// 李子忠, 金道超主编. 茂兰景观昆虫. 贵阳: 贵州科技出版社, 457.]

132 Wei MC, Wen J (2002) Hymenoptera, Tenthredinidae// Li ZZ, Jin DC Editor-in-chief.Maolan Landscapes
Insects. Guiyang, Guizhou Science and Technology Publishing House, pp.458. (in Chinese) [魏美才, 文军 (2002)

膜翅目, 叶蜂科// 李子忠, 金道超主编. 茂兰景观昆虫. 贵阳: 贵州科技出版社, 458.]

133 Wei MC, Wen J (2002) Hymenoptera, Tenthredinidae// Li ZZ, Jin DC Editor-in-chief.Maolan Landscapes
Insects. Guiyang, Guizhou Science and Technology Publishing House, pp.459. (in Chinese) [魏美才, 文军 (2002)

膜翅目, 叶蜂科// 李子忠, 金道超主编. 茂兰景观昆虫. 贵阳: 贵州科技出版社, 459.]

134 Wei MC, Wen J (2002) Hymenoptera, Tenthredinidae// Li ZZ, Jin DC Editor-in-chief.Maolan Landscapes
Insects. Guiyang, Guizhou Science and Technology Publishing House, pp.461. (in Chinese) [魏美才, 文军 (2002)

膜翅目, 叶蜂科// 李子忠, 金道超主编. 茂兰景观昆虫. 贵阳: 贵州科技出版社, 461.]

135 Wei MC, Wen J (2002) Hymenoptera, Tenthredinidae// Li ZZ, Jin DC Editor-in-chief.Maolan Landscapes
Insects. Guiyang, Guizhou Science and Technology Publishing House, pp.462. (in Chinese) [魏美才, 文军 (2002)

膜翅目, 叶蜂科// 李子忠, 金道超主编. 茂兰景观昆虫. 贵阳: 贵州科技出版社, 462.]

136 Wei MC, Wen J (2002) Hymenoptera, Tenthredinidae// Li ZZ, Jin DC Editor-in-chief.Maolan Landscapes
Insects. Guiyang, Guizhou Science and Technology Publishing House, pp.463. (in Chinese) [魏美才, 文军 (2002)

膜翅目, 叶蜂科// 李子忠, 金道超主编. 茂兰景观昆虫. 贵阳: 贵州科技出版社, 463.]

137 Wei MC, Wen J (2002) Hymenoptera, Tenthredinidae// Li ZZ, Jin DC Editor-in-chief.Maolan Landscapes
Insects. Guiyang, Guizhou Science and Technology Publishing House, pp.464. (in Chinese) [魏美才, 文军 (2002)

膜翅目, 叶蜂科// 李子忠, 金道超主编. 茂兰景观昆虫. 贵阳: 贵州科技出版社, 464.]

138 Wei MC, Wen J (2002) Hymenoptera, Tenthredinidae// Li ZZ, Jin DC Editor-in-chief.Maolan Landscapes
Insects. Guiyang, Guizhou Science and Technology Publishing House, pp.465. (in Chinese) [魏美才, 文军 (2002)

膜翅目, 叶蜂科// 李子忠, 金道超主编. 茂兰景观昆虫. 贵阳: 贵州科技出版社, 465.]

139 Wei MC, Wen J (2002) Hymenoptera, Tenthredinidae// Li ZZ, Jin DC Editor-in-chief.Maolan Landscapes
Insects. Guiyang, Guizhou Science and Technology Publishing House, pp.466. (in Chinese) [魏美才, 文军 (2002)

膜翅目, 叶蜂科// 李子忠, 金道超主编. 茂兰景观昆虫. 贵阳: 贵州科技出版社, 466.]

140 Wei MC, Wen J (2002) Hymenoptera, Tenthredinidae// Li ZZ, Jin DC Editor-in-chief.Maolan Landscapes
Insects. Guiyang, Guizhou Science and Technology Publishing House, pp.467. (in Chinese) [魏美才, 文军 (2002)

膜翅目, 叶蜂科// 李子忠, 金道超主编. 茂兰景观昆虫. 贵阳: 贵州科技出版社, 467.]

141 Wei MC, Wen J (2002) Hymenoptera, Tenthredinidae// Li ZZ, Jin DC Editor-in-chief.Maolan Landscapes
Insects. Guiyang, Guizhou Science and Technology Publishing House, pp.468. (in Chinese) [魏美才, 文军 (2002)

膜翅目, 叶蜂科// 李子忠, 金道超主编. 茂兰景观昆虫. 贵阳: 贵州科技出版社, 468.]

142 Wei MC, Wen J (2002) Hymenoptera, Tenthredinidae// Li ZZ, Jin DC Editor-in-chief.Maolan Landscapes
Insects. Guiyang, Guizhou Science and Technology Publishing House, pp.469. (in Chinese) [魏美才, 文军 (2002)

膜翅目, 叶蜂科// 李子忠, 金道超主编. 茂兰景观昆虫. 贵阳: 贵州科技出版社, 470.]

- 143 Wei MC, Wen J (2002) Hymenoptera, Tenthredinidae// Li ZZ, Jin DC Editor-in-chief. *Maolan Landscapes Insects*. Guiyang, Guizhou Science and Technology Publishing House, pp.471. (in Chinese) [魏美才, 文军 (2002) 膜翅目, 叶蜂科// 李子忠, 金道超主编. 茂兰景观昆虫. 贵阳: 贵州科技出版社, 471.]
- 144 Wei MC, Wen J (2002) Hymenoptera, Tenthredinidae// Li ZZ, Jin DC Editor-in-chief. *Maolan Landscapes Insects*. Guiyang, Guizhou Science and Technology Publishing House, pp.472. (in Chinese) [魏美才, 文军 (2002) 膜翅目, 叶蜂科// 李子忠, 金道超主编. 茂兰景观昆虫. 贵阳: 贵州科技出版社, 472.]
- 145 Wei MC, Wen J (2002) New species and new genus of *Sawflies* from Southwestern China (Hymenoptera, Tenthredinidae). *Zoological Research*, 15, 4–13.
- 146 Ueno, Wang FX (1991) Discovery of a highly specialised cave *Trechine* (Coleoptera, Trechinae) in southeast China. *Elytra*, 19, 127–135.
- 147 Ueno, RAN JC (2001) *Uenotrechus liboensis* (Coleoptera, Trechinae) in a Perfect Condition, with Notes on the Reversed Type Localities of Two Trechine Beetles from Southeast Guizhou. *Speleol*, 26, 35–41.
- 148 Yang CJ (1998) Three new species of the genus *Colilathopsis* from Guizhou Provicen, China (Coleoptera, Cetonhdae). *Guizhou Science*, 11, 8–12. (in Chinese with English abstract) [杨臣瑾 (1998) 贵州的角花金龟属三新种 (鞘翅目, 花金龟科). 贵州科学, 11, 8–12.]
- 149 Pang H, Zeng T (2002) Coleoptera, Coccinellidae// Li ZZ, Jin DC Editor-in-chief. *Maolan Landscapes Insects*. Guiyang, Guizhou Science and Technology Publishing House, pp.280. (in Chinese) [庞红, 曾涛 (2002) 鞘翅目, 瓢虫科// 李子忠, 金道超主编. 茂兰景观昆虫. 贵阳: 贵州科技出版社, 280.]
- 150 Pang H, Zeng T (2002) Coleoptera, Coccinellidae// Li ZZ, Jin DC Editor-in-chief. *Maolan Landscapes Insects*. Guiyang, Guizhou Science and Technology Publishing House, pp.281. (in Chinese) [庞红, 曾涛 (2002) 鞘翅目, 瓢虫科// 李子忠, 金道超主编. 茂兰景观昆虫. 贵阳: 贵州科技出版社, 281.]
- 151 Wang SY, Yang XK, Li WZ (2002) Coleoptera, Chrysomelidae// Li ZZ, Jin DC Editor-in-chief. *Maolan Landscapes Insects*. Guiyang, Guizhou Science and Technology Publishing House, pp.308. (in Chinese) [王书永, 杨星科, 李文柱 (2002) 鞘翅目, 叶甲科// 李子忠, 金道超主编. 茂兰景观昆虫. 贵阳: 贵州科技出版社, 308.]
- 152 Wang SY, Yang XK, Li WZ (2002) Coleoptera, Chrysomelidae// Li ZZ, Jin DC Editor-in-chief. *Maolan Landscapes Insects*. Guiyang, Guizhou Science and Technology Publishing House, pp.314. (in Chinese) [王书永, 杨星科, 李文柱 (2002) 鞘翅目, 叶甲科// 李子忠, 金道超主编. 茂兰景观昆虫. 贵阳: 贵州科技出版社, 314.]
- 153 Zhou WB, Bao KH (2002) Odonata, Chiorocyphidae// Li ZZ, Jin DC Editor-in-chief. *Maolan Landscapes Insects*. Guiyang, Guizhou Science and Technology Publishing House, pp.96. (in Chinese) [周文豹, 包开洪 (2002) 蜻蜓目, 隼口科// 李子忠, 金道超主编. 茂兰景观昆虫. 贵阳: 贵州科技出版社, 96.]
- 154 Zhou WB, Bao KH (2002) Odonata, Aeshnidae// Li ZZ, Jin DC Editor-in-chief. *Maolan Landscapes Insects*. Guiyang, Guizhou Science and Technology Publishing House, pp.98. (in Chinese) [周文豹, 包开洪 (2002) 蜻蜓

目, 蜓科// 李子忠, 金道超主编. 茂兰景观昆虫. 贵阳: 贵州科技出版社, 98.]

155 Yang JK, Yang D (1993) Five new species of *Chloropidae* From Guizhou (V). *Guizhou Scienc*, 14, 1–2, 6. (in Chinese with English abstract) [杨集昆, 杨定 (1993) 贵州杆蝇科分类之五 (双翅目, 无瓣蝇类). *贵州科学*, 14, 1–2, 6.]

156 Cheng XY, Yang JK (1993) New species and new records of Milesiinae (Diptera, Syrphidae) from Guizhou, China. *Entomotaxonomia*, 21, 327–332. (in Chinese with English abstract) [成新跃, 杨集昆 (1993) 贵州迷蚜蝇亚科新种与新记录 (双翅目, 食蚜蝇科). *昆虫分类学报*, 21, 327–332.]

157 Yang D, Yang JK (1994) The Dance Flies of Maolan (Diptera, Empididae). *Guizhou Science*, 3, 1–2. (in Chinese with English abstract) [杨定, 杨集昆 (1994) 茂兰自然保护区的舞虻新种 (双翅目, 舞虻科). *贵州科学*, 3, 1–2.]

158 Yang JK, Zhang XM, Yang CQ (1993) Taxonomical studies on (Diptera, Nematocera). *Entomotaxonomia*, 21, 283–311. (in Chinese with English abstract) [杨集昆, 张学敏, 杨春清 (1993) 贵州省眼蕈蚊科的分类 (双翅目, 长角亚目). *昆虫分类学报*, 21, 283–311.]

159 Yang JK, Yang D (1993) A new species of *Rhagionidae* (Diptera, Brachycera) from Maolan, Guizhou. *Entomotaxonomia*, 21, 280–282. (in Chinese with English abstract) [杨集昆, 杨定 (1993) 贵州茂兰鹬虻科一新种 (双翅目, 短角亚目). *昆虫分类学报*, 21, 280–282.]

160 Li WX, Cheng HM, Ran JC (2004) A New Species of *Sinocyclocheilus* from the Cave in Guizhou, China. *Journal of Zhanjiang Ocean University*, 31, 1–3. (in Chinese with English abstract) [李维贤, 陈会明, 冉景丞 (2004) 贵州洞穴金线鲃一新种. *湛江海洋大学学报*, 31, 1–3.]

161 Zhou J, Liu Q, Wang HX, Yang LJ, Zhao DC, Zhang TH, Hou XF (2011) Description on a New Species of *Sinocyclocheilus* in Guizhou. *Sichuan Journal of Zoology*, 30, 387–389, 494. (in Chinese with English abstract) [周江, 刘倩, 王海霞, 杨隆娇, 赵大成, 张天鸿, 侯秀发 (2011) 贵州金线鲃属鱼类一新种记述 (鲤形目, 鲤科). *四川动物*, 30, 387–389, 494.]

162 Zhou J, Li XZ, Hou XF, Sun ZJ, Gao L, Zhao T (2009) A new species of *Sinocyclocheilus* in Guizhou, China. *Sichuan Journal of Zoology*, 28, 321–323, 482. (in Chinese with English abstract) [周江, 李显周, 侯秀发, 孙泽娟, 高兰, 赵涛 (2009) 贵州金线鲃属鱼类一新种记述 (鲤形目, 鲤科). *四川动物*, 28, 321–323, 482.]

163 Wang DZ, Chen YY (1989) Descriptions of Three New Species of Cyprinidae from Guizhou Province, China (Cypriniformes, Cyprinidae). *Journal of Zunyi Medical College*, 6, 29–34. (in Chinese with English abstract) [王大忠, 陈宜瑜 (1989) 贵州鲤科鱼类三新种 (鲤形目). *遵义医学院学报*, 6, 29–34.]

164 Li WX, Ran JC, Chen HM (2003) A New Species of Cave *Sinocyclocheilus* in Guizhou and Its Adaptation Comment. *Journal of Jishou University (Natural Sciences Edition)*, 34, 61–63. (in Chinese with English abstract) [李维贤, 冉景丞, 陈会明 (2003) 贵州洞穴金线鲃一新种及其性状的适应性. *吉首大学学报 (自然科学版)*, 34, 61–63.]

165 Lin Y, Li C, Song JK (2012) A New Species of Troglotic loach (Cypriniforms, Balitoridae), *Triplophysa*

周毅, 杨天友, 冉景丞, 张旭. 中国荔波世界自然遗产地动物模式标本名录. 生物多样性, 2019, 27 (12): 1345–1351. <http://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2019246>

jiarongensis, from Guizhou, China. Zoological Systematics, 37, 640–647. (in Chinese with English abstract)

[林昱, 李超, 宋佳坤 (2012) 中国贵州省穴居盲鳅一新种 (鲤形目, 爬鳅科). 动物分类学报, 37, 640–647.]

166 Wang DZ, Li DJ (2001) Two New Species of the Genus *Triplophysa* from Guizhou, China. Zoological Systematics, 13, 98–101. (in Chinese with English abstract) [王大忠, 李德俊 (2001) 贵州高原鳅属鱼类二新种 (鲤形目, 鳅科, 条鳅亚科). 动物分类学报, 13, 98–101.]

167 Li WX, Ran JC, Chen HM (2006) A New Species of *Paracobitis* from Guizhou, China. Journal of Zhanjiang Ocean University, 38, 1–2 (in Chinese with English abstract) [李维贤, 冉景丞, 陈会明 (2006) 贵州洞穴盲副鳅一新种. 湛江海洋大学学报, 38, 1–2.]

168 Zhou KY, Liu YZ, Li DJ (1982) Three New Species of *Gekko* and Remarks on *Gekko hokouensis* (Lacertiformes, Gekkonidae). Zoological Systematics, 36, 438–448. (in Chinese with English abstract) [周开亚, 刘月珍, 李德俊 (1982) 壁虎属三新种兼记铅山壁虎 (蜥蜴目, 壁虎科). 动物分类学报, 36, 438–448.]

169 Wang YY, Yang JH, Grismer LL (2013) A new species of *Goniurosaurus* (Squamata, Eublepharidae) from Libo, Guizhou Province, China. Herpetologica, 69, 214–226.

周毅, 杨天友, 冉景丞, 张旭. 中国荔波世界自然遗产地动物模式标本名录. 生物多样性, 2019, 27 (12): 1345–1351.
<http://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2019246>

附录3 中国荔波世界自然遗产地动物模式标本馆藏单位

Appendix 3 Collection units of animal type specimens from the Libo World Natural Heritage Site of China

文献中标本存放单位名称	当前标本存放单位中文名称	当前标本存放单位英文名称	存放地名称缩写	数量	种数
京林业大学	北京林业大学	Beijing Forestry University, China	BJFU	7	1
北京农业大学昆虫标本室	中国农业大学	China Agricultural University, China	CAU	164	23
保定师范专科学校	保定学院	Baoding University, China	BDU	1	1
贵州大学昆虫研究所	贵州大学	Guizhou University, China	GZU	765	121
贵州农学院					
贵州科学院生物研究所	贵州科学院	Guizhou Academy of Sciences, China	GZAS	2	1
贵州师范大学生命科学学院动物标本室	贵州师范大学	Guizhou Normal University, China	GZNU	4	2
贵州省遵义市医学院生物学教研室	遵义医科大学	Zunyi Medical University, China	ZYMU	3	5
广东省昆虫研究所	广东省生物资源应用研究所	Guangdong Institute of Applied Biological Resources, China	GDIABR	2	2
茂兰国家级自然保护区	茂兰国家级自然保护区	Maolan National Nature Reserve, China	MLNNR	4	4
河北大学博物馆	河北大学	Hebei University, China	HBU	42	14
河北大学生命科学学院					
南京农业大学生命科学学院	南京农业大学	Nanjing Agricultural University, China	NJAU	15	1

周毅, 杨天友, 冉景丞, 张旭. 中国荔波世界自然遗产地动物模式标本名录. 生物多样性, 2019, 27 (12): 1345–1351.
<http://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2019246>

文献中标本存放单位名称	当前标本存放单位中文名称	当前标本存放单位英文名称	存放地名称缩写	数量	种数
内蒙古师范大学生命科学与技术学院	内蒙古师范大学	Inner Mongolia Normal University, China	IMNU	3	1
陕西师范大学动物研究所昆虫标本室	陕西师范大学	Shaanxi Normal University, China	SXNU	5	2
上海海洋大学海洋生物系统与神经科学研究所	上海海洋大学	Shanghai Ocean University, China	SHOU	15	4
上海水产大学					
西南林学院	西南林业大学	Southwest Forestry University, China	SWFU	7	3
西南农业大学昆虫标本室	西南大学	Southwest University, China	SWU	9	3
西南农业大学植保系昆虫标本室					
扬州大学昆虫标本室	扬州大学	Yangzhou University, China	YZU	41	4
云南省石林县黑龙潭水库	云南省石林县黑龙潭水库管理站	Heilongtan Reservoir Management Station, Shilin County, Yunnan Province, China	HLTRMS	8	3
浙江农业大学植保系昆虫标本室	浙江大学	Zhejiang University, China	ZJU	16	2
浙江自然博物馆昆虫标本室	浙江自然博物馆	Zhejiang Museum of Natural History, China	ZJMNH	4	2
中山大学生物博物馆	中山大学	Sun Yat-sen University	SYS	2	1

周毅, 杨天友, 冉景丞, 张旭. 中国荔波世界自然遗产地动物模式标本名录. 生物多样性, 2019, 27 (12): 1345–1351.
<http://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2019246>

文献中标本存放单位名称	当前标本存放单位中文名称	当前标本存放单位英文名称	存放地名称缩写	数量	种数
中南林学院环境资源系昆虫标本室	中南林业科技大学	Central South University of Forestry and Technology, China	CSUFT	3	1
中南林业科技大学昆虫标本室					
中国科学院动物研究所无脊椎动物标本馆	中国科学院动物研究所	Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, China	IZ-CAS	366	12
中国科学院水生生物研究所	中国科学院水生生物研究所	Institute of Hydrobiology, Chinese Academy of Sciences, China	IH-CAS	16	4
日本上野 Shun-Ichi 收藏	日本上野 Shun-Ichi 收藏	Shun-Ichi Collection, Ueno, Japan	SICU	2	2
新加坡国立大学	新加坡国立大学	National University of Singapore, Singapore	NUS	2	1
斯洛文尼亚卢布尔雅那大学生物学系	斯洛文尼亚卢布尔雅那大学	University of Ljubljana, Slovenia	UL	3	1



•综述•

中国植物受威胁等级评估系统概述

单章建^{1,2#} 赵莉娜^{1,2#} 杨宇昌^{1,2} 谢丹^{1,2} 覃海宁^{1,2*}

1 (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)

2 (中国科学院大学生命科学学院, 北京 100049)

摘要: 濒危物种保护是生物多样性保护工作的重要组成部分, 而物种受威胁等级评估则是濒危物种保护的方向指引。经过多年的发展, 物种受威胁等级的评估由定性评估逐渐向定量评估为主、定性评估为辅的方向发展。本文综述了国内植物受威胁等级定量评估系统的研究进展, 同时介绍了国外较为成熟的IUCN红色名录评估系统、CITES评估系统、美国自然保育协会评估系统, 提出未来制定受威胁物种定量评估标准时要兼顾以下方面: (1)等级设置定义要明确、统一且合理; (2)评估标准应该量化、客观且不冗余; (3)评估系统应该适应不同地理范围, 最好能同时表达出各范围的受威胁等级; (4)评估指标要包含物种动态信息, 能定量分析物种在过去或者未来的变化。此外, 本文认为国内的物种受威胁等级定量评估系统应该形成规范化的大纲, 加大宣传力度, 尽量将理论与具体的保护行动结合起来; 同时, 我国还应该采用全球广泛应用的受威胁等级评估系统获取物种受威胁等级, 将国内生物多样性保护工作纳入到全球范围中去。

关键词: IUCN红色名录; 濒危系数; 二级模糊评价法; 层次分析法; 专家系统; 定量评估

An overview on assessment systems for threatened plants in China

Zhangjian Shan^{1,2#}, Lina Zhao^{1,2#}, Yuchang Yang^{1,2}, Dan Xie^{1,2}, Haining Qin^{1,2*}1 *State Key Laboratory of Systematic and Evolutionary Botany, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093*2 *College of Life Science, University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049*

Abstract: Endangered species conservation is an important part of biodiversity conservation, heavily helped by threatened species assessment guides. The assessment of threatened level has gradually evolved from being qualitative to quantitative with qualitative supplement. This paper reviews the research progress of the domestic threatened plant species quantitative assessment system, and introduces the mature IUCN Red List Assessment System, CITES Assessment System, and the National Natural Conservation Association Assessment System. Through this, we propose future development requirements of quantitative assessment criteria for threatened species should have the following characteristics: (1) a clear, unified, and reasonable definition of category setting, (2) quantitative, objective, and non-redundant criteria for endangered categories, (3) adaptation to different geographical range while simultaneously expressing threatened category over different ranges, (4) evaluation indicators contain the dynamic information of the species which can quantitatively analyze the change of the species through time. In addition, the domestic quantitative assessment system for threatened species should form a standardized outline with increased publicity to combine theoretical research with specific conservation actions. Lastly, China should adopt the widely-used endangered rating systems to assess species threatened level and integrate domestic biodiversity conservation work into the global scale.

Key words: IUCN Red List; endangerment coefficient; fuzzy two-stage comprehensive evaluation; analytic hierarchy process; expert system; qualitative assessment

收稿日期: 2019-08-01; 接受日期: 2019-12-16

基金项目: 环境保护部生物多样性保护专项——中国高等植物红色名录、国家自然科学基金(31900191)和科技部国家标本资源共享平台植物子平台(2005DKA21401)

共同第一作者 Co-first authors

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

1 背景

社会经济发展中,人们对自然资源的不合理利用与开发,导致自然环境受到了极大的破坏。物种生境退化,遗传多样性丧失,部分物种甚至面临绝灭的风险,因此保护生物多样性刻不容缓(Miller et al, 2006)。然而资源有限,现阶段无法做到对所有物种实施保护措施。因此,以最少的资源保护尽可能多的物种,以最优的资源保护最需要保护的物种是目前生物多样性保护工作的重点(蒋志刚和樊恩源, 2003)。

对物种受威胁现状进行评估并确定等级,是确定物种保护优先级最基本的工作。对物种进行受威胁等级划分既能对物种的受威胁现状和生存前景给予客观的评估,又能简单明了地显示物种的受威胁状态,提供开展物种保护及制定保护优先方案的依据。长期以来,使用较多的是定性评估系统,但这类评估系统由于过于主观而使用越来越少(IUCN/UNEP et al, 1987),取而代之的是更为客观的定量指标(Mace & Lande, 1991)。20世纪80年代以来,各国学者开始致力于物种受威胁等级定量评估方法的研究。英国学者Perring和Farrell因提出以“威胁”数值大小来确定植物受威胁程度的评定方法,成为最早的以定量指标参与评估的专家(Perring & Farrell, 1983)。该方法提出了濒危系数(endangerment coefficient)的概念,并采用了一系列的有效数据评估物种的优先保护顺序。该方法在采用受威胁数值作为评估依据时,也允许一定程度的主观意见,属半定量的方法。即便如此,该方法仍开创了定量信息参与评估的先河,从那以后,学者们逐渐加大量化的比重,力图消除主观成分,进一步完善并逐渐形成能够在多尺度多类群层面上使用的定量评估系统(IUCN/UNEP et al, 1987)。

到目前为止,许多保护组织建立的各种全球评估系统得到了越来越多的认可,在许多国家得到推广和应用(Mace & Lande, 1991; IUCN, 2001; de Grammont & Cuarón, 2006; Miller et al, 2007)。目前,全球层面上使用较广泛的物种受威胁等级评估系统主要有:(1) IUCN提出的物种红色名录评估系统。该系统以量化分析为主,提出明晰客观的受威胁等级及评估标准。de Grammont和Cuarón (2006)在对北美各政府和组织使用最广泛的25个评估系统进

行评定后得出IUCN红色名录评估系统是最适合物种受威胁等级评估的系统。Miller等(2007)对180个《生物多样性公约》(Convention on Biological Diversity, CBD)签约国的调查显示,70%的国家发布了受威胁物种名录,其中78%的评估方法采用了IUCN红色名录评估系统的某个版本。(2)《濒危野生动植物物种国际贸易公约》(Convention on International Trade in Endangered Species of Wild Fauna and Flora, CITES)评估系统。该系统以物种种群大小、种群数量变化、种群面积变化等相关信息为基础,结合物种贸易信息,将其列入三个绝灭风险不同的等级。该系统的建立是为了控制野生动植物的非法国际贸易(Wijnstekers, 2000),从而达到保护野生珍稀濒危物种的目的。(3)美国自然保育协会(The Nature Conservancy, TNC)评估系统。该系统由美国自然保育协会、自然遗产计划网络(Network of Natural Heritage Programs)、保育数据中心(Conservation Data Centers)等共同制定,目前在美国、加拿大、拉丁美洲国家、加勒比海国家广泛应用。该系统以物种稀有度、种群状况、物种受威胁因素等作为分级因子,将物种分为5个不同等级。此外,该评估系统为适应不同地理范围,采用了综合等级显示方式,利用字母G (Globally)、N (National)、S (Subnational)表示不同地理范围大小,数字1、2、3、4、5表示受威胁的程度依次递减。如G5S3表示全球级别(G)和亚国家(如省或州)级别(S)的等级,其中全球级别是安全,亚国家级别是易危;而N3S2则表示国家级别(N)和亚国家级别(S)的等级,其中,国家级别是易危(3),而亚国家级别是处于危险中(2)(Faber-Langendoen et al, 2012)。这几个广泛使用的评估系统其评价标准不同,但在方法上有许多可以相互借鉴之处。

我国学者使用较多的是IUCN红色名录评估系统,该系统在我国已有30多年的应用历史。本文详细介绍了IUCN红色名录评估系统在我国物种受威胁等级评估工作中的应用以及我国多类本土定量评估系统的发展历程,并通过分析各评估方法的优劣,提出可能的发展方向和建议。

