

ISSN 1005-0094
CODEN SHDUEM

生物多样性

BIODIVERSITY SCIENCE



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

第29卷 第7期
2021年7月

Vol. 29 No. 7
July 2021

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

生物多样性

SHENGWU DUOYANGXING

第29卷 第7期 2021年7月

目次

研究报告

植物多样性

- 865 四川攀西地区云南松群落物种多样性和谱系多样性对紫茎泽兰入侵的影响

陈旭, 王国严, 彭培好, 李景吉, 石松林, 张廷斌

- 875 塔里木荒漠河岸林不同生境群落物种多度分布格局

康佳鹏, 韩路, 冯春晖, 王海珍

- 887 青篱柴通过促进亲和花粉生长而提高传粉精确性

胡德美, 姚仁秀, 陈燕, 游贤松, 王顺雨, 汤晓辛, 王晓月

- 897 中国竹类植物馆藏标本现状与地理分布

许祖昌, 罗亚皇, 秦声远, 朱光福, 李德铎

动物多样性

- 910 2010–2020年中华穿山甲在中国的发现记录及保护现状

孔玥峤, 李晟, 刘宝权, 周佳俊, 李成, 余建平

- 918 川西高原三种雉类与其捕食者赤狐的空间关系

邹博研, 罗概, 朱博伟, 冉江洪, 房超

- 927 人为干扰对溪流鱼类功能多样性及其纵向梯度格局的影响

贺佳云, 张东, 储玲, 严云志

- 938 四川诺水河珍稀水生动物国家级自然保护区鱼类资源现状

梁聪, 刘衍, 王小东, 黎树, 吴波, 向朋, 宋昭彬

- 950 云南高黎贡山地区蝴蝶群落多样性

易浪, 董亚坤, 苗白鸽, 彭艳琼

生物编目

- 960 美国在华采集竹类植物标本的历史(1840–2010年)

吴仁武, 南歆格, 晏海, 杨凡, 史琰, 包志毅

- 971 中国银口天竺鲷属鱼类的分类厘定

俞正森, 宋娜, 本村浩之, 高天翔

综述

- 980 传粉昆虫下降背景下的授粉生态弹性: 内涵、机制和展望

谢正华, 王有琼, 曹军, 王健敏, 安建东

- 995 动物对孢子植物的传播模式及进化意义

王琴, 陈远, 禹洋, 向左甫

封面: 中华穿山甲(*Manis pentadactyla*)曾广泛见于我国长江以南各省, 但由于多种原因, 该物种自20世纪中期以来经历了剧烈的分布区缩减和种群下降。孔玥峤等(见本期910–917页)基于系统的文献检索收集了2010–2020年间我国中华穿山甲的发现记录并绘制了分布点地图, 评估了该物种野生种群分布现状与分布区变化。(摄影: 周佳俊)

BIODIVERSITY SCIENCE

Vol. 29 No. 7 July 2021

CONTENTS

Original Papers

Plant Diversity

- 865 **Effects of taxonomic and phylogenetic diversity of resident *Pinus yunnanensis* communities on *Ageratina adenophora* invasion in the Panxi region, Sichuan Province**

Xu Chen, Guoyan Wang, Peihao Peng, Jingji Li, Songlin Shi and Tingbin Zhang

- 875 **Species abundance distribution in two riparian forests under contrasting environmental regimes in the Tarim Desert**

Jiapeng Kang, Lu Han, Chunhui Feng and Haizhen Wang

- 887 ***Tirpitzia sinensis* improves pollination accuracy by promoting the compatible pollen growth**

Demei Hu, Renxiu Yao, Yan Chen, Xiansong You, Shunyu Wang, Xiaoxin Tang and Xiaoyue Wang

- 897 **Current status of herbarium specimens and geographical distribution of bamboos (Gramineae: Bambusoideae) in China**

Zuchang Xu, Yahuang Luo, Shengyuan Qin, Guangfu Zhu and Dezhu Li

Animal Diversity

- 910 **Distribution records and conservation status of Chinese pangolin (*Manis pentadactyla*) in China during 2010–2020**

Yueqiao Kong, Sheng Li, Baoquan Liu, Jiajun Zhou, Cheng Li and Jianping Yu

- 918 **The spatial distribution relationship between three pheasant species and mutual predator, the red fox (*Vulpes vulpes*), on the Western Sichuan Plateau**

Boyan Zou, Gai Luo, Bawei Zhu, Jianghong Ran and Chao Fang

- 927 **Anthropogenic disturbances affect the functional diversity of stream fishes and its longitudinal patterns in China**

Jiayun He, Dong Zhang, Ling Chu and Yunzhi Yan

- 938 **Status of fish resources in the Sichuan Nuoshuihe Precious Aquatic Animal National Nature Reserve**

Cong Liang, Kan Liu, Xiaodong Wang, Shu Li, Bo Wu, Peng Xiang and Zhaobin Song

- 950 **Diversity of butterfly communities in Gaoligong region of Yunnan**

Lang Yi, Yakun Dong, Baige Miao and Yanqiong Peng

Bioinventories

- 960 **On the history of the bamboo specimen collection in China by American plant collectors (1840–2010)**

Renwu Wu, Xinge Nan, Hai Yan, Fan Yang, Yan Shi and Zhiyi Bao

- 971 **Taxonomic revision of the cardinalfish genus *Jaydia* in China**

Zhengsen Yu, Na Song, Hiroyuki Motomura and Tianxiang Gao

Reviews

- 980 **Ecological resilience of pollination in the face of pollinator decline: Content, mechanism and perspective**

Zhenghua Xie, Youqiong Wang, Jun Cao, Jianmin Wang and Jiandong An

- 995 **Dispersal of spore plants by animal: Patterns and evolutionary significance**

Qin Wang, Yuan Chen, Yang Yu and Zuofu Xiang

Cover Illustration: The Chinese pangolin (*Manis pentadactyla*) was once widespread in most provinces south of the Yangtze River in China. However, since the mid-20th century, wild pangolins in China have experienced dramatic range reduction and population decline due to various reasons. Kong et al conducted a comprehensive literature research on the occurrence records of Chinese pangolins between 2010 and 2020 (for details see pages 910–917 of this issue). They generated the occurrence map and evaluated the population status and distribution range changes of this species in China. (Photograph by Jiajun Zhou)



•研究报告•

四川攀西地区云南松群落物种多样性和谱系多样性对紫茎泽兰入侵的影响

陈旭^{1,2}, 王国严^{1,2*}, 彭培好^{1,2*}, 李景吉^{1,3}, 石松林^{1,2}, 张廷斌^{1,4}

1. 成都理工大学生态资源与景观研究所, 成都 610059; 2. 成都理工大学旅游与城乡规划学院, 成都 610059; 3. 成都理工大学生态环境学院, 成都 610059; 4. 成都理工大学地球科学学院, 成都 610059

摘要: 外来植物入侵严重威胁着入侵地本土植物多样性和生态系统功能, 认识外来物种的入侵机制有助于提高对入侵植物的防控能力。本文以攀西地区云南松(*Pinus yunnanensis*)林下外来入侵植物紫茎泽兰(*Ageratina adenophora*)为研究对象, 基于大量野外群落调查, 从群落可入侵性入手, 分析了环境因子和群落物种多样性、谱系多样性等群落生态学特征对紫茎泽兰入侵的影响。结果表明: 海拔、坡向和火烧强度等环境因子和冠层郁闭度、灌木层盖度等生物因子对研究区紫茎泽兰入侵强度没有显著影响($P > 0.05$); 但群落灌木层物种多样性和草本层组种与紫茎泽兰的亲缘关系显著影响紫茎泽兰的入侵强度($P < 0.05$), 说明灌木层对光照等环境资源的占用和草本层(同层)物种对相似资源的竞争能够在很大程度上抑制紫茎泽兰的入侵。

关键词: 植物入侵; 物种多样性; 净种间亲缘关系指数; 群落可入侵性

陈旭, 王国严, 彭培好, 李景吉, 石松林, 张廷斌 (2021) 四川攀西地区云南松群落物种多样性和谱系多样性对紫茎泽兰入侵的影响. 生物多样性, 29, 865–874. doi: 10.17520/biods.2020485.

Chen X, Wang GY, Peng PH, Li JJ, Shi SL, Zhang TB (2021) Effects of taxonomic and phylogenetic diversity of resident *Pinus yunnanensis* communities on *Ageratina adenophora* invasion in the Panxi region, Sichuan Province. Biodiversity Science, 29, 865–874. doi: 10.17520/biods.2020485.

Effects of taxonomic and phylogenetic diversity of resident *Pinus yunnanensis* communities on *Ageratina adenophora* invasion in the Panxi region, Sichuan Province

Xu Chen^{1,2}, Guoyan Wang^{1,2*}, Peihao Peng^{1,2*}, Jingji Li^{1,3}, Songlin Shi^{1,2}, Tingbin Zhang^{1,4}

1 Institute of Ecological Resources and Landscape Architecture, Chengdu University of Technology, Chengdu 610059

2 College of Tourism and Urban-Rural Planning, Chengdu University of Technology, Chengdu 610059

3 College of Ecological Environment, Chengdu University of Technology, Chengdu 610059

4 College of Earth Sciences, Chengdu University of Technology, Chengdu 610059

ABSTRACT

Aim: Alien plant invasion seriously threatens diversity of native plants and ecosystem function. Understanding the underlying mechanisms of plant invasion could help to prevent and control alien plant invasion.

Methods: In this study, we selected *Ageratina adenophora*, an invasive herb invaded in *Pinus yunnanensis* communities in Panxi region of China, as target species. Based on field investigation, we assessed the effects of environmental factors and community characteristics such as species diversity and phylogenetic diversity on the invasion of *A. adenophora*.

Results: We found that neither environmental factors (i.e. altitude, slope, and fire severity) nor biological factors (i.e. canopy closure and shrub coverage) have significant effect on the intensity of *A. adenophora* invasion. However, our results demonstrate that the invasion intensity of *A. adenophora* was significantly impacted by the species diversity of shrub layer ($P < 0.05$) and the net relatedness index of herb layer to *A. adenophora* ($P < 0.05$).

Conclusion: The communities with higher species diversity of shrub layer and more closely related to *A. adenophora* of

收稿日期: 2020-12-30; 接受日期: 2021-06-04

基金项目: 国家科技部第二次青藏高原综合科学考察研究(2019QZKK0301)、生态环境部生物多样性调查评估(2019HJ2096001006)和国家自然科学基金(31860123)

* 共同通讯作者 Co-authors for correspondence. E-mail: peihaop@163.com; wangguoyan@yeah.net

herb layer were less likely to be invaded, indicating that *A. adenophora* invasion could be inhibited by competition for light with shrubs, and also be inhibited by competition for nutrition and occupation with its closely relatives.

Key words: plant invasion; species diversity; net relatedness index; community invisibility

作为当今世界环境和生态学的研究焦点之一,生物入侵严重威胁被入侵地的生态系统功能、资源可利用性和经济可持续发展(Minteer et al, 2020)。大量研究发现,除了入侵植物自身的生物学特性(Blossey & Notzold, 1995)之外,本土植物群落的可入侵性(invasibility, 即本土群落抵抗外来物种入侵的能力)也是影响外来植物入侵成功与否的关键因素(Alpert et al, 2000)。学界先后提出群落多样性阻抗假说、资源竞争假说等尝试解释本土植物群落的可入侵性(Levine & D'Antonio, 1999; Shea & Chesson, 2002)。

在关于群落可入侵性的经典理论中, Elton (1958)在*The Ecology of Invasions by Animals and Plants*一书中最早提出生物抵抗假说(biotic resistance hypothesis),认为多样性丰富的群落不易被外来物种入侵,该观点得到国内外大量研究的支持(Pimm, 1984; Zhang et al, 2020)。另外,达尔文归化假说(Darwin's naturalization hypothesis, Darwin, 1859)强调近缘种往往具有相近的环境需求和强烈的种间竞争,土著种会抑制其近缘外来种的归化和入侵,因而本土植物群落对外来物种的抵抗力可能受群落组分种(即群落内物种组成)与入侵种的谱系距离(群落系统发育支长)影响。根据以上理论可以推测,具有较高的物种多样性和与入侵种较近谱系距离的本土群落对入侵有更强的抵抗力。但这一论点仍缺乏针对不同生态系统和入侵物种的野外数据的广泛验证。

紫茎泽兰(*Ageratina adenophora*)为菊科紫茎泽兰属的多年生半灌木,原产墨西哥、哥斯达黎加一带(O'Sullivan, 1979),作为外来入侵植物最早于1944年在澳大利亚昆士兰岛被报道(Auld, 1970)。20世纪50、60年代曾作为观赏植物引种到欧洲、亚洲等,因较强的抗逆性和广泛的生态适应性,已经广布于世界多个热带、亚热带地区(Poudel et al, 2019)。20世纪40年代前后,紫茎泽兰由中缅边境传入我国云南,其后在广西、四川等地迅速扩散,位居我国2003年公布的第一批外来入侵物种名单之

首(强胜, 1998)。在其入侵区,紫茎泽兰多以单优种群出现,连片密集分布,严重破坏当地生态环境(Poudel et al, 2019)。控制紫茎泽兰的入侵是我国西南地区生态环境保护的重要任务之一。认识不同群落结构对紫茎泽兰入侵的抵抗力,探索基于群落学的入侵植物防控策略,对区域生态环境保护具有重要意义。

目前国内外学者已对紫茎泽兰开展了种群分布与扩散特征(Horvitz et al, 2014; Zhu et al, 2007)、分子生物学特征(桂富荣, 2006)及人工防除技术(Wan et al, 2010)等研究,但关于本土植物群落可入侵性的研究资料仍较为匮乏。云南松(*Pinus yunnanensis*)林为我国西南地区主要森林类型之一,该区域是我国天然林资源保护和长江防护林工程的重点地区,对区域水源涵养和生态环境维持具有重要意义。然而近年来云南松林下遭遇紫茎泽兰的入侵,给当地自然景观、生态系统功能和社会经济带来严重危害。本研究以攀西地区云南松群落为研究对象,从群落生态学入手研究紫茎泽兰入侵强度与环境因子、群落物种多样性和谱系多样性的关系,探索紫茎泽兰在攀西地区的生态入侵机制。主要回答以下问题:(1)物种多样性高的群落中紫茎泽兰的入侵强度是否更低?(2)组分种与紫茎泽兰亲缘关系更近的群落中紫茎泽兰入侵强度是否更低?以期为我国西南地区紫茎泽兰的有效防控、森林资源的科学管理与生物多样性保护提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

研究区为横断山脉东缘的攀西地区(攀枝花市和凉山彝族自治州的简称, 100°15'–103°35' E, 26°03'–29°27' N),位于青藏高原、四川盆地和云贵高原的过渡带,地形复杂,地势西北高、东南低。该区为典型的亚热带季风气候区,年平均气温约14–20℃,年平均降水量700–1,400 mm(张利平等, 2020)。

20世纪50年代以来, 因大规模开垦、砍伐等人类活动, 攀西地区亚热带常绿阔叶林遭到严重破坏, 取而代之的是90年代人工种植或者飞播造林形成的云南松林, 其群落结构较为单一(汪建云等, 2015)。20世纪80年代初, 紫茎泽兰从云南省自然传播到攀枝花盐边县, 随后在凉山州盐源、德昌县等地快速扩散(侯太平, 2000), 现已在攀西地区广泛入侵林地、草地和农田等, 成为危害农林业生产最严重的入侵物种之一(周俗和谢永良, 1999)。紫茎泽兰多分布在海拔1,000–2,000 m、年均温12.5–19.3°C、水源丰富的河谷、林缘等环境中(周俗和谢永良, 1999), 适应能力极强, 在林隙、草地、沟边和荒坡等都能生长。一旦入侵后它会迅速排挤本土植物, 易形成单优群落, 给造林工程和生态系统功能造成极大威胁(刘伦辉等, 1985)。

1.2 样地设置

以攀西地区为主要研究区域, 向北延伸至雅安市石棉县, 南北跨度约320 km, 海拔1,015–2,278 m。根据遥感影像布设样方点(图1), 以充分代表该区域地形环境特征和云南松林分状况。2019年12月, 根据布设的样方点, 利用GPS结合实地踏查情况共调查40个样地, 每个样地面积10 m × 10 m, 按对角线取样法设置2个5 m × 5 m的灌木样方, 并在每个灌木样方内随机选取1个1 m × 1 m草本样方。

1.3 群落调查

对乔木层进行每木检尺, 记录物种、胸径、株数和郁闭度等; 对灌木层和草本层植物鉴定到种, 记录每个物种的多度、高度、频度和盖度; 记录每个样方的地理坐标和海拔; 用罗盘仪测量坡向、坡度; 用土壤水分测定仪(Takeme-10, 哲勤科技有限公司, 大连)随机选取样方内5个点测量土壤5 cm处的温度和湿度(土壤温、湿度于2020年11月复查1次, 取两次调查平均值)。

因调查区域多处样地有不同程度火烧痕迹, 故参照刘经伦等(2019)并结合实际将火烧强度按火烧高度和面积分为4级: (1)未被火烧, 无痕迹; (2)轻度火烧, 火烧高度 < 1 m, 面积 < 0.3 m²; (3)中度火烧, 火烧高度为1–2 m, 面积为0.3–0.6 m²; (4)重度火烧, 火烧高度 > 2 m, 面积 > 0.6 m²。

参考张修玉等(2010)的方法, 野外调查群落以紫茎泽兰盖度代表群落入侵强度, 并划分为未入侵

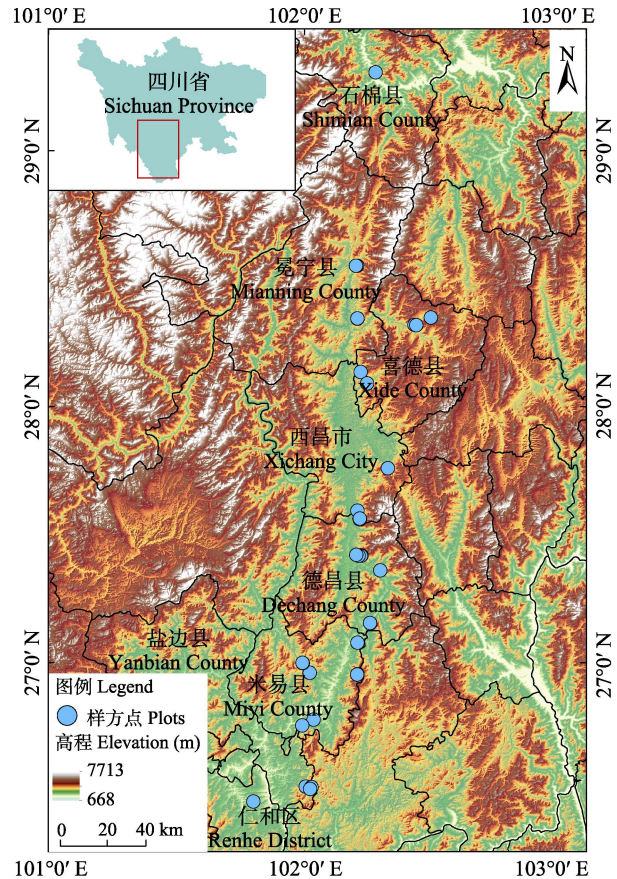


图1 四川省攀西地区样方位置分布图

Fig. 1 Distribution map of the sample plots in the Panxi region, Sichuan Province

(完全以本土植物为优势)、轻度入侵(紫茎泽兰零星分布, 其盖度 < 20%)、中度入侵(紫茎泽兰与本土植物共存, 其盖度20%–60%)、重度入侵(紫茎泽兰为优势种群, 其盖度 > 60%) 4个等级。

1.4 重要值

采用重要值(importance value, IV)表示某一物种在群落中的重要性(方精云等, 2009):

$$\text{乔木层重要值} = (\text{相对密度} + \text{相对高度} + \text{相对优势度})/3 \quad (1)$$

$$\text{灌木层重要值} = (\text{相对密度} + \text{相对高度} + \text{相对频度} + \text{相对盖度})/4 \quad (2)$$

$$\text{草本层重要值} = (\text{相对密度} + \text{相对高度} + \text{相对频度} + \text{相对盖度})/4 \quad (3)$$

由于研究区乔木层是以云南松为主的单优群落, 结构简单, 云南松重要值多接近于1, 因此未计算乔木层的物种多样性和谱系多样性, 仅将冠层郁闭度作为环境因子之一纳入统计分析。

1.5 物种多样性

$$\text{Shannon-Wiener指数: } H = -\sum_{i=1}^S P_i \ln P_i \quad (4)$$

式中, S 为样方的物种数, P_i 为第 i 个物种的重要值。

1.6 谱系多样性

1.6.1 群落谱系树的构建

参照《中国植物志》在线网站(<http://www.iplant.cn/>)和The Plant List网站(<http://www.theplantlist.org/>)对物种名进行校对。将调查的全部物种按科/属/种的格式输入到网页版PhyloMatic软件, 运用数据库Zanne2014构建群落谱系树, 生成基于APG III分类系统且具有进化支长的系统发育树框架。由于蕨类植物和裸子植物易导致谱系支长过长, 另外, 蕨类植物总物种数 < 4种且重要值小于1%, 故在谱系运算中将其去除。

1.6.2 谱系结构指数

为了检验群落谱系结构对外来植物入侵是否具有抵抗力, 本文采用Metz等(2010)的方法, 使用净种间亲缘关系指数(net relatedness index, NRI)代表物种间亲缘关系。假定样地中调查的所有物种组成局域物种库, 先计算出小样方内目标物种与其他物种的平均观测谱系距离, 保持物种数量与物种个体数不变, 将小样方内物种从物种库中随机抽取9,999次, 从而获得该小样方中物种在随机零模型下的期望谱系距离, 然后利用随机分布结果计算出小样方内期望谱系距离的平均值和标准差。NRI计算公式如下:

$$\text{NRI} = -1 \times (\text{平均观测谱系距离} - \text{平均期望谱系距离}) / \text{平均期望谱系距离标准差} \quad (5)$$

需要注意的是, 本研究除了采用Webb等(2002)的群落净种间亲缘关系指数(代表群落中任意两个物种对的平均谱系距离), 还参考Metz等(2010)采用目标物种净种间亲缘关系指数(NRI_{ob}), 该指数代表的是小样方内目标物种与群落中与其亲缘关系最近的一个物种的谱系距离, 而不是任意物种对最小谱系距离的平均值。它的值越大, 表示与目标物种间的亲缘关系越近, 基于植物性状保守性的假设, 亲缘关系越近的种对相似环境的适应能力越接近, 生态位也越相近(Cadotte et al, 2018)。本研究以紫茎泽兰作为目标物种计算群落的目标物种净种间亲缘关系指数。

净种间亲缘关系指数的计算利用R 4.0.2软件picante包(Kembel et al, 2010)完成。

1.7 统计分析

本研究分析的环境因子有10个, 包括海拔、纬度、坡向、坡度、火烧强度、土壤湿度、土壤温度、冠层郁闭度、灌木层和草本层(非紫茎泽兰)盖度; 生物因子包括灌木层和草本层的Shannon-Wiener指数、群落净种间亲缘关系指数和目标物种净种间亲缘关系指数。

为减少环境因子数量对模型解释度的稀释, 首先采用主成分分析(principal component analysis, PCA)方法提取表征样地特征的主要环境因子。以紫茎泽兰入侵盖度为因变量, 主成分分析所得主要环境因子轴和群落生物因子作为自变量, 进行广义线性模型(generalized linear models, GLMs, Dobson, 1990)分析。由于盖度数据为百分比, 无法满足正态分布假设, 因而参考Warton和Hui (2011)的方法, 在广义线性模型分析时采用逻辑斯蒂回归方法进行计算。

利用R 4.0.2软件lme4 (Bates et al, 2015)、vegan (Oksanen et al, 2019)、car (Fox & Weisberg, 2019)和ggplot2包(Wickham, 2016)等进行模型分析和图形绘制。

2 结果

2.1 群落基本特征

40个样地共调查到植物114种, 隶属于43科97属。其中, 乔木13科18属21种, 以云南松、栓皮栎(*Quercus variabilis*)、无患子(*Sapindus saponaria*)、槲栎(*Quercus aliena*)、珍珠花(*Lyonia ovalifolia*)占优势; 灌木49种, 隶属27科41属, 主要有矮高山栎(*Quercus monimotricha*)、斑鸠菊(*Vernonia esculenta*)、扁刺蔷薇(*Rosa sweginzowii*)、扁核木(*Prinsepia utilis*)、插田泡(*Rubus coreanus*)等; 草本44种, 隶属19科42属, 主要有紫茎泽兰、黄茅(*Heteropogon contortus*)、云南兔儿风(*Ainsliaea yunnanensis*)、白莲蒿(*Artemisia stechmanniana*)、野青茅(*Deyeuxia pyramidalis*)等。

2.2 环境因子与紫茎泽兰入侵强度

对10个代表云南松群落的环境变量进行主成分分析, 最终得到2个主成分(表1)。其中, 第一主成分反映云南松群落土壤温度和土壤湿度因子, 解释

了57.85%的环境因子变异;第二主成分反映群落林分郁闭度和草本层盖度因子,解释了23.46%的环境因子变异。将第一主成分和第二主成分轴(共包含10个环境因子81.31%的变异)代入上述回归模型中进行分析。

广义线性回归结果表明:第一主成分和第二主成分轴表征的海拔、坡向和火烧强度等环境因子与紫茎泽兰入侵强度无显著作用关系(表2, $P > 0.05$),表明在研究范围(26.46°–29.31° N、海拔1,015–2,278 m)内,海拔、坡向和火烧强度等环境因子对紫茎泽兰入侵强度没有显著影响。

2.3 物种多样性指数与紫茎泽兰入侵强度

广义线性模型分析结果显示,草本层Shannon-Wiener指数与紫茎泽兰入侵强度没有显著关系(表2, $\chi^2 = 1.99, P > 0.05$),但灌木层Shannon-Wiener指数与紫茎泽兰入侵强度呈显著负相关关系,即灌木层Shannon-Wiener指数越高,紫茎泽兰入侵强度越低(表2, $\chi^2 = 4.06, P < 0.05$),紫茎泽兰入侵强度随灌木层Shannon-Wiener指数的升高而降低(图2a)。调查结果显示:S2、S7等样地灌木层Shannon-Wiener指数较高(分别是2.26和2.19),物种丰富度 > 15 ,群落内主要灌木物种有矮高山栎、野拔子(*Elsholtzia rugulosa*)、金丝梅(*Hypericum patulum*)、密花合耳菊(*Synotis cappa*)、珍珠花等,尽管群落周边路缘有紫茎泽兰分布,但群落内没有发现紫茎泽兰;S32、S33等样地Shannon-Wiener指数较低(分别是0.40和0.14),灌木层仅有2个种:野拔子和圆锥山蚂蝗(*Desmodium elegans*),群落内紫茎泽兰盖度均达90%以上。

2.4 NRI指数与紫茎泽兰入侵强度

模型显示,灌木层的群落净种间亲缘关系指数、目标物种净种间亲缘关系指数和草本层的群落净种间亲缘关系指数与紫茎泽兰的入侵强度没有显著关系(表2, $P > 0.05$),但草本层目标物种净种间亲缘关系指数与入侵强度呈显著负相关关系(表2, $\chi^2 = 4.28, P < 0.05$),即同层物种与紫茎泽兰亲缘关系(重要值为权重)越近,紫茎泽兰入侵强度越低(图2b)。该结果与实际调查基本吻合:未入侵群落中主要物种有千里光(*Senecio scandens*)、密花合耳菊、云南兔儿风、蛛毛香青(*Anaphalis busua*)、鬼针草(*Bidens pilosa*)、白莲蒿等,同为菊科植物;而重度入侵群落中与紫茎泽兰亲缘关系相对较近的物种较少。

表1 云南松群落环境变量在2个主成分上的载荷值

Table 1 Environmental variables loadings on the first two principal components (PC) in *Pinus yunnanensis* communities

环境变量 Environmental variables	PC1	PC2
海拔 Altitude	0.29	-0.43
纬度 Latitude	-0.42	-0.13
坡向 Aspect	0.25	-0.21
坡度 Slope	-0.26	0.34
土壤温度 Soil temperature	0.51	-
土壤湿度 Soil moisture	0.53	-
火烧强度 Fire intensity	0.17	0.36
冠层郁闭度 Canopy closure	-	-0.46
灌木层盖度 Shrub coverage	-	-0.25
草本层盖度 Herb coverage	0.17	0.47
变异解释量 Proportion of variance (%)	57.85	23.46

表2 攀西地区云南松林环境因子和生物因子对紫茎泽兰入侵强度的影响

Table 2 Effects of environmental and biological factors on the invasion of *Ageratina adenophora* in *Pinus yunnanensis* forests in Panxi region

因子 Factor	数值范围 Numerical ranges	χ^2	P
第一主成分 First principal component	-3.35 to 3.16	0.23	0.63
第二主成分 Second principal component	-3.02 to 3.43	0.72	0.39
灌木层Shannon-Wiener指数 Shannon-Wiener index of shrub layer	0.14–2.26	4.06	0.04*
灌木层净种间亲缘关系指数 Net relatedness index of shrub layer	-1.27 to 3.11	0.46	0.49
灌木层目标物种净种间亲缘关系指数 Net relatedness index of shrub layer to the target species	-1.29 to 2.39	0.05	0.81
草本层Shannon-Wiener指数 Shannon-Wiener index of herb layer	0.93–2.37	1.99	0.15
草本层群落净种间亲缘关系指数 Net relatedness index of herb layer	-1.32 to 1.31	3.21	0.07
草本层目标物种净种间亲缘关系指数 Net relatedness index of herb layer to the target species	-1.74 to 1.44	4.28	0.03*

* $P < 0.05$.

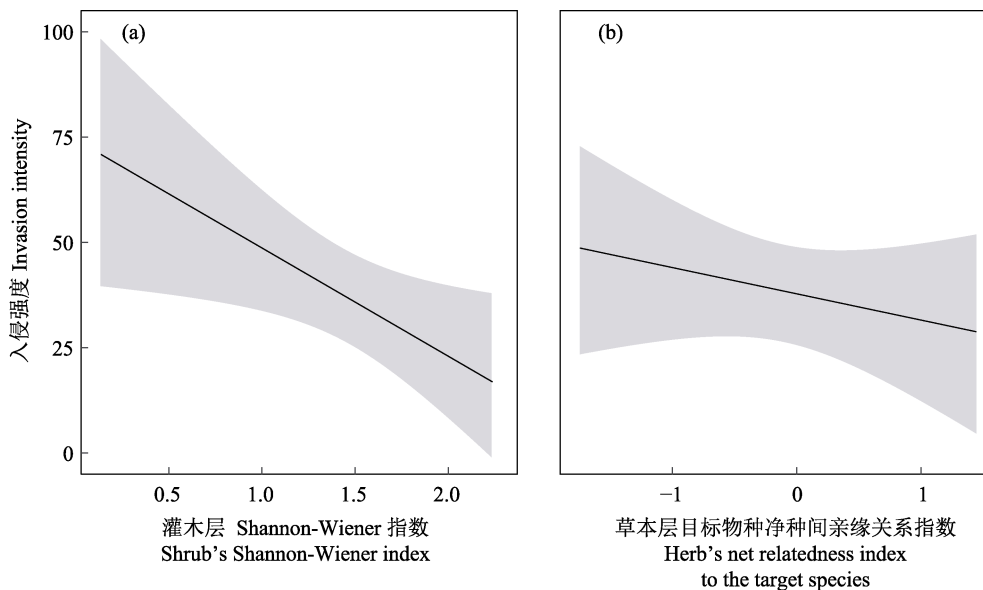


图2 灌木层Shannon-Wiener指数(a)、草本层目标物种净种间亲缘关系指数(b)对紫茎泽兰入侵影响的预测曲线
Fig. 2 Prediction curves of the effects of Shannon-Wiener index of shrub layer (a) and the net relatedness index of herb layer to the target species (b) on the invasion of *Ageratina adenophora*

3 讨论

大量研究表明,物种多样性对外来植物入侵有一定的指示作用(吴昊等, 2020; 张文馨等, 2020),而群落谱系多样性从亲缘关系角度解释了本土与外来物种之间的关系(Elton, 1958; Webb et al, 2002),可能对本土群落的可入侵性具有重要影响。本研究基于大量野外调查,分析了攀西地区云南松群落环境因子、物种多样性和谱系多样性对紫茎泽兰入侵的影响。

本研究结果表明,灌木层物种多样性越高,紫茎泽兰入侵强度越低(图2a, 表2, $P < 0.05$),表明较高的灌木层物种多样性有助于抑制外来物种的入侵。Symstad (2000)提出多样性高的群落内各个物种能够充分利用现有的资源,留给外来物种的空余生态位大大减少,降低了入侵发生的概率。这符合空余生态位假说(empty niche hypothesis),即因种间竞争激烈,群落内可利用资源较少,导致外来物种难以进入(Hierro et al, 2005)。张震等(2010)通过对入侵植物飞机草(*Chromolaena odorata*)本土(墨西哥)和入侵地(中国)的群落调查发现,随着群落中本土物种数量的上升,飞机草的株数呈下降趋势,群落可入侵性降低;吴昊等(2020)以人工构建群落的方式,探讨了物种多样性对喜旱莲子草(*Alternanthera philoxeroides*)入侵的影响,发现高水平的物种多样

性能够阻止其入侵。但也有学者认为物种多样性越高,群落结构越脆弱,反而有利于外来物种入侵(Stachowicz et al, 1999),对于这种差异,Crawley等(1999)提出随着研究尺度变大,物种多样性对入侵植物的负效应被复杂的外部因素模糊,群落某些微环境有利于外来物种入侵。本文基于区域尺度野外调查发现,群落内空间上高于紫茎泽兰的灌木层物种多样性越丰富,紫茎泽兰的入侵强度越低,即复杂的灌木层对光照资源的利用越充分,留给相对喜光的紫茎泽兰的光照资源就有限,从而限制其入侵,该结论支持生物抵抗假说(Elton, 1958)。

群落净种间亲缘关系指数对紫茎泽兰入侵强度无影响(表2, $P > 0.05$),但草本层目标物种净种间亲缘关系指数显著影响紫茎泽兰的入侵强度(图2b, 表2, $P < 0.05$),即群落垂直结构上的同层组种与紫茎泽兰亲缘关系越近,对外来植物入侵的抵抗力也越强。达尔文归化假说(Darwin, 1859)指出亲缘关系相近的物种对光照、水分和土壤养分等资源需求相似,种间竞争作用更强,在含有同属本土种的地方,被引入的外来植物建立种群的可能性减少,即亲缘关系相近物种竞争排斥作用更大。近年来,以物种亲缘关系为基础的群落谱系结构逐渐被应用于植物入侵机制的研究(Li et al, 2015; El-Barougy et al, 2020),Strauss等(2006)和Miller等(2016)先后分析了草原、森林群落的谱系结构,发现群落谱系结

构越聚集, 抵抗外来物种入侵的能力越强, 证明了群落总体谱系多样性对植物入侵的影响。然而 Liendo 等(2021)发现群落谱系结构对外来植物入侵没有显著影响。El-Barougy 等(2020)认为入侵植物与本土群落植物的相似性可能对本土群落的入侵抵抗力有更好的预测作用, 用平均谱系距离(mean phylogenetic distance, MPD)计算入侵物种与本土物种的亲缘关系远近, 解释了生态位相似性对物种入侵的抑制/促进作用。但是平均谱系距离也存在一些缺陷, 即与物种丰富度(species richness)具有较强的关联性 (Swenson, 2014), 因此本研究在 El-Barougy 等(2020)的基础上, 采用基于平均谱系距离的目标物种净种间亲缘关系指数, 剔除了物种丰富度的影响。通过研究发现, 虽然传统的群落整体谱系多样性指数对紫茎泽兰入侵无影响, 但同层物种与紫茎泽兰亲缘关系越近, 紫茎泽兰入侵强度越弱, 表明群落中相同生活型近缘种之间的相似性限制对外来植物入侵具有抵抗力。

另外, 云南松群落灌木层、草本层群落净种间亲缘关系指数在0上下波动(表2), 未表现出显著的谱系聚集或发散规律, 且与紫茎泽兰的入侵强度并无显著关系, 说明群落整体的谱系结构所反映的群落整体谱系关系对特定物种间的竞争关系表征能力有限, 因而群落净种间亲缘关系指数与紫茎泽兰的入侵强度并无显著关系, 而本文采用的目标物种净种间亲缘关系指数可以有效弥补其缺陷。此外, 近年来已有越来越多的研究基于群落功能多样性(functional diversity)来解释外来植物的入侵机制 (Pokorny et al, 2005), 并得到学界的认可。本研究中相同生活型近缘种的抑制作用可能与功能性状和资源获取方式有紧密联系, 在未来的研究中有必要借助功能多样性方法从不同角度继续深入开展紫茎泽兰的群落入侵机制研究。

影响群落中生物入侵的因子包括生物和非生物因素, 生物因素主要包括种间互利和竞争等; 非生物因素包括气温、降水、土壤及光照等 (Halpern & Underwood, 2006)。Alpert 等(2000)发现海拔、水分、火灾强度等环境因子对植物入侵有显著影响, 万方浩等(2002)和汪建云等(2015)对云南松林下紫茎泽兰的入侵研究发现, 紫茎泽兰株高、株丛数等随坡度、土壤水分的增加而增加。但本研究并未发现海拔、坡向和火烧强度等环境因子对研究区

域内紫茎泽兰入侵强度明显的作用规律, 可能与以下原因有关: 首先, 紫茎泽兰本身有较强的表型可塑性和适应性, 加之入侵该地区已有数十年, 使紫茎泽兰具有较宽的生态幅和更好的环境耐受性, 可以占据更广阔的地理范围和多样化的生境。其次, 尺度对群落学研究结果具有重要影响, Lu 和 Ma (2005)对我国西南地区外来物种入侵的研究发现, 小尺度范围内(25 m²)物种多样性影响群落可入侵性, 而在稍大尺度范围(400 m²)则环境因子影响群落的可入侵性。因此, 本研究中未发现海拔等环境因子对紫茎泽兰入侵的限制作用可能与调查的环境梯度范围和空间尺度有关。


云南松林天然更新容易, 是迹地更新和荒山造林主要树种。攀西地区现有云南松是在亚热带常绿阔叶林破坏后天然或人工更新起来的次生林, 对川西地区水土保持具有重要意义。但境内云南松林近80%为纯林, 林分年轻, 群落结构单一, 生物多样性低, 生物种群间相互作用弱, 对外来物种的抵抗能力较差(蔡年辉等, 2007)。而紫茎泽兰因其极强的繁殖能力和表型可塑性(Poudel et al, 2019), 对我国西南森林群落结构和生态系统功能造成了严重威胁。本研究结果表明, 本土植物群落结构包括物种多样性和谱系多样性等影响紫茎泽兰的入侵: 灌木层物种多样性高、草本层(同层)物种与紫茎泽兰亲缘关系更近的群落具有更强的入侵抵抗力。本研究结果对我国西南地区人工林管理具有重要的启示意义: 在紫茎泽兰入侵风险区的人工林的经营管理中可调整林分树种组成以提高群落的入侵抵抗力, 可通过人工播种等手段提高林下灌木层的物种多样性和草本层本土同科近缘种的比例, 加强群落内部竞争和资源占用, 可能有助于提高本土植物群落抵御紫茎泽兰入侵的能力。


另外, 紫茎泽兰入侵强度可能与入侵时间有关 (Thuiller et al, 2006)。紫茎泽兰在我国自南向北蔓延(强胜, 1998), 国家农业部2002年组织调查了包括紫茎泽兰在内的有害植物并描述了紫茎泽兰分布扩散的大致情况(卢志军, 2005), 但本研究的尺度主要涉及县、乡镇及以下单元, 难以获得相对应的入侵时间记录, 在未来的研究中可以考虑通过分枝结构的年龄分析(于兴军, 2005)、分子标记(桂富荣, 2006)等手段将入侵时间加入模型。此外, 考虑到紫茎泽兰极强的入侵能力, 在未来研究中, 还应该开


展室内及野外控制实验研究,以加强生物入侵理论的实验验证并明确其背后的生态学过程与机制。


致谢: 成都理工大学张晓娟、王廷茹、唐自豪、张萌、车路璐和谢成晟参加了野外调查工作,赵管乐和卢韩好帮助绘制了样方位置分布图;中国科学院东北地理与农业生态研究所刘艳杰老师、本文责任编辑和两位外审专家等对论文提出了宝贵意见,在此一并致谢。


ORCID

王国严  <https://orcid.org/0000-0003-2461-339X>

彭培好  <https://orcid.org/0000-0001-7272-8904>

李景吉  <https://orcid.org/0000-0002-0611-1364>

石松林  <https://orcid.org/0000-0003-2647-045X>

张廷斌  <https://orcid.org/0000-0002-2480-9774>

参考文献

- Alpert P, Bone E, Holzapfel C (2000) Invasiveness, invasibility and the role of environmental stress in the spread of non-native plants. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 3, 52–66.
- Auld BA (1970) *Eupatorium* weed species in Australia. *Pest Articles & News Summaries*, 16, 82–86.
- Bates D, Mächler M, Bolker B, Walker S (2015) Fitting linear mixed-effects models using lme4. *Journal of Statistical Software*, 67, 1–48.
- Blossey B, Notzold R (1995) Evolution of increased competitive ability in invasive nonindigenous plants: A hypothesis. *Journal of Ecology*, 83, 887–889.
- Cadotte MW, Campbell SE, Li SP, Sodhi DS, Mandrak NE (2018) Preadaptation and naturalization of nonnative species: Darwin's two fundamental insights into species invasion. *Annual Review of Plant Biology*, 69, 661–684.
- Cai NH, Li GQ, Zhu CF, Huang YX, Li JN, Zhao WD (2007) A comparison study on the community structure between artificial and natural forests of *Pinus yunnanensis*. *Journal of Northwest Forestry University*, 22(2), 1–4, 163. (in Chinese with English abstract) [蔡年辉, 李根前, 朱存福, 黄永祥, 李俊楠, 赵文东 (2007) 云南松人工林与天然林群落结构的比较研究. 西北林学院学报, 22(2), 1–4, 163.]
- Crawley MJ, Brown SL, Heard MS, Edwards GR (1999) Invasion-resistance in experimental grassland communities: Species richness or species identity? *Ecology Letters*, 2, 140–148.
- Darwin C (1859) *On the Origin of Species*. John Murray, London.
- Dobson AJ (1990) *An Introduction to Generalized Linear Models*. Chapman and Hall, London.
- El-Barougy R, MacIvor JS, Arnillas CA, Nada RM, Khedr AHA, Cadotte MW (2020) Richness, phylogenetic diversity, and abundance all have positive effects on invader performance in an arid ecosystem. *Ecosphere*, 11, e03045.
- Elton CS (1958) *The Ecology of Invasions by Animals and Plants*. University of Chicago Press, Chicago.
- Fang JY, Wang XP, Shen ZH, Tang ZY, He JS, Yu D, Jiang Y, Wang ZH, Zheng CY, Zhu JL, Guo ZD (2009) Methods and protocols for plant community inventory. *Biodiversity Science*, 17, 533–548. (in Chinese with English abstract) [方精云, 王襄平, 沈泽昊, 唐志尧, 贺金生, 于丹, 江源, 王志恒, 郑成洋, 朱江玲, 郭兆迪 (2009) 植物群落清查的主要内容、方法和技术规范. 生物多样性, 17, 533–548.]
- Fox J, Weisberg S (2019) *An R Companion to Applied Regression*, 3rd edn. Thousand Oaks CA, Sage. <https://socialsciences.mcmaster.ca/jfox/Books/Companion/>. (accessed 2020-12-25)
- Gui FR (2006) Genetic Diversity and Population Structure *Ageratina adenophora* Spreng. (Asteraceae) in China. PhD dissertation, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing. (in Chinese with English abstract) [桂富荣 (2006) 紫茎泽兰的遗传多样性及其种群结构分析. 博士学位论文, 中国农业科学院, 北京.]
- Halpern SL, Underwood N (2006) Approaches for testing herbivore effects on plant population dynamics. *Journal of Applied Ecology*, 43, 922–929.
- Hierro JL, Maron JL, Callaway RM (2005) A biogeographical approach to plant invasions: The importance of studying exotics in their introduced and native range. *Journal of Ecology*, 93, 5–15.
- Horvitz N, Wang R, Zhu M, Wan FH, Nathan R (2014) A simple modeling approach to elucidate the main transport processes and predict invasive spread: River-mediated invasion of *Ageratina adenophora* in China. *Water Resources Research*, 50, 9738–9747.
- Hou TP (2000) Study on the Active Substances and Preparations of Poisonous Grassland Plant *Eupatorium adenophorum*. PhD dissertation, Gansu Agricultural University, Lanzhou. (in Chinese with English abstract) [侯太平 (2000) 草地有毒植物紫茎泽兰灭蚜活性物质及制剂研究. 博士学位论文, 甘肃农业大学, 兰州.]
- Kembel SW, Cowan PD, Helmus MR, Cornwell WK, Morlon H, Ackerly DD, Blomberg SP, Webb CO (2010) Picante: R tools for integrating phylogenies and ecology. *Bioinformatics*, 26, 1463–1464.
- Levine JM, D'Antonio CM (1999) Elton revisited: A review of evidence linking diversity and invasibility. *Oikos*, 87, 15–26.
- Li SP, Cadotte MW, Meiners SJ, Hua ZS, Shu HY, Li JT, Shu WS (2015) The effects of phylogenetic relatedness on invasion success and impact: Deconstructing Darwin's naturalisation conundrum. *Ecology Letters*, 18, 1285–1292.
- Liendo D, Biurrun I, Campos JA, García-Mijangos I, Pearman PB (2021) Effects of disturbance and alien plants on the

- phylogenetic structure of riverine communities. *Journal of Vegetation Science*, 32, e12933.
- Liu JL, Ai W, Chen WH, Niu YD (2019) Restoration of *Pinus yunnanensis* forest after fire and flora analysis of substitute tree species in Daxi Mountain. *Journal of Agricultural Catastrophology*, 9, 43–44. (in Chinese with English abstract) [刘经伦, 艾薇, 陈文华, 牛源东 (2019) 大西山云南松林火灾后的恢复情况及替代树种区系分析. *农业灾害研究*, 9, 43–44.]
- Liu LH, Xie SC, Zhang JH (1985) Studies on the distribution, harmfulness and control of *Eupatorium adenophorum* Spreng. *Acta Ecologica Sinica*, 5, 1–6. (in Chinese with English abstract) [刘伦辉, 谢寿昌, 张建华 (1985) 紫茎泽兰在我国的分布、危害与防除途径的探讨. *生态学报*, 5, 1–6.]
- Lu ZJ (2005) Plant Community Resistance to the Invasion of Croftonweed (*Eupatorium adenophorum*) in Southwest China. PhD dissertation, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing. (in Chinese with English abstract) [卢志军 (2005) 中国西南地区植物群落的可入侵性与紫茎泽兰的入侵. 博士学位论文, 中国科学院植物研究所, 北京.]
- Lu ZJ, Ma KP (2005) Scale dependent relationships between native plant diversity and the invasion of croftonweed (*Eupatorium adenophorum*) in southwest China. *Weed Science*, 53, 600–604.
- Metz MR, Sousa WP, Valencia R (2010) Widespread density-dependent seedling mortality promotes species coexistence in a highly diverse Amazonian rain forest. *Ecology*, 91, 3675–3685.
- Miller JT, Hui C, Thornhill AH, Gallien L, Le Roux JJ, Richardson DM (2016) Is invasion success of Australian trees mediated by their native biogeography, phylogenetic history, or both? *AoB PLANTS*, 9, plw080.
- Minteer CR, Smith MC, Madeira P, Goosem C, Zonneveld R, Makinson J, Wheeler GS, Purcell M (2020) Is biological control for earleaf acacia (*Acacia auriculiformis*) feasible in the United States? *Biocontrol Science and Technology*, 30, 1275–1299.
- O'Sullivan BM (1979) Crofton weed (*Eupatorium adenophorum*) toxicity in horses. *Australian Veterinary Journal*, 55, 19–21.
- Oksanen J, Guillaume FB, Michael F, Roeland K, Pierre L, Dan M, Minchin PR, O'Hara RB, Gavin LS, Peter S, Henry HS, Szoecs E, Wagner H (2019) *Vegan: Community Ecology Package*. R package version 2.5-6. <https://CRAN.R-project.org/package=vegan/>. (accessed 2020-12-25)
- Pimm SL (1984) The complexity and stability of ecosystems. *Nature*, 307, 321–326.
- Pokorný ML, Sheley RL, Zabinski CA, Engel RE, Svejcar TJ, Borkowski JJ (2005) Plant functional group diversity as a mechanism for invasion resistance. *Restoration Ecology*, 13, 448–459.
- Poudel AS, Jha PK, Shrestha BB, Muniappan R (2019) Biology and management of the invasive weed *Ageratina adenophora* (Asteraceae): Current state of knowledge and future research needs. *Weed Research*, 59, 79–92.
- Qiang S (1998) The history and status of the study on crofton weed (*Eupatorium adenophorum* Spreng.) A worst worldwide weed. *Journal of Wuhan Botanical Research*, 16, 366–372. (in Chinese) [强胜 (1998) 世界性恶性杂草——紫茎泽兰研究的历史及现状. *武汉植物学研究*, 16, 366–372.]
- Shea K, Chesson P (2002) Community ecology theory as a framework for biological invasions. *Trends in Ecology and Evolution*, 17, 170–176.
- Stachowicz JJ, Whitlatch RB, Osman RW (1999) Species diversity and invasion resistance in a marine ecosystem. *Science*, 286, 1577–1579.
- Strauss SY, Webb CO, Salamin N (2006) Exotic taxa less related to native species are more invasive. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 103, 5841–5845.
- Swenson NG (2014) *Functional and Phylogenetic Ecology in R*, pp. 85–108. Springer, New York.
- Symstad AJ (2000) A test of the effects of functional group richness and composition on grassland invasibility. *Ecology*, 81, 99–109.
- Thuiller W, Richardson DM, Rouget M, Procheş S, Wilson JRU (2006) Interactions between environment, species traits, and human uses describe patterns of plant invasions. *Ecology*, 87, 1755–1769.
- Wan FH, Guo JY, Wang DH (2002) Alien invasive species in China: Their damages and management strategies. *Biodiversity Science*, 10, 119–125. (in Chinese with English abstract) [万方浩, 郭建英, 王德辉 (2002) 中国外来入侵生物的危害与管理对策. *生物多样性*, 10, 119–125.]
- Wan FH, Liu WX, Guo JY, Qiang S, Li BP, Wang JJ, Yang GQ, Niu HB, Gui FR, Huang WK, Jiang ZL, Wang WQ (2010) Invasive mechanism and control strategy of *Ageratina adenophora* (Sprengel). *Science China: Life Sciences*, 53, 1291–1298.
- Wang JY, Yang YQ, Chen WH, Yang LH (2015) Study on AIS-*Ageratina adenophora* population of *Pinus yunnanensis* pure forest from Longyang region, Baoshan, Yunnan. *Journal of Baoshan University*, 34(5), 1–3, 10. (in Chinese with English abstract) [汪建云, 杨玉琴, 陈文华, 杨丽华 (2015) 保山市隆阳区云南松纯林入侵物种紫茎泽兰种群的研究. *保山学院学报*, 34(5), 1–3, 10.]
- Warton DI, Hui FKC (2011) The arcsine is asinine: The analysis of proportions in ecology. *Ecology*, 92, 3–10
- Webb CO, Ackerly DD, McPeck MA, Donoghue MJ (2002) Phylogenies and community ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 33, 475–505.
- Wickham H (2016) *Ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis*. Springer-Verlag, New York.
- Wu H, Zhang C, Dai WK (2020) Interactive effects of climate

warming and species diversity on the invasiveness of the alien weed *Alternanthera philoxeroides*. *Acta Prataculturae Sinica*, 29, 38–48. (in Chinese with English abstract) [吴昊, 张辰, 代文魁 (2020) 气候变暖和物种多样性交互效应对空心莲子草入侵的影响. *草业学报*, 29, 38–48.]

Yu XJ (2005) Studies on Biological Invasion by *Eupatorium adenophorum*. PhD dissertation, Wuhan University, Wuhan. (in Chinese with English abstract) [于兴军 (2005) 紫茎泽兰入侵生态学研究. 博士学位论文, 武汉大学, 武汉.]

Zhang LP, Xue Y, Guo X, Wang MT (2020) Climatic ecological suitability and potential distribution for *Boletus edulis* in mountainous areas of Western Sichuan Plateau, China. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 31, 3823–3832. (in Chinese with English abstract) [张利平, 薛燕, 郭翔, 王明田 (2020) 川西高原山地美味牛肝菌气候生态适宜性及潜在分布. *应用生态学报*, 31, 3823–3832.]

Zhang WX, Wang H, Fan XL, Dun XJ, Fang Y, Liang Y (2020) Impacts of black locust forest on understory plant species diversity and phylogenetic diversity in Shandong Province. *Chinese Journal of Ecology*, 39, 2868–2877. (in Chinese with English abstract) [张文馨, 王蕙, 范小莉, 阚兴建, 房用, 梁玉 (2020) 山东刺槐林对林下植物物种多样性及谱系多样性的影响. *生态学杂志*, 39, 2868–2877.]

Zhang XY, Xu ZC, Song WW, Li Z, Zhao XG, Hu XB (2010) Biodiversity of invaded area of *Eupatorium adenophorum*. *Ecology and Environmental Sciences*, 19, 1525–1531. (in

Chinese with English abstract) [张修玉, 许振成, 宋巍巍, 黎忠, 赵晓光, 胡习邦 (2010) 紫茎泽兰 (*Eupatorium adenophorum*) 入侵地的生物多样性. *生态环境学报*, 19, 1525–1531.]

Zhang Z, Xu L, Zhu XM (2010) Effect on species diversity of plant communities caused by invasion of *Alternanthera philoxeroides* in different habitats. *Acta Prataculturae Sinica*, 19, 10–15. (in Chinese with English abstract) [张震, 徐丽, 朱晓敏 (2010) 喜旱莲子草对不同生境植物群落多样性的影响. *草业学报*, 19, 10–15.]

Zhang ZJ, Liu YJ, Brunel C, van Kleunen M (2020) Evidence for Elton's diversity-invasibility hypothesis from belowground. *Ecology*, 101, e03187.

Zhou S, Xie YL (1999) The investigation report on the poisonous and injurious plant—*Eupatorium adenophorum* Spreng. in Sichuan Province. *Sichuan Grassland*, (2), 39–42. (in Chinese with English abstract) [周俗, 谢永良 (1999) 四川省毒害植物——紫茎泽兰调查报告. *四川草原*, (2), 39–42.]

Zhu L, Sun OJ, Sang WG, Li ZY, Ma KP (2007) Predicting the spatial distribution of an invasive plant species (*Eupatorium adenophorum*) in China. *Landscape Ecology*, 22, 1143–1154.

(责任编辑: 张健 责任编辑: 黄祥忠)



•研究报告•

塔里木荒漠河岸林不同生境群落物种多度分布格局

康佳鹏¹, 韩路², 冯春晖², 王海珍^{2*}

1. 塔里木大学生命科学学院, 新疆阿拉尔 843300; 2. 塔里木大学植物科学学院, 新疆阿拉尔 843300

摘要: 为解释塔里木荒漠河岸林群落构建和物种多度分布格局形成的机理, 本文以塔里木荒漠河岸林2个不同生境(沙地、河漫滩) 4 ha固定监测样地为研究对象, 基于两样地物种调查数据, 采用统计模型(对数级数模型、对数正态模型、泊松对数正态分布模型、Weibull分布模型)、生态位模型(生态位优先占领模型、断棍模型)和中性理论模型(复合群落零和多项式模型、Volkov模型)拟合荒漠河岸林群落物种多度分布, 并用K-S检验与赤池信息准则(AIC)筛选最优拟合模型。结果表明: (1)随生境恶化(土壤水分降低), 植物物种多度分布曲线变化减小, 群落物种多样性、多度和群落盖度降低, 常见种数减少。(2)选用的3类模型均可拟合荒漠河岸林不同生境群落物种多度分布格局, 统计模型和中性理论模型拟合效果均优于生态位模型。复合群落零和多项式模型对远离河岸的干旱沙地生境拟合效果最好; 对数正态模型和泊松对数正态模型对洪水漫溢的河漫滩生境拟合效果最优; 中性理论模型与统计模型无显著差异。初步推断中性过程在荒漠河岸林群落构建中发挥着主导作用, 但模型拟合结果只能作为推断群落构建过程的必要非充分条件, 不能排除生态位过程的潜在作用。

关键词: 荒漠河岸林; 生境; 物种多度分布; 模型拟合; 生态过程; 群落构建机制

康佳鹏, 韩路, 冯春晖, 王海珍 (2021) 塔里木荒漠河岸林不同生境群落物种多度分布格局. 生物多样性, 29, 875–886. doi: 10.17520/biods.2020416.
Kang JP, Han L, Feng CH, Wang HZ (2021) Species abundance distribution in two riparian forests under contrasting environmental regimes in the Tarim Desert. Biodiversity Science, 29, 875–886. doi: 10.17520/biods.2020416.

Species abundance distribution in two riparian forests under contrasting environmental regimes in the Tarim Desert

Jiapeng Kang¹, Lu Han², Chunhui Feng², Haizhen Wang^{2*}

1 College of Life Sciences, Tarim University, Alar, Xinjiang 843300

2 College of Plant Sciences, Tarim University, Alar, Xinjiang 843300

ABSTRACT

Aims: Species coexistence mechanisms and species abundance distribution patterns at different time and spatial scales have been and may continue to be key issues in community ecology, whereas species abundance distribution is one of the most powerful tools for understanding the mechanisms generating community structures and biodiversity patterns. Studying species abundance distribution patterns in different habitats of forest communities can help to reveal the mechanisms that drive the formation and maintenance of biodiversity. This study took desert riparian forest communities as the research object, and analyzed the difference of species abundance distribution patterns in different habitats, in order to understand the dominant ecological processes of species abundance distribution and reveal assembly mechanism of desert riparian forest communities in extreme arid areas.

Methods: We surveyed two 4-ha desert riparian forests with contrasting inundation regimes and soil properties. We then employed four statistical models (i.e., log-series model, log-normal model, Poisson lognormal distribution model and Weibull distribution model), two niche-based models (i.e., niche preemption model, broken stick model) and two neutrally-based models (i.e., metacommunity zero-sum multinomial distribution model, Volkov model) to fit observed patterns of species abundance distributions for the two communities. We used the K-S test and Akaike information criterion (AIC) to select the best fitting model.

Results: Our results showed that: (1) The species composition and species abundance differed significantly between the

收稿日期: 2020-11-04; 接受日期: 2021-05-12

基金项目: 国家自然科学基金(31560182; 31860165; 31060066)和兵团区域创新引导计划(2018BB047)

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

two desert riparian forest communities. In the less inundated and drier habitat, the species abundance distribution tended to have less interspecific variation, in addition to lower species diversity, abundance, forest cover, and fewer common species. (2) The statistical models and neutrally-based models performed better than the niche models in fitting species abundance distributions. The metacommunity zero-sum multinomial distribution model was the best-fitting model for the arid sandy habitat far from the river bank. The log-normal model and the Poisson lognormal model were the best-fitting models for the floodplain, whereas the neutral model (i.e., Volkov model) and the two aforementioned statistical models showed similar performance.

Conclusions: We therefore infer that a neutral process played a leading role in the assembly of the desert riparian forest communities. Since the species abundance distribution could be result of joint effect of multiple processes, we can not rule out the potential role of a niche-based process.

Key words: desert riparian forest; habitat; species abundance distribution; model fitting; ecological process; community assembly mechanism

多度一般指物种个体数量或种群密度, 或者说是优势度和均匀度的度量指标, 反映了物种稀有度或普遍度, 揭示了一个物种占用资源的能力(任萍等, 2009; 施建敏等, 2015)。物种多度分布(species abundance distribution, SAD)是种间相互作用、环境筛选与扩散限制等各种生态学过程共同作用的结果, 能够反映群落内稀有种和常见种所占比例等群落结构特征, 可用于推断群落构建的生态学过程, 被广泛应用于群落结构和生物多样性决定因素的研究中(McGill et al, 2007; 程佳佳等, 2011; Matthews & Whittaker, 2015; 刘旻霞等, 2020)。

用数学方法结合生态学意义建立物种多度分布模型来模拟物种多度分布的时空变化成为目前多度分布格局研究的重要内容(Tokeshi, 1993)。自Motomura (1932)首次利用几何级数模型(geometric-series model)拟合湖泊底栖动物的物种多度分布格局以来, 众多模型相继被建立。现有模型大致可分为统计类模型与机理类模型两大类。统计类模型是在统计假设下用数学方法推导出的物种多度分布模型, 如对数级数模型(log-series model, Fisher et al, 1943)、对数正态模型(log-normal model, Preston, 1948)、泊松对数正态分布模型(Poisson lognormal distribution model, Bulmer, 1974)、Weibull分布模型(Weibull distribution model, 吴承祯和洪伟, 1997)。统计类模型可较好地对物种多度分布进行经验拟合, 但其生态学意义不明确(MacArthur, 1957)。机理类模型又分生态位模型与中性理论模型, 生态位模型把物种多度与生态资源的占有或分配紧密联系起来, 能推断物种多度分布的生态过程(李全弟等, 2019), 如生态位优先占领模型(niche

preemption model, Whittaker, 1965)、断棍模型(broken stick model, MacArthur, 1957)等。中性理论模型认为群落中物种的竞争能力是等同的, 强调随机过程在群落构建中起重要作用(Hubbell, 2005), 如复合群落零和多项式模型(metacommunity zero-sum multinomial distribution model, Hubbell, 2001)、Volkov模型(Volkov model, Volkov et al, 2003)。目前, 有关物种多度分布的研究多数采用上述两类模型拟合实验数据, 并推断群落构建机制(McGill et al, 2007; 张姍等, 2015)。生态位过程和中性过程是从两个不同的侧面来解释群落的物种多度分布格局, 如何确定中性过程和生态位过程在群落构建中的相对重要性是生态学研究的重要问题(Wu et al, 2019)。

荒漠河岸林是西北干旱区宝贵的天然林, 也是荒漠地区生命现象最活跃、生物多样性和初级生产力较高的独特生态系统(Damasceno-Junior et al, 2005; Zhou et al, 2020)。塔里木盆地地处欧亚大陆腹地, 远离海洋、气候干旱、降水稀少, 是以荒漠化和盐渍化为基本特征的特殊生态环境, 限制了森林植被的分布和发展。贯穿盆地的塔里木河两岸分布着适应荒漠河岸与扇缘带水分及盐化土壤的荒漠植被, 并在高度异质性、多变地形、特殊土壤和水盐条件下经长期自然演替形成了独特的荒漠河岸林。近50年来, 塔里木河流域大规模的水土资源开发致使河流径流量日益减少、地下水位持续降低, 原有荒漠植被的生态过程与自然景观格局发生改变, 植被退化、沙尘暴剧增、生物多样性锐减(陈亚宁等, 2006), 严重危及荒漠绿洲生态服务功能与区域社会经济的持续发展。研究表明, 干旱荒漠区土

壤水盐空间异质性是影响动植物生长及存活的主要因子(Ulrich et al, 2016; Jiang et al, 2021), 不断恶化的环境及种间对匮乏资源的激烈竞争限制了荒漠植物的更新、扩散和生存(韩路等, 2016; 张雪妮等, 2016)。

不同生境中决定群落格局的生态学过程可能不同, 群落多样性格局与过程、物种丰富度与多度分布格局也会随生境变化而变化(程佳佳等, 2011; 张雪妮等, 2016; 王健铭等, 2017; 李霞等, 2020)。王健铭等(2017)发现西北荒漠区的植物物种丰富度格局由生态位分化与中性过程以及其他未知因素共同控制, 其中生态位分化的贡献可能更大; 张雪妮等(2016)发现荒漠植物的多度分布在高水盐生境下呈对数正态模型, 低水盐条件下符合Zipf模型, 多度分布的变化反映了群落组成结构对水盐梯度的响应。坤杜孜·萨塔尔等(2020)发现不同尺度下影响荒漠物种多度分布格局的生态学过程基本一致, 初步推断中性理论在荒漠植物群落物种多样性维持过程中更为重要。

目前, 物种多样性格局相关研究主要针对森林、草原等植被类型(Ulrich et al, 2016), 干旱区相关研究集中于某一群落结构组成、丰富度与多样性梯度格局及多度尺度效应等方面(张雪妮等, 2016; 王健铭等, 2017; 坤杜孜·萨塔尔等, 2020), 对极端干旱区荒漠河岸林不同生境物种多度分布格局的形成机制关注较少, 尚不清楚荒漠河岸林物种多度分布格局形成的原因, 以及环境筛选与扩散限制在荒漠植物群落结构形成与生物多样性维持方面的相对贡献, 对引起荒漠河岸林群落结构和物种组成变化的生态过程缺乏足够了解。因此, 本文基于塔里木荒漠河岸林2个不同生境的4 ha固定样地的物种多度数据, 选取4个统计模型、2个生态位模型、2个中性理论模型对荒漠河岸林物种多度曲线进行拟合, 以期回答以下科学问题: (1)荒漠河岸林的物种多度分布格局随生境的变化规律及差异; (2)主导不同生境下荒漠河岸林物种多度分布的生态学过程。以探讨不同生境物种多度分布格局背后的生态学过程及其异同点, 揭示极端干旱区荒漠植物群落构建机制, 为荒漠河岸林生态保育、植被恢复和生物多样性维持提供科学参考。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

研究区位于新疆塔里木河干流源头肖夹克(简称塔河源, 40°27' N, 80°56' E)与沙雅县(40°41' N, 81°59' E)的两处天然胡杨(*Populus euphratica*)林。该区域属暖温带极端大陆性干旱荒漠气候, 干燥多风少雨, 年平均日照时数2,911.0 h, 太阳总辐射能5,796 MJ·m⁻²·a⁻¹, 年平均气温10.7℃, 极端最低温度-28℃, 极端最高温度40.6℃, 平均气温≥10℃的持续日数为201 d, 光热同期。年降水不均, 蒸散强烈, 多年平均降水量50.4 mm、平均蒸发量1,880.0 mm。荒漠河岸林是塔里木极端干旱区内陆河流域河流廊道植被类型的主体, 其植被组成简单, 垂直结构层次分明, 物种多样性低, 植被稀疏。乔木主要有胡杨、灰胡杨(*Populus pruinosa*); 灌木为多枝柽柳(*Tamarix ramosissima*)、铃铛刺(*Halimodendron halodendron*)、黑果枸杞(*Lycium ruthenicum*); 草本主要有芦苇(*Phragmites australis*)、骆驼刺(*Alhagi sparsifolia*)、甘草(*Glycyrrhiza uralensis*)、假苇拂子茅(*Calamagrostis pseudophragmites*)、小花棘豆(*Oxytropis glabra*)等。土壤类型为林灌草甸土。

1.2 样地建立与群落调查

经野外实地踏查, 于2019年6-8月分别在沙雅县远离河岸的沙地生境(sandy habitat)与塔河源洪水漫溢的河漫滩生境(floodplain habitat)各选择一块林分整齐、人为干扰小、地势平坦, 具有代表性的荒漠河岸林(图1), 按CTFS (Center for Tropical Forest Science)标准分别建立200 m × 200 m的固定样地。将2个样地均划分为16个50 m × 50 m的样方, 采用相邻格子法, 以10 m × 10 m为基本单元对乔木、灌木进行每木检尺, 记录胸径(DBH)≥1.0 cm的全部乔木的种名、胸径、树高、冠幅等指标。因河漫滩生境林下草本相对丰富, 在50 m × 50 m样方内按“米”字型分别设置9个1 m × 1 m小样方, 对草本植物种类、高度、盖度、多度等指标进行抽样调查, 并将其换算成4 ha的总个体数。因沙地生境群落植物种类少、分布稀疏、易于调查, 故200 m × 200 m样地内乔、灌、草皆采用每株检尺调查。按物种多度由高到低进行优势度排序, 多度最多的优势度为1, 多度第二的优势度为2, 依此类推。同时, 参考Hubbell和Foster (1986)的方法, 将每公顷密度≤1

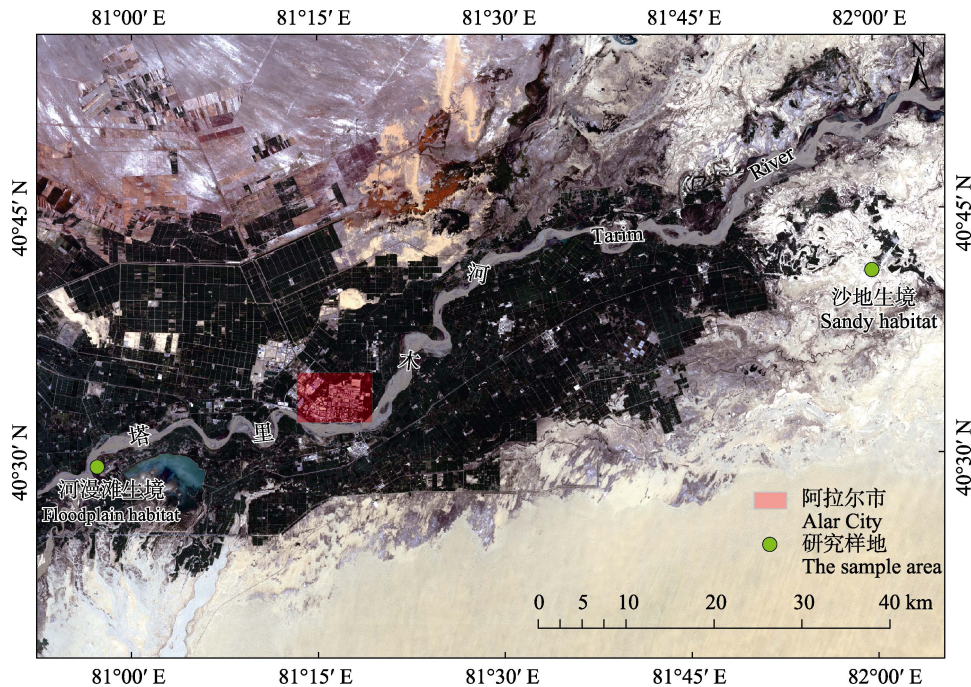


图1 塔里木荒漠河岸林研究区与样地设置

Fig. 1 The study area and sample plots establishment in riparian forest in the Tarim Desert

株的物种定义为稀有种, 1–10株为偶见种, 超过100株则为常见种。采用GPS定位记录各样方的经纬度、海拔高度等生态因子。

1.3 土壤采集与分析

在沙地生境和河漫滩生境100 m × 100 m样方内采用梅花取样法(5点)采集土样, 深度为1.0 m, 分5层用土钻每隔20 cm取土样, 5个点的每层土进行混样, 共5份。用铝盒和塑料袋封装, 带回实验室自然风干, 研磨过筛后测定土壤pH值、电导率、质量含水量、总盐、有机质、全氮、全磷、全钾、碱解氮、有效磷、速效钾, 测定方法参考鲍士旦(2000), 运用*t*检验对测定结果进行显著性分析。

1.4 物种多样性指数

采用 Patrick 物种丰富度指数 (*SP*)、Shannon-Wiener多样性指数 (*H'*)、Pielou均匀度指数 (*E*)、Simpson优势度指数 (*D*)、Fisher指数 (α)等测度群落的物种多样性(Fisher et al, 1943; Hill, 1973; 陈廷贵和张金屯, 1999), 其计算公式如下:

$$SP = S \quad (1)$$

$$H' = -\sum P_i \ln P_i \quad (2)$$

$$E = H'/\ln S \quad (3)$$

$$D = 1 - \sum P_i^2 \quad (4)$$

$$\alpha = \ln(1+N/\alpha)/S \quad (5)$$

式中, *S*为样方中物种数, P_i 为第*i*个种的重要值占总重要值的比例。

1.5 多度拟合模型选择

由于自然群落复杂性及多种生物和环境因素的影响, 单一模型无法对群落进行准确估计, 故本文选择4个统计模型、2个生态位模型、2个中性理论模型对物种多度数据进行拟合, 并通过模型精度检验确定最优模型。

1.5.1 统计模型

(1)对数级数模型。对数级数分布是负二项分布在 $k = 0$ 时的特殊情况, 不考虑个体数为0的种(Fisher et al, 1943)。根据本模型, 群落内多度为*n*的物种数*S*可表示为:

$$S(n) = \alpha \frac{X^n}{n} \quad (6)$$

式中, 作为群落的物种多样性指数, $\alpha > 0$ 且与样本大小无关, *X*为常数($0 < X \leq 1$), 受样本大小影响。

(2)对数正态模型。Preston (1948)最早用其进行多度分布研究, 该模型认为群落内物种个体数的对数符合正态分布。对于物种多度分布来说, 变量为每个物种所具有的个体数, 因子即影响群落组成的各种过程。

$$A_i = e^{\log(\mu) + \log(\delta)\Phi} \quad (i=1,2,3, \dots, S) \quad (7)$$

式中, μ 为正态分布的均值, δ 为方差, Φ 为正态偏差, A_i 为第 i 个物种的多度。

(3) 泊松对数正态分布模型。Bulmer (1974) 提出用泊松对数正态分布拟合观察数据, 假设第 j 种的个体数是 λ_j 的一个泊松变量, 将 $j = 1, 2, \dots, S^*$ 的 λ_j 值看作对数正态分布的 S^* 个独立观察, 样本中 1 个种包含 r 个个体的概率为:

$$p_r = \int_0^{\infty} \left[\frac{\lambda^r e^{-\lambda}}{r!} \right] \left\{ \frac{1}{\lambda^e 2^c} \exp \left[-\frac{1}{2e^2} \left[\ln \frac{\lambda}{m} \right]^2 \right] \right\} d\lambda \quad (8)$$

式中, $r = 0, 1, 2, \dots, \lambda > 0$ 。这个概率取决于两个参数 σ 、 m , σ 与样本大小无关, m 为中位多度, 是样本大小的函数。

(4) Weibull 分布模型。吴承祯和洪伟(1997)利用形状参数 c 作为反映群落物种多度特征的指标, 将 Weibull 分布模型用于拟合万木林自然保护区观光木(*Tsoongiodendron odorum*) 群落的物种多度分布。

$$f(x) = \frac{c}{b} (x-a)^{c-1} \exp \left(-\frac{(x-a)^c}{b} \right) \quad (9)$$

式中, $x \geq a$; $a > 0$, 为位置参数, 由于物种多度最小可以理解为 0, 故 a 可取介于 0-1 之间的任意值; $b > 0$, 为尺度参数; $c > 0$, 为形状参数。

1.5.2 生态位模型

(1) 生态位优先占领模型。Whittaker (1965) 假定第一个物种先占用群落总生态位的 k 份, 第二个物种占用剩余的 $k(1-k)$ 份, 第三个种再占用剩余的 $k(1-k)^2$ 份, 依此类推。当物种以相同的时间间隔进入不饱和的生境, 并且占据生态位的一部分时, 就会形成生态位优先占领模型的分布模式。模型中优势度最高物种的多度表示为 N_1 , 则第 i 个物种的多度 N_i 可以表示为:

$$N_i = N_1(1-k)^{i-1} \quad (i = 1, 2, 3, \dots) \quad (10)$$

(2) 断棍模型。由 MacArthur (1957) 提出, 是一种资源分配模型。该模型假定一个群落中的总生态位(资源总量)是等于 1 的一条断棍, 在棍上随机设 $S-1$ 个点, 把断棍分割为 S 段, 代表生态位被 S 个物种占有。模型假定 S 个物种的分类地位和竞争能力均相似, 而且同时在群落中出现。以 J 表示群落中物种的个体总数, 则可将第 i 个物种的多度 A_i 表示为:

$$A_i = \frac{J}{S} \sum_{x=i}^S \frac{1}{x} \quad (i = 1, 2, 3, \dots) \quad (11)$$

1.5.3 中性理论模型

(1) 复合群落零和多项式模型。该模型假定任意取样点的物种多度分布是中性复合群落在随机生态漂变作用下的产物(Hubbell, 2001), 包括两个参数: 取样点物种的个体数(J)和基本多样性指数(θ)。在一个群落中, 任意一个个体死亡后, 它被一个新物种取代的概率是 v , 而被任意一个余下个体的后代取代的概率是 $1-v$, 则 $\theta = 2Jv$ 。由于取样点的物种个体数 J 是确定的, 因此该模型只包含一个不确定参数 θ (张姍等, 2015)。该模型认为复合群落中, 任意取样点内多度为 n 的物种数量 S 为:

$$S(n) = \frac{\theta}{n} \int_0^J f_{n,1}(y) \left(1 - \frac{n}{J}\right)^{\theta-1} dy \quad (12)$$

$$f_{n,\delta}(y) = \frac{1}{\Gamma(n)\delta^n} \exp\left(-\frac{y}{\delta}\right) y^{n-1} \quad (13)$$

$$\Gamma(z) = \int_0^{\infty} t^{z-1} e^{-t} dt \quad (14)$$

(2) Volkov 模型。该模型在复合群落零和多项式模型的基础上增加了参数迁移系数 m , 并假设物种从复合群落到局域群落的迁移系数 m 是固定不变的, 局域群落中多度为 n 的物种数量 S 可表示为:

$$S(n) = \theta \frac{J!}{n!(J-n)!} \frac{\Gamma(\gamma)}{\Gamma(J+\gamma)} \int_0^{\gamma} \frac{\Gamma(n+y)}{\Gamma(1+y)} \frac{\Gamma(J-n+\gamma-y)}{\Gamma(\gamma-y)} \exp\left(-\frac{y\theta}{\gamma}\right) dy \quad (15)$$

$$\Gamma(z) = \int_0^{\infty} t^{z-1} e^{-t} dt \quad (16)$$

$$\gamma = \frac{m(J-1)}{1-m} \quad (17)$$

式中, J 为群落样本大小, $\Gamma(z)$ 为 z 的函数, γ 为迁移到局域群落的个体数(Volkov et al, 2003)。

1.6 模型拟合效果检验

1.6.1 K-S 检验

采用 Kolmogorov-Smirnov (K-S) 检验模型拟合结果与实际观测分布的差异。K-S 检验是一种非参数检验方法, 通过计算两个样本的经验分布函数

(empirical distribution function)之间的距离(统计量 D)来判断二者是否存在显著差异,若 $P < 0.05$,则表示该模型被拒绝(方晓峰等, 2016)。

1.6.2 AIC准则

采用AIC (Akaike information criterion)评估模型拟合的优劣性。在模型选择时,含有的参数越少,概率密度分布与真实数据越接近,AIC值越小,模型拟合效果最优。其定义为:

$$AIC = -2\ln(L) + 2k \quad (18)$$

式中, L 代表所使用模型极大似然函数的估计值, k 代表模型中出现的参数个数(Burnham & Anderson, 2002)。根据Burnham和Anderson (2002)的建议,一般认为模型之间AIC值的差异大于2时,两个模型有显著差异。

1.7 数据处理

将物种的多度以2为底进行对数转换,并合并相邻多度区间进行分组,按物种多度值的高低进行排序作图,以此得到相应的物种多度直方图。

文中所有的数据整理采用Excel 2019完成,数据统计分析、模型拟合及检验均采用R 3.6.2中的软件包sads (Prado et al, 2018)完成;利用Origin 2018作图。

2 结果

2.1 荒漠河岸林不同生境的土壤因子差异

采用 t 检验发现不同生境的土壤特征存在差异,河漫滩生境的土壤质量含水量、土壤pH值均极显著

高于沙地生境($P < 0.01$) (表1),说明近河岸的河漫滩生境有较好的水分条件;两生境土壤营养元素(氮、磷、钾)均无显著差异($P > 0.05$)。

2.2 荒漠河岸林物种多度分布

塔里木荒漠河岸林沙地生境共调查到4科5属5种(图2),稀有种、偶见种、常见种的种数相似,其中稀有种西北天门冬(*Asparagus persicus*)仅发现1株,常见种胡杨多度最大。河漫滩生境共调查到9科11属11种(图2),稀有种未见,常见种与偶见种的种数差异明显,物种多度直方图呈正态分布。

由荒漠河岸林2个生境的物种累积经验分布曲线(empirical cumulative distribution function, ECDF)可知(图3),两生境的ECDF呈现不同程度的S型,且K-S结果显示两生境ECDF之间存在显著差异($D = 0.73, P = 0.029$)。

2.3 不同生境物种多度分布曲线

运用4个统计模型、2个生态位模型和2个中性理论模型对荒漠河岸林不同生境的物种多度进行拟合(表2),不同生境K-S检验结果显示,8种模型均未被拒绝($P > 0.05$)。AIC检验结果显示(表2),沙地生境模型拟合的优度依次为复合群落零和多项式模型 > 对数级数模型 > Volkov模型 > Weibull分布模型 > 泊松对数正态分布模型 > 对数正态模型 > 断棍模型 > 生态位优先占领模型,复合群落零和多项式模型为最优模型。河漫滩生境模型拟合的优度依次为对数正态模型 = 泊松对数正态分布模型 > Volkov模型 > Weibull分布模型 > 复合群

表1 荒漠河岸林不同生境的土壤特征(平均值 \pm 标准差)

Table 1 Soil characteristics of two different habitats in desert riparian forest (mean \pm SD)

	沙地生境 Sandy habitat	河漫滩生境 Floodplain habitat	P	t
土壤质量含水率 Soil mass water content (%)	0.62 \pm 0.11 ^A	21.95 \pm 1.23 ^B	< 0.01	2.01
电导率 Electrical conductivity (μ S/cm)	1,819.87 \pm 272.90 ^a	1,105.93 \pm 293.60 ^a	0.09	2.05
pH	8.02 \pm 0.03 ^A	8.20 \pm 0.03 ^B	< 0.01	2.05
土壤有机质 Soil organic matter (g/kg)	2.48 \pm 0.30 ^a	2.74 \pm 0.73 ^a	0.96	2.12
全氮 Total nitrogen (g/kg)	0.18 \pm 0.03 ^a	0.22 \pm 0.05 ^a	0.68	2.14
全磷 Total phosphorus (g/kg)	7.22 \pm 0.50 ^a	7.43 \pm 0.38 ^a	0.97	2.20
碱解氮 Available nitrogen (mg/kg)	6.46 \pm 2.74 ^a	6.95 \pm 1.06 ^a	0.30	2.20
有效磷 Available phosphorus (mg/kg)	105.40 \pm 15.07 ^a	109.62 \pm 6.30 ^a	0.68	2.12
速效钾 Available potassium (mg/kg)	203.56 \pm 32.83 ^a	180.69 \pm 34.23 ^a	0.54	2.12

同一行不同大写字母表示差异极显著($P < 0.01$),不同小写字母表示差异显著($P < 0.05$)。

Different capital letters on the same line denoted extremely significant difference ($P < 0.01$), different lowercase letters denoted significant difference ($P < 0.05$).

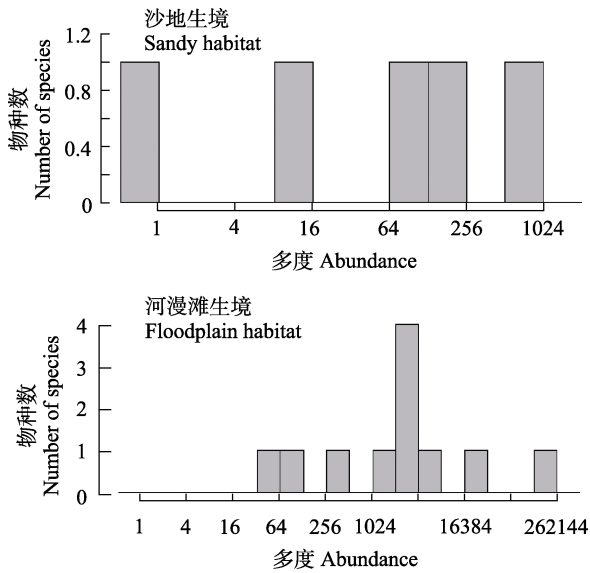


图2 荒漠河岸林不同生境物种多度直方图
Fig. 2 Species abundance diagram at different habitats in desert riparian forest

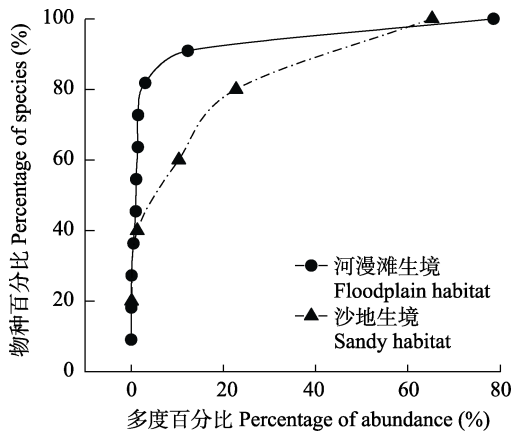


图3 荒漠河岸林不同生境物种的累积经验分布函数
Fig. 3 The empirical cumulative distribution function of species at different habitats in desert riparian forest

表2 荒漠河岸林不同生境物种多度分布模型的拟合优度检验

Table 2 Goodness of fit test of species abundance distribution models at different habitats in desert riparian forest

模型类型 Model type	模型名称 Model name	沙地生境 Sandy habitat			河漫滩生境 Floodplain habitat		
		AIC	D	P	AIC	D	P
统计模型 Statistical model	对数级数模型 Log-series model	59.80	0.20	1.00	227.10	0.36	0.46
	对数正态模型 Log-normal model	63.08	0.20	1.00	220.80	0.18	1.00
	泊松对数正态分布模型 Poisson lognormal distribution model	62.82	0.20	1.00	220.80	0.18	1.00
	Weibull分布模型 Weibull distribution model	62.57	0.20	1.00	222.70	0.18	1.00
生态位模型 Niche model	断棍模型 Broken stick model	63.31	0.40	0.87	251.40	0.55	0.07
	生态位优先占领模型 Niche preemption model	63.95	0.40	0.87	241.50	0.55	0.07
中性理论模型 Neutral theory model	复合群落零和多项式模型 Metacommunity zero-sum multinomial distribution model	58.70	0.20	1.00	226.10	0.36	0.48
	Volkov模型 Volkov model	60.44	0.20	1.00	222.50	0.18	1.00

AIC: 赤池信息准则, D: K-S检验统计量。AIC, Akaike information criterion. D, Statistic of K-S test.

落零和多项式模型 > 对数级数模型 > 生态位优先占领模型 > 断棍模型, 统计模型中的对数正态模型、泊松对数正态分布模型为最优模型。

沙地生境中复合群落零和多项式模型与对数级数模型、Volkov模型AIC值的差值 < 2, 河漫滩生境对数正态模型、泊松对数正态分布模型与Volkov模型、Weibull分布模型AIC值的差值 < 2, 可认为上述模型间无显著差异, 皆可较好地拟合物种多度分布。群落物种多度拟合结果也证实(图4), 统计模型与中性理论模型的拟合结果与实际观测数据较为吻合, 而生态位模型对2个不同生境物种多度分布的拟合结果则一般。此外, 从8个模型拟合曲线来看, 沙地生境曲线斜率明显小于河漫滩生境, 表明沙地生境各物种相对多度差异较小, 物种丰富度与多样性较低, 这与实际调查结果一致。

荒漠河岸林不同生境物种组成与多度差异明显, 随生境恶物种数与多度均明显降低。在中性理论模型参数中, 河漫滩生境复合群落零和多项式模型的基本多样性指数($\theta = 11$)与Volkov模型的迁移率($m = 0.39$)皆高于沙地生境($\theta = 5, m = 0.01$)。河漫滩生境的Shannon-Wiener多样性指数、Simpson多样性指数、Pielou均匀度指数、Fisher- α 指数均高于沙地生境(图5)。

3 讨论

3.1 荒漠河岸林群落多度分布格局模型的选取

研究物种的多度分布格局常使用数学和生态学相结合的方法, 通过建立数学模型来拟合多度分布格局的时空变化, 而不同生态学模型可反映出主

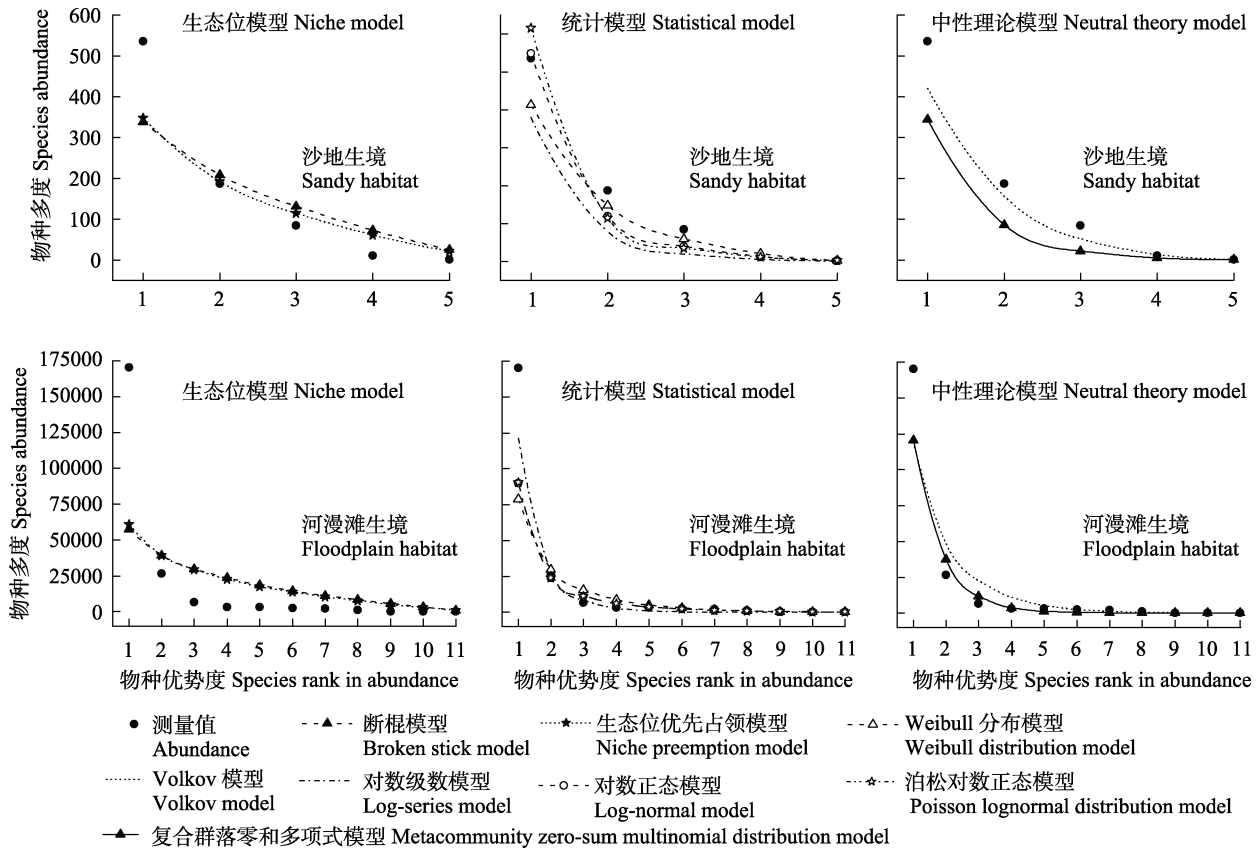


图4 荒漠河岸林不同生境物种多度分布及模型拟合
Fig. 4 Species abundance distribution and model fitting at different habitats in desert riparian forest

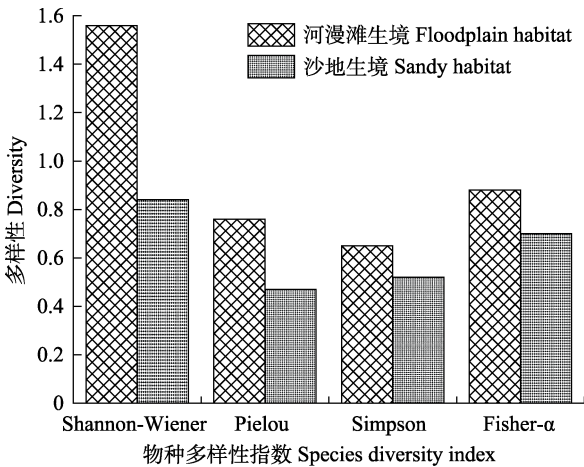


图5 荒漠河岸林不同生境植物的物种多样性
Fig. 5 Difference of plant diversity of species at different habitats in desert riparian forest

导群落物种分布格局的生态学过程和机制(闫琰等, 2012; 张姗等, 2015; 李全弟等, 2019)。本文选取3类8个模型对不同生境的荒漠河岸林群落多度分布格局进行拟合, 发现统计模型和中性理论模型的拟合效果均优于生态位模型。其中统计模型中对数正

态模型、泊松对数正态分布模型对塔河源河漫滩生境的拟合效果最好, 同时最优模型与Weibull分布模型、中性理论模型的Volkov模型拟合结果无显著差异(AIC差值 < 2)。原因可能是统计模型在统计假设下通过对实测数据进行数学方法推导得出物种分布模型, 而中性理论模型中的生态位等价假设、群落的饱和性假设都认为群落中物种个体总数量是相对固定的, 受扩散限制等随机过程决定(Hubbell, 2001)。生态位模型将群落中的总生态位假设为1, 进行多度分布拟合, 这与真实情况并不相符, 因而拟合结果没有统计模型好。但统计模型描述的是物种多度分布格局及其数量间的关系(Wu et al, 2019), 相比之下中性理论模型更易于阐释群落物种多度分布格局的形成机制(Volkov et al, 2003)。中性理论模型的复合群落零和多项式、Volkov模型及对数级数模型对沙地生境拟合效果较好。Hubbell (2001)指出统计模型中的对数级数模型是复合群落零和多项式模型(中性理论模型)的一个特例, 二者的拟合效果是相似的(方晓峰等, 2016)。可见, 虽然荒漠

河岸林不同生境的群落物种多度分布格局存在显著差异,但模型拟合的结果近似相同。因此,初步认为中性过程是主导荒漠河岸林群落物种多样性形成的主要机制。

3.2 不同生境荒漠河岸林群落多度分布格局形成的生态学过程

塔里木荒漠河岸林群落物种组成、物种多样性和物种多度分布格局随生境干旱程度发生了明显的变化,导致与其符合的多度分布模型也随之改变(表2,图4)。但本研究发现主导不同生境物种多度分布格局形成的生态学过程相似,即中性过程。分析其可能的原因有以下两个方面:首先,从河漫滩生境到沙地生境,土壤养分含量与土壤含水量降低($P < 0.01$),物种丰富度与生物多样性指数也随之下降。在严酷生境下,以生态位为基础的环境筛选、生态位分化常常被认为是群落构建的主导过程(施建敏等, 2015; 刘昱霞等, 2020),以致扩散限制的作用易被忽略(王世雄等, 2013);且生态学家发现,将具有不同生态特性(如个体大小、扩散能力等)的物种合并考虑时,可能会造成某些格局(如物种多度分布)潜在的特殊性被掩盖或某些信息的丢失(Magurran & Henderson, 2003; Matthews & Whittaker, 2015)。沙地生境常年干旱缺水,限制了物种生长发育与迁移,降低了物种迁移率;且物种主要以无性繁殖(根蘖)扩张,扩展范围较窄,呈现斑块状分布,物种为了生存、协同抵御严酷生境而趋向互利(韩路等, 2007),种间竞争较弱;或物种对干旱环境的适应能力大致相似,各自占据着所需生态位而形成稳定共存格局,导致生态位过程减弱(Laurance et al, 1998; 程佳佳等, 2011),中性过程增强。

河漫滩生境常年受塔里木河河水补给,土壤水分充足,优越的环境资源维持着相对较高的群落物种多样性与多度;但乔灌木种类少、密度低、个体间距离较大,不同物种能有效地获取较为充分的生存资源,生境过滤(如干旱胁迫等)和种间作用并不强烈,物种间的生态位分化作用可能较弱(刘加珍等, 2004),这可能会降低生态位过程的作用(方晓峰等, 2016)。每年7-9月季节性汛期产生洪水漫溢,洪水干扰作为生境过滤因素会降低群落内的种间竞争作用,导致生态位过程对群落物种多度分布格局的贡献减弱(Mayfield & Levine, 2010; 闫琰等, 2012);且洪水携带周边区域植物种子在此定植(韩

路等, 2019),增强物种的扩散。

其次,扩散限制不仅依赖于物种本身的性状,也依赖于生境破碎化程度与群落的斑块状分布,生境破碎化与群落斑块状分布可以在局域尺度上明显减小区域上物种的拓殖过程(Fralish et al, 1991)。从生境优越的河漫滩向沙地生境变化过程中,单一物种多度与总物种多度皆随生境恶化(土壤水分减少)而降低,尤其是常见种数(灌、草)和优势种多度显著减少;同时物种均匀度、群落物种多度分布曲线斜率与迁移率均减小,表明随土壤干旱沙化贫瘠,物种定植环境差,群落中物种的结实率与传播者的多度及其拓殖过程减弱。因此,扩散限制(中性过程)成为塔里木荒漠河岸林不同生境群落物种多度分布、群落构建的主导作用。

3.3 物种多度分布格局对荒漠河岸林群落构建过程的检验

生态学格局与过程往往不是一一对应关系,相同的格局可能是由不同的生态学过程导致的(Mayfield & Levine, 2010; 方晓峰等, 2016; 王健铭等, 2017; Jiang et al, 2021)。因此,物种多度分布格局是阐释群落构建机制的必要非充分条件(McGill et al, 2007; 牛克昌等, 2009)。大量研究证明中性理论与生态位理论并非是相互排斥的,任一群落都可在“纯生态位过程到纯中性过程连续体”上找到对应的位置,二者共同对群落构建过程起作用(闫琰等, 2012; 张姍等, 2015; 李全弟等, 2019)。

本研究通过拟合优度检验结果发现,3类8个模型均能够拟合荒漠河岸林不同生境群落物种多度分布,统计模型和中性理论模型的拟合效果优于生态位模型,表明出现了确定性和随机性可以共存的现象,即自然群落不具有单纯的确定性和随机性,而是这两种现象的有机结合体(刘梦雪等, 2010)。方晓峰等(2016)认为中性过程与生态位过程对群落物种构建的作用可能呈此消彼长状态,当生态位过程的影响下降时,中性过程作用相对会增强。

尽管本文证明了中性理论模型对极端干旱区荒漠河岸林物种多度分布预测的有效性,但不能排除种间竞争、生态位分化和生境过滤等作用对荒漠植物多度分布的影响。因此,初步认为中性随机过程对荒漠河岸林物种多样性格局形成发挥着主导作用,且中性过程与生态位过程共同作用于荒漠植物群落的构建过程,二者的贡献随生境变化此消彼

长。另外,采用模型拟合物种多度曲线的机理检验多为弱检验,多度模型对实际观测数据的拟合效果良好并不能完全验证机理(Magurran, 2005; Volkov et al, 2005; McGill et al, 2006)。

采用代表不同生态学过程的模型来拟合群落物种多度分布,虽然能够描述群落物种多度的组织结构,但单纯基于多度分布格局的模型无法验证其背后的生态学机制。因此,要明确生态位过程与中性过程在荒漠河岸林群落构建过程中的作用,未来需要将多度曲线与物种空间分布格局、种间关联性、功能形状、 β 多样性、物种面积关系等信息相结合(May et al, 2015),整合尺度效应、地形、气候、土壤等因子进行更深入的多度分布格局分析,以期更好地解释荒漠河岸林生物多样性的维持机制。

ORCID

康佳鹏  <https://orcid.org/0000-0002-2659-3735>

冯春晖  <https://orcid.org/0000-0002-9969-1934>

王海珍  <https://orcid.org/0000-0002-9945-1025>

参考文献

- Bao SD (2000) Analysis of Soil Agrochemistry. China Agriculture Press, Beijing. (in Chinese) [鲍士旦 (2000) 土壤农化分析. 中国农业出版社, 北京.]
- Bulmer MG (1974) On fitting the Poisson lognormal distribution to species-abundance data. *Biometrics*, 30, 101–110.
- Burnham KP, Anderson DR (2002) Model Selection and Multimodel Inference: A Practical Information—Theoretic Approach, 2nd edn. Springer-Verlag, New York.
- Chen TG, Zhang JT (1999) A comparison of fifteen species diversity indices. *Henan Science*, (S1), 62–64, 78. (in Chinese with English abstract) [陈廷贵, 张金屯 (1999) 十五个物种多样性指数的比较研究. *河南科学*, (S1), 62–64, 78.]
- Chen YN, Wang Q, Li WH, Ruan X, Chen YP, Zhang LH (2006) Study on rational groundwater level characterization of vegetation physiology and ecology data: Taking ecological restoration process in the lower reaches of Tarim River as an example. *Chinese Science Bulletin*, 51, 7–13. (in Chinese) [陈亚宁, 王强, 李卫红, 阮晓, 陈亚鹏, 张丽华 (2006) 植被生理生态学数据表征的合理地下水位研究——以塔里木河下游生态恢复过程为例. *科学通报*, 51, 7–13.]
- Cheng JJ, Mi XC, Ma KP, Zhang JT (2011) Responses of species-abundance distribution to varying sampling scales in a subtropical broad-leaved forest. *Biodiversity Science*, 19, 168–177. (in Chinese with English abstract) [程佳佳, 米湘成, 马克平, 张金屯 (2011) 亚热带常绿阔叶林群落物种多度分布格局对取样尺度的响应. *生物多样性*, 19, 168–177.]
- Damasceno-Junior GA, Semir J, Dos Santos FAM, Leitão-Filho HF (2005) Structure, distribution of species and inundation in a riparian forest of Rio Paraguai, Pantanal, Brazil. *Flora*, 200, 119–135.
- Fang XF, Yang QS, Liu HM, Ma ZP, Dong S, Cao Y, Yuan MJ, Fei XY, Sun XY, Wang XH (2016) Distribution of species abundance of evergreen and deciduous woody plants in the evergreen broad-leaved forests at Tiantong, Zhejiang. *Biodiversity Science*, 24, 629–638. (in Chinese with English abstract) [方晓峰, 杨庆松, 刘何铭, 马遵平, 董舒, 曹焯, 袁铭皎, 费希昀, 孙小颖, 王希华 (2016) 天童常绿阔叶林中常绿与落叶物种的物种多度分布格局. *生物多样性*, 24, 629–638.]
- Fisher RA, Corbet AS, Williams CB (1943) The relation between the number of species and the number of individuals in a random sample of an animal population. *The Journal of Animal Ecology*, 12, 42–58.
- Fralish JS, Crooks FB, Chambers JL, Harty FM (1991) Comparison of presettlement, second-growth and old-growth forest on six site types in the Illinois Shawnee hills. *American Midland Naturalist*, 125, 294–309.
- Han L, Chen JL, Wang JQ, Wang HZ, Lü RH, Kang JP (2019) Species composition, community structure, and floristic characteristics of desert riparian forest community along the mainstream of Tarim River. *Plant Science Journal*, 37, 324–336. (in Chinese with English abstract) [韩路, 陈家力, 王家强, 王海珍, 吕瑞恒, 康佳鹏 (2019) 塔河源荒漠河岸林群落物种组成、结构与植物区系特征. *植物科学学报*, 37, 324–336.]
- Han L, Wang HZ, Peng J, Mo ZX (2007) Spatial distribution patterns and dynamics of major population in *Populus euphratica* forest in upper reaches of Tarim River. *Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 27, 1668–1673. (in Chinese with English abstract) [韩路, 王海珍, 彭杰, 莫治新 (2007) 塔里木河上游天然胡杨林种群空间分布格局与动态研究. *西北植物学报*, 27, 1668–1673.]
- Han L, Wang JQ, Wang HZ, Niu JL, Yu J (2016) Niche and spatial distribution pattern analysis of the main populations of the Tarim desertoasis ecotone. *Plant Science Journal*, 34, 352–360. (in Chinese with English abstract) [韩路, 王家强, 王海珍, 牛建龙, 于军 (2016) 塔里木荒漠绿洲过渡带主要种群生态位与空间格局分析. *植物科学学报*, 34, 352–360.]
- Hill MO (1973) Diversity and evenness: A unifying notation and its consequences. *Ecology*, 54, 427–432.
- Hubbell SP (2001) *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*. Princeton University Press, Princeton.
- Hubbell SP (2005) Neutral theory in community ecology and the hypothesis of functional equivalence. *Functional Ecology*, 19, 166–172.
- Hubbell SP, Foster RB (1986) Commonness and rarity in a

- neotropical forest: Implications for tropical tree conservation. In: Conservation Biology: the Science of Scarcity and Diversity (ed. Soulé ME), pp. 205–231. Sinauer Associates, Inc., Sunderland, MA.
- Jiang LM, Lü GH, Gong YM, Li Y, Wang HF, Wu DY (2021) Characteristics and driving mechanisms of species beta diversity in desert plant communities. PLoS ONE, 16, e0245249.
- Laurance WF, Ferreira LV, Rankin-de Merona JM, Laurance SG (1998) Rain forest fragmentation and the dynamics of Amazonian tree communities. Ecology, 79, 2032–2040.
- Li QD, Liu MX, Xia SJ, Nan XN, Jiang XX (2019) Changes in species-abundance relationships of plant communities with slopes in alpine meadows of Gannan, China. Chinese Journal of Plant Ecology, 43, 418–426. (in Chinese with English abstract) [李全弟, 刘旻霞, 夏素娟, 南笑宁, 蒋晓轩 (2019) 甘南高寒草甸群落的物种-多度关系沿坡向的变化. 植物生态学报, 43, 418–426.]
- Li X, Zhu WZ, Sun SQ, Shu SM, Sheng ZL, Zhang J, Liu T, Zhang ZC (2020) Influence of habitat on the distribution pattern and diversity of plant community in dry and warm valleys of the middle reaches of the Dadu River, China. Biodiversity Science, 28, 117–127. (in Chinese with English abstract) [李霞, 朱万泽, 孙守琴, 舒树森, 盛哲良, 张军, 刘亭, 张志才 (2020) 大渡河中游干暖河谷区生境对植物群落分布格局和多样性的影响. 生物多样性, 28, 117–127.]
- Liu JZ, Chen YN, Li WH, Chen YP (2004) Analysis on the distribution and degraded succession of plant communities at lower reaches of Tarim River. Acta Ecologica Sinica, 24, 379–383. (in Chinese with English abstract) [刘加珍, 陈亚宁, 李卫红, 陈亚鹏 (2004) 塔里木河下游植物群落分布与衰退演替趋势分析. 生态学报, 24, 379–383.]
- Liu MX, Li QD, Jiang XX, Xia SJ, Nan XN, Zhang YY, Li BW (2020) Contribution of rare species to species diversity and species abundance distribution pattern in the Gannan subalpine meadow. Biodiversity Science, 28, 107–116. (in Chinese with English abstract) [刘旻霞, 李全弟, 蒋晓轩, 夏素娟, 南笑宁, 张娅娅, 李博文 (2020) 甘南亚高寒草甸稀有种对物种多样性和物种多度分布格局的贡献. 生物多样性, 28, 107–116.]
- Liu MX, Liu JJ, Du XG, Zheng XG (2010) Fitting different models to species abundance distribution patterns in three plant communities in sub-alpine meadow. Acta Ecologica Sinica, 30, 6935–6942. (in Chinese with English abstract) [刘梦雪, 刘佳佳, 杜晓光, 郑小刚 (2010) 亚高寒草甸不同生境植物群落物种多度分布格局的拟合. 生态学报, 30, 6935–6942.]
- MacArthur RH (1957) On the relative abundance of bird species. Proceedings of the National Academy of Sciences, USA, 43, 293–295.
- Magurran AE (2005) Species abundance distributions: Pattern or process? Functional Ecology, 19, 177–181.
- Magurran AE, Henderson PA (2003) Explaining the excess of rare species in natural species abundance distributions. Nature, 422, 714–716.
- Matthews TJ, Whittaker RJ (2015) On the species abundance distribution in applied ecology and biodiversity management. Journal of Applied Ecology, 52, 443–454.
- May F, Huth A, Wiegand T (2015) Moving beyond abundance distributions: Neutral theory and spatial patterns in a tropical forest. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, 282, 20141657.
- Mayfield MM, Levine JM (2010) Opposing effects of competitive exclusion on the phylogenetic structure of communities. Ecology Letters, 13, 1085–1093.
- McGill BJ, Etienne RS, Gray JS, Alonso D, Anderson MJ, Benecha HK, Dornelas M, Enquist BJ, Green JL, He FL, Hurlbert AH, Magurran AE, Marquet PA, Maurer BA, Ostling A, Soykan CU, Ugland KI, White EP (2007) Species abundance distributions: Moving beyond single prediction theories to integration within an ecological framework. Ecology Letters, 10, 995–1015.
- McGill BJ, Maurer BA, Weiser MD (2006) Empirical evaluation of neutral theory. Ecology, 87, 1411–1423.
- Motomura I (1932) A statistical treatment of ecological communities. Zoological Magazine, 44, 379–383.
- Niu KC, Liu YN, Shen ZH, He FL, Fang JY (2009) Community assembly: The relative importance of neutral theory and niche theory. Biodiversity Science, 17, 579–593. (in Chinese with English abstract) [牛克昌, 刘怿宁, 沈泽昊, 何芳良, 方精云 (2009) 群落构建的中性理论和生态位理论. 生物多样性, 17, 579–593.]
- Prado PI, Miranda MD, Chalom A (2018) Package 'sads': Maximum Likelihood Models for Species Abundance Distributions. R package version 0.4.2. <https://CRAN.R-project.org/package=sads/> (accessed on 2020-05-24)
- Preston FW (1948) The commonness, and rarity, of species. Ecology, 29, 254–283.
- Ren P, Wang XA, Guo H (2009) Species abundance distribution pattern of forest communities on Loess Plateau. Chinese Journal of Ecology, 28, 1449–1455. (in Chinese with English abstract) [任萍, 王孝安, 郭华 (2009) 黄土高原森林群落物种多度的分布格局. 生态学杂志, 28, 1449–1455.]
- Sattar K, Lü GH, Jiang LM, Wang HF, Wang JL (2020) Responses of species abundance distribution to varying sampling scales in a desert plant community in the Ebinur Lake Basin. Arid Zone Research, 37, 1273–1283. (in Chinese with English abstract) [坤杜孜·萨塔尔, 吕光辉, 蒋腊梅, 王恒方, 王金龙 (2020) 艾比湖荒漠植物物种多度分布格局的尺度效应. 干旱区研究, 37, 1273–1283.]
- Shi JM, Fan CF, Liu Y, Yang QP, Fang K, Fan FL, Yang GY (2015) Species-abundance distribution patterns along succession series of *Phyllostachys glauca* forest in a limestone mountain. Chinese Journal of Applied Ecology,

- 26, 3595–3601. (in Chinese with English abstract) [施建敏, 范承芳, 刘扬, 杨清培, 方楷, 范方礼, 杨光耀 (2015) 石灰岩山地淡竹林演替序列的群落物种多度分布格局. 应用生态学报, 26, 3595–3601.]
- Tokeshi M (1993) Species abundance patterns and community structure. *Advances in Ecological Research*, 24, 111–186.
- Ulrich W, Soliveres S, Thomas AD, Dougill AJ, Maestre FT (2016) Environmental correlates of species rank-abundance distributions in global drylands. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 20, 56–64.
- Volkov I, Banavar JR, He FL, Hubbell SP, Maritan A (2005) Density dependence explains tree species abundance and diversity in tropical forests. *Nature*, 438, 658–661.
- Volkov I, Banavar JR, Hubbell SP, Maritan A (2003) Neutral theory and relative species abundance in ecology. *Nature*, 424, 1035–1037.
- Wang JM, Wang WJ, Li JW, Feng YM, Wu B, Lu Q (2017) Biogeographic patterns and environmental interpretation of plant species richness in desert regions of Northwest China. *Biodiversity Science*, 25, 1192–1201. (in Chinese with English abstract) [王健铭, 王文娟, 李景文, 冯益明, 吴波, 卢琦 (2017) 中国西北荒漠区植物物种丰富度分布格局及其环境解释. 生物多样性, 25, 1192–1201.]
- Wang SX, Guo H, Wang XA, Fan WY (2013) Dispersal limitation versus environment filtering in the assembly of plant communities in the Ziwu Mountains. *Scientia Agricultura Sinica*, 46, 4733–4744. (in Chinese with English abstract) [王世雄, 郭华, 王孝安, 范玮熠 (2013) 扩散限制和环境筛选对子午岭森林群落构建的相对贡献. 中国农业科学, 46, 4733–4744.]
- Whittaker RH (1965) Dominance and diversity in land plant communities: Numerical relations of species express the importance of competition in community function and evolution. *Science*, 147, 250–260.
- Wu AC, Deng XW, He HL, Ren XL, Jing YR, Xiang WH, Ouyang S, Yan WD, Fang X (2019) Responses of species abundance distribution patterns to spatial scaling in subtropical secondary forests. *Ecology and Evolution*, 9, 5338–5347.
- Wu CZ, Hong W (1997) Study on Weibull model for species abundance distribution of *Tsoongiodendron odorum* forest. *Journal of Fujian College of Forestry*, 17, 20–24. (in Chinese with English abstract) [吴承祯, 洪伟 (1997) 观光木群落物种多度分布的Weibull模型研究. 福建林学院学报, 17, 20–24.]
- Yan Y, Zhang CY, Zhao XH (2012) Species-abundance distribution patterns at different successional stages of conifer and broad-leaved mixed forest communities in Changbai Mountains, China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 36, 923–934. (in Chinese with English abstract) [闫琰, 张春雨, 赵秀海 (2012) 长白山不同演替阶段针阔混交林群落物种多度分布格局. 植物生态学报, 36, 923–934.]
- Zhang S, Lin F, Yuan ZQ, Kuang X, Jia SH, Wang YY, Suo YY, Fang S, Wang XG, Ye J, Hao ZQ (2015) Herb layer species abundance distribution patterns in different seasons in an old-growth temperate forest in Changbai Mountain, China. *Biodiversity Science*, 23, 641–648. (in Chinese with English abstract) [张姗, 藺菲, 原作强, 匡旭, 贾仕宏, 王芸芸, 索炎炎, 房帅, 王绪高, 叶吉, 郝占庆 (2015) 长白山阔叶红松林草本层物种多度分布格局及其季节动态. 生物多样性, 23, 641–648.]
- Zhang XN, Yang XD, Lü GH (2016) Diversity patterns and response mechanisms of desert plants to the soil environment along soil water and salinity gradients. *Acta Ecologica Sinica*, 36, 3206–3215. (in Chinese with English abstract) [张雪妮, 杨晓东, 吕光辉 (2016) 水盐梯度下荒漠植物多样性格局及其与土壤环境的关系. 生态学报, 36, 3206–3215.]
- Zhou HH, Chen YN, Zhu CG, Li Z, Fang GH, Li YP, Fu AH (2020) Climate change may accelerate the decline of desert riparian forest in the lower Tarim River, Northwestern China: Evidence from tree-rings of *Populus euphratica*. *Ecological Indicators*, 111, 105997.