2 IUCN红色名录评估系统及在中国的应用

IUCN物种红色名录濒危等级和标准(IUCN Red List Categories and Criteria, Version 3.1)将物种

的受威胁状况分为9级: 绝灭(Extinct, EX)、野外绝灭(Extinct in the Wild, EW)、极危(Critically Endangered, CR)、濒危(Endangered, EN)、易危(Vulnerable, VU)、近危(Near Threatened, NT)、无危(Least Concern, LC)、数据缺乏(Data Deficient, DD)和未予评估(Not Evaluated, NE)。其中极危、濒危、易危3个受威胁等级含有数量化的评估标准。该评估标准有5个量化指标, 即标准A(分布范围内种群数量减少)、标准B(地理分布范围及面积、破碎化、面积下降及波动等)、标准C(种群内成熟个体数下降或减少)、标准D(极小种群或分布十分受限)和标准E(绝灭风险的定量化分析)(IUCN, 2001, 2010)。

我国植物学家早在20世纪80年代就引入了IUCN红色名录评估系统。1984年, 我国学者采用IUCN红色名录的早期系统*The IUCN Plant Red Data Book* (Lucas & Syngé, 1978), 引入了濒危、稀有和渐危3个等级概念, 评估了部分物种受威胁等级, 即第一批《中国珍稀濒危保护植物名录》(国家环境保护局和中国科学院植物研究所, 1987), 并在1991年基于该名录扩展出版了《中国植物红皮书(第一册): 稀有濒危植物》(傅立国, 1991)。该名录和书籍的出版拉开了我国政府及相关组织将红色名录系统应用于物种受威胁等级评估的序幕, 奠定了我国受威胁植物研究和保护的基础。2001年, IUCN红色名录评估系统新版本(3.1版)发布, 我国学者在该版本基础上按照我国国情略作调整, 开始评估我国各生物类群。2004年, 汪松和解焱首次使用3.1版本的红色名录系统对我国野生动植物进行评估, 并出版了《中国物种红色名录, 第一卷: 红色名录》(汪松和解焱, 2004)。之后我国其他学者在工作中根据具体情况适当调整等级设置或增加相关指标进行综合评估。如国家林业局在2006年发布的中国野生植物受威胁等级划分标准中, 采用了与红色名录标准相同的等级, 仅对部分划分指标做了细微修改, 如在评估濒危等级时, 将成熟个体数下降指标由20年或5个世代内下降 $\geq 20\%$ 调整为 $\geq 50\%$ (国家林业局, 2006)。

上述各类中国植物红色名录的出版对我国的生物多样性保护及研究起到了重要作用, 但也存在明显不足, 例如评估物种数量较少, 所用资料陈旧或未能充分吸收专家参与等。为此, 2008年原环境保护部联合中国科学院启动了《中国高等植物红色

名录》的全面评估工作。该工作是我国学者使用最新的IUCN红色名录评估系统V3.1版首次评估中国所有35,000余种高等植物的受威胁状况(覃海宁和赵莉娜, 2014; Zhao et al, 2016), 共计90家科研院所和大专院校的约300位植物学专家及研究生参与信息调查或评估结果审核工作(臧春鑫等, 2016; 覃海宁和赵莉娜, 2017)。除了在国家层面大尺度范围外, IUCN红色名录评估系统也越来越多地应用到地区范围和特定类群的物种评估(Peng et al, 2008; 钟华和周彬, 2010; 田贵全等, 2012; 黄卫昌等, 2015)。

红色名录评估系统的适用性很强, 在受威胁等级评估中一个分类单元只需要符合这些标准中的任意一条, 即可被列入相应的受威胁等级。但它也存在相应的缺点: 首先, 五条标准没有全面涵盖物种的所有信息, 有些物种的信息虽然比较多, 却并不符合五个标准中的任何一个, 因此无法评出确切的等级。其次, 根据红色名录评估标准, 该系统应适用于任何类群。但事实上, 不同的类群千差万别, 从草本植物到大型哺乳动物使用的都是一套标准, 不同学者在对不同类群进行评估时, 对标准中同一个参数的理解不尽相同(Rivers, 2010; Onana & Cheek, 2011), 这就造成了评估结果的差异。

3 国内的植物受威胁等级定量评估系统

除了不断引进并推广全球评估系统, 我国学者也着力于建立具有地区特色的植物受威胁等级定量评估系统。20世纪80年代, 我国便开始了植物受威胁等级定量评估系统的研究工作。目前较为成熟的系统有: 基于濒危系数的定量评估系统(包括濒危系数结合特别考虑种的半定量评估法和濒危系数结合急切保护值的定量法)、层次分析法(analytic hierarchy process, AHP)、二级模糊评价法(fuzzy two-stage comprehensive evaluation)、专家系统(expert system)等。基于濒危系数的评估系统在我国使用范围最为广泛, 接受度也最高, 本文将重点介绍, 同时也对其他几种定量评估系统做简要介绍。

3.1 基于濒危系数的半定量法和定量法

此方法对多个与受威胁信息相关的物种信息按照一定的方式进行分级赋值, 并在此基础上结合权重获得与物种受威胁信息相关的值(系数), 即濒危系数。这个值在获取物种保护优先顺序时承担一定的作用。基于濒危系数的评估系统获得的物种受

威胁等级常在物种保护优先顺序评定中使用,按照主观参与的程度大致分为半定量法和定量法,前者是以许再富和陶国达(1987)为代表的基于濒危系数和特别考虑种的半定量法;后者是以薛达元等(1991)为代表的基于濒危系数和急切保护值的定量法。两种模式在获取物种受威胁等级(濒危系数)时的原理大致相同,但在选择物种的指标时有所不同。

3.1.1 濒危系数 + 特别考虑种半定量法

早在30多年前,许再富和陶国达(1987)在研究国内植物受威胁保护评价方法时,从植物个体生态、种群动态、群落生态等3个方面,提出以受威胁系数结合特别考虑种的方法获得物种受威胁等级。该方法选择植物分布区类型、研究区域内分布状况、生物群落确限度、植物群落中的重要值和植物群落结构等五个方面表达植物稀有、受威胁信息,并按照信息的强弱用5到1的数量尺度进行定量标记,然后采取濒危系数(C_i)来计算评估结果:

$$C_i = \sum_{i=1}^n xi / \sum_{i=1}^n \max i \quad (1)$$

其中, xi 为第 i 个参数的定量标记值; $\max i$ 为第 i 个参数所规定的最大值。在确定物种濒危状态时,按以下等级进行划分: 当 $0.88 \leq C_i < 1.00$ 时为濒危种; 当 $0.72 \leq C_i < 0.88$ 时为渐危种; 当 $0.55 \leq C_i < 0.72$ 时为稀有种; $C_i < 0.5$ 时为安全种类(许再富和陶国达, 1987)。

在获取保护级别时,该方法还同时根据《世界自然资源保护大纲》(World Conservation Strategy, IUCN et al, 1980)中保护遗传多样性的原则,特别考虑较高级分类单位,如科和属的保护(Reveal, 1981)。根据该原则,科、属、种3个分类水平的优先保护性逐渐降低,同时考虑并沿用美国佛罗里达州动植物稀有及濒危委员会所采取的特别考虑种来校正优先次序,即一个物种通过濒危系数的计算已接近规定的受威胁等级,由于它具有重要的生态作用、科学价值或经济价值,故给予特别的考虑而视其为濒危种或稀有种(崔国发等, 2000, 2007)。该方法在我国首次以濒危系数为基础并特别考虑物种分类地位。之后该方法在我国受威胁植物评估中有一定程度的使用(庄平和吴荭, 1992; 李先琨, 1997; 崔国发等, 2000; 蒋志刚和樊恩源, 2003),但因通过特别考虑种调整物种最终的保护级别时存在较大的主观

性,而且物种的重大价值并不能精确的界定,以致近十多年来在我国的应用逐渐减少。

3.1.2 濒危系数 + 急切保护值定量法

薛达元等(1991)在对苏浙皖地区珍稀植物分级指标的研究中提出在濒危系数基础上以急切保护值判断物种保护优先级别。这类系统的主要思路是:根据物种评估指标获取物种的濒危系数,按照一定的权重分配给包括濒危系数在内的多个系数(遗传损失系数、利用价值系数、保护现状系数),最终得到物种急切保护值(也即优先保护值),进而得到相应的物种保护级别。濒危系数是根据国内分布频度、研究区域内分布频度、研究区域内现存多度、种群消失速率、种群结构等五个参考指标获取的物种受威胁程度。该方法获取物种濒危系数时与前一种方法相似(公式1),只是在定量指标的选择上不同。两者的区别主要在于获取物种保护优先级别时,该系统提出了包括濒危系数在内的多个物种信息相关的系数,并按照一定的重要性分配权重后,通过计算公式2获得急切保护值(V)及相应的保护系数,判断物种保护状况,其中濒危系数仅仅是其中一个方面。

$$V = 0.45C_i + 0.25C_h + 0.15C_v + 0.15C_p \quad (2)$$

其中, C_i 、 C_h 、 C_v 、 C_p 分别为濒危系数、遗传损失系数、利用价值系数、保护现状系数。根据 V 值的大小,按以下标准划分急切保护级别: $V \geq 0.7$, 一级急切保护; $0.6 \leq V < 0.7$, 二级急切保护; $0.5 \leq V < 0.6$, 三级急切保护; $V < 0.5$, 缓急保护(薛达元等, 1991)。

该方法将物种相关的信息进行分类,每一类单独计算其系数,并赋予一定的权重,然后通过计算公式获取物种的保护顺序值。该方法需要的物种信息类别清晰、种类多,因而许多物种,特别是信息较少的物种,无法及时得出一个合理的等级。此外,在权重分配过程中,不同的专家有不同的侧重,在一定程度上也存在主观性。尽管如此,该方法在我国使用十分广泛,得到很多专家学者的认可(姚振生等, 1997; 安慧君等, 2005; 方元平等, 2007; 石道良等, 2011)。

3.1.3 指标的选择

不管是基于濒危系数的半定量法还是定量法,都离不开定量指标的筛选及确定。学者在获取濒危系数时一般采用以下几种方法选取定量指标: (1)理论分析法: 对受威胁野生植物现状进行分析、比较,

设计出受威胁野生植物的评估指标体系。(2)频度分析法:即查阅相关文献,选择出使用频度高、具有典型性和针对性,而且数据可获得的指标,设计出受威胁野生植物的评估指标体系。(3)Delphi法、专家咨询法和调查研究分析法:这三种方法主要是广泛征求专家的意见,综合专家意见对评估指标(或评估对象)做出一定的定量与定性的阈值设定(国政和臧润国, 2013)。表1列出了近年来基于濒危系数评估物种受威胁状态及保护优先顺序时所选取的评估指标。从表中可发现,有几个指标使用频率比较高,如林区内分布状况(使用率高达80%,下同)、国内分布频度(80%)、植物群落中的重要值(60%)。指标的选择多为4-6个不等(表1),但也存在比较极端的情况,有些专家仅选择2个指标(何平等, 2003)。

3.1.4 优点及不足

总体来说,基于濒危系数的物种受威胁等级定量评估模式在一定程度上避免了评估结果的主观性,评估过程简单且可重复。这种方法初步反映了各指标的综合影响,对我国物种受威胁评估系统的发展具有重要作用,是我国定量评估方法发展的主要方向,但仍存在以下不足:

(1)受威胁等级与优先保护等级混淆不清。在评估受威胁等级时,将凸显物种重要性的信息,如物种演化地位、药用价值、生态价值等作为评估指标,这种混合的指标得出的是保护优先级,但国内很多学者常将它作为受威胁等级使用(许再富和陶国达, 1987; 崔国发等, 2000)。物种的受威胁等级是对当前环境下绝灭风险的评估,而优先保护等级涉及许多与保护行动相关的其他因素(IUCN, 2001)。

(2)受威胁指标的选择存在主观性。指标的选择多因评价目的、对象、范围等方面的不同而不同,从而形成不同的评估系统,难以获得广泛的认可,影响系统的推广应用。

(3)等级设置及阈值划分的主观性较强。系统不同,受威胁等级的设置也不相同,许再富和陶国达(1987)将物种等级设置成安全种、稀有种、渐危种、濒危种四类;而崔国发等(2007)将其设定为安全种、可能消失种、容易消失种和极易消失种,等等。因此,同一物种根据不同评估系统常被分为不同受威胁等级(李景文和李俊清, 2006)。这种不统一在今后的对比研究中会带来不便,影响对比研究。

3.2 层次分析法

层次分析法是一种简单、灵活的多维准则决策的数学方法。应用层次分析法分析问题,首先要依据各要素之间的相互关系将问题分解,构建出系统的多级递阶层次模型,把复杂的问题系统化、层次化。通常在使用过程中,该法可以实现由定性到定量的转化,为了使决策判断定量化,通常采用判断矩阵来实现。判断矩阵表示层次结构模型中,针对上一层某元素,本层次有关元素之间两两比较而得出的相对权重,即哪一个更重要、重要多少等,可以按照1-9标度法对重要性程度赋值。

应用于物种受威胁状态评估的层次分析法一般来说包括以下过程:第一步,确定包括总体层、系统层、标准层及指标层四个层次的指标体系。第二步,通过专家对这四个层面的指标建立一、二、三级评价单元,并按照顺序求出每一评价单元中的各指标的权重。为了尽可能减少人为因素影响,专家会先对每一待定指标进行初选,并分为很重要、重要、一般和不重要等多个等级,然后对选中的指标直接给出权重。第三步,由专家按照递阶层次结构对每一个上级指标所辖的下级指标两两比较其重要程度,得出判断矩阵。第四步,计算评估指标的权重及其系数,并对其进行归一化。第五步,求出最大特征根和特征向量,并进行一致性检验。最后,计算实际指标值与标准值之间的接近程度,并通过公式3线性加权平均合成评价综合指数(C)(国政和臧润国, 2013)。

$$C = \sum_{i=1}^m \left[\sum_{j=1}^n \left(\sum_{k=1}^l (F_k \times P_k) \times R_j \right) \times W_i \right] \quad (3)$$

式中, m 、 n 、 l 分别为系统层、标准层、指标层的个数; P_k 、 R_j 、 W_i 分别为指标层、标准层和系统层各指标的权重; F_k 指实际指标值与标准值之间的接近程度。

运用层次分析法进行评价的整个过程简单明确,容易掌握,因此在我国濒危植物及其他类群的评估中得到了较多应用(陶玲等, 2001; 国政和臧润国, 2013; 秦立武等, 2015; 王建瑞等, 2015)。但在具体使用时对指标的要求较高、需要物种信息量大,不利于信息缺乏物种的受威胁状态评估,存在理论与实践脱节的情况。

表1 中国植物濒危等级评估系统的定量指标及其应用
Table 1 Quantitative index and application of assessment systems for threatened plants in China

基于濒危系数的定量评估系统 Qualitative assessment systems based on Endangerment Coefficient	Xu & Xue Tao, et al, 1987	Mao et al, 1991	Li, et al, 1994	Yao et al, 1997	Yan et al, 1997	Cui et al, 2000	Fu et al, 2001	He et al, 2003	Zhou, 2002 et al, 2006	Li, 2006	Zou et al, 2006	Fang et al, 2007	He et al, 2009	Shi et al, 2011	Yang et al, 2010	Cao et al, 2012	Guo & Chen Zang, et al, 2013	The percent of usage (%) 2015	
1 植物分布区类型 The areal-types of plants	●		●														●	15	
2 林区内分布频度 Distribution frequency in the forest						●				●					●			●	35
3 研究区域内分布状况 Distribution in the region	●		●	●	●	●		●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	80
4 国内分布频度 Distribution frequency in China	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	80
5 分布方式 Distribution pattern		●																	5
6 生物群落确程度 The limitations of biocommunity	●		●														●	●	15
7 植物群落中的重要值 Important values in plant communities	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	60
8 植物群落结构 Plant community structure	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	45
9 种群年龄结构 Population age structure						●									●				20
10 种群消失速率 Population disappearance rate										●									25
11 药用价值 Medicinal values						●				●									15
12 非药用价值 Non-medicinal values						●				●									15
13 消耗强度 Intensity of consumption											●								5
14 保护状况 Conservation status						●				●									10
15 生境适宜性 Suitability of habitat																	●	●	10
16 生境安全度 Habitat safety degrees																●		●	15
17 潜在的人为破坏 Potential artificial destruction																●			10
18 抗灾能力 Disaster resistant ability				●						●									10
19 专业人员的管理素质 Professional's management quality						●						●							15
20 濒危性 Endangered status																●	●	●	15
21 可接近度 Approachability																	●	●	15
参数个数 Number of parameters	5	5	5	5	6	8	8	5	6	5	8	6	3	3	7	3	6	6	5

3.3 二级模糊评价法

二级模糊评价法是层次分析法的进一步使用。二级模糊评价法为研究和处理具有双重不确定性的事物提供了新的方法,其核心是用参数间的模糊关系替代数学假设基础上求出的解析关系。将该方法用于植物受威胁等级评估是将保护生物学的理论和模糊数学的手段相结合,制定物种濒危度的二级模糊综合评价的数学模型,并较为客观、灵敏地计算出物种的濒危度和优先保护系数,得到基于物种受威胁等级的优先保护顺序。

魏宏图和金念慈(1994)首次将二级模糊评价法应用于我国受威胁植物——银缕梅(*Parrotia subaequalis*)的评估。该法以对小种群绝灭有影响的各种因素和物种存活条件的随机性(包括统计随机性、环境随机性、自然灾害和遗传随机性四个方面)为理论依据,同时以模糊数学的手段为计算工具,对我国银缕梅的受威胁程度及其保护顺序进行定量评估。之后,在其他类群的评估中,我国专家在二级模糊评价法的基础上,结合分类学家提出的影响受威胁物种保护顺序的评价指标进行修改,制定了较为合理的基于二级模糊评价法的物种优先保护顺序的评价指标(米凤贤, 2009^①; 郭晓莉等, 2010)。主要原理和步骤如下:

第一步,划分因素集 U 及其子集 U_k 。在受威胁植物等级评估过程中提出物种受威胁的主要影响因子并制定标准。魏宏图和金念慈(1994)提出了包括生殖生物学与生态遗传学、进化与系统学、生态地理学、人为影响、稀有濒危类型及保护管理等在内的6类因子:

$$U = \{U_1, U_2, U_3, U_4, U_5, U_6\} \quad (4)$$

$$U_3 = \{u_{31}, u_{32}, u_{33}, u_{34}, u_{35}\} \quad (5)$$

其中, U 集合中的6个子集 U_1 、 U_2 、 U_3 、 U_4 、 U_5 、 U_6 互不相交;每个因素子集含有与之相关的影响因子,6个子集共计20个影响因子,如 U_3 代表生态地理学(U_3),其中的 u_{31} 代表特有度(endemicity), u_{32} 代表狭域分布(stenochory), u_{33} 代表星散分布(scattered areal), u_{34} 代表孑遗性(relic nature), u_{35} 代表生态脆弱性(site brittleness)。

第二步,初级评判。影响因子的强度分级。首先确定 U_k 中各因子起作用的大小,确定权重集合 A_k ,

对 U_k 中各个因素评定出评价集各个等级的隶属度,构成单因素评判矩阵 R_k 后进行初级评判,获得初级评判值 B_k 。

$$A_k = \{a_{k1}, a_{k2}, a_{k3} \cdots a_{kn}\} \quad (6)$$

$$A_k \times R_k = B_k = \{b_{k1}, b_{k2}, b_{k3} \cdots b_{kn}\} \quad (7)$$

其中, n 、 k 分别为第 k 个因子子集的 n 项影响因素。

魏宏图和金念慈(1994)在进行重要性评估代码确定时,主要依据每个指标对绝灭概率的作用不同。

第三步,二级模糊综合评判。根据二级指标的评估代码建立相应系数矩阵 $A = \{a_1, a_2, a_3, \cdots, a_n\}$,再将一级评判中,各类因子子集 U_k 的评判结果 B_k 构成二级评判矩阵 R ,并进行二级评判式:

$$R = \{B_1, B_2, B_3 \cdots B_n\} \quad (8)$$

$$A \times R = B = \{b_1, b_2, b_3 \cdots b_n\} \quad (9)$$

其中 B 为最终的评判结果。

二级模糊评价法因如下原因在我国有一定程度的应用:首先,运用模糊数学理论将各因素判断矩阵的权向量作为评价指标的权重,将人的主观性进行数学表达,得出了各因素对评价指标影响程度的顺序,使受威胁程度的等级评价更加客观、准确。其次,二级模糊评价法并不是纯粹的数学模型应用,而是需要掌握包括物种分布、研究区域水平上物种的受威胁程度、保护价值等多方面信息在内的物种信息,这让评估结果更具科学意义。第三,在操作层面上,二级模糊评价法采取了二层指标的综合评价,不仅在第一层次指标间进行了权重分配,也根据指标的重要程度对第二层次指标进行权重分配,且较高层次的值与较低的评价结果息息相关。第四,在计算模糊值及系数设定时采取了矩阵计算,这样让同一类因子彼此关联更紧密,可以得出较为合理的评判结果。最后,规范化的操作还可以推动植物受威胁及优先保护研究的规范化。当然,二级模糊评价法也存在一定的弊端,即对物种受威胁等级的定量评估带有一定的片面性、局限性及模糊性(刘小雄等, 2001),特别是在指标选择方面存在较大的差异和侧重。此外,二级模糊评价法的数学原理较复杂,理解上可能比较困难,所以并不具备良好的推广条件。

3.4 专家系统

专家系统是人工智能(Artificial Intelligence,简称AI)的一个分支,是一类模仿专家解决问题的计算机程序,其内部具有大量专业领域的知识,它能

^① 米凤贤 (2009) 河北珍稀濒危药用植物资源研究. 硕士学位论文, 河北师范大学, 石家庄.

利用专家先验知识来解决该领域的实际问题(杨兴等, 2007)。

毛夏等(1994)在前人的基础上将专家系统引入我国植物受威胁等级评估的研究中, 探索出一套基于专家系统的受威胁植物评定分级方法。该方法带有初步智能的分级评估指标系统(计算机智能程序), 以评估指标体系为基础, 加入人类专家的评价经验, 整体上模拟人类专家的思维过程。具体原理及过程是: 初步选择基本指标, 并在基本指标基础上根据相关程度形成组合指标, 并就其权重系数广泛征求国内植物、生态等领域有关专家的意见, 设置基本指标和组合指标二者的权重系数。其中基本指标有: 国内分布频度(D₃)、种群结构(D₄)、现存多度(D₅)、分布方式(D₆)、物种消失率(D₇)、种型情况(D₈)、特有情况(D₉)、古老残遗情况(D₁₀)、利用价值(D₁₁)、就地保护状况(D₁₂)、迁地保护状况(D₁₃)等; 组合指标有: 濒危系数(D₁₆)、遗传损失系数(D₁₇)、价格系数(D₁₈)、保护系数(D₁₉)四种。计算这两类指标的总分指标。根据总分指标(含指标总分D₁₄和系数总分D₂₀)初步划分受威胁物种的保护级别。分值特别高的或特别低的物种, 可以做到一次划分其保护级别, 但对于处于模糊区的物种, 如果不能清楚确定其等级, 则引入专家经验。针对处于模糊区间内的物种, 分级专家系统还设定了两个特殊的指标——最小值数N₁ (基本指标中分值为1的个数)和最大值数N₂ (基本指标中分值达最高等级分的个数)。

专家系统的使用减轻了相关领域专家的工作负担, 集中若干专家的经验组成知识处理系统, 以多专家会诊的方式工作, 系统具备的经验更为丰富, 解决问题的效率也更高。将专家系统与受威胁植物等级评估的方法结合, 相应地产生了受威胁物种评估专家系统, 该系统兼具计算机的处理效率和受威胁物种评估专家的知识及判断力。然而, 专家系统也存在很大的缺陷, 特别是指标的选择与权重的确定是通过专家咨询而得到的, 如果咨询面不够, 指标选择不合理, 可能会对评估结果的影响比较大, 特别是处于模糊区间的物种, 往往会因为最小值数或最大值数的个数而影响最终结果, 因此在我国受威胁植物评估中的应用比较少。

3.5 其他定量评估方法

除了以上几种评估系统/方法外, 我国还有不少成型的物种受威胁等级评估系统。这些物种受威

胁等级评估系统因原理比较复杂等原因, 并没有得到推广使用, 如蒋志刚和樊恩源(2003)提出评估时应区分生态濒危物种、进化濒危物种; 对于不同生物类群, 应区分物种的生活史对策, 制定不同生活史物种的濒危标准。在分析生境面积下降速率和种群下降速率时, 对上述两类物种分别根据不同的时间尺度进行分析, 制定不同生活史物种的受威胁标准, 并区别对待特有物种。这些评估系统有些具有较好的侧重点, 弥补了许多定量评估方法的不足, 为我国物种受威胁等级的评估提供重要思路, 但也存在系统原理比较复杂或者部分物种信息难以获得等问题, 限制了系统/方法的推广应用。

4 结语

我国植物受威胁定量评估系统种类较多, 但因复杂度、科学性或是推广力度等原因, 并没有得到普及。因此, 到目前为止, 我国并没有一套完整统一的、等级标准固定的、得到大部分专家认可的植物受威胁等级定量评估指标体系。

国内定量评估系统与国际上已经发展得较为成熟的定量评估系统(如IUCN红色名录评估系统)相比, 还需进一步完善, 特别是物种居群在时间尺度上的变化。在使用IUCN红色名录评估系统的标准A时, 评估人员可根据已掌握的直接信息或者间接信息估计(推测)物种在过去(标准A1和A2)和将来(标准A3)可能的受威胁状况, 甚至可结合过去将来(A4)的变化趋势评估物种的受威胁状况, 而本土定量评估系统几乎没有反映物种居群动态变化、栖息地动态变化的信息。同时, 指标的选择不宜过多, 因为部分具有短板效应的指标可能会完全改变最终的评估结果, 因此建议选择几个重要的且能代表物种野外居群现状的信息指标即可。当然, 国内评估系统也有值得红色名录评估系统借鉴的地方, 如国内评估系统常常使用的研究区域分布状态和分布频度等指标(表1)是比较容易获取的信息, 对于因数据缺乏而被IUCN红色名录评估系统评估为DD等级的物种来说, 具有补充作用。

通过全面分析国内植物受威胁等级定量评估系统与国外几种广泛应用的植物受威胁等级定量评估系统可知, 一个成熟的植物受威胁等级评估系统必须具备以下要求: (1)受威胁等级的设置应该定义明确、统一且合理, 能够真实地反映整个物种受

威胁状态, 并且也方便地区之间的信息交流和合作。此外, 物种受威胁等级应该与保护优先级进行区分。国内的受威胁等级评估系统, 特别是基于濒危系数的评估系统, 受威胁等级及保护优先级两个概念有时候是混淆的。物种受威胁等级是物种保护优先级必须考虑的一个重要的信息, 除此之外还要考虑其他信息, 如保护措施的有效性、经济价值、社会认可度等(de Grammont & Cuarón, 2006)。(2)评估系统应该具备定量的评估标准, 标准应客观合理且不冗余, 且应该与分布范围、个体数量等物种信息相关。不应该列入模棱两可的信息, 也就是不同的评估者要能够通过同一套物种数据得到同一个等级, 这样就能保证评估系统的准确性。(3)评估系统能够在多个尺度范围内使用。在不同的地理尺度上使用同一套评估标准时, 可能会出现在大的地理尺度上受威胁而在小的地理尺度上不受威胁的结果, 比如在IUCN红色名录评估系统中, 根据数量和分布区指标存在全球性衰退的物种被划分到易危, 在地区评估中可能因其族群数稳定而被定为无危。反之, 也可能会有在大尺度地理范围不受威胁而小尺度地理范围受威胁的结果。因此, 在等级表达方面应该有所创新, 比如, 同时表达出不同尺度范围的等级。如美国自然保育协会评估系统在描述物种受威胁等级时同时展示两个地理范围的等级(Faber-Langendoen et al, 2012)。这种综合等级显示方式可以反映物种在多尺度的受威胁状况, 在制定全球保护行动和国家保护策略时, 可以综合考虑物种在不同尺度的受威胁状况, 使保护措施更加具体, 更具针对性。(4)评估指标应该包含一系列动态信息(IUCN, 2001, 2010; de Grammont & Cuarón, 2006)。评估人员可以基于已知的信息评估物种在过去和将来的动态变化。如IUCN红色名录评估系统中, 通过对三个受威胁等级的绝灭率进行量化分析(标准E), 就可以基于已知信息定量分析居群随时间的变化。

物种受威胁等级评估是一个任重道远的工作, 它为制定保护优先行动迈出了关键的一步, 能够为稀缺的保护相关的信息提供必要的补充。如目前有多少受威胁的物种、物种的受威胁程度、物种受到的威胁因素、有多少已知的物种已经绝灭、哪些类群受威胁情况比较严重、哪些常见的有特殊价值的类群即将绝灭等等。然而, 获得物种的受威胁等级只是工作的起点, 后续工作需要及时跟上, 如制订

规范的物种评价程序及配套的规章制度, 建立包括分类学、生态学、保护生物学等相关领域的专家库(尤其是包括专科、专属领域的研究专家和地方一级的专家、科研及保护人员信息库), 并及时分析出需要继续加大投入的物种类群及保护空缺, 同时还应该增加评价过程的透明度并广泛吸收各方面的意见和信息反馈, 制订有关数据采集、关键指标阈值确定、物种评估等方面的规范性文件, 鼓励专家、地方保护机构或感兴趣者提出有关物种的受威胁状态评价申请, 进一步促进物种相关数据信息的采集及物种受威胁状态评价工作的开展。

5 展望

物种受威胁等级名录对于国家制定物种保护优先级必不可少。只有在同一评估系统下评估物种受威胁状态, 才能得到更加合理可靠的受威胁等级, 有限的保护资源才能分配得更加合理、高效。近年来, 随着生物多样性问题的区域化及全球化, 各国更倾向于加强与周边地区的合作, 实现生物多样性保护的区域化、国际化(马克平, 2013)。在全球生物多样性保护信息共享和可持续发展的要求下, 使用同一个评估系统评估物种受威胁等级逐渐得到各国的认同, 特别是以IUCN红色名录为代表的全球层面、区域层面、国家层面的评估系统越来越得到认可和推广。加强区域物种受威胁等级评估工作的合作是全球生物多样性保护工作的重点。作为生物多样性大国, 国内的植物受威胁等级定量评估系统应该依据上述的四个原则继续完善, 形成与IUCN红色名录评估系统一样规范性的评估文件, 同时积极推广应用, 将理论与具体的保护行动结合起来。此外, 还应该采用全球认可的评估标准获得物种受威胁等级信息, 将本国生物多样性保护工作纳入全球范围内, 让保护工作更加合理。

参考文献

- An HJ, Liu JH, Zhang T (2005) Study on definition of endangering standard of exclusive plants in Eastern Alashan-Western Erdos. *Journal of Arid Land Resources and Environment*, 19, 194-200. (in Chinese with English abstract) [安慧君, 刘佳慧, 张韬 (2005) 东阿拉善-西鄂尔多斯狭域特有植物濒危分级标准与优先保护级的确定研究. *干旱区资源与环境*, 19, 194-200.]
- Cao W, Li Y, Cong XX (2012) Quantitative evaluation of conservation priority of the endangered plants in Northeast

- China. Forest Research, 25, 190–194. (in Chinese with English abstract) [曹伟, 李岩, 丛欣欣 (2012) 中国东北濒危植物优先保护的定量评价. 林业科学研究, 25, 190–194.]
- Chen RB, Zhang GF, Liu J, Li S (2015) Endangerment grade and protection priority of rare plant species in Baohuashan National Forest Park, Jiangsu Province. Journal of Ecology and Rural Environment, 31, 174–179. (in Chinese with English abstract) [陈瑞冰, 张光富, 刘娟, 李硕 (2015) 江苏宝华山国家森林公园珍稀植物的濒危等级及优先保护. 生态与农村环境学报, 31, 174–179.]
- Cui GF, Cheng KW, Lu DZ, Wang JZ, Li JQ (2000) Evaluation on threatened situation and protection classes of vegetation in Beijing Labagoumen Reserve. Journal of Beijing Forestry University, 22(4), 8–13. (in Chinese with English abstract) [崔国发, 成克武, 路端正, 王建中, 李俊清 (2000) 北京喇叭沟门自然保护区植物濒危程度和保护级别研究. 北京林业大学学报, 22(4), 8–13.]
- Cui GF, Xing SH, Zhao B (2007) Plants and Vegetation Protection in Beijing Mountains. China Forestry Publishing House, Beijing. (in Chinese) [崔国发, 邢韶华, 赵勃 (2007) 北京山地植物和植被保护. 中国林业出版社, 北京.]
- de Grammont PC, Cuarón AD (2006) An evaluation of threatened species categorization systems used on the American continent. Conservation Biology, 20, 14–27.
- Faber-Langendoen D, Nichols J, Master L, Snow K, Tomaino A, Bittman R, Hammerson G, Heidel B, Ramsay L, Young B (2012) NatureServe Conservation Status Assessments: Methodology for Assigning Ranks. NatureServe, Arlington, VA.
- Fang YP, Liu SY, Wang ZX, Lei Y, Man JS (2007) Quantitative assessment of priority for conservation of the national protected plants in Qizimeishan Mountain Nature Preserve. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 27, 348–355. (in Chinese with English abstract) [方元平, 刘胜祥, 汪正祥, 雷耘, 满金山 (2007) 七姊妹山自然保护区野生保护植物优先保护定量研究. 西北植物学报, 27, 348–355.]
- Fu LK (1992) The Red Data Book of China's Plants, Vol. 1: Rare and Endangered Species. Science Press, Beijing.
- Fu ZJ, Ge YG, Zhang P (2001) A quantitative analysis on priority of conservation of the national protected plants in Taibai Mountain. Journal of Xinyang Teachers College (Natural Science Edition), 14, 422–424. (in Chinese with English abstract) [傅志军, 葛永刚, 张萍 (2001) 太白山国家保护植物优先保护顺序的定量分析. 信阳师范学院学报(自然科学版), 14, 422–424.]
- Guo XL, Zhao JC, Peng XJ (2010) Rare and endangered medicinal plants in Hebei Province, China. Journal of Arid Land Resources and Environment, 24(4), 144–149. (in Chinese with English abstract) [郭晓莉, 赵建成, 彭献军 (2010) 河北珍稀濒危药用植物资源研究. 干旱区资源与环境, 24(4), 144–149.]
- Guo Z, Zang RG (2013) Evaluation index system of endangered levels of the wild plants with tiny population in China. Scientia Silvae Sinicae, 49(6), 10–17. (in Chinese with English abstract) [国政, 臧润国 (2013) 中国极小种群野生植物濒危程度评价指标体系. 林业科学, 49(6), 10–17.]
- He F, Liu XL, Qing HY, He YP, Cai XH, Long TL, Ma QY (2009) A discussion on distributing laws and protected grades of protection plants in Western Sichuan Province. Journal of Sichuan Forestry Science and Technology, 30(6), 34–39. (in Chinese with English abstract) [何飞, 刘兴良, 青华永, 何亚平, 蔡小虎, 隆廷伦, 马钦彦 (2009) 川西保护植物分布规律及保护等级划分探讨. 四川林业科技, 30(6), 34–39.]
- He P, Xiao YA, Li XH (2003) Quantitative study of conservation priority of the rare and threatened plants in Jiangxi Province. Journal of Wuhan Botanical Research, 21, 423–428. (in Chinese with English abstract) [何平, 肖宜安, 李晓红 (2003) 江西珍稀濒危植物优先保护定量研究. 武汉植物学研究, 21, 423–428.]
- Huang WC, Zhou XY, Ni ZY, Shao L (2015) An assessment of the extinction risk of *Calanthe* from China based on specimens and field observations. Biodiversity Science, 23, 493–498. (in Chinese with English abstract) [黄卫昌, 周翔宇, 倪子轶, 邵丽 (2015) 基于标本和分布信息评估中国虾脊兰属植物的濒危状况. 生物多样性, 23, 493–498.]
- IUCN (2001) IUCN Red List Categories and Criteria, Version 3.1. IUCN, Gland, Switzerland and Cambridge, UK. <https://portals.iucn.org/library/sites/library/files/documents/RL-2001-001.pdf/>. (accessed on 2017-07-17)
- IUCN Standards and Petitions Subcommittee (2010) Guidelines for using the IUCN Red List Categories and Criteria. Version 8.1. Prepared by the Standards and Petitions Subcommittee in March 2010. <http://intranet.iucn.org/webfiles/doc/SSC/RedList/RedListGuidelines.pdf/>. (accessed on 2010-08-05)
- IUCN/UNEP, Fitter R, Fitter M (1987) The Road to Extinction, IUCN, Gland, Switzerland and Cambridge, UK.
- IUCN, UNEP, WWF (1980) World Conservation Strategy. IUCN, Gland.
- Jiang ZG, Fan EY (2003) Exploring the endangered species criteria: Rethinking the IUCN Red List Criteria. Biodiversity Science, 11, 383–392. (in Chinese with English abstract) [蒋志刚, 樊恩源 (2003) 关于物种濒危等级标准之探讨——对IUCN物种濒危等级的思考. 生物多样性, 11, 383–392.]
- Li JW, Li JQ (2006) Forest Biodiversity Protection Research. China Forestry Publishing House, Beijing. (in Chinese) [李景文, 李俊清 (2006) 森林生物多样性保护研究. 中国林业出版社, 北京.]
- Li XK (1997) A assessment of rare and endangered plants for priority of conservation in Guangxi. Journal of Guangxi Academy of Sciences, 13(3), 9–16. (in Chinese with English abstract) [李先琨 (1997) 广西珍稀濒危植物优先保护评价. 广西科学院学报, 13(3), 9–16.]
- Liu XX, Yan LH, Liu XP (2001) Study on superior conservation grading index of the rare plants. Journal of Xiangtan

- Normal University (Natural Science Edition), 23(2), 42–46. (in Chinese with English abstract) [刘小雄, 颜立红, 刘享平 (2001) 珍稀植物优先保护分级指标的研究. 湘潭师范学院学报(自然科学版), 23(2), 42–46.]
- Lucas G, Syngé (1978) The IUCN Plant Red Data Book. IUCN, Switzerland.
- Ma KP (2013) On Asia Biodiversity Conservation and Database Network. *Biodiversity Science*, 21, 515–516. (in Chinese) [马克平 (2013) 亚洲生物多样性保护与信息网络: ABCDNet. 生物多样性, 21, 515–516.]
- Mace GM, Lande R (1991) Assessing extinction threats: Toward a reevaluation of IUCN threatened species categories. *Conservation Biology*, 5, 148–157.
- Mao X, Jiang MK, Zheng LX (1994) The evaluation and gradation expert system for rare and endangered plants. *Rural Eco-Environment*, 10(3), 18–21. (in Chinese with English abstract) [毛夏, 蒋明康, 郑龙翔 (1994) 珍稀濒危植物评价分级专家系统研究. 农村生态环境, 10(3), 18–21.]
- Miller RM, Rodríguez JP, Aniskowicz-Fowler T, Bambaradeniya C, Boles R, Eaton MA, Gärdenfors U, Keller V, Molur S, Walker S, Pollock C (2006) Extinction risk and conservation priorities. *Science*, 313, 439–442.
- Miller RM, Rodríguez JP, Aniskowicz-Fowler T, Bambaradeniya C, Boles R, Eaton MA, Gärdenfors U, Keller V, Molur S, Walker S, Pollock C (2007) National threatened species listing base on IUCN criteria and regional guidelines: Current status and future perspectives. *Conservation Biology*, 21, 684–696.
- Ministry of Environmental Protection of the People's Republic of China, Institute of Botany of the Chinese Academy of Sciences (1987) China List of Rare and Endangered Plants, Vol. 1. Science Press, Beijing. (in Chinese) [国家环境保护局, 中国科学院植物研究所 (1987) 中国珍稀濒危保护植物名录(第一册). 科学出版社, 北京.]
- Onana JM, Cheek M (2011) Red List Book of the Flowering Plants of Cameroon: IUCN Global Assessments. Kew Publishing, London.
- Peng XJ, Zhao JC, Li L, Sun YZ, Niu YL, Guo XL (2008) Assessment of Hebei flora against the IUCN Red List Criteria in China. *Frontiers of Biology in China*, 3, 176–186.
- Perring FH, Farrell L (1983) British Red Data Books. 1. Vascular Plants, 2nd edn. Royal Society for Nature Conservation, Lincoln.
- Qin HN, Zhao LN (2014) China higher plants and their threatened status. In: *The Principles of Conservation Biology* (eds Jiang ZG, Ma KP), pp. 117–148. Science Press, Beijing. (in Chinese) [覃海宁, 赵莉娜 (2014) 中国高等植物及其濒危现状. 见: 保护生物学原理(蒋志刚, 马克平著), 117–148页. 科学出版社, 北京.]
- Qin HN, Zhao LN (2017) Evaluating the threat status of higher plants in China. *Biodiversity Science*, 25, 689–695. (in Chinese with English abstract) [覃海宁, 赵莉娜 (2017) 中国高等植物濒危状况评估. 生物多样性, 25, 689–695.]
- Qin LW, Xiao Y, Fan YG, Zhao W, Zhao Y, Jin H, Yin H, Huang XT (2015) Assessment of the endangered status and conservation priorities for plants in the alpine tundra of Changbai Mountain. *Acta Ecologica Sinica*, 35, 134–141. (in Chinese with English abstract) [秦立武, 肖影, 范宇光, 赵伟, 赵莹, 金慧, 尹航, 黄祥童 (2015) 长白山高山苔原带植物濒危现状及保护级别评估. 生态学报, 35, 134–141.]
- Reveal JL (1981) The concepts of rarity and population threats in plant communities. In: *Rare Plant Conservation: Geographical Organization* (eds Morse LE, Henefin MS), pp. 41–47. The New York Botanical Garden, New York.
- Rivers MC (2010) Subpopulations, locations and fragmentation: Applying IUCN Red List Criteria to herbarium specimen data. *Biodiversity Conservation*, 19, 2071–2085.
- Shi DL, Mei H, Zhang Y, Deng CS, Lu YY, Meng FL, Hu L (2011) Quantitative study on priority for conservation of the wild protected plants in Houhe National Nature Reserve. *Journal of Hubei Forestry Science and Technology*, 168(2), 12–18. (in Chinese with English abstract) [石道良, 梅浩, 张云, 邓长胜, 路伊瑶, 孟凡琳, 胡凌 (2011) 后河自然保护区野生保护植物优先保护定量研究. 湖北林业科技, 168(2), 12–18.]
- State Forestry Bureau (2006) Standard on Classifying the Threatened Status of Wild Flora in China. Standards Press of China, Beijing. (in Chinese) [国家林业局 (2006) 中国野生植物受威胁等级划分标准. 中国标准出版社, 北京.]
- Tao L, Li XR, Liu XM, Ren J (2001) Quantitative study of conservation grading of rare and endangered desert plants in China. *Scientia Silvae Sinicae*, 37(1), 52–57. (in Chinese with English abstract) [陶玲, 李新荣, 刘新民, 任珺 (2001) 中国珍稀濒危荒漠植物保护等级的定量研究. 林业科学, 37(1), 52–57.]
- Tian GJ, Song YD, Liu Q, Zong XM, Zhang XJ, Meng XL, Geng DJ, Cao ZJ (2012) Investigation and evaluation of endangered diversity in Shandong Province. *Ecology and Environmental Sciences*, 21(1), 27–32. (in Chinese with English abstract) [田贵全, 宋沿东, 刘强, 宗雪梅, 张学杰, 孟祥亮, 耿德江, 曹振杰 (2012) 山东省濒危物种多样性调查与评价. 生态环境学报, 21(1), 27–32.]
- Wang JR, Liu Y, Bau T (2015) Evaluation of endangered status and conservation priority of macro fungi in Shandong Province, China. *Acta Ecologica Sinica*, 35, 837–848. (in Chinese with English abstract) [王建瑞, 刘宇, 图力古尔 (2015) 山东省大型真菌物种濒危程度与优先保育评价. 生态学报, 35, 837–848.]
- Wang S, Xie Y (2004) China Species Red List, Vol. 1: Red List. Higher Education Press, Beijing. (in Chinese) [汪松, 解焱 (2004) 中国物种红色名录, 第1卷: 红色名录. 高等教育出版社, 北京.]
- Wei HT, Jin NC (1994) Quantitative analysis of risk size of plant specie: A case of *Shaniodendron subaequale* M. B. Deng, H. T. Wei et X. Q. Wang. *Journal of Plant Resources*

- and Environment, 3(3), 1–8. (in Chinese with English abstract) [魏宏图, 金念慈 (1994) 银缕梅物种濒危度的定量分析, 植物资源与环境, 3(3), 1–8.]
- Wijnstekers W (2000) The evolution of CITES: A Reference to the Convention on International Trade in Endangered Species. CITES, Lausanne, Switzerland.
- Xu ZF, Tao GD (1987) Discussion on the method of systematic assessment to regional threatened plants and their prior conservation. Acta Botanica Yunnanica, 9, 193–202. (in Chinese with English abstract) [许再富, 陶国达 (1987) 地区性的植物受威胁及优先保护综合评价方法探讨. 云南植物研究, 9, 193–202.]
- Xue DY, Jiang MK, Li ZF (1991) Study on the grading indexes for the rare and endangered plants in Jiangsu, Zhejiang and Anhui provinces. China Environmental Science, 11(3), 161–166. (in Chinese with English abstract) [薛达元, 蒋明康, 李正方 (1991) 苏浙皖地区珍稀濒危植物分级指标研究. 中国环境科学, 11(3), 161–166.]
- Yan LH, Peng CL, Xia XM, Liao FL (1997) Study on superior conservation grading index of the rare plants of Hunan. Hunan Forestry Science & Technology, 24(3), 39–43. (in Chinese with English abstract) [颜立红, 彭春良, 夏晓敏, 廖舫林 (1997) 湖南珍稀濒危植物优先护存分级指标的研究. 湖南林业科技, 24(3), 39–43.]
- Yang H, Li PX, Dai HT (2010) Quantitative assessment for priority conservation of the wild protected plants in Jigong Mountain Nature Preserve. Central South Forest Inventory and Planning, 29(4), 50–54. (in Chinese with English abstract) [杨怀, 李培学, 戴慧堂 (2010) 河南鸡公山自然保护区野生保护植物优先保护定量分析. 中南林业调查规划, 29(4), 50–54.]
- Yang X, Zhu DQ, Sang QB (2007) Research and prospect of expert system. Application Research of Computers, 24(5), 4–9. (in Chinese with English abstract) [杨兴, 朱大奇, 桑庆兵 (2007) 专家系统研究现状与展望. 计算机应用研究, 24(5), 4–9.]
- Yao ZS, Zhang CQ, Ge F (1997) Priority assessment for the conservation of endangered medicinal plants in Jinggang Mountains, Jiangxi Province. Resources and Environment in Yangtze Valley, 6, 239–246. (in Chinese with English abstract) [姚振生, 张琮琮, 葛菲 (1997) 井冈山濒危药用植物优先保护评价. 长江流域资源与环境, 6, 239–246.]
- Zang CX, Cai L, Li JQ, Wu XP, Li XG, Li JS (2016) Preparation of the China Biodiversity Red List and its significance for biodiversity conservation within China. Biodiversity Science, 24, 610–614. (in Chinese with English abstract) [臧春鑫, 蔡蕾, 李佳琦, 吴晓蕾, 李晓光, 李俊生 (2016) 《中国生物多样性红色名录》的制定及其对生物多样性保护的意义. 生物多样性, 24, 610–614.]
- Zhao LN, Li JY, Liu HY, Qin HN (2016) Distribution, congruence, and hotspots of higher plants in China. Scientific Reports, 6, 19080.
- Zhong H, Zhou B (2010) Extinction risk assessment of Pinaceae Plants in National Key Protected Wild Plants List. Journal of West China Forestry Science, 39(3), 76–78. (in Chinese with English abstract) [钟华, 周彬 (2010) 国家重点保护野生植物名录中松科植物濒危状态评估. 西部林业科学, 39(3), 76–78.]
- Zhou XR (2002) The research on the sequences of preferential protection of the rare and endangered plants in Sichuan. Life Science Research, 6, 94–97. (in Chinese with English abstract) [周先容 (2002) 四川省珍稀濒危植物优先保护序列的研究. 生命科学研究, 6, 94–97.]
- Zhou Y (2006) The research on the sequences of preferential protection of the rare and endangered plants in Changbai Mountains. Forest Research, 19, 740–749. (in Chinese with English abstract) [周繇 (2006) 长白山区珍稀濒危植物优先保护序列的研究. 林业科学研究, 19, 740–749.]
- Zhuang P, Wu H (1992) Priority assessment for conservation of threatened species at Emei Mountain. Resources Development and Conservation, 8(1), 53–56. (in Chinese with English abstract) [庄平, 吴荭 (1992) 峨眉山受威胁植物优先保护评价. 资源开发与保护, 8(1), 53–56.]
- Zou DL, He YJ, Lin QW, Cui GF, Zheng J, Dong JS, Li YB, He WC, Li CM, Zhang SX (2006) Evaluation on threatened situation and protection classes of the plants in Makehe Forest Region of Sanjiangyuan Nature Reserve, China. Journal of Beijing Forestry University, 28(3), 20–25. (in Chinese with English abstract) [邹大林, 何友均, 林秦文, 崔国发, 郑杰, 董建生, 李永波, 赫万成, 李长明, 张世玺 (2006) 三江源玛可河林区植物濒危程度和保护类别评价. 北京林业大学, 28(3), 20–25.]

(责任编辑: 臧润国 责任编辑: 黄祥忠)



•综述•

复杂性–稳定性研究：数学模型的进展

徐光华¹ 李小玉² 施春华^{1*}

1 (浙江农林大学暨阳学院, 浙江诸暨 311800)

2 (浙江农林大学林业与生物技术学院, 浙江临安 311300)

摘要: 对自然生态系统的观察给人们以复杂的群落更稳定的直观印象, 但数学模型却得出了截然相反的结论。这一“悖论”使得复杂性–稳定性研究自20世纪70年代以来成为长期的热点。本文对这一领域的数学模型研究进行简要综述。首先对这一论题进行概念剖析, 然后将各类模型分为线性和非线性两大类, 前者即群落矩阵法, 后者包括相互作用矩阵法、复杂网络数值模拟法和食物网构件动力学法。它们分别基于不同的群落构建方法和稳定性判断标准, 探求各物种是如何相互作用并实现共存的。总体而言, 在随机构建的群落模型中, 多样性和连接度的增长不利于系统稳定; 而在更接近真实自然群落的模型中, 相互作用方式、网络拓扑结构、相互作用强度分布等方面的机制提供了稳定效应, 按此组织的生态网络可达到很高的复杂度。然而, 复杂性–稳定性的研究还远未结束, 当前的模型仍不足以反映自然群落中的复杂相互作用, 稳定性的概念也有待拓展。对这一议题的深入研究在生态学理论和生态系统管理实践方面都具有重大价值。

关键词: 复杂性–稳定性; 持久性; 群落矩阵; 分室; 食物网

The complexity–stability relationship: Progress in mathematical models

Guanghua Xu¹, Xiaoyu Li², Chunhua Shi^{1*}

1 Jiyang College of Zhejiang Agriculture and Forestry University, Zhuji, Zhejiang 311800

2 College of Forestry and Biotechnology, Zhejiang Agriculture and Forestry University, Lin'an, Zhejiang 311300

Abstract: In the 1970s, the intuition that complex communities are more stable than simple ones was challenged by mathematical models which gave diametrically opposing conclusions. Since then, this “paradox” has been heavily researched making the complexity–stability relationship of continued interest. Here, we analyzed the concepts of “complexity” and “stability” and classified the half-century of mathematical models generated by this field into linear approach and nonlinear approaches. The former is also referred to as community matrix, while the latter could be further classified into interaction matrix, numerical simulation of complex network, and food web module dynamics. Based on different community construction methods and adopting different stability criteria, together they provide a rich knowledge of how species interact and coexist, enabling us to reveal the vain of the paradox. In general, species diversity and connectivity play a negative role in the stability of randomly constructed community models. However, in models that mimic natural, empirical communities, several characteristics (including network topology, interaction intensity distribution, and interaction mode) provide mechanisms for maintaining stability, enabling these communities to reach higher levels of complexity. The study of complexity–stability is far from over. The complex interactions in natural communities is still beyond the reach of current models, and the concept of stability also needs to be expanded. The in-depth study of this topic will contribute both ecological theory and ecosystem management practice profoundly.

Key words: complexity–stability; persistence; community matrix; compartments; food web

自然界的生物群落虽呈现各种复杂的动态, 但各物种却又能一定程度上实现共存, 从而具有稳

收稿日期: 2019-04-22; 接受日期: 2019-07-29

基金项目: 浙江农林大学暨阳学院人才启动项目(RQ1911F10)

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: shichunhua7924@163.com

定性。在20世纪70年代之前,人们综合野外观察、控制实验、数学模型、理论解释等多个角度的研究,认为群落的稳定性与复杂性之间存在正的关联。在对自然群落的观察方面,Odum (1953)发现陆地生态系统中简单群落的种群密度波动比一般群落更剧烈。Elton (1958)指出人工的单作系统容易发生害虫暴发;岛屿生境易被入侵;物种较少的寒带群落的种群波动明显,而物种丰富和复杂的热带雨林则显得更稳定。在控制实验方面,实验生态系统中的捕食者-猎物系统会发生剧烈的振荡并通常很快灭绝。数学模型也显示,捕食者-猎物系统的简单数学模型不存在稳定的局部平衡点,一般会陷入振荡或者灭绝(Elton, 1958; Pimentel, 1961)。在理论机制方面,MacArthur (1955)指出,如果某个物种与多个捕食者或猎物相关联,则它不至于因个别物种密度的波动而引致大的变动。虽然也有一些不同的观点(Goodman, 1975),但复杂的群落更稳定这一观点得到了当时多数生态学家的认同。

然而到了70年代,May (1972b, 1973)对数学模型的分析结果却表明复杂程度的提高总体而言将导致不稳定性增加。这一论断与前述结果相矛盾,然而看上去它们却又都是对的,一时间人们莫衷一是,“悖论”由此产生,并引发群落生态学中的“复杂性-稳定性论辩”(The Complexity-Stability Debate)(Margalef, 1975; Mcnaughton, 1977)。

近半个世纪以来,人们在自然群落分析(Paine, 1980)、控制实验(Fagan, 1997)、数学模型等多个方面的大量研究已大大深化了对这一问题的整体认识(Bersier, 2007),并已发表不少综述文献(Pimm, 1984; McCann, 2000; Jansen & Kokkoris, 2003; Landi et al, 2018)。国内对该领域的综述相对较少,其中有的年代较早(黄建辉和韩兴国, 1995; 张晓爱 and 邓合黎, 1996),且主要是对一些结论或相关机制的概括性介绍(马风云, 2002; 王国宏, 2002; 高东和何霞红, 2010),而对于数学模型方面,仅见陈云峰等(2014)对土壤食物网研究进展的介绍。本文对该论题的数学模型方面的研究进展进行简要综述,以对这一空缺加以填补。首先,对复杂性和稳定性的含义加以辨析,以澄清论题;然后介绍主要的模型研究方法,包括基于线性交互的群落矩阵方法和基于非线性交互的多种方法;最后对这一领域的研究

方向进行展望。

1 论题解析

对论题本质的剖析以及对“复杂性”和“稳定性”等相关概念的准确界定是这一研究的前提,然而它们却恰恰各自具有多种不同的含义(Grimm & Wissel, 1997)。在某种程度上,正是概念的混淆使得这一论辩一度陷入了越辩越不清的境地。

1.1 论题本质

从根本上说,复杂性-稳定性关系之争反映了当时群落生态学中实践与理论之间尚存在巨大鸿沟(Dunne et al, 2015)。实际上,“悖论”的始作俑者May 本人就已给出了一种解释:虽然复杂的随机群落很可能不稳定,但自然生态系统可能存在一些迂回策略(deviuous strategies),使得复杂性和稳定性可以共存,而生态学家任务就是揭示这些机制(May, 1973)。从这个意义上来说,复杂性-稳定性论题的本质是探求自然界中各物种是如何相互作用并实现长期共存的(Rohr et al, 2014)。自然界中真实存在的群落只是可能群落集合中的极小一部分,之所以绝大部分可能群落都没有出现,首先是因受到各种生物和物理因素的限制,其次是因不具备动力学稳定性而不能长期存在,最后就是纯粹的概率原因(Pimm, 1982)。复杂性-稳定性研究一般从两个方向入手:(1)从现实群落入手,它们具有怎样的格局(pattern),其生物学和动力学稳定性的机理是什么?(2)从可能的群落入手,稳定的群落应具有怎样的格局,这些格局能否被现实的生物学限制满足(图 1)?