(责任编辑: 米湘成 责任编辑: 黄祥忠)



•研究报告•

青篱柴通过促进亲和花粉生长而提高传粉精确性

胡德美^{1,2,3}, 姚仁秀^{1,2,3}, 陈燕^{1,2,3}, 游贤松³, 王顺雨³, 汤晓辛^{1,3}, 王晓月^{ID 1,3*}

1. 贵州师范大学西南喀斯特山地生物多样性保护国家林业和草原局重点实验室, 贵阳 550025; 2. 贵州师范大学贵州省植物生理与发育调控重点实验室, 贵阳 550025; 3. 贵州师范大学生命科学院, 贵阳 550025

摘要: 异型花柱植物的适应意义在于提高亲和花粉的传递, 从而促进异交, 但是有不少研究发现柱头上落置了大量不亲和花粉。目前, 很少有人研究柱头是否有利于亲和花粉的萌发和花粉管伸长, 以及通过去雄处理排除花内和植株内不亲和花粉干扰从而验证二型花柱植物是否可以促进异交。本研究以亚麻科青篱柴属(*Tirpitzia*)的二型花柱植物青篱柴(*T. sinensis*)为研究对象, 分居群调查了青篱柴长、短柱型的植株数量, 测量不同柱型的花粉与柱头大小以及观察其表面纹饰, 测定不同开花时间长、短柱型的柱头活性与花粉活力, 统计自然状态下柱头上落置的不同表型花粉比例, 进一步统计花内、株内去雄和自然对照下柱头上落置的不同表型花粉比例, 计算型间、型内和混合授粉花粉管长度和花粉萌发率, 人工授粉检测其是否型内异交不亲和与自交不亲和。结果表明, 自然居群中长、短柱型青篱柴植株数量没有显著性差异; 短柱型青篱柴花粉体积显著大于长柱型, 且二者花粉表面纹饰不同, 但不同柱型的柱头表面积与表面纹饰无差异; 青篱柴开花第一天的花粉活力显著高于开花第二天, 而柱头活性在开花前两天无显著性差异; 自然状态下柱头上落置的不亲和花粉比例显著高于亲和花粉; 在长柱型青篱柴中, 花内和株内去雄显著提高了柱头上亲和花粉的落置比例; 柱头上授型内花粉, 其花粉萌发率和花粉管的长度都显著低于授型间花粉; 授粉结果表明青篱柴为型内异交不亲和与自交不亲和。二型花柱植物通过促进亲和花粉的萌发和花粉管的伸长而有利于型间授粉, 从而显著提高其传粉精确性。

关键词: 异型花柱植物; 青篱柴; 传粉精确性; 萌发率; 花粉管长度

胡德美, 姚仁秀, 陈燕, 游贤松, 王顺雨, 汤晓辛, 王晓月 (2021) 青篱柴通过促进亲和花粉生长而提高传粉精确性. 生物多样性, 29, 887–896. doi: 10.17520/biods.2020444.

Hu DM, Yao RX, Chen Y, You XS, Wang SY, Tang XX, Wang XY (2021) *Tirpitzia sinensis* improves pollination accuracy by promoting the compatible pollen growth. Biodiversity Science, 29, 887–896. doi: 10.17520/biods.2020444.

Tirpitzia sinensis improves pollination accuracy by promoting the compatible pollen growth

Demei Hu^{1,2,3}, Renxiu Yao^{1,2,3}, Yan Chen^{1,2,3}, Xiansong You³, Shunyu Wang³, Xiaoxin Tang^{1,3}, Xiaoyue Wang^{ID 1,3*}

1 Key Laboratory of Southwest Karst Mountain Biodiversity Conservation of National Forestry and Grassland Administration, Guizhou Normal University, Guiyang 550025

2 Key Laboratory of Plant Physiology and Development of Guizhou Province, Guizhou Normal University, Guiyang 550025

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

ABSTRACT

Aims: The adaptive significance of heterostyly is to improve the transfer of compatible pollen, so as to promote outcrossing. Nevertheless, many studies have found that a large number of incompatible pollens are deposited on the stigmas. At present, few studies have focused on whether the stigmas promote the compatible pollen germination and pollen tube elongation and provide evidences for the pollination accuracy hypothesis by emasculating intraflower and intraplant pollen.

Methods: *Tirpitzia sinensis* (Linaceae) was taken as materials, and the number of long-styled morph (L-morph) and short-styled morph (S-morph) of *T. sinensis* were investigated in the separate populations. The pollens and stigmas size of different morphs were measured and their surface ornamentations were observed. The viability of stigma and pollen

收稿日期: 2020-11-29; 接受日期: 2021-02-04

基金项目: 国家自然科学基金(31901208)、国家自然科学基金委员会贵州省人民政府喀斯特科学研究中心项目(U1812401)、贵州省科学技术基金(2019/1237)和贵州师范大学博士科研启动项目(2017/22)

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: wang.xiaoyue1989@163.com

of different flowering phases were measured. The percentage of different phenotypic pollens on the stigma were calculated. The percentage of compatible and incompatible pollens on the stigma were further calculated under intraflower, intraplant emasculation and natural control treatments. The pollen tube length and pollen germination rate of inter-morph, intra-morph and mixture pollination were measured. The heteromorphic self-incompatibility system was detected by artificial pollination treatments.

Results: There was no significant difference in the number of L-morph and S-morph of *T. sinensis* in the natural populations. The pollen volume of S-morph was significantly larger than that of L-morph, and the pollen surface ornamentations of the two morphs were different, but there were no significant difference in the stigma surface areas and surface ornamentations of the two morphs. The pollen viability of the first flowering day was significantly higher than that of the second day, while the stigma viability had no significant difference in the first and second day of flowering. The percentage of incompatible pollen on stigma was significantly higher than that of compatible pollen in natural state. The intraflower and intraplant emasculation treatments significantly increased the percentage of compatible pollen deposition compared with the natural control in the L-morph of *T. sinensis*. Compared with inter-morph pollination treatment, the intra-morph pollination treatment could significantly reduce pollen germination rate and pollen tube length. Pollination treatments showed that *T. sinensis* was self- and intramorphic pollination incompatible.

Conclusions: These results indicate that the distyly improves pollination accuracy by promoting the compatible pollen germination and pollen tube elongation.

Key words: heterostylous plants; *Tirpitzia sinensis*; pollination accuracy; germination rate; pollen tube length

异型花柱是同种被子植物中的两性花，雄蕊和柱头的位置在不同个体上出现交互的雌雄异位。达尔文曾在《同种植物的不同花型》一书中对异型花柱的特征及其可能的适应意义进行了广泛研究，并对报春花属(*Primula*)等异型花柱植物进行大量人工授粉，发现表型间授粉的可育性往往显著高于同型内的授粉，提出异型花柱的适应意义在于促进表型间授粉(Darwin, 1892)。后来科学家们又做了大量的人工授粉实验，表明异型花柱往往伴随着自交不亲和，即同型内或同型不同个体间的授粉不育，最直接的遗传标记证据也表明异型花柱互补的雌雄异位结构促进非选型交配(disassortative mating)，进而提出异型花柱的适应意义在于通过提高传粉的精确性，从而促进异交(Charlesworth & Charlesworth, 1979; Ganders, 1979; Barrett, 1992, 2019; Zhou et al, 2015)。

二型花柱(distyly)是一类两性花植物中有两种不同花型的个体，长花柱类型柱头的位置高、花药的位置低；而短花柱类型柱头的位置低、花药的位置高；两种花型的雌雄蕊位置呈现为交互的雌雄异位。此外，其雄蕊结构(花粉粒大小、外壁纹饰，花药大小)等也存在差异，雌性结构(柱头的裂片长度、突起的高度等)也表现为多样性，这些被称为附属多态性(ancillary polymorphism) (Gander, 1979; Dulberger, 1992; Ree, 1997; Naiki & Nagamasu, 2003; Massinga et al, 2005)。通常情况下长花柱型的花粉

粒体积要比短花柱型的花粉粒体积更小(Dulberger, 1992)，例如荞麦属甜荞(*Fagopyrum esculentum*) (Wu et al, 2017)。根据花粉粒体积可以确定柱头上落置的每一粒花粉是哪一种表型(Darwin, 1892; Ganders, 1976; Costa et al, 2017)。长柱型柱头可授表面积通常大于短柱型(Ornduff, 1970)。

二型花柱植物提高传粉精确性的假说一直以来受到进化生物学家们的广泛关注，并从宏观生态学的角度开展了大量实验(Wolfe et al, 2009; Keller et al, 2014; Wu et al, 2018; Barrett, 2019)。Wolfe等(2009)对南美草地多年生二型花柱植物 *Sebaea grandis* (龙胆科小黄管属 *Sebaea* Gentianaceae)的研究发现柱头上大约80%的花粉是型间花粉，型内授粉不结实，型间授粉的结籽率大约是70%；并且显微观察发现型内授粉花粉不能生长出柱头表面，或者在花柱道中终止生长，而型间授粉花粉能在柱头上萌发，通过花柱道进入子房。但是有一些研究，尤其是对报春花属的探究，发现异型花柱植物的柱头上落置了大量型内的花粉(Ornduff, 1970, Nishihira et al, 2000, Liu et al, 2016)。不过，对报春花属植物的研究大多混淆了自动自花授粉以及同株异花授粉的情况，Wu等(2018)对荞麦属(*Fagopyrum*)花柱同型的苦荞麦(*F. tataricum*)和花柱二型的甜荞个体的一朵花去雄(排除花内花粉的干扰)和整个植株进行去雄(排除花内和植株内花粉的干扰)处理，发现甜荞柱头上型内花粉数量显著下

降, 而型间花粉数量显著增加, 证明二型花柱植物可以明显提高传粉精确性。目前, 很少有研究结合型内、型间、混合授粉(型内和型间花粉混合)处理比较柱头上不同表型花粉的萌发率和花粉管的长度, 不同去雄处理检验柱头上亲和花粉的比例是否会提高(上述两者属于微观方面), 以及人工授粉检验植物是否自交亲和(宏观方面)验证二型花柱植物是否促进型间的授粉。

为了同时从微观和宏观角度探究二型花柱植物是否促进型间授粉, 我们以亚麻科青篱柴属的二型花柱植物青篱柴(*Tirpitzia sinensis*)为研究对象, 探讨以下问题: (1)长、短柱型青篱柴植株在自然居群中分布的数量是否有显著性差异; (2)长、短柱型青篱柴的花粉体积、表面纹饰、花粉活力以及柱头活性是否存在差异; (3)自然状态下, 长、短柱型青篱柴柱头上落置的花粉种类和比例是否有差异; (4)比较花内去雄、株内去雄和自然对照下, 长、短柱型青篱柴柱头上落置的亲亲和花粉和不亲和花粉比例是否存在显著性差异; (5)比较型间授粉、型内授粉和混合授粉, 长、短柱型青篱柴的花粉萌发率和花粉管长度是否有差异; (6)探究青篱柴是否型内异交不亲和与自交不亲和。

1 材料与方法

1.1 研究材料与地点

青篱柴是亚麻科青篱柴属二型花柱植物(附录1A), 一般为灌木或小乔木, 聚伞形花序、白色花瓣; 雄蕊数5、花丝基部合生成筒状, 子房4室、每室胚珠2枚, 花柱4枚; 蒴果长椭圆形或卵形、种子具膜质翅; 花期5–8月、果期8–12月或至翌年3月; 生于海拔340–2,000 m的路旁、山坡等; 主要分布于贵州和云南等地(Liu, 2008)。

研究于2019年6月底至2020年8月中旬进行, 实验地点位于云南省麻栗坡老山省级自然保护区(104°49' E, 23°9' N, 海拔1,714 m)。

1.2 实验方法

1.2.1 群落样本量的调查

为了比较自然状态下长、短柱型青篱柴植株数量的比例, 在老山自然保护区青篱柴分布的区域, 选择5个不同的居群统计长、短柱青篱柴的植株数量, 测定每个居群的海拔和经纬度。

1.2.2 花粉与柱头大小测量及表面纹饰观察

随机选择不同柱型的青篱柴植株各30株, 每个植株上选择1个即将开放的花苞用纱袋套起来以隔绝访花者的干扰。待花苞完全开放时, 将柱头和花药取下分别置于装有75%酒精的0.5 mL离心管中(每个柱型样本各30个)。在实验室将花药用镊子轻轻捣碎, 取2 μ L花粉悬浊液置于载玻片上, 先在荧光显微镜下观察长、短柱型青篱柴的花粉表面纹饰结构, 待完全能区分两种柱型的花粉后, 两种花粉各取2 μ L悬浊液于载玻片上, 在荧光显微镜下找到两种柱型花粉的视野, 用荧光显微镜自带的相机进行花粉图片采集。取花粉悬浊液2 μ L置于载玻片上, 在荧光显微镜下选择一粒视野清晰的花粉进行拍照。在图像分析软件Digimizer Version 4.6.0中测量花粉直径(d), 将花粉的形状近似看成球形, 用球体体积计算公式($V = 4\pi(d/2)^3/3$)计算花粉体积。在实验室随机选择1枚柱头在荧光显微镜下进行表面纹饰拍照和柱头图像采集, 然后在图像分析软件Digimizer Version 4.6.0中测量柱头长和宽。为了更直观表示柱头的大小, 将柱头表面形状近似看成椭圆形, 用椭圆面积计算公式 $S = \pi ab$ (S 表示柱头面积, a 表示1/2柱头长, b 表示1/2柱头宽)计算柱头表面积。

1.2.3 长、短柱型花粉的活力、柱头活性测定

野外观察发现, 青篱柴单花寿命为1天, 在开花第2天基本凋谢。为了比较长、短柱青篱柴在盛开第1天和第2天其花粉活力和柱头活性是否存在差异, 随机选择长、短柱型的植株各30株, 每株上选择同花期的花苞进行套袋。花苞完全开放的第1天, 每朵花取下2个柱头和2个花药, 将柱头置于滴有1滴 H_2O_2 溶液(有效含量为3.0%–3.6%)的载玻片上, 1 min后观察柱头上产生的气泡个数。1–3个气泡表示柱头活性低, 4–6个气泡表示柱头活性较低, 7–9个气泡表示柱头活性强, 10–12个气泡表示柱头活性极强(Dafni, 1992)。将MTT溶液(3-(4, 5-dimethylthiazol-2-yl)-2, 5-diphenyl tetrazolium bromide)滴在干净载玻片上, 放入花粉, 染色15 min后在显微镜下观察。有活力的花粉被染成深紫色(Rodriguez-Riano & Dafni, 2000)。记录花粉的染色情况。

蔗糖溶液测定花粉活力的方法为: 先配置5%、10%、15%、20%、25%、30%的蔗糖溶液, 每个浓度测定每种柱型的花各10朵。室温下萌发3 h后在显

显微镜下观察花粉萌发情况, 萌发率最高的蔗糖溶液浓度为最适花粉萌发的糖浓度。预实验发现25%是最适的花粉萌发糖浓度。将花粉置于25%蔗糖水中, 室温下萌发3 h, 在显微镜下统计萌发花粉数和处理花粉总数, 计算花粉萌发率。

开花第二天的柱头活性测定和花粉活力测定方法同第一天。

1.2.4 自然状态下柱头上落置的不同类型花粉比

在晴朗的天气随机选择长、短柱型青篱柴各50株, 每个植株上随机选择1朵花, 并采集其柱头置于装有75%酒精的0.5 mL离心管中。在实验室用镊子将柱头轻轻捣碎呈均匀的悬浊液, 用移液枪吸取悬浊液, 在显微镜(Nikon E100)下统计花粉的数量(其中异型花粉为亲和花粉, 同型花粉为不亲和花粉)。每吸取完花粉悬浊液后, 取适量蒸馏水清洗离心管3次, 保证离心管中的花粉完全统计。

1.2.5 花内、株内去雄和自然柱头上花粉比例

选择3个分离的居群, 每个居群长、短柱型分别随机选择30个植株, 分别进行以下处理: (1)居群一, 花苞刚开放时, 将1个植株上1朵花未开裂的花药去除, 估计同株异花和株间花粉落置的程度(排除花内花粉的干扰)。(2)居群二, 一株上所有花都去雄, 估计植株间的传粉(排除花内和株内花粉的干扰)。(3)居群三, 自然授粉为对照组。所有的处理均用不同颜色的尼龙线捆绑作为标记, 并在24 h后收集去雄以后的柱头。长、短柱型的3种处理样本分别来自不同个体的30个柱头。柱头收集后保存在装有75%酒精的0.5 mL离心管中, 在实验室中分别统计柱头上长、短柱花粉落置的数量。

1.2.6 型间、型内和混合授粉花粉管的生长情况

为了比较型内、型间和混合授粉(模拟自然状态柱头上花粉落置情况)是否会影响花粉管的生长, 长、短柱型青篱柴植株分别随机选择30个, 每个个体随机标记3个花苞(以不同颜色的尼龙线加以区分), 进行去雄套袋处理, 直至柱头成熟。然后进行型内、型间和混合授粉处理。从距离受体植株至少30 m以外的其他植株上选择新鲜开裂的花药, 分别收集长、短柱型花粉作为花粉源。选择晴朗的天气用镊子进行授粉, 将每个雌期的柱头涂满花粉, 然后重新套袋。长柱型为母本时, 每个植株上进行3种处理: (1)型内授粉(授以长柱型花粉); (2)型间授粉(授以短柱型花粉); (3)混合授粉(长、短柱型花粉

混合)。短柱型为母本时, 每个植株上进行以下3种处理: (1)型内授粉(授以短柱型花粉); (2)型间授粉(授以长柱型花粉); (3)混合授粉(长、短柱型花粉混合)。6 h后收集雌蕊, 储存在装有FAA固定液(福尔马林、冰醋酸和酒精的体积比为: 5:5:90)的2 mL离心管中。在实验室中, 雌蕊先在蒸馏水中清洗3次, 于室温在8 mol/L的NaOH溶液中软化4 h。然后再置于蒸馏水中漂洗3次, 再在苯胺蓝溶液(0.1%质量浓度)中染色3 h。用荧光显微镜观察柱头, 统计柱头上花粉的总数量以及萌发的花粉数量, 计算花粉萌发率。花粉管先用荧光显微镜自带的软件拍照, 然后再用图像分析软件Digimizer Version 4.6.0测量花粉管的长度(Wang et al, 2018)。

1.2.7 授粉处理

为了检测青篱柴是否型内异交不亲和与自交不亲和, 分别对长、短柱型青篱柴进行型间异交授粉、型内异交授粉、自交授粉和自然对照处理。长、短柱型青篱柴分别随机选择30个植株, 每个植株随机标记4个花苞并套袋, 等到花朵完全开放时, 进行以下授粉处理: (1)型间异交授粉: 在距离实验区域30 m外的居群分别收集长、短柱青篱柴的花粉, 置于离心管中混合作为花粉源, 以长柱型花粉为父本, 授于短柱型花朵柱头上; 以短柱型花粉为父本, 授于长柱型花朵柱头上, 然后套袋; (2)型内异交授粉: 在距离实验区域30 m外的地方分别收集长、短柱型的花粉, 置于离心管中混合作为花粉源, 以长柱型花粉作为父本, 授于长柱型花朵的柱头上; 以短柱型花粉作为父本, 授于短柱型花朵的柱头上, 然后套袋; (3)自交: 将同一朵花的花粉授到其柱头上, 然后套袋; (4)自然对照: 长、短柱型青篱柴分别随机选择30个植株, 每个植株随机选择2个花苞绑线标记, 不套袋。2个月后, 收集4种授粉处理的青篱柴果实, 统计果实中饱满和败育种子数。单个果实的结籽率计算方法为饱满种子数除以饱满种子数与败育种子数之和。

1.3 数据分析

拟合优度(G-test of goodness-of-fit)用来检验自然居群中长、短柱型青篱柴的植株数量是否偏离1:1。利用广义线性模型(generalized linear model, GLM)中正态分布模型恒定函数比较长、短柱型花粉体积和柱头面积是否有显著性差异, 花粉体积、柱头表面积分别作为因变量, 不同柱型作为自变

量。采用二项式分布Logistic关联函数分析自然状态下柱头上落置的不同柱型花粉比例、不同去雄处理柱头上落置的亲花粉与不亲和花粉比例、不同授粉处理花粉萌发率和结籽率,其中不同柱型的花粉数量、亲和花粉数量与不亲和花粉数量、萌发的花粉数、饱满的种子数量作为因变量,花粉总数、种子总数作为一次实验中总的变量,不同柱型、不同去雄处理、不同授粉处理作为自变量。

所有数据分析在SPSS 20.0 (IBM Inc., New York, NY)软件中进行。

2 结果

2.1 群落样本量的调查

对5个自然居群中长、短柱型青篱柴的植株数量调查, G-test分析发现,长、短柱型的植株数量没有偏离1:1 (表1)。

2.2 花粉与柱头大小及表面纹饰观察

广义线性模型分析结果表明,短柱型青篱柴的花粉体积($173,619.61 \pm 6,991.70 \mu\text{m}^3$)极显著大于长柱型($51,155.61 \pm 1,721.89 \mu\text{m}^3$) (Wald $\chi^2 = 289.254$, $df = 1$, $P < 0.001$)。同时,长、短柱型青篱柴花粉表面纹饰也不同,短柱型青篱柴花粉表面纹饰的凸起比长柱型青篱柴明显(附录1B);短柱型青篱柴的柱头面积($219,032.92 \pm 9,017.28 \mu\text{m}^2$)与长柱型($204,598.19 \pm 10,602.26 \mu\text{m}^2$)间无显著性差异(Wald $\chi^2 = 1.076$, $df = 1$, $P = 0.300$),且柱头表面纹饰无明显不同(见附录1C, D)。

2.3 长、短柱型青篱柴花粉活力、柱头活性测定

在25%的蔗糖溶液中,长、短柱型青篱柴的花粉萌发率相对较高,因此将25%蔗糖溶液作为测定青篱柴花粉萌发率的统一糖浓度。广义线性模型分析结果表明,整体上,25%蔗糖溶液和MTT溶液处理长、短柱型青篱柴的花粉活力变化趋势一样。25%

蔗糖溶液处理,第一天短柱型的花粉活力显著高于长柱型(Wald $\chi^2 = 37.699$, $df = 1$, $P < 0.001$),第二天长、短柱型的花粉活力没有显著差异(Wald $\chi^2 = 1.157$, $df = 1$, $P = 0.282$);5% MTT溶液处理,第一天短柱型的花粉活力极显著高于长柱型(Wald $\chi^2 = 120.974$, $df = 1$, $P < 0.001$),第二天长、短柱型青篱柴的花粉活力没有显著差异(Wald $\chi^2 = 0.012$, $df = 1$, $P = 0.913$)。

柱头活性的分析结果表明,开花第一天短柱型气泡数为 7.21 ± 1.10 、长柱型气泡数为 8.09 ± 0.86 ,开花第二天短柱型气泡数为 7.08 ± 0.68 、长柱型气泡数为 7.04 ± 1.16 ,即开花第一天和第二天青篱柴的柱头活性都较强。

2.4 自然状态下柱头上落置的不同类型的花粉比例

无论是长柱型青篱柴还是短柱型青篱柴,它们柱头上落置的不亲和花粉比例均显著高于亲和花粉比例(图1A)。具体地,在短柱型青篱柴柱头上,落置的短柱型花粉(不亲和花粉)比例($64.29 \pm 3.32\%$)显著高于长柱型花粉(亲和花粉) ($30.08 \pm 2.87\%$) (Wald $\chi^2 = 82.635$, $df = 1$, $P < 0.001$);在长柱型青篱柴柱头上,落置的长柱型花粉比例(不亲和花粉) ($82.07 \pm 2.29\%$)显著高于短柱型花粉(亲和花粉)比例($15.33 \pm 1.72\%$) (Wald $\chi^2 = 1,082.495$, $df = 1$, $P < 0.001$)。

2.5 花内、株内去雄和自然对照柱头上的总花粉数量与亲和花粉比例

整体上,花内去雄和株内去雄与自然对照相比,柱头上落置总的花粉数量呈下降趋势。具体表现为在长柱型青篱柴中,自然对照柱头上落置的总花粉数量(95.31 ± 12.47)极显著高于(Wald $\chi^2 = 34.883$, $df = 2$, $P < 0.001$)花内去雄处理(26.21 ± 4.25)和株内去雄处理(48.16 ± 7.52),株内去雄处理柱头上落置的总花粉数量显著高于(Wald $\chi^2 = 7.751$, $df = 1$, $P =$

表1 G检验比较不同居群青篱柴长、短柱型植株数量

Table 1 The comparison of the number of L-morph and S-morph of *Tirpitzia sinensis* in five populations by G-test of goodness-of-fit

居群 Population	海拔 Altitude (m)	经度 Longitude (E)	纬度 Latitude (N)	短柱型(株) S-morph (ind.)	长柱型(株) L-morph (ind.)	G-test	P
1	$1,714 \pm 3.0$	104°49'	23°94'	55	43	1.237	0.266
2	$1,315 \pm 3.0$	104°84'	23°17'	52	44	0.511	0.475
3	$1,130 \pm 3.0$	104°85'	23°17'	46	41	0.184	0.668
4	$1,286 \pm 3.0$	104°84'	23°17'	55	50	0.152	0.696
5	$1,413 \pm 3.0$	104°80'	23°17'	48	50	0.010	0.92

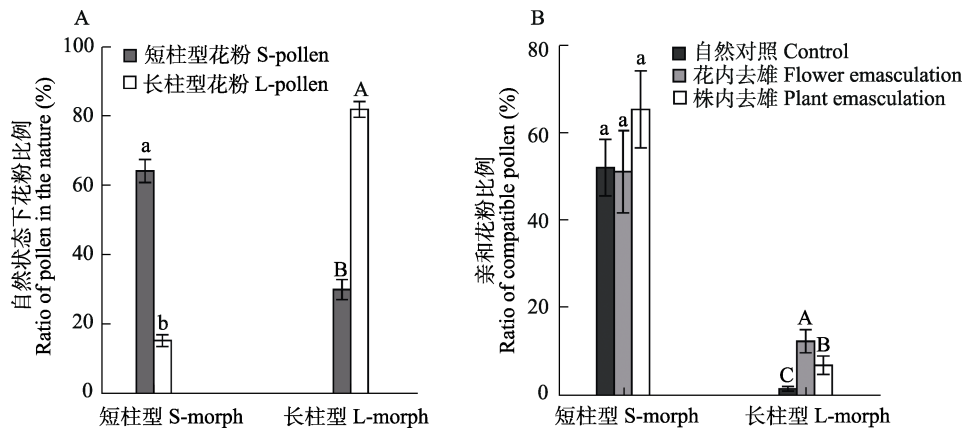


图1 青篱柴自然状态下与不同去雄处理花粉比例。(A)自然状态下青篱柴长、短柱型柱头上落置的不同类型花粉的比例的比较;(B)不同去雄处理青篱柴长、短柱型柱头上亲和花粉比例。不同字母表示不同的处理间有显著性差异。

Fig. 1 The ratio of pollens in natural state and different emasculate treatments (A) Comparison of the proportion of different morphs of pollens deposited on the stigma of *Tirpitzia sinensis* in the natural state; (B) The ratio of compatible pollens on the stigma of *Tirpitzia sinensis* treated by different emasculate treatments. Different letters indicate significant difference among treatments.

0.005)花内去雄处理;在短柱型青篱柴中,自然对照(7.92 ± 2.11)柱头上落置的总花粉数量与花内去雄处理(7.04 ± 3.13)没有显著性差异(Wald $\chi^2 = 0.106$, $df = 1$, $P = 0.745$),且花内去雄处理柱头上落置的总花粉数量与株内去雄处理(3.63 ± 0.72)没有显著性差异(Wald $\chi^2 = 2.830$, $df = 1$, $P = 0.092$),但是自然对照柱头上落置的总花粉数量显著高于株内去雄处理(Wald $\chi^2 = 6.393$, $df = 1$, $P < 0.05$)。

整体上,花内去雄、株内去雄处理与自然对照相比,柱头上亲和花粉落置的比例显著提高。花内去雄处理中,柱头上亲和花粉落置的比例($29.66 \pm 5.14\%$)极显著高于(Wald $\chi^2 = 40.119$, $df = 1$, $P < 0.001$)自然对照 ($1.56 \pm 0.55\%$);株内去雄处理中,柱头上亲和花粉落置的比例($35.75 \pm 6.36\%$)显著高于(Wald $\chi^2 = 9.877$, $df = 1$, $P = 0.002$)自然对照 ($1.56 \pm 0.55\%$)。

单独分析发现,在短柱型青篱柴中,自然对照柱头上亲和花粉比例($52.31 \pm 6.48\%$)与花内去雄处理($51.36 \pm 9.43\%$)、株内去雄($65.64 \pm 8.83\%$)处理间无显著性差异(Wald $\chi^2 = 0.973$, $df = 2$, $P = 0.615$);在长柱型青篱柴中,花内去雄亲和花粉比例($12.46 \pm 2.65\%$)极显著高于株内去雄处理($6.97 \pm 2.10\%$)和自然对照($1.56 \pm 0.55\%$) (Wald $\chi^2 = 32.121$, $df = 2$, $P < 0.001$) (图1B)。对短柱型而言,株内去雄处理亲和花粉的比例($65.64 \pm 8.83\%$)显著高于(Wald $\chi^2 = 4.358$, $df = 1$, $P = 0.037$)不亲和花粉比例($34.36 \pm 8.83\%$)。

2.6 型间、型内和混合授粉花粉管的生长情况和花粉萌发率

广义线性分析结果表明,相较于型间授粉处理,型内授粉处理能显著地降低花粉萌发率和花粉管的长度。就花粉管长度而言,在短柱型青篱柴中,型间授粉处理花粉管长度(268.03 ± 2.82 , 单位: μm ,下同)极显著长于(Wald $\chi^2 = 21.118$, $df = 1$, $P < 0.001$)型内授粉处理(141.85 ± 2.95),混合授粉处理型间花粉的花粉管长度(183.36 ± 11.18)极显著长于(Wald $\chi^2 = 27.526$, $df = 1$, $P < 0.001$)型内花粉(76.48 ± 7.42)。在长柱型青篱柴中,同样也是型间授粉处理的花粉管长度(312.05 ± 18.67)极显著长于(Wald $\chi^2 = 112.257$, $df = 1$, $P < 0.001$)型内授粉处理(105.10 ± 6.91),混合授粉处理型间花粉的花粉管长度(188.11 ± 11.71)极显著长于(Wald $\chi^2 = 15.871$, $df = 1$, $P < 0.001$)型内花粉(88.36 ± 5.38) (图2A)。

对于不同授粉处理长、短柱型青篱柴的花粉萌发率而言,在短柱型青篱柴中,型间授粉花粉的萌发率($85.34 \pm 2.97\%$)极显著高于(Wald $\chi^2 = 657.313$, $df = 1$, $P < 0.001$)型内授粉花粉($1.62 \pm 0.49\%$),混合型间授粉的花粉萌发率($96.91 \pm 1.55\%$)极显著高于(Wald $\chi^2 = 75.015$, $df = 1$, $P < 0.001$)混合型内授粉($56.01 \pm 5.39\%$)。在长柱型青篱柴中,型间授粉处理($84.63 \pm 4.23\%$)与型内授粉处理($69.94 \pm 4.39\%$)的花粉萌发率无显著性差异(Wald $\chi^2 = 3.649$, $df = 1$, $P = 0.056$),混合型间授粉的花粉萌发率($91.05 \pm 2.67\%$)极显著高于(Wald $\chi^2 = 41.007$, $df = 1$, $P <$

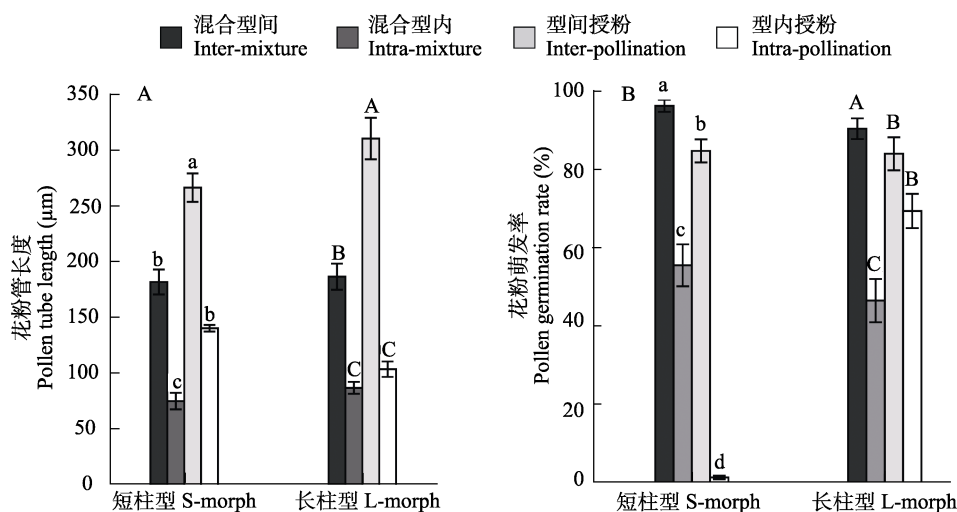


图2 不同授粉处理青篱柴花粉管长度(A)和花粉萌发率(B)的比较。不同字母表示不同的授粉处理间有显著性差异。

Fig. 2 Comparison of pollen tube length (A) and pollen germination rate (B) of *Tirpitzia sinensis* with different pollination treatments. Different letters indicate significant difference among treatments.

0.001)混合型内授粉($46.97 \pm 5.55\%$) (图2B)。

2.7 授粉处理

广义线性分析结果表明, 青篱柴的繁育系统为型内异交与自交不亲和系统。在短柱型青篱柴中, 型间授粉处理结籽率($86.84 \pm 3.38\%$)极显著高于自然授粉处理($49.00 \pm 7.74\%$)、型内处理($0.00 \pm 0.00\%$)、自交处理($0.00 \pm 0.00\%$) (所有的 $P < 0.001$); 在长柱型青篱柴中, 自然授粉处理结籽率($51.62 \pm 4.77\%$)与型间授粉处理($67.65 \pm 8.24\%$)没有显著性差异(Wald $\chi^2 = 2.894$, $df = 1$, $P = 0.089$), 均极显著高于型内授粉处理($0.00 \pm 0.00\%$)和自交授粉处理($0.00 \pm 0.00\%$) (所有的 $P < 0.001$) (图3)。

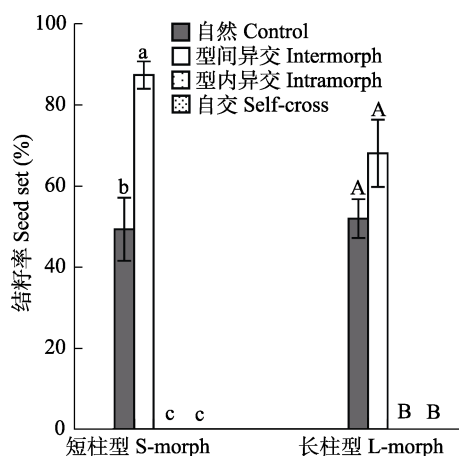


图3 不同授粉处理青篱柴结籽率的比较(型内异交和自交结籽率为零, 不同字母表示不同的授粉处理间差异显著)

Fig. 3 Comparison of the seed set of *Tirpitzia sinensis* with different pollination treatments. The seed set ratio of intra-morph outcrossing and selfing were zero, different letters indicate significant difference among treatments.

3 讨论

本研究发现二型花柱植物青篱柴短柱型的花粉体积显著大于长柱型的花粉体积, 长、短柱型柱头表面积没有显著性差异, 自交与型内异交不亲和。尽管自然状态下柱头上落置的不亲和花粉比例显著高于亲和花粉, 但是通过花内和株内去雄, 排除自花花粉与同株异花花粉的干扰, 柱头上落置的亲和花粉比例显著提高。显微观察发现, 型间授粉柱头上花粉的萌发率和花粉管伸长的长度显著高于型内授粉。

短柱型青篱柴的花粉体积显著大于长柱型青篱柴花粉, 这与大部分前人对异型花柱植物的研究结果一致(Darwin, 1892; Vuilleumier, 1967;

Dulberger, 1974, 1992; Ganders, 1976; Costa et al, 2017; Wu et al, 2017)。且长、短柱型青篱柴花粉表面纹饰也存在差异, 短柱型青篱柴花粉表面纹饰为疣状凸起, 长柱型青篱柴的花粉表面纹饰无疣状凸起结构。异型花柱植物不同型态间在柱头形状、大小、以及柱头表面纹饰等方面都有很大不同, 在一些报春花属植物中, 长柱型的柱头是半球状的, 而短柱型的柱头是平整的(Liu, 2014), 但是我们的研究结果显示在柱头表面积和柱头表面纹饰上, 长、短柱型青篱柴之间没有明显差异。

在有性生殖植物中,柱头的可授性直接决定了受精过程能否完成,传粉能否成功受花粉活力和柱头可授性双重影响(Wang et al, 2015)。不同开花时间长、短柱青篱柴的花粉活力和柱头活性分析结果表明,在开花第一天长、短柱型青篱柴的花粉活力都较第二天高,但是柱头活性在开花第一天和开花第二天无显著性差异,这有可能与青篱柴较短的开花时间相适应,因为维持较长的开花时间需要消耗一定的资源,但是开放后的花大部分会被访花者访问,花粉总量会下降,为了实现最大的繁殖成功率,植物将资源分配给还未开放的花;而柱头活性在开花前后两天都没有差异,可能是因为没有授粉的原因,植物为了实现生殖成功继续保持较强柱头活性。

长、短柱型青篱柴的柱头在自然状态下普遍受到不亲和花粉的干扰,不亲和花粉的比例显著高于亲和花粉的比例。柱头上落置大量不亲和花粉可能与植株的开花式样和花序以及传粉者的访问行为有关(Ganders, 1974, 1976, 1979; Lloyd & Webb, 1992, Brys et al, 2008; Liu, 2014)。金荞麦(*Fagopyrum dibotrys*)柱头落置与繁殖成功在居群间的变异研究表明,居群中不同型比会影响柱头上亲和花粉落置与繁殖成功,当居群型比为1:1时,落置在长、短柱上的亲和花粉与不亲和花粉比例无显著性差异,但是当居群型比偏离1:1时,居群物种数量多的柱型将会提高另一柱型的亲和花粉比例(Wu, 2017)。因此自然状态下长、短柱型落置在柱头上的亲和花粉比例与不亲和花粉比例存在差异,可能是由于居群型比的差异,造成传粉者贡献的亲和花粉比例不同。青篱柴的头状花序和一次开放较多短寿命的花,使得传粉者在同一植株上访问时停留的时间较长,使得更多的同株异花不亲和花粉落置在柱头上,但是株内去雄排除同株异花干扰后,亲和花粉比例显著提高。

在自交不亲和的物种中,自花花粉或同型花粉落置在柱头上可能会导致柱头表面堵塞,与亲和花粉竞争柱头表面和花柱道,从而影响亲和花粉的萌发率和花粉管的生长(Lloyd & Yates, 1982; Kohn & Barrett, 1992; Fetscher, 2001)。对青篱柴进行混合授粉(型内和型间花粉混合)、型间授粉和型内授粉处理的结果表明,混合型间花粉的萌发率和花粉管的

长度都显著高于混合型内,型间花粉的萌发率和花粉管的长度都显著高于型内,说明在自然状态下,型内的花粉在柱头上不能有效地萌发,而萌发出的花粉管在花柱道中伸长受到抑制,从而促进异交。

几乎所有的异型花柱植物都是自交不亲和的,且在同一个种中长、短柱自交不亲和的程度也不一样(Ornduff & Perry, 1964; Ornduff, 1970; Barrett, 1977)。我们的授粉处理结果表明,青篱柴的繁育系统为型内异交与自交不亲和,这与大部分的异型花柱植物促进异交的结果一致(Ree, 1997; Keller et al, 2014),但是也并不是所有的异型花柱植物都是自交不亲和的,也广泛存在自交亲和的现象(Ganders, 1976; 常芳芳, 2017^①)。说明在异型花柱植物中,可能由于传粉者的丰富度差异、花部特征差异、花期物候不同等原因,使异型花柱植物在漫长的进化与适应中演化出了不同的繁育系统。

近来研究者从传粉者的角度,以*Palicourea rigida*的3个种群为研究对象,开发了一种模拟蜂鸟访花的方法,验证不同柱型花粉在传粉者身体不同部位的分布,从而促进亲和花粉的传递,实验结果证明了二型花柱的生态学功能是促进亲和花粉的传递(Raup et al, 2020)。随着分子生物学技术的发展,近年来进化生物学家们运用系统发育和分子遗传手段验证了异型花柱多态选择理论模型的一些特征和异型花柱的起源与进化问题,为异型花柱的深入研究奠定了基础(Barrett, 2019; Costa et al, 2019)。近来已有一些研究证实次级代谢物的种类和含量、激素代谢相关基因的表达在异型花柱的不同表型中是不一致的,且在避免性干扰上不同柱型的植株采取的策略也不一样(Barranco et al, 2019; Zhao et al, 2019; Hu et al, 2020)。本研究经显微观察发现去雄操作排除同花和同株异花的花粉干扰提高了青篱柴柱头上落置的亲和花粉比例(即型间花粉),青篱柴的柱头有利于亲和花粉的萌发和花粉管的延长,宏观方面验证了青篱柴的繁育系统是典型的型内异交与自交不亲和。综上,青篱柴能促进异交,提高传粉精确性。将来的研究可能要在不同表型的基因差异性,以及次级代谢物成分和含量等方面进行深入的研究。

① 常芳芳 (2017) 探索二型花柱的演化: 以甜荞和苦荞为例. 硕士学位论文, 华中师范大学, 武汉.

致谢: 感谢中国科学院广西植物所刘长秋副研究员、云南省文山州麻栗坡县郭喜兵先生、贵州师范大学生命科学学院硕士生唐汉青、相孟达对野外实验的协助, 感谢贵州师范大学生命科学学院本科生陈丹对室内实验的帮助。

ORCID

王晓月  <https://orcid.org/0000-0002-8369-1606>

参考文献

- Armbruster WS, Pérez-Barrales R, Arroyo J, Edwards ME, Vargas P (2006) Three-dimensional reciprocity of floral morphs in wild flax (*Linum suffruticosum*): A new twist on heterostyly. *New Phytologist*, 171, 581–590.
- Barranco D, Arroyo J, Santos-Gally R (2019) Avoiding sexual interference: Herkogamy and dichogamy in style dimorphic flowers of *Narcissus broussonetii* (Amaryllidaceae). *AOB PLANTS*, 11, 038.
- Barrett SCH (1977) The breeding system of *Pontederia rotundifolia* L., a tristylous species. *New Phytologist*, 78, 209–220.
- Barrett SCH (2019) ‘A most complex marriage arrangement’: Recent advances on heterostyly and unresolved questions. *New Phytologist*, 224, 1051–1067.
- Barrett SCH, Glover DE (1985) On the Darwinian Hypothesis of the adaptive significance of tristily. *Evolution*, 39, 766–774.
- Barrett SCH (1992) Heterostylous genetic polymorphisms: Model systems for evolutionary analysis. In: *Evolution and Function of Heterostyly*, pp.1–29, Springer, Berlin, Heidelberg.
- Brys R, Jacquemyn H, Hermy M, Beeckman T (2008) Pollen deposition rates and the functioning of distyly in the perennial *Pulmonaria officinalis* (Boraginaceae). *Plant Systematics and Evolution*, 273, 1–12.
- Charlesworth D, Charlesworth B (1979) A model for the evolution of distyly. *The American Naturalist*, 114, 467–498.
- Costa J, Castro S, Loureiro J, Barrett SCH (2017) Experimental insights on Darwin’s cross-promotion hypothesis in tristylous purple loosestrife (*Lythrum salicaria*). *American Journal of Botany*, 104, 616–626.
- Costa J, Torices R, Barrett SCH (2019) Evolutionary history of the buildup and breakdown of the heterostylous syndrome in Plumbaginaceae. *New Phytologist*, 224, 1278–1289.
- Dafni A (1992) *Pollination Ecology: A Practical Approach*. Oxford University Press, Oxford.
- Darwin C (1892) *The Different Forms of Flowers on Plants of the Same Species*. John Murray, London.
- Dulberger R (1974) Structural dimorphism of stigmatic papillae in distylous *Linum* species. *American Journal of Botany*, 61, 238–243.
- Dulberger R (1992) Floral polymorphisms and their functional significance in the heterostylous syndrome. In: *Evolution and Function of Heterostyly* (ed. Barrett SCH), pp. 41–84. Springer, Berlin.
- Fetscher AE (2001) Resolution of male-female conflict in a hermaphroditic flower. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 268, 525–529.
- Ganders FR (1974) Disassortative pollination in the distylous plant *Jepsonia heterandra*. *Canadian Journal of Botany*, 52, 2401–2406.
- Ganders FR (1976) Pollen flow in distylous populations of *Amsinckia* (Boraginaceae). *Canadian Journal of Botany*, 54, 2530–2535.
- Ganders FR (1979) The biology of heterostyly. *New Zealand Journal of Botany*, 17, 607–635.
- Hu D, Gao SP, Li WJ, Lei T, Liu YQ, Li Q, Li JN, Jiang MY (2020) Dissecting the distyly response to pollination using metabolite profiling in heteromorphic incompatibility system interactions of *Plumbago auriculata* Lam. *Acta Physiologiae Plantarum*, 42, 1–6.
- Keller B, Thomson JD, Conti E (2014) Heterostyly promotes disassortative pollination and reduces sexual interference in Darwin’s primroses: Evidence from experimental studies. *Functional Ecology*, 28, 1413–1425.
- Kohn JR, Barrett SCH (1992) Experimental studies on the functional significance of heterostyly. *Evolution*, 46, 43–55.
- Liu QR, Zhou LH (2008) *Linaceae*. In: *Flora of China*, Vol. 11 (eds Wu ZY, Raven PH, Hong DY), Missouri Botanical Garden, St. Lewis & Science Press, Beijing.
- Liu SJ (2014) *A Study of Adaptive Significance of Distyly in Primula species*. PhD dissertation, Wuhan University, Wuhan. (in Chinese with English abstract) [刘淑娟 (2014) 报春花属植物二型花柱的适应意义研究. 博士学位论文, 武汉大学, 武汉.]
- Liu SJ, Wu LY, Huang SQ (2016) Shortened anther–stigma distance reduces compatible pollination in two distylous *Primula* species. *Journal of Plant Ecology*, 9, 224–232.
- Lloyd DG, Webb CJ (1992) The selection of heterostyly. In: *Evolution and Function of Heterostyly* (ed. Barrett SCH), pp. 179–207. Springer, Berlin, Heidelberg.
- Lloyd DG, Yates JMA (1982) Intrasexual selection and the segregation of pollen and stigmas in hermaphrodite plants, exemplified by *Wahlenbergia albomarginata* (Campanulaceae). *Evolution*, 36, 903–913.
- Massinga PH, Johnson SD, Harder LD (2005) Heteromorphic incompatibility and efficiency of pollination in two distylous *Pentstemon* species (Rubiaceae). *Annals of Botany*, 95, 389–399.
- Naiki A, Nagamasu H (2003) Distyly and pollen dimorphism in *Dammacanthus* (Rubiaceae). *Journal of Plant Research*, 116, 105–113.

- Nicholls MS (1985) Pollen flow, population composition, and the adaptive significance of distyly in *Linum tenuifolium* L. (Linaceae). *Biological Journal of the Linnean Society*, 25, 235–242.
- Nishihira J, Washitani I, Thomson JD, Thomson BA (2000) Patterns and consequences of stigma height variation in a natural population of a distylous plant *Primula sieboldii*. *Functional Ecology*, 14, 502–512.
- Ornduff R (1966) The breeding system of *Pontederia cordata* L. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, 93, 407–416.
- Ornduff R (1970) Incompatibility and the pollen economy of *Jepsonia parryi*. *American Journal of Botany*, 57, 1036–1041.
- Ornduff R (1970) The systematics and breeding system of *Gelsemium* (Loganiaceae). *Journal of the Arnold Arboretum*, 51, 1–17.
- Ornduff R, Perry JD (1964) Reproductive biology of *Piriqueta caroliniana* (Turneraceae). *Rhodora*, 66, 100–109.
- Piper J, Charlesworth B (1986) The evolution of distyly in *Primula vulgaris*. *Biological Journal of the Linnean Society*, 29, 123–137.
- Raupp PP, Matias R, Furtado MT, Consolaro H (2020) The role of distyly in pollen flow of the hummingbird-pollinated *Palicourea rigida* (Rubiaceae). *Flora*, 271, 151681.
- Ree RH (1997) Pollen flow, fecundity, and the adaptive significance of heterostyly in *Palicourea padifolia* (Rubiaceae). *Biotropica*, 29, 298–308.
- Rodriguez-Riano T, Dafni A (2000) A new procedure to assess pollen viability. *Sexual Plant Reproduction*, 12, 241–244.
- Vuilleumier BS (1967) The origin and evolutionary development of heterostyly in the angiosperms. *Evolution*, 21, 210–226.
- Wang W, Yang SP, Cui GL, Zhang X, Liu Y, Chen Y (2015) Pollen viability and stigma receptivity of *Artemisia annua* L. *Journal of Southwest University (Natural Science Edition)*, 37(2), 1–7. (in Chinese with English abstract) [王卫, 杨水平, 崔广林, 张雪, 刘芸, 陈阳 (2015) 青蒿花粉活力及柱头可授性研究. 西南大学学报(自然科学版), 37(2), 1–7.]
- Wang XY, Quan QM, Wang B, Li YX, Huang SQ (2018) Pollen competition between morphs in a pollen-color dimorphic herb and the loss of phenotypic polymorphism within populations. *Evolution*, 72, 785–797.
- Wolfe LM, Massinga PH, Johnson SD (2009) A quantitative evaluation of the distylous syndrome in *Sebaea grandis* (Gentianaceae). *South African Journal of Botany*, 75, 785–790.
- Wu LY (2017) A Study of Evolution and Adaptive Significance of Distyly in *Fagopyrum* Species. PhD dissertation, Wuhan University, Wuhan. (in Chinese with English abstract) [吴凌云 (2017) 荞麦属植物二型花柱的进化及适应性意义研究. 博士学位论文, 武汉大学, 武汉.]
- Wu LY, Chang FF, Liu SJ, Scott Armbruster W, Huang SQ (2018) Heterostyly promotes compatible pollination in buckwheats: Comparisons of intraflower, intraplant, and interplant pollen flow in distylous and homostylous *Fagopyrum*. *American Journal of Botany*, 105, 108–116.
- Wu LY, Wang B, Schoen DJ, Huang SQ (2017) Transitions from distyly to homostyly are associated with floral evolution in the buckwheat genus (*Fagopyrum*). *American Journal of Botany*, 104, 1232–1240.
- Zhao ZT, Luo ZL, Yuan S, Mei LN, Zhang DX (2019) Global transcriptome and gene co-expression network analyses on the development of distyly in *Primula oreodoxa*. *Heredity*, 123, 784–794.
- Zhou W, Barrett SCH, Wang H, Li DZ (2015) Reciprocal herkogamy promotes disassortative mating in a distylous species with intramorph compatibility. *New Phytologist*, 206, 1503–1512.

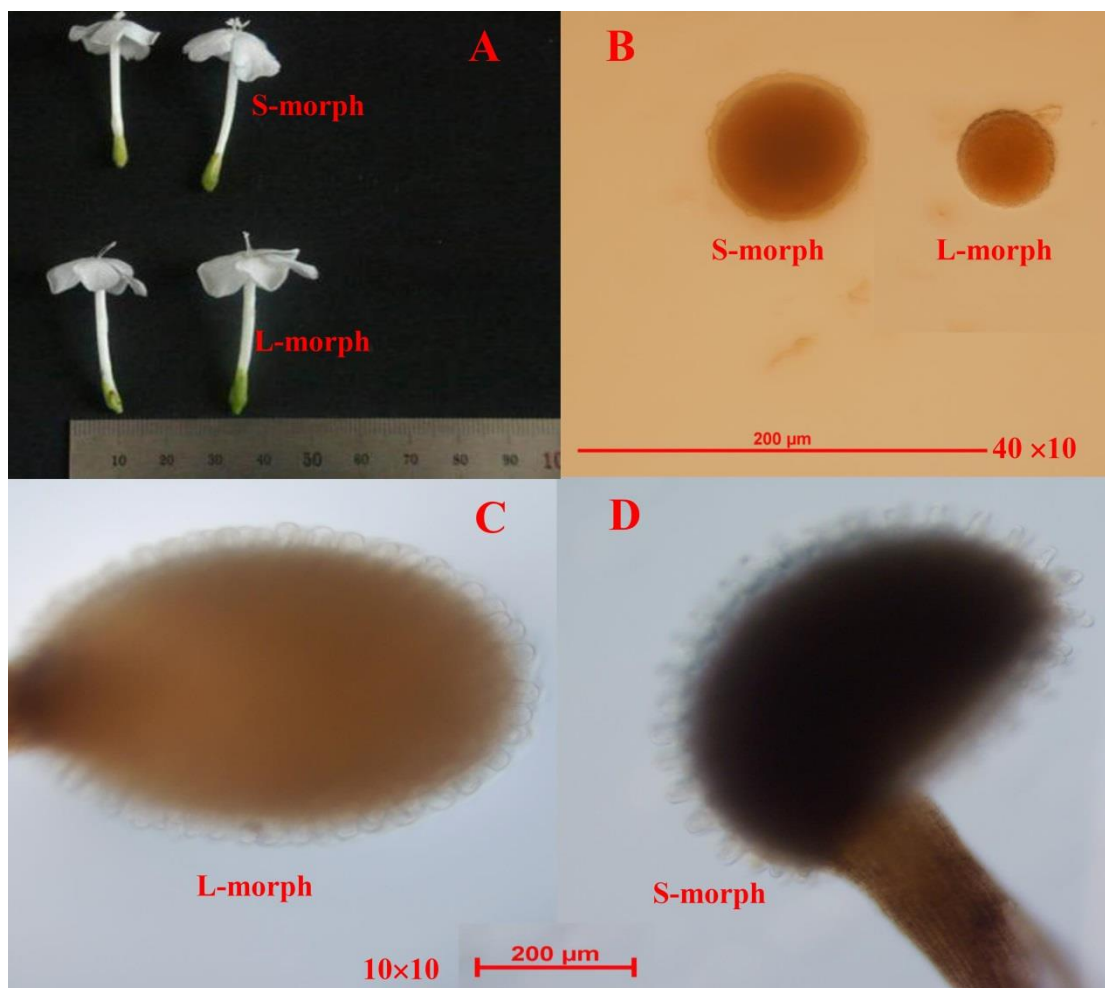
(责任编辑: 黄双全 责任编辑: 时意专)

附录 Supplementary Material

附录1 青篱柴的单花、花粉和柱头形态特征

Appended 1 The single flowers, pollens and stigma of *Tirpitzia sinensis*

<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2020444-1.pdf>



附录1 青篱柴的单花、花粉和柱头形态特征。(A)长、短柱型青篱柴单花;(B)长、短柱型青篱柴花粉;(C)长柱型柱头;(D)短柱型柱头。

Appended 1 The single flowers, pollens and stigma of *Tirpitzia sinensis*. (A) Flowers of long morph (L-morph) and short morph (S-morph); (B) Pollens of L-morph and S-morph; (C) Stigma of L-morph; (D) Stigma of S-morph.



•研究报告•

中国竹类植物馆藏标本现状与地理分布

许祖昌^{1,2}, 罗亚皇³, 秦声远^{1,2}, 朱光福^{1,2}, 李德铤^{1,2*}

1. 中国科学院昆明植物研究所中国西南野生生物种质资源库, 昆明 650201; 2. 中国科学院大学昆明生命科学学院, 昆明 650201; 3. 中国科学院昆明植物研究所东亚植物多样性与生物地理学重点实验室, 昆明 650201

摘要: 馆藏标本是分类学研究的主要凭证, 对特定类群标本的采集信息进行细致整理和分析, 有助于理解该类群研究的历史、现状和不足。此外, 结合最新的系统学研究成果和相应环境数据构建生态位模型, 可以加深人们对特定类群分类与分布状况的认识。被子植物的分类鉴定常基于繁殖性状进行, 然而, 竹类植物一般进行克隆繁殖, 只有在经过长期的营养生长之后, 才会进行有性生殖并同时死亡。因此, 国内的竹类标本大多仅记录了营养性状, 具有繁殖性状的标本数量稀少。由于这一特殊的生物学习性, 竹类植物是当今分类学研究中最为困难的类群之一。本研究基于全国竹类植物馆藏标本的采集数据, 分析了我国竹类标本的采集和保藏现状; 利用比值法和斜率法从采集地理偏差和采集类群偏差两方面评估了竹类植物标本的采集完整度; 结合气候数据, 利用模型模拟的方法分析了影响不同竹类分支分布的主要因素。采集信息分析结果表明, 国内标本馆对竹类标本的收集和保藏存在很大的不均衡性, 且对研究团队具有较高的依赖性; 其次竹类标本的采集量的变化较好地反映了国内植物分类学研究的历史; 而对类群和地理采集完整度的评估结果表明, 中国竹类标本的采集和整理工作仍任重道远。模型模拟结果表明, 温度限定了竹类植物两大分支各自的分布北界, 水分对温带木本竹类分支(temperate woody bamboos, TWB)的限制作用比旧世界热带木本竹类分支(paleotropical woody bamboos, PWB)强, 而温度对PWB的限制性更强。生态位模拟的结果进一步显示, 中国温带和旧世界热带木本竹类两大分支的适生区出现了明显的分化, 但在亚热带区域仍有部分重叠。植物标本记录了特定类群在时间和空间上的分布格局, 相关的信息一方面可以促进物种灭绝风险评估、可持续利用和综合保护, 另一方面也可助力大尺度生物多样性分布格局及全球变化对多样性的影响研究。

关键词: 竹类植物; 馆藏标本; 采集现状; 完整度评估; 气候因子; 地理分布

许祖昌, 罗亚皇, 秦声远, 朱光福, 李德铤 (2021) 中国竹类植物馆藏标本现状与地理分布. 生物多样性, 29, 897–909. doi: 10.17520/biods.2020373.
Xu ZC, Luo YH, Qin SY, Zhu GF, Li DZ (2021) Current status of herbarium specimens and geographical distribution of bamboos (Gramineae: Bambusoideae) in China. Biodiversity Science, 29, 897–909. doi: 10.17520/biods.2020373.

Current status of herbarium specimens and geographical distribution of bamboos (Gramineae: Bambusoideae) in China

Zuchang Xu^{1,2}, Yahuang Luo³, Shengyuan Qin^{1,2}, Guangfu Zhu^{1,2}, Dezhu Li^{1,2*}

1 Germplasm Bank of Wild Species, Kunming Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Kunming 650201

2 Kunming College of Life Sciences, University of Chinese Academy of Sciences, Kunming 650201

3 Key Laboratory for Plant Diversity and Biogeography of East Asia, Kunming Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Kunming 650201

ABSTRACT

Aims: Herbarium specimens are important for taxonomic research. Analyses of these specimens are important for understanding their history, taxonomic status, and existing gaps in knowledge. In addition, such analyses allow for deeper insights into the distribution and classification of specific taxa using phylogenetic and niche modeling techniques. In most cases, identification of herbarium specimens is based on the reproductive traits. However, bamboo is a long-lived clonal plant that undergoes flowering followed by simultaneous death after a long-term growth period. As a result, most bamboo specimens only contain vegetative characters, and the information on reproductive traits remains sparse. As a result of this unique life history, bamboos are one of the most difficult taxa for taxonomic research.

收稿日期: 2020-09-21; 接受日期: 2021-03-05

基金项目: 国家自然科学基金(31670396)

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: dzl@mail.kib.ac.cn

Here, we aim to examine the status of collection of bamboo herbarium specimens in China and document existing biases. Furthermore, we also aim to evaluate the main drivers for the distribution of the two major clades of bamboos (temperate woody bamboos, TWB; paleotropical woody bamboos, PWB).

Methods: Here, we used collection data from the major herbaria of China to analyze the current collection and preservation status of bamboo specimens. The completeness of the collection was evaluated by the ratio and slope methods with respect to geographical and group deviations. In combination with climate data from WorldClim, we used model simulations to identify the main factors affecting the distribution of bamboo.

Results: The results from the analysis on collection information indicate that there is a great unevenness in the collection and conservation of bamboo specimens in domestic herbaria. These aspects are highly dependent on the vigor of research teams. Second, variation in the collection of bamboo specimens is a clear reflection of the history of plant taxonomy research in China. Additionally, the results from the assessment of taxa and the completeness of geographic collection indicate that much work still remains for the collection and collation of bamboo specimens in China. The analysis of model simulations showed that the distribution of the two major clades of bamboos in China is mainly limited by a low temperature. Moisture had a greater effect on the distribution of TWB than on PWB, while the effect of temperature was higher for PWB. Results from niche modeling further indicate that the PWB and the TWB in China have diverged in area use with only some overlap in subtropical areas.

Conclusions: Our study highlights the geographic distribution and taxa collecting biases in herbarium specimens of bamboos in China, as well as the significance of climate variables for the distributions of temperate and paleotropical woody bamboos. Our findings also indicate some poorly sampled areas, which should be preferential targets for future biodiversity surveys. Furthermore, as millions of digitalized herbarium specimens become available online and will play an important role in revealing large-scale diversity patterns. Such effort can improve the forecasts of the impacts of climatic change on the biodiversity.

Key words: bamboo; herbarium specimens; collection status; completeness assessment; climate factors; geographical distribution

竹类植物具有重要的经济和生态价值，很早就被人类认识和研究(McClure, 1966)。根据目前在国际上广为接受的APG IV (Angiosperm Phylogeny Group IV)系统，竹亚科隶属于被子植物单子叶分支禾本目禾本科，是禾本科的12个亚科之一，与早熟禾亚科、稻亚科一起构成BOP (Bambusoideae–Oryzoideae–Pooideae)分支(GPWG, 2001; GPWG II, 2012; Soreng et al, 2017; Saarela et al, 2018)。近年来的分子系统发育研究支持将竹亚科分为菝葜竹族(Olyreae)、青篱竹族(Arundinarieae)和籼竹族(Bambuseae) 3个族，它们又分别属于草本竹类分支(herbaceous bamboos)、温带木本竹类分支(temperate woody bamboos, TWB)和热带木本竹类分支(tropical woody bamboos)，其中热带木本竹类又可进一步分为旧世界热带木本竹分支(paleotropical woody bamboos, PWB)和新世界热带木本竹分支(neotropical woody bamboos, NWB)；中国仅有旧世界热带木本竹类和温带木本竹类(Kelchner & BPG, 2013; Guo et al, 2019)。据最新统计，全世界共有竹类127属约1,680种(Clark & Oliveira, 2018)。中国是世界上竹类资源最丰富的国家，其物种数、分布面

积、蓄积量等均居世界各国之首，《中国植物志》(Flora Reipublicae Popularis Sinicae, FRPS)和*Flora of China* (FOC)记载的竹类达34属534种(Li et al, 2006)。

竹类是公认的禾本科植物分类困难类群。究其原因，首先是竹类标本采集要求高，过程较为繁琐，一般需要地下茎、秆节、秆箨、分枝和完整的叶子(包括叶鞘、叶舌、叶耳和叶片)等部位的标本，缺少某些关键性状(如秆箨)会增加鉴定的难度和降低鉴定的准确性，因此很多植物标本采集者往往会忽视竹类标本的采集(Soderstrom & Young, 1983)。其次，竹类植物具有特殊的生物学特性。长期以来，植物分类学基于繁殖器官的特征来描述和鉴别物种，但由于竹类特殊的开花习性，绝大多数木本竹类均为一次性开花，开花后死亡，且开花周期具有异质性(3–120年)(Janzen, 1976)，采集的营养体标本很难与常常仅包括繁殖体的模式标本进行对比鉴定。因此，竹类物种的鉴定问题以及较少的标本记录对其研究形成了极大的阻碍，并在很大程度上制约着竹类植物的培育、利用和保护。

植物标本是植物研究者在长期的科研活动中

采集和保存的凭证材料,体现着人类对某个类群的认识,也是自然遗产的实体记录;信息完备的植物标本是物种分类、分布及系统演化等学科的重要资料(Bridson & Forman, 1998),其携带的信息有着重要的研究价值。最早的标本主要服务于物种发现和志书编写,随着标本数目增加和相关信息的数字化,基于植物标本开展的研究形式也越来越多样化。如张玉雪等(2018)利用国家标本资源共享平台(National Specimen Information Infrastructure, NSII, <http://www.nsii.org.cn>)的数据分析了我国杜鹃花标本的采集现状,揭示了我国杜鹃花科植物物种丰富度的分布状况及影响因素;He等(2019)基于蓝钟花属(*Cyananthus*)和报春花属(*Primula*) 10个物种馆藏标本记录的分布信息,结合气候数据,估算了其历史分布区的范围和气候变化对当下分布区的影响,并预测了物种未来潜在分布区的变化趋势。此外,通过标本记录也可对植物类群的地理采集偏差情况及其原因进行评估和探索,如阳文静(2013)利用近千万条分布数据评估了中国植物标本的地理采集偏差并探讨其原因;王凯莉等(2018)利用国家标本资源共享平台的数据对全国蔷薇科的采集情况进行了评估,发现标本记录可信度好,具有较好的利用价值;蔷薇科植物的标本采集地主要集中在西南地区,并且在偏远地区的采集强度显著偏低。另一方面,Zeng等(2018)利用二代测序技术提取了馆藏80年的标本DNA并获取了其叶绿体基因组和核糖体DNA大亚基数据,为植物系统发育和DNA条形码的研究打开了一扇新的窗户。

对于竹类这样一个有巨大价值但研究困难的类群,关于其馆藏标本及地理分布的研究却鲜见报道。本研究利用中国竹类植物馆藏标本的采集信息,以省级(直辖市、自治区等)行政区划为基本单元,分析了中国竹类植物的采集现状和采集偏差;同时结合气候数据,对中国竹类的地理分布状况进行研究,以期为今后的竹类植物标本采集和物种保护等工作提供基础资料。

1 材料与方法

1.1 数据来源

本研究的数据来源主要包括:(1)国家标本资源共享平台;(2)中国数字植物标本馆(Chinese Virtual Herbarium, CVH, <http://www.cvh.org.cn>);(3)竹类植

物标本较为集中的各标本馆实地收集,如中国科学院西双版纳热带植物园植物标本馆(HITBC)、中国科学院华南植物园植物标本馆(IBSC)、中国科学院昆明植物研究所标本馆(KUN)、南京大学生命科学学院植物标本室(N)、江苏省中国科学院植物研究所标本馆(NAS)、中国科学院植物研究所植物标本馆(PE)、西南林业大学林学院植物标本室(SWFC)和中山大学生命科学学院生物博物馆植物标本室(SYS);(4)相关文献记载(王仁赞等,2012)。

1.2 数据标准化

随着植物分类学研究的不断深入,植物科学名称的使用往往会发生变化;且不同的采集者对标本采集信息的记录风格和完整度不一,造成了现有标本信息不全乃至含混。因此,本研究对获得的标本数据进行了标准化处理,具体方法如下:(1)利用网站Taxonomic Name Resolution Service v4.1 (TNRS, <http://tnrs.iplantcollaborative.org>)对获得的标本名称状态进行异名剔除和标准化(Boyle et al, 2013),仅保留接受名(Accepted状态)且准确率得分在0.9以上的数据;(2)剔除采集地点缺失和在中国行政区以外的采集记录;(3)对于采集地点记录不全的数据(如仅包括小地名),则通过百度地图和Google Earth (Version 7.1.8.3036)查询标本上记录的地名字段,尽可能补全数据。在此基础上,依据CVH网站中的中国早期标本采集地名考(<https://www.cvh.ac.cn/topics/counties.php>)将变更的地名进行校验。数据标准化完成后,使用Google Earth (Version 7.1.8.3036)查询标本采集点对应的经纬度信息,并利用ArcGIS 10.7绘制分布图。

1.3 复份标本的处理

《国际藻类、菌物和植物命名法规》第八条规定:一个采集的多个制备,如果未注明其是同一份标本的组成材料时,则这些制备互相构成复份标本(Turland et al, 2018)。一份完整的标本通常包含植物的各部分器官,但由于竹类植物的特殊性,各部位的材料往往难以展示在同一张台纸上,而该类群的标本在采集和装订过程中很少注明是复份标本还是属于同一份标本的不同部分。因此,为了研究的方便,本研究将采集号、采集人、采集时间以及采集地点完全相同的标本视为一份标本,只保留其中一条标本信息。

1.4 采集完整度的评估

标本采集偏差是评价标本采集完整度的重要参数,具体可分为两种:一是受地理、交通、气候等条件和采集人的记录习惯等因素的影响,在采集过程中会出现采集地点不均衡,部分地区遗漏或采集数量过少等影响数据完整性的情况,即采集地点偏差;二是由于采集对象的类群特点、分布频率、物候和采集难易程度不同等,导致采集者对某些类群重复采集,而某些类群采集很少,即采集类群偏差。本研究利用比值法和斜率法分别对其进行评估,并比较了这2种方法评估结果的差异。

(1)比值法。该方法利用观察丰富度和估计丰富度的差值与估计丰富度的比值大小来评估采集的完整度,是生物多样性领域常用的方法之一。估计物种的丰富度,常用的有Chao, Jackknife和Bootstrap等模型,其中Chao 1估计量最早由Chao于1984年提出,其基本假设认为如果在一个群体中随机抽样,当稀有的物种(采集份数仅为1)依然不断被发现时,则表明还有稀有的物种没有被发现;直到所有物种至少被抽到2次(采集份数至少为2),则表明不会再有新的物种被发现(Chao, 1984)。其计算公式为:

$$\text{Chao } 1 = S_{obs} + F_1^2/2F_2 \quad (1)$$

其中, S_{obs} 表示样本中观察到的物种数, F_1 表示只有1个个体的物种数, F_2 表示只有2个个体的物种数。

本文采用标本实际记载物种数和Chao 1估计量的差值与Chao 1估计量的比值来评估竹类各属标本以及中国各省级行政区的采集完整度,即采集完整度 = (观测值 - 理论值)/理论值,比值越小代表采集越不完整。根据实际情况,在本研究中我们限定比值 < -0.5时为采集不完整; [-0.5, -0.3]为采集较完整; > -0.3为采集完整。

(2)斜率法。该方法基于物种累积曲线(species accumulation curve, SAC),当抽样数目达总标本数的90%时对应的曲线斜率作为采集完整度的判断标准(Tittensor et al, 2010; Chu et al, 2014)。物种累积曲线最早是生态学中用于估计物种数量的一种方法,原理是当采集的标本逐渐增多时,新种发现的速率就会下降,如果标本数量无限大时,物种累积曲线就趋近于物种库总数。

本研究将竹类各属(采集类群偏差)以及中国各省级行政区(采集地点偏差)的全部标本记录进行随

机抽样并统计每次获得的物种数目,抽样数目以总标本数的1%为梯度依次递增,并且每个数目进行10,000次重抽样。此后,以每次抽样的标本数目作为横坐标,以10,000次抽样的平均物种数为纵坐标分别绘制各属以及各省区的物种累积曲线,并计算抽样数目为总标本数90%时曲线所对应的斜率。当曲线斜率值接近0时,表明该属或该地区的采集较完整,当斜率值接近1时,则表明采集不完整,可能有新种存在。本研究以0.005作为斜率阈值对采样完整度进行评估,当斜率 ≥ 0.005 时表示采集不完整,反之则表明采集完整。

1.5 气候因子变量数据筛选

从全球气候数据库WorldClim (<http://www.worldclim.org/>)下载ACCESS1-0模型中的19个环境气候图层数据(Hijmans et al, 2005),选择最大精度(30")进行后续分析。由于变量之间的多重共线性会导致物种分布模型的过度拟合,本研究剔除高度相关($|r| \geq 0.80$)的环境变量(Menard, 2001, 崔相艳等, 2016),按照生物学意义最终保留年均温(annual mean temperature, Bio1)、最热月最高温(max temperature of warmest month, Bio5)、最冷月最低温(min temperature of the coldest month, Bio6)、年温度变化范围(temperature annual range, Bio7)、年均降水量(annual precipitation, Bio12)、最湿月降水量(precipitation of wettest month, Bio13)、最干月降水量(precipitation of driest month, Bio14)和降水量季节性变异系数(coefficient of variation of precipitation seasonality, Bio15)共8个变量进行生态位模拟,分析影响竹类植物分布状况的主要环境因子。由于本研究所涉及的区域仅包括中国境内,故通过ArcGIS的Extract工具从世界环境图层中提取中国范围内的环境图层数据。

1.6 不同竹类分支的MaxEnt模型分析

将获得的中国竹类标本数据按照最新的竹亚科系统学结果分成旧世界热带木本竹类和温带木本竹类2个分支(Kelchner & BPG, 2013),把竹类标本的分布点经纬度信息和环境图层导入MaxEnt软件(Phillips et al, 2006)。在模型分析中,最大迭代次数设置为10,000, Bootstrap重复运算20次,启用random seed、勾选绘制响应曲线(response curves)和刀切法(Jackknife检验)来分析影响竹类分布状况的环境变量,其中25%的数据作为训练数据

(training data), 75%的数据用于建立模型。MaxEnt 软件会自动绘制 ROC 曲线 (receiver operating characteristic curve) 并计算曲线下的面积 AUC (areas under the receiver operating characteristic curves) 来对模型的拟合效果进行评价。当 $AUC < 0.5$ 时, 表明模型的预测效果很差, 在 0.6–0.9 之间表明模型预测效果一般, $AUC > 0.9$ 说明模型预测的效果很好(王运生等, 2007; Liu et al, 2005)。本文模型拟合的 AUC 均 > 0.9 。

2 结果

2.1 我国竹类植物标本基本情况

初步统计表明, 中国竹类植物标本藏量为 51,194 份, 本研究获得其中 44,694 份 (87%) 标本的信息。通过异名处理后, 剩余 35,024 条有效信息; 剔除采集地点缺失数据和在中国行政区以外的采集记录, 剩余 30,156 份标本。统计发现, 中国共有 108 家单位的标本馆 (室) 收藏有竹类标本, 馆藏量从 1–13,369 份不等, 其中南京大学生命科学学院植物标本室的竹类植物标本数量最高, 为 13,369 份, 占全国总馆藏量的 1/4; 剔除复份标本后, 发现馆藏量排名前 15 位的标本馆保存了 86% 的竹类标本 (图 1A)。除黑龙江省、吉林省和澳门特别行政区外, 中国各省级行政区域均有竹类标本的采集记录, 但新疆维吾尔自治区、内蒙古自治区和辽宁省的馆藏标本均采自栽培竹类。从各省区的标本数量来看, 馆藏竹类植物标本的采集主要集中于长江以南地区, 采集超过 1,000 份的省区有 10 个, 其中以云南最多, 浙江次之, 这两省采集的标本份数均超过 4,000 份, 占中国竹类标本的 1/3 (图 2)。而长江以北地区的馆藏竹类植物标本主要采集于黄河以南区域, 黄河以北地区竹类标本记录稀少, 如青海省竹类标本不足 10 份。

最新的文献记载中国产竹类 38 属 (Vorontsova, 2016), 但标本记录仅有 33 属, 有 5 个属在共享数据库中无标本, 包括须弥箬竹属 (*Himalayacalamus*) (耿伯介, 1983)、多枝竹属 (*Holttumochloa*, 我国新分布属) (Wong, 1993)、纪如竹属 (*Hsuehochloa*, 2018 年发表的新属) (Zhang et al, 2018)、冷箭竹属 (*Sarocalamus*, FRPS 中被处理为异名) (Stapleton, 2004) 和华箬竹属 (*Sasamorpha*, FRPS 中被处理为异名) (Nakai, 1931), 这些类群标本数据的缺失主要是

相应标本馆未能对标本鉴定信息进行适时更新造成的。从属级水平看, 平均标本数大于 10 份的属有 21 个, 仅占有属的 62% (表 1); 从物种水平看, 馆藏标本物种的平均采集量为 30.5 份, 且各物种的实际采集量间存在着很大差异。55% 的物种采集量不足 10 份, 其中 15% 的物种仅采集了 1 份标本; 仅有 7% 的物种采集量在 100 份以上 (图 1B), 如湖南刚竹 (*Phyllostachys carnea*) 采集量仅有 1 份, 而同属的桂竹 (*P. bambusoides*) 采集量则高达 910 份。

对竹类标本的采集月份进行统计, 结果显示标本采集工作主要集中于春夏两季, 其采集量占全部标本的 73%, 而冬季最少, 仅占总量的 7% (图 1C)。对采集年份的统计结果表明, 标本采集量呈现 4 个明显的波峰 (图 1D)。结合中国禾本科等研究历史, 我们将采集时间段划分为 5 个阶段: 1934 年以前为第一阶段, 以国外采集者为主, 采集量占 16%; 第二阶段为 1934–1959 年 (FRPS 启动前), 采集量占 13%; 第三阶段为 1959–1996 年 (FRPS 启动后到竹亚科分册完成), 采集量最多, 采集量占 55%; 第四阶段为 1996–2006 年 (FRPS 竹亚科分册完成到 FOC 竹亚科部分完成), 采集量仅占 2%; 第五阶段为 2006 年至今 (FOC 竹亚科部分完成后), 采集量占 14% (图 1E)。统计标本所处的生活史阶段, 发现中国馆藏竹类植物标本主要以营养性状为主, 比例高达 69%, 仅有 1% (将近 1,000 份) 的标本同时具有花果性状, 分布在 27 属 124 竹种中, 而温带木本竹类的具花标本数量远高于旧世界热带木本竹类, 且有花标本主要采集于 FRPS 竹亚科分册出版 (1996 年) 之前。

2.2 采集完整度评估

物种丰度观测值和预测值最大的均为云南省, 远超其他省份; 位于黄河以北的各省区观测值和预测值都偏小, 其中内蒙古、宁夏和青海 3 省标本采集总数非常少, 均不超过 10 份 (图 2)。各省市标本的观测值和预测值的差值与预测值的比值在 -0.610 到 0 之间波动, 平均值为 -0.299, 其中安徽、北京和台湾为采集不完整的省区 (其中台湾极可能是因为本研究未能收录其相关标本馆数据之故); 而甘肃、广东、海南、河北、山西、四川和西藏为采集较完整区域, 其余地区为采集完整区域。比值大小和标本采集份数的相关性分析结果表明二者之间的相关性较弱 (附录 1A, $R^2 = 0.21$)。此外, 地理邻近区域的采集情况也参差不齐, 如湖南和湖北彼此接壤, 但

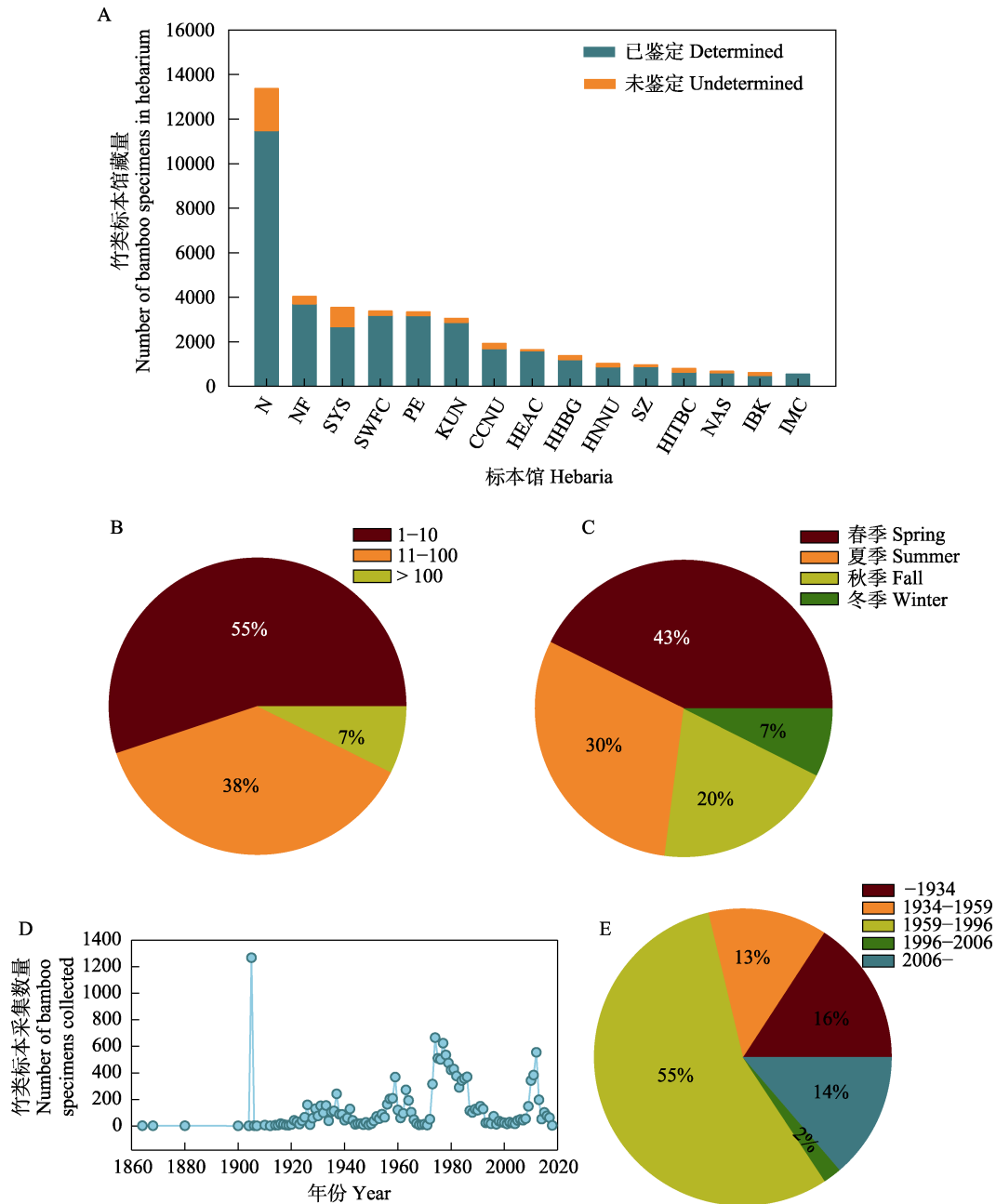


图1 中国馆藏竹类标本数据统计。A: 中国馆藏竹类植物标本数量前15的标本馆馆藏量(标本馆代码见附录2); B: 国产竹类标本采集份数统计; C: 国产竹类标本采集季节统计; D: 国产竹类标本采集年份统计; E: 国产竹类各时期标本采集量统计。

Fig. 1 Statistical depiction of bamboo specimen data collected in China. A, Herbarium statistics of top 15 herbaria with bamboo specimens collected in China (The code of the herbarium is shown in Appendix 2); B, Status of bamboo specimens in China at the species level; C, Season of collection of bamboo specimens in China; D, Year of collection of bamboo specimens in China; E, Relative proportions of bamboo specimens collected at various periods in China.

标本采集数量和物种数却都存在较大差异。斜率法结果表明, 安徽、北京、海南、河北、内蒙古、青海、上海、山西、台湾和西藏为采集不完整区域(其中台湾可能是受本研究收集数据影响), 其余省区采集完整(表2)。与比值法相比, 在标本采集总量大的情况下, 二者结果差异不明显。

通过比值法评估各属的采集完整度时, 由于以悬竹属(*Ampelocalamus*)为代表的23个属的物种标本数据量不符合计算条件, 无法计算Chao 1值。剩余的15个属中仅有赤竹属(*Sasa*)的比值 < -0.5 , 为采集不完整的属, 茶杆竹属(*Pseudosasa*)为采集较完整的属, 其余13个属为采集完整的属。值得注意的

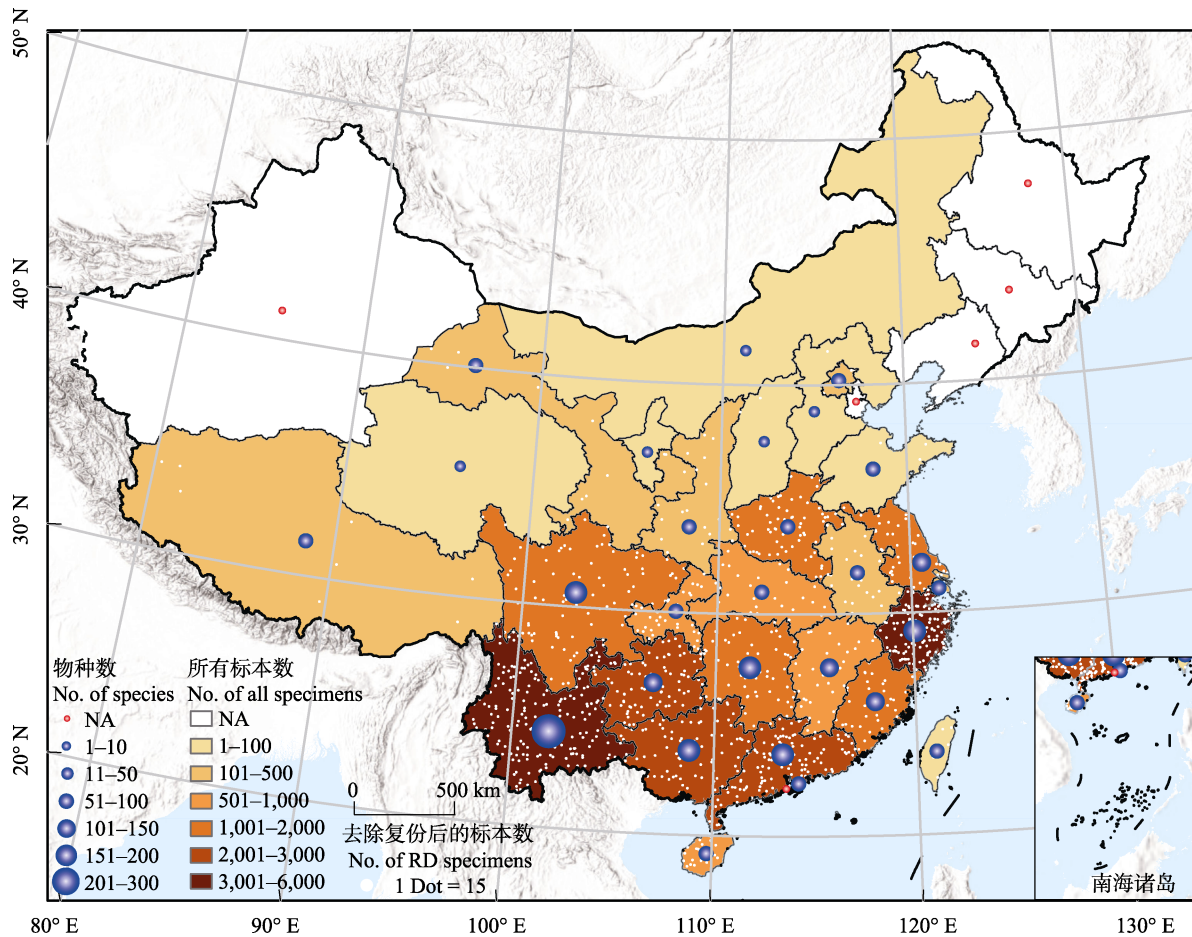


图2 中国各省级行政区竹类标本采集份数和物种数的分布。白色圆点表示去除复份标本后的标本数量, 每个白点代表15份。
Fig. 2 Distribution of bamboo specimens and species in different provinces of China. The white dots indicate the number of specimens that removing duplicate (RD) specimens. Each white dot represents 15 specimens.

是, 仅有赤竹属和茶秆竹属两个属的Chao 1估计量超过了文献记载数, 其余各属的估计量均小于文献记载数(表1)。比值大小和各属标本采集份数的相关性分析结果表明二者之间的相关性较弱(附录1B, $R^2 = 0.006$)。斜率法评估的结果显示悬竹属、梨藤竹属(*Melocalamus*)、少穗竹属(*Oligostachyum*)、苦竹属(*Pleioblastus*)、茶秆竹属、冷箭竹属、赤竹属、业平竹属(*Semiarundinaria*)、泰竹属(*Thyrsostachys*)等9个属采集不完整。比较发现, 在标本采集量不足时, 两种方法都存在较大误差甚至失效, 但斜率法的适用性优于比值法。

2.3 气候因子对竹类植物地理分布的影响

根据竹类植物馆藏标本经纬度信息绘制竹类分布图, 发现旧世界热带木本竹类分布于长江以南地区, 而温带木本竹类可分布到黄河流域, 且黄河以北还有零星分布(图3A)。MaxEnt模型分析的刀切

法结果显示(图3B), 旧世界热带木本竹类的分布受最冷月最低温的影响最大, 其次是年温度变化范围, 而水分条件的影响较小; 温带木本竹类的分布主要受年均降水量的影响, 其次是最冷月最低温。对比发现, 最冷月最低温是影响两大分支分布的共同影响因素, 水分对温带木本竹类的影响比对旧世界热带木本竹类明显, 而温度对旧世界热带木本竹类的限制性更强。MaxEnt模型模拟结果表明, 旧世界热带木本竹类同等检测特异性和敏感性的阈值(equal test sensitivity and specificity cloglog threshold)为0.4813, 其适生区域主要为我国珠江流域以南的地区(图4绿色区域); 温带木本竹类同等检测特异性和敏感性的阈值为0.4817, 其适生区在长江流域地区(图4红色部分); 两者之间存在一带状的重叠区, 为两者的共同适生区(图4黄色区域), 值得注意的是云南大部分区域和四川盆地均为其适生重叠区域。

表1 中国国产竹类各属标本采集情况统计与分析

Table 1 Statistical analysis on herbarium specimens of bamboos in China at the genus level

属 Genus	文献记录物种数 Number of species based on literature	标本记录物种数 Number of species based on specimens	标本数 Specimens	每个物种平均标本数 Mean specimens per species	Chao 1	比值 Ratio	斜率 Slope
酸竹属 <i>Acidosasa</i>	10	6	32	5.3	7	-0.143	0.003
悬竹属 <i>Ampelocalamus</i>	14	9	98	10.9	-	-	0.007
籐竹属 <i>Bambusa</i>	90	62	2,188	35.3	65	-0.046	0.003
巴山竹属 <i>Bashania</i>	6	0	0	-	-	-	-
单枝竹属 <i>Bonia</i>	4	3	35	11.7	3	0.000	0.000
空竹属 <i>Cephalostachyum</i>	7	5	91	18.2	-	-	0.000
方竹属 <i>Chimonobambusa</i>	38	21	926	44.1	21	0.000	0.000
香竹属 <i>Chimonocalamus</i>	10	11	263	23.9	-	-	0.000
牡竹属 <i>Dendrocalamus</i>	37	31	1,146	37.0	33	-0.061	0.002
镰序竹属 <i>Drepanostachyum</i>	4	1	2	2.0	-	-	0.000
箭竹属 <i>Fargesia</i>	87	56	831	14.8	59	-0.051	0.003
铁竹属 <i>Ferrocalamus</i>	2	1	22	22.0	-	-	0.000
贡山竹属 <i>Gaoligongshania</i>	1	1	5	5.0	-	-	0.000
井冈寒竹属 <i>Gelidocalamus</i>	12	8	76	9.5	8	0.000	0.003
巨竹属 <i>Gigantochloa</i>	15	9	55	6.1	9	0.000	0.003
须弥箬竹属 <i>Himalayacalamus</i>	2	0	0	-	-	-	-
多枝竹属 <i>Holtunochloa</i>	1	0	0	-	-	-	-
纪如竹属 <i>Hsuehochloa</i>	1	0	0	-	-	-	-
箬竹属 <i>Indocalamus</i>	32	20	1,317	65.9	22	-0.091	0.002
大节竹属 <i>Indosasa</i>	16	15	378	25.2	-	-	0.000
梨藤竹属 <i>Melocalamus</i>	6	3	72	24.0	-	-	0.006
梨竹属 <i>Melocanna</i>	1	1	8	8.0	-	-	0.000
新小竹属 <i>Neomicrocalamus</i>	1	1	8	8.0	-	-	0.000
少穗竹属 <i>Oligostachyum</i>	18	8	61	7.6	-	-	0.005
刚竹属 <i>Phyllostachys</i>	61	52	5,868	112.8	53	-0.019	0.001
苦竹属 <i>Pleiblastus</i>	18	15	778	51.9	-	-	0.006
茶秆竹属 <i>Pseudosasa</i>	17	14	577	41.2	22	-0.364	0.006
泡竹属 <i>Pseudostachyum</i>	1	1	65	65.0	-	-	0.000
冷箭竹属 <i>Sarocalamus</i>	3	0	0	-	-	-	-
赤竹属 <i>Sasa</i>	9	10	83	8.3	28	-0.643	0.013
华箬竹属 <i>Sasamorpha</i>	3	0	0	-	-	-	-
箬箬竹属 <i>Schizostachyum</i>	13	9	368	40.9	9	0.000	0.000
业平竹属 <i>Semiarundinaria</i>	5	3	12	4.0	-	-	0.021
倭竹属 <i>Shibataea</i>	7	7	110	15.7	-	-	0.003
唐竹属 <i>Sinobambusa</i>	10	8	146	18.3	-	-	0.002
箬竹属 <i>Thamnocalamus</i>	2	1	7	7.0	1	0.000	0.000
泰竹属 <i>Thyrsostachys</i>	2	2	23	11.5	-	-	0.010
玉山竹属 <i>Yushania</i>	70	51	609	11.9	53	-0.038	0.003
总计 Total	636	445	16,334	36.7	476	-0.065	0.003

3 讨论

本研究收集整理了全国竹类植物馆藏标本的采集信息，首先将其标准化处理后对标本的基本信息进行分析，再利用比值法和斜率法对标本的采集类群偏差和采集地点偏差进行评估，最后基于

MaxEnt模型对国产竹类两大分支的适生区和影响其分布的主要环境因子进行评估。

3.1 竹类标本馆藏历史及现状分析

统计分析发现，国内标本馆对竹类标本的收集和保藏存在很大的不均衡性，竹类标本主要收藏于南京大学生命科学学院植物标本室等15个标本馆

表2 中国各省级行政区竹类植物标本采集情况统计

Table 2 Statistical analysis of herbarium specimens of bamboos in different provinces of China

省份 Province	物种数 Species	Chao 1	比值 Ratio	斜率 Slope	省份 Province	物种数 Species	Chao 1	比值 Ratio	斜率 Slope
安徽 Anhui	46	118	-0.610	0.005	内蒙古 Inner Mongolia	3	-	-	0.067
北京 Beijing	14	32	-0.563	0.005	宁夏 Ningxia	2	-	-	0.000
重庆 Chongqing	45	48	-0.063	0.002	青海 Qinghai	1	-	-	0.200
福建 Fujian	91	134	-0.321	0.004	陕西 Shaanxi	37	48	-0.229	0.004
甘肃 Gansu	25	42	-0.405	0.004	山东 Shandong	12	14	-0.143	0.004
广东 Guangdong	124	179	-0.307	0.003	上海 Shanghai	22	30	-0.267	0.006
广西 Guangxi	132	170	-0.224	0.003	山西 Shanxi	6	11	-0.455	0.008
贵州 Guizhou	99	133	-0.256	0.003	四川 Sichuan	112	189	-0.407	0.004
海南 Hainan	48	89	-0.461	0.005	台湾 Taiwan	25	63	-0.603	0.006
河北 Hebei	9	13	-0.308	0.008	香港 Hong Kong	25	25	0.000	0.001
河南 Henan	46	56	-0.179	0.002	西藏 Xizang	31	55	-0.436	0.005
湖北 Hubei	48	64	-0.250	0.003	云南 Yunnan	255	280	-0.089	0.002
湖南 Hunan	101	135	-0.252	0.004	浙江 Zhejiang	125	157	-0.204	0.003
江苏 Jiangsu	59	77	-0.234	0.003	总计 Total	446	478	-0.067	0.001
江西 Jiangxi	60	76	-0.211	0.004					

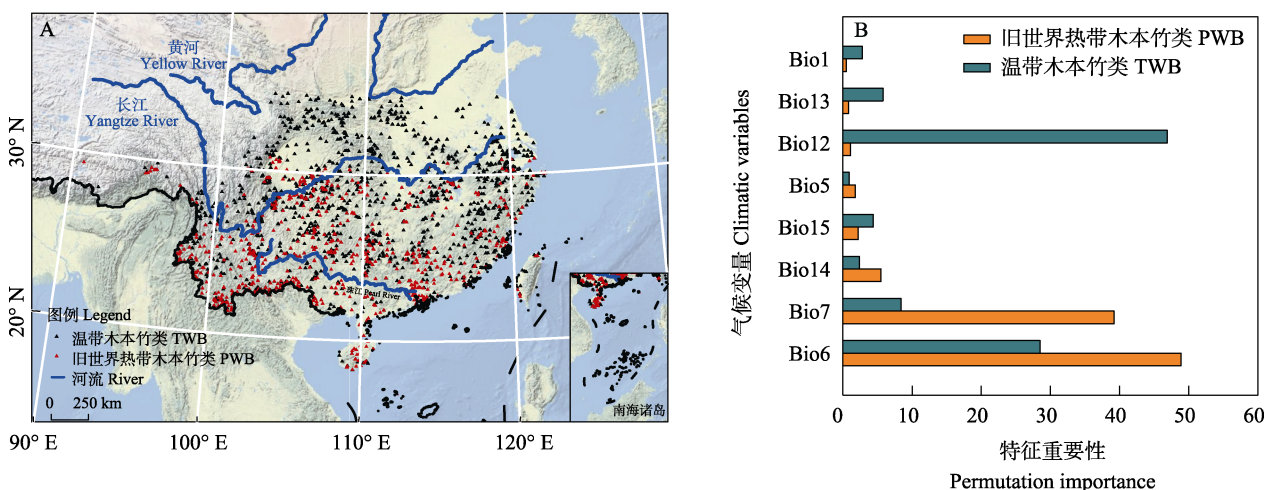


图3 国产竹类地理分布图(A)及影响因子重要性(B)。Bio1: 年均温; Bio5: 最热月最高温; Bio6: 最冷月最低温; Bio7: 年温度变化范围; Bio12: 年均降水量; Bio13: 最湿月降水量; Bio14: 最干月降水量; Bio15: 降水量季节性变异系数。

Fig. 3 Distribution map of bamboos in China (A) and permutation importance of the climatic variables (B). PWB, Paleotropical woody bamboos; TWB, Temperate woody bamboos; Bio1, Annual mean temperature; Bio5, Max temperature of warmest month; Bio6, Min temperature of the coldest month; Bio7, Temperature annual range; Bio12, Annual precipitation; Bio13, Precipitation of wettest month; Bio14, Precipitation of driest month; Bio15, Coefficient of variation of precipitation seasonality.

内。究其原因, 首先这些标本馆在不同时期均有研究团队开展过竹类相关研究, 积累了大量的研究材料或凭证标本; 其次竹类标本采集专业性强, 分类鉴定困难, 没有专门从事竹类研究人员的标本馆一般不会或很少保存竹类标本。南京大学是FRPS竹亚科分册完成前我国竹类植物分类研究的中心, 耿以礼教授和耿伯介教授分别是我国禾本科和竹亚科研究的开拓者, 耿伯介教授和王正平教授是FRPS竹亚科分册的卷编辑。通过采集信息我们还发现标

本采集量的变化与团队的发展密切相关, 在收藏的类群上与专家研究的类群和当地的资源均有很强的相关性。基于此, 我们认为竹类标本的馆藏过于集中, 这一方面极大地方便了该类群的研究者, 使其从少数几个标本馆中即可获得全国大量竹类植物的分类与分布信息; 但另一方面也容易产生偏向性, 使本来就具有较高入门标准的竹类分类学研究更加边缘化和专业化。

将竹类标本采集的阶段性特征放到中国近代

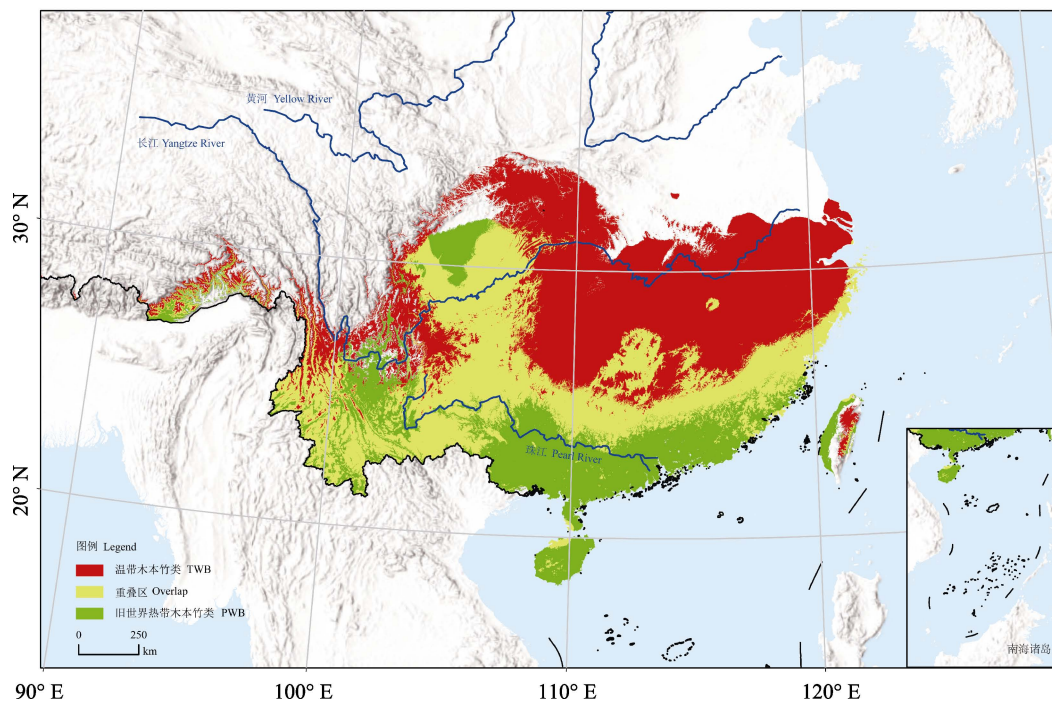


图4 MaxEnt模型对国产竹类高适生区的模拟结果

Fig. 4 Simulation results of the MaxEnt model of suitable areas for bamboos in China. PWB, Paleotropical woody bamboos; TWB, Temperate woody bamboos.

植物分类学研究的历程中，我们发现竹类标本的采集很好地代表了国内植物分类学研究的历史阶段。首先，在鸦片战争之后，西方的植物采集者活跃于中国各地开展采集活动和研究工作，如莫古礼(F. M. McClure)等。其次，20世纪以来，随着第一代中国植物学研究机构建立，不少类群(包括禾本科在内)开始了由中国植物学者主导的研究工作，并逐渐积累植物标本，其中耿以礼教授1934年学成归国，专注于中国禾本科的研究。新中国成立后，启动了植物志书的编纂项目，标本采集和收藏活动蓬勃开展，逐渐形成目前的规模和馆藏状况。随后在FRPS和FOC等志书编纂完成之后，标本采集热度降低，采集量明显减少。最近十余年，随着分类学研究进入分子生物学时代，发现了研究中存在的诸多问题，需要继续采集标本，同时分子生物学研究也需要采集凭证标本，因此标本采集的热度又逐渐恢复，采集量逐年增加。对竹类标本采集史的梳理为我们认识中国植物分类学研究的历程提供了一个生动的例证。

对比文献记录和标本记录的属种信息，我们发现两者之间存在较大差异。通过文献查证和实地考察之后，可将差异归结于以下两个原因：一是部分

竹类标本还未实现数字化和数据共享，如四川农业大学都江堰分校竹标本室保存有易同培教授等人收藏的4,500余份标本，多为高山竹类且包含许多模式标本，但目前尚未进行数字化；中国科学院华南植物园植物标本馆保存的2,000余份竹类标本也仅有151份标本信息公布在网络共享平台上；二是由于许多竹类物种的建立与分类变动，其标本信息未及时更新，如研究发现国产锐药竹属(*Oxytenanthera*)物种均应归类到巨竹属(*Gigantochloa*)中(耿伯介, 1984)。标本是植物研究者积累的宝贵财富，只有得到合理运用才能发挥其最大的价值。国家标本资源共享平台致力于标本数字化和资源共享，其重要性已逐步显现。首先，各标本馆在运行过程中应该充分利用这些平台资源，这不仅能提高标本的使用效率，也更有利于标本价值的提升；其次，标本数字化是一个持续不断的过程，馆藏量的逐年增加和与时俱进的分类修订，使得共享平台需要建立一套行之有效的数字化信息管理系统，以促进标本数字化信息的实时更新。通过这些工作，才能使新的分类学研究成果及时体现在标本信息上，促进分类学成果的运用和分类学知识的传播。

杨永(2012)在分析中国植物标本馆馆藏规模时引用了Baum的估算结果,认为全球高等植物各物种的标本采集量平均为952份,笔者根据NYBG (<http://sweetgum.nybg.org/science/ih/>)网站提供的数据库估计其平均值已超过3,000份,但目前国产竹类植物每种的平均标本采集量约为30份,其馆藏量远远低于世界平均水平。另一方面,营养体和繁殖体齐全的竹类标本仅占标本总量的1%,且超过69%的标本仅有营养体标本。该现象在有花植物的收集中颇为独特,主要原因是竹类植物有花标本常常难以获得。由于FRPS等志书研究的需要,中国竹类植物研究独创性地采用营养体标本作为凭证标本,并据此描述了大量新种。

3.2 采集完整度分析

从采集地点偏差评估结果来看,比值法和斜率法虽然没有得到完全一致的结果,但也都表明大部分省区采集完整度高。我们认为,以省级行政区为研究单位虽然较为粗放,结论稍显粗糙,但仍可以为将来的竹类标本采集提供一些宏观指导。从采集类群偏差评估结果来看,采集主要集中在少数几个常见属内,平均标本数大于10份的属有21个,仅占所有属的62%,部分属标本采集量不足,导致Chao值法和斜率法存在较大误差。对比文献记载数、标本记载数和Chao 1估计量,我们认为竹类标本采集在属级水平存在明显的偏好性和不完整性。两种方法在采集地点偏差和采集类群偏差的评估中没有得出一致的结论,从各自的理论依据来看,两种方法都会受到其他变量的影响,斜率法容易受到采集物种数和标本数的影响,而比值法对稀有物种数更加敏感。当标本采集量过少时,两种方法都存在较大误差,但在标本采集量充足时,两种方法得到的结果差异不大。综合两种方法的评估结果可以看出,国产馆藏竹类植物标本的采集整理工作任重道远。我们需要综合运用两种方法得出的结果,重点关注采集不完整的区域和属,并加大采集保藏和鉴定工作的力度。

3.3 适生区模拟分析

基于标本的采集信息,在最新分子系统学框架的指导下,我们绘制了国产竹类植物两大分支的分布图,发现其分布和标本采集都呈现出很强的地域性。结合气候因子进行模型模拟的结果表明,温度限定了竹类植物两大分支各自的分布北界,水分条

件对温带木本竹类的限制作用更强,而温度对旧世界热带木本竹类的限制性更强;对竹类适生区的模拟结果发现,竹类两大分支在国内的适生区出现了明显的分化,但仍有部分重叠。值得注意的是,两大分支在四川盆地和云南南部的适生度都很高,但在低海拔的盆地或河谷区域,旧世界热带木本竹类仍然占据主要生态位。四川盆地在纬度范围内处于温带木本竹类的适生区内,但模拟结果却发现该地是旧世界热带木本竹类和温带木本竹类的适生重叠区,其盆地的中心位置是旧世界热带木本竹类的适生区,该结果最早被吴征镒等(1980)在《中国植被》中对中国竹林分区的划分结果中体现,该研究中单独将四川盆地划为混生竹区。其次云南大部分区域也属于两大分支的适生重叠区,这与我们野外考察的结论相吻合,同时也揭示了云南省竹类资源丰富的原因。依据标本数据,我们得以从更深层次解释宏观层面所观察到的地理分布状况,或可为其他植物类群的研究提供一种新的模式。

综上所述,植物标本记录了特定类群在时间和空间地理上的分布格局,相关的信息一方面可以促进物种灭绝风险评估、可持续利用和综合保护,另一方面也可助力大尺度生物多样性分布格局及全球变化对多样性的影响研究。

致谢: 感谢莫智琼女士在数据分析中提供的帮助;感谢审稿专家提出的宝贵意见!