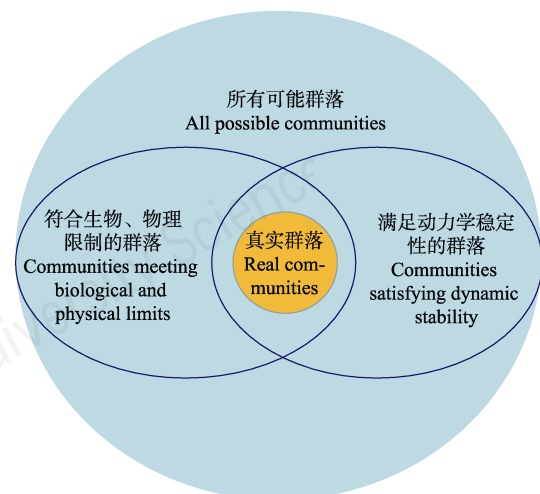


图1 可能群落空间与真实群落

Fig. 1 Space of possible communities and real communities

1.2 复杂性

自然群落中的物种除了种内作用之外, 还通过竞争、捕食、寄生、共生等方式发生两两间相互作用, 这些相互作用构成了一个网络, 可用一个 $0/1$ 矩阵描述。除了网络结构之外, 物种间的相互作用还具有不同的强度, 这样就需要一个实数矩阵。在物种数较多的情况下, 这已是错综复杂, 然而却还远不是问题的全部。物种的相互作用并非固定不变, 而是受到密度制约、空间因素、时滞效应、高阶相互作用、行为的适应性改变等的影响, 体现为各种非线性函数, 从而不再是一个矩阵元素所能表示, 而需要多个参数。巨大的复杂性使得精确把握复杂群落的动态成为不可能。而复杂性-稳定性论题则正是试图找出一种化繁为简的模式, 即通过群落的少数几个属性来推断其整体稳定性, 具体的指标可包含多种(Landi et al, 2018)。而这又取决于所采用的模型类别, 不同类型的模型依赖于不同的假设, 有不同的结构, 所涉及的相关属性也不尽相同。

早期研究一般采用群落矩阵方法(即假设物种间为线性相互作用), 主要关注3种属性, 即多样性(物种数)、连接度和平均相互作用强度, 这些属性被统称为复杂性。而在观测和实验研究中, 则常用多样性来代表复杂性, 这是因为在自然生态系统中, 往往难以确认两物种间是否存在相互作用(实验中观察越细致, 往往会发现更多原先被忽略的弱连接(Loreau et al, 2001))。此时, 对影响群落动态的其他各种因素都做了大量的简化。不同的研究采用的模型不同, 其隐含的假设也不同, 复杂性的含义也不尽相同。May (1972b)得出随机群落 $s(nC)^{1/2} < d$ (n 为物种数, C 为矩阵连接度, s 为种间相互作用强度, d 为种内相互作用强度, 详见2.1.1小节)的稳定性判据, 就是假设每个物种的种内作用是确定的, 而物种之间是否存在相互作用是随机的, 当存在相互作用时, 其强度也是随机的。在这些假设条件之下, 物种数、连接度以及种内和种间平均相互作用强度之比决定了模型群落的局部稳定性。这一结果可以解读为: 随着群落变得复杂, 对相互作用强度扰动的耐受性将减小。

随着研究越来越深入, 且对模型所做的假设越来越符合实际, 人们发现了很多与稳定性相关的其他属性, 包括网络的拓扑结构以及具体相互作用强

度的不同分配格局等。虽然这些属性已不属于复杂性的范畴, 但这些研究都源自复杂性-稳定性研究, 属于May所说的“迂回策略”, 对它们的探索正是议题的一部分。更进一步的研究则要求拓宽群落矩阵的范围, 采用非线性的相互作用, 以及引入显式的空间等, 此时就有必要引入新的更多的指标来刻画系统的相关格局(Delmas, 2019)。

1.3 稳定性

“稳定性”引起的概念混淆比“复杂性”有过之而无不及(Orians, 1975; Connell & Sousa, 1983)。有时, 对同一系统应用不同的稳定性概念可能会得出相反的结果。例如, 单一种植的植物在其自身密度的微小扰动之后, 凭借其高生长速率能迅速恢复, 即高弹性(resilience), 然而因其高生长速率与其高可食性相关, 故对入侵的食草动物也非常敏感, 因此具有低抵抗力(resistance) (McCann, 2010)。

自然系统中各种因素都处在变化之中, 但变化速度快慢和相互关系是不同的, 反映在数学模型上, 就是系统的状态变量和参量的区别。变化较慢且本身不受系统内部其他因素影响的因子一般作为参量(环境变量), 反之则作为状态变量。对群落建模时一般以各种群的密度(或数量)作为状态变量, 而相互作用结构以及作用强度方面的系数(如内禀增长率和捕食效率等)则作为模型参量。群落稳定性也相应地分为状态稳定性(参量不变, 对状态变量扰动)和结构稳定性(对参量扰动)。复杂性-稳定性论题所指的实际上是结构稳定性, 即模型群落能稳定共存的参数空间的大小, 这一参数空间越大, 就意味着系统的整体稳定性越高, 该系统也就越具有现实可能性(Rohr et al, 2014)。从这个意义上说, 人们所考虑的是一个模型的族, 而非单个模型。不过上述参量与变量的区分也并非绝对。例如, 在一些研究中, 网络结构也被当作状态变量(某些种群可以灭绝), 并以结构的改变程度(最终群落中共存的物种数与初始群落物种数之比)作为稳定性的度量(Brose et al, 2006; Thébault & Fontaine, 2010)。还有一类特殊的结构性扰动是物种入侵或去除, 但对这一领域的探讨超出了本文的范围。

在给定参数值之后, 模型就已被确定, 从理论上说系统的行为(从而也包括其稳定性属性)就已决定了, 但此时仍存在如何度量这一稳定性的问题。此时就需要借助前述的状态稳定性概念, 如抵抗力

和弹性就属于这一层面, 它们可作为探索稳定性的工具(Grimm, 1996; Grimm & Wissel, 1997; Donohue et al, 2016)。在最基本的意义上, 稳定意味着持久(persistence), 即关注的重点在于群落中的物种是否持续共存, 而它们的数量变化则相对次要(Lewontin, 1969; Connell & Sousa, 1983; Anderson et al, 1992; Berlow et al, 2004)。在数学上, 度量持久性的一种方法是所有物种具有正丰度的状态空间区域内系统轨迹的有界性, 其对应的概念是永久性(permanence) (Schuster et al, 1979; Law & Morton, 1993; Jansen & Sigmund, 1998)。即如果稀有物种的丰度趋于增加, 则系统更具持久性。以常微分方程组给出的动力系统为例(Hutson和Schmitt (1992)还考虑了各种其他动态):

$$dx/dt = f(x) \quad (1)$$

其中, $x = (x_1, x_2, \dots, x_n)^T$ 表示群落中各物种的种群密度。如果边界(包括所有坐标轴的正半轴和无穷远处的点)是排斥的, 则称这种系统是永久性的(Jansen & Sigmund, 1998)。

但永久性概念在实际应用中难以处理, 于是就有了一些替代性的方案, 其中局部稳定性(local stability)在过去相当长的时间内被大量应用(Holling, 1996; Chen & Cohen, 2001)。然而, 局部稳定性概念有很多不足: (1)环境扰动通常是剧烈的, 局部稳定但缺乏永久性的系统是脆弱的(Townsend et al, 2010); (2)自然系统是不平衡的, 种群的持续存在不要求所有轨道都收敛于内部平衡点(Townsend et al, 2010), 它还可以是极限环、奇怪吸引子(strange attractor)等(陈兰荪等, 1988; Law & Blackford, 1992; Morton et al, 1996; Kendall et al, 1999)。总体而言, 以局部稳定性表示的群落共存的参数空间远小于持久性(Anderson et al, 1992)。

永久性概念也有其自身的局限, 例如种群的随机波动(demographic stochasticity)可能会将丰度较小的种群推向灭绝(Townsend, 2009)。于是变率(variability)就成为衡量稳定性的另一个重要指标, 变率越大则越容易造成种群出现低丰度的情形。吸引子本身可具有不同程度的稳定性, 一般来说, 规则的吸引子(如不动点)的稳定性高于不规则吸引子(如奇怪吸引子)。同一类型的吸引子中稳定性也有差别, 例如对于极限环的振荡, 波动幅度更小则意味着系统更稳定(McCann, 2000; Ives & Carpenter,

2007)。从更一般的意义上说, 状态空间中会存在多个不同类型的吸引子, 其中有的是可行的(feasible, 所有物种的数量或密度都大于零, 即具有正的丰度), 另一些则不可行, 而状态空间也因而被划分为多个吸引域, 对稳定性的评判须基于这些吸引子的形状以及其吸引域大小的信息。

2 主要模型方法及进展

通过数学模型方法研究复杂性-稳定性问题的基本步骤一般是先建立模型框架, 再确定可变参数及其变化范围, 并给出评判状态空间稳定性的方法。现实群落巨大的复杂性使得模型研究不得不进行简化, 包括模型结构和参数的取值。按照相互作用类型, 可以将模型大致分为线性(即群落矩阵法)和非线性两类, 它们分别可包括多种具体的方法。需要注意的是, 即使是形式上属于同一类型的模型, 由于背后不同的假设, 参数的意义也不同, 对结果的解读也就不同。例如群落矩阵法, 既可以作为真实生态系统在接近平衡态时的模拟(此时矩阵元素表示相互作用强度, 具有生态学意义); 也可以作为更复杂系统的线性近似(此时矩阵元素的生态学意义不明确)。而Lotka-Volterra模型也同样如此: 它既可以看作是更复杂系统处于非平凡平衡点(non-trivial equilibrium)时各物种个体增长率的线性化(Lotka, 1925), 也可以被视为适用于全局的动力学方程(Volterra, 1926; Pimm, 1982; Haydon & Lloyd, 1999; Townsend, 2009)。下面对这几类主要方法及其进展加以简要介绍。

2.1 线性模型

这类模型的本质是抛开群落中各物种间的具体相互作用方程, 直接从雅可比矩阵入手, 从而将大量的群落信息封装到一个相对简单的矩阵中, 通过其最大特征值实部是否为负来考察其局部稳定性。这一方面是由于早期缺乏真实群落的结构和物种间相互作用强度数据, 另一方面也是便于数学处理而不受网络规模的限制(May, 1972b)。雅可比矩阵的来源则如前所述, 可能是假设自然群落存在平衡, 考察其物种间相互作用的结构和强度而得到; 也可能是将1.3节的方程(1)在平衡点线性化得到。需要注意的是, 后者会有可行性问题, 即该平衡点的各物种丰度是否都为正(详见2.2.1小节)。这一领域的研究相对较为充分, 根据赋参方法的不同包括随机群

落矩阵法(只给出物种数、连接度、平均相互作用强度,而具体的网络拓扑结构和相互作用强度则随机给出),以及探索不同网络拓扑结构和相互作用强度分布对稳定性影响的方法。

2.1.1 随机相互作用

在早期的研究中,由于缺乏经验数据来锚定模型,故随机交互是一个合理的起点。May (1972b)将Gardner和Ashby (1970)用于大型系统动力学稳定性研究的随机网络模型加以发展并引入群落生态学,开创了随机群落矩阵方法。群落矩阵 M 的元素通过如下步骤确定:(1)每个非对角元素以 $1-C$ 的概率取0值(C 为矩阵连接度,表示任意两物种间存在相互作用的概率);(2)对于非零元素,其值随机取自均值为0、方差为 s 的一个分布(表示种间相互作用强度);(3)对角线元素设为 d (负值,表示存在种内密度制约)。一旦取样,就可通过检查该矩阵的主特征值实部是否为负,得出该矩阵对应的群落是否具有局部稳定性。通过重复的随机取样,可得到大量的随机群落矩阵,并求出稳定网络的百分比(percentage of stable webs, PSW) (Allesina & Tang, 2015)。当 n 较大时,若满足 $s(nC)^{1/2} < d$,则群落几乎完全稳定,否则几乎完全不稳定(May, 1973; Allesina & Tang, 2012)。也就是说,随着复杂程度的增加,PSW趋于减小。

早期关于复杂性与稳定性关系的研究多数采取了这一方法(Pimm & Lawton, 1977; Neutel et al, 2002)。随着随机矩阵理论(random matrix theory, RMT)这一数学分支的发展,解析地求出主特征值的范围在很多情况下变得可行,从而拓展了群落矩阵方法的应用(Anderson et al, 2010; Bai & Silverstein, 2012; Tang et al, 2014; Allesina & Tang, 2015)。通过在受限范围内进行取样,随机矩阵方法可以在一定程度上引入食物网的结构和相互作用强度属性。例如,“捕食者-猎物”型网络中, M_{ij} 的符号与 M_{ji} 相反,可通过对这一对系数联合采样得到群落矩阵。Allesina和Tang (2012)发现系数均值为零的3种相互作用形式(纯随机、捕食者-猎物、互惠+竞争)中,“捕食者-猎物”型网络稳定的可能性最高,而“互惠+竞争”形式稳定的可能性最低。而在相互作用强度分布方面,弱相互作用对“捕食者-猎物”型食物网络具有不稳定效应,对互惠和竞争网络(及其混合物)具有稳定效应,而对随机网络没有影响(Allesina & Tang, 2012)。

2.1.2 有结构网络

与随机群落矩阵不同,现实中的群落都有一定的结构(Dunne et al, 2002)。例如,实际存在的食物网几乎是非循环的,几乎都具有区间结构(interval structure),即一组捕食者的猎物中的重叠模式可以表示为沿着一条线的可重叠的区间(Lawlor, 1978; Williams & Martinez, 2000; Stouffer et al, 2006);具有分室结构(compartments),即群落可以分为若干子集,同一子集内物种间存在相互作用的可能性较高,而跨越子集边界的交互则较少(Allesina & Pascual, 2010; Stouffer & Bascompte, 2011);营养级数量一般有限;捕食、竞争、互惠等关系都是成对出现的等等(Townsend et al, 2010; Allesina & Tang, 2015)。实际上,实际存在的生态网络只是可能性集合中的沧海一粟。例如,在一个随机组织的含 n 个物种的群落中,不存在不合理的三物种环路的可能性,对于 $n = 10, 20, 30, 40$ 和 60 ,概率分别大约为 10^{-2} 、 10^{-16} 、 10^{-56} 、 10^{-137} 和 10^{-472} (Lawlor, 1978)。因此,考察群落的各类不同结构对于稳定性的效应就成了很多研究的主题(Yodzis, 1981; de Ruiter et al, 1995; Emmerson & Raffaelli, 2004)。

(1)分室结构。很多经验研究指出食物网具有分室结构(Pimm & Lawton, 1980; Moore & Hunt, 1988; Raffaelli & Hall, 1992; Solow & Beet, 1998)。May (1972b; 1973)认为分室结构的模型食物网具有更高的稳定概率。Pimm和Lawton (1980)通过模拟发现,对于生物学上合理的模型且连接度相同的情况下,分室结构通常是不利于稳定的,其结果与May (1972b; 1973)的结论相反(Solow et al, 1999)。不过,这些研究针对的是生境内部,而食物网中的分室可能因不同生境边界的限制而产生(Pimm, 1982)。近年来的研究表明,食物网分室结构主要与环境中的亚生境(Krause et al, 2003)、群落内的系统发育模式(Cattin et al, 2004; Rezende et al, 2009),以及不同的能量通道(Zhao et al, 2017)有关。此类分室结构显然是稳定的,但原因可能在于其本身的复杂度较低(连接度小,作用强度低)。此外,分室结构可以跨越多个层次,表现为等级系统,而且上层对下层也会有稳定性作用(McCann, 2010)(详见2.2.3小节)。

(2)营养一致性(trophic coherence)。Pimm等对一些具有生物学合理结构的中等规模网络的研究发现,总体而言,对于一个稳定的模型食物网来说,

杂食现象不应广泛存在,且杂食者不应以不相邻营养水平的物种为食(Pimm & Lawton, 1978; Pimm, 1980)。当时的理论解释是,在其他条件相同的情况下,杂食的增加意味着复杂性增加,导致模型稳定的可能性降低(Pimm, 1982)。而近年来关于网络结构的研究则揭示这一问题可采用食物网的营养一致性来解释。营养一致性是衡量节点如何整齐地分为不同层次的指标,它可减少网络中反馈环的数量,提高稳定性(Johnson et al, 2014)。而杂食(尤其是以多个营养级为食)将降低网络的营养一致性。Johnson 和 Jone (2017)应用营养一致性作为指标,将各种网络划分为高反馈和低反馈两个不同的区域,并通过与零模型的对比说明了其对于局部稳定性的重要性。对于相关的生物学机制则需要进行进一步的研究,初步推测为可能存在进化压力,使得捕食者在狭窄的营养水平范围内选择其猎物(Johnson & Jone, 2017)。

(3)供体控制(donor-control)。供体控制模型与一般的捕食者-猎物模型的区别在于只存在猎物对捕食者的单向正面作用,而捕食者对猎物的丰度则几乎没有影响。在自然界中有多种情形符合这类的营养关系,如某些捕食者只猎取年老和病弱的猎物、食腐动物的存在以及碎屑食物链等。供体控制模型中不存在反馈环,因而通常是稳定的,并且其局部稳定性与增加的复杂性无关,从而可以达到相当高的复杂程度(de Angelis, 1975; Pimm, 1982)。

2.1.3 相互作用强度格局

生态网络中的相互作用强度结构对于群落稳定性至关重要(Haydon, 2000; Kokkoris et al, 2002)。在随机矩阵模型中,物种间相互作用的大小取自一个均值为0、方差为 δ 的随机分布。而在真实生态系统中,相互作用强度的范围可跨越若干个数量级(Wootton, 1997),并且分布通常倾向于弱相互作用(Paine, 1992; Goldwasser & Roughgarden, 1993; de Ruiter et al, 1995; Fagan, 1997)。多种生物学机制对网络权重的格局进行了限制,使其表现为倾斜分布。例如,对捕食者-猎物体型比的限制(Cohen et al, 1993)、物种-区域关系(Harte et al, 1999)、代谢标度关系(West et al, 1997)、体型与活动范围的关系(Schoener, 1968)等。通过研究这些机制如何将相互作用格局限制在某个子集内,可以为理解网络结构和动力学之间的联系提供一个整体框架(Berlow et

al, 2004)。

其中,取食关系的等级限制(Cohen, 1989; Williams & Martinez, 2000)对食物网的稳定性提供了有力解释(Neutel et al, 2002; Emmerson & Raffaelli, 2004)。假设杂食动物的捕食强度随猎物生物量而变化,即其捕食低营养级的猎物多,捕食较高营养级的猎物少,其结果将导致整个食物网在较长的环中总是存在相互作用强度较弱的连接,环的权重也就较小,从而有助于食物网的整体稳定。营养层次每提高一级,生物量需减少10倍方可提供稳定性所需的相互作用强度的模式,因而金字塔侧面的斜率可能是网络稳定性的良好指标(Neutel et al, 2002; Raffaelli, 2002; Neutel & Thorne, 2014)。

2.2 非线性模型

如前所述,群落矩阵模型是对现实系统进行大量简化后的结果。复杂性-稳定性“悖论”的一种可能原因是,May当时所使用的线性稳定性并没有捕捉到生态系统动力学的基本特征。许多后续研究工作开始探索更精确的动力学描述将对稳定性产生何种影响,这些方法仍处于探索阶段,下文分别加以阐述。

2.2.1 相互作用矩阵方法

群落矩阵方法直接从雅可比矩阵入手,其元素是单位相互作用强度与种群密度的乘积,从而略去了群落中各物种间的每单位相互作用(per capita interaction)方式。由于无法知道平衡点时群落中的各种群密度,因此该方法实际上隐含地假设了平衡点的各种群密度都为正(即具有可行性),而可行性显然是与局部稳定性同等重要的稳定性属性。因此,对于群落矩阵方法得出的结论在多大意义上能反映现实一直存在很多的质疑(Roberts, 1974; Vandermeer, 1975; Kokkoris et al, 2002; Rohr et al, 2014)。模型方法的进一步发展意味着逐步摒弃不够合理的假设,代之以更多符合实际的信息。这首先就需要回到原始相互作用方程,即给出Lotka-Volterra方程的参数 a_{ij} 和 b_i ,计算得到平衡丰度(X^*)并检查是否都为正(Christianou & Kokkoris, 2008)。这种方法所采用的交互方式可以是随机或具有结构,而交互强度一般仍取自随机分布,稳定性的评价是可行性和局部稳定性,需要求出平衡点和计算矩阵特征值,一般可适用于大中型网络(Pimm, 1982)。

Roberts (1974)将内禀增长率设定为单位向量,

发现在可行的情况下,随机群落几乎都是局部稳定的。而后续相关研究则发现,若令内禀增长率向量取自随机分布,则得到的可行群落的局部稳定性概率却几乎为零,而且,随着平均相互作用强度和群落中物种数量的增加,可行性概率迅速下降(Gilpin, 1975; Goh & Jennings, 1977; Pimm, 1982)。Christianou和Kokkoris (2008)采用具有承载力的竞争型Lotka-Volterra方程,并改进了抽样方法,发现在可行的前提下,简单和复杂的竞争群落可以具有相同的稳定概率,并且复杂群落可耐受比简单群落更高的相互作用强度方差。然而,这些研究中的种群内禀增长率向量都是随机或给定的。新近研究表明,对于Lotka-Volterra方程所描述的群落,对任何给定的相互作用矩阵,都可以设置一个给定的可行平衡点,然后计算相应的内禀增长率向量。反之,如果随机给出内禀增长率向量,则将不太可能得到一个可行的群落(Saavedra et al, 2017)。对于小的随机组合群落,可行性和稳定性是相互作用矩阵和内禀增长率向量相结合的结果,两者都与物种丰富度有关,并非所有固有增长率的抽样分布都会导致相同的稳定性和可行性概率。可行性并不总是能保证稳定性,在可行性领域内,还可以找到不稳定的内在增长率向量(Song & Saavedra, 2018)。对于大型系统,Dougoud等(2018)通过一个可调节相互作用强度的Lotka-Volterra模型发现,在中等相互作用强度下(即May, 1972b的情形),对于所考虑的任何模型,物种丰富的系统中都不存在可行的平衡;而在弱相互作用时,随机结构系统可同时满足可行性和局部稳定性准则。Stone (2018)对于密度制约型增长群落(density-dependent community, Lotka-Volterra模型是其中一个典型例子)的研究表明,在平衡点为可行的前提下,如果相互作用矩阵是稳定的,则线性化后得到的群落矩阵也将是稳定的。类似结论也由Gibbs等(2017)通过不同方法得出。

2.2.2 复杂网络数值模拟法

相互作用矩阵方法虽比随机群落方法有所进步,但仍只采用了最基本的Lotka-Volterra模型(不包含复杂的功能反应类型),以及在平衡点处进行局部稳定性分析的方法。然而在复杂性-稳定性研究中,非线性因素十分重要,即使是普通的捕食者-猎物系统的数学模型,也往往出现极限环等非平衡行为(May, 1972a)。由于此时可能会存在多个平衡

点,以及其他类型的吸引子,使得上述平衡点局部稳定性方法的结论可靠性变低。随着研究的深入,出现了一些只需通过使用较少的参数就可生成接近真实食物网的拓扑结构的方法。包括食物网中的级联模型(cascade model) (Cohen et al, 1990; Solow & Beet, 1998)、生态位模型(niche model) (Williams & Martinez, 2000)、嵌套层次模型(nested-hierarchy model) (Cattin et al, 2004)、互惠网络中的嵌套结构(nested architectural pattern) (Bascompte et al, 2003; Olesen et al, 2007; Bascompte, 2009)及寄生网络中的逆生态位模型(inverse niche model) (Warren et al, 2010)等。另一方面,计算机技术的发展也使得非线性数值模拟变得可行。于是,人们开始将一些原先用于描述两物种交互的模型推广到复杂网络,并采用数值方法对其动力学行为进行模拟研究。该方法一般是给出初态之后,让模型运行一个给定的时间步数(充分长以达到定态),然后通过考察最终状态的一些指标来给出稳定性的度量。其所考察的指标为是否所有物种都保持正丰度,以及最终共存的物种数与初始时物种数之比(Brose et al, 2003)。

Williams和Martinez (2007)采用基于Yodzis和Innes (1992)的相互作用方程,对随机、级联和生态位3种食物网结构进行了动态模拟,发现随着物种数和连接度的增加,各模型的持久性呈线性下降,从而在完全不同的模型环境中定性地复现了May (1972b)的结果。在三种网络拓扑结构中,随机结构最终维持的物种最少;级联模型模拟了几种自然网络特性(如营养级的划分),约50%的初始物种得以最终维持共存;而生态位模型模拟了十几种网络特性,其持久性也有了进一步提高。Rohr等(2014)采用Bastolla等(2005)的模型,对不同互惠网络结构的结构稳定性进行了研究。其结果表明,结构稳定性与嵌套性和互惠强度呈正相关,与互惠权衡呈二次函数关系。而通过对比发现,得到最大稳定性的参数组合所描述的网络结构与实际观察到的互惠网络最接近。Thébault和Fontaine (2010)用一个具有Holling II型功能反应的消费者-资源模型和一个具有饱和效应的互惠模型,对食物网和互惠网络进行了系统比较。结果发现,对于互惠网络,高连接度和嵌套结构有利于稳定;而食物网则要求模块化和弱相互作用,这与对实际群落的观察结果相符(Thébault & Fontaine, 2010)。这些研究表明,更准确地