ORCID

许祖昌  <https://orcid.org/0000-0001-7431-1061>

李德铎  <https://orcid.org/0000-0002-4990-724X>

参考文献

- Boyle B, Hopkins N, Lu ZY, Raygoza Garay JA, Mozzherin D, Rees T, Matasci N, Narro ML, Piel WH, McKay SJ, Lowry S, Freeland C, Peet RK, Enquist BJ (2013) The taxonomic name resolution service: An online tool for automated standardization of plant names. *BMC Bioinformatics*, 14, 16.
- Bridson D, Forman L (translated by Yao YJ, Xia NH, Li DZ, Li Y) (1998) *The Herbarium Handbook*, 3rd edn, pp. 184–242. Royal Botanic Gardens Kew. (in Chinese) [姚一建, 夏念和, 李德铎, 李玉 (译) (1998) 标本馆手册(第3版), pp. 184–242. 英国邱园皇家植物园.]
- Chao A (1984) Nonparametric estimation of the number of classes in a population. *Scandinavian Journal of Statistics*, 11, 265–270.

- Chu C, Smith W, Solow A (2014) A hidden species-area curve. *Environmental and Ecological Statistics*, 21, 113–124.
- Clark LG, Oliveira RP (2018) Diversity and evolution of the new world bamboos (Poaceae: Bambusoideae: Bambuseae, Olyreae). Keynote lecture in the 11th World Bamboo Congress, 14–18th August 2018. Xalapa, Mexico.
- Cui XY, Wang WJ, Yang XQ, Li S, Qin SY, Rong J (2016) Potential distribution of wild *Camellia oleifera* based on ecological niche modeling. *Biodiversity Science*, 24, 1117–1128. (in Chinese with English abstract) [崔相艳, 王文娟, 杨小强, 李述, 秦声远, 戎俊 (2016) 基于生态位模型预测野生油茶潜在分布. *生物多样性*, 24, 1117–1128.]
- GPWG (Grass Phylogeny Working Group) (2001) Phylogeny and subfamilial classification of the grasses (Poaceae). *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 88, 373–457.
- GPWG II (Grass Phylogeny Working Group II) (2012) New grass phylogeny resolves deep evolutionary relationships and discovers C₄ origins. *New Phytologist*, 193, 304–312.
- Guo ZH, Ma PF, Yang GQ, Hu JY, Liu YL, Xia EH, Zhong MC, Zhao L, Sun GL, Xu YX, Zhao YJ, Zhang YC, Zhang YX, Zhang XM, Zhou MY, Guo Y, Guo C, Liu JX, Ye XY, Chen YM, Yang Y, Han B, Lin CS, Lu Y, Li DZ (2019) Genome sequences provide insights into the reticulate origin and unique traits of woody bamboos. *Molecular Plant*, 12, 1353–1365.
- He X, Burgess KS, Gao LM, Li DZ (2019) Distributional responses to climate change for alpine species of *Cyananthus* and *Primula* endemic to the Himalaya-Hengduan Mountains. *Plant Diversity*, 41, 26–32.
- Hijmans RJ, Cameron SE, Parra JL, Jones PG, Jarvis A (2005) Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, 25, 1965–1978.
- Janzen DH (1976) Why bamboos wait so long to flower? *Annual Review of Ecology and Systematics*, 7, 347–391.
- Kelchner SA, Bamboo Phylogeny Group (BPG) (2013) Higher level phylogenetic relationships within the bamboos (Poaceae: Bambusoideae) based on five plastid markers. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 67, 404–413.
- Keng PC (1983) A revision of the genera of bamboos from the world (III). *Journal of Bamboo Research*, 2(1), 11–27. (in Chinese with English abstract) [耿伯介 (1983) 世界竹亚科各属的考订(之三). *竹子研究汇刊*, 2(1), 11–27.]
- Keng PC (1984) A revision of the genera of bamboos from the world (V). *Journal of Bamboo Research*, 3(1), 22–42. (in Chinese with English abstract) [耿伯介 (1983) 世界竹亚科各属的考订(之五). *竹子研究汇刊*, 3(1), 22–42.]
- Li DZ, Wang ZP, Zhu ZD, Xia NH, Jia LZ, Guo ZH, Yang GY, Stapleton CMA (2006) Bambuseae (Poaceae). In: *Flora of China*, Vol. 22 (eds Wu ZY, Raven PH, Hong DY), pp. 7–180. Science Press, Beijing & Missouri Botanical Garden Press, St. Louis.
- Liu CR, Berry PM, Dawson TP, Pearson RG (2005) Selecting thresholds of occurrence in the prediction of species distributions. *Ecography*, 28, 385–393.
- Menard SW (2001) *Applied Logistic Regression Analysis*. Series: Quantitative Applications in the Social Sciences (Book 106), pp. 111. SAGE Publications, 2nd edition.
- McClure FA (1966) The bamboos: A fresh perspective. *BioScience*, 18, 129–130.
- Nakai T (1931) Hokkaido Teikoku Daigaku Nogakubu Kiyō. *Journal of the Faculty of Agriculture*, 26, 180.
- Phillips SJ, Anderson RP, Schapire RE (2006) Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling*, 190, 231–259.
- Saarela JM, Burke SV, Wysocki WP, Barrett MD, Clark LG, Craine JM, Peterson PM, Soreng RJ, Vorontsova MS, Duvall MR (2018) A 250 plastome phylogeny of the grass family (Poaceae): Topological support under different data partitions. *PeerJ*, 6, e4299.
- Soderstrom TR, Young SM (1983) A guide to collecting bamboos. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 70, 128–136.
- Soreng RJ, Peterson PM, Romaschenko K, Davidse G, Teisher JK, Clark LG, Barberá P, Gillespie LJ, Zuloaga FO (2017) A worldwide phylogenetic classification of the Poaceae (Gramineae) II: An update and a comparison of two 2015 classifications. *Journal of Systematics and Evolution*, 55, 259–290.
- Stapleton CMA (2004) *Sarocalamus*, a new Sino-Himalayan bamboo genus (Poaceae–Bambusoideae). *Novon*, 14, 346–347.
- Tittensor DP, Mora C, Jetz W, Lotze HK, Ricard D, Berghe EV, Worm B (2010) Global patterns and predictors of marine biodiversity across taxa. *Nature*, 466, 1098–1101.
- Turland N, Wiersema J, Barrie F, Greuter W, Hawksworth D, Herendeen P, Knapp S, Kusber WH, Li DZ, Marhold K, May T, McNeill J, Monro A, Prado J, Price M, Smith G (2018) International Code of Nomenclature for Algae, Fungi, and Plants (Shenzhen Code). <https://www.iapt-taxon.org/nomen/main.php>. (accessed on 2019-01-27)
- Vorontsova MS, Clark LG, Dransfield J, Govaerts R, Baker WJ (2016) *World Checklist of Bamboos and Rattans*, p. 102. Science Press, Beijing.
- Wang KL, Chen JX, Fan X (2018) Analysis of geographical deviation of record collection of Rosaceae plant specimens in national specimen resource sharing platform. *e-Science Technology & Application*, 9(5), 54–63. (in Chinese with English abstract) [王凯莉, 陈佳欣, 范雪 (2018) 国家标本资源共享平台蔷薇科植物标本记录采集地理偏差分析. *科研信息化技术与应用*, 9(5), 54–63.]
- Wang RZ, Li SJ, Zhang DX (2012) Statistical analyses of vascular plant specimen data from the herbarium of South China Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences (IBSC). *Journal of Tropical and Subtropical Botany*, 20,

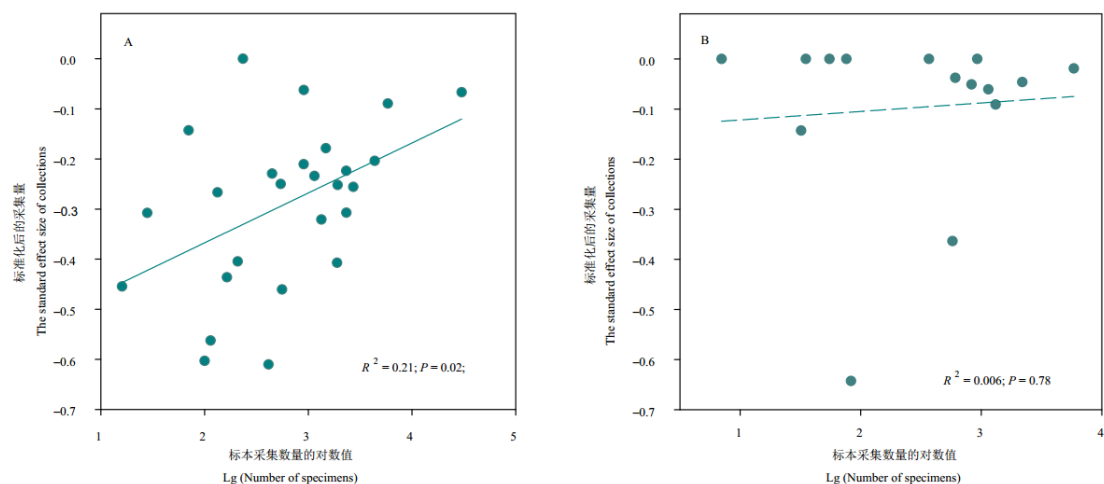
- 634–641. (in Chinese with English abstract) [王仁赞, 李世晋, 张奠湘 (2012) 中国科学院华南植物园标本馆维管植物标本数据统计分析. 热带亚热带植物学报, 20, 634–641.]
- Wang YS, Xie BY, Wan FH, Xiao QM, Dai LY (2007) Application of ROC curve analysis in evaluating the performance of alien species' potential distribution models. *Biodiversity Science*, 15, 365–372. (in Chinese with English abstract) [王运生, 谢丙炎, 万方浩, 肖启明, 戴良英 (2007) ROC曲线分析在评价入侵物种分布模型中的应用. 生物多样性, 15, 365–372.]
- Wong KM (1993) Four new genera of bamboos (Gramineae: Bambusoideae) from Malesia. *Kew Bulletin*, 48, 517–532.
- Wu ZY (1980) *Vegetation of China*, pp. 411–416. Science Press, Beijing. (in Chinese) [吴征镒 (1980) 中国植被, 411–416页. 科学出版社, 北京.]
- Yang WJ (2013) *Geographical Sampling Bias in the Collections of Chinese Plants and Its Impacts on the Analysis of Biodiversity Patterns*. PhD dissertation, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing. (in Chinese with English abstract) [阳文静 (2013) 中国植物采集的地理偏差及其对生物多样性格局分析的影响, 博士学位论文, 中国科学院植物研究所, 北京.]
- Yang Y (2012) Holdings of type specimens of plants in herbaria of China. *Biodiversity Science*, 20, 512–516. (in Chinese with English abstract) [杨永 (2012) 我国植物模式标本的馆藏量. 生物多样性, 20, 512–516.]
- Zeng CX, Hollingsworth PM, Yang J, He ZS, Zhang ZR, Li DZ, Yang JB (2018) Genome skimming herbarium specimens for DNA barcoding and phylogenomics. *Plant Methods*, 14, 1–14.
- Zhang YX, Ma PF, Li DZ (2018) A new genus of temperate woody bamboos (Poaceae, Bambusoideae, Arundinarieae) from a limestone montane area of China. *PhytoKeys*, 109, 67–76.
- Zhang YX, Ren M, Xiao C (2018) The analysis of geographical bias of the collection of Chinese Rhododendraceae plants based on the data of National Specimen Information Infrastructure. *E-Science Technology & Application*, 9(5), 72–83. (in Chinese with English abstract) [张玉雪, 任敏, 肖翠 (2018) 基于国家标本资源共享平台数据的中国杜鹃花科植物标本采集地理偏差分析. 科研信息化技术与应用, 9(5), 72–83.]

(责任编辑: 王志恒 责任编辑: 黄祥忠)

附录 Supplementary Material

附录1 比值与标本采集量的相关性检测。A: 各省区比值与标本采集量的相关性; B: 竹类各属比值与标本采集量的相关性。
Appendix 1 Correlation analysis of ratio and specimen collections. A, Correlation analysis of ratio and specimen collections at the province level; B, Correlation analysis of ratio and specimen collections at the generic level.
<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2020373-1.pdf>

附录2 标本馆索引接受的主要标本馆名称及国际标准代码
Appendix 2 Major herbaria and their standard code, adopted from Index Herbariorum
<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2020373-2.pdf>



附录1 比值与标本采集量的相关性检测。A: 各省区比值与标本采集量的相关性; B: 竹类各属比值与标本采集量的相关性。

Appendix 1 Correlation analysis of ratio and specimen collections. A, Correlation analysis of ratio and specimen collections at the province level; B, Correlation analysis of ratio and specimen collections at the generic level.

许祖昌, 罗亚皇, 秦声远, 朱光福, 李德铎 (2021) 中国竹类植物馆藏标本现状与地理分布. 生物多样性, 29, 897-909. <http://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2020373>

附录2 标本馆索引接受的主要标本馆名称及国际标准代码

Appendix 2 Major herbaria and their standard code, adopted from Index Herbariorum

机构 Institution	标本馆代码 Herbarium Code
华中师范大学生命科学学院植物标本馆 Herbarium, School of Life Science, Central China Normal University	CCNU
河南农业大学植物标本室 Herbarium, Henan Agricultural University	HEAC
杭州植物园标本室 Herbarium, Hangzhou Botanical Garden	HHBG
中国科学院西双版纳热带植物园植物标本馆 Herbarium, Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences	HITBC
湖南师范大学生命科学学院植物标本室 Herbarium, College of Life Science, Hunan Normal University	HNNU
广西壮族自治区中国科学院广西植物研究所植物标本馆 Herbarium, Guangxi Institute of Botany, Guangxi & Chinese Academy of Sciences	IBK
中国科学院华南植物园植物标本馆 Herbarium, South China Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences	IBSC
重庆市药物种植研究所标本馆 Herbarium, Chongqing Institute of Medicinal Plant Cultivation	IMC
中国科学院昆明植物研究所标本馆 Herbarium, Kunming Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences	KUN
南京大学生命科学学院植物标本室 Herbarium, School of Life Science, Nanjing University	N
江苏省中国科学院植物研究所标本馆 Herbarium, Institute of Botany, Jiangsu Province & Chinese Academy of Sciences	NAS
南京林业大学树木标本室 Dendrological Herbarium, Nanjing Forestry University	NF
中国科学院植物研究所植物标本馆 Herbarium, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences	PE
西南林业大学林学院植物标本室 Herbarium, College of Forestry, Southwest Forestry University	SWFC
中山大学生命科学学院生物博物馆植物标本室 Herbarium, Biological Museum, School of Life Sciences, Sun Yat-Sen University	SYS
四川大学生命科学学院自然博物馆植物标本室 Herbarium, Museum of Natural History, College of Life Sciences, Sichuan University	SZ



•研究报告•

2010–2020年中华穿山甲在中国的发现记录及保护现状

孔玥峤¹, 李晟^{1*}, 刘宝权², 周佳俊², 李成³, 余建平⁴

1. 北京大学生命科学院, 北京 100871; 2. 浙江省森林资源监测中心, 浙江省湿地与野生动植物资源监测中心, 杭州 310020; 3. 西子江生态保育中心, 广东深圳 518114; 4. 钱江源国家公园管理局, 浙江开化 324300

摘要: 中国是中华穿山甲(*Manis pentadactyla*)历史分布区面积和野生种群数量最大的国家。中华穿山甲曾广泛见于我国长江以南各省, 但20世纪中期以来, 由于其甲片被作为贵重的中药材原料, 加之地下野味市场的需求, 大量非法捕猎使得我国野生穿山甲经历了剧烈的分布区缩减和种群下降。目前, 中华穿山甲已被列为我国一级重点保护野生动物, 在IUCN红色名录中被评估为极危(CR)等级。中华穿山甲分布范围广、种群密度低、活动隐秘、调查难度大, 摸清其野外分布现状是当前穿山甲研究与保护中的首要任务。为此, 本研究通过检索2010–2020年间全国范围内中华穿山甲的发现记录, 统计中华穿山甲的目击数量、空间分布以及后续状态, 制作物种分布地图, 并与历史分布情况进行对比, 以评估其野生种群的分布现状与分布区变化。2010–2020年共在11个省级行政区收集到中华穿山甲确认记录142条, 主要集中于大陆华东地区及台湾岛, 台湾、浙江、广东三省记录位点数占全部位点数的67.6%; 相较于其历史分布区, 西南、华南地区近年来野外确认较为匮乏。近10年来我国的中华穿山甲记录呈逐渐增多趋势, 86%被发现的实体穿山甲得到救助、放归或未被干扰。本研究结果表明, 目前中华穿山甲在我国, 尤其是华东及台湾地区, 仍具有一定数量的野生种群分布, 且近年来民众对于穿山甲的认知和保护意识有了较大提高。然而, 现有调查和资料仍不足以对该物种进行全面的现状评估, 亟需加强对我国野生穿山甲种群的调查、监测和保护。**关键词:** 中华穿山甲; 分布图; 分布范围; 红外相机; 野生动物监测

孔玥峤, 李晟, 刘宝权, 周佳俊, 李成, 余建平 (2021) 2010–2020年中华穿山甲在中国的发现记录及保护现状. 生物多样性, 29, 910–917. doi: 10.17520/biods.2020446.

Kong YQ, Li S, Liu BQ, Zhou JJ, Li C, Yu JP (2021) Distribution records and conservation status of Chinese pangolin (*Manis pentadactyla*) in China during 2010–2020. Biodiversity Science, 29, 910–917. doi: 10.17520/biods.2020446.

Distribution records and conservation status of Chinese pangolin (*Manis pentadactyla*) in China during 2010–2020

Yueqiao Kong¹, Sheng Li^{1*}, Baoquan Liu², Jiajun Zhou², Cheng Li³, Jianping Yu⁴

1 School of Life Sciences, Peking University, Beijing 100871

2 Zhejiang Forest Resources Monitoring Center, Zhejiang Wetland and Wildlife Resources Monitoring Center, Hangzhou, 310020

3 Xizijiang Conservation Center, Shenzhen, Guangdong 518114

4 Qianjiangyuan National Park Administration, Kaihua, Zhejiang 324300

ABSTRACT

Aims: China has the largest historical distribution area and wild population of Chinese pangolin (*Manis pentadactyla*), which was once widespread, occurring in most provinces south of the Yangtze River in China. However, body parts of Chinese pangolin have been long considered as valuable materials of traditional Chinese medicine and there are also high demands for them as bush meat in the black market. Therefore, since the mid-20th century, wild pangolins in China have experienced dramatic range reduction and population decline due to high pressure of unsustainable, mostly illegal hunting. At present, Chinese pangolin has been recently uplisted as Class-I National Key Protected Wildlife in China and assessed as critically endangered (CR) in the IUCN Red List. As a widely distributed but elusive mammal

收稿日期: 2020-12-01; 接受日期: 2021-02-04

基金项目: 生态环境部生物多样性调查、观测与评估项目(2019HJ2096001006)

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: shengli@pku.edu.cn

species that inhabits in dense forests and is naturally at low density, Chinese pangolins are challenging wildlife for researchers to investigate. Therefore, there is an urgent need for researchers and conservationists to determine their distribution in the wild, which will provide fundamental bases for further research and conservation activities.

Methods: In this study, we conducted a comprehensive literature research on the occurrence records of Chinese pangolins between 2010 and 2020. We retrieved information from various sources on the time, location and type of record of each event, and generated the occurrence map and compared it with the historical range.

Results: Between 2010 and 2020, we identified 142 confirmed records of Chinese pangolins from 11 provincial administrative regions, mainly distributed in East China and Taiwan Island, with 67.6% of the occurrence sites were from three provinces (i.e., Taiwan, Zhejiang and Guangdong) across this region. When compared with its historical range, few field records were reported in Southwest and South China. However, during the past decade, the annual number of Chinese pangolins records has been gradually increasing, with 86% of found individuals being rescued, released on site or undisturbed.

Conclusions: These results indicated that wild populations of Chinese pangolin still persist in China, especially in East China and Taiwan Island. Public awareness of pangolin protection in recent years has been greatly improved. However, the existing surveys and data are insufficient to conduct comprehensive assessment of the status of pangolins in China, and there is an urgent need of field investigation, systematic monitoring and strengthened protection on these wild populations. The results of this study updated our knowledge on the distribution status of Chinese pangolins in China, and will provide essential baseline and information for future conservation planning and further study of this species.

Key words: *Manis pentadactyla*; range map; distribution range; camera-trapping; wildlife monitoring

穿山甲是鳞甲目穿山甲科哺乳动物的统称, 现存3属8种(<https://www.iucnredlist.org/>)。其中, 穿山甲属(*Manis*)主要分布在亚洲, 长尾穿山甲属(*Phataginus*)和地穿山甲属(*Smutsia*)主要分布在撒哈拉以南的非洲地区(Gaudin et al, 2009)。亚洲有4种穿山甲分布, 其中中华穿山甲(*Manis pentadactyla*)分布于中国、不丹、印度、老挝、越南、泰国、尼泊尔和孟加拉国, 印度穿山甲(*M. crassicaudata*)分布于孟加拉国、印度、尼泊尔、巴基斯坦、斯里兰卡和中国, 马来亚穿山甲(*M. javanica*)分布于文莱、柬埔寨、印度尼西亚、老挝、马来西亚、缅甸、新加坡、泰国、越南和中国, 菲律宾穿山甲(*M. culionensis*)仅分布在菲律宾(吴诗宝等, 2002)。根据《中国哺乳动物多样性及地理分布》(蒋志刚等, 2015)与《中国哺乳动物多样性(第2版)》(蒋志刚等, 2017), 中国境内共记录有3种穿山甲, 即中华穿山甲、印度穿山甲和马来亚穿山甲。其中中华穿山甲(亦称穿山甲或中国穿山甲)分布最广, 包括3个亚种: 指名亚种(*M. p. pentadactyla*), 分布于台湾; 华南亚种(*M. p. aurita*), 主要分布在长江以南各省; 海南亚种(*M. p. pusilla*)分布于海南(汪松, 1998; 王应祥, 2003)。印度穿山甲和马来亚穿山甲历史记录于云南边境部分地区(吴诗宝等, 2002; 王应祥, 2003; 刘少英等, 2020), 在我国境内的分布与种群现状不甚清楚。

由于非法捕猎、栖息地丧失等原因, 过去数十年间全球范围内穿山甲数量急剧下降(张立等, 2010)。我国传统的中医药对穿山甲制品(以甲片为主)的使用以及地下野味市场的需求, 导致穿山甲野外种群锐减(Heinrich et al, 2016)。根据原国家林业局的调查, 在1998年左右, 全国穿山甲原野外种群数量约有64,000只(国家林业局, 2008); 而Zhang等(2009)调查认为, 到2008年, 中国野生穿山甲的数量约在25,100–49,450只之间。可见1998–2008的十年间全国范围内穿山甲野生种群数量有大幅度的下降。近年来, 我国对中华穿山甲的大范围野外资源调查较少, 根据针对部分省区的物种资源调查可知, 我国野外穿山甲数量和范围在不断缩减(余经裕等, 2016; 范宗骥等, 2019)。为进一步加强穿山甲的保护力度, 2020版《中国药典》中, 穿山甲未被作为中药材继续收录(国家药典委员会, 2020)。2021年2月发布的《国家重点保护野生动物名录》中, 穿山甲属动物的保护级别由国家二级重点保护提升至一级(国家林业和草原局农业农村部公告(2021年第3号), <http://www.forestry.gov.cn/>)。

由于目前对野生中华穿山甲生态学、生物学深入细致的研究十分有限, 加之其繁殖率低、食性特化且对栖息地要求高, 使得该物种的迁地保护工作十分困难(Hua et al, 2015)。台北动物园是世界上第一个实现中华穿山甲人工繁育的动物园(Yang et al,

2007)。截至目前,中国大陆地区还没有可长期自我维持的中华穿山甲圈养种群。近年来,对中华穿山甲的研究主要集中于非法贸易相关领域以及人工繁育研究,而关于中华穿山甲在全国范围内野外种群资源分布的研究较为匮乏(Cheng et al, 2017; Yang et al, 2018)。中华穿山甲分布现状及动态信息的匮乏,成为该物种的保护规划制定与保护行动开展所面临的亟需解决的问题。

本研究针对我国境内分布范围最广的中华穿山甲,通过系统检索全国范围内2010–2020年间该物种的发现记录,统计中华穿山甲的目击数量、空间分布以及后续状态,制作物种分布地图,并与历史分布情况进行对比,以评估我国中华穿山甲野生种群的分布现状与分布区变化,并提出相应的研究和保护建议。

1 材料与方法

在中国知网(<http://www.cnki.net/>)中分别使用“穿山甲”“中华穿山甲”“中国穿山甲”“pangolin”“*Manis pentadactyla*”作为检索词进行学术论文检索,在谷歌学术(www.scholar.google.com)中使用“pangolin”“China”“*Manis pentadactyla*”进行检索,在中国自然保护区标本资源共享平台(<http://www.papc.cn/html/folder/1-1.htm>)使用“穿山甲”“中华穿山甲”“中国穿山甲”进行检索,在中国裁判文书网(<https://wenshu.court.gov.cn/>)使用“穿山甲”“中华穿山甲”“中国穿山甲”“实体”进行检索,在百度新闻(<https://news.baidu.com/>)、必应(<https://cn.bing.com/>)、谷歌(<https://www.google.com.hk/>)中使用“穿山甲”“中华穿山甲”“中国穿山甲”进行检索,识别出2010–2020年已发表的有关中华穿山甲的中文和英文文献、司法判决文书、新闻报道等资料,收集整理有关中华穿山甲的红外相机拍摄、实体目击或捕获救助记录。虽然近10年来中华穿山甲的保护和研究力度在加强,但大量结果还未以文献形式发表,因此我们也收集整理了本文作者所主持的红外相机调查与其他野外调查数据中未发表的中华穿山甲确认记录。

对所有记录进行审核,删除重复、信息模糊及走私入境的相关记录。对于罚没个体和标本,确定其最初野外捕捉或采集地点;若无法确认,则作为模糊信息删除。对剩余的确认记录,提取每条记录

里中华穿山甲的数量、出现的地理位置(如有GPS坐标点则直接提取位点的经纬度坐标;如果没有精确坐标点,则根据发现地点的小地名,在百度地图或Google Earth中查询获得发现地点的大致经纬度坐标)、身体状况、后续去向、出现原因等信息,在ArcGIS 10.5中生成确认记录分布点的矢量点图层,作为中华穿山甲的当前分布点;根据IUCN最新物种分布数据(<https://www.iucnredlist.org/>),提取中华穿山甲在我国的分布情况(Challender et al, 2019);使用ArcGIS 10.5软件,结合《中国兽类野外手册》(Smith和解焱, 2009)、《中国重点陆生野生动物资源调查》(国家林业局, 2008)、《中国经济动物志(兽类)》(寿振黄, 1962)、《浙江动物志(兽类)》(董聿茂, 1999)、《安徽兽类志》(王岐山, 1990)、《贵州兽类志》(罗蓉等, 1993)、《广西陆生脊椎动物分布名录》(周放等, 2011)、《海南岛的鸟兽》(广东省昆虫研究所动物室和中山大学生物系, 1983)、《台湾哺乳动物》(祁伟廉, 2016)等动物志书、编目文献、调查文献,以县域为单位,对中华穿山甲在我国的分布范围进行数字化,了解该物种在中国的历史分布区。叠加以上图层,对比中华穿山甲当前分布、IUCN分布、历史分布,统计不同省级行政区中华穿山甲的历史分布与2010–2020年间的出现情况,并详细记述2010–2020年间每条确认记录中穿山甲个体被发现之后的去向,分析其出没记录的年变化。

针对文献记录中国有分布的3种穿山甲,即中华穿山甲、印度穿山甲、马来亚穿山甲,从全球生物多样性信息数据库(Global Biodiversity Information Facility, GBIF)中查询和下载各物种的分布记录(GBIF Occurrence Download, <https://doi.org/10.15468/dl.7dr738>; <https://doi.org/10.15468/dl.as4uuq>; <https://doi.org/10.15468/dl.sev97a>),整理属名、种名、采集国家及经纬度等信息,未鉴定到明确物种及经纬度缺失的数据不予记录,并根据IUCN物种分布数据集(<https://www.iucnredlist.org/>)所提供的各物种分布范围,排除超出各物种分布边界范围100 km以上的非野外记录和错误记录位点。基于以上数据绘制这3种穿山甲的分布图作为参考(附录1)。

2 结果

经过检索、整理与审核,共收集到2010–2020

年期间我国境内确认的野生中华穿山甲记录142条, 其中115条来自新闻报道, 18条来自自然保护区、本文作者实地调查数据等, 8条来自文献记录及标本平台数据, 1条来自中国裁判文书网; 其中, 红外相机拍摄记录25条, 实体记录117条。共记录到中华穿山甲不少于155只, 影像资料280条(图1)。这些记录来自11个省级行政区(省、自治区、直辖市、特别行政区)的121个地点(图2)。

中华穿山甲曾广泛分布于中国南方的18个省区。本次调查结果显示, 2010年以来, 其中的11个省区内有确认的中华穿山甲活动记录, 主要分布于长

江以南(图2)。当前分布范围与IUCN提供的分布区相近(图2)。就省级行政区而言, 台湾是记录数最多的地区(占确认记录总数的34.51%), 其次是浙江(19.01%)和广东(14.08%) (图3)。近十年来, 中华穿山甲的记录数量明显呈现逐渐增多的趋势(图4); 其中, 红外相机拍摄记录在近年来增加较多。

在发现的123只实体记录中, 有91.06% (112只)的个体是在适宜生境范围及周边的人类居住地附近被居民发现。大多数民众发现中华穿山甲后都选择了第一时间寻求警察、林业局或救助中心的帮助, 其中86%的个体(106只)得到救助、放归或未与人接



图1 野外发现与救助的中华穿山甲。(a)红外相机拍摄(地点: 广东惠州; 李成提供); (b)救助穿山甲(地点: 浙江淳安, 拍摄者: 谢航凯)。

Fig. 1 Chinese pangolins discovered and rescued in the wild. (a) Chinese pangolin captured by camera trap in Huizhou, Guangdong Province. Provided by Cheng Li; (b) Chinese pangolin been rescued in Chun'an, Zhejiang Province. Photographed by Hangkai Xie.

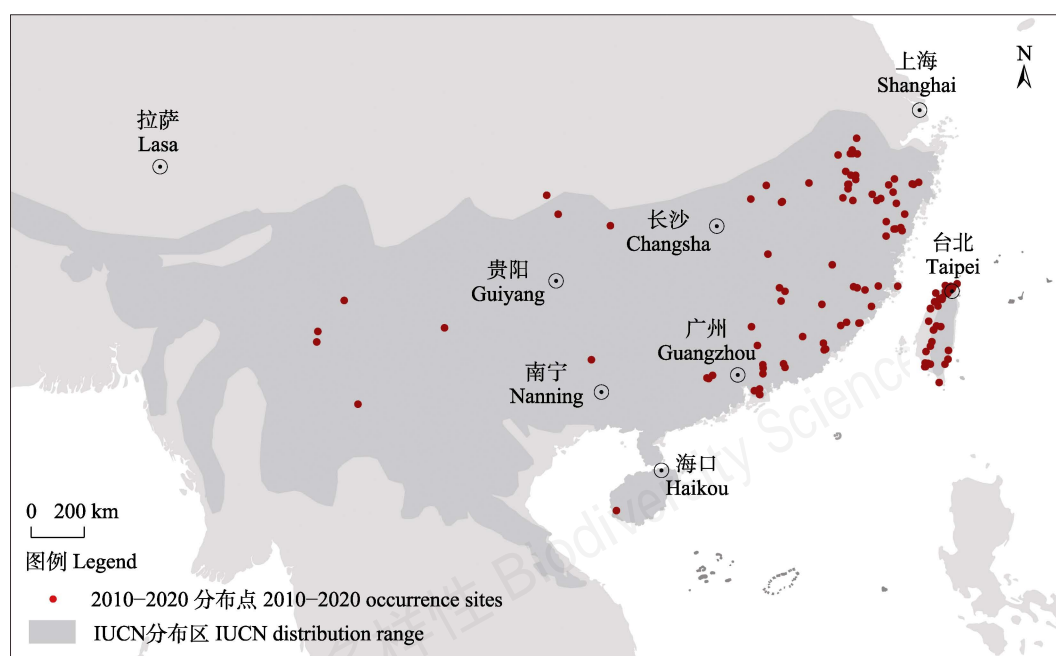


图2 中华穿山甲IUCN分布区与2010–2020年间在中国境内的确认分布位点

Fig. 2 IUCN distribution range and confirmed occurrence sites from 2010 to 2020 of Chinese pangolins in China

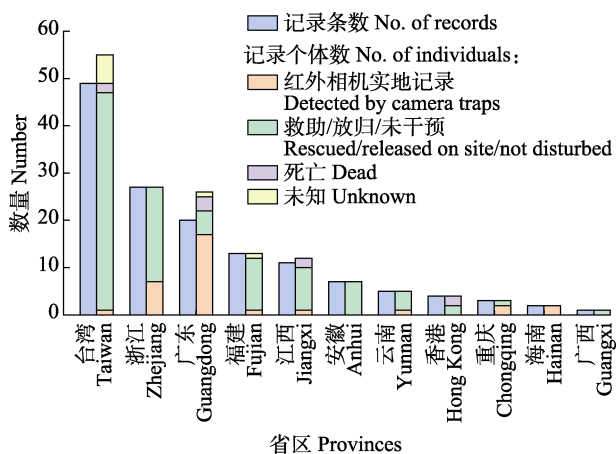


图3 2010–2020年各省区中华穿山甲记录条数、个体数与发现后去向

Fig. 3 Number of Chinese pangolin records and number of individuals by destination types in each province between 2010 and 2020, China

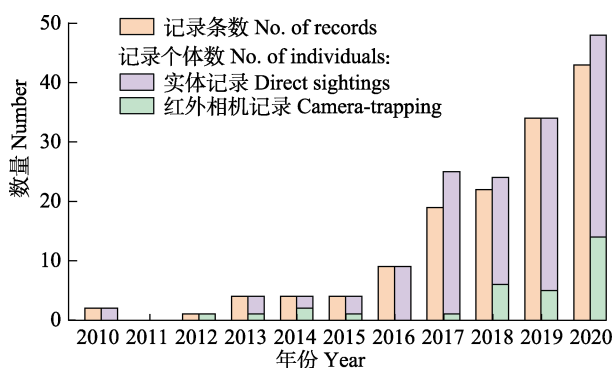


图4 中国境内2010–2020年中华穿山甲记录条数、个体数与记录类型

Fig. 4 Number of Chinese pangolin records and number of individuals recorded by recording types in each year between 2010 and 2020, China

触, 8只死亡, 其他后续状态不明。

3 讨论

由于传统中医药的需求和部分人对野生动物食品、制品的需求, 我国曾是穿山甲及其制品的最大消费国之一(Challender et al, 2015)。相关省市的药材部门统计结果显示, 20世纪60年代前后我国穿山甲年捕获量为15–16万只; 此后直至90年代之前, 我国市场所消耗的穿山甲主要依靠国内捕获(尹峰等, 2016)。随后中华穿山甲的野外种群数量开始下降; 据统计, 90年代穿山甲年捕获量降至数千只(汪松, 1998)。随后我国的穿山甲及其制品的贸易货源则主要依靠马来西亚、印度尼西亚和越南等国

(Heinrich et al, 2016), 并逐渐延伸至非洲分布的长尾穿山甲属和地穿山甲属物种。2020年, 我国将穿山甲属动物由国家二级重点保护野生动物提升至一级(国家林业和草原局和农业农村部, 2020); 与此同时, 新版的《中国药典》将穿山甲除名; 随后, 全国人大常委会通过的《关于全面禁止非法野生动物交易、革除滥食野生动物陋习、切实保障人民群众生命健康的决定》, 进一步打击了野生动物非法贸易, 将有力促进我国中华穿山甲的相关研究与保护(梁智健等, 2020)。

根据文献与历史记录显示, 中华穿山甲曾广泛分布于我国南方各省, 历史上以福建、广东、广西、云南、贵州、海南、湖南、台湾为多(张立等, 2010)。但本次调查发现, 部分曾有穿山甲分布的地区, 如四川、贵州、湖南、湖北等地, 过去10年间均未见有中华穿山甲的确认记录。相比其历史分布区, 中华穿山甲近年来在西南、华南地区的野外确认记录匮乏, 该物种在这些地区的分布与种群现状亟待进一步调查。近10年来缺少全国范围的野生穿山甲资源普查数据, 使得我们难以及时、准确掌握中华穿山甲的种群现状、分布范围及其变化趋势, 在该物种的保护管理及有针对性的保护行动规划中面临基础数据与信息匮乏的困难。由于中华穿山甲具有活动隐秘、数量稀少的特点, 因此建议结合我国目前已经广泛建立的红外相机监测平台与体系(李晟等, 2014; 李晟, 2020), 在其历史分布区及潜在分布区内开展专项本底调查, 同时结合公众科学(citizen science)记录、民间调查、社区巡护等工作, 排查中华穿山甲的分布情况, 分析其分布区变化并评估栖息地环境情况。

本次调查结果显示, 在我国的台湾、广东、浙江3省中华穿山甲出没记录较多, 部分位点多次发现, 表明这些地区目前仍具有一定数量的野生种群分布。从记录来源可以看到, 本研究中所收集到的中华穿山甲记录大多为各地的零星报道, 此前还未有学术研究对这些记录进行系统的总结、更新。在国际生物多样性数据库(例如全球生物多样性信息数据库GBIF)中, 除台湾地区外, 中国大陆与海南岛的中华穿山甲记录数量较少且缺乏对记录类型、记录来源的详细描述, 难以支持对该物种现状的可靠评估。因此, 建议有关管理部门在以上地区开展有针对性的专项调查, 同时与IUCN物种评估专家

组、GBIF等国际组织和数据平台加强交流和信息共享, 加大针对中华穿山甲及其栖息地的保护力度, 为其现状评估提供更为全面可靠的数据支撑。

本研究记录到的中华穿山甲个体中, 有相当比例的个体在被人发现后送交了当地的野生动物救护单位, 其中部分个体在被发现时存在因多种原因所导致的伤、病问题。因此, 建议野生穿山甲分布地区的野生动物救护单位与相关科研机构合作, 深入开展中华穿山甲的伤病救助治疗与迁地保护的研究, 提升救助效率。此外, 近年来我国海关与相关执法部门还查获从国外走私入境的活体穿山甲, 包括马来穿山甲、印度穿山甲等。由于马来穿山甲和印度穿山甲在我国境内的分布现状还不甚清楚, 对于这些不是来自国内原生栖息地的穿山甲活体, 选择在哪里以及如何进行野外放归需谨慎处理, 应进行科学、严谨的论证。在今后野外发现穿山甲的报道中, 也需对所发现的穿山甲个体进行仔细的鉴定与识别, 以明确所记录穿山甲的种类。

近10年来, 越来越多的中华穿山甲在中国野外被发现, 尤其是在2016年之后明显呈现逐渐增多的趋势。这得益于有关部门执法力度加强和民众保护意识的提高。与此同时, 越来越多的自然保护区开始使用红外相机技术, 加强了对穿山甲分布区内野生动物的调查、监测及栖息地保护(李晟, 2020), 红外相机拍摄记录逐渐增加。例如, 浙江省乌岩岭自然保护区(章书声等, 2017)、钱江源国家公园(申小莉等, 2020), 云南省西双版纳国家级自然保护区(贺如川等, 2020), 海南省尖峰岭国家级自然保护区(李佳等, 2020)等, 分别在鸟兽的红外相机本底调查与监测中记录到中华穿山甲; 广东省近年来先后在肇庆、韶关、河源、潮州、梅州、惠州等地使用红外相机监测记录到多只次的中华穿山甲(例如: 范宗骥等, 2019, 2020; 万雅琼等, 2020)。


令人欣慰的是, 本次调查中收集到的案例与信息显示, 我国民众对于穿山甲的认知和保护意识近年来有了较大的提高, 政府机构、非政府保护组织、专家学者、保护区工作人员以及当地社区群众都为保护工作做出了贡献, 尤其是当地群众在发现、救助穿山甲的过程中发挥了很大作用。尽管如此, 我们仍需要意识到, 受利益驱动的非穿山甲贸易可能仍然存在且愈加隐蔽, 因此应多方加强对其栖息地的巡查保护, 促进分布区周围城乡社会经济与生

态保护协同发展(刘静等, 2010)。同时, 野生动物主管部门应就穿山甲的发现上报、救助、放归等流程制定明确的管理办法, 制定伤病动物的救助预案, 并通过多种渠道加强宣传教育和科普工作, 减少由于捕猎、消费或不恰当救助行为(Daut et al, 2015; 吕忠梅和陈真亮, 2020), 通过奖励发现和救助穿山甲, 以及举报和惩罚非法买卖行为等方式约束和引导民众行为(Tyrrell et al, 2017)。

致谢: 感谢美境自然张颖溢博士为本研究提供的穿山甲野外记录信息。感谢参与穿山甲调查和保护的一线研究者和当地居民。感谢北京大学朱淑怡、刘鸣章在历史分布地图数字化和数据分析中提供的帮助。感谢浙江省淳安县汾口镇谢航凯提供中华穿山甲救助照片。感谢论文审稿人在审稿过程中提出的宝贵意见及提供的重要信息, 为文章的修改与完善提供了非常大的帮助。

ORCID

孔玥峒  <https://orcid.org/0000-0002-0622-1635>

李晟  <https://orcid.org/0000-0001-7200-9539>

参考文献

- Animal Department of Guangdong Institute of Entomology, School of Life Sciences of Sun Yat-sen University (1983) *Animals and Birds in Hainan Island*. Science Press, Beijing. (in Chinese) [广东省昆虫研究所动物室, 中山大学生物系 (1983) 海南岛的鸟兽. 科学出版社, 北京.]
- Challender DWS, Harrop SR, MacMillan DC (2015) Understanding markets to conserve trade-threatened species in CITES. *Biological Conservation*, 187, 249–259.
- Challender DWS, Wu SB, Kaspal P, Khatiwada AP, Ghose A, Sun CN, Mohapatra RK, Laxmi ST (2019) *Manis pentadactyla* (errata version published in 2020). The IUCN Red List of Threatened Species 2019: e.T12764A168392151. <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2019-3.RLTS.T12764A168392151.en>. (accessed on 2021-01-25)
- Cheng WD, Xing S, Bonebrake TC (2017) Recent pangolin seizures in China reveal priority areas for intervention. *Conservation Letters*, 10, 757–764.
- Chinese Pharmacopoeia Commission (2020) *Chinese Pharmacopoeia*. China Medical Science Press, Beijing. (in Chinese) [国家药典委员会 (2020) 中华人民共和国药典. 中国医药科技出版社, 北京.]
- Daut EF, Brightsmith DJ, Peterson MJ (2015) Role of non-governmental organizations in combating illegal wildlife-pet trade in Peru. *Journal for Nature Conservation*, 24, 72–82.

- Dong YM (1999) Animals of Zhejiang (Mammals). Zhejiang Science and Technology Publishing House, Hangzhou. (in Chinese) [董聿茂 (1999) 浙江动物志(兽类). 浙江科学技术出版社, 杭州.]
- Fan ZJ, Ouyang XJ, Bai WK, Huang ZL, Cheng DH, Li JQ (2019) Rediscovery of Chinese pangolin (*Manis pentadactyla*) in the Zhaoqing Region, Guangdong Province. Chinese Journal of Wildlife, 40, 811–813. (in Chinese with English abstract) [范宗骥, 欧阳学军, 白文科, 黄忠良, 程德洪, 李佳琦 (2019) 广东肇庆地区再现中华穿山甲. 野生动物学报, 40, 811–813.]
- Fan ZJ, Ouyang XJ, Wan YQ, Xiao WH, Xie WG, Ou SK, Deng XJ, Huang ZL, Xiao ZS (2020) Mammals and birds survey using camera-trapping in Dinghushan and its surrounding forests, Guangdong Province. Biodiversity Science, 28, 1147–1153. (in Chinese with English abstract) [范宗骥, 欧阳学军, 万雅琼, 肖文宏, 谢文贵, 欧世坤, 邓锡杰, 黄忠良, 肖治术 (2020) 基于红外相机技术对广东鼎湖山及其周边林地的鸟兽调查. 生物多样性, 28, 1147–1153.]
- Gaudin TJ, Emry RJ, Wible JR (2009) The phylogeny of living and extinct pangolins (Mammalia, Pholidota) and associated taxa: A morphology based analysis. Journal of Mammalian Evolution, 16, 235–305.
- He RC, Wang L, Quan RC (2020) Introduction to Transboundary Animal Diversity Monitoring Platform of Southern Yunnan, China and Southeast Asia. Biodiversity Science, 28, 1097–1103. (in Chinese with English abstract) [贺如川, 王林, 权锐昌 (2020) 中国滇南–东南亚跨境动物多样性监测平台概述. 生物多样性, 28, 1097–1103.]
- Heinrich S, Wittmann TA, Prowse TAA, Ross JV, Delean S, Shepherd CR, Cassey P (2016) Where did all the pangolins go? International CITES trade in pangolin species. Global Ecology and Conservation, 8, 241–253.
- Hua LS, Gong SP, Wang FM, Li WY, Ge Y, Li XN, Hou FH (2015) Captive breeding of pangolins: Current status, problems and future prospects. Zookeys, 507, 99–114.
- 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, Ma Y, Wu Y, Wang YX, Zhou KY, Liu SY, Feng ZJ (2015) China's Mammal Diversity and Geographic Distribution. Science Press, Beijing. (in Chinese) [蒋志刚, 马勇, 吴毅, 王应祥, 周开亚, 刘少英, 冯祚建 (2015) 中国哺乳动物多样性及地理分布. 科学出版社, 北京.]
- Li J, Wang XL, Yang MW, Chen DX, Wang XJ, Luo P, Liu F, Xue YD, Li GL, Zhang YG, Zhang Y, Li DQ (2020) Construction progress of camera-trapping database from the Nature Reserves Biological Specimen Resources Sharing Sub-platform. Biodiversity Science, 28, 1081–1089. (in Chinese with English abstract) [李佳, 王秀磊, 杨明伟, 陈大祥, 王晓菊, 罗平, 刘芳, 薛亚东, 李广良, 张于光, 张宇, 李迪强 (2020) 自然保护区生物标本资源共享子平台红外相机数据库建设进展. 生物多样性, 28, 1081–1089.]
- Li S (2020) Development progress and outlook of the wildlife camera-trapping networks in China. Biodiversity Science, 28, 1045–1048. (in Chinese) [李晟 (2020) 中国野生动物红外相机监测网络建设进展与展望. 生物多样性, 28, 1045–1048.]
- 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.]
- Liang ZJ, Hu JB, Hu SF, Zhao JJ, Zhou KW, Jiao YB, Huang C, He X, Wan AKY, Li LS, Hua FY, Lee TM (2020) Understanding and changing wildlife consumption behavior from a multidisciplinary perspective. Biodiversity Science, 28, 606–620. (in Chinese with English abstract) [梁智健, 胡佳贝, 胡思帆, 赵晶晶, 周凯文, 焦运波, 黄程, 何霞, 温嘉恩, 李立姝, 华方圆, 李添明 (2020) 多学科视角下的野生动物消费需求和消费行为研究进展. 生物多样性, 28, 606–620.]
- Liu SY, Wu Y, Li S (2020) Handbook of the Mammals of China, 2nd edn. The Straits Publishing & Distributing Group, Fuzhou. (in Chinese) [刘少英, 吴毅, 李晟 (2020) 中国兽类图鉴(第二版). 海峡出版发行集团, 福州.]
- Liu J, Ouyang ZY, Miao H, Xu WH (2010) Sustainable development between protected areas and the adjacent communities. China Population, Resources and Environment, 20, 109–114. (in Chinese with English abstract) [刘静, 欧阳志云, 苗鸿, 徐卫华 (2010) 自然保护区与周边社区的可持续发展. 中国人口·资源与环境, 20, 109–114.]
- Luo R (1993) Mammals of Guizhou. Guizhou Science and Technology Publishing House, Guiyang. (in Chinese) [罗蓉 (1993) 贵州兽类志. 贵州科技出版社, 贵阳.]
- Lü ZM, Chen ZL (2020) Revision of the Law of the People's Republic of China on the Protection of Wildlife: Background, issues and suggestions. Biodiversity Science, 28, 550–557. (in Chinese with English abstract) [吕忠梅, 陈真亮 (2020) 《野生动物保护法》再修订: 背景、争点与建议. 生物多样性, 28, 550–557.]
- Qi WL (2016) A Field Guide to Mammals in Taiwan. Commonwealth Publishing Ltd., Taipei. (in Chinese) [祁伟廉 (2016) 台湾哺乳动物. 远见天下文化出版股份有限公司, 台北.]
- Shen XL, Yu JP, Li S, Xiao HY, Chen XN, Chen SW, Liu MZ, Ma KP (2020) Progress overview of the camera-trapping monitoring platform for the Qianjiangyuan National Park, Zhejiang Province. Biodiversity Science, 28, 1110–1114. (in Chinese with English abstract) [申小莉, 余建平, 李晟, 肖

- 慧芸, 陈小南, 陈声文, 刘鸣章, 马克平 (2020) 钱江源国家公园红外相机监测平台进展概述. 生物多样性, 28, 1110–1114.]
- Shou ZH (1962) Economic Fauna of China (Mammals). Science Press, Beijing. (in Chinese) [寿振黄 (1962) 中国经济动物志(兽类). 科学出版社, 北京.]
- Smith A, Xie Y (2009) A Guide to the Mammals of China. Hunan Education Publishing House, Changsha. (in Chinese) [Smith A, 解焱 (2009) 中国兽类野外手册. 湖南教育出版社, 长沙.]
- State Forestry Administration of the People's Republic of China (2008) Resource Investigation of Key Terrestrial Wildlife in China. China Forestry Publishing House, Beijing. (in Chinese) [国家林业局 (2008) 中国重点陆生野生动物资源调查. 中国林业出版社, 北京.]
- Tyrrell P, Russell S, Western D (2017) Seasonal movements of wildlife and livestock in a heterogeneous pastoral landscape: Implications for coexistence and community based conservation. *Global Ecology and Conservation*, 12, 59–72.
- Wan YQ, Li JQ, Yang XW, Li S, Xu HG (2020) Progress of the China mammal diversity observation network (China BON-Mammal) based on camera-trapping. *Biodiversity Science*, 28, 1115–1124. (in Chinese with English abstract) [万雅琼, 李佳琦, 杨兴文, 李晟, 徐海根 (2020) 基于红外相机的中国哺乳动物多样性观测网络建设进展. 生物多样性, 28, 1115–1124.]
- Wang QS (1990) Mammals of Anhui. Anhui Science and Technology Publishing House, Hefei. (in Chinese) [王岐山 (1990) 安徽兽类志. 安徽科学技术出版社, 合肥.]
- Wang S (1998) China Red Data Book of Endangered Animals. Science Press, Beijing. (in Chinese) [汪松 (1998) 中国濒危动物红皮书: 兽类. 科学出版社, 北京.]
- Wang YX (2003) A Complete Checklist of Mammal Species and Subspecies in China: A Taxonomic and Geographic Reference. China Forestry Publishing House, Beijing. (in Chinese) [王应祥 (2003) 中国哺乳动物种和亚种分类名录与分布大全. 中国林业出版社, 北京.]
- Wu SB, Ma GZ, Tang M, Chen H, Liu NF (2002) The status and conservation strategy of pangolin resource in China. *Journal of Natural Resources*, 17, 174–180. (in Chinese with English abstract) [吴诗宝, 马广智, 唐玫, 陈海, 刘迺发 (2002) 中国穿山甲资源现状及保护对策. 自然资源学报, 17, 174–180.]
- Yang CW, Chen SM, Chang CY, Lin MF, Block E, Lorentsen R, Chin JSC, Dierenfeld ES (2007) History and dietary husbandry of pangolins in captivity. *Zoo Biology*, 26, 223–230.
- Yang L, Chen MH, Challender DWS, Waterman C, Zhang C, Huo ZM, Liu HW, Luan XF (2018) Historical data for conservation: Reconstructing range changes of Chinese pangolin (*Manis pentadactyla*) in Eastern China (1970–2016). *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 285, 20181084.
- Yin F, Lu LL, Meng M, Liu DZ (2016) Trade and conservation of pangolin. *Chinese Journal of Wildlife*, 37, 157–161. (in Chinese with English abstract) [尹峰, 卢琳琳, 梦梦, 刘定震 (2016) 穿山甲的贸易与保护. 野生动物学报, 37, 157–161.]
- Yu JY, Peng JJ, Liao GY (2016) A preliminary survey on ecological geographical distribution and resource status of the Chinese pangolin in Chongqing. *Forest Science and Technology*, (6), 41–43. (in Chinese) [余经裕, 彭建军, 廖国宇 (2016) 重庆市中华穿山甲的生态地理分布及资源现状调查初报. 林业科技通讯, (6), 41–43.]
- Zhang L, Li QL, Sun G, Luo SJ (2010) Population profile and conservation of pangolin. *Bulletin of Biology*, 45(9), 1–4. (in Chinese) [张立, 李麒麟, 孙戈, 罗述金 (2010) 穿山甲种群概况及保护. 生物学通报, 45(9), 1–4.]
- Zhang L, Wu SB, Bao Y (2009) Current status of Chinese pangolin (*Manis pentadactyla*) in the wild: A rapid range wide population assessment. In: *Proceedings of the Workshop on Trade and Conservation of Pangolins Native to South and Southeast Asia*, 30 June–2 July 2008, Singapore Zoo, Singapore (eds Pantel S, Chin SY). TRAFFIC Southeast Asia, Petaling Jaya, Selangor, Malaysia.
- 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.]
- Zhou F (2011) List of Terrestrial Vertebrates in Guangxi. China Forestry Publishing House, Beijing. (in Chinese) [周放 (2011) 广西陆生脊椎动物分布名录. 中国林业出版社, 北京.]

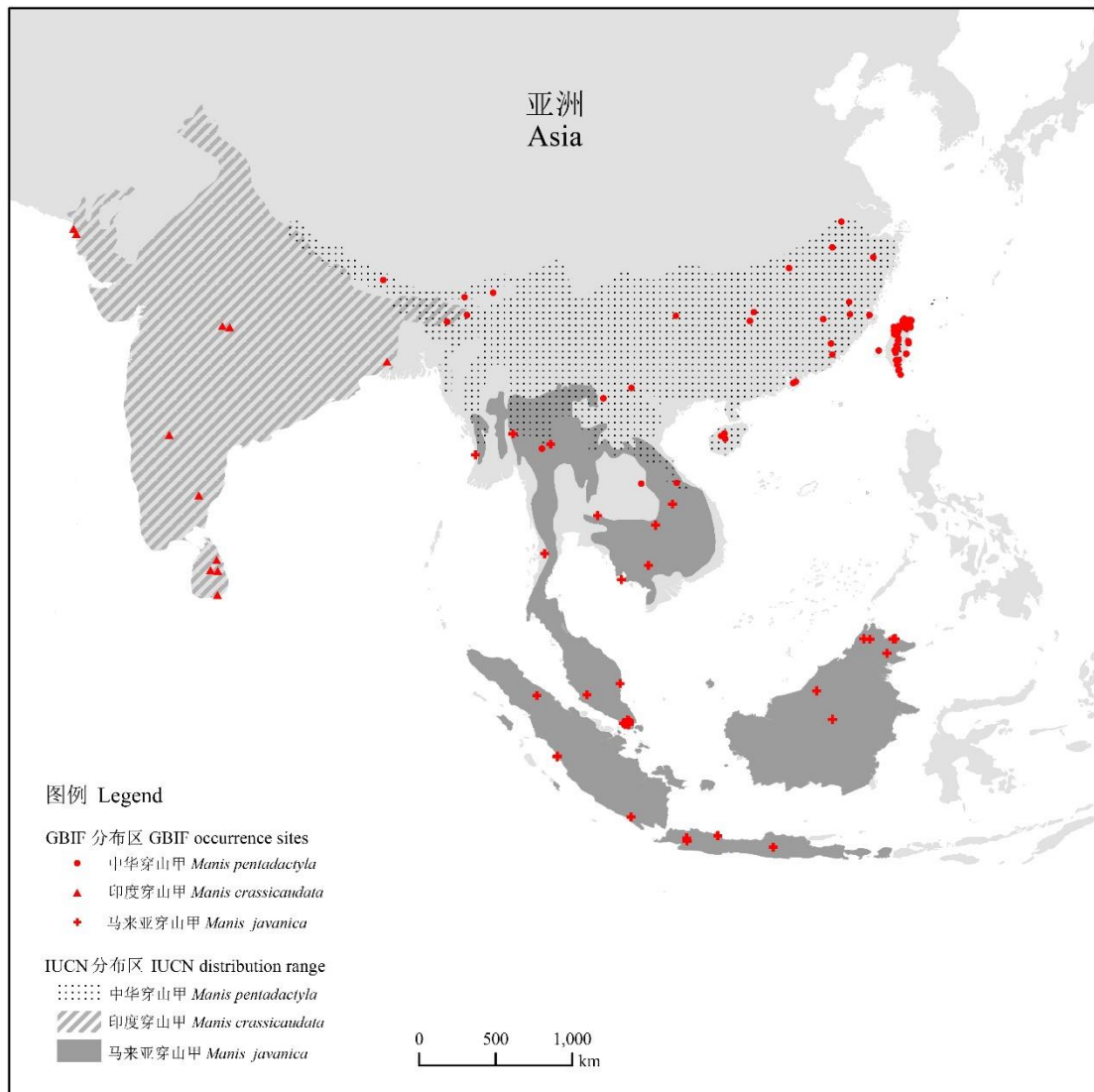
(责任编辑: 蒋志刚 责任编辑: 时意专)

附录 Supplementary Material

附录1 文献记录中国有分布的3种穿山甲的IUCN分布范围与GBIF中的记录点

Appendix 1 Distribution ranges from IUCN and occurrence sites from GBIF of the three pangolin species which are once recorded in literature in China

<https://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2020446-1.pdf>



附录1 文献记录中国有分布的3种穿山甲的IUCN分布范围与GBIF中的记录点
Appendix 1 Distribution ranges from IUCN and occurrence sites from GBIF of the three pangolin species which are once recorded in literature in China



•研究报告•

川西高原三种雉类与其捕食者赤狐的空间关系

邹博研^{1,2}, 罗概^{1,2}, 朱博伟^{1,2}, 冉江洪^{1,2*}, 房超³

1. 四川大学生命科学院生物资源与生态环境教育部重点实验室, 成都 610065; 2. 四川大学生命科学院四川省濒危野生动物保护生物学重点实验室, 成都 610065; 3. 成都市雷雀生态环保科技有限公司, 成都 610065

摘要: 物种的空间分布会受到种间相互作用(如捕食关系等)和环境变量等多种因素共同影响。阐明环境变量和种间相互作用对同域物种空间分布关系的影响, 对于理解群落聚集和生物多样性的维持机制至关重要。为了解川西高原常见雉类与捕食者的空间分布关系及其驱动因素, 本研究利用2016–2018年在川西高原84个红外相机位点获得的682张目标物种的独立照片, 采用条件型双物种占域模型(conditional two-species occupancy model)在相机位点尺度评估了在川西高原广泛分布的黄喉雉鹑(*Tetraophasis szechenyii*)、血雉(*Ithaginis cruentus*)和白马鸡(*Crossoptilon crossoptilon*)与其捕食者赤狐(*Vulpes vulpes*)的空间分布关系。结果显示: (1)在物种作用和环境变量的共同影响下, 赤狐和血雉(物种相互作用因子, species interaction factor, SIF = 1.31 ± 0.14)与赤狐和黄喉雉鹑(SIF = 1.42 ± 0.41)在研究区域内的空间分布趋于重合, 赤狐和血雉的空间关系随距河流距离的增加呈现先重合后趋于分离的趋势, 而赤狐和黄喉雉鹑的空间关系随距河流距离的增加呈现出由重合转为分离的趋势。赤狐与白马鸡在空间分布上相互独立(SIF = 1), 白马鸡的空间分布主要受环境因子影响, 而赤狐对其没有影响。(2) 3种雉类的探测率受物种作用的影响, 在相机位点尺度上赤狐的存在减少了3种雉类的探测率($p_B > r_B$)。本研究为物种空间分布关系的研究提供了新的案例, 也为理解物种共存机制和生物多样性保护提供了科学依据。

关键词: 空间分布; 捕食关系; 红外相机; 占域模型

邹博研, 罗概, 朱博伟, 冉江洪, 房超 (2021) 川西高原三种雉类与其捕食者赤狐的空间关系. 生物多样性, 29, 918–926. doi: 10.17520/biods.2020438.
Zou BY, Luo G, Zhu BW, Ran JH, Fang C (2021) The spatial distribution relationship between three pheasant species and mutual predator, the red fox (*Vulpes vulpes*), on the Western Sichuan Plateau. Biodiversity Science, 29, 918–926. doi: 10.17520/biods.2020438.

The spatial distribution relationship between three pheasant species and mutual predator, the red fox (*Vulpes vulpes*), on the Western Sichuan Plateau

Boyan Zou^{1,2}, Gai Luo^{1,2}, Bowei Zhu^{1,2}, Jianghong Ran^{1,2*}, Chao Fang³

1 Key Laboratory of Bio-Resource and Eco-Environment of Ministry of Education, College of Life Sciences, Sichuan University, Chengdu 610065

2 Sichuan Key Laboratory of Conservation Biology on Endangered Wildlife, College of Life Sciences, Sichuan University, Chengdu 610065

3 Chengdu Leique Ecology & Environmental Protection Technology Co. Ltd., Chengdu 610065

ABSTRACT

Aims: Multiple interspecific factors such as predator–prey dynamics and responses to different environmental variables collectively influence the spatial distribution of wildlife species. To be able to understand how these mechanisms influence community aggregation and biodiversity stability, it is crucial to understand role these factors play in impacting the formation of spatial distribution patterns among sympatric species.

Methods: Here, we investigated the spatial distribution correlations and driving factors of three pheasant species commonly seen or surveyed on the Western Sichuan Plateau. We combined a total of 682 independent photos obtained from 84 infrared camera traps from 2016 to 2018 with conditional two-species occupancy model. We then used the model operation to assess the spatial distribution relations on the camera site scale. We used this model operation for each of the three pheasant species (the buff-throated partridge *Tetraophasis szechenyii*, blood pheasant *Ithaginis cruentus*, and the white eared-pheasant *Crossoptilon crossoptilon*) and their predator the red fox which can also be

收稿日期: 2020-11-25; 接受日期: 2021-03-06

基金项目: 第二次青藏高原综合科学考察研究项目(2019QZKK0402)和全国第二次陆生野生动物资源调查项目

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: rjhong-01@163.com

found over a wide area in the Western Sichuan Plateau.

Results: We had two major results from our analyses. First, under the synergic-influence of species interactions and environmental variables, the spatial distribution of the red fox and the blood pheasant (species interaction factor, SIF = 1.31 ± 0.14) was similar to that of the red fox and the buff-throated partridge (SIF = 1.42 ± 0.41). Both these pairs tended to have a great overlap within the study area. Additionally, the spatial distribution between the red fox and the blood pheasant would overlap in some large areas and then spatial distribution overlapped decreased with the increasing distance to rivers. The spatial relationship between the red fox and the buff-throated partridge were exhibited a different trend, which has been a consistently falling overlap ratio tendency since the distance from camera site to rivers began to increase. The red fox and the white eared-pheasant shared independent distribution patterns with each other (SIF = 1). Environmental variables were a strong predictor for the spatial distribution pattern of white-eared pheasants. However, environmental variables hardly had any impact on the distribution strategy for the red fox. The second major result was that the detection probabilities for all three pheasant species was associated with the synergic-influence of species interactions. The presence of red fox practically reduced the detection probability for all three pheasant species on the site scale ($pB > rB$).

Conclusion: Results from this experiment provide a new up to date case study (with solid scientific basis) that focused on species distribution relationships, and help us understand the importance of species coexistence and biodiversity conservation.

Key words: spatial distribution; predator-prey relationships; camera traps; occupancy model

物种的时空分布及其驱动因素是生态学和保护生物学的重要研究内容(Connell, 1983; Case & Bolger, 1991)。环境变量和动物间的相互作用(如捕食关系、竞争关系等)是决定物种分布的重要因素(Ritchie et al, 2009)。捕食关系是自然生态系统中十分重要和复杂的生态关系,影响着捕食者和被捕食者的空间分布。Creel和Winnie (2005)在美国西北部的研究发现,当狼(*Canis lupus*)群出现时,马鹿(*Cervus elaphus*)会通过减少在草地上的觅食活动并进入安全的林地来躲避狼的捕食。Rabelo等(2019)对美洲豹(*Panthera onca*)栖息地选择的研究结果表明猎物密度可以影响美洲豹的栖息地选择,美洲豹更倾向于使用其树栖类猎物红吼猴(*Alouatta seniculus*)和褐喉树懒(*Bradypus variegatus*)数量较多的区域。当同一地区存在多种捕食者或多种猎物,且捕食者对不同种类猎物的捕食偏好不同时,不同种类猎物对捕食者空间分布的影响也不同。Steinmetz等(2013)对虎(*Panthera tigris*)的研究表明,其对生境位点的使用主要受印度野牛(*Bos gaurus*)、水鹿(*Cervus unicolor*)、野猪(*Sus scrofa*)和印度鹿(*Muntiacus muntjak*)等4种猎物丰富程度的影响,由于虎对野猪这一猎物的捕食偏好,野猪的数量与虎对位点的使用率存在显著正相关关系。也有研究认为捕食者与被捕食者的空间分布关系是捕食关系和环境因子共同作用的结果, Magle等(2014)对郊狼(*Canis latrans*)与白尾鹿(*Odocoileus virginianus*)空

间分布的研究表明不同环境因子对郊狼和白尾鹿位点使用情况的影响不同,郊狼的占域率和白尾鹿的占域率存在显著正相关关系。尽管在“生态恐惧”的理论框架下,白尾鹿会避开有郊狼的区域,但由于优质生存环境稀少的原因,白尾鹿仍会选择有郊狼的区域生存。Murphy等(2019)在马达加斯加对外来捕食者与27个猎物物种的空间分布关系研究结果显示,当地居民放养的狗(*Canis familiaris*)、小灵猫(*Viverricula indica*)、野猫(*Felis silvestris*)会影响当地猎物马岛鼠(*Nesomys spp.*)、大马岛猬(*Setifer setosus*)、马岛林秧鸡(*Mentocrex kioloides*)的空间分布,且这种影响会随着环境的变化而变化。虽然已经有一些研究,但有关作为捕食动物主要食物来源的雉类与捕食者间的空间分布关系及其驱动因素的研究仍然较少。

赤狐(*Vulpes vulpes*)属食肉目犬科,广泛分布于欧亚大陆各种生境,主要选择食物丰富度较高的植被和生境类型(李路云等, 2014)。赤狐是川西高原常见的捕食动物,主要以啮齿动物、鸡形目鸟类和野兔等为食(马勇等, 2014)。鸡形目鸟类生活史大多数时间局限于地面,飞行和扩散能力较弱,是典型的地栖型鸟类。黄喉雉鹑(*Tetraophasis szechenyii*)、血雉(*Ithaginis cruentus*)和白马鸡(*Crossoptilon crossoptilon*)是川西高原具有代表性的鸡形目鸟类,主要栖息于亚高寒地区的针阔混交林、针叶林、高山灌丛及高山草甸中,具有相似的生活习性和资源

需求。尽管3种雉类间存在一定的种间竞争,但已有研究表明雉类的种间竞争并不影响其共存模式(Chen & Luiselli, 2009; Wang et al, 2021)。本研究利用红外相机数据对黄喉雉鹑、血雉和白马鸡与其捕食者——赤狐分别建立条件型双物种占域模型(conditional two-species occupancy model)研究其在相机位点尺度上的空间分布关系,分析影响川西高原3种雉类空间分布的生物和非生物因素,探究3种雉类与捕食者赤狐的空间分布关系及驱动因素,为物种空间分布关系的研究提供新的案例。

1 研究方法

1.1 研究区域概况

研究区域位于川西高原中部四川省甘孜藏族自治州新龙县和白玉县境内,地理坐标为 $98^{\circ}36' - 100^{\circ}54' E$, $30^{\circ}22' - 31^{\circ}40' N$,海拔2,587–5,870 m。属于高原季风气候,昼夜温差大,垂直气候变化显著。植被群落主要有河谷旱生灌丛、针阔叶混交林、亚高山针叶林、高山灌丛、高山草甸和流石滩(邓林和杨海真, 2010; 游章强等, 2014)。

1.2 红外相机布设

根据研究区域内的地形和植被因素选择野生

动物丰富的区域,将调查区域划分为 $2 \text{ km} \times 2 \text{ km}$ 的网格,在考虑交通、地形条件下,选取有森林分布的网格内布设1–3台红外相机(图1)。相机布设在动物痕迹较多的地点(如兽径、山脊等),以最大限度提高物种的探测概率,海拔范围在3,120–4,843 m。相机固定在距地面30–60 cm的树干上,全天24 h工作,参数设置为连续拍3张照片,时间间隔为1 s。记录每台相机的GPS坐标(朱博伟等, 2019)。

1.3 空间分布关系分析

红外相机和占域模型的结合是在考虑环境条件的情况下研究物种共存问题的一种有效手段(Burton et al, 2015; D'Amen et al, 2018)。本研究使用条件型双物种占域模型(Richmond et al, 2010)来探究3种雉类和其捕食者赤狐的空间分布关系。占域模型可以利用红外相机捕获到的物种出现或未出现情况,在考虑不完全探测的情况下同时分析物种相互作用和环境因子对物种空间分布的影响(MacKenzie et al, 2004; Chen et al, 2019)。条件型双物种占域模型包含8个基本参数(表1)。根据条件型双物种占域模型的基本假设,我们将赤狐作为优势物种(物种A),3种雉类作为从属物种(物种B)。有研究表明赤狐的家域半径为1.5 km (Lesmeister et al,

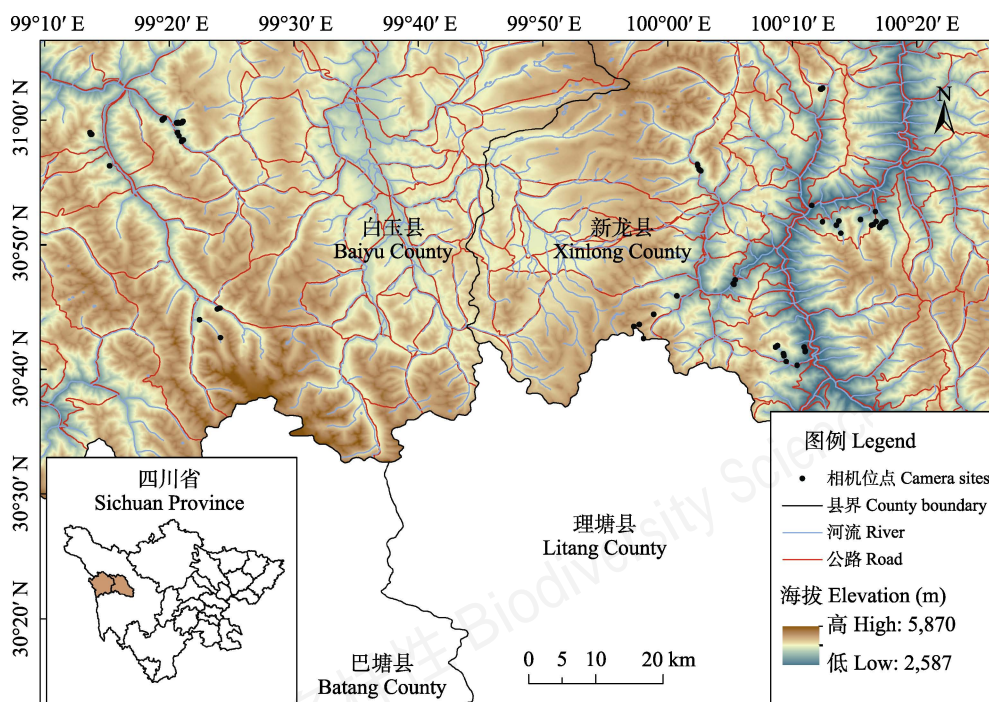


图1 研究区域位置及红外相机位点示意图

Fig. 1 The location of study area and camera sites

表1 条件型双物种占域模型中的参数描述

Table 1 The description of parameters in conditional two-species occupancy model

参数 Parameters	描述 Description
ρ_{siA}	物种A对位点使用的概率 Probability of site use for species A
ρ_{siBA}	当物种A存在时, 物种B对位点使用的概率 Probability of site use for species B, given species A is present
ρ_{siBa}	当物种A不存在时, 物种B对位点使用的概率 Probability of site use for species B, given species A is absent
ρ_A	当物种B不存在时, 物种A的探测概率 Probability of detection for species A, given species B is absent
ρ_B	当物种A不存在时, 物种B的探测概率 Probability of detection for species B, given species A is absent
r_A	当两物种都存在时, 物种A的探测概率 Probability of detection for species A, given both species are present
r_{BA}	当两物种都存在且物种A被探测到时, 物种B的探测概率 Probability of detection for species B, given both species are present and species A is detected
r_{Ba}	当两物种都存在且物种A未被探测到时, 物种B的探测概率 Probability of detection for species B, given both species are present and species A is not detected

2015), 本研究的相机距离不大于其家域半径, 因此我们放宽了占域模型通常需要地理封闭的假设, 定义模型中的“占域”为“单个相机位点的使用” (Farris et al, 2016)。

以10天作为1次探测周期对研究物种分别建立观测历史, 本次调查期间共进行了48次探测。将海拔、坡度、坡向、植被增强型指数 (enhanced vegetation index, EVI)、除赤狐外其他食肉动物的相对多度指数 (relative abundance index, RAI)、相机位点距最近河流距离和相机位点距最近道路距离7个变量作为占域协变量, 将每个探测周期中的具体探测天数作为探测协变量。海拔、坡度、坡向和植被增强型指数从地理空间数据云 (<http://www.gscloud.cn>) 下载获得。河流和道路数据 (国道、省道、县道、乡道等) 从全国地理信息资源目录服务系统 (<https://www.webmap.cn/>) 下载获得后, 使用ArcGIS 10.3测量每个相机位点到最近河流和道路的欧式距离。除赤狐外的其他食肉动物相对多度指数为每100天拍摄到的物种独立照片次数 (赵国静等, 2019)。为了避免出现模型不收敛问题, 我们假设在同一个相机位点下, 优势物种的探测对从属物种的探测不产生影响 ($r_{BA} = r_{Ba}$) (Wang et al, 2015), 或者采用减少候选模型中协变量数量的方法 (Murphy et al, 2019)。在构建候选模型时, 由于赤狐与黄喉雉鹑的候选模型不收敛, 因此减少了植被增强型指数

这一占域协变量而使模型收敛。

为了简化候选模型的数量, 我们首先分别对每个物种建立单物种占域模型, 选取最优模型中的占域和探测协变量作为每个物种的最佳占域和探测协变量, 然后使用各物种的最佳占域和探测协变量对3个物种对建立条件型双物种占域模型 (Richmond et al, 2010)。

我们分别对每个物种对建立了8个候选模型 (附录1), 然后用赤池信息量准则 (AIC) 来对模型进行排序, 同时选择 $\Delta AIC \leq 2$ 且模型权重最高的模型作为最优模型来提取各个参数并计算物种相互作用因子 (species interaction factor, SIF) 的估计值 (Murphy et al, 2019)。物种相互作用因子表示两个物种共同出现的关系, 当 $SIF = 1$ 时, 两物种的空间分布相互独立; 当 $SIF < 1$ 时, 两物种在相机位点相比独立的假设下更不容易共同出现, 空间分布趋于分离; 当 $SIF > 1$ 时, 两物种在相机位点相比独立的假设下更容易共同出现, 空间分布趋于重合 (Richmond et al, 2010)。所有分析均在软件 PRESENCE 2.12.43 (Hines, 2006) 中完成。

2 结果

在2016年9月至2017年5月和2017年8月至2018年4月期间, 共设置了84个相机位点, 累计监测8,679个相机工作日, 共获得独立照片2,817张, 其中目标物种独立照片682张。拍到黄喉雉鹑的相机位点有31个 (36.9%), 独立照片117张; 拍到血雉的相机位点有37个 (44.1%), 独立照片175张; 拍到白马鸡的相机位点有49个 (58.3%), 独立照片312张; 拍到赤狐的相机位点有25个 (29.8%), 独立照片78张。在研究区域中还监测到其他9种食肉动物, 分别为金钱豹 (*Panthera pardus*)、豹猫 (*Prionailurus bengalensis*)、猞猁 (*Lynx lynx*)、荒漠猫 (*Felis bieti*)、兔狲 (*Otocolobus manul*)、金猫 (*Catopuma temminckii*)、狼、黄喉貂 (*Martes flavigula*)、黄鼬 (*Mustela sibirica*)。

2.1 赤狐与三种雉类的空间关系

4个物种的单物种占域模型结果表明, 赤狐的最优模型显示其对位点的使用概率不受占域协变量的影响。黄喉雉鹑的最优模型中占域协变量为植被增强型指数 (EVI) 和距最近河流距离; 白马鸡的最优模型中占域协变量为海拔和距最近道路距离;

血雉的最优模型中占域协变量为距最近河流距离(附录2)。

条件型双物种占域模型的最优模型结果显示,赤狐对3种雉类位点使用概率的影响不同,但都受到了环境变量的影响(表2)。在环境变量的介导下,血雉在赤狐存在时对位点的使用概率显著高于赤狐不存在时($psiBA = 0.81 \pm 0.30$, $psiBa = 0.29 \pm 0.17$, $P < 0.01$),赤狐和血雉在研究区域内空间分布趋于重合($SIF = 1.31 \pm 0.14$) (表3)。赤狐和血雉随距河流距离的增加,空间关系呈现先趋于重合后趋于分离的趋势(图2A)。黄喉雉鹑在赤狐存在时对位点使用概率也显著高于赤狐不存在时($psiBA = 0.70 \pm 0.08$,

$psiBa = 0.31 \pm 0.38$, $P < 0.01$)。赤狐和黄喉雉鹑在研究区域内空间分布趋于重合($SIF = 1.42 \pm 0.41$) (表3)。赤狐和黄喉雉鹑的空间关系随着距河流距离的增加呈现出由重合转为分离的趋势(图2B)。

赤狐的存在并不影响白马鸡对于位点的使用($psiBA = psiBa = 0.68 \pm 0.20$),白马鸡与赤狐在研究区域内空间分布相互独立($SIF = 1$)。白马鸡对位点的使用概率主要受环境因子影响,随海拔升高而降低,随距最近道路距离升高而升高(图3)。

2.2 赤狐对3种雉类探测率的影响

单物种占域模型最优模型显示4个物种的探测率均不受探测协变量的影响(附录2),所以在建立条

表2 赤狐与3种雉类的条件型双物种占域模型选择结果

Table 2 Selection results of conditional two-species occupancy models for red fox and three pheasant species

模型 Models	参数数量 Number of parameters	AIC	ΔAIC	AIC Wt
赤狐 + 白马鸡 <i>Vulpes vulpes</i> + <i>Crossoptilon crossoptilon</i>				
$psiA, psiB$ (ELE + DTR); pA, pB, rB	7	1,120.73	0	0.9731
$psiA, psiB; pA, pB, rB$	5	1,128.81	8.08	0.0171
$psiA, psiBA, psiBa; pA, pB, rB$	6	1,130.8	10.07	0.0063
$psiA, psiB$ (ELE + DTR); pA, pB	6	1,132.21	11.48	0.0031
$psiA, psiBA$ (ELE + DTR), $psiBa$ (ELE + DTR); pA, pB	9	1,137.12	16.39	0.0003
$psiA, psiB; pA, pB$	4	1,141.3	20.57	0
$psiA, psiBA, psiBa; pA, pB$	5	1,142.01	21.28	0
$psiA, psiBA$ (ELE + DTR), $psiBa$ (ELE + DTR); pA, pB, rB	10	1,151.45	30.72	0
赤狐 + 黄喉雉鹑 <i>Vulpes vulpes</i> + <i>Tetraophasis szechenyii</i>				
$psiA, psiBA$ (DTW), $psiBa$ (DTW); pA, pB, rB	8	814.35	0	0.9847
$psiA, psiBA, psiBa; pA, pB, rB$	6	823.13	8.78	0.0122
$psiA, psiB$ (DTW); pA, pB, rB	6	826.47	12.12	0.0023
$psiA, psiB; pA, pB, rB$	5	829.01	14.66	0.0006
$psiA, psiBA$ (DTW), $psiBa$ (DTW); pA, pB	7	833.91	19.56	0.0001
$psiA, psiB$ (DTW); pA, pB	5	833.97	19.62	0.000
$psiA, psiB; pA, pB$	4	836.53	22.18	0
$psiA, psiBA, psiBa; pA, pB$	5	837.41	23.06	0
赤狐 + 血雉 <i>Vulpes vulpes</i> + <i>Ithaginis cruentus</i>				
$psiA, psiBA$ (DTW), $psiBa$ (DTW); pA, pB, rB	8	935.01	0	0.773
$psiA, psiB$ (DTW); pA, pB, rB	6	937.74	2.73	0.1974
$psiA, psiBA, psiBa; pA, pB, rBa$	6	942.00	6.99	0.0235
$psiA, psiB; pA, pB, rBa$	5	944.68	9.67	0.0061
$psiA, psiB$ (DTW); pA, pB	5	968.95	33.94	0
$psiA, psiBA$ (DTW), $psiBa$ (DTW); pA, pB	7	972.72	97.71	0
$psiA, psiB; pA, pB$	4	975.74	40.73	0
$psiA, psiBA, psiBa; pA, pB$	5	977.74	42.73	0

参数含义见表1; ΔAIC: 该模型与最小AIC模型的AIC之差; AIC Wt: 模型权重; ELE: 海拔; DTR: 距最近道路距离; DTW: 距最近河流距离。The meaning of parameters is shown in Table 1; ΔAIC, The relative difference in AIC values compared with the top ranked model; AIC Wt, Model weight; ELE, Elevation; DTR, Distance to the nearest road; DTW, Distance to the nearest river.

表3 赤狐与3种雉类条件型双物种占域模型最优模型的参数估计值(平均值 ± 标准差)

Table 3 Parameters estimates obtained from the optimal conditional two-species occupancy model applied to red fox and three pheasants (mean ± SE)

物种对 Species pairs	$\psi_A \pm SE$	$\psi_{BA} \pm SE$	$\psi_B \pm SE$	$\rho_A \pm SE$	$\rho_B \pm SE$	$r_B \pm SE$	SIF ± SE
赤狐 + 白马鸡 <i>Vulpes vulpes</i> + <i>Crossoptilon crossoptilon</i>	0.50 ± 0.10	0.68 ± 0.20	0.68 ± 0.20	0.10 ± 0.02	0.32 ± 0.03	0.14 ± 0.02	1.00
赤狐 + 黄喉雉鹑 <i>Vulpes vulpes</i> + <i>Tetraophasis szechenyii</i>	0.56 ± 0.07	0.70 ± 0.08	0.31 ± 0.38	0.09 ± 0.01	0.42 ± 0.07	0.09 ± 0.02	1.42 ± 0.41
赤狐 + 血雉 <i>Vulpes vulpes</i> + <i>Ithaginis cruentus</i>	0.62 ± 0.07	0.81 ± 0.30	0.29 ± 0.17	0.08 ± 0.01	0.59 ± 0.05	0.11 ± 0.01	1.31 ± 0.14

参数含义见表1 The meaning of parameters is shown in Table 1.

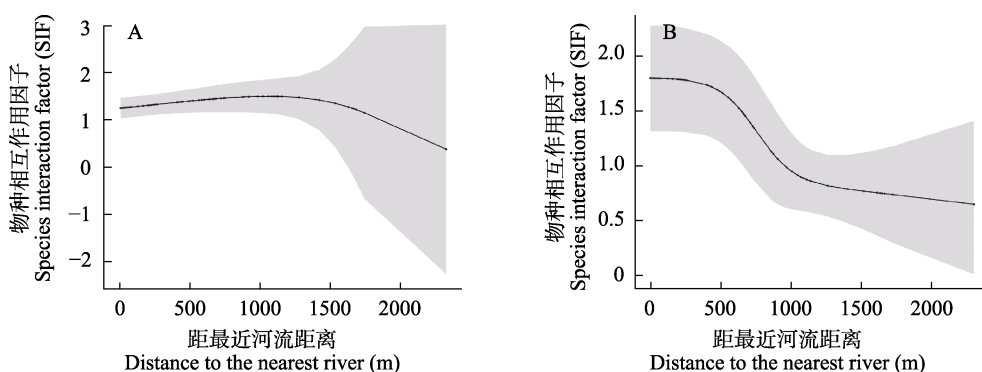


图2 基于最优模型预测的协变量对赤狐与血雉(A)和黄喉雉鹑(B)在位点水平上的物种相互作用因子(SIF)的影响。灰色部分为每个位点SIF值的95%置信区间。

Fig. 2 The effect of covariates predicted by the optimal model on the species interaction factor (SIF) of the red fox and blood pheasant (A), red fox and buff-throated partridge (B) at the single site level. Gray area indicates 95% confidence intervals for SIF value of each site.

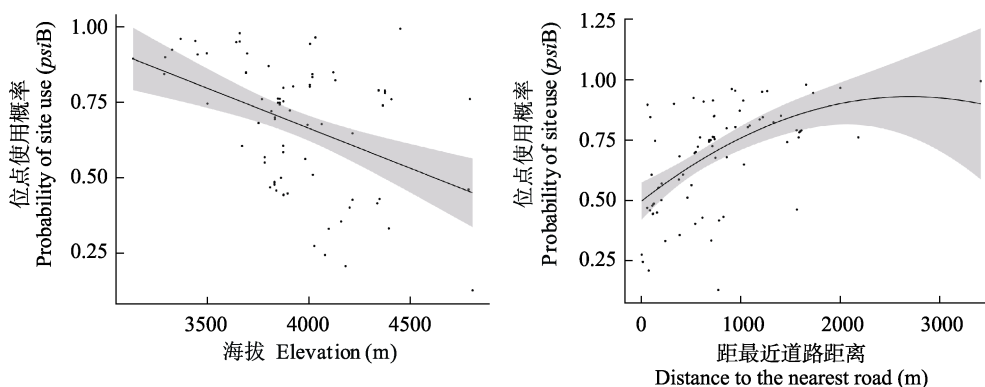


图3 基于最优模型预测的协变量在位点水平上对白马鸡位点使用概率的影响。黑色曲线为多项式回归拟合曲线, 灰色区域为95%置信区间。

Fig. 3 The effect of covariates predicted by the optimal model on the white eared-pheasant's site use at the single site level. The black curve fitted with polynomial regression, gray area indicates 95% confidence intervals.

条件型双物种占域模型时不纳入探测协变量。条件型双物种占域模型结果显示当赤狐存在时3种雉类的探测概率低于赤狐不存在时($\rho_B > r_B$) (表3)。即当赤狐存在时, 3种雉类可能会采取更加隐蔽的活动方式或减少觅食强度躲避来自赤狐的捕食风险。

3 讨论

单物种占域模型结果显示, 距最近河流距离是影响黄喉雉鹑和血雉对位点使用概率的重要因子。有研究表明黄喉雉鹑和血雉都偏好距水源距离近的生境(贾陈喜等, 1999; Wang et al, 2021)。已有对白

马鸡的生境选择研究结果显示, 白马鸡主要偏好于距离水源近且灌木盖度高的生境(Jia et al, 2005; 贾非等, 2005), 而本研究结果显示白马鸡偏好于选择远离道路且海拔相对较低的生境, 对其他因子没有明显的偏好。差异来源可能是本研究的范围尺度比已有研究大, 因子更宏观。在这3种雉类中, 白马鸡的活动海拔相对偏低(Wang et al, 2021), 加之体型较大, 常集群, 活动范围较大, 对人类活动相对敏感(格玛嘉措等, 1999), 故其可能要相对远离道路。同时, 由于环境的差异性, 同一物种在不同区域本身就会表现出不同的环境因子偏好(杨春花等, 2006)。本研究结果还显示环境因子不影响赤狐对位点的使用, 这可能是由于赤狐可栖息的生境类型十分丰富, 其空间分布主要取决于食物的丰富度(马勇等, 2014), 受环境因子的影响相对较小。

根据条件型双物种占域模型的结果, 赤狐与3种同域分布的雉类物种对的分布关系都受到了环境变量的影响, 但赤狐只对黄喉雉鹑和血雉的位点使用概率产生影响($SIF \neq 1$)。赤狐与黄喉雉鹑和血雉的空间分布趋于重合($SIF > 1$), 且当活动区域距河流距离越近, 赤狐与黄喉雉鹑和血雉的空间分布重合度越高, 也意味着发生捕食行为的概率更高。有研究表明捕食者偏好在食物丰富的环境中活动且大多数捕食者具有追踪猎物的能力, 这会导致捕食者和猎物密度呈正相关关系(Godin & Keenleyside, 1984; Luttbeg & Sih, 2004; Ngoprasert et al, 2012)。黄喉雉鹑和血雉都是赤狐捕食的猎物, 且赤狐也偏好距河流较近的生境(Cavallini & Lovari 1991), 所以其共同出现的概率高。赤狐不影响白马鸡对位点的使用, 二者的空间分布相互独立($SIF = 1$)。白马鸡对位点的使用概率随海拔升高而降低, 随位点距道路距离的升高而升高。有研究表明在同一区域内, 捕食者与不同猎物的空间分布关系会受其对猎物偏好的影响, 从而与不同猎物表现出不同的空间分布关系(Steinmetz et al, 2013)。相比于黄喉雉鹑和血雉, 白马鸡体型更大, 可能不是赤狐最佳的捕食选择, 从而在相机位点表现出与黄喉雉鹑和血雉有更高的概率共同出现, 与白马鸡在空间分布上相互独立。

在占域模型中, 一个物种可能改变另一物种的探测概率, 进而影响它们在整个景观中的占域概率

(Bailey et al, 2009)。捕食者会在一定程度上影响猎物的探测概率(Wang et al, 2015; Farris et al, 2016; Murphy et al, 2019)。本研究结果也显示当赤狐分别与3种雉类使用同一位点时, 3种雉类的探测概率因赤狐的存在而下降, 且3个物种对的探测概率仅受物种作用的影响, 不受环境因子影响。猎物可能会避开捕食者最可能出现的地点而选择更加隐蔽复杂的栖息地或是减少自身活动时间来减少与捕食者相遇的几率(Werner, 1992; Creel & Winnie, 2005)。尽管赤狐与黄喉雉鹑和血雉在空间分布上趋于重合, 与白马鸡在空间分布上相互独立, 但3种雉类都可能会在赤狐存在的区域中避开赤狐活动最活跃的地点或是调整自身活动时间和微生境来避开赤狐的捕食, 从而降低了3种雉类的探测率。

本研究结果显示捕食作用与环境因子促使赤狐与黄喉雉鹑和血雉在相机位点有更高的概率共同出现, 而赤狐与白马鸡的空间关系只受环境因子影响。同时捕食作用也降低了3种雉类的探测概率。

参考文献

- Bailey LL, Reid JA, Forsman ED, Nichols JD (2009) Modeling co-occurrence of northern spotted and barred owls: Accounting for detection probability differences. *Biological Conservation*, 142, 2983–2989.
- Burton AC, Neilson E, Moreira D, Ladle A, Steenweg R, Fisher JT, Bayne E, Boutin S (2015) Wildlife camera trapping: A review and recommendations for linking surveys to ecological processes. *Journal of Applied Ecology*, 52, 675–685.
- Case TJ, Bolger DT (1991) The role of introduced species in shaping the distribution and abundance of island reptiles. *Evolutionary Ecology*, 5, 272–290.
- Cavallini P, Lovari S (1991) Environmental-factors influencing the use of habitat in the red fox, *Vulpes vulpes*. *Journal of Zoology*, 223, 323–339.
- Chen LJ, Shu ZF, Yao WT, Ma Y, Xiao WH, Huang XQ (2019) Combined effects of habitat and interspecific interaction define co-occurrence patterns of sympatric Galliformes. *Avian Research*, 10, 344–356.
- Chen YH, Luiselli L (2009) Species richness and co-occurrence patterns of Galliformes in China at three large spatial scales: Does scale size matter? *Revue D Ecologie-la Terre Et La Vie*, 64, 251–260.
- Connell JH (1983) On the prevalence and relative importance of interspecific competition: Evidence from field experiments. *The American Naturalist*, 122, 661–696.
- Creel S, Winnie JA Jr (2005) Responses of elk herd size to fine-scale spatial and temporal variation in the risk of

- predation by wolves. *Animal Behaviour*, 69, 1181–1189.
- D'Amen M, Mod HK, Gotelli NJ, Guisan A (2018) Disentangling biotic interactions, environmental filters, and dispersal limitation as drivers of species co-occurrence. *Ecography*, 41, 1233–1244.
- Deng L, Yang HZ (2010) Estimation of natural ecological value for the plateau pasturing area—A case study in Xinlong County of Sichuan Province. *Sichuan Environment*, 29(2), 89–94. (in Chinese with English abstract) [邓林, 杨海真 (2010) 高原牧区自然生态价值的测算——以四川省甘孜藏族自治州新龙县为例. *四川环境*, 29(2), 89–94.]
- Farris ZJ, Kelly MJ, Karpanty S, Ratelolahy F (2016) Patterns of spatial co-occurrence among native and exotic carnivores in north-eastern Madagascar. *Animal Conservation*, 19, 189–198.
- Ge MJC, Dong DF, Long WX (1999) A preliminary observation on the ecological habits of white eared-pheasant. *Chinese Journal of Zoology*, 34(1), 26–28. (in Chinese) [格玛嘉措, 董德福, 龙文祥 (1999) 白马鸡生态习性的初步观察. *动物学杂志*, 34(1), 26–28.]
- Godin JGJ, Keenleyside MHA (1984) Foraging on patchily distributed prey by a cichlid fish (Teleostei, Cichlidae): A test of the ideal free distribution theory. *Animal Behaviour*, 32, 120–131.
- Hines JE (2006) PRESENCE—Software to estimate patch occupancy and related parameters. USGS-PWRC. <http://www.mbr-pwrc.usgs.gov/software>. (accessed on 2020-11-25)
- Jia CX, Zheng GM, Zhou XP, Zhang HM (1999) Social organization of blood pheasant (*Ithaginis cruentus*) in Wolong Nature Reserve. *Acta Zoologica Sinica*, 45, 135–142. (in Chinese with English abstract) [贾陈喜, 郑光美, 周小平, 张和民 (1999) 卧龙自然保护区血雉的社群组织. *动物学报*, 45, 135–142.]
- Jia F, Wang N, Zheng GM (2005) Winter habitat requirements of white eared-pheasant *Crossoptilon crossoptilon* and blood pheasant *Ithaginis cruentus* in south-west China. *Bird Conservation International*, 15, 303–312.
- Jia F, Wang N, Zheng GM (2005) Habitat selection and spatial distribution of white eared-pheasant *Crossoptilon crossoptilon* during early breeding period. *Acta Zoologica Sinica*, 51, 383–392. (in Chinese with English abstract) [贾非, 王楠, 郑光美 (2005) 白马鸡繁殖早期栖息地选择和空间分布. *动物学报*, 51, 383–392.]
- Lesmeister DB, Nielsen CK, Schaub EM, Hellgren EC (2015) Spatial and temporal structure of a mesocarnivore guild in midwestern North America. *Wildlife Monographs*, 191, 1–61.
- Li LY, Wang HD, Zhang H, Teng LW, Liu ZS (2014) Research progress of habitat selection by red fox (*Vulpes vulpes*). *Journal of Anhui Agricultural Sciences*, 42, 3289–3292, 3295. (in Chinese with English abstract) [李路云, 王海东, 张海, 滕丽微, 刘振生 (2014) 赤狐生境选择研究进展. *安徽农业科学*, 42, 3289–3292, 3295.]
- Luttbeg B, Sih A (2004) Predator and prey habitat selection games: The effects of how prey balance foraging and predation risk. *Israel Journal of Zoology*, 50, 233–254.
- Ma Y, Sun ZH, Liu ZS, Teng LW (2014) Food habits by red fox (*Vulpes vulpes*), a review. *Journal of Economic Animal*, 18, 53–58. (in Chinese with English abstract) [马勇, 孙兆惠, 刘振生, 滕丽微 (2014) 赤狐食性的研究进展. *经济动物学报*, 18, 53–58.]
- MacKenzie DI, Bailey LL, Nichols JD (2004) Investigating species co-occurrence patterns when species are detected imperfectly. *Journal of Animal Ecology*, 73, 546–555.
- Magle SB, Simoni LS, Lehrer EW, Brown JS (2014) Urban predator-prey association: Coyote and deer distributions in the Chicago metropolitan area. *Urban Ecosystems*, 17, 875–891.
- Murphy A, Kelly MJ, Karpanty SM, Andrianjakarivelo V, Farris ZJ (2019) Using camera traps to investigate spatial co-occurrence between exotic predators and native prey species: A case study from northeastern Madagascar. *Journal of Zoology*, 307, 264–273.
- Ngoprasert D, Lynam AJ, Sukmasuang R, Tantipisanuh N, Chutipong W, Steinmetz R, Jenks KE, Gale GA, Grassman LI Jr, Kitamura S, Howard J, Cutter P, Cutter P, Leimgruber P, Songsasen N, Reed DH (2012) Occurrence of three felids across a network of protected areas in Thailand: Prey, intraguild, and habitat associations. *Biotropica*, 44, 810–817.
- Rabelo RM, Aragón S, Bicca-Marques JC (2019) Prey abundance drives habitat occupancy by jaguars in Amazonian floodplain river islands. *Acta Oecologica*, 97, 28–33.
- Richmond OMW, Hines JE, Beissinger SR (2010) Two-species occupancy models: A new parameterization applied to co-occurrence of secretive rails. *Ecological Applications*, 20, 2036–2046.
- Ritchie EG, Martin JK, Johnson CN, Fox BJ (2009) Separating the influences of environment and species interactions on patterns of distribution and abundance: Competition between large herbivores. *Journal of Animal Ecology*, 78, 724–731.
- Steinmetz R, Seuaturien N, Chutipong W (2013) Tigers, leopards, and dholes in a half-empty forest: Assessing species interactions in a guild of threatened carnivores. *Biological Conservation*, 163, 68–78.
- Wang B, Xu Y, Price M, Yang N, Liu W, Zhu BW, Zhong X, Ran JH (2021) Niche partitioning among three montane ground-dwelling pheasant species along multiple ecological dimensions. *Ibis*, 163, 171–182.
- Wang YW, Allen ML, Wilmers CC (2015) Mesopredator spatial and temporal responses to large predators and human development in the Santa Cruz Mountains of California. *Biological Conservation*, 190, 23–33.
- Werner EE (1992) Individual behavior and higher-order species

- interactions. *The American Naturalist*, 140, s5–s32.
- Yang CH, Zhang HM, Zhou XP, Wang PY, Wang XM (2006) Review of habitat selection in the giant panda (*Ailuropoda melanoleuca*). *Acta Ecologica Sinica*, 26, 3442–3453. (in Chinese with English abstract) [杨春花, 张和民, 周小平, 王鹏彦, 王小明 (2006) 大熊猫(*Ailuropoda melanoleuca*) 生境选择研究进展. *生态学报*, 26, 3442–3453.]
- You ZQ, Tang ZH, Yang YB, Yang LH, Shi HY, Liu H, Gan X, Zheng TC, Jiang ZG (2014) Summer habitat selection by white-lipped deer (*Cervus albirostris*) in Chaqingsongduo White-lipped Deer National Nature Reserve. *Acta Theriologica Sinica*, 34, 46–53. (in Chinese with English abstract) [游章强, 唐中海, 杨远斌, 杨丽红, 石红艳, 刘昊, 甘潇, 郑天才, 蒋志刚 (2014) 察青松多白唇鹿国家级自然保护区白唇鹿对夏季生境的选择. *兽类学报*, 34, 46–53.]
- Zhao GJ, Gong YN, Yang HT, Xie B, Wang TM, Ge JP, Feng LM (2019) Study on habitat use and activity rhythms of wild boar in eastern region of Northeast Tiger and Leopard National Park. *Acta Theriologica Sinica*, 39, 431–441. (in Chinese with English abstract) [赵国静, 宫一男, 杨海涛, 谢冰, 王天明, 葛剑平, 冯利民 (2019) 东北虎豹国家公园东部的野猪生境利用和活动节律初步研究. *兽类学报*, 39, 431–441.]
- Zhu BW, Wang B, Ran JH, Li B, Huang F, Li XQ, Gu XD (2019) Seasonal variation of daily activity patterns and diet of yellow-throated marten (*Martes flavigula*). *Acta Theriologica Sinica*, 39, 52–61. (in Chinese with English abstract) [朱博伟, 王彬, 冉江洪, 李波, 黄峰, 李晓清, 古晓东 (2019) 黄喉貂日活动节律及食性的季节变化. *兽类学报*, 39, 52–61.]
- (责任编辑: 李晟 责任编辑: 闫文杰)

附录 Supplementary Material

附录1 赤狐与3种雉类的8种条件型双物种占域模型的候选模型

Appendix 1 Eight candidate conditional two-species occupancy model for red fox and three pheasant species
<https://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2020438-1.pdf>

附录2 4个物种单物种占域模型选择结果

Appendix 2 Selection results of single species occupancy model for four target species
<https://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2020438-2.pdf>

邹博研, 罗概, 朱博伟, 冉江洪, 房超 (2021) 川西高原三种雉类与其捕食者赤狐的空间关系. 生物多样性, 29, 918–926. <https://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2020438>

附录1 赤狐与3种雉类的8种条件型双物种占域模型的候选模型

Appendix 1 Eight candidate conditional two-species occupancy model for red fox and three pheasant species

模型类型 Types of models	假设 Hypothesis
$psiA, psiB; pA, pB$	环境变量和捕食者存在对于雉类的位点使用和探测都无影响 Neither habitat nor predator presence influences pheasants' site use/detection
$psiA, psiB; pA, pB, rB$	仅捕食者的存在对雉类的探测有影响 Only predator presence influences pheasants' detection
$psiA, psiBA, psiBa; pA, pB$	仅捕食者的存在对雉类的位点使用有影响 Only predator presence influences pheasants' site use
$psiA, psiBA, psiBa; pA, pB, rB$	捕食者的存在对雉类的位点使用和探测都有影响 Only predator presence influences pheasants' site use/detection
$psiA (H), psiB (H); pA (H), pB (H)$	只有环境变量影响雉类的位点使用和探测 Only habitat influences pheasants' site use/detection
$psiA (H), psiB (H); pA (H), pB (H), rB (H)$	环境变量介导的捕食者的存在对雉类的探测有影响 Habitat-mediated influence of predator presence on pheasants' detection
$psiA (H), psiBA (H), psiBa (H); pA (H), pB (H)$	环境变量介导的捕食者的存在对雉类的位点使用有影响 Habitat-mediated influence of predator presence on pheasants' site use
$psiA (H), psiBA (H), psiBa (H); pA (H), pB (H), rB (H)$	环境变量介导的捕食者的存在对雉类的位点使用和探测都有影响 Habitat-mediated influence of predator presence on pheasants' site use/detection

邹博研, 罗概, 朱博伟, 冉江洪, 房超 (2021) 川西高原三种雉类与其捕食者赤狐的空间关系. 生物多样性, 29, 918–926. <https://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2020438>

附录2 4个物种单物种占域模型选择结果

Appendix 2 Selection results of single species occupancy model for four target species

物种 Species	模型 Models	参数数量 Number of parameters	AIC	ΔAIC	AIC Wt
赤狐 <i>Vulpes vulpes</i>	<i>psi</i> (.); <i>p</i> (.)	2	362.02	0.00	0.1381
	<i>psi</i> (DTR); <i>P</i> (.)	3	363.51	1.49	0.0656
	<i>psi</i> (SLO); <i>p</i> (.)	3	363.67	1.65	0.0604
	<i>psi</i> (EVI); <i>p</i> (.)	3	363.91	1.90	0.0535
黄喉雉鹑 <i>Tetraophasis szechenyii</i>	<i>psi</i> (DTW + EVI); <i>p</i> (.)	4	459.97	0.00	0.0533
	<i>psi</i> (DTW); <i>p</i> (.)	3	460.66	0.69	0.0377
	<i>psi</i> (ASP + DTW + EVI); <i>p</i> (.)	5	461.20	1.23	0.0289
	<i>psi</i> (ASP + DTW); <i>p</i> (.)	4	461.35	1.37	0.0268
	<i>psi</i> (DTW + ELE + EVI); <i>p</i> (.)	5	461.59	1.62	0.0237
	<i>psi</i> (ELE + EVI); <i>p</i> (.)	4	461.81	1.84	0.0213
血雉 <i>Ithaginis cruentus</i>	<i>psi</i> (DTW); <i>p</i> (.)	3	607.38	0.00	0.0918
	<i>psi</i> (DTR + DTW); <i>p</i> (.)	4	608.12	0.74	0.0633
	<i>psi</i> (DTW + EVI); <i>p</i> (.)	4	608.33	0.95	0.0572
	<i>psi</i> (ASP + DTW); <i>p</i> (.)	4	608.95	1.56	0.0420
	<i>psi</i> (DTW + PRE); <i>p</i> (.)	4	609.38	1.99	0.0338
白马鸡 <i>Crossoptilon crossoptilon</i>	<i>psi</i> (DTR + ELE); <i>p</i> (.)	4	770.85	0.00	0.0736
	<i>psi</i> (DTR + ELE + PRE); <i>p</i> (.)	5	771.43	0.57	0.0553
	<i>psi</i> (DTR + ELE + EVI + PRE); <i>p</i> (.)	6	771.48	0.63	0.0538
	<i>psi</i> (DTR + ELE + EVI); <i>p</i> (.)	5	771.74	0.89	0.0472
	<i>psi</i> (EVI + PRE); <i>p</i> (.)	4	772.25	1.40	0.0366
	<i>psi</i> (DTR + EVI + PRE); <i>p</i> (.)	5	772.79	1.94	0.0279

DTR: 距最近公路距离; SLO: 坡度; EVI: 增强型植被指数; DTW: 距最近河流距离; ASP: 坡向; ELE: 海拔; PRE: 其他捕食者RAI。

DTR, Distance to the nearest road; SLO, Slope; EVI, Enhanced vegetation index; DTW, Distance to the nearest river; ASP,

Aspect; ELE, Elevation; PRE, The other predators' RAI.



•研究报告•

人为干扰对溪流鱼类功能多样性及其纵向梯度格局的影响

贺佳云^{ID#}, 张东^{ID#}, 储玲, 严云志^{ID*}

安徽师范大学生态与环境学院, 省部共建皖江流域退化生态系统修复与重建协同创新中心, 安徽芜湖 241000

摘要: 溪流鱼类多样性沿着河流纵向梯度的空间分布规律已得到大量报道, 但这些研究大多聚焦基于物种组成的分类 α 多样性, 而有关分类 β 多样性和功能多样性的纵向梯度分布规律及其对人类干扰的响应研究较少。本文以青弋江上游3条人为干扰程度不同的河源溪流为研究区域, 比较研究了人为干扰对溪流鱼类功能 α 和 β 多样性及其纵向梯度分布格局的影响。结果显示, 人类干扰改变了河源溪流鱼类功能多样性的纵向梯度格局——由线性变化变为二项式分布。此外, 我们发现, 人为干扰导致土著种被本地入侵种取代, 且较强的土地利用和水污染排放可能增大环境的不连续性, 而群落周转和嵌套变化往往取决于环境的变化。尽管功能 β 多样性由嵌套成分主导, 但周转成分占比相对于人为干扰较小的溪流而言明显增加。人为干扰显著改变了受干扰溪流鱼类的物种组成和功能多样性, 且功能多样性的纵向梯度格局在不同的多样性指标上存在差异。本研究强调, 在评估人为干扰下多样性的变化时, 需要从多方面考虑, 包括空间尺度和多样性指标等。

关键词: 河流连续体; 功能多样性; 物种周转; 物种嵌套; 人为干扰

贺佳云, 张东, 储玲, 严云志 (2021) 人为干扰对溪流鱼类功能多样性及其纵向梯度格局的影响. 生物多样性, 29, 927–937. doi: 10.17520/biods.2020434.

He JY, Zhang D, Chu L, Yan YZ (2021) Anthropogenic disturbances affect the functional diversity of stream fishes and its longitudinal patterns in China. Biodiversity Science, 29, 927–937. doi: 10.17520/biods.2020434.