描述自然群落结构的模型通常具有更高的持久性。

除了网络结构之外,人们也开始寻找一些对相互作用强度分布进行简单参数化的更符合实际的方法。体型大小作为决定物种新陈代谢速率和行为模式等的一个因子,对食物网的格局具有重要影响(Emmerson & Yearsley, 2004)。例如, Brose等(2006)将体型大小作为依据参数化了一个非线性的相互作用模型,发现捕食者-猎物质量比率的变化所解释的种群和食物网稳定性的变化比物种多样性、食物网结构、代谢类型或功能反应的变化更多。这些结果表明,在自然界中发现的捕食者-猎物的体型比率可能是维持复杂食物网中种群数量和自然生态系统多样性的关键。由于体型比与食物网稳定性之间的正相关似乎是由于单位生物量的间接相互作用强度降低所致,因此这一解释与经典线性稳定性理论的观点一致,即降低平均相互作用强度有助于提高食物网的稳定性(Brose et al, 2006)。

2.2.3 食物网构件动力学

对非线性种群动态模型的数值模拟,为我们理解多物种系统的动态稳定性提供了重要的依据(Dunne et al, 2005)。然而这一方法对稳定性的探索显然只是粗浅的,更精细的分析需要考察种群的波动程度,描述相空间中的各种吸引子和吸引域大小,而这又受制于浩繁的计算量而只适用于中小型系统。不过至少对食物网而言,一个显著特征是重复性构件(modules)结构(McCann, 2000),于是可采取先充分理解构件或子网,然后将各构件组合起来逐渐勾勒整个群落动态的办法。而这一研究方法也是由May首先倡导的(May, 1973; McCann, 2010)。此类模型包括的细节最丰富,对参数的取值也更符合实际情形(包括相互作用方式和作用强度参数的各种取值可能),同样也采用数值模拟方法,以种群的波动程度作为稳定性的度量(如McCann et al, 1998)。

构件是食物网的子系统模型,一般是2-4个物种之间竞争和捕食的组合(例如链状结构和表观竞争为两种常见的3物种构件),其不同于图式(motif)之处在于除拓扑结构外,还内含相互作用强度(McCann, 2010)。构件动力学实际就是对微型食物网的逼真模拟,此时,群落动力学通常所使用的具有非饱和I型功能反应的线性Lotka-Volterra方程通常被认为是对自然的过度简化(Brose et al, 2003; Christianou & Kokkoris, 2008),而相互作用强度及

其分布作为模型参数对食物网动态的影响逐渐受到人们的重视(Jonsson & Ebenman, 1998; Haydon & Lloyd, 1999; Kokkoris et al, 2002; Emmerson & Yearsley, 2004)。构件理论正是通过模拟实验分析稳定性(永久性和变率)随着相互作用强度而发生的变化。

McCann (2010)将种群的动态区分为非激发(non-excitable)和可激发(excitable)两类:前者在局部扰动后单调地接近平衡的动态轨迹,而后者以振荡方式接近平衡或振荡吸引子的动态轨迹。对于前者,增加通量会使其更快地恢复到给定的平衡密度;而对于后者,生产力的增加会产生过冲动态并推迟稳态的到来(McCann, 2010)。例如,在单种群的Logistics模型中,如果种群动态为单调趋向其承载力 K ,则随着内禀增长率 r 的增加而稳定性增加(弹性更大);而如果种群动态是振荡的(如在离散或时滞情况下),则随着 r 的增大,振荡幅度也会增加,从而更不稳定。在此基础上,McCann (2010)对Rosenzweig-MacArthur (R-M)型消费者-资源(consumer-resource, C-R)系统(Rosenzweig & MacArthur, 1963)进行了剖析(图2)。

R-M模型中的3类物质流动方式:(1)耦合项(图2中连接C、R的实线);(2)损耗项(图2中短划线,包括消费者的线性损耗项 $-mC$ 和资源受制于承载力的

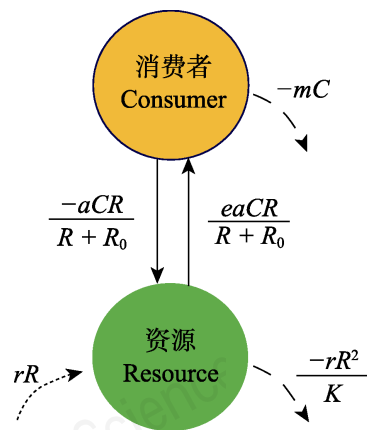


图2 消费者-资源相互作用(改绘自McCann, 2010)。其中 R 和 C 分别表示资源和消费者种群密度, r 为资源内禀增长率, K 为承载力, a 为攻击率, R_0 是资源的半饱和密度, e 是转化为消费者生物量的比例, m 为消费者的个体死亡率。

Fig. 2 Consumer-resource interaction (redrawing from McCann, 2010). Where R and C are population density of the resource and consumer, respectively, r is intrinsic growth rate of resource, K is the carrying capacity, a is the attack rate, R_0 is the semi-saturation density of resource, e is the proportion converted to the consumer biomass, and m is mortality rate of consumer.

$-rR^2/K$ 项); (3)资源吸收项(图2中虚线, rR 项)。C-R相互作用中任何参数对变量的动态响应取决于耦合项相对于损耗项的强度, 耦合强度的增加往往会已激发的C-R相互作用不稳定(McCann, 2010)。在3物种构件模型中, 弱相互作用可通过以下3种自然机制来抑制潜在的振荡子系统: (1)表观竞争(apparent competition): 消费者可以通过权衡改变消费倾向, 转向第二种资源, 降低消费者攻击第一资源的效率, 从而抑制潜在的振荡性C-R交互; (2)剥削性竞争(exploitative competition): 较弱的第二消费者减少了共享资源的增长率, 从而抑制第一消费者在与资源交互中潜在的振荡; (3)食物链捕食: 顶级捕食者可以抑制中间消费者的增长速度, 从而抑制其与资源的交互(即营养级联效应(trophic cascade), Oksanen et al, 1981)。

类似稳定机制在其他类型相互作用方式中也存在, 例如在竞争网络中, 当物种不能在一个简单的线性竞争层次中排序时, 就会发生不可递(intransitive)竞争。此时减少循环中任一竞争者的数量都会通过网络传播。对于具有奇数个物种的系统, 反馈将有利于受扰动物种的恢复, 从而具有稳定作用(May & Leonard, 1975; Allesina & Levine, 2011; Levine et al, 2017)。

整个食物网可视为一组相互作用的构件, 通过合理布局来容纳生物多样性(Michio, 2008)。稳定食物网既可以由稳定的构件组成, 也可通过一些机制使不稳定构件稳定化而达成, 如弱相互作用对强相互作用的弱化, 以及消费者对异步资源动态(asynchronous resource dynamics)的平均化(McCann, 2010)。

如前所述, 除了网络拓扑意义上的分室结构, 还存在相互作用强度意义上的分室结构(即分室之内以较强的方式相互作用, 而之间以弱相互作用连接)。真实生态系统中, 相互作用强度的范围可跨越若干个数量级(Wootton, 1997), 并且分布通常倾向于弱相互作用(Paine, 1992; Goldwasser & Roughgarden, 1993; de Ruiter et al, 1995; Fagan, 1997), 已证实食物网具有分室结构(Krause et al, 2003)。一些理论研究也说明构件之间的弱连接可以起稳定作用(Teng & McCann, 2004)。McCann等(2005)发现, 一些小型消费者将来自微生境的资源耦合起来, 大型消费者将宏观生境中的资源耦合起来, 通过在各个空间尺度上重复这一营养结构, 形成了嵌套形式

的分室结构, 即等级结构, 并在景观尺度上表现出稳定的群落动态。耦合者一般是能够快速响应于底层构件变异性的捕食者, 在调节食物网动态中起着关键作用(图3)。

2.3 小结

综上所述, 不同模型方法基于不同的假设, 采取不同的策略, 以及不同的稳定性定义(表1)。总体而言, 线性模型结构简单, 易于进行稳定性分析, 但难以真实有效反映自然群落中的复杂相互作用; 非线性模型则相反。在随机相互作用的情况下, 各类模型基本上复现了May (1973)的结果, 即稳定性随着复杂性增加而降低。然而人们也发现了一些基于现实生态网络格局的模型具有很好的稳定性。这些稳定性的机制包括: 较强的种内密度制约作用、食物网的营养一致性结构、供体控制以及弱相互作用等。对于线性模型而言, 这些机制都反映在其群落矩阵的构成中。局部稳定性意味着群落矩阵的所有特征值实部为负, 在数学上, Routh-Hurwitz准则确立了判断任意给定矩阵的特征值是否都具有负实部的充要条件, 其主要工具是矩阵特征多项式系数构造的Hurwitz行列式序列, 而特征多项式的各个系数: $a_1, a_2, a_3, \dots, a_n$, 表示系统的n阶反馈, 于是这一准则就可与系统中的反馈相联系起来。其大致的对应关系为: 首先, 系统中的各阶反馈总体上都表现为负反馈; 其次, 高阶反馈不存在或者较弱(Levins, 1974; Dambacher et al, 2003; Neutel &

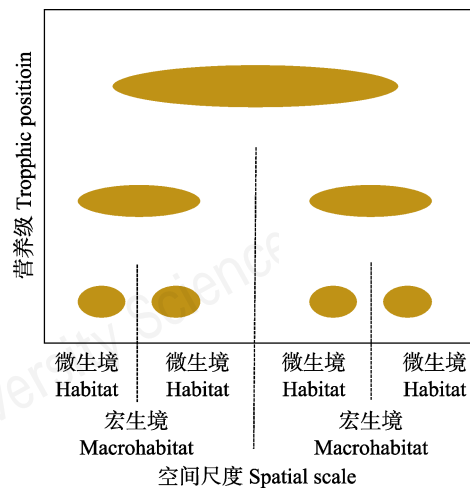


图3 食物网的空间等级结构。椭圆表示各营养级物种的空间尺度及其所覆盖的栖息地(改绘自McCann, 2010)。

Fig. 3 The spatial hierarchy structure of food web. Ellipses indicate the spatial scale of each trophic level and the habitat it covers (redrawing from McCann, 2010).

表1 复杂性-稳定性研究模型方法

Table 1 Modeling approaches of complexity-stability research

方法名称 Approach name	群落构建方法 Community construction method	群落规模 Community size	稳定性衡量 Stability measurement
群落矩阵法 Community matrix approach	指定物种数、连接度、平均相互作用强度, 随机给出或指定网络结构和相互作用分布 Species number, connectivity, average interaction intensities are designated; web structure and interaction distribution rule are random or designated	适用大型生态网络 Suitable for large ecological networks	局部稳定性, 稳定网络的百分比(PSW) Local stability, percentage of stable webs (PSW)
相互作用矩阵法 Interaction matrix approach	指定物种数, 网络结构可随机给出或指定, 随机给出每单位相互作用强度 Species number is designated, web structure can be designated or random, per unit interaction intensities are random	适用大中型生态网络 Suitable for large and middle-sized ecological networks	局部稳定性+可行性, 稳定网络的百分比(PSW) Local stability and feasibility, percentage of stable webs (PSW)
复杂网络的数值模拟法 Numerical simulation of complex network	指定物种数, 网络结构由专门模型生成, 相互作用强度参数通过与体型比给出, 或在一定范围内变动 Species number is designated, web structure is generated by model, parameters of interaction intensity are given by the ratio to body size, or vary within a certain range	适用中型生态网络 Suitable for middle-sized ecological networks	持久性(共存的物种数占比) Persistence (the proportion of coexisting species)
食物网构件动力学法 Food web module dynamics approach	所有参数都直接指定 All parameters are designated	适用小型构件, 但可通过构件组合推测大型食物网的稳定性 Suitable for small web module, but could be used to infer the stability of large food webs	永久性+波动程度 Permanence and variability

Thorne, 2014)。上述的线性模型稳定性机制都可以从这两条得到解释。而非线性的情形显然要复杂得多: 一方面, 在线性模型中得到的结果能在多大程度上向非线性模型推广显然是个重要的问题; 另一方面, 非线性模型本身又会有线性模型不具备的稳定性机制。

3 结论与展望

3.1 结论

在当今各门学科的发展中, 数学模型一方面是理论的载体, 另一方面也越来越成为与实验手段并列的科学探索工具。在复杂性-稳定性论题中, 由于对实际生态网络的经验研究的困难和滞后, 模型的作用更加突出。经过近半个世纪的努力, 人们对于自然界群落的复杂动态也有了更为真切的认识, 对复杂性-稳定性“悖论”也有了合理的解释。除了复杂性和稳定性本身的多重含义之外, “悖论”的产生还有两方面的原因。其一, Elton (1958)以及Odum (1953)等主要是基于对真实群落的观察而得出复杂的群落更稳定, 然而这些早期的观察尚不够全面和深入, 且像农田单作系统是受人控制的, 不能代表自然群落。例如, Jacquet等(2016)对全球各地116

个定量食物网进行了稳定性分析, 发现经典的复杂性相关属性与真实食物网的稳定性无关。其二, May (1973)是通过对模型群落的研究得出复杂性不利于稳定性结论的, 然而这些模型群落与真实群落的情形有很大的不同。模型研究需要事先给出合理的参数, 或至少要大致知道参数的分布, 如果只是任意选取参数, 则很可能得出错误结论。而早期模型(如随机群落矩阵方法)对参数的选取往往不够合理, 没有排除掉不符合生物和物理方面限制的模型, 于是也就难以得出一致的结论。实际上May本人在其1973年的经典著作中就已指出数学模型的结果与实际情况不符并不意味着悖论, 因为自然界中的实际情况并非数学模型所表示的那么简单和任意, 复杂性本身并不能带来稳定性, 后者来自于自然界在长期的演化过程中形成的某些特殊结构(May, 1973)。而后来的研究者们也确实在大量探索之后发现了很多网络结构, 以及相互作用方式和强度方面的稳定性机制(如Pimm, 1982; McCann et al, 1998)。

引言中提到, MacArthur在论证复杂性有利于稳定性时曾提出一个简单而有吸引力的理论: 能量在流经食物网时的选择越多(复杂性), 则当一个或多个物种具有异常高或低丰度时(扰动), 物种丰度

(稳定性)的变化就越小(MacArthur, 1955)。然而,这种稳定性高度依赖于交互强度和异步的资源动态,强交互作用或者同步的资源基础无助于维持消费者的稳定(McCann, 2010)。但在现实群落中,多样化的资源对干扰的响应一般不会是同步的,因此,具有更多资源获取途径的物种波动更少,即稳定的子系统可以起到约束潜在不稳定子系统的作用。例如,虽然大多数杂食系统可能是局部不稳定的(Pimm & Lawton, 1978),但弱杂食系统却具有强稳定性(McCann, 2010)。

总体而言,生物学因素的限制和动力学稳定性的要求共同塑造了自然界的群落格局。在一些情形下,生物学因素的限制使得系统中物种与环境以及物种之间的交互方式和参数只能在一个较小的范围内取值,而在此范围内,系统的动力学稳定性也恰好能得到满足,如分室结构、弱相互作用(Neutel et al, 2002)。而在另一些情况下,则生物学可能还不足以提供解释,如营养一致性,此时动力学稳定性可能起着更重要的作用。

3.2 展望

对于复杂性-稳定性的研究还远未结束,我们所探索到的仍只是整个可能性空间的极小一部分,自然界所发展出的复杂而又稳定的系统(例如雨林、珊瑚礁等)的能力仍令人惊叹。

一方面,目前的模型尚未能有效反映真实的自然系统,需要进一步发展。在模型基本结构方面,近期研究发现生态系统中的高阶相互作用对稳定性具有不可忽视的效应(Bairey et al, 2016; Levine et al, 2017; Mayfield & Stouffer, 2017)。在网络类型方面,当前模型研究一般将生态网络划分为不同类型(食物网、互惠网、寄生网等)来研究,而自然界中,这些网络是交织在一起的。研究表明,不同交互类型组成的复合网络有助于系统稳定性(Mougi & Kondoh, 2012; Bachelot et al, 2015)。在空间异质性方面,异质空间环境中复合生态系统(meta-ecosystem)的空间动力学可具有强大的稳定效应(Gravel et al, 2016)。

另一方面,稳定性的概念也有必要拓展。首先,在永久性的前提下,生态群落也可能存在多个吸引子或运行状态(dynamic regime) (Scheffer et al, 2001; Fath et al, 2003)。例如, Allesina和Tang (2015)发现,群落不同的多度分布会对局部稳定性产生影响。其

次,在各种稳定性概念的关系方面, Townsend等(2010)和Gibbs等(2017)的研究表明,局部稳定性概念比原先认为的有更强的适用性,然而这方面的探索仍较缺乏。第三,从长期来看群落并非静态实体,而是一直处于流变之中,网络结构、相互作用强度乃至物种组成都可在一定范围内改变,具有一定的灵活性和适应性,此时可能涉及到更高层次的稳定性(如生产力、养分循环等生态系统属性),一种更好的描述视角可能是复杂适应系统(Levin, 2005)。

复杂性-稳定性研究具有多方面的意义。从应用角度上,稳定的生态群落为生态系统服务提供重要支撑,也是生态系统管理的重要目标。例如,生境破碎化将导致食物网被压缩在小块生境内,从而导致各物种间的耦合强度增大,引发系统不稳定并造成生物多样性减少;类似地,物种的丢失也会因食物网的萎缩而增大物种间的交互强度,造成震荡等不稳定现象(McCann, 2000)。从理论角度上,当前关于生物多样性研究的几个方向,如物种共存理论、生物多样性与生态系统功能理论以及复杂性与稳定性理论,仍处于各自独立发展的阶段,期待未来它们之间会产生交叉融合,乃至形成关于生物多样性的更为综合和统一的理论。此外,复杂性-稳定性研究的方法和理论成果还将为我们理解其他复杂系统提供有益的启发和借鉴。

参考文献

- Allesina S, Pascual M (2010) Food web models: A plea for groups. *Ecology Letters*, 12, 652–662.
- Allesina S, Levine JM (2011) A competitive network theory of species diversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 108, 5638–5642.
- Allesina S, Tang S (2012) Stability criteria for complex ecosystems. *Nature*, 483, 205–208.
- Allesina S, Tang S (2015) The stability-complexity relationship at age 40: A random matrix perspective. *Population Ecology*, 57, 63–75.
- Anderson GW, Guionnet A, Zeitouni O (2010) *An Introduction to Random Matrices*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Anderson HM, Hutson V, Law R (1992) On the conditions for permanence of species in ecological communities. *The American Naturalist*, 139, 663–668.
- Bachelot B, Uriarte M, Mcguire K (2015) Interactions among mutualism, competition, and predation foster species coexistence in diverse communities. *Theoretical Ecology*, 8, 297–312.

- Bai ZD, Silverstein JW (2012) Spectral analysis of large dimensional random matrices. *Journal of the Royal Statistical Society*, 175, 822–823.
- Bairey E, Kelsic ED, Kishony R (2016) High-order species interactions shape ecosystem diversity. *Nature Communications*, 7, 12285.
- Bascombe J (2009) Disentangling the web of life. *Science*, 325, 416–419.
- Bascombe J, Jordano P, Melián CJ, Olesen JM (2003) The nested assembly of plant–animal mutualistic networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 100, 9383–9387.
- Bastolla U, Lässig M, Manrubia SC, Valleriani A (2005) Biodiversity in model ecosystems. I. Coexistence conditions for competing species. *Journal of Theoretical Biology*, 235, 521–530.
- Berlow EL, Neutel A-M, Cohen JE, de Ruiter PC, Ebenman B, Emmerson M, Fox JW, Vincent AA, Jones JI, Kokkoris GD, Logofet DO (2004) Interaction strengths in food webs: Issues and opportunities. *Journal of Animal Ecology*, 73, 585–598.
- Bersier LF (2007) A history of the study of ecological networks. In: *Biological Networks* (ed. Kepes F), pp. 365–421. World Scientific Pub Co. Inc., New Jersey.
- Brose U, Williams RJ, Martinez ND (2003) Comment on “Foraging adaptation and the relationship between food-web complexity and stability”. *Science*, 301, 918.
- Brose U, Williams RJ, Martinez ND (2006) Allometric scaling enhances stability in complex food webs. *Ecology Letters*, 9, 1228–1236.
- Cattin MF, Bersier LF, Banasek-Richter C, Baltensperger R, Gabriel JP (2004) Phylogenetic constraints and adaptation explain food-web structure. *Nature*, 427, 835–839.
- Chen LS, Liu PZ, Xiao Z (1988) Permanence in ecosystems. *Journal of Biomath*, 3(1), 18–32. (in Chinese with English abstract) [陈兰荪, 刘平舟, 肖藻 (1988) 种群生态系统的持续生存. *生物数学学报*, 3(1), 18–32.]
- Chen X, Cohen JE (2001) Global stability, local stability and permanence in model food webs. *Journal of Theoretical Biology*, 212, 223–235.
- Chen YF, Tang Z, Li H, Han XM, Li YF, Hu C (2014) Research progress on ecosystem complexity–stability relationships based on soil food web. *Acta Ecologica Sinica*, 34, 2173–2186. (in Chinese with English abstract) [陈云峰, 唐政, 李慧, 韩雪梅, 李钰飞, 胡诚 (2014) 基于土壤食物网的生态系统复杂性–稳定性关系研究进展. *生态学报*, 34, 2173–2186.]
- Christianou M, Kokkoris GD (2008) Complexity does not affect stability in feasible model communities. *Journal of Theoretical Biology*, 253, 162–169.
- Cohen JE (1989) Food webs and community structure. In: *Perspectives on Ecological Theory* (eds Roughgarden J, May RM, Levin S), pp. 181–202. Princeton University Press, Princeton.
- Cohen JE, Briand F, Newman CM (1990) *Community Food Webs: Data and theory*. Biomathematics Vol. 20. Springer-Verlag, Heidelberg and New York.
- Cohen JE, Pimm SL, Yodzis P, Saldana J (1993) Body sizes of animal predators and animal prey in food webs. *Journal of Animal Ecology*, 62, 67–78.
- Connell JH, Sousa WP (1983) On the evidence needed to judge ecological stability or persistence. *The American Naturalist*, 121, 789–824.
- Dambacher JM, Luh HK, Li HW, Rossignol PA (2003) Qualitative stability and ambiguity in model ecosystems. *The American Naturalist*, 161, 876–888.
- de Angelis DL (1975) Stability and connectance in food web models. *Ecology*, 56, 238–243.
- de Ruiter PC, Neutel AM, Moore JC (1995) Energetics, patterns of interaction strengths, and stability in real ecosystems. *Science*, 269, 1257–1260.
- Delmas E, Besson M, Brice M-H, Burkle LA, Dalla Riva GV, Fortin M-J, Gravel D, Guimaraes PR, Hembry DH, Newman EA, Olesen JM, Pires MM, Yeakel JD, Poisot T (2019) Analysing ecological networks of species interactions. *Biological Reviews*, 94, 16–36.
- Donohue I, Hillebrand H, Montoya JM, Petchey OL, Pimm SL, Fowler MS, Healy K, Jackson AL, Lurgi M, McClean D, O'Connor NE, O'Gorman EJ, Yang Q (2016) Navigating the complexity of ecological stability. *Ecology Letters*, 19, 1172–1185.
- Dougoud M, Vinckenbosch L, Rohr RP, Bersier LF, Mazza C (2018) The feasibility of equilibria in large ecosystems: A primary but neglected concept in the complexity–stability debate. *PLoS Computational Biology*, 14, e1005988.
- Dunne JA, Brose U, Williams RJ, Martinez ND (2005) Modeling food-web dynamics: Complexity–stability implications. In: *Aquatic Food Webs: An Ecosystem Approach* (eds Belgrano A, Scharler SU, Dunne J, Ulanowicz RE), pp. 117–129. Oxford University Press Inc., New York.
- Dunne JA, Williams RJ, Martinez ND (2002) Food-web structure and network theory: The role of connectance and size. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 99, 12917–12922.
- Elton CS (1958) *Ecology of Invasions by Animals and Plants*. Chapman & Hall, London.
- Emmerson MC, Yearsley JM (2004) Weak interactions, omnivory and emergent food-web properties. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 271, 397–405.
- Emmerson MC, Raffaelli D (2004) Predator-prey body size, interaction strength and the stability of a real food web. *Journal of Animal Ecology*, 73, 399–409.
- Fagan WF (1997) Omnivory as a stabilizing feature of natural communities. *The American Naturalist*, 150, 554–567.
- Fath BD, Cabezas H, Pawlowski CW (2003) Regime changes in ecological systems: An information theory approach.

Journal of Theoretical Biology, 222, 517–530.