Anthropogenic disturbances affect the functional diversity of stream fishes and its longitudinal patterns in China

Jiayun He^{ID#}, Dong Zhang^{ID#}, Ling Chu, Yunzhi Yan^{ID*}

School of Ecology and Environment, Anhui Normal University, and Collaborative Innovation Center of Reconstruction of Degraded Ecosystem in Wanjiang Basin Co-founded by Anhui Province and Ministry of Education, Wuhu, Anhui 241000

ABSTRACT

Aims: The distribution and abundance of stream fishes are influenced by historical events as well as abiotic and biotic factors. Due to the high spatial heterogeneity and temporal differentiation of stream environmental characteristics, the composition and abundance of stream fish communities vary on spatial and temporal scales. On this basis, longitudinal patterns in the diversity and distribution of stream fish along upstream-downstream gradients have garnered the widespread attention of ecologists. Previous studies relevant to the longitudinal patterns in stream fish diversity along the upstream-downstream gradient mostly focused on taxonomic α diversity, while taxonomic β diversity and functional diversity have been given less attention. Therefore, this study aimed to (1) determine the effects of anthropogenic disturbances on species composition of fishes by comparing diversity across three streams, and determine the key species contributing to the between-stream variation in fish assemblages; (2) examine the influences of anthropogenic disturbances on functional diversity, and examine if differences in functional diversity relate to α and β diversity; (3) to assess whether the between-stream variations in functional diversity show dependence on the spatial positions along the river continuum or not, and further assess the effects of anthropogenic disturbances on the longitudinal patterns in the

收稿日期: 2020-11-20; 接受日期: 2021-02-09

基金项目: 国家自然科学基金(31500452; 31372227)、安徽省水产产业技术体系项目(皖农科(2016)84号)和重要生物资源保护与利用研究安徽省省级重点实验室经费

共同第一作者 Co-first authors

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: yanyunzhi@ahnu.edu.cn

functional α and β diversities of stream fishes.

Methods: In this study, we focused on the functional diversity of fishes, which is an effective measure for assessing the response of communities to environmental changes and predicting changes in ecosystem functioning. Using data collected in three headwater streams of the Qingyi River, China, that experience different extents of anthropogenic disturbances, we examined the effects of anthropogenic disturbances on the longitudinal patterns in the functional α and β diversities of streams fishes. We considered multiple metrics of the α diversity, including the functional richness, evenness and divergence, which measure different aspects of functional space and abundance distribution. This work also analyzed β diversity, including its turnover and nestedness components, which can provide additional insights into the processes of community changing.

Results: We found that in the less disturbed stream, functional richness increased but divergence decreased downstream, and functional β diversity decreased downstream. On the other hand, in heavily disturbed streams functional richness was higher in the upstream-midstream but lower in the downstream, and functional divergence decreased in the upstream-midstream and β diversity increased in the downstream. Anthropogenic disturbances significantly altered species compositions and functional diversity of fishes in the heavily disturbed streams, and the mode and degree to which functional diversity varied related to both the metrics of functional diversity and the spatial position along river continuum. As a result, anthropogenic disturbances caused a shift in the longitudinal patterns of functional diversity, from linear variation in less disturbed streams to unimodal distribution in heavily disturbed streams. Similarly, variations in the functional β diversity of fishes mainly occurred in the lower segments, but not in the upper segments, and were derived by the turnover component. We found anthropogenic disturbances caused the endemic species to be replaced by the native-invasive species. Heavy land use and polluting emission could increase the environmental discontinuity, leading to community turnover and nestedness changing. Although functional β diversity was dominated by the nestedness component, the proportion of the turnover component increased significantly compared with less disturbed streams.

Conclusion: Our results highlight the need for a multifaceted approach, including spatial scale and diversity metrics, in assessing the diversity changes of stream fishes under anthropogenic pressure.

Key words: river continuum; functional diversity; community turnover; community nestedness; anthropogenic disturbance

人类活动改变了溪流中的理化条件和生态过程,引起鱼类群落物种组成和数量的变化,表现为土著物种丢失和广布物种获得两个过程(Allan, 2004),物种取代过程不仅改变了局域群落的物种多寡(Sax & Gaines, 2003),也引起区域群落的物种不相似性变化(Villéger et al, 2014),进而对溪流鱼类多样性构成严重威胁(张东等, 2018)。研究溪流鱼类多样性对人类活动的响应,是溪流生态系统及其鱼类多样性保护和管理的科学基础,也是淡水生态学领域的一个重要研究课题(Dudgeon et al, 2006)。

沿着“上游-下游”的河流纵向梯度,水文、水流流态、能量输入等系列环境因子呈现出显著的空间异质性(Poff & Ward, 1990),进而引起溪流鱼类群落物种组成和数量特征的变化(Wang et al, 2001)。溪流鱼类的物种丰富度从源头至河口,其变化模式大多为钟形,即物种数从上游至中游逐渐上升,在中游或中下游河段达到最大值,至下游相对下降(Sui et al, 2014)。人类干扰改变了鱼类局域群落的物种丰富度,因而也可能会引起物种丰富度纵向梯度分

布规律的变化(Li et al, 2018),然而,基于物种丰富度(即分类 α 多样性)无法解释生物群落与环境特征之间的关系(Zhang et al, 2020)。因此,基于特征的测量作为一种有前景的淡水生物评价方法受到了越来越多的关注,如功能群多样性(张东等, 2018)和功能多样性(Ding et al, 2017; Li et al, 2019)。尽管功能群多样性在鱼类生态学中得到了广泛应用,但其测度的功能性状较少,呈现的功能多样性实际上是功能群的数量,无法呈现同一功能类型不同物种间、尤其是同一物种不同种群间的功能特征差异,进而导致其研究结果所反映的生态系统功能等信息不完整(张东等, 2018)。功能多样性在评价群落对环境变化的响应和预测生态系统功能变化方面可能更好(Tolonen et al, 2017; Göthe et al, 2017),同时作为生物多样性的一个关键指标,功能多样性有助于跨环境梯度或空间尺度解析群落构建机制(Swenson et al, 2011; Münkemüller et al, 2012)。另外,功能多样性的多种度量指数可以描述局域群落功能属性的不同方面,如功能丰富度描述物种在群落中所占据

的功能空间的大小, 功能均匀度衡量物种功能性状在已占据的空间内分布是否均匀, 功能离散度衡量群落中功能性状多度分布的最大离散程度 (Petchey & Gaston, 2006)。

与 α 多样性(量化局域群落的物种多寡)不同, β 多样性量化的是群落间的物种变化幅度(Whittaker, 1960)。群落间的物种组成变化无外乎物种丢失与物种获得(Villéger et al, 2014)。当只有物种丢失或物种获得时, 小群落是大群落的一个子集, 其群落变化呈嵌套模式; 若兼有物种丢失和获得, 则表现为群落周转格局(Leprieur et al, 2011)。可见, β 多样性可被分解为嵌套和周转2个组分(Baselga, 2010), 前者一般发生于连续性环境变化(Taylor & Warren, 2001), 后者则多见于间断性环境变化(Mazzoni & Lobón-Cerviá, 2008), 这表明 β 多样性分解有助于认识生物群落空间变异的生态过程(Soininen et al, 2018)。

先前有关溪流鱼类多样性的纵向梯度格局及其对人类干扰的响应研究大多聚焦于基于物种组成的局域多样性(物种 α 多样性), 对功能 β 多样性的纵向梯度格局及其如何响应人类干扰尚不清楚。本研究以我国亚热带地区青弋江流域上游3条人为干扰强度不同的河源溪流为研究区域, 自上游至下游连续设置研究样点进行取样; 基于采集到的渔获物, 结合鱼类功能特征, 着重比较研究人类干扰对溪流鱼类的功能 α 多样性和 β 多样性及其纵向梯度格局的影响。具体目标包括: (1)确定人为干扰强度不同的溪流鱼类物种组成的差异, 以及影响溪流间鱼类群落组成差异的关键种; (2)溪流间的功能 α 和 β 多样性沿河流纵向梯度是否表现出不同的变化规律; (3)人为干扰如何影响功能 α 和 β 多样性及其纵向分布规律。

1 材料与方法

1.1 研究区域

青弋江发源于黄山北麓, 呈东北流向汇入长江。属亚热带湿润季风气候, 全年四季分明; 年均气温 17.8°C (-2.1°C – 27.5°C), 年降水量约2,000 mm, 主要集中在4–9月, 占全年降水量的79%。舒溪、麻溪和浦溪是该流域的河源溪流, 受到不同程度的人为干扰, 其中麻溪每年排放的污染物, 如化学需氧量(COD)、氨氮($\text{NH}_3\text{-N}$)和总磷(TP)最高, 约为舒溪

的4倍, 浦溪是舒溪的2倍多。另外, 浦溪的城镇和农田土地利用比例最高(超过20%), 麻溪其次(超过10%), 舒溪最低(少于5%) (附录1)。此外, 土地利用比例沿坡度变化较大, 从高坡度至低坡度, 3条研究河流均呈现出上升趋势(附录2)。

1.2 样点设置与鱼类采集

基于栖息地的可达性和可操作性, 3条研究河流均间隔2–3 km连续设置采样点。选择的采样点均可涉水(水深小于1 m), 各样点采样河长为50 m, 且都包含两种栖息地斑块类型(急滩和深潭)。于2011年5月和10月对样点各进行1次鱼类采集, 舒溪、麻溪和浦溪样点数分别是11个、12个和9个(图1)。采用背式电鱼器(CWB-2000 P, China; 12 V import, 250 V export)直接涉水取样(经安徽省渔业渔政管理局批准), 采样时间30 min。依据Nelson (2006)和陈小勇(2013)的目科级分类系统, 在鱼类新鲜状态下进行鉴定(吻虾虎鱼(*Rhinogobius* sp.)仅鉴定至属的水平)、计数, 疑难种保存在8%的甲醛溶液中带回实验室做进一步的鉴定。

1.3 物种特征测量

参照Villéger等(2008)的方法, 针对栖息地利用、运动以及摄食等3方面, 测量体长、眼径、头长等功能特征。采集到的渔获物按每种30尾成鱼进行

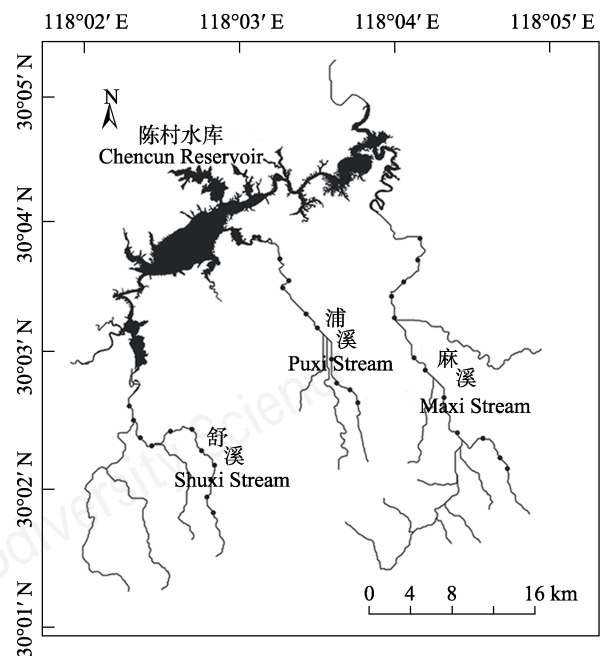


图1 青弋江舒溪、麻溪、浦溪鱼类采样点
Fig. 1 Fish samplings sites of Shuxi, Maxi and Puxi Stream, Qingyi River, Anhui

功能特征测量, 不足30尾的物种则测量全部成鱼。平均性状值是根据个体测量计算的, 假设每个物种的种内变异小于种间变异(Dumay et al, 2004) (表1)。

1.4 多样性计算

我们选取3个多样性指数计算功能 α 多样性: 功能丰富度($FRic$)、功能离散度($FDiv$)以及功能均匀度($FEve$) (Mason et al, 2005; Villéger et al, 2008) (附录3)。利用R 3.4.1中“FD”软件包进行计算(Laliberte & Legendre, 2010)。

参照Villéger等(2013)的方法, 根据每个群落中所有物种的特征性状所占的空间体积以及两两样点间的分类/功能组成, 计算功能 β 多样性($\beta s\phi r$), 并参照Baselga (2010)的方法, 将其分解为周转(βtur)和嵌套(βnes) 2个组分(附录3)。

1.5 数据分析

根据距河源距离将3条研究河流分成上(0–15 km)、中(15–25 km)、下(25–40 km) 3个河段, 采用多元统计分析方法检验溪流和河段对物种组成和功能多样性的影响。首先, 在Primer 7.0软件中, 对鱼类物种组成数据进行 $Lg(1+x)$ 转换, 运用双因素交互相似性分析(two-way crossed ANOSIM)检验溪流和河段对群落结构空间变化的影响, 并运用非度量多维标度法(non-metric multidimensional scaling, nMDS)构建鱼类群落物种组成的二维双标图, 将其空间变化进行直观化。其次, 运用相似百分比分析(similarity percentages, SIMPER)确定物种组成中对河流间的差异有贡献的关键物种。在SPSS 22.0软件中, 使用双因素方差分析(two-way ANOVA)分别检验溪流和河段对功能多样性各个指

数的影响。此外, 考虑到纵向梯度下鱼类功能多样性的潜在空间格局, 采用线性模型和二次项模型检验距河源距离同功能多样性的关系。根据各模型的相关性 R 值和显著性 P 值, 确定解释这种关系的最优模型, 3条研究河流独立进行, 视 $P < 0.1$ 边缘显著差异有统计学意义(Lin et al, 2020; Mariani et al, 2021)。

2 结果

2.1 物种组成

32个采样点共采集到27种鱼类, 其中舒溪采集到23种, 麻溪24种, 浦溪22种。双因素交互相似性分析发现, 物种组成随溪流(Global $R = 0.36$, $P = 0.001$)与河段(Global $R = 0.37$, $P = 0.001$)显著变化。就溪流间物种组成变化而言, 舒溪与麻溪和浦溪间均具有显著差异(舒溪 \times 麻溪: $R = 0.31$, $P = 0.035$; 舒溪 \times 浦溪: $R = 0.62$, $P = 0.001$), 而后两者间无显著差异($R = 0.16$, $P = 0.15$)。由nMDS二维双标图可见, 舒溪鱼类群落明显区别于其他两条溪流, 尤其在中、下游河段(图2)。根据SIMPER结果, 光唇鱼(*Acrossocheilus fasciatus*)、原缨口鳅(*Vanmanenia stenosoma*)、稀有花鳅(*Cobitis rarus*)在舒溪中的多度较高, 但在麻溪和浦溪中多度明显下降; 相反, 河川沙塘鳢(*Odontobutis obscurus*)、麦穗鱼(*Pseudorasbora parva*)等物种在麻溪和浦溪中的多度较高, 而在舒溪中较低(表2)。

2.2 功能 α 多样性

双因素方差分析显示: $FRic$ 和 $FDiv$ 随溪流显著变化, $FRic$ 在舒溪(3.73 ± 1.23)显著低于麻溪($9.13 \pm$

表1 本研究所使用的鱼类功能特征

Table 1 The functional traits measured for each fish species in this study

功能特征 Functional traits	计算方法 Measure	生态学意义 Ecological meaning	参考文献 Reference
眼睛相对大小 Relative eye size	眼径/头长 Ed/Hd	对食物的可视范围 Visual scope to food	Boyle & Horn, 2006
眼睛相对位置 Relative eye position	眼位/头高 Eh/Hd	在水体中的垂直位置 Vertical position in water	Gatz, 1979
口裂位置 Mouth gape position	口位/头高 Mo/Hd	在水中的生活位置 Living position in water	Sibbing & Nagelkerke, 2000
相对肠长 Relative gut length	肠长/体长 Gl/Bl	食物消化能力 Ability to digest food	Kramer & Bryant, 1995
体型指标I Body shape I	体高/体宽 Bd/Bw	在水体中的栖息位置及游泳能力 Habitat location and swimming ability in water	Sibbing & Nagelkerke, 2000
体型指标II Body shape II	体高/体长 Bd/Bl	在水体中的栖息位置及游泳能力 Habitat location and swimming ability in water	Sibbing & Nagelkerke, 2000
尾柄对游泳的贡献 Contribution of caudal peduncle to the swimming capability	最大尾鳍高/最小尾柄宽 CFd/CPd	游泳持久性 Staying power to swimming	Webb, 1984

Ed , Eye diameter; Eh , Eye height; Hd , Head depth; Mo , Mouth orientation; Gl , Gut length; Bl , Body length; Bd , Body depth; Bw , Body width; CFd , Maximum caudal fin depth; CPd , Caudal peduncle depth.

1.74)和浦溪(10.57 ± 2.55) ($P < 0.05$), 而 $FDiv$ 在舒溪(0.82 ± 0.11)中显著高于麻溪(0.75 ± 0.01)和浦溪(0.76 ± 0.01) ($P < 0.05$); 仅 $FRic$ 随河段显著变化, 上游的 $FRic$ 显著低于中游和下游; $FRic$ 和 $FDiv$ 受河流和河段的显著性交互影响, $FEve$ 不随河流和河段显著变化(表3)。

在SPSS软件中运用曲线估计解析鱼类功能多样性与距河源距离的关系, 结果显示: 舒溪中 $FRic$ 与距河源距离呈显著线性相关, 从上游至下游逐渐增大($P < 0.05$); $FRic$ 在麻溪和浦溪中与距河源距离呈二项式关系, 从上游至下游先增大后减小, 呈钟形分布($P < 0.05$); $FEve$ 仅在麻溪中与距河源距离显著相关(正线性关系) ($P < 0.1$); 舒溪中 $FDiv$ 与距河源距离呈显著线性相关, 从上游至下游逐渐减小, $FDiv$ 在浦溪中与距河源距离呈显著的二项式关系, 从上游先降低后上升($P < 0.1$) (图3, 表4)。

2.3 功能β多样性

3条溪流的功能β多样性平均值分别为0.53 ± 0.03 (舒溪)、0.75 ± 0.03 (麻溪)和0.71 ± 0.05 (浦溪), 其中, 舒溪的功能β多样性主要由嵌套成分贡献, 占比高达75.47%, 而在麻溪和浦溪中, 嵌套与周转成分对功能β多样性的贡献相对接近(麻溪: 嵌套和周转分别占45.33%和54.37%; 浦溪: 嵌套和周转分别占57.75%和42.25%)。

根据双因素方差分析, 功能β多样性在溪流间

有显著差异($P < 0.05$), 舒溪的 β_{sor} 显著低于浦溪和麻溪($P < 0.05$); 尽管嵌套成分 β_{nes} 不随溪流显著变化, 但周转成分 β_{tur} 在舒溪中显著低于浦溪和麻溪($P < 0.05$)。功能β多样性及其成分均不随河段显著变化($P > 0.1$)。此外, β_{sor} 和 β_{tur} 受溪流与河段的交互影响($P < 0.1$) (表3)。

曲线估计显示, 仅 β_{sor} 与距河源距离显著相关($P < 0.1$), 其中在舒溪中呈线性相关, 从上游至下游呈下降趋势; 在麻溪中呈二项式U型分布, 从上游至下游先下降后上升, 但在浦溪中与距河源距离

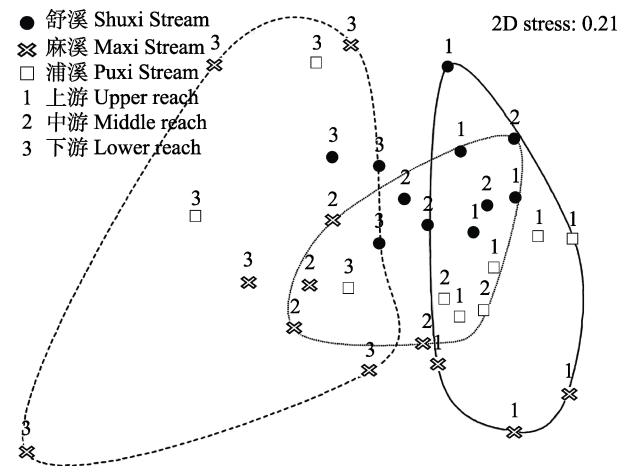


图2 溪流间鱼类物种组成结构的非度量多维标度法双标图
Fig. 2 Spatial variations in species composition of fishes across streams and reaches based on nMDS

表2 基于相似百分比分析得到的溪流间物种组成差异的鱼类关键种

Table 2 The key fish species contributing the between-stream composition difference based on similarity percentages

物种 Species	平均多度 Average abundance			舒溪 vs. 麻溪 Shuxi vs. Maxi		舒溪 vs. 浦溪 Shuxi vs. Puxi	
	舒溪 Shuxi	麻溪 Maxi	浦溪 Puxi	平均不相似性 Average dissimilarity	贡献率 Contribution (%)	平均不相似性 Average dissimilarity	贡献率 Contribution (%)
光唇鱼 <i>Acrossocheilus fasciatus</i>	0.91	0.17		4.69	8.27		
原缨口鳅 <i>Vanmanenia stenosoma</i>	0.91	0.33	0	4.01	7.08	5.09	10.33
稀有花鳅 <i>Cobitis rarus</i>	0.73	0.17	0.11	3.95	6.96	3.74	7.59
河川沙塘鳢 <i>Odontobutis obscurus</i>	0	0.58		3.34	5.89		
麦穗鱼 <i>Pseudorasbora parva</i>	0.27		0.56			2.84	5.77
中华花鳅 <i>Cobitis sinensis</i>	0.55	0.17	0.56	3.28	5.79	2.83	5.75
高体鲮鱼 <i>Rhodeus ocellatus</i>	0.55	0.58	0.56	3.05	5.37	2.82	5.72
花斑副沙鳅 <i>Parabotia fasciata</i>	0.27		0.44			2.75	5.58
似鲮 <i>Belligobio nummifer</i>	0.45	0.33	0.33	2.93	5.17	2.73	5.54
泥鳅 <i>Misgurnus anguillicaudatus</i>	0.64	0.67		2.87	5.07		
银鲌 <i>Squalidus argentatus</i>	0.36	0.17	0.44	2.54	4.47	2.73	5.54

表3 溪流和河段对鱼类功能 α 多样性和 β 多样性的影响

Table 3 Effect of streams and segments on the functional α and β diversity of fish assemblages

功能多样性 Functional diversity	多样性指数 Diversity index	分类变量 Factors	T-III SS	F	P	组间比较 S-N-K
α 多样性 α diversity	功能丰富度 Functional richness	溪流 Stream	268.569	5.629	0.010	舒溪 < 麻溪 = 浦溪 $SS < MS = PS$
		河段 Segment	173.811	3.643	0.042	上游 < 中游 = 下游 $Up < Mi = Lo$
		溪流 \times 河段 Stream \times Segment	300.09	3.145	0.034	
	功能均匀度 Functional evenness	溪流 Stream	0.003	1.444	0.256	
		河段 Segment	0.002	1.033	0.372	
		溪流 \times 河段 Stream \times Segment	0.007	1.485	0.239	
功能离散度 Functional divergence	溪流 Stream	0.029	14.189	0.000	舒溪 > 浦溪 = 麻溪 $SS > PS = MS$	
	河段 Segment	0.001	0.658	0.527		
	溪流 \times 河段 Stream \times Segment	0.011	2.595	0.063		
β 多样性 β diversity	功能 β 多样性 Functional β_{sor} diversity	溪流 Stream	0.328	13.749	0.000	舒溪 < 浦溪 = 麻溪 $SS < PS = MS$
		河段 Segment	0.003	0.125	0.883	
		溪流 \times 河段 Stream \times Segment	0.086	1.804	0.063	
	功能嵌套 Functional β_{nes} diversity	溪流 Stream	0.029	1.661	0.212	
		河段 Segment	0.007	0.385	0.685	
		溪流 \times 河段 Stream \times Segment	0.014	0.385	0.817	
	功能周转 Functional β_{tur} diversity	溪流 Stream	0.477	25.032	0.000	舒溪 < 浦溪 < 麻溪 $SS < PS < MS$
		河段 Segment	0.013	0.695	0.509	
		溪流 \times 河段 Stream \times Segment	0.091	2.400	0.079	

SS, MS and PS represent Shuxi, Maxi and Puxi Stream, respectively. Up, Mi and Lo represent the upper, middle and lower segments, respectively.

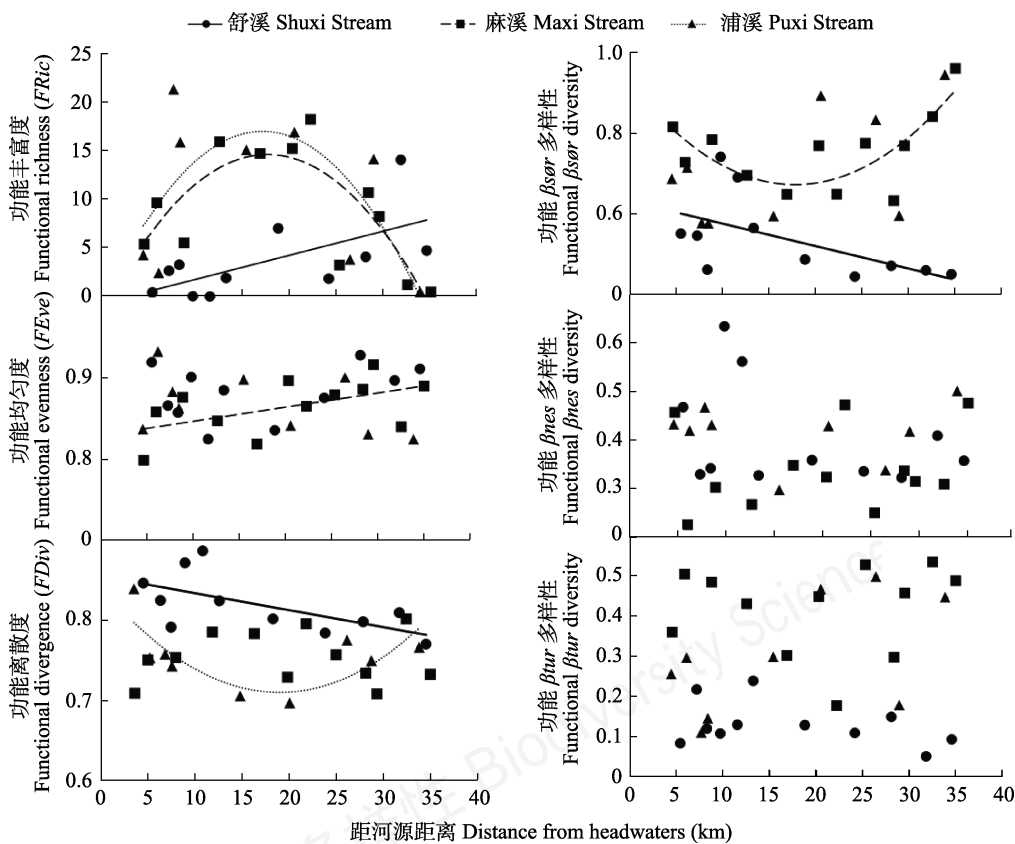


图3 功能多样性与距河源距离的关系

Fig. 3 Relationship between the functional diversity and the distance from headwaters

表4 功能 α 和 β 多样性与距河源距离的线性和二次项模型的统计数据

Table 4 Summary statistic for the linear and quadratic models explaining the correlations between functional diversities and distance from headwaters

功能多样性 Functional diversity	多样性指数 Diversity index	溪流 Stream	模型 Models	R^2	F	P	
α 多样性 α diversity	功能丰富度 Functional richness	舒溪 Shuxi	线性 Linear	0.410	6.310	0.033*#	
			二次项 Quadratic	0.418	2.870	0.115	
			麻溪 Maxi	线性 Linear	0.092	1.013	0.338
				二次项 Quadratic	0.648	8.288	0.009*
			浦溪 Puxi	线性 Linear	0.052	0.387	0.554
				二次项 Quadratic	0.434	2.304	0.081
	功能均匀度 Functional evenness		舒溪 Shuxi	线性 Linear	0.120	1.210	0.300
				二次项 Quadratic	0.350	2.180	0.175
			麻溪 Maxi	线性 Linear	0.288	4.045	0.072#
				二次项 Quadratic	0.317	2.091	0.182
	功能离散度 Functional divergence		浦溪 Puxi	线性 Linear	0.183	1.571	0.250
				二次项 Quadratic	0.274	1.132	0.383
舒溪 Shuxi			线性 Linear	0.395	5.880	0.038*#	
			二次项 Quadratic	0.398	2.640	0.132	
β 多样性 β diversity	功能 β_{sor} 多样性 Functional β_{sor} diversity	舒溪 Shuxi	线性 Linear	0.339	4.624	0.060#	
			二次项 Quadratic	0.347	2.123	0.182	
		麻溪 Maxi	线性 Linear	0.080	0.865	0.374	
			二次项 Quadratic	0.598	6.700	0.017*	
	功能 β_{nes} 多样性 Functional β_{nes} diversity	浦溪 Puxi	线性 Linear	0.324	3.356	0.110	
			二次项 Quadratic	0.352	1.632	0.272	
		舒溪 Shuxi	线性 Linear	0.124	1.278	0.287	
			二次项 Quadratic	0.132	0.610	0.567	
	功能 β_{tur} 多样性 Functional β_{tur} diversity	麻溪 Maxi	线性 Linear	0.039	0.407	0.538	
			二次项 Quadratic	0.102	0.508	0.618	
		浦溪 Puxi	线性 Linear	0.000	0.002	0.962	
			二次项 Quadratic	0.477	2.737	0.431	
	舒溪 Shuxi	线性 Linear	0.147	1.551	0.244		
		二次项 Quadratic	0.255	1.368	0.308		
	麻溪 Maxi	线性 Linear	0.008	0.079	0.785		
		二次项 Quadratic	0.186	1.029	0.396		
	浦溪 Puxi	线性 Linear	0.322	3.320	0.111		
		二次项 Quadratic	0.338	1.533	0.290		

* $P < 0.05$; # 线性关系 Linear relationship

无显著相关。 β_{nes} 和 β_{tur} 与距河源距离无显著的线性或二项式关系($P > 0.10$) (表3, 图3)。

3 讨论

沿着上游-下游的纵向梯度, 溪流系统存在显著的空间异质性, 栖息地多样化且具有一定的复杂性, 进而影响鱼类物种组成及其数量的分布 (Suvarnaraksha et al, 2012)。此外, 在河流网络结构

中, 不同河段在河网中的空间位置不同, 其鱼类的迁入迁出速率也存在差异, 因而其鱼类多样性也可能存在差异 (Yan et al, 2011)。本研究发现, 在人类干扰程度较轻的舒溪中, 鱼类功能丰富度与距河源距离呈线性正相关, 反映了功能丰富度从上游至下游呈线性上升趋势, 该结果与Li等(2018)所观察到的物种丰富度的纵向梯度规律一致。关于生物多样性和生态系统功能的经典研究表明, 高物种多样性往

往产生高功能多样性(Tilman et al, 1997); 同时, 本研究结果也进一步证实了河流连续体(The River Continuum Concept)的预期, 即: 从河流上游至下游, 随着资源多样性的增加, 鱼类营养多样性上升, 最终流域下游的功能多样性增加(Thorp et al, 2006)。但是, 本研究也发现, 舒溪鱼类功能离散度($FDiv$)的纵向梯度分布规律与 $FRic$ 相反——从上游至下游呈线性下降趋势。 $FDiv$ 衡量群落功能性状多度分布的最大离散程度, 离散度高表明物种间的生态位分化程度高、资源竞争程度低(Mason et al, 2005)。有研究表明, 溪流系统的栖息地多样性、复杂性和稳定性从上游至下游显著变化。同溪流下游相比, 上游河段的水文和栖息地条件的季节变化非常大, 因而鱼类的种群数量波动较大, 通常达不到形成种间甚至种内竞争的种群数量; 相反, 下游河段的水文和栖息地条件的稳定性较高, 鱼类的种群数量也相应较大, 种内竞争激烈(Horwitz, 1978)。据此, 我们推测, 溪流环境稳定性的空间变化可能影响了溪流鱼类的种群数量及种间资源竞争强度变化, 进而可能促进了鱼类功能离散度由上游至下游逐渐减小这一空间格局。

本研究还发现, 在受干扰程度较低的舒溪, 从上游至下游, 鱼类功能 β 多样性($\beta s\phi r$)呈线性下降趋势, 该空间格局与功能丰富度正好相反。类似结果也见于Li等(2018)针对物种多样性的研究结果。众所周知, α 多样性和 β 多样性的内涵不同(Kessler et al, 2009), 正因为两者的生物学意义差异, α 多样性和 β 多样性沿着环境梯度的空间格局可能不一致甚至相反(Tylianakis et al, 2005)。同中下游河段相比, 上游河段的环境条件苛刻(如低营养、低温、急流等), 尽管鱼类物种较少但其特有性较高, 因而具有极高的 β 多样性(Li et al, 2018; 张东等, 2018)。因此, 有理由相信, 若上游河段特有鱼类物种也具有特殊的功能特征, 那么, 上游河段的鱼类功能 β 多样性也就相对较高, 这在一定程度上能够解释本研究所观察到的舒溪鱼类功能 β 多样性为何从上游至下游呈下降趋势。此外, 本研究还发现, 在舒溪中, 鱼类功能 β 多样性主要由嵌套成分贡献, 其比例超过3/4。从一个群落到另一个群落, 其物种/功能的变化模式包括物种/功能丢失与物种/功能获得(Villéger et al, 2014), 若丢失和获得过程两者兼有则呈群落周转格局, 若仅含丢失或获得1个过程则呈群落嵌套格

局(Leprieur et al, 2011)。有研究发现, 沿着特定的环境梯度, 周转和嵌套成分对 β 多样性的贡献大小, 会随物种和功能多样性而变化——物种 β 多样性主要由周转主导, 而功能 β 多样性由嵌套主导(Bishop et al, 2014; 张东等, 2018)。


本研究中的3条河源溪流的人为干扰强度不同, 同舒溪相比, 麻溪和浦溪的人为干扰强度明显较重(附录1), 且同一溪流内人为扰动强度由上游(高坡)向下游(低坡)逐渐增大(附录2)。 $FRic$ 和 $FDiv$ 两个指数受溪流和河段2个因素的交互影响, 这反映了人类干扰对鱼类功能 α 多样性的影响视不同河段而变化。我们发现, 同舒溪相比, 麻溪和浦溪的鱼类物种组成发生了显著变化, 主要表现为光唇鱼、原缨口鳅、稀有花鳅等物种的减少或丢失以及河川沙塘鳢和麦穗鱼等物种的增多或获得。根据Chu等(2015)和Liu等(2019), 上述丢失的光唇鱼、原缨口鳅和稀有花鳅为研究区域内河源溪流中的土著种, 而获得的河川沙塘鳢和麦穗鱼原生活于研究区域内的低地水体, 故在河源溪流中隶属本地入侵种。溪流间各个河段的物种组成均有差异, 尤其是以下游更为明显(图2), 这也意味着上述土著物种丢失和本地入侵种获得过程在各个河段均有发生。麻溪和浦溪的中上游河段的 $FRic$ 高于舒溪, 但其下游的 $FRic$ 却低于舒溪(图3)。我们认为, 因中上游河段的人为干扰强度相对较小, 麻溪和浦溪中上游河段的鱼类物种组成变化可能是以本地入侵种的获得为主导(较轻的人为干扰可能没有导致土著种的大量丢失), 那么, 当获得的本地入侵种带来一定的新功能特征时, 将提高麻溪和浦溪中上游河段的功能丰富度。但是, 在下游河段, 因人为干扰强度较大, 其物种组成变化不仅体现在本地入侵种的获得, 也表现为很多土著种的丢失, 那么, 当获得物种所带来的新功能特征远少于丢失物种所具有的功能特征时, 将导致麻溪和浦溪下游河段功能丰富度的下降。我们还发现, 在麻溪和浦溪上中游, 随着人为干扰增大, 功能离散度逐渐降低。我们认为, 在人类活动的影响下, 浦溪和麻溪中上游河段获得了一些本地入侵种, 这些本地入侵种在食物等资源利用上与土著鱼类存在较高的重叠。朱仁等(2012)通过胃含物分析发现, 在青弋江陈村水库上游河源溪流中, 以本地入侵种麦穗鱼为例, 其与光唇鱼、宽鳍鱲(*Zacco platypus*)等土著种的食物重叠系数超过90%; 相反, 以土著


物种吻虾虎鱼为例, 其与光唇鱼、宽鳍鱲等其他土著种的食物重叠系数低于50%。这可能意味着, 在浦溪和麻溪中上游河段, 因本地入侵种获得所带来的种间资源分化下降、种间竞争加剧, 导致了其鱼类功能离散度相对下降。

物种取代过程既能够驱动基于物种组成的分类同质化/异质化过程, 也能够带来基于物种特征的功能同质化/异质化变化(Su et al, 2015)。同舒溪相比, 麻溪和浦溪的平均功能 β 多样性($\beta_{s\phi r}$)显著上升, 由此可见, 人类干扰促进了溪流鱼类群落趋于功能异质化。考虑到同一溪流不同河段间人类干扰强度存在差异, 当土著种和本地入侵种存在功能特征上的差异时, 该物种异质化也将引起鱼类群落在功能特征上趋于异质化。本研究还发现, 功能 $\beta_{s\phi r}$ 受溪流与河段的交互影响, 这意味着溪流间的 $\beta_{s\phi r}$ 变化视河段而不同。在下游, 麻溪和浦溪的功能 β 多样性相对于舒溪而言, 其变化程度增大, 这可以通过人为干扰强度(如城市用地比例)沿纵向梯度的空间分布来解释。尽管舒溪功能 β 多样性主要由嵌套成分组成(占比超过75%), 麻溪和浦溪中嵌套成分所占比例明显下降(麻溪: 57.75%; 浦溪: 45.33%)。若环境变化具有连续性, 则多为嵌套模式; 相反, 若环境变化呈间断性, 则主要表现为周转模式(Roberts & Hitt, 2010)。根据“河流连续体概念”, 河流系统具有连续性、等级性和异质性等多重属性; 从河源至河口, 其非生物因子及生物成分的空间变化具有连续性特点(Vannote et al, 1980)。但是, 受水坝、土地利用等人类活动的影响, 很多河流的空间连续性被打断, 呈现为“序列不连续”特点(Ward & Stanford, 1983)。因此, 同舒溪相比, 麻溪和浦溪中较强的土地利用(陆君等, 2014)和水污染排放(李响等, 2014)可能增大了其序列不连续, 进而导致鱼类群落及其功能特征的周转率上升。

ORCID

贺佳云  <https://orcid.org/0000-0003-2221-3501>

张东  <https://orcid.org/0000-0002-4265-1077>

严云志  <https://orcid.org/0000-0001-8088-3867>

参考文献

Allan JD (2004) Landscapes and riverscapes: The influence of land use on stream ecosystems. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 35, 257–284.

- Baselga A (2010) Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. *Global Ecology and Biogeography*, 19, 134–143.
- Bishop TR, Robertson MP, van Rensburg BJ, Parr CL (2014) Elevation–diversity patterns through space and time: Ant communities of the Maloti-Drakensberg Mountains of southern Africa. *Journal of Biogeography*, 41, 2256–2268.
- Boyle KS, Horn MH (2006) Comparison of feeding guild structure and ecomorphology of intertidal fish assemblages from central California and central Chile. *Marine Ecology Progress Series*, 319, 65–84.
- Chen XY (2013) Checklist of fishes of Yunnan. *Zoological Research*, 34, 281–343. (in Chinese with English abstract) [陈小勇 (2013) 云南鱼类名录. *动物学研究*, 34, 281–343.]
- Chu L, Wang WJ, Zhu R, Yan YZ, Chen YF, Wang LZ (2015) Variation in fish assemblages across impoundments of low-head dams in headwater streams of the Qingyi River, China: Effects of abiotic factors and native invaders. *Environmental Biology of Fishes*, 98, 101–112.
- Ding N, Yang WF, Zhou YC, González-Bergonzoni I, Zhang J, Chen K, Vidal N, Jeppesen E, Liu ZW, Wang BX (2017) Different responses of functional traits and diversity of stream macroinvertebrates to environmental and spatial factors in the Xishuangbanna watershed of the upper Mekong River Basin, China. *Science of the Total Environment*, 574, 288–299.
- Dudgeon D, Arthington AH, Gessner MO, Kawabata ZI, Knowler DJ, Lévêque 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.
- Dumay O, Tari PS, Tomasini JA, Mouillot D (2004) Functional groups of lagoon fish species in Languedoc Roussillon, southern France. *Journal of Fish Biology*, 64, 970–983.
- Gatz AJ Jr (1979) Community organization in fishes as indicated by morphological features. *Ecology*, 60, 711–718.
- Göthe E, Baattrup-Pedersen A, Wiberg-Larsen P, Graeber D, Kristensen EA, Friberg N (2017) Environmental and spatial controls of taxonomic versus trait composition of stream biota. *Freshwater Biology*, 62, 397–413.
- Horwitz RJ (1978) Temporal variability patterns and the distributional patterns of stream fishes. *Ecological Monographs*, 48, 307–321.
- Kessler M, Abrahamczyk S, Bos M, Buchori D, Putra DD, Gradstein SR, Höhn P, Kluge J, Orend F, Pitopang R, Saleh S, Schulze CH, Sporn SG, Steffan-Dewenter I, Tjitrosoedirdjo SS, Tschardt T (2009) Alpha and beta diversity of plants and animals along a tropical land-use gradient. *Ecological Applications*, 19, 2142–2156.
- Kramer DL, Bryant MJ (1995) Intestine length in the fishes of a tropical stream. 2. Relationships to diet—the long and short of a convoluted issue. *Environmental Biology of*

- Fishes, 42, 129–141.
- Laliberté E, Legendre P (2010) A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology*, 91, 299–305.
- Leprieur F, Tedesco PA, Huguency B, Beauchard O, Dürr HH, Brosse S, Oberdorff T (2011) Partitioning global patterns of freshwater fish beta diversity reveals contrasting signatures of past climate changes. *Ecology Letters*, 14, 325–334.
- Li X, Lu J, Qian ML, Wang XR, Fan ZQ, Wang SB (2014) Study on pollution loading and water environmental capacity in watershed—A case study of Taiping Lake Basin, Anhui Province, China. *China Environmental Science*, 34, 2063–2070. (in Chinese with English abstract) [李响, 陆君, 钱敏蕾, 王祥荣, 樊正球, 王寿兵 (2014) 流域污染负荷解析与环境容量研究——以安徽太平湖流域为例. *中国环境科学*, 34, 2063–2070.]
- Li YR, Tao J, Chu L, Yan YZ (2018) Effects of anthropogenic disturbances on α and β diversity of fish assemblages and their longitudinal patterns in subtropical streams, China. *Ecology of Freshwater Fish*, 27, 433–441.
- Li ZF, Wang J, Liu ZY, Meng XL, Heino J, Jiang XK, Xiong X, Jiang XM, Xie ZC (2019) Different responses of taxonomic and functional structures of stream macroinvertebrate communities to local stressors and regional factors in a subtropical biodiversity hotspot. *Science of the Total Environment*, 655, 1288–1300.
- Lin L, Soni A, Sabik LM, Drake C (2020) Early- and late-stage cancer diagnosis under 3 years of Medicaid expansion. *American Journal of Preventive Medicine*, 60, 104–109.
- Liu Y, Wang YR, Zhu Q, Li YR, Kang B, Chu L, Yan YZ (2019) Effects of low-head dams on fish assemblages in subtropical streams: Context dependence on species category and data type. *River Research and Applications*, 35, 396–404.
- Lu J, Liu YF, Huang HH, Qi K, Li X, Fan ZQ (2014) Correlation analysis between land use structure and water quality of the Taiping Lake watershed in Huangshan. *Journal of Fudan University (Natural Science)*, 53, 731–736, 746. (in Chinese with English abstract) [陆君, 刘亚风, 黄洪辉, 齐珂, 李响, 樊正球 (2014) 黄山市太平湖流域土地利用结构与河流水质相关性分析. *复旦学报(自然科学版)*, 53, 731–736, 746.]
- Mariani JJ, Pavlicova M, Choi CJ, Basaraba C, Carpenter KM, Mahony AL, Brooks DJ, Bisaga A, Naqvi N, Nunes EV, Levin FR (2021) Quetiapine treatment for cannabis use disorder. *Drug and Alcohol Dependence*, 218, 108366.
- Mason NWH, Mouillot D, Lee WG, Wilson JB (2005) Functional richness, functional evenness and functional divergence: The primary components of functional diversity. *Oikos*, 111, 112–118.
- Mazzoni R, Lobón-Cerviá J (2008) Longitudinal structure, density and production rates of a neotropical stream fish assemblage: The river Ubatiba in the Serra do Mar, southeast Brazil. *Ecography*, 23, 588–602.
- Mouchet MA, Villéger S, Mason NWH, Mouillot D (2010) Functional diversity measures: An overview of their redundancy and their ability to discriminate community assembly rules. *Functional Ecology*, 24, 867–876.
- Münkemüller T, de Bello F, Meynard CN, Gravel D, Lavergne S, Mouillot D, Mouquet N, Thuiller W (2012) From diversity indices to community assembly processes: A test with simulated data. *Ecography*, 35, 468–480.
- Nelson JS (2006) *Fishes of the World*, 4th edn. John Wiley & Sons, Hoboken, New Jersey.
- Petchey OL, Gaston KJ (2006) Functional diversity: Back to basics and looking forward. *Ecology Letters*, 9, 741–758.
- Poff LR, Ward JV (1990) Physical habitat template of lotic systems: Recovery in the context of historical pattern of spatiotemporal heterogeneity. *Environmental Management*, 14, 629–645.
- Roberts JH, Hitt NP (2010) Longitudinal structure in temperate stream fish communities: Evaluating conceptual models with temporal data. *American Fisheries Society Symposium*, 73, 281–299.
- Sax DF, Gaines SD (2003) Species diversity: From global decreases to local increases. *Trends in Ecology & Evolution*, 18, 561–566.
- Sibbing FA, Nagelkerke LAJ (2000) Resource partitioning by Lake Tana barbs predicted from fish morphometrics and prey characteristics. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 10, 393–437.
- Soininen J, Heino J, Wang JJ (2018) A meta-analysis of nestedness and turnover components of beta diversity across organisms and ecosystems. *Global Ecology and Biogeography*, 27, 96–109.
- Su GH, Xu J, Akasaka M, Molinos JG, Matsuzaki SIS (2015) Human impacts on functional and taxonomic homogenization of plateau fish assemblages in Yunnan, China. *Global Ecology and Conservation*, 4, 470–478.
- Sui XY, Lu Z, Yan YZ, Chen YF, Jia YT (2014) Influence of a large dam on the longitudinal patterns of fish assemblages in Qingyi Stream. *Zoological Research*, 35, 362–372.
- Suvarnaksha A, Lek S, Lek-Ang S, Jutagate T (2012) Fish diversity and assemblage patterns along the longitudinal gradient of a tropical river in the Indo-Burma hotspot region (Ping-Wang River Basin, Thailand). *Hydrobiologia*, 694, 153–169.
- Swenson NG, Anglada-Cordero P, Barone JA (2011) Deterministic tropical tree community turnover: Evidence from patterns of functional beta diversity along an elevational gradient. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 278, 877–884.
- Taylor CM, Warren ML Jr (2001) Dynamics in species composition of stream fish assemblages: Environmental variability and nested subsets. *Ecology*, 82, 2320–2330.
- Thorp JH, Thoms MC, Delong MD (2006) The riverine

- ecosystem synthesis: Biocomplexity in river networks across space and time. *River Research and Applications*, 22, 123–147.
- Tilman D, Knops J, Wedin D, Reich P, Ritchie M, Siemann E (1997) The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes. *Science*, 277, 1300–1302.
- Tolonen KE, Leinonen K, Marttila H, Erkinaro J, Heino J (2017) Environmental predictability of taxonomic and functional community composition in high-latitude streams. *Freshwater Biology*, 62, 1–16.
- Tylianakis JM, Klein AM, Tschamtkke T (2005) Spatiotemporal variation in the diversity of Hymenoptera across a tropical habitat gradient. *Ecology*, 86, 3296–3302.
- Vannote RL, Minshall GW, Cummins KW, Sedell JR, Cushing CE (1980) The river continuum concept. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 37, 130–137.
- Villéger S, Grenouillet G, Brosse S (2013) Decomposing functional β -diversity reveals that low functional β -diversity is driven by low functional turnover in European fish assemblages. *Global Ecology and Biogeography*, 22, 671–681.
- Villéger S, Grenouillet G, Brosse S (2014) Functional homogenization exceeds taxonomic homogenization among European fish assemblages. *Global Ecology and Biogeography*, 23, 1450–1460.
- Villéger S, Mason NWH, Mouillot D (2008) New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology*, 89, 2290–2301.
- Wang LZ, Lyons J, Kanehl P, Bannerman R (2001) Impacts of urbanization on stream habitat and fish across multiple spatial scales. *Environmental Management*, 28, 255–266.
- Ward JV, Stanford JA (1983) The serial discontinuity concept of lotic ecosystems. *Dynamics of Lotic Ecosystems*.
- Webb PW (1984) Body form, locomotion and foraging in aquatic vertebrates. *American Zoologist*, 24, 107–120.
- Whittaker RH (1960) Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California. *Ecological Monographs*, 30, 279–338.
- Yan YZ, Xiang XY, Chu L, Zhan YJ, Fu CZ (2011) Influences of local habitat and stream spatial position on fish assemblages in a dammed watershed, the Qingyi Stream, China. *Ecology of Freshwater Fish*, 20, 199–208.
- Zhang D, Heng WJ, Chu L, Xu DP, Kang B, Yan YZ (2020) Taxonomic and functional diversity in a subtropical stream: A longitudinal pattern analysis. *Ecology of Freshwater Fish*, 29, 752–763.
- Zhang D, Wan FY, Chu L, Yan YZ (2018) Longitudinal patterns in α and β diversity of the taxonomic and functional organizations of stream fish assemblages in the Qingyi River. *Biodiversity Science*, 26, 1–13. (in Chinese with English abstract) [张东, 宛凤英, 储玲, 严云志 (2018) 青弋江鱼类分类群和功能群的 α 和 β 多样性纵向梯度格局. *生物多样性*, 26, 1–13.]
- Zhu R, Yan YZ, Sun JJ, Huang HL, Tan XL, Lin L (2012) Feeding habits of fish assemblage in headwater streams of Chencun Reservoir in Huangshan Mountain. *Chinese Journal of Ecology*, 31, 359–366. (in Chinese with English abstract) [朱仁, 严云志, 孙建建, 黄海玲, 谈小龙, 林璐 (2012) 黄山陈村水库河源溪流鱼类群落的食性. *生态学杂志*, 31, 359–366.]

(责任编辑: 陈小勇 责任编辑: 闫文杰)

附录 Supplementary Material

附录1 青弋江3条河源溪流每年排放的污染及不同土地利用比例的差异

Appendix 1 Differences in the pollution emitted yearly and the proportions of land use across three headwaters of Qingyi River
<https://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2020434-1.pdf>

附录2 不同坡度土地利用比例的变化

Appendix 2 The variations in the proportion of land use across the areas of different slopes
<https://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2020434-2.pdf>

附录3 本研究功能 α 和 β 多样性指数的计算公式

Appendix 3 The formulas of the functional α and β diversity indices calculated in this study
<https://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2020434-3.pdf>

贺佳云, 张东, 储玲, 严云志 (2021) 人为干扰对溪流鱼类功能多样性及其纵向梯度格局的影响. 生物多样性, 29, 927–937. <https://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2020434>

附录1 青弋江3条河源溪流每年排放的污染及不同土地利用比例的差异

Appendix 1 Differences in the pollution emitted yearly and the proportions of land use across three headwaters of Qingyi River

人为干扰 Disturbance	变量类型 Variable	舒溪 Shuxi	麻溪 Maxi	浦溪 Puxi	参考文献 Reference
污染排放 Polluting emission (t/year)	化学需氧量 COD	332.22	1,246.39	998.41	李响等, 2014
	氨氮 NH ₃ -N	38.50	134.51	104.11	
	总磷 TP	5.27	17.04	10.59	
土地利用 Land use (%)	建筑用地 Urban land	0.63	3.13	9.32	
	耕地 Farmland	3.67	8.08	11.12	
	林草地 Forest-grass land	92.43	81.71	75.99	
	其他用地 Others	1.30	3.82	1.56	

Li X, Lu J, Qian ML, Wang XR, Fan ZQ, Wang SB (2014) Study on pollution loading and water environmental capacity in watershed—A case study of Taiping Lake Basin, Anhui Province, China. *China Environmental Science*, 34, 2063–2070. (in Chinese with English abstract) [李响, 陆君, 钱敏蕾, 王祥荣, 樊正球, 王寿兵 (2014) 流域污染负荷解析与环境容量研究——以安徽太平湖流域为例. *中国环境科学*, 34, 2063–2070.]

Lu J, Liu YF, Huang HH, Qi K, Li X, Fan ZQ (2014) Correlation analysis between land use structure and water quality of the Taiping Lake watershed in Huangshan. *Journal of Fudan University (Natural Science)*, 53, 731–736, 746. (in Chinese with English abstract) [陆君, 刘亚风, 黄洪辉, 齐珂, 李响, 樊正球 (2014) 黄山市太平湖流域土地利用结构与河流水质相关性分析. *复旦学报(自然科学版)*, 53, 731–736, 746.]

贺佳云, 张东, 储玲, 严云志 (2021) 人为干扰对溪流鱼类功能多样性及其纵向梯度格局的影响. 生物多样性, 29, 927–937. <https://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2020434>

附录 2 不同坡度土地利用比例的变化(城市用地/农业用地)

Appendix 2 The variations in the proportion of land use across the areas of different slopes (urban land/farmland)

坡度 Slope	舒溪 Shuxi	麻溪 Maxi	浦溪 Puxi	参考文献 Reference
>25°	0.03/0.13	0.13/0.10	0.08/0.08	陆君等, 2014
15°-25°	0.05/0.22	0.26/0.40	0.37/0.64	
6°-15°	0.12/0.69	0.60/1.69	1.53/2.47	
0°-6°	0.43/2.63	2.14/5.90	7.33/7.94	

Lu J, Liu YF, Huang HH, Qi K, Li X, Fan ZQ (2014) Correlation analysis between land use structure and water quality of the Taiping Lake watershed in Huangshan. *Journal of Fudan University (Natural Science)*, 53, 731–736, 746. (in Chinese with English abstract)
[陆君, 刘亚风, 黄洪辉, 齐珂, 李响, 樊正球 (2014) 黄山市太平湖流域土地利用结构与河流水质相关性分析. 复旦学报(自然科学版), 53, 731–736, 746.]

附录3 本研究功能 α 和 β 多样性指数的计算公式

Appendix 3 The formulas of the functional α and β diversity indices calculated in this study

多样性类型 Diversity type	多样性指标 Diversity index	计算公式 Calculation formula	参考文献 Reference
功能 α 多样性 Functional α diversity	功能丰富度 (<i>FRic</i>)	$FRic = \frac{SF_{ic}}{R_c}$	Mason et al, 2005; Villéger et al, 2008
	功能均匀度 (<i>FEve</i>)	$EW_l = \frac{dist(i,j)}{w_i + w_j}$ $PEW_l = \frac{EW_l}{\sum_{l=1}^{s-1} EW_l}$ $FE_{ve} = \frac{\sum \min(PEW_l, \frac{1}{s-1}) - \frac{1}{s-1}}{1 - \frac{1}{s-1}}$	
	功能离散度 (<i>FDiv</i>)	$g_k = \frac{1}{S} \cdot \sum_{i=1}^s x_{ik}$ $dG_i = \sqrt{\sum_{k=1}^T (x_{ik} - g_k)^2}$ $\bar{dG} = \frac{1}{S} \sum_{i=1}^s dG_i$ $\Delta d = \sum_{i=1}^s W_i$ $\Delta d = \sum_{i=1}^s W_i \times dG_i - \bar{dG} $ $FD_{iv} = \frac{\Delta d + \bar{dG}}{\Delta d + \bar{dG}}$	
功能 β 多样性 Functional β diversity	β_{sor}	$\beta_{sor} = \frac{V(C1) + V(C2) - 2 * V(C1 \cap C2)}{V(C1) + V(C2) - V(C1 \cap C2)}$	
	β_{nes}	$\beta_{nes} = \frac{ V(C1) - V(C2) }{V(C1) + V(C2) - V(C1 \cap C2)} * \frac{V(C1 \cap C2)}{2 * \min(V(C1), V(C2)) - V(C1 \cap C2)}$	Villéger et al, 2013
	β_{tur}	$\beta_{tur} = \frac{2 * \min(V(C1), V(C2)) - 2 * V(C1 \cap C2)}{2 * \min(V(C1), V(C2)) - V(C1 \cap C2)}$	

SF_{ic} 指群落中物种所占据的生态位; R_c 指特征值的绝对值; $dist(i, j)$ 为物种和的欧氏距离; S 为物种数; w_i 为物种*i*的相对丰富度; l 为分支长; PEW_l 为分支长权重; x_{ik} 为物种*i*性状*k*的重心; g_k 为性状*k*的重心; dG_i 为到重心的欧氏距离; \bar{dG} 为物种到重心的平均距离; Δd 为丰度加权偏加的总和;

贺佳云, 张东, 储玲, 严云志 (2021) 人为干扰对溪流鱼类功能多样性及其纵向梯度格局的影响. 生物多样性, 29, 927–937. <https://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2020434>

Δ/d 为物种*i*与重心的平均距离。

CI 和 *C2* 代表两个群落, $V(CI)$ 和 $V(C2)$ 分别代表这两个群落中物种功能特征所占空间体积; $V(CI \cap C2)$ 代表两个群落功能空间相交部分的体积。

SF_{ic} is the niche space filled by the species within the community; R_c is the absolute range of the character; $dist(i, j)$ is the Euclidean distance between species *i* and *j*; *S* is species numbers; w_i is the relative abundance of species *i*; *l* is the length of the branch; PEW_i is weight of branch length; x_{ik} is the coordinate of species *i* on trait *k*; g_k is the center of gravity of trait *k*; dG_i is the Euclidean distance to this center of gravity; \overline{dG} is the mean distance of the *S* species to the center of gravity; Δd is the sum of abundance-weighted deviances; Δ/d is the absolute abundance-weighted deviances for distances from the center of gravity.

CI and *C2* represent two communities, and $V(CI)$ and $V(C2)$ is the spatial volume occupied by the functional traits of species in these two communities respectively. $V(CI \cap C2)$ is the volume of the intersection part of the functional space of two communities.

Mason NWH, Mouillot D, Lee WG, Wilson JB (2005) Functional richness, functional evenness and functional divergence: The primary components of functional diversity. *Oikos*, 111, 112–118.

Villéger S, Mason NWH, Mouillot D (2008) New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology*, 89, 2290–2301.

Villéger S, Grenouillet G, Brosse S (2013) Decomposing functional β -diversity reveals that low functional β -diversity is driven by low functional turnover in European fish assemblages. *Global Ecology and Biogeography*, 22, 671–681.



•研究报告•

四川诺水河珍稀水生动物国家级自然保护区鱼类资源现状

梁聪^{1#}, 刘衍^{1#}, 王小东¹, 黎树¹, 吴波², 向朋¹, 宋昭彬^{1*}

1. 四川大学生命科学学院生物资源与生态环境教育部重点实验室, 成都 610065; 2. 成都耶拿环保科技有限公司, 成都 610051

摘要: 四川诺水河珍稀水生动物国家级自然保护区由嘉陵江支流渠江上游的大通江及支流小通江组成, 为全面了解该保护区的鱼类资源现状, 作者于2015年11月至2017年1月对30个采样点进行了5次资源调查。结果显示, 保护区共分布鱼类57种, 隶属4目13科45属, 其中调查采集47种, 访问调查获得10种。国家二级重点保护鱼类有1种, 即岩原鲤(*Procypris rabaudi*), 长江上游特有鱼类有12种, 列入《中国脊椎动物红色名录》的易危鱼类3种。保护区以小型鱼类为主, 优势种为宽鳍鱮(*Zacco platypus*)、嘉陵颌须鲃(*Gnarhopogon herzensteini*)和切尾拟鲃(*Pseudobagrus truncatus*)。保护区鱼类多样性较高, Shannon-Wiener多样性指数、Margalef物种丰富度指数、Simpson优势度指数和Pielou均匀度指数分别为2.900、5.198、0.931、0.753。Jaccard相似性系数表明, 大通江和小通江鱼类群落相似度较高, 同一河流不同河段间的相似度整体上与河段间距离成反比; 而不同河流相似海拔高度河段间鱼类群落相似度更高。保护区鱼类资源的衰退主要由过度捕捞、栖息地破坏以及水体污染等人类活动所致。

关键词: 四川诺水河珍稀水生动物国家级自然保护区; 鱼类资源; 优势种; 物种多样性; 群落相似性

梁聪, 刘衍, 王小东, 黎树, 吴波, 向朋, 宋昭彬 (2021) 四川诺水河珍稀水生动物国家级自然保护区鱼类资源现状. 生物多样性, 29, 938–949. doi: 10.17520/biods.2021010.

Liang C, Liu K, Wang XD, Li S, Wu B, Xiang P, Song ZB (2021) Status of fish resources in the Sichuan Nuoshuihe Precious Aquatic Animal National Nature Reserve. Biodiversity Science, 29, 938–949. doi: 10.17520/biods.2021010.

Status of fish resources in the Sichuan Nuoshuihe Precious Aquatic Animal National Nature Reserve

Cong Liang^{1#}, Kan Liu^{1#}, Xiaodong Wang¹, Shu Li¹, Bo Wu², Peng Xiang¹, Zhaobin Song^{1*}

1 Key Laboratory of Bio-Resources and Eco-Environment of Ministry of Education, College of Life Sciences, Sichuan University, Chengdu 610065

2 Chengdu Jena Environmental Protection Technology Co., Ltd., Chengdu 610051

ABSTRACT

Aim: The Sichuan Nuoshuihe Precious Aquatic Animal National Nature Reserve is located in upper reach of the Qujiang River, a tributary of the Jialing River, and is comprised of the Datong River and its tributary Xiaotong River. In order to understand the status of fish resources in the reserve, a comprehensive investigation was carried out across the rivers' watersheds.

Methods: The investigation was implemented in November 2015; March, May, and September 2016; and January 2017 at a total of 30 sampling sites. It took one to three days at each sampling site for each survey to collect fish samples by using gill nets, ground cages, and small backpack electric fishing machines (approved by the Fishery Administrative Department).

Results: A total of 57 fish species belonging to 4 orders, 13 families and 45 genera were recorded in the reserve. Forty-seven species were collected during the survey, and the other 10 species were confirmed through fishermen. Among them, *Procypris rabaudi* is the second-class state key protected wildlife in China. Twelve of the fish species are

收稿日期: 2021-01-08; 接受日期: 2021-05-19

基金项目: 四川省水产局科研项目

共同第一作者 Co-first authors

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: zbsong@scu.edu.cn

endemic to the upper Yangtze River and three species are listed as vulnerable in *Red List of China's Vertebrates*. The fish in the reserve are dominated by small-bodied species, of which *Zacco platypus*, *Gnathopogon herzensteini* and *Pseudobagrus truncatus* are the most dominant species. It was shown that the diversity of the fish community in the reserve is rich, with Shannon-Wiener diversity index, Margalef richness index, Simpson dominance index and Pielou evenness index of 2.900, 5.198, 0.931 and 0.753, respectively. The Jaccard's similarity coefficients showed high similarity of species composition between the Datong and Xiaotong rivers.

Conclusions: The similarity of fish communities between different reaches of the same river (the Datong River or Xiaotong River) showed negative correlation to their distance, and the reaches of the Datong River and Xiaotong River with similar elevation range showed high similarity of fish community. The decline of fish resources in the reserve was mainly caused by anthropogenic activities such as overfishing, habitats destruction and water pollution.

Key words: Sichuan Nuoshuihe Precious Aquatic Animal National Nature Reserve; fish resources; dominant species; species diversity; community similarity

四川诺水河珍稀水生动物国家级自然保护区(107°08′–107°40′ E, 31°56′–32°28′ N)位于四川省东北部大巴山南麓通江县境内,始建于1998年,2012年被批准为国家级自然保护区。保护区由嘉陵江支流渠江上游的大通江及支流小通江组成。大通江发源于米仓山南麓西乡县大河镇罗家沟,于楼房坪进入通江县境内,至长坪乡纳铁溪河,而后流经永安、瓦室等乡镇,至诺江镇纳小通江,最后于平昌县江口镇注入巴河,全长247.7 km,天然落差1,219 m;小通江又称诺水河,发源于米仓山南麓南郑县西河乡光头山,于碑坝镇进入通江县境内,流经诺水河、涪阳、诺江等乡镇后汇入大通江,全长158.1 km,天然落差1,097 m。四川诺水河珍稀水生动物国家级自然保护区河流全长217 km,其中大通江长135 km,小通江长82 km。保护区内河道较为宽阔、平缓,多弯曲,有宽窄变化,水流缓急交错,滩、潭、沱、泉眼、岩洞等生境类型复杂多样,水质清澈,属典型的山区型河流,为多种珍稀水生动物提供了非常重要的栖息、生长和繁殖环境,如:大鲵(*Andrias davidianus*)、水獭(*Lutra lutra*)、岩原鲤(*Procypris rabaudi*)、中华裂腹鱼(*Schizothorax sinensis*)、鳖(*Trionyx sinensis*)、乌龟(*Chinemys reevesii*)等珍稀水生动物,中华倒刺鲃(*Spinibarbus sinensis*)、白甲鱼(*Onychostoma sima*)、长江孟加拉鲃(*Bangana rendahli*)、南方鲇(*Silurus meridionalis*)、鳊(*Siniperca chuatsi*)等名贵经济鱼类。四川诺水河珍稀水生动物国家级自然保护区对长江上游珍稀水生动物及其生境多样性的保护具有非常重要的价值。

目前,除2009年《四川诺水河珍稀水生动物自然保护区综合考察报告》(四川大学生命科学学院等,未发表资料)记录保护区内分布鱼类82种外,一

直缺乏系统的调查。本文将对保护区进行全面系统的鱼类资源调查,以期为保护区的管理及渠江上游鱼类多样性的保护提供基础数据。

1 材料与方法

1.1 采样点和采样时间设置

根据河流地貌、水文情势、河道连通性、生境异质性、交通可达性和采样点间距等,同时为保证保护区范围调查的广泛性和鱼类样本采集的充分性,我们将保护区内和保护区外的大、小通江划分为8个河段共设置30个采样点,分别为小通江的风景区(NS1–NS3)、诺水河镇(NS4–NS8)、青峪口(NS9–NS11)和涪阳(NS12–NS15) 4个河段15个采样点,大通江的两河口(NS16–NS19)、铁溪(NS20–NS23)、长坪(NS24–NS26)和瓦室(NS27–NS30) 4个河段15个采样点(表1,图1)。于2015年11月,2016年3月、5月、9月和2017年1月在上述采样点进行5次调查,每个采样点每次调查时间为1–3 d。用GPS定位仪(GARMIN eTrex 10,精度5–10 m)测量各采样点的经纬度和海拔,并记录河流生境状况和人类干扰强度等信息。

1.2 采样方法及样本处理

根据河流不同的生境特征,采用不同的捕捞方式。在水体较浅、水流湍急处,主要采用小型背负式电鱼机(16.8 V)进行电捕作业;在水体较深、水流缓慢处,采用单层刺网(网长20–50 m,网高1–2 m,网目1–6 cm)、地笼(宽0.3 m,高0.25 m,长8 m,网目4 mm),并辅以小型背负式电鱼机捕捞。同时,走访调查河段附近的渔民和集市,购买一些鱼类,以补充渔获物的种类和数量。电捕作业时逆流而上在单程距离不低于500 m的河段内采样40–60 min;刺

网和地笼均于前一天傍晚18:00左右放置,次日凌晨6:00左右收集,采样时间约12 h,每个采样点放置刺网3张,地笼3–6个。鱼类调查涵盖急流、浅滩、洄水湾、缓流区和深潭等不同生境类型。本次在保护区内的鱼类调查采集得到了保护区管理部门的批准。

对采集到的鱼类样本进行种类鉴定、拍照,测量全长(精确到1 mm)、体长(精确到1 mm)、体重(精

确到0.1 g)等常规生物学指标,记录渔具类型、捕捞时间和捕捞地点等基本信息。现场难以确定种类的样本,先拍照、测量,然后取部分样本带回实验室进行鉴定。每种鱼类保存标本不超过20尾,用无水乙醇或10%的福尔马林浸泡固定,其余存活样本在测量后放回捕捞水域。鱼类标本鉴定参考《四川鱼类志》(丁瑞华,1994)、《中国动物志·硬骨鱼纲·鲤形目(中卷)》(陈宜瑜,1998)、《中国动物志·硬骨鱼纲·

表1 四川诺水河珍稀水生动物国家级自然保护区鱼类资源调查采样点信息

Table 1 Information of sampling sites for fish investigation in the Sichuan Nuoshuihe Precious Aquatic Animal National Nature Reserve

河流 River	河段 Reach	采样点 Sampling site	纬度 Latitude (N)	经度 Longitude (E)	海拔 Altitude (m)	
小通江 Xiaotong River (XTJ)	风景区 Scenery spot (SS)	狮子口村 Shizikou Village (NS1)	32°28'	107°09'	599	
		诺水河风景区 Nuoshuihe scenery spot (NS2)	32°23'	107°10'	537	
	诺水河镇 Nuoshuihe Town (NT)	鲁坝河(支流) Luba River (Tributary) (NS3)		32°23'	107°11'	533
			临江河(支流) Linjiang River (Tributary) (NS4)	32°19'	107°11'	501
		诺水河镇 Nuoshuihe Town (NS5)	32°19'	107°10'	487	
		风景区加油站 Scenery gas station (NS6)	32°18'	107°09'	490	
		魏家河 Weijiahe (NS7)	32°16'	107°08'	462	
		板桥乡右岸支流(支流) Right tributary of Banqiao Township (Tributary) (NS8)	32°14'	107°07'	506	
		青峪口 Qingyukou (QYK)	青峪口 Qingyukou (NS9)	32°13'	107°10'	459
	建营坝 Jianyingba (NS10)		32°09'	107°10'	443	
	金家坪村 Jinjiaping Village (NS11)		32°06'	107°10'	428	
	涪阳 Fuyang (FY)	涪阳镇 Fuyang Town (NS12)	32°04'	107°10'	442	
		草池乡 Caochi Township (NS13)	32°00'	107°08'	380	
		岳家嘴 Yuejiazui (NS14)	31°59'	107°11'	380	
		小通江保护区下游边界 Downstream boundary of the nature reserve in the Xiaotong River (NS15)	31°57'	107°13'	370	
大通江 Datong River (DTJ)	两河口 Lianghekou (LHK)	大河镇 Dahe Town (NS16)	32°36'	107°27'	757	
		空山乡峡谷 Kongshan Township Valley (NS17)	32°28'	107°25'	603	
		两河口乡煤矿 Lianghekou Township Colliery (NS18)	32°26'	107°27'	595	
		两河口乡 Lianghekou Township (NS19)	32°23'	107°26'	541	
	铁溪 Tiexi (TX)	什字乡(支流) Shizi Township (Tributary) (NS20)	32°23'	107°38'	648	
		什字乡煤矿(支流) Shizi Township Colliery (Tributary) (NS21)	32°22'	107°38'	624	
		铁溪镇(支流) Tiexi Town (Tributary) (NS22)	32°20'	107°36'	587	
	长坪 Changping (CP)	新店子村(支流) Xindianzi Village (Tributary) (NS23)	32°18'	107°30'	494	
		长坪乡 Changping Township (NS24)	32°17'	107°28'	501	
		泥溪乡 Nixi Township (NS25)	32°13'	107°24'	411	
	瓦室 Washi (WS)	永安镇 Yong'an Town (NS26)	32°11'	107°22'	428	
		烟溪乡 Yanxi Township (NS27)	32°07'	107°19'	376	
		沙溪河左岸支流(支流) Left tributary of Shaxi River (Tributary) (NS28)	32°03'	107°21'	369	
大湾 Dawan (NS29)		32°01'	107°20'	427		
瓦室镇 Washi Town (NS30)		31°59'	107°18'	364		

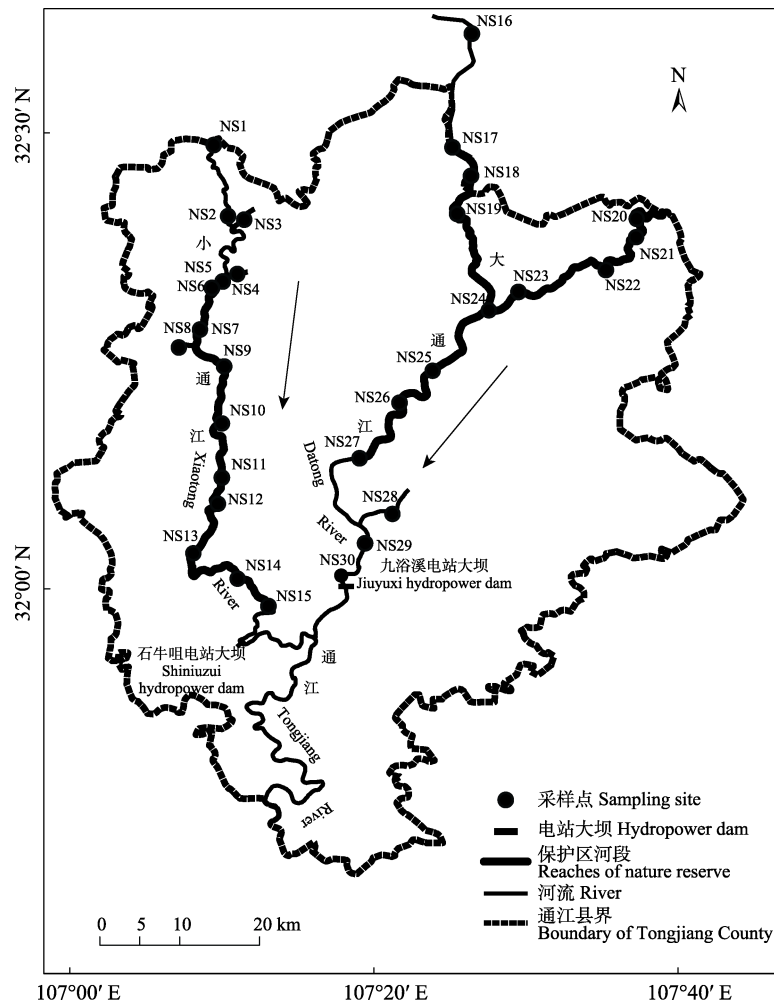


图1 四川诺水河珍稀水生动物国家级自然保护区鱼类资源调查采样点。采样点信息见表1。

Fig. 1 Sampling sites of fish investigation in the Sichuan Nuoshuihe Precious Aquatic Animal National Nature Reserve. The details of sampling sites are listed in Table 1.

鲤形目(下卷)》(乐佩琦, 2000)、《中国动物志·硬骨鱼纲·鲇形目》(褚新洛等, 1999)等, 鱼类种名依据《中国内陆鱼类物种与分布》(张春光等, 2016), 鱼类保护级别依据《国家重点保护野生动物名录》(国家林业和草原局、农业农村部公告, 2021年第3号), 濒危等级依据《中国脊椎动物红色名录》(蒋志刚等, 2016)。

1.3 数据分析

(1) 优势度

采用相对重要指数(index of relative importance, *IRI*) (Pinkas et al, 1971)对调查范围内鱼类的优势种进行划分, 其公式为:

$$IRI = (N_i + W_i) \times F_i \times 10^4 \quad (1)$$

式中, N_i 为第*i*种鱼类的个体数占总渔获物个体数的

百分比; W_i 为第*i*种鱼类的重量占总渔获物重量的百分比; F_i 为第*i*种鱼类出现的样点数占调查总样点数的百分比。定义 $IRI \geq 1,000$ 的物种为优势种(Ds); $100 \leq IRI < 1,000$ 的物种为常见种(C); $10 \leq IRI < 100$ 的物种为一般种(G); $IRI < 10$ 的物种为偶见种(R) (代梦梦等, 2019)。

(2) 物种多样性

采用Shannon-Wiener多样性指数(H') (Shannon & Wiener, 1949)、Margalef物种丰富度指数(D) (Margalef, 1958)、Simpson优势度指数(F) (Simpson, 1949)和Pielou均匀度指数(J) (Pielou, 1975)分析群落多样性, 计算公式如下:

$$H' = -\sum (P_i \ln P_i) \quad (2)$$

$$D = (S - 1) / \ln N \quad (3)$$

$$F = 1 - \sum (P_i)^2 \quad (4)$$

$$J' = H' / \ln S \quad (5)$$

式中, S 为渔获物的物种总数; N 为渔获物的个体总数; P_i 为第 i 种鱼类的个体数占总个体数的比值。

(3) 群落相似度

鱼类群落相似度采用Jaccard相似性系数(C_j) (马克平等, 1995; 茹辉军等, 2016)进行分析, 计算公式如下:

$$C_j = j / (a + b - j) \quad (6)$$

式中, a 是河段A记录到的鱼类种数, b 是河段B记录到的鱼类种数, j 是A、B河段共有的鱼类种数。当 C_j 为0–0.25时, 为极不相似; 0.25–0.5为中等不相似; 0.5–0.75为中等相似; 0.75–1.0为极相似。

2 结果

2.1 鱼类种类组成

根据5次实地调查的统计结果, 结合访问调查和历史资料, 最终核定四川诺水河珍稀水生动物国家级自然保护区内有鱼类57种, 隶属于4目13科45属(附录1)。其中, 鲤形目种数最多, 有4科33属37种, 占鱼类总种数的64.91%; 其次为鲇形目, 有4科7属13种, 占22.81%; 鲈形目有4科4属6种, 占10.53%; 合鳃鱼目种数最少, 仅有1科1属1种, 占1.75%。鲤科鱼类最多, 为30种, 占鱼类总种数的52.63%; 其次为鳊科, 有9种, 占15.79%; 条鳅科、花鳅科和鮠科均为3种, 各占5.26%; 鲇科2种, 占3.51%; 爬鳅科、钝头鮠科、鮡科、合鳃鱼科、沙塘鳢科、虾虎鱼科和鱧科均有1种, 各占1.75%。57种鱼类中, 除勃氏高原鳅(*Triplophysa bleekeri*)、尖头大吻鲈(*Rhynchocypris oxycephalus*)和中华裂腹鱼仅分布于大通江外, 其余54种鱼类在大、小通江均有分布。野外调查采集鱼类47种, 其中大通江采集到3目8科31属37种, 小通江采集到3目9科30属36种。其余10种鱼类在调查期间未采集到, 但经访问调查确定在保护区内有分布。此外, 调查期间采集到外来种革胡子鲈(*Clarias gariepinus*)。

保护区分布有长江上游特有鱼类12种, 即短体荷马条鳅(*Homatula potanini*)、双斑副沙鳅(*Parabotia bimaculata*)、四川华鳊(*Sinibrama taeniatus*)、半鰲(*Hemiculterella sauvagei*)、嘉陵颌须鳅(*Gnarhopogon herzensteini*)、裸腹片唇鳅

(*Platysmacheilus nudiventris*)、宽口光唇鱼(*Acrossocheilus monticola*)、长江孟加拉鲮、中华裂腹鱼、岩原鲤、四川华吸鳅(*Sinogastromyzon szechuanensis*)和拟缘缺(*Liobagrus marginatoides*); 国家二级重点保护鱼类1种, 为岩原鲤; 易危物种(VU) 3种, 分别为岩原鲤、中华裂腹鱼和细体拟鳊(*Pseudobagrus pratti*)。

2.2 渔获物组成

调查期间采集鱼类6,971尾, 总重量55.75 kg。其中, 鲤形目鱼类5,781尾, 总重量38.96 kg, 分别占渔获物总数量和总重量的82.93%和69.88%; 鲇形目鱼类1,119尾, 总重量16.23 kg, 分别占16.05%和29.11%; 鲈形目较少, 仅71尾, 重0.56 kg, 分别占1.02%和1.01%。IRI值显示, 保护区优势种为嘉陵颌须鳅、宽鳍鱮(*Zacco platypus*)和切尾拟鳊(*Pseudobagrus truncatus*), 其数量和重量之和占比分别为29.02%和28.63%; 常见种有12种, 分别为乐山小鰲鳅(*Microphysogobio kiatingensis*)、裸腹片唇鳅、宽口光唇鱼、马口鱼(*Opsariichthys bidens*)、粗唇鲢(*Leiocassis crassilabris*)、四川华吸鳅、点纹银鳅(*Squalidus wolterstorffi*)、尖头大吻鲈、福建纹胸鳅(*Glyptothorax fukiensis*)、短体荷马条鳅、四川华鳊和唇鲮(*Hemibarbus labeo*), 其数量和重量之和占比分别为61.68%和49.09%; 一般种有12种, 包括麦穗鱼(*Pseudorasbora parva*)、黑鳍鲈(*Sarcocheilichthys nigripinnis*)、子陵吻虾虎鱼(*Rhinogobius giurinus*)、蛇鳅(*Saurogobio dabryi*)、拟缘缺等, 其数量和重量之和占比分别为7.23%和14.17%; 其余20种为偶见种, 数量和重量之和占比分别为2.07%和8.11% (表2)。长江上游特有鱼类中, 优势种1种、常见种5种、一般种2种、偶见种4种。渔获物中大多数个体捕捞规格较小, 大部分种类的平均体长小于10 cm, 平均体重小于50 g, 如宽鳍鱮(平均体长6.89 cm, 平均体重7.39 g)、嘉陵颌须鳅(6.55 cm, 5.78 g)、切尾拟鳊(9.18 cm, 11.20 g)、乐山小鰲鳅(4.85 cm, 4.09 g)、裸腹片唇鳅(5.41 cm, 3.40 g)。大、中型经济鱼类的渔获数量占比很少, 如白甲鱼(1尾)、鲤(*Cyprinus carpio*) (2尾)、鲇(*Silurus asotus*) (7尾)、南方鲇(2尾)、长江孟加拉鲮(1尾)等。

大、小通江的渔获物总量相似, 大通江共采集鱼类37种3,468尾, 占渔获物总数量的49.75%; 小通

表2 四川诺水河珍稀水生动物国家级自然保护区鱼类相对重要性指数

Table 2 The index of relative importance (IRI) of fish species in the Sichuan Nuoshuihe Precious Aquatic Animal National Nature Reserve

物种 Species	数量百分比 Percentage of number (%)	重量百分比 Percentage of weight (%)	出现频率百分数 Frequency of occurrence	相对重要性指数 Index of relative importance (IRI)	优势度类型 Dominant type
嘉陵颌须鮠 <i>Gnarhopogon herzensteini</i>	10.84	7.84	0.80	1,494.59	Ds
宽鳍鱲 <i>Zacco platypus</i>	9.54	8.81	0.80	1,468.17	Ds
切尾拟鲢 <i>Pseudobagrus truncatus</i>	8.64	11.98	0.67	1,374.45	Ds
乐山小鰾 <i>Microphysogobio kiatingensis</i>	8.68	3.75	0.70	869.73	C
裸腹片唇鮠 <i>Platysmacheilus nudiventris</i>	9.37	3.99	0.63	845.74	C
宽口光唇鱼 <i>Acrossocheilus monticola</i>	4.92	6.55	0.73	840.94	C
马口鱼 <i>Opsariichthys bidens</i>	4.73	4.56	0.70	650.45	C
粗唇鮠 <i>Leiocassis crassilabris</i>	3.96	8.93	0.37	472.75	C
四川华吸鳅 <i>Sinogastromyzon szechuanensis</i>	6.28	1.85	0.57	461.05	C
点纹银鮠 <i>Squalidus wolterstorffi</i>	5.45	2.89	0.40	333.54	C
尖头大吻鲈 <i>Rhynchocypris oxycephalus</i>	8.91	4.11	0.23	303.77	C
福建纹胸鲃 <i>Glyptothorax fukiensis</i>	2.19	2.26	0.63	282.41	C
短体荷马条鳅 <i>Homatula potanini</i>	3.11	1.22	0.53	231.08	C
四川华鲃 <i>Sinibrama taeniatus</i>	3.33	5.28	0.23	200.85	C
唇鲮 <i>Hemibarbus labeo</i>	0.75	3.71	0.30	133.56	C
麦穗鱼 <i>Pseudorasbora parva</i>	1.02	0.88	0.33	63.14	G
蛇鮠 <i>Saurogobio dabryi</i>	0.93	0.79	0.20	34.52	G
黑鳍鳈 <i>Sarcocheilichthys nigripinnis</i>	0.76	0.63	0.23	32.50	G
子陵吻虾虎鱼 <i>Rhinogobius giurinus</i>	1.00	0.33	0.23	31.12	G
拟缘鳅 <i>Liobagrus marginatoides</i>	0.57	0.36	0.20	18.71	G
光唇蛇鮠 <i>Saurogobio gymnocheilus</i>	1.13	1.56	0.07	17.93	G
勃氏高原鳅 <i>Triplophysa bleekeri</i>	0.67	0.66	0.13	17.73	G
鲤 <i>Cyprinus carpio</i>	0.03	5.10	0.03	17.09	G
鲇 <i>Silurus asotus</i>	0.10	2.22	0.07	15.48	G
半鲮 <i>Hemiculterella sawagei</i>	0.53	0.59	0.13	14.99	G
大鳍鱬 <i>Mystus macropterus</i>	0.14	0.60	0.17	12.36	G
泥鳅 <i>Misgurnus anguillicaudatus</i>	0.33	0.45	0.13	10.41	G
鲮 <i>Hemiculter leucisculus</i>	0.63	1.84	0.03	8.24	R
中华鲮 <i>Rhodeus sinensis</i>	0.55	0.20	0.10	7.44	R
瓦氏黄颡鱼 <i>Pelteobagrus vachellii</i>	0.13	0.45	0.10	5.75	R
光泽黄颡鱼 <i>Pelteobagrus nitidus</i>	0.07	0.44	0.10	5.10	R
南方鲇 <i>Silurus meridionalis</i>	0.03	1.28	0.03	4.37	R
红尾荷马条鳅 <i>Homatula variegata</i>	0.17	0.13	0.13	4.08	R
白甲鱼 <i>Onychostoma sima</i>	0.01	1.15	0.03	3.87	R
鲫 <i>Carassius auratus</i>	0.06	0.32	0.10	3.74	R
凹尾拟鲢 <i>Pseudobagrus emarginatus</i>	0.11	0.13	0.10	2.48	R
大眼鳊 <i>Siniperca kneri</i>	0.01	0.68	0.03	2.31	R
中华倒刺鲃 <i>Spinibarbus sinensis</i>	0.03	0.29	0.07	2.15	R
中华裂腹鱼 <i>Schizothorax sinensis</i>	0.03	0.42	0.03	1.50	R
黄颡鱼 <i>Pelteobagrus fulvidraco</i>	0.06	0.32	0.03	1.26	R
长江孟加拉鲃 <i>Bangana rendahli</i>	0.01	0.20	0.03	0.72	R
细体拟鲢 <i>Pseudobagrus pratti</i>	0.04	0.12	0.03	0.56	R
贝氏鲮 <i>Hemiculter bleekeri</i>	0.03	0.07	0.03	0.32	R
短须鱮 <i>Acheilognathus barbatulus</i>	0.03	0.04	0.03	0.23	R
高体鲮 <i>Rhodeus ocellatus</i>	0.01	0.02	0.03	0.10	R
岩原鲤 <i>Procypris rabaudi</i>	0.01	0.01	0.03	0.08	R
双斑副沙鳅 <i>Parabotia bimaculata</i>	0.03	—	—	—	R

Ds: 优势种; C: 常见种; G: 一般种; R: 偶见种。

Ds, Dominant species; C, Common species; G, General species; R, Rare species.

江共采集鱼类36种3,503尾,占渔获物总数的50.25%。从各河段渔获物组成来看,大通江下游的瓦室河段和小通江下游的涪阳河段鱼类资源最为丰富,分别为25种942尾和28种1,030尾,各占渔获物总数的13.51%和14.78%;而大通江上游两河口河段和小通江上游风景区河段分别为16种602尾和12种197尾,各占渔获物总数的8.64%和2.83%。大、小通江鱼类资源均呈现出从上游到下游逐渐增加的趋势(表3)。

2.3 鱼类多样性

对5次调查的渔获物分析表明,保护区鱼类物种丰富,多样性较高,Shannon-Wiener多样性指数、Margalef物种丰富度指数、Simpson优势度指数、Pielou均匀度指数分别为2.900、5.198、0.931、0.753,

大、小通江鱼类多样性相似且均较高(表4)。从各个河段来看,大通江下游的瓦室河段和小通江下游的涪阳河段鱼类多样性最高,而上游的两河口河段和风景区河段最低,鱼类多样性从上游到下游均呈递增趋势(表4);从不同时间来看,Shannon-Wiener多样性指数、Margalef物种丰富度指数、Simpson优势度指数、Pielou均匀度指数的最高值均出现在5月,分别为2.827、4.744、0.922、0.789,11月和1月多样性指数整体较低(表5)。

2.4 鱼类空间分布特征

大、小通江的渔获物组成相似性较高,本次调查期间在两条河流均采集到26种鱼类。其中,嘉陵颌须鲷、宽鳍鱲、切尾拟鲮、乐山小鰾鲷、宽口光唇鱼、马口鱼、裸腹片唇鲷、粗唇鲃、福建纹胸鮡、

表3 四川诺水河珍稀水生物国家级自然保护区不同河段渔获物组成

Table 3 Composition of fishery catches captured from different river reaches of the Sichuan Nuoshuihe Precious Aquatic Animal National Nature Reserve

河流 River	河段 Reach	种数 Number of species	种数占比 Percentage of species (%)	数量 Number	数量占比 Percentage of number (%)
大通江 Datong River	瓦室 Washi	25	53.19	942	13.51
	长坪 Changping	19	40.43	797	11.43
	两河口 Lianghekou	16	34.04	602	8.64
	铁溪 Tiexi	16	34.04	1,127	16.17
	总计 Total	37	78.72	3,468	49.75
小通江 Xiaotong River	涪阳 Fuyang	28	59.57	1,030	14.78
	青峪口 Qingyukou	21	44.68	532	7.63
	诺水河镇 Nuoshuihe Town	25	53.19	1,744	25.02
	风景区 Scenery spot	12	25.53	197	2.83
	总计 Total	36	76.60	3,503	50.25

表4 四川诺水河珍稀水生物国家级自然保护区大、小通江鱼类多样性

Table 4 Fish diversity of the Datong and Xiaotong rivers in the Sichuan Nuoshuihe Precious Aquatic Animal National Nature Reserve

河流 River	河段 Reach	Margalef 物种丰富度指数 Margalef richness index	Simpson优势度指数 Simpson dominance index	Shannon-Wiener多样性指数 Shannon-Wiener diversity index	Pielou均匀度指数 Pielou evenness index
大通江 Datong River	瓦室 Washi	3.505	0.856	2.273	0.706
	长坪 Changping	2.694	0.860	2.290	0.778
	两河口 Lianghekou	2.135	0.754	1.833	0.661
	铁溪 Tiexi	2.344	0.752	1.883	0.679
	总体 Total	4.417	0.911	2.684	0.743
小通江 Xiaotong River	涪阳 Fuyang	3.892	0.880	2.406	0.722
	青峪口 Qingyukou	3.186	0.866	2.283	0.749
	诺水河镇 Nuoshuihe Town	3.215	0.866	2.300	0.714
	风景区 Scenery spot	2.082	0.800	1.977	0.795
	总体 Total	4.288	0.907	2.583	0.721

表5 四川诺水河珍稀水生动物国家级自然保护区鱼类多样性季节变化

Table 5 Season variation of fish diversity in the Sichuan Nuoshuihe Precious Aquatic Animal National Nature Reserve

季节 Season	Margalef 物种丰富度指数 Margalef richness index	Simpson优势度指数 Simpson dominance index	Shannon-Wiener多样性指数 Shannon-Wiener diversity index	Pielou均匀度指数 Pielou evenness index
2015.11	3.280	0.852	2.374	0.757
2016.03	4.352	0.905	2.683	0.781
2016.05	4.744	0.922	2.827	0.789
2016.09	3.844	0.905	2.598	0.756
2017.01	3.753	0.897	2.513	0.763

表6 四川诺水河珍稀水生动物国家级自然保护区不同河段Jaccard相似性系数

Table 6 Jaccard similarity index of different river reaches in the Sichuan Nuoshuihe Precious Aquatic Animal National Nature Reserve

河段 Reach	瓦室 Washi	长坪 Changping	两河口 Lianghekou	铁溪 Tiexi	涪阳 Fuyang	青峪口 Qingyukou	诺水河镇 Nuoshuihe Town
长坪 Changping	0.294						
两河口 Lianghekou	0.242	0.591					
铁溪 Tiexi	0.367	0.667	0.600				
涪阳 Fuyang	0.432	0.516	0.333	0.467			
青峪口 Qingyukou	0.353	0.600	0.423	0.480	0.531		
诺水河镇 Nuoshuihe Town	0.389	0.630	0.464	0.519	0.559	0.533	
风景区 Scenery spot	0.233	0.550	0.647	0.556	0.333	0.500	0.480

四川华吸鳅和短体荷马条鳅为采集的主要种类,在大部分河段均有分布;尖头大吻鲢、点纹银鮡和四川华鳊渔获量较大,均大于200尾,但分布范围较窄,尖头大吻鲢仅分布于大通江中上游的长坪、铁溪和两河口河段,点纹银鮡主要分布于大、小通江下游的瓦室和涪阳河段,四川华鳊喜静水或缓流水生境,主要分布于大通江下游的瓦室河段;麦穗鱼、唇鲮、黑鳍鲸、蛇鮡、泥鳅和大鳍鱃(*Mystus macropterus*)虽分布范围相对较广,但渔获量较小,均不足80尾;其他鱼类的渔获量很少且分布区较为狭窄,大部分种类只在1个河段采集到,如勃氏高原鳅仅分布在两河口河段。保护区内濒危保护鱼类的分布范围较狭窄,其中细体拟鲢仅在诺水河镇采集到;岩原鲤仅在小通江的青峪口河段采集到;中华裂腹鱼仅分布于大通江上游两河口河段的空山峡谷。

大、小通江各河段之间鱼类群落相似性系数为0.233-0.667,平均值为0.475,处于中等不相似水平(表6)。同一河流各河段之间的鱼类群落相似度整体上与河段间距离成反比。大通江下游的瓦室河段与中、上游的长坪、铁溪和两河口3个河段的相似度较低,据此可将大通江的鱼类分为两个部分,其中

瓦室河段主要鱼类为点纹银鮡、四川华鳊、乐山小鰾鮡和光唇蛇鮡(*Saurogobio gymnocheilus*),其他3个河段采集到的鱼类主要有尖头大吻鲢、宽鳍鱮、宽口光唇鱼、四川华吸鳅、裸腹片唇鮡和切尾拟鲢等。小通江上游的风景区河段与中下游的诺水河镇、青峪口和涪阳3个河段的相似度较低,可将小通江的鱼类分为两个部分,其中分布于风景区河段的鱼类主要为裸腹片唇鮡、嘉陵颌须鮡、马口鱼和短体荷马条鳅等,分布于其他3个河段的鱼类主要为嘉陵颌须鮡、切尾拟鲢、裸腹片唇鮡、乐山小鰾鮡、马口鱼、粗唇鲮、四川华吸鳅、点纹银鮡、短体荷马条鳅和宽鳍鱮等。大、小通江位于同一海拔范围的河段间鱼类群落相似度更高。小通江的风景区河段和大通江的两河口和铁溪河段群落相似度最高,但优势种鱼类差异较大。大通江长坪河段与小通江青峪口和诺水河镇河段的鱼类群落相似度最高,裸腹片唇鮡、四川华吸鳅、宽鳍鱮、乐山小鰾鮡、福建纹胸鮡和切尾拟鲢在这3个河段中的渔获物数量均较多。小通江涪阳河段与大通江瓦室河段群落相似度较高,点纹银鮡和乐山小鰾鮡均为两个河段的优势种。

3 讨论

3.1 鱼类资源现状

四川诺水河珍稀水生动物国家级自然保护区水生生物多样性、水质良好, 适宜水生动物生存繁衍, 据访问调查历史上大、小通江的鱼类资源非常丰富。本研究系统调查了大、小通江鱼类资源, 结合2009年和2013年在保护区内的调查采集记录(四川大学生命科学学院, 未发表资料), 以及相关的访问调查, 确定保护区内分布有鱼类57种(调查采集47种, 访问调查10种), 资源比较丰富, 但与《四川诺水河珍稀水生动物自然保护区综合考察报告》记录的种类相比明显减少。长薄鳅(*Leptobotia elongata*)、中华花鳅(*Cobitis sinensis*)、鳅(*Elopichthys bambusa*)、赤眼鲮(*Squaliobarbus curriculus*)、鲮(*Luciobrama macrocephalus*)、拉氏大吻鲃(*Rhynchocypris lagowskii*)、方氏鲃(*Xenocypris fangi*)、细鳞鲃(*X. microlepis*)、似鲃(*Pseudobrama simoni*)、彩石鲃(*Rhodeus lighti*)、瓢鱼(*Pseudolaubuca sinensis*)、红鳍原鲃(*Cultrichthys erythropterus*)、尖头鲃(*Chanodichthys oxycephalus*)、张氏鲃(*Hemiculter tchangi*)、厚颌鲃(*Megalobrama pellegrini*)、花鲃(*Hemibarbus maculatus*)、华鲃(*Sarcocheilichthys sinensis sinensis*)、银鲃(*Squalidus argentatus*)、圆口铜鱼(*Coreius guichenoti*)、圆筒吻鲃(*Rhinogobio cylindricus*)、钝吻棒花鱼(*Abbottina obtusirostris*)、异鳔鳅鲃(*Xenophysogobio boulengeri*)、四川白甲鱼(*Onychostoma angustistomata*)、瓣结鱼(*Foliter brevifilis brevifilis*)、重口裂腹鱼(*Schizothorax davidi*)、短身金沙鳅(*Jinshaia abbreviata*)、中华金沙鳅(*J. sinensis*)、长吻鲃(*Leiocassis longirostris*)、短尾拟鲃(*Pseudobagrus brevicaudatus*)、黑尾鲃(*Liobagrus nigricauda*)、白缘鲃(*L. marginatus*)、中华纹胸鲃(*Glyptothorax sinensis*)、青石爬鲃(*Euchiloglanis davidi*)、黄石爬鲃(*E. kishinouyei*)、青鲃(*Oryzias latipes*)、小黄鲃鱼(*Micropercops swinhonis*)、叉尾斗鱼(*Macropodus opercularis*)等37种鱼类在本次调查期间没有采集到或确认现有分布, 尖头大吻鲃、短须鲃(*Acheilognathus barbatulus*)、贝鲃(*Hemiculter bleekeri*)、点纹银鲃、裸腹片唇鲃、乐山小鳔鲃、光唇蛇鲃、光泽黄颡鱼(*Pelteobagrus nitidus*)、圆尾拟鲃(*Pseudobagrus tenuis*)、拟缘鲃、

福建纹胸鲃等11种为新增的有采集记录或确认现有分布的种类, 拉氏大吻鲃、银鲃、中华纹胸鲃重新核实鉴定为尖头大吻鲃、点纹银鲃、福建纹胸鲃, 彩石鲃为中华鲃(*Rhodeus sinensis*)的同物异名, 修订为中华鲃(陈校辉等, 2005)。2009年编制《四川诺水河珍稀水生动物自然保护区综合考察报告》期间对保护区内的鱼类资源调查时间较短, 采集的鱼类样本有限, 鱼类种类是依据通江县水产渔政局提供的名录, 因而记录的部分种类在保护区内可能并无分布或目前已非常稀少或已经绝迹, 这有待后续对保护区鱼类资源的长期调查监测予以确认。

河流的连通性对鱼类多样性十分重要, 连通性的丧失可能会造成支流中本地种的灭绝(He et al, 2017)。大通江下游已建成九浴溪电站(距离大、小通江汇口约9.2 km), 小通江下游已建成石牛咀电站(距离大、小通江汇口约11.5 km) (图1), 电站大坝阻隔了通江干流鱼类向上迁移进入大、小通江中、上游河段, 对保护区内鱼类资源的补充, 以及大、小通江鱼类的交流造成影响。但由于保护区内现有分布的鱼类以定居型种类为主, 且河流生境多样, 滩、潭交替, 大多数鱼类能在很短的河段内完成产卵繁殖、索饵和越冬等活动, 大坝阻隔对保护区内现有鱼类的繁殖、索饵等影响可能较小。本次调查表明, 保护区的15种优势种和常见种均为小型鱼类, 如尖头大吻鲃、点纹银鲃和四川华鲃等, 出现频率较高, 在渔获物中占比较大。中华裂腹鱼、白甲鱼、长江孟加拉鲃、鲤、鲃、南方鲃、瓦氏黄颡鱼(*Pelteobagrus vachellii*)、大鳍鲃等大、中型经济鱼类的捕捞规格偏小, 出现频率较低, 且在渔获物中占比较小, 保护区内鱼类资源出现明显衰退, 这主要是由于过度捕捞、栖息地破坏以及水体污染等人类活动所致。值得注意的是, 小通江的54种鱼类在大通江均有分布, 大、小通江的渔获物组成相似性较高, 本次调查中有26种鱼类在两条河均有采集, 因此, 有必要恢复保护区大、小通江下游河道的连通性, 以促进通江干流鱼类向保护区迁移进而补充保护区的鱼类资源, 也有利于保护区大、小通江间鱼类的交流。此外, 本次调查采集到的外来入侵种革胡子鲃, 虽然在保护区内的资源量很少, 但也应引起重视。

3.2 鱼类多样性及分布特点

河流生态环境影响着鱼类多样性, 其中水温、降水量等是影响鱼类分布的重要环境因子(帅方敏等, 2017)。本次调查结果显示保护区内鱼类多样性呈现季节性的波动, 各个多样性指数在5月达到最高值, 而11月和1月较低。夏季是丰水期, 水温高, 降水丰富, 流量大, 饵料充足, 是鱼类繁殖的季节, 而冬季是枯水期, 平均水温较低, 降水量少, 饵料匮乏, 可见保护区内鱼类多样性与不同季节的水温和降水量有关。

鱼类物种丰富度与水生生境息息相关(Yan et al, 2011), 沿着河流从上游到下游的纵向梯度, 栖息地的复杂性和多样性增加, 鱼类多样性和群落丰富度呈现上升的趋势(Vannote et al, 1980; Araújo et al, 2008; Li et al, 2012; Wang et al, 2019)。本次调查发现, 保护区内大、小通江鱼类物种数、渔获物数量及鱼类多样性从上游到下游均呈现逐渐增加的趋势。大通江上游的两河口、小通江上游的风景区河段海拔较高、水温低、水体较浅、流量较小、比降较大, 栖息生境相对简单、营养物质相对贫乏, 同时上游旅游业开发和采石、挖砂、开矿等人类活动破坏河道和影响水质, 因此鱼类资源及多样性偏低; 而下游河段河道变宽、海拔较低、水温上升、流量增大、流速变缓、饵料丰富, 因此鱼类资源丰富, 多样性较高。河流生境特征的纵向梯度变化也反映了鱼类物种组成的“递增”和“替代”两种模式, 其中“递增”模式即嵌套, 是指相对于上游河段, 下游河段增加一部分种类但鱼类组成仍具有相似性; 而“替代”模式是由于环境突变, 上、下游鱼类组成截然不同(Gorman & Karr, 1978; Boys & Thoms, 2006)。大、小通江不存在“断崖式”生境类型, 整体上呈现“递增”的模式, 从上游到下游鱼类组成从喜冷水且分布于较高海拔的种类, 如中华裂腹鱼、勃氏高原鳅、尖头大吻鲢, 逐渐过渡到适应缓流或静水的平原型鱼类, 如四川华鳊 鲮 (*Hemiculter leucisculus*)、贝氏鲮、半鲮、点纹银鲃、蛇鲃等, 而一些强耐受性、广适性种类则在上、下游大部分河段均有分布, 如麦穗鱼、嘉陵颌须鲃、乐山小鳊、宽鳍鱮、切尾拟鲮、宽口光唇鱼、马口鱼和裸腹片唇鲃等。

海拔属于大尺度(流域)上的环境因子, 从根本

上决定着河流水生生物的群落组成(Yan et al, 2011; 张勇等, 2012; 王云涛等, 2016)。相较于同一条河流两个临近的河段, 大、小通江位于同一海拔范围的河段之间具有更高的群落相似度, 这可能是因为在相同海拔高程范围内, 两个河段具有更相似的环境条件, 如河床比降、流量、水温、流速等; 而河段间不同的微生境类型, 导致优势种鱼类产生差异, 并且由于下游电站大坝的修建导致两条河流间的鱼类迁移交流受阻, 不同河段遭受栖息地破坏、过度捕捞、水体污染等的程度不同, 又加剧了这种差异。可见, 四川诺水河珍稀水生动物国家级自然保护区鱼类空间分布特征是由自然生境条件和人为干扰共同作用所致。

3.3 鱼类资源保护对策

四川诺水河珍稀水生动物国家级自然保护区位于嘉陵江支流渠江上游, 栖息着岩原鲤、中华裂腹鱼、长江孟加拉鲮、白甲鱼等多种珍稀水生动物, 且保护区的鱼类在嘉陵江流域均有分布(施白南和邓其祥, 1980), 对嘉陵江流域甚至长江上游的鱼类多样性保护具有非常重要的意义。然而, 由于过度捕捞、电站大坝阻隔、栖息地破坏、水体污染等人类活动影响, 保护区鱼类小型化趋势明显, 资源量严重衰退。为修复保护区水生生境, 提高鱼类多样性, 恢复鱼类资源, 提出如下保护建议: (1)严格禁渔管理。加大保护宣传力度, 提高当地居民的鱼类资源保护意识, 加强执法力度, 严厉打击电鱼、毒鱼等非法捕捞活动。(2)恢复河道的连通性。大、小通江下游电站大坝阻碍了鱼类的迁移, 建议拆除大通江下游的九浴溪和小通江下游的石牛咀水电站大坝或采取其他可行的河道连通措施。(3)加强鱼类重要栖息生境保护。禁止在鱼类产卵、索饵等重要生境河段采挖砂石和开展涉水工程建设。(4)开展水污染防治。小通江上游诺水河风景名胜区的旅游, 以及大通江上游河道及邻近区域的采砂、开矿等活动, 易对保护区水体造成污染, 须严格落实水污染和水土流失防控等措施。(5)适度增殖放流。保护区内历史上资源量较丰富的一些保护种类和重要经济种类, 如岩原鲤、白甲鱼、长江孟加拉鲮等的资源量已极其稀少, 有必要通过增殖放流恢复其野外资源量, 放流鱼苗须保证其种质来源于渠江上游。(6)禁止引入外来物种。建立外来物种的数据库, 开

展外来鱼类风险评估监测。

致谢: 四川大学生命科学学院雷毅、文秦超等参与了野外调查工作, 通江县水产渔政局对调查工作给予了大力支持, 在此表示感谢。

参考文献

- Araújo FG, Pinto BCT, Teixeira TP (2008) Longitudinal patterns of fish assemblages in a large tropical river in southeastern Brazil: Evaluating environmental influences and some concepts in river ecology. *Hydrobiologia*, 618, 89–107.
- Boys CA, Thoms MC (2006) A large-scale, hierarchical approach for assessing habitat associations of fish assemblages in large dryland rivers. *Hydrobiologia*, 572, 11–31.
- Chen XH, Ni Y, Wu HL (2005) Fishes of genus *Rhodeus* Agassiz in Jiangsu Province, China. *Marine Fisheries*, 27, 89–97. (in Chinese with English abstract) [陈校辉, 倪勇, 伍汉霖 (2005) 江苏省鲮属(*Rhodeus*)鱼类的研究. 海洋渔业, 27, 89–97.]
- Chen YY (1998) Fauna Sinica (Osteichthyes): Cypriniformes (II). Science Press, Beijing. (in Chinese) [陈宜瑜 (1998) 中国动物志·硬骨鱼纲·鲤形目(中卷). 科学出版社, 北京.]
- Chu XL, Zheng BS, Dai DY (1999) Fauna Sinica (Osteichthyes): Siluriforms. Science Press, Beijing. (in Chinese) [褚新洛, 郑葆珊, 戴定远 (1999) 中国动物志·硬骨鱼纲·鲇形目. 科学出版社, 北京.]
- Dai MM, Yang K, Li S, Wang XD, Song ZB (2019) Fish diversity and resource status in the Nanguang River, a tributary of upper Yangtze River. *Biodiversity Science*, 27, 1081–1089. (in Chinese with English abstract) [代梦梦, 杨坤, 黎树, 王小东, 宋昭彬 (2019) 长江上游支流南广河鱼类多样性及资源现状. 生物多样性, 27, 1081–1089.]
- Ding RH (1994) The Fishes of Sichuan. Sichuan Publishing House of Science and Technology, Chengdu. (in Chinese) [丁瑞华 (1994) 四川鱼类志. 四川科学技术出版社, 成都.]
- Gorman OT, Karr JR (1978) Habitat structure and stream fish communities. *Ecology*, 59, 507–515.
- He DK, Kang ZJ, Tao J, Liu CL, Yang J, Chen YF (2017) Hydrologic connectivity driven natural stream fish assemblages in mountain streams in the Yangtze River basin: Implications for stream fish conservation in monsoonal East Asia. *Hydrobiologia*, 785, 185–206.
- 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 JH, Huang LL, Zou LM, Kano Y, Sato T, Yahara T (2012) Spatial and temporal variation of fish assemblages and their associations to habitat variables in a mountain stream of north Tiaoxi River, China. *Environmental Biology of Fishes*, 93, 403–417.
- Ma KP, Liu CR, Liu YM (1995) Measurement of biotic community diversity. II. β diversity. *Chinese Biodiversity*, 3, 38–43. (in Chinese) [马克平, 刘灿然, 刘玉明 (1995) 生物群落多样性的测度方法. II. β 多样性的测度方法. 生物多样性, 3, 38–43.]
- Margalef R (1958) Information theory in biology. *General Systems Yearbook*, 3, 36–71.
- Pielou EC (1975) *Ecological Diversity*. John Wiley and Sons, New York.
- Pinkas L, Oliphant MS, Iverson ILK (1971) Food habits of albacore, bluefin tuna, and bonito in California waters. *Fish Bulletin*, 152, 1–105.
- Ru HJ, Zhang Y, Li YF, Wang HM, Shen ZW, Wu XX, Li R, Sheng Q, Ni ZH (2016) Community composition and status of fish resources in Anning River. *Journal of Hydroecology*, 37, 68–74. (in Chinese with English abstract) [茹辉军, 张燕, 李云峰, 王红梅, 沈子伟, 吴湘香, 李荣, 盛强, 倪朝辉 (2016) 雅砻江支流安宁河鱼类群落组成及资源现状. 水生态学杂志, 37, 68–74.]
- Shannon CE, Wiener W (1949) *The Mathematical Theory of Communication*. University of Illinois Press, Urbana.
- Shi BN, Deng QX (1980) The biological study on the southern catfish in the Jialing River. *Journal of Southwest China Normal University (Natural Science Edition)*, 2, 34–44. (in Chinese) [施白南, 邓其祥 (1980) 嘉陵江鱼类名录及其调查史略. 西南师范学院学报(自然科学版), 2, 34–44.]
- Shuai FM, Li XH, Liu QF, Li YF, Yang JP, Li J, Chen FC (2017) Spatial patterns of fish diversity and distribution in the Pearl River. *Acta Ecologica Sinica*, 37, 3182–3192. (in Chinese with English abstract) [帅方敏, 李新辉, 刘乾甫, 李飞跃, 杨计平, 李捷, 陈方灿 (2017) 珠江水系鱼类群落多样性空间分布格局. 生态学报, 37, 3182–3192.]
- Simpson EH (1949) Measurement of diversity. *Nature*, 163, 688.
- Vannote RL, Minshall GW, Cummins KW, Sedell JR, Cushing CE (1980) The river continuum concept. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 37, 130–137.

- Wang XD, Li S, Price M, Lei Y, Wu B, Liu K, Song ZB (2019) Longitudinal and seasonal patterns of fish assemblage structure in the Zhongong River, Sichuan Province, Southwest China. *Ecological Indicators*, 107, 105656.
- Wang YT, Zhang Y, Gao X, Ma SQ, Yin XW, Ding S (2016) Analysis of fish community distribution and its relationship with environmental factors in different freshwater eco-regions of Taizi River basin. *Research of Environmental Sciences*, 29, 192–201. (in Chinese with English abstract) [王云涛, 张远, 高欣, 马淑琴, 殷旭旺, 丁森 (2016) 太子河流域不同水生态区鱼类群落分布与环境因子的关联性. *环境科学研究*, 29, 192–201.]
- Yan YZ, Xiang XY, Chu L, Zhan YJ, Fu ZC (2011) Influences of local habitat and stream spatial position on fish assemblages in a dammed watershed, the Qingyi Stream, China. *Ecology of Freshwater Fish*, 20, 199–208.
- Yue PQ (2000) *Fauna Sinica (Osteichthyes): Cypriniformes* (III). Science Press, Beijing. (in Chinese) [乐佩琦 (2000) 中国动物志·硬骨鱼纲·鲤形目(下卷). 科学出版社, 北京.]
- Zhang CG, Xing YC, Zhao YH, Zhou W, Tang WQ (2016) Species Diversity and Distribution of Inland Fishes in China. Science Press, Beijing. (in Chinese) [张春光, 邢迎春, 赵亚辉, 周伟, 唐文乔 (2016) 中国内陆鱼类物种与分布. 科学出版社, 北京.]
- Zhang Y, Liu SR, Yu HY, Liu DX, Wang BX (2012) Influence of different spatial-scale factors on stream macroinvertebrate assemblages in the middle section of Qiantang River basin. *Acta Ecologica Sinica*, 32, 4309–4317. (in Chinese with English abstract) [张勇, 刘朔孺, 于海燕, 刘东晓, 王备新 (2012) 钱塘江中游流域不同空间尺度环境因子对底栖动物群落的影响. *生态学报*, 32, 4309–4317.]
- (责任编辑: 陈小勇 责任编辑: 闫文杰)

附录 Supplementary Material

附录1 四川诺水河珍稀水生动物国家级自然保护区鱼类种类及分布和保护现状

Appendix 1 Distribution and conservation status of fish species in the Sichuan Nuoshuihe Precious Aquatic Animal National Nature Reserve

<https://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2021010-1.pdf>

梁聪, 刘衍, 王小东, 黎树, 吴波, 向朋, 宋昭彬 (2021) 四川诺水河珍稀水生动物国家级自然保护区鱼类资源现状. 生物多样性, 29, 938–949. <https://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2021010>

附录1 四川诺水河珍稀水生动物国家级自然保护区鱼类种类及分布和保护现状

Appendix 1 Distribution and conservation status of fish species in the Sichuan Nuoshuihe Precious Aquatic Animal National Nature Reserve

种类 Species	本次调查种类 Species of this investigation	大通江 Datong River				小通江 Xiaotong River				历史记录种类 Historical record species	保护现状 Conservation status
		两河口 Lianghekou	铁溪 Tiexi	长坪 Changping	瓦室 Washi	风景区 Scenery spot	诺水河镇 Nuoshuihe Town	青峪口 Qingyukou	涪阳 Fuyang		
I 鲤形目 Cypriniformes											
(一) 条鳅科 Nemacheilidae											
1. 红尾荷马条鳅 <i>Homatula variegata</i>	+	+					+			0	
2. 短体荷马条鳅 <i>Homatula potanini</i> *	+	+	+	+		+	+	+		0	
3. 勃氏高原鳅 <i>Triplophysa bleekeri</i>	+	+								0	
(二) 花鳅科 Cobitidae											
4. 中华沙鳅 <i>Botia supercilialis</i>	-									0	
5. 双斑副沙鳅 <i>Parabotia bimaculata</i> *	+				+					0	
6. 长薄鳅 <i>Leptobotia elongata</i> *										0	CSP, VU
7. 中华花鳅 <i>Cobitis sinensis</i>										0	
8. 泥鳅 <i>Misgurnus anguillicaudatus</i>	+		+	+			+		+	0	
(三) 鲤科 Cyprinidae											
9. 宽鳍鱮 <i>Zacco platypus</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	0	
10. 马口鱼 <i>Opsariichthys bidens</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	0	
11. 鲟 <i>Luciobrama macrocephalus</i>										0	CSP, CR
12. 草鱼 <i>Ctenopharyngodon idella</i>	-									0	
13. 尖头大吻鲃 <i>Rhynchocypris oxycephalus</i>	+	+	+	+						0	

梁聪, 刘衍, 王小东, 黎树, 吴波, 向朋, 宋昭彬 (2021) 四川诺水河珍稀水生动物国家级自然保护区鱼类资源现状. 生物多样性, 29, 938–949. <https://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2021010>

种类 Species	本次调查种类 Species of this investigation	大通江 Datong River				小通江 Xiaotong River				历史记录种类 Historical record species	保护现状 Conservation status
		两河口 Lianghekou	铁溪 Tiexi	长坪 Changping	瓦室 Washi	风景区 Scenery spot	诺水河镇 Nuoshuihe Town	青峪口 Qingyukou	涪阳 Fuyang		
14. 赤眼鲮 <i>Squaliobarbus curriculus</i>										0	
15. 鳊 <i>Elopichthys bambusa</i>										0	PP
16. 方氏鲃 <i>Xenocypris fangi*</i>										0	VU
17. 细鳞鲃 <i>Xenocypris microlepis</i>										0	
18. 似鳊 <i>Pseudobrama simoni</i>										0	
19. 鲮 <i>Aristichthys nobilis</i>	–									0	
20. 鲢 <i>Hypophthalmichthys molitrix</i>	–									0	
21. 中华鲮 <i>Rhodeus sinensis</i>	+				+					0	
22. 彩石鲮 <i>Rhodeus lighti</i>										0	
23. 高体鲮 <i>Rhodeus ocellatus</i>	+								+	0	
24. 短须鲮 <i>Acheilognathus barbatulus</i>	+				+					0	
25. 四川华鲮 <i>Sinibrama taeniatus*</i>	+		+		+				+	0	
26. 飘鱼 <i>Pseudolaubuca sinensis</i>										0	
27. 半鲮 <i>Hemiculterella sauvagei*</i>	+				+			+	+	0	
28. 鲮 <i>Hemiculter leucisculus</i>	+				+					0	
29. 张氏鲮 <i>Hemiculter tchangi*</i>										0	
30. 贝氏鲮 <i>Hemiculter bleekeri</i>	+				+					0	
31. 红鳍原鲃 <i>Cultrichthys erythropterus</i>										0	
32. 尖头鲃 <i>Chanodichthys oxycephalus</i>										0	
33. 厚颌鲂 <i>Megalobrama pellegrini*</i>										0	VU
34. 唇鲮 <i>Hemibarbus labeo</i>	+	+		+	+	+			+	0	

梁聪, 刘衍, 王小东, 黎树, 吴波, 向朋, 宋昭彬 (2021) 四川诺水河珍稀水生动物国家级自然保护区鱼类资源现状. 生物多样性, 29, 938–949. <https://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2021010>

种类 Species	本次调查种类 Species of this investigation	大通江 Datong River				小通江 Xiaotong River				历史记录种类 Historical record species	保护现状 Conservation status
		两河口 Lianghekou	铁溪 Tiexi	长坪 Changping	瓦室 Washi	风景区 Scenery spot	诺水河镇 Nuoshuihe Town	青峪口 Qingyukou	涪阳 Fuyang		
50. 中华倒刺鲃 <i>Spinibarbus sinensis</i>	+				+		+			O	
51. 宽口光唇鱼 <i>Acrossocheilus monticola*</i>	+	+	+	+	+	+		+	+	O	
52. 白甲鱼 <i>Onychostoma sima</i>	+				+					O	
53. 四川白甲鱼 <i>Onychostoma angustistomata*</i>										O	CSP, EN
54. 瓣结鱼 <i>Foliter brevifilis</i>										O	
55. 长江孟加拉鲮 <i>Bangana rendahli*</i>	+						+			O	
56. 中华裂腹鱼 <i>Schizothorax sinensis*</i>	+	+								O	VU
57. 重口裂腹鱼 <i>Schizothorax davidi*</i>										O	CSP, EN
58. 岩原鲤 <i>Procypris rabaudi*</i>	+							+		O	CSP, VU
59. 鲤 <i>Cyprinus carpio</i>	+								+	O	
60. 鲫 <i>Carassius auratus</i>	+							+	+	O	
(四) 爬鳅科 Balitoridae											
61. 短身金沙鳅 <i>Jinshaia abbreviata*</i>										O	
62. 中华金沙鳅 <i>Jinshaia sinensis*</i>										O	
63. 四川华吸鳅 <i>Sinogastromyzon szechuanensis*</i>	+	+	+	+		+	+	+	+	O	
II 鲇形目 Siluriformes											
(五) 鲇科 Siluridae											
64. 鲇 <i>Silurus asotus</i>	+								+	O	

梁聪, 刘衍, 王小东, 黎树, 吴波, 向朋, 宋昭彬 (2021) 四川诺水河珍稀水生动物国家级自然保护区鱼类资源现状. 生物多样性, 29, 938–949. <https://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2021010>

种类 Species	本次调查种类 Species of this investigation	大通江 Datong River				小通江 Xiaotong River				历史记录种类 Historical record species	保护现状 Conservation status
		两河口 Lianghekou	铁溪 Tiexi	长坪 Changping	瓦室 Washi	风景区 Scenery spot	诺水河镇 Nuoshuihe Town	青峪口 Qingyukou	涪阳 Fuyang		
65. 南方鲇 <i>Silurus meridionalis</i>	+								+	0	
(六) 鲮科 Bagridae											
66. 黄颡鱼 <i>Pelteobagrus fulvidraco</i>	+								+	0	
67. 瓦氏黄颡鱼 <i>Pelteobagrus vachellii</i>	+				+		+		+	0	
68. 光泽黄颡鱼 <i>Pelteobagrus nitidus</i>	+			+			+		+	0	
69. 粗唇鲃 <i>Leiocassis crassilabris</i>	+	+	+	+	+		+	+	+	0	
70. 长吻鲃 <i>Leiocassis longirostris</i>										0	
71. 切尾拟鲮 <i>Pseudobagrus truncatus</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	0	
72. 圆尾拟鲮 <i>Pseudobagrus tenuis</i>	–										
73. 细体拟鲮 <i>Pseudobagrus pratti</i>	+						+			0	VU
74. 凹尾拟鲮 <i>Pseudobagrus emarginatus</i>	+			+				+		0	
75. 短尾拟鲮 <i>Pseudobagrus brevicaudatus</i>										0	
76. 大鳍鲃 <i>Mystus macropterus</i>	+			+			+	+	+	0	
(七) 钝头鲃科 Amblycipitidae											
77. 拟缘缺 <i>Liobagrus marginatoides*</i>	+					+	+	+			
78. 黑尾缺 <i>Liobagrus nigricauda</i>										0	
79. 白缘缺 <i>Liobagrus marginatus</i>										0	VU
(八) 鲃科 Sisoridae											
80. 福建纹胸鲃 <i>Glyptothorax fukiensis</i>	+	+	+	+		+	+	+	+		

梁聪, 刘衍, 王小东, 黎树, 吴波, 向朋, 宋昭彬 (2021) 四川诺水河珍稀水生动物国家级自然保护区鱼类资源现状. 生物多样性, 29, 938–949. <https://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2021010>

种类 Species	本次调查种类 Species of this investigation	大通江 Datong River				小通江 Xiaotong River				历史记录种类 Historical record species	保护现状 Conservation status
		两河口 Lianghekou	铁溪 Tiexi	长坪 Changping	瓦室 Washi	风景区 Scenery spot	诺水河镇 Nuoshuihe Town	青峪口 Qingyukou	涪阳 Fuyang		
81. 中华纹胸鮡 <i>Glyptothorax sinensis</i>										0	
82. 青石爬鮡 <i>Euchiloglanis davidi</i> *										0	CSP, EN
83. 黄石爬鮡 <i>Euchiloglanis kishinouyei</i> *										0	EN
(九) 胡子鲇科 Clariidae											
84. 革胡子鲇 <i>Clarias gariepinus</i> **										+	
III 颌针鱼目 Beloniformes											
(十) 大颌青鳉科											
Adrianichthyidae											
85. 青鳉 <i>Oryzias latipes</i>										0	
IV 合鳃鱼目 Synbranchiformes											
(十一) 合鳃鱼科 Synbranchidae											
86. 黄鳝 <i>Monopterus albus</i>	-									0	
V 鲈形目 Perciformes											
(十二) 鲈科 Percichthyidae											
87. 鳊 <i>Siniperca chuatsi</i>	-									0	
88. 大眼鳊 <i>Siniperca knerii</i>	+				+					0	
89. 斑鳊 <i>Siniperca scherzeri</i>	-									0	
(十三) 沙塘鳢科 Odontobutidae											
90. 小黄鲷鱼 <i>Micropercops swinhonis</i>	-									0	
(十四) 虾虎鱼科 Gobiidae											
91. 子陵吻虾虎鱼 <i>Rhinogobius giurinus</i>	+				+			+	+	0	

梁聪, 刘衍, 王小东, 黎树, 吴波, 向朋, 宋昭彬 (2021) 四川诺水河珍稀水生动物国家级自然保护区鱼类资源现状. 生物多样性, 29, 938–949. <https://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2021010>

种类 Species	本次调查种类 Species of this investigation	大通江 Datong River				小通江 Xiaotong River				历史记录种类 Historical record species	保护现状 Conservation status
		两河口 Lianghekou	铁溪 Tiexi	长坪 Changping	瓦室 Washi	风景区 Scenery spot	诺水河镇 Nuoshuihe Town	青峪口 Qingyukou	涪阳 Fuyang		
(十五) 斗鱼科 Osphronemidae											
92. 叉尾斗鱼 <i>Macropodus opercularis</i>											O
(十六) 鱧科 Channidae											
93. 乌鳢 <i>Channa argus</i>	–										O

* 长江上游特有鱼类; ** 外来种类; CR: 极危; EN: 濒危; VU: 易危; CSP: 国家二级重点保护鱼类; PP: 四川省重点保护鱼类; + 现场调查采集到的种类; – 走访存在, 但本次未采集到的种类; O: 《四川诺水河珍稀水生动物自然保护区综合考察报告》记录种类。

* Species endemic to the upper Yangtze River; ** Exotic species; CR, Critically endangered; EN, Endangered; VU, Vulnerable; CSP, The second-class state key protected wildlife in China; PP, Protected fish species in Sichuan Province; + The species collected in this investigation; – The species exist, but weren't collected in this investigation; O, Species recorded in the Scientific survey report for Sichuan Nuoshuihe Precious Aquatic Animal Nature Reserve.



•研究报告•

云南高黎贡山地区蝴蝶群落多样性

易浪^{1,2}, 董亚坤^{1,2}, 苗白鸽^{1,2*}, 彭艳琼^{1,2*}

1. 云南大学生态学与环境学院, 昆明 650091; 2. 中国科学院西双版纳热带植物园, 云南勐腊 666303

摘要: 位于滇西北的高黎贡山是全球生物多样性研究和保护的热点地区之一, 然而该地区昆虫多样性缺乏系统调查和总结。本研究聚焦蝴蝶类群, 考虑该区域高山峡谷特点, 结合海拔梯度、生境类型和季节变化, 采用样线法调查、分析蝴蝶物种多样性及群落结构变化。结果显示: 共观测记录到蝴蝶2,055只, 隶属于5科85属151种, 在历史记录上新增27种, 使该地区已知蝴蝶种类达488种; 其中蛱蝶科物种多样性最高, 灰蝶科次之, 凤蝶科最低。蝴蝶群落多样性分析结果表明: 中海拔1,000–2,000 m区域种类丰富、多样性指数最高; 低海拔区蝴蝶分布明显聚集, 并且与高海拔地区空间上分离, 少有重叠。该地区不同生境中蝴蝶的种类及数量差异也较大, 物种数及多样性指数在自然保护区最高、边缘交错带居中及农业种植区最低。此外, 蝴蝶的种类和数量也存在季节差异, 春季调查到的个体数少, 夏季观察到的物种数少, 两年秋季调查到的物种丰富度、多样性均高, 但存在季节内变化。总之, 高黎贡山地区不同海拔、生境、季节间和季节内蝴蝶群落组成有自身特点, 共存物种有限, 蝴蝶群落相似性低。综合评估分布于该地区的蝴蝶保护种类, 包括易危种17种、近危种50种, 有国家二级保护蝴蝶3种。本研究弄清了高黎贡山地区蝴蝶的物种本底, 并调查获得其多样性随海拔、生境和季节变化的模式, 为加强区域物种多样性监测、保护生物多样性提供了科学依据。

关键词: 高黎贡山; 蝴蝶; 物种多样性; 群落结构; 海拔; 生境; 季节

易浪, 董亚坤, 苗白鸽, 彭艳琼 (2021) 云南高黎贡山地区蝴蝶群落多样性. 生物多样性, 29, 950–959. doi: 10.17520/biods.2020486.
Yi L, Dong YK, Miao BG, Peng YQ (2021) Diversity of butterfly communities in Gaoligong region of Yunnan. Biodiversity Science, 29, 950–959. doi: 10.17520/biods.2020486.

Diversity of butterfly communities in Gaoligong region of Yunnan

Lang Yi^{1,2}, Yakun Dong^{1,2}, Baige Miao^{1,2*}, Yanqiong Peng^{1,2*}

1 College of Ecology and Environmental Science, Yunnan University, Kunming 650091

2 Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Mengla, Yunnan 666303

ABSTRACT

Aims: Gaoligong is located in northwest Yunnan, a mountainous biodiversity hotspot in Southwest China. In this region, insect diversity has not been systematically investigated or summarized.

Methods: We focused on investigating butterfly diversity using a 1-km transect method at different altitudes, habitats and seasons in Gaoligong region.

Results: A total of 2,055 butterflies were recorded, belonging to 5 families, 85 genera, and 151 species. Of these, 27 species were recorded for the first time, increasing the total number of recorded butterfly species in Gaoligong to 488 species. Among the five families, the Nymphalidae had the highest species diversity, followed by Lycaenidae, while Hesperidae had the lowest. The species diversity of butterflies showed the greatest abundance and highest richness at the 1,000–2,000 m altitude. At low elevations species were concentrated, and there was little overlap of species with those at higher elevations. The species and individuals of butterflies in different habitats were also different, the diversity was higher in the nature reserve, followed by the ecotone, and was lowest in the farm area. Additionally, diversity and abundance varied seasonally, with the lowest abundance observed in spring and the lowest diversity in summer, both diversity and abundance were the highest in autumns of two years, but exhibited intra-seasonal variation. Overall, the community composition of butterflies had distinct characteristics at different altitudes, habitats and seasons,

收稿日期: 2020-12-30; 接受日期: 2021-04-02

基金项目: 生态环境部生物多样性调查评估项目(2019HJ2096001006)

* 共同通讯作者 Co-authors for correspondence. E-mail: miaobaige@xtbg.org.cn; pengyq@xtbg.ac.cn

only a few species were shared between communities and the community similarity of butterflies was found to be low. The butterflies were comprehensively evaluated in Gaoligong region, including 17 vulnerable species, 50 near-threatened species, and 3 species that were listed as second class protection animals in China.

Conclusion: This study systematically identified the species of butterflies in Gaoligong region, and obtained the diversity pattern of butterfly communities within different altitudes, habitats and seasons. The results will provide the scientific basis for strengthening regional species monitoring and biodiversity conservation.

Key words: Gaoligong region; butterfly; species diversity; community structure; altitude; habitat; season

蝴蝶作为森林和农业生态系统中的主要传粉媒介(DeVries et al, 1997), 是生物资源的重要组成部分(Samways, 2005)。全球已记载蝴蝶2万多种, 我国有2,100余种, 占世界种数的10% (武春生和徐培峰, 2017)。自20世纪以来, 蝴蝶多样性的监测和研究一直倍受关注(Prendergast & Eversham, 1995; Habel et al, 2016; Agarwala & Majumder, 2020)。蝴蝶分布广、白天活动、物种多样性高, 易于识别与鉴定(Thomas, 2005; 马方舟等, 2018; 李欣芸等, 2020); 在全球变化和生境退化日益加剧的背景下, 蝴蝶因对环境变化敏感, 已成为监测与评价栖息地环境变化的首选指示物种(Nowicki et al, 2008; Kumar et al, 2009; Forister et al, 2010; Basset et al, 2017)。2016年原环境保护部启动了全国蝴蝶多样性观测并建立了全国蝴蝶观测网络(马方舟等, 2018), 包括了云南哀牢山、壶瓶山、齐云山等多个国家级自然保护区, 为全国蝴蝶物种多样性的研究奠定了良好的基础(邓敏等, 2020; 黄敦元等, 2020; 王群等, 2020)。

目前, 从森林生态系统到农田生态系统, 调查蝴蝶群落多样性并分析其影响因素的研究较多(Chettri, 2015; Sánchez-Fernández et al, 2020; Miao et al, 2020; Sharma et al, 2020), 但大多数研究集中于分析生境差异和气候因子对蝴蝶多样性的影响(贺奇等, 2019; Miao et al, 2020; Sánchez-Fernández et al, 2020), 如海拔变化可显著改变蝴蝶的丰富度(Leingärtner et al, 2014); 季节变化也是影响蝴蝶群落时空分布格局的决定因素, 与湿润季节相比, 干季有更高的物种多样性(Hamer et al, 2005; Arya et al, 2020)。

云南西北部的高黎贡山地处印度板块和欧亚板块相碰撞及板块俯冲的缝合线地带, 其地理位置独特, 区域内动物种类繁多, 南北混杂, 东西过渡, 是青藏高原和中南半岛的南北生物走廊, 是亚热

带、温带、寒温带野生动植物种质基因库, 是全球生物多样性热点地区之一(Myers et al, 2000; 陈奕欣等, 2016)。高黎贡山地区已知植物5,139种, 其中中国特有种1,163种(李恒和李嵘, 2020); 在部分地区观测到繁殖鸟类277种, 以及红外相机监测到兽类18种(高歌等, 2017; Pan et al, 2019); 但对种类繁多的昆虫的研究报道却非常有限(杨平之等, 2016; Liu et al, 2020), 特别是传粉昆虫的研究。前人在怒江峡谷、高黎贡山百花岭及南部边缘一带开展过蝴蝶资源的调查, 有零散的报道(董大志等, 2002; 刘莉和高煥平, 2014; 刘莉, 2016)。本研究根据高黎贡山地区高山峡谷、垂直自然景观和立体气候特点, 研究蝴蝶群落的多样性, 主要回答3个问题: (1)高黎贡山地区的蝴蝶物种多样性现状; (2)该地区蝴蝶群落多样性随海拔梯度、生境类型及季节的变化规律; (3)该地区蝴蝶濒危、保护物种的评估, 以期高黎贡山地区蝴蝶多样性的监测和保护提供科学依据。

1 研究区域与研究方法

1.1 研究区域概况

高黎贡山位于滇西北、青藏高原南部的横断山脉西部断块带, 属于典型的亚热带气候, 年均温14.7°C, 1月最冷, 8月最热, 年降水量东西坡虽有差异, 但均在3,000 mm以上; 具有北段冷、中段温暖、南段热, 高山寒冷、半山温暖、江边炎热的独特气候。高黎贡山区域涉及保山市隆阳区、腾冲县, 以及怒江州的泸水县、福贡县及贡山县5个区县; 高黎贡山国家级自然保护区位于24°56'–28°22' N, 98°08'–98°50' E, 总面积405,549 ha, 该地为高山峡谷, 具有垂直、立体的植被类型及气候, 生物资源十分丰富(Dumbacher et al, 2011; Liu et al, 2020)。查阅已出版的文献、书籍及馆藏标本信息, 获得已记录分布于高黎贡山地区的蝴蝶种类461种(附录1),

隶属于5科182属,包括文献记录426种(董大志等, 2002; 欧晓红等, 2005; 刘莉和高焕平, 2014; 武春生和徐培峰, 2017)和馆藏标本35种; 其中蛱蝶科种类最多, 占53%, 灰蝶科和弄蝶科各占15%、粉蝶科占10%, 最少的是凤蝶科, 仅占7%。

1.2 研究方法

1.2.1 调查方法

2019年9月至2020年10月, 在高黎贡山南段东坡百花岭一带、西坡腾冲县界头镇, 中段泸水至片马镇沿线、福贡十八里沿线, 以及北段贡山至独龙江马库、贡山至丙中洛及贡山至孔雀山隧道沿线, 沿公路、小径、步道共设置调查样线127条, 每条样线长1 km, 将各样线编号标记并记录每条样线上的生境类型, 用GPS定位仪测定坐标, 在1:10000地图上标注样线轨迹。选择晴朗的天气或者阴天温度高于17°C时, 采用样线法调查蝴蝶种类及数量, 行进速度为1.5 km/h, 记录样线左右各2.5 m、上方5 m范围见到的所有蝴蝶的种类、数量、活动状态, 并拍摄其生态照片。对于观测中难以确定的物种, 采集标本, 用三角纸袋包装好并且记录其个体数量, 带回实验室进行标本制作、分类鉴定(武春生和徐培峰, 2017)。

样线调查时综合考虑不同海拔、不同生境及不同季节。将观测区海拔(638–3,144 m)分为低(< 1,000 m)、中(1,000–2,000 m)和高(> 2,000 m) 3个梯度。此外, 该地区从山谷热带季雨林到山顶高山草甸, 植被类型垂直分布格局非常明显, 依据植被类型将生境划分为保护区、边缘交错带和农业种植区3类。在2019年秋季(9月)、2020年春季(3月)、夏季(6月)及秋季(9月)分别开展了不同季节的调查, 调查样线及分布见附录2。

1.2.2 蝴蝶群落 α 和 β 多样性分析

调查到的蝴蝶种类和数量, 使用基于希尔数 q 的渐近多样性估计, 比较不同海拔、生境、季节中蝴蝶群落的 α 多样性。希尔将物种的丰富度(species richness)和相对丰富度(species relative abundance)整合为一类多样性测度指标, 被称为希尔数(Hill numbers)或有效物种数(effective numbers of species) (Hill, 1973)。相比其他的多样性测度指标, 希尔数在统计上更加严谨(Chao et al, 2014a)。

使用基于实际采样的个体数和物种数关系进行稀疏外推的R软件iNEXT程序包(Hsieh et al, 2016)

计算物种丰富度($q = 0$)、Shannon多样性($q = 1$)和Simpson多样性($q = 2$); 物种丰富度($q = 0$)只关注物种存在与否, 平等地计数物种而不考虑它们的相对丰度, 值越大表明群落中物种越丰富; Shannon多样性($q = 1$)按物种丰度的比例计数来估计, 可解释为群落中常见物种的有效数量; Simpson多样性($q = 2$)通过优势种计数来估计, 反映群落中优势种的有效数量。采用95%置信区间的200次Bootstrap重抽样的方法估计蝴蝶群落的 α 多样性(Chao et al, 2014a, b, 2020; Chai & Wang, 2016)。为了评估不同因素(包括3个海拔梯度、3类生境及4个季节)蝴蝶群落组成的 β 多样性, 基于不同因子水平下的物种丰富度, 使用R软件betapart程序包(Baselga, 2013)进行了非度量多维尺度分析(nMDS) (Oksanen et al, 2019)。nMDS是一种基于排名的方法, 用各位点的相互距离反映不同海拔、生境、季节各水平之间蝴蝶群落组成的差异。

1.2.3 蝴蝶群落相似性分析

使用R软件circlize程序包绘制样本-群落构成关联弦状图, 量化不同海拔、生境和季节之间的蝴蝶共有物种数, 比较不同因素水平间的Jaccard群落相似性指数(C_s)是否具有差异, 公式为: $C_s = c/(a + b - c)$ (Kitahara & Sei, 2001)。式中, a 为A群落物种数, b 为B群落物种数, c 为A、B两群落共有的物种数。定义 C_s 为0–0.25时为极不相似, 0.25–0.50时为中等不相似, 0.50–0.75时为中等相似, 0.70–1.00时为极相似。

2 结果

2.1 蝴蝶群落的物种多样性

本研究共记录蝴蝶2,055只, 隶属于5科85属151种(附录3)。在科级水平上, 不同科物种组成有差异, 蛱蝶科有31属63种, 其物种丰富度、Shannon指数和Simpson指数均最高; 灰蝶科的多样性指数次之; 凤蝶科的多样性指数均最低; 粉蝶科与弄蝶科的多样性指数居中, 且粉蝶科仅物种丰富度比弄蝶科高(表1)。

2.2 不同海拔蝴蝶群落多样性变化

不同海拔区域蝴蝶群落多样性有明显的差异。在1,000–2,000 m的中海拔地区观测到106种蝴蝶, 其物种丰富度、Shannon指数和Simpson指数均最高(表2), 说明该海拔范围内蝴蝶物种丰富, 多样性最

表1 云南高黎贡山地区蝴蝶群落多样性指数(平均值 ± 标准误)

Table 1 Diversity indices of butterfly communities in Gaoligong region of Yunnan (mean ± SE)

科名 Family	属数 No. of genus	个体数 No. of individuals	物种丰富度 Species richness	Shannon指数 Shannon index	Simpson指数 Simpson index
粉蝶科 Pieridae	10	945	23 ± 3.39	9.03 ± 0.34	6.05 ± 0.26
凤蝶科 Papilionidae	5	129	10 ± 3.72	4.13 ± 0.52	2.57 ± 0.30
灰蝶科 Lycaenidae	29	416	44 ± 17.86	20.09 ± 1.34	13.67 ± 0.94
蛱蝶科 Nymphalidae	31	549	63 ± 12.20	26.25 ± 1.66	15.50 ± 1.06
弄蝶科 Hesperidae	10	16	11 ± 7.79	10.04 ± 5.73	9.14 ± 6.18

表2 云南高黎贡山地区不同海拔、生境和季节蝴蝶群落的多样性(平均值 ± 标准误)

Table 2 Diversity indices of butterfly communities in different altitudes, habitats and seasons in Gaoligong region of Yunnan (mean ± SE)

因素 Factors		个体数 No. of individuals	物种丰富度 Species richness	Shannon指数 Shannon index	Simpson指数 Simpson index
海拔 Altitude (m)	< 1,000	887	63 ± 26.54	17.46 ± 1.08	8.13 ± 0.52
	1,000–2,000	1,020	106 ± 20.89	40.59 ± 1.90	21.87 ± 1.44
	> 2,000	148	38 ± 10.97	21.93 ± 2.77	14.11 ± 2.12
生境 Habitat	保护区 Reserve	375	83 ± 19.93	45.81 ± 3.37	30.07 ± 2.49
	边缘交错带 Ecotone	659	80 ± 9.68	38.44 ± 1.92	23.88 ± 1.43
	农业种植区 Farm	1,021	75 ± 30.83	22.25 ± 1.02	11.59 ± 0.73
季节 Season	2019秋季 Autumn	977	99 ± 38.64	28.00 ± 1.54	12.64 ± 0.88
	2020春季 Spring	271	49 ± 5.29	19.11 ± 1.93	8.66 ± 1.10
	2020夏季 Summer	338	42 ± 11.67	18.10 ± 1.36	10.62 ± 1.07
	2020秋季 Autumn	469	67 ± 11.62	38.16 ± 2.09	26.70 ± 1.73

高。在2,000–3,000 m的高海拔区域, 调查到的蝴蝶种类和个体数最少, 但其Shannon指数和Simpson指数大小均居中; 而在海拔1,000 m以下, 除了物种丰富度较高外, Shannon指数和Simpson指数均最低(图1)。从 β 多样性的空间分布格局看, 低海拔地区观测到的种类明显聚集, 与高海拔地区空间上分离, 少有重叠, 仅在低海拔区观测到的有达摩凤蝶(*Papilio demoleus*)、优越斑粉蝶(*Delias hyparete*)、凯丽藤灰蝶(*Tarucus callinara*)等24种; 高海拔地区观测到的种类空间上分散, 仅分布于高海拔地区的有迷纹黛眼蝶(*Lethe maitrya*)、黑绢斑蝶(*Parantica melanea*)、华山黛眼蝶(*Lethe serbonis*)等19种。分布于中海拔区域的蝴蝶一部分种类向下与低海拔区域的物种交叉分布, 另有部分蝴蝶种类向上与高海拔区域的物种重叠分布, 能观测到多尾凤蝶(*Bhutanitis lidderdalii*)和方裙褐蛱蝶(*Abisara freda*)等珍稀蝶类, 也能观察到橙黄豆粉蝶(*Colias fieldii*)和柑橘凤蝶(*Papilio xuthus*)等农业害虫。

2.3 不同生境蝴蝶群落多样性的变化

在高黎贡山保护区、边缘交错带和农业种植区三类生境中, 蝴蝶多样性组成有显著差异, 保护区中物种丰富度、Shannon指数和Simpson指数均最高; 边缘交错带3个多样性指数大小居中; 农业种植区个体数量最多, 但各多样性指数均最低(表2)。 β 多样性空间分布格局显示: 农业种植区观测到的种类分布较集中, 保护区和边缘交错带的蝴蝶种类分布较散; 农业种植区和保护区中的蝴蝶种类很少有重叠, 边缘交错带则与其他两种生境中蝴蝶有部分交叉、重叠分布(图1)。不同生境均有特有的蝴蝶种类, 如保护区中有百娆灰蝶(*Arhopala bazala*)、依彩灰蝶(*Heliophorus eventa*)、黑绢斑蝶等40种; 边缘交错区中有幽矍眼蝶(*Ypthima conjuncta*)、拟稻眉眼蝶(*Mycalesis francisca*)、幻紫斑蛱蝶(*Hypolimnas bolina*)等24种; 农业种植区有鹿灰蝶(*Loxura atymnus*)、优越斑粉蝶、黄裳眼蛱蝶(*Junonia hierta*)等29种。

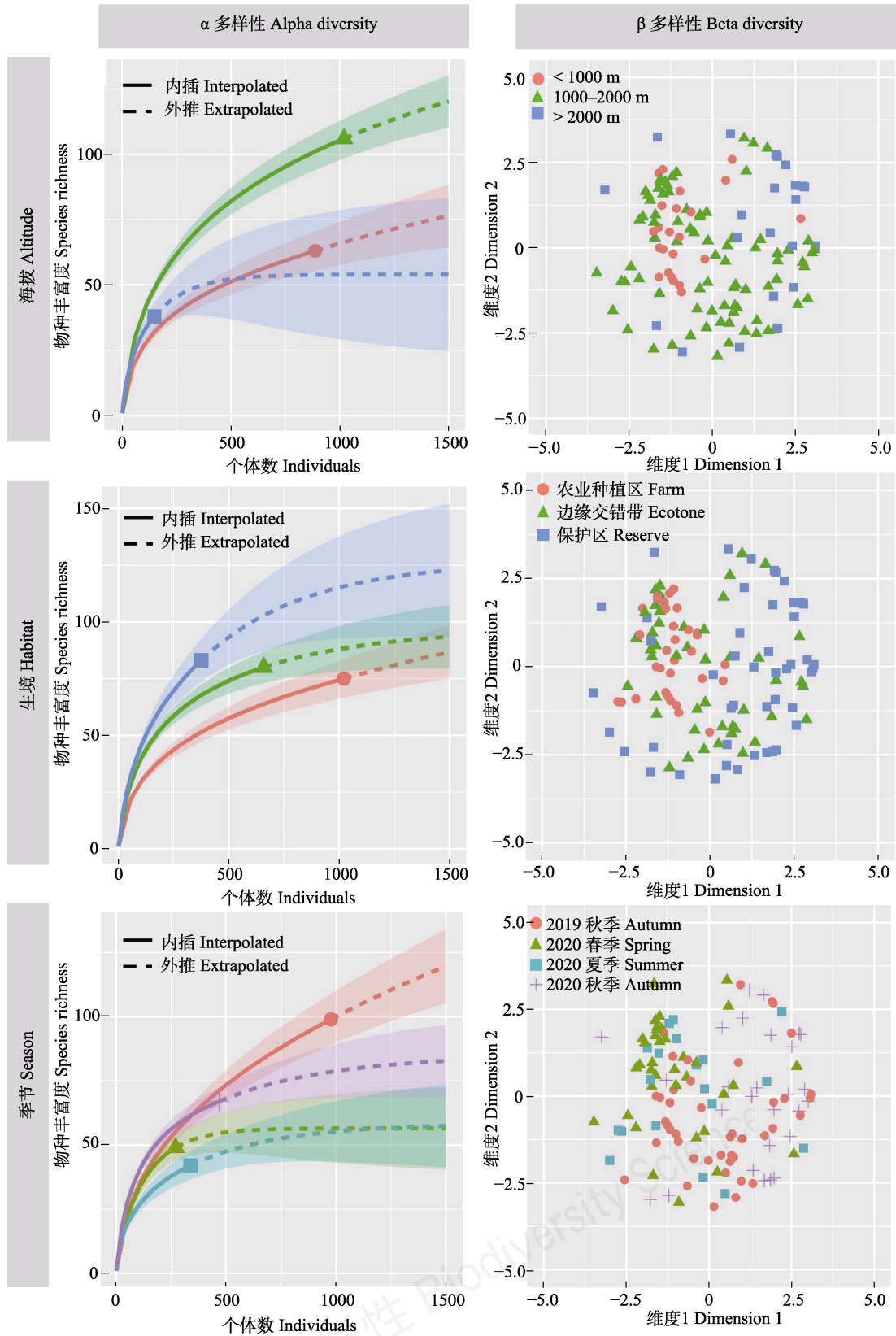


图1 高黎贡山地区不同海拔、生境、季节蝴蝶群落 α 和 β 多样性

Fig. 1 Alpha and beta diversity patterns of butterfly communities among different altitudes, habitats, seasons in Gaoligong region

2.4 不同季节蝴蝶群落多样性的变化

春季调查到49种蝴蝶,但个体数量最少;夏季降雨较多,种数最少,个体数较多;2019和2020年两年秋季调查到的蝴蝶种类和数量都最多。总体上秋季蝴蝶群落的物种丰富度、Shannon指数和Simpson指数均最高;春季物种丰富度和Shannon指数次之,夏季仅Simpson指数比春季高,显示夏季优势种的数量较多(表2)。从 β 多样性的空间分布格局看,秋季各点明显分散,季节内物种分布重叠度高,并且与春、夏季的蝴蝶种类少有重叠。春、夏季的蝴蝶种类交叉分布,没有明显的分离(图1)。仅在春季观测到的蝴蝶有尖角黄粉蝶(*Eurema laeta*)、鹤顶粉蝶(*Hebomoia glaucippe*)、锯灰蝶(*Orthomiella pontis*)等14种;夏季发生的蝴蝶种类与春季或秋季重叠;在秋季共观测到蝴蝶128种,只出现在秋季的有81种,两年秋季观察到90种不同的蝴蝶。结果表明蝴蝶群落多样性不仅呈现季节间差异,也存在季节内变化(表2)。

2.5 不同海拔、生境和季节蝴蝶群落的相似性分析

在不同海拔、生境和季节中,一些适应性强、分布广的种类可重叠分布;3个海拔梯度中共享的蝴蝶种类有小环蛱蝶(*Neptis sappho*)、波蛱蝶(*Ariadne ariadne*)、翠蓝眼蛱蝶(*Junonia orithya*)、异型紫斑蝶(*Euploea mulciber*)和东方菜粉蝶(*Pieris canidia*)5种;其中在低海拔和中海拔共享有37种蝴蝶,中海拔和高海拔地区共享17种蝴蝶,低海拔和高海拔地区仅共享7种蝴蝶。不同海拔蝴蝶群落相似性系数分别是低中海拔间0.28、低高海拔间0.07,以及中高海拔间0.13,结果显示在不同海拔梯度上虽然共享部分蝴蝶种类,但群落之间极不相似。

在高黎贡山自然保护区、边缘交错带及农业种植区三种生境中共享29种蝴蝶,其中边缘交错带与农业种植区共享的物种数最多,为44种,保护区和边缘交错带共享物种数为41种,保护区和农业种植区共享31种。蝴蝶群落相似性系数分别是保护区和边缘交错带间0.34、保护区和农业种植区间0.24,以及边缘交错带和农业种植区间0.40,不同生境虽共享部分蝴蝶种类,但群落不相似。

春、夏和秋三个季节均观察到的蝴蝶有波蛱蝶、直纹蛱蝶(*Araschnia prorsoides*)、波蛱蝶(*Zemeros flegyas*)、菜粉蝶(*Pieris rapae*)、橙粉蝶(*Ixias pyrene*)、达摩凤蝶、大绢斑蝶(*Parantica sita*)、

东方菜粉蝶、黄带褐蛱蝶(*Abisara fylla*)、宽边黄粉蝶(*Eurema hecabe*)、亮灰蝶(*Lampides boeticus*)、迁粉蝶(*Catopsilia pomona*)、银纹尾蛱蝶(*Dodona eugenes*)、玉斑凤蝶(*Papilio helenus*)、云粉蝶(*Pontia edusa*)、珍贵妩灰蝶(*Udara dilecta*)和酢浆灰蝶(*Pseudozizeeria maha*)17种。春季和夏季共享蝴蝶21种,群落相似性系数为0.30;春季和秋季共享蝴蝶33种,夏季和秋季共享31种,群落相似性系数分别为0.23和0.22;两个秋季之间共享蝴蝶38种,群落相似性系数为0.30;虽共享部分种类,但季节间和季节内蝴蝶群落均不相似。

总体上,不同海拔、生境、季节间和季节内蝴蝶群落组成有各自特点,共享物种有限,群落相似性低。

2.6 高黎贡山地区蝴蝶濒危、保护等级评估

参照《中国物种红色名录(第三卷):无脊椎动物》(汪松和解焱,2005),对分布于高黎贡山地区的488种蝴蝶进行濒危、保护等级评估,共有67个保护物种,其中易危(VU)种17种、近危(NT)种50种(附录4)。本次研究观测到的151种蝴蝶中,易危3种,即多尾凤蝶、华山黛眼蝶和西岫黛眼蝶(*Lethe sidonis*);近危物种9种,即金裳凤蝶(*Troides aeacus*)、红秃尾蛱蝶(*Dodona adonira*)、大斑尾蛱蝶(*D. egeon*)、方裙褐蛱蝶、连斑矍眼蝶(*Ypthima sakra*)、迷纹黛眼蝶、圣母黛眼蝶(*Lethe cybele*)、隐条斑粉蝶(*Delias subnubila*)和鹤顶粉蝶。其中,多尾凤蝶、金裳凤蝶和喙凤蝶(*Teinopalpus imperialis*)被列为国家二级重点保护野生动物(见2021年2月国家林业和草原局、农业农村部发布的《国家重点保护野生动物名录》),高黎贡山地区记录有喙凤蝶分布,但本研究未观测到。

3 讨论

高黎贡山地区高山峡谷的独特景观、立体的气候、微生境分化和地理隔离孕育了该地区丰富的物种多样性(Boufford, 2014; Xing & Ree, 2017)。本研究首先梳理出分布于高黎贡山地区的已记录蝴蝶461种,加上本次调查新增的27种,使该地区已知蝴蝶种数达488种。此外,该地区不仅蝴蝶种类丰富,还分布着一些濒危、保护的物种。野外调查结果显示位于1,000–2,000 m的中海拔区域蝴蝶多样性最高,保护区内有较高的物种多样性,秋季观测到的

蝴蝶多样性最高。 α 多样性物种丰富度抽样曲线表明:在不同海拔、生境和季节中继续抽样,还可以观测到更多的蝴蝶种类,在多样性高的中海拔区域、保护区和秋季还可观测到更多种类;而在低温的高海拔地区、干扰程度高的农业种植区和多雨的夏季继续调查到的蝴蝶种类相对有限。从时空分布格局上看,不同海拔、生境、季节间和季节内的蝴蝶群落,虽共享部分种类,但物种组成差异大,群落相似性低。研究结果阐明了高黎贡山地区蝴蝶的物种多样性,及其群落随海拔、生境和季节变化的模式,可为该地区物种多样性监测和保护提供科学依据。





蝴蝶作为生态系统中的重要类群,对环境和气候变化响应敏感,作为指示物种已被广泛研究(Lawton et al, 1998; Heikkinen et al, 2010; Herrando et al, 2016)。山地隆起假说提出在山地隆升过程所产生的生境破碎化促进了生物多样性的分化(Xing & Ree, 2017),而海拔被认为是影响生物多样性的主要因素(Gallou et al, 2017),在山地生态系统中海拔也是塑造蝴蝶群落组成的重要因子,沿海拔梯度物种丰富度呈现3种模式:递增、递减或中海拔高峰(Rahbek, 2004);在东喜马拉雅地区的研究结果表明随海拔升高,蝴蝶多样性降低(Acharya & Vijayan, 2015);在新疆天山北麓东段790–2,112 m范围内,蝴蝶多样性随海拔升高而增加(徐志峰等, 2020);在阿尔卑斯山地区蝴蝶种群随海拔升高先增加,到1,900 m后急剧下降(Gallou et al, 2017)。本研究在高黎贡山地区的中海拔地区观测到的蝴蝶多样性最高,支持中海拔多样性高峰模式。生境及人类活动干扰对蝴蝶多样性的影响已被广泛关注,通常生境较好的保护区有较高的物种多样性,人类干扰大的生境不但种类减少,群落结构也简单化(Miao et al, 2020; 房丽君等, 2020)。在农田景观格局中,农林交错带由于较高的环境异质性,被认为是物种多样性的庇护所,有较高的生物多样性(Lourenço et al, 2019)。然而,高黎贡山地区森林覆盖率高,保护区范围大,农业种植区面积小,整体上保护区物种多样性最高,蝴蝶类群也如此。其农林交错带主要位于中海拔偏下段,物种多样性表现并不高。此外,有研究报道蝴蝶群落组成也随季节变化,但不同分布区呈现不同的模式(Narendra & Varsha, 2014; 黄敦元等, 2020); 本研究表明两个秋季调查到的蝴蝶

物种多样性均高,而且继续监测还能观察到更多物种。这可能与高黎贡山地区中、高海拔的气候春季回暖慢、夏季雨水多相关。此外,两个秋季调查到的蝴蝶群落多样性也存在差异,可能受年际间气候波动或抽样强度影响。从蝴蝶物种的时空分布格局来看,不同海拔、生境和季节群落结构不相似,说明该区域蝴蝶物种发生有自身特点,可能与植被类型、温度耐受性等密切相关,值得深入研究。

高黎贡山地区已知有488种蝴蝶,根据《中国物种红色名录(第三卷):无脊椎动物》(汪松和解焱, 2005)及2021年2月国家林业和草原局、农业农村部发布的《国家重点保护野生动物名录》进行评估,有67种濒危物种和3种二级保护野生动物,本研究仅观测到12种,二级保护的喙凤蝶尚未观测到,需加强监测力度和持续时间。根据该区域特点,建议加强对保护区的管理,减少人类活动,维持稳定的栖息环境,有利于保护蝴蝶物种多样性;在中海拔人类活动地区,减少次生林和混合林间林下经济作物的干扰,促进自然恢复或增加环境异质性,使交错带成为保护区物种可渗透、农业区物种可回迁、庇护物种多样性的场所。在农业种植区,倡导实施绿色生态种植,合理使用农药,减少环境污染,才能有效保护物种多样性。

致谢:感谢云南高黎贡山国家级自然保护区保山和怒江管理局、保山学院及中国科学院昆明动物研究所博物馆对本项工作的大力支持!

ORCID

易浪  <https://orcid.org/0000-0002-8293-4522>
董亚坤  <https://orcid.org/0000-0002-6682-9706>
苗白鸽  <https://orcid.org/0000-0003-0947-1602>
彭艳琼  <https://orcid.org/0000-0002-7453-9119>

参考文献

- Acharya BK, Vijayan L (2015) Butterfly diversity along the elevation gradient of eastern Himalaya, India. *Ecological Research*, 30, 909–919.
- Agarwala BK, Majumder J (2020) Butterfly diversity assessment in protected areas in Tripura, north eastern India. *Proceedings of the Zoological Society*, 73, 68–81.
- Arya MK, Dayakrishna, Verma A (2020) Patterns in distribution of butterfly assemblages at different habitats of Corbett Tiger Reserve, Northern India. *Tropical Ecology*, 61, 180–186.

- Baselga A (2013) Separating the two components of abundance-based dissimilarity: Balanced changes in abundance vs. abundance gradients. *Methods in Ecology and Evolution*, 4, 552–557.
- Basset Y, Barrios H, Ramirez JA, Lopez Y, Coronado J, Perez F, Arizala S, Bobadilla R, Leponce M (2017) Contrasting the distribution of butterflies and termites in plantations and tropical forests. *Biodiversity and Conservation*, 26, 151–176.
- Boufford DE (2014) Biodiversity hotspot: China's Hengduan Mountains. *Arnoldia*, 72, 24–35.
- Chai ZZ, Wang DX (2016) A comparison of species composition and community assemblage of secondary forests between the birch and pine-oak belts in the mid-altitude zone of the Qinling Mountains, China. *PeerJ*, 4, e1900.
- Chao A, Chiu CH, Jost L (2014a) Unifying species diversity, phylogenetic diversity, functional diversity, and related similarity and differentiation measures through Hill numbers. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 45, 297–324.
- Chao A, Gotelli NJ, Hsieh TC, Sander EL, Ma KH, Colwell RK, Ellison AM (2014b) Rarefaction and extrapolation with Hill numbers: A framework for sampling and estimation in species diversity studies. *Ecological Monographs*, 84, 45–67.
- Chao A, Kubota Y, Zelený D, Chiu CH, Li CF, Kusumoto B, Yasuhara M, Thorn S, Wei CL, Costello MJ, Colwell RK (2020) Quantifying sample completeness and comparing diversities among assemblages. *Ecological Research*, 35, 292–314.
- Chen YX, Xiao ZS, Li M, Wang XW, He CX, He GP, Li HS, Shi SJ, Xiang ZF (2016) Preliminary survey for the biodiversity of mammal and bird using camera traps in the west slope of mid-section Mt. Gaoligong. *Acta Theriologica Sinica*, 36, 302–312. (in Chinese with English abstract) [陈奕欣, 肖治术, 李明, 王新文, 何臣相, 何贵品, 李海曙, 施顺金, 向左甫 (2016) 利用红外相机对高黎贡山中段西坡兽类和鸟类多样性初步调查. *兽类学报*, 36, 302–312.]
- Chettri N (2015) Distribution of butterflies along a trekking corridor in the Khangchendzonga Biosphere Reserve, Sikkim, Eastern Himalayas. *Conservation Science*, 3, 1–10.
- Deng M, Liao MW, Wang CB, Liao CQ, Kang ZJ, Ma FZ, Huang GH (2020) Influence of human disturbance on butterfly diversity in the Hupingshan National Nature Reserve. *Biodiversity Science*, 28, 931–939. (in Chinese with English abstract) [邓敏, 廖明玮, 王晨彬, 廖承清, 康祖杰, 马方舟, 黄国华 (2020) 人为干扰对壶瓶山国家级自然保护区蝴蝶物种多样性的影响. *生物多样性*, 28, 931–939.]
- DeVries PJ, Murray D, Lande R (1997) Species diversity in vertical, horizontal, and temporal dimensions of a fruit-feeding butterfly community in an Ecuadorian rainforest. *Biological Journal of the Linnean Society*, 62, 343–364.
- Dong DZ, Kavanaugh DH, Li H (2002) Butterfly resources of Nujiang Canyon in Yunnan. *Journal of Southwest Agricultural University*, 24, 289–292. (in Chinese with English abstract) [董大志, 大卫·卡凡诺, 李恒 (2002) 云南怒江峡谷的蝴蝶资源. *西南农业大学学报*, 24, 289–292.]
- Dumbacher JP, Miller J, Flannery ME, Yang XJ (2011) Avifauna of the Gaoligong Shan Mountains of western China: A hotspot of avian species diversity. *Ornithological Monographs*, 70, 30–63.
- Fang LJ, Zhang YJ, Xing XY (2020) Butterfly community structure and diversity in Qinling National Botanical Garden, China. *Biodiversity Science*, 28, 965–972. (in Chinese with English abstract) [房丽君, 张宇军, 邢小宇 (2020) 秦岭国家植物园蝴蝶群落结构与多样性. *生物多样性*, 28, 965–972.]
- Forister ML, McCall AC, Sanders NJ, Fordyce JA, Thorne JH, O'Brien J, Waetjen DP, Shapiro AM (2010) Compounded effects of climate change and habitat alteration shift patterns of butterfly diversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 107, 2088–2092.
- Gallou A, Baillet Y, Ficetola GF, Després L (2017) Elevational gradient and human effects on butterfly species richness in the French Alps. *Ecology and Evolution*, 7, 3672–3681.
- Gao G, Wang B, He CX, Luo X (2017) Biodiversity of birds and mammals in alpine habitat of Mt. Gaoligong, Lushui County, Yunnan. *Biodiversity Science*, 25, 332–339. (in Chinese with English abstract) [高歌, 王斌, 何臣相, 罗旭 (2017) 云南泸水高黎贡山高山生境的鸟兽多样性. *生物多样性*, 25, 332–339.]
- Habel JC, Segerer A, Ulrich W, Torchik O, Weisser WW, Schmitt T (2016) Butterfly community shifts over two centuries. *Conservation Biology*, 30, 754–762.
- Hamer KC, Hill JK, Mustaffa N, Benedick S, Sherratt TN, Chey VK, Maryati M (2005) Temporal variation in abundance and diversity of butterflies in Bornean rain forests: Opposite impacts of logging recorded in different seasons. *Journal of Tropical Ecology*, 21, 417–425.
- He Q, Feng XH, Wang XP, Chen HB, Yang F (2019) Diversity of butterflies in Liupanshan National Nature Reserves of Ningxia. *Journal of Plant Protection*, 46, 1301–1309. (in Chinese with English abstract) [贺奇, 冯新华, 王新谱, 陈红兵, 杨锋 (2019) 宁夏六盘山国家级自然保护区蝴蝶多样性调查. *植物保护学报*, 46, 1301–1309.]
- Heikkinen RK, Luoto M, Leikola N, Pöyry J, Settele J, Kudrna O, Marmion M, Fronzek S, Thuiller W (2010) Assessing the vulnerability of European butterflies to climate change using multiple criteria. *Biodiversity and Conservation*, 19, 695–723.
- Herrando S, Brotons L, Anton M, Páramo F, Villero D, Titeux

- N, Quesada J, Stefanescu C (2016) Assessing impacts of land abandonment on Mediterranean biodiversity using indicators based on bird and butterfly monitoring data. *Environmental Conservation*, 43, 69–78.
- Hill MO (1973) Diversity and evenness: A unifying notation and its consequences. *Ecology*, 54, 427–432.
- Hsieh TC, Ma KH, Chao A (2016) iNEXT: An R package for rarefaction and extrapolation of species diversity (Hill numbers). *Methods in Ecology and Evolution*, 7, 1451–1456.
- Huang DY, Huang SG, Wang JH, Li HY, Dou FY, Zhang K, Zhu XL, Ma FZ (2020) Diversity of butterfly communities in the Qiyunshan National Nature Reserve. *Biodiversity Science*, 28, 958–964. (in Chinese with English abstract) [黄敦元, 黄世贵, 王建皓, 李红英, 窦飞越, 张可, 朱祥龙, 马方舟 (2020) 齐云山国家级自然保护区蝴蝶群落多样性. *生物多样性*, 28, 958–964.]
- Kitahara M, Sei K (2001) A comparison of the diversity and structure of butterfly communities in semi-natural and human-modified grassland habitats at the foot of Mt. Fuji, central Japan. *Biodiversity and Conservation*, 10, 331–351.
- Kumar S, Simonson SE, Stohlgren TJ (2009) Effects of spatial heterogeneity on butterfly species richness in Rocky Mountain National Park, CO, USA. *Biodiversity and Conservation*, 18, 739–763.
- Lawton JH, Bignell DE, Bolton B, Bloemers GF, Eggleton P, Hammond PM, Hodda M, Holt RD, Larsen TB, Mawdsley NA, Stork NE, Srivastava DS, Watt AD (1998) Biodiversity inventories, indicator taxa and effects of habitat modification in tropical forest. *Nature*, 391, 72–76.
- Leingärtner A, Krauss J, Steffan-Dewenter I (2014) Species richness and trait composition of butterfly assemblages change along an altitudinal gradient. *Oecologia*, 175, 613–623.
- Li H, Li R (2020) *Plant Resources and Geography of the Gaoligong Mountains in Southeast Tibet*. Hubei Science Press, Wuhan. (in Chinese) [李恒, 李嵘 (2020) 高黎贡山植物资源与区系地理. 湖北科学出版社, 武汉.]
- Li XY, Yang YC, He ZS, Yang GJ (2020) Diversity of butterflies community and its environmental factors in Helan Mountain Nature Reserve, Ningxia. *Journal of Environmental Entomology*, 42, 660–673. (in Chinese with English abstract) [李欣芸, 杨益春, 贺泽帅, 杨贵军 (2020) 宁夏贺兰山自然保护区蝴蝶群落多样性及其环境影响因子. *环境昆虫学报*, 42, 660–673.]
- Liu C, Fischer G, Garcia FH, Yamane S, Liu Q, Peng YQ, Economo EP, Guénard B, Pierce NE (2020) Ants of the Hengduan Mountains: A new altitudinal survey and updated checklist for Yunnan Province highlight an understudied insect biodiversity hotspot. *ZooKeys*, 978, 1–171.
- Liu L (2016) Investigation of species of Pieridae insects and population dynamics of dominant species in Baihualing area of Gaoligong Mountain. *Journal of Baoshan University*, 35(5), 11–13. (in Chinese with English abstract) [刘莉 (2016) 高黎贡山百花岭地区粉蝶科昆虫种类及其优势种群动态调查. *保山学院学报*, 35(5), 11–13.]
- Liu L, Gao HP (2014) Preliminary investigation of butterfly species in mountain natural protection high Li. *Journal of Baoshan University*, 33(2), 10–17. (in Chinese with English abstract) [刘莉, 高焕平 (2014) 高黎贡山百花岭地区蝴蝶种类的初步调查. *保山学院学报*, 33(2), 10–17.]
- Lourenço GM, Soares GR, Santos TP, Dáttilo W, Freitas AVL, Ribeiro SP (2019) Equal but different: Natural ecotones are dissimilar to anthropic edges. *PLoS ONE*, 14, e0213008.
- Ma FZ, Xu HG, Chen MM, Tong WJ, Wang CB, Cai L (2018) Progress in construction of China Butterfly Diversity Observation Network (China BON-Butterflies). *Journal of Ecology and Rural Environment*, 34, 27–36. (in Chinese with English abstract) [马方舟, 徐海根, 陈萌萌, 童文君, 王晨彬, 蔡蕾 (2018) 全国蝴蝶多样性观测网络(China BON-Butterflies)建设进展. *生态与农村环境学报*, 34, 27–36.]
- Miao BG, Peng YQ, Yang DR, Kubota Y, Economo EP, Liu C (2020) Climate and land-use interactively shape butterfly diversity in tropical rainforest and savanna ecosystems of southwestern China. *Insect Science*, <https://doi.org/10.1111/1744-7917.12824>
- Myers N, Mittermeier RA, Mittermeier CG, da Fonseca GAB, Kent J (2000) Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, 403, 853–858.
- Narendra M, Varsha W (2014) Seasonal variation in diversity and abundance of butterfly at Sawanga Vithoba Lake area district Amravati, Maharashtra India. *Journal of Biological Sciences*, 14, 485–493.
- Nowicki P, Settele J, Henry PY, Woyciechowski M (2008) Butterfly monitoring methods: The ideal and the real world. *Israel Journal of Ecology and Evolution*, 54, 69–88.
- Oksanen J, Blanchet FG, Friendly M, Kindt R, Legendre P, McGlinn D, Minchin PR, O'Hara RB, Simpson GL, Solymos P, Stevens MH, Szoecs E, Wagner H (2019) *Vegan: Community Ecology Package*. R package version 2.5–7. <https://cran.r-project.org/web/packages/vegan/index.html>. (accessed on 2020-12-16)
- Ou XH, Yang CQ, Song JX, Xiong J (2005) Survey and analysis of butterfly diversity in Gaoligongshan National Nature Reserve. In: *Proceedings of the Sixth National Symposium on the Conservation and Sustainable Use of Biodiversity in China* (ed. Ma KP), pp. 178–187. Meteorological Press, Beijing. (in Chinese) [欧晓红, 杨春清, 宋劲忻, 熊江 (2005) 高黎贡山自然保护区蝶类多样性的调查与分析. 见: 第六届全国生物多样性保护与持续利用研讨会论文集(马克平主编), 178–187页. 气象出版社, 北京.]
- Pan XY, Liang D, Zeng W, Hu YM, Liang JC, Wang XW, Robinson SK, Luo X, Liu Y (2019) Climate, human disturbance and geometric constraints drive the elevational

- richness pattern of birds in a biodiversity hotspot in southwest China. *Global Ecology and Conservation*, 18, e00630.
- Prendergast JR, Eversham BC (1995) Butterfly diversity in Southern Britain: Hotspot losses since 1930. *Biological Conservation*, 72, 109–114.
- Rahbek C (2004) The role of spatial scale and the perception of large-scale species-richness patterns. *Ecology Letters*, 8, 224–239.
- Samways MJ (2005) *Insect Diversity Conservation*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Sánchez-Fernández J, Vilchez-Vivanco JA, Navarro FB, Castro-Rodríguez J (2020) Farming system and soil management affect butterfly diversity in sloping olive groves. *Insect Conservation and Diversity*, 13, 456–469.
- Sharma K, Acharya BK, Sharma G, Valente D, Pasimeni MR, Petrosillo I, Selvan T (2020) Land use effect on butterfly alpha and beta diversity in the Eastern Himalaya. *Ecological Indicators*, 110, 105605.
- Thomas JA (2005) Monitoring change in the abundance and distribution of insects using butterflies and other indicator groups. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 360, 339–357.
- Wang Q, Guo ZX, Li JB, Wang KB, Wu WW, Pu ET, Ma FZ, He CX (2020) Population dynamics and diversity of butterflies in Ailaoshan and Wuliangshan national nature reserves, Yunnan Province. *Biodiversity Science*, 28, 921–930. (in Chinese with English abstract) [王群, 郭志祥, 李进斌, 王凯博, 吴文伟, 浦恩堂, 马方舟, 何成兴 (2020) 云南哀牢山、无量山国家级自然保护区蝴蝶种群动态及多样性. *生物多样性*, 28, 921–930.]
- Wang S, Xie Y (2005) *China Species Red List (Vol III): Invertebrates*. Higher Education Press, Beijing. (in Chinese) [汪松, 解焱 (2005) 中国物种红色名录(第三卷): 无脊椎动物. 高等教育出版社, 北京.]
- Wu CS, Hsu YF (2017) *Butterflies of China*. Straits Publishing House, Fuzhou. (in Chinese) [武春生, 徐靖峰 (2017) 中国蝴蝶图鉴. 海峡书局, 福州.]
- Xing YW, Ree RH (2017) Uplift-driven diversification in the Hengduan Mountains, a temperate biodiversity hotspot. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 114, E3444–E3451.
- Xu ZF, Zhong W, Zhang DK, Hu HY (2020) Diversity of butterfly communities in Jimusaer County, Xinjiang. *Biodiversity Science*, 28, 993–1002. (in Chinese with English abstract) [徐志峰, 钟问, 张东康, 胡红英 (2020) 新疆吉木萨尔县蝴蝶群落多样性. *生物多样性*, 28, 993–1002.]
- Yang PZ, Zi LH, Liu SR (2016) *The Moths of Gaoligong Mountains*. Science Press, Beijing. (in Chinese) [杨平之, 资丽华, 刘淑蓉 (2016) 高黎贡山蛾类图鉴. 科学出版社, 北京.]

(责任编辑: 白明 责任编辑: 闫文杰)

附录 Supplementary Material

附录1 云南高黎贡山地区蝴蝶物种名录

Appendix 1 Species list of recorded butterflies in Gaoligong region of Yunnan
<https://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2020486-1.pdf>

附录2 云南高黎贡山地区127条蝴蝶调查样线分布图

Appendix 2 Distribution of 127 transects for butterfly survey in Gaoligong region of Yunnan
<https://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2020486-2.pdf>

附录3 云南高黎贡山地区观测到的蝴蝶物种分布格局

Appendix 3 Distribution pattern of investigated butterflies in Gaoligong region of Yunnan
<https://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2020486-3.pdf>

附录4 云南高黎贡山地区濒危、保护蝴蝶物种名录

Appendix 4 List of endangered and protected butterfly species in Gaoligong region of Yunnan
<https://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2020486-4.pdf>

附录1 云南高黎贡山地区蝴蝶物种名录

Appendix 1 Species list of recorded butterflies in Gaoligong region of Yunnan

科 Family	种类 Species	来源 Resources		
		文献 Literatures	馆藏标本* Specimens*	调查 Investigation
粉蝶科 Pieridae	完善绢粉蝶 <i>Aporia agathon</i>	2、3		
	普通绢粉蝶 <i>Aporia genestieri</i>	1		
	锯纹绢粉蝶 <i>Aporia goutellei</i>	1		
	利箭绢粉蝶 <i>Aporia harrietae</i>	1	b	
	小槲绢粉蝶 <i>Aporia hippia</i>	3		
	大翅绢粉蝶 <i>Aporia largeteaudi</i>	3		
	三黄绢粉蝶 <i>Aporia larraldei</i>	1、3		
	箭纹绢粉蝶 <i>Aporia procris</i>	3		
	兰姬尖粉蝶 <i>Appias lalage</i>	3		
	兰西尖粉蝶 <i>Appias lalassis</i>	1		
	灵奇尖粉蝶 <i>Appias lyncida</i>		a	
	迁粉蝶 <i>Catopsilia pomona</i>	1、2、3	ab	√
	青园粉蝶 <i>Cepora nadina</i>	3		√
	黑脉园粉蝶 <i>Cepora nerissa</i>	5、6	a	√
	橙黄豆粉蝶 <i>Colias fieldii</i>	1、2	b	√
	东亚豆粉蝶 <i>Colias poliographus</i>		a	
	红腋斑粉蝶 <i>Delias acalis</i>	2		√
	奥古斑粉蝶 <i>Delias agostina</i>	3		
	艳妇斑粉蝶 <i>Delias belladonna</i>	1、2、3		√
	优越斑粉蝶 <i>Delias hyparete</i>	3、5、6	a	√
	侧条斑粉蝶 <i>Delias lativitta</i>	1		
	内黄斑粉蝶 <i>Delias partrua</i>	1	a	
	报喜斑粉蝶 <i>Delias pasithoe</i>	3、5、6	a	√
	酒青斑粉蝶 <i>Delias sanaca</i>	1		
	隐条斑粉蝶 <i>Delias subnubila</i>			√
	黄裙斑粉蝶 <i>Delias wilemani</i>	3		
	黑角方粉蝶 <i>Dercas lycorias</i>	1	a	√
	橙翅方粉蝶 <i>Dercas nina</i>	3		
	檀方粉蝶 <i>Dercas verhuelli</i>	3	a	
	安迪黄粉蝶 <i>Eurema andersoni</i>			√
	槩黄粉蝶 <i>Eurema blanda</i>	2、5		√
	无标黄粉蝶 <i>Eurema brigitta</i>	3	ab	√
	宽边黄粉蝶 <i>Eurema hecabe</i>	2、3、5	ab	√
	尖角黄粉蝶 <i>Eurema laeta</i>	1、2	ab	√
	北黄粉蝶 <i>Eurema mandarina</i>			√
	圆翅钩粉蝶 <i>Gonepteryx amintha</i>	3	a	
	淡色钩粉蝶 <i>Gonepteryx aspasia</i>	3		
	鹤顶粉蝶 <i>Hebomoia glaucippe</i>	2、3	a	√

科 Family	种类 Species	来源 Resources		
		文献 Literatures	馆藏标本* Specimens*	调查 Investigation
	橙粉蝶 <i>Ixias pyrene</i>	3、5、6	ab	√
	妹粉蝶 <i>Mesapia peloria</i>	3		
	青粉蝶 <i>Pareronia valeria</i>	5		
	欧洲粉蝶 <i>Pieris brassicae</i>		a	√
	东方菜粉蝶 <i>Pieris canidia</i>	3	ab	√
	斑缘菜粉蝶 <i>Pieris deota</i>	5、6		
	杜贝粉蝶 <i>Pieris dubernardi</i>	5、6		
	黑纹粉蝶 <i>Pieris melete</i>	2	a	√
	暗脉菜粉蝶 <i>Pieris napi</i>		b	
	菜粉蝶 <i>Pieris rapae</i>	2、5、6	ab	√
	斯托粉蝶 <i>Pieris stotzneri</i>	1		
	云粉蝶 <i>Pontia edusa</i>	2、3、5、6	a	√
	锯粉蝶 <i>Prioneris thestylis</i>	2、3、1		
	飞龙粉蝶 <i>Talbotia naganum</i>	5、6		
凤蝶科 Papilionidae	多尾凤蝶 <i>Bhutanitis lidderdalii</i>	1	a	√
	麝凤蝶 <i>Byasa alcinous</i>	3		
	达摩麝凤蝶 <i>Byasa daemonius</i>	3		
	白斑麝凤蝶 <i>Byasa dasarada</i>	1、2	b	
	云南麝凤蝶 <i>Byasa hedistus</i>	1		
	纨绔麝凤蝶 <i>Byasa latreillei</i>	1、3、4	a	
	粗绒麝凤蝶 <i>Byasa nevillei</i>		a	
	突缘麝凤蝶 <i>Byasa plutonius</i>	1		
	多姿麝凤蝶 <i>Byasa polyeuctes</i>	1、2	a	√
	斑凤蝶 <i>Chilasa clytia</i>		b	
	宽带青凤蝶 <i>Graphium cloanthus</i>	1	a	
	青凤蝶 <i>Graphium sarpedon</i>	3	ab	√
	燕凤蝶 <i>Lamproptera curius</i>	3	b	
	褐钩凤蝶 <i>Meandrusa sciron</i>	4		
	褐斑凤蝶 <i>Papilio agestor</i>	1		
	红基美凤蝶 <i>Papilio alcmenor</i>	3		
	窄斑翠凤蝶 <i>Papilio arcturus</i>	1	a	
	碧凤蝶 <i>Papilio bianor</i>	1、3	a	√
	牛郎凤蝶 <i>Papilio bootes</i>	1		
	达摩凤蝶 <i>Papilio demoleus</i>	3	ab	√
	玉斑凤蝶 <i>Papilio helenus</i>	2、3	ab	√
	克里翠凤蝶 <i>Papilio krishna</i>	1		
	金凤蝶 <i>Papilio machaon</i>	1、2、3	a	
	宽带凤蝶 <i>Papilio nephelus</i>	3		
	巴黎翠凤蝶 <i>Papilio paris</i>	2、3	ab	√
	玉带凤蝶 <i>Papilio polytes</i>	1、3	a	√

科 Family	种类 Species	来源 Resources		
		文献 Literatures	馆藏标本* Specimens*	调查 Investigation
	蓝凤蝶 <i>Papilio protenor</i>	2、3、4	ab	
	柑橘凤蝶 <i>Papilio xuthus</i>	2、4	a	√
	斜纹绿凤蝶 <i>Pathysa agetes</i>	3		
	绿凤蝶 <i>Pathysa antiphates</i>	3		
	红绶绿凤蝶 <i>Pathysa nomius</i>	7		
	华夏剑凤蝶 <i>Pazala mandarinus</i>	1、3		
	圆翅剑凤蝶 <i>Pazala parus</i>	1		
	乌克兰剑凤蝶 <i>Pazala tamerlana</i>	3		
	喙凤蝶 <i>Teinopalpus imperialis</i>	1		
	金裳凤蝶 <i>Troides aeacus</i>	1	ab	√
	元首绢蝶 <i>Parnassius cephalus</i>	3		
	西猴绢蝶 <i>Parnassius simo</i>	3		
灰蝶科 Lycaenidae	钮灰蝶 <i>Acytolepis puspa</i>			√
	百娆灰蝶 <i>Arhopala bazala</i>			√
	驳灰蝶 <i>Bothrinia nebulosa</i>	7		
	散纹拓灰蝶 <i>Caleta elna</i>			√
	豹灰蝶 <i>Castalius rosimon</i>	2		√
	咖灰蝶 <i>Catochrysops strabo</i>	2		√
	熏衣琉璃灰蝶 <i>Celastrina argiola</i>	2		√
	华西琉璃灰蝶 <i>Celastrina hersilia</i>		b	
	薰琉璃灰蝶 <i>Celastrina lavendularis</i>		b	
	大紫琉璃灰蝶 <i>Celastrina oreas</i>	1、2		√
	韃玉灰蝶 <i>Celatoxia marginata</i>	1		√
	紫灰蝶 <i>Chilades lajus</i>			√
	曲纹紫灰蝶 <i>Chilades pandava</i>			√
	普紫灰蝶 <i>Chilades putli</i>			√
	吉蒲灰蝶 <i>Chliaria kina</i>	1、4		
	加布雷金灰蝶 <i>Chrysozephyrus kabrua</i>		b	
	喀巴利金灰蝶 <i>Chrysozephyrus kirbariensis</i>	1		
	帕金灰蝶 <i>Chrysozephyrus paona</i>	1		
	闪光金灰蝶 <i>Chrysozephyrus scintillans</i>	5		
	云南金灰蝶 <i>Chrysozephyrus yunnanensis</i>	1		
	尖翅银灰蝶 <i>Curetis acuta</i>	3、5	ab	√
	深山玳灰蝶 <i>Deudorix sylvana</i>	1		
	江崎灰蝶 <i>Esakiozephyrus icana</i>	1		
	棕灰蝶 <i>Euchrysops cnejus</i>	2		
	蓝灰蝶 <i>Everes argiades</i>		b	√
	长尾蓝灰蝶 <i>Everes lacturnus</i>	5		
	艳灰蝶 <i>Favonius orientalis</i>	1		
	美男彩灰蝶 <i>Heliophorus androcles</i>	1		√

科 Family	种类 Species	来源 Resources		
		文献 Literatures	馆藏标本* Specimens*	调查 Investigation
	古铜彩灰蝶 <i>Heliophorus brahma</i>	3	b	√
	依彩灰蝶 <i>Heliophorus eventa</i>	1		√
	浓紫彩灰蝶 <i>Heliophorus ila</i>	2、3	b	√
	摩来彩灰蝶 <i>Heliophorus moorei</i>	7	b	
	斜斑彩灰蝶 <i>Heliophorus phoenicoparyphus</i>	2		
	美丽彩灰蝶 <i>Heliophorus pulcher</i>	7		
	莎菲彩灰蝶 <i>Heliophorus saphir</i>	3		
	塔彩灰蝶 <i>Heliophorus tamu</i>	1		
	丽罕菜灰蝶 <i>Helleia li</i>	3		
	磐灰蝶 <i>Iwaseozephyrus mandara</i>	1		
	素雅灰蝶 <i>Jamides alecto</i>			√
	雅灰蝶 <i>Jamides bochus</i>	2		√
	亮灰蝶 <i>Lampides boeticus</i>	2	b	√
	细灰蝶 <i>Leptotes plinius</i>			√
	鹿灰蝶 <i>Loxura atymnus</i>	2、3		√
	红灰蝶 <i>Lycaena phlaeas</i>	7		
	穆灰蝶 <i>Monodontides musina</i>	1		
	黑灰蝶 <i>Niphanda fusca</i>	7		
	锯灰蝶 <i>Orthomiella pontis</i>	2		√
	白灰蝶 <i>Phengaris atroguttata</i>	1		
	多眼灰蝶 <i>Polyommatus eros</i>	7		
	疑波灰蝶 <i>Prosotas dubiosa</i>			√
	娜拉波灰蝶 <i>Prosotas nora</i>			√
	酢浆灰蝶 <i>Pseudozizeeria maha</i>	2	b	√
	红燕灰蝶 <i>Rapala iarbus</i>	2		
	东亚燕灰蝶 <i>Rapala micans</i>	1		
	点染燕灰蝶 <i>Rapala suffusa</i>	3		
	川滇洒灰蝶 <i>Satyrium fixseni</i>	1		
	山灰蝶 <i>Shijimia moorei</i>	7		
	生灰蝶 <i>Sinthusia chandrana</i>			√
	白生灰蝶 <i>Sinthusia virgo</i>	1		
	银线灰蝶 <i>Spindasis lohita</i>	7	b	√
	豆粒银线灰蝶 <i>Spindasis syama</i>	2、3、4	b	√
	白日双尾灰蝶 <i>Tajuria diaeus</i>	1		
	凯丽藤灰蝶 <i>Tarucus callinara</i>			√
	宽带玄灰蝶 <i>Tongeia amplifascia</i>	1		
	波太玄灰蝶 <i>Tongeia potanini</i>	1		
	珍贵妩灰蝶 <i>Udara dilecta</i>	3	b	√
	吉灰蝶 <i>Zizeeria karsandra</i>			√
	毛眼灰蝶 <i>Zizina otis</i>	2	b	√

科 Family	种类 Species	来源 Resources		
		文献 Literatures	馆藏标本* Specimens*	调查 Investigation
	长腹灰蝶 <i>Zizula hylax</i>			√
	曲带褐蛱蝶 <i>Abisara abnormis</i>	3		
	方裙褐蛱蝶 <i>Abisara freda</i>	3		√
	黄带褐蛱蝶 <i>Abisara fylla</i>	2、3	a	√
	白带褐蛱蝶 <i>Abisara fylloides</i>	3		√
	长尾褐蛱蝶 <i>Abisara neophron</i>	3、4	b	
	红秃尾蛱蝶 <i>Dodona adonira</i>		b	√
	黑燕尾蛱蝶 <i>Dodona deodata</i>	3		√
	秃尾蛱蝶 <i>Dodona dipoea</i>	1、2	b	√
	大斑尾蛱蝶 <i>Dodona egeon</i>	1、3	b	√
	银纹尾蛱蝶 <i>Dodona eugenes</i>	3	b	√
	白燕尾蛱蝶 <i>Dodona henrici</i>	3	b	
	高黎贡尾蛱蝶 <i>Dodona kaolinkon</i>	1		
	斜带缺尾蛱蝶 <i>Dodona ouida</i>	2		√
	喇嘛小蛱蝶 <i>Polycaena lama</i>	3		
	波蛱蝶 <i>Zemeros flegyas</i>	2、3、5	ab	√
蛱蝶科 Nymphalidae	婀蛱蝶 <i>Abrota ganga</i>	1		
	中华荨麻蛱蝶 <i>Aglais chinensis</i>	1	a	
	荨麻蛱蝶 <i>Aglais urticae</i>	2、3		
	印度紫蛱蝶 <i>Apatura ambica</i>	3		
	柳紫闪蛱蝶 <i>Apatura ilia</i>		b	
	紫闪蛱蝶 <i>Apatura iris</i>	3		
	大卫蜘蛱蝶 <i>Araschnia davidis</i>	1		
	曲纹蜘蛱蝶 <i>Araschnia doris</i>	7		
	直纹蜘蛱蝶 <i>Araschnia prorsoides</i>	3、5	ab	√
	绿豹蛱蝶 <i>Argynnis paphia</i>	5		
	斐豹蛱蝶 <i>Argyreus hyperbius</i>	7	ab	√
	老豹蛱蝶 <i>Argyronome laodice</i>	3	b	
	红老豹蛱蝶 <i>Argyronome rulsana</i>		b	
	波蛱蝶 <i>Ariadne ariadne</i>	3、5	a	√
	细纹波蛱蝶 <i>Ariadne merione</i>	2	a	
	双色带蛱蝶 <i>Athyma cama</i>	2、3、5		
	玉杵带蛱蝶 <i>Athyma jina</i>		b	√
	相思带蛱蝶 <i>Athyma nefte</i>			√
	虬眉带蛱蝶 <i>Athyma opalina</i>	1		√
	东方带蛱蝶 <i>Athyma orientalis</i>		a	
	玄珠带蛱蝶 <i>Athyma perius</i>	3		√
	六点带蛱蝶 <i>Athyma punctata</i>	1		
	奥蛱蝶 <i>Auzakia danava</i>	1、2		
	单银斑小豹蛱蝶 <i>Boloria euphrosyne</i>	3		

科 Family	种类 Species	来源 Resources		
		文献 Literatures	馆藏标本* Specimens*	调查 Investigation
	小豹蛱蝶 <i>Brenthis daphne</i>	3、5		
	绢蛱蝶 <i>Calinaga buddha</i>	1	b	
	大卫绢蛱蝶 <i>Calinaga davidis</i>	1	a	
	红锯蛱蝶 <i>Cethosia biblis</i>	2、5	ab	√
	白带锯蛱蝶 <i>Cethosia cyane</i>	2、3	a	
	姹蛱蝶 <i>Chalinga elwesi</i>	1、3		
	黄绢坎蛱蝶 <i>Chersonesia risa</i>			√
	银豹蛱蝶 <i>Childrena children</i>	2、3、5	ab	√
	幸运辘蛱蝶 <i>Cirrochroa tyche</i>	5	b	√
	网丝蛱蝶 <i>Cyrestis thyodamas</i>	3	a	
	青豹蛱蝶 <i>Damora sagana</i>	3、5		√
	电蛱蝶 <i>Dichorragia nesimachus</i>		a	
	明窗蛱蝶 <i>Dilipa fenestra</i>	5		
	窗蛱蝶 <i>Dilipa morgiana</i>		a	
	芒蛱蝶 <i>Euripus nyctelius</i>	3		
	矛翠蛱蝶 <i>Euthalia aconthea</i>	2、3		
	V纹翠蛱蝶 <i>Euthalia alpheda</i>	3		
	鹰翠蛱蝶 <i>Euthalia anosia</i>	3		
	渡带翠蛱蝶 <i>Euthalia duda</i>	7		
	玳瑁翠蛱蝶 <i>Euthalia francaiae</i>		b	
	窄带翠蛱蝶 <i>Euthalia insulae</i>	1		
	嘉翠蛱蝶 <i>Euthalia kardama</i>	3		
	白裙翠蛱蝶 <i>Euthalia lepidea</i>	3		
	红斑翠蛱蝶 <i>Euthalia lubentina</i>	3		
	黄铜翠蛱蝶 <i>Euthalia nara</i>	1、4	a	
	链斑翠蛱蝶 <i>Euthalia sahadeva</i>	5		
	小渡带翠蛱蝶 <i>Euthalia sakota</i>		a	
	西藏翠蛱蝶 <i>Euthalia thibetana</i>	3		
	灿福蛱蝶 <i>Fabriciana adippe</i>	3		
	蟾福蛱蝶 <i>Fabriciana nerippe</i>	3		
	爻蛱蝶 <i>Herona marathus</i>	3		
	蒺藜纹脉蛱蝶 <i>Hestina nama</i>	2、3	ab	√
	拟斑脉蛱蝶 <i>Hestina persimilis</i>	3		
	幻紫斑蛱蝶 <i>Hypolimnas bolina</i>	2、3	a	√
	金斑蛱蝶 <i>Hypolimnas missipus</i>	3、5		
	美眼蛱蝶 <i>Junonia almana</i>	7	b	√
	黄裳眼蛱蝶 <i>Junonia hierta</i>	3	b	√
	钩翅眼蛱蝶 <i>Junonia iphita</i>	7	b	√
	蛇眼蛱蝶 <i>Junonia lemonias</i>	3		√
	翠蓝眼蛱蝶 <i>Junonia orithya</i>	2、3、5	ab	√

科 Family	种类 Species	来源 Resources		
		文献 Literatures	馆藏标本* Specimens*	调查 Investigation
	琉璃蛱蝶 <i>Kaniska canace</i>	1、2、3		√
	黑角律蛱蝶 <i>Lexias dirtea</i>	3		
	戟眉线蛱蝶 <i>Limenitis homeyeri</i>	1	b	
	拟戟眉线蛱蝶 <i>Limenitis misuji</i>	1		
	残锷线蛱蝶 <i>Limenitis sulpitia</i>		ab	
	缕蛱蝶 <i>Litinga cottini</i>	1、3		
	拟缕蛱蝶 <i>Litinga mimica</i>	1		
	阿尔网蛱蝶 <i>Melitaea arcesia</i>	3		
	黑网蛱蝶 <i>Melitaea jezabel</i>	3		
	圆翅网蛱蝶 <i>Melitaea yuenty</i>	2、3	ab	
	环带迷蛱蝶 <i>Mimathyma ambica</i>	7		
	迷蛱蝶 <i>Mimathyma chevana</i>	1		
	穆蛱蝶 <i>Moduza procris</i>	3		
	重环蛱蝶 <i>Neptis alwina</i>	7		
	阿环蛱蝶 <i>Neptis ananta</i>	1		
	羚环蛱蝶 <i>Neptis antilope</i>	1		
	蛛环蛱蝶 <i>Neptis arachne</i>	1		
	矛环蛱蝶 <i>Neptis armandia</i>	1		
	折环蛱蝶 <i>Neptis beroe</i>	7		
	德环蛱蝶 <i>Neptis dejeani</i>	1、3	b	
	五段环蛱蝶 <i>Neptis divisa</i>	1		
	中环蛱蝶 <i>Neptis hylas</i>	2	b	√
	宽环蛱蝶 <i>Neptis mahendra</i>	1、3		
	玛环蛱蝶 <i>Neptis manasa</i>	1		
	弥环蛱蝶 <i>Neptis miah</i>	3、5	b	
	基环蛱蝶 <i>Neptis nashona</i>	3		
	娜环蛱蝶 <i>Neptis nata</i>	3		
	森环蛱蝶 <i>Neptis nemorum</i>	3		
	链环蛱蝶 <i>Neptis pryeri</i>		b	
	断环蛱蝶 <i>Neptis sankara</i>	1	a	
	小环蛱蝶 <i>Neptis sappho</i>	3	b	√
	娑环蛱蝶 <i>Neptis soma</i>		b	
	黄环蛱蝶 <i>Neptis themis</i>	1		
	泰环蛱蝶 <i>Neptis thestias</i>	1		
	云南环蛱蝶 <i>Neptis yunnana</i>	1		
	金环蛱蝶 <i>Neptis zaida</i>	1		
	金蟠蛱蝶 <i>Pantoporia hordoni</i>	3		
	丫纹伴蛱蝶 <i>Parasarpa dudu</i>		b	
	彩衣伴蛱蝶 <i>parasarpa hourberti</i>	1、3、4		
	西藏伴蛱蝶 <i>Parasarpa zayla</i>	1		√

科 Family	种类 Species	来源 Resources		
		文献 Literatures	馆藏标本* Specimens*	调查 Investigation
	丽蛱蝶 <i>Parthenos sylvia</i>	7		
	柱菲蛱蝶 <i>Phaedyma columella</i>	7		
	珐蛱蝶 <i>Phalanta phalantha</i>	2、3	ab	√
	银钩角蛱蝶 <i>Polygonia c-album</i>	3		
	黄钩蛱蝶 <i>Polygonia c-aureum</i>	3	b	
	凤尾蛱蝶 <i>Polyura arja</i>			√
	窄斑凤尾蛱蝶 <i>Polyura athamas</i>	3	a	
	针尾蛱蝶 <i>Polyura dolon</i>	3	a	
	大二尾蛱蝶 <i>Polyura eudamippus</i>	3		
	二尾蛱蝶 <i>Polyura narcaea</i>	3	a	
	秀蛱蝶 <i>Pseudergolis wedah</i>	1、2、3、5	ab	√
	罗蛱蝶 <i>Rohana parisatis</i>	3		
	大紫蛱蝶 <i>Sasakia charonda</i>	1		
	帅蛱蝶 <i>Sephisa chandra</i>	3		
	黄帅蛱蝶 <i>Sephisa princeps</i>	1		
	素饰蛱蝶 <i>Stibochiona nicea</i>	1、3		
	肃蛱蝶 <i>Sumalia daraxa</i>	2、3	a	
	冕豹盛蛱蝶 <i>Symbrenthia doni</i>	1		
	花豹盛蛱蝶 <i>Symbrenthia hypselis</i>	2		√
	散纹盛蛱蝶 <i>Symbrenthia lilaea</i>	2	ab	√
	绿裙玳蛱蝶 <i>Tanaecia julii</i>	3		
	猫蛱蝶 <i>Timelaea maculata</i>	5		
	彩蛱蝶 <i>Vagrans egista</i>	3		
	小红蛱蝶 <i>Vanessa cardui</i>	1、2、3	b	√
	大红蛱蝶 <i>Vanessa indica</i>	2、3、5	ab	√
	指名文蛱蝶 <i>Vindula arsinoe</i>	5		
	文蛱蝶 <i>Vindula erota</i>	2、3	a	√
	罗哈林眼蝶 <i>Aulocera loha</i>	4		
	细眉林眼蝶 <i>Aulocera merlina</i>	3		
	大型林眼蝶 <i>Aulocera padma</i>	2、3		√
	小型林眼蝶 <i>Aulocera sybillina</i>	3		
	箭纹粉眼蝶 <i>Callarge sagitta</i>	1		
	双瞳艳眼蝶 <i>Callerebia perocellata</i>	3		
	大艳眼蝶 <i>Callerebia suroia</i>	4	b	
	带眼蝶 <i>Chonala episcopalis</i>	3		
	胡塔斯带眼蝶 <i>Chonala huertasae</i>	1		
	棕带眼蝶 <i>Chonala praeusta</i>	1		
	多眼蝶 <i>Kirinia epaminondas</i>	7		
	安徒生黛眼蝶 <i>Lethe andersoni</i>	1、3		
	贝利黛眼蝶 <i>Lethe baileyi</i>	1		√

科 Family	种类 Species	来源 Resources		
		文献 Literatures	馆藏标本* Specimens*	调查 Investigation
	曲纹黛眼蝶 <i>Lethe chandica</i>	7		
	白带黛眼蝶 <i>Lethe confusa</i>	2、3	ab	√
	圣母黛眼蝶 <i>Lethe cybele</i>	7		√
	黛眼蝶 <i>Lethe dura</i>		b	√
	云纹黛眼蝶 <i>Lethe elwesi</i>	1		
	长纹黛眼蝶 <i>Lethe europa</i>	7		
	高帕黛眼蝶 <i>Lethe goalpara</i>	1		
	弋黛眼蝶 <i>Lethe gregoryi</i>	1		
	宽带黛眼蝶 <i>Lethe helena</i>	5		
	深山黛眼蝶 <i>Lethe hyrania</i>	1、2、3		√
	小云斑黛眼蝶 <i>Lethe jalaurida</i>	2		
	甘萨黛眼蝶 <i>Lethe kansa</i>		a	
	侧带黛眼蝶 <i>Lethe latiaris</i>	1		√
	僂僂黛眼蝶 <i>Lethe lisuae</i>	1		
	大纹竹眼蝶 <i>Lethe maitrya</i>	3		
	迷纹黛眼蝶 <i>Lethe maitrya</i>	1		√
	边纹黛眼蝶 <i>Lethe marginalis</i>	1		
	三楔黛眼蝶 <i>Lethe mekara</i>	3		
	米勒黛眼蝶 <i>Lethe moelleri</i>	1、3		
	锯纹黛眼蝶 <i>Lethe nicetas</i>	1		√
	玉山黛眼蝶 <i>Lethe niitakana</i>	3		
	滇缅黛眼蝶 <i>Lethe nosei</i>	4		
	比目黛眼蝶 <i>Lethe proxima</i>	3		
	波纹黛眼蝶 <i>Lethe rohria</i>	3	b	√
	华山黛眼蝶 <i>Lethe serbonis</i>			√
	西峒黛眼蝶 <i>Lethe sidonis</i>	1		√
	尖尾黛眼蝶 <i>Lethe sinorix</i>	2		
	素拉黛眼蝶 <i>Lethe sura</i>	1、3		
	腾冲黛眼蝶 <i>Lethe tengchongensis</i>	1		
	重瞳黛眼蝶 <i>Lethe trimacula</i>	5		
	厄目黛眼蝶 <i>Lethe umedai</i>	1		
	玉带黛眼蝶 <i>Lethe verma</i>	1、2、3	ab	√
	紫线黛眼蝶 <i>Lethe violaceopicta</i>	3		
	华西白眼蝶 <i>Melanargia leda</i>	7		
	暮眼蝶 <i>Melanitis leda</i>	1、2、3	b	√
	睇暮眼蝶 <i>Melanitis phedima</i>	3		
	蛇眼蝶 <i>Minois dryas</i>	7		
	拟稻眉眼蝶 <i>Mycalesis francisca</i>	1	a	√
	稻眉眼蝶 <i>Mycalesis gotama</i>			√
	霍氏眉眼蝶 <i>Mycalesis horsfieldi</i>	3		

科 Family	种类 Species	来源 Resources		
		文献 Literatures	馆藏标本* Specimens*	调查 Investigation
	珞巴眉眼蝶 <i>Mycalesis lepcha</i>	3		
	大理石眉眼蝶 <i>Mycalesis mamerta</i>	7	a	
	小眉眼蝶 <i>Mycalesis mineus</i>	2	b	√
	密纱眉眼蝶 <i>Mycalesis misenus</i>	1		√
	平顶眉眼蝶 <i>Mycalesis panthaka</i>	2	b	
	裴斯眉眼蝶 <i>Mycalesis perseus</i>	3		
	罕眉眼蝶 <i>Mycalesis suavolens</i>	1		
	田园荫眼蝶 <i>Neope agrestis</i>	1		
	阿芒荫眼蝶 <i>Neope armandii</i>	1		
	网纹荫眼蝶 <i>Neope christi</i>	3		
	蒙链荫眼蝶 <i>Neope muirheadii</i>	3	ab	
	金色荫眼蝶 <i>Neope niponica</i>	3		
	奥荫眼蝶 <i>Neope oberthueri</i>	1	b	
	普拉荫眼蝶 <i>Neope pulahina</i>	1		
	黑斑荫眼蝶 <i>Neope pulahoides</i>	1		
	黑翅荫眼蝶 <i>Neope serica</i>		a	
	拟网纹荫眼蝶 <i>Neope simulans</i>	3		
	丝链荫眼蝶 <i>Neope yama</i>	3		
	凤眼蝶 <i>Neorina partia</i>	2	a	
	岳眼蝶 <i>Orinoma damaris</i>	1		
	奥眼蝶 <i>Orsotriaena medus</i>	3		
	双瞳带眼蝶 <i>Pararge minuscula</i>	3		
	彩裳斑眼蝶 <i>Penthema darlisa</i>	1	b	
	黄网眼蝶 <i>Rhaphicera satrica</i>	1		
	矍眼蝶 <i>Ypthima baldus</i>	1	b	√
	中华矍眼蝶 <i>Ypthima chinensis</i>	2		√
	孔矍眼蝶 <i>Ypthima confusa</i>			√
	幽矍眼蝶 <i>Ypthima conjuncta</i>	2		√
	重光矍眼蝶 <i>Ypthima dromon</i>	3		
	台湾矍眼蝶 <i>Ypthima formosana</i>		b	
	福矍眼蝶 <i>Ypthima frontierii</i>	1		
	魔女矍眼蝶 <i>Ypthima medusa</i>	7		
	乱云矍眼蝶 <i>Ypthima megalomma</i>	2		
	小矍眼蝶 <i>Ypthima nareda</i>	7	b	
	融斑矍眼蝶 <i>Ypthima nikaea</i>		b	
	罕矍眼蝶 <i>Ypthima norma</i>	1		
	完璧矍眼蝶 <i>Ypthima perfecta</i>	7		
	连斑矍眼蝶 <i>Ypthima sakra</i>	1	b	√
	大波矍眼蝶 <i>Ypthima tappana</i>	1		√
	卓矍眼蝶 <i>Ypthima zodia</i>	1、2		√

科 Family	种类 Species	来源 Resources		
		文献 Literatures	馆藏标本* Specimens*	调查 Investigation
	金斑蝶 <i>Danaus chrysippus</i>	3		√
	虎斑蝶 <i>Danaus genutia</i>	3	ab	√
	黑虎斑蝶 <i>Danaus melanippus</i>	2		
	蓝点紫斑蝶 <i>Euploea midamus</i>	3		
	异型紫斑蝶 <i>Euploea mulciber</i>	2、3	ab	√
	绢斑蝶 <i>Parantica aglea</i>	3	ab	
	黑绢斑蝶 <i>Parantica melanea</i>	3	ab	√
	西藏绢斑蝶 <i>Parantica pedonga</i>	4		
	大绢斑蝶 <i>Parantica sita</i>	1、2	ab	√
	史氏绢斑蝶 <i>Parantica winhoei</i>		a	
	青斑蝶 <i>Tirumala limniace</i>	2		
	蓝青斑蝶 <i>Tirumala septentrionis</i>	7	a	√
	凤眼方环蝶 <i>Discophora sondaica</i>	2		
	灰翅串珠环蝶 <i>Faunis aerope</i>	1、3	b	
	白兜箭环蝶 <i>Stichophthalma fruhstorferi</i>	3		
	箭环蝶 <i>Stichophthalma howqua</i>	4		
	白袖箭环蝶 <i>Stichophthalma louisa</i>	3		
	斯巴达星箭环蝶 <i>Stichophthalma sparta</i>	1		
	棒纹喙蝶 <i>Libythea myrrha</i>	3		
	苎麻珍蝶 <i>Acraea issoria</i>	1、3、4、5	a	√
弄蝶科 Hesperiidae	紫斑锷弄蝶 <i>Aeromachus catocyanea</i>	1		
	紫点锷弄蝶 <i>Aeromachus kali</i>	1		
	黑锷弄蝶 <i>Aeromachus piceus</i>	1		
	黑点锷弄蝶 <i>Aeromachus propinquus</i>	1		
	黄斑弄蝶 <i>Ampittia dioscorides</i>	7		
	三黄斑弄蝶 <i>Ampittia trimacula</i>	1		
	尖翅弄蝶 <i>Badamia exclamationis</i>	1、3		
	双色舟弄蝶 <i>Barca bicolor</i>		a	
	橙翅伞弄蝶 <i>Bibasis jaina</i>	2		
	黄斑银弄蝶 <i>Carterocephalus alcinoides</i>	3		√
	斜带星弄蝶 <i>Celaenorrhinus aurivittatus</i>	3、5		
	同宗星弄蝶 <i>Celaenorrhinus consanguineus</i>	1		
	达娜达星弄蝶 <i>Celaenorrhinus dhanada</i>	1		
	尖翅星弄蝶 <i>Celaenorrhinus sumitra</i>	4		
	绿弄蝶 <i>Choaspes benjaminii</i>	3		√
	布窗弄蝶 <i>Coladenia buchananii</i>	1		
	黄窗弄蝶 <i>Coladenia laxmi</i>		b	
	窗弄蝶 <i>Coladenia maeniata</i>	1		
	黑弄蝶 <i>Daimio tethys</i>	1		
	黄斑蕉弄蝶 <i>Erionota torus</i>	2	b	

科 Family	种类 Species	来源 Resources		
		文献 Literatures	馆藏标本* Specimens*	调查 Investigation
	尖翅椰弄蝶 <i>Gangara lebadea</i>	3		
	匪夷捷弄蝶 <i>Gerosis phisara</i>	1		
	中华捷弄蝶 <i>Gerosis sinica</i>			√
	汉酩弄蝶 <i>Halpe handa</i>	1		
	无趾弄蝶 <i>Hasora anura</i>	1		
	纬带趾弄蝶 <i>Hasora vitta</i>	3		
	双带弄蝶 <i>Lobocla bifasciata</i>	1、3	a	
	曲纹带弄蝶 <i>Lobocla germana</i>	1		
	黄带弄蝶 <i>Lobocla liliana</i>		b	
	曲纹袖弄蝶 <i>Notocrypta curvifascia</i>	3		
	宽纹袖弄蝶 <i>Notocrypta feisthamelii</i>	1、2		
	菩提赭弄蝶 <i>Ochlodes bouddha</i>	3	b	
	黄赭弄蝶 <i>Ochlodes crataeis</i>	1		
	雪山赭弄蝶 <i>Ochlodes siva</i>	3		
	白斑赭弄蝶 <i>Ochlodes subhyalina</i>	3	b	
	西藏赭弄蝶 <i>Ochlodes thibetana</i>	1		
	奥弄蝶 <i>Ochus subvittatus</i>	1		
	角翅弄蝶 <i>Odontoptilum angulatum</i>			√
	幺纹稻弄蝶 <i>Parnara bada</i>		b	
	曲纹稻弄蝶 <i>Parnara ganga</i>		b	
	直纹稻弄蝶 <i>Parnara guttata</i>	2	b	
	印度谷弄蝶 <i>Pelopidas assamensis</i>	2		
	隐纹谷弄蝶 <i>Pelopidas mathias</i>			√
	中华谷弄蝶 <i>Pelopidas sinensis</i>	3		
	融纹孔弄蝶 <i>Polytremsis discreta</i>	1		
	台湾孔弄蝶 <i>Polytremsis eltola</i>	7	b	√
	微点孔弄蝶 <i>Polytremsis gotama</i>	1		
	松井孔弄蝶 <i>Polytremsis matsuii</i>	1		
	怒江孔弄蝶 <i>Polytremsis micropunctata</i>	1		
	孔子黄室弄蝶 <i>Potanthus confucius</i>	2		√
	曲纹黄室弄蝶 <i>Potanthus flavus</i>	1、2		
	锯纹黄室弄蝶 <i>Potanthus lydius</i>	7		
	玛拉黄室弄蝶 <i>Potanthus mara</i>	1		
	淡色黄室弄蝶 <i>Potanthus pallidus</i>		b	
	尖翅黄室弄蝶 <i>Potanthus palnia</i>			√
	拟粘弄蝶 <i>Pseudoborbo bevani</i>	1		
	黄襟弄蝶 <i>Pseudocoladenia dan</i>	7		√
	密带襟弄蝶 <i>Pseudocoladenia festa</i>	1		
	花弄蝶 <i>Pyrgus maculatus</i>	3		
	西藏飒弄蝶 <i>Satarupa zulla</i>	1		

科 Family	种类 Species	来源 Resources		
		文献 Literatures	馆藏标本* Specimens*	调查 Investigation
	斜带弄蝶 <i>Sebastomya dolopia</i>	1		
	暗缘虬弄蝶 <i>Sovia grahami</i>	1		√
	错缘虬弄蝶 <i>Sovia separata</i>	1		
	贝利陀弄蝶 <i>Thoressa baileyi</i>	1		
	凹瓣陀弄蝶 <i>Thoressa fusca</i>	1		
	无标陀弄蝶 <i>Thoressa pandita</i>	1		
	侏儒陀弄蝶 <i>Thoressa pedla</i>	1		
	赛陀弄蝶 <i>Thoressa serena</i>	1		
	白斑弄蝶 <i>Tsukiyamaia albimacula</i>	1		
	姜弄蝶 <i>Udaspes folus</i>	2		√

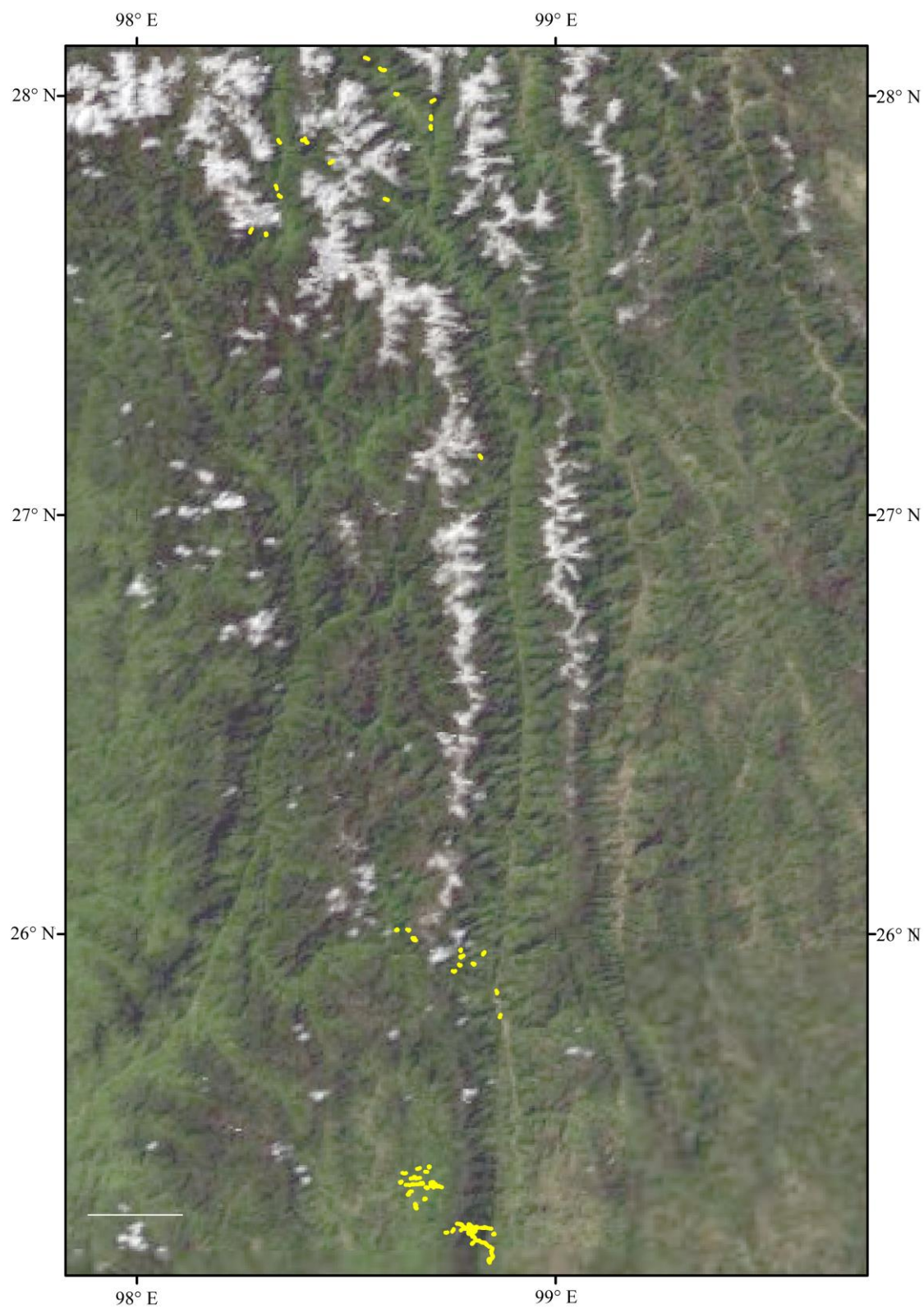
文献出处1–7见后面参考文献。*标本a代表保山学院馆藏标本, b代表昆明动物所馆藏标本, √代表本研究调查到的种类。

参考文献

- [1] Wu CS, Hsu YF (2017) *Butterflies of China*. Straits Publishing House, Fuzhou. (in Chinese) [武春生, 徐培峰 (2017) 中国蝴蝶图鉴. 海峡书局, 福州.]
- [2] Ou XH, Yang CQ, Song JX, Xiong J (2005) Survey and analysis of butterfly diversity in Gaoligongshan National Nature Reserve. In: *Proceedings of the Sixth National Symposium on the Conservation and Sustainable Use of Biodiversity in China* (ed. Ma KP), pp. 178–187. Meteorological Press, Beijing. (in Chinese) [欧晓红, 杨春清, 宋劲忻, 熊江 (2005) 高黎贡山自然保护区蝶类多样性的调查与分析. 见: 第六届全国生物多样性保护与持续利用研讨会论文集(马克平主编), 178–187页. 气象出版社, 北京.]
- [3] Dong DZ, Kavanaugh DH, Li H (2002) Butterfly resources of Nujiang Canyon in Yunnan. *Journal of Southwest Agricultural University*, 24, 289–292. (in Chinese with English abstract) [董大志, 大卫·卡凡诺, 李恒 (2002) 云南怒江峡谷的蝴蝶资源. 西南农业大学学报, 24, 289–292.]
- [4] Images Biodiversity Expedition, Gaoligong Nature Reserve Nujiang Administration in Yunnan (2016) *Manual of Natural Observation on Gaoligong Mountain in Nujian*. Encyclopedia of China Publishing House, Beijing. (in Chinese) [影像生物调查所(IBE), 云南高黎贡山国家级自然保护区怒江管理局 (2016) 怒江高黎贡山自然观察手册. 中国大百科全书出版社, 北京.]
- [5] Liu L, Gao HP (2014) Preliminary investigation of butterfly species in mountain natural protection high Li. *Journal of Baoshan University*, 33(2), 10–17. (in Chinese with English abstract) [刘莉, 高焕平 (2014) 高黎贡山百花岭地区蝴蝶种类的初步调查. 保山学院学报, 33(2), 10–17.]
- [6] Liu L (2016) Investigation of species of Pieridae insects and population dynamics of dominant species in Baihualing area of Gaoligong Mountain. *Journal of Baoshan University*, 35(5), 11–13. (in Chinese with English abstract) [刘莉 (2016) 高黎贡山百花岭地区粉蝶科昆虫种类及其优势种种群动态调查. 保山学院学报, 35(5), 11–13.]
- [7] Zhang PY (2011) *Ecological Photograph Handbook of Insects in Gaoligongshan*. Northeast Forestry University, Haerbin. (in Chinese) [张培毅 (2011) 高黎贡山昆虫生态图鉴. 东北林业大学出版社, 哈尔滨.]