- Gao D, He HX (2010) Research advances on biodiversity and ecosystem stability. *Chinese Journal of Ecology*, 29, 2507–2513. (in Chinese with English abstract) [高东, 何霞红 (2010) 生物多样性与生态系统稳定性研究进展. *生态学杂志*, 29, 2507–2513.]
- Gardner MR, Ashby WR (1970) Connectance of large dynamical (cybernetic) systems: Critical values for stability. *Nature*, 228, 784.
- Gibbs T, Grilli J, Rogers T, Allesina S (2017) The effect of population abundances on the stability of large random ecosystems. *Physical Review E*, 98, 022410.
- Gilpin ME (1975) Stability of feasible predator-prey systems. *Nature*, 254, 137–139.
- Goh BS, Jennings LS (1977) Feasibility and stability in randomly assembled Lotka-Volterra models. *Ecological Modelling*, 3, 63–71.
- Goldwasser L, Roughgarden J (1993) Construction and analysis of a large Caribbean food web. *Ecology*, 74, 1216–1233.
- Goodman D (1975) The theory of diversity-stability relationships in ecology. *Quarterly Review of Biology*, 50, 237–266.
- Gravel D, Massol F, Leibold MA (2016) Stability and complexity in model meta-ecosystems. *Nature Communications*, 7, 12457.
- Grimm V (1996) A down-to-earth assessment of stability concepts in ecology: Dreams, demands, and the real problems. *Senckenbergiana Maritima*, 27, 215–226.
- Grimm V, Wissel C (1997) Babel, or the ecological stability discussions: An inventory and analysis of terminology and a guide for avoiding confusion. *Oecologia*, 109, 323–334.
- Harte J, Kinzig A, Green J (1999) Self-similarity in the distribution and abundance of species. *Science*, 284, 334–336.
- Haydon DT (2000) Maximally stable model ecosystems can be highly connected. *Ecology*, 81, 2631–2636.
- Haydon DT, Lloyd AL (1999) On the origins of the Lotka-Volterra equations. *Bulletin of the Ecological Society of America*, 80, 205–206.
- Holling CS (1996) Engineering resilience versus ecological resilience. In: *Engineering Within Ecological Constraints* (ed. National Academy of Engineering), pp. 31–44. National Academy Press, Washington, DC.
- Huang JH, Han XG (1995) Biodiversity and ecosystem stability. *Chinese Biodiversity*, 3, 31–37. (in Chinese with English abstract) [黄建辉, 韩兴国 (1995) 生物多样性和生态系统稳定性. *生物多样性*, 3, 31–37.]
- Hutson V, Schmitt K (1992) Permanence and the dynamics of biological systems. *Mathematical Biosciences*, 111, 1–71.
- Ives AR, Carpenter SR (2007) Stability and diversity of ecosystems. *Science*, 317, 58–62.
- Jacquet C, Moritz C, Morissette L, Legagneux P, Massol F, Archambault P, Gravel D (2016) No complexity-stability relationship in empirical ecosystems. *Nature Communications*, 7, 12573.
- Jansen VAA, Kokkoris GD (2003) Complexity and stability revisited. *Ecology Letters*, 6, 498–502.
- Jansen VAA, Sigmund K (1998) Shaken not stirred: On permanence in ecological communities. *Theoretical Population Biology*, 54, 195–201.
- Johnson S, Dominguez-Garcia V, Donetti L, Munoz MA (2014) Trophic coherence determines food-web stability. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 111, 17923–17928.
- Johnson S, Jones NS (2017) Looplessness in networks is linked to trophic coherence. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 114, 5618–5623.
- Jonsson T, Ebenman B (1998) Effects of predator-prey body size ratios on the stability of food chains. *Journal of Theoretical Biology*, 193, 407–417.
- Kendall BE, Briggs CJ, Murdoch WW, Turchin P, Ellner SP, Mccauley E, Nisbet RM, Wood SN (1999) Why do populations cycle? A synthesis of statistical and mechanistic modeling approaches. *Ecology*, 80, 1789–1805.
- Kokkoris GD, Jansen VAA, Loreau M, Troumbis AY (2002) Variability in interaction strength and implications for biodiversity. *Journal of Animal Ecology*, 71, 362–371.
- Krause AE, Frank KA, Mason DM, Ulanowicz RE, Taylor WW (2003) Compartments revealed in food-web structure. *Nature*, 426, 282–285.
- Landi P, Minoarivelo HO, Brannstrom A, Hui C, Dieckmann U (2018) Complexity and stability of ecological networks: A review of the theory. *Population Ecology*, 60, 319–345.
- Law R, Blackford JC (1992) Self-assembling food webs: A global viewpoint of coexistence of species in Lotka-Volterra communities. *Ecology*, 73, 567–578.
- Law R, Morton RD (1993) Alternative permanent states of ecological communities. *Ecology*, 74, 1347–1361.
- Lawlor LR (1978) A comment on randomly constructed ecosystem models. *The American Naturalist*, 112, 445–447.
- Levin SA (2005) Self-organization and the emergence of complexity in ecological systems. *BioScience*, 55, 1075–1079.
- Levine JM, Bascompte J, Adler PB, Allesina S (2017) Beyond pairwise mechanisms of species coexistence in complex communities. *Nature*, 546, 56–64.
- Lewontin RC (1969) The meaning of stability. *Brookhaven Symposium in Biology*, 22, 13–24.
- Loreau M, Naeem S, Inchausti P, Bengtsson J, Grime JP, Hector A, Hooper DU, Huston MA, Raffaelli D, Schmid B (2001) Biodiversity and ecosystem functioning: Current knowledge and future challenges. *Science*, 294, 804–808.
- Lotka AJ (1925) *Elements of Physical Biology*. Williams and Wilkins, Baltimore.
- Ma FY (2002) Research advances on ecosystem stability. *Journal of Desert Research*, 22, 401–407. (in Chinese with English abstract) [马风云 (2002) 生态系统稳定性若干问题研究评述. *中国沙漠*, 22, 401–407.]
- MacArthur RH (1955) Fluctuations of animal populations and a

- measure of community stability. *Ecology*, 36, 533–536.
- Margalef R (1975) Diversity, stability and maturity in natural ecosystems. In: *Unifying Concepts in Ecology* (eds van Dobben WH, Lowe-McConnell RH), pp. 151–160. Junk, The Hague.
- May RM (1972a) Limit cycles in predator-prey communities. *Science*, 177, 900–902.
- May RM (1972b) Will a large complex system be stable? *Nature*, 238, 413–414.
- May RM (1973) *Stability and Complexity in Model Ecosystems*. Princeton University Press, Princeton.
- May RM, Leonard WJ (1975) Nonlinear aspects of competition between three species. *SIAM Journal on Applied Mathematics*, 29, 243–253.
- Mayfield M, Stouffer D (2017) Data from higher-order interactions capture unexplained complexity in diverse communities. *Nature Ecology & Evolution*, 1, 0062.
- McCann KS, Hastings A, Huxel GR (1998) Weak trophic interactions and the balance of nature. *Nature*, 395, 794–798.
- McCann KS (2000) The diversity-stability debate. *Nature*, 405, 228–233.
- McCann KS (2010) *Food Webs*. Princeton University Press, Princeton.
- McCann KS, Rasmussen JB, Umbanhowar J (2005) The dynamics of spatially coupled food webs. *Ecology Letters*, 8, 513–523.
- McNaughton SJ (1977) Diversity and stability of ecological communities: A comment on the role of empiricism in ecology. *The American Naturalist*, 111, 515–525.
- Michio K (2008) Building trophic modules into a persistent food web. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 105, 16631–16635.
- Moore JC, Hunt WH (1988) Resource compartmentation and the stability of real ecosystems. *Nature*, 333, 261–263.
- Morton RD, Law R, Pimm SL, Drake JA (1996) On models for assembling ecological communities. *Oikos*, 75, 493–499.
- Mougi A, Kondoh M (2012) Diversity of interaction types and ecological community stability. *Science*, 337, 349–351.
- Neutel AM, Heesterbeek JAP, de Ruiter PC (2002) Stability in real food webs: Weak links in long loops. *Science*, 296, 1120–1123.
- Neutel AM, Thorne MAS (2014) Interaction strengths in balanced carbon cycles and the absence of a relation between ecosystem complexity and stability. *Ecology Letters*, 17, 651–661.
- Odum EP (1953) *Fundamentals of Ecology*. Saunders, Philadelphia.
- Oksanen L, Fretwell SD, Arruda J, Niemala P (1981) Exploitation ecosystems in gradients of primary productivity. *The American Naturalist*, 118, 240–261.
- Olesen JM, Jordi B, Dupont YL, Pedro J (2007) The modularity of pollination networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 104, 19891–19896.
- Orians GH (1975) Diversity, stability and maturity in natural ecosystems. In: *Unifying Concepts in Ecology* (eds van Dobben WH, Lowe-McConnell RH), pp. 139–150. Junk, The Hague.
- Paine RT (1980) Food webs: Linkage, interaction strength and community infrastructure. *Journal of Animal Ecology*, 49, 667–686.
- Paine RT (1992) Food-web analysis through field measurement of per capita interaction strength. *Nature*, 355, 73–75.
- Pimentel D (1961) Species diversity and insect population outbreaks. *Annals of the Entomological Society of America*, 54, 76–86.
- Pimm SL (1980) Bounds on food web connectance. *Nature*, 284, 591.
- Pimm SL (1982) *Food Webs*. Chapman and Hall, London, New York.
- Pimm SL (1984) The complexity and stability of ecosystems. *Nature*, 307, 321–326.
- Pimm SL, Lawton JH (1977) Number of trophic levels in ecological communities. *Nature*, 268, 329–331.
- Pimm SL, Lawton JH (1978) On feeding on more than one trophic level. *Nature*, 275, 542–544.
- Pimm SL, Lawton JH (1980) Are food webs divided into compartments? *Journal of Animal Ecology*, 49, 879–898.
- Raffaelli D (2002) From Elton to mathematics and back again. *Science*, 296, 1035–1037.
- Raffaelli D, Hall SJ (1992) Compartments and predation in an estuarine food web. *Journal of Animal Ecology*, 61, 551–560.
- Rezende EL, Albert EM, Fortuna MA, Bascompte J (2009) Compartments in a marine food web associated with phylogeny, body mass, and habitat structure. *Ecology Letters*, 12, 779–788.
- Roberts A (1974) The stability of a feasible random ecosystem. *Nature*, 251, 607–608.
- Rohr RP, Saavedra S, Bascompte J (2014) On the structural stability of mutualistic systems. *Science*, 345, 1253497.
- Rosenzweig ML, MacArthur RH (1963) Graphical representation and stability conditions of predator-prey interactions. *The American Naturalist*, 97, 209–223.
- Saavedra S, Rohr RP, Bascompte J, Godoy O, Kraft NJB, Levine JM (2017) A structural approach for understanding multispecies coexistence. *Ecological Monographs*, 87, 470–486.
- Scheffer M, Carpenter S, Foley JA, Folke C, Walker B (2001) Catastrophic shifts in ecosystems. *Nature*, 413, 591–596.
- Schoener TW (1968) Size of feeding territories among birds. *Ecology*, 49, 123–141.
- Schuster P, Sigmund K, Wolff R (1979) Dynamical systems under constant organization. III. Cooperative and competitive behavior of hypercycles. *Journal of Differential Equations*, 32, 357–368.
- Solow AR, Beet AR (1998) On lumping species in food webs. *Ecology*, 79, 2013–2018.

- Solow AR, Costello C, Beet AR (1999) On an early result on stability and complexity. *The American Naturalist*, 154, 587–588.
- Song C, Saavedra S (2018) Will a small randomly assembled community be feasible and stable? *Ecology*, 99, 743–751.
- Stone L (2018) The feasibility and stability of large complex biological networks: A random matrix approach. *Scientific Reports*, 8, 8246.
- Stouffer DB, Bascompte J (2011) Compartmentalization increases food-web persistence. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 108, 3648–3652.
- Stouffer DB, Camacho J, Amaral LAN (2006) A robust measure of food web intervality. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 103, 19015–19020.
- Tang S, Pawar S, Allesina S (2014) Correlation between interaction strengths drives stability in large ecological networks. *Ecology Letters*, 17, 1094–1100.
- Teng J, McCann KS (2004) Dynamics of compartmented and reticulate food webs in relation to energetic flows. *The American Naturalist*, 164, 85–100.
- Thébaud E, Fontaine C (2010) Stability of ecological communities and the architecture of mutualistic and trophic networks. *Science*, 329, 853–856.
- Townsend S, Haydon D, Matthews L (2010) On the generality of stability-complexity relationships in Lotka-Volterra ecosystems. *Journal of Theoretical Biology*, 267, 243–251.
- Townsend SE (2009) *The Stability of Model Ecosystems*. PhD dissertation, University of Glasgow, Glasgow.
- Vandermeer J H (1975) Interspecific competition: A new approach to the classical theory. *Science*, 188, 253–255.
- Volterra V (1926) Fluctuations in the abundance of a species considered mathematically. *Nature*, 118, 558–560.
- Wang GH (2002) Further thoughts on diversity and stability in ecosystems. *Biodiversity Science*, 10, 126–134. (in Chinese with English abstract) [王国宏 (2002) 再论生物多样性与生态系统的稳定性. *生物多样性*, 10, 126–134.]
- Warren CP, Pascual M, Lafferty KD, Kuris AM (2010) The inverse niche model for food webs with parasites. *Theoretical Ecology*, 3, 285.
- West GB, Brown JH, Enquist BJ (1997) A general model for the origin of allometric scaling laws in biology. *Science*, 276, 122–126.
- Williams RJ, Martinez ND (2000) Simple rules yield complex food webs. *Nature*, 404, 180–183.
- Williams RJ, Martinez ND (2007) Dynamic network models of ecological diversity, complexity, and nonlinear persistence. In: *Biological Networks* (ed. Kepes F), pp. 423–447. World Scientific Pub Co. Inc., New Jersey.
- Wootton JT (1997) Estimates and tests of per capita interaction strength: Diet, abundance, and impact of intertidally foraging birds. *Ecological Monographs*, 67, 45–64.
- Yodzis P (1981) The stability of real ecosystems. *Nature*, 289, 674–676.
- Yodzis P, Innes S (1992) Body size and consumer-resource dynamics. *The American Naturalist*, 139, 1151–1175.
- Zhang XA, Deng HL (1996) Ecosystem organization: Food chain dynamics and mutualism–cybernetics. *Zoological Research*, 17, 429–436. (in Chinese with English abstract) [张晓爱, 邓合黎 (1996) 生态系统的组织理论: 食物链动态论与互惠共生–控制论. *动物学研究*, 17, 429–436.]
- Zhao L, Zhang HY, Tian W, Xu X (2017) Identifying compartments in ecological networks based on energy channels. *Ecology and Evolution*, 8, 309–318.

(责任编辑: 张大勇 责任编辑: 黄祥忠)



•论坛•

遗传资源数字序列信息在生物多样性保护中的应用及对惠益分享制度的影响

李保平 薛达元*

(中央民族大学生命与环境科学学院, 北京 100081)

摘要: 遗传资源数字序列信息是近年来DNA测序技术的产物, 目前已经渗透到生命科学和环境科学等领域。遗传资源数字序列信息的应用有助于解释生命的分子基础和进化理论, 为生物多样性的保护和可持续利用提供新的技术手段。随着《名古屋议定书》的生效和履行, 各缔约方对遗传资源惠益分享的认识逐步提高, 并采取有效的立法、行政等措施对本国的生物遗传资源进行管制。遗传数字序列信息作为一种特殊的非实物性质的信息资源, 将会给获取与惠益分享制度带来挑战。近几年, 遗传资源数字序列信息已成为《生物多样性公约》缔约方大会谈判的焦点议题。中国是生物多样性大国, 也是近年来生物技术发展较快的国家之一。中国作为《名古屋议定书》的缔约方, 应积极参与遗传资源数字序列信息相关的研究, 并应对由此带来的各种挑战。

关键词: 遗传资源数字序列信息; 生物多样性; 名古屋议定书; 惠益分享

Application of digital sequence information in biodiversity research and its potential impact on benefit sharing

Baoping Li, Dayuan Xue*

College of Life and Environmental Sciences, Minzu University of China, Beijing 100081

Abstract: Digital sequence information (DSI) on genetic resources is a product of unprecedented improvements in genetic sequencing technology in recent years. The application of genetic DSI can help to explain the molecular basis and evolutionary theory of life and provide new technical methods for the conservation and sustainable utilization of biodiversity. With the implementation of the Nagoya Protocol, the Conference of the Parties (COP) has gradually deepened their understanding of benefit-sharing and adopted effective legislative and administrative measures to control their biological genetic resources. As a special kind of “non-physical” information resource, the application of genetic digital sequence information will bring challenges to access systems and benefit sharing. In recent years, genetic digital sequence information has become the focus of negotiations for CBD. China, as a large country with rich biodiversity, a contracting party of Nagoya Protocol, and also one of the countries with rapid development in biotechnology in recent years, should strive to participate in relevant research on this topic and actively respond to the challenges arising therewithin.

Key words: digital sequence information on genetic resources; biodiversity; Nagoya Protocol; benefit sharing

1 相关背景

《生物多样性公约》(CBD)的科学、技术和工艺咨询附属机构(SBSTTA)在2016年《生物多样性公约》第13次缔约方大会(COP13)和《名古屋议定书》

第二次缔约方会议(NP COP-MOP2)的“合成生物学议题”中引入了术语“遗传资源数字序列信息”(Digital Sequence Information on Genetic Resources, DSI)(SCBD, 2017)。DSI作为一种生物信息资源, 其术语目前仍没有统一的定义。《粮食和农业植物遗传资

收稿日期: 2019-08-01; 接受日期: 2019-11-08

基金项目: 中央民族大学双一流建设项目(YLDXXK201819)、“铸牢中华民族共同体意识”研究生专项课题项目(GTTZX-2019-50)和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: xuedayuan@hotmail.com

源国际条约》秘书处在对“合成生物学”进行范围界定时提出并使用了“序列数据”的术语(SCBD, 2018)。《联合国海洋法公约》在保护和可持续利用国家管辖范围以外地区的海洋生物多样性方面,使用了“海洋生物数字序列”这样的术语(SCBD, 2018)。世界卫生组织在大流行性流感防范框架中使用了术语“基因序列数据”,并将其定义为“在DNA或RNA分子中发现的核苷酸顺序,包含了决定生物体特性的遗传信息”(SCBD, 2018)。当前,国际社会对遗传资源数字序列信息的概念和范围仍在进一步的讨论中。

在CBD-COP13上,不同国家和利益集团围绕DSI能否纳入《名古屋议定书》的适用范围及DSI的获取与惠益分享问题展开了激烈的争论。印度和非洲集团的发展中国家认为DSI作为遗传资源的基因序列信息,本质上仍属于遗传资源,应适用《名古屋议定书》的范围。而美国、日本、韩国等发达国家则极力反对将DSI纳入《名古屋议定书》(赵富伟等, 2017)。鉴于DSI问题的复杂性, CBD-COP13最终决定设立处理DSI问题的特设技术专家组(AHTEG),并邀请缔约方政府包括土著及地方社区及利益攸关方,提交关于使用DSI对于实现生物多样性目标及《名古屋议定书》目标潜在影响的信息到下一次会议进行审议(SCBD, 2017b)。2018年的CBD-COP14主要对DSI的商业化和非商业化利用及惠益分享问题进行了讨论, DSI的概念和范围等问题再次成为各国瞩目的焦点。缔约方大会授权特设技术专家组对不同利益相关方的观点进行研究,提出操作层面的解决方案,并将成果交予“2020年后全球生物多样性框架”工作组进行下一步的讨论(SCBD, 2018)。

遗传资源数字序列信息记录着生物体的各种遗传信息。生物信息学(bio-informatics)、合成生物学(synthetic biology)等学科的兴起将改变传统利用和开发遗传资源的方式,遗传资源的利用方无需获得遗传资源的实物,仅通过所获遗传序列信息便可实现对生物资源的开发利用(Vasava, 2016; Jimenez & Philp, 2016)。在大数据和全球化的时代,遗传资源数字序列信息的应用给生物多样性的保护和可持续利用带来了机遇,同时也给遗传资源的获取与惠益共享带来新的挑战。

2 遗传资源数字序列信息与生物多样性的关系

遗传资源数字序列信息的应用有助于加深人类对生物多样性的认识,有助于查明生物物种及遗传资源的地理来源,加强对野生动植物、海洋生物及其他生物资源非法贸易的追踪能力,为生物多样性的保护和可持续利用以及生物资源的管理规划提供科学依据。

2.1 用于生物多样性的描述和识别

目前,人类对生物多样性的认识能力依然有限,对生物多样性的识别取决于对信息的获取,特别是在无脊椎动物和微生物领域。为了支持《2011–2020生物多样性战略计划》和《全球爱知生物分类倡议》(CBD-COP11-XI/29号决定)的实施,国际生命条形码项目组织(iBLO)对来自全球50万种500万份样本进行了遗传指纹分析,将DNA条形码技术用于鉴定新物种(Laiou et al, 2013)。联合国粮食及农业组织通过审查关于粮食和农业遗传资源的数字序列信息的使用情况,认为遗传数字序列信息可以用来描述粮食和农业植物遗传资源的多样性,有助于农作物遗传资源的保护和可持续利用(FAO, 2017)。国际农业研究磋商组织利用DNA测序技术对土豆、玉米、小麦等农作物中的遗传变异要素进行分析,对这些栽培作物的基因多样性有了新的认识(Michael et al, 2018)。

许多国家越来越青睐通过遗传资源数字序列信息来描述和识别生物多样性,包括基因、物种(动物、植物、微生物)和生态系统三个层面。如巴西等国已经开始利用遗传序列数据协助进行植物和真菌的生物学的识别和分类(FAO, 2017)。此外,在形态识别困难的情况下,应用遗传数字序列信息还有助于物种的分类,可以通过分析遗传资源的序列数据进行物种识别,减少野外重复采样的必要(SCBD, 2018)。

2.2 用于病虫害的防治及生物入侵的早期防控

外来入侵物种,包括农业害虫和各种病原体等,被公认为生物多样性和农业领域的主要威胁。爱知目标9明确将入侵生物的控制和根除作为优先事项。《生物多样性公约》第IX/22号决议认识到DNA条形码的重要性,建议用于外来物种鉴定和农产品出入境检查。DSI的应用成为入侵物种和农业害虫

的早期监测和管理的重要诊断工具,并能有效地区分有害或有益于生态系统的部分(Hand et al, 2015)。研究人员可以利用遗传资源数字序列信息分析非原生物种在生态系统中入侵的可能性,通过查找它们的源种群,确定它们的引入途径以及入侵基因型的进化史,评估非本地物种在生态系统中入侵的可能性。

2.3 用于对传粉模式的理解

生物多样性与生态系统服务政府间科学-政策平台(IPBES)的全球评估报告显示,全球3/4以上的粮食作物种类在一定程度上依赖动物授粉,依赖传粉媒介的作物贡献了全球粮食产量的35% (López-Uribe et al, 2017)。作物的产量或质量取决于传粉媒介的丰富度和多样性,其中绝大多数的传粉媒介是野生物种,包括超过2万种蜂类及鸟类和脊椎动物(IPBES, 2016; 田瑜等, 2016)。因此,理解传粉媒介和传粉模式对于调节生态系统服务和保护生物多样性意义重大。遗传资源数字序列信息的应用可以加深人类对传粉模式的理解。例如: 转录蛋白质组学已被用于了解蜜蜂对杀虫剂、除草剂的使用和土地利用变化的反应(Vanbergen, 2013), 花粉基因测序用于掌握各种传粉者的授粉模式(Bell et al, 2016)。

2.4 用于生境变化的监测

遗传资源数字序列信息在监测环境变化对物种及其分布影响模型方面扮演着重要角色(Bacon et al, 2015)。越来越多的基因序列信息被用于掌握控制植物生长、发育和耐受不同气候环境的基因以及它们对环境变化的反应。环境DNA (eDNA)作为一种强有力的生物监测工具,为不同地区生物群落中的物种识别和监测提供了便捷(Thomsen & Willerslev, 2015)。例如,有关鱼类信息可以通过分析海水中的eDNA进行识别;分析土壤和淡水样本可以监测土壤生物和水生生物的情况(Bohmann et al, 2014),这些为研究和估计种群规模和遗传多样性以及辅助环境监测提供了支持。

2.5 有助于非法贸易的跟踪及保持作物遗传多样性

遗传资源数字序列信息的应用可以支持打击非法采伐和海洋生物产品运输欺诈的行为,为加强《濒危野生动植物种国际贸易公约》(CITES)及相关协议的实施提供了有力工具。含有序列信息的遗传信息数据库已经被广泛用于追踪非法采伐和贸易(SCBD, 2018)。使用DNA序列标记手段可以区分

野生种和栽培种,确认受威胁或濒危物种的样本来源(FAO, 2017)。

爱知目标13明确要求保持栽培植物及其野生亲缘植物、养殖和驯养动物的遗传多样性,并提出促进和保护这类遗传多样性的战略措施。基因序列数据有助于扩大知识库,用于保持作物品种和驯养畜禽野生亲缘物种的遗传多样性,以及监测和识别病虫害(FAO, 2017)。

2.6 应对健康突发事件及其他

遗传资源数字序列信息的应用在传染病监测、诊断、治疗和疫苗的开发方面具有不可估量的价值(SCBD, 2018)。追踪突发情况下病原体的来源通常依赖序列信息,例如:在分子流行病学中,遗传资源数字序列信息可用于追踪引起疾病暴发的病原体的系统发育,以及食源性疾病暴发中污染食物的病原体。埃博拉病毒的暴发、持续追踪及病毒数据库的建立是一个成功利用遗传数字序列信息技术的例子。此外,也有人提出可以利用遗传数字序列应对濒危物种灭绝的威胁,通过修改基因组恢复栖息地,甚至可以恢复已灭绝的物种等假设(Kaebnick & Jennings, 2017)。

3 遗传资源数字序列信息对惠益分享制度的挑战

遗传资源数字序列信息的应用有助于《生物多样性公约》前两个目标的实现,即保护生物多样性和可持续利用其组成部分。2014年《名古屋议定书》生效后,尽管各国在不断提高对遗传资源获取与惠益分享的认识,但在意识和能力方面仍存在很大差距。遗传资源数字序列信息的提出和应用,将对CBD和《名古屋议定书》下的获取与惠益分享制度产生重要影响并带来一系列的挑战。遗传资源的使用方将无需取得遗传资源实物本身,仅利用遗传资源的数字序列信息就可以合成或衍生出更多的生物化学化合物(薛达元, 2017),实现对遗传资源的开发和商业化利用。

3.1 序列来源的识别和原始提供者的界定

与其他数字资源不同,遗传数字序列信息不能被识别为属于某种特定的生物来源,并且随着对序列的修饰,这个问题还会更复杂(SCBD, 2018)。学界普遍认为,作为获取与惠益分享的基础,弄清遗传资源数字序列信息的原始来源至关重要。Welch等(2017)指出:“获取与惠益分享(ABS)最终能否实

现,首先取决于对遗传资源本身和原始提供者的识别,下一步才能共同商定条件并建立相关协议。事实上,随着数据的激增,用户的增加,序列信息的来源也会逐渐发生改变”。为此,来自22个国家65名成员组成的全球基因组生物多样性网络(Global Genome Biodiversity Network, GGBN)通过获取更多的数据信息,进行生物来源验证并提高生物类群鉴定的透明度。生命条形码联盟(Consortium for the Barcode of Life)和国际生命条形码项目(International Barcode of Life Project)为超过1,000万的物种提供了条形码库,有助于支持全球物种的鉴定。

3.2 监测的问题

任何个人或机构收集到的生物遗传材料后期都可能用于各种目的的开发利用。因此,监测遗传资源的使用情况对惠益分享显得更为重要。有效的监测可以防止嗣后对遗传资源进行多个环节的商业化应用。事实上,数字序列信息远比传统的遗传资源更难监测,因为随着时间的推移,序列被修改,来源身份会受到掩饰(Welch et al, 2017)。尽管一些研究人员正努力将原始信息附加到序列中,增强原始样本和序列的联系。例如:对DNA物理样本加水印,帮助后期鉴定测序的来源。水印作为特定碱基对的物理DNA片段,可以将天然DNA转换为实验室修饰的DNA (Welch et al, 2017)。但这种方法也具有局限性,因为将其扩展到大量序列难度很大,加上其易于降解,也可以通过第三方去除水印(Bagley, 2017)。

GGBN致力于开发一个包括国际核苷酸序列数据库(The International Nucleotide Sequence Database Collaboration)系统在内的获取和惠益分享许可证问责制系统。在世界卫生组织大流行性流感防范(Pandemic Influenza Prevention)框架中,世界卫生组织成立了遗传数据序列专家工作组,通过检测和追踪商业终端产品的基因序列数据的使用情况和技术机制来实现对产品来源的追踪和监测(SCBD, 2018)。

3.3 价值评估困难

Nussbeck等(2016)认为,惠益分享货币形式的核心是确定遗传资源数字序列信息的价值。然而遗传数字序列信息的内在价值随着科技的进步而不断提升,仅关注其货币价值是不可靠的。从数字序列信息生成的产品来看,其流程和技术可能涉及来自多个国家的基因和生物体组合,合成的途径复

杂。数字序列可以定期修改并可以无限制重复利用,引发的每项交易都会带来利益的问题。价值都是在最终的产品集合中体现的,而不是单独的序列。因此,来自个体序列的价值难以量化(Nussbeck et al, 2016)。一个序列本身可能没有真正价值,通过生物勘探收集大量的生物实体,可鉴定出有价值的生物学特性,然后筛选寻找活性化合物的物质。然而对于DNA能产生哪些化合物目前仍存在不确定性,因此,确定遗传资源数字序列信息产生的商业价值十分困难。

此外,与实物样本不同的是,合成和修改的信息也可以由不同的基因数据创建,大部分可能与原始资源或者原始提供国家无关。原始资源经过多次转换后,是否能继续适用《名古屋议定书》要求的惠益分享将再次成为后期监测的技术难题。鉴于合成生物学产品可能涉及到多次修改、转换以及不同DNA组分的组合,随着时间的推移,每次转移都会引发新的惠益分享,最终形成高额的价值链。与先前产生的价值相比,对序列的每一次额外修改都会越来越难以评估。