附录2 云南高黎贡山地区127条蝴蝶调查样线分布图

Appendix 2 Distribution of 127 transects for butterfly survey in Gaoligong region of Yunnan



附录3 云南高黎贡山地区观测到的蝴蝶物种分布格局

Appendix 3 Distribution pattern of investigated butterflies in Gaoligong region of Yunnan

科名 Family	种类 Species	海拔 Altitude (m)			生境 Habitat			季节 Season			
		<1,000	1,000–2,000	> 2,000	保护区 Reservation	边缘交错带 Ecotone	农业种植区 Farm	2019 秋季	2020 春季	2020 夏季	2020 秋季
粉蝶科 Pieridae	迁粉蝶 <i>Catopsilia pomona</i>	√	√			√	√	√	√	√	√
	青园粉蝶 <i>Cepora nadina</i>	√				√			√		
	黑脉园粉蝶 <i>Cepora nerissa</i>	√	√			√	√		√	√	
	橙黄豆粉蝶 <i>Colias fieldii</i>		√				√		√		
	红腋斑粉蝶 <i>Delias acalis</i>		√			√		√			
	艳妇斑粉蝶 <i>Delias belladonna</i>		√		√			√			√
	优越斑粉蝶 <i>Delias hyparete</i>	√					√	√			
	报喜斑粉蝶 <i>Delias pasithoe</i>	√					√	√			
	隐条斑粉蝶 <i>Delias subnubila</i>		√		√			√			
	黑角方粉蝶 <i>Dercas lycorias</i>		√		√					√	
	安迪黄粉蝶 <i>Eurema andersoni</i>	√	√			√	√	√		√	√
	槩黄粉蝶 <i>Eurema blanda</i>	√	√		√	√	√	√		√	
	无标黄粉蝶 <i>Eurema brigitta</i>	√	√		√	√	√	√			√
	宽边黄粉蝶 <i>Eurema hecabe</i>	√	√		√	√	√	√	√	√	√
	尖角黄粉蝶 <i>Eurema laeta</i>		√			√	√		√		
	北黄粉蝶 <i>Eurema mandarina</i>		√				√				√
	鹤顶粉蝶 <i>Hebomoia glaucippe</i>	√	√		√	√			√		
	橙粉蝶 <i>Ixias pyrene</i>	√	√		√	√	√	√	√	√	√
	欧洲粉蝶 <i>Pieris brassicae</i>		√			√		√	√		
	东方菜粉蝶 <i>Pieris canidia</i>	√	√	√	√	√	√	√	√	√	√
	黑纹粉蝶 <i>Pieris melete</i>		√		√	√	√		√		√

科名 Family	种类 Species	海拔 Altitude (m)			生境 Habitat			季节 Season			
		<1,000	1,000–2,000	>2,000	保护区 Reservation	边缘交错带 Ecotone	农业种植区 Farm	2019 秋季	2020 春季	2020 夏季	2020 秋季
	菜粉蝶 <i>Pieris rapae</i>	√	√		√	√	√	√	√	√	√
	云粉蝶 <i>Pontia edusa</i>	√	√			√	√	√	√	√	√
凤蝶科	多尾凤蝶 <i>Bhutanitis lidderdalii</i>		√		√			√			√
Papilionidae	多姿麝凤蝶 <i>Byasa polyeuetes</i>		√				√		√		
	青凤蝶 <i>Graphium sarpedon</i>		√			√					√
	碧凤蝶 <i>Papilio bianor</i>	√	√		√	√	√	√		√	√
	达摩凤蝶 <i>Papilio demoleus</i>	√				√	√	√	√	√	
	玉斑凤蝶 <i>Papilio helenus</i>	√	√		√	√	√	√	√	√	
	巴黎翠凤蝶 <i>Papilio paris</i>		√		√	√		√			
	玉带凤蝶 <i>Papilio polytes</i>	√	√		√	√				√	
	柑橘凤蝶 <i>Papilio xuthus</i>	√	√			√	√	√			√
	金裳凤蝶 <i>Troides aeacus</i>		√		√	√	√	√		√	
灰蝶科	钮灰蝶 <i>Acytolepis puspa</i>		√	√	√	√		√		√	√
Lycaenidae	百娆灰蝶 <i>Arhopala bazala</i>			√	√			√			
	散纹拓灰蝶 <i>Caleta elna</i>	√					√	√			
	豹灰蝶 <i>Castalius rosimon</i>	√				√	√	√			√
	咖灰蝶 <i>Catochrysops strabo</i>	√	√		√	√	√	√		√	√
	琉璃灰蝶 <i>Celastrina argiola</i>		√			√	√			√	√
	大紫琉璃灰蝶 <i>Celastrina oreas</i>		√		√			√			
	韞玉灰蝶 <i>Celatoxia marginata</i>		√			√		√			
	紫灰蝶 <i>Chilades lajus</i>	√	√				√	√			
	曲纹紫灰蝶 <i>Chilades pandava</i>	√					√	√			
	普紫灰蝶 <i>Chilades putli</i>	√					√	√			

科名 Family	种类 Species	海拔 Altitude (m)			生境 Habitat			季节 Season				
		<1,000	1,000–2,000	>2,000	保护区 Reservation	边缘交错带 Ecotone	农业种植区 Farm	2019 秋季	2020 春季	2020 夏季	2020 秋季	
	尖翅银灰蝶 <i>Curetis acuta</i>			√	√							√
	蓝灰蝶 <i>Everes argiades</i>		√		√			√				
	美男彩灰蝶 <i>Heliophorus androcles</i>		√		√							√
	古铜彩灰蝶 <i>Heliophorus brahma</i>		√	√	√	√	√	√	√			√
	依彩灰蝶 <i>Heliophorus eventa</i>		√	√	√				√	√		
	浓紫彩灰蝶 <i>Heliophorus ila</i>		√		√	√		√		√		√
	素雅灰蝶 <i>Jamides alecto</i>	√					√	√				
	雅灰蝶 <i>Jamides bochus</i>	√					√	√				
	亮灰蝶 <i>Lampides boeticus</i>	√	√		√	√	√	√	√	√		√
	细灰蝶 <i>Leptotes plinius</i>	√				√	√	√		√		
	鹿灰蝶 <i>Loxura atymnus</i>	√	√				√	√				√
	锯灰蝶 <i>Orthomiella pontis</i>		√		√				√			
	疑波灰蝶 <i>Prosotas dubiosa</i>	√	√		√		√			√		
	娜拉波灰蝶 <i>Prosotas nora</i>	√					√			√		
	酢浆灰蝶 <i>Pseudozizeeria maha</i>	√	√		√	√	√	√	√	√		√
	生灰蝶 <i>Sinthusia chandrana</i>		√			√	√	√	√			
	银线灰蝶 <i>Spindasis lohita</i>	√				√			√			
	豆粒银线灰蝶 <i>Spindasis syama</i>		√		√							√
	凯丽藤灰蝶 <i>Tarucus callinara</i>	√				√						√
	珍贵妩灰蝶 <i>Udara dilecta</i>		√		√	√	√	√	√	√		
	吉灰蝶 <i>Zizeeria karsandra</i>	√	√		√	√	√	√	√			
	毛眼灰蝶 <i>Zizina otis</i>	√	√			√	√	√	√			√
	长腹灰蝶 <i>Zizula hylax</i>		√				√	√				

科名 Family	种类 Species	海拔 Altitude (m)			生境 Habitat			季节 Season			
		<1,000	1,000–2,000	>2,000	保护区 Reservation	边缘交错带 Ecotone	农业种植区 Farm	2019 秋季	2020 春季	2020 夏季	2020 秋季
	方裙褐蛱蝶 <i>Abisara freda</i>		√		√			√			
	黄带褐蛱蝶 <i>Abisara fylla</i>		√		√	√		√	√	√	√
	白带褐蛱蝶 <i>Abisara fylloides</i>	√					√	√			
	红秃尾蛱蝶 <i>Dodona adonira</i>			√	√			√			
	黑燕尾蛱蝶 <i>Dodona deodata</i>		√			√					√
	秃尾蛱蝶 <i>Dodona dipoea</i>		√		√			√			
	大斑尾蛱蝶 <i>Dodona egeon</i>			√	√						√
	银纹尾蛱蝶 <i>Dodona eugenes</i>		√	√	√	√	√	√	√	√	√
	斜带缺尾蛱蝶 <i>Dodona ouida</i>			√	√			√			
	波蛱蝶 <i>Zemeros flegyas</i>		√	√	√	√	√	√	√	√	√
蛱蝶科	直纹蜘蛱蝶 <i>Araschnia prorsoides</i>		√	√	√				√	√	√
Nymphalidae	斐豹蛱蝶 <i>Argyreus hyperbius</i>	√	√			√	√	√	√		
	波蛱蝶 <i>Ariadne ariadne</i>	√	√	√	√	√	√	√	√	√	√
	玉杵带蛱蝶 <i>Athyma jina</i>		√			√					√
	相思带蛱蝶 <i>Athyma nefte</i>		√			√					√
	虬眉带蛱蝶 <i>Athyma opalina</i>			√	√			√		√	
	玄珠带蛱蝶 <i>Athyma perius</i>	√					√	√			
	红锯蛱蝶 <i>Cethosia biblis</i>	√	√		√	√	√	√	√		√
	黄绢坎蛱蝶 <i>Chersonesia risa</i>	√					√				√
	银豹蛱蝶 <i>Childrena childreni</i>	√		√	√	√	√	√		√	√
	幸运辘蛱蝶 <i>Cirrochroa tyche</i>		√		√					√	
	青豹蛱蝶 <i>Damora sagana</i>		√				√				√
	蒺藜纹脉蛱蝶 <i>Hestina nama</i>		√			√		√			

科名 Family	种类 Species	海拔 Altitude (m)			生境 Habitat			季节 Season			
		< 1,000	1,000–2,000	> 2,000	保护区 Reservation	边缘交错带 Ecotone	农业种植区 Farm	2019 秋季	2020 春季	2020 夏季	2020 秋季
	幻紫斑蛱蝶 <i>Hypolimnas bolina</i>		√			√		√			
	美眼蛱蝶 <i>Junonia almana</i>	√		√	√	√			√		√
	黄裳眼蛱蝶 <i>Junonia hierta</i>	√	√				√	√	√		
	钩翅眼蛱蝶 <i>Junonia iphita</i>	√				√			√		
	蛇眼蛱蝶 <i>Junonia lemonias</i>	√					√	√			
	翠蓝眼蛱蝶 <i>Junonia orithya</i>	√	√	√	√	√	√		√	√	
	琉璃蛱蝶 <i>Kaniska canace</i>		√			√			√		
	中环蛱蝶 <i>Neptis hylas</i>	√	√			√	√	√	√		√
	小环蛱蝶 <i>Neptis sappho</i>	√	√	√	√	√	√	√	√		√
	西藏伴蛱蝶 <i>Parasarpa zayla</i>			√	√						√
	珧蛱蝶 <i>Phalanta phalantha</i>	√					√	√			
	凤尾蛱蝶 <i>Polyura arja</i>		√			√		√			
	秀蛱蝶 <i>Pseudergolis wedah</i>		√	√	√	√		√			√
	花豹盛蛱蝶 <i>Symbrenthia hypselis</i>		√		√			√			
	散纹盛蛱蝶 <i>Symbrenthia liaea</i>	√	√		√		√	√			√
	嵩青斑蝶 <i>Tirumala septentrionis</i>	√					√	√			
	小红蛱蝶 <i>Vanessa cardui</i>		√		√	√	√	√	√		
	大红蛱蝶 <i>Vanessa indica</i>		√			√			√		
	文蛱蝶 <i>Vindula erota</i>	√	√				√	√			
	大型林眼蝶 <i>Aulocera padma</i>			√	√			√			
	贝利黛眼蝶 <i>Lethe baileyi</i>			√	√			√			
	白带黛眼蝶 <i>Lethe confusa</i>		√	√		√					√
	圣母黛眼蝶 <i>Lethe cybele</i>			√	√			√			

科名 Family	种类 Species	海拔 Altitude (m)			生境 Habitat			季节 Season			
		<1,000	1,000–2,000	>2,000	保护区 Reservation	边缘交错带 Ecotone	农业种植区 Farm	2019 秋季	2020 春季	2020 夏季	2020 秋季
	黛眼蝶 <i>Lethe dura</i>			√	√			√			
	深山黛眼蝶 <i>Lethe insana</i>			√	√			√			
	侧带黛眼蝶 <i>Lethe latiaris</i>			√	√			√			
	迷纹黛眼蝶 <i>Lethe maitrya</i>			√	√			√			√
	锯纹黛眼蝶 <i>Lethe nicetas</i>			√	√			√			
	波纹黛眼蝶 <i>Lethe rohria</i>		√			√					√
	华山黛眼蝶 <i>Lethe serbonis</i>			√	√						√
	西峒黛眼蝶 <i>Lethe sidonis</i>			√	√						√
	玉带黛眼蝶 <i>Lethe verma</i>	√	√		√	√	√	√			√
	暮眼蝶 <i>Melanitis leda</i>		√				√				√
	拟稻眉眼蝶 <i>Mycalesis francisca</i>	√	√			√		√	√		√
	稻眉眼蝶 <i>Mycalesis gotama</i>		√		√						√
	小眉眼蝶 <i>Mycalesis mineus</i>		√		√						√
	密纱眉眼蝶 <i>Mycalesis misenus</i>		√	√	√	√					√
	矍眼蝶 <i>Ypthima balda</i>		√		√	√			√	√	
	中华矍眼蝶 <i>Ypthima chinensis</i>	√	√		√	√	√	√			
	孔矍眼蝶 <i>Ypthima confusa</i>		√	√	√	√	√	√			√
	幽矍眼蝶 <i>Ypthima conjuncta</i>		√			√		√			
	连斑矍眼蝶 <i>Ypthima sakra</i>		√	√	√	√		√		√	√
	大波矍眼蝶 <i>Ypthima tappana</i>		√		√						√
	卓矍眼蝶 <i>Ypthima zodia</i>		√			√		√			
	金斑蝶 <i>Danaus chrysippus</i>	√					√	√			
	虎斑蝶 <i>Danaus genutia</i>	√	√			√	√	√		√	

科名 Family	种类 Species	海拔 Altitude (m)			生境 Habitat			季节 Season			
		<1,000	1,000–2,000	>2,000	保护区 Reservation	边缘交错带 Ecotone	农业种植区 Farm	2019 秋季	2020 春季	2020 夏季	2020 秋季
	异型紫斑蝶 <i>Euploea mulciber</i>	√	√	√	√	√	√	√	√		
	黑绢斑蝶 <i>Parantica melanea</i>			√	√			√	√		
	大绢斑蝶 <i>Parantica sita</i>		√	√	√	√		√	√	√	√
	苧麻珍蝶 <i>Acraea issoria</i>		√		√	√	√	√			√
弄蝶科	黄斑银弄蝶 <i>Carterocephalus alcinoides</i>		√				√		√		
Hesperiidae	绿弄蝶 <i>Choaspes benjaminii</i>		√			√					√
	中华捷弄蝶 <i>Gerosis sinica</i>		√		√					√	
	角翅弄蝶 <i>Odontoptilum angulatum</i>		√		√						√
	隐纹谷弄蝶 <i>Pelopidas mathias</i>	√					√	√			
	台湾孔弄蝶 <i>Polytremis eltola</i>		√			√		√			
	孔子黄室弄蝶 <i>Potanthus confucius</i>		√		√				√		
	尖翅黄室弄蝶 <i>Potanthus palnia</i>		√				√				√
	黄襟弄蝶 <i>Pseudocoladenia dan</i>		√			√		√			
	暗缘虬弄蝶 <i>Sovia grahami</i>			√	√						√
	姜弄蝶 <i>Udaspes folus</i>	√					√	√			

√代表本研究在不同海拔、生境和季节中调查到的种类。

附录4 云南高黎贡山地区濒危、保护蝴蝶物种名录

Appendix 4 List of endangered and protected butterfly species in Gaoligong region of Yunnan

序号 Number	科 Family	种类 Species	拉丁名 Latin names	中国物种 红色名录 China Species Red List	国家重点保护 野生动物名 List of Key Protected Wild Animals in China	
1	粉蝶科	三黄绢粉蝶	<i>Aporia larraldei</i>	NT		
2	Pieridae	隐条斑粉蝶	<i>Delias subnubila</i>	NT		
3		黄裙斑粉蝶	<i>Delias wilemani</i>	NT		
4		鹤顶粉蝶	<i>Hebomoia glaucippe</i>	NT		
5		斑缘菜粉蝶	<i>Pieris deota</i>	NT		
6		锯粉蝶	<i>prioneris thestylis</i>	NT		
7		凤蝶科	多尾凤蝶	<i>Bhutanitis lidderdalii</i>	VU	二级
8	Papilionidae	麝凤蝶	<i>Byasa alcinous</i>	VU		
9		达摩麝凤蝶	<i>Byasa daemonius</i>	VU		
10		云南麝凤蝶	<i>Byasa hedistus</i>	VU		
11		纨裤麝凤蝶	<i>Byasa latreillei</i>	VU		
12		突缘麝凤蝶	<i>Byasa plutonius</i>	VU		
13		燕凤蝶	<i>Lamproptera curius</i>	NT		
14		窄斑翠凤蝶	<i>Papilio arcturus</i>	NT		
15		圆翅剑凤蝶	<i>Pazala parus</i>	NT		
16		乌克兰剑凤蝶	<i>Pazala tamerlana</i>	NT		
17		喙凤蝶	<i>Teinopalpus imperialis</i>	VU	二级	
18	金裳凤蝶	<i>Troides aeacus</i>	NT	二级		
19	灰蝶科	美丽彩灰蝶	<i>Heliophorus pulcher</i>	VU		
20	Lycaenidae	点染燕灰蝶	<i>Rapala suffusa</i>	NT		
21		曲带褐蚬蝶	<i>Abisara abnormis</i>	NT		
22		方裙褐蚬蝶	<i>Abisara freda</i>	NT		
23		红秃尾蚬蝶	<i>Dodona adonira</i>	NT		
24		大斑尾蚬蝶	<i>Dodona egeon</i>	NT		
25		喇嘛小蚬蝶	<i>Polycaena lama</i>	NT		
26		蛻蛻科	姹蛻蛻	<i>Chalinga elwesi</i>	NT	
27		Nymphalidae	窗蛻蛻	<i>Dilipa morgiana</i>	NT	
28	V纹翠蛻蛻		<i>Euthalia alpheda</i>	NT		
29	珙琅翠蛻蛻		<i>Euthalia francaie</i>	NT		
30	链斑翠蛻蛻		<i>Euthalia sahadeva</i>	NT		
31	缕蛻蛻		<i>Litinga cottini</i>	NT		
32	拟缕蛻蛻		<i>Litinga mimica</i>	NT		
33	德环蛻蛻		<i>Neptis dejeani</i>	NT		
34	五段环蛻蛻		<i>Neptis divisa</i>	NT		
35	森环蛻蛻		<i>Neptis nemorum</i>	VU		
36		泰环蛻蛻	<i>Neptis thestias</i>	VU		

序号 Number	科 Family	种类 Species	拉丁名 Latin names	中国物种 红色名录 China Species Red List	国家重点保护 野生动物名 List of Key Protected Wild Animals in China
37		云南环蛱蝶	<i>Neptis yunnana</i>	VU	
38		大紫蛱蝶	<i>Sasakia charonda</i>	NT	
39		细眉林眼蝶	<i>Aulocera merlina</i>	NT	
40		棕带眼蝶	<i>Chonala praeusta</i>	NT	
41		安徒生黛眼蝶	<i>Lethe andersoni</i>	NT	
42		圣母黛眼蝶	<i>Lethe cybele</i>	NT	
43		宽带黛眼蝶	<i>Lethe helena</i>	NT	
44		甘萨黛眼蝶	<i>Lethe kansa</i>	NT	
45		迷纹黛眼蝶	<i>Lethe maitrya</i>	NT	
46		玉山黛眼蝶	<i>Lethe niitakana</i>	VU	
47		华山黛眼蝶	<i>Lethe serbonis</i>	VU	
48		西峒黛眼蝶	<i>Lethe sidonis</i>	VU	
49		素拉黛眼蝶	<i>Lethe sura</i>	NT	
50		华西白眼蝶	<i>Melanargia leda</i>	NT	
51		珞巴眉眼蝶	<i>Mycalesis lepcha</i>	NT	
52		田园荫眼蝶	<i>Neope agrestis</i>	NT	
53		网纹荫眼蝶	<i>Neope christi</i>	NT	
54		黑斑荫眼蝶	<i>Neope pulahoides</i>	NT	
55		拟网纹荫眼蝶	<i>Neope simulans</i>	NT	
56		黄网眼蝶	<i>Rhaphicera satrica</i>	VU	
57		重光矍眼蝶	<i>Ypthima dromon</i>	VU	
58		台湾矍眼蝶	<i>Ypthima formosana</i>	VU	
59		融斑矍眼蝶	<i>Ypthima nikaea</i>	NT	
60		连斑矍眼蝶	<i>Ypthima sakra</i>	NT	
61		黑虎斑蝶	<i>Danaus melanippus</i>	NT	
62		西藏绢斑蝶	<i>Parantica pedonga</i>	NT	
63		白兜箭环蝶	<i>Stichophthalma fruhstorferi</i>	NT	
64	弄蝶科	橙翅伞弄蝶	<i>Bibasis jaina</i>	NT	
65	Hesperiidae	尖翅椰弄蝶	<i>Gangara lebadea</i>	NT	
66		曲纹带弄蝶	<i>Lobocla germana</i>	NT	
67		黄带弄蝶	<i>Lobocla liliana</i>	NT	

参照《中国物种红色名录(第三卷): 无脊椎动物》(汪松和解焱, 2005)核定的濒危等级: 近危 (Near Threatened, NT)、易危物种 (Vulnerable, VU), 以及2021年2月国家林业和草原局、农业农村部发布的《国家重点保护野生动物名录》评估保护级别。



•生物编目•

美国在华采集竹类植物标本的历史(1840–2010年)

吴仁武^{ID}, 南歆格^{ID}, 晏海^{ID}, 杨凡^{ID}, 史琰^{ID}, 包志毅^{ID*}

浙江农林大学风景园林与建筑学院, 杭州 311300

摘要: 植物标本采集是植物学研究的重要内容, 与植物引种密切相关。自19世纪以来, 美国植物采集者在全球尤其是中国进行了广泛的植物采集。在众多的植物类群中, 中国的竹类植物引起了美国采集者的极大关注, 并开展了大量调查研究和标本采集工作。研究美国植物采集者在中国采集竹类植物标本的历史, 对了解竹类植物从中国引种到美国的历史具有重要意义。本文基于国内外有关美国在华采集的竹类植物标本数据, 对其学名、采集地、采集人以及采集时间进行整理校对, 分析了美国采集者在华采集竹类植物标本的历史。结果表明: 1840–2010年, 美国在华共采集竹类植物标本960号2,238份, 隶属于25属120种(含变种和变型), 分别占中国竹类属和种数的73.5%和22.5%; 有45位(支)采集者(采集队), 在这些采集者中莫古礼最为重要; 采集地涉及20个省级行政区; 采集时间前后跨度约170年, 主要集中在20世纪上半叶。

关键词: 中国; 美国采集者; 竹类植物; 标本; 采集历史; 植物资源

吴仁武, 南歆格, 晏海, 杨凡, 史琰, 包志毅 (2021) 美国在华采集竹类植物标本的历史(1840–2010年). 生物多样性, 29, 960–970. doi: 10.17520/biods.2021029.

Wu RW, Nan XG, Yan H, Yang F, Shi Y, Bao ZY (2021) On the history of the bamboo specimen collection in China by American plant collectors (1840–2010). Biodiversity Science, 29, 960–970. doi: 10.17520/biods.2021029.

On the history of the bamboo specimen collection in China by American plant collectors (1840–2010)

Renwu Wu^{ID}, Xingge Nan^{ID}, Hai Yan^{ID}, Fan Yang^{ID}, Yan Shi^{ID}, Zhiyi Bao^{ID*}

College of Landscape Architecture, Zhejiang A&F University, Hangzhou 311300

ABSTRACT

Aim: Plant specimen collections are important for botany research and closely related with plant introductions. Studies show that American plant collectors had collected plants extensively worldwide, especially in China since the 19th century. Because of the ornamental value, cultural connotation, economic significance and ecological benefits, bamboo has become important for American plant collectors in China. Thus, it is essential to study the history of bamboo specimen collection in China by American plant collectors to understand the history of bamboo introduction in the United States from China.

Methods: In this study, we collected raw data with bamboo names, collector names, collection locations and dates from herbarium specimens. We corrected the scientific names of bamboo collected in China, reinvestigated the collection locations, collectors, and collection dates with the goal of investigating the history of bamboo specimens collected in China by American plant collectors.

Results: From 1840 to 2010, a total of 2,238 sheets and 960 numbers of bamboo specimens were collected in China, belonging to 25 genera (accounting for 73.5% of the genera in China) and 120 species (22.5% of the species in China, including several varieties and forms). These specimens were collected by 45 collectors and collection teams and were predominantly from 20 provincial administrative regions. Among the collectors, McClure was the most important one for bamboo specimen collection. This research spanned approximately 170 years, with the majority of research taking place in the first half of the 20th century.

Conclusions: This study objectively reviewed the history of bamboo specimens collected by American plant collectors in China and analyzed the relevant genera, species, collectors, collection locations, collection times, historical

收稿日期: 2021-01-19; 接受日期: 2021-03-12

基金项目: 浙江农林大学科研发展基金(2021FR030)和杭州市哲学社会科学规划课题(Z21JC079)

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: bao99928@188.com

background, and contributions from expeditions and collections. The collection history of bamboo specimens show that American plant collectors have made remarkable achievements in bamboo collection from China. The investigation and collection of Chinese bamboo by American plant collectors promoted several applications for bamboo in the United States. First, bamboo was found to be an excellent ornamental and economic plant species. Second, there was an increased promotion for the development of bamboo taxonomy research. Third, there was a facilitation for the introduction and spread of Chinese bamboos to the United States. We suggest that the following work needs to be done for future studies: (1) research on the history of other plant expeditions, collections, and introductions from other Western countries' collectors, such as British, French, and German collectors; (2) research on plant collections and introductions from foreign countries into China.

Key words: China; American plant collectors; bamboo; specimen; collection history; plant resource

植物为生物多样性、城市绿化和人类身心健康做出了巨大贡献(Rydin et al, 2012; World Health Organization, 2016; Lin et al, 2019; Zhu et al, 2019)。植物标本采集是植物学研究的重要内容, 与植物引种有密切关系。自19世纪以来, 美国植物采集者在全球尤其是中国进行了广泛的采集(Cox, 1945; 俞德浚, 1962; 苏雪痕, 1987)。威尔逊(Ernest Henry Wilson, 1876–1930)曾称中国是“世界花园之母”, 从早春盛开的连翘(*Forsythia suspensa*)、玉兰(*Yulania denudata*)到夏季的牡丹(*Paeonia suffruticosa*)、月季(*Rosa chinensis*)再到秋季的菊花(*Chrysanthemum × morifolium*), 无不证明中国具有丰富的植物资源(Swingle, 1900; Wilson, 1929; Li, 1959; 马金双等, 2020)。如此丰富的植物资源吸引了众多的国外采集者来华考察和采集植物(Smith, 1930; 罗桂环, 1994; 马金双, 2011)。

由于具有极高的观赏价值、文化内涵、经济价值和生态效益, 竹类植物成为美国采集者在华采集的重要植物类群(Galloway, 1925; McClure, 1956, 1966; Cunningham, 1984)。新中国成立前, 对竹类植物的调查和标本采集主要是西方人, 20世纪上半叶更是以美国人为主。美国在华采集竹类植物标本的历史对竹类植物作为经济植物和观赏植物从中国引种到美国产生了深刻影响(Fairchild, 1903; Ryerson, 1933; Maden, 2004), 然而对美国在华采集竹类植物历史的研究则很少。

从19世纪开始, 美国就在华开展了综合性的植物采集和引种。这些工作主要由美国农业部(United States Department of Agriculture, USDA)、哈佛大学阿诺德树木园(Arnold Arboretum, Harvard University)以及其他相关机构的威尔逊、梅耶(Frank Nicholas Meyer, 1875–1918)和洛克(Joseph Francis

Charles Rock, 1884–1962)等完成(Wilson, 1913; 罗桂环, 2005)。此外, 教会学校岭南学校(Canton Christian College, CCC)的莫古礼(Floyd Alonzo McClure, 1897–1970)、金陵大学(University of Nanking)的史德蔚(Albert Newton Steward, 1897–1959)等也非常有影响力(Stoner & Hummer, 2007)。如莫古礼在华多地实地调研, 开展竹类植物采集、引种和研究, 为竹子分类学的建立和发展以及美国在华引种竹类植物做出了突出贡献(McClure, 1940a, b, c, 1941; Meyer, 1972)。然而, 他们在新中国成立前采集的标本现在分布在世界各地的标本馆, 缺少统一而专门的研究。

在植物采集史上, 中国是采集时间最早最长、采集人国别最多、采集种类最多、采集成果最丰富的国家(Bretschneider, 1871; Fan, 2004; 马金双, 2014)。据统计, 1640–1898年的258年间, 在中国采集植物的西方者有334人(Bretschneider, 1898; Veitch, 1906; 赵铁桥, 1991a, b)。由于缺少对植物学名、采集时间、采集人和采集地等信息的准确考证, 限制了对竹类植物采集历史的全面认识。

本文基于采集者档案、标本数据以及现场调研, 全面验证所有可用的标本信息, 试图回答以下问题: (1)美国采集者在华采集竹类植物标本的数量; (2)采集的标本属种、采集时间、采集地、采集人; (3)美国在华采集和引种竹类植物代表人物莫古礼的采集经历; (4)美国在华采集竹类植物对其竹类植物研究及应用的影响。

1 研究方法

1.1 数据来源

数据源自中、美两国的相关大学、植物园、标本馆及档案馆等的实地调研以及相关网站。数据收

集截至2020年3月1日,在植物标本数据方面,共收集整理出960号2,238份美国在华采集竹类植物标本数据,相关标本馆藏数据见表1。从这些数据中提取种名、采集人、采集地以及采集日期等原始记录信息,结合查找到的相关采集人的档案材料,综合开展本研究。

1.2 数据分析

1.2.1 学名核准

竹类植物标本有最初的描述,但由于竹子分类学不断发展,竹类植物属种命名变化较多,本文在原始记录的基础上,结合后续植物学家对标本的鉴定,核对了准确的接受名。主要参考*Flora of China*

(Wu et al, 2006)、《中国植物志》(第九卷)(耿伯介和王正平, 1996)、*The Bamboos of the World* (Ohrnberger, 1999)以及 *World Checklist of Selected Plant Families* (<https://wcsp.science.kew.org/>)。

1.2.2 地名考证

根据文献记录的详细程度,标本采集地和国内直接引种地名一般确定至区县市一级,部分确定至镇、村一级。在确定地名时,需研究地名拼写以及中国地方行政区划变更等。19世纪和20世纪上半叶地名标注以威妥玛式(Wade-Giles spelling system)和邮政式(postal spelling system)拼音为准。美国采集者多不熟悉中文,这也给他们在采集过程中的地名

表1 竹类植物标本收藏机构基本信息

Table 1 The basic information of the herbarium for collecting bamboo specimens

序号 No.	标本馆名称及代码 Herbarium name and code	号数 Numbers	份数 Sheets	地点 Location
1	美国自然历史博物馆植物标本馆 National Museum of Natural History, US	735	1,211	美国华盛顿特区 Washington, DC, the United States (US)
2	中山大学植物标本室 Herbarium of Sun Yat-sen University, SYS	614	801	中国广东广州 Guangzhou, Guangdong, China
3	密苏里植物园植物标本馆 Missouri Botanical Garden Herbarium, MO	42	45	美国密苏里州圣路易斯 Saint Louis, Missouri, US
4	中国科学院华南植物园标本馆 South China Botanical Garden Herbarium, Chinese Academy of Sciences, IBSC	33	38	中国广东广州 Guangzhou, Guangdong, China
5	加州科学院植物标本馆 The Botanical Collection at the California Academy of Sciences, CAS	22	24	美国加利福尼亚州旧金山 San Francisco, California, US
6	中国科学院植物研究所植物标本馆 Herbarium, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, PE	20	37	中国北京 Beijing, China
7	南京大学生物系植物标本室 The Herbarium of Nanjing University, N	11	14	中国江苏南京 Nanjing, Jiangsu, China
8	邱园植物园植物标本馆 Herbarium of the Royal Botanic Gardens, Kew, K	10	11	英国伦敦 London, the United Kingdom
9	英国自然历史博物馆植物标本馆 Natural History Museum, London, UK, NHMUK	7	11	英国伦敦 London, the United Kingdom
10	毕夏普博物馆 Bernice Pauahi Bishop Museum, BPBM	7	7	美国夏威夷州欧湖岛 Oahu, Hawaii, US
11	德克萨斯植物研究所植物标本馆 Botanical Research Institute of Texas Herbarium, BRIT	7	3	美国德克萨斯州沃斯堡 Fort Worth, Texas, US
12	哈佛大学阿诺德树木园植物标本馆 Herbarium of the Arnold Arboretum, Harvard University Herbaria, A	5	6	美国马萨诸塞州剑桥 Cambridge, Massachusetts, US
13	印第安纳大学植物标本馆 Indiana University Herbarium, IND	5	6	美国印第安纳州布卢明顿 Bloomington, Indiana, US
14	澳大利亚国家植物标本馆 Australian National Herbarium, CANB	4	11	澳大利亚堪培拉 Canberra, Australia
15	柏林-达勒姆植物园和植物博物馆植物标本馆 Herbarium of the Botanic Garden and Botanical Museum Berlin-Dahlem, B	4	4	德国柏林 Berlin, Germany
16	哈佛大学格雷植物标本馆 Gray Herbarium, Harvard University Herbaria, GH	3	3	美国马萨诸塞州剑桥 Cambridge, Massachusetts, US
17	卡内基博物馆植物标本馆 Herbarium of Carnegie Museum, CM	2	2	美国宾夕法尼亚州匹兹堡 Pittsburgh, Pennsylvania, US
18	爱荷华州立大学艾达·海登植物标本馆 Ada Hayden Herbarium, Iowa State University, ISC	2	2	美国爱荷华州埃姆斯 Ames, Iowa, US
19	纽约植物园植物标本馆 William and Lynda Steere Herbarium of the New York Botanical Garden, NY	1	1	美国纽约州纽约 New York, US
20	北京大学生物系植物标本室 Herbarium, Department of Biology, Peking University, PEY	1	1	中国北京 Beijing, China

标注带来了困难(McClure, 1933); 由于地名拼写的表达方式常夹杂方言, 在一定程度上存在拼写不规范, 也使得地名考证较为困难。在确定准确地名过程中, 还需要多方引证、查阅相关采集者档案等。之后, 进一步考证我国行政区划变更因素, 更换成我国最新地区行政区划地名。

2 结果

2.1 采集时间

收集到的2,238份竹类植物标本数据中, 记录采集年份的有2,207份。我们对采集年份进行分析, 可将标本采集时间分为3个阶段: 第一阶段1840–1915年, 第二阶段1916–1948年, 第三阶段1949–2010年, 图1为各阶段标本量。

2.1.1 第一阶段: 竹类植物标本采集包含在全面植物采集中

在20世纪之前, 美国在华植物采集活动相对其他国家较少, 标本数量不多。本研究查阅到的最早的竹类植物采集记录是1853年赖特(Charles Wright,

1811–1885) 在香港采集了麻竹 (*Dendrocalamus latiflorus*)、水银竹(*Indocalamus sinicus*)等。进入20世纪, 美国农业部外国种子和植物引种办公室全面开展引种工作, 而阿诺德树木园一直热衷于对中国植物开展研究, 此时中国国门也几乎被彻底打开, 于是美国农业部和阿诺德树木园等机构派出专业素质过硬的采集者到中国开展大规模植物采集工作。

在这些机构派出“植物猎人”来华采集之前, 他们还通过在华的工作人员帮助采集和引种, 如1902–1908年, 美国驻上海领事馆副总领事巴切特(S. P. Barchet)博士为美国农业部采集植物, 于1906年在浙江金华采集毛金竹(*Phyllostachys nigra* var. *henonis*)、孝顺竹(*Bambusa multiplex*)等。

1906–1908年, 威尔逊为阿诺德树木园来华采集植物期间采集过竹类植物标本, 如1907–1908年在湖北十堰房县和宜昌兴山县采集等。

梅耶前两次来华以引种植物为主要目的, 萨金特(Charles Sprague Sargent, 1841–1927)建议他重视植物标本采集。梅耶在华第三次植物采集期间, 于

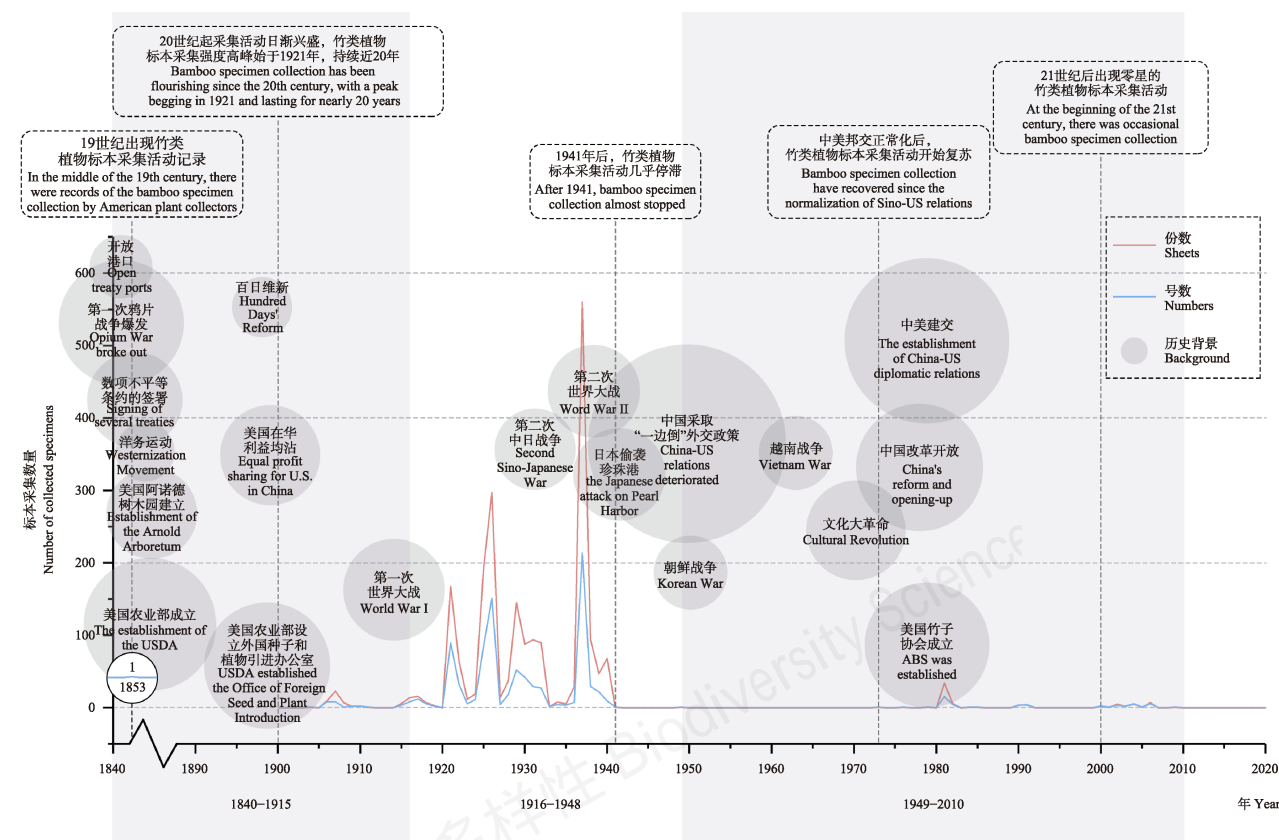


图1 美国在华采集竹类植物标本阶段

Fig. 1 The stages of the bamboo specimen collection in China by American plant collectors

1915年来到浙江湖州市德清县莫干山采集毛竹 (*Phyllostachys edulis*) 标本, 在杭州市临安区昌化镇寻找山核桃 (*Carya cathayensis*) 时采集箬竹 (*Indocalamus tessellatus*) 标本。

这一阶段的竹类植物标本采集包含在全面植物采集中, 其标本采集总量不大, 采集时间主要集中在20世纪初。1840–1915年, 美国在华共采集竹类植物标本28号55份, 主要采集者是巴切特、威尔逊和梅耶, 为美国在下一阶段派学者到中国研究、采集和引种竹类植物打下了良好基础。

2.1.2 第二阶段: 专门采集竹类植物标本并开展研究

在中国抗日战争之前, 在华的农业传教士、学者具有良好的工作研究环境, 在植物标本采集方面, 除有专门机构派出的采集者之外, 更多的是为了植物学研究而开展的标本采集活动。

这一阶段, 在华教会学校的教师组织了全面的植物标本采集, 并建立植物标本馆。与这一阶段竹类植物标本采集和研究活动最为密切的事件是岭南学校植物标本室的建设。1916年10月岭南学校植物标本室成立, 由格罗夫(George Weidman Groff, 1884–1954)负责。在此之前, 学校还派出两名学生去菲律宾马尼拉接受在菲律宾科学局工作的梅尔(Elmer Drew Merrill, 1876–1956)的标本采集、制作和管理方面的专门培训。梅尔长期在菲律宾开展太平洋地区植物学调查和研究, 他非常愿意扶助中国植物分类学成为一个独立发展的学科。1916年, 格罗夫邀请到当时正在岭南学校考察的美国农业部作物生理学家施温格和梅尔帮忙采集植物标本, 并于当年10–11月开展采集工作, 标本由梅尔负责鉴定和整理。在海珠区、罗浮山等地采集到吊丝球竹 (*Bambusa beecheyana*)、大头典竹(*B. beecheyana* var. *pubescens*)等代表性竹类植物标本。

由于格罗夫教学和行政事务繁忙。1917年, 标本采集工作落在了畜牧系教师莱文身上。莱文和梅尔在广东区域采集了标本室的最初一批标本, 其中就包含部分竹类植物。

1921年开始, 莫古礼也开始了植物考察和标本采集工作。1921年夏, 莫古礼同杜赓平在汕头, 后又同莱文在罗浮山采集。此后, 莫古礼又陪同专程来华考察采集禾本科植物的美国国家标本馆系统农业学家希区考克(Albert Spear Hitchcock, 1865–1935)在广东、海南、香港等地采集竹类植物

标本。1921年10月下旬莫古礼在海南同杜赓平采集, 于1922年4–6月再次前往海南采集。

1924年秋, 莫古礼在美国学习和休假后再次回到中国, 在美国农业部外国种子和植物引种办公室的合作下, 在学校工作之外开展对中国植物的考察和采集工作, 最初主要集中在广东、广西、海南等地。1926年秋, 莫古礼开始对长江流域进行考察, 到过江苏、湖北、安徽, 最后经由江西返回到广东。在这期间, 莫古礼认识到竹类植物是一个非常具有应用价值的类群, 但是由于其开花周期时间太长且不定, 通过传统分类学的鉴定方法较难区分, 因此, 他除了采集腊叶标本之外还采集活植株到学校栽培并观察, 一直持续到1940年。

除岭南大学外, 同一时期的金陵大学也开展了全面的植物采集工作。1922年, 梅尔组织金陵大学教师采集标本; 1922–1925年, 金陵大学的植物学教授史德蔚在中国多地采集过植物标本, 包括江苏南京、江西庐山、安徽九华山、河南鸡公山。1931年, 史德蔚还带领学生到贵州采集植物标本。1933年, 南京大学与阿诺德树木园、纽约植物园建立合作关系, 史德蔚和中国植物学家焦启源带领学生到广西采集植物标本, 其中包括不少竹类植物标本。

1922年, 受雇于美国国家地理学会的洛克来华进行植物采集和引种工作, 主要集中于云南区域, 采集的植物中包含竹类植物。

第二阶段是美国在华采集竹类植物标本最重要的时期, 其主要目的是植物分类学研究, 如1916年以岭南学院植物标本室建立为契机而开展的标本采集, 尤其是1921年以后莫古礼专门从事竹类植物的调查、采集和研究, 取得了前所未有的进展。这个阶段的采集者有莱文、梅尔、希区考克、莫古礼、洛克、麦克林(W. Macklin)、史德蔚和梅特卡夫(Frank Post Metcalf, 1892–1955)等, 共采集862号2,076份竹类植物标本。

2.1.3 第三阶段: 中美联合考察和采集竹类植物标本

新中国成立初期, 来华考察、采集植物标本的人员和组织机构较少。20世纪70年代开始, 中美关系缓和, 美国陆续开始来华开展植物研究和采集工作, 如1981年夏勒(G. Schaller)在汶川卧龙自然保护区、塞登施蒂克(J. Seidensticker)在青川唐家河自然保护区开展采集工作。从20世纪90年代到本世纪初, 中外陆续组织联合考察队开展生物多样性考察并

进行植物标本采集,如2002–2007年的美国国家科学基金“中国云南西部热点地区高黎贡山生物多样性调查”项目,组成了由中国科学院昆明植物研究所、动物研究所、昆明动物研究所以及湖南师范大学、美国加州科学院、英国爱丁堡皇家植物园和德国马堡大学联合的植物学和昆虫学考察队(Gaoligong Shan Biodiversity Survey),陆续在高黎贡山区域采集标本,其中包含竹类植物标本。这一阶段,采集者们共采集52号77份竹类植物标本。

2.2 采集种类

在收集到的2,238份竹类植物标本中,有1,883份已鉴定并标注学名。经学名校正后的接受名归属于25属(占中国现有竹类植物属的73.5%) 120种(含变种、变型,占中国竹种的22.5%),每属采集竹种数量及中国各属竹种数量的对比见表2,其中采集竹种分布较多的为箬竹属(*Bambusa*, 33种)、刚竹属(*Phyllostachys*, 21种)和箭竹属(*Fargesia*, 7种),这3个属是我国竹类植物最常见的属,分布广泛。

采集标本数量较多的属分别是箬竹属(289号694份)、刚竹属(197号434份)和矢竹属(*Pseudosasa*, 94号252份)(表2)。有9种竹类采集标本超过50份,采集最多的种分别是托竹(*Pseudosasa cantorii*, 61号137份)、桂竹(*Phyllostachys reticulata*, 48号109份)以及青秆竹(*Bambusa tuldoides*, 36号87份)。有48种标本数量超过10份,占比39.7%,但也有14种只存有1份标本(详见附录1)。采集数量多的种类通常占据较广的分布区,因此在竹类植物研究之初更容易被采集者所关注。

2.3 采集地

获取的标本数据中,共计2,217份能够判定出采集省份,采集地涉及20个省、自治区、直辖市和特别行政区,图2展示了采集分布及各省采集标本号数和份数。采集标本份数超过50的省、自治区及特别行政区等有8个,包括广东(1,029份)、香港(402份)、海南(216份)、广西(130份)、安徽(94份)、福建(66份)、江西(54份)以及云南(50份)。有1,800份能够判定出采集的地级市,涉及到的市、自治州有65个,共82个区(县以及县级市)。采集标本份数最多的城市为:广州(674份)、桂林(100份)、肇庆(89份)、清远(85份)、儋州(67份)、池州(57份)以及韶关(54份),图2各省平面图列出了各城市采集强度。

采集数量最多的区域是华南,这是由于莫古礼

的研究范围主要在华南,尤其是广东。莫古礼除采集野外标本外,对种植到岭南大学竹园的竹类也会采集标本。此外,梅尔、希区考克以及莱文在华的考察采集范围也集中在华南,莫古礼、希区考克等在广州、清远市英德市、韶关等地采集过程中还拍摄了采集地概况。华东区域的采集者主要是巴切特、梅耶和史德蔚。在华东区域有大量人工栽培的散生竹,采集者更多是在人工栽培环境下考察和采集竹类,如梅耶在南京发现人们将竹类种植在菜园中,方便采笋(<http://id.lib.harvard.edu/images/olvwork283628/catalog>)。在湖州德清莫干山附近,人工栽培竹林基本是在房前屋后的小山坡上(<http://id.lib.harvard.edu/images/olvwork283618/catalog>),竹、山核桃、茶叶是杭州临安区的特产,梅耶的2张照片就显示了竹类与其他特色植物的组合(<http://id.lib.harvard.edu/images/olvwork282674/catalog>; <http://id.lib.harvard.edu/images/olvwork283636/catalog>)。新中国成立以前,在西南采集标本的主要为威尔逊和洛克。湖北西部及四川、云南等地的采集地偏自然生境,如威尔逊在宜昌(<http://id.lib.harvard.edu/images/olvwork291143/catalog>)、甘孜藏族自治州康定市(<http://id.lib.harvard.edu/images/olvwork288045/catalog>)、眉山市洪雅县(<http://id.lib.harvard.edu/images/olvwork289056/catalog>)的考察地均是自然山林,少量为人工种植环境,如成都平原老百姓自种的竹(<http://id.lib.harvard.edu/images/olvwork289175/catalog>)。1980年之后,采集地主要分布在西南,采集者为夏勒、塞登施蒂克。很显然,采集地几乎覆盖中国竹类植物的自然分布地,主要集中在华南、华东和西南。

2.4 采集者

统计分析发现,美国来华采集竹类植物的共计有45个采集者和采集队。表3列出了各采集者及其标本采集数量,在众多采集者中,以开展研究为目的的教会学校在标本采集数量上尤为突出,如岭南大学的莫古礼和莱文,金陵大学的史德蔚、希区考克等。

莫古礼1919年大学毕业后接受了中国广州岭南学校任教的工作,从此开始了在中国开展竹子研究的生涯,一直到1940年底。莫古礼对竹子研究的影响极其深远,极大地发展了竹子分类学。回到美国后,莫古礼继续开展竹子的研究,在中国研究竹

类植物的基础上所著的 *The Bamboos—A Fresh Perspective* 中有对分类基础的专述, 及不同属的种子所表现的开花和结果的形状, 尤其是无限花序与有限花序的理论, 在当时具有独创性。

希区考克是美国著名的植物学家, 开创了用模式标本进行植物命名的方法。他于1901年进入美国农业部工作, 主要研究禾本科植物, 并有了全球考察的机会, 中国是他的一个主要考察地。希区考克还是我国著名植物学家耿以礼(1897–1975)在美国史密森研究院(Smithsonian Institution)学习期间的导师。

3 美国在华采集竹类植物标本的意义

3.1 增加对竹类植物应用价值的认识

美国采集者研究和采集中国竹类植物的一个

直接结果就是认识到中国竹类植物种类丰富, 并具有极高的观赏价值和经济用途(McClure, 1931; Young & Haun, 1961)。美国自然分布的竹类植物仅青篱竹属(*Arundinaria*)的3种, 分别为*Arundinaria appalachiana*、*A. gigantea*和*A. tecta* (Triplett et al, 2006; Triplett & Clark, 2009; Kravesky & Chmielewski, 2014)。在来华采集之前, 他们认为北美分布的竹类植物形态小, 呈藤状, 利用价值不高(Galloway, 1928)。我国竹类植物高度和形态各不相同, 具有不同用途, 引起了采集者的注意。梅耶认为毛竹高大, 是中国“最大”的竹类植物, 其竹竿不仅具有多种用途, 并且毛竹林具有很好的观赏价值(<http://id.lib.harvard.edu/images/olvwork279830/catalog>; <http://id.lib.harvard.edu/images/olvwork280452/ca>

表2 美国来华采集每属竹种数量与中国各属竹种数量的对比以及各属标本数量(中国竹类植物数据来源: *Flora of China*第22卷)

Table 2 Comparison of the number of bamboo species of each genus collected in China with the number of bamboo species of each genus in China and the number of bamboo specimens of each genus collected by American plant collectors (Data source of bamboo species in China: *Flora of China* (Vol. 22))

序号 No.	属名 Genus name	中国种数 No. of species in China	采集种数 No. of collected species	号数 Numbers	份数 Sheets
1	箬竹属 <i>Bambusa</i>	80	32	289	694
2	刚竹属 <i>Phyllostachys</i>	51	21	197	434
3	箭竹属 <i>Fargesia</i>	78	7	15	28
4	篋箬竹属 <i>Schizostachyum</i>	15	6	27	95
5	牡竹属 <i>Dendrocalamus</i>	27	6	34	78
6	箬竹属 <i>Indocalamus</i>	22	5	30	88
7	唐竹属 <i>Sinobambusa</i>	10	5	14	28
8	苦竹属 <i>Pleioblastus</i>	17	5	12	20
9	矢竹属 <i>Pseudosasa</i>	18	4	94	252
10	少穗竹属 <i>Oligostachyum</i>	15	3	9	45
11	青篱竹属 <i>Arundinaria</i>	5	3	11	29
12	方竹属 <i>Chimonobambusa</i>	34	3	5	14
13	藤竹属 <i>Dinochloa</i>	4	3	3	12
14	酸竹属 <i>Acidosasa</i>	10	2	6	17
15	大节竹属 <i>Indosasa</i>	15	2	6	10
16	赤竹属 <i>Sasa</i>	8	2	4	10
17	玉山竹属 <i>Yushania</i>	58	2	3	9
18	巨竹属 <i>Gigantochloa</i>	6	2	2	6
19	空竹属 <i>Cephalostachyum</i>	6	1	1	4
20	悬竹属 <i>Ampelocalamus</i>	13	1	1	2
21	贡山竹属 <i>Gaoligongshania</i>	1	1	2	2
22	梨竹属 <i>Melocanna</i>	1	1	1	2
23	业平竹属 <i>Semiarundinaria</i>	3	1	2	2
24	单枝竹属 <i>Bonia</i>	4	1	1	1
25	鹅毛竹属 <i>Shibataea</i>	10	1	1	1

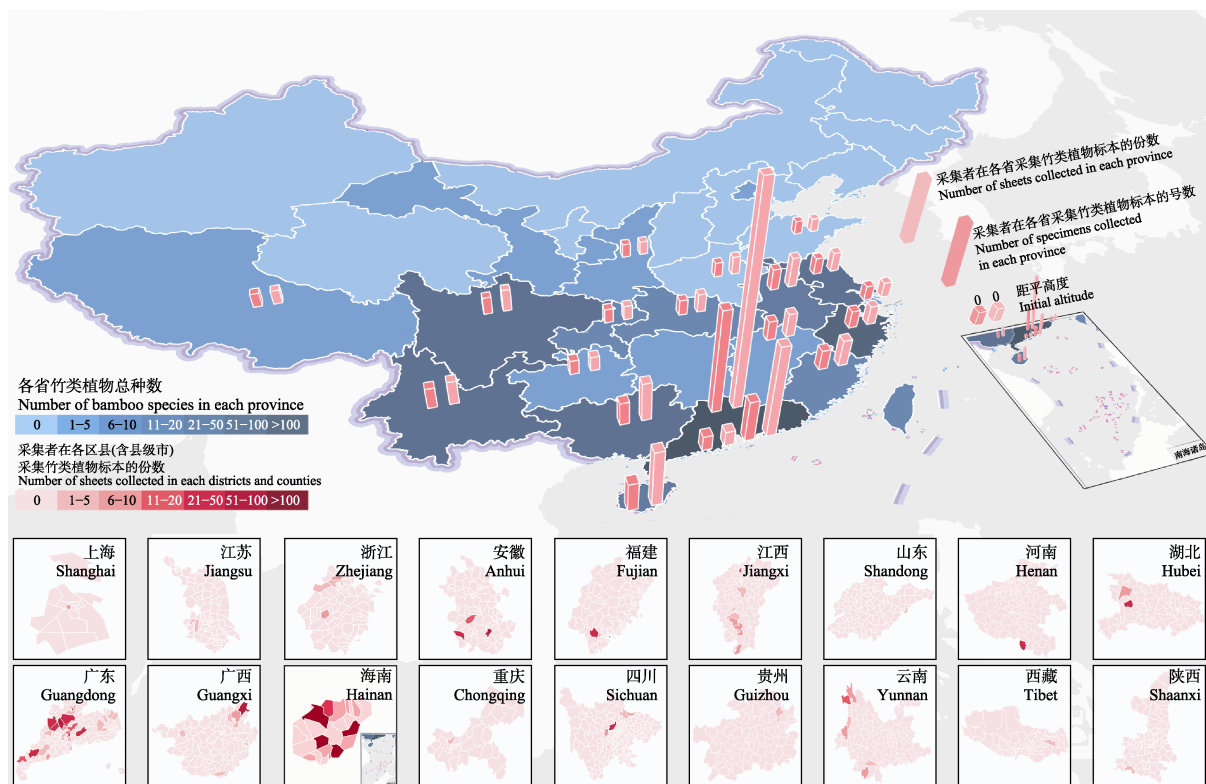


图2 美国来华采集竹类植物标本采集地分布

Fig. 2 The distribution of bamboo collection places in China by American plant collectors

talog); 威尔逊考察过吊丝球竹和毛竹组合的景观效果(<http://id.lib.harvard.edu/images/olvwork289439/catalog>)。灌木状竹类植物还可以与裸子植物组合,如威尔逊在湖北十堰房县拍摄的巴山冷杉(*Abies fargesii*)和神农箭竹(*Fargesia murielae*) (<http://id.lib.harvard.edu/images/olvwork292740/catalog>), 这种组合在现今美国公园绿地中也常被借鉴使用。丛生竹蔓延能力较弱,莫古礼观察到有用孝顺竹制作成为绿篱。此外,采集者们还观察到建筑与竹类植物结合的景观效果也非常好,如威尔逊在四川成都都江堰观察到在一座寺庙周边种满竹类植物(<http://id.lib.harvard.edu/images/olvwork177705/catalog>)。竹类植物还具有极高的经济价值,梅耶看到竹竿以水运方式运送到不同地方加以利用(<http://id.lib.harvard.edu/images/olvwork280455/catalog>); 在上海虹桥的集市上看到可食用的竹笋(<http://id.lib.harvard.edu/images/olvwork279845/catalog>); 在浙江看到河边的竹栅栏(<http://id.lib.harvard.edu/images/olvwork279829/catalog>); 还有制成半成品的竹篾(<http://id.lib.harvard.edu/images/olvwork282715/catalog>)。除此之外,竹浆造纸也是竹类植物的一大用途。这些用

途为他们引种竹类植物到美国提供了借鉴。

3.2 加快竹子分类学研究

竹类植物开花不多见,结实则更少,难以利用有性器官进行分类,而且种间形态差异小、受出笋的季节性限制等,使得其在分类上存在一定难度,这也就使得竹类植物研究的突出问题始终表现在分类学研究方面(方伟, 1995)。鉴于此,竹子分类学多运用营养体中比较稳定的特征来辅助分类(郑蓉等, 2006)。中国在古代已对竹类植物有过分类研究,竹类专著有晋朝戴凯之的《竹谱》、元朝李衍的《竹谱详录》等,对竹类植物的系统分类则始于19世纪初,最早用近代植物分类方法命名的中国竹类是德国植物学家韦尔登诺(Carl Ludwig Willdenow)于1808年发表的孝顺竹(*Ludolfia glaucescens*),到1868年,芒罗(Colonel Munro)发表的第一部世界性竹类专著*A Monograph of the Bambusaceae*中记载了中国竹类植物5属22种(William, 1868)。

对中国竹类植物进行系统研究的首推莫古礼(赵奇僧和汤庚国, 1993)。在中国研究期间,莫古礼共发表了74个新种、9个变种、8个新组合以及3个新属(McClure, 1931, 1935, 1936, 1938, 1940a, b, c,

表3 美国来华竹类植物的采集者及其采集标本数量

Table 3 The American bamboo collectors in China and the number of specimens collected

序号 No.	采集者 Collector	份数 Sheets	号数 Number	序号 No.	采集者 Collector	份数 Sheets	号数 Number
1	莫古礼 F. A. McClure	1,840	727	24	内贝尔 O. Nebel	2	2
2	希区考克 A. S. Hitchcock	117	62	25	塞登施迪克 T. R. Soderstrom	2	2
3	莱文 C. O. Levine	28	19	26	亨德森 M. Henderson	5	1
4	史德蔚 A. N. Steward	29	18	27	莫克 R. Mok	3	1
5	夏勒 G. Schaller	21	11	28	沃、谢尔曼 J. Woo and R. Sherman	2	1
6	梅尔 E. D. Merrill	14	11	29	肯尼迪 A. Kennedy	1	1
7	高黎贡山生物多样性考察队 Gaoligong Shan Biodiversity Survey 威尔逊 E. H. Wilson*	13	10	30	罗宾逊 C. B. Robinson	1	1
8	威尔逊 E. H. Wilson*	30	9	31	安德森、萨里克、冈恩 D. M. Anderson, J. Salick, B. F. Gunn, X. Yin, N. An	1	1
9	洛克 J. F. Rock	20	9	32	安德森、萨里克、冈恩 D. M. Anderson, J. Salick, B. F. Gunn, X. Yin,	1	1
10	德沃尔 C. E. Devol	10	8	33	维图 E. Vitou	1	1
11	巴切特 S. P. Barchet	10	8	34	桂林考察团 Guilin Expedition	1	1
12	独龙江考察团 Dulong Jiang Investigation Team	8	7	35	布鲁斯、菲利普、弗里奇 H. Li, B. Bruce, T. Philippe, P. Fritsch, Z. Dao, Z. Wang, R. Li	1	1
13	赛登施蒂克 J. Seidensticker	17	6	36	摩尔斯 H. Morse	1	1
14	阿杜 A. To	8	6	37	威尔雅 H. Wavra	1	1
15	梅特卡夫 F. P. Metcalf	8	5	38	坎贝尔 J. E. Campbell	1	1
16	威尔逊 W. F. Wilson	7	3	39	麦克阿瑟、卢茨 J. MacArthur, Z. Wen, L. Nie, Y. Xie, G. Niu, F. Li, S. Yang, Lutz, J. Van De Veire	1	1
17	梅耶 F. N. Meyer	6	3	40	沃、谢尔曼、萨里克 J. Woo, R. Sherman, Jan Salick ¹	1	1
18	麦克林 W. Macklin	7	3	41	比奇 K. H. Beach	1	1
19	赖特 C. Wright	3	3	42	吉尔伯特、蒂兰 M. G. Gilbert, Y. F. Deng, Z. Li, N. I J. Turland, Y. Sun, N. H. Xia, Y. L. Zheng	1	1
20	邓恩 Dunn	3	2	43	哈雷 M. Halle	1	1
21	雷威、杜克 J. L. Reveal, J. A. Duke	3	2	44	卡普 Ma Man Kaap (Under the direction of G. W. Groff)	1	1
22	萨里克 J. Salick	3	2	45	熊猫调查团 Panda Survey Group	1	1
23	霍夫迈斯特、阿门德 K. Hoffmeister, Z. Deng, A. Amend	2	2				

* 正文中的威尔逊均指此人。* The Wilson in this paper was him.

1941), 这大大促进了中国竹子分类学的发展。莫古礼发表新属新种时慎重的研究方法是非常可取的: 他先把野外发现的竹类引种到竹园栽培, 仔细观察其形态特征, 然后再确定是否是新属新种。20世纪70年代开始编撰的《中国植物志》, 竹亚科由耿伯介、王正平等负责, 他们对中国竹类植物进行了大规模调查和标本采集, 同时也参考了莫古礼此前在华采集的竹类标本和相关研究成果。可惜的是, 莫古礼及其同事当时在华采集的竹类植物标本(包含模式标本)一半被运到美国, 这些标本现在保存于美国自然历史博物馆植物标本馆, 对植物志的编写带来一定不便, 所幸还有当时拍的标本照片可以参考。

3.3 促进美国在华引种竹类植物

在19世纪, 美国很少以研究植物为目的在中国

开展植物考察和采集。到20世纪, 美国在华的植物考察和标本采集与其来华植物引种密切相关。这些植物标本极大地帮助了美国植物引种以及后续的栽培和研究。如梅耶共引种37份(6属24种)竹类植物, 毛环竹(*Phyllostachys meyeri*)种加词*meyeri*就是为了纪念梅耶为美国引种所做出的巨大贡献。威尔逊在第3次(1907–1908年)来华考察时到达湖北和四川并被竹类植物所吸引, 共采集8份(6属8种)竹类植物标本, 而箭竹属植物是威尔逊引种最为成功的一类。在中国研究期间, 莫古礼一共向美国引种255份竹类植物, 包括18属81种(含变种、变型) (Wu et al, 2020)。

竹类植物标本采集历史表明, 美国采集者在中国采集竹类植物标本量大, 增加了对中国竹类植物的认识, 加快了竹子分类学的研究并促进了美国在

中国引种竹类植物。本研究的年份跨度约170年, 标本采集也受到中国和世界历史背景的影响。经鉴定美国来华采集的竹类植物属于25属(占中国属的73.5%) 120种(含变种、变型, 占中国属的22.5%)。采集地涉及到20个省级行政区、67个市级行政区、82个区县, 几乎覆盖了我国竹类植物的所有自然分布区域。共有45位(支)采集者(采集队)在华采集过竹类植物标本, 其中莫古礼贡献卓著。在今后的研究中, 我们可继续对欧美等国在华采集和引种植物的历史开展研究, 同时我国在其他地区引种的历史也值得关注。植物采集和引种史研究的成果最终可服务于今后国内外的植物引种和社会发展, 开展更广泛的全球引种工作, 如从现在主要在亚洲引种拓展到植物资源丰富的南美洲、大洋洲和非洲。还要开展植物引种后的相关适应性和应用研究, 加强植物资源的保护、挖掘、收藏和利用, 实现我国植物资源大国到植物资源强国的根本转变。

ORCID

吴仁武  <https://orcid.org/0000-0002-0036-2947>
 南歆格  <https://orcid.org/0000-0003-2482-7961>
 晏海  <https://orcid.org/0000-0003-1326-5254>
 杨凡  <https://orcid.org/0000-0003-0275-5071>
 史琰  <https://orcid.org/0000-0001-6140-9748>
 包志毅  <https://orcid.org/0000-0003-2155-1824>

参考文献

- Bretschneider EV (1871) On the Study and Value of Chinese Botanical Works, with Notes on the History of Plants and Geographical Botany from Chinese Sources. Rozario, Marcal & Company, Fuzhou.
- Bretschneider EV (1898) History of European Botanical Discoveries in China. Sampson Low, Marston & Company, London.
- Cox EHM (1945) Plant-Hunting in China: A History of Botanical Exploration in China and the Tibetan Marches. Collins Clear-Type Press, London & Glasgow.
- Cunningham IS (1984) Frank Meyer, Agricultural explore. *Arnoldia*, 44(3), 3–26.
- Fairchild DG (1903) Japanese Bamboos and Their Introduction into America. United States Department of Agriculture (Bulletin No. 43), Washington, DC.
- Fan F (2004) British Naturalists in Qing China: Science, Empire and Cultural Encounter. Harvard University Press, Cambridge.
- Fang W (1995) Bambuseae Taxonomy. China Forestry Publishing House, Beijing. (in Chinese) [方伟 (1995) 竹子分类学. 中国林业出版社, 北京.]
- Galloway BT (1928) Bamboos and Bamboo Culture. United States Department of Agriculture (Leaflet No. 18), Washington, DC.
- Galloway BT (1925) Bamboos: Their culture and used in the United States. In: United States Department of Agriculture (Bulletin No. 1329), Washington, D. C.
- Keng PC, Wang ZP (1996) Flora Reipublicae Popularis Sinicae, Tomus 9. Science Press, Beijing. (in Chinese) [耿伯介, 王正平 (1996) 中国植物志(第九卷). 科学出版社, 北京.]
- Krayesky DM, Chmielewski JG (2014) *Arundinaria gigantea*: New to Pennsylvania. *Rhodora*, 116, 228–231
- Li HL (1959) The Garden Flowers of China. The Ronald Press Company, New York.
- Lin W, Chen QB, Jiang MY, Zhang XX, Liu ZF, Tao JY, Wu LJ, Xu S, Kang YS, Zeng QY (2019) The effect of green space behaviour and per capita area in small urban green spaces on psychophysiological responses. *Landscape and Urban Planning*, 192, 103637.
- Luo GH (1994) Botanical expeditions and collections made by westerners in China since the Qing Dynasty. *China Historical Materials of Science and Technology*, 15(2), 17–31. (in Chinese with English abstract) [罗桂环 (1994) 近代西方人在华的植物学考察和收集. 中国科技史料, 15(2), 17–31.]
- Luo GH (2005) History of Western Botanical and Zoological Studies in China. Shandong Education Press, Jinan. (in Chinese) [罗桂环 (2005) 近代西方识华生物史. 山东教育出版社, 济南.]
- Ma JS (2011) The Outline of Taxonomy Literature of Eastern Asian Higher Plants. Higher Education Press, Beijing. (in Chinese) [马金双 (2011) 东亚高等植物分类学文献概览. 高等教育出版社, 北京.]
- Ma JS (2014) Current status and challenges of Chinese plant taxonomy. *Chinese Science Bulletin*, 59, 510521. (in Chinese with English abstract) [马金双 (2014) 中国植物分类学的现状与挑战. 科学通报, 59, 510–521.]
- Ma JS, Hu, ZG Liao S, Ye W, Boufford DE (2020) A Chronicle of Plant Taxonomy of China. Henan Science and Technology Press, Zhengzhou. [马金双, 胡宗刚, 廖帅, 叶文, 鲍隼伟 (2020) 中国植物分类学纪事. 河南科学技术出版社, 郑州.]
- Maden K (2004) Plant collection and herbarium techniques. *Our Nature*, 2(1), 53–57.
- McClure FA (1931) Studies of Chinese bamboos. A new species of *Arundinaria* from southern China. *Lingnan Science Journal*, 10, 5–10.
- McClure FA (1933) Outline maps of Kwangtung Pvince and Hainan Island with notes on the names of the districts and district cities. *Lingnan Science Journal*, 12, 367–380.
- McClure FA (1935) The Chinese species of *Schizostachyum*. *Lingnan Science Journal*, 14, 575–602.
- McClure FA (1936) Two new species of *Bambusa* from southeastern China (Gramineae). *Lingnan Science Journal*, 15, 637–643.
- McClure FA (1938) *Bambusa ventricosa*, a new species with a teratological bent. *Lingnan Science Journal*, 17, 57–61.
- McClure FA (1940a) Five new bamboos from southern China. *Lingnan Science Journal*, 19, 531–542.
- McClure FA (1940b) New genera and species of *Bambusaceae* from eastern Asia. *Lingnan University Science Bulletin*, 9,

- 1–67.
- McClure FA (1940c) Two new thorny species of *Bambusa* from southern China. *Lingnan Science Journal*, 19, 411–415.
- McClure FA (1941) On some new and imperfectly known species of Chinese bamboos. *Sunyatsenia*, 6, 28–51.
- McClure FA (1956) Bamboo in the economy of oriental peoples. *Economic Botany*, 10, 335–361.
- McClure FA (1966) *The Bamboos, A Fresh Perspective*. Harvard University Press, Boston.
- Meyer FG (1972) Floyd Alonzo McClure (1897–1970)—A tribute. *Economic Botany*, 26, 1–12.
- Ohrnberger D (1999) *The bamboos of the world: Annotated Nomenclature and Literature of the Species and the Higher and Lower Taxa*. Elsevier, Online.
- Rydin Y, Bleahu A, Davies M, Dávila JD, Friel S, De Grandis G, Groce N, Hallal PC, Hamilton I, Howden-Chapman P, Lai KM, Lim CJ, Martins J, Osrin D, Ridley I, Scott I, Taylor M, Wilkinson P, Wilson J (2012) Shaping cities for health: Complexity and the planning of urban environments in the 21st century. *The Lancet*, 379, 2079–2108.
- Ryerson KA (1933) History and significance of the foreign plant introduction work of the United States Department of Agriculture. *Agricultural History*, 7(3), 110–128.
- Smith WW (1930) The contribution of China to European Gardens. *The Fifth International Botanical Congress*, Cambridge, Massachusetts.
- Stoner A, Hummer K (2007) 19th and 20th century plant hunters. *HortScience*, 42, 197–199.
- Su XH (1987) The history of introduction of Chinese plant germplasm resources and use in English garden. *Acta Horticulturae Sinica*, 14(2), 133–138. (in Chinese with English abstract) [苏雪痕 (1987) 英国引种中国园林植物种质资源史实及应用概况. *园艺学报*, 14(2), 133–138.]
- Swingle WT (1900) The origin of the flora of eastern Asia, a reservoir of useful plants. *European Journal of Ophthalmology*, 17, 1902–1903.
- Triplett JK, Clark LG (2009) Towards a stable nomenclature for the North American temperate bamboos: Epitypification of *Arundo gigantea* Walt. and *Arundinaria macrosperma* Michx. (Poaceae). *Castanea*, 74, 207–212.
- Triplett JK, Clark LG, Weakley AS (2006) Hill cane (*Arundinaria appalachiana*), a new species of bamboo (Poaceae: Bambusoideae) from the southern Appalachian Mountains. *SIDA*, 22, 79–95.
- Veitch JH (1906) *Hortus Veitchii, A History of the Rise and Progress of the Nurseries of Messrs. James Veitch and Sons*. Cambridge University Press, London.
- William MA (1868) *A Monograph of the Bambusaceae, including Descriptions of all the Species*. Transactions of the Linnean Society of London, 26, 1–157.
- Wilson EH (1913) *A Naturalist in Western China with Vasculum, Camera and Gun*. Vol. 1. Methuen & Co. Ltd., London.
- Wilson EH (1929) *China, Mother of Gardens*. The Stratford Company, Boston.
- World Health Organization (2016) *Global Report on Urban Health: Equitable, Healthier Cities for Sustainable Development*. World Health Organization, Switzerland.
- Wu RW, Nan XG, Yan H, Yang F, Shi Y, Bao ZY (2020) A survey on the history of the introduction of bamboo from China to the United States (1898–2010) and the application of bamboo in urban greening. *Urban Forestry & Urban Greening*, 55, 126792.
- Wu, ZY, Raven PH, Hong DY (2006) *Flora of China*, Vol. 22, Poaceae. Science Press, Beijing.
- Young RA, Haun JR (1961) *Bamboo in the United States: Description, Culture, and Utilization*. U. S. Department of Agriculture Handbook No. 193.
- Yu DJ (1962) The contribution of Chinese plants to world horticulture. *Acta Horticulturae Sinica*, (2), 99–108. (in Chinese) [俞德浚 (1962) 中国植物对世界园艺的贡献. *园艺学报*, (2), 99–108.]
- Zhao QS, Tang GG (1993) The present status and problems of bamboo classification in China. *Journal of Nanjing Forestry University (Natural Science)*, 17(4), 48. (in Chinese with English abstract) [赵奇僧, 汤庚国 (1993) 中国竹子分类的现状和问题. *南京林业大学学报(自然科学版)*, 17(4), 1–8.]
- Zhao TQ (1991a) Investigation of Biological Resources of Foreigners in Modern China. *Bulletin of Biology*, 26(7), 33–34, 28. (in Chinese) [赵铁桥 (1991a) 近代外国人在中国的生物资源考察. *生物学通报*, 26(7), 33–34, 28.]
- Zhao TQ (1991b) Investigation of Biological Resources of Foreigners in Modern China (Continued). *Bulletin of Biology*, 26(8), 28–30. (in Chinese) [赵铁桥 (1991b) 近代外国人在中国的生物资源考察(续). *生物学通报*, 26(8), 28–30.]
- Zheng R, Zheng WP, Fang W (2006) Application of DNA molecular markers in studying bamboo taxonomy. *Journal of Fujian Forestry Science and Technology*, 33(3), 161–165. (in Chinese with English abstract) [郑蓉, 郑维鹏, 方伟 (2006) DNA分子标记在竹子分类研究中的应用. *福建林业科技*. 33(3), 161–165.]
- Zhu ZX, Roeder M, Xie J, Nizamani MM, Friedman CR, Wang HF (2019) Plant taxonomic richness and phylogenetic diversity across different cities in China. *Urban Forestry & Urban Greening*, 39, 55–66.

(责任编辑: 马克平 责任编辑: 黄祥忠)

附录 Supplementary Material

附录1 美国在华采集竹类植物标本名录

Appendix 1 The list of bamboo specimen collected by American plant collectors in China

<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2021029-1.pdf>

吴仁武, 南歆格, 晏海, 杨凡, 史琰, 包志毅 (2021) 美国在华采集竹类植物标本的历史(1840–2010 年). 生物多样性, 29, 960–970. <http://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2021029>

附录1 美国在华采集竹类植物标本名录

Appendix 1 The list of bamboo specimen collected by American plant collectors in China

序号 No.	属 Genus	物种 Species	号数 Numbers	份数 Sheets
1	酸竹属 <i>Acidosasa</i>	长舌酸竹 <i>Acidosasa nanunica</i>	3	6
2	酸竹属 <i>Acidosasa</i>	黎竹 <i>Acidosasa venusta</i>	3	11
3	悬竹属 <i>Ampelocalamus</i>	射毛悬竹 <i>Ampelocalamus actinotrichus</i>	1	2
4	青篱竹属 <i>Arundinaria</i>	冷箭竹 <i>Arundinaria fabri</i>	9	18
5	青篱竹属 <i>Arundinaria</i>	巴山木竹 <i>Arundinaria fargesii</i>	1	10
6	青篱竹属 <i>Arundinaria</i>	总花冷箭竹 <i>Arundinaria racemosa</i>	1	1
7	箬竹属 <i>Bambusa</i>	印度箬竹 <i>Bambusa bambos</i>	15	25
8	箬竹属 <i>Bambusa</i>	吊丝球竹 <i>Bambusa beecheyana</i>	25	71
9	箬竹属 <i>Bambusa</i>	大头典竹 <i>Bambusa beecheyana</i> var. <i>pubescens</i>	10	21
10	箬竹属 <i>Bambusa</i>	箬竹 <i>Bambusa blumeana</i>	24	51
11	箬竹属 <i>Bambusa</i>	箬竹 <i>Bambusa cerosissima</i>	4	18
12	箬竹属 <i>Bambusa</i>	粉箬竹 <i>Bambusa chungii</i>	6	25
13	箬竹属 <i>Bambusa</i>	牛角竹 <i>Bambusa cornigera</i>	2	3
14	箬竹属 <i>Bambusa</i>	坭箬竹 <i>Bambusa dissimulator</i>	9	25
15	箬竹属 <i>Bambusa</i>	白节箬竹 <i>Bambusa dissimulator</i> var. <i>albinodia</i>	2	5
16	箬竹属 <i>Bambusa</i>	毛箬竹 <i>Bambusa dissimulator</i> var. <i>hispida</i>	2	9
17	箬竹属 <i>Bambusa</i>	长枝竹 <i>Bambusa dolichoclada</i>	3	7
18	箬竹属 <i>Bambusa</i>	慈竹 <i>Bambusa emeiensis</i>	5	17
19	箬竹属 <i>Bambusa</i>	大眼竹 <i>Bambusa eutuldoides</i>	10	16
20	箬竹属 <i>Bambusa</i>	银丝大眼竹 <i>Bambusa eutuldoides</i> var. <i>basistriata</i>	1	2
21	箬竹属 <i>Bambusa</i>	流苏箬竹 <i>Bambusa fimbriiligulata</i>	1	2
22	箬竹属 <i>Bambusa</i>	鸡窝箬竹 <i>Bambusa funghomii</i>	1	5
23	箬竹属 <i>Bambusa</i>	坭竹 <i>Bambusa gibba</i>	9	28
24	箬竹属 <i>Bambusa</i>	鱼肚脯竹 <i>Bambusa gibboides</i>	1	2
25	箬竹属 <i>Bambusa</i>	油箬竹 <i>Bambusa lapidea</i>	9	15
26	箬竹属 <i>Bambusa</i>	孝顺竹 <i>Bambusa multiplex</i>	27	48
27	箬竹属 <i>Bambusa</i>	绿竹 <i>Bambusa oldhamii</i>	9	18
28	箬竹属 <i>Bambusa</i>	米筛竹 <i>Bambusa pachinensis</i>	4	8
29	箬竹属 <i>Bambusa</i>	撑篙竹 <i>Bambusa pervariabilis</i>	16	40
30	箬竹属 <i>Bambusa</i>	石竹仔 <i>Bambusa piscatorum</i>	1	6
31	箬竹属 <i>Bambusa</i>	甲竹 <i>Bambusa remotiflora</i>	5	13
32	箬竹属 <i>Bambusa</i>	木竹 <i>Bambusa rutila</i>	4	15
33	箬竹属 <i>Bambusa</i>	车筒竹 <i>Bambusa sinospinosa</i>	11	25
34	箬竹属 <i>Bambusa</i>	青皮竹 <i>Bambusa textilis</i>	17	34
35	箬竹属 <i>Bambusa</i>	俯竹 <i>Bambusa tulda</i>	1	4
36	箬竹属 <i>Bambusa</i>	青秆竹 <i>Bambusa tuldoides</i>	36	87
37	箬竹属 <i>Bambusa</i>	佛肚竹 <i>Bambusa ventricosa</i>	8	24
38	箬竹属 <i>Bambusa</i>	龙头竹 <i>Bambusa vulgaris</i>	11	25
39	单枝竹属 <i>Bonia</i>	单枝竹 <i>Bonia saxatilis</i>	1	1
40	空竹属 <i>Cephalostachyum</i>	香糯竹 <i>Cephalostachyum pergracile</i>	1	4
41	方竹属 <i>Chimonobambusa</i>	缅甸方竹 <i>Chimonobambusa armata</i>	1	1

序号 No.	属 Genus	物种 Species	号数 Numbers	份数 Sheets
42	方竹属 <i>Chimonobambusa</i>	方竹 <i>Chimonobambusa quadrangularis</i>	3	6
43	方竹属 <i>Chimonobambusa</i>	八月竹 <i>Chimonobambusa szechuanensis</i>	1	7
44	牡竹属 <i>Dendrocalamus</i>	勃氏甜龙竹 <i>Dendrocalamus brandisii</i>	1	2
45	牡竹属 <i>Dendrocalamus</i>	福贡龙竹 <i>Dendrocalamus fugongensis</i>	1	2
46	牡竹属 <i>Dendrocalamus</i>	龙竹 <i>Dendrocalamus giganteus</i>	1	2
47	牡竹属 <i>Dendrocalamus</i>	麻竹 <i>Dendrocalamus latiflorus</i>	28	66
48	牡竹属 <i>Dendrocalamus</i>	牡竹 <i>Dendrocalamus strictus</i>	2	5
49	牡竹属 <i>Dendrocalamus</i>	西藏牡竹 <i>Dendrocalamus tibeticus</i>	1	1
50	藤竹属 <i>Dinochloa</i> ^①	无耳藤竹 <i>Dinochloa orenuda</i>	1	4
51	藤竹属 <i>Dinochloa</i>	毛藤竹 <i>Dinochloa puberula</i>	1	4
52	藤竹属 <i>Dinochloa</i>	藤竹 <i>Dinochloa utilis</i>	1	4
53	箭竹属 <i>Fargesia</i>	斜倚箭竹 <i>Fargesia declivis</i>	1	1
54	箭竹属 <i>Fargesia</i>	黑穗箭竹 <i>Fargesia melanostachys</i>	2	3
55	箭竹属 <i>Fargesia</i>	神农箭竹 <i>Fargesia murielae</i>	1	5
56	箭竹属 <i>Fargesia</i>	华西箭竹 <i>Fargesia nitida</i>	2	5
57	箭竹属 <i>Fargesia</i>	糙花箭竹 <i>Fargesia scabrida</i>	2	5
58	箭竹属 <i>Fargesia</i>	腾冲箭竹 <i>Fargesia solida</i>	1	1
59	箭竹属 <i>Fargesia</i>	箭竹 <i>Fargesia spathacea</i>	6	8
60	贡山竹属 <i>Gaoligongshania</i>	贡山竹 <i>Gaoligongshania megalothyrsa</i>	2	2
61	巨竹属 <i>Gigantochloa</i>	滇竹 <i>Gigantochloa felix</i>	1	3
62	巨竹属 <i>Gigantochloa</i>	毛笋竹 <i>Gigantochloa levis</i>	1	3
63	箬竹属 <i>Indocalamus</i>	粽巴箬竹 <i>Indocalamus herklotsii</i>	7	19
64	箬竹属 <i>Indocalamus</i>	阔叶箬竹 <i>Indocalamus latifolius</i>	7	20
65	箬竹属 <i>Indocalamus</i>	箬叶竹 <i>Indocalamus longiauritus</i>	11	28
66	箬竹属 <i>Indocalamus</i>	水银竹 <i>Indocalamus sinicus</i>	3	17
67	箬竹属 <i>Indocalamus</i>	箬竹 <i>Indocalamus tessellatus</i>	2	4
68	大节竹属 <i>Indosasa</i>	大节竹 <i>Indosasa crassiflora</i>	1	1
69	大节竹属 <i>Indosasa</i>	摆竹 <i>Indosasa shibataeoides</i>	5	9
70	梨竹属 <i>Melocanna</i>	梨竹 <i>Melocanna humilis</i>	1	2
71	少穗竹属 <i>Oligostachyum</i>	细柄少穗竹 <i>Oligostachyum gracilipes</i>	1	2
72	少穗竹属 <i>Oligostachyum</i>	林仔竹 <i>Oligostachyum nuspiculum</i>	6	31
73	少穗竹属 <i>Oligostachyum</i>	毛秆少穗竹 <i>Oligostachyum scopulum</i>	2	12
74	刚竹属 <i>Phyllostachys</i>	石绿竹 <i>Phyllostachys arcana</i>	1	2
75	刚竹属 <i>Phyllostachys</i>	人面竹 <i>Phyllostachys aurea</i>	10	18
76	刚竹属 <i>Phyllostachys</i>	毛竹 <i>Phyllostachys edulis</i>	10	34
77	刚竹属 <i>Phyllostachys</i>	甜笋竹 <i>Phyllostachys elegans</i>	6	11
78	刚竹属 <i>Phyllostachys</i>	曲竿竹 <i>Phyllostachys flexuosa</i>	6	25
79	刚竹属 <i>Phyllostachys</i>	水竹 <i>Phyllostachys heteroclada</i>	20	46
80	刚竹属 <i>Phyllostachys</i>	实心竹 <i>Phyllostachys heteroclada</i> f. <i>solida</i>	4	4
81	刚竹属 <i>Phyllostachys</i>	台湾桂竹 <i>Phyllostachys makinoi</i>	1	2
82	刚竹属 <i>Phyllostachys</i>	美竹 <i>Phyllostachys mannii</i>	1	1

① 莫古礼发表的3种藤竹经此后的中国植物学家鉴定认为很难肯定其属于藤竹属(*Dinochloa*), 因为至今尚未见到有花标本, 分类位置存疑。

序号 No.	属 Genus	物种 Species	号数 Numbers	份数 Sheets
83	刚竹属 <i>Phyllostachys</i>	篋竹 <i>Phyllostachys nidularia</i>	36	75
84	刚竹属 <i>Phyllostachys</i>	紫竹 <i>Phyllostachys nigra</i>	25	44
85	刚竹属 <i>Phyllostachys</i>	毛金竹 <i>Phyllostachys nigra</i> var. <i>henonis</i>	9	21
86	刚竹属 <i>Phyllostachys</i>	早园竹 <i>Phyllostachys propinqua</i>	2	9
87	刚竹属 <i>Phyllostachys</i>	桂竹 <i>Phyllostachys reticulata</i>	48	109
88	刚竹属 <i>Phyllostachys</i>	红边竹 <i>Phyllostachys rubromarginata</i>	2	4
89	刚竹属 <i>Phyllostachys</i>	金竹 <i>Phyllostachys sulphurea</i>	3	4
90	刚竹属 <i>Phyllostachys</i>	刚竹 <i>Phyllostachys sulphurea</i> var. <i>viridis</i>	4	8
91	刚竹属 <i>Phyllostachys</i>	黄皮绿筋竹 <i>Phyllostachys sulphurea</i> var. <i>viridis</i> f. <i>youngii</i>	1	1
92	刚竹属 <i>Phyllostachys</i>	硬头青竹 <i>Phyllostachys veitchiana</i>	1	2
93	刚竹属 <i>Phyllostachys</i>	早竹 <i>Phyllostachys violascens</i>	3	5
94	刚竹属 <i>Phyllostachys</i>	乌哺鸡竹 <i>Phyllostachys vivax</i>	4	9
95	苦竹属 <i>Pleioblastus</i>	苦竹 <i>Pleioblastus amarus</i>	7	10
96	苦竹属 <i>Pleioblastus</i>	菲白竹 <i>Pleioblastus fortunei</i>	1	1
97	苦竹属 <i>Pleioblastus</i>	大明竹 <i>Pleioblastus gramineus</i>	2	3
98	苦竹属 <i>Pleioblastus</i>	斑苦竹 <i>Pleioblastus maculatus</i>	1	5
99	苦竹属 <i>Pleioblastus</i>	川竹 <i>Pleioblastus simonii</i>	1	1
100	矢竹属 <i>Pseudosasa</i>	茶秆竹 <i>Pseudosasa amabilis</i>	14	37
101	矢竹属 <i>Pseudosasa</i>	托竹 <i>Pseudosasa cantorii</i>	61	137
102	矢竹属 <i>Pseudosasa</i>	簕竹 <i>Pseudosasa hindsii</i>	16	68
103	矢竹属 <i>Pseudosasa</i>	矢竹 <i>Pseudosasa japonica</i>	3	10
104	赤竹属 <i>Sasa</i>	赤竹 <i>Sasa longiligulata</i>	3	9
105	赤竹属 <i>Sasa</i>	维氏熊竹 <i>Sasa veitchii</i>	1	1
106	箬笋竹属 <i>Schizostachyum</i>	薄竹 <i>Schizostachyum chinense</i>	1	1
107	箬笋竹属 <i>Schizostachyum</i>	苗竹仔 <i>Schizostachyum dumetorum</i>	8	35
108	箬笋竹属 <i>Schizostachyum</i>	沙罗箬竹 <i>Schizostachyum funghomii</i>	7	18
109	箬笋竹属 <i>Schizostachyum</i>	山骨罗竹 <i>Schizostachyum hainanense</i>	8	35
110	箬笋竹属 <i>Schizostachyum</i>	/ <i>Schizostachyum lumampao</i> ^②	1	2
111	箬笋竹属 <i>Schizostachyum</i>	箬笋竹 <i>Schizostachyum pseudolima</i>	2	4
112	业平竹属 <i>Semiarundinaria</i>	山竹仔 <i>Semiarundinaria shapoensis</i>	2	2
113	鹅毛竹属 <i>Shibataea</i>	倭竹 <i>Shibataea kumasaca</i>	1	1
114	唐竹属 <i>Sinobambusa</i>	扛竹 <i>Sinobambusa henryi</i>	2	3
115	唐竹属 <i>Sinobambusa</i>	竹仔 <i>Sinobambusa humilis</i>	4	6
116	唐竹属 <i>Sinobambusa</i>	晾衫竹 <i>Sinobambusa intermedia</i>	1	3
117	唐竹属 <i>Sinobambusa</i>	唐竹 <i>Sinobambusa tootsik</i>	3	8
118	唐竹属 <i>Sinobambusa</i>	满山爆竹 <i>Sinobambusa tootsik</i> var. <i>laeta</i>	4	8
119	玉山竹属 <i>Yushania</i>	短锥玉山竹 <i>Yushania brevipaniculata</i>	2	6
120	玉山竹属 <i>Yushania</i>	紫花玉山竹 <i>Yushania violascens</i>	1	3

② *Schizostachyum lumampao* (Blanco) Merr., Amer. J. Bot. 3: 63 (1916). 该种分布于菲律宾, 本表中记录的该种标本为莫古礼 1929 年 5 月在中山大学竹园所采集, 其竹园编号为 1348, 标本号为 18538, 现两份标本分别藏于美国自然历史博物馆植物标本馆(标本编号为 136297)和中山大学植物标本室(标本编号为 SYS00010145)。



•生物编目•

中国银口天竺鲷属鱼类的分类厘定

俞正森¹, 宋娜¹, 本村浩之², 高天翔^{3*}

1. 中国海洋大学水产学院, 山东青岛 266003; 2. 鹿儿岛大学综合研究博物馆, 鹿儿岛 890-0065; 3. 浙江海洋大学水产学院, 浙江舟山 316022

摘要: 本研究检视了来自中国沿海的银口天竺鲷属标本314尾, 形态学鉴定为8种: 斑鳍银口天竺鲷(*Jaydia carinata* (Cuvier, 1828))、细条银口天竺鲷(*J. lineata* (Temminck & Schlege, 1842))、新几内亚银口天竺鲷(*J. novaeguineae* (Valenciennes, 1832))、黑鳃银口天竺鲷(*J. poeciloptera* (Cuvier, 1828))、史密斯氏银口天竺鲷(*J. smithi* Kotthaus 1970)、横带银口天竺鲷(*J. striata* (Smith & Radcliffe, 1912))、印度洋银口天竺鲷(*J. striatodes* (Gon, 1997))和黑边银口天竺鲷(*J. truncata* (Bleeker, 1854))。结合GenBank中的同种序列, 对史密斯氏银口天竺鲷进行DNA条形码分析, 发现中国群体和地中海群体分为两个组群, 两者平均组间遗传距离为0.044, 表明其中存在隐存种。因该种模式产地为亚丁湾, 推测中国种群为隐存种*Jaydia* sp.。结合标本和文献考证, 我们认为中国已知有银口天竺鲷属鱼类9种, 未采集到的烟台银口天竺鲷*J. tchefouensis* (Fang, 1942)可能为*J. lineata*次定同种异名。我们整理了各种的同种异名、形态特征和地理分布, 编制了检索表, 探讨了分类问题, 修订了错误。中国已记录物种*J. ellioti*、*J. arafurae*、*J. albomarginata*实际为*J. truncata*、*J. poeciloptera*和*J. novaeguineae*。

关键词: 银口天竺鲷属; 分类; 形态特征; DNA条形码; 检索表

俞正森, 宋娜, 本村浩之, 高天翔 (2021) 中国银口天竺鲷属鱼类的分类厘定. 生物多样性, 29, 971–979. doi: 10.17520/biods.2020320.

Yu ZS, Song N, Motomura H, Gao TX (2021) Taxonomic revision of the cardinalfish genus *Jaydia* in China. Biodiversity Science, 29, 971–979. doi: 10.17520/biods.2020320.

Taxonomic revision of the cardinalfish genus *Jaydia* in China

Zhengsen Yu¹, Na Song¹, Hiroyuki Motomura², Tianxiang Gao^{3*}

1 Fisheries College, Ocean University of China, Qingdao, Shandong 266003, China

2 Kagoshima University Museum, Kagoshima 890-0065, Japan

3 School of Fishery, Zhejiang Ocean University, Zhoushan, Zhejiang 316022, China

ABSTRACT

Aim: Cardinalfishes (Apogonidae) are one of the numerically dominant reef fish families. The taxonomy of cardinalfish genus *Jaydia* in China was unclear for a long time. This study aims to revise the taxonomy of the genus from China.

Methods: The taxonomic revision was based on comprehensive examination of specimens and review of literatures. *Jaydia* sp. was distinguished from *J. smithi* by molecular comparison.

Results: Eight species were identified morphologically, including *Jaydia carinata* (Cuvier, 1828), *J. lineata* (Temminck & Schlege, 1842), *J. novaeguineae* (Valenciennes, 1832), *J. poeciloptera* (Cuvier, 1828), *J. smithi* Kotthaus 1970, *J. striata* (Smith & Radcliffe, 1912), *J. striatodes* (Gon, 1997), *J. truncata* (Bleeker, 1854). But *J. tchefouensis* was not found from China seas. The results of molecular analysis of *J. smithi* showed the Chinese population and the Mediterranean population formed two exclusive lineages which have obvious interspecific-level mean genetic distance (0.044). The previously recorded species from China, *J. ellioti*, *J. arafurae*, *J. albomarginata*, and *J. smithi*, should be revised as *J. truncata*, *J. poeciloptera*, *J. novaeguineae*, and *Jaydia* sp., respectively. *Jaydia tchefouensis* may be a junior synonym of *J. lineata*. The synonyms, distribution, morphological diagnosis and description, and a key to species were provided. The taxonomic problems were also discussed.

Conclusion: Nine *Jaydia* species were recognized from China. Our results will promote the taxonomic study of family Apogonidae.

Key words: *Jaydia*; taxonomy; morphological characters; DNA barcodes; key of species

收稿日期: 2020-08-11; 接受日期: 2020-12-27

基金项目: 国家自然科学基金(41176117)

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: gaotianxiang0611@163.com

天竺鲷科 (Apogonidae) 隶属于鲈形目 (Perciformes) 鲈亚目 (Percoidei) (Fraser, 1972; Nelson, 2006; Mabuchi et al, 2014)。近年来, 国外学者通过分子系统发育分析认为天竺鲷科应归属于虾虎鱼目 (Gobiiformes) 天竺鲷亚目 (Apogonoidei) (Thacker, 2009; Thacker & Rojel, 2009; Thacker et al, 2015)。但该分类结果尚未被分类学者所采纳 (Fraser, 2011, 2014; Mabuchi et al, 2014; Gon et al, 2015; Fraser & Prokofiev, 2016)。天竺鲷科分为4亚科40属约381种 (Fricke et al, 2020a, b), 广泛分布于印度洋、太平洋和大西洋的热带及亚热带海域, 少数物种分布于淡水和温带近海 (Mabuchi et al, 2014)。银口天竺鲷属 (*Jaydia*) 隶属于天竺鲷科天竺鲷亚科 (Apogoninae), 为一类栖息于泥沙底的小型鱼类 (体长一般小于120 mm), 目前世界上已知有18个有效种, 广泛分布于印度洋到西太平洋近海 (Mabuchi et al, 2014; Fricke et al, 2020a, b)。

Smith (1961) 在西印度洋研究了两种天竺鲷属鱼类黑边天竺鲷 (*Apogon ellioti*) 和奎氏天竺鲷 (*A. queketti*), 发现它们具有圆形尾鳍和前鳃盖骨边缘锯齿退化这些特征, 认为 *ellioti* 和 *queketti* 应不属于 *Apogon* 属, 并建立了新属 *Jaydia* 来容纳这两个物种。Fraser (1972) 基于比较骨学研究将 *Jaydia* 列为 *Apogon* 的同属异名。Gon (1997) 认为 *Jaydia* 的种类具有前鳃盖骨边缘锯齿退化、第四背鳍鳍棘最长、具发光器官等共有衍征, 在属 *Apogon* 中 *Jaydia* 为一单系群, 应为 *Apogon* 的一有效亚属。Mabuchi 等 (2014) 基于分子系统发育分析和比较形态学研究对天竺鲷科进行分类修订, 结果支持 *Jaydia* 有效属的分类地位, *Jaydia* 被提升为属。Cuvier (1828) 描述了 *Apogon carinatus* (= *J. carinata*) 和 *A. poecilopterus* (= *J. poeciloptera*)。Gon (1997) 认为 Cuvier (1828) 错误地描述了 *poecilopterus* 第一背鳍具6枚鳍棘, 误导 Bleeker (1849) 命名了新种 *Apogon glaga* (= *J. poecilopterus*)。Bleeker (1854) 建立了新属 *Apogonichthys* (原天竺鲷属), 将 *carinatus* 和 *glaga* 归入 *Apogonichthys* 属。受此影响, 中国的鱼类学者在记录银口天竺鲷属鱼类时, 长期使用属名 *Apogonichthys* (王以康, 1958; 成庆泰, 1959a, b, 1987; 成庆泰等, 1962; 沈根媛, 1985)。Gon (1997) 修订了银口天竺鲷属 (当时被认为是天竺鲷属的亚属), 鉴定出10个有效种和9个次定同种异名, 并将10

个有效种划分为3个种团 (species group): (1) 黑边银口天竺鲷种团 (*truncata* group), 包含 *truncata*, *smithi* 和 *hungi*, 都具有臀部发光器官; (2) 斑鳍银口天竺鲷种团 (*carinata* group), 包含 *carinata*, *poeciloptera* 和 *queketti*, 具有前鳃盖骨边缘及后颞骨后缘光滑、体侧具斑纹 (有时连成线条) 和覆膜无黑色素分布等特征; (3) 细条银口天竺鲷种团 (*lineata* group), 包含 *lineata*, *novaeguineae*, *striata* 和 *striatodes*, 具有尾神经骨缺失、体侧有7–11窄横带、胸鳍鳍条数15和发达上鳃耙数2–3等特征。

中国共记录有银口天竺鲷属命名种12种。Fang (1942) 描述了采于中国烟台的新种 *Apogon tchefouensis*。成庆泰 (1959b) 首次较为全面地记录了中国银口天竺鲷属鱼类, 包括 *Apogonichthys striatus*、*A. lineatus*、*A. arafurae*、*A. albomarginatus*、*A. carinatus* 和 *A. ellioti* 共6个命名种, 其中 *A. striatus*、*A. arafurae* 和 *A. albomarginatus* 为中国的新记录种。之后, 除属名及中文名的变动外, 国内学者基本沿用了成庆泰 (1959b) 的记述 (成庆泰等, 1962; 沈根媛, 1985; 沈世杰, 1993; 孙典荣和陈铮, 2013; 陈大刚和张美昭, 2016)。Gon (1997) 在中国南部沿海和台湾记录了另外4个银口天竺鲷属命名种 (*novaeguinae*、*poeciloptera*、*smithi* 和 *truncata*), 并报道了新种 *Apogon (Jaydia) striatodes*。

长期以来, 中国银口天竺鲷属鱼类存在学名误用、错误记录和形态特征描述不充分及错误等情况。本研究在检视标本的基础上, 全面考察了中国银口天竺鲷属鱼类的已有记载, 对该属进行分类整理, 开展形态特征全面描述和深入的比较分析, 对鱼种学名逐一校正, 探讨了各物种的地理分布和分类问题, 以期为深入开展中国银口天竺鲷属乃至天竺鲷科鱼类的系统分类研究打下基础。

1 材料和方法

1.1 实验材料

本研究检视了保存于中国海洋大学渔业生态学实验室 (Fishery Ecology Laboratory, Ocean University of China, OUC_FEL)、浙江海洋大学渔业生态与生物多样性实验室 (Fishery Ecology and Biodiversity Laboratory, Zhejiang Ocean University, ZJOU_FEEL)、中国科学院海洋研究所 (Institute of Oceanology, Chinese Academy of Sciences, IOCAS)、中国科学院

南海海洋研究所(South China Sea Institute of Oceanology, Chinese Academy of Sciences, SCSIOCAS)和浙江自然历史博物馆(Zhejiang Museum of Natural History, ZMNH)标本共314尾。

1.2 形态学

使用电子数显卡尺量度可测量形态特征,精确到0.1 mm。比值精确到0.1。测量方法如图1所示。图1不便示意的测量特征及计数特征按照附录1中所述的方法进行测量和计数。如无特别说明,文中出现的标本长度均为体长。

1.3 遗传学分析

前期研究发现中国存在一个与史密斯氏银口天竺鲷形态上难以区分但分子差异明显的物种(*Jaydia* sp.),本研究使用分子生物学方法来区分它们。

取*Jaydia* sp.适量肌肉组织,采用酚-氯仿方法提取基因组DNA,乙醇沉淀后的基因组DNA溶解于100 μL蒸馏水中,4℃保存备用。用于扩增线粒体DNA COI片段的引物为FishF1 (5'-TCAACCAA CCACAAAGACATTGGCAC-3')和FishR2 (5'-ACTTCAGGGTGACCGAAGAATCAGAA-3') (Ward et al, 2005)。PCR反应体系为25 μL: *Taq*酶0.25 μL, DNA模板1 μL, 正、反向引物各1 μL, dNTP 2 μL, 10 × PCR缓冲液2.5 μL, 去离子水17.25 μL。PCR反应条件为: 94℃预变性5 min; 94℃变性45 s, 52℃退火

45 s, 72℃延伸45 s, 共35个循环; 72℃延伸10 min。以上反应均设阴性对照以排除DNA污染的情况。取2 μL PCR产物进行1.5%琼脂糖凝胶电泳($U = 300$ V), 使用回收试剂盒(上海沃森生物科技公司)对目的条带进行回收纯化, 使用ABI Prism3730型DNA序列分析仪对回收纯化的PCR产物进行正反链测序。将测得的COI基因片段序列用DNASar软件中的Seqman软件进行比对, 并辅以人工校正。从GenBank中下载地中海史密斯氏银口天竺鲷和其他银口天竺鲷属鱼类、黑似天竺鲷(*Apogonichthyoides niger*)、犬牙拟天竺鲷(*Pseudamia gelatinosa*)的COI基因片段(表1)与本研究测定的*Jaydia* sp.序列进行联合分析。使用MEGA6.0软件以邻接(NJ)法构建系统发育树, 并计算组群间和组群内的成对Kimura双参数(K2P)遗传距离。

2 结果

2.1 银口天竺鲷属的描述

银口天竺鲷属(*Jaydia* Smith, 1961)

Jaydia Smith, 1961, 375, 392; 模式种: *Apogon ellioti* Day, 1875, 为*Jaydia truncata* (Bleeker, 1854)次定同种异名。

属的特征: 第一背鳍第四鳍棘最长, 前鳃盖骨边缘锯齿退化, 尾神经骨退化或缺失, 部分种类具

表1 本研究使用序列信息

Table 1 Information of sequences used in this study

种类 Species	凭证标本 Voucher specimens	采集地点 Locality	GenBank序列号 GenBank accession no.
<i>Jaydia</i> sp.	OUC_FEL AP150553	中国海南西北海域 Northwest Hainan, China	MH638643
	OUC_FEL AP150620	中国广东珠海 Zhuhai, Guangdong, China	MH638648
	OUC_FEL AP150622-150625	中国广东珠海 Zhuhai, Guangdong, China	MH638644-MH638647
	OUC_FEL AP150858	中国浙江舟山 Zhoushan, Zhejiang, China	KX388253
史密斯氏银口天竺鲷 <i>Jaydia smithi</i>	AUBM Lot 05-06	地中海 Mediterranean Sea	KR861532-KR861533
	ApSm22A-C, G-X	以色列 Israel	KM538174-KM538194
黑边银口天竺鲷 <i>Jaydia truncata</i>	FAKU: 73386	日本高知 Kochi, Japan	AB890050
印度洋银口天竺鲷 <i>Jaydia striatodes</i>	ZMNH AF0000118	中国广西北海 Beihai, Guangxi, China	KU507413
横带银口天竺鲷 <i>Jaydia striata</i>	KAUM-I. 47748	泰国罗勇 Rayong, Thailand	KU865174
斑鳍银口天竺鲷 <i>Jaydia carinata</i>	FAKU: 73706	日本高知 Kochi, Japan	AB890049
奎氏银口天竺鲷 <i>Jaydia queketti</i>	TAU P.15450	以色列 Israel	KF564297
细条银口天竺鲷 <i>Jaydia lineata</i>	FAKU: 77532	日本广岛 Hiroshima, Japan	AB890051
新几内亚银口天竺鲷 <i>Jaydia novaeguineae</i>	SAIAB 96303	肯尼亚 Kenya	KX281185
黑似天竺鲷 <i>Apogonichthyoides niger</i>	FAKU: 70753	日本爱媛 Ehime-ken, Japan	AB890026
犬牙拟天竺鲷 <i>Pseudamia gelatinosa</i>	KU: 31854	斐济瓦努阿莱武岛 Vanua Levu, Fiji	AB890005

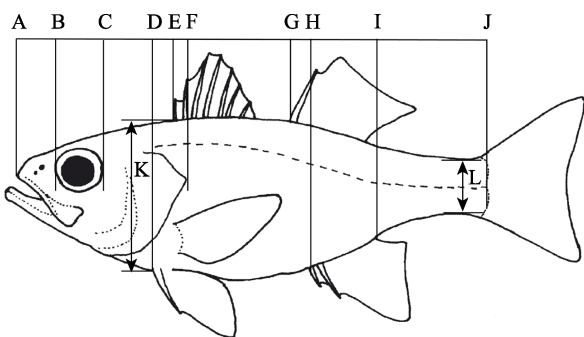


图1 形态测量示意图。A-B: 吻长; B-C: 眼径; A-D: 吻到腹鳍起点; A-E: 吻到第一背鳍起点; A-F: 头长; A-G: 吻到第二背鳍起点; A-H: 吻到臀鳍起点; A-I: 体长; I-J: 尾柄长; K: 体高; L: 尾柄高。

Fig. 1 Methods of measurements. AB, Snout length; B-C, Eye diameter; A-D, Snout to origin of pelvic fin; AE, Snout to origin of first dorsal fin; A-F, Head length; A-G, Snout to second dorsal fin; A-H, Snout to origin of anal fin; A-I, Standard length; I-J, Caudal peduncle length; K, Body depth; L, Caudal peduncle depth.

有发光器官; 背鳍鳍条数VII + I, 9, 臀鳍鳍条数II, 8, 胸鳍鳍条数14-18 (通常为15-17), 腹鳍鳍条数I, 5, 尾鳍鳍条数9 + 8; 侧线鳞数24 + 3-4 (通常为3), 侧线上鳞数2, 侧线下鳞数6; 背前鳞数2-5; 鳃耙数13-19, 发达鳃耙数10-15, 角鳃耙数8-9; 尾鳍通常为圆形; 体侧通常具有4-12横带; 第一背鳍上端通常微黑到黑色。

2.2 中国银口天竺鲷属各物种鉴别特征和分布

种类鉴定主要根据Gon (1997)进行。仅列出与中国记录相关的异名。对物种分布范围的重新阐述综合了本研究 and 已有可信记录。检视的标本、异名录、形态特征描述和分类讨论见附录2。

2.2.1 斑鳍银口天竺鲷 *Jaydia carinata* Cuvier in Cuvier & Valenciennes, 1828 (图2A, B, 附录3-表A3)

鉴别特征: 胸鳍鳍条数16-17 (通常为16); 总鳃耙数3-4 + 11-13 = 14-16, 发达鳃耙数1 + 9-11 = 10-12, 角鳃耙数8-9 (通常为8); 背前鳞数2-3 (通常为3); 前鳃盖骨边缘光滑, 前鳃盖骨脊边缘光滑; 第二背鳍后4枚鳍条于基部上方具一大黑斑, 黑斑外圈白色。

世界分布: 西太平洋, 日本、韩国、中国、菲律宾及澳大利亚北部(Gon, 1997; Kim et al, 2005); 中国分布: 黄海南端(偶见)、东海、台湾及南海(成庆泰等, 1962; 成庆泰, 1963; 沈根媛, 1985; 沈世杰, 1993; 刘培廷和邓思明, 2006)。

2.2.2 细条银口天竺鲷 *Jaydia lineata* Temminck & Schlegel, 1842 (图2C, 附录3-表A3)

鉴别特征: 胸鳍鳍条数14-16 (通常为15); 总鳃耙数2-5 + 11-14 = 15-19 (通常为3-4 + 12-13 = 16-18), 发达鳃耙数1-3 + 11-13 = 13-15 (通常为2 + 11-12 = 13-14), 角鳃耙数8-9 (通常为9); 背前鳞数3-4; 前鳃盖骨边缘具弱锯齿, 前鳃盖骨脊边缘光滑; 体侧具7-12棕色窄横带, 带宽通常小于带间距。

世界分布: 西北太平洋, 包括日本、韩国、中国海域(Gon, 1997; Kim et al, 2005); 中国分布: 黄渤海、东海、台湾(沈世杰, 1993; 沈世杰和吴高逸, 2011)及南海北部。

2.2.3 新几内亚银口天竺鲷 *Jaydia novaeguineae* Valenciennes 1832 (图2D, 附录3-表A3)

鉴别特征: 胸鳍鳍条数16-17 (通常为16); 总鳃耙数4 + 11 = 15, 发达鳃耙数2 + 11 = 13, 角鳃耙数8; 背前鳞数4-5; 前鳃盖骨边缘具弱锯齿, 前鳃盖骨脊边缘光滑; 体侧无横带, 或具多达8条模糊棕色横带。

世界分布: 印度洋到西太平洋, 中国、日本、菲律宾、印度尼西亚、泰国湾、印度, 往西到非洲东部的马达加斯加和肯尼亚(Gon, 1997); 中国分布: 台湾(Gon, 1997)及南海。

2.2.4 黑鳃银口天竺鲷 *Jaydia poeciloptera* Cuvier in Cuvier & Valenciennes, 1828 (图2E, F, 附录3-表A3)

鉴别特征: 胸鳍鳍条数15-17 (通常为16); 总鳃耙数2-4 + 11-12 = 13-16 (通常为3-4 + 11-12 = 14-16), 发达鳃耙数1 + 9-11 = 10-12 (通常为1 + 10), 角鳃耙数8; 背前鳞数4-5; 前鳃盖骨边缘光滑, 前鳃盖骨脊边缘光滑; 鳃腔、第一鳃弓及其鳃耙黑色; 上下颌近联合处齿明显膨大; 臀鳍近基部具一暗色纵纹。

世界分布: 广泛分布于印度洋到西太平洋, 从印度往东到菲律宾, 南到澳大利亚北部, 北到日本南部海域(Gon, 1997; Matsunuma et al, 2011; Yoshida et al, 2013); 中国分布: 南海。

2.2.5 *Jaydia* sp. (图2G, 附录3-表A3)

鉴别特征: 胸鳍鳍条数16-17; 总鳃耙数2-4 + 11-12 = 13-16 (通常为3-4 + 11-12 = 14-16), 发达鳃耙数1 + 9-11 = 10-12 (通常为1 + 10), 角鳃耙数8; 前鳃盖骨边缘锯齿状, 前鳃盖骨脊边缘转折处具锯齿; 头顶部无显眼的暗色斑点; 臀鳍无纵纹。

分布: 中国东海和南海北部, 原在西太平洋记

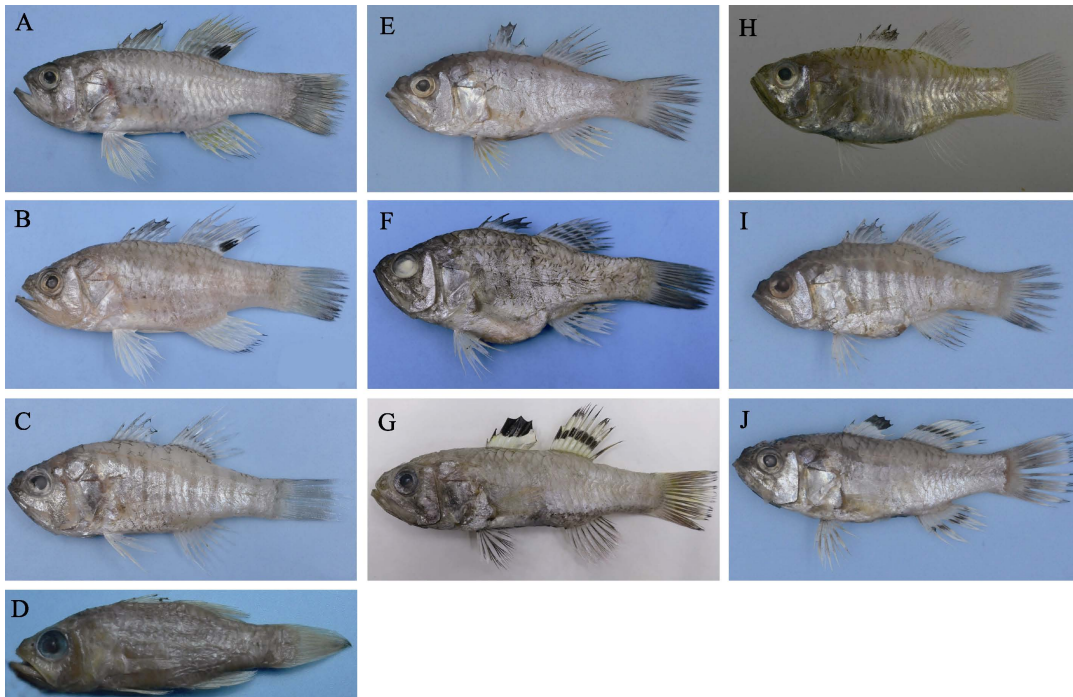


图2 A, B: 斑鳍银口天竺鲷, A: OUC_FEL AP160051, 117.9 mm, 广东珠海, B: OUC_FEL AP140025, 88.8 mm, 广东珠海; C: 细条银口天竺鲷, OUC_FEL AP150819, 57.8 mm, 山东乳山; D: 新几内亚银口天竺鲷, 61.3 mm, 海南三亚, 该标本经福尔马林溶液保存过, 原有的外部颜色特征已消失; E-F: 黑鳃银口天竺鲷, E: OUC_FEL AP150783, 87.8 mm, 广西北海, F: OUC_FEL AP150782, 68.3 mm, 广西北海; G: *Jaydia* sp., OUC_FEL AP150625, 98.6 mm, 广东珠海; H: 横带银口天竺鲷, KAUM-I. 47748, 53.2 mm, 泰国罗勇(照片由本村浩之提供); I: 印度洋银口天竺鲷, ZMNH AF0000119, 57.3 mm, 北部湾; J: 黑边银口天竺鲷, OUC_FEL AP150768, 89.9 mm, 广西北海。

Fig. 2 A, *Jaydia carinata*, OUC_FEL AP160051, 117.9 mm, from Zhuhai, Guangdong; China, B, *J. carinata*, OUC_FEL AP140025, 88.8 mm, from Zhuhai, Guangdong; C, *J. lineata*, OUC_FEL AP150819, 57.8 mm, from Rushan, Shandong; D, *J. novaeguineae*, 61.3 mm, from Sanya, Hainan Island, the specimen lost its color as it was ever preserved in formalin solution; E, *J. poeciloptera*, OUC_FEL AP150783, 87.8 mm, from Beihai, Guangxi; F, *J. poeciloptera*, OUC_FEL AP150782, 68.3 mm; from Beihai, Guangxi; G, *Jaydia* sp., OUC_FEL AP150625, 98.6 mm, from Zhuhai, Guangdong; H: *J. striata*, KAUM-I. 47748, 53.2 mm, from Ryoung, Thailand (Provided by Hiroyuki Motomura); I, *J. striatodes*, ZMNH AF0000119, 57.3 mm, the Beibu Gulf; J, *J. truncata*, OUC_FEL AP150768, 89.9 mm, Beihai, Guangxi.

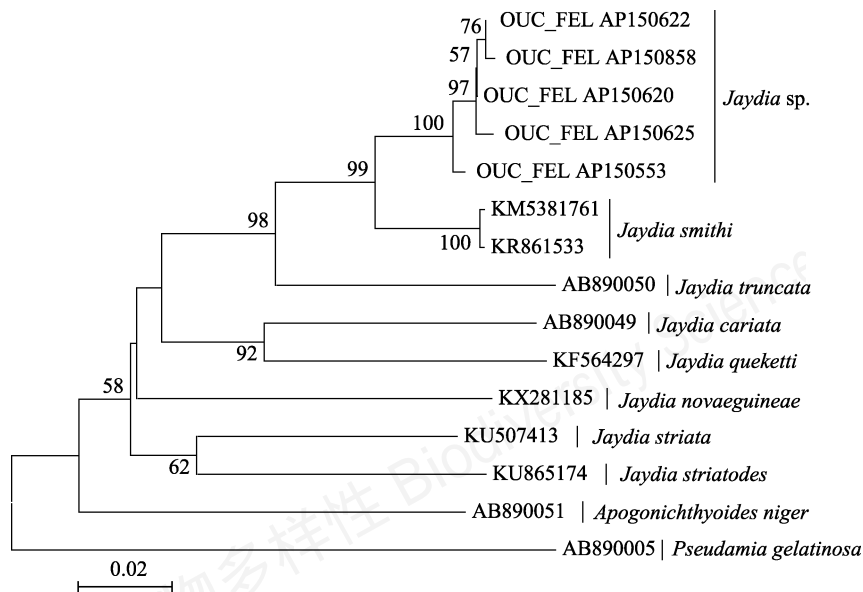


图3 使用COI基因片段基于邻接法构建的银口天竺鲷属系统发育树

Fig. 3 Phylogenetic tree of *Jaydia* species based on neighbor-joining method using COI sequences

录的史密斯氏银口天竺鲷应为该种。

本研究使用DNA条形码序列进行遗传学分析, 计算*Jaydia* sp.与史密斯氏银口天竺鲷种群间与种群内遗传距离, 结果显示两者遗传距离为0.044, 远大于两种群组内遗传距离, 也远远大于一般的鱼类种内遗传距离, 为种间差异水平(附录2-表A2)。以黑似天竺鲷和犬牙拟天竺鲷为外群, 使用DNA条形码序列重建银口天竺鲷属系统发育树, 结果显示史密斯氏银口天竺鲷中国种群和地中海种群都为具有排他性的世系, 两者形成姐妹群关系, 且与其他银口天竺鲷属鱼类明显分开(图3)。

2.2.6 横带银口天竺鲷 *Jaydia striata* (Smith & Radcliffe in Radcliffe, 1912) (图2H, 附录3-表A3)

鉴别特征: 胸鳍鳍条数通常为15; 背鳍鳞数3–5; 发达鳃耙数通常为2 + 11; 前鳃盖骨边缘具弱锯齿, 前鳃盖骨脊边缘光滑; 体侧具7–11暗色窄横带; 臀鳍浅色, 大型个体(>60 mm)在臀鳍下具黑色素分布; 覆膜覆盖有暗色斑点。

世界分布: 印度洋到西太平洋; 中国分布: 台湾和海南。

2.2.7 印度洋银口天竺鲷 *Jaydia striatodes* (Gon, 1997) (图2I, 附录3-表A3)

1(4)前鳃盖骨边缘光滑无锯齿

2(3)第二背鳍后部具一大黑斑; 鳃腔黑色或浅色, 如黑色, 则上鳃弓及上鳃耙也为黑色; 上下颌联合牙齿处轻微膨大.....斑鳍银口天竺鲷(*Jaydia carinata*)

3(2)第二背鳍具1–3黑色纵纹; 鳃腔、鳃耙和鳃弓黑色; 上下颌联合处牙齿明显膨大.....黑鳃银口天竺鲷(*Jaydia poeciloptera*)

4(1)前鳃盖骨边缘具锯齿

5(12)发达上鳃耙数2–3; 体侧通常具7–12窄横带

6(9)腹膜无黑色素分布, 或零星地点缀着微小黑点

7(8)胸鳍鳍条数通常为16; 发达鳃耙数9–10; 角鳃耙数通常为8

.....新几内亚银口天竺鲷(*Jaydia novaeguineae*)

8(7)胸鳍鳍条数通常为15; 发达鳃耙数11–12; 角鳃耙数通常为9.....细条银口天竺鲷(*Jaydia lineata*)

9(6)腹膜具大量黑色素分布

10(11)发达上鳃耙数通常为3; 角鳃耙数通常为9; 臀鳍下部具一宽的黑色色素带

.....印度洋银口天竺鲷(*Jaydia striatodes*)

11(10)发达上鳃耙数通常为2; 角鳃耙数通常为8; 臀鳍下部通常无黑色素分布

.....横带银口天竺鲷(*Jaydia striata*)

12(5)发达上鳃耙数1; 体侧通常具4–6宽横带

13(14)头顶具许多显著的黑色斑点; 臀鳍中部具一黑色纵纹.....黑边银口天竺鲷(*Jaydia truncata*)

14 (13)头顶无显著斑点; 臀鳍中部无纵纹.....*Jaydia* sp.

鉴别特征: 胸鳍鳍条数15; 总鳃耙数4–5 + 12–13, 发达鳃耙数3 + 11–12, 角鳃耙数9; 背鳍鳞数4; 前鳃盖骨边缘具弱锯齿, 前鳃盖骨脊边缘光滑; 体侧通常具8–10条暗色窄横带; 臀鳍下端具黑色素分布。

世界分布: 东印度洋到西北太平洋; 中国分布: 台湾、南海(香港、北部湾)。

2.2.8 烟台银口天竺鲷 *Jaydia tchefouensis* (Fang, 1942), 可能为细条银口天竺鲷次定同种异名。

分布: 中国山东烟台。

2.2.9 黑边银口天竺鲷 *Jaydia truncata* (Bleeker, 1854) (图2J, 附录3-表A3)。

鉴别特征: 胸鳍鳍条数16–18 (通常为17); 总鳃耙数3–4 + 11–13 = 14–17, 发达鳃耙数1 + 9–11 = 10–12, 角鳃耙数8–9 (通常为8); 背鳍鳞数3–4 (通常为4); 前鳃盖骨边缘锯齿状, 前鳃盖骨脊边缘转折处具锯齿; 头顶部具显著暗色斑点; 第二背鳍和尾鳍边缘黑色, 第二背鳍和臀鳍中部各具一黑色纵纹。

世界分布: 印度洋到西太平洋; 中国分布: 东海、台湾和南海。

2.3 中国银口天竺鲷属鱼类检索表

基于详实的形态学比较分析, 我们编制了中国银口天竺鲷属鱼类的检索表。

表2 中国银口天竺鲷类原记录命名种及其当前状态

Table 2 Nominal species of genus *Jaydia* recorded from China with their current status

命名种 Species	当前状态 Current status
<i>J. albomarginata</i> (Smith & Radcliffe in Radcliffe 1912)	无效, 为新几内亚银口天竺鲷(<i>J. novaeguineae</i>)次定同种异名 A junior synonym of <i>J. novaeguineae</i>
<i>J. arafurae</i> (Günther 1880)	无效, 中国之记录为黑边银口天竺鲷(<i>J. poeciloptera</i>)误鉴 Misidentification of <i>J. poeciloptera</i>
<i>J. carinata</i> (Cuvier in Cuvier & Valenciennes 1828)	有效 Valid
<i>J. ellioti</i> (Day 1875)	无效, 为黑边银口天竺鲷 (<i>J. truncata</i>)次定同种异名 A junior synonym of <i>J. truncata</i>
<i>J. lineata</i> (Temminck & Schlegel 1842)	有效 Valid
<i>J. novaeguineae</i> (Valenciennes 1832)	有效 Valid
<i>J. poeciloptera</i> (Cuvier in Cuvier & Valenciennes 1828)	有效 Valid
<i>J. smithi</i> Kotthaus 1970	推测为 <i>Jaydia</i> sp. May be <i>Jaydia</i> sp.
<i>J. striata</i> (Smith & Radcliffe in Radcliffe 1912)	有效 Valid
<i>J. striatodes</i> (Gon 1997)	有效, 曾误鉴为横带银口天竺鲷 Valid, but misidentified as <i>J. striata</i>
<i>J. tchefouensis</i> (Fang 1942)	分类地位存疑, 可能为细条银口天竺鲷(<i>J. lineata</i>)同种异名 Questionable, may be a junior synonym of <i>J. lineata</i>
<i>J. truncata</i> (Bleeker 1854)	有效 Valid

3 中国银口天竺鲷鱼类分类修订

3.1 属名的更正

Smith (1961)从西印度洋命名了银口天竺鲷属 *Jaydia*。Fraser (1972)基于比较骨学研究将*Jaydia*作为天竺鲷属*Apogon*的异名。Gon (1997)认为*Jaydia*为*Apogon*一个有效亚属。Mabuchi等(2014)将*Jaydia*提升为属。中国学者原使用属名*Apogon*和*Apogonichthys*应更正为*Jaydia*。

3.2 种的修订

中国记录的银口天竺鲷鱼类存在较多鉴定错误和学名误用(表2)。其中, *Jaydia arafurae* (成庆泰等, 1962; 成庆泰, 1987; 陈大刚和张美昭, 2016)应为*J. poeciloptera*; 成庆泰等(1962)报道的横带银口天竺鲷(*J. striata*)部分标本实为印度洋银口天竺鲷(*J. striatodes*); 沈世杰(1993)记载的黑边银口天竺鲷(*J. truncata*)应为*Jaydia* sp.。命名种*ellioti*和*arafurae*为*truncata*的次定同种异名; 命名种*albomarginata*为*novaeguineae*的次定同种异名。烟台银口天竺鲷可能为细条银口天竺鲷次定同种异名, 该种分类地位尚需依据载名模式标本和后续采样结果进一步确认。Gon (1997)鉴定的史密斯氏银口天竺鲷包含两个形态相似但遗传差异明显的物种, 中国群体为一个隐存种*Jaydia* sp.。

致谢: 感谢南非水生生物研究所(South African Institute for Aquatic Biodiversity)的Ofer Gon和佛罗

里达大学(University of Florida)的Thomas H. Fraser博士给与的指导和帮助, 感谢中国科学院海洋研究所的李新正研究员、南海海洋研究所的孔晓瑜研究员、浙江海洋大学的水柏年教授和韩志强教授在检视样品过程中给予的支持和帮助, 感谢中国水产科学院南海水产研究所的孙典荣研究员、中国科学院南海海洋研究所的孔晓瑜研究员、中国海洋大学的单斌斌、肖家光、高兵兵等研究生、北海市水产技术推广站邹建伟副站长、海南大学的章翔副教授、广东海洋大学的李忠炉老师、大连市水产研究所的闫龙先生、自然资源部第三海洋研究所的钟指挥先生和浙江海洋水产研究所的各位同仁帮助采集中国银口天竺鲷属鱼类样品, 感谢新加坡李光前自然历史博物馆(Lee Kong Chian Natural History Museum)的Kelvin K P Lim帮助检视了相关馆藏标本。

ORCID

俞正森  <https://orcid.org/0000-0002-8381-2025>

参考文献

- Bleeker P (1849) Bijdrage tot de kennis der Percoiden van den Malaijo-Molukschen Archipel, met beschrijving van 22 nieuwesoorten. Verhandelingen Bataviaasch Genootschap, 22(4), 1–64.
- Bleeker P (1854) Bijdrage tot de kennis der ichthyologische fauna van het eiland Floris. Natuurkundig Tijdschrift voor Nederlandsch Indië, 6, 311–338.

- Chen DG, Zhang MZ (2016) Marine Fishes of China, pp. 1010–1059. China Ocean University Press, Qingdao. (in Chinese) [陈大刚, 张美昭 (2016) 中国海洋鱼类, 1010–1059页. 中国海洋大学出版社, 青岛.]
- Cheng QT (1959a) Illustration of Chinese Animals (Fish, Volume 4), pp. 14–18. Science Press, Beijing. (in Chinese) [成庆泰 (1959a) 中国动物图谱(鱼类第4册), 14–18页. 科学出版社, 北京.]
- Cheng QT (1959b) A checklist of the cardinalfishes (Percomorpha: Apogonidae) in China and new records. Chinese Journal of Zoology, 8, 359–362. (in Chinese) [成庆泰 (2015) 我国的天竺鲷科鱼类及其新纪录. 动物学杂志, 8, 359–362.]
- Cheng QT, Wang CX, Tian MC, Yang WH, Sun BL (1962) Family Apogonidae. In: Fishes in the South China Sea (eds Zhu YD, Zhang CL, Zhang YW et al), pp. 328–347. Science Press, Beijing. (in Chinese) [成庆泰, 王存信, 田明诚, 杨文华, 孙宝龄 (1962). 天竺鲷科. 见: 南海鱼类志(朱元鼎, 张春霖, 张有为等主编), 328–347页. 科学出版社, 北京.]
- Cheng QT (1963) Family Apogonidae. In: Fishes in the East China Sea (eds Zhu YD, Zhang CL, Cheng QT), pp. 233–238. Science Press, Beijing. (in Chinese) [成庆泰 (1963) 天竺鲷科. 见: 东海鱼类志(朱元鼎, 张春霖, 成庆泰主编), 233–238页. 科学出版社, 北京.]
- Cheng QT (1987) Family Apogonidae. In: Systematic Synopsis of Chinese Fishes (eds Cheng QT, Zheng BS), pp. 300–303. Science Press, Beijing. (in Chinese) [成庆泰 (1987) 天竺鲷科. 见: 中国鱼类系统检索(成庆泰, 郑葆珊主编), 300–303页. 科学出版社, 北京.]
- Cuvier G (1828) Des apogons. In: Histoire naturelle des poissons, 2 (eds Cuvier G, Valenciennes A), pp. 145–160. F.G. Levrault, Paris.
- Fang PW (1942) Poissons de Chine de M. Ho: Description de cinq espèces et deux sous-espèces nouvelles. Bulletin de la Société Zoologique de France, 67, 79–85.
- Fraser TH (1972) Comparative osteology of the shallow water cardinal fishes (Perciformes: Apogonidae) with reference to the systematics and evolution of the family. Ichthyological Bulletin of the J. L. B. Smith Institute of Ichthyology, 34, 1–105.
- Fraser TH (2011) A new cardinalfish of the genus *Apogonichthyoides* (Perciformes, Apogonidae) from Raja Ampat Islands, with a key to species. Zootaxa, 3095, 63–68.
- Fraser TH (2014) *Foa yamba*, a new species of cardinalfish (Percomorpha: Apogonidae: Apogonichthyini) from the tidal region of the Clarence River, Australia and redescription of the West Pacific *Foalngimana* and *Foahyalina*. Zootaxa, 3878, 167–178.
- Fraser TH, Prokofiev AM (2016) A new genus and species of cardinalfish (Percomorpha, Apogonidae, Sphaeramiini) from the coastal waters of Vietnam: luminescent or not? Zootaxa, 4144, 227–242.
- Fricke R, Eschmeyer WN, Van der Laan R (2020a) Eschmeyer's catalog of fishes: Genera, species, references. <http://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp>. (accessed on 2020-06-22)
- Fricke R, Eschmeyer WN, Fong JD (2020b) Eschmeyer's catalog of fishes: Genera/species by family/subfamily. <https://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/SpeciesByFamily.asp>. (accessed on 2020-06-22)
- Gon O (1997) Revision of the cardinalfish subgenus *Jaydia* (Perciformes, Apogonidae, *Apogon*). Transactions of the Royal Society of South Africa, 51, 147–194.
- Gon O, Liao YC, Shao KT (2015) A new species of the cardinalfish genus *Jaydia* (Teleostei: Apogonidae) from the Philippines. Zootaxa, 3980, 286–292.
- Kim IS, Choi Y, Lee CL, Lee YJ, Kim BJ, Kim JH (2005) Illustrated Book of Korean Fishes. Kyo-Hak Publishing Co., Seoul.
- Liu PT, Deng SM (2006) Family Apogonidae. In: Fishes of Jiangsu Province (eds Ni Y, Wu HL), pp. 501–504. China Agriculture Press, Beijing. (in Chinese) [刘培廷, 邓思明 (2006) 天竺鲷科. 见: 江苏鱼类志(倪勇, 伍汉霖主编), 501–504页. 中国农业出版社, 北京.]
- Mabuchi K, Fraser TH, Song H, Azuma Y, Nishida M (2014) Revision of the systematics of the cardinalfishes (Percomorpha: Apogonidae) based on molecular analyses and comparative reevaluation of morphological characters. Zootaxa, 3846, 151–203.
- Matsunuma M, Motomura H, Matsuura K, Shazili NAM, Ambak MA (2011) Family Apogonidae. In: Fishes of Terengganu: East Coast of Malay Peninsula, Malaysia (eds Matsunuma M, Motomura H, Matsuura K, Shazili NAM, Ambak MA), pp. 87–93. National Museum of Nature and Science, Tokyo, Universiti Malaysia Terengganu, Terengganu, Kagoshima University Museum, Kagoshima.
- Nelson JS (2006) Fishes of the World, 4th edn. John Wiley & Sons, Hoboken.
- Shen GY (1985) Family Apogonidae. In: The Fishes of Fujian Province (Part II) (ed. Zhu YD), pp. 45–57. Fujian Science and Technology Press, Fujian. (in Chinese) [沈根媛 (1985) 天竺鲷科. 见: 福建鱼类志下卷(朱元鼎主编), 45–57页. 福建科学技术出版社, 福州.]
- Shen SJ (1993) Fishes of Taiwan pp. 308–323. Department of Animal Science and Technology, Taiwan University, Taipei. (in Chinese) [沈世杰 (1993) 台湾鱼类志, 308–323页. 台湾大学动物学系, 台北.]
- Shen SJ, Wu GY (2011) Fishes of Taiwan, pp. 397–416. Museum of Marine Biology & Aquarium, Pingdong. (in Chinese) [沈世杰, 吴高逸 (2011) 台湾鱼类图鉴, 397–416页. 海洋生物博物馆, 屏东.]
- Smith JLB (1961) Fishes of the family Apogonidae of the western Indian Ocean and the Red Sea. Ichthyological Bulletin, Department of Ichthyology, Rhodes University, 22, 373–418, Pls. 46–52.
- Smith M, Radcliffe L (1912) *Amia striata* and *Amia*

- albomarginata*. In: Descriptions of fifteen new fishes of the family Cheilodipteridae, from the Philippine Islands and contiguous waters (ed. Radcliffe L), pp. 437–438. Proceedings of the United States National Museum, 41, 431–446, Pls. 34–38.
- Sun DR, Chen Z (2013) Synopsis of Fishes in the South China Sea, pp. 450–468. China Ocean Press, Beijing. (in Chinese) [孙典荣, 陈铮 (2013) 南海鱼类检索, 450–468页. 海洋出版社, 北京.]
- Thacker CE (2009) Phylogeny of Gobioidae and placement within Acanthomorpha, with a new classification and investigation of diversification and character evolution. *Copeia*, 1, 93–104.
- Thacker CE, Roje DM (2009) Phylogeny of cardinalfishes (Teleostei: Gobiiformes: Apogonidae) and the evolution of visceral bioluminescence. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 52, 735–745.
- Thacker CE, Satoh TP, Katayama E, Harrington RC, Eytan RI, Near TJ (2015) Molecular phylogeny of Percomorpha resolves *Trichonotus* as the sister lineage to Gobioidae (Teleostei: Gobiiformes) and confirms the polyphyly of Trachinoidei. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 93, 172–179.
- Wang YK (1958) Taxonomy of Fishes, pp. 290–294. Shanghai Scientific & Technical Publishers, Shanghai. (in Chinese) [王以康 (1958) 鱼类分类学, 290–294页. 上海科学技术出版社, 上海.]
- Ward RD, Zemlak TS, Innes BH, Last PR, Hebert PDN (2005) DNA barcoding Australia's fish species. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 360, 1847–1857.
- Yoshida T, Motomura H, Musikasinthorn P, Matsuura K (2013) Fishes of Northern Gulf of Thailand, pp. 105–110. National Museum of Nature and Science, Tsukuba, Research Institute for Humanity and Nature, Kyoto, and Kagoshima University Museum, Kagoshima.

(责任编辑: 何舜平 责任编辑: 周玉荣)

附录 Supplementary Material

附录1 形态学测量和计数方法

Appendix 1 Methods of morphological measurements and counts
<https://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2020320-1.pdf>

附录2 各物种标本信息、异名录、形态特征描述和分类讨论

Appendix 2 Materials examined, synonyms, morphological description and remarks
<https://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2020320-2.pdf>

附录3 中国银口天竺鲷属鱼类主要形态特征差异分析

Appendix 3 Morphological comparison of *Jaydia* species in China
<https://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2020320-3.pdf>

附录1 形态学测量和计数方法

Appendix 1 Methods of morphological measurements and counts

上颌长(upper jaw length): 上颌前端到末端的距离。

下颌长(lower jaw length): 下颌前端到末端的距离。

眼间距(interorbital width): 两眼背缘骨骼之间的最短距离。

软条或鳍棘长(length of ray or spine): 基部到软条或鳍棘末端的距离。

胸鳍长(length of pectoral fin): 胸鳍基部下前端到最长胸鳍鳍条末端的距离。

腹鳍长(length of pelvic fin): 腹鳍基部下前端到最长腹鳍鳍条末端的距离。

肛门到臀鳍起点(anus to origin of anal fin): 肛门后缘到臀鳍起点的距离。

胸鳍鳍条数(pectoral-fin rays): 计数所有胸鳍鳍条, 包括最上和最下两枚不发达的不分枝鳍条。

背鳍鳍条数(dorsal-fin rays): 分为三部分, 第一背鳍鳍棘数 + 第二背鳍鳍棘数 + 第二背鳍软条数, 由一枚支鳍骨支撑从基部即分支的软条计为1枚软条。

臀鳍鳍条数(anal-fin rays): 分为两部分, 臀鳍鳍棘数 + 臀鳍软条数, 由一枚支鳍骨支撑从基部即分支的软条计为1枚软条。

腹鳍鳍条数(pelvic-fin rays): 分为两部分, 腹鳍鳍棘数 + 腹鳍软条数。

尾鳍鳍条数(caudal-fin rays): 分为两部分, 尾鳍上叶鳍条数 + 下叶鳍条数, 包含所有分支鳍条及上叶和下叶与分支鳍条相邻的各一枚不分支鳍条。

侧线鳞(lateral line scales): 用两部分给出, 后颞骨到尾下骨板末端的有孔鳞数 + 其后的有孔鳞数。

侧线上(下)鳞(transverse scale rows): 从第一背鳍(臀鳍)起点向后下方(上前方)计数, 到侧线鳞为止所得的鳞列数, 但不包括侧线鳞。

背前鳞(predorsal scales): 从项部到第一背鳍起点之间正中线上的一系列鳞片的数量。

鳃耙数(gill rakers): 计数左侧第一鳃弓鳃耙数, 分为上鳃耙(upper gill rakers)和下鳃耙(lower gill rakers)两部分, 上鳃骨上着生的鳃耙数为上鳃耙数, 角鳃骨和下鳃骨上着生的鳃耙数为下鳃耙数; 角鳃骨上的鳃耙数目为角鳃耙数(ceratobranchial rakers); 处于角鳃骨与上鳃骨连接处的鳃耙计入下鳃耙数, 处于角鳃骨与上鳃骨或下鳃骨的连接处的鳃耙均计入角鳃耙数; 所有鳃耙分为发达鳃耙(developed gill rakers)与退化鳃耙(rudiments)两种, 退化鳃耙为微小的、长与其基部宽大约相等或者更小的鳃耙。

附录2 各物种标本信息、异名录、形态特征描述和分类讨论

Appendix 2 Materials examined, synonyms, morphological description and remarks

1 斑鳍银口天竺鲷

检视中国标本61尾, 体长39.3–117.9 mm。SCSIICAS 0601(该标本瓶中有两尾标本, 其中小的一尾鉴定为该种, 大的一尾被重新鉴定为黑边银口天竺鲷), 59.5 mm, 粤东沿海, 1982年8月9日; OUC_FEL AP150551–150552, 2: 102.4–104.9 mm, 海南岛西北海域, 2014年9月1日; OUC_FEL AP150587, 101.1 mm, 上海, 2014年11月9日; OUC_FEL AP150629–150648, 20: 70.7–110.3 mm, 广东珠海, 2014年11月20日; OUC_FEL AP140022–140026, 5: 87.0–101.7 mm, 广东珠海, 2014年12月22日; OUC_FEL AP150634–150651, 18: 39.3–97.3 mm, 浙江舟山, 2015年10月20日; OUC_FEL AP160051–160054, 4: 100.8–117.9 mm, 广东珠海, 2016年1月13日。

Apogon carinatus Cuvier in Cuvier & Valenciennes, 1828. *Histoire Naturelle des Poissons*: 157; 模式产地: 日本; 锯缘天竺鲷, 沈世杰, 1984. 台湾鱼类检索: 236; 单斑天竺鲷, 沈世杰, 1993. 台湾鱼类志: 310, 图版80-10; 斑鳍天竺鲷, 刘培廷和邓思明, 2006. 江苏鱼类志: 502, 图245 (吕四); 斑鳍天竺鲷, 赵盛龙和钟俊生, 2006. 舟山海域鱼类原色图鉴: 103, 图170; 斑鳍天竺鲷, 刘瑞玉, 2008. 中国海洋生物名录: 974; 单斑天竺鲷, 沈世杰和吴高逸, 2011. 台湾鱼类图鉴: 398; 斑鳍天竺鲷, 孙典荣和陈铮, 2013. 南海鱼类检索: 457, 图812; 斑鳍天竺鲷, 陈大刚和张美昭, 2016. 中国海洋鱼类: 1048; 斑鳍天竺鲷, 赖廷和和何斌源, 2016. 广西北部湾海洋硬骨鱼类图鉴: 156。

Apogonichthys carinatus: 隆线天竺鱼, 王以康, 1958. 鱼类分类学: 292, 图300; 斑鳍拟天竺鲷, 成庆泰, 1959a, 中国动物图谱 鱼类第四册: 16, 图31; 斑鳍拟天竺鲷, 成庆泰, 1959b, 动物学杂志, 8: 361; 斑鳍天竺鱼, 成庆泰等, 1962. 南海鱼类志: 337, 图281 (汕尾); 斑鳍天竺鱼, 成庆泰, 1963. 东海鱼类志: 234, 图180 (浙江洋鞍); 斑鳍天竺鱼, 沈根媛, 1985. 福建鱼类志(下): 51, 图381 (霞浦三沙外海); 斑鳍天竺鱼, 成庆泰, 1987. 中国鱼类系统检索(上册): 301, 图1472。

形态特征描述。背鳍鳍条数VII + I, 9, 臀鳍鳍条数II, 8, 胸鳍鳍条数16–17 (通常为16); 总鳃耙数3–4 + 11–13 = 14–16, 发达鳃耙数1 + 9–11 = 10–12, 角鳃耙数8–9 (通常为8); 侧线鳞数24 + 3, 侧线上鳞数2, 侧线下鳞数6, 背前鳞数2–3 (通常为3), 为圆鳞。

上下颌、犁骨、颞骨具细小圆锥状齿, 上下颌联合处齿略微膨大; 脊椎骨数10 + 14, 具2枚上神经骨, 3枚尾上骨, 5枚游离尾下骨, 2枚尾神经骨; 后颞骨后缘光滑; 眶下骨边缘光滑; 前鳃盖骨边缘光滑无锯齿(呈波纹状), 大型个体有时于转折处具1–3枚弱锯齿, 前鳃盖骨脊边缘光滑。体大部分具大型薄栉鳞, 背前区、颊部和峡部至喉部具圆鳞。

体色。酒精浸制标本体浅棕色至棕色, 头部背侧及体背侧面颜色较深, 头部腹侧及体腹侧面颜色浅; 吻部具黑色素分布, 呈棕色; 颊部具一棕色斜纹自眼下缘延伸至颊部下方; 颞部具一斜向上的棕色短条纹; 头部腹面无黑色素分布; 鳃腔浅色或黑色, 如为黑色, 则第一鳃弓之上鳃骨也为黑色; 体侧通常具4–7条模糊的棕色横带(新鲜时有时无)及棕色斑纹(新鲜时不明显); 第一背鳍上部微黑; 第二背鳍后4枚鳍条基部上方具一大黑斑, 黑斑外圈白色; 胸鳍和腹鳍无黑色素分布; 臀鳍边缘黑色; 尾鳍微黑色, 通常末端颜色稍加深; 胃黑色, 肠及腹膜无黑色素分布。

新鲜标本体色与以上描述相近, 但体侧之横带可能不显现, 斑纹有时不明显; 各鳍及体侧具黄色分布; 臀鳍有时具2–6黄色纵纹; 胸鳍有时为浅红色。新鲜标本照片见正文图2A, B及文献记录(沈世杰, 1993; 赵盛龙和钟俊生, 2006; 陈大刚和张美昭, 2016)。

分类讨论。斑鳍银口天竺鲷属于斑鳍银口天竺鲷种团。该种团另外包含黑鳃银口天竺鲷(*Jaydia poeciloptera*)和奎氏银口天竺鲷(*Jaydia queketti*)。它们具有以下共同特征: 前鳃盖骨边缘及后颞骨后缘光滑、体侧具斑纹(有时连成线条)和覆膜无黑色素分布。其他种类前鳃盖骨边缘或多或少具有锯齿, 后颞骨后缘弱锯齿状, 体侧只在侧线上方具斑纹。奎氏银口天竺鲷仅在地中海

(Eryilmaz & Dalyan, 2006; Akyol & Ünal, 2015)及印度洋有分布(Gon, 1997)。斑鳍银口天竺鲷与黑鳃银口天竺鲷在中国海域同域分布, 前者通过第二背鳍后部的大黑斑可与后者轻易区分开。此外, 斑鳍银口天竺鲷具2–3枚背鳍前鳞; 鳃腔和第一鳃弓及鳃耙为浅色, 或鳃腔黑色, 第一鳃弓上鳃骨黑色, 鳃弓其余部分及鳃耙浅色; 肠浅色。而黑鳃银口天竺鲷具4–5枚背鳍前鳞; 鳃腔和第一鳃弓及鳃耙黑色; 肠覆盖有黑色素。

2 细条银口天竺鲷

检视中国标本107尾, 体长29.5–68.0 mm。未编号保存标本, 29: 49.1–68.0 mm, 山东胶南, 2014年7月1日; OUC_FEL AP150572–150579, 8: 29.5–51.8 mm, 山东胶南, 2014年10月27日; OUC_FEL AP150588–150608, 21: 48.6–58.4 mm, 上海, 2014年11月9日; OUC_FEL AP150751–150762, 12: 52.5–63.9 mm, 山东胶南, 2015年6月1日; OUC_FEL AP150763–150767, 5: 54.5–58.7 mm, 山东胶南, 2015年7月7日; OUC_FEL AP150810–150819, 10: 52.8–66.1 mm, 山东乳山, 2015年8月15日; OUC_FEL AP150850–150857, 8: 53.6–64.2 mm, 浙江舟山, 2015年10月16日; OUC_FEL AP150871–150883, 13: 49.6–60.9 mm, 浙江舟山, 2015年10月20日; IOCAS 03107 (54-0409), 52.2 mm, 广西北海, 1954年10月23日。

其他标本。ZRC (Raffles Museum of Biodiversity Research, Singapore) 53454, 新加坡实龙岗海港, 李光前自然历史博物馆(Lee Kong Chian Natural History Museum)的Kelvin Kok Peng Lim帮助查看了该标本。

Apogon lineatus: Temminck & Schlegel, 1842, Fauna Japonica Part 1: 3, 模式产地: 日本长崎; 天竺鲷, 成庆泰, 1955. 黄渤海鱼类调查报告: 98; 线天竺鲷, 王以康, 1958. 鱼类分类学: 293; 横纹天竺鲷, 沈世杰, 1984. 台湾鱼类检索: 237; 细条纹天竺鲷, 沈世杰, 1993. 台湾鱼类志: 313, 图版82-10; 细条天竺鲷, 刘培廷和邓思明, 2006. 江苏鱼类志: 503, 图246 (海州湾、连云港、黄海南部、吕四); 细条天竺鲷, 赵盛龙和钟俊生, 2006. 舟山海域鱼类原色图鉴: 103, 图169; 细条天竺鲷, 刘瑞玉, 2008. 中国海洋生物名录: 975; 细条纹天竺鲷, 沈世杰和吴高逸, 2011.

台湾鱼类图鉴: 403; 细条天竺鲷, 孙典荣和陈铮, 2013. 南海鱼类检索: 458, 图814; 细条天竺鲷, 刘敏等, 2013. 中国福建南部海洋鱼类图鉴: 158; 细条天竺鲷, 陈大刚和张美昭, 2016. 中国海洋鱼类: 1499; 细条天竺鲷, 赵盛龙等, 2016. 浙江海洋鱼类志: 597, 图414。

Apogonichthys lineatus: 细条拟天竺鲷, 成庆泰, 1959a. 中国动物图谱 鱼类(第4册): 15, 图30; 细条拟天竺鲷, 成庆泰, 1959b. 动物学杂志, 8: 360; 细条天竺鱼, 成庆泰等, 1962. 南海鱼类志: 333, 图277 (北海); 细条天竺鱼, 成庆泰, 1963. 东海鱼类志: 233, 图179 (竹屿、大陈、沈家门、东庠); 细条天竺鱼, 沈根媛, 1985. 福建鱼类志(下卷): 49, 图379 (福鼎沙埕、霞浦三沙、平潭苏澳、东庠、东山、三沟渔场、台湾浅滩、台湾堆以南海域); 细条天竺鱼, 成庆泰, 1987. 中国鱼类系统检索: 301, 图1467; 细条天竺鱼, 成庆泰, 1997. 山东鱼类志: 256, 图187; 细条天竺鱼, 黄克勤和许成玉, 1990. 上海鱼类志: 254, 图141; 细条天竺鱼, 李金平等, 1999. 澳门鱼类: 86; 细条天竺鲷, 徐学军, 2001. 河北动物志(鱼类): 2017, 图143。

形态特征描述。背鳍鳍条数VII + I, 9, 臀鳍鳍条数II, 8, 胸鳍鳍条数14–16 (通常为15); 总鳃耙数2–5 + 11–14 = 15–19 (通常为3–4 + 12–13 = 16–18), 发达鳃耙数1–3 + 11–13 = 13–15 (通常为2 + 11–12 = 13–14), 角鳃耙数8–9 (通常为9); 侧线鳞数24 + 3, 侧线上鳞数2, 侧线下鳞数6, 背鳍前鳞数3–4, 为栉鳞。

上下颌、犁骨、颞骨具细小圆锥状齿, 上下颌联合处齿略微膨大; 脊椎骨数10 + 14, 具3枚上神经骨、3枚尾上骨、5枚游离尾下骨, 尾神经骨缺失; 后颞骨后缘锯齿状; 眶下骨腹缘光滑; 前鳃盖骨边缘具弱锯齿, 前鳃盖骨脊边缘光滑无锯齿; 体具大型薄栉鳞, 颊部鳞部分为圆鳞。

体色。酒精浸制标本体浅棕色至棕色, 头部背侧及体背侧面颜色较深, 头部腹侧及体腹侧面颜色浅; 吻部具黑色素分布, 呈棕色; 颊部具一棕色斜纹; 头部腹面无黑色素分布; 鳃腔和鳃浅色; 体侧具7–12 (通常为8–10)棕色窄横带, 带宽通常明显小于带间距; 侧线上方鳞囊末端暗色; 第一背鳍上部微黑色; 第二背鳍上部具黑色素分布, 末端浅色或微黑,

近基部具一暗色纵纹(黑色素基本只分布于鳍膜); 胸鳍、腹鳍和臀鳍无黑色素分布; 尾鳍微黑色; 胃和肠黑色; 腹膜银白色, 无黑色素分布。

新鲜标本体色与上述相近。各鳍及体侧具红色色素分布。新鲜标本照片见正文图2C及文献记录(赵盛龙和钟俊生, 2006; 沈世杰和吴高逸, 2011; 刘敏等, 2013)。

分类讨论。细条银口天竺鲷属于细条银口天竺鲷种团。该种团还包含新几内亚银口天竺鲷、横带银口天竺鲷和印度洋银口天竺鲷。具有以下共同特征: 前鳃盖骨边缘具弱锯齿, 前鳃盖骨脊边缘光滑; 后颞骨后缘锯齿状; 体侧具暗色窄横带。在该种团内, 细条银口天竺鲷与新几内亚银口天竺鲷最为相似。两者的主要区别为: 细条银口天竺鲷胸鳍鳍条数通常为15, 发达鳃耙数为13–15, 角鳃耙数通常为9; 新几内亚银口天竺鲷胸鳍鳍条数通常为16, 发达鳃耙数为10–12, 角鳃耙数通常为8。

细条银口天竺鲷在中国黄渤海到南海都有分布, 但其分布的中心区域为黄渤海到东海北部, 常为优势种(刘勇等, 2006; 俞存根等, 2010; 任中华等, 2016), 南海甚为稀少。Gon (1997)认为细条银口天竺鲷仅分布于中国和日本, 往南到台湾。Ng和Lim (2014)使用一尾标本(保存于Raffles Museum of Biodiversity Research)报道了新加坡新纪录种细条银口天竺鲷。Kelvin Kok Peng Lim检视的该标本具有臀鳍下部黑色和覆膜具黑色素分布等特征。上述形态特征与细条银口天竺鲷不同, 而与印度洋银口天竺鲷相符, 推测该标本实为印度洋银口天竺鲷。细条银口天竺鲷向南应分布至中国南部沿海。

3 新几内亚银口天竺鲷

检视中国标本4尾, 体长61.3–79.7 mm。IOCAS 03232, 79.7 mm, 海南三亚, 1956年11月17日; IOCAS 03233–03234, 2: 73.2–79.3 mm, 三亚, 1956年12月4日; 无编号标本一尾, 61.3 mm, 三亚, 1956年11月17日。

其他标本。USNM^① 68402, 80.25 mm, *Amia albomarginata*正模标本, 菲律宾吕宋岛, 在线X光照片。

Apogon novaeguineae Valenciennes, 1832. *Nouvelles Annales du Muséum d'Histoire Naturelle* (Paris) v. 1: 53, Pl. 4 (fig. 1), 模式产地: 新几内亚。

Amia albomarginata Smith & Radcliffe, 1912. *Proceedings of the United States National Museum* v. 41 (no. 1868): 438, Pl. 35 (fig. 2), 模式产地: 菲律宾吕宋岛。

Apogonichthys albomarginatus: 白鳍拟天竺鲷, 成庆泰, 1959b. *动物学杂志*, 8: 360; 白边天竺鱼, 成庆泰等, 1962. *南海鱼类志*: 336, 图280 (三亚); 白边天竺鱼, 成庆泰, 1987. *中国鱼类系统检索*: 301, 图1470。

Apogon albomarginatus: 白边天竺鲷, 刘瑞玉, 2008. *中国海洋生物名录*: 974; 白边天竺鲷, 孙典荣和陈铮, 2013. *南海鱼类检索*: 459, 图820。

形态特征描述。背鳍鳍条数VII + I, 9; 臀鳍鳍条数II, 8; 胸鳍鳍条数16–17 (通常为16); 腹鳍鳍条数I, 5; 尾鳍鳍条数9 + 8; 总鳃耙数4 + 11 = 15; 发达鳃耙数2 + 11 = 13; 角鳃耙数8; 背鳞数4–5。

上下颌、犁骨、颞骨具细小圆锥状齿, 上下颌联合处齿略微膨大; 脊椎骨数10 + 14, 具3枚上神经骨、3枚尾上骨、5枚游离尾下骨; 尾神经骨缺失; 后颞骨后缘具弱锯齿; 眶下骨腹缘光滑; 前鳃盖骨边缘具弱锯齿, 前鳃盖骨脊边缘光滑无锯齿。

体色: 福尔马林溶液浸制标本体棕色, 背侧颜色稍加深, 吻部仍具黑色素分布, 第一背鳍上部、第二背鳍及尾鳍末端具黑色素分布。腹膜无黑色素分布。

酒精浸制标本体浅棕色至棕色; 体侧无条带或具多达8条模糊的棕色横带; 体侧侧线上方鳞囊末端暗色; 头部背面和腹面均具微小暗色斑点; 吻部及眼前区具微小暗色斑点; 颊部斜纹存在但通常不明显; 大型雄性个体鳃盖后端黑色; 第一背鳍上部微黑色; 第二背鳍和尾鳍浅色至微黑色, 末端颜色加深; 第二背鳍有时于近基部具一不明显的暗色纵纹; 腹鳍和臀鳍浅色; 腹膜浅色或零星地点缀着数个微小暗色斑点; 肠浅色到黑色。

新鲜标本体色未知。

分类讨论。该种以其模式产地命名, 建议使用“新几内亚银口天竺鲷”作为该种的统一中文名。在中国原记录为*Apogonichthys albomarginatus* (中文

^① Smithsonian Institution National Museum of Natural History

名为白边拟天竺鲷或白边天竺鱼) (成庆泰, 1959b, 1987; 成庆泰等, 1962)。Gon (1997) 检视了 *Apogon novaeguineae* 和 *Amia albomarginata* 的正模标本及其他凭证标本, 将后者列为前者的次定同种异名。虽然之后仍有学者使用后者 (Allen, 1999; Kottelat, 2013; Mabuchi et al, 2014), 但仅在名录中列出, 没有讨论物种有效性。Hayashi (2004) 从日本南部报道了 *Apogon albomarginata*, 将其标本与 Gon (1997) 中 *novaeguineae* 的手绘图比较, 发现其标本具有主上颌骨不伸达眼后缘、尾鳍截形、体侧无横带等特征, 而在 Gon (1997) 的图示中, 主上颌骨伸达眼后缘, 尾鳍圆形, 体侧具横带。因此推测其标本与 *novaeguineae* 为不同物种, 其标本的上述特征与 *albomarginata* 的原始图示 (Plate 35, fig. 2, 见 Smith & Radcliffe, 1912) 相符, 故使用学名 *Apogon albomarginata*。然而在 Smith 和 Radcliffe (1912) 的原始描述中, “fins rounded”, 图示中尾鳍也为圆形。Hayashi (2004) 也许没有阅读文字描述, 而图示中不显著的圆形尾鳍误导了 Hayashi 认为其为截形。Gon (1997) 的描述 (“body pale or with up to eight faint dark brown bars”) 包含体侧无横带和有横带两种情况, 在其图示 (根据标本 RUSI[®] 51351 绘制) 中, 体侧具横带。Hayashi (2004) 的标本体侧无横带不能有力说明两命名种具显著差异。而仅与 Gon (1997) 的图示比较, 未与模式标本比较, 另一特征 (主上颌骨长度) 也不具有说服力。因此, 本研究采纳 Gon (1997) 的观点, 将 *albomarginata* 列为 *novaeguineae* 的次定同种异名。

新几内亚银口天竺鲷属于细条银口天竺鲷种团, 与细条银口天竺鲷形态最为相似, 但可通过胸鳍鳍条数和鳃耙数目予以区分 (见细条银口天竺鲷讨论)。与黑边银口天竺鲷种团可通过前鳃盖骨脊 (其边缘分别为光滑和具锯齿) 和发达上鳃耙数进行区分 (分别为 2 和 1)。与斑鳍银口天竺鲷种团可通过前鳃盖骨 (其边缘分别为弱锯齿状和光滑) 和上鳃耙数目 (分别为 2 和 1) 进行区分。

4 黑鳃银口天竺鲷

检视中国标本 39 尾, 体长 49.7–98.2 mm。OUC_FEL AP140010–140021, 12: 65.9–92.0 mm, 海

南岛西北海域, 2014 年 9 月 2 日; OUC_FEL AP150779–150799, 21: 49.7–98.2 mm, 广西北海, 2015 年 8 月 8 日; 未编号保存标本 2 尾, 体长 70.1–84.7 mm, 海南岛西北海域, 2014 年 9 月 3 日; 未编号保存标本 1 尾, 体长 76.8 mm, 广西北海, 2015 年 8 月 10 日; IOCAS 03277, 98.1 mm, 海南三亚, 1955 年 3 月 15 日; IOCAS 03278–03279, 75.6–77.6 mm, 海南干冲, 1955 年 7 月 27 日。

Apogon poecilopterus Cuvier in Cuvier & Valenciennes, 1828. Histoire naturelle des poissons v. 2: 154, 模式产地: 印度尼西亚爪哇岛; *Apogon (Jaydia) poecilopterus* Gon, 1997. Transactions of the Royal Society of South Africa, 51, 1: 172, Figure 12。

Apogonichthys arafuræ: 黑鳃拟天竺鲷, 成庆泰, 1959b. 动物学杂志, 8: 360; 黑鳃天竺鱼, 成庆泰, 1962. 南海鱼类志: 334, 图 278 (三亚、干冲、涠洲); 黑鳃天竺鱼, 成庆泰, 1987. 中国鱼类系统检索: 301, 图 1468 (海南岛)。

Apogon arafuræ: 黑鳃天竺鲷, 刘瑞玉, 2008. 中国海洋生物名录: 974; 黑鳃天竺鲷, 孙典荣和陈铮, 2013. 南海鱼类检索: 457, 图 811; 黑鳃天竺鲷, 陈大刚和张美昭, 2016. 中国海洋鱼类: 1047。

形态特征描述。背鳍鳍条数 VII + I, 9, 臀鳍鳍条数 II, 8, 胸鳍鳍条数 15–17 (通常为 16), 腹鳍鳍条数 I, 5, 尾鳍鳍条数 9 + 8; 总鳃耙数 2–4 + 11–12 = 13–16 (通常为 3–4 + 11–12 = 14–16), 发达鳃耙数 1 + 9–11 = 10–12 (通常为 1 + 10), 角鳃耙数 8; 侧线鳞数 24 + 3, 侧线上鳞数 2, 侧线下鳞数 6, 背前鳞数 4–5, 为圆鳞。

前鳃盖骨边缘光滑无锯齿, 前鳃盖骨脊边缘光滑无锯齿; 眶下骨缘光滑; 后颞骨后缘光滑; 上下颌、犁骨、颞骨具细小圆锥状齿, 上下颌联合处齿明显膨大; 脊椎骨数 10 + 14, 具 3 枚上神经骨、3 枚尾上骨、5 枚游离尾下骨、2 枚细长尾神经骨。体大部具大型薄栉鳞, 背前区、颊部具圆鳞。

体色。酒精浸制标本体浅棕色至棕色, 头部背侧及体背侧面颜色较深, 头部腹侧及体腹侧面颜色浅; 吻部具黑色素分布, 呈浅棕色; 颊部和颞部斜纹存在, 但均不明显; 头部腹面峡部至喉部具棕色小斑点分布; 鳃腔、第一鳃弓及其鳃耙全为黑色; 体

© Rhodes University, J.L.B. Smith Institute of Ichthyology, 现已更名为 South African Institute for Aquatic Biodiversity (SAIAB)

侧通常具暗色斑纹和5–7不明显棕色横带; 第一背鳍上部黑色; 第二背鳍具1–3 (通常为1)暗色纵纹; 胸鳍和腹鳍大体浅色, 但胸鳍近基部处及基部通常具黑色素分布, 腹鳍3–4鳍条末端有时具黑色素分布; 臀鳍浅色, 近基部具一暗色纵纹; 尾鳍具黑色素分布, 通常末端颜色加深; 腹膜无黑色素分布, 胃及肠散布有小黑点。

新鲜标本体色与以上描述相近。但体侧横带无或很不显著; 侧线下方斑纹无或不明显; 各鳍及体侧具黄色分布(正文图2E, F)。

分类讨论。 Cuvier (1828)简单描述了*Apogon poecilopterus*。Gon (1997)检视了Cuvier的正模标本及其他凭证标本。根据Gon (1997), 该种“Preopercular edge type C”(= smooth), “gill chamber, and at least first gill arch and its rakers dark brown to blackish”。Günther (1880)于阿拉弗拉海描述了*Apogon arafurae*, 其原始描述中, “Both limbs of the preoperculum are serrated; ... second dorsal and anal with a black band along the middle; upper margin of the second dorsal and posterior margin of the caudal black” (plate 16, fig. c见Günther, 1880), 上述特征与黑鳃银口天竺鲷相符。但在我国专著的记录中, 该种“鳃腔及鳃耙均为黑色”(成庆泰, 1959b); “前鳃盖骨边缘平滑...每一鳞片具黑色边缘...第二背鳍及尾鳍灰褐色”(成庆泰等, 1962); 孙典荣和陈铮(2013)、陈大刚和张美昭(2016)的描述与上述基本相同。而且本研究检视的标本IOCAS 03278–03279 (《南海鱼类志》中标本编号分别为35562和35563)前鳃盖骨及其脊边缘光滑, 第二背鳍和尾鳍无黑色边缘, 其他标本的特征与上述相同。综上所述, 中国记录的*Apogonichthys arafurae* (黑鳃拟天竺鲷、黑鳃天竺鱼)(成庆泰, 1959b, 1987; 成庆泰等, 1962)和*Apogon arafurae* (黑鳃天竺鲷)(孙典荣和陈铮, 2013; 陈大刚和张美昭, 2016)与*poeciloptera*形态特征相符, 而与*arafurae*不符。故可以推断我国记录的物种实为*Jaydia poeciloptera*。中国鱼类学者(成庆泰等, 1962; 孙典荣和陈铮, 2013; 陈大刚和张美昭, 2016)使用的中文名“黑鳃”贴切地表明了该种的一个独征(鳃腔、第一鳃弓及其鳃耙均为黑色), 且为常用名, 建议仍使用“黑鳃银口天竺鲷”为该种统一中文名。

黑鳃银口天竺鲷不同的地理群体第二背鳍和臀鳍的颜色常具有显著的种内变化(Gon, 1997)。本研究检视的标本臀鳍颜色无显著变异, 均为浅色于近基部具一纵纹, 背鳍变异较大, 具1–3纵纹。黑鳃银口天竺鲷具有两个独征, 即鳃腔、第一鳃弓及其鳃耙均为黑色和上下颌联合处齿明显膨大, 可据此与同属其他物种区分。

5 *Jaydia* sp.

检视中国标本11尾, 体长62.1–98.6 mm。OUC_FEL AP150553, 95.3 mm, 海南岛西北海域, 2014年9月1日; OUC_FEL AP150620–150628, 9, 62.1–98.6 mm, 广东珠海, 2014年11月20日; OUC_FEL AP150858, 71.5 mm, 浙江舟山, 2015年10月20日。

形态特征描述。背鳍鳍条数VII + I, 9, 臀鳍鳍条数II, 8, 胸鳍鳍条数16–17, 腹鳍鳍条数I, 5, 尾鳍鳍条数9 + 8; 总鳃耙数2–4 + 11–12 = 13–16 (通常为3–4 + 11–12 = 14–16), 发达鳃耙数1 + 9–11 = 10–12 (通常为1 + 10)角鳃耙数8; 侧线鳞数24 + 3, 侧线上鳞数2, 侧线下鳞数6, 背前鳞数4–5。

前鳃盖骨边缘锯齿状, 前鳃盖骨脊边缘转折处具弱锯齿; 眶下骨边缘锯齿状; 后颞骨后缘弱锯齿状; 上下颌、犁骨、颞骨具细小圆锥状齿, 上下颌联合处齿稍膨大; 脊椎骨数10 + 14, 具3枚上神经骨、3枚尾上骨、5枚游离尾下骨、2枚尾神经骨。体大部具大型薄栉鳞, 背前区、颊部具圆鳞。

分类讨论。 史密斯氏银口天竺鲷为Kotthaus (1970)根据亚丁湾标本描述的新种。Gon (1997)的研究结果表明史密斯氏银口天竺鲷的分布范围为印度洋北部到西太平洋, 其检视的标本包含采集自中国香港、澳门和台湾的标本。近年来, 史密斯氏银口天竺鲷从红海经由苏伊士运河入侵到了地中海(Golani et al, 2008; Goren et al, 2009; Gökoğlu et al, 2010; Al-Shawy et al, 2017)。比较中国种群和地中海种群的形态特征(表A1), 没有发现有效的形态特征可以将两者区分开, 中国种群和地中海种群均可鉴定为史密斯氏银口天竺鲷。本研究使用DNA条形码序列进行遗传学分析, 计算种群间与种群内遗传距离, 结果显示中国种群和地中海种群间遗传距离为0.044, 远大于两种种群内遗传距离, 也远远大于一般的鱼类种内遗传距离, 为种间差异水平

(表A2)。以黑似天竺鲷和犬牙拟天竺鲷为外群, 使用DNA条形码序列重建银口天竺鲷属系统发育树, 结果显示史密斯氏银口天竺鲷中国种群和地中海种群都为具有排他性的世系, 两者形成姐妹群关系, 且与其他银口天竺鲷属鱼类明显分开。结果提示其中存在隐存种。而史密斯氏银口天竺鲷的模式产地为亚丁湾。推测地中海种群为真正的史密斯

氏银口天竺鲷, 中国种群为隐存种 *Jaydia* sp., Gon (1997) 在中国记录的史密斯氏银口天竺鲷应为 *Jaydia* sp.。

在中国海域, *Jaydia* sp. 与黑边银口天竺鲷最为相似, 但可通过臀鳍纵纹有无和头顶斑点进行区分, 前者臀鳍中部无纵纹, 头顶斑点小而密, 后者臀鳍中部具一黑色纵纹, 头顶斑点大而稀疏。

表A1 本研究使用标本与已有文献中史密斯氏银口天竺鲷形态特征比较

Table A1 Morphological comparison between *Jaydia* sp. in this study and *Jaydia smithi* in references

特征 Characters	本研究 This study (n = 11)	Gon, 1997 (n = 123)	Golani et al, 2008 (n = 6)	Goren et al, 2009 (n = 7)	Gökoğlu et al, 2010 (n = 32)
背鳍条数	VII + I, 9	VII + I, 9	VII + I, 9	VII + I, 8–9 (9)	VII + I, 9
臀鳍条数	II, 8	II, 8	II, 8	II, 7–8 (8)	II, 8
胸鳍条数	16–17	15–17 (16)	15–16 (16)	15	15
侧线鳞数	24 + 3	26–28 (27)	24 + 3	24–26 + 1–2	24–26 + 1–2
背鳞数	4–5	3–5 (4)	5	4–5	4–5
总鳃耙数	3 + 11–12 = 14–15	3–5 + 10–13 = 13–17	3–4 + 11		
发达鳃耙数	1 + 9–10 = 10–11	1 + 9–11 = 10–12	1–2 + 11	1 + 9–11	1 + 9–11
角鳃耙数	8	8–9 (8)	8		
测量特征					
体高/体长	27.7–33.2 (29.35)	29.4–35.7	29.4–34.5	28.1–35.9 (32.9)	28.2–35.7 (32.0)
头长/体长	39.3–41.9 (40.5)	38.5–43.5	40.0–45.5	33.4–35.9 (34.6)	
胸鳍长/体长	19.75–22.25 (20.9)	19.2–23.8			
腹鳍长/体长	19.3–22.1 (21.25)	20.2–26.3			
头长/吻长	5.6–6.2	5.0–6.95	4.85–6.6		
头长/眼径	3.5–3.75	3.3–4.3	3.3–4.2		
头长/眼间距	4.65–5.2	4.2–5.5	4.3–5.7		

n为样品数量。

表A2 使用COI基因片段计算*Jaydia* sp.和*Jaydia smithi*个体间K2P遗传距离

Table A2 Genetic distance (Kimura 2-P) between cytochrome oxidase subunit I (COI) gene of individuals of *Jaydia* sp. and *Jaydia smithi*

物种 Species	标本 Specimens	<i>Jaydia</i> sp.				<i>Jaydia smithi</i>		
		150553	150858	150620	150622	150625	KM5381761	KR861533
<i>Jaydia</i> sp.	150553							
	150858	0.011						
	150620	0.008	0.004					
	150622	0.009	0.002	0.002				
	150625	0.011	0.008	0.004	0.006			
<i>Jaydia smithi</i>	KM5381761	0.040	0.049	0.044	0.047	0.047		
	KR861533	0.042	0.051	0.046	0.048	0.048	0.002	-

n为样品数量。

6 横带银口天竺鲷

检视标本: OUC_FEL 20200001–20200008, 8, 40.7–53.1 mm, 三亚蜈支洲岛, 2019年10月11日。

比较的标本。 *Jaydia striatodes*: IOCAS 03258 (56-2530), 50.0 mm, 汕尾, 1956年10月18日; IOCAS 03259 (56-5026), 50.5 mm, 东平, 1956年3月27日; IOCAS 03260 (35280), 53.3–54.3 mm, 新村, 1955年11月21日; IOCAS 03261 (35282), 新村, 1955年11月21日。括号内为成庆泰等(1962)中的标本编号。

Amia striata: Smith & Radcliffe in Radcliffe, 1912. Proceedings of the United States National Museum v. 41 (no. 1868):437, Pl. 35 (fig. 1), 模式产地: 菲律宾吕宋岛西岸。

Apogonichthy striatus: 宽条拟天竺鲷, 成庆泰, 1959b. 动物学杂志, 8: 360; 宽条天竺鱼, 成庆泰等, 1962. 南海鱼类志: 333, 图276 (汕尾、三亚、新村、东平); 宽条天竺鱼, 沈根媛, 1985. 福建鱼类志: 48, 图378 (福鼎沙埕、霞浦三沙、东山); 宽条天竺

鱼, 成庆泰, 1987. 中国鱼类系统检索: 301, 图 1466。

Apogon striatus: 条纹天竺鲷, 沈世杰, 1993. 台湾鱼类志: 316, 图版84-3; 横带天竺鲷, 刘瑞玉, 2008. 中国海洋生物名录: 976; 条纹天竺鲷, 沈世杰和吴高逸, 2011. 台湾鱼类图鉴: 406; 横带天竺鲷, 孙典荣和陈铮, 2013. 南海鱼类检索: 458, 图813; 横带天竺鲷, 陈大刚和张美昭, 2016. 中国海洋鱼类: 1050。

形态特征描述。背鳍鳍条数VII + I, 9, 臀鳍鳍条数II, 8, 胸鳍鳍条15, 腹鳍鳍条数I, 5, 尾鳍鳍条数9 + 8; 总鳃耙数3–4 + 11–13 = 15–17, 发达鳃耙数2 + 11, 角鳃耙数9; 侧线鳞数24 + 3, 侧线上鳞数2, 侧线下鳞数6, 背前鳞数3–4。

前鳃盖骨边缘锯齿状, 前鳃盖骨脊边缘转折处光滑; 眶下骨边缘光滑; 后颞骨后缘弱锯齿状; 上下颌、犁骨、颞骨具细小圆锥状齿, 上下颌联合处齿稍膨大; 脊椎骨数10 + 14, 具3枚上神经骨、3枚尾上骨、5枚游离尾下骨, 尾神经骨缺失。

体色。酒精浸制标本体浅棕色至棕色, 头部背侧及体背侧面颜色较深, 头部腹侧及体腹侧面颜色浅; 吻部具黑色素分布, 呈棕色; 颊部具一棕色斜纹; 头部腹面具黑色素; 鳃腔和鳃浅色; 体侧具7–12 (通常为8–10)棕色窄横带, 带宽略等于带间距; 第一背鳍上部微黑色; 胸鳍、腹鳍和臀鳍无黑色素分布; 尾鳍微黑; 胃和肠黑色; 腹膜银白色, 具黑色素分布。

分类讨论。横带银口天竺鲷属于细条银口天竺鲷种团, 与印度洋银口天竺鲷为姐妹群, 形态非常相似, 但是可通过鳃耙数和臀鳍颜色进行区分。前者具2发达上鳃耙且其臀鳍浅色, 仅在大型个体(> 60 mm)中臀鳍下部具黑色素分布; 后者具3发达上鳃耙, 且其臀鳍下部具黑色素。Gon (1997)描述了另一区别, 即横带银口天竺鲷具8角鳃耙, 而印度洋银口天竺鲷具9角鳃耙。但本研究所检视的8尾横带银口天竺鲷标本的角鳃耙数也为9。

成庆泰(1959b)最早从中国记录了横带银口天竺鲷, 并做简单描述, 但没有标本信息的描述。成庆泰等(1962)对该种做了较为详细的描述, 包含标本信息的不完整描述。两次记述的地点完全吻合表明其使用了相同的标本。沈根媛(1985)从中国福

建沿海记录了横带银口天竺鲷, 没有标本信息的描述。Gon (1997)从中国台湾东港记录了横带银口天竺鲷, 从中国香港记录了印度洋银口天竺鲷。本研究检视了成庆泰等(1962)记录的10尾标本中的4尾, 证实其为印度洋银口天竺鲷, 其余标本未见。由于没有描述标本信息, 成庆泰(1959)和沈根媛(1985)的记录已不可考证。因此, 该种在我国的分布范围需要依据新采标本进行重新阐述。

7 印度洋银口天竺鲷

Apogon (Jaydia) striatodes Gon, 1997. Transactions of the Royal Society of South Africa, 51, 1: 179, Fig. 15, 模式产地: 安达曼海泰国西岸。

Apogon lineatus: 细条天竺鲷, 赖廷和和何斌源, 2016. 广西北部湾海洋硬骨鱼类图鉴: 146。

形态特征描述。背鳍鳍条数VII + I, 9, 臀鳍鳍条数II, 8, 胸鳍鳍条15, 腹鳍鳍条数I, 5, 尾鳍鳍条数9 + 8; 总鳃耙数4–6 + 11–13 = 16–19, 发达鳃耙数2–3 (3) + 11–12 = 14–15, 角鳃耙数9; 侧线鳞数24 + 3, 侧线上鳞数2, 侧线下鳞数6, 背前鳞数4。

前鳃盖骨边缘锯齿状, 前鳃盖骨脊边缘转折处光滑; 眶下骨边缘光滑; 后颞骨后缘弱锯齿状; 上下颌、犁骨、颞骨具细小圆锥状齿, 上下颌联合处齿稍膨大; 脊椎骨数10 + 14, 具3枚上神经骨、3枚尾上骨、5枚游离尾下骨, 尾神经骨缺失。体大部具大型薄栉鳞, 头部及体前端具少量圆鳞。

体色。酒精浸制标本体浅棕色至棕色, 头部背侧及体背侧面颜色较深, 头部腹侧及体腹侧面颜色浅; 吻部具黑色素分布, 呈棕色; 颊部具一棕色斜纹; 头部腹面具黑色素; 鳃腔和鳃浅色; 体侧通常具8–10棕色窄横带, 带宽略等于带间距; 第一背鳍上部微黑; 胸鳍、腹鳍无黑色素分布; 臀鳍下端通常具一黑色素带, 尾鳍微黑; 胃和肠黑色; 腹膜银白色, 具黑色素点分布。

新鲜标本体色与上述相似, 但体及各鳍具红色分布。

分类讨论。Gon (1997)描述了新种印度洋银口天竺鲷*Apogon (Jaydia) striatodes*, 其副模标本包含采自香港的标本。该种在中国被误鉴为横带银口天竺鲷, 两者形态非常相似, 但可通过鳃耙数和臀鳍颜色进行区分(见横带银口天竺鲷讨论)。Yu等(2016)证实了印度洋银口天竺鲷的有效性及其与横

带银口天竺鲷的姐妹群关系, 且证实鳃耙数和臀鳍颜色的细微差异即可区分两物种。

8 烟台银口天竺鲷

Apogon tchefouensis Fang, 1942: 80, 模式产地: 中国山东烟台。

检视标本: 无标本。

分类讨论。 Fang (1942) 从中国烟台描述了 *Apogon tchefouensis*, 其模式系列包含1尾正模标本和2尾副模标本。然而到目前为止, 没有新的烟台银口天竺鲷标本被报道。Fraser (2000) 检视了该命名种的两尾副模标本, 认为其为细条银口天竺鲷、横带银口天竺鲷或印度洋银口天竺鲷之一的异名, 且如果已知的分布准确, 大的一尾副模标本可鉴定为细条银口天竺鲷。Mabuchi等(2014)在其名录中列出烟台银口天竺鲷, 但不确定其是否为细条银口天竺鲷次异名或印度洋银口天竺鲷首异名。除细条银口天竺鲷外, 细条银口天竺鲷种团的其他物种往北最多分布到台湾。因此, 烟台银口天竺鲷可能为细条银口天竺鲷的次异名。

9 黑边银口天竺鲷

检视中国标本56尾, 体长39.9–110.5 mm。CAS 0601 (两尾中大的一尾, 小的一尾为斑鳍银口天竺鲷), 112 mm, 粤东沿海, 1982年8月9日; IOCAS 03006, 51.0 mm, 盐田, 1956年12月27日; IOCAS 02993, 62.1 mm, 盐田, 1956年12月27日; IOCAS 02996–02998, 3: 42.7–68.3 mm, 白马林, 1964年5月20日; OUC_FEL AP140007–1400009, 3: 83.1–97.0 mm, 海南岛西北海域, 2014年9月2日; OUC_FEL AP150718–150720, 3: 68.1–76.4 mm, 广东大亚湾, 2015年4月13日; OUC_FEL AP150768–150778, 11: 71.5–94.3 mm, 广西北海, 2015年8月8日; ZJOU_FEEL 150579–150584, 6: 39.9–56.1 mm, 浙江舟山, 2015年10月20日; OUC_FEL AP150830, 50.3 mm, 福建东山岛, 2015年10月30日; OUC_FEL AP160085, 77.1 mm, 广西防城港, 2016年1月20日; 未编号保存标本25尾, 81.2–110.5 mm, 海南岛西北海域, 2014年9月1日。

Apogon truncatus Bleeker, 1854. *Natuurkundig Tijdschrift voor Nederlandsch Indië* v. 7 (no. 3): 415, 模式产地: 印度尼西亚爪哇岛。

Apogonichthys ellioti: 爱氏天竺鲷, 王以康, 1958. 鱼类分类学, 292; 黑边拟天竺鲷, 成庆泰, 1959a. 中国动物图谱 鱼类(第四册): 16, 图32; 黑边拟天竺鲷, 成庆泰, 1959b. 动物学杂志, 8: 361; 黑边天竺鲷, 成庆泰等, 1962. 南海鱼类志: 338, 图282 (盐田、涠洲、北海、清澜、闸坡); 黑边天竺鲷, 沈根媛, 1985. 福建鱼类志(下卷): 51, 图382 (平潭东庠、厦门、三沟渔场、台湾堆); 黑边天竺鲷, 成庆泰, 1987. 中国鱼类系统检索: 301, 图1471; 黑边天竺鲷, 李金平等, 1999. 澳门鱼类: 87。

Apogon ellioti: 黑边天竺鲷, 沈世杰, 1984. 台湾鱼类检索: 236; 黑边天竺鲷, 沈世杰, 1993. 台湾鱼类志: 311, 图版81-9; 黑边天竺鲷, 刘瑞玉, 2008. 中国海洋生物名录: 975; 黑边天竺鲷, 沈世杰和吴高逸, 2011. 台湾鱼类图鉴: 400; 黑边天竺鲷, 孙典荣和陈铮, 2013. 南海鱼类检索: 458, 图815; 黑边天竺鲷, 刘敏等, 2014. 中国福建南部海洋鱼类图鉴: 148; 黑边天竺鲷, 陈大刚和张美昭, 2016. 中国海洋鱼类: 1049。

Jaydia truncate: 截尾天竺鲷, 赖廷和和何斌源, 2016. 广西北部湾海洋硬骨鱼类图鉴: 157。

形态特征描述。 背鳍鳍条数 VII + I, 9, 臀鳍鳍条数 II, 8, 胸鳍鳍条数 16–18 (通常为17), 腹鳍鳍条数 I, 5, 尾鳍鳍条数 9 + 8; 总鳃耙数 3–4 + 11–13 = 14–17, 发达鳃耙数 1 + 9–11 = 10–12, 角鳃耙数 8–9 (通常为8); 侧线鳞数 24 + 3, 侧线上鳞数 2, 侧线下鳞数 6, 背前鳞数 3–4 (通常为3), 为圆鳞。

前颞盖骨边缘锯齿状, 前颞盖骨脊边缘转折处具锯齿; 眶下骨边缘弱锯齿状; 后颞骨后缘弱锯齿状; 上下颌、犁骨、颞骨具细小圆锥状齿, 上下颌联合处齿略微膨大; 脊椎骨数 10 + 14, 具2枚上神经骨、3枚尾上骨、5枚游离尾下骨、2枚尾神经骨。体大部具大型薄栉鳞, 背前区、颊部和峡部至喉部具圆鳞。

体色。酒精浸制标本体浅棕色至棕色, 头部背侧及体背侧面颜色较深, 头部腹侧及体腹侧面颜色浅; 吻部具黑色素分布, 呈棕色; 颊部具一棕色斜纹自眼下缘延伸至颊部下方; 颞部具一斜向上的棕色短条纹; 头部腹面从缝合部到胸部具黑色素分布, 缝合部和颞部黑色素斑点小, 峡部和胸部黑色素斑点大; 鳃和鳃腔浅色; 体侧通常具4–7条棕色横带(新

鲜时有时无或不明显); 第一背鳍上部黑色; 第二背鳍中部和边缘各具一黑色纵纹; 胸鳍和腹鳍通常具少量黑色素散布, 但不成条纹状; 臀鳍中部具一黑色纵纹; 尾鳍边缘黑色; 胃及肠具黑色素覆盖; 腹膜银白色, 密布黑色斑点。

新鲜标本体色与以上描述相近。但体侧之横带有时无或不显著; 身体和各鳍具浅红色或黄色分布。新鲜标本照片见正文图2J及文献记录(刘静等, 2015; 陈大刚和张美昭, 2016; 赖廷和和何斌源, 2016)。沈世杰(1993, 图版81)和沈世杰和吴高逸(2011)记录的黑边银口天竺鲷标本照片臀鳍中部无暗色纵纹, 应为对*Jaydia* sp.的误鉴。

分类讨论。黑边银口天竺鲷在中国以学名*Apogon ellioti*和*Apogonichthys ellioti*记录(成庆泰等, 1962; 刘敏等, 2014; 陈大刚和张美昭, 2016)。赖廷和和何斌源(2016)以学名*Jaydia truncate* (拼写错误)记录了本种。黑边银口天竺鲷的正确学名为*Jaydia truncata*, 其学名使用已由俞正森等(2017)更正。沈世杰(1993)记录的黑边银口天竺鲷臀鳍无黑色纵纹, 应为对*Jaydia* sp.误鉴。

黑边银口天竺鲷属于黑边银口天竺鲷种团, 形态上与史密斯氏银口天竺鲷和*Jaydia* sp.非常相似, 但可通过臀鳍中部的暗色纵纹和头顶部显著的暗色斑点与后者区分(见*Jaydia* sp.讨论)。

参考文献

- Akyol O, Ünal V (2015) Additional record of the Lessepsian *Apogon queketti* Gilchrist, 1903 (Osteichthyes: Apogonidae) from the Aegean Sea (Gökova Bay, Turkey). *Journal of Applied Ichthyology*, 31, 536–537.
- Allen GR (1999) Family Apogonidae. In: *FAO Species Identification Guide for Fisheries Purposes. The Living Marine Resources of the Western Central Pacific. Bony Fishes Part 2 (Mugilidae to Carangidae)* (eds Carpenter KE, Niem VE), pp. 2602–2610. FAO, Rome.
- Al-Shawy FA, Lahlah MM, Hussein CS (2017) First record of the Lessepsian migrant Smith's Cardinalfish *Jaydia smithi* Kottaus, 1970 (Pisces: Apogonidae) from Syrian marine waters. *Basrah Journal of Agricultural Sciences*, 30(2), 45–49.
- Chen DG, Zhang MZ (2016) *Marine Fishes of China*, pp. 1010–1059. China Ocean University Press, Qingdao. (in Chinese) [陈大刚, 张美昭 (2016) 中国海洋鱼类, 1010–1059页. 中国海洋大学出版社, 青岛.]
- Cheng QT (1955) Family Apogonidae. In: *Fish Survey of the Bohai Sea and Yellow Sea* (eds Zhang CL, Cheng QT, Zheng BS), pp. 98–99. Science Press, Beijing. (in Chinese) [成庆泰 (1955) 黄渤海鱼类调查报告, 98–99页. 科学出版社, 北京.]
- Cheng QT (1959a) *Illustration of Chinese Animals (Fish, Volume 4)*, pp. 14–18. Science Press, Beijing. (in Chinese) [成庆泰 (1959a) 中国动物图谱(鱼类第4册), 14–18页. 科学出版社, 北京.]
- Cheng QT (1959b) A checklist of the cardinalfishes (Percomorpha: Apogonidae) in China and new records. *Chinese Journal of Zoology*, 8, 359–362. (in Chinese) [成庆泰 (2015) 我国的天竺鲷科鱼类及其新纪录. *动物学杂志*, 8, 359–362.]
- Cheng QT (1963) Family Apogonidae. In: *Fishes in the East China Sea* (eds Zhu YD, Zhang CL, Cheng QT), pp. 233–238. Science Press, Beijing. (in Chinese) [成庆泰 (1963) 天竺鲷科. 见: 东海鱼类志(朱元鼎, 张春霖, 成庆泰主编), 233–238页. 科学出版社, 北京.]
- Cheng QT (1987) Family Apogonidae. In: *Systematic Synopsis of Chinese Fishes* (eds Cheng QT, Zheng BS), pp. 300–303. Science Press, Beijing. (in Chinese) [成庆泰 (1987) 天竺鲷科. 见: 中国鱼类系统检索(成庆泰, 郑葆珊主编), 300–303页. 科学出版社, 北京.]
- Cheng QT (1997) Family Apogonidae. In: *The Fishes of Shandong Province* (eds Cheng QT, Zhou CW), pp. 256–257. Shandong Science and Technology Press, Ji'nan. (in Chinese) [成庆泰 (1997) 天竺鲷科. 见: 山东鱼类志(成庆泰, 周才武主编), 256–257页. 山东科学技术出版社, 济南.]
- Cheng QT, Wang CX, Tian MC, Yang WH, Sun BL (1962) Family Apogonidae. In: *Fishes in the South China Sea* (eds Zhu YD, Zhang CL, Zhang YW et al), pp. 328–347. Science Press, Beijing. (in Chinese) [成庆泰, 王存信, 田明诚, 杨文华, 孙宝龄 (1962). 天竺鲷科. 见: 南海鱼类志(朱元鼎, 张春霖, 张有为等主编), 328–347页. 科学出版社, 北京.]
- Cuvier G (1828) Des apogons. In: *Histoire naturelle des poissons*, 2 (eds Cuvier G, Valenciennes A), pp. 145–160. F.G. Levrault, Paris.
- Eryilmaz L, Dalyan C (2006) First record of *Apogon queketti* Gilchrist (Osteichthyes: Apogonidae) in the Mediterranean Sea. *Journal of Fish Biology*, 69, 1251–1254.
- Fang PW (1942) Poissons de Chine de M. Ho: Description de cinq espèces et deux sous-espèces nouvelles. *Bulletin de la Société Zoologique de France*, 67, 79–85.
- Fraser T H (2000) A new species of *Apogon* (Perciformes: Apogonidae) from the Saya de Malha Bank, Indian Ocean, with redescriptions of *Apogon regani* Whitley, 1951, *A. gardineri* Regan, 1908, and *A. heraldi* (Herre, 1943). *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 113, 249–263.
- Gökoğlu M, Özgür Özbek E, Kebapçıoğlu T, Balci BA, Kaya Y (2010) The second location records of *Apogon smithi* and

俞正森, 宋娜, 本村浩之, 高天翔 (2021) 中国银口天竺鲷属鱼类的分类厘定. 生物多样性, 29, 971–979. <http://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2020320>

- Vanderhorstia mertensi* (Pisces) from the Turkish Coast of the Mediterranean Sea. *Marine Biodiversity Records*, 3(e83), 1–3.
- Golani D, Appelbaum-Golani B, Gon O (2008) *Apogon smithi* (Kotthaus, 1970) (Teleostei: Apogonidae), a Red Sea cardinalfish colonizing the Mediterranean Sea. *Journal of Fish Biology*, 72, 1534–1538.
- Gon O (1997) Revision of the cardinalfish subgenus *Jaydia* (Perciformes, Apogonidae, *Apogon*). *Transactions of the Royal Society of South Africa*, 51, 147–194.
- Goren M, Yokes MB, Galil BS, Diamant A (2009) Indo-Pacific cardinal fish in the Mediterranean Sea—New records of *Apogon smithi* from Turkey and *A. queketti* from Israel. *Marine Biodiversity Records*, 2(e95), 1–4.
- Günther A (1880) Report on the shore fishes procured during the voyage of H. M. S. Challenger in the years 1873–1876. *Challenger Report on Zoology*, 1(6), 1–82, Pls. 1–32.
- Hayashi M (2004) First record of apogonid fish, *Apogon albomarginata* (Pisces: Apogonidae) from Ryukyu Islands, southwestern Japan. *Science Report of the Yokosuka City Museum*, 51, 46–52.
- Huang KQ, Xu CY (1990) Family Apogonidae. In: *The Fishes of Shanghai Area* (eds Ni Y, Zhang LS, Zhang GX), pp. 254–255. Shanghai Scientific & Technical Publishers, Shanghai. (in Chinese) [黄克勤, 许成玉 (1990) 天竺鲷科. 见: 上海鱼类志 (倪勇, 张列士, 张国祥主编), 254–255页. 上海科学技术出版社, 上海.]
- Kottelat M (2013) The fishes of the inland waters of southeast Asia: A catalogue and core bibliography of the fishes known to occur in freshwaters, mangroves and estuaries. *Raffles Bulletin of Zoology*, 27(Suppl.), 1–663.
- Kotthaus A (1970) Fische des Indischen Ozeans. Ergebnisse der ichthyologischen Untersuchungen während der Expedition des Forschungsschiffes 'Meteor' in den Indischen Ozean, Oktober 1964 bis Mai 1965. A. Systematischer Teil VIII Percomorphi (2). Meteor Forschungsergebnisse. Reihe D, Biologie No. 6, 56–75.
- Lai TH, He BY (2016) Marine Osteichthyes Fishes in Guangxi Beibu Gulf of China, pp. 154–159. Science Press, Beijing (in Chinese) [赖廷和, 何斌源 (2016) 广西北部湾海洋硬骨鱼类图鉴, 154–159页. 科学出版社, 北京.]
- Li JP, Yang TB, Liang ZH, Huang X (1999) Fishes of Macao, pp. 86–89. Maritime Museum, the Association for Promotion of Science and Technology of Macao, Macao. (in Chinese) [李金平, 杨廷宝, 梁之华, 黄晓 (1999) 澳门鱼类, 86–89页. 海事博物馆, 澳门科学技术协进会, 澳门.]
- Liu J, Chen YX, Ma L (2015) Fishes of the Bohai Sea and Yellow Sea, pp. 151. Science Press, Beijing. (in Chinese) [刘静, 陈咏霞, 马琳 (2015) 黄渤海鱼类图志, 151页. 科学出版社, 北京.]
- Liu M, Chen X, Yang SY (2013) Marine Fishes of Southern Fujian, China (Volume 1), pp. 155–159. China Ocean Press, Beijing. (in Chinese) [刘敏, 陈骁, 杨圣云 (2013) 中国福建南部海洋鱼类图鉴第一卷, 155–159页. 海洋出版社, 北京.]
- Liu M, Chen X, Yang SY (2014) Marine Fishes of Southern Fujian, China (Volume 2), pp. 148–151. China Ocean Press, Beijing. (in Chinese) [刘敏, 陈骁, 杨圣云 (2014) 中国福建南部海洋鱼类图鉴第二卷, 148–151页. 海洋出版社, 北京.]
- Liu PT, Deng SM (2006) Family Apogonidae. In: *Fishes of Jiangsu Province* (eds Ni Y, Wu HL), pp. 501–504. China Agriculture Press, Beijing. (in Chinese) [刘培廷, 邓思明 (2006) 天竺鲷科. 见: 江苏鱼类志 (倪勇, 伍汉霖主编), 501–504页. 中国农业出版社, 北京.]
- Liu RY (2008) Checklist of Marine Biota of China Seas, pp. 974–978. Science Press, Beijing. (in Chinese) [刘瑞玉 (2008) 中国海洋生物名录, 974–978页. 科学出版社, 北京.]
- Liu Y, Li SF, Cheng JH (2006) A study of seasonal changes of fish communities in the East China Sea and 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.]
- Mabuchi K, Fraser TH, Song H, Azuma Y, Nishida M (2014) Revision of the systematics of the cardinalfishes (Percomorpha: Apogonidae) based on molecular analyses and comparative reevaluation of morphological characters. *Zootaxa*, 3846, 151–203.
- Ng H, Lim K (2014) A preliminary checklist of the cardinalfishes (Actinopterygii: Gobiiformes) of Singapore. *Check List*, 10, 1061–1070.
- Puckridge M, Andreakis N, Appleyard SA, Ward RD (2013) Cryptic diversity in Flathead fishes (Scorpaeniformes: Platycephalidae) across the Indo-West Pacific uncovered by DNA barcoding. *Molecular Ecology Resources*, 13, 32–42.
- Ren ZH, Li F, Wei JL, Lü ZB, Gao YJ, Cong XR (2016) Autumnal species composition and community diversity of nekton in the eastern Bohai Sea. *Acta Ecologica Sinica*, 36, 5537–5547. (in Chinese with English abstract) [任中华, 李凡, 魏佳丽, 吕振波, 高彦洁, 丛旭日 (2016) 渤海东部海域秋季底层游泳动物种类组成及群落多样性. 生态学报, 36, 5537–5547.]
- Shen GY (1985) Family Apogonidae. In: *The Fishes of Fujian Province (Part II)* (ed. Zhu YD), pp. 45–57. Fujian Science and Technology Press, Fujian. (in Chinese) [沈根媛 (1985) 天竺鲷科. 见: 福建鱼类志下卷 (朱元鼎主编), 45–57页. 福建科学技术出版社, 福州.]
- Shen SJ (1984) Synopsis of Fishes of Taiwan, pp. 234–239. Southern Materials Center, INC, Taipei. (in Chinese). [沈世杰 (1984) 台湾鱼类检索, 234–239页. 南天书局有限公司, 台北.]
- Shen SJ (1993) Family Apogonidae. In: *Fishes of Taiwan* (ed.

俞正森, 宋娜, 本村浩之, 高天翔 (2021) 中国银口天竺鲷属鱼类的分类厘定. 生物多样性, 29, 971–979. <http://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2020320>

- Shen SJ, pp. 308–323. Department of Animal Science and Technology, Taiwan University, Taipei. (in Chinese) [沈世杰 (1993) 天竺鲷科. 见: 台湾鱼类志 (沈世杰主编), 308–323页. 台湾大学动物学系, 台北.]
- Shen SJ (1993) Fishes of Taiwan pp. 308–323. Department of Animal Science and Technology, Taiwan University, Taipei. (in Chinese) [沈世杰 (1993) 台湾鱼类志, 308–323页. 台湾大学动物学系, 台北.]
- Sun DR, Chen Z (2013) Synopsis of Fishes in the South China Sea, pp. 450–468. China Ocean Press, Beijing. (in Chinese) [孙典荣, 陈铮 (2013) 南海鱼类检索, 450–468页. 海洋出版社, 北京.]
- Wang YK (1958) Taxonomy of Fishes, pp. 290–294. Shanghai Scientific & Technical Publishers, Shanghai. (in Chinese) [王以康 (1958) 鱼类分类学, 290–294页. 上海科学技术出版社, 上海.]
- Xu XJ (2001) Family Apogonidae. In: The Fauna of Hebei, China, Pisces (Wang SA, Wang ZM, Li GL, Cao YP), pp. 217–218. Hebei Science and Technology Publishing House, Shijiazhuang. (in Chinese). [徐学军 (2001) 天竺鲷科. 见: 河北动物志鱼类(王所安, 王志敏, 李国良, 曹玉萍主编), 217–218页. 河北科学技术出版社, 石家庄.]
- Yu CG, Chen QZ, Chen XQ, Ning P, Zheng J (2010) Species composition and quantitative distribution of fish in the Zhoushan fishing ground and its adjacent waters. *Oceanologia et Limnologia Sinica*, 41, 410–417. (in Chinese with English abstract) [俞存根, 陈全震, 陈小庆, 宁平, 郑基 (2010) 舟山渔场及附近海域鱼类种类组成和数量分布. 海洋与湖沼, 41, 410–417.]
- Yu ZS, Song N, Han ZQ, Gao TX, Li PF, Zhou YD (2017) A new record of *Jaydia truncata* (Perciformes: Apogonidae) from Zhejiang based on morphological characters and DNA barcoding. *Oceanologia et Limnologia Sinica*, 48, 79–85. (in Chinese with English abstract) [俞正森, 宋娜, 韩志强, 高天翔, 李鹏飞, 周永东 (2017) 浙江海域天竺鲷科鱼类新纪录种—黑边银口天竺鲷 (*Jaydia truncata*) 形态特征与DNA条形码研究. 海洋与湖沼, 48, 79–85.]
- Yu ZS, Song N, Han ZQ, Gao TX, Shui BN, Gon O (2016) The taxonomic status and sister group relationship of the cardinalfish species *Jaydia striatodes* (Percomorphaceae: Apogonidae). *Zootaxa*, 4175, 1–9.
- Zhao SL, Xu HX, Zhong JS, Chen J (2016) Marine Fishes of Zhejiang Province. Zhejiang Science and Technology Press, Hangzhou, pp. 596–600. (in Chinese) [赵盛龙, 徐汉祥, 钟俊生, 陈健 (2016) 浙江海洋鱼类志, 596–600页. 浙江科学技术出版社, 杭州.]
- Zhao SL, Zhong JS (2006) Photographic Guide to Marine Fishes of Zhoushan Waters, pp. 24–25, 103–104. Zhejiang Science and Technology Press, Hangzhou. (in Chinese) [赵盛龙, 钟俊生 (2006) 舟山海域鱼类原色图鉴, 24–25, 103–104页. 浙江科学技术出版社, 杭州.]

附录3 中国银口天竺鲷属鱼类主要形态特征差异分析

Appendix 3 Morphological comparison of *Jaydia* species in China

本研究检视中国8种银口天竺鲷鱼类的标本, 并进行详细的比较分析, 各形态特征的比较见表A3–A9及下文描述。

(1)骨学特征。前鳃盖骨的结果与Gon (1997)基本一致。但斑鳍银口天竺鲷的大型个体 (> 110 mm)前鳃盖骨边缘转折处常具1–3枚弱锯齿。眶下骨、后颞骨、上神经骨和尾神经骨的比较见表A3。黑鳃银口天竺鲷上下颌近联合处齿明显膨大, 其他种类仅轻微膨大。

(2)计数特征。胸鳍鳍条数的比较见表A3和表A4。背前鳞数见表A3。鳃耙数是银口天竺鲷属最重要的计数特征。传统形态学单纯计数上鳃耙数和下鳃耙数对银口天竺鲷属鱼类的区分帮助不大, 本研究将鳃耙区分为发达鳃耙和退化鳃耙, 并单独计数角鳃耙数, 其中发达上鳃耙数、角鳃耙数以及发达鳃耙数等特征能够有效地区分本属物种, 退化鳃耙数在区分物种上意义不大(表A5–A9)。相比传统只计数上、下鳃耙数, 精细的鳃耙划分和计数对银口天竺鲷属鱼类具有明显更好的物种区分效果。

(3)颜色特征。细条银口天竺鲷、新几内亚银口天竺鲷、斑鳍银口天竺鲷无胸部发光器官, 其峡部到胸部无黑色素分布; 其他种类都具有胸部发光器官, 其峡部到胸部都具有黑色素分布。峡部到胸部黑色素的有无和胸部发光器官的有无应为一对相关的特征。黑边银口天竺鲷种团、印度洋银口天竺鲷、横带银口天竺鲷都具有发光器官, 其腹膜均具黑色素分布; 黑鳃银口天竺鲷具发光器官, 但其腹膜无黑色素分布; 细条银口天竺鲷、新几内亚银口天竺鲷和斑鳍银口天竺鲷都不具有发光器官, 其腹膜无黑色素分布。腹膜斑点的有无和发光器官的有无应是一对相关特征。黑色素的分布应对该属鱼类发光具有一定的作用。其他颜色特征见标本照片及各物种描述。

表A3 中国银口天竺鲷属鱼类形态特征比较

Table A3 Morphological comparison between *Jaydia* species of China

性状 Characters	<i>J. carinata</i>	<i>J. poeciloptera</i>	<i>J. lineata</i>	<i>J. novaeguineae</i>	<i>J. striatodes</i>	<i>J. striata</i>	<i>Jaydia</i> sp.	<i>J. truncata</i>
最大体长/mm	117.9	98.2	68.0	79.7	68.4	53.1	98.6	110.5
测量性状 (以体长的百分比表示, 圆括号内为平均值, 下同)								
体高	30.8–36.8 (33.6)	33.5–39.2 (35.9)	31.8–40.15 (35.8)	33.1–34.1 (33.6)	33.55–37.9 (35.4)	32.8–35.2 (33.6)	27.7–33.2 (29.35)	26.7–33.9 (30.8)
头长	37.0–43.5 (40.7)	40.5–44.2 (41.9)	38.2–45.2 (41.1)	40.7–42.7 (41.7)	39.6–43.25 (41.6)	37.0–41.1 (39.6)	39.3–41.9 (40.5)	37.0–43.0 (41.3)
上颌长	18.8–22.0 (20.8)	19.75–21.7 (20.8)	18.2–21.4 (19.8)	18.1–19.6 (18.8)	19.3–21.3 (20.3)	19.8–21.5 (23.0)	19.1–20.0 (19.5)	18.6–21.4 (20.1)
下颌长	22.2–26.4 (23.9)	22.7–25.2 (24.3)	20.7–25.8 (22.7)	22.3–23.5 (22.9)	21.8–23.8 (22.9)	22.0–23.9 (23.0)	21.6–23.4 (22.8)	20.3–24.0 (23.0)
吻长	5.9–7.6 (6.7)	6.6–7.7 (7.3)	6.6–8.9 (7.3)	7.7–9.0 (8.3)	6.4–7.4 (6.9)	6.3–7.0 (6.6)	6.5–7.5 (6.9)	6.1–8.6 (7.55)
眼径	9.8–12.4 (10.7)	10.3–11.6 (11.0)	9.3–13.8 (11.0)	12.4–12.7 (12.6)	11.5–13.2 (12.3)	12.1–14.0 (13.0)	10.7–12.0 (11.2)	9.8–12.3 (10.9)
眼间距	8.1–9.9 (9.0)	8.5–9.5 (9.1)	7.8–10.2 (9.1)	7.3–8.3 (7.8)	8.1–9.2 (8.6)	7.5–8.3 (8.0)	7.7–8.6 (8.3)	7.6–9.8 (9.0)
吻到第一背鳍起点	35.1–40.1 (37.8)	35.3–39.9 (38.1)	33.7–39.7 (37.3)	38.6–39.5 (39.1)	36.6–41.1 (38.7)	37.1–38.6 (37.9)	36.75–38.8 (37.6)	34.6–40.0 (37.8)
吻到第二背鳍起点	56.6–64.3 (59.5)	58.65–61.3 (59.95)	55.0–62.7 (58.4)		55.7–62.2 (29.9)	57.9–62.1 (59.4)	58.6–61.9 (60.8)	55.3–63.9 (59.6)
吻到腹鳍起点	30.3–36.9 (32.9)	29.3–35.0 (31.8)	28.6–36.4 (31.9)	31.7–32.6 (32.2)	32.9–36.1 (34.4)	29.0–34.4 (32.2)	30.25–34.5 (32.9)	31.3–37.3 (33.6)
吻到臀鳍起点	59.6–69.1 (64.3)	60.5–66.75 (64.1)	57.4–65.7 (61.9)	61.2–61.7 (61.5)	62.0–67.15 (64.8)	61.7–64.6 (62.8)	64.7–67.7 (66.2)	62.1–67.4 (65.1)

性状 Characters	<i>J. carinata</i>	<i>J. poeciloptera</i>	<i>J. lineata</i>	<i>J. novaeguineae</i>	<i>J. striatodes</i>	<i>J. striata</i>	<i>Jaydia</i> sp.	<i>J. truncata</i>
最大体长/mm	117.9	98.2	68.0	79.7	68.4	53.1	98.6	110.5
肛门到臀鳍起点	4.3–7.6 (5.1)	2.5–4.8 (3.8)	3.0–4.4 (3.7)	2.6–3.4 (3.0)	2.9–4.3 (3.5)	3.0–5.0 (4.0)	1.9–2.9 (2.4)	1.4–3.8 (2.7)
第一背鳍第一鳍棘长	2.8–5.3 (3.9)	2.1–4.1 (3.2)	2.0–4.1 (3.1)	3.0	2.7–3.6 (3.2)	2.8–4.7 (3.6)	2.8–3.9 (3.5)	2.5–5.0 (3.5)
第一背鳍第二鳍棘长	7.9–11.4 (9.3)	7.3–9.5 (8.6)	8.1–13.6 (10.6)	8.0–8.3 (8.2)	7.1–9.2 (8.0)	7.9–9.6 (9.0)	6.9–9.1 (8.15)	7.3–10.65 (8.75)
第一背鳍第三鳍棘长	12.6–16.1 (14.2)	11.1–15.8 (13.5)	14.0–18.3 (16.4)	14.0–15.4 (14.7)	12.3–15.8 (14.0)	14.1–16.4 (15.3)	12.1–13.7 (13.2)	11.4–15.1 (13.1)
第一背鳍第四鳍棘长	10.7–18.5 (16.5)	13.9–15.8 (15.0)	15.9–19.2 (17.4)	15.9–16.0 (16.0)	13.4–17.7 (15.85)	14.4–17.0 (16.1)	14.4–16.5 (15.5)	12.9–17.6 (15.0)
第二背鳍鳍棘长	11.5–14.9 (12.9)	10.1–13.1 (11.3)	12.4–16.0 (13.9)	12.4	10.8–13.9 (12.1)	12.8–13.4 (13.2)	8.4–11.95 (10.3)	10.4–12.5 (11.45)
背鳍最长软条长	22.5–29.5 (25.4)	23.6–25.7 (24.7)	22.9–28.2 (26.0)	24.0–25.0 (24.5)	22.3–25.8 (24.0)	22.6–25.3 (23.8)	22.2–25.3 (23.6)	21.6–25.4 (24.1)
臀鳍第一鳍棘长	2.9–4.7 (3.8)	2.5–3.8 (3.2)	2.6–5.7 (4.2)	3.9–4.6 (4.2)	3.0–4.25 (3.7)	4.7–5.7 (5.1)	2.9–3.5 (3.2)	2.6–4.1 (3.3)
臀鳍第二鳍棘长	10.7–15.0 (12.2)	10.1–13.7 (11.55)	11.3–15.0 (13.4)	11.5–12.6 (12.1)	10.6–13.3 (12.0)	12.2–13.8 (13.3)	8.5–10.7 (10.0)	8.7–13.0 (10.3)
臀鳍最长软条长	19.5–25.2 (22.7)	20.2–23.4 (22.1)	20.2–25.3 (23.05)	22.2	20.2–24.1 (21.7)	22.2–22.8 (22.5)	19.5–21.3 (20.4)	19.1–23.2 (21.2)
胸鳍长	20.4–26.8 (23.9)	23.3–26.5 (25.2)	24.0–29.3 (26.5)	25.7–26.1 (25.9)	23.2–26.0 (24.4)	24.5–27.4 (25.8)	19.75–22.25 (20.9)	20.35–23.9 (22.3)
腹鳍长	23.4–30.0 (26.5)	22.8–26.8 (24.1)	21.3–26.6 (23.5)	23.2–23.8 (23.5)	20.2–23.0 (21.55)	22.0–24.1 (22.8)	19.3–22.1 (21.25)	19.5–23.9 (22.4)
腹鳍鳍棘长	10.5–15.3 (12.5)	9.55–12.4 (10.7)	11.1–16.3 (14.0)	13.7	11.9–14.7 (12.8)	13.0–14.7 (13.8)	11.5–12.9 (12.3)	10.9–14.7 (12.5)
尾柄长	19.2–24.1 (22.1)	19.7–24.0 (21.7)	21.6–27.6 (24.4)	22.7–24.5 (23.6)	22.25–25.6 (23.5)	20.1–25.3 (23.2)	20.5–24.1 (21.8)	19.5–24.2 (22.2)
尾柄高	14.1–17.4 (15.6)	14.9–16.6 (15.8)	13.5–17.1 (15.0)	16.8–17.1 (16.9)	15.2–17.25 (16.1)	14.0–16.5 (15.4)	13.8–16.3 (15.1)	13.05–15.9 (14.7)
计数性状 (圆括号内为通常的数值, 下同)和解剖性状								
背鳍鳍条数	VII + I, 9	VII + I, 9	VII + I, 9	VII + I, 9	VII + I, 9	VII + I, 9	VII + I, 9	VII + I, 9
臀鳍鳍条数	II, 8	II, 8	II, 8	II, 8	II, 8	II, 8	II, 8	II, 8
胸鳍鳍条数	16–17 (16)	15–17 (16)	14–16 (15)	16–17 (16)	15	15	16–17	16–17 (17)
侧线鳞数	24 + 3	24 + 3	24 + 3	–	24 + 3	24 + 3	24 + 3	24 + 3
背前鳞数	2–3	4–5	3–4	4–5	4	3–4	4	3–4
总鳃耙数	3–4 + 11–13 = 14–16	2–4 + 11–12 = 13–16	2–5 + 11–14 = 15–19	4 + 11 = 15	4–6 + 11–13 = 16–19	3–4 + 11–13 = 15–17	3 + 11–12 = 14–15	3–4 + 11–13 = 14–17
发达鳃耙数	1 + 9–11	1 + 9–11	1–3 + 11–13 = 13–15	2 + 9	2–3 (3) + 11–12 = 14–15	2 + 11	1 + 9–10	1 + 9–11
角鳃耙数	8–9 (8)	8	8–9 (9)	8	9	9	8	8–9 (8)
前鳃盖骨边缘/脊边缘	光滑/光滑	光滑/光滑	弱锯齿状/光滑	弱锯齿状/光滑	弱锯齿状/光滑	弱锯齿状/光滑	弱锯齿状/弱锯齿状	弱锯齿状/弱锯齿状
第三眶下骨边缘	光滑	光滑	光滑	光滑	光滑	光滑	弱锯齿状	弱锯齿状
后颞骨边缘	光滑	光滑	弱锯齿状	弱锯齿状	弱锯齿状	弱锯齿状	弱锯齿状	弱锯齿状
上神经骨数	2	3	3	3	3	3	3	3
尾神经骨数	2	2	0	0	0	0	2	2

表A4 中国银口天竺鲷属鱼类胸鳍条数

Table A4 Pectoral fin-rays counts of *Jaydia* species of China

种类 Species	左胸鳍条数 Left pectoral fin rays						右胸鳍条数 Right pectoral fin rays					
	14	15	16	17	18	n	14	15	16	17	18	n
<i>J. carinata</i>			48	12		60			45	15		60
<i>J. poeciloptera</i>		1	37	1		39		2	34	1		37
<i>J. lineata</i>	2	93	5			100	2	88	5			95
<i>J. novaeguineae</i>			3	1		4			3	1		4
<i>Jaydia</i> sp.			3	3		6			2	3		5
<i>J. striatodes</i>		28				28		28				28
<i>J. striata</i>		8						7				
<i>J. truncata</i>			8	41	2	51			8	41	2	51

表A5 中国银口天竺鲷属鱼类总鳃耙数和发达鳃耙数

Table A5 Counts of total gill rakers and developed gill rakers of *Jaydia* species of China

种类 Species	总鳃耙数 Total gill rakers								发达鳃耙数 Developed gill rakers						
	13	14	15	16	17	18	19	n	10	11	12	13	14	15	n
<i>J. carinata</i>		3	41	16				60	5	48	7				60
<i>J. poeciloptera</i>	1	5	26	7				39	1	36	2				39
<i>J. lineata</i>			1	19	44	37	2	103				32	63	8	103
<i>J. novaeguineae</i>			4					4		4					4
<i>Jaydia</i> sp.	1	4						5	1	4					5
<i>J. striatodes</i>				1	7	14	1	23					8	15	23
<i>J. striata</i>			2	5	1			8				8			8
<i>J. truncata</i>		2	14	27	3			46	5	41	3				49

表A6 中国银口天竺鲷属鱼类上鳃耙数和下鳃耙数

Table A6 Counts of upper rakers and lower rakers of *Jaydia* species of China

种类 Species	上鳃耙数 Upper gill rakers						下鳃耙数 Lower gill rakers					
	2	3	4	5	6	n	11	12	13	14	15	n
<i>J. carinata</i>		45	15			60	5	52	3			60
<i>J. poeciloptera</i>	1	30	8			39	7	32				39
<i>J. lineata</i>	2	38	60	2		102	2	39	58	2		101
<i>J. novaeguineae</i>			4			4	4					4
<i>Jaydia</i> sp.		5				5	2	3				5
<i>J. striatodes</i>			2	20	1	23	1	5	17			23
<i>J. striata</i>		1	7			8	2	5	1			8
<i>J. truncata</i>		12	37			49	11	33	5			49

表A7 中国银口天竺鲷属鱼类发达上鳃耙数和发达下鳃耙数

Table A7 Counts of upper developed gill rakers and lower developed gill rakers of *Jaydia* species of China

种类 Species	发达上鳃耙数 Developed upper gill rakers				发达下鳃耙数 Developed lower gill rakers					
	1	2	3	n	9	10	11	12	13	n
<i>J. carinata</i>	60			60	5	48	7			60
<i>J. poeciloptera</i>	39			39	1	36	2			39
<i>J. lineata</i>	2	94	6	102			32	67	2	101
<i>J. novaeguineae</i>		4		4	4					4
<i>Jaydia</i> sp.	5			5	1	4				5
<i>J. striatodes</i>		1	22	23			7	16		23
<i>J. striata</i>		8		8			8			8
<i>J. truncata</i>	49			49	4	42	3			49

表A8 中国银口天竺鲷属鱼类角鳃耙数

Table A8 Counts of ceratobranchial rakers of *Jaydia* species of China

种类 Species	角鳃耙数 Ceratobranchial rakers		
	8	9	n
<i>J. carinata</i>	58	2	60
<i>J. poeciloptera</i>	39		39
<i>J. lineata</i>	3	99	102
<i>J. novaeguineae</i>	4		4
<i>Jaydia</i> sp.	5		5
<i>J. striatodes</i>		23	23
<i>J. striata</i>		8	8
<i>J. truncata</i>	48	1	49

表A9 中国银口天竺鲷属鱼类退化上鳃耙数和退化下鳃耙数

Table A9 Counts and averages of upper rudiments and lower rudiments of *Jaydia* species of China

种类 Species	退化上鳃耙数 Upper rudiments						退化下鳃耙数 Lower rudiments					
	1	2	3	4	平均值	n	0	1	2	3	平均值	n
<i>J. carinata</i>		45	15		2.3	60		10	42	7	1.9	59
<i>J. poeciloptera</i>	1	31	8		2.2	40		9	29	1	1.8	39
<i>J. lineata</i>	4	41	56	2	2.5	103	15	79	10		1.0	104
<i>J. novaeguineae</i>		4			2	4			4		2	4
<i>J. striatodes</i>	2	20		1	2	23	3	17	3		1	23
<i>J. striata</i>	1	7			1.9	8	2	5	1		0.9	8
<i>Jaydia</i> sp.		5			2	5		1	4		1.8	5
<i>J. truncata</i>		12	37		2.8	49		12	29	8	1.9	49



•综述•

传粉昆虫下降背景下的授粉生态弹性：内涵、机制和展望

谢正华^{1*}, 王有琼¹, 曹军², 王健敏³, 安建东⁴

1. 中国林业科学研究院资源昆虫研究所, 昆明 650224; 2. 云南大学生态与环境学院云南省植物繁殖适应与进化生态学重点实验室, 昆明 650504; 3. 云南省农村科技服务中心, 昆明 650021; 4. 中国农业科学院蜜蜂研究所农业农村部授粉昆虫生物学重点实验室, 北京 100093

摘要: 全球传粉昆虫多样性正在下降, 如何保障农林生态系统传粉功能是当前研究的热点。理论上说, 传粉功能不仅与生态系统的传粉昆虫多样性相关, 还与生态系统的调节能力有关。近年来, 学者们逐渐认识到授粉生态弹性对传粉功能的影响。本文在回顾已有研究的基础之上, 总结传粉昆虫授粉生态弹性的内涵, 厘清授粉生态弹性与工程弹性、稳定性和抗性的异同。目前, 学者对授粉生态弹性形成机制开展广泛探讨, 提出功能冗余假说、密度补偿假说、响应多样性假说、连接周转假说和跨尺度弹性假说, 但这5个假说间的关系仍不清楚, 存在一词多义、词意混淆等现象。我们依次阐述功能冗余假说、密度补偿假说、响应多样性假说、连接周转假说和跨尺度弹性假说, 介绍不同假说中授粉生态弹性形成过程、研究热点和发展动态。通过解析授粉生态弹性的形成机制可知, 5个假说在内涵上存在紧密联系, 它们从不同空间尺度和研究对象下解释传粉昆虫授粉生态弹性的形成机制。未来授粉生态弹性研究将整合传粉昆虫群落动态和传粉功能动态的量化方法, 通过实验验证5个假说的合理性, 并揭示不同假说间的联系, 由此阐明授粉生态弹性的发生条件、形成阈值和动态规律。随着研究的深入, 授粉生态弹性理论有望用于指导农林生态系统传粉功能的经营管理。

关键词: 传粉昆虫下降; 传粉服务; 生态弹性; 工程弹性; 人类干扰

谢正华, 王有琼, 曹军, 王健敏, 安建东 (2021) 传粉昆虫下降背景下的授粉生态弹性: 内涵、机制和展望. 生物多样性, 29, 980–994. doi: 10.17520/biods.2020470.