3.4 全球多边惠益分享

数字遗传信息是多种来源遗传物质的组合。由于自然选择的原因,在世界各地的不同生物体都可以找到相同或相似的序列。Thole等(2012)通过对来自不同半球不同生境的细菌菌株研究发现,其基因存在93%的相似度,次生代谢产物也可以完全相同(Thole et al, 2012; SCBD, 2017a)。一篇来自*Science*的文章得出这样的结论:分别来自不同国家的植物、人类和微生物经过生物合成途径创建而成的12种酶,在催化固碳方面比单一植物的酶更有效(Gong & Li, 2016)。这对于来自多个国家的序列信息开发形成的单一产品来说,很难说某个数字序列属于某个特定国家。这样的话,是否可以存在多份惠益分享协议成为一个新的问题。此外,资源利用方也会寻求最有利的司法管辖区域和低成本原则获得遗传材料(Vogel et al, 2018),不再会投入高成本去获得某个特定国家的原始遗传资源。

3.5 商业和非商业的区分

《名古屋议定书》第8条(a)款规定,缔约方应创造条件以简化非商业性研究的获取,促进有助于生物多样性保护和可持续利用的研究。这意味着商业应用和非商业研究在获取与惠益分享方面有着本

质的区别。近年来,越来越多的科研人员或机构参与到商业合作中,使得商业和非商业之间的界限变得模糊不清。随着遗传数字序列信息的使用,更多的数据可以自由共享,当获取这些信息时,未来的用途并不能明确,也无法控制和监测,这将会造成原始提供方不知情或不能参与惠益分享的后果。由于任何人的获取可用于任何目的,如果这种利用由非商业化变为商业化,使用方必须向获取的数据库进行汇报,并与原始提供方取得联系,使其知情同意,重新共同商定条件进行惠益分享(Scott & Berry, 2017)。

综上,遗传资源数字序列信息的应用在生物多样性的识别和描述、粮食保障、追踪非法贸易、缓解受威胁物种面临风险等方面具有非常重要的价值,研究和开发遗传资源数字序列信息是大势所趋。但应该清醒地认识到,DSI应用优势的背后同时也潜藏着很多问题。首先,DSI的应用改变了传统利用遗传资源的方式。人们通过合成生物学等前沿领域技术对特定的遗传资源进行基因测序,将遗传序列信息提取后即可合成特定的衍生物,实现对该遗传资源的开发利用。由于发展中国家和发达国家科研实力的悬殊,将导致其差距进一步的扩大,同时激化国与国之间的利益矛盾。其次,DSI的应用改变了《生物多样性公约》及《名古屋议定书》对有形遗传材料进行监管的范式,给追踪遗传资源的来源、监测遗传资源的利用以及遗传资源价值评估带来诸多困难。当前,发展中国家和发达国家在遗传资源数字序列信息的获取与惠益分享问题上仍存在很大的分歧。

4 问题与展望

4.1 利益博弈引发的新一轮国际谈判

目前,国际社会针对遗传资源数字序列信息的问题已展开过多次讨论。国际农业研究磋商组织认为,遗传资源数字序列信息的应用尽管促进了农作物多样性的可持续发展,但由于发展中国家和发达国家生物技术实力差距悬殊,惠益的不平衡性将长期存在(Michael et al, 2018)。一些发达国家认为DSI已经超出了《名古屋议定书》的范围,不应将其纳入惠益分享。而多数发展中国家认为,如果不能很好地解决DSI的获取和惠益分享问题,将极大地弱化《名古屋议定书》的履行。发达国家认为,在应

用数字序列信息的过程中,已经通过研究协作、能力建设和技术转让等形式向国际同行或全球社区提供了序列分析的结果,公开可用的数据库也可作为回报,对于生物技术能力缺乏的国家可以视为惠益分享。其中,北美、欧洲作为技术主导者,希望和巴西、南非等生物多样性丰富的国家在合成生物学和相关研究中成为合作伙伴。他们认为开发和维护数据库是一种惠益分享的形式,来自世界各地的数据和研究成果的贡献者在共享全球生物数据库的同时,也获得了更多的收益。此外,数据库也收集了更多的生物多样性信息,有利于生物多样性保护和可持续利用(SCBD, 2018)。

表面看来,发达国家提供的“研究协作、分享数据”体现了惠益分享,然而却掩盖了一个事实:发达国家和发展中国家无论在遗传资源的拥有量、资源价值的评估能力,还是技术研发水平以及知识产权法律制度等方面都是不对等的。绝大多数利益最终还是流向了生物技术发达的国家,发展中国家并不能实现《名古屋议定书》所要求的公正、公平地分享惠益,始终处于不利境地。因此,对于生物多样性丰富且通过获取数据库信息技术最终获益不足的发展中国家来说,当其国内的遗传信息被加载到公共数据库时,国家便失去了对生物遗传资源的主权控制。显然,发达国家是利用了自身技术研发实力优势,试图通过遗传资源数字序列信息的应用来主导遗传资源获取机制,使利益博弈发生偏移。

4.2 中国的应对策略

中国作为全球生物多样性最丰富的国家之一,于1993年加入《生物多样性公约》,2016年成为《名古屋议定书》的缔约方,目的在于保护和可持续利用生物多样性以及公平公正地分享因利用生物遗传资源而产生的惠益。随着我国对生态环境问题的重视,生物多样性保护和各项管理工作取得了阶段性的成果。在遗传资源数字序列信息这个前瞻性的议题上,我国应在各方面做好准备,积极参与国际游戏规则的制定,应对遗传资源数字序列信息问题带来的机遇和挑战。主要包括:

(1)提高DSI的科技研发水平。我国在“十三五”科技创新战略规划中,已将合成生物技术列为战略性的重点发展方向。尽管近年来我国的合成生物技术水平有了很大提高,但在国际上仍处在第二梯队,有影响的重大成果屈指可数(熊燕和赵晓, 2015)。我

国应充分利用当前对遗传资源数字序列信息讨论和研究的机遇,优化整合现有的科研力量,加强业已形成的科研优势,从生物医药、粮食安全、生态环境等领域入手,紧扣当前合成生物学的前沿和核心问题,引领中国在遗传资源数字序列信息研发方面的自主创新,这对于提升我国现代化生物技术水平有着现实的策略意义和长远的战略意义。

(2)提升社会参与的政治意愿。《生物多样性公约》第十五次缔约方大会旨在达成2020年后全球生物多样性框架,确定2030年全球生物多样性新目标。中国作为CBD-COP15的主办方,推进全球生物多样性保护、实现生物多样性的可持续发展责无旁贷。遗传资源数字序列信息的应用不仅关系到国计民生,同时也关乎国家的生态安全。我国在加强合成生物技术研发的同时,还应注重和兼顾政策引导,搭建专家交流平台,鼓励社会各界人士积极参与该领域的讨论,促进共同协商解决DSI问题的政治意愿,实现技术攻关与政治参与的协同增效。在2019年4月公布的《生物多样性公约》合成生物学特设技术专家组名单中,中国有1名专家入选,实现了中国参与国际DSI问题研究成员的从无到有(SCBD, 2019)。这体现了中国参与全球环境治理的决心和对国际重要环境问题应有的重视。

(3)认真研判履约给我国带来的各种机遇和挑战。建议在上述加快对“遗传资源数字序列信息”的科学研究和提升政治参与意愿的同时,政府部门采取创新方式,探索开放合作的模式,构建“遗传资源数字序列信息”专家研究团队,掌握最新的国际动态,制定灵活和适应性的国内政策法规,确保我国在获取和利用遗传数字序列信息时获得持续和新的惠益。此外,中国应利用承办2020年CBD-COP15的机会,适时地对当前争论的DSI议题进行协调和布局,让DSI的讨论朝着惠益于我国的方向发展。同时,鼓励我国更多的专家学者在国际舞台上有效地发声,提高中国在该议题谈判中的主导地位,赢得全球生物多样性保护领域更多的话语权,实现我国从“积极参与全球环境治理”到“深度参与全球环境治理”转变的目标。这不仅符合中国的国情和战略需要,也有助于提升我国负责任大国的环境外交形象,促进《生物多样性公约》三大目标的早日实现。

参考文献

- Bacon CD, Silvestro D, Jaramillo C, Tilston SB, Chakrabarty P, Antonelli A (2015) Biological evidence supports an early and complex emergence of the Isthmus of Panama. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 19, 6110–6115.
- Bagley M (2017) *Towering Wave or Tempest in a Teapot? Synthetic Biology, Access and Benefit Sharing, and Economic Development*. Victoria University Press, Wellington.
- Bell KL, Natasha V, Alexander K, Rodney T (2016) Pollen DNA barcoding: Current applications and future prospects. *Genome*, 59, 629–640.
- Bohmann K, Evans A, Gilbert M, Carvalho GR, Creer S, Knapp M, Yu DW (2014) Environmental DNA for wildlife biology and biodiversity monitoring. *Trends in Ecology and Evolution*, 29, 358–367.
- FAO (Food and Agriculture Organization of the United Nations) (2017) *Indicators: Measuring up to the 2030 Agenda for Sustainable Development*. FAO, Rome.
- Gong FY, Li Y (2016) Fixing carbon, unnaturally. *Science*, 354, 830–831.
- Hand BK, Hether TD, Kovach RP, Muhlfeld CC, Amish SJ, Boyers MC, Rourke SM, Miller MR (2015) Genomics and introgression: Discovery and mapping of thousands of species-diagnostic SNPs using RAD sequencing. *Current Zoology*, 65, 146–154.
- IPBES (2016) *Summary for policymakers of the assessment report of the Intergovernmental Science–Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services on Pollinators, Pollination and Food Production*. In: *Intergovernmental Science–Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services Deliverables of the 2014–2018 Work Programme* (eds Potts SG, Imperatriz-fonseca VL, Ngo HT, Biesmeijer JC, Breeze TD, Dicks LV, Garibaldi LA, Hill R, Settele J, Vanbergen AJ, Aizen MA, Cunningham SA, Eardley C, Freitas BM, Gallai N, Kevan PG, Kovács-Hostyánszk A, Kwapong PK, Li J, Li X, Martins DJ, Nates-Parra G, Pettis JS, Rader R, Viana BF), pp.1–28. IPBES, Bonn.
- Jimenez SG, Philp J (2016) Genomics and the bio-economy: Opportunities to meet global challenges. *Genomics and Society*, 12, 207–238.
- Kaebnick GE, Jennings B (2017) *De-extinction and conservation*. *Hastings Center Report*, 47(4), 2–4.
- Laiou A, Mandolini LA, Piredda R, Bellarosa R, Simeon MC (2013) DNA barcoding as a complementary tool for conservation and valorisation of forest resources. *Zookeys*, 365, 197–213.
- López-Urbe MM, Soro A, Jha S (2017) Conservation genetics of bees: Advances in the application of molecular tools to guide bee pollinator conservation. *Conservation Genetics*, 18, 501–506.
- Michael H, Isabel LN, Dave E, Carolina R, Mathieu R,

- Ruaraidh SH (2018) Using genomic sequence information to increase conservation and sustainable use of crop diversity and benefit-sharing. *Biopreservation and Biobanking*, 16, 368–376.
- Nussbeck SY, Rabone M, Benson EE, Droege G, MacKenzie-Dodds J, Lawlor RT (2016) Life in data outcome of a multi-disciplinary, interactive biobanking conference session on sample data. *Biopreservation and Biobanking*, 14, 56–64.
- SCBD (Secretariat of the Convention on Biological Diversity) (2017a) Fact-finding and Scoping Study on Digital Sequence Information on Genetic Resources in the Context of the Convention on Biological Diversity and the Nagoya Protocol. SCBD, Montreal.
- SCBD (Secretariat of the Convention on Biological Diversity) (2017b) Inclusion of Digital Sequence Information Under the Scope of the Nagoya Protocol. SCBD, Montreal.
- SCBD (Secretariat of the Convention on Biological Diversity) (2018) Summary of the UN Biodiversity Conference. SCBD, Montreal.
- SCBD (Secretariat of the Convention on Biological Diversity) (2019) Composition of the Technical Expert Group on Synthetic Biology. SCBD, Montreal.
- Scott D, Berry D (2016) Genetic Resources in the Age of the Nagoya Protocol and Gene/Genome Synthesis. Cambridge University Press, London.
- Thole S, Kalhoefer D, Voget S, Berger M, Engelhardt T, Liesegang H, Wollherr A, Kjelleberg S (2012) *Phaeobacter gallaeciensis* genomes from globally opposite locations reveal high similarity of adaptation to surface life. *The ISME Journal*, 6, 2229–2244.
- Thomsen PF, Willerslev E (2015) Environmental DNA: An emerging tool in conservation for monitoring past and present biodiversity. *Biological Conservation*, 183, 4–18.
- Tian Y, Lan CZ, Xu J, Li XS, Li JS (2016) Assessment of pollination and China's implementation strategies within the IPBES framework. *Biodiversity Science*, 24, 1084–1090. (in Chinese with English abstract) [田瑜, 兰存子, 徐靖, 李秀山, 李俊生 (2016) IPBES框架下的全球传粉评估及我国对策. *生物多样性*, 24, 1084–1090.]
- Vanbergen AJ (2013) Threats to an ecosystem service: Pressures on pollinators. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 11, 251–259.
- Vasava DS (2016) Application of bio-technological techniques for medicinal plant research. *Forest Research*, 5, 191–194.
- Vogel JH, Angerer K, Ruiz MM, Oduardo-Sierra O (2018) Bounded Openness as the Global Multilateral Benefit-Sharing Mechanism for the Nagoya Protocol. Routledge, London.
- Welch E, Bagley MA, Kuiken T, Louafi S (2017) Potential Implications of New Synthetic Biology and Genomic Research Trajectories on the International Treaty for Plant Genetic Resources for Food and Agriculture. FAO, Rome.
- Xiong Y, Zhao X (2015) The development of synthetic biology in China: Opportunities and challenges. *Science and Society*, (1), 1–8. (in Chinese with English abstract) [熊燕, 赵晓 (2015) 合成生物学的发展: 我国面临的机遇和挑战. *社会与科学*, (1), 1–8.]
- Xue DY (2017) The latest development for implementation of the Convention on Biological Diversity. *Biodiversity Science*, 25, 1145–1146. (in Chinese) [薛达元 (2017) 《生物多样性公约》履约新进展. *生物多样性*, 25, 1145–1146.]
- Zhao FW, Cai L, Zang CX (2017) Latest developments in international regimes relevant to access and benefit-sharing of genetic resources. *Biodiversity Science*, 25, 1147–1155. (in Chinese with English abstract) [赵富伟, 蔡蕾, 臧春鑫 (2017) 遗传资源获取与惠益分享相关国际制度新进展. *生物多样性*, 25, 1147–1155.]

(责任编辑: 徐靖 责任编辑: 时意专)



•论坛•

“一带一路”与生物遗传资源获取和惠益分享： 关联、路径与策略

李一丁*

(贵州大学法学院, 贵阳 550025)

摘要: “一带一路”倡议的提出具有重要的时代意义和深远的历史影响。“一带一路”的持续推进和贯彻落实也使得其发展面向和具体内容日趋多元和丰富。生物遗传资源获取和惠益分享已成为全球生物多样性领域长期、持续关注焦点领域和热门话题, 其在理念、目标、方式与主体等方面与“一带一路”高度契合。对于中国而言, 在“一带一路”背景下开展生物遗传资源获取和惠益分享应选择双边路径为主、多边路径为辅的方案。未来“一带一路”倡议下中国与沿线国家开展生物遗传资源获取和惠益分享可能的策略包括: 提出地区或区域性生物遗传资源获取和惠益分享行动规划, 实施地区或区域性生物遗传资源获取和惠益分享行动倡议, 持续推动国内生物遗传资源获取管制法律和监管体制创设, 开展生物遗传资源获取和惠益分享能力建设项目。

关键词: “一带一路”; 生物遗传资源; 获取和惠益分享; 关联、路径与策略

The Belt and Road initiative and access and benefit-sharing to biological genetic resource: Connection, pathway and strategies

Yiding Li*

School of Law, Guizhou University, Guiyang 550025

Abstract: The Belt and Road initiative has significant timely meaning and profound historical influence. As still pushing and make in practice to the initiative mentioned above, the concrete content of the initiative becomes abundant and pluralism. Access and benefit-sharing to biological genetic resource is a focus area and hot issue in the field of biodiversity persistently and long-term that have inter-connection with the initiative of the Belt and Road in ideas, goals, manner and subject. For China, in the background of the Belt and Road, it should be make a choice to two side pathway as principal and multi side pathway as auxiliary. In the future, China may consider to raise the regional or trans-regional initiative of access and benefit-sharing to biological genetic resource and implement it, push and stipulate the legislation and administrative regulate system relates to this issue continuity, and carry out the programe of capability construction enhancement.

Key words: the Belt and Road initiative; access and benefit-sharing; biological genetic resource; connection; pathway and the strategies

“一带一路”是新时期中国最富实质内容、最具明确路径的对外开放经济战略计划, 将有力塑造中国进一步崛起的地缘经济路径, 打造中国与世界互联、互通、互动、互赢的新方式, 也将成为中国夯实全球经济大国地位, 引领新一轮全球化, 建设人类命运共同体的重要抓手(傅梦孜和徐刚, 2017)。近

年来, 从建设战略规划到愿景与行动, 再到文化(文化和旅游部, 2016)、中医药(国家中医药管理局和国家发展和改革委员会, 2017)、生态环境(环境保护部, 2017)、气象(http://www.cma.gov.cn/2011xwzw/2011xqxxw/2011xqxxw/201801/t20180109_459713.html)、科技创新合作(科技部等, 2018)等领域发布若干行

收稿日期: 2019-07-16; 接受日期: 2019-10-30

基金项目: 国家社科基金(17CFX050)

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: calvin1594@gmail.com

动规划,该倡议已经实现了从“口头到书面再到行动”的转变。随着“一带一路”理念持续推进和贯彻落实,其所涉及的面向和内容将趋于多元和丰富。“一带一路”与生物遗传资源获取和惠益分享具有何种关联?“一带一路”背景下我国应以何种路径规划、组织并开展生物遗传资源获取和惠益分享?依托“一带一路”倡议我国与沿线国家进行生物遗传资源获取和惠益分享的发展策略如何?均是受到关注的问题。本文拟对此进行分析。

1 “一带一路”与生物遗传资源获取和惠益分享的内在关联

“一带一路”不仅是沿线国家所处地理、地域名称的指代,更是一种试图打破旧的全球政治经济文化生态秩序而提出的全新发展理念与需求。《生物多样性公约》(Convention on Biological Diversity,以下简称CBD)、《生物多样性公约关于获取遗传资源和公正和公平分享其利用所产生惠益的名古屋议定书》(The Nagoya Protocol on Access to Genetic Resource and the Fair and Equitable Sharing of Benefits Arising from Their Utilization to the Convention on Biological Diversity,以下简称《名古屋议定书》)、《粮食和农业植物遗传资源国际公约》(International Treaty on Plant Genetic Resource on Food and Agriculture,以下简称《粮农公约》)是当前与生物遗传资源(如无专门提及,本文生物遗传资源概念包括生物遗传资源相关传统知识)相关的三项国际法律文件,获取和惠益分享不仅是CBD公约设立的三大目标之一,亦是规范和管理全球生物遗传资源及相关传统知识的核心法律机制(李一丁,2016)。生物遗传资源获取和惠益分享与“一带一路”在理念、目标、方式、主体等方面具有紧密关联。

1.1 理念一致

中国政府推行“一带一路”的理念主要有和平合作、开放包容、互学互鉴、互利共赢(国家发展和改革委员会等,2015),即共商、共建和共享(王义枢,2017)。这个三部曲充分凸显了平等理念,更加符合人类利益共同体、责任共同体、命运共同体的建设要求(光明日报2016年7月5日)。而长期以来发达国家跨国公司打着“生物勘探开发”的旗号,表面上获取、开发和利用生物遗传资源,实际上剽窃当地生物遗传资源和相关传统知识的行为变相加剧了发

展中国家、欠发达国家等资源来源国、提供国的贫穷与落后。CBD、《名古屋议定书》、《粮农公约》创设获取和惠益分享机制的理念就是为了改变这种“南北失衡”的局面,实现不同国家在生物遗传资源获取、开发和利用领域的共赢和共享。

1.2 目标等同

中国政府推动“一带一路”的目标是试图打造“政治互信、经济融合、文化包容”的利益共同体、责任共同体和命运共同体。利益共享、责任共担是打造命运共同体的重要基础和必由之路,打造命运共同体则是构建利益共同体和责任共同体的结合和升华(肖金明和张晓明,2017)。通过CBD、《名古屋议定书》及《粮农公约》提供的获取和惠益分享基本规则与模式,明确各参与主体的道德和法律责任,全球生物遗传资源交易、分配、互换、流转、传播将实现生物遗传资源提供国和获取国之间的利益平衡,促成生物遗传资源基础研究价值、商业开发利用价值的最大化,同时实现生物多样性保护、生态系统维持这一人与自然界和谐共存的终极目标。

1.3 方式契合

中国政府积极利用双边和多边合作机制推动“一带一路”建设。双边合作机制主要通过沿线各国分别签署合作协议、备忘录及合作规划的形式来建立,多边合作机制主要通过发挥现有国际条约下的合作机制及国际、区域论坛和协议的形式,这也说明“一带一路”尊重各国现已存在的合作平台、场所,不是另起炉灶或推倒重来,而是实现战略对接、优势互补。一直以来,生物遗传资源获取和惠益分享议题在世界知识产权组织、粮农组织、联合国教科文组织、世界卫生组织、世界银行等机构和组织得到了广泛关注和讨论,这些国际合作机制及相关机构已然为“一带一路”背景下中国与沿线国家持续开展生物遗传资源获取和惠益分享提供了合作基础和平台保障。

1.4 主体多样

“一带一路”仅是从地理环境角度对于关联国家所做的简要区分,由于其并非完全的闭环,也会引发各国争相关注和积极加入。此外,除国家以外的其他主体也会经常参与“一带一路”各领域活动或事务。“一带一路”国际合作还引入了沿线各国企业、社会组织甚至个人,真正实现了多元主体的共同参与(秦亚青,2018)。生物遗传资源获取和惠益分享参

与主体亦包括获取者(users)、提供者(providers)以及利益相关者(stakeholders)等。获取者(使用者)多呈现身份上的差异,包括企业、公司、高等院校、科研机构等。生物遗传资源提供者可能范围更广,主要有生物遗传资源所在国家、生物遗传资源及相关传统知识的所有者和持有者等,而利益相关者则包括与获取和惠益分享相关的所有主体。

“一带一路”倡议的推广和实施可能给全球范围内生物遗传资源的获取和惠益分享带来如下影响:(1)参与主体日趋多元。除了沿线国家以外,跨国公司、非政府组织、各国获取者、提供者等均能够通过该倡议加入全球生物遗传资源获取和惠益分享。(2)适用对象逐渐广泛。“一带一路”倡议将延展获取和惠益分享的客体,可知可得生物遗传资源的种类、数量、类型不断出现并日益增多。(3)适用范围逐渐扩展。“一带一路”倡议引领和催生下的生物遗传资源获取和惠益分享范围将在原全球、区域、本国生物遗传资源获取和惠益分享的基础上予以扩展,甚至出现“一带一路”式生物遗传资源获取和惠益分享模式。在与“一带一路”倡议相关的绿色发展、生态环境保护合作两份规划中,中国也提到要推动水、大气、土壤、生物多样性等领域的环境保护,促进企业主动承担环境社会责任,严格保护生物多样性和生态环境(环境保护部等,2017);推动生态保护合作,推进《生物多样性公约》等履约工作(环境保护部,2017)。科技部等四部委联合发布的《推进“一带一路”建设科技创新合作专项规划》重点领域中的农业部分、资源部分、医疗健康部分均涉及实质性的生物遗传资源获取和惠益分享议题,这也说明一方面“一带一路”背景下的生物遗传资源获取和惠益分享已纳入国家战略决策部署,另一方面也证实“一带一路”背景下中国与沿线各国开展生物遗传资源获取和惠益分享具有切实可行性。

2 “一带一路”背景下我国生物遗传资源获取和惠益分享的路径

“一带一路”各国属于世界生物多样性最富集地区之一,物种丰富,生态系统较为完整(陈多闻和张明,2017)。从历史视角来看,“一带一路”沿线各国人民亦具有获取、开发、利用生物遗传资源的历史和惯例,一方面加快了各地之间物种的互通有无,另一方面也促进了商品的交易与流转。对于中国而

言,如何在新“一带一路”时期选择既符合本国利益、又能够确保沿线国家实现生物遗传资源获取、开发和利用与生物多样性保护、生态系统维持互利共赢的获取和惠益分享路径,是一个值得探讨的议题。

2.1 生物遗传资源获取和惠益分享路径阐释与缺陷

现阶段全球生物遗传资源获取和惠益分享主要有双边和多边两种路径。双边路径是指生物遗传资源获取者、提供者相互之间开展获取和惠益分享的方式。获取者、提供者通过协商签署书面协议来实现获取和惠益分享。这种协议与普通民事契约并非完全一致,它具有双方主体地位不平等、适用对象并非传统意义上的物或财产、适用范围跨越不同地域、法域等特征。因参与主体的不同而表现为国内获取者和提供者以及国内提供者与国外获取者之间的获取和惠益分享,这种路径也因获取目的不同而呈现惠益分享形式和内容的差异。《名古屋议定书》第十条首次提到全球多边惠益分享机制的问题,该条款的适用对象为跨境或无法准予或获得事先知情同意情况下生物遗传资源和相关传统知识所产生的惠益分享。为了让缔约方更加便捷地获取粮食和农业植物遗传资源,并在互补和加强的基础上分享因利用这些资源而产生的惠益,《粮农公约》建立了高效、透明的多边系统(其本质是一个粮农植物遗传资源池,见《粮农公约》第十条第二款)。各缔约方在同时满足给定条件(如该公约第十二条第三款所设定的若干条件,笔者注)的前提下签署一份标准材料转让协议、支付对价(《粮农公约》第十三条)即可获得粮食和农业植物遗传资源。

双边路径一直是CBD、《名古屋议定书》所提倡和建议的获取和惠益分享方式。但是在“一带一路”框架下通过双边路径开展获取和惠益分享也面临不少新问题。比如提供国的增多使得获取国需要在获取和惠益分享活动前期开展大量的准备工作,对提供国基本国情、角色身份、获取管制等情况进行了解认知;对提供国而言,除了尽快创设满足本国生物遗传资源获取管制需求的制度以外,也应针对自身实际需求不断提高谈判能力并做好谈判商谈准备。

多边路径的本质即为发展中国家主导的区域、国别生物遗传资源获取和惠益分享多边合作方式,由于诸多原因一直面临“命运多舛”的境地。从《名古屋议定书》已经召开的两次缔约方大会讨论情况

来看,发展中国家和发达国家之间仍存在较大分歧(徐靖等,2013),全球多边惠益分享机制尚未进入到实质讨论阶段(李一丁和秦天宝,2018)。《粮农公约》所推动的多边系统运行情况良好,如2016–2017年两年标准材料转让协议的使用数量显著增加,多边系统也涵盖了200多万份粮农植物遗传资源样品,便利超过400多万份样品的国际交换(张小勇和王述民,2018)。但是该路径鲜少为发展中国家农民提供真正的惠益,大部分发展中国家农民的经济收入、发展水平并未得到根本改善,进而使得该路径制度根基不断被侵蚀,实施效果也大打折扣。