Xie ZH, Wang YQ, Cao J, Wang JM, An JD (2021) Ecological resilience of pollination in the face of pollinator decline: Content, mechanism and perspective. Biodiversity Science, 29, 980–994. doi: 10.17520/biods.2020470.

Ecological resilience of pollination in the face of pollinator decline: Content, mechanism and perspective

Zhenghua Xie^{1*}, Youqiong Wang¹, Jun Cao², Jianmin Wang³, Jiandong An⁴

1 *Research Institute of Insect Resources, Chinese Academy of Forestry, Kunming 650224*

2 *Yunnan Key Laboratory of Plant Reproductive Adaptation and Evolutionary Ecology and School of Ecology and Environmental Science, Yunnan University, Kunming 650504*

3 *Yunnan Rural Science and Technology Service Centre, Kunming 650021*

4 *Key Laboratory for Insect-Pollinator Biology of the Ministry of Agriculture and Rural Affairs, Institute of Apicultural Research, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100093*

ABSTRACT

Background & Aims: Pollinators are declining worldwide and there is a global concern about how to conserve pollination services of agroforestry ecosystems. In theory, the pollination services are determined not only by the level of pollinator diversity but also by the adaptive capability of pollinator communities against disturbances. Recently, researchers have realized the importance of ecological resilience of pollination; nevertheless, the concept of ecological resilience of pollination is not clear and it is often misapplied to other ecological processes, like engineering resilience, resistance, and stability.

收稿日期: 2020-12-20; 接受日期: 2021-04-14

基金项目: 国家自然科学基金(31971559)、云南省科技厅-云南大学联合基金(2019FY003026)、国家科技基础资源调查专项(2018FY100404)和云南省应用基础研究计划(2018FB041)

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: cnbees@gmail.com

Objectives: This study explains the concept and content of ecological resilience of pollination and discusses the differences from other similar ecological processes. Moreover, the underlying mechanisms driving the ecological resilience of pollination are reviewed and the hypotheses explaining ecological resilience of pollination are summarized. The ecological importance of ecological resilience of pollination is addressed in terms of managing pollination functioning of agricultural ecosystems.

Progresses: Ecosystems under outer disturbances can absorb the disturbances by reorganizing the inner structures or components to let the ecosystem functioning remain unchanged or at an acceptable level. Reorganization of the pollinator communities under disturbances drives the occurrence of ecological resilience of pollination. Functional redundancy, density compensation, response diversity, interaction turnover, and cross-scale resilience are the five hypotheses explaining the ecological resilience of pollination, but they are often used imprecisely and incorrectly. We state that the five hypotheses are different but internally interlinked, explaining the ecological resilience of pollination at different spatial scales. From functional redundancy, density compensation, response diversity, interaction turnover to cross-scale resilience, the five hypotheses explain the ecological resilience of pollination ranging from small to large scales and from simple to complex ecosystems. Moreover, the hypothesis running at a relatively large spatial scale (e.g. cross-scale resilience) can be applied to explain the hypothesis at a relatively small scale (e.g. functional redundancy and density compensation). For each hypothesis, a conceptual diagram is presented to illustrate how pollinators reorganize their communities to enhance the ecological resilience of pollination. The experimental evidences to support the five hypotheses are still in shortage, particularly for interaction turnover hypothesis and the cross-scale resilience hypothesis. Nowadays, few studies have explored the pollination functioning of ecosystems by methods integrating the five hypotheses. Moreover, the relationships among the five hypotheses are not tested empirically by field study, either. Therefore, more field evidences are expected to support those hypotheses.

Perspectives: The ecological resilience of pollination is always measured using biodiversity indexes, such as species richness and Simpson diversity. Since ecological resilience of pollination is a measurement of ecosystem functioning, we suggest that its indicator need to integrate pollination functioning, such as pollen grains deposited on stigma surfaces, initial fruit sets and final fruit sets. Future research also should examine how the disturbance intensification influences the ecological resilience of pollination and when the ecological resilience of pollination occurs. Moreover, the five hypotheses should be tested empirically and their relationships need to be explored. With the development of knowledge on ecological resilience of pollination, researchers can apply those theories to manage the agricultural ecosystems. For example, the ecological resilience of pollination can guide the researchers to determine when and how to provide the managed pollinators (e.g. honey bees) to safeguard the pollination functioning of ecosystems.

Key words: pollinator decline; pollination service; ecological resilience; engineering resilience; anthropogenic disturbance

在全球传粉昆虫下降背景下, 如何保障生态系统传粉服务功能和农林作物授粉需求是当前重要的科学议题(Vanbergen & The Insect Pollinators Initiative, 2013)。近40年来, 全球传粉昆虫依赖作物(pollinator-dependent crop)的种植面积持续增长, 传粉昆虫下降的负面影响将逐渐凸显(Aizen & Harder, 2009)。保障和维持生态系统传粉服务功能已成为众多农林经营措施的重要内容(Potts et al, 2016)。例如, 部分欧洲国家实行的传粉昆虫友好性经营措施(如英国的农业环境计划 Agriculture Environmental Schedule)有望调节生态系统传粉昆虫群落, 保障生态系统传粉服务功能。

从理论上说, 维持传粉昆虫物种多样性或多度将在一定程度上保障农林生态系统的传粉服务功能。值得注意的是, 生态系统传粉服务功能不仅与

传粉昆虫多样性相关, 还与环境压力下生态系统的调节能力有关。近年来, 传粉昆虫授粉生态弹性引起了学者的广泛关注, 并在内涵和机制方面开展了大量理论探讨工作(Dicks et al, 2012)。伴随生态弹性研究从理论探讨走向运用实践, 授粉生态弹性逐渐被学者、农田经营者和政策制定者重视(Dudney et al, 2018)。从保障生态系统传粉功能的角度看, 认识授粉生态弹性具有重要的生产意义。在全球传粉昆虫下降和农林作物传粉需求日益增长的双重压力下, 了解授粉生态弹性规律显得尤为重要, 这有助于生产经营者掌握农田生态系统的传粉功能, 并依此做出正确的管理决策(Aizen & Harder, 2009; Potts et al, 2016)。本文综述传粉昆虫下降背景下生态系统授粉生态弹性的内涵、形成机制、研究热点和发展动态, 为农林生产中科学利用传粉昆虫奠定

理论基础。

1 弹性的定义

20世纪70年代, Holling总结生态系统非线性动态规律时首次提出弹性概念(Holling, 1973), 之后学者们一直在探讨弹性的定义和内涵, 但目前学界仍未就此达成一致(Brand & Jax, 2007)。早期研究多集中于讨论弹性(resilience)与稳定性(stability)(Holling, 1973; Mori, 2016)、抗性(resistance)(Shade et al, 2012; Lake, 2013; Nimmo et al, 2015)和持续性(persistence)(Holling, 1973; Astegiano et al, 2015)等词汇的异同, 这些工作为厘清弹性内涵奠定了理论基础(表1)。稳定性指生态系统功能在时间或空间过程中保持不变(Holling, 1973)。通常情况下, 生态系统稳定性由系统抗性和弹性共同决定(Shade et al, 2012; Connell & Ghedini, 2015)。抗性是指生态系统受到外界干扰或压力时对外界做出的抵抗能力(Oliver et al, 2015; Connell et al, 2016)。系统发生抗性时, 系统内部结构和组分可能并不发生变化(Shade et al, 2012; Connell & Ghedini, 2015)。当外界干扰或压力较弱时, 生态系统才呈现抗性(Connell & Ghedini, 2015)。

弹性可简单分为生态弹性(ecological resilience)和工程弹性(engineering resilience)(表1)。生态弹性指干扰条件下生态系统通过调节系统结构和组分来吸收外部干扰, 使系统功能保持不变或维持在可接受水平(Holling, 1973; Mori, 2016)。当外界变化超过一定阈值时, 系统才转换到另一状态。而工程弹性则指生态系统受到干扰时恢复到平衡点的时间或能力(Pimm, 1984; Gunderson, 2000)。由于授粉工程弹性研究较少, 因而本文主要关注授粉生态弹性。

2 授粉生态弹性

授粉生态弹性指外界干扰和压力作用下传粉昆虫群落通过调节结构或组分, 使生态系统传粉功能保持不变或维持在可接受的水平(图1)。由此可见, 授粉生态弹性以传粉昆虫群落结构为对象, 关注传粉昆虫的传粉功能动态, 探讨传粉昆虫多样性和传粉功能的关系。已有研究证实, 在土地类型变化、高强度农业耕作、气候变化、生境丧失和破碎化以及生物入侵等作用下, 生态系统传粉昆虫多样性下降, 传粉昆虫群落结构变化(Kremen et al, 2007)。传粉昆虫群落在多种作用机制下保障生态系统传粉

表1 生态弹性内涵及其与相似生态过程的异同

Table 1 The content of ecological resilience and its difference with other ecological processes

生态现象/过程 Ecological phenomenon/process	不同术语(参考文献) Glossary (references)
生态系统受到一定程度的外界干扰/压力时, 系统通过吸收干扰和重组系统内部结构或组分, 使生态系统功能保持不变或维持在可接受的水平。 Ecosystems under outer disturbances/pressures absorb the disturbances by reorganizing the inner structures or components to let the ecosystem functioning remain unchanged or at an acceptable level.	主流术语: 生态弹性 其他术语: 抗性; 生态系统弹性; 补偿性 Main terms: ecological resilience (Holling, 1973; Gunderson, 2000; Baho et al, 2017) Other terms: resistance (Isbell et al, 2015; Walker, 2020); ecosystem resilience (Brand & Jax, 2007); compensation (Connell & Ghedini, 2015)
生态系统在干扰和压力后恢复到平衡点的能力, 或生态系统恢复到平衡点所需要的时间。 The capability for ecosystems to return to an equilibrium point following a disturbance or pressure event, or the time for ecosystems to return to an equilibrium point after disturbance or pressure event.	主流术语: 工程弹性 其他术语: 弹性; 系统性弹性; 稳定性; 伸缩性 Main terms: engineering resilience (Folke et al, 2004; Brand & Jax, 2007; Mori, 2016) Other terms: resilience (Isbell et al, 2015); systemic resilience (Scheffer et al, 2018); stability (Holling, 1973); elasticity (Grimm & Wissel, 1997)
生态系统维持生态功能不变的现象, 对生态系统运行状态的一种表现性描述。通常不涉及生态系统功能的维持机制。 A description for the status of ecosystems which has a stable and invariable function. Generally, the underlying mechanisms for ecosystem functioning are not concerned.	主流术语: 稳定性 其他术语: 持续性 Main terms: stability (Isbell et al, 2015; Angeler & Allen, 2016) Other terms: persistence (Astegiano et al, 2015)
生态系统结构或组成在外界干扰和压力发生时未发生变化的现象 No change in ecosystem structures and components under outer disturbances/pressures	主流术语: 抗性 其他术语: 补偿性 Main terms: resistance (Shade et al, 2012; Angeler & Allen, 2016; Connell et al, 2016) Other terms: compensation (Connell & Ghedini, 2015)

功能, 形成授粉生态弹性(图1)。值得注意的是, 生态系统传粉功能存在多种保障机制, 如传粉昆虫群落结构对环境胁迫具抗性(Karp et al, 2011; Kühnel & Blüthgen, 2015), 植物生殖特性(如自花授粉)能缓解花粉限制压力(Chacoff et al, 2008)。然而这些保障机制并非由传粉昆虫多样性下降引起, 因此不在传粉昆虫授粉生态弹性研究范畴内, 本文不阐述相应的作用机制。

针对生态系统授粉生态弹性形成机制, 目前学者已提出以下5个假说: 功能冗余假说(functional redundancy)、密度补偿假说(density compensation)、响应多样性假说(response diversity)、连接周转假说(interaction turnover)、跨尺度弹性假说(cross-scale resilience) (图1) (Martin et al, 2019; Weise et al, 2020)。虽然学者对上述各假说开展了广泛的探讨, 但是不同假说间的关系仍未厘清, 存在一词多义、词意混淆等现象。各假说内涵存在紧密联系, 它们从不同空间尺度下解释传粉昆虫授粉生态弹性形

成机制(图1) (Oliver et al, 2015; Baho et al, 2017)。从功能冗余假说至跨尺度弹性假说, 研究尺度由小到大, 研究对象由少至多, 研究内容由简至繁。功能冗余假说探讨小尺度上(如植株尺度)功能团间的互作关系, 而跨尺度弹性假说探讨大尺度上(如生态系统尺度)传粉功能团间的关系(Astegiano et al, 2015)。根据由简至繁的顺序, 我们依次对图1中的5个假说进行说明。

3 授粉生态弹性形成机制

3.1 功能冗余假说

为开花植物授粉的不同传粉功能团(或物种)存在生态位的重叠, 不同功能团间形成传粉功能冗余(Gitay et al, 1996; Rosenfeld, 2002)。例如, 假设由传粉功能团a、功能团b、功能团c组成的传粉昆虫群落, 当传粉功能团a和功能团c降低传粉服务时, 传粉功能团b提高传粉服务, 填补功能团a和c减少的传粉功能(图2)。由于传粉功能团间的功能冗余作用, 生

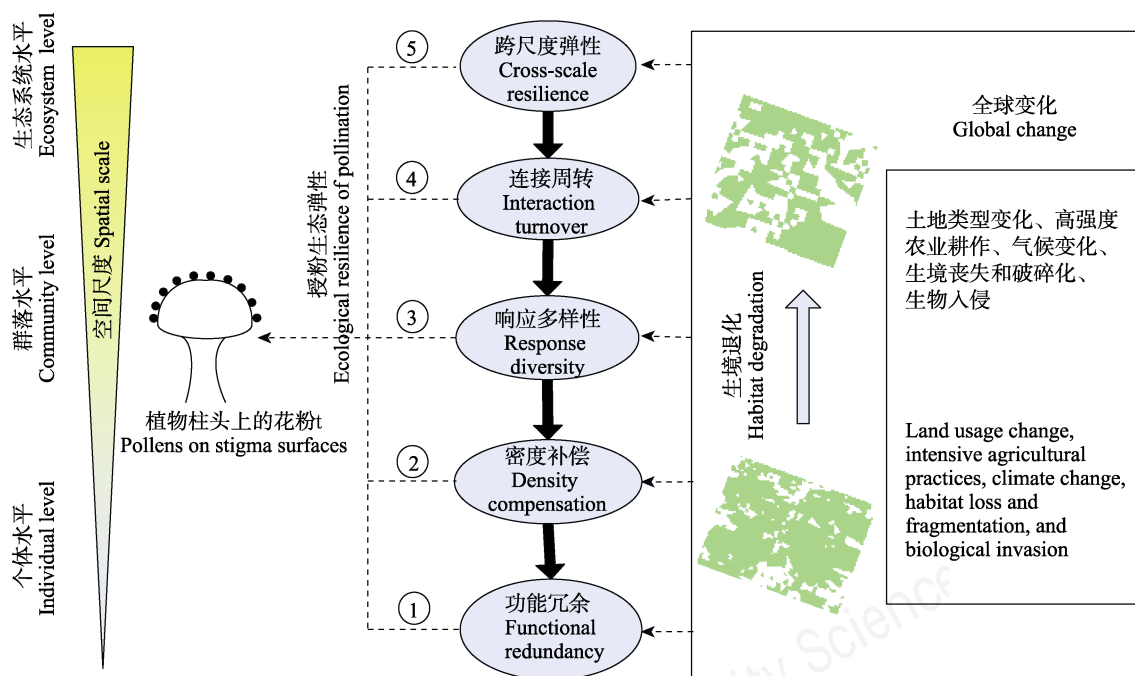


图1 传粉昆虫下降背景下授粉生态弹性不同机制示意图。以土地类型变化为代表的全球变化引起传粉昆虫群落结构变化。在①功能冗余、②密度补偿、③响应多样性、④连接周转; ⑤跨尺度弹性机制作用下, 传粉功能团保障传粉功能(如植物柱头上沉降花粉数量)在可接受的水平, 形成授粉生态弹性。

Fig. 1 The framework showing the different mechanisms of ecological resilience of pollination in the face of pollinator decline. The global changes, such as land use change, invoke the variations in pollinator community. Under the mechanisms of ① functional redundancy, ② density compensation, ③ response diversity, ④ interaction turnover; ⑤ cross-scale resilience, pollinator communities are able to deliver an acceptable level of pollination functioning (e.g. pollen grains on stigma surface), forming the ecological resilience of pollination.

态系统传粉功能并不下降,生态位的重叠引起生态弹性(Blühgen & Klein, 2011; Tscharrntke et al, 2012)。

功能冗余假说从生态系统传粉功能角度阐述传粉昆虫的授粉生态弹性。在多个传粉功能团同时存在的生态系统中,不同功能团形成传粉功能补偿(functional compensation)作用,某功能团的传粉服务下降时,其他功能团的传粉功能得以加强(Nacem, 1998; Mori, 2016)。虽然功能冗余假说并未直接强调传粉昆虫群落结构变化,但从功能冗余假说可知,传粉功能团越丰富的生态系统越容易得到其他功能团的传粉补偿,具有更高的授粉生态弹性(e.g. Nash et al, 2014)。功能冗余假说能直观地解释授粉生态弹性形成机制,但因授粉生态弹性缺乏有效的量化方法,目前研究并未揭示功能冗余与授粉生态弹性的关系模型。已有研究表明功能冗余可以提高生态系统传粉稳定性(Klein et al, 2003; Garibaldi et al, 2011),但由于传粉稳定性与授粉生态弹性两者存在差异(表1),因此研究功能冗余与授粉生态弹性的关系具有重要的科学意义。

功能冗余假说中不同传粉功能团对环境变化的响应尺度和方向不一致,因而对环境变化存在不同的响应规律(Williams et al, 2010; Mori et al, 2013)。值得注意的是,功能冗余假说在小尺度上(如图2植株尺度)解释授粉生态弹性的形成机制,而传粉功能团对环境变化的响应发生在更大的空间尺度上(如景观尺度)。对生态系统来说,功能冗余机制与授粉生态弹性的其他形成机制往往同时发生,且功能冗余机制是其他机制的基石,即其他机制均可在小尺度上转成功能冗余作用进行解释(图1)。

3.2 密度补偿假说

密度补偿是指干扰作用下传粉昆虫群落中部分传粉功能团(或物种)访花密度下降而其他传粉功能团(或物种)访花密度增长的现象(图3) (Gonzalez & Loreau, 2009)。在蜜粉源资源恒定的条件下,不同传粉功能团对蜜粉源资源形成竞争关系,其访花密度在数值上呈现“一增一减”的变化动态(Winfree, 2013)。虽然部分传粉功能团访花密度下降,其提供的传粉功能下降,但其他传粉功能团访花密度增长,补偿了生态系统的传粉功能(图3)。从结果来看,生态系统传粉功能并不因某一功能团访花密度的下降而下降,传粉功能团间的密度补偿引起授粉生态

弹性(Gonzalez & Loreau, 2009; Stavert et al, 2018)。密度补偿假说关注传粉功能团访花密度的动态变化,其生态作用表现为不同功能团间的传粉功能冗余,因此密度补偿是功能冗余在访花密度上的一种表现,功能冗余是密度补偿在生态功能上的一种结果。

密度补偿作用主要研究空间小尺度上传粉功能团间访花密度的互作关系。例如,室内控制环境下,人造花上熊蜂访花频率增长时,蜜蜂访花密度下降(Rogers et al, 2013)。田间样地中,开花植物上熊蜂访花频率下降时,蜜蜂访花频率增长(Thomson, 2016)。已有的研究证实自然界中小尺度下传粉功能团间存在密度补偿作用。值得注意的是,不同传粉功能团访花密度出现“增减”变化后,生态系统传粉功能还同时受昆虫传粉效率(pollination efficiency)的影响(Hallett et al, 2017)。如果变化后的传粉昆虫保持较高的传粉效率,则生态系统传粉功能并不因某一传粉功能团访花密度的下降而下降。例如,当人为阻隔开花植物马利筋(*Asclepias verticillata*)上的熊蜂时,传粉效率相似的马蜂提高访花频率,因此马利筋接收的花粉数量并不下降,传粉昆虫群落呈现授粉生态弹性(Hallett et al, 2017)。

密度补偿作用的研究多以植物、哺乳动物和鸟类为对象,对传粉昆虫的研究相对较少(Houlahan et al, 2007; Jiang, 2007)。由密度补偿作用形成机制可知,传粉功能团对蜜粉源资源的竞争是密度补偿的诱因,因而研究时需固定环境中蜜粉源资源数量,使传粉功能团的访花密度动态变化。然而,此类研究在自然生态系统中难以实现,尤其是空间大尺度下不同传粉功能团同时受环境因子的影响时(Winfree & Kremen, 2009; Winfree, 2013),传粉功能团间的密度补偿作用可能被传粉昆虫与环境因子间的协同动态(synchronous dynamics)所掩盖(Gonzalez & Loreau, 2009; Lasky et al, 2016)。同时,传粉功能团访花密度下降后,剩余传粉功能团的传粉效率和访花行为同样对传粉功能具有重要的影响(Brosi & Briggs, 2013; Hallett et al, 2017),然而目前学者对相关的变化规律知之甚少。由于上述两方面的原因,密度补偿作用对授粉生态弹性的影响仍需要深入研究。

3.3 响应多样性假说

响应多样性是指不同传粉功能团(或物种)对干

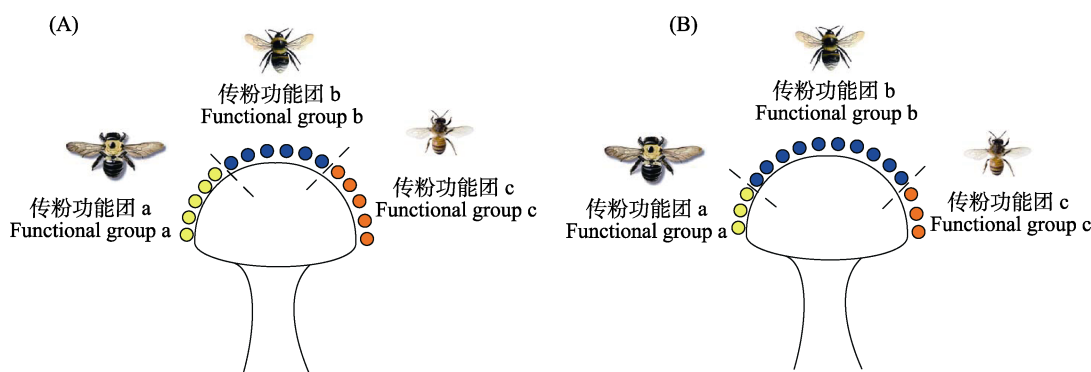


图2 不同传粉功能团间功能冗余引起授粉生态弹性的机制示意图。假设生态系统中3个传粉功能团(a、b和c)均为开花植物授粉(A), 当传粉功能团a沉降的花粉(黄色)数量和传粉功能团c沉降的花粉(橙色)数量下降时, 传粉功能团b沉降的花粉(蓝色)数量增加(B)。柱头花粉数总量保持不变, 传粉昆虫群落形成授粉生态弹性。

Fig. 2 Conceptual diagram showing the mechanical effect of functional redundancy among functional groups of pollinators on ecological resilience of pollination. Three functional groups (a, b and c) are supposed to pollinate the flowering plants in the ecosystems (A). When the amount of pollens delivered by functional group a (yellow) and functional group c (orange) decreases, the amount of pollens delivered by functional group b (blue) increases (B). The number of pollens deposited on stigma surfaces does not change. The pollinator communities have the ecological resilience of pollination.

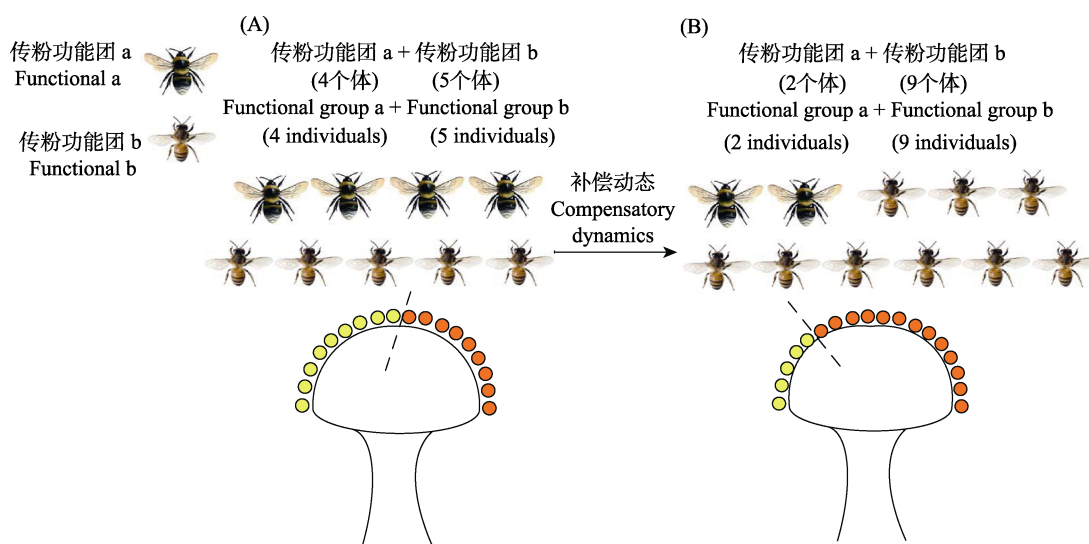


图3 密度补偿作用引起授粉生态弹性的机制示意图。假设生态系统存在传粉功能团a和传粉功能团b(A), 全球变化下生态系统由功能团a的4个个体和功能团b的5个个体的传粉昆虫群落(A)转变为功能团a的2个个体和功能团b的9个个体的传粉昆虫群落(B)。当生态系统内传粉功能团a访花频率下降时, 传粉功能团b访花频率上升, 反之亦然(B)。虽然不同传粉功能团传粉效率(如单次访花花粉沉降量)存在差异, 但沉降花粉数量保持不变, 形成授粉生态弹性。

Fig. 3 Conceptual diagram illustrating the mechanical effect of density compensation on ecological resilience of pollination. Two functional groups of pollinators (a and b) are supposed to deliver pollens on stigma surfaces (A). In the face of global changes, the pollinator communities with 4 individuals of functional group a and 5 individuals of functional group b (A) is transformed to a different pollinator communities with 2 individuals of functional group a and 9 individuals of functional group b (B). The visit density of functional group a decreases, but the visit density of functional group b increase, and vice versa (B). Due to the differences in pollination efficiency (e.g. pollen deposition per visit), the overall pollen numbers delivered by different pollinator communities are the same. The pollinator communities have the ecological resilience of pollination.

扰的差异化响应现象(Elmqvist et al, 2003; Mori et al, 2013) (图4)。受传粉昆虫个体大小、巢穴位置、食性专性、社会性和生活史等因素影响, 传粉昆虫对

环境变化的响应并非完全一致(Öckinger et al, 2010; Williams et al, 2010)。例如, 不同个体大小的传粉功能团对自然生境的空间响应尺度存在差异(图4A),

个体大的传粉昆虫具更大的空间搜索范围,对自然生境的空间响应尺度大于个体小的传粉昆虫(图4B)(Miguet et al, 2016)。又如,巢穴位置的差异引起传粉昆虫对自然生境变化的差异性响应(图4C)。通常情况下,当自然生境数量下降时,树栖性传粉昆虫多度随自然生境数量的减少而下降,但土栖性传粉昆虫多度可能保持不变,而砖栖性传粉昆虫多度随自然生境数量的减少而增加(图4D)(Williams et al, 2010; Xie et al, 2020)。已有的研究表明,传粉昆虫对于干扰表现出多样的响应规律(Winfree & Kremen, 2009; Cariveau et al, 2013)。响应多样性假说认为传粉功能团的响应多样性引起传粉昆虫的授粉生态弹性(图4E)(Biggs et al, 2012; García et al, 2018)。

早期的研究通过统计模型对传粉昆虫多样性进行检测,定性地证实了传粉昆虫对环境变化的响应多样性现象,并且认为响应多样性与传粉昆虫的

性状相关(Williams et al, 2010; Cariveau et al, 2013)。近年来,结合“功能多样性”研究方法,学者们开始以传粉昆虫个体大小、食性、生活史、搜索行为等性状为内容来量化传粉昆虫的响应多样性,从而将响应多样性研究由定性研究阶段拓展到定量研究阶段(Bartomeus et al, 2018; Wong et al, 2019)。已有的研究表明,定量研究方法比定性研究方法能更准确地解释环境变化对传粉昆虫多样性的影响(Wong et al, 2019)。但令人不解的是,以传粉昆虫个体大小、食性、生活史等为内容的性状多样性却不能较好地解释生态系统传粉功能(如结实率)(Garibaldi et al, 2015),传粉昆虫响应多样性如何影响授粉生态弹性的作用机制仍不清楚。

伴随“基于响应性状-效应性状框架”(trait-based response-and-effect framework)理论的推广,学者们逐渐认识到传粉昆虫响应性状和效应性

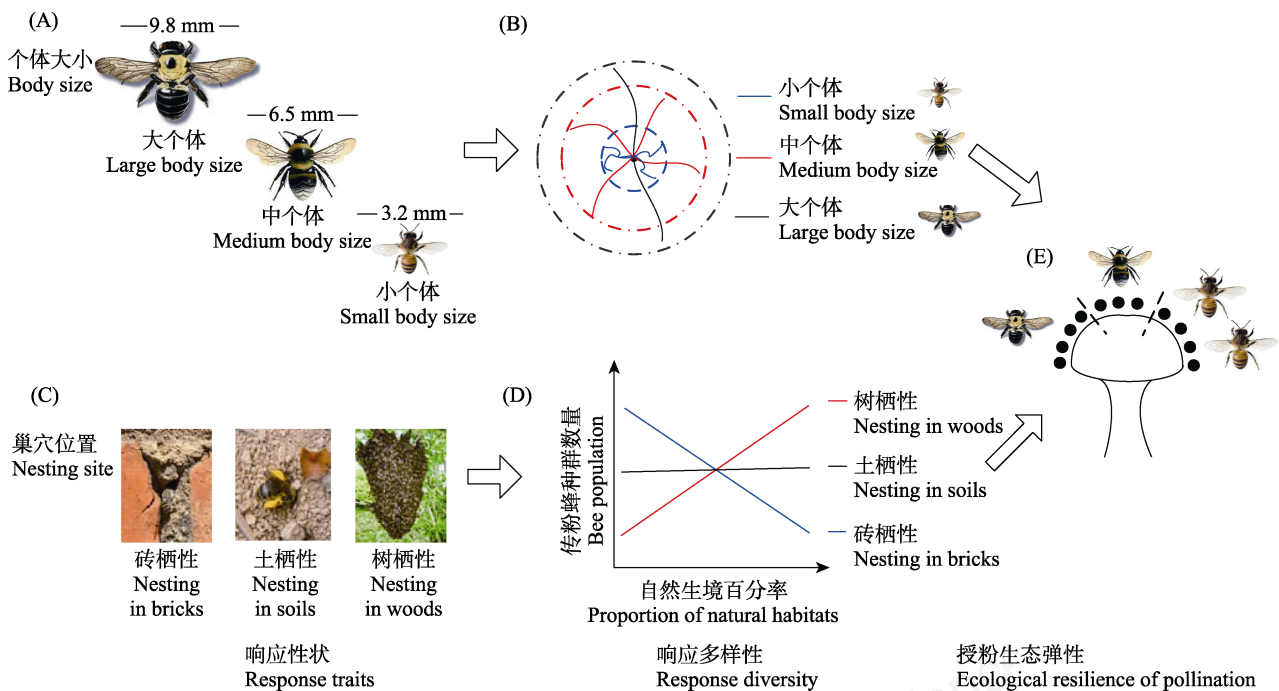


图4 响应多样性引起授粉生态弹性的机制示意图。假设传粉功能团在个体大小和巢穴位置等响应性状方面表现出多样性,不同个体大小的传粉昆虫(A)对自然生境的空间响应尺度存在差异,个体大的传粉昆虫响应尺度大于个体小的传粉昆虫(B)。同时,不同巢穴位置的传粉昆虫(C)种群数量对自然生境呈现不同的响应规律,部分传粉昆虫种群数量随自然生境百分率的下降而下降,但其他传粉昆虫种群数量保持不变甚至增长(D)。传粉功能团的响应多样性可能通过效应多样性调节传粉功能,使植物柱头花粉沉降数量保持不变,形成授粉生态弹性(E)。

Fig. 4 Conceptual diagram showing the mechanical effect of response diversity on ecological resilience of pollination. Pollinators are supposed to be different in body size and nesting site. The pollinators with different body sizes (A) respond to natural habitats at different spatial scales, with a relatively large scale of effect for the large pollinators compared to a relatively small scale of effect for the smaller pollinators (B). Meanwhile, the pollinators with different nesting sites (C) respond differently to the natural habitats, with a decrease of populations for most pollinators along the loss of semi-natural habitats but an increase or stability of populations for other pollinators (D). Response diversity can affect ecosystem pollination functioning through effect diversity. The overall pollen numbers delivered by pollinators keep the same. The pollinator communities have the ecological resilience of pollination (E).

状的差异, 并将传粉昆虫功能多样性划分为响应性状多样性和效应性状多样性(Suding et al, 2008; Bartomeus et al, 2018)。同时认为, 前期研究中的功能性状(如个体大小、食性等)应归于传粉昆虫的响应性状, 而传粉昆虫的访花频率和单次访花花粉沉降数等性状才是效应性状(Bartomeus et al, 2018)。环境变化影响传粉昆虫响应性状多样性, 而效应性状多样性决定生态系统传粉功能。因此该理论框架搭建起传粉昆虫响应多样性同传粉功能的桥梁, 并揭示了响应多样性不能直接解释传粉功能的原因。由此可见, 探索传粉昆虫响应多样性同效应多样性的关系将是未来研究的重点。传粉昆虫响应多样性

可能通过调节效应性状多样性的途径来影响生态系统传粉功能, 使传粉昆虫群落呈现授粉生态弹性, 但响应多样性影响授粉生态弹性的机制仍需深入研究。

3.4 连接周转假说

传粉网络的连接周转(或连接替换)是指干扰作用下传粉昆虫和开花植物的部分连接消失但同时建立新连接的现象(图5)(Poisot et al, 2012; Simanonok & Burkle, 2014)。传粉昆虫和开花植物间的连接重连(interaction rewiring)和物种周转(species turnover)均可引起传粉网络的连接周转(Poisot et al, 2012; CaraDonna et al, 2017)。连接重连指群落组成

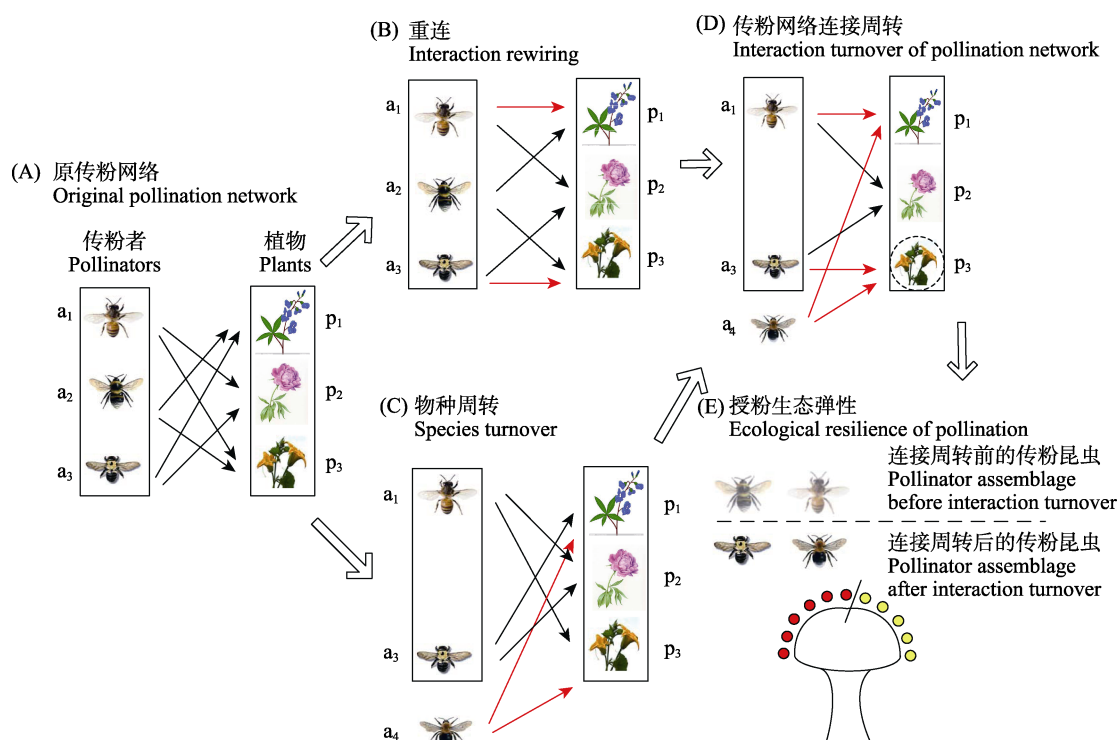


图5 连接周转引起授粉生态弹性的机制示意图。在生态系统中, 假设原传粉网络存在3种传粉昆虫(a_1 , a_2 , a_3)和3种开花植物(p_1 , p_2 , p_3) (A)。干扰作用下, 传粉昆虫和开花植物间部分连接消失但新的连接形成, 网络连接发生重连(B); 或者传粉昆虫下降, 对应的连接消失, 或新的传粉昆虫(a_4)进入网络, 建立新连接, 传粉昆虫发生物种周转(C)。在传粉网络重连和物种周转的共同作用下, 传粉昆虫和开花植物形成传粉网络连接周转(D)。对开花植物来说, 连接周转前后传粉昆虫群落组成存在差异, 但原传粉网络中的传粉昆虫和连接周转后的传粉昆虫传播等量花粉, 形成授粉生态弹性(E)。黑线示意周转前传粉昆虫同开花植物间的联系, 红线示意形成的新连接。

Fig. 5 Conceptual diagram illustrating the mechanical effect of interaction turnover on ecological resilience of pollination. The ecosystem is hypothesized to have an original pollination network with three pollinators (a_1 , a_2 , a_3) and three plants (p_1 , p_2 , p_3) (A). Under disturbances, some interactions are lost but new interactions occur, forming interaction rewiring (B). Interactions are also lost as a result of pollinators decline, but new interactions is built as new pollinators (a_4) enter the pollination network, resulting from species turnover of pollinators (C). The combined effect of interaction rewiring and species turnover explains an interaction turnover of the pollination network (D). For plants, their pollinator assemblages are different before and after interaction turnover, however, the amount of pollens delivered by the pollinator assemblages is the same. The pollinator communities have the ecological resilience of pollination (E). Black lines indicate the original interactions before interaction turnover and red lines indicate newly-built interactions after interaction turnover.

不变的情况下传粉昆虫和开花植物部分连接消失但同时建立新连接(图5B) (Kaiser-Bunbury et al, 2010; Simanonok & Burkle, 2014)。物种周转指部分物种消失或新物种进入网络后传粉昆虫或开花植物因物种组成变化而形成新连接(图5C) (CaraDonna et al, 2017)。网络重连和物种更替往往同时发生,但在不同的生态系统中二者对网络变化的相对贡献存在差异(图5D) (Simanonok & Burkle, 2014; Robroek et al, 2021)。从开花植物的角度来看,网络变化后部分连接和传粉昆虫消失,对应的传粉功能下降,但新连接的传粉昆虫同样可以为开花植物授粉,在传粉功能上表现为补偿作用(图5E)。由此可见,网络变化后传粉昆虫群落组成和多度维持在原网络相似水平时,传粉昆虫群落形成授粉生态弹性。

前期研究多假设传粉网络为静止状态,主要描述传粉网络的物种组成和拓扑结构的特征(Memmott et al, 2004; Bascompte & Jordano, 2007)。近年来,学者们普遍认为自然界中传粉网络是动态变化的,传粉昆虫和开花植物的连接周转是常见的生态现象(Tylianakis & Morris, 2017)。在干扰作用下,传粉昆虫与开花植物的平行下降(parallel decline)和传粉昆虫提升对开花植物的相遇概率(encounter probability)都可以引起传粉昆虫和开花植物的新连接(图5) (Biesmeijer, 2006; Tylianakis & Morris, 2017)。例如,在气候变化和生物入侵等作用下,生态系统传粉网络可以形成新的连接(Burkle & Alarcón, 2011; Burkle et al, 2013; Kaiser-Bunbury et al, 2017)。

普遍的观点认为连接周转可以使传粉昆虫形成授粉生态弹性(Kaiser-Bunbury et al, 2017; Fantinato et al, 2019)。从网络水平来看,网络变化后传粉网络拓扑结构稳固性(robustness)并不下降(Kaiser-Bunbury et al, 2010; Vizentin-Bugoni et al, 2020)。从群落水平来看,网络变化后开花植物的传粉昆虫泛化度(generality)保持不变(Fantinato et al, 2019)。在物种水平上来看,网络变化后开花植物连接的传粉昆虫多样性(partner diversity)保持不变(Fantinato et al, 2019)。不同水平的指标表明,连接周转后虽然传粉昆虫群落结构和组成发生变化,但变化后的传粉昆虫同样为开花植物授粉,传粉昆虫群落形成授粉生态弹性(图5D)。然而,网络变化后

传粉功能受昆虫的传粉效率和访花频率的影响,而访花频率又受开花植物和传粉昆虫间物候性状的匹配性、开花植物的特化程度以及它们之间互作关系的影响(Garibaldi et al, 2015; CaraDonna et al, 2017; Kaiser-Bunbury et al, 2017)。因而,传粉昆虫是否形成授粉生态弹性还取决于网络变化后开花植物的传粉昆虫群落结构。例如,传粉昆虫物种或多度下降后,传粉昆虫间的竞争作用降低,增加了传粉昆虫访问其他开花植物的概率。传粉昆虫对开花植物的忠诚度(floral fidelity)下降,同一开花植物间的花粉传播数量下降(Brosi & Briggs, 2013)。又如,网络变化后春美草(*Claytonia virginica*)的传粉昆虫访花频率大幅下降,传粉功能冗余度降低,为开花植物提供的传粉功能降低(Burkle et al, 2013)。在此条件下,网络变化后传粉昆虫未能使生态系统的传粉功能保持不变或维持在可接受的水平,传粉昆虫群落未形成授粉生态弹性。因此,传粉昆虫是否形成授粉生态弹性还取决于网络变化后传粉昆虫群落结构。

3.5 跨尺度弹性假说

跨尺度弹性是指不同空间或时间尺度下传粉的功能团为开花植物授粉而引起传粉功能弹性的生态现象(图6) (Peterson et al, 1998; Nash et al, 2014)。以空间尺度为例,不同传粉功能团空间传粉范围可能存在交叉或重叠(图6A)。在空间尺度内(within-scale),不同功能团提供多样性的传粉服务;在空间尺度间(cross-scale),不同功能团重复传粉加强传粉功能(Peterson et al, 1998)。尺度内多样性的传粉功能和尺度间增强的传粉功能共同促使形成授粉生态弹性(Allen et al, 2005)。当干扰作用下部分传粉功能团多度下降时,不同搜索范围的、功能冗余的其他传粉功能团补偿传粉功能,形成跨尺度的传粉功能冗余(cross-scale redundancy) (Allen et al, 2005)。理论假设认为,授粉生态弹性与跨尺度传粉功能冗余相关,跨尺度传粉功能冗余越高,授粉生态弹性越强(图6C, D)。对开花植物来说,虽然干扰后传粉昆虫群落组成发生变化,但传粉功能保持不变或维持在一定水平,传粉昆虫形成授粉生态弹性(图6C, D) (如: Sundstrom et al, 2018)。由此可见,跨尺度弹性假说在生态系统水平上解释传粉昆虫的授粉生态弹性,其内涵整合了功能冗余假说、密度补偿假说和响应多样性假说。

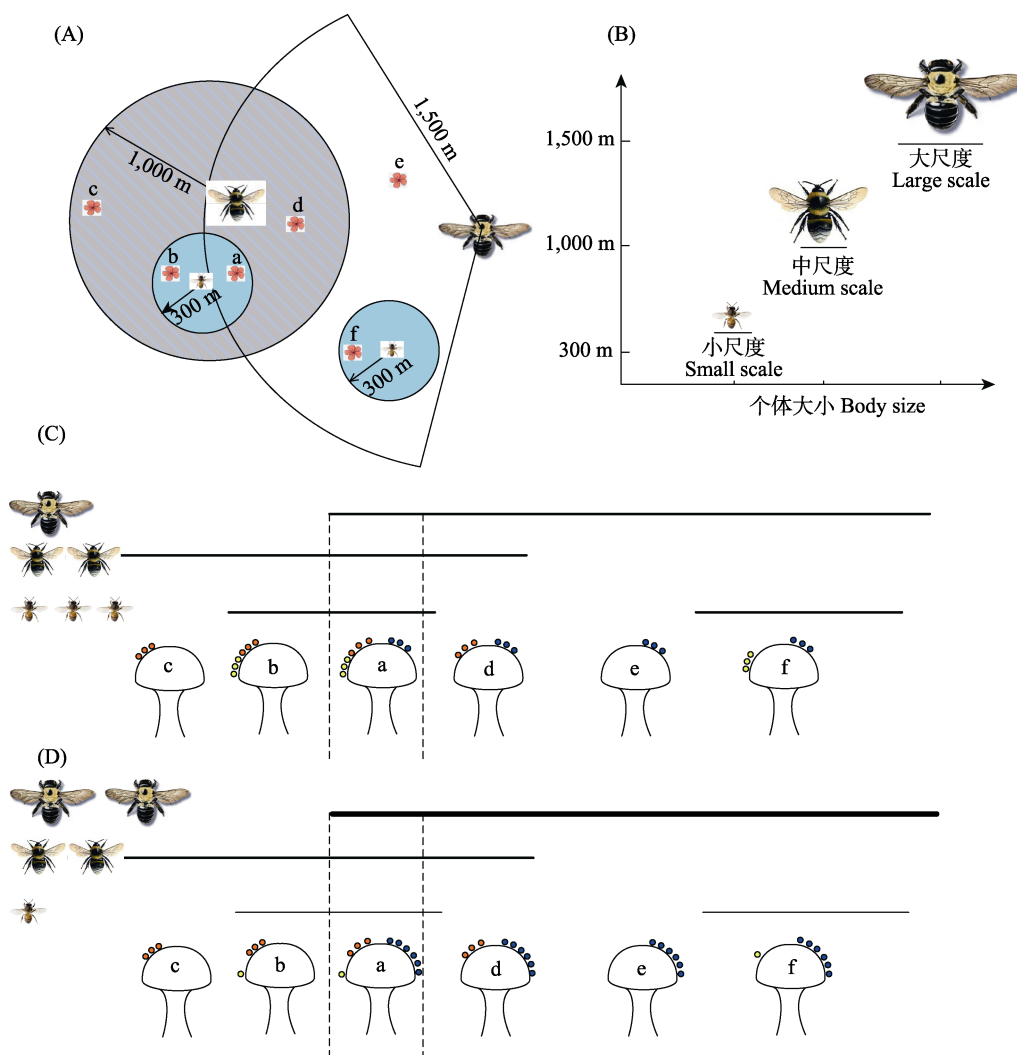


图6 跨尺度弹性引起授粉生态弹性的机制示意图。在生态系统中, 假设空间分布的开花植物a、b、c、d、e和f存在大、中、小3种传粉功能团, 传粉功能团空间传粉尺度(或空间搜索范围)分别约为300 m、1,000 m和1,500 m, 个体大的传粉昆虫空间跨尺度为开花植物传粉(A)。3种传粉功能团在个体大小(body size)轴上形成不连续性的分布(B)。开花植物a接收3个传粉功能团传粉, b、d和f接收2个传粉功能团传粉, c和e仅接收1个传粉功能团传粉, 因此开花植物a的传粉功能团跨尺度传粉功能冗余程度高于其他开花植物(C)。以开花植物a为对象, 当某搜索范围(如300 m)的传粉功能团访花密度下降时, 其他尺度(如1,500 m)的传粉功能团增加访花密度, 传播等量花粉, 形成授粉生态弹性(D)。在(C)和(D)中, 线条长度示意对应的传粉昆虫空间传粉范围, 线条宽度示意传粉昆虫空间传粉功能。

Fig. 6 Conceptual diagram showing the mechanical effect of cross-scale resilience on ecological resilience of pollination. The ecosystems are hypothesized to have three functional groups with large (1,500 m), medium (1,000 m) and small (300 m) spatial scales (i.e., foraging ranges), respectively, and they pollinate flowering plants a, b, c, d, e and f spatially distributed in ecosystems. The large-sized functional groups pollinate plants across scale (A). The three functional groups of pollinators are distributed discontinuously along the x-axis of body size (B). Flowering plant a is pollinated by three functional groups, flowering plant b, d and f are pollinated by two functional groups, and flowering plant c and e are pollinated by just one functional groups. Therefore, the level of cross-scale redundancy of pollinator assemblages for plant a is higher than that of other plants (C). If the visit density of a certain functional group of pollinators with a specific foraging range (e.g. 300 m) declines (e.g. plant a), other functional groups of pollinators with a large spatial foraging range (e.g. 1,500 m) increase their visit densities. The amount of pollens delivered by the pollinator assemblages on the stigma surface of plant a is similar. The pollinator communities have the ecological resilience of pollination (D). In (C) and (D), the lengths of lines corresponding to the pollinators indicate the foraging ranges of pollinators and the widths of lines quantify their pollination functioning.

已有的研究并没有系统完整地验证跨尺度弹性假说的合理性, 相关工作仅证实跨尺度弹性模型

的部分内容, 主要体现在传粉功能团的个体大小分布、空间传粉范围和跨尺度授粉功能三个方面。(1)

生态系统中传粉功能团的个体大小在异质生境中形成多尺度的、非连续性的分布(multi-scaled and discontinuous distributions) (Holling, 1992; Allen et al, 2005)。野外数据表明,生态系统中哺乳动物、鸟类和鱼类不同功能团的个体大小在资源轴上并非连续性分布,而呈现聚集特征(Allen et al, 2005; Wardwell et al, 2008; Nash et al, 2014)。虽然理论认为传粉昆虫在个体大小轴上同样会呈现非连续分布现象(图6B),但以传粉昆虫为对象的研究却少见报道。(2)通常情况下,个体大的传粉功能团有更大的空间传粉范围(Greenleaf et al, 2007),不同的传粉昆虫空间传粉范围形成交叉或重叠,具跨尺度授粉现象(图6C)。雷达追踪实验表明,不同熊蜂空间搜索范围存在交错区域,因而可在多个空间尺度上为开花植物授粉(Hagen et al, 2011)。(3)传粉昆虫跨尺度授粉保障开花植物传粉需求(图6C, D) (Peterson et al, 1998; Sundstrom et al, 2018)。已有的研究利用传粉功能团空间飞行距离不同的特点,发现了生态系统中传粉昆虫跨尺度授粉现象,并因此保障开花植物传粉需求(Klaus et al, 2021)。然而,跨尺度授粉的生态功能研究目前仍十分缺乏(Williams et al, 2019)。

Winfree等试图探讨跨尺度弹性对生态系统传粉功能的影响,但其研究仅揭示传粉昆虫对自然生境的响应多样性现象,并未探讨跨尺度弹性的形成机制(Winfree & Kremen, 2009)。Klaus等(2021)发现,自然生境中的独栖性传粉昆虫为近处的蓝翅草(*Phacelia tanacetifolia*)授粉,而自然生境中的熊蜂和蝇类却能为远处的蓝翅草授粉,熊蜂和蝇类的跨尺度授粉行为保障了远处蓝翅草的传粉需求。但Klaus等(2021)的工作仅证实了不同距离下传粉功能团的传粉行为,未量化授粉生态弹性,也未探讨个体大小的非连续分布现象,因而同样未能探讨跨尺度弹性的形成机制。就目前的结论来看,跨尺度弹性机制的研究多停留在理论探讨阶段,验证工作十分有限(Winfree, 2013; Williams et al, 2019)。

4 展望

研究传粉昆虫的授粉生态弹性首先需要量化授粉生态弹性。因为理论假说认为生态弹性受物种多样性的影响,所以目前学者多以物种多样性指数

(如物种丰富度或Simpson指数)来量化生态弹性(Fischer et al, 2007; Karp et al, 2011; Martin et al, 2019)。但是传粉昆虫授粉生态弹性量化方法和标准并未得到统一认可。已有的生态弹性量化方法仅考虑到授粉生态弹性的部分内涵,如生态系统中传粉昆虫群落动态,并未综合考虑授粉生态弹性的生态意义,未将传粉功能纳入量化内容,因而这些量化方法不能完整揭示授粉生态弹性的形成机制(如:Karp et al, 2011; Martin et al, 2019)。由于授粉生态弹性关注传粉昆虫群落与传粉功能的关系(图1),因此授粉生态弹性的量化方法应该包含传粉昆虫群落动态和传粉功能动态两部分内容。传粉功能动态的量化指标,如柱头花粉沉降数量、结实率和结果率的变化等,将是量化授粉生态弹性的重要内容。传粉昆虫授粉生态弹性的量化方法中纳入传粉功能等指标将更符合Holling (1973)对弹性的定义,如何整合传粉昆虫群落指标和传粉功能指标将是量化授粉生态弹性的重要研究内容。

理论假说认为,外界干扰下生态系统传粉昆虫群落组成发生变化,传粉昆虫授粉生态弹性在一定程度上保障传粉功能。田间实验表明,在干扰强度持续增大的条件下,生态系统传粉服务功能将不能满足开花植物的传粉需求(Kremen et al, 2007)。然而,传粉昆虫的授粉生态弹性随干扰强度的动态变化规律目前还不清楚。在干扰强度持续增大的情况下,授粉生态弹性是线性增长,还是与干扰强度成幂函数关系?在不能满足开花植物传粉需求的临界点,干扰强度是多大?此时授粉生态弹性引起的传粉功能占全部传粉功能的比率是多少?此外,不同类型的干扰(如土地类型变化、气候变化)对授粉生态弹性存在协同作用吗?弄清楚这些科学问题有助于判定授粉生态弹性的发生条件、形成阈值和动态规律。以密度补偿为例,研究干扰强度梯度变化下(如土地类型变化)不同传粉功能团间的密度补偿动态及其引起的传粉功能动态,有望揭示授粉生态弹性的形成条件及其对干扰的响应规律。

已有的工作多以水生生态系统的鱼类、陆地生态系统的爬行动物和鸟类为研究对象,探讨生态系统内生态弹性动态规律(Forys & Allen, 2002; Fischer et al, 2007; Nash et al, 2016)。授粉生态弹性的研究目前多处于理论探讨阶段(e.g. Dicks et al,

2012; Tschardt et al, 2012), 还没有研究系统证实功能冗余机制、密度补偿机制、响应多样性机制、连接周转机制和跨尺度弹性机制对授粉生态弹性的影响, 更缺乏同一生态系统中不同尺度上授粉生态弹性的研究。同时, 理论研究多关注生态系统水平上(如连接周转)的作用机制, 而对小尺度上的作用机制(如功能冗余和密度补偿作用)的关注相对较少。随着研究的深入, 不仅有望证实不同假说的合理性, 而且有望阐明不同假说间的联系。

授粉生态弹性对管理农林生态系统传粉功能具有重要的指导意义。农林生态经营者可以根据授粉生态弹性理论来判断在何种情况下干预生态系统的传粉功能, 同时判断干预方向和干预强度。例如, 传粉昆虫多样性下降时, 群落结构的变化可以使农林生态系统传粉功能保持在一定水平。仅从维持传粉功能的角度来说, 并不因传粉昆虫种群数量的下降而直接干预生态系统传粉。随着授粉生态弹性理论的发展和成熟, 人们将对生态系统传粉昆虫群落结构和传粉功能有更深入的了解, 在授粉生态弹性理论上判定传粉功能管理的临界点。在此基础上, 授粉生态弹性理论有望纳入农林生态系统综合管理的技术体系。

致谢: 衷心感谢两位审稿专家及编委对本文提出的宝贵意见和建议。

ORCID

谢正华  <https://orcid.org/0000-0001-8407-4063>

王健敏  <https://orcid.org/0000-0001-8151-7260>

安建东  <https://orcid.org/0000-0002-4203-4554>

参考文献

Aizen MA, Harder LD (2009) The global stock of domesticated honey bees is growing slower than agricultural demand for pollination. *Current Biology*, 19, 915–918.

Allen CR, Gunderson L, Johnson AR (2005) The use of discontinuities and functional groups to assess relative resilience in complex systems. *Ecosystems*, 8, 958–966.

Angeler DG, Allen CR (2016) Quantifying resilience. *Journal of Applied Ecology*, 53, 617–624.

Astegiano J, Guimarães PR Jr, Cheptou PO, Vidal MM, Mandai CY, Ashworth L, Massol F (2015) Persistence of plants and pollinators in the face of habitat loss: Insights from trait-based metacommunity models. *Advances in*

Ecological Research, 53, 201–257.

Baho DL, Allen CR, Garmestani A, Fried-Petersen H, Renes SE, Gunderson L, Angeler DG (2017) A quantitative framework for assessing ecological resilience. *Ecology and Society*, 22, 1–17.

Bartomeus I, Cariveau DP, Harrison T, Winfree R (2018) On the inconsistency of pollinator species traits for predicting either response to land-use change or functional contribution. *Oikos*, 127, 306–315.

Bascompte J, Jordano P (2007) Plant–animal mutualistic networks: The architecture of biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 38, 567–593.

Biesmeijer JC (2006) Parallel declines in pollinators and insect-pollinated plants in Britain and the Netherlands. *Science*, 313, 351–354.

Biggs R, Schlüter M, Biggs D, Bohensky EL, BurnSilver S, Cundill G, Dakos V, Daw TM, Evans LS, Kotschy K, Leitch AM, Meek C, Quinlan A, Raudsepp-Hearne C, Robards MD, Schoon ML, Schultz L, West PC (2012) Toward principles for enhancing the resilience of ecosystem services. *Annual Review of Environment and Resources*, 37, 421–448.

Blüthgen N, Klein AM (2011) Functional complementarity and specialisation: The role of biodiversity in plant–pollinator interactions. *Basic and Applied Ecology*, 12, 282–291.

Brand FS, Jax K (2007) Focusing the meaning(s) of resilience: Resilience as a descriptive concept and a boundary object. *Ecology and Society*, 12, 23.

Brosi BJ, Briggs HM (2013) Single pollinator species losses reduce floral fidelity and plant reproductive function. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 110, 13044–13048.

Burkle LA, Alarcón R (2011) The future of plant–pollinator diversity: Understanding interaction networks across time, space, and global change. *American Journal of Botany*, 98, 528–538.

Burkle LA, Marlin JC, Knight TM (2013) Plant–pollinator interactions over 120 years: Loss of species, co-occurrence, and function. *Science*, 339, 1611–1615.

CaraDonna PJ, Petry WK, Brennan RM, Cunningham JL, Bronstein JL, Waser NM, Sanders NJ (2017) Interaction rewiring and the rapid turnover of plant–pollinator networks. *Ecology Letters*, 20, 385–394.

Cariveau DP, Williams NM, Benjamin FE, Winfree R (2013) Response diversity to land use occurs but does not consistently stabilise ecosystem services provided by native pollinators. *Ecology Letters*, 16, 903–911.

Chacoff NP, Aizen MA, Aschero V (2008) Proximity to forest edge does not affect crop production despite pollen limitation. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 275, 907–913.

Connell SD, Ghedini G (2015) Resisting regime-shifts: The stabilising effect of compensatory processes. *Trends in*

- Ecology & Evolution, 30, 513–515.
- Connell SD, Nimmo DG, Ghedini G, Mac Nally R, Bennett AF (2016) Ecological resistance—Why mechanisms matter: A reply to Sundstrom et al. *Trends in Ecology & Evolution*, 31, 413–414.
- Dicks LV, Abrahams A, Atkinson J, Biesmeijer J, Bourn N, Brown C, Brown MJF, Carvell C, Connolly C, Cresswell JE, Croft P, Darvill B, De Zylva P, Effingham P, Fountain M, Goggin A, Harding D, Harding T, Hartfield C, Heard MS, Heathcote R, Heaver D, Holland J, Howe M, Hughes B, Huxley T, Kunin WE, Little J, Mason C, Memmott J, Osborne J, Pankhurst T, Paxton RJ, Pocock MJO, Potts SG, Power EF, Raine NE, Ranelagh E, Roberts S, Saunders R, Smith K, Smith RM, Sutton P, Tilley LAN, Tinsley A, Tonhasca A, Vanbergen AJ, Webster S, Wilson A, Sutherland WJ (2012) Identifying key knowledge needs for evidence-based conservation of wild insect pollinators: A collaborative cross-sectoral exercise. *Insect Conservation and Diversity*, 6, 435–446.
- Dudney J, Hobbs RJ, Heilmayr R, Battles JJ, Suding KN (2018) Navigating novelty and risk in resilience management. *Trends in Ecology & Evolution*, 33, 863–873.
- Elmqvist T, Folke C, Nyström M, Peterson G, Bengtsson J, Walker B, Norberg J (2003) Response diversity, ecosystem change, and resilience. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 1, 488–494.
- Fantinato E, Del Vecchio S, Gaetan C, Buffa G (2019) The resilience of pollination interactions: Importance of temporal phases. *Journal of Plant Ecology*, 12, 157–162.
- Fischer J, Lindenmayer DB, Blomberg SP, Montague-Drake R, Felton A, Stein JA (2007) Functional richness and relative resilience of bird communities in regions with different land use intensities. *Ecosystems*, 10, 964–974.
- Folke C, Carpenter S, Walker B, Scheffer M, Elmqvist T, Gunderson L, Holling CS (2004) Regime shifts, resilience, and biodiversity in ecosystem management. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 35, 557–581.
- Forys EA, Allen CR (2002) Functional group change within and across scales following invasions and extinctions in the everglades ecosystem. *Ecosystems*, 5, 339–347.
- García Y, Clara Castellanos M, Pausas JG (2018) Differential pollinator response underlies plant reproductive resilience after fires. *Annals of Botany*, 122, 961–971.
- Garibaldi LA, Aizen MA, Klein AM, Cunningham SA, Harder LD (2011) Global growth and stability of agricultural yield decrease with pollinator dependence. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 108, 5909–5914.
- Garibaldi LA, Bartomeus I, Bommarco R, Klein AM, Cunningham SA, Aizen MA, Boreux V, Garratt MPD, Carvalheiro LG, Kremen C (2015) Trait matching of flower visitors and crops predicts fruit set better than trait diversity. *Journal of Applied Ecology*, 52, 1437–1444.
- Gitay H, Wilson JB, Lee WG (1996) Species redundancy: A redundant concept? *Journal of Ecology*, 84, 121–124.
- Gonzalez A, Loreau M (2009) The causes and consequences of compensatory dynamics in ecological communities. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 40, 393–414.
- Greenleaf SS, Williams NM, Winfree R, Kremen C (2007) Bee foraging ranges and their relationship to body size. *Oecologia*, 153, 589–596.
- 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.
- Gunderson LH (2000) Ecological resilience—In theory and application. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 31, 425–439.
- Hagen M, Wikelski M, Kissling WD (2011) Space use of bumblebees (*Bombus* spp.) revealed by radio-tracking. *PLoS ONE*, 6, e19997.
- Hallett AC, Mitchell RJ, Chamberlain ER, Karron JD (2017) Pollination success following loss of a frequent pollinator: The role of compensatory visitation by other effective pollinators. *AoB PLANTS*, 9, plx020.
- Holling CS (1973) Resilience and stability of ecological systems. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 4, 1–23.
- Holling CS (1992) Cross-scale morphology, geometry, and dynamics of ecosystems. *Ecological Monographs*, 62, 447–502.
- Houlahan JE, Currie DJ, Cottenie K, Cumming GS, Ernest SKM, Findlay CS, Fuhlendorf SD, Gaedke U, Legendre P, Magnuson JJ, McArdle BH, Muldavin EH, Noble D, Russell R, Stevens RD, Willis TJ, Woiwod IP, Wondzell SM (2007) Compensatory dynamics are rare in natural ecological communities. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 104, 3273–3277.
- Isbell F, Craven D, Connolly J, Loreau M, Schmid B, Beierkuhnlein C, Bezemer TM, Bonin C, Bruelheide H, de Luca E, Ebeling A, Griffin JN, Guo QF, Hautier Y, Hector A, Jentsch A, Kreyling J, Lanta V, Manning P, Meyer ST, Mori AS, Naeem S, Niklaus PA, Polley HW, Reich PB, Roscher C, Seabloom EW, Smith MD, Thakur MP, Tilman D, Tracy BF, van der Putten WH, van Ruijven J, Weigelt A, Weisser WW, Wilsey B, Eisenhauer N (2015) Biodiversity increases the resistance of ecosystem productivity to climate extremes. *Nature*, 526, 574–577.
- Jiang L (2007) Density compensation can cause no effect of biodiversity on ecosystem functioning. *Oikos*, 116, 324–334.
- Kaiser-Bunbury CN, Mougil J, Whittington AE, Valentin T, Gabriel R, Olesen JM, Blüthgen N (2017) Ecosystem restoration strengthens pollination network resilience and function. *Nature*, 542, 223–227.
- Kaiser-Bunbury CN., Muff S, Memmott J, Müller CB, Caflisch A (2010) The robustness of pollination networks to the loss

- of species and interactions: A quantitative approach incorporating pollinator behaviour. *Ecology Letters*, 13, 442–452.
- Karp DS, Ziv G, Zook J, Ehrlich PR, Daily GC (2011) Resilience and stability in bird guilds across tropical countryside. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 108, 21134–21139.
- Klaus F, Tschamtko T, Uhler J, Grass I (2021) Calcareous grassland fragments as sources of bee pollinators for the surrounding agricultural landscape. *Global Ecology and Conservation*, 26, e01474.
- Klein AM, Steffan-Dewenter I, Tschamtko T (2003) Fruit set of highland coffee increases with the diversity of pollinating bees. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 270, 955–961.
- Kremen C, Williams NM, Aizen MA, Gemmill-Herren B, LeBuhn G, Minckley R, Packer L, Potts SG, Roulston T, Steffan-Dewenter I, Vázquez DP, Winfree R, Adams L, Crone EE, Greenleaf SS, Keitt TH, Klein AM, Regetz J, Ricketts TH (2007) Pollination and other ecosystem services produced by mobile organisms: A conceptual framework for the effects of land-use change. *Ecology Letters*, 10, 299–314.
- Kühnel S, Blüthgen N (2015) High diversity stabilizes the thermal resilience of pollinator communities in intensively managed grasslands. *Nature Communications*, 6, 7989.
- Lake PS (2013) Resistance, resilience and restoration. *Ecological Management & Restoration*, 14, 20–24.
- Lasky JR, Uriarte M, Muscarella R (2016) Synchrony, compensatory dynamics, and the functional trait basis of phenological diversity in a tropical dry forest tree community: Effects of rainfall seasonality. *Environmental Research Letters*, 11, 115003.
- Martin EA, Feit B, Requier F, Friberg H, Jonsson M (2019) Assessing the resilience of biodiversity-driven functions in agroecosystems under environmental change. *Advances in Ecological Research*, 60, 59–123.
- Memmott J, Waser NM, Price MV (2004) Tolerance of pollination networks to species extinctions. *Proceedings of the Royal Society of London Series B: Biological Sciences*, 271, 2605–2611.
- Miguet P, Jackson HB, Jackson ND, Martin AE, Fahrig L (2016) What determines the spatial extent of landscape effects on species? *Landscape Ecology*, 31, 1177–1194.
- Mori AS (2016) Resilience in the studies of biodiversity-ecosystem functioning. *Trends in Ecology & Evolution*, 31, 87–89.
- Mori AS, Furukawa T, Sasaki T (2013) Response diversity determines the resilience of ecosystems to environmental change. *Biological Reviews*, 88, 349–364.
- Naeem S (1998) Species redundancy and ecosystem reliability. *Conservation Biology*, 12, 39–45.
- Nash KL, Allen CR, Angeler DG, Barichievy C, Eason T, Garmestani AS, Graham NAJ, Granholm D, Knutson M, Nelson RJ, Nyström M, Stow CA, Sundstrom SM (2014) Discontinuities, cross-scale patterns, and the organization of ecosystems. *Ecology*, 95, 654–667.
- Nash KL, Graham NAJ, Jennings S, Wilson SK, Bellwood DR (2016) Herbivore cross-scale redundancy supports response diversity and promotes coral reef resilience. *Journal of Applied Ecology*, 53, 646–655.
- Nimmo DG, Mac Nally R, Cunningham SC, Haslem A, Bennett AF (2015) Vive la résistance: Reviving resistance for 21st century conservation. *Trends in Ecology & Evolution*, 30, 516–523.
- Öckinger E, Schweiger O, Crist TO, Debinski DM, Krauss J, Kuussaari M, Petersen JD, Pöyry J, Settele J, Summerville KS, Bommarco R (2010) Life-history traits predict species responses to habitat area and isolation: A cross-continental synthesis. *Ecology Letters*, 13, 969–979.
- Oliver TH, Heard MS, Isaac NJB, Roy DB, Procter D, Eigenbrod F, Freckleton R, Hector A, Orme CDL, Petchey OL, Proença V, Raffaelli D, Suttle KB, Mace GM, Martín-López B, Woodcock BA, Bullock JM (2015) Biodiversity and resilience of ecosystem functions. *Trends in Ecology & Evolution*, 30, 673–684.
- Peterson G, Allen CR, Holling CS (1998) Ecological resilience, biodiversity, and scale. *Ecosystems*, 1, 6–18.
- Pimm SL (1984) The complexity and stability of ecosystems. *Nature*, 307, 321–326.
- Poisot T, Canard E, Mouillot D, Mouquet N, Gravel D (2012) The dissimilarity of species interaction networks. *Ecology Letters*, 15, 1353–1361.
- Potts SG, Imperatriz-Fonseca V, Ngo HT, Aizen MA, Biesmeijer JC, Breeze TD, Dicks LV, Garibaldi LA, Hill R, Settele J, Vanbergen AJ (2016) Safeguarding pollinators and their values to human well-being. *Nature*, 540, 220–229.
- Robroek BJM, Martí M, Svensson BH, Dumont MG, Veraart AJ, Jassey VEJ (2021) Rewiring of peatland plant-microbe networks outpaces species turnover. *Oikos*, 130, 339–353.
- Rogers SR, Cajamarca P, Tarpay DR, Burrack HJ (2013) Honey bees and bumble bees respond differently to inter- and intra-specific encounters. *Apidologie*, 44, 621–629.
- Rosenfeld JS (2002) Functional redundancy in ecology and conservation. *Oikos*, 98, 156–162.
- Scheffer M, Bolhuis JE, Borsboom D, Buchman TG, Gijzel SMW, Goulson D, Kammenga JE, Kemp B, van de Leemput IA, Levin S, Martin CM, Melis RJJ, van Nes EH, Romero LM, Olde Rikkert MGM (2018) Quantifying resilience of humans and other animals. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 115, 11883–11890.
- Shade A, Peter H, Allison SD, Baho DL, Berga M, Bürgmann H, Huber DH, Langenheder S, Lennon JT, Martiny JBH, Matulich KL, Schmidt TM, Handelsman J (2012) Fundamentals of microbial community resistance and resilience. *Frontiers in Microbiology*, 3, 417.

- Simanonok MP, Burkle LA (2014) Partitioning interaction turnover among alpine pollination networks: Spatial, temporal, and environmental patterns. *Ecosphere*, 5, 1–17.
- Stavert JR, Pattermore DE, Bartomeus I, Gaskett AC, Beggs JR (2018) Exotic flies maintain pollination services as native pollinators decline with agricultural expansion. *Journal of Applied Ecology*, 55, 1737–1746.
- Suding KN, Lavorel S, Chapin FS, Cornelissen JHC, Díaz D, Garnier E, Goldberg D, Hooper DU, Jackson ST, Navas ML (2008) Scaling environmental change through the community-level: A trait-based response-and-effect framework for plants. *Global Change Biology*, 14, 1125–1140.
- Sundstrom SM, Angeler DG, Barichievy C, Eason T, Garmestani A, Gunderson L, Knutson M, Nash KL, Spanbauer T, Stow C, Allen CR (2018) The distribution and role of functional abundance in cross-scale resilience. *Ecology*, 99, 2421–2432.
- Thomson DM (2016) Local bumble bee decline linked to recovery of honey bees, drought effects on floral resources. *Ecology Letters*, 19, 1247–1255.
- Tscharntke T, Tylianakis JM, Rand TA, Didham RK, Fahrig L, Batáry P, Bengtsson J, Clough Y, Crist TO, Dormann CF, Ewers RM, Fründ J, Holt RD, Holzschuh A, Klein AM, Kleijn D, Kremen C, Landis DA, Laurance W, Lindenmayer D, Scherber C, Sodhi N, Steffan-Dewenter I, Thies C, van der Putten WH, Westphal C (2012) Landscape moderation of biodiversity patterns and processes—Eight hypotheses. *Biological Reviews*, 87, 661–685.
- Tylianakis JM, Morris RJ (2017) Ecological networks across environmental gradients. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 48, 25–48.
- Vanbergen AJ, The Insect Pollinators Initiative (2013) Threats to an ecosystem service: Pressures on pollinators. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 11, 251–259.
- Vizentin-Bugoni J, Debastiani VJ, Bastazini VAG, Maruyama PK, Sperry JH (2020) Including rewiring in the estimation of the robustness of mutualistic networks. *Methods in Ecology and Evolution*, 11, 106–116.
- Walker BH (2020) Resilience: What it is and is not. *Ecology and Society*, 25(2), 11.
- Wardwell DA, Allen CR, Peterson GD, Tyre AJ (2008) A test of the cross-scale resilience model: Functional richness in Mediterranean-climate ecosystems. *Ecological Complexity*, 5, 165–182.
- Weise HN, Auge H, Baessler C, Bärlund I, Bennett EM, Berger U, Bohn F, Bonn A, Borchardt D, Brand F, Chatzinotas A, Corstanje R, de Laender F, Dietrich P, Dunker S, Durka W, Fazey I, Groeneveld J, Guilbaud CSE, Harms H, Harpole S, Harris J, Jax K, Jeltsch F, Johst K, Joshi J, Klotz S, Kühn I, Kuhlicke C, Müller B, Radchuk V, Reuter H, Rinke K, Schmitt-Jansen M, Seppelt R, Singer A, Standish RJ, Thulke HH, Tietjen B, Weitere M, Wirth C, Wolf C, Grimm V (2020) Resilience trinity: Safeguarding ecosystem functioning and services across three different time horizons and decision contexts. *Oikos*, 129, 445–456.
- Williams NM, Crone EE, Roulston TH, Minckley RL, Packer L, Potts SG (2010) Ecological and life-history traits predict bee species responses to environmental disturbances. *Biological Conservation*, 143, 2280–2291.
- Williams NM, Isaacs R, Lonsdorf E, Winfree R, Ricketts TH (2019) Building resilience into agricultural pollination using wild pollinators. In: *Agricultural Resilience, Perspectives from Ecology and Economics*. (eds Gardner SM, Ramsden SJ, Hails RS), pp.109–134. Cambridge University Press, Cambridge.
- Winfree R (2013) Global change, biodiversity, and ecosystem services: What can we learn from studies of pollination? *Basic and Applied Ecology*, 14, 453–460.
- Winfree R, Kremen C (2009) Are ecosystem services stabilized by differences among species? A test using crop pollination. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 276, 229–237.
- Wong MKL, Guénard B, Lewis OT (2019) Trait-based ecology of terrestrial arthropods. *Biological Reviews*, 94, 999–1022.
- Xie ZH, Shebl MA, Pan DD, Wang JM (2020) Synergistically positive effects of brick walls and farmlands on *Anthophora waltoni* populations. *Agricultural and Forest Entomology*, 22, 328–337.

(责任编辑: 黄双全 责任编辑: 时意专)



•综述•

动物对孢子植物的传播模式及进化意义

王琴¹, 陈远², 禹洋^{1*}, 向左甫^{1*}

1. 中南林业科技大学生命科学与技术学院, 长沙 410004; 2. 中山大学生命科学学院, 广州 510275

摘要: 孢子植物物种多样性丰富, 是自然生态系统的重要组成部分。孢子植物的传播通常被认为主要依靠风、水、弹力等非生物媒介, 而动物的作用往往被忽略。本文主要概述了: (1)孢子植物对动物传播的适应: 一方面孢子植物可为动物提供食物、庇护所、繁殖场所等, 另一方面孢子植物也可产生视觉、嗅觉等方面的线索来吸引动物, 从而促进动物传播其繁殖体。(2)动物对孢子植物的传播模式: 包括体内传播(消化道和组织寄生)和体外传播两种, 这些模式都能对孢子植物繁殖体进行有效传播。由于动物间形态或生活习性的不同, 以致传播距离存在差异, 最短距离为0.1 cm, 最长距离可从北半球至南半球。(3)动物对孢子植物传播的生态与进化意义: 由于某些孢子植物繁殖体的结构特点或萌发的需求, 以致其繁殖体只能通过动物的传播才能得以定殖, 因此动物与孢子植物之间存在密不可分的关系。目前, 动物对孢子植物的传播研究主要是描述性的内容以及研究单方面的传播途径, 建议在今后的研究中考虑动物对孢子植物传播的有效性以及多途径同时传播对孢子植物定殖的影响, 同时应更加关注孢子植物和动物互惠关系的形成、维持机制及将来的进化趋势。

关键词: 孢子植物; 动物传播; 互惠关系; 植被更新; 生物多样性保护

王琴, 陈远, 禹洋, 向左甫 (2021) 动物对孢子植物的传播模式及进化意义. 生物多样性, 29, 995–1001. doi: 10.17520/biods.2020449.
Wang Q, Chen Y, Yu Y, Xiang ZF (2021) Dispersal of spore plants by animals: Patterns and evolutionary significance. Biodiversity Science, 29, 995–1001. doi: 10.17520/biods.2020449.

Dispersal of spore plants by animals: Patterns and evolutionary significance

Qin Wang¹, Yuan Chen², Yang Yu^{1*}, Zuofu Xiang^{1*}

1 College of Life Science and Technology, Central South University of Forestry and Technology, Changsha 410004

2 School of Life Sciences, Sun Yat-sen University, Guangzhou 510275

ABSTRACT

Background & Aims: Spore plants, as an important food source for terrestrial animal, play a vital role in maintaining the subtle balance of the earth's ecological system. Animals and spore plants may also together form an interaction system similar to the network of zoochorous seed dispersal. Therefore, the effect of animals on spore plant propagules dispersal has been receiving increasing attention. Here, we summarize that (1) the adaptation of spore plants to dispersal by animals. On the one hand, spore plants can provide food, shelters and breeding sites for animals; on the other hand, spore plants can also produce visual and/or olfactory cues and so on to attract animals in order to increase their propagule dispersal. (2) the two zoochorous dispersal patterns of spore plants that can effectively disperse propagules of spore plants, namely endozoochory (through the digestive tract and parasitism) and epizoochory. Due to the different morphological characteristics and life habits between animals, the distance of dispersal is also different, with the shortest distance of 0.1 cm and the longest distance from the northern hemisphere to the southern hemisphere. (3) The ecological and evolutionary meanings of zoochorous dispersal of spore plants. For some spore plant propagules, due to their special structural characteristics or particular need for germination, the propagules can only be dispersed by specific animals, which leads to an inseparable relationship between such animals and spore plants.

At present, few studies in this field have been conducted in China. The researches on spore plant dispersal in other countries are mainly descriptive, most of which are independent pattern on spore plant dispersal.

Prospects: We propose that more consideration should be given to the multi-pattern dispersal and mutualistic

收稿日期: 2020-12-05; 接受日期: 2021-03-09

基金项目: 国家自然科学基金(31870509; 31670397)

* 共同通讯作者 Co-authors for correspondence. E-mail: yuyangjcl@126.com; xiangzf@csuft.edu.cn

relationship between animals and spore plants in future studies, as well as the formation, maintenance mechanism and future evolutionary trends of spore plant–animal relationships.

Key words: spore plants; zoochorous dispersal; mutualistic relationship; vegetation regeneration; biodiversity conservation

孢子植物旧称隐花植物, 不产生种子, 生活史中通过产生孢子的方式完成后代繁殖。生物群落中的藻类、菌类、地衣、苔藓和蕨类均属于孢子植物(罗健馨, 1977)。孢子植物是许多陆生动物的重要食源(Bråthen et al, 2007; Boch et al, 2011)。虽然孢子植物不像被子植物那样有着鲜艳的花、果实、种子来吸引动物, 但是某些孢子植物(如菌类、苔藓)能够产生特殊的气味(Tuno, 1998; Fischer & Vicha, 2003; Marino et al, 2009; Chen et al, 2014), 或者满足动物需求(如筑巢)来吸引传播者(Chmielewski et al, 2019), 还有一些特殊的孢子植物能够感染蚂蚁并寄生于蚂蚁体内(Gracia et al, 2018), 因此它们的繁殖体能够被不同的动物传播。但由于很少有研究涉及动物对孢子植物的传播, 以致于动物–孢子传播系统远不如花粉、种子传播互作系统清楚。近年来, 一些研究涉及到了不同动物–孢子植物互作系统: (1) 鸟类长距离传播有活力的种子同时可传播丛枝菌根真菌的繁殖体, 揭示了丛枝菌根真菌全球性分布的一种重要扩散机制(Correia et al, 2019); (2) 尽管某些无脊椎动物, 如苍蝇(Marino et al, 2009)和蚂蚁(Rudolphi, 2009)也能传播苔藓植物的无性繁殖体, 但苔藓植物的传播主要依赖脊椎动物, 如啮齿类(Kimmerer & Young, 1996; Arosa et al, 2010; Barbé et al, 2016; Stephens & Rowe, 2020)和鸟类(如绿头鸭 *Anas platyrhynchos* 和凤头麦鸡 *Vanellus vanellus*) (Wilkinson et al, 2017); (3) 蕨类植物的传播出现在北欧驯鹿 (*Rangifer tarandus tarandus*) (Bråthen et al, 2007)、蚯蚓(van Tooren & During, 1988)、家蟋蟀 (*Acheta domesticus*)、甘蓝夜蛾 (*Mamestra brassicae*) (Boch et al, 2016) 等动物中; (4) 地衣(真菌和藻类的共生体) 也被某些动物传播, 如: 皇信天翁 (*Diomedea epomophora*)、乌鸫 (*Turdus merula*)、欧亚鸫 (*Erithacus rubecula*) (Bailey & James, 1979) 以及一些无脊椎动物, 如蛞蝓 (*Agriolimax agrestis*) (Boch et al, 2016) 和蜗牛(Boch et al, 2011) 等。

动物生活环境以及物种特征差异使孢子植物的传播受到了多因素的影响, 如动物行为特征、传

播方式以及传播后的萌发情况等。本文回顾了近年来有关动物对孢子植物传播的研究, 分析了动物对孢子植物的传播方式及其生态过程, 期望提高公众对动物传播孢子植物的认识, 加深理解动植物关系以及动物对植被更新的作用。

1 孢子植物对动物传播的适应

根据生活史特征, 孢子植物的繁殖方式一般分为两种: 有性繁殖和无性繁殖。有性繁殖即植物(原叶体)产生具有繁殖和休眠作用的孢子, 孢子在适宜条件下能直接发育成新个体; 无性繁殖(营养繁殖)则主要通过植物(叶状体)的断裂等形成裂芽或碎片而发育成新个体(Maciel-Silva & Pôrto, 2014), 孢子植物的孢子或者无性繁殖体均可被动物传播(Johnson & Jürgens, 2010; Pauliuk et al, 2011)。

有些孢子植物可产生视觉、嗅觉等方面的线索(如模仿动物的食物或繁殖位点)来吸引动物, 从而利用动物帮助其传播繁殖体(图1)。如一些真菌能产生假花, 在形状、大小、颜色、气味上模仿真花, 当鸟类觅食时, 孢子粘附其喙上, 从而得到传播(Roy, 1994; Kaiser, 2006); 还有某些苔藓植物的孢子体通过模仿腐烂的有机物来吸引昆虫, 这些有机物是苍蝇幼虫的食物(Salzman et al, 2006)。甚至还有一些苔藓植物的幼芽能够产生化合物从而吸引以苔藓植物精子为食的弹尾虫, 以此辅助苔藓植物受精, 这类类似于被子植物的花粉被动物取食与传播(Bisang & Hedenäs, 2015)。

孢子植物能够吸引动物的一部分原因是植物的“欺骗”行为, 另一部分原因是为一些动物提了供食物、庇护(Gressitt et al, 1968)和繁殖场所等, 例如苔藓植物可以作为鸟类的食物和筑巢材料(Chmielewski et al, 2019)。除此之外, 某些孢子植物由于季节性变化小, 能够成为动物的过渡性食物, 如在食物匮乏季节, 中国的几种金丝猴 (*Rhinopithecus* spp.) 会大量取食松萝、苔藓等孢子植物(向左甫, 2020), 松萝含有较高的钙元素。一些植物的孢子可为动物提供热量, 例如, 小林姬鼠

(*Apodemus sylvaticus*) 只取食垫囊蕨科的 *Culcita macrocarpa*, 它的叶子具有丰富的孢子囊群, 孢子富含脂质和蛋白质(Arosa et al, 2009), 可在冬季为小林姬鼠提供充足的能量资源(Arosa et al, 2010)。

2 动物对孢子植物的传播过程

动物和孢子植物也可能形成与种子植物传播网络相似的互作系统, 因此动物对孢子植物繁殖体的传播作用日益受到关注, 这些传播途径对孢子植物的种群更新有着重要影响(Barbé et al, 2016)。许多学者以体外传播和体内传播作为切入点, 对一些潜在的动物类群(传播者)开展了研究。

2.1 传播模式

动物对于孢子植物的传播模式可分为体外传播(epizoochory)和体内传播(endozoochory) (图1)。

(1)体外传播模式, 即植物繁殖体附着于动物的体表或毛发, 随着动物的日常活动而被传播到新生境。如在干燥草原上休息过的绵羊(*Ovis aries*), 皮毛中携带了16种苔藓植物的繁殖体和1种枝状地衣碎片(Pauliuk et al, 2011), 一些苔藓植物物种即使是小于1 mm的碎片也很容易再生形成成熟的植物(Mishler & Newton, 1988)。绝大多数携带有真菌孢子的鸟类也携带有花粉粒, 这说明它们是以花朵为食, 并且花粉与真菌孢子形成协同分散, 孢子并非随机分散到环境中, 而是可能沉积在有利于真菌发育的花上(da Silva et al, 2016)。更神奇的是, 有些真菌和苔藓利用“诱骗”的方式吸引动物帮其传播孢子, 例如一些苔藓的孢子体与“臭角”真菌(“stinkhorn” fungi)通过模仿苍蝇的食物和孵化地来吸引苍蝇

(Fischer & Vicha, 2003; Marino et al, 2009), 粘稠的孢子附着在苍蝇体表进行传播, 并且研究发现“臭角”真菌和某些被子植物花之间的气味具有趋同进化趋势, 其气味介于腐肉和粪便之间(Johnson & Jürgens, 2010)。

(2)体内传播模式。体内传播即消化道传播, 即孢子植物被动物取食后, 其繁殖体随粪便排出, 从而实现萌发和发育成新个体的过程。该种传播模式在陆生无脊椎动物中较为常见, 如许多蛞蝓、蜗牛和昆虫等(Boch et al, 2011, 2016)。Boch等(2011)用两种地衣植物(*Lobaria pulmonaria*、*Physcia adscendens*)对草食性的蜗牛进行投喂实验, 从形态学上证明379个粪球中29%的地衣 *Lobaria pulmonaria* 具有再生能力, 而433个粪球中40.9%的地衣 *Physcia adscendens* 具有再生能力, 这表明了地衣碎片经过蜗牛肠道后能够存活。另外, Chen等(2014)从五棱散尾鬼笔(*Lysurus mokusin*)的子实体上提取的孢子表面是粗糙的, 而从粪便中提取的此真菌孢子表面是光滑的, 并且还发现孢子通过动物肠道后萌发率得到提高。经过体内传播的孢子有可能还会进行二次传播, 如有研究者推测鸟类传播与植物具有共生关系的丛枝菌根真菌, 是由于此真菌的孢子附着在果实或种子上, 也有可能是鸟类吞食了一些以此真菌孢子为食的无脊椎动物(蚯蚓等)(Harinikumar & Bagyaraj, 1994), 但此过程可能不常发生(Correia et al, 2019)。

还有一种非常特殊的体内传播方式——组织寄生, 即某种真菌通过感染并寄生于蚂蚁体内从而被传播。感染可能是通过真菌孢子与觅食蚂蚁的角

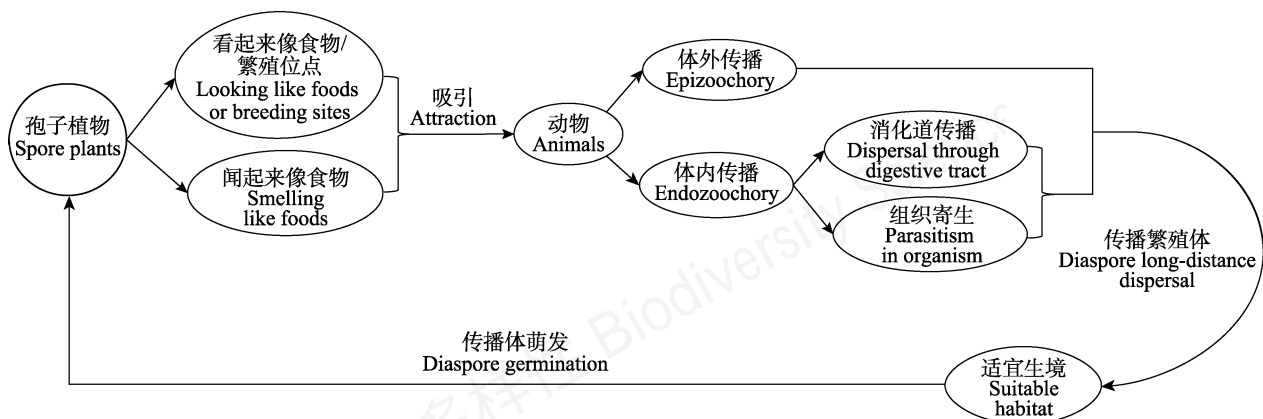


图1 动物与孢子植物的相互作用

Fig. 1 Interaction between animals and spore plants

质层接触而发生(Hughes et al, 2011)。有研究发现在泰国的常绿原生林中, 大多数被感染的蚂蚁在植株上约25 cm高处死亡, 该高度的温度和湿度变化小, 被认为有利于真菌孢子的发育、释放和传播(Andersen et al, 2009)。然而真菌在蚂蚁体内生长期间不会感染其他蚂蚁, 似乎也不会被其他蚂蚁发现(Gracia et al, 2018)。在感染后的几周内, 蚂蚁会离开巢穴, 爬上植株并用下颚附着在叶子或者植物其他部位(树枝、刺或茎)上, 然后死亡(Andersen et al, 2009; Loreto et al, 2018), 被称为“僵尸蚂蚁”, 是真菌对宿主行为进行操纵(Hughes et al, 2011), 类似于某些特殊的寄生虫可以引起宿主的形态、生理和行为的改变, 这有利于寄生虫发育、繁殖和传播(Thomas et al, 2010)。然而感染蚂蚁的真菌与宿主之间有一种奇特的现象, 即每一种真菌只会感染一种蚂蚁(Loreto & Hughes, 2016; Sakolrak et al, 2018)。

2.2 传播距离

传播距离通常是指从母源到一个新的基质之间的距离。风媒是有效的长距离传播途径之一, 但此途径只能在繁殖体处于植被冠层上方、被对流上升气流的湍流携带时才会发生(Nathan et al, 2002)。动物既能长距离传播又能短距离传播, Stubbs (1995)发现螨虫对苔藓植物的粉芽具有传播作用, 它能将粉芽从母源传到新的基质, 传播距离为0.1–7.1 cm。同样作为无脊椎动物的蛞蝓也能够传播, 实验表明其传播孢子植物繁殖体的平均距离为3.7 cm, 最大传播距离为23 cm, 并且在干燥的树木上, 蛞蝓留下的粘液痕迹可使繁殖体附着, 这是风媒无法实现的(Kimmerer & Young, 1995)。在脊椎动物中, 野猪的刚毛能够附带苔藓繁殖体碎片, 它们每天的活动范围可达5 km, 可将碎片进行较长距离传播(Heinken, 2001)。具有迁徙习性的鹤鹑类的羽毛中发现了大量苔藓植物的繁殖体, 它们从北半球的繁殖地被携带到南半球, 实现了长距离传播(Lewis et al, 2014)。

孢子植物的传播距离也受某些因素影响, 如动物的理毛行为(Kiviniemi, 1996), 动物在用牙齿清理或抖动毛发时会清除一些附着在皮毛上的繁殖体(Heinken, 2000)。

3 动物传播孢子植物的生态与进化意义

虽然孢子植物的传播方式有多种, 但是对于风

媒传播而言, 传播的距离与释放的高度和风速有关: 例如对于矮小的陆生蕨类植物, 绝大多数孢子的传播距离小于2 m, 对于较高的蕨类植物, 在封闭森林的条件下传播100 m, 开阔的环境下可达几公里(Rose & Dassler, 2017), 且孢子的沉积是随机的, 因此加剧了相互之间的竞争(da Silva et al, 2016)。然而动物可以增强孢子植物传播的成功率, 比如扁芝(*Elfvigia applanata*)需要寄生在死原木上, 但死原木在森林中的分布是零散的, 在这种情况下, 利用以孢子为食的昆虫作为传播孢子的媒介可能比利用空气传播更有效(Tuno, 1999)。

孢子植物及其相关的动物类群是热带森林多样性的重要组成部分(Ramsay & Cairns, 2004)。许多孢子植物类群作为重要的先锋群落, 分布极为广泛(Deane-Coe & Stanton, 2017), 不仅为栖息的动物提供了大量的庇护场所和食物, 还涉及诸多的生态系统服务(Davidson et al, 1990; Haines & Renwick, 2009)。例如, 苔藓和蕨类植物有助于水源的过滤、养分的储存以及固氮作用, 并且为植物的种子提供萌发基质(Clark et al, 2005; DeLuca et al, 2007; Bay et al, 2013), 因此孢子植物被传播到新的生境有着重要的生态意义。

由于某些孢子植物繁殖体的结构特点或萌发的需求, 使动植物之间存在密不可分的相互作用。如蕨类植物的孢子储存在孢子囊中, 孢子囊盖起着保护作用, 阻碍了风媒对孢子的传播, 而以孢子为食的夜蛾科幼虫能够打破这个阻碍(Nervo et al, 2011), 幼虫羽化后可能带走孢子; Lim (1977)发现某种灵芝属(*Ganoderma*)孢子不经过苍蝇幼虫的肠道就不能萌发。由此可见, 动物通过对孢子植物的取食与传播, 两者间可能存在协同进化的关系。

4 研究展望

国内对于孢子植物与动物的关系研究甚少。典型的例子是食菌性昆虫对于五棱散尾鬼笔孢子的传播, 国外主要研究了小型动物以及一些大型哺乳动物对孢子植物繁殖体的传播作用, 然而这些研究主要是一些描述性的内容且大多为探究单方面传播途径, 但动物对孢子植物的传播可能是多途径同时进行。为了进一步了解动物对孢子植物的传播作用, 加强生物多样性保护, 还需要进行以下研究:

(1)动物对于孢子植物的多途径传播。由于动物形态结构的特殊性,有可能进行消化道传播的同时体表也携带繁殖体,且消化道滞留时间与体表携带时间不同,使繁殖体被传播到不同生境,从而能够扩大孢子植物的传播范围。


(2)动物与孢子植物互惠关系的生态机制。目前对于孢子植物的传播主要是描述性的内容,然而在各类传播模式下,动物类群对孢子植物繁殖体传播的有效性如何?孢子植物给动物提供的效益如何?孢子植物与动物的关系是否符合Schupp等(2017)提出的动物与种子植物互惠的关系?建议今后的研究多关注动物与孢子植物的多种互惠关系。


(3)不同尺度上的研究。从传播者对栖息地中特定物种基因流动、物种更新的贡献,到传播者对物种远距离传播促进物种多样性形成(协同进化)、对维系生态系统稳定的贡献等尺度开展,探讨这类问题有助于理解物种在生态系统中的生态意义。

(4)孢子植物和动物关系的形成、维持及将来的进化趋势也值得研究,孢子植物释放的视觉、嗅觉信息对动物的吸引作用的识别机制、味觉信息对动物的识别、防御或接受信息的过程值得未来探索。

致谢:白炎培、朱遵燕、周帅岭、林锦煌等在论文初稿形成过程中给予了帮助,审稿专家对该论文提出了宝贵建议,谨致谢忱。

ORCID

王琴  <https://orcid.org/0000-0002-0921-3681>

向左甫  <https://orcid.org/0000-0001-6133-3261>

参考文献

- Andersen SB, Gerritsma S, Yusah KM, Mayntz D, Hywel-Jones NL, Billen J, Boomsma JJ, Hughes DP (2009) The life of a dead ant: The expression of an adaptive extended phenotype. *The American Naturalist*, 174, 424–433.
- Arosa ML, Ramos JA, Quintanilla LG, Brown D (2010) First report of fern (*Culcita macrocarpa*) spore consumption by a small mammal (*Apodemus sylvaticus*). *Mammalian Biology*, 75, 115–121.
- Arosa ML, Ramos JA, Valkenburg T, Ceia R, Laborda H, Quintanilla LG, Heleno R (2009) Fern feeding ecology of the Azores bullfinch *Pyrrhula murina*: The selection of fern species and the influence of nutritional composition in fern choice. *Ardeola*, 56, 71–84.
- Bailey RH, James PW (1979) Birds and the dispersal of lichen propagules. *The Lichenologist*, 11, 105–106.
- Barbé M, Chavel ÉE, Fenton NJ, Imbeau L, Mazerolle MJ, Drapeau P, Bergeron Y (2016) Dispersal of bryophytes and ferns is facilitated by small mammals in the boreal forest. *Ecoscience*, 23, 67–76.
- Bay G, Nahar N, Oubre M, Whitehouse MJ, Wardle DA, Zackrisson O, Nilsson MC, Rasmussen U (2013) Boreal feather mosses secrete chemical signals to gain nitrogen. *New Phytologist*, 200, 54–60.
- Bisang I, Hedenäs L (2015) Mass-occurrence of springtails on *Tortula cernua* (Huebener) Lindb.: A field-observation of possible animal-mediated fertilization. *Journal of Bryology*, 37, 339–341.
- Boch S, Berlinger M, Prati D, Fischer M (2016) Is fern endozoochory widespread among fern-eating herbivores? *Plant Ecology*, 217, 13–20.
- Boch S, Prati D, Werth S, Rüetschi J, Fischer M (2011) Lichen endozoochory by snails. *PLoS ONE*, 6, e18770.
- Bråthen KA, González VT, Iversen M, Killengreen S, Ravolainen VT, Ims RA, Yoccoz NG (2007) Endozoochory varies with ecological scale and context. *Ecography*, 30, 308–320.
- Chen G, Zhang RR, Liu Y, Sun WB (2014) Spore dispersal of fetid *Lysurus mokusin* by feces of mycophagous insects. *Journal of Chemical Ecology*, 40, 893–899.
- Chmielewski MW, Eppley SM (2019) Forest passerines as a novel dispersal vector of viable bryophyte propagules. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 286, 20182253.
- Clark KL, Nadkarni NM, Gholz HL (2005) Retention of inorganic nitrogen by epiphytic bryophytes in a tropical montane forest. *Biotropica*, 37, 328–336.
- Correia M, Heleno R, da Silva LP, Costa JM, Rodríguez-Echeverría S (2019) First evidence for the joint dispersal of mycorrhizal fungi and plant diaspores by birds. *New Phytologist*, 222, 1054–1060.
- da Silva LP, Pereira Coutinho A, Heleno RH, Tenreiro PQ, Ramos JA (2016) Dispersal of fungi spores by non-specialized flower-visiting birds. *Journal of Avian Biology*, 47, 438–442.
- Davidson AJ, Harborne JB, Longton RE (1990) The acceptability of mosses as food for generalist herbivores, slugs in the Arionidae. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 104, 99–113.
- Deane-Coe KK, Stanton D (2017) Functional ecology of cryptogams: Scaling from bryophyte, lichen, and soil crust traits to ecosystem processes. *New Phytologist*, 213, 993–995.
- DeLuca TH, Zackrisson O, Gentili F, Sellstedt A, Nilsson MC (2007) Ecosystem controls on nitrogen fixation in boreal feather moss communities. *Oecologia*, 152, 121–130.

- Fischer OA, Vácha R (2003) Blowflies (Diptera, Calliphoridae) attracted by *Phallus impudicus* (Phallaceae) and *Stapelia grandiflora* (Asclepiadaceae). *Biologia-Section Zoology*, 58, 995–998.
- Gracia ES, de Bekker C, Hanks EM, Hughes DP (2018) Within the fortress: A specialized parasite is not discriminated against in a social insect society. *PLoS ONE*, 13, e0193536.
- Gressitt JL, Samuelson GA, Vitt DH (1968) Moss growing on living Papuan moss-forest weevils. *Nature*, 217, 765–767.
- Haines WP, Renwick JAA (2009) Bryophytes as food: Comparative consumption and utilization of mosses by a generalist insect herbivore. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 133, 296–306.
- Harinikumar KM, Bagyaraj DJ (1994) Potential of earthworms, ants, millipedes, and termites for dissemination of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi in soil. *Biology and Fertility of Soils*, 18, 115–118.
- Heinken T (2000) Dispersal of plants by a dog in a deciduous forest. *Botanische Jahrbücher für Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie*, 122, 449–467.
- Heinken T, Lees R, Raudnitschka D, Runge S (2001) Epizoochorous dispersal of bryophyte stem fragments by roe deer (*Capreolus capreolus*) and wild boar (*Sus scrofa*). *Journal of Bryology*, 23, 293–300.
- Hughes DP, Andersen SB, Hywel-Jones NL, Himaman W, Billen J, Boomsma JJ (2011) Behavioral mechanisms and morphological symptoms of zombie ants dying from fungal infection. *BMC Ecology*, 11, 13.
- Johnson SD, Jürgens A (2010) Convergent evolution of carrion and faecal scent mimicry in fly-pollinated angiosperm flowers and a stinkhorn fungus. *South African Journal of Botany*, 76, 796–807.
- Kaiser R (2006) Flowers and fungi use scents to mimic each other. *Science*, 311, 806–807.
- Kimmerer RW, Young CC (1995) The role of slugs in dispersal of the asexual propagules of *Dicranum flagellare*. *The Bryologist*, 98, 149–153.
- Kimmerer RW, Young CC (1996) Effect of gap size and regeneration niche on species coexistence in bryophyte communities. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, 123, 16–24.
- Kiviniemi K (1996) A study of adhesive seed dispersal of three species under natural conditions. *Acta Botanica Neerlandica*, 45, 73–83.
- Lewis LR, Behling E, Gousse H, Qian E, Elphick CS, Lamarre JF, Bêty J, Liebezeit J, Rozzi R, Goffinet B (2014) First evidence of bryophyte diaspores in the plumage of transequatorial migrant birds. *PeerJ*, 2, e424.
- Lim TM (1977) Production, germination and dispersal of basidiospores of *Ganoderma pseudoferreum* on Hevea. *Journal of the Rubber Research Institute of Malaysia*, 25, 93–99.
- Loreto RG, Araújo JPM, Kepler RM, Fleming KR, Moreau CS, Hughes DP (2018) Evidence for convergent evolution of host parasitic manipulation in response to environmental conditions. *Evolution*, 72, 2144–2155.
- Loreto RG, Hughes DP (2016) Disease dynamics in ants: A critical review of the ecological relevance of using generalist fungi to study infections in insect societies. *Advances in Genetics*, 94, 287–306.
- Luo JX (1977) What are bryophytes. *The Plant Journal*, (4), 38–40. (in Chinese) [罗健馨 (1977) 什么是苔藓植物. *植物杂志*, (4), 38–40.]
- Maciel-Silva AS, Pôrto KC (2014) Reproduction in bryophytes. In: *Reproductive Biology of Plants* (eds Ramawat KG, Mérillon JM, Shivanna KR), pp. 57–84. CRC Press, Boca Raton.
- Marino P, Raguso R, Goffinet B (2009) The ecology and evolution of fly dispersed dung mosses (Family Splachnaceae): Manipulating insect behaviour through odour and visual cues. *Symbiosis*, 47, 61–76.
- Mishler BD, Newton AE (1988) Influences of mature plants and desiccation on germination of spores and gametophytic fragments of *Tortula*. *Journal of Bryology*, 15, 327–342.
- Nathan R, Katul GG, Horn HS, Thomas SM, Oren R, Avissar R, Pacala SW, Levin SA (2002) Mechanisms of long-distance dispersal of seeds by wind. *Nature*, 418, 409–413.
- Nervo MH, Windisch PG, Seibert S (2011) Herbivory on *Pecluma pectinatiformis* (L.) Price (polypodiopsida) by caterpillars of *Argyrostickta* Hübner (Lepidoptera)—A possible case of mimicry? *American Fern Journal*, 101, 317–318.
- Pauliuk F, Müller J, Heinken T (2011) Bryophyte dispersal by sheep on dry grassland. *Nova Hedwigia*, 92, 327–341.
- Ramsay HP, Cairns A (2004) Habitat, distribution and the phytogeographical affinities of mosses in the Wet Tropics bioregion, north-east Queensland, Australia. *Cunninghamia*, 8, 371–408.
- Rose JP, Dassler CL (2017) Spore production and dispersal in two temperate fern species, with an overview of the evolution of spore production in ferns. *American Fern Journal*, 107, 136–155.
- Roy BA (1994) The use and abuse of pollinators by fungi. *Trends in Ecology & Evolution*, 9, 335–339.
- Rudolphi J (2009) Ant-mediated dispersal of asexual moss propagules. *The Bryologist*, 112, 73–79.
- Sakolrak B, Blatrix R, Sangwanit U, Kobmoo N (2018) Experimental infection of the ant *Polyrhachis furcata* with *Ophiocordyceps* reveals specificity of behavioural manipulation. *Fungal Ecology*, 33, 122–124.
- Salzmann CC, Brown A, Schiestl FP (2006) Floral scent emission and pollination syndromes: Evolutionary changes from food to sexual deception. *International Journal of Plant Sciences*, 167, 1197–1204.

- Schupp EW, Jordano P, Gómez JM (2017) A general framework for effectiveness concepts in mutualisms. *Ecology Letters*, 20, 577–590.
- Stephens RB, Rowe RJ (2020) The underappreciated role of rodent generalists in fungal spore dispersal networks. *Ecology*, 101, e02972.
- Stubbs CS (1995) Dispersal of soredia by the oribatid mite, *Humerobates arborea*. *Mycologia*, 87, 454–458.
- Thomas F, Poulin R, Brodeur J (2010) Host manipulation by parasites: A multidimensional phenomenon. *Oikos*, 119, 1217–1223.
- Tuno N (1998) Spore dispersal of *Dictyophora* fungi (Phallaceae) by flies. *Ecological Research*, 13, 7–15.
- Tuno N (1999) Insect feeding on spores of a bracket fungus, *Elfvigia applanata* (Pers.) Karst. (Ganodermataceae, Aphyllophorales). *Ecological Research*, 14, 97–103.
- van Tooren BF, During HJ (1988) Viable plant diaspores in the guts of earthworms. *Acta Botanica Neerlandica*, 37, 181–185.
- Wilkinson DM, Lovas-Kiss A, Callaghan DA, Green AJ (2017) Endozoochory of large bryophyte fragments by waterbirds. *Cryptogamie, Bryologie*, 38, 223–228.
- Xiang ZF (2020) A review on the socioecology of snub-nosed monkeys. *Chinese Bulletin of Life Sciences*, 32, 692–703. (in Chinese with English abstract) [向左甫 (2020) 金丝猴社会生态学研究进展. *生命科学*, 32, 692–703.]

(责任编辑: 肖治术 责任编辑: 时意专)