2.2 “一带一路”背景下路径实践要点与中国方案选择

我国既是生物遗传资源传统大国,又是生物技术新兴大国,一直作为生物遗传资源和相关传统知识提供国存在,近些年来随着国内生物技术产业的发展也逐渐产生获取需求而成为获取国。中国同时作为生物遗传资源提供国和获取国出现在“一带一路”乃至全球生物遗传资源获取和惠益分享场域,意味着一方面作为提供国,应极力确保国家及利益相关方的利益不受减损或将损害风险降至最低,另一方面作为获取国,也应确保并协助其他提供国国家及其利益相关方实现利益。基于上述身份作用和角色定位,双边路径既能让中国有序、有效地调整、约束自身获取和惠益分享行为,还能借由中国在地区和区域的公信力、影响力,带动“一带一路”沿线国家尽早参与生物遗传资源获取和惠益分享活动。

“一带一路”为双边路径的推进和实施提供了新的空间和契机,提升并增加了中国与沿线国家生物遗传资源双边交流合作的机会。“一带一路”背景下作为获取国的中国应关注以下几个方面的问题:(1)注重程序正义。不同于有些国家非法获取或不当滥用行为,中国应当在CBD、《名古屋议定书》以及“一带一路”沿线各提供国生物遗传资源和相关传统知识法律约束下系统、充分和深入履行获取和惠益分享规则以求实现程序公平公正,一方面我国获取行为应事先得到沿线各提供国书面、完全、公开同意;另一方面获取和惠益分享活动应与沿线各提供国签署书面协议或文件等等。(2)确保惠益实效。获取生物遗传资源和相关传统知识后产生的惠益形式和内容颇具多样化,但是仍应当依据沿线各提供国不同国情及需求而进行不同考虑,如构思并设计出

多项惠益分享方案以供参酌。

多边路径的参与和提倡不但能够提升我国在全球生物遗传资源获取和惠益分享活动中的首位度,同时也是我国在全球生物多样性领域作为一个负责任大国积极主动参与全球治理并构建规则的重要表现(<http://www.news.hexun.com/2015-11-04/180330116.html>)。首先,我国应当在CBD及《名古屋议定书》缔约方大会以及其他国际舞台、场合继续团结其他具有相同国情、情势的发展中国家,在“公共领域”传统知识惠益分享、全球多边惠益共享机制等议题上表明立场。如在金砖国家峰会论坛上,中国就提到金砖国家要关注并重视生物遗传资源获取和惠益分享(中华人民共和国驻新加坡大使馆,2018)、2017年的“77国+中国”峰会上也呼吁各国应特别重视海洋生物遗传资源的保护等(<http://www.ipsnews.net/2017/03/g77-calls-for-access-benefit-sharing-of-marine-genetic-resource>)。其次,我国亦应考虑尽快加入《粮农公约》等国际条约。《粮农公约》提供的是一种与CBD、《名古屋议定书》迥异的多边惠益共享机制,虽然适用对象较为特殊(现阶段仅适用于《公约》附录1中所列的160余种农作物,笔者注),但随着沿线国家不断加入而对我国形成履约“合围”态势,也给相互间开展粮食和农业植物遗传资源交流合作带来较大压力。中国在加入后也能够借由“一带一路”便利与沿线国家开展多边获取和惠益分享实践。第三,中国亦可考虑推动地区或区域性多边获取和惠益分享。中国与诸多沿线国家拥有相似的生态系统和生态环境,具有共同维护该地区生态系统平衡、生态环境功能的国际法律义务。这也给中国提出富有地区和区域特色的生物遗传资源获取和惠益分享倡议提供现实可能。

“一带一路”背景下我国适宜选择以双边路径为主、多边路径为辅的获取和惠益分享行动方案。双边路径不仅具有较为成熟和完整的全球规则规范体系,国际和国内接受认可程度也较高。我国应在“一带一路”建设目标、理念引领之下,在满足自身需求基础之上与提供国实现利益共享和责任共担。多边路径正处于蓬勃发展阶段,中国也面临全新机遇挑战。这就需要我国持续在各大国际平台、场合与沿线国家协作发声,尽快考虑加入《粮农公约》等国际公约,为多边路径实施运作提供良好示范,并就地区或区域多边获取和惠益分享创新路径开

展初步探索。

3 “一带一路”倡议下我国生物遗传资源获取和惠益分享的策略

中国已与部分“一带一路”沿线国家开展了生物遗传资源获取和惠益分享实践,常见方式是开展科学研究合作、联合科学考察、继续教育等,如2009年中国科学院西双版纳热带植物园与老挝卫生部传统药物研究中心签署了长达5年的合作协议(http://www.xtgb.ac.cn/xwzx/zxhw/200901/t20090116_2333758.html),中国科学院昆明植物研究所东南亚生物多样性中心赴缅甸等国进行植物遗传资源联合考察(<http://www.seabri.cn/scientific-research/field-survey/2018-06-29/351.html>),中国科学院武汉植物园举办“一带一路”暨发展中国家科技培训班等(http://www.whiob.ac.cn/xwdt/zxdt/201810/t20181010_5140217.html)。一带一路倡议下中国与沿线国家开展生物遗传资源获取和惠益分享除了坚持实施双边路径和提倡多边路径的思路,还需要在规划、倡议、法制等方面进行相应的考虑。

3.1 “一带一路”生物遗传资源和相关传统知识行动规划的提出

“一带一路”倡议发展和实施进入了新阶段,面临新动向,目前提出的“一带一路”生物遗传资源和相关传统知识行动规划契合时宜。该项规划旨在为中国主导下的“一带一路”生物遗传资源和相关传统知识获取和惠益分享活动提供基本指导思想、操作思路、重点领域和路径选择。该项规划包括的内容主要有:“一带一路”背景下生物遗传资源和相关传统知识获取和惠益分享的意义与价值;获取和惠益分享的路径、特点、适用情形;获取和惠益分享重点领域等内容。在该规划中需要依据我国所处情势对各沿线国家采用不同的策略,如中国作为提供国,在规划制定过程中应注重对沿线获取国家生物遗传资源获取和惠益分享进行全过程监测,以保护和实现我国国家利益和其他利益相关方利益;如中国作为获取国,则应在获取对象、阶段、惠益分享方式等方面设计不同方案。具体而言,有的国家不仅生物遗传资源丰富,且国内政策法规健全,我国应注重与其“共商共享”,在共同商议基础上实现惠益分享;有的国家虽然生物遗传资源丰富,但是国内政策法规不健全,我国应注重与其“共商共建”,通

过与其开展获取和惠益分享,尽可能在提升其惠益水平的同时提高其对该议题的关注和意识。

3.2 地区或区域性生物遗传资源获取和惠益分享行动倡议的实施

“一带一路”背景下中国提出富有地区和区域特色的生物遗传资源获取和惠益分享倡议是极具实践意义的选择。具体而言,中国可联合某些相邻国家提出如《澜湄流域各国生物遗传资源获取和惠益分享行动倡议》(暂定名)以及某些学者提到的《青藏高原地区生物遗传资源获取和惠益分享行动倡议》(暂定名,尹仑和郑燕燕,2018)等地区或区域性行动倡议。这些行动倡议的实施为本地区、区域相关国家开展生物遗传资源获取和惠益分享合作提出初步意见和看法,提高沿线国家对生物遗传资源获取和惠益分享议题的了解和认识,提供平台并尝试开展双边合作。2018年我国民族植物学界提出的《“一带一路”生物多样性和传统知识保护昆明宣言》(http://www.sohu.com/a/241422953_123753)有关内容可资借鉴。

3.3 生物遗传资源获取和惠益分享国内法律和监管体制的持续推动

现阶段我国已经在农作物种质资源、畜禽遗传资源、中医药传统知识领域创设获取和惠益分享单项立法,也曾经进行过综合性、专门性生物遗传资源获取管制立法起草尝试,但尚未构建全面、完整的生物遗传资源获取行政监督管理体制。“一带一路”对我国生物遗传资源获取和惠益分享国内法律和行政监管体制的创设完善提出了新的要求,即要求在我国生物遗传资源获取和惠益分享国内法律的起草过程中注重国际交流合作,如为加入《粮农条约》预留内容和空间等;还要求我国在构建生物遗传资源行政监督管理体制过程中要结合《名古屋议定书》规定考虑如何进行行政资源分配和行政机构配给,如设置生物遗传资源行政主管当局、检查点、信息交换所等,以便为开展双边和多边惠益共享提供行政保障。

3.4 生物遗传资源获取和惠益分享能力建设项目的开展

生物遗传资源获取和惠益分享实现公平公正实效的关键在于提高沿线国家对于该问题的意识。“一带一路”背景下中国应当在获取和惠益分享的全过程中协助沿线国家提升开展该项活动所需要的

各种条件。借助中国与沿线国家良好的合作基础，能力建设活动在主体、方式等方面均可适度延展，如尽可能地覆盖到沿线国家所有参与主体，如该国行政主管部门官员、科学机构研究人员、土著和当地社区代表；应尽可能采取多样化能力建设措施，除了提供进修培训、联合培养高端专业技术人才、组织开展联合科学考察以外，亦可共同开展课题研究并发表研究成果或报告、提供获取和惠益分享技术协助或指导等。

4 结语

长期以来，以发达国家为主导的、以“生物剽窃”为表征的全球生物遗传资源获取和惠益分享差序格局是导致生物遗传资源提供国与获取国之间利益失衡、矛盾加剧，发展中国家无法利用或分享全球生物技术红利进而反复陷入发展困境的深层次原因。CBD公约、《名古屋议定书》和《粮农公约》等国际公约、议定书提出的双边路径、多边路径为改变前述差序格局提供了初步思路与方法，这些路径在规则构成、实现目标等方面各不相同，在贯彻实施过程中也存在诸多障碍与问题。“一带一路”倡议的提出不仅为包括中国在内的多数发展中国家参与全球生物遗传资源获取和惠益分享活动提供了全新机遇和平台，更是将公平、公正、共享的理念植入全过程及各个环节。基于中国在全球生物遗传资源获取和惠益分享场域中所具有的双重身份和角色定位，“一带一路”倡议下中国应当选择并实施双边路径为主、多边路径为辅的方案以参与并加入到全球生物遗传资源获取和惠益分享，助推中国与沿线国家在生物遗传资源获取、开发和利用与生物多样性保护、生态系统维持等方面实现互惠共赢。

参考文献

- Bureau of External Culture Relations, Ministry of Culture, PRC (2016) The Plan of Culture Development of Belt and Road Initiative (2016–2020) (in Chinese) [文化部对外文化联络局 (2016) 文化部“一带一路”文化发展计划 (2016–2020)]. http://zwgk.mcprc.org.cn/auto255/201701/t20170113_477591.html. (accessed on 2018-06-12)
- Chen DW, Zhang M (2017) On ecological meaning of the Belt and Road initiative. *Qinghai Social Science*, (2), 59–62. (in Chinese with English abstract) [陈多闻, 张明 (2017) 论“一带一路”的生态意蕴. *青海社会科学*, (2), 59–62.]
- China's Embassy in Singapore (2018) The Declaration of the 10th Meeting of Leaders of BRICs in Johannesburg. (in Chinese) [中华人民共和国驻新加坡共和国大使馆 (2018) 金砖国家领导人第十次会晤约翰内斯堡宣言(全文)] <http://www.mfa.gov.cn/ce/cesg/chn/jrzg/t1580647.html>. (accessed on 2019-02-08)
- Fu MZ, Xu G (2017) The Belt and Road initiative: Progress, challenge and policy priorities. *International Studies*, (3), 87–96, 126. (in Chinese with English abstract) [傅梦孜, 徐刚 (2017) “一带一路”: 进展、挑战与应对. *国际问题研究*, (3), 87–96, 126.]
- Li YD (2016) The research on regime of access and benefit-sharing to biological genetic resource and the legal system of intellectual property. *Hebei Law Science*, 34(1), 51–59. (in Chinese with English abstract) [李一丁 (2016) 论生物遗传资源获取和惠益分享机制和知识产权制度. *河北法学*, 34(1), 51–59.]
- Li YD, Qin TB (2018) Implementation on Nagoya Protocol and the policy and legal preparation in China. *Journal of Environmental Protection*, 45(23), 23–27. (in Chinese with English abstract) [李一丁, 秦天宝 (2018) 《名古屋议定书》履约动态分析与国内政策法律准备. *环境保护*, 45(23), 23–27.]
- Ministry of Environment (2017) The Cooperation Plan of Ecological Environmental Protection of the “Belt and Road” Initiative (in Chinese) [环境保护部 (2017) “一带一路”生态环境保护合作规划]. <http://www.zhb.gov.cn/gkml/hbb/bwj/201705/W20170516330272025970.pdf>. (accessed on 2018-06-12)
- Ministry of Environmental Protection, Ministry of Foreign Affairs, National Reform and Development Commission, Ministry of Commerce (2017) Guidance on Promoting the Green Belt and Road Construction (in Chinese) [环境保护部, 外交部, 国家发展和改革委员会, 商务部 (2017) 关于推进“一带一路”建设的指导意见]. http://www.zhb.gov.cn/gkml/hbb/bwj/201705/t20170505_413602.html. (accessed on 2018-06-17)
- Ministry of Technical and Science, National Reform and Development Commission, Ministry of Foreign Affairs, Ministry of Commerce (2018) Special Plan for Promoting the “Belt and Road” Initiative Construction and Innovation Cooperation (in Chinese) [科技部, 国家发展和改革委员会, 外交部, 商务部 (2018) 推进“一带一路”建设创新合作专项规划]. http://www.most.gov.cn/tztg/201609/t20160914_127689.htm. (accessed on 2019-02-09)
- National Administration of Traditional Chinese Medicine, National Development and Reform Commission (2017) The National Reform and Development Commission, Ministry of Foreign Affairs, Ministry of Commerce (2015) Vision and Action on Jointly Building the Road Economic Belt and the 21st Century Maritime Silk Road. (in Chinese) [国家发展和改革委员会, 外交部, 商务部 (2015) 推进共建丝绸之路经济带与21世纪海上丝绸之路的愿景与行

动]. http://www.xinhuanet.com/gaogao/2015-06/08/c_127890670.htm. (accessed on 2018-06-17)

Plan of Traditional Chinese Medicine of Belt and Road Initiative (2016–2020). (in Chinese) [国家中医药管理局, 国家发展和改革委员会 (2017) 中医药“一带一路”发展规划 (2016–2020)]. <http://www.catcm.ac.cn/zykxy/tgaj1/201703/1d662e4e4ff246c299c7edbc986b2556.shtml>. (accessed on 2018-06-12)

Qin YQ (2018) A newly global governance outlook and the practice of belt and road. *Journal of Review of Diplomacy*, (12), 1–14. (in Chinese with English abstract) [秦亚青 (2018) 新型全球治理观与“一带一路”实践. *外交评论*, (12), 1–14.]

Wang YZ (2017) The “Belt and Road” initiatives: A story of Chinese wisdom. *Social Science in Chinese Higher Education Institution*, (1), 41–51. (in Chinese with English abstract) [王义枢 (2017) “一带一路”的中国智慧. *中国高校社会科学*, (1), 41–51.]

Xiao JM, Zhang XM (2017) The “Belt and Road” initiative and international rule of law: Opportunity, new issues and interaction policy. *Theoretical Exploration*, (3), 32–37. (in Chinese with English abstract) [肖金明, 张晓明 (2017) “一带一路”与国际法治: 机遇、新课题与互动之策. *理论探索*, (3), 32–37.]

Xu J, Cai L, Wang AH, Xue DY, Yang QW (2013) The global

multilateral benefit-sharing mechanism: A new focus in genetic resource access and benefit-sharing negotiations. *Biodiversity Science*, 21, 127–131. (in Chinese with English abstract) [徐靖, 蔡蕾, 王爱华, 薛达元, 杨庆文 (2013) 全球多边惠益分享机制: 遗传资源获取和惠益分享谈判的新焦点. *生物多样性*, 21, 127–131.]

Yin L, Zheng YY (2018) Developing regional cooperation mechanism on implementing the Convention on Biodiversity among trans-Himalaya under the “Belt and Road” initiative. *Journal of Minzu University, China (Nature Science Edition)*, (4), 65–69. (in Chinese with English abstract) [尹仑, 郑燕燕 (2018) “一带一路”下环喜马拉雅国家履行《生物多样性公约》合作机制研究. *中央民族大学学报(自然科学版)*, (4), 65–69.]

Zhang XY, Wang SM (2018) The implementation progress and reform development on the International Treaty on Plant Genetic Resource for Food and Agriculture: Focus on the multilateral system of access and benefit-sharing. *Journal of Plant Genetic Resource*, 19, 1019–1029. (in Chinese with English abstract) [张小勇, 王述民 (2018) 《粮食和农业植物遗传资源国际条约》的实施进展和改革动态——以获取和惠益分享多边系统为中心. *植物遗传资源学报*, 19, 1019–1029.]

(责任编辑: 薛达元 责任编辑: 时意专)



•论坛•

加入《迁徙物种公约》，促进全球迁徙动物保护

蒋志刚^{1,2*} 张正旺³ 张润志^{1,2} 马志军⁴ 初红军^{5,6} 李义明^{1,2}
 丁长青⁷ 赵亚辉^{1,2} 徐基良⁷ 平晓鸽¹ 曾岩¹ 崔绍朋⁸ 李娜^{1,2}
 曹丹丹^{1,2} 王苏益¹ 徐婧¹ 戚英杰⁵ 李春旺^{1,2}

1 (中国科学院动物研究所动物生态与保护生物学国家重点实验室, 北京 100101)

2 (中国科学院大学生命科学学院, 北京 100049)

3 (北京师范大学生物多样性与生态工程教育部重点实验室, 北京 100875)

4 (复旦大学生物多样性与生态工程教育部重点实验室, 上海崇明东滩湿地生态系统国家定位观测研究站 上海 200433)

5 (新疆卡拉麦里山野生有蹄类国家级自然保护区, 乌鲁木齐 830000)

6 (新疆大学资源环境学院, 乌鲁木齐 830046)

7 (北京林业大学自然保护与生态学院, 北京 100083)

8 (山西农业大学生命科学院, 山西晋中 030801)

Ratifying Bonn Convention, promoting global conservation of migratory animals

Zhigang Jiang^{1,2*}, Zhengwang Zhang³, Runzhi Zhang^{1,2}, Zhijun Ma⁴, Hongjun Chu^{5,6}, Yiming Li^{1,2}, Changqing Ding⁷, Yahui Zhao^{1,2}, Jiliang Xu⁷, Xiaoge Ping¹, Yan Zeng¹, Shaopeng Cui⁸, Na Li^{1,2}, Dandan Cao^{1,2}, Supen Wang¹, Jing Xu¹, Yingjie Qi⁵, Chunwang Li^{1,2}

1 Key Laboratory of Animal Ecology and Conservation Biology, Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101

2 College of Life Sciences, University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049

3 Ministry of Education Key Laboratory for Biodiversity Science and Ecological Engineering, Beijing Normal University Beijing 100875

4 Ministry of Education Key Laboratory for Biodiversity Science and Ecological Engineering, Coastal Ecosystems Research Station of the Yangtze River Estuary, Fudan University, Shanghai 200433

5 Xinjiang Kalamaili Mountain Wild Ungulate National Nature Reserve, Urumqi 830000

6 College of Natural Resources, Xinjiang University, Urumqi 830046

7 College of Natural Conservation and Ecology, Beijing Forestry University, Beijing 100083

8 College of Life Sciences, Shanxi Agricultural University, Jinzhong, Shanxi 030801

自然界中, 一些野生动物为了觅食或繁殖, 会随着季节沿固定或非固定路线从一处栖息地转换到另一处栖息地。这些野生动物常常跨越国界进行长距离的迁徙或洄游, 其生存容易受到迁徙或洄游路线阻断、过度捕猎/捕捞、气候变化以及觅食或繁殖栖息地丧失和退化的威胁(Wilcove & Wikelski, 2008)。

《保护野生动物迁徙物种公约》(Convention on the Conservation of Migratory Species of Wild

Animals, CMS)(以下简称《迁徙物种公约》)于1979年在波恩签订, 因此也被称为波恩公约(Bonn Convention), 其目的是保护全球范围内陆地、海洋和空中整个分布区内迁徙、洄游的野生动物物种。该公约认定各成员国是该国分布或通过其领土迁徙、洄游物种的保护主体。《迁徙物种公约》有两个附录(Appendix): 附录一列入了濒临灭绝的迁徙、洄游物种, 各缔约方应采取措施严格保护这些物种, 恢复其生境, 减少或消除其迁移、洄游的障碍, 控

制威胁这些物种的其他因素;附录二列出了需要或将显著受益于国际合作保护的迁徙、洄游物种。有些情况下,同一迁徙物种可同时列入附录一和附录二。截至2019年9月1日,该公约共有129个缔约方(CMS, 2019),包括我国临近的南亚、中亚等“一带一路”沿线诸多国家。公约秘书处设在德国波恩,由联合国环境规划署管理(夏堃堡, 2015)。由于种种原因,中国尚未加入该公约(CMS, 2019)。为助力生态文明建设,加强迁徙物种保护,我们建议国家有关部门尽早考虑加入《迁徙物种公约》。

1 加入《迁徙物种公约》,有利于保护我国境内迁徙物种,增强我国在世界生物多样性保护中的话语权,促进国际合作

迁徙性野生动物是全球生物多样性的重要组成部分,日益受到国际社会的高度关注。保护迁徙物种对于维护全球生物多样性和生态系统平衡、促进自然与社会的和谐发展具有重要意义。

中国分布着种类繁多、数量巨大的迁徙和洄游性野生动物,为它们提供了繁殖、越冬、觅食和迁徙中转的关键栖息地,其中包括许多跨越国界迁徙和洄游的野生动物。例如:雪豹(*Panthera uncial*)^①、普氏野马(*Equus ferus*)、蒙古野驴(*E. hemionus*)、鹅喉羚(*Gazella subgutturosa*)、盘羊(*Ovis ammon*)、丹顶鹤(*Grus japonensis*)、黄嘴白鹭(*Egretta eulophotes*)、大鸨(*Otis tarda*)、小白额雁(*Anser erythropus*)、猎隼(*Falco cherrug*)、绿海龟(*Chelonia mydas*)、玳瑁(*Eretmochelys imbricata*)、中华白海豚(*Sousa chinensis*)和鲸鲨(*Rhincodon typus*)等均是典型跨国界迁徙物种,被列入了《迁徙物种公约》附录。

《迁徙物种公约》有众多的缔约国和明确的保护目标和行动方案,是一个重要的国际生物多样性与濒危物种保护的对话平台。该公约建立了一系列区域组织,形成了迁徙物种保护的专家网络。例如,“中亚迁徙物种保护倡议”(Central Asia Migratory Species Initiative, CAMI),在中亚协调开展了雪豹、蒙古野驴、盘羊等迁徙动物的卓有成效的保护。

中国加入《迁徙物种公约》,将有权提出其附录修正案,有利于政府间协调跨越国界迁徙与洄游物种保护行动,建立跨国保护区网络,保护迁徙动

物的迁徙与洄游廊道,引入该公约的保护理念,动员中国科学家参与迁徙物种的保护工作。在推动“一带一路”建设,积极发展与古代丝绸之路沿线国家的经济合作伙伴关系,共同打造政治互信、经济融合、文化包容的利益共同体、命运共同体和责任共同体的同时,依托《迁徙物种公约》的协商平台和保护技术规范,为保护中国乃至世界的珍稀濒危迁徙物种做出贡献。

2 中国已具备加入《迁徙物种公约》的条件

中国在保护跨国界迁徙与洄游野生动物物种方面已经开展了大量工作,取得了巨大成绩。在中国陆生哺乳动物中,雪豹、普氏野马、蒙古野驴、鹅喉羚、盘羊等是中亚重要迁徙物种。我国研究人员参加了《迁徙物种公约》的“中亚迁徙物种保护倡议”的系列研究交流,国家主管部门重视跨越国界的迁徙物种保护,组织开展了中国边境地区雪豹、普氏野马、蒙古野驴、鹅喉羚、蒙古原羚(*Procapra gutturosa*)以及盘羊种群与栖息地的监测与保护,建立了一系列自然保护区,在20世纪末,还将已经在中国灭绝的普氏野马、高鼻羚羊(*Saiga tatarica*)重新引入到中国。

中国政府还积极开展迁徙候鸟的保护。据统计,中国分布有数百种候鸟。每年迁徙季节,大量候鸟途经我国来往迁飞于亚洲、欧洲、非洲、大洋洲和北美洲等数十个国家,其中有超过5,000万只水鸟每年在东亚-澳大利西亚迁徙区迁徙。我国加强了湿地和森林保护,建立了候鸟迁飞安全责任制度,结合候鸟种群及栖息地保护现状,强化落实了巡护、值守等保护管理措施。自20世纪80年代起,中国和日本、澳大利亚分别签署了“中日候鸟保护协定”和“中澳候鸟保护协定”,推动了候鸟研究和保护的国际交流与合作;成立了全国鸟类环志中心(<http://www.chinanbbc.net/>),为开展候鸟的环志工作以及候鸟迁徙数据的分享提供了重要平台。2008年,中国加入了东亚-澳大利西亚候鸟迁飞区伙伴关系(East Asian-Australasian Flyway Partnership),与该候鸟迁飞区的相关国家和地区共同分享在候鸟研究、保护和管理方面的经验。2019年7月,作为东亚-澳大利西亚候鸟迁飞区上最重要的迁徙中转站,中国盐城湿地作为黄(渤)海候鸟栖息地的一部分被列入世界自然遗产。

① 在《保护野生动物迁徙物种公约》附录中,学名标注为 *Uncia uncial*。

中国开展了绿海龟和中华白海豚等海洋洄游物种的保护, 取得了卓有成效的工作。国家主管部门将海龟和白海豚列为国家重点保护野生动物, 将鲸鲨核准为国家重点保护野生动物, 制定了保护规划, 加强了保护执法和科学监测, 建立了海洋和海岛自然保护区, 保护了海龟产卵场, 开展了海龟人工繁殖, 保护白海豚的觅食繁殖海域和洄游通道, 禁止非法捕捞鲸鲨。

3 中国加入《迁徙物种公约》需要进行的相关准备工作

《迁徙物种公约》秘书处及其工作人员曾在不同场合表达了希望中国加入该公约的迫切愿望。中国作为一个大国, 应审时度势, 认真考虑加入该公约, 登上这一国际对话与合作交流的平台, 为世界大国作出表率, 承担保护生物多样性的国际承诺。

2020年2月15–22日, 《迁徙物种公约》第十三次缔约方会议将在印度甘迪纳格尔(Gandhinagar)举行。会议主题是“迁徙物种连接地球, 让我们一起欢

迎它们回家”。我国应当派观察员参加此次会议, 熟悉议题议案和决策流程。观察员归国后, 应向国家主管部门报告有关情况, 主管部门应组织人员讨论研究加入《迁徙物种公约》的可行性和必要性, 分析加入该公约可能的利与弊, 形成报告, 供国务院决策。

综上所述, 我们建议国家有关部门启动有关程序, 尽早加入《迁徙物种公约》。

参考文献

- CMS (2019) Convention on the Conservation of Migratory Species of Wild Animals. <https://www.cms.int/s>. (accessed on 2019-11-28)
- Wilcove DS, Wikelski M (2008) Going, going, gone: Is animal migration disappearing? *PLoS Biology*, 6, e188.
- Xia KB (2015) 36 years of the Convention on the Conservation of Migratory Species of Wild Animals. *World Environment*, (5), 66–69. (in Chinese) [夏堃堡 (2015) 保护迁徙野生动物物种公约36年. *世界环境*, (5), 66–69.]

(责任编辑: 周玉荣